

Chronik des Lebens – vom frühen Archaikum bis zum Quartär

- eine Datensammlung

Inhaltsverzeichnis mit Suchcode

Der Suchcode dient dem direkten Ansteuern über die „Bearbeiten-Suchen-Funktion“.

Hierzu ist zusätzlich zum hier angegebenen Suchcode anstelle der drei Pünktchen als Platzhalter nach dem Bindestrich noch der erste Buchstabe des Codes zu wiederholen, also z.B. statt „holo-...“ wäre „holo-h“ einzugeben.

Der Suchcode kann hier nur in dieser abgewandelten Form wiedergegeben werden, denn sonst würde man bei Eingabe des Codes zunächst das Inhaltsverzeichnis ansteuern

Vorwort zur Datensammlung

Entstehung und Zielsetzung der Datei

Aufbau (Struktur) der Datei

Gezielte Ansteuerung von Abschnitten, Systemen (Perioden) und Serien (Unterperioden):

Code: anst-...

Wichtige Abkürzungen

Code: abkü-...

Abschnitt I: Entstehung des Lebens *Code: ents-...*

Abschnitt II: Chronologie

Code: chro-...

Archaikum

Code: arch-...

Unterproterozoikum

Code: upro-...

Mittelproterozoikum

Code: mpro-...

Oberproterozoikum

Code: opro-...

Ediacaran

Code: edia-...

Abschnitt III: Phanerozoikum

Kambrium

Code: kamb-...

Unterkambrium

Code: ukam-...

Mittelkambrium

Code: mkam-...

Oberkambrium

Code: okam-...

Ordovizium

Code: ordo-...

Unterordovizium

Code: uord-...

Mittelordovizium

Code: mord-...

Oberordovizium

Code: oord-...

Gotlandium

Code: gotl-...

Untergotlandium

Code: ugot-...

Obergotlandium

Code: ogot-...

Devon

Code: devo-...

Unterdevon

Code: udev-...

Mitteldevon

Code: mdev-...

Oberdevon

Code: odev-...

Frasne-Famenne-Grenze

Code: ffgr-...

Karbon

Code: karb-...

Unterkarbon

Code: ukar-...

Oberkarbon

Code: okar-...

Perm

Code: perm-...

Unterperm

Code: uper-...

Oberperm

Code: oper-...

Perm-Trias-Grenze

Code: ptgr-...

Trias

Code: tria-...

Untertrias

Code: utri-...

Mitteltrias

Code: mtri-...

Obertrias

Code: otri-...

Trias-Jura-Grenze

Code: tjgr-...

Jura

Code: jura-...

Unterjura

Code: ujur-...

Mitteljura

Code: mjur-...

Oberjura

Code: ojur-...

Kreide	<i>Code: krei-...</i>
Unterkreide	<i>Code: ukre-...</i>
Oberkreide	<i>Code: okre-...</i>
Kreide-Tertiär-Grenze	<i>Code: ktgr-...</i>
Tertiär	<i>Code: tert-...</i>
Paläozän	<i>Code: palä-...</i>
Paläozän-Eozän-Grenze	<i>Code: pegr-...</i>
Eozän	<i>Code: eozä-...</i>
Oligozän	<i>Code: olig-...</i>
Miozän	<i>Code: mioz-...</i>
Pliozän	<i>Code: plio-...</i>
Pleistozän	<i>Code: plei-...</i>
Biomasse	<i>Code: biom-...</i>
Zukunft des Lebens	<i>Code: zuku-...</i>

Abschnitt IV: Zusammenfassender Stammbaum *Code: klad-...*

Abschnitt V:

Anhang Paläobotanische Anmerkungen *Code: bota-...*

Literaturverzeichnis (Bücher)

Wichtiger Hinweis:

Die vorliegende Abhandlung versteht sich ausdrücklich lediglich als eine „Datensammlung“, also eine simple Ansammlung von Daten sehr unterschiedlicher Provenienz, Qualität, Aktualität und Evidenzbasierung, vergleichbar einem zu einer einheitlichen Datei zusammengefassten „klassischen Zettelkasten“, und keinesfalls als eine wissenschaftliche Arbeit oder als wissenschaftliches Buch.

Sie kann aber erste Stichwörter, Ideen oder Quellenhinweise für vertiefende eigene Recherchen zu Themen liefern, die der Leser interessant findet und daher tiefgreifender recherchieren möchte.

VORWORT ZUR DATENSAMMLUNG

ENTSTEHUNG UND ZIELSETZUNG DER DATEI

Die vorliegende Datensammlung geht zurück auf eine ab Ende der 80er Jahre – bedingt durch die neuen Möglichkeiten, die der PC damals bot - angelegte und allmählich erweiterte, chronologisch organisierte Datei über das Erstauftreten rezent noch vertretener Taxa von Tieren und Pflanzen unterschiedlicher taxonomischer Niveaus. Schon sehr bald wurde die Datei erweitert zu einer knappen, zunächst sehr kompakten, stichwortartigen Chronologie des Lebens vom Archaikum bis zum Pleistozän, wobei es mir damals darauf ankam, die Informationen kompakt und chronologisch in halbwegs lexikalischer Weise zu ordnen, sozusagen als ein Nachschlagewert, um sehr rasch Zugriff auf bestimmte Informationen zu haben.

So entstand schon sehr früh der heutige systematische Aufbau der Datensammlung im Sinne einer Chronologie, die (zunächst) zwei Hauptziele verfolgte: zum einen sollte es möglich sein, ohne großen Aufwand „knapp und grob“ die Entwicklung einer bestimmten Tier- oder Pflanzengruppe im chronologischen Ablauf der Zeit zu verfolgen (daher jeweils gleichartiger Aufbau der Datei *innerhalb* der einzelnen Zeitabschnitte); zweitens ging es darum, sich rasch über die wesentlichen Entwicklungen in einem bestimmten ausgewählten Zeitraum zu informieren: was war im Unterkambrium los? Was im Oberdevon? Was an der Perm-Trias-Grenze? Welchen Entwicklungsstand hatte die Tier- und/oder Pflanzenwelt zu einem bestimmten Zeitpunkt?

Ein weiterer (3.) Ansatz ist die gezielte Informationssuche nach Stichworten (z.B. bestimmte Tier- oder Pflanzengruppen) über die „Bearbeiten-Suchen-Funktion“. Als Gesamtziel diente die Datei also zunächst der schnellen Informationsbeschaffung ohne langwieriges Nachschlagen in verschiedenen Büchern (an Internet, Google und Wikipedia war ja in der „Frühzeit“ der Datei noch nicht zu denken).

Weniger gedacht war die Datei für ein chronologisches Durchlesen von der ersten zur letzten Seite, zumal der „perioden-bezogene“ Ansatz auch zu gewissen Redundanzen führt (s.u.). Würde man die Datei von vorn bis hinten durchlesen, wird man feststellen, dass sich manche Informationen wiederholen, wenn es sinnvoll erschien, dieselbe Information in mehreren separat betrachteten Zeiträumen „unterzubringen“.

In einer Phase, in der ich wesentlich mehr Zeit als vorher und nachher zur Verfügung hatte (1993), erfuhr die Datei daher ihre entscheidende Erweiterung, indem einerseits zahlreiche Daten aus damals verfügbaren paläontologischen Übersichtsbüchern unterschiedlichen Aktualitätsgrades und wissenschaftlichen Niveaus eingearbeitet wurden, gleichzeitig aber – rückwirkend ab 1988 – paläontologisch relevante Artikel aus den o.g. Zeitschriften. Damit war die bis heute gültige Dateistruktur und Herangehensweise festgelegt. Seither erfolgt „nur“ noch ein regelmäßiges Updating (wobei aber auch einige neue Bücher berücksichtigt wurden).

Mit der Berücksichtigung aktueller Zeitschriftenartikel trat zu den vorstehend genannten drei Zielen der Datei ein viertes hinzu und gleichzeitig in den Vordergrund:

(4.) Ziel der Datei wurde es damit, das „Gerüst“ aus „klassischer“ (evtl. auch veralteter!!!) Information um aktuelle Forschungsergebnisse, bevorzugt aus den o.g. Zeitschriften, anzureichern und zu aktualisieren. Die „alten“, klassischen Daten aus älteren Büchern oder paläontologischer „Trivilliteratur“ dienten dabei als Matrix, um die neuen Informationen in eine vorgegebene Struktur einzuordnen. Im Laufe der Zeit nahm so der Anteil der Informationen aus Primärliteratur (zu einem großen Anteil aus peer-review-Journalen) zulasten des Anteils der (z.Zt. älteren) Informationen aus Sekundärliteratur zu.

Diese Integration der neuesten Erkenntnisse aus der Primärliteratur ist dabei die **eigentliche spannende und faszinierende Angelegenheit bei der Arbeit an dieser Datei** und der Grund dafür, dass die Datei nun schon über 25 Jahre geführt wird – bei einem Zeitbedarf von jetzt ca. 1 bis 2 Stunden pro Woche (bei höherem Zeitbedarf in der Anfangsphase, besonders während der wesentlichen Erweiterung des Grundgerüsts in 1993).

Sowohl aus familiären Gründen wie aus Platzmangel musste ich mich in den letzten Jahren immer mehr aus der Arbeit im Gelände zurückziehen. Mit Kindern geht eben vieles nicht mehr, hinzu kamen Platzprobleme bei der Unterbringung der Fossilsammlung. Und nachts zwischen 23.00 und 24.00 Uhr, wenn endlich Ruhe herrscht und alle (außer mir) im Bett liegen und ich daher nicht mehr „benötigt“ werde, kann man zwar Daten sammeln, aber nicht mal eben schnell noch raus ins Gelände. So wurde aus einem „Fossiliensammler“ unter dem Zwang der Umstände ein „Datensammler“.

Es ist faszinierend, welche neuen Erkenntnisse in den letzten 20 bis 25 Jahren gewonnen wurden und wie sich der Stand des Wissens in diesem Zeitraum weiterentwickelt hat. Nur einige Beispiele:

- neue Erkenntnisse zur Entstehung der Metazoen
- das Verständnis der Ediacara-Fauna hat wesentlich zugenommen, viele bisher rätselhafte Taxa konnten in ihrer Struktur und z.T. auch systematischen Stellung aufgeklärt werden
- Chengjiang-Fauna des Unterkambriums (Atdabanian) u.a. mit den ersten Vertebraten
- wesentliche neue Erkenntnissen zu den Anfängen der Besiedlung des Festlands durch Pflanzen und Arthropoden
- Funde früher Knochenfische u.a. aus dem oberen Gedinne von China, die zu neuen Erkenntnissen zur Evolution der Knochenfische und der Differenzierung in Strahlen- und Fleischflosser führten
- neue Funde und ein wesentlich erweitertes Kenntnisspektrum aus dem Bereich der Tetrapodomorpha/Stamm-Tetrapoden sowie zur Entstehung der ersten Landtetrapoden
- Funde von Tetrapoden aus dem Unterkarbon, die „Romers Gap“ (Lücke zwischen den „Ichthyostegalia“ des Oberdevons und den Tetrapoden des oberen U-Karbons/O-Karbons) schlossen bzw. schwächten
- neue Erkenntnisse zu den ersten wirklich hohen Bäumen (*Eospermatopteris*, *Archaeopteris*) und Wäldern (Gilboa-Wald)
- umfangreiche neue Erkenntnisse zur Perm-Trias-Grenze, sowohl hinsichtlich des Ausmaßes und der taxonomischen Konsequenzen der Extinktion wie auch zu den Ursachen
- im Mesozoikum dominieren die sensationellen Funde aus den Jehol-Biota der Liaoning-Provinz, allen voran die befiederten Dinosaurier, die (gleit)flugfähigen Dromaeosauriden, die zahlreichen Funde früher Vögel, ebenso wie die Funde auf dem oberen Dogger bis unteren Malm der Daohugou-Schichten.

- das Bild von den mesozoischen Säugern, insbesondere des Jura und der Unterkreide, hat sich in den letzten 20 Jahren in geradezu revolutionärer Weise geändert. Ging man früher davon aus, dass die mesozoischen Säuger nur kleine, nachtaktive, baumlebende „Insektenfresser“ waren, die sich tagsüber vor Dinosauriern versteckten, so weisen neue Funde die mesozoischen Säuger als eine nicht nur taxonomisch, sondern auch ökologisch sehr diverse und letztendlich auch sehr erfolgreiche Gruppe aus – bis hin zu Gleitfliegern, semiaquatischen und grabenden Taxa. Auch das Größenspektrum der frühen Säuger hat sich erheblich (bis > 1 m) ausgeweitet, und man diskutiert nicht mehr nur die Frage, wie stark die Dinosaurier die Evolution der Säuger gehemmt haben, sondern umgekehrt, ob die Säugetiere möglicherweise Einfluss auf die Evolution der Dinosaurier – insbesondere der kleinen Maniraptoren – genommen haben?
 - Funde des ältesten Eutheria (Dogger?, Purbeck) sowie mehrerer Monotremata in der höheren Unterkreide
 - zahlreiche neue Erkenntnisse zur Ökologie und Physiologie der Dinosaurier
 - neue Erkenntnisse zur frühen Evolution der Blütenpflanzen (*Archaeofructus*) sowie vermeintliche Blütenpflanzen aus dem Callov Chinas (Daohugou)
 - umfangreiches neues Datenmaterial zu den Auswirkungen des Impaktes an der Kreide-Tertiär-Grenze und zur Regeneration der Floren nach dem Impaktereignis
 - neue Funde mitteleozäner Wale; ein neues Verständnis der frühen Evolution der Wale
 - wegweisende Funde 6 bis 7 Millionen Jahre alter Homininen (*Orrorin*, *Sahelanthropus*)
 - ein völlig neues Verständnis des Neandertalers, der Evolution des *Homo sapiens sapiens*. Schließlich die Entdeckung von *Homo floresiensis*. Die Vorstellungen über die Evolution des Menschen haben in den letzten Jahren viele neue Aspekte erfahren und sind aber insgesamt gesehen auch klarer geworden.
 - Paläogenetik, aDNA (ancientDNA), Denisovaner, Gene archaischer Menschen im Genom des modernen Menschen
 - Total Evidence Approach: Kombination molekular-phylogenetischer Daten mit morphologischen Daten (auch fossiler Taxa) ...
-

Dies sind nur einige wenige Beispiele aus dem breiten Spektrum faszinierender neuer Erkenntnisse, die ohne Arbeit an dieser Datei einfach an mir vorbeigegangen wären. Sie beeinflusste auch die Entwicklung meiner Fossilsammlung. Ist meine eigene Sammeltätigkeit durch die regionalen Gegebenheiten und Verfügbarkeiten beschränkt, fußt manches käuflich erworbene Stücke auf der Beschäftigung mit dieser Datei.

Neben neuen (oder neu untersuchten bzw. neu interpretierten) Fossilfunden lieferten aber auch neue Methoden in erheblichem Umfang neue paläontologisch relevante Erkenntnisse: (1) molekulare Phylogenien spielen heutzutage eine entscheidende Rolle und haben schon manches morphologisch basierte Kladogramm auf den Kopf gestellt; (2) fossile DNS, zunächst nur mitochondrial, in den letzten Jahren auch zunehmend nucleäre DNS, jedenfalls für den Zeitraum der letzten 800.000 Jahre; (3) Studien an Entwicklungsgenen.

Das Problem ist nun: all diese vielen spannenden neuen Erkenntnisse – man liest sie, man ist begeistert ... aber wenn man sich das nicht irgendwo wenigstens stichwortartig aufschreibt, nicht wenigstens abstractartig kurz fixiert, so wird es doch irgendwann vergessen oder bleibt nur schemenhaft in Erinnerung nach dem Motto: ... ich habe da irgendwann mal was gelesen? **Der Sinn dieser Datei (im Sinne des 4. Zieles) ist also im Endeffekt der Kampf gegen das Vergessen!**

Seit 1988 wurden hochgerechnet 4000 bis 6000 paläontologisch relevante Fachartikel aus den o.g. Zeitschriften (Nature; Science; Naturwissenschaften; Scientific American/Spektrum der Wissenschaften, Naturwissenschaftliche Rundschau; Bild der Wissenschaft) ausgewertet.

In den letzten Jahren kamen auch noch einige Informationen aus dem Internet hinzu. Hier wurde insbesondere die Sepkowki-Datenbank der marinen Gattungen ausgewertet, ferner eine Datenbank über die fossilen Familien der Tetrapoden der Universität Bristol und DYKES Internetführer zu Cynodontia und mesozoischen Säugern.

Hinzu kommt die (wenigstens zeitweise) Auswertung von Abstract-Datenbanken über Journale wie Palaeontology, Journal of Paleontology, Biological Letters; Palaeobiology; PNAS; Palaios. Viele der Artikel in diesen Journalen (außer PNAS) sind aber so spezialisiert, dass sie weit über die Ziele der vorliegenden Datei hinausgehen, so dass diese Journale bzw. ihre Abstracts nur in geringem Umfang Eingang in die Datei fanden. Trotz des sehr hohen Spezialisierungsgrades dieser Journale findet sich aber auch dort die eine oder andere Information von weitreichendem und allgemeinem Interesse. Dennoch wurde aufgrund in den letzten Jahren die Auswertung dieser Abstracts wieder eingestellt (lediglich PNAS wird weiter verfolgt).

Ansonsten wurden Informationen aus dem Internet nur sporadisch oder bei gezielten Fragestellungen herangezogen. Bei der unendlichen Informationsfülle im Internet und der oft unklaren Evidenz und Reliabilität der Daten ist eine umfassende Recherche zu paläontologischen Themen im Internet gar nicht mehr zu bewältigen, sofern man dies nicht auf ganz konkrete, punktuell definierte Fragestellungen beschränkt.

Als weitere wichtige Quelle sind die Berichte und Links zu wissenschaftlichen Kurz- oder Fachartikeln im Steinkern-Forum zu nennen. Hier gilt einem der Forums-Administratoren besonderen Dank, der sich um diese Berichte, Artikel und Links seit vielen Jahren kümmert.

Aktuell wurde der Umfang der Recherchen reduziert; es werden noch folgende Zeitschriften auf Volltextebene verfolgt: Nature, Science, Naturwissenschaftliche Rundschau, Spektrum der Wissenschaft, Bild der Wissenschaft, Naturwissenschaften (Sci. Nat.), auf Abstract-Ebene (optional Volltext) PNAS.

Ganz wichtig:

Folgende Einschränkungen sind bei dieser Datei zu beachten:

1. Die Auswahl der Informationen („Daten“) unterliegt einer gewissen **Selektion nach persönlichen Interessenschwerpunkten**. Dies führt dazu, dass beispielsweise Einzeller, Mikrofossilien im weitesten Sinne und vermiforme Organismen eher unterrepräsentiert sind.

Schwerpunkte bilden u.a. die präkambrische Paläontologie (Archaikum, Proterozoikum, besonders Ediacaran), kambrische Explosion, Besiedlung des Festlands durch Tiere und Pflanzen, Paläobotanik der Landpflanzen (Paläophytikum, Mesophytikum); Evolution der Wirbeltiere;

mesozoische Säugetiere und Vögel, Paläoanthropologie; Massenextinktionen; fossile DNS; lebende Fossilien; Erstauftreten rezenter Taxa unterschiedlicher taxonomischer Niveaus.

2. Es besteht **keine (bzw. sogar eine negative) Korrelation zu den für den durchschnittlichen Fossilsammler relevantesten/häufigsten oder üblicherweise interessantesten Taxa**. Muscheln und Brachiopoden (als die häufigsten Fossilien, die der „durchschnittliche“ Fossilsammler finden wird) sind eher unterrepräsentiert. Und auch Ammoniten, Crinoiden, Trilobiten und Decapoda als zwar nicht unbedingt die häufigsten, aber doch beliebtesten Fossilien kommen eher zu kurz. Diese Datensammlung ist auch ganz klar **keine Bestimmungshilfe** für Fossiliensammler.

3. Es geht in dieser „Datei“ – von einigen besonderen Ausnahmen abgesehen – **nicht um die Beschreibung der Morphologie und Physiologie von Taxa**, also beispielsweise *nicht* um die Darstellung des Körperbauplans oder der Physiologie von Trilobiten oder Ammoniten. Dafür stehen endlos viele Bücher mit hervorragenden Abbildungen zur Verfügung, in denen man sich binnen weniger Minuten diese Informationen auf sehr instruktive Weise verschaffen kann, ganz abgesehen von den neuen Möglichkeiten im Internet bis hin zur Google-Bildersuche.

In dieser „Datei“ geht es eher um Informationen, die nicht immer so schnell verfügbar sind, wie z.B. wann genau traten die Trilobiten (Ammoniten, Brachiopoden ...) erstmals auf? Welches waren die frühesten Taxa? Wer waren die unmittelbaren Vorläufer, die direkte Schwestergruppe? (ggf. mit Kladogramm der Außen- und Schwestergruppen). Wann genau (und warum) erloschen sie? Was waren die letzten Taxa? Welchen Verlauf (Kinetik) hatte das Aussterben? usw. Dies sind also ganz andere Fragestellungen als Anatomie und Physiologie. Ausnahmen bilden einige Schlüsseltaxa (z.B. die frühesten Fische, einige ausgewählte Dinosaurier, frühe Säuger und Vögel), bei denen auch auf die Morphologie näher eingegangen wird. Im paläobotanischen Anhang wird auch für die Pflanzengruppen des Paläophytikums und Mesophytikums näher auf morphologische und physiologische Aspekte eingegangen.

4. Heterogenität der Daten, sowohl was die Aktualität wie auch die Qualität betrifft:

4a) Aktualität

Die Quellen für die Datei reichen von Büchern überwiegend aus den 80er und 90er Jahren, in einigen Fällen aber bis in die 50er und 60er Jahre zurückreichend, bis hin zu den aktuellsten Zeitschriftenartikeln aus Journalen der Primärliteratur mit peer review. Neueste Informationen sind also in ein „Gerüst“ aus eher älteren Informationen der Sekundärliteratur eingestreut, die im wesentlichen den Kenntnisstand der 90er und 80er Jahre (in einigen Fällen auch noch älter) wiedergeben. Die Aktualität der Daten ist also durchaus variabel.

Ab kurz nach der Jahrtausendgrenze sind nahezu alle wesentlichen oder umfangreicher behandelten Daten mit einem kurzen Quellenhinweis versehen, aus dem sich dann auch der Stand der Daten ablesen lässt. Bei Büchern s. Literaturverzeichnis; bei Zeitschriftenartikeln ist bei „Spektrum der Wissenschaft“ und „Bild der Wissenschaft“ (BdW), oftmals auch bei der „Naturwissenschaftlichen Rundschau“ (Natw. Ru.) unmittelbar das betreffende Jahr angegeben, ansonsten lässt sich nach folgendem Schlüssel auf das Jahr schließen:

Science: Nature: Natwiss. Natw. Ru.

1988:	239-242	331-336	75	41
1989:	243-246	337-342	76	42
1990:	247-250	343-348	77	43
1991:	251-254	349-354	78	44
1992:	255-258	355-360	79	45
1993:	259-262	361-366	80	46
1994:	263-266	367-372	81	47
1995:	267-270	373-378	82	48
1996:	271-274	379-384	83	49
1997:	275-278	385-390	84	50
1998:	279-282	391-396	85	51
1999:	283-286	397-402	86	52
2000:	287-290	403-408	87	53
2001:	291-294	409-414	88	54
2002:	295-298	415-420	89	55
2003:	299-302	421-426	90	56
2004:	303-306	427-432	91	57
2005:	307-310	433-438	92	58
2006:	311-314	439-444	93	59
2007:	315-318	445-450	94	60

...

Bis Ende der 90er Jahre wurde auf Quellenhinweise weitgehend verzichtet.

Bis ca. 1998 wurde die **alte Rechtschreibung** angewandt. Auf eine Umstellung alter Informationen auf neue Rechtschreibung (auch automatisiert) wurde bewusst verzichtet. Sofern Informationen in alter Rechtschreibung abgefasst sind, kann daher verlässlich davon ausgegangen werden, dass diese Informationen auf jeden Fall aus der Zeit vor 1999 stammen.

Dieses Raster (alte/neue Rechtschreibung, ohne/mit Quellenhinweis) ermöglicht eine grobe zeitliche Zuordnung der Informationen.

4b) „Qualität“ der Daten (im Sinne der „Verlässlichkeit“ der Quellen)

Die Verlässlichkeit der Quellen der Daten ist ebenfalls als heterogen einzustufen. Am oberen Ende rangieren renommierte Journale mit Peer-Review. Die Buchquellen unterscheiden sich hinsichtlich Niveau und Aktualität, darunter auch populärwissenschaftliche.

Quellen aus dem Internet wurden außer den genannten Datenbanken (z.B. Sepkowski) und Abstractverzeichnissen renommierter Journale eher selten genutzt. Wikipedia bietet aber in letzter Zeit zumindest in der englischsprachigen Version, oft inzwischen aber auch schon in der deutschsprachigen Fassung, manche interessante paläontologische Information. Hier ist in den letzten Jahren ein erheblicher Zuwachs in Quantität und Qualität erfolgt. Man kann inzwischen fast sagen, dass diese Datensammlung nur noch ein „Impulsgeber“ oder ein „Stichwortgeber“ ist,

und wer zu einem Taxon oder einem Sachverhalt weitergehende Informationen, mehr Details, Quellen, Bilder oder auch Rekonstruktion sucht, möge bei Wikipedia weiterlesen, deutsch oder ggf. englisch.

Am unteren Ende der „Verlässlichkeit“ rangieren Informationen aus Tageszeitungen/Pressemeldungen (i.d.R. im Internet nachrecherchiert) zu aktuellen Funden oder auch Dokumentationen im Fernsehen. Diese Quellen wurden nur in extremen Ausnahmefällen genutzt und eingearbeitet. Der weitaus größte Umfang der Informationen stammt aus Buchquellen (s. Literaturverzeichnis) und ganz besonders den regelmäßig „überwachten“ Journalen (einschl. den nur im Rahmen der Abstractdatenbanken im Internet überwachten Journalen).

5. Herkunft der Informationen - Quellenhinweise

Bis in die späten 90er Jahre erfolgten Quellenhinweise nur sehr sporadisch, z.B. bei besonders strittigen Themen oder sehr sensationellen Funden. Ab den späten 90er Jahren wurden wenigstens besonders wichtige Informationen mit Quellenhinweisen versehen. Erst ab ca. 2002 setzte es sich durch, nahezu alle neuen Informationen mit Quellenhinweisen zu versehen.

Das Problem der fehlenden Quellenhinweise reduzierte sich allmählich im Laufe der Zeit, weil (a) mit den Neuzugängen der relative Anteil der mit Quellenhinweisen versehenen Informationen zunimmt, (b) durch das gelegentliche Herausnehmen älterer, überholter Informationen nicht nur der relative Anteil, sondern auch die absolute Menge an *nicht* mit Quellenhinweisen hinterlegter Information abnimmt.

Ich benutze bewusst den Terminus „Quellenhinweis“ und *nicht* „Quellenangabe“. Ziel der Quellenhinweise ist lediglich die **Rückverfolgbarkeit** auf die zugrunde liegende Quelle, also die Identifizierbarkeit der betreffenden Quelle auf möglichst unauffällige Weise. Anders als in wissenschaftlichen Arbeiten üblich soll der Textfluss nicht durch endlose Auflistungen von Autorennamen usw. unterbrochen werden; es erfolgt lediglich am Anfang oder Ende der betreffenden Information ein knapper Hinweis auf die Quelle, der gerade so umfangreich ist, dass es noch möglich ist, die Originalquelle aufzusuchen. Der Quellenhinweis erfüllt also ausschließlich das Ziel der Identifizierbarkeit der Originalquelle. Mit diesen Angaben (Name des Journals, Jahrgang bzw. Volume, erste Seite des Artikels) ist es heute in der Regel binnen kürzester Zeit möglich, die vollständigen bibliographischen Angaben (Autorennamen, Titel des Aufsatzes) zu ergoogeln, falls man sich beispielsweise den Originaltext beschaffen möchte.

(Bei einigen wenigen Abstracts aus der „Frühzeit“ der Nutzung der Abstractdatenbanken des Internet ist manchmal sogar nur Journal und Jahr angegeben, so dass die Rückverfolgung nur mit einigem Zeitaufwand, aber immerhin auch in diesen Fällen grundsätzlich möglich ist).

6. Redundanz

Manche Informationen werden an anderer Stelle der Datei wiederholt. Dies hängt mit der Zielsetzung zusammen, die Informationen „zeitraumbezogen“ zu sammeln. Es soll möglich sein, sich gezielt über einen bestimmten Zeitraum zu informieren (was war im Oberkambrium los? Was im Unterdevon?), ohne unbedingt die Zeitabschnitte davor oder danach mitlesen zu müssen (wobei ein Blick in den unmittelbar vorausgehenden Zeitabschnitt aber durchaus hilfreich sein

kann). Jeder Zeitabschnitt soll für sich stehen können. Dies bringt es mit sich, dass manche Informationen an verschiedenen Stellen wiederholt werden können.

7. Divergierende Informationen/Auffassungen wurden bewusst nebeneinander stehen gelassen, sofern sich nicht eine der divergierenden Auffassungen mit hoher Wahrscheinlichkeit (inzwischen) als unzutreffend oder überholt herausstellte. Die Abkürzung „naA“ für „**nach anderen Angaben (bzw.: nach anderen Auffassungen)**“ ist daher auch die am häufigsten benutzte und wichtigste Abkürzung!

8. Auf Abbildungen wurde verzichtet. Einscannen oder Einkopieren von Dritten erstellter Zeichnungen, Gemälde oder Fotos würde Urheberrechte verletzen. Zu vielen gängigen fossilen Taxa lassen sich inzwischen über die Google-Bildersuch-Funktion in Sekundenschnelle Bilder, sei es von Fossilien oder Rekonstruktionen, finden.

9. Tippfehler bitte ich zu entschuldigen. Bei dem Umfang der Datei und ihrer ständigen Weiterentwicklung lässt sich dies nicht immer auf Tippfehler durchlesen, und die Rechtschreibprüfung von WORD ist nicht nutzbar wegen der vielen von WORD nicht erkannten Fremdwörter. Textteile, die in alter Rechtschreibung verfasst waren, wurden bewusst so belassen, weil dadurch erkenntlich ist, dass sie aus den 90er Jahren stammen.

AUFBAU (STRUKTUR) DER DATEI

Die Datei ist im wesentlichen chronologisch aufgebaut – beginnend vom Hadean und Archaikum bis zum Pleistozän (wobei im Pleistozän auch einige „holozäne“ Themen mit abgehandelt werden). Das Holozän ist nicht separat ausgewiesen.

Die **Zeiten vor dem Phanerozoikum** sind dabei zeitlich-chronologisch nach Millionen Jahren (MA) geordnet (**Abschnitt II**).

Diesem chronologischen Teil (II) ist allerdings ein dem Hadean und Archaikum funktionell zugeordneter Abschnitt über die Entstehung des Lebens und die früheste Evolution vorangestellt (**Abschnitt I**).

Das **Phanerozoikum** ist in die gängigen Zeitabschnitte (**Systeme**: Kambrium, Ordovizium, Gotlandium ...) eingeteilt (**Abschnitt III**), wobei aus Gründen einer besseren zeitlichen Auflösung noch in Unter-, ggf. Mittel- und Oberabschnitt der betreffenden Periode unterschieden wird (z.B. Unter-, Mittel-, Oberkambrium; Unter-, Oberkreide). Diese Gliederung wird neuerdings als „**Serien**“ bezeichnet.

Das Tertiär wird in Paläozän, Eozän, Oligozän, Miozän, Pliozän eingeteilt. Perm-Trias-Grenze (PTG), Trias-Jura-Grenze (TJG) und Kreide-Tertiär-Grenze (KTG) werden separat ausgewiesen und sind auch separat ansteuerbar (s.u.).

An das Pleistozän schließt sich ein aus vielen Einzel-Clades synthetisierter Stammbaum an, der primär die Linie von den einfachsten Organismen zum heutigen Menschen verfolgt (**Abschnitt IV**). Die Einzeldaten, die die Grundlage für dieses Kladogramm bilden, sind über die Gesamtdatei verstreut. Der synthetische Charakter dieses Stammbaums ist zu betonen!

Daran schließt sich zum Schluss ein paläobotanischer „Anhang“ an (**Abschnitt V**). Ausgehend von der Erkenntnis, dass es zur Zeit keine aktuelle umfassende deutschsprachige Darstellung der Paläobotanik gibt (die Klassiker wie ZIMMERMANN oder MÄGDEFRAU sind schon viele Jahre alt), wurden hier paläobotanische Daten aus verschiedenen älteren und neueren Quellen zusammengetragen und eingehender und systematischer behandelt, als dies im chronologischen phanerozoischen Abschnitt (III) möglich war. Dabei werden die Informationen aus dem allgemeinen (chronologischen) Teil (III) wieder aufgegriffen und z.T. vertieft. Dies ist eine weitere Ursache für Redundanz.

anst-anst

Gezielte Ansteuerung von Abschnitten, Perioden (Systemen) und „Unterperioden“ (= Serien) (für Abschnitte II und III)

Die einzelnen Perioden (Systeme: Kambrium, Ordovizium ...) bzw. Unterperioden (Serien: Unterkambrium, Mittelkambrium, ...) der Chronologie lassen sich mittels eines neunstelligen Codes über die Suchfunktion (Bearbeiten --- Suchen) direkt ansteuern (**in der Regel reichen aber die ersten 6 Stellen des Codes schon aus**).

Der Code für die einzelnen Perioden im Teil II und III ist so gestaltet, dass er die ersten vier Buchstaben der Periode umfasst, dann folgt ein Bindestrich, dann werden die ersten vier Buchstaben wiederholt. Normalerweise reicht es aber, den ersten Buchstaben zu wiederholen (d.h. insgesamt 6-stelliger Code)

Dies sei hier am Beispiel des Holozäns (das in der Datei *nicht* separat ausgewiesen ist und daher hier als Beispiel genutzt werden kann) demonstriert:

Der Code wäre: *holo-holo*

wobei die Eingabe:

holo-h* oder *holo-ho

aber ausreicht.

Entsprechend lauten die Kürzel beispielsweise für das Kambrium: kamb-...., für das Ordovizium ordo-.... usw.

Außerdem ist die direkte Ansteuerung der **Unterperioden** möglich. Dabei wird dem Code der Periode (System) jeweils „u“, „m“ oder „o“ vorangestellt, dafür wird der vierte Buchstabe der jeweiligen Periode weggelassen, so dass wiederum nur vier Buchstaben vor dem Bindestrich stehen, z.B. für den Jura:

ujur-... = unterer Jura	anstelle von ... ist hier „u“ einzusetzen
mjur-... = mittlerer Jura	anstelle von ... ist hier „m“ einzusetzen
ojur- ... = oberer Jura	anstelle von ... ist hier „o“ einzusetzen

Die **Perm-Trias-Grenze** wird mit dem Code

ptgr-....,

die **Große Modernisierende Transformation (GMT)** mit dem Code

gmtr-....,

die **Kreide-Tertiär-Grenze** mit dem Code

ktgr-....

angesteuert.

(Auch die Trias-Jura-Grenze und die Paläozän-Eozän-Grenze sind mit tjgr-.... und pegr-.... direkt ansteuerbar)

Die einzelnen **Abschnitte des Tertiärs** werden mit

palä-...., eozä-...., olig-...., mioz-...., plio-....

angesteuert.

Für die Zeiträume *vor* dem Phanerozoikum (Abschnitt II) werden folgende Kürzel benutzt:

Archaikum: arch-.... (Beginn des chronologischen Teils)

Unterproterozoikum: upro-....

Mittelproterozoikum: mpro-....

Oberproterozoikum: opro-....

darunter: **Ediacaran: edia-....**

Das **Übersichts-Kladogramm** (vom LUCA – last unknown common ancestor – bis zum Menschen; **Abschnitt IV**) wird mit

klad-....

angesteuert.

Der paläobotanische Anhang (**Abschnitt V**) wird mit

bota-....

angesteuert, die einzelnen Kapitel im Abschnitt V mit den Kürzeln

moos-.... (Moose)

psil-.... („Psilophyten“)

lyco-.... (Lycopsiden)

equi-.... (Equisetophyten)

fili-.... (Filicales i.e.S.)

prog-.... (Progymnospermen)

gymn-.... (Gymnospermen)

darunter :

gink-... (Ginkgophyten)

cord-... (Cordaiten)

koni-... (Koniferen)

pter-.... („Pteridospermae“)

benn-.... (Bennettiteen)

nils-.... (Nilssoniales)

cyca-.... (Cycadales)

gnet-.... (Gnetales)

angi-.... (Angiospermen)

zusa-.... (Zusammenstellung wichtiger fossiler Floren mit Schwerpunkt Deutschland/Mitteleuropa)

Aufbau der Datei innerhalb der (Unter-)Perioden im Phanerozoikum

Innerhalb der einzelnen Zeiteinheiten (Perioden, „Unterperioden“, z.B. Unterkambrium, Mitteljura, Oberkreide) werden die verschiedenen Pflanzen- und Tiergruppen stets in einer einheitlichen Reihenfolge abgehandelt, wobei nach der oben beschriebenen Methode einige Markierungen gesetzt sind, über die bestimmte Gruppen direkt angesteuert oder über die Perioden hinweg verfolgt werden können (Abweichungen hiervon bestehen im Pleistozän). Das nachfolgende Schema gilt nur fürs Phanerozoikum:

(Allgemeine Informationen, z.B. zum Klima)

(Mikroorganismen: Archaea, Bakterien usw.)

Pflanzen:

(Algen)

Landpflanzen (Markierung: land-....)

(Moose)

Psilophyten (s.l.)

Lycophyten (Bärlappe usw.)

Equisetophyten (Schachtelhalme usw.)

Filicophyten/Filicales (Farne usw.)

Progymnospermen (Prospermatophyten)

Gymnospermen

Angiospermen

Pilze (Markierung: pilz-....)

Tiere (Markierung: tier-....)

(Protozoa)

Schwämme

Coelenterata

“Vermes” (vermiforme Gruppen unterschiedlicher taxonomischer
Zugehörigkeit)

Brachiopoden

Mollusken (Markierung: moll-....)

Arthropoden (Markierung: arth-....)

Echinodermata (Markierung: echi-....)

Hemichordata

Chordata

Cephalochordata, Tunicata

Fische (Markierung: fisc-....)

Amphibien einschl. Stamtetrapoden (Markierung: amph-....)

Reptilien einschl. Reptilomorpha (Markierung: rept-....)

darunter: **Dinosaurier (Markierung: dino-...)**

darunter: **Sauropodomorpha (Markierung: saur-...)**

Theropoda (Markierung: ther-...)

Ornithischia (Markierung: orni-...)

Synapsida (im Sinne von: Pelycosauria, Therapsida) (Markierung: syna-....)

Vögel (Markierung: vöge-....)

Säugetiere einschl. Mammaliaformes (Markierung: säug-....)

Mammaliaformes

Monotremata

basale Kronengruppensäuger

Metatheria

Eutheria (die Gliederung der Daten für die Eutheria wird im Paläozän erläutert)

Markierungen innerhalb der Placentalia:

Landraubtiere: carn-...

Primaten: prim-...

darunter: Hominidae i.e.S/Homininae: homi-...*

Rüsseltiere: rüss-...

Wale: wal-...

* auch wichtige Taxa in der Evolution des Menschen (nach Abzweigung der Schimpansen) können direkt angesteuert werden:

Sahelanthropus = sahe-...

Orrorin = orro-...

Australopithecus = aust-...

A. afarensis = aafa-... Abk: AAFAR

A. garhi = agar-...

A. sediba = ased-... Abk.: ASED

Ardipithecus = ardi-... Abk.: ARAM für *Ardipithecus ramidus*

H. habilis = hhab-... Abk.: HH

H. rudolfensis = hrud-... Abk.: HRU

H. erectus = here-... Abk.: HE

H. antecessor = hant-... Abk.: HANT

H. heidelbergensis = hhei-... Abk.: HHEI

H. neandertalensis = hnea-... Abk.: HN

Denisovaner = hden-... Abk.: HD

H. floresiensis = hflo-... Abk.: HF

H. sapiens = hsap-... Abk.: HS

Aussterben von Eiszeittieren: ause-...

Durch sukzessive Anwendung der Such-Codes ist ein rasches, gezieltes Ansteuern der Informationen möglich, normalerweise in nur zwei Schritten:

Beispiele:

Die Vögel der Unterkreide steuert man an durch:

1. ukre-.... 2. vöge-....

Die Brachiopoden der Unterkreide steuert man an durch:

1. ukre-.... 2. moll-....

(Warum Mollusken? Mollusken stellen die den Brachiopoden nächstliegende Markierung; wenn man die Mollusken gefunden hat, stehen die Brachiopoden direkt darüber)

Die Rüsseltiere des Miozäns steuert man an durch:

1. mioz-... 2. rüss-....

Hinter dem jeweiligen Such-Code steht dann jeweils noch die vierstellige Abkürzung für die Periode, in der man sich gerade befindet, z.B. „dino-... ujur“, d.h. Dinosaurier des Unterjura, damit man beim Durchklicken mit dem Such-Code für Tier- bzw. Pflanzengruppen den Bezug zur jeweiligen Zeitphase behält.

Zeitangaben:

Zeitangaben in den Kapitelüberschriften nach der ICS-Tabelle von 2012. Zeitangaben im laufenden Text wurden aus der jeweiligen Literaturquelle übernommen und sind nicht (!) auf die ICS-Tabelle kalibriert. Manchmal – aber nicht immer – sind diese möglicherweise inkongruenten Zeitangaben mit Sternchen (*) gekennzeichnet.

abkü-abkü

Wichtige Abkürzungen:

O- Ober-
M- Mittel-
U- Unter-

naA. **nach anderen Angaben / nach anderen Auffassungen**

DD Differentialdiagnose

div. divergierend

rez. rezent

organ. organisch...

Konz. Konzentration

syn. synonym

MrA Milliarden Jahren

MA Millionen Jahren

TA Tausend Jahren

J Jahre
 BP (Jahre) vor heute (before present) = v.h. (vor heute)
 (Achtung: nicht auf rohe RC-Daten bezogen, sondern tatsächliche
 Kalenderjahre vor heute; Radiokarbon-Jahre werden als RCJ dargestellt
 Beispiel. 30000 BP bedeutet also vor 30000 Kalenderjahren und nicht (!)
 vor 30000 Jahren Kalenderjahren
 RCJ, RC-J Radiokarbon-Jahre (unkalibriert, sofern nicht anders angegeben)
 v.h. vor heute (im Sinne von BP, wie es hier verwendet wird)

µm Mikrometer

PCG oder
 PC-C-G Präkambrium-Kambium-Grenze
 PTG Perm-Trias-Grenze
 TJG Trias-Jura-Grenze
 KTG Kreide-Tertiär-Grenze
 PEG Paläozän-Eozän-Grenze
 LGM letzter Höhepunkt der Eiszeit (last glacial maximum)

EU Europa
 NA Nordamerika
 SA Südamerika
 AS Asien
 AU Australien

G Gattung
 F, Fam. Familie
 OF, Ofam. Oberfamilie
 UF, Ufam. Unterfamilie
 ÜF Überfamilie
 UO Unterordnung
 O Ordnung
 ÜO Überordnung
 Kl., KL Klasse
 Ukl., UKL Unterklasse
 ST Stamm
 LUCA last unknown common ancestor

Nat. Nature
 Sci. Science
 Natw. Ru. Naturwissenschaftliche Rundschau (auch Natwiss. Ru., Natw. R.)
 Natwiss. Naturwissenschaften
 BdW Bild der Wissenschaften
 Spektr. Wiss. Spektrum der Wissenschaften
 Biol. Lett. Biology Letters
 PNAS Proceedings of the National Academy of Science
 Pal., Palaeont. Palaeontology
 J. Pal.,
 J. Paleont. Journal of Paleontology

BRI	http://palaeo.gly.bris.ac.uk/tetrapods/tetrapods.html (Stand 8.1.2007) (zeitliche Verbreitung fossiler Tetrapodenfamilien)
Sepk.	Sepkowski Online Results: http://strata.ummp.lsa.umich.edu/jack/
Dykes	Dykes Internet-Guide (Cynodontia, mesozoische Säugetiere): http://home.arcor.de/ktdytes/meseucaz.htm
TOLWP	Tree of life web project
GFMB	Goldfuß-Museum Bonn, Ausstellung "Pflanzen erobern das Land" (17.7.2008 bis 4.1.2009)

Kladogramme sind stark vereinfacht dargestellt, die Länge der Linien bleibt unberücksichtigt.

```

--- aaa
--- bbb
--- (ccc + ddd)
--- eee + [fff + (ggg + hhh)]
--- iii + jjj

```

Nicht gegeneinander aufgelöste Taxa werden mit „I---“ gekennzeichnet.

ENDE VORWORT, ENDE VORBEMERKUNGEN

ents-ents

ABSCHNITT I: ENTSTEHUNG DES LEBENS

Entstehung des (höheren) Lebens auf der Erde: 7 Grundvoraussetzungen

Es gibt 7 Faktoren, deren Zusammentreffen letztendlich die Entstehung von Leben, auch höherem Leben, auf der Erde ermöglichte (GEO 10/06 S. 62):

1. Abstand Erde – Sonne: die Umlaufbahn der Erde liegt genau im richtigen Abstand zur Sonne, dass sich flüssiges Wasser auf der Erde bilden konnte. Wäre der Abstand der Erde zur Sonne geringer, würde das Wasser verdampfen; wäre der Abstand zur Sonne größer, wäre die Erde permanent vereist.

2. Größe der Erde: wäre die Erde wesentlich größer (z.B. 10 x mehr Masse), hätte sie höchstwahrscheinlich keine feste Erdkruste. Wäre die Masse wesentlich kleiner, wäre die Anziehungskraft der Erde zu schwach; es könnte sich keine Atmosphäre bilden, die Gase würden ins Weltall entweichen.

3. Rolle des Mondes: mit seiner Masse bremst der Mond die Rotationsgeschwindigkeit der Erde. Ursache sind Ebbe und Flut (die Flut bremst die Erde ab). Ohne Mond würde ein Tag nur 8 Stunden dauern; es würden ständig starke Stürme herrschen, die mit ihrer Erosionskraft die Erde eingeebnet hätten. Ebbe und Flut würden rascher aufeinander folgen, die Meeresströmungen und Brandung wären viel extremer. Andererseits bewirken die Gezeiten auch, dass sich der Mond langsam immer weiter von der Erde entfernt.

Möglicherweise war die Bremsung der Erdumdrehung und die damit verbundene Abschwächung von Ebbe und Flut ein Faktor, der die Entstehung des Lebens förderte, indem er die Ozeane und Flachmeereszonen beruhigte.

Daneben stabilisiert der Mond die Erdachse. Ohne den Mond würde die Erde stark trudeln; in Abständen von jeweils nur wenigen Millionen Jahren würden Pol und Äquator plötzlich die Plätze tauschen, was mit plötzlichen, dramatischen Klimaveränderungen verbunden wäre, an die sich höheres Leben so schnell kaum anpassen könnte.

4. Rolle des Jupiter: mit seiner großen Masse und Position recht weit außen im Sonnensystem zieht Jupiter Kometen und Asteroiden an und schützt auf diese Weise das Innere des Sonnensystems, so auch die Erde, vor Kometen- und Asteroideneinschlägen.

5. Rolle des Vulkanismus: kurz nach Bildung der Erde herrschte ein intensiver Vulkanismus. Aus dem geschmolzenen Gestein entwichen Gase, darunter vor allem Wasserdampf, Kohlendioxid, Stickstoff. So konnte sich eine erste dünne Atmosphäre bilden. Als ca. 200 MA später die Erdoberfläche soweit abgekühlt war, dass der Wasserdampf zu Wasser kondensierte, führten dauerhafte, starke Regen (kondensierter Wasserdampf) zur Entstehung von Seen, Meeren, Ozeanen. Die Entstehung von Leben ist an feuchtes Milieu gebunden.

6. Magnetfeld der Erde: Ströme geschmolzenen Eisens im Erdinnern verschaffen der Erde ein Magnetfeld. Dieses schützt die Erde vor geladenen Teilchen, die die Sonne aussendet, und lenkt diese Teilchen um die Erde herum ab.

7. Plattentektonik: die erkaltete Erdkruste ist in einzelne Platten zerbrochen, die sich kontinuierlich verschieben und dadurch das Gesicht der Erde verändern; sie lösen Vulkanismus aus, schaffen Gebirge, Kontinente und Meere. Ohne Plattentektonik wäre die Erdoberfläche durch Erosion im Laufe der Zeit völlig eingeebnet und komplett mit Wasser bedeckt; es gäbe kein Land und kein Landleben. Im Meer wäre zwar Leben möglich, aber die regional und im Zeitverlauf einheitlichen Lebensbedingungen hätten keine Impulse für Anpassungen und Evolution geliefert. Viele Rahmenbedingungen, die Evolution fördern (z.B. Isolation), würden dann fehlen. Leben könnte zwar ohne Plattentektonik entstehen, höheres Leben wäre aber kaum denkbar.

Nach einer Hypothese war die Plattentektonik auch an der Entstehung der Schneeball-Erde beteiligt. Unklar ist, ob Asteroideneinschläge ca. 0,5 MrA nach Entstehung der Erde die Erdkruste zerbrachen und die Plattentektonik auslösten, oder ob es externer Ursachen gar nicht bedurft hat, sondern Abkühlen und Zersplittern der Erdkruste oder der Aufstieg von Gesteinsschmelzen aus dem Erdinnern hierfür ausreichten (Spektr. Wiss. 4/19: 44).

Eine weitere wichtige Rolle spielt der natürliche Treibhauseffekt, ohne den die rezente Durchschnittstemperatur nicht 15 Grad, sondern – 18 Grad betragen würde, wobei der **globale Silikat-Karbonat-Kreislauf** als natürlicher Thermostat wirkt: bei steigenden Temperaturen wird über einen geobiochemischen Rückkoppelungseffekt der Atmosphäre Kohlendioxid entzogen (Speicherung von Kohlendioxid als schwache Lösung in Form von Kohlensäure in den Ozeanen, als eisartige Clathrathydrate in den Polregionen, als Karbonatmineralien, Kohle, Erdöl, Erdgas im Gestein), die Erde kühlt wieder ab. Bei einer kühleren Atmosphäre wird dagegen der CO₂-Entzug reduziert, CO₂ steigt an; als Treibhausgas sorgt es dann dafür, dass weniger Sonnenwärme ins All reflektiert wird, die Temperatur steigt wieder an.

Der globale Karbonat-Silikat-Kreislauf funktioniert seit mindestens 4,3 MrA und erlaubte in diesem Zeitraum beständig die Existenz flüssigen Wassers, obwohl die Sonnenstrahlung seither um ca. 30 % zunahm (um 1 % je 110 MA). Ab einem bestimmten Ausmaß der Erhitzung der Erde durch die zunehmende Sonnenstrahlung kann dieser Mechanismus aber nicht mehr funktionieren; in 800 bis 900 MA wird die für höhere Organismen kritische durchschnittliche Temperatur von 30 Grad überschritten (Details s. am Ende des Kapitels „Pleistozän“) (BdW 11/07, 52).

Der Kollision der Erde mit einem etwa gleich großen Planetesimal (Theia), die nach der sog. Kollisionstheorie auch zur Entstehung des Mondes führte, wird neuerdings eine wegweisende Rolle bei der Entstehung des Lebens zugemessen. Die Aufprallgeschwindigkeit betrug über 30000 km/h. Das einschlagende Objekt wurde komplett vernichtet, **und auch die Erde ist der kompletten Zerstörung nur sehr knapp entgangen**. Infolge der Kollision drehte sich die Erde sehr schnell (ein Tag dauerte nur 6 Stunden), die Erdachse kippte um 23 Grad. Die Erdoberfläche wurde aufgeschmolzen, eine Welle aus Lava verbreitete sich über die Erde, bremste aber durch Reibung auch die Drehung der Erde ab.

Um die Erde herum bildete sich infolge der Kollision ein Ring aus heißem Staub und Gestein, der sich zu einer Kugel zusammenballte und innerhalb von weniger als 100 Jahren einen Proto-Mond bildete, der dann innerhalb einiger tausend Jahre weitere Trümmer einfiel und schon nach 10000 Jahren fast die heutige Größe erreicht hatte. Daher hat das Mondgestein auch eine sehr ähnliche Zusammensetzung wie die äußere Schicht der Erdkruste.

Die Nähe des Mondes (am Anfang nur 24000 km entfernt, er dominierte den Himmel über der Erde) führte infolge der starken Gravitation in Kombination mit der schnellen Erdrotation zu extremen Stürmen von geschätzt 800 km/h, die wiederum extreme Gezeiten (Fluten hoch wie Berge!) zur Folge hatten, die die Küsten regelmäßig verwüsteten und das dortige Gestein aufarbeiteten. Dadurch wurden für die (spätere) Entstehung des Lebens wichtige Mineral- und Nährstoffe in den Ozean geschwemmt, so dass sich allmählich die „Ursuppe“ mit diesen Stoffen anreichern konnte, die später lebenswichtig wurden.

Wenn die Flut aber auf die Küste traf, bremste sie die Erde (Gezeitenbremse) infolge der Reibung: die Tage wurden länger, die Stürme wurden allmählich schwächer, die Gezeiten ebenso.

Außerdem schleuderte die Drehung der Erde den Mond allmählich weiter weg: die Gezeiten beschleunigen den Mond und schieben ihn nach außen. So wurden die – in den stürmischen Zeiten mit Nährstoffen angereicherten, aber zunächst wegen ihrer Unruhe noch lebensfeindlichen – Meere allmählich ruhiger. Sowohl die Gezeitenbremse wie die zunehmende Entfernung des Mondes (dadurch Abnahme des Tidenhubs) trugen zu der Beruhigung bei. Dies war – nachdem das Leben erst einmal entstanden war – dann eine notwendige Voraussetzung für das Gedeihen mikrobieller Matten, die ihrerseits dann die Orte der weiteren Evolution (z.B. der Photosynthese) darstellten. Auch heutzutage verlangsamt sich die Drehung der Erde noch weiter (vor 400 MA betrug ein Jahr noch 410 Tage, der Tag dauerte nur 21 Stunden [Untersuchungen der täglichen Wachstumslinien an devonischen Korallen]). Die Entfernung des Mondes von der Erde nimmt jedes Jahr um 4 cm zu (n-tv Doku: Planet Erde).

(Anmerkung: Die Gezeitenbremse durch Ebbe und Flut dürfte nicht so schnell eingesetzt haben, da es nach der Kollision zunächst kein Wasser auf der Erde gegeben haben dürfte. Bis sich Ozeane durch den Wassereintrag von Eismeteoriten usw. gebildet hatten, dürfte noch eine lange Zeit vergangen sein).

Die Beruhigung der Meere durch Gezeitenbremse und zunehmende Entfernung des Mondes stellt also offenbar neben dem Rückgang des vorübergehend sehr starken Meteoritenbombardements einen weiteren essentiellen Faktor dafür dar, dass sich das Leben dauerhaft etablieren konnte.

Gesamtzahl aller fossil bekannten Arten (Archaikum bis Pleistozän): ca. 500.000; man schätzt, dass dies nur 0,1 % aller Arten sind, die jemals lebten; diese Schätzungen sind aber sehr ungenau, weil sie stark von der Anzahl der rezenten Insektenarten (die unbekannt ist) beeinflusst werden.

Die Wahrscheinlichkeit, dass ein einzelnes Wirbeltierindividuum fossil erhalten bleibt, wird auf höchstens 1 : 1.000.000 (oder weniger) geschätzt (DAWKINS S. 67).

Im Verlauf der letzten 3,5 MrA lebten geschätzt 4 Milliarden Arten von Organismen auf der Erde, von denen etwa 99 % ausgestorben sind (Nat. 471, 51).

Hochgerechnete Anzahl rezenter Eukaryontenarten (Sci. 333, 1083):

8,7 Millionen

davon:

7,8 Millionen Tierarten

1,0 Millionen Pflanzen, Pilze und andere Eukaryonten

Von den geschätzt 7,8 Millionen rezenten Tierarten sind erst etwas mehr als 950.000 beschrieben; knapp 90 % aller eukaryonten Taxa müssten also noch beschrieben werden.

Bisher aufgestellte/beschriebene Tiertaxa (sensu Kingdom Animalia):

Stämme: 32

Klassen: 90
Ordnungen: 493
Familien: 5404
Gattungen: 94240
Arten: 953434

In den o.g. Schätzungen sind Pilze und andere Eukaryonten möglicherweise sogar unterschätzt, so dass die Gesamtanzahl noch höher ausfallen könnte (Sci. 333, 1083).

ca. 4300 – 3800 MA: Präbiotische Evolution

Datierung: unsicher; es steht lediglich fest, daß die präbiotische Evolution wahrsch. vor mehr als 3,8 MrA, spätestens aber vor mehr als 3,5 MrA abgeschlossen war, da zu diesem Zeitpunkt bereits erste anoxygen-photosynthesefähige Mikroorganismen existierten.

1. Uratmosphäre: dünn, nur H₂ und Helium, verflüchtigte sich im Weltraum
2. Uratmosphäre: aus Magmagasen: H₂, Methan, Ammoniak, Wasserdampf, kein freier O
3. Uratmosphäre (ab ca. 3,7 MrA): vorwiegend Kohlendioxid (um 90 %) und N (um 6 %)

Inzwischen geht man davon aus, dass die Uratmosphäre nicht so stark reduzierend war wie zur Zeit der Millerschen Ursuppen-Experimente (1953) angenommen; man geht heute von einem geringeren Wasserstoffgehalt (stark reduzierend) aus; stattdessen soll die Uratmosphäre überwiegend aus Kohlendioxid, Wasser und Stickstoff bestanden haben /BdS 8/19: 22).

Vor etwa 4 MrA erster Regen, der jedoch verdampfte, weil die Erdoberfläche noch > 100 Grad warm war; erst als die Temperaturen 100 Grad unterschritten, konnten sich Seen, Flüsse und schließlich Ozeane bilden. Im Dauerregen lösten sich auch viele Gase der Uratmosphäre, die Wasserdampfwolken verschwanden, die bisher durch Wolken verdunkelte Atmosphäre wurde lichtdurchlässiger, der Himmel wurde blau; erst damit begann der helle irdische Tag; die Dauernacht war beendet.

Zustand der Ozeane: für das Archaikum sind grundsätzlich sauerstoffarme (anaerobe) und sulfatarme Bedingungen anzunehmen, im Proterozoikum (2,5 MrA – 543 MA) waren vermutlich die Tiefenwässer generell anaerob (abgesehen vom Ediacaran, s. dort) und sulfidisch, die Oberflächengewässer dagegen sauerstoffhaltig und sulfatreich. Insgesamt gilt: hohe Pyritwerte (und andere Sulfide) sprechen für anaerobe, niedrige Pyritwerte für aerobe Bedingungen; Eisenoxide sprechen dagegen für sauerstoffreiche Entstehungsbedingungen. Nach dem Präkambrium waren die Ozeane gut mit Sauerstoff und Sulfaten ausgestattet (Natw.R. 1/2004, S. 27). Heute stellt Sulfat das zweithäufigste Anion im Ozean (nach Chlorid), im späten Archaikum lag die Sulfatkonzentration aber erst bei unter 1 %, vielleicht sogar unter 0,01 %, des modernen Wertes (Sci. 346: 703).

Theorien der präbiotischen Evolution:

Kriterien für Leben: Stoffwechsel (Aufnahme von Stoffen aus der Umwelt; Energiegewinnung aus Nährstoffen; Abgabe von Abfallstoffen) und Fortpflanzung (Spektr. Wiss. 4/08, 44).

I. Herkunft der organischen Moleküle

Grundlagen: Zwischen der Verfestigung der Erdkruste und den ersten Hinweisen auf (zunächst nur anoxygene) Photosynthese (3,77 – 3,87 MA) vergingen weniger als $\frac{1}{2}$ MrA; älteste nachweisbare Gesteine ab 4,4 MrA (ein Zirkon-Kristall).

Gesicherter Lebensnachweis: 3,56 MrA; Warawoona-Gruppe, Australien; Zellwandbildung, Mobilität, Phototaxis, Mattenbildung

Indirekter Lebensnachweis: 3,77 MrA (Isua-Serie) und 3,87 MrA (Akilia-Gestein),

beides NW-Grönland: die Relation der C-Isotope weist auf eine bereits weite

Verbreitung photosyntheseaktiven Lebens hin; 3,7 MA alte Stromatolithen (Isua)

Wenn man weiterhin berücksichtigt, dass vor den anoxygen-photosyntheseaktiven Lebewesen bereits primitivere (nicht-photoautotrophe) Anaerobier existiert haben mußten (s.u.: Primat der Anaerobier), da viele komplizierte Synthesewege in den Anfangsstadien anaerob verlaufen, verbleibt ein deutlich geringerer Zeitraum als $\frac{1}{2}$ MrA für die Entstehung des Lebens; ein Zeitraum von 0,2 bis 0,4 MrA erscheint aber vielen Forschern zu kurz für die Bildung komplexer Lebewesen, so dass eine kosmogene Beteiligung plausibel wird. Allerdings dürfte das Meteoritenbombardement die Erde nach den ersten Versuchen der Lebensentstehung immer wieder sterilisiert haben: nach verschiedenen Schätzungen dürfte sich daher dauerhaftes Leben erst vor 4,0 bis 3,8 MrA entwickelt haben, was den Zeitraum für die Lebensentstehung noch weiter beschränkt. Erst vor 3,5 MrA reduzierte sich der Meteoriteneinschlag auf das heutige Niveau.

Drei Quellen für organische Substanzen sind denkbar:

1a) Extraterrestrischer Eintrag (Meteoriten, kosmischer Staub):

5 % aller Meteoriten sind kohlige Chondriten, in denen sogar Aminosäuren, Alkohole, fettähnliche Verbindungen nachweisbar sind. Aus Substanzen des Murchison-Meteoriten, der 1969 in Australien niedergegangen war, ließen sich im Labor kapselförmige Bläschen mit zellähnlichem Aussehen herstellen. So könnten die ersten Membranen entstanden sein, die Protoorganismen umschlossen haben; in den Bläschen könnten Aminosäuren, Nucleotide und andere organische Verbindungen zueinander in Interaktion getreten sein. Einige der isolierten organischen Strukturen aus dem Murchison-Meteoriten (die mit meteoritischem Eisenerz überkrustet waren und daher keine irdischen Verunreinigungen darstellen können) haben kein Äquivalent in der heutigen und fossilen Lebewelt, andere erinnern an kugelige und fädige Bakterien, die man im Archaikum findet. Offenbar enthalten Meteorite nicht nur primäre organische Verbindungen, sondern auch zellulär strukturierte organische Körperchen.

Ähnliche organ. Substanzen wie aus dem Murchison-Meteoriten wurden auch in 26 km Höhe bei einem unbemannten Ballonflug aufgesammelt.

Im Jahre 2004 wurden mit einem neuen Analyseverfahren aus einer Probe des Murchison-Meteoriten sogar molekulare Bausteine des vermutlich ersten genetischen Materials, der PNA, nachgewiesen; es handelt sich dabei um eine zweite Klasse von Aminosäuren (sog. Diaminosäuren). Die PNA gilt als (möglicher) Vorläufer des Erbmaterials.

Letztendlich kann nicht einmal ausgeschlossen werden, daß primitive Lebewesen in Kometen existieren und überdauern können, da die kohlige Matrix der Kometen in ihrer Zusammensetzung einem organischen Ton entspricht, flüssiges Wasser ist zumindest zeitweise darin enthalten (Fließstrukturen usw.); auch Gips, Karbonate und Magnetit in bestimmten Ausfällungsformen sprechen für die Anwesenheit von Wasser.

Prinzipiell ist aber die Frage offen, ob sich die organischen Substanzen der Meteoriten auf biologische oder nicht-biologische Weise gebildet haben. Die Substanzen, die in kohligem Chondriten gefunden werden, wären auf der Erde eindeutig biologischer Genese, das muß aber nicht für die Meteoriten zutreffen. Damit bleibt offen, ob nicht-biologisch gebildete organische Bausteine auf die Erde gekommen sind, oder bereits Lebensstufen im Sinne der Panspermie-Hypothese.

Kleinere, cm-große Meteoritenbruchstücke heizen sich beim Passieren der Erdatmosphäre nur oberflächlich auf, bleiben aber innen relativ kühl; noch kleinere Stücke verdampfen dagegen vollständig, während feiner Kometenstaub sanft auf der Erde „landet“.

Eine entscheidende Rolle bei der Entstehung dieser organischen Verbindungen aus dem Weltall soll dem kosmischen Eis zukommen. Während „normales“ Eis die Moleküle in so strengen Gittern bindet, dass zwischen den Wassermolekülen kein Raum für andere Moleküle verbleibt, entsteht bei sehr niedrigen Temperaturen sog. amorphes Eis, in dem die Moleküle nicht in so strenger Ordnung angeordnet sind (deshalb auch keine Kristallbildung), und das deshalb auch in sirupartiger Weise fließfähig ist, selbst knapp über dem absoluten Nullpunkt, wenn es mit UV bestrahlt wird. Insbesondere bei Bestrahlung (z.B. UV) können sich die Moleküle umlagern; die dadurch entstehenden räumlichen Strukturen lassen auch Platz für andere Moleküle; bis ca. 10 % des Volumens der interstellaren Eiskörnchen bestehen aus einfachen Molekülen wie CO₂, CO, Methanol und Ammoniak; inzwischen sind über 100 verschiedene organische Verbindungen nachgewiesen. Die unregelmäßig angeordneten Wassermoleküle im amorphen Eis ermöglichen den eingeschlossenen Fremdatomen oder Molekülen eine gewisse Beweglichkeit, so dass sich C, O und N begegnen und zu Verbindungen zusammenschließen können. Speziell unter energiereicher Bestrahlung (Lichtquanten, energiereiche Teilchen) bilden CO und Ammoniak freie Radikale, die dann im Eis herumwandern, bis sie mit anderen reaktiven Teilchen zu komplexeren Verbindungen reagieren, und so können sich in dem amorphen Eis einfache organische Verbindungen bilden. Anders als im normalen Eis kann das kosmische Eis daher Fremdstoffe lösen und als Reaktionspartner zusammenbringen. Vor 4,5 MrA könnte sich ein Teil des in unserem Sonnensystem enthaltenen kosmischen Eises mit etwas Staub zu Kometen zusammengeballt haben, die dann mit der jungen Erde kollidierten und ihre organischen Verbindungen dort hinterließen. Auch heute liegt noch der größte Teil des Wassereises in Kometen in amorpher Form vor; wird das Eis aber stark erwärmt (z.B. beim Eintritt von Kometen in die Erdatmosphäre), kristallisiert es in die uns bekannte Form aus; es verbleibt dann kein Platz mehr für die Fremdmoleküle, so dass diese ausgestoßen werden (zwischen 200 und 150 Kelvin können die kristalline und die amorphe Form koexistieren, ab 200 Kelvin = -73 Grad C wandeln sich sowohl visköses wie kubisch-kristallines Eis in die uns alltägliche hexagonal-kristalline Form um, wobei beim Rekristallisationsvorgang alle Fremdstoffe ausgetrieben werden). Offenbar war also Wasser nicht erst im Stadium der Ursuppe, sondern schon bei der Entstehung der organischen Verbindungen im Weltraum beteiligt, in dem das amorphe Eis mit bis 10 % Fremdmolekülanteil jenes „Reaktionsgefäß“ bildete, in dem die energiereichen Strahlungen dann auch bei sehr niedrigen Temperaturen Reaktionen auslösten, die zur massenhaften Bildung verschiedenster organischer Substanzen führten (Spektr. d. Wiss. 10/2001, 28).

Ein Problem bei der Hypothese, dass organische Substanzen mit Kometeneis auf die Erde gekommen sein könnten, besteht darin, dass die extreme Hitze, die mit einem solchen Impakt verbunden wäre, alle möglicherweise im Kometeneis vorhandenen organischen Stoffe zerstört hätte. Wenn allerdings ein Komet die Erde nur streift bzw. in einem sehr flachen Winkel einschlägt, entstehen im Eis wesentlich geringere Temperaturen, organische Moleküle könnten überleben. Im Labor ließ sich zeigen, dass sich unter Bedingungen einer plötzlichen starken Kompression (Schock-Kompression wie beim Kometeneinschlag) aus Kometeneisbestandteilen wie Wasser, Methanol, Ammoniak, CO und CO₂ viele verschiedene organische Verbindungen bilden; bei Druckentlastung zerfallen diese dann in kleinere Moleküle, darunter Vorformen von Glycin, der einfachsten Aminosäure (Nat. 467, 281).

Neuere Untersuchungen ergaben, dass speziell die C-reichen Meteoriten der Renazzo-Familie (zu den kohligen Chondriten gehörig) mit kleinen organischen, wasserlöslichen Molekülen angereichert sind, darunter die Aminosäuren Glycin und Alanin. Der Meteorit CR 2 GRA 95229 (Grave Nunataks) aus dieser Gruppe setzte bei hydrothermischer Behandlung große Mengen Ammoniak frei. Die Meteoriten von diesem Typ müssen daher unter kosmochemischen Bedingungen entstanden sein, bei denen Ammoniak weit verbreitet war. Derartige Meteoriten könnten die präbiotische molekulare Evolution wegweisend gefördert haben (PNAS 108, 4303).

In der Koma des Kometen Tschurjumov-Gerassimenko wurden die Aminosäure Glycin sowie die Verbindungen Methyl- und Ethylamin, Blausäure, Schwefelwasserstoff und Phosphor nachgewiesen. Glycin kann sich als einzige Aminosäure in Abwesenheit flüssigen Wassers bilden (daher fanden sich in der Kometen-Koma keine anderen Aminosäuren) (Spektr. Wiss. 7/2016: 6).

Aus einem anderen kohligen Chondriten (Sutter's Mill Meteorit, April 2012, Kalifornien) entgasten nach hydrothormaler Behandlung von Teilen des Meteoriten sauerstoffhaltige aromatische Verbindungen und komplexe Alkane mit mehreren Ether- und Estergruppen, die man bisher nie in Meteoriten gefunden hatte. Simuliert man durch Hitzebehandlung die hydrothermalen Bedingungen auf der frühen Erde, lässt sich somit viel mehr organisches Material aus Meteoriten gewinnen als bisher gedacht. Die molekulare Evolution auf der frühen Erde könnte daher sowohl von direkt aus den Meteoriten lösbaren organischen Molekülen profitiert haben (die also von dem Meteoriten „fertig“ mitgebracht wurden), als auch – zeitlich verzögert – von organischen Molekülen, die sich unter den damaligen Bedingungen auf der Erde (z.B. unter Hitzeeinwirkungen) erst im Laufe der Zeit aus den unlöslichen organischen Bestandteilen in den C-haltigen Meteoriten bildeten und dann freigesetzt wurden. Dies erhöht die potenzielle Rolle organischen Materials aus Meteoriten bei der präbiotischen Evolution (PNAS 110, 15614).

Als Problem galt auch, wie der lebenswichtige Phosphor auf die Erde kam, wobei chemisch aktiver Phosphor (wie Phosphormonoxid) benötigt wird. Astronomen beobachteten, dass bei der Entstehung von Sternen phosphorhaltige Moleküle wie Phosphormonoxid gebildet werden (elementarer Phosphor in Mineralien ist für das Leben nutzlos). In jungen Sternen bildet sich Phosphormonoxid durch Stoßwellen und UV-Strahlung. Das Monoxid findet sich zunächst in kleinen Körnchen, die um den jungen Stern herumfliegen. Sie verklumpen erst und schließen sich dann zu Kometen zusammen. Auch der 2014 von Sonde Rosetta untersuchte Komet Tschurjumow-Gerassimenko enthielt Phosphormonoxid. Dies spricht dafür, dass Kometen neben anderen wichtigen organischen Verbindungen auch Phosphormonoxid auf die Erde brachten (Pressemitteilung 2020).

Meteoriten (Natw. Ru. 8/2003, 462):

Kleinere Meteoriten verglühen vollständig (Sternschnuppen: meist 1 – 10 mm groß, 0,001 – 2 g schwer). Jährlich rieseln bis zu 200.000 t Mikrometeoriten (Meteoroiden) aus dem Weltraum auf der Erde, darunter 19000 Meteoriten von jeweils über 100 g pro Jahr, aber nur 22000 Meteoriten wurden bisher gefunden und katalogisiert (der größte wiegt 54,4 t), die meisten in der Antarktis.

93 % der Meteoriten im Weltall sind Steinmeteoriten, 5 % Eisenmeteoriten; auf der Erde werden wegen ihres unauffälligen Aussehens die Steinmeteoriten aber relativ seltener entdeckt, so dass bei den gefundenen Meteoriten der Anteil der Steinmeteoriten nur 66 % beträgt (Eisenmeteoriten 27 %); dazu kommt noch die rare Mischform der Stein-Eisen-Meteoriten (2 % im All, 8 % der Funde auf der Erde).

Folgen und Häufigkeit großer Meteoriteneinschläge (heutzutage einschl. erwarteter Todesopfer):

Einschlagtyp:

Zerbrechen in der Hochatmosphäre: Durchmesser < 50 m, Häufigkeit 1 / a; Todesopfer: 0

Wie beim Tunguska-Ereignis: 50 – 300 m Durchmesser; 1 / 250 Jahre; geschätzte
Todesopfer: 5000

Große lokale bis globale Katastrophe: 300 m bis 5 km Durchmesser; 1 / 30.000 bis 6.000.000 Jahre;
Todesopfer: 300.000 – 1.500.000

Wie an der KTG: Durchmesser > 10 km; 1 / 100 MA Jahre; Todesopfer: (fast) alle Menschen

Häufigkeit kleiner Meteoriten/Asteroiden (Rhein-Zeitung, 20.11.2010):

1 – 3 m Durchmesser: 1 / a (zerplatzen in der Atmosphäre)

10 m Durchmesser: 0,1 / a (zerplatzen in der Atmosphäre)

Mit größeren Asteroiden etwa in der Größenordnung desjenigen aus dem Jahr 1908 in Sibirien (40 m Durchmesser) ist mit etwa 0,002 / a (1 je 500 Jahre) zu rechnen. Er fällte ca. 80 Millionen Bäume und verbrannte eine Fläche von der Größe Londons.

Allerdings können je nach Einfallswinkel auch kleinere Meteoriten (mit 1 m Durchmesser) auf die Erde durchdringen, ohne in der Atmosphäre zu zerbrechen, und einen Krater schlagen.

Weltweit sind inzwischen 182 Krater bekannt (Europa: 39).

Größte Krater:

Vredefort (Südafrika): 300 km Durchmesser; 2023 MA alt

Sudbury (Kanada): 250 km Durchmesser, 1850 MA alt

Chicxulub (Mexiko): 180 km Durchmesser, 65 MA alt

Woodleigh (Australien): 120 km Durchmesser; 35 MA alt

Manicougan (Kanada): 100 km Durchmesser; 214 MA alt

Popigai (Russland): 100 km Durchmesser; 35 MA alt

(Unklar ist noch immer die Bedeutung der 500 km großen Schwerefeld-Anomalie im Wikes Land der östlichen Antarktis, die hypothetisch mit einem Einschlag vor 260 MA korreliert wurde)

Jüngste Krater:

Carancas (Peru): 14 m Durchmesser, entstanden 2007; Meteoritenmasse: 15 kg*

Sterlitamak (Russland): 10 m Durchmesser, entstanden 1990; 325 kg (Eisenmeteorit)*

Sikhote-Alin (Russland): 27 m Durchmesser; 1947, 23000 kg

Wabar (Saudi-Arabien): mehrere Krater bis 116 x 64 m; ca. 300 Jahre; > 2500 kg

Haviland (Kansas): 15 m Durchmesser; weniger als 1000 Jahre; über 7000 kg

Campo del Ciela (Argentinien): mehrere Krater bis 115 m; jünger als 4000 Jahre

* die einzigen Krater, für deren Entstehung es Augenzeugen gibt

(BdW 3/2012, 52)

Mit Stand von 2018 sind auf der Erde ca. 190 Impaktstrukturen bekannt; mit einer Ausnahme allesamt < 2 MrA alt (Sci. 363: 224).

1b) interplanetarer Staub (reich an organischen Molekülen!)

Kosmischer Staub, wie er z.B. bei der Zertrümmerung von Kometen entsteht, landet – auch heute noch – sanft und unbeschädigt auf der Erde und enthält nachweislich C-Verbindungen. Im Spektrum einer interstellaren Molekülwolke außerhalb des Sonnensystems wurden anno 1994 Aminosäuren, darunter Glycin entdeckt. Wenn Staubteilchen von Wassereis ummantelt werden, bilden sich unter UV-Strahlung komplexe biochemische Verbindungen.

Organische Moleküle aus dem Weltraum (vorwiegend Kometenstaub) können die Erdoberfläche nur dann unbeschadet erreichen, wenn sie mit winzigsten Partikeln vergesellschaftet sind, die weich auf der Erde landen; extrem kleine Partikel unterliegen der UV-Photolyse, größere Partikel werden durch Reibungswärme zerstört; es gibt also ein gewisses „Fenster“ im Spektrum der Partikelgröße, das die unbeschadete Passage organischer Substanzen auf die Erde zulässt. Geht man von dem heutigen Einfall organischen Kohlenstoffs aus dem Weltraum auf die Erde aus, so würden in 100 MA lediglich 0,006 g/qcm organ. C landen, d.h. 60 g pro qm (in 1 MA 0,6 g /qm); geht man aber (allerdings unter Annahme einiger Schätzungen) von den Einfallsraten vor 4 MrA aus, so könnten ca. 20 g/qcm organ. C innerhalb weniger hundert MA eingetragen worden sein.

Die Schwere der Meteoriten-Bombardements einerseits, das dennoch frühe Auftreten der Mikroben andererseits spricht zugunsten einer „Besiedlung“ aus dem Weltraum, wobei besonders der Mars als Kandidat infrage kommt, da dieser damals dem Leben zuträglichere Bedingungen bot als die Erde, da er wegen seiner geringeren Anziehungskraft weniger stark von Meteoriten getroffen wurde. Berechnungen ergaben, dass Felsstücke, die durch Impakte aus dem Mars gerissen wurden, schnell genug die Erde erreichen konnten, dass „Marsmikroben“ überleben konnten. Wegen der – wenn überhaupt – nur geringen Wasserbedeckung des Mars wäre der Dampf eines großen Impaktes schon in einer Dekade kondensiert, so dass Lebewesen unter der Marsoberfläche eine Überlebenschance hatten. Auch das Marsinnere war kühler, so dass die Mikroben eher ins Innere penetrieren konnten. Möglicherweise war der Mars aber auch zu salzig, als dass sich Leben auf ihm bilden konnte.

2) Synthese organischer Substanzen aufgrund der Energie, die durch Impakte freigesetzt wird (z.B. innerhalb der Atmosphäre aus Bestandteilen der Atmosphäre).

3) Synthese organischer Substanzen durch impaktunabhängige Energiequellen (z.B. UV, elektische Entladungen).

Das Impaktbombardement kann also in zweifacher Weise zur Lebensentstehung beigetragen haben; einerseits, indem es organische Substanzen eintrug, zweitens, indem erhebliche Energien zur Synthese organischer Substanzen freigesetzt wurden. Extraterrestrische Quellen sind dabei Kometen, C-reiche Asteroiden und interplanetarer Staub.

Die Kometen selbst sind 4,6 MrA alt und haben sich aus einer Gas- und Urwolke gebildet; ein Teil der meteoritischen Substanz scheint aber noch älter und interstellaren Ursprungs zu sein (Anwesenheit exotischer Isotope, die sich in unserem Sonnensystem nicht gebildet haben können). Wären die in Meteoriten entdeckten „organischen“ Strukturen

in irdischen Sedimenten gefunden worden, würde man diese als „Organismen“ deuten. Kosmisches „Leben“ ist also älter als die Erde selbst.

Der relative Anteil der 3 (4) Quellen an der Entstehung bzw. Verfügbarkeit organischer Substanzen hängt entscheidend von der Zusammensetzung der Atmosphäre ab: bei einer reduzierenden Atmosphäre wäre der Gehalt des Ozeans an organ. Substanzen vor 4 MrA drei Zehnerpotenzen höher als bei einer oxidierenden Atmosphäre (0,001 g organ. Substanzen pro g Wasser bei red. Atmosphäre, 0,000001 g bei oxid. Status). Eine oxidierende Atmosphäre bestand aber gewiss nicht.

Bei reduzierender Atmosphäre dürfte die Genese der organ. Substanzen entweder durch atmosphärische Schocks (Impakte) oder aber durch UV-Licht dominiert haben; letzteres würde aber voraussetzen, daß ein Absorber für langwelliges Licht (z.B. H₂S) in ausreichendem Maße in der Atmosphäre vorhanden war.

War die Atmosphäre dagegen von ihrem Redox-Status her neutral, dürften atmosphärische Schocks (Impakte) keine große Rolle gespielt haben; in diesem Fall dürften UV-bedingte Synthese organ. Moleküle sowie kosmischer Staub im Vordergrund gestanden haben; je stärker die oxidierende Wirkung der Atmosphäre, desto größer wird der Anteil des kosmischen Staubes an der Akkumulation organ. Substanzen.

Fallunterscheidung:

Reduzierende Atmosphäre, Absorption langwelligen UV-Lichts in der Atmosphäre, z.B. durch H₂S:

Fall (a):

- 0,9 % Blitze
- 9 % Impaktfolgen
- 90 % UV-Licht
- <0,1 % kosmischer Staub

Reduzierende Atmosphäre, keine Absorption langwelligen UV-Lichtes:

- 78 % Impaktfolgen (atmosphärische Schocks)
- 10 % Blitze
- 10 % UV-Licht
- 1 % Sonnenwinde
- 0,5 % kosmischer Staub

Neutrale Atmosphäre: Gesamtproduktion nur 0,1 % der Menge von Fall (a)

- 75 % UV-Licht
- 15 % kosmischer Staub
- 7 % Blitze
- (Impakte unter 0,0001 %)

Für die Beteiligung von kosmischen Molekülen spricht der Umstand, dass Phosphor eine Schlüsselrolle in biologischen Molekülen (RNA, DNS, ATP) spielt, aber P auf der frühen Erde nicht in einer Weise verfügbar war, wie es für die Partizipation an der präbiotischen Entwicklung erforderlich gewesen wäre: Kalziumphosphat ist unlöslich, die löslicheren Polyphosphate wurden dagegen nur in ganz minimalen Konzentrationen in Vulkanen gefunden; ein Eintrag von Polyphosphaten aus dem Kosmos ist daher durchaus plausibel. Tatsächlich wurden im Murchison-Meteoriten (Australien 1969) wasserlösliche P-C-Verbindungen gefunden. Derartige Verbindungen können durch Bestrahlung eines Gemisches aus Phosphorsäure und Formaldehyd (auch in vitro) erzeugt werden und auf dieselbe Weise auf dem Himmelskörper entstanden sein, von dem der Meteorit stammt. Auf der Erde könnte dann UV-Licht diese P-C-Verbindungen in

verschiedene Derivate verwandelt haben, die dann für die präbiotische Evolution verfügbar waren, z.B. Vorläufer der RNA.

Weiterhin wurde im Murchison-Meteoriten beobachtet, dass die L-Form der Aminosäuren etwa 10 % häufiger ist also die entsprechende D-Form, allerdings nur bei biologisch irrelevanten Aminosäuren.

Allerdings lässt sich das Phosphor-Rätsel auch anders lösen. Das P-Problem besteht darin, dass präbiotische Synthesen recht hohe Phosphat-Konzentrationen benötigen, damit Phosphat in wässriger Lösung überhaupt in Biomoleküle eingebaut werden kann (Nukleotide, Zellmembranen aus Phospholipiden, Moleküle für den Energietransfer), während natürliche Gewässer phosphat-arm sind, da Phosphat mit Calcium zu schwer löslichen Apatit-Kristallen reagiert und ausgefällt wird. Versuche zeigten allerdings, dass in karbonat-reichen Seen hohe Phosphat-Konzentrationen im Wasser erreicht werden können, wenn Ca in (anderen) Karbonatmineralien gebunden wird: Wenn es keinen Wasserzufluss gibt, andererseits aber Wasser verdunstet und Ca durch die Bildung von Karbonatmineralien entzogen wird, kann sich Phosphat im Wasser anreichern.

Phosphat-reiche Seen könnten sich auf der präbiotischen Erde unter relativ CO₂-reicher Atmosphäre (dadurch Verwitterung von Phosphat-Mineralien durch Karbonsäuren) auch angesichts noch fehlender mikrobieller Phosphat-Entnahme leicht gebildet haben. Phosphat-reiche Seen könnten daher die Entstehung von Leben ermöglicht haben, und CO₂ dürfte durch seine Pufferfunktion dabei für günstige pH-Werte zwischen 6,5 und 9 gesorgt haben (PNAS 117: 883).

Kenntnisstand im Jahr 1999 zur kosmogenen Beteiligung an der Entstehung des Lebens (nach: Spektr. der Wissenschaft, 10/1999):

Kosmische Eisklumpen in Form von Kometen (schmutzige Schneebälle aus Wassereis und gefrorenen Gasen, aber auch organischen Molekülen) sollen einige hundert MA lang nach der Entstehung der Erde in großen Mengen auf die Erde gestürzt sein und dort eine CO₂-reiche Atmosphäre und lebensfreundliche Ozeane geschaffen haben. Sie führten neben großen Mengen Wasser auch zahlreiche organische Moleküle mit, darunter solche, die sich zu halbdurchlässigen Hohlkörpern aggregierten. Andere organische Moleküle schwächten die UV-Strahlung der Sonne ab und ermöglichten somit komplexere biochemische Reaktionen.

Vermutlich stammt zumindest ein erheblicher Teil des Wassers der Erde nachträglich aus dem Weltall: als sich nämlich bei der Bildung der Erde der Planet unter dem Druck seiner eigenen Schwerkraft verdichtete, muss er sich vorübergehend auf Rotglut erhitzt haben, so dass alles vorbestehende Wasser verdampfte.

Wegen des Meteoritenbombardements sind komplexe organische Vorgänge und eine dauerhafte Entstehung des Lebens vor mehr als 4,0 MrA ausgeschlossen (aber kontra: s. Kapitel III), andererseits gibt es Indizien aus C-Isotop-Studie für erstes Leben vor knapp 3,9 MrA. Demnach hätte sich das Leben innerhalb von nur 100 MA entwickeln müssen; die Kürze dieses Zeitraums spricht für eine *Unterstützung* der Urzeugung durch organische Moleküle aus dem Weltall (dagegen ist die Panspermie-Hypothese, die von „fertigen“ Lebewesen aus dem Weltall ausgeht, unrealistisch, allein schon deshalb, weil kein Lebewesen angesichts des Vakuums, der extremen Kälte und tödlichen Strahlung eine jahrtausendlange Reise durch den interplanetaren Raum überstanden hätte; kontra: s.u.).

Zugunsten der grundsätzlichen Möglichkeit eines Panspermieszenarios sprachen zunächst Untersuchungen an dem Meteoriten ALH 84001, der vor ca. 15 MA durch einen großen Impakt aus der Marsoberfläche herausgerissen wurde und nach 15 MA im Weltall vor ca. 11000 J in der Antarktis landete. Da eine Erhitzung auf 40 Grad bestimmte magnetische Eigenschaften ändert, was für Material aus dem Inneren des Meteoriten nicht beobachtet wurde, hat das Innere dieses Gesteinsbrocken schon seit *vor* seiner Ablösung vom Mars keine Temperaturen > 40 Grad mehr erfahren, also auch keine thermische Sterilisation. Jährlich landet etwa 1 t Marsgesteinsmaterial auf der Erde, meistens nach mehreren MA im Weltall, aber 1 von 10.000.000 Gesteinsbrocken dürfte nach statistischen Berechnungen die Reise in weniger als einem Jahr schaffen. Pro 1 MA werden etwa 10 Gesteinsstücke über 100 g innerhalb von 2 – 3 J. vom Mars zur Erde befördert. Bakteriensporen sowie Mikroorganismen innerhalb von Gesteinen können im Weltraum mehr als 5 Jahre überleben. Sollte es also Leben auf dem Mars gegeben haben, könnte dieses tatsächlich auf die Erde gelangt sein (Sci 290, 793). Alle Argumente für biogene Reste im ALH-84001 Meteoriten (organisches Material, Karbonate, Magnetitkörnchen, bakterienartige Mikrofossilien) wurden aber inzwischen widerlegt; zuletzt wurde eine biogene Beteiligung an der Entstehung der Magnetitkörnchen ausgeschlossen. Es ist nun (2002) definitiv klar, dass der Meteorit nicht als Beweis für fossiles Leben auf dem Mars herangezogen werden kann (Sci. 296, 1384).

Leben auf dem Mars? (Spektr. Wiss. 7/07, 32).

Die Frage nach fossilem oder gar rezentem Leben auf dem Mars ist mit der Neubewertung des ALH-84001-Meteoriten nicht beantwortet und erhielt neuen Auftrieb, als im Jahr 2003 Methan auf dem Mars entdeckt wurde, wenn auch in deutlich geringerer Konzentration als auf der Erde (Einzelmessungen bis 250 ppbv; als durchschnittlicher Konsenswert gilt ein Wert von ca. 10 ppbv, das ist ein 40-Millionstel der Anzahl der Moleküle pro Luftvolumen im Vergleich zur Erde!). Die Methankonzentrationen sind regional und auch zeitlich unterschiedlich und offenbar dort am höchsten, wo sich unterirdisches Wassereis befindet.

Während auf der Erde 90 - 95 % des Methans biogener Natur ist (Vulkane: < 0,2 %, wobei das durch vulkanische Prozesse ausgestoßene Methan einst ebenfalls von Mikroorganismen produziert worden war), kommen auf dem Mars sowohl biologische wie hydrogeologische Prozesse (Serpentinisierung: ein Reaktion von Mineralien und Wasser, wie sie auf der Erde in der Tiefsee z.B. an Schwarzen Rauchern stattfindet; es wird dabei Wasserstoff freigesetzt, der mit C, CO oder CO₂ zu Methan reagiert) infrage. Die Serpentinisierung kann auch bei niedrigen Temperaturen (30 bis 90 Grad) ablaufen, also auch im vermuteten Grundwasser des Mars. Allerdings würde die Serpentinisierung große Wasservorräte in den Gesteinen des Mars voraussetzen. Auf jeden Fall muss die Methanfreisetzung auf dem Mars noch aktiv im Gange sein, da Methan vom Sonnenlicht zerstört wird und daher allmählich aus der Atmosphäre verschwinden würde (auf der Erde ca. 10 Jahre, auf dem Mars ca. 600 Jahre). Hieraus lässt sich eine Methanproduktion von > 100 t p.a. auf dem Mars berechnen (um den globalen Mittelwert von 10 ppbv aufrechtzuerhalten).

Vulkanische Prozesse sind ebenso wie Kometeneinträge aber auszuschließen (seit mehreren hundert MA kein aktiver Vulkanismus auf dem Mars; Atmosphäre frei von Schwefelverbindungen, die einen starken Indikator für vulkanische Aktivität darstellen). Methan aus Kometeneinschlägen hätte sich binnen weniger Monate gleichmäßig verteilt und kann nicht die regionalen Konzentrationsunterschiede erklären. Damit blieben eigentlich nur biologische Prozesse oder die o.g. Serpentinisierung als Erklärung für das Methan der Marsatmosphäre übrig; zwischen diesen beiden Prozessen könnten lediglich Isotopenuntersuchungen (C-12/C-13-Relation) unterscheiden, die frühestens im Jahr 2010 durchgeführt werden können. Irdische Organismen enthalten 92- bis 97-mal so viel C-12 wie C-13 (C-12 wird von Organismen bevorzugt, weil es eine niedrigere Bindungsenergie aufweist), anorganische Materie weist ein konstantes Verhältnis von 89,4 auf.

Auch bei biologischer Genese des Methan dürften die Mikroorganismen aber nur unter der Marsoberfläche leben; die Marsoberfläche dürfte steril sein. Die starken Windhosen und Stürme führen zu einem Herumwirbeln von Staubteilchen, wodurch elektrische Felder entstehen, die die Bildung von H₂O₂ ermöglichen, das die Oberfläche sterilisieren würde (und als Oxidationsmittel auch den Methanabbau beschleunigen würde). Die Nährstoffe für methanproduzierende Mikroorganismen wären auf dem Mars reichlich vorhanden: Wasserstoff, CO, CO₂ existieren sowohl im Gestein wie in der Atmosphäre.

Gegen ein (früheres) Leben auf dem Mars soll allerdings der hohe Salzgehalt sprechen, der nach ersten Untersuchungen einer auf dem Mars gelandeten Sonde dort angetroffen wird (Pressemitteilung Mai 2008). Außerdem konnte inzwischen gezeigt werden, dass das Methan auf dem Mars abiogen entsteht – durch UV-Strahlung, die die Reste zahlreicher kleiner Mikrometeoriten und interplanetaren Staubs zersetzt.

Damit stellt das Methan in der Marsatmosphäre keinen Indikator für Leben auf dem Mars mehr dar!

Auch das Ausmaß der früheren Wasserbedeckung des Mars wird neuerdings sehr kritisch gesehen. Zwar ist anerkannt, dass es auf dem frühen Mars in größerem Umfang Oberflächenwasser gab, aber wohl nur (mehrfach) für kurze Zeit. Es konnten sogar Rippelmarken nachgewiesen werden. Spektraluntersuchungen konnten an vielen Stellen des Mars Ton nachweisen, wobei es aber nicht klar ist, ob dieser an der Oberfläche oder unter der Marsoberfläche entstanden ist. Auch in seiner Frühzeit soll der Mars überwiegend kalt und trocken gewesen sein; Asteroideneinschläge könnten aufgrund der damit verbundenen Hitze kurzfristig zur Verdampfung von Wasser und Eis geführt haben, das sich unter der Marsoberfläche und an den Polkappen befand. Ein daraus resultierendes Treibhausklima könnte einige Jahrhunderte angehalten haben, in dieser Zeit für bis zu 18 m Regenmenge geführt haben (und 50 m der Marsoberfläche erodiert haben). Danach wurde es wieder kühl und trocken. Die nachweisbaren Talnetze führten nur einige hundert oder höchstens einige tausend Jahre Wasser, d.h. im Sinne punktueller Ereignisse, verteilt über die lange Geschichte des Mars (Sci. 321, 484). Im Jahr 2015 wurde dann jedoch von konkreten Hinweisen auf Oberflächenwasser berichtet, das an einem Hang in geringen Mengen zu bestimmten Jahreszeiten herunterläuft und wegen des hohen Salzgehaltes selbst bei Temperaturen von – 20 Grad C nicht gefriert.

Im Jahr 2018 wurde von organischen (thiophenischen, aromatischen und aliphatischen) Verbindungen aus oberflächlichen Bohrproben des Mars (Alter der Schichten: ca. 3 MrA) (Curiosity Rover) berichtet, deren Existenz man aber erwartet hatte, weil sie sich auch abiotisch (durch UV-Licht oder radioaktive Bestrahlung) im Weltall oder auf der Marsoberfläche bilden oder mit interplanetarem Staub, Meteoriten usw. auf den Mars gelangen können. Man kalkuliert, dass jährlich 100 bis 300 t derartiger Verbindungen jährlich auf die Marsoberfläche treffen. Wichtiger ist die Erkenntnis, dass der Gale Krater, aus dem diese Proben gewonnen wurden, vor 3,5 MrA für Mikroorganismen bewohnbar gewesen wäre, und zwar nicht nur durch chemolithoautotrophe Organismen, sondern dank der C-Verbindungen (selbst wenn diese abiotischer Genese entstammen) auch durch Heterotrophe, die die organischen Verbindungen zur Energiegewinnung und einen C-basierter Metabolismus hätten nutzen können. Vor 3,5 MrA herrschten im Gale Krater ähnliche Bedingungen wie auf der frühen Erde.

Die Methankonzentration, die sich in der Marsatmosphäre findet, unterliegt jahreszeitlichen Schwankungen. Die Herkunft des Methans ist unklar, ihm müssen aber keine biotischen Prozesse zugrunde liegen (auch geologische Prozesse können Methan bilden) (Sci. 360: 1068 + 1096).

„Hitliste“ der Kandidaten für mögliches Leben im Sonnensystem (BdW 5/09, 50):

1. Jupitermond Europa: wahrscheinlich mächtiger globaler Ozean unter der dicken Eiskruste; der Ozean hat wohl eine Tiefe von 100 km; mehr Wasser als auf der gesamten Erde. Dicke der Eiskruste: geschätzt 10 – 15 km, evtl. 100 km. Infolge von Gezeitenwirkungen könnte der Ozean wärmer sein als bisher angenommen.
2. Mars: früher viel Wasser (kontra: s.o.), heute zu Eis gefroren; Flüsse und Seen vor 4 – 3,5 MrA, in bestimmten Gegenden aber auch in jüngerer Zeit (ca. 2 MrA). Noch vor 2 MrA könnte der Mars lebensfreundliche Phasen geboten haben. Nach experimentellen Befunden schirmt bereits eine dünne Staubschicht den Marsboden gegen die tödliche Strahlung (z.B. Protonen) ab (auf der Erde hält das Magnetfeld diese Strahlung ab, auf dem Mars erreicht die Strahlung dagegen den Boden).
3. Saturnmond Encelardus: wohl flüssiges Salzwasser unter der Südpolarregion
4. Saturnmond Titan: könnte ebenfalls ein Tiefenmeer aus Wasser und ggf. Ammoniak enthalten; organische Moleküle in Gashülle und am Boden
5. Jupitermond Ganymed: Magnetfeld deutet ähnlich wie bei Europa auf salzhaltige Flüssigkeiten unter der Kruste hin
6. Jupitermond Kallisto: ähnlich Ganymed
7. Jupiter: Spekulationen über Leben in der Gashülle
8. Venus: kühlere Zone in der oberen Atmosphäre möglicherweise habitabel

Im Schweif und der Koma der in den letzten Jahren untersuchten Kometen Halley, Hyakutake und Hale-Bopp wurden C-reiche Verbindungen, u.a. Methan und Ethan, nachgewiesen. Neben den Kometen spielt aber auch der interstellare Staub eine erhebliche Rolle als Ressource für organische Substanzen; er entsteht aus Kometen, wenn diese im inneren Sonnensystem intensiver Strahlung ausgesetzt sind und ein Teil des Wassereises und der darin gefrorenen Gase verdampft; dabei werden Teilchen fortgerissen, die zum interplanetaren Staub beitragen. Letzterer besteht zu durchschnittlich 10 %, in Einzelfällen bis zu 50 % aus organischen C-Verbindungen; täglich gelangen auf diese Weise 30 Tonnen organischer C-Verbindungen mit dem kosmischen Staub auf die Erde (naA 40.000 Tonnen Kometen-, Planetoiden- und Staubmaterial p.a. insgesamt).

Meteoriten bestehen dagegen überwiegend aus Stein und Metall, enthalten aber auch Nucleobasen, Ketone, Chinone, Carbonsäuren, Amine und Amide. Bisher wurden 70 verschiedene Aminosäuren in Meteoriten gefunden, darunter 8 der 20 essentiellen (naA: alle 20 essentiellen). Analysen der Aminosäuren aus 2 Meteoriten zeigten sogar ein leichtes Übergewicht der L-Variante (in Lebewesen kommt fast ausschl. die L-Variante vor). Am häufigsten sind in Meteoriten aber die cyclischen aromatischen C-Verbindungen anzutreffen.

Der Grund für die Asymmetrie der Biomoleküle soll dabei in den Meteoriten gelegt worden sein; dort waren sie einer asymmetrischen, sehr energiereichen UV-Strahlung ausgesetzt; die Strahlung bestimmter weißer Zwerge besteht bis zu 50 % aus asymmetrischem, zirkular polarisiertem UV-Licht; je nachdem, ob dieses Licht nun rechts oder links zirkular polarisiert ist, werden in Experimenten mehr rechts- bzw. linksdrehende Aminosäuren zerstört (rechts polarisiertes Licht zerstört etwas mehr von der Linksform und umgekehrt) (Bild der Wiss. 12/05).

Dies gilt auch für Zuckermoleküle. Die meisten biologisch relevanten Zuckermoleküle stellen D-Enantiomere dar; Nucleinsäuren nutzen nur D-Zucker. C-reiche Meteoriten konservieren die ältesten, ca. 4,5 MrA alten chemischen und physikalischen Prozesse im Sonnensystem. Untersuchungen zahlreicher Meteoriten zeigten, dass bei den dort angetroffenen Zuckern (Zuckersäuren) die D-Enantiomere stark überwiegen, während andere Verbindungen (wie Zuckeralkohole) racemisch sind. Abiotische Laborexperimente liefern stets racemische Zuckermischungen. Der Eintrag solcher Moleküle durch Meteoriten auf die frühe Erde dürfte die Enantiomer-Zusammensetzung der biologisch relevanten Polymere wegweisend beeinflusst haben (PNAS 113: E3322).

Die C-Verbindungen der Kometen stammen wahrscheinlich – ebenso wie das Wasser der Kometen – aus interstellaren Wolken (die Wassermoleküle wurden bei der Bildung der Kometen und danach niemals auf mehr als -238 Grad C erwärmt). Bis zu 20 % des interstellaren C stecken allein in den polycyclischen aromatischen C-Verbindungen. Absorptionsspektrometrische Untersuchungen ergaben, dass interstellare Dunkelwolken Körnchen mit Kernen aus Silikat oder C enthalten, die von einer dicken Eisschicht umgeben sind, die ihrerseits bis zu 10 % CO, CO₂, Methan, Methanol und Ammoniak enthält. Simulationsexperimente der interstellaren Dunkelwolken im Labor (ultrakaltes Höchstvakuum, in das verschiedene Gase und Wasser eingeschossen werden) ergaben, dass ultraviolettes Licht auch bei extrem niedrigen Temperaturen und Drücken wie im All die Moleküle aufspalten und neue Verbindungen zusammenfügen kann, wodurch verschiedene organische C-Verbindungen entstehen. Wenn diese interstellaren Moleküle im Weltall in den Eiskörnchen eingeschlossen bleiben, können sich durch wiederholtes UV-bedingtes Aufbrechen und Neuknüpfen von Bindungen immer komplexere Moleküle bilden (was nicht der Fall wäre, wenn sich die Molekülbruchstücke nach dem Aufbrechen frei bewegen könnten). Überall im Weltall, wo es Eiskörnchen gibt, finden sich daher auch komplexe organische Verbindungen, besonders in der Nähe junger Sterne wegen der dort besonders intensiven UV-Strahlung.

In den Simulationsexperimenten erhielt man auch komplexe Verbindungen, wie man sie aus Meteoriten (z.B. Murchison) kennt: die amphiphilen Moleküle lagern sich in wässriger Lösung spontan zu durchlässigen Hohlkugeln (Micellen) mit einer Doppelmembran zusammen: die hydrophilen Molekülköpfe zeigen nach außen, die hydrophoben nach innen. Da die Kugeln fluoreszieren, müssen noch andere, komplexere Moleküle darin eingeschlossen sein. Beim Murchison-Meteoriten erhielt man solche Micellen, nachdem man die in dem Meteoriten enthaltenen organischen Verbindungen mit Wasser versetzt hatte. Voraussetzung sind amphiphile Moleküle mit mindestens 12 C-Atomen.

Wenn man Wasser zusammen mit polyzyklischen C-Verbindungen, die in interstellaren Wolken weit verbreitet sind, in das experimentelle ultrakalte Höchstvakuum einspritzte, bildeten sich neben Äther, Alkohol usw. auch Chinone. Letztere sind in Lebewesen ubiquitär und können ungepaarte Elektronen aufnehmen und stabilisieren, weshalb sie für die verschiedenen Energietransportvorgänge in der Zelle wichtig sind. So spielen sie auch eine grundlegende Rolle in der Photosynthese, absorbieren aber auch UV-Licht (wichtig bei fehlender Ozonschicht!). Die extraterrestrischen Chinone könnten den frühen Lebewesen somit einerseits als UV-Schild gedient haben und andererseits geholfen haben, Sonnenlicht für eine primitive Vorform der Photosynthese einzufangen.

Neuerdings konnten auch zuckerartige Moleküle in Meteoriten (z.B. Murchison) nachgewiesen werden. Zucker sind für das Leben von großer Bedeutung: C-Skelett für die Bildung vieler anderer Moleküle, Energiequelle, Nahrungs-/Energiereserve in Form von Polysacchariden. Die zuckerartigen Moleküle in den Meteoriten dürften im Weltall unter Bestrahlung eisiger Mischungen aus Wasser, Stickstoffverbindungen und CO, die die Oberflächen feiner Staubpartikel ummantelten, entstanden sein. Der extraterrestrische Ursprung der in den Meteoriten gefundenen zuckerartigen Moleküle wird durch verschiedene Befunde (Isomere, Isotope) bestätigt (Nat. 414, 857).

Unklar ist aber noch, welche Rolle organische Verbindungen aus dem Weltraum bei der Entstehung irdischen Lebens gespielt haben: (a) als bloße Rohstoffe für die Bildung komplexerer Verbindungen erst auf der Erde, entweder in der Ursuppe oder an heißen Quellen, (b) als schon komplexere Moleküle, die in den schützenden Micellen dann die ersten Proteine und Nucleinsäuren bildeten, oder aber hat sogar (c) ein zufälliges vom Himmel gefallenes Molekül eine einfache Schlüsselreaktion für das frühe Leben angestoßen oder beschleunigt, die zu einem Evolutionsvorteil führte?

KISSEL und KRUEGER (Spektr. der Wiss. 5/2000) präferieren dabei die Möglichkeit b): Die kosmischen Staubteile sind nach Analysen z.B. des Halley-Staubes Agglomerate aus interstellarem Staub, chemisch veränderten gefrorenen Gasen (die über Jahrmilliarden starker kosmischer Strahlung sowie einem Wechsel von Erhitzung und Abkühlung ausgesetzt waren und daher zu zahlreichen Substanzen reagierten) und Wassereis; die kosmischen Staubteile enthalten Vorläufermoleküle aller für die Biochemie relevanter Stoffklassen (s.o.); Polymere aus HCN bilden Adenin (Nucleobase), das vermutlich als solches bereits im kosmischen Staub vorhanden ist; Reaktionen zwischen HCN, Acetylen und Formaldehyd (alle 3 Substanzen wurden im Kometenstaub nachgewiesen) ermöglichen grundsätzlich die Bildung der anderen Nucleobasen. Die Zucker Ribose und Desoxyribose können durch Polymerisation aus 5 Molekülen Formaldehyd entstehen oder durch Reaktion von Polyacetylenen mit Wasser; und auch Phosphate können in den Staubteilchen entstehen - somit alle Bauteile der Nucleinsäuren. Aminosäuren wurden in Meteoriten, aber bisher nicht direkt in den kometaren Staubteilchen entdeckt. Ungesättigte Nitrile wurden dagegen in interstellaren Gasen nachgewiesen; sie reagieren im Wasser zu Fettsäuren und bilden damit die Micellen, also kleine Reaktionsgefäße mit hydrophilen Molekülen nach außen und hydrophoben nach innen.

Als Katalysatoren dienten (anstelle der späteren Eiweiße) silikatische oder sulfidische Mineralkörner im Staubteilchen (wegen ihrer Kleinheit ein günstiges Oberflächen-Volumen-Verhältnis als Reaktionsfläche), vor allem Fe und Ni, die Oxidationen und Reduktionen katalysieren konnten, und Zink, das die Verknüpfung einzelner Nucleotide zur Doppelhelix vermittelt. Die moderne Nanochemie hat gezeigt, dass auch reine Metalle an Grenzflächen katalytisch wirken und Metall-Proteinkomplexe – wie sie sich bei höheren Lebewesen finden – keine zwingende Voraussetzung für die Katalyse sind.

Als weitere Voraussetzung für die Lebensentstehung ist ein Konzentrationsgradient erforderlich, der aus der Micellenbildung dank der Nitrile zwangsläufig resultiert: gerät ein kometäres Staubteil ins Wasser, reagieren die Nitrile im Staubteil zu Fettsäuren, die sich dicht an dicht an das Staubkorn anlagern mit den hydrophilen Enden nach außen: so entstehen die Micellen als von einer Fettsäurehaut umspannte Reaktionsräume, wobei die Fetthülle semipermeabel ist und Konzentrationsgradienten aufbaut. Als Energiequelle für die Reaktionen kann der feine Eisen- oder Nickelsulfidkern des Staubkörnchens dienen. In diesem Reaktionsraum können nun die EIGEN'schen Hyperzyklen ablaufen. Nach theoretischen Berechnungen hätte ein solches System bei einer Größe von drei Mikrometern eine Ausdehnung, die zu spontanen Teilungen aus thermodynamischen Gründen führen würde; da die kometären Staubkörner aber 1 bis 10 Mikrometer groß sind, passen sie in dieses Größenspektrum hinein. Die Micellen ermöglichten die Lösung des Kompartimentierungsproblems, denn gekoppelte Reaktionszyklen (z.B. Hyperzyklen) können nur in geschlossenen Systemen ablaufen.

Entscheidender Schritt ist also das Zusammentreffen der Staubkörnchen mit Wasser, das die Micellenbildung auslöst und damit eine semipermeable Membran und einen Gradienten für Substrate, Ionen und Stoffwechselprodukte schafft. Selbstreplizierende RNS- oder RNS-ähnliche Moleküle (auch wenn sie sich im Vergleich mit den heutigen Nucleinsäuren nur sehr ineffizient vermehrten) hatten nach vorsichtigen Schätzungen eine Bildungswahrscheinlichkeit von 1 in 10^{20} mit Wasser in Kontakt getretenen Staubkörnchen (zum heutigen genetischen Code ist es wohl erst durch einen Selektionsprozess gekommen, bei dem die Peptidverschlüsselung in einem rückgekoppelten Hyperzyklus optimiert wurde). Da andererseits schon ein einziger Komet 10^{24} Staubteilchen ins Meer verfrachtete, ergäbe ein einziger Einschlag bereits ca. 10.000 „lebende Systeme“, die sich autotroph ernährten.

Von großer Bedeutung für das Überleben dieser „Wildtypen“ war die UV-Strahlung: sie wandelte die Abfallprodukte der Autotrophen wieder in energiereiche Substrate um. Außerdem führte die UV-Strahlung dazu, dass die für das Leben überflüssigen R-Formen der Aminosäuren und Zucker (die übrig blieben und an deren Überschuss das Leben dann bald erstickt wäre) immer wieder im Verhältnis 1 : 1 auch in die L-Form umgewandelt wurden, also eine Gleichverteilung in den biologisch noch nicht gebundenen Aminosäuren in der Weise, dass die überzählige Form jeweils in die andere überführt wurde. So wurden die unbrauchbaren R-Formen kein „Müll“, an dem das Leben erstickte, sondern allmählich in L-Formen umgewandelt. Außerdem ermöglichte die UV-Strahlung Mutationen.

Die Micellen spielten also bei der Biogenese von vornherein (und nicht erst später) eine entscheidende Rolle, weil sie sofort nach dem Auftreffen der Staubteilchen auf Wasser gebildet wurden und damit die Reaktionsgefäße schafften, in denen die Hyperzyklen ablaufen konnten. Hatte das hyperzyklisch gebildete Material in der Micelle eine bestimmte Menge erreicht, wurde die Fettsäurehülle instabil und es konnte sich eine Tochtermicelle abspalten. Ein silikatisches Grundgerüst (das als Starter-Kit diente) wurde von diesen „Protozellen“ dann nicht mehr benötigt. Die Micellen boten die geeignete Größe für einen primitiven autotrophen Stoffwechsel und ermöglichten die chemische Vermehrung der entscheidenden Biomoleküle, indem sie die

notwendigen Bestandteile der Hyperzyklen bereitstellten und einschlossen. Eine Vermehrung war mittels Spontanspaltung ebenfalls möglich, UV-Strahlung erhöhte die Mutabilität.

Kein rein auf die Erde beschränktes Modell der Lebensentstehung erfüllt bisher alle diese Bedingungen. Wenn Kometenstaub auf flüssiges Wasser trifft, erfolgt die Urzeugung quasi zwangsläufig. Das Leben geht offenbar nicht auf eine einzige höchst zufällig gebildete Urzelle zurück, sondern auf eine Vielzahl von „Wildtypen“, die von vornherein miteinander in Konkurrenz traten, jeder einzelne aus einem kosmischen Staubteilchen entstanden (mit einer Bildungswahrscheinlichkeit von 1 in 10^{20} Staubteilchen, die ins Wasser gelangten). Nur ein solches Modell kann erklären, wie Leben innerhalb von vielleicht nur 50 MA nachweisbar wurde (Isua, s.u.), nachdem die Erde soweit abgekühlt war, dass flüssiges Wasser Seen und Ozeane bilden konnte.

Zusammenfassung des Staubkernszenarios: Kontakt mit flüssigem Wasser --- das Staubkorn zerfällt in seine Mineralkerne --- Nitrile reagieren mit Wasser und bilden eine Fettsäurehülle um die Mineralkerne zusammen mit den sonstigen Inhalten des Staubkörnchens einschl. dem mineralischen, silikatischen oder sulfidischen Kern (der als Katalysator für Oxidationen und Reduktionen dienen konnte) --- die Fettsäurehülle ermöglicht die Bildung eines geschlossenen Systems (Micelle) --- innerhalb der semipermeablen Membran bleiben die größeren Biomoleküle eingeschlossen --- Hyperzyklen --- Wachstum --- Spontanteilung. Die Membran lässt kleine Nährstoff- und Abfallmoleküle sowie Ionen durch (Diffusionsgradient).

Nach anderen Vorstellungen (anno 2002) entstand das Leben eher im **Süßwasser** als im ozeanischen Salzwasser; Laborexperimente ergaben, dass sich primitive Membranen und Ketten einfachen genetischen Materials viel leichter im Süß- als im Salzwasser bilden können. Damit spricht doch neuerdings wieder einiges dafür, dass das Leben in Teichen auf dem Festland entstand, wobei dann aber dem kosmischen Materialeintrag eine entscheidende Rolle zukommt. Einfache Vesikel aus amphiphilen Molekülen (ein Ende hydrophob, das andere hydrophil) können z.B. im eisigen Innern von Kometen und im interstellaren Raum entstehen. UV-Licht wandelt dabei das C-reiche Eis in einfache Kohlenwasserstoffe – wie z.B. Fettsäuren – um; dieser Prozess erfolgt im Weltraum. Auf der Erde, in wässriger Umgebung, lagern sich dann diese Kohlenwasserstoffe zu Vesikeln zusammen. Laborexperimente zeigten nun, dass die Zugabe von Kochsalz zu wässrigen Lösungen (selbst in niedrigeren Konzentrationen, als sie heute in den Weltmeeren angetroffen werden) die Vesikelbildung behinderte: die Vesikel waren instabil und zerbrachen. (Sci. 296, 647).

Eine andere Theorie sieht die Kollision mit einem anderen großen Himmelskörper (die auch zur Entstehung des Mondes führte) als Grund, weshalb die Stoffe, die für die Entstehung des Lebens notwendig sind, in der Erdkruste entstanden. Hochtemperatur- und Hochdruck-Experimenten im Labor zufolge hätte es diese Stoffe sonst gar nicht auf der Erde gegeben.

Der Planet, der vor 4,4 MrA mit der Erde kollidierte, hatte keinen Kern aus Schwefel, und überall, wo sich auf der Erde Kohlenstoff und Stickstoff finden, ist auch Schwefel nachweisbar. Die Chance, dass sich lebenswichtige Elemente bilden, ist am größten, wenn sich die Oberfläche eines Planeten wie die frühe Erde durch gigantische Einschläge mit der Oberfläche anderer Planeten vermischt. Allerdings sind die Bausteine des Lebens nicht ausschließlich durch diese Kollision auf der Erde entstanden, sondern kamen teilweise auch aus dem All (nach www.antropus.de 1/19).

Reduzierende, wasserstoffreiche Uratmosphäre? (Natw.Ru. 10/2005 S. 541)

Wie die Miller-Experimente 1953 zeigten, läuft die spontane abiotische Synthese von Aminosäuren, Nucleinsäurebestandteilen, Fettsäuren, Zuckern in einer reduzierenden Atmosphäre effizient und „glatt“ ab. Erst als sich in den 70er Jahren neutrale bis nur mild reduzierende Uratmosphärenmodelle (mit CO₂, N, mit und ohne CO) durchsetzten, wurde der kosmogene Ursprung der Biomoleküle postuliert, war doch unter diesen Bedingungen die spontane Bildung der o.g. Biomoleküle zwar immer noch möglich, aber wesentlich schwieriger (Ausbeute mehrere Zehnerpotenzen niedriger als in reduzierender Atmosphäre). Dabei wurde dann allerdings weniger der kosmogene Eintrag von Biomolekülen selbst favorisiert, als die Vorstellung, beim Aufprall von Kometen und Meteoriten ausgelöste Stoßwellen würden eine Energiequelle für präbiotische Synthesen darstellen.

Ein neues Modell der Uratmosphäre lässt nun allerdings die Entstehung der Biomoleküle auf der Erde selbst wieder plausibler erscheinen: danach bestand über lange Zeit eine reduzierende Uratmosphäre aus CO₂ und 30 % H₂. Früher ging man davon aus, dass sich der Wasserstoff der Uratmosphäre rasch in den interplanetaren Raum verflüchtigte; dieser Prozess ist aber abhängig von der Temperatur in Höhen von 500 – 1000 km. Bei der heutigen O-reichen Atmosphäre stellt sich dort aufgrund der Absorption von UV-Licht durch atomaren Sauerstoff eine sehr hohe Temperatur (ca. 1000 K) ein, wodurch der Wasserstoff rasch entweicht. In der CO₂-reichen Atmosphäre von Mars und Venus beträgt die Temperatur in entsprechender Höhe (Exosphäre) nur 275 bzw. 350 K; auch für die O-freie Uratmosphäre wird eine solche Temperatur angenommen, weshalb der Wasserstoff viel langsamer entwich als heute. In Modellrechnungen (Annahme: kurzwellige UV-Strahlung 2,5mal intensiver als heute; Entgasung der Vulkane 5 x intensiver als heute) ergibt sich ein dauerhafter H₂-Gehalt von 30 %. Bei einem H₂/C-Verhältnis > 1 waren Miller-Synthesen auf der Basis von O₂, H₂ und N problemlos mit hoher Reaktionsausbeute möglich. Wegen recht hohen N-Gehalts war der CO₂-Gehalt vermutlich deutlich unter 30 %, also der o.g. Quotient tatsächlich > 1. Dann lief aber die Synthese organischer Verbindungen unter dem Einfluss elektrischer Entladungen mit fast demselben Wirkungsgrad wie in einer methanreichen Atmosphäre; unter diesen Umständen konnten geschätzt 10.000 t Aminosäuren pro Jahr entstehen, die Aminosäuren-Konz. der Ozeane betrug etwa 1 Mikromol/Liter, konnte aber in organischen Filmen z.B. an der Wasseroberfläche noch erheblich höher werden. Gingen solche Filme vom Meer in Brack- oder Süßwasserlagunen über, konnten weitere Reaktionen zu komplexen organischen Molekülen weitaus effizienter ablaufen als im Salzwasser.

Auch Kohlenwasserstoffe konnten in einer reduzierenden H-reichen Atmosphäre etwa 1000 x schneller (aus CO₂ und H₂) gebildet werden als heute. Die Photolyse der Kohlenwasserstoffe lieferte dann eine große Vielfalt organischer Moleküle wie Formaldehyd und Cyanwasserstoffsäure. So konnten Gewässer zu einer „organischen Suppe“ werden; **die Entwicklung des Lebens war unter diesen Bedingungen auch ohne terrestrischen Eintrag möglich.**

Panspermie?

Während dem Eintrag organischer Substanzen aus dem Weltraum als Bausteine für die Entstehung des Lebens auf der Erde inzwischen eine wichtige (entscheidende?) Rolle eingeräumt wird (kontra: s.o., bei stark reduzierender Atmosphäre wäre auch eine Entstehung der Biomoleküle auf der Erde selbst plausibel), bestehen nach wie vor Theorien, die Erde könne auch mit fertigen bakterienartigen Lebewesen (Panspermie) z.B. vom Mars beimpft worden sein. Die Theorien

erhielten in letzter Zeit insofern Auftrieb, weil Experimente im Weltraum zeigten, dass manche Bakterien durchaus unter Weltraumbedingungen überlebensfähig sind.

Stand der Diskussion anno 2007 (BdW 12/07, 44):

Nach experimentellen Erkenntnissen können bestimmte Bakterien sehr hohen Druck, große Temperaturunterschiede und starke radioaktive Bestrahlung überstehen. Setzt man Bakterien Drucken von 5 bis 50 Gigapascal aus, die dem Aufprall von Meteoriten auf dem Mars entsprechen, überleben 1/1000 der Cyanobakterien bis zu 10 Gigapascal und jede 10000. bis 100000. Bakterienspore (und vielleicht auch Flechten?) mindestens 45 Gigapascal. Auch Beschleunigungen vom 15000-Fachen der Erdanziehung beim Meteoritenabschuss werden von den Sporen verkräftet. Beim Eintritt in die Erdatmosphäre werden viele Meteoriten im Innern nicht einmal auf 100 Grad Celsius erhitzt; in Ägypten gefundene Marsmeteoriten zeigen keinerlei Spuren von Hochtemperaturen. Bei größeren Meteoritenbrocken wird Hitze durch Ablösen der äußeren Schichten abgeführt, und der Absturz auf die Erde dauert nur einige Sekunden, so dass das Innere größerer Meteoriten so kühl bleibt, dass Mikroorganismen dort überleben könnten.

Grundsätzlich könnten also Mikroben mit Meteoriten vom Mars auf die Erde gelangt sein (oder umgekehrt, was aber viel unwahrscheinlicher ist). Jedenfalls sind alle drei Phasen der Meteoritentaxis (Start, Flug und Landung) so weit erforscht, dass davon ausgegangen werden muss, dass Mikroorganismen von einem Planeten auf einen anderen getragen werden können. **Wenn Mikroben auf dem Mars existierten, ist ein Transport auf die Erde sogar „sehr wahrscheinlich“. Da der Mars früher lebensfreundlichere Bedingungen bot als die Urerde, könnte das Leben zuerst auf dem Mars entstanden sein und von dort aus die Erde kolonisiert haben.**

Setzt man *Bacillus subtilis*-Sporen 10 Tage lang an Satelliten Weltraumbedingungen (kosmisches Vakuum) aus, bleiben bis zu 70 % der Sporen lebensfähig. Knapp ein Jahr (327 Tage) überlebten 25 %. 1,4 % (Spanne: 0,6 – 2,2 %) der Sporen ließen sich nach 5,8 Jahren an der Außenwand eines Satelliten wieder zum Leben erwecken; umgab man sie dagegen mit Salz- oder Zuckerkristallen als stabilisierende Schutzhülle, erhöhte sich der Anteil auf 30 % bzw. 80 %. Dabei wurde von dem Satelliten eine Strecke von 1 Mrd. km zurückgelegt (entspricht Abstand Erde-Saturn). Hochgerechnet dürfte von 1 Million ungeschützter Bakterien ein einziges die kosmische Strahlung 500000 Jahre lang überleben; im Inneren eines 2 bis 3 Meter großen felsigen Meteoriten könnte es sogar einige Millionen Jahre überleben.

Bärtierchen, die sich hervorragend an veränderte Umweltbedingungen anpassen können (z.B. nahezu komplette Einstellung des Stoffwechsels bei Austrocknung), überlebten einen 10-tägigen schutzlosen Flug durchs All (allerdings nur 2 % Überlebende; sie alle starben später an Strahlenschäden). Schirmte man sie aber gegen die besonders gefährliche kurzweilige Strahlung (UV-C) ab, überlebten 40 % und blieben auch vermehrungsfähig (BdW 5/09, 46).

Nach Weltallexperimenten könnten nicht nur Sporen, sondern auch bestimmte photosynthesefähige Cyanobakterien und Archaea eine Reise von einem Planeten zum anderen überleben. In größeren Meteoriten könnten sie Jahrtausenden überdauern; dort ist dann letztlich nur die radioaktive Strahlung der natürlichen Mineralien innerhalb des Meteoriten selbst der limitierende Faktor, es gibt aber Bakterien, die eine Strahlendosis von 500000 Rad überstehen, und auf der Erde ließen sich Bakteriensporen aus 30 MA altem Bernstein wiederbeleben, wahrscheinlich sogar aus 250 MA alten Salzkristallen (sofern dort keine spätere Kontamination vorliegt).

Diese Aussagen betreffen Reisen auf bzw. innerhalb von Meteoriten zwischen Planeten desselben Sonnensystems. Interstellare Reisen gelten dagegen als sehr viel unwahrscheinlicher, aber selbst sie sind nicht definitiv ausgeschlossen. Sie würden metergroße Meteoriten verlangen (wegen des Schutzes vor der kosmischen Strahlung) sowie einen Gravitationsschleudereffekt, um dem Heimatplanetensystem zu entkommen. Mars-Meteoriten werden mit 30 % Wahrscheinlichkeit irgendwann von der Schwerkraft des Jupiter aus dem Sonnensystem herausgeschleudert. Mit der dabei erzielten Geschwindigkeit können innerhalb von 100 MA bis zu 2000 Lichtjahre entfernte Sternsysteme erreicht werden.

Die im Weltall nachgewiesenen polyaromatischen Kohlenwasserstoffe könnten stabile Abbauprodukte aus der Zerstörung von Bakterien durch kosmische Strahlung sein. Hochrechnungen ergaben, dass es 10^{33} Tonnen Bakteriensporen allein in der Milchstraße geben könnte. Kometenkerne könnten wegen des im Inneren vorhandenen Wassers (aufgrund der „Heizung“ durch radioaktive Elemente) ideale Inkubatoren für Mikroorganismen sein. Kometenpartikel sollen spektroskopisch identisch mit Bakteriensporen sein. Allerdings gibt es für diese Annahmen bisher keine Beweise, sondern nur Indizien, z.B. Infrarot-Spektren, die auf die Freisetzung von Tonpartikeln (wichtiger Katalysator!) in Kometen deuten.

Eine andere Frage ist, ob es auch außerhalb von Meteoriten und Kometenkernen freie Mikroben im All gibt. Ergebnisse mit Höhenballons lieferten uneindeutige Hinweise; Indizien sprechen zwar dafür, dass in über 40 km Höhe Mikroben im All herumschwirren, dies ist aber nicht gesichert (BdW 12/07).

Gesamtfazit (2008): die Rolle der kosmogenen Beteiligung an der Entstehung des Lebens bleibt weiter unklar. Die Möglichkeiten reichen von einer Entstehung der biologisch relevanten Moleküle auf der Erde selbst (bei mäßig bis stark reduzierender Atmosphäre) über eine entscheidende Bedeutung von organischen Molekülen aus dem Weltraum, aus denen sich (z.B. durch Mizellenbildung nach Kontakt von kosmischem Staub mit Wasser) dann auf der Erde die ersten Protoorganismen bildeten, bis hin zur Panspermie im Sinne von mehr oder weniger „fertigen“ Mikroorganismen, die alio loco im Weltraum (z.B. auf dem Mars oder in Kometen) gebildet wurden und mit Meteoriten auf die Erde gelangten. (Kontra Panspermie s. aber Kapitel II. 6).

II. Präbiotische Evolution

II.1 Allgemeines:

Eine Substanz oder Substanzklasse unter der Vielzahl der organ. Verbindungen muss die Fähigkeit erlangt haben, sich selbst zu kopieren, und zwar gelegentlich mit Fehlern, die dann ihrerseits repliziert wurden; so konnte dann durch „begünstigende“ Fehler zunächst die Replikationsfähigkeit verbessert werden; später wurden weitere Eigenschaften mutativ erworben.

Echtes Leben beginnt mit einem „Replikator“, d.h. einem Molekül, das Kopien von sich selbst fertigt; dabei dürfen durchaus Fehler vorkommen; entscheidend ist, dass die Replikate dem

replizierten Molekül stärker ähneln als ein zufälliges Mitglied der „Population“. Die erste Entstehung eines solchen Replikators stellt die Entstehung des Lebens dar. Dies war zweifellos ein extrem seltenes Ereignis, es musste aber nur einmal eintreten! (s. DAWKINS S. 467).

Die ersten selbstreplizierenden Moleküle – noch keine ganzen Organismen! – müssen autokatalytische Eigenschaften gehabt haben.

In Simulationsexperimenten konnten folgende Verbindungen hergestellt werden:

- 14 der 20 proteinogenen Aminosäuren
- Purin- und Pyrimidinbasen (z.B. durch UV-Bestrahlung verdünnter HCN-Lösungen; die Kondensation des HCN führt sehr effektiv zu Adenin, Guanin und anderen Purinen, so daß es überraschend wäre, wenn dieser Prozeß in der frühesten Phase der Lebensentstehung keine Rolle gespielt hätte)
- Zucker (Hexosen, Pentosen, Ribose, Desoxyribose) (in Urganexperimenten leicht herstellbares Form-aldehyd mit UV bestrahlt und mit Ton gekocht)
- Nucleoside, Nucleotide, Nucleosidtriphosphate; ATP durch UV-Bestrahlung von Gemischen aus Adenin, Adenosin und Phosphaten
- Polyphosphate als wichtige phosphorylierende Agenzien (entstehen schon bei 65 C durch Kondensation von Orthophosphat)
- Porphyrine, Fettsäuren
- Proteinoide aus Aminosäuren (bei 70C in trockenen Aminosäuregemischen unter Zugabe von Phosphorsäure; Lava fördert den Prozeß); auf Tonteilchen werden Aminosäuren mit angekoppeltem AMP zu langkettigen Polypeptiden aufgebaut
- Oligonucleotide (durch Erwärmen trockener Nucleotide mit Polyphosphaten auf 65 Grad).

Schließlich konnten im Jahr 2009 in ähnlichen Urzeugungsexperimenten mit grundsätzlich gleichartigen Ausgangsstoffen ganze Pyrimidin-Ribonucleotide (allerdings keine Purin-Nucleotide, d.h. mit Guanin und Adenin) hergestellt werden; Voraussetzung war die Anwesenheit von Phosphat. Bei den betreffenden Reaktionen entstanden zwar auch eine Vielzahl unerwünschter Verbindungen, die aber unter UV-Bestrahlung zerstört wurden, während die Reaktionswege, die zu den Nucleotiden führten, davon unbeeinträchtigt blieben; UV-Bestrahlung hatte sogar eine positiv-selektierende Wirkung, indem sie einige gewünschte Reaktionen unterstützte. Aus niedermolekularen Verbindungen der Uratmosphäre können sich unter geeigneten Bedingungen Ribonucleotide bilden! (Nat. 459, 171).

Im Jahr 2018 konnte dann gezeigt werden, dass die vier Nucleinbasen Cytosin, Uracil, Guanin und Adenin unter den gleichen Bedingungen gebildet werden konnten, ausgehend von Sauerstoff, Stickstoff, Methan, Ammoniak, Wasser und Cyanwasserstoff. Aus diesen fünf Stoffen, die in der Ursuppe vorhanden waren, bildeten sich zunächst Cyanoacetylene und Hydroxylamine. Durch deren Reaktion miteinander entstehen Fünferinge aus der Gruppe der Aminoisoxazole. Diese gehen eine Bindung mit Harnstoffderivaten ein. Anschließend reagieren diese mit Ribose (später entscheidend für die Verknüpfung der Nucleoside). In Anwesenheit von Eisen- oder Nickelionen werden schließlich die fertigen Nucleobasen gebildet. Die Umweltbedingungen vor 4 MrA dürften geeignet gewesen sein, damit diese Reaktionen ablaufen konnten. Noch nicht erklärt ist dagegen, wie sich die einzelnen Nucleoside zu langen Ketten verbanden (Presseartikel 2018).

Im Jahr 2019 ergaben eingehende Modellationen der physiko-chemischen Grenzbedingungen und Restriktionen für einen thermodynamisch konsistenten Proto-Metabolismus unter unterschiedlichen geochemischen Bedingungen (Temperatur, pH, Redoxpotential, verschiedene organische Vorläufersubstanzen), dass diese Grenzbedingungen dahingehend konvergieren, dass der Proto-Metabolismus auf Organo-Schwefelverbindungen beruhte in Form einer durch Thioester und Redoxvorgänge unterhaltenen Variante des reduktiven Tricarbonsäure-Zyklus, der in der Lage ist, Lipide und Ketosäuren zu bilden. Fixierter Stickstoff ist für diese Prozesse nicht erforderlich (GOLDFORD JE et al., Nat Ecol Evol. 2019).

Ebenfalls im Jahr 2019 wurden Mechanismen berichtet, die sowohl Purine wie Pyrimidine liefern, und bei denen Trocken-Nass-Zyklen eine entscheidende Rolle spielen. Ein Problem der RNA-Welt bestand bisher darin, dass kein Mechanismus für die simultane präbiotische Synthese aller RNA-Nucleosiden bekannt war. Man kannte zwar Synthesewege für Purin-Nucleoside und andere für Pyrimidin-Nucleoside, aber keinen Weg, der beides gleichzeitig lieferte. Voraussetzung für die Bildung beider Nucleosid-Gruppen sind dabei Trocken-Nass-Zyklen, die chemische Reaktionen ermöglichen, indem Wasser verdunstet und die Reaktionspartner steigenden Temperaturen ausgesetzt werden – also Bedingungen, wie sie auf dem Festland durch Regen, Tag-Nacht-Zyklen, Gezeiten und geothermische Aktivität häufig herrschten. Eisen und Schwefelwasserstoff dienten als Katalysatoren. Die Experimenten zeigen, dass die präbiotische Synthese von Nucleosiden – entgegen früherer Annahmen – tatsächlich möglich ist (Sci. 366: 32).

Und schließlich wurden in kohligen Chondriten auch Ribose und andere bioessentielle Zucker entdeckt, die aufgrund der C-Isotop-Zusammensetzung extraterrestrischer Herkunft sein müssen. Nach Labor-Simulationen dürften sie sich in formose-artigen Prozessen gebildet haben, und die Mineralzusammensetzung dieser Meteoriten spricht dafür, dass sie sowohl vor wie nach der Akkretion der Asteroiden, auf die diese Chondriten zurückgehen, gebildet wurden. Extraterrestrische Zucker könnten daher zur Entstehung funktioneller Biopolymere wie RNA beigetragen haben (PNAS 116: 24440).

II.2 Primat der Eiweiße?

Inzwischen weitgehend verworfen: Proteine sind keine sich selbst replizierenden Moleküle; bis 1991 waren Versuche, Proteine aufzubauen, die sich ohne Mithilfe von Nucleinsäuren vermehren, erfolglos. 1991 wurde immerhin experimentell nachgewiesen, daß in einer Na-reichen Ursuppe (in Anwesenheit von Cu-Ionen, die, wie Grünsteinhorizonte in präkambrischen Gesteinen beweisen, tatsächlich in der Ursuppe vorhanden waren) Aminosäuren zu Oligopeptiden kondensieren (salzinduzierte Peptidkondensation), indem in einer Na-reichen Lösung die wasserhungrigen Na-Ionen (Solvatisierungsbedürfnis) eine starke Triebkraft für die Kondensation darstellen, da bei der Kondensation Wasser freigesetzt wird. Die Reaktion läuft bevorzugt in Verdunstungszyklen ab und funktioniert zwischen +60 und 90 Grad (mit Cu als einzig wirksamem Katalysator) und damit unter Bedingungen, die nicht im offenen Ozean, wohl aber in flachen Zonen, Lagunen, Pfützen usw. realistisch waren. Wie bei natürlichen Proteinen dominieren auch in vitro bestimmte Peptidsequenzen. Daneben sind noch einige andere Modi bekannt, unter bestimmten Bedingungen (z.B. bei Anwesenheit von Polyphosphaten sogar bei Zimmertemperatur!) aus Aminosäuren Peptide zu synthetisieren. So führen auch elektrische Entladungen in einer Lösung von Ammoniak, Wasser und Methan zur Bildung von Peptiden aus zahlreichen verschiedenen Aminosäuren.

Schließlich bilden Aminosäuren in trockener Hitze (Umgebung von Vulkanen!) proteinähnliche Ketten (Proteinoide), die - nach Lösung in warmem Wasser – bei Abkühlung kleine Kügelchen (Mikrosphären) bilden, die von einer Doppelmembran umgeben sind, die elektronenmikroskopisch kleine Poren aufweist, durch die gelöste Salze aus der Umgebung

aufgenommen werden. Sie teilen sich, wenn sie eine bestimmte Größe überschritten haben, und sind sogar in der Lage, Zucker abzubauen.

Das Problem der Autoreplikation – wie sie bei einem Primat der Proteine aber erforderlich wäre – ist damit aber nicht gelöst.

Frühe Protoenzyme waren in ihrer katalytischen Aktivität nicht mit den echten Enzymen vergleichbar. Sie konnten daher suboptimal (d.h. aber auch: relativ kurzzeitig) sein, womit die spontane Bildungschance entsprechend erhöht war; nach Schätzungen könnte eines von 100 Mrd. bis 1 Billionen zufälligen präbiotischen Proteinmolekülen katalytische Aktivität entfaltet haben. An synthetischen abiotischen Zufallsproteinoiden konnten diverse katalytische Eigenschaften nachgewiesen werden (ATPase, Decarboxylase, Transaminase, Peroxidase, Katalase: Aktivitäten allerdings 3 bis 8 Zehnerpotenzen geringer als bei biologischen Enzymen).

Man geht heute davon aus, daß es sehr wahrscheinlich ist, daß Polypeptide (z.T. auch mit zufälligen katalytischen Eigenschaften) abiotisch gebildet wurden, das Primat bei der Entstehung des Lebens ihnen aber mangels autoreplikatorischer Eigenschaften nicht zukommt. Als relativ gut gesichert gilt aus einer Vielzahl molekularbiologischer Gründe heraus, dass die Eiweiße der DNS vorausgingen, so dass sich ein Szenario

Prä-RNA-Welt ► RNA ► Proteine (evtl. koevolutiv in Hyperzyklen mit RNA) ► DNS

abzeichnet (DNS ist stabiler als RNA). Die Proteine haben im Laufe der Zeit vermutlich frühere Ribozym-Äquivalente ersetzt, da sie bessere katalytische Fähigkeiten boten.

Modelle, die von einem Primat der Proteine ausgehen, können die Rolle der RNA bei der Translation in rezenten Zellen nicht erklären. Nur das RNA-Welt-Modell ermöglicht eine logische, adaptive Diversifikation von RNA bzw. Ribozymen zu Proteinen (als die besseren Katalysatoren) und DNS (als stabilerer Informationsspeicher im Vergleich zur RNA). Die Verteilung katalytischer RNA im rezenten Metabolismus sowie die komplizierte Biochemie der Ribonucleotidreduktion sprechen dafür, dass fortgeschrittene Proteine der DNS vorausgingen. Dem Transkriptionsapparat fehlen Relikte von Ribozymen einfach deshalb, weil Ribozyme niemals an der Transkription beteiligt waren. Proteine (d.h. Translation) müssen also vor der DNS entstanden sein.

II.3a Primat der Nucleinsäuren

Wesentlich plausibler, zumal einige RNA-Moleküle als ihre eigenen Enzyme (Ribozyme) fungieren können, indem sie sich selbst zerschneiden und wieder zusammenfügen; die Matrizeneigenschaften der RNA vereinfachen die Selbstreplikation erheblich; RNA hat selbst katalytische Eigenschaften; RNA spielt eine erhebliche Rolle im modernen Zellstoffwechsel; die meisten Koenzyme sind Nucleotide oder Moleküle, die von Nucleotiden abstammen könnten (was darauf hinweist, daß RNA und RNA-Enzyme schon vor der Entwicklung der Proteinsynthese vorhanden waren); RNA ermöglicht die Kombination von Genotyp und Phänotyp in einem einzigen Molekül.

Modell der RNA-Welt:

a) aus Ribose und anderen organ. Verbindungen entsteht RNA

1. Problem: wenn man Ribose herstellt, entstehen auch etliche andere Zucker, die die RNA-Synthese behindern; ein spezielles Problem stellen dabei auch die Stereoisomere dar, die zu erheblichen Störungen z.B. der Matrizeneigenschaften führen können.

2. Problem: wie konnte der in der Natur so seltene Phosphor zu einem Bestandteil der Nucleinsäuren werden? (vgl. dazu aber IV c).

Die Synthese einzelner Nucleotide konnte in vitro nachvollzogen werden (Mononucleotide durch einfaches Erhitzen einer bestimmten Mischung aus Nucleosiden und anorgan. Phosphaten; Wasser verhinderte diese Reaktion nicht, sofern es nicht im Übermaß vorhanden war: wieder ein Hinweis auf Gezeitentümpel o. Ä., aber nicht den offenen Ozean als Ort der Urzeugung. Wesentlich ist weiterhin, daß bei diesen Reaktionen aber auch einige Oligonucleotide entstehen).

b) unter den so entstandenen RNA-Molekülen hatten einige zufällig enzymatische Fähigkeiten und waren in der Lage, sich selbst zu replizieren (in vitro muß man allerdings enorme Hilfestellungen geben und ideale Bedingungen schaffen, damit die proteinlose Replikation eintritt, aber es gelang, RNA-Moleküle herzustellen, die wiederholt sich selbst und andere Moleküle spleißen konnten).

Auch eine ganz langsame unexakte abiologisch-thermodynamische Replikation wäre denkbar, z.B. durch Tag-Nacht-Wechsel, indem die Doppelstränge tagsüber bei Erwärmung auf 70 Grad durch Aufschmelzen der H-Brücken getrennt werden, nachts dagegen Monomere an die tagsüber aufgetrennten Einzelstränge gereiht und polymerisiert würden.

c) Im weiteren Verlauf der Evolution der selbstreplizierenden RNA-Moleküle wurden schließlich Proteine kodiert und synthetisiert, die jetzt als (effektivere) Katalysatoren dienen, womit sich die betreffenden RNA-Moleküle (die Proteine synthetisieren) effektiver replizieren konnten (Selektionsvorteil!). Es gelang der in-vitro-Nachweis, daß RNA-Moleküle – wenn bestimmte Proteine dies katalysieren – eine gerichtete Evolution durchlaufen.

d) Die Proteine unterstützten die RNA bei der Replikation und Synthese neuer Proteine; sie sind auch daran beteiligt, daß die RNA doppelsträngig und zur DNS wird (DNS ist eine verlässlichere Speicherform für genetische Information). Endlich wird die DNS zur informationsspeichernden Matrize, die RNA auf diverse Zwischenrollen (Zwischenspeicher: mRNA) und Hilfsfunktionen (tRNA, rRNA) bei der Proteinsynthese reduziert.

In letzter Zeit haben sich die Indizien zugunsten der RNA-Welt weiter verdichtet. Nachdem bereits in den 80er Jahren festgestellt worden war, daß RNA katalytische Aktivität besitzen kann (Ribozyme), gelang es zu zeigen, daß Ribozyme auch eine molekulare Evolution in vitro durchlaufen können. In diesen Experimenten werden verschiedene RNA-Moleküle dazu eingesetzt, eine bestimmte Reaktion zu katalysieren; die wenigen RNA-Moleküle, die dabei erfolgreich sind, werden selektiert und repliziert in einer Weise, die kleine Mutationen zuläßt, woran sich ein neuer Reaktionszyklus anschließt. Im Laufe dieser Zyklen entwickeln sich schließlich RNA-Moleküle, die sehr effektive katalytische Eigenschaften in Hinblick auf die betreffende Reaktion aufweisen.

Neuerdings gelang es sogar, diesen Vorgang sich selbst unterhalten zu lassen ohne weitere Einflußnahme; allerdings replizierten sich in diesen Versuchen die RNA-Moleküle nicht selbst,

sondern benötigten moderne RNA-Polymerase*. Anderen Forschern ist es aber gelungen, ein Ribozym so zu bauen, daß es bis zu 6 Mononucleotide an das Ende einer wachsenden RNA-Kette matrixkonform anbaute und damit (wie proteinische RNA-Polymerase) exakte Kopien kurzer Nucleotidsequenzen ermöglichte. Die noch experimentell ausstehende Kombination beider o.g. Vorgänge entspräche einer künstlichen RNA-Welt.

* [RNA von Bakteriophagen lässt sich in Anwesenheit der (hinzugefügten) Replikase in einer wässrigen Lösung mit einigen niedermolekularen Rohmaterialien für RNA *ohne* Bakterien als Wirtszellen, *ohne* Proteinmantel und *ohne* irgendeinen anderen Bestandteil des Virus replizieren; dies geschieht also ohne begleitende Proteinsynthese – die ja der „normalen“ Funktion der RNA entsprechen würde.

Wenn man kleine Mengen der Lösung im Laufe der Zeit immer wieder in neuen Reagenzgläsern ansetzte und auf diese Weise sukzessive „Generationen“ produzierte, evolvierte die RNA: sie wurde im Laufe der Zeit kürzer (von 3600 auf durchschnittlich 550 Einheiten); die Fähigkeit, Bakterien zu infizieren, nahm ab und verschwand schließlich ganz; die RNA war aber sehr gut angepasst an die Vermehrung im Reagenzglas. Die vier Proteine, die für die Infizierung der Bakterien und die Vermehrung in den Bakterien – bis hin zum Aufsprengen der Bakterien zum Entlassen der neuen Bakteriophagen – notwendig sind, wurden nicht mehr gebraucht; es blieb nur der Teil der RNA übrig, der notwendig war, um sich im Reagenzglas in Anwesenheit von molekularem Rohmaterial und *künstlich zugegebener* Replikase zu vermehren. Da diese auf das Notwendigste zum Replizieren im Reagenzglas abgespeckte Version der Virus-RNA viel kürzer war als der Wildtyp, konnte sie sich auch schneller vermehren; daher nahm der Anteil der abgespeckten RNA in der Gesamtpopulation immer mehr zu (bekannt als „Spiegelman`s Monster“).

Führt man dieselbe Versuchsreihe in exakt derselben Weise erneut von vorn durch, entsteht im Laufe der Zeit wieder genau dieselbe Version von abgespeckter RNA. Gibt man dagegen einzelne toxische Stoffe hinzu, evolviert die Virus-RNA in eine andere Richtung: es entsteht gegen den betreffenden Stoff resistente RNA.

Noch spektakulärer ist der Befund, dass unter bestimmten Bedingungen sogar lediglich in Anwesenheit der Replikase und Rohmaterial für RNA, aber *ohne* die Virus-RNA selbst (!), selbst-replizierende RNS entsteht, die sich unter bestimmten Voraussetzungen im Laufe der Zeit in Richtung auf Spiegelman`s Monster entwickelt.] (DAWKINS S. 478 f.)

Die Selbstreplikation der RNA könnte im Eis entstanden sein. Es galt bisher als problematisch, ob „RNA-Enzyme“ (Polymerase-Ribozyme) überhaupt andere RNA-Moleküle von mindestens gleicher Länge zusammenbauen können. Minustemperaturen wirken aber stabilisierend auf die RNA-Synthese. So gelang es, durch in-vitro-Evolution RNA-Polymerase-Ribozyme zu produzieren, die in kleinen Poren zwischen Eiskristallen bei Temperaturen von -19 Grad RNA synthetisieren. Kälteadaptierte Mutationen ermöglichten die Entstehung des bisher effizientesten RNA-Enzyms; es ist 202 Nucleotide groß und kann RNA-Moleküle von einer Länge bis zu 206 Nucleotide korrekt bilden (Addition von bis zu 206 Nucleotiden). Daraus folgert man, dass Eis die Selbstreplikation und Entstehung der RNA-Welt gefördert haben könnte (Nature Chemistry 2013, doi: 10.1038/nchem.1781).

Für das Primat der RNA (jedenfalls in Relation zu Proteinen und DNS) spricht der Umstand, dass im Gegensatz zu Proteinen und DNS die RNS sowohl katalytische wie replikatorische Eigenschaften in sich vereinigen kann, wenn auch beides höchst suboptimal. Proteine haben optimale katalytische Eigenschaften, weil sie komplexe Formen annehmen können, die lediglich

von ihrer Aminosäuresequenz abhängen. Die Interaktionen der einzelnen Aminosäuren untereinander bestimmen die räumliche Form des Proteins. Diese ist entscheidend, um beispielsweise zwei verschiedene Stoffe in einer bestimmten Position so zu fixieren, dass sie miteinander in Reaktion treten können. Dagegen besitzen Proteine keine brauchbaren replikatorischen Eigenschaften.

DNS besitzt optimale replikatorische Eigenschaften; die Spiralform, in die die DNS aber gezwungen ist, lässt keine abweichenden räumlichen Konfigurationen und damit auch keine katalytischen Eigenschaften (wie bei Proteinen) zu.

Proteine sind also optimale Katalysatoren, DNS ein optimaler Replikator. Proteine können aber nicht replizieren, DNS nicht katalysieren. Für die Entstehung des Lebens bedurfte es aber eines Moleküls, das sowohl katalytische wie replikatorische Fähigkeiten hatte. RNS besitzt beides, wenn auch weit unter den Kapazitäten von Proteinen und DNS. Die Fehlerquote bei der Replikation ist um den Faktor 1000 höher als bei DNS (es fehlt die Korrekturfunktion, die mit der Doppelstrangstruktur der DNS verbunden ist, daher Fehlerrate bei DNS nur 1 zu 1.000.000; nur diese geringe Fehlerquote macht große Genome und lange Gene möglich; wegen der hohen Fehlerrate bei der RNS-Replikation können sich nur kleine Organismen wie einige Viren mit RNS als primärem Erbmolekül begnügen). Auch die katalytischen Eigenschaften von RNS sind begrenzt, aber grundsätzlich vorhanden (Ribozyme), was damit zusammenhängt, dass RNS als Einzelstrang im Gegensatz zur DNS-Doppelhelix das Potential hat, bestimmte dreidimensionale Formen anzunehmen, indem es sich stellenweise mit sich selbst (Abschnitte mit komplementären Basen) paaren kann, so dass z.B. eine Miniatur-Doppelhelix, aber auch eine völlig andere Struktur z.B. mit mehreren Schlaufen entstehen kann. Das Repertoire an möglichen dreidimensionalen Formen ist bei der RNS zwar bei weitem nicht so groß wie bei Proteinen. In der frühen RNA-Welt – noch vor der ersten DNS und den ersten Proteinen – könnte die RNS aber beide Funktionen (Katalysator, Replikator) ausgefüllt haben, z.B. im Rahmen von Hyperzyklen, und dabei ihre eigene Synthese katalysiert haben (s. DAWKINS S. 476).

Übrigens gelten auch Vitamine als Relikte der RNA-Welt; sie spielten vermutlich in dem frühen, von RNA gesteuerten Stoffwechsel eine wichtige Rolle (Nature Chemistry 5: 971).

II.3b Theorie der „Ein-Polymer-Lebewesen“ (Nat. Rundsch. 54, 206):

Es ist äußerst fraglich, ob schon in den frühesten Lebewesen die komplexen Wechselwirkungen zwischen Proteinen und Nucleinsäuren funktionierten. Es ist daher plausibler, dass nur *ein* Polymer als Informationsspeicher und gleichzeitig als Katalysator diente. Ein solches Polymer muss einerseits in seiner Gesamtstruktur stabil sein (der Austausch von Basen ändert nicht die Form der DNS), als Katalysator muss es allerdings die für die verschiedenen Aufgaben erforderliche räumliche Struktur annehmen können. Von allen bekannten Biopolymeren kann am ehesten RNS den Spagat zwischen diesen unterschiedlichen Aufgaben vollbringen (s.o., II.3.a). Zwar sind RNS-Ketten längst nicht so stabil wie DNS, eine hohe Mutationsrate und rasche Variabilität kann für die frühen Lebewesen aber von Nutzen gewesen sein, ermöglichte sie doch eine rasche mutative Optimierung und Selektion. Und es gibt auch tatsächlich sowohl in vitro, aber auch in der Natur, RNA-Moleküle mit echter Enzymfunktion (Ribozyme), so z.B. bei Ciliaten (*Tetrahymena*). Diese Ribozyme sind allerdings um Größenordnungen weniger effektiv

als Proteinenzyme rezenter Lebewesen, so dass die Lebensprozesse primitiver Einpolymer-Organismen entsprechend langsamer abgelaufen sein dürften.

Diese Ur-RNS-Ketten wiesen vermutlich mehr als 4 verschiedene Nucleotidbausteine auf; so enthalten t-RNAs auch heute noch zusätzliche Nucleotidbausteine sowie Anhängsel wie Aminosäuren, Carboxylgruppen usw.; tRNA gilt als phylogenetisch älteste RNA unter den rezenten RNA-Molekülen. Diese Anhängsel sind vermutlich Überbleibsel aus der Zeit, als die RNA selbst enzymatisch aktiv sein musste; sie erleichtern auch heute noch die pseudokatalytischen Aktivitäten bei der Proteinsynthese. Aus RNA konnte vermutlich auch am ehesten ein Katalysator zur Selbstreproduktion gebildet werden (s.o.).

Frühe unipolymere RNA-Lebewesen benötigten keine Ribosomen, aber auch keine tRNA; sie konnten daher viel kleiner ausfallen als die kleinsten rezenten Einzeller.

II.4 Primat unbekannter replizierender Moleküle / Prä-RNA-Welt

Das Problem der RNA-Welt besteht vor allem in der problematischen Entstehung der ersten RNA-Moleküle (s. II.3). Die spontane Entstehung von Purinen (z.B. aus HCN) in relevanten Mengen auf der frühen Erde ist noch leicht zu erklären, der Weg zur RNA ist aber nach wie vor problematisch. Es ist daher möglich, daß das Leben mit einem RNA-ähnlichen, einfacheren Molekül begann, das ein einfacheres genetisches System etablierte, wobei die Nucleotidchemie aber bereits eine dominierende Rolle spielte, und das dann schließlich zur RNA führte; RNA könnte dann die strukturellen und katalytischen Eigenschaften des Prä-RNA-Moleküls verbessert haben; so nahm die Prä-RNA-Welt zunehmend die Eigenschaften der RNA-Welt an, ohne auf bisherige Errungenschaften zu verzichten. Die Prä-RNA steuerte dabei sowohl ihre eigene Replikation wie die „Transkription“ der frühen RNA. RNA wurde schließlich autonom selbstreplizierend; danach verstieß sie entweder ihren biologischen Vorläufer oder ersetzte ihn (via Reverse Transkriptase) durch DNS.

Es wird daher vermutet, daß ein einfacheres, vielleicht völlig andersartiges Molekül Wegbereiter für die RNA gewesen sein könnte, wobei dieses dann aber kaum identifizierbar wäre; es müßte bereits genetische und katalytische Eigenschaften gehabt haben und schließlich die Bildung echter RNA ermöglicht bzw. katalysiert haben (weil die spontane abiogene RNA-Entstehung nur unter sehr konstruierten, für die Urerde wenig realistischen Bedingungen möglich ist).

Eine Hypothese geht dabei von Thioestern aus, die primitiven Zellen als Energiequelle gedient haben könnten (sie spielen auch heute noch eine wichtige Rolle im Zellstoffwechsel). Aus diesen Thioestern wären danach u.a. Protoenzyme aufgebaut worden als primitive Katalysatoren, wobei durch katalytische Unterstützung irgendwann RNA entstanden wäre, woran sich das Szenario der RNA-Welt anschließen würde.

Eine andere Möglichkeit besteht in einer Threose-basierten Nucleinsäure (TNA) als Vorläufer der RNA; auch diese würde sich als (primitives) alternatives genetisches Material für primitive Organismen eignen; die Ribose der RNA ist dabei durch einen anderen Zucker (Threose) ersetzt. Tetrose-Zucker mit ihrem 4-C-Ring könnten in einer präbiotischen Welt leichter synthetisiert worden sein als die Pentose-Zucker der DNS und RNS, da sie sich direkt aus zwei 2-C-Fragmenten (z.B. 2 Glycolaldehyd-Molekülen) bilden können; Pentosen erfordern eine kompliziertere Synthese. Einer dieser Tetrose-Zucker (Threose) könnte die Basis für Polymere mit einer der RNA vergleichbaren Stereochemie sein. In Versuchen konnten TNAs synthetisiert werden; sie bestehen aus Basen, die an einem Gerüst aus Threose-Zucker-Phosphat sitzen; Phosphodiesterverbindungen verbinden die einzelnen Nucleotide. Paare komplementärer TNAs bilden stabile Watson-Crick-Spiralen; TNA bildet ebenfalls Spiralen mit komplementärer DNS oder RNA.

Da sich die beta-Nucleotide (als monomere Komponenten der RNA) unter präbiotischen Bedingungen kaum bilden konnten, war es schon immer naheliegend, dass einfacher zu synthetisierende Polymere am Anfang der biologischen Entwicklung standen. Die TNA erfüllt diese Bedingungen: sie ist einfacher zu synthetisieren, verhält sich aber wie die RNA in einer Watson-Crick-Doppelhelix.

Der Übergang von einer primitiven, leicht zu synthetisierenden Nucleinsäure (wie TNA) zur RNA könnte auf zwei Weisen erfolgt sein: 1. Ein TNA-basierter Organismus synthetisierte Oligoribonucleotide zu völlig anderen Zwecken (z.B. zur Behinderung der TNA-Synthese in einem konkurrierenden Organismus). Die RNA-Replikation entwickelte sich dann unabhängig von der TNA-Replikation und gewann dann schließlich die Oberhand über die TNA, ohne dass es Heteropolymere aus RNA und TNA gab und ohne Informationstransfer von TNA auf RNA. 2. Allmählicher Ersatz der TNA-Nucleotide durch RNA-Nucleotide, wobei der Anteil der RNA-Komponenten bis zu 100 % zunahm. Die Ausgangsinformation der TNA wurde dadurch zumindest partiell in der RNA erhalten. Letztendlich reichen aber die Befunde nicht aus, um zu behaupten, TNA sei der Vorläufer der RNA; TNA beweist aber, dass es einfachere Nucleinsäuren als RNA gibt, und spricht damit zugunsten einer Prä-RNA-Welt mit primitiveren informationsspeichernden Molekülen (Sci 290, 1306 + 1347).

II.5 RNA-Protein-Koevolution

Ein weiteres Konzept geht von einer gemeinsamen Entwicklung aus: bei Untersuchungen zur Selektivität der Assoziationen zwischen Aminosäuren, Peptiden, Nucleotiden und Oligonucleotiden ergab sich, daß die größte Selektivität der Assoziationen auf Monomer-Ebene erfolgt. Dieses könnte ein Hinweis sein, daß Interaktionen zwischen Aminosäuren und Nucleotiden in der Ursuppe schon sehr frühzeitig vorkamen und nicht erst die Konsequenz hochentwickelter RNA-Moleküle darstellen. Die enge genetische Beziehung zwischen Nucleinsäuren und Proteinen könnte also das Ergebnis einer sehr frühen selektiven Assoziation und molekularen Koevolution sein.

Hierzu KÄMPFE: „Möglicherweise konnten abiotische Proteinoide die Polykondensation von Nucleotiden katalytisch beeinflussen. Da die Nucleinbasen die Fähigkeit besitzen, sich wie in einer Geldrolle aufzuschichten, besteht die Möglichkeit, daß die Nucleotide am Protein zu einem linearen Strang orientiert wurden, der sich leicht zusammenketten ließ.“ Oligomere (kurze Ketten) können -- experimentell bewiesen -- als Starter (Primer) für die Polymerbildung dienen, wahrscheinlich weil bei Oligomeren (unter Zugabe von DNS-Polymerase) zunächst die Replikation erfolgt, an die sich eine gegenseitige Verschiebung der identischen Einzelstränge und auf diese Weise eine Kettenverlängerung (durch Ausfüllung der freien Plätze und der Kettenenden durch Nucleotide) anschließt. Der Prozeß wäre unter präbiotischen Bedingungen auch thermodynamisch oder durch ein Zufallsenzym denkbar.

Geht man davon aus, dass am Anfang der Evolution des Lebens in einer RNA-Welt einerseits RNA vorhanden war und andererseits diese von Hüllen aus Fettsäuren umschlossen wurde, ergab sich bisher das Problem, dass RNA Salze benötigt, um zu „funktionieren“, während die Salze ihrerseits aber die schützenden Membranen schädigen und zerstören würden. Dieser Gegensatz könnte aber durch Aminosäuren überbrückt worden sein, da sich Aminosäuren an Membranbestandteile binden und die Membran dadurch stabilisieren. Außerdem reicherten sich die Aminosäuren auf diese Weise entlang der Membran auf engem Raum an, was Reaktionen der Aminosäuren untereinander zur Bildung von Proteinen gefördert haben könnte. Daneben stellte man fest, dass Fettsäuren in Anwesenheit von Salzen und Aminosäuren mehrwändige, zwiebelartige Strukturen bildeten (Spekt. Wiss. 10/19: 8).

II.6 Hyperzyklen

Am Anfang – bei den ersten replizierenden Molekülen – gab es keine Replikationsfehler-Korrektur-Mechanismen; die Fehlerquote muss hoch gewesen sein (1 % für G, C; 10 % für A, U); die Länge der selbstreplizierenden Moleküle war wegen des hohen Fehlerrisikos begrenzt. Komplexe, informationsreiche Einzelmoleküle waren unter diesen Bedingungen nicht möglich. Es werden daher Zyklen mit mehreren kurzen Molekülen, die untereinander in Interaktion treten, im Sinne von stufenweisen Katalyseketten angenommen, d.h. das gebildete kurze Molekül katalysiert nun die Synthese des nächsten Moleküls innerhalb des Zyklus usw.; die einzelnen RNA-Ketten durften dabei höchstens 50 – 100 Glieder umfassen bei hohem G- und C-Gehalt (weshalb auch die Triplets GGC, GCC, GAC und GUC die chemisch einfachsten, in den Urgasexperimenten am häufigsten erzeugten Aminosäuren kodieren).

Der GC-Reichtum spricht für die tRNA als ursprünglichste RNA (ca. 76 Nucleotide). Es wurde mit mathematischen Modellen berechnet, daß die verschiedenen tRNA-Moleküle miteinander verwandt sind und daß sie eine Rolle in einem Hyperzyklus („Quasi-Spezies“) gespielt haben (Quasi-Spezies-Verteilung sich individuell replizierender Moleküle). Vorfahren der tRNA müssen bereits existiert haben, als die genetische Information noch nicht in einem Zellgenom fixiert war, also im Stadium der Hyperzyklen.

Kladistische Untersuchungen der tRNA lassen auf die Entstehung dieser wohl ursprünglichsten RNA-Klasse vor 3,8 +/- 0,6 MrA schließen. Ein Drittel der rezenten tRNA-Diversität war bereits vorhanden, als sich die Archaea von den Eubakterien trennten, was auf eine entsprechend lange Entwicklung vor dieser Dichotomie hinweist. Die kladistischen Untersuchungen **sprechen auch gegen die Panspermie**, d.h. gegen Protobionten mit RNA aus dem Weltraum als Quelle des Lebens. Die Protobionten und RNA-Moleküle sind auf der Erde entstanden (was nicht ausschließt, dass Bestandteile organ. Moleküle aus dem Weltraum kamen).

Allerdings sind Hyperzyklen anfällig für Parasiten, das sind Moleküle, deren Replikation vom Vorgängermolekül unterstützt wurde, die aber selbst keine katalytische Wirkung auf andere Moleküle im Kreislauf entfalten. Räumliche Modelle ergaben aber, dass derartige Moleküle bei nichthomogener räumlicher Verteilung das System nicht zerstören, sondern daß bei Vorliegen einer räumlichen Differenzierung die parasitischen Moleküle spiralförmig nach außen bewegt werden; sie vermehren sich zwar, driften aber in die Peripherie des Systems (Spirale). Dies stellt einen hocheffektiven Mechanismus zur Selektion der katalytisch wirksameren Moleküle dar. Voraussetzung ist lediglich eine gewisse sich selbst organisierende räumliche Struktur innerhalb des Hyperzyklus, die in der Regel ohnehin anzunehmen ist. Der Hyperzyklus stellt damit eine ideale Organisationsform für die Selbstreplikation von Makromolekülen in Verbindung mit einem primitiven Translationsapparat dar und war die Voraussetzung für die Stabilität makromolekularer Systeme beim Übergang von der präbiotischen zur biotischen Evolution. Er differenziert bereits zwischen Genotyp (Nucleinsäuren) und Phänotyp (Proteinen) und unterliegt den evolutiven Möglichkeiten durch Mutation, Genduplikation und Selektion und erreicht damit schnell und effektiv den Zustand höherer Effektivität und Komplexität.

Der Hyperzyklus setzt sich aus mehreren kurzen Informationsmolekülen zusammen, von denen jedes ein Funktionsmolekül (katalytisches Eiweiß) kodiert, wobei die Funktionsmoleküle unterschiedliche Funktionen ausüben können (Polymerisation, Translation, aber auch – und dies ist ganz entscheidend – Replikation des nächstfolgenden Informationsmoleküls: I1 katalysiert E1, das seinerseits die Replikation von I2 katalysiert, bis durch katalytische Wirkung von En auf I1 der Zyklus geschlossen ist) (I = Informationsmolekül, E = Funktionsmolekül, d.h. katalytisches Eiweiß, „Proenzym“).

Bestimmte Schritte in der Evolution von Hyperzyklen konnten inzwischen experimentell nachvollzogen werden, ebenso wie die gegenseitige Synthese von zwei verschiedenen Ribozymen aus RNA-Fragmenten; jedes Ribozym katalysierte die Synthese des jeweils anderen Typs aus den verfügbaren Fragmenten. Gab man Fragmente mit einer gewissen Variation in ihrer Sequenz

hinzu, so erwiesen sich einige der aus diesen Fragmenten gebildeten Ribozyme als effektivere Replikatoren als die Ausgangs-Ribozyme (Nat. 491, 48 + 72).

II.7 Lipide (Membranen)

Paraffinkohlenwasserstoffe (Alkane) bilden (in vitro nachweisbar) in Gegenwart von Phosphaten, wässriger Lösung und Magnesiumionen unter UV-Einwirkung komplexe Strukturen. Möglicherweise wurden die ersten Membranen durch Photolyse von Methan produziert.

Im Jahr 2019 wurde berichtet, dass Membranen aus amphiphilen Stoffen unter präbiotischen Bedingungen (Hitze, pH usw.) stabiler sind, wenn sie aus einer Mischung verschiedener amphiphiler Komponenten bestehen (BISETTE A., Nat Rev Chem. 2019).

II.8 In-Vitro-Zeugung von Leben? (s. auch III.4b)

Mit dem Kenntnisstand anno 2009 ist man nicht mehr weit entfernt, in vitro Leben zu erzeugen. Inzwischen ist es gelungen, aus präbiotischen Molekülen RNA herzustellen. RNA könnte sich direkt aus der Ursuppe entwickelt haben; es ist nicht erforderlich, dass zunächst komplette Zucker oder Basen gebildet werden; RNA kann direkt aus einfachen Komponenten wie z.B. Formaldehyd gebildet werden. Zwar lässt sich nicht direkt nachweisen, dass diese Reaktionen, unter denen sich in vitro aus einfachen Komponenten RNA bilden lässt, auch auf der Urerde tatsächlich stattfanden. Sie funktionieren aber unter den Temperaturen und pH-Niveaus, die man z.B. in Tümpeln auf der Urerde erwartet. Wenn diese Tümpel vorübergehend austrockneten, wurden die entstandenen Substanzen wie z.B. Nucleotide hoch konzentriert; so konnte Leben entstehen.

Es ließen sich auch RNA-Moleküle synthetisieren, die passende lose Nucleotide anlagerten. Wenn die Replikation abgeschlossen war, trennten sich das alte und neue RNA-Molekül voneinander und verbanden sich mit anderen RNA-Molekülen, um neue RNA zu bilden. In 30 Stunden konnte eine solche Population von RNA-Molekülen um das 100-Millionen-Fache wachsen.

Und es gelang RNA-Moleküle zu bilden, die Kopien anderer kurzer RNA-Moleküle bauen. Man mischte diese RNA so mit Fettsäuren, dass die RNA in Fettsäure-Bläschen eingefangen wurde. Die Bläschen konnten weitere Fettsäuren in ihre Membran einbauen und somit wachsen.

Wie konnten aber Nucleotide ohne aktive Transportmechanismen durch die Membran aufgenommen werden? Es ließen sich Protozellen bauen, deren Membran löchrig genug war, um Nucleotide hereinzulassen (wo sie in RNA eingebaut wurden); die RNA konnte die Zellen aber nicht mehr verlassen. Derartige Vesikel sind über ein Temperaturspektrum von mehr als 100 Grad überlebensfähig. Bei hohen Temperaturen nehmen sie in großem Umfang und rasch Nucleotide von außen auf, bei niedrigen Temperaturen bilden sie schneller RNA-Moleküle. Regelmäßige Temperaturschwankungen auf der frühen Erde könnten einfachen Protozellen geholfen haben zu überleben. Bei warmen Temperaturen nahmen sie Nucleotide auf, bei kühlen Temperaturen bauten sie diese zu RNA zusammen. In den Versuchen ordneten sich die Nucleotide entlang eines RNA-Template an. RNA-Abschnitte neigten bei niedrigen Temperaturen dazu, sich zu verbinden. Bei

steigenden Temperaturen trennten sich die beiden Stränge; das neue RNA-Molekül war jetzt funktionstüchtig.

Zur Zeit arbeitet man daran, RNA-Moleküle zu entwickeln, die längere RNA-Moleküle schneller replizieren können. Die entscheidende Frage, die noch aussteht, besteht darin, ob die künstlich konstruierten Protozellen nicht nur wachsen und sich vermehren, sondern auch selbst evolvieren (Sci. 323, 198).

Das Problem des Primats von Eiweißen oder Nukleinsäuren lässt sich umgehen, wenn man einen Mechanismus findet, wie die Grundsubstanzen beider Moleküle gleichzeitig gebildet werden können. In diesem Zusammenhang gelang es kürzlich, allein aus HCN (Blausäure) und Schwefelwasserstoff unter Einwirkung von UV-Licht Moleküle zu generieren, die als Baumaterialien für Nukleinsäuren, Aminosäuren und Lipide dienen. Allerdings werden dafür unterschiedliche Rahmenbedingungen (z.B. verschiedene metallische Katalysatoren) benötigt, so dass man nicht davon ausgehen kann, dass diese Stoffe alle exakt am gleichen Ort entstehen konnten. Lokale Unterschiede in der Chemie und Energieeinwirkung könnten daher an verschiedenen Stellen auf dem Festland die Produktion nur bestimmter Substanzen aus diesem Katalog favorisiert haben; letztendlich würde Regenwasser aber diese verschiedenen Stoffe dann in einen gemeinsamen Pool gespült haben, wo sie miteinander interagieren konnten.

So könnten die Grundsubstanzen des Lebens in einem einheitlichen geologischen Setting (wenn auch im Detail an verschiedenen Örtlichkeiten innerhalb dieses Settings) entstanden sein. Blausäure findet sich in größeren Mengen in Kometen, die zu jener Zeit in großer Zahl auf der Erde einschlugen. Außerdem lieferten die Impakte genügend Energie, um Blausäure vor Ort aus Wasserstoff, Kohlenstoff und Stickstoff zu bilden. Schwefelwasserstoff war ebenfalls auf der frühen Erde reichlich vorhanden (Sci. 347: 1298).

III. Problem der Lokalisation der präbiotischen Evolution

Problemstellung: wegen des starken Meteoritenbombardements ging man davon aus, dass aufkeimendes Leben immer wieder vernichtet worden wäre; die Hitze müsse dabei so groß gewesen sein, daß die Ozeane oberflächlich zu kochen begannen oder verdampften. Bis 3,8 MrA dürften daher Lebenskeime im flachen Wasser keine Chance gehabt haben, schon gar nicht photosynthesefähige. Außerdem könnte die Erdoberfläche siedend heiß gewesen sein wegen des hohen CO₂-Gehaltes und des damit verbundenen Treibhauseffektes – so die bisherigen Annahmen.

[Der sterilisierende Effekt von Impakten beruht auf Verdampfung des Ozeanwassers; der jüngste, den gesamten Ozean verdampfende Impakt könnte zwischen 4,44 und 3,8 MrA erfolgt sein; danach waren Impakte derartiger Größe nicht mehr möglich. Es könnte also sein, dass das Leben mehrfach nacheinander entstand und wieder ausgerottet wurde. Obligat photosynthetisch aktive Autotrophe würden vollständig erlöschen, wenn die obersten 200 m des Ozeans sterilisiert bzw. evaporiert würden. Chemoautotrophe an hydrothermalen Quellen hätten dagegen bessere Chancen. Das heutige Ökosystem der Hydrothermalquellen beruht zwar letztlich auch auf der Photosynthese zur Produktion der Oxidantien; würden die Oxidantien aber anorganisch produziert, z.B. durch Oxidation von vulkanischem SO₂, könnten diese Systeme auch einen massiven Impakt überleben, ebenso wie photosynthesefähige Primärproduzenten, sofern diese fakultativ anaerob heterotroph wären].

Modellrechnungen ergaben dann im Jahr 2009 aber ein ganz anderes Bild: das starke Meteoritenbombardement vor ca. 4,1 bis 3,9 MrA hielt ca. 20 bis 200 MA lang an (LHB = late heavy bombardement). Der Materialeintrag auf die Erde betrug etwa 2×10^{20} kg. Egal, welches Szenario (Menge, Zeitraum usw.) man berechnete, es reichte in keinem Fall aus, die Erde zu sterilisieren. Je nach Modellannahmen verschoben sich zwar die Relationen zwischen Hyperthermophilen, Thermophilen und Mesophilen, ein völliges Auslöschen des Lebens ist aber auszuschließen. Damit ist die Theorie, dass sich das Leben erst nach dem Ende des Meteoritenbombardements bilden konnte, oder dass das Leben mehrfach entstanden und immer wieder ausgelöscht worden ist, nicht mehr zu halten. Das Leben könnte ein einziges Mal entstanden sein und dann bis heute überlebt haben.

Möglicherweise konnte die Entstehung des Lebens schon bald nach dem Impakt beginnen, der zur Bildung des Mondes geführt hat. Zirkonkristalle in alten Gesteinen deuten an, dass das Hadean (4,38 – 3,85 MrA) keinesfalls so höllisch war wie bisher angenommen, dass flüssiges Wasser, eine granitoide Erdkruste und ein Krustenrecycling bereits etabliert waren. Es gibt 4,03 MrA alte Gesteine und > 4,0 MrA alte terrestrische Zirkone (s. Hadean).

Da der LUCA (lost unknown common ancestor) heutigen Lebens (hyper)thermophil war, könnte er durchaus unter den Bedingungen des LHB oder sogar schon davor entstanden sein, d.h. in dem Zeitraum, als die Erde nach dem Mond-bildenden Impakt allmählich abkühlte.

In den Modellrechnungen wurden im schlimmsten Fall 37 % der Erdoberfläche sterilisiert, 10 % erlebten Temperaturen von über 500 Grad. Habitate direkt an der Erdoberfläche wurden zwar mit Gewissheit zerstört, gleichzeitig entstanden aber neue Habitate unterhalb der Oberfläche in impaktinduzierten hydrothermalen Systemen. Und selbst ein Impakt von 300 km Durchmesser hätte nicht ausgereicht, die Ozeane zu verdampfen.

Selbst wenn alle Meteoriten aus der unklar definierten Zeit des LHB gleichzeitig eingeschlagen wären (als worst-case-Szenario), hätte dies nicht ausgereicht, die Erde zu sterilisieren. Zwar mögen Habitate von Mesophilen zum Teil zerstört worden sein, gleichzeitig entstanden aber neue hydrothermale Habitate auch für Mesophile. In keinem der Modelle wurden die Habitate der Mesophilen komplett ausgelöscht. Damit entfällt auch die Bottleneck-Theorie, nach der nur hyperthermophile Prokaryonten das LHB überleben konnten. Zwar zeichnet sich ab, dass im Laufe des LHB die Habitate für Thermophile und Hyperthermophile zunahmen, für Mesophile insgesamt gesehen abnahmen, aber nicht völlig verschwanden; das Gesamtvolumen der Habitate blieb etwa konstant.

Nicht auszuschließen ist dagegen, dass die photische Zone mehrfach sterilisiert wurde. Die Evolution der Photosynthese selbst dürfte aber nicht sehr kompliziert gewesen sein; die Photosynthese selbst könnte also mehrfach entstanden sein zwischen Impakten, die die photische Zone (nicht die Erde insgesamt) sterilisierten. Ab dem Ende des LHB lassen sich die ersten marinen Sedimente (und isotopischen Hinweise auf Leben) nachweisen (3,83 MrA).

Fazit: Leben unter der Erdoberfläche und die starke hydrothermale Aktivität sicherten den Fortbestand des Lebens, nicht nur der Hyperthermophilen, sondern auch der Thermophilen und Mesophilen (Nat. 459, 336 + 419).

III.1 Hydrothermale Schlote/Quellen

Auf der frühen Erde viel stärker verbreitet als heute, eigentlich ideale (und in der großen Tiefe auch vor dem Meteoritenbombardement optimal geschützte) Orte für die Entstehung des Lebens; gute Energie- und Nährstoffversorgung. Auch rezent werden an diesen Schloten Archaea nachgewiesen, die sich grundsätzlich von allen anderen Mikroben unterscheiden; sie bevorzugen heißes Milieu, vertragen Temp. bis 120 C, lieben saures, H₂S-haltiges, O-freies Milieu.

Im Jahre 2002 wurde das kleinste rezente Lebewesen entdeckt (abgesehen von den nicht autonomen Viren) (lebt in 120 m Meerestiefe vor Island, wächst bei Temperaturen um 100 C; 400 Millionstel Millimeter groß; *Nanoarchaeum equitans*); hierbei handelt es sich um den ersten bekannten Vertreter eines vollkommen neuen Stammes urtümlicher Mikroben (Nanoarchaeota), vielleicht ein lebendes Fossil aus den Anfängen des Lebens. Genetische Untersuchungen sollen zukünftig Aussagen über die genetische Minimalausstattung von Lebewesen ermöglichen. Die Nanoarchaeota sind eine Untergruppe der Archaea, die bisher durch die drei Stämme Crenarchaeota, Euryarchaeota und „Korarchaeota“ vertreten waren.

Die ersten Organismen müssen nicht unbedingt direkt an solchen Quellen entstanden sein, die Urzeugung könnte auch während einer Pause des kosmischen Bombardements anderswo erfolgt sein; aber die Lebewesen, die sich an die Lebensbedingungen der geschützten Schlote adaptiert hatten, könnten die einzigen Überlebenden der nächsten kosmogonen Katastrophe gewesen sein und damit die Stammgruppe allen späteren Lebens.

Neuere Studien sprechen nämlich gegen eine *Entstehung* des Lebens an den hydrothermalen Quellen: bei den dort herrschenden Temperaturen sind Aminosäuren nicht stabil, Zucker zerfallen innerhalb von Sekunden, die Polypeptidbildung wäre bei den dortigen Bedingungen nur in völliger Abwesenheit von Wasser möglich; auch soll entgegen früherer Annahmen ein Überleben von Bakterien bei 250 Grad nicht möglich sein und gegenteilige Angaben auf nachträglicher Kontamination im Untersuchungsmaterial beruhen. Das aber schließt nicht aus, dass in der Nähe der Schlote alio loco entstandene Organismen kosmogone Katastrophen überlebt haben könnten.

Wegen der evaporierenden Wirkung der großen Impakte auf die Ozeane (Erhitzung auf >100 Grad) kann man davon ausgehen, dass es bis zu ersten Hinweisen auf Mikroorganismen vor 3,8 MrA einen oder mehrere genetische „Bottlenecks“ – in Form heißer Ozeane – gegeben hat, die nur von Hyperthermophilen (nach neuen Erkenntnissen aber wohl auch von Mesophilen; s.o.) überlebt wurden. Dies setzt nicht unbedingt die Entstehung des Lebens an hydrothermalen Quellen voraus. Das frühe hyperthermophile Leben – wahrscheinlich in der Umgebung der hydrothermalen Quellen – war vermutlich nicht photosyntheseaktiv. Viele wichtige Proteine und biochemische Prozesse deuten auf eine Entstehung oder aber positive Selektion unter den Bedingungen der hydrothermalen Quellen. Die Entwicklung zunächst einer anoxygenen und schließlich oxygenen Photosynthese erlaubte dem Leben, die hydrothermalen Umgebungen zu verlassen. **Spätestens vor 3,5 MrA waren alle grundsätzlichen biochemischen Prozesse, die auch das moderne Leben unterhalten, entwickelt** (Nat. 409, 1063).

Die eigentliche *Entstehung* des Lebens unter heißen Bedingungen ist aber *äußerst kritisch* zu sehen; organische Moleküle und Polymere sind gerade unter kühlen Bedingungen stabil, insbesondere solche, die für genetische Informationen und die Stabilität katalytischer Polymerkonfigurationen von Relevanz sind; so ist fossile DNS in kühlen Umgebungen in hohen Breiten bis >> 100.000 J haltbar, aber nur 1000 bis 10000 J in wärmeren Regionen; RNA ist noch viel fragiler. Die Entwicklung der ersten lebenden Einheiten in der präbiotischen Ursuppe bis hin zur RNS- und weiter zur DNS-/Protein-Biochemie kann daher nur unter kühlen Bedingungen erfolgt sein (die junge Sonne konnte die Erde noch nicht so stark erwärmen). Sich selbst

unterhaltende autotrophe chemische Reaktionen im Sinne von Hyperzyklen können in jeder Umgebung entstehen, vorausgesetzt, dass die Reaktionspartner und –produkte lange genug überleben, um die Reaktionskette weiter am Laufen zu halten. Dies setzt nicht unbedingt hydrothermale Umgebungen voraus, da dieselben Reaktionen – wenn auch viel langsamer – auch bei niedrigeren Temperaturen ablaufen (abgesehen von der Bildung kurzer Peptide aus Aminosäuren, die bei höheren Temperaturen besser abläuft, dafür werden die Peptidbindungen aber auch wieder schneller hydrolysiert). Die sich selbst unterhaltenden Reaktionszyklen (Hyperzyklen) könnten die präbiotische Ursuppe mit Molekülen angereichert haben, die selbst nicht auf andere (anorganische) Weise gebildet werden konnten, die auch nicht aus dem Weltraum verfügbar waren. Allerdings kann auch einfachstes autokatalytisches metabolisches Leben nicht ohne einen genetischen Replikationsmechanismus auskommen; ohne einen solchen Mechanismus wären autotrophe Reaktionsketten entstanden und wieder verschwunden, ohne Nachkommen zu hinterlassen, die den Prozess aufrechterhielten. Die Aufrechterhaltung der autokatalytischen, metabolischen Reaktionsketten (Hyperzyklen) war daher von vornherein an ein genetisches Informationssystem gebunden; sobald aber informationstragende Moleküle synthetisiert werden, ist die Polymerstabilität von entscheidender Bedeutung; diese vermindert sich rasch mit steigenden Temperaturen. Die Entwicklung des ersten genetischen Informationssystems sowie dessen Weiterentwicklung war also an die Bedingungen der Polymerchemie gebunden, und diese sind bei niedrigeren Temperaturen günstiger.

In diesem Zusammenhang ist auch von Bedeutung, dass es durchaus strittig ist (s. IX), dass die Wurzel des rezenten Stammbaums der Lebewesen bei hyperthermophilen Organismen liegt (es gibt auch anderslautende Stammbäume); zweitens sind die primitivsten Lebensstadien (die der Proteinbiosynthese vorausgingen) einer molekularkladistischen Analyse nicht zugänglich. Der Übergang von der abiotischen Chemie zur ersten Biochemie müsste daher unter kühlen Bedingungen erfolgt sein, vielleicht in den kühlen Ruhephasen zwischen großen Impaktereignissen.

Die frühen Lebenswesen an den hydrothermalen Quellen hätten auch erhebliche Auswirkungen auf die gesamte Umwelt: der Entzug von Schwefel durch die Organismen beeinflusst die Zusammensetzung der Atmosphäre und das Ausmaß der Wolkenbedeckung, damit aber auch die Menge an Sonnenlicht, das die Erdoberfläche erreicht. Das Azetat als Reaktionsprodukt der ersten Organismen könnte als Nahrung für Methanogene gedient haben, die bekanntermaßen an hydrothermalen Quellen vorkommen. Das von ihnen produzierte Methan könnte als Treibhausgas die Temperaturen auf der Erde erwärmt haben (die Sonne war damals noch blasser, das Klima auf der Erde möglicherweise deshalb sogar kühler) (Nat. 445, 571).

Während Black Smokers nur wenige Jahrzehnte aktiv sind, können alkalische hydrothermale Quellen bis zu 100.000 Jahre lang aktiv bleiben und so über lange Zeit konstant chemische Energie, Konzentrationsgradienten bestimmter Stoffe und katalytisch wirksame Metalle liefern. Reaktive chemische Bestandteile und Protonengradienten (für wasserstoffabhängige anaerobe Autotrophe) dienen hier als Energielieferanten sowohl für acetogene wie methanogene Prokaryonten. Die energiespendenden geochemischen Reaktionen an diesen Quellen ähneln der Physiologie der Acetogenen und Methanogenen – eine auffällige Konvergenz zwischen Geochemie und Mikrobiologie (Sci. 344, 1092).

Die genetische Rekonstruktion des LUCA der heute lebenden Organismen (unter Berücksichtigung von 6 Millionen Genen von Bakterien und Archaea) spricht wegweisend dafür, dass der LUCA an hydrothermalen Quellen lebte. So ließen sich 355 Proteinfamilien identifizieren, die schon im LUCA vorhanden waren, u.a. für anaeroben Metabolismus, CO₂- und Stickstoff-Fixierung. Der LUCA muss demnach in einer Umgebung gelebt haben, die reich an

Wasserstoff, Kohlendioxid und Eisen war – was für hydrothermale Quellen spricht. Die Geochemie dieser Orte muss für den LUCA essentiell für sein Überleben gewesen sein (Nat. 535: 468).

Anhang: Derzeitiger Kenntnisstand (2001) über Extremophile (Nat. 409, 1092):

Extremophile werden nicht nur unter den Archaea angetroffen, sondern in allen 3 Domänen des Lebens, sind aber unter den Archaea besonders häufig vertreten, u.a. auch Polyextremophile (*Sulfolobus acidocaldarius*: gedeiht bei pH 3 und 80 Grad). Strenggenommen sind alle Aerobier (auch Menschen) Extremophile, da Sauerstoff reaktive Verbindungen (z.B. freie Radikale) bildet, die Nucleinsäuren, Proteine und Lipide schädigen. Aerober Metabolismus ist zwar effektiver als anaerober, aber um den Preis oxidativer Schädigung besonders durch Hydroxylradikale, und ist verantwortlich für viele Gesundheitsprobleme wie Altern und Krebs.

Das Bakterium *Deinococcus radiodurans* ist der strahlenunempfindlichste Organismus (hält bis zu 20kGy Gamma-Strahlung aus), wohl als Nebenprodukt seiner extremen Resistenz gegenüber Austrocknung. Es verfügt über einen einzigartigen DNS-Reparaturmechanismus, wobei fragmentierte DNS wieder zusammengesetzt werden kann.

Einige Organismen, die extreme Austrocknung tolerieren, treten dann in den Zustand der Anhydrobiosis ein (wenig intrazelluläres Wasser, keine metabolische Aktivität): Bakterien, Pilze, Pflanzen, Insekten, Tardigrada, Nematoden und der Arthropode *Artemia salina*.

Tardigrada (0,05 – 1,5 mm lang; meistens 0,1 – 0,5 mm) können in einem bestimmten Entwicklungsstadium Temperaturen von –273 bis +151 Grad, extreme Röntgenstrahlung (mehr als das 1000-Fache der für den Menschen sofort tödlichen Dosis), Vakuum und – in Perfluorocarbon – Druck bis 600 MPa (=6000 x atmosphärischer Druck auf NN = 0 m) überleben. Einige Exemplare überstanden sogar 10 Tage im freien All – in Kälte und luftleerem Raum. Im dehydrierten „Tönnchen-Stadium“ altern sie nicht und können auf diese Weise mehr als 100 Jahre alt werden. Ist genügend Wasser vorhanden, kehren sie binnen Stunden in den Normalzustand zurück. Ein Sechstel aller Gene der Bärtierchen stammen von anderen Lebewesen wie Bakterien, Archaea, Pflanzen und Pilzen; diese Genomanteile könnten dafür verantwortlich sein, dass sie in Extremsituationen so widerstandsfähig sind (BdW 3/2016: 7; PNAS 112: 15976696). Sie eroberten auch das Land und leben dort vor allem in Moosrasen, im Laubstreu auf dem Boden oder im Boden selbst. Sie sind nur aktiv, wenn sie selbst mit einem dünnen Wasserfilm bedeckt sind.

Thermophilie: Chlorophyll degradiert bei 75 Grad; Hyperthermophile können daher keine chlorophyllabhängigen Photoautotrophen sein. Die hyperthermophilsten Organismen werden unter den Archaea angetroffen: *Pyrolobus fumarii* bis 113 Grad; einzelne hyperthermophile Enzyme haben aber noch höhere Temperaturoptima (bis 142 Grad). Daneben gibt es auch Thermophile unter phototrophen Bakterien (Cyanobakterien, Purpur- und Grünbakterien) sowie Eubakterien, während die Obergrenze für Eukaryonten bei 60 Grad erreicht wird [einzelne Protozoen, Algen und Pilze können derartige Temperaturen tolerieren; die Höchsttemperatur für Moose liegt bei 50 Grad, für Gefäßpflanzen bei 48 Grad, für Fische bei 40 Grad (wohl wegen der geringen Löslichkeit von Sauerstoff bei höheren Temperaturen)]. DAWKINS (S. 480) erwähnt aber Anneliden an hyperthermalen Quellen, die bei bis zu 80 Grad gedeihen („Pompeji-Würmer“).

Im Jahr 2003 wurde ein Archaeon aus der Nähe von *Pyrodictium* beschrieben (Strain 121), das aus Wasserproben eines aktiven Hot Smokers angezüchtet wurde, das bei 121 Grad wuchs und die Anzahl der Zellen bei 121 Grad in 24 h verdoppelte; wenn man sie für 2 Stunden bei 130 Grad inkubierte und anschließend bei geringerer Temperatur weiterleben ließ, wuchsen sie dann ebenfalls weiter, d.h. sie überlebten auch 130 Grad unbeschadet; unterhalb von + 85 Grad bleiben die Zellen zwar am Leben, teilen sich aber nicht (Sci. 301, 934).

Kälteresistenz: viele Zelllinien und Mikroben können bei –196 Grad auf Dauer konserviert werden, die Mindesttemperatur für aktive mikrobielle Gemeinschaften liegt aber bei – 18 Grad ebenso wie für höhere Tiere (die Himalayamücke ist noch bei –18 Grad aktiv). Wenn intrazelluläres Wasser gefriert, ist dies auf jeden Fall letal; Ausnahme: Nematode *Panagrolaimus davivi*, der das Gefrieren aller Körperflüssigkeiten übersteht.

pH-Wert: Fische und Cyanobakterien können unter pH 4 nicht existieren, Pflanzen und Insekten nicht unter pH 2-3. Eine Rotalge gedeiht aber bei pH 0,5, eine Grünalge (*Dunaliella acidophila*) überlebt sogar pH 0 (mit einem

Wachstumsoptimum bei 1,0). Auch drei Pilzarten (*Acontium cylatium*, *Cephalosporium*, *Trichospora cerebriae*) wachsen knapp über pH 0. Mehrere Archaea gedeihen bei extrem niedrigen pH-Werten (*Ferroplasma acidarmanus* bei pH 0). Demgegenüber vertragen Repräsentanten aller drei Domänen (Bacteria, Archaea, Eucaryonta) und aller Eukaryontenreiche pH-Werte bis ca. 11.

Anoxie bei Eukaryonten: in anoxischen Sedimenten in 3000 m Tiefe vor der Küste Griechenlands fanden sich 3 Arten 1 mm langer Loricifera (ad Scalidophora), die einzigen bisher bekannten Metazoen, die dauerhaft unter anoxischen Bedingungen leben, ihren ganzen Lebenszyklus dort verbringen, also sich auch fortpflanzen. Anstelle von Mitochondrien verfügen sie über hydrogenosomen-artige Organellen, wie man sie sonst von Einzellern kennt, die auf diese Weise anaerob energiespeichernde Moleküle bilden. Erster Nachweis von Metazoa ohne Mitochondrien und Sauerstoff! (Nat. 464).

In extremen Habitaten (Atacama-Wüste: trockenste Heißwüste; Trockentäler der Antarktis: kälteste und trockenste Region der Erde) leben Cyanobakterien, Algen und Pilze, jeweils einige Millimeter unter der Oberfläche von Sandsteinen. Diese endolithischen Kolonien der Antarktis leben dennoch von Photosynthese (Cyanobakterien, Flechten, Grünalgen), können aber lange Phasen der Trockenheit und Dunkelheit aushalten. Selbst Evaporite aus NaCl, Gips oder Anhydrit können Bakterien und Algen enthalten und für lange Zeit lebend erhalten. Im Eis (auf Seen und Meeren) leben Algen (überwiegend Diatomeen), Protozoen, Bakterien und einige Archaea.

Das Prinzip der Extremophilen besteht darin, die schädlichen Umweltbedingungen entweder von vornherein „draußen“ zu lassen, oder durch geeignete Mechanismen sofort zu kompensieren. Die Algen, die bei extrem niedrigen pH-Werten (0,5 oder 0) wachsen können, haben beispielsweise ein neutrales Cytoplasma; die extrazellulären Proteine müssen aber säuretolerant sein. Alle Organismen mit einer Vorliebe für extreme pH-Werte weisen im übrigen ein neutrales Cytoplasma auf; sie bedürfen damit keiner Veränderung der internen Physiologie.

Schwermetallresistente Bakterien verfügen über Pumpmechanismen, die die Schwermetalle entfernen.

Bei winterstarrten Amphibien und Reptilien (bestimmte Frösche, Schildkröten und eine Schlangenart) gefriert extrazelluläres Wasser und schützt auf diese Weise die Zellen.

Die Überlebensfähigkeit im Weltraum wird begrenzt durch Strahlung (UV, ionisierende Strahlung) und Vakuum; schwache Gravitation ist nicht letal, extreme Kälte und Anhydrobiosis können von einzelnen Arten toleriert werden. Ein Bedarf an Nährstoffen besteht auch nicht unbedingt, wenn man von extremer Kälte und Austrocknung (Anhydrobiosis) ausgeht, bei der alle Stoffwechselprozesse ruhen. Einige irdische Organismen können auch im Weltraum überleben (Flugexperimente mit *Bacillus subtilis* Sporen, Bacteriophagen, Tabakmosaikvirus). *B. subtilis*-Sporen können jahrelang im Weltraum überdauern, wenn sie in mehreren Schichten (zwei- oder mehrschichtig) angeordnet sind oder mit Glukose vermischt sind, um sie gegen die starke UV-Strahlung zu schützen; als Monoschicht werden sie dagegen in wenigen Minuten abgetötet. Viren sterben schon nach Wochen im Weltraum, das strahlungsresistente Bakterium *Deinococcus radiodurans* überlebt keine 7 Monate aufgrund vieler DNS-Brüche. Halophile überleben mindestens 2 Wochen (und wahrscheinlich viel länger) im Weltraum und stellen den ersten Nachweis vegetativer Zellen, die im Weltraum – zumindest begrenzte Zeit – überleben können.

III.2a Weitere mögliche Orte der Urzeugung

Nicht im offenen Ozean, sondern:

- in Pfützen, Gesteinsporen, flachen Seen oder Flachmeerszonen, z.B. Gezeitentümpeln, insbesondere unter Einwirkungen von elektr. Entladungen oder UV-Licht
- an katalytisch wirksamen Oberflächen (Pyrit, Tonkristalle)

Unabhängig von den Orten der Urzeugung ist auf jeden Fall die erhöhte Reaktionsfreudigkeit aufgrund der höheren Temperaturen (globale Mitteltemperatur wahrscheinlich zwischen 60 und 70 Grad!) zu berücksichtigen (Nat. 454, 37).

Ein wichtiger Grund, weshalb die Urzeugung eher in flachen Tümpeln/Seen anstelle des Ozeans erfolgte, besteht darin, dass Stickstoff zu jener Zeit nur gasförmig in der Atmosphäre vorkam; unter Einfluss von Sonnenstrahlen konnte sich die ersten Stickoxide bilden, die sich im Ozean und anderen Gewässern ansammelten, allerdings dürfte im riesigen Ozean die Stickoxid-Konzentration zu gering gewesen sein, als dass sich dort Leben bilden konnte. Flache Gewässer von 10 cm bis höchstens 1 m Tiefe könnten dagegen ausreichende Konzentrationen aus der Atmosphäre aufgenommen haben (nach www.antropus.de 4/19; RANJAN S et al., *Geochem Geophys Geosyst.* 2019).

Bei etwaigen kosmogenen Katastrophen hätten dann die so entstandenen Mikroorganismen u.U. in der Nähe der hydrothermalen Schlotte überleben können, sofern sie sich zuvor an deren Bedingungen adaptiert hatten („archaische Arche-Noah-Hypothese“), wobei allerdings ohnehin nicht mehr von extremen, sterilisierenden Impaktereignissen nach 4 MrA ausgegangen wird (das starke Meteoritenbombardement soll schon früher beendet worden sein).

Nach theoretischen Berechnungen könnte die Abiogenese vor 4200 bis 4000 MA erfolgt sein, wenn hydrothermale Quellen der Ort der Urzeugung wären; an der Erdoberfläche könnte sie dagegen erst vor 4000 – 3700 MA erfolgt sein. Allerdings können (besonders thermophile) Mikroorganismen erheblichen Umweltstreß überstehen, so daß auch globale Katastrophen schon zuvor von einigen Individuen überlebt worden sein könnten; photosynthetischer Metabolismus könnte sich daher schon vor mehr als 3,8 MrA entwickelt haben. Sollte das Leben aber schon vor deutlich mehr als 3,8 MrA entstanden sein, dürfte es sich zunächst vorwiegend auf die Tiefsee beschränkt haben.

Meereis: in jüngster Zeit verdichten sich die Indizien für Meereis als Ort der Urzeugung (Bild der Wiss. 10/2006, S. 22). Das Problem der klassischen Urzeugungstheorien besteht nämlich darin, dass sie warme Umgebungen voraussetzen, in denen die Moleküle nach wenigen Wochen wieder zerfallen; dies steht dem langwierigen Prozess der Lebensentstehung z.B. in Form von Hyperzyklen entgegen; im Eis dauern die Reaktionen zwar länger, die Produkte sind aber Jahrtausende stabil. Dabei kommt aber nur Meerwasser infrage: Süßwasser gefriert komplett, gefrierendes Meerwasser trennt sich dagegen ab, wobei winzige salzfreie Eisblöcke entstehen, die von kleinen Kanälen umgeben sind, durch die konzentrierte Salzlösung fließt. Hauchdünne Schichten trennen ähnlich wie Membranen die einzelnen Bereiche voneinander ab, ähnlich Zellen. So werden komplexe molekulare Systeme, die sich einmal gebildet haben, zusammengehalten. Experimente zeigten nun, dass sich im Meereis Nucleotide rasch zu RNA zusammenlagern – als Voraussetzung für die RNA-Welt. Dabei ist noch unbekannt, ob Minerale im Eis oder die Oberflächeneffekte der Eiskristalle diese Reaktionen unterstützen. Reichert man Meereis mit RNA-Ketten und freien Nucleotiden an und variiert die Temperatur des künstlichen Eises (analog dem Tag-Nacht-Rhythmus), so lagern sich schon innerhalb von 4 Wochen die Nucleotide an die RNA; ständiges Auftauen und Frieren fördert dabei die Zusammenlagerung. Hatten sich in konventionellen Replikationsexperimenten höchstens 17 Nucleotide miteinander verbunden, waren es (nach einem Jahr) im Meereis 400 Nucleotide; dies reicht für eine funktionstüchtige RNA.

Immerhin stellte sich inzwischen heraus, dass das ursprünglichste bekannte Ribozym, die R-18-RNA-Polymerase, seine beste Wirksamkeit bei Temperaturen unterhalb des Gefrierpunktes entfaltet: bei – 7 Grad Celsius nahm die Aktivität zu und blieb wochenlang bestehen, während sie bei Zimmertemperatur innerhalb von zwei Tagen sistierte. Auch bei Temperaturen unterhalb von 25 Grad erlosch die Aktivität. Hohlräume im Eis waren also durchaus geeignet, um stabile

Ribonucleinsäuren zu bilden und die niedrigen Temperaturen förderten sogar die katalytischen Aktivitäten bestimmter Ribozyme (BdW 12/2010, 13).

„Deep rock theory“: die Entdeckung von Bakterien in Klüften und Rissen im Gestein weit (> 1 km) unterhalb der Erd- bzw. Meeresoberfläche bestärkte die Theorie, dass das Leben ursprünglich in der Tiefe im Gestein entstanden sein könnte und sich dann erst sekundär im Meer und schließlich an der Landoberfläche ausgebreitet haben könnte. Hopanoide (Biomarker für bakterielle Zellwände) finden sich ubiquitär im Gestein; es gibt Hochrechnungen, dass sich 10 bis 100 Trillionen Tonnen Hopanoide weltweit im Gestein befinden, mehr als organische Kohlenstoffverbindungen aus Lebewesen, die an der Oberfläche (einschl. Meer) leben.

Die Risse und Klüfte im Gestein bilden einen riesigen heißen, feuchten Lebensraum, ideal für thermophile Bakterien und Archaea. Das Gestein selbst liefert die von ihnen benötigten Chemikalien. Da Thermophile bis zu Temperaturen von 113 Grad gedeihen, könnten sie bis in Tiefen von 5 bis 10 km vordringen; diese Strecke könnten sie in weniger als 1000 Jahren zurücklegen. Unter Umständen ist die Biomasse der Bakterien in den obersten Kilometern unter der Erdoberfläche größer als die Biomasse an der Erdoberfläche, die von der Energie des Sonnenlichts abhängig ist.

Dies bedeutet nicht zwangsläufig, dass das erste Leben in der Tiefe in Klüften und Rissen im Gestein entstanden sein muss (aber *könnte*); die Verhältnisse, die sich heute dort finden, entsprechen etwa den Verhältnissen *auf* der frühen Erde im Hadean. Die Bakterien, die ursprünglich auf der Erdoberfläche (z.B. an hydrothermalen Quellen) entstanden sind, könnten sich auch erst später unterhalb der Erdoberfläche ausgebreitet haben, wo ihre Ursprungsbedingungen (heiß, feucht, bestimmte Chemikalien) bis heute persistieren. Möglicherweise stehen diejenigen Bakterien, die heute noch im Gestein unter der Erdoberfläche leben, dem LUCA näher als die Bakterien der Erdoberfläche (Erdoberfläche hier auch im Sinne von Meeresgrund), die sich an Licht, Kälte und/oder Sauerstoff anpassen mussten und daher weiter abgeleitet sein dürften (s. DAWKINS S. 480 f.).

Kenntnisstand zu unterirdischen Mikroorganismen anno 2007 und 2009 (BdW 6/07, 54; Nat., Juni 2009, 770):

Die Temperaturgrenze, bis zu der die bisher bekannten extremophilsten Archaea überleben können, liegt bei 113 Grad. Diese Temperatur wird zwischen 3 und 10 km Tiefe erreicht, je nach Ableitung der aus dem Erdinneren vordringenden Wärme in der Erdkruste. In einer Goldmine Südafrikas fand man in 2800 m Tiefe stäbchenförmige Keime in salzigem, ca. 60 Grad warmen Grundwasser*, wobei dieses Wasser seit > 20 MA keinen Kontakt zur Erdoberfläche gehabt haben soll. Lebensgrundlage dieser Mikroorganismen sind Wasser, Gestein und radioaktive Strahlung (aus Uran, Kalium, Thorium); letztere zerlegt Wasser in Wasserstoff und Sauerstoff. Durch Reaktionen des so entstandenen freien Sauerstoffs mit schwefelhaltigem Gestein entsteht Sulfat, das die Mikroorganismen der Goldmine zum Atmen benötigen. Primäre Energiequelle ist also die radioaktive Strahlung; Sonnenenergie und Photosynthese spielen keinerlei Rolle.

[**Desulforudis autaxviator* gewinnt Energie nur aus anorganischen Stoffen aus der Umgebung; mit einer Geißel kann er sich langsam fortbewegen und für die Nährstoffversorgung günstige Plätze suchen (Chemotaxis). Sollte er wirklich mal auf organisches Material treffen, kann er dieses aber auch verwerten und die betreffenden Verbindungen über Membranproteine in die Zelle aufnehmen. Einziges Taxon in

dieser Tiefe (DNS-Sonden ergaben keinerlei Hinweise auf weitere Taxa). Familie Peptococcaceae; Ordnung Chlostridiales. Einziges bisher bekanntes Lebewesen, das ganz auf sich allein gestellt existiert.

Das Genom ist komplett entschlüsselt. Das Bakterium verfügt über alle Gene, die erforderlich sind, um Zellbestandteile allein aus anorganischen Verbindungen aufzubauen (Chemolithotrophie); es bedarf weder anderer Primärproduzenten noch Sonnenlicht. Energie gewinnt es durch Übertragung von Elektronen von elementarem Wasserstoff auf Sulfat; dadurch entsteht ein Protonengradient über die Zellmembran. Dieser Gradient wird zum ATP-Aufbau genutzt. ATP wird von *Desulforudis* aber auch dazu genutzt, um anorganischen Kohlenstoff, den es aufgenommen hat, in Biomasse zu verwandeln. Andere Enzyme dienen dem Binden und Verwenden elementaren Stickstoffs. Mit diesen Fähigkeiten kann es aus anorganischen Verbindungen alle benötigten Biomoleküle synthetisieren wie Aminosäuren, Zucker, Lipide, Nucleotide usw. Schutzmechanismen gegen Sauerstoff hat es nicht, da in dieser Tiefe kein freier Sauerstoff existiert.

Energiequelle ist die radioaktive Strahlung des Urans, die geochemische Prozesse auslöst, u.a. die Spaltung der Wassermoleküle, wobei der elementare Wasserstoff für die Sulfatreduktion entsteht. Außerdem bildet sich unter radioaktiver Strahlung Wasserstoffperoxid, das Sulfide im Gestein zu Sulfat umwandelt (das dann von den Bakterien reduziert wird). Durch den Energiestoffwechsel des Bakteriums wird die Umgebung angesäuert; es entsteht aus Kalk Kohlendioxid, das im Rahmen eines umgekehrten Zitratzyklus zur Synthese organischer Verbindungen genutzt wird. Allerdings laufen diese Prozesse extrem langsam ab; das Bakterium teilt sich nur alle 100 bis 1000 Jahre (Schätzung). Wegen der konstanten Lebensbedingungen ist dies tolerabel. Grundlage seines Lebens sind also 2157 Gene, Radioaktivität, Wasser und einige gelöste chemische Verbindungen (BdW 4/09, 23)].

Das Leben in der Erdkruste verläuft dabei so langsam, dass sich die Mikroben nur alle 4 bis 30 Jahrzehnte teilen (deshalb lassen sich die meisten Taxa auch nicht im Labor kultivieren, und wenn überhaupt, dann nur über sehr lange Zeiträume). Es gibt sogar Schätzungen, dass sie sich nur alle 1000 Jahre einmal teilen.

Vermutlich enthält die „tiefe Biosphäre“ den größten Anteil an allen Prokaryonten der Erde; ihre Biomasse wird auf 10 bis 30 % der gesamten Biomasse der Erde geschätzt. In der Tiefe des Meeresbodens finden sich bis zu 10 Milliarden Zellen pro ccm, wobei die Sedimente des Meeresbodens aber auch viel nährstoffreicher sind (zersetzte Reste von Organismen, diverse Nährstoffe) als beispielsweise Granit.

Neuere Untersuchungen reduzierten den Anteil der „tiefen Biosphäre“ an der gesamten Biomasse allerdings auf nur ca. 1 % (Sci. 338, 204). Der Grund für diese Revision der Annahmen liegt vor allem darin, dass bisher bevorzugt die Sedimente des Meeresbodens an den Kontinentalrändern beprobt wurden. Unter dem Meeresboden des tiefen Ozeans ist die mikrobielle Besiedlung allerdings wesentlich geringer; sie nimmt mit sinkender Sedimentationsrate und steigender Entfernung von der Küste deutlich ab.

In den Sedimentgesteinen zersetzen die Mikroben tote Biomasse, aus Basaltgesteinen* (Fußnote s. weiter unten!) lösen sie Eisen, in den Erdölfeldern nehmen sie Kohlenwasserstoffe auf, im harten Granit leben sie lediglich von Wasserstoff, und in Salzstöcken können ihre Sporen sogar mehrere hundert MA überleben. **Die Methanhydrate im Meeresboden sind ein Verdauungsprodukt tief im Meeresboden lebender methanogener Mikroben** (alle methanbildenden Mikroorganismen gehören zu den Archaea). Sulfatatmung und Methanbildung sind dabei die wichtigsten Prozesse in der Tiefe des Meeresbodens. Durch Sulfatatmung im Meeresboden wird Methan wieder zu CO₂ abgebaut; dieser Prozess ermöglicht ein besonders intensives unterirdisches Leben.

Im Rahmen der „Wasserstoffwirtschaft“ im Granit gibt es Mikroben, die aus Wasserstoff und Kohlendioxid Azetat (Salz der Essigsäure) herstellen, andere setzen das Azetat zum Methan um; noch andere Taxa synthetisieren Methan direkt aus Wasserstoff und Kohlendioxid ohne Umweg über das Azetat. Die Freisetzung des Wasserstoffs erfolgt nicht ausschließlich durch radioaktive Prozesse, sondern z.B. auch beim Kontakt von Peridotit (ein Erdmantelgestein) mit Meerwasser oder an frischen, chemisch reaktionsfreudigen Gesteinsoberflächen, wie sie bei Erdbeben entstehen, wenn das Gestein zerreißt. Geologische Störungszonen sind daher besonders günstige Orte für die unterirdischen Mikroben. So setzen auch kleinere Erdbeben Wasserstoff frei, der zuvor in Klüften und Spalten gefangen war. So fand sich beispielsweise in einer Mineralquelle nach Erdbeben ein achtfach erhöhter Methangehalt, was nur damit erklärbar ist, dass infolge der Freisetzung „gefangenen“ Wasserstoffs durch das Erdbeben die methanogenen Archaea ihre Stoffwechselaktivität hochfuhren.

Unterirdische Mikroben spielen auch bei der Geologie der Erdkruste eine entscheidende Rolle; viele bisher als rein chemisch-physikalisch interpretierte Verwitterungsprozesse gehen auf biochemische Prozesse zurück, z.B. die allmähliche Umwandlung der ozeanischen Basaltkruste in Tonminerale.

Hohe Temperaturen spielen für das Leben und den Stoffwechsel der unterirdischen Organismen eine wichtige Rolle (sonst würden die Stoffwechselprozesse ja noch langsamer ablaufen).

Ökologisch vergleichbare Mikroorganismen könnten theoretisch auch auf dem Mars oder dem Jupitermond Europa überlebt haben; selbst auf Planeten mit inzwischen steriler Oberfläche wäre ein Überleben in der Tiefe also möglich.

Im Rahmen des Ocean Drilling Project wurden 9 Proben aus Tiefseesedimenten (860 bis 1626 m unter dem Meeresboden) genommen; Alter der Sedimente: 46 bis 111 MA; die Temperatur in der tiefsten Probe (1626 m) wurde auf 60 bis 100 Grad berechnet. In allen Proben fanden sich intakte prokaryontische Zellen. Die Anzahl der Zellen lag in den höchsten Proben (< 900 m) und in den tieferen Proben (1300 bis 1626 m) über 1 000 000/ml, in mittleren Tiefen (900 – 1300 m) zwischen 200 000 und 1 000 000. Einige Zellen waren nachweislich metabolisch aktiv, einige befanden sich in Teilung; mit einer speziellen Färbung erwiesen sich 60 % der Zellen als lebensfähig. RNA-Amplifikation (16S rRNA von Archaea) beweist ebenfalls, dass es sich um lebende Prokaryonten handelt (denn fossile RNA/DNS würde sich bei Temperaturen zwischen 60 und 100 Grad nicht über 46 bis 111 MA erhalten). Die gefundenen Sequenzen sind charakteristisch für thermophile und hyperthermophile Archaea. Insgesamt fand sich mit genetischen Methoden eine geringe Diversität an Archaea. In der größten Tiefe fanden sich *Pyrococcus*- und *Thermococcus*-Sequenzen; diese wohl hyperthermophilen Archaea leben dort vermutlich von Kohlenwasserstoffen, die sich unter den hohen Temperaturen bilden. Insgesamt dominieren in größeren Tiefen Archaea, die Methan anaerob oxidieren (besonders zwischen 1400 und 1600 m); noch tiefer dominieren Thermococcales (*Pyrococcus*, *Thermococcus*) in den heißen Sedimenten, wo sie thermogene Energiequellen nutzen. **Es gibt Schätzungen, dass die Biosphäre unterhalb des Meeresbodens zwei Drittel der gesamten Biomasse an Prokaryonten auf der Erde beherbergt** (Sci. 320, 1046) bzw. > 50 % aller Mikroben auf der Erde (Nat. 454, 952). Ihre Biomasse soll der derjenigen aller Pflanzen auf der Erdoberfläche entsprechen (Nat. 454, 952). *Kontra*: siehe oben.

Bereits ab einer Tiefe von 1 m unter dem Meeresboden dominieren die Archaea (Anteil ab 90 %). Im Vergleich zu Eubakterien kommen Archaea besser mit Energiemangelstress zurecht. Die genaue Aufteilung ist allerdings problematisch, da nur begrenzt zwischen lebenden, toten und

„intermediären“ Zellen (in irgendeiner Form der Stase) unterschieden werden kann (Nat. 454, 952).

Es ist bisher nicht klar, bis in welche Tiefe unter dem Meeresboden bzw. unter der Erdoberfläche Mikroorganismen gedeihen können. **Inzwischen wurden methanproduzierende Mikroben bis zu einer Tiefe von 2466 m unter dem Meeresboden nachgewiesen:**

Vor der Küste Japans wandeln sie dort 20 MA alte Kohle aus Kohleflözen in den Sedimenten bei Temperaturen von 40 bis 60 Grad in Methan um. Die Anzahl der Zellen war in dieser Tiefe aber sehr gering – ein Hinweis, dass man der Untergrenze der tiefen Biosphäre schon nahe gekommen sein könnte. Die Mikrobengemeinschaft weist eher Ähnlichkeiten mit Mikrobengemeinschaften aus Waldböden auf als mit denen der oberen Sedimentschichten. **Dies spricht dafür, dass es sich um Überreste der Mikrobengemeinschaften handelt, die damals den Waldboden besiedelte, als vor 20 MA die Kohleflöze entstanden.**

An den westpazifischen Kontinentalrändern ist junge Braunkohle (Lignit) weit verbreitet und liegt inzwischen 1,5 bis 2,5 km unter der Sedimentoberfläche. Direkt unter der Sedimentoberfläche beträgt die Zellzahl 1.000.000.000 pro Kubikzentimeter, in 365 m Tiefe noch 10.000.000. Im normalen (lignit-freien) Sediment unterhalb einer Tiefe von 1,5 km Tiefe liegt sie bei nur noch 100 bis 1000, in den lignithaltigen Schichten allerdings höher, und hier konnte biogene Methansynthese nachgewiesen werden. Die methanbildenden Archaea sind mit *Methanobacterium subterraneum* verwandt. Allerdings ist der Anteil methanogener Archaea gering; in den tiefen Sedimentschichten dominierten Actinobacteria, Firmicutes, Proterobacteria, Bacteroidetes und Verwandte der Acidobacteria. Energiequelle dürfte Wasserstoff sein, der durch anaeroben Abbau von Lignit und anderer organischer Substanzen entsteht (Natwiss. Ru. 4/2017: 198).

Die in den Sedimenten lebenden Organismen sind nicht identisch mit jenen der Sedimentoberfläche. Die Mutationsrate pro Generation nimmt mit der Tiefe ab, die genetische Diversität der Organismen ist gering. Eine adaptive Radiation kann unter diesen Umständen nicht stattfinden. Die Mikroben der Sedimente gehen somit aus Linien hervor, die unter den gegebenen Bedingungen selektiert wurden und lediglich einer stabilisierenden Selektion unterliegen. Es sind also keine eigenen Arten, die sich speziell im Rahmen einer adaptiven Radiation für das Leben in der Tiefe entwickelt haben, sondern es sind jene Linien, die aus der Vielzahl der Taxa und Mutanten überlebt haben (Natwiss. Ru. 4/2017: 198).

Je nach Lebensraum sind ihre Nahrungsquellen der tiefen Biosphäre sonnenlichtabhängig oder komplett sonnenunabhängig. Ernähren sie sich von organischer Materie, die in den Meeressedimenten eingeschlossen wurde (wie toten Algenzellen, marinem Detritus usw., der von der photischen Zone auf den Meeresboden heruntergerieselt ist und dort eingebettet wurde), so sind sie letztendlich sonnenlichtabhängig. Sie nehmen am C-Zyklus teil, produzieren CO₂ und Methan, setzen u.a. Stickstoff und Phosphor frei; zirkulierende Flüssigkeiten bringen diese Stoffe irgendwann wieder zurück in den Ozean, wo sie für die Produktion neuer Biomasse zur Verfügung stehen. Auch die Biosphäre unter der Erdoberfläche nimmt also am C-Zyklus teil.

Andere Mikroben der tiefen Biosphäre ernähren sich dagegen völlig von anorganischen Quellen; sie beziehen ihre Energie daher nicht aus dem Sonnenlicht und partizipieren auch nicht am C-Zyklus; so z.B. im Rahmen der oben beschriebenen Wasserstoffwirtschaft, ausgelöst durch radioaktiven Zerfall z.B. von Uran. Solche Prozesse könnten schon vor 4 MrA erstes Leben

ermöglicht haben. Möglicherweise liefert das durch radioaktive Prozesse ausgelöste Splitting der Wassermoleküle ebenso viel Energie für biologische Prozesse in der tiefen Biosphäre wie die Nutzung organischer Materie.

Die Mikroben der tiefen Biosphäre, wie man sie in Bergwerken findet, befinden sich manchmal in Wasserreservoirs (hydrogeologisch isolierten Systemen), die seit Millionen von Jahren von der Außenwelt abgeschlossen waren; sie sind **lebende Fossilien im wörtlichen Sinne**.

* Basalt als Energiequelle: es dauert einige Jahrmillionen, bis die an den mittelozeanischen Rücken gebildete Basaltlava vollständig von Sedimenten bedeckt ist. Bis dahin reagieren die Vulkangesteine mit dem Meerwasser und „verwittern“, wobei Energie freigesetzt wird. Ein Kubikzentimeter Basalt enthält 1000 bis 10000 mal mehr Mikroorganismen als das gleiche Volumen Tiefseewasser; eine solche Individuendichte wird sonst nur von Böden und Bakterienmatten erreicht. Die Mikroben bilden hauchdünne Biofilme auf der Basaltoberfläche. Energie gewinnen sie durch Oxidation des zweiwertigen Eisens, das im Basalt mit einem Gewichtsanteil von 8 % enthalten ist. Auch in Zellkulturen nutzen eisenoxidierende Bakterien Basalt sehr effizient als Energiequelle; sie benötigen dazu lediglich CO₂, das auch im Meerwasser enthalten ist.

Die im Basalt lebenden Mikroben beschleunigen die Verwitterung und sorgen dafür, dass Calcium schneller freigesetzt wird. Letzteres reagiert dann mit dem Kohlendioxid unter Bildung von Kalkstein und reduziert damit den CO₂-Gehalt im Ozean und der Atmosphäre (Spektr. Wiss. 9/08, 16).

Auch in Kissenbasalten aus dem Devon (Thüringen, Bayern, Rheinisches Schiefergebirge) finden sich fossile Hinweise auf frühere mikrobielle Aktivität (mineralisierte Filamente in Bläschen der Kissenlava, wobei die Mikroorganismen durch Tonminerale ersetzt wurden). Die Filamente lebten an der Innenseite von ehemals wassergefüllten Bläschen. Sie finden sich bevorzugt in der Nähe des Randes der Basaltkissen. Der häufigste Filamenttyp ist bis 0,1 mm lang und 3 bis 8 µm breit. Konstanter Durchmesser der gekrümmten Filamente. Die Filamente gelten als Kryptoendolithen (REITNER et al. 67).

Im Jahr 2011 wurden Nematoden beschrieben (darunter eine neue Art, *Halicephalobus mephisto*, ca. 5 mm lang), die 1300 m tief unter der Erdoberfläche in 3000 bis 12000 Jahre altem Wasser leben, das Risse im Gestein ausfüllte (ursprünglich Regenwasser). Die Nematoden kommen mit niedrigem Sauerstoffgehalt aus und grasen von Biofilmen (bakteriellen Matten, *E.coli*-dominiert), die sich entlang von Rissen im Gestein ausbreiten. Die Mikrobengesellschaft in dem alten Wasser enthält sowohl anaerobe wie aerobe Bakterien. Außer Nematoden wurden keine weiteren Metazoen nachgewiesen.

Die in der Tiefe lebenden Nematoden vertragen hohe Temperaturen (die neue Art bis 41 Grad; ein anderes Taxon in einem anderen Bohrloch lebte sogar bei 48 Grad; alio loco wurden sogar Nematoden beobachtet, die an heißen Quellen Temperaturen zwischen 51 und 61 Grad Celsius aushalten!) und vermehren sich parthenogenetisch. Die Biosphäre der Metazoen reicht somit tiefer als bisher angenommen; die Ökosysteme der Tiefe sind komplexer als vermutet. (Bisher waren Eukaryonten nur aus geringerer Tiefe bekannt: 0,1 – 10 Eukaryonten je Gramm in einer Tiefe von 200 m in South Carolina: Algen, Pilzen, Amöben, Geißeltierchen; 0,01 – 1 Pilzzelle je ml in 200 – 450 m tief liegenden Rissen im Gestein in Schweden). Nematoden sind für ein Leben in großer Tiefe auch deshalb geeignet, weil sie längere Zeit in ein Stadium der Anabiose verharren können und auch in hypoxischer Umgebung mit einem Sauerstoff-Partialdruck von nur 0,4 kPa weiterhin

in der Lage sind, aeroben Stoffwechsel auszuführen. Viele Indizien belegen, dass die nachgewiesenen Nematoden (4 Taxa) indigen sind und nicht auf eine rezente Kontamination durch Oberflächenwasser oder im Rahmen der Bergbauarbeiten zurückgehen. Inzwischen wurde sogar Nematoden-DNS einer noch unbekanntes *Monhysterid*-Art in 3600 m Tiefe (bei Temperaturen von 48 Grad) nachgewiesen.

Die Bakteriendichte in den alten Wasservorkommen reicht aus, um Nematoden für Tausende von Jahren als Nahrung zu dienen. Auf 1 Nematoden kommen 100 000 000 bis 10 000 000 000 Mikrobenzellen (direkt unter der Erdoberfläche liegt das Verhältnis zwischen Protisten und Bakterienzellen bei 1 : 10 bis 1 : 100). Ein Exemplar von *Halicephalobus* benötigt etwa 10 000 Bakterien pro Tag. Nematoden finden sich in dem subfossilen Wasser nur, wenn ein Bohrloch erstmals eröffnet wird; dies hängt mit ihrer engen Assoziation mit Biofilmen zusammen. Wenn das eröffnete Bohrloch unter hohem Druck mit Wasser gespült wird, werden die Biofilme an den Oberflächen der Gesteinsrisse abgelöst und zerstört. Der Sauerstoffgehalt in dem subfossilen Wasser reicht aus, um einen Nematoden je Liter Wasser (bei maximaler Stoffwechselrate des Nematoden) zu unterhalten; tatsächlich wurde nur 1 Nematode pro 10 000 Liter gefunden (Nat. 474, 79).

Die obere Temperaturgrenze für Leben liegt zur Zeit bei 122 Grad. Modellationen von Temperatur und Konvektion ergaben, dass in bestimmten serpentinierten Regionen mit hohem Gehalt an organischer Masse im kühlen Mantel von Subduktionszonen chemolithoautotrophes Leben bis in eine Tiefe von 10.000 m unter dem Meeresboden existieren könnte (an anderen Stellen ist es in 10.000 m Tiefe dagegen schon zu warm für Leben) (PNAS 114: 4324).

III.2b Urzeugung an Land ? (2012)

(MULKIDJANIAN et al., PNAS 109, E821).

Genetischen Untersuchungen zufolge, die auf die genetische Ausstattung der Urzellen schließen ließen, benötigten die ersten Zellen für ihren Stoffwechsel recht hohe Konzentrationen von Zink- und Mangan-Ionen und Phosphat und ein hohes Verhältnis Kalium : Natrium. Dies ergab sich aus Untersuchungen, wie die von den Genen kodierte Proteine mit den verschiedenen anorganischen Stoffen interagierten. Die Protozellen verfügten auch noch nicht über membrangebundene Ionenpumpen; folglich war die Konzentration kleiner anorganischer Moleküle oder Ionen in der Protozelle ebenso hoch wie in der Außenwelt der Protozelle. Der Gehalt an anorganischen Ionen in modernen Zellen dürfte daher demjenigen in der Umgebung der Protozellen entsprechen, da ein entsprechender Ausgleich über die Membranen damals nicht möglich war. Das Zellinnere konservierte somit die Ionenzusammensetzung der Außenwelt zum Zeitpunkt der Entstehung der Protozellen.

Dabei zeigte sich, dass die notwendigen chemischen Elemente im Ozean nicht in den richtigen Anteilen vorhanden waren, aber ebenso wenig in modernen Flüssen oder Seen. Der Lebensraum der Protozellen muss ein hohes K⁺/Na⁺-Verhältnis und recht hohe Konzentrationen an Zink, Mangan und Phosphatverbindungen besessen haben. Dies aber ist in marinen Umgebungen nicht zu erwarten.

Demnach müsste das Leben in Tümpeln auf dem Land entstanden sein, die sich bildeten, wenn sich vulkanische Dämpfe und Gase an der Erdoberfläche abkühlten, also an geothermischen Systemen auf dem Festland. Unter anoxischen, CO₂-reichen Bedingungen ähnelt die Chemie derartiger geothermischer Strukturen dem inneren Milieu moderner Zellen. Die Tümpel, die sich auf diese Weise aus abgekühlten vulkanischen Dämpfen und Gasen bildeten, waren ausgekleidet mit porösen Silikatmineralien und Metallsulfiden, angereichert mit Kalium- und Zinkionen sowie phosphorhaltigen Verbindungen. Sowohl dort vorhandene Minerale wie auch Trockenperioden könnten an den notwendigen chemischen Prozessen zur Entstehung des Lebens beteiligt gewesen sein.

Als **terrestrische geothermische Felder** bezeichnet man die von Dämpfen geprägten Zonen über terrestrischen hydrothermalen Quellen oder vulkanischen Zonen. Wichtig ist in diesem Zusammenhang die Frage, ob das Leben *vor* dem LUCA in diesen Settings entstanden ist. Die Analyse rezenter Genome ermöglicht keine direkte Aussage über das Leben vor dem LUCA. Allerdings lassen sich Eigenschaften von prä-LUCA-Organismen aus der Analyse jener Proteinfamilien ableiten, die bereits im LUCA vorhanden waren (wie GTPasen, aminoacyl-tRNA-Synthetasen). Die Vorläufer dieser Proteinfamilien hatten vermutlich dieselben Bedürfnisse an die ionische Umgebung wie die modernen Mitglieder dieser Proteinfamilien (z.B. Kalium, Zink). Auch bestimmte virale Gene sprechen hierfür, denn sie kodieren für Proteine, die sich heutzutage nicht (mehr) in zellulären Organismen finden und daher vermutlich auf Organismen zurückgehen, die vor dem LUCA lebten. Dies spricht dafür, dass die terrestrischen geothermischen Felder die Orte waren, an denen sich die präzellulären Lebensformen bis hin zum Stadium des LUCA entwickelten.

Terrestrische geothermische Felder können über Millionen von Jahren persistieren, so dass sich langdauernde Entwicklungsprozesse dort abspielen konnten. Die Dämpfe in geothermischen Systemen sind stark mit Borat angereichert, das Ribose stabilisiert. Reagenzien können sich in diesen Systemen anreichern und interagieren; feuchte Oberflächen trocknen von Zeit zu Zeit aus und ermöglichen eine selektive Ansammlung der am wenigsten verdampfenden Komponenten wie z.B. einfache Amide. Formamid spielt wahrscheinlich für die abiotische Synthese von Nucleotiden und Aminosäuren eine wichtige Rolle; es bildet sich durch Hydrolyse von Blausäure, die sich in vulkanischen Gasen und den Ausgasungen geothermischer Felder findet. Außerdem sind letztere auch reich an Ammoniak; der Entzug von Wasser aus bestimmten Ammoniaksalzen führt ebenfalls zu Formamiden. Anoxische geothermische Felder ermöglichten damit eine Anreicherung von einfachen Amid (besonders Formamiden), vermischt mit Wasser und anderen Molekülen. Mineraloberflächen könnten als Katalysatoren gedient haben; Tonminerale katalysieren die Bildung von Adenin und Cytosin aus Formamiden; Titandioxid (im Mineral Rutil) katalysiert die Bildung von Purinderivaten, Thymin, Uracil, Acyclonucleosiden. Eisenoxide katalysieren ebenfalls die Synthese von Nucleobasen aus Formamid.

Bei Formamid-Konzentrationen über 30 % sind Polynucleotide stabiler als Mononucleotide. Spontane Polymerisationen von Mononucleotiden sind daher in normalen Wasserumgebungen (z.B. marinen hydrothermalen Settings) unwahrscheinlich, im Kontext geothermischer Felder aber plausibel, z.B. im Zusammenhang mit Austrocknung und Wiederbefeuchtung im Rahmen des mehrstündigen Zyklus von Thermalquellen wie Geysiren; hinzu treten die täglichen Schwankungen von Temperatur und Licht. Dieser Wechsel erleichtert Polymerisationen von Monomeren.

Auf diese Weise dürfte sich eine große Menge verschiedenster organischer Verbindungen auf abiotische Weise (ggf. durch abiotische Photosynthese) gebildet haben. Da aber biologische Nucleotide sehr photostabil sind, dürften sie unter der starken UV-Bestrahlung positiv selektiert

worden sein. Die Photoselenktion könnte dazu beigetragen haben, aus der komplexen Mischung kleiner organischer Moleküle die RNA-Welt entstehen zu lassen. Die UV-Strahlung könnte nicht nur die Photopolymerisation katalysiert haben, sondern gleichzeitig weniger photostabile organische Moleküle zerlegt und so neues Baumaterial für neue Syntheseyklen zur Verfügung gestellt haben.

Da die Sonne noch nicht so hell war, fielen die täglichen Temperaturunterschiede größer aus als heutzutage; dies könnte zu nächtlichem Frost geführt haben, der seinerseits dann zur Konzentration von Reaktionspartnern sowie zur Stabilisierung von RNA-artigen Oligomeren und deren Interaktionen (Paarung) beiträgt.

Zink- und Manganionen dienten als selektive Katalysatoren, aber auch als Stabilisatoren der frühen Biopolymere. Zinkionen fördern die Bildung von Phosphodiester-Bindungen bei der abiotischen Polymerisation aktivierter Nucleotide.

In denselben Lebensräumen dürften sich dann aus den frühesten RNA-artigen Molekülen die Protozellen entwickelt haben; anderenfalls hätten sich die ersten präzellulären Organismen in andere Lebensräume begeben müssen, um sich dort zu Protozellen weiterzuentwickeln, was unplausibel ist.

Eine Entstehung von Protozellen in marinen Settings ist daher gar nicht denkbar. Das Leben muss daher erst relativ spät den Ozean erreicht haben. Keine marine Umgebung ermöglicht ein K^+/Na^+ -Verhältnis größer als 1 oder eine Phosphatkonzentration in der Höhe, wie sie Zellen benötigen. **Die ersten Zellen können daher gar nicht im Meer entstanden sein!** Dies spricht auch gegen die Annahme, dass Eisensulfid-Ausfällungen an hydrothermalen Quellen poröse, bienenwabenartige Strukturen bildeten und Eisensulfid-„Blasen“ die ersten frühen Lebensformen umschlossen und schützten, bis Zellen mit modernen Membranen entstanden, die auch außerhalb dieser geschützten Räume existieren konnten.

Die terrestrischen anoxischen geothermischen Felder bieten über die Vorteile für die Entstehung des Lebens, die bisher den marinen hydrothermalen Quellen zugeschrieben wurden, hinaus weitere Argumente. Der UV-Schutz durch ZnS , MnS und Tonminerale ist effektiver als der Schutz durch die Wassersäule, und terrestrische geothermische Felder sind noch stärker kompartimentiert als marine hydrothermale Systeme. Sonnenlicht diente sowohl als Energiequelle wie auch als Selektionsfaktor, der dazu beitrug, die besonders photostabilen Nucleotide zu selektieren und konzentrieren. Außerdem sind geothermische Dämpfe (im Gegensatz zu Tiefseequellen) reich an Phosphor und Bor – beide Stoffe sind von großer Bedeutung für die Bildung der ersten RNA-artigen Oligomere.

Terrestrische geothermische Felder bieten außerdem Mikrokompartimente wie wasserhaltige Poren innerhalb von ZnS - und MnS -haltigen Tonmineralen. Jede kleine Pfütze, jeder kleine Teich kann dagegen als selbständig evolvierendes Makro-Kompartiment gesehen werden; Regen oder Überflutungen könnten dann zu einem gelegentlichen Austausch von genetischem Material zwischen diesen bisher separierten Makrokompartimenten geführt haben.

Aufgrund der großen Unterschiede in der Ionenzusammensetzung zwischen Zytosol und Meerwasser konnten die in den terrestrischen geothermischen Settings entstandenen zellulären Organismen erst dann erfolgreich den Ozean besiedeln, nachdem sich ionen-dichte Membranen (mit Ionen-Pumpen) gebildet hatten; nur so konnte die innere Zusammensetzung innerhalb der Zelle erhalten werden, die die Bedingungen konservierte, unter denen die Protozellen entstanden waren. Mit derartigen Membranpumpen ausgestattet konnten die Protozellen zunächst

terrestrische Gewässer besiedeln. Über Flüsse gelangten sie in die Ozeane, in denen die hohe Na⁺-Konzentration eine besondere Herausforderung für sie darstellte. Sie mussten in der Lage sein, über Ionenpumpen Na-Ionen gegen einen großen Konzentrationsgradienten aus den Zellen zu befördern, um die hohe K⁺/Na⁺-Relation in den Zellen aufrecht zu erhalten.

Dasjenige Leben, das zum Ausgangspunkt alles modernen Lebens wurde, entstand also an einem lokal eng begrenzten terrestrischen Ort im Kontext eines kontinentalen Vulkansystems. Erst mit der Besiedlung der Ozeane durch membran-umschlossene Organismen mit Natrium-Pumpen in der Membran konnte es sich weltweit ausbreiten.

Viele Schritte der Entstehung des Lebens in derartigen terrestrischen geothermischen Settings konnten auch bereits experimentell nachvollzogen werden, so die Synthese verschiedener biologisch relevanter Verbindungen in formamid-haltigen Lösungen, die Photosynthese und Photo Selektion von Nucleotiden, die durch Tonminerale (Montmorillonit) katalysierte Bildung langer RNA-Oligomere und Membranbläschen, die RNA-Polymerisation in Wassereis, die UV-getriggerte Zurückwandlung von ADP in das energiereichere ATP u.a. (PNAS 109, E821).

Vor allem die **häufig wechselnden Wasserstände** (Nass-trocken-Zyklen) in terrestrischen Hydrothermalbecken dürften von großer Bedeutung gewesen sein; wiederkehrende Trockenperioden konzentrierten dabei Polymere und ermöglichten weitere Reaktionen. Fettsäuren erlaubten eine Kompartimentierung. In von Lipiden gebildeten Kompartimenten waren komplexe chemische Verbindungen vor dem Zerfallen geschützt.

In Experimenten simulierte man Bedingungen, wie sie noch heute an heißen Quellen und Geysiren vorkommen, wie niedrigen pH-Wert, hohe Temperaturen, Nass-trocken-Zyklen. Aus beigefügten Nucleotiden entstanden so Polymere aus 10 – 100 Nucleotiden, die RNA ähnelten und von Fetten eingekapselt waren – und damit kompartimentiert. Die Kompartimente ähnelten Protozellen, waren aber nicht fortpflanzungsfähig. Dafür waren sogar nur wenige Nass-trocken-Zyklen erforderlich.

Man vermutet, dass Lipidmembranen in Trockenperioden für Nährstoffe und Polymere durchlässig wurden; dadurch könnte sich der Inhalt mehrerer Kompartimente vermischen. In den Trockenphasen bildeten die Membranen filmartige Schichten. Zwischen diesen Schichten polymerisierten einfache Moleküle zu längeren Ketten.

Wenn es dann wieder feuchter wird, umschließen die Lipidmembranen die zuvor neu entstandenen Kombinationen von Molekülen. Die Filme saugten Wasser auf; aus den ehemaligen Filmen kapselten sich zahlreiche Protozellen ab. Die Membranen schlossen dabei einen zufälligen Cocktail aus Polymeren ein.

Diese Kompartimente unterlagen dann einer gewissen Selektion; komplexere Kompartimente mit großer Vielfalt an Molekülen hatten unter wechselnden Umweltbedingungen größere Überlebenschancen. Wenn der Wasserstand dann wieder fiel, verdichteten sich die Protozellen zu einem Gel, wie man dies heute noch auf rehydrierten (im trockenen Zustand leblos erscheinenden) Bakterienmatten auf Felsen findet. Auch in dieser Gelphase könnten Nährstoffe und Polymere durch die Lipidmembranen ausgetauscht worden sein.

Dem Wechsel zwischen den Zuständen „trocken“, „nass“ und „gelartig-feucht“ kommt dabei eine zentrale Bedeutung zu. Trockenphasen erlaubten die Bildung von Molekülen wie Nucleinsäuren.

In Nassphasen bildeten sich Protozellen, die Polymere einschlossen und dadurch vor dem Zerfall schützten. In der Gelphase verdichteten sich dann diese Protozellen und tauschten Moleküle aus; auf dieser Ebene fand bereits Selektion statt. Die so entstandenen „Progenoten“ wurden durch Wind und Wasser in andere Tümpel und Flüsse transportiert. Schließlich entstand die Fähigkeit zur Fixation von Kohlendioxid mittels Photosynthese und die Maschinerie der Zellteilung.

Aus dem Süßwasser gelangten diese frühen Organismen auch in salzhaltige Flussmündungen. Durch Selektion entstanden dann Formen, die auch den Ozean besiedeln konnten. Unter ihnen selektierten dann Stürme und Gezeiten jene Mikroorganismen, die – verklebt mit Mineralien – in der Lage waren, robuste Bakterienmatten zu bilden, was dann zu den ersten Stromatolithen führte.

Der hohe Säuregrad der Flüssigkeiten der geothermalen Felder löste Phosphatminerale aus tieferen Gesteinsschichten (Phosphat ist erforderlich für Nucleinsäuren und in Form von ATP als Energielieferant für die Zellen), ebenso wie Bor, das für die Synthese von Nucleinsäuren zwingend benötigt wird. Weiterhin finden sich unter diesen Bedingungen hohe Zink- und Mangangehalte sowie Tonminerale, die mit ihrer elektrischen Ladung als Katalysator für komplexe organische Verbindungen infrage kommen.

Geothermische Felder – wie sie auch durch die Geysire der Dresser-Formation vor 3,48 MrA nachweisbar sind – bilden drei Typen von Grenzflächen: Wasser/Gestein, Wasser/Luft, Gestein/Luft. Geysire führen mehrfach täglich zu Nass-Trocken-Zyklen. Die nahezu unendlichen Kombinationsmöglichkeiten organischer Moleküle in den terrestrischen Hydrothermalfeldern könnten die Entwicklung des Lebens in einem Zeitraum von nur 10 MA möglich gemacht haben. Damit könnten die ersten Organismen bereits vor 4 MrA entstanden sein, als die Erde eine stabile Kruste hatte und vulkanische Landmassen oberhalb des Meeresspiegels auftraten. Auch auf dem Mars könnten entsprechende Prozesse abgelaufen sein (Spektr. Wiss. 12/17: 12).

Die Entstehung der Nucleinsäuren geht dabei von Nucleobasen aus, die von Meteoriten und interplanetarem Staub in die warmen Tümpel gelangten, in denen dann die Nass-Trocken-Zyklen eine rasche Polymerisation ermöglichten. So entstanden die ersten Nucleotide und die erste RNA. RNA-Polymere müssen sich nach Modellsimulationen innerhalb sehr weniger Jahre gebildet haben, nachdem die Nucleobasen von Meteoriten freigesetzt worden; interplanetarer Staub dürfte in Bezug auf Nucleobasen nur eine sehr untergeordnete Rolle gespielt haben. Da die Nucleobasen in den Tümpeln in Feuchtphasen rasch versickert und in Trockenphasen stark der UV-Photodissoziation zum Opfer gefallen wären, muss die Synthese von Nucleotiden und ihre Polymerisation zu RNA innerhalb eines oder weniger Trocken-Feucht-Zyklen erfolgt sein. RNA dürfte daher schon vor mehr als 4,17 MrA entstanden sein – sobald sich Landmassen aus dem globalen Ozean abgesondert hatten, auf denen sich warme Tümpel bilden konnten (PNAS 114: 11327).

Es gibt aber auch nach wie vor andere Modelle, die von einer Entstehung des Lebens an hydrothermalen Quellen der Tiefsee ausgehen, wobei mineralische Membranen zu einer Kompartimentierung in Form von zellähnlichen Poren führten (s.o.) (Spektr. Wiss. 12/17: 12).

Weiterhin konnte gezeigt werden, dass sich in wässrigen Mikrotröpfchen in Anwesenheit von Magnesium-Ionen als Katalysator Ribonucleoside (sowohl Purin- wie Pyrimidin-Basen) bilden können (durch Verbindung von Ribose mit Nucleobasen) – ein Prozess, der bisher als thermodynamisch problematisch galt. Beide Ribonucleoside bilden sich gleichzeitig unter den gleichen Bedingungen (Raumtemperatur). Lediglich Guanin konnte nicht gebildet werden (wegen der extremen Unlöslichkeit von Guanin im Wasser), aber stattdessen wurde Inosin gebildet, das Basenpaare mit Cytidin bilden und dadurch Guanosin funktionell ersetzen kann. Somit ließ sich

unter experimentellen Bedingungen unter Raumtemperatur spontan ein voller Satz an Ribonukleosiden gewinnen, der geeignet ist, die Purin-Pyrimidin-Basenpaare A-U und I-C zu bilden. Die Ausbeute in dem Versuch waren 2,5 % Adenosin, 2,5 % Uridin, 0,7 % Cytidin und 1,7 % Inosin (PNAS 115: 36).

III.2c Rolle der Metalloporphyrine und Formose-Reaktion; autokatalytische Reaktionsnetzwerke

Unter simulierten heißen, vulkanischen Bedingungen wurde festgestellt, dass sich aus Aminosäuren beim Kontakt mit Salzwasser unter anderem Pyrolle bilden, die Bausteine der Porphyrine sind. Wenn Formaldehyd und Salzsäure vorhanden sind (unter den damaligen Bedingungen und Vulkangasen kein Problem), können sich daraus unter anderem Porphyrine bilden, die eine sehr stabile Verbindung darstellen (halten auch 200 Grad und UV-Strahlung aus). Ideale Orte für solche Reaktionen waren Tümpel oder flache lagunenartige Küstenbereiche der Vulkaninseln. Porphyrine könnten als Pigmente auch frühen Lebensformen als UV-Schutz in Abwesenheit einer Ozon-Schicht gedient haben.

Eine besondere Rolle kommt den Metalloporphyrinen zu, die zur Aufnahme der Metalle allerdings abwechselnde Perioden von Trockenheit und Überschwemmung benötigten, wie Experimente zeigten (z.B. Ebbe und Flut, Überschwemmung und Austrocknung). Die Metalloporphyrine könnten schon sehr frühe Reaktionsnetzwerke (in Vesikeln, von Membranen aus amphiphilen Molekülen umgeben, vgl. Kapitel IVa) geprägt haben, aus denen sich dann die biochemischen Stoffwechselfvorgänge der ersten Organismen entwickelten; ohne spezielle Erbsubstanz. Jeder neue Reaktionsschritt in einem solchen Netzwerk konnte einen Vorteil gegenüber anderen Netzwerken (die in Vesikeln organisiert waren) geboten haben und das neue Molekül die Konkurrenzfähigkeit dieses Netzwerks gefördert haben. Die autokatalytischen Reaktionsnetzwerke vermehrten sich, indem sie sich vergrößerten und dann teilten und ihr gesamten Inventar an die Tochter-Vesikel weitergaben. Man vermutet auch, dass es nicht einen konkreten gemeinsamen Vorfahren aller Organismen gegeben hat, sondern von vornherein eine Diversität bestand, die aus Konkurrenz- und Evolutionsgründen notwendig war, damit sich das Proto-Leben weiterentwickeln konnte.

Inzwischen konnte sogar gezeigt werden, dass Katalysatoren der Formose-Reaktion unter den Urerde-Bedingungen selbst evolvieren und die autokatalytischen Netzwerke im Labor immer aktivere und selektivere Katalysatoren auswählen, die die Formose-Reaktion katalysieren und auf diese Weise Biomoleküle wie Aminosäuren und Nukleotide erzeugen können. Mit anderen Worten: der Katalysator evolviert im Labor selbst und wird dadurch immer effektiver.

Die Formose-Reaktion ist typisch für Meteoriten; unter Mithilfe von Formaldehyd produziert sie ein Gemisch aus Zuckern, darunter auch Pentosen als Grundlage der RNA. Katalysator ist ein in Meteoriten verbreitetes Mineral (Schreibersit), das im Kontakt mit Wasser Phosphor-Verbindungen herauslöst, die in der Formose-Reaktion aktiv werden. Die Formose-Reaktion ist eine typische Reaktion auf Meteoriten (kohligen Chondriten). Tritt ein Meteorit in die Atmosphäre ein, erhitzt er sich und ein Teil seiner Materie verdampft zu Nanopartikeln, die sehr reaktiv sind und mit Wasserstoff, Kohlenmonoxid und -dioxid reagieren und so zahlreiche organische Verbindungen produzieren.

Die Stoffe gelangen auf der Erde dann z.B. in vulkanische Tümpel oder heiße, vulkanisch geprägte Gezeitenbereiche. Dort spielen Umweltfaktoren wie Tag-Nacht-Zyklus, Temperaturschwankungen, Wechsel zwischen Trockenheit und Feuchtigkeit sowie Einflüsse der reduzierenden Atmosphäre (überwiegend CO₂, Wasser und Stickstoff; nicht so stark reduzierend wie früher angenommen) eine wichtige Rolle. Vor allem der Wechsel zwischen Feuchtigkeit und Austrocknung von Kleingewässern erleichtert die rasche Polymerisation von Nukleotiden. Experimentell ließ sich zeigen, dass die Synthese der Nukleotide und ihre Polymerisation zur RNA innerhalb eines oder weniger Feucht-Trocken-Zyklen geschehen kann.

Mit diesen neuen Erkenntnissen und Experimenten erscheinen die hydrothermalen Quellen als Orte der Urzeugung unrealistisch; abgesehen von der großen Hitze (und dem damit verbundenen Stabilitätsproblem für große Moleküle) fehlt dort vor allem der Wechsel zwischen Feuchtigkeit und Trockenheit und anderer Umweltbedingungen, der sich immer mehr als ein zentraler Faktor der Biogenese und frühen Polymerisationsprozesse herausstellt. (BdW 8/19: 15 + 21).

III.3 Rolle katalytischer Oberflächen

Zwar gilt heute das Primat der Nucleinsäuren im Verhältnis zu den Proteinen als wahrscheinlich, auch in ggf. modifizierter Form (z.B. Hyperzyklen, Prä-RNA-Welt); ein zentrales Argument, das immer wieder gegen das Primat der Nucleinsäuren vorgebracht wird, ist jedoch der Umstand, daß diese sich im Wasser schnell zersetzen.

An katalytisch wirksamen Oberflächen, an die die organischen Moleküle aufgrund ihrer Ladung gebunden sind und miteinander in Interaktion treten können, wäre das Problem der zersetzenden Wirkung des Wassers dagegen gebannt, d.h. es entstünde ein zellähnliches, stabilisierend auf die organ. Substanzen wirkendes Milieu.

Theorie 1:

An einer festen Oberfläche (anstelle flüssigen Mediums) sollen die selbstreplizierenden Strukturen entstanden sein, wobei sie zunächst nicht-organische Energieträger nutzten. Prädestiniert ist Pyrit, das auch in Hydrothermalquellen aus Eisensulfid und H₂S entsteht (wobei H freigesetzt wird). Diese Reaktion würde genug Energie liefern, um aus CO₂ und H₂ (der ja dabei entsteht) organ. Moleküle entstehen zu lassen, d.h. den C zu reduzieren und mit diesem dann eine organische Produktpalette aufzubauen. Teilreaktionen dazu ließen sich in 100 Grad heißer, neutraler, wässriger Lösung zwischenzeitlich in vitro nachvollziehen.

Die Archaea, die bei > 100 Grad lebensfähig sind und in Vulkangebieten und heißen S-reichen Tiefseequellen vorkommen, könnten mit der Pyritbildung zu tun haben: als man diese Bakterien erstmals im Fermenter züchtete, verfärbte sich der mit blauem Kunststoff geschützte Fermenter metallisch: Pyrit war ein Stoffwechselprodukt dieser Bakterien (bis heute sind >> 200 Arten Archaea bekannt).

Nach dieser Theorie reichern sich organische Moleküle an der Pyritoberfläche an, wobei sich die negativ geladenen organ. Verbindungen fest mit der positiv geladenen Pyritoberfläche elektrostatisch verbinden. Die organ. Moleküle würden dabei permanent mit Energie versorgt, während der Pyritkristall (durch neue Reagenzien z.B. aus einem vulkanischen Schlot) wächst. In dem dichten Rasen organischer Moleküle auf der Pyritoberfläche könnten diese miteinander in Wechselwirkung treten, wobei ein Selektionsprozeß initiiert würde: Moleküle mit nur schwachen Bindungen zum Pyrit lösen sich ab, solche mit fester haftenden Bindungen bilden dagegen stabile membranähnliche Rasen, so dass ein zellähnliches Gebilde resultiert, das ggf. das als Batterie dienende Pyritkörnchen umschließt. So kommt es auch zu einer Selektion von Molekülen mit vielen negativen Bindungsstellen: ein möglicher Grund,

weshalb heute noch viele der wichtigsten Stoffwechselformen negativ geladen sind. Die Oberflächenanbindung an Pyrit ermöglicht auch die Entstehung größerer Moleküle; bestimmte organ. Moleküle ermöglichen dann (infolge einer gewissen Verselbständigung bzw. Interaktion) einen ständigen Produktionszyklus: sie vermögen freies CO₂ einzufangen und gehen aus jeder Reaktion verdoppelt hervor.

Aufgrund dieser Vermehrung (und Einstieg in den Hyperzyklus) wurde der Platz auf dem Pyrit für die nachwachsenden Moleküle allmählich zu eng: fettähnliche Stoffe hoben sich ab und vereinigten sich zu einer geschlossenen Membran.

Im dem Maße, wie sich das wachsende Körnchen vergrößerte, Knospen bildete oder sich teilte, vermehrte sich auch der organische Körper an ihm, was zum Beginn der zellulären Evolution geführt haben könnte. So könnte sich auch die bisher rätselhafte Entstehung des Himbeerpyrits erklären, der in allen Erdzeitaltern gebildet wurde und vielleicht auch heute noch entsteht; möglicherweise liegen der Entstehung der Himbeerpyrite stets derartige anorgan.-organ. Vorgänge zugrunde (dem Wachstum des primären Pyritkerns sind nämlich aufgrund der zunehmend ungünstiger werdenden Relation zwischen Kugelvolumen und Reaktionsoberfläche Grenzen gesetzt, d.h. das Wachstum ist selbst-limitierend, sofern sich kein Himbeerpyrit mit neuen Kristallisationskeimen und vergrößerter Oberfläche bildet).

Nach dem Abheben der Membran von der direkt auf der Pyritoberfläche anhaftenden organischen Schicht konnte sich ein Stoffwechsel mit ungeladenen und positiv geladenen organischen Molekülen entwickeln, der nicht mehr an die Pyritoberfläche gebunden war. In diesem Raum (Protozelle mit Pyritbatterie, innen Pyritkern, außen lipidartige Membran) konnten sich nun Vorläufer der Nucleinsäuren usw. bilden. Durch Ablösung einzelner Pyritkristalle kam es zu ersten „Zellteilungen“ und freien „Zellen“. Noch immer lieferte die Pyritbatterie aber die Energie für alle nötigen Syntheseschritte. CO₂ konnte durch die Membran von Anfang an einfach hindurchtreten (im Gegensatz zu organ. Molekülen, die aktive Transportmechanismen benötigen). Hierin liegt einer der Vorteile der Pyrit-Theorie gegenüber der Ursuppentheorie: die Protoorganismen der Ursuppe ernährten sich heterotroph von in der Suppe vorhandenen organ. Molekülen: wie aber sollten diese ohne komplizierte Transportmechanismen – die in frühesten Membranen sicherlich nicht existierten – die Membranen passieren? CO₂ ist dagegen frei passierbar.

Irgendwann erreichte dann der organische Molekülrasen auf der Pyritoberfläche einen solchen Organisationsgrad, daß er autonom (d.h. auch ggf. ohne die Energie, die bei der Pyritsynthese entsteht) existieren und sich auch autonom vermehren konnte. Spätestens zu diesem Zeitpunkt muß der genetische Apparat entstanden sein. Sobald die Zellen neue chemische Energiequellen zum Aufbau organ. Stoffe nutzen konnten, wurden sie vom Pyrit unabhängig. Der genetische Apparat könnte RNA, aber auch ein RNA-Vorläufermolekül der Prä-RNA-Welt gewesen sein.

Es gab also eine Zwischenphase, in der sich neben dem pyritgetriebenen Stoffwechsel in Ruhe all jene Strukturen entwickeln konnten, die eine funktionsfähige Zelle benötigt, also auch die Stoffe, die in Abwesenheit von Pyrit den Stoffwechsel aufrechterhalten konnten und schließlich effektiver wurden als die Pyritbatterie, die damit überflüssig wurde. In dieser Phase der „Noch-Pyritbatterie“ sollen die Nucleinsäuren entstanden sein, zunächst als langgestreckte Vorläufermoleküle, an die Pyritoberfläche gebunden und als Bestandteil eines Hyperzyklus (Vitalisatorzyklus), wobei sie dem Festhalten primär katalytischer Basen dienen. Später hätten sie dann dem Zusammenbau von Enzym-Eiweißen gedient und wurden erst allmählich (und nicht primär) zum Informationsspeicher. Wären die Nucleinsäuren nämlich von vornherein Informationsspeicher gewesen, hätten sie von Anfang an eine unrealistisch hohe Ables- und Wiedergabeprecision bieten müssen; unter den Umständen einer durch eine Pyritbatterie am Leben gehaltenen Zelle hätten sie dagegen diese Eigenschaften schrittweise entwickeln können. Demnach entspricht die Phase der Pyritbatterie der Prä-RNA-Welt, die schließlich zur pyrit-autonomen RNA-Welt führte.

Man kann also verschiedene Phasen der Lebensentstehung nach der Pyrit-Theorie unterscheiden:

1. Phase des nur pyritgebundenen Stoffwechsels
2. Abheben der Membran, Entstehung eines Stoffwechselsraumes zwischen Pyritoberfläche und CO₂-durchlässiger Membran
3. Entstehung eines zusätzlichen Stoffwechsels in diesem Zwischenraum
4. Differenzierung der Membran, Aufbau aktiver Transportmechanismen durch die Membran; Entstehung zusätzlicher Wege der Energiegewinnung innerhalb des Stoffwechselsraumes; hierbei wurden bestimmte Formen der Chemosynthese entwickelt, die man heute noch bei Archaea findet. Prä-RNA-Welt.
5. Derartige neue, pyritunabhängige Synthesewege wurden überlebenswichtig, falls sich einmal eine Zelle vom Himbeerpyrit ablöste, ohne ein Stückchen Pyritkristall mitzubekommen: der Stoffwechsel wurde vom Pyrit unabhängig. Übergang von der Prä-RNA- zur RNA-Welt.

In jüngster Zeit haben Experimente die Plausibilität der Pyrittheorie bestätigt. So gelang es, Amidbindungen, wie sie für die Kondensation von Aminosäuren zu Polypeptiden erforderlich sind, enzymfrei und ohne Zusatz kondensierend wirkender Stoffe zu produzieren: ohne kondensierend wirkende Agenzien liefert die Pyritbildung aus FeS und H₂S

jene Redoxenergie, die für die Aktivierung jener Karboxylgruppen erforderlich ist, um sie in die Lage zu versetzen, mit Aminen zu reagieren. Nach dieser 1994 erstmals experimentell bestätigten chemo-autotrophischen Theorie ist die Pyritbildung in der Lage, die Energie für den ersten autokatalytischen Reproduktionszyklus in wässriger Lösung (ohne Enzyme, ohne kondensierende Agenzien) zu stellen (Nat. 369, 836).

Weitere Indizien für die Pyrittheorie sind eisensulfidhaltige Bakterien sowie der Umstand, daß Ferredoxine in allen Formen von Organismen vorkommen und an einer großen Spannbreite biochemischer Reaktionen als Agens für Elektronentransfer beteiligt sind, jedoch ursprünglich wahrscheinlich der anaeroben Fermentation dienen. Außerdem wurden kugelige Pyritaggregate mit etwa 5/1000 mm Durchmesser in fossilen hydrothermalen Quellen gefunden, die sich primär anorganisch gebildet haben dürften, dann aber der Adsorption und Konzentration organ. Verbindungen Platz geboten haben könnten; ab einer bestimmten Konzentration der adsorbierten organ. Substanzen dürfte das weitere Wachstum der Kügelchen behindert worden sein.

Als Ort der Pyritreaktion wurden warme hydrothermale Schlotte mit einer Temp. von 100 – 200 Grad vermutet --- chemische Gärten, in denen sich das Leben zunächst chemoautotrophisch entwickelte (und nicht heterotroph wie nach der Ursuppentheorie).

Inzwischen (2000) ist das Bild von der „**Pyrit-Welt**“ klarer geworden: alle individuellen Reaktionsschritte für die Konversion von Kohlenmonoxid bis zu Peptiden konnten experimentell bewiesen werden, u.a. die Bildung von Methylthioacetat, Pyruvat, Alanin und schließlich von Peptiden durch Aktivierung von Aminosäuren durch CO/H₂S, allerdings noch bei z.T. unterschiedlichen Reaktionsbedingungen (die meisten Reaktionen erfolgten bei 100 Grad und 0,2 MPa Druck, eine Reaktion aber bei 250 Grad bei 200 MPa, allerdings aus experimentellen und sicherheitstechnischen Gründen; in der freien Natur könnte sich diese Reaktion auch bei niedrigeren Drucken und niedrigerer Temperatur abgespielt haben).

Möglicherweise entstand so ein primitiver Citratzyklus unter Beteiligung von (Methyl)Thioacetat und Pyruvat. Die experimentellen Befunde sprechen dafür, dass die primordialen „**Pyrit-Organismen**“ sich autotroph von Kohlenmonoxid ernährten. Diese Pyritwelt (mit CO als Nährstoff) wäre der Vorgänger der RNA-Welt bzw. der Prä-RNA-Welt. Eisen- und Nickelsulfide ersetzen dabei die Funktion der Acetyl-Coenzym-A-Synthetase, indem sie die Fixation von Kohlenstoff initiieren durch einen Mechanismus, der die Synthese des Acetyl-Coenzym A imitiert. (Die Coenzym-A-Synthetase enthält selbst Eisen und Nickel und kommt in dieser Form in chemoautotrophen anaeroben Organismen vor).

Für die zentrale Bedeutung von katalytisch aktiven Fe-S-Clustern (einer **Eisen-Schwefel-Welt**) spricht auch die Beobachtung, dass derartige Cluster auch in rezenten Eu- und Prokaryonten eine wichtige katalytische Funktion haben (z.B. als Bestandteil von Ferredoxinen, Hydrogenasen, Oxidoreductasen).

Theorie 2:

Ähnliche Vorgänge könnten sich auch an Tonkristallen abgespielt haben. Tonkristalle sind selbst-replizierend; so könnten Tonorganismen entstanden sein, die organ. Substanzen anzogen oder gar selbst synthetisierten, wobei diese an Ton assoziierten Gebilde ihrerseits so komplex werden konnten, dass sie sich schließlich autonom (ohne Ton) replizieren konnten. Für Tone wurden derartige Vorgänge (Adsorption, katalyt. Wirkungen) experimentell nachgewiesen. Nachweislich werden Aminosäuren mit angekoppeltem AMP an Tonteilchen zu langkettigen Polypeptiden zusammengesetzt; wird Formaldehyd mit Ton gekocht, entstehen Zucker.

An Tonmineralen (z.B. Montmorillonit) konnten experimentell aus heißen Lösungen Oligonucleotide von bis zu 50 Einheiten und Peptide mit bis zu 55 Aminosäuren hergestellt werden, während gleichzeitig das Wasser verdampft. Diese Ton-Oligonucleotide erreichen damit bereits die Größe kleiner Ribozyme, die in einer RNA-Welt als Enzyme und zugleich Substrat der eigenen Replikation gedient haben könnten. Die Oberflächen von Tonmineralen sind oft elektrisch geladen und können dadurch organ. Moleküle anziehen und festhalten; Aminosäuren können sich auf Tonoberflächen anreichern und proteinähnliche Ketten bilden (z.B. wenn man eine aminosäurehaltige wässrige Lösung in einem Tongefäß verdunsten lässt --- analog dem Austrocknen eines flachen Tümpels mit lehmigem Grund).

Theorie 3:

Die Theorie der Urzeugung an Oberflächen anstelle des freien Ozeans ist mit den unter II.3 genannten Aspekten durchaus konsistent, da man ohnehin nicht mehr den offenen Ozean, sondern oberflächennahe Wasserräume

(Gezeitentümpel, Tröpfchen im Eis, warme Quellen, z.B. Geysire, terrestrische geothermische Felder) als Orte der Urzeugung annimmt. Alle setzen aber doch in gewisser Hinsicht eine Ursuppe voraus, die das notwendige organische Baumaterial enthielt, das dann an Oberflächen miteinander in Wechselwirkung treten konnte.

Jenseits des konkreten Szenarios der „Pyritwelt“ nach der Theorie von WÄCHTERSCHÄUSER wird aber zunehmend deutlicher, dass Metalle allgemein eine zentrale Rolle bei der Entstehung des Lebens gespielt haben (s. Spektr. der Wiss. 6/2001 S. 34 ff.):

--- bestimmte Metallsulfide bewirken, dass organische Moleküle, die in wässriger Lösung bei hohen Temperaturen und Drucken (wie an hydrothermalen Schloten) sofort zerfallen würden, langfristig stabil und damit reaktionsfähig bleiben (so z.B. Aminosäure Leukin in Anwesenheit von Eisensulfidmineralen).

--- es gibt Indizien, dass die Selektion der L-Aminosäuren (in den Millerschen Experimenten entstanden D- und L-Aminosäuren im gleichen Verhältnis!) auf der selektiven Bindung bestimmter Kristallflächen für D- und L-Formen beruht; so wurde festgestellt, dass bestimmte Flächen von Calcitkristallen selektiv D- und andere Flächen selektiv L-Aminosäuren binden; die jeweiligen Überschüsse betragen bis zu 40 %; fein gestufte Treppenstrukturen von Calcitkristallen zeigen die höchste Selektivität, was darauf deutet, dass die Stufenkanten die L- und D-Aminosäuren zwingen, auf den jeweiligen Flächen geordnete Reihen zu bilden; würden nun diese Reihen unter spezifischen Umweltbedingungen zu proteinähnlichen Molekülen verbunden, würden letztere ausschließlich aus L- oder D-Aminosäuren bestehen. Danach wäre es ein reiner Zufall, dass sich das erfolgreiche Molekül, das zum Vorläufer der entsprechenden Strukturen des modernen Lebens wurde, auf einer Kristallfläche entwickelte, die L-Aminosäuren bevorzugte. Wäre das entsprechende Urmolekül auf einer anderen Kristallfläche entstanden, könnte die heutige Lebewelt vielleicht nur mit D-Aminosäuren etwas anfangen!

--- Minerale als „Behälter, Gerüste und Schablonen“ zur Unterstützung der Organisation und Selektion des „molekularen Zoos der Urerde“: winzige Kammern im Mineralgefüge bieten einfachen organischen Molekülen „Unterschlupf“, Mineraloberflächen liefern das Gerüst, das sich Moleküle zusammenfügen und wachsen können. Minerale brachten Ordnung in das Chaos, fingen Moleküle ein, konzentrierten sie, selektierten sie und ordneten sie „sinnvoll“ an und bereiteten damit den Weg zu den ersten selbst-replizierenden Molekülsystemen, die begannen, die Ressourcen der Umgebung zu verbrauchen. Mutanten starteten dann einen Wettbewerb um die knapper werdenden Ressourcen und führten so zur Selektion und molekularen Evolution der selbst-replizierenden Moleküle.

--- bestimmte primitive Stoffwechselprozesse könnten in Gegenwart von Mineralien (besonders Oxiden und Sulfiden) auch ohne Enzyme abgelaufen sein (z.B. Magnetit); Pyrit versorgte biochemische Reaktionen mit Energie.

--- Elemente aus (unter Druck und Hitze, z.B. an hydrothermalen Schloten) gelösten Mineralen können in biologische Moleküle eingebaut werden; Minerale haben damit nicht nur den Biomolekülen geholfen, zueinander zu finden, sondern sind evtl. selbst Teil des Lebens geworden (nach HAZEN, Spektr. der Wiss. 6/2001 S. 34 ff.).

III.4a Bildung präzellulärer Strukturen

- 1) Koazervat-Hypothese: in Lösungen hochmolekularer Stoffe wird durch Zugabe entgegengesetzt geladener Moleküle die Solvathülle der Makromoleküle teilweise abgebaut (z.B. bei Salzzugabe).

Beim Vermischen von Lösungen unterschiedlich geladener Makromoleküle erfolgt eine Entmischung mit hohen Konzentrationen von Makromolekülen; gibt man derartigen Koazervattropfen experimentell von außen Enzyme hinzu, entsteht ein Stoffwechsel und ein Fließsystem, das Stoffe aufnimmt, umsetzt und ausscheidet --- es fehlt lediglich die Fähigkeit der Reproduktion. Koazervate mit entgegengesetzter Ladung legen sich dann zu größeren Aggregaten mit einer gemeinsamen Wasserhülle zusammen (Koazervat-Komplexe); in derartigen Komplexen bilden sich Hohlräume (Vakuolen), die sich rhythmisch verändern und den Vakuolen lebender Zellen ähneln.

- 2) Mikrosphären: Proteinkügelchen, die durch Abkühlung einer warmen wässrigen Proteinlösung (durch Lava gefördert) entstehen; stabiler als Koazervate, aus einer Doppelwand aus Proteinoiden sowie einer Füllung aus Proteinoiden bestehend; sie bilden innerhalb weniger Tage in der Mutterlösung knospenartige Auswüchse, die später abgetrennt werden. Die Doppelmembran weist Poren zur Aufnahme gelöster Salze aus der Umgebung auf und ermöglicht kleineren Molekülen einen schnelleren, besseren Durchtritt als größeren. Die Größe der Mikrosphären entspricht Bakterien. Sie sind auch in der Lage, Zucker abzubauen. Die Foxschen Mikrosphären sind sogar in der Lage, bestimmte chemische Reaktionen katalytisch zu unterstützen. Von den Membranen umhüllt entsteht schließlich eine Mini-Umwelt als mehr oder weniger abgeschlossenes System, in dem chemische Reaktionen unter stabilen und günstigen Bedingungen ablaufen. Die Mikrosphären konnten sich so in verschiedene Richtungen entwickeln, abhängig davon, welche Stoffe die Membranen zufällig enthielten und/oder umhüllten. Manche archaische Fossilien ähneln Mikrosphären; es gibt experimentelle Hinweise, daß es sich dabei tatsächlich um proteinoide Mikrosphären und nicht um Fossilien von „Algen“ handelt (NORMAN).
- 3) Membranbildung aus langkettigen Fettsäuren, die sich abiotisch bilden konnten. An der Wasseroberfläche (oder anderen Oberflächen) bildeten die Fettsäuren einen Film, durch Wasserbewegungen konnten sich die Filme zu Doppelfilmen (Membranen) zusammenschließen und „abschnüren“. Diese Membranen konnten dann z.B. Koazervate durch Einhüllen stabilisieren. Die Bildung der Phospholipidmembranen kann auch an Oberflächen (Kaolin, Ton, Pyrit) erfolgen. Nach der Ablösung von der Oberfläche rollen sie sich zu einem (allerdings relativ instabilen) Bläschen zusammen (s. III.3).

Die unter 1 – 3) genannten Mechanismen erklären die Entstehung der Grundbedingungen der lebenden Zellen:

- Lipid-Zellmembranen
- Stoffwechsel (Vakuolen der Koazervate, Zuckerabbau in Proteinoid-Mikrosphären)
- innere Bewegung (rhythmische Veränderungen der Vakuolen in Koazervat-Komplexen)
- Wachstum, Knospung und Abschnürung von Teilen (Mikrosphären).

Den experimentell produzierbaren Probiotanten (Mikrosphären, Koazervaten) fehlt lediglich als entscheidendes Merkmal, das sie von Eubionten trennt, die Nucleinsäuresynthese bzw. ein andersartiger genetischer Apparat.

III.4b Aktueller Stand der Laborsimulationen zur Entstehung des Lebens (2010) (Spektr. Wiss. 3/10, 44)

1. Nukleinbasen können in wenigen Schritten aus Zyanid, Azetylen und Wasser entstehen (Stoffen, die mit Sicherheit auf der frühen Erde vorhanden waren). Zuckermoleküle lassen sich durch Erhitzen einer alkalischen Lösung von Formaldehyd produzieren; allerdings wird für die RNA speziell Ribose benötigt, die sehr labil ist und schon in schwach alkalischen Lösungen rasch zerfällt. Inzwischen konnte aber in Laborexperimenten herausgefunden werden, wie Ribose stabilisiert werden kann.

Im Jahr 2016 wurde experimentell gezeigt, wie sich Nukleinbasen (A, T, G, C) aus Formamid (Amid der Ameisensäure) in hydrothermalen Gesteinsporen (im Kontakt mit flachen Seen) auf der Urerde gebildet haben könnten. Eine Kombination aus Thermophorese (durch Temperaturgradienten) und Konvektion könnten innerhalb von 45 bis 90 Tagen zu einer hohen Konzentration von Formamid am Grund hydrothermaler Poren geführt haben, die zur Bildung von Nukleinbasen ausreichte. Flache Seen der frühen Erde enthielten Formamid in geringen Konzentrationen; durch das Zusammenwirken von Gesteinsporen bestimmter Größe, Temperaturgradienten und Konvektion konnte sich das Formamid aber binnen weniger Wochen massiv anreichern, dass die Voraussetzungen für die Bildung von Nukleinbasen erfüllt wurden (PNAS 113: 4272).

2. Über lange Zeit war es nicht möglich, den Phosphatanteil der Nucleotide zu erklären, da Phosphor meist in Form von Mineralien vorhanden ist, die sich in Wasser kaum lösen. Schreibersit (Glanzeisen) – ein seltenes Mineral, das vor allem in bestimmten Meteoriten vorkommt – stellt allerdings eine Quelle für lösliche Phosphatverbindungen dar. Die Korrosion von Schreibersit im Wasser setzt den Phosphoranteil frei; dieses Phosphor ist viel wasserlöslicher als Phosphat und reagiert auch bereitwilliger mit organischen C-basierten Verbindungen.

Ein Mangel an verfügbarem Phosphor galt als Haupthindernis für eine RNA-Welt oder die Synthese anderer Organophosphate, da das meiste Phosphor in Phosphaten gebunden ist, die als recht unlöslich und nicht reaktionsfreundlich gelten. Es wurde daher die Hypothese generiert, dass im Rahmen des frühen starken Meteoritenbombardements (bis 3,8 MrA) reaktionsfreudiges Phosphor in Form des Eisen-Nickel-Minerals Schreibersit auf die Erde gelangte; dieses reagiert mit Wasser und setzt leicht lösliche Phosphorverbindungen wie Phosphite (Salze der Phosphonsäure) frei, die dann problemlos in präbiotische Moleküle eingebaut werden könnten. Untersuchungen in marinen Karbonaten aus dem frühen Archaikum (> 3,5 MrA) konnten tatsächlich Phosphite nachweisen; gelöstes Phosphit war im frühen Ozean weit verbreitet. Die Mengen reichten aus, um den Redoxstatus des Phosphors im Ozean zu beeinflussen. Reduzierte Phosphorverbindungen (aus Schreibersit entstanden) könnten damit die Bildung phosphorhaltiger Moleküle auf der frühen Erde ermöglicht haben (PNAS 110: 10089).

3. (1) und (2) lassen also mögliche Abläufe erkennen, die zu Nucleinbasen, Zuckern und löslichem Phosphat führen. Das Zusammenführen der drei Verbindungen im Wasser löst allerdings noch nicht die Bildung von Nucleotiden aus: zum Aufbau chemischer Verbindungen wird Energiezufuhr benötigt, wobei z.B. energiereiche Substanzen in der präbiotischen Welt aber wohl ausreichend zur Verfügung standen.

4. Inzwischen wurde auch ein direkter Weg zur Nucleotidsynthese entdeckt: mischt man Zyanid, Azetylen, Formaldehyd und Phosphat zusammen, bildet sich in einer komplexen Reaktionsfolge (mit Phosphat als Katalysator) neben anderen Stoffen 2-Aminooxazol; dies ist sehr flüchtig, verdampft beim Verdunsten des Wassers, kondensiert dann andernorts aber in reiner Form (!) und bildet dort das Ausgangsmaterial für weitere Reaktionen, die zu einer Verbindung zwischen einem vollständigen Zuckermolekül und einer Nucleinbase – also einem Nucleotid – führen.

5. Dabei entstehen aber eine Vielzahl unterschiedlicher, auch „falscher“ oder falsch zusammengesetzter Nucleotide. UV-Licht zerstört letztere, die „richtigen“ bleiben übrig. So entstehen in einem inzwischen sauber identifizierten Reaktionsablauf C- und U-Nucleotide (für A- und G-Nucleotide ist noch kein vergleichbarer Reaktionspfad bekannt).

6. Nach Entstehung der Nucleotide müssen diese zur RNA polymerisiert werden, indem der Zucker eines Nucleotids eine Brücke zur Phosphatgruppe des nächsten Nucleotids bildet. In wässriger Lösung können sich diese Brücken aber nicht spontan bilden, sie benötigen Energiezufuhr. Durch Zufuhr verschiedener Chemikalien ließen sich Ketten von 2 bis 40 Nucleotiden in vitro herstellen. Tonminerale begünstigen den Prozess (Ketten bis 50 Nucleotide). Mineralische Oberflächen neigen dazu, Nucleotide zu binden – sie bringen damit die reaktiven Moleküle nahe zusammen und erleichtern die Brückenbildung. Leben könnte also auf mineralischen Oberflächen entstanden sein wie z.B. lehmreichem Schlamm am Grund von Tümpeln, die aus heißen Quellen gespeist wurden.

7. Voraussetzung für Leben ist die Replikation von RNA-Sequenzen. Im Labor wurden aus Billionen zufälliger RNA-Sequenzen jene mit katalytischen Eigenschaften ausgewählt und kopiert. Manche Mutationen, die beim Kopieren entstanden, verbesserten die katalytischen Eigenschaften; diese wurden für den nächsten Kopierschritt selektiert. Schließlich ließen sich auf diese Weise Ribozyme schaffen, die das Kopieren anderer – recht kurzer – RNA-Stränge katalysierten. Sie waren allerdings nicht in der Lage, RNA mit ihrer eigenen Sequenz zu kopieren, produzierten also keine eigenen Nachkommen. Es gelang jedoch, zwei Ribozyme herzustellen, die Kopien des jeweils anderen Moleküls herstellen konnten (das Experiment gelang allerdings nur, wenn bereits lange, komplexe RNA-Stücke vorhanden waren, die so lang waren, dass sie sich spontan nicht hätten bilden können – immerhin belegt der Versuch aber, dass die katalytischen Eigenschaften von RNA prinzipiell für eine Selbstreplikation ausreichen).

8. Fähigkeit der Protozelle, ihre genetische Information mit Hilfe von Nährstoffen aus der Umgebung zu kopieren: Man präparierte Vesikel mit Fettsäuremembran mit kurzen Stücken einsträngiger DNS im Vesikel (als Schablone für die Synthese des Gegenstrangs) und setzte der Lösung mit den Vesikeln chemische reaktive Nucleotidversionen zu. Die Nucleotide durchdrangen spontan die Fettsäuremembran, lagerten sich an den DNS-Strang und produzierten einen Komplementärstrang (s. II.4a). Die ersten Protozellen benötigten also nicht unbedingt Enzyme, sondern könnten ihr Erbmateriale ohne deren Hilfe repliziert haben.

9. Voraussetzung für Reproduktion sind Wachstum und Teilung. Wachstum ist möglich durch Aufnahme zusätzlicher Fettsäuren aus der Umgebung in die Membran (dadurch Vergrößerung der Oberfläche der Membran und des Protozellvolumens). Protozellen, die RNA enthalten, schwellen an, weil durch Osmose Wasser in die Zelle strömt. Die Membranen werden gedehnt und wachsen,

wie Versuche zeigten, indem sie den entspannten Membranen von Nachbarvesikeln (die also keine RNA enthielten und daher nicht durch Osmose aufgebläht wurden) Fettsäuren entzogen. Die RNA-freien Nachbarvesikel schrumpften. In einem anderen Versuch streckten kugelförmige Protozellen, die mit frischen Fettsäuren gefüttert worden waren, zunächst ein dünnes Filament aus, das innerhalb einer halben Stunde länger und dicker wurde. Das Vesikel verwandelte sich in eine lange dünne, zerbrechliche Röhre. Leichtes Schütteln (vergleichbar schwachen Wellen auf Tümpeln) führte zum Zerfall in kleine kugelförmige Tochterprotozellen, die dann wieder selbst wuchsen und den Vorgang wiederholten.

10. Damit aus den Tochterprotozellen aber eigenständige Lebewesen werden, müssen sich die RNA-Doppelstränge trennen. Dies ist möglich bei raschen Temperaturunterschieden, z.B. in Kaltwassertümpeln, die von heißem Gestein flüssig gehalten werden. Wenn Protozellen dann in den Konvektionsströmen heiße Steine passieren und anschließend wieder abgekühlt werden, spaltet die plötzliche Erwärmung die Doppelhelix auf; nach der Rückkehr in kühleres Wasser können sich dann die Einzelstränge wieder zur Doppelhelix ergänzen, die Doppelhelix hätte sich verdoppelt.

11. Mit der Reproduktion setzte auch die Evolution ein; einige RNA-Sequenzen mutierten zu Ribozymen, die das Kopieren der RNA beschleunigten. Irgendwann konnten die Ribozyme die RNA auch ohne Hilfe von außen (wie z.B. Temperaturunterschiede) kopieren.

12. Allmählich entstand der Stoffwechsel. Neuartige Ribozyme erlaubten es den Zellen, im Inneren Nährstoffe aus einfacheren und häufiger vorkommenden Ausgangsmaterialien selbst herzustellen. Schließlich kam die Proteinsynthese hinzu. Die Proteine übernahmen dann die Rolle der RNA beim Kopieren und im Stoffwechsel.

13. Schließlich wurde die DNS als robusterer Träger der Erbinformation entwickelt, aus der RNA-Welt entstand die DNA-Welt.

III.5 Entstehung der Protobionten

Voraussetzung für die Bildung der Protobionten waren Kompartimentierung und Selbstaggregation von Nucleinsäuren (die dann später Proteine kodierte) oder ein zufälliges Zusammenwürfeln von Funktionsproteinen und dazu passenden Nucleinsäuren in **einer** Struktur, womit Reproduktions- und Mutationsfähigkeit gegeben waren (vgl. Hyperzyklen). Die Aggregation kann in Form von Koazervaten, Mikrosphären, Membranbläschen, gemeinsamer Adsorption an Tonpartikeln oder Pyrit, Kompartimentierung in kleinsten Poren in Sand, Schlamm, Eis usw. erfolgt sein (KÄMPFE) (vgl. III.4).

Protobionten konnten auf diese Weise mehrfach entstanden sein: Berechnungen ergaben, daß (wenn ein komplizierter Protobiont je 40 Proteine und Gene mit einer Bildungswahrscheinlichkeit von 10^{-14} benötigt) in 100.000 t Aggregaten ein solcher Protobiont entstehen müsste, wozu bei der hohen Konzentration abiotischer Polymere in den Urgewässern eine Wassermenge von 100 qkm

Fläche ausgereicht hätte. Die verschiedenen Protobionten traten dann untereinander in Wettbewerb, bis sich der Stammahme des rezenten Organismenreiches durchsetzte.

III.6 Molekularbiologie eines primitiven Probioten (nach KÄMPFE)

Das Minimalmodell eines Protobionten erfordert folgende Strukturen:

- mindestens Einzelstrangverdoppelung, evtl. sogar mit thermischer Strangtrennung; durch Verbesserung der Protopolymerase konnte dann später eine enzymatische Strangtrennung erfolgen, wodurch die Einzelstrangverdoppelung an einer Doppelhelix möglich wurde, womit eine höhere Stabilität erzielt wurde (z.B. bei Brüchen Reparaturmöglichkeit!)
- die Entstehung der Doppelhelix setzt wegen der semikonservativen Verdoppelung ein neues Enzym voraus, das den Lesestrang der Doppelhelix dupliziert, das einsträngige Molekül ablöst und die Doppelhelix wiederherstellt, wodurch Replikation und Transkription entkoppelt werden
- Ribosomen sind zur Proteinsynthese nicht zwingend erforderlich; Aminoacyl-tRNA und mRNA können sich auch ohne Ribosomen zusammenlagern; Peptidverknüpfung wäre durch freies Protein möglich
- tRNAs, wahrscheinlich nur in geringer Zahl (evtl. 4 Gruppen, die hydrophobe, amphotere, basische und saure Aminosäuren binden können), wobei die Mehrdeutigkeit zu höherer Variabilität der Translationsprodukte führen würde, die Funktion der Proteine muß aber beim Austausch von Aminosäuren mit ähnlichen Eigenschaften nicht unbedingt beeinträchtigt worden sein.

Anzeichen für eine solche Mehrdeutigkeit des frühen genetischen Codes bezüglich der Aminosäuren mit ähnlichen Eigenschaften gibt es auch bei den heutigen Codons: die meisten hydrophoben Aminosäuren haben U als mittlere Base, die meisten polaren A oder G. In den Ur-Codons war wahrscheinlich nur die mittlere Basis wichtig und entschied über die Aminosäure (dafür würden 4 Ur-tRNAs ausreichen); im weiteren Verlauf trat dann auch die erste Base als determinierend hinzu, womit schon 16 Aminosäuren kodiert werden konnten. Erst im Endstadium erhielt auch die 3. Base Informationswert; dadurch konnten nun 20 Aminosäuren kodiert werden (einige Aminosäuren sind mehrfach kodiert) (s. III.8).

Die so genetisch ausgestatteten Aggregate wuchsen und vermehrten sich durch Abschnürung, wobei die zufällig ins Aggregat gelangten, nicht replikationsfähigen Moleküle allmählich eliminiert („verdünnt“) wurden; replikationsfähige Moleküle, die kein oder nur funktionsloses Protein kodierten, blieben aber erhalten und übernahmen wichtige Reservefunktionen. Die Evolution kann dabei relativ schnell erfolgt sein, da bei den relativ wenig effizienten Protoenzymen Mutationen mit größerer Wahrscheinlichkeit zu Verbesserungen führten als bei den späteren optimierten Enzymen.

III.7 Vermehrung der Protobionten

Die extrem heterotrophen (oder chemo-autotrophen?) Protobionten wuchsen und teilten sich eher zufällig (z.B. durch Abschnürungen bei Wasserbewegungen). Die Verteilung der Gene erfolgte dabei zufällig, größere Abschnürungen hatten daher größere Chancen, alle wichtigen Gene mitzubekommen; die Genausstattung war unregelmäßig polyploid.

Damit bestand nun aber ein Selektionsvorteil zugunsten solcher Protobionten, die in der Mitte eine labile Reißzone aus bisher ungenutzten Proteinen aufgebaut hatten, womit eine gleichmäßigere Verteilung der Genausstattung auf die Tochterzellen möglich wurde. Ein wesentlicher Schritt war die Vereinigung der Gene zu einem ringförmigen Genom mittels einer Ligase; dadurch wurde auch die Polyploidie überflüssig, und die damit verbundene sparsamere Verwendung der enthaltenen Nucleosidtriphosphate stellte einen großen Selektionsvorteil dar.

Permeabilität der Membranen: Die modernen Zellmembranen sind eine sehr effiziente Permeabilitätsbarriere: kleine Moleküle ohne elektrische Ladung wie Wasser oder Kohlendioxid können problemlos passieren; größere Moleküle mit elektrisch geladenen Gruppen (wie Aminosäuren) können nicht passieren (moderne Membranen verfügen daher über Transportproteine in der Membran, die z.B. Aminosäuren, Zucker und Phosphate aktiv durch die Membran befördern). Die Membranen der Urzellen müssen aber zunächst ohne solche Transportmechanismen ausgekommen sein; sie mussten dicht genug gewesen sein, damit die Makromoleküle im Innern der Urzelle nicht nach außen dringen konnten, während benötigte größere Moleküle (z.B. Aminosäuren, Zucker) aus der Umgebung aufgenommen werden konnten.

Während die modernen Membranen aus Phospholipiden nahezu impermeabel sind, gelang es, in vitro Membranen aus einem Gemisch einfacherer Moleküle (Fettsäuren, Fettalkohole, Monoglyzeride) zu bauen, die erstaunlich stabile Vesikel bildeten. Durch Optimierung des Mischungsverhältnisses der einfachen amphiphilen Membranmoleküle konnte eine gute Permeabilität für Ribose (von außen) erreicht werden, ohne dass Polymere wie DNS nach außen drangen. Dann schleuste man synthetische DNS (als Primer und Matrix für die eigene Verlängerung) in die so optimierten Vesikel ein und gab Nucleotide in das die Vesikel umgebende Medium. Tatsächlich verlängerte sich die DNS in den Zellen; ein Indiz, dass die Nucleotide durch die Membran gelangten (baute man dagegen Vesikel mit Membranen aus Phospholipiden, konnten erwartungsgemäß keine Nucleotide eindringen, die DNS verlängerte sich nicht).

Die Membranen der Urzellen bestanden also noch nicht aus Phospholipiden, sondern einfacheren amphiphilen Molekülen, die eine ausreichende Permeabilität für die benötigten Moleküle aus der Außenwelt zuließen. Das Leben konnte also durchaus von vornherein als Heterotrophe entstehen (d.h. Primat der Heterotrophie über Autotrophie ist jedenfalls theoretisch immerhin möglich). Die Experimente zeigten erstmals, dass eine simulierte präbiotische Protozelle von externen Reagenzien leben kann. Die ersten Protozellen vermochten so Energie und Nahrungsstoffe aus der Umgebung aufzunehmen; Autotrophie entstand in diesem Szenario dann erst später in der Evolution (Nat. 454, 37).

III.8 Entstehung des genetischen Codes:

Laborexperimente über die Affinitäten zwischen Codons und einzelnen Aminosäuren legen die These nahe, daß bereits vor Entwicklung des Transkriptions- und Translationsapparates Affinitäten zwischen bestimmten Basensequenzen und Aminosäuren existierten; und genau diese RNA-Sequenzen, die eine hohe Affinität für bestimmte Aminosäuren zeigen, kodieren für diese Aminosäuren. Das erste Codon soll dabei GCU (für Alanin) gewesen sein, da dieses in mRNA-Sequenzen in einer ganz bestimmten Weise immer wieder wiederholt wird und dabei an bestimmte Basen des Ribosoms andockt; GCU ist sehr häufig und spielt eine zentrale Rolle bei der Translation. Wegen seiner erhöhten Fähigkeit, mit anderen Molekülen Interaktionen

einzuweisen, ermöglicht es bei längeren RNA-Molekülen besser als andere Codons, daß sich die RNA in vielfältiger Weise falten kann, um Aminosäuren oder andere Moleküle zu erkennen oder mit ihnen zu reagieren. Durch Ein-Schritt-Mutationen bzw. Zwei-Schritt-Mutationen entstanden dann die Codons für die übrigen Aminosäuren. Die Vermutungen über die zuerst entstehenden Codons aus 1-Schritt-Mutationen überlappen sich mit der Liste vermeintlich "alter" Aminosäuren aus "Ursuppen-" Experimenten.

Nachdem der Code entstanden war, dürften Selektionsmechanismen eingegriffen haben, um die Fehlerwahrscheinlichkeit zu minimieren. So führt der Austausch einer einzelnen Base dazu, daß jeweils eine chemisch ähnliche Aminosäure in das Protein eingebaut wird, was zu den jeweils geringstmöglichen Veränderungen in dem betroffenen Protein führt. Nur einer von 1 Million zufällig generierter anderer potentieller Codes wäre noch fehlerresistenter.

III.9 Von der Heterotrophie zur Autotrophie?

Die frühesten Organismen waren vermutlich chemo-autotroph (konta: s. III.4); die ersten Heterotrophen hätten schnell zu einer vollständigen Aufzehrung aller abiotisch gebildeten Aminosäuren und Nucleosidtriphosphate geführt; sie mußten daher relativ schnell zu einem Energiestoffwechsel übergehen, damit sie ihre Bausteine und Energielieferanten nun selbst synthetisieren konnten (extremer Selektionsvorteile für Protobionten, die zur Gärung und CO₂-Assimilation in der Lage waren; Voraussetzung war die Entwicklung von Carboxylasen und Porphyrinen).

Die ersten Lebewesen müssen Anaerobier gewesen sein: auch bei höheren Lebewesen gibt es biochemische Wege, deren erste Schritte ohne Sauerstoff ablaufen, während die terminalen Schritte dann Sauerstoff benötigen (Synthese von Sterolen, Synthese von ungesättigten Fettsäuren). Die anaerobe Synthese ist also die ursprüngliche. Die ersten Autotrophen haben ihre Energie wahrscheinlich aus anorganischen Mineralien (Sulfiden usw., z.B. Pyrit) bezogen. Aus nicht-photosynthesefähigen Autotrophen müssen sich dann allmählich die photosynthesefähigen entwickelt haben.

IV. Rolle des Kalziums

Eine modifizierte speziellere Theorie geht von einer Entstehung des Lebens bevorzugt in kleinen flüssigen Wassertropfen im Eis in einem insgesamt sehr alkalischen Milieu aus:

- a) viele aktive Vulkane: sie setzen viel Silikat frei, das bei der Verwitterung das CO₂ bindet. Auch heute stellt man noch fest, dass Seen in vulkanischen Gebieten große Mengen CO₂ aufnehmen; sie sind reich an Soda (Na-karbonat) und hoch alkalisch; Ca- und Mg-Karbonate fallen in diesen Seen wegen niedriger Löslichkeit bald aus, Na- und K- Karbonat reichern sich an und machen den See alkalisch. Niedriger CO₂-Gehalt der Atmosphäre wegen der Bindung großer CO₂-Mengen im Wasser.
- b) der alkalische Ozean bot große Vorteile für das Leben: wegen der hohen Karbonatkonz. war der Gehalt an ionischem Ca sehr niedrig, was unverzichtbare Voraussetzung für die Ansammlung hoher Konzentrationen reaktiver Proteine ist. Bei der rez. Ca-Konz. der Meere (0,04 g/l) können Zellen nur überleben, weil sie Ca-Pumpen entwickelt haben, um das Ca aus den Zellen herauszufördern; ohne diese Pumpen wäre der heutige Ozean absolut tödlich. Weiterhin ist

das P-Angebot ein limitierender Faktor für das Leben: P ist knapp und für das Leben unbedingt erforderlich; sind örtliche P-Kontingente erschöpft, kommt es zu Existenzproblemen. Kurz vor der Ediacara-Fauna kam es zu einer Explosion des Phytoplanktons, das auch erhebliche Mengen P band. Hohe Ca-Konz. in Zellen führen zum Ausfällen von P als Ca-Phosphat, so daß in der Zelle ein Mangel an freiem Phosphat entsteht; auch insofern wirkt Ca also toxisch, indem es Phosphat bindet und damit der Verfügbarkeit entzieht.

- c) je niedriger der Ca-Gehalt, desto höher kann der Phosphatgehalt sein (wichtig für Membranphospholipide, DNS, ATP). Da die frühen Zellen nicht in der Lage waren, Phosphate aktiv von außen aufzunehmen, müssen sie die benötigte Menge primär eingeschlossen haben, was hohe Ausgangskonzentrationen von P im Urozean voraussetzt. Im (Ca-armen) Sodasee ist somit die erste Zellbildung gut erklärbar (anders als im neutralen oder sauren Milieu). Soda-Seen enthalten auch heute noch weitaus mehr Cyanobakterien als der normale Ozean.
- d) bei CO₂-armer Atmosphäre (wegen der Bindung des CO₂ im Karbonat der Ozeane) wäre die Erde auch relativ kalt (kein Treibhauseffekt); das flache Wasser der Randmeere könnte daher häufig gefroren gewesen sein, wobei die kleinen Wassertropfen im Eis als Reaktionsgefäße gedient haben könnten, in denen es zur Kondensation von einfachen organischen Verbindungen zu komplexeren Molekülen kam (besonders bei Blitzeinschlägen?). Für die Entstehung des Lebens wäre es ausreichend gewesen, wenn ein einziges reduplikationsfähiges RNA-Molekül in einem dieser vielen kleinen „Reaktionsgefäße“ entstanden wäre.
- e) die ersten Urzellen zersetzten ggf. zur Aufrechterhaltung ihres Stoffwechsels einfache organ. Substanzen, worauf jedoch bald die Photosynthese erfunden worden sein muß, da das Leben sonst wegen Substratmangel wieder ausgestorben wäre. Die (zunächst anoxygene) Photosynthese ist mind. 3,56 MrA, wahrscheinlich sogar um 3,8 MrA alt.
- f) das Zeitalter des Sodameeres begann vor > 4 MrA und endete vor ca. 600 MA; diese Zeit wurde benötigt, um die hohen Karbonatkonzentrationen des Ozeans wieder abzubauen, und zwar durch Subduktion beim Übereinanderschleiben von Kontinentalplatten (Sedimente und Meerwasser werden in den heißen Erdmantel gedrückt, wobei ein im Ozean gelöster Stoff infolge der Subduktion mit einer Halbwertszeit von 0,5 MrA aus dem Ozean verschwindet): das Na des Urozeans lagerte sich als Na-Feldspat unter den Festlandsockeln ab, C wurde durch Ablagerungen organischer Substanz sowie in Karbonatgesteinen dem Kreislauf entzogen. Da zunehmend Cl-Ionen durch hydrothermale Auslaugung aus der Erdkruste ins Meerwasser gelangten, wurde der ehemalige Soda-Ozean allmählich zum heutigen Kochsalz-Meer.
- g) der allmählich sinkende Karbonatgehalt führte zu einem Anstieg des Ca im Urozean und in den Zellen, worauf die Zellen mit Ca-Pumpen, Zellvergrößerung (günstigere Relation zwischen Oberfläche und Volumen), Entstehung des Zellkerns usw. reagierten. Nachdem die Ca-Konz. auf einige mg/l angestiegen war, begann sich der Kalk vor über 2 MrA in großem Maße an den Außenwänden der Kolonien der Cyanobakterien abzulagern: Stromatolithe in präkambrischen Flachmeeren (Maximum der Stromatolithbildung: 2,3 bis 0,75 MrA). Noch heute wachsen selbständig kalkabscheidende Stromatolithe in alkalischen Seen (z.B. in einem mit Meerwasser gefüllten Kratersee einer indonesischen Insel, der in den letzten 4000 J immer alkalischer wurde, 70 % höhere Karbonat-Konz. als im Meerwasser, pH 8,45 statt 8,2; die gesamte trop. Riffauna starb bis auf eine Schneckenart aus, die natürliche Verkalkung der am Ufer wachsenden Matten aus Cyanobakterien setzte ein; außerdem 40 m hohe Karbonatsäulen in einem Kratersee in Ostanatolien mit einem pH von 9,8). [Anmerkung zu den rez. Stromatolithen der Ozeanküsten wie Bahamas, Australien, Pers. Golf: die dortigen Stromatolithe sind keine selbst verkalkenden Stromatolithe, sondern verkleben lediglich die von der Strömung angeschwemmten Kalkpartikel. Die Stromatolithen der Soda-Seen sind dagegen selbstverkalkend, denn in untersättigten Kalklösungen kann Kalk nur enzymatisch ausgefällt werden, z.B. im offenen Ozean zur Knochenbildung, während in übersättigter Lösung der CO₂-Entzug z.B. durch Photosynthese der Cyanobakterien zur Ausfällung von Ca-Karbonat führt, was die selbst verkalkenden Stromatolithe der Sodaseen ohne enzymatische Kalkfällung erklärt].

- h) im höheren Präkambrium war der Na-Gehalt durch Subduktion soweit abgesunken, dass zum Ausgleich des Ionengleichgewichtes wieder vermehrt Ca in Lösung gehen musste, das zuvor im Sediment niedergeschlagen war; das hochalkalische Na-Karbonat wurde zunehmend durch weniger alkalisches Ca-Karbonat ersetzt, die Ca-Konz. stieg weiter an, der pH fiel ab, der Ca-Streß der Organismen verschärfte sich, worauf diese mit Vielzelligkeit reagierten. Bei bestimmten Schwämmen geht nachweislich der Zellzusammenhang bei niedrigem Ca-Gehalt des Wassers verloren (Einzelzellen autonom lebensfähig), bei steigendem Ca-Gehalt lagern sie sich wieder zusammen (ebenso Grünalge *Coelastrum*).
- i) zusätzlich zur Mehrzelligkeit reagierten die Organismen auf die drohende Ca-Vergiftung mit der Ablagerung von Kalk im Körper und in den Zellen, möglicherweise zunächst als reiner Entgiftungsmechanismus. Daher erlangten an der Grenze zum Kambrium gleichzeitig viele verschiedenartige Tierstämme simultan die Fähigkeit zur Biomineralisation und zum Aufbau der Endo- und Exoskelette. Allerdings war die Mehrzelligkeit bei Seetang schon vor mind. 1,4 MrA etabliert, und kleinere fadenförmige mehrzellige Algen werden schon aus 2,3 bis 2,2 MrA alten Stromatolithen Südafrikas berichtet. Mit Sicherheit spielt daher neben dem Kalzium-Problem auch die Zunahme des O₂-Gehalts eine entscheidende Rolle bei der Entstehung der Ediacara-Fauna (s.u. unter „Ediacaran“).

V. Entstehung der Photosynthese

Die ersten autonomen Protoorganismen (die also nicht mehr Energie aus anorganischen Reaktionen wie der hypothetischen Pyrit-Batterie bezogen) müssen von dem spärlichen organischen Material ihrer Umwelt gelebt haben, das sich schnell erschöpft haben dürfte. Daraus folgt, dass (abgesehen von Energiequellen wie Schwefelverbindungen usw. an den hydrothermalen Quellen) schon sehr früh einige Organismen Porphyrine oder Protoporphyrine in ihren Stoffwechsel aufgenommen haben müssen, aus denen sich dann das Chlorophyll bilden konnte. Die Erfindung der Photosynthese ermöglichte dem Leben, beispielsweise von hydrothermalen Lebensräumen aus das Flachwasser zu besiedeln. Hitzeschockproteine, die bereits in den hydrothermalen Quellen entwickelt worden waren (als Schutz vor Hitzeattacken bei besonders heißen Strömungen) wurden dabei zum Zwecke der Photosynthese umfunktioniert.

Am Anfang stand die anoxygene Photosynthese (Purpur-, Schwefelbakterien). Kürzlich wurden Bakterien entdeckt (ein Purpurbakterium und ein *Oscillatoria*-ähnliches Cyanobakterium), die an sauerstofffreien heißen Solequellen (Mono Lake, Kalifornien) leben und eine arsenbasierte anoxygene Photosynthese betreiben (Oxidation von Arsenit zu Arsenat). Sie gedeihen photoautotroph in Anwesenheit von As(III) als alleinigem Elektronendonator. Es war bereits bekannt, dass verschiedene phylogenetisch unterschiedliche Gruppen von Eubakterien und Archaea Energie aus der Oxidation von Arsen gewinnen und unter bestimmten Bedingungen der Arsenzyklus artenreiche mikrobielle Gemeinschaften unterhält; neu ist allerdings die Erkenntnis, dass auf der Basis von As(III) auch Photosynthese betrieben werden kann (bei anoxygen-photoautotrophen Organismen dient üblicherweise Schwefelwasserstoff als Elektronendonator; mit dem einen Photosystem dieser Organismen wird Sulfid zu Schwefel oder Sulfat oxidiert. Die oxygene Photosynthese verfügt dagegen über zwei Photosysteme und gewinnt Elektronen aus Wassermolekülen, wobei freier Sauerstoff entsteht) (Sci. 321, 967).

[Die weitergehende Untersuchung und Anzüchtung der Mikroorganismen aus den Sedimenten des stark arsenhaltigen Mono Lake führte nach einer Verlautbarung der NASA *angeblich* zu einer Überraschung von geradezu revolutionären Ausmaß: der Stamm GFAJ-1 aus der Proteobakterien-Familie Halomonadaceae nutzte Arsen anstelle von Phosphor: d.h. die Positionen in Fetten, Proteinen, Nucleinsäuren usw., die normalerweise von P eingenommen werden, seien durch As ersetzt. Arsen ist dem Phosphor chemisch sehr ähnlich, was seine hohe Toxizität erklärt (der Stoffwechsel

kann beide Elemente nicht auseinanderhalten; wird aber As statt P „verbaut“, funktionieren wichtige biochemische Prozesse nicht mehr). Bisher galten P, C, H, N, S, O als absolut essentiell für das Leben. GFAJ-1 komme dagegen ohne P aus und nutzt stattdessen As. Damit sei erstmals überhaupt bewiesen, dass eines der zentralen Bausteine des irdischen Lebens grundsätzlich ersetzbar ist.

Die Daten selbst geben eine so weitgehende Interpretation aber **nicht** her. Die Bakterien sind aufgebläht und enthalten zahlreiche große vakuolenartige Strukturen – typisch für die Absonderung toxischer Stoffe. Außerdem wurden die Zellen in der Ruhephase untersucht, wo der P-Bedarf niedriger ist als in der Wachstumsphase. Und GFAJ-1-Bakterien, die bei hohen As-Konzentrationen lebten, enthielten offenbar keinerlei RNA – möglicherweise war die RNA-Produktion heruntergefahren, um P einzusparen. Außerdem enthielten die Nährmedien wenigstens Spuren von P, mit denen die Bakterien möglicherweise ausgekommen sind (Nat. 468, 741; BdW 2/2011, 9). Auch weitere Studien lieferten keinerlei Hinweise darauf, dass die Bakterien Arsen in ihre Biomoleküle einzubauen vermögen (Nat. 487, 144)].

Mit Beginn der oxygenen (sauerstofffreisetzenden) Photosynthese nahm die organische Produktivität um zwei bis drei Größenordnungen zu; bei der oxygenen Photosynthese wird Wasserstoff aus der Aufspaltung von Wassermolekülen gewonnen. Dadurch wurde die Abhängigkeit der Lebewesen von abiotischen Reduktionsquellen (hydrothermalen Quellen, Verwitterungsprodukten) beendet; Voraussetzung für das Überleben waren nur noch Wasser (Feuchtigkeit), Sonnenlicht und Nährstoffe.

Die großen Stromatolithriffe des frühen Proterozoikums sind ein indirektes Indiz für Photosynthese (auch wenn nur selten in diesen alten Stromatolithen Mikrofossilien identifiziert werden können); auch spätarchaische Stromatolithen (2700 MA) dürften auf oxygenen Photosynthese beruhen, zumindest sofern sie in Gebieten ohne Hinweise auf hydrothermale Aktivitäten entstanden sind. 2700 MA alte Biomarker weisen angeblich/vermutlich bereits Eukaryonten nach, was einen entsprechenden Sauerstoffgehalt (via oxygene Photosynthese) voraussetzt (freier Sauerstoff ist für die Sterolsynthese zwingend erforderlich). Die C-Isotopen-Zusammensetzung 2800 MA alter Kerogene* spricht für die Existenz von methanotrophen Bakterien, die sowohl Sauerstoff wie Methan benötigen. Dies alles sind Indizien, **dass die oxygene Photosynthese bereits vor mindestens 2,8 MrA etabliert war** (*strittig*, Details s. in Abschnitt II unter „2700 MA“).

(* Kerogen und Graphit entstehen durch thermische Degradation organischer Materie – allerdings können Graphit und bestimmte organische Verbindungen auch durch abiologische hydrothermale oder metasomatische Reaktionen gebildet werden).

Die noch älteren Hinweise auf oxygene Photosynthese sind schlüssig, aber nicht beweisend. Fragliche Mikrofossilien von Cyanobakterien sind 3,3 – 3,5 MrA alt; Stromatolithen aus der Warrawoona-Gruppe (W-Australien) sind 3,46 MrA alt; sie wuchsen in einem flachen, hypersalinen Becken; Mikroorganismen sollen (wenn auch nicht als individuelle Fossilien nachweisbar; s. PNAS 106, 9548) am Bau dieser Stromatolithen beteiligt gewesen sein. Mikrobielle Phototaxis (licht-stimulierte Motilität) soll für die Form der Stromatolithen verantwortlich sein; mangels mikrofossiler Nachweise sind dies aber nur Vermutungen.

Die C-Isotop-Zusammensetzung in noch älteren Sedimenten ist mit oxygenen Photosynthese vereinbar, aber nicht beweisend (auch einige chemoautotrophe Bakterien und anoxygen-photoautotrophe Bakterien könnten ein solches Isotopenverhältnis begründen).

Umfangreiche gen- und proteinkladistische Untersuchungen an Bakterien ergaben schließlich (2000), dass die wichtigsten Pigmente der anoxygenen Photosynthese *vor* der oxygenen Photosynthese entstanden. Die 6 eubakteriellen Linien müssten sich also vor mehr als 2,8 – 3,0 MA separiert haben (evtl. viel früher). Eine gewisse Zeitlang waren dann selbst die

photosynthetischen Linien ausschließlich von abiotischen Reduktionsquellen abhängig (anoxygene Photosynthese), bis schließlich die oxygene Photosynthese entstand. Dieser Zeitraum lässt sich aber noch nicht fixieren. Die drastische Minderung thermischer (z.B. hydrothormaler) Aktivitäten zwischen 4,0 und 3,0 MrA verschlechterte die Bedingungen für anoxygene Photosynthese und förderte damit die Entstehung der oxygenen Photosynthese.

Insgesamt existieren 5 photosynthetisierende Bakterienlinien. Die kladistische Analyse ergab, dass innerhalb der Bakterien die Purpurbakterien als erste anoxygene Photosynthese betrieben; es folgen die grünen Schwefel- und Nicht-Schwefel-Bakterien (als Schwestergruppen), darüber stehen die Heliobakterien, und die Cyanobakterien sind am meisten abgeleitet. Die Heliobakterien stehen damit dem letzten gemeinsamen Vorfahren aller oxygen-photosynthetisierenden Linien am nächsten. Purpurbakterien „bis“ Heliobakterien umfassen somit – kladistisch gesehen – das Zeitalter der anoxygenen Photosynthese.

Diese Kladistik gilt allerdings nur für die Entwicklung der Photosynthese als solche und nicht unbedingt für das Gesamtgenom, da horizontaler Gentransfer kladistische Untersuchungen auf bakterieller Ebene erschwert. Kladogramme lassen sich für einzelne Gene bzw. Synthesewege aufstellen, überträgt man diese aber auf ganze Organismen, können Brüche entstehen, die auf horizontalem Gentransfer zwischen verschiedenen Bakteriengruppen beruhen.

Die Befunde decken sich auch mit der molekularen Ähnlichkeit der Bakteriochlorophyllarten mit dem Chlorophyll a der Cyanobakterien, wobei sich eine dem o.g. Stammbaum analoge zunehmende Ähnlichkeit mit dem Chlorophyll a ergibt. Entgegen früherer Hypothesen entstand das Chlorophyll a somit aus dem Bakteriochlorophyll, trotz des kürzeren Syntheseweges für Chlorophyll a (dieser kürzere Syntheseweg hatte früher zu der umgekehrten Hypothese geführt, das Bakteriochlorophyll habe sich aus dem Chlorophyll a entwickelt). Da Chlorophyll a energiereichere Wellenlängen absorbieren kann als Bakteriochlorophyll, erfolgte vermutlich eine Selektion zugunsten der Nutzung dieser energiereicheren Wellenlängen, um ausreichend Energie für die Spaltung von Wasser zu gewinnen.

Das Bakteriochlorophyll g der Heliobakterien ist dem Chlorophyll a am ähnlichsten, gefolgt vom Bakteriochlorophyll c der grünen Schwefel- und Nicht-Schwefel-Bakterien und schließlich dem Bakteriochlorophyll a, das (i.e.S) von Purpurbakterien und auch von grünen Bakterien gebildet wird (Sc. 289, 1703+1724).

Weitere Informationen s. unter 3870/3780 MA.

VI. Rolle der Symbiose

Viele Organellen höherer Zellen werden als ehemalige eigenständige Organismen aufgefaßt, die im Rahmen einer Endocytobiose in prokaryontische oder eukaryontische Zellen aufgenommen wurden. So ist die photosynthetisch aktive Pflanzenzelle durch Endosymbiose zwischen einem photosyntheseaktiven Prokaryonten und einer heterotrophen Eukaryontenzelle entstanden. Im Laufe der Zeit gaben diese intrazellulären Prokaryonten einen beträchtlichen Anteil ihrer genetischen Autonomie an die Wirtszelle ab und wurden damit zu Zellorganellen.

Endosymbionten verändern als funktionelle Module die metabolischen und strukturellen Eigenschaften und Fähigkeiten der Wirtszellen grundlegend. Der Endosymbiont bringt neue metabolische und Signalwege mit, sei es durch Einbringen neuer Gene oder durch die Bildung neuer membrangebundener Kompartimente, die im Rahmen des Endosymbioseprozesses entstanden. Nur Endosymbiose lässt (im Gegensatz zu Gentransfer durch Konjugation, Transformation und Transduktion) die Bildung neuer zellulärer Kompartimente zu (Sci. 325, 967).

Die Chloroplasten der Rotalgen und grünen Pflanzen werden aus den Cyanobakterien abgeleitet. Daneben gibt es auch mehrstufige Symbiosen: unpigmentierte Zooflagellaten gingen über Phagozytose mit chloroplastenführenden einzelligen Algen eine Endocytobiose ein; so kamen die Chloroplasten in die Geißeltierchen. Einer der Zellkerne wird dann zum Nucleomorph (eigene Teilungsaktivität, RNA- und DNS-haltig) reduziert (z.B. *Cryptomonas*). Einige Eukaryonten erhielten ihre Chloroplasten von anderen Eukaryonten.

Die Mitochondrien werden von anaeroben Bakterien abgeleitet (Purpurbakterien = (alpha?)-Proteobakterien). Weder Plastiden noch Mitochondrien verfügen heute über genügend genetische Information, um alle ihre Proteine selbst synthetisieren zu können, da während der Koevolution von Symbiont und Wirt ein Großteil des Symbiontengenoms in den Zellkern übernommen wurde. (Aber sowohl Chloroplasten wie Mitochondrien vermehren sich noch autonom durch Teilung und bilden somit „Populationen“ innerhalb der eukaryontischen Zellen).

Mitochondrien verfügen über einen eigenen (abweichenden) genetischen Code und eine eigene Proteinsynthese mit Ribosomen, tRNA sowie eine innere Membran zur Synthese von ADP und ATP. Der Unterschied beim genetischen Code liegt beim Codon AUA, das Methionin (statt Isoleucin) kodiert. Methionin ist leichter oxidierbar und sammelt sich in der hoch oxidativen inneren Membran an. Methionin selbst hat aber eine antioxidative Oberfläche. Der genetische Code der Mitochondrien dient damit der Bildung von speziellen Proteinen, die dank Methionin gegen oxidativen Stress wesentlich besser geschützt sind. Dies ist für Mitochondrien sehr wichtig, weil bei hohem Sauerstoffumsatz freie Radikale entstehen.

Nach neuesten Erkenntnissen enthalten die Centrosomen (als Organisationszentren der Mikrotubuli) spezifische DNS-Moleküle, die an der korrekten Biosynthese der Basalkörperchen beteiligt sind; auch sie dürften endosymbiontisch - vermeintlich durch Inkorporation von Spirochäten - in die Eukaryontenzelle aufgenommen worden sein und wahrscheinlich eine entscheidende Rolle bei der Entstehung der Eukaryontenzelle gespielt haben. Dagegen gab es keine Hinweise, dass auch die Cilien auf Spirochäten zurückgehen (s. DAWKINS S. 447); kontra: s.u. (Verrucomicrobia). Nach einer anderen Theorie könnten die Centrosomen aber von Telomeren abstammen (PNAS 104, 10452).

Offen ist, ob Peroxisomen und Hydrogenosomen auch symbiontisch entstanden sind; Hydrogenosomen könnten möglicherweise auf den gleichen Ursprung wie die Mitochondrien zurückgehen (s.u.).

Hydrogenosomen haben eine Doppelmembran und produzieren - unter Freisetzung von Wasserstoff - ATP. Sie kommen in verschiedenen Eukaryonten vor, die sauerstoffarme oder -freie Habitate bewohnen, vor allem in Parasiten. Ging man bisher davon aus, dass Hydrogenosomen über kein Genom verfügen, wurde im Jahr 2005 in Hydrogenosomen von *Nyctotherus* DNS nachgewiesen, wobei die betreffenden Gene eng mit mitochondrialen Genen verwandt sind, also der mtDNA ähneln. Das betreffende Hydrogenosom ist offenbar intermediär zwischen DNS-freien Hydrogenosomen und Mitochondrien, die über eine membrangebundene Elektronentransportkette verfügen. Die Genzusammensetzung der Hydrogenosomen-DNA spricht dabei dafür, dass sich Hydrogenosomen sekundär aus Mitochondrien entwickelten. Offenbar können sich in sauerstoffarmer Umgebung Mitochondrien relativ leicht zu Hydrogenosomen

umwandeln (Unterschied Hydrogenosom/Mitosom: Mitosome sind Mitochondrien, denen die Fähigkeit zur ATP-Bildung fehlt) (Nat. 434, 29 + 74).

Selbst der Zellkern könnte als intrazellulärer Symbiont durch Phagozytose entstanden sein, wodurch sich auch die Doppelmembran erklärt, z.B. durch Einbau von Archaeabakterien in kernlose Zellen. Der Endocytobiont wäre dann allmählich zum Zellkern geworden, indem die Wirtszelle eigene genetische Information in ihn verlagerte.

Details zur Symbiontenhypothese der Eukaryontenentstehung (Spektr. Wiss. 4/2000): Ausgangspunkt ist ein früher Prokaryont, der keinen Sauerstoff für die Energieproduktion zu nutzen vermochte. Prokaryonten verfügen über eine starre, steife Außenmembran, die nur für kleinere Moleküle aus der Umgebung durchlässig ist. Irgendwann auf dem Weg zu den Eukaryonten verlor dieser Prokaryont die starre Zellmembran; die darunter liegende flexiblere Membran begann zu wachsen und sich einzufalten; einzelne Falten konnten sich zum Inneren hin abschnüren; aus solchen Membranteilen bildete sich schließlich eine Hülle um das Erbmaterial – die Kernmembran – (wodurch der erste Eukaryont entstand) sowie ein System innerer Membranen. Die weiche einstülpbare äußere Membran befähigte die Zelle zur Phagozytose: so konnten auch „dicke Brocken“ wie ganze Prokaryonten verdaut werden.

Zu einem späteren Zeitpunkt wurde auf diese Weise von einer primitiven Eukaryontenzelle ein (Alpha)-Proteobakterium phagozytiert; letztere sind in der Lage, Sauerstoff zur Energiegewinnung zu nutzen („zu atmen“). Das Bakterium wurde nicht verdaut, sondern ging eine symbiontische Beziehung ein: der Eukaryont schützte die kleinen Zellen, erhielt dafür zusätzliche Energie aus dem Atmungsstoffwechsel des Proteobakteriums. Schließlich verloren die Endosymbionten die Gene, die sie für ein autonomes Leben brauchten, an den Zellkern des Wirtes und wurden so zu Mitochondrien.

Zu einem späteren Zeitpunkt entstanden auf dieselbe Weise aus phagozytierten Cyanobakterien die Chloroplasten; die Mitochondrien waren zu diesem Zeitpunkt schon etabliert. Mitochondrien und Chloroplasten behielten noch einige eigene Gene, u.a. für die kleine Untereinheit der rRNA. Analysen dieser Gene bestätigten inzwischen eindeutig die Endosymbiontenhypothese.

Neueste strukturelle sowie Genomanalysen der Chloroplasten deuten darauf, dass die Chloroplasten der Grün- und Rotalgen und wahrscheinlich auch der Glaukophyten auf eine einzige Endosymbiose mit *einem* Cyanobakterium und *einer* eukaryontischen Wirtszelle zurückgehen (entgegen früherer Annahmen der Polyphyly der Chloroplasten). Grünalgen und Rotalgen sind danach Schwestergruppen, die Glaukophyten (nicht ganz so sicher) die gemeinsame Schwestergruppe von (Grün- + Rotalgen). Auch die bakterielle Zellwand der Glaukophyten spricht für eine basale Stellung. Das Reich „Pflanzen“ mit Grün-, Rotalgen und Glaukophyten wäre danach ein Monophylum, die Plastiden selbst monophyletisch. Das ursprüngliche Plastid aus dieser Endosymbiose muss Chlorophyll a und b und Phycobilisomen enthalten haben; Rotalgen und Glaukophyten haben dann das Chlorophyll b verloren, die grünen Pflanzen die Phycobilisomen. Nach dieser primären Endosymbiose erfolgten in einigen Gruppen sekundäre Endosymbiosen (insgesamt 2 bis 7; d.h. mit einem photosynthesefähigen Eukaryonten als Symbionten in einem nicht-photosynthesefähigen Eukaryonten; es resultierten z.B. Heterokonten, Dinoflagellaten, Kryptophyten). Die Existenz nur einer primären, aber mehrerer sekundärer Endosymbiosen weist darauf, dass die erste Verbindung zwischen einem Cyanobakterium und einem Eukaryonten (also von zwei weit entfernt stehenden Organismen) viel schwieriger zu realisieren war als die späteren Endosymbiosen zwischen verschiedenen Eukaryonten. Die primäre Endosymbiose (voll ausgestattetes Cyanobakterium + Eukaryont) ist nicht sicher datierbar; Rotalgen sind mind. 1,6 MrA alt, kontroverse Algenreste 1,85 MrA (s. *Grypania*), wobei es sich bei den frühen, nicht segmentierten *Grypania* aber auch um gigantische Cyanobakterien oder Kolonien von Cyanobakterien handeln könnte.

Kladogramm der Eukaryonten auf dem Weg zu den Pflanzen: (Nat. 405, 69 ff., 2000):

- 1. Abzweig: Heterokonta (*Blastocystis hominis*)
- 2. Abzweig: (Fungi + Mikrosporidien) + Metazoa
- 3. Abzweig: Entamoebida + Euglenozoa
- 4. Abzweig: (Ciliophora + Apicomplexa) + (Mycetozoa + Diplomonadida + Trichomonadida*)
- terminal: (Grünalgen + Landpflanzen) + Rotalgen

* Trichomonadida = Parabasalia, naA basale Eukaryonten

Wie von den (alpha?)-Proteobakterien/Mitochondrien gingen auch von den Cyanobakterien/Chloroplasten viele Gene auf den Zellkern über. Die Genome moderner Chloroplasten in Angiospermen umfassen nur 5 – 10 % der Gene freilebender Cyanobakterien; die übrigen Gene gingen verloren oder wurden in den Zellkern übernommen. In *Arabidopsis* wurden ca. 4500 proteinkodierende Gene (d.h. 18 % aller proteinkodierenden Gene) von den Cyanobakterien übernommen; sie finden sich in allen Funktionsklassen von Genen. Für einige der inzwischen vom Zellkern kodierten Proteine finden sich noch immer Gene auch im Chloroplastengenom (PNAS 99, 12246).

Weitere Informationen zur Entstehung der Mitochondrien, Hydrogenosomen und Eukaryonten s. Abschnitt II unter „2800 – 2400 MA“, „2100 MA“ und „1900 – 1800 MA“.

Strittig ist dagegen die symbionische Ableitung der **eukaryontischen Geißeln**. Frühere Annahmen, die Geißeln auf die Endosymbiose von Spirochäten zurückzuführen, sind inzwischen nicht mehr haltbar, da Tubulin und axonemales Dynein in Spirochäten nicht vorkommen und weil eine bakterielle und eine eukaryontische Membran nicht zu einem Kontinuum verwachsen können.

Neuerdings wurden aber Tubulingene bei den Verrucomicrobia, einer neu entdeckten Bakteriengruppe, festgestellt, und in einer der Arten, einem sich aktiv verteidigenden Ektosymbionten (Epixenosom), wurden sogar Mikrotubuli nachgewiesen. Diese Epixenosomen leben auf der Oberfläche eines Ciliaten und verteidigen diesen gegen andere größere Wimpertierchen, die den Wirt erbeuten wollen. In ihrem Lebenszyklus entwickeln die Epixenosomen zwei Stadien: im ersten Stadium sind sie kugelförmig und teilungsfähig, im zweiten Stadium wachsen sie, werden oval und entwickeln einen ausgestülpten Apparat, der von Mikrotubuli umgeben ist.

Daraus resultiert die (bisher freilich nicht bewiesene, aber plausible) Theorie, dass ein Vorfahr der eukaryontischen Zellen, der bereits über primitive Actinfilamente und primitives Myosin verfügte, epixenosomenartige Ektosymbionten aus der Gruppe der Verrucomicrobia als Verteidigung gegen größere „Beutegreifer“ akquirierte. Später wurden einige dieser Ektosymbionten im Stadium I in die Wirtszelle eingeschlossen und wurden so zu Endosymbionten. Aber auch im Stadium II entwickelten sie weiterhin ihren ausgestülpten Apparat, stülpten die Oberfläche der Wirtszelle aus und verteidigten diese wie zuvor schon, als sie noch Ektosymbionten waren. Diese Endosymbionten waren dabei umhüllt von der Zellmembran und vom endosymbiontischen Bläschen; dies erlaubte der Wirtszelle, seine Verteidiger dauerhaft zu behalten, gleichzeitig war sichergestellt, dass die Endosymbionten ständig mit Nährstoffen versorgt wurden.

Allmählich verloren die Endosymbionten ihre Gene bzw. gaben sie an den Zellkern ab; sie verloren ihre Fähigkeit, als freilebende Organismen zu existieren. Mit dem zunehmenden Verlust bzw. der Abgabe von Genen wurden die Endosymbionten allmählich einfacher und spezialisierter. Möglicherweise wurden alle für die Endosymbionten notwendigen Proteine von der Wirtszelle synthetisiert; die Proteinsynthesemaschine des Endosymbionten wurde überflüssig, ebenso die Plasmamembran des Endosymbionten und die Membran des endosymbiontischen Bläschens; alle überflüssigen Strukturen verschwanden. Während dieses ganzen Evolutionsprozesses bildete die bakterielle Plasmamembran niemals ein Kontinuum mit der Zellmembran oder der Membran des endosymbiontischen Bläschens. Die Reste des verteidigenden Symbionten, eingeschlossen nun nur noch von der Zellmembran des Wirts, entwickelten sich zu fingerähnlichen defensiven Protrusionen mit Mikrotubuli aus Tubulin; das letzte verbliebene Genom des Symbionten verschwand. Da die Bedrohung durch „Beutegreifer“ dadurch graduell geringer wurde, konnten

die späteren Vorfahren der eukaryontischen Zellen dann deutlich größer werden. Damit wurde dann aber die defensive Rolle der fingerförmigen Protrusionen nicht mehr benötigt; in einigen eukaryontischen Linien degenerierten sie, in anderen übernahmen sie neue Rollen (Natwiss. 92, 305).

Gramnegative Bakterien

Gramnegative Bakterien spielen als Endosymbionten eine wegweisende Rolle bei der Entstehung und Evolution der Eukaryonten; sowohl die Proteobakterien, auf die die Mitochondrien zurückgehen, wie auch die Cyanobakterien stellen gramnegative Bakterien dar. Ohne gramnegative Bakterien wären die Oxygenierung von Ozean und Atmosphäre und die Evolution der Eukaryonten undenkbar. Zu den gramnegativen Bakterien gehören (insgesamt 42 Phyla):

alpha-, beta-, gamma-, delta-, epsilon-Proteobacteria
Cyanobacteria
Chloroflexi
Chlorobi
Spirochaeten
Planctomyceten
Aquificales

Den gramnegativen Bakterien, die ein Monophylum bilden, stehen gegenüber:

Actinobacteria (hoher GC-Gehalt; humanpathogene Taxa)
Bacilli (ad Firmicuten; niedriger GC-Gehalt)
Clostridia (ad Firmicuten; niedriger GC-Gehalt)
 einzig einmembranige Prokaryonten mit photosynthesefähigen Taxa!
Archaea

Alle gram-negativen Bakterien verfügen über eine doppelte Membran, deren Aufbau sich grundlegend von der Membran der übrigen Prokaryonten unterscheidet. Der Antrieb der Flagellae und der Photosyntheseapparat der photosynthesefähigen Gramnegativen befindet sich in der inneren Membran. Die Organisation der inneren Membran der doppelmembranigen Bakterien ähnelt der Organisation der Membran der einmembranigen Formen, so als ob sie sich von der Membran eines einverleibten einmembranigen Bakteriums ableiten würde. Untersuchungen der Proteinfamilien bestätigten schließlich, dass sowohl Actinobacteria wie Clostridia zum Genom der Gramnegativen beitragen. Endosymbiosen sind dadurch gekennzeichnet, dass die Phylogenien nicht zu einem Stammbaum, sondern zu einem Ring führen. Genau dies bestätigte die Analyse der Proteinfamilien. Die Endosymbiose von Actinobakterium und Clostridium führte zur Entstehung der Gramnegativen. Das Clostridium brachte dabei den Photosyntheseapparat mit (der Photosynthesemechanismus ist ohnehin zu komplex, als dass er durch lateralen oder horizontalen Gentransfer akquiriert werden könnte; schon aus diesem Grund ist ein Endosymbiosemechanismus zu postulieren). Da außer einigen Clostridia keine weiteren einmembranigen Prokaryonten über Photosynthese verfügen, steht dieser Befund in Einklang mit der Evolution der Proteinfamilien.

Es ist noch unklar, wann dies geschah, auf jeden Fall vor dem Auftreten der ersten Cyanobakterien und damit vor mehr als 2,45 MrA. Der entstandene Symbiont war extrem erfolgreich und veränderte das Leben auf der Erde, aber auch die Erde selbst grundlegend. Bisher galten Symbiosen zwischen Prokaryonten als extrem seltene Ausnahmen; ihnen wurde keine signifikante Rolle bei der Evolution zugesprochen (Sci. 325, 967).

Fazit:

Endosymbiose in der Evolution der Prokaryonten: nach neuen Erkenntnissen sollen sich zwischen 2,7 und 2,4 MrA die gram-negativen (also doppelmembranigen) Prokaryonten, die heute die größte Gruppe der Bakterien bilden (Proteobakterien, Cyanobakterien, Chloroflexi, Chlorobi, Spirochaeten, Planctomyceten, Aquificales), durch **Endosymbiose aus Actinobacteria + Clostridia** entwickelt haben. Die Diversifizierung der so entstandenen Doppelmembrangruppe erfolgte vor dem Anstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre, also > 2,4 MrA (Natwiss. R. 11/09, 601).

[Es gibt sogar eine Endosymbiose zwischen Grünalgen und Wirbeltieren: Eier einiger Flecken-Querzahnmolche *Ambystoma maculatum* enthalten oftmals Grünalgen: Salamandalge *Oophila*; ad Chlorophyceae; Ordnung Chlorococcales. Die Entwicklung von Larven aus Eiern, in deren Hülle sich keine Algen finden, verläuft langsamer. Algenzellen sind auch in Zellen des Larvenkörpers zu finden und sind dort von mehreren Mitochondrien umgeben. Die Mitochondrien nehmen offenbar Sauerstoff und Kohlenhydrate, die die Algen im Rahmen der Photosynthese produzieren, direkt auf – erster Nachweis einer Endosymbiose zwischen Wirbeltieren und Algen! Offenbar toleriert das Immunsystem der Salamander die Algenzellen. Letztere finden sich auch in den Eileitern, in denen die Gallerthülle gebildet wird, die den Embryo umgibt – die Grünalgen werden wohl auf diese Weise vom Muttertier an den Nachwuchs weitergegeben] (Natwiss. Ru. 9/2010, 483).

VII. Synopse

Die einzelnen Theorien schließen sich oftmals nicht gegenseitig aus; organ. Substanzen könnten teils irdischer, teils kosmischer Herkunft sein, die Urzeugung könnte an katalytisch oder zumindest aggregierend wirksamen Oberflächen erfolgt sein (Ton, Pyrit), evtl. auch in Einschlüssen („Reaktionsgefäßen“) im Meereseis oder Tümpeln in terrestrischen geothermischen Feldern, und schließlich könnten bei kosmogenen Katastrophen die hydrothermalen Schlotte den alio loco entstandenen, aber z.T. an die Bedingungen der Schlotte (prä)adaptierten Lebewesen ein Überleben (und eine entsprechende Selektion) ermöglicht haben; andererseits sind diese Schlotte ein idealer Ort für die Pyritbatterie der ersten Chemoautotrophen.

Vor der RNA-Welt kann eine organ. Welt mit einfacheren replizierenden Molekülen bestanden haben (Prä-RNA-Welt), die Protoenzyme bildeten, die dann die Entstehung der RNA und RNA-Welt katalysierten. Möglicherweise stellt sich die Frage nach dem Primat der Nucleinsäuren vs. Proteine gar nicht, da Interaktionen zwischen Nucleotiden und Aminosäuren schon auf Monomerebene erfolgten, so daß eine molekulare Koevolution beider Stoffgruppen stattfand. Die Kondensation von Aminosäuren zu Polypeptiden ließ sich unter realistischen Rahmenbedingungen der damaligen Zeit experimentell nachweisen. Ohnehin ist klar, daß es sich anfangs nur um sehr kurze Molekülketten im Sinne der Hyperzyklen gehandelt haben kann. Mit der Koevolution auf niedermolekularer Ebene, der Prä-RNA-Welt und den Hyperzyklen (die durchaus Bestandteil der Prä-RNA-Welt gewesen sein könnten und schließlich zur RNA führten)

ließe sich das Problem umgehen, dass RNA nur unter relativ unrealistischen experimentellen Bedingungen selbst enzymatisch aktiv ist. Außerdem stellen die Hyperzyklen bei räumlicher Strukturierung einen hervorragenden Mechanismus zur Selektion katalytisch wirksamer(er) Moleküle dar, durch spiralförmige Elimination nicht oder vermindert katalytisch wirksamer Enzyme in Randregionen. Die Hyperzyklen könnten der Ort der Koevolution von Nucleinsäuren und Proteinen gewesen sein, aber auch des Übergangs von der Prä-RNA- zur RNA-Welt.

Synoptische Grundkonzeption:

1. Organ. Moleküle primär irdischer Herkunft (UV, elektr. Entladungen), primär kosmogener Herkunft (C-Asteroiden, Kometen, kosmogener Staub) oder als sekundäre Impaktfolge (Reaktionen in der Atmosphäre aufgrund der mit einem Impakt verbundenen Energiefreisetzung).
2. Primat einfacher replizierender (unbekannter) RNA-Vorgängermoleküle (z.B. aus Thioestern), die dann zur RNA und Evolution der RNA (Proteinsynthese usw.) führten, oder – alternativ – Koevolution von Peptiden und Nucleinsäuren, nachdem diese bereits auf Monomerebene (Aminosäuren, Nucleotide) miteinander (z.B. in Form selektiver Assoziationen) in Wechselwirkung zueinander getreten sind. Hyperzyklen.
3. Komplexe organ. Gebilde (Protozellen usw.) an katalytisch oder aggregierend wirkenden Oberflächen (Pyrit, Tonkristalle, Wassertröpfchen im Eis, im Schlamm von Tümpeln in terrestrischen geothermischen Feldern); auf diese Weise konnten unabhängig voneinander entstandene Moleküle untereinander in Wechselwirkung treten und schließlich autonome und replizierende zellartige Gebilde bilden (Übergang von zweidimensionalen Gebilden an Oberflächen zu dreidimensionalen autonomen Gebilden); gleichzeitig wäre durch die Adhäsion an Oberflächen der zerstörerische Effekt des Wassers (z.B. auf die Stabilität von Nucleinsäuren, aber auch die Interaktionen der Moleküle untereinander) aufgehoben. Die zwei- und später dreidimensionalen Strukturen wären der Ort der Hyperzyklen gewesen. Evtl. zuerst nur chemoautotrophe Lebensweise in der Tiefsee.
4. Relativ schnell muß die (zunächst anoxygene) Photosynthese entwickelt worden sein, da das Leben ansonsten nach Aufzehrung der vorhandenen organischen Substanzen rasch erloschen wäre; die Photosynthese ermöglichte eine Ausbreitung des Lebens über den Ort seiner Entstehung hinaus.
5. Für die Entstehung spezialisierter Zellen spielte Endosymbiose eine entscheidende Rolle: prokaryontische Zellen verlebten sich im Rahmen von Endosymbiosen andere Mikroorganismen ein; so entstanden Chloroplasten aus Cyanobakterien, Mitochondrien aus alpha-Purpurbakterien (= (alpha?)-Proteobakterien), der Zellkern aus Eu- oder Archaeabakterien, aber auch die doppelwandigen gram-negativen Bakterien
6. Wegen des zerstörerischen Effekts des Ca auf einfache organische Gebilde muß das Leben unter Ca-armen Bedingungen (z.B. in einem Sodaozean, der gleichzeitig einen hohen Phosphat-Gehalt ermöglichte) entstanden bzw. aufrechterhalten worden sein. Bei infolge der Na-Subduktion allmählich ansteigendem Ca-Gehalt reagierten die Organismen zunächst mit Vielzelligkeit. Bei steigendem O₂-Gehalt (nach Sedimentation großer Mengen organischer Verbindungen in Form von Stromatolithen sowie gebunden an ins Meer geschwemmte Tonpartikelchen, die aus der Verwitterung der Festlandoberfläche durch die erste mikrobielle Besiedlung stammten, so daß dem Kreislauf viel C entzogen wurde und dadurch O₂ ansteigen konnte) wurden dann auch die ersten makroskopischen Tiere möglich, die ihrerseits dann Detoxifikationsmechanismen für Ca entwickelten und dabei das Ca für Endo- und Exoskelette utilisierten.

VIIIa. Umfassende Theorie zur Entstehung des Lebens und des LUCA (U. KEHSE, BdW 4/2012, 32) (einschl. Membranlosigkeit des LUCA)

Nach aktuellen Erkenntnissen ergab sich die Entstehung des Lebens geradezu zwangsläufig (deterministisch) unter den Bedingungen, die auf der frühen Erde in den **Tiefen des Ozeans** herrschten. Es brauchte nur **Wasser** (damals waren die Ozeane tiefer als heute, fast die gesamte Erde war vom Ozean bedeckt, nur wenige Vulkaninseln ragten heraus; extreme Gezeiten wegen des nahen Mondes), **Silikatgestein** und einen **hydrothermalen Kreislauf**. Letzterer musste nicht zwingend auf Vulkanismus beruhen, heiße Quellen können auch ohne vulkanische Prozesse entstehen; solche Quellen kommen auch heute noch vor. Meerwasser sickert durch Spalten und Risse unterirdischer Gebirgsmassive und verwandelt Olivin in Serpentinegestein, wobei diese Reaktion eine hochreaktive chemische Lösung von 40 bis 90 Grad Wärme produziert, die reich an Wasserstoff und hoch alkalisch ist. Heute ist dieser Prozess relativ selten, vor 4 MrA dürften derartige Quellen viel häufiger gewesen sein.

An den Wänden der Schlote kam diese warme, seifige, alkalische Brühe dann mit dem sauren und kühlen Wasser des Urozeans (reich an Eisen und Kohlendioxid) in Kontakt. Dadurch kamen umfangreiche chemische Reaktionen in Gang: Säure traf auf Lauge, warmes auf kaltes Wasser, Wasserstoff auf Kohlendioxid. Da im sauerstofffreien Milieu Methan energetisch günstiger ist als Wasserstoff oder Kohlendioxid, dürfte sich vor allem Methan gebildet haben, wobei diese Reaktion allerdings einen Katalysator in Form der ohnehin anwesenden Metallverbindungen benötigte. **Letztendlich besteht Leben ja darin, Kohlendioxid in Kohlenwasserstoff zu verwandeln** – dieser grundlegende Prozess war auf diese Weise schon in den heißen Quellen geboren. An den Wänden der Schlote konnten sich dann zufällige Reaktionsprodukte konzentrieren, denn die Schlote bestanden, wie man von modernen Äquivalenten weiß, aus einem Labyrinth winziger und teilweise durchlässiger Bläschen (schwammige Struktur). Auch experimentell ließen sich solche Schlote aus Bläschen und Poren sowie mit einer semipermeablen Eisensulfid-Haut herstellen.

Diese schwammigen Schlote waren Durchfluss-Reaktoren, in denen kaltes Ozeanwasser und heißes Quellwasser aufeinander trafen. In ihren Kammern entstanden einfache organische Verbindungen aus Kohlendioxid und Wasserstoff, darunter neben Methan auch Essigsäure und Ameisensäure. Verbindungen aus Eisen, Schwefel und Nickel, die an den Wänden der Kammern saßen, könnten die Energie für diese Reaktionen beigesteuert haben (Katalysatoren). Auch heutzutage finden sich an entsprechenden Quellen einfache organische Substanzen mit bis zu 4 C-Atomen, die abiotisch entstanden sind. Einige Mikroben verwenden noch heute Fe-S-Verbindungen als aktives Zentrum von wasserstoffspaltenden Enzymen. In den o.g. Versuchen lagerten sich organische Verbindungen in den organischen Bläschenwänden ein – mögliche Vorläufer von Enzymen.

Von den 5 verschiedenen Wegen der Kohlenstoff-Fixierung, die Lebewesen nutzen, gibt es nur einen Weg, der Energie freisetzt (Wood-Ljungdahl-Weg); dies ist zugleich der einfachste Weg. Einfachste Mikroben nutzen diesen Reaktionspfad noch heute. Die gewonnene Energie wurde dann in chemischen Verbindungen gespeichert (heute ist dies ATP als universeller Energiespeicher; es setzt Energie durch Abspaltung eines Phosphat-Ions frei). In den Poren der Schlote dürfte aber noch nicht ATP, sondern eine einfachere Version aus Essigsäure und Phosphat als Energiespeicher gedient haben. Mit der so verfügbaren Energie konnten dann auch kompliziertere Moleküle (wie Zucker, Aminosäuren, Peptide) gebildet werden. Dieser Schritt konnte experimentell allerdings in den o.g. Versuchen noch nicht nachvollzogen werden;

erforderlich wäre der Nachweis von Peptiden in den hydrothermalen Reaktoren, die die Umwandlung von Kohlendioxid beschleunigen.

In der weiteren Entwicklung müssen sich dann längere Molekülketten gebildet haben. Hier konnte bereits experimentell gezeigt werden, dass sich kleine Fragmente von Ribonucleinsäuren durch Temperaturunterschiede an kühleren Stellen kleiner Poren konzentrieren lassen; DNA-Stränge replizierten sich dort sogar – vom Prinzip her ähnlich einer PCR. Allerdings dürfte zunächst eine RNA-Welt entstanden sein; RNA ist zwar weniger stabil als DNA, verfügt aber über eigene katalytische Fähigkeiten und dient damit sowohl als Bauplan wie als Werkzeug. Computersimulationen konnten zeigen, wie sich in einem hydrothermalen Reaktor zunächst durch Zufall und anschließend durch chemisch-physikalische Selektionsprozesse immer längere RNA-Ketten bildeten.

Allerdings waren die verschiedenen Bausteine des Lebens zunächst in den Poren der heißen Quellen gefangen und damit „nicht richtig lebendig“. Für die Energieversorgung benötigte das früheste „Leben“ sowohl den Wasserstoff aus dem Meeresboden wie auch den pH-Unterschied zwischen Quell- und Ozeanwasser. **Der LUCA hatte wohl auch noch keine Zellwand.** Das ergibt sich daraus, dass die primitivsten Vertreter der Archaea (methanbildend) und Bakterien (primitivste: acetatbildend) den Wood-Ljungdahl-Weg zur CO₂-Fixierung nutzen. Diese und andere fundamentale Gemeinsamkeiten dürften vom LUCA stammen, aber die Zellwände unterscheiden sich in beiden Gruppen grundsätzlich, außerdem nutzen sie verschiedene Maschinerien zur DNA-Replikation. **Der LUCA lebte demnach, bevor die Archaea und Bacteria eigenständig wurden (wozu sie ja Zellwände entwickeln mussten).** Frühe Archaea bevorzugten vermutlich höhere Temperaturen als frühe Bakterien. Beide Gruppen entwickelten unabhängig voneinander die Fähigkeit der Lipidsynthese. Die Lipide lagerten sich als wasserabweisende Substanzen zunächst an den Wänden der Kammern in den porösen Schloten ab und hüllten schließlich die Protozellen ein. Nukleinsäuren und Proteine bildeten innerhalb dieser Membranen Vermehrungsgemeinschaften. Die Linien zu Bakterien und Archaea hatten sich zu diesem Zeitpunkt bereits getrennt, bilden sie doch unterschiedliche Zellwände.

Erst jetzt konnten die Zellen den steinernen, porösen Reaktionsgefäßen entkommen, den Planeten erobern, neue Stoffwechselwege erfinden, neue Energiequellen (wie Sonnenlicht oder Reste toter Mitbewohner) nutzen. Die Pioniere, die Methan- und Essigsäurebildner, blieben nur in wenigen Refugien erhalten (nach U. KEHSE, BdW 3/2012, 32).

Zur Hypothese zur Entstehung des Lebens in Tümpeln in terrestrischen geothermischen Feldern s. Kapitel III.2b

VIIIb. Umfassende Theorie zur Entstehung des Lebens, des genetischen Codes und der Photosynthese nach M. RUSSELL (Spektr. der Wiss. 1/2007 S. 75).

Im Jahr 2007 hat RUSSELL – teilweise gestützt auf experimentelle Daten und neue Erkenntnisse aus den letzten Jahren - eine umfassende Theorie über die Entstehung des Lebens bis hin zur Photosynthese dargelegt.

Ausgangspunkt ist eine CO₂-reiche Atmosphäre, weshalb sich in den Ozeanen viel CO₂ löste und die Ozeane recht sauer (!, also kein Sodaozean) waren. Daneben entwich molekularer Wasserstoff aus der Erdkruste. Trotz der großen chemischen Affinität zwischen CO₂ und H₂ können diese aber nicht spontan miteinander reagieren. Erst das Leben ermöglichte als Katalysator diese Reaktion, und benötigte andererseits auch die Reaktionsprodukte wie z.B. Essigsäure (Acetat).

Essigsäurebildende Bakterien (Acetogene) waren wahrscheinlich die ersten Organismen; sie entstanden und lebten nach dieser Theorie an den Rändern hydrothermaler Tiefseequellen, an denen stark alkalische Lösungen hervortraten. Die Acetatbildung setzt dabei Energie frei. Ausgangsstoffe sind CO₂ und Wasserstoff, aber auch Aminosäuren, Sulfide, Phosphate und verschiedene Metalle („Protoleben“), freigesetzt werden Essigsäure und Wasser.

Unter den damaligen Bedingungen (kurzer Tag [4-5 Stunden, naA 6 Stunden], naher Mond, deshalb hohe und häufige Gezeiten, massives Meteoritenbombardement) stellten lediglich die heißen Quellen der Tiefsee „geschützte Orte“ mit hohem Angebot an Nährstoffen dar; dort drohten weder Austrocknung, extreme Temperaturunterschiede oder die UV-Strahlung der Sonne (kontra: s. Kapitel III.2b, geothermische Felder).

In dem relativ sauren Meer könnten die Gradienten der Temperatur und des pH-Wertes im Umkreis alkalischer hydrothermaler Quellen die Energie geliefert haben, während das Wasser aus den hydrothermalen Quellen beständig chemische Nährstoffe lieferte; es entstand ein „kontinuierlicher Durchflussreaktor“. Die Reaktionsprodukte der im heißen Quellwasser gelösten Verbindungen fielen dann im kühleren Meerwasser aus, so dass sich Berge von Reaktionsprodukten (Karbonaten, Kieselerde, Ton, Eisennickelsulfiden) um die heißen alkalischen Quellen herum gebildet haben dürften. Und tatsächlich ließen sich im Jahr 2000 am Mittelatlantischen Rücken 800 m unter dem Meeresspiegel derartige „Berge“ nachweisen, wobei sich Karbonattürme bis zu 60 m hoch auftürmten. Das Quellwasser hatte dort eine konstante Temperatur von etwa 90 Grad (Schwarze Raucher – wie sie im ostpazifischen Rücken verbreitet sind – entlassen dagegen bis 400 Grad heiße Lösungen und kommen daher nicht als Orte der Lebensentstehung infrage). Dennoch dürften Schwarze Raucher als Lieferanten von Metall- und Phosphationen indirekt an der Lebensentstehung beteiligt gewesen sein. Die hydrothermalen Metallhügel bildeten sich also an alkalischen, mäßig temperierten hydrothermalen Quellen. Hier traten die alkalischen Quellwässer (mit Wasserstoff, Sulfiden und Ammoniak) in Kontakt mit dem kühleren, sauren und kohlendioxidreichen Meerwasser. Metallische Spurenelemente waren von Schwarzen Rauchern in das Meerwasser freigesetzt worden. Die hydrothermalen Mineralhügel stellten somit „chemische Gärten“ dar, in denen sich frühes Leben bilden konnte. Reste derartiger Mineralhügel in Form von Säulen, Schloten und Blasen aus Eisensulfid aus jüngerer Zeit wurden z.B. in einer 350 MA alten Blei-Zink-Mine in Irland nachgewiesen.

Derartige Strukturen könnten als anorganische Membranen gedient haben. Sie entstanden vermutlich, als warmes, sulfidreiches, alkalisches Quellwasser auf saures, eisenhaltiges Meerwasser traf (das Eisen im Meerwasser stammte dabei aus Schwarzen Rauchern). Experimentell ließ sich zeigen, dass dieser Eisensulfidniederschlag ein Gel mit Poren und Blasen bildet, die wie abgeschlossene Behälter fungieren und in denen chemische Reaktionen stattfinden können. Organische Moleküle blieben in den Hohlräumen gefangen und reicherten sich dort an. Da das Meerwasser saurer war (also freie Protonen enthielt), dürften in konstanter Rate Protonen durch die dünnen porigen Eisensulfidmembranen ins Innere dieser Strukturen eingeströmt sein (moderne Zellen benötigen ebenfalls einen Einstrom von Protonen als „protonenmotorische Kraft“, die aber nur dadurch gewährleistet werden kann, dass die Zellen selbst einen Gradienten aufbauen, indem sie Protonen aus der Zelle hinauspumpen). Die experimentell erzeugten Eisensulfidmembranen waren semipermeabel; größere organische Moleküle (Amino-, Fett-,

Nukleinsäuren, Zuckermoleküle) blieben innerhalb der Blasen und Poren, während kleinere (unreaktive) Reaktionsprodukte wie Essigsäure und Methan entwichen.

Voraussetzung für die Bildung der organischen Moleküle in den Poren und Blasen war allerdings das Vorhandensein eines Katalysators, da CO₂ und Wasserstoff ja nicht spontan miteinander reagieren konnten. In den Experimenten zeigte sich, dass ein nickelhaltiges Eisensulfidmineral (Greigit) mit ausfiel; Nickel ist aber ein idealer Katalysator für organische Synthesen. Und die würfelförmige Anordnung der Atome im Greigit ähnelt der Thiocuban-Einheit des Enzyms Ferredoxin sowie dem cuboidalen Komplex im aktiven Zentrum der Acetyl-CoA-Synthase/Kohlenmonoxid-Dehydrogenase (Cubane sind verzerrte Würfel, an deren Ecken abwechselnd Eisen- und Schwefelatome sitzen). Ferredoxin dient modernen Zellen, um Elektronen durch Membranen oder zu biosynthetisch aktiven Zellen zu transportieren.

Es sieht also so aus, dass das Mineral Greigit mit seinem Nickelgehalt die Reaktion zwischen dem Wasserstoff (aus der Hydrothermalquelle) und dem Kohlendioxid aus dem sauren Meerwasser katalysierte! Anorganische Eisennickelsulfide waren also offenbar der entscheidende Katalysator für die Entstehung des Lebens. Ein frisch ausgefällter Schlamm aus Eisen- und Nickelsulfiden (wie z.B. Greigit) kann aus CO Acetat produzieren; aus CO₂ katalysiert er die Bildung von Methylsulfid. Mit der Energie, die bei der Bildung von Azetat freigesetzt wird, können dann weitere organische Moleküle gebildet werden. So lassen sich mit Eisensulfiden und Tonerde als Katalysator einfache Aminosäuren (z.B. Glycin) bilden, mit Hilfe von Carbonylsulfid und Metallsulfid-Katalysatoren sogar Peptide. Es wird vermutet, dass einige Peptide irgendwann Eisen-Schwefel-Cluster (also cubanoide Strukturen) aufnahmen, womit die Vorläufer der heutigen Ferredoxine entstanden. Es konnte zumindest theoretisch gezeigt werden, dass sich eine Kette einfacher Aminosäuren um ein Eisensulfid-Cluster „wickeln“ kann; damit wäre ein primitives Enzym entstanden.

Die Peptide dürften – neben der Aufnahme/Einbau von Katalysatoren – auch die Eisensulfidwände der sie umgebenden Blasen ausgekleidet haben; dieser Proteinfilm dürfte dann allmählich die Funktion einer Zellwand oder –membran übernommen haben. Umschlossen von einer Proteinmembran waren die Blasen mit ihren selbstreplizierenden Molekülen im Inneren nicht mehr an die Mineralhügel der hydrothermalen Quellen gebunden, sondern konnten sich von diesen ablösen und im Wasser frei umherschweben. Allerdings dürfte der primitive Stoffwechsel in diesen frühen Zellen nicht sehr effizient gewesen sein, die chemischen Reaktionen verliefen willkürlich, denn es fehlte ein genetischer Code als Anleitung für den Bau von Makromolekülen mit bestimmten Eigenschaften; zufällige Verbesserungen im Molekülbau konnten sich so nicht durchsetzen, es fehlte an natürlicher Auslese, die eine – wenigstens grobe – genetische Steuerung voraussetzt.

Die Ausgangsstoffe der RNA waren dabei durchaus reichlich vorhanden: Phosphate stammten aus hydrothermalen Quellen; Zucker (Ribose) und einige stickstoffhaltige Basen konnten sich aus einfachen Vorläufern bilden.

Allerdings kann ein einzelnes RNA-Nucleotid keine genetische Funktion übernehmen. Die RNA-Ketten müssten also primär zunächst einen anderen Vorteil für die Protozelle geboten haben (vor der genetischen Funktion). Sie waren in der Lage, Aminosäuren an sich zu binden und sie dann miteinander zu Peptiden zu verbinden, was sogar mit einer gewissen Spezifität geschieht (die Abfolge der Basen im RNA-Polymer zeigt eine gewisse Vorliebe für bestimmte Seitenketten der Aminosäuren). Die Ur-RNA vermittelte also den Zusammenbau von Peptiden und Proteinen über die direkte Paarung mit den Aminosäuren (ohne Zwischenschaltung der tRNA). Noch heute finden sich Relikte dieser Affinitäten: RNA-Codons mit Uracil in der Mitte ziehen Aminosäuren

mit hydrophoben Seitenketten an; steht Adenin in der Mitte, werden hydrophile, geladene oder polare Aminosäuren favorisiert.

Möglicherweise stellten die Nucleotide nicht nur alio loco gebildete Aminosäuren selektiv zusammen, sondern stellten selbst Aminosäuren her. Nach dieser Theorie bilden Minerale wie Sulfide die Stützstruktur für immobilisierte RNA-Schablonen, die Aminosäuren „auswählen“ oder gar selbst erzeugen und sie dann zu Peptiden zusammensetzen, die sich dann im Inneren der semipermeablen Eisensulfid-Blasen ansammelten. Diese Peptide könnten dann ausgefällte Sulfid-Cluster (Cubane) umgeben (als Vorläufer der Ferredoxine), andererseits aber auch ein nichtmineralisches Substrat für die Polymerisierung anderer RNAs darstellen. Die immobile RNA-Schablone auf der mineralischen Stützstruktur wiederholt den Vorgang (dies könnte der Einstieg in einen „Hyperzyklus“ sein, s.o.; eigene Anmerkung). Da aber RNA recht fragil ist und vor allem bei Temperaturen über 50 Grad rasch denaturiert, übernahm dann später die robustere und weniger reaktive DNS die Funktion des genetischen Codes.

Auch wenn man davon ausgeht, dass die Azetatbildung am Anfang stand (dass also die ersten Organismen Acetogene waren), so dürften sich bald Methanogene entwickelt haben, denn die Umsetzung von Kohlendioxid und Wasserstoff zu Methan liefert mehr Energie als die Acetatbildung. Zur Methanbildung müssen aber noch größere Barrieren als zur Azetatbildung überwunden werden, mittels Katalysatoren oder mittels thermischer Energie. Die Proto-Methanogene schafften aber diesen Schritt und markieren damit die erste und bedeutsamste Gabelung im Stammbaum. Aus den Proto-Acetogenen und Proto-Methanogenen entstanden die Urreiche der Bakterien und Archaea.

Man vermutet, dass dieses frühe Leben zunächst auf die hydrothermalen Quellen und ihre unmittelbare Umgebung begrenzt war; wurden Organismen zu weit abgedriftet, gingen sie unter: Mangel an Nährstoffen; UV-Licht in höheren Ozeanschichten. So wird gemutmaßt, dass sich die Organismen zunächst nicht über das freie Ozeanwasser verbreiteten (die hydrothermalen Quellen waren ja räumlich sehr beschränkt), sondern in die warmen Sedimente und in die durchlässigen Basalte eindringen (bis 1,5 km tief), wo sie mit einer mageren Zufuhr von Nährstoffen, Wasserstoff und Kohlendioxid überleben konnten. Es entstand damit eine Biosphäre in der Erdkruste am Grund der Ozeane. Im Rahmen der Bewegung der ozeanischen Krustenplatten und Subduktion drifteten dann diese bakterienhaltigen Sedimente und Basalte im Laufe der Zeit in küstennahe Flachwasserbereiche, wo das Meer zwar noch tief genug war, um das schädliche UV-Licht abzuhalten, aber doch flach genug, damit das langwellige Sonnenlicht bis zum Boden durchdringen konnte. Damit konnte das Licht - mittels Photosynthese - zur Produktion organischer Moleküle nutzbar gemacht werden. Dies bot einen großen Vorteil: bisher nutzten die Organismen reinen Wasserstoff, der tief in der Erde durch chemische Reaktionen aus Wasser entstand, dessen Menge aber begrenzt war. Mittels der Photosynthese waren die Organismen nicht mehr auf den knappen freien Wasserstoff angewiesen, sondern konnten direkt auf das Wasser zurückgreifen und mit Hilfe von Sonnenlicht aus den Wassermolekülen den Wasserstoff *direkt* gewinnen; Sauerstoff entstand als Abfallprodukt und wurde ausgeschieden.

Entstehung der Photosynthese: auch hierbei dürfte ein mineralischer Katalysator vonnöten gewesen sein, und zwar Mangankalziumoxid, das ebenfalls Cubanstruktur aufweist; Manganatome sind wegen der größeren Anzahl an freien Valenzen strahlungsresistenter als Eisen. Frühe Organismen, die Manganverbindungen aufnahmen, waren damit unempfindlicher gegen Sonnenlicht (UV). Dabei gilt ein spezielles Mangankalziumoxidmineral als besonderer Kandidat: Rancieit, denn seine Formel ähnelt derjenigen des sog. OEC = Sauerstoff-entwickelnden-Zentrums in demjenigen Enzym, das bei der Photosynthese für die Spaltung des Wassers verantwortlich ist; die räumliche Struktur unterscheidet sich allerdings zwischen Rancieit und dem

OEC. Demgegenüber besteht eine Ähnlichkeit zwischen der Struktur des OEC und dem manganhaltigen Mineral Hollandit. Am besten vor der UV-Strahlung geschützt waren Bakterien, die UV-absorbierende (manganhaltige) Minerale an ihre Oberfläche binden konnten.

Da Rancieit und Hollandit gegeneinander austauschbare Atomgruppierungen aufweisen, könnten sich Rancieit-Cluster in eine hollanditartige Form umgelagert haben. Eng an der Oberfläche der Bakterien aneinandergelagert, die sich so vor dem UV-Licht schützten, könnten die beiden Minerale Strukturelemente ausgetauscht haben; Rancieit könnte dabei ein typisches Strukturelement von Hollandit übernommen haben und damit die Fähigkeit erlangt haben, mit Hilfe der absorbierten Sonnenstrahlen Wassermoleküle zu spalten. Es könnte dann unter minimaler genetischer Kontrolle ein Protein entstanden sein, das dieses hollanditartige Cluster anlagerte und mit diesem einen Komplex bildete, der bei Lichteinfall Wasserstoff produzierte. Die betreffende Zelle und diejenigen in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft wären Nutznießer einer neuen Energiequelle geworden. Später wurde der photosynthetische Molekülkomplex in die Zelle aufgenommen, damit die betreffende Zelle allein von ihm profitierte, und schließlich in die Membran eingebaut, wodurch der Vorgang der Wasserspaltung durch Sonnenlicht noch effizienter wurde. So entstanden die Cyanobakterien, aus denen dann durch Endosymbiose die Chloroplasten hervorgingen, wobei der Wirkungsmechanismus und die Struktur des Mangan-Kalzium-Zentrums erhalten blieben.

Dabei geht RUSSELL davon aus, dass sich die oxygene Photosynthese schon vor mehr als 3,8 MrA entwickelte, belegt durch von Sauerstoff ausgefällte Eisenablagerungen. (Diese Schlussfolgerung muss allerdings kritisch gesehen werden, da man heute davon ausgeht, dass die frühe Photosynthese zunächst anoxygen war und Cyanobakterien erst später entstanden).

Geochemische Untersuchungen an den Sedimenten des 3,4 MrA alten Buck Reef Chert Südafrikas enthalten Indizien für eine C-Fixierung mittels photosynthetisierender Organismen; sie enthalten phototrophe Lebensgemeinschaften fädiger Organismen, die – den C-Isotop-Untersuchungen zufolge – CO₂ über den Calvinzyklus fixierten. Oxidierte Eisen- und Schwefelverbindungen waren aber nicht nachweisbar, es gibt also keinerlei Hinweise auf die Produktion von Sauerstoff; vermutlich diente Wasserstoff als Elektronendonator. Folglich lief damals nur eine anoxygene Photosynthese ab. Methylhopanoide als Biomarker für Cyanobakterien sind erst ab 2,7 MrA nachweisbar (s. Abschnitt II unter „2700 MA“).

Die vergleichende Analyse der photosyntheserelevanten Gene von Pflanzen, Cyanobakterien und anoxygenen phototrophen Bakterien führte zu dem Schluss, dass sich die Photosynthese unter dem Selektionsdruck (a) der UV-Strahlung und (b) der Verarmung an Elektronendonatoren (wie Wasserstoff) entwickelte. Die hypothetischen Vorfahren der Cyanobakterien (Protocyanobakterien) sollen demnach eine anoxygene Photosynthese mit einem Photosystem betrieben haben, das dem Photosystem I der Cyanobakterien und Chloroplasten entspricht.

Moderne Cyanobakterien und Chloroplasten besitzen einen membrangebundenen Photosyntheseapparat mit zwei verschiedenen Reaktionszentren, dem Photosynthesesystem I und II. Zusammen mit Elektronentransportsystemen bilden sie unter Ausnutzung von Photonen einen elektrochemischen Protonengradienten als treibende Kraft für ATP-Synthese, NADPH-Synthese, CO₂- Reduktion und O₂-Bildung.

Anoxygene Photosynthetisierer – wie sie sich in recht unterschiedlichen Bakteriengruppen finden – besitzen jeweils nur einen Typ von Reaktionszentrum (niemals beide!), entweder RC 1 oder RC 2, wobei diese anoxygenen Reaktionszentren RC1 bzw. RC2 mit den Photosystemen I bzw. II der oxygenen Photosynthetisierer verwandt sind. Beispielsweise besitzen bestimmte anoxygen-

photosyntheseaktive Purpurbakterien nur RC 2; sie können auch im Dunklen gedeihen und leben dann von zellulärer Atmung; im Licht schalten sie ihr Photosynthesystem RC 2 an. Die anaerobe Grünalge *Chlorobium* verfügt dagegen nur über das RC 1; sie benutzt Lichtenergie, um Elektronen aus Schwefelwasserstoff zu gewinnen. Und das Cyanobakterium *Oscillatoria* schaltet ihr Photosystem II (für oxygene Photosynthese) in Anwesenheit von Schwefelwasserstoff aus und geht zur anoxygenen Photosynthese in der Art und Weise von *Chlorobium* über (RC 1 und Photosystem I sind ja eng verwandt). Die Verteilung von RC 1, RC 2, PS I und PS II auf die verschiedenen Gruppen von Bakterien kann nicht kladistisch erklärt werden; offenbar wurden also die Gene für die RC/PS durch lateralen Gentransfer zwischen verschiedenen Linien weitergegeben.

Der Urtyp aller dieser vier Reaktionszentren scheint RC 1 zu sein, denn der Typ RC 2 ist für einen Wasserstoff-getriebenen Stoffwechsel ungeeignet, weil dann Chinon überreduziert wird. Der Wasserstoff-getriebene Stoffwechsel gilt aber als der ursprüngliche Stoffwechsel der anoxygenen Photosynthese und wird auch für die 3,4 MrA alten Sedimente des Buck Reef Chert angenommen. Die anoxygenen Vorfahren der Cyanobakterien verfügten offenbar über ein RC-1-ähnliches Reaktionszentrum, das NAD(P) reduzierte (ähnlich wie in Heterozysten rezenter Cyanobakterien).

Hieraus dürfte sich dann der Photosyntheseapparat (= Photosystem 1 und 2) entwickelt haben, und zwar unter dem Selektionsdruck der starken UV-Strahlung bei gleichzeitig abnehmendem Wasserstoffgehalt der Atmosphäre. Die membrangebundene Hydrogenase (verwandelt H_2 in zwei Protonen unter Freisetzung von zwei Elektronen) und die NADH-Dehydrogenase sind verwandte Enzyme (Natw. Ru. 2/07, 94).

Im einzelnen stellt sich dieses so dar, dass RC1/PS I die Ausgangsform war, von der ausgehend sich ein Vorläufer des RC2/PS II entwickelte. Die Reaktionszentren beider Formen (RC 1 und RC 2) sind strukturell ähnlich. Die Evolution eines RC2/PS II neben dem RC1/PS I begann vermutlich mit einer einfachen Duplikation des zum RC1/PS I gehörigen Genclusters; das Duplikat evolvierte dann im Laufe der Zeit zum RC2/PS II.

(Die oxygene Photosynthese umfasst ca. 100 Proteine, die in den photosynthetischen Membranen der Zellen streng geordnet sind. Beide Photosysteme nutzen Chlorophyll, um Sonnenlicht in elektrischen Strom zu verwandeln. Das Photosystem II produziert ein elektrochemisches Potential von 1,1 Volt, was dazu verwendet wird, um zwei Elektronen aus jeweils zwei Wassermolekülen zu entziehen, wodurch für den Preis von vier Photonen [eines pro Elektron] ein Molekül O_2 entsteht. Photosystem II kann diese Funktion aber nur erfüllen, wenn das Photosystem I zur Verfügung steht, um die vier Elektronen zu übernehmen. Die Elektronen gehen vom Mangancluster auf eine Tyrosinseitenkette über und bewegen sich dann durch das Reaktionszentrum hindurch tief hinab zum Chlorophyllmolekül, das – oxidiert durch das Licht – ein starker Elektronenakzeptor ist.

PS I greift sich die vier Elektronen; unter Nutzung von vier weiteren Photonen überträgt PS I die Elektronen paarweise auf einen Elektronenträger ($NADP^+$). Dieser überträgt – ebenso wie ATP als Energieträger - die Elektronen auf CO_2 , wobei dann die Energie freigesetzt wird, die für verschiedene biosynthetische Prozesse benötigt wird).

Aber was nutzten einem (zunächst noch) anoxygenem Protocyanobakterium zwei verschiedene Reaktionszentren? Und wie wurde die Oxidation des Wassers (als Voraussetzung für die oxygene Photosynthese) schließlich in diese Prozesse eingebunden?

Den notwendige Katalysator für oxygene Photosynthese stellen Metallionen: vier oxidierte Manganatome und ein Calciumatom. Sie sind an spezielle Proteine im wasserspaltenden Komplex des PS II gebunden. Das Mangancluster liegt dabei an der äußeren Oberfläche des Photosystems II, nahe der äußeren Oberfläche der photosynthetischen Membran. Dabei werden nacheinander zunächst vier Elektronen aus dem Mn_4Ca -Cluster (eines je Manganatom) herausgezogen; wenn alle vier Elektronen entfernt sind, werden sie durch neue ersetzt, indem diese auf einen Schlag aus zwei Wassermolekülen abgezogen werden. So wird der Ausgangszustand des Manganclusters wieder hergestellt, als Abfallprodukt entsteht freier Sauerstoff O_2 .

Das Mangancluster zeigt eine große Ähnlichkeit zu anorganischen Manganmineralen. Manganionen von dem Typ, wie sie im wasserspaltenden Komplex des PS II vorkommen, werden aber umgehend durch UV-Licht mit Wellenlängen unter 240 nm oxidiert. Das UV-Licht wird dabei von der Elektronenwolke des Manganatoms absorbiert; dadurch wird ein Elektron aus der Wolke entfernt, das Atom gerät in einen (um – 1 Elektron) weiter oxidierten Zustand. Ein ähnlicher Prozess erfolgt in den PS-Zentren, allerdings mit Chlorophyll und sichtbarem Licht (das Licht schlägt ein Elektron aus dem Chlorophyll und überführt es damit in einen oxidierten Zustand; dadurch wird das Chlorophyll zu einem Elektronenakzeptor). UV-Licht schädigt aber das moderne Photosystem II (Photoinhibition): das UV-Licht wird von den Manganatomen im wasserspaltenden Komplex absorbiert; dadurch wird der Komplex aus dem PS II herausgebrochen, die Fähigkeit zur Oxidation des Wassers geht damit verloren.

Angenommen, ein Protocyanobakterium mit den Vorläufern von PS I und PS II (hervorgegangen durch Genduplikation), das aber nur PS II nutzte (PS I wäre abgeschaltet, so wie auch moderne nonoxygene Photosynthetisierer ihren RC an- und abschalten können), wäre in eine manganhaltige Umgebung gelangt. Die Photooxidation des Mangans aus der Umgebung würde Elektronen freisetzen; diese würden auch in das Chlorophyll des PS II gelangen; dies führt dann zu einem Elektronenstau in der fein abgestimmten Elektronentransportkette; die Kette käme zum Erliegen, es sei denn, das Protocyanobakterium reagiert durch Expression des Photosystems I. PS I würde die überschüssigen Elektronen von PS II übernehmen, und es würde genau jener Elektronenfluss installiert, der sich in modernen Cyanobakterien findet, als geradliniger Fluss der Elektronen zwischen den beiden Photosystemen, vom Mangan des PS II bis zum CO_2 .

Da die Manganatome des wasserspaltenden Komplexes direkt an die Proteine des Reaktionszentrums von PS II gebunden sind – ohne zwischengelagerte Proteine oder Elektronenträger -, war kein großer evolutionärer Schritt notwendig, damit das PS II Mangan aus der Umgebung als Elektronenquelle einfangen und nutzen konnte.

Während die Manganatome zunächst aus der Umgebung – gelöst in manganreichem Meerwasser - stammten und das Photosystem II durch einfache Diffusion erreichten, entstand im letzten Schritt der Evolution der oxygenen Photosynthese das Mn_4Ca -Cluster (die Funktion des Ca ist dabei noch unbekannt). Dieses geschah wohl im Rahmen eines Selektionsprozesses zur Optimierung des Redox-Potentials.

Allerdings gilt diese Vorstellung bisher nur als Theorie; missing link ist ein anoxygen phototrophes Protocyanobakterium mit beiden Photosystemen, von denen aber jeweils nur eines aktiv ist, d.h. dass es zwischen der Expression der Gene für das PS I und PS II wechseln könnte (Nat. 445, 610).

Bohrungen in 2,415 MrA alten Sedimenten Südafrikas lieferten Mangan in karbonatischen Mineralien, das durch Reduktion von Manganoxiden entstanden war. Daraus schließt man, dass

der oxidative Teil des Mangan-Zyklus schon vor dem Anstieg des Sauerstoffgehalts etabliert war, was zu der Hypothese führt, dass sich der wasser-oxidierende Komplex des Photosystems II aus einem Vorläufer-Photosystem entwickelte, das in der Lage war, Oxidationsreaktionen mit Mangan mit einem einzelnen Elektron durchzuführen (PNAS 110: 11238).

Gesichert ist, dass die oxygene Photosynthese die letzte der großen Erfindungen im Metabolismus der Mikroorganismen darstellte und die Gestalt des Planeten dauerhaft veränderte; ohne sie würde die Erde nicht viel anders als der Mars aussehen. Sie war auch die Voraussetzung für die Besiedlung des Landes, u.a. wegen des Ozonschirmes.

Vorläufer der oxygenen Photosynthese dürften anoxygene Photosynthese betrieben haben; sie nutzten Schwefelwasserstoff oder andere Verbindungen als Elektronenquelle. Die photosynthetisierenden Proteine befinden sich bei ihnen in relativ einfach gebauten Reaktionszentren, aus denen dann später die Photosysteme hervorgegangen sein dürften. Die genetischen Voraussetzungen für die Photosynthese wurden nach neuen Untersuchungen wohl auf zwei Wegen geschaffen: einerseits wurden einige photosyntheserelevante Gene aus anderen metabolischen Ketten kooptiert; zweitens dürfte lateraler (= horizontaler) Gentransfer eine wesentliche Rolle gespielt haben.

Das zweite Photosystem könnte (1) aus der Duplikation der für die Photosynthese benötigten Gene hervorgegangen sein. Moderne nonoxygene Photosynthetisierer verfügen entweder über einen Vorläufer des Photosystems I oder des Photosystems II, nie über beide. Alternativ könnten aber auch (2) ein umfangreicher lateraler Gentransfer oder aber (3) eine Fusion kompletter Organismen mit unterschiedlichen Photosystemen dann beide Photosysteme in einer Zelle vereint haben und damit die Voraussetzungen für die oxygene Photosynthese geschaffen haben. Der Vorteil der oxygenen Photosynthese bestand darin, dass sie Wasser als Elektronenquelle nutzte, das grenzenlos verfügbar war. Für sie wurden Elektronen also niemals mehr knapp. Nur die starke oxidierende Kraft im Photosystem II ist in der Lage, Elektronen aus dem Wassermolekül zu gewinnen; die Reaktionszentren der anoxygenen Photosynthetisierer sind dafür zu schwach (Sci. 323, 1286).

IX. Kladistik der Mikroorganismen: Letzter gemeinsamer Vorfahr (LUCA)

„Klassische Theorie“ (inzwischen überholt): rRNA-kladistische Studien sprachen dafür, daß sich die eukaryontischen rRNA-Gene von den Eozysten ableiten, das sind extrem thermophile, S-metabole kernlose Zellen. Die Eozysten gelten rRNA-kladistisch als Schwestergruppe der Eukaryonten*. Die letzten gemeinsamen Vorfahren aller Lebensformen lebten demzufolge im Bereich warmer Temperaturen und metabolisierten S-Verbindungen.

Von dem letzten gemeinsamen Vorfahren (LUCA) (anucleär, S-metabol, thermophil) ginge die Entwicklung dann in zwei Richtungen:

- 1a) Methanogene (Schwestergruppe von 1 b+c) (ad Archaea)
- 1b) Halobacteria (Schwestergruppe zu 1c) (ad Archaea)
- 1c) Eubacteria

- 2a) Eozyten (Schwestergruppe von 2b) (ad Archaea)
- 2b) Eukaryonten

andere Darstellungsweise:

[(Halobacteria + Eubacteria) + Methanogene] ---- LUCA --- (Eozyten + Eukaryonten)

Danach wären Prokaryonten diphyletisch (Methanogene, Halobacteria, Eubacteria auf der einen Seite, Eozyten auf der anderen), und die Archaea würden die Gruppen 1a, 1b und 2a umfassen. Die Wurzel allen Lebens würde zwischen Methanogenen und Eozyten liegen. Chemosyntheseaktive thermophile Prokaryonten – wie sie auch heute noch in Biotopen nach Art der hydrothermalen Quellen vorkommen – dürften die nächsten Verwandten der ersten echten Lebewesen sein.

Der Gentranskriptionsapparat der Archaea ist dagegen dem der Eukaryonten sehr ähnlich und enthält Elemente (z.B. Transkriptionsfaktor TATA-Bindungs-Protein), die in Eubakterien noch nicht entwickelt sind. Archaea und Eukaryonten stammen also von einem gemeinsamen Vorfahren ab, der sich frühzeitig von der Linie zu den Eubakterien abgezweigt hat. Einige rez. thermophile Archaea (z.B. *Sulfolobus*) haben sogar einen partiell sexuellen Charakter, indem sich Mutationen aus einer Zelllinie in eine andere fortpflanzen können.

Auch im Jahr 2008 konkurrierten noch zwei Theorien über die Entstehung der Eukaryonten:

(a) Eukaryonten und Archaea als separate Gruppen, die aber einen gemeinsamen Vorfahren unter Ausschluss der Eubakterien haben:

- Eubacteria
- Archaea + Eukaryonta

oder

(b) Eozyten-Hypothese: Eukaryonten entstanden innerhalb der Archaea aus den Eozyten = Crenarchaeota.

Eine umfangreiche Analyse auf der Basis von 53 Genen (einschl. Replikations-, Transkriptions- und Translationsapparat) favorisiert die Eozytenhypothese*. Archaea sind demnach nicht monophyl, Eukaryonta innerhalb der Archaea lokalisiert (PNAS 105, 20359).

***Eocyten-Hypothese:**

Nach dieser Hypothese sind die Archaea in Bezug auf die Eukaryonten paraphyletisch und nicht als Ganzes, sondern nur die Eocyten die Schwestergruppe der Eukaryonten. Eocyten sind extrem thermophile oder Schwefel verstoffwechselnde Crenarchaeota. Molekularkladistische Studien sprechen zugunsten der Eocyten-Hypothese, dagegen spricht aber die unterschiedliche Zusammensetzung der Lipide. Unterschiede könnten aber auch auf horizontalem Gentransfer beruhen. Insgesamt zeigen jedenfalls die Gene, die für Transkription, Replikation und Translation zuständig sind, eine höhere Übereinstimmung zwischen Eocyten und Eukaryonten als mit anderen Archaea. Demnach vollzog sich die Evolution der Eukaryonten schrittweise, wobei sie durch

unterschiedliche Mechanismen (!) Gene von Archaea und Eubakterien akquirierten (Natwiss. R. 11/09: 601).

Neue Daten stützen die Eocyten-Hypothese (Nat. 504, 231; anno 2013). Zwar ist der Stammbaum der Prokaryonten sehr anfällig für horizontalen Gentransfer; Gene, die im Zusammenhang mit Translation stehen, sind aber vergleichsweise resistent gegenüber diesem Gentransfer, und die Phylogenie dieser Gene (die von Archaea stammen) spricht zugunsten der Eocyten-Hypothese:

Damit gibt es nur zwei primäre Linien (Eubakterien und Archaea), Archaea sind paraphyletisch, und Eukaryonten entstanden symbiontisch aus einem Archaeon und einer oder mehreren Eubakterien:

--- Eubakterien

--- Euryarchaeota *

--- I **Eukaryonta**

--- I Eocytes/Crenarchaeota *

--- I Thaumarchaeota * + Aigarchaeota *

--- I Korarchaeota *

(I = nicht gegeneinander aufgelöst: * = Archaeota)

Aufgrund der Bedeutung des horizontalen Gentransfers und der Symbiosen ist es nicht möglich, einen einzelnen Stammbaum zu erstellen, der alle Gene des modernen Eukaryontengenoms berücksichtigt. Je nach ausgewählten Genen ergeben sich unterschiedliche Stammbäume. Allerdings erfolgt horizontaler Gentransfer meist nur innerhalb derselben Domäne und selten zwischen verschiedenen Domänen; und Gene für Transkription und Translation werden viel seltener transferiert als Gene für Stoffwechselprozesse, da erstere stärker in funktionelle Prozesse in der Zelle integriert sind. Werden solche Schlüssel-Gene durch horizontalen Gentransfer ersetzt, werden viele Prozesse in der Zelle gestört (negative Selektion). Diese Gene wurden daher in den Eukaryonten vertikal von dem Archaeon-Vorfahren übernommen.

Nach diesem Kenntnisstand lebte der LUCA der Eukaryonten nach molekularen Daten vor 1,9 bis 1,7 MrA; Archaea dürften dagegen aufgrund des Nachweises biologisch gebildeten Methans schon vor 3,5 MrA existiert haben, und photosynthesefähige Bakterien nach Mikrofossilien und Stromatolithen vor mehr als 3,4 MrA. Archaea und Eubakterien existierten also schon mehr als 1,5 MrA, bevor es zur Entstehung der Eukaryonten kam!

Da alle modernen Eukaryonten über Mitochondrien und Zellkern verfügen (es sei denn, die Mitochondrien wurden sekundär reduziert), bleibt offen, ob zuerst die Mitochondrien oder der Zellkern entstand; wahrscheinlich war aber die symbiontische Entstehung der Mitochondrien das Schlüsselereignis beim Übergang von Prokaryonten zu Eukaryonten.

Als ein Problem der Eocyten-Hypothese galt für lange Zeit, dass Eukaryonten über die Plasmamembran-Struktur der Eubakterien (und nicht der Archaea) verfügen. Die meisten Gene für die Synthese der für die beiden Membrantypen erforderlichen Lipide finden sich aber in beiden Domänen; der Übergang von Ester- zu Ätherlipiden für die Plasmamembranen im LUCA der Archaea und die Reversion dieses Zustandes beim Übergang zu den Stamm-Eukaryonten erforderte also keine größeren genetischen Veränderungen. Archaea-typische Lipide fanden sich inzwischen auch in einigen Bakterien, und insgesamt erwiesen sich die Grenzen zwischen den

Membranen der Eubakterien und Archaea als nicht so scharf wie bisher angenommen. Künstlich hergestellte Membranen aus Lipiden beider Domänen erwiesen sich als stabil.

Die Reversion von den Archaea-Membranen zum eubakteriellen Membran-Typ in Eukaryonten war also kein komplexer Prozess, und wie das Beispiel der Haloarchaea zeigt (die viele Gene durch horizontalen Gentransfer von Eubakterien übernommen haben), funktionieren eubakterielle Membran-Transport-Systeme auch in den Membranen von Archaea (Nat. 504, 231).

Syntrophie-Hypothese (Nat. Microbiol. 5: 655)

Nach dieser 2020 weiterentwickelten Hypothese entstanden die Eukaryonten in frühen proterozoischen mikrobiellen Matten aus der Endosymbiose (1) eines wasserstoff-produzierenden Asgard-Archaeons innerhalb (2) eines komplexen sulfat-reduzierenden Deltaproteobacteriums. Mitochondrien (3) stammen von einem vielseitigen, fakultativ aeroben, sulfid-oxidierenden und eventuell auch anoxygen photosynthetisierenden alphaproteobakteriellen Endosymbionten, der für das Recyclen von Schwefel in dieser Symbiose zuständig war. Die Syntrophie-Hypothese kann die Entstehung von Membran, Endomembran und Zellkern erklären.

Größenvergleich Prokaryonten / Eukaryonten:

Rezente Prokaryonten: 5 bis 60 Mikrometer, von wenigen größeren Ausnahmen abgesehen

Rezente Eukaryonten: Untere Grenze bei 20 Mikrometern.

Hinweis zur rezenten Bedeutung der Archaea: Archaea sind heutzutage keineswegs auf unwirtliche Lebensräume – gewissermaßen als Reliktformen – beschränkt, sondern ein erheblicher Bestandteil des ozeanischen Pikoplanktons; besonders die pelagischen Crenarchaeota (aber auch die Euryarchaeota) bilden unterhalb der euphotischen Zone (> 150 m) einen großen Anteil des gesamten marinen Pikoplanktons, die Zellzahlen entsprechen unterhalb einer Wassertiefe von 1000 m etwa jenen der Eubakterien. Hochgerechnet leben schätzungsweise $1,3 \times 10^{28}$ Archaea-Zellen (dabei $1,0 \times 10^{28}$ pelagische Crenarchaeota) und $3,1 \times 10^{28}$ Bakterienzellen im globalen Ozean. In einer anderen Studie wurden hohe Anteile (bis 60 %) von Archaea in temperierten Küstengewässern des Mittelmeeres nachgewiesen (Nat. 409, 506).

Hinweise auf primitivste, O₂-unabhängige Lebensformen geben auch rezente Bakterien, die in bis zu 1500 m (Gesteins-)Tiefe (!) leben und sich von Wasserstoff ernähren, der bei der Verwitterung von Basalt unter Anwesenheit von Wasser freigesetzt wird („steinfressende Anaerobier“). Auch in vitro lassen sich diese Bakterien lange (im Experiment ein Jahr lang) allein mit Wasser und zerriebenem Basalt ernähren (s. oben unter III.2).

Als Indizien ggf. für die Entstehung des Lebens – oder zumindest aber als Lebensraum für den letzten gemeinsamen Vorfahren - in der Nähe hydrothermalen Quellen gelten (allerdings passt dies alles auch zu Tümpeln in terrestrischen geothermischen Feldern):

--- es gibt Eozyten, die noch bei 110 Grad wachsen; nach rRNA-kladist. Studien könnten die Eozyten die ältesten noch existierenden Vorfahren aller heutigen Lebensformen sein

--- den Hitzerekord stellen *Methanopyrus* und *Pyrodictium*, die noch bei 110 C gedeihen; ihr Temperaturoptimum liegt um den Siedepunkt; unter 80 C fallen sie in eine Kältestarre. Die Enzyme der Hyperthermophilen entsprechen weitgehend denen der übrigen Bakterien, die Moleküle haben aber eine kompaktere Bauart ohne hervorstehende Enden, an denen Hebel- und Scherkräfte bei heftigen Bewegungen in

den heißen Lebensräumen die ganze Struktur aufreißen könnten; möglicherweise ist die kompakte, hitzestabile Bauweise die ursprünglichere und die Auflockerung der starren Moleküle eine Anpassung an eine kühler werdende Umwelt.

Zylindrisch geformte Proteinkomplexe (Thermosomen) stabilisieren dabei die Proteine. Schutzproteine schützen die Nucleinsäuren.

- hitzetolerante Eubakterien sind in der Regel primitiver gebaut als an gemäßigte Temperaturen angepaßte, so daß auch die Eubakterien an heißen Quellen entstanden oder positiv selektiert worden sein könnten
- Grundnahrungsmittel der meisten Archaea iwS. (incl. Eozysten) ist Schwefel; einige oxidieren ihn zu Schwefelsäure, andere atmen S (Endprodukt H_2S), wieder andere gewinnen Energie aus Sulfaten. In der Umgebung der „schwarzen Raucher“ stehen Archaea am Anfang der Nahrungskette, gewinnen Energie aus dem aufsteigenden H_2S und ermöglichen somit die einzige Lebensgemeinschaft, die ohne Sonnenlicht und Photosynthese auskommt.
- die Basis des Stammbaums der Eu- und Archaeabakterien ist konsequent thermophil
- metallbindende Proteine spielen im gesamten Leben eine große Rolle, sogar bei der Photosynthese!
- Hitzeschock-Proteine (d.h. Proteine, die gegen Hitzeeinflüsse schützen) spielen bei biolog. Prozessen (einschl. Photosynthese) eine wichtige Rolle, da sie in der Lage sind, Proteine zu falten. Es ist naheliegend, daß diese Proteine, die später weitergehende Funktionen erhielten, zunächst der Hitze protektion in der Umgebung hydrothermalen Quellen dienten.

Untersuchungen an rezenten, molekularkladistisch sehr basal stehenden thermophilen Archaea und Bacteria ergaben, daß der **letzte gemeinsame Vorfahr** der rezenten Lebewelt in der Lage war, Energie durch die Reduktion von Fe(III) zu Fe(II) zu gewinnen. Fe(III) war infolge photochemischer Oxidation von Fe(II) in den Urmeeren sowie an hydrothermalen Quellen in großen Mengen vorhanden. Die Fe(III)-Reduktion erfolgte enzymatisch (daher nicht bei niedrigeren Temperaturen wie z.B. 35 Grad, da die Enzyme der Hyperthermophilen bei dieser Temperatur inaktiv sind) und auch im Falle der Präsenz anderer Elektronenakzeptoren. Die bisher als primär angenommene S-Reduktion dürfte dagegen zweitrangig sein. **Vorläufer des letzten gemeinsamen Vorfahren** hatten vermutlich die Fähigkeit, Elektronen an extrazelluläres Fe(III) abzugeben. Die Ergebnisse sprechen sehr zugunsten einer entscheidenden Rolle der hydrothermalen Quellen bei der Entstehung bzw. frühen Evolution des Lebens. Dies wird auch durch neue Experimente gestützt, in denen die Bedingungen der hydrothermalen Quellen simuliert wurden und Aminosäuren zu Peptiden verknüpft wurden. Die mineralkatalysierte Reduktion von Stickstoff und Stickstoffoxiden führt bei hoher Temperatur zur Entstehung von Ammoniak mit der Folge, daß die hydrothermalen Quellen und ihre Umgebung ammoniakreiche "Oasen des frühen Lebens" waren; in die Atmosphäre entweichendes Ammoniak könnte einen ersten Schild gegen UV-Photodestruktion sowie einen Treibhauseffekt bewirkt haben, der die Temperatur der Erdoberfläche über dem Gefrierpunkt hielt.

So gelang es, Aminosäuren unter anaeroben hydrothermalen Bedingungen zu Di- und Tripeptiden zu kondensieren (in kochendem Wasser in Anwesenheit von Metallsulfiden und H_2S bei pH 7 bis 10 entsprechend der Umgebung der Black Smokers). Allerdings können unter den hydrothermalen Bedingungen selbst keine Aminosäuren entstehen, sondern nur vorhandene Aminosäuren an Metallsulfiden zu Peptiden weiterreagieren.

Nach einer älteren Theorie (1999) ähnelte der letzte gemeinsame Vorfahr (LUCA) einem primitiven gram-positiven Bakterium; hiervon verlief eine Linie zu den hitzetoleranten Archaea und zu den modernen gram-positiven Bakterien, während die zweite Linie sich in die gram-negativen Bakterien und methanophile Archaea aufspaltete. Die Eukaryonten entstanden durch Fusion eines Archaeon mit einem gram-negativen Bakterium. Das Archaeon wurde zum Zellkern, das gram-negative Bakterium steuerte die meisten sonstigen Zellbestandteile bei (so ist z.B. die Zellmembran moderner eukaryonter Zellen auf die Membran von Eubakterien zurückzuführen).

Einer noch anderen Theorie (1999) zufolge ähnelte dagegen der LUCA einer eukaryonten Zelle; dass dieses nicht in molekularkladistischen Stammbäumen zum Ausdruck kommt, soll darauf beruhen, dass sich eubakterielle Gene schneller entwickeln und damit ein höheres Alter vortäuschen. Eukaryonte Zellen haben im Gegensatz zu Prokaryonten viel mehr Gene zur Verarbeitung von RNA, und dies könnte ein Relikt der RNA-Welt sein. Die Prokaryonten hätten dann einige dieser Gene verloren, die in komplexe Interaktionen bei der Verarbeitung der genetischen Information involviert sind, und konnten sich daher schneller entwickeln, weshalb sie eine basalere Position in molekularkladistischen Studien vortäuschen, weil ihre RNA-Uhr schneller läuft.

Eine noch höhere Mutationsrate und ein noch schnelleres Laufen der molekularen Uhren wird für die Hyperthermophilen angenommen. Dies mag erklären, weshalb alle Hyperthermophilen, egal, ob es sich um Archaea oder Eukaryonten handelt, in molekularkladistischen Studien an der Basis stehen, obwohl sie u.U. viel jünger sind, und die Hyperthermophilie auch eine sekundäre Adaptation an die betreffenden Lebensräume darstellen könnte.

So ergaben kladistische Studien zum Guanin- und Cytosin-Gehalt der rRNA von Prokaryonten, daß der letzte gemeinsame Vorfahr der heutigen Lebewesen bei eher moderaten Temperaturen gelebt haben muß. Da G-C-Paare thermostabiler als A-U-Paare sind (zusätzliche H-Bindung), ist der G+C-Gehalt in hyperthermophilen Prokaryonten signifikant höher als in mesophilen Arten. Der (niedrige) G+C-Gehalt der rRNA des letzten gemeinsamen Vorfahren – aus kladistischen Analysen kalkuliert – ist nicht kompatibel mit einem Überleben unter heißen Temperaturen. Es ist daher nicht auszuschließen, daß sich die rezenten Hyperthermophilen von mesophilen Vorfahren durch Adaptation an hohe Temperaturen sekundär entwickelten. Nicht auszuschließen ist aber weiterhin, daß dem letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Organismen Lebewesen vorausgingen, die in einer hyperthermophilen Umgebung entstanden bzw. überleben konnten.

Andererseits spricht auch der Umstand, dass sich die Grundbausteine der RNA in einer „heißen Ursuppe“ rasch zersetzt hätten und sich daher nicht ausreichend anreichern könnten dafür, dass die Frühstadien der Entwicklung des Lebens eher unter „kalten“ Bedingungen abliefen.

Auch der Einsatz moderner kladistischer Ansätze (auf der Basis von rRNS-Sequenzen) führte im Jahre 2002 zu überraschenden, von dem klassischen Szenario, dass die frühesten bakteriellen Gruppen hyperthermophil seien, abweichenden Ergebnissen (Nat 417, 244). Danach sind die hyperthermophilen Eubakterien (Thermotogales und Aquificales) nicht an der Basis des eubakteriellen Stammbaums positioniert, sondern sind Schwestergruppen, die aus einer gemeinsamen Basis im Rahmen der Hauptradiation der Eubakterien entstanden; als basalste eubakterielle Gruppe erwiesen sich die Planctomycetales, gefolgt von den Cytophagales//Bacteroidaceae; erst danach schließt sich die große, nicht näher aufgelöste Radiation der Bakterien in vielerlei Gruppen an, wobei u.a. eine hyperthermophile Linie mit den Thermotogales und Aquificales entstand. Die basale Position der hyperthermophilen Linien ergibt sich nur dann, wenn man rasch evolvierende rRNS-Positionen untersucht; sie stellt insofern ein Artefakt dar; in diesem Zusammenhang ist auch der hohe G- und C-Gehalt der rRNA von vielen Archaea, Aquificales und Thermotogales erwähnenswert.

Die Erkenntnis, dass die hyperthermophilen Eubakterien insgesamt ein Monophylum bilden, das innerhalb mesophiler Eubakterien positioniert ist, legt nahe, dass die Hyperthermophilie der genannten Gruppen eine sekundäre Adaptation an das Leben bei sehr hohen Temperaturen darstellt, evtl. erleichtert durch reichen Gentransfer von Archaea. Das Enzym Reverse Gyrase, das nur bei Hyperthermophilen gefunden wird, wurde von beiden hyperthermophilen eubakteriellen Gruppen unabhängig voneinander von Archaea übernommen. Die Befunde sprechen dafür, dass die frühesten Eubakterien keinesfalls hyperthermophil, sondern mesophil waren.

Auch im Jahr 2004 blieb ungeklärt, ob der LUCA nun hyperthermophil oder non-thermophil war (s. Nat. 427, 674). Neue molekularkladistische Ansätze (Sci. 311, 1285) sprechen aber wieder zugunsten von Thermophilen als basalste Organismen: der thermophile Firmicuta (Firmicuta = basalste Bakterien!) *Thermoanaerobacter tengcongensis* ist das Lebewesen mit der geringsten phylogenetischen Distanz zur Wurzel der Bakterien und dürfte daher den ursprünglichen Status behalten haben, und auch die sich am langsamsten entwickelnden, also ursprünglichsten Archaea sind (hyper-)thermophil; dies spreche dafür, dass der LUCA doch bei hohen Temperaturen lebte (Sci. 311, 1285).

Im Jahr 2008 konnte schließlich mit einem komplexen Ansatz das Thermophilieproblem gelöst werden. Voneinander unabhängige methodische Ansätze (rRNA- und Proteinsequenzen) kamen zu dem gleichen Ergebnis: **der LUCA selbst war nicht (hyper-)thermophil, sondern mesophil (Wachstumsoptimum < 50 Grad). Die Thermophilie (Optimum zwischen 50 und 80 Grad) entwickelte sich unabhängig (a) in der Linie zu den Bakterien und (b) in der Linie zu den Archaea (+ Eukaryonta).** Anschließend nahm die Thermotoleranz in beiden Linien (bis auf Taxa, die in bestimmten Nischen leben) wieder ab, wohl als Folge der allmählichen sinkenden Ozeantemperaturen.

Man geht von einer Oberflächentemperatur der Ozeane von ca. 70 Grad vor 3,5 MrA aus. Eubakterien und Archaea mussten sich daher unabhängig voneinander den hohen Temperaturen anpassen*. Unklarheiten bestehen über die Temperaturverhältnisse vor mehr als 3,5 MrA. Vielleicht war der Ozean sogar gefroren (die Sonne schien ja noch schwächer), letztendlich liegen für diesen Zeitraum aber keine zuverlässigen Daten vor. Meteoriteneinschläge dürften aber wiederholt zum „Kochen“ der Ozeane geführt haben, so dass nur die Organismen, die Hitze ertragen konnten, überhaupt überleben konnten, es also wiederholt zu Bottleneck-Situationen kam, die nur von (Hyper-)Thermophilen überlebt wurden, so dass auch auf diese Weise eine positive Selektion von Thermophilen erfolgte. Der Umstand, dass der LUCA selbst aber mesophil war, impliziert allerdings, dass die Erde im Zeitraum der Entstehung des Lebens nicht durchgehend so heiß war wie vor 3,5 MrA. Immerhin gehen einige Modelle für das Hadean und frühe Archaean, also den Zeitraum zwischen 4,2 und 3,5 MrA, davon aus, dass die Erde kühler als heutzutage war, abgesehen von Impaktereignissen, die für den Zeitraum bis vor 3,8 MrA anzunehmen sind, aber nach neuen Berechnungen auch von Mesophilen überlebt werden konnten (s.o.).

Möglicherweise spiegelt sich in der Entwicklung vom mesophilen LUCA zu (zunächst) thermophilen Eubacteria und Archaea auch der Übergang vom RNA- zum DNA-Genom wider, möglicherweise durch Kooptierung von Viren. DNA ist wesentlich thermostabiler als RNA (Nat. 456, 942).

(* Eine Studie unter kombinierter Berücksichtigung von Sauerstoff- und Wasserstoffisotopen kam im Jahr 2009 allerdings zu dem Ergebnis, dass die Ozeantemperatur bei der Bildung des 3,42 MrA alten Buck Reef Chert (Onverwacht) in Südafrika nur höchstens 40 Grad betragen haben kann – im Gegensatz zu bisherigen Annahmen, die für den Zeitraum um 3,5 MrA von 55 bis 85 Grad ausgingen. Die Temperaturobergrenze

von 40 Grad gilt jedenfalls für die weißen Bänder; betrachtet man alle Proben des Buck Reef Chert insgesamt, ergibt sich ein Spektrum zwischen 32 und 65 Grad). (Nat. 462, 205).

Und eine Studie zur thermischen Empfindlichkeit und katalytischen Effizienz der Nucleosid-Diphosphat-Kinase zeigte eine extreme Stabilität dieses Enzyms, was darauf deutet, dass der LUCA von Bakterien und Archaea thermophil gewesen sein dürfte und unter sehr hohen Temperaturen lebte (PNAS 110: 11067).

In rRNA-basierten Kladistiken (Stand 2015) erwiesen sich innerhalb der Bakterien die Methanosarcinaceae + Aquificaceae + Thermotogaceae als basal, gefolgt von der Linie zu den Deinococcaceae + Thermaceae (Nat. 517: 369).

Auch die genetische Rekonstruktion des LUCA aus den Stammbäumen von Bakterien und Archaea, die auf 355 Proteinfamilien schließen lässt, über die schon der LUCA verfügte, spricht dafür, dass dieser an hydrothermalen Quellen lebte, auf deren Geochemie er wegweisend angewiesen war (Nat. 535: 469).

Gab es überhaupt einen konkreten LUCA?

Nach neuesten Erkenntnissen stellt sich jedoch auch die Frage, ob ein konkreter LUCA überhaupt je existierte (s. Spektr. Wiss. 4/2000): abgesehen von der Endosymbiose ganzer Mikroorganismen (s.o.) existiert auf der Basis der Einzeller auch über weite taxonomische Distanzen hinweg ein horizontaler (lateraler) Transfer einzelner Gene oder Gengruppen (so wird z.B. Antibiotikaresistenz zwischen verschiedenen Bakterien übertragen). Erst die Mehrzelligkeit und damit die Entstehung spezieller Keimzellen steht einem solchen horizontalen Gentransfer entgegen. Kladistische genetische Studien an Einzellern führen daher immer wieder zu überraschenden Ergebnissen, dass z.B. eubakterielle Gene in Eukaryonten gefunden werden, obwohl kladistisch die Archaea den Eukaryonten doch näher stehen, usw.

Die „klassische“ Kladistik der Lebewesen geht von einer fiktiven Wurzel aus, aus der sich einerseits die Eubakterien, andererseits die Archaea entwickeln; die Linie zu den Archaea teilt sich dann und gibt die Eukaryonten ab. Innerhalb der Eubakterien steht *Aquifex* an der Basis, Cyanobakterien (aus denen sich dann die Chloroplasten ableiten) stehen bereits deutlich höher, noch höher stehen Rickettsien und (alpha?)-Proteobakterien, aus denen sich dann die Mitochondrien ableiten. Kladistisch gesehen sind die Mitochondrien eine der höchsten (am meisten abgeleiteten) Gruppen des eubakteriellen Stammbaums. Neueste phylogenomische Untersuchungen zeigten allerdings, dass die Mitochondrien von einer Linie abstammen, die noch unterhalb der modernen (Rickettsien + alpha-Proteobakterien) steht, was auch auf ein höheres Alter als bisher angenommen deutet, allerdings in der Nähe der Rickettsien. Mitochondrien stammen von Proteobakterien, die vor allen bisher bekannten (alpha?)-Proteobakterien abzweigten (Nat. 557: 101).

Auf der anderen Seite des „LUCA“, also der Linie zu den Archaea + Eukaryonten, zweigen zunächst die Archaea ab; basalste Eukaryonten sind die Metamonaden, gefolgt von Parabasalia, Trypanosomen.

Die engere Assoziation von Archaea und Eukaryonten ergibt sich u.a. aus Ähnlichkeiten der RNA-Polymerase, ihrer Interaktion mit den Nucleinsäuren, sowie bestimmten ribosomalen Merkmalen. Obwohl Archaea kernlos sind, ähneln ihre Chromosomen unter bestimmten

experimentellen Bedingungen den eukaryontischen; im Gegensatz zu Prokaryonten sind die Nucleinsäuren der Archaea mit Histonen assoziiert; die Chromosomen können Perlschnurform annehmen; außerdem bestehen Ähnlichkeiten bzgl. der replizierenden Proteine. Eukaryonten stammen also von einem archaeon-ähnlichen Vorfahren, nahmen in ihrer späteren Entwicklung aber (mindestens) zweimal Eubakterien als Endosymbionten auf.

Aber auch viele Kerngene von Eukaryonten, die nichts mit Atmung oder Photosynthese zu tun haben und daher nicht mit der Endosymbiose von Proteobakterien oder Cyanobakterien erklärbar sind, leiten sich von Eubakterien ab. Auch zahlreiche Archaea enthalten vielfache eubakterielle Gene. Dies ist nur mit horizontalem Gentransfer erklärbar, indem Archaea und Eukaryonten jene eubakteriellen Gene „behielten“, die für sie nützlich waren.

Wieder andere eukaryontische Gene unterscheiden sich so stark von denen aller bekannten Bakterien und Archaea, dass sie wie aus dem „Nichts“ aufgetaucht zu sein scheinen (z.B. für das Cytoskelett und interne Membranen, also eukaryontentypische Strukturen). **Möglicherweise existierte damals noch ein viertes Urreich von Organismen (neben Eubakterien, Archaea und Eukaryonten), aus dem sich die Eukaryonten diese Gene einverleibten.**

Aus kladistischer Sicht folgt aus diesem intensiven horizontalen Gentransfer, dass die Eukaryonten nicht direkt aus Archaea hervorgingen, sondern aus einer Vorläuferzelle, die das Produkt zahlreicher horizontaler Gentransfers aus verschiedenen Richtungen war: ein Konglomerat bakteriellen und archaealen Ursprungs, evtl. sogar noch von etwas anderem. Daneben fand auch ein reger Genaustausch zwischen Bakterien und Archaea statt.

Immerhin vermutet man, dass für bestimmte Gene die Wahrscheinlichkeit eines Austausches am geringsten ist (kleine Untereinheit der rRNA, Transkription, Translation), und somit ein auf dieser Basis erstellter Stammbaum weiterhin gültig ist. Er wurzelt dann aber nicht mehr in einer einzigen Zelle („LUCA“); stattdessen stammen die drei großen Urreiche von einer Gemeinschaft primitiver Zellen ab, die sich in ihren Genen unterschieden, aber **durch Gentransfers kladistisch zu einem Netzwerk verwoben wurden**. In den unteren Stammbaumanteilen der Prokaryonten, vielleicht auch der Eukaryonten, wäre jegliche Bezeichnung eines drei Stämme als Hauptstamm willkürlich. Der vermeintliche LUCA war also „eine locker verknüpfte, mannigfaltige Gemeinschaft primitiver Zellen, die als eine Einheit evolvierte und schließlich ein Entwicklungsstadium erreichte, in dem sie in mehrere getrennte Gemeinschaften zerfiel, aus denen wiederum die drei primären Abstammungslinien (Bakterien, Archaea, Eukaryonten) wurden“, die aber weiterhin Gentransfers praktizierten. Frühe, mit erst relativ wenigen Genen ausgestattete Zellen unterschieden sich in vielerlei Weise; durch freizügigen Genaustausch teilten sie etliche ihrer Gene mit ihren damaligen Zeitgenossen. Schließlich verschmolz diese Sammlung von Zellen zu den drei heute bekannten Urreichen. Diese Domänen wurden erkennbar, weil der sich auch jetzt weiterhin abspielende Gentransfer ab einem bestimmten Zeitpunkt weitgehend – aber nicht ausschließlich – innerhalb der Grenzen der jeweiligen Domäne erfolgte.

Wenn man Phylogenien anhand einzelner Gene erstellt, treffen diese nur Aussagen über diese Gene selbst, nicht aber über die Verwandtschaft der Arten, die sie beherbergen. Der LUCA wäre dann eine Gemeinschaft von Organismen, die die Gene untereinander austauschten und zunächst eine Zeitlang gemeinsam evolvierten. Diese Gene waren noch modular, d.h. ihre Genprodukte funktionierten für sich alleingegenommen. Komplexe Mechanismen, die von zahlreichen Genen und deren koordinierter Zusammenarbeit gesteuert wurden (wie viele moderne Zellfunktionen, z.B. DNS-Translation und Replikation), waren unter diesen Umständen noch nicht möglich. Jedes Gen war für sich allein funktionsrelevant und nützlich. Erst als die Zellen komplexer und ihre Funktion weniger gut austauschbar wurden, wurde der horizontale Gentransfer zunehmend durch Vererbung

und Mutationen ersetzt. Bei komplexen Funktionsketten kann ein horizontaler Gentransfer kaum mehr einen Nutzen bringen. **Erst an diesem Punkt, beim Übergang von Evolution durch horizontalen Gentransfer zur Evolution durch Vererbung und Mutation, kam es zu abtrennbaren, voneinander deutlich unterscheidbaren Taxa.** Als Mindestanzahl von Genen, die ein Organismus braucht, um selbständig zu existieren, werden aufgrund rezenter Genome etwa 600 Gene geschätzt.

Umstritten ist aber weiterhin, ob es *überhaupt keinen* LUCA gab, oder ob nach einer mehr oder weniger zeitlich begrenzten Phase einer genaustauschenden Gemeinschaft dann doch ein LUCA existierte, der sich durch Schlüsselinnovationen von dieser Gemeinschaft abgrenzte und zum letzten gemeinsamen Vorfahr allen heutigen Lebens wurde? (Nat. 427, 674).

Die Analyse von 10575 bakteriellen und archaealen Genomen (381 Marker) ergab im Jahr 2019 überraschend, entgegen früherer Analysen mit weniger Genomen und weniger Markern, dass die Bakterien den Archaea genetisch und evolutionär viel näher stehen als bisher angenommen. Es zeigte sich allerdings auch, dass ribosomale Proteine nach der Aufspaltung in Archaea und Bacteria beschleunigt evolvierten; würde man molekulare Uhren nach ihnen kalibrieren, hätten sich Archaea und Bakterien schon vor 7 MrA trennen müssen (Nat. Comm. 10; 5477).

Ein ganz neues Konzept vom LUCA-Problem wurde 2004 veröffentlicht (Nat. 431, 182). Aufgrund von Genomfusion (Endosymbiose) und lateralem Gentransfer seien übliche Kladogramme nicht geeignet, die basale Kladistik zu lösen; ein „Ring of life“ sei hierzu besser geeignet. Von diesem Ring zweigen ab:

Oben: Eukaryonten

Oben links: Proteobacteria

oben rechts: Eocyten (ad Archaea)

Oben mittig: Cyanobacteria

Mittig links: Bacilli

mittig rechts: Euryarchaea

Basis: LUCA

Aus umfangreichen Genomanalysen von Hunderten von Genen resultierte dabei, dass die Eukaryonta durch Fusion zweier prokaryontischer Genome (auf dem Weg der Endosymbiose) aus den beiden Seiten des o.g. Ringes entstanden, und zwar eines Proteobacteriums (oder einer verwandten Art aus dem großen photosynthetischen Clade, der die Proteobakterien und Cyanobakterien umfasst) einerseits und eines Eocyten oder Verwandten (ad Archaea) andererseits. Genomfusionen überführen Kladogramme in Ringform, die nicht mit üblichen phylogenetischen Algorithmen analysiert werden können.

Diese Herkunft der Eukaryonten aus je einem Prokaryonten von jeder Seite des Ringes erklärt, weshalb je nach gewählter Kladistik die Eukaryonten bisher mal als näher verwandt mit den Eubakterien, mal als näher verwandt mit den Archaea identifiziert wurden: es kam auf die jeweiligen Gene an, die man in den betreffenden Kladistiken untersuchte; die informationaligen Gene (für Transkription, Translation usw.) sind nahe mit Archaea-Genen verwandt, wurden also

offenbar aus dem Eocyten übernommen; die operationalen Gene (für metabolische Prozesse in der Zelle wie Aminosäurensynthese, Lipidsynthese, Zellmembran usw.) sind dagegen eng mit eubakteriellen Genen verwandt und stammen von dem eubakteriellen Prokaryonten. Die Analyse traf keine Aussage darüber, ob der eubakterielle Fusionspartner identisch mit dem eubakteriellen Vorfahren der Mitochondrien ((alpha?)-Proteobakterium) ist oder nicht. Die symbiontische Entstehung der Mitochondrien erfolgte jedenfalls im gemeinsamen Vorfahren der heutigen Eukaryonten, wie die basalsten Eukaryontenlinien beweisen (die bereits ein Mitochondrien-Kompartiment haben), während es keine Hinweise gibt für eine frühere Entstehung der Mitochondrien durch Endosymbiose *vor* dem gemeinsamen Vorfahren aller modernen Eukaryonten. Dies deutet darauf (ist aber nicht beweisend), dass die eubakteriellen Gene der Eukaryonten von dem mitochondrialen Endosymbionten stammen, d.h. das Fusionsereignis, das zum Eukaryonten führte, auch gleichzeitig zu den Mitochondrien führte, d.h. die Fusion zwischen Proteobakterium und Eozyte führte gleichzeitig zum Mitochondrium und zugleich zum Eukaryonten, als ein einheitliches Fusionsereignis, **d.h. Mitochondrien entstanden gleichzeitig mit dem ersten Eukaryonten**. Bewiesen ist ein solcher Zusammenhang allerdings noch nicht, lediglich die Indizien sprechen dafür (keine Anzeichen für eine frühere Fusion, die zu Mitochondrien führte; aber basalste rezente Eukaryonten haben bereits Mitochondrien). Wenn letzteres stimmt, dann wäre der Fusionspartner der Eozyte ein (alpha?)-Proteobakterium gewesen, was dann zum Eukaryonten und simultan zu den Mitochondrien geführt hätte; die operationalen Gene des (alpha?)-Proteobakteriums wurden dann ins Kerngenom übernommen.

Da das eukaryonte Genom aus einer Fusion entstand, ist es absehbar, dass auch in Zukunft manche genetischen Stammbäume eine größere Nähe zu den Archaea, andere zu den Eubacteria zeigen werden; nur der „Ring of Life“ stellt eine adäquate Darstellung der phylogenetischen Position der Eukaryonta dar; sie stehen weder den Archaea noch den Eubacteria näher, sondern stellen eine Fusion von beiden dar, wobei die informationaligen Gene von den Archaea, die operationalen von den Eubacteria abstammen.

Umfassende Berechnungen auf der Basis von Aminosäurepositionen belegten andererseits im Jahr 2010, dass alles moderne Leben tatsächlich auf einen gemeinsamen Ursprung im Sinne eines LUCA zurückgeht. Dies bedeutet nicht, dass das Leben selbst nur einmal entstanden ist; der LUCA muss nicht der erste Organismus auf Erden gewesen sein; andere, unabhängig entstandene Lebensformen könnten wieder ausgestorben sein. Daneben bestätigte sich auch die Bedeutung von horizontalem Gentransfer (9 der 23 analysierten Proteine) und lateralem Gentransfer, so dass sich der „Tree of life“ an der Basis eher als ein Netzwerk darstellt, dennoch aber einen konkreten LUCA hat (Nat. 465, 168).

Immerhin stellte sich inzwischen heraus, dass – trotz der enormen Bedeutung des lateralen Gentransfers im allgemeinen – jene Gene, deren Produkte in makromolekulare Proteinkomplexe eingebunden sind, relativ resistent gegenüber lateralem Gentransfer sind (PNAS 109, 4962).

Der **DNA-Replikationsapparat** unterscheidet sich grundlegend zwischen Bakterien und Eukaryonten. Transkription und Translation sind homolog bei Bakterien, Archaea und Eukaryonta und stammen von einem gemeinsamen Vorfahren. Wichtige Mechanismen und Enzyme der DNA-Replikation (DNA-Polymerase, Helicasen, Primasen der bakteriellen Replisomen) entstanden dagegen unabhängig in den Bakterien nach der Trennung zwischen Bakterien und der Linie zu den Eukaryonten. Der gemeinsame Vorfahr verfügte entweder über einen einfacheren Prozess der DNA-Replikation oder hatte nur ein RNA-Genom (Sci. 363: 814).

Die Entstehung der **höheren Gruppen der Archaea** ist durch massiven lateralen Gentransfer von Eubakterien ausgehend gekennzeichnet, wobei der Gentransfer von Eubakterien zu Archaea etwa 5- bis 11mal stärker ausgeprägt war als in umgekehrter Richtung, und vor allem Gene mit Stoffwechselfunktionen/Bezug zur Energiegewinnung betraf.

Ursache für diese Asymmetrie ist wohl der sehr spezialisierte Lebensstil der basalen methanogenen Archaea, der sie zu geeigneten Kandidaten für die Aufnahme von Genen machte, die ihnen breitere und neue Stoffwechsoptionen ermöglichten. Gentransfer zu den basal stehenden Haloarchaea, Archaeoglobales und Thermoplasmatales ermöglichte diesen Gruppen daher Innovationen, aus denen neue, höhere Taxa entstanden, die dank der neuen Fähigkeiten neue Nischen erobern konnten und daher den methanogenen Lebensstil, auf den die basalen Archaea beschränkt waren, überwinden konnten.

Der laterale Gentransfer von Bakterien zu Archaea ging nicht nur mit der Entstehung größerer neuer Gruppen von Archaea einher, sondern auch der Eukaryonten (der Empfänger der Pro-Mitochondrien war ein Archaeon). Neben den Eukaryonten könnten aber auch die anderen Linien der höheren Archaea durch symbiotische Assoziationen entstanden sein – indem auf diese Wege eine große Menge eubakterieller Gene in die Archaea aufgenommen wurde (von denen ein Teil dann allmählich wieder reduziert wurde, so dass nur die für die Archaea vorteilhaften Gene übrig blieben) – in gewisser Analogie zur Entstehung der Eukaryonten (Sci. 347: 77).

Hinweis zum horizontalen Gentransfer: nicht auf Einzeller beschränkt; vereinzelt auch bei Wirbeltieren, wobei es aber fast immer Viren waren, die zwischen den Genomen ausgetauscht wurden.

Daneben gibt es in den Genomen der Pflanzen und Tiere zahlreiche springende Gene (Transposons), die sich im gesamten Genom verbreiten; sie gehen wahrscheinlich auf eine irgendwann übersprungene Fremd-DNA zurück. Beim Meerneunauge der Nordhemisphäre findet sich ein solches Transposon vieltausendfach (0,7% des gesamten Genoms). Das gleiche Transposon findet sich ansonsten nur noch bei einigen Meeresfischen der Nordhalbkugel, die regelmäßig von den Neunaugen befallen werden. Es fand sich niemals bei Neunaugen oder Fischen der Südhalbkugel. Offensichtlich wurde das Transposon mehrfach zwischen Fischen und Neunaugen ausgetauscht, wobei nicht klar ist, ob es ursprünglich in Fischen oder Neunaugen entstand. Es ließ sich aber auch bei einigen mehr- und einzelligen Parasiten nachweisen, wobei offen ist, in wieweit die Parasiten am horizontalen Transfer beteiligt sind.

Dies ist der erste Nachweis der Übertragung von Erbmaterial zwischen Räuber und Beutetier. Allerdings: auch 45 % des menschlichen Erbguts geht auf fremde, übersprungene DNA zurück (Spektr. Wiss. 1/2013: 16).

Bestimmte (transformierbare) Bakterien können sogar in Degradation befindliche DNA aus ihrer Umgebung aufnehmen und im Rahmen der DNA-Replikation in ihr eigenes Genom einbauen. In Experimenten gelang es sogar, dass Bakterien kleine Fragmente 43000 Jahre alter mitochondriale Mammut-Sequenzen (aus einem Mammutknochen) integrierten. Die durch den Einbau solcher kurzen DNA-Sequenzen aus wenigen Nucleotiden (einschl. der mit ihnen verbundenen „Fehler“) verbundenen genetischen Veränderungen könnten die Evolution beschleunigen und vor allem in der Frühzeit der mikrobiellen Evolution eine wichtige Rolle gespielt haben. Nicht nur lebende Zellen aus der Umgebung, sondern degradierende DNA abgestorbener Individuen, u.U. viele Jahrtausende alt, könnte die Evolutionsrate transformierbarer Bakterien erhöht haben.

Während der Einbau längerer Gensequenzen komplexer Rekombinationsmechanismen bedarf, können kleine, in Degradation befindliche DNA-Fragmente während der normalen Replikation ins

Genom integriert werden. Ein solcher passiver Genaustausch könnte in der frühen Evolution der Entstehung komplexer Rekombinationsmechanismen vorausgegangen sein. Die Rate der molekularen Evolution transformierbarer Bakterien wird damit auch von der Diversität der freien DNA in deren Umgebung beeinflusst – wobei sogar Zeitgrenzen überbrückt werden können (anachronistische Evolution) (PNAS 110, 19860).

Riesenviren als vierte Domäne des Lebens? (Sci 335, 1035; Spektr. Wiss. 5/2012, 14; Sci. 341, 226 + 281).

Daneben wird diskutiert, ob eine bestimmte Gruppe von **Riesenviren (nucleocytoplasmatische große DNA-Viren, NCLDVs)** neben Archaea, Bacteria und Eukarya eine vierte Domäne darstellen? Sie enthalten viele eigene informationale Gene z.B. für DNS-Reparatur, translatieren RNA in Proteine usw. - gerade diese informationalen Gene gelten ja als Definition des Lebendigen. Phylogenetische Untersuchungen einiger dieser Gene sprechen für einen frühen Ursprung dieser Viren als vierte Domäne des Lebens. Der Ursprung dieser Viren bleibt aber weiterhin umstritten (Sci. 335, 1035).

So übertrifft das *Mimivirus* mit einem Durchmesser von 750 nm kleine intrazelluläre Bakterien an Größe, das Erbgut ist mit 1,2 Millionen BP doppelt so groß wie die bisher bekannten größten Virusgenome; es umfasst ca. 1000 Gene und damit mehr Gene als manche Bakterien; darunter sogar Gene für Stoffwechsellenzyme. Eine genetische Analyse zeigte allerdings zunächst, dass sich die Gene auf mehrere Äste in der Nähe der Eukaryonten konzentrieren, was zu der Annahme führte, dass sich die Riesenviren diese Gene von den Eukaryonten im Laufe der Zeit einverleibt hatten. Nach weitergehenden Analysen kann dies aber nur für ca. 10 % der Virusgene zutreffen; über die Hälfte der *Mimivirus*-Gene weist keinerlei Ähnlichkeit zu bekannten Genen auf. Da sich die Mutationsraten bei den Mimiviridae kaum von denjenigen der Bakterien unterscheiden, sind die Unterschiede nicht mit hoher Mutabilität (wie z.B. bei HIV) erklärbar. Daraus leitet sich die Hypothese ab, dass die Mimiviridae diese Gene von Anfang besaßen und dass diese die letzten Zeugen einer mit den Eukaryonten verwandten Lebensform darstellen. Diese ist inzwischen ausgestorben, eine ihrer Zelllinien verlor aber einen Teil des genetischen Bauplanes und musste seither parasitär in anderen Zellen leben. Wie bei intrazellulären Parasiten üblich, verkleinerte sich das Genom weiter um für das parasitäre Leben nicht benötigte Komponenten. Irgendwann nahm dieses Rest-Genom des intrazellulären Parasiten die Geninformation für das Kapsid von einem zufällig ebenfalls die Wirtszelle befallenden Virus auf. Aus dieser Kombination von intrazellulärem Parasiten (mit prokaryontischer Abstammung?) und Virus-Kapsid entstand so das Riesenvirus.

Die Theorie wird dadurch gestützt, dass sich Riesenviren nicht im Zellkern vermehren, sondern organellartige Virenfabriken bilden, die sich im Zytoplasma ausbreiten. An der Bildung neuer Riesenviren sind virale und zelluläre Genprodukte beteiligt. *Mimivirus* und andere Riesenviren können außerdem ihrerseits von kleinen Viren (Virophagen) befallen werden, die sie schwächen und sich innerhalb der Riesenviren-Fabriken vermehren.

Drei Riesenviren sind bisher im Detail untersucht (zum Teil mit eigenen Proteinen für die Eiweißsynthese!), weitere Taxa sind bereits bekannt. Sie werden bisher mit anderen Viren wie den Pockenviren zu den „großen nucleocytoplasmatischen DNS-Viren“ (NCLDV) zusammengefasst, die aber nicht unbedingt eine natürliche Gruppe darstellen müssen - aber können. So könnten

andere NCLDV-Viren virusuntypische Gene wie z.B. diejenigen für die Proteinsynthese im Laufe der Evolution verloren haben, ihre Vorfahren könnten aber ein Genom ähnlich den Mimiviridae gehabt haben.

Selbst weitere Domänen des Lebens über die Riesenviren hinaus sind nicht mehr auszuschließen; so ließen sich aus dem Meer Nukleinsäurefragmente fischen, die keiner bekannten Lebensform zuzuordnen waren (Spektr. Wiss. 5/2012, 14).

Bis 2013 hielt ein anderer Vertreter der Megaviridae, *Megavirus chilensis*, mit 1,25 Mill. BP den Rekord für das größte virale Genom. Der Genbestand überschneidet sich stark mit *Mimivirus*; daneben hat es aber noch einige weitere Gene und repräsentiert damit offenbar ein Zwischenstadium zwischen frei-lebenden Vorfahren und *Mimivirus* (im Sinne der Theorie, dass Mimiviren von einer freilebenden Zelle abstammen, die ihre meisten Gene verloren hatte, nachdem sie zu einem Parasiten geworden waren). Megaviridae infizieren Acanthamoeben.

Im Jahr 2013 wurden dann noch größere Viren berichtet – zwei Arten von Pandoraviren; eines aus dem Schlamm in einem Teich in Australien, das andere aus Küstensedimenten vor Chile. Man hielt sie zunächst für Bakterien, bis elektronenmikroskopische Untersuchungen ihren Virenstatus belegten (keine bakterientypische Teilung, sondern Produktion von Hunderten viraler Partikel). Sie besitzen keine Gene für die Energieproduktion und können eigenständig keine Proteine bilden. Sie leben parasitisch und befallen Acanthamoeben; die größere der beiden Arten ist über einen Mikrometer lang und damit im Lichtmikroskop sichtbar, ihr Genom umfasst 2.470.000 Basen (andere Art: 1.910.000 Basen). Vergleicht man die Genomgröße,

- reicht diese bis in den Bereich der kleinsten eukaryontischen Genome (parasitischer Eukaryonten; parasitisch lebende Protisten haben kleinere Genome als freilebende; parasitische ab ca. 2,4 Millionen BP),
- überschneidet sich weit mit freilebenden Bakterien (0,1 bis 13 Mill. BP),
- ist größer als das parasitischer Archaea (0,5 bis 2 Mill. BP),
- und liegt im unteren Bereich freilebender Archaea (2 bis 5 Mill. BP).

Den Pandoraviren fehlen auch die Gene für die Kapsidproduktion (sie besitzen eine atypische, ovoide, bakterienähnliche Form ohne Kapsid) – sowie einige weitere Gene, die sich sonst in anderen Riesenviren finden; ebenso die Gene für die Replikation. 93 % ihrer Gene finden sich in keiner bekannten Genom-Datenbank. Möglicherweise entwickelten sie sich aus einer völlig eigenständigen primitiven Zelllinie – außerhalb der Bakterien, Archaea und Eukaryonten. Sie könnten daher sogar eine weitere Domäne des Lebens repräsentieren. Die DNA-Polymerase ähnelt allerdings derjenigen anderer Riesenviren (Sci. 341, 226 + 281).

Im Jahr 2014 wurde dann von 1,5 Mikrometer großen Riesenviren aus Permafrostproben berichtet (*Pithovirus sibiricum*), die 30000 Jahre im Permafrost überlebt hatten und im Labor in der Lage waren, Acanthamoeben zu infizieren und sich in diesen wieder zu vermehren.. Sie gehören zu einer dritten Gruppe von Riesenviren (Pithoviren) und vereinen Merkmale der beiden anderen Riesenvirinfamilien: die amphorenartige Struktur erinnert an Pandoraviren, der Gengehalt und die Replikation (ausschließlich im Zytoplasma) an Megaviren. Das Genom kodiert allerdings nur 467 Proteine (Pandoraviren: bis 2500; Megaviren: bis 1000) (PNAS 111: 4274). Im folgenden Jahr wurde mit *Mollicirus sibiricum* ein weiterer 500 – 600 nm großer Riesenvirus aus 30000 Jahre altem Permafrost beschrieben, der sich in Acanthamoeben vermehrte. Genom 0,65 Millionne BP. (Nat. 525: 161).

Im Jahr 2017 verdichtete sich dann aber die Auffassung, dass die Riesenviren entgegen früherer Annahmen **keine vierte Domäne** repräsentieren. Das Genom des neu entdeckten Riesenvirus *Klosneuvirus* ist noch zellähnlicher als das aller anderen bisher bekannten Riesenviren; es konnte aber gezeigt werden, dass es in seiner Evolution nach und nach Gene (z.B. für verschiedene Enzyme im Zusammenhang mit der Proteinsynthese) von verschiedenen Wirtsorganismen übernommen hatte. Die großen Genome der Riesenviren wurden demnach im Laufe der Zeit aus den Genomen mehrerer Wirtsorganismen rekrutiert (Sci. 356: 16).

Über die Entstehung der Viren selbst gibt es mehrere Theorien (Regression von Zellen, entwichene Gene, primordiale Viruswelt). Wie man im Jahr 2017 zeigen konnte, entwickelte sich das Virus-Kapsid (ein Protein) der meisten, vielleicht sogar aller Viren, aus Proteinen zellulärer Organismen, und zwar mehrfach unabhängig voneinander. Diese Assoziation spricht dafür, dass Viren auf Zellen zurückgehen, und keine eigene Evolutionslinie des Lebens darstellen. Die Replikationsmodule mindestens einiger Virenklassen könnten von selbständig gewordenen Genen abstammen; diese nutzten dann aber unterschiedliche Proteine der Wirtszellen, um sie zu einem Kapsid umzufunktionieren. Viren – zumindest einige – dürften daher eine Kombination aus selbständig gewordenen Genen einerseits und einem Kapsid sein, das auf Proteine von Wirtszellen zurückgeht (PNAS 114: E2401).

Größe von Viren im Vergleich:

Rhinovirus 0,03 Mikrometer (Durchmesser)

HIV 0,12 Mikrometer (Durchmesser)

Mimivirus 0,7 Mikrometer (Durchmesser)

Pandoravirus 1 Mikrometer (lang)

Pithovirus 1,5 Mikrometer (lang)

Escherichia coli: 2 Mikrometer (lang)

Rotes Blutkörperchen: 8 Mikrometer (Durchmesser) (Spektr. Wiss. 8/17: 37)

Rolle der Riesenviren bei der Evolution der Eukaryonten ?

Es gibt sogar Hinweise, dass Riesenviren in der Evolution der Eukaryonten eine Rolle gespielt haben. Die verschiedenen NCLDV-Familien (2 Superclades mit jeweils mehreren Familien) stammen von einem gemeinsamen Vorfahren ab, der zeitlich der Entstehung der modernen (d.h. Kronen-) Eukaryonten vorausging. Auf diesen gemeinsamen Vorfahren der Riesenviren gehen auch wichtige Gene für Informationsprozesse und Bildung der Virionen zurück.

Die größte Untereinheit der DNA-abhängigen RNA-Polymerase wurde zwischen den beiden Subclades, aber auch Proto-Eukaryonten ausgetauscht; auf sie gehen zwei der drei eukaryontischen DNA-abhängigen RNA-Polymerasen zurück. Diese Transfers erfolgten ebenso wie die Diversifikation der NCLDVs vor dem Auftreten der modernen Eukaryonten, was dafür spricht, dass die Riesenviren eine wichtige Rolle für die Evolution der zellulären Domänen spielten (PNAS 116: 19585).

Rekonstruktion altertümlicher bakterieller Proteine

Alle rezenten Bakterienzellen verfügen über ein Protein EF-Tu (elongation factor thermo-unstable; essentieller Bestandteil der Proteinbiosynthese aller Zellen; EF-Tu sorgt für die richtige Verlängerung der Aminosäurenkette bei deren Zusammenbau in den Ribosomen), das oberhalb der Temperatur, bei der sich das Bakterium üblicherweise aufhält und gedeiht, seine dreidimensionale Struktur verliert. Bei hyperthermophilen Bakterien ist dies erst > 80 Grad der Fall, bei mesophilen Bakterien entfaltet sich das Protein viel früher. Aus den modernen Sequenzen errechnete man dann unter Berücksichtigung mehrerer Faktoren die wahrscheinlichsten EF-Tu-Sequenzen der jeweiligen Vorfahren, wobei es nicht so sehr auf die exakte Sequenz als auf den betreffenden Phänotyp des Proteins ankam (es spielte also keine Rolle, wenn nicht exakt die „richtige“ Base gefunden wurde, wenn die stattdessen angenommene Base zum gleichen Phänotyp, also der gleichen Form und Thermostabilität des Proteins, führte). Die zugehörigen Gene wurden dann künstlich hergestellt und in *E. coli* geklont. *E. coli* produzierte dann die rekonstruierten altertümlichen Versionen des EF-Tu-Proteins. Die Thermostabilität dieser Proteine wurde dann ermittelt. So kann man abschätzen, bei welchen Temperaturen die Vorfahren der betreffenden rezenten Bakteriengruppen lebten.

Die Umgebungstemperatur des LUCA ließ sich so zwar nicht ermitteln, die frühesten Eubakterien müssten aber bei Temperaturen zwischen 65 und 73 Grad gelebt haben (letzter gemeinsamer Vorfahr aller Eubakterien). Die meisten modernen Bakterien sind mesophil, einige sind thermophil. Archaea enthalten zahlreiche thermophile Taxa, Eukaryonten kennen keine thermophilen Taxa. Generell gilt, dass bei älteren Eubakterienlinien das EF-Tu-Protein thermostabiler ist als bei jüngeren, wobei die Daten mit Silizium- und Sauerstoffisotopstudien an alten Sedimenten kongruent sind: demnach kühlte sich der Ozean im Laufe der Zeit ab, von 70 Grad vor 3,5 MrA auf 20 Grad vor 0,8 MA. Schon aus diesem Grund müsste der LUCA thermophil gewesen sein (mesophil: 20 – 45 Grad; thermophil: 45 – 80 Grad; hyperthermophil: > 80 Grad). Der frühe Ozean ähnelte insofern modernen heißen Quellen.

Aufgrund der Thermostabilität von EF-Tu (51 – 53 Grad) errechnete sich für den letzten gemeinsamen Vorfahren der Mitochondrien ein Alter von 1,66 – 1,88 MrA (Basis: Isotopenstudien zur Temperatur des Paläoozeans), was mit molekularen Uhren (1,8 MrA) übereinstimmt. Cyanobakterien dürften bei Ozeantemperaturen von etwa 63,7 Grad entstanden sein; dies passt zur Obergrenze derjenigen Temperatur (65 Grad), bei der cyanobakterielle Matten an modernen heißen Quellen gedeihen. Beta- und gamma-Proteobakterien entwickelten sich erst deutlich später, als die Temperaturen im Ozean schon auf unter 50 Grad gefallen waren; sie stellen die am weitesten abgeleiteten Eubakterien (Nat. 451, 635 + 704; Natwiss. R. 9/08, 470).

X. Hypothese zur Entstehung der Eukaryonten aus drei Reichen (PNAS 99, 1420):

Bei Studien an Eukaryonten fanden sich 347 Proteine ohne Homologien bei Archaea und Eubakterien (ESP = eukaryontische Signaturproteine). Diese ESPs implizieren die Beteiligung einer dritten Zelle (Chronocyte) neben einem Archaeon und einem Bakterium bei der Entstehung der Eukaryontenzelle. Diese hypothetische Chronocyte verfügte über ein Zytoskelett, das die Aufnahme prokaryontischer Zellen ermöglichte, sowie ein komplexes internes Membransystem,

wo Lipide und Proteine gebildet wurden. Die Chronocyte hatte außerdem ein komplexes internes Signalsystem. Der Zellkern bildete sich, als einige Archaea und Eubakterien in die Chronocyte aufgenommen worden waren. Die Chronocyte selbst gehörte weder zu den Archaea noch zu den Eubakterien und stellt nach dieser Hypothese ein drittes Reich dar, das – bis auf die Eukaryonten, die aus ihr hervorgingen – heute erloschen ist (PNAS 99, 1420).

XI. Eukaryontennahe Archaea (Nat. 521; 169 + 173; Spektr. Wiss. 8/2015: 10):

Im Jahr 2015 wurde von Archaea berichtet, die in ihrer Genausstattung den Eukaryonten sehr nahe stehen und die (nach derzeitigem Kenntnisstand) nächste Schwestergruppe der Eukaryonten darstellen. Die Lokiarchaeota umfassen Taxa, die paraphyletisch die nächsten bekannten Außengruppen der Eukaryonta bilden, bzw. die Eukaryonten sind eine Linie innerhalb der Lokiarchaeota. Im Jahr 2019 wurde berichtet, dass es nach großen Mühen gelang, diese an heißen hydrothermalen Tiefseequellen lebenden Mikroben im Labor zu kultivieren (man benötigt einen methanproduzierenden Symbionten dazu). Die DNA belegte – wie bisher schon aus der Sequenzierung von Sedimentproben angenommen –, dass Lokiarchaeota viele eukaryonten-artige Gene besitzen. Die kultivierte Art konnte an ihrer Körperoberfläche strahlenartige Fortsätze ausbilden.

Genome der Lokiarchaeota wurden zunächst in Tiefseesedimenten entdeckt; als zelluläre, kulturfähige Organismen waren sie zunächst nicht identifizierbar, so dass man auf ihre Merkmale nur aufgrund der Genausstattung schließen konnte.

Sie verfügen über die genetische Ausstattung für ein Zytoskelett (Aktinproteine), die Remodellierung von Membranen, Modifikation von Ubiquitin und den Transfer von Vakuolen und sind damit wohl zur Phagozytose oder Endozytose befähigt. Dies sind alles Gene, die man bisher für eukaryonten-spezifisch hielt und nicht bei Prokaryonten erwartete. Außerdem verfügen sie über die eukaryonten-ähnlichsten Ribosomen innerhalb der Prokaryonten. Damit waren die Vorfahren der Eukaryonten komplexer als bisher angenommen, und die Komplexität zellulärer Mechanismen hatte bereits zugenommen, bevor der mitochondriale Endosymbiont aufgenommen wurde. Die genomische Distanz zwischen Archaeota und Eukaryonta hat sich damit wesentlich verkleinert, und es besteht jetzt die Hoffnung, Archaea zu finden, die den Eukaryonten noch näher stehen als die bisher nur genomisch bekannten Taxa der Lokiarchaeota.

Letztere sind damit präadaptiert für die Aufnahme eines Endosymbionten (Zytoskelett – aktinähnliche Proteine, Vesikeltransfer, Membran-Remodellierung). Archaea mit diesen Eigenschaften dürften das Proteobakterium endozytiert haben, das zum Endosymbionten wurde und so den ersten Eukaryonten schuf – wobei Filamente des Zytoskeletts aus Aktin eine Voraussetzung dafür darstellten, dass diese Endozytose überhaupt funktionieren konnte.

Neue Merkmale der Eukaryonten, die bei Lokiarchaeota noch nicht vorhanden waren, sind dann: Zellkern, Mitochondrien, membrangebundene Organellen. Der mit Membranen abgegrenzte Zellkern der Eukaryonten könnte nach der Endozytose entstanden sein, um die Integrität des Wirtszell-Genoms zu bewahren und eine unkontrollierte Vermischung mit dem Erbmateriale des Proteobakteriums zu unterbinden.

Eukaryonten sind damit innerhalb der Archaea zu positionieren, was bedeutet, dass es nur zwei Reiche (Eubakterien; Archaeota + Eukaryonta) gibt. Eukaryonten sind dabei innerhalb der

Lokiarchaeota positioniert. Die Abtrennung der Eukaryonta von anderen Lokiarchaeota dürfte vor mehr als 2 MrA erfolgt sein. Dies entspricht der Eozyten-Hypothese, die im Widerspruch zur Drei-Domänen-Hypothese steht.

Kladogramm:

- *Methanopyrus*
- Euryarchaeota
 - DPANN (ein Superphylum der Archaea mit Diapherotrites, Parvarchaeota, Aenigmarchaeota, Nanoarchaeota, Nanohaloarchaea)
 - Thermococcales
 - Ab jetzt: TACK*
 - Lokiaeaeota + (darin positioniert) **Eukarya**
 - Korarchaeota
 - Crenarchaeota
 - MCG (miscellaneous Crenarchaeota group)
 - Thaumarchaeota** + Aigarchaeota

*(TACK steht für Thaumarchaeota, Aigarchaeota, Crenarchaeota, Korarchaeota)

**Thaumarchaeota oxidieren Ammoniak; sie kommen weit verbreitet in terrestrischen und marinen Habitaten vor und spielen eine wichtige Rolle im globalen N-Zyklus. Phylogenomische Untersuchungen sprechen dafür, dass sie sich vor ca. 2300 MA während des GOE von terrestrischen Vorfahren ableiteten, die noch keinen Ammoniak oxidierten. Sie besiedelten später den flachen Ozean und noch später den tiefen Ozean, zeitlich korrelierend mit der Oxygenierung des flachen Ozeans vor ca. 800 MA und der beginnenden Oxygenierung des tiefen Ozeans ab 635 – 560 MA.

Der erste Schritt zur Ammoniak-Oxidation ging einher mit dem Verlust der Fähigkeit zur Nitrat- und Sulfat-Reduktion und des Wood-Ljungdahl-Weges der anaeroben C-Fixation. Letztendlich steuerte die Verfügbarkeit von Sauerstoff die Entstehung und Ausbreitung der ammoniak-oxidierenden Thaumarchaeota, wobei Gentransfer von Euryarchaeota und Bakterien eine wichtige Rolle spielte, um Gene erhalten, die es den Thaumarchaeota erlaubten, Stressfaktoren zu kompensieren, mit denen sie im photischen und dunklen Ozean konfrontiert wurden (REN M et al., ISME J. 2019).

Die Lokiarchaeota erleichtern das Verständnis der Entstehung der Eukaryonten. Die Vorstellung der primären Endosymbiose eines kleinen (alpha?)-Proteobakteriums (wahrscheinlich eines Vertreters der Rickettsiales) ist nämlich nicht so ohne Weiteres naheliegend. Erstens ist eine primäre Endosymbiose extrem selten – es ist nur ein einziger weiterer Fall bekannt, bei der Amöbe *Paulinella*.

Zweitens besteht das Grundproblem jedes Endosymbionten darin, dass er vermeiden muss, von der Wirtszelle verdaut zu werden, und dass er in der neuen Umgebung replikationsfähig bleiben muss. Insofern boten die Lokiarchaeota als Wirtszellen den Vorteil, dass sie bereits über viele eukaryontische Gene verfügten, die einer solchen Endosymbiose förderlich waren, so z.B. für Membran-Remodellierung, Transport mittels Vesikeln, Endozytose – letztere erlaubte überhaupt erst die Aufnahme des Mitochondrienvorläufers in die Zelle. Die Lokiarchaeota besitzen viele Gensequenzen von Bakterien, die sie entweder durch frühere Endosymbiosen von Eubakterien

(vor der Endosymbiose des (alpha?)-Proteobakteriums, das zum Mitochondrium wurde) oder durch mehrere Wellen horizontalen Gentransfers aufgenommen hatten. Entgegen früherer Annahmen (die auf vermeintlich mitochondrienlosen Eukaryonten beruhten, deren Hydrogenosomen oder Mitosomen aber in Wirklichkeit nur sekundär vereinfachte Mitochondrien darstellen) muss die Aufnahme der Mitochondrien recht spät in der Evolution der Eukaryonten erfolgt sein – nachdem es zuvor schon zu anderen Endosymbiosen oder umfassendem horizontalen Gentransfer gekommen war, der die Lokiarchaeota mit jener genetischen Ausstattung versehen hatte, die es ihnen dann ermöglichte, erfolgreich ein (alpha?)-Proteobakterium aufzunehmen und als Mitochondrium zu integrieren und kooptieren. Die Wirtszelle war also schon eine genetische Chimäre (Proto-Eukaryont), bevor es zur Endosymbiose des Mitochondrienvorläufers kam. Diese war dann einer der letzten Schritte der Eukaryogenese und bot einen gewaltigen Selektionsvorteil gegenüber anderen, weniger komplexen Archaea (Nat. 531: 101).

Die Fähigkeit zur Endozytose entwickelte sich in den Archaea wahrscheinlich dazu, leichter Makromoleküle aus nährstoffreichen Umgebungen aufzunehmen. Dabei könnten aber gelegentlich auch schädliche Bakterien in die Archaea gelangt sein. Um den engen Kontakt zwischen Wirtszelle und fremden aufgenommenen Bakterienzellen zu kontrollieren, dürften die Archaea Mechanismen wie Autophagie sowie die Herstellung antimikrobieller Peptide und reaktiver Sauerstoffspezies entwickelt haben, um sich selbst zu schützen. Fremdzellen steigerten daraufhin ihre Infektiosität und entwickelten Gegenmaßnahmen gegen die Abwehrmechanismen der Wirtszellen. Manche fremden Zellen wurden so zu obligaten intrazellulären Pathogenen, die im Zytosol jener Archaea-Zelllinie überleben konnten, die zum Vorfahren der Eukaryonten wurde.

Die meisten freilebenden Bakterien dürften dagegen nicht in der Lage gewesen sein, im Zytosol der gut geschützten Wirtszelle zu überleben. Rickettsiales gehören zu den wenigen Pathogenen, die in der Lage sind, sich direkt im Wirtszellzytosol zu vermehren – sie brauchen hierfür nicht einmal membrangebundene Vakuolen. Das macht es plausibel, dass es zu keinem Zeitpunkt Archezoa, also mitochondrienlose Eukaryonten, gab (Sci. 351: 659).

Die meisten der bakteriellen Gene in eukaryontischen Genomen können nämlich nicht auf das (alpha?)-Proteobakterium als Mitochondrienvorläufer zurückgeführt werden, sondern stammen von verschiedenen, mit (alpha?)-Proteobakterien nicht näher verwandten Bakterien. Es gelang inzwischen mit phylogenomischen Methoden, die zeitliche Reihenfolge jener Proteine zu entschlüsseln, die im letzten gemeinsamen Vorfahren der Eukaryonten (LECA = last eukaryotic common ancestor) schon vorhanden waren (Nat. 531: 101). Inzwischen ist auch klar, dass Mitochondrien nicht direkt auf alpha-Proteobakterien zurückgehen, sondern auf ein Proteobakterium vor dem Abzweig der Rickettsiales und aller modernen alpha-Proteobakterien (Nat. 557: 101).

Die ältesten Proteine des LECA sind archaea-typisch (z.B. für grundlegende Zellfunktionen wie Replikation, Translation, Transkription). Die jüngsten Proteine des LECA stammen weitgehend von (alpha?)-Proteobakterien, sind überwiegend im Mitochondrium lokalisiert und spielen bei der Energiegewinnung eine Rolle. Es gibt aber eine dritte Gruppe von Proteinen, die ebenfalls bakterieller Herkunft sind (aber nicht von (alpha?)-Proteobakterien) und die schon vor den mitochondrialen Proteinen in die Stammlinie der Eukaryonten gelangt sein müssen; sie stehen in Zusammenhang mit intrazellulären Membransystemen wie dem Endoplasmatischen Reticulum und dem Golgi-Apparat. Schon vor der Aufnahme des (alpha?)-Proteobakteriums verfügte die Wirtszelle also über eine hohe Komplexität. Entweder gab es also vor der Endosymbiose, die zum Mitochondrium führte, weitere Endosymbiosen mit verschiedenen Bakterien, oder mehrere Wellen von horizontalem Gentransfer (Nat. 531: 39 + 101).

Nach der Entstehung des Mitochondriums (wohl aus Endosymbiose von Rickettsiales) teilten sich dann die Eukaryonten in zwei Linien; die eine führte zu den Protisten, Pilzen und Tieren, die andere zu den Archaeplastida (einschl. Pflanzen). In der zweitgenannten Linie kam es zu mindestens einer weiteren primären Endosymbiose (Cyanobakterium, das zu Plastiden wurde), und zwar **wahrscheinlich im direkten Zusammenhang mit einer Infektion mit Chlamydiales**, die dazu beigetragen haben dürfte, dass das Cyanobakterium überhaupt erfolgreich aufgenommen werden konnte:

Die Wirtszelle war ein mitochondrienhaltiger unizellulärer Eukaryont. Der cyanobakterielle Endosymbiont war aber wahrscheinlich kein Pathogen; Cyanobakterien verfügen nicht über die genetische Ausstattung, um Abwehrmaßnahmen der Wirtszelle entgegenzuwirken, und sie besitzen auch keine Proteine, um mit den zellulären Mechanismen der Wirtszelle zu interagieren.

So gesehen wären die ungeschützten Cyanobakterien allein also gar nicht in der Lage, die frühe Phase der Endosymbiose im Zytosol der Wirtszelle zu überleben. Dies war bisher ein Rätsel, bis man verschiedene Gene aus Chlamydiales im Kerngenom von Algen und Pflanzen entdeckte. Diese sprechen dafür, dass ein Vertreter der Chlamydiales zusammen mit einem Cyanobakterium in die eukaryontische Wirtszelle eindrangen. Von den Chlamydien kodierte Effektor- und Transporter-Proteine ermöglichten es dann dem Cyanobakterium, den Abwehrmechanismen der Wirtszelle zu entgehen und sich erfolgreich in der eukaryontischen Zelllinie zu etablieren (Sci. 351: 659).

Die Mitochondrien sind als Folge der Endosymbiose von zwei Membranen umgeben: die äußere ist typisch eucytisch (wie die Membranen der Eukaryonten), die innere ist dagegen procaryotisch, also mit Merkmalen von bakteriellen Membranen. Chloroplasten besitzen auch andere Ribosomen als eukaryontische Zellen (70S-Ribosomen).

Der Gentransfer vom Genom des Endosymbionten (wie Mitochondrium oder Chloroplasten) ins Kerngenom kann relativ schnell, d.h. innerhalb einiger MA erfolgt sein. Versuche mit in die Chloroplasten von Tabakpflanzen eingebauten Antibiotikaresistenzgenen zeigten, dass in etwa 1 von 5 Millionen Zellen (in der Zellkultur) das betreffende Gen aus dem Chloroplasten in den Zellkern gelangt ist (ein einziges Blatt einer Tabakpflanze hat mehr als 5 Millionen Zellen). Der Vorgang des Gentransfers ist also nicht sehr selten. Allerdings kann das in den Zellkern übertragene Gen nur dann genutzt und transkribiert werden kann, wenn auch ein zugehöriger Promotor vor das Gen eingebaut wird (Steuergen).

Im Jahr 2019 bestätigte sich aufgrund von Super-Trees auf der Basis von mehr als 3000 Genfamilien der Archaea und Eukaryonten unter Anwendung verschiedener Methoden konsistent, dass Eukaryonten innerhalb der Archaea positioniert sind, was bedeutet, dass es nur zwei Domänen des Lebens gibt: Bakterien einerseits und Archaea (inkl. Eukaryonten) andererseits.

Die engste Verbindung fand sich zwischen den ASGARD-Archaea und Eukaryonten, und Heimdallarchaeota erwiesen sich aktuell als die nächsten Verwandten der Linie des eukaryontischen Kerngenoms (WILLIAMS TA et al., Nat Ecol Evol. 2019).

Die ASGARD-Archaea kodieren zahlreiche Proteine, die als eukaryontische Signaturproteine gelten und üblicherweise sonst nur in Eukaryonten gefunden werden, wobei sowohl nach phylogenetischen Analysen wie auch dem Gehalt an Signaturproteinen die Heimdallarchaeota den Eukaryonten am nächsten stehen. Im Jahr 2020 gelang es erstmals, ein Asgard-Archaeon

(allerdings außerhalb der Heimdallarchaeota stehend) aus Sedimenten des tiefen Ozeans im Labor zu züchten. Es setzt Wasserstoff frei, von dem sich syntroph mit ihm lebende Bakterien ernähren. Es enthält keine eukaryonten-typischen Organellen, bildet aber lange und sich verzweigende Protrusionen, um damit benachbarte Bakterien zu erreichen (Nat. 577: 294).

XII. Kenntnisstand zur basalen Kladistik der Eukaryonta anno 2003 (Sci. 300, 1703):

Alle rezenten Eukaryontengruppen entstanden nach dem Auftreten der Mitochondrien, es gibt also entgegen früherer Annahmen keine primär mitochondrienlosen rezenten Eukaryonten, aber in verschiedenen Linien verloren Eukaryonten die Mitochondrien oder degenerierten sie zu kleinen Organellen unbekannter Funktion (Parabasalia, Entamoeben, Pilze)*. Das Konzept der „Archezoa“, denen primär Mitochondrien, Meiose usw. fehlen, und die aus den frühen Stadien der Eukaryontenevolution bis heute überlebten, musste also aufgegeben werden; die „Archezoa“ sind ein Artefakt, ihre Vorfahren hatten richtige Mitochondrien, wie sich daraus ableitet, dass in den Zellkernen der vermeintlichen „Archezoa“ Gene mitochondrialer Abstammung gefunden wurden. Es gibt also keine „Archezoa“, keine rezenten primär mitochondrienlosen Eukaryonten!

(*Es gibt sogar einen mitochondrienlosen Cnidaria, *Henneguya salminicola* [ad Myxozoa], ein Parasit an Lachsen; er verlor nicht nur das mitochondriale Genom, sondern auch fast alle Kerngene, die für die Transkription und Replikation des mitochondrialen Genoms benötigt werden. Gene für aerobe Atmung und mitochondriale DNA-Replikation fehlen entweder ganz oder sind nur als Pseudogene erhalten. Die nahe verwandte Art *Myxobolus squamalis* verfügt dagegen über ein mitochondriales Genom. Der Verlust der Mitochondrien resultierte aus einer Adaptation an eine anaerobe Umgebung) (PNAS 117: 5358).

Mit PCR-Techniken wurden in den letzten Jahren zahlreiche neue Eukaryontengruppen identifiziert, darunter Eukaryonten, die so klein sind wie Bakterien (kleinster Eukaryont: *Ostreococcus tauri*, < 1 Mikrometer im Durchmesser, aber doch mit Zellkern, 14 Chromosomen, 1 Chloroplast, mehrere Mitochondrien); es gibt viel mehr ultrakleine Taxa als bisher angenommen aus ganz unterschiedlichen Eukaryontengruppen. Insgesamt kannte man bisher ca. 40 Subgruppen kultivierbarer Eukaryonten, die PCR-Techniken führten nun zu mindestens 10, vielleicht sogar 20 – 30 weiteren neuen Subgruppen.

Echte Chloroplasten entstanden wahrscheinlich nur einmal (eindeutig von Cyanobakterien), die Photosynthese verbreitete sich dann aber durch lateralen Gentransfer weiter (sekundäre Endosymbiose: Chlorarachniophyten, Euglenoiden, Cryptophyten, Chromophyten, Dinoflagellaten, Apicomplexa), und es gibt sogar eine tertiäre Plastidsymbiose (Haptophyten).

Die verschiedenen Großgruppen der Eukaryonten folgen nicht systematisch aufeinander im Sinne eines üblichen Stammbaums, sondern zweigen sternförmig von einem unbekanntem gemeinsamen Vorfahren ab, wobei die Wurzel dieses sternförmigen Stammbaums unklar ist. Die Hauptgruppen sind:

I. Unikonten:

a) Opisthokonten: eine einzige basale Geißel an reproduktiven Zellen; flache mitochondriale Christae (die meisten anderen Eukaryonten haben röhrenförmige mitochondriale Christae); innere Kladistik: erst Choanozoa, dann Pilze + Microsporidia, dann Choanoflagellaten + Tiere:

- Choanozoa (wohl paraphyl.)
- Pilze + Microsporidia
- Choanoflagellaten
- Tiere

b) Amoebozoa (überwiegend nackte Amöben ohne Schalen, oft mit lobösen Pseudopodien zumindest in bestimmten Phasen des Lebenszyklus)

II. Bikonten:

a) Pflanzen (bei ihnen entwickelte sich die eukaryontische Photosynthese); innere Kladistik:

- glaukophytische Algen
- Rotalgen
- Prasinophytische Algen
- Chlorophytische Algen
- Charophytische Algen + Landpflanzen

b) Cercozoa (Amöben mit filösen Pseudopodien, oft mit harten äußeren Schalen)

- Radiolarien
- euglyphide Amöben
- Foraminiferen
- Chloroarchniophyten + Cercomonaden

c) Alveolaten (mit einem System kortikaler Alveoli direkt unter den Plasmamembranen)

- Ciliaten
- Dinoflagellaten + Apicomplexa

d) Heterokonten (spezielle Geißeln mit Stramenopiles sowie üblicherweise eine zweite flache Geißel)

- Cryptophyten + (Haptophyten + Rappemonaden) (Rappemonaden ergänzt nach PNAS 108, 1496)
- Abzweig zu den Alveolaten (s.o.)
- Opaliniden
- Labyrinthuliden
- Bicosoeciden
- Oomyceten
- Diatomeen
- Braunalgen

e) Discicristaten (discoide mitochondriale Christae; in einigen Fällen mit tiefer ventraler Fressgrube):

- Jakobiden
- Acrasiden + Vahlkampfiide Amöben
- Euglenoiden
- Trypanosomen + Leishmania

- f) Excavaten (alle Arten sekundär amitochondrial; viele Arten mit ventraler Fressgrube)
--- Diplomonaden + Parabasalia + Retortamonaden + Oxymonaden

(nach: Sci. 300, 1705).

Kladistische Untersuchungen der verschiedenen Myosine lieferten im Jahr 2005 (Nat. 436, 1097 + 1113) weitere Erkenntnisse zur basalen Kladistik der Eukaryonten und den Eigenschaften des letzten gemeinsamen Vorfahren aller Eukaryonten:

Die fundamentale Dichotomie der Eukaryonten liegt dabei zwischen den Unikonten (eine Geißel: Amoebozoa, Fungi, Metazoa) und Bikonten (2 Geißeln: Pflanzen, Chromalveolaten, Kinetoplastiden, Excavaten).

Der letzte gemeinsame Vorfahr beider Gruppen muss folgende Eigenschaften gehabt haben:

- Mitochondrien (aus Endosymbiose hervorgegangen)
- eine Geißel
- ein Zentriol (wahrscheinlich ein einzelnes)
- Fähigkeit zur Bildung von Pseudopodien
- drei Myosintypen:

Myosin I zur Regulation der Pseudopodienbildung, damit sich die Zelle bewegen konnte
MSD Myosin als Beitrag zur Zellteilung und Bewegung von Organellen

MyTH4/FERM-Myosin, das eine Rolle bei der Adhäsion an Substraten spielte, vielleicht auch bei der Bildung aktinhaltiger Fortsätze wie den Filopodia, die der Zelle dazu verhalfen, ihre Umwelt zu erkunden

Von allen rezenten Eukaryonten gilt der amoebozoen Flagellate *Phalansterium* mit all seinen Eigenschaften als bestes Modell für den ursprünglichen eukaryonten Phänotyp.

Synoptische Darstellung der Entstehung und frühen Entwicklung des Lebens nach J. SANDER (Natwiss. Ru. 3/2016: 112)

(Die Kernaussagen des Artikels von J. SANDER werden hier repliziert, weil es sich um eine sehr kompakte und dennoch detaillierte Darstellung der frühen Stufen der Lebensentwicklung auf der Basis des Kenntnisstandes von 2016 handelt, wie man sie selten findet):

- SANDER geht von einer Entstehung des Lebens in kleinen porösen Reaktionsräumen aus, die an hydrothermalen Tiefseequellen durch Ausfällen von Eisen- und Nickelsulfiden entstanden. In diesen kleinen Reaktionskammern konnten sich abiotisch gebildete organische Substanzen anreichern; Metallsulfide könnten als Katalysatoren gedient haben.

- Wenn alkalisches Wasser aus den Quellen austrat, konnte der Protonengradient zum umgebenden Meerwasser als Energiequelle für Selbsterhaltung und Selbstreplikation genutzt werden. Als weitere Energiequelle werden molekularer Wasserstoff und Methan diskutiert, die im

Meeresboden durch Serpentinisierung gebildet werden (was passiert, wenn im Meeresboden versickerndes kohlendioxid-haltiges Meerwasser in Kontakt mit Eisen-Magnesium-Silikaten gerät). Durch Oxidation von zwei- zu dreiwertigem Eisen (in den Silikaten) wird Wasser zu molekularem Wasserstoff reduziert. Durch Reaktion des Wasserstoffs mit Kohlendioxid bilden sich dann Methan und Acetat (Fischer-Tropsch-Synthese). Da Kohlenstoff damals noch nicht organisch gebunden war, war die Kohlendioxid-Konzentration im Meereswasser auf der frühen Erde sehr hoch.

- Bei der Entstehung des genetischen Apparates geht SANDER von der RNA-Welt aus (selbst replizierende RNA-Moleküle, wie sie noch heute als Ribozyme existieren). Im weiteren Verlauf wurde die RNA-Replikation von Proteinen unterstützt, was in eine Koevolution von RNA und Proteinen einmündete, aus der ein Hyperzyklus entstand – ein zur Selbstvermehrung fähiges System.
- Die RNA gab ihre Rolle als Informationsspeicher an die DNS ab, behielt aber die heute noch ausgeübten Funktionen bei.
- Biomembranen (Lipiddoppelschichten) ermöglichten es dann einigen der selbstvermehrenden Systeme, sich von ihrem Ursprungsort abzulösen – die ersten Zellen entstanden.
- Austausch von genetischen Informationen erfolgte zunächst durch horizontalen Gentransfer; die Individuen stellten offene genetische Systeme dar, eine Abgrenzung einzelner Arten wäre in diesem Stadium nicht möglich gewesen. Dies war erst gegeben, als die genetische Information bevorzugt an die Nachkommen (vertikal) weitergegeben wurde. Der Übergang vom horizontalen zum vertikalen Gentransfer dürfte nicht scharf gewesen sein; es dürfte mehrfach zu einem Wechsel zwischen Populationen gekommen sein, in denen entweder der horizontale oder der vertikale Gentransfer dominierte, bis irgendwann der vertikale Gentransfer obsiegte, auch wenn in der weiteren Evolution horizontaler Gentransfer immer mal wieder eine wichtige Rolle spielen sollte.
- So bildeten sich Eubakterien und Archaea als abgrenzbare Gruppen heraus. Da sie sich in ihren Zellmembranen unterschieden, könnten sich diese Membranen unabhängig voneinander entwickelt haben, und es könnte daher sein, dass sich diese beiden Gruppen schon vor der Bildung der ersten echten Zellen (phylogenetisch) voneinander getrennt hatten.
- Viren dürften sich dagegen mehrfach unabhängig aus zellulären Vorläufern gebildet haben.
- Die ersten Prokaryonten waren anaerob. Man nimmt an, dass als ältester Weg zur CO₂-Fixierung (zwecks Aufbau organischer Substanz) der sehr sauerstoffempfindliche Acetyl-CoA-Weg entstand. Er wird auch heute noch von verschiedenen Organismen genutzt. Dieser Weg könnte sogar schon in der präbiotischen Phase entstanden sein. Sein hohes Alter wird gestützt durch die extreme Sauerstoffempfindlichkeit der beteiligten Enzyme, das Vorhandensein sowohl bei Bakterien wie Archaea, die Nutzbarkeit für auf- und abbauende Prozesse, die Nutzung von Metallsulfiden als Kofaktoren (was zu einer Entstehung des Lebens an Tiefseequellen passt) und der Umstand, dass dies der einzige Weg (!) der CO₂-Fixierung ist, der ohne ATP auskommt.

Methanbildende Archaea nutzen diesen Acetyl-CoA-Weg noch heute. 3,5 MrA alte flüssige Einschlüsse in Quarzen des Pilbara-Kraton enthalten (dem C-Isotop-Verhältnis nach zu urteilen) wahrscheinlich biogenes Methan, das auf diese Weise entstanden sein könnte. Dazu passt, dass Genomanalysen darauf weisen, dass sich der Methanmetabolismus schon vor der Aufspaltung der Euarchaeta und Bathyarchaeota entwickelt hatte.

- Das so gebildete Methan konnte sich in der Atmosphäre anreichern, da es nur wenige Organismen gab, die es nutzen konnten. Allenfalls anerobe methanotrophe Mikroben konnten das Methan unter geringem Energiegewinn verwerten. Sie koppelten die Methanoxidation an die Reduktion von Sulfat oder Nitrit.

Der hohe Methangehalt der Atmosphäre löste einen Treibhauseffekt aus und ermöglichte lebensfreundliche Temperaturen, obwohl die Sonne eine viel geringere Leuchtkraft als heutzutage hatte (vor 4,6 MrA 70 % des heutigen Wertes).

- Sehr früh entwickelte sich auch ein anderer Weg der Energiegewinnung, die dissimilatorische Sulfat-Reduktion (Sulfat als Elektronen-End-Akzeptor).
- Ein dritter Weg war die Photosynthese, wobei die Chlorophyll-Protein-Komplexe zunächst als UV-Schutz gedient haben könnten, oder als Infrarotsensoren für chemolithotrophe Bakterien, die auf diese Weise gezielt warme Lebensräume aufsuchten, in denen sie aus Reaktionen mit anorganischen Verbindungen energiereiche ATP-Moleküle aufbauten. Besonders flache, von Sonnenlicht erwärmte Küstengewässer wären ideale Lebensräume für solche Bakterien gewesen.
- Diese gingen dann dazu über, die Energie, die bei den Photoreaktionen freigesetzt wurde, sowie die von geeigneten Molekülen eingefangenen Elektronen für die Assimilation von Kohlenstoff zu nutzen. Diese anoxygene Photosynthese dürfte etwa 3,8 MrA alt sein, wobei als Elektronenquelle für die CO₂-Fixierung zunächst wohl nicht Wassermoleküle, sondern reduzierte anorganische Verbindungen wie Sulfide, zweiwertiges Eisen oder molekularer Wasserstoff dienten. Daher wurde kein Sauerstoff freigesetzt, sondern stattdessen reduzierte S-Verbindungen, dreiwertiges Eisen oder Protonen. Durch Oxidation von zwei- zu dreiwertigem Eisen könnten sich manche Bakterien von einer Schicht aus Eisenmineralien umgeben haben, die sie vor der schädlichen UV-C-Strahlung (in Abwesenheit einer Ozonschicht) schützte.
- Die oxygene Photosynthese entstand später (nach SANDER vor geschätzt 3,2 MrA, allerdings bei breitem Spektrum von Unsicherheiten). Erst das Hintereinanderschalten von zwei Photosystemen ermöglichte die Spaltung von Wasser. Zeitgleich mit der Photosynthese dürften zwischen 3,33 und 2,85 MrA zahlreiche neue Genfamilien entstanden sein, insbesondere solche, die mit Elektronentransportprozessen zu tun haben („archaische Genexpansion“).
- Trotz oxygener Photosynthese konnte sich Sauerstoff erst vor ca. 2,3 MrA in der Atmosphäre anreichern (vorübergehende Sauerstoffanstiege gab es möglicherweise aber auch schon früher). Der vor dem Great Oxidation Event (GOE) gebildete Sauerstoff wurde durch reduzierte Mineralien der Erdkruste oder reduzierte vulkanische Gase abgefangen. „Verrostete“ Bändereisenerze sind ein Indiz, aber kein Beweis für atmosphärischen Sauerstoff, da auch anoxygen-phototrophe Organismen zweiwertiges Eisen zu dreiwertigem oxidieren können.
- Sauerstoffempfindliche Mikroorganismen wie methanogene Bakterien und Archaea, bisher weit verbreitet, mussten sich jetzt in sauerstoffarme Lebensräume zurückziehen, sauerstofftolerante und –nutzende Prokaryonten breiteten sich aus. Die Neubildung von Methan reduzierte sich, vorhandenes Methan wurde zu CO₂ oxidiert. Der globale Treibhauseffekt schwächte sich ab, es resultierte (angesichts der noch schwachen Sonne) eine mehrere Millionen Jahre anhaltende Vereisung (Huronische Eiszeit).
- Entstehung der Ozonschicht als UV-Schutz. Auch methylotrophe (z.B. Methan oxidierende) und andere chemolithoautotrophe Mikroorganismen konnten jetzt Sauerstoff als Oxidationsmittel

nutzen. Sulfatreduzierende und sulfidoxidierende Mikrobenmatten haben sich seit dem GOE nicht mehr wesentlich weiterentwickelt.

- Irgendwann zwischen 2,7 und 1,6 MrA entwickelten sich aus Lokiarchaeota die ersten Eukaryonten (mit Doppelmembran umgebener Zellkern, endoplasmatisches Retikulum, Fähigkeit zur Endozytose). Altersangaben zur Entstehung der Eukaryonten sind sehr umstritten; älteste Mikrofossilien, die Eukaryonten zugeordnet werden, sind 1,8 MrA alt, die Eukaryonten könnten aber früher entstanden sein (Signor-Lipps-Effekt). Sexualität und Meiose entwickelten sich dann erst innerhalb der Eukaryonten.
- Endozytose eines (alpha?)-Proteobakteriums, das zum Mitochondrium wurde. Unklar, ob dies auf dem Niveau sehr einfach strukturierter Zellen ohne Kernhülle (mito-early-Hypothese) oder später auf Eucyten-Niveau (mito-late-Hypothese) erfolgte. Die Fähigkeit zur Endocytose (Membranfluss-Mechanismen) muss jedenfalls bereits existiert haben.
- Endosymbiose eines Cyanobakteriums, das zu den Plastiden der Pflanzen wurde. Hierzu könnten auch photosynthetische Eukaryonten (Acritarchen) gehört haben.
- Der Siegeszug der Eukaryonten drängte in manchen Situationen die Prokaryonten zurück, z.B. die Mikrobenmatten im Rahmen des kambrischen Faunensprungs. Heute finden sich solche von Prokaryonten dominierte Mikrobenmatten nur noch an Extremstandorten (z.B. sehr heiß, hoher Salzgehalt).
- Pilze entstanden nach molekularen Daten vor 1,06 bis 0,76 MrA. Flechten als Symbiosen aus Pilzen und Grünalgen oder Cyanobakterien entwickelten sich möglicherweise zuerst im Wasser und eroberten dann als Pioniergewächse das Land, wo sie zusammen mit Prokaryonten, Algen und Pilzen zur Gesteinsverwitterung und Bodenbildung beitrugen. Das älteste Fossil eines Landpilzes datiert auf 440 MA (*Tortotubus protuberans*), wohl mit rezenten Basidiomycota verwandt.
- Schon im Rindengewebe von *Aglaophyton* aus dem Siegen von Rhynie finden sich Mykorrhiza. Dass es sich stattdessen um einen saprophytischen oder parasitischen Pilz handelte, ist deshalb auszuschließen, da die Zellen der Landpflanze bei der Besiedlung durch den Pilz noch gelebt haben. Genomanalysen moderner Grünalgen deuten darauf, dass bereits die im Wasser lebenden Vorfahren der Landpflanzen über die Gene verfügten, die erforderlich waren, um eine Symbiose mit Pilzen einzugehen. Pilze spielten also von vornherein bei der Besiedlung des Festlands durch Pflanzen eine wichtige Rolle.

ABSCHNITT II: CHRONOLOGIE VOM HADEAN BIS EDIACARIAN

HADEAN (4500 – 4000 MA)

(ICS 2004: - 3800 MA?)

Zeitraum vor dem Archaikum:

Ab 7000 MA:

Staubteilchen aus dem interstellaren Staub sind in Meteoriten, z.B. dem Murchison-Meteoriten eingeschlossen. Diese Staubkörnchen sind größtenteils älter als das Sonnensystem und stammen weitgehend aus der Zeit vor 4,6 - 4,9 MrA, einige sind aber bis zu 7 MrA alt und deuten darauf, dass es vor ca. 7 MrA eine Phase verstärkter Sternbildung in der Nachbarschaft unseres Sonnensystems gab (BDW 3/20: 11).

Entstehung des Sonnensystems:

4800 MA Abkühlung und Kontraktion der interstellaren Wolke

4600 MA Ausbildung der Ursonne

4570 MA Staubteilchen ordnen sich zu einem flachen Ring

(4567 MA: Bildung der Erde lt. Sci. 321, 1755)

4560 MA Ring zerfällt zu Kleinkörpern von 1 – 10 km Durchmesser (Asteroidenbildung)

4550 MA Zusammenballung und Bildung der terrestrischen Planeten, Entstehung der großen Planeten

4540 MA Marsbildung (durch Zusammenballung, Akkretion) abgeschlossen

4510 MA Bildung des Mondes in den mittleren bis späten Stadien der Akkretion der Erde* (vgl. Natwiss. Ru. 3/2017: 136; Datierung nach Zirkonkristallen aus Brekzien und auch Steinchen des Bodengerölls, die bei der Apollo-14-Mission gesammelt wurden). 4,51 MrA ist das Mindestalter des Mondes, und der riesige Impakt, der zur Bildung des Mondes führte, muss in den ersten 60 MA nach Entstehung des Sonnensystems erfolgt sein)

4500 MA ältestes Mondgestein; Dauer des Erdtages: 10 – 12 Stunden

- 4500 MA Die Erde verliert die dichte Atmosphäre
- 4470 MA Akkretion der Erde, Bildung des Erdkerns und Entgasung abgeschlossen
- < 4500, > 4400 MA Ältestes bekanntes Zirkonfragment; Zirkonkristalle entstehen, wenn geschmolzenes Gestein aushärtet, in Anwesenheit von Wasser. Die Temperaturen müssen also die Existenz flüssigen Wassers zu dieser Zeit ermöglicht haben (und damit theoretisch auch die Entstehung von Leben). Gleichzeitig ältester Hinweis für das Vorhandensein einer kontinentalen Kruste. (Zirkone kristallisieren, wenn Magma abkühlt, und enthalten Silizium, Sauerstoff und Zirkonium. Sie sind unzerstörbar und überleben das Gestein, in das sie ursprünglich eingebettet waren. Sie sind die einzigen Gesteine aus dem Hadaikum, die bis heute erhalten sind)
- 4500 – 4400 MA evtl. erste Plattentektonik; noch offen, ob lokal oder global (Sci. 310, 1914); sichere Hinweise für Plattentektonik einschl. mittelozeanischer Rücken und wahrscheinlich auch Subduktion ab 3,8 MA [Isua, SW-Grönland](Sci. 315, 1650)]
- 4400 MA nach neuesten Angaben Hinweise auf erste Erdkruste und primordiale Ozeane (s. Sci. 295, 2007; Spektr. Wiss. 10/18: 46; das Hadaikum wäre demnach nicht so höllisch wie bisher gedacht)
- 4300 MA älteste erhaltene Reste der Protokruste; Differenzierung der äußeren Erde in Mantel und Kruste (s. Sci. 321, 1755).
- 4000 MA spätestens jetzt Beginn der Plattentektonik; große „Sintflut“ durch Dauerregen (nach Abkühlung der Erdoberfläche auf weniger als 100 C); älteste erhaltene kontinentale Krustenfragmente
Herkunft des Wassers der Ozeane: Vulkaneruptionen und Kometen; aufgrund der Deuterium-Wasserstoff-Relation in Kometen ließ sich errechnen, dass Kometen höchstens 15 % zu den Wasservorräten beitragen. Der frühe Ozean war sehr sauer (pH 2-4) aufgrund von HCl, CO₂, SO₂ und wirkte reduzierend (große Mengen an Wasserstoff und Sulfiden). Nach neueren Angaben (2019) soll etwa die Hälfte des Wassers in den letzten 4,5 MrA mit einschlagenden Asteroiden auf die Erde gekommen sein***
- 3900 MA Ende des massiven Meteoritenbombardements (das wahrscheinlich nicht so extrem war wie bisher angenommen und sich über einen längeren Zeitraum verteilte)
- 3850 – 3700 MA: älteste gebänderte Eisenerze (Isua Greenstone Belt)
- 3800 MA Älteste erhaltene marine Sedimente (SW-Grönland)
- 3500 MA Älteste Hinweise für Land oberhalb des Meeresspiegels (Pilbara, Westaustralien)
- 3300 – 3100 MA: zu dieser Zeit war erst 5 % der Kontinentalkruste gebildet, weitere 58 % zwischen 2,7 und 2,3 MrA und weitere 33 % zwischen 2,1 und 1,6 MrA. Nur 10 Fragmente der alten archaischen Kontinentalküste (Kratons) blieben bis heute erhalten (FEDONKIN et al., 13).

***Bereits vor 4,56 MrA gab es im frühen Sonnensystem kleine Körper, auf denen es flüssiges Wasser gab (der Meteorit von Flensburg, gefallen 2019, gehört zu der betreffenden Meteoritenklasse).

* Entstehung des Mondes nach der Kollisionstheorie: tangentielle Kollision der Proto-Erde mit einem marsgroßen Planetesimal („Theia“). Aufgrund der streifenden Kollision wurden Anteile der Materie sowohl des Erdmantels wie des Mantels des Impaktors von der Erde weggeschleudert. Ein Teil der

Trümmer bildete binnen weniger Jahre (< 100 Jahre) einen Proto-Mond, der dann die übrigen Trümmer anzog und sich binnen 10000 J zum „endgültigen“ Mond mit nahezu schon der rezenten Masse verdichtete. Abstand zur Erde anfangs nur 60000 km, dadurch extreme Gezeitenkräfte, die Mond und Erde eiförmig deformierten. Die extreme Reibung der zunächst noch flüssigen „Gesteine“ bremste dann die Rotation um den gemeinsamen Schwerpunkt von Erde und Mond stark ab, wodurch der Abstand von Erde und Mond rasch zunahm. Später, als Ozeane die Erde bedeckten, wurde die Rotation der Erde dann durch Ebbe und Flut weiter abgebremst, und auch heute entfernt sich der Mond noch immer von der Erde (modif. nach Wikipedia)

Allerdings vermutet man neuerdings, dass der Mond nicht auf eine einzelne große Kollision mit der Erde zurückgeht, sondern das Ergebnis mehrerer kleinerer Kollisionen ist. Computersimulationen zeigen, dass mehrere kleine Impakte viele kleine Monde verursacht haben könnten, die dann zu einem einheitlichen Mond verschmolzen wären. So würde sich erklären, warum Erde und Mond eine ähnliche chemische Zusammensetzung aufweisen. Hätte es einen einzelnen Impakt gegeben, wäre zu erwarten, dass der Mond auch Material des Impaktors aufweisen würde (Nature Geosci. 2017).

** nach dem Alter des ältesten bisher gefundenen Meteoriten, der wohl zeitgleich mit der Erde entstanden ist, wird das Alter der Erde auf 4.567.280.000 Jahre datiert, +- 500.000 Jahre (Natwiss. Ru. 5/2013, 233).

Mineralien spielten für die Evolution des Lebens eine wichtige Rolle, u.a. indem sie Oberflächen schafften, an denen Moleküle miteinander agieren konnten (besonders die Tonminerale bzw. die dünnen Zwischenräume zwischen übereinanderliegenden feinsten Tonschichten). Durch die Meteoriten dürften nur ca. 250 verschiedene Minerale auf die Erde eingetragen worden sein. Weitere bildeten sich dann auf der Erde durch Druck und Hitze. Viele Minerale bedürfen aber für ihre Entstehung auch Sauerstoff; erst mit der Oxygenierung der Atmosphäre stieg die Anzahl der Minerale auf über 5000 an. Etwa zwei Drittel aller Minerale sind dem Sauerstoff zu verdanken (arte: Mineralien und die Entstehung des Lebens).

Aus der „Sicht“ der Erde:

0 – 100 MA (4600 – 4500 MA): Akkretion der Erde, Bildung des Erdkerns, Entgasung; möglicherweise heiße, dichte Atmosphäre. Magmaozeane

100 – 200 MA (4500 – 4400 MA): Abkühlung der Oberfläche, Verlust der dichten Atmosphäre

200 – 500 MA (4400 – 4100 MA): früheste granitische Kruste, flüssiges Wasser; möglicherweise erste Kontinente und primitives Leben; Bombardement aus dem Weltall kann wiederholt oberflächliche Krusten zerstört und eingeschmolzen und die Hydrosphäre vaporisiert haben.

Der älteste irdische Zirkonkristall wurde auf 4,4 MrA datiert (naA 4,3 MrA: Sci. 321, 1755), mittels radioaktiver Isotope konnte die Entstehung des Sonnensystems exakt auf 4,566 +- 0,002 MrA bestimmt werden. Innerhalb von 10 MA seit Geburt des Sonnensystems aggregierten kleine Himmelskörper im Sonnenebel; das Wachstum der Erde erfolgte protrahiert, dominiert von Impakten und Planetenkollisionen. Vor 4,51 – 4,45 MrA erreichte die Erde ihre aktuelle Masse mit einem Metallkern und einer primitiven Atmosphäre. Sie trug damals vermutlich einen Magmaocean, der durch die große Hitze unterhalten wurde, die durch die Impakte entstand und die auch durch die dichte Atmosphäre aufrechterhalten wurde. Ein großer Teil dieser Atmosphäre ging dann jedoch bei Planetenkollisionen sowie im Rahmen der Dispersion des Sonnenebels verloren, so dass die Erde rasch abkühlte, die Oberfläche verhärtete sich, es entstand die erste Kontinentalkruste. Im Gegensatz zu Mond und Mars wurden keine komplexen Gesteine, die älter als 4,0 MrA sind, auf der Erde erhalten, wohl als Folge des intensiven Meteoritenbombardements, das die Erdkruste immer wieder zerstörte (bis 3,9 MrA). Nur die Zirkonkristalle blieben übrig; die

Gesteine, in denen sie eingebettet waren, wurden dagegen zerstört. Zirkon wird üblicherweise in Granitmagma gebildet; derartige Magmen entstehen bei hohen Temperaturen in Tiefen um 20 km beim Aufschmelzen alter kontinentaler Krusten über den Subduktionszonen; diese Granitmagmen neigen dann zum Aufsteigen und Gebirgsbildung (rezent z.B. Anden). Die 4,4 MrA alten Zirkonkörner deuten somit auf 4,4 MrA alte, aber längst zerstörte und subduzierte kontinentale Krusten. Weiterhin deutet die Sauerstoffisotopkomposition in den Zirkonkristallen auf das Vorhandensein flüssigen Wassers (sofern die betreffenden schweren Sauerstoffisotope nicht sekundär durch Diffusion in die Zirkonkristalle getreten sind). Schon vor 4,4 MrA war die Erde offenbar hinreichend abgekühlt, um eine feste Kruste zu bilden. Demnach war auch der Meteoritenhagel nicht so stark wie bisher angenommen (bisher ging man davon aus, dass er vor 3,8 MrA sein Maximum erreichte, als zahlreiche Asteroiden das innere Sonnensystem passierten). Dieses Szenario trifft aber offenbar nicht zu; der Asteroidenhagel ließ schon vorher allmählich nach. Die Zirkone deuten auf eine kühlere, feuchtere und daher auch relativ lebensfreundlichere Welt, und das eventuell schon vor ca. 4,3 MrA (Spektr. Wiss. 10/18: 46).

pH-Wert des Ozeans

Der pH-Wert des Ozeans lag nach komplexen Modellierungen im frühen Archaean bei 6,5 bis 7,0 und stieg dann auf Werte zwischen 7,5 und 9,0 im Phanerozoikum an (präindustriell bei 280 ppm CO₂: 8,17). Der pH-Wert dürfte auch Auswirkungen auf die Kinetik chemischer Reaktionen im Zusammenhang mit der Entstehung des Lebens und die Energetik frühen Stoffwechsels gehabt haben. Die Zunahme des pH-Werts wird vor allem durch eine graduelle Abnahme der CO₂-Werte als Reaktion auf die Zunahme der Leuchtkraft der Sonne zurückgeführt, aber auch auf thermische Aspekte der frühen Erde, die zu schnellerer Bildung ozeanischer Kruste und stärkerer Meereswasserzirkulation durch diese Kruste führten.

Das Auftreten von methanogenen Bakterien vor 3,5 MrA (oder früher) führte zu einer Methanakkumulation in der Atmosphäre, die den CO₂-Partialdruck der Atmosphäre halbierte und damit zu einem Anstieg des pH-Wertes zwischen 4,0 und 3,5 MrA führte. Im Rahmen des GOE fiel dann der pH-Wert wieder, weil dank des Sauerstoffs die Methankonzentration stark sank und der CO₂-Partialdruck wieder ansteigen konnte. Diese Ereignisse überlagerten sich mit dem Gesamttrend, der von zunehmender Leuchtkraft der Sonne und abnehmenden CO₂-Partialdrücken gekennzeichnet war (Sci. 355: 1069).

Ozeantemperatur

Geologische Daten (z.B. Isotope) lieferten Hinweise darauf, dass sich die photische Zone des Ozeans von einer Temperatur zwischen 55 bis 85 Grad vor 3500 MA auf heutige ca. 15 Grad abgekühlt hat. Allerdings galten diese Daten als strittig. Untersuchungen zur Thermostabilität von rekonstruierten ursprünglichen Enzymen erlauben Rückschlüsse auf Paläotemperaturen. Allerdings müssen bei solchen Studien alle Taxa ausgeschlossen werden, die möglicherweise spezielle warme Gegenden (wie hydrothermale Quellen) besiedelten. Daher beschränkte man sich in einer Studie auf die Rekonstruktion altertümlicher Enzyme von Pro- und Eukaryonten der photischen Zone wie Cyanobakterien und Landpflanzen. In Einklang mit geologischen Daten fand sich eine Abkühlung der Oberflächentemperatur von 75 Grad vor 3000 MA auf etwa 35 Grad zu Beginn des Devons (420 MA) (PNAS 114: 4619).

Voneinander unabhängige Untersuchungen sowohl der Sauerstoff- wie der Siliziumisotope ergaben übereinstimmend, dass die durchschnittliche Ozeantemperatur zwischen 3,5 und 2,0 MrA zwischen 60 und 80 Grad Celsius gelegen haben soll, gefolgt von einer anschließenden Abkühlung; vor 1,5 MrA wurden Temperaturen zwischen 20 und 30 Grad erreicht. Die hohen Temperaturen im Archaikum und frühen Proterozoikum sind dabei besonders deshalb bemerkenswert, weil bisher keine photosynthetisierenden Organismen bekannt sind, die oberhalb von 73 Grad gedeihen können. Da mit steigender Temperatur die Wasserlöslichkeit von Sauerstoff absinkt, ist – angesichts der niedrigen Sauerstoffgehalte in der Atmosphäre – von ozeanischer Hypoxie (selbst nach dem Great Oxidation Event) auszugehen; dies könnte der Grund für die Verzögerung bei der Entwicklung multizellulären tierischen Lebens gewesen sein. Allerdings lassen sich die frühen Vereisungen bisher nicht plausibel mit den isotopischen Erkenntnissen zur Wassertemperatur verbinden. (Nat. 443, 920 + 969). Nach anderen Untersuchungen (s. unten unter „3500 – 3200 MA“, Barberton Greenstone Belt) betrug die Ozean-Temperaturen aber schon vor 3,5 - 3,2 MrA nur noch 26 bis 35 Grad.

arch-arch

ARCHAIKUM (4000 – 2500 MA)

ICS 2012:

Eoarchaikum: 3600 - 4000 MA

Palaeoarchaikum: 3200 – 3600 MA

Mesoarchaikum: 2800 – 3200 MA

Neoarchaikum: 2500 – 2800 MA

(Archaikum syn. Archaean)

Zeittabelle nach TAYLOR et al. 2009:

Kontinentale Kruste ab 4,5 – 4,2 MrA

Ozeane ab 4,4 – 4,2 MrA

Älteste Stromatolithen (Warrawoona-Gruppe): 3,5 – 3,4 MrA)

Älteste mikrobielle Fossilien: 3,5 – 3,4 MrA

Barberton Greenstone Belt: 3,5 – 3,2 MrA

Strelley Pool Chert – diverse Stromatolithen: 3430 MA

Cyanobakterielle Marker und Sterane (Eukaryonten?): 2,7 – 2,6 MrA

(nach neuen Untersuchungen handelt es sich bei den Steranen/Hydrocarbonen aber um Kontamination aus jüngerer Zeit: s. PNAS 112: 5915; unstrittige Molekülfossilien von Steranen erst ab 1,64 MrA).

Grenze Archaikum / Proterozoikum

Hauptphase der Bildung gebänderter Eisenerze: 2,5 – 2,3 MrA

Älteste Rotsedimente: 2,2 MrA

Zunahme der Rotsedimente: 2,0 – 1,8 MrA

Gunflint Biota: 1,9 MrA

Älteste sphäromorphe Acritarchen: 1,85 – 1,4 MrA

Älteste dornige Acritarchen: 1,5 MrA

Maximum der Diversität der Stromatolithen: 1,3 – 1,1 MrA

Erste bangiophyte Rotalgen: 1,6 MrA (nachträglich geändert aufgrund von *Rafatazmia*)

Bitter Springs Biota: 0,83 – 0,8 MrA

Herkunft des Wassers

Der Erdkern bildete sich ca. 30 MA nach der Entgasung des planetaren Nebels etwa zu der Zeit, als der Mond infolge der Kollision der Erde mit einem marsgroßen Planeten entstand; damals war die Erde praktisch wasserfrei. Die hohe Temperatur im Umkreis der noch wachsenden Erde führte dazu, dass die Erde fast keinerlei Wasser enthielt. Das heutige Wasser gelangte ca. 50 bis 100 MA später auf die Erde, und zwar (dies lässt sich aus dem Isotopenverhältnis zwischen Deuterium und Wasserstoff berechnen) weniger von den größtenteils aus Eis bestehenden Kometen als von stark wasserhaltigen kohligen Chondriten; neben Wasser brachten sie auch die siderophilen Elemente mit auf die Erde.

Die kohligen Chondriten entstanden im äußeren Asteroidengürtel und wurden vom massereichen Jupiter auf eine erdkreuzende Bahn gebracht. Wasser ist auch Voraussetzung für die Plattentektonik: das Mantelgestein muss Wasser aufnehmen, um plastisch zu werden; nur dann kann es großräumig zirkulieren. In > 90 km Tiefe verhält sich Wasser wie ein nicht komprimierbares Element. Der Erdmantel enthält so viel Wasser wie alle Ozeane zusammen! (Natwiss. Ru. 1/10, 26).

Die **Herkunft des Wassers** ist aber immer noch umstritten. Wasser stellt knapp 0,05 % der heutigen Erdmasse (die Ozeane selbst 0,02 % der Erdmasse, der Rest ist in den Erdschichten gebundenes Wasser); wasserreichster Planet des inneren Sonnensystems, mit großem Abstand vom Mars gefolgt.

Ging man früher davon aus, dass das Wasser durch Kometen auf die Erde gelangte, spricht das Verhältnis Deuterium/Wasserstoff – das im Kometeneis vom irdischen Wasser abweicht – nur für eine marginale Beteiligung des Wassers aus Kometen von maximal 10 %. Der größte Teil des irdischen Wassers soll von Planetoiden stammen; inzwischen hat man Wassereis auf der Oberfläche von Planetoiden festgestellt, wie sie vor allem im Planetoidengürtel zwischen Mars und Jupiter vorkommen.

Ein modernes Beispiel ist der Zwergplanet Ceres (900 km Durchmesser), der etwa zur Hälfte aus Wasser bestehen soll. Da die Erde die 6000-fache Masse von Ceres hat, hätten fünf Objekte in der Größe und mit dem Wassergehalt von Ceres gereicht, um das gesamte Wasser der Erde heranzuschaffen.

Die Phase, in der sich die Erde die Planetoiden und mit ihnen Wasser einverleibte, soll etwa 30 MA nach Beginn der Planetenbildung begonnen haben, wobei die Masse der jungen Erde nochmals um 13 % wuchs. Die D/H-Werte der Kohligen Chondriten unter den Planetoiden des

äußeren Planetoidengürtels entsprechen eher denen des Ozeanwassers als diejenigen der Kometen, und bei einem dieser Kohligen Chondriten wurde ein Wasseranteil von 17 % ermittelt. Offenbar kam also der größte Teil des Wassers mit wenigen Protoplaneten (Planetoiden) auf die Erde, die im äußeren Planetoidengürtel entstanden waren und die sich die Erde gegen Ende ihrer Wachstumsphase einverleibte (BdW 12/2010, 44; BdW 9/2015).

Allerdings verlor die Erde in den letzten 4 MrA etwa ein Fünftel der ursprünglichen Wassermenge (26 % mehr Wasservolumen als heutzutage!), was dem gesamten Wasservolumen des Atlantiks entspricht bzw. den Meeresspiegel um 800 m anheben würde. Die Wassermenge lässt sich aus dem Deuterium-Gehalt im Sediment kalkulieren (leichter Wasserstoff verdunstet schneller, schweres Deuterium bleibt übrig; je geringer der Deuterium-Gehalt im Gestein, umso größer die Wassermenge auf der Erde). Das Wasser verschwindet teils als Wasserstoff ins Weltall, teils wird es im Meeresgrund in Mineralen und Sedimenten gebunden und findet sich dann später im Gestein der Kontinente, wird dann aber ggf. durch Verwitterung wieder freigesetzt und ins Meer zurückgespült.

Beide Leckagen waren aber in der Frühzeit der Erde stärker ausgeprägt. Durch den höheren Sauerstoffgehalt der Atmosphäre wird freigesetzter Wasserstoff heute weitgehend wieder vom Sauerstoff „eingefangen“ und kehrt dann als Wasser zurück zur Erde. Heutzutage verflüchtigen noch knapp 100.000 t Wasserstoff pro Jahr ins All; der Meeresspiegel sinkt dadurch aber nur noch um winzige Bruchteile eines Millimeters p.a. (PNAS 109, 4371).

Nach einer Studie aus dem Jahr 2019 soll etwa die Hälfte des Wassers während der letzten 4,5 MrA mit Asteroiden auf die Erde gelangt sein. Darauf deutet die Untersuchung von fünf Gesteinsproben, die eine japanische Raumsonde vom Asteroiden Itokawa eingesammelt hatte. In ihnen fanden sich Pyroxene (Mineralien, die Wasser speichern können), und als die Gesteinsproben großem Druck und Hitze ausgesetzt wurden, stießen die Pyroxene ihr Wasser ab. Selbst scheinbar trockene Asteroiden wie Itokawa enthalten daher mehr Wasser als bisher vermutet. Daraus schätzt man, dass etwa die Hälfte des Wassers auf der Erde aus dem All stammt:

- aus erdnahen Asteroiden wie Itokawa (z.B. pyroxen-gebunden)
- aus Kometen und Asteroiden des C-Typs aus Randbereichen des Sonnensystems, die gefrorenes Wasser enthalten können.

Eine weitere Wasserquelle stellen vulkanische Prozesse dar (nach www.antropus.de 5/19).

4300-3900 MA:

Sehr starkes Meteoritenbombardement aus dem Weltraum; alle 10 bis 20 MA war mit einem riesigen Impakt zu rechnen, der mindestens die obersten 100 m Ozeanwasser verdampfte. Kladistische Untersuchungen bestätigten zunächst, daß die ältesten Organismen (als gemeinsame Vorfahren aller Lebensformen) bei extrem hohen Temperaturen lebten; dies wird aber neuerdings als mögliche Fehlinterpretation infolge erhöhter Mutationsrate der Thermophilen (und dadurch schneller laufender molekularer Uhr) diskutiert. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß den Hyperthermophilen noch primitivere Lebensformen vorausgingen, die sich in dem Intervall zwischen zwei Impakten in einer kühleren "präbiotischen Suppe" entwickelt hatten. Unabhängig davon haben aber Modellrechnungen gezeigt, dass selbst unter Maximalannahmen das starke Meteoritenbombardement vor ca. 4,1 bis 3,9 MrA nicht ausreichte, die Erde zu sterilisieren oder die Ozeane insgesamt zu verdampfen. Es verschoben sich zwar die Lebensräume zulasten der Mesophilen und zugunsten der (Hyper-)Thermophilen, die Gesamtmenge der Lebensräume blieb

aber konstant und auch Mesophile konnten in sich neu auftuenden hydrothermalen Nischen überleben. Es gibt auch keine Hinweise für eine Selektion nur der Hyperthermophilen oder für ein mehrmaliges Entstehen des Lebens zwischen sterilisierenden Impakten. Das Leben dürfte nur einmal entstanden sein, entweder in der Phase des starken späten Meteoritenbombardements vor 4,1 bis 3,9 MrA oder evtl. sogar schon davor, als sich die Erde nach dem Impakt abkühlte, der zur Bildung des Mondes geführt hatte; und nach der ersten Entstehung dürfte das Leben ununterbrochen persistiert haben. Nicht auszuschließen ist dagegen eine mehrfache Sterilisation der photischen Zone und eine mehrfache (Neu-)Entstehung der Photosynthese (s.o.).

Aktueller kritischer Kenntnisstand zu angeblichen frühen Lebensnachweisen (anno 2019):

JAVAUX (2019) lieferte in einem Nature-Review eine kritische Revision der Hinweise auf frühes Leben (Nat. 572: 451). Die ältesten sicheren Nachweise auf Leben werden mit 3,42 MrA angegeben (Strelley Pool Chert, wobei eine Fülle von Indizien in ihrer Gesamtschau für Biogenizität spricht). Da hier photosynthetisch aktive Bakterien an der Bildung der Stromatolithe beteiligt waren, müssen **Bakterien mit der Fähigkeit zur Photosynthese** (mindestens anoxygen) ebenfalls mindestens 3,42 MrA alt sein, und Bakterien insgesamt noch älter. Für **terrestrische Habitats** werden die ältesten sicheren Nachweise mit 3,2 MrA angegeben. **Koloniale Cyanobakterien** ab mindestens 1,88 MrA (*Eoentophysallis*, Belcher Group, Kanada).

Als älteste sichere Nachweise jener **Archaea**, für die Methanbildung charakteristisch ist, gelten weltweite Hinweise auf Methanbildung zwischen 2,8 und 2,6 MrA (sicher erkennbar an der speziellen C-Fraktionierung im Kerogen). Das Mindestdatum für **methanogene Archaea** wird daher mit 2,77 MrA angegeben (Stromatolithen der Fortescue Group aus küstennahen lakustrinen Settings mit diesem Isotop-Signal). Als weniger plausibel gelten 3,48 MrA alte methanhaltige Flüssigkeitsinklusionen im Kontext hydrothermalen Quellen als Nachweis für Archaea.

Als älteste sichere Nachweise für **Eukaryonten** gelten Mikrofossilien mit komplexen Oberflächen aus China und Australien, die 1,65 MrA alt sind. (ältester: *Valeria lophostriata*, > 1,65 MrA, Australien, 0,4 mm; Protist mit ornamentierter organischer Wand mit konzentrischen Streifen). Die Aufnahme der Plastiden soll vor > 1,05 MrA erfolgt sein (*Bangiomorpha pubescens*, unstrittig eine mehrzellige Rotalge, 1,05 MrA alte Hunting Formation Kanadas). Die Mitochondrien entstanden wahrscheinlich während oder zeitlich nahe des GOE.

Es handelt sich jeweils um Mindestangaben unter Anlegung strenger Kriterien für den Nachweis der betreffenden Gruppen. Die Erde wird grundsätzlich seit 4,3 MrA als bewohnbar angesehen, und die o.g. Linien könnten auch viel älter sein als ihr fossiler Nachweis. Frühe Linien des Lebens aus der Stammlinie des LUCA dürften inzwischen auch wieder erloschen sein.

Ältere Hinweise auf Leben (vor allem > 3,5 MrA) gelten als nicht ausreichend gesichert, vor allem was die Biogenizität betrifft, so organische Materie mit einer „passenden“ C-Isotop-Komposition in 4,1 MrA alten Zirkonen, 3,95 MrA alten metamorphen Gesteinen aus Kanada und 3,8 – 3,7 MrA alten Gesteinen von Akilia und Isua in Grönland. Das Vorhandensein von organischem Material und eine „passende“ Isotop-Zusammensetzung allein werden nicht als ausreichend betrachtet. Für die gebänderten Eisenerze von Isua wurden eisenmetabolisierende Mikroorganismen unterstellt; die betreffenden Isotope können aber auch abiotisch fraktioniert

werden. Aufgrund der starken Metamorphose ist nicht zu erwarten, Mikrofossilien oder Biomatten in Grönland zu finden, die die Biogenizität definitiv beweisen könnten; der Sachverhalt bleibt demnach ungeklärt. Vermeintliche Mikrofossilien in 3,7 MrA alten Isua-Gesteinen erwiesen sich als Flüssigkeitsinklusionen oder Kontamination durch jüngere Organismen, die sich in das Gestein gebohrt hatten und dort fossilisierten. Die vermeintlichen Stromatolithen von Isua erwiesen sich als deformationsbedingt entstandene Strukturen. Mineralröhren aus Eisenoxid in 3,7 MrA alten Gesteinen aus Kanada wurden als vulkanisches Glas reinterpretiert und stellen damit keine eisenoxidierenden Bakterien dar, die im Kontext hydrothermalen Quellen lebten. Spuren in 3,47 MrA alten Kissenlaven (als endolithische Bauten interpretiert) können sich abiotisch als Titanit-Röhren im Rahmen der Metamorphose bilden.

Besser erhalten, da weniger stark metamorphosiert als das Material aus Kanada und Grönland, sind 3,5 – 3,0 MrA alte Gesteine aus dem Pilbara Craton Australiens und der Barberton-Region Südafrikas.

Die Funde aus der 3,48 MrA alten Dresser-Formation (u.a. vermeintliche Stromatolithen), einer Region mit intensiver hydrothermalen Aktivität und Eruptionen, werden allerdings kritisch gesehen: schlechte Erhaltung, fehlende geochemische Hinweise, vermeintliche Filamente sind kompakt statt innen hohl. Es wird zwar anerkannt, dass die Dresser Formation mikrobielle Ökosysteme enthalten könnte, aber es sind weitere Untersuchungen notwendig, um abiotische Genese sicher auszuschließen.

Die filamentösen Mikrostrukturen aus organischer Materie im 3,45 MrA alten Apex Chert werden inzwischen als Pseudofossilien aufgefasst (Mineralartefakte sowie im Kontext von Flüssigkeitsansammlungen um Minerale).. Inzwischen ist auch klar, dass die Gesteine nicht im Flachmeer, sondern im hydrothermalen Kontext entstanden. Die Biogenizität der Apex-Funde ist aber weiterhin unter Diskussion; so wurden kürzlich mögliche Reste mikrobieller Matten entdeckt in Form wellenförmiger organischer Schichten, die Sedimentkörnchen einfingen.

Konische Stromatolithe mit erhaltenen mikrobiellen Mikrot Texturen finden sich in der 2,98 MrA alten Pongola Supergroup Südafrikas und gelten als recht überzeugende Nachweise für Leben, während vermeintliche filamentöse, kugelförmige und linsenförmige Mikrofossilien aus der 3,434 – 3,416 MrA alten Kromberg-Formation inzwischen als abiotisch gelten. Kerogenhaltige linsenförmige Strukturen dieser Formation weisen allerdings eine C-Isotop-Komposition auf, die für biologische Genese spricht; es wären aber ultrastrukturelle Untersuchungen erforderlich, um diese Frage weiter zu klären. Als vergleichsweise plausibel (geologischer Kontext, Petrographie, Kerogen-Geochemie) gelten mikrobielle Matten aus dem 3,33 MrA alten Josefdal-Chert und 3,415 MrA alten Buck Reef Chert. Auch 3,47 MrA alte Mattenstrukturen aus der Hooggenoeg Formation Südafrikas gelten als wahrscheinlich biogen; hier bedarf es aber noch geochemischer Analysen, ebenso für gleich alte Matten aus Australien.

Als bisher beste Hinweise für frühes Leben gelten die Stromatolithen des Strelley Pool Chert (3,426 – 3,35 MrA), insbesondere was die Stromatolithen mit erhaltener organischer Materie angeht (organische Laminae sowie deren Isotopzusammensetzung, Dicke, Ausbreitung und Lage an den Abhängen der Stromatolithen). Unklar ist die Rolle in Ketten angeordneter kerogenhaltiger Linsen im Strelley Pool Chert und im 3,0 MrA alten Farrel Quarzit Chert Australiens. Nach experimentellen Befunden könnte es sich um bakterielle Kolonien in gelartigem (silikat-reichem) Wasser handeln, aber weitere ultrastrukturelle Untersuchungen der aus dem Chert extrahierbaren Linsen sind dazu erforderlich.

Die 3,22 MrA alte Moodies Group aus dem Barberton Greenstone Belt enthält große kugelförmige Mikrofossilien (als kohlenstoffreiche Kompressionsfossilien mit organischen Wänden erhalten), u.a. aus der Gezeitenzone (Acritarchen; Durchmesser 0,22 mm). Sie sind hohl und überleben die Extraktion mit Säure. Kein abiotischer Prozess könnte die Entstehung dieser Strukturen erklären. Allerdings sind diese Mikrofossilien taxonomisch nicht klassifizierbar; sie belegen aber das Vorhandensein großer benthischer oder planktonischer Zellen oder von Hüllen von Kolonien, die im Flachwasser in der Nähe mikrobieller Matten lebten.

Fazit: vermeintliche Nachweise aus der Zeit vor mehr als 3,48 MrA sind kritisch zu sehen; da sie aus stark metamorphisierten Gesteinen Kanadas und Grönlands stammen, bestehen auch kaum Chancen, die Biogenizität zu sichern oder mit besser erhaltenen Funden z.B. von Mikrofossilien oder Biomatten zu rechnen.

Einige Nachweise aus der Zeit zwischen 3,48 und 3,45 MrA sind recht plausibel, benötigen aber weiterer Untersuchungen.

Sicheres Leben ab 3,42 MrA (Strelley Pool Chert) im Flachmeer und ab 3,2 MrA auch im terrestrischen Kontext (z.B. im Zusammenhang mit Flüssen). Bewohnbarkeit der Erde ab etwa 4,3 MrA.

Eine weitere Arbeit aus 2019 weist nach, dass hydrothermale und metamorphe Prozesse auf abiotische Weise Assoziationen zwischen organischen Molekülen und Mineralen bilden können, die isotopische und morphologische Ähnlichkeit mit fossilisierten Mikroorganismen zeigen. Auch zeigte die kombinierte molekulare, geochemische und mineralogische Untersuchung von organomineralischen Verbindungen aus 3,47 MrA altem Hornstein des Ada Basalts (Pilbata Craton), dass die molekularen Merkmale C-haltiger Materie aus diesem Hornstein zwar mit hydrothermisch veränderten biogenen Verbindungen kompatibel sind, dass sie sich aber deutlich von den unbestrittenen organischen Mikrofossilien der 3,43 MrA alten Strelley Pool Formation unterscheiden. Dies wirft die Frage abiotischer Genese unter stark reduzierenden Bedingungen an hydrothermalen Quellen auf. Die Arbeit schließt eine biogene Genese zwar nicht völlig aus, zeigt aber die Notwendigkeit einer kritischen Herangehensweise auf (Sci. Rep. 9: 16712).

4100 MA:

Mikroskopische Graphitinkclusionen in einem 4100 MA alten Zirkonkristall (Jack Hills, Westaustralien) könnten – dem Verhältnis der C-Isotope zufolge – biologischer Genese sein (300 MA älter als die bisher ältesten Chemofossilien); allerdings könnten selbst nach Meinung der Autoren auch nicht-biologische Prozesse zu derartigen Inklusionen geführt haben. Es handelt sich um einen einzigen 4,1 MrA alten Zirkonkristall ohne Risse und ohne Möglichkeit der Kontamination durch spätere geologische Prozesse. Die Zirkone von Jack Hills sind bis zu 4,4 MrA alt; unter mehr als 10.000 Exemplaren fand sich ein einziges Exemplar mit primären Graphitinkclusionen. Dieser Kristall wurde auf 4,10 ± 0,01 MrA datiert. Außer Zirkonkristallen auf sekundärer Lagerstätte gibt es keine Gesteine, die älter als 4,0 MrA sind (Sci. 350: 362; PNAS 112: 14518).

um 4000 MA:

Beginn der Kondensation der Hydrosphäre: dichte Wasserdampf Wolken, Regen auf den heißen vulkanischen Boden. Hohe Wassertemperaturen, hoher Salzgehalt. Die Erde war wahrsch. noch viel kleiner (ca. 1/3 des rez. Durchmessers); trotz der vergleichsweise geringen Wassermenge waren daher die Ozeane schon recht tief.

Milieu: reduzierende Atmosphäre; kein O₂, kein Ozon; ca. 10000fache UV-Einstrahlung.
Zusammensetzung der Uratmosphäre: Wasserdampf, CO₂, Stickstoff; in Spuren: HCl und HF, Edelgase, Ammoniak, Methan, H₂S, SO₂, H₂, CO; O₂ durch Photolyse von Wasserdampf maximal 0,1 % der rez. Konzentration, wahrsch. viel weniger.

Untersuchungen von > 4 MrA alten Zirkonkristallen ergaben dann allerdings überraschenderweise, dass die vulkanischen Gase des Hadeans bereits ebenso oxidierend waren wie moderne vulkanische Gase (**Zirkonkristalle sind die einzigen unveränderten „Überlebenden“ der ersten 500 MA der Erde, also des Hadeans**). Bisher war man davon ausgegangen, dass die Koexistenz von Silikaten und Metallen im Magma (bevor es dann zu einer Differenzierung in einen metallischen Erdkern und einen silikatreichen Erdmantel kam) reduzierende Bedingungen schaffte. Die Befunde aus den Zirkonkristallen deuten nun auf einen oxidierenden Erdmantel schon vor 4,35 MrA – die reduzierende Phase dürfte daher nur weniger als 150 – 200 MA gedauert haben. Damit vergrößert sich auch die Zeitspanne zwischen der Oxidation des Erdmantels und der Oxidation der Atmosphäre. Die Menge flüchtiger Substanzen (einschl. Wasser), die sich heute auf der Erde findet, war vermutlich schon ca. 100 MA nach der Entstehung des Erdkerns erreicht, so dass diese flüchtigen Stoffe aus dem Erdinnern dann die Oxidation des Erdmantels bewirkten.

Schon 150 bis 200 MA nach der Entstehung des Sonnensystems waren die Ausgasungen aus dem Erdinneren nicht mehr in der Lage, eine reduzierende Atmosphäre zu unterhalten. Die Ausgasungen wären dann dominiert von CO₂, SO₂, H₂O und N₂. Eine solche Atmosphäre ist allerdings eher ungünstig für die Entstehung von Zuckern, Aminosäuren, Nucleotiden. Falls eine hochgradig reduzierende Atmosphäre Voraussetzung für die Entstehung des Lebens war, müsste dieses schon sehr früh entstanden sein (d.h. vor mehr als 4,4 MrA!) (Nat. 480, 48 + 79).

Fazit: Die Uratmosphäre der Erde war abhängig von den gasförmigen Exhalationen der Vulkanausbrüche. Diese hingen wiederum vom Oxidations- bzw. Redoxzustand der dabei freigesetzten Magmen ab. Die einzigen Zeugen dieser Zeit sind die bis 4,4 MrA alten Zirkonkristalle, die alle Zyklen von Sedimentation, Subduktion, Metamorphose, ggf. erneutem Einschluss in Magmen usw. dank ihrer extremen chemischen und physikalischen Stabilität überlebten. Ihr Gehalt an Cer (ein Seltenerd-Metall) erlaubt Rückschlüsse auf den Oxidationszustand im Hadean. Demnach war die aufgrund der Entgasungsprozesse gebildete Atmosphäre nur in den ersten 200 MA reduzierend (was die Entstehung organischer, sich selbst kopierender Moleküle erleichtert hätte); schon vor 4,4 MrA, als die ältesten erhaltenen Zirkone gebildet wurden, entsprachen die Schmelzen in ihrem Oxidationszustand den modernen Basalten. Demnach wurde der Erdmantel schon innerhalb der ersten 200 MA oxidiert (und dementsprechend waren dann auch die vulkanischen Gase oxidierend).

Wie konnte das so schnell passieren? Als die Erde durch Zusammenballung von Miniplaneten entstand, herrschten reduzierende Bedingungen. Die Reibungswärme der Kollisionen führte aber zu tiefreichenden Aufschmelzungen, wodurch sich Eisen nach innen absetzen konnte, wo es noch heute den teilweise flüssigen Erdkern bildet; aus der aufschwimmenden Schlacke entstand der silikatreiche Erdmantel. Dieser Prozess soll 30 bis 60 MA nach Entstehung des Sonnensystems abgelaufen sein (Kern-Mantel-Trennung). Bereits in diesen ersten 60 MA nahm der Oxidationsstatus des flüssigen Erdmantels um das Tausendfache zu, in den folgenden 140 MA (also bei der 200 MA alten Erde) war nach einer weiteren einmillionenfachen Zunahme das heutige Niveau schon erreicht.

Diese massive Oxidation des Erdmantels (zwischen 0 und 200 MA) soll nicht, wie bisher angenommen, durch den Wassereintrag von Kometen erfolgt sein (da Wasser und andere flüchtige

organische Verbindungen nicht zwangsläufig zur Oxidation von Magmen führen, wie stark reduzierend wirkende Lavaproben vom Mond belegen), sondern durch Disproportionierung, d.h. gleichzeitige Oxidation und Reduktion von zweiwertigem Eisen einerseits zu dreiwertigem, andererseits zu metallischem Eisen. Unter den hohen Druck- und Temperaturbedingungen konnte sich dies im unteren Erdmantel auf der Erde abspielen (nicht aber auf dem kleineren Mars und Mond, weil Temperatur und Druck dort nicht ausreichten). Somit oxidierte sich der Erdmantel durch Disproportionierung von Eisen selbst. Zirkone vom Mond und vom Mars (aus Meteoriten) weisen dagegen auf reduzierende Bedingungen auf dem Mars und Mond hin – zu einer Zeit, als der Erdmantel schon oxidiert war (Nat. 480: 48; Nat. 480: 79; Natwiss. Ru. 1/2012: 28).

(Hinweis: es handelt sich um erste Daten, die lediglich auf der Analyse der Zirkonkristalle beruhen. Dies ist ein völlig neues Szenario, das weiterer Bestätigung bedarf).

>3950 MA:

C-Isotop-Zusammensetzung in Graphiten und Karbonaten metamorphosierter Sedimentgesteine in Nordlabrador (Kanada) spricht für organische Genese. Die länglichen oder kugelförmigen, aggregatbildenden Graphitkörnchen finden sich an der Oberfläche von ehemaligen Sedimentoberflächen. Organischer C-Gehalt von 0,02 bis 0,62 %.

Eine spätere Kontamination mit sedimentären Graphitkörnchen kann sicher ausgeschlossen werden. Bemerkenswert ist das Vorkommen der Graphitkugeln parallel zu den Ablagerungsebenen, analog der Laminierung phanerozoischer Sedimente durch organisches Material. Die Graphitbildung ging der ersten metamorphen Episode voraus, die vor > 3,95 MA mit der Intrusion des Uivak-Iqaluk-Gneises einsetzte. Die nächst jüngeren biogenen Graphite finden sich in den Sedimenten von Isua (ca. 3,8 – 3,7 MrA), während in den Akilia-Gesteinen (3,83 MrA) und Nuvvuagittuq (3,75 MrA) kein biogener Graphit nachweisbar ist (Nat, 549: 416).

Atmosphäre des Archaikums (3800 – 2500 MA):

Nach neuesten Daten ist eine Zunahme des O₂-Gehaltes zwischen 2,4 und 2,1 MrA praktisch sicher. Bis dahin enthielt die Atmosphäre des Archaikums, falls überhaupt, nur minimale Spuren von Sauerstoff; mehrere neue Studien zum Schwefel-Zyklus bestätigen diese Annahmen (die Sulfid- und Sulfatkonzentrationen passen nicht zu einem relevanten O₂-Gehalt, der über geringe Spuren von O₂ hinausgeht; die Sulfatkonzentration in den Ozeanen betrug etwa 1 % der rezenten). Ohne Sauerstoff gab es auch keinen UV-Schutzschild. Da der Sulfatgehalt, wie die neuesten Untersuchungen nun zeigten, so extrem niedrig war, können schwefelreduzierende Bakterien nicht wesentlich an der Mineralisation organischer Massen beteiligt gewesen sein; also bleiben alternativ nur die methanogenen Bakterien übrig; sie sind höchstwahrscheinlich weitestgehend für die Mineralisation organischer Materie während des Archaikums (3,8 – 2,5 MrA) verantwortlich; durch sie muss der Methangehalt in der Atmosphäre erheblich angestiegen sein; die Erdatmosphäre könnte während des Archaikums derjenigen des Titan (größter Mond des Saturns) heutzutage geähnelt haben, die weitgehend aus Stickstoff (94 %) und Methan besteht. Methan ist ein sehr effektives Treibhausgas (23 x effektiver als CO₂). Heutzutage halten sich Methanmoleküle ca. 10 Jahre in der Atmosphäre, unter den anoxischen Bedingungen des Archaikums könnten es 10000 J gewesen sein. Solange die Sulfatkonzentration in den Ozeanen niedrig war und damit schwefelreduzierende Bakterien unbedeutend, sorgten die methanogenen Bakterien für einen kontinuierlichen Methananschub in der Atmosphäre und damit für einen Treibhauseffekt, der das „faint young sun paradox“ erklärt: vor 4500 MA hatte die Sonne 30 % weniger Leuchtkraft als heute; dennoch war die Temperatur der Erde über dem Gefrierpunkt. Die

niedrige Sulfatkonzentration in den Ozeanen führte also letztendlich zu einem Methan-Treibhaus und erklärt, warum auf der Erde kein Dauerfrost herrschte (Sci. 298, 2341). Letztendlich ist die Entscheidung aber noch offen, welches Treibhausgas dafür verantwortlich war, dass die Erde im Archaikum und frühen Proterozoikum trotz der deutlich geringeren Sonneneinstrahlung nicht zugefroren war, CO₂, Methan oder aber eine Kombination von beiden? (grundsätzlich tendiert man in den letzten Jahren vermehrt dazu, eher Methan als CO₂ als das führende Treibhausgas dieser Zeit zu betrachten) (vgl. Nat. 429, 360).

Strittig sind aber immer noch Details zum **Sauerstoffgehalt der archaischen Atmosphäre**. Ging man bisher davon aus, dass sie völlig sauerstofffrei war, sieht es nach neuesten Untersuchungen an Schwefelisotopen aus ca. 2,8 MrA alten Seeablagerungen verschiedener Fundstellen nun doch so aus, dass es zumindest vorübergehend auch Sauerstoff in der Atmosphäre gab (Yo-Yo-Atmosphäre), bevor vor 2,4 MrA dauerhaft der Sauerstoffanstieg begann (die S-Isotopkomposition bestimmter Schwefelverbindungen lässt Aussagen über das Ausmaß des UV-Lichtes zu, das die Erdoberfläche traf, was seinerseits mit dem Ozongehalt und damit dem Sauerstoffgehalt der Atmosphäre korreliert) (Nat. 442, 873 + 908).

Faint young sun-Phänomen:

Eigentlich hätte angesichts der um 25 – 30 % geringeren Energieabstrahlung der Sonne die mittlere Temperatur an der Erdoberfläche – 30 Grad betragen müssen. Theoretisch hätte auch ein CO₂-Treibhauseffekt das Zufrieren der Ozeane verhindern können, allerdings wären dazu so hohe CO₂-Konzentrationen (Partialdruck 2 bis 6 bar) notwendig gewesen, dass sich unter diesen Bedingungen kein Leben hätte bilden können (präbiotische Synthese von Aminosäuren behindert). Außerdem wäre die CO₂-Atmosphäre immer wieder durch das Bombardement mit Kleinplaneten zerstört worden. Daneben fehlen alle geochemischen Hinweise auf eine CO₂-reiche Atmosphäre; der CO₂-Gehalt könnte mit 0,1 % höchstens dreimal höher gewesen sein als heutzutage, was für einen Treibhauseffekt angesichts der blassen Sonne nicht ausgereicht hätte.

Neue Berechnungen ergaben, dass die Kontinente damals nur 5 % der Erdoberfläche ausmachten (niedrigere Albedo). Albedo von Eis: 100 %, Wüstensand: 30 – 60 %; Ozeane: 3 bis 10 %, d.h. Ozeane nahmen über 90 % der auf sie treffenden Strahlung auf und erwärmten sich. Vegetationsloses Festland hat eine bis Faktor 20 höhere Albedo als wasserbedeckte Flächen. Die Kontinente entstanden durch geochemische Fraktionierung des Mantelgesteins sehr rasch zwischen 3,5 und 1,5 MrA; danach flachte ihr Wachstum auf fast Null ab. Vor 3,5 MrA betrug der Anteil der Kontinente 5 %, heute fast ein Drittel.

Außerdem fehlten die biogenen Keime zur Bildung von Wolken, was ebenfalls die Albedo verringerte. Eine geringe Konzentration von Kondensationskeimen führt zur Bildung großer Tropfen, die die Sonnenstrahlung weniger stark streuen als kleine Tropfen; außerdem regnen Wolken aus großen Tropfen schnell aus und lösen sich daher schnell wieder auf. Die meisten Kondensationskeime entstehen heute durch Oxidation flüchtiger organischer Verbindungen, die von Pflanzen und eukaryontischen Algen abgegeben werden. Ohne Sauerstoff und Vegetation gab es früher aber viel weniger Kondensationskeime, also weniger Wolken.

Als dann die Leuchtkraft der Sonne zunahm, wurde dieser Effekt durch die größere Albedo der Erde (Kontinentwachstum, Algen, Pflanzen, schließlich Vegetationsbedeckung der Kontinente) kompensiert (Natwiss. Ru. 5/2010, 253).

In der Anfangsphase der Erde dürfte Wasserstoff als effektives Treibhausgas gedient haben. Ein Anteil von 10 % an der frühen Atmosphäre könnte die Oberflächentemperatur um 10 bis 15 Grad erhöht haben; der Effekt wäre am größten, wenn die frühe Atmosphäre auch reich an Stickstoff war. Allerdings dürften die hohen H₂-Anteile an der Atmosphäre eingebrochen sein, nachdem sich das Leben entwickelte, da später Methanogene den Wasserstoff konsumierten. Vor allem in der präbiotischen Phase dürfte also der Wasserstoff dafür gesorgt haben, dass die Erde nicht zufror. Später übernahmen andere Mechanismen (Methan, Kohlendioxid usw.) diese Funktion (Sci. 339, 43 + 65).

3800 MA:

Ende des starken Meteoritenbombardements (im klassischen Modell); einige der Impakte waren wahrsch. > 500 km im Durchmesser.

Nach neueren Daten war das Meteoritenbombardement aber wohl gar nicht so extrem und fand vor allem viel früher statt. Die Untersuchung der Mondkrater zeigte nämlich, dass das Maximum der Einschläge schon vor 4,3 MrA erfolgte. Vor 4 MrA und danach dürfte dann kein „großes Bombardement“ mehr stattgefunden haben. Wahrscheinlich kam es zuerst zu einer langsamen Zunahme des Bombardements, das dann vor ca. 4,3 MrA seinen Höhepunkt erreichte, und danach ging es wieder zurück. Vielleicht hat ein „spätes Bombardement“ auch überhaupt nicht stattgefunden. Jedenfalls sprechen die neuen Befunde dafür, dass sich das Leben schon vor > 3,9 MrA und mehr entwickeln konnte, ohne von den ganzen Planeten sterilisierenden Impakten gefährdet zu werden. Leben könnte sich daher schon entwickelt haben, als sich flüssiges Wasser an der Oberfläche sammelte; schon wenige Millionen Jahre später könnte Leben entstanden sein, theoretisch also schon vor 4,3 MrA (Spektr. Wiss. 10/18: 46).

Auf Grönland (Isua, SW-Grönland) vor 3800 MA eindeutige Hinweise auf Plattentektonik einschl. mittelozeanischer Rücken. Wahrscheinlich auch bereits Subduktion, letzteres ist aber noch nicht ganz konsentiert (Sci. 315, 1650 + 1704).

3870/naA >3860 MA, naA 3830 MA:

Die zunächst für biogen gehaltenen Graphitinkclusionen in Apatitkörnchen von der **Akilia-Insel** SW Grönlands, die auf >3850 MA datiert wurden und deren C12/C13-Relation für eine biogene Genese sprach, mussten als Nachweis für Leben im Jahr 2002 zurückgezogen werden, weil eine genaue geologische Untersuchung der Fundschichten ergeben hatte, dass das Gestein (das morphologisch Ähnlichkeiten mit gebänderten Eisenerzformationen hatte, wobei diese Ähnlichkeit aber erst nachträglich entstanden ist) nicht durch Umwandlung von Sedimentgesteinen entstanden ist (das Karbonat in diesen Gesteinen ist metasomatisch und nicht sedimentär; es entstand nachträglich tief in der Erdkruste durch das Einschließen von heißen Flüssigkeiten; die Graphitinkclusionen sind an diese sekundären Karbonate gebunden). **Damit können die Graphitinkclusionen nicht biologischer Herkunft sein** (Sci. 296, 1384 + 1448; Nat. 418, 627). Schließlich wurde die sedimentogene Genese der Akilia-Gesteine (zunächst „endgültig“) zurückgewiesen, auch ihre Datierung ist unsicher (evtl. jünger), und es handelt sich im Gegensatz zu Gesteinen von Isua bei den Akilia-Gesteinen auch nicht um gebänderte Eisenerze (Nat. 434, 155).

Allerdings ist die Diskussion über die C-Isotop-Befunde von Akilia auch im Jahr 2007 noch nicht beendet. Aufgrund neuer Datierungen wurde das Alter minimal auf **3840 – 3820 MA** reduziert.

Zwei unabhängige Nachsuchen nach C13-depletierten (= C13-reduzierten) Graphitinklusionen in Apatitkristallen aus Akilia-Gestein scheiterten; nicht eine einzige Inklusion wurde in Hunderten von Apatitkristallen gefunden; möglicherweise kommen derartige Inklusionen ja nur an einer Stelle vor. Außerdem unterscheidet sich das Gesteinsstück, in dem die einzigen C13-depletierten Inklusionen gefunden wurden, von anderen quarzreichen Einheiten auf Akilia. Die quarzreichen Schichten Akilias unterlagen mehreren Metamorphosen; die Apatite könnten dabei rekristallisiert worden sein oder chemische Veränderungen erfahren haben, so dass der C13-depletierte Kohlenstoff auch nachträglich in die Gesteine hereingekommen sein könnte. Die Diskussion war jedenfalls auch im Jahr 2007 noch im Gange, die Frage nach den ältesten Lebensspuren letztendlich also damals noch immer offen (Sci. 317, 1046). Eine Studie aus dem Jahr 2009 belegt, dass die Gesteinspartien, die die Graphitinklusionen enthalten, auf jeden Fall jünger sind (< 3,67 MrA, evtl. viel jünger) (J. Geol. Soc. 166, 335). Auch Raman-spektroskopische Untersuchungen weisen auf die Möglichkeit der abiogenen Genese der Graphitinklusionen hin – z. B. durch Vermischen von Kohlendioxid und Methan (REITNER et al., S. 140).

Bestand haben aber weiterhin die Isotopenmessungen in 3,7 – 3,8 MrA alten Turbiditen der Isua-Serie Grönlands, bzgl. derer allgemeine Einigkeit besteht, dass sie auf Sedimentgesteine zurückgehen (Sci. 296, 1384; Nat. 418, 627: „the original biogenic interpretation of graphite in this formation is therefore not challenged by our observations“). Auch hierbei handelt es sich um Isotopenbefunde an Graphitpartikeln (photosyntheseaktive Mikroorganismen bevorzugen das leichtere C-12); sie **sind allgemein als Nachweis von Leben anerkannt** (Sci. 296, 1451). (Es muss sich hierbei aber keinesfalls um oxygene Photosynthese im Sinne von Cyanobakterien gehandelt haben!).

Die C-13-Werte in den Graphitkugelchen in den 3,7 – 3,8 MrA alten metamorphosierten Sedimentgesteinen der Isua-Serie erwiesen sich auch in einer anderen Untersuchung in der Größenordnung biologisch reduzierten Kohlenstoffs sowie der in den meisten modernen marinen Sedimenten angetroffenen Werte (1999). Geochemische und sedimentologische Befunde sprechen dafür, daß der organische Detritus, aus dem sich später die Graphitkugelchen entwickelten (metamorph), mehr oder weniger kontinuierlich von planktonischen Organismen aus dem Bereich der Wasseroberfläche stammt, als Indiz für Photoautotrophie (1999).

Der C-Gehalt der Isua-Quarzite entspricht mit 3 % der Gesteinsmasse etwa dem C-Gehalt vergleichbarer Ablagerungen moderner Zeiten und beweist, daß - zumindest lokal - die Bioproduktion nicht geringer war als im vergleichbaren Meeresmilieu heutzutage; nur Organismen mit angemessener Photosyntheseleistung können solche Mengen Biomasse produzieren (PFLUG).

Erläuterung: Bedeutung der C-Isotope: C aus Vulkanen enthält 1% C 13 und 99% C 12. Dieses Isotopen-Verhältnis würde sich in Karbonaten finden, wenn nicht durch Photosynthese das C 12 bevorzugt absorbiert würde. Daher wird in einem belebten Ozean mehr C 13 (im Verhältnis zu C 12) in Karbonaten sedimentiert, als es dem Verhältnis in vulkanischem C entspricht. Ist die biologische Produktivität = 0, so ist C 13 = 1 %. Mit steigender Photosynthese nimmt der Anteil von C 13 im Karbonat zu.

[Hinweis; inzwischen ungültig:

In der Isua-Serie Grönlands (3770 MA) wurden kugelige Strukturen gefunden (ursprünglich als vermeintliche/fragliche Cyanobakterien interpretiert, s. aber unter „2700 MA“); die Sedimente enthalten gebänderte Eisenerze; Hinweis auf photosynthetische Aktivitäten. Die mikrosphärenähnlichen Strukturen weisen C-haltige Hüllen auf mit einer C12/C13-Relation, die für organische Herkunft spricht (*Isuasphaera isua*). Daneben wurden kleine eisenbakterienähnliche Strukturen gefunden. Der Entdecker (PFLUG) verglich die kugeligen Isuasphaeren, die teils einzeln, teils zusammenhängend als Zellfamilien (die

gelegentlich sogar von einer gemeinsamen Hülle umgeben waren) gefunden wurden, mit Hefezellen; aus kladistischen Gründen ist ein tatsächlicher Zusammenhang mit Hefen jedoch zu verwerfen. Besondere morphologische Ähnlichkeit der *Isuasphaera* und der jüngeren *Ramsaysphaera* (s. 3,4 MrA) bestehe zu den rezenten Hefen *Candida* und *Saccharomyces*. Außerdem Chemofossilien (Isoprenoid-Verbindungen, die bei der fossilen Umwandlung von Chlorophyll entstehen können) (kontra Cyanobakterien: s.u.). Inzwischen ist allerdings klar, dass die Isua-Gesteine stark metamorph überprägt und daher für den Nachweis körperlich erhaltener Mikrofossilien überhaupt nicht geeignet sind (s. u. unter „3500 bis 3300 MA“). ***Isuasphaera* ist einzuziehen und mit Sicherheit ein Pseudofossil** (Taylor et al. 2009, 49)]

Der Kenntnisstand im Jahr 2000 (Sci 289, 1703) besteht darin, dass die Isotopenbefunde mit oxygener Photosynthese *vereinbar, aber nicht beweisend* sind: auch einige chemoautotrophe oder anoxygen-photoautotrophe Bakterien könnten ein derartiges Isotopenverhältnis erklären. Gewisse Hinweise für oxygene Photosynthese bestehen erst ab etwa 2,8 MrA (z.B. indirekte Hinweise auf freien Sauerstoff in Form von Biomarkern für methanotrophe Bakterien vor 2,8 MrA).

Die Aberkennung der biogenen Natur der Graphitinkclusionen im Akilia-Gestein reduzierte damit den Nachweis organischen Lebens zunächst um knapp 0,05 bis 0,1 MA. **Der biogene Graphit, abgelagert auf Sedimentoberflächen analog der Laminierung späterer Sedimente, aus Nord-Labrador belegt neuerdings aber biologisches Leben schon vor mehr als 3950 MA** (s.o.; Nat. 549: 516). .

In **metasedimentären Gesteinen der Isua-Serie West-Grönlands (> 3700 MA)**, die aufgrund verschiedener Indikatoren unstrittig auf Sedimente zurückgehen, fanden sich in Graphitinkclusionen in Granatkristallen nicht nur, wie schon länger bekannt, ¹³C-entreicherter Kohlenstoff, sondern auch C-N, C-C-, C-O-Verbindungen sowie strukturell an Kohlenstoff gebundener Stickstoff und Sauerstoff, wahrscheinlich auch Phosphor, die für biogenen Ursprung sprechen. C-H- und O-H-Verbindungen finden sich nicht, da bei der Metamorphose der Wasserstoff im Rahmen der Graphitisierung abgespalten wurde und bei den hohen Temperaturen leicht durch Granat diffundieren konnte. Biologische Amine zersetzten sich dagegen zu Nitrilen, wodurch die C-N-Dreifachbindungen erklärt werden, die sich in den Granaten nachweisen ließen. Es ist damit unstrittig gesichert, dass es sich um Lebensspuren handelt.

Das C-reiche Material in den Granatkristallen war seit der Entstehung der Kristalle im Rahmen der Metamorphose vor 3550 MA von der Umgebung völlig abgeschottet (keine spätere oder moderne Kontamination möglich), und die chemische Zusammensetzung der organischen Reste spricht dafür, dass sie im Rahmen der Metamorphose Temperaturen von um 500 Grad ausgesetzt waren. Die Isolierung des organischen Materials von der Umgebung durch die Bildung der Granatkristalle erfolgte bereits im Rahmen der Metamorphose vor 3550 MA. Die Kristalle finden sich im Kontext mit einer Sedimentmatrix, die ebenfalls C-reiches Material enthält. Das Fehlen von Wasserstoffverbindungen schließt moderne Kontamination aus. (Nat. 548: 78; Natwiss. Ru. 9/17: 457).

Und in **gebänderten Eisenerzen SE-Grönlands**, die mindestens 3,83 MA alt sind, wurden Fe-Isotop-Kompositionen gefunden, die für anoxygene Photosynthese charakteristisch sind, typisch für die Oxidation von Fe(II) durch anoxygene photoautotrophe Bakterien. Allerdings kann die Fe-Isotop-Komposition nicht zwingend als Biosignatur interpretiert werden, da abiotische Photooxidation möglicherweise ähnliche Effekte auslösen könnte (Sci. 306, 2077).

Auch für die **gebänderten Eisenerze im Nuvvuagittuq-Grünsteingürtel an der Hudson-Bay Kanadas** (Alter: 3661+- 4 bis 3817 +- 16 MA), die unter anoxischen Bedingungen abgelagert wurden, wird eine biologische Genese durch anoxische Mikroorganismen diskutiert. Fe⁺⁺ kann unter anaeroben Bedingungen durch bestimmte Mikroorganismen oxidiert werden; dieser Mechanismus wird für BIFs vom Algoma-Typ im Archaean für möglich gehalten. Die BIFs von Nuvvuagittuq weisen eine schwerere Fe-Isotopenkomposition auf – ein Hinweis auf eine chemische Präzipitation, also Sedimentation. Die Isotopenzusammensetzung ähnelt außerdem den Akilia-BIFs (ebenfalls angereichert mit schweren Eisen-Isotopen im Vergleich mit umgebenden nicht-sedimentären Gesteinen). Als Fazit wird in der Studie (Sci. 321, 1828) gefolgert, **dass die Fe-Isotop-Fraktionierung sowohl der BIFs von Nuvvuagittuq wie von Akilia die Möglichkeit eröffnet („raises the possibility“), dass das Leben schon vor 3,8 MrA etabliert war.**

Das Vorkommen von Eisenerzen in Sedimenten könnte anzeigen, daß evtl. schon **Eisenbakterien** existierten (Maximum der Bändereisenerze: 3,4 MrA, 2,5 MrA; starke Abnahme ab 2000 MA; sie machen $\frac{3}{4}$ der weltweiten Eisenerzvorkommen aus!). Bändereisenerze sind kein Indiz für oxygene Photosynthetisierer! Die frühen Bändereisenerze des Isua Greenstone Belt (3850 – 3700 MA) können aber auch rein anorganisch entstanden sein, indem die starke UV-Einstrahlung (ohne Ozonschild) durch die Wasseroberfläche drang und das Eisen photochemisch oxidierte! (FEDONKIN et al. 2007, 12).

Rezent wurde erst 1989 ein Bakterium ("GS-15") entdeckt, das unter Luftabschluß im Flussschlamm Eisenionen zum Magnetit (Eisenoxid) reduzieren kann; derartige Bakterien (die für jedes oxidierte Gramm an Azetat 2 g CO₂ und 8 g Fe-Ionen freisetzen) könnten die Raseneisenerzablagerungen ermöglicht haben.

Die Bändereisenerze entstehen durch Oxidation des zweiwertigen Eisens, das in großen Mengen im Meer gelöst war. Eisenoxid ist unlöslich und fällt aus und reichert sich im Faulschlamm an. Dieser Prozeß lief bereits vor 3,8 MrA ab. Erst als das im Meer gelöste zweiwertige Eisen erschöpft war, konnte O₂ in die Atmosphäre aufsteigen, wobei es dann das zweiwertige Eisen der Kontinente (Rotsedimente!) oxidierte; dieser Prozeß läuft aber sehr langsam ab (langsamer als die O₂-Produktion durch Photosynthese und Abgabe an die Atmosphäre), so daß der O₂-Gehalt der Atmosphäre allmählich anstieg. Auch heute ist noch längst nicht alles zweiwertige Eisen der Erdkruste oxidiert; der gesamte O₂-Vorrat der Atmosphäre würde dafür nicht ausreichen.

PFLUG ging einst davon aus, daß die Eisenbakterien den für die Oxidation des Eisens erforderlichen Sauerstoff von den Cyanobakterien bezogen, was aber nach aktuellen Kenntnissen auszuschließen ist. Da Cyanobakterien ein höheres Temperaturoptimum als Eisenbakterien aufweisen, bestimmt die Wassertemperatur, ob der Sauerstoff vollständig an Eisen gebunden wird oder ein Teil an die Hydro- und Atmosphäre entlassen werden kann. Im letzteren Fall würde ein Teil des Sauerstoffs in den Schleimstoffen, die in großen Mengen von Mikroben – besonders Eisenbakterien – gebildet werden, abgeschieden werden und so ein sauerstoffreiches lokales Biotop ("Sauerstoff-Oase") entstehen, in dem sich aerobe Lebensformen (d.h. Atmung) entwickeln konnten (während die meisten Prokaryonten anaerob sind, sind alle Eukaryonten mehr oder weniger vom Sauerstoff abhängig). Daher korreliert das erste Auftreten der Eukaryonten auch mit dem Anstieg des freien Sauerstoffs, wie er durch die Bildung der Rotsedimente auf dem Festland (ab ca. 2000 MA) dokumentiert ist.

Ausgangssituation der Photosynthese: die Erde war anfangs total bewölkt (kontra: s. oben; wenig Wolken mangels Kondensationskeimen); Treibhauseffekt; hoher CO₂-Gehalt. Entscheidender Schritt war nun die Entstehung von Kontinenten: Verwitterung setzte ein, Ca und Na wurden ins Meer gespült, reagierten mit CO₂ und banden es so; allmählich nahm der CO₂-Gehalt ab, der Treibhauseffekt nahm ab, die Wolken verringerten sich, die Sonne konnte auf die Meere einstrahlen: erst jetzt wurde Photosynthese möglich!

Vor der Photosynthese über chlorophyllartige Verbindungen wurde wahrscheinlich eine ursprünglichere Form der Photosynthese betrieben wie heute noch bei purpurnen und grünen Schwefelbakterien (Chromatiaceen und Chlorobiaceen), die keinen freien, gasförmigen Sauerstoff, sondern sauerstoffreiche Verbindungen wie z.B. Sulfate ausscheiden ("goldenes Zeitalter der photosynthetisierenden Schwefelbakterien?"; vgl. auch 1700 MA, 3560 MA: Sulfate).

Die Entwicklung der Fähigkeit der O₂-Bildung durch „Blualgen“ (Cyanobakterien) wird durch rez. Gattungen, die von aerobem auf anaeroben Stoffwechsel umschalten können, impliziert: grundsätzlich gedeihen diese Arten nur in Gegenwart von H₂S (reduzierend) und vertragen nur wenig O₂; sie vermögen von Wasser auf H₂S als Wasserstoff- und damit Elektronenspender umzuschalten; es resultieren dann zwei Atome S anstelle einem O₂-Molekül. Die S-Atome werden dann von den Schwefelbakterien zu Sulfat-Ionen weiterverarbeitet. Irgendwelche Schwefelbakterien erlangten durch Mutation vermutlich die Fähigkeit, die benötigten Elektronen aus der Spaltung von Wasser anstelle von H₂S zu gewinnen, behielten aber H₂S als alternative Energiequelle bei. Weitere Mutanten könnten dann einen zunehmenden Schutz gegen höhere O₂-Konz. entwickelt haben, ohne den Zugriff auf H₂S als Not-Energiequelle zu verbauen.

Neue Erkenntnisse zur Entstehung der Bändereisenerze (Banded Iron Formations) (Natwiss. R. 2/2006 S. 93): Die Bildung der gebänderten Eisenerze setzt die Oxidation des zweiwertigen zum dreiwertigen Eisen voraus, da nur letzteres schwerlöslich ist und sich daher als gebändertes Eisenerz ablagert. Ging man früher davon aus, dass zur Oxidation des zwei- zum dreiwertigen Eisen Sauerstoff notwendig sei, was als Indiz für die oxygene Photosynthese durch Cyanobakterien gewertet wurde, so passte diese Annahme doch nicht zu dem Befund, dass Cyanobakterien wahrscheinlich erst vor ca. 2,5 MrA kurz vor dem Sauerstoffanstieg in der Atmosphäre auftraten, gebänderte Eisenerze aber schon zwischen 3,8 und 2,7 MrA abgelagert wurden, also zu einem Zeitpunkt, als nur sehr geringe Konzentrationen oder vielleicht sogar noch gar kein gasförmiger Sauerstoff auf der Erde vorhanden war.

Inzwischen wurden rezente Eisenbakterien entdeckt, die ohne Sauerstoff, aber mit Licht (also photosynthetisch) zweiwertiges Eisen zum dreiwertigen oxidieren können (anoxygene phototrophe eisenoxidierende Bakterien, rez. *Rhodobacter ferrooxidans*). In Laborexperimenten konnten diese Bakterien auch bei den nicht optimalen Lichtbedingungen, wie sie in tieferen Meeresschichten herrschen (reduzierte Lichtstärke, eingeschränkter Spektralbereich) große Mengen Eisen oxidieren und Eisenminerale ausfällen.

Das zweiwertige Eisen, das sich in großen Mengen im Ozean befand, stammte u.a. aus hydrothermalen Aktivitäten am Ozeangrund. Die Bakterien oxidierten zweiwertiges Eisen mit Hilfe von Lichtenergie zu dreiwertigem, wobei sie CO₂ fixierten, das sie aus der Atmosphäre bezogen, womit sie Biomasse bildeten. Auch molekularkladistische Befunde sprechen dafür, dass die anoxygene Photosynthese weit vor der oxygenen (Sauerstoff produzierenden) Photosynthese entstand.

Im Matano-See (acht-tiefster See der Welt) in Indonesien fanden sich unter Bedingungen, die denen des archaischen Ozeans ähneln, anoxygen-phototrophe grüne Schwefelbakterien; sie verfügen über Bacteriochlorophyll e, sind an schwaches Licht adaptiert und oxidieren zweiwertiges Eisen. Der See verfügt in der Tiefe über einen hohen Eisengehalt (bei sehr niedrigem Sulfat- und Sulfidgehalt, daher wird nur wenig Eisen als Pyrit ausgefällt und es kann ein hoher Eisengehalt aufrechterhalten werden). Wegen geringer Bioproduktivität in den oberen Wasserschichten dringt Sonnenlicht bis unter die in 100 m Tiefe gelegene Chemocline, wo die grünen Schwefelbakterien gedeihen. Aufgrund des geringen Sulfidgehaltes müssen diese von der phototrophischen Oxidation des zweiwertigen Eisens leben. Ähnliche mikrobielle Gemeinschaften aus Sulfatreduzierern und **photoferrotrophischen grünen Schwefelbakterien** könnten die frühen eisenreichen Ozeane besiedelt haben und entscheidend zur Entstehung der Bändereisenerze beigetragen haben (PNAS 105, 15938).

Auch neuere molekularkladistische Studien sprechen dafür, dass Cyanobakterien nicht die ersten photosyntheseaktiven Organismen waren. Zuvor hatten sich anoxygene photosynthetisierende Organismen entwickelt, die Schwefelwasserstoff und Eisen als Elektronengeber benutzten. Die Cyanobakterien könnten sich dann in einem Ökosystem mit einer bereits gut etablierten

anoxygenen Photosynthese (die Eisen und Nährstoffe aus der Tiefsee nutzte) entwickelt haben, wobei die anoxygene Photosynthese zur Entstehung der Bändereisenerze beitrug.

Eisenformationen konnten also auch ohne durch von Cyanobakterien gebildeten Sauerstoff durch eisenoxidierende Bakterien entstehen. Dies spricht für eine direkte Beteiligung von Mikroorganismen auch an der Ablagerung der ältesten Eisenformationen. Vor allem in der photischen Tiefwasserzone dürften eisenoxidierende Bakterien für die Ablagerung von Eisenformationen verantwortlich gewesen sein, in Flachwasserregionen dagegen – nachdem diese sich entwickelt hatten – sauerstoffbildende Cyanobakterien.

Weder die Bändereisenerze noch die ersten isotopischen Hinweise auf Photosynthese noch die nicht sicher zu deutenden cyanobakterienähnlichen Mikrofossilien sind daher Beweise für die Existenz von Cyanobakterien vor > 3 MrA. Die älteren Mikrofossilien mögen wie Cyanobakterien aussehen, was aber noch kein Beweis ist, dass es sich tatsächlich um Cyanobakterien handelt (indirekte Indizien für Cyanobakterien – Sauerstoffanstieg – erst vor 2,45 bis 2,32 MrA; verlässliche Fossilien von Cyanobakterien erst ab 2,15 MrA).

Immerhin gibt es indirekte Hinweise für oxidative Verwitterung während der Bildung der BIFs von Isua (3,8 – 3,7 MrA) (Cr-Isotope sowie Relation zwischen Uran und Thorium als Indizien für Oxidation von Chrom und oxidative Mobilisierung von Uran). Demnach müssen zumindest lokal schon reaktive Sauerstoffspezies existiert haben, die Oxidationsprozesse ermöglichten, was für einen gewissen, wenn auch geringen Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre oder zumindest eine lokale terrestrische Bildung und Verfügbarkeit von Sauerstoff spricht. Die reaktiven Sauerstoffspezies dürften dabei aber schnell wieder verbraucht worden sein (d.h. keine Akkumulation in der Atmosphäre). Allerdings ist unklar, ob dieser Sauerstoff aus anorganischen photochemischen Prozessen stammt oder durch terrestrische phototrophe Organismen gebildet wurde. Er könnte aber ausgereicht haben, um die Entwicklung aerober Stoffwechselprozesse in Organismen anzustoßen. Geochemische Hinweise auf oxidative Verwitterung waren bisher erst ab 3,3 und 2,9 MrA nachweisbar (Nat. Sci. Rep. 2016; 6: Artikel 21058).

Bändereisenerze (BIFs) im zeitlichen Verlauf

Nach den 3,85 – 3,7 MrA alten Bändereisenerzen im Greenstone Belt von Isua, die auch durch photochemische Oxidation von Eisen infolge starker UV-Strahlung entstanden sein könnten, klafft zunächst eine zeitliche Lücke ohne Bändereisenerze. Ab 3500 MA beginnt dann erneut die Bildung von BIFs (zwischen 3,5 und 3,0 MrA in Simbabwe, Südafrika, Ukraine, Russland, Venezuela, Westaustralien) und erreicht dann um 2,7 bis 2,45 MrA einen Gipfel (Hamersley Group, W-Australien) und geht dann zurück; stark reduzierte BIF-Bildung besonders zwischen 2,4 und 2,0 MrA. Vor 1800 - 1600 MA hört die Bildung der BIFs dann konsequent auf, abgesehen von erneuten BIFs vor 1,0 bis 0,9 MA in Kanada, Brasilien und Namibia. Seit 900 MA sind keinerlei Bändereisenerze mehr sedimentiert worden! Die älteren und kleineren BIFs sind räumlich und in der Mächtigkeit limitiert (Durchmesser < 10 km, Mächtigkeit unter 100 m) und sind räumlich mit vulkanischer Aktivität assoziiert. Die ausgedehnteren BIFs sind dagegen mit Sedimenten assoziiert, flächiger und viel mächtiger; sie wurden offenbar in flachen Ozeanen

gebildet. Hierzu gehören auch einige der jüngeren BIFs (2,0 – 1,8 MrA), die eigentlich keine echten BIFs, sondern eher granulierten Eisenformationen darstellen.

Abgesehen von den frühesten BIFs dürften Mikroorganismen an der Entstehung beteiligt gewesen sein, da sowohl aerobe wie anaerobe photo- und chemosynthetisierende Organismen Eisen nutzen. Die Fe-reichen Meere, in denen sich die BIFs bildeten, waren also lebensfreundlich und möglicherweise sogar geeignete Orte für die Entstehung des Lebens als solches. BIFs finden sich in der Nähe hydrothermalen Aktivitäten und in Verbindung mit Tonmineralien und Biomarkern – also Indikatoren für mögliche Orte der Urzeugung (FEDONKIN et al., 19).

Die biogene Hypothese der Entstehung der frühen BIFs – also der BIFs aus der Zeit, bevor Sauerstoff verfügbar war – geht von phototrophen Fe(II)-oxidierenden Bakterien aus, wie sie kürzlich auch rezent entdeckt wurden. Das Fe(II) für den Prozess dürfte aus hydrothermalen Quellen stammen. Zusammen mit der durch die Oxidationsprozesse gebildeten Biomasse dürfte das Eisen dann in Ozeanbecken sedimentiert worden sein. Die sedimentierten Zell-Mineral-Aggregate veränderten sich später durch Diagenese oder Metamorphose so, dass sie nicht mehr als solche identifizierbar sind. In Laborexperimenten mit Fe(II)-oxidierenden Bakterien wurden inzwischen diese Prozesse erfolgreich simuliert; nach der simulierten Diagenese ließen sich Hämatit, Siderit und Magnetit in verschiedenen Kristallstrukturen sowie große Mengen von elementarem Kohlenstoff und Methan nachweisen (REITNER et al. S. 89).

Fazit:

Das Eisen, das den Ur-Ozean aus den hydrothermalen Quellen erreichte, war reduziert (zweiwertig); vor seiner Ablagerung wurde es zu dreiwertigem Eisen oxidiert, entweder chemisch (durch im Wasser vorhandenen Sauerstoff) oder durch mikroaerophile eisenoxidierende Bakterien. Mangels Sauerstoff scheidet der erstgenannte Weg für die frühen BIFs aber aus. Bereits 1993 wurden rezente Bakterien entdeckt, die anaerob nur mit Hilfe von Lichtenergie zweiwertiges Eisen oxidieren (anoxygene phototrophe eisenoxidierende Bakterien). Im Labor wandeln sie zweiwertiges Eisen in Rost (Eisenoxid) um, wie es sich in den Eisenerzen findet.

Anhand der strukturellen Eigenschaften und Identität der Eisenminerale ließ sich inzwischen experimentell unter hohem Druck und hohen Temperaturen nachweisen, dass die frühen Eisenformationen tatsächlich durch Eisenoxidierer und nicht durch freien Sauerstoff (von Cyanobakterien) abgelagert wurden.

Auch ließen sich Rückschlüsse auf die Menge der mikrobiellen Biomasse ziehen (FeIII : C-Relation): Eisenoxidbildung spricht für eine dominierende Rolle eisenoxidierender Bakterien, massiver Siderit für eine große Biomasse an Cyanobakterien. Aufgrund dieser Erkenntnisse lässt sich (für die Zeit nach der Entstehung der Cyanobakterien) eine räumliche Aufteilung beobachten: Eisenformationen im Tiefwasser wurden eher durch eisenoxidierende Bakterien verursacht, die in der photischen Zone lebten, während in den Flachwasserregionen große Mengen von Cyanobakterien Sauerstoff produzierten. (Nature Communications, <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms2770>).

>3770 MA (bis evtl. 4280 MA): älteste Mikrofossilien (mikrobielle Kolonie an einer hydrothermalen Quelle)

Aus dem **Nuvvuagittuq Belt in Kanada** wurden im Jahr 2017 aus eisenreichen Sedimenten vermeintliche Mikrofossilien berichtet, die mindestens 3770 MA alt sind, und möglicherweise bis

zu 4280 MA alt. Eine genauere Datierung ist bisher nicht möglich (Unsicherheit über das geologische Alter), in jedem Fall wären es aber die ältesten Mikrofossilien, die je gefunden wurden.

Sie lebten in unmittelbarer Nähe einer hydrothermalen Quelle. Es handelt sich um mikrometergroße Hämatit-Röhren (bis 0,5 mm lang) und -filamente, die filamentösen Mikroorganismen ähneln, wie sie sich in jüngeren Schichten und an modernen Hydrothermalquellen finden. Dazu passt isotopisch leichter Kohlenstoff in Karbonaten und C-reichem Material in Form von Graphitinklusionen. Zwar könnten die rosettenförmigen Ablagerungen auch durch abiotische Prozesse entstanden sein, der vorhandene Apatit gilt aber als starkes Signal für einen biologischen Ursprung.

Die Fossilien stammen wahrscheinlich von eisen-metabolisierenden filamentösen Bakterien, die damit die älteste nachweisbare Lebensform auf der Erde darstellen würden. Sie setzten zweiwertiges Eisen und Wasserstoff frei. Es finden sich verschiedene Parallelen zu modernen Eisenoxidierern an hydrothermalen Quellen wie *Hyphomicrobium* oder *Mariprofundus*, vor allem in der Art der Anheftung der Bakterien in Form terminaler Knoten (findet sich nicht bei Cyanobakterien).

Hämatit-Röhren und -filamente werden als Reste von Bakterienmatten und extrazellulären Filamenten interpretiert. Die Filamente wurden nachträglich mit Eisenhydroxid und Silikat ummantelt, ggf. mehrfach phasenweise parallel zum Ausmaß der Eisenfreisetzung an der hydrothermalen Quelle, so dass die Filamente durch die Ummantelung dicker wurden, als sie ursprünglich waren. Reste der organischen Masse der Bakterien sind in Verbindung mit Karbonaten erhalten, die im Kontakt mit den Filamenten stehen (Nat. 543: 60).

3700 MA:

Erste Hinweise auf ein **Erdmagnetfeld** in Form von magnetischen Eisen-Mineralien in Isua/Grönland (bisher ging man davon aus, dass das Erdmagnetfeld erst vor 3500 MA entstand). Das Erdmagnetfeld trug dazu bei, dass die Erde lebensfreundlich wurde; es schützt die Erde vor energiereichen Partikeln von der Sonne, sorgt für den Erhalt der Atmosphäre und flüssiges Wasser auf der Erdoberfläche. In der Regel sind magnetische Signale durch Metamorphose und Hitze verloren gegangen; die untersuchten Isua-Gesteine waren davon vergleichsweise wenig betroffen. Es gibt zwar noch ältere Hinweise auf ein Erdmagnetfeld in Zirkonkristallen (~ 4 MrA); deren Datierung gilt aber als sehr unsicher (Nat. 576: 347).

3700 MA:

Vermeintliche (!) älteste Stromatolithen (Isua, Grönland). 1 – 4 cm große konische und domförmige Strukturen, die sich in (vermeintlich !) seichten Meeresregionen bildeten. Sedimentstruktur, chemische Zusammensetzung und die enthaltenen Mineralien sprachen zunächst dafür, dass die Strukturen organisch gebildet worden waren. Sie fanden sich an zwei getrennten sehr kleinen Stellen, an denen das ansonsten stark metamorph veränderte und deformierte Sedimentgestein ausnahmsweise nicht so extremen metamorphen Belastungen (maximal < 550 Grad, wenig Deformation) unterlegen gewesen sein soll. So soll eine Reaktion zwischen Dolomit und Quarz verhindert worden sein, und dies ermöglichte die Überlieferung der Feinstruktur des Sediments (z.B. Residuen einer vermeintlichen feinen Laminierung).

So *relativ* wenig metamorph veränderte metamorphe Sedimente gibt es extrem selten (man ging sogar davon aus, dass es sie gar nicht gäbe), und der Umstand, dass man dann in solchen Sedimenten auch vermeintliche Stromatolithen fand, sprach dafür, dass Biomatten schon so früh weit verbreitet waren und dass sich die Biosphäre vor 3,7 MrA nicht wesentlich von der in späteren Abschnitten des Archaikums unterschieden haben dürfte.

Die nächstjüngeren Stromatolithe datieren auf 3480 MA (Dresser Formation, Pilbara Craton) – deren Biogenizität steht dank Nachweis von Mikrofossilien, Isotopsignaturen und Spurenelement-Untersuchungen nicht infrage. Sowohl flache Meeresgebiete/Küstenzonen wie auch warme Quellen dienten dort als unterschiedliche Lebensräume der Biomatten.

Organische Reste oder Zellreste wurden in den Isua-Strukturen (im Gegensatz zu den ca. 200 MA jüngeren Pilbara-Stromatolithen) nicht nachgewiesen, eine Vielzahl von Indizien deutete aber darauf, dass die Strukturen biogen seien, so die konische Form (wie bei eindeutig biogenen Stromatolithen aus der ca. 3400 MA alten Strelley Pool Formation), die Diversität der Formen (wie bei späteren paläoarchaischen Stromatolithen) einschl. Asymmetrie, die feine interne Laminierung, die höhere Konzentration von Kalium und Titan innerhalb der Strukturen, vor allem aber auch der Nachweis von Dolomit, der sich bei niedrigen Temperaturen gebildet hat und dabei nur unter mikrobieller Aktivität ausgefällt worden sein könne. Die Spurenelementzusammensetzung beweise, dass die Strukturen nicht auf abiogene hydrothermale Ausscheidungen zurückgehen können. Und das angetroffene Laminierungsmuster sei nicht durch abiogene, rein physikalische Sedimentationsprozesse erklärbar.

Die Isua-Strukturen sind sehr genau auf 3700 MA datierbar und damit deutlich älter als die ältesten ganz sicher biogenen Stromatolithen aus Australien (3480 MA; mit Mikrofossilnachweis). Die isotopischen Hinweise auf frühes Leben in der Isua-Serie zwischen 3800 – 3700 MA gelten dagegen nach wie vor als umstritten (Nat. 537: 501 + 535).

Allerdings gibt es auch kritische Stimmen, die nicht ausschließen, dass einfache chemische Prozesse zu den schichtförmigen Strukturen im Isua-Gneis geführt haben könnten, die Stromatolithen vortäuschen (Spektr. Wiss. 10/18: 46).

Im Oktober 2018 wurde dann eine Arbeit durch ein anderes Team publiziert, die den Stromatolithencharakter der Strukturen plausibel zu widerlegen scheint. Die Strukturen entstanden sekundär durch Stauchung einst flacher Sedimente; sie wurden zwar marin, aber nicht im Flachwasser abgelagert. Die Karbonatisierung erfolgte viel später durch im verfestigten Gestein zirkulierende Flüssigkeiten.

Die Laminierung erwies sich als viel weniger eindeutig als in den Strelley-Pool-Stromatolithen Australiens, und der Metamorphosierungs-Grad der Sedimente von Isua ist viel höher. Im Gegensatz zu Strelley Pool fanden sich in Isua auch nur wenige Exemplare vermeintlicher Stromatolithen und nur zwei Bautypen (kegel- und dormförmig) statt sieben. Die vermeintlichen Isua-Stromatolithen stellen bei dreidimensionaler Untersuchung längliche Auffaltungen dar, die durch seitliche Kompression der Sedimente entstanden und exakt parallel zu kleineren Sedimentfalten verlaufen. Die vermeintlichen Laminierungen erwiesen sich als nachträglicher Ersatz von Silikaten durch Karbonatminerale aus im verfestigten Gestein zirkulierenden Lösungen. Da diese Lösungen ursprünglich aus Meereswasser entstanden, erklärt sich jene Zusammensetzung seltener Elemente, die auch das erste Team gefunden hatte und mit mariner Herkunft kompatibel ist.

Die ältesten plausiblen Nachweise von Stromatolithen datieren damit auch weiterhin (Stand 2018) auf 3450 MA (Strelley Pool Formation: Stromatolithenriff und fossile Biofilme). Bereits etwas strittiger sind die 3490 MA alten Stromatolithen der Dresser Formation und die 3450 MA alten vermeintlichen Mikrofossilien der Strelley Pool Formation. (Nat. 563, 191+ 241).

3550 – 3300 MA:

Die einzigen exponierten Sedimente aus der Zeit zwischen 3,8 und 3,3 MA, die also für die Analyse von Lebensspuren infrage kommen, finden sich in:

- Isua und Akilia (SW-Grönland): 3,8 – 3,7 MrA
- Pilbara, NW-Australien: 3,5 – 3,3 MrA
- Barberton, östliches Südafrika: 3,5 – 3,3 MrA

Isua und Akilia sind stark metamorph überprägt und daher für die Suche nach körperlichen Mikrofossilien nicht geeignet, während die beiden jüngeren Fundgebiete den Nachweis von Mikrofossilien zulassen.

Problematisch ist die neue Erkenntnis, dass abiogene Strukturen (Bacteriomorphe) mikrobiologische Strukturen nachahmen; dass abiogene Prozesse eine biogene C-Isotop-Fraktionierung vortäuschen können; und letztendlich können alte Sedimente auch durch moderne endolithische Mikroorganismen kontaminiert sein. Die Unterscheidung von Lebewesen und präbiotischen Strukturen ist nicht mit Hilfe eines einzelnen Kriteriums möglich; weder durch Isotopenuntersuchungen (C12/C13-Relation) noch durch die Chemie von organischen Molekülen. Organische Verbindungen können abiogen durch Fischer-Tropsch-Reaktionen entstehen und dabei kann auch eine C-Fraktionierung erfolgen. Habitat, Morphologie, Chemie und Isotopenrelation müssen zusammen betrachtet werden.

Gleichwohl konnten jedenfalls in Barberton- und Pilbara-Schichten (**3,5 – 3,3 MrA**) mit neuen Methoden **mikrobielle Biofilme und Matten (mit Kolonien aus filamentösen, kugelförmigen und stabförmigen Mikroben) in litoralen Flachwasserablagerungen** (entlang der Meeresküsten entstanden) nachgewiesen werden. Die Matten lebten in sonnendurchfluteten Umgebungen frei von Sauerstoff und müssen daher eine primitive, anoxygene Photosynthese betrieben haben (Sci. 308, 366; Natwiss. R. 12/05 S. 658).

(3550 – 3330 MA: Barberton Greenstone Belt, Südafrika und Swasiland)

(tubuläre Strukturen mit einer für Leben typischen C-Isotop-Komposition in vulkanischen Gesteinen, auch Kissenlaven, ähnliche Strukturen finden sich aber aufgrund mikrobieller Einwirkungen auch in moderner Kissenlava; auch heutzutage spielen Sulfatreduzierer, obligate Chemoautotrophe und Methanogene eine Rolle bei der Zersetzung moderner basaltischer Gläser und führen dabei zu anderen Verwitterungsprodukten als abiotische Prozesse). Vergleichbare tubuläre Strukturen wurden auch in 3350 MA alten Gesteinen Australiens entdeckt (Taylor et al. 2009). Zur Biogenizität s. auch PNAS 112: 6892; sie ist zwar nicht ganz sicher zu beweisen, aber – auch im Vergleich mit känozoischen Spurenfossilien in Kissenlaven – die mit Abstand plausibelste Erklärung (Barberton Greenstone Belt).

Detaillierte Nachuntersuchungen ergaben allerdings ein Alter von nur 2,8 – 2,9 MrA, und bei den tubulären Strukturen dürfte es sich um abiogene metamorphe Mikrot Texturen handeln (PNAS 111: 8380)

3515 – 3458 MA: Dresser Formation, North Pole, Australien

(S-Isotopen als Indiz für sulfat-reduzierende Mikroben? Strittig, Biogenizität aber unbestritten! Kerogen von dieser Fundstelle könnte von anaeroben Chemoautotrophen, z.B. Methanogenen produziert worden sein. Aerobe Photoautotrophe sind als Urheber des Kerogens auszuschließen. Flüssigkeitsinklusionen im Quarz beinhalteten mikrobiell produziertes Methan, das von methanogenen Mikroben produziert worden sein muss).

3515 – 3427 MA: Warawoona-Gruppe, Pilbara Craton, Westaustralien (Taylor et al. 2009, S. 47)

Stromatolithe mit und ohne Mikrofossilien
Hornstein mit Mikrofossilien

ca. 3500 MA: Hooggenoeg Formation (Onverwacht Group):

filamentöse Mikrofossilien

3446 MA: Kitty's Gap Chert, Warawoona-Gruppe

küstennahe Ablagerung mit

- kokkoiden Zellen zweier Größen (0,5 und 0,8 µm) in Kolonien; innerhalb derselben Kolonie Zellen jeweils derselben Größe; leichte Unterschiede in der Zellgröße zwischen verschiedenen Kolonien
- stäbchenförmige Mikrofossilien (1 µm lang)
- kurze Filamente
- sich teilende Zellen
- Ketten bildende Zellen
- extrazelluläre Polymere in großen Mengen nachweisbar; die Polymere umgeben einzelne oder sich teilende kokkoide Zellen und betten ganze Zellkolonien ein; **ältester direkter fossiler Nachweis von Biofilmen!**
- bei den kokkoiden Zellen mit extrazellulären Polymeren dürfte es sich um chemolithotrophe Mikroben, bei den Filamenten möglicherweise um anoxygene Photosynthetisierer gehandelt haben (Taylor et al. 2009, 51).

3416 MA: Buck Reef Chert:

Hinweise auf mikrobielle Matten

3500 MA, naA 3460 MA:

Warawoona-Gruppe Australiens: kleine **Stromatolithe** (Kalkabscheidung durch Photosynthese?); die enthaltenen Mikroorganismen umfassen zahlreiche fadenförmige, filamentöse blaualgähnliche Mikroorganismen sowie stäbchenförmige bakterienähnliche [es ist jedoch nicht ganz sicher, ob die fadenbakterienartigen Mikrofilamente gleichzeitig mit den sie einschließenden Sedimenten abgelagert wurden. Dieses gilt auch für die häufigen Mikrofossilien, die den flachen, spiralig verdrehten "Stielen" des rez. Eisenbakteriums *Gallionella ferruginea* ähneln].

Sphärische Strukturen weisen - wie die Kugel-B-Typen der Fig-Tree-Serie (3,2-3,1 MrA, s. dort) - gewisse Ähnlichkeit (!) mit Schalenamöben (Thekamöben) auf (s. 742 MA). Ob diese Mikroorganismen aber die Produzenten der Stromatolithe sind, ist noch offen; keiner der

archaischen Stromatolithen enthält eindeutige Reste von seinen Erbauern (wie z.B. die unterproterozoischen der Gunflint-Formation!); es gibt Hinweise, daß sich Stromatolithen auch abiogen bilden können. (Da Thekamöben eukaryontisch sind, dürften sie zu diesem Zeitpunkt noch gar nicht existiert haben).

Als älteste organogene Stromatolithe sind jedoch >3,5 MrA alte Stromatolithen aus dem Nordwesten Australiens anerkannt, während die meisten anderen Stromatolithen aus dieser Zeit als Biosignaturen umstritten sind, da sie wegen ihrer einfachen Schichtstruktur auch mineralischen Ursprungs sein könnten (Spektr. Wiss. 4/2004, 74) (Hinweis: im Jahr 2016 wurde von 3,7 MrA alten Stromatolithen aus der Isua-Serie berichtet; s.o.).

Frühe Stromatolithen wurden vermutlich von anoxygenen Photosynthetisierern erzeugt. Insgesamt waren bis zum Jahr 2007 48 Fundstellen von Stromatolithen aus dem Archaikum bekannt, die als biogen gelten, wobei der Strelley Pool Chert (SPC) (3430 MA, naA 3450 MA) die am weitesten verbreiteten Stromatolithen des Archaikums umfasst; sieben verschiedene Morphologien, über eine Region von mehreren Kilometern verteilt. Der biogene Ursprung der SPC-Stromatolithen wird gestützt durch die Ähnlichkeit mit bekannten Mikrobialith-Strukturen. Offenbar bestand hier ein komplettes Ökosystem, das aus mikrobiellen Gemeinschaften aufgebaut war (Taylor et al. S. 53).

In dem sehr stark rekristallisierten SPC-Gestein ließen sich zunächst keine organischen Reste von Mikrofossilien feststellen. Aufschlüsse mit gut erhaltener Textur – auch im Mikrobereich – erlaubten jedoch in jüngerer Zeit die Analyse der Sedimentationsvorgänge. Dabei fanden sich Hinweise auf mikrobielle Matten, aber auch feine organische Schichten, die mit der Stromatolithenmorphologie korrelieren. Mikrobielle Matten spielten offensichtlich eine wichtige Rolle bei der Morphogenese der Stromatolithen. Da die biologischen Signale in verschiedenen Stromatolithentypen und unter unterschiedlichen Umweltbedingungen nachgewiesen wurden, ist davon auszugehen, dass die benthischen mikrobiellen Matten in der Lage waren, sich an verändernde Umweltbedingungen im frühen Ozean anzupassen (PNAS 106, 9548).

Inzwischen gelang aber der Nachweis von (vermutlichen) Prokaryonten in den basalen Sandsteinen der Strelley Pool Formation (diese reicht von 3426 bis 3340 MA und beginnt – noch unterhalb der Stromatolithen – mit einem basal liegenden Sandstein, der diskordant über 3515 MA alten Basalten liegt). Der Sandstein wurde in einer Umgebung mit hohem Energiegehalt (z.B. Strandnähe) abgelagert. In ihm finden sich kugel- und röhrenförmige Strukturen von meist 5 bis 25 Mikrometer Größe, bei denen es sich aufgrund einer Fülle von Indizien um Mikrofossilien handeln muss: Raman-Spektroskopie; Nachweis von C, N und S in den vermeintlichen Wandstrukturen; ungleichmäßige Verteilung organischer Materie (anders als in amorphem Graphit); C-Isotop-Relation (C12/C13), Hinweise auf Faltungsvorgänge (organische Zellen können sich falten, nicht aber anorganisches Material); Größenspektrum entspricht Prokaryonten und kulminiert bei 10 Mikrometern (ähnlich Gunflint-Formation und jüngeren Schichten); bei einzelnen bis 80 Mikrometer großen Exemplaren könnte es sich um einzelne große Prokaryonten (wie sie durchaus auch in jüngeren Schichten vorkommen) oder Zellcluster handeln (Nature Geoscience; DOI: 10.1038/NGEO1238).

An Stellen guter Erhaltung enthalten die Strelley-Pool-Stromatolithen feine Bänder, die reich an organischem Kohlenstoff sind – Reste alter mikrobieller Matten. Untersuchungen der Schwefelisotope in diesen Bändern zeigten, dass die organische Materie unter dem Einfluss von

Schwefelwasserstoff aus dem Porenwasser der Matten geschwefelt worden war (Disproportionierung elementaren Schwefels) (PNAS 110: 15146).

Bei den meisten präkambrischen Stromatolithen wurde das präzipitierte Kalziumkarbonat im Laufe der Zeit durch Silikat ersetzt. Die sekundäre Silifizierung ermöglicht auch die Erhaltung der Mikroorganismen.

Anmerkung: der Aufbau rezenter mariner Stromatolithen [die einzigen rezenten Stromatolithen in offen mariner Umgebung mit normaler Salinität kommen auf den Bahamas vor!] erfolgt als dynamische Balance zwischen Sedimentation und Lithifikation cyanobakterieller Matten. Perioden rascher Sedimentanlagerung, während derer die Stromatolithoberfläche von Pioniergesellschaften filamentöser Cyanobakterien (an einem Ende angeheftet, am anderen Ende frei beweglich) besiedelt wird, wechseln mit Phasen ab, in denen die Sedimentanlagerung sistiert, während sich ein Oberflächenfilm aus Exopolymeren entwickelt (mit wenigen Cyanobakterienfilamenten, daneben heterotrophen Bakterien und Aragonitnadeln), gefolgt von einer heterotrophen bakteriellen Besiedlung, die zur Bildung dünner mikrokristalliner Karbonatkrusten führt. Wird die Sedimentanlagerung länger unterbrochen, entwickelt sich eine „Krisengesellschaft“ u.a. mit endolithischen coccoiden Cyanobakterien, die sich in Karbonatsandkörnchen bohren. Letztere modifizieren das zuvor aggregierte Sediment; es entstehen dickere lithifizierte Laminae. Auf diese Weise entsteht die Lamination der Stromatolithen im mm-Maßstab.

Die Sedimentanlagerung in der ersten Phase erfolgt durch Exopolymer, das von den *Schizothrix*-Filamenten gebildet wird; hierdurch werden die feinen Sandkörnchen eingefangen; Diatomeen und Eukaryonten kommen nur extrem selten vor und spielen bei der Sedimentanlagerung keine Rolle. In ruhigen Perioden ohne Sedimenteintrag entsteht innerhalb weniger Tage ein kontinuierlicher Exopolymerfilm. In diesem Oberflächenfilm entwickeln aerobe und anaerobe Bakterien heterotrophe Aktivität; die Bakterien metabolisieren die labile Fraktion des amorphen Exopolymers; trotz Vorhandensein von Sauerstoff an der Filmoberfläche erfolgt Sulfatreduktion durch sulfatreduzierende Bakterien, die 30 – 40 % der Mikroorganismen in diesem Film ausmachen. Die bakteriellen Aktivitäten fördern die Aragonitpräzipitation mit der Folge der Kalzifizierung des Biofilms und der Bildung einer dünnen mikritischen Kruste. Setzt wieder eine stärkere Sedimentzufuhr ein, beginnen wieder die *Schizothrix*-Filamente zu dominieren und Sediment einzufangen; bleibt jedoch die Sedimentzufuhr längerfristig aus, reißt die Matte weiter aus, wobei das coccoide Cyanobakterium *Solentia* häufig wird; Ausscheidungsprodukte der beiden Cyanobakteriengattungen ermöglichen hohe Raten bakterieller Atmung; *Solentia* bohrt sich in das Sediment hinein; in dem Maße, wie *Solentia* aber fortschreitet, werden die Löcher mit Aragonit verfüllt; dieser Bohrprozess ist somit nicht destruktiv, sondern konstruktiv, zumal durch die Aragonitfüllungen, die die Wege von *Solentia* ausfüllen, die einzelnen Sedimentkörnchen fusioniert werden. So entsteht schließlich dank *Solentia* eine Karbonatkruste, die persistiert und die Form und Struktur des Stromatolithenaufbaus nachzeichnet. Da *Solentia* photosyntheseaktiv ist, können längere Perioden der mikrobohrenden Aktivität (die für die Kalkkrustenbildung erforderlich sind) nur in längeren (wochen- bis monatelangen) Ruheperioden stattfinden. Bei noch längeren Ruheperioden siedeln sich schließlich eukaryote Algenkolonien an, die keine laminierten Strukturen bilden.

Es kann vermutet werden, dass auch die fossilen Stromatolithen auf diskontinuierlicher Lithifizierung mikrobieller Matten beruhen. Die Lithifizierung entsteht durch Dekomposition einer amorphen Exopolymermatrix (aus bakteriellem Exopolymer) in der photischen Zone der Stromatolithenoberfläche.

Rezente stromatolithenbildende Gattungen von Cyanophyceen (Cyanobakterien): *Aphanocapsa*, *Oscillatoria*, *Schizothrix*.

Neben Cyanobakterien können an der Bildung moderner Stromatolithe auch Grünalgen (Chlorophyten) und Diatomeen beteiligt sein.

Die Seltenheit rez. Stromatolithen beruht u.a. darauf, daß weidende Tiere - z.B. Schnecken - die Laminierung zerstören; Stromatolithen können heute daher nur dort existieren, wo keine zerstörerischen Einflüsse möglich sind, z.B. in hypersalinen Lagunen, da sie eine größere Salinitätstoleranz besitzen als ihre Zerstörer.

Die berühmten rezenten Stromatolithe von Shark Bay (Westaustralien) und Exuma Sound (Bahamas) ähneln zwar makroskopisch den präkambrischen Formen, unterscheiden sich aber in ihrer Mikrostruktur. Die meisten präkambrischen Stromatolithe beruhen auf in-situ-Ausfällung von Karbonaten, während die modernen Stromatolithe von Shark Bay und den Bahamas auf die

Ansammlung von Körnchen zurückgehen, die von überwiegend cyanobakteriellen Matten und Biofilmen eingefangen und gebunden wurden; die physikochemische Aktivität der cyanobakteriellen Matten und Biofilme spielt im Gegensatz zu den präkambrischen Stromatolithen nur eine untergeordnete Rolle. Die Karbonatchemie der frühen präkambrischen Meere unterschied sich offenbar erheblich von der rezenten; sie waren stark alkalisch, natriumkarbonatreich, hohe Konz. von Na-, Kalium-, Karbonat-, Phosphat-Ionen, sehr niedrige Ca- und Mg-Ionen-Konzentrationen, hohe pH-Werte, starke Karbonatmineralübersättigung; die Ca-Konz. stieg nur langsam an, vor allem gegen Ende des Präkambriums. Analysen primärer Flüssigkeitsinklusionen aus Salzkristallen des späten Proterozoikums und frühen Kambriums bestätigen dieses Szenario.

Die ältesten Stromatolithen (Archaikum) könnten auch abiogen durch Karbonatausfällung aus dem Meerwasser entstanden sein (das Meerwasser war ja vermutlich eine karbonatübersättigte Lösung). Bei den späteren biogenen Stromatolithen spielten Cyanobakterien eine entscheidende Rolle entweder durch Bindung von Karbonatpartikeln aus dem Wasser oder durch physikochemische Ausfällung von Karbonatmineralien. Moderne Cyanobakterien sind in den Meeren nicht in der Lage, zu verkalken oder kalkige Strukturen zu bilden. Die grundsätzliche Frage bestand daher darin, zu überprüfen, ob moderne Cyanobakterien unter alkalischen Bedingungen zur in-situ-Karbonatausfällung fähig sind, die zu stromatolithartigen Strukturen führt. Sowohl in einem quasi-marinen alkalischen Kratersee auf der Satonda-Insel (Indonesien) wie im größten Sodasee der Erde, dem Lake Can in der Türkei, wurden in vivo verkalkende cyanobakterielle Biofilme oder kalkige Strukturen entdeckt, die von in vivo kalzifizierenden Cyanobakterien-Matten produziert wurden, aber die internen Strukturen und Dimensionen unterschieden sich dennoch deutlich von den präkambrischen Stromatolithen.

Rezente Stromatolithen vom präkambrischen Bautyp:

Rezente Analoge zu präkambrischen Stromatolithen wurden im Jahr 2006 aus alkalischen Caldera-Seen der Niuafu'ou-Insel (Tonga) beschrieben (Naturwiss. 93, 119). Sie gleichen auch von ihrem inneren Aufbau her den präkambrischen Formen. Die Seen sind vom Meerwasser unabhängige Systeme, gespeist von Regenwasser. Die Seen sind alkalisch und mit Karbonatmineralien übersättigt. Der größte Stromatolith misst im Durchmesser 80 cm, die maximale Dicke des laminierten Kalkkörpers beträgt 30 cm. Einige ragen über die Wasseroberfläche, sind scheinbar „tot“, von einer ledrigen Schicht nicht-verkalkender Cyanobakterien überzogen, die aber keine Kontinuität zu dem früher gebildeten kalkigen Stromatolithkörper darstellt. Die Oberflächen der kopfförmigen, permanent unter dem Wasserspiegel lokalisierten Stromatolithen sind fleckenweise bedeckt von schwach in vivo kalzifizierenden kapsulären coccoiden Cyanobakterien ähnlich den Resten der verkalkten coccoiden und filamentösen Mikroorganismen, die in den Stromatolithkörpern gefunden werden und an ihrer Bildung wohl beteiligt waren. Die Basis der Stromatolithen ist ca. 15000 J. alt; der zu Zement verbackene Sand, auf dem einige Mikrobialithkrusten aufsaßen, ist 350 – 390 Jahre alt. Zur Zeit reicht die Calciumkarbonatübersättigung der beiden Caldera-Seen aber nicht aus, um die Cyanobakterien zu intensiver Ausfällung und Anreicherung von Calciumkarbonat zu veranlassen, so dass zur Zeit kein nachhaltiges Stromatolithwachstum unterhalten werden kann. Die großen Stromatolithköpfe und Krusten wurden also zu Zeiten höherer Seespiegel und stärkerer Übersättigung gebildet. Die große Ähnlichkeit der inneren Struktur und Textur mit den meisten präkambrischen Stromatolithen spricht dafür, dass die flachen präkambrischen Meereszonen, in denen sich Stromatolithe bildeten, wie die Caldera-Seen von Niuafuou alkalische, karbonatreiche Systeme darstellten.

Rezente Stromatolithe der Tiefsee

Die Bildung von Stromatolithen ist nicht zwingend an Photosynthese gebunden; auch durch Chemosynthese in Form von Energiegewinnung durch Methanabbau können Stromatolithe entstehen, wie man in 731 m Tiefe vor der Küste Pakistans entdeckte (Makran-Stromatolithe). An der Mikrobenflora dieser Stromatolithe sind methanabbauende Archaea beteiligt, wobei der Schwefelwasserstoff, der beim Methanabbau entsteht, oxidiert wird. Da in der Region in der betreffenden Wassertiefe kaum Sauerstoff vorhanden ist, nutzen die Bakterien wahrscheinlich Nitrat (statt Sauerstoff) als Oxidationsmittel, wodurch Kalkbildung (infolge Alkalinität) begünstigt wird. Die Biofilmmineralisierung beruht demnach auf Schwefelwasserstoff-Oxidation durch Nitrat sowie anaerober Oxidation von Methan in Anwesenheit von Sulfat. Die damit verbundene Alkalinität fördert die Kalkbildung.

Die Stromatolithbildung erfolgt dabei durch chemosynthetische Prokaryonten an untermeerischen Methan-Austrittsstellen (seeps). Die Makran-Stromatolithen sind konisch, bis 30 cm hoch und mit hell bis orange gefärbten Prokaryonten-Matten bedeckt, die aus methanotrophen Archaea und sulfatreduzierenden Bakterien bestehen. Durch anaerobe Oxidation von Methan (mit Sulfat) entstehen Hydrogenkarbonat und Hydrogensulfid. Da Hydrogenkarbonat lokal den pH-Wert erhöht, wird Karbonat ausgefällt. Wird Sulfidoxidation mit Nitratreduktion gekoppelt (anaerob), wird ebenfalls die Karbonatausfällung verstärkt.

Die Makran-Stromatolithen gedeihen, weil wegen sehr niedrigen Sauerstoffgehalt und niedrigem Nitratgehalt die Tierwelt des Benthos stark reduziert ist. Grundlage der Prozesse sind Bakterien wie *Thioploca* (siedelt an den Methan-Austrittsstellen), die Nitrat speichern und dies bei Sauerstoffmangel zur Oxidation von Sulfiden einsetzen. Auf diese Weise wird mikrobiell Karbonat gebildet, das hügelartig heranwächst. Da vor dem Neoproterozoikum der Ozean nur über geringen Sauerstoffgehalt verfügte, dürften die Stromatolithen der aphotischen Zone auf ähnliche Weise entstanden sein (Natwiss. Ru. 5/18: 254).

Chemosynthese dürfte daher bei fossilen Stromatolithen des Proterozoikums und Archaikums eine wichtige Rolle gespielt haben, da die Voraussetzungen (sauerstoffarmes/-freies Tiefenwasser, viele methanotrophe Prokaryonten, mikrobielle Denitrifikation) damals ebenso gegeben waren. Unter Nitrat-Reduktion sulfid-oxidierende Bakterien wurden bereits als Urheber 2,52 MA alter laminiertes Tiefwassersedimente vermutet (Geology 2018. DOI: 10.1130/G39890.1).

3600 – 3500 MA (Zusammenfassung):

Somit sind aus der Zeit zwischen 3600 und 3500 MA bereits alle wesentlichen Zeugen des Lebens überliefert: Fossilien, fossilorganische Substanzen (Chemofossilien) und Biosedimente, die zu einem wesentlichen Anteil aus Stoffwechselprodukten von Organismen bestehen, z.B. Stromatolithen und die mit ihnen vergesellschafteten Bänderisensteine und Sulfate. Bereits vor ca. 3500 MA sollen photosynthetisch aktive Organismen riesige Mengen organischer C-Verbindungen produziert haben, von denen ein Teil abgelagert wurde; nach manchen Schätzungen bereits 80 % des derzeit abgelagerten C-Reservoirs. **Insgesamt gilt dieses Datum (ca. 3500 MA) als der Zeitpunkt der ersten „recognizable fossils“.**

3500 MA:

E-mikroskopisch nachweisbare, z.T. **stäbchenbakterienförmige** Mikroorganismen von 0,25x0,6 Mikrometer (µm) Größe in Südafrika.

Das Enzym CO-Dehydrogenase/Acetyl-CoA-Synthase (CODH/ACS) muss bereits vor > 3,5 MrA im LUCA existiert haben. Es ist erforderlich für den Wood-Ljungdahl-Weg der anaeroben C-Fixierung (sog. Reduktiver Acetyl-CoA-Weg zur Kohlenstoffdioxid-Assimilation, aber auch der Energiegewinnung). Aus vier Molekülen Wasserstoff und zwei Molekülen Kohlenstoffdioxid werden ein Molekül Essigsäure und zwei Moleküle Wasser hergestellt. Der Syntheseweg gilt als einer der ältesten Wege der C-Fixierung und findet sich noch heute in Methanogenen, Acetogenen, aber auch anderen Anaerobiern und läuft nur unter anaeroben Bedingungen ab. Er spielt auch heute noch eine wichtige Rolle in anaeroben Ökosystemen und ist seit > 3,5 MrA in Mikroorganismen konserviert (PNAS 115: E1166).

Ca. 3500 MA (+- einige 100 MA) bis 2300 MA:

„Methan-Treibhaus“. Es ist zwar bisher nicht direkt beweisbar, aber plausibel, dass die Erde in dem genannten Zeitraum aufgrund der Methanproduktion methanogener Archaea vor Vereisung bewahrt wurde; man kommt auf diese Idee durch ein Ausschlussverfahren. Grundsätzlich gilt, dass die Sonne vor 4,6 MrA nur 70 % und vor 2,8 MrA nur 80 % der rezenten Helligkeit (Energie) abstrahlte; die Erde müsste unter diesen Bedingungen eigentlich permanent global vereist gewesen sein, was sich aber bis vor 2,3 MrA niemals nachweisen ließ. Irgendein Treibhausgas muss sie davor bewahrt haben: zunächst dachte man an Ammoniak, das aber mangels Ozonschutzschild bei der stark einwirkenden Strahlung zu schnell zersetzt würde; Kohlendioxid allein kann allenfalls in der Zeit vor dem Auftreten der methanogenen Archaea als alleiniges Treibhausgas gewirkt haben; bei den Konzentrationen, die notwendig gewesen wären, die Erde vor einer Vereisung zu bewahren, hätte sich nämlich in Abwesenheit von Sauerstoff Siderit bilden müssen, und dies ist aber nicht nachweisbar (zwischen 2,8 und 2,2 MrA); die Sideritbildung setzt beim Achtfachen der rezenten CO₂-Konzentration ein. Folglich kann Kohlendioxid die Erde bis vor 2,3 MrA nicht allein vor der Vereisung bewahrt haben, denn es lag jedenfalls unter dem Achtfachen der rez. Konzentration, und diese hätte nicht gereicht, um bei der kühlen Sonne eine Vereisung zu verhindern. Vor 2,8 MrA (Helligkeit der Sonne 80 %) hätte die Atmosphäre 2 % Kohlendioxid enthalten müssen, um ein dauerhaftes Gefrieren zu verhindern, d.h. 50 x über rezent und 8 x mehr als der Wert, ab dem die Sideritbildung einsetzt. Kohlendioxid dürfte zwar die ganze Zeit über einen Beitrag zum Treibhauseffekt geleistet haben, der allein aber nicht ausreichend gewesen wäre. Somit bleibt nur Methan, das von methanogenen Bakterien anaerob gebildet wurde und das sich in der damaligen sauerstofffreien Atmosphäre ca. 10000 J lang halten konnte, bis es zersetzt wurde (rezent wird Methan innerhalb von 10 J. oxidiert); ein Methangehalt von 0,1 % bzw. bis zum 600-Fachen der rez. Konz. hätte zusammen mit einem CO₂-Gehalt unterhalb der Sideritschwelle ein angenehmes, vereisungsfreies Klima hervorgebracht. Die Erde war damals kein blauer Planet, sondern rosaorange. Für einen solchen Methanpegel hätte es sogar ausgereicht, wenn das Gas in denselben Mengen produziert worden wäre wie heute, weil es sich um den Faktor 1000 länger in der Atmosphäre halten konnte. Wasserstoffgas und Kohlendioxid – als Ausgangsprodukte für die Methanogene – waren in der von Vulkanismus geprägten Atmosphäre ausreichend vorhanden; die Vulkane setzten große Mengen Wasserstoff frei, der sich ansammeln konnte, weil es noch keinen freien Sauerstoff gab, mit dem es reagieren konnte; somit wurden H-Konzentrationen erreicht, die ausreichten, um von Methanogenen verwertet zu werden. Wahrscheinlich enthielt die Uratmosphäre einige Promille Wasserstoffgas, bevor die Methanogene auftraten; letztere konnten dann einen großen Teil davon in Methan umwandeln, wenn Phosphor und Stickstoff in biologisch verwertbarer Form vorhanden waren, wovon sicher auszugehen ist. Unter diesen Umständen konnten sie dann das 1 Promille Methan produzieren, das zum Warmhalten der Erde erforderlich war.

Da Methanogene bei höheren Temperaturen besonders stoffwechselaktiv sind, kam es sogar zu einer positiven Rückkoppelungsschleife: je wärmer es wurde, umso mehr Methan wurde

produziert; diese Aufschaukelung wurde aber dadurch limitiert, dass Methan ab einer Konz. von 1 Promille durch das Sonnenlicht zu länger-kettigen Kohlenwasserstoffen polymerisiert wird, und auch die Bildung eines methanbedingten organischen Dunstschleiers (wie beim Saturnmond Titan, der ebenfalls eine Methanatmosphäre hat, aber wohl fast sicher nicht organischen Ursprungs) in großer Höhe dürfte die Erde vor Überhitzung bewahrt haben, da der organische Dunst einfallendes Sonnenlicht abfängt und zurückstrahlt. Dadurch verschob sich die Population der Methanogene wieder in Richtung auf die langsamer wachsenden Arten, die für ein gemäßigtes Klima sorgten. Es kam so zu stabilen Verhältnissen mit einer dünnen organischen Smogsschicht und gemäßigttem Klima bei stabiler, aber nicht übermäßiger Methanproduktion.

Als dann vor 2,3 MrA durch die stark ansteigende Photosynthese Sauerstoff in die Atmosphäre gelangte, gingen die anaeroben Methanbildner stark zurück, die Methanbildung nahm ab, und das noch gebildete Methan wurde schnell zersetzt; der Treibhauseffekt nahm ab, es kam zu einer ersten großen Vereisung (huronische Vereisung, nach dem Huron-See benannt) exakt zu dem Zeitpunkt, als sich Sauerstoff in der Atmosphäre anzureichern begann. Seitdem hat Methan das Klima zwar nie mehr dominiert, könnte aber für einige Zeit noch eine begrenzte Rolle gespielt haben, und zwar solange der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre noch relativ gering war und die tiefen Ozeane noch sauerstofffrei und sulfatarm waren; unter diesen Bedingungen hätte weiterhin 10 x so viel Methan aus den Meeren in die Atmosphäre entweichen können und in der Luft ein Anteil von 0,1 % aufrechterhalten werden können; das könnte erklären, weshalb das Proterozoikum nach der huronischen Vereisung dann für weitere 1,5 MrA eisfrei blieb, obwohl die Sonne noch immer relativ schwach schien. Erst ein weiterer Anstieg der Sauerstoff-Konz. in der Atmosphäre und/oder eine Zunahme der gelösten Sulfatmenge könnten dann die beiden späteren Schneeballepisoden (Sturtian, Martinoan) ausgelöst haben infolge des mit dem Sauerstoffanstieg verbundenen Absinkens des Methangehaltes.

Es ist zu betonen, dass diese Zusammenhänge nicht direkt bewiesen sind; es handelt sich lediglich um das nach gegenwärtigem Kenntnisstand plausibelste Szenario (Spektr. Wiss. 9/2004).

Auch nachdem die Sauerstoffanreicherung in den Ozeanen und der Atmosphäre vor ca. 2,3 MA begann, stieg der Sauerstoffgehalt in den Ozeanen (und folglich auch in der Atmosphäre) für die folgenden 1 MrA und darüber hinaus nur langsam an, wie sich aus den niedrigen Sulfatgehalten in den Sedimenten (5 bis 15 % des rezenten Wertes) schließen lässt; der Sauerstoffgehalt stieg zwar tendenziell an, blieb aber während des gesamten Mesoproterozoikums und bis ins Neoproterozoikum hinein sehr niedrig; der allmählich einsetzende stärkere Anstieg gegen Ende des Mesoproterozoikums und im Neoproterozoikum korreliert mit der Diversifizierung der Eukaryonten (Nat. 431, 834).

3500 – 3200 MA, Barberton Greenstone Belt:

Vulkanische Gesteine, dazwischen kleinere Sedimenteinheiten, z.T. mit BIFs (= Banded Iron Formations, Bändereisensteine).

Untersuchungen an Sauerstoffisotopen in Phosphaten sprechen für Ozeantemperaturen von nur 26 bis 35 Grad, also weitaus weniger, als nach früheren Daten für das frühe Archaikum angenommen wurden (55 bis 85 Grad für 3500 MA). Allerdings hatte schon eine andere Studie mit Sauerstoff- und Wasserstoffisotopen Ozeantemperaturen von höchstens 40 Grad (oder weniger) gezeigt. Bereits vor 3500 MA war der Phosphor-Zyklus im Meer gut entwickelt. Anoxygene Phototrophe, die zweiwertiges Eisen als Elektronendonoren nutzen, könnten für die weit verbreiteten BIFs verantwortlich sein (Nat. 464, 1029).

3490 – 3460 MA: indirekter Nachweis methanogener Bakterien (Archaea)

In 3460 – 3490 MA alten Kissenbasalten der Dresser-Formation W-Australiens finden sich innerhalb von Quarzkristallen in Kieselsäuregängen syngene (primäre) Gas-/Flüssigkeitsinklusionen (1 - 15 Mikrometer lang), die neben Wasser auch kleine Gasblasen mit CO₂ und Methan mit einer Isotopenzusammensetzung enthalten, die dafür spricht, dass sie mikrobiell – durch methanogene Archaea – zustande gekommen sind, und zwar unterhalb des Meeresbodens, u.U. bis in 1 km Tiefe (Hinweis: methanogene Bakterien produzieren Methan mit starker C13-Abreicherung). Es gab also bereits damals eine aktive Biosphäre **unter der Oberfläche** – wie auch heutzutage. Der bis dahin älteste (geochemische) Hinweis auf Methanogene war bisher 2,8 MrA alt. Das ebenfalls in den Kieselsäuregängen gefundene Kerogen stammt aus zersetzten Mikroorganismen.

Dies ist offenbar der älteste Nachweis biologisch produzierten Gases. Außerdem wurden aus der Dresser-Formation bereits Hinweise auf die Aktivitäten sulfat-disproportionierender Bakterien nachgewiesen (s. unten unter „3490 MA“). Stromatolithen sind aus geringfügig jüngeren Sedimenten derselben stratigraphischen Sequenz bekannt, ihre Erbauer sind aber unbekannt, während in **3,42 MrA alten Gesteinen Südafrikas mikrobielle Matten** nachgewiesen wurden, wobei die chemische Analyse der Gesteine auf anoxygene Phototrophe deutet (photosynthetisierende Organismen, die keinen Sauerstoff bilden). Auch wenn es noch keine oxygene Photosynthese gab, lebten zu diesem Zeitpunkt also bereits

- anoxygene Phototrophe
- Sulfatdisproportionierer (s. unter „3490 MA“)
- methanogene Archaea (wichtige Treibhausgasproduzenten, s.o.)

Methanbildung erfolgt ausschließlich durch Euarchaeota; Bakterien und Archaea müssen sich also schon vor mehr als 3,46 MrA voneinander getrennt haben, und das hohe Alter der Methanbildung durch Archaea unterstreicht deren wichtige Rolle bei der Regulation des frühen Erdklimas (Nat. 440, 426+516).

3490 MA:

In marinen Ablagerungen Westaustraliens (North Pole; Dresser Formation) finden sich isotopische Indizien für biogene Fraktionierung von Isotopen elementaren Schwefels (Disproportionierung elementaren Schwefels), der durch UV-bedingte Photolyse von vulkanogenen schwefelhaltigen Gasen wie H₂S und SO₂ entstanden war.

Sulfatreduzierende Bakterien und Archaea in marinen Sedimenten bevorzugen ³²S gegenüber ³⁴S, sofern eine bestimmte Sulfatkonzentration überschritten wird. Der von ihnen produzierte Schwefelwasserstoff enthält daher weniger ³⁴S (³⁴S-depletiert). Dieses Signal für Sulfatreduzierer findet sich allerdings erst seit 2,7 bis 2,5 MrA und lässt auf einen sulfatreichen Ozean schließen (weil bei niedrigen Sulfatkonzentrationen keine Bevorzugung von ³²S erfolgt). Sulfatreduktion wurde vermutlich erst vor 2,7 bis 2,5 MrA etabliert. Neuere Untersuchungen zeigten jedoch, dass im späten Archaikum sehr niedrige Sulfatkonzentrationen herrschten (weniger als 1 % oder gar 0,01 % des rezenten Wertes), dass aber auch unter diesen Bedingungen sulfatreduzierende Bakterien überleben konnten und aktiv Sulfat reduzieren konnten, wie dies heute noch im Matano-See in Indonesien geschieht (sauerstoffreies Bodenwasser, reich an Eisen; dadurch die Verhältnisse im archaischen Ozean simulierend) (Sci. 346: 703).

Auch phylogenomische Untersuchungen von früh abzweigenden Archaea-Linien (wie Diafoarchaea), die sich heute in moderat sauren Thermalquellen finden, weisen auf Sulfit- statt Sulfatreduktion zu jener Zeit hin, als diese Archaea-Linie entstand (> 3,4 MrA). Offenbar lebten

diese frühen Archaea in der Nähe hydrothermischer Quellen von (Bi)Sulfiten. Dies könnte erklären, warum diese frühen Archaea-Linien über keine Fähigkeit zur Sulfatreduktion verfügen (COLMAN DR et al., ISME Journal 2020).

Die 3,5 MrA alten Isotopenbefunde von North Pole, Westaustralien, gehen nach eingehenden Untersuchungen nicht auf Sulfatreduktion zurück, sondern auf Schwefel-Disproportionierungsreaktionen, die sich in rezenten Bakterienkulturen bisher nur in drei Linien fanden, z.B. *Desulfocapsa*; dieses extrem anspruchslose Bakterium benötigt nur Wasser, Kohlendioxid, Schwefel und anorganische Nährstoffe und erhält seine Energie aus der Hydrolyse vom elementarem Schwefel, Thiosulfat oder Sulfiden und lebt unter anaeroben Bedingungen, allerdings muss die Konzentration von Schwefelwasserstoff niedrig sein. Moderne schwefel-disproportionierende Bakterien erfordern eine anoxische Umgebung, Temperaturen unter 40 Grad, nahezu neutralen pH-Wert, niedrige H₂S-Konzentrationen.

Somit existierten vor 3,5 MrA bereits mindestens drei verschiedene Energiegewinnungsmethoden: biologische C-Fixation (ab 3,8 MrA), Methanogenese (s.o.) und bakterielle Schwefel-Disproportionierung (letztere heutzutage extrem selten, s.o.); Sulfatreduktion ist dagegen isotopisch erst seit 2,7 bis 2,5 MrA nachweisbar: entweder war dieser Mechanismus vorher noch gar nicht entwickelt, oder die Sulfatkonzentration im Ozean war bis dahin zu niedrig, als dass die Sulfatreduktion das o.g. isotopische Signal hinterlassen konnte. Für letztere Annahme spricht der extrem niedrige Sauerstoffgehalt zu dieser Zeit. Daher ist keinesfalls ausgeschlossen, dass im Archaikum noch weitere biologische Mechanismen schwefel-basierten Lebens existierten, z.B. Sulfidreduzierer, Sulfidoxidierer, Sulfatreduzierer; Belege existieren bisher aber lediglich für Schwefel-Disproportionierer, außerdem mögliche isotopische Hinweise auf Schwefel-(S⁰)-Reduzierer (Sci. 317, 1508 + 1534).

Im Jahr 2018 wurde die Zusammensetzung der organischen Masse in Ablagerungen aus hydrothermalen Quellen der Dresser-Formation näher untersucht. Die Hydroxylyse von Kerogen führt zu n-Alkanen unterschiedlicher Kettenlänge. Die angetroffenen n-Alkane entsprechen in ihrem Verteilungsspektrum der Kettenlängen jenen, die man bei der Hydroxylyse rezenter bakterieller Biomasse erhält und unterscheiden sich deutlich von jenen, die sich experimentell auf abiotischem Weg (Fischer-Tropsch-Synthese) bilden lassen. Die organische Materie in den verkieselten Adern der Dresser Formation ist damit überwiegend organischer Herkunft. Die organische Materie sammelte sich zunächst in anoxischer aquatischer Umgebung (an der Wasseroberfläche oder darunter) an und wurde dann durch hydrothermale Flüssigkeiten aufgenommen, neu verteilt und zersetzt (Hydrothermale Pumpen-Hypothese) (Biogeosci. 15: 1535).

3480 MA:

[Tubuläre Strukturen als Biomarker? Strittig ist, ob 3,48 MA alte, bis 50 Mikrometer lange und 4 Mikrometer breite tubuläre Strukturen in 3,48 MA alten Kissenlavaartigen Strukturen Südafrikas (Barberton Greenstone Belt) biogenen Ursprungs sind; in modernen Kissenlaven finden sich solche Röhren infolge der Aktivität von Mikroorganismen, u.a. mit Nachweis von Nucleinsäuren und anderer organischer Materie. Die Mikroben fressen sich – im Labor – durch Fels und Glas und nehmen dabei die dort vorhandenen Nährstoffe wie Phosphor und Eisen auf. Die fossilen Mikroröhren entsprechen diesen rezenten Formen in Größe, Form, Hinweisen auf organische Substanzen sowie dem Vorkommen leichteren Kohlenstoffs und werden daher als Biomarker interpretiert. Auch in Australien wurden in gleich alten, auf dem Meeresboden abgelagerten Laven derartige Strukturen gefunden; deren Biogenizität steht aber infrage. Schließlich wurden röhrenartige Veränderungen aber auch in zwei Marsmeteoriten (Nakhla, Lafayette) nachgewiesen, so dass letztlich auch die Wertigkeit der südafrikanischen Mikrotubuli als Biomarker noch nicht gesichert

ist (Sci. 304, 503 + 578). Eine eingehende Untersuchung im Jahr 2014 ergab nicht nur ein jüngeres Alter (nur 2,8 – 2,9 MrA), sondern spricht für eine abiogene, metamorphe Genese der vermeintlichen Spurenfossilien (PNAS 111: 8380).

Kissenbasalte weisen eine 1 – 2 cm dicke glasige Rinde auf; bei Vorhandensein von Wasser ist diese glasige Rinde (Gesteinsglas) sehr instabil und wird schnell in verschiedene Minerale umgewandelt, wobei an dieser Umwandlung Mikroorganismen mit beteiligt sind; sie hinterlassen sowohl geochemische Veränderungen (sehr niedrige ^{13}C -Werte, erhöhte Konzentrationen von C, N, P, K und S, in jungen Proben auch DNS-Reste) als auch sichtbare Spuren (röhrenförmige gerade oder gebogene Gebilde mit bis 4 Mikrometer Durchmesser und meistens unter 100 Mikrometer Länge), teilweise in Bündeln auftretend und mit kristallinem oder sehr feinkörnigem Tonmaterial ausgefüllt. Heutzutage finden sich Ichno“fossilien“ in Kissenbasalten nach Untersuchungen von Bohrkernen aus dem Ozeanboden bis in eine Tiefe von etwa 550 m (unter dem Meeresboden); in den oberen 250 bis 300 m dominiert die biogene Gesteinsumwandlung in den Gläsern sogar gegenüber der abiotischen; ab Gesteinstemperaturen oberhalb 78 Grad geht dagegen die biologische Glasumwandlung stark zurück. Sowohl in Proben von ehemaligen Glasrändern von Kissenlaven aus Australien (Pilbara-Region) wie Südafrika (Barberton) fanden sich nun röhrenförmige Strukturen von 1 bis 9 Mikrometer Durchmesser und bis zu 200 Mikrometer Länge, die als Spurenfossilien der biologischen Umwandlung von Gesteinsglas interpretiert werden. Die ältesten Lebensspuren sind also nicht nur in Sedimentgesteinen, sondern auch in basaltischen Kissenlaven zu finden! (Natw. Ru. 12/07, 648)].

3480 MA:

Ältester Nachweis terrestrischen Lebens.

Geyserite der Dresser Formation, Australien: Geyserrite werden durch terrestrische heiße Quellen gebildet. In den Geyserriten fanden sich Stromatolithe – 600 MA vor dem bisher ältesten Nachweis terrestrischen Lebens (Nat. 545: 269). Die ältesten zuvor bekannten Geyserrite stammen aus dem Devon.

Die Geyserrite der Dresser Formation entstanden wohl in einstigen Quelltöpfen geothermischer Felder, an deren Böden Schwerspat aufgrund seiner geringen Löslichkeit ausfiel. Zwischen den Schwerspatschichten finden sich Lamellen aus Pyrit, ein Indiz für Sulfatreduktion durch Mikroorganismen. Kleine fast runde Strukturen im Geyserrit könnten von ehemaligen Gasblasen stammen, die dann später mit Quarz oder Schwerspat ausgefüllt wurden. Solche Gasblasen entstehen durch Stoffwechselaktivität von Mikroorganismen innerhalb der extrazellulären polymeren Matrix der Biofilme. Die Poren können aber auch auf Quellwasser zurückgehen, das in der extrazellulären Matrix gefangen wurde. Später kristallisierten diese Hohlräume dann aus. Palisadenförmige Strukturen werden für verkieselte Reste der Mikroorganismen selbst gehalten; sie waren bei der Einbettung senkrecht zur Oberfläche orientiert. Es könnte sich um chemolithotrophe Mikroorganismen gehandelt haben, die reduzierte chemische Verbindungen der heißen Quelle als Energie- und Elektronenquelle nutzten.

Zur Zeit der Entstehung der Geyserrite dürfte es sich um eine heiße Silikatquelle gehandelt haben; Indizien sind Geyserrite, Quelltöpfe, Mikropalisaden und Stufenterrassen – also auf der Landoberfläche und nicht in küstennahen, von Gezeiten beeinflussten Settings (Natwiss. Ru. 6/2017: 295).

3465 MA:

Early Archaean Apex Basalt und Towers Formation, NW-Australien (Datierungsspanne: 3470 bis 3460 MA). (Anmerkung: identische Strukturen wurden später auch in der etwas älteren, 3490 MA alten Dresser Formation nachgewiesen, s. Sci. 302, 1194).

Frühere Interpretation (zurückzuziehen):

[a] Towers Formation (geringfügig älter als Apex Basalt: unmittelbar im Liegenden des Apex Basalts): von einer Hülle umgebene vermeintliche koloniale prokaryontische Einzelzellen.

b) Apex-Basalt: zellulär erhaltene cyanobakterienartige filamentöse, morphologisch diverse Bakterien mit erheblicher Disparität: *Archaeotrichon*, *Eoleptonema*, *Primaevifilium*, *Archaeoscillatoriopsis* (Sci. 260, 640). Diese vermeintlichen (!) „Mikrofossilien“ finden sich in Bruchstücken eines älteren Sediments, das im Apex Basalt eingeschlossen ist, so daß das Alter von 3465 MA für den Apex Basalt selbst nur die Untergrenze des Alters der „Fossilien“ definiert; es ist nicht bekannt, wieviel älter die „Fossilien“ wirklich sind!

Die Apex-„Fossilien“ ähneln angeblich rez. oscillatorischen Cyanobakterien; zwei Arten seien „höchstwahrscheinlich“ Bakterien, 7 Arten Cyanobakterien und zwei Arten Bakterien oder Cyanobakterien. Die Cyanobakterien seien effektiv nicht unterscheidbar von proterozoischen *Oscillatoriopsis* und rezenten *Oscillatoria spp.*. Ein so hoher Grad an morphologischer Diversität würde in 92 % aller folgenden präkambrischen Filament Floren nicht mehr erreicht.

Archaeoscillatoriopsis disciformis ähnele sehr der rez. *Oscillatoria grunowiana* und der 1950 MA alten *Gunflintia grandis*; *Eoleptonema apex* ähnele sehr diversen proterozoischen Bakterien (1425 MA, 1050 MA), aber auch dem rez. Bakterium *Beggiatoa minima*.]

Spätere Untersuchungen eines anderen Teams (2002; s. Nat. 416, 76; Sci. 295, 1812) ergaben allerdings, dass es sich bei den vermeintlichen Mikrofossilien um Pseudofossilien handeln soll. Es ist inzwischen gesichert, dass die betreffenden Gesteine im Schlund einer hydrothermalen Quelle bei 250-350 Grad gebildet wurden; photosyntheseaktive Mikroorganismen (wie Cyanobakterien) sind somit von vornherein auszuschließen.

Verfolgt man im Mikroskop die Strukturen, die sich in einer Fokusebene als plausible, scharf begrenzte, kugel- oder filamentförmige Mikroorganismen darstellen, über mehrere Fokusebenen hinweg, verändern sie ihre Morphologie: Filamente variieren im Durchmesser, ballonieren, teilen sich sogar manchmal, aus kugelförmigen Formen werden Filamente und umgekehrt, der Durchmesser variiert, d.h. sie setzen sich in einer völlig anderen Form fort, als sie in einer anderen Fokusebene zunächst erschienen. Es besteht ein Kontinuum zwischen mikroorganismenähnlichen und völlig chaotischen, abstrusen Formen; was in einer Fokusebene wie ein Bakterium aussieht, wirkt in einer anderen Ebene völlig anders. Es fehlt auch die sonst für Mikroorganismen typische Ausrichtung und Kettenbildung, d.h. Verteilung und Ausrichtung sind völlig zufällig und ohne Präferenzen (normalerweise weisen Cyanobakterien eine bevorzugte Ausrichtung bei der fossilen Einbettung auf). Verzweigungen sind z.B. völlig unvereinbar mit oscillatorischen Cyanobakterien, und sind fossil überhaupt erst ab 900 – 800 MA nachweisbar. Einige Strukturen weisen Durchmesser bis 36 Mikrometer auf, viel größer als alle anderen präkambrischen Mikrofossilien. Die septierte Erscheinung der Filamente wird weitgehend durch mikrokristalline Quarzkörner oder Graphit verursacht; auch unter experimentellen hydrothermalen Bedingungen lassen sich solche septierten Strukturen erzeugen.

Einzig die Raman-Spektroskopie deutet auf eine biogene Bildung der graphitartigen Masse; sie könnte auf selbst (als Mikrofossilien) nicht erhaltene hyperthermophile Bakterien zurückgehen, wie sie fossil aus jüngeren Zeitabschnitten des Archaikums belegt sind; rRNA-kladistische Befunde sprechen dafür, dass methanogene Archaeabakterien deutlich älter als Cyanobakterien sind.

Die hohen Temperaturen von 250-350 Grad wären aber auch nicht mit extrem hyperthermophilen Archaea vereinbar, so dass der mit der Raman-Spektroskopie diagnostizierte amorphe Graphit auch abiogen gebildet worden sein könnte, durch Umwandlung vulkanischen CO in isotopisch leichte C-Verbindungen (Fischer-Tropsch-Synthese) unter hohen Temperaturen und Katalyse nativer Metalle; die amorphen Graphitmassen wurden dann beim Wachstum von Mineralien in der hydrothermalen Quelle in diese provokativen Formen transformiert. Die Raman-Spektroskopie kann nicht zwischen biogenem und amorphem, abiogenen Graphit unterscheiden. Auch der Erstbeschreiber (SCHOPF) gibt inzwischen zu, dass er sich geirrt hat, und schließt photosyntheseaktive Mikroorganismen wie Cyanobakterien als Quelle des Graphit aus, glaubt aber, dass es sich um Reste von Mikroben handelt, die an den heißen Quellen siedelten (Sci. 296, 1384).

Ergebnis einer Konferenz im Frühjahr 2002 (Nat. 417, 782) war, dass keine definitive Einigung erzielt wurde, die Kritiker dominierten aber; SCHOPF konnte nicht wirklich überzeugen, einzig die Befunde aus der Raman-Spektroskopie konnten nicht eindeutig widerlegt werden. Im Labor ließen sich bei Raumtemperatur mineralische Strukturen züchten, die den SCHOPFschen (vermeintlichen) Mikrofossilien exakt gleichen. Selbst SCHOPF ist inzwischen sicher, dass es sich gewiss nicht um Cyanobakterien handelt.

Die Biogenizität der Befunde aus der Dresser Formation und dem Apex Chert wurde dann aber im Jahr 2003 endgültig erschüttert, als es gelang, derartige Strukturen im Labor unter Bedingungen, die im Archaikum in der Nähe hydrothermalen Quellen geherrscht haben, aus abiogenen organischen Molekülen zu synthetisieren (Sci. 302, 1194). Unter den heutigen Bedingungen auf der Erde wäre dies zwar nicht möglich, wohl aber unter Bedingungen, wie damals herrschten (alkalisches Medium, Silizium, Karbonat, mild-hydrothermale Bedingungen; Bariumionen, einfache organische Moleküle wie Phenol und Formaldehyd); so sind einzelne Horizonte der Warrawoona-Gruppe (zu der beide Fundstellen zählen) reich an Quarz und Barit. Die Mikrostruktur der Filamente entspricht exakt den vermeintlichen Dresser- und Apex-Fossilien, und selbst in der Raman-Spektroskopie ergeben sie identische Befunde, so dass auch die ramanspektroskopischen Befunde nicht mehr als Beweis für Biogenizität ausreichend sind. Die Mikrostruktur der künstlichen Filamente besteht aus siliziumummantelten, nanometergroßen Karbonatkristallen, streng orientiert angeordnet. Ausgangssubstanz sind einfache organische Kohlenwasserstoffe, die sich auch abiotisch bilden konnten; unter milder Wärme polymerisieren sie zu kerogenen Produkten („biomorphe Filamente“) (im Gegensatz zum Apex Chert gibt es aber neben den strittigen Filamenten für die Dresser Formation noch andere Hinweise auf Leben; s.u.).

Andererseits konnte im Jahr 2006 gezeigt werden, dass das Kerogen im Apex Chert biologischen Ursprungs sein soll, so dass es sich zumindest bei einigen der vermeintlichen Mikrofossilien aus dem Apex Chert doch um echte Fossilien handeln muss.

Hierfür spricht auch der Nachweis morphologisch gleichartiger Mikrofossilien aus gleich alten oder etwas jüngeren Gesteinen (insgesamt 40 Morphotypen aus 14 Gesteinen, darunter filamentöse Mikrofossilien aus der 3235 MA alten Sulfur Springs Group im gleichen Gebiet Australiens; sie lebten in Felsporen knapp unter dem Meeresboden an einer hydrothermalen Quelle). Unverzweigte Elemente, bis 0,3 mm lang, in dichten Gruppen. Es dürfte sich um thermophile, chemotrophe Mikroorganismen gehandelt haben, wie sie sich auch heute noch in derartigen Lebensräumen finden (Taylor et al. 2009, S. 50; s. auch unter „3235 MA“)

Weitere Untersuchungen belegten dann aber, dass es sich bei den vermeintlichen Apex-Fossilien um Pseudofossilien handelt (Aggregate von Aluminiumsilikat-Kügelchen). Was allerdings weiterhin Bestand hat, ist ein Kerogensignal bei C-haltigen Pseudofossilien, dessen

Isotopenzusammensetzung mit organischer Genese vereinbar ist, für das aber ebenfalls noch die Möglichkeit der abiogenen Synthese in hydrothermalen Settings diskutiert wird, oder der Kohlenstoff wurde aus anderen Ursprungsorten hier hereingetragen (PNAS 112: 4859).

C-Isotop-Analysen (sekundäre Ionen-Massenspektroskopie = SIMS) von 11 individuellen zellulären, verkieselt erhaltenen Mikrofossilien aus fünf prokaryontisch-filamentösen Taxa aus dem 3465 MA alten Apex Chert ergaben im Jahr 2018 dann aber

- zwei Arten primitive Photosynthetisierer (phototrophe Bakterien) (nutzen Sonnenlicht)
- ein Methanproduzent (ad Archaea)
- zwei Methankonsumer (isotopische Signale wie bei modernen methan-metabolisierenden gamma-Proteobakterien).

Damit sind Archaea unstrittig aus dieser Zeit nachgewiesen, was in Einklang mit rRNA-basierten molekularen Uhren steht. Methanbasierter Stoffwechsel (sowohl Methan-Produzenten wie Methan-Konsumenten) spielte offenbar eine erhebliche Rolle in der frühen Biosphäre. Es handelt sich auch nach dem Stand von 2018 um die ältesten bisher bekannten zellulären Mikrofossilien. Die Isotopanalysen individueller Mikrofossilien erlauben präzisere Aussagen zur Taxonomie als die Isotopendaten aus Proben, die Kerogenreste unterschiedlicher Taxa enthalten könnten. Da zu jener Zeit schon komplexe Lebensgemeinschaften existierten, muss das Leben viel älter sein. Es sind gleichzeitig die ältesten Fossilien, die gleichzeitig morphologisch wie auch chemisch eindeutig als Lebewesen charakterisiert sind. (PNAS 115: 53).

3450 MA:

Flache bakterienähnliche Filamente in der Swaziland-Supergroup, Südafrika.

3430 MA (naA 3450 MA):

Strelley Pool Chert (SPC), Pilbara Craton, Australien: kilometerlange, riesige ausgedehnte Stromatolithkomplexe; unter flach-marinen, karbonatreichen Bedingungen gebildet. Sieben verschiedene Morphotypen von Stromatolithen, darunter Kegel, deren Bildung – allein schon wegen der steilen Kegelwinkel – nicht als anorganisch erklärbar sein soll, sondern nur durch mikrobielle Matten. Insbesondere die Form der Kegel (dickere Schichten an der Spitze, dünnere Schichten entlang der 50-Grad-Seiten) spricht dafür, dass Mikroben aufwärts wuchsen; die Abhänge der Kegel sind zu steil, als dass sich Sedimentkörnchen dort mechanisch ansammeln könnten. Der Fossilnachweis stand bei der Erstpublikation aber noch aus, lediglich die differenzierte und komplexe Morphologie der Stromatolithe wurde als Indiz für organische Genese interpretiert. Weitere Indizien: hydrothermale Aktivität und Vulkanismus brachten das Stromatolith-Wachstum zum Erliegen; ruffartige Strukturen und unterschiedliche Morphotypen korrelieren jeweils mit den Umgebungsverhältnissen; mehrere Morphotypen von Stromatolithen wurden in jüngeren Schichten aufgrund ihres Fossilinhalts eindeutig als organogen nachgewiesen; Unterschiede in der Korngrößenverteilung des Sediments innerhalb und außerhalb der Stromatolithen; eindeutige Mikrobenmatten (Buck Reef Chert, Südafrika; s. unter „3416 MA“) sind nur wenig jünger (Sci. 312, 1457; Nat. 441, 700 + 714; Natwi. Ru. 11/06, 555). Immerhin wurden inzwischen in einem älteren Abschnitt der Strelley Pool Formation Hinweise auf Mikrofossilien berichtet (Sci. 312, 1457).

Detaillierte Untersuchungen von Kerogen aus dem SPC mit verschiedensten Methoden belegten große Ähnlichkeiten mit jüngerem (1450 MA altem), sicher biogenen Kerogen (Taylor et al. 2009 S. 48).

In gut erhaltenen Arealen enthalten die SPC-Stromatolithen C-reiche Laminierungen – offenbar Reste der alten Biomatten. Untersuchungen der S-Isotop-Zusammensetzung von Material dieser C-reichen Laminae sprechen für eine Schwefelung organischer Materie durch Schwefelwasserstoff; **Energie gewannen die Biomatten überwiegend (oder ausschließlich) durch Disproportionierung elementaren Schwefels** (PNAS 109, 15146).

Die Strelley Pool Formation besteht aus frühen siliklastischen Sandsteinen; dabei wurde der Quarzsand an der Basis dieser Formation während einer Transgression im flachen Gezeitenbereich (also in der photischen Zone) abgelagert. Organisches Material wurde zwischen den Körnern eingefangen und ist eng mit runden Pyritkörnchen assoziiert. Quarz (Sandkörner), Pyritkörnchen und organische Materie wurden dann sehr rasch verkieselt und von einer 2 bis 8 m dicken Quarzschicht bedeckt. Durch die damit verbundene große Härte dieser Gesteinsformation wurde sie wenig verformt und aufgebrochen; die Voraussetzungen für die Überlieferung des enthaltenen organischen Materials waren daher besonders günstig. Mikrofossilien finden sich sowohl als isolierte kokkenförmige wie auch tubuläre Formen. Die Mikroorganismen hefteten sich offenbar an die feuchten Oberflächen der Sandkörner, aber mit enger Assoziation zu Pyritkörnchen. Offenbar betrieben sie anoxygene Photosynthese unter Verwendung von Schwefel analog heutigen Purpurschwefelbakterien (Pyritkörnchen sind verarmt in Bezug auf das Isotop ³⁴S).

Allerdings sind die Wandstrukturen der Mikroorganismen sehr dick (meist 500 bis 600 nm) - viel dicker als man von proteobakteriellen Zellmembranen erwartet. Dennoch könnte es sich um Vertreter moderner Gruppen (wie Schwefelbakterien) gehandelt haben, bei denen die Membranen von einer dicken Schicht von Exopolymeren verstärkt waren (ggf. zum UV-Schutz), oder aber um Taxa einer ausgestorbenen Gruppe (PNAS 112: 4859).

Zusammenfassung über Fossilien und andere Nachweise für Biogenizität (Biofilme) in < 3,5 MrA alten Gesteinen des Pilbara Craton nach VAN KRANENDONK (in: REITNER et al. 2008):

Laut VAN KRANENDOCK handelt es sich um die **ältesten Fossilien der Erde!**

a) Dresser Formation, 3,48 MrA: diverse Stromatolithen, Mikrofossilien, negative C-Exkursion, S-Isotope. Die Dresser Formation wurde in einer aktiven vulkanischen Caldera abgelagert. Stromatolithen kommen in verschiedenen stratigraphischen Niveaus vor; unterschiedliche Formen; **Stromatolithen aus Flachwasserkarbonaten sprechen für Photoautotrophie, laminierte Formen an hydrothermalen Quellen sprechen für Chemoautotrophie.** Die Biogenizität der Stromatolithen wird aus morphologischen Merkmalen (z.B. kegelförmige Stromatolithen in nicht deformierten Sedimenten), mikrobiell fixierten Rippelmarken, einer stark negativen C-Exkursion im Kerogen aus hydrothermalen Adern und S-Isotop-Daten geschlossen.

b) Strelley Pool Chert, 3,4 MrA: diverse Stromatolithen, organische Geochemie. Der Strelley Pool Chert wurde im Rahmen einer marinen Transgression (wodurch Festland überflutet und in vollmarine Verhältnisse verwandelt wurde) abgelagert; basal daher fluviatile und Strandablagerungen, gefolgt von küstennahen Sedimenten. Die Form der Stromatolithen

unterscheidet sich zwischen flachmarinen Formen (kegelförmig oder verzweigt-säulenförmig) und solchen aus supratidalen Karbonaten. Die komplexen Formen (z.B. verzweigend-kegelförmig, verzweigend-säulenförmig), mikrobiell fixierte Rippelmarken, Kerogen in zersetzten Matten im Sandstein, geochemische Signaturen u.v.a. belegen die Biogenität der Strukturen.

c) Sulphur Springs Area, 3,24 MrA: C-Isotope, Mikrofossilien; fein laminierte, linsen- oder bandförmig angeordnete organische Materie (zersetzte Stromatolithen) im Sandstein, darin enthalten sind röhren- und kugelförmige Mikrofossilien.

3416 – 3334 MA:

Mikrobielle Matten photosynthetisierender Mikroorganismen (wohl anoxygene Photosynthese) (Buck Reef Chert, Kromberg Formation, Südafrika). In schwarz gebänderten Schichten, die unter normalen Bedingungen ohne hydrothermale Beteiligung in einem stratifizierten, mit gelöstem Silizium übersättigten Ozean sedimentiert wurden, ist die feine schwarze, kohlenstoffreiche Laminierung (innerhalb der 1 bis 15 cm dicken schwarzen Bänder) auf organische Materie zurückzuführen, die in der euphotischen Zone gelebt hat und dann nach dem Absterben durch Wellen und Strömungen in die Umgebung verstreut wurde. Innerhalb der schwarzen Lamination sind lokal filamentöse C-reiche Strukturen mit 1 bis 1,5 µm (Mikrometer) Durchmesser und 100 µm Länge nachweisbar; der Raman-Mikrospektroskopie zufolge liegt keine jüngere Kontamination vor.

Bei der Laser-Raman-Spektroskopie typisches Kerogen-Signal (als Indikator für kerogenhaltige Zellwände) (s. Nat. 416, 73); allerdings kann die Raman-Spektroskopie nicht zwischen amorphem, abiogenen Graphit und biogenem Graphit unterscheiden (s. Nat. 416, 76).

Es handelt sich wahrscheinlich um filamentöse Mikrofossilien, und die feinen Laminationen selbst stellen mikrobielle Matten dar, die Sedimentoberflächen in Stillwasserperioden besiedelten und erhalten wurden, sofern das Sediment später nicht durch Wellen, Stürme usw. zerstört wurde; in Ablagerungen, die in tieferem Wasser erfolgten, finden sich dagegen Ansammlungen von sandgroßen, gerundeten (erodierten) C-reichen Körnchen; hierbei dürfte es sich um die Reste von durch Wellen, Strömungen und Stürme zerstörten mikrobiellen Matten handeln, die dann andernorts als feine Körnchen wieder abgelagert wurden.

Die C-Isotop-Relation der C-reichen Ablagerungen spricht eindeutig für biogene Herkunft; zwar werden Mechanismen diskutiert, wie auch hydrothermale Systeme isotopisch fraktioniertes Methan produzieren könnten, aber hydrothermale Systeme sind nicht in der Lage, derartig riesige Mengen an isotopisch fraktionierter C-reicher Materie zu erschaffen. Die isotopische Zusammensetzung der C-reichen Materie entspricht der Fixierung von C durch Autotrophe im Rahmen des Calvin-Zyklus (diesen nutzen oxygene und anoxygene Photosynthetisierer, viele Chemoautotrophe wie Sulfid-, Eisen- und Wasserstoffoxidierer). Da keine Eisenoxide gefunden wurden, lässt sich eine C-Fixierung durch Eisenoxidation ausschließen; Sulfid- und Wasserstoffoxidation erfordern dagegen größere Mengen an Sauerstoff, was ebenfalls nicht gegeben war (bewiesen durch Vorkommen von Siderit und Fehlen von Eisenoxiden). Außerdem waren die mattenbildenden Mikroorganismen auf Flachwasserregionen oberhalb der Wellenbasis starker Stürme (rezent liegt diese bei 200 m Tiefe) beschränkt. Wenn aber diese Matten auf Flachwassergebiete beschränkt waren, korrespondiert dies mit der euphotischen Zone (bis 150 m). Die Summe dieser Indikatoren (C-Isotope, Siderit, Fehlen von Eisenoxiden, Beschränkung der mikrobiellen Matten auf Flachwasser) deutet darauf, dass die Mikroorganismen (wahrscheinlich anoxygene) **Photosynthese** betrieben (Nat. 413, 549).

>3400 MA:

Der Nachbau der phylogenetisch rekonstruierten Sequenz von zwei Untereinheiten des Tryptophan-Synthase-Komplexes des letzten gemeinsamen Vorfahren aller modernen Bakterien zeigte, dass es sich hierbei bereits um ein thermostabiles Enzym von hoher katalytischer Aktivität handelte (doi: 10.1016/j.chembiol.2016.05.009). Dieser letzte gemeinsame Vorfahr dürfte vor mindestens 3,4 MrA (oder mehr) gelebt haben. Auch die Kommunikation zwischen den Proteinuntereinheiten war genauso ausgefeilt wie in modernen Enzymkomplexen. Die Evolution hochkomplexer und effektiver Enzyme muss also recht schnell erfolgt sein, danach haben sich diese Komplexe nicht mehr entscheidend verändert.

3400 MA:

Erstes Maximum der Eisenablagerungen (weitere Maxima: 2,5 und 0,6 MrA) als Hinweis auf die Aktivität von Eisenbakterien (Bändereisenerze).

"Megasphären": kugelförmige Mikrofossilien der Sedimente der **Onverwacht-Gruppe/Swasiland** (3550 – 3330 MA; organische Innenstruktur, räuml. Gitterwerk, morphologisch ähnlich Foxschen Zentrosomen; neuerdings aber als „fragliche Mikrofossilien“ betrachtet, s. Taylor et al. 2009 S. 51) sowie **Ramsaysphären** im **Swartkopje-Hornstein** Südafrikas. Außerdem kommen organisierte C-haltige Mikrostrukturen vor, die über das Stadium der Kugelform hinausgehen und hefepilzähnliche Sprossungen zeigen. Nachweis von Porphyrinen.

3330 MA:

Josefsdal Chert, Barberton Greenstone Belt: sehr gut erhaltene, silifizierte, geschichtete Stromatolithen mit 1 bis 7 µm dicken mikrobiellen Matten. Die Matten bestehen aus 0,25 µm dicken und < 0,1 mm langen Filamenten. Unter der Filamentschicht findet sich eine 0,5 – 3 µm dicke Schicht aus Kerogen, das von zersetzten Mikroorganismen stammt, die ihrerseits von kalzifiziertem Material unterlagert wird, wobei sulfat-reduzierende Aktivitäten an der Verkalkung beteiligt gewesen sein dürften (naA Indizien für Sulfatreduktion erst ab 2,5 bis 2,7 MrA!).

Zum Zeitpunkt der Silifizierung war der Biofilm noch am Leben. C-Isotope sprechen zugunsten von Photosynthese. Ältester Nachweis einer kalzifizierten Biomatte mit Hinweisen sowohl auf Photosynthese wie Sulfatreduktion. Die Filamente waren von einer kräftigen Schicht extrazellulärer Matrix umgeben, die sie gegen die starke UV-Strahlung (in Abwesenheit einer Ozonschicht) geschützt haben könnte; außerdem könnten die Organismen über UV-schützende Pigmente verfügt haben (REITNER et al. S. 37).

Metallom der organischen (C-reichen) Masse im Barberton Greenstone Belt: die quantitative, räumlich differenzierte Analyse des Gehaltes an Metallen und Metalloiden innerhalb des C-reichen Materials zeigt typische Elemente des Metallbedarfs prokaryontischer molekularer Maschinen wie Fe, V, Ni, As und Co, während Mo und Zn fehlen; diese wurden erst von Enzymen benötigt, die im Zusammenhang mit dem GOE entstanden. Die Metalle sammelten sich nicht sekundär an, sondern repräsentieren den originären Metallgehalt des C-reichen Materials.

Die Kombination aus C-Isotop-Zusammensetzung und Metallgehalt ermöglicht eine definitive Aussage zur Biogenizität auch in Abwesenheit zellulärer Erhaltung. Aus der Metallzusammensetzung lässt sich auch schließen, dass es sich um lithotrophe oder organotrophe

Organismen handelte, die Methan oder Stickstoff verarbeiteten. Aus dem Metallom lässt sich somit auf die metabolischen Netzwerke der damaligen Lebewelt schließen (Sci. Rep. 10: 4965).

3330 – 2850: „Archaische Genetische Expansion“

Phase der intensiven de-novo-Entstehung von Genfamilien. Die molekularkladistische Analyse der Evolutionsgeschichte (Entstehung, horizontaler Gentransfer, Duplikation, Verlust) von 3983 Genfamilien aus allen drei Domänen des Lebens zeigte, dass innerhalb der kurzen Phase zwischen 3,33 und 2,85 MrA 27 % aller größeren modernen Genfamilien entstanden („archaische genetische Expansion“), vor allem für Elektronentransport, Atmung und Coenzym-Stoffwechsel. Gene im Kontext der Verwendung molekularen Sauerstoffs, redox-sensitiver Metalle und Verbindungen entstanden erst später. Ab etwa 2,85 MrA stabilisierten sich die Raten für Gentransfer und Genverlust bereits auf heutige Werte (Details s.u.); die Neuentwicklung von Genen nahm ab, Duplikationen nahmen zu.

Im Zeitabschnitt bis vor > 3,33 MrA entstanden ca. 4 Gene pro Genom pro 10 MA *neu*; ab 3,33 MrA erhöhte sich diese Rate drastisch und erreichte vor etwa 3,2 MrA ein Maximum mit knapp 10 neuen Genen pro Genom pro 10 MA. Danach ging die Neubildung von Genen rasch zurück; vor 3,0 MrA nur noch 2 neue Gene/10 MA. Die archaische genetische Expansion endete vor 2,85 MrA, als weniger als 1 neues Gen/10 MA entstand. Zwischen 2,85 und 2,0 MrA bestand dann ein Plateau bei ca. 0,5 neuen Genen/10 MA; danach ging die Genbildungsrate weiter kontinuierlich zurück auf verschwindend kleine Werte ab < 1 MrA. (Die zu vernachlässigende Genneubildung in jüngerer Zeit hängt aber wohl damit zusammen, dass Genfamilien, die nur in einem einzelnen Genom gefunden werden, wie dies bei vielen Prokaryonten häufig der Fall ist, in der Studie unberücksichtigt blieben).

Parallel mit der Abnahme der Genneubildung* nahm die **Duplikation** von Genen allmählich zu, von < 0,5 Genen/pro Genom und 10 MA im Archaikum auf Werte um 1 Gen/10 MA vor 1,0 MrA, 1,3 Gene vor 0,5 MrA und 1,7 Gene rezent (jeweils pro Genom und pro 10 MA).

Die Rate des **horizontalen Gentransfers** war während der archaischen Expansion mit weniger als 0,5 Genen pro Genom und 10 MA noch gering und nahm nach der archaischen Expansion rasch auf Werte von 2 Genen pro Genom und 10 MA zu. Diese Rate stieg dann nur noch langsam an auf Werte um 2,5 Gene/10 MA rezent. Allerdings war der Gentransfer von (alpha?)-Proteobakterien zu frühen Eukaryonten und von Cyanobakterien zu Pflanzen – erwartungsgemäß – überrepräsentiert (Endosymbiose). Dieser Gentransfer erfolgte nach der archaischen Expansion.

Nimmt man alle drei Ereignisse, die zum **Hinzugewinn von Genen** führen (Neubildung, Duplikation, Transfer) zusammen, so ergaben sich bis vor 3,33 MrA 4 hinzugewonnene Gene pro Genom und 10 MA; steiler Anstieg auf + 10 Gene vor 3,2 MrA, danach rascher Abfall auf + 4 vor 3,0 MrA und + 3 vor 2,8 MrA. Danach wieder langsamer, leicht undulierender Anstieg auf Werte über + 3,0 ab 1,0 MrA, knapp + 4,0 in zwei kurzen Phasen vor ca. 0,8 und 0,6 MrA, + 3,5 zu Beginn des Kambriums und Werten über + 4,0 ab dem Mesozoikum (zur Zeit etwa + 4,5, jeweils pro Genom und 10 MA).

Dem Gengewinn steht aber auch ein **Genverlust** gegenüber. Dieser lag bis vor 3,4 MrA bei nahezu 0; fast spiegelbildlich zur archaischen Expansion kam es mit nur geringer Zeitverzögerung von 0,1 MrA zu einem massiven Genverlust (Maximum: 6 verlorene Gene pro Genom und 10 MA vor 3,1 MrA); er ist wohl die Folge der Konsolidierung der neu entwickelten Phänotypen. Der Verlust ging dann - ebenfalls leicht zeitverzögert - zurück auf Werte von 2,0 vor 2,8 MrA und

hielt sich auf diesem Niveau (mit einer kleinen Delle bei 1,8 vor ca. 2,0 bis 1,5 MrA) konstant, bis er ab dem Beginn des Phanerozoikums ausgehend von einem Niveau knapp über 2,0 wieder allmählich stetig anstieg auf einen Wert von 3,0 verlorenen Genen / Genom pro 10 MA rezent.

Die kurze Phase der rapiden archaischen genetischen Expansion ging einher mit der raschen Kladogenese bakterieller Linien.

Die funktionelle Analyse der Gene ergab, dass viele mit Metabolismus und Nucleotiden in Verbindung stehende Genfamilien schon vor der archaischen Expansion (also > 3,33 MrA) vorhanden waren.

Während der Expansion selbst entstanden dann vor allem Genfamilien im Kontext des Elektronentransports und der Atmungskette, so FeS-Bindung, Fe-Bindung, O₂-Bindung. Effektivere Wege der Energiegewinnung und –konservierung erhöhten das frei verfügbare Energiebudget der Biosphäre und ermöglichten damit die Entstehung komplexerer Ökosysteme, Ausbreitung von Arten und genetischer Diversität. Und obwohl die Nutzung von Sauerstoff als terminaler Elektronenakzeptor die Energieausbeute drastisch verbessert, findet sich eine Zunahme sauerstoff-nutzender Gene erst gegen Ende der archaischen Expansion. Dies bedeutet: die frühen Redox-Gene, die im Rahmen der archaischen Expansion entstanden, standen wohl im Zusammenhang mit anaerober Atmung oder oxygener oder anoxygener Photosynthese und wurden dann erst später für aerobe Atmungsketten kooptiert. Zunächst entstand also der anaerobe Elektronentransport, erst später der aerobe Elektronentransport (Sauerstoff als Elektronenakzeptor).

Die Daten sprechen für eine zunehmend oxygenierte Biosphäre nach (!) der archaischen Expansion. Der Anteil der Proteine, die Sauerstoff nutzen, nahm seit der Expansion bis heute graduell zu, ebenso die Häufigkeit von Enzymen, die Stickoxide wie N₂O und NO₃ nutzen. Ein Drittel der nitrat-bindenden Genfamilien erschien zu Beginn der Expansion, drei Viertel der stickoxid-bindenden Genfamilien am Ende der Expansion. Diese zeitliche Abfolge spricht für einen aeroben Stickstoffzyklus im späten Archaikum. In der frühen Phase der archaischen Expansion nahmen Genfamilien für nitratbindende, später dann für nitritbindende Enzymfamilien zu – ein Indiz für die Entstehung der Nitratatmung unter anoxischen Bedingungen; später entwickelten sich dann aerobe, nitrifizierende Bakterien.

Daneben fand sich eine leichte Zunahme eisen-nutzender Genfamilien im Laufe der Zeit (obwohl die abnehmende Löslichkeit von Eisen im oberflächlich oxygenierten Ozean sowie die Ausfällung von Pyrit im anoxischen Tiefenwasser des Proterozoikums die Verfügbarkeit von Eisen im Verlauf des Proterozoikums verminderte). Als Reaktion auf die verringerte Verfügbarkeit von Eisen entwickelten die Bakterien Siderophore (= Eisen-bindende organische Verbindungen).

Immerhin verfügte schon die Biosphäre des Archaikums über einige grundlegende genetische Komponenten für die oxygene Photosynthese und Atmung. Noch immer ist unbekannt, wann die Oxygenese tatsächlich einsetzte; eine neue biomarkerbasierte Studie erbrachte Hinweise auf einen Beginn der Oxygenese schon vor Beginn des Paläoproterozoikums.

Alle hier angegebenen Daten sind allerdings abhängig von den zugrundeliegenden Annahmen für die Evolutionsraten der Gene und Genfamilien. Aber auch ein alternatives, konservativeres Modell der Evolutionsraten datiert die rapide bakterielle Kladogenese auf 2,75 – 2,5 MrA (statt 3,33 – 2,85 MrA im Standardmodell) und wäre dann ebenfalls noch mit einer (allerdings spät-)

archaischen Expansion – ebenfalls charakterisiert durch die Entstehung der Gene für den Elektronentransport – vereinbar (Nat. 469, 93; Natwiss. Ru. 3/2011, 144).

***Hinweis zur Gen-Neubildung:** Auch heutzutage kommt es noch zur Neubildung von Genen. Auch wenn Genduplikationen den wichtigsten Mechanismus darstellen, wie neue Gene entstehen, gibt es auch die *de novo*-Entstehung aus nicht-kodierenden Genomabschnitten, die zusätzliche Kodons und die Transkriptionsfähigkeit erlangen und so funktionell werden. Erst bilden sie wahrscheinlich eher dysfunktionelle Proteine, bis sie durch den Selektionsdruck so weit mutiert werden, dass sie nützliche Funktionen übernehmen können.

Man schätzt, dass etwa 10 % aller neuen Gene auf diesen Mechanismus zurückgehen. Während duplizierte Gene bereits eine lange Evolution hinter sich haben, hat ein *de novo* entstandenes Gen noch einen höheren Anpassungs- bzw. Verfeinerungsbedarf (durch Punktmutationen), um optimal zu funktionieren. Das erklärt, dass die Mutationsrate von Genen umso höher ist, je jünger sie sind. Ältere Gene sind schon besser angepasst, so dass die Wahrscheinlichkeit sinkt, dass weitere Mutanten noch positiv selektioniert und schließlich fixiert werden (Nat. 574: 314).

Bei der **Evolution der Metazoa** spielten ebenfalls Genverluste und –neubildungen eine wichtige Rolle. Die Analyse von 102 kompletten Metazoen-Genomen (mit zusammen > 2.6 Millionen Proteinsequenzen) zeigte erhebliche Genverluste während der frühen Evolution der Ecdysozoa und Deuterostomia und weitere Verluste innerhalb verschiedener Linien der Deuterostomia. Gleichzeitig finden sich bei Deuterostomia und Protostomia umfangreiche Genomneuheiten. Plattwürmer, Nematoden und Tardigrada zeigen von allen Stämmen die größten Genverluste (aber auch viele Neuheiten). Bei der Evolution der Metazoa spielte somit die reduktive Evolution protein-kodierender Gene eine wichtige Rolle. (GUIJARRO-CLARKE C et al., Nat. Ecol Evol. 2020).

3260 – 3230 MA (Fig Tree Group):

Eobakterien und „Mikroalgen“ (*Archaeosphaeroides*) sowie Stromatolithe in der Fig Tree Group/Barberton-Bergland/Südafrika (3,2 bzw. 3,1 MrA) sowie in den gebänderten Eisenerzen von Odessa (3,3 MrA).

Die *Archaeosphaeroides* gelten als älteste bekannte Zellformen (20 Mikrometer); sie ähneln den strittigen Megasphären der Onverwacht-Gruppe. Daneben kommt in der Figtree-Formation *Eobacterium isolatum* vor, das **älteste Bakterium ieS.** (zylindrisch, bacillaeform). Außerdem wurden die Chlorophyllderivate Phytan und Pristan als direkter Beweis für Photosynthese nachgewiesen. Außerdem *Ramsaysphaera*.

Grundsätzlich lassen sich die Figtree-Fossilien in zwei Gruppen gliedern:

1. stäbchenförmige bakterienartige (z.B. *Eobacterium*), die z.T. mit Schwefelbakterien verglichen werden
2. kugelige Objekte mit körniger Oberfläche, die einfachen Blaugrünalgen ähneln; Durchmesser 5- 50 Mikrometer; zarte Außenwand mit agglutinierten Fremdkörpern (bituminöse Teilchen, Mineralplättchen, Kalknadeln), im Innern eine klare organische Masse mit blauer Fluoreszenz (Kugel-B-Typ). Diese Fossilien kommen den Vorstellungen über die primitivsten Lebensformen sehr nahe, bei denen man von einem Protoplastropfen ausgeht, der (wie bei rez. Schalenamöben) zur Stabilisierung seiner Kontur Fremdkörper in die Außenschicht einbaut; möglicherweise handelt es sich also bei den Kugel-B-Typ-Fossilien um "Überlebende" der hypothetischen Eobionten.

Allerdings gelten die Fig-Tree-Mikrofossilien inzwischen als zweifelhaft!

3235 MA:

Filamentöse Mikrofossilien aus einem hydrothermalen Ökosystem der Tiefsee (> 1000 m), wobei die geologische Textur an dem Fundpunkt (Sulfur Springs Group, Pilbara Craton, Australien) darauf deutet, dass die Verhältnisse denen rezenter Black Smoker an hydrothermalen Quellen ähnelten. Die Fossilien sind als fadenförmige, gebogene Pyritfilamente einheitlicher Morphologie erhalten; ihre Anordnung (unterschiedliche bevorzugte Orientierung in verschiedenen Arealen, wie sie auch rezent in derartigen Lebensräumen als Ausdruck einer biologischen Reaktion, z.B. Tropie oder Taxis, auf einen Gradienten angetroffen wird) und (einheitliche, gebogene) Form sprechen zugunsten der organischen Genese. Wahrscheinlich handelt es sich um thermophile chemoautotrophe Prokaryonten (bis 0,3 mm lang, nur 0,5 – 2 Mikrometer breit; sehr häufig, > 300 Filamente in einer 30 Mikrometer dicken, 5 x 10 mm großen Gesteinsfläche). Eine spätere Kontamination wurde ausgeschlossen, d.h. die Fossilien sind syngenetisch, was auch durch eine später erfolgte radiometrische Datierung eines Minerals aus den tubulären Strukturen in den Kissenlaven bestätigt werden konnte. Die tubulären Strukturen entsprechen auch morphologisch rezenten Taxa, die im Basaltgestein leben (Nat. 447, 617).

Die Mikroorganismen lebten wahrscheinlich in Poren und Rissen von Gesteinen in geringer Tiefe unter dem Meeresboden, wo aus den nahe liegenden hydrothermalen Quellen konstant Metalle und Nährstoffe verfügbar waren. Die große Tiefe (> 1000 m) schützte vor UV-Licht und schließt photosynthetische Aktivitäten aus. Gleichzeitig muss es sich um Anaerobier gehandelt haben (kein gelöster Sauerstoff im tiefen archaischen Ozean). Die große Häufigkeit reduzierten Schwefels in den hydrothermalen Flüssigkeiten und die Pyritinkrustation der Filamente deuten darauf, dass Schwefel eine zentrale Rolle für die Energiegewinnung der Filamente spielte. Die ältesten zuvor bekannten Mikroorganismen aus hydrothermalen Quellen stellen filamentöse Bakterien aus dem Kambrium und Ordovizium Nordostaustraliens dar. Auch in modernen hydrothermalen Umgebungen werden thermophile Mikroorganismen ubiquitär angetroffen. Berücksichtigt man die große Häufigkeit submariner Thermalquellen auf der frühen Erde, sprechen diese frühen Fossilien aus derartigen Quellen zugunsten von Theorien, die eine Entstehung des Lebens oder zumindest ein Überleben des Lebens (z.B. bei großen Meteoriteneinschlägen) unter thermophilen Bedingungen an hydrothermalen Quellen annehmen. Dies würde erklären, weshalb rRNA-kladistische Stammbäume auf Thermophile als basale Einzeller deuten, und weiterhin zur Folge haben, dass sich viele grundsätzliche biochemische Vorgänge in einer an Metallsulfiden reichen, hitzeschockgefährdeten Umgebung entwickelt haben; dies mag erklären, wieso viele Proteine von grundsätzlicher Bedeutung für das Leben bestimmte Metalle (Kupfer, Zink, Molybdän, allesamt typisch für hydrothermale Umgebungen) benötigen.

3220 MA:

Ältester bisher bekannter Nachweis für die Besiedlung alluvialer Flächen (s. auch: 3,1 MrA, 2,7 MrA, 2,5 MrA):

Barberton Greenstone Belt: Pyritkörnchen, die klare Anzeichen für eine Beeinflussung durch Mikroorganismen zeigen (Spurenelemente, Verhältnis von S-Isotopen im Pyrit). Unterschiede im ³⁴S-Isotop-Gehalt zwischen dem Kristallkern der Pyritkristalle und deren Randzone deuten darauf, dass Mikroorganismen den Schwefel am Rand der Kristalle umgewandelt haben (biogene Fraktionierung).

Die 3,22 MrA alten Schichten sollen auf einen Paläoboden einer Flussebene zurückgehen. Der Fluss transportierte eisensulfidhaltiges Sediment, das dann in einer Ebene abgelagert wurde. Das Sediment ist laminiert, einzelne Laminae sind reich an Pyritkörnchen. In der Bodenzone, die abwechselnd feucht und trocken war, lebten Mikroorganismen und lagerten sich um die Eisensulfide, wo sie durch Sulfatreduktion Energie gewannen – außerhalb der Ozeane. Bei der bakteriellen Reduktion von Sulfat wird der Schwefel stark fraktioniert, was zu einer Anreicherung des leichten Schwefel-Isotops ³²S führt und das Wachstum der von den Bakterien überwucherten Pyritkörnchen ermöglichte.

(NABHAN et al., Geology 44 No. 9)

3200 MA:

Cleaverville Group, Pilbara Craton: > 1 km ausgedehnte Stromatolithenschicht mit Stromatolithen, die von der Form her bereits säulenförmigen Stromatolithen ähneln. Im engen stratigraphischen Zusammenhang diverse Mikroflora mit 6 Morphotypen: spiralförmige Strukturen bis 0,15 mm lang; stäbchenförmige Strukturen bis 0,08 mm lang; kurze Filamente ähnlich dem höchst umstrittenen „*Primaefilium*“ aus dem Apex Chert; verzweigte, dendritische Filamente bis 0,1 mm Länge, offenbar aus kleinen stäbchenförmigen Einheiten aufgebaut; mattenartiges, C-reiches Material als Rest von Biofilmen; kugelförmige Massen C-haltigen Materials (Taylor et. al. 2009 S. 55).

3200 MA:

Basis der Moodies Group, Barberton Greenstone Belt, Südafrika: bis 0,3 mm (!) große kugelförmige Mikrofossilien mit organischen Wänden in den ältesten erhaltenen siliklastischen Sedimenten aus alluvialen bzw. Mündungsgebieten, also in sehr flachem Wasser abgelagert. Kompression parallel zur Schichtung, Verformung der weichen Zellwände, Raman-Spektroskopie u.a. Indizien belegen eindeutig, dass eine abiotische Bildung der Strukturen auszuschließen ist (während die 3,3 MrA alten vermeintlichen Mikrofossilien aus säure-mazerierten Schiefen der Fig Tree Gruppe des Barberton Greenstone Belt als zweifelhaft bzw. abiogen gelten) [Die Moodies Group liegt direkt über der Fig Tree Group]. Auch eine nachträgliche Kontamination konnte ausgeschlossen werden. Einzelzellen, keine Cluster oder Kolonien. Durchmesser 31 bis 298 Mikrometer, überwiegend zwischen 50 und 75 Mikrometer. Kollabierte, zersetzte etwa 160 nm dicke Zellwände von homogener Ultrastruktur. Die Verformung der weichen Zellwände infolge des Verlustes von Turgor nach dem Zelltod ist ein sicheres Indiz für Biogenizität. Die Mikrofossilien finden sich in siliklastischen Sedimenten mit einem relativ geringen Gesamtgehalt an organischer Materie, was auch für das Proterozoikum gilt: Schichten mit hohem Gehalt an organischer Materie weisen stets nur diffuse, zersetzte organische Materie ohne strukturell erhaltene Zellwände auf, während feinkörnige Schichten mit niedrigem Gesamtgehalt an organischer Materie („graue Schichten“) gelegentlich (manchmal sogar ausschließlich!) organische Strukturen mit erhaltenen Zellwänden enthalten.

Älteste und größte bisher bekannte archaische Mikrofossilien mit erkennbarer organischer Wand! Offenbar lebten bereits vor 3,2 MrA große Mikroorganismen zusammen mit den bereits aus älteren Zeiten nachgewiesenen benthischen mikrobiellen Matten im flachen Wasser (oberhalb der Wellenbasis) in der photischen Zone der Küstenregionen. Sedimentstrukturen, die als mikrobielle Matten (mit erhaltener organischer Materie mit negativen C-Isotop-Werten) interpretiert werden, wurden abgesehen von der Moodies Gruppe auch aus 3,416 MrA alten Schichten Südafrikas berichtet (Buck Reef Chert, s. unter „3416 MA“).

Bisher datierten die ältesten unstrittigen Mikrofossilien mit erhaltenen organischen Zellwänden (als Acritarchen bezeichnet) ins späte Paläoproterozoikum (ca. 1,65 – 1,8 MrA), darunter recht große Vesikel (bis 0,24 mm) von nicht identifizierten Mikroorganismen, evtl. Cyanobakterien oder Protisten, aus der Changcheng Group in China, sowie ein ornamentiertes (eukaryontes) Taxon aus derselben Schicht. Die 3,3 MrA alten kugelförmigen Mikrofossilien (Typ A) aus der Fig Tree Group gelten als umstritten, gleich alte Kügelchen aus der Kromberg Formation wurden als abiogene, sich selbst organisierende Strukturen interpretiert. Ähnlich große kugelförmige Strukturen im 2,97 MrA alten Rarrel Quarzit (Pilbara Craton, Australien) gelten dagegen als wahrscheinlich biogen. Hier finden sich mikrobielle Matten in Verbindung mit kleinen Kugeln, großen hohlen Kugeln (0,01-0,09 mm) sowie spindelartigen Strukturen - offenbar eine mikrobielle Lebensgemeinschaft.

Mikrofossilien in der Größe von 0,3 mm finden sich – nach der Moodies Group – erst wieder im späteren Proterozoikum. Die lange Zeitspanne von über 1 MrA erklärt sich möglicherweise damit, dass bisher vorwiegend die schwarzen, an organischer Materie reichen Schichten mikropaläontologisch untersucht wurden, während nur die grauen, an organischer Materie armen Schichten ein Potential bieten, derartige Fossilien zu finden.

Unsicher ist die Zuordnung der bis 0,3 mm großen sphärischen Mikrofossilien der Moodies Group. Rezente Archaea erreichen derartige Größenordnungen nicht. Einige Eubakterien erreichen dagegen vergleichbare Ausmaße, so der Symbiont *Epulopiscium* (0,6 mm lang, 0,08 mm breit) im nährstoffreichen Darm tropischer Fische sowie das Schwefelbakterium *Thiomargarita namibiensis* (bis 0,75 mm Durchmesser, allerdings enthält das Zytoplasma bis zu 98 % Vakuolen). Große Cyanobakterien erreichen 0,03 – 0,06 mm Durchmesser; Zysten (Akineten) können 0,1 mm lang werden. Keine dieser Erklärungen passt aber zu den kugelförmigen Mikrofossilien der Moodies Group, zumal diese unter völlig anderen ökologischen Bedingungen lebten. Bakterien verfügen normalerweise nicht über Membranen aus Polymeren, die der biologischen, geologischen und chemischen Zersetzung widerstehen, der die Mikrofossilien der Moodies Group ausgesetzt waren (allerdings können Cyanobakterienkolonien resistente extrazelluläre Hüllen vergleichbarer Größe bilden).

Dies legt nahe, dass es sich bei den bis 0,3 mm großen Moodies-Fossilien sogar um Eukaryonten (Protisten) handeln könnte. Allerdings ließ sich keine Ornamentierung oder komplexe Wandstruktur nachweisen; dies wäre die Voraussetzung dafür, die Mikrofossilien sicher als Eukaryonten ansprechen zu können*. Zwar gibt es heutzutage auch nicht-ornamentierte Eukaryonten mit einschichtigen Zellwänden, oder die Strukturierung der Zellwand ist so schwach ausgeprägt, dass sie fossil (z.B. infolge von Metamorphose) nicht erhaltungsfähig wäre, dies reicht aber nicht, den Eukaryontenstatus zu sichern. Die Affinitäten der Kugelfossilien von Moodies Group bleiben damit unklar, vielleicht Vertreter einer ausgestorbenen Linie? Das Habitat in der photischen Zone spricht zugunsten von Cyanobakterien, dagegen spricht die erhebliche Größe, die alle bekannten rezenten und fossilen Cyanobakterien deutlich übertrifft. Auch wenn der Anstieg im Sauerstoffgehalt der Atmosphäre erst vor 2,45 MrA begann, könnten frühe Cyanobakterien oder deren Vorläufer entweder anoxygene Photosynthese betrieben haben oder Sauerstoff produziert haben, der auf eine Mikroumgebung beschränkt blieb und nicht in der Atmosphäre kumulierte. **Hinsichtlich des fraglichen Eukaryontenstatus ist anzumerken, dass die ältesten sicheren Eukaryonten zwar die 1,8 MrA alten Acritarchen aus China (s.o.) darstellen, dass aber zuverlässige (nicht kontaminationsverdächtige) Biomarker für Eukaryonten bereits vor 2,45 MrA nachweisbar sind.**

(Eigene Anmerkung: vielleicht beruht die Größe der Mikrofossilien aber auch nur auf einer dicken Membran mit extrazellulärer Matrix zum UV-Schutz in der photischen Zone, vgl. 3330 MA).

Die Moodies-Gruppe ist eine der ältesten nur schwach metamorphen Gesteinsserien mit feinkörnigen Sedimenten. Dies könnte erklären, weshalb an anderen Lokalitäten derartige Fossilien bisher nicht gefunden wurden.

* Um ein Mikrofossil sicher als Eukaryont ansprechen zu können, muss mindestens eines der folgenden Merkmale vorliegen:

- komplexe Ornamentierung
- dornige Fortsätze an der Zelloberfläche
- Rupturen zwecks Entlassung vegetativer Zellen aus Ruhestadien
- komplexe Wandstrukturen
- spezifische Biomarker

(Nat. 463, 885 + 934)

3190 – 2970 MA:

George Creek Group, Warawoona Group: Filamente, kleine kugelförmige Strukturen, spindelförmige Mikrofossilien sowie dünne filmartige Objekte. Filamente bis $> 0,1$ mm. Einige der filmartigen Strukturen sind begleitet von winzigen Kügelchen. Die filmartigen Strukturen sind manchmal gefaltet und geknickt mit einer Ausdehnung von $0,05$ bis $>0,5$ mm. Es könnte sich um Reste mikrobieller Matten oder fossilisierte Biofilme handeln (Taylor et al. 2009, S. 50).

3200 –1900 MA: Phosphatmangel im Ozean

Der fehlende bzw. niedrige O-Gehalt in der Atmosphäre trotz Vorhandensein O-produzierender Cyanobakterien (jedenfalls seit mindestens 2,5 MrA, s.u.) beruht auf (gegenüber heute) verminderter Verfügbarkeit von Phosphor (als Orthophosphat). Auch heutzutage wird P noch dem Stoffkreislauf entzogen, indem es an Eisenoxidablagerungen adsorbiert wird. Bei geringem Sulfatgehalt in den Ozeanen wurden aber in der o.g. Zeit in einem weitaus größeren Umfang Eisenoxidablagerungen gebildet (gebänderte Eisenerze), so dass auch viel mehr P durch Adsorption an die Eisenoxide aus den Meeren entfernt wurde. Untersuchungen des P- und Fe-Gehaltes in gebänderten Eisenerzen ergaben, dass die Orthophosphatkonzentrationen in den Ozeanen zwischen 3200 und 1900 MA nur bei ca. 10 bis 25 % der heutigen Werte lagen. Dieser Phosphatmangel limitierte das ozeanische Leben, reduzierte die Photosyntheseraten und den C-Verbrauch (durch Entzug aus dem Kreislauf, also „C-Burial“); die unter P-Mangel vergleichsweise geringe Photosynthese erklärt, weshalb nur relativ wenig freier Sauerstoff produziert wurde und der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre im Archaean und frühen Proterozoikum dauerhaft niedrig blieb, auch wenn sauerstoffproduzierende Cyanobakterien vor mindestens 2,5 MrA erschienen sein müssen (und vielleicht schon früher!) (Nat. 417, 159).

3100 MA (naA 2900 MA):

Kleinere Stromatolithen in der Bulawayo-Serie in Rhodesien. Die Auszählung der Tagesringe ergibt eine deutlich höhere Tageszahl pro Jahr als heute (d.h. kürzere Tage), woraus man schließt, daß die Erde damals viel kleiner war. (Vor 4,5 MrA dauerte ein Tag sogar nur etwa 10 – 12 Stunden; die Anziehungskraft des Mondes bremste dann die Erde ab; da die Entfernung des Mondes anfangs nur ca. 200000 km (naA sogar nur 24000 km) betrug, war die Bremswirkung

anfänglich stärker als heute, deshalb reduzierte sich die Umdrehungsgeschwindigkeit der Erde anfangs stärker).

3100 MA:

Fossile Bodenhorizonte, die für eine (?zeitweilige, intermittierende) Besiedlung des Festlandes durch Mikroorganismen sprechen. Die Urheber der Böden sind nicht bekannt, aber man hat in jüngeren präkambrischen Sedimenten Cyanobakterien entdeckt, wie sie auch heute noch in Wüstengebieten vorkommen, wo sie Wüstenböden mit Krusten und Matten überziehen. In Trockenperioden bauen die Zellfäden Kalk um sich auf und überdauern in einer Mineralkapsel (Strahlungsschutz!). Bei Regen quellen die Scheiden auf und die Zellfäden werden mechanisch ausgeworfen und kriechen dann mit schlängelnden Bewegungen in neue Feuchtbiootope. So könnten sich auch die präkambrischen Böden gebildet und verbreitet haben (PFLUG; vgl. 2,5 MrA). In neueren Arbeiten werden die ersten Hinweise auf die Besiedlung des Festlandes durch Mikroben – zunächst alluvialer Flächen – allerdings mit nur etwa 2,7 MrA angegeben (s.u.). Im Jahr 2016 wurde dann allerdings von einem 3,2 MrA alten Nachweis für die Besiedlung alluvialer Flächen berichtet (s.o.).

3000 - 2700 MA:

Sudan-Iron-Form., Minnesota: erste typische Gemeinschaften verschiedener Arten von cyanobakterienähnlichen Fossilien.

2980 – 2920 MA:

Hinweise auf einen vorübergehenden „erhöhten“ Sauerstoffgehalt der Atmosphäre: Isotopenuntersuchungen von Chrom und anderen redoxsensitiven Metallen aus einem Paläosol mit Verwitterungserscheinungen (Verwitterung aus der Zeit seiner Entstehung; Alter 2,98 – 2,96 MrA, Nsuze Paläosol, Südafrika) sowie im flachen Wasser abgelagerter Eisenformationen (Ijzermyn, Pongola Supergroup, Südafrika; 2,96 bis 2,92 MrA) deuten auf eine atmosphärische Sauerstoffkonzentration in diesem Zeitraum irgendwo zwischen 0,006 und 0,3 % der rezenten, wobei das wahrscheinlichste Modell zu einer Konzentration von 0,03 % (bezogen auf die rezente = 100 %) führte.

Zwar kann Sauerstoff auch durch photochemische Reaktionen in der Atmosphäre gebildet werden (über Wasserstoffperoxid), wobei aber nur Konzentrationen von 0,00000025 % der rezenten Konzentration zu erwarten sind und – lokal begrenzt unter ganz bestimmten Umständen – höchstens 0,0015 % denkbar sind. Die oxidative Verwitterung erfolgte aber, wie die Isotopenuntersuchungen zeigten, großräumig, und selbst die durch photochemische Prozesse kleinräumig unter bestimmten Bedingungen denkbare Sauerstoffkonzentration liegt noch unter der minimalen Konzentration von 0,006 % (der rezenten Konzentration) in den Modellrechnungen.

Folglich muss bereits vor 3,0 MrA oxygene Photosynthese erfolgt sein. Sofern dies durch Cyanobakterien erfolgte, müssten diese dann 300 bis 400 MA älter sein als bisher angenommen. Demgegenüber zeigen die 3,8 MrA alten Eisenformationen des Isua Belt in Grönland keine Hinweise auf oxidativen Chrom- oder Uranzyklus (wie Bildung von Uraninit).

Die nächstjüngeren Hinweise auf einen relevanten Sauerstoffgehalt der Atmosphäre (u.a. mit ähnlichem Isotopensignal von Chrom) finden sich dann wieder ab 2,7 bis 2,6 MrA. Dies wird als Hinweis auf fluktuierende Sauerstoffniveaus während des Archaikums gesehen (Nat. 501, 535).

Fazit: Isotopenstudien (Schwefelisotope) an Sedimenten aus dem Pongola-Becken Südafrikas zeigten, dass dort bereits Sauerstoffproduzenten lebten („lokale Sauerstoff-Oase“). Älttester (indirekter) Nachweis von durch Lebewesen produziertem Sauerstoff. Bakterien nutzten dort das reichlich vorhandene Sulfat als Energiequelle und reduzierten ihn, woraus sie Energie gewannen. Die erhöhte Sulfatkonzentration im Meerwasser setzte aber freien Sauerstoff voraus. Dieser freie Sauerstoff muss von Photosynthese betreibenden Bakterien gebildet worden sein. Andere S-Isotope weisen gleichzeitig auf eine reduzierte, sehr sauerstoffarme Atmosphäre hin, so dass von einer lokalen Sauerstoffoase (lokalen Anreicherung von Sauerstoff im Meereswasser) auszugehen ist (Nature Geoscience, DOI 10.1038/s41561-017-0036-x)

Diskrepanz zwischen Sauerstoffbildung durch Cyanobakterien und Oxygenierung der Atmosphäre – cyanobakterielle Matten bereits vor 3 MrA?

Es gibt Hinweise auf oxidative Verwitterung an Land seit ca. 3 MrA, Sauerstoff in der Atmosphäre lässt sich aber erst seit ca. 2,45 MrA (Beginn des GOE) nachweisen (Schwefel-Isotop-Studien als sensibler Indikator). Offenbar wurde der in der Zwischenzeit (3,0 – 2,45 MrA) von Biomatten produzierte Sauerstoff sofort wieder verbraucht und sammelte sich nicht in der Atmosphäre an. Das Auftreten kontinentaler Landmassen spielte dabei eine wichtige Rolle, da auf diese Weise der lokal gebildete Sauerstoff sofort für Oxidationsprozesse (Verwitterung auf dem Festland) aufgezehrt wurde. Die frühesten Reaktionen der oxidativen Verwitterung erfolgten offenbar in Bodenkrusten und unter Mikrobenmatten, die auf den Oberflächen von Süß- und Brackwassersedimenten siedelten. Die oxygene Photosynthese in diesen nur wenige Millimeter dicken Ökosystemen reichte aus, um genügend Sulfate und andere redoxsensible Metalle vom Festland zu mobilisieren und in die Ozeane zu spülen (als Indizien für oxidative Verwitterung an Land), während die Atmosphäre selbst (Schwefelisotopen zufolge) anoxisch blieb. Da die Festlandausdehnung zwischen 3,0 und 2,5 MrA zunahm, stiegen auch die chemischen und isotopischen Belege für benthische oxidaktive Verwitterung im Laufe der Zeit an. Es ist also durchaus plausibel, dass terrestrische Lebensräume schon weit vor dem GOE mit cyanobakteriellen Matten besiedelt waren, ohne dass sich dies im Sauerstoffgehalt der Atmosphäre niedergeschlagen hat: lokale oxidative Verwitterung im unmittelbaren Umfeld der Sauerstoffproduzenten hat den von den Matten gebildeten Sauerstoff sofort verbraucht (PNAS 112, 995).

ab 3000 MA:

Ölreste in australischen Sandsteinen; die Verteilung der Ölreste belegt, dass diese in das Gestein kamen, bevor der archaische oder paläoproterozoische Metamorphismus dieses versiegelte (z.B. Lalla Rookh-Formation, Sedimentationsalter ca. 3000 MA, Metamorphose-Alter: 2750 bis 3000 MA).

2900 MA:

Sinqueni Formation, Pongola-Supergruppe, Südafrika: Strukturen in schlammarmen, sandigen Gezeitenablagerungen sprechen – auch in Abwesenheit konkreter Mikrofossilien – für die

Anwesenheit **mikrobieller Matten** auf der Sedimentoberfläche oder direkt darunter, da ohne die festigende, stabilisierende Wirkung derartiger Matten solche Strukturen nicht entstehen können; gleichartige Bildungen finden sich auch noch heutzutage unter dem Einfluss cyanobakterieller Matten. Die festigende Wirkung kommt dabei entweder durch ein Maschenwerk aus filamentösen Mikroorganismen zustande, das Sandkörnchen einfängt, oder schleimartige Ausscheidungen (extrazelluläre Matrix). Über entsprechende Fähigkeiten müssen daher schon die mattenbildenden Mikroorganismen vor 2,9 MA verfügt haben; dabei muss es sich aber nicht zwangsläufig um Cyanobakterien gehandelt haben, da die zur Mattenbildung erforderlichen Fähigkeiten (Maschenwerk aus Filamenten oder Sekretion einer extrazellulären Matrix) nicht mit dem Modus der Energiegewinnung korrelieren; daher könnten auch anoxygene Photosynthetisierer oder methanogene Mikroorganismen für diese alten Matten verantwortlich sein (Nat. 452, 40).

2900 MA:

Röhrenförmige Mikrostrukturen mit organischem Kohlenstoff im Randbereich sowie Titanit-Mineralisation (die auf 2,9 MrA datiert wurde) in einem 400 MA älteren (3,35 MrA alten) Basalt (Kelly-Gruppe im Pilbara-Kraton Westaustraliens). Die mikrometergroßen Strukturen finden sich im ursprünglich glasigen Randbereich der Basaltkissen und stimmen mit jüngeren mikrobiellen Spurenfossilien in Basalten z.B. aus dem Jura überein. Gleichartige Strukturen sind auch aus den archaischen Grünsteinen von Barberton/Südafrika bekannt, für die allerdings keine Altersdatierung möglich ist. Schon vor 2,9 MrA wurden also basaltische Gesteine und Gläser von Mikroorganismen besiedelt; schon damals existierte also eine **Biosphäre tief unter der Oberfläche** (Natw. Ru. 11/07, 583). Siehe auch oben unter „3480 MA“.

2900 – 2600 MA:

Abruptes Auftreten weitverbreiteter dicker stromatolithischer Karbonatplattformen. Die Rate der Sedimentakkumulation und organischen Produktivität dieser Biotope entspricht denen moderner mikrobieller Matten. Eine direkte Kalzifizierung moderner Cyanobakterien ist allerdings nur unter hypersalinen, alkalischen oder Süßwasser-Bedingungen möglich; demgegenüber gediehen die meisten präkambrischen Stromatolithen unter marinen Bedingungen; sie sind fein laminiert und zeigen kaum Anzeichen für Sedimentbindung (Sci. 298, 2351).

2800 – 3200 MA:

Lokale Sauerstoffoasen in Flachmeeren ab 2800 MA, evtl. schon zwischen 3200 und 2800 MA, könnten die Grundlage für die Entstehung der ersten Biomineralisation und Magnetotaxis dargestellt haben. Viele Organismen nutzten das Magnetfeld der Erde zur Navigation. Magnetotaktische Bakterien enthalten magnetische Partikel, die wie ein Kompass funktionieren.

Metagenomische und phylogenetische Untersuchungen zeigten, dass sich die bakterielle Magnetotaxis im Archaikum entwickelte, vor oder nahe der Dichotomie zwischen *Nitrospirae* und Proteobacteria. Die Persistenz der Magnetotaxis in verschiedenen, voneinander separaten Linien weist auf die Kontinuität des Erdmagnetfeldes in ausreichender Stärke hin, dass es die bakterielle Magnetotaxis auf Dauer unterhalten konnte.

Magnetosome gehen auf eine Form der Biomineralisation zurück, und stellen gleichzeitig eine sehr alte Form der Biomineralisation dar. Die Gencluster für die Biomineralisation der Magnetosome und das Arrangement der Magnetosom-Ketten in den Zellen entstand vor oder nahe der o.g. Dichotomie und damit deutlich vor dem GOE. Magnetotaxis entwickelte sich offenbar in

einem Umfeld, in dem es Vorteile brachte, sich im Erdmagnetfeld navigieren zu können (PNAS 114: 2171).

2800 bis 2500 MA:

nach Berechnungen dürfte die Erdkruste erst jetzt soweit abgekühlt und damit verhärtet sein, dass höhere Gebirge (> 2500 m) möglich wurden, was dann zu verstärkter Erosion und damit veränderten geochemischen Beziehungen zwischen Land, Wasser und Atmosphäre führte (Nat. 451, 671). Isotopenuntersuchungen in Sedimenten belegen, dass vor 2700 MA bereits Festland in erheblichem Umfang existiert haben muss, denn nur auf diesem Weg können bestimmte Isotope ins Meerwasser und in die Sedimente gelangt sein – wie Hafnium-176. Es muss damals schon große Landmassen als Festland gegeben haben (und nicht nur 3 % der Erdoberfläche, wie früher angenommen) (heute: 29 % Festlandanteil).

Nach einer Studie auf der Basis von Sauerstoffisotopen nahm der Anteil der kontinentalen Kruste erst vor 2,5 MrA oder kurz danach plötzlich zu: Während die Erde bis vor ca. 2,5 MrA überwiegend wasserbedeckt war, mit nur geringen Anteilen übermeerischer kontinentaler Kruste, wurde ab etwa 2,5 MrA ein nahezu modernes Verhältnis von Land und Ozean erreicht. Dadurch nahmen die kontinentale Verwitterung und die Albedo zu. Verstärkte kontinentale Verwitterung und ausgedehntere Küstenbereiche führten zu einem erhöhten Eintrag von Nährstoffen in die Ozeane, wodurch mehr Kohlenstoff als organische Masse abgelagert wurde und die CO₂-Konzentration in der Atmosphäre absank. Dies und die zunehmende Albedo dürften zur Schneeballerde des frühen Paläoproterozoikums geführt haben, an die sich dann der GOE anschloss.

Voraussetzung für die Zunahme kontinentaler Kruste war eine langfristige Abkühlung des subkontinentalen Mantels und der Lithosphäre, wodurch diese erst in die Lage versetzt wurden, eine dickere kontinentale Kruste zu tragen. Dadurch entstanden an der Grenze zwischen Archaikum und Proterozoikum ausgedehnte Landmassen (Nat. 557: 545).

2707 – 2685 MA:

Molekülfossile (Biphytane und Hopane) belegen das Vorhandensein von **Archaea und Eubakterien** in einer unterirdischen hydrothermalen Biosphäre (PNAS 104, 14260). (Fast) sichere Körperfossilien von Eukaryonten sind dagegen nur 1850 MA alt (*Grypania*; s. unter 1850 MA). Allerdings ist auch der Eukaryontenstatus der frühen *Grypania* inzwischen umstritten, so dass ca. 1800 MA alte Acritarchen die ältesten sicheren Eukaryontenfossilien darstellen.

2700 MA:

Mikrometeoriten in 2700 MA alten Sedimenten der Pilbara-Region sprechen dafür, dass die oberste Atmosphäre damals sauerstoffhaltig war. Mikrometeoriten sind nur Bruchteile von Millimetern groß und entstehen, wenn Bruchstücke von Meteoriten zu klein sind, um bei ihrem Weg durch die Atmosphäre vollständig zu verbrennen. Da sie aus oxidierten Eisenverbindungen wie Magnetit oder Wüstit bestehen, müssen diese winzigen Eisenmeteoriten-Bruchstücke durch eine sauerstoffhaltige Atmosphäre gefallen und dabei zu Eisenoxiden oxidiert worden sein. Man schließt daraus, dass die obere Atmosphäre in 75 km Höhe im Archaean schon in ähnlichem Umfang sauerstoffhaltig war wie heutzutage – sonst hätte das Eisen nicht oxidiert werden können.

Der Sauerstoff der oberen Atmosphäre könnte photolytisch aus Schwefeldioxid (aus vulkanischen Gasen; elementarer Schwefel fällt dann aus und findet sich tatsächlich in Sedimenten) oder aus Wasserdampf gebildet worden sein – hat also nichts mit oxygener Photosynthese zu tun. Da die Atmosphäre dünner war (<< 50 % von heute), konnte Wasserdampf so weit aufsteigen (Nat. 533: 184).

2700 – 2500 MA:

Ende der extremen Stratifizierung der Ozeane. Frühe Ozeane bestanden aus zwei Schichten, zwischen denen keine Vermischung stattfand: (a) dicke, untere, anoxische Schicht mit gelösten Gasen und Mineralien aus den zahlreichen hydrothermalen Quellen; darüber (b) dünne Schicht, beeinflusst von der darüber liegenden Atmosphäre, später dann sauerstoffhaltig durch die Photosynthese der Cyanobakterien. Eine Vermischung durch auf- und abwärtsgerichtete Strömungen zwischen beiden Schichten erfolgte im archaischen Ozean nicht (durch aufwärts gerichtete Strömungen gelangen Nährstoffe wie z.B. Phosphor in das Oberflächenwasser, das vom Phytoplankton benötigt wird). Heute strömt dichtes, kühles, sauerstoff-angereichertes Wasser aus den Polregionen in die Tiefe, warmes, metallreiches Wasser strömt nach oben. Ohne diese Konvektion blieb das Oberflächenwasser des Archaikums nährstoffarm, trotz des Nährstoffreichtums in der Tiefe. Erst mit der Entstehung großer Kontinentalmassen um die Archaikum/Proterozoikum-Grenze herum begann die Konvektion (da diese an den Kontinentalrändern erfolgt!), nährstoffreiches Tiefenwasser steigt hier auf, was weitreichende Folgen für die Lebewelt hatte. Mit den Kontinenten entstand auch der Kontinentalschelf als flacher, lichtdurchfluteter Lebensraum, der heutzutage die größte ozeanische Biodiversität beherbergt (FEDONKIN et al., 16, 29).

2700 MA (naA 2500 MA, s. dort)

Indirekte Hinweise auf mikrobische Besiedlung alluvialer Flächen (hohe C-Konz.; Goldausfällung wahrsch. infolge mikrobieller Aktivität) als mögliche Vorstufe terrestrischer Besiedlung (Witwatersrand, naA 2,8 - 2,5 MrA. Dünne Kohlenflöze als Rückstände von Bakterien- und Algenmatten, die wie ein Vlies wirkten und Gold und Uraninit konzentrierten. So entstanden im Carbon Leader Reef Fädenstrukturen aus reinem Gold).

Auch rezent existiert ein metallophiles Bakterium (*Cupriavidus metallidurans*), das an der Goldausfällung beteiligt ist. Derartige Mikroorganismen (Eubakterien und Archaea) scheinen für sekundäre Goldablagerungen und -ausfällungen, z.B. Biomineralisation von Gold in Nanopartikeln, vielleicht auch für die Nugget-Bildung, verantwortlich zu sein. In *C.-metallidurans*-Biofilmen lässt sich metallisches Gold finden und viele Goldkörner wirken unter dem Mikroskop wie goldüberzogene Bakterien. Gold ist toxisch, daher haben Mikroorganismen Entgiftungsstrategien entwickelt. Gold wird dabei extra- und intrazellulär als Gold-Nanopartikel Au(0) abgeschieden. Solche Nanopartikel lassen sich auf Nuggets in Verbindung mit Biofilmen nachweisen. Die betreffenden Mikroben sind in der Lage, Gold aktiv zu lösen und zu fällen. So kann *C. metallidurans* Biofilme auf Goldkörnern ausbilden und damit aktiv am geobiochemischen Goldkreislauf teilnehmen (Natwiss.Ru. 9/2010, 479).

Inzwischen gibt es sogar 3,2 MrA alte Hinweise (S-Isotopen in Pyrit) für die Besiedlung alluvialer Flächen (s.o.).

2700 MA:

2,7 MrA alte Stromatolithen in fluviatilen und lakustrinen Sedimenten sollen angeblich von „terrestrischen“ (=non-marinen) Organismen gebildet worden sein (Ventersdorp Supergroup,

Südafrika); es blieb aber unklar, ob die Stromatolithen in Süß- oder Salzwasser gebildet wurden und ob die organische Materie in den Stromatolithen endogen/syngenetisch ist oder exogen. Konkretere Hinweise für terrestrische Mikroorganismen ab 2,6 MrA (s. dort). Fehlende Hinweise auf reduzierte Sulfide oder reduziertes Eisen sprechen dafür, dass die Stromatolithe von Photosynthetisierern erbaut wurden – ein indirekter Hinweis auf photosynthetisierende Cyanobakterien (FEDONKIN et al., 22).

2,7 MrA alte Stromatolithe aus der Fortescue-Gruppe Westaustraliens wurden vermutlich von phototrophen, filamentösen Bakterien gebildet, wobei auch sauerstoffproduzierende Photosynthetisierer (also oxygene Cyanobakterien) vorhanden gewesen sein müssen, da der Mangel an Sulfaten eine anoxygene Photosynthese ausschloss (Taylor et al. 2009, S. 58). Die Atmosphäre war aber zu diesem Zeitpunkt offenbar noch sauerstofffrei (keine Hinweise auf Sauerstoff in einem 2,7 MrA alten Paläoboden). Zahlreiche Indizien deuten darauf, dass zunächst die oberen Wasserschichten im Ozean oxygeniert wurden, bevor sich ein Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre aufbauen konnte (C-Isotopen; Lipide als Biomarker für cyanobakterielle Photosynthese in der untersten Hamersley Group, 2,7 – 2,6 MrA alt). Weltweit sprechen Studien mit verschiedenen Isotopen für eine weitverbreitete Oxygenierung der oberen Ozeanschichten vor 2,5 MrA, also vor dem Beginn der Oxygenierung der Atmosphäre vor 2,45 MrA (Taylor et al. 2009, 59).

[Inzwischen widerlegt:

„Molekülfossile“ (Lipide) in 2700 MA alten, nur minimal metamorphisierten Schiefern aus dem Pilbara Craton (Australien) dienten zunächst (!) als vermeintlicher Nachweis sowohl von **Cyanobakterien** (2alpha-Methylhopane) wie auch von Eukaryonten (Sterane). Die Methylhopane sind sehr häufig und spezifisch für Cyanobakterien. *Dieses* galt (!) als der älteste „sichere“ Nachweis für Cyanobakterien, da die z.T. älteren mikrofossilen Nachweise oder übrigen indirekten geochemischen Hinweise selbst niemals mit Sicherheit als Cyanobakterien identifiziert werden konnten. Das häufige Vorkommen der Methylhopane in den Bändereisenerzen in Pilbara galt weiterhin als Beleg, dass zumindest an dieser Lokalität die Bändereisenerze durch biogene Sauerstoffproduktion geschaffen wurden (auch wenn zwischenzeitlich bekannt ist, dass Eisenerze grundsätzlich auch durch abiotische photochemische Prozesse oder anoxygene phototrophe Bakterien gebildet worden sein könnten; s.o. unter „Eisenbakterien“ bzw. „3870 MA“). Weitere eindeutige Biomarker von Cyanobakterien wurden aus 2,5 MrA alten Ablagerungen Westaustraliens bekannt. Studien an C-Isotopen sprechen für eine drastische Änderung der C-Isotop-Relation vor 2,7 bis 2,8 MrA, was mit einem Auftreten oder einer starken Zunahme sauerstoffproduzierender Cyanobakterien in Zusammenhang stehen könnte.

Noch bedeutender galt der Nachweis von **Steranen**, insbesondere mit 28 bis 30 C-Atomen. Die wenigen Prokaryonten, die Sterole bilden, stoppen spätestens bei Verbindungen mit 27 C. Archaea synthetisieren keine Sterole; sie verfügen über andere Membransysteme. Das weite strukturelle Spektrum der Sterane in der Pilbara-Formation und ihre relative Häufigkeit ähnlich derjenigen in jüngerem Bitumen galten als „überzeugende“ Beweise für die Existenz von **Eukaryonten** schon 500 – 1000 MA vor ihrem ersten direkten fossilen Nachweis. (Bisher waren gut erhaltene Biomoleküle erst aus der 1640 MA alten Barney Creek Formation bekannt) (Sci. 285, 1033). Eukaryonten benötigen freien, molekularen Sauerstoff, um überhaupt die Sterolsynthese durchführen zu können).

Kladistische Konsequenzen:

Wenn vor 2700 MA schon Cyanobakterien existierten [kontra: s.u.] (und vor spätestens 2100 MA, wie andere Belege beweisen, schon die Kronengruppe der Cyanobakterien entwickelt war), müssen schon vor mehr als 2700 MA von dem eubakteriellen Stammbaum abgezweigt sein (der zeitlichen Reihenfolge nach):

- Thermotogales
- grüne Non-Schwefel-Bakterien
- Flavobakterien

- Grampositive Bakterien
- Purpurbakterien
- Cyanobakterien

Da die Cyanobakterien die höchste (abgeleitete) Gruppe der Eubakterien darstellen, müssen also alle anderen Bakteriengruppen auch schon vor 2700 MA existiert haben, und vor spätestens 2100 MA war bereits die Kronengruppe innerhalb der Cyanobakterien entwickelt!

Da die Archaea und Eukarya zunächst auf einem gemeinsamen Zweig stehen, die 28C- bis 30C-Sterane aber spezifisch für Eukarya sind, müssen auch die Archaea schon vor mehr als 2700 MA von der Linie zu den Eukarya abgezweigt sein. Nach rRNA-kladistischen Analysen muss vor mehr als 2800 MA bereits innerhalb der Archaea die Aufteilung in Crenarchaeota (*Thermoproteus*, *Pyrodictium*) und Euryarchaeota (*Methanococcus*, *Methanobacterium*, *Methanosarcino*, Halophiles) erfolgt sein.

Welche Eukarya die Sterane vor 2700 MA bildeten, ist dagegen nicht bekannt. Es kann lediglich festgestellt werden, dass schon Eukarya existierten. Als erste Seitenlinie innerhalb der Eukarya gelten die Diplomonaden, gefolgt von Trichomonaden (=Parabasalia), Flagellaten, Entamoeben und Schleimpilzen (in der Reihenfolge ihres Abzweigens); diese Gruppen waren nach rRNA-kladistischen Studien bereits vor mehr als 1200 – 1000 MA abgezweigt; daraufhin folgen die Ciliaten, Pflanzen, Pilze und Tiere.

Molekularkladistische Untersuchungen an Eukaryonten deuteten zunächst darauf, dass die Parabasalia (zu den Flagellaten gehörig, syn. Trichomonadida, z.B. *Trichomonas*, *Trichomitus*, *Monocercomonas*) die basalsten rezenten Eukaryonten sein könnten [inzwischen widerlegt] (dem Enolasegen fehlen 2 Deletionen, die ansonsten bei Eukaryonten angetroffen werden). Parabasalia fehlen Mitochondrien; stattdessen Hydrogenosomen, die sich aber – wie auch in anderen eukaryonten Linien – von Mitochondrien ableiten; im Falle der Parabasalia könnten sie aber auch von einem protomitochondrialen Symbionten abstammen. Daneben haben die Parabasalia bereits moderne Eukaryontenmerkmale: Nucleus, Zytoskelett, Spliceosome, Flagella, Golgiapparat. (s.u., Kladistik der Eukaryonten).]

Im Jahr 2008 stellte sich dann jedoch heraus, dass die Methylhopane und Sterane auf einer jüngeren Kontamination, jedenfalls aus der Zeit nach der Metamorphose des Gesteins zwischen 2,2 und 2,15 MrA, stammen. Die Molekülmarker können damit weder als Nachweis für Cyanobakterien noch für Eukaryonten dienen. Außerdem stellte sich heraus, dass Methylhopane nicht nur von Cyanobakterien, sondern auch von anoxygenen Phototrophen gebildet werden. **Methylhopane stellen daher keinen Nachweis für oxygene Photosynthese dar!** (PNAS 107, 8237).

Daraus ergeben sich folgende Konsequenzen (Kenntnisstand anno 2008):

Ältester fossiler Nachweis für Cyanobakterien: ca. 2,15 MrA

Indirekter Hinweis für die Existenz von Cyanobakterien ist aber der Sauerstoffanstieg vor 2,45 bis 2,32 MrA; daneben geochemische Hinweise auf Spuren von Sauerstoff in 2,5 MrA alten Schichten

Ältester sicherer fossiler Nachweis für Eukaryonten: zwischen 1,78 und 1,68 MrA, naA aber erst vor 1,49 MrA (Acritarchen der Roper Group, Nordaustralien, mit diagnostischen Merkmalen des eukaryontischen Zytoskeletts wie Fortsätzen, Protrusionen und komplexer Ornamentierung) (naA aber 1,8 MrA alte Acritarchen aus China!)

Allerdings fanden sich inzwischen an anderen Orten ebenfalls Molekülmarker von Eukaryonten, die aus der Zeit vor dem Anstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre stammen. Allerdings müssten auch diese noch mit der neu entwickelten Methode auf Kontamination aus jüngeren Zeiten überprüft werden. Damit ist die Frage noch offen, ob es bereits vor ca. 2,5 MrA Eukaryonten gab. **Es gibt zur Zeit keine mikrofossilen Hinweise darauf, dass vor 2,6 MrA bereits Eukaryonten und oxygene Photosynthese existierten!**

Auch neuere Untersuchungen (anno 2015) bestätigten, dass es sich bei den Molekülfossilien um jüngere Kontamination handelt und dass es damit keinerlei Hinweise

--- für oxygene Photosynthese

--- für Eukaryonten

vor 2,7 MrA gibt!

Hopane und Sterane fallen daher als Indikatoren für oxygene Photosynthese und Eukaryonten aus! (PNAS 112: 5915)

Konsequenzen:

Ein Alter von 2,7 MrA eignet sich nicht als Kalibrierungspunkt für molekulare Uhren.

Wenn Cyanobakterien erst später auftraten, müssen die Bändereisenerze des Archaikums auf phylogenetisch ältere anoxygene Photoautotrophe zurückgehen. (Nat. 455, 1051 + 1101).

Eine Arbeit aus 2009 (Sci. 323, 1286) stellt jedoch diese relativ jungen Daten wieder infrage.

Als unstrittig gilt, dass die nonoxygene Photosynthese zuerst entstand, wohl kurz nachdem das Leben vor > 3,8 MrA begann. Leben benötigt eine Energiequelle, und die Sonne ist ubiquitär und verlässlich. Sehr umstritten ist aber der Zeitpunkt des Übergangs zur oxygenen Photosynthese. Manche Wissenschaftler setzen diesen Zeitpunkt erst knapp vor Beginn des GOE (= Great Oxidation Event) vor 2,45 MrA an.

Andererseits finden sich in Westaustralien dicke Ablagerungen mit reichen Mikrofossilien, aber ohne Spuren von Schwefel oder anderen Elektronendonoren, was dafür spricht, dass die Bakterien Wasser als Energiequelle nutzten und somit bereits damals oxygene Photosynthese betrieben.

Studien zur Proportion der C-Isotope untereinander in organischer Materie aus 2,7 bis 2,9 MrA alten Schichten in Kanada und Simbabwe sprechen allerdings dafür, dass bereits damals jene Form des Photosynthese-Enzyms RuBisCo existierte, die nur bei der oxygenen Photosynthese vorkommt und eben diese C-Isotop-Relation hinterlässt. **Demnach müsste spätestens vor 2,9 MrA die oxygene Photosynthese etabliert gewesen sein.**

Und inzwischen deuten Metallisotope (Chrom u.a.) aus 2,98 bis 2,92 MrA alten Ablagerungen aus Südafrika (Paläoboden mit oxidativen Verwitterungserscheinungen sowie im Flachmeer gebildete Eisenformationen) auf Sauerstoff in der Atmosphäre oberhalb des durch photochemische Prozesse denkbaren Niveaus – **und damit auf oxygene Photosynthese – schon vor knapp 3,0 MrA** (s. oben unter 2980 – 2920 MA).

Fossile Sterane gelten als Indikatoren für Aerobie, da die Steroidbiosynthese molekularen Sauerstoff benötigt. Inzwischen konnte gezeigt werden, dass die Steroidbiosynthese schon bei Vorhandensein von gelöstem Sauerstoff mit einer Konzentration in der Größenordnung von Nanomolen, also Sauerstoffspuren, ablaufen kann. Derartige Sauerstoffspuren könnten schon für lange Zeit im Ozean weit verbreitet gewesen sein, bevor sich die ersten geologischen und isotopischen Hinweise auf atmosphärischen Sauerstoff finden. **Im späten Archaikum war**

molekularer Sauerstoff offenbar als biogenes Spurengas vorhanden – ähnlich wie heutzutage Dimethylsulfid (PNAS 108, 13409).

Die **ältesten sicher datierten Molekülfossilien von Steranen** sind nur 1,64 MrA alt. Molekularkladistische Untersuchungen weisen aber darauf hin, dass die eukaryontische Sterol-Biosynthese schon älter sein muss, und die molekularen Uhren stehen im Einklang mit Annahmen, dass sie um den GOE herum einsetzte. Sterol-Biosynthese erfordert Sauerstoff. Einige wenige Bakterien können ebenfalls Sterole bilden, allerdings einfachere als die der Eukaryonten. Komplexere Sterane sind somit ein sicherer Nachweis für Eukaryonten und auch für aerobe Stoffwechselprozesse.

Stamm-Eukaryonten tauschten funktionell moderne Gene der Sterol-Biosynthese mit Bakterien via horizontalen Gentransfer aus. Die Dichotomie zwischen der bakteriellen und eukaryontischen Sterol-Biosynthese dürfte vor ca. 2,3 MrA erfolgt sein. Eine einfache Sterol-Biosynthese muss es daher schon vor der Diversifikation der Kronengruppen-Eukaryonten gegeben haben; sie könnte eine wichtige Präadaptation für das Leben der Eukaryonten dargestellt haben.

Bereits der letzte gemeinsame Vorfahr der Kronengruppeneukaryonten, der irgendwann zwischen 2,17 und 1,3 MrA lebte (*nach molekularen Uhren auf Multigenbasis aber nur zwischen 1,87 und 0,95 MA*), war in der Lage, Sterole zu bilden. Protosterole muss es schon vor mehr als 1,75 MrA gegeben haben, einfache Protosterole wahrscheinlich vor mehr als 2,3 MrA. Taphonomische Gründe dürften dafür verantwortlich sein, dass entsprechende Molekülfossilien bisher nicht gefunden wurden (Nat. 543: 420).

Entstehung der Photosynthese bei Cyanobakterien: die vergleichende Analyse von 15 kompletten Genomsequenzen rezenter Cyanobakterien ergab 1054 Proteinfamilien, von denen die meisten mit allgemeinen Zellfunktionen zu tun haben und auch in anderen Bakterien vorkommen, während 50 von ihnen cyanobakterienspezifisch sind, 84 finden sich ausschließlich bei Cyanobakterien und Pflanzen und/oder plastidenhaltigen Eukaryonten wie Diatomeen und Apicomplexa. Nur wenige Komponenten des Photosynthesemechanismus der Cyanobakterien finden sich auch im Genom anoxygener phototrophischer Bakterien. Offenbar entstand die Photosynthese in der Linie zu den Cyanobakterien unter dem Selektionsdruck von UV-Licht und der Depletion von Elektronendonoren. Die ersten Phototrophen waren offenbar anaerobe Vorfahren der Cyanobakterien („Procyanobakterien“), die anoxygene Photosynthese mit einem Photosystem-I-artigen Reaktionszentrum durchführten (ähnlich den Heterozysten moderner filamentöser Cyanobakterien). Von diesen Procyanobakterien breitete sich dann die Photosynthese auf dem Weg des lateralen Gentransfers in andere Phyla aus (PNAS 103, 13126).

2600 – 2700 MA:

Karbonatreiche Paläoböden der Mpumalange Provinz (Ost-Transvaal), die auf 2,6 bis 2,7 MrA datiert wurden, weisen einen C-Isotop-Gehalt auf, der auf organische Herkunft deutet. Die mikroskopische Analyse ergab, dass es sich um Reste mikrobieller Matten handeln dürfte, die direkt an der Bodenoberfläche (und damit UV-geschützt) wuchsen. Der Boden muss unter semiariden Bedingungen (mit Regenzeiten) gebildet worden sein, analog der rezenten Bildung kalzitreicher Böden (Calcrete). Ein nachträglicher Eintrag des reduzierten Kohlenstoffs in die

Böden (z.B. hydrothermal) konnte aufgrund zahlreicher Indizien ausgeschlossen werden; bei nachträglichem Eintrag würde sich der C entlang der Risse konzentrieren; stattdessen ist die organische Materie auf die tonreichen Anteile beschränkt. Die räumliche Verteilung dieser Materie im Gestein deutet darauf, dass in regenreichen Zeiten die mikrobiellen Matten (ursprünglich etwa 0,3 – 1 cm dick) an der Oberfläche tonreicher Böden gediehen und in den Trockenzeiten dann durch Aerosole zugedeckt wurden. Die C-Isotope deuten darauf, dass es sich weitestgehend oder ausschließlich um photosynthetisierende Organismen gehandelt haben muss; dabei sind photosynthetisierende Schwefelbakterien wegen des absoluten Schwefelmangels in diesem Boden auszuschließen, während für Cyanobakterien auch die Beobachtung spricht, dass die C-Isotop-Fraktionierung exakt derer rezenter Cyanobakterienmatten in Süßwasserumgebungen entspricht. Cyanobakterienmatten an der Bodenoberfläche sprechen aber auch dafür, dass zu diesem Zeitpunkt schon ein Ozonschild vorhanden gewesen sein dürfte (Nat. 408, 574).

2660 MA:

Vorübergehende Oxygenierung der oberen Ozeanschicht in der Jeerinah Formation (W-Australien). Daneben gibt es Hinweise für oxidative Verwitterung an Land, allerdings in geringerem Ausmaß als zu späteren Zeitpunkten (z.B. bei einem weiteren vorübergehenden Oxygenierungsereignis vor 2,5 MrA). Die Oxygenierung vor 2,66 MrA dauerte weniger als 50 MA und erstreckte sich über Hunderte von Kilometern.

Gleichzeitig älteste isotopische Hinweise für Nitrifikation und Denitrifikation (PNAS 115: 7711). (Nitrifikation: bakterielle Oxidation von Ammoniak oder Ammonium-Ionen über Nitrit zu Nitrat; bei der Denitrifikation wird der im Nitrat enthaltene Stickstoff zu molekularem Stickstoff und Stickoxiden).

2600 – 2500 MA:

Campbellrand Subgroup, Südafrika: benthische Cyanobakterien, u.a. Gattung *Eoentophysalis*, die der rezenten *Entophysalis* ähnelt. Die Mikrofossilien ähneln besonders den Kapseln und schleimigen cyanobakteriellen Matten moderner chroococcaleer Cyanobakterien der Familien Entophysalidaceae, Xenococcaceae und Hyellaceae, einschließlich der kapsulären Organisation der Schleimschichten, die einzelne Zellen oder kolonieartige Zellkluster umgeben (Sci. 298, 2351).

2800 - 2400 MA:

Nach geochemischen Daten (Sauerstoffgehalt) müssen irgendwann innerhalb dieses Zeitraums (evtl. schon früher) **Mitochondrien** entstanden sein - eine Voraussetzung für die Entstehung der Eukaryonten. Die ältesten körperfossilen Hinweise auf Eukaryonten sind dagegen erst 1800 bis 1900 MA alt, vgl. aber 2100 MA.

Neuere molekularkladistische Studien sowie eine Studie mit rekonstruierten EF-TU-Proteinen deuten allerdings konsistent auf ein Alter der Mitochondrien von nur 1800 MA (s.o.).

Neuere Studien deuten darauf, daß die Mitochondrien durch Endosymbiose rickettsienartiger alpha-Proteobacteria entstanden; die mtDNA des rez. Süßwasserprotozoen *Reclinomonas americana* (ein heterotropher Flagellate) ähnelt dem ursprünglichen protomitochondrialen Genom. Phylogenomische Untersuchungen sprechen allerdings für ein **Proteobakterium unterhalb der Rickettsiales und modernen alpha-Proteobakterien als Vorfahren der Mitochondrien** (Nat. 557: 101).

Evolution der Mitochondrien:

Indizien für die endosymbiontische Theorie

- die DNS der Mitochondrien (und Chloroplasten) ist wie die der meisten Prokaryonten zumeist ein ringförmiges geschlossenes Makromolekül, das (im Gegensatz zur chromosomalen DNS) nicht mit Histonen assoziiert ist
- die innere Membran der Mitochondrien ist frei von Cholesterol und enthält das sonst nur bei Prokaryonten vorkommende Cardiolipin
- Sequenzvergleiche mitochondrinaler rRNA zeigen weitgehende Übereinstimmung mit rRNA freilebender Prokaryonten.

Der größte Teil der DNS der einstigen Symbionten ist durch genetische Drift in die Kern-DNS aufgenommen worden, so dass das Mitochondrium semiautonom wurde und einen Großteil seiner Proteine importieren muss.

Die Genome tierischer Mitochondrien sind recht klein (6-20 kb) und enthalten nur einen kleinen Anteil nicht-kodierender Abschnitte, pflanzliche mtDNA ist größer (> 20 kb) und enthält mehr nichtkodierende Sequenzen.

Ursprüngliche mitochondrinale Genome enthalten noch viele Sequenzen des prokaryontischen Urahnen, z.B. dichte Packung der kodierenden Sequenzen, Fehlen von Introns, eubakterielle Organisation der Gencluster, Verwirklichung des genetischen Standard-Codes. Dem hypothetischen Urahn der Mitochondrien sind einige rezente Bakterien sehr ähnlich (die intrazellulär lebenden Rickettsien, darunter der Erreger des europäischen Fleckfiebers *Rickettsia prowazeki*).

Prototyp des ursprünglichen mitochondrialen Genoms ist der Zooflagellat *Reclinomonas americana* aus der Protozoengruppe der Jakobinen (halbmondförmige sessile Zellen, bis 15 µm lang, ernähren sich phagocytotisch von Bakterien; von einer durchsichtigen, gestielten Hülle umgeben, mit 2 Geißeln versehen, von denen nur eine aus der Hülle herausragt) mit einem einzigen Mitochondrium in unmittelbarer Nähe des Zellkerns und 69 kb großem Genom mit 97 Genen (im Gegensatz zu 834 Genen im Eubacterium *Rickettsia*).

Auch die mt-Genome der Pflanzen entsprechen eher diesem ursprünglichen Typ, während bei Tieren, besonders Vertebraten, und Pilzen abgeleitete Merkmale des mitochondrialen Genoms angetroffen werden: starke Größenreduktion, Verlust von Protein- und tRNA-Genen, Strukturabweichungen zwischen RNA, Genen und zugehöriger rRNA, stark eingeschränkter Codon-Gebrauch bei Proteingenen, Eliminierung etlicher Codons, Verwirklichung einiger Nicht-Standard-Codons.

Die Atmung (d.h. der Anschluß des Citronensäurezyklus an die Glykolyse und die oxidative Phosphorylierung unter Bildung von ATP) war die Grundvoraussetzung für die Entstehung höherer Lebensformen, da sie 14x mehr Energie liefert als die (anaerobe) Gärung; sie wurde der Gärung sozusagen "aufgepfropft", d.h. auch die Atmung beginnt wie die Gärung mit der Glykolyse. Allerdings war die (aerobe) Atmung erst bei einem O₂-Gehalt von ca. 1 % der rez. O₂-Konz. möglich. Die großen energetischen Vorteile der Atmung erklären, weshalb die Evolution nach Erfindung der aeroben Atmung (nach **fossilen** Belegen etwa zwischen 2,0 und 1,5 MrA) wesentlich schneller verlief als in den 2 MrA zuvor. Alle Eukaryonten sind mehr oder weniger von der Atmung abhängig für die ATP-Bildung.

Aktuelle Theorien zur Entstehung der Eukaryonten:

A. Konventionelle Theorie:

Die eukaryontischen Endomembranen (einschl. der Kernmembran) und Zytoskelettsysteme entstanden in anaeroben Prokaryonten, indem sie einen Selektionsvorteil boten, da sie das Verschlingen (Umschließen) solider Partikel ermöglichten. Die so entstandenen "Proto-Eukaryonten" lebten vom Verschlingen und Verdauen von Prokaryonten. Einige dieser Prokaryonten wurden (anstelle verdaut zu werden) zu Endosymbionten, indem sie metabolische Vorteile für ihren Wirt boten. So wurde die Endosymbiose zwischen einem aeroben Bakterium (wahrsch. (alpha?)-Proteobakterium ähnlich rez. *Paracoccus*) und dem anaeroben proto-eukaryontischen Wirt durch gegenseitige Vorteile stabilisiert: ATP aus der aeroben Atmung des Bakteriums im Austausch gegen metabolisierbare Stoffe und physischen Schutz. Gene, die für unbegrenztes Bakteriumwachstum benötigt wurden, gingen dann dem Endosymbionten verloren, während einige Gene des Endosymbionten, die mit der Atmung im Zusammenhang stehen, auf den Zellkern des Wirtes übertragen wurden. So entstand aus dem Endosymbionten ein echtes Mitochondrium mit stark reduziertem Genom (in Tieren nur noch für 12 Proteine kodierend). Ähnlich soll die Entstehung der Plastiden verlaufen sein. Genetische Studien bestätigen dieses Konzept, wobei das mitochondriale Genom sowie jene Teile des Kerngenoms, deren Produkte mit den Mitochondrien in Zusammenhang stehen, bakterieller (speziell (alpha?)-Proteobakterieller) Abstammung sind, während der Rest des Kerngenoms von Archaea stammen könnte; so sind bisher für eukaryontenspezifisch gehaltene Komponenten des Replikations-, Transkriptions- und Translationsapparates auch bei Archaea nachgewiesen worden.

Neueste Sequenzierungen ließen aber auch erkennen, daß das Kerngenom zahlreiche Gene bakterieller (z.T. (alpha?)-Proteobakterieller) Abstammung aufweist, die nichts mit mitochondrialer Funktion zu tun haben. Und selbst mitochondrienlose Eukaryonten tragen mitochondriale Gene in ihrem Kerngenom.

Diese Befunde könnten durch eine Modifikation bzw. Erweiterung der alten Hypothese erklärt werden, aber z.T. plausibler durch eine neue "Hydrogen-Hypothese" (Nat. 392, 15):

B. Hydrogen-Hypothese:

Auch diese geht von einer Symbiose zwischen einem (alpha?)-Proteobakterium und einem vielleicht methanbildenden Archaeon (oder Archaea-Verwandten) aus. Der entscheidende Nutzen des Endosymbionten war aber nicht Atmung (also ATP-Bildung), sondern die Exkretion von Wasserstoff und CO₂ (das sind Abfallprodukte der anaeroben Fermentation organischer Substanzen in einigen rez. (alpha?)-Proteobakterien). Die Archaea-Wirtszelle konnte -wie rez. methanproduzierende Archaea - aber H₂ und CO₂ als Energie- und Kohlenstoffquelle gebrauchen und allein aus diesen Stoffen den Energie- und C-Bedarf decken. Beide Stoffwechselfvorgänge konnten nebeneinander und unabhängig voneinander unter anaeroben Bedingungen ablaufen. Die Theorie geht dann weiter davon aus, daß bei Abwesenheit externen Wasserstoffes der Wirt schließlich abhängig von seinem Symbionten (als H₂- und CO₂-Quelle) wurde. Die physischen Beziehungen wurden enger, die Kontaktfläche vergrößert. Schließlich erfolgte ein Gentransfer vom Symbionten zum Wirt, wodurch sich letzterer mit Membranproteinen für den Import von Substanzen sowie Enzymen für die Glykolyse (=anaerobe ATP-Bildung) ausstatten konnte. Das Archaeon war nun durch die Übernahme der Genausstattung für die Glykolyse gar nicht mehr auf den Wasserstoff aus dem (alpha?)-Proteobakterium angewiesen (was ursprünglich der Grund für die Abhängigkeit, Symbiose und schließlich Vereinnahmung war), sondern kann nun seinen Zucker- und ATP-Bedarf selbst decken. Die vom Wasserstoff abhängigen Teile des Stoffwechsels wurden überflüssig und konnten verlorengehen.

[Der Bakterien-Archaea-Gen-Transfer, der unter bestimmten ökologischen Bedingungen möglich war, erklärt die zahlreichen bakteriellen Gene, die in rez. heterotrophen Archaea angetroffen werden].

So konnte der (bisher nur assoziierte) Symbiont vollständig in den Wirt aufgenommen und umschlossen werden. Die Wirtszelle konnte dadurch von Autotrophie (mit H₂ und CO₂ als Substraten) zur Heterotrophie (Nutzung von komplexen organischen Molekülen) übergehen; der Symbiont ging verloren, wurde ein Hydrogenosom (= H₂- und ATP-produzierende, von einer Doppelmembran umgebene Organelle in amitochondrialen Protisten) oder ein Mitochondrium; nach molekularen Daten haben Hydrogenosomen und Mitochondrien einen gemeinsamen Vorfahr. So erklärt sich auch der Metabolismus der amitochondrialen Eukaryonten, aber auch das Vorkommen eubakterieller Gene im Kerngenom von amitochondrialen und ahydrogenosomalen Eukaryonten.

Die auf diese Weise entstandene Zelle ist aus zwei sehr unterschiedlichen Prokaryonten hervorgegangen und hat Komponenten von beiden behalten: den Energiestoffwechsel der (alpha?)-Proteobakterien und den genetischen Apparat der Archaea. Der Energiestoffwechsel dieser hypothetischen frühen Eukaryontenzelle ist ebenso in Kompartimente aufgeteilt wie bei den heutigen Eukaryonten. Bleibt diese Zelle in einer anaeroben Nische, wird der Symbiont zu einem Hydrogenosom, im sauerstoffhaltigen Lebensraum entwickelt er sich dagegen zu einem Mitochondrium.

Nach neueren Erkenntnissen sollen Hydrogenosomen und Mitochondrien von demselben (alpha)-Proteobakterium abstammen; so enthalten sie teils identische Proteine, und bei einigen Eukaryonten (Pilzen und Wimpertierchen) sind hydrogenosomenhaltige Arten ohne Mitochondrien aus mitochondrienhaltigen hervorgegangen.

Zusammengefaßt geht die Hydrogen-Hypothese also davon aus, daß Eukaryonten aus einer symbiontischen Verbindung eines anaeroben, streng H₂-abhängig-autotrophen Archaeabakteriums mit einem Eubakterium entstanden, wobei das Eubakterium zwar in der Lage zu atmen war (fakultativ anaerob), aber H₂ als Abfallprodukt anaeroben heterotrophen Stoffwechsels ausschied, den die Wirtszelle benötigte.

Für diese Theorie spricht, dass man keine plausiblen Übergangsformen zwischen Eu- und Prokaryonten kennt; beide trennt eine tiefe stammesgeschichtliche Kluft. Viele (alpha?)-Proteobakterien können in Abwesenheit von O₂ auf Gärung umschalten und sind fakultativ anaerob, wobei die Fermentation ähnlich wie in den Hydrogenosomen abläuft, die wie die Mitochondrien von einer Doppelmembran umgeben sind und ATP (mit deutlich geringerer Ausbeute als die Mitochondrien) bilden.

Kurze Zusammenfassung der H-Hypothese: die Ur-Eucyte entstand durch die Fusion eines methanbildenden, von Wasserstoff abhängigen Ur-Archaeabakteriums mit einem H₂-produzierenden Ur-Proteobakterium, wobei das

endosymbiontisch aufgenommene Proteobakterium sowohl auf jeden Fall der Vorläufer des Mitochondriums war, evtl. auch des Zellkerns. Im Falle einer primär mitochondrienfreien Ur-Eucyte (mit Kern, aber ohne Mitochondrium) ist die Aufnahme eines weiteren Proteobakteriums mit nachfolgender Integration als Endosymbiont anzunehmen. Ob Mitochondrien mono- oder polyphyletisch sind, ist noch unentschieden, eher wahrscheinlich ist aber eine einmalige Entstehung (Monophylie).

Strittig ist nach wie vor, ob Mitochondrien früh oder spät in der Evolution der Eukaryonten aufgenommen wurden, und ob sie durch Phagozytose oder syntrophische Integration in die proeukaryontische Zelle gelangten. Dynamische ökologische Modellsimulationen zeigten, dass die Alphaproteobakterien offenbar als Beute einverleibt wurden und dann „gefarmt“ wurden, um sie selbst oder ihre Photosynthate später – z.B. bei Nahrungsmangel – nutzen zu können („Farming-Hypothese“). In guten Zeiten wurden die Endosymbionten von der Wirtszelle ernährt (auch wenn dies in guten Zeiten Energie kostete), um sie in schlechten Zeiten verdauen zu können. Während bei Nahrungsmangel die „Nichtfarmer“ bald starben, konnten die Farmer so lange überleben, bis ihre letzten Symbionten verdaut waren, und hatten daher eine größere Chance, das nächste nahrungsreiche Intervall zu erreichen.

Wenn nahrungsreiche und nahrungsarme Perioden miteinander abwechselten, konnte sich so eine stabile Endosymbiose entwickeln. Es kam dabei zunächst nicht darauf an, ob der eingeschlossene Partner (also das Proteobakterium) der Wirtszelle einen metabolischen Vorteil brachte. Die metabolische Koppelung zwischen Mitochondrium und Wirt entstand erst später. Dazu musste erst der Adenin-Nucleotid-Translocator (ANT) entwickelt werden, der den ATP-Pool des Symbionten anzapft. Erst ab diesem Zeitpunkt konnten die Mitochondrien die Energiegewinnung der Wirtszelle massiv steigern.

Eine primitive Form der Phagozytose muss der Etablierung der Mitochondrien dagegen vorausgegangen sein. Zwar verlangt Phagozytose viel Energie, aber auch sekundär mitochondrienlose Eukaryonten sind phagozytosefähig, und in einer Gruppe von Archaea wurden kürzlich Hinweise auf ein Zytoskelett entdeckt (Actin- und Tubulin-Homologe, Merkmale eines primitiven Zytoskeletts, Membran-Remodellierung; Hinweise auf eine mögliche frühere Endosymbiose) (ASGARD-Superphylum der Archaea mit Genen für Zytoskelett-assoziierte Prozesse und Vesikeltransport).

Offenbar gab es Archaea, die phagozytose-fähig waren, bevor sie (alpha?)-Proteobakterien phagozytiert und Mitochondrien entwickelt hatten. Zuvor konnten Prokaryonten von räuberischen Archaea nur extrazellulär verdaut werden; die intrazelluläre Verdauung spart viel Energie, verlangt aber zunächst einmal ein Zytoskelett und einen Energieaufwand für die Phagozytose. Und aus irgendwelchen Gründen muss dann das aufgenommene Proteobakterium der Verdauung in dem Archaeon entgangen sein, denn nur so konnte es zu einem Endosymbionten werden. Das wirft die Frage auf, warum die (Energie kostende) Aufnahme eines Bakteriums dann für die Wirtszelle nützlich war, wenn das direkt keinen Profit in Form von Nahrung brachte, sondern – energetisch gesehen – sogar nachteilig war? Dieser Widerspruch lässt sich nur durch die Farming-Hypothese auflösen: der Mensch füttert Schweine in guten Zeiten, und ernährt sich von ihnen in schlechten Zeiten. Ähnliches findet sich heute im Rahmen der *Paramecium-Chlorella*-Endosymbiose.

Der Sinn der Phagozytose dieser Archaea hätte darin bestanden, Bakterien aufzunehmen, die als Nahrungsreserve für „schlechte Zeiten“ „gefarmt“ wurden, um sie später, in Notzeiten, verdauen zu können. Voraussetzung war, dass die Archaea in Umgebungen lebten, die zeitweise viele Beute-Bakterien enthielten, und in anderen Zeiten einen Mangel an Beute aufwiesen. In beutereichen Zeiten haben die Farmer einen Fitness-Nachteil, da ihre Wachstumsraten geringer

sind. Die Farm kann auch autonom wachsen, indem sich die Endosymbionten vermehren. Bei jeder Teilung des Archaeons bekommt jede Tochterzelle etwa die Hälfte der Bakterienfarm.

In nahrungsarmen Zeiten gehen sowohl Farmer wie Nicht-Farmer zurück, aber Farmer erst mit zeitlicher Verzögerung. Farmer können in Nicht-Farmer-Populationen erfolgreich eindringen und diese besiedeln, wenn die nahrungsarme Periode länger dauert als die nahrungsreiche Zeit. Einzelne Endosymbionten, die dem Archaeon wieder entkamen, könnten in nahrungsarmen Zeiten die Umgebung wiederbesiedeln und sich dort vermehrt haben, und damit eine neue Nahrungsgrundlage geschaffen haben, was wiederum die Überlebenschancen der Farmer erhöhte, weil sie jetzt „außen“ neue Beute fanden. Nichtfarmer hatten diese Chance nicht, ihre Umgebung mit neuen Keimen zu besiedeln. Außerdem war es für Farmer günstiger, die Symbionten zu erhalten, statt sie zu verdauen, wenn die von den Symbionten mehr Vorteile erhielten, als sie in sie investieren mussten, z.B. mehr Photosynthate, Metabolite oder schließlich ATP, als sie erhalten würden, wenn sie die Bakterien verdauen würden.

Eingefangene Bakterien sind vom Phagosom der Wirtszelle umkapselt, deren Membran ihren Stoffaustausch aus der Umgebung (z.B. die Aufnahme großer Moleküle z.B. aus dem Zytoplasma der Wirtszelle) stark behindert. Das spielt aber keine Rolle, wenn diese Bakterien phototroph sind. Die Vermehrung der Symbionten in der Phagosom-Membran könnte diese irgendwann zum Platzen gebracht haben, und so landeten die Symbionten im Zytoplasma der Wirtszelle. Heutige Mitochondrien haben keine Reste der Phagosom-Membran, während ihre eigene äußere Membran teilweise bakterieller Herkunft ist.

Die Anzahl der Endosymbionten pro Archaeon kann bei 100 – 1000 gelegen haben, manche modernen Amöben enthalten 1000.000 Endosymbionten. Moderne Archaea, die in Symbiose mit epibiotischen Bakterien leben, erreichen eine Größe bis 0,1 mm. (PNAS 115: E1504).

Selbst für die **Entstehung des Zellkerns** gibt es eine Symbiontenhypothese, nach der sich dieser aus einem Endocytobionten (Eu- oder Archaeabakterium) entwickelte, das von einer kernlosen Zelle phagozytiert wurde: so erklärt sich die Doppelmembran des Zellkerns. Genetische Information der Wirtszelle wurde nach und nach auf den Endocytobionten übertragen.

Gegen die gängige Annahme, die Eukaryonten seien durch Fusion eines Eubacteriums und eines Archaeons entstanden, spricht allerdings die Erkenntnis, dass weder Bakterien noch Archaea, sondern nur Eukaryonten phagozytosefähig sind. Es wurde noch nie beobachtet, dass ein Bakterium ein Archaeon (oder umgekehrt) in sich aufnahm (es sei denn, diese Fähigkeit wurde früher einmal entwickelt und ist dann wieder spurlos verloren gegangen, was aber unplausibel ist). Nach manchen molekularen Kladistiken entwickelten sich die Eukaryonten auch nicht innerhalb der Archaea (dann wären sie ja eine Subdivision der Archaea), sondern sie stellen die *Schwestergruppe* der Archaea. Die Wirtszelle, die das Eubakterium aufnahm, das zum Mitochondrium wurde, war also kein Archaeon, sondern ein direkter Vorfahr der Eukaryonten. Dieser war – im Gegensatz zu Archaea, und gerade dadurch unterscheidet er sich entscheidend von den Archaea – bereits phagozytosefähig. **Der entscheidende Schritt auf dem Weg zum Eukaryonten war also die Entstehung der Phagozytosefähigkeit;** nur so konnte der eubakterielle Vorfahr der Mitochondrien in die protoeukaryontische Wirtszelle aufgenommen werden (Nat. 447, 913).

Neue Theorie zur Entstehung der Eukaryonten (Natw. Ru. 7/2006, 385): Die Abgrenzung des Zellkerns entsteht nach dieser Theorie aus der Notwendigkeit, die von den Mitochondrienvorläufern mitgebrachten Introns herauszuschneiden. Die meisten Gene der Eukaryontenzelle sind durch Introns unterbrochen, die keine offensichtliche Funktion haben und nicht für Proteine kodieren; sie werden zwar in mRNA transkribiert, die entsprechenden mRNA-Abschnitte werden aber sofort wieder herausgeschnitten und bleiben im Inneren des Kerns (daher „Introns“), während die restliche mRNA (die in Proteine translatiert wird) aus dem Kern nach außen gelangt. Das Herausschneiden (Spleißen) der Introns ist ein komplizierter Vorgang, an dem Spleißosomen (Protein-RNA-Komplexe) beteiligt sind; das Spleißen erfolgt im Vergleich zur Translation relativ langsam.

Diese Langsamkeit bei der Entfernung der Introns soll nun die räumliche Trennung von Transkription und Translation erforderlich gemacht haben (durch die Kernhülle); erst wenn alle Introns im (ja ribosomenfreien) Kern entfernt sind, wird die mRNA durch die Kernporen ins Zytoplasma transportiert.

Bei den rezenten Bakterien ist dagegen eine solche Trennung nicht erforderlich, denn sie haben normalerweise keine Introns; die Nucleotidabfolge der mRNA ist bei ihnen von vornherein richtig, die Translation kann sofort beginnen, sogar noch während derselbe mRNA-Strang am anderen Ende noch entlang der DNS synthetisiert wird.

Die Introns sollen mit den endosymbiontischen Bakterien, die später zu Mitochondrien evolvierten, in die Eukaryontenvorläufer gekommen sein; heute findet man nur bei den (alpha?)-Proteobakterien Introns (wenn auch relativ wenige im Vergleich zu den Eukaryonten), während die meisten anderen Eubakteriengruppen überhaupt keine enthalten. Die proteobakteriellen Introns gehören zu einem Intronotyp, von dem sich Vertreter in vielen Mitochondrien und Chloroplasten finden. Sie können sich dabei teilweise autokatalytisch aus der Vorläufer-DNS herauserschneiden.

Im Rahmen des massiven Gentransfers vom endosymbiontischen Genom in die DNS der Wirtszellen müssen auch die Introns eingewandert sein; sie vermehrten sich (aus unbekanntem Gründen) explosionsartig und gelangten in viele Gene der Wirtszelle. Durch Verlust der für das autokatalytische Herausschneiden erforderlichen Strukturen entwickelten sich diese Introns dann zu den heutigen sog. spleißosomalen Introns, die nicht mehr selbst, sondern nur durch Spleißosomen herausgeschnitten werden können. Das Herausschneiden wurde dabei langsamer, eine räumliche Abgrenzung von Vorläufer-mRNA (mit Introns) und den Ribosomen (an die ja nur reife, intronfreie mRNA herangelangen darf) damit notwendig. Unter diesem funktionalen Druck entstand die Kernmembran aus dem endoplasmatischen Reticulum (Membransystem des Cytoplasmas), an dem auf einer (!) Seite viele Ribosomen angelagert sein können. Solche Membranen könnten sich nun mit der ribosomenfreien Seite nach innen um die chromosomale DNS gelagert haben und bildeten so eine Barriere zwischen intronhaltiger Vorläufer-mRNA und Ribosomen. Daraus entstand dann die innere Kernhülle.

Die Theorie wird gestützt von der Erkenntnis, dass die nucleären Gene der Eukaryonten bezüglich der Herkunft ein komplexes Mosaik bilden. Gene der „Informationsverwaltung“ stammen von Archaea, Gene der Biosynthesewege/Stoffwechsel zeigen eine Verbindung zu den (alpha?)-Proteobakterien. Und entgegen früherer Annahmen gibt es – jedenfalls rezent – keine primär mitochondrienlosen Eukaryonten, d.h. die Mitochondrien sind nicht jünger als der Zellkern (Natw. Ru. 7/2006, 385).

Zur Hypothese, dass Eukaryonten durch die Aufnahme von Archaea und Eubakterien in hypothetische Chronozysten (als 3. Reich neben Archaea und Eubakterien) entstanden, s. Abschnitt I Kapitel X.

Bedeutung des Sauerstoffgehalts für die Entstehung der Eukaryonten (Nat. 445, 35): Bei Eukaryonten spielen Membranen innerhalb der Zellen (sowohl die Kernmembran wie doppelte Membranen, die intrazelluläre Kompartimente wie Organellen abgrenzen) eine wichtige Rolle, während Prokaryonten – die niemals komplexe Organismen bilden konnten – keine oder allenfalls einfache, nicht membranbegrenzte intrazelluläre Kompartimente aufweisen.

Sauerstoffatmende Zellen haben im Vergleich zu ihren anaeroben Vorläufern erhebliche Vorteile: sie können Sauerstoff als Elektronenakzeptor nutzen und aufgrund des damit verbundenen hohen reduzierenden Potentials kann ein Maximum an Energie aus Nahrungsquellen gewonnen werden; außerdem ermöglicht Sauerstoff 1000 zusätzliche metabolische Reaktionen (als ohne Sauerstoff). Eine neue Theorie vermutet nun, dass bei niedrigen Sauerstoffgehalten die Zellen nicht in der Lage waren, bestimmte Transmembran-Proteine zu bilden, die die Eukaryonten aber benötigen, damit die membranbegrenzten Kompartimente innerhalb der Zelle richtig zusammenarbeiten; erst die Kompartimentierung des Zellinneren mit Membranen machte derartige Proteine – zur Kommunikation zwischen den Zellkompartimenten - notwendig. Auch der Schritt vom Ein- zum Mehrzeller erforderte wiederum effiziente Kommunikationssysteme zwischen den Zellen; auch dieser Schritt wurde zunächst behindert durch unzureichende Verfügbarkeit von Sauerstoff. Man kam auf diese Idee, als man feststellte, dass die Transmembranproteine besonders reich an Sauerstoffatomen sind; vor allem die sauerstoffreichen externen Proteinabschnitte sind länger als bei Transmembranproteinen nicht-kompartimentierter Zellen. Vermutlich schädigte eine sauerstoffarme (also reduzierende) Atmosphäre die langen, sauerstoffreichen externen Proteinabschnitte der Transmembranproteine.

Hinzu kommt, dass bei den meisten Eukaryonten – im Gegensatz zu den meisten Prokaryonten – die Atmung nicht in der eukaryontischen Plasmamembran erfolgt; Sauerstoff wird daher nicht in unmittelbarer Nähe der Plasmamembran verbraucht, so dass sich die Plasmamembran in sauerstoffreicher Umgebung befindet (da kein lokaler Sauerstoffverbrauch stattfindet); so könnten die sauerstoffreichen Transmembranproteine geschützt worden sein. Die Bildung multizellulärer Organismen war damit an zwei Bedingungen geknüpft: (a) Ansammlung sauerstoffreicher Transmembranproteine in der Plasmamembran, (b) Beschränkung der Atmung auf spezielle intrazelluläre Kompartimente (wie Mitochondrien), um außerhalb dieser Kompartimente eine ausreichende Sauerstoffkonzentration aufrecht zu erhalten, die die empfindlichen sauerstoffreichen Transmembranproteine schützte, die für die Kommunikation zwischen den Kompartimenten innerhalb der Zelle, aber – bei Mehrzellern – auch mit den benachbarten Zellen notwendig waren. Dies erklärt, wieso sowohl die Entstehung der Eukaryonten als solche wie auch später der mehrzelligen Organismen an die Zunahme des Sauerstoffgehalts gekoppelt war.

Zusammenfassender Kenntnisstand zur Entstehung der Eukaryonten (2009) (Sci. 325, 666):

Es ist inzwischen gesichert, dass es keine primär mitochondrienlosen Eukaryonten gibt; Hydrogenosomen und Mitochondrien stammen von dem gleichen Endosymbionten ab, Mitosomen sind rudimentäre Mitochondrien.

Die Entstehung der Eukaryonten aus der Endosymbiose eines Bakteriums in einem Archaeon ist grundsätzlich nichts Ungewöhnliches. Bakterien und Archaea sind in vielen Fällen voneinander

abhängig, indem eine Art die Ausscheidungen der anderen als Nahrungsquelle nutzt. Mitochondrien stammen in diesem Sinne von einem Bakterium, das sich von organischem Kohlenstoff ernährte und Wasserstoffatome freisetzte. Der Partner war ein Archaeon, das den Wasserstoff zur Herstellung von ATP nutzte (wie auch viele rezente Archaea!). Im Laufe der Zeit verleibte sich das Archaeon das Bakterium ein. Inzwischen ist auch klar, dass der letzte gemeinsame Vorfahr aller Eukaryonten über einen Endosymbionten verfügte.

Unklarheit besteht noch, ob die Eubakterien die Schwestergruppe der Archaea im Sinne eines Monophylums sind:

- Bacteria
- Eukaryonta
- Eozysten + andere Archaea (Archaea also monophyl),

(„3-Domänen-Baum“)

oder ob die Archaea paraphyletisch in Bezug auf die Eukaryonten sind:

- Bacteria
- andere Archaea
- Eozysten + Eukaryonten („Eozysten-Baum“)

Eine neuere molekularkladistische Studie bevorzugt den Eozysten-Baum.

Grundsätzlich gilt: wenn ein Prokaryont in einen anderen Prokaryonten gerät, entsteht etwas grundsätzlich Neues mit neuen Fähigkeiten.

75 % der Gene in Eukaryonten sind enger mit Genen von Bakterien als mit Genen von Archaea verwandt; ursächlich ist horizontaler Gentransfer. Archaeale Gene werden bevorzugt zur Informationsverarbeitung benötigt, eubakterielle Gene für Metabolismus und Zellstruktur, allerdings sind die Zusammenhänge nicht immer eindeutig. Die Proteine der Kernmembran gehen beispielsweise auf archaeale und eubakterielle Gene zurück.

Die meisten Gene des Endosymbionten wurden auf das Kerngenom übertragen; diese Gene sind beteiligt an der Bildung von Membranen, Zellkern und Stoffwechsel. **Der Zellkern könnte sich als Schutzreaktion vor mobilen Elementen entwickelt haben.** Das Archaeon mit seinem Endosymbionten verfügte ja über zwei Genome; mobile Elemente konnten gelegentlich von einem Genom auf das andere überspringen und dort erheblichen Schaden anrichten; sie machen von sich Kopien, die sie dann ihrerseits in das Genom inserieren. Wenn mobile Elemente ein Genom bombardieren, können sie die regelhafte Funktion der Gene stören. Mit einem Endosymbionten in ihrer Mitte, dürften frühe Eukaryonten besonders anfällig gegenüber Attacken von mobilen Elementen gewesen sein. Der Zellkern dürfte hier einen Schutz geboten haben; mRNA wird aus dem Kern herausbefördert, um in Proteine translatiert zu werden; die Kernmembran reduzierte das Risiko, dass mobile Elemente zurück ins Genom inseriert wurden.

Prokaryonten gewinnen Energie lediglich dadurch, dass sie geladene Atome durch ihre Membranen pumpen. Dadurch sind sie in ihrer Größe begrenzt; wenn sie größer werden, nimmt ihr Volumen stärker zu als die Oberfläche, so dass sie schließlich zu wenig Energie aufnehmen können, um weiter wachsen zu können. Eukaryonten mit ihren Hunderten von energiebildenden

Mitochondrien können dagegen viel größer werden und damit völlig neue ökologische Nischen besiedeln.

Concestor 39 (ff.?) nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Neomura (Archaea + Eukaryonten) mit den Eubakterien. Dabei ist unklar, ob die Eubakterien „als Ganzes“ die Schwestergruppe der Neomura darstellen, oder aber in Bezug auf die Neomura paraphyletisch sind, d.h. mehrere separate Linien darstellen, von denen einige näher, andere ferner mit den Neomura verwandt sind. In diesem Fall würden die Eubakterien mehrere Concestoren stellen. Dies hängt von der Position der Wurzel des Stammbaums (Position des LUCA) ab. Das Problem besteht darin, dass es keine Außengruppen gibt, mit Hilfe derer man die Wurzel des Stammbaums festlegen kann. Ein weiteres Problem ist der laterale Gentransfer zwischen verschiedenen eubakteriellen Gruppen (findet sich nur selten bei Eukaryonten, ist aber auch bei Eukaryonten grundsätzlich möglich – häufig bei Gräsern).

DAWKINS (S. 451) zeigt zwei mögliche Szenarien:

a) LUCA in der Nähe der Basis der Neomura + aller Eubakterien (Eubakterien in Bezug auf die Neomura monophyletisch):

Dichotomie: 1. Neomura

- 2. Eubacteria: --- Firmicuta (gram-positiv, niedriger G+C-Gehalt)
- Actinobacteria (gram-pos., hoher C+G-Gehalt)
- Eobacteria
- Cyanobakterien inkl. Chloroplasten
- Spirochaeten
- Sphingobacteria (grüne Schwefelbakterien, Flavobakterien u.a.)
- Planctobacteria (*Chlamydia* u.a.)
- Proteobacteria (*E. coli*, *Aquifex*, Mitochondrien)

b) möglich wäre auch eine Wurzel innerhalb der Eubakterien, z.B. innerhalb der Eobacteria; dann ergibt sich folgender Stammbaum:

- Basis: Eobacteria (z.B. *Thermus*) (syn. Halobacteria, u.a. grüne Nicht-Schwefel-Bakterien)
- (Cyanobakterien + Spirochaeten + Sphingobacteria + Planctobacteria + Proteobacteria)
 - Actinobacteria
 - Firmicuta
 - Neomura

(in diesem Fall ergeben sich 4 weitere Concestoren). Allerdings sind die Beziehungen zwischen den eubakteriellen Gruppen untereinander (ganz besonders der Cyanobakterien) sehr unsicher, so dass sich durchaus auch eine völlig andere Reihenfolge ergeben könnte!

Concestor 38 (+ x) nach DAWKINS:

(x steht für eine nicht weiter aufgelöste Polytomie, aus der die verschiedenen basalen Linien der Eukaryonten hervorgingen; x = 0 bis 3).

Concestor 38 (+ x) ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Eukaryonten mit den Archaea. Eukaryonten sind nach molekularen Daten mit den Archaea näher verwandt als mit den Eubakterien, auch wenn sie als Folge von Symbiosen auch zahlreiche eubakterielle Gene enthalten. Die Datierung dieses Concestor ist sehr unsicher; molekulare Daten sprechen für ein Alter von rund 2 MrA.

Es gibt die Vermutung, dass es sich beim LECA, dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Eukaryonten, nicht um ein konkretes Taxon handelte, sondern um eine pangenomische, heterogene Population (O'MALLEY MA et al. 2019, Nat. Ecol. Evol).

Nach Sci. 317, 1875 gliedern sich die **Eukaryonten** in fünf Gruppen, wobei die Zusammenhänge zwischen diesen fünf Gruppen ungelöst bleiben:

1. Excavates: a) [Kinetoplastiden + Eugleniden (CM)] + Heterolobosea (CM) + Jakobiden;
b) Oxymonaden (CM?);
c) Parabasalia (*Trichomonas*) (CM) + [Retortamonaden (CM?) + Diplomonaden (*Giardia*) (CM)]
2. Plantae: Glaucophyten + (Rotalgen + [Grünalgen + Landpflanzen])*
3. Rhizaria: --- Acantharia
--- Foraminifera
--- Phytomyxida
--- Chlorarachniophyten
--- Euglyphiden + Cercomonaden
4. Chromalveolaten: --- Cryptomonaden + (Haptophyten + Rappemonaden)
--- Heterokonten (CM)
--- Ciliaten (CM)
--- Dinoflagellaten + Apicomplexa (CM)
5. Unikonten: --- Archamoeba (CM) + Lobosea + „Schleimpilze“
--- Choanozoa + Tiere
--- Nucleariiden + Microsporidia (CM) + Pilze (CM)

CM = kryptische Mitochondrien (Mitosomen oder Hydrogenosomen) zumindest in einigen Taxa dieser Gruppe

* Das Monophylum der Plantae, bestehend aus Glaucophyta, Rotalgen, (Grünalgen + Landpflanzen) konnte im Jahr 2012 (Sci. 335, 809) mit Gewissheit bestätigt werden. Dies bedeutet, dass es einen

gemeinsamen Vorfahren gibt, der dadurch entstand, dass *ein* Cyanobakterien *einmal* in einen Protisten eindrang (ein paralleler Vorgang führte zu primären Plastiden bei der photosyntheseaktiven Amöbe *Paulinella*, die nicht zu den Plantae gehört). Alle Plastiden der Plantae haben somit einen gemeinsamen Vorfahren.

Glaucophyten sind heute durch 13 Arten repräsentiert, Rotalgen durch ca. 6000 Arten, Grünalgen und Landpflanzen durch über 300.000 Arten. Dabei bleibt unklar, ob die Glaucophyten die basale Abzweigung innerhalb der Plantae darstellten (wie meist angenommen); sie verfügen sowohl über primitive wie abgeleitete Genomeigenschaften. Glaucophyten (*Cyanophora paradoxa*) fehlen die für Eukaryonten charakteristischen licht-sammelnden Komplexproteine.

Alle anderen eukaryontischen Algen gehen auf sekundäre oder noch höhergradigere Symbiosen bzw. Plastiden zurück, wobei sie die Plastiden entweder von einer Rot- oder Grünalge übernahmen.

Neuere phylogenetische Untersuchungen (2015) zeigten, dass die Wurzel der Eukaryonten zwischen Unikonten und Bikonten liegt, dass die Excavata nicht monophyletisch sind, und dass der letzte gemeinsame Vorfahr der Eukaryonten zwei Geißeln besaß (PNAS 112: E693).

Zusammenfassung: Leben im Archaikum (Taylor et al. 2009, 57):

Anaerobe Photosynthetisierer könnten Flachwasserhabitate besiedelt haben. Schwefelmetabolisierer könnten anaerobe Regionen besiedelt haben, z.B. an der Basis mikrobieller Matten, wo sie sich von den Überresten abgestorbener autotropher Organismen aus der darüber liegenden Matte ernährten. Innerhalb der Matten könnten sich anoxygene Photosynthetisierer ähnlich modernen Purpurbakterien (Proteobacteria) befunden haben. Cyanobakterien (zunächst anoxygene?) könnten an der Oberfläche der Matten gesessen haben. Ähnliche Microstrata finden sich in modernen mikrobiellen Matten. Nach Taylor et al. waren Cyanobakterien im Archaikum „zweifellos“ schon vorhanden, aber vielleicht nicht in einem solchen Ausmaß, dass sie zu globalen Veränderungen führten. Das Erscheinen oxygener Cyanobakterien führte dann vermutlich zu einer raschen Besiedlung der Flachwasserhabitate auf der Erde. Der von den Cyanobakterien produzierte Sauerstoff stellte für die bisherige Lebewelt eine gewaltige Umweltkatastrophe dar, war für sie doch Sauerstoff – schon in Spuren – ein tödliches Gift! Organismen, die zwischen aerobem und anaerobem Stoffwechsel umschalten konnten, waren im Vorteil, wie z.B. das rezente Bakterium *Thiosphaera pantotropha*; bei Sauerstoffmangel bezieht es Energie aus Sulfiden und nutzt Stickoxide anstelle von Sauerstoff.

Insgesamt existierten im Archaikum, zumindest gegen dessen Ende, mehrere voneinander mehr oder weniger unabhängige Biotope:

- mikrobielle Matten in flachen Küstengewässern, evtl. auch auf alluvialen Flächen (Cyanobakterien mit oxygener Photosynthese; Stromatolithen)
- im Schlamm oder unter den cyanobakteriellen Matten: anoxygene Photosynthetisierer und Methanogene (vermutet) (schwefelbasiert)
- photosynthetisierendes Plankton in den obersten Schichten des offenen Ozeanwassers (vermutet)
- thermophile chemoautotrophe anaerobe Prokaryonten in der Umgebung hydrothermalen Quellen (s. „3235“ MA).

Große Teile des Meeresbodens der Tiefsee bzw. unterhalb der photischen Zone waren (wie z.B. kohlenstoffhaltige laminierte Schichten außerhalb der Bändereisenerze der spätarchaischen bis paläoproterozoischen Hamersley Group Westaustraliens belegen) durch mikrobielle Matten stabilisiert, die von heterotrophen oder chemoautotrophen Mikroorganismen gebildet wurden. Dieser Zustand hielt an, bis im Neoproterozoikum Konkurrenz durch Algen und schließlich Tiere aufkam (Palaios 14, 13).

upro-upro

UNTERPROTEROZOIKUM (2500 - 1600 MA)

(ICS 2012:

Siderian: 2500 – 2300 MA

Rhyacian: 2030 – 2050 MA

Orosirian: 2050 – 1800 MA

Statherian: 1800 – 1600 MA)

Die Mikroorganismen des Unterproterozoikums teilen sich in 5 Morphotypen auf:

- coccoide Einzelzellen (dominierend im Paläoproterozoikum);
 - einfach, nicht ornamentiert, unter 25 µm, meist 2 – 7 µm;
 - manchmal in Kolonien, die von schaftartigen Strukturen umhüllt sind
- septierte, unverzweigte Filamente
- röhrenförmige, unverzweigte Strukturen (wohl Reste mikrobieller Umhüllungen, wie man sie auch bei heutigen filamentösen Cyanobakterien findet)
- verzweigte Filamente
- bizarre, ungewöhnliche Formen unklarer Affinität

Die geringe Größe und einfache Organisation dieser Fossilien spricht dafür, dass es sich um einfache Prokaryonten handelt. Die Lebewelt des Paläoproterozoikums bestand weitgehend – wenn nicht vollständig [eigene Anmerkung: zumindest im frühen Paläoproterozoikum] – aus primitiven Prokaryonten (Taylor et al. 2009, 59).

Während die Erde bis vor ca. 2,5 MrA überwiegend wasserbedeckt war, mit nur geringen Anteilen übermeerischer kontinentaler Kruste, wurde ab etwa 2,5 MrA ein nahezu modernes Verhältnis von Land und Ozean erreicht. Damit nahmen die kontinentale Verwitterung und die Albedo zu. Verstärkte kontinentale Verwitterung und ausgedehntere Küstenbereiche führten zu einem verstärkten Eintrag von Nährstoffen in die Ozeane, wodurch mehr Kohlenstoff als organische Masse abgelagert wurde und die CO₂-Konzentration in der Atmosphäre absank. Dies und die zunehmende Albedo dürften zur Schneeballerde des frühen Paläoproterozoikums geführt haben, an die sich dann der GOE anschloss.

Voraussetzung für die Zunahme kontinentaler Kruste war eine langfristige Abkühlung des subkontinentalen Mantels und der Lithosphäre, wodurch diese erst in die Lage versetzt wurden, eine dickere kontinentale Kruste zu tragen. Dadurch entstanden an der Grenze zwischen Archaikum und Proterozoikum ausgedehnte Landmassen (Nat. 557: 545).

Als vor 2,5 MrA große Festlandmassen aus dem Ozean auftauchten, waren sie der Atmosphäre, dem hydrologischen Zyklus und der Verwitterung ausgesetzt. Dadurch konnten gewaltige Mengen CO₂ gebunden und aus der Atmosphäre entfernt werden. Gleichzeitig wurden organische Rückstände in Sedimenten gebunden, die sich nun verstärkt bildeten, weil die Erosion viel Material in die Ozeane eintrug; es bildeten sich erstmals in großem Umfang Tonsteine, die aber ihrerseits viel organisches Material an sich binden und daher mit sedimentieren.

Silikatgestein nahm unter Bildung von Karbonaten ebenfalls große Mengen CO₂ auf. Die Plattentektonik verursachte die Entstehung von Gebirgen, was die Erosion weiter beschleunigte.

Erstmals wurde die Erosion durch Süßwasser (Regen, Wasserläufe) ein wichtiger Faktor. Vor 2,5 – 2,2 MrA entstand der moderne hydrologische Zyklus, bei dem ein Drittel des von Ozeanen verdampften Wassers über Festland kondensiert und in Form von Regen über Grundwasser und Flüsse in den Ozean zurück gelangt. Die mitgebrachten feinen Erosionsprodukte bilden in den Ozeanen Tonstein, der auch viel organische Masse an sich bindet und damit dem Kreislauf entzieht (CO₂-Abnahme → Abkühlung). Zu jener Zeit entstand auch der erste Superkontinent (Kenorland) (Natwiss. Ru. 7/2018: 362).

2600 – 2500 MA:

Nach molekularen Phylogenen Abspaltung der nicht-photosyntheseaktiven Schwestergruppen innerhalb der Cyanobakterien von den photosyntheseaktiven (oxygenen) Cyanobakterien vor 2,6 – 2,5 MrA.

Insgesamt gibt es sechs Stämme photosyntheseaktiver Bakterien, aber nur die Cyanobakterien beherrschen den komplexen Prozess der oxygenen Photosynthese (Oxyphotobacteria); die anderen fünf Stämme führen einfachere Formen der Photosynthese aus, die nicht zur Freisetzung von Sauerstoff aus Wasser führen. Erst seit dem Jahr 2013 kennt man verschiedene Linien von Cyanobakterien, die keine Photosynthese betreiben (Melainabacteria, Sericytochromatia) und damit nicht zu den Oxyphotobacteria zählen. Beide Gruppen haben keinerlei Genomanteile, die mit Photosynthese in Zusammenhang stehen. Damit lässt sich ausschließen, dass sie die Fähigkeit zur Photosynthese sekundär verloren. Die Fähigkeit zur oxygenen Photosynthese wurde offenbar mehrfach bzw. in mehreren Schritten durch horizontalen Gentransfer erworben, und zwar erst relativ spät in der Evolution der Cyanobakterien. Die Ursprungslinie, die die betreffenden Gene aufnahm, war höchstwahrscheinlich ein nicht photosyntheseaktives, anaerobes Bakterium.

Nach molekularen Uhren trennten sich die photosyntheseaktiven Cyanobakterien vor 2,5 – 2,6 MrA von den photosynthese-unfähigen Bakterien. Dies spricht dafür, dass oxygene Photosynthese erst kurz vor dem GOE (Great Oxidation Event) und nicht schon viel früher entstanden ist. Die beiden Klassen der nicht-photosyntheseaktiven Cyanobakterien entwickelten aeroben Stoffwechsel unabhängig von Photosynthese und jenem der Oxyphotobacteria. Die aerobe Atmung entwickelte sich nach dieser Hypothese erst nach der oxygenen Photosynthese (Sci. 355: 1372 + 1436).

Kladogramm:

Stammform: „Ur-Cyanobakterien“

- Sericytochromatia
- Melainabacteria
- Oxyphotobacteria

2500 MA:

In Südafrika (**Witwatersrand-Sedimente**; Datierungsspanne: 2,7 - 2,3 MrA) scheinbar flechtenähnliche Fossilien: *Tucholithes*; sie gehörten offenbar zum festländischen Milieu; es wurden aus der Zeit um 2,6 MrA auch verschiedentlich fossile Bodenhorizonte überliefert; die älteste Bodenbildung ist 3100 MA alt (s. dort). Aus kladistischen Gründen ist aber ausgeschlossen, dass zu diesem Zeitpunkt schon Pilze existiert haben können, die als Symbionten für Cyanobakterien zur Verfügung standen. Möglicherweise liegt eine völlig anders geartete Symbiose ohne Äquivalent in der heutigen Lebewelt den vermeintlichen Flechten zugrunde. Pilze entstanden erst in der eukaryontischen Radiation als Schwestergruppe der Metazoen vor ca. 1 MrA. Flechten sind sicher erst ab 50 MA nachgewiesen, fraglich (nicht allgemein akzeptierte Berichte) im Siegen von Rhynie und im Präkambrium (s.a. 965 MA), neuerdings auch aus ca. 580 MA alten Ablagerungen der Doushantuo-Formation (s. dort).

Organogene Gold- und Uranerzlagerstätten von Witwatersrand, wo im Delta eines Stromes vermeintliche „Flechten“ (s.o.) (*Tucholithes*), Bakterien und Cyanobakterien Gold und Uran aus dem strömenden Wasser ausgefällt haben (Tucholith). Voraussetzung sind cyan-produzierende Bakterien, die Gold in Lösung bringen und es in ihre Zellen aufnehmen (s. auch oben unter 2700 MA).

2400 MA alt sind **pilzmyzelartige Strukturen (verzweigte Filamente)** aus Bohrkernen der Ongeluk-Basaltformation. Es handelt sich um Fäden von 1 bis 2 Mikrometern Durchmesser (BdW 8/2017: 20).

2500 MA:

Erster fossiler Nachweis (extern) kalzifizierender Cyanobakterien – danach klafft eine Lücke im Fossilnachweis von 1300 MA, bis (ab 1200 MA) erneut Matten kalzifizierender Cyanobakterien nachweisbar werden (Sci. 336, 427)

2500 MA alte Bändereisenerze enthalten Eisen aus zwei verschiedenen Quellen: (a) abiogen aus submarinen hydrothermalen Quellen, (b) biogen aus kontinentalem Eisen, das durch mikrobielle Eisenreduktion an den kontinentalen Rändern mobilisiert wurde. Die relativen Anteile der Komponenten variierten in Jahrzehnt- und -hunderttausenden, offenbar durch Verschiebungen in der Zirkulation innerhalb der Meeresbecken (PNAS 112: 8193).

2500 - 2000 MA:

Sehr ausgeprägte Gebirgsbildung vor 2,5 MrA (Entstehung der Landmasse Laurentia). Starke Ausbreitung von Flachmeergebieten, dadurch explosionsartiger Anstieg der Photosynthese. Hauptvorkommen von Bändereisenerz: durch Photosynthese produziertes O₂ wird zur Oxidation des Eisens und Auffüllung des chemischen O₂-Defizits (Reduktionspuffer) der Ozeane benötigt; Atmosphäre noch O₂-frei oder -arm; erst nach Erschöpfung des Reduktionspuffers vor 2300 MA beginnt die Anreicherung von O₂ in der Atmosphäre. Voraussetzung für die O₂-Anreicherung der Atmosphäre war, daß Kohlenstoff schneller in den Sedimenten begraben wurde, als der neu gebildete Sauerstoff in Oxidationsprozessen verbraucht wurde.

Studien am 2,5 MrA alten Dales Gorge BIF in Westaustralien stellen allerdings infrage, ob BIFs überhaupt als Hinweise auf frühen Sauerstoffgehalt im Ozeanwasser taugen; das Eisen im Hämatit dieses BIFs war bei seiner Ablagerung offenbar gar nicht oxidiert. Die Oxidation (und die daraus resultierende Bildung des Hämatits) erfolgte erst 300 MA später, nachdem die Schichten zu Gebirgen aufgefaltet worden waren und sauerstoffhaltiges Wasser in sie eindrang. Ob auch das Eisen anderer BIFs erst nachträglich oxidiert wurde, ist unklar (Sci. 343: 960).

Der Sauerstoff gewann nach dem GOE rasch die Oberhand (die Veränderungen erfolgten relativ rasch zwischen 2,2 und 1,8 MA), evtl. wegen reduzierter Vulkanemissionen (deren Komponenten mit O₂ reagieren) oder Absättigung der Reduktionspuffer. Außerdem hat O₂ das Methan-Treibhaus der methanogenen Bakterien zerstört, was mit den Befunden einer 2,2 MrA alten weltweiten Vereisung bis in den Äquatorbereich hinein korreliert (Huronische Vereisung).

Zwei Faktoren sollen zum O-Anstieg vor ca. 2,3 MrA beigetragen haben: 2,2 MrA altes Gestein zeigt einen ausgeprägten C-12-Peak als Ausdruck einer verstärkten Ablagerung (und damit Kreislaufentzug) organischer Materie, wohl als Folge plattentektonischer Prozesse. Zweitens sollen die vulkanischen Gase in früheren Zeitaltern stark reduzierend gewirkt haben; mit der Zeit wurde aber zunehmend mit O angereichertes, weniger stark reduzierend wirkendes Material subduziert, wieder aufgeschmolzen und dann wieder in vulkanische Gase verwandelt; diese Gase stammen also aus Mantelmaterial, das früher schon einmal (vor der Subduktion) Kontakt mit O hatte und damit nicht mehr so stark reduzierend wirkt wie die früheren vulkanischen Gase. Vor 2,7 MrA soll das Mantelmaterial aufgrund dieser Effekte weniger stark reduzierend geworden sein, folglich auch die seit dieser Zeit emittierten vulkanischen Gase; vermutlich nahm der relative Anteil von vulkanischen Gasen aus Subduktionszonen (die viel weniger reduzierend wirkten) zu diesem Zeitpunkt deutlich zu.

Außerdem gab es zu dieser Zeit im heutigen Westaustralien und Südafrika ausgedehnte Schelfgebiete; in dem flachen Wasser konnten sich Stromatolithen in großem Umfang ausbreiten und Sauerstoff produzieren (BDW 3/07, 49).

Nachdem der O-Gehalt in der Atmosphäre dann endlich anstieg, wurden die Lebensbedingungen zunächst härter: Sauerstoff reagierte mit Methan und schwächte damit den methanbedingten Treibhauseffekt, was zur Abkühlung und Eiszeit führte.

ab 2400 MA:

Aktueller Kenntnisstand zur Sauerstoffentwicklung in der Atmosphäre:

Isotopenuntersuchungen an Schwefelisotopen belegen erstmals um 2,4 MrA einen Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre (mindestens 1 ppm) (GOE = „Great Oxidation Event“ vor 2,4 MrA). Der älteste makroskopisch sichtbare vermutliche Eukaryont (*Grypania spiralis*) lebte vor 1,85 MrA (naA 1925 MA: s. PNAS 106, 24; Negaunee Iron Formation, Kanada). In sauerstoffhaltigen Mikroökosystemen (z.B. als dicker Film auf dem Meeresboden) könnten

Eukaryonten (die unbedingt Sauerstoff benötigen) aber schon Hunderte von MA früher erschienen sein (Hinweis: der Eukaryontenstatus früher *Grypania* ist inzwischen aber umstritten; s.u.).

Da nicht klar ist, wann die ersten oxygen photosyntheseaktiven Cyanobakterien *tatsächlich* auftraten, ist ungeklärt, ob es eine Verzögerung zwischen deren Erscheinen und dem Great Oxidation Event vor 2,45 MrA* gab. Möglicherweise entstanden die Cyanobakterien erst unmittelbar vor dem Sauerstoffanstieg vor ca. 2,5 MrA.

Vermutlich verzögerte der hohe Methangehalt der Atmosphäre, verursacht von methanogenen Archaea, zunächst den Sauerstoffanstieg in der Atmosphäre. Vor 3 MrA war der Methangehalt 100 – 1500 x über rezent. Da Methan leicht aus der Atmosphäre in den Weltraum entweicht, und im Methan viel Wasserstoff gebunden ist, verschwinden mit dem Methan auch große Mengen Wasserstoff in die Atmosphäre. Der Verlust von Wasserstoff führte dann dazu, dass der von den Cyanobakterien produzierte Sauerstoff die Erde oxidierte und sich langsam in der Atmosphäre ansammeln konnte. Der von den Cyanobakterien produzierte Sauerstoff würde ohne große Methanmengen vollständig durch Krustenminerale und vulkanische Gase abgefangen; ohne den Wasserstoffverlust in die Atmosphäre (in Form von Methan) bliebe die Erde in Computersimulationen definitiv anoxisch. So aber führten die Wasserstoffverluste in den Weltraum schließlich dazu, dass die antioxygenen Faktoren überkompensiert wurden und der Sauerstoffgehalt langsam anstieg. Die methanbildenden Bakterien haben damit selbst ihrem tödlichsten Feind (dem Sauerstoff) den Weg gebahnt.

*Neue Untersuchungen an Schwefelisotopen [Indizien für einen globalen oxidativen S-Zyklus] sowie verschiedenen metallischen Spurenelementen belegen allerdings, dass die obersten Schichten des Ozeans schon 50 MA vor dem GOE [2,45 MrA], also vor 2,50 MrA, sauerstoffhaltig waren. Die Oxygenierung der oberen Wasserschichten ging also der anhaltenden Oxygenierung der Atmosphäre um 50 MA voraus. Hierauf deuten ebenfalls Anreicherungen von Spurenelementen wie Molybdän und Rhenium in 2501 +/- 8 MA alten Sedimenten Westaustraliens [Mount McRae Shale], die auf eine oxidative Verwitterung sulfidischer Krustenminerale zurückgehen. Eine genaue stratigraphische Auflösung ergab, dass die oxidative Verwitterung vor 2,5 MrA offenbar weltweit begann, denn ähnliche Befunde fanden sich auch in Südafrika (Altersdatierung dort allerdings zwischen 2,64 und 2,5 MrA ohne nähere stratigraphische Auflösung). Theoretische Modelle zeigten, dass ein Übergang zu stärker oxidierenden Verhältnissen schon vor dem Anstieg des Sauerstoffgehalts in der Atmosphäre erfolgen konnte.

Die Theorie von der Jojo-Atmosphäre (vorübergehende, reversible Sauerstoffanstiege vor dem GOE) gerät durch neuere S-Isotopen-Studien ins Wanken; bis vor 2,5 – 2,45 MrA soll die Atmosphäre demnach kontinuierlich praktisch sauerstofffrei gewesen sein (Sci. 317, 1900 + 1903). Außerdem erwiesen sich die 2,7 MrA alten Molekülmarker für Cyanobakterien als jüngere Kontamination (s.o.).

Inzwischen deuten aber Isotopenuntersuchungen in 2,98 bis 2,92 MrA alten Sedimenten Südafrikas auf oxidative Verwitterung – und damit auf einen Sauerstoffgehalt der Atmosphäre zwischen 0,006 und 0,3 % des rezenten Wertes, was nur durch oxygene Photosynthese (also Cyanobakterien) denkbar ist (Nat. 501, 585).

Andererseits sollte der „Great Oxidation Event“ vor 2,45 MrA nicht überschätzt werden: nach Schwefelisotop-Studien bedeutete er lediglich einen Anstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre von weniger als 0,001 % des rezenten Niveaus auf etwas mehr als 0,001 % des rezenten Niveaus (Nat. 448, 1006). Dabei zeigen Isotopenuntersuchungen allerdings, dass die obersten Ozeanschichten schon vor 2,50 MrA sauerstoffhaltig waren, und auch die oxidative Verwitterung sulfidischer Krustenminerale setzte schon vor 2,50 MrA – also 50 MA vor Beginn des GOE – ein (Sci. 317, 1900 + 1903).

C-Isotopenstudien deuten darauf, dass sich nach 2,7 MrA in Flachwasserregionen zunehmend aerobe Ökosysteme mit sauerstoffatmenden Organismen ausbreiteten (Hamersley Provinz, Westaustralien); in Tiefwasserregionen findet sich das entsprechende Isotopsignal etwas später. Zusammen mit Daten aus anderen Regionen ergeben sich somit Hinweise auf eine weltweite Expansion sauerstoffhaltiger Habitats (zunächst im Flachwasser, später auch im tiefen Ozean) noch vor der Oxygenation der Atmosphäre vor 2,45 MA (PNAS 103, 15759).

Nach dem Great Oxidation Event vor 2,45 MrA kam es dann aber zu einer über 1 MrA anhaltenden evolutionären Stase; die eukaryonten Algen entwickelten sich nicht weiter, die Evolution scheint in dieser Zeit stillzustehen. Mit Ausnahme der allerobersten Wasserschichten blieb der Ozean in dieser Zeit anoxisch und hielt so die Evolution der eukaryonten Algen zurück. Der Sauerstoff der Atmosphäre führte zur Verwitterung von Schwefel an Land, das Meer wurde mit tödlichen Sulfiden überschwemmt, die schädlich sind, weil sie Eisen und Molybdän aus dem Meerwasser ausfällen. Die eukaryontischen Algen benötigten aber diese Nährstoffe; ohne diese Nährstoffe waren sie unterernährt und konnten sich nicht weiterentwickeln. Isotopenuntersuchungen bestätigten inzwischen, dass große Teile des Ozeanbodens vor 1,7 bis 1,4 MrA anoxisch waren.

Erst als vor 0,6 MA der Sauerstoffgehalt erneuert drastisch anstieg, erschienen die ersten großen Organismen im Meer (Ediacaran). Die Gründe für diesen „Zweiten Oxidation Event“ sind noch unbekannt; wahrscheinlich entstand ein Mechanismus, durch den mehr organische Materie sedimentiert und damit dem Kreislauf entzogen wurde, als zuvor zersetzt und in den C-Kreislauf zurückgegeben werden konnte. Da auf diese Weise ein Sauerstoffüberschuss entstand (weil C entzogen wurde), konnte sich dieser im Ozean und der Atmosphäre ansammeln. Unklar ist, was zum C-Entzug führte (z.B. Zunahme der Tonbildung; Tone absorbieren organische Materie, sedimentieren diese und entziehen sie damit aus dem Kreislauf; die Bildung des Superkontinents dürfte die Verwitterung und den Nährstoffeintrag in die Ozeane gefördert haben, dadurch wurde das ozeanische Leben stimuliert und mehr C sedimentiert; biologische Gründe: erste Flechten auf dem Land könnten die Verwitterung auf dem Land beschleunigt haben; Entstehen von Zooplankton, das dichte Kotkugeln produzierte, die auf den Meeresboden sanken und dort sedimentiert wurden). Erst mit dem Zweiten Oxidation Event konnten dann makroskopische Tiere entstehen.

Dabei war der genetische Bauplan für multizelluläre Tiere schon längst vorhanden, konnte aber mangels Sauerstoffgehalt zuvor nicht genutzt werden. So fand man bei Choanoflagellaten (die ähnlich wie die Kragenzellen von Schwämmen aussehen!) Gene für Zelladhäsion und –kommunikation (die molekulare Maschinerie für die Multizellularität war also schon vorhanden, bevor der Sauerstoffgehalt die Mehrzelligkeit gestattete). Zelladhäsion könnte den Einzellern geholfen haben, einfache Kolonien zu bilden. Heutzutage ist *Trichoplax* das (morphologisch) einfachste multizelluläre Tier, nur zwei Zellschichten dick, mit vier Zelltypen, wie eine große Amöbe aussehend; kleinstes Genom, das je bei einem Tier gefunden wurde (gleichzeitig aber das größte mitochondriale Genom bei einem Metazoen!) (Sci. 308, 1730). Kladistisch steht es aber oberhalb der Schwämme.

(Hinweis zum C-Kreislauf: wenn eine Pflanze stirbt, wird beim vollständigen Abbau der organischen Substanz genau die Menge an Sauerstoff, die die Pflanze im Laufe ihres Lebens freigesetzt hat, wieder verbraucht [in chemischen Reaktionen, die in Hinblick auf den Sauerstoffbedarf der Verbrennung der gesamten Pflanze gleichkämen]. Dadurch führt eine Pflanze nicht zu einem Nettogewinn an Sauerstoff für die Atmosphäre. Ein Nettogewinn entsteht nur, weil nicht alle toten Pflanzen vollständig zersetzt werden, sondern z.B. als Kohle usw. aus dem Kreislauf entzogen werden. Der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre ist also dem Umstand zu

verdanken, dass der größte Teil des Kohlenstoffs, der sich z.B. als Kohlendioxid oder Methan in der Uratmosphäre befand, in Form von fossilen Resten von Organismen in Kalken, Kohlen usw. vergraben ist) (s. DAWKINS S. 468).

Studien mit Chromisotopen in Bändereisenerzen:

Chromisotope sind ein sehr sensibler Marker für den Sauerstoffgehalt der Atmosphäre. Unter anoxischen Bedingungen ist Chrom in der kontinentalen Kruste fest gebunden und in einem reduzierten oder schwach oxidierten Zustand. Unter atmosphärischem Sauerstoff wird Mangan oxidiert; das entstehende Manganoxid reagiert mit dem Chrom, oxidiert das Chrom, das dadurch mobil wird: Regenwasser kann es aus dem Boden waschen, so dass es über die Flüsse schließlich in den Ozean gelangt. Bei der Reaktion mit Manganoxid wird das Chrom-53-Isotop bevorzugt oxidiert relativ zu Chrom-52, es wird also überproportional viel Chrom-53 in den Ozean gespült, wo es durch Reaktion mit Eisen wieder in einen immobilen Zustand zurückreduziert und mit den gebänderten Eisenerzen abgelagert wird, so dass aus dem Vorkommen von Chrom und der Relation der beiden Isotope untereinander in den BIFs auf den Sauerstoffgehalt der Atmosphäre geschlossen werden kann.

Die Daten lassen darauf schließen, dass es schon in den letzten (mind.) 300 MA vor dem GOE (2,45 MrA) vorübergehende Phasen mit einem geringen Sauerstoffgehalt im Oberflächenwasser und möglicherweise der Atmosphäre gegeben haben muss, was Befunden mit anderen Methoden (s.o.) entspricht, wenn auch deutlich unter 1 % des rezenten Wertes.

Zwischen 2,45 und 1,9 MrA war die Ablagerung gebänderter Eisenerze stark reduziert, besonders während des GOE selbst; offenbar Übergang von einem eisenreichen zu einem eisenarmen Ozean. Ab 2,1 MrA wurden wieder verstärkt BIFs in Nordamerika, Indien und Australien abgelagert.

Strittig ist der Befund, dass der Sauerstoffgehalt nach dem GOE nicht konstant blieb, sondern offenbar wieder zurückging auf Werte aus der Zeit vor dem GOE, also $< 0,1$ % des rezenten Niveaus (so ein Befund aus der Gunflint-Iron-Formation, 1880 MA), zeitlich einhergehend mit einer erneuten Ablagerung gebänderter Eisenerze (Rückkehr eines eisenreichen Ozeans). Der Sauerstoffmangel könnte dazu geführt haben, dass weniger Sulfat in die Meere eingetragen wurde, dadurch der eisenreiche Ozean und die erneute Bildung von BIFs.

Studien an Schwefel-Isotopen sprachen bisher gegen einen solchen Einbruch, und die Annahme beruht bisher lediglich auf der Untersuchung der BIFs der Gunflint Formation. Gegen Ende der Gunflint-Formation (vor 1840 MA) erholte sich der Sauerstoffgehalt jedenfalls wieder. Dieser erneute Anstieg war dann offenbar stabil und führte zu einer über 1 MrA anhaltenden Akkumulation von Schwefelwasserstoff im tiefen Ozean, wo Bakterien das eingespülte Sulfat (aus den Oxidationsprozessen an Land) wieder zu Schwefelwasserstoff re-reduzierten. Der sulfidische Ozean dominierte von 1,8 bis 0,75 MrA; durch die Bindung des zweiwertigen Eisens an HS-Ionen wurde die Ablagerung von BIFs jetzt weitestgehend verhindert. BIFs bildeten sich erst wieder vor 750 bis 730 MA im Sturtian sowie vor 570 – 550 MA (nur in Uruguay; nach der Gaskiers-Vereisung). In beiden BIFs deuten die Chromisotopen auf einen ansteigenden Sauerstoffgehalt. (Nat. 461, 179 + 250).

Inzwischen liegen umfassendere Studien zu Chromisotopen aus verschiedenen Regionen (China, Australien, Nordamerika) aus dem Zeitraum zwischen 1,8 und 0,8 MrA vor. Während die Tiefsee ohnehin anoxisch war, interessierten vor allem die Chromisotopen aus küstennah abgelagerten eisenhaltigen Sedimenten mit terrestrischem Eintrag, als Indiz für den Sauerstoffgehalt der Luft. Die Untersuchungen ergaben, dass der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre zwischen 1,8 bis 0,8 MrA zumindest in den im Rahmen dieser Studien erfassten Zeiträumen unter 0,1 % des modernen Wertes lag. Er ist demnach nach dem GOE (1 % des rezenten Wertes) wieder abgefallen (wobei der Abfall etwa vor 1,8 MrA erfolgte). Es mag (auf niedrigem Niveau) auch relativ große Schwankungen gegeben haben (abhängig von tektonischer Aktivität, Verwitterung, bakterieller Aktivität). Das Modell schließt vorübergehende Phasen höheren Sauerstoffgehalts nicht aus (z.B. vor 1,2 MrA, als sich Gipsablagerungen bildeten, die einen höheren Sauerstoffgehalt als 0,1 % des rezenten Wertes voraussetzen). Frühere Annahmen, der Sauerstoffgehalt sei ausgehend vom GOE dann bis auf 40 % des rezenten Wertes während des M-Proterozoikums angestiegen, ließen sich somit nicht bestätigen.

Bei so niedrigem Sauerstoffgehalt wurde die Evolution der Eukaryonten massiv behindert. Bilateria hätten sich unter diesen Umständen nicht entwickeln können. Erst zwischen 0,8 und 0,7 MA stieg der Sauerstoffgehalt an (gefolgt von einer Schneeball-Erde) – und genau in diesem Zeitraum diversifizierten nach molekularen Uhren die basalen Linien der Metazoen. Die Evolution der Eukaryonten und Metazoen war offenbar durch den niedrigen Sauerstoffgehalt über 1 MrA hinweg unterdrückt. Dies erklärt auch den langen Zeitabstand zwischen dem Auftreten der Eukaryonten und jenem der Metazoen. (Sci. 346: 537 + 635).

Rolle des Nickels beim GOE (Nat. 458, 714 + 750):

Voraussetzung für die Entstehung einer sauerstoffhaltigen Atmosphäre war offenbar eine reduzierte Verfügbarkeit von Nickel. Methanogene sind auf hohe Nickelkonzentrationen angewiesen, weil sie einen hohen Bedarf an Nickel (für verschiedene Enzyme) haben, aber keine speziellen Transportmechanismen entwickelt haben, um sich auch unter nickelarmen Bedingungen genügend Nickel zu verschaffen (einige Methanogene können zwar auch in Abwesenheit von Nickel weiter gedeihen, produzieren dann aber kein Methan mehr).

Die Abnahme der Temperatur des Erdmantels führte dazu, dass sich die vulkanischen Produkte veränderten: vulkanische Aktivität förderte jetzt weniger Nickel (Abnahme olivin-reicher ozeanischer Kruste), die Relation Nickel/Eisen in den gebänderten Eisenerzen halbierte sich. Zwischen 3,8 und 2,7 MrA war diese konstant, zwischen 2,7 und 2,5 MrA halbierte sie sich, um dann bis vor 550 MA um weitere 95 % zurückzugehen (seither konstant). Es resultierte eine Nickelknappheit für die Methanogenen; die Bedeutung der Methanogenen nahm ab, der Methangehalt der Atmosphäre ging zurück. Ob dies direkt die Oxygenierung der Atmosphäre auslöste, ist zwar unklar, war aber zumindest eine Voraussetzung dafür, dass sich – gleich oder später – die Atmosphäre mit cyanobakteriell produziertem Sauerstoff anreichern konnte. Die Methanogenen wurden damit aus dem marinen Kontext verdrängt und in sauerstoff- und sulfatarme Nischen (Süßwasser, Küstenregionen, Sedimente) abgedrängt, wo mehr Nickel verfügbar ist. Der Nickelbedarf von Methanogenen ist so hoch, dass sie im modernen Ozean nicht leben können, denn im Gegensatz zu anderen Metallen wie Eisen, Zink, Kobalt verfügen sie nicht über spezielle Aufnahmemechanismen für Nickel.

Die Abnahme des Treibhausgases Methan bahnte auch den Weg für die ersten weltweiten Vereisungen zwischen 2,3 und 2,2 MrA. Die tendenzielle Verschiebung von submarinem zu kontinentalem Vulkanismus mit der Stabilisierung der Kontinente führte auch zu einer Abnahme abiogenen Wasserstoffs in der Atmosphäre, weil übermeerischer Vulkanismus mehr oxidierende Gase freisetzt. Auch die verringerte Verfügbarkeit freien Wasserstoffs trug damit zur Abnahme der biogenen Methanbildung bei (neben der Nickelverarmung)

Die Nickelmangelhypothese kann auch die vorübergehenden Sauerstoffanstiege in den 50 MA vor dem GOE erklären (Schwankungen in der Verfügbarkeit von Nickel und damit der Methanbildung).

Die Verknappung eines einzigen Spurenelementes etwa vor 2,7 bis 2,5 MrA hatte damit wegweisende Auswirkungen für die weitere Entwicklung des Lebens. Überhaupt spielten Spurenelemente eine große Rolle: Eisen und Kobalt waren im frühen Ozean häufig, Zink und Kupfer waren sehr knapp (wegen Ausfällung als Sulfid). Nach der Oxygenierung der Ozeane kehrten sich die Verhältnisse um: Eisen und Kobalt wurden knapp (wegen Ausfällung als Oxyhydroxide), Kupfer und Zink wurden häufig infolge der Oxidation von Sulfiden zu Sulfaten im sauerstoffhaltigen Meereswasser. Die Veränderungen in der Verfügbarkeit von Spurenelementen haben auch Spuren in physiologischen und genetischen Merkmalen der Archaea und Bakterien hinterlassen (nicht dagegen bei den Eukaryonten, die sich erst nach dieser großen Umstellung bzgl. der Verteilung der Spurenelemente entwickelten). Heutzutage wird die Photosynthese in den meisten Ozeanregionen durch den Eisenmangel limitiert.

Letztendlich gibt es mehrere Gründe, die dazu geführt haben könnten, dass der von den Cyanobakterien produzierte Sauerstoff nicht mehr im Meer abgepuffert und „eingefangen“ wurde, sondern sich schließlich in der Atmosphäre anreichern konnte (Nat. 478, 194), wobei auch eine Kombination von Ursachen möglich ist:

(a) das allmähliche Abkühlen des Erdmantels ermöglichte eine dickere, kräftigere kontinentale Kruste, die sich vor ca. 2,7 - 2,5 MrA (die genaue Datierung ist aber sehr unsicher) über die Ozeane erhob (**Entstehung der ersten Kontinente**). (Einen kleineren Impuls der Zunahme der Erdkruste und der Entstehung der Kontinente dürfte es schon vor 3,4 MrA gegeben haben). Die damit verbundenen Veränderungen des Meeresspiegels durch die wachsenden und sich stabilisierenden Kontinente veränderten die Zusammensetzung der vulkanischen Gase, und außerdem schwächten diese tektonischen Veränderungen auch die O₂-Puffer. Lagen die Vulkane bisher unter dem Meer, traten jetzt auch vermehrt auf dem Festland Vulkane auf. Unterschiede von Druck und Temperatur beeinflussten die vulkanischen Ausgasungen und damit den Redoxstatus. Der verminderte Druck bei der vulkanischen Ausgasung an Land (im Vergleich zum Meer) veränderte den Oxidationsstatus des Schwefels; die überwiegend untermeerischen Vulkane des Archaikums produzierten Gase mit niedrigem SO₂- und Gesamtschwefelgehalt. Festländische Vulkane werfen mehr SO₂ und auch insgesamt mehr Schwefel aus. So wurde der moderne biogeochemische Schwefelzyklus initiiert. Der Schwefel löst sich im Wasser, die Sulfatreduktion nimmt zu und führt letztendlich zur Oxygenierung der Atmosphäre (Nat. 478, 229).

Allerdings war die Sulfatreduktion im späten Archaikum erst schwach ausgeprägt. Heute stellt Sulfat das zweithäufigste Anion im Ozean (nach Chlorid) und dient als leicht verfügbare Energiequelle für sulfatreduzierende Prokaryonten, die eine wichtige Rolle beim Abbau organischer Materie in C-reichen Sedimenten spielen. Im späten Archaikum war die Sulfatreduktion durch Prokaryonten aber noch schwach ausgeprägt, wie Studien an S-Isotopen zeigten, wonach die Sulfatkonzentration nur unter 1 %, vielleicht sogar nur unter 0,01 % des

rezenten Wertes lag, wenn auch womöglich regional oder zeitlich (auf niedrigem Niveau) stark fluktuierend. Das Sulfat dürfte dabei überwiegend aus der Atmosphäre stammen, wo es durch UV-Bestrahlung von Schwefeldioxid (aus vulkanischen Gasen) entstand. Die S-Depletion als Indiz für stärker ausgeprägte Sulfatreduktion nahm ab 2,3 MrA zu. Aus Brasilien gibt es auch schon Hinweise auf eine recht starke Aktivität sulfatreduzierender Bakterien vor 2,5 MrA, allerdings bei Sulfatkonzentrationen von unter 1 % des modernen Wertes. Auch bei minimalen Sulfatkonzentrationen (unter 0,01 % des rezenten Wertes) bleiben die sulfatreduzierenden Bakterien aktiv (Sci. 346: 703).

(b) Abnahme der Verfügbarkeit von Nickel und sein Einfluss auf die Methanproduktion (Methan führt zu starkem Sauerstoffverbrauch) (s.o.)

(c) Bioverfügbarkeit von Stickstoff (in Zusammenhang mit Molybdän)

Rolle der Multizellularität bei Cyanobakterien

Nicht alle Cyanobakterien sind einzellig; manche bilden vielzellige Filamente und können sogar irreversibel in bestimmte Formen und Funktionen differenzieren. Molekulare Phylogenien (auf Basis der 16S rRNA) zeigten, dass die vielzelligen Formen der Cyanobakterien zu Beginn des GOE erschienen, und ihre Diversifikationsrate zu jener Zeit zunahm – während die Cyanobakterien als solche schon vor dem GOE existierten. Die Entstehung der Vielzelligkeit bei Cyanobakterien könnte daher ihre Evolution während des GOE gefördert haben (PNAS 110: 1791).

2400 MA – 2100 MA (Huronische Vereisung)

Schneeballerde mit Hinweisen auf Schmelzwasser selbst in Äquatornähe (wobei dort Temperaturen bis minus 40 Grad geherrscht haben dürften, d.h. Verhältnisse, wie man sie heutzutage in der Antarktis findet). Die Vereisung betraf u.a. Regionen Südafrikas, die damals nur 11 Breitengrade vom Äquator entfernt lagen. Die Huronische Vereisung dürfte mit dadurch bedingt worden sein, dass ab ca. 2,5 MrA die Kontinentalfläche stark zugenommen hatte (s.o.), wodurch einerseits die Albedo zunahm und der verstärkte Eintrag von Nährstoffen durch kontinentale Verwitterung die Ablagerung organischen Kohlenstoffs in den Meeren förderte, wodurch die CO₂-Konzentration sank.

Die Schneeballerde vor 2,4 MrA war wesentlich kälter als jene vor 700 MA – damals entsprach das Klima in Äquatornähe „lediglich“ dem heutigen Klima Südgrönlands (doi: 10.1073/pnas.1422887112)

Mit 300 MA die am längsten anhaltende Vereisung. Nachdem der erste Sauerstoff, der von den Cyanobakterien in die Atmosphäre abgegeben worden war, noch durch Oxidationsprozesse auf dem Festland rasch aufgebraucht wurde, kam es nach Absättigung dieser Oxidationsmöglichkeiten zu einem dauerhaften Anstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre und des Oberflächenwassers. Da Sauerstoff für die meisten Prokaryonten, so auch die Methanbildner, hoch giftig war, gingen die Methanbildner zurück, und es wurde weniger Methan als starkes Treibhausgas in die Atmosphäre entlassen; außerdem wird Methan in einer sauerstoffhaltigen Atmosphäre rasch zerstört (es entsteht dann Kohlendioxid als viel schwächerem Treibhausgas und Wasser). Damit brach das Methan-Treibhausklima zusammen, die Erde kühlte ab (die Sonne wärmte damals noch nicht so kräftig wie heute).

Wegen der starken Wärmereflektion durch die ausgedehnten Eisflächen konnte nur ein katastrophisches Ereignis (extremer Vulkanismus, Asteroid, Turnover stagnierenden Tiefenwassers) genug CO₂ freigesetzt haben, um eine allmähliche Erwärmung und ein Abschmelzen des Eises zu bewirken. Tatsächlich liegen in Afrika vulkanische Ablagerungen über den glazialen, wobei ein kausaler und zeitlicher Bezug (Zeitabstand zwischen glazialen und vulkanischen Ablagerungen?) noch unklar ist.

Als ein Grund für die Vereisung wird auch die Besiedlung festländischer Flächen mit Cyanobakterien angesehen, die spätestens zu Beginn des Sauerstoffanstiegs in der Atmosphäre, also vor 2,5 bis 2,45 MrA aufgetreten sein muss; sie besiedelten zunächst die Tidenzonen, dann das Festland. Der freigesetzte Sauerstoff gelangte nun nicht mehr ins Wasser, sondern reicherte sich in der Atmosphäre an; das benötigte Kohlendioxid wurde von ihnen aber ebenfalls der Atmosphäre entnommen, wodurch sich der Treibhauseffekt verringerte, was dann vor 2,4 MrA – 2,1 MrA in eine weltweite Vereisung bis in tropische Regionen hinein führte. Aufgrund der Vereisung gingen dann allerdings die Besiedlung des Festlands mit Blaugrünalgen und der CO₂-Verbrauch zurück, gleichzeitig sank der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre. Als es wieder wärmer wurde, kam es dann erneut zu einer Zunahme der Cyanobakterien (ab ca. 2,0 MrA) und einem weiteren O₂-Anstieg in der Atmosphäre; das Eisen wurde jetzt schon am Land oxidiert und abgelagert (und nicht mehr erst, wie zuvor, im Meer), so dass sich seit (>) 1,8 MrA Rotsedimente (mit Eisenoxid) bildeten, während im Meer immer weniger gebänderte Eisenerze entstanden, da immer weniger zweiwertiges Eisen in die Meere gelangte (Natw. Ru. 1/05, 28).

Neue Datierungen der Ongeluk Provinz (Transvaal-Becken, Südafrika) **datieren den GOE und den Beginn der ersten globalen Vereisung in den Zeitraum zwischen 2460 und 2426 MA** (100 MA früher als bisher angenommen). Der Anstieg des Sauerstoffgehalts erfolgte nicht stetig, sondern oszillierend (um 1/100.000 des rezenten Sauerstoffgehaltes herum), einhergehend mit instabilen Klimaverhältnissen. Diese oszillierende Phase dauerte bis vor 2250 – 2240 MA – erst seit diesem Zeitpunkt ist die Atmosphäre stabil oxygeniert.

Oxygenierung und Vereisung gingen einher mit der Zusammenballung einer großen Kontinentalmasse, starkem Magmatismus und einer Wanderung der Kontinente in die Nähe des Äquators – ähnlich wie zur Zeit der weiteren Sauerstoffzunahme und Sturtian-Vereisung im Neoproterozoikum (Bildung des Superkontinents Rodinia, ebenfalls in niedriger geographischer Breite) (PNAS 114: 1811).

2320 MA:

Studien an S-Isotopen in Pyritkristallen ergaben, dass es vor 2,45 MrA noch fast gar keinen freien Sauerstoff in der Atmosphäre gab, vor 2,22 MrA dagegen die Atmosphäre schon einen deutlichen Sauerstoffgehalt hatte und oxidierend geworden war; der Sauerstoff-Anstieg soll vor 2,32 MrA erfolgt sein (zu diesem Zeitpunkt > 0,001 % des rezenten Niveaus).

Für die Urozeane ergibt sich folgendes Szenario: für die Zeit vor ca. 2,5 MrA sind grundsätzlich sauerstofffreie und sulfatarme Bedingungen anzunehmen, für das Proterozoikum ist nach neuen Erkenntnissen davon auszugehen, dass die Tiefengewässer generell anaerob und sulfidisch, die ozeanischen Oberflächengewässer aber sauerstoff- und sulfatreich waren (Natw. R. 1/2004 S. 27). Generell gilt: Eisenoxide sprechen für sauerstoffreiche Entstehungsbedingungen, Sulfide für sauerstoffarme (z.B. Pyrit).

2300 MA:

Explosionsartige Zunahme photosynthetischer Mikroorganismen; Beginn des Maximums der Stromatolithen (2300 - 750 MA). In Botswana Mangan-Stromatolithen durch rhythmisches Wachstum von Fadenbakterien, die Mangan- und Eisenminerale speichern können. Während bisher nur kugelige Blaualgen existierten, erscheinen jetzt erstmals fadenförmige Blaualgen.

2300 - 2200 MA:

Mikrofossil *Petraperha vivescenticula* (aus einem Stromatolithen der Transvaal Sequence) in Form einer mehrzelligen fadenförmigen Alge; Eukaryontenstatus aber keinesfalls gesichert.

2,23 MrA: Yarrabubba-Krater, 70 km Durchmesser, W-Australien

Ein ca. 7 km großer Impaktor ist möglicherweise dafür verantwortlich, eine Schneeball-Vereisungs-Phase zu beenden (durch Verdampfung von Wasser in die Stratosphäre, wodurch ein Treibhaus-Klima entstand). Der nächstjüngere Krater ist 2,02 MrA alt und findet sich in Südafrika (Durchmesser 300 km, gleichzeitig der größte aller Krater weltweit).

Insgesamt geht man heute davon aus, dass es zwischen 2,45 und 2,22 MrA 3 oder 4 Vereisungsphasen gab, bedingt dadurch, dass Ozon-Moleküle das Treibhaus-Gas Methan zerstörten – sozusagen ein Konkurrenzkampf zwischen dem Methan der methanogenen Archaea und dem Sauerstoff der Cyanobakterien, der unter UV-Licht zu Ozon reagierte. Da die Vereisung auch niedere Breiten und Australien betraf, dürfte Australien mit einer dicken Eisschicht bedeckt gewesen sein, als der Impakt erfolgte (Sci. 365: 852).

2200 – 1900 MA:

Maximum der gebänderten Eisenerze, danach sehr selten. Ging man früher von abiotischer Genese aus, nimmt man heute an, dass so große Eisenmengen nur durch biotische Interaktionen präzipitiert werden konnten. Eisenoxidierende (chemolithotrophe) Bakterien sollen das Eisen in der Hamersley Group Westaustraliens ausgefällt haben. Bändereisenerze sind kein Indiz für oxygene Photosynthetisierer!

ca. 2200 MA (grobe Schätzung):

Nach Modellrechnungen muss es zu diesem Zeitpunkt zu einer Krise der bioverfügbaren Stickstoffverbindungen gekommen sein, die die Entwicklung der biologischen Stickstofffixierung getriggert haben könnte.

Stickstoff ist ein lebenswichtiges Element und oftmals der limitierende Faktor in terrestrischen Ökosystemen; da der meiste Stickstoff in stabiler Form (N_2) vorliegt, sind N-fixierende Prozesse, die den Stickstoff in eine biologisch nutzbare Form überführen (z.B. Ammoniak, Nitrate), limitierend für die Bioverfügbarkeit. Auf der frühen Erde wurde Stickstoff abiotisch durch Blitzeinwirkung in Stickoxide überführt, die dann von den Organismen genutzt werden konnten. Dass dennoch später eine biologische N-Fixation entwickelt wurde, spricht dafür, dass ab einem bestimmten Zeitpunkt der N-Bedarf größer wurde als die aus abiologischen Quellen verfügbaren biologisch verwertbaren N-Verbindungen. Simulationen unter verschiedenen experimentellen Bedingungen (d.h. unterschiedlichen Atmosphärenzusammensetzungen, je nach den Bedingungen in den verschiedenen Erdzeitaltern wie Hadean und Archaean) ergaben, dass mit Abnahme des CO_2 -Gehalts während des Archaean auch die Stickoxidproduktion um zwei Größenordnungen bis vor 2,2 MrA abnahm; nach dieser Zeit eröffnete die steigende Sauerstoffproduktion wahrscheinlich neue, andere N-Quellen. Auch wenn der vorübergehende

N-Mangel nur 100 MA oder weniger angehalten hat, müsste diese ökologische Krise ausgereicht haben, die Entwicklung der biologischen N-Fixierung auszulösen; da letztere sehr energieaufwendig ist und daher nicht erfolgt, wenn ausreichend Stickstoff aus anderen Quellen verfügbar ist, muss ihre Entwicklung in einer krisenhaften N-Mangel-Situation erfolgt sein. Für diese Theorie, dass die biologische N-Fixation in einer krisenhaften Mangelsituation vor ca. 2,2 MrA entwickelt wurde, sprechen u.a. (a) das phylogenetische Alter der betreffenden Gene, (b) die Sauerstoffempfindlichkeit des Prozesses der biologischen N-Fixation, so dass dieser Prozess noch vor einem deutlichen Anstieg des atmosphärischen Sauerstoffs entstanden sein muss; (c) 1,5 – 1,3 MrA alte Heterocysten, die von N-fixierenden Cyanobakterien gebildet wurden (Nat. 412, 61).

2200 – 2000 MA:

Stromatolithbildungen im Westen des Baltischen Schildes (Karelien, Kola-Halbinsel über Finnland bis Schweden) sowie ähnliche gleich alte Bildungen auf dem Kanadischen Schild (REITNER et al., 99).

2100 MA (2100 +/- 30 MA):

Makrofossilien großer kolonialer Organismen in sicher auf 2100 +/- 30 MA datierten fein laminierten schwarzen Schichten der Francevillian B Formation Gabuns. Länge 7 bis 170 mm, Breite 5 bis 70 mm, Dicke 1 bis 10 mm. Hohe Fossildichte (bis 40 Exemplare pro qm; insgesamt über 400 Exemplare gefunden). Unterschiedliche Größen und Formen nebeneinander vorkommend, keine spezielle Orientierungspräferenz.

Einfacher Grundbauplan in Form einer flexiblen Platte; länglich, manchmal mit fingerartigen Protrusionen. Viele Exemplare mit radialer Struktur am Außenrand ihrer wellenförmigen oder lobierten Peripherie. Zentrale Anteile der größeren Exemplare meist in sanfte Querfalten gelegt, wobei diese Falten aber den Außenrand nicht berühren. Die Faltung erfolgte auf jeden Fall vor der Kompaktation. Größere Exemplare enthalten meist einen zentralen Pyritkörper, meist knotenförmig, manchmal zeichnet er auch die Querfalten nach. Der Pyritkörper wird zur Peripherie hin immer dünner.

Form: flach, eher unregelmäßig gestaltet, Ränder buchtig, vielfach auch auf- oder abgebogen. Randlich radial verlaufende Schlitze, innere radiale Struktur als Indiz für koordiniertes Wachstum.

Alle Indizien sprechen für eine biogene Genese (z.B. von dem umgebenden Sediment abweichender Gehalt organischen Kohlenstoffs; Analyse der S-Isotope), wobei die Fossilien rasch pyritisiert wurden (die organische Masse wurde sofort durch Pyrit ersetzt, das von sulfat-reduzierenden Bakterien ausgeschieden wurde, als die Sedimente abgelagert wurden). Es ist kein anorganischer Prozess bekannt, der so komplexe Strukturen mit flexiblen Falten und irregulären radialen Strukturen schaffen könnte. Die Faltung kam offenbar durch Deformation der flexiblen Platte zustande. Die radialen Strukturen am Rand deuten auf ein Wachstum durch periphere Anlagerung flexibler organischer Masse. Die FB Formation ist reich an organischer Materie, darunter auch Sterane (wobei bisher aber nicht sicher ausgeschlossen ist, dass die Sterane nachträglich ins Gestein eingedrungen sein könnten).

Die Autoren interpretieren die Fossilien als mögliche koloniale eukaryontische Organismen. Zwar können auch Cyanobakterien und Diatomeen ringförmige Kolonien bis zu 15 cm Durchmesser bilden, diesen Kolonien fehlt aber die komplexe dreidimensionale Struktur der Gabun-Fossilien. Mikrobielle Matten-Gesellschaften zeigen ebenfalls keine Ähnlichkeiten mit diesen Fossilien. Kolonien mit regelmäßiger Struktur deuten auf ein koordiniertes Wachstumsverhalten und damit

einen höheren Organisationsgrad als bei Mattenbildnern. Sie erfordern eine Signalkommunikation zwischen den Zellen und koordinierte Antworten auf diese Signale. Die Gabun-Fossilien stellen den **ältesten Hinweis für derartige Signalkommunikation und koordiniertes Wachstumsverhalten** (auf Größenebene von Makroorganismen). Dies setzt nicht unbedingt Metazoen voraus; auch vielkernige Einzeller-Kolonien wären denkbar. Schließlich wäre auch der Sauerstoffgehalt für Metazoen zu diesem Zeitpunkt wohl noch zu gering gewesen. Es besteht aber auch keine Ähnlichkeit mit aus dem Ediacaran bekannten prokaryontischen Mikrobenkolonien.

Voraussetzung für eine solche Größe ist eine ausreichende Sauerstoffversorgung. Die Analyse der Fe-Isotope ergab, dass die Sedimente in sauerstoffhaltigem Wasser abgelagert wurden. Die Organismen, die auf der Sedimentoberfläche lebten, atmeten demnach Sauerstoff. Die Fossilien werden von den Autoren daher als frühe Repräsentanten multizellulären Lebens interpretiert, 200 MA älter als *Grypania* (Nat. 466, 41 + 100; Natwiss. Ru. 9/2010, 477). Die Auffassung ist allerdings nicht ganz unumstritten und es werden auch Vergleiche mit der Entstehung der Pyritkonkretionen z.B. in Holzmaden angestellt (s. Fossilien Heft 6/2010).

Allerdings zeigen genetische Untersuchungen an modernen Organismen, dass Multizellularität auch ohne umfassende genetische Veränderungen entstehen kann*. So zeigt das *Volvox*-Genom (*Volvox*: ca. 2000 Zellen) kaum genetische Unterschiede zu der verwandten einzelligen Grünalge *Chlamydomonas reinhardtii* (mit zwei Geißeln, im Boden und Süßwasser vorkommend). *Volvox* ist wesentlich komplexer gebaut: adult aus 2000 begeißelten Zellen bestehend, die in eine kugelförmige extrazelluläre Matrix eingebunden sind; in der Kugel 16 größere Keimzellen. Aus diesen entwickeln sich – noch von der Elternkugel umhüllt - Embryonen, in denen die sich teilenden Zellen durch Zytoplasmabrücken miteinander verbunden sind, wodurch zunächst eine hohle Embryo-Kugel entsteht. Im Anfangsstadium dieser Kugel sind alle Geißeln der kugelbildenden Zellen nach innen gerichtet, doch bald stülpt sich der Embryo um, die Geißeln zeigen jetzt nach außen. Diese Juvenilen dehnen sich dann durch Expansion der extrazellulären Matrix aus und sprengen schließlich die elterliche Kugel; kurz nachdem die juvenilen Kugeln die Elternkugel verlassen haben, stirbt der Rest der Zellen der Elternkugel ab.

Das Genom von *Volvox* ist zwar 17 % größer als das von *Chlamydomonas*, der Unterschied beruht aber nur auf einem größeren Anteil repetitiver Einheiten. Die Zahl der Gene (14500) ist fast gleich, und *Volvox* besitzt keine oder nur sehr wenige Gene für neue Proteine oder Proteineinheiten, die die großen morphologischen Unterschiede zwischen beiden Arten erklären könnten. Selbst das Gennetzwerk, das den Zytoplasmabrücken, der Umstülpung der Kugel und den asymmetrischen Zellteilungen von *Volvox* zugrunde liegt, ähnelt sich in beiden Arten stark. Folglich bedarf es keiner großen genetischen Veränderungen, um von der Einzelligkeit zu einer multizellulären Lebensweise überzugehen. Entsprechendes stellte man auch beim Vergleich des Genoms von Choanoflagellaten mit dem der Tiere fest (s.u.); selbst Choanoflagellaten verfügen über Protein-Untereinheiten und Domänen, die bisher als spezifisch für Metazoen galten. Multizellularität entstand also nicht so sehr durch neue Gene als durch Shuffling und Rekombination bereits vorhandener Gene oder Genabschnitte (Sci. 329, 128).

* Unter experimentellen Bedingungen, in denen man eine Umgebung schaffte, in der Multizellularität von Nutzen wäre (adaptiv), ließ sich am Beispiel der einzelligen Hefe *Saccharomyces cerevisiae* zeigen, dass der **Übergang zur Vielzelligkeit sehr schnell erfolgen kann.** Im Experiment erfolgte dies durch Einwirkung von Schwerkraft: Cluster von Hefezellen sinken schneller zu Boden als Einzelzellen; so ließen sich Genotypen, die Cluster bildeten, auf einfache Weise selektieren.

Es zeigte sich dabei eine rasche Evolution von Genotypen, die einen multizellulären Lebenszyklus ermöglichten (mit multizellulären Propagulen, einer juvenilen Phase und begrenztem Wachstum). Schon nach 60 Transfers wurde die Population von clusterbildenden Zellen dominiert, die schneeflockenartige Gebilde formten und einen Selektionsvorteil von 34 % unter den Versuchsbedingungen boten. Die Schneeflocken (Cluster) waren uniklonal, d.h. sie entstanden durch Adhäsion der Zellen nach Zellteilungen und nicht durch Aggregation isolierter Zellen. Der Evolutionsprozess dauerte insgesamt nur 2 Monate. Auch Choanoflagellaten können auf diese Weise (Adhäsion nach Zellteilung) uniklonale Cluster bilden.

Auch Arbeitsteilung zwischen den Zellen evolvierte rasch. Die frühen multizellulären Linien bestanden noch aus physiologisch ähnlichen Zellen. Die Länge der juvenilen Phase, die der Bildung von Propagulen voraus geht, verlängerte sich. Dann kam es zur Arbeitsteilung innerhalb des Clusters, indem die meisten Zellen lebendig und fortpflanzungsfähig blieben, aber einige Zellen apoptotisch wurden (programmierter Zelltod). Diese absterbenden Zellen erlaubten den Hefe-Clustern, bei gegebener Zellanzahl im Cluster eine größere Anzahl von Propagulen zu bilden; dies ist funktionell der Differenzierung in Keimbahn und Soma vergleichbar.

Auch viele unizelluläre Organismen verfügen über die Fähigkeit zum zellulären Selbstmord durch Apoptose; die Besonderheit in diesem Experiment besteht aber darin, dass die Apoptose eine neue Funktion in der multizellulären Hefe entwickelte (Erhöhung der Anzahl der Propagulen), für die es bei der einzelligen Hefe kein Äquivalent gibt. Die Fähigkeit zum apoptose-artigen Zelltod in den einzelligen Vorfahren der Metazoen stellte demnach eine wichtige Präadaptation für die Evolution der Vielzelligkeit dar.

Im Experiment blieb der Anteil apoptotischer Zellen stets unter 2 %. Da sie sich nicht fortpflanzen, stellen die apoptotischen Zellen ein Analogon zum (nicht-reproduzierenden) somatischen Gewebe der Metazoa dar. Dies passt zu der Hypothese, dass bei den frühesten multizellulären Organismen das somatische Gewebe nur einen kleinen Anteil der gesamten Biomasse des Organismus ausmachte; anderenfalls wäre der Aufwand, das unreproduktive (somatische) Gewebe am Leben zu erhalten, größer gewesen als der Nutzen aus der Arbeitsteilung der Zellen – ein solches Konzept hätte sich dann aus energetischen Gründen nicht durchsetzen können.

Schlüsseleigenschaften der Vielzelligkeit können demnach von einzelligen Eukaryonten sehr rasch entwickelt werden. Wie schon das Genom von *Volvox* zeigte, verlangt die Evolution der Vielzelligkeit keine wesentliche Expansion der Genomkomplexität. Hierzu passt auch, dass in der Erdgeschichte Multizellularität in phylogenetisch nicht verwandten Gruppen konvergent entstand. Es bedarf offensichtlich nicht viel, um aus einzelligen Eukaryonten multizelluläre Organismen werden zu lassen (PNAS 109, 1595).

Die Multizellularität ist auch keine einmalige Erfindung der Eukaryonten, sondern in verschiedenen eukaryontischen Linien unabhängig voneinander entstanden, in allen drei Domänen des Lebens (bei Bakterien: Myxobacteria, Actinomyceten, Cyanobakterien; bei Archaea: Methanosarcina; bei Eukaryonten: Foraminiferen, Myxomyceten [Schleimpilze, fossil im Bernstein von Myanmar], Rotalgen, Ciliaten, Braunalgen, Diatomeen, Grünalgen/Pflanzen, Pilze, Tiere).

Weitere Forschungen in den fein laminierten, unter ruhigen Bedingungen abgelagerten schwarzen Schiefern der Francevillian-B-Formation, die in oxygeniertem flachen Wasser knapp unterhalb der Wellenbasis abgelagert wurden, ergaben

- (a) ein formenreiches Spektrum an pyritisierten Makrofossilien (gelappte Strukturen, längliche Strukturen, stabförmige Strukturen),
- (b) häufige, nicht/schwach pyritisierte scheibenförmige Makrofossilien und
- (c) rundliche Aggregate aus scheibenförmig oder abgeflacht-kugelförmigen Untereinheiten, sowie
- (d) – als Mikrofossilien – Acritarchen mit organischen Wänden (Eukaryonenstatus aber strittig, s.u.)

Die weiteren Untersuchungen bestätigten, dass die Erhaltung der Fossilien möglich wurde dank frühdiagenetischer Pyritisierung. Die Pyritstrukturen sind damit Pseudomorphe von makroskopischen Organismen; einige von ihnen wurden später durch konkretionäres Pyritwachstum ge- oder zerstört. Die Gabun-Fossilien unterscheiden sich in der Pyritstruktur und –entstehung wie auch in den Isotopensignalen grundlegend von „Pyritsonnen“ und „Pyritblumen“, wie man sie aus jüngeren Schichten (z.B. Holzmaden) kennt.

Manche Schichtflächen enthalten mehrere Morphotypen. Lobierte Formen machen ca. 40 % der Exemplare aus, scheibenförmige und längliche Strukturen jeweils etwa 30 %. Die Häufigkeit der Fossilien nimmt in dem etwa 5 m dicken Schichtpaket nach oben hin ab, während siltige und sandige Anteile zunehmen. Geringere Wassertiefe und/oder höhere hydrodynamische Energien waren daher für die Erhaltung der Fossilien unvorteilhaft. In darüber liegenden schwarzen Schichten fehlen sie dann völlig, wurden diese doch unter anoxischen oder euxinischen (sulfidischen) Bedingungen abgelagert. Dies dürfte mit dem Rückgang der Sauerstoffkonzentration zusammenhängen, der vor 2,1 MrA erfolgte (nach Ende der Lomagundi-C-Exkursion, die von 2,22 – 2,1 MrA anhielt), und der zu einer langanhaltenden Anoxie führte.

Der Lomagundi-Event (Dauer: 130 – 250 MA) wird inzwischen auf die Oxidation der Siderit-Reservoirs zurückgeführt, die sich durch oxidative Verwitterung allmählich erschöpften. Das Siderit (FeCO_3) lieferte den Kohlenstoff für den C-Burial, einhergehend mit der Produktion von freiem Sauerstoff und Akkumulation von Sauerstoff in der Atmosphäre. Als das große Sideritreservoir verbraucht war, kam dieser Vorgang zum Stillstand, der Lomagundi-Event ging zu Ende, die Sauerstoffkonzentration in der Atmosphäre nahm wieder ab (PNAS 112: 6562).

Die Entstehung dieser Biota ging zeitlich einher mit einem vorübergehenden Anstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre. Inzwischen sind mindestens 45 fossilführende Level (Schichtflächen) und mehr als 400 Fossilien aus der Francevillian-B-Formation bekannt. Die begleitenden dünnen Sandsteinschichten enthalten keine Makrofossilien. Mikrobielle Matten (wie im Ediacaran) sind nicht nachweisbar, und die Fossilien liegen weitgehend überlappungsfrei parallel zur Ablagerungsebene. Viele Fossilien sind komplett oder teilweise pyritisiert, andere sind nur als Abdrücke erhalten.

Das Auftreten und Verschwinden der Gabonionten korrelierte offensichtlich mit dem Sauerstoffgehalt im Flachwasser unterhalb der Wellenbasis. Die besonderen Erhaltungsbedingungen mit der frühdiagenetischen Pyritisierung lassen es unwahrscheinlich erscheinen, an anderen Stellen ähnliche Biota zu finden, da nur diese spezielle Kombination (oxygeniertes Oberflächenwasser, Sedimentation knapp unterhalb der Wellenbasis,

frühdiagenetische Pyritisierung) diese Lebewelt und ihre Erhaltung ermöglichten. Bei dem diversen Ökosystem handelte es sich offenbar um das erste Experimentieren mit megaskopischer Vielzelligkeit.

Die lobierten pyritisierten Fossilien sind 7 bis 170 mm lang, 5 bis 70 mm breit und 1 bis 10 mm dick, die kreisförmigen unpyritisierten Scheiben erreichen Durchmesser zwischen 8 und 40 mm, mit einem erhobenen Zentralabschnitt in der Mitte und feinen radialen Streifen in der Peripherie. Sie erinnern an ediacarische scheibenförmige Fossilien, sind aber als positives Epirelief erhalten, die Ediacara-Scheiben als positives Hyporelief. Die schwache Pyritisierung mancher Scheiben spricht für organische Genese.

Die rundlichen Aggregate erreichen eine Ausdehnung bis 8 cm und bestehen aus kreisförmigen Einheiten mit Durchmessern zwischen 3 und 7 mm.

Längliche Strukturen sind s-förmig gestaltet oder bestehen aus dicht gefalteten linearen Strukturen, darunter Formen, die zum Teil an Kotschnüre erinnern. Es finden sich auch Kombinationen aus elongierter und lobierter Morphologie.

Die Mikrofossilien bestehen aus C-haltigen Kugeln von 0,05 bis 0,08 mm Durchmesser mit stark granulierten Wänden und hohem Gehalt aromatischer Moleküle. Die Erhaltung reicht nicht aus, um sichere Aussagen zu treffen, ob diese Mikrofossilien eukaryontischer Natur sind, wie für Acritarchen aus China (Changzhougou und Chuanlinggou Formation, 1,85 bis 1,8 MrA) belegt – die ältesten sicheren Eukaryonten. Die Gabun-Mikrofossilien sind zu stark degradiert, um eukaryontische Merkmale beurteilen zu können. Die völlige Abwesenheit von Filamenten spricht dafür, dass sie wohl rein planktonisch lebten (PLoS ONE 9(6): e99438).

2100 MA:

Ebenfalls aus dem Francevillian Becken stammen pyritisierte bandförmige Strukturen im Sediment (unter oxygenierten, flach-marinen Verhältnissen gebildet), die darauf deuten, dass der Hersteller dieser Strukturen ein multizelluläres oder synzytiales Lebewesen war, das in der Lage war, sich lateral und vertikal auf der Suche nach Nahrungsquellen zu bewegen, vergleichbar amöboiden Zellen, die sich in Phasen des Nahrungsmangels zu beweglichen Schleimpilzen aggregieren. Es ist unklar, ob es sich um eine evolutionäre Sackgasse oder Vorläufer moderner Lebensformen handelte. Durchmesser der Strukturen bis 6 mm, Höhe im Sediment bis 17 cm (PNAS 116: 3431).

ca. 2100 MA:

Die cyanobakterielle Linie, die zu den Chloroplasten führte, trennte sich nach molekularen Uhren vor ca. 2,1 MrA ab. Es dauerte dann noch etwa 200 Ma, bis sich der Chloroplast etablierte (viele rezente Gruppen von Chloroplasten entwickelten sich daraus aber viel später). Die Endosymbiose eines Chloroplasten war ein einmaliger Event. Dieser erfolgte offenbar in einer Umgebung mit niedrigem Salzgehalt.

Der nächste moderne Verwandte der Chloroplasten ist die basale Cyanobakterie *Gloeomargarita*, wobei sich ihre Linie vor 2,1 MrA von der Linie zu den Chloroplasten trennte.

Der gemeinsame Vorfahr der Archaeplastida (Glaukophyten, Rotalgen, Grünalgen + Landpflanzen) lebte vor 1,9 MrA.

Kronengruppen-Rotalgen evolvierten im Mesoproterozoikum (1600 – 1000 MA), Kronengruppen-Chlorophyta und Streptophyta im frühen Neoproterozoikum (< 1000 MA). Rot- und Grünalgen kolonisierten sehr früh in ihrer Evolution marine Settings; das grüne Phytoplankton (Prasinophyten) diversifizierte vor 850 – 650 MA (PNAS 114: E7737). Neuerdings ist davon auszugehen, dass Kronengruppen-Rotalgen bereits vor mehr als 1,6 MrA diversifizierten (filamentöse *Rafatazma*, thallöse *Ramathallus*).

2080 MA:

Untersuchungen an Sedimenten aus Gabun aus dem Zeitraum zwischen 2150 und 2080 MA ergaben, dass das Tiefenwasser des Ozeans zunächst gut oxygeniert war, der Sauerstoffgehalt im tiefen Ozeanwasser dann aber vor 2080 MA auf ein Niveau absank, das dem vor > 2,3 MrA entsprach. Das Tiefenwasser wurde wieder euxinisch, und diese Euxinie war global. Ursache ist vermutlich die Lomagundi-C-Isotop-Exkursion (die längste positive C-Exkursion der Erdgeschichte). Der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre nahm in dieser Zeit zu. Als am Ende dieser Phase die während des Lomagundi-Events gebildete organische Materie oxidiert wurde, sank der Sauerstoffgehalt (jedenfalls im tiefen Ozean) für ca. 200 MA ab (PNAS 110, 16736).

Auch der atmosphärische Sauerstoffgehalt sank nach dem Lomagundi-Event wieder deutlich ab. So gibt es Modellationen aufgrund von Cerium-Isotopen, dass er vor 1,87 MrA nur bei ca. 0,1 % des rezenten Niveaus lag und über lange Zeiten des Proterozoikums so niedrig blieb, was auch die Evolution komplexer Organismen behinderte und die evolutionäre Stase über weite Teile des Proterozoikums erklären könnte (PNAS 115: 8104).

Geochemische Untersuchungen (Isotop-Studien an 2,018 MA alten Sulfatmineralien in Kanada, d.h. kurz nach Ende des GOE) deuten darauf, dass es zu einer schnellen massiven Reduktion der Primärproduktion (und damit der Biosphäre insgesamt) um 80 % und mehr gekommen ist, wie sie nur durch einen Mangel an Nährstoffen (wie z.B. Phosphor) erklärbar ist (PNAS 116: 17207).

ca. 2000 MA:

Es gibt Indizien, daß die Voraussetzungen für aerobe Atmung (und damit die Voraussetzungen für die Entstehung der Eukaryonten) ab etwa 2000 MA gegeben waren:

a) Die glaubwürdigen *älteren* Fossilien waren kugelige, zu fädigen Ketten aufgereichte kleine, einfache Zellen, die auf eine prokaryontische Natur und damit begrenzte Sauerstofftoleranz schließen lassen. In Anbetracht von Sauerstoff-Senkern wie sulfidischen Gasen, zweiwertigem Eisen, Sulfidmineralien etc. bestand kein Selektionsdruck, Abwehrmechanismen gegen den toxischen Sauerstoff zu entwickeln. Erst nachdem die Sauerstoffsenergie durch die Photosynthese abgesättigt waren und die O₂-Belastung stieg, entstand ein solcher Selektionsdruck.

b) Vor ca. 1880 MA (Gunflint-Formation) finden sich erstmals in *vermeintlichen* Zellketten von *Gunflintia minuta* gelegentlich vergrößerte Zellen, die den dickwandigen Grenzzellen (Heterozysten) ähneln, wie sie in Abständen in den Ketten rez. *Nostoc*-Blualgen vorhanden sind (Schutzmechanismus für die N-bindenden Enzyme gegenüber dem Sauerstoff). Zu diesem Zeitpunkt muß daher die O₂-Konz. überschritten worden sein, die das Nitrogenase-System inaktiviert. Neuere Untersuchungen zeigten allerdings, dass die septierte (kettenartige) Erscheinung nur ein Artefakt ist, das bei der Zersetzung von *Gunflintia* entstand, möglicherweise durch Saprophyten (PNAS 112: 4859).

c) Vor über 2300 MA konnte dagegen die O₂-Konz. den kritischen Wert von 1 % des rez. Niveaus noch nicht überschritten haben, da bis zu dieser Zeit Uraninit in Flußschottern gebildet wurde, was nur unter anaeroben Bedingungen möglich ist.

d) Bändereisenerze sind fast ausschl. auf Gesteine > 2000 MA beschränkt, während danach die Rotsedimente auf dem Festland entstanden, was auf eine oxidierende Atmosphäre und Hydrosphäre schließen läßt.

Aus diesen Befunden ist zu schließen, daß das Pasteur-Niveau (1 % der rez. O₂-Konz. in der Atmosphäre) etwa vor 2300 - 2000 MA überschritten wurde und damit die Voraussetzungen für die Atmung und oxidative Phosphorylierung (ATP-Bildung) geschaffen wurden.

2000 - 1900 MA:

Eisenbakterien (aus Westaustralien) erwiesen sich bei entsprechenden Versuchen als nicht mehr lebens- und teilungsfähig (im Gegensatz zu angebl. 600 MA alten Bakterien, die in Steinsalz konserviert waren, jedoch als rez. Kontamination interpretiert werden können).

1900 MA:

Gunflint-Formation (Ontario): verkieselte faden-, kugel- und stäbchenförmige Mikrobenreste, morphologisch mit Blaualgen (Oscillatorien) und fadenförmigen Eisenbakterien vergleichbar, z.B. den Blaualgenfäden *Oscillatoria* und *Nostoc*, wobei sogar nostoc-ähnliche Zellfadenskolonien sowie pilzartige Sprossungen von Zellfäden nachgewiesen wurden; daneben dominieren kugelförmige Algen. Gegen Pilze sprechen allerdings molekularkladistische Untersuchungen, die die Pilze als Schwestergruppe der Metazoen ausweisen mit einer Dichotomie vor ca. 900 MA.

Gattungen: *Huronispora*, *Eosphaera*, *Leptoteichos*, *Eoastrion*, *Gunflintia*, *Kakabekia*. ***Kakabekia*** wurde kürzlich auch rezent in ammoniumhaltigen Rückständen nachgewiesen (inc. sed.). Bei *Eosphaera* sind die Zellen (wie bei *Volvox*) lückenlos um einen inneren Hohlraum angeordnet.

Die Gunflint-Fossilien lassen sich grob in vier morphologische Typen gliedern:

- 1) dünne Fäden (wie fadenförmige Bakterien oder Blaugrünalgen) mit vermeintlichen wandähnlichen Unterteilungen ("Fadenalgen", septierte Filamente: *Gunflintia*). Spätere Untersuchungen zeigten allerdings, dass die wandartigen Septierungen ein Artefakt darstellen, das bei der Zersetzung der Fäden entstand (PNAS 112: 4859).
- 2) kugelige Körper (z.B. wie Bakterien, Blaugrünalgen; z.T. wie Sporen von Blaugrünalgen) (coccoide Formen: *Huroniospora*: einfache kugelförmige oder elliptische Formen, an einigen Lokalitäten mit knospenartigen Auswüchsen; recht robust und zystenartig gebaut, weniger anfällig für Zersetzung als *Gunflintia*)
- 3) röhrenförmige, unverzweigte Formen (*Animikiea*; Röhre von 6 – 12 µm Durchmesser, gelegentlich mit septiertem Filament im Inneren)
- 4) stern-, regenschirm- und fallschirmartige Körper unbekannter Verwandtschaft, bizarre Formen (*Archaeorestis*: aus unregelmäßig verzweigten Filamenten, die bis 0,2 mm lang werden; *Kakabekia*: fallschirmartiges Aussehen, bis 0,03 mm lang; *Eoastrion*: sternförmig; *Eosphaera*).

Eosphaera tyleri stellt dabei ein komplex gebautes Mikrofossil dar in Form einer inneren Kugel mit sehr starrer Wand (ca. 200 nm dicke Wand), die in einer größeren Kugel positioniert war. Die

innere Kugel war recht starr und zystenartig, die äußere Kugel war eher von einer membranartigen Wand umschlossen. Außerdem fanden sich pro Exemplar ca. 10 rundliche innere ellipsoidale oder kugelförmige Tuberkel von 1 bis 7 Mikrometer Durchmesser (kleine Kugel: 20 Mikrometer Durchmesser, große Kugel: 30 Mikrometer).

Die Interpretation dieses Mikrofossils ist unklar:

- evtl. zu einer rezenten Linie wie z.B. Cyanobakterien gehörend, aber eine Variante von Vielzelligkeit (im Morphospace der Vielzelligkeit) bildend, wie sie sich heute bei Prokaryonten nicht mehr findet. Da es vor 1880 MA noch keine eukaryontischen Algen gab, könnten sich Prokaryonten im Morphospace in eine Richtung entwickelt haben, die später von Eukaryonten besetzt wurde
- Mitglied einer ausgestorbenen Linie (mit Multizellularität)
- Symbiontische Assoziation zwischen zwei Zellen (große Wirtszelle; innere Kugel z.B. als Endozyste; und kleine Endosymbionten als innere und äußere Tuberkel). So könnte *Eosphaera* vielleicht ein Phagozyt gewesen sein, der als Wirt für kleine Cyanobakterien diente, die sich entlang der inneren Ränder der Zellmembran anordneten (PNAS 112: 4859).

Für alle Gunflint-Fossilien gilt, dass sie sich nicht mit Gewissheit bestimmten Gruppen zuordnen lassen; manche Taxa könnten zu völlig erloschenen Gruppen von Prokaryonten gehören. Einige zeigen zwar Ähnlichkeiten mit modernen Bakterien, die Zellmorphologie allein ermöglicht aber keine Klassifikation.

Insgesamt ähneln die Fossilien jenen des Nearchaikums und Mesoproterozoikums; von neoarchaischen Formen unterscheiden sie sich aber durch die größere Diversität und das Vorhandensein sowohl planktonischer wie benthischer Taxa. Durch das Proterozoikum hindurch zeigt sich ein Trend in der Zunahme der Zell- und Filamentgröße (Taylor et al. 2009, S. 61).

Stromatolithe erreichen über 1 m Durchmesser. Angeblich kommen auch bereits **Dinoflagellaten** in der Gunflint-Formation vor (vgl. 1000, 800 MA; vgl. aber 1600-1400 MA!).

In der Gunflint-Formation finden sich auch die ältesten sicheren Reste **planktonischer** Mikroorganismen in Form von photosynthetisierenden Cyanobakterien und Bakterien, also Prokaryonten. Rezent wird das Plankton von Eukaryonten dominiert; Prokaryonten spielen nur eine untergeordnete Rolle (allerdings sind heutzutage zwei Gattungen mariner Cyanobakterien, *Prochlorococcus* und *Synechococcus*, für 25 % der globalen Photosynthese verantwortlich).

Man vermutet, daß die planktonische Lebensweise der Prokaryonten entstand, als sich im Rahmen der zunehmenden Photosynthese in den Flachmeergebieten zunehmend höhere O₂-Konz. bildeten ("Sauerstoff-Oasen"), die für die anaeroben Prokaryonten toxisch waren, so daß sie versuchten, Schutzmechanismen zu entwickeln. Hierzu gehören das Abdriften in die sauerstoffärmeren Weltmeere (**planktonische** Lebensweise), die Entwicklung von schleimigen Schutzschichten (gleichzeitig UV-Schutz!) oder speziellen Zellen, sog. Heterozysten, in die die sauerstoffempfindlichen stickstoffbindenden Enzyme eingeschlossen wurden. Die planktonische Lebensweise erfordert also (auch heute, vgl. Heterozysten) von den Prokaryonten aufwendige Anpassungen.

An der Schreiber-Lokalität der Gunflint-Formation (1,88 MA) fanden sich auch die **ältesten pyritisierten Mikrofossilien** (pyritisierte *Gunflintia*-Hüllen und *Huroniospora*-Zysten). Die Pyritisierung war durch sulfatreduzierende Mikroben veranlasst, die im Porenwasser des Sedimentes lebten. Die Sulfatkonzentration im Porenwasser nahm dabei rasch ab, weil gleichzeitig die Hohlräume in den Poren silifizierten und damit der Sulfatnachschieb unterbrochen wurde. Nanotomographische Untersuchungen zeigten weiteres pyritisiertes Biomaterial wie hohle,

zellulären Epibionten (neben extrazellulären Polymeren), die vorrangig an *Gunflintia* anhefteten und sich offenbar saprophytisch-heterotroph ernährten (PNAS 110: 8020).

2000 – 1800 MA:

Neuere (2007) Angaben zum Alter der Stirling-Range-Formation, die eindeutige makroskopische Spurenfossilien multizellulärer oder synzytialer Organismen (*Myxomitodes*) sowie scheibenförmige Abdrücke ähnlich ediacarischer *Aspidella* lieferte (Paleobiol. 33, 351). Details s. unter „1312 MA“. Ein Alter von 2000 – 1800 MA passt zum Auftreten erster makroskopischer Organismen auch an anderen Fundstellen (vgl. *Grypania*, *Corycium*), wobei wohl der vorausgehende Sauerstoffanstieg die Entstehung makroskopischer Organismen erstmals möglich gemacht hatte.

1880 MA: plötzlich erneut ausgedehnte gebänderte Eisenformationen vor allem in Nordamerika; danach endet die BIF-Ablagerung mit Ausnahme von 1,84 MA alten BIFs in Australien, die auf lokale Besonderheiten zurückgeführt werden, und den späteren BIFs im Zusammenhang mit den proterozoischen Vereisungen. Das plötzliche Wiedereinsetzen der BIFs vor 1880 MA korreliert zeitlich mit ausgeprägtem globalen Magmatismus, Bildung neuer kontinentaler und ozeanischer Krusten und massiver vulkanischer Sulfidbildung. Die BIFs stellen somit die Folge verstärkter Aktivität im Erdmantel und raschen Wachstums der Erdkruste dar. Starker submariner Vulkanismus und hydrothermale Aktivität (aufgrund verstärkter Schmelzprozesse im Erdmantel) entließen große Mengen von gelöstem Eisen und anderen Reduktanzien in den Ozean, die das Reservoir an Sulfaten und Sauerstoff übertrafen und so zu einer Entkoppelung zwischen dem Redoxstatus der Atmosphäre (oxidierend) und Ozean (reduzierend, eisenreich) führten; nur das oberflächennahe Ozeanwasser war sauerstoffhaltig. Diese Entkoppelung im Redoxstatus wurde deshalb möglich, weil die Reduktanzien im Bereich des Ozeanbodens freigesetzt wurden und dort von Meereswasser-Oxidantien abgepuffert wurden, wodurch die Anoxie auf den Ozean beschränkt blieb und nicht die Atmosphäre mit erfasste.

Die BIFs bildeten sich in Schelfregionen, wo sich eisenreiches (Fe^{2+}) Wasser aus der Tiefe mit sauerstoffhaltigem oberflächennahen Wasser mischte. Als der Magmatismus abnahm und sich damit der vulkanische und hydrothermale Eiseneintrag in den Ozean normalisierte (und die Oxidantien im Ozean wieder Oberhand gewannen), hörte die BIF-Bildung auf. Seit diesem Zeitpunkt gelangen mehr Oxidantien aus der Atmosphäre und der Ozeanoberfläche in das Meereswasser, als Reduktanzien hydrothermal freigesetzt werden. Erst im Rahmen der Schneeball-Erde-Szenarien des Neoproterozoikums konnten sich erneut BIFs ausbilden (Nat. 484, 498)

1874 +/- 9 MA (früher auf 2100 MA angegeben, nach Neudatierung aber nur noch 1874 MA): **Spiralige Makrofossilien (*Grypania*)** aus Fäden mit 1 mm Durchmesser, unregelmäßige Spiralen mit 1 - 3 cm Länge bildend, in gebänderten Eisenerzen Michigans. Ausgestreckt dürften die Fäden bis 9 cm lang gewesen sein; in vivo dürften sie eine korkenzieherartige Gestalt gehabt haben. Ähnlichkeit mit vielkernigen Algen; schraubenförmige Cyanobakterien sind zwar aus dem Präkambrium bekannt, aber viel kleiner. (SCHOPF hält sie dennoch für koloniale Cyanobakterien

ähnlich *Nostoc*). Klarheit könnten Untersuchungen auf der Basis von Biomarkern erbringen (FEDONKIN et al., 33). **Ältestes Makrofossil!**

In einer Arbeit aus dem Jahr 2006 werden die ältesten *Grypania* mit 1850 MA aus Kanada angegeben (Negaunee Iron Formation); weitere Exemplare aus 1450 MA alten Schichten Montanas und aus dem Mesoproterozoikum Chinas (Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci 371, 1470). PNAS (106, 24) nennt *Grypania* schon vor 1925 MA, PNAS (108, 13624) gibt ein Alter von **1874 +- 9 MA** an. Im Jahr 2016 wurde *Grypania spiralis* auch aus der oberen Doushantuo-Formation beschrieben (593 – 551 MA) und als häufige Makroalge interpretiert (Alcheringia Australasien J of Pal. 40).

Allerdings unterscheidet sich *Grypania* der Negaunee Iron Formation von jüngeren Formen, die mit Sicherheit Eukaryonten waren.

Eukaryontenstatus der frühen *Grypania* wahrscheinlich, aber nicht gesichert (bis zum Fund von *Grypania* waren die ältesten als Eukaryonten gedeuteten Fossilien 1,8 MrA alt); es gibt auch Vermutungen, die *Grypania* der Negaunee Iron Formation könnten aus mikrobiellen Filamenten zusammengesetzt sein (s.o.).

Eukaryontenstatus würde einen O₂-Gehalt in der Atmosphäre von mind. 1 % voraussetzen. Vor 2,1 bis 1,8 MrA war eine Phase starker tektonischer Aktivität; solche Phasen waren auch stets mit stärkerer Sauerstoffbildung verbunden. Unklar ist auch, ob es sich bei *Grypania* nur um einen Vertreter einer inzwischen längst ausgestorbenen Algengruppe oder aber einer völlig neuen, andersartigen Organismengruppe ohne rezente Bezüge handelt.

Immerhin gibt es Spurenfossilien von nahezu ähnlichem Alter und Größe im Stirling-Quarzit Australiens und im Chorhat-Sandstein Indiens (s.u.), was belegt, dass die Größenzunahme von Organismen nicht auf *Grypania* beschränkt war. ***Grypania spiralis* aus der 1,6 MrA alten Rohtas Formation Indiens zeigt eindeutige Ringstrukturen und stellt das älteste völlig unstrittige Eukaryonten-Makrofossil dar. Als ältester sicherer multizellulärer Eukaryont galten über lange Zeit 1,2 MrA alte Rotalgen, bis aus ca. 1,6 MrA (naA 1650 +- 89 MA) alten Schichten aus Indien multizelluläre filamentöse und thallose Rotalgen beschrieben wurden (*Rafatazmia*, *Ramathallus*), die sicher der Kronengruppe der Rotalgen zuzuordnen sind.**

Die Maximalgröße der Organismen blieb dann über ca. 1 MrA konstant, d.h. es erfolgte für einen Zeitraum von 1 MrA keine weitere Größenzunahme (!) (PNAS 106, 24).

1850 MA:

Changzhougou Formation, Nordchina: sphaeromorphe Acritarchen, glattwandig (d.h. nicht ornamentiert!), Durchmesser meistens um 0,06 mm, aber bis maximal 0,24 mm (Taylor et al. 2009, 63).

1850 MA:

Sudbury-Impakt in Nordamerika; er verursachte wahrscheinlich einen riesigen Tsunami und eine Durchmischung des Ozeanwassers in dieser Region (vorübergehende Aufhebung der strengen Stratifizierung) mit der Folge, dass kleine Sauerstoffmengen in den bisher sauerstofffreien tiefen Ozean gelangten. Der Sauerstoff verminderte dort die Löslichkeit des aus hydrothermalen Quellen eingetragenen Eisens und verhinderte auf diese Weise, dass dieses Eisen bis zu den Kontinentalrändern vordringen konnte, an denen sich bisher die BIFs abgelagert hatten. Da dort

kein Eisen mehr ankam, stoppte plötzlich und dauerhaft die BIF-Bildung im Gebiet um den Lake Superior (Nat. 462, 254).

1800 MA:

Corycium enigmaticum (Finnland): kohlige, 10 cm lange, spindelförmig-schlauchartige Gebilde; systematische Stellung unsicher; Datierung: 1,7 bis 2,0 MrA.

1800 MA (Duck Creek Formation, Westaustralien):

Die auf der Verstoffwechslung von Schwefel basierende Mikrobengesellschaft in ca. 1800 MA altem Tiefseeschlamm der Duck Creek Formation ähnelt sowohl ebenfalls S-basierten Tiefseebiota der ca. 2300 MA alten Turee Creek Group (Westaustralien) wie modernen S-basierten Mikrobiota, wie sie im Jahr 2007 vor der Küste Südamerikas entdeckt wurden. Die S-basierten Ökosysteme zeigen damit eine evolutionäre Stase von über 2 MrA und belegen: wenn sich in den physikalischen und biologischen Umweltverhältnissen eines gut adaptierten Ökosystems nichts verändert, bleibt auch die Lebewelt dieses Systems unverändert.

Das Auftreten dieser Ökosysteme wird mit dem Great Oxidation Event vor 2,4 – 2,2 MrA in Verbindung gebracht, der dazu führte, dass verstärkt metabolisch nutzbares Sulfat und Nitrat zur Verfügung stand (PNAS 112: 2087).

1800 MA

Südafrika, Makgabeng Formation, Waterberg Group: konzentrisch eingekringelte Laminae von 1 – 2 mm Dicke an der Oberkante von äolischen Ablagerungen aus flachen, von Dünen umgebenen Arealen. Derartige Strukturen entstehen typischerweise bei Austrocknung mikrobieller Matten, wobei die – vermutlich durch einen starken Regen – losgelösten Mattenfragmente dann an anderer Stelle wieder abgelagert wurden. Die betreffenden Biomatten lebten in einer voll-terrestrischen Umgebung, einer der ältesten bekannten Wüsten. Ältester Nachweis für mikrobielle Besiedlung eines voll terrestrischen Settings (Palaios 15, 177).

1800 MA:

Ende der Ablagerung der gebänderten Eisenerze (erst im Zusammenhang mit den späteren Snowball-earth-Vereisungen treten nochmals erneut gebänderte Eisenerze auf). Eisen ist in sauerstoff- oder schwefelwasserstoffhaltigem Wasser unlöslich. Da der tiefe Ozean erst viel später oxygeniert wurde, wird das Verschwinden der gebänderten Eisenerze vor 1,8 MrA damit erklärt, dass der tiefe Ozean bis zur Oxygenierung zu Beginn des Ediacaran **schwefelwasserstoffreich** war – der globale Ozean also dem heutigen Schwarzen Meer ähnelte. Der geringe Sauerstoffgehalt der Atmosphäre ab 2,4 MrA ermöglichte die Oxidation S-haltiger Minerale auf dem Festland; durch Verwitterung gelangten die so entstandenen Sulfate in die Flüsse und in den Ozean. Im tiefen, sauerstofffreien Tiefenwasser und Meeresboden reduzierten dann Bakterien diese Sulfate unter Freisetzung von Schwefelwasserstoff; letzterer reagierte mit Eisen und bildete so Pyrit. Auf diese Weise war der tiefe Ozean über mehr als 1 MrA hinweg schwefelwasserstoffreich, eisenarm (gelöstes Eisen wurde als Pyrit ausgefällt) und sauerstofffrei.

Erst als im Rahmen der Schneeballvereisung vor ca. 700 MA wegen der Eisbeckung die kontinentale Verwitterung und damit der Eintrag von Sulfaten in die Ozeane sistierte, geriet dieses langfristige Gleichgewicht aus Sulfateintrag und Pyritausfällung außer Kontrolle, der Gehalt an gelöstem Eisen nahm wieder zu, es konnten wieder Bändereisenerze gebildet werden. Der tiefe

Ozean war zwar weiterhin sauerstofffrei, jetzt aber arm an Sulfaten und Schwefelwasserstoff, dafür aber wieder reich an gelöstem Eisen. Allerdings hielten diese Bedingungen noch für viele MA über das Ende der Schneeballvereisung hinaus an. Unklar ist bisher, welche Auswirkungen dieser zweimalige Wechsel (eisenreich – eisenarm vor 1,8 MA; eisenarm – eisenreich vor 700 MA) auf die Evolution der Eukaryonten hatte (Sci. 321, 923).

Situation des tiefen Ozeans:

> 1,8 MA: sauerstofffrei, eisenreich

1,8 MA: Verschwinden der gebänderten Eisenerze

1,8 – 0,7 MA: sauerstofffrei, sulfatreich, schwefelwasserstoffreich; eisenarm wegen Pyritausfällung („globales Schwarzes Meer“)

(Anmerkung: inzwischen relativiert; nur stellenweise sulfidisch-euxinisch, anderenorts eisenreich; abhängig von der Bioproduktion in der Wassersäule; s.u.)

0,7 MA bis Ediacaran: sauerstofffrei; eisenreich; arm an Sulfat und Schwefelwasserstoff

Ediacaran: Beginn der Oxygenierung des tiefen Ozeans

Insgesamt gesehen findet sich im späten Paläoproterozoikum und frühen Mesoproterozoikum eine moderate Diversität überlieferter Eukaryonten, darunter Zellwände ohne Ornamentierung (aber mit komplexer Ultrastruktur); Zellwände mit regelmäßiger Ornamentierung; Zellwände mit symmetrischen Fortsätzen, die offenbar aktives Zellwachstum dokumentieren. Flexible Membranen und Zytoskelett waren ebenfalls bereits etabliert.

mpro-mpro

MITTELPROTEROZOIKUM (1600 - 1000 MA)

(ICS 2012: Mesoproterozoikum

Calymmian: 1600 – 1400 MA

Ectasian: 1400 – 1200 MA

Stenian: 1200 – 1000 MA)

Mittelproterozoikum allgemein:

Die Entwicklung der Eukaryonten scheint im Mittelproterozoikum still zu stehen. Nach einer neuen Theorie (Sci. 297, 1104 + 1137) soll der ca. 1 MrA anhaltende Entwicklungsstillstand der eukaryontischen Algen durch Ernährungsdefizite bzgl. Mineralstoffen (speziell Eisen, Molybdän) verursacht sein, wobei der Metallmangel im Meer die Folge des ansteigenden Sauerstoffgehalts der Atmosphäre war („Malnourished Earth Hypothesis“). Neue Messungen der Schwefelisotopgehalte proterozoischer Sedimente sprechen dafür, dass die Bildung der gebänderten Eisenerze durch steigende S-Gehalte (statt steigende O-Gehalte, wie bisher angenommen) beendet wurde. Unterhalb der allerobersten Wasserschicht blieb der Ozean anoxisch (wie heute das Schwarze Meer); die nun neuerdings O-haltige Atmosphäre führte zu einer verstärkten Verwitterung an Land und schwemmte große Mengen Schwefel ins Meer, wo sich Sulfide bildeten; indem diese äußerst stabile Verbindungen mit Eisen eingingen, entzogen sie das meiste Eisen dem Meerwasser. Der mittelproterozoische Ozean war somit weder mit dem Urozean (anoxisch, aber eisenreich) noch mit dem modernen Ozean (sauerstoffreich, eisenarm) vergleichbar. Neben Eisen wurden durch die Sulfide auch andere Metalle (Kupfer, Zink, Molybdän usw.) aus dem Kreislauf entfernt und sedimentiert; speziell die eukaryontischen Algen benötigen mehrere dieser Metalle. So benötigt das Enzym, das dafür verantwortlich ist, dass der nötige Stickstoff in Form von Nitrat aufgenommen werden kann, sowohl Eisen wie Molybdän; je geringer der Gehalt an diesen Metallen im Ozeanwasser, um so größer sind die Schwierigkeiten der Eukaryonten, Stickstoff aus Nitraten zu gewinnen. Im Gegensatz zu Cyanobakterien sind Eukaryonten nicht in der Lage, den Stickstoff der Atmosphäre zu verwerten. Selbst Eubakterien benötigen zur Stickstoffbindung eisenhaltige Enzyme, wobei die bestwirksamsten Enzyme ebenfalls zusätzlich Molybdän erfordern.

Der Mangel an Eisen und Molybdän könnte die geringe Produktivität der mittelproterozoischen Ozeane erklären, wobei die eukaryontischen Algen von allen Lebewesen am stärksten benachteiligt waren; die Diversität und der Entwicklungsstand der eukaryontischen Algen blieb im Mittelproterozoikum niedrig. Erst als die Gebirgsbildung in Nordamerika vor ca. 0,8 MrA durch die starke Verwitterung mehr Metalle ins Meer schwemmte, und der O₂-Gehalt der Atmosphäre weiter anstieg, wurden die Sulfide in Sulfate zurückverwandelt und Metalle freigesetzt, so dass sich die Eukaryonten nun in größere Organismen weiterentwickeln konnten.

Die „Malnourished Earth Hypothesis“ hat bisher aber nur den Status einer Arbeitshypothese (Sci. 297, 1104). Neuere Ergebnisse unterstreichen aber die Rolle des Molybdän-Mangels für die Entwicklung der Eukaryonten (Nat. 452, 456):

Molybdän spielt eine entscheidende Rolle für die Bioverfügbarkeit von Stickstoff. Unterhalb von 5 % der rezenten marinen Molybdän-Konzentration wird das Wachstum und die N-Fixation in kultivierten Cyanobakterien unterdrückt. Molybdän gelangt in die Ozeane überwiegend durch die oxidative Verwitterung an Land und wird dann durch Flüsse ins Meer getragen. 35 % des so in die Meere gelangten Molybdäns wird heutzutage in sauerstoffreichem Tiefenwasser gemeinsam mit

Mangan-Oxyhydroxiden ausgefällt und so dem Kreislauf entzogen; das übrige Molybdän wird in sulfidreichen Becken zusammen mit organischer Materie oder anderen reduzierenden Substraten dem Meerwasser entzogen (200 – 5000 x intensiver als in sauerstoffreicher Umgebung), so rezent im Schwarzen Meer oder dem Cariaco-Becken Venezuelas (die beiden größten rezenten euxinischen Becken). Sulfidreiche Meeresabschnitte reichern daher Mo an und entziehen es dem Meerwasser, wirken als Mo-Senker. Je ausgedehnter die sulfidreichen Meeresabschnitte, desto weniger Mo im freien Meerwasser.

Die Untersuchung des Molybdän-Gehalts von proterozoischen Schwarzsedimenten ergab nun einen minimalen Gehalt vor 2650 bis 2200 MA (Stadium I); dieser könnte von hydrothermalen Quellen herrühren, aber auch Hinweis auf eine minimale oxidative Verwitterung an Land (als Indiz für einen sehr geringen Sauerstoffgehalt der Atmosphäre) sein, wobei bereits eine Konzentration von < 0,001 % des rezenten Sauerstoffgehalts ausreichen soll, um Pyrit oder Molybdenit auf dem Festland zu oxidieren.

Zwischen 2200 und 2000 MA findet sich dann ein deutlich höherer Mo-Gehalt (aber ohne scharfe zeitliche Grenze zu Stadium I; Beginn des Stadiums II) als Indiz für eine stärkere oxidative Verwitterung an Land und erhöhten, kontinuierlichen Eintrag durch die Flüsse, aber immer noch auf dem Niveau von < 10 bis 20 % des rezenten Gehalts. Die weite Verbreitung sulfidreicher Bedingungen ab 1800 MA, die Mo anreichern, erklärt dabei den niedrigen Mo-Gehalt im Meerwasser (das Oberflächenwasser des Ozeans war zu dieser Zeit bereits sauerstoffhaltig). Trotz des kontinuierlichen Eintrags durch die Flüsse blieb der Mo-Gehalt in den Meeren daher recht gering, da die ausgedehnten und sogar wohl noch expandierenden sulfidischen Areale als Mo-Senker (Mo-Entzug) wirkten.

Dieser relative Mo-Mangel dürfte die Bioverfügbarkeit von Stickstoff beschränkt haben. Dies führte dann in negativer Rückkoppelung zu einer Begrenzung der räumlichen und zeitlichen Ausdehnung der sulfidreichen Bedingungen, da organische Materie benötigt wird, um die sulfidreichen Bedingungen zu unterhalten (die organische Materie ist nötig, um den Sauerstoff und andere Oxidantien aufzubrengen wie auch für die sich anschließende bakterielle Reduktion von Sulfat zu Sulfid; ohne Bioproduktion lassen sich daher sulfidreiche Bedingungen kaum aufrechterhalten). Der Feedback-Mechanismus könnte den Rückgang euxinischer Bedingungen ab 1400 MA erklären.

Der Mo-Gehalt blieb niedrig bis vor mindestens 663 MA (Datangpo Formation, Südchina). Irgendwann zwischen 663 und 551 MA wurden dann moderne Mo-Konzentrationen erreicht; dies ist ein Indiz für umfassende Oxygenierung der Tiefsee mit weitgehender Restriktion Mo-anreichernder sulfidreicher Meeresabschnitte. Isotopstudien sprechen für eine Oxygenierung der Tiefsee ab 580 MA (Nat. 452, 456).

Anoxygene Photoautotrophe spielten im mittleren Protozeroikum eine wichtige Rolle und sorgten dafür, dass die Verhältnisse (oxygeniertes Oberflächenwasser, darunter anoxisches/sulfidreiches = euxinisches Wasser) über lange Zeit konstant blieben. Anoxygene Photoautotrophe (darunter auch bestimmte Cyanobakterien) bilden organisches Material, indem sie Sulfid als Elektronendonoren nutzen. Pyritablagerungen beeinflussten die Verfügbarkeit von Sulfiden. Der relative Anteil an anoxygener Photosynthese (an der gesamten Primärproduktion) beeinflusste so das ozeanische Redoxbudget und das proterozoische O₂-Budget. Im Neoproterozoikum kollabierte die bis dahin weit verbreitete Euxinie (= anoxisch/sulfidreiche Verhältnisse), unterhalb der obersten Wasserschicht wurde der Ozean wieder eisenreich (anoxisch und Fe⁺⁺-reich). Dies beseitigte eine physiologische Barriere (Sulfid), die der Diversifikation der Eukaryonten im Wege stand,

beendete die Dominanz der Prokaryonten und etablierte erstmals die Dominanz der oxygenen Photosynthese in den Ozeanen. Dies erlaubte die weitere Zunahme des Sauerstoffgehalts von Ozean und Atmosphäre und in der Folge die Evolution komplexer multizellulärer Organismen (PNAS 106, 16925). (Eigene Anmerkung: Erklärung für die „Stase“ im mittleren Proterozoikum)

Mit dem Ende der BIF-Bildung vor 1840 MA expandierte euxinisches Wasser bis nahe unter die oxygenierte Meeresoberfläche, und dieser Zustand blieb im Wesentlichen über mehr als 1 MrA bestehen. Die Verhältnisse in der Tiefe des Ozeans sind weniger klar (sulfidisch? anoxisch, aber nicht sulfidisch?, dysoxisch?) – möglicherweise zeitlich und regional variierend. Entscheidend für das proterozoische Leben und den Sauerstoffgehalt der Atmosphäre war aber der Zustand des Wassers in der photischen Zone direkt unterhalb der oxygenierten Meeresoberfläche.

Anoxygene Photoautotrophe (grüne und purpurne Schwefelbakterien) nutzen Sulfide für ihre Photosynthese (mit einem Photosystem-I- und -II-ähnlichen System); es resultiert oxidiertes Schwefel (entweder reiner Schwefel oder Sulfat). Daneben regulieren viele Cyanobakterien in Anwesenheit von Sulfiden das Photosystem II herunter, beziehen keine oder weniger Elektronen aus dem Wasser, sondern oxidieren Schwefel ähnlich grünen Schwefelbakterien. Solche flexiblen Cyanobakterien finden sich häufig dort, wo Sulfide die photische Zone erreichen. Im Gegensatz zu den meisten anoxygenen Photoautotrophen schalten Cyanobakterien aber rasch das PS II wieder ein und kehren zur oxygenen Photosynthese zurück, wenn sie sich in sauerstoffhaltiger (also sulfidarmer) Umgebung befinden.

In modernen stratifizierten Seen mit hoch liegender Chemocline dominieren anoxygene Photoautotrophe die Primärproduktion mit einem Anteil von bis zu 83 %. In anoxischen marinen Becken liegt die Chemocline typischerweise tiefer, anoxygene Photosynthese kann dennoch zur Primärproduktion beitragen. Im mittleren Proterozoikum waren Sulfide (aufgrund wärmeren Wassers, deshalb reduzierter Sauerstofflöslichkeit im Wasser, und geringerem Sauerstoff-Partialdruck) noch viel besser verfügbar für anoxygene Photoautotrophe, so dass deren Anteil an der Primärproduktion noch höher ausfiel als unter ähnlichen Bedingungen heutzutage. Der hohe relative Anteil der anoxygenen Photosynthese schwächte den Link zwischen C-Burial and Sauerstoff-Bildung.

Die Verfügbarkeit von gebundenem Stickstoff begrenzte außerdem die Primärproduktion: wenn die Grenzschicht mit minimalen Sauerstoffgehalt in der photischen Zone lag, könnten anoxygene Photoautotrophe (die diese Zwischenzone besiedelten) den größten Teil oder den gesamten gebundenen Stickstoff, der aufstieg, konsumiert haben, bevor dieser die obligat oxygenen Photoautotrophen im Oberflächenwasser erreichte, ein weiterer Grund für die Dominanz der anoxygenen Photoautotrophen (unterhalb der sauerstoffreichen Oberflächenwasser, aber noch innerhalb der photischen Zone) über die oxygenen Photosynthetisierer. Stickstoff-fixierende photoautotrophe Bakterien hatten somit einen deutlichen Vorteil gegenüber eukaryontischen Algen. In positiver Rückkoppelung erhöhte dies wiederum die Wahrscheinlichkeit, dass euxinische (sulfidische) Bedingungen bis in die photische Zone aufstiegen. Das dort vorhandene Sulfid ist dann wieder für weitere anoxygene Photosynthetisierer nutzbar.

Der Link zwischen C-Burial und Sauerstoff-Akkumulation gilt nur unter der Voraussetzung, dass die Primärproduktion auf oxygenen Photosynthese beruht. C-Burial in anoxischen Sedimenten wird dagegen von Pyritbildung begleitet. In der Konsequenz führten zwei miteinander verknüpfte Rückkoppelungsschleifen dazu, dass der Zyklus aus Primärproduktion und Remineralisation die Euxinie des Wassers knapp unter der Meeresoberfläche (aber noch in der photischen Zone) sowie

moderate, aber vergleichsweise niedrige, Sauerstofflevel in der Atmosphäre, über lange Zeit stabilisierte.

Die Sauerstoffproduktion hängt ab (1) vom Ausmaß der gesamten Primärproduktion und C-Burial, (2) der Relation der beiden vorgenannten Faktoren zur Sulfatreduktion, modifiziert um das Ausmaß, in dem Sulfide für Autotrophe verfügbar sind. (Ein großer Teil der heutzutage im Ozean produzierten Sulfide kann nicht zur photoautotrophen Oxidation genutzt werden, weil die Sulfide viel zu tief im Ozean, weitgehend in den Sedimenten, gebildet werden). Im Mittelproterozoikum war – bei insgesamt wohl geringerer Bioproduktion – die Sulfatreduktion ähnlich hoch oder größer als heutzutage.

Im Gegensatz zur anhaltenden Euxinie im proterozoischen Ozean waren euxinische Phasen im Phanerozoikum nur von kurzer Dauer, da angesichts höheren Sauerstoff-Partialdrucks und damit verbunden verstärkter Pufferkapazität der phanerozoischen Atmosphäre die Euxinie nicht über Jahrmillionen aufrecht erhalten werden konnte.

Aufgrund der o.g. Rückkoppelungen blieben die euxinischen Verhältnisse im Mittelproterozoikum stabil und unterhielten sich selbst. Das Ende dieser Phase dürfte dadurch eingeläutet worden sein, dass im späteren Neoproterozoikum das Wasser direkt unter der obersten Wasserschicht – wie im Archaikum – wieder eisenreich wurde. Dazu kam es, weil die Subduktion pyritreicher proterozoischer Sedimente große Mengen Schwefel dem Kreislauf entzog und außerdem relativ mehr Eisen als Schwefel in den Ozean gelangte.

Das Ende der Euxinie in der photischen Zone beendete auch die sulfid-getriebene anoxygene Photosynthese und damit die Kontrolle des Oxidationsstatus des Ozean-Atmosphäre-Systems durch die „Schwefelwelt“.

Damit waren gleich zwei Faktoren beseitigt, die die Evolution der Eukaryonten behinderten: Sulfide (toxisch für die meisten Eukaryonten) und geringe Verfügbarkeit von Stickstoff (da eukaryontische Photoautotrophe nicht in der Lage sind, Stickstoff zu fixieren).

Die Annahmen stehen in Einklang mit dem Fossilnachweis: die ältesten gut charakterisierten eukaryontischen Mikrofossilien stammen aus küstennahen Umgebungen, wo der Einfluss von Sulfiden am geringsten war. Die ältesten Eukaryonten, die einem rezenten Stamm zuzuordnen sind (bangiophyte Rotalgen, 1200 MA und 1600 MA), lebten auf Gezeitenflächen. Mikrofossilien von N₂-fixierenden Cyanobakterien (Nostocales) nehmen im späten Neoproterozoikum dagegen ab, während diverse Protisten erscheinen bzw. zunehmen, die Häufigkeit von Steranen im Sediment ansteigt und Grünalgen ökologisch dominierend werden. Der Beginn der Diversifikation der Eukaryonten im Neoproterozoikum korreliert somit mit dem Ende der Euxinie.

Möglicherweise führte der Verbrauch des Sulfidreservoirs (durch Subduktion der pyritreichen Sedimente) dazu, dass die moderne, strenge biogeochemische Koppelung zwischen C-Burial (als organische Materie) und Sauerstoff-Akkumulation etabliert wurde – die „Kohlenstoffwelt“ (im Gegensatz zur vorausgehenden „Schwefel-Welt“). Das C-Burial in den Becken des späten Neoproterozoikums konnte so einen direkten und bedeutenden Effekt auf den globalen Sauerstoffgehalt in Atmosphäre und später auch im Ozean ausüben.

Die Primärproduktion des Archaeon war weitgehend anoxygen, im Proterozoikum gemischt und im Phanerozoikum oxygen.

Die für die Bioproduktion entscheidende Wasserschicht (in der photischen Zone, direkt unterhalb des sauerstoffreichen Oberflächenwassers) war im frühen Proterozoikum eisenreich; als Primärproduzenten dominierten oxygene Cyanobakterien. Um 1800 MA wurde sie S-reich (Sulfide) und euxinisch; die Primärproduktion wurde jetzt von anoxygenen Cyanobakterien und (grünen und purpurnen) Schwefelbakterien beherrscht. In einer Übergangsphase vor ca. 800 bis 700 MA wurde die Wasserschicht wieder eisenreich; jetzt dominierten als Primärproduzenten Algen und oxygene Cyanobakterien; als eukaryontische Heterotrophe nahmen diverse Protisten zu. Die Übergangsphase beginnt mit der ersten großen neoproterozoischen Vereisung (Sturtian), hält aber noch knapp über die zweite Vereisung (Marinoan) hinweg an.

Am Ende dieser Übergangsphase wurde der Ozean (zumindest die höheren Schichten) sauerstoffreich, die Primärproduzenten wurden Mikro- und Makroalgen, als Heterotrophe traten große Metazoen hinzu:

Zeit	Zustand des Wassers der photischen Zone direkt unter der dünnen sauerstoffhaltigen Oberflächenschicht	Primärproduzenten (dominierend)	heterotrophe Eukaryonten
bis 1840 MA	Fe-reich	oxygene Cyanobakt.	? Protisten
1840 MA bis Stuart-Vereisung	sulfid-reich	anoxygene Cyanobakt. grüne S-Bakterien purpurne S-Bakterien	Protisten
Stuart- bis Marinoan-Vereisung	Fe-reich	oxygene Cyanobakt. Algen	Zunahme der Protisten
Marinoan- bis Gaskiers-Vereisung	Fe-reich	oxygene Cyanobakt. Algen	Protisten
nach Gaskiers-Vereisung (bis heute)	O ₂ -reich	Algen, Seetang	Protisten Tiere

(PNAS 106, 16925).

Taylor et al. (2009, S. 64) sehen das Mesoproterozoikum gekennzeichnet durch:

- ausgedehnte Stromatolithenriffe
- einzellige Eukaryonten entstanden entweder im späten Palaeoproterozoikum oder frühen Mesoproterozoikum
- zunehmende Diversifizierung der einzelligen Eukaryonten im Mesoproterozoikum
- Zunahme der Größe coccoider Mikrofossilien
- Zunahme der Diversität filamentöser und coccoider Cyanobakterientaxa
- Auftreten zystenbildender, planktonischer, eukaryonter Algen (Acritarchen)

vor 1,4 MrA

- erste multizelluläre Organismen (1200 MA alte Rotalgen – Bangiophyceae – aus der Hunting Formation Kanadas in Flachwasserkarbonaten, in denen sich auch Stromatolithen und cyanobakterielle Mikrofossilien finden)
- später ergänzt: 1600 (evtl. sogar 1650) MA alte multizelluläre Rotalgen aus Indien *Rafatazmia*, *Ramathallus*, letztere mit > 3 mm großen Thalli

Aktuelle Erkenntnisse zum Zustand des globalen Ozeans im mittleren Proterozoikum (1,8 – 1,0 MrA) (Nat. 477, 448) (anno 2011):

Bisher war man davon ausgegangen, dass die Oxygenierung des Ozeans vor 1,8 MrA die Ablagerung gebänderter Eisenerze beendete, während der tiefe Ozean ab dieser Zeit sulfidisch (euxinisch) und eisenarm wurde. Erst gegen Ende des Proterozoikums dominierten dann ebenso wie zu seinem Beginn wieder eisenreiche Verhältnisse.

Neuere Daten von mehreren Fundstellen des M-Proterozoikums belegen aber neuerdings, dass zumindest in verschiedenen Regionen während dieses Zeitraumes durchaus eisenreiche anoxische Bedingungen (statt sulfidreich = euxinisch) herrschten. Euxinische Bedingungen gelten als Hindernis für die Expansion und Diversifikation der Eukaryonten, da in sulfidreichen Gewässern essentielle Spurenelemente wie z.B. Molybdän nicht löslich sind. Die neuen Daten lassen nun erkennen, dass entgegen früherer Annahmen nicht nur im Früh- und Spätproterozoikum, sondern auch im Mittelproterozoikum eisenreiche, anoxische Verhältnisse im tiefen Ozean dominierten, während die euxinischen (sulfidischen) Bedingungen vermutlich auf die sehr produktiven Regionen entlang der Kontinentalränder beschränkt waren. Auch Studien auf Molybdän-Basis sprechen für eine begrenzte (zwar ein Mehrfaches im Vergleich zu rezent), aber nicht ozeanweite Euxinie.

Wie im Früh- und Spätproterozoikum beeinflusste auch im Mittelproterozoikum der Eintrag organischen Materials den Redoxstatus der Ozeane. Eisenreiche Verhältnisse können nur bei verringerter Sulfid-Produktion entstehen. Sulfid wird anaerob von Bakterien produziert – unter Zersetzung organischer Materie. Räumliche Unterschiede beim Eintrag organischer Materie (z.B. aus der photischen Zone bzw. Wassersäule) bestimmten daher das Ausmaß der Sulfidproduktion:

Hoher Eintrag = hohe Sulfidproduktion = euxinisch = eisenarm;

geringer Eintrag = geringe Sulfidproduktion = nicht euxinisch, aber trotzdem anoxisch = eisenreich.

Dazu passt, dass die untersuchten Proben aus eisenreichen Ablagerungen des M-Proterozoikums weniger organische Materie enthalten als Schichten, die unter euxinischen Bedingungen abgelagert wurden (<1 % vs. mehrere Prozent). Eisenreiche Ablagerungen deuten somit auf eine geringe Bioproduktion in der Wassersäule. Außerdem gibt es Hinweise darauf, dass die bakterielle Sulfatreduktion weitgehend im Porenwasser, also direkt am Meeresboden, erfolgte.

Vor diesem Hintergrund stellt sich die Frage, wieso BIFs (abgesehen von einer Ausnahme im Animikie Becken) nach 1,8 MrA nicht mehr nachweisbar sind, obwohl eisenreiche Bedingungen im tiefen Ozean weiterhin weit verbreitet waren? Eine Erklärung dafür wäre, wenn die Entstehung von BIFs im Kontext starker hydrothermaler Quellen gesehen wird. Nicht das Vorhandensein

eisenreicher Verhältnisse als solche, sondern das Vorhandensein derartiger Quellen würde dann die zeitliche und räumliche Verbreitung der BIFs erklären.

Molekularkladistische Untersuchungen an 4000 Genfamilien sprechen dafür, dass im M-Proterozoikum vermehrt Eisen, Molybdän und Kobalt für Enzyme genutzt wurden. Dies war mit dem Modell eines durchgehend euxinischen (sulfidischen) Ozeans nicht vereinbar, da freies Sulfid in der Wassersäule die Bioverfügbarkeit dieser Elemente stark beeinträchtigt. Ein eisenreicher Ozean stellt in dieser Hinsicht aber keine Limitation dar. Lokal mögen euxinische Verhältnisse die Verfügbarkeit dieser Elemente unter biologisch kritische Level gedrückt haben, nicht aber global. Die kontinuierliche Koexistenz teils sulfidreicher, teils (überwiegend?) eisenreicher Bedingungen unterhalb des oxygenierten Oberflächenswassers dürfte einen wichtigen Hintergrund für die biologische Evolution im Proterozoikum und die protrahierte Radiation der Eukaryonten gestellt haben (Nat. 477, 448).

< 1780 +- 20, aber > 1683 +- 67 MA (China) sowie vor 1650 MA (Nordaustralien):

älteste Acritarchen (Acritarchen = geschlossene Mikrofossilien mit organischen Wänden unsicherer systematischer Zuordnung) mit **regulärer Ornamentation** (*Valeria*). Die chinesische Fundstelle enthält auch bis 0,24 mm große unornamentierte Acritarchen (Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci 371, 1470) (Letztere sind naA ab 1850 MA alt).

Acritarchen: einzellige Mikrofossilien unbekannter Affinität; einige dürften planktonische, zysten-bildende Algen darstellen. Die meisten Acritarchen sind wohl Eukaryonten wie Grünalgen oder Dinophyten (Alveolata). Als sicher eukaryontisch gelten Mikrofossilien (wie Acritarchen), die (a) groß sind, (b) eine erhaltungsfähige Zellwand aufweisen und (c) Fortsätze wie z.B. Ornamentierungen auf der Zellwand besitzen. Prokaryonten sind – von wenigen Ausnahmen abgesehen – kleiner als 10 µm (Taylor et al. 2009, 63). Acritarchen stellen eine künstliche Gruppe dar, die nach der oberdevonischen Extinktion bedeutungslos wurde. Vereinzelt finden sich Acritarchen aber noch bis ins Tertiär hinein (selten und artenarm), aus dem Quartär kennt man Süßwasser-Acritarchen.

1700 MA:

Erste organogene Sulfidervorkommen; schwefelreduzierende Bakterienstämme haben sich offenbar erst recht spät ausgebreitet (Hauptbildungszeit der Kupfersulfide: 1,7 bis 0,7 MrA, der Blei-Zink-Sulfide zwischen 1,0 und 0,5 MrA). Sulfatbakterien sollen dagegen schon vor über 3,5 MrA existiert haben, Schwefelreduzierer erst um 3,0 MrA entstanden sein und erst deutlich später Bedeutung erlangt haben (PFLUG). Organogenität von Erzen läßt sich mittels Isotopenverhältnissen ermitteln.

Tuanshanzi Formation: nach *Grypania* und *Corycium* drittälteste Makrofossilien; drei morphologisch verschiedene Formen, bis 34 mm lang und 10 mm breit, sicher eukaryontisch; häufig; wahrsch. **Braunalgen**. Eine Art ähnelt rez. Braunalgen der **O Laminariales**. Gestielt, blattförmig, z.T. mit sporangienartigen Strukturen und anderen Hinweisen auf multizelluläre Organisation. Daneben einige wenige Fossilien, die **Vendotaeniden** und **Tawuiden** ähneln (!). Eine aktuelle Revision der Funde kam aber zu dem Ergebnis, dass es sich auch um anorganische Bildungen handeln könnte (Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci 371, 1470).

1700 MA alte *Tawuia* 6,3 cm lang, 1,3 cm breit (PNAS 106, 24). Interpretation unklar; Untersuchungen an jüngeren *Tawuia* sprechen für Kolonien filamentöser Cyanobakterien ähnlich *Nostoc*; andere Autoren halten *Tawuia* (und die zwischen 1,1 und 0,6 MrA verbreitete *Chuarua*) aber für benthische, röhrenförmige Makroalgen (Taylor et al. 2009, 64).

1690 MA:

Barney Creek Form., Australien: Erdöllagerstätten mit Steranen, die ausschl. von kernhaltigen Zellen gebildet werden (Sterane sind Membranbestandteile eukaryontischer Zellen und sichere Marker für Eukaryonten).

1650 +- 89 MA, naA ca. 1600 MA:

Vindhyan-Becken, Zentralindien: In phosphoritisch-stromatolithischen Dolomiten (Tirohan-Dolomite, Chitrakoot) des unteren Vindhyan fanden sich kleine Fossilien, die kambrischen Formen ähneln: geringelte Röhren, embryoartige Kügelchen mit polygonalem Oberflächenmuster sowie filamentöse und kokkoidale Mikroben ähnlich *Girvanella* und *Renalcis*. Trotz dieser Ähnlichkeiten kann aber keines der Fossilien kambrischen oder ediacarischen Taxa zugeordnet werden. Die embryoartigen Fossilien erwiesen sich als ehemalige Gasbläschen, die in schleimreichen cyanobakteriellen Matten gefangen waren. Die Fossilien (filamentöse und kokkoidale Cyanobakterien, filamentöse eukaryontische Algen und problematische Formen) sind dreidimensional erhalten in einer Art und Weise, wie man es auch aus den neoproterozoischen Phosphoriten kennt. Die Vindhyan-Phosphorite ermöglichen auch einen Einblick in die frühe Evolution multizellulärer Eukaryonten (PNAS 106, 7729).

Geringelte (septierte) Röhren mit einem Durchmesser bis 0,175 mm und einer Länge bis 2 mm aus stromatolithischen Microbialiten der Tirohan-Dolomite der Chitrakoot-Formation im Vindhyan-Becken wurden nach mikrotomographischen Untersuchungen inzwischen als Rotalgen identifiziert und fraglich zu den Bangiales/Bangiophyceae gestellt (*Rafatazmia*). Völlig gesichert gilt diese Einordnung aber nicht (BdW 8/2017: 20). **Es würde sich um die älteste Pflanze handeln** (Braunalgen gehören dagegen nicht zu den Pflanzen).

Es fanden sich bei den mikrotomographischen Untersuchungen innere rhombische Strukturen, bei denen es sich um eine frühe Form von Plastiden handeln könnte. *Rafatazmia* ist einer der ältesten Eukaryonten, möglicherweise sogar der älteste bisher nachgewiesene Eukaryont. Die phosphoritischen Dolomite ermöglichten eine Erhaltung auf zellulärer Ebene, wie man sie auch aus den Phosphoriten der Doushantuo-Formation des Ediacaran kennt.

Daneben fand sich mit *Ramathallus lobatus* eine gelappte sessile Alge mit pseudoparenchymatösem Thallus und apikalem Wachstum, die Affinitäten zu den Florideophyceae unter den Rotalgen zeigt. Die gelappten Formen wuchsen als ausstrahlende kugelförmige oder fingerartige Auswüchse aus einem gemeinsamen Zentrum; die Lappen erreichten Durchmesser von mehr als 3 mm. Es gibt auch Hinweise auf einen phototaktischen Wachstumsmodus von *Ramathallus*.

Beide Taxa gehören demnach zu Kronengruppen-Rotalgen; *Ramathallus* zu den Florideophyceae und *Rafatazmia* zu den Bangiophyceae. Beide Rotalgengruppen gelten als Schwestergruppe. Als basale Linie der Rotalgen zweigen die einzelligen Cyanidiophyceae ab (Schwestergruppe aller anderen Rotalgen). Selbst wenn die Zuordnung von *Ramathallus* zu den Florideophyceae und/oder von *Rafatazmia* zu den Bangiophyceae nicht zutreffend wäre, würde es sich immer noch um

Kronengruppen-Rotalgen handeln, weil die Cyanidiophyceae schon vorher abgezweigt sein müssen. Auf jeden Fall existierten also vor 1,6 MrA bereits multizelluläre Kronengruppen-Rotalgen, und diese waren bereits diversifiziert in filamentöse und thallose Formen. Die Kronengruppe der Rotalgen muss also schon einige Zeit früher entstanden sein.

Dies verschiebt in erheblicher Weise die Kalibrierung von Knotenpunkten in phylogenetischen Studien der Eukaryonten. Nach molekularen Daten reichte das Spektrum für den LECA (= letzten gemeinsamen Vorfahren der Eukaryonten, d.h. den Beginn der Kronengruppe) bisher von 0,8 – 2,3 MrA, wobei die Einschätzungen im späten Paläoproterozoikum und Mesoproterozoikum als am plausibelsten galten. Als älteste sichere Kronen-Eukaryonten wurden bisher Bangiophyten angesprochen, die irgendwo zwischen 1,1 und 1,25 MA datiert worden waren. Noch viel unsicherer ist das Alter des FECA (erster gemeinsamer Vorfahr der Eukaryonten, d.h. Beginn der Stammlinie der Eukaryonten), zumal es unklar ist, ob sich der FECA durch plötzliche Endosymbiosen schnell zum LECA weiter entwickelte, oder ob diese Weiterentwicklung ein langsamer Prozess war, der vor allem von allmählichem horizontalem Gentransfer charakterisiert war. Frühe *Grypania* sind jedenfalls nicht allgemein als Eukaryonten anerkannt, da ihnen die Segmentierung der mesoproterozoischen *Grypania* fehlt; es könnte sich auch um gigantische Cyanobakterien handeln.

Der Lebensraum der Rotalgen war eine marine Flachwasserregion mit photosyntheseaktiven Biomatten, überwiegend cyanobakterieller Natur. Begleitend finden sich auch Acritarchen, allerdings keine Acanthomorphen, sondern Acritarchen, die 1,7 MrA alten Acritarchen aus der Ruyang Gruppe Nordchinas und 1,4 – 1,5 MrA alten Acritarchen aus der Roper Group in Nordaustralien ähneln (PLoS Biol. 15(3): e2000735).

1650 MA – 1400 MA: älteste sichere Nachweise von Ruhestadien (Akineten) von Cyanobakterien; möglicherweise aber auch bereits vor 2100 MA in Westafrika. Einige filamentöse Cyanobakterien weisen die Fähigkeit zur Zelldifferenzierung auf: sie produzieren einerseits spezialisierte Zellen zur Stickstofffixierung (Heterozysten) und andererseits Ruhezellen, die schwierige Umweltbedingungen überdauern (Akineten). Heterozysten entwickelten sich als Schutzmechanismus für die Stickstofffixierung, die unter Anwesenheit von Sauerstoff behindert wird. Zwischen 2450 und 2320 MA dürfte nach geochemischen Daten der Sauerstoffgehalt ein Niveau erreicht haben, das die Stickstofffixierung behinderte. Molekularkladistische Untersuchungen konnten nun zeigen, dass die rezenten filamentösen Cyanobakterien, die über die Fähigkeit zur Differenzierung in Heterozysten und Akineten verfügen, monophyl sind; nach molekularen Daten müsste diese Linie innerhalb der Cyanobakterien vor 2450 bis 2100 MA entstanden sein (PNAS 103, 5442).

1640 MA:

Studien an molekularen Biomarkern in den Sedimenten eines Meeresbeckens aus Nordaustralien (Barney Creek Formation, s.o.) ermöglichen Aussagen zum Oxidationsstatus und der mikrobiellen Besiedlung der Ozeane während des Mittelproterozoikums (Nat. 437, 826 + 866):

Kurz nach der Entstehung des Lebens waren zunächst die phototrophen Bakterien aufgetreten, die anoxygene Photosynthese betrieben; Cyanobakterien (oxygene Photosynthese) erschienen vor 2,5 – 2,45 MrA, evtl. früher. Als Konsequenz begann sich vor 2,45 – 2,32 MrA Sauerstoff in der Atmosphäre anzusammeln; der Sauerstoff in den Ozeanen führte zur Bildung der gebänderten Eisenerzformationen; das Eisen stammte aus der Verwitterung an Land und aus hydrothermalen

Aktivitäten. Vor 1,8 – 1,7 MrA kam die Bildung dieser gebänderten Eisenerze plötzlich zum Stillstand. Mit dem Ende der Ablagerung der gebänderten Eisenerze nahm die Verfügbarkeit von Sulfiden drastisch zu (bzw. der steigende Sulfidgehalt behinderte die weitere Ablagerung der gebänderten Eisenerze, s.o.), was die Blüte der phototrophen purpurnen Schwefelbakterien auslöste (zuvor waren Sulfide rasch in Form der gebänderten Eisenerze abgelagert und damit der Verfügbarkeit durch Schwefelbakterien entzogen worden)

Etwas später wurden dann die Sulfide durch die Verwitterung zu Sulfaten oxidiert, die sich im Meerwasser ansammelten.

Die Biomarker der Barney Creek Formation (BCF) belegen, dass (jedenfalls in diesem Gebiet) das Ozeanwasser vor 1,64 MrA weitgehend anoxisch und sulfidreich war; Sauerstoff- und Sulfatkonzentrationen lagen deutlich unter den rezenten Werten (zwischen jenen des Archaikums und rezenten Werten); nur die obersten Meter unter der Wasseroberfläche waren sauerstoffhaltig. Über Biomarker nachweisbar sind:

- **Cyanobakterien** (die einzige der fünf Gruppen phototropher Bakterien, die dank der Photosynthese Wassermoleküle direkt unter Lichteinfluss spalten kann und dabei Sauerstoff freisetzt, wobei dieser Sauerstoff das mikrobielle Leben von seiner völligen Abhängigkeit von hydrothermalen Flüssigkeiten und anderen Quellen reduzierender anorganischer Komponenten befreite; die anderen vier Gruppen phototropher Bakterien betreiben anoxygene Photosynthese und benötigen ein chemisches Substrat als Elektronendonator: grüne Schwefelbakterien, grüne Nicht-Schwefelbakterien, Heliobakterien, Proteobakterien)
- **aerobe methan-oxidierende (methanotrophe) Bakterien**; sie benötigen eine Umgebung mit geringen bis moderaten Methan- und Sauerstoffkonzentrationen (häufig in der BC-Formation vertreten); das Methan wurde dabei von Archaea produziert, die mit den sulfatreduzierenden Bakterien um Elektronendonoren konkurrierten
- **Chlorobiaceae** (zu den **grünen Schwefelbakterien** gehörig): strikt anaerobe obligate Phototrophe, benötigen Sulfid als Elektronendonator; im Plankton sind sie daher nur dort vertreten, wo die euxinischen Bedingungen bis in die photische Zone der Wassersäule reichen; heutzutage gedeihen sie in einer dünnen Wasserschicht direkt unterhalb der Zone der purpurnen Schwefelbakterien bis in Wassertiefen von 13 m.
- **Chromatiaceae**: zu den **planktonischen purpurnen Schwefelbakterien** gehörig, ähnliche Anforderungen an die Umgebung wie Chlorobiaceae; phototrophische Oxidation von Schwefel. Sie gedeihen in einer dünnen Wasserschicht direkt unter dem anoxischen Übergang in der photischen Zone; rezent in Wassertiefen bis höchstens 20 m, zumeist weniger (d.h. die Grenze zum sauerstoffhaltigen Oberflächenwasser muss zumindest zeitweise bei weniger als 20 m Wassertiefe liegen)
- **Biomarker für Eukaryonten** fehlend oder um die Nachweisgrenze herum (über das ganze untersuchte Sedimentspektrum von 800 m Mächtigkeit!)

Die Indizien sprechen dafür, dass die sauerstoffhaltige Wasserschicht nur wenige Meter in die Tiefe reichte und die euxinischen (anoxischen) Bedingungen bis weit hoch in die photische Zone reichten. Eine dünne gemischte Übergangszone mit niedrigen Sauerstoffgehalten und zumindest periodischem Zufluss von H₂S aus größeren Wassertiefen könnte die Unterdrückung der eukaryontischen Algen erklären, die unter diesen Bedingungen vergiftet würden. Die Häufigkeit von Pyrit in den mittelproterozoischen Sedimenten belegt niedrige Sulfatspiegel; Sulfide herrschten in der Wassersäule vor.

Untersuchungen in der Umgebung der BCF aus dem Zeitraum zwischen 1,73 und 1,49 MrA belegen ähnliche Verhältnisse auch über einen längeren Zeitraum in dieser Region, und Indizien aus anderen

Gebieten deuten darauf, dass die Ozeane weltweit während des Mittelproterozoikums entsprechend strukturiert waren (anoxische, sulfidreiche Tiefenwässer; sauerstoffhaltige Schicht auf den oberen Abschnitt der photischen Zone beschränkt, sulfatarm), gekennzeichnet durch eine Blütezeit der methanotrophen Bakterien und purpurnen phototrophen Schwefelbakterien bei weitestgehendem Fehlen von eukaryontischen Algen. Der Sauerstoffgehalt der Oberflächenwässer begann erst vor ca. 1,25 MrA weiter anzusteigen, ggf. als Folge der Grenville-Orogenese im späten Mesoproterozoikum; das heutige Niveau des Sauerstoff- und Sulfatgehaltes wurde aber erst im Verlauf des Neoproterozoikums und danach erreicht.

Weshalb wurde der moderne Sauerstoffgehalt im Meer und in der Atmosphäre erst so spät erreicht? Möglicherweise wurden biologisch wichtige Metalle wie Eisen und Molybdän in Form sehr schwer löslicher Sulfide ausgefällt; sulfidreiches Wasser wirkt toxisch auf Eukaryonten. Erst als die oxidative Verwitterung von Sulfiden zunahm und dadurch vermehrt Sulfat entstand, reduzierte sich schließlich der Sulfidgehalt im Meerwasser, Eukaryonten und Primärproduktion konnten zunehmen, biologisch wichtige Metalle wurden nicht mehr in so großem Umfang als Sulfide ausgefällt (s.o.).

1600 MA:

Spurenfossilien von wurmähnlichen Metazoen aus dem Chorhat-Sandstein Indiens wären der älteste Nachweis tierischer Metazoen; der Größe der Spuren nach zu urteilen können sie ausschließlich auf Bilateria zurückgehen. Die Datierung war umstritten, sie wurde zunächst mit 1100 MA angegeben, zwei neue Studien belegen aber unabhängig voneinander ein Alter von 1600 MA, das nun allgemein akzeptiert wird.

Älteste Spuren von wurmähnlichen Wesen (5 mm im Durchmesser); die Tiere untertunnelten mikrobielle Matten. Indiz für peristaltische Bewegungen und damit die Präsenz eines Coeloms (wie z.B. bei Anneliden, aber nicht bei Plattwürmern) und Muskelsystems. Das Porenwasser unter den Matten dürfte gleichzeitig als "Sauerstoffmaske" für diese Tiere gedient haben. Systematische Suchbewegungen (wie Schlangeln usw.) waren aber noch nicht entwickelt.

Schrumpfungsrisse wurden zunächst als Erklärung ausgeschlossen, da die einzelnen Spuren ihren Durchmesser bewahren, während verschiedene Spuren unterschiedlich dick sein können; die Windungen sind unregelmäßiger als bei Schrumpfungsrissen. Es soll sich um wurmförmige (und damit coelomate) Organismen gehandelt haben, die sich unter der Oberfläche des Meeresbodens strikt horizontal fortbewegten und damit Biomatten unterminierten; wie sedimentologische Befunde andeuten, waren die oberflächlichen Sandkörner nicht frei beweglich, sondern durch Mikrobenschleim zu einer resistenten Biomatte verkittet. Die „Würmer“ fanden so Nahrung in Form tieferer, bereits in Zersetzung begriffener Mikrobenlagen. Die Mikrobenmatte bot Schutz gegen die UV-Strahlung und könnte gleichzeitig als „Sauerstoffmaske“ gedient haben, da hier von den Cyanobakterien der damals noch rare Sauerstoff gebildet wurde. Auch die Grabs Spuren der Ediacara-Zeit gehören noch zu diesem Unterminierer-Typ.

Die neue Datierung mit 1600 MA stellt eine derartige Interpretation als Spurenfossilien viel stärker infrage als die alte Datierung von 1100 MA; selbst SEILACHER gibt inzwischen zu, dass dieses Alter es unwahrscheinlich macht, dass diese Strukturen Spurenfossilien von Tieren sind („but I have not found or heard of any other explanation“). Andere interpretieren die Strukturen dagegen weiterhin als Risse denn als Spurenfossilien, u.a. wegen der V-Form am Grund der Strukturen und der unregelmäßigen Form und Verteilung (Sci. 295, 1210; 296, 1384).

Es fanden sich auch in mindestens 1200 MA alten Schichten in Stirling Ranges in Westaustralien Ichnofossilien, die wie Wurmsspuren aussehen (s.u.)

Allerdings müssen derartige Spuren nicht unbedingt von multizellulären, bilateralen Tieren stammen. Auf den Bahamas entdeckte man riesige kugelförmige einzellige Protisten (eukaryont) in der Größe einer Weinbeere – bis 3 cm groß -, die sich auf pseudopodienartigen Ausstülpungen des mit Schlamm eingehüllten Körpers fortbewegen und dabei exakt solche Spuren hinterlassen. Sie benötigen dabei Wochen oder Monate, um eine Spur von einigen Zentimetern Länge zu generieren. Aufgrund der schwachen Strömungen werden die Spuren in dieser Zeit nicht zerstört.

Bilaterale Symmetrie ist entgegen bisheriger Annahmen für derartige Spuren also nicht erforderlich! Letztendlich könnten damit alle Spuren, die den ersten Fossilien bilateralsymmetrischer Fossilien vorausgehen, von Protisten stammen. Die kugelförmigen Fossilien, die im Zusammenhang mit den „Wurmsspuren“ von Stirling Ranges gefunden wurden, könnten damit die Reste der Urheber der Spuren sein. Nach genetischen Untersuchungen sind die beweglichen Riesenprotisten der Bahamas (*Gromia sphaerica*) nahe mit stationären Arten der Arabischen See verwandt. Bei *Gromia* handelt es sich um beschaltete Amöben, die in etwa 800 m Tiefe auf dem Meeresgrund leben und sich aktiv bewegen (wenn auch langsam; keine passive Verdriftung).

Ihre Spuren können 50 cm Länge erreichen und ähneln den als *Myxomitodes* bezeichneten Spuren, die bis zu einem Alter von 2 MrA datieren (1,8 – 2,0 MrA). Beide Spuren weisen einen erhabenen, aufgeworfen wirkenden Rand auf. Dennoch bestehen gewisse Unterschiede: *Gromia*-Spuren sind breiter; *Myxomitodes*-Spuren sind nicht so stabil in ihrer Form (d.h. zeigen Formveränderungen). Der Unterschied könnte darauf beruhen, dass *Gromia* schalentragend und damit formkonstant ist. Nicht so sehr die unmittelbare Ähnlichkeit mit den *Myxomitodes*-Spuren an sich ist hier von Bedeutung, sondern der Umstand, dass *Gromia* beweist, dass Spuren, die man bisher multizellulären Tieren zuordnete, durchaus von Einzellern hinterlassen werden können. Vermutlich gab es im Proterozoikum eine reiche, mobile Bodenfauna aus einzelligen Organismen (darunter auch größere Taxa), wie man sie bisher nicht vermutet hat (Current Biology, 20.11.2008; Sci. 323, 346; Sci. 324, 176).

1600 MA (zwischen 1625 und 1560 MA):

In der Gaoyuzhuang-Formation Nordchinas, sicher datierbar zwischen 1560 und 1625 MA, makroskopische, an Algenhallen erinnernde, dünne, länglich-blattförmige Fossilien (C-reiche Kompressionsfossilien), bis ca. 30 cm lang erhalten (längstes Fossil 28,6 cm; Gesamtlänge muss > 30 cm erreicht haben) und bis 7,6 cm breit. (Knapp unterhalb dieser Schichten findet sich *Grypania*).

Scharf begrenzte Thalli; mit Sicherheit keine aufgearbeiteten mikrobiellen Matten. Mindestens zwei, wahrscheinlich drei verschiedene Morphotypen, (a) parallelrandig - gürtelförmig, (b) keilförmig, (c) zungenförmig; die zungenförmigen Thalli wurden am längsten und zeigen eine regelmäßige Längsstreifung.

Manche Thalli mit erhaltener Haltevorrichtung (Haltestab/-stiel). Mazerationspräparate von syngenetischen kleinen Fragmenten < 1 mm (deren Zuordnung zu den Thalli zwar nicht sicher, aber plausibel und alternativlos ist) belegen eine zelluläre Struktur aus polyhedralen Zellen. Keine Anzeichen für Zelldifferenzierung. Zellkerne sind aber nicht erhalten, das Material ist transluzent und durch thermische Einflüsse stark verändert. Zellen dicht gepackt, etwa 10 Mikrometer groß, dünne Schichten bildend. In keinem anderen Sediment aus dem Mesoproterozoikum fanden sich bisher solche eng gepackten, dichten Zellansammlungen. Von gleich alten Acritarchen eindeutig zu unterscheiden.

Die dünnen Thalli lebten im flachen Wasser im Schelfbereich, wahrscheinlich photosynthetisch; Osmotrophie kann aber auch nicht ausgeschlossen werden. Da die Thalli sehr dünn waren, dürfte dies die Diffusion von Nährstoffen und Gasen erleichtert haben.

Berücksichtigt man das Alter und molekulare Uhren, so könnte es sich um Archaeplastiden (= Grün- und Rotalgen) handeln. Nicht auszuschließen ist aber, dass es sich um eine Linie einfacher thallusbildender multizellulärer Eukaryonten handelte, die inzwischen ausgestorben ist.

Die Thalli unterscheiden sich deutlich von >1625 (bis 1800) MA alten bis 2 cm langen Makrofossilien aus Nordchina, die unregelmäßig geformt sind und die keine zellulären Strukturen erkennen lassen, so dass es nicht möglich ist, sie sicher von aufgearbeiteten mikrobiellen Matten abzugrenzen.

Die regelmäßigen Längsstreifen der zungenförmigen Thalli, apikales Wachstum sowie die Haltevorrichtungen deuten auf ein gewisses Ausmaß an Zelldifferenzierung (Nature Communications 7, 11500).

1600-1400 MA:

Im südl. Ural (1600 - 1400 MA) sowie Montana (Chamberlain-Shale-Formation, 1400 MA) **Acritarchen**, die als Zysten von Ruhestadien von eukaryontischen, photosynthetisierenden, planktonischen Einzellern interpretiert werden. Vor 1,4 MrA erlebten sie eine erhebliche Größenzunahme (von < 10 auf > 20 Mikrometer; eukaryontische Zellen sind allgemein größer als prokaryontische!); im unt. Riphäikum (1400 - 1000 MA) gab es Acritarchen, die jüngeren Formen ähnelten, die mit den Grünalgen verwandt sind. Größe meist 0,01 - 0,5 mm, gelegentlich bis 3 mm. Fragliche Acritarchen bereits in 1900 – 1800 MA alten Schichten Chinas (s. 1900 – 1800 MA).

Einige acritarchenähnliche Fossilien waren aber wohl auch prokaryontisch ähnl. den rez. Gruppen koloniebildender, kugelförmiger Cyanobakterien (Chroococcales). Besonders während der Marinoan-Eiszeit waren diese prokaryontischen "Acritarchen" massenhaft vertreten und verursachten - wie auch heute noch die o.g. Cyanobakteriengruppen - sog. "Wasserblüten" infolge massenhafter Vermehrung.

1500 – 1400 MA:

Horodyskia moniliformis aus dem Glacier National Park (Montana), auch in Australien in > 1000 MA alten Schichten sowie dem oberen Ediacaran Chinas. Perlenkettenartige Strukturen, 1 bis 30 cm, mit 3 – 30 Perlen, Perlen im Durchmesser 0,5 – 4 mm (maximal 9,2 mm), Abstand 1 – 5 mm. Gewisse Unterschiede bestehen insofern, als dass in Montana einzelne Perlen fehlen können, Verhältnis zwischen Perlengröße und –abstand fast konstant; in Australien sind die Perlen kleiner, offenbar ohne Verlust einzelner Perlen. Beide Taxa könnten in relativ gut oxygeniertem Wasser gelebt haben. Die Spekulationen reichten von Seetang (mit kugeligen Schwimmkörpern) bis Tierfossilien, bei kritischer Sichtweise konnte aber nur festgestellt werden, dass es sich um problematische Makrofossilien mit wahrscheinlichem (aber nicht sicherem) Eukaryontenstatus handelt (Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 361, 1470).

Jüngere, aber besser erhaltene Funde aus dem (?oberen) Ediacaran Chinas zeigen einen Bauplan aus einreihig angeordneten kugel- oder scheibenförmigen Segmenten, die durch ein Filament verbunden sind. Es handelt sich offenbar weder um riesige Schwefelbakterien noch um Kotpellets

von Tieren oder polypenartige Kolonien, sondern möglicherweise um agglutinierte Foraminiferen. Die Segmente ähneln cytoplasmahaltigen Kammern; die Filamente würden dann schmale Verbindungen zwischen den Kammern darstellen. Die Ontogenie würde sich aber fundamental von modernen Foraminiferen unterscheiden. Wie auch immer *Horodyskia* zu interpretieren ist, deckt dieses Taxon einen Zeitraum von ca. 900 MA ab und ist damit ein Indiz für evolutionäre Stase im Proterozoikum (Kongressabstracts 2004 und 2007).

FEDONKIN et al. (S. 34) halten *Horodyskia* für ein koloniales, bodenlebendes Lebewesen, evtl. Metazoe. Die einzelnen Segmente sind durch eine Röhre perlschnurartig miteinander verbunden, dadurch Kommunikation zwischen den Individuen derselben Kolonie. Relation Perlengröße/Perlenabstand bleibt für jede Kolonie gleich; wenn die Kolonie wächst, vergrößern sich die Abstände zwischen den Individuen gleichmäßig. Keine Verzweigungen. Starre Wände der Individuen; straffes, stabiles Stolon, das auch durch Verdriften der Kolonie infolge von Wasserströmungen nicht zerrissen wurde. Derartige stabile Gewebe setzen komplexe Genregulation voraus. *Horodyskia* ist danach der älteste komplexe multizelluläre Organismus. Allerdings bestehe noch keine Einigkeit in der Interpretation der Fossilien; es könne sich um den ältesten Vertreter der Animalia handeln!

Mehrere andere 1,5 MA alte problematische Fossilien aus Montana und Westaustralien belegen eine größere Diversität an megaskopischen Organismen in diesem Zeitraum. Sie alle finden sich in siliklastischen Sedimenten ähnlich der späteren Ediacara-Fauna. Siliklastische Sedimente wurden unter kühleren Bedingungen abgelagert als Karbonate.

1450 MA (zwischen 1429 und 1492 MA +/- 3 MA), naA 1490 MA:

Acritarchen als älteste sichere Fossilien von Eukaryonten (Nat. 440, 628).

Acritarchen (*Tappania plana*) aus Nordaustralien (Roper Group), bis 160 Mikrometer im Durchmesser, weisen bulböse Protrusionen und bis zu 20 hohle, zylindrische, am Ende expandierte und verschlossene Fortsätze auf, die sich auch gelegentlich dichotom verzweigen; die Fortsätze sind ungleichmäßig über die Oberfläche verteilt. Während Acritarchen normalerweise als metabolisch inaktive Ruhestadien (Sporen) von Algen interpretiert werden (die symmetrische Ornamentation weist auf eine morphologische Selbstorganisation während der Synthese der Zystenwand), deuten die unregelmäßigen Fortsätze und bulbösen Protrusionen von *Tappania* auf aktiv wachsende Zellen oder sich fortpflanzende Zysten, wobei die bulbösen Protrusionen auf vegetative Fortpflanzung durch Abschnürung deuten. Von manchen Autoren werden die Funde der Roper Group als die ältesten ganz sicheren Eukaryonten betrachtet; alle älteren Funde seien unsicher. Die eukaryontische Natur der Roper-Fossilien ist aufgrund des Nachweises diagnostischer Merkmale des eukaryontischen Zytoskeletts (Fortsätze, Protrusionen, Ornamentierung) zweifelsfrei.

Derartige dynamische Prozesse in der Zellform und -gestaltung werden bei Prokaryonten niemals angetroffen, sondern setzen ein auf Eukaryonten beschränktes Zytoskelett voraus. Die systematische Stellung von *Tappania* ist zwar unbekannt, die Morphologie dieser außergewöhnlichen Acritarchen belegt jedoch, dass vor knapp 1,5 MrA Protisten über eine Architektur des Zytoskeletts und zugehörige regulatorische Prozesse verfügten, wie sie auch bei rezenten Protisten angetroffen werden – als Voraussetzung für die erst später einsetzende große eukaryontische Radiation. Als Nebeneffekt wurde in dieser Studie beobachtet, dass die verschiedenen Acritarchenarten eine spezifische Verteilung zwischen verschiedenen Lebensräumen (küstennah – küstenfern) aufwiesen, mit abnehmender Häufigkeit und Diversität in Richtung aufs offene Meer. Diese Faziesassoziationen der einzelnen Arten sprechen für den Beginn der natürlichen Selektion und die Zunahme der Diversität der frühen Eukaryonten (Nat.

412, 66). Ein verzweigtes Hyphensystem findet sich auch bei dem rez. *Ichthyophonus*, einem parasitischen Mesomycetozoen aus der Nähe der Tier-Pilz-Divergenz. Auch in neueren Arbeiten wird eine Assoziation von *Tappania* mit den Pilzen zwar für möglich, aber problematisch gehalten (Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci 371, 1470). Konsens besteht aber, dass es sich bei *Tappania* um einen (wohl heterotrophen) Eukaryonten mit einem komplexen Zytoskelett handelt.

Auch in der jüngeren, frühneoproterozoischen Wynniatt-Formation NW-Kanadas (1077 – 723 MA) fanden sich unter den acanthomorphen Acritarchen pilzähnliche *Tappania*: aktiv wachsend, benthisch, multizellulär, erhebliche Differenzierung, mit septierten, verzweigenden, filamentösen Fortsätzen, die zu sekundärer Fusion (eine Synapomorphie der „höheren Pilze“) in der Lage sind. Es handelt sich bei dieser 850 MA alten *Tappania* somit plausiblerweise um einen Pilz, wohl die Schwestergruppe der höheren Pilze, weiter abgeleitet als die Zygomyceten. Da *Tappania* aber auch bereits in älteren Schichten nachweisbar ist (zwischen 1430/1450 MA [Roper Group, Australien] und 850 MA), lässt sich daraus ableiten bzw. vermuten, dass bereits vor ca. 1450 MA diese Schwestergruppe der höheren Pilze existiert haben dürfte.

Daneben sind aus dem Proterozoikum auch andere Acritarchen mit pilzartigen Eigenschaften bekannt. (Paleobiol. 31, 165).

ca. 1450 MA:

Helena Formation, Montana: kohlenstoffhaltige Kompressionsfossilien von mehreren Zentimeter Länge; spiralig gedrehte Formen unter diesen Fossilien (*Grypania spiralis*) sind höchstwahrscheinlich eukaryontisch. *Grypania* in Kanada bereits in 1850 MA alten Schichten (Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci 371, 1470).

ca. 1400 MA (> 1250, < 1900 MA):

C-Isotop-Untersuchungen an Acritarchen (*Dictyosphaera delicata*), vermutlich Ruhezysten photosynthetisch aktiver Eukaryonten, deuten auf deutlich höhere CO₂-Level (Faktor 10 bis 200 über rezent) in der Atmosphäre. CO₂ war damals also ein wichtiges Treibhausgas; da die Sonneneinstrahlung damals noch geringer war, muss auf der frühen Erde eine Treibhausatmosphäre geherrscht haben, damit sie nicht ständig zufror (s.o.). Die relevanten Treibhausgase waren zunächst CO₂ und Methan; mit der Zunahme des Sauerstoffgehalts zwischen 2,2 und 2,0 MrA ging der Anteil des Methans deutlich zurück, so dass schließlich CO₂ als Treibhausgas übrig blieb und über den Treibhauseffekt die Erde warm hielt (Nat. 425, 278).

1400 MA:

Grypania in Indien und China nachgewiesen, dort bis 8 cm lang und 2 mm breit. Taxonomische Stellung auch der jüngeren Funde unsicher.

Einzellige eukaryontische Alge *Glenobotrydion aenigmatis* (Nähe Bitter Springs, Zentralaustralien). Wird zu den Chlorophyta gestellt.

1400 MA:

Während man bisher davon ausging, dass der Sauerstoffgehalt in Atmosphäre und Ozean zu jener Zeit noch gar nicht ausreichte, als dass sich multizelluläres tierisches Leben hätte entwickeln können, zeigten Untersuchungen redox-empfindlicher Spurenmetalle aus 1400 MA alten Sedimenten der Xiamaling-Formation (Nordchina), dass bereits Tiefenwasser im Ozean Sauerstoff

enthielt, und dass die Sauerstoffkonzentration der Atmosphäre zu jener Zeit mindestens 4 % (oder mehr) des modernen Wertes betragen haben muss – damit wäre einfaches tierisches Leben im Meer bereits möglich gewesen. Dieser Arbeit zufolge könne daher nicht der zu niedrige Sauerstoffgehalt dafür verantwortlich gemacht werden, dass sich Metazoen erst viel später entwickeln konnten (PNAS 113: 1731).

In derselben Formation finden sich auch Bändereisenerze, an deren Bildung anoxygene phototrophische Bakterien beteiligt waren (ansonsten klafft eine Lücke von mehr als 1 MrA zwischen 1800 und 750 MA, in der keine weiteren Bändereisenerze gebildet wurden). Tetramethyl-Aryl-Isoprenoid fand sich als Biomarker für anoxygene Photosynthese und phototrophische Eisenoxidation. Die Mineralisation der organischen Masse erfolgte weitgehend durch Eisenreduktion (PNAS 115: E3895).

1350 – 1000 MA:

Maximale Diversität der Stromatolithen. Die Zunahme der Stromatolithen begann schon vor 2250 MA, blieb auf dem damals erreichten Niveau bis vor 1450 MA, nahm dann sehr stark zu bis zu einem Maximum vor 1350 bis 1100 MA, danach unregelmäßiger Rückgang bis zu einem relativen Minimum vor 550 MA. Im Kambrium und frühen Ordovizium kam es nochmals zu einem deutlichen Anstieg, danach massiver Rückgang. Der Wiederanstieg im frühen Phanerozoikum (trotz der Ausbreitung der Metazoen) lässt Zweifel aufkommen, ob der Rückgang im jüngeren Proterozoikum die Folge grasender Metazoen ist. Der Konkurrenzausschluss durch die aufstrebenden eukaryonten Algen dürfte eher eine Erklärung liefern. Studien an modernen Stromatolithen auf den Bahamas ergaben, dass diese nur dort gedeihen, wo starker Sedimenteintrag die Existenz von Metazoen und (!) Makroalgen behindert. Nimmt der Sedimenteintrag ab, besiedeln bohrende Metazoen und Makroalgen das Substrat zulasten der mikrobiellen Stromatolithen. Auch die Klimaveränderungen im späten Proterozoikum (zwei Vereisungen) könnten zum Rückgang beigetragen haben. Jedenfalls stellt sich der Verlauf des Stromatolithenrückgangs als komplex heraus und kann nicht allein (!) mit grasenden Metazoen erklärt werden (Taylor et al. 2009, 67).

1300 MA

Kerntragende Grünalgen (Chlorophyceen), 7 - 8 Mikrometer im Durchmesser, aus San Bernardino/Kalifornien, wahrsch. zur rez. Familie **Chlorococcaceae** gehörig, nach anderen Angaben aber „nur“ prokaryontische Acritarchen, s. 1600 – 1400 MA. Die Chlorococcaceae wären damit die älteste rezente Eukaryontenfamilie.

(1312 MA): Zwischen 2016 (+- 6) und 1215 (+- 20) MA (Datierungsunsicherheit); eine ältere Datierung (Rb/Sr-Alter) ergab 1312 MA:

Älteste sichere Spurenfossilien von vermiformen Metazoen sowie vermeintlich biogene scheibenförmige Abdrücke ähnlich ediacarischer *Cyclomedusa* in Sandsteinen (aus flachen Gezeitenbereichen) der Stirling Range Formation, SW-Australien (Sci. 296, 1112). Das Alter der Funde liegt irgendwo innerhalb des o.g. Spektrums, ohne dass eine nähere Eingrenzung möglich ist. In einer neuen Arbeit wird das Alter aber mit 2,0 – 1,8 MrA angegeben (Paleobiol. 33, 351).

Für die scheibenförmigen Abdrücke (< 3 cm) können nichtbiologische Ursachen nicht mit letzter Sicherheit ausgeschlossen werden, während sich die Spurenfossilien – die sich nur auf einer einzelnen Schichtoberfläche nachweisen ließen - nicht anders als biogen erklären lassen. Sie sind

als positive Ausgüsse („ridges“) erhalten, treten stets paarweise (parallel) auf, diese Paare sind 1,5 – 2 mm breit und bis zu > 2 cm lang, gerade oder unregelmäßig gekrümmt; die beiden parallelen Streifen verbinden sich an einem Ende zu einem U, während das andere Ende stets offen endet (niemals sind beide Enden geschlossen). Dimensionen sehr konstant, keine tiefere Penetration des Sediments (also streng zweidimensional). Form und Verlauf sind typisch für Organismen, die im oder durch Sediment kriechen. Damit die Streifen als solche erhalten blieben (bevor sie mit Sand ausgefüllt wurden), mussten sie mit organischer Masse bedeckt worden sein; da es keinerlei Hinweise auf mikrobielle Matten gibt, die diese Funktion übernommen haben könnten, müsste diese organische Substanz, die die erzeugte Spurimpression von der späteren Sandfüllung abgrenzte, von dem kriechenden Organismus selbst erzeugt worden sein (Schleim). Die parallelen Streifen sind somit offenbar Ausgüsse von schleimimprägnierten Spuren, die Organismen hinterließen, die über die Sedimentoberfläche krochen. Die hierfür erforderlichen Schleimmengen können niemals von Einzellern stammen, sondern nur von wurmförmigen Organismen, deutlich länger als breit, mit einer größeren Anzahl von Schleimdrüsen und flexiblem, formveränderlichen Körperbau. Moderne Analoga sind Nemertea und Ringelwürmer; Tiere mit mukoziliärer Fortbewegung produzieren oftmals Schleimspuren als parallele Doppelspuren, die beim Aushärten dreidimensionale Bänder bilden können.

Die scheibenförmigen Strukturen weisen ein zentrales Tuberkel auf, umgeben von ringförmigen Mulden; einige wurden zur ediacarischen Art *Cyclomedusa davidi* gestellt, andere zu *cf. Cyclomedusa sp.* und *cf. Bergaueria*. Eine andere Arbeit vergleicht die Strukturen mit der ediacarischen *Aspidella*.

Die biologische Genese ist sehr wahrscheinlich, aber nicht 100%ig zu sichern; diagenetische Markasitknollen können ähnliche Strukturen bilden, die in der Vergangenheit schon als Medusen fehlinterpretiert wurden; dies lässt sich aber vorliegend weitestgehend ausschließen.

Der zumindest nun über die paarigen Spurenfossilien (*Myxomitodes stirlingensis*) **gesicherte Nachweis von wurmförmigen, vermutlich schleimproduzierenden „Metazoen“** (wahrscheinlich mit hydrostatischem Skelett) vor mindestens 1200 MA (oder mehr) lässt mehrere Interpretationsmöglichkeiten bzgl. der Urheber dieser Spuren zu:

--- es könnte sich um eine eigene multizelluläre oder synzytiale Entwicklungslinie aus Protisten handeln, die inzwischen völlig erloschen ist und die nichts mit der Linie zu tun hat, die zu den heutigen Metazoen führte

--- oder es handelt sich um eine ausgestorbene frühe Seitenlinie der Linie, die auch zur Metazoen-Kronengruppe führt (außerhalb der Kronengruppe), d.h. es handelt sich um Stammmetazoen (stem group metazoa). In diesem Fall müsste sich die (vermiforme) Fortbewegung innerhalb der Metazoen mehrfach entwickelt haben (da die Schwämme, die paraphyletisch an der Basis der Kronengruppenmetazoa stehen, unbeweglich sind).

--- oder es handelt sich bereits um Spuren von Kronengruppenmetazoen.

Die Biosphäre war somit vor >1200 MA schon komplexer als bisher angenommen. Bei einem Alter von 1,8 bis 2,0 MA (Stand 2007) fallen die Stirling-Funde zeitlich mit anderen vermeintlichen multizellulären Eukaryonten zusammen, deren Auftreten mit dem gestiegenen Sauerstoffgehalt in Verbindung gebracht wird, ähnlich wie ein weiterer Anstieg des Sauerstoffgehalts der ediacarischen und kambrischen Explosion voraus ging. Der relativ niedrige Sauerstoffgehalt der Ozeane bis zum Ediacaran dürfte dafür verantwortlich sein, dass sich das multizelluläre Leben nicht schon früher richtig entfalten konnte (Paleobiol. 33, 351).

Nachdem man allerdings bei den Bahamas bis 3 cm große kugelförmige Protisten entdeckt hat, die in der Tiefsee ebenfalls derartige Spuren hinterlassen (s.o., 1600 MA), ist die Interpretation der

Spuren sehr unsicher geworden. Zumal gerade in Stirling Ranges im Zusammenhang mit den Spuren auch Fossilien gefunden wurden, die den rezenten Riesenprotisten der Bahamas entsprechen, sieht es jetzt so aus, dass alle Spurenfossilien, die vor dem ersten fossilen Nachweis der Bilateria im Sinne von Körperfossilien datieren, durchaus auf große, einzellige, motile Protisten (mit Pseudopodien) zurückgeführt werden könnten (s.o., *Gromia sphaerica*), womit ihnen die Beweiskraft für die Existenz von Bilateraliern fehlt.

ca. 1200 MA (Mitochondrien) bzw. 900 MA (Plastiden):

Endosymbiose von Plastiden und Mitochondrien viel später als bisher angenommen?

Die Datierung der beiden wichtigen Endosymbiosen war bisher sehr unsicher. Mit den Endosymbionten verbundene alte Genduplikationen bieten aber einen neuen Ansatz zur molekularen Datierung der Ereignisse. Auf der Basis der alpha- und beta-Untereinheiten der ATP-Synthase und anderer Proteine in Verbindung mit phylogenetisch unstrittigen phanerozoischen Kalibrierungspunkten multizellulärer Pflanzen und Tiere errechnete sich die Endosymbiose der Plastiden auf ca. 900 MA und der Mitochondrien auf ca. 1200 MA (PNAS 110: 12355). (Eigene Anmerkung: mit dem Nachweis ca. 1600 MA alter Rotalgen sind die jungen Daten aber nicht kompatibel, s.o.).

1200 MA

Hunting Formation, arktisches Kanada (Flachwasserkarbonate, u.a. mit Stromatolithen und Mikrofossilien von Cyanobakterien):

Rotalgen (Bangiophyceae: *Bangiomorpha pubescens*; Somerset Island, Kanada, Hunting Formation, naA Datierungsspanne: 1260 - 950 MA). Die Hunting-Formation wird aber allgemein als ca. 1200 MA alt angegeben. Andere Arbeiten geben eine Altersspanne von 1,1 – 1,25 MrA für den ersten Nachweis von *Bangiomorpha* an.

Das älteste *multizelluläre* Lebewesen, das mit Sicherheit einem rez. Stamm zugeordnet werden kann; alle älteren multizellulären Algen sind hinsichtl. ihrer systematischen Zuordnung unsicher. (Wegen später entdeckter 1600 MA alter Rotalgen s.o.)

Das Taxon besteht aus bis zu 2 mm langen Filamenten von 0,015 bis 0,045 mm Durchmesser. Die Filamente sind aus scheibenförmigen Zellen aufgebaut. Radiale Zellteilung innerhalb der Filamente (typisch für Bangiophyten). Morphologisch nicht von der rezenten *Bangia* zu unterscheiden. Unterschiede bei den Filamenten und kreisförmigen Objekten in *Bangiomorpha* könnten Hinweise auf den ältesten Nachweis sexueller Fortpflanzung liefern.

Das vertikale Wachstum der Rotalge behinderte an den Stellen, wo sie wuchs, die Ausbreitung prokaryonter Matten; an rotalgenfreien Stellen wurde das Flachwasser-Ökosystem von mattenbildenden Prokaryonten dominiert. **Dies ist der bisher älteste Nachweis einer Konkurrenz von Prokaryonten und multizellulären Eukaryonten (zulasten der Prokaryonten!).** Der Konkurrenzausschluss von Prokaryonten könnte dann die relativ schnelle, explosive Diversifizierung der Eukaryonten im Neoproterozoikum erklären (Taylor et al. 2009. S. 64).

Nach kladistischen Untersuchungen gelten Rotalgen als Schwestergruppe der Grünalgen; sie sollen zusammen mit Grünalgen und Glaukophyten vor den höheren, zu den Tieren führenden Gruppen des eukaryonten Stammbaumes abgezweigt sein. Die 1,2 MrA alten Bangiophyten galten für lange Zeit als ältester sicherer Nachweis des Pflanzenreiches (Nat. 440, 628). **Grünalgen (Chlorophyten) und Braunalgen sind seit ca. 1000 MA nachgewiesen** (s. FEDONKIN et al., 32).

Neuerdings wird allerdings von ca. 1,6 MrA alten multizellulären Rotalgen aus Indien berichtet, die damals bereits thallose und filamentöse Formen entwickelt hatten und als Kronengruppen-Rotalgen einzustufen sind. Sie stellen gleichzeitig den ältesten Nachweis für Kronengruppen-Eukaryonten und Pflanzen (→ 1650 MA).

1200 MA:

Ältester direkter Nachweis terrestrischen Lebens (Cyanobakterienmatten; indirekte Nachweise seit 2,2 MrA): cyanobakterienreiche stark kieselsäurehaltige Füllungen in Hohlräumen zwischen Feuersteinbrekzien eines Paläokarstvorkommens (=terrestrische Verwitterung!) im Hangenden des 1200 MA alten Mescal-Kalksteins in Arizona. Karstbildung ist nur auf trockengefallenem Land unter Einwirkung von Niederschlagswässern möglich. Die hervorragend erhaltenen Mikrofossilien weisen eine erstaunliche Ähnlichkeit mit rez. Cyanobakterien auf; bereits vor 1200 MA müssen sie terrestrische Matten gebildet haben wie heute in Hitze- und Kältewüsten und zur Anreicherung der Atmosphäre mit Sauerstoff beigetragen haben.

Morphologie: Filamente, mind. 0,15 mm lang, miteinander verwebt; daneben breitere Filamente und kugelige Strukturen, (cyano-)bakterienähnlich. Entweder direkt an der Bodenoberfläche oder knapp darunter lebend.

1200 MA (bis 1000 MA; stratigraphische Reichweite):

Älteste non-marine Eukaryonten im Torridonian (1,2 – 1,0 MrA) NW-Schottlands (umfasst auch die Stoer-Group, s.u.; insgesamt bis 12 km dicke Ablagerungen).

Große Diversität an Mikrofossilien mit organischen Wänden, darunter Zysten mit komplexen Wänden (Dauerstadien mit komplex aufgebauten Schutzschichten), asymmetrische Strukturen, dorso-ventral komprimierte organische Thalli (Vegetationskörper) bis 1 mm Durchmesser (wohl multizellulär; aber keine fädigen Strukturen, daher offenbar keine Flechten), Zellcluster, sphaeromorphe Acritarchen (aber keine acanthomorphen Acritarchen, d.h. mit Dornen). Daneben fand sich ein dreidimensionaler Ball aus Zellen, der von einer komplexen Zellwand eingeschlossen war; allerdings sind die einzelnen Zellen bei einem Durchmesser von 2 µm zu klein, als dass es sich um eine Metazoen-Blastula handeln könnte. Immerhin passt der Fund zur Synzoosporen-Hypothese der Metazoenentstehung, nach der sich eine generative Zelle eines unizellulären Protisten intern teilte, wobei viele kleine Zellen entstanden, die untereinander in Verbindung blieben (Synzoosporen) und einen multizellulären Zellball bildeten.

Die Eukaryonten lebten im Süßwasser (Tone als Seesedimente), einige wohl auch außerhalb des Wassers auf feuchtem Land. Entgegen bisheriger Annahmen waren die frühen Eukaryonten durchaus in der Lage, auch im Süßwasser zu diversifizieren. Hierzu passen phylogénomische Studien, dass selbst die Cyanobakterien zunächst im Süßwasser evolvierten und erst später marine Habitate besiedelten. Süßwasserhabitate sind ökologisch diverser, erfahren ggf. Zyklen der Austrocknung und ermöglichen einen direkteren Gasaustausch mit der Atmosphäre. Diese Habitatheterogenität ermöglicht ein höheres Artbildungspotential. Dass einige der Mikrofossilien zeitweise außerhalb des Wassers lebten, zeigt ihr Zusammenhang mit Sedimentstrukturen, die

durch Trockenrisse gekennzeichnet sind; allerdings lassen sich keine Aussagen dazu treffen, in welchem Ausmaß sie auf dem Trockenen gediehen (Nat. 473, 505).

1180 MA (Stoer Group, Schottland; naA 1199 +/- 70 MA)

Studien an S-Isotopen (S-Disproportionierung) terrestrischer Ablagerungen in Schottland (alluviale Ebenen, fluviatile und äolische Sandsteine, Ablagerungen flacher Seen, schwarze Schiefer als Indiz für permanent anoxische Seen; Stromatolithen und Mikrofossilien nachweisbar) weisen auf das Vorhandensein offenbar sulfid-oxidierender Bakterien auf dem Festland hin. Dies spricht für einen nicht unerheblichen Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre (jedenfalls nahe der Erdoberfläche), der die Grundlage für eine derartige Lebewelt bot (sog. „aerobe chemolithotrophe Sulfidoxidierer“).

Das Ausmaß der S-Fraktionierung entspricht derjenigen moderner bakterieller Sulfatreduzierer; die nächstjüngeren Nachweise vergleichbar ausgeprägter S-Fraktionierung sind mehr als 300 MA jünger. Aber auch in ca. 1,0 MrA alten lakustrinen Siltsteinen (Schluffsteinen) der darüber liegenden Torridon Group fand sich eine ähnliche S-Fraktionierung als Indiz für anhaltende sauerstoffreiche Verhältnisse im terrestrischen Milieu. Sauerstoffmangel behindert die S-Fraktionierung.

Im Ozean lag die Sulfatkonzentration zu jener Zeit noch etwa eine Größenordnung niedriger als heutzutage. Das Oberflächenwasser (fluviatil, lakustrin) der Stoer Group war dagegen *nicht* sulfatarm, die S-Fraktionierung wurde *nicht* durch Sauerstoffmangel begrenzt. Die bakterielle S-Fraktionierung (Disproportionierung), offenbar das Resultat sulfid-oxidierender Bakterien, ist damit ein Indiz für einen recht hohen Sauerstoffgehalt der Luft, während die Ozeane noch vergleichsweise sauerstoffarm waren (Nat. 468, 290).

1150 – 950 MA:

Ruyang Group, China: acanthomorphe Acritarchen, darunter *Shuiyousphaeridium* als vermeintlicher **Dinoflagellate** (aufgrund des Biomarkers Dinosteran, der in den gleichen Schichten wie die o.g. Fossilien gefunden wurde).

1150 – 700 MA (konservativste Kalkulation)

Nach neueren molekularkladistischen Untersuchungen (2001) unter Einbeziehung von 119 proteincodierenden Genen muss zu dieser Zeit die Besiedlung des Festlandes mit terrestrischen Pilzen – wohl in Kombination mit Cyanobakterien und eukaryontischen Grünalgen – erfolgt sein. Die Landbesiedlung wurde offenbar durch die symbiontische Partnerschaft zwischen einem photosyntheseaktiven Organismus und einem Pilz erleichtert (Flechten = Cyanobakterien oder Grünalgen in Verbindung meist mit Ascomycota, seltener auch Zygo- oder Basidiomycota; arbuskuläre Mycorrhiza = Pflanze + Glomerales). Deuteten rRNA-Daten bisher darauf, dass die Diversifikation der Pilze (und die Entstehung der terrestrischen Glomerales) erst vor ca. 600 MA erfolgte, so ergaben Proteinsequenzstudien auf der maximal verfügbaren Datenbasis nun folgende Divergenzzeiten:

--- zwischen den verschiedenen Gruppen der Pilze: 1458 – 966 MA

--- Glomerales: 1400 – 1200 MA

--- Dichotomie zwischen Grünalgen und Bryophyten: 1061 +/- 109 MA

--- Dichotomie der Bryophyten in Moose und Gefäßpflanzen: 703 +/- 45 MA.

Somit müssen vor 1200 – 1400 MA die ersten terrestrischen Pilze gelebt haben, und vielleicht auch schon die ersten mycorrhizalen Assoziationen. **Selbst bei einer sehr konservativen Eichung, die nicht an Tierstämmen, sondern den ältesten fossilen Resten von Rotalgen und Schlauchpilzen orientiert ist, erfolgte die Dichotomie der großen Gruppen der Pilze immerhin noch vor 1100 – 750 MA.** (Dies berücksichtigte Rotalgen vor 1,2 MrA; wenn Rotalgen schon vor 1,6 MrA existierten, verschieben sich diese Daten zurück).

(Zygomyceten = Jochpilze; hierzu gehören die Glomerales, die die meisten Mycorrhiza bilden; Ascomyceten sind Schlauchpilze; dieser Typ von Pilzen ist weitgehend an der Flechtensymbiose beteiligt; Basidiomyceten = Ständerpilze).

Die geringeren Divergenzzeiten in den rRNA-Studien beruhen z.T. auf einem niedrigeren Kalibrierungspunkt für die Dichotomie Pilze-Tiere (965 MA), der später auf ca. 1200 MA revidiert wurde. Der o.g. Proteinstudie lag ein Divergenzdatum für alle drei Reiche von 1576 MA zugrunde aus einer damals aktuellen (1999) Molecular Clock Studie. Eine Besiedlung des Landes mit Pilzen vor über 900 MA wird aber bei jeder Kalibrierung (1200 oder 1576 MA; rRNA oder nucleär kodierte Proteine) bestätigt. Bezüglich der Fossilfunde bestätigen 1200 MA (naA 1300 MA) alte Rotalgen, dass die Divergenz in die drei Reiche (im Modell angenommen mit 1576 MA) jedenfalls vor 1200 MA schon erfolgt sein muss; wäre diese Divergenz erst vor 1200 MA erfolgt, ergäben sich immer noch 1108 – 557 MA für die Hauptdivergenzen innerhalb der Pilze.

Bei einer Dichotomie der Pilze entsprechend der Kalibrierung nach Tierstämmen vor 1500 bis 900 MA ergäbe sich eine Dichotomie Grünalgen/Landpflanzen vor 1100 MA und die Entstehung der Moose vor 700 MA; sollte die Dichotomie der Hauptgruppen der Pilze erst vor 1100 – 750 MA erfolgt sein, rücken auch diese Dichotomiepunkte um ca. 20 bis 25 % nach vorn. Aber auch in diesem Fall hätten dann vor 700 MA schon Pilze existiert, die zusammen mit Cyanobakterien Flechten bilden konnten und damit das Festland besiedeln konnten, zumindest zusammen mit Cyanobakterien und evtl. einfachen Moosen. Flechten sind auch heute die genügsamsten Vegetationsbildner, die auch Extremstandorte besiedeln. Das frühe Auftreten der Pilze in molekularkladistischen Untersuchungen spricht jedenfalls für eine frühe einfache Landvegetation aus diesen Elementen, die dann zu einer gewissen chemischen Verwitterung führte.

Prokaryontische terrestrische Ökosysteme sind wahrscheinlich schon 2600 MA alt (s. dort), direkte mikrofossile Nachweise datieren auf 1200 (s. dort) bis 800 MA. Die ersten Schritte bei der Besiedlung des Festlandes mit Eukaryonten umfassten dagegen offenbar eine Symbiose mit (terrestrischen) Pilzen (Ascomycota usw.), z.B. durch Symbiose eines Cyanobakteriums (Prokaryont) mit einem Pilz (Eukaryont). Noch heute bilden Flechten, freilebende Cyanobakterien, z.T. in Kombination mit Moosen, mikrobielle Krusten in eigentlich sehr lebensfeindlichen, schwer besiedelbaren terrestrischen Arealen, z.T. in Verbindung mit extremophilen Tieren wie Tardigrada. Derartige Lebensgemeinschaften könnten schon im Neoproterozoikum existiert haben, **allerdings fehlt bisher der Nachweis von eindeutigen Landpflanzensporen aus dem Präkambrium.**

Sollte es tatsächlich schon im Neoproterozoikum zu einer ersten Landbesiedlung mit Pflanzen und Pilzen gekommen sein, so ergeben sich hieraus erhebliche ökologische Konsequenzen: die damit verbundene Zunahme des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre könnte einerseits die kambrische Explosion der Tiere ausgelöst haben, andererseits ggf. auch die neoproterozoische Vereisung erklären (Abnahme des CO₂ durch erhöhte Verwitterung und damit Bindung von organischem C in Böden usw.) (Schneeballerde). (Sci. 293, 1129).

Flechten (als Doppelorganismen aus Algen und Pilzen) sind fossil indirekt seit der Doushantuo-Formation, ganz sicher erst ab 50 MA (Bernstein) belegt; es gibt einige Berichte von Flechten aus Rhynie (O-Siegen) und dem Präkambrium, diese sind aber nicht voll akzeptiert (Sci 289, 1884).

1100 MA:

weitere Nachweise von *Grypania spiralis*: bis 50 cm lang, aber nur 2 mm im Durchmesser (PNAS 106, 24)

1100 MA:

Die Zusammensetzung des Phytoplanktons während des M-Proterozoikums (1800 – 800 MA) ist weitgehend unbekannt, weil sich in den Sedimenten dieses Zeitraums kaum erkennbare Fossilien des Phytoplanktons finden.

Studien von intakten Porphyrinen (Molekülfossilien des Chlorophylls) in 1,1 MrA alten schwarzen marinen Sedimenten aus Mauretanien zeigten, dass die Phototrophen zu jener Zeit ganz überwiegend durch Cyanobakterien repräsentiert waren, während größere planktonische Algen selten waren. Die Primärproduktion wurde also fast ausschließlich von Cyanobakterien getragen, daneben existierten aber auch noch anoxygene Chlorobiaceae sowie Chromatiaceae als Photosynthetisierer.

An der Basis der Nahrungskette standen somit sehr kleine Zellen, was den Energiefluss zu höheren trophischen Ebenen limitierte und auf diese Weise die Entstehung größeren und komplexeren Lebens verzögert haben könnte. Eukaryontische Sterane sind zwischen 1,6 und 1,0 MrA nicht nachweisbar – folglich spielten eukaryontische Algen eine völlig untergeordnete Rolle. Der Energiefluss der Primärproduzenten reichte wohl nicht aus, um komplexe eukaryontische Ökosysteme zu unterhalten. Protisten radiierten erst ab 800 MA, Eumetazoa ab 600 MA (PNAS 115: E6978).

Hierzu passen auch 1400 MA alte Daten aus Kanada (¹⁷O-Isotope in Sulfaten), auf deren Basis das Ausmaß der Primärproduktion im Mittelproterozoikum modelliert wurde. Unterstellt man entsprechend den aktuellen Annahmen einen CO₂-Partialdruck zwischen dem 2- und 30-Fachen der prä-anthropogenen Werte, so ergibt sich eine oxygene Primärproduktion zwischen 6 % des prä-anthropogenen Wertes bei einem Sauerstoffgehalt von 0,1 bis 1 % des rezenten Wertes und von bis zu 41 % bei einem Sauerstoffgehalt zwischen 1 und 10 % des rezenten Wertes. Erst 700 bis 800 MA später kam es zu einer grundlegenden Veränderung in den Meeren, indem das cyanobakterielle Phytoplankton in erheblichem Umfang durch eukaryontisches Plankton (Algen) ersetzt wurde (Nat. 559: 613).

1090 - 1050 MA:

Es sind nur wenige festländische Seen aus dem Proterozoikum bekannt. Man geht aber davon aus, dass sie zu einer Zeit, als die Ozeane weitgehend noch anoxisch waren, eine wichtige Rolle bei der Evolution oder dem Überleben frühen eukaryontischen Lebens gespielt haben. In der 1,1 MrA alten Nonesuch Formation (Michigan) findet sich ein großer fast 1,1 MrA alter See mit Fossilien früher Eukaryonten (sphäromorphe Acritarchen wie *Trachysphaeridium*; filamentöse Hüllröhrchen ähnlich *Siphonophycus*). Untersuchungen mit verschiedenen Methoden zeigten, dass die tiefen Wasserschichten des Sees zwar anoxisch waren, die mittleren Abschnitte aber einen geringen Sauerstoffgehalt aufwiesen, während die oberen Wasserschichten gut oxygeniert waren (fast das gesamte Eisen zu Hämatit oxidiert). Über die gesamte Lebensdauer des Sees hinweg war der größte Teil der Wassersäule somit (mehr oder weniger stark) sauerstoffhaltig (PNAS 115: 12938).

1077 – 723 MA:

Wynniatt Formation, Kanada: Fossilien, die Dinoflagellatenzysten ähneln

1000 MA:

Palaeovaucheria (Vaucheriaceae, Xanthophyceae) in der Lakhanda Formation Sibiriens. Xanthophyceae sind Heterokonten, die eine Rotalge als sekundären Endosymbionten enthalten. Ältester Nachweis vor ca. 1000 MA.

Proterocladus antiquus (2 mm lang) aus Nordchina als benthische Chlorophyte aus der (auch rezent vertretenen) Ordnung **Siphonocladales** (ca. 1 MrA alt), passend zu molekularen Uhren, dass die Chlorophyten im Mesoproterozoikum und frühen Neoproterozoikum diversifizierten. 2 mm lang, fadenförmig, multizellulär, morphologisch differenziert. Die (häufigen) Funde sprechen dafür, dass die Chlorophyten vor ca. 1 MrA makroskopisch und multizellulär wurden sowie zelluläre Differenzierung entwickelten – 200 MA früher als nach bisherigen Funden bisher angenommen; *Proterocladus* gilt als älteste makroskopische Chlorophyte. Für Rotalgen wird ein Mindestalter von 1047 MA angegeben (Qing Tang et al., Nat Ecol Evol. 2020).

~ 1000 MA:

Parmia: wurmförmlicher Organismus aus siliciklastischen (ediacaran-artigen, unter kühlen Bedingungen abgelagerten) Sedimenten NO-Russlands (Timan), maximal 6 cm lang und 2,5 mm breit, regulär segmentiert (7 – 11 Segmente pro mm). Das genaue Alter steht aber noch nicht fest, mit Gewissheit deutlich älter als Ediacaran (FEDONKIN et al. 36).

1000 MA:

Beginnender Rückgang der Stromatolithen, der sich zwischen 850 und 800 MA noch beschleunigt.

1010 – 890 MA (Grassy Bay Formation, arktisches Kanada):

Vermeintliche (erstaunlich gut erhaltene) Fossilien von Pilzen (*Ourasphaira giraldae*) mit filamentartigen Strukturen und (umstrittenen) Hinweisen auf Chitin. Die elektronenmikroskopische Untersuchung zeigte verzweigte Filamente, die in kugelförmigen Strukturen endeten, sowie chitinartige Fasern auf der Oberfläche der Fossilien. Die Filamente wurden durch Septen in Segmente unterteilt (solche Septen finden sich auch bei manchen modernen Pilzen). Molekulare Uhren gingen zwar ebenfalls bereits davon aus, dass vor 1 MrA schon Pilze existierten, aber nur einfache, einzellige Pilze und keine Pilze von der Komplexität von *Ourasphaira*. Die Funde stammen aus einer Flussmündung und die Pilze lebten wohl auf dem Festland und ernährten sich vermutlich von bakteriellen Matten, da Pflanzen als Nahrungsquelle zu jener Zeit nicht zur Verfügung standen.

Die septierten Filamente mit rechtwinkliger Verzweigung und terminalen kugelförmigen Strukturen können als Hyphen mit terminalen Sporen interpretiert werden (ähnlich den sporentragenden Stadien vieler Pilze). Polarisiertes Wachstum und osmotrophische Ernährung finden sich bei Chytridiomycota, Blastocladiomycota und Dikarya (= Ascomycota + Basidiomycota). Daher könnte *O. giraldae* zu einer dieser Gruppen gehören. Allerdings sind die Septen in den

Fossilien nicht so regelmäßig entlang der Hyphen angeordnet wie bei Dikarya, und Dikarya sollen nach molekularen Daten erst vor (>) 452 MA entstanden sein. Daher kann *O. giraldae* allenfalls ein Stamm-Dikarya sein oder er gehört zu einer anderen Linie der Totalgruppe der Fungi.

Da keine Hinweise auf Cellulose gefunden wurden, lässt sich ausschließen, dass es sich um Scheinpilze (Pseudofungi) wie Oomycetes und Hyphochytridiomycetes handelt, die zwar ähnlich aussehen können, aber nur geringe Erhaltungschancen haben; sie können zwar auch Chitin bilden, die Hauptkomponente ihrer Wände besteht aber aus Cellulose. Andere chitin-produzierende Organismen (wie Arthropoden, Chrysoflagellaten, Diatomeen und Ciliaten) scheiden aus morphologischen Gründen aus.

Älteste bisher bekannte Pilze: Rhynie (410 MA) als Pilzfossilien sowie Pilzsporen von Glomeromyceten aus Wisconsin (450 MA). Es handelt sich bei *O. giraldae* nicht nur um den ältesten Nachweis der Pilze, sondern auch der Ophistokonta (Fungi, Metazoen und verwandte Protisten wie Choanoflagellaten) insgesamt.

Die meisten Pilze leben auf dem Land, es gibt aber auch marine Pilze. *O. giraldae* dürfte in der Umgebung einer Flussmündung gelebt haben, wo die Akkumulation von organischem Detritus das Wachstum von Pilzen und Heterotrophie gefördert haben dürfte. Der Pilz dürfte vom Festland dann ins Wasser transportiert worden sein. Die Besiedlung des Festlands durch Pilze dürfte die spätere Kolonisierung mit Landpflanzen mittels Bodenbildung und durch mycorrhizale Symbiosen erleichtert haben, indem die Pilze ökologische Nischen für Pflanzen schafften, den Untergrund verbesserten und die Nahrungsaufnahme der Pflanzen erleichterten.

Kladogramm der Eukaryonten:

Basale Dichotomie vor ca. 1,6 MrA in Linie I und II:

Linie I:

- Amoebozoa (Nachweis ab 900 MA)
- Ophistokonta: --- Pilze
 - Choanoflagellaten + Metazoa

Linie II:

- Excavata (Nachweis ab 450 MA) + Archaeplastida (Rotalgen ab 1,1 MrA)
 - (nicht gegeneinander aufgelöst)
- Alveolata (Nachweis ab 700 MA)
- Stramenopiles (Nachweis ab 1,2 MrA) + Rhizaria (Nachweis ab 740 MA)

(Nat. 570: 232).

Multizelluläre Hyphen müssen schon sehr früh in der Evolution der Pilze entstanden sein, wie phylogenomische Untersuchungen von 72 Genomen von Pilzen und Außengruppen ergaben. Die Multizellularität der Hyphen entstand dabei auf einem „dritten“ Weg (neben der aggregatorischen und der klonalen Multizellularität), da ihr andere genetische Mechanismen zugrunde liegen, konkret vor allem die Exaptation und Kooptierung alter eukaryontischer Gene, vor allem Gene für

Phagozytose und Zytoskelett: von geringerer Bedeutung, aber ebenfalls relevant, sind Duplikationen, strukturelle Genveränderungen (z.B. Introns) und die Entstehung neuer Genfamilien. Dagegen kam es – im Gegensatz zu den meisten anderen multizellulären Linien – nicht zu einer Expansion von Kinasen, Rezeptoren und Adhäsionsproteinen (die bei klonalen und aggregierenden multizellulären Linien eine wichtige Rolle spielen) – wohl wegen des apikalen, fraktal-artigen Wachstumsmodus der Pilzhyphen.

Insgesamt trugen 414 neue Genfamilien zur Evolution der Hyphen bei. Die basal innerhalb der Pilze stehenden Blastocladiomycota und Chytridiomycota könnten Übergangsformen zur Entwicklung multizellulärer Hyphen darstellen; so dominieren bei Chytridiomycota einzellige Formen, die sich mit wurzelähnlichen, verzweigten Rhizoiden am Substrat verankern – möglichen Vorläufern von Hyphae.

Analog zu Tieren und Pflanzen war der Schritt zur Multizellularität bei Pilzen kein „großer“ Schritt, sondern die Folge einer großen Anzahl kleinerer genetischer Veränderungen, die synergistisch zu einer Schlüsselinnovation (wie multizellulären Hyphen) führten. Die dadurch entwickelten Zelldifferenzierungs-Programme der Pilze könnten dann die Voraussetzung für die mehrfache Entstehung komplexer multizellulärer Strukturen in der späteren Evolution der Pilze geliefert haben (Nat. Comm. 10: 4080).

Für die Entstehung der Multizellularität bei Pilzen wird eine andere Genese angenommen als bei Algen, Pflanzen und Tieren. Für osmotrophe Ernährung ist folgendes Prinzip anzunehmen: sobald die lokale Ernährungsgrundlage immobil, schwer verdaulich und nährstoffarm ist, sind hyphenbildende Osmotrophe im Vorteil im Vergleich zu motilen oder autolytischen einzelligen Osmotrophen. Der Vorteil der Hyphen entsteht daraus, dass der Transport von Nährstoffen durch ein zusammenhängendes Zytoplasma es erlaubt, verbleibende Nahrungsquellen zu nutzen, nachdem lokal die Quellen für essentielle Nahrungsstoffe erschöpft sind, sowie die effizientere Nutzung der wertvollen (kostenaufwendigen) Exoenzyme. So waren mehrzellige hyphenbildende Organismen im Vorteil; dies erklärt auch, warum Pilze, nicht aber einzellige Bakterien dahingehend evolvieren konnten, widerstandsfähige und nährstoffarme Substrate wie Laubstreu und Holz zu zersetzen (Nat. Comm. 11: 2594).

?1500 - 900 MA:

Im Laufe des Mittelproterozoikums erste vermeintliche Schwammreste (Ostsibirien; Grand Canyon: kieselige Schwammnadeln der Gatt. *Tyrkanispongia*, die auf 1,5 MrA geschätzt werden; Zentralafrika: große Ähnlichkeit mit rezenten Kalkschwämmen; Bretagne: kalkige Nadeln der Gatt. *Eospicula*).

Allerdings wird die Schwammnatur der Nadeln auch bestritten; es könnte sich um eine Biomineralisation von Protisten handeln. In ediacarazeitlichen Ablagerungen Chinas wurden modern aussehende Schwämme jedoch sicher nachgewiesen (s. Doushantuo-Formation).

Die angeblich für Demospongiae diagnostischen Biomarker aus dem oberen Cryogenium (Cryogenium: Sturtian- bis Marinoan-Vereisung), d.h. > 635 MA alt, gehen aber wohl auf Protisten zurück, die ebensolche Biomarker bilden (s.u.).

Zwischen ca. 760 MA und 548 MA finden sich keine kugelige Fossilien (ohne Schwammnadeln), die den Kalkschwämmen zugeordnet werden (*Otavia*) (s.u.).

> 1200 - 900 MA: Radiation der höheren Eukaryonten

Nach Fossilfunden in bituminösen Schichten erfolgte in dieser Zeitphase eine starke Radiation der höheren Eukaryonten (vgl. 1900 - 1800 MA) und die Differenzierung in die rezenten Phyla, während manche molekularkladistischen Untersuchungen darauf deuten, daß die Radiation schon viel früher stattfand und sich die verschiedenen Phyla nahezu zeitgleich voneinander abspalteten. Andere molekulare Daten bestätigen aber eine Radiation der „höheren“ Eukaryonten vor ca. 1 MrA. Der Nachweis von Rotalgen vor 1200 MA (neuerdings 1600 MA, s.o.) bestätigt ebenfalls, dass spätestens zu diesem Zeitpunkt die Radiation der höheren Eukaryonten bereits im Gange war.

Die Ursache für die plötzliche Radiation könnte die Akquisition der Chloroplasten und/oder der Übergang zu **sexueller Fortpflanzung** gewesen sein.

Die Radiation der höheren Algen (Rhodophyten, Chromophyten, Chlorophyten) soll nach rRNA-kladistischen Untersuchungen erst relativ spät in der Entwicklung der Eukaryonten, d.h. erst kurz vor der Radiation der Metazoa/Metaphyta erfolgt sein. Bis dahin dürften die Eukaryonten auf nicht photosynthetisierende Protisten beschränkt gewesen sein.

In die Phase der Radiation der höheren Eukaryonten fällt auch die Entstehung des Tierreichs; allerdings ermöglichte erst der höhere O₂-Gehalt gegen Ende des Präkambriums die Entstehung makroskopischer und damit fossil nachweisbarer Metazoa. Auch die Differenzierung des Tierreichs in Diploblasten (die im Vendium dominierten) und Triploblasten muß bereits im Rahmen der "großen eukaryontischen Radiation" stattgefunden haben. Die frühen Triploblasten waren zunächst acoelomat; die Entstehung und Radiation der Coelomata erfolgt erst präediacarisch oder ediacarisch (s. aber: 1600 MA und 1312 bzw. 2016-1215 MA als strittige mögliche Indizien für Coelomata, die aber anders interpretiert werden können, z.B. als Spuren riesiger Protisten).

Kladogramme der Eukaryonten

Im Jahr 2000 wurde ein umfassendes Kladogramm der Eukaryonten aufgrund der kombinierten Daten von vier Proteinsequenzen vorgestellt; die Ergebnisse deuten darauf, dass entgegen früherer Annahmen an Hand von RNA-Kladistiken die frühen, basalen Beziehungen der Eukaryontenlinien doch kladistisch auflösbar sind (Sci 290, 973):

1. Abzweigung: Diplomonadida + Parabasalia

danach: Dichotomie: a) Amöbozoen + Tiere + Pilze

b) Discicristata + Alveolata + Heterokonta + Plantae

zu a) 1. Abzweigung: Amoebozoa: Lobosa + (Myxogastridae + Dictyostelidae)

ab jetzt: Opisthokonta

2. Abzweigung: Metazoa

--- Microsporidia + Fungi

zu b) 1. Abzweigung: Plantae: innere Kladistik der Plantae:

-- Glaucophyta

-- Rhodophyta

-- Grünalgen + Landpflanzen

danach: Dichotomie:

I. Discicristata = [Vahlkampfiidae + Acrasidae] + [Euglenoidea + Kinetoplastida]

II. Alveolata (= Apicomplexa syn. Sporozoa + Ciliophora) + Heterokonta (= Oomycetes)

+ Phaeophyceae) . Alveolata + Heterokonta = Chromalveolata.

Nach basaler Abzweigung der Parabasalia und Diplomonaden spaltet sich also die eukaryote Linie in zwei große Äste auf. Der erste Ast spaltet zunächst die Amöbozoen ab und spaltet sich dann in die Metazoen und die (Pilze + Mikrosporidien) auf. Der zweite Ast spaltet zunächst die Linie zu den Algen und Landpflanzen ab (erst Blau-, dann Rot-, schließlich Grünalgen), die ein Monophylum bilden, und teilt sich dann in zwei Äste auf, von denen der eine die Discicristata, vorwiegend Euglenoiden und Kinetoplastiden umfasst, der andere die Alveolaten (Apicomplexa, Ciliophora, Heterokonta). Die Schwestergruppenstellung der Pilze und Mikrosporidien steht im Widerspruch zu RNA-Kladistiken, die auf eine basalere Stellung der Mikrosporidien deuten; dies dürfte aber ein Artefakt der schnellen Genevolutionsraten der Mikrosporidien sein.

Insgesamt zeichnete sich anno 2000 folgendes Szenario ab: die Großgliederung der Pflanzen in Braun-, Rotalgen, Grüne Pflanzen (Grünalgen + Landpflanzen) blieb bestehen; um gleichrangige Reiche zu definieren, muss man vom Tierreich, Pilzreich, Rotalgen, Grünen Pflanzen und Stramenopila (z. B. Braunalgen) sprechen. Rotalgen und Grüne Pflanzen haben ihre Plastiden durch getrennte Endosymbiosen erhalten. Die Stramenopila waren zunächst farblose Einzeller, u.a. bakterienähnliche Zooflagellaten (Picosoecida) sowie Pseudociliaten (z.B. *Opalina*), früher als Sporozoa interpretierte Formen wie *Blastocystis* und die früher als (Schleim)Pilze interpretierten Labyrinthulida. Einige Stramenopila sind durch Endosymbiose (Aufnahme assimilierender Eukaryontenzellen) farbig und autotroph geworden: Braunalgen und Goldalgen, zusammen als Heterokonta bezeichnet.

Chromista (Cryptophyten, Haptophyten, Rappemonaden und Stramenopila) besitzen einheitliche Plastiden; sie gehen auf eine einzelne sekundäre Endosymbiose mit einer Rotalge (vor ca. 1260 MA) zurück. Sekundäre Endosymbiosen trugen somit erheblich zur Zunahme der Biodiversität der Eukaryonten bei (PNAS 99, 15507).

Innerhalb der Grünalgen stellen die Charophyceae i.w.S. (Armeleuchteralgen) die Schwestergruppe der Landpflanzen; ihnen sind innerhalb der Grünalgen die Jochalgen näher verwandt; an der Basis der Evolutionslinie steht die einzellige Grünalge *Mesostigma*. Die Landpflanzen sind somit wohl aus einer Gruppe von Süßwasser- und nicht aus Meeressalgen hervorgegangen.

Die Pilze und Mikrosporidien sind nahe verwandt; Mikrosporidien gelten damit nicht mehr als primitive mitochondrienlose Eukaryonten, sondern haben die Mitochondrien wohl sekundär verloren.

Kladogramm der Eukaryonten anno 2002 (Sci. 297, 89):

Mit Hilfe der Analyse von bestimmten Genfusionen konnte die aus „normalen“ molekularkladistischen Sequenzanalysen nicht eindeutig eruierte Wurzel der Eukaryonten ermittelt werden. Danach liegt diese Wurzel zwischen den Opisthokonten (Pilze, Choanozoa und Tiere) einerseits und den Bikonten (alle anderen Eukaryonten einschl. Pflanzen; außer Amöbozoa) andererseits. Die Position der Amöbozoa ist unklar. Die Dichotomie zwischen Tieren und Pflanzen reicht also bis an die Basis der Eukaryonten zurück. Nur die Amöbozoa könnten möglicherweise noch früher (vor der Dichotomie Opisthokonten/Bikonten) abgezweigt sein, möglicherweise zweigen sie aber auch von dem Ast zu den Bikonten oder (weniger wahrscheinlich) von der Linie der Opisthokonten (d.h. *nach* der basalen Dichotomie Bikonten/Opisthokonten) ab. Für eine Assoziation der Amöbozoa mit der Linie zu den Bikonten spricht der Mitochondrienbau: Opisthokontenmitochondrien haben typischerweise flache Cristae, Amöbozoa und Bikonten zumindest als Ausgangssituation röhrenförmige Cristae. Offenbar ist es also unmittelbar nach der symbiogenetischen Entstehung der Mitochondrien zu dieser grundlegenden Differenzierung (Dichotomie) im Mitochondrienbau gekommen, die sich in der basalen Dichotomie der Eukaryonten wiederfindet. Auch bei den Geißeln gibt es fundamentale Unterschiede: die einzige Geißel der Opisthokontenzelle sitzt hinten, bei den Amöbozoa dagegen vorn; basale Bikonten weisen vorn und hinten je eine Geißel auf. Die Konsequenz ist, dass es entweder gar keine rezente Eukaryontenlinie gibt, die **vor** der grundlegenden Dichotomie der

Tiere und Pflanzen abgezweigt ist, oder höchstens die Amoebozoa dieser Dichotomie vorausgehen.

Außengruppe: BACTERIA

Ab jetzt: EUKARYONTA

--- ?? Amoebozoa

Dichotomie: Linie der Opisthokonten vs. Linie der Bikonten

a) Linie der Opisthokonten

--- ??? Amoebozoa (unwahrscheinlicher als die beiden anderen alternativen Positionen)

--- Fungi

--- Choanozoa

--- Tiere

b) Linie der Bikonten

--- ? Amoebozoa

ab jetzt: BIKONTEN (definiert durch zwei Zilien pro Zelle; sicher monophyl)

--- Apusozoa

--- Excavata = Heliozoa + (Loukoozoa + Euglenozoa + Percolozoa + Metamonada + Parabasalia) + (Foraminifera + Radiolaria) + Cercozoa [Anm.: Monophylie und interne Kladistik der Excavata nicht gesichert]

--- Chromalveolaten (enthalten: Dinoflagellaten, Sporozoa, Protalveolaten, Ciliophora, Cryptophyta, Heterokonta, Haptophyta, Rappemonaden als im Jahr 2011 neu beschriebene Schwestergruppe der Haptophyta); ihnen gemeinsam ist die symbiogenetische Implantation einer Rotalgenzelle in eine heterotrophe Wirtszelle an der Basis der Linie, die zu den Chromalveolaten führt

jetzt: Symbiontische Aufnahme von Chloroplasten

--- Glaucophyta

--- Viridiaeplantae

--- Rhodophyta (eine Rotalgenzelle wurde dann in die Linie zu den Chromalveolaten aufgenommen und führte damit zur Entstehung der Chromalveolaten); die Rhodophyten sind somit älter als die Chromalveolaten, auch wenn deren Linie schon früher abzweigt.

Die neueren Erkenntnisse widersprechen der früheren Annahme, dass die frühen Eukaryonten keine Mitochondrien hatten und diese erst sekundär akquiriert wurden. Archezoa (Parabasalia, Metamonaden) erweisen sich trotz Abwesenheit von Mitochondrien damit nicht mehr als basale Eukaryonten; sie sind recht fortgeschrittene Gruppen innerhalb der Excavata. Alle Eukaryonten weisen entweder Mitochondrien oder von ihnen abgeleitete Organellen (Hydrogenosomen, Mitosomen) auf; jedenfalls ist bis 2006 kein Eukaryont bekannt, der primär mitochondrienlos ist, was nicht ausschließt, dass der erste Stammgruppen-Eukaryont mitochondrienlos war und Mitochondrien erst nach Entstehung der Eukaryonten akquiriert wurden, aber es wurde bisher kein

rezenten Eukaryont gefunden, der aus dieser hypothetischen primär mitochondrienlosen Phase der Eukaryontenevolution stammt.

Datierung der Radiation der Eukaryonten (2012) (PNAS 108, 13624)

Der Fossilnachweis der Eukaryonten weist vier grundlegende Daten auf:

Mikrofossilien mit eukaryontischen Merkmalen (Eukaryontenstatus aber sehr strittig): 3200 MA (Moodies Group, s.o. unter „3200 MA“)

Eukaryontenstatus früher *Grypania* gilt als strittig (ab 1950 MA)

Erste allgemein anerkannte eukaryontische Mikrofossilien: ca. 1800 MA - allerdings mit unbekannter taxonomischer Zuordnung (Acritarchen)

Älteste Acritarchen mit regulärer Ornamentation (*Valeria*): 1683 – 1780 MA (Datierungsspanne)

Acritarchen mit unstrittigen Eukaryonteneigenschaften: ab 1490 MA

Älteste Eukaryonten, die taxonomisch rezenten Gruppen zugeordnet werden können: 1200 MA (*Bangiomorpha*)

Zunahme der Diversität und Häufigkeit: 800 MA

Nach multigenbasierten, durch Fossilien kalibrierten molekularen Daten lebte der letzte gemeinsame Vorfahr der rezenten Eukaryonten vor 1866 und 1679 MA – passend zu den ältesten Mikrofossilien, die unstrittig als Eukaryonten interpretiert werden. (Dies schließt nicht aus, dass die Eukaryonten selbst viel älter sind; die errechneten Daten betreffen den LUCA der Kronen-Eukaryonten und treffen keine Aussage über das Alter der Eukaryonten-Stammlinie).

Die Ozeane waren zu dieser Zeit stark stratifiziert (schwach ventiliert), eisenreich; ab 1800 MA befanden sich ausgedehnte sulfidische Wassermassen unter moderat oxygeniertem Oberflächenwasser.

Allerdings hängt das Alter des Eukaryonten-LUCA auch von den fossilen Kalibrierungspunkten ab. Lässt man proterozoische Fossilien außer Betracht (berücksichtigt also nur phanerozoische Fossil-Kalibrierungen), verjüngt er sich auf 1506 – 1471 MA (95%: 1643 – 1347 MA); berücksichtigt man dagegen proterozoische Fossilien, lebte der LUCA vor 1837 – 1717 MA (95%: 1954 – 1601 MA).

Die ozeanischen Bedingungen zu Zeiten des LUCA passen zu einer Entstehung der Eukaryonten aus anaeroben Methanogenen, die in symbiotischer Partnerschaft mit fakultativ aeroben

Proteobakterien oder Sulfatreduzierern lebten. *Fakultativ anaerobe* Mitochondrien könnten den frühen Eukaryonten ermöglicht haben, im sulfidischen proterozoischen Ozean zu überleben und zu gedeihen.

Sulfid stört aber die Funktion der Mitochondrien in *aerob* atmenden Eukaryonten. Daher könnte die Radiation verschiedener Eukaryontenlinien erst möglich geworden sein, als die sulfidreichen Tiefenwässer vor ca. 800 MA verschwanden.

Allerdings könnte die Evolution der Eukaryonten anstelle im Zentrum des Ozeans auch unmittelbar in flachen Küstenbereichen erfolgt sein, in die der Einfluss des sulfidhaltigen Tiefenwassers nicht reichte, oder aber im Süßwasser. So finden sich in 1200 bis 900 MA alten Seeablagerungen (Torridonian Schottlands), aber auch in 1400 bis 1500 MA alten Küstenablagerungen der Roper Group Australiens moderat diverse Eukaryontenfloren.

Daneben könnten auch niedrige Konzentrationen biologisch verfügbaren Stickstoffs die Diversifikation *photosyntheseaktiver* Eukaryonten behindert haben. Während viele Cyanobakterien und photosynthetisierende Bakterien Stickstoff fixieren können, sind Eukaryonten dazu nicht in der Lage. Der Eukaryonten-Clade, der die rezenten photosynthesefähigen Gruppen umfasst (einschl. Grünalgen/Landpflanzen und Rotalgen), entstand nach molekularen Daten schon zwischen 1670 und 1428 MA; die Diversifizierung der betreffenden Linien erfolgte aber erst im Neoproterozoikum, als sich der Redoxstatus der Ozeane zu ihren Gunsten änderte.

Der LUCA der Opisthokonta dürfte relativ spät, vor 1481 – 1240 MA, gelebt haben. Insgesamt gesehen dürften die großen Eukaryonten-Linien Opisthokonta, Excavata, Amoebozoa sowie SAR (Stramenopiles, Alveolates, Rhizaria) vor 1600 bis 1000 MA abgezweigt sein. Alle größeren Linien der Eukaryonten divergierten also vor mehr als 1000 MA, überwiegend (oder vollständig) sogar vor mehr als 1200 MA. Dies ist früher, als Fossilien andeuten, denen zufolge die großen Linien erst seit 800 MA expandierten, als sich die Chemie der Ozeane allmählich auf moderne Verhältnisse hin entwickelte. **Offenbar war die Diversifikation vieler (bereits länger existierender) Linien der Eukaryonten zunächst gehemmt.** Und manche Stammgruppen existierten wohl schon mehrere hundert Millionen Jahre vor den Kronengruppen (bei Opisthokonten ca. 500 MA, bei Amoebozoa ca. 250 MA).

Die LUCA der Metazoen dürfte vor etwa 800, der Bilateralia vor 700 MA gelebt haben; weitere Dichotomiedaten:

Eukaryonten-Kronengruppe: 1679 – 1866 MA (ältestes Fossil: 1200 MA: *Bangiomorpha*)

Amoebozoa (Kronengruppe): 1384 – 1624 MA (ältestes Fossil: 800 MA)

Excavata (“): 1510 – 1699 MA (ältestes Fossil: 450 MA)

Opisthokonta (“): 1240 – 1481 MA (ältestes Fossil: 632 MA)

Rhizaria (“): 1017 – 1256 MA (ältestes Fossil: 550 MA)

SAR (“): 1365 – 1577 MA (ältestes Fossil: 736 MA)

Entstehung der Metazoa

Die meisten Autoren gehen davon aus, daß sich die Diplo- und Triploblasten monophyletisch aus heterotrophen Flagellaten (z.B. Choanoflagellaten) entwickelt haben, vergleichbar (aber nicht identisch!) mit den koloniebildenden *Volvox*-Flagellaten, die an primitive Schwämme bzw.

Monoblasten erinnern (*Volvox* sind aber koloniale Grünalgen und dienen insofern nur als ein Modell!). Innerhalb der Protozoa gelten die Flagellata als besonders hochentwickelt.

Hierbei ist zu berücksichtigen, daß viele Protisten kolonial leben und einige echte multizelluläre Formen bilden, so daß die Grenzziehung zwischen Protisten und Metazoen problematisch ist. *Volvox* speichert im zentralen Hohlraum Stärkeschleim u.ä.; die Entwicklung der Mehrzelligkeit kann also durchaus (auch konvergent) auf verbesserten Speichermöglichkeiten beruhen; *Eosphaera* (2 MrA) und *Volvox* haben damit eine gewisse Analogie zur Blastula. Die Blastula rez. Tiere enthält meist viel Dotter, wobei die Dottermassen die Tendenz haben, sich in einer Kugel einseitig anzuhäufen; Dotteransammlungen behindern die Zellteilung, führen zu Formspannungen. Diese führen wiederum dazu, daß sich die Blastula an einer Seite zur doppelwandigen Becherform, der Gastrula, einstülpt, die nun bereits die Bauform eines Hohltieres darstellt und der Organisationsform der ediacarischen *Ernietta* entspricht.

Für die Monophylie der Tiere wird meist angeführt, daß sie sich als einziges gemeinsames und spezifisches Merkmal aus einer embryonischen Blastula entwickeln. Aber: auch einige multizelluläre bzw. koloniale Protisten bilden im adulten Stadium eine Blastula-Kolonie aus; daher kann die Blastula selbst nicht als Beweis für die Monophylie des Tierreiches gelten (die aber durch molekularkladistische Studien belegt wird).

Aus der einschichtigen Blastaea (analog einer *Volvox*-Kolonie, wobei aber zu betonen ist, dass *Volvox* schon deshalb als Vorläufer nicht infrage kommt, da es sich um eine Grünalge handelt!)* soll sich durch Gastrulation der diploblastische Organismus aufgebaut haben (Invagination, Entstehung von Ekto- und Entoderm); rez. Modell hierfür sind die Hohltiere; durch Modifikation des Modells (Umstülpungsvorgang der Jugendform mit Bildung der Amphiblastula) lassen sich auch die Schwämme erklären und auf die Gastraea zurückführen.

(*nach molekularkladistischen Studien entwickelte sich *Volvox* erst vor ca. 200 MA aus einem unizellulären Vorfahren; PNAS 106, 3254).

Zentraler Ausgang des Tierreichs sind also die Flagellaten, wobei der Übergang von den autotrophen Phytoflagellaten zu den heterotrophen (tierischen) Zooflagellaten mehrfach erfolgt ist, die Zooflagellaten also polyphyletisch sind. Die Grenzziehung zwischen Tier- und Pflanzenreich ist hier unsicher. Bei den Choanoflagellaten, Euglenoiden und Dinoflagellaten treten Arten mit und ohne Plastiden auf.

Entsprechend der Polyphylie der Zooflagellaten ist auch für die Protozoen von einer polyphyletischen Herkunft auszugehen; fest steht aber, daß Rhizopoda, Sporozoa und Ciliata von Zooflagellaten abstammen. Auch die Pilze sollen – wie die Metazoen – von einem begeißelten Protisten ähnlich rez. Choanoflagellaten abstammen; rRNA-Studien stellen die rez. Choanoflagellaten an die Basis des Metazoenstammes; als erste Gruppe zweigen danach die Schwämme ab, dann die Placozoa, danach Cnidaria.

Im Jahr 2008 wurde das **komplette Genom des Choanoflagellaten *Monosiga*** sequenziert (Nat. 451, 783; Natwiss. R. 8/08, 419). Insgesamt sind ca. 125 Arten von Choanoflagellaten bekannt; sie finden sich häufig in Meer- und Süßwasser. Wie die Choanozyten der Schwämme trägt jede Zelle eine apikale Geißel, umgeben von einem Halskragen aus steifen actin-gefüllten Mikrovilli, mit denen sie Bakterien und Detritus einfängt. Choanoflagellaten leben als isolierte Zellen, manche Arten können sich auch zu einfachen Kolonien gleichrangiger Zellen zusammenlagern, die sich aber deutlich von den obligaten Assoziationen differenzierter Zellen in Metazoen unterscheiden (keine Arbeitsteilung wie bei Metazoen). Die (fiktive)

basalste Metazoe war dagegen bereits multizellulär mit differenzierten Zelltypen, einem Epithel, einem Körperbauplan und einer regulierten Embryonalentwicklung einschließlich Gastrulation. Der letzte gemeinsame Vorfahr von (Metazoen + Choanoflagellaten) war dagegen einzellig, konnte aber vermutlich auch schon einfache Kolonien bilden. Choanoflagellaten und Schwämme dürften von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen.

Das Genom von *Monosiga* (ca. 41,6 Megabasen) ähnelt von der Größe her demjenigen filamentöser Pilze (30 – 40 Mb) und anderen freilebenden unizellulären Eukaryonten (z.B. kleinen Diatomeen: 20 – 35 Mb), während die Genome von Metazoen (von wenigen Ausnahmen abgesehen) größer sind. Durchschnittlich 6,6 Introns pro Gen (Mensch: 7,7); Introns allerdings kürzer als bei Metazoen.

Das Genom enthält ca. 9200 Gene; 78 Proteindomänen werden nur bei *Monosiga* und Metazoen gefunden, darunter Gene für Proteine im Zusammenhang mit der Zelladhäsion, Transmembranproteine und Proteine der extrazellulären Matrix*, darunter Gene, die man bisher nur von Metazoen kannte; außerdem fünf Immunglobulin-Domänen (bei Metazoen haben entsprechende Proteine sowohl adhäsive wie Immunfunktionen; allerdings finden sich bei Metazoen 150 bis 1500 Immunglobulin-Domänen; die Radiation der Immunglobulin-Familie erfolgte also erst nach der Abzweigung der Linie zu den Metazoen von derjenigen zu den Choanoflagellaten). Unter den Genen für Proteine der extrazellulären Matrix fanden sich Gene für Kollagen-Domänen. Bei Metazoen dienen Kollagene als extrazelluläre Proteine, die u.a. einen wesentlichen Bestandteil der Basalmembran der Epithelien stellen und daher als eine „Schlüsselinnovation“ auf dem Weg zur Multizellularität gelten. Da offenbar schon freilebende, unizelluläre Choanoflagellaten über Proteine der extrazellulären Matrix verfügen, dürften diese Proteine entstanden sein, um die Zellen in Kontakt mit ihrer Umgebung treten zu lassen, z.B. zur Befestigung an einem Substrat. Einige Choanoflagellaten sezernieren extrazelluläre Strukturen, um Kolonien bilden zu können. *Monosiga* bildet zwar keine Kolonien und lebt stets einzellig-solitär; bei diesem Taxon könnten die extrazellulären Matrixproteine aber der Bindung an Substrate dienen. Daneben bestehen Gene für Tyrosinkinasen und verschiedene Signalwege, die bisher als metazoenspezifisch galten. Komponenten der meisten interzellulären Signalwege sowie viele Transkriptionsfaktoren, die den Werkzeugsatz für die Embryonalentwicklung in Tieren darstellen, fehlen aber noch. Vielleicht hatte ja auch der letzte gemeinsame Vorfahr von Metazoen und Choanoflagellaten schon ein gewisses Stadium an Multizellularität entwickelt, das dann bei den Choanoflagellaten wieder verloren ging? (Nat. 451, 783).

(* extrazelluläre Matrix: von zentraler Bedeutung für einen vielzelligen Organismus; Maschenwerk aus Kollagenfasern und verschiedenen Proteinen, an denen sich die Zellen verankern. Die Verankerung erfolgt durch transmembrane Adhäsionsproteine; mit ihrem extrazellulären Anteil nehmen diese Proteine Kontakt zu Molekülen der extrazellulären Matrix auf).

Zusammenstellung wichtiger Gene und Proteindomänen bei *Monosiga*:

- 23 Gene für Domänen (= Bausteine) von Cadherin-Proteinen; Cadherine sind transmembrane Proteine mit Funktion im Bereich Zelladhäsion, Übertragung von Signalen ins Zellinnere, Embryogenese (Cadherine finden sich nur bei Choanoflagellaten und Metazoen); Anzahl der Domänen bei Metazoen: 17 (Taufliege) bis 127 (Maus). Zwei Cadherine werden bei *Monosiga* besonders in den Mikrovilli expremiert: ggf. Funktion im Zusammenhang mit der Erkennung und dem Fang von Bakterien (Funktionswechsel bei den Metazoen).
- Gene für weitere Zelladhäsionsproteine (12 Gene für Domänen der C-Typ-Lektine, 17 für Integrin-Domänen; 5 für Immunglobulin-Domänen); Immunglobuline dienen nicht nur dem Immunsystem, sondern auch der Zelladhäsion (Metazoen: 150 – 1500 Immunglobulin-Domänen)
- 5 Kollagen-Domänen sowie Domänen für Laminin; wesentliche Komponenten der extrazellulären Matrix sowie der Verbindungsstrukturen von Matrix und Zellen sind damit bereits etabliert
- einige (aber im Vergleich zu Metazoen *wenige*) Proteine der Signalkaskaden, vor allem Rezeptor-Tyrosin-Kinasen; einige Kaskaden fehlen dagegen noch vollständig

Fazit: das wesentliche „Werkzeug“ für den Aufbau der extrazellulären Matrix, Zelladhäsion und Signalkaskaden ist bereits in *Monosiga* vorhanden; dieses ermöglichte dann die Entstehung von Vielzelligkeit und Arbeitsteilung der Zellen.

Monosiga verfügt sogar bereits über einen sekretorischen Mechanismus, der dann später für die Freisetzung von Neurotransmittern in den Synapsen im Nervensystem der Metazoen kooptiert wurde (PNAS 108, 15264).

Allerdings: eine der wichtigsten Voraussetzungen für Multizellularität (Zelladhäsion, Kommunikation zwischen Zellen) ist die integrin-vermittelte Zelladhäsion und Signalgebung; wichtig für Interaktionen zwischen Zellen und der extrazellulären Matrix; moduliert verschiedene Aspekte der Zellphysiologie. Galt die Integrin-Adhäsions-Maschinerie bisher als spezifisch für Metazoa, so fanden sich Gene für Kernstücke dieses Komplexes bereits im Genom des Apusozoen *Amastigomonas*; ihre Entstehung geht also der Divergenz der Opisthokonta (Metazoa, Pilze) voraus! Bestimmte Schlüsselkomponenten des Apparates gingen unabhängig voneinander dann bei Pilzen und Choanoflagellaten verloren. Insgesamt gesehen entstanden viele Gene, die einst mit der Entstehung der Metazoen in Verbindung gebracht wurden, schon viel früher (Kooptierung vorhandener Gene beim Übergang von unizellulären zu multizellulären Organismen) (PNAS 107, 10142).

Capsaspora gehört mit *Ministeria* zu einer Linie (Filasterea), die wahrscheinlich die nächste rezente Schwestergruppe der (Choanoflagellaten + Metazoa) darstellt, also auf der Linie zu den Metazoa eine Stufe unterhalb der Choanoflagellaten steht. Es handelt sich um einen amöbenhaften Parasiten einer tropischen Süßwasserschnecke:

- andere Eukaryonten
 - Ab jetzt: UNIKONTA
- Amoebozoa
- Apusozoa
 - Fungi
 - Ab jetzt: HOLOZOA
- Ichthyosporea
 - Ab jetzt: FILOZOA
 - Filasterea (= *Capsaspora* + *Ministeria*)
 - Choanoflagellaten + Metazoa

Auch *Capsaspora* weist bereits Genwerkzeuge auf, die später von den Metazoen kooptiert wurden (Spektr. Wiss. 1/17: 29). Er zeigt bereits Steuerungsmechanismen der Genaktivierung, die für Tiere unverzichtbar sind. Wie Choanoflagellaten besitzt auch dieses Taxon schon Gene für Integrine, Cadherine, Zelladhäsionsproteine, Signalübertragungsproteine einschließlich Rezeptortyrosinkinasen. *Capsaspora* kann auch mehrzellige Aggregate bilden.

Transkriptionsfaktoren regen bei Vielzellern (Tieren, Pflanzen, Pilzen) die Transkription von Genen an, indem sie Kontakt mit den Regulationsregionen aufnehmen, die dicht neben dem betreffenden Gen, das reguliert werden soll, sitzen („Gensteuerung aus der Nähe“).

Daneben gibt es – nur bei Tieren (bisher erst ab Cnidaria: Seeanemone nachgewiesen) – noch eine „Gensteuerung aus der Ferne“ über Transkriptionsverstärker (Enhancer). Dabei wird die Aktivität eines Genes über DNS-Sequenzen gesteuert, die weit von dem zu regulierenden Gen entfernt liegen. Dies spielt wohl vor allem bei der raumzeitlich koordinierten Zelldifferenzierung in der Ontogenese eine wichtige Rolle.

Capsaspora verfügt bereits über die Proteine Myc und Brachyury. Myc regelt bei Tieren als Enhancer übergeordnet die Zellvermehrung, Brachyury hat eine wichtige Rolle bei der Gastrulation und der Bildung des Mesoderms (ebenfalls als Enhancer). Die beiden Enhancer

regeln (im Sinne der „Fernsteuerung“) gleich ein ganzes Netzwerk von Genen; sie lagern sich dazu an die vor den regulierten Genen liegenden DNA-Abschnitte. Obwohl *Capsaspora* weder eine Gastrula noch ein Mesoderm aufweist, scheint Brachyury dort die gleichen Gentyphen zu regeln wie bei den Tieren, so Gene im Kontext von Zelladhäsion und Signalvermittlung. Diese Gene erhielten dann bei den Tieren neue Aufgaben.

Offenbar gab es also schon vor der Vielzelligkeit komplexe Genregulationsnetzwerke, die dann bei den Tieren in ihrer Gesamtheit zum Steuern der für die Tiere neu erforderlich gewordenen Entwicklungsprozesse kooptiert wurden. Allerdings kamen dann bei den Tieren noch neue Gene hinzu, u.a. die Enhancer, die auch im Genom fern liegende Genregionen steuern. Das Genom von *Capsaspora* ist kompakt (ohne große genfreie Abschnitte wie bei Tieren), und es fanden sich keine Hinweise auf Fernsteuerung der Genaktivität selbst dann, wenn die Einzeller mehrzellige Aggregate bildeten.

Entstehung der Multizellularität: der erste Schritt in dieser Entwicklung bestand wohl in der Evolution einfacher, undifferenzierter Zellcluster. Welchen Sinn machten aber Zellcluster? Man vermutet, dass die einzelligen Organismen ein gewisses kooperatives Verhalten zeigten, und in dieser Situation bietet die Clusterbildung Vorteile, indem sie Interaktionen mit nicht-kooperierenden Individuen reduziert. So kommt es zu einer raschen Selektion kooperierender Zellen; Kooperation z.B. bei der Nutzung externer Ressourcen. Im nächsten Schritt kam es dann zu evolutionären Vorteilen durch den Austausch von Ressourcen zwischen Zellen desselben Clusters (PNAS 100, 1095).

Den Schwämmen wurde früher manchmal eine gesonderte (paraphyletische) Entstehung aus Kolonien von Kragengeißeltierchen (Choanoflagellaten) zugebilligt, so daß sie möglicherweise getrennt von allen anderen Metazoen stehen, was aber rRNA-kladistisch nicht bestätigt werden konnte. Schwämme haben nur einen relativ lockeren Zellverband ohne Nervenzellen und Muskelfasern; einzelne Zellen können sich aus dem Zellverband herauslösen und wie Amöben über die Oberfläche bewegen. Drückt man Schwammgewebe durch ein Sieb, löst es sich in Einzelzellen auf, die sich anschließend wieder zu kleinen Schwammgebilden reorganisieren.

Rippenquallen (Ctenophora) weisen dagegen bereits Nervenzellen und Muskelfasern auf und sind somit völlig anders als die Schwämme organisiert.

[Hinweis: die gestreifte Muskulatur der Quallen (ad Cnidaria) stellt eine konvergente Entwicklung zur gestreiften Muskulatur der Bilateria dar! Trotz nahezu morphologischer Identität bestehen zwischen der S-Muskulatur der Quallen und Bilateria grundlegende molekulare Unterschiede. So sind zum Teil völlig andere Gene in der Entwicklung der Muskulatur involviert (und dies, obwohl sich einige Muskelgene der Wirbeltiere bereits in Protisten finden!). Rippenquallen besitzen üblicherweise nur glatte Muskulatur, aber bei einer Rippenqualle – *Euplokamis* – wurde ein Fressapparat entdeckt, der sich so schnell kontrahiert, wie dies nur mit gestreifter Muskulatur möglich ist – möglicherweise ein zweiter Fall konvergenter Entwicklung] (Nat. 487, 181)].

Die Flagellaten selbst stehen rRNA-kladistisch in der Nähe der Pilze, so daß die Tiere näher mit Pilzen als mit Pflanzen verwandt sind (Sci. 260, 340). Das Tierreich wäre damit monophyletisch und umfaßt auch Choanoflagellaten (Kragengeißeltierchen). Die Protisten insgesamt stellen dagegen eine Serie unabhängiger Äste: aus den Choanoflagellaten gehen die Metazoen hervor (mit den Pilzen als Schwestergruppe der Choanoflagellata+Metazoa). Der rRNA-kladistische Stammbaum (der unter dem Vorbehalt von Unsicherheiten aufgrund der nahezu simultanen Radiation steht) zu den Bilateria sieht daher folgendermaßen aus:

1. Abzweig: Alveolaten
2. Abzweig: Pflanzen
3. Abzweig: Pilze (als Schwestergruppe der Choanoflagellaten)
4. Choanoflagellaten (als Schwestergruppe der Metazoa)
5. Metazoa

In molekularkladistischen Studien erwiesen sich die modernen Choanoflagellaten allerdings als streng monophyl. Dies spricht gegen die Annahme, dass die Metazoa aus einer Gruppe *innerhalb* der Choanoflagellaten abstammen (dann wären letztere eher paraphyletisch), sondern **dass Choanoflagellaten und Metazoa einen gemeinsamen Vorfahren haben** (PNAS 105, 16441).

Gastrulationsartige Einstülpvorgänge bei kolonialen Choanoflagellaten

Choanoflagellaten der Gattung *Choanoeca* bilden multizelluläre Kolonien. Diese kommen aber abweichend von Epithelien dadurch zustande, dass sich die Mikrovilli des Kragens miteinander verbinden und ineinander verhaken (der Kragen umgibt die Geißel und besteht aus zahlreichen Mikrovilli).

Je nach Lichteinfall verändern diese Kolonien ihre Form. Bei Dunkelheit kontrahiert der Actomyosin-Ring an der Basis des Kragens; dadurch öffnet sich der Mikrovilli-Kragen und die Zellschicht nimmt eine konvexe Form ein (die Geißeln sind dann quasi nach außen gestülpt). Die Kolonie geht damit vom Fressen (von Bakterien) zum Schwimmen über, eventuell, um so dem Schatten von Fressfeinden zu entgehen oder lichtreichere Gebiete aufzusuchen.

Bei Lichteinfall ist der Kragen geschlossen, die Zellen liegen oben (am Kragen) daher näher aneinander, der Zellverband bildet eine konkave Fläche (Geißeln konvergieren nach „innen“). Wird es dunkel, zieht sich der Myosin-Ring an der Basis der Mikrovilli zusammen, der Kragen öffnet sich, die Distanz zwischen benachbarten Zellen nimmt im Bereich des Kragens zu, die Zellschicht nimmt eine konvexe Form an. Hell- und Dunkelheit beeinflussen also die Aktivität des Myosin-Ringes und damit das Öffnen bzw. Schließen des Kragens, damit die Position der Einzelzellen zueinander, die Lage der Geißeln zueinander und damit auch die Form des Zellverbandes (konkav, Geißeln nach innen konvergierend bzw. konvex, Geißeln nach außen divergierend). Im Hellen ernährt sich die Kolonie, im Dunkeln schwimmt sie. Die dafür erforderliche Photodetektion mittels Rhodopsin benötigt einen Kofaktor (Retinal), den die Choanoflagellaten nicht selbst herstellen können, sondern von Bakterien aufnehmen, die sie fressen. Nur Kolonien, die Gelegenheit haben, retinal-produzierende Bakterien zu fressen, können in der Dunkelheit die Form verändern (es funktioniert aber auch mit synthetischem Retinal).

Wenn die Kolonie einwärts gebogen ist, also eine partielle Kugelform einnehmen und die Geißeln nach innen gerichtet sind, können sie besser Bakterien aus dem umgebenden Medium aufnehmen. Ändert sich bei Dunkelheit die Form und wird konvex, kann sich die Kolonie besser bewegen und z.B. dem Schatten von Beutegreifern entkommen. Die Inversion führt also zu einem Wechsel zwischen Fress- und Bewegungs-(z.B. Flucht-)Verhalten.

Auch wenn sich der Zusammenhalt der Zellen (durch Mikrovilli des Kragens statt durch komplexe Verbindungen zwischen Zellen) von Epithelien grundlegend unterscheidet, gibt es ein gemeinsames Merkmal, nämlich den Actomyosin-Ring, der auch von Tierzellen zur Kontraktilität genutzt wird. Bei der Inversion der Choanoflagellaten-Kolonie kontrahiert dieser Ring, der Kragen

öffnet sich - dies ist der gleiche molekulare Apparat, der von Tierzellen genutzt wird, um Gewebe bei der Ontogenese durch apikale Konstriktion zu skulpturieren (z.B. bei der Gastrulation).

Die kontraktile Actomyosin-Maschinerie muss also schon im gemeinsamen Vorfahren der Choanoflagellaten und Tiere vorhanden gewesen sein. Bei Tieren wird dieser Mechanismus (Kontraktion des Actomyosins) durch mechanochemische Signale und Feedback-Mechanismen während der ontogenetischen Morphogenese gesteuert, bei Choanoflagellaten dagegen direkt durch Licht (entspannt) bzw. dessen Abwesenheit (kontrahiert) (Sci. 366: 300).

Nach einer **RNA-kladistischen Studie aus dem Jahr 1993** sind die Tiere also monophyletisch (bei bestätigter Polyphyly der Protisten), Pflanzen und Tiere sind aus getrennten Protistengruppen hervorgegangen, wobei Pilze, Choanoflagellaten und Tiere einen gemeinsamen Vorläufer haben, wahrscheinlich einen choanoflagellatenähnlichen Einzeller (Choanoflagellaten selbst sind nicht zur Photosynthese befähigt!). Auch biochemische Befunde (bestimmte Synthesekapazitäten z.B. von Chitin, Hydroxyprolin, Ferritin usw.) sprechen für die Abstammung der Metazoen und Pilze von einem gemeinsamen protistischen Vorfahren mit ebensolchen Fähigkeiten.

Das Problem der rRNA-Kladistik besteht darin, daß die Länge des rRNA-Abschnitts kein ausreichend großes Auflösungsvermögen bietet: bei 200 variablen Positionen eines rRNA-Abschnitts resultiert lediglich eine Auflösengenauigkeiten von 140 MA, die komplette Sequenz der 708 variablen Positionen der kompletten 18S rRNA ermöglicht lediglich eine Präzision der molekularen Uhr in der Größenordnung von 40 MA; zusammen mit der 28 S rRNA würde die Auflösung 19 MA betragen. Um auf 1 MA genau zu datieren, würde man 28000 Nucleotide benötigen. Hieraus folgt, daß bei rascher Radiation und Diversifikation die rRNA-kladistischen Ergebnisse ungenau und widersprüchlich ausfallen.

Transkriptom-Vergleiche zwischen den verschiedenen Zelltypen der Schwämme (Choanozyten, pluripotenten mesenchymalen Archaeozyten und epithelialen Pinacozyten) mit Choanoflagellaten und anderen unizellulären Holozoa ergaben überraschenderweise, dass das Transkriptom der Choanozyten am allerwenigsten demjenigen der Choanoflagellaten ähnelt. Pluripotente Archaeozyten regulieren dagegen Gene hoch, die Zellproliferation und Genexpression regulieren, vergleichbar den Stammzellen anderer Metazoen, aber auch den Proliferationsstadien von zwei unizellulären Holozoen, darunter einer kolonialen Choanoflagellate. Die Ergebnisse sprechen gegen eine Homologie zwischen Choanozyten und Choanoflagellaten sowie gegen die Hypothese, die ersten multizellulären Tiere seien einfache Zellansammlungen von Zellen mit stark begrenzten Fähigkeiten der Zelldifferenzierung gewesen. Die Daten sprechen eher dafür, dass die ersten Tierzellen in der Lage waren, zwischen verschiedenen Zuständen zu wechseln, wie dies bei modernen transdifferenzierenden und Stamm-Zellen der Fall ist. Bei Schwämmen können die Choanozyten sich in Archaeozyten verwandeln, aus denen sich dann verschiedene andere Zelltypen bilden können (Nat. 570: 519).

Eine umfassende Analyse auf der Basis der Aminosäuresequenzen von 129 Proteinen von 36 Eukaryonten, kalibriert mit sechs paläontologischen Daten, ergab anno 2004 folgende 95 %-Konfidenz-Intervalle (PNAS 101, 15386):

Diversifizierung der Eukaryonta: 950 – 1259 MA

Choanoflagellaten / Metazoa: 761 – 957 MA

Protostomia / Deuterostomia: 642 – 761 MA

Vielleicht sind aber auch diese Daten noch etwas zu hoch gegriffen. Eine andere Studie datierte die Dichotomie Porifera vs. Eumetazoa ein Jahr später sogar auf nur 604 – 634 MA (s.u. unter „Concestor 30/31“).

Eine Arbeit aus dem Jahr 2004 (J. Paleont. 78, 51) gab einen Überblick über die bis zu diesem Zeitpunkt publizierten molekularen Dichotomiedaten:

Tiere-Pflanzen: 1200 – 1215 MA (57 Enzyme, anno 1997)
1070 MA (2 Enzyme, anno 1997)
1000 MA (57 Enzyme, anno 1996)
926 – 1211 MA (22 Kerngene, anno 1999)

Tiere-Pilze 1130 – 1272 MA (64 Aminosäure-Sequenzen, anno 1997)
908 – 1188 MA (22 Kerngene; anno 1999)
965 MA (57 Enzyme; anno 1996)

Porifera-Eumetazoa: 940 MA (2 Enzyme, anno 1997)

Diploblasten-Triploblasten: 902 MA (10 mitochondriale Gene, anno 1999)

Coelomata – Pseudocoelomata: 815 MA (1045 MA) (64 Aminosäure-Sequenzen, 1997)
761 MA (57 Aminosäure-Sequenzen, 1996)

Protostomia-Deuterostomia: 1200 MA (18S rRNA, 4 mitochondr. Gene, 4 Kerngene, anno 1996)
750 – 1000 MA (komplettes mitochondr. Genom, 1998)
730 MA (850 MA) (64 Aminosäuresequenzen, 1997)
750 MA (22 Kerngene; anno 1999)
670 MA (18 Kerngene; anno 1998)

Inzwischen ist bekannt, dass die molekulare Evolution bei Invertebraten (einschl. invertebraten Deuterostomia wie Echinodermata) schneller verlief als bei Vertebraten; dadurch ist zum Beispiel der genetische Unterschied zwischen Moskito und Fliege größer als zwischen Fisch und Maus, obwohl sich die Linien zu Fisch und Maus vor doppelt so langer Zeit trennten wie die Linien zu Moskito und Fliege. **Unter Berücksichtigung dieser Unterschiede berechnete sich der gemeinsame Vorfahr aller Bilateria (auf der Basis von 7 verschiedenen Aminosäuresequenzen von 23 Taxa) auf 573 – 656 MA (PNAS 101, 6536).**

Stammbaum der Metazoa aus dem Jahr 1999 (Sci. 284, 2132):

---- 1. Abzweig: PORIFERA (bereits angeborenes Immunsystem!, extrazelluläre Matrix, verschiedene Zellrezeptoren; genetische Ausstattung für die Etablierung von Symbiosen mit Mikroorganismen, die bis zur Hälfte des Gewichtes eines Schwammes ausmachen können) (Sci. 316, 854).

ab jetzt: EUMETAZOA: indeterminate frühe Embryonalteilungen, Mesoglea, oral-aborale Achse, blinder Darm

--- 2. Abzweig: CNIDARIA

ab jetzt: stereotypes Teilungsprogramm, signalgebende Zentren, durchgehender Darm, Para-Hox-Cluster

?--- 3. Abzweig CTENOPHORA

ab jetzt: BILATERALIA: Typ I Embryogenese, Mesoderm, Bilateralsymmetrie, determinierende Embryonalteilung

?---4. Abzweig ACOELA (naA innerhalb der Deuterostomia stehend!)*

[* nach neuen Erkenntnissen verloren mehrere Gruppen sekundär das Coelom: acoelomate Platyhelminthes gehören zu den Lophotrochozoa, Xenacoelomorpha stehen vermutlich in der Nähe der Echinodermata als viertes Phylum der Deuterostomen; Sci. 339: 764]

Radiale Teilung, Enterocoel
Photorezeptorkomplex (Pax 6, Opsine)
Auswüchse (Körperanhänge) (DII)
Seriation (engrailed, hairy/her 1)
Hox-Cluster Expansion
dorsoventrale Polarität (TGF-B, sog/chordin)
? indirekte Entwicklung, ?set aside cells

URBILATERALIA*

5. Abzweig: DEUTEROSTOMIA

ab jetzt: PROTOSTOMIA

6. Abzweig: ECDYSOZOA Entwicklung der Häutung --- Abzweigung der Priapulida --- idiosyncratische Teilung --- Arthropoda (Priapulida als 1. Abzweig der Ecdysozoa)

ab jetzt: LOPHOTROCHOZOA

7. Abzweig: Lophophoraten

8. (Ende): Spiralia Spiralteilung, Schizocoelie, Ektomesoderm

*[Triploblasta gliedert man nach dem Vorkommen einer Leibeshöhle als Acoelomata und Coelomata, letztere nach dem weiteren Schicksal der Blastopore in Protostomata: Blastopore wird später zum Mund, und Deuterostomata: Blastopore wird Anus; der Mund entsteht aus einem sekundären Durchbruch. Zu den Protostomata gehören Anneliden, Mollusken, Arthropoden, zu den Deuterostomata die Chordata und Echinodermen. Allerdings weisen auch viele Protostomia Deuterostomie auf, so dass die Deuterostomie das primitive Merkmal aller Bilateralia sein könnte!]

Dies bedeutet, dass (a) die acoelen Plattwürmer die erste Abzweigung der Bilateralia sind und noch vor den Urbilateralia (dem letzten gemeinsamen Vorfahr der Deuterostomia und Protostomia) stehen [strittig; evtl. zu den Deuterostomia gehörig!], und dass (b) die Protostomia in zwei große Gruppen, die Ecdysozoa und Lophotrochozoa, aufzuteilen sind, wobei die Lophotrochozoa nicht mehr zu den Deuterostomia gestellt werden dürfen. Letzteres wird sowohl durch molekularkladist. Untersuchungen wie Hox-Gene gestützt.

Sicher ist allerdings, daß die Entstehung der Bilateria schon vor der Edicara-Zeit erfolgt sein muß, da im ob. Vendium bereits annelidenähnliche Tiere lebten; aus kladistischer Sicht müssen niedrigere Bilateria (Nematoden, Platyhelminthes) schon vorher abgezweigt sein. Embryologische Studien deuten an, daß der entscheidende Schritt für die Entstehung der Bilateria die Entwicklung von "set-aside cells" (Stammzellen) während der Embryonalentwicklung (und ihre Persistenz ggf. über das Larvenstadium hinweg bis zur Metamorphose) war; diese Zellen behalten zunächst größeres Zellteilungspotential für die Morphogenese größerer Strukturen. Voraussetzungen für set-aside cells waren regionale Entkopplungen und Differenzierungen in der Kontrolle der Zellteilungen und Expression der Entwicklungsgene, was in ein hierarchisches Kontroll- und Regulationssystem der Embryonalentwicklung einmündete.

Bei frühen multizellulären Tieren ohne speziellen embryonalen Entwicklungsmodus ist davon auszugehen, daß nach 10 embryonalen Zellteilungen Probleme und Grenzen in der Kontrolle der Embryonalentwicklung und Differenzierung auftraten; hierdurch wäre letztlich die Größe der Tiere begrenzt gewesen. Den Durchbruch zur Entwicklung größerer Tiere brachte demnach die Erfindung von "Stammzellen", die nicht von Anfang an auf ein spezielles Gewebe hin differenzierten, sondern sich erst später vervielfältigten. Voraussetzung war jetzt aber eine komplexe genetische Kontrolle der Embryonalentwicklung. Die noch bei rez. Tieren relevanten embryonalen Entwicklungsgene (z.B. Hox-Gene) haben offenbar in dieser Phase ihren Ursprung (Hox-Gene sind Gene, die maßgeblich an der Strukturierung [Segmentierung, Ausbildung der Grundgestalt] des Tierkörpers in der Ontogenese beteiligt sind; sie kommen zwar auch bei Pflanzen vor, spielen dort aber eine untergeordnete Rolle; die Pflanzenentwicklung wird analog zu den Hox-Genen der Tiere von den MADS-Box-Genen gesteuert.

[Terminologie: Die Hox-Gene stellen eine Untergruppe (Familie) der Homeobox-Gene dar; der Begriff Hox-Gene bezieht sich nur auf Cluster von linear angeordneten Genen, die für die Strukturierung eines Tieres entlang seiner Längsachse verantwortlich sind; Homeobox-Gene umfassen neben den Hox-Genen auch viele andere embryologisch relevante Genfamilien, u.a. ParaHox (wohl durch Duplikation aus Hox-Genen entstanden), Pax (z.B. Pax6 für die Determinierung des Ortes, an dem ein Auge gebildet wird) u.v.a.].

Neueste Erkenntnisse über die Verbreitung und Funktion von Entwicklungsgenen deuten darauf, daß der gemeinsame Vorfahre von Protostomiern und Deuterostomiern kein primitives larvenartiges Tier ohne Körperanhänge war, sondern eine recht raffinierte, differenzierte, segmentierte Kreatur: dieser Urbilateraler hatte bereits Gene, die für eine dorso-ventrale Achsenbildung ("sog/chordin"), rostral-kaudale Achse (Hox-Gene), Strukturierung des Darmes (ParaHox), für einen Photoreceptor ("pax-6, eyeless"), mesodermale Derivate wie Muskel und Herz und sogar für Körperanhänge ("distalless") zuständig sind; allerdings bedeutet die Existenz dieser Gene nicht, daß sie in dieser Weise auch morphologisch umgesetzt wurden. Homologe Gene der Segment-Polaritäts-Gene von *Drosophila* (wie "engrailed, wingless, armadillo, hedgehog, patched") haben andere Funktionen in Vertebraten, z.B. die dorsoventrale Gestaltung des Neuralrohrs u.a. Die Expression von "engrailed" in der hinteren Hälfte der ersten acht Segmente von *Amphioxus*-Embryonen sowie in den hinteren Abschnitten jedes Segments von *Drosophila*-Embryonen belegt, daß der gemeinsame Vorfahr der Deuterostomia und Protostomia segmentiert war, da die Entwicklungsgene die Homologie der Segmentierung beweisen. Dieser urbilaterale gemeinsame Vorfahr hatte den Entwicklungsgenen zufolge folgende Eigenschaften: vorn-hinten-Polarität (Hox-Gen-Komplex), einen gewissen Grad an Metamerie (mesodermale Segmentation), dorsoventrale Gliederung, einen primitiven Photorezeptor, kontraktile Blutgefäße oder kontraktiles Herz, ventralen Nervenstrang, evtl. Körperanhänge oder antennenartige

Auswüchse (Nat. 387, 26). Modifikationen der Embryonalentwicklung führten dann zu der weiteren morphologischen Differenzierung der Bilateria.

Zwar können diese Eigenschaften des Urbilateraliers nicht fossil nachgewiesen werden; hätten sie aber nicht bestanden, so hätten die entsprechenden genetischen Funktionen jeweils konvergent bei Deuterostomen und Protostomen entwickelt werden müssen, was äußerst unwahrscheinlich ist, zumal sich die Ähnlichkeiten zwischen Deuterostomen und Protostomen nicht nur auf einzelne Gene beschränken, sondern komplexe genregulatorische Netzwerke und regulierende Schlüsselgene umfassen. Auch wenn man sich also Urbilateria nicht mit komplexen Augen, Körperanhängen oder Herzen vorstellen kann, hatten sie der genetischen Ausstattung zufolge aber zumindest primitive Vorläufer dieser Strukturen (wie z.B. einen kontraktilen Muskel statt komplexes Herz, einfachen Photorezeptorkomplex statt Auge). Urbilateria waren vermutlich klein, bilateral symmetrisch mit radialer Embryonalteilung, Coelomhöhle (Enterocoelie) und vorderen Tentakelanhängen in Form von Ausbeutelungen des Coeloms. Der letzte gemeinsame Vorfahr der Protostomia (= Blastopore entwickelt sich in Mund und Anus) und Deuterostomia (=Blastopore entwickelt sich nur in den Anus; Mund entsteht als sekundärer Durchbruch) muss sich nach entwicklungs-genetischen Untersuchungen indirekt entwickelt haben über ein primäres, bewimpertes Larvenstadium mit einem dreigeteilten röhrenförmigen Darm und bewimperten Bändern im mundnahen Ektoderm (Trochophora-Larve; eine derartige Larve fehlt sekundär bei Tunicaten, Acrania, Vertebraten sowie –auf der protostomen Seite- bei Insekten und Nematoden). Auch der röhrenförmige Darm (der Larven) entwickelte sich also nur einmal; wobei es aber nicht klar ist, ob die protostome oder die deuterostome Form die ursprüngliche ist; einige sekundäre Fälle von deuterostomer Gastrulation bei Mollusken und Polychäten deuten aber an, dass die protostome Gastrulation die ursprüngliche ist (daneben gibt es aber auch Auffassungen, dass der deuterostome Zustand ursprünglich ist; s.o. unter Suchwort „Deuterostomie“). Die Anzahl der Zelltypen des Urbilateraliers muss bereits etwa derjenigen moderner Protostomen und basaler Deuterostomen entsprochen haben.

Die spätere kambrische Explosion, aber auch schon die ediacarische Diversifikation ausgehend von den Urbilateria, wäre danach nicht die Folge der Entstehung neuer Gene, sondern der Nutzung bereits vorhandener Gene in neuer, komplexer Weise. Die morphologischen Eigenheiten dieser Taxa können sich aber auch durchaus erst später herausgebildet haben, so daß sie zunächst als kleine, äußerlich ähnliche larvenartige Tierchen existierten und evolvierten. Auch das hohe Alter wichtiger Entwicklungsgene (z.B. für Gliedmaßen und Körperanhänge) spricht zugunsten einer frühen Diversifikation. Die Unterschiede in den Körperbauplänen der verschiedenen bilateralen Taxa beruhen insofern nicht auf grundsätzlichen Innovationen der Entwicklungsgene (die Hox-Gen-Cluster-Expansion war schon früher erfolgt), sondern auf dem Niveau regulatorischer Netzwerke; der Entwicklungsgensatz selbst war dagegen schon weitgehend und in allen bilateralen Gruppen miteinander vergleichbar vorhanden. Die hohe Diversität z.B. kambrischer Arthropoden ist somit nicht die Folge neuer Entwicklungsgene, sondern von Veränderungen in genregulierenden Netzwerken. Somit entsteht ein großer Zeitabstand zwischen der Etablierung des Entwicklungsgensatzes der Bilateria und der Diversifikation der Bilateria, so dass eine äußere Ursache (und *nicht* neue genetische Erfindungen) schließlich die Diversifizierung ausgelöst haben müsste, z.B. erhöhter O₂-Gehalt (spielt für Bilateria eine entscheidende Rolle, nicht für diffusionsabhängige Diploblasten), wie er mit verschiedenen Methoden für das oberste Präkambrium nachgewiesen wurde. Eine entscheidende Rolle könnte auch die Marinoan/Varanger-Eiszeit gespielt haben, da erst nach dieser Zeit vermehrt Metazoen nachweisbar werden (problematische Ausnahmen: a) Spuren von vermiformen Wesen vor vermutlich 1600 MA im Chorhat-Sandstein Indiens – möglicherweise aber anorganisch bedingte Rissbildungen; b) 2015 – 1215 [Datierungsunsicherheit] MA alte unstrittige Spuren makroskopischer Organismen; könnten aber auch von riesigen motilen Protisten stammen; c) 2100

+/- 30 MA alte Makrofossilien kolonialer Organismen bis 12 cm Länge aus Gabun --- allesamt keine sicheren Nachweise für Metazoen).

Photorezeptoren/Augen: ausgehend von ca. 33 rez. Tierstämmen hat 1/3 keine spezialisierten Organe für den Lichtsinn, 1/3 hat lichtempfindliche Organe und 1/3 hat „richtige“ Augen; bildgebende Augen finden sich in 6 rezenten Stämmen (Cnidaria, Mollusken, Anneliden, Onychophoren, Arthropoden, Chordaten); diese 6 Stämme machen aber ca. 96 % aller rezenten Arten aus! Augen entwickelten sich dabei mindestens 40 x unabhängig voneinander; Modellrechnungen ergaben, dass sich in weniger als 400.000 Generationen aus einem Fleck mit lichtempfindlichen Epithelzellen – unter Selektion für verbessertes Sehvermögen – Augen vom Kameratyp (wie z.B. bei Cephalopoden) entwickeln könnten, also in weniger als ½ MA bei einer Generationsdauer von 1 Jahr.

Ein Entwicklungsgen, Pax6, steuert und initiiert in Verbindung mit zahlreichen anderen Genen in nicht näher miteinander verwandten Taxa die Augenbildung. Opsine waren schon vorhanden, bevor sich die Deuterostomen und Protostomen trennten. Photodetektorsysteme entstanden vermutlich vielfach, wobei die Selektion dann zwei unabhängige Haupttypen von Photorezeptoren favorisierte: ziliäre (charakteristisch in Vertebraten) und rhabdomerische (in Invertebraten), wobei nach neuesten Erkenntnissen diese beiden Typen aber nicht strikt auf Vertebraten bzw. Invertebraten beschränkt sind, sondern in den meisten Organismen koexistieren, wobei der jeweils „unterlegene“ Typ u.U. andere (auch nicht photodetektierende) Funktionen im Sehsystem übernommen hat; so dürften die rhabdomerischen Photorezeptoren die Vorläufer der retinalen Ganglienzellen der Vertebraten sein. Folglich müssen beide Formen von Photorezeptoren (ziliär, rhabdomerisch) bereits in den Urbilateria vorhanden gewesen sein (Sci. 313, 1914).

Fest steht weiterhin, dass eine längere Zeit zwischen der Entstehung der ersten Diploblasten und der Urbilateria vergangen sein muss, da erhebliche Neuentwicklungen im Bauplan erfolgten (Mesoderm, Bilateralsymmetrie, zentralisiertes Nervensystem, durchgehender Darm).

Der letzte gemeinsame Vorfahr von Cnidariern und Bilateraliern hatte nur 1 bis 2 Orthologe zu den Hox-Genen der Bilateria, ein frühes Pax-homeobox-Gen, eine geringe Anzahl interzellulärer Signalmoleküle und generell weniger Transkriptionsfaktortypen. Auch bei Ctenophoren wurde bisher keine Expansion der Hox-Gen-Familie festgestellt. Der Weg von der Dichotomie „Diploblasten/Linie zu den Urbilateria“ bis zu den ersten Urbilateria muss also eine enorme Zeitspanne präediacarischer Entwicklung in Anspruch genommen haben.

Der entscheidende Schritt der ediacarisch-kambrischen Explosion wäre dann also nicht die Entstehung neuer Phyla, sondern lediglich deren ökologische Erneuerung: während die frühen Tiere auf passivem Gasaustausch beruhten, der über die ganze Körperoberfläche erfolgte (daher kleine flache oder tubuläre Körperformen), führte bei steigender O₂-Konz. die Entwicklung von Zirkulationssystemen, aktiver Atmung und Nahrungsaufnahme zu einer Größenzunahme und weiteren Diversifikation, einer weitergehenden Nutzung der Muskulatur (über Nahrungsaufnahme und Fortbewegung hinaus) und schließlich protektiven Systemen.

Bemerkenswert ist, dass schon die Choanoflagellaten eine große Anzahl von Genen und Proteinen für Zellinteraktionen (Zellsignale) und Adhäsionsproteine aufweisen, die ansonsten für Metazoen typisch sind, bisher aber noch nie von Nonmetazoen isoliert wurden (darunter Cadherine, C-type Lectine, Tyrosinkinasen) (s.o.). Die Expression von Proteinen in Choanoflagellaten, die bei Metazoen in Zellinteraktionen verwickelt sind, belegt, dass diese Proteine vor der Entstehung der Tiere evolvierten und später für die ontogenetische Entwicklung der Metazoen kooptiert wurden. Die Choanoflagellaten (unizelluläre und koloniale Flagellaten) ähneln Zellen, die man nur bei Metazoen findet. Auch die Analyse nucleärer und mitochondrialer Gene bestätigt die Nähe der Choanoflagellaten zu den Metazoen. Aus Proteinen der Choanoflagellaten wurden bei den

Metazoen dann u.a. der EGF (epidermal growth factor), TNFR (tumor necrosis factor receptor) u.v.a.. Anderen multizellulären Eukaryonten wie Pilzen, Pflanzen usw. fehlen viele Proteine, die Tiere für Zellsignale und Adhäsion nutzen. Wozu brauchten die Choanoflagellaten aber diese Proteine? Vielleicht nutzten sie sie ähnlich wie die Metazoen, aber in einem unizellulären Kontext (z.B. um Veränderungen der extrazellulären Umgebung zu erkennen; zur Stabilisierung der Koloniebildung oder Konjugation; Nahrungsaufnahme, Einfangen von verschiedenen Bakterienarten usw.) (Sci. 301, 361).

Der Schwamm *Oscarella*, eines der basalsten (d.h. am frühesten abzweigenden) rezenten Tiere, besitzt bereits die Genausstattung für die meisten größeren eumetazoischen Zelladhäsions-Genfamilien (einschl. Rezeptoren der Zelloberfläche, Proteine der extrazellulären Matrix). Gene für wichtige Adhäsions- und Signalprozesse zwischen Zellen existierten also bereits vor der Dichotomie zwischen Schwämmen und Eumetazoen (PNAS 103, 12451).

Bemerkenswerte neue Erkenntnisse lieferte die Analyse des kompletten Genoms einer Seeanemone (Sci. 317, 27); das Genom ist unerwartet „mensenähnlich“ (ähneln dem des Menschen mehr als dem Genom von Nematoden oder Fruchtfliegen); der Gensatz ist erstaunlich vollständig und enthält schon die meisten Gene, die später für den Bau komplizierter Bilateria benötigt wurden. Von ca. 18000 proteinkodierenden Genen finden sich 7766 auch in Bilateria; sie müssen also schon im gemeinsamen Vorfahren von Bilateria und Cnidaria existiert haben; auf dem Weg zu Fruchtfliegen und Nematoden gingen 1292 dieser Gene verloren. Außerdem ähnelt das Genom der Seeanemone aufgrund der zahlreichen Introns demjenigen der Vertebraten (Nematoden und Fruchtfliegen haben weniger Introns), und > 80 % der Introns finden sich an derselben Stelle wie bei Vertebraten. Dies spricht für einen intron-reichen gemeinsamen Vorfahren von Cnidaria und Bilateria. 20 % der 7766 Gene, die der gemeinsame Vorfahr von Cnidaria und Bilateria besessen haben dürfte, sind nach dem Abzweig der Tiere von den Pflanzen und Pilzen entstanden; einige von diesen Genen sind völlig neu, andere (wie für Zelladhäsions-Proteine und Signalmoleküle) sind aus neuen Kombinationen von Bestandteilen viel älterer Gene zusammengesetzt. Diese neuen Gene stellen den Ausgangspunkt für die Entwicklung hochorganisierter Gewebe wie Muskeln und Nerven, wie sie sich dann in den Bilateria finden.

Entstehung von Larven

Ging man früher von einer „Larven-First-Hypothese“ aus, in der sich die Stämme der Metazoen aus larvenähnlichen adulten Tieren entwickelten, sprechen Transkriptom-Analysen von Mollusken und anderen Metazoen mit Larvenstadium für die „adult-first-Hypothese“, wobei das Larvenstadium (einmalig in der Phylogenie der frühen Metazoen) später dazwischengeschaltet wurde; die Entstehung der Proto-Larve erfolgte wohl nach der Abzweigung der sich direkt entwickelnden Ctenophora.

Die „adult-first-Hypothese“ geht von primär adulten Formen aus, und der biphasische Lebenszyklus entstand erst später durch Einschaltung des Larvenstadiums. Die larvalen Transkriptome erwiesen sich sowohl bei Trochozoa wie auch anderen Metazoen-Linien als phylogenetisch jünger als adulte Transkriptome, was eindeutig gegen die „Larven-First-Hypothese“ spricht (WANG J et al, Nat. Ecol. Evol 2020).

Placozoa-Problem:

Placozoa weisen nur vier verschiedene Zelltypen auf, Schwämme und Cnidaria bereits 10 – 12. Bilateralier erreichen wegen ihres dritten Keimblatts eine wesentlich höhere Diversität an Zelltypen. Die höchste Diversität an Zelltypen wird bei Vertebraten angetroffen, z.T. aufgrund der Derivate der Neuralleiste.

Als Grundmodell für die diploblastischen Metazoa gelten heute die Placozoa, die 1974 für *Trichoplax* aufgestellt wurden, eine zweischichtige, am Boden kriechende plattenförmige Ausgangsform, die Placula, die durch eine Einwölbung auf der Unterseite beim Überkriechen der Nahrung zu einer "funktionellen Gastrula" wird. Die Placozoa gelten als Modell der frühen, kriechenden Ahnen der Metazoa auf frühem diploblastischen Niveau. *Trichoplax* besteht aus einem Dorsalepithel und einem verdickten, der Nahrungsaufnahme dienenden Ventralepithel. Zwischen den beiden Keimblättern liegt bereits eine "mesenchymale" Zwischenschicht aus verästelten Faserzellen und flüssigkeitsgefüllten Hohlräumen. Keine Organe, keine Basalmembran, nur vier verschiedene somatische Zelltypen.

Ging man bisher davon aus, dass die Schwämme die basalen Metazoen darstellen, führten mtDNS-Studien zu der (inzwischen wieder aufgegebenen) Annahme, dass *Trichoplax* unterhalb der Schwämme steht und damit das basalste rezente Taxon innerhalb der Metazoa darstellt. Mit 43079 Basenpaaren hat es das größte mitochondriale Genom innerhalb der Metazoa (üblich sind 15000 – 24000 BP, die 12 – 14 Proteine für die oxidative Phosphorylierung und 24 - 25 Struktur-RNAs kodieren). Demgegenüber enthält das mitochondriale Genom von *Trichoplax* zahlreiche weitere Elemente wie nicht-kodierende Regionen, Introns, größere Gene als bei anderen Metazoen. Das Genom ähnelt in Struktur und Zusammensetzung dem der Choanoflagellaten, aber auch (chytriden) Pilzen. Bei der Entstehung der Metazoen kam es dann zu einer starken Kompaktation des mitochondrialen Genoms und zu einem Genverlust, allerdings offenbar erst nach *Trichoplax* und nicht schon direkt an der Basis der Metazoen.

Die Annahme, Schwämme seien die basalsten Metazoen, beruht weitgehend auf der Ähnlichkeit der Choanozyten der Schwämme mit den Choanoflagellaten. Die „Kragengeißelzellen“ der Schwämme und Choanoflagellaten stellen aber Adaptationen an die filtrierende Nahrungsaufnahme in beiden Gruppen dar; Placozoa ernähren sich aber völlig anders und benötigen daher keine Kragengeißelzellen.

Kladogramm (nach mitochondrialen Proteinen):

- *Monoblepharella* (chytrider Pilz)
- *Monosiga* (Choanoflagellat)
- ab jetzt: METAZOA
 - *Trichoplax*
 - Porifera (monophyl!)
 - *Metridium*
 - Cnidaria

Die basale Position der Placozoa in den Metazoa erwies sich dabei als statistisch sehr robust (P zwischen 0,924 und 1,000), auch bei Veränderungen in den Außengruppen (PNAS 103, 875).

Dennoch ergab wenig später die Analyse des Kerngenoms, **dass Placozoa doch oberhalb der Schwämme (zwischen Schwämmen und Cnidariern) positioniert sind** (s.u.; Sci. 321, 1028; Natwiss. Ru. 3/2009, 150; Nat. 454, 955). Das Kerngenom (mit 98 Millionen BP das kleinste innerhalb der Metazoen) umfasst 11514 proteinkodierende Gene, von denen viele typisch für

Eumetazoen sind. Diese „modernen“ Gene müssen also schon in einer gemeinsamen Stammlinie mit den Eumetazoen vorhanden gewesen und auch expremiert worden sein (sonst fehlt Selektionsdruck). Eventuell kam es dann bei der Evolution der Placozoa zu Reduktionen, ggf. als Folge von Neotenie. Dies würde erklären, weshalb die Placozoa als einfache Organismen über ein recht komplexes Genom verfügen.

Es gibt auch eine These, dass Placozoa, Schwämme, Cnidaria und Ctenophora (also Diploblasten) ein Monophylum neben den Triploblasten bilden und nicht paraphyletisch sind. Ausgangspunkt wäre dabei die zweischichtige, aus einer Protozoenkolonie entstandene Placula, aus der sich dann sowohl der diploblastische wie der triploblastische Bauplan entwickelte, indem Körperachsen durch gestaltsteuernde Hox-Gene hinzukamen und die Lebensweise am Boden zunächst eine bevorzugte Bewegungsrichtung indizierte, die dann ihrerseits zur Kopfbildung und bilateralen Organisation führte (Natwiss. Ru. 3/09, 150).

Entstehung der drei Keimblätter

Transkriptomstudien an Embryonen von *Caenorhabditis*, *Xenopus*, einer Seeanemone und einem Schwamm zeigten, dass die Genexpressionsprogramme zuerst im Endoderm aktiviert werden, gefolgt vom Ektoderm und erst später vom Mesoderm. Das Endoderm-Programm geht auf die Ursprünge der Vielzelligkeit zurück, das Ektoderm entstand später als zweites Keimblatt ohne Rolle bei der Ernährung (im Gegensatz zum Endoderm), später kam dann das Mesoderm hinzu.

Das Endoderm-Programm konservierte die Nahrungsaufnahme-Funktion der choanoflagellaten-artigen Vorfahren. Analoges findet sich als „Proto-Endoderm“ in Schwämmen. Auf der Linie zu den Eumetazoen erlaubten dann die Transport- und Stoffwechselfunktionen der inneren Zellen, dass sich die äußeren Zellen in eine ektodermale Schicht differenzieren konnten (Nat. 519: 219).

Kladogramm der Metazoen nach einer umfangreichen Multigenstudie: 35371 Aminosäuren von 146 Genen, 35 Arten; Korrektur von Long-branch-attraction (LBA kann auf zwei Weisen entstehen: bei zu weit entfernt verwandter Außengruppe; oder wenn die betreffende Linie eine beschleunigte Evolution durchlaufen ist), 14 nahe Außengruppen (wie Choanoflagellaten) (Nat. 434, 1076):

- Pilze
- Choanoflagellaten
- (--- Porifera; ergänzt)
- (--- Placozoa; ergänzt)
- Cnidaria + Ctenophora
- Deuterostomia = Echinodermata + (Cephalochordata + [Urochordata + Vertebrata])
ab jetzt PROTOSTOMIA
- Ecdysozoa = ([Arthropoda + Onychophora] + Tardigrada) + Nematoda*
ab jetzt: LOPHOTROCHOZA
- Platyhelminthes (ACOELOMAT!)
- Annelida + Mollusca

(* abgeändert nach PNAS 108, 15920)

Ecdysozoa durchlaufen Ecdysis oder Häutung, Lophotrochozoa haben als Nahrungsaufnahmeorgan ein Lophophor (LED-Hypothese).

Platyhelminthes sind acoelomat (kein Coelom!), Nematoden pseudocoelomat (Körperhöhle nicht von Mesoderm ausgekleidet). Die Xenacoelomorpha (und mit ihnen die Acoela als deren am stärksten vertretene Gruppe) sollen sich von der Hauptlinie der Tiere schon vor der Separation in Protostomia und Deuterostomia getrennt haben. Während *Xenoturbella* (als basaler Vertreter der Xenacoelomorpha) einen sackartigen epithelialen Darm hat, ist dieser bei den weiter abgeleiteten Acoela innerhalb der Xenacoelomorpha verloren gegangen: Acoela haben kein Darmlumen, allerdings eine Mundöffnung und zum Teil auch einen Pharynx (Nat. 530: 89).

Nach neuen Erkenntnissen verloren mehrere Gruppen also sekundär das Coelom; acoelomate Platyhelminthes gehören zu den Lophotrochozoa (Sci. 339: 764).

Demnach ist das Coelom wohl doch nur einmal entstanden, aber in einigen Stämmen wieder verlorengegangen.

Unklar war zunächst die Stellung der Tardigrada. Inzwischen ist aus miRNA-Studien gesichert, dass der vermutete Zusammenhang zwischen Nematoden und Tardigrada auf Long Branch Attraction beruht; Tardigrada sind die Schwestergruppe von (Arthropoden + Onychophora); die beintragenden Ecdysozoa (Tardigrada, Onychophora, Arthropoda) bilden ein Monophylum (Panarthropoda).

Insgesamt deuten molekulare Kladistiken darauf, dass die Diversifikation der Metazoa sehr rasch erfolgt sein muss, weshalb sich auch keine robusten molekularen Clades bauen lassen. Da sich dagegen für Pilze, die etwa zur gleichen Zeit diversifizierten, solide Clades erstellen lassen, scheint die rasche Diversifikation der Metazoen ein reales Phänomen zu sein; daher sind die Stämme der Metazoen bei weitem nicht mit derselben Sicherheit aufzulösen wie bei den Pilzen, d.h. die Kladogenese der Metazoa verlief viel schneller als bei den Fungi (Sci. 310, 1933). Der Zeitpunkt von ca. 600 MA für die Diversifikation der Metazoen korreliert dabei mit der letzten der globalen Vereisungen; letztere könnten durchaus einen Flaschenhalseffekt für die Evolution der Metazoen gehabt haben; in den kleinen, möglicherweise räumlich isoliert überlebenden Populationen hätten sich rasch genetische/ evolutionäre Veränderungen manifestieren können; diese könnten zu mehreren Phasen schneller Radiationen geführt haben, ggf. im Rhythmus der Vereisungen. Als dann vor ca. 580 MA die ozeanische Anoxie beendet wurde (bis dahin waren nur die obersten Wasserschichten sauerstoffhaltig), konnten sich dann kurzfristig große Tiere entwickeln (Natwiss. Ru. 12/2006, 672).

Neuere Studien an 18S-rDNA erlauben nähere Aussagen zur Klassifikation der Bilateria (Coelomata); danach sind (nach Abzweigung der Deuterostomia: Echinodermata, Hemichordata, Chordata) die Protostomia in zwei Gruppen aufzuteilen:

- a) Lophotrochozoa: Annelida, Mollusca, Sipuncula, Echiura, Brachiopoda, Ectoprocta;
aber auch die acoelomaten Platyhelminthes und Nemertea stehen rDNA-kladistisch in dieser Gruppe
- b) Ecdysozoa: Arthropoda, Tardigrada, Onychophora sowie die acoelomaten Nematoda, Nematodomorpha, Kinorhyncha und Priapulida.

Der Befund, daß a- und pseudocoelomate Gruppen molekularkladistisch innerhalb der protostomen Ecdysozoa und Lophotrochozoa zu gruppieren sind, spricht dafür, daß es sich um sekundär vereinfachte Formen handelt, die von coelomaten Vorfahren abstammen.

Kladogramm der Protostomia (nach DAWKINS S. 314 ff.):

Außengruppe: Deuterostomia

ab jetzt: Protostomia

--- Superphylum Ecdysozoa (häutend)*

--- Superphylum Platyzoa*** = Gnathifera & + (Platyhelminthes + Gastrotricha)

ab jetzt: Superphylum Lophotrochozoa**

--- Brachiozoa (Brachiopoda + Phoronida) (ad "Lophophorata")

--- Entoprocta

--- Bryozoa (ad "Lophophorata")

--- Nemertea

--- Mollusca §

--- Annelida + Sipunculoidea

* Kladistik innerhalb der Ecdysozoa:

--- Chaetognatha****

--- Cephalorhyncha + (Nematoda + Nematodomorpha) [nicht segmentiert!]

--- Tardigrada + (Onychophora + Arthropoda\$)

**Reihenfolge der Abzweigung der sieben Linien der Lophotrochozoa sehr unsicher, ganz besonders gilt dies für die lophophoraten Gruppen (Brachiopoda, Phoronida, Bryozoa).

*** Superphylum Platyzoa noch nicht so weitgehend akzeptiert wie die beiden anderen Superphyla

**** eine Studie mit mitochondrial kodierten Proteinen kommt zu dem Ergebnis, dass die Chaetognatha die unmittelbare Schwestergruppe der Protostomia darstellen (PNAS 101, 10639)

§ Die Körpersegmentierung von Anneliden und Arthropoden entwickelte sich konvergent; aufgrund embryologischer Gemeinsamkeiten (Trochophora-Larve) und genetischer Untersuchungen sind die Anneliden nicht die Schwestergruppe der Arthropoden, sondern stehen in der Nähe der Mollusken.

§ Die Probleme mit der Häutung dürften ein Grund für die begrenzte Größe der kiemenatmenden Arthropoden sein (die luftatmenden Arthropoden sind ohnehin durch ihr auf Diffusion beruhendes Atmungssystem limitiert).

& z.B. Rotatoria (Rädertierchen)

Genom-Evolution innerhalb der Protostomia (Natwiss. Ru. 7/2013, 361):

Die Genome der Spiralia (z.B. Mollusken, Anneliden) innerhalb der Protostomia weisen eine relativ starke Ähnlichkeit mit den Genomen basaler Deuterostomia (wie Lanzettfischchen, Seeigel) auf, im Gegensatz zu Plattwürmern, Fadenwürmern oder Arthropoden. Dies wird aber nicht als nähere Verwandtschaft der Spiralia mit den Deuterostomia interpretiert, sondern damit, dass bei Platt-, Fadenwürmern und Arthropoden im Vergleich zu Spiralia und Deuterostomia viele genetische Veränderungen erfolgt sind, während letztere beiden Gruppen den ursprünglichen Genbestand des Urbilateraliers behalten haben. Die Position der Spiralia und Ecdysozoa innerhalb der Protostomia bleibt bestätigt.

Innerhalb der Bilateria entstanden nur recht wenige Genfamilien neu, während sich durch Duplikationen viele Genfamilien stark ausgeweitet haben. Innerhalb der Bilateria ist die Entstehung neuer Genfamilien ein seltenes Ereignis!

Im Jahr 2008 wurde die bisher mit Abstand umfassendste molekularkladistische Analyse der Metazoa publiziert (Nat. 452, 745). Die komplette Matrix umfasst 77 Taxa (davon 71 Metazoa) und 150 Gene; pro Taxon waren durchschnittlich 76 der 150 Gene verfügbar; insgesamt waren 44,5 % der kompletten Matrix aus 150 Genen verfügbar. 13 Taxa erwiesen sich in ihrer Position als instabil.

64-Taxon-Phylogramm (nur stabile Taxa) (stark vereinfacht)

--- Pilze

--- *Monosiga* (Choanoflagellaten)

ab jetzt: METAZOA

--- Ctenophora (*kontra*: PNAS 112: 15402; Natwiss. Ru. 4/18: 207)

--- Porifera + Cnidaria (!)

--- Deuterostomia = --- Chordata

--- Xenoturbellida

--- Echinodermata + Hemichordata

ab jetzt: PROTOSTOMIA

Dichotomie in Ecdysozoa* + Lophotrochozoa**

* Ecdysozoa:

--- (Priapulida + Kinorhyncha) + (Nematoda + Nematodomorpha) = Cycloneuralia

ab jetzt: PANARTHROPODA

--- Tardigrada (modif. nach PNAS 108, 15920)

--- Onychophora

ab jetzt: ARTHROPODA

--- Tetraconata (Hexapoda, Crustacea)

ab jetzt: MYRIOCHELATA

--- Myriapoda

--- Chelicerata

** Lophotrochozoa:

--- Platyhelminthes

--- Mollusca

--- Nemertea + (Brachiopoda + Phoronida)

--- Annelida (inkl. Echiura, Sipuncula)

Phylogramm mit 77 Taxa (einschl. instabiler Taxa):

Unterschiede zwischen dem 64-Taxa-Phylogramm nur innerhalb der Ecdysozoa und Lophotrochozoa (Abweichungen fett markiert):

* Ecdysozoa:

--- (Priapulida + Kinorhyncha) + (**Tardigrada** + [Nematoda + Nematodomorpha])

ab jetzt: PANARTHROPODA

--- Position der **Tardigrada** lt. PNAS 108, 15920 (miRNA-Studie)

--- Onychophora

ab jetzt: ARTHROPODA

--- Tetraconata (Hexapoda, Crustacea)

ab jetzt: MYRIOCHELATA

--- Myriapoda

--- Chelicerata

** Lophotrochozoa:

--- **Chaetognatha** (keine Ecdysozoa, nächste Schwestergruppe der Lophotrochozoa)

ab jetzt: LOPHOTROCHOZOA

Dichotomie:

Linie 1: --- **Bryozoa**

--- **Rotifera** + (**Myzostomida** + [**Gnathostomulida** + **Acoela**])

--- **Gastrotrichia**

--- Platyhelminthes

Linie 2: --- **Entoprocta**

--- Mollusca

--- Annelida (incl. Echiura, Sipuncula)

--- Phoronida

--- Brachiopoda + Nemertea

Wesentliche Ergebnisse:

--- keine Hinweise auf ein Monophylum „Coelomata“

--- Monophylie der Deuterostomia bestätigt

--- Monophylie der Metazoa und Protostomia bestätigt

--- Division der Protostomia in Ecdysozoa und Lophotrochozoa bestätigt

--- Anneliden (einschl. Sipuncula und Echiura) in Verbindung mit Nemertea,

Brachiopoda, Phoronida; da chitinöse Chaetae bei Anneliden und Brachiopoden, nicht aber bei Nemertea und Phoronida gefunden werden, müssten letztere beiden Gruppen die chitinösen Chaetae verloren haben, ebenso wie einige Annelidengruppen

--- Mollusken als Schwestergruppe des Anneliden-Nemertea-Brachiopoda-Phoronida-

Clades; Mollusken sezernieren Kalziumkarbonat, der ANBP-Clade (sofern nicht sekundär verloren) chitinöse Chaetae; in beiden Fällen handelt es sich um epidermale extrazelluläre Produkte, gebildet von sekretorischen Zellen, die sich in einem Follikel (mit Mikrovilli an ihrer Basis) entwickeln. Die Spicula der Mollusken und die Chaetae der Anneliden/Brachiopoden scheinen sich aus fossilen „Coeloskleriten“

- als gemeinsamem Vorläufer entwickelt zu haben. Die epidermalen Bildungen sind also nur einmal (im gemeinsamen Vorfahren von Mollusken und ANBP-Clade) entstanden.
- Monophylie der Mollusken erstmals bestätigt
 - Echiura und Sipuncula sind innerhalb der Anneliden positioniert (Sipuncula also nicht mit den Mollusken verbunden!)
 - Platyhelminthes als basale Linie der Lophotrochozoa
 - Pycnogonida stehen innerhalb der Chelicerata und sind nicht die basalste Linie der Kronenarthropoden (sondern basalste Linie der Chelicerata)
 - Mandibulata konnten nicht bestätigt werden; Myriapoda als Schwestergruppe der Chelicerata
 - einmaliges Auftreten des spiraligen Embryonalteilungsmodus (Spiralia) als Synapomorphie der in der Studie enthaltenen Lophotrochozoa (kommt vor in: Anneliden, Entoprocta, Mollusca, Nemertea, Platyhelminthes); Verlust in mehreren Gruppen (Brachiopoden, Phoronida, wobei aber die Embryonalentwicklung der Phoronida andere Charakteristika der Spiralteilung beibehalten hat; außerdem Verlust der Spiralteilung in Cephalopoda und einigen Platyhelminthes).

Problematisch: Position der Tardigrada als Schwestergruppe der Panarthropoda nicht ganz gesichert, aber wahrscheinlich (nicht im Modell mit instabilen Taxa). Laut miRNA-Studie aber inzwischen bestätigt (PNAS 108, 15920).

Bei den instabilen Taxa lagen für Entoprocta, Myzostomida, Acoela** und einen der beiden inkludierten Schwämme nur wenige verfügbare Gensequenzen vor. Andere instabile Taxa wie Rotifera, Bryozoa und Gnathostomulida verfügten über umfangreiches Gensequenzmaterial; hier könnte die Einbeziehung weiterer Taxa zur Klärung der Position beitragen.

* Genetische Ausstattung der Schwämme (Demospongia: *Amphimedon queenslandica*), Evolution der Krebsabwehr: *Amphimedon* verfügt über mehr als 18000 Gene; es sind bereits Gene vorhanden, deren Analoge in höher entwickelten Metazoen für Muskelgewebe und Neuronen kodieren. Dies lässt die Vermutung aufkommen, dass die Schwämme von einem komplexeren, weiter entwickelten Vorfahren abstammen könnten. Unklar ist, was alle diese Gene in den Vorläufern der Schwämme für Funktionen hatten. Etwa 1/3 aller genetischen Unterschiede zwischen Menschen und dem letzten gemeinsamen Vorfahren mit einzelligen Organismen müssen in einem 150 bis 200 MA langen Zeitfenster – in den Vorfahren der Schwämme – entstanden sein.

So fanden sich in dem o.g. Schwamm Genomabschnitte, die dazu dienen, einzelne Zellen zu unterdrücken, die sich zulasten der übrigen Zellen vermehren – vergleichbar dem Kampf gegen Krebszellen. Der Kampf des Körpers gegen Krebs ist also so alt wie die Multizellularität selbst. Andere Studien hatten bereits gezeigt, dass bestimmte krebsauslösende Gene zur gleichen Zeit erschienen waren, als die Metazoen entstanden. Das Demospongia-Genom zeigt nun, dass sich zunächst die Gene für den Zellselbstmord (die in einer individuellen Zellen aktiviert werden, wenn irgendetwas schief läuft – Apoptose) entwickelt hatten - zeitlich bevor die Signalwege entstanden, die von angrenzenden Zellen aktiviert werden, um eine entartete Nachbarzelle zu zerstören. Der Selbstmord entarteter Zellen ging somit der Zerstörung durch Nachbarzellen voraus. Schon einzellige, kolonial lebende Organismen hatten also Mechanismen entwickelt, um sich selbst zu töten; diese Mechanismen wurden dann von multizellulären Organismen zum Kampf gegen den Krebs genutzt (Nat. 466, 673).

Xenacoelomorpha-Problem (*Xenoturbella* + Acoela + Nemertodermatida) (Nat. 470, 161 + 255; Nat. 530: 89 + 94):

(rez. > 400 Arten Acoela, 18 Arten Nemertodermatida, ca. 9 Arten *Xenoturbella*), allesamt marine benthische Würmer

Ging man bisher – auch unterstützt durch genetische Studien, aber auch der geringen Anzahl von Hox-Genen und der Armut an mikroRNA im Acoela-Genom – davon aus, dass die Acoelomorpha primär acoelomat sind und die basale Linie der Bilateria (vor der Trennung in Protostomia und Deuterostomia) darstellen, ergab eine genetische Studien unter Nutzung von drei verschiedenen Ansätzen (mt-Gene, 38330 Aminosäuren-Positionen sowie microRNA) *in der Zusammenschau der Einzelbefunde*, dass die Acoelomorpha zu den Deuterostomia gehören sollen und dort die Schwestergruppe der Xenoturbellida darstellen. Zwar gab es hierfür keinen sicheren Beweis, aber die Gesamtschau der zur Verfügung stehenden Daten deutete hierauf. Xenacoelomorpha wären damit der vierten Stamm der Deuterostomia (neben Hemichordata, Echinodermata und Chordata) stellen.

Die Xenacoelomorpha wären demnach sekundär stark vereinfacht und hätten u.a. die Coelomhöhlen, das Zentralnervensystem, einen durchgehenden Darm und die Kiemenspalten verloren. Mund und Anus fallen bei ihnen zusammen (nur eine Körperöffnung) (Nat. 470, 161).

Zwei voneinander unabhängige Studien aus dem Jahr 2016 bestätigten dann aber in statistisch robuster Weise, dass *Xenoturbella* und Acoelomorpha (= Acoela + Nemertodermatida) Schwestergruppen sind (zusammen: **Xenacoelomorpha**), und dass diese nicht zu den Deuterostomia gehören. Die basale Stellung von *Xenoturbella* belegt dann auch, dass es sich nicht – wie früher angenommen – um einen sekundär vereinfachten Organismus handelt, der verschiedene Merkmale verloren hat, sondern um ein plesiomorphes Fehlen dieser Merkmale (also Merkmale, die noch gar nicht entwickelt waren).

Eine der beiden Studien stellt die Xenacoelomorpha an die Basis der Bilateria (vor die Aufspaltung in Protostomia und Deuterostomia) (Nat. 530: 89), die andere favorisiert ebenfalls diese Position, kann aber eine Schwestergruppenbeziehung zu den Protostomia (d.h. nach Abzweig der Deuterostomia) nicht sicher ausschließen (Nat. 530: 94).

Xenacoelomorpha sind bilateralsymmetrisch marine Würmer; ihnen fehlen typische Merkmale anderer Bilateria wie Anus, Nephridien, Kreislaufsystem.

Wie Cnidaria verfügen basale Xenacoelomorpha noch über einen sack-artigen epithelialen Darm und ein Netzwerk aus Nervenzellen; im Gegensatz zu Cnidaria besitzen sie aber schon (wie Protostomia und Deuterostomia) ein Mesoderm und Bilateralität. Nephridien entstanden erst im gemeinsamen Vorfahren der Protostomia und Deuterostomia nach Ausschluss der Xenacoelomorpha. Diese werden daher als Nephrozoa bezeichnet (=alle Bilateria nach Ausschluss der Xenacoelomorpha).

Die Xenacoelomorpha weisen eine erhebliche Variation in der morphologischen Komplexität auf, die eine gewisse Parallele zu den Nephrozoa darstellt. Am einfachsten organisiert ist *Xenoturbella* (9 Arten bekannt, bis > 20 cm lang) (sack-artiger epithelialer Darm, der sich zu einem einfachen Mund öffnet; basiepidermales Nervensystem, keine Gonoporen, keine sekundären Geschlechtsorgane).

Nemertodermatida (18 Arten) haben ebenfalls einen epithelialen Darm; Anatomie und Position des Nervensystems sind variabel, männliches Kopulationsorgan ebenfalls variabel.

Acoela (über 400 Arten) weisen kein Darmlumen auf, aber eine Mundöffnung und manchmal auch einen Pharynx. Sie sind damit sekundär acoelomat. Nervensystem sehr variabel, ein oder zwei Gonoporen, oft zusätzliche Geschlechtsorgane. Damit zeigen die Xenacoelomorpha eine nicht unerhebliche morphologische Evolution.

Daraus lassen sich auch Rückschlüsse auf den letzten gemeinsamen Vorfahren der Bilateria ziehen. Dieser war offenbar ein weichkörperiger, kleiner, bewimperter benthischer Wurm. Körperachse und Mesoderm waren in ihm bereits etabliert, bevor sich die Bilateria in Xenacoelomorpha und Nephrozoa spalteten. Die Nephridien entstanden erst in der Stammlinie der Nephrozoa. Die Zentralisierung des Nervensystems (aus Nervennetzen) entwickelte sich parallel in Xenacoelomorpha und Nephrozoa. Die Xenacoelomorpha verloren in ihrer Entwicklung zu den Acoela sekundär das Coelom.

Kladogramm:

- Choanoflagellata
- Porifera / Ctenophora (nicht gegeneinander aufgelöst)
- Placozoa
- Cnidaria
- Ab jetzt: BILATERALIA
 - Xenacoelomorpha = *Xenoturbella* + (Acoela + Nemertodermatida)
 - Ab jetzt: NEPHROZOA (ab jetzt Nephridien!)
 - Deuterostomia = Ambulacraria + Chordata
 - Ab jetzt: PROTOSTOMIA
 - Dichotomie in
 - Ecdysozoa = Priapulida + (Onychophora + Arthropoda)
 - Spiralia*

*Spiralia:

- (nicht aufgelöst):
 - I--- Rotifera
 - I--- Bryozoa
 - I--- Gastrotricha
 - I--- Entoprocta
 - I--- Platyhelminthes
 - I--- Trochozoa (nicht aufgelöst):
 - Mollusca
 - Brachiopoda + Phoronida
 - Annelida
 - Nemertea

(Nat. 530: 89)

Ctenophora-Problem (Rippenquallen; ca. 200 rezente Arten)

Auch im Jahr 2013 blieb die Position der Ctenophora unklar (Sci. 339, 391): Eine Genomanalyse der Rippenqualle *Pleurobranchia bachei* stellte diese sogar unterhalb der Schwämme und Placozoa, mit der Folge, dass sich das Nervensystem zweimal entwickelt haben müsste (sofern es nicht bei Schwämmen und Placozoa sekundär verloren gegangen ist; auch Placozoa haben keine Nervenzellen!).

Rippenquallen verfügen über ein primitives „Gehirn“ und echte Nervenzellen, die durch komplexe Synapsen mit Muskeln verbunden sind; viel komplexer als die einfachen Nervenzellnetze (ohne Gehirn) bei Quallen und anderen Cnidariern. Allerdings gibt es grundlegende Unterschiede zum Nervensystem anderer Metazoa. Möglicherweise entwickelten die Rippenquallen das Nervensystem, als sie zu räuberischer Lebensweise übergingen, während das Nervensystem ein zweites Mal (nach Abzweig von Schwämmen und Placozoa) dann in der Linie zu den (Cnidaria + Bilateria) entstand. Allerdings ist die basale Position der Ctenophora innerhalb der Metazoa bisher nicht gesichert. Neben diesen rein kladistischen Hinweisen gibt es aber auch andere Gründe, die für eine unabhängige Entstehung des Nervensystems der Rippenquallen sprechen: Bei beiden bisher sequenzierten Rippenquallenarten fehlen jene Hox-Gene, die für die Entwicklung des Nervensystems der anderen Tiere als unabdingbar gelten, und Rippenquallen verfügen nicht über den Neurotransmitter Serotonin (Sci. 339, 391).

Noch im Jahr 2013 wurde das Genom einer weiteren Rippenqualle (*Mnemiopsis leidyi*) publiziert (Sci. 342, 1336 + 1327). Auch dies bestätigte die basale Stellung der Rippenquallen noch unterhalb der Schwämme; das mesoderm-artige Gewebe der Rippenquallen ist demnach konvergent entstanden:

--- Choanoflagellaten

Ab jetzt: ENTSTEHUNG DES NERVENSYSTEMS

--- unabhängige Entstehung von Mesoderm auf der Linie zu den Ctenophoren

--- Verlust des Nervensystems auf der Linie zu den Schwämmen

--- Verlust des Nervensystems auf der Linie zu den Placozoa

--- Cnidaria

Ab jetzt: ENTSTEHUNG DES MESODERMS DER BILATERALIA

--- Bilateria

Vergleiche mit dem Genom von Schwämmen zeigten, dass auch diese über die genetische Basis für ein funktionsfähiges Nervensystem verfügen; die Schwämme haben aber die betreffenden Zelltypen (Nervenzellen) verloren. Vorfahren der Schwämme müssen also schon über ein Nervensystem verfügt haben.

Mnemiopsis hat bereits die meisten Gene für strukturelle Komponenten von Mesoderm-Zellen, also Zellen mit einer mesodermartigen Funktion; ihm fehlen allerdings viele Gene, die für die Ausbildung der typischen Mesoderm-Zellen der Bilateria erforderlich sind. Rippenquallen dürften daher mesodermale Zelltypen unabhängig (konvergent) entwickelt haben.

In der frühen Evolution der Metazoen kam es also nicht, wie bisher angenommen, zu einer permanenten Addition von neuen spezialisierten Zelltypen wie Muskel- und Nervenzellen, sondern die Verhältnisse waren komplexer, und bestimmte Zelltypen gingen auch wieder verloren oder entstanden ein zweites Mal.

Ctenophoren sind im Gegensatz zu Cnidariern bilateral symmetrisch. Das netzförmige System aus Nervenzellen scheint apikal zentralisiert zu sein. Der Körper der Rippenquallen hat eine ektodermale Außenschicht mit Haut- und Nervenzellen und eine endodermale Innenschicht aus Darmzellen; dazwischen befinden sich Muskelzellen und wanderfähige Zellen.

Die genetische Maschine für das Nervensystem war also schon in Stammgruppen-Metazoen vorhanden, und eventuell hatten diese bereits ein gar nicht mehr so einfach gebautes Nervensystem (vgl. Zentralisierungstendenzen am apikalen Ende bei Rippenquallen).

Dagegen zeigen Rippenquallen noch keine Homologe für die Gene, die für die Mesodermentwicklung bei Bilateria verantwortlich sind, was dafür spricht, dass die genetische Maschine für das Mesoderm der Rippenquallen unabhängig entstanden ist.

Zu der Annahme, dass Cnidaria von Organismen abstammen, die ursprünglich bilateral-symmetrisch waren, passt auch die Interpretation der ediacarischen *Palaeophragmodictya spinosa* (Weißmeerregion); es soll sich dabei (ebenso wie bei *P. reticulata*) um Haftscheiben von Tieren handeln, die Merkmale von Hohltieren und Schwämmen besaßen. In der frühen Ontogenie waren sie bilateral-symmetrisch, was als Hinweis gilt, dass früheste Cnidaria bilateral waren (Pal. J. 41: 360).

Aus dem Bauplan der Rippenquallen sind andere Tiergruppen durchaus herleitbar; manche Rippenquallen sind nicht nur Schwimmer, sondern können auch auf dem Boden kriechen oder sich an Steinen festklammern. Sie sind die größten Organismen, die sich nur mit Zilien fortbewegen. Nach einer Theorie bestanden die frühesten Metazoen nicht nur aus Zellen, sondern auch aus extrazellulärem Material (Gallerte), die den ersten Vielzellern Stabilität und Bewegungsfreiheit gab. Die Evolution der Metazoen könnte über ein Stadium der „Gallertoiden“ erfolgt sein, deren Körper zum Großteil aus Gallerte bestand, die Zilienschlag zur Fortbewegung nutzten und ein inneres Kanalsystem zur Nahrungsaufnahme hatten. Heute wäre dieses Stadium der „Gallertoiden“ noch durch die Rippenquallen konserviert (BdS 10/2014: 22).

Eine umfangreiche neue Analyse, die auch weitere Taxa mit einschloss, bestätigte im Jahr 2015 (a) (nochmals) **die basale Position der Ctenophora (basal zu allen anderen Metazoa, inkl. Schwämme), sowie (b) die Monophylie der Schwämme**, auch bei unterschiedlichen Auswertungsmethoden. Die widersprüchlichen Ergebnisse in der Vergangenheit standen mit Genen für ribosomale Proteine in Zusammenhang (PNAS 112: 5773).

PISANI et al. kamen nach kritischer Revision der Datensätze aller drei o.g. Studien allerdings im selben Jahr (PNAS 112: 15402; Natwiss. Ru. 1/2016: 34) zu dem Ergebnis, dass die basale Stellung der Ctenophora ein Artefakt der Analysemethoden sei und stellten die basale Stellung damit grundlegend infrage.

Inzwischen ist es aber gut belegt, dass die klassische Sichtweise, dass die Schwämme basal stehen, zutrifft (Natwiss. Ru. 4/18: 207).

Dies steht in Einklang mit grundsätzlichen entwicklungsgeschichtlichen Überlegungen. So ist es extrem unwahrscheinlich, dass Zellen konvergent exakt dieselbe Form der Erregungsleitung entwickeln (Indiz für die einmalige Entstehung der Nervenzellen). Auch Muskelzellen und gap-junctions (bestimmte Zell-zu-Zell-Verbindungen) treten nur bei Rippenquallen, Nesseltieren und Bilateralia auf und dürften kaum konvergent entstanden sein, ebensowenig wie der internalisierte Verdauungstrakt dieser Gruppen, der sich durch Einstülpung der Epidermis an einer ganz bestimmten Stelle (Blastoporus) gebildet hat und sich ebenfalls nicht bei Schwämmen und Placozoen findet (Natwiss. Ru. 1/2016: 34)

Sexuelle Vermehrung:

Die Rekombination ermöglicht die Kombination günstiger Mutationen, die in verschiedenen Individuen entstanden sind. Entsteht in Individuum A und B jeweils – in verschiedenen Genen – eine günstige Mutation, würde ohne Rekombination die Mutation B wieder eliminiert, wenn sich die Mutation A in der Population durchgesetzt hat. Rekombination beschleunigt die adaptive Evolution; positive Mutationen, die in verschiedenen Individuen entstanden sind, können in einem Individuum kombiniert werden; ebenso können Individuen der Tochtergeneration weniger ungünstige Mutationen tragen als die Elterngeneration. Vergleiche zwischen parthenogenetischen und sich sexuell fortpflanzenden Linien von Wasserflöhen (*Daphnia*) ergaben, dass die asexuellen

Populationen mehr schädliche Mutationen aufwiesen (durch Akkumulation schädlicher Mutationen) (Sci. 311, 960).

Als einzige Tiergruppe scheint für die Klasse Bdelloidea innerhalb der Rädertiere die parthenogenetische Fortpflanzung (genkladistisch seit 80 MA) vorteilhaft zu sein: die gesamte Klasse (18 Gattungen, 360 „Arten“, besser: „morphologisch unterscheidbare Typen“) pflanzt sich seit ca. 80 MA parthenogenetisch fort, radiierte in viele Taxa und wurde ein dominierender Teil der Süßwasserfauna weltweit*. Ansonsten blieb Parthenogenese im Tierreich auf einzelne Arten beschränkt und ist meist nur kurzfristig erfolgreich, führte jedenfalls niemals zu bedeutenden Radiationen (immerhin tritt Parthenogenese aber bei ca. 70 Arten von Wirbeltieren auf, und zwar Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln, so auch gelegentlich beim Komodowaran – bisher aber nur bei Zootieren nachgewiesen – und einer weiteren Waranart; s. Natw. Ru. 5/2007 S. 257; regelmäßig bei der triploiden Blumentopfschlange *Rhamphotyphlops bramini*, gelegentlich bei der *Boa constrictor* und Tigerpython; s. Natw. Ru. 1/11, S. 31, sowie zu 3 % beim Sägefisch *Pristis pectinata*) (s. auch unter „Eozän, Vermes“).

* Es wurden niemals Männchen, Hermaphroditen oder Meiose beobachtet; die Eier der Bdelloiden werden mitotisch aus primären Oozyten gebildet. Die „Fitness“ der Rädertierchen (z.B. bei Austrocknung) könnte auf divergenter Entwicklung ehemaliger Allele (d.h. von Genen, die vor der Aufgabe der sexuellen Fortpflanzung noch Allele waren) beruhen. Dadurch erhöhte sich die phänotypische Variation, denn die ehemaligen Allele konnten sich nahezu unabhängig voneinander entwickeln, und Allele einiger Loci nahmen so auch neue Funktionen an. So wurden aus den ehemaligen Allelen jetzt zwei verschiedene Gene mit jeweils unterschiedlicher Schutzfunktion vor Austrocknung. Es ist dann also vorteilhaft, heterozygot zu sein und zwei Genkopien mit unterschiedlicher Funktion zu haben; es entwickelte sich eine „stabile Heterozygotität“, die über Artgrenzen oder sogar höhere taxonomische Grenzen persistierte (Sci. 318, 202).

Allerdings erlangten Bdelloiden viele Gene durch horizontalen Gentransfer von Bakterien, Pilzen und Pflanzen; diese befinden sich konzentriert in den Telomerregionen zusammen mit diversen mobilen Elementen; die meisten fremden Gene sind funktionstüchtig und werden transkribiert. Normalerweise ist horizontaler Gentransfer in Metazoen beschränkt auf wenige Arten und üblicherweise mit Endosymbiose oder Parasitismus verbunden. Die Aufnahme und funktionelle Assimilation exogener Gene spielt in der Evolution der Bdelloiden aber offenbar eine bedeutende Rolle (Sci. 320, 1210).

Der evolutionäre Vorteil der Rekombination muss dabei erheblich sein und die „Kosten“ der sexuellen Vermehrung ausgleichen (die „Kosten“ bestehen darin, dass im Gegensatz zur asexuellen Vermehrung nur der halbe Chromosomensatz weitergegeben werden kann). Ohne entscheidende Vorteile der Rekombination wäre daher die asexuelle Vermehrung eigentlich die naheliegendere Form. Aber nur die Rekombination und damit die sexuelle Vermehrung ermöglicht die Ausbildung eines „Genpools“ aus optimal miteinander harmonisierenden einzelnen Genen, der sich gezielt als ganzes unter Selektionseinflüssen in eine bestimmte Richtung entwickeln kann. Die vorteilhaftesten Genkombinationen bieten die größten Überlebenschancen; nicht nur das einzelne Gen, sondern sein Zusammenwirken mit dem gesamten Genpool unterliegt der Selektion.

Bei asexueller Vermehrung sammeln sich zwar auch positive Mutationen auf den Chromosomen an (negative Mutanten werden ja auch bei ihr aussortiert); da aber kein einheitlicher „Genpool“ existiert, verläuft die Entwicklung weniger geordnet und weniger zielgerichtet. Sex hält den Genpool zusammen, dient als Barriere gegen evolutionäre Divergenz; die ganze Art (der gesamte Genpool) entwickelt sich unter Selektionsdruck einheitlich in eine bestimmte Richtung. Eine Auseinanderentwicklung des Genpools (also eine Speziation, ein Dichotomie-Ereignis) setzt daher zuvor die Entstehung einer Reproduktionsbarriere voraus, typischerweise irgendeine Form der geographischen Isolation; erst dann kann die weitere Entwicklung der Genpools der getrennten

Populationen unterschiedliche Wege gehen. Asexuelle Taxa haben dagegen gar keinen Genpool; ihr Genom entspricht funktionell einem einzigen „großen Gen“ (s. DAWKINS S. 357 ff.).

Sexuelle Vermehrung entwickelte sich nach modernen Erkenntnissen schon recht früh, also im gemeinsamen Vorfahren aller Eukaryonten vor ca. 2 MrA. Asexuelle Eukaryonten (wie *Trichomonas*) verfügen über fast das gesamte Genom, das für die Meiose erforderlich ist, und entwickelten sich offenbar von sich sexuell vermehrenden Vorfahren. Sexuelle Vermehrung war also schon früh in der Evolution der Eukaryonten etabliert und ging dann in verschiedenen Linien verloren. Der Übergang zu sexueller Vermehrung ging einher mit dem Übergang von einem haploiden zum diploiden Chromosomensatz im „normalen“ Leben (wo haploide Zellen nur zu Zwecken der Fortpflanzung produziert werden).

Man vermutet, dass zunächst die meisten Organismen asexuell waren, während einige die genetische Ausstattung für sexuelle Fortpflanzung trugen, die aber nur in Stresssituationen erfolgte (auch heutzutage vermehren sich Hefen und zahlreiche Pflanzen normalerweise asexuell und nur in Stressphasen sexuell). In Krisen bot die sexuelle Fortpflanzung also Vorteile; von Krise zu Krise nahm der Anteil der Organismen, die über die genetische Ausstattung für sexuelle Fortpflanzung verfügten, somit zu. Die für die sexuelle Fortpflanzung relevanten Gene konnten (re)kombiniert werden mit anderen Genen, die dafür sorgten, dass die Organismen die Krise besser überstanden. Die sich sexuell fortpflanzenden Individuen konnten sich daher erfolgreicher fortpflanzen. War die Krise vorbei, wurden die „Sexgene“ abgeschaltet, die vorteilhafte Genkombination blieb jetzt (ohne Rekombination) als Ganzes intakt, bis die nächste Krise wieder zu einer Phase mit sexueller Fortpflanzung führte.

Sich sexuell vermehrende Organismen können sich schneller an veränderte Bedingungen anpassen und Grenzsituationen besser überstehen. Hefen können sich normalerweise sexuell und asexuell vermehren. Züchtet man Mutanten, die sich entweder nur sexuell oder nur asexuell vermehren können, so kann sich die sexuelle Mutante besser und schneller an Nahrungsmangel (an der Grenze zum Verhungern) anpassen; sie dominiert rasch die Gesamtpopulation zulasten der asexuellen Hefen (Sci. 324, 1254).

Homologe von Genen für Zell- und Kernfusion (HAP2 und GEX1) in verschiedenen Eukaryonten zeigen, dass sexuelle Fortpflanzung auch in Eukaryontenlinien erfolgen kann, bei denen sie bisher noch nicht direkt beobachtet wurde, und dass schon der letzte gemeinsame Vorfahr der modernen Eukaryonten zu sexueller Fortpflanzung befähigt gewesen sein muss.

Das Grundmuster der Fortpflanzung der meisten unizellulären Eukaryonten scheint darin zu bestehen, sich normalerweise klonal fortzupflanzen, aber mit gelegentlicher (seltener) sexueller Fortpflanzung aufgrund interner oder externer Anlässe.

Basierend auf der Analyse prokaryontischer Reparaturmechanismen könnte die sexuelle Fortpflanzung als eine Überlebensstrategie entstanden sein, eventuell aufgrund des intrazellulären Stresses, den durch (Proto)-Mitochondrien produzierte reaktive Sauerstoffverbindungen auslösten. Die symbiontische Entstehung der Eukaryonten könnte also auch mittelbar (als Kompensationsmechanismus) Anlass zur Entstehung der sexuellen Fortpflanzung gegeben haben (PNAS 112: 8827).

Sexuelle Vermehrung bietet auch einen gewissen Schutz gegen die Auslöschung der Population durch Parasiten. Diploide, sich sexuell vermehrende Populationen sind weniger anfällig gegenüber Parasiten; sie können ihre Gene so rekombinieren, dass es für Parasiten schwieriger ist, sich an die

Wirte anzupassen. So werden die drastischen Populationsschwankungen, die durch die Wirt-Parasit-Interaktion typischerweise ausgelöst werden, vermieden; die sich sexuell vermehrende Wirtspopulation bleibt stabiler. Dieses Phänomen ließ sich auch in der Natur (an Schnecken) direkt nachweisen.

Red-Queen-Hypothese: Energieaufwendige Prachtmerkmale ermöglichen den Weibchen eine Einschätzung des Immunstatus des Männchen. Wenn ein Männchen energieaufwendige Dinge tun kann (z.B. laut singen, akrobatisch balzen), könnte dies als Hinweis für die Weibchen gelten, dass dieses Männchen gegen aktuell grassierende Parasiten gut geschützt ist.

Inzwischen gibt es Hinweise, die zugunsten dieser Hypothese sprechen: in einer Umgebung mit vielen Parasiten produzieren vergleichbare Arten bei sexueller Fortpflanzung mehr Nachkommen als bei asexueller Fortpflanzung. Dies ließ sich beispielsweise an Wattschnecken in Neuseeland zeigen: je stärker der Parasitendruck, umso stärker vermehrte sich die sexuelle Art.

In einem anderen Experiment durfte sich ein parasitisches Bakterium des Fadenwurms *C. elegans* in einem Teil der Versuche mit seinem Wirt mitentwickeln, in einem anderen Teil wurde das infektiöse Bakterium (Parasit) an der weiteren Evolution gehindert. Der zwitterige Fadenwurm besitzt (a) nur selbstbefruchtende, (b) nur sexuelle sowie (c) beide Verfahren praktizierende Individuen. Wenn die parasitischen Bakterien mitevolvieren konnten, starben die selbstbefruchtenden Fadenwurmpopulationen rasch aus, die sexuellen Wurmpopulationen hielten mit den evolvierenden Parasiten Schritt – ein Beweis für die Rote-Königin-Hypothese.

Wenn aber die parasitischen Bakterien an der Evolution gehindert wurden (indem sie im Experiment ausgetauscht wurden, bevor sie sich weiterentwickeln konnten), entwickelte sich bei den Fadenwürmern die Selbstbefruchtung zur dominierenden Fortpflanzungsmethode. Am Anfang hatten die Fadenwürmer zunächst noch relativ viel Sex; aber als sie einen guten Vorsprung gegenüber den an ihrer Evolution gehinderten Fadenwürmern erzielt hatten, stellten sie weitgehend auf Ressourcen und Energie sparende Zwittervermehrung um: Wenn Sexualität nicht gebraucht wird, geht sie verloren. Nicht die Parasiten als solche, sondern die Koevolution zwischen Parasiten und Wirt erhält – auf Dauer – die (aufwendige) sexuelle Fortpflanzung beim Wirt (BdW 3/10: 30).

An Stichlingen ließ sich nachweisen, dass die Weibchen zu Recht auf die roten Bäuche der potentiellen Partner achten: die Männchen mit diesen Prachtmerkmalen sind gesünder, haben weniger Parasiten. Prachtmerkmale sind somit ein Zeichen für eine gute Immunität.

Eine wichtige Rolle spielt der MHC (Major Histocompatibility Complex): Die betreffenden Gene liefern Bauanleitungen für Transporter-Moleküle, deren Aufgabe es ist, Peptide von Viren und Bakterien festzuhalten und sie spezialisierten Zellen des Immunsystems zu präsentieren, so dass die Eindringlinge („Parasiten“) vom Immunsystem erkannt und bekämpft werden. Daher ist es von Vorteil, über mehrere MHC-Varianten zu verfügen, aber auch nicht zu viele, was sonst zu Autoimmunreaktionen führen würde. Tiere und Menschen können am Geruch eines potenziellen Sexualpartners feststellen, ob dieser MHC-Gene besitzt, „die die eigene Sammlung gut ergänzen würden“. Dabei gehen die Geruchsreize direkt von den Peptiden aus, die von den MHC-Molekülen präsentiert werden. Wer immungenetisch zu ähnlich ist, riecht dagegen schlecht, „er stinkt uns regelrecht“.

Studentinnen konnten an den verschwitzten T-Shirts von Studenten durch Riechen erkennen, welche Partner immungenetisch besser zu ihnen passen würden; den Geruch von Studenten, die eher dem eigenen Immuntyp entsprachen, empfanden sie als wesentlich unangenehmer. Auch bei

der Parfümauswahl ergeben sich Beziehungen zum MHC-Status; Menschen wählen Parfüm, um ihren MHC-abhängigen Eigengeruch zu betonen und nicht um ihn zu überdecken. Duftvorlieben sind vom Immunsystem beeinflusst.

Bereits von Mäusen war bekannt, dass Tiere den Immunstatus ihres Idealpartners erschnuppern können, und dies gilt sogar für Fische (Stichlinge). Auch hier sind es tatsächlich direkt die Peptide des MHC, die der Fisch riecht; sie treten in ebenso vielen Varianten auf, wie es MHC-Gene gibt (ca. 500 beim Stichling). Zunächst richten die Stichlingsweibchen das Interesse auf ein Männchen, das nach den für sie passenden Immun-Genen riecht, erst dann achten sie auf den roten Bauch, der Auskunft über den Gesundheitszustand und Parasitenbefall gibt. Durch Zusatz von künstlichen Peptiden in das Wasser des Nestes der Stichlingsmännchen konnten die Männchen für die Weibchen attraktiver oder unattraktiver gemacht werden.

Wie Langzeitbeobachtungen im Plöner See zeigten, hängt der lebenslange Fortpflanzungserfolg der Stichlinge unter den realen Bedingungen mit vielen Parasiten im Wasser tatsächlich von der Fähigkeit der Weibchen ab, bei der Partnerwahl die optimale Immunitätsausstattung zu erwischen (BdW 11/2011: 20).

Allerdings gibt es auch eine einfachere Erklärung als die Red-Queen-Hypothese zur Erklärung des Selektionsvorteils der sexuellen Vermehrung. So stellte man fest, dass bei asexuellen Bakterien die grundlegende Zellmaschinerie durch Ansammlung von Mutationen abnimmt und die gesamte Population dadurch unfitter wird. Können sie sich dagegen sexuell vermehren (Rekombination), wird der Abnutzungseffekt eliminiert, die Population bleibt fit (Nat. Comm 10: 2472).

Concestor 36 ff. nach DAWKINS (nicht aufgelöste Polytomie) („36 und 36 + x“)

Diese Concestoren umfassen die Außengruppen der [Tiere + Pilze + Amoebozoa] innerhalb der Eukaryonten, d.h. alle Linien der Eukaryonta, die vor den Amoebozoa abzweigen. Die Reihenfolge dieser Abzweigungen ist unklar; DAWKINS setzt aus formal-didaktischen Gründen die Pflanzen an Position 36 und alle übrigen Gruppen an die Position 37, letztendlich handelt es sich an den Positionen 36 und 37 aber um eine nicht aufgelöste Polytomie (s. DAWKINS S. 436) mit folgenden Gruppen:

a) Pflanzen: Innerhalb der Pflanzen zweigen zunächst die Glaukophyten ab (13 Arten, einzellig, Chloroplasten ähneln noch sehr stark freilebenden Cyanobakterien!). Anschließend teilen sie sich in die Rotalgen (ca. 5000 Arten) und „Grünpflanzen“ (Viridiplantae; > 300.000 Arten) auf, die viele einzellige und koloniale Grünalgen (z.B. *Volvox*) umfassen, aber auch die Landpflanzen. (Die Braunalgen gehören nicht zu den Pflanzen; s.u.). Der gemeinsame Vorfahr der Linie zu den Tieren und der Linie zu den Pflanzen war ein einzelliger Eukaryont, der sich mittels einer Geißel durchs Wasser bewegte.

b) Rhizaria (z.B. Radiolarien, Foraminiferen, Cercomonaden, euglyphide Amöben):
allesamt einzellige Eukaryonten, teilweise – aber nicht alle – grün und photosyntheseaktiv.

c) Chromalveolaten (= Alveolaten + Heterokonten) (z.B. Ciliaten, Dinoflagellaten,

Apicomplexa bei den Alveolaten und Braunalgen, Diatomeen, Oomyzeten bei den Heterokonten = Chromista).

In Form der Braunalgen entwickelten sich unter den Heterokonten ebenfalls multizelluläre Organismen (bis 100 m lang!); Braunalgen (z.B. *Fucus*-Arten) besiedeln auch die Gezeitenzone.

d) Discicristata (z.B. acraside Schleimpilze, vahlkampfiide Amöben, Eugleniden, Trypanosomen, Leishmanien).
Discicristata umfassen photosyntheseaktive begeißelte Protozoen (wie die grüne *Euglena*), aber auch parasitische Taxa wie *Trypanosoma*.

e) Excavata (z.B. *Giardia*; Parabasalia, Diplomonaden, Retortamonaden, Oxymonaden).
Einzellige, oftmals parasitische Taxa.

b) bis e) umfassen grob geschätzt 50000 beschriebene Arten

„Amöben“, „Flagellaten“, „Schleimpilze“ finden sich also in verschiedenen Linien; diese Begriffe stehen für Lebensformen (wie „Baum“) und nicht für Monophyla.

Multizellularität findet sich nicht nur bei Tieren, Pilzen und Pflanzen, sondern auch Chromalveolaten (Heterokonten: Braunalgen) und „Schleimpilzen“ (unter den Amoebozoa und Discicristata).

Der letzte gemeinsame Vorfahr von (Tieren + Pilzen) mit den Pflanzen muss nach 1,2 MrA alten Fossilfunden (als Kalibrierungspunkten, z.B. Rotalgen) vor ca. 1,3 MrA gelebt haben; dieses Datum liegt auch im Rahmen molekularer Uhren. (Neuere Funde sprechen sogar für Rotalgen vor 1,6 MrA; s.o.).

Concestor 35 nach DAWKINS:

Concestor 35 ist der letzte gemeinsame Vorfahr der [Tiere + Pilze] mit den Amoebozoa. Amoebozoa (z.Zt. ca. 5000 Arten) umfassen die Amöben und den größten Teil der Schleimpilze (aber nicht *alle* Schleimpilze). Individuelle Amöben können bis ½ cm Größe erreichen (*Pelomyxa palustris*).

„Schleimpilze“ sind kein Monophylum, sondern entwickelten sich unabhängig voneinander aus drei Linien von Amöben und außerdem in den Acrasiden (eine Eukaryontengruppe außerhalb der Amoebozoa). Schleimpilze sind „soziale Amöben“, die in ihrem Lebenszyklus zeitweise als unizelluläre Amöben im Boden leben, sich von Bakterien ernähren und durch Teilung vermehren. Plötzlich lagern sie sich dann zu Aggregaten zusammen, von chemischen Stoffen angezogen. Je größer das Aggregat wird, umso intensiver zieht es freie Amöben an (da das Aggregat jetzt noch mehr anziehend wirkende Stoffe ausscheidet). Die Aggregate können zu einer einzelnen multizellulären Masse [Plasmodium] konfluieren, die sich dann in eine längliche Struktur (mit einem definierten Anfang und Ende) umformen und wandern kann, sogar in eine bestimmte Richtung (z.B. angezogen vom Licht). Schließlich bilden sie Fruchtkörper ähnlich Pilzen, die beim Zerfall wieder einzelne Amöben (als „Sporen“ in dicken Schutzhüllen) entlassen, mit denen der Lebenszyklus als „normale“ freilebende Amöben erneut beginnt. Schleimpilze der Art *Physarum polycephalum* weisen 720 Geschlechter auf (durch 3 Gene gesteuert) und können sich

mit allen Geschlechtern außer dem eigenen paaren; sie finden bei der Fortbewegung immer den kürzesten Weg und können „Wissen“ auf andere Individuen übertragen, wobei mit „Wissen“ Fähigkeiten gemeint sind, sich der Umgebung anzupassen, Netzwerkbildung sowie das Wissen darum, welche Materialien besetzt werden können und welche nicht. Obwohl er wie ein Pilz aussieht, handelt er wie ein Tier.

Concestor 34 nach DAWKINS:

Concestor 34 ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Tiere (= Metazoa + Choanoflagellaten + Mesomycetozoea) mit den Pilzen. Concestor 34 war ein einzelliger Eukaryont und lebte vor grob geschätzt 1,1 MrA (Datum nicht sehr robust).

Pilze z.Zt. 69000 beschriebene Arten, aber geschätzt 1,5 Millionen Arten, vorwiegend Askomyceten (ca. 40000 beschriebene Arten) und Basidiomyceten (ca. 22000 Arten). Wie die Tiere ernähren sich Pilze von Pflanzen; während die Tiere aber die Pflanzen direkt (oder indirekt, indem sie sich von Tieren ernähren, die aber ihrerseits von Pflanzen abhängen) aufsuchen und als Nahrung in sich aufnehmen und im Körperinneren verdauen, bleiben Pilze stationär (Schleimpilze sind keine Pilze!), durchdringen aber mit ihrem Myzelgeflecht die pflanzlichen Stoffe, von denen sie sich ernähren, und verdauen sie *außerhalb* des Körpers, indem das Myzelium Verdauungsenzyme ausscheidet. Das ausgedehnte, reich verzweigte Myzel bildet eine große Verdauungsoberfläche, vergleichbar einem Darm, dessen Oberfläche sich durch die Darmzotten erheblich vergrößert. Die Nahrung wird also an Ort und Stelle verdaut.

Sowohl Askomyceten wie Basidiomyceten können außerdem mit Algen oder Cyanobakterien Flechten bilden.

Concestor 33 nach DAWKINS:

Concestor 33 ist der letzte gemeinsame Vorfahr der (Metazoa + Choanoflagellaten) einerseits mit den Mesomycetozoea (= Ichthyosporea) andererseits. Nicht ganz sicher auszuschließen ist aber, dass Choanoflagellaten und Ichthyosporea Schwestergruppen sind und einen gemeinsamen Abzweig darstellen.

Rezent ca. 30 Arten, überwiegend als Parasiten an Fischen oder anderen Süßwassertieren. *Rhinosporidium seeberi* als Erreger der Rhinosporidiose bei Säugern (auch Menschen, die den Erreger beim Baden in tropischen Gewässern aufnehmen).

Das Aussehen des Concestor 33 ist unbekannt, da dieser selbst nicht als Parasit gelebt haben kann. Er ist der letzte Concestor, der ein Tier darstellt.

Die Datierung von Concestor 33 und 32 ist unsicher, muss aber zwischen (geschätzt) 800 MA für Concestor 31 und (geschätzt) 1100 MA für Concestor 34 liegen.

Concestor 32 nach DAWKINS:

Concestor 32 ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Metazoa mit den Choanoflagellaten; nach groben Schätzungen könnte er vor ca. 900 MA gelebt haben. Es ist vermutlich *effektiv* ein Kragengeißeltierchen.

Choanoflagellaten (rezent ca. 140 Arten) freischwimmend, Vortrieb durch eine Geißel. Manche Choanoflagellaten finden sich zu Kolonien zusammen, die an Stielen an festem Substrat festgewachsen sind. Der Stiel kann sich verzweigen, an jedem Ende sitzen einige Choanoflagellaten. Die Geißel dient dazu, Wasser mit Nahrungspartikeln in den Kragen zu strudeln – im Gegensatz zu Schwämmen, bei denen die Geißeln der Choanozyten in kooperativer Aktion für eine Wasserströmung durch die Löcher der Schwammwand ins Innere hinein und dann durch die Hauptöffnung wieder heraus sorgen. Anatomisch entsprechen die Choanoflagellaten aber den Kragengeißelzellen (Choanozyten) der Schwämme.

Ein Modellorganismus für den Übergang von individuellen Choanoflagellaten zu den Schwämmen ist *Protospongia* als kugelförmige, frei schwimmende Kolonie, bei der die einzelnen Individuen an der Oberfläche in Form eines Epithels angeordnet sind (ad Hexactinellida; Burgess.Schiefer). Die rezente koloniale Choanoflagellate *Proterospongia* (ad Choanoflagellida) ist in ähnlicher Weise kolonial organisiert, aber nicht kugelförmig; die Geißeln bewegen die Kolonie durchs Wasser. Die einzelnen Individuen sind in eine azelluläre Matrix eingebettet.

opro-opro

OBERPROTEROZOIKUM (1000 bis 541 MA)

ICS 2012:

Tönian: 1000 – 850 MA

Cryogenium: 850 – ca. 635 MA

Ediacaran: ca. 635 – ca. 541 MA \pm 1,0 MA

Die Lebensgemeinschaften des frühen Neoproterozoikums waren noch von Cyanobakterien und anderen Bakterien dominiert; im mittleren Neoproterozoikum erfolgte dann eine massive Radiation von Eukaryonten. Letztere könnte getriggert worden sein durch den Selektionsdruck, der vom Auftreten mikrobieller Beutegreifer wie Thekamöben ausging. Daneben dürften Änderungen der Meerwasserchemie eine Rolle gespielt haben.

Die Cyanobakterienflore des Neoproterozoikums waren bereits modern in Morphologie und Physiologie; 11 der 13 Gattungen der Familie Chroococcaceae finden sich im Proterozoikum.

ca. 900 MA:

Erste sicher nachweisbare tierische Mikroorganismen (Protozoa der Klasse **Rhizopoda**, später auch **Radiolarien**). NaA sichere Nachweise von Radiolarien erst ab M-Kambrium.

Vermeintliche Kotkugeln von Metazoen aus dieser Zeit können von protistischen Bildungen vorgetäuscht werden.

900 - 800 MA:

Trotz einsetzenden Rückgangs noch weite Verbreitung der Stromatolithen (Riffe mit mehreren 100 m Stärke in Nordamerika); dadurch werden große Mengen Kohlenstoff dem Kreislauf entzogen und abgelagert; dadurch deutlicher Anstieg der O₂-Konz. in der Atmosphäre als Voraussetzung für die späteren ersten makroskopischen Faunen.

Untersuchungen der täglichen Zuwachsstreifung an Stromatolithen ergaben, daß ein Jahr im ob. Proterozoikum fast 435 Tage dauerte (Tage waren kürzer).

900 - 700 MA (oberes Riphäikum):

Starke Zunahme der Häufigkeit und Diversität kugeliger zystenbildender Acritarcha (s.a. 1900-1800 MA und 1600-1400 MA). Das Auseinanderbrechen der Urkontinente und die Entstehung flacher, intrakontinentaler Becken erschloß dem Plankton neue mineralische Quellen entlang der Kontinentalränder. Zusätzlicher Selektionsdruck förderte ab ca. 800 MA die Entwicklung von Schweb- und Schwimmrichtungen beim eukaryontischen Phytoplankton, so u.a. bläschenartige, mit leichteren Flüssigkeiten oder Gasen gefüllte Strukturen; andere schlossen sich zu mit Geißeln versehenen Kolonien zusammen. Vor ca. 700 MA wurde dann die einfache Kugelsymmetrie oftmals zugunsten polygonaler Strukturen aufgegeben. Schon vor ca. 800 MA traten im eukaryontischen Plankton die ersten offenbar heterotrophen Organismen auf: vasenartige Körperchen mit massiven, evtl. mineralisierten Außenschalen, z.T. krepfenförmigem Kragen und wahrscheinlich Geißeln (s. auch unter „742 MA“).

880 MA:

Longfengshania (häufig!), meist als Alge klassifiziert, weist vermeintliche gemeinsame Merkmale mit Moosen und Lebermoosen auf; besonders unstrittigen silurischen und devonischen Moosen. Von anderen Fundorten sind (vermeintliche!) **moostypische Sporen** aus dem ob. Proterozoikum berichtet worden, die aber in der neueren Literatur zurückgewiesen werden. So wurde vermutet, dass mit *Longfengshania* eine erste (und dann letztlich zunächst gescheiterte) präkambrische Radiation von Landpflanzen verbunden gewesen sein könnte. Nach neuen Erkenntnissen ist es aber wohl Konsens, dies ausschließen zu können. Bzgl. der vermeintlichen Sporenfunde s. „Landpflanzen des Präkambriums?“ (s.u.). Inzwischen wurde *Longfengshania* auch im U-Kambrium z.B. von Chengjiang nachgewiesen und als Makroalge interpretiert.

850 - 800 MA:

Beschleunigte Abnahme der Stromatolithen, entweder (besonders im höheren Präkambrium) aufgrund erster weidender Metazoa oder aber aufgrund der Abnahme des CO₂ gegen Ende des Präkambriums, denn Untersuchungen an rez. cyanobakteriellen Matten ergaben, daß die Rate der C-Fixierung mit dem CO₂-Gehalt der Atmosphäre korreliert; mit der Abnahme des CO₂ gegen Ende des Präkambriums verloren somit auch die Stromatolithen an Bedeutung.

~ 850 – 800 MA:

Wurmartige Fossilien (*Sinosabellidites*) aus Nordchina mit sehr feinen und regelmäßigen Querstreifen; bandartige Fossilien, beide Enden gerundet, keine weiteren komplexen Merkmale (im Gegensatz zu *Pararenicola*, *Protoarenicola*, 740 MA, aus derselben Fundregion). Abgesehen von den feinen Streifen ähneln sie ansonsten aber *Tawuia* und *Chuarua* inc. sed. (multizelluläre eukaryonte Algen? Metaphyta? Prokaryontenkolonien?). Das exakte Alter steht aber nicht fest, auf jeden Fall deutlich älter als Ediacaran (FEDONKIN et al., 36).

SHARMA und SHUKLA Y (2012) sehen alle diese wurmförmigen, fein geringelten Kompressionsfossilien aus dem Zeitraum zwischen ca. 1000 MA (*Parmia*) und dem Sturtian aber eher als Taxa mit Affinitäten zu Algen; evtl. mehrkernige Algen, die bei reicher Nährstoffversorgung und ohne Konkurrenz um Raum und Nahrung „gigantische“ Größen erreichten.

ab 850 MA:

Studien an C- und O-Isotopen in Flachmeerkarbonaten (entstanden unter Einfluss von Süßwassereintrag) sprechen indirekt dafür, dass seit ca. 850 MA (*nicht* davor!) auf dem Festland massiv photosyntheseaktives Leben herrschte. Dieses soll dann auch zum Sauerstoffanstieg in der

Atmosphäre beigetragen haben, der schließlich die ersten makroskopischen Tiere im Ozean ermöglichte. Atmosphärischer Kohlenstoff wäre dabei im Boden fixiert, mit dem Süßwasser ins Meer gespült, dort sedimentiert und dem Kreislauf entzogen worden. Biologisch bedingte Verwitterung führte dabei zu C-haltigen Böden; der organische Kohlenstoff wurde dann (z.B. gebunden an Tonminerale) in küstennahen Flachmeerregionen sedimentiert und so dem Kreislauf entzogen (C burial). Nach den Isotopendaten müsste das Ausmaß des Eintrags organischen Kohlenstoffs vom Festland ins Meer bereits dem Niveau des Phanerozoikums entsprochen haben. Die verringerte Verfügbarkeit von Kohlenstoff (als Reaktionspartner) erlaubte dann den Anstieg des Sauerstoffgehaltes (Nat. 460, 728) und damit schließlich die Vielzelligkeit.

Um die beobachteten Isotopeneffekte auf diese Weise zu erklären, wäre aber ein weltweiter dichter grüner Teppich rezenten Ausmaßes erforderlich, um C-Isotop-Depletionen in marinen Karbonaten auszulösen, die dem rezenten (und phanerozoischen) Ausmaß entsprechen. Die Zusammensetzung der postulierten photosyntheseaktiven Matten auf dem Festland ist unbekannt. Die Matten müssten relativ plötzlich vor 850 MA entstanden sein; ältere Karbonate lassen kein entsprechendes Isotopensignal erkennen. Die Ausbildung ausgedehnter photosyntheseaktiver Matten wäre den neoproterozoischen Vereisungen vorausgegangen und durch diese offenbar nicht nachhaltig beeinträchtigt worden.

Ein so ausgedehnter Pflanzenbewuchs hätte aber irgendwelche fossilen Spuren hinterlassen müssen. Der Mangel entsprechender Fossilien spricht gegen diese Hypothese (Nat. 460, 161), und es gibt auch andere Erklärungsmöglichkeiten für die beobachteten Isotopenveränderungen ab ca. 850 MA, so dass bisher nur von einer Hypothese gesprochen werden kann (Nat. 460, 698).

850 - 600 MA:

Große, ornamentierte Acritarchen (bis 0,5 mm Durchmesser); taxonomischer Status unsicher, wahrsch. Zysten von Prasinophyten, Chromophyten oder ausgestorbenen Algengruppen, sind die häufigsten Fossilien dieser Zeit und eignen sich sogar als Leitfossilien. Diese komplexen Acritarchen überdauern noch die Marinoan-/Varanger-Eiszeit, verschwanden aber kurz vor der Ediacara-Zeit, wo sie durch kleine, kugelige, einfacher gebaute Acritarchen ersetzt wurden.

830 - 800 MA:

Bitter-Springs-Formation (Südaustralien) als artenreichste Fundstätte dieses Alters; ca. 50 verschiedene Arten von Mikroorganismen, darunter Cyanobakterien, Eubakterien, kugelförmige Grünalgen, pilzartige Filamente, ferner fadenförmige, photosynthetisch nicht aktive Bakterien und möglicherweise Dinoflagellaten (Dinophyta). Grünalgen lassen schon zahlreiche spätere Formen erkennen; z.T. mit stark differenziertem Kern, z.T. genau während der Meiose fossilisiert. Insgesamt handelt es sich um eine Algengemeinschaft modernen Stils mit zahlreichen Eukaryonten; aber dominiert von Cyanobakterien. Verschiedene Blaügrünalgen lassen sich bereits nicht mehr von rez. Formen unterscheiden. Die pilzartigen Filamente (*Eomycetopsis*) wurden aber inzwischen als Reste filamentöser Cyanobakterien erkannt.

Es ließen sich 5 rezent noch vertretene Familien von Cyanobakterien aus zwei Ordnungen (Chroococcales, Nostocales) nachweisen. Indizien für Heterozysten (Stickstofffixation; innerhalb der Heterozyste hält das Cyanobakterium eine anaerobe Umgebung aufrecht, da die Stickstofffixation durch Sauerstoff behindert wird. Heterozysten sind damit Indizien für einen hohen Sauerstoffgehalt).

Vermeintlicher (umstrittener) fossiler Nachweis der **Meiose** bei Grünalgen (erster direkter Beweis für sexuelle Vermehrung) (*Eotetrahedron*) aus der Bitter-Springs-Formation.

830 - 800 MA:

Gasinklusen in Steinsalzkristallen aus SW-Australien sprechen für einen Sauerstoffgehalt der Atmosphäre von 11 % (Mittelwert aus 6 Proben) (Natwiss. Ru. 7/2016: 364).

800 – 750 MA:

Chichkan Formation, Südkasachstan: 36 Taxa (aus 23 Gattungen) von Prokaryonten und Eukaryonten bis 1 mm Durchmesser: filamentöse und coccoideale Cyanobakterien, vasenförmige Thekamöben, acanthomorphe (dornige) Einzeller des Phytoplanktons, sphaeromorphe Acritarchen (bis 1 mm), grünalgen-artige Filamente (Vaucheriaceen). Gemischte Gemeinschaften aus Prokaryonten und Eukaryonten sind (auch für andere Fundstellen) charakteristisch für diesen Zeitraum kurz vor der Radiation der Metazoa (J. Paleont. 84, 363).

800 MA:

Im Paläokarst im Beck-Spring-Dolomit von Kalifornien Reste terrestrischer Cyanobakterienmatten, analog zu den 1200 MA alten Funden aus dem Mescal-Kalkstein Arizonas.

Erste Kohlenflöze aufgrund hoher Dichte des Algenlebens.

Erste **Hystrichosphaerideae**-Stachelhüllen (Hystrix) als sicherer Nachweis für **Dinoflagellaten**. Die Acritarchen (seit ca. 1,6 MrA), die in präkambr. Schichten weit verbreitet sind, gelten z.T. als Produkte ("Sporen") von Dinoflagellaten (D. gehören zu den Phytoflagellaten).

[800 MA:

Brooksella canyonensis aus der Nankowaep Formation Nordamerikas (ca. 800 MA) galt früher als mögliche Vorform der **Hohltiere**. Gattung *Brooksella* auch noch im Kambr. und Ordoviz. vertreten. Inzwischen haben sich die Funde aus der Nankowaep Formation aber als Pseudofossilien (Strukturen, die durch Verfestigung von Sand entstanden) herausgestellt (FEDONKIN et al. S. 186). Die Gattung hat aber weiterhin im frühen Paläozoikum Bestand; die Funde aus der Conasauga-Formation des Mittelkambriums stellen wahrscheinlich hexactinellide Schwämme dar. Daneben wird *Brooksella* auch als Spurenfossil der ediacarischen Nama-Gruppe angegeben (FEDONKIN et al. S. 185)

Brooksella: Kambrium (bes. Mittelkambrium von Alabama), unt. Ordovizium, ?Karbon. Große Variabilität der äußeren Gestalt; elliptischer Körper aus 4 - 14 melonenartig aufgetriebenen radialen Segmenten, die durch scharfe Furchen getrennt sind. Individuen mit 4, 8 oder 12 Segmenten zeigen eine deutliche tetramere Symmetrie; am häufigsten sind jedoch Individuen mit 5 oder 7 Segmenten. Manchmal sind weitere Loben zwischen die Segmente eingeschaltet, evtl. als zusätzliche orale Arme. Bei manchen Individuen 4 - 5 Anhänge auf der Unterseite, die wohl echte Oralarme darstellen. Ringkanal und zentraler Mund fehlen offenbar].

800 - 700 MA:

Mikrobielle Endolithen auf Spitzbergen: Cyanobakterien, die Karbonate mechanisch zerstören und dabei ins Gestein vordringen; heute auf den Bahama-Bänken vertreten.

Spitzbergen u.v.a.: Situation vor dem plötzlichen Einsetzen der Ediacara-Fauna: Prokaryonten sind bereits den modernen Formen zum Verwechseln ähnlich; mehrzellige Algen (Seetang) bildeten auf Flachmeerböden ausgedehnte Rasen; die mehrzelligen seetangrasenbildenden Algen Grönlands ähneln rez. Ulvophyceae. Daneben morphologisch komplexe Protisten, aber: keinerlei Hinweise auf vielzelliges tierisches Leben, auch keine Spuren, Wohnröhren etc., obwohl nach molekularkladistischen Untersuchungen vielzellige Tiere (auch über die Schwämme hinaus) schon existieren müßten.

760 MA: älteste Körperfossilien von Schwämmen

Älteste vermeintliche Körperfossilien von Schwämmen (*Otavia antiqua*) (Namibia); sandkorngroße Fossilien von schwammähnlicher Gestalt. Die nächstjüngeren Körperfossilien, die als Schwämme interpretiert werden, sind 650 – 635 MA alt (Trezona-Formation Australiens; sie erscheinen dort kurz vor dem Beginn der Marinoan-Vereisung). (Hinweis: die Schwammnatur dieser Strukturen wurde allerdings in einer kritischen Revision infrage gestellt; vgl. PNAS 112: E 1453).

Otavia lebte in flachem, ruhigen Wasser wie zum Beispiel Lagunen und ernährte sich von Plankton, das es durch Poren in den zentralen Hohlraum in seinem röhrenförmigen Körper einsog; die Verdauung erfolgte direkt in den Zellen.

Otavia überlebte >200 MA lang, ohne sich zu verändern und zu evolvieren; es behielt die gesamte Zeit über die quasi-ovale Form mit großen und kleinen Öffnungen nach außen. Das Taxon überstand dabei beide Schneeball-Vereisungen und findet sich zwischen 760 und 548 MA.

Ältester Nachweis über einem Aschebett, das auf 760 +/- 1 MA datiert wurde. Die Schichten liegen unter einer glaziogenen, 710 MA alten Formation. Die Datierung der ältesten *Otavia* liegt somit zwischen 710 und 761 MA, aber nahe an dem Datum 760 MA, ggf. minimal jünger. *Otavia* fand sich außerdem in Schichten, die älter als 635,5 MA sind, und in ca. 548 – 549 MA alten Schichten der Zaris-Formation der Nama-Group.

Form: ovoid bis kugelförmig, größter Durchmesser zwischen 0,3 und 5 mm; perforierte Oberfläche mit zahlreichen kleinen Löchern zwischen 5 und 20 Mikrometer Durchmesser sowie größere Perforationen, die auf kleinen Erhebungen lokalisiert waren.

Die äußere Wand besteht aus Kalziumphosphat mit geringem Dolomitanteil und ist einige bis mehrere Mikrometer dick und stark durchlöchert.

Ein peripheres Labyrinth besteht ebenfalls aus Kalziumphosphat. Daran schließt sich nach Innen eine unregelmäßig geformte Höhle (jetzt mit Sediment verfüllt) an, die sich durch die gesamte Länge des Tieres zieht.

Die größeren Öffnungen (auf den Erhebungen) sind verbunden mit Kanälen, die das periphere Labyrinth durchqueren und sich direkt in die innere Höhle öffnen – also eine direkte Verbindung zwischen der inneren Höhle und der Außenwelt. Die kleinen Poren auf der Außenwand führen dagegen nur bis ins periphere Labyrinth, das aus miteinander verbundenen Kammern besteht (mit weitgehend phosphatisierten Wänden). Der innere Abschnitt des Labyrinths zeigt viele kleine Öffnungen zum inneren Hohlraum hin; so entstehen Verbindungen zwischen dem Hohlraum und den kleinen Kammern des Labyrinths. *Otavia* ähnelt damit einem verlängerten, unregelmäßig geformten, innen hohlen Container. Details der Sedimentfüllungen belegen eindeutig, dass *Otavia* im Lebendzustand innen hohl war.

Alternative Erklärungen (Foraminiferen – im Cryogenium nur durch Amoebozoa vertreten -, mikrobielle Bildungen usw.) konnten sicher ausgeschlossen werden. Die anatomischen Strukturen

werden als Ostia, Oscula und paragastrische Kammer von Schwämmen interpretiert. Die Erhaltung ist davon abhängig, ob sie in ruhigem Wasser lebten und in situ abgelagert wurden, oder ob sie nach dem Tod transportiert und dadurch die „Schalen“ abradiert wurden. Das Skelett von *Otavia* war aber so robust, dass es auch abrasiven Transport überstand. Da trotz intensiver Suche bisher keine Schwammnadeln gefunden wurden, ist eine nähere taxonomische Zuordnung der kleinen Schwämme bisher nicht möglich. Es handelt sich aber um **Kalkschwämme**.

Die Wände von *Otavia* bestanden ursprünglich aus Kalziumkarbonat mit geringem Dolomitanteil sowie Kalziumphosphat. *Otavia* war zur kontrollierten Ausfällung von Mineralien wie z.B. Kalziumkarbonat in der Lage.

Globale Folgen (für C-Burial und Sauerstoff-Anstieg):

Da der neoproterozoische Ozean viel mehr gelöste organische Materie enthielt als der phanerozoische (massives Burial organischer Masse im Ediacaran), mussten die kleinen Schwämme viel weniger Wasser filtern, als dies bei modernen Schwämmen gleicher Größe der Fall wäre, um sich zu ernähren.

An den Stellen, an denen *Otavia* gefunden wurde, war sie sehr häufig. Falls *Otavia* weltweit verbreitet war, hätte sie eine enorme Biomasse repräsentiert. Aufgrund ihrer Komposition aus Kalziumkarbonat könnten die kleinen Schwämme dabei erheblich den C-Zyklus beeinflusst haben:

Die marinen Karbonate, die in dieser Zeit abgelagert wurden, sind stärker mit C-13 angereichert als in den vorausgehenden Jahrtausenden, aber auch im nachfolgenden Phanerozoikum. Dies könnte darauf beruhen, dass diese kleinen schwammähnlichen Organismen mit ihrer äußeren „Schale“ (in die ja organischer Kohlenstoff eingebunden war) C-12 aus dem Kreislauf entzogen (C12-Burial). So wurde C-12 aus dem Meerwasser entzogen und in den Schwammfossilien sedimentiert, während sich C-13 im Wasser anreicherte. Derartige Veränderungen im C-Zyklus beeinflussten dann auch den Sauerstoffgehalt. Durch die Sedimentation von organischer Materie konnte der Sauerstoffgehalt ansteigen! *Otavia* könnte also das Medium gewesen sein, durch das organische Materie dem Meerwasser entzogen wurde und so der Sauerstoffgehalt im Wasser und in der Atmosphäre ansteigen konnte.

Die verbesserte Oxigenation des Ozeans erlaubte dann mehr als 200 MA später die Evolution grabender Tiere (Beginn der Bioturbation). Mit der Bioturbation endete der von *Otavia* eingeleitete Prozess, der nur eine Richtung kannte: C-Burial. Jetzt wurde der Meeresboden wieder aufgewühlt und damit zuvor abgelagerte organische Materie auch wieder in das Meer freigesetzt, wo sie oxidiert wurde. Der Prozess wurde bidirektional (Burial und Wiederfreisetzung); damit endete dann auch die C-Anomalie (starke C-13-Anreicherung zu „*Otavia*-Zeiten“) und der C-13-Gehalt sank wieder auf das normale Niveau.

Otavia war ökologisch offenbar sehr robust, trat schon vor der Sturtian-Vereisung auf, überlebte zwei Schnellball-Vereisungen und lebte noch bis zur Zeit der späteren Ediacara-Fauna der Nama-Group (BRAIN CK et al., S Afr J Sci 2012, 108 (1-2), Artikel #658).

Inzwischen konnte an rezenten Demospongiae gezeigt werden, dass sie auch bei niedrigem Sauerstoffgehalt (0,5 % bis 4 % des rezenten Wertes) überleben; eine kleine Schwammart wuchs sogar bei einer Sauerstoffkonzentration von 3 bis 4 % des rezenten Wertes weiter. Daher ist es

plausibel, dass Schwämme schon vor der Oxigenation der Ozeane im Ediacaran entstanden sein dürften, in Einklang mit molekularen Uhren, die von einer Entstehung der Schwämme vor 800 MA ausgehen. Anoxie tolerieren Schwämme allerdings nicht; eine mehrstündige Anoxie führte zu Nekrosen, die Schwämme erholten sich aber davon wieder, wenn sie anschließend Sauerstoffkonzentrationen von 3 bis 4 % des rezenten Wertes ausgesetzt wurden.

Kleinere Schwämme können niedrigen Sauerstoffgehalt eher tolerieren als größere Arten. Dies gilt auch für Schwämme, die relativ schwach von Mikroorganismen besiedelt sind (kürzere und breitere Wasserkanäle als Taxa mit starker mikrobieller Besiedlung, daher günstigeres Oberflächen-Volumen-Verhältnis, daher geringerer Sauerstoffbedarf).

Die Entstehung der Metazoa – jedenfalls der Schwämme – geht daher nicht auf einen plötzlichen Sauerstoffanstieg zurück, denn entsprechende Lebensbedingungen mit 0,5 bis 4 % der rezenten Sauerstoff-Konzentration dürften auch schon existiert haben, bevor die ersten Schwämme (nach molekularen Daten) aufkamen. Abgesehen von einem Einbruch vor 1,8 MrA dürften solche Konzentrationen – jedenfalls lokal – schon seit 2,3 – 2,4 MrA verfügbar gewesen sein.

Die Evolution der Schwämme war im Protzerozoikum also nicht durch zu niedrige Sauerstoffgehalte gehemmt. 10 % der rezenten Sauerstoff-Konzentration dürfte dagegen erst vor 580 MA erreicht worden sein.

Dies spricht dafür, dass nicht Sauerstoffmangel die Evolution multizellulärer Tiere auf Schwamm-Niveau behinderte, sondern die komplexen genetischen Netzwerke (Zell-zu-Zell-Kommunikation, Signalproteine, Zelladhäsion, koordinierte Entwicklung) noch fehlten.

Die Assoziation zwischen dem erhöhten Sauerstoffgehalt im Ediacaran und der Evolution der Tiere wird dann auf einer anderen Ebene gesehen. Vor dem Ediacaran war das Phytoplankton klein und sank nur langsam in die Tiefe; der Abbau dieses langsam sinkenden kleinen Phytoplanktons schon innerhalb der oberen Wassersäule führte zur Anoxie schon in recht niedrigen Wassertiefen.

Die Evolution größeren eukaryontischen Phytoplanktons, aber auch der Tiere selbst, führten dann zu rasch innerhalb der Wassersäule herabsinkender organischer Materie. Obgleich nahe der Wasseroberfläche entstanden, wurden diese rasch absinkenden Partikel dann aber erst in größerer Tiefe abgebaut. Da der Abbau organischer Materie Sauerstoff erforderte, wurde nun in den oberen Wasserschichten weniger Sauerstoff verbraucht (weil in der oberen Zone weniger organische Materie abgebaut wurde), was zu höherem Sauerstoffgehalt im oberen Abschnitt der Wassersäule führte. Dadurch wurde die Oxigenation des Ozeans erleichtert und das große eukaryontische Phytoplankton und pelagische Tiere (mit ihren absinkenden Fäkalpellets) sorgten selbst dafür, dass sich die Oxygenierung des Ozeans weiter verstärkte.

Die Entstehung der Metazoen erfolgte (wie am Beispiel der Schwämme deutlich wird) also nicht als Reaktion auf eine verstärkte Oxygenierung der Ozeane aufgrund erhöhten Sauerstoffgehaltes in der Atmosphäre, sondern die Metazoen und das große eukaryontische Phytoplankton wurden selbst zu einem Bestandteil der biogeochemischen Kreisläufe im Meer (PNAS 111: 4168).

750 - 700 MA:

In Spitzbergen multizelluläre Grünalgen mit großer Ähnlichkeit zur rez. Gatt. *Cladophora* und *Coelastrum* (ad Ulvophyta).

> 742 ± 6 MA:

Vasenförmige Mikrofossilien in Karbonatkügelchen in Schwarzschiefern des Grand Canyon zeigen Affinitäten mit den Thekamöben (O Testacea), wobei sich zahlreiche verschiedene Taxa identifizieren ließen. Thekamöben sind beschaltete Amöben, deren „Schale“ aus gallertigen oder hornigen Ausscheidungen besteht, in die dann (meist nicht sofort, sondern allmählich) Fremdkörperpartikel wie Sandkörnchen eingelagert werden. Heutzutage überwiegend im Süßwasser auf Wasserpflanzen oder im schlammigen Boden, aber auch in Mooren. Fortbewegung mit Scheinfüßchen. Die 742 MA alten Taxa zeigen Merkmalskombinationen, die sich heutzutage in unterschiedlichen Linien der Thekamöben finden, so dass zu diesem Zeitpunkt wenigstens Stammgruppen-, möglicherweise aber auch schon Kronengruppentaxa lebten. Schon vor ca. 750 MA erfolgten somit **erste Schritte der Biomineralisation von Eukaryonten**. Auch der letzte gemeinsame Vorfahr von Tieren und Pilzen müsste zu diesem Zeitpunkt schon gelebt haben (J. Palaeont. 77, 409).

750 - 610 MA:

Kalkalgen aus Namibia und Kalifornien als frühe Formen kalkiger Biomineralisation.

740 MA:

Protoarenicola, *Pararenicola*: 740 MA, Huainan Distrikt, Nordchina. Wurmähnliche Organismen; 15 bis 20 mm lange wurmartige Filamente mit sehr feiner Segmentierung, als Anneliden oder Pogonophora (Bartwürmer, rezent > 100 Arten) interpretiert. Die Fossilien zeigen eine breite, kreisförmige Öffnung mit einer rüsselartigen Struktur an einem Ende des schlanken, wurmartigen Körpers, während das andere Körperende einfach gerundet ist (FEDONKIN et al., S. 36). Eine erneute Analyse umfangreichen Materials deutet aber darauf, dass es sich um Haltestrukturen ähnlich mesoproterozoischer *Tawuia* oder ediacarischer *Charniodiscus* handelt, also aufrechte benthische Organismen, möglicherweise coenozytische (vielkernige) Algen, die eine Höhe von 3 cm erreichten (Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 258: 138).

736 MA:

Paleoarcella als erster Nachweis der Arcellinida, Gammacerane (Biomarker) als erster Nachweis von Ciliaten (PNAS 108, 13624).

700 MA:

Palaeastrum als allgemein akzeptierter erster Nachweis von Chlorophyten (PNAS 108, 13624).

Girvanella als ältester Nachweis kalzifizierender Cyanobakterien; letztere werden ab Unterkambrium häufig (Sci. 336, 459). NaA erste kalzifizierende Cyanobakterien bereits vor 2500 MA und dann – nach einer Lücke von 1300 MA – wieder ab 1200 MA (Sci. 336: 427).

um 700 MA (717 bis 635 MA): Snowball earth

Sturtische Vereisung: 717 – 659 MA

Marinoische Vereisung: 645 – 635 MA

(Daten Stand 2020; BdW 3/20: 47)

Indizien für mehrere (mind. 2, naA mind. 4) weltweite Vereisungen („**snowball earth**“) einschl. der Tropen von jeweils mehreren (ca. 9) MA [mind. 4, max. 30 MA gemäß C13/C12-Isotop-Messungen] Dauer. Die C-Isotope deuten darauf, daß selbst in den Tropen die Bioproduktivität der oberen Wasserschichten (Photosynthese) nahezu auf Null sank, was nur mit einer globalen Vereisung erklärbar ist. Paläomagnetische Untersuchungen ergaben, daß in mind. 2 Eiszeiten die Eisgrenze auf Meeresspiegelhöhe nahe am Äquator lag (Sturtian, Marinoian). Die Existenz und Ausdehnung dieser Eiszeiten gilt inzwischen als gesichert (rezent sind Gletscher in den Tropen nur über 5000 m über NN möglich, auf dem Maximum der pleistozänen Vereisung betrug die Grenze 4000 m!). Inzwischen geht man von einer sehr langen Sturtischen Phase und einer kürzeren Marinoischen Phase der Schneeballerde aus.

Ursache ist die Albedo, d.h. die Fähigkeit, die Sonnenenergie zu reflektieren: am höchsten bei Schnee und Eis, je nach Vegetation mittelmäßig auf Erdoberflächen, niedrig bei Meerwasser. In einem positiven Rückkoppelungsprozess nimmt die Albedo umso mehr zu, je mehr Gletscher in Richtung auf den Äquator wachsen, da die direkte Sonneneinstrahlung mit zunehmendem Abstand von den Polen eine immer größere eisbedeckte Landfläche je Breitengrad überstreicht; in Klimamodellen wird diese Rückkoppelung ab dem 30. Breitengrad so stark, dass die Oberflächentemperaturen dann rapide absinken und der gesamte Planet in kürzester Zeit (Jahrhunderten) (in Modellrechnungen 150 Jahren) überfriert. Man geht von ganzjährigen Temperaturen zwischen -30 und -40 Grad im Äquatorbereich und - 130 Grad an den Polen aus, wobei sogar Kohlendioxidschnee rieselte und die Verwitterung fast völlig zum Erliegen kam. Er Eispanzer dürfte in den Tropen 1300 und in Arktis/Antarktis 3000 m dick gewesen sein (BdW 3/20: 47).

Initialzündung zu diesem Prozess soll das Aufbrechen eines riesigen Superkontinentes (Rodinia) vor 770 MA gewesen sein, wodurch zahlreiche kleine Landmassen längs des Äquators entstanden. Trockene Binnenlandregionen wurden dabei zu feuchten Küstenarealen, verstärkte Niederschläge wuschen mehr CO₂ aus der Atmosphäre aus und ließen die kontinentalen Gesteine schneller verwittern; so binden Silikate sehr viel CO₂. Aufgrund der CO₂-Abnahme durch Verwitterung sanken die Temperaturen weltweit, Eisschichten überzogen zunächst die polnahen Ozeane; wegen der hohen Albedo des Eises sank die Temperatur weiter, so dass die Gletscher vorrückten und der Planet dann relativ plötzlich total zufror. Wegen der Erdwärme frieren die Ozeane aber nicht bis zum Grund zu. Die kalte, trockene Luft behindert dann ein weiteres Gletscherwachstum trotz Temperaturen um - 50 Grad. Ohne Niederschläge wird aber auch das CO₂ vulkanischen Ursprungs aus der Atmosphäre nicht ausgewaschen, so dass es sich allmählich anreichert, nach Berechnungen über ca. 10 MA lang; dann steigt die Temperatur, das Meereis schmilzt zunächst in den Tropen; das Meerwasser absorbiert viel mehr Sonnenenergie als Eis, der Vorgang kehrt sich um; die tropischen Ozeane tauen auf, Meerwasser verdunstet und steigert als zusätzliches Treibhausgas die Hitze noch; Bodentemperaturen von 50 Grad intensivieren den Wasserkreislauf aus Verdunstung und Niederschlag. Starkregen, die CO₂ aus der Luft mitführen, lassen den Gesteinsschutt der zurückweichenden Gletscher rasch verwittern, das resultierende Hydrogenkarbonat wurde als Karbonatsediment (Deckkarbonate) abgelagert. Neue Lebensformen, hervorgebracht durch lange genetische Isolation und den enormen Selektionsdruck während der extremen Klimabedingungen, breiten sich aus, sobald wieder normale Temperaturen herrschen.

Mitentscheidend für das Szenario war auch der Umstand, dass alle Kontinente damals in Äquatornähe lagen. Sofern - wie im Pleistozän - die Gletscher Kontinente in hohen Breiten überziehen, wird die chemische Erosion des Gesteins darunter verhindert, so dass auch in diesen Gebieten kein CO₂ aus der Luft gebunden werden kann, so dass sich der CO₂-Gehalt in der Luft schließlich auf einem Niveau stabilisiert, das hoch genug ist, ein weiteres Vorrücken des Eises zu stoppen. Sind dagegen alle Landmassen in Äquatornähe konzentriert, bleiben sie beim Absinken

der globalen Temperaturen lange eisfrei, der C-Entzug durch Verwitterung geht bis zum Schluss fast unvermindert weiter, der CO₂-Gehalt kann weiter absinken, bis eine kritische Grenze unterschritten wird und die Erde plötzlich total zufriert.

Möglicherweise spielte aber auch verstärkte vulkanische Aktivität zu Beginn des Sturtian eine Rolle, indem große Mengen schwefelhafter Gase in die Atmosphäre gelangten, die das Sonnenlicht verdunkelten und so zur plötzlichen Abkühlung beitrugen.

Vulkanische CO₂-Gase sollen dann nach einer Theorie aber auch jeweils zu einer plötzlichen Beendigung der Eisphasen (ab einer kritischen CO₂-Konz.) und anschließendem Treibhausklima (Karbonatablagerungen direkt über glazialen Ablagerungen: hoher atmosphärischer CO₂-Gehalt führte zu starker Karbonatsedimentation) geführt haben, wobei ein CO₂-Gehalt vermutet wird, der das 350-Fache des Rezenten beträgt. Während der Vereisung selbst wurde nämlich kaum CO₂ aus der Atmosphäre gebunden und als Karbonat abgelagert, so dass sich das CO₂ kontinuierlich in der Atmosphäre anreichern konnte. Die Details, die zur Enteisung führten, sind aber immer noch unverstanden, da unter Berücksichtigung der klassischen Feed-back-Mechanismen nach Modellvorstellungen hierzu sehr hohe CO₂-Partialdrucke erforderlich wären (weitaus mehr als das 550-Fache des rezenten Partialdrucks, ggf. das Mehrtausendfache des rezenten Partialdrucks), was kaum realistisch ist, so dass andere Selbstverstärkungsmechanismen, die noch unbekannt sind, existiert haben müssen, um die Erde kurzfristig zum Auftauen zu bringen (Nat. 429, 646). Allein die Akkumulation von CO₂ in der Atmosphäre dürfte somit nicht ausgereicht haben, um die Enteisung auszulösen. (Es gibt Modellrechnungen, wonach sogar ein CO₂-Partialdruck von 3,2 bar nicht ausreichte, das ist das 8800-Fache des rezenten!). Beispielsweise könnten noch andere Treibhausgase eine Rolle gespielt haben (z.B. Methan, s.u.), und die Albedo könnte auch durch Staubwolken vermindert gewesen sein (Nat. 429, 648).

Es gibt auch eine andere Erklärung: der Höhenunterschied der Gletscher (3000 m an den Polen, 1300 m am Äquator) führte dazu, dass die Gletscher innerhalb von 0,5 MA langsam zum Äquator wanderten und dabei Staub transportierten; bis es in den Tropen ankam, war das Eis schmutzig und dunkler, absorbierte daher Sonnenlicht und begann zu schmelzen. Außerdem trug CO₂ aus Vulkanen zur Erwärmung bei. Da durch den Schmelzprozess viel Wasserdampf in die Atmosphäre gelangte, entstand ein Selbstverstärkungsprozess, der in ein Super-Treibhaus mündete.

Warmes Seewasser, übersättigt mit CO₂, führte zu den mächtigen Karbonatablagerungen (Deckkarbonate) direkt über den glazialen Bildungen. Diese sind stellenweise mehrere hundert Meter dick und ihre Textur (z.B. Vorkommen von Aragonitkristallen) deutet auf eine sehr rasche Ablagerung aus warmem, karbonatgesättigtem Seewasser (Karbonate sind in kaltem Wasser stärker löslich als in warmem Wasser!). Dies erklärt das Vorkommen von Warmwasserablagerungen (Karbonaten) direkt über Glazialsedimenten. Die Karbonate beginnen oftmals messerscharf über den glazialen Sedimenten.

Innerhalb kurzer Zeit, vielleicht nur weniger hundert Jahre, verwandelte sich die Erde von einer Eiswüste in eine Sauna, denn der wieder eisfreie Erdboden und das Meerwasser absorbierten die Sonnenstrahlung viel stärker als Schnee und Eis. Auch wenn die Ausgasung der vulkanischen CO₂-Gase über Millionen Jahre erfolgte, war das Ende der Eiszeiten sehr abrupt (durch Durchbrechen des Teufelskreises aus dem Albedo-Effekt), es folgte ein Treibhausklima mit globalen Temperaturen um 50 Grad und saurem Regen.

Nähere Untersuchungen (C-Isotope, petrographische Daten) der 1 – 5 m dicken Deckkarbonate über den eiszeitlichen Ablagerungen aus China (Nat. 426, 822) ergaben dann schließlich deutliche Hinweise auf die Beteiligung von Methan an der Enteisung (Destabilisierung der Methanhydrate

fürte zur starken negativen C-Isotop-Exkursion und zum Treibhauseffekt). Die Oxidation des aus dem Meeresboden freigesetzten Methans stellt eine Quelle für mehr als 10^{17} mol Exzess-Karbonat-Ionen dar, die die Karbonatpräzipitation auslösten, aber gleichzeitig erklären, wieso die negative C-Isotop-Exkursion nur kurzfristig (< 100.000 Jahre) anhielt. Das freigesetzte Methan wurde außerdem teilweise durch bakterielle Sulfatreduktion metabolisiert, wodurch Sulphide und Alkalität entstanden, was durch die Himbeerpyrite in den Deckkarbonaten bestätigt wird. Das Vorkommen von Baryt deutet weiterhin auf die massive Dissoziation von Methanhydraten, analog der Situation während des oberpaläozänen Wärmemaximums. Nach Schätzungen wurde am Ende der Marinoan- und Varanger-Eiszeit bei der Bildung der Deckkarbonate eine Menge Methan freigesetzt, die 28 bis 53 % des geschätzten rezenten Gashydratpools ausmacht (im Vergleich zu ca. 14 % im Oberpaläozän und 14 bis 24 % für den Jurassic Ocean Anoxic Event). Die massive Freisetzung des Methans aus den Gashydraten kam offenbar dadurch zustande, dass die zunächst CO₂-getriebene postglaziale Erwärmung so stark war, dass sie auch die tiefen Wasserschichten des Ozeans erfasste und erwärmte und damit die im Ozeanboden vorhandenen Gashydrate destabilisierte (Nat. 426, 822) (s. auch unten unter „635 MA“: Freisetzung von Methan aus äquatorialen Permafrostgebieten auf den trockengefallenen Schelfgebieten).

Nach einer Pause von über 1 MrA treten auch wieder in größerem Umfang gebänderte Eisenerze auf (ein mit Eis bedeckter Ozean würde rasch anoxisch werden und reich an gelösten Eisenionen; wenn das Eis schmilzt und wieder Sauerstoff in den Ozean aufgenommen wird, werden dann gebänderte Eisenerze sedimentiert). Manchmal finden sich auch gebänderte Eisenerze innerhalb der glazialen Ablagerungen: in diesen Fällen haben vermutlich Risse in der Eisbedeckung der Ozeane einen Sauerstoffzutritt ermöglicht. Wenn alles zugefroren ist, hört die Verwitterung auf, hydrothermales Eisen wird im anoxischen Ozean häufiger als Schwefel aus der Verwitterung, so entstehen die ersten gebänderten Eisenerze nach einer Pause von über einer Milliarde Jahren.

Ein so plötzlicher Klimawechsel hätte auch einen enormen Selektionsdruck für die Lebewelt bedeutet. Immerhin gibt es Hinweise auf starke Veränderungen bei den Acritarchen. Filter- oder „Bottleneck“-Effekte auf die Entwicklung der Eukaryonten sind nicht auszuschließen, aber bisher nicht bekannt.

Kritiker der Snowball-Theorie weisen daraufhin, dass das Leben eine solche Katastrophe nicht überlebt hätte, zumal schon höhere Algen und wohl auch winzige Metazoen zu dieser Zeit existierten. Diesen Einwänden stehen rezente Kryo-Ökosysteme der Arktis und Antarktis entgegen mit stark pigmentierten Mikroorganismen, die in das Eis eingefroren und den überwiegenden Teil des Jahres inaktiv sind; nur wenn im Spätsommer trotz Lufttemperaturen unter dem Gefrierpunkt sich im oder auf dem Eis Schmelzwasser bildet, tauen diese Mikroorganismen für einige Tage oder Wochen auf und sind dann photosynthetisch aktiv. Die Kryo-Ökosysteme werden heute dominiert von oszillatorischen Cyanobakterien, die auch schon im Präkambrium weit verbreitet waren. Diese mattenbildenden Organismen stellen ihrerseits Mikrohabitate für andere Organismen, z.B. Bakterien, Protisten und Metazoen. Diese Kryosysteme ermöglichen einen Schutz gegen UV-Einstrahlung und Erfrieren und könnten in ähnlicher Weise auch während der proterozoischen Vereisungen funktioniert haben. Das Alternieren von globalen Vereisungen und Treibhausperioden könnte auch das eurythermale Verhalten jener Cyanobakterien, die heute in polaren Regionen dominieren, erklären: extreme Kältetoleranz bei gleichzeitigem Wachstumsoptimum bei hohen Temperaturen.

Daneben könnten heiße Quellen am Meeresboden, aber auch gelegentliche Risse und Lücken im Eis – besonders in den Tropen – oder langfristig persistierender Vulkanismus in der Nähe der Meeresoberfläche das Überleben der Flora und Fauna ermöglicht haben. Der Stress, dem das Leben in dieser Zeit ausgesetzt war, könnte sogar erst dazu geführt haben, es aus der

langanhaltenden Stase herauszuführen und die Evolution zu beschleunigen, und die Ediacara-Fauna mag die Konsequenz dieser Entwicklung und dieses Evolutionsschubes sein.

Befunde mit C-Isotopen deuten darauf, dass nicht nur während der Vereisung, sondern auch nach dem Abtauen und während der Ablagerung der Karbonate die Bioproduktion weiter abnahm bis photosynthetisches Leben nahezu ausgelöscht war; erst danach trat dann eine langsame Erholung ein. Die Effekte waren viel stärker ausgeprägt und anhaltender als z.B. an der KTG.

Die Entstehung der Eiszeiten steht mit Klimamodellen im Einklang, dass, falls aus irgendeinem Grund der natürliche Treibhauseffekt im Proterozoikum geschwächt würde (die Sonne war damals noch blasser, d.h. 6 % schwächere Sonneneinstrahlung), z.B. durch besonders starke Verwitterung kontinentaler Gesteine, wodurch CO₂ aus der Atmosphäre abgezogen würde, die Erde mit Eis überzogen würde. Sobald sich erst einmal Eis gebildet hat, wird das Sonnenlicht zunehmend reflektiert und die Erde damit weiter abgekühlt, bis ein Teufelskreis entsteht und sich das Eis über die gesamte Erde und Ozeane bis zum Äquator ausbreitet.

Überlebensmöglichkeiten für Organismen (BdW 3/20: 47):

- Die ozeanische Zirkulation unter dem Eis war nicht aufgehoben; als Antrieb für Ozeanzirkulation wirkt die innere Wärme der Erde, die ihrerseits zur Hälfte auf radioaktivem Zerfall und zur anderen Hälfte auf Entstehungswärme beruht. Der Meeresboden erwärmt daher das Wasser, das dann bis zur Unterkante der Gletscher aufsteigt, wodurch dort Eis schmilzt. Damit verbundene Unterschiede in Dichte und Temperatur des Wassers führten zur Konvektion, besonders ausgeprägt in der Äquatorregion. So könnten dort eisfreie Küstenöasen entstanden sein, an denen Mikroben und Algen überlebten.
- Auch im heutigen Eis findet sich eine recht aktive bakterielle Biosphäre, z.B. in Kryokonitlöchern, die in bestimmten Zeitabständen (täglich oder länger) zyklisch zufrieren und wieder auftauen und selbst dann, wenn sie nur im Sommer flüssiges Wasser enthalten, als Lebensraum für Grünalgen und Nematoden dienen. Vor allem in den Tropen könnten auch während der Schneeballerde solche Kryokonitlöcher existiert und als Mikrohabitate der Evolution gedient haben.

Temperaturschwankungen in Kryokonitlöchern konnten besonders gut von Organismen überstanden werden, die in ihrer Membran Steroide mit 29 C-Atomen besaßen. In Gesteinen aus der Zeit vor der Schneeballerde lassen sich nur Steroide mit 27 C-Atomen nachweisen. Steroide mit 29 C-Atomen finden sich heute überwiegend bei Grünalgen. Nach der Schnellballeerde dominierten Grünalgen die Weltmeere, wobei auch die starke Anreicherung der Nährstoffe (vor allem Phosphate) aus großen Mengen durch das Eis zermahlenem Gestein eine entscheidende Rolle spielte. Ohne dieses extreme Nährstoffangebot hätten die Grünalgen vielleicht niemals dominierend werden können und Bakterien würden weiterhin die Weltmeere beherrschen. Der Sauerstoffgehalt erreichte zu jener Zeit fast den heutigen Wert, der CO₂-Gehalt war aber mindestens zehnmal höher als rezent; es war sehr warm und regnerisch. Auch die kambrische Explosion ist daher eine Folge der vorausgehenden Schneeballerde (BdW 3/20: 47).

Mehrere Vereisungen:

Insgesamt sind aus dem Zeitraum zwischen 750 und < 600 MA drei (evtl. 4) große Vereisungen bekannt. Klimamodellberechnungen ergaben für die erste dieser großen Snowball-Earth-Vereisungen (**716 MA, Sturtian-Vereisung**), dass das Auseinanderbrechen des Superkontinents Rodinia auf zweifache Weise zu einem massiven CO₂-Abfall führte. Erstens nahm die

Silikatverwitterung dramatisch zu (die Kontinentalität des Klimas reduzierte sich in den auseinanderbrechenden Kontinenten, es regnete mehr, die Verwitterung nahm zu), wodurch viel CO₂ der Atmosphäre entzogen wurde (nach Modellrechnungen 1320 ppm, verbunden mit einer Abkühlung um ca. 8 Grad). Zusätzlich kam es im Rahmen des Auseinanderbrechens des Superkontinents zu massiven Basalteruptionen, die ebenfalls dann verwitterten und zu einem weiteren CO₂-Entzug führten; das Zusammentreffen beider Ereignisse (wobei die Verwitterung der Basalt-Traps erst zunahm, als diese aus dem trockeneren Äquatorgürtel in den feuchteren Süden abdrifteten) führte dann zu einem Absinken des CO₂-Gehalts der Atmosphäre auf ca. 250 ppm, was ausreichte, um eine Snowball-Erde auszulösen. Es war also die Kombination aus Silikat- und Basaltverwitterung, die die globale Vereisung auslöste.

Auch Isotopenuntersuchungen (Os, Sr) aus Kanada bestätigen zeitliche Zusammenhänge mit dem Auseinanderbrechen von Rodinia; die Sturtian-Vereisung hielt 55 MA an; vor 662,4 ± 3,9 MA war sie beendet (PNAS 111: 51).

Fraglich war allerdings, ob dieser Mechanismus auch die zweite globale Vereisung (**Marinoan, 635 MA**) sowie die **Gaskiers-Eiszeit (580 MA)** erklären kann, wobei es allerdings auch strittig ist, ob die letztere wirklich global oder – wie auch in Modellen simulierbar – nur regional war. Die paläogeographischen Verhältnisse des Marinoan sind nicht so gut bekannt wie im Sturtian, so dass sich keine sicheren Modellberechnungen durchführen lassen. Die letzte Phase des Varangian (Gaskiers-Vereisung) war auf jeden Fall nur ein regionales Ereignis. Überhaupt war die Sturtian-Vereisung vermutlich die ausgeprägteste Vereisung der letzten 1 MrA (Nat. 428, 303).

Im Jahr 2019 wurde dann allerdings von einer magmatischen Großprovinz (Teile Mexikos, Nordosteuropas und Nordamerikas, damals zusammenhängend als Amazonia-Baltica-Laurentia) mit ausgedehnten Basalteruptionen berichtet, verursacht durch das Auseinanderbrechen des Superkontinents Rodinia. Nach anfänglichem Treibhausklima durch starke CO₂-Freisetzung kam es anschließend zu einer Vereisung durch CO₂-Entzug aus der Atmosphäre infolge der Verwitterung silikatischer Gesteine (Lava); Verwitterungsprozesse in tropischen Breiten sind dabei besonders intensiv. Über viele Millionen Jahre hinweg kann das verwitternde Gestein so viel CO₂ binden, dass eine extreme Kaltzeit resultiert. Auch wenn die magmatische Großprovinz nach neuen Datierungen von Baddeleyit schon vor 619 MA (± 9 MA) ausbrach, dürften die mit der Verwitterung verbundenen Konsequenzen für den C-Haushalt 40 MA später zur Gaskiers-Vereisung geführt haben. Für die Beendigung der Gaskiers-Vereisung war dann ebenfalls Vulkanismus (mit den damit verbundenen Treibhausgasen) verantwortlich (WEBER B et al., Geophys. Res. Lett. 2019).

Nach neueren Daten (Nat. 433, 123) wird das **Sturtian auf 710 MA bzw. 716 MA** (Sci. 327, 1241; nach neueren Angaben 717 – 659 MA, s.u.) und das **Marinoan auf 635 MA** datiert (nach neueren Angaben 645 – 635 MA, s.u.). Das plötzliche Ende dieser beiden letzten weltweiten oder fast weltweiten Vereisungen ging mit einem massiven Anstieg des Meeresspiegels einher; die Ablagerungsdauer der Deckkarbonate wird daher auf nur ca. 2000 J geschätzt. Die Sedimente, die während dieser Phase abgelagert wurden, zeigen an vielen Stellen weltweit (jedenfalls nach der Marinoan-Vereisung) hohe Rippelmarken (bis 0,4 m hoch) in großen Abständen (bis 5,4 m), was nur mit extremen Stürmen (wohl als Folge des großen Temperaturgradienten zwischen den schrumpfenden Eisfeldern polwärts und dem zunehmend größeren und wärmeren Ozean in niedrigeren Breiten) erklärt werden kann, die Wellen von über 7,5 bis über 12 m (je nach Modellrechnung) auftürmten, wobei die Wellen selbst noch in Tiefen von 200 bis 400 m Rippelmarken hinterließen, wo unter heutigen Umständen ruhige Ablagerungsbedingungen

herrschen. Der Abstand zwischen zwei Wellen betrug 21 – 30 Sekunden, viel länger als heutzutage, die Windgeschwindigkeit muss daher deutlich höher gewesen sein.

Die Messung von kosmischen Metallstäuben, die sich auf dem Eis ablagerten und bei dem raschen Abschmelzen dann innerhalb eines kurzen Zeitraumes auf dem Meeresboden sedimentiert wurden, erlaubte einerseits die Abschätzung der Dauer der Vereisung, andererseits die Unterscheidung zwischen einer „snowball earth“ (komplette Vereisung) und der „slushball earth“ (Eispanzer in den tropischen Meeren unterbrochen, d.h. tropische Ozeane offen, auch wenn sich in den Tropen Landvereisungen nachweisen lassen) (Sci. 308, 18; Nat. 340, 807). Iridium, aber auch andere Metalle gelangen permanent mit dem kosmischen Staub auf die Erde. Im Eis sammeln sie sich an; wenn dieses rasch abschmilzt, gelangen sie binnen kürzester Zeit ins Sediment. Sofern die Raten des metallischen Staubeintrags jenen der letzten 80 MA entsprachen, dauerte die Marinoan-Eiszeit 12 (+- 3) MA. Eine so lange Dauer ist auch nicht mit dem tropenoffenen „Slushball“ Szenario vereinbar, und außerdem wären im Slushball-Szenario die Gletscher kontinuierlich in den Ozean hin abgeschmolzen, d.h. die Metalle des kosmischen Staubs wären kontinuierlich (und nicht plötzlich beim Abschmelzen) sedimentiert worden. Aus der Relation zwischen Iridium und anderen kosmogenen Metallen lässt sich weiterhin schließen, dass der Iridium-Peak bzw. die Iridium-Quelle nicht-vulkanischer Genese waren. Der Iridiumpeak findet sich direkt in den ersten Zentimetern des Sediments, das über den glazialen Ablagerungen sedimentiert wurde. Auch am Ende der Sturtian-Eiszeit (710 MA) war ein Iridiumpeak nachweisbar (Sci. 308, 18).

Es ist nicht bekannt, ob die Sturtian-Vereisung aus einem einzigen Eisvorstoß bestand, der womöglich mehrere Zehnermillionen Jahre dauerte, oder mehreren Vereisungsepisoden, die einen einzelnen weiten Eisvorstoß bis in die Tropen umfassten.

Dagegen zeichnet sich ab, dass das Szenario der „snowball earth“ tatsächlich zutrifft, also auch die Tropen vergletscherten: Klimamodelle belegen, dass der Albedo-Effekt dazu führt, dass eine globale Vereisung eintritt, wenn die Eislinie den 40. bis 30. Breitengrad durchbrochen hat. Dann schreitet die Vergletscherung extrem schnell bis zum Äquator fort. Dies bedeutet aber nicht zwangsläufig ein komplettes Zufrieren der Ozeane. In Klimamodellen verfügen die Ozeane über genügend Wärme, die durch Strömungen bewegt wird, um ein komplettes Zufrieren zu verhindern.

Die Sturtian-Vereisung könnte möglicherweise durch eine CO₂-Abnahme infolge des Zerbrechens des Superkontinents Rodinia und der Verwitterung des Franklin-Basalts in niederen Breiten verursacht worden. So könnte das Klima anfälliger für Vereisungen geworden sein (s.o.).

Unsichere Indizien für eine **Prä-Sturtian-Vereisung (Kaigas-Vereisung)** vor ca. 750 MA finden sich in Namibia und NW-China; Datierung unsicher; möglicherweise nur lokale Vereisung. Mikrofossilien aus dem Zeitraum zwischen dem Beginn des Bitter-Springs-Isotopenstadiums vor 811,5 MA und der Sturtian-Vereisung vor 716,5 MA belegen, dass in dieser Zeit wichtige Eukaryonten-Kronengruppen diversifizierte (Rhizaria, Amoebozoa, Grün- und Rotalgen, Vaucheriaceae), was für günstige Lebensbedingungen spricht. Zwischen Sturtian und Marinoan verarmt dagegen der Fossilnachweis; es finden sich jetzt nur noch einfache Acritarchen unbekannter taxonomischer Zugehörigkeit. Die zuvor entstandenen Eukaryontenkronengruppen überlebten offenbar als kryptische Formen (Sci. 327, 1241 + 1186).

Abgesehen von den Eiszeiten geht man davon aus, dass das Klima in dem gesamten Zeitraum von > 750 bis 580 MA recht kühl gewesen war; deshalb spricht man für den Zeitraum von ca. 850 bis 635 MA auch vom Cryogenium.

Biologische Ursachen der Schneeballerde?

Allen neoproterozoischen „Schneeball“-Vereisungen ist gemein, dass ihnen dramatische C-Exkursionen unmittelbar vorausgingen. Nach einer neuen Theorie sollen sowohl das C-Signal wie die globalen Eiszeiten darauf zurückzuführen sein, dass verstärkt organische Materie aus den oberen Wasserschichten in die anoxischen Tiefenwässer und Sedimente gelangte. Die organische Materie wurde in der Tiefe dann durch **sulfat- und/oder eisenreduzierende Bakterien** anoxisch remineralisiert. Veränderungen in der Alkalität der Karbonate sowie im Pool der gelösten anorganischen C-Verbindungen führten dann zu einer **Abnahme der atmosphärischen CO₂-Konzentration** und so zu den Eiszeiten.

Die beobachtete erhöhte Ablagerung von Kalziumkarbonat, Bildung von Siderit und Zunahme des pH-Wertes im Kontext der C-Exkursionen stellen Indizien dar, die für dieses Szenario sprechen. Dabei könnte die **Diversifikation der marinen Eukaryonten** im späteren Neoproterozoikum dazu beigetragen haben, dass große Mengen organischer Materie aus den oberen Ozeanschichten in die anoxische Tiefe gelangten. Eukaryontisches Phytoplankton kann schneller in die Tiefe absinken (größere Zellgröße, Bildung von Aggregaten, Biomineralisation usw.).

Diese Theorie erklärt auch, weshalb es im Phanerozoikum dann nicht mehr zu Schneeball-Vereisungen kam: Der höhere Sauerstoffgehalt der Atmosphäre und die zunehmende Oxygenierung auch der tieferen Wasserzonen verhinderten seither das oben geschilderte Szenario (PNAS 108, 15091).

Biologische Konsequenzen der Schneeballerde:

Zerstörung der Flachwasserhabitats am Kontinentalschelf (die rezent 80 % der benthischen Biomasse der Ozeane beherbergen). Phytoplankton erhält aufgrund der ozeanischen Eisdecke nicht ausreichend Licht und geht zugrunde. Die besten Überlebenschancen hatten Organismen in der Nähe hydrothermalen Quellen.

Die starken Temperaturgradienten in der Nähe hydrothermalen Quellen, die als Refugien gedient haben könnten, prädisponieren für das Überleben in dem postglazialen Saunaklima. Auf starken Stress reagieren viele Tierarten mit gesteigerter Mutationsrate. Organismen, die sich am schnellsten genetisch umprogrammieren konnten bzw. die höchste genetische Plastizität hatten, hatten die höchsten Überlebenschancen in dem Snowball-Sauna-Szenario. Hinzu kommen Isolationseffekte an heißen Quellen oder vulkanischen Inseln, was ebenfalls evolutionsbeschleunigend wirkt. Die extremen Klimaumschwünge könnten somit die Voraussetzung für die plötzliche Entwicklung makroskopischer mehrzelliger Tiere (Ediacara-Fauna, kambriische Explosion) geschaffen haben, wobei dieses neue Potential aber erst später mit dem erhöhten Sauerstoffgehalt im Ozeanwasser genutzt werden konnte (s.u.).

Verschiedene moderne Klimasimulationen kommen allerdings zu dem Ergebnis, dass selbst dann, wenn in den Tropen das Festland vollständig vereist war, die tropischen Ozeane in Äquatornähe dennoch offen geblieben wären mit der Folge, dass hier natürliche Refugialräume für das marine Leben zur Verfügung standen (Sci. 288, 1316). Gegen großflächige offene Ozeane ab etwa 25. Breitengrad sprechen aber: (a) in diesem Fall könnten die Vereisungen nicht Jahrmillionen

anhalten, schon ein moderater CO₂-Anstieg würde die tropischen Vereisungen zurückdrängen; (b) es ist nicht nachvollziehbar, wie sich gebänderte Eisenerze bilden können, wenn die tropischen Ozeane offen wären.

In der Kingston Peak Formation Kaliforniens fand man in einer dünnen kalkigen Schicht *innerhalb* glaziogener Ablagerungen des Sturtian Mikrofossilien einer Mikrobengemeinschaft aus Prokaryonten und Eukaryonten einschl. Stromatolithen (sogar vereinzelt Säulenstromatolithen); Eukaryonten wohl autotroph und heterotroph. Die Mikrofossilien ähneln jenen aus darunter liegenden, präglazialen Ablagerungen. Diese Funde belegen, dass das mikrobielle Leben einschließlich seiner tropischen Komplexität – jedenfalls in karbonathaltigem Flachwasser – durch die Schneeballerde (mit Vereisungen, die bis in niedere Breiten reichten) entgegen bisheriger Annahmen nicht von erheblichen Extinktionen betroffen war (PNAS 100, 4399).

Überleben von Eukaryonten und evtl. frühen Tieren unter Bedingungen der Schneeballerde

Es galt bisher als ein Rätsel, wie aerobe Eukaryonten die Schneeballerde überleben konnten. Eisenhaltige Sedimente in glazialen marinen Ablagerungen aus dieser Zeit zeigten allerdings, dass sauerstoffhaltiges subglaziales Schmelzwasser unter den marinen Eisschilden ein Milieu schaffte, in dem sich anoxisches Wasser mit sauerstoffreichem Wasser mischte; so blieben lokal aerobe Ökosysteme erhalten. Das sauerstoffreiche Schmelzwasser dürfte demnach das Überleben der aeroben Eukaryonten gesichert haben. Eisenhaltige Sedimente erlauben Aussagen zum Redox-Status des synglazialen Ozeans. Die Isotope belegen eine ausgedehnte und anhaltende Anoxie im eisbedeckten Ozean, aber eine zunehmende Oxidation in Richtung auf die Basis des Eisschelfes: Subglaziales Schmelzwasser versorgte den Ozean mit Sauerstoff, wodurch glaciomarine Sauerstoff-Oasen entstanden. Außerdem dürfte das Zusammentreffen sauerstoffreichen Schmelzwassers und eisenreichen Meerwassers genügend Energie geliefert haben für chemosynthetisch basierte Ökosysteme. Diese könnten über genügend Sauerstoff verfügt und ausreichende Mengen organischer Kohlenstoffverbindungen produziert haben, um das Überleben von frühen Tieren und anderen heterotrophen Eukaryonten zu sichern (PNAS 116: 25478).

< 700 MA:

Explosion des Phytoplanktons aus einzelligen Algen. Da dieses Plankton am Anfang der Nahrungskette steht, dürfte seine massive Zunahme eine entscheidende Voraussetzung für die Entstehung der ersten tierischen Großorganismen der Ediacara-Fauna sein.

Beginn der Silikat-Biomineralisation (?Chrysophyta, Prymnesiophyta) (evtl. schon früher, wobei die organogenen Silikatprodukte Schwammnadeln vortäuschten?). Älteste sichere Schwämme sind Hexactinellide aus dem oberen Ediacaran sowie vermeintlich non-hexactinellide Schwammnadeln aus 570 +/- 20 MA alten Schichten Südchinas (Doushantuo-Formation). Kalkschwämme existieren wahrscheinlich schon seit ca. 760 MA (*Otavia*, s.o.).

659 MA: Ende der Sturtian-Vereisung, Beginn des Treibhausklimas

659 – 645 MA (Zeitfenster zwischen Sturtian- und Marinoan-Vereisung):

Rolle von marinen eukaryontischen Algen und Phosphat am Anstieg des Sauerstoffgehalts im Neoproterozoikum und bei der Entstehung der Tiere (Nat. 548: 578)

Nach molekularen Daten müssen eukaryontische, endosymbiontische und damit photosynthesefähige Algen (Archaeplastida) zwischen 1900 und 900 MA entstanden sein (eukaryontes photosynthesefähiges Phytoplankton). Sie blieben aber zunächst unbedeutend. Die Konzentration und vor allem die relative Verteilung bestimmter Lipide als Biomarker in Sedimenten erlaubt Aussagen zum Aufstieg des eukaryontischen Phytoplanktons (relativ zum bakteriellen, vor allem cyanobakteriellen Plankton) und zu seinem Anteil an der Primärproduktion. Sterane repräsentieren Eukaryonten, Hopane dagegen Bakterien. Ein Problem stellen dabei Kontaminationen durch jüngere Biomoleküle aus Erdölen dar, die über Jahrmillionen in tiefere Sedimente diffundierten, inzwischen aber durch komplexe Reinigungsprozeduren entfernt werden können.

Neue Datierungen und Biomarkerdaten aus Sedimenten aus dem Zeitraum zwischen 1 MrA und der Grenze zum Phanerozoikum ermöglichen inzwischen ein komplexes Modell, das letztendlich den Anstieg und die Stabilisierung des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre und die Entstehung der Metazoa im jüngeren Neoproterozoikum erklärt (Nat. 548: 578).

Untersucht wurden Sedimente von vier verschiedenen Lokalitäten über den ehemaligen Superkontinent Rodinia verteilt, allesamt aus der Nähe des damaligen Äquators.

Die ältesten gesättigten Sterane erschienen vor 820 – 720 MA (Tonian), aber das Verhältnis zwischen Steranen und Hopanen war mit 0,003 – 0,3 um drei Größenordnungen niedriger als in typischen Sedimenten des Phanerozoikums (0,5 - > 2). Die Eukaryonten spielten damals also eine völlig untergeordnete Rolle. Außerdem bestanden die Sterane fast nur aus Cholestan sowie minimalen Spuren von Ergostan in Abwesenheit von Stigmastan. Rotalgen stellen die einzige Gruppe mit einer besonderen Präferenz für Cholestan dar, gleichwohl liegt aber auch bei ihnen das Verhältnis dieser drei Sterane bei 80 : 16 : 4 % und kann daher nicht die Relation der drei Sterane in den Sedimenten erklären. Dies spricht dafür, dass die Sterane des Tonian nicht primär auf Rotalgen, sondern stattdessen auf heterotrophe Eukaryonten (also außerhalb der Archaeplastida und des Phytoplanktons) zurückgehen, mit einer möglichen kleineren Beteiligung von Rotalgen.

An das Tonian schloss sich die Sturtian-Vereisung (717 – 659 MA) an. Der gesamte Ozean oder fast der gesamte Ozean war über Jahrmillionen oberflächlich zugefroren, gefolgt von raschem Auftauen und Treibhausklima. In den Sedimenten direkt über den glazialen Ablagerungen lag die Sterankonzentration ein bis zwei Größenordnungen niedriger als im Tonian, die Steran/Hopan-Relation bei 0,0009. Einzigstes Steran war Cholestan. Direkt nach der Schneeballvereisung war die Häufigkeit und Diversität der Eukaryonten somit drastisch vermindert.

In den 15 MA zwischen der Sturtian- und Marinoan-Vereisung stieg die Steran-Hopan-Relation dann um das 100- bis 1000-Fache an. Die Diversität der Sterane erreichte nahezu moderne Vielfalt; erstmals erschienen Stigmastan, 24-ipc (Rhizaria, ?Demospongia) und 24-npc. Die relative Verteilung dieser drei Sterane untereinander unterscheidet sich aber noch stark von modernen Verhältnissen. Ein Anteil von 70 % Stigmastan spricht für den Aufstieg der Archaeplastida, wahrscheinlich Chlorophyten. Nach molekularen Uhren entstanden die Chlorophyten (Prasinophyten) im Süßwasser und radiierten in marine Habitats im mittleren Neoproterozoikum. Im Ediacaran wurden die Grünalgen dann zu den dominierenden Primärproduzenten.

Auch nach der Marinoan-Vereisung erreichten die Sterane wieder einen hohen Anteil an den Lipiden in den Sedimenten, und eine hohe Diversität – dieser Zustand persistiert seither bis heute.

Der Aufstieg der Archaeplastiden (eukaryontisches photosyntheseaktives Phytoplankton) bis zu ihrer Dominanz im marinen Plankton lässt sich damit auf das kurze Zeitfenster zwischen 659 und 645 MA datieren, obwohl sie viel früher (1900 – 900 MA nach molekularen Studien) entstanden sein müssen. Dies stellt die Frage, warum sie bakterielle Phototrophe (also vor allem Cyanobakterien) nicht schon früher überflügelten?

Cyanobakterien gehören mit einer Größe von bis zu 2 Mikrometern zum Pikoplankton und sind eukaryontischen Phototrophen immer dann überlegen, wenn Nährstoffe (wie Phosphat) knapp sind. Auch heute dominieren Cyanobakterien die Primärproduktion in nährstoffarmen Lebensräumen z.B. in manchen Regionen in der Ozeanmitte. Denn die kleine Größe und das große Oberflächen-Volumen-Verhältnis der Cyanobakterien erlaubt eine sehr effiziente Aufnahme von Nahrungsstoffen und Spurenelementen durch Diffusion. Bis ins Cryogenium hinein herrschte in den Meeren Phosphatmangel. Der niedrige Sauerstoffgehalt der Atmosphäre konnte auch nur unter den Bedingungen des Phosphatmangels (durch geringen Phosphateintrag in die Ozeane) aufrechterhalten werden. Es resultierte ein phosphat- und nahrungsarmer Ozean, der ungeeignet für eukaryontische Algen, aber gut geeignet für Cyanobakterien war, die mit Nährstoff- und Phosphatarmut gut zurecht kamen.

Der Nährstoffmangel in den Ozeanen vor dem Cryogenium wurde durch positive Rückkopplungen zwischen niedrigem Phosphatgehalt und niedrigem Sauerstoffgehalt der Atmosphäre unterhalten. Niedriger Phosphatgehalt behindert die Primärproduktion und damit C-Burial; ohne ausgeprägten C-Entzug bleibt die Sauerstoffkonzentration niedrig. Niedriger Sauerstoffgehalt führt aber dazu, dass Phosphat zusammen mit Eisen ausgefällt wird und daher der Phosphat-Mangel unterhalten wird. Unter niedrigem Sauerstoffgehalt wird Phosphat, das bei der Verwitterung an Land freigesetzt wird, an Mineraloberflächen adsorbiert und gelangt erst gar nicht in die Ozeane. Die Eisenoxidation an Land dürfte als eine Phosphat-Falle gewirkt haben. Dies funktioniert nur bei niedrigem Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre. Phosphat-Mangel und niedriger Sauerstoffgehalt bedingten und stabilisierten sich auf diese Weise gegenseitig.

Die Sturtian-Vereisung dürfte diese positive Schleife gestört und das System auf ein neues Gleichgewicht gestellt haben. Die starke Verwitterung nach der Eiszeit dürfte den Phosphat-Eintrag in die Meere gesteigert haben (auf mehr als das 5-Fache im Vergleich zum Phanerozoikum), und die rasche Verwitterung der Eiszeitablagerungen unter Treibhausklima-Bedingungen führte auch zu einem massiven Eintrag anderer Nährstoffe in die Ozeane. Über Millionen von Jahren kam es zu sehr hoher Bioproduktion und C-Burial. Die Ablagerung von reduziertem organischen Kohlenstoff erlaubte dann eine Nettofreisetzung von Sauerstoff in die Atmosphäre und schließlich auch die Oxygenierung des tiefen Ozeans. Die phosphat-limitierende Wirkung niedrigen Sauerstoffgehalts war damit auf Dauer aufgehoben, der Phosphatgehalt im Meer konnte im Cryogenium steigen und blieb seitdem auf hohem Niveau.

Die Verwitterung nach der Sturtian-Vereisung triggerte also eine Entwicklung zu höherem Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre und höherem Phosphatgehalt in den Meeren, wodurch sich ein neues Gleichgewicht zwischen Sauerstoff- und Phosphatgehalt einstellte.

Obwohl der Phosphatgehalt direkt nach der Sturtian-Vereisung stieg, übernahmen die Algen nicht unmittelbar die Dominanz im marinen Phytoplankton (jedenfalls nicht in den Paläotropen, aus denen man die Biomarkerdaten gewann). Die Oberflächentemperatur der Ozeane dürfte in der Treibhauswelt nach dem Sturtian in den Tropen bei 50 bis 60 Grad gelegen haben – dies liegt über dem Wachstumsoptimum selbst der thermophilsten Algen, wird aber vom Pikoplankton (bis 2 Mikrometer) der Cyanobakterien gut vertragen. Daher behielten die Cyanobakterien in den Tropen zunächst die Oberhand als Primärproduzenten (trotz der inzwischen guten Nährstoff- und

Phosphat-Versorgung). Erst als einige MA später die Temperaturen wieder fielen, konnten auch in den Tropen die Algen dominieren (analog zur untersten Trias, als ebenfalls in Äquatorregionen die Algen fehlten und die Cyanobakterien wieder die Primärproduktion übernahmen); Ähnliches dürfte auch unmittelbar nach der Marinoan-Vereisung der Fall gewesen sein.

Kleine Zellen kommen besser mit nährstoffarmen Verhältnissen zurecht. Sofern kein Selektionsdruck durch Gräser herrscht, die es auf diese sehr kleinen Zellen abgesehen haben, werden Cyanobakterien bei Nährstoffmangel daher immer im Vorteil gegenüber größerem Phytoplankton sein. Die steigende Phosphatkonzentration nach der Sturtian-Vereisung dürfte also zunächst zu einer Verdichtung der cyanobakteriellen Pikoplanktons geführt haben, bis die Pikoplanktondichte so groß war, dass sie bakterienfressenden Grasern genügend Nahrung bot. Die aufkommenden Gräser reduzierten die Zahl der Cyanobakterien; begleitende Nährstoffe wurden dabei freigesetzt, so dass sie auch den expandierenden größeren Algen zur Verfügung standen: der Aufstieg der Archaeplastiden (nanoplanktonische Grünalgen mit einem Durchmesser von 2 bis 20 Mikrometern) begann.

Deren Aufstieg beförderte aber auch die nächste Größenklasse von Beutegreifern, die planktonischen Rhizaria. Diese großen räuberischen Protisten lassen sich über einen Biomarker (24-npc) nachweisen. Dieser stieg parallel zu den Steranen der Algen auf. In modernen offenen marinen Habitaten konsumieren Protisten mehr als 50 % der täglichen Algenproduktion. Der 24-npc-Marker zeigt, dass diese trophische Beziehung im späten Cryogenium entstand. Damit war aber ein Auslöser gegeben für die Entwicklung noch größerer Organismen (über Protisten hinaus) mit noch komplexeren Ernährungs- und Verteidigungsstrategien. Dies könnte die Entstehung zentimetergroßer Algen im späten Cryogenium ebenso ausgelöst haben wie die Veränderungen der eukaryontischen Acritarchen zu Beginn des Ediacaran. Größere, Aggregate bildende oder schneller absinkende Algen dürften eine wichtige Rolle bei der Entstehung des Makrobenthos des Ediacaran gespielt haben, der vor mehr als 570 MA erschien.

Die effektivere biologische Pumpe, die von den Archaeplastiden geschaffen wurde, dürfte zu einer Zunahme des Transports von organischen Kohlenstoffen und Nährstoffen in das Ozeaninnere geführt haben. Dadurch entstanden größere räumliche Unterschiede in der Verfügbarkeit von Nährstoffen (lateral, vertikal in der Wassersäule und im Zeitverlauf differenziert), was wiederum Vorteile für das eukaryontische Phytoplankton im Vergleich zu Cyanobakterien bot, da eukaryontisches Phytoplankton Nährstoffe besser speichern kann und auch zu komplexeren Verhaltensstrategien fähig ist. Die permanente Ablagerung von Algen, die reich an schwer zersetzbaren Kohlenwasserstoff-Verbindungen sind, führte zu einer Zunahme des C-Burial als Grundvoraussetzung für einen nachhaltigen Anstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre. Verwesungsresistente Algenpolymere spielten dabei eine wichtige Rolle. Zusammen mit erhöhter Verfügbarkeit von Nährstoffen und einer effektiveren biologischen Pumpe resultierten eine dauerhafte Zunahme von C-Burial und damit einhergehend Sauerstoff-Anstieg.

Der nach früherer, inzwischen widerlegter Auffassung (s.u.) für Demospongiae spezifische Biomarker 24-ipc, der inzwischen eher mit Rhizaria in Verbindung gebracht wird, findet sich noch nicht im Tonian und auch nicht direkt nach der Sturtian-Vereisung. Er taucht erst im späten Cryogenium parallel zum Aufstieg der Algen auf.

Zunehmende Phosphatspiegel im Meer und die Radiation der Algen dürften damit den Anlass für die Evolution der Eumetazoa geliefert haben. Mit der Verschiebung hin zu größeren Primärproduzenten wurden mehr Energie und Kohlenstoff verfügbar für Organismen, die höher in der Nahrungskette stehen (wie Eumetazoa) (verstärkter Transport von Energie durch die Nahrungskette).

(Nat. 548: 529 + 578).

Daneben dürfte aber ein weiterer Aspekt eine entscheidende Rolle gespielt haben: die Synthese von C-29-Sterolen (Stigmastan) durch einzellige Grünalgen. C-29-Sterole tragen (im Gegensatz zu C-27- und C-28-Sterolen) wesentlich zur Funktionalität (z.B. Transportfunktionen) und Stabilität von Membranen bei und machen die membrandynamischen Prozesse weniger temperatursensibel. Grünalgen mit einer hohen C-29-Komponente in den Membranen sind zum Beispiel weniger temperaturempfindlich und auch weniger anfällig gegenüber anderen schwierigen bzw. variablen Umweltbedingungen (z.B. pH-Wert, veränderte Osmolarität). C-29-Sterole sind typisch für Grünalgen und höhere Pflanzen. Die Vereisungen dürften die C-29-synthesefähigen Algen positiv selektioniert haben und damit die Voraussetzungen für ihren Aufstieg im Phytoplankton der marinen Ökosysteme geschaffen haben – im Sinne eines adaptiven „Membran-Tunings“ in Zeiten mit großen Temperaturunterschieden.

Die Fähigkeit zur C-29-Biosynthese entstand im Cryogenium vor 720 bis 635 MA (in Einklang mit molekularen Daten). In keiner einzigen von 35 Proben aus 5 Lokalitäten aus dem Zeitraum zwischen 900 und 720 MA fanden sich C-29-Sterole (stattdessen C-27-dominiert). C-29 Sterole finden sich *erstmal*s in Sedimenten, die direkt während und nach der Marinoan-Vereisung abgelagert wurden. In eisfreien tropischen Gegenden dürften während der Vereisung erhebliche Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht geherrscht haben. Zusammen mit Isolation bzw. geringer Vermischung zwischen verschiedenen Populationen waren dies ideale Bedingungen, unter denen sich die C-29-Sterol-Biosynthese herausbilden konnte. Vor 635 MA war im südlichen Oman die C-29-Biosynthese schon dominierend, während sie andere Regionen noch nicht erreicht hatte; es gibt auch nicht sicher datierte Hinweise auf eine C-29-Synthese vor 645 MA. Zwischen 635 und 600 MA findet sich C-29-Dominanz jedenfalls nur an einer Lokalität (Oman), zwischen 600 und 560 MA erreicht die C-29-Synthese im eukaryontischen Phytoplankton weltweit Dominanz. Die C-29-Synthese begründete die ökologische Dominanz der Grünalgen (Sci. Adv. 3: 1700887).

656 – 573 MA:

nach molekularkladistischen Berechnungen letzter gemeinsamer Vorfahr aller Bilateria (Spekt. Wiss. 4/2006 S. 71). Nach einer anderen Studie erfolgte die Dichotomie Protostomia/Deuterostomia vor 670 +/- 60 MA. Insgesamt reicht das Spektrum molekularkladistischer Datierungen für diesen Knotenpunkt zwar von 1500 bis 600 MA, neuere Berechnungen tendieren aber zu den jüngeren Daten.

650 MA (naA 600 MA):

Angeblicher Nachweis noch lebender (kultivierbarer, teilungsfähiger) sporenbildender Bakterien der rezenten Art *Bacillus circularis* in einem 650 MA alten Salzkristall. Die Arbeit datiert bereits aus 1960! Eine sekundäre (spätere oder intraexperimentelle) Kontamination konnte allerdings nicht mit derselben Sicherheit ausgeschlossen werden im Vergleich zu *Bacillus sp.* aus einem > 250 MA alten Salzkristall (s. O-Perm) (Nat. 407, 844). So könnten z.B. die Bakterien in viel jüngeren Epochen der Erdgeschichte aus dem Grundwasser in die Salzformation eingedrungen sein (s. Natw. Rundsch. 2/2001, 94).

650 – 635 MA: Trezona-Formation Australiens (vor der Marinoan-bedingten Elatina-Formation); vermeintliche Körperfossilien von **Schwämmen**

> **635 MA:**

für **Demospongea** *vermeintlich* diagnostische Biomarker im oberen Cryogenium (> 635 MA, naA ab 640 MA) und frühen Ediacaran von Oman (Huqf Supergroup; Nat. 457, 672 + 718) (kontra: s.u.). Der Biomarker (ein Steroid, 24-ipc) findet sich heutzutage bei manchen Demospongea (wird in der Membran der Schwammzellen synthetisiert). Die 24-IPC-produzierenden Organismen lebten bereits vor dem Ende der Marinoan-Eiszeit (Nachweis unterhalb der Deckkarbonate). Es ist aber nicht bekannt, wie weit die Biomarker noch zurückreichen; die oberste mögliche Altersgrenze liegt bei 751 MA. Proben aus anderen Gebieten der Welt aus der Zeit vor dem Sturtian enthielten bisher niemals relevante Mengen an 24-IPC.

Ein Eindringen der Biomarker aus jüngeren Schichten konnte sicher ausgeschlossen werden, weil ein Teil der Sterane an Kerogen verbunden war, das nicht durch die Schichten wandern kann (das gilt auch für die ältesten Proben). Das 24-IPC fand sich in großen Mengen durchgehend durch die Huqf-Supergroup vom (späten) Cryogenium das ganze Ediacaran hindurch bis ins frühe Kambrium. Das flache Wasser in den Schelfgebieten muss daher zumindest im oberen Cryogenium genügend Sauerstoff enthalten haben, dass Schwämme gedeihen konnten, mehr als 100 MA vor der kambrischen Explosion. Andere Biomarker (Hopane) belegen einen erheblichen Anteil von Bakterien, vor allem aber Mikroalgen aus der Gruppe der Chlorophyten als wesentliche Primärproduzenten, außerdem marine Pelagophyten und Dinoflagellaten.

Allerdings ist nicht sicher, dass die Biomarker tatsächlich von Demospongea stammen; sie könnten auch auf Stammgruppenmetazoa unterhalb der Demospongea, möglicherweise sogar auf einzellige Organismen zurückgehen, die zwischen Choanoflagellaten und Demospongea stehen. In dem Choanoflagellaten *Monosiga* fanden sich jedenfalls keine Vorläufersterole des 24-IPC. Da bisher keine Spiculae von Schwämmen aus dieser Zeit berichtet wurden, kann bezweifelt werden, dass damals schon Kronengruppenschwämme existierten (andererseits fehlen mehreren Ordnungen von Demospongea generell mineralisierte Skelette). Die modernen Schwammklassen erschienen vermutlich erst im Verlauf des Kambriums. Es ist also möglich, dass die Sterane auf Stammgruppen-Metazoen zurückgehen, die noch keine Schwämme im modernen Sinne waren.

Eine Arbeit aus dem Jahr 2016 berichtet von einem Einsetzen des Sterans 24-IPC in ca. 650 MA alten Sedimenten (bis 540 MA). Dass die Sterane von Schwämmen und nicht (wie alternativ vermutet) von Algen produziert wurden, wird dadurch gestützt, dass die betreffende Genduplikation bei Schwämmen nach molekularkladistischen Analysen in einem Zeitraum erfolgt ist, der sich mit dem Auftreten von 24-IPC im neoproterozoischen Molekülfossilnachweis überlappt, während bei Algen die betreffende Genduplikation, die zur Bildung von 24-IPC befähigte, erst im Phanerozoikum erfolgte (PNAS 113: 2684).

Älteste Körperfossilien von Schwämmen:

- Silikatnadeln von Hexactinellida, 549 – 543 MA (Australien, Mongolei)
- vermeintliche Silikatnadeln von Demospongea aus den Doushantuo-Phosphoriten (< 600 MA)
- *Otavia* als vermeintliche Kalkschwämme: ca. 760 bis 548 MA (wird infrage gestellt)
- *Eocyathispongia* (600 MA, mittl. Doushantuo-Formation), ein einziges, aber perfekt auf zellulärer Ebene erhaltenes Körperfossil

Auf jeden Fall lebten die Tiere, die die Biomarker hinterließen, im flachen Wasser. Dies passt zu der Hypothese, dass die Schwämme und Rangeomorpha des Neoproterozoikums zur zunehmenden Oxygenierung ihrer benthischen Umgebung beitrugen, indem sie sich von gelöster oder partikelhafter reaktiver organischer Materie ernährten, als sie allmählich ausgehend vom Flachwasser auch tiefere Wasserzonen besiedelten (sie trugen dazu bei, die organischen C-Verbindungen abzubauen, die als letzte Redox-Barriere den Sauerstoffanstieg behinderten). Im tiefen Meereswasser des späten Cryogeniums (Aralka Formation) und Ediacarans (Australien) ließen sich keine Sterane nachweisen (Nat. 457, 718).

Im Jahr 2019 wurde dann allerdings berichtet, dass auch bestimmte einzellige Protisten (Rhizaria) jene Sterane (24-IPC, 26-Methylstigmastan) bilden, die man bisher als sichere Biomarker für Demospongea hielt und die ab 640 MA nachweisbar sind. Rhizaria sind seit ca. 730 MA als Mikrofossilien nachweisbar, was in Einklang mit molekularen Daten steht. Auch Außengruppen und Verwandte der Rhizaria kommen als Urheber dieser Molekülfossilien infrage. Die Fähigkeit zur Bildung dieser Sterane ist bei ihnen weit verbreitet.

Die weite Verbreitung und Häufigkeit von 24-IPC im Cryogenium, Edicaran und frühen Kambrium hatte zu der Annahme geführt, dass Demospongea damals weit verbreitet waren und einen erheblichen Einfluss auf die Ökologie und Chemie der Wassersäule hatten, indem sie gelöste organische Masse und Cyanobakterien herausfilterten, was ein ökologisches Fenster für den Aufstieg der eukaryontischen Algen eröffnet haben könnte. Gleichzeitig wurde die Respiration organischer Masse aus dem Oberflächenwasser auf die Sedimentoberfläche verlagert, was die zunehmende Oxygenierung der marinen Schelfhabitats förderte. Als effektive „Ökosystem-Ingenieure“ könnten daher die Schwämme jene sauerstoffreichen Habitate geschaffen haben, die die Voraussetzung dafür darstellten, dass sich im Ediacaran die höheren Metazoen entwickeln konnten.

Diese Kausalität wird nun durch den Nachweis der 24-IPC- und 26-MES-Synthese in Rhizaria und verwandten Gruppen massiv infrage gestellt. Als ältester ganz sicherer Nachweis von Schwämmen werden in dieser Arbeit jetzt Nadeln von Hexactinellida angegeben, die nur 535 MA alt sind; nach molekularen Daten soll der letzte gemeinsame Vorfahr aller Metazoen dagegen vor 850 – 650 MA gelebt haben. Silikatnadeln hätten unter ediacarischen Bedingungen eigentlich gute Erhaltungschancen gehabt und müssten daher häufig sein, was aber nicht der Fall ist. Der gelegentliche (seltene) Nachweis vermeintlicher Silikatnadeln kann auf Stacheln von Radiolarien beruhen, die oft Schwammnadeln ähneln. (NaA sichere Nachweise von Radiolarien aber erst ab M-Kambrium). Auch passen die hohen Konzentrationen von 24-IPC im Cryogenium und Ediacaran nicht zum fehlenden, fraglichen bzw. zweifelhaften Fossilnachweis von Demospongea zu jener Zeit, während die 24-IPC-Konzentration im U-/M-Kambrium abnimmt – also ausgerechnet zu jener Zeit, als nach molekularen Daten die Kronengruppe der Demospongea diversifizierte (älteste Fossilien von Kronen-Demospongea ab 515 MA).

Und viele moderne Demospongea bilden überhaupt kein 24-IPC, was die Frage aufwirft, ob ihre fossilen Vorfahren überhaupt dazu in der Lage waren, zumal niemals 24-IPC und 26-MES in fossilen Schwämmen entdeckt wurden. 24-IPC ist besonders häufig in schwarzen Gesteinsschichten des Edicaran – also unter Lebensbedingungen, die für Schwämme ungünstig wären. Die Häufigkeit von 24-IPC im späten Präkambrium (ab 640 MA) würde eine enorme Biomasse an Schwämmen selbst unter anoxischen Bedingungen voraussetzen. Auch das Verhältnis verschiedener Sterane zueinander spricht dafür, dass 24-IPC und 26-MES von Cercozoa (wie Rhizaria) statt von Schwämmen gebildet wurden.

Die Radiation prädatorischer Protisten im Neoproterozoikum könnte für viele ökologische Veränderungen in dieser Zeit verantwortlich sein, darunter den Aufstieg der Algen und komplexe trophische Beziehungen sowie die Oxygenierung der Flachwasser-Habitate als Voraussetzung für das spätere Auftreten der makroskopischen Metazoa (im Laufe des Ediacaran).

Damit dürfte Rhizaria und anderen heterotrophen Protisten eine wichtige Rolle bei der Entstehung der Metazoen zukommen: Bis zu ihrem Aufstieg dominierte langsam absinkendes cyanobakterielles Pikoplankton die marine Primärproduktion; Beutegreifer unter den Protisten stellen die wichtigste Todesursache für im Meer schwimmende Bakterien. Der Aufstieg der Rhizaria (und anderer heterotropher Protisten) dürfte daher zulasten der Cyanobakterien gegangen sein und damit ein ökologisches Fenster für das größere Phytoplankton (größere planktonische Algen) geschaffen haben. Der dadurch zunehmende C-Export (C-Burial) dürfte dann die ozeanische Ventilation gefördert haben und so zur Ausbreitung aerober Flachwasserhabitate beigetragen.

Von einzelligen Algen ist bekannt, dass sie koloniale Formen bilden, wenn sie durch Protisten als Beutegreifer bedroht sind. Beutegreifer wie Rhizaria und andere Protisten könnten daher einen Stimulus gegeben haben, dass sich die einzelligen Vorfahren der Stammgruppen-Tiere in die Multizellularität „retteten“, um größer zu werden und der Prädation durch Rhizaria und ähnliche Protisten zu entgehen – als erster Schritt zur Evolution der Metazoa.

Die ältesten ganz sicheren Tierfossilien sind damit 558 MA alte *Dickinsonia*, die ältesten ganz sicheren Schwämme 535 MA alt (sowohl Silikatnadeln wie Körperfossilien). Kronengruppen-Demospongiae sind ab 515 MA nachgewiesen (NETTERSHEIM BJ et al., Nat. Ecol. Evol. 2019).

635 MA:

Plötzliches Ende der Marinoan-Vereisung; Ende des Cryogeniums, Beginn des Ediacaran. Studien an Sauerstoff-Isotopen sprechen dafür, dass die rasche Enteisung die Folge der Methanfreisetzung aus äquatornahen Permafrost-Clathraten war. Der Methanclathrat-Pool des Permafrostes auf dem freiliegenden Schelf dürfte um eine Größenordnung größer gewesen sein als heutzutage. Die Methanfreisetzung führte zu einem massiven Feedback mit plötzlicher Erwärmung, Ablagerung der Deckkarbonate sowie Sauerstoffkrise in den Ozeanen.

Methanclathrate entstehen, wenn Methan durch thermische oder biogene Zersetzung organischer Materie in großer Tiefe gebildet wird und dann aufwärts wandert, wobei die Clathrate in einer Tiefe von > 200 m unter dem Meeresboden oder der Landoberfläche nur in einem engen Fenster von Temperatur und Druck gebildet werden. Um stabil zu bleiben, benötigen marine Clathrate eine Temperatur von 0 Grad und den Druck von 250 m Wassersäule. Das Wasser in den Schelfregionen der Marinoan-Vereisung war aber nicht tief genug, um die Clathrate stabil zu erhalten; die Quelle der Methanfreisetzung müssen also Clathrate sein, die sich in den breit exponierten Schelfgebieten unter Permafrostbedingungen gebildet hatten (so wie sich nach der letzten Eiszeit und auch jetzt die Clathrate, die sich unter dem arktischen Permafrost gebildet hatten, durch Überflutung und aktuell durch die globale Erwärmung zersetzen und Methan freisetzen).

Die Erwärmung infolge der Methanfreisetzung aus den äquatorialen Permafrostgebieten führte dann zu weiterer Methanfreisetzung aus dem Permafrost des exponierten Schelfs der höheren Breiten (durch Überflutung, Schmelzwässer und Erwärmung).

Das aktuelle Permafrostreservoir an Methanclathraten im arktischen Schelf beträgt 400 Gigatonnen; rechnet man dies auf die aktuellen weltweiten Schelfgebiete hoch, um die Situation am Ende der Marinoan-Vereisung zu simulieren, ergeben sich etwa 3000 Gigatonnen an Methan allein aus Permafrost-Clathraten, also marine Clathrate [10-fache Menge!] unberücksichtigt. Dies entspricht in der Größenordnung der Methanfreisetzung von 5000 Gigatonnen im Toarcium oder den 1000 – 2100 Gigatonnen am Ende des Paläozäns.

Damit spielt die Destabilisierung von Permafrost-Clathraten eine ebenso wichtige Rolle als Feedback-Mechanismus wie Albedo, die Destabilisierung *mariner* Clathrate oder der Karbonathaushalt. Die Freisetzung von 3000 Gigatonnen Methan innerhalb von 1000 bis 10000 Jahren beeinträchtigte auch den Redox-Status der Ozeane; das im Ozean gelöste Sauerstoff-Reservoir wurde aufgezehrt, ebenso wie die marinen Sulfate. Die Freisetzung von 3000 Gigatonnen Methan aus Permafrostclathraten könnte damit allein die (bisher) rätselhafte negative C-Isotop-Exkursion in den marinen Karbonaten erklären, die die Basis des Ediacaran definiert (Nat. 453, 642).

Isotopuntersuchungen in den Deckkarbonaten nach der Marinoan-Vereisung zeigten, dass der Karbonatbildung eine Phase mit intensiver chemischer Verwitterung am Festland vorausging (Mg-Isotope im oberen Abschnitt der Nantuo-Formation sowie in den Deckkarbonaten der sich daran anschließenden unteren Doushantuo-Formation in China). Während der Ablagerung der Deckkarbonate selbst war die chemische Verwitterung an Land nur noch gering bis moderat. Das hängt damit zusammen, dass in einem übersäuerten Ozean (infolge hoher Kohlendioxid-Werte) die Karbonat-Ausfällung behindert wird. Erst nachdem die chemische Verwitterung auf dem Festland große Mengen des Kohlendioxids der Luft verbraucht hatte und die Ozeane alkalischer wurden, konnten Deckkarbonate gebildet werden.

Mit Beginn der Enteisung fand demnach eine massive chemische Verwitterung an Land statt, die Ablagerung der Deckkarbonate begann aber erst nach der Phase maximaler Verwitterung (PNAS 113: 14904).

Die Enteisung muss sehr schnell innerhalb von ca. 6000 Jahren (Spanne: 2000 – 10000 Jahren) erfolgt sein, verbunden mit einem etwa 400- bis 660-fachen CO₂-Gehalt der Atmosphäre (verglichen mit rezent) und Oberflächen-Temperaturen um 50 Grad. Sedimentologische Befunde (Elatina-Formation Australiens) sprechen für einen Meeresspiegelanstieg von 20 bis 27 cm pro Jahr, insgesamt um 1000 bis 1500 m (was je nach Dauer der Enteisung mit einem jährlichen Anstieg zwischen 10 und 75 cm korreliert). Ein Anstieg von 20 bis 27 cm pro Jahr ist 100 x schneller als der rezente Anstieg und 5 x schneller als der schnellste Anstieg im Rahmen pleistozäner Enteisungen.

An den schnellen Meeresspiegelanstieg durch die Enteisung schloss sich dann noch eine langsamere Phase durch thermische Expansion des Wassers an (Sci. 360: 649).

Oxygenierung des tiefen Ozeans nach der Marinoan-Vereisung (Nat 489: 546)

Sieht man einmal von den Schwämmen ab, die ohnehin einen niedrigeren Sauerstoffbedarf haben und durch strittige Biomarker (24-IPC, s.o., auch von Rhizaria produziert) sowie vermeintliche Körperfossilien von Kalkschwämmen (*Otavia*) bereits vor der Marinoan-Vereisung nachweisbar sein sollen, finden sich erste Hinweise auf andere Metazoen (außer Schwämmen) sowie eine

Zunahme der Komplexität der Ökosysteme erst unmittelbar nach der Marinoan-Vereisung. So finden sich im Lantian II-Member der unteren Doushantuo-Formation (d.h. den dunklen Schichten, reich an organischem C, die direkt den Deckkarbonaten folgen) neuartige, in älteren Schichten unbekannte Mikro- und Makrofossilien, die als frühe Metazoen interpretiert werden, sowie eine Radiation mariner Algen, die wahrscheinlich ihrerseits auf einer von den Metazoen veranlassten Verschiebung der trophischen Strukturen beruht und die Ökosysteme komplexer machte.

Derartige Veränderungen setzen – ebenso wie für Metazoen oberhalb des Porifera-Niveaus – eine Oxygenierung auch des „tiefen“ Wassers im Ozean voraus, die bisher aber für den Zeitraum direkt nach der Marinoan-Vergletscherung nicht nachweisbar war.

Messungen des Gehalts an redox-sensiblen Spurenelementen wie Molybdän, Vanadium sowie des Pyritgehalts in den schwarzen Schichten oberhalb der Deckkarbonate in Südchina sprechen nun für eine Oxygenierung des Ozeans (auch des tiefen Ozeans, z.B. bis in 1000 m tiefe Becken hinab) zu Beginn des Ediacaran, also direkt nach der Ablagerung der Deckkarbonate. Dies war bisher nicht aufgefallen, weil bisher keine Untersuchungen redox-sensitiver Spurenelemente in schwarzen, in tieferem Wasser abgelagerten Schichten aus dem Zeitraum zwischen 663 und 551 MA vorlagen (zumal derartige Schichten aus diesem Zeitraum extrem selten sind).

Der Gehalt von bestimmten Spurenelementen in C-reichen schwarzen Schichten trifft Aussagen über den Redoxstatus des globalen (!) Ozeans. Bekannt war bereits eine Zunahme dieser Elemente vor 551 MA – also deutlich nach der Radiation komplexer Metazoa.

Das Alter der untersuchten schwarzen Schichten liegt zwischen 635 und 630 MA. Vermeintliche Metazoenfossilien fanden sich bereits 6 m über den Deckkarbonaten, das sind weniger als 2 m über einer Ascheschicht, die auf $632,5 \pm 0,5$ MA datiert worden war. Komplexe makroskopische Fossilien wurden 15 m über den Deckkarbonaten gefunden. Die geochemischen Untersuchungen gleich alter basaler schwarzer Schichten (basale Doushantuo-Formation) zeigten nun einen Gehalt an redox-sensiblen Spurenelementen, wie er bisher in 551 MA alten (und jüngeren) schwarzen Schichten gefunden wurde und spricht daher dafür, dass der Ozean bereits nach der Marinoan-Vereisung bis in die Tiefe oxygeniert war – jedenfalls vorübergehend. Höher im Profil nehmen die Spurenelemente wieder ab, das mag ein lokales Phänomen sein oder eine Rückkehr zu stärker reduzierenden Verhältnissen (wie im Ozean des Mittelproterozoikums vor 1800 bis 700 MA). Insgesamt zeigte sich eine hohe Variabilität im Spurenelementgehalt und damit im Redoxstatus innerhalb der schwarzen Schichten der basalen Doushantuo-Formation – mit grundlegenden Unterschieden im Dezimeterbereich. Da die Ablagerungen unterhalb der Sturmwellenbasis erfolgten, können keine externen Einflüsse (wie Stürme, Rutschungen usw.) dafür verantwortlich gemacht werden. Offenbar fand ein reicher Wechsel zwischen gut oxygenierten, gemischten, sauerstoffarm-eisenreichen und euxinischen Bedingungen im Tiefenwasser statt – dies setzt aber einen insgesamt gesehen bereits gut oxygenierten Ozean und eine ebenso gut oxygenierte Atmosphäre voraus.

Die gute Oxygenierung des Ozeans ist den Daten zufolge ein globales und nicht nur ein lokales Phänomen – schließt aber nicht aus, dass es regional zu einem Sauerstoffmangel gekommen sein könnte, insbesondere durch Sauerstoffdepletion in marinen Randzonen bei hohem Gehalt an organischer Materie (vergleichbar Algenblüten).

Die bessere Sauerstoffversorgung war nur möglich, nachdem sich die Verfügbarkeit von Nährstoffen im Ozean verbessert hatte. Dies betrifft zum einen das marine Phosphatreservoir. Dies war aber bereits im Laufe des Cryogeniums gut gefüllt – durch Störungen im P-Zyklus als Folge

der Vereisungen. Die verbesserte Verfügbarkeit von Phosphor war Voraussetzung für eine vermehrte Bioproduktion, dadurch mehr C-Burial und infolge dessen Sauerstoffanstieg. Allein reichte dies aber nicht aus.

Auch der Mangel an Spurenelementen wirkt limitierend. Zwar ist Stickstoff im Überfluss vorhanden, die biologische N-Fixierung funktioniert aber nur bei ausreichender Verfügbarkeit bestimmter Spurenelemente. Im anoxischen Ozean beeinträchtigt der Mangel an Mo, Cu und Cd die N-Fixation (so wie im modernen oxygenierten Ozean die N-Fixation durch den Mangel an Eisen limitiert wird).

Im Mittelproterozoikum dürfte vor allem der Mangel an Molybdän die Bioproduktion begrenzt haben – dadurch wurde nur eine begrenzte Menge an organischem Kohlenstoff produziert, es erfolgte wenig C-Burial, und das Redoxsystem der Ozeane blieb über mehr als 1 MrA stabil.

Eine Zunahme des Mo-Gehalts an der Cryogenium-Ediacaran-Grenze könnte dann die Produktion organischer Materie angeheizt und damit den Redoxstatus zugunsten einer weitgehenden Oxygenierung beeinflusst haben. Die Ozeane wurden so von ihrem chronischen, durch Mo-Mangel ausgelösten Stickstoff-Stress (als limitierenden Faktor) erlöst. Die starke kontinentale Verwitterung der noch nicht von höheren Pflanzen bewachsenen Kontinente könnte plötzlich große Mengen von Mo und anderen Spurenelementen in die Ozeane gespült haben. Nachdem der N-Stress damit aufgehoben war, konnte das große Phosphat-Reservoir, das sich im Cryogenium aufgebaut hatte, endlich auch genutzt werden (Phosphat ist ja ebenfalls eine biolimitierende Ressource, stand jetzt aber bereits genügend zur Verfügung, da es bisher nicht umfänglich genutzt werden konnte!). Jetzt erst konnten große Mengen organischer Materie gebildet und abgelagert werden (C-Burial) – und der Sauerstoffgehalt ansteigen. **Die verbesserte Verfügbarkeit von Nährstoffen – konkret Spurenelementen wie Mo – stellt somit die Verbindung dar zwischen der Marinoan-Vereisung und dem Auftreten von frühen Metazoen (über Schwämme hinaus) und der Diversifizierung von Algen direkt nach dieser Vereisung – einhergehend mit einer dauerhaften Zunahme des Sauerstoffgehalts in der Atmosphäre und auch im (tiefen) Ozean.**

Noch offen ist die Frage, ob diese günstigen Verhältnissen seit dieser Zeit konstant blieben (und der bisher für ein Alter von 551 MA angenommene „moderne“ Redoxstatus schon dauerhaft vor 632 MA erreicht wurde), oder ob sich zwischenzeitlich (zwischen 630 und 551 MA) die Verhältnisse wieder vorübergehend verschlechterten und erst mit der Shurman-Exkursion wieder eine dauerhafte Stabilisierung des Redoxstatus eintrat – schließlich gibt es auch viele Hinweise für eine Verbesserung der Oxygenierung/Verschiebung des Redoxstatus für den Zeitraum zwischen 580 und 550 MA.

Das Verhältnis von dreiwertigem Eisen (Fe^{+++}) zum Gesamteisen in submarinen Basalten (Ophiolithen) erlaubt eine präzisere Einschätzung des Sauerstoffgehalts im tiefen Ozean (als tiefen Ozean bezeichnet man im Allgemeinen Tiefen unterhalb von 1200 m). Bisher war der Sauerstoffgehalt des tiefen Paläoozeans von indirekten Proxys (z.B. aus Schelfsedimenten oder Ablagerungen von Kontinentalabhängigen) abgeleitet werden. Die Fe^{+++} /Total-Fe-Relation in hydrothermal beeinflussten submarinen Basalten in Ozeanbecken erlaubt eine Abschätzung des Sauerstoffgehalts zur Zeit ihrer Entstehung quasi „direkt vor Ort“, soweit diese Basalte nicht inzwischen durch Subduktion verloren gingen. Nach biogeochemischen Modellen ist ein Sauerstoffpartialdruck irgendwo zwischen 15 und 50 % des rezenten Wertes erforderlich, damit es zur Oxygenierung des tiefen Ozeans kommt.

Auf der Basis von über 1000 Messungen (Fe^{+++} /Total-Fe) in 73 Ophiolithen aus dem Zeitraum zwischen 3503 und 14 MA ließen sich folgende Durchschnittswerte des Sauerstoffgehalts im

tiefen Ozean (heute: 178 Mikromol/kg) errechnen: Archaean – 3; Paläo-/Mesoproterozoikum: 11; Neoproterozoikum: 11; frühes Paläozoikum: 29; spätes Paläozoikum: 55; Meso-/Känozoikum: 80 Mikromol/kg). Die 11 Mikromol/kg des Proterozoikums liegen noch in der Spannbreite von Werten, die mit anoxischen Verhältnissen einhergehen. Die phanerozoische Fauna setzte Werte voraus, die über dem Bereich zwischen 15 und 30 Mikromol/kg liegen. In der Arbeit nicht diskutiert, zeigen mehrere Messwerte vor allem aus zwei prä-phanerozoischen Zeitphasen (um ca. 2,7 MrA und um 0,7 MrA) aber ebenfalls höhere Sauerstoffwerte (im Maximum um 30 Mikromol/kg), allerdings unter dem Durchschnittswert des Paläozoikums.

Entgegen bisheriger Annahmen zeigen diese Daten, dass die Oxygenierung des tiefen Ozeans erst im Phanerozoikum erfolgte, möglicherweise sogar erst nach dem Silur. Auch danach – also im weiteren Verlauf des Phanerozoikums – setzte sich ein kontinuierlicher Anstieg fort, ein Prozess, der bis jetzt anhält.

Es vergingen offenbar rund 2 MrA zwischen der Oxygenierung der Atmosphäre im Rahmen des GOE und der Oxygenierung des tiefen Ozeans im Paläozoikum. Es wird nach wie vor diskutiert, ob die neoproterozoischen Vereisungen und/oder die Besiedlung des Festlands mit Pflanzen hierbei eine Rolle spielten. (Nat. 553: 323).

Molekülfossilien nach der Marinoan-Vereisung

Eukaryontische Algen erlangten erst nach der Marinoan-Vereisung große Bedeutung und wurden jetzt zu den dominierenden Primärproduzenten. Leider finden sich in den Deckkarbonaten meist keine Molekülfossilien, bzw. die Karbonate wurden später zu starken thermischen Belastungen ausgesetzt, als dass Molekülfossilien überliefert werden konnten. Eine Ausnahme bilden die Deckkarbonate der Araras-Group, in denen man ungewöhnliche Fette (25,28-bisnorgamma-Cerane = BNG) fand, die vermutlich auf Ciliaten zurückgehen und in Verbindung mit anderen Indikatoren darauf deuten, dass in großem Umfang Biomasse von Ciliaten von Bakterien in einem noch von Cyanobakterien dominierten Ökosystem ersetzt wurde. Im weiteren Verlauf nehmen die 25,28-Bisnorgamma-Cerane stark ab und verschwinden, die Sterane nehmen zu und übertreffen die Hopane, was anzeigt, dass jetzt eukaryontische Algen die Cyanobakterien als Primärproduzenten übertrafen.

Aus Oman ist eine Fundstelle bekannt, an der eukaryontische Algen schon vor mehr als 635 MA ökologische Dominanz erreicht hatten, das scheint aber nur ein lokales Phänomen zu sein und nicht weltweit zu gelten, zumal die stark erhöhten Temperaturen an der Wasseroberfläche direkt nach der Marinoan-Vereisung Eukaryonten unterdrückten und Cyanobakterien förderten; vor allem Süßwasser-Cyanobakterien konnten von dem enormen Nährstoffreichtum im (süßen) Schmelzwasser profitieren; auch der Phosphatgehalt war seit der starken Freisetzung durch Verwitterung nach der Marinoan-Vereisung erhöht (und seither dauerhaft erhöht, weil mehr Phosphat in den marinen Nährstoffkreislauf gelangte).

Nach der Marinoan-Vereisung wurde die Primärproduktion zunächst noch einmal kurzzeitig von Cyanobakterien dominiert – zulasten der eukaryonten Algen mit ihrem erhöhten Bedarf an Lichtenergie (Konkurrenzausschluss). Das BNG-Signal in den basalen Deckkarbonaten spricht dafür, dass es dann zu einer Proliferation bakterienfressender Protisten (wahrscheinlich Ciliaten) kam, die die Dominanz der Cyanobakterien schwächte: die reduzierte Populationsstärke der Cyanobakterien führte zu einer erhöhten Verfügbarkeit von Nährstoffen für eukaryonte Algen im Oberflächenwasser und etablierte die Dominanz der eukaryontischen Algen, die von nun an

(zusammen mit Protisten) die Cyanobakterien unter Kontrolle hielten (das BNG-Signal selbst geht dann darauf zurück, dass abgestorbene Protisten/Ciliaten in unteren Wasserschichten und im Sediment von Bakterien degradiert wurden).

Die Kombination aus (a) Reduktion der Cyanobakterienpopulation durch bakterienfressende Protisten (wie Ciliaten) und (b) Abnahme der Oberflächentemperatur des Wassers durchbrach dann das selbst-stabilisierende System der Cyanobakterien-Dominanz und etablierte die Dominanz der eukaryontischen Algen.

Zu Beginn des Ediacarans verschwindet das BNG-Signal, während die Steran-Konzentration zunimmt und die Hopane übertrifft. Das Verschwinden des BNG-Signals geht einher mit dem Übergang von dolomitartigen zu kalksteinartigen Deckkarbonaten, so dass die Ausbildung dolomitartiger Deckkarbonate („Dolostone“) (an der Basis der Deckkarbonate) in irgendeiner Weise mit starker heterotropher Aktivität gekoppelt sein muss.

Schon vor der Schneeball-Erde, im Tonian, gibt es BNG-basierte Hinweise auf räuberische Eukaryonten (736 MA, s.o.) und ihren Einfluss auf die Primärproduktion, aber erst nach der Marinoan-Vereisung führten die räuberischen Protisten zu einer so weitgehenden globalen Schwächung der Cyanobakterien, dass sich – in Verbindung mit abnehmenden Temperaturen des Oberflächenwassers – endlich und dauerhaft eukaryontische Algen als dominierende Primärproduzenten etablieren konnten.

Die Verfügbarkeit von Nährstoffen hatte schon während des Cryogeniums zugenommen und war zwar eine Grundvoraussetzung, aber nicht die letztendliche Ursache für den Aufstieg des eukaryonten Algen-Planktons. Erst der Anstieg bakterienfressender Protisten führte zu einer Schwächung des sich bis dahin selbst unterhaltenden und stabilisierenden Ökosystems der Cyanobakterien; dadurch entstand die ökologische Gelegenheit für den Aufstieg der eukaryonten Algen zu globaler Bedeutung (die wiederum eine wichtige Nahrungsgrundlage für die Metazoen darstellten und wenig später den Aufstieg der Metazoen ermöglichten) (Nat. Comm. 10: 476).

Neue Datierungen zum Ende des Sturtian und Marinoan (Geol. 47: 251):

Die Vereisungen des Cryogeniums wurden sehr rasch innerhalb von 1000 bis 10000 Jahren beendet. Der Beginn der Cryogenium-Schneeballerden lässt sich dagegen kaum datieren, das Ende aber aufgrund der plötzlich einsetzenden Deckkarbonate (Dolostone) umso genauer.

Ende Sturtian-Vereisung in Südchina (und vermutlich synchron weltweit): vor **658,80 + 0,50 MA**,
Ende der Marinoan-Vereisung vor **634,57 +- 0,88 MA**.

> 600 MA:

Zentimetergroße radialsymmetrische Abdrücke, wahrsch. von Diploblasten aus der Zeit vor der Gaskiers-Eiszeit nachweisbar als erste einfache Vertreter der Ediacara-Fauna (Details s. Ediacara-Fauna) (*Cyclomedusa*-Typ, könnte auch auf mikrobielle Kolonien zurückzuführen sein; s.u.).

ca. 600 MA:

Acraman-Impakt in Australien, ca. 4 km Durchmesser, Krater mind. 85 km Durchmesser.

600 MA (mittlere Doushantuo-Formation):

Eocyathispongia qiania als vermeintlicher Schwamm; 1,2 x 1,1 mm, aus Hunderttausenden von Zellen bestehend, perfekte dreidimensionale Erhaltung auf zellulärer Ebene. Drei hohle Röhren mit gemeinsamer Röhrenbasis; oskulum-artige Öffnungen nach außen. Durch das Tier ist folglich Wasser geströmt. Äußere Oberfläche dicht mit flachen Zellen bedeckt, die an Pinacozyten von Schwämmen erinnern, im Inneren mögliche Hinweise auf Reste von Feldern von Choanozyten; eindeutige Choanozyten sind aber nicht nachweisbar. Sowohl die grobe Morphologie wie die Zellstruktur sprechen detailliert für einen Schwamm.

Leider nur 1 Exemplar bekannt. Der Fund sticht aber aufgrund seiner perfekten zellulären Erhaltung von den anderen, älteren, aber mangels vergleichbar guter Erhaltung in ihrer Schwammnatur strittigen Fossilien ab, und es dürfte kaum möglich sein, in älteren Schichten eine so perfekte Erhaltung zu finden, die die Schwammnatur aufgrund zellulärer Details so plausibel nahegelegt. Allerdings macht dieser Fund auch die Interpretation älterer Fossilien als „Schwämme“ wieder wahrscheinlicher.

Hierzu passt, dass in den Schichten auch Embryonen gefunden wurden, die von Schwämmen stammen. Kladistisch dürfte der Schwamm wohl in der Stammlinie der Kieselschwämme (Hexactinellida + Demospongea) stehen.

Da es sich schon um einen recht fortgeschrittenen Schwamm handelt, muss die Dichotomie zwischen Eumetazoa und Schwämmen bereits viel tiefer im Cryogenium erfolgt sein. Dies bedeutet, dass auch der genetische Bausatz der Eumetazoa schon auf das Cryogenium zurückgeht, denn die Schwämme stimmen in vielen Aspekten mit dem eumetazoischen Genbausatz (von dem Anteile in der Linie zu den Schwämmen wieder verloren gingen, z.B. die hox-Entwicklungsgene) überein. Dann ist es aber nicht unplausibel, dass Embryonen aus etwa gleich alten Doushantuo-Schichten als eumetazoisch interpretiert werden, denn zur gleichen Zeit müssen dann auch schon Eumetazoa gelebt haben (PNAS 112: E1453).

610 – 605 MA:

Massive Ablagerungen von Steinsalz; vor dieser Ausfällung lag der NaCl-Gehalt im Ozean beim 1,6 – bis 2-Fachen des rezenten Wertes – ein Problem für viele Metazoen (aber nicht Cyanobakterien). Erhöhter Salzgehalt reduziert die Löslichkeit von Sauerstoff. Die Minderung des Salzgehaltes im Ozean trug dazu bei, dass der Sauerstoffgehalt im Ozean ansteigen konnte, zusammen mit dem verstärkten Eintrag von Tonpartikeln durch terrestrische Verwitterung und Bodenbildung (FEDONKIN et al., S. 39).

610 - 590 MA:

Unter allen ediacarischen Faunen befinden sich Tillite der Varanger-Eiszeit. Das Ende der Varanger-Eiszeit war mit einer Transgression verbunden, die für die Entstehung von Lebensräumen eine entscheidende Rolle gespielt haben dürfte. Das Vorkommen der Tillite unter den ediacarazeitlichen Schichten belegt, daß die betreffenden Regionen während der Eiszeit terrestrisch (und somit während der Ediacara-Zeit flachmeerisch!) waren.

Das eukaryontische Phytoplankton (Acritarchen) ging während der Vereisung stark zurück; der mit der Vereisung und der Abnahme des Phytoplanktons verbundene Überfluß an mineralischen Nährstoffen führte zu einer Eutrophierung, die das prokaryontische Plankton (das sonst - wie

heute - eine untergeordnete Rolle spielte) begünstigte und zu "Wasserblüten" führte, weshalb prokaryontisches Plankton während der Varanger-Eiszeit massenhaft nachweisbar ist. Gegen Ende der Eiszeit normalisierten sich die trophischen Verhältnisse wieder, was zu einer erneuten Radiation der eukaryontischen Acritarchen führte, die sich ins untere Kambrium fortsetzte.

(Der Begriff der **Varanger-Eiszeit** wird leider unterschiedlich benutzt. Manchmal wird sie mit der Marinoan-Vereisung vor 635 MA synonymisiert, manchmal mit der Gaskiers-Vereisung vor > 580 MA, manchmal beschreibt man im Sinne des „Varangians“ den Zeitraum vom Beginn der Marinoan- bis zum Ende der Gaskiers-Vereisung. Die Gaskiers-Vereisung stellt in diesem Sinne dann eine letzte, lokal begrenzte Vereisungsphase des Varangians dar, und das Varangian wäre insgesamt durch zwei Vereisungsphasen charakterisiert. Daneben wurde der Begriff der Varanger-Eiszeit bzw. des Varangians sogar für den Zeitraum von der Sturtian- bis zur Gaskiers-Vereisung verwendet, beginnt also weit vor dem Marinoan; dies wurde aber wohl in letzter Zeit aufgegeben).

C-Anomalien des Neoproterozoikums: Das Neoproterozoikum weist mehrere ausgeprägte C-Anomalien auf (z.B. Shuram-Anomalie), die mit den bisherigen Kenntnissen zu C-Zyklus und C-O-Koppelung schwer erklärbar waren. Isotopenuntersuchungen der Shuram-Anomalie sprechen zugunsten einer Freisetzung von Methanhydraten aus einem anoxischen, mit gelöstem organischen Kohlenstoff angereicherten Ozean in eine Atmosphäre, die über einen deutlich niedrigeren Sauerstoffgehalt als heutzutage verfügte (Bei der Shuram-Anomalie soll das 3 – bis 30-fache des modernen Methan-Reservoirs freigesetzt worden sein). Ein entsprechender Mechanismus wird auch für die Trezona-Anomalie im Cryogenium (zwischen 720 und 635 MA) angenommen. Über den Treibhauseffekt führte eine initiale Methanfreisetzung zu einer Selbstverstärkung; angenommene Temperaturerhöhung während der Shuram-Anomalie: 10 bis 15 Grad; Dauer wohl um die 2 MA (PNAS 108, 5542).

edia-edia

EDIACARAN (Ediacarium; max. 635,5 MA bis 542 MA)

Das Ediacaran wurde im Jahr 2004 von der IUGS als erste „Periode“ des Präkambriums definiert, beginnend mit dem Ende der letzten großen weltweiten Vereisung [Marinoan] (es gab dann lediglich im mittleren Ediacaran noch eine lokale Vereisung: Gaskiers-Vereisung, ca. 580 MA). Das Ediacaran setzt direkt über den Deckkarbonaten der Marinoan-Vereisung ein, wobei die Datierung des Beginns des Ediacarans aber unklar ist: höchstens 635,5 +/- 1,2 MA (Zirkondatierung einer vulkanischen Asche Namibias).

Nach einer letzten, nur regionalen Vereisung (Gaskiers Eiszeit) **erschieden vor ca. 575 MA (naA: 579 MA; Avalon-Fauna; s. Nat. 470, 390) moderat diverse makroskopische Fossilien (Neufundland); bilaterale Tierfossilien finden sich seit 555 MA (entsprechende Spuren allerdings schon vor > 585 MA in der Tacuari Formation in Uruguay sowie vor 570 MA, dabei aber nur ein Exemplar von einer Fundstelle in Nevada), kalzifizierte Skelette seit 549**

MA. Die ediacarischen Elemente überlebten bis zur PC-C-Grenze und sind von der kambrischen Explosion durch größere Störungen im C-Isotop-Profil getrennt.

Das erste Erscheinen von ediacara-typischen Faunenelementen variiert regional um 10 MA oder mehr, weshalb es keinen Sinn macht, Faunenelemente für den Beginn des Ediacaran heranzuziehen, weil sich so keine Synchronizität erreichen ließe. Der Beginn wurde daher abweichend von den im Phanerozoikum üblichen faunalen Bezügen durch einen klimatischen/geochemischen Event definiert, und zwar der Depletion von ^{13}C in den Deckkarbonaten über den eiszeitlichen Ablagerungen der Marinoan-Eiszeit, die ein Indiz für eine sehr rasche Enteisung darstellt (Sci. 305, 621).

Zeitschema (Sci. 308, 97; Natw. Ru. 10/2005 S. 542):

Cryogenium: Stuart-Vereisung (750 – 720 MA) bis Ende der Marinoan-Vereisung (635 MA) (im oberen Cryogenium von Oman finden sich bereits Biomarker, die diagnostisch für marine Demospongea sind: PNAS 105, 7376).

Ediacaran: Ende der Marinoan-Vereisung (635 MA) bis PCG; unterhalb des Ediacarans liegen die Tillite der Marinoan-Vereisung.

Negative C-Exkursion bei 635,2 MA; Normalisierung bei 633 MA

Lantian-Member-II, China (zwischen Marinoan- und Gaskiers-Vereisung; wahrscheinlich > 600 MA, auf jeden Fall nach der Marinoan-Vereisung): Makroalgen (mehrere cm groß, z.T. kelbähnlich, z.T. ohne rezente Analoga, sowie mögliche Metazoa, bei denen es sich um Cnidaria und Würmer handeln könnte) (Nat. 470, 390); dies sind die vermeintlichen Metazoa bereits 2 m oberhalb einer Ascheschicht, die auf 632,5 MA datiert wurde.

Bilateralier-Spuren aus der Tacuari-Formation Uruguays: mindestens 585 MA (mögliche Spanne des Zeitraums, in dem sie entstanden: 582 bis 609 MA). Horizontale Graser-Spuren im Sediment! (nicht auf dem Sediment, sondern innerhalb der Sedimentlaminae)

Oberste Nyborg-Formation (arktisches Norwegen): 5 cm bis 8 m unter den Ablagerungen der Gaskiers-Vereisung aus parallelen Röhren bestehende Fragmente (bis 0,33 mm groß) größerer Lebewesen, taxonomisch unklar (am ehesten Rotalgen, möglicherweise aber auch von Nematophyten, Stammgruppen-Schwämmen oder Demospongea-Larven, weniger wahrscheinlich von kolonialen Protisten); innen hohle Röhren, die in einer offenen becherartigen Struktur mit Loch an der Basis (als Öffnung zur Röhre hin) enden, mit Indizien für differenzierte externe Zellschichten (Epithelien oder Epithalli); komplexer epibenthischer Eukaryont, von dem offenbar nur die röhrenförmigen Strukturen Erhaltungspotenzial hatten (zerfetzt und transportiert) (*Cyathinema*) (Sci. Rep. 9: 14659). Ältester Nachweis organisch erhaltener multizellulärer Fossilien außerhalb von typischen Konservatlagertstätten.

Gaskiers-Vereisung: 580 MA: in China geologisch nicht identifizierbar (keine glazialen Ablagerungen), wohl nur regionale Vereisung; negative C-Anomalie

Doushantuo-Formation: 635 – 551 MA; wegen 1 – 2 Unterbrechungen (Transgressionen) ist die gesamte Doushantuo-Formation nur etwa 100 m dick

Embryonen und kleine Bilateralier der Doushantuo-Form.: ca. 580 MA bis > 555 MA

Charnia-, *Rangaea*-artige Wedel: 575 +/- 1,0 MA bis ca. 549 MA (nicht in der Doush.-Form.)
Sessile und segmentierte Wedel weltweit insgesamt von ca. 575 MA bis etwa PCG

Negative C-Exkursion zwischen 555 und 551 MA (die Ursache dieser „Katastrophe“ ist nicht sicher bekannt; Shuram-C-Exkursion aber wohl durch Oxidation des riesigen organischen C-Reservoirs der Tiefsee als letztem Redoxpuffer, der der Oxygenierung der Tiefsee entgegenstand)

Makroskopische multizelluläre Algen; makroskopische und mobile Bilateralia ab wenig mehr als 555,3 ± 0,3 MA

Kimberella vor ca. 555 – 550 MA

Horizontale Spuren: ab ca. 555 MA;

Bioturbation (Sediment-Mixing) ab 555 MA (Sci. 336, 1646)

Schwach kalzifizierte Metazoen (*Cloudina*, *Namacalathus*) ab ca. 549 MA bis PCG

PCG bei 542,6 ± 0,3 MA, danach zunehmende Entwicklung von Muskeln und stärkere Kalzifizierung.

40 Fossilfundgebiete des Ediacarans weltweit; besonders wichtig: SE-Neufundland, Flinders Range/Südaustralien, Weißmeerregion/Russland, Namibia.

Alter von fossilführenden Schichten des Ediacaran (Sci. Rep. 9, 1675):

Podolia/Ukraine: 555,4 ± 2,9 MA bis 556,8 ± 0,2 MA:

Dominierende Taxa:

Nemiana simplex, *Beltanelliformis*, *Cyclomedusa plana*, *Intrites punctatus*; außerdem *Gureevella elliptica*. Fossilien erreichen bis einige Dezimeter Durchmesser.

Weißmeerküste: 555,3 ± 0,3 MA:

Kimberella, *Charnia*, *Ovatoscutum*, *Staurinidia*

Wales: 559,3 ± 2 MA:

Intrites punctatus, *Beltanelliformis*, *Medusinites*

Langlebige Taxa ohne größere morphologische Veränderung im Zeitverlauf:

Charnia: 575 – 545 MA

Dickinsonia: 560 – 541 MA

Onegia: 558 – 543 MA

Rangea: 558 – 545 MA

Palaeopascichnus (großer Protist), *Tribrachidium*: 558 – 541 MA

Ediacara-Biota:

Avalon-Typ: 579 – 559 MA

Weißmeer-Typ: 558 – 550 MA

Nama-Typ: 549 – 542 MA

(Die Fauna von Podolia ähnelt mehr dem Avalon-Typ, was eine Folge der Grabenbildung im Rodinia-Pannotia-Superkontinent darstellen könnte. Die Situation ist also komplexer als die simple Annahme, dass die Weißmeer-Fauna einen direkten Nachfolger der einfacheren Avalon-Fauna darstellt) (Sci. Rep. 9: 1675).



Für alle ediacara-zeitlichen Faunen gilt, dass sie speziell an die Koexistenz mit den ubiquitären mikrobiellen Matten und Substraten adaptiert waren, wobei man drei Lebensräume unterscheidet:

- Schelfregion (Avalon-type Biota) (ruhige, ungestörte Ablagerungen, „low-energy“)
- küstennahe Fazies, gekennzeichnet durch Einflüsse von Wellen und Strömungen (Ediacara-type Biota)
- fluviomarine Ablagerungen (Nama-type Biota).

Die Kolonisierung der mikrobiellen Substrate mit Metazoen begann vor 580 MA zunächst in den ruhigen Schelfgebieten (Avalon-Typ). Erst vor 560 MA näherte sich die Metazoenfauna auch den Küstenregionen, z.B. den äußeren Sedimentationsräumen von Deltaregionen (Ediacara-Typ).

Allerdings hefteten sich die Metazoen niemals dauerhaft an einen bestimmten Ort der mikrobiellen Matten. Durch die Beschattung durch das aufsitzende Tier nahm nämlich die Photosynthese und Bioproduktion der Matte in dem beschatteten Areal ab; die Exkretion der stabilisierenden extrazellulären Matrix des Biofilms sistierte an dieser Stelle, der Biofilm verlor seinen Zusammenhalt. Außerdem war der Biofilm nicht starr und stabil genug, als dass sich ein vielzelliges Tier hätte dauerhaft an ihm festsetzen können; er wäre bald von Strömungen oder Wellen abgerissen worden. Außerdem hätte der Sauerstoffgehalt über den Matten starken Schwankungen unterlegen – Übersättigung am Tag, Anoxie und sulfidische Bedingungen in der Nacht – wie bei modernen Matten. Daher gab es für die Metazoen, die im Kontext mikrobieller photosyntheseaktiver Matten lebten, drei Optionen:

- a) Einbettung in die mikrobielle Matte (keine Beschattung)
- b) Verankerung in dem Substrat unterhalb der mikrobiellen Matte (stabilere Verankerung als auf der Matte)
- c) aktiv bewegliche Lebensweise

Alle drei Strategien lassen sich nachweisen. Bioturbation findet sich in ruhigen Habitaten ab etwa 550 MA in Koexistenz mit mikrobiellen Substraten, säulenförmigen Stromatolithen und Avalon-Typ-Metazoen. Die Bioturbation stand der Genese der Stromatolithen also nicht im Wege. Die grabenden Organismen breiteten sich aber bald in non-marine Lebensräume der Deltaebenen aus. Energiereiche, von Wellen und Strömungen gestörte küstennahe Lebensräume persistierten dagegen – unbeeinträchtigt von Bioturbation – über die Grenze ins Kambrium hinein.

Stromatolithen stellten auch noch im obersten Proterozoikum die dominierenden Bildungen auf dem Karbonat-Schelf; dieser Lebensraum beherbergte auch die ersten Metazoen mit biologisch kontrollierter Mineralisierung. Daraus folgt aber auch, dass weder das Auftreten der Bioturbation vor 550 MA noch das Erscheinen der ersten Metazoen-Gemeinschaften für den starken Rückgang der Stromatolithe am Ende des Proterozoikums verantwortlich gemacht werden können (GRAZHDANKIN in: REITNER et al., S. 73).

Es gibt weltweit einige Fundstellen mit Burgess-Shale-typischer Erhaltung im Ediacaran (z.B. Zuun-Arts, West-Mongolei). Sie enthalten in der Regel eine geringe Diversität (z.B. eine Art oder zwei Arten wie in Zuun-Arts) benthischer Algen oder rätselhafter Taxa, aber keine *eindeutigen* Tiere, obwohl die Erhaltungsbedingungen für Tiere eigentlich günstig gewesen wären. Eine mögliche Erklärung besteht darin, dass jene Tiere, für die solche Erhaltungsbedingungen günstig wären (wie Ecdysozoa mit ihrer erhaltungsfähigen Cuticula), zu jener Zeit noch nicht existierten (Sci. Rep. 6: 23438).

Entstehung der Ediacara-Fauna: Sauerstoffanstieg in den Meeren (u.a. nach Nat. 444, 744; Sci. 314, 1529; Sci. 315, 92):

Variierten die Angaben über das Auftreten der Ediacara-Fauna bisher relativ stark, so zeichnet sich in jüngster Zeit deutlich ab, dass die ersten Elemente der Ediacara-Fauna erst vor ca. 575 MA und demnach ein gewisses (wenn auch relativ kurzes) Zeitintervall nach Ende der Gaskiers(= letzte Phase der Varanger-)Eiszeit einsetzten. Zwar gibt es auch Berichte über ediacara-typische Fossilien aus der Zeit kurz vor der Gaskiers-Eiszeit, die teilweise auf 600 MA oder mehr datiert werden, dabei handelt es sich aber lediglich um scheibenförmige Abdrücke vom *Cyclomedusa*-Typ; diese könnten auch auf mikrobielle Kolonien zurückzuführen sein, und derartige Abdrücke finden sich auch schon in den viel älteren Sandsteinen von Stirling Range, Australien (Datierungsspanne: 1215 – 2016 MA; s.o.).

Anno 2008 wurde immerhin von Ruhezysten und embryonalen Zysten (*Tianzhushania spinosa*) als ältesten Tierfossilien überhaupt aus der unteren Doushantuo-Formation Chinas (ca. 632 MA) berichtet, außerdem von Lipidbiomarkern, die diagnostisch für marine Demospongia sind, aus dem späten Cryogenium und frühen Ediacaran von Oman. Allerdings stammen diese Fossilien aus flachem Wasser; **die Besiedlung tieferer Schichten (unterhalb der euphotischen Zone) durch größere Organismen verzögerte sich bis zum mittl. Ediacaran (ca. 579 MA)**. Studien an Fe- und S-Isotopen aus Kanada (Sheepbed Form.) und China (Doushantuo Form.) ergaben, dass die tieferen Wasserschichten nach Ende der globalen Vereisung vor 635 MA noch anoxisch waren, aber die marine Sulfatkonzentration (als Indikator für atmosphärischen Sauerstoffgehalt) lag bereits höher als vor der Vereisung. Bis zur Marinoan-Vereisung am Ende des Cryogeniums war die Sulfatkonzentration dagegen niedrig.

Die Oxygenierung der Atmosphäre ging somit der Oxygenierung des Tiefenwassers um bis zu 55 MA voraus, d.h. es gab eine Phase mit sulfatreichem Ozean (Indiz für sauerstoffreiche Atmosphäre) bei gleichzeitig sulfidischem (d.h. anoxischem) Tiefenwasser. Erst verzögert, im mittleren Ediacaran, wurde auch das Tiefenwasser oxygeniert. Der Sauerstoffgehalt der frühediacarischen Atmosphäre reichte also noch nicht aus, auch den tiefen Ozean zu oxygenieren; dies erfolgte erst vor 580 MA und erlaubte daraufhin erstmals größeren Organismen, auch den Tiefseeboden zu besiedeln. (PNAS 105, 7376).

Zwei auch methodisch voneinander völlig unabhängige Studien in Neufundland und Oman auf der Basis unterschiedlicher Isotope (Kohlenstoff, Schwefel, Eisen, Molybdän) kamen Ende 2006 einheitlich zu dem Ergebnis, dass erst nach der Gaskiers-Eiszeit die unteren Wasserschichten des Ozeans einen für Metazoen ausreichenden Sauerstoffgehalt erlangten, ungefähr vor 580 MA (etwa 15 % des rezenten Sauerstoffgehalts der tieferen Wasserschichten). Etwa 5 MA nach Ende der Gaskiers-Vereisung (580 MA) finden sich die ersten typischen Ediacara-Fossilien, z.B. in Neufundland (575 MA). Während der Gaskiers-Vereisung war die Tiefsee wahrscheinlich anoxisch. Studien an C- und S-Isotopen in Oman ergaben sogar ein dreistufiges Szenario, wobei die zweite Stufe der Oxygenation – nach Ende der Gaskiers-Vereisung – am ausgeprägtesten war. Unklar bleibt die Ursache für den höheren Sauerstoffgehalt, z.B. Besiedlung des Landes durch Flechten und Pilze, dadurch Bodenbildung; C-Sedimentation an Tonpartikeln, die im Rahmen der Bodenbildung entstehen und im Meer abgelagert werden (s.u.), oder aber auch eine intensive

Phase der Gebirgsbildung (führt ebenfalls zum Entzug von C aus dem Kreislauf durch verstärkte Sedimentation, „C-burial“) (**Hinweis: nur etwa 0,01 % der organischen Materie wird in Sedimenten vergraben. Das damit verbundene Ungleichgewicht zwischen Sauerstoffproduktion und -verbrauch führte damit zu einem Sauerstoffüberschuss, der in der Atmosphäre akkumulierte**).

Die Sedimente der Huqf Supergroup in Oman (Nat. 444, 744) umfassen (mit einer Unterbrechung während der Gaskiers-Vereisung vor 580 MA) den kompletten Zeitraum zwischen 635 und 548 MA, eine der besterhaltenen und kontinuierlichsten Schnitte durch das Ediacaran. Dabei ließen sich drei Phasen der ozeanischen Oxygenation nachweisen:

a) erste Phase nach dem Ende der Marinoan-Vereisung, bedingt durch eine Zunahme des atmosphärischen Sauerstoffgehalts

b) die zweite Phase beginnt nach der Sedimentationsunterbrechung infolge der Gaskiers-Vereisung und korreliert zeitlich mit der Shuram-C-Exkursion, der größten Störung des C-Haushaltes in der Erdgeschichte, die Korrelate in der Doushantuo-Formation, in Australien, den USA und der unteren Nama-Gruppe Südamerikas findet, was für ein weltweites Ereignis spricht. Die negative C-Exkursion beginnt nach der Gaskiers-Vereisung, erreicht vor ca. 575 MA ihr Maximum, und benötigt dann noch fast 25 MA, um sich langsam zu normalisieren. Die negative C-Exkursion ist noch stärker als jene der Marinoan-Deckkarbonate, der Ediacaran-Kambrium-Grenze und der PTG. Die extreme Exkursion kann nur damit erklärt werden, dass ein gewaltiges Reservoir an organischem Kohlenstoff, das sich in den tieferen Meeresschichten befand, oxidiert wurde. Der Sauerstoffgehalt der tiefen Meeresschichten muss in diesem Zeitraum deutlich zugenommen haben (die Shuram-Exkursion umspannt ja ca. 30 MA). Das Tiefseereservoir an organischem Kohlenstoff, das im Rahmen der Shuram-Exkursion über einen Zeitraum von fast 30 MA oxidiert wurde, stellte offenbar die letzte große Redox-Barriere (Sauerstoffverbraucher) dar, die der Oxygenation der Tiefsee bisher im Wege stand. In dem Maße, wie der organische Kohlenstoff der Tiefsee zunehmend oxidiert wurde, konnte der Sauerstoffgehalt der Tiefsee ansteigen.

c) unmittelbar nach der Erholung von der Shuram-C-Exkursion und Normalisierung des C-Zyklus erfolgte die dritte Phase der Oxygenation vor ca. 548 MA, jetzt einhergehend mit einer positiven C-Exkursion.

Mit der 2. und 3. Oxygenationsstufe korrelieren paläontologische Befunde: seit ca. 575 MA finden sich acanthomorphe Acritarchen sowie makroskopische, sessile segmentierte farnwedelartige Strukturen. Kleine Bilateralia bzw. Embryos von Metazoen folgen kurz danach. Gegen Ende der Shuram-C-Exkursion (vor ca. 555 MA) finden sich die ersten mobilen makroskopischen Bilateralier (*Kimberella*), am Ende der Shuram-Exkursion die ersten makroskopischen multizellulären Algen, und ab dem 3. Oxygenationsereignis vor 548 MA die ersten schwach kalzifizierten Metazoa (*Cloudina*, *Namacalathus*) und eine weitere massive Zunahme der acanthomorphen Acritarchen (die kurz vor der PCG aber wieder drastisch abnehmen, parallel zum Rückgang der farnförmigen Vendobionta).

Die Radiation der acanthomorphen Acritarchen stellt somit die erste Reaktion auf die Sauerstoffzunahme dar; sie beginnt schon in einer frühen Phase der Shuram-Exkursion. (Es scheint dagegen entgegen früheren Annahmen kein Zusammenhang zwischen der Shuram-Exkursion und dem Acraman-Impakt zu bestehen, denn Impaktejekta finden sich 140 m unter dem Horizont, der den Beginn der Shuram-Exkursion und der Radiation der Acritarchen markiert). Eine weitere Zunahme der Acritarchen erfolgte vor 548 MA mit der 3. Phase der Oxygenation der

Tiefsee. (Hinweis: acanthomorphe Acritarchen sind planktonische photosyntheseaktive Eukaryonten. Große acanthomorphe Acritarchen gelten neuerdings als Ruhestadien im Lebenszyklus früher Tiere wie z.B. Eier oder Ruhe-(Diapause-)Zysten; diese finden sich erst im Ediacaran) (J. Pal. 83, 161).

Es kann allerdings nicht sicher datiert werden, ob die ersten farnwedelartigen Ediacara-Tiere vor ca. 575 MA schon vor oder erst nach dem Beginn der Shuram-C-Exkursion auftraten, da sich die verfügbaren biostratigraphischen und chemostratigraphischen Daten in diesem Zeitintervall nicht überlappen. Sicher ist aber, dass sowohl die Ediacara-Fauna und der Beginn der C-Exkursion erst nach dem Ende der Gaskiers-Vereisung vor ca. 580 MA einsetzten. Es ist daher durchaus möglich, dass die 2. Stufe der Oxygenation die Radiation der ersten ediacarischen Groß-Organismen stimulierte.

Die zweite Studie (Sci. 315, 92) basiert auf Untersuchungen des Gehalts an Eisen- und Schwefelverbindungen in Tiefseesedimenten Neufundlands aus einem Zeitraum unterhalb der Gaskiers-Vereisung (Mall Bay) bis in Schichten von einem Alter um 560 MA (Trepassey, Fermeuse).

Die Sedimentfolge beginnt 800 m unterhalb der Deckkarbonate, die auf 580 MA datiert werden. Die Gaskiers-Vereisung war nicht so weit verbreitet wie das Sturtian- und Marinoan-Vereisung, ist aber immerhin auf vier Kontinenten nachweisbar. Die ersten ediacarischen Fossilien (Fauna mit geringer Diversität: scheibenförmiges Fossil *Ivesheadia*; *Thectardis*; *Charnia*) kommen in der Drook Formation vor, innerhalb von 5 MA nach Ende der Gaskiers-Vereisung; **dies sind die ältesten großen und morphologisch komplexen eukaryonten Fossilien weltweit!** Vor 565 MA existierte dann eine arten- und individuenreiche Ediacara-Fauna an der Fundstelle Mistaken Point (darunter große farnwedelartige Formen wie *Charniodiscus* zusammen mit Rangeomorpha unterschiedlicher Gestalt: farnwedelartig, buschförmig, spindelförmig; daneben auch kleine rangeomorphe Taxa wie *Plumeripriscum* und *Broccoliforma*), ebenso in der sich anschließenden Trepassey Formation (< 565 MA); letztere mit besonders vielen scheibenförmigen Fossilien (*Aspidella*).

Thectardis findet sich sowohl in der 575 wie in der 565 MA alten Fauna von Mistaken Point; er hatte wohl die Form eines länglichen Kegels und könnte als Suspensionsfresser „eingesteckt“ in mikrobiellen Matten gelebt haben, mit der spitzen Basis im mikrobiologisch gebundenen Sediment fixiert. Mit einer Maximalhöhe von über 15 cm wäre er dann das höchste aller bekannten in Matten „steckenden“ Organismen. Die Form veränderte sich nicht während der Ontogenese, *Thectardis* wuchs gleichmäßig am distalen Ende. Das Taxon ist bisher endemisch (J. Palaeont. 78, 1031).

Die ediacarischen Tiere Neufundlands lebten auf dem Meeresboden weit unterhalb der photischen Zone in mehreren hundert, vielleicht > 1000 m Tiefe, bei offenem Zugang zum globalen Ozean (kein Hinweis auf isolierte Becken).

Umfangreiche weitere Funde aus Neufundland wurden im Jahr 2008 von der Bonavista Halbinsel beschrieben; sie umfassen folgende Formationen: Mistaken Point, Trepassey (< 565 MA), Fermeuse, Renew Head. Am häufigsten ist *Aspidella*, gefolgt von *Charnia* und *Charniodiscus*; neue Taxa sind die kandelaberartige *Primocandelabrum*, die buschförmige *Parviscopa*, die leiterartige *Hadryniscalia*; kettenartig mit basaler Scheibe ist *Hadrynichorde*. Die stratigraphische Reichweite einiger Taxa ist größer als auf der Avalon-Halbinsel; *Fractofusus* (spindelförmig) reicht bis in die Trepassey-Formation, *Bradgatia*, *Charnia*, *Charniodiscus*, *Ivesheadia* bis in die Fermeuse-Formation und *Aspidella* bis in die mittlere Renew Head Formation (J. Pal. 82, 1).

Vor der Gaskiers-Vereisung war die Tiefsee anoxisch und eisenreich. Die chemischen Verhältnisse in der Tiefe des Ozeans entsprachen vor und während der Gaskiers-Vereisung jenen der Sturtian- und Marinoan-Schneeballerde; die gebänderten Eisenerze während des Sturtian und die eisenreichen Karbonate, die direkt nach der Marinoan-Vereisung abgelagert wurden, stellen ebenfalls Indizien für einen sehr eisenhaltigen (und damit anoxischen) Ozean dar. Nach der Gaskiers-Vereisung – also ab der Drook-Formation – lassen sich dann stabile sauerstoffhaltige Verhältnisse nachweisen.

Der Anstieg des Sauerstoffgehalts im Tiefenwasser nach der Gaskiers-Vereisung wird dabei damit erklärt, dass die Eisschmelze den Nährstoffeintrag in den Ozean erhöhte, was die Primärproduktion und damit die Sedimentation organischen Kohlenstoffs („C-burial“) steigerte; verstärkter Entzug von Kohlenstoff durch Sedimentation erhöht aber den Sauerstoffgehalt der Atmosphäre. Ein erhöhter Sauerstoffgehalt der Atmosphäre wird belegt durch Veränderungen im Schwefel-Zyklus: eine verstärkte oxidative Verwitterung auf den Kontinenten führt zur Bildung von Sulfaten (aus Sulfiden); dies führte zu verstärktem Sulfateintrag in die Meere. Dies ist aber ein Spezifikum der Gaskiers-Vereisung; nach der Sturtian- und Marinoan-Vereisung weisen Biomarker anoxygener Photosynthetisierer darauf, dass es damals noch nicht zu einer substantiellen Sauerstoffanreicherung im Ozean kam (eigene Anmerkung: vielleicht hatte zwischen der Marinoan- und Gaskiers-Vereisung die Besiedlung des Festlandes mit pedogenen Mikromatten, Flechten/Pilzen zugenommen, z.B. aufgrund günstigeren Klimas nach Ende des Cryogeniums?). Um eine für Makroorganismen ausreichende Sauerstoffsättigung der tiefen Meeresschichten zu erreichen, müsste der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre hochgerechnet mindestens 15 % des rezenten Wertes betragen haben. Die Sauerstoffanreicherung blieb – zumindest im Untersuchungsgebiet der Avalon-Halbinsel Neufundlands – über mindestens 15 MA hinweg stabil (Sci. 315, 92).

Rolle des Vulkanismus: zwischen 750 und 635 MA herrschte eine Periode starker magmatischer/vulkanischer Aktivität im paläoasiatischen Ozean u.a. im Bereich des heutigen Chinas (SQOB = South Qinling Orogenetic Belt). Dabei wurden viele Spurenelemente in den offenen Ozean freigesetzt, die anschließend eine wichtige Rolle bei der cryogenischen und ediacarischen Evolution gespielt haben könnten (cryogenisch: eukaryote Algen; ediacarisch: Metazoa).

Vor 750 bis 720 MA (Tonian) stellten noch die Cyanobakterien das dominierende Plankton; in den folgenden 85 MA (ab 720 MA) wurden dagegen eukaryontische Algen zum wichtigsten Bioproduzenten, und ab 609 MA sind Embryonen von Metazoen nachweisbar. Die Diversifikation der Organismen zwischen 750 und 541 MA könnte in Zusammenhang stehen mit der Zunahme u.a. von Se, Ba und As im Neoproterozoikum; ab 700 MA findet sich vermehrt Se, Cd, Co und P in Pyriten, und die Konzentrationen von P, Cd, Co, Ni und Se in vulkanischen Ablagerungen nahmen um ein Mehrfaches zu, außerdem von Rb, Cu, V, Zn, Ga, Bi, Cr. Dieser Vulkanismus fand unter der Vereisung statt; er sorgte nicht nur für günstige Lebensbedingungen und warmes Wasser in der Tiefsee, sondern hatte darüber hinaus einen nachhaltigen Effekt, weil er das Meerwasser mit seltenen Spurenelementen anreicherte, wobei vor allem Se und P eine wichtige Rolle bei der Evolution des Lebens nach Ende der Vereisungsphase gespielt haben dürften. Rb, Se, Ga und As sind essentielle Mikroelemente für Eukaryonten; sie spielen eine wichtige Rolle bei der Förderung des Zellwachstums. Der P-Gehalt korreliert mit dem Ausmaß der Primärproduktion im frühen Ozean.

Die starke magmatische und vulkanische Aktivität reichte von 750 bis 635 MA und umspannte das Tonian (750 – 720 MA) und Cryogenian (720 – 635 MA) mit der Sturtian- und Marinoan-Vereisung (715 – 680 und 650 – 635 MA). Die vulkanischen Ablagerungen und Sedimente sind über 2000 m dick und umspannen eine riesige Region (Sci. Rep. 9: 6586).

635 bis 551 MA: Doushantuo-Formation

ca. 580 bis 551 MA:

Obere Doushantuo-Formation (Südchina): in Phosphoriten unmittelbar vor dem Einsetzen der makroskopischen Ediacara-Fauna (--- die Acritarchen dieser Fauna entsprechen jenen, die andernorts unterhalb der typischen, artenreichen Ediacara-Faunen gefunden werden ---) dreidimensional erhaltene **Algenfossilien** sowie Embryonen von Metazoen in frühen Teilungsstadien sowie (selten) Spiculae, die von Schwämmen stammen. Die Algenfossilien zeigen Affinitäten zu der Rotalgenklasse **Florideophyceae** sowie zu den Bangiophyten (speziell der rez. bangiophyten Alge *Porphyra*) und der Braunalgenordnung Fucales sowie den Ulvophyten unter den Grünalgen. Insgesamt haben die drei Hauptgruppen der multizellulären „Algen“ schon vor der Hauptphase der Ediacara-Fauna den hohen Grad morphologischer Komplexität erreicht, wie er bei rez. Algen angetroffen wird.

Bemerkenswert sind **Rotalgenreste** in den Phosphoriten, die der rez. Gattung *Porphyra* entsprechen und möglicherweise zu dieser zu stellen sind.

Miaohephyton bifurcata zeigt dagegen Affinitäten mit den **Braunalgen (Phaeophyceae)**, besonders der Ordnung Fucales. Dies belegt, dass die photosyntheseaktiven Stramenopiles (Chrysophyten, Synurophyten, Xanthophyten, Phaeophyten und Diatomeen bzw. die Chromophyten s. str.) im Neoproterozoikum diversifizierten, parallel zu den Rot- und Grünalgen. Die sekundäre Endosymbiose, aus der die photosynthetisierenden Stramenopiles hervorgingen, muss also relativ kurzfristig nach der Evolution der Plastiden von Rotalgen (aus Cyanobakterien) erfolgt sein (J. Palaeont. 72, 1072).

Embryonen:

Die ca. 0,5 mm großen Embryonen werden als **Stereoblastulas** interpretiert (Gastrulas oder spätere Stadien wurden nicht gefunden) mit tetrahedraler Geometrie, wie sie rez. bei einigen Crustacea, Nematoden und Plattwürmern angetroffen wird. Die Embryonen stammen scheinbar von Bilateria und damit von weitaus fortgeschrittenen Tieren als die gleichzeitig vorkommenden Schwammfossilien (s.u.).

Im Jahr 2006 erfolgte eine nähere Beschreibung weiterer Embryonen der Doushantuo-Formation. Es handelt sich um **lobierte Embryonen mit asymmetrischer Teilung**, wobei die frühen Teilungsstadien jenen der Spiralia (Mollusken, Anneliden usw.) entsprechen, spätere Stadien unterscheiden sich aber, so dass die Embryonen nicht als Nachweis der Spiralia interpretiert werden können, wohl aber als Bilateria (Sci. 312, 1587 + 1644). Es fehlen also einige Merkmale der Embryonen von Mollusken und Anneliden, es könnte sich um Embryonen einer

ausgestorbenen Linie der Bilateria handeln. Durch die ungleichmäßige Teilung und Bildung polarer Loben werden die entwicklungssteuernden Substanzen aus dem mütterlichen Cytoplasma gezielt auf bestimmte Blastomeren verteilt. Die frühen Entwicklungsstadien der Doushantuo-Embryonen entsprechen jenen rezenter lobenbildender Spiralia-Embryonen (nicht alle Spiralia bilden derartige Embryonen, aber viele Mollusken, einige Anneliden, aber auch Turbellarien, die als basale Gruppe der Spiralia gelten). Kladistisch weisen die Embryonen also nur Bilateria nach, keine spezielle Untergruppe (kontra: s.u.).

SRXTM-Scans (Synchrotron-radiation X-ray tomographic microscopy) von kambrischen Embryonen weisen allerdings darauf hin, dass die diagenetischen Apatitkristalle, die oft die Wände von Hohlräumen in diesen Embryonen auskleiden, offenbar *nicht*, wie bisher angenommen, originale Zellschichten darstellen. Übertragen auf die Doushantuo-Embryonen (die allerdings noch nicht mit dieser Methode untersucht wurden, aber vergleichbare Taphonomie aufweisen) dürfte es sich eher nicht um Planula-Larven von Anthozoen oder Gastrulae von Hydrozoen oder Bilateraliern handeln (Nat. 442, 680).

Die Untersuchung der **Stereoblastulas** aus der Doushantuo-Formation ergab einerseits den Nachweis von Resten von Zellorganellen wie Dotterkörnchen, Lipidbläschen usw. (was die Detailgenauigkeit der Erhaltung und Untersuchungsmethoden belegt), aber in keinem von 162 Embryonen mit bis zu 1000 Zellen wurden (trotz der Detailgenauigkeit) Hinweise auf eine Epithelbildung gefunden; keine Hinweise auf Blastocoel-Bildung oder Organisation der Blastomeren in Epithelien. Bei modernen Embryos findet sich Epithelbildung (infolge Gastrulation) in Embryonen ab ca. 100 Zellen.

Die meisten Stereoblastulas (ca. 80 %) folgten dem Teilungsmuster 2-4-8-16-32-64 ..., die übrigen 20 % zeigen Abweichungen, die aber nicht unbedingt pathologisch sein müssen, sondern auf asynchronen Teilungen beruhen können, oder aber der Teilungsmodus früher Metazoenembryonen war noch nicht so starr festgelegt wie später.

Das Fehlen von Gastrulation/Epithelbildung selbst in Embryonen mit über 1000 Zellen belegt, dass es sich um Embryonen von (ausgestorbenen) Stamm-Metazoen – außerhalb der Kronengruppe – handeln muss. Stereoblastulas finden sich zwar u.a. bei Schwämmen und Scyphozoen, und Doushantuo-Embryonen mit mehreren hundert Zellen ähneln den Embryonen von Demospongia (vor der Entwicklung der parenchymalen Larven), aber bei einer Zellzahl von einigen hundert Zellen durchlaufen die Demospongia-Embryonen die Gastrulation, für die bei den Doushantuo-Embryonen alle Indizien fehlen. Kladistisch stehen diese Embryonen daher noch unterhalb der Schwämme (Sci. 314, 291). Biomarker von Demospongia sind bereits aus dem oberen Cryogenium (d.h. > 635 MA) von Oman nachgewiesen, vermeintliche Körperfossilien von Kalkschwämmen an verschiedenen Orten weltweit zwischen ca. 760 MA und 548 MA (*Otavia*).

Zwei der häufigsten Taxa der embryonenartigen Fossilien (ca. 0,5 mm groß: *Megasphaera*, gilt als befruchtetes Ei, gelegentlich –aber nicht immer- von einer dünnen Phosphathülle umgeben; und *Parapandorina*, gilt als sich teilender Embryo im Sinne einer „frühen Blastula“ mit 2 – 64 Zellen, in wenigen Fällen auch noch mehr als 6 Zellteilungen) wurden allerdings auch als riesige Schwefelbakterien interpretiert: Tatsächlich zeigen sich erstaunliche Übereinstimmungen mit dem rezenten Schwefelbakterium *Thiomargarita* aus Tiefseesedimenten (mit 0,75 mm Durchmesser ist *T. namibiensis* übrigens die größte rezente Bakterienart!):

Viele Phänomene der „Embryonen“ aus den Phosphoriten lassen sich mit der Schwefelbakterien-Hypothese gut erklären: (a) die extreme Häufigkeit von *Megasphaera*; *Parapandorina* ist seltener (was dazu passt, dass sich auch *Thiomargarita* nur im Rahmen einer Überlebensstrategie bei Nahrungsmangel

teilt); (b) das Muster der Zellteilungen von *Parapandorina* findet sich nicht nur bei tierischen Embryonen, sondern in exakt derselben Weise bei *Thiomargarita*; (c) *Thiomargarita* teilt sich nur wenige Male (üblicherweise max. 3 Runden) – dazu passt, dass *Parapandorina* mit niedriger Zellzahl viel häufiger sind als solche mit hoher Zellzahl; (d) dass keine Gastrulation und keine adulten Individuen gefunden wurden; (e) der Vakuolenreichtum (allerdings andere räumliche Verteilung der Vakuolen in der Zelle als bei *Thiomargarita*); (f) die Größe der Fossilien (0,5 mm wie *Thiomargarita*); (g) die Zellwände verformen sich, wenn sich Nachbarzellen teilen (d.h. die Zellwände sind – im Gegensatz zu Algenzellen – nicht starr; (h) taphonomische Robustheit (keine Degradation trotz Fehlen einer äußeren Hülle bei vielen fossilen Exemplaren).

(i) Sogar die bisher rätselhafte Bildung der Phosphorite als solche ist mit der Schwefelbakterienhypothese plausibel erklärbar: *Thiomargarita* steuert die Ausfällung von Phosphatmineralien (die Doushantuo-Fossilien selbst sind in Kalziumphosphat erhalten); so lässt sich die Bildung der Phosphorite erklären, ebenso die hohen Phosphatkonzentrationen, die für die spezielle Erhaltung der Doushantuo-Mikrofossilien erforderlich sind. Die Doushantuo-Formation dürfte sich unter nährstoffreichen und sulfidreichen Bedingungen (Pyrit häufig!) abgelagert haben – wie sie auch *Thiomargarita* erfordert.

(j) Die extreme Häufigkeit der kugelförmigen *Megasphaera* galt schon immer als Gegenargument gegen die Embryonenhypothese; *Thiomargarita* ist von ähnlicher Größe (0,5 mm) und Häufigkeit. (k) Es kann Monate bis Jahre dauern, bis *Thiomargarita* einen (erneuten) Teilungszyklus durchläuft; das erklärt die abnehmende Häufigkeit von 1-, 2-, 4- und 8-Zell-Fossilien in den Phosphoriten (bei Embryonen von Invertebraten, die sich rasch aus befruchteten Eizellen entwickeln, wäre eine solche Häufigkeitsverteilung unerklärlich).

Wichtigstes Gegenargument ist der Nachweis von erhaltenen Zellkernen in *Parapandorina* (aber: während bei *Parapandorina* die Vakuolen im gesamten Zytoplasma verteilt sind, weist *Thiomargarita* eine große zentrale Vakuole auf, die von einer dünnen Schicht mit dicht gepackten kleinen Vakuolen umgeben ist; könnte diese große Vakuole als Zellkern fehlinterpretiert worden sein? [eigene Anm.]). Weitere Unterschiede: von *Thiomargarita* sind bisher höchstens 3 Teilungszyklen bekannt (man geht aber davon aus, dass bei verschärftem Nahrungsmangel weitere Teilungen möglich sind, und es wurden auch Cluster aus mehr als 8 Zellen angetroffen), während von *Parapandorina* seltene Fossilien mit über 100 Zellen (also mind. 7 Teilungen) bekannt sind; allerdings sind schon *Parapandorina*-Fossilien mit mehr als 8 Zellen selten (74 % bis 8 Zellen, 18 % mehr als 16 Zellen).

Thiomargarita-Zellen aus Namibia finden sich im (vermutlich symbiontisch begründeten) Kontakt mit filamentösen Bakterien (wahrscheinlich symbiontische Sulfatreduzierer), und *Thiomargarita* aus dem Golf von Mexiko findet sich häufig zusammen mit filamentösen und kugelförmigen Bakterien. Hierzu passt, dass die kugelförmigen (ei- oder embryonenartigen) Doushantuo-Mikrofossilien, nicht dagegen die Algen und Acritarchen, ebenfalls mit phosphatisierten Filamenten und Kügelchen assoziiert sind [Anm.: es sind dies wohl die Strukturen, die auch als Pilzhyphen interpretiert wurden!; s. unten unter „Pilze/Flechten der Doushantuo-Formation“].

Die Autoren gehen nicht davon aus, dass die Doushantuo-Mikrofossilien ausschließlich auf Schwefelbakterien beruhen, da es auch zahlreiche Strukturen gibt, die nicht den Schwefelbakterien entsprechen; es wird daher nicht ausgeschlossen, dass einige der kugelförmigen Mikrofossilien tatsächlich Eier und Embryonen von Metazoen darstellen. Die Hypothese von den großen, vakuolenhaltigen Schwefelbakterien betrifft daher auch nur die beiden häufigsten globulären Mikrofossilien (Nat 445, 155 + 198).

Andere Embryonen könnten nach mikro-computertomographischen Untersuchungen von röhrenförmigen korallenartigen Tieren stammen. Nach virtueller Entfernung der äußeren Hülle bestanden diese Embryonen aus mehreren hundert Zellen, die in charakteristischer Weise im Uhrzeigersinn arrangiert waren (Nat. 445, 462).

Im Jahr 2014 wurden (bisher übersehene) embryonale Fossilien der Doushantuo-Phosphorite (*Megaclonophycus*-artig) beschrieben, die über das *Parapandorina*-Stadium hinaus entwickelt sind und aus Hunderten bis Tausenden lose gepackten kugelförmigen Zellen bestehen.

Es handelt sich dabei um eine Entwicklungsreihe der kugelförmigen *Megasphaera*, d.h. eine oder mehrere Zellen in einer dicken, ornamentierten Hülle. Die Zellen teilen sich rasch und palintomisch, d.h. das Zytoplasmavolumen der Gesamtstruktur nimmt nicht zu, die Zellen werden mit jeder Teilung kleiner. Die ersten Zellteilungen führen zum *Parapandorina*-Stadium mit 2 bis 64 dicht gepackten Zellen, weitere Zellteilungen führen dann zu Hunderten bis Tausenden von lose gepackten kugelförmigen Zellen im *Megaclonophycus*-artigen Stadium. In diesem Stadium bilden sich scharf umgrenzte kugelförmige oder elliptische multizelluläre Strukturen (Matryoshkas, 30 bis 350 Mikrometer groß) aus kleineren Zellen, die sich rasch nicht-palintomisch teilen, wobei die Größe der Matryoshkas (Gesamtzytoplasma-Volumen) zunimmt. Die Matryoshkas wachsen damit über die Größe der einzelnen Blastomeren (Monaden) weit hinaus. Das Matryoshka-Stadium besteht also (bei konstanter Gesamtgröße der *Megasphaera*-Kugel) aus einem Mosaik von Blastomeren (die immer weniger werden: Apoptose) und wachsenden Matryoshkas (mit viel kleineren Zellen als den Blastomeren zwischen den Matryoshkas).

Es besteht eine Kontinuität in der Ontogenese von Monaden bis zu den Matryoshkas. Nur ein kleiner Teil der Monaden-Zellen entwickelt sich in Matryoshkas – ein Hinweis auf eine räumliche zelluläre Differenzierung.

Die blastula-artigen Fossilien im *Megaclonophycus*-artigen Stadium zeigen somit Hinweise auf Zelldifferenzierung, eine Trennung von Keimbahn und Soma sowie programmierten Zelltod. Diese Merkmale passen weder zu Bakterien, unizellulären Protisten noch Mesomycetozoa, aber das Matryoshka-Stadium findet sich auch nicht bei Kronengruppen-Tieren.

Die Matryoshka-Strukturen innerhalb der blastulaartigen kugelförmigen *megaclonophycus*-artigen Embryonen bestehen aus dicht gepackten kleinen Zellen (9 bis 14 Mikrometer), die deutlich kleiner sind als die blastomeren-artigen Zellen, die sich zwischen den Matryoshkas befinden. Die Matryoshkas selbst wuchsen durch Zunahme des Zytoplasmas, denn die Zellgröße der einzelnen Zellen der Matryoshkas blieb konstant. Nach jeder Zellteilung der Zellen innerhalb einer Matryoshka wurde durch Zunahme des Zytoplasmas die ursprüngliche Zellgröße wiederhergestellt. Die Größe der Matryoshkas nahm auf diese Weise zu (was das Spektrum zwischen 30 und 350 Mikrometer erklärt). Die Matryoshkas dienten vermutlich der asexuellen Vermehrung ähnlich *Volvox*; dies bedeutet dann eine Trennung von Soma- und Keimbahnzellen mit Beginn des Matryoshka-Stadiums. Da die Gesamtgröße der Embryonen konstant blieb (während die Matryoshkas innerhalb des Embryos wuchsen), müssen somatische Zellen durch Apoptose programmiert eliminiert worden sein.

Die Ähnlichkeit der Matryoshkas mit den asexuellen Gonidien von *Volvox* ist aber nicht tiefgreifend; die entsprechenden Strukturen in *Volvox* sind innen hohl, in Matryoshkas sind solide Gebilde, mit Zellen gefüllt. Jegliche Fortbewegung z.B. durch Geißeln wäre daher ebenso behindert wie die Photosynthese. *Volvocine* Süßwasseralfgen dürften nach molekularen Daten auch erst um die PTG entstanden sein. Die *Megasphaera*-Fossilien aus der Doushantuo-Formation haben daher mit Gewissheit keine Affinitäten mit *Volvox*, die Ähnlichkeit beruht auf Konvergenz. Dennoch könnte es sich um eine eigenständige Entwicklung innerhalb einer Algengruppe handeln.

Nicht sicher auszuschließen ist aber auch, dass es sich um Stammgruppen-Tiere handelt, die einen autapomorphen Lebenszyklus mit einem ansonsten bei Tieren nicht vorkommenden Matryoshka-

Stadium entwickelten. Die Trennung von Soma und Keimbahn findet sich bei Kronengruppentieren aber erst viel später in der Ontogenese.

Die räumliche Differenzierung, die für die Soma-Keimbahn-Trennung erforderlich ist, setzt programmierten Zelltod somatischer Zellen voraus – ein altruistisches Verhalten von Zellen, das sich wahrscheinlich in frühen kolonialen oder multizellulären Organismen entwickelte, indem Nachkommen mit diesen Eigenschaften Selektionsvorteile hatten, da auf diese Weise die Entwicklung der Keimbahn und damit die Fortpflanzung gefördert wurde (Nat. 516: 238).

Immerhin konnte inzwischen auch experimentell gezeigt werden, dass eine Erhaltung zellulärer Strukturen dank rascher Besiedlung durch Mikroorganismen möglich ist. Bakterienfilme bilden sich sehr schnell auf toten marinen Embryonen. Sie bilden die Form des Embryos nach (Pseudomorph); der Bakterienfilm zeichnet dabei exakt die zelluläre Organisation und Struktur nach. Größe und Form entsprachen im Experiment den fossilen Embryonen. Drei verschiedene Schritte tragen zur Erhaltung der Embryonen bei:

1. Blockade der Autolyse durch reduzierende oder anaerobe Bedingungen
2. rasche Ausbildung eines mikrobiellen Biofilms, der den Embryo zwar konsumiert, aber eine Replik des Embryos hinterlässt, die die Organisation und Morphologie der Zellen konserviert
3. durch die von Bakterien unterstützte Mineralisierung

Der Prozess funktioniert unter unterschiedlichen taphonomischen Bedingungen, auch wenn die jeweils daran beteiligten Bakterientaxa unterschiedlich sind. Die Erhaltung von Weichgeweben in Sedimenten erfolgt offenbar generell durch den Prozess des Ersatzes von Weichgewebe durch Bakterien und anschließende Mineralisation (PNAS 105, 19360).

Ganz andersartige Erkenntnisse lieferten YIN et al. im Jahr 2007 (Nat. 446, 661): sie entdeckten embryoartige Fossilien, die von großen, stark ornamentierten organischen Hüllen (Acritarchen) umgeben waren; dies beweist, dass es sich um Eukaryonten handelt, und weist damit die Schwefelbakterienhypothese – zumindest für die von ihnen untersuchten Fossilien - zurück. Bakterien können allenfalls von einer einfachen Polysaccharidhülle umgeben sein, niemals aber von dicken, fossil erhaltbaren Zysten mit komplexer Ornamentation. Und es sind keinerlei Bakterien bekannt, die acanthomorphe Sporen in der für die Doushantuo-Formation typischen Größe (0,1 – 0,7 mm) produzieren.

Demgegenüber gibt es im Lebenszyklus vieler Eukaryonten – darunter auch einiger Tiere – eine Ruhephase, in der ornamentierte, stabile und fossil überlieferungsfähige Hüllen ausgebildet werden. In jenen Doushantuo-Schichten, die die typischen vermeintlichen Embryonen enthalten, finden sich auch regelmäßig große, symmetrisch ornamentierte Acritarchen von 0,1 bis 0,7 mm Durchmesser, die – im rezenten Vergleich – am ehesten Eizysten in Ruhestadien ähneln, wie sie von phylogenetisch unterschiedlichen Gruppen aquatischer Invertebraten produziert werden. Das Acritarchen-Taxon *Tianzhushania* (das sind Bläschen von 0,3 – 0,7 mm Durchmesser mit einer ornamentierten Wand mit zahlreichen zylindrischen Fortsätzen, an die sich eine äußere Membran anschließt) erwies sich als äußere Hülle von fossilen Eiern und Embryonen; in den Hüllen fanden sich neben einzelligen Eiern auch Teilungsstadien bis hin zum 16-Zell-Stadium (1, 2, 4, 8 und 16 Zellen, typisch für Embryonen in frühen Teilungsstadien).

Wahrscheinlich handelt es sich um frühe Embryonalstadien, die in Eizysten eingeschlossen waren, die sich in einem Ruhestadium befanden. Ein solches Ruhestadium war offenbar Bestandteil des frühen Lebenszyklus der betreffenden Tiere (*Diapause). Auch andere Taxa acanthomorpher Mikrofossilien enthalten multizelluläre Strukturen; offenbar repräsentieren die verschiedenen acanthomorphen Mikrofossilien ein breiteres Diversitätsspektrum früher Tiere. *Tianzhushania*-Acritarchen und phosphatisierte Embryonen repräsentieren also Abschnitte eines Lebenszyklus. Dies ermöglicht dann aber Aussagen zur stratigraphischen Verbreitung dieser frühen Tiere auch in jenen Schichten, in denen Embryonen selbst nicht erhalten sind (aber große ornamentierte acanthomorphe Acritarchen von dem Typus, der in anderen Schichten Embryonen enthält):

Embryonen (neben Acritarchen und Algen) finden sich nur in Schichten, die jünger als 580 MA und älter als 551,7 \pm 0,7 MA alt sind, also oberhalb der Gaskiers-Vereisung. *Tianzhushania*-Acritarchen (ohne Embryonen) finden sich dagegen schon 30 m (im Profil) oberhalb der glaziogenen Ablagerungen der Nantuo-Formation; eine Aschenschicht 5 m unterhalb der ersten *Tianzhushania* wurde auf 632,5 \pm 0,5 MA datiert. Damit finden sich diese Acritarchen, die völlig identisch mit jenen sind, die weiter höher im Profil (< 580 MA) tierische Embryonen enthalten, bereits innerhalb der ersten 3 MA nach Ende der Marinoan-Vergletscherung (Schneeball-Erde). Andere Taxa großer acanthomorpher Acritarchen finden sich sogar noch tiefer im Profil (aber ebenfalls nach Ende der Marinoan-Vereisung; eine Aschenlage innerhalb der Deckkarbonate wurde auf 635,2 \pm 0,6 MA datiert), was darauf deutet, dass bereits damals (vor < 635, aber > 632,5 MA) Stammgruppen-Tiere die Flachmeere besiedelten (Nat. 446, 661).

* Diapause: Entwicklungsverzögerung, z.B. bei Insekten; die Entwicklungshemmung setzt genetisch gesteuert meistens ein, bevor eine meist saisonale Änderung eines Außenfaktors hin in den ungünstigen Bereich erfolgt; auslösender Faktor bei modernen Insekten ist häufig die Tageslichtdauer.

Im Jahr 2009 wurden zwei unterschiedliche Taxa dreidimensional erhaltener, komplexer Typen von Doushantuo-Embryonen beschrieben **mit eindeutigen Bilateralia-Merkmalen** (anterior-posterior-, dorso-ventral-, recht-links-Polarität, Zelldifferenzierung) (PNAS 106, 19056).

Zusammenfassende Darstellung zum Kenntnisstand über die tierischen Mikrofossilien der Doushantuo-Formation anno 2007 (Natw. Ru. 6/07, 309):

Bisher wurden aus der Doushantuo-Formation beschrieben:

- frühe Teilungsstadien
- Gastrula-Stadien
- kleine bilateralsymmetrische Fossilien
- zelluläre Strukturen mit Pollappen
- vermeintliche Erhaltung von Zellorganellen wie Zellkerne und Vesikel

Die Interpretation der Fossilien gilt aber als umstritten; fraglich ist die Erhaltungsfähigkeit zellulärer und erst recht subzellulärer Strukturen (wie Zellkerne, Vesikel). Unstrittig ist die Möglichkeit, dass bei phosphatischer Mineralisation die Oberflächen auch empfindlicher Strukturen (z.B. frühe Furchungsstadien) erhalten werden können. Strittig ist aber, ob die auf Schlifflinien erkennbaren inneren (vermeintlichen) zellulären oder subzellulären Strukturen in Wirklichkeit mineralische Ablagerungen sind; also z.B. ob die vermeintlichen epithelialen Zellverbände Schichten auskristallisierter Mineralien darstellen? (dies betrifft die vermeintlichen Gastrulae und die kleinen bilateralsymmetrischen Organismen mit vermeintlichem Darmkanal und Coelomsäcken). Versuche mit rezenten Arthropodeneiern sprechen

dafür, dass die Oberfläche fossil gut erhalten werden kann, während die Strukturen im Inneren nicht überlieferungsfähig sind. Und der Interpretation von *Megasphaera* und *Parapandorina* als riesige Schwefelbakterien wie die heutige *Thiomargarita* steht – trotz vergleichbarer Größe, großer Vakuole bei allen drei Taxa und der Fähigkeit von *Thiomargarita*, phosphatische Mineralien auszufällen, was die Entstehung der Doushantuo-Phosphorite eigentlich elegant erklären würde – der vermeintliche Zellkern in *Parapandorina* entgegen. Außerdem können *Megasphaera* und *Parapandorina* auch große Zellcluster bilden, wie sie von *Thiomargarita* niemals bekannt wurden.

Vermeintliche Metazoenembryonen als zystenbildende Protisten (Holozoa) (Sci. 334, 1696):

Synchrotron-röntgentomographische Untersuchungen an kugelförmigen Fossilien, die als Metazoen-Embryonen interpretiert worden waren, ergaben im Jahr 2011, dass es sich hierbei um Holozoa handelt (Holozoa = Schwestergruppe der Pilze; umfasst Metazoa, Choanoflagellata, Mesomycetozoea), möglicherweise um Mesomycetozoea, vielleicht aber auch um noch distaler (basaler) stehende Eukaryontengruppen, **jedenfalls weder um Tiere noch um Embryonen**. Die bisher schon als Zellkerne identifizierten Strukturen stellen tatsächlich Zellkerne dar (d.h. Eukaryontenstatus unbestritten) – was die Interpretation als riesige Bakterien völlig ausschließt.

Es handelt sich um Eukaryonten, die palintomische Teilungen (d.h. Zellteilungen ohne begleitendes Wachstum der Zytoplasmamasse) nutzten, um auf diese Weise sog. Propagulen zu bilden, mit Hilfe derer sie sich dann ausbreiteten.

Die winzigen singulären Einzelzellen (Sporen) wuchsen zunächst heran (Zunahme der Größe von Zellkern und Zytoplasma: Phase der „Hypertrophie“), umgaben sich dann mit einer mehrschichtigen Schutzschicht („Inzystierung“: *Megasphaera*), und begannen sich dann palintomisch zu teilen, wodurch eine dicht gepackte Masse von Prä-Propagulen entstand (*Parapandorina-Megaclonophycus*). Irgendwann kam es zur Keimung, indem die äußere Zystenwand aufbrach; die flexiblere innere Zystenwand bildete dann zunächst fingerförmige Auswölbungen (das Objekt hatte in diesem Stadium ggf. eine erdnussartige Form). Die innere Zystenwand löste sich dann auf, die Propagulen wurden entlassen. Ob diese dann zunächst über längere Zeit frei lebten, miteinander in Interaktion traten (z.B. Rekombination) oder direkt wieder als Mutterzellen hypertrophierten, ist unbekannt.

Untersucht wurden Fossilien, die bisher als *Tianzhushania*, *Megasphaera*, *Parapandorina*, *Megaclonophycus*, *Spiralicellula* bezeichnet worden waren.

Die palintomischen Zellcluster waren als *Parapandorina* beschrieben worden, die innere mehrschichtige Hülle mit der tuberkulierten Oberflächenstruktur als *Megasphaera*, die ihrerseits in einer Zystenwand mit Fortsätzen eingeschlossen war, die als *Tianzhushania* bezeichnet worden war (=äußere Hülle). Ähnliche Strukturen umgeben auch helicospiralig und unregelmäßig geformte Fossilien derselben Fundschichten.

Die palintomische Teilung führt zwar zu Aggregaten von Tausenden von Zellen von 1 bis 10 µm Größe, aber es gibt keinerlei Hinweise auf eine Differenzierung verschiedener Gewebe oder für eine spezielle Keimschicht.

Der Prozess **erinnert an die überwiegend parasitisch lebenden Mesomycetozoea**. Die Größe der dabei gebildeten Aggregate (Zysten) reicht von wenigen µm bis über 1 mm. Irgendwann werden die Einzelzellen dann als asexuelle Propagulen (= Endosporen) in die Umgebung entlassen.

Innerhalb der Zyste bestehen Zonen unterschiedliche Reifegrade der Endosporen; die am weitesten entwickelten befinden sich außen (findet sich auch bei *Tianzhushania*). Die Freisetzung erfolgt durch Perforation oder Ruptur der Zellwand, die ebenfalls oftmals in erdnussartiger Weise oder durch röhrenförmige Fortsätze gedehnt wird (wie bei *Tianzhushania*).

Die helicospiralige Zellform bei *Spirallicellula* ist ebenfalls nicht vereinbar mit den Blastomeren eines Metazoen-Embryos; sie deutet auf spiralg gedrehte wurmförmige Zellen und erinnert an den frei lebenden saprophytischen Mesomycetozoen *Corallochytrium* (der in mit Korallen bestandenen Lagunen lebt).

Allerdings reichen die Befunde nicht aus, um sicher darüber zu entscheiden, ob es sich wirklich um Mesomycetozoen handelte; schließlich entwickelte sich Multizellularität -- durch Erhalt des Zellkontakts nach Teilungen -- vielfach unabhängig bei Eukaryonten. Da keine Zytoplasmabrücken zwischen den Zellen festzustellen sind, lassen sich Volvocales jedenfalls ausschließen (Sci. 334, 1696).

Schwämme:

Die **Schwammnadeln** von Doushantuo unterscheiden sich von den aus dem oberen Ediacaran bekannten Hexactinellida.

In Dünnschliffen konnten komplette, bis 0,75 mm große, meist kugelförmige, seltener auch tubuläre Schwammfossilien von **Kieselschwämmen (Demospongea)** nachgewiesen werden mit erhaltenen Weichgeweben wie Epidermis, Porozyten, Amoebozyten, Sklerozyten und Spongocoel; selbst Cytoplasmabestandteile und Zellkerne sind erhalten. Die Schwammnadeln sind ausschl. monaxonal und bis 0,1 mm lang. Systematisch handelt es sich um monaxonide Demospongea. Die Hexactinellida aus dem ob. Ediacaran der Mongolei sind jünger, aber kladistisch basaler als die Demospongea (Schwämme gelten üblicherweise als paraphyletisch). Im unt. Kambrium der Chengjiang-Fauna waren die Demospongea dann sehr divers vertreten und stellten die zweitartenreichste Fossilgruppe. Hornige Demospongea, die ausschl. aus Sponginfasern bestehen, werden erstmals in der Chengjiang-Fauna nachgewiesen. Kalkige Biomineralisation bei Schwämmen wird erstmals bei den Archaeocyathen im Tommotian (ca. 530 MA) angetroffen (Archaeocyathen stehen in der Nähe der Kalkschwämme bzw. sind mögliche Repräsentanten derselben und haben ein sekundäres Kalkskelett mit hohem Mg-Kalzit-Gehalt und stammen möglicherweise ebenfalls von Demospongea ab). Indizien für eine symbiontische Beziehung mit photosynthetisierenden Organismen (wie bei vielen rez. Schwämmen) bestehen dagegen für die Doushantuo-Schwämme nicht.

Bei den Doushantuo-Schwammnadeln handelt es sich um die ältesten **sicheren** Schwammfossilien. Allerdings fanden sich im oberen Cryogenium (> 635 MA) und frühen Ediacaran von Oman bereits – strittig! – Biomarker von marinen Demospongea (PNAS 105, 7376); zwischen 760 MA und 548 MA ließen sich an mehreren Lokalitäten weltweit kleine kugelförmige Fossilien nachweisen, die als Kalkschwämme (*Otavia*) interpretiert werden.

Moderne molekularkladistische und biochemische Parameter belegen die Monophylie der Metazoa einschl. der Schwämme, wobei sich die Schwämme als echte, wenn auch basalste und primitivste Metazoa etablierten. Sie sind lebende Fossilien mit ursprünglichen Molekülen, die für die Zell-zu-Zell- und Zell-zu-Matrix-Adhäsion sowie Signalübermittlung verantwortlich sind. Die hohe Telomeraseaktivität in den Schwammzellen deutet auf eine hohe

Plastizität in der Determination von Zell-Linien; möglicherweise ist die Determination einer Schwammzelle unter bestimmten physiologischen Bedingungen wieder reversibel; die Separierung in somatische Zelllinien und die Keimbahnlinie ist noch nicht etabliert.

Vorläufer der Schwämme sind vermutlich Choanoflagellaten (Craspedomonadida), wobei die problematische rez. *Protospongia haeckeli* eine mögliche Verbindung zwischen Choanoflagellaten und Schwämmen darstellen könnte. Rezente Schwämme verfügen bereits über die Gensequenzen bzw. Proteine, die in höheren Metazoa für Gewebebildung (Galectin, Kollagen, Integrin), Signalübertragung (Rezeptortyrosinkinase), Transkription (Homeodomain und MADS box containing proteins), Immunreaktionen (Hitzeschockproteine, Proteasome) und sensorische Funktionen (Crystallin, Glutamatrezeptor) erforderlich sind.

Die Schwämme sind zueinander paraphyletisch: erster Seitenzweig sind die Hexactinellida, zweiter Seitenzweig die Demospongia, gefolgt von den Calcarea (z.B. *Sycon*) und den Coelomata/Pseudocoelomata. Alle Schwämme haben somit einen gemeinsamen Vorfahr. Die höheren Invertebraten sind mit den Kalkschwämmen näher verwandt als mit den Kiesel- und Gemeinchwämmen. Der Umstand, daß die basalen Hexactinellida syncytial, die höheren zellulär sind, spricht dafür, daß sich die Vielzelligkeit durch Teilung eines vielkernigen Syncytiums (anstelle der bisher angenommenen Aggregation bisher unabhängiger einzelner Zellen) entwickelte, sofern die Syncytialität der Hexactinellida nicht sekundär entstand durch Reduktion eines primär multizellulären Zustandes durch Fusion, die dann zum Syncytium führte; die Beobachtung, daß sich Aggregate von Hexactinelliden-Syncytien durch Fusion von mono- oder mehrkernigen Zellen bilden, spricht aber doch für die letztere Möglichkeit. Das theoretisch primitivste Modell eines Metazoen besteht aus zwei Zelltypen: einem zur Nahrungsaufnahme und einem zur Fortpflanzung.

Neue Bewertung anno 2019:

Vasispongia aus dem U-Kambrium (Stage 2) Chinas deutet darauf, dass die Schwämme Biomineralisation und Schwammnadeln erst sekundär entwickelten und das Fehlen eindeutiger Schwammnadeln aus der Zeit vor dem Kambrium daher nicht als Indiz gesehen werden kann, dass zu jener Zeit noch keine Schwämme existierten („missing glass problem“). *Vasispongia* hatte nur schwach mineralisierte, Hexactin-basierte Silikatnadeln mit großem axialem Filament und hohem Anteil organischer Bestandteile.

Aus dem Ediacaran sind Mikrofossilien vermeintlicher nicht-biomineralisierter axialer Filamente bekannt, es fehlen aber eindeutige Silikatnadeln. *Vasispongia* stellt damit ein Indiz, dass die Schwämme erst später, nach ihrer Aufteilung in verschiedene Linien, Spiculae entwickelten. Dies spricht gegen die Annahme, dass der letzte gemeinsame Vorfahr aller Schwämme oder zumindest der Kieselschwämme (Silicea: Hexactinellida und Demospongia) über Silikatnadeln verfügte. Offenbar entwickelten sich die Spiculae unabhängig voneinander in den verschiedenen Klassen der Schwämme, möglicherweise lange nach Divergenz der Klassen. Der letzte gemeinsame Vorfahr der Schwämme wäre demnach ohne Spiculae, und frühe Schwämme hatten nur schwach mineralisierte Nadeln. Schwach biomineralisierte Schwammnadeln oder Schwammnadeln ausschließlich aus organischem Material (analog *Vauxia* aus dem Kambrium mit einem organischen Faserskelett) haben ein geringes fossiles Erhaltungspotenzial. Alle postordovizischen Schwämme (außer juvenilen Exemplaren) weisen dagegen Nadeln mit geringem Anteil organischer Masse auf, also mit ausgeprägter Biomineralisation.

Dies kann erklären, warum bisher keine eindeutigen Schwammnadeln aus dem Präkambrium bekannt sind. Präkambrische Schwämme wiesen vermutlich axiale Filamente, aber keine biomineralisierten Nadeln auf. Auch *Namapoikia*, bei der es sich um einen inkrustierenden Schwamm gehandelt haben könnte, wies keine Schwammnadeln auf. *Cambrowania ovata* (U-Kambr.) weist ebenfalls keine stark mineralisierten Nadeln auf (entweder gar keine Spiculae oder nur schwach biomineralisiert).

Ediacarische Taxa, bei denen es sich um Schwämme ohne Nadeln handeln könnte, sind *Coronacollina*, *Cucullus*, *Liulingjitaenia*, *Sinospongia* (röhrenförmig, offenbar aus organischen Filamenten).

In der Doushantuo-Formation finden sich Filamente mit mehreren Mikrometern Durchmesser, die monaxonalen Filamenten ähneln und ursprünglich als zylindrische Silikatnadeln interpretiert wurden; allerdings sind sie viereckig (rechteckig) im Querschnitt. Es könnte sich um axiale Filamente von frühen Hexactinelliden handeln, bevor diese biomineralisierte Spiculae (im Kambrium) entwickelten. Typische axiale Filamente moderner Hexactinellida haben einen quadratischen Querschnitt (aber rechteckig, falls schräg angeschnitten) (Nat. Comm. 10: 3348).

Cnidaria ?

Röhrenförmige, aber unmineralisierte Mikrofossilien der Phosphorite könnten möglicherweise Affinitäten zu den **Cnidaria** zeigen (z.B. *Ramitubus*). Sie lebten wahrscheinlich benthisch, wuchsen episodisch in eine Richtung. Vollständige und unvollständige Querwände; tetradiale Symmetrie. (Pal. 51, 339).

Bilateralia ? (wohl nicht!):

Strittig sind ca. 0,2 mm große, zu Tausenden gefundene vermeintliche Bilateralier-Fossilien (*Vernanimalcula guizhouena*) aus (vermeintlich; neuere Datierungen s.u.) 580 bis 600 MA alten Ablagerungen der Doushantuo Formation SW-Chinas (zeitgleich mit Schwämmen und Embryonen) (Sci. 305, 218; 306, 129). NaA 10 Exemplare in 10.000 Dünnschliffen (Spekr. Wiss. 4/2005, 70).

Im Querschnitt zeigten diese winzigen Fossilien vermeintlich typische Merkmale von Bilateralierern (Mund, Pharynx, Darm; mesodermale, ekto-, endodermale Schichten; Körperhöhlen = Coelom auf jeder Seite des Darms = paarige Coelomhöhlen = sekundäre Leibeshöhlen; kleine Grübchen an der Körperoberfläche, die vielleicht Sinnesorgane enthalten haben).

Die Funde von *Vernanimalcula* stammen aus derselben Schicht, die die ältesten bisher bekannten multizellulären Tierfossilien geliefert hat: embryonale und adulte Schwämme, einige cnidariertypische Formen, diverse Eier und Embryonen. Alle Funde stammen aus einer Schicht, die in flachem Wasser abgelagert wurde, nachdem sich dort die Sauerstoffversorgung plötzlich und dramatisch verbessert hatte.

Der nächstjüngere Nachweis von Bilateralia datiert auf 555 MA (*Kimberella*). Zwar sind „große“ Ediacara-Tiere bereits ab 575 MA nachweisbar, dabei handelt es sich aber offenbar nicht um Bilateralia; großwüchsige Bilateralia treten erst vor 555 MA mit der handtellergroßen *Kimberella* auf.

Insgesamt wurden 15 Individuen unter 20000 Mikrofossilien gefunden; synchrotron-röntgen-tomographische Untersuchungen offenbarten schließlich, dass es sich höchst wahrscheinlich doch nicht um Bilateralia handelt. Die vermeintlichen Feinstrukturen sind auf mineralogische Prozesse während der Fossilisation zurückzuführen. Damit innere Strukturen fossil erhalten werden können, müssen sie durch Mineralisation ersetzt werden. Die vermeintlichen inneren Schichten von *Vernanimalcula* erwiesen sich nun als kristallisierte Apatitschichten an der Peripherie von Hohlräumen, die ggf. erst durch Schrumpfung während des beginnenden Verfalls der Wesen

entstanden waren; jedenfalls sind es keine mineralisierten Epithelien. Ähnliche Befunde zeigen sich bei der Synchrotron-Röntgen-Tomographie an cystenbildenden Bakterien. In der Gesamtschau ist es damit äußerst unwahrscheinlich (wenn auch nicht völlig unmöglich) geworden, dass es sich bei *Vernanimalcula* um einen Bilateralier handelt; es ist nicht einmal sicher, ob es überhaupt ein Tier war (Natw. Ru. 10/2012, 527).

Burgess-shale-artige Erhaltungsbedingungen: kohlenstoffreiche Kompressionsfossilien aus Schichten innerhalb der oberen Doushantuo-Formation (555 – 590 MA) weisen auf taphonomische Bedingungen vergleichbar dem Burgess-Schiefer hin; insgesamt ließen sich ca. 20 makrofossile Arten identifizieren; bei den meisten von ihnen handelt es sich um koloniale Prokaryonten oder multizelluläre Algen, darunter Grün-, Rot- und Braunalgen. Daneben fanden sich mit *Protoconites* und *Calyptria* auch vermeintliche Metazoen, am ehesten Scyphopolypen (ad Cnidaria). Trotz exzellenter Erhaltung gibt es aber keine sicheren Makrofossilien von Bilateria; dies spricht für eine recht späte Diversifizierung der bilateralen Phyla, da die exzellenten Erhaltungsbedingungen an der Lokalität (Miaohu) eine Überlieferung makroskopischer Weichkörper-Bilateria ermöglicht hätten, wenn es derartige Bilateria dort wirklich gegeben hätte (J. Palaeont. 76, 347).

Pilze/Flechten der Doushantuo-Formation (Sci. 308, 1017): im oberen Abschnitt der Doushantuo-Formation, in einer Einheit, die in einer flachen subtidalen, algenreichen Umgebung abgelagert wurde, wurden flechtenartige Strukturen entdeckt: filamentöse, dichotom gabelnde hüllenlose Hyphen (< 0,9 Mikrometer dick; bis 50 Mikrometer lang, möglicherweise länger, da wegen der Dünnschnitttechnik der Präparate die Gesamtlänge nicht bestimmt werden kann) in enger Verbindung mit kugelförmigen, gallerthüllentragenden Cyanobakterien (ähnlich rezenten *Gloecapsa*, *Entophysalis*, *Chroococcus*) oder Grünalgen ähnlich modernen kolonialen Chlorococcales (6 – 15 Mikrometer).

Die Datierung dieser Fossilien ist unklar; direkte Pb-Datierung an der Fundstelle ergab zunächst 599 ± 4 MA, während nach der weiter unten berichteten Datierung die fossilführende obere Doushantuo-Formation, der die Fundschicht zuzuordnen ist, nur auf 580 – 551 MA datiert wird (s.u.).

Die Art und Weise der Interaktion spricht für eine Symbiose und damit für flechtenartige Strukturen; gegen saprophytisches Verhalten der Pilzhyphen spricht die Selektivität ihrer Assoziationen (sie zeigen keinerlei Verbindungen mit den ebenfalls vorhandenen parenchymatösen Rotalgen, was bei saprophytischen Pilzen zu erwarten gewesen wäre), sondern nur mit den kugelförmigen Thalli. Die kugelförmigen Zellen zeigen keine Unterschiede im Ausmaß der Degradation (wie bei saprophytischen Pilzhyphen zu erwarten wäre), und die Zellen, die in Verbindung mit den Hyphen stehen, zeigen keine morphologischen Unterschiede zu nicht befallenen Zellen, wie das im Falle von Parasitismus oder saprophytischer Pilze zu erwarten gewesen wäre; es liegt offenbar eine echte Symbiose (und damit ein Flechtenstatus) vor. Die Filamente weisen birnenförmige terminale Strukturen auf, die als Ruhesporen, reproduktive Strukturen oder Pilzvesikel interpretiert werden. Sie sind möglicherweise Orte der Sporenbildung und erinnern an die Sporenbildung der Glomerales. Es kann sich nicht um cyanobakterielle Filamente handeln (hüllenlos, dichotomisierend, terminale Strukturen). Die Hyphen erscheinen strukturell und nicht zufällig mit den kugelförmigen Zellen assoziiert; Zellkluster sind von vielen

Hyphen umgeben ähnlich den Hyphennetzen devonischer Cyanolichen. Die kugelförmigen Thalli zeigen keine Anzeichen einer Wirtsreaktion auf Mycoparasitismus, was gegen Parasitismus spricht; keine morphologischen Unterschiede zwischen Kugelzellen mit und ohne Kontakt zu Hyphen. Nicht alle Kugelzellen sind mit Hyphen assoziiert. Eine obligatorische Verbindung beider Zellformen (Kugelzellen und Hyphen) ist daher auszuschließen, daher werden die Fossilien als „lichenoide Symbiose“, d.h. als frühes Stadium der Flechtenbildung gedeutet. Die kugelförmigen Thalli dienten offenbar als fakultative Photobionten, die lose lichenartige oder lichenoide Assoziation mit den filamentösen Mykobionten bildeten.

Während Pilze wahrscheinlich schon vor 1430 MA (mikrofossil) bzw. 720 MA (s. Natwiss. R. 9/2005 S. 501) und sicher vor 460 MA (Glomerales) existierten, waren Pilzinteraktionen (wie Cyanolichenisation, Mycoparasitismus, arbuskuläre mycorrhizale Symbiose) erst ab 400 MA (Rhynie) nachweisbar. Auch einige ediacarische Fossilien (575 – 542 MA) wurden aufgrund taphonomischer Aspekte fraglich als Pilze oder Flechten interpretiert.

Flechtenbildende Pilze sind phylogenetisch weit verbreitet innerhalb der Dikaryomycota (Ascomycota + Basidiomycota), d.h. die Flechtenbildung muss mehrfach in unterschiedlichen Linien und zu unterschiedlichen Zeiten entstanden sein. Der symbiontische Lebensstil (einschl. mycorrhizaler Symbiose) ist phylogenetisch noch weiter verbreitet und charakterisiert die Symbiomycota (Glomeromycota + Dikaryomycota). Die meisten Glomeromyceten sind arbuskuläre mycorrhizale Pilze von Gefäßpflanzen, die basale Glomeromycete *Geosiphon pyriforme* lebt aber in Symbiose mit Cyanobakterien. Da Assoziationen zwischen Pilzen und Photoautotrophen leicht aufgebaut, verändert und wieder aufgelöst werden können, ist es plausibel, dass die ersten Schritte in Richtung auf eine Symbiose zwischen Pilzen und Photoautotrophen als fakultative Interaktionen mit aquatischen Cyanobakterien oder Algen entstanden, offenbar lange vor der Besiedlung des Landes durch Gefäßpflanzen, in einem flachen marinen Ökosystem mit einer großen Anzahl freilebender Cyanobakterien, Algen und Pilze.

(Kladistik der Pilze s. M-Ordovizium!)

Neue Datierung der Doushantuo-Formation (Sci. 308, 95):

Neueste Datierungen von Ascheschichten an der Basis und im obersten Abschnitt der Doushantuo-Formation ergaben eine Altersspanne von 635 bis 551 MA, und dies bei einer Schichtdicke von nur 100 m. Die Doushantuo-Formation umspannt damit > 90 % des Ediacaran. Die geringmächtige Schichtdicke beruht auf einer großen Sedimentationslücke.

Die Doushantuo-Formation beginnt vor 635 MA direkt über den Deckkarbonaten der Marinoan-Vereisung (synchron mit entsprechenden Befunden aus Namibia). Das Ende der Marinoan-Vereisung wurde auf 635,5 ± 0,54 MA datiert. Die Deckkarbonate wurden sehr schnell und kurzzeitig nach Beendigung der Eiszeit abgelagert.

Die berühmten Fossilien (Embryonen, Algen, sehr fraglich kleine Bilateria) aus den Phosphoriten der Doushantuo-Formation stammen dagegen „for the most part“ aus dem jüngeren Abschnitt (also nach der Schichtlücke und einer zweiten Transgression), der bei 580 MA beginnt und bis zu 551 MA reicht. Sowohl die Basis direkt über den Tilliten der Marinoan-Vereisung wie auch der alleroberste Abschnitt der Doushantuo-Formation zeigen eine ausgeprägte negative C-Exkursion; letztere muss von einem globalen Event vor 551,1 ± 0,7 MA herrühren.

Entsprechende C-Isotop-Exkursionen wurden zwar auch andernorts gefunden, bisher aber immer mit der Gaskiers-Vereisung in Zusammenhang gebracht; dies ist aber unzutreffend, da diese zeitlich bei 580 MA anzusetzen ist. Es gibt keinerlei Anzeichen dafür, dass die negative Exkursion vor 551 MA mit irgendeiner Eiszeit korreliert; die Dauer der Exkursion, die weltweit nachweisbar ist, wird auf > 1 , aber < 10 MA geschätzt (Shuram-Exkursion).

Die C-Anomalien zwischen 750 und 580 MA korrelieren mit Vereisungen; die sich daran anschließenden Anomalien vor 551 und 542 MA (sowie größere Fluktuationen im Kambrium) haben dagegen mit Eiszeiten nichts zu tun. Die Korrelation zwischen den C-Anomalien und dem Erscheinen größerer und komplexerer Tiere spricht für Feedback-Mechanismen zwischen Meereswasserchemie und evolutionärer Innovation.

Die C-Exkursion, die vor ca. 555 MA begann, korreliert zeitlich mit dem ersten Auftreten komplexer Spurenfossilien und der molluskenähnlichen *Kimberella* (Erstaufreten etwas älter als $555,1 \pm 1,0$ MA). Das Erscheinen pelagischer Bilateralier mit Darmsystemen erhöhte den Flux organischen Kohlenstoffs in den tiefen Ozean. Daneben führte die Radiation von Algen mit resistenten Biopolymeren in Zellwänden und Zysten sowie der Beginn der Biomineralisation (*Namacalathus*, *Cloudina*, ab > 549 MA) zu einem erhöhten Flux organischen und karbonatischen Kohlenstoffs. Dadurch verminderte sich der frei verfügbare organische Kohlenstoff, was dann zu der negativen C-Exkursion geführt haben könnte, verbunden mit einer möglichen Oxidation des organischen C-Reservoirs der Tiefsee. Diese Feedback-Schleife führte dann zu einer Zunahme mariner Sauerstoff-Level, folglich erhöhter Bioproduktivität (und damit assoziierter Nahrungsketten, also höherstehenden Taxa in der Nahrungskette, Beutegreifern). Deshalb könnte es kein Zufall sein, dass die allerersten Riffe (aus zahlreichen schwach kalzifizierten und wenigen stark kalzifizierten Metazoen) etwa zur Zeit dieser C-Anomalie (d.h. vor etwas mehr als 549 MA) erschienen.

Wahrscheinlich beginnt der obere Abschnitt der Doushantuo-Formation also mit der Beendigung der Gaskiers-Vereisung, die Transgression wäre eine Folge des wieder ansteigenden Meeresspiegels. Die berühmten Fossilien der Doushantuo-Formation lebten demnach nach der Gaskiers-Eiszeit.

Zeitlich korreliert der obere Abschnitt der Doushantuo-Formation mit den Fundstätten berühmter Ediacara-Faunen wie z.B. Mistaken Point, Weißmeer, Australien; das Fehlen vergleichbarer makroskopischer Taxa in der Doushantuo-Fauna kann daher nicht mit einem höheren Alter der letzteren erklärt werden, sondern muss ein Artefakt paläoökologischer Natur sein.

Im allerersten Abschnitt der Doushantuo-Formation kommt es zu einer dritten Transgression (Dengying Formation), in der sich dann lange horizontale Spurenfossilien sowie *Cloudina* finden; letztere sind charakteristisch für die letzten < 10 MA vor der PCG.

Ozeanchemie der Doushantuo-Formation

Die Doushantuo-Formation umspannt den Zeitraum 635 – 551 MA. In allen Flachwasserablagerungen dominierten anoxische Verhältnisse, wechselnd zwischen eisenreichen und sulfidreichen (euxinischen) Zuständen. In den (wenigen) Tiefwasserproben zeigten sich eisenreiche und zumindest zwischenzeitlich anoxische Verhältnisse. Insgesamt gesehen bestand ein stratifizierter eisenreicher Ozean; an den Abhängen des Ozeans fand sich im flachen Wasser keilförmig eine Schicht sulfidischen Wassers. An der Ozeanoberfläche dürfte sich

sauerstoffreiches Oberflächenwasser befunden haben. Von „unten“ nach „oben“ ergibt sich damit folgende Reihenfolge:

Tiefsee – anoxisch, eisenreich

an den Abhängen im Flachmeerbereich – sulfidisch (schwefelwasserstoff-reich) (keilförmig)

darüber: wieder eisenreich, anoxisch

ganz oben: sauerstoffreich

Die Grenzen zwischen diesen Wasserschichten verschoben sich mit Veränderungen des Meeresspiegels; dadurch ergibt sich ein komplexes Mosaik unterschiedlicher Redox-Zustände im Sediment. Dieses Modell gilt zumindest für die Doushantuo-Formation, erklärt aber auch die globale Heterogenität im weltweiten Ozean, der überwiegend eisenreich war, aber lokal auch euxinische (sulfidische) oder sogar sauerstoffreiche Verhältnisse offenbart (Sci. 328, 53 + 80).

Eine engmaschige geochemische Untersuchung der gesamten Doushantuo-Formation (635 bis 551 MA) ergab in Übereinstimmung mit Befunden aus anderen Regionen folgendes Bild: zur Zeit der unteren Doushantuo-Formation bestand in der Tiefsee noch ein großes Reservoir an ungebundenen organischen Kohlenstoffverbindungen (als Redoxpuffer), der Sulfatgehalt war relativ niedrig. Freier Sauerstoff wurde von diesem Redoxpuffer abgefangen, so dass es noch nicht zu einem signifikanten Sauerstoffgehalt in der Tiefsee kommen konnte. In der mittleren und oberen Doushantuo-Formation deuten dann mehrere tiefnegative C-Exkursionen auf Oxidationsimpulse im Reservoir der ungebundenen organischen Kohlenstoffverbindungen hin; die Oxidationsimpulse gehen einher mit einer Zunahme der Diversität der Eukaryonten (acanthomorphen Acritarchen, Algen, makroskopischen ediacarischen Organismen) im Doushantuo-Becken. Der Vergleich mit anderen gleich alten Tiefseebecken weltweit spricht dabei für eine **regionale Heterogenität von Redoxstatus und Eukaryontendiversität**. Die Verbreitung der Eukaryonten folgt also im frühen Ediacaran zunächst dem (lokalen) Redoxstatus; erst als ab 551 MA der ediacarische Ozean zunehmend und flächendeckend oxygeniert wurde, erreichten Eukaryontentaxa, die (höhere) O₂-Konzentrationen benötigten, weltweite Verbreitung (PNAS 105, 3197).

Große, profus ornamentierte Mikrofossilien des Ediacarans (> 0,1 mm; LOEM = large ornamented Ediacaran microfossils) erinnern an Zysten, die während der Diapause (Entwicklungsverzögerung) moderner Metazoen ausgebildet werden (s.o.). Sie stellen offenbar eine Reaktion auf vorübergehenden Sauerstoffmangel im bodennahen Wasser der Schelfregionen dar. Im weiteren Verlauf des Ediacaran verschwanden dann diese LOEM-Fossilien, offenbar weil sich jetzt ein stabiler Sauerstoffgehalt in den Ozeanen etabliert hatte. Die Ruhestadien der Eier der Metazoen waren offenbar eine Reaktion auf schwankenden Sauerstoffgehalt vor der Etablierung stabil oxygenierter Verhältnisse auch im bodennahen Ozeanwasser (PNAS 106, 6519).

Bis vor 740 MA dominierten selbst im aufgewühlten Oberflächenwasser anoxische Verhältnisse; die Seltenheit freien Sauerstoffs behinderte die Evolution der Metazoa. Die vielen Tier-Mikrofossilien aus der Doushantuo-Formation lebten offenbar im sauerstoffreichen Oberflächenwasser und wurden dann in nahe gelegene anoxische Sedimente verfrachtet, wo sie so exzellent erhalten wurden. Viele Mikrofossilien zeigen morphologische Hinweise, die mit periodischer Anoxie oder Euxinie erklärbar sind. Im frühen Ediacaran war die sauerstoffreiche obere Wasserschicht offenbar nicht sehr stabil. Große Tiere sind aus dieser Zeit nicht bekannt. Und die sulfidreichen Verhältnisse in dem Wasserkeil an den Abhängen des Ozeans behinderten das Tierleben in dieser Region. Die sauerstoffreichen Oberflächenwässer reichten nur in

unmittelbarer Küstennähe bis zum Meeresboden; selbst wenn der Sauerstoffgehalt dort für Metazoa ausreichend und stabil gewesen wäre, hätten die Turbulenzen und die fluktuierenden Salzgehalte den frühen benthischen Tiere, die ja noch nicht über Schutzskelette verfügten, Schaden zugefügt.

Vor etwa 580 MA ging der eisenreiche Ozean, reich an gelöstem organischen Kohlenstoff, allmählich in einen tief oxygenierten Ozean über. **Dies erklärt offenbar, dass die ersten großen, komplex gebauten Eukaryonten in Form der Rangeomorpha auftraten (überwiegend in tiefem Wasser, Stammgruppen-Metazoa), deren Bauplan die direkte Adsorption gelösten organischen Kohlenstoffs aus dem Seewasser ermöglichte.** Im weiteren Verlauf des Ediacaran gingen die Rangeomorpha dann zurück, wohl weil das Reservoir an gelöstem organischen Kohlenstoff (das ihre Entstehung und Evolution ausgelöst hatte) jetzt zur Neige ging. Sie wurden graduell durch segmentierte, mobile Tiere ersetzt, die im jetzt vollständig und stabil oxygenierten Meereswasser gedeihen konnten (Sci. 328, 53 + 80).

„Prä-Gaskiers-Zeit“ (> 582 MA):

Der Höhepunkt der Gaskiers-Eiszeit war vor < 600 MA (nach neueren Datierungen vor ca. 580 MA).

Im oberen Teil der Twitya-Formation Neufundlands, unter dem Ice Brook Tillit, finden sich scheibenförmige Fossilien und cm-große Ringe, die als positives Relief an der Basis von Turbiditen vorkommen; insgesamt fanden sich in oberen Twitya-Formation 3 Gattungen: *Nimbia* (Ringe bis 35 mm Durchmesser); *Vendella* (flache Halbkugeln, 4 – 14 mm Durchmesser); ? *Irridinitus* (25 mm Durchmesser mit radialen, konzentrischen Leisten und einem zentralen Tuberkel; nur 1 Exemplar). Die Affinitäten sind unklar, *Nimbia occlusa* findet sich noch im Oberkambrium, wobei es sich aber taxonomisch nicht um dasselbe Wesen handeln muss („Morphotaxon“).

Die Ice Brook Tillite, die über der Twitya-Formation liegen, werden lt. FEDONKIN et al. (S. 177) mit dem Marinoan korreliert. Demnach wären die Fossilien der Twitya-Formation älter als 635 MA! Andere Artikel datieren die Twitya-Formation aber auf 610 bis 600 MA, d.h. unmittelbar vor der Gaskiers-Vereisung; die Fossilien kommen 170 bis 200 m unterhalb des oberen Endes der Twitya-Formation vor; die darüber liegenden glazialen Ablagerungen werden dann mit der letzten Phase der Varanger-Eiszeit in Verbindung gebracht. Dies passt zu anderen Angaben, dass es außer Chemofossilien von Schwämmen aus der Zeit vor der Marinoan-Vereisung (635 MA) keine Körperfossilien von Metazoen gibt. Die Erstpublikation (Geology 18, 1199; anno 1990) stellt die obere Twitya-Formation an die Basis der Varanger-Vereisung.

Die Altersstellung der o.g. Taxa einfach gebauter ediacara-artigen Fossilien der oberen Twitya-Formation – direkt unter dem Ice Brook Tillit – ist damit letztendlich strittig, je nachdem, ob man den Ice Brook Tillit mit der Marinoan-Vereisung vor 635 MA oder mit der Gaskiers-Vereisung vor > 580 MA korreliert. Die Tillite sind bisher nicht sicher datiert, ältere Angaben reichen von 620 – 580 MA (Geology 23, 727), setzen aber die „Varanger-Eiszeit“ (wohl sensu Marinoan) mit 650 MA zu früh an. Die meisten Arbeiten korrelieren den Ice Brook Tillit aber mit dem Marinoan

(z.B. DAY et al., Precamb. Res. 133, 223; anno 2004). Wenn dies zutrifft, wären die Fossilien der ob. Twitya-Formation tatsächlich älter als 635 MA, wobei es andererseits aber auch nicht gesichert ist, dass es sich wirklich um Metazoa handelt. Rangeomorpha sind nicht nachweisbar.

1995 wurden in Nordmexiko 600 MA alte *Cyclomedusa* entdeckt. Die Datierung dieser frühen „Ediacara-Fauna“ ist aber nicht sicher, wird allerdings im allgemeinen mit 600 – 610 MA angegeben. Möglicherweise handelt es sich bei den scheibenförmigen Abdrücken aber auch nur um mikrobielle Kulturen (s.u.).

Lantian-II-Member, China (Nat. 470, 390 + 339):

Die Lantian-Formation vertritt die Doushantuo-Formation in Südchina (südliche Anhui Provinz). Eine Schichtdicke von weniger als 150 m repräsentiert hier einen Zeitraum von 90 MA. Die Lantian-Formation besteht aus vier Members, die sich problemlos mit der Doushantuo-Formation korrelieren lassen: Beim 1,8 m mächtigen Member I handelt es sich um Deckkarbonate, die konkordant die glazialen Ablagerungen der Marinoan-Vereisung überlagern. Member II besteht aus 35 m mächtigen fein laminierten fossilhaltigen schwarzen Sedimenten, darüber folgen Member III und IV. Eine direkte Datierung des hier interessierenden Members II ist nicht möglich, die Deckkarbonate entsprechen aber in ihrer Isotopzusammensetzung den 635 MA alten Deckkarbonaten der Doushantuo-Formation. Member III korreliert aufgrund der ausgeprägten negativen C-Exkursion mit der entsprechenden Exkursion EN 3 des Doushantuo Member III. Demnach korreliert Member-II der Lantian-Formation mit Member-II der Doushantuo-Formation. Für letztere bestehen zwei radiometrische Daten: 632,5 +- 0,5 MA und 614 +- 7,6 MA. Doushantuo-Member IV umspannt den Zeitraum zwischen 593 +- 17 MA und 551,1 +- 0,7 MA.

Daraus ist zu schließen, dass die Lantian-II-Biota älter sind als die Avalon-Biota (579 – 565 MA) und in den Zeitraum zwischen der Marinoan- und Gaskiers-Vereisung fallen. Die Sedimente wurden entlang der Schelfränder abgelagert. Keine Graduierung in den fein laminierten Schichten; daher keine Mikroturbidite; Ablagerung unterhalb der Sturmwellenbasis. Fossilien sehr gut erhalten, komplett, keine gefalteten Fossilien; dies belegt, dass die Organismen weder durch Strömungen transportiert wurden noch von der Wasseroberfläche nach unten gesunken sind, sondern in situ erhalten wurden (Benthos-Bewohner). Über 3000 kohlenstoffhaltige Kompressionsfossilien wurden gefunden; erhebliche morphologische und taxonomische Differenzierung. Selbst wenn es sich bei allen Fossilien um Makroalgen handeln würde, benötigten diese freien Sauerstoff unterhalb der Sturmwellenbasis, um gedeihen zu können (auch in modernen anoxischen Lebensräumen innerhalb der photischen Zone leben *keine* Makroalgen; hier dominieren Cyanobakterien und Mikroalgen). Und falls in der Lantian-II-Member bereits Metazoen existierten (was 6 einzelne Fossilien andeuten, s.u.), würde dies einen noch deutlich höheren Sauerstoffgehalt voraussetzen als für die Existenz von Makroalgen erforderlich.

Die schwarzen Schichten wurden unter anoxischen Bedingungen abgelagert, unter denen eukaryontische Organismen gar nicht existieren konnten. Die mit den Kompressionsfossilien bedeckten Schichtflächen sprechen somit für kurzfristige Phasen mit erhöhtem Sauerstoffgehalt am Meeresboden, die eukaryontisches Leben erlaubten. Wenn der Sauerstoffgehalt dann wieder zurückging, starben die Algen und fraglichen Metazoen ab und wurden an Ort und Stelle sedimentiert. Offensichtlich gab es zwischen der Marinoan- und Gaskiers-Vereisung in der Region wiederholte kurze Phasen eines für Makroalgen und ggf. Metazoen ausreichenden Sauerstoffgehaltes am Meeresboden, die das in der übrigen Zeit herrschende anoxische Milieu

unterbrochen. Die Fossilien sind dem Benthos zuzuordnen. Die Kompressionsfossilien ähneln in der Erhaltungsweise den Konservatlagerstätten des Kambriums wie Chengjiang und Burgess.

Selbst im Ediacaran waren viele Tiefseebecken noch sauerstofffrei; nur einige wurden vor ca. 580 MA oxygeniert und boten damit die Grundlage für die Avalon-Biota im tiefen Ozean. Auch das Lantian-Becken war offenbar fast die ganze Zeit über anoxisch, unterbrochen von kurzen sauerstoffreichen Episoden, die die Existenz benthischer Makroorganismen erlaubten, bis diese dann bald wieder erstickten. Von anoxischen Phasen des Mesozoikums ist bekannt, dass sie von kurzen Phasen mit erhöhtem Sauerstoffgehalt unterbrochen wurden, und auch geochemische Daten aus anderen Becken des Ediacarans deuten auf eine erhebliche zeitliche und räumliche Variation der Redox-Zustände (bei weitgehender Dominanz anoxischer Verhältnisse).

Die meisten Morphotypen der Lantian-II-Member werden als Makroalgen interpretiert (*Doushantuophyton*, *Huangshanophyton*, *Anuhiphyton*, *Flabellophyton*, *Orbisiana*), Größe bis ca. 4 cm; zwei weitere Formen ähneln modernen Algen wie dem Kelb *Potelsia palmaeformis*.

Von besonderer Bedeutung ist ein mit 4 Exemplaren belegtes Taxon (Typ C), ein zentimetergroßes konisches Fossil mit einer spindelförmigen inneren Körperstruktur, die ihrerseits mit länglichen Strukturen ornamentiert zu sein scheint, die distal konvergieren, um eine konische Pyramide zu bilden, die ein Cluster von ca. 3 mm langen Filamenten trägt. Hierbei könnte es sich um ein cnidaria-artiges Lebewesen handeln; die spindelförmige innere Struktur würde dann einen zurückgezogenen Polypen repräsentieren mit einer gastrovaskulären Körperhöhle, umgeben von einem hydrotheca-artigen Integument (dies würde voraussetzen, dass Muskeln zum Zurückziehen des Polypen vorhanden waren). Gesamtlänge ca. 2 cm.

Typ D (1 Exemplar) besteht aus einer kugelförmigen Haltevorrichtung (0,5 mm Durchmesser), einem dünnen Stiel (1,3 mm lang, 0,4 mm breit) und einer zylindrischen Röhre (18 mm lang, 1,4 mm breit) mit einer achsialen dunklen Struktur. Auch Typ E (1 Exemplar) weist einen Stiel und eine achsiale Struktur auf; eine kugelförmige Haltevorrichtung ist nicht erhalten, der Stiel ist aber viel länger und die achsiale Struktur ist von einer viel breiteren gitarrenförmigen Struktur umschlossen. Gesamtlänge etwa 7 cm. Bei der achsialen Struktur der Typen D und E könnte es sich um den Verdauungstrakt von wurmähnlichen Organismen handeln; beim Typ D könnten Haltevorrichtung und Stiel den Rüssel eines wurmartigen Taxons darstellen. Dies würde dann die Existenz von Bilateria bedeuten.

Insgesamt gesehen finden sich in der Lantian-II-Member ca. 15 Morphospecies von Makrofossilien, viele von ihnen mit komplexer morphologischer Differenzierung. Dies kontrastiert mit anderen prä-ediacarischen Makrofossilien, die durch geringe Diversität und einfachen Bau gekennzeichnet sind, und von denen nicht einmal gesichert ist, dass es sich um Eukaryonten handelt. Die Lantian-II-Biota erreicht fast die Avalon-Biota in Hinblick auf Diversität und morphologische Komplexität, obwohl beide Biota in ihrer Zusammensetzung sehr unterschiedlich sind: in der Lantian-II-Member dominieren Makroalgen (mit wenigen, insgesamt 6, möglichen Metazoen unter mehr als 3000 Makrofossilien), während die Avalon-Fauna von modular gebauten Rangeomorphen beherrscht wird. Keine gemeinsamen Taxa in beiden Biota.

Einige Linien der Eukaryonten erreichten also den Status von Makroorganismen und differenzierter Multizellularität schon vor der Avalon-Fauna, und zwar vermutlich bereits kurz nach Ende der Marinoan-Vereisung. Dies könnte als Indiz gelten, dass die neoproterozoischen Vereisungen wegweisenden Einfluss auf die Evolution der makroskopischen, multizellulären Organismen hatten.

Insgesamt zeigt sich folgende Abfolge hinsichtlich des Auftretens von Makroorganismen:

1. Makroalgen (Lantian) (635 – 580 MA) (zeitlich wohl vor der Oxygenation des tiefen Ozeans; kurzfristige sauerstoffreiche Phasen am Schelfrand bei überwiegend anoxischem Status am Boden des flachen Ozeans) – nach neuen Daten von Spurenelementen war der tiefe Ozean aber bereits zu dieser Zeit jedenfalls zeitweilig oxygeniert!
2. Rangeomorpha (+) (ab 580 MA) (Avalon-Fauna: zumindest regionale Oxygenation des tiefen Ozeans)
3. Ernettiomorpha (+) (ab 555 MA) und Bilateralia (ab 555 MA)

Die Lantian-Algen (und vermeintlichen – seltenen – Metazoen) besiedelten ruhiges, flaches Wasser innerhalb der photischen Zone, die Algen gewannen also ihre Energie durch Photosynthese. Die Avalon-Organismen lebten in tieferem Wasser und bezogen Energie wohl durch osmotische Aufnahme gelöster organischer Stoffe.

Hinsichtlich der geringen bzw. fehlenden taxonomischen Überlappung zwischen den Lantian-Biota einerseits und den Ediacara-Biota sind allerdings die unterschiedlichen taphonomischen Bedingungen zu beachten. Die C-haltigen Kompressionsfossilien der Lantian-Biota und die Abdrücke in den Sandsteinen der Ediacara-Biota stellen unterschiedliche ökologische Fenster dar.

Bilateralier-Spuren der Tacuari-Formation, Uruguay (> 585 MA)

Aufgrund von Granitintrusionen konnten die flachmarinen glaziomarinen Sedimente der Tacuari-Formation auf mindestens 585 MA \pm 3 MA datiert werden. Die untere Altersgrenze liegt also irgendwo zwischen 582 und 588 MA, die Obergrenze bei 600 \pm 9 MA. Das tatsächliche Datum der Spuren liegt damit zwischen 582 und 609 MA. Die Spuren fanden sich an 6 Lokalitäten, davon drei mit einem nahen Kontakt (< 5 m) zu intrusivem Granit (dessen Zirkone datierbar sind).

In den Sedimenten finden sich Spuren, wie sie nur von kleinen Bilateraliern (Länge maximal 1 cm) hinterlassen werden konnten. Die Tiere waren in der Lage, aufwärts und abwärts zu wandern, um verschiedene mikrobe-reiche Sedimentlaminae zu nutzen. Die Spuren sind mäandrierend, in vielen Fällen zweilappig (bilobat) und stellenweise mit aktiver, perliger Rückfüllung versehen aus sehr kleinen, ovalen Sedimentpillen, deren Längsachse quer zur Richtung der Spur orientiert ist. Zacken am Rand deuten auf peristaltische Bewegungen zum Vorwärtkommen, wobei jede Bewegung einen Vortrieb von weniger als 0,5 mm bedingte. Daneben existieren unregelmäßige Spuren, die sich schräg (aufwärts) zur Sedimentationsebene bewegen und manchmal am Ende kollabieren. Beide Spurentypen sind 2 – 3 mm breit, manche Spuren gehen von der einen zur anderen Form über. Manche Spuren verlassen abrupt die erhaltene Ebene und erscheinen dann wieder nach 4 bis 10 mm.

Die Spuren wurden **innerhalb** des Sediments angelegt (also kein einfaches Kriechen auf der Sedimentoberfläche). Die bilobaten Spuren stellen dabei die Basis dar. Die Tiere grasteten wohl organische Materie innerhalb der Sedimentlaminae, also sozusagen von „begrabenen“ mikrobiellen Matten. Wenn die Spuren (was nur selten vorkommt) von der Sedimentebene abweichen, handelt es sich wohl um Bewegungen des Spurenmachers zum Sediment-/Wasser- oder Sediment/Biomatten-Übergang, oder ein Wechsel zwischen verschiedenen Biomatten auf der Suche nach Nahrung. Die kurvenden Bewegungen belegen, dass die Spurenmacher gezielt nach Nahrung suchten oder Ressourcen folgten. Gezielte Umleitungen von Bauten sind aber nicht erkennbar (keine Phototaxis entwickelt).

Sowohl die aufgeworfenen Ränder der bilobaten Spuren, die perlenförmige Rückverfüllung sowie die Einkerbungen an den Spurrändern belegen, dass sich die Tiere im Sediment aktiv bewegten, indem sie mit peristaltischen Bewegungen gegen das Sediment drückten (wobei die Abstände der Rückfüll-, „Perlen“ auf eine Vorwärtsbewegung von weniger als 0,5 mm je Schub deuten) – dies entspricht auch dem Abstand der Einkerbungen am Rand. Diese zeigen weiterhin an, dass der Spurenmacher irgendwelche Greifstrukturen („prehensile ‚feet‘ of sorts“) hatte, die er in das Sediment strecken konnte, um bei der Bewegung unterstützt zu werden.

Andere Urheber der Spuren können ausgeschlossen werden. Die bilobate Unterseite der Spuren ist typisch für moderne und phanerozoische Bauten, meist – aber nicht ausschließlich – von Anneliden und Muscheln. Einige Prokaryonten und Protisten können auf Sedimenten wandern und dabei auch Spuren hinterlassen; sie sind aber zu klein, um Spuren zu hinterlassen, die muskuläre Aktivität voraussetzen. Große Protisten können bilateralier-ähnliche Spuren produzieren, nicht aber mit regelmäßigen Einkerbungen, perlenartiger Rückverfüllung usw., die Folgen peristaltischer Bewegungen darstellen. Auch Plattwürmer und wandernde Cnidarier (Seeanemonen) können keine solchen Spuren produzieren – es bleiben also nur Bilateria übrig.

Die Spuren sind aber weniger komplex als Bauten aus dem späteren Ediacaran von NW-Kanada und Australien; so fehlen noch parallele Mäander und dreidimensionale Umleitungen, wie sie im späten Ediacaran nachweisbar werden.

Spuren von Bilateria in der Tiefsee sind ab 550 MA nachweisbar. Da die intrasedimentären Spuren von Uruguay aber im flachen Meer gebildet wurden, ist es durchaus möglich, dass die Bilateria im Flachwasser entstanden waren. Dies wäre insofern plausibel, weil ihre Mobilität und die Fähigkeit, sich durchs Sediment zu graben, höhere Sauerstoffgehalte voraussetzten als für das Überleben der sessilen Ediacara-Tiere notwendig waren. Flachwasser bot mehr Sauerstoff, aber wohl auch mehr Nahrung.

Dies ist gleichzeitig der erste Hinweis auf grasende Eumetazoen. Das Gras wurde erleichtert durch ein sinusförmiges Suchmuster und die Fähigkeit, von einer Sedimentlamina zur nächsten (also vertikal) zu wechseln. Sediment wurde um den Körper herum befördert (oder gar durch den Körper hindurch) und im Kielwasser des Tieres in kompakter Form wieder abgelagert – eine wichtige Innovation für ein Leben als Infauna.

Dass Spurenfossilien insgesamt gesehen im Ediacaran so selten sind, wird damit erklärt, dass sie kaum Erhaltungschancen hatten. Wenn sich ein kleines wurmförmiges Tier horizontal bewegt, um eine mikrobielle Matte zu unterminieren, aber nicht das Sediment darunter in irgendeiner Weise beeinflusst, wird sich diese Spur kaum erhalten lassen. Aufgrund der weichen, flexiblen Natur des Substrats wird sich die Spur unter der Matte wieder spontan schließen. Nur wenn der Meeresboden episodisch von Sand kurzzeitig überschüttet wird (wie das an der Wellenbasis im Flachmeer, kaum aber küstenfern in der Tiefsee der Fall ist), kann sich eine Spur erhalten, weil das Tier einen Hohlraum auf **beiden** Seiten hinterlässt. Ein Tier, das eine bestehende Biomatte unter einer solchen kurzfristig entstandenen dünnen Sandschicht, die z.B. durch Wellen herbeitransportiert wurde, weiter verfolgt, beeinflusst das darüber und (!) darunter liegende Sediment – auf beiden Seiten bleibt ein Abdruck erhalten. Ein Unterminierer einer oberflächlichen mikrobiellen Matte ohne darüberliegende spontane Sandbedeckung wird dagegen keine bleibende Spur hinterlassen können.

(Sci. 336, 1693 + 1647).

Zusammenfassung: Hinweise auf Metazoen vor der Gaskiers-Vereisung:

- **Irgendwann zwischen 2015 und 1200 MA (wahrscheinlich zwischen 2000 und 1800 MA):**
wurmformige Spuren von Stirling Ranges/Australien (*Myxomitodes stirlingensis*): paarige (parallele) Spurenfossilien, 1,5 mm bis 2 mm breit, über 2 cm lang; wirken wie die Doppelspuren mukoziliärer Fortbewegung, d.h. wie schleimimprägniert. Könnten allerdings auch von großen Protisten, Prostistenkolonien oder synzytialen Protisten stammen. Nach molekularkladistischen Daten dürften zu diesem Zeitpunkt noch keine Bilateralier existiert haben.

- **Chorhat-Sandstein, Indien (? 1600 MA):**
Spurenfossilien wurmhähnlicher Wesen, die mikrobielle Matten (Sauerstoffmaske, UV-Schutz) unterminierten. Nach verschiedenen früheren Datierungen nur 560 bis 1100 MA alt, nach zwei neuen, voneinander unabhängigen Datierungen aber 1600 MA. Kritiker halten die Spuren aber für Schrumpfungsrisse.

- **760 MA (oder kurz danach) bis 548 MA:**
Otavia, kugelförmige Kalkschwämme mit bis zu 5 mm Durchmesser

- **740 MA, Huainan Distrikt, Nordchina:**
Protoarenicola, *Pararenicola*: 15 – 20 mm lange wurmartige Organismen mit feiner Segmentation, ein Körperende gerundet, das andere mit breiter, kreisförmiger Öffnung mit einer rüsselartigen Struktur. Pogonophora (Bartwürmer)? Neuerdings aber als Haltestrukturen von algenartigen Organismen interpretiert.

- **650 – 635 MA, Trezona Formation, Australien (kurz vor Beginn der Marinoan-Vereisung):**
vermeintliche Körperfossilien von Schwämmen

- **> 635 MA**
Biomarker für Demospongea; unklar, ab welchem Zeitpunkt der Nachweis dieser Biomarker beginnt; auf jeden Fall noch nicht im Sturtian; Erstnachweis irgendwann zwischen 751 und > 635 MA. Allerdings lässt sich nicht ausschließen, dass die Biomarker von inzwischen ausgestorbenen (möglicherweise einzelligen) Demospongea-Vorläufern stammen. Inzwischen konnte aber gezeigt werden, dass diese Biomarker auch von heterotrophen Protisten wie Rhizaria gebildet werden und dass sehr viele Indizien darauf hindeuten, dass diese Biomarker im Cryogenium und Ediacaran tatsächlich auf Protisten und nicht auf Demospongea zurückgehen!

- **kurz nach 632,5 MA (2 m über einer so datierten Aschenlage) der unteren Doushantuo-Formation (Lantian Member II, direkt über den Deckkarbonaten der Marinoan-Vereisung), China:**
vermeintliche Metazoenfossilien (unterschiedliche Typen)

- **zwischen 609 und 582 MA, Tacuari Formation, Uruguay, flachmarine Sedimente:**
intrasedimentäre Spuren kleiner (max. 1 cm großer) Organismen, die über eine peristaltisch getriebene Fortbewegung verfügen haben müssen (Hinweis auf Bilateralia)

„Post-Gaskiers-Zeit“ (< 582 MA):

ab 575 MA (naA ab 579 MA):

Avalon-Biota: 579 – 565 MA (tiefer Ozean)
Ediacara-(Nama)-Fauna s. str.: 555 – 542 MA

Datierung: die Ediacara-Fauna setzt mit kurzem Zeitabstand nach Ende der Gaskiers-Eiszeit ein, zunächst noch mit geringer Diversität; in neueren Arbeiten wird der Beginn auf 575 MA datiert. Die Diversität nahm langsam zu und schon vor 565 MA (Neufundland) existierten typische ediacarische Faunen; das Maximum der Diversität wurde nach neuesten Datierungen nicht erst in den letzten 6 MA vor der Grenze zum Kambrium (544 bis 543 MA), sondern schon vor >555,3 MA erreicht. Auf dieses Alter wurde eine diverse Ediacara-Fauna von der Küste des Weißen Meeres (Russland) datiert, die sehr gute Übereinstimmungen mit der typischen Ediacara-Fauna Australiens (Flinders Range) zeigt und mit *Kimberella* den ältesten sicher dokumentierten coelomaten Bilateralier sowie die ältesten ediacarischen Spurenfossilien enthält (Sci. 288, 841 ff.). Von Flinders Range und/oder der Weißmeerküste stammen ca. 60 % aller gut beschriebenen ediacarischen Fossilien. In der Ukraine wurden fossilreiche Ediacara-Faunen auf 551 +/- 4 MA datiert, in Namibia auf 548,8 +/- 1 bis 543,3 +/- 1 MA.

Typische diverse Ediacarafaunen traten erstmals vor 565 +/- 3 MA auf (Mistaken Point, Neufundland). *Charnia masoni* hat in Neufundland wohl mehr als 30 MA existiert und findet sich schon 1500 m (!) unter der klassischen Fundschicht, die auf 565 MA datiert wurde. Eine weitere in diesen älteren Schichten entdeckte **Charnia-Art ist mit fast 2 m Länge** die größte bisher bekannte Art der Vendobionta; die Formationen, die diese Fossilien enthalten, liegen über der glazialen Gaskiers-Formation, die etwa 580 MA alt ist, müssen also jünger als 580 MA sein, aber deutlich älter als 565 MA (Natw. Ru. 6/2003 S. 328).

Die Datierung der Fundstelle am Weißen Meer (Zimnie Gory) betrifft eine vulkanische Asche etwas oberhalb des unteren Abschnitts des fossilhaltigen Profils (553 +/- 0,3 MA). Zu den jüngeren Schichten (50 – 100 m über der datierten Asche) hin bleibt die Anzahl der Körperfossilien auf Gattungsniveau zwar etwa konstant, die Artenfülle und Anzahl der Fossilien nimmt aber zu, und auch die Spurenfossilien erscheinen fortschrittlicher. Die jüngeren Schichten korrelieren bezüglich der Körper- und Spurenfossilien sehr gut mit Flinders Range, Südaustralien (Erhaltungszustand, Gattungen und Arten). Aber schon die Spurenfossilien *unterhalb* der datierten Asche (d.h. > 553 +/- 0,3 MA) belegen, dass bereits damals Metazoen existierten, die zu aktiver Fortbewegung und Graben befähigt waren, was eine höhere morphologische Komplexität erfordert, als bei Cnidariern und Plattwürmern angetroffen wird.

Körperfossilien unterhalb der datierten Asche (>= 553,3 MA): *Anfesta* +, *Beltanelloides*-Ähnliche, *Bonata*, *Charnia* +, *Cyclomedusa* +, *Dickinsonia* +, *Ediacara* +, *Eoporpita* +, *Hiemalora*, *Inaria* +, *Irridinitus* +, *Kaisalia*, *Kimberella* +, *Nimbia*, *Protodipleurosoma*, *Tribrachidium* + (+ = auch oberhalb der datierten Asche vertreten); nur

oberhalb der datierten Asche (< 553,3 MA): *Ovatoscutum*, *Staurinidia*, *Brachina*, *Mawsonites*, *Nemiana*, *Oarvancorina*, *Vendia*, *Yorgia*.

Der Mangel von Spurenfossilien aus noch deutlich älteren Zeiten (sehr strittige Ausnahmen: s. 1600 und 1312 MA) beweist, daß das relativ rasche, wenn auch graduelle Einsetzen der Ediacara-Fauna kein Artefakt mangelnder fossiler Überlieferung, sondern ein reales Ereignis ist, das u.a. mit dem Sauerstoffgehalt in Atmosphäre und Wasser sowie Veränderungen der Chemie der Weltmeere (z.B. Ca-Gehalt) in Verbindung gebracht wird. Die weite Verbreitung der Faunen im obersten Präkambrium wird damit erklärt, daß es (unterstützt durch tektonische Veränderungen: Auseinanderbrechen des damaligen Superkontinents, Entstehung von Becken und Flachmeeren) der Fauna gelang, in küstennahe Flachmeere vorzudringen, nachdem mit fortschreitendem Aufbau des Ozonschirmes die Strahlenbelastung auch dort für höhere Lebensformen erträglich wurde (Eukaryonten sind strahlensensibler als Prokaryonten, weshalb auch die mikrobielle Landbesiedlung zunächst durch Cyanobakterien und eisenbakterienartige Mikroben erfolgt war).

Allerdings wurde dann im Jahr 2008 in Nevada ein kleines 570 MA alten Spurenfossil entdeckt in Form von zwei parallelen Reihen kleiner Punkte (< 2 mm Durchmesser). Vergleichbare Spurenfossilien finden sich dann erst wieder vor 540 MA in China. Die Spuren wurden in weichem Sediment hinterlassen. Sie ähneln Spuren von Tausendfüßern, könnten aber auch von einem anderen ca. 1 cm breiten wurmförmigen Tier mit grazilen beinartigen Fortsätzen stammen.

Im Jahr 2010 schließlich fand man schmale, bis 17,2 cm lange Spuren in 565 MA alten Schichten von Mistaken Point, Neufundland. Bereits damals müssen in 1000 m Meerestiefe mobile Tiere gelebt haben. Vermutlich waren die am Boden verankerten Suspensionsfresser in der Lage, ihre Position zu verändern, z.B. um Nahrung zu finden oder Stresseinflüssen aus der Umgebung auszuweichen (Geology 38, 123).

Noch älter sind die Spuren höchstens 1 cm langer Organismen in der Tacuari-Formation Uruguays (zwischen 609 und 582 MA) (s.o., Hinweise auf peristaltische Fortbewegung).

Aus Schichten aus dem Bereich der Ediacaran-Kambrium-Grenze Brasiliens wurden die ältesten meiofaunalen Spurenfossilien beschrieben (Meiofauna: 0,3 – 1 mm große Organismen); die ältesten Exemplare datieren irgendwo in der Spanne zwischen 555 und 542 MA und sind damit eindeutig noch ediacarisch. Durchmesser der Spuren 0,05 bis 0,6 mm, wahrscheinlich von nematoden-artigen Organismen, die sich mit undulierenden Bewegungen durch das Sediment bewegten (ältester Nachweis meiofaunaler Bilateralier) (Nat Ecol Evol. 1: 1455).

Zur Ediacara-Fauna gehört auch die Nama-Fauna Namibias mit frei beweglichen und sessilen Metazoen und Trichterkolonien aus gesetzmäßig verzweigten Röhren, z.T. nesselartig. *Pteridinium*, *Namalia* und *Rangea* aus der ob. Nama-Formation und dem Pound-Sandstein wurden früher mal zur O Gorgonacea, mal zur O Pennatulacea (Seefedern) (beides Unter-KL. Octocorallia), neuerdings jedoch in einen eigenen Stamm **Petalonamae** eingestuft; nach neuer Erkenntnis haben sie nichts mit den Octocorallia bzw. Seefedern zu tun.

Interpretation von Ediacara-Fossilien nach MORRIS (1993):

Die Vendobionta-Hypothese (matratzenartige Metazoa ohne Beziehung zu den Diplo- und Triploblasten als erster mißlungener Versuch einer metazoischen Radiation) weicht einer differenzierteren Sichtweise, wonach die Ediacara-Fauna durchaus aus heute relevanten Bautypen bestand, allerdings bei Dominanz der Diploblasten (besonders Coelenterata) über die ebenfalls schon mit vielen Stämmen vertretenen Triploblasten. An der Grenze zum Kambrium ändert sich das Verhältnis zwischen Diplo- und Triploblasten dramatisch zugunsten der Triploblasten, was aber durchaus ein Artefakt der ungünstigen fossilen Überlieferung früher und kleiner triploblastisch-coelomater Metazoen sein könnte, so daß die Fossilüberlieferung die tatsächlichen Verhältnisse überzeichnen könnte und der Wechsel zu coelomaten Triploblasten auch viel gradueller verlaufen sein könnte. Im Ediacaran waren u.U. die größeren Diploblasten gegenüber den kleinen, aber komplizierter gebauten Triploblasten bzgl. der fossilen Überlieferung im Vorteil; erst mit Beginn der Biomineralisation im Unterkambrium wurden jetzt die Triploblasten häufiger und besser erhalten als Diploblasten. (Burgessschiefer-artige Erhaltungsbedingungen in einem Abschnitt der Doushantuo-Formation sprechen aber eindeutig **für das tatsächliche Fehlen triploblastischer Weichkörperfossilien**, zumindest in diesem Gebiet; s.o.).

Einige Ediacara-Tiere zeigen Anzeichen für Muskeln und Kreislaufsysteme. Die rez. Tiefwasserhexakoralle *Leptoseria fragilis* mit einer Geißeloberfläche (anstelle der üblichen Tentakeln zur Nahrungsaufnahme) sowie einem internen, durch Poren nach außen kommunizierenden, kanalähnlichen gastrovaskulären System könnte (ggf. auch konvergent) analog zu Taxa der Ediacara-Fauna konstruiert sein. Es gibt Indizien, daß alle wesentlichen Gruppen der Coelenterata bereits in der Ediacara-Fauna vertreten waren, darunter **Anthozoa, ?Octocorallia (Actinista), korallenähnliche Tiere** (aufgrund von Biomineralisation von Cnidariern), **Scyphozoa, Conularien**. Hydrozoa dürften nach Daten aus der molekularen Uhr im Ediacaran noch nicht existiert haben (J. Paleont. 78, 51).

Die Ediacara-Tiere weisen (wie heutige Medusen) ein hoch effektives Hydroskelett auf, mit dem sich gewaltige Körpermassen (bei heutigen Quallen bis 0,5 t) stabilisieren lassen.

Biomineralisation im Vendian:

Bereits im unt. Redkino-Vendian im Laufe des Ediacara-Alters ist erstmals Kalk-Biomineralisation (*Cloudina*, evtl. auch an Algen) nachweisbar; am Ende des Präkambriums lassen sich bei den Metazoen-Wohnröhren bereits chemisch unterschiedliche Typen nachweisen (rein organisch, chitinig-hornig, mineralisiert mit Phosphaten, Karbonaten oder -seltener-Kieselsäure), so daß hier bereits Anzeichen einer biochemischen Evolution vorliegen; die Synthesewege waren noch nicht so starr festgelegt wie später; wichtigstes Skelettmineral des Präkambriums war Calciumphosphat (zu 2/3, im M-Kambrium dagegen nur 1/2; ab dem Ordovizium überwiegt dann Ca-Karbonat).

Die Ca-Phosphat-Produktion gilt als das biochemisch einfachere Verfahren, Karbonatskelette lassen sich aber mit weniger Energie produzieren (und setzten sich daher durch). Zwar weisen die Wirbeltiere wieder Phosphatskelette auf, sie beziehen Phosphor jedoch nicht aus dem Wasser, sondern aus der Nahrung; außerdem stellen die Wirbeltierknochen ein Depot für P dar; diese Depotfunktion für Phosphat ist wahrscheinlich sogar die ursprüngliche Funktion des Wirbeltierskelettes (Festigungs- und Stützfunktion sekundär). Eine hohe lokale Verfügbarkeit von Phosphat ist Voraussetzung für die für Wirbeltiere typische hohe Muskelaktivität und Ausbildung

nervöser Zentren; so könnte sich auch die Anlage der Wirbelsäule in der Nähe der Rumpfmuskulatur und Hauptnerven erklären (PFLUG).

Coronacollina acuta (Rawnsley Quarzit, Südaustralien):

Ältester Organismus, der aus verschiedenen Elementen/Materialien (artikuliert) zusammengesetzt ist. Triradialer Kegel (Weichkörper), von dem mehrere linealgerade Stacheln – bis 37 cm lang! – radial abgehen, die wohl als Stützen dienten; meistens disartikuliert erhalten, in seltenen Fällen aber auch noch am Kegel angeheftet. Sie müssen aus harter Substanz wie opalines Silikat oder Kalziumkarbonat bestanden haben. Die Stützfunktion dürfte derjenigen kambrischer *Choia* (Demospongea) entsprochen haben, was die Vermutung nahelegt, bei *Coronacollina* könne es sich auch um einen Schwamm gehandelt haben. Trotz des einfachen Bauplans eines der komplexesten Organismen des Ediacarans, zumal der Weichkörper-Kegel stabil genug war, bei der fossilen Überlieferung der Kompaktation zu widerstehen (PNAS 112: 4865).

***Namapoikia*, 549 MA:**

Erste größere, komplett biomineralisierte Metazoen in 549 MA alten Schichten der Omkyk Member der nördlichen Nama Group, Namibia (Datierung: Die Ascheschicht direkt über der Omkyk Member ist 548,8 ± 1 MA alt). Individuen der Art *Namapoikia rietoogensis* weisen bis zu 1 m Durchmesser auf und sind bis 25 cm hoch; ihre Zugehörigkeit ist unklar, evtl. Schwämme oder Cnidaria. *Namapoikia* bedeckt oftmals die Oberfläche der Wände von vertikalen syndimentären Fissuren in mikrobiellen Riffen aus Thrombolithen und Stromatolithen (Bioherm), gelegentlich aber auch offene Riffoberflächen. Die genannten Fissuren sind häufig, manchmal in Abständen von nur 3 m, bis 5 m lang und bis zu 0,3 m breit.

Das biomineralisierte Skelett von *Namapoikia* ist komplex und robust. *Namapoikia* beginnt seine Entwicklung als knoten- oder kegelförmiges Individuum und verschmilzt entweder mit anderen Individuen, oder es breitet sich blattförmig seitlich aus. Das Skelett ist modular und besteht aus zahlreichen unvollständigen, laufend miteinander verbundenen Röhren von 1,5 bis 5 mm Durchmesser, die sich beim Wachstum offenbar nicht mit ausdehnten. Skelettelemente haben einen Durchmesser von 0,5 bis 3,5 mm. Longitudinale Trennwände sind vorhanden, und die Röhren wachsen durch Längsteilung.

Namapoikia lebte ca. 15 MA vor den ältesten bisher bekannten großen Metazoen mit biologisch kontrollierter Mineralisation. Die bisher aus dem Vendium bekannten kalzifizierten Taxa waren solitäre Individuen mit schwacher Biomineralisation und unklarer systematischer Zugehörigkeit. Es folgte dann die Small-shelly-Fauna des Nemakit-Daldyn bis Tommotian.

Neuere Befunde in Namibia deuten auf einen gleitenden Übergang über die PCG, z.B. erscheinen typische unterkambrische Formen wie *Anabarites* und *Cambrotubulus* (Vertreter der Small-Shelly-Fauna) schon im allerersten Präkambrium, während *Cloudina* die Grenze ins Kambrium minimal überschreitet.

Große Metazoen mit stark biomineralisierten Skeletten waren bislang dann erst ab dem Tommotian bekannt. Das Skelett von *Namapoikia* erinnert in seiner Größe an Schwämme und Korallen des mittl. Paläozoikums. Die Zugehörigkeit von *Namapoikia* ist unsicher.

Aus dem Unterkambrium sind verschiedene Skelettfossilien bekannt, die als Korallen oder Corallomorpha beschrieben wurden; *Namapoikia* ähnelt in dieser Hinsicht den kleinen cerioiden Corallomorpha des Botomian (*Yavoripora* aus Sibirien) sowie den rätselhaften, ebenfalls

inkrustierend wachsenden Taxa *Labyrinthus* und *Rosellatana* aus Ost-Nordamerika und Britisch Kolumbien. *Yaworipora* und *Labyrinthus* wachsen als miteinander verbundene, dickwandige, polygonale Röhren < 5 mm Durchmesser; *Rosellatana* zeigt einen regelmäßigeren Röhrenbau mit polygonalen oder runden Lumina bis 1,5 mm Durchmesser; allen drei Taxa fehlen Tabulae.

Diese drei Taxa und *Namapoikia* zeigen eine eindeutig modulare Organisation, die Affinitäten zu einigen kalzifizierten Protozoen, Porifera oder Cnidaria nahe legt. Der Röhrenbau der vier Taxa erinnert speziell an Chaetetiden (eine polyphyletische Gruppe von kalzifizierten Schwämmen, Mittelordovizium bis rezent) und Tabulata (U-Ordov. bis Perm). Der Röhrendurchmesser von *Namapoikia* ist wesentlich größer als bei allen skelettierten Protozoen und Algen (so dass diese ausgeschlossen werden), in geringerem Umfang aber auch größer als bei Chaetetiden. Daneben weisen *Namapoikia*, *Labyrinthus*, *Rosellatana* auch einige Gemeinsamkeiten mit den Tetradiiden auf, das sind aragonitische Corallomorpha aus dem Ordovizium mit unklarer genauer Position innerhalb der Cnidaria.

Da nach molekularkladistischen Daten die Trennung zwischen Schwämmen und Cnidariern vor mind. 670 MA vollzogen war, älteste Schwammkörperfossilien und –nadeln seit dem Ediacaran (obere Doushantuo-Formation) bekannt sind, (sehr strittige!) demospongea-typische Biomarker bereits aus der Zeit vor der Marinoan-Vereisung (> 635 MA) und Körperfossilien vermeintlicher Kalkschwämme (*Otavia*) sogar seit ca. 760 MA, ist eine Interpretation der o.g. Taxa als Schwämme durchaus mit bisherigen Daten kompatibel. Reste von Weichkörper-Cnidariern sind aus dem Vendian ebenfalls bekannt (z.B. obere Doushantuo Formation, China; Ediacara-Faunen). Eindeutige Körperfossilien von Seeanemonen sind aus dem Unterkambrium bekannt.

Schwämme und Cnidarier haben mehrfach konvergent Biomineralisation entwickelt (allein die Skleractinischen Korallen mind. 4 x), und beide Gruppen können relativ leicht Hartteile entwickeln oder auch wieder abbauen. Viele der kalzifizierten Cnidarier des U-Kambriums zeigen keine deutlichen Affinitäten zu den späteren paläozoischen Korallengruppen Rugosa und Tabulata. Möglicherweise handelt es sich bei *Namapoikia* also um eine weitere, eigene Linie modularer Biomineralisation vermutlich innerhalb der Porifera oder Cnidaria.

Gleichzeitig beweist *Namapoikia*, dass die Riffgemeinschaften im oberen Vendian komplexer gebaut waren als bisher angenommen (Sci. 296, 2384).

Nicht biomineralisierte, flexible Röhren von 0,6 bis 2,1 mm Durchmesser und > 10 cm Länge (es wurden immer nur Fragmente gefunden, offenbar keine kompletten Exemplare, Gesamtlänge daher unbekannt) finden sich in der 548 bis 542 MA alten Schwarzrand-Subgroup (Nama-Group, Namibia). Die Röhren waren aus stabiler, aber flexibler organischer Materie aufgebaut. An einer Fundstelle zeigen die Röhren Hinweise auf längsgerichtete Falten und einige weisen auch Verzweigungen auf (zu *Vendotaenia antiqua* gestellt), an einer anderen (älteren) Fundstelle fehlen Falten und Verzweigungen. Die organischen Röhren stellen die häufigsten Fossilien der Nama-Gruppe, ähnliche Röhren finden sich aber auch an vielen anderen Fundstellen weltweit. Die Röhrenfossilien stellen offenbar die häufigsten Reste ediacarischen Lebens dar – jedenfalls im späten Ediacaran (J. Pal. 83, 110).

Im oberen Ediacarian der Shaanxi Provinz Südchinas (Gaojiashan Lagerstätte, 551 – 541 MA) finden sich unterschiedliche röhrenförmige Fossilien, teilweise schwach mineralisiert (*Shaanxilithes*, *Conotubus*, *Gaojiashania*, *Sinotubulites*, *Cloudina*), sowie kalkige Mikrofossilien (*Protolagena*). In der mittleren Gaojiashan Section sind die weichkörperigen bzw. leicht

mineralisierten röhrenförmigen Tiere pyritisiert. Sie wurden infolge plötzlicher Ereignisse – unterhalb der durchschnittlichen Basis von Sturmwellen – rasch *in situ* mit Sediment bedeckt und dann unter Einwirkung von Mikroorganismen pyritisiert – ein Mechanismus, der auch im Phanerozikum für ungewöhnlich gute Erhaltung der Fossilien sorgte (z.B. Hunsrückschiefer), aber schon im Ediacaran, wie an diesem Beispiel erkennbar, etabliert war (Palaios 25, 487).

Erste Metazoenriffe ?

In der Omkyk Member der Nama-Group finden sich bereits vor 547,32 \pm 0,31 MA Riffe, die scheinbar von zwei *Cloudina*-Arten unterschiedlicher Größe gebildet wurden – 17 MA vor den Archaeocyathen-Riffen des Tommotians (530 MA).

Die einzelnen Individuen zementierten sich dabei aneinander ohne Beteiligung von Mikroorganismen. Gleichwohl wuchsen die *Cloudina*-Riffe in räumlicher Assoziation mit größeren Riffen aus Thrombolithen und Stromatolithen; dieser Riffkomplex war über 300 m hoch und über 7 km lang; die mikrobiellen Riffe bildeten dabei elliptische Strukturen von 20 m Durchmesser, 5 bis 10 m Breite und 5 m Höhe; sie waren in der Längsachse miteinander verbunden und bildeten so einen Riffkomplex, der etwa parallel zur damaligen Küstenlinie verlief. Im Zentrum der mikrobiellen Riffe befinden sich meist große Thrombolithe, oft mit eingeschlossenen *Cloudina* und *Namacalathus*; weiter außen saßen Stromatolithe von bis zu 0,75 m Durchmesser. *Namapoikia* wuchs inkrustierend auf vertikalen Wänden senkrecht verlaufender synsedimentärer Fissuren.

Die *Cloudina*-Riffe sind dicht gepackt mit *Cloudina*-Röhren; die einzelnen Bioherme erreichen Durchmesser bis zu 1,5 m. Lücken zwischen den Röhren sind nicht von mattenbildenden Mikroorganismen gefüllt, sondern großen Botryoiden (Radius bis 50 mm Durchmesser); es handelt sich dabei um frühe marine Aragonit-Zemente, die inzwischen zu Kalzit metamorphosierten.

Die Riffbildung wurde aber vermutlich durch Mikroorganismen vermittelt, indem sich *Cloudina* (ursprünglich wohl fast vertikal) an ein hartes mikrobielles Substrat heftete, wobei die Röhren dann horizontal oder fast horizontal weiter wuchsen. Manche Exemplare gabelten sich in einem Winkel von 60 bis 90 Grad. Innerhalb der Gemeinschaften war die Wachstumsrichtung regelmäßig. Die Anheftung der *Cloudina*-Röhren aneinander konnte auf zweifache Weise geschehen: junge Individuen hefteten sich mit ihrem Apex an die äußere Wand älterer Individuen; das junge Individuum wuchs dann oft senkrecht zum älteren Individuum; in den ersten 5 mm nahm der Röhrendurchmesser deutlich zu. Nahe beieinander liegende Röhren sind oft zusammenzementiert, offenbar durch skelettale Strukturen, die von *Cloudina* selbst produziert wurden.

Die Trichter-in-Trichter-Struktur im Bauplan der *Cloudina*-Röhren dürfte der Verteidigung gedient haben; Bohrlöcher finden sich immer mit einem gewissen Mindestabstand von der Öffnung der Röhre, so dass aus der Öffnung offenbar weichgewebliche Strukturen herausragten, die zur Verteidigung dienten und damit Bohrungen im öfFnungsnahen Abschnitt verhindern konnten. Die Aggregation der *Cloudina*-Schalen als Riff bot mehrere Vorteile: verringertes Risiko, (a) von konkurrierenden Organismen überwachsen zu werden, (b) einer Invasion von Larven anderer Taxa, oder (c) zum Opfer von Beutegreiferattacken zu werden. Aggregierende Strukturen wurden im Ediacaran daher auch von dem skelettalen Taxon *Namacalathus*, aber auch von dem Weichkörpertaxon *Fusinia dorothea* beschrieben.

Die Anordnung der *Cloudina*-Röhren und das horizontale Wachstum sprechen dafür, dass es sich um Suspensions-Fresser handelte, wobei die Öffnungen der Röhren zu nährstoffreichen Strömungen hin orientiert waren. *Cloudina* war weltweit verbreitet; andernorts finden sich die Röhren vertikal innerhalb oder auf mikrobiellen Oberflächen (apikal angeheftet), vertikal oder mehr oder weniger horizontal in Thrombolithen eingebettet oder an die äußersten Oberflächen von Thrombolithenköpfen angeheftet.

Somit bestand der Riffkomplex der Omkyk Member aus einer komplexen Gemeinschaft aus einzelnen, mit Thrombolithen assoziierten *Cloudina*, frei-wachsenden, riff-bildenden *Cloudina*, thrombolithen-assoziierten *Namacalathus*, vertikale Sedimentrisse besiedelnden *Namapoikia*. Die Fähigkeit der Zementation der Skelette zwischen verschiedenen Individuen erlaubte dabei *Cloudina* (a) ein erhöhtes Wachstum über dem Substrat, (b) eine erhöhte Stabilisierung gegen mechanische Beanspruchung und (c) eine erhöhte Resistenz gegenüber Beutegreifern. Es handelt sich somit um Fähigkeiten, die im Wettbewerb um Lebensraum und Schutz vor Beutegreifern relevant waren und deutet auf die Hypothese, dass sowohl Skelettbildung wie Riffbildung bei Metazoen initiiert wurden

(a) durch Konkurrenz um Substrat

(b) durch Beutegreifer unter den Bilateria,

beide Faktoren lösten offenbar schon im Ediacaran einen erheblichen Selektionsdruck aus (Sci. 344, 1504).

Neue Untersuchungen auf der Basis von 3D-Rekonstruktionen zeigten dann allerdings später, dass es sich nicht (!) um Riffe handelte, sondern um zusammengeschwemmten Detritus, d.h. keine in-situ-Fossilisation. *Cloudina* war selbst also kein Riffbildner, sondern spielte eine untergeordnete Rolle in ediacarischen Riffsystemen (PNAS 115: E2519).

Mobilität ediacarischer Tiere (PNAS 112: 4865).

Während die meisten Ediacara-Organismen stationär oder (z.B. an klebrigen Biomatten) angeheftet lebten, kennt man inzwischen mindestens vier Taxa, die sich aktiv fortbewegten:

- die mattengrasende *Kimberella* (mit der Fraßspur *Kimberichnus*)

- *Dickinsonia* und *Yorgia* (ad Dickinsoniamorpha), die offenbar eine Zeitlang an einer Stelle blieben und dabei die unter ihnen befindlichen Mikrobenmatten zersetzten und sich davon ernährten, bevor sie sich an eine andere Stelle der Matte weiterbewegten. Die Spuren deuten auf Kontraktionsbewegungen der Organismen hin, wohl peristaltische Kontraktionen von Muskeln (bei den *Petalonamae* finden sich derartige peristaltische Kontraktionen dagegen *nicht!*).

- *Helminthoidichnites* als Spurenfossil eines Mattenunterminierers. Gelegentlich spiralförmig oder Wechsel in der Höhe der Spur, um direkte Kreuzungen mit anderen Spuren zu vermeiden. Häufig in Flachwasserablagerungen jüngerer Ediacara-Fundstellen. Nur Bilateria dürften in der Lage gewesen sein, solche Spuren zu hinterlassen.

Die ältesten Spurenfossilien stammen aber wohl von actinia-artigen Polypen, die einfache gerade oder gebogene Fortbewegungsspuren in asche-bedeckten Tiefwassersedimenten der Mistaken Point Formation hinterließen.

Paleopascichnus, *Yelovichnus*, *Neonereites* werden dagegen neuerdings als inkrustierte Körperfossilien und nicht mehr als Spuren angesehen.

Klassifikation ediacarischer Fossilien nach MORRIS u.a. (ergänzt):

Diploblasten:

Inaria: **actinistische Koralle** (z.B. Octocorallia)

Charniodiscus, *Rangea*, *Pteridinium*, *Charnia*, *Arborea* pennatulacea-artige Fossilien, evtl. als Repräsentanten der Anthozoa, neuerdings vermehrt als eigener Stamm (**Petalonamae***) aufgefasst (wedelartig, aufrecht stehend, im Boden verankert);

Pteridinium stirbt an der PC-C-Grenze aus (s.u.: Petalo-Organismen).

Von *Charniodiscus* sind weltweit 5 – 6 morphologisch unterschiedliche Arten bekannt. Sie lebten nach einer Auffassung als Filtrierer und nutzten unterschiedliche ökologische/Filterstrategien, um den Wettbewerb um Ressourcen untereinander zu begrenzen (J. Palaeont. 78, 827).

Von *Charniodiscus* nimmt man aber auch an, dass er ein geschlossenes Blatt bildete und kein Filtrierer war: Plankton und Schwebepartikel blieben an vielen winzigen klebrigen Pseudopodien hängen und wurden wie bei Amöben im Protoplasma verdaut.

Die Verankerung mit einer Scheibe funktionierte nur auf einer festen, sehr stabilen Biomatte – im lockeren Sand wäre das nicht möglich gewesen. Die Muster auf der Ober- und Unterseite waren identisch wie bei einer Luftmatratze. (Ebenso *Fractofusus*, Mistaken Point). (Fossil Art Ausstellung, Dresden 2013).

Cloudina u.a. Röhrenbildner: wahrsch. zu den Cnidariern gehörig (überschreitet die Grenze zum Kambrium minimal!); *Sinotubulites* (Röhrenfossil aus Südchina).

In der Sepkowski-Datei wird *Cloudina* (Vendium bis Nemakit-Daldynian) zusammen mit der vendischen *Sinosabellidites* in die Klasse **Cribricyathia** gestellt (Vendium bis Botomian); die Klasse umfasst 39 Gattungen, die bis auf die beiden o.g. Taxa auf das U-Kambrium beschränkt sind.

Scyphomedusen und/oder echte Quallen (medusoide Formen: *Mawsonites*, *Beltanella*, *Ediacara*) (ediacarische Quallen erreichten bis 1 m Durchmesser!). Die Sepk.-Datei nennt *Corumbella* und *Tirasiana* als Scyphozoen inc. sed. aus dem oberen Vendium.

Conomedusites als möglicher erster Vertreter der zu den Scyphozoen zählenden **Conularien**. Weiterhin *Vendoconularia triradiata* (Onega River, Russland, ob. Vendian) als Conularienartiger; sechs Facetten und dreiseitige Symmetrie deuteten aber auch auf phylogenetische Beziehungen zu den Trilobozoa. Eine Neubearbeitung verdichtete aber die Indizien, dass es sich um Conularien handelt (Palaeont. 48, 619).

Trilobozoa: Medusenartige mit triradialer Symmetrie (*Anabarites*, *Skinnera*, ?*Tribrachidium*): tellerförmige Fossilien mit drei strahlenförmigen Kanälen im Inneren (rez. Quallen haben dagegen eine Vierteilung!), medusenähnlich, daher zu den Cnidariern gestellt; ob. Vendian bis U-Kambrium, nach dem U-Kambr. erloschen.

Demospongeae mit Silikatnadeln im Iran (ediacarisch?) sowie < 580 MA alte Kiesel-schwämme aus der Doushantuo-Formation, die rez. Schwämmen ähneln (non-hexactinellid) sowie Hexactinellida aus dem ob. Ediacaran der Mongolei.

***Petalo-Organismen (Petalonamae):** meist bis 25 cm, selten auch größer (*Charnia* in > 565 MA alten Ablagerungen Neufundlands bis fast 2 m lang; s.o.); blattförmig, oval-länglich, teilweise gestielt, sackförmig oder mit breiter Fläche dem Substrat aufsitzend. Von der Symmetrieachse (=Längsachse) gehen fiederförmige Streifen aus, die ihrerseits wiederum z.T. sogar mehrfach fiederförmig gegliedert sind; die Einheiten der Gliederung sind mm-klein, wahrscheinlich trichterförmig gestaltet.

Bei blattförmigen Petalo-Organismen sind die beiden Seiten des Blattes oft unterschiedlich gestaltet, wobei die Trichter der Fiedereinheiten auf eine Blattseite beschränkt bleiben. Sackförmige Petalo-Organismen scheinen dagegen eine innere Höhlung zu besitzen, die durch die Trichter der Fiedereinheiten ausgekleidet ist und sich in der Symmetrieebene nach oben öffnet.

Die Petalo-Organismen scheinen Hartteile zu besitzen, die als faserige Relikte vor allem in den Zwickeln der Fiedern erhalten sein können.

Vermutlich handelte es sich also um koloniebildende Organismen ähnlich den Pennatulaceae; dass die Petalo-Organismen aber tatsächlich zu den Pennatulaceae gehören, gilt heute als widerlegt; Seefedern sind moderne, hochspezialisierte Angehörige der Octocorallia und haben nichts mit den Vendobionta zu tun (THENIUS 2000 S. 57).

Gliederung der Petalonamae (als Klasse) nach Sepk.-Datei (24 Gattungen):

Erniettamorpha: nur oberes Vendium:

Bomakiella, Ernietta, Inkrylovia, Mialsemia, Nasepia, Phyllozoon, Praecambridium, Swartpuntia, Vendia, Vendomia, Windermia

(cf. *Swartpuntia* wurde kürzlich auch aus dem U-Kambrium von Kalifornien berichtet; die Schichten sind eindeutig unterkambrisch und umspannen mindestens zwei Trilobitenzonen; J. Palaeont. 74, 731).

Rangeomorpha: oberes Vendium bis M-Kambrium (weil *Thaumaptilon* noch einbezogen ist):
Arborea, Glaessnerina, Khatyspytia, Paracharnia, Rangea, Vauzutsinia (alle ob. Vendium, außerdem: *Thaumaptilon*, Burgess-Schiefer, neuerdings als Pennatulacee interpretiert)
inc. sed.: *Archaeichnium, Ausia, Ramellina, Vauzutsuvia, Zolotytsia* (alle ob. Vendium) sowie *Emmonsaspis* (Botomian)

Folgende Medusengruppen sind somit seit dem ob. Präkambrium vertreten:

- Scyphomedusen (ex Conularien)
- Conularienartige (+) (ad Scyphomedusa; bis Rhät)
- [--- Chondrophoriden (rez. nur 10 Arten) (= medusoide, also quallenartige Hydrozoen, fossil u.a. auch aus der Kreide bekannt); s.u.]*
- Hydromedusen (fraglich)
- Trilobozoa (+, nur Vendium)
[Siphonophora erscheinen erst im Kambrium].

*Ein Ansatz, die Interpretation ediacarischer diploblastischer Taxa zu überprüfen, besteht im Vergleich mit molekularkladistischen Daten. Sofern Pennatulacea (ad Anthozoa) und Coronatae und/oder Stauromedusae (ad Scyphozoa) bereits (tatsächlich) im Ediacaran vorhanden waren, muss die Basis der Cnidaria zwischen 800 und 1000 MA liegen, was mit Daten molekularer Uhren vereinbar ist. Wären dagegen schon Chondrophorina (= Porpitidae – rezente Segelquallen wie *Porpita* - ; ad Hydrozoa) im Ediacaran (und auch im Paläozoikum) vertreten gewesen, müsste die Basis der Cnidaria bei 1,5 bis 2,0 MrA liegen, was außerhalb aller molekularen Kalkulationen liegt. Daraus ist zu folgern, dass ediacarische (und auch paläozoische) Taxa, die als Chondrophorinen eingestuft wurden, wohl fehlinterpretiert sind, während der Nachweis von Pennatulaceen und Scyphozoen nach molekularen Daten plausibel wäre (J. Palaeont. 78, 51).

Triploblasten (Bilateralia):

Parvancorina und *Diplichnites* als **Arthropoden**

(*Parvancorina* und *Onega* werden neuerdings zu den **Paratrilobita** gestellt; s. Sepkowski-Datensatz)

Pseudovendia charnmoodensis (Maplewall-Serie, oberstes Präkambrium Englands, Leicestershire) als primitiver Arthropode interpretiert

Spriggina [**Sprigginiden**, aufs Vendium beschränkt]:

gehört evtl. zur Stammgruppen der Arthropoden (ggf. gemeinsam mit *Parvancorina* als Entwicklungslinie in Richtung auf die Trilobiten) oder aber auch **polychaeter Annelide** ähnlich den rez. **Tomopteridae**

Dickinsonia: die Segmentation spricht auf jeden Fall dafür, daß es sich um einen frühen Protostomen handelt; bis 1 m groß! Evtl. Vorläufer der Mollusken (Ähnlichkeit mit den Stenothekoida und Monoplacophora); *D.* gehört zu den **Dickinsoniiden** (Vendium, ? Kambrium). Vorder- und Hinterende existieren fossil in gestreckter und zusammengezogener Form, was auf eine flexible Körperwandung schließen läßt; keine dieser Beobachtungen ist mit starren, abgesteppten Organismen im Sinne SEILACHERS vereinbar; es handelte sich mit Sicherheit um biegsame, bewegliche Tiere. Beschaffenheit bei *D.* (und auch anderen Ediacara-Organismen) wahrscheinlich fester als bei Quallen und Würmern; Experimente mit im Sand eingegrabenen Quallen konnten die Art der Erhaltung der Ediacara-Tiere nicht erklären; am ehesten wäre heutzutage für Flechten eine solche Erhaltung plausibel. Maximale Größe lt. PNAS 106, 24: 90 cm x 55 cm, geschätzt 5 cm dick.

Laut Sci. 361: 1246 sogar bis 1,4 m groß.

Man vermutet, dass *Dickinsonia* mit Tausenden von Plasmafortsätzen die Biomatten stationär abweidete; auf dem Weg zu einem neuen Weideplatz hinterließ das Tier auf den sehr festen Matten keine Spuren.

NaA. möglicherweise Stammgruppen-Placozoa: offenbar weiter abgeleitet als Schwämme, aber unter dem Niveau von Eumetazoa. Sicher beweglich (Spurenfossilien!), aber keine Hinweise auf Mund, Anus oder Darm. Vermutlich erfolgte die Nahrungsaufnahme durch Absorption an der Körperunterseite (wie Placozoa). Dies spricht für eine Position zwischen Schwämmen und Eumetazoa wie z.B. Stamm-Placozoa.

Der Nachweis von Cholesterin an einem Exemplar von der Weißmeerküste beweist die tierische Natur von *Dickinsonia* und schließt damit die Flechtenhypothese aus (s.u.). In einigen Exemplaren wurden innere Strukturen nachgewiesen, die der Verteilung von Nahrungsstoffen gedient haben könnten (digestiv-distributives System). Es ist inzwischen unstrittig, dass *D.* mobil war (Spuren!) und offenbar mit der ventralen Seite die Oberfläche mikrobieller Matten abfraß. Wahrscheinlich steht *D.* in keiner Beziehung zu modernen Stämmen, sondern gehört zu einem ausgestorbenen Stamm **Proarticulata** (mobile benthische Metazoa, die Biomatten abgrasten) (Invert. Zool. 14: 92).

Redkinia: Protostomier mit möglicher erster Kieferbildung

Tribrachidium: entweder trilobozoischer Cnidarier oder aber in der Nähe der Trilobozoa (die zu den Echinodermen gehören könnten) stehend

Arkurua: pentagonale Anordnung von vermeintlich mundartigen Organen, daher in die Nähe der Echinodermen (und somit zu den Deuterostomen) zu stellen

Kimberella: frühere australische Funde als Cubozoa eingestuft; besser erhaltene Neufunde vom Weißen Meer ergaben, daß es sich um ein bilateral symmetrisches, ovales, benthisches, 0,3 bis 14 cm großes Tier mit einer dünnen, ovalen (univalven), konzentrisch arrangierten, unmineralisierten, aber (zumindest im zentralen Anteil) sehr steifen Schale und einem breiten, abgeflachten Fuß handelte, das in vielerlei Hinsicht primitiven Mollusken ähnelt. Die crenellierte Zone entspricht ähnlichen Strukturen bei Käferschnecken und Monoplacophoren, die Weichteilanatomie erinnert an kambrische Halkieriiden, die ebenfalls mit Mollusken in Verbindung gebracht werden. Möglicherweise sind die punktförmigen Strukturen in einigen wenigen Exemplaren von *Kimberella* sogar Abdrücke von Skleriten oder kleinen Dornen, wie sie bei Halkieriiden und anderen Mollusken typisch sind; Sklerite selbst wurden jedoch noch nicht gefunden. Es kann z.Zt. nicht sicher bestimmt werden, daß *Kimberella* tatsächlich ein Mollusk ist, von allen rez. Tieren ähneln ihr aber die Mollusken am

stärksten. Sie ist auf jeden Fall komplexer als Plattwürmer.

Neuerdings wurden typische Radula-Kratzmarken zusammen mit *Kimberella* unterhalb der auf 553,5 MA datierten Asche am Weißen Meer gefunden, was den Molluskenstatus von *Kimberella* stark stützt.

Anneliden, z.B. **Pogonophora** und **Sabellarienartige (Sabelliditiden)** gehören wahrsch. zu den Pogonophora; rez. bestehen die Pogonophora aus nur ca. 50 Arten). Bei den fossilen Sabelliditiden handelt es sich um röhrenförmige Hüllen aus ehemals flexibler organischer Substanz, mehrere cm lang, wenige mm dick. Sepkowski stellt sie aber mit *Cloudina* in eine eigene Klasse Cribricyathia (Vendium bis Botomian, Maximum im U-Kambrium).

Igel- oder Sternwürmer (= UST Echiurida) (Nachweis in Südaustralien)
vermeintliche Kotpellets

Spurenfossilien von unzweifelhaften Bilateralia (Weidespuren und Spuren von Sedimentfressern) sind erst im jüngeren Ediacaran nachweisbar (mind. ab 560 MA; außerdem am Weißen Meer unterhalb der auf 553,5 MA datierten Asche) (s. aber strittige ältere Hinweise auf Spurenfossilien: 1600 MA; 1312 MA); 570 MA alt ist ein kleines Spurenfossil aus Nevada (zwei parallele Reihen kleiner Punkte, entspricht Spuren von Tausendfüßern; Abdrücke in weichem Sediment; marin; ähnliche Spuren dann wieder vor 540 MA in China), nach älter sind kleine intrasedimentäre Spuren mit Indizien für Peristaltik aus Uruguay (zwischen 609 und 582 MA; Tacuari-Formation, s.o.).

Aulozoon geht wahrscheinlich auf einen Plattwurm zurück.

Ikaria waariotia (555 MA, Australien; reiskorngroß: 2 – 7 mm lang, 2,5 mm dick), ca. 100 Exemplare gefunden; **ältester Bilateralia Australiens**, grub sich durch das Sediment (Bauch unten, Rücken oben); hinterließ Gänge im Sandstein (*Helminthoidichnites*). Er bewegte sich durch rhythmische Kontraktionen der Muskulatur und hinterließ v-förmige Abdrücke. Sein Aussehen entspricht den theoretischen Vermutungen über einen Stamm-Bilateralia.

Neotenie: An der Weißmeerküste finden sich vier Arten von *Dickinsonia*, davon *D. tenuis* und *D. costata* häufig, wobei *D. tenuis* vor allem in den älteren Schichten (Verkhovka Formation) vorkommt (*D. costata* ist dort selten vertreten und nur mit kleinen Exemplaren), während in den höheren Schichten (Zimny Gory und Erga Formation) *D. costata* häufig ist und in allen ontogenetischen Stadien auftritt. *D. tenuis* zeigt je nach Größe (ontogenetisches Stadium) eine bimodale Verteilung seiner Merkmale (junge Exemplare u.a. mit rundem Körper, vergrößertem Kopfteil und geringer Anzahl von Isomeren am Körperstamm), wobei sich die Merkmale juveniler (!) *T. tenuis* auch in *T. costata* (aller Stadien, inkl. gereifter Exemplare) wiederfinden. (Der Körper von *D.* besteht aus einem Kopf- und einem Stamm-Anteil). Dies spricht dafür, dass *D. costata* durch Neotenie aus *T. tenuis* hervorgegangen ist, und stellt damit den ersten Nachweis von Neotenie bei Ediacara-Organismen dar (Invertebr.. Zool. 14: 92).

Völlig unklar ist die Zugehörigkeit von neuen Funden aus dem Ediacaran Chinas (obere Zhengmuguan und Zhoujieshan Formation); *Horodyskia* und *Palaeopascichnus* weisen reihenweise wiederholte Elemente auf (keine Ichnofossilien). Das Alter der Formationen ist nicht näher bekannt, zwei der vier Taxa finden sich aber auch im oberen Ediacaran der Dengying Formation (551 – 542 MA), was für oberes Ediacaran spricht. *Horodyskia* kommt bereits in 1,5 bis 1,4 MA alten Ablagerungen vor (s. dort) (J. Pal. 81, 1396). *Palaeopascichnus* gilt als riesige Protozoe (Sci. 361: 1246); in Baltica und Avalonia tritt das Taxon zwischen 565 und ca. 541 MA (unmittelbar vor Beginn kambrischer Spurenfossilien) auf.

Ende 2003 wurde aus der Ediacara-Fauna von Flinders Range ein 5 cm langes Fossil in Form einer langgestreckten Kaulquappe berichtet: Flosse auf dem Rücken; Kopf am ventralen Ende, bilaterale Symmetrie, chordatentypische Muskelsegmente; strittig ist das Vorhandensein einer „Wirbelsäule“. Der Fund ist mind. 560 MA alt, evtl. etwas älter (bis 565 MA). (www.palaeo.de). Der Fund war aber auch in 2006 noch nicht publiziert und gilt als sehr umstritten, es könnte sich auch um eine verdrückte *Kimberella* oder *Spriggina* handeln. Angeblich wurden mehrere Exemplare gefunden, aber nur von einem ein Foto publiziert. Die Angelegenheit ist auch im Jahr 2006 ungeklärt.

An der Typlokalität der Ediacara-Fauna in Australien, die etwa das Leben in einer Wassertiefe von 25 m repräsentiert, wurden in ca. 1600 Exemplaren ca. 30 Arten nachgewiesen, von denen sich 67 % auf vermeintliche Coelenterata (besonders Medusoide und Petalo-Organismen), 25 % auf anneliden- und 5% auf arthropodenartige Tiere verteilen.

Funde wie *Kimberella* sind Gegenbeweise gegen Hypothesen, daß die Ediacara-Tiere eine isolierte, ausgestorbene Gruppe von Nicht-Metazoen seien. Sie beweisen - unterstützt von Spurenfossilien -, daß diverse triploblastische Linien schon im oberen Präkambrium vorhanden waren; aus kladistischen Gründen müssen dann aber schon die meisten wichtigen Stämme der Metazoen im Präkambrium existiert haben! Man geht daher davon aus, dass sowohl diploblastische Tiere wie bilaterale Stammgruppen im Ediacaran existierten, und auch Spurenfossilien deuten auf weitgehend einfach gebaute Bilateralia. Ein sicherer Nachweis der Kronengruppen von Protostomen oder Deuterostomen steht dagegen noch aus. Demgegenüber besteht die *kambrische* Fauna neben seltenen ediacarischen Elementen überwiegend aus Stamm- und Kronengruppen rezenter bilateraler Phyla, neben Schwämmen und seltenen Cnidariern und Ctenophoren. Selbst die optimal konservierenden Phosphorite des oberen Präkambriums lassen keine Kronengruppenbilateralia (sondern nur Embryonen, die auch von Stamm-Bilateraliern stammen können) erkennen (wobei selbst diese Interpretation der Embryonen umstritten ist und es sich evtl. auch nur um Stamm-Metazoen handelt, s.o.).

Ging man bisher davon aus, daß die Ediacara-Fauna auf Flachmeerareale beschränkt war, wurden neuerdings aus Irland Fossilien aus Tiefseeablagerungen beschrieben. Der Erhaltungszustand in den schlammigen Sedimenten spricht dafür, daß es sich nicht um quallenartige Weichorganismen handelte, sondern daß sie eine kräftige Außenwand hatten, die mit keinen rezenten Tieren vergleichbar ist (Kompaktierungsresistenz!).

Die Entwicklung von Kalkschläuchen spricht dafür, daß bereits in der Ediacara-Fauna räuberische Arthropoden o.ä. lebten; die Vermutung wird dadurch bestätigt, daß 2,7 % aller *Cloudina*-Röhren Bohrlöcher aufweisen, wobei die Größenrelation zwischen Löchern und Tuben andeutet, daß ein räuberisches Tier die Röhren angebohrt haben muß, das die Größe der Röhren einschätzen konnte (neurale Fähigkeiten!), also eine Selektion der Beute nach Größe vornehmen konnte. Einige Röhren sind unvollständig angebohrt (innere Schicht intakt), andere zweifach. Das räuberische Tier war vermutlich etwa ebenso groß wie *Cloudina* und bevorzugte Beutetiere der eigenen Größe.

In China weisen fast 1/5 aller *Cloudina*-Röhren Bohrlöcher von 0,015 bis 0,085 mm Durchmesser auf, während die begleitenden *Sinotubulites*-Schalen nicht angebohrt wurden. Die unterschiedliche Größe der Löcher spricht dafür, dass die Beutegreifer in verschiedenen Alters- (und damit Größen-) Stadien die *Cloudina*-Röhren angriffen, nachdem sie selbst eine gewisse Mindestgröße

erreicht hatten. Die Bohrlöcher finden sich in einem recht konstanten Abstand von der Öffnung der *Cloudina*-Röhren. Sofern dies nicht aus der Position der Schalen lebender Tiere relativ zur Sedimentoberfläche resultiert, dürfte dies damit zusammenhängen, dass der Beutegreifer einen bestimmten Abstand von der Schalenöffnung einhielt, weil ihm von dort Abwehrmaßnahmen drohten. *Sinotubulites*-Röhren waren vermutlich durch organisches Material oder Toxine geschützt und wurden deshalb nicht angegriffen. Schon die frühesten Nachweise einer Beutegreifer-Beute-Beziehung sind somit gekennzeichnet durch **Selektion bestimmter Beutetiere, räumlich gezielte Angriffe des Beutegreifers auf das Zielobjekt und ggf. Abwehrmaßnahmen des Beutetieres**. Diese hohe Komplexität der Beutegreifer-Beute-Beziehungen spricht dafür, dass derartige Interaktionen einen wichtigen Beitrag zur kambrischen Explosion darstellten (Palaios 18, 454).

Cloudina ist im Oberproterozoikum weit verbreitet (u.a. in der Nama-Gruppe); ihr gehen (in Namibia bis 55 m tiefer im Gestein, als Abdrücke erkennbar) möglicherweise organische Röhren von Metazoen (ohne cloudina-artige Mineralisierung) voraus (*Shaanxilithes*). *Cloudina* bildete das schwach mineralisierte Kalkskelett durch enzymatische Präzipitation von Calcit in eine anorganische Matrix. Inzwischen wurden weitere ähnliche Kalkfossilien entdeckt, üblicherweise mit mikrobiellen Matten assoziiert. 35 m über *Cloudina* beginnen in dem betreffenden Profil die ersten kambrischen Fossilien (*Anabarites*, *Olivoooides*, *Siphogonuchites*, *Conotheca*). Noch knapp unterhalb der Grenze zum Kambrium erscheinen die ersten Reste chitinöser Sabellarienartiger (zu den polychaeten Anneliden gehörig) und die ersten biomineralisierten Skelettreste vom Typus der unterkambrischen Small-Shelly-Fauna.

Abgesehen von diesen vereinzelten Hinweisen auf eine räuberische Lebensweise geht man aber davon aus, daß die Mehrzahl der Ediacara-Organismen entweder osmotrophisch lebten, photosynthetisierende Symbionten in ihrem Körper trugen (ähnl. rez. Mördermuscheln) oder aber (wie z.B. *Dickinsonia*) ausgestreckt auf dem Boden lagen, wobei die Körperoberfläche mit einer Schicht aus Blaugrünalgen bedeckt war; andere mögen die dichten Matten aus Mikroben auf dem Grund der seichten Gewässer abgeweidet haben. *Dickinsonia* bot mit einem Durchmesser von bis zu knapp 1 m, aber einer Dicke von wahrscheinlich durchschnittlich nur 6 mm (naA aber 5 cm!) ideale Voraussetzungen für eine photoautotrophe Lebensweise. Bei Meerestiefen von ca. 100 m und mehr (z.B. bei den Funden aus Neufundland – Avalon-Biota) war eine solche Lebensweise jedoch nicht möglich. *Pteridinium* lebte in tieferem Wasser und hatte praktisch keine "Wurzeln"; möglicherweise absorbierte es organische Stoffe durch seine Körperwand. Es ist davon auszugehen, daß sich die Ediacara-Fauna insgesamt in einer relativ nährstoffarmen Umgebung entwickelt hat, während im Kambrium durch das zunehmende Auseinanderbrechen des Superkontinents ausgedehnte tropische Küstenbereiche verfügbar wurden und sich auch das Nährstoffangebot (z.B. in Hinblick auf mineralische Substanzen) verbesserte. Allerdings verbesserte sich die Versorgung mit Spurenelementen, die für die biolimitierende N-Fixierung eine Rolle spielen, bereits direkt nach der Marinoan-Vereisung, wie Studien in der basalen Lantian-Member in Südchina zeigten (s.o.).

Die Eigenheiten der Ediacara-Fauna könnten auch mit einem noch relativ niedrigen O₂-Gehalt zusammenhängen: Quallen und ähnliche Hohltiere können über ihre Körperoberflächen auch dann noch O₂ absorbieren, wenn die Konz. höchstens 7 % des rez. atmosphärischen O₂-Gehalts entspricht. "Flächentiere" mit dünner (d.h. auch skelettloser!), ausgedehnter stoffwechselaktiver Oberfläche waren daher von Vorteil. *Dickinsonia* soll wahrsch. zusätzlich einen Darm und einen schwach muskulösen Körper gehabt haben (umstritten, evtl. placozoa-artige Lebensweise ohne Mund und Darm!) und somit ggf. auch ein inneres O₂-sammelndes System; eine derartige Kreatur konnte selbst dann noch genug O₂ aufnehmen, wenn der Druck des gelösten O₂ im Wasser bei 6 - 7% des rez. Wertes lag. Ein Wert um 7 % des rez. O₂-Drucks scheint also ein kritischer Wert für

die Entstehung großer Metazoen zu sein und mag erklären, warum es ca. 1,5 - 2 MrA seit dem Erscheinen der ersten Eukaryonten dauerte, bis überhaupt große Metazoen entstehen konnten.

Die phosphat- und kalkhaltigen Außenskelette, wie sie zu Ende des Präkambriums erstmals auftraten und die dann seit dem Unterkambrium explosive Verbreitung fanden, behinderten die O₂-Aufnahme über die Körperoberfläche und verlangten die Entwicklung von Kiemen und Kreislaufsystemen sowie - als Grundvoraussetzung - einen weiter gesteigerten O₂-Gehalt der Hydrosphäre.

Älteste Spurenfossilien von Bilateria

Im Jahr 2018 wurde von Spurenfossilien aus dem Shibantan Member der Dengying Formation aus China (Alter irgendwo zwischen 551 bis 541 MA) berichtet, die aus zwei Reihen bestehen und von > 10 mm großen bilateralen Tieren mit paarigen Anhängen hinterlassen worden sein müssen. Diese Anhänge müssen den Körper über die Sedimentoberfläche angehoben haben (es sei denn, dass das Tier nur mikrobielle Matten unterminierte, was nicht ganz klar ist). Die Spuren stehen aber auch in Zusammenhang mit Grabbauten, so dass sich das Tier zeitweise in das Sediment eingegraben hat, eventuell um Sauerstoff oder Nahrungsstoffe unter mikrobiellen Matten aufzunehmen. Allerdings ist nicht ganz sicher, dass die oberflächlichen Doppelspuren und die Grabbauten von denselben Tieren stammen, die Spuren scheinen aber miteinander verbunden zu sein.

Dies ist der älteste Nachweis von Spurenfossilien von Tieren mit paarigen Anhängen. Körperfossilien des Erbauers sind nicht bekannt; bisher ist überhaupt kein ediacarisches Körperfossil mit paarigen Körperanhängen bekannt. Ediacarische Spuren sind meist einfach, unverzweigt und horizontal und dürften auf Tiere wie Cnidaria oder wurmförmige Organismen zurückzuführen sein. Nur wenige Spurenfossilien deuten auf ein moderat komplexes Verhalten, und Spuren von der Fortbewegung dienenden Strukturen (wie Parapodien von Anneliden oder Anhängen von Panarthropoden) waren bisher aus dem Ediacaran unbekannt.

Im Profil finden sich diese Spuren eindeutig unterhalb der PC-C-Grenze in Schichten mit *Vendotaenia* und ediacarischen Fossilien (*Hiemalora*, *Rangaea*, *Aspidella*, *Pteridinium*, *Wutubus*), noch unterhalb des Auftretens von *Sinotubulites*. Sie sind jünger als die Doushantuo-Formation (bis 551 MA), aber älter als der Baimatuo Member, der das Ediacaran abschließt (an der Basis dieses Member tritt *Sinotubulites* auf). Die Spuren sind daher jünger als 551 MA, aber älter als 541 MA. Sie wurden im subtidalen Bereich abgelagert und stehen in Assoziation mit mikrobiellen Matten, die einige Millimeter Sedimentdicke erreichten. Die Matten dürften eine entscheidende ökologische Rolle für die Spurenproduzenten gespielt haben.

Die einzelnen „Fußtritte“ sind 1-2 mm groß und 1 mm tief, die Spuren bis 9 cm lang, externe Breite bis 16 mm, interne 4 mm. Die einzelnen „Tritte“ sind nicht so regelmäßig angeordnet wie bei den meisten phanerozoischen Spuren, z.B. *Pterichnus* oder *Diplichnites*. Im Unterdevon (Old Red) Schottlands finden sich allerdings ähnlich unregelmäßige Doppelspuren (*Danstairia*), die vermutlich auf Arthropoden zurückgehen.

Die Unregelmäßigkeit der Fußtritte des ediacarischen Spurenproduzenten spricht dafür, dass die Bewegungen der Körperanhänge noch nicht so gut koordiniert waren wie bei phanerozoischen Arthropoden. Diese Unregelmäßigkeit kann aber teilweise auch eine Folge des „schwierigen“ Untergrundes (klebrige mikrobielle Matten) gewesen sein.

Der Spurenproduzent war wahrscheinlich breiter als 13,8 mm und hatte mindestens 4, eventuell 5 Paare von Körperanhängen. Möglicherweise konnte das Tier auf den mikrobiellen Matten laufen, sich aber auch unter den Matten eingraben (Sci. Adv. 4, eaao66912018).

Im Jahr 2019 wurde ein bilaterales Körperfossil (Alter zwischen 551 und 539 MA) von *Yilingia spiciformis* beschrieben, das zusammen mit einer Spur fossilisierte, die es im Todesmarsch hinterlassen hatte (Mortichnium) (daneben weitere Exemplare dieses Taxons ohne solche Spuren, insgesamt 35 Fossilien. Dies ist ungewöhnlich, weil bisher die Überlieferung von Körper- und Spurenfossilien aus dem Ediacaran entkoppelt war, d.h. dass man nicht wusste, wer die Spuren produziert hatte. Die Mobilität bilateraler Tiere stellte eine Innovation dar, die die Erde nachhaltig veränderte. *Yilingia* war ein wurmähnlicher, länglicher, segmentierter Bilateralier mit repetitiven dreilappigen Körpersegmenten; es handelt sich möglicherweise um einen Panarthropoden oder Anneliden, der lange, kontinuierliche Spuren hinterließ. Zum Körperende hin wurde das bis 27 cm lange und 0,5 – 2,5 cm breite wurmförmige Tier allmählich schmaler; es hatte eine eindeutige Polarität mit Vorder- und Hinterende. *Yilingia* kroch über den Meeresboden wie ein kambrisches oder modernes Tier. Eventuell verfügte es bereits über beinartige Strukturen (sofern diese nicht ein Artefakt der Erhaltung darstellen). Die Evolution von Segmenten könnte eine Schlüsselinnovation in der frühen Evolution der Metazoen darstellen, da durch Zunahme oder Reduktion von Segmenten eine erhebliche Variabilität gestaltet werden konnte, ohne den Grundbauplan prinzipiell verändern zu müssen. Sobald das erste segmentierte Tier entstanden war, könnten sich daraus verschiedene Linien entwickelt haben, die sich an verschiedene Nischen adaptierten, was die kambrische Explosion mit erklären könnte. *Yilingia* stellt gewissermaßen ein Bindeglied zwischen ediacarischen und kambrischen Formen dar (Nat. 573: 15).

Entstehung der Ediacara-Fauna:

Die Ediacara-Fauna kann nicht als direkte Folge der Vielzelligkeit aufgefaßt werden, da metazoische Tiere nach molekularkladistischen Studien schon früher entstanden sein müssen. Plausibel ist dagegen, daß erst an der Ediacara-Schwelle der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre und damit auch des Wassers einen Wert erreichte, der größere Tiere ermöglichte; so gilt ein Sauerstoffgehalt von ca. 10% des rez. Wertes als kritische Grenze für die Kollagensynthese, die wiederum für das Bindegewebe größerer Tiere unabdingbar ist. Aerobe Einzeller und sehr einfach gebaute Tiere kommen dagegen mit 1% des rez. Wertes aus! Nach SEILACHER waren die Ediacara-Tiere weitgehend ungegliedert, eher wie Steppdecken und Luftmatratzen gebaut mit z.T. radialer oder fächerförmiger Kammerung ("Vendobionta"); bei relativ geringem O₂-Gehalt war ein solcher Bauplan sinnvoll, weil eine flächige Bauweise die Nahrungsaufnahme durch Diffusion ("quasi-autotrophisch"; osmotrophisch) erleichterte.

Über lange Zeit war der O₂-Gehalt der Atmosphäre relativ konstant geblieben (Fließgleichgewicht zwischen O₂-Produktion durch Photosynthese und Oxidationsprozesse; Absättigung aller potentiellen Sauerstoffbinder, z.B. im Meer gelösten Eisens - Rotsedimente, vulkan. Gase, freiliegendes Gestein).

In der präediacarischen Zeit wurde viel organisches Material in Sedimenten abgelagert (z.B. Stromatolithe) und C aus dem Fließgleichgewicht entzogen, so daß ein Nettogewinn an O₂ verblieb; in der Zeit zwischen 850 und 600 MA übertraf die Ablagerung von biogenen C-Verbindungen (die C dem Kreislauf entzogen und damit O₂ ansteigen ließen) die Spitzenwerte

aller postpräkambrischen Zeiten. In diese Zeit fielen (nach der ersten Eiszeit vor 2,3 - 2,4 MrA) mindestens vier Vereisungen im Wechsel mit (zumindest vorübergehend [Deckkarbonate]) sehr warmen Treibhausklima-Phasen; während der Kälteeinbrüche wurde weniger organische Substanz abgelagert.

Die Eiszeiten sollen auch mit starken tektonischen Aktivitäten der Prä-Ediacara-Zeit (Auseinanderbrechen von Superkontinenten, Gebirgsbildung aus kollidierenden Krustenplatten) in Zusammenhang stehen; diese tektonischen Aktivitäten gehen einher mit starken hydrothermalen Aktivitäten und somit hohem O₂-Verbrauch in den Tiefenwässern, weshalb - u.U. durch Subduktionsvorgänge verstärkt - der O₂-Gehalt auch phasenweise immer wieder abnahm. Unter diesen problematischen Bedingungen konnten die hypothetischen präediacarischen Metazoen nur sehr winzig bleiben.

Vor 600 MA - direkt an der Schwelle zur Ediacara-Fauna - nahm dagegen die intensive hydrothermale Aktivität (mit Sr-Isotopen nachweisbar) plötzlich sehr stark ab, der O₂-Gehalt nahm jetzt plötzlich zu (keine O₂-Verluste mehr durch hydrothermale Aktivität bei persistierender Sedimentation organischer C-Verbindungen). In Sibirien nochmals starke Stromatolithbildung, besonders von Kalkalgen. Treibendes Element bei der Entstehung der großen Metazoen war also die Unruhe der Erdkruste, die dafür sorgte, daß große Mengen organischer C-Verbindungen in Sedimenttrögen eingeschlossen bzw. sogar durch Subduktion dem Kreislauf entzogen wurden und somit einen schnellen Anstieg der O₂-Konz. ermöglichten, wobei der - im Vergleich mit kambrischen Verhältnissen - noch immer relativ geringe O₂-Gehalt zunächst den flächig-luftmatratzenartigen Bauplan vieler ediacarischer Tiere favorisierte. Auch ohne die Annahme taxonomisch eigenständiger Vendobionta erklären diese Vorgänge die Dominanz flächiger Diploblasten, aber auch die eher flächigen Formen vermeintlicher Triploblasten (s. auch unten unter „Gründe für den Anstieg des Sauerstoffgehalts“).

Untersuchungen zur Häufigkeit redox-sensitiver Spurenelemente wie Molybdän sprechen neuerdings allerdings dafür, dass bereits direkt nach der Marinoan-Vereisung das tiefe Ozeanwasser (zumindest zeitweise) gut oxygeniert war (Nat. 489: 546).

Nahrungsgrundlage der Ediacara-Fauna

Eine Studie über die Zusammensetzung der Membranlipide (wie Sterane) in Sedimenten aus dem Weißmeer-Gebiet zeigte, dass sich die Ediacara-Tiere wie später auch die Metazoa des Phanerozoikums vorwiegend von Algen und nicht von Bakterien ernährten – wie auch heutzutage Algen und nicht Bakterien Grundlage der marinen Nahrungsketten sind. Es wurden dafür jene Sedimente beprobt, die auch die Ediacara-Biota lieferten (während frühere Biomarker-Analysen aus dem Ediacaran sich auf Sedimente bezogen, die keine Ediacara-Fauna enthielten). Die Biomarker der Weißmeer-Sedimente sind sehr gut erhalten (Flachwassersedimente mit mikrobiellen Matten).

Die Ediacara-Biota nutzten also dieselben energiereichen (eukaryontischen) Quellen, die später auch die Grundlage der kambrischen Diversifikation wurden (Nat. Comm. 11: 1261). Der Übergang vom Ediacaran zur kambrischen Explosion war daher nicht durch Veränderungen bei der Primärproduktion bestimmt; der Übergang von der Dominanz der Bakterien zur Dominanz der eukaryontischen Algen in der Primärproduktion war schon vor der Etablierung der Ediacara-Biota erfolgt. Cyanobakterien-Matten existierten im flachen, gut oxigenierten Wasser dagegen schon lange vor Auftreten der Ediacara-Fauna und können daher nicht als Grund für die Entstehung dieser Fauna herangezogen werden.

Aerobe Bakterien wie Cyanobakterien hinterlassen Hopanole, aus denen durch Diagenese Hydrocarbon-Hopane werden, während Algen und andere Eukaryonten Sterole bilden, die zu Steranen werden. Das Verhältnis zwischen Hopanen und Steranen ermöglicht daher Aussagen über das relative Verhältnis von bakterieller versus eukaryontischer organischer Masse, die den Meeresboden erreicht. Der Übergang von bakteriell dominierter zu eukaryontisch dominierter Primärproduktion im Ozean erfolgte zwischen 650 und 635 MA und dürfte entscheidend für den Erfolg der makroskopischen Heterotrophen gewesen sein. Der Aufstieg der Algen begann vor 650 MA und erreichte bereits vor ca. 635 MA fast das rezente Niveau; das Verhältnis Hopane/Sterane verringerte sich um eine Größenordnung, die Diversität der Sterane entsprach von nun an fast der modernen Diversität. Im Phanerozoikum blieb die Hopan-Steran-Relation (im Gegensatz zum Tonian) niedrig, so dass in den letzten 541 MA die Algen als Primärproduzenten über die Bakterien dominierten. Im Ediacaran gab es aber auch noch Regionen mit hohen Hopan-Steran-Relationen, so im Bitumen des inneren Seeweges (H-S-Relation auf dem Niveau des Tonians), so dass in diesen Regionen wohl aufgrund lokalem Nahrungsmangel (Oligotrophie) die Bakterien noch dominierten. Es gab also im Ediacaran beides nebeneinander: Regionen mit Bakterien als Primärproduzenten und Regionen mit eukaryontischen Algen als Primärproduzenten.

Planktonische Algen erhöhten die Effizienz des Nährstoff- und Energie-Transfers zu höheren Stufen der Nahrungskette hin, u.a. wegen größerer Zellgröße, verbunden mit einem schnelleren Absinken auf den Meeresboden, wo sich benthische Tiergemeinschaften davon ernähren konnten. Im flachen, gut oxigenierten Wasser können zwar auch cyanobakterielle Matten als Nahrungsquelle für motile Tiere wie die am frühesten abzweigenden Eumetazoa (Placozoa, Ctenophora) gedient haben; die meisten modernen Eumetazoa bevorzugen aber eukaryonten-dominierte Nahrung und nur wenige Ausnahme ernähren sich ausschließlich von Bakterien. Der hohe Nährwert der Biomasse der Algen spricht daher dafür, dass die Präferenz für eukaryontische Nahrung den Ausgangszustand der Eumetazoa darstellt (Nat. Comm 11: 1261).

Alternative Interpretationen der Ediacara-Fossilien:

a) Vendobionta-Hypothese SEILACHERS: immobile, mm-dünne Lebewesen nach dem Bauprinzip eines Luftkissens mit verzweigten und unverzweigten Felderungen, die den Weichkörper in Kompartimente absteppen. Symbiotische Doppelwesen mit photoautotrophen (in tieferen Gewässerzonen ggf. auch chemoautotrophen) Symbionten. Durch die günstige Oberflächen-Volumen-Relation ist auch ohne innere Organe ein intensiver Stoffaustausch möglich. Ähnlich marinen Schlauchalgen evtl. kein zellulärer, sondern ein polyenergetischer Bauplan. Die Steppnähte dienen als Versteifung und Untergliederung des Körpers in Kompartimente. Allerdings sollen die Vendobionta auch nach SEILACHER bereits mit "modernen" Vielzellern (seeanemonenartige Hohltiere = Psammocorallia) und unbekanntem wurmähnlichen Metazoen zusammengelebt haben.

b) Flechtenhypothese: danach soll es sich bei den Vendobionta um Flechten handeln, da die Kompaktierungsresistenz der Ediacara-Tiere deutlich höher als die der Quallen ist und etwa der von *Lepidodendron*-Stämmen entsprechen soll, was für einen sehr stabilen Bau der Vendobionta spricht, wobei ihre Wuchsform zugunsten von Flechten sprechen soll. Auch seien bei Petalo-Organismen Namibias zelluläre Strukturen gefunden worden, die symbiotische Algenzellen darstellen könnten.

c) kombinierte Vendobionten-Einzeller-/Metazoen-Hypothese: SEILACHER hat seine ursprüngliche Vendobionten-Hypothese weiterentwickelt (Natw. Rundschau 11/2000, 553), indem er neben riesigen abgesteppten luftkissenartigen Einzellern (=Vendobionten) konventionelle Metazoen als Vorläufer der kambrischen Explosion annimmt:

Beispielsweise fällt bei den seefederartigen Konstruktionen auf, dass anstelle der beidseitig abzweigenden Ästchen mit terminalen Fresspolypen (die Tentakel tragen und das Wasser filtrieren) die Ästchen zu einem blattartigen Gebilde verwachsen und damit als koloniale Filter untauglich sind. (2) Vendobionten kommen in grobkörnigen Sandsteinen vor, wo man eigentlich keine Weichkörpererhaltung erwartet; (3) trotz grobmorphologischer Gestaltvielfalt weisen die häufigsten und größten Vertreter eine ähnliche Konstruktion auf: selbst bei einem Meter Durchmesser nur wenige mm dick; ähnlich dünnen flüssigkeitsgefüllten Luftmatratzen. Beim Wachstum bleibt die Größe der Kompartimente durch Einschaltung zusätzlicher Absteppungen weitgehend konstant.

Die Vendobionten weisen demnach eine spezifische hydrostatische Konstruktion auf, die den Organismus ohne Einsatz von Hartgewebe versteift, die Oberfläche gegenüber dem Körpervolumen extrem vergrößert (Diffusion; innere Organe entbehrlich); das Absteppen von Kompartimenten ermöglicht, dass Stoffaustausch und Nährstoffversorgung durch Diffusion bewältigt werden können. Vergleichbares findet sich heute bei Foraminiferen: bei planktonischen kalkigen Kleinforaminiferen werden die neu hinzukommenden Kammern wie beim Nautilus immer größer (logarithmische Spirale), bei den Großforaminiferen (z.B. Nummuliten), die ihre Größe meist durch eine Symbiose mit Algen ermöglichen, sind die Kammern dagegen wurstförmig gestreckt und durch sekundäre Wände in Kämmerchen unterteilt, wobei die Kammergröße (anders als bei den Kleinforaminiferen und Nautiliden) konstant bleibt; wenn sich diese Foraminiferen beim Wachstum aufrollen, entsteht ein flaches Gehäuse, das im Äquatorialschnitt einem gewundenen Seil entspricht: die einzelnen Kammern werden nicht nach außen hin größer.

In der Tiefsee leben heute noch Riesenforaminiferen (Xenophyophora), z.B. *Stannophyllum* (> 25 cm), mit einer flexiblen Wand aus Sandkörnern und Kleinforaminiferenschalen; sie brauchen sich nicht einzurollen, sondern bilden wie Pflanzen oberflächenaktive Blattgestalten aus. Nach SEILACHER sollen Xenophyophoren bereits zur Ediacara-Zeit gelebt haben, damals noch im Flachmeer, wo sie sich mit ihrer ganzen Fläche an die damals ubiquitären Bakterienmatten anhefteten. Die Bruchränder der steifen Sandschalen wurden früher für mäandrierende Spurenfossilien gehalten. Die Absteppung der riesigen Einzeller ist notwendig, um den Stoffaustausch mittels Diffusion zu sichern, so dass für die Größe der Kompartimente Grenzen gesetzt sind, auch bei der Länge der schlauchförmigen Kompartimente, die nebeneinanderliegend eine blattähnliche Fläche aufbauen. Wird die physiologisch tragbare Kammerlänge erreicht, unterbleibt entweder eine weitere Verlängerung und die „Blätter“ verformen sich zur Zungenform, oder es folgt eine dichotome Aufspaltung. Bei horizontal wachsenden fossilen Formen kommt es dabei zu einem parkettähnlichen Muster (das horizontale Wachstum ergab sich infolge der großflächigen Anheftung an die Biomatten). Neben der serialen Hinzufügung neuer Kammern (wie bei rez. *Stannophyllum*) konnte bei den fossilen Formen auch eine Unterteilung schon bestehender vergrößerter Kompartimente erfolgen; viele Vendobionten halbierten auch die Kammern durch Einführung einer Mittelnäht. Vendobionten waren nach dieser Hypothese offenbar riesige Einzeller, die sich von den bakteriellen Matten ernährten bzw. in Symbiose mit Algen lebten; sie konnten nur unter Bedingungen ohne Fressfeinde existieren und erloschen zwangsläufig (a) mit dem Auftreten der ersten räuberischen Metazoen, (b) als nach Entwicklung

von Hartgeweben bei Metazoen die Bioturbation zunahm und dadurch die bakteriellen Matten am Meeresboden zerstört wurden.

Neben den Vendobionten kamen aber auch echte Metazoen vor, so schildförmige „Schwämme“ mit Abdrücken eines komplizierten Kanalsystems und z.T. gitterförmigem Nadelskelett (schwammähnliche Matteninkrustierer = Trilobozoa, hier ordnet SEILACHER ein: *Rugoconites*, *Skinnera*, *Anfesta*, *Albumares*, *Tribrachidium*) sowie schalenlose Urmollusken (*Kimberella*) mit Weidespuren der Radula (*Radulichnus*).

Letztendlich war also der „Garten von Ediacara“ durch Lebensformen charakterisiert, die an Mikrobenmatten angepasst waren: sie ernährten sich von den Matten (mat scratchers), waren eng mit ihnen assoziiert (mat encrusters) oder nutzten sie zur Verankerung ihres im Wasser flottierenden Körpers (mat stickers), daneben gab es oberflächennahe Graber (Unterminierer, s. auch bei „1600“ und „1312 MA“). Mit der Entstehung von Hartteilen endete der friedliche Garten von Ediacara: die einsetzende intensive Wühltätigkeit führte zum Verschwinden der präkambrischen Mikrobenmatten; in der Ediacara-Zeit wurden diese Matten nur von oben oder unten angekratzt (durch Mollusken von oben und Würmer von unten), verloren aber nicht ihren Zusammenhalt. Im Kambrium wurde der Meeresboden aber z.B. durch Trilobiten intensiv und auch durch andere Tiere in allen möglichen Richtungen durchpflügt (Infauna = im Boden lebende Tiere), die Mattenbiotope wurden daher zunehmend in Bereiche zurückgedrängt, wo die Durchwühlung wegen Sauerstoffmangel oder Übersalzung unterblieb. Mit dem Verschwinden der Biomatten erloschen die Vendobionten, die außerdem den räuberischen Tieren nicht trotzen konnten. Im Ediacaran gab es keine Anzeichen, dass die Vendobionten auch nur „angeknabbert“ worden wären: es gab nur Primärproduzenten (darunter die wohl in Algensymbiose lebenden Vendobionten) und wurmartige „Müllverwerter“.

d) scheibenförmige Abdrücke als mikrobielle Kolonien (2003): ging man zunächst davon aus, dass es sich um Quallen handelt, und später von der Annahme, dass es sich um Haftscheiben von farnähnlichen benthischen Organismen handelt, so zeigen pyritische Erhaltungszustände von *Ediacara* eine feine Filamentstruktur des scheibenförmigen Körpers, was als konzentrische Zonierung im Rahmen der mikroskopischen Rhythmizität der Filamentbildung interpretiert wird. Das „kohärente“ Ringmuster der scheibenförmigen Fossilien ähnelt der konzentrischen Zonierung von bakteriellen oder Pilzkolonien. Ähnliche ringförmige Oberflächenstrukturen bilden sich in modernen mikrobiellen Matten als Reaktion auf chemische Zyklen im Tagesverlauf. Daher wird für die scheibenförmigen Fossilien *Ediacara*, *Paliella*, *Cyclomedusa* eine mikrobielle Genese angenommen. Dies ist insofern bedeutsam, da scheibenförmige Fossilien aus präediacarischen Schichten als älteste Metazoen interpretiert wurden; wenn es sich aber „nur“ um mikrobielle Kulturen handelt, wären die ältesten Metazoenfossilien tatsächlich erst ediacarisch (GRAZHDANKIN) (s. auch unter „1312 MA“ und „>600 MA“) – abgesehen eventuell von Schwämmen.

e) Im Jahr 2005 wurde ein Arthropode (evtl. Tausendfüßer) aus dem Frasn von New York State in ediacara-typischer, matratzenartiger Abdruck-Erhaltung beschrieben (*Protonympha*) (Palaeont. 48, 395).

Modulare Organismen (Rangeomorpha, Erniettamorpha):

Eine Nahrungsaufnahme via Makrophagie oder Photoautotrophie ist auszuschließen: keine Mundöffnung; Habitat unterhalb der photischen Zone. Theoretische Berechnungen des Verhältnisses zwischen Oberfläche und Volumen sprechen zugunsten von Osmotrophie, die sich – zumindest als ausschließlicher Ernährungsmodus - rezent nur noch bei Bakterien findet. Der fraktale Verzweigungsmodus der Rangeomorpha-Module führt zu einer Oberflächen-Volumen-Relation auf dem Niveau moderner osmotropher Bakterien. Erniettamorpha könnten vergleichbare Relationen erzielt haben, sofern sie metabolisch inaktives Material enthielten. Rangeomorpha und Erniettamorpha verfügten demnach über spezielle Anpassungen, die es ihnen ermöglichten, die physiologischen Grenzen, die es makroskopischen Organismen eigentlich unmöglich machen, sich osmotrophisch zu ernähren, außer Kraft zu setzen. Auf diese Weise könnten die frühesten Makroorganismen eine wichtige Rolle im C-Zyklus – angesichts der großen Mengen nicht gelösten organischen Kohlenstoffs im Ediacaran – gespielt haben (PNAS 106, 14438).

Bei *Ernietta* aus dem obersten Ediacaran hat man beobachtet, dass sie meist in Gruppen von 5 bis 15 Individuen wuchsen. Modellationen der Strömungsverhältnisse in und um die kesselförmigen *Ernietta plateauensis* zeigten, dass das Wasser – wie für einen Filtrierer erwartet – in dem höhlenförmigen Kessel zirkulierte. Standen die Individuen nahe beieinander, waren die Strömungsverhältnisse besonders turbulent und boten dann offenbar mehr Nahrung.

2004: Entschlüsselung des modularen Aufbaus der „Rangeomorpha“ (*Rangea*, *Charnia*) ohne rezentes Analogon; kein Bezug zu modernen Taxa (Sci. 305, 1115 + 1141):

In Neufundland (Kanada) wurden an einer Lokalität (Trepassey Formation, Spaniards Bay) aus dem Zeitraum zwischen 575 und 560 MA exzellent erhaltene rangea-/charnia-artige Fossilien gefunden, die ihren Bauplan dreidimensional bis in feinste Details (im Idealfall Auflösung bis 30 Mikrometer) offenbarten (normalerweise wird die Erhaltung ediacarischer Fossilien durch die rasche Bedeckung mit mikrobiellen Matten negativ beeinflusst; einige der Exemplare von Spaniards Bay sind teilweise vor der Versteinerung zerlegt worden, so dass auch der innere Bau erkennbar wurde, was für ediacarische Faunen bisher einmalig ist). Es zeigt sich ein modularer Aufbau, dessen Grundform das sog. „Rangeomorph-Wedelchen“ ist, ein farnblattähnliches, nur zentimetergroßes Element, bei dem sich an eine zentrale Achse beidseits Fiedern 1. Ordnung anschließen (1 – 5 mm Durchmesser), die dann weiter Fiedern 2. (Durchmesser 0,3 – 0,6 mm) und schließlich dritter Ordnung (Durchmesser < 150 Mikrometer) abgeben, jeweils gleichen „reifenartigen oder steppkissenartigen“ Baues im Sinne der „fractal pneus“ SEILACHERS. Vermutlich bestand die Möglichkeit der vegetativen Vermehrung. Beide Seiten des Rangeomorph-Wedelchens sind identisch gebaut, jedes der „reifenförmigen“ Ästchen hat einen kreisförmigen Querschnitt.

Diese Grundform des Rangeomorph-Wedelchens kann nun selbst in verschiedener Weise arrangiert sein: (a) isoliert, auf dem Meeresboden befestigt mit dem proximalen Stiel, dann parallel zu anderen Wedelchen auf der Sedimentoberfläche liegend, also in Form von Einzelexemplaren, die separat, mit Abstand, auf dem Meeresboden befestigt waren; oder – häufiger – (b) als modularer Bestandteil einer größeren, komplexeren Struktur, z.B. (b1) in Form von größeren Wedeln aus beidseitig nebeneinander angeordneten Rangeomorph-Modulen; auf diese Weise konnten die einzelnen Module, an einem kräftigeren Stiel fixiert, weiter über den Meeresboden emporgehoben werden (*Rangea*, *Charnia*); (b2,3) plumöse und buschförmige Formen, letztere wohl ohne Haftscheibe auf dem Sediment (ähnlich *Bradgatia* aus England); (b4) kammartige Strukturen aus einer Reihe identischer Rangeomorph-Wedelchen, die durch ein

basales Stolon verbunden sind; (b5) spindelförmige Strukturen mit Verdichtung und Fusion aneinandergrenzender Rangeomorph-Wedelchen, wodurch die modulären Einheiten (Rangeomorph-Wedelchen) relativ länglicher wurden im Vergleich zu den freilebenden Wedelchen, bei ansonsten aber unveränderter Oberflächenstruktur; die Spindeln lassen sich als Reihen von *Bradgatia*-artigen Büschen interpretieren.

Somit handelt es sich bei all diesen verschiedenen Formen offenbar um ein und dasselbe Taxon oder nahe verwandte Taxa, die nur verschiedene Formen der Organisation bzw. eine Anpassung an verschiedene ökologische Erfordernisse darstellen. So wurden die Nahrungsressourcen effektiv aufgeteilt: spindelförmige Rangeomorph-„Kolonien“ lagen auf dem Meeresboden, busch-, kamm- und farnartige Rangeomorpha waren über den Meeresboden erhoben und ernährten sich in verschiedenen Leveln der Wassersäule; *Charnia* wird (an anderen Lokalitäten, z.B. England) bis >0,7 m hoch, koexistent mit kleineren (0,2 m). Das weite Spektrum verschiedener Formen kann auf ein und derselben Schichtfläche vertreten sein. Möglicherweise liegen also verschiedene Ökophänotypen derselben taxonomischen Einheit vor, oder es handelt sich um verschiedene Entwicklungsstadien in einem *Charnia*-Lebenszyklus, wobei busch- oder spindelförmige Formen als eine Wiege für die Produktion anderer Formen dienen? Und was ist die fundamentale Einheit: der *Charnia*-Wedel, das Rangeomorph-Wedelchen, oder der kleinere gesteppte Reifen 1., 2. oder 3. Ordnung? Insgesamt stehen damit drei Erklärungen für die unterschiedlichen Arrangements der Rangeomorph-Module zur Verfügung: ontogenetisch (verschiedene Stadien in einem Lebenszyklus); ökologisch kontrollierte Phänotypen (Ökophänotypen); oder Schwestertaxa, die sich entwickelten, indem sie unterschiedliche Phasen des Lebenszyklus unterdrückten oder expandierten (Heterochronie).

Es ist damit klar, dass es sich bei diesen Organismen um eine völlig eigenständige Gruppe ohne Bezug zu rezenten Taxa handelte, auch nicht zu den Octocorallia oder Ctenophoren oder anderen Quallen. Es wäre zwar auf den ersten Blick naheliegend, die Wedelchen als eine Ansammlung offener Röhren anzusehen, die Polypen oder andere filternde Organismen enthielten; dies ist aber auszuschließen, weil teilweise umgeschlagene Exemplare belegen, dass beide Seiten identisch gebaut waren, und der geringe Durchmesser sekundärer und tertiärer „Reifen“ schließt insbesondere Hohltierpolypen als mögliche Kandidaten aus. Seefedern wachsen durch antapikale Insertion von Ästen um die Basis der Kolonie herum; *Charnia* wuchs höchstwahrscheinlich durch apikale Insertion neuer Elemente.

Allerdings gilt dieses nicht für die gesamte Ediacara-Fauna; dieser Organismtyp findet sich vor allem an den frühen Ediacaran-Fundstellen; an der betreffenden neufundländischen Stelle Spaniards Bay macht er alle Exemplare aus, nimmt man alle etwa gleichalten neufundländischen Fundstellen („Mistaken Point Biota“) zusammen, stellt dieser Bautypus immerhin den größten Teil der 20 – 30 insgesamt dort vertretenen Taxa. Die Rangeomorpha dominierten die frühesten Ediacara-Ökosysteme; unter den Mistaken-Point-Taxa (also mehreren Fundstellen Neufundlands aus dem Zeitraum 575 – 560 MA) finden sich keine Hinweise auf grabende, mobile oder metamerisch gebaute makroskopische Organismen. Die *Charnia*-artigen Fossilien finden sich insbesondere zwischen 575 und 559 MA. In Spaniards Bay gibt es ein Kontinuum von Konstruktionsformen, das den *Rangea*-Bauplan (mit voneinander sehr unabhängig beweglichen Elementen) mit dem *Charnia*-Bauplan (geringe Bewegungs-Freiheitsgrade) verbindet (J. Pal. 83, 503).

Zu jüngeren Ediacara-Fundstellen z.B. Australiens und Russlands hin nimmt die relative Bedeutung und Diversität des Rangeomorpha-Bautyps ab, vor allem die eher beweglichen Taxa (hoher Freiheitsgrad der einzelnen Bauelemente) gehen zurück. Es treten segmentierte Vertreter auf, die auf moderne Taxa hinweisen, und bisher wurde kein Vertreter des Rangeomorpha-

Bautyps nach der PC-C-Grenze nachgewiesen. In jüngeren ediacarischen Faunen finden sich Rangeomorpha nur noch sporadisch, wohl als Folge der Konkurrenz mit frühen Tieren; in der Ediacara-Fauna Namibias (549 – 543 MA) sind Rangeomorpha nicht nachweisbar. Aus dem Kambrium (auch Burgess Shale) sind sie auch nicht nachweisbar. Die jungediacarischen Faunen Namibias enthalten allerdings eine Reihe einfacherer Formen (sog. „Dickinsoniamorpha“) wie *Pteridinium* und *Ernietta*, deren Bauplan einer Vereinfachung des *Charnia*-Typs ähnelt; auch Faunen mittleren Alters (jünger als Neufundland und England, aber älter als Namibia), typischerweise von Russland und Australien, enthalten die einfacheren „Dickinsoniamorpha“ wie *Phyllozoon* und *Dickinsonia*.

Alter von Ediacara-Faunen:

Drook 575 MA

Briscal 573 MA

Mistaken Point 565 MA

Trepassey 563 MA

Chamwood 560 MA

Zimnie Gory 555 MA (Weißmeerküste)

Ediacara 553 MA

Kiobis 549 MA

Schwarzrand 544 MA

Uratanna (über der PC-C-Grenze): 543 MA (Südaustralien)

Rangeomorpha nachweisbar von Drook bis Kiobis (575 – 549 MA); Dickinsoniamorpha ab Zimnie Gory bis Schwarzrand (555 – 544 MA).

Im Jahr 2008 wurden dann Details zu einem weiteren Rangeomorphen, *Pectinifrons abyssalis*, aus der Mistaken Point und Trepassey Formation Neufundlands (ca. 565 MA), publiziert (J. Pal. 82, 763). Die Organismen wurden typischerweise nur erhalten, wenn sie unter vulkanischer Asche begraben wurden. Sie bestanden aus zwei parallelen Reihen weicher rangeomorpher Wedel, die alternierend von einem verlängerten röhrenförmigen Stiel abzweigten. Der röhrenförmige Stiel und die zentrale Achse der Wedel bestanden aus einem sehr resistenten Material, während die Wedel selbst aus einem weichen, leicht zersetzbaaren Material aufgebaut waren, weshalb sie nur selten in Form von Abdrücken auf der Sedimentoberfläche erhalten blieben. Die Art wuchs primär durch Hinzufügen neuer Wedel, deren Oberfläche sich dann allmählich verbreiterte.

Culmofrons plumosa aus der Briscal Formation von Mistaken Point stellt den **ältesten Rangeomorphen mit einem kräftigen Stiel dar**, der dem Zweck dient, den Wedel innerhalb der Wassersäule höher zu positionieren – eine erste Form ökologischer Differenzierung, um Nischen zu erobern, die von den anderen Tieren, die ihre Nahrung aus der alleruntersten Schicht der Wassersäule gewinnen mussten, nicht erreicht werden konnten. Auch *Culmofrons* war am Meeresboden fixiert und ernährte sich vermutlich osmotrophisch von gelösten organischen Verbindungen. Die Konkurrenz mit den „niedrig fressenden“ Organismen führte dabei zur Evolution eines zylindrischen Stiels – also einer Struktur, die selbst nicht dem Fressen diente. Schon damals bestand also eine Konkurrenz um die verfügbaren, in der Wassersäule gelösten organischen Verbindungen, die als Nahrungsgrundlage der modular gebauten Rangeomorpha dienten (J Pal. 86, 193).

Das Verzweigungssystem der Rangeomorpha unterscheidet sich von allen anderen frühen größeren Organismen. Mathematische 3D-Modellationen von 11 Taxa zeigten, dass die fraktalen

Strukturen (selbst-ähnlich, achsial, apikal, alternierende Verzweigung) dem Zweck dienen, die Ausdehnung der Körperoberfläche zu maximieren durch optimales Nutzen/„Ausfüllen“ des dreidimensionalen Raumes mit Körperoberflächen – als Indiz für die Aufnahme von Nahrungsstoffen durch Diffusion (Osmotrophie).

Rangeomorpha waren damit perfekt angepasst an die Lebensbedingungen des Ediacara-Ozeans: hoher Nährstoffgehalt bei geringer Konkurrenz um diese Nahrungsstoffe. Die kambrische Explosion veränderte die geochemischen und ökologischen Verhältnisse fundamental, so dass die Rangeomorpha ausstarben (PNAS 111: 13122).

Für *Fractofusus* von Mistaken Point (1 – 42 cm lang, spindelförmig, dominierend in den Makrofossilgesellschaften von Mistaken Point; Alter ca. 565 ± 3 MA) konnte der Fortpflanzungsmechanismus modelliert werden (allerdings nur indirekt durch die Größe, Lage und Verteilung der Exemplare auf der Schichtoberfläche, nicht durch anatomische Merkmale selbst). Demnach verfügte *Fractofusus* über zwei Fortpflanzungsmechanismen: einerseits durch stolonartige asexuelle Vermehrung (Produktion asexueller Klone, die zumindest im Anfang noch eine Verbindung zum Elterntier haben), andererseits durch Propagulen, die ins Wasser entlassen wurden (die asexuell oder sexuell zustande kommen können).

Große Exemplare von *Fractofusus* sind daher von eingen kleineren umgeben, die ihrerseits wiederum von Winzlingen umrandet sind. Auf diese Weise konnte ein begrenztes Gebiet rasch von dem Taxon besiedelt werden. Die Propagulen erlaubten dagegen die Ausbreitung über weitere Strecken. *Fractofusus* lebte in größerer Tiefe und muss sich daher heterotroph ernährt haben. Kein Hinweis auf Beweglichkeit; offenbar sessil.

Die Erstbesiedlung einer neuen Fläche erfolgte offenbar durch Propagulen (denn die größten Exemplare zeigten einen starken Einfluss von Strömungen), die Verdichtung der Population dann durch stolonartige Auswüchse. Knospung und Fragmentierung spielten dagegen offenbar keine Rolle; unter über 5000 Exemplaren von *Fractofusus* war kein einziges mit diesen Merkmalen zu finden. *Charniodiscus* und *Primocandelabrum* vermehrten sich wahrscheinlich auch auf diese Weise (Nat. 524: 343).

Charniomorpha als Stammgruppen-Ctenophoren? (s. auch U-Kambrium, Vendobionta, *Stromatoveris*)

Die im Vergleich zu der typisch ediacarischen Erhaltung perfekte Erhaltung der Ediacara-Überlebenden *Stromatoveris* aus dem U-Kambrium Chengjiangs gibt Anlass zu der Annahme, dass die farnartigen „Charniomorpha“ – als eine Teilgruppe der Vendobionta – Stammgruppen-Rippenquallen sind; weiter abgeleitete Rippenquallen wurden dann pelagisch (statt benthisch), kugelförmig; die bewimperten Arme wurden nicht mehr zur Nahrungsaufnahme (Suspensionsfresser), sondern Fortbewegung benutzt. Zooide (die beweisend für Cnidaria wären) wurden weder bei *Stromatoveris* noch bei ediacarischen Charniomorpha gefunden, wohl aber bei *Thaumaptilon* aus dem Burgess-Schiefer (die demnach ein Cnidaria, wohl Pennatulacee) ist, ebenso wie bei eindeutigen Pennatulaceen aus Chengjiang.

Die Vendobionta wären demnach nicht monophyl; bestimmte Formen wie die gesteppten, modular gebauten, infaunalen Formen wie *Ernietta*, *Pteridinium* könnten durchaus gigantische Protisten

sein (oder aber vereinfachte Rangeomorpha; s.o.); die farnartigen, charniomorphen Taxa werden dagegen als Stammgruppen-Ctenophoren angesehen:

Kladistik:

MULTIZELLULARITÄT

--- Silikatnadeln --- Demospongia + Hexactinellida („Porifera“)

--- Kalknadeln --- Calcarea („Porifera“)

ÄUSSERES EPITHEL MIT ZELLVERBINDUNGEN

ZWEI KEIMBLÄTTER

--- Placozoa (keine Nervenzellen)

ACHSIALE ORGANISATION

NERVENZELLEN

--- Ctenophoren (1)

BIRADIALE SYMMETRIE

--- Cnidaria (2)

BILATERALE SYMMETRIE

DREI KEIMBLÄTTER

--- Protostomia + Deuterostomia

(1) Linie der Ctenophora:

? BEWIMPERTE ÄSTE

FARNARTIGER KÖRPERBAU

--- *Stromatoveris* (U-Kambrium)

KUGELFORM, DISTINKTE KAMMREIHEN ZUR SUSPENSIONS-ERNÄHRUNG

--- kambrische Ctenophoren

GRUNDSÄTZLICH PELAGISCH; KAMMREIHEN ZUR FORTBEWEGUNG

--- rezente Ctenophoren

(2) Linie der Cnidaria:

ZOOIDE

CNIDOBLASTEN

--- *Thaumaptilon* (Burgess)

--- Medusozoa

--- Acanthozoa

Der farnartige Körperbau bei Pennatulaceen (wie *Thaumaptilon*) und Stamm-Ctenophoren entwickelte sich demnach konvergent (ebenso: Palaeont. 51, 11: entgegengesetzte Polarität des Wachstums). Die biradiale Symmetrie der Ctenophoren ist separat zu sehen von der biradialen Symmetrie der Cnidaria und hängt mit der rotierenden Fortbewegung moderner Ctenophoren zusammen, ist also abgeleitet im Vergleich zu der biradialen Symmetrie der Cnidaria, die ein primitives Merkmal der Cnidaria darstellt (Sci. 312, 731).

Dreidimensionale Erhaltung eines „Steppdecken“-Vendobionten: während die meisten Ediacara-Fossilien nur als Abdrücke ohne ausreichende morphologische Auflösung erhalten sind, wurde aus bituminösen Kalksteinen der 551 – 542 MA alten Dengying Formation Südchinas ein in situ dreidimensional erhaltenes Vendobiontenfossil beschrieben; die organischen Wände sind als frühdiagenetisches Calcit erhalten. Das Fossil besteht aus zweireihig arrangierten, röhrenartigen abgestepten Räumen; jeder mit zwei vertikalen Seitenwänden, Boden, Dach und einem offenen distalen Ende. Im Gegensatz zu den klassischen farnwedelartigen Vendobionten im

Sinne SEILACHERS fehlte diesem Organismus offenbar ein glatter Rand; außerdem waren die abgesteppten Räume nach distal hin geöffnet. Er lebte wohl an oder nahe der Wasser-Sediment-Grenze. Phylogenie, Ontogenie und funktionelle Biologie sind unbekannt (PNAS 102, 10227).

Funisia dorothea (Flinders Range, Südastralien): bis 30 cm lange Röhren mit 2 bis 12 mm Durchmesser aus modularen, regelmäßig wiederholten, 6 – 8 mm langen Elementen; unklare Affinität (evtl. in der Nähe der Schwämme oder Stammgruppen-Cnidaria aufgrund von Morphologie und Ökologie; mit Sicherheit *keine* Algen). Die Elemente werden durch quere oder leicht schräge Einschnürungen voneinander getrennt.

Mit einer kleinen Haftscheibe auf oder im sandigen Untergrund des Flachmeeres verankert, wohl innerhalb oder unterhalb mikrobieller Matten. Sehr dichte Bestände bildend (häufigstes ediacarisches Fossil überhaupt!), stellenweise > 1000 Individuen pro qm, oftmals aber in Gruppen von 5 bis 15 sehr dicht stehenden Individuen.

Keine Sklerotisation. Röhren gelegentlich (aber selten) geteilt; das Segment, das die Dichotomie enthält, ist breiter als die übrigen Segmente, die aus der Dichotomie entstehenden Tochterröhren stehen eng aneinander. Wachstum durch terminales Hinzufügen weiterer Segmente. Dicht nebeneinander stehende Röhren bilden Bestände gleicher Größe und Modulanzahl (als Indiz für synchrones Wachstum), was dafür spricht, dass sie sich aus Laich entwickelten (was typischerweise – aber nicht zwingend – für sexuelle Vermehrung spricht), während das apikale Wachstum und die (seltenen) Dichotomien für asexuelle Vermehrung (Knospung) sprechen. Wie moderne marine Invertebraten verfügten also schon diese Organismen über verschiedene (sexuelle und asexuelle) Fortpflanzungsstrategien (Sci. 319, 1660).

Morphospace der Ediacara-Fauna: „Avalon-Explosion“ als (erfolgreiche) Parallele zur kambrischen Explosion (Sci. 319, 81):

Die Ediacara-Fauna lässt sich in drei Phasen einteilen:

Avalon-Fauna (575 – 565 MA): Tiefseefauna; nur Avalon-Provinz; relativ wenige Taxa

Weißmeer-Fauna (560 – 550 MA): geographische Expansion (Baltica, Australien, Sibiria,

Laurentia); starke Zunahme der Diversität (z.B. Flinders Range: Flachmeer, deltanah);

Elemente aus der Avalon-Fauna persistieren aber; starke Zunahme der biologischen

und ökologischen Komplexität, der Körperbaupläne und des genutzten Ökospaces;

erste eindeutige Bilateralia, grabende Organismen, Hinweise auf sexuelle Fortpflanzung;

erste Biomineralisation, erste aktive Heterotrophie durch multizelluläre Organismen

Nama-Fauna (550 – 542 MA): Südamerika, Südostasien, Laurentia, Nordamerika; Flachmeer

Die mikrobiellen Matten, die so typisch für die Ökologie des Meeresbodens der Ediacara-Faunen sind, erlangten ihre maximale Bedeutung erst nach der Avalon-Phase. Man kennt sie zwar auch schon aus der Avalon-Zeit, aber erst mit der zweiten Radiationsphase (Weißmeer-Fauna) wurden sie vorherrschend, morphologisch divers und komplex. Es ist nicht bekannt, ob sie auf Pro- oder Eukaryonten zurückgehen; große und komplexe strukturierte Oberflächen könnten sogar auf vielzelligen Körperfossilien beruhen. Auf jeden Fall spielten diese Matten eine entscheidende Rolle in der Ökologie des Meeresbodens, wie auch als Mediatoren der Erhaltung der Ediacara-

Fossilien. Viele Taxa der zweiten Radiationswelle stehen in engem Zusammenhang mit diesen Matten und lebten als Heterotrophe von ihnen.

Dies trug wohl dazu bei, dass Ediacara-Faunen typischerweise in situ erhalten sind, und dass die Oberflächen der Schichtflächen damit ein exaktes Abbild der Lebensverhältnisse auf der jeweiligen Schichtfläche darstellen – eine Situation, die man ansonsten in der fossilen Überlieferung kaum kennt. Unterschiedliche Schichtflächen derselben Lokalität (wie Flinders Range) unterscheiden sich aber erheblich in ihrer taxonomischen und quantitativen Zusammensetzung, auch hinsichtlich des jeweils dominierenden Taxons. Zwar finden sich beispielsweise *Dickinsonia* und die Verankerungsstruktur *Aspidella* auf fast allen Schichtflächen, aber mal dominiert das eine Taxon, mal das andere. (PNAS 112: 4865).

Der Artenreichtum war in der Weißmeerfauna am höchsten und nahm in der Nama-Fauna wieder ab. Insgesamt gibt es inzwischen über 270 beschriebene ediacarische Arten von über 30 Fundstellen. Zur Analyse des Morphospace wurden 50 morphologische Merkmale (vorhanden/nicht vorhanden) von Fossilien typischer Ediacara-Erhaltung (zur Vermeidung taphonomischer Bias unter Ausschluss von karbonisierten Kompressionsfossilien) herangezogen (z.B. Gesamtform, Symmetrie usw.). Unberücksichtigt blieben phylogenetische Aspekte, z.B. ob die Merkmale konvergent oder funktionell analog zu bewerten sind. Herangezogen wurden 20 (Avalon), 77 (Weißmeer) und 15 (Nama) Gattungen. Trotz der sehr unterschiedlichen taxonomischen Diversität war der Morphospace in allen drei Faunen nahezu gleich groß und ungefähr gleich positioniert. Lediglich die Avalon-Fauna unterschied sich in geringem Umfang morphologisch (Lage des Morphospace) von den beiden anderen Faunen, aber bei ebenso breitem Morphospace. Auch Faunen unterschiedlicher paläogeographischer Provenienz (z.B. Baltica und Flinders Range) hatten einen ähnlichen Morphospace (im Beispiel: 90,2 % gemeinsamer Morphospace bei 41,3 % gemeinsamen Gattungen), ebenso Faunen unterschiedlicher Paläoumwelt (z.B. Flachmeer vs. Tiefsee). Weder Paläogeographie noch Paläoumwelt oder die weiter oben beschriebenen taxonomischen Verschiebungen im Ediacaran konnten die Breite und Position des Morphospace wesentlich beeinflussen. Bereits die Avalon-Fauna erreichte die volle Breite des ediacarischen Morphospace, die dann über den weiteren Verlauf des Ediacaran stagnierte.

Die rapide Expansion des Morphospace in der Avalon-Fauna stellt eine Parallele zur kambrischen Explosion dar: eine rasche Evolution von Körperbauplänen, gefolgt von einer taxonomischen Diversifikation in den Grenzen des zuvor definierten Morphospace. Sowohl avalonische wie kambrische Explosion sind durch Entkoppelung der taxonomischen und morphologischen Evolution gekennzeichnet. Die Avalon-Explosion stellt ein – im Vergleich zur vom evolutionären Ablauf her ähnlichen kambrischen Explosion - unabhängiges, letztlich gescheitertes Experiment dar.

Mögliche Ursachen für die „Avalon-Explosion“: vorausgehende Gaskiers-Vereisung; Zunahme des Sauerstoffgehalts, Abnahme der Salinität des Meeres, Etablierung des Entwicklungsgensystems. Vielleicht waren verschiedene Metazoengruppen zunächst in isolierten Gebieten entstanden, in denen besonders günstige Bedingungen herrschten, und breiteten sich dann aus, als sich die Verhältnisse in den Ozeanen weltweit verbesserten.

Mögliche Ursachen für die Stagnation des Morphospace: ökologische Sättigung; Beschränkungen im genetisch gesteuerten Entwicklungssystem.

Die Shuram-C-Anomalie (Störung im C-Zyklus) vor 560 bis 551 MA korreliert mit der Oxidation organischer Materie in der Tiefsee und der Remineralisierung des organischen C-Reservoirs, stabilisierte offenbar die Oxygenierung des Ozeans und führte zu einem weiteren Evolutionsschub, z.B. erkennbar am Auftreten beweglicher Bilateralia wie *Kimberella* sowie der Dickinsoniamorpha (vor ca. 555 MA), die die Rangeomorpha allmählich ablösten.

Die Ediacara-typischen Makrofossilien finden sich typischerweise in silikoklastischen, also unter kühlen Bedingungen abgelagerten Sedimenten (Weißmeer, Flinders Range, Neufundland, auch in Namibia). In den Karbonaten Namibias – die unter wärmeren Bedingungen sedimentiert wurden – finden sich dagegen die ersten Riffbildner *Namacalathus*, *Namapoikia*, außerdem *Cloudina* mit schwach kalzifizierten Schalen. Reduzierte Salinität (auf heutigem Niveau; vor 550 – 540 MA kam es in einigen Regionen noch einmal zu massiven Salzablagerungen, die den Salzgehalt nochmals reduzierten im Vergleich zur ersten Entsalzung vor 610 bis 605 MA) und die rasche Abtragung der riesigen, 8000 km langen transgondwanischen Gebirgskette könnten die Ozeane noch besser mit Sauerstoff, aber auch mit den Grundbausteinen für Hartskelette versorgt haben. Höhere Temperaturen (Karbonate wurden ja unter wärmeren Bedingungen als die silikoklastischen Sedimente der typischen Ediacara-Fauna abgelagert) förderten die Ausfällung von Kalzit. Im Gegensatz zu modernen Karbonaten enthalten ediacarische Karbonate nur wenige Metazoen, so dass die Metazoen wohl zunächst kühlere Bedingungen bevorzugten, vermutlich deshalb, weil in kühlerem Wasser mehr Sauerstoff gelöst wird. Der höhere Sauerstoffgehalt ist notwendig für die Kollagensynthese. Kühleres Wasser bot daher bei noch nicht so hohem oder weniger stabilem Sauerstoffgehalt als heutzutage bessere Chancen, Kollagen bilden zu können. Außerdem bevorzugten die meisten Bakteriengruppen eher wärmeres Wasser (Konkurrenzausschluss?). In den wärmeren Becken des Proterozoikums, erhalten in Form von Dolomiten und Karbonaten, behielten die Bakterien die Dominanz, in den kälteren Becken war die Diversität der Prokaryonten reduziert, hier könnte sich freier Ökospace für neue Organismen eröffnet haben. Diese kühlen Orte mit reduzierter bakterieller Besiedlung und höherem Sauerstoffgehalt könnten die Räume darstellen, in denen die Metazoen zunächst diversifizierten (FEDONKIN et al., S. 40).

Komplexes Leben und eine zunehmend komplexere Biosphäre konnten dann in einer Art „Biofeedback“ verhindert haben, dass sich weitere Vereisungen bis zum Äquator ausbreiten konnten.

[Ediacara-Fauna als non-metazoische Landbewohner?

Untersuchungen von GJ RETALLACK (Universität Oregon) vor allem in Flinders Ranges deuteten an, dass es sich bei den typischen Ediacara-Fossilien um landbewohnende Pilze oder mikrobielle Kolonien handeln könnte, vielleicht auch um Fruchtkörper von Pilzen oder Schleimpilze. Die Fossilien seien von einer mikrobiellen Bodenkruste (ähnlich alter Elefantenhaut) überzogen, wie man sie auch aus modernen Wüsten kennt. Diese wird vor allem dann erhalten, wenn sie unter überdeckenden Sandsteinbänken begraben wird. Die Lebewesen bevorzugten ungefrorenen Boden, salzarm und reich an Nährstoffen (wie moderne Lebewesen). Manche als Spurenfossilien angesprochene Formen seien anorganische Bildungen wie Abdrücke von Nadeleis (*Radulichnus*) oder die Basen mikrobieller Kolonien (*Pseudorhizostomites*) oder mikrobielle Bodenkrusten (*Rivularites*).

Ediacarische Fossilien würden demnach eine von der späteren marinen Explosion im Kambrium völlig unabhängige Radiation von Leben an Land darstellen. Die durch diese Landbesiedlung verstärkte chemische Verwitterung könnte dazu beigetragen haben, die Meere mit Nährstoffen anzureichern und damit die Voraussetzungen für die kambrische Explosion im Meer erst zu schaffen. Kambrische Fossilien, die Ediacara-Taxa ähneln, deuten in diesem Modell an, dass auch im Kambrium das Leben an Land noch

komplexer und reicher war, als bisher angenommen. Allerdings sei nicht auszuschließen, dass einige Ediacara-Fossilien aus anderen Regionen nicht landbasiert seien.

RETALLACK kam auf seine Hypothese, weil sich in Flinders Ranges jene Schichten, die direkt unter Sandsteindecken lagen, als fossile Böden erwiesen. Die Fossilien wurden in Lebendstellung auf dem Boden, in oder auf dem sie wuchsen, von Sand bedeckt. Indizien für Bodenfrost sowie die chemische Zusammensetzung der fossilen Böden deuten darauf, dass es sich um kalte, trockene Böden handelte – also vergleichbar der heutigen Tundra mit ihrem reichen Bewuchs an Flechten und unvergleichbar mit tropischen marinen Lagunen.

Die Auffassungen von RETALLACK galten von vornherein als stark umstritten; man wunderte sich im Netz, wieso Nature diesen Artikel überhaupt zur Publikation angenommen hat. Inzwischen sind die Behauptungen zurückgewiesen, u.a. indem zeitgleiche Schichten anderer Lokalitäten z.B. in Südchina untersucht wurden (dunkle Tonschiefer mariner Entstehung und sandige Flachwassersedimente); es gibt keine Hinweise auf Trockenfallen oder Bodenbildungen, und die Organismen – zum Teil dieselben Formen, die auch in Südaustralien vorkommen! – waren weder austrocknungsresistent noch mechanisch ausreichend stabil, um am Land zu leben. Es wird auch infrage gestellt, ob die von RETALLACK behaupteten Paläoböden tatsächlich vorhanden sind (Natwiss. Ru. 12/2013, 652).

Es ist inzwischen allgemeiner Konsens, dass alle Ediacara-Lokalitäten marinen Ursprungs sind, allerdings unterschiedliche marine Settings wie äußerer Schelf, Schelfabhänge, Karbonatplattformen und flachmarine siliklastische Verhältnisse (PNAS 112: 4865)].

Verzeichnis der ediacarischen Metazoen nach FEDONKIN et al. (2007) (mit Ergänzungen):

(Nam= Namibia; A = Australien; Si = Sibirien, NFL = Neufundland, Engl = England
Ukr = Ukraine, WS = Weißmeerküste, Russ = Russland).

- Albumares brunsae (A, WS); 13 mm Schirmdurchmesser; **Cnidaria: Triloboza**
- Anabylia improvisa (Si); bis 9 mm breit; Petalonamae (Haftscheibe für farnwedelartige Organismen)
- Andiva ivantsovi (WS, A), ähnelt hinterem Ende von Dickinsonia; Proarticulata:
Cephalozoa (naA Dickinsoniomorpha; naA Hydrozoa, was aber aus molekular-
kladistischen Gründen unplausibel ist)
- Anfesta stankovskii (WS, A); Durchmesser bis 18 mm; **Cnidaria: Triloboza**
- Archaeaspinus fedonkini (WS, A): Arthropoda oder Proarticulata
- Archangelia valdaica (WS), Breite 27 mm; Petalonamae: Pteridiniidae
- Arkarua adami (A), Durchmesser 1 cm; **Echinodermata**
- Armillifera parva (WS), inc. sed. (Proarticulata? Cnidaria: Inordoza?)
- Arumberia banksii (WS, A, Ukraine, Engl., Ural; Nordfrankreich - wohl U-Kambrium,
Kanalinseln – wohl U-Kambrium; Namibia). Völlig unklar, ggf. Sedimentstrukturen,
die unter Einfluss sedimentgebundener Biomatten bei speziellen Strömungs-
verhältnissen entstanden
- Askinica dimerus (Ural), Durchmesser bis 19 mm; Haltefaden eines farnwedelartigen
Organismus?
- Aspidella costata (Si, Ural), 74 mm Durchmesser; Petalonamae; Ankerscheibe
eines farnwedelartigen Organismus, evtl. Formengattung

- Aspidella hatyspytia* (Si); Durchmesser 18 mm; Petalonamae, Ankerscheibe
- Aspidella terranovica* (A, NFL); Petalonamae, Ankerscheibe
- Ausia fenestrata* (Nam): inc. sed., **evtl. Affinität mit Urochordaten**
- Baikalina sessilis* (Si): ? Petalonamae (wohl zu Pteridinium oder Ernieetta)
- Barmia lobatus* (Ural): bis 28 mm Durchmesser; wahrsch. Haltefaden eines farnwedelartigen Organismus
- Beltanella zimica* (Ural): wahrsch. Haltefaden eines farnwedelartigen Organismus
- Beltanelliformis brunsae* (weit verbreitet): aufgrund des Nachweises von Biomarkern ist inzwischen gesichert, dass es sich u m eine kugelförmige Kolonie von Cyanobakterien handelt (Sci. 361: 1246).
- Beltanelloides sorichevae* (WS, Ukraine, Ural, Span.): wohl planktonische Algen (naA aber für Cnidaria gehalten)*
- (prädiacarisches): *Bergaueria* sp. (A), Stirling Range Formation (2016 – 1215 MA). Inc. sed., Spurenfossil?
- Blackbrookia oaksi* (Engl). Durchmesser 16 cm; ? Cnidaria
- Bomakellia kelleri* (WS), Länge 9,5 cm; Rangeomorph oder Ctenophore (früher als Arthropode : Paratrilobita klassifiziert!)
- Bonata septata* (WS), Durchmesser bis 40 mm; **Cnidaria: Cyclozoa**
- Brachina delicata* (A): inc. sed.
- Bradgatia linfordensis* (NFL, Engl): Durchmesser bis 20 cm; inc. sed. (im Zusammenhang mit fraktalen Rangeomorpha stehend)
- Bronicella podolica* (Ukr): Cnidaria inc. sed.
- Charnia masoni* (viele Fundstellen): bis 17 cm lang; Petalonamae: Charniidae (evtl. kolonial)
- Charnia wardi* (NFL): bis 2 m lang, 6 cm dünn; Petalonamae: Charniidae (evtl. kolonial); das Vorkommen in der subphotischen Zone spricht gegen die Annahme, es könne sich um eine Alge handeln
- Charniodiscus arboreus, oppositus, procerus, spinosus*: Petalonamae: Charniidae (evtl. kolonial)
- (wenn *Charniodiscus*-artige Wedel infolge von Strömungen einer bestimmten Richtung ent wurzelt und über die durch mikrobiellen Matten verfestigten Sedimentoberflächen gezogen wurden, hinterließen sie charakteristische scheuerlappenartige Spuren („mop“), z.B. im Rawnsley Quarzit Südaustraliens. Die Spuren gehen somit auf die gleichen Lebewesen zurück wie die Formgattung *Aspidella* für die Haftorgane der Wedel) (Palaios 25, 823).
- Charniodiscus concentricus* (Engl, A) : bis 6 cm Durchmesser; Petalonamae; wohl Haftscheibe
- Chondroplon bilobatum* (WS, A): ? Cnidaria: Cyclozoa oder aber mit Bilateralia verwandt?
- Cloudina* sp. (viele Fundstellen), bis 6,5 mm lang; ? Annelida, ? Alge, ? große Foraminifere; Cnidaria; Wachstumsverhalten wie bei modernen Serpuliden
- Conotubus* sp. (China) evtl. primitiver Verwandter von *Cloudina*
- Coronacollina acuta* (Rawnsley Quarzit, Südaustralien): kleiner Kegel mit bis zu 37 cm langen Nadeln, die radial vom Kegel abstehen. Sie dienten vermutlich als Stützhilfe. Möglicherweise Schwamm (PNAS 112: 4865)
- Conomedusites lobatus* (viele Fundstellen); **Cnidaria: Conulata: Conchopeltidae**
- Corumbella wernerii* (Brasilien); **Cnidaria: Scyphozoa oder Conulata**
- Cucullus*: evtl. Schwamm
- Cyanorus singularis* (WS). Familie Sprigginidae inc. sed., Bilateralia; einige stellen es zu den Proarticulata: Cephalozoa.
- „Cyclomedusa“ (mehrere Arten) s. *Aspidella terranovica*, bis 30 cm Durchmesser (meistens aber viel kleiner); als Cnidaria: Cyclozoa oder Petalonamae interpretiert

Dickinsonia brachina (A): Bilateralia; Phylum inc. sed., früher zu Proarticulata:
Dipleurozoa gestellt. NaA evtl. Stammgruppen-Placozoa bzw. im Stammbaum
zwischen Schwämmen und Eumetazoa stehend

Dickinsonia costata (A, WS, Ukr); > 20 cm, > 100 Segmente; s. D. brachina

Dickinsonia lissa (A, WS); s. D. brachina

Dickinsonia rex (A): bis 81 cm lang, 65 cm breit (größter Dickinsonia); s.
D. brachina

Dickinsonia tenuis (A, WS, Ukr): > 100 Segmente, s. Dickinsonia brachina
“Ediacaria flindersi” (viele Fundstellen) s. Aspidella terranovica, Durchmesser
40 bis 450 mm; evtl. Haftscheibe von Charnia-artigen Formen

Elasenia aseevae (Ukr), Durchmesser 11 mm, evtl. syn. Aspidella terranovica;
Cnidaria: Inorodozoa

Elasenia uralica (Ural): Durchmesser 15 mm; wohl Haftscheibe eines farnwedelartigen
Organismus

Eoporpita medusa (viele Fundstellen): neuerdings nicht mehr als Cnidaria, sondern
als Protist (Xenophyophora) oder komplexes Halteorgan interpretiert

Epibaion axiferus (WS): Bilateralia, Phylum indet.; Familie Dickinsonidae, früher
zu Proarticulata: Dipleurozoa gestellt

Erniaster = Ernietta plateauensis

Ernietta plateauensis (Nam): Petalonamae: Erniettidae
(syn. alle Gattungen mit „Ernio-“).

Evmiaksia aksionovi (WS): Durchmesser bis 56 mm; inc. sed., ? Cnidaria: ? Inorodozoa

Fedomia mikhaili (WS): Verkhovka Formation, 558 – 553 MA; offenbar sackförmiger
dünnwandiger Körper, basal am Substrat befestigt, mit 6- bis 8-strahligen sternförmigen
Strukturen (offenbar Schwammnadeln) mit 2 – 5 mm Durchmesser, die aber flexibel
und nicht starr waren; ähnlich *Eiffelia* aus dem M-Kambrium (Burgess), die ebenfalls
als Schwamm interpretiert wird (Palaeoworld 16: 319)

Funisia dorothea (A; bis 30 cm lang), evtl. Affinitäten zu Cnidaria oder Schwämmen,
Verzweigungsmuster spricht für asexuelle Knospung. Komplexe röhrenförmige
Anatomie (PNAS 112: 4865).

Garania petali (Russ): Durchmesser bis 26 mm; inc. sed., evtl. Halteorgan

Gehlingia dibrachida (A): Wedel mind. 8 cm lang, 3,1 cm breit. Petalonamae.

Glaessneria imperfecta (Ukr) wohl syn. Aspidella terranovica
„Glaessneria grandis“ (A): Petalonamae, Haltescheibe

Hallidaya brueri (A): Durchmesser 10 – 30 mm; inc. sed., evtl. Cnidaria: Trilobozoa

Hiemalora sp. (NFL): wohl Halteorgan

Hiemalora pleiomorpha (Kanada, Si): ? Cnidaria: Inorodozoa oder Halteorgan ähnlich
denen moderner Schwämme und Algen

Hiemalora stellaris (WS, Ukr, Si, A): Durchmesser ohne Tentakeln bis 40 cm;
inc. sed., früher zu Cnicaria: Inorodozoa gestellt

Ichnusa cocozzi (Sardinien), ? Cnidaria

Ikaria waariotia (A): 555 MA, einer der ältesten Bilateralia (Stamm-Bilateralia), Australien,
2-7 mm lang, 2,5 mm dick. Reiskornförmig.

Inaria karli (A); ? Petalonamae; ? primitive Seanemone (Actinia)
“*Inkrylovia lata*” s. *Pteridium simplex*

Intrites punctatus (Ural, WS): inc. sed.
“*Irridinitus multiradiatus*” (Ukr, WS, Kan, Indien) s. *Aspidella terranovica*

Ivesheadia (= Ivesia) lobata (Engl, NFL, A), Durchmesser bis 60 cm; Petalonamae

Ivovicia rugulosa (WS), Bilateralia, Phylum inc. sed., wohl Proarticulata
“*Jampolium wyrzhykoowski*” (Ural), inc. sed., evtl. Haltevorrichtung (1 Exemplar)

Kaiselia levis (Ukr), bis 15 cm Durchmesser; Cnidaria: Cyclozoa oder Petalonamae

Kaiselia mensae (WS), bis 16 cm Durchmesser. Cnidaria: Cyclozoa oder Petalonamae, wahrsch. Haltevorrichtung eines farnwedelartigen Organismus
Kharakhtia nessovi (Russ); Bilateralia; Phylum inc. sed., evtl. Proarticulata: KL Vendiamorpha; naA aber Dickinsoniomorpha
Khatyspytia grandis (Si), Petalonamae
Kimberella quadrata (viele Fundstellen); bis 15 cm lang, 7 cm breit. **Mollusca**, evtl. verwandt mit Amphineura und Monoplacophora. Möglicherweise aber auch nur basaler Vertreter der Trochozoa, d.h. **Stammgruppen-Trochozoa** oder basalerer Trochozoa vor Abzweigung der Mollusken (vgl. Sci. Rep. 9: 4955). (Trochozoa: Anneliden, Brachiopoden, Mollusken, Nemertea, Phoronida)
Kuibisia glabra (Nam), konisch, 10 cm lang, 3,5 cm breit; inc. sed. (zu Ernietta?)
Kullingia concentrica (mehrere Fundstellen); Ichnofossil eines verankerten röhrenförmigen Organismus, ggf. eines Sabelliditen
Liulingjitaenia: evtl. Schwamm
Lomosovis malus (Ukr, A); großer dendritischer kolonialer Organismus; Petalonamae
Lossina lissetskii (Russ); ? Proarticulata (oder Dickinsoniomorpha)
“*Madigania annulata*” s. *Aspidella terranovica*
Majaella verkhojanica (Si), inc. sed.
Marywadae ovata (A); Arthropoda: Sprigginidae oder Proarticulata: Cephalozoa: Sprigginidae
Mawsonites randellensis (A), evtl. Form von *Aspidella*
Mawsonites spriggi (A): wahrscheinlich Haftscheibe, möglicherweise aber auch Qualle oder Spurenfossil
„*Medusina*“ s. *Medusinites asteroides*
Medusinites applanatus (Ural), wohl Haltevorrichtung
Medusinites asteroides (viele Fundstellen); **Cnidaria: Cyclozoa: Medusinitidae**
Medusinites palijsi (Ukr), al. *Nemiana simplex*; **Cnidaria: Cyclozoa: Medusinitidae***
Medusinites patellaris (Ukr) s. *Aspidella terranovica*
“*Medusinites*” *sokolovi* (Ukr) = *Vendella sokolovi*
Mialsemia semichatovi (WS): früher zu Arthropoda: Paratrilobita gestellt, gehört aber wohl zu den Rangeomorpha
Nadalina yukonensis (Kanada), inc. sed.
Namacalathus hermanastes (Nam), inc. sed.
Namalia villersiensis s. *Ernietta plateauensis*
Namapoikia riotoogensis (Nam), ähnlich unterkambrischen Corallomorpha, verwandt mit Korallen oder Schwämmen
Nasepia altae (Nam); Petaloide mit 10,5 cm Durchmesser, inc. sed.
Nemiana bakeevi (Ural), bis 22 mm Durchmesser; Alge oder kolonialer Cnidarier
Nemiana simplex, viele Fundstellen; Alge oder kolonialer Cnidarier*
Nimbica dniesteri (Ukr), bis 3 cm Durchmesser; ? Cnidaria: Cyclozoa oder Petalonamae; Haftscheibe eines farnähnlichen Organismus
Nimbica occlusa (WS, Ukr, Kanada) und *N. paula* (Ukr): ? Cnidaria: Cyclozoa oder Petalonamae; Haftscheibe eines farnähnlichen Organismus
Onega stepanovi (WS); Arthropoda oder Proarticulata: Vendiomorpha
“*Onegia nenoxa*” = *Pteridium*
Orthogonium parallelum (Nam), Petalonamae
Ovatoscutum concentricum (mehrere Fundstellen); Cnidaria: Chondroplidae oder Dickinsoniomorpha
Palaeopascichnus delicatus (div. Fundstellen), zunächst unklar ob Spurenfossil oder

Körperfossil. Von SEILACHER für Xenophyophoren gehalten (riesige Protozoen, die heutzutage 25 cm Durchmesser erreichen). Gilt inzwischen als riesige Protozoe (Sci. 361: 1246). In Baltica und Avalonia von 565 – ca. 541 MA.

Palaeophragmodictya reticulata und spinosa (A): ? **Porifera**, evtl. ältestes Makrofossil eines Schwammes; neuerdings als Haftscheiben von Organismen interpretiert, die Merkmale von Schwämmen und Hohltieren besitzen; in der frühen Ontogenie bilateral) (Pal. J. 41: 360).

Palaeoplatoda segmentata (WS), bis 7 cm lang; Proarticulata: Dipleurozoa oder naA Petalonamae

„Paliella patelliformis“ s. Aspidella terranovica

„Papilionata eyrie“ s. Dickinsonia costata

Paracharnia dengyingensis (China): Petalonamae

Paramedusium africanum (Nam): Petalonamae

Paravendia janae (WS): Proarticulata: Vendiamorpha oder aber Dickinsoniomorph

Parvancorina minchami (A, WS): **Arthropoda**; *Naraoia* (Chengjiang) und *Skania* (Burgess) ähneln *Parvancorina* und könnten mir ihr verwandt sein

Parvancorina saggita (WS): **Arthropoda**

Persimedesites chahgazensis (Iran): ? Meduse; organische Herkunft unsicher

Phyllozoon hansenii (A): bis 33 cm lang; völlig unklar, evtl. marine Algen?

„Pinegia stellaris“ = Hiemalora stellaris

Planomedusites grandis (Ukr), bis 12,5 cm Durchmesser; Cnidaria: Cyclozoa oder Petalonamae: Haftscheibe

„Planomedusites patellaris“ (Ukr) s. Medusinites patellaris

Platypholinia pholita (WS), bis 6 cm lang; **viele Ähnlichkeiten mit Platyhelminthes**

Podolimurus mirus (Ukr), bis 17 cm lang; Proarticulata: Vendiomorpha oder aber Petalonamae

„Pollukia“ (2 Arten) s. Aspidella terranovica

Pomoria corolliformis (WS): bis 20 cm Durchmesser; ? Cnidaria: Scyphozoa oder Haftscheibe eines Petalonamae

„Praecambridium“ sigillum (A), inc.sed.

Protechiurus edmondsi (Nam); unklar; ? **Echiura/Fam. Echiuridae; ? Protochordat**

Protodipleurosoma asymmetrica (Ural): ? Cnidaria; ? Haftscheibe eines farnwedelartigen Organismus

Protodipleurosoma paula (Ural); **Cnidaria: Cyclozoa**

„Protodipleurosoma rugulosa“ (WS, Ukr) s. Aspidella terranovica

„Protodipleurosoma wardi“ (A) s. Aspidella terranovica

Protoniobea wadea (Australien); nicht ganz sicher ob kambrisch oder präkambrisch; ? Cnidaria

Pseudorhizostomites howchini (viele Fundstellen), bis 6 cm Durchmesser; Pseudofossil (Gasblasen? Spuren einer abgerissenen Haltevorrichtung?)

Pseudovendia charnwoodensis (Engl., Russ), bis 25 mm lang ; ? Proarticulata: Vendiomorpha oder Dickinsoniomorph

Pteridinium simplex (und mehrere ungültige Artnamen; viele Fundstellen); Petalonamae: Pteridiniidae

Ramellina pennata (WS), Achse bis 3 cm lang; Petalonamae

Rangea arborea = Charniodiscus arboreus

Rangea brevior = Rangea schneiderhoehni

Rangea grandis = Glaessneria grandis evtl. syn. Charnia masoni

Rangea longa = Charniodiscus longus, Glaessneria longa

Rangea schneiderhoehni (Nam) : bis 7,5 cm lang; Petalonamae: Rangeidae; evtl.

Ctenophore?

Rangia sibirica = Charnia sibirica

Rugocnites enigmaticus und R. tenuirugosus (A); inc.sed. ; ? Meduse, ? Schwamm

Sekwia excentrica (Kanada, Indien); ? Petalonamae

“Sekwia kaptarenkoe” (Ukr), syn. Nemiana simplex?

Shepshedia palmata (Engl); ? Cnidaria

Sinospongia: evtl. Schwamm

Skinnera brooksi (A); **Cnidaria: Trilobozoa**

Solza margarita (WS); unklar, **evtl. Schale eines Kimberella-artigen Wesens**

Somatohelix sinuosus (A): bis 14 cm lange und 7 mm breite röhrenförmige Strukturen evtl. mit Haltevorrichtung, früher fälschlich als Spurenfossilien interpretiert (ergänzt; J. Pal. 85: 256).

„Spriggina annulata“, „Spr. wadea“ s. Aspidella terranovica

“Spriggina borealis” (WS): **Arthropoda: Paratrilobita: Sprigginidae**

Spriggina floundersi (A): Arthropoda: Paratrilobita: Sprigginidae, naA Proarticulata: Cephalozoa: Sprigginidae

“Spriggina ovata” = Marywadea ovata

Staurinidia crucicula (WS): **Cnidaria: Scyphozoa**

Suvorovrella aldanica (Nam, Russ): Durchmesser bis 3 cm, inc. sed.

Suzmites tenuis (WS): passives Ichnofossil: Abdruck eines konischen Organismus

Suzmites volutatus (Russ): passives Ichnofossil (Abdruck von Pteridinium)

Swartpuntia germi (Nam, WS), bis 18 cm lang; Petalonamae: Charniidae oder koloniales Tier oder große Alge oder Dickinsoniomorph

Tamga gamulifera (WS), inc. sed.

“Tateana inflata” = Aspidella terranovica

Temnoxia molluscula (WS): unklar, ? **Mollusk, ? Arthropode**

Thectardis avalonensis (NFL), bis 9 cm lang; inc. sed.

Tirasiana cocarda (Ural): ? Cnidaria oder Haftscheibe eines farnwedelartigen Organismus (Petalonamae)

„Tirasiana centralis / coniformis / disciformis“ s. Aspidella terranovica

Tribrachidium heraldicum (A, Ukr, WS), Durchmesser bis 5 cm; kein rezentes Analog, daher Interpretation immer noch unklar, von manchen Autoren mit Edrioasteroiden, Lophophoraten, Schwämmen und triradiaten Kegeln wie *Anabarites* verglichen

Triforillonia costellae (NFL): unklar

Vaizitsinia sophia (WS), bis 7 cm lang, Petalonamae

Valdania plumosa (Ukr); Länge > 7 cm, Breite bis 8,2 cm; ? Proarticulata: Vendiomorpha oder aber Petalonamae

Vaveliksia vana (WS, A), sackähnlicher Organismus, radiale Symmetrie; ? Schwamm

Vaveliksia velikanovi (Ukr), bis 8 cm lang, ? Schwamm

Velancorina martina (Nam), Petalonamae

Vendella haelenicae (Ukr), Durchmesser bis 25 cm; **Cnidaria: Cyclozoa: Vendellidae**

“Vendella larini” s. Aspidella terranovica

Vendella sokolovi (Ukr); ? Proarticulata: Vendiomorpha

“Vendia” janae s. Paravendia janae

Vendia rechiata (WS); ? Proarticulata: Vendiomorpha: Vendomiidae

Vendia sokolovi (Russ); ? Proarticulata: Vendiomorpha: Vendomiidae oder Medusoid

Vendoconularia triradiata (Russ): **Cnidaria**

Vendomia menneri (WS), Länge 4 mm (zu *Dickinsonia*)

Ventogyrus chistyakovi (WS): Petalonamae oder Cnidaria

Veprina undosa (WS), Durchmesser 6 cm; **Cnidaria: Cyclozoa**
 Vladimissa missarzhevskii (WS), Länge 4,5 cm; **wohl verwandt mit Platyhelminthes**,
 ähnlich rezenten rhabdocolealen Turbellarien
 Wadea = Rugoconites tenuirugosus
 Wigwamiella enigmatica (A): ? Cnidaria
 Windermerea aitkeni (Kanada); **primitiver Bilateralier**: Fam. Dickinsonidae
 Yarnemia acidiformis (WS); **umstrittene Verwandtschaft mit Ascidien oder**
Tunicaten, also Chordata
 Yelovichnus gracilis (WS): ggf. koloniale Alge oder Protist
 Yorgia waggoneri (Russ, A); **Bilateralia inc. sed.**, früher zu Proarticulata:
 Cephalozoa: Yorgiidae gestellt
 Zolotytsia biserialis (WS, Ukr, Indien): Petalonamae

* Eine Arbeit aus dem Jahr 2014 interpretiert *Nemiana simplex* (syn. *Beltanelloides sorichevae*, *B. podolicus*, *Hagenetta aarensis*, *Medusinites palijsi*, *Namamedusium wendti*, *Beltanelliformis brunsae*) als Kolonien photosyntheseaktiver Bakterien – möglicherweise Cyanobakterien –, die von einer schleimigen extrazellulären Matrix eingeschlossen waren. Für *Beltanelliformes* konnte aufgrund von Biomarkern sogar gesichert werden, dass es sich um eine sphärische Kolonie von Cyanobakterien handelt (Sci. 361: 1246).

Es gibt zwei Erhaltungszustände: die *Nemiana*-Erhaltung als dreidimensionale Strukturen, die auf der Basis von Sandsteinlagen sitzen, und *Beltanelloides* als flache Abdrücke innerhalb von Tonsteinen oder dünnlagigen Karbonaten.

Die Kolonien waren ursprünglich kugelige oder linsenförmige Objekte mit einer dichten, glatten schleimigen Hülle ohne irgendwelche Öffnungen. Der Innenraum war mit einer homogenen viskösen Substanz gefüllt, was an moderne *Nostoc*-Kolonien erinnert. Die schleimige Matrix wird zu den Außenrändern hin dichter. Die Kolonien lebten in unterschiedlichen Fazies, erforderten aber stets geringe Wassertiefen und einen schleimigen Untergrund aus mikrobiellen Matten. Kugelförmig erhaltene Kolonien waren tiefer ins Substrat eingebettet, möglicherweise als Anpassung an eine verstärkte Sonneneinstrahlung. (Paleontological Journal, 2014, Vol. 48, No. 13, 1423–1448).

Weitere Taxa (nicht bei FEDONKIN et al.):

Eoandromeda octobrachiata: seesternähnlich, aber mit acht Beinen in spiraliger Anordnung; inc. sed., China. Evtl. früher Deuterostome mit intermediärer Position zwischen pentaradialen Echinodermen und Chordaten, naA diploblastisches Tier mit Eigenschaften von Cnidaria und Ctenophora. Bemerkenswert ist, dass das Taxon in zwei unterschiedlichen „taxonomischen Fenstern“ gefunden wird: als karbonatisches Kompressionsfossil in schwarzen Schichten der Doushantuo-Formation Südchinas und als Abdruck im Rawnsley-Quarzit Südaustraliens – ein Indiz für ein recht kräftiges organisches Integument. (Geology 36: 867).

Hapsidophyllas flexibilis: ähnelt charniden Rangeomorpha, 565 MA, Mistaken Point, NFL, verzweigtes Netzwerk aus „Blättern“, aus kleinen Rangeomorph-Modulen aufgebaut („Hapsidophyllide Blättchen“) (J. Pal. 83, 897).

Frondephyllas grandis, ähnelt charniden Rangeomorpha, 565 MA, Mistaken Point, NFL, meterlanger farnartiger Wedel, ebenfalls aus hapsidophylliden Blättchen aufgebaut; stellt vermutlich eine andere ökologische Adaptation im Vergleich zu *Hapsidophyllas* dar, um unterschiedliche Nischen als Suspensionsfresser zu nutzen (J. Pal. 93, 897).

In dünnen organischen Filmen über *Dickinsonia* von der Weißmeerküste konnten für Metazoa diagnostische Sterane (Cholesterioide) als Biomarker nachgewiesen werden, was eindeutig beweist, dass es sich um Metazoa (Stamm- oder Kronengruppe) handelt. Das umgebende Sediment weist Stigmasteroide als Indikatoren für Grünalgen (Chlorophyta) auf (29C), während im dünnen organischen Film (bis 3 Mikrometer) über dem negativen Hyporelief von *Dickinsonia* Cholesterioide (27C) dominierten, die spezifisch für Metazoa sind und nur bei Schwämmen und Muscheln fehlen.

Damit sind diese 558 MA alte *Dickinsonia* die ältesten Fossilien, die bewiesenermaßen als makroskopisches Tier angesprochen werden können (gefolgt von 555 MA alten *Kimberella* von Zimnie Gory). Zwar weisen auch Choanoflagellaten und Filasterea eine Sterol-Zusammensetzung auf, die sich mit den für *Dickinsonia* gefundenen Werten überschneidet, kommen aber als Mikroorganismen allein schon aufgrund ihrer Größe nicht infrage, dickinsonia-artige Organismen bilden zu können.

Eine ungewöhnliche Isomerverteilung der Sterane spricht allerdings dafür, dass *Dickinsonia* über eine von heutigen Metazoen abweichende Physiologie verfügte.

Dickinsonia erreichte Größen bis 1,4 m, wohl als Folge fehlender Konkurrenz mit anderen Metazoa. Die Verdauung erfolgte wahrscheinlich extern, wie dies aber auch bei Placozoa der Fall ist. Verwandte Taxa sind *Andiva*, *Yorgia*, *Vendia*. Bei der kleineren *Andiva* ließen sich keine so eindeutigen Metazoen-Signale nachweisen, wohl weil wegen der geringen Größe eine starke Beeinflussung durch die Biomarker der umgebenden Grünalgen aus den Biomatten erfolgt war (Stigmasteroide der Chlorophyten aus Biomatten und Wassersäule). Auch für *Dickinsonia* gilt, dass der Cholesteroid-Anteil umso höher ausfällt, je größer das Fossil (von 85 bis 93 %, je nach Größe).

(Sci 361: 1198 + 1246).

Mikrotomographische Untersuchungen von **Cloudinomorpha** (*Saarina*, *Costatubus*; maximaler Durchmesser ca. 4 bzw. 6,4 mm) aus dem obersten Ediacaran der Wood Canyon Formation (Nevada) ergaben Hinweise auf ein durchgehendes Darmsystem. Die Funde stammen aus Schichten unterhalb der PC-C-Grenze (definiert durch eine C-Exkursion und sehr knapp darüber *Treptichnus pedum*-Spuren); sie sind nicht radiometrisch datierbar, aber auch Erniettomorpha und mögliche *Swartpuntia* sind aus diesen Schichten dokumentiert; sie repräsentieren eine typische Fauna vom Nama-Typ-Fauna. Ein durchgehender Darm hat zur Folge, dass es sich um Bilateria handelt. Die Autoren sehen von einer sicheren Zuordnung zu modernen Tierstämmen ab; die Indizien lassen es aber am wahrscheinlichsten erscheinen, dass es sich um Stammgruppen-Anneliden oder basale Anneliden-Linien handelt. Schon vor diesen Untersuchungen präferierten die meisten Forscher die Zuordnung zu polychaeten Anneliden oder zu Anthozoa, auch wenn viele andere Alternativen für möglich gehalten wurden.

Die Cloudinomorpha weisen einige Schlüsseladaptationen auf, die ihren ökologischen Erfolg in einer Zeit erklären, in der es (gegen Ende des Ediacarans) zu einem ersten Aussterbeereignis innerhalb der Metazoa kam:

- makroskopische Biomineralisation in Form von externen Röhren (evtl. als Schutz vor Beutegreifern)
- gesellige Habitate (und damit Ökosystem-Engineering)
- Vermehrung durch Larven sowie evtl. sowohl sexuelle wie asexuelle Fortpflanzung im Gegensatz zu der stolon-artigen Vermehrung verschiedener Softbody-Taxa des Ediacarans

Dadurch könnten Cloudinomorpha eine Schlüsselrolle bei der fundamentalen Veränderung der Ökosysteme und der Zunahme der Komplexität der Nahrungsketten gespielt haben, so beim Übergang von den überwiegend sessilen Ediacara-Faumentypen zu den dynamischeren Ökosystemen der Kambrischen Explosion, und dieser Prozess dürfte schon im späten Ediacaran eingesetzt haben. Das spätere Ediacaran dürfte einen größeren Schritt in Richtung erhöhter Komplexität der Organismen und Ökosysteme dargestellt haben als die PC-C-Grenze selbst. Die Cloudinomorpha gehören zu den wenigen Tiergruppen, die sich über die PC-C-Grenze hinweg verfolgen lassen (z.B. der Cloudinide *Rajatubulus* aus dem Kambrium Stage 3 der Mongolei, vgl. Sci. Rep. 10: 535).

Cloudinomorpha könnten Suspensionsfresser gewesen sein, die je nach ökologischen Bedingungen aber auch in der Lage waren, Nahrung von der Sedimentoberfläche zu fressen, wenn das Wasser zu wenig suspendierte Nahrung enthielt; so könnten phasenweise auch große Sedimentmengen in den Darm gelangt sein. Damit ließen sich unterschiedlich erhaltene Darmabschnitte erklären. Auch heute gibt es Suspensionsfresser, die so flexibel sind, dass sie bei Nahrungsmangel auch von der Sedimentoberfläche fressen (Nat. Comm. 11: 205).

Eine weitere Studie nahm ultrastrukturelle Untersuchungen an zwei Taxa (*Zuunia* aus der Mongolei und *Cloudina* aus Namibia und Paraguay) vor. *Zuunia* zeigte kerogenöse Lamellen im Submikrometer-Bereich sowie plastische Deformationen der Röhrenwand sowie Delamination der Röhrenwand. Bei *Cloudina* fanden sich ebenfalls multiple karbonatige Lamellen, die auf chitin- oder kollagenreiches Gewebe zurückzuführen sein dürften. Man vermutet daher, dass die Röhren dieser Cloudiniden überwiegend organisch waren (aus Chitin oder Kollagen), und dass frühdiagenetische Prozesse (postmortale Zersetzung und Mineralisation) sekundär zur Bildung von Aragonit und/oder Calcit führten. Auch diese Studie kam zu dem Ergebnis, dass es sich bei Cloudiniden wahrscheinlich um Stammgruppen-Anneliden mit originär organischen Röhren handelte.

Diese sekundäre Mineralisierung könnte erklären, warum Cloudiniden in einem weiten Spektrum von Taphomodi gefunden wurden: phosphatisch, organisch-pyritisch, kalkig, limonitisch-pyritisch und silikatisch, und *Cloudina* selbst sowohl mit kalzitischer, phosphatischer oder kieseligiger Röhrenzusammensetzung. Phosphatisierung und Verkieselung wurden dabei bisher als sekundärer Ersatz von ursprünglich vorhandenem Karbonat erklärt; an die Möglichkeit der Phosphatisierung eines organischen Exoskeletts wurde dabei bisher nicht gedacht, obwohl die Phosphatisierung anderer Fossilien des Ediacarans oder Kambriums (wie der Doushantuo-Embryonen) belegt, dass Phosphat oftmals originär organisches Material (statt Karbonat) ersetzt. Auch die Delaminierungs-Erscheinungen bei *Zuunia* sprechen für eine organische Röhrenkonstruktion mit frühdiagenetischer Phosphatisierung.

Die Röhren der Cloudiniden entsprechen damit nicht den Röhren moderner Serpeln (Aragonit/Calcit); sie waren wohl im Lebendzustand nicht karbonatisch, sondern organisch und plastisch. Die organischen Lamellen und die plastische Deformierbarkeit sprechen dafür, dass sie organischer Natur waren. Auch viele andere (und vielleicht sogar *alle*) röhren-bildenden Metazoen des terminalen Ediacarans verfügten über lamellierte organische Behausungen (*Conotubus*, *Saarina*, *Shaanxilithes*, *Sabellidites*, *Corumbella*, *Sinotubulites*). Das stellt infrage, ob diese Taxa überhaupt als Indizien für frühe Biomineralisation erhalten können (Sci. Rep. 10: 535).

Zeitliche Verbreitung der Röhrenfossilien:

Cloudiniden:

Conotubus, *Saarina* erlöschen bereits vor der PC-C-Grenze

Multiconotubus, *Costatubus*, *Zuunia* erlöschen direkt an der PC-C-Grenze

Cloudina reicht bis ins untere Fortunian

Rajatubulus beginnt an der PC-C-Grenze und reicht bis untere Fortunian hinein; nach einer langen Nachweislücke dann erneuter Nachweis im Kambrium Stage 3

Andere röhrenförmige Fossilien:

Corumbella, *Gaojishania* und *Shaanxilithes* erlöschen vor der PC-C-Grenze

Sinotubulites erlischt an der PC-C-Grenze

Rugatotheca setzt an der PC-C-Grenze ein und reicht ins untere Fortunian

Sabellidites: beginnt schon vor der PC-C-Grenze und reicht ins höhere Fortunian (Sci. Rep. 10: 535).

Aussterben der Ediacara-Fauna?

Bevor genaue Datierungen der Ediacara-Fauna und Grenze zum Kambrium möglich waren, nahm man an, daß die Fauna 25 MA vor Beginn der kambrischen Explosion aufgrund einer Katastrophe oder infolge eigener Unzulänglichkeit ausgestorben sei; die Lücke erwies sich jedoch später als Folge von Meeresspiegelschwankungen an der Typlokalität (wie ohnehin stärkere Meeresspiegelschwankungen an oder um die PC-C-Grenze erfolgten), während andernorts ein ungestörter Übergang von der Ediacara-Fauna zur Fauna der kambrischen Explosion beobachtet werden konnte, wobei letztere durch das plötzliche Auftreten weit verbreiteter Biomineralisation (ggf. aufgrund Änderung im marinen Chemismus und/oder als Antwort auf die ersten räuberischen Tiere) ein durch Fossilfunde überzeichneter Effekt sein könnte. Außerdem könnten ediacarische "Weichtiere" zwar ins Kambrium überlebt haben, ihre Körper wurden dann aber (im Gegensatz zum Präkambrium) von den "neuen" aasfressenden und grabenden Tieren gefressen, so daß sie nicht mehr fossilisierten.

So lassen sich Grab- und Bohrgänge sowie Fraßspuren unverändert über die Grenze zum Kambrium beobachten, so daß die Weichkörpertiere, die diese Spuren hinterließen, unverändert diese Grenze überschritten, während sich die durch Hartkörperfossilien repräsentierte Fauna am PC-C-Übergang drastisch wandelte. Die Spurenfossilien zeigen im Verlauf über die PC-C-Grenze hinweg aber eine Zunahme der Diversität, so daß sie eine sich entfaltende marine Fauna

repräsentieren. U.a. finden sich die ersten trilobitentypischen Spurenfossilien lange vor Körperfossilien von Trilobiten; möglicherweise lebten Weichtrilobiten bereits im obersten Präkambrium und entwickelten erst im unteren Kambrium ihren Panzer.

Es gibt daher keine Indizien für ein katastrophisches Extinktionszenario für die Metazoen; beim marinen Plankton wurden dagegen stärkere Einbrüche und Veränderungen beobachtet (z.B. Acritarcha). So nahm die Diversität der Acritarchen vom Mittel- zum Spätproterozoikum zunächst zu, im oberen Präkambrium erfolgte dann ein plötzlicher Einbruch der Diversität, die komplizierten Acritarchen verschwanden mit Beginn der Hauptphase der Ediacara-Fauna, die spätediacarischen Acritarchen waren einfach gebaut und relativ selten, kurz vor der PC-C-Grenze erschienen neue Typen, an der PC-C-Grenze und im untersten Kambrium kam es dann zu einer gewaltigen Radiation.

Problematisch ist in diesem Zusammenhang auch, daß die PC-C-Grenze unterschiedlich definiert wurde. Es wurden gelegentlich Iridiumanomalien berichtet, ihre stratigraphische Einordnung bzw. Einheitlichkeit ist aber nicht klar. Eine Revision aller Befunde ergab jedenfalls (DONOVAN 1987), daß Körper- und Spurenfossilien von Metazoen sowie C-Isotop-Messungen keinen Hinweis auf eine Massenextinktion liefern.

Neuerdings wird die PC-C-Grenze durch das Erscheinen des Spurenfossils *Phycodes pedum* definiert. Typische ediacarische Fossilien wie *Pteridinium* existieren mindestens bis direkt an diese Grenze; eine Fossilücke besteht mit Sicherheit nicht. Der Übergang zwischen der Ediacara-Fauna und der sich anschließenden Small-Shelly-Fauna ist gleitend und überlappend. Die Small-shelly-Tiere *Cloudina* sowie ein neu entdecktes kelchglasähnliches Tier überlappen sich zeitlich weit mit den typisch ediacarischen Faunen; örtlich werden sie so häufig, daß sie bioklastische Sedimente bilden. Typisch unterkambrische Formen wie *Anabarites* und *Cambrotubulus* reichen bis ins höchste Präkambrium hinab. Auch die Spurenfossilien, die vor der PC-C-Grenze erscheinen und unter Zunahme der Komplexizität die Grenze überschreiten, belegen die Kontinuität.

Folgende Elemente der Small-Shelly-Fauna erscheinen noch im Präkambrium:

- *Anabarites*: ab ca. 547 MA
- *Cambrotubulus*: ab ca. 545 - 544 MA
- kelchglasähnliches Fossil: 550 MA bis (exakt) PC-C-Grenze
- *Cloudina*: 550 MA bis 542-543 MA, d.h. bis knapp über die PC-C-Grenze

Möglicherweise sind einige typische ediacarische Fossilien (wie z.B. *Pteridinium*) tatsächlich an der PC-C-Grenze ausgestorben; das setzt aber kein katastrophisches Ereignis voraus, sondern könnte die Folge der Bejagung durch fortgeschrittenere Tiere sein. Andere typische Formen wie z.B. *Charniodiscus* finden sich angeblich (!) noch im Burgess-Schiefer (unter der Bezeichnung *Thaumaptilon*). *Thaumaptilon* erwies sich allerdings nach neuesten Erkenntnissen – durch den Nachweis von Zooiden – als Pennatulacee, ist also kein Vendozoa und kein Ediacara-Überlebender.

Im Atdabanian Kaliforniens wurden zwei ediacara-typische Fossilien gefunden: das diskoidale Taxon ? *Tirasiana disciformis* (ob. Wood Canyon Form., Atdabanian) und die farnwedelartige Erniehtamorphe cf. *Swartpuntia* (mittl. Poleta Formation und ob. Wood Canyon Formation, beides Atdabanian), wobei *Swartpuntia* über mehrere hundert Meter im Profil vorkommt und mindestens zwei Trilobitenzonen umspannt (J. Palaeont. 74, 731).

Aus dem Botomian von Nevada wurde mit *Spygoria zappania* ein *cloudina*-ähnliches Fossil unbekannter Affinität beschrieben, bestehend aus Stapeln kleiner unregelmäßig kalzifizierter Kelche. Die Kelch-in-Kelch-Struktur ähnelt *Cloudina*, die ähnlich dichte Dickichte in vergleichbaren Umgebungen (turbulentes Flachwasser) bildete (J. Palaeont. 73, 571) (Details s. U-Kambrium).

Und schließlich wurden 1998 typische ediacarische Fossilien im untersten Unterkambrium (Uratanna-Formation) Südaustraliens nachgewiesen (s. Unterkambrium). Die Lokalität zeigt dieselben taphonomischen Rahmenbedingungen (feinkörniger Sandstein, Flachmeerablagerungen) wie in den typischen Ediacara-Faunen; darunter häufige 5-8 cm lange bilateral-symmetrische pennatulaceen-artige Wedelstrukturen mit breiter zentraler Achse mit großer Ähnlichkeit zu der oberstpräkambrischen *Swartpuntia* aus Namibia. Da sich die dicht liegenden Wedelstrukturen niemals überlappen, waren sie offenbar auf dem Grund angewachsen und wurden *in situ* eingebettet. Da sie mit typisch unterkambrischen Spurenfossilien vergesellschaftet sind (das Auftreten eines davon, *Treptichnus* (al. *Phycodes*) *pedum*, definiert in Neufundland die PC-C-Grenze), müssen die ediacara-typischen Wedelstrukturen unterkambrischen Alters sein. Auch weitere Begleitfauna (scheibenförmiges Fossil *Kullingia concentrica* aus der Schicht unmittelbar über den Wedelstrukturen; Sabelliditiden aus dem unteren Teil der Uratanna-Formation) deutet auf ein unterkambrisches Alter. *Kullingia* ist regelmäßig an allen Fundstellen eng mit dem Erstauftreten von Sabelliditiden und typisch kambrischen Spurenfossilien vergesellschaftet und erscheint stets vor den ersten eindeutigen Arthropodenspuren (*Rusophycus*) und einer vertikalen Grabspur (*Diplocraterion*). Die Leitfossilien sprechen somit für ein Nemakit-Daldynian-Alter der Uratanna-Formation.

Vergleiche mit modernen Spuren an den Küsten Schwedens ergaben, dass *Treptichnus* offenbar von Priapuliden produziert wurde. Priapuliden gehörten demnach zu den ersten Tieren, die das Sediment am Grund des Ozeans besiedelten (Geology 38, 711).

Weitere ediacara-typische Fossilien wurden nahe der Basis des Unterkambriums in Namibia und Nevada nachgewiesen. Es ist somit klargelegt, dass die Ediacara-Fauna nicht komplett an der PC-C-Grenze erloschen ist. Der starke Rückgang ediacara-artiger Fossilien im Kambrium mag mit taphonomischen Veränderungen verbunden sein: die typischen Ediacara-Organismen lebten in Flachwassergebieten mit geringer Bioturbation und offenbar in engem Zusammenhang mit ausgedehnten mikrobiellen Matten. Die fossile Überlieferung von Weichkörpertieren aus dem Ediacaran könnte das Ergebnis sediment-bindender und versiegelnder mikrobieller Matten sein in Verbindung mit geringer Bioturbation und Abwesenheit von Aasfressern. Viele Ediacara-Organismen waren benthisch, von geringer Mobilität, evtl. auch flach im Sediment vergraben oder an der Oberfläche mattengebundener Sedimente angeheftet.

Das Einsetzen heftiger Bioturbation sowie das Auftreten von Aasfressern im untersten Kambrium hätte dann zwangsläufig drastische Auswirkungen auf das Leben und die Erhaltung ediacara-typischer Organismen. In den frühesten Stadien des Kambriums war das Ausmaß der Bioturbation noch relativ schwach und ermöglichte offenbar die Erhaltung derartiger Organismen beispielsweise in der Uratanna-Formation.

Reihenfolge des Auftretens in der Uratanna-Formation (von alt nach jung):

Rawnsley Quarzit (500m) mit Ediacara-Fauna im unt. und mittl. Anteil

Rawnsley Quarzit, oberer Anteil: kein Fossilnachweis

Uratanna-Form. (ges. 375m): unterer Anteil und unterste Mitte: kein Fossilnachweis

ab unterer Mitte (in der Reihenfolge des Auftretens):

--- Sabelliditiden, *Phycodes coronatum*

--- Einsetzen von *Treptichnus pedum*

- *Phycodes cf. palmatus*
- *Curvolithes*
- *Taphrhelminthopsis circularis*
- **wedelartige Strukturen und Kullingia**
- deutlich darüber: *Rusophycus* (Arthropodenspur) und *Diplocraterion*

Allerdings ist zwischen individuenreichen Ediacara-Faunen und dem Beginn der kambrischen Diversifikation eine kurzlebige ausgeprägte negative C-Isotop-Exkursion des Oberflächenwassers festzustellen; die Ursache ist unbekannt, aber ähnliche Veränderungen werden nur an der PTG angetroffen. Dies könnte also ein indirektes Indiz für eine Massenextinktion sein. Ähnlich, wie die Säugetiere für viele MA eine untergeordnete Rolle spielten, bis eine Massenextinktion die Dinosaurier zum Erlöschen brachte, könnten auch die triploblastischen Tiere zunächst (bis zur PC-C-Grenze) eine unbedeutende Rolle gespielt haben, bis eine Massenextinktion zwischen dem oberen Ediacaran und dem Beginn der kambrischen Explosion ihnen die Möglichkeit der Dominanz über die Diploblasten bot. In den reorganisierten kambrischen Ökosystemen katalysierten dann die Interaktionen zwischen den Organismen weitere biologische Diversifikationen, z.B. führten Beutegreifer zur Entwicklung von Schutzskeletten bei ihren Beutetieren.

Immerhin wurde in einer Region (Oman) festgestellt, dass – bei konstantem Ökosystem mit Thrombolithen – *Cloudina* und *Namacalathus* (kelchförmige Schalenbildner) plötzlich vor 542.0 MA ausstarben, zeitlich einhergehend mit Veränderungen der C-Isotopenzusammensetzung, wie sie auch weltweit an der PC-C-Grenze gefunden werden (542,0 +/- 0,5 MA). Die Sedimentationsverhältnisse veränderten sich in diesem Gebiet über die PC-C-Grenze nicht; die geochemischen Daten deuten dabei auf eine Rolle anoxischen, CO₂-reichen Wassers, das in die Flachmeere aufstieg (ein Szenario, wie es auch für die PT-Grenze diskutiert wird). Bisher sind die faunalen Hinweise auf eine derartige plötzliche Extinktion aber auf einen Ort (Oman) beschränkt und damit in keiner Weise beweisend (Sci. 298, 1547); von keinem anderen Ort ist bisher ein derartiges schlagartiges Aussterben belegt. Sollte es sich aber tatsächlich um eine Massenextinktion gehandelt haben, so war der Weg frei für die adaptive Radiation vieler heute existierender Tiergruppen (Natw. Ru. 6/2003 S. 328).

Ediacarische Biozonen (Nat. Comm. 10: 911) (anno 2019)

Eine Netzwerkanalyse der Fauna und Makroflora der weltweiten ediacara-zeitlichen Fundstellen ergab, dass die Biota des Ediacarans grundsätzlich global und kosmopolitisch waren, wobei man aber (1) biostratigraphische Zonen und (2) umweltabhängige und daher in ihrer Ausdehnung beschränkte Biotope unterscheiden kann. Es gibt also eine zeitliche und eine zonale Differenzierung (küstennah/Flachwasser; intermediär/Schelf; tiefere Fazies/Becken).

Zum Ende des Ediacarans (ab ca. 551 MA) kam es zu einer zweistufigen Faunenverarmung, vielleicht der ersten Massenextinktion von Metazoa.

Es gibt aus verschiedenen Gründen keine richtigen „Leitfossilien“ im Sinne einer biostratigraphischen Zonierungsmöglichkeit für das Ediacaran; morphologisch komplexe Mikrofossilien finden sich zwar, aber nicht in denselben Schichten wie die Ediacara-Biota, so dass sie nicht als Leitfossilien für Ediacara-Faunen herangezogen werden können. *Cloudina* gilt zwar als guter Marker für das späte Ediacaran, allerdings kommen schalige Fossilien nur in

karbonathaltigen Schichten vor und lassen keine Aussagen zu Fundstellen zu, die von silikoklastischen Verhältnissen dominiert werden.

Insgesamt lassen sich vier Cluster/Paläo-Gemeinschaften unterscheiden (die Anzahl der Taxa bezieht sich auf Gattungen einschl. Ichno-Gattungen):

Miaohe-Fauna: Moldawien, Ukraine, Russland; in China: Doushantuo

Karbonatische Kompressionsfossilien von makroskopischen Algen (Prokaryonten und Eukaryonten) und möglichen Tieren

40 Taxa (15 %); 3 weitere Taxa (2 %) zusammen mit der Nama-Fauna

Nama-Fauna: Namibia (vorwiegend), ferner USA (mehrere Stellen), selten: Kanada, Russland, China

Erhaltung: gemischt, neben ediacara-typischer Erhaltung auch skelettale Erhaltung; küstennahe Ablagerungsbedingungen

Erniettomorpha, Rangeomorpha, Vendotaeniden, röhrenbildende Organismen, biomineralisierte und agglutinierte Fossilien mit Hinweisen auf Schäden durch Beutegreifer; Metazoen in Riffen, Grabgänge, Bioturbation

23 Taxa (15 %); 14 weitere Taxa (9 %) gemeinsam mit Weißmeer-Fauna

Weißmeer-Fauna: Russland (überwiegend), Ukraine (u.a. Mogilev), Moldawien; selten: Indien und Australien (Ramsley)

Dominierend: Ediacara-typische Erhaltung

Dickinsoniamorpha, Bilateralomorpha, Kimberellomorpha, Tribrachiomorpha, Triradialomorpha, Pentaradialomorpha, bilaterale Spuren, Kratzspuren

56 Taxa (35 %), 5 weitere Taxa (3 %) gemeinsam mit der Avalon-Fauna

Avalon-Fauna: Kanada (überwiegend, u.a. Mistaken Point, Trepassy), auch England

Dominierend: Ediacara-typische Erhaltung; Ablagerungsraum recht tief (Becken)

Farnwedelartige Formen (Arboreomorpha, Rangeomorpha)

18 Taxa (11 %)

Es gibt also nur Überschneidungen zwischen Miaohue und Nama (3 Taxa), Nama und Weißmeer (14 Taxa), Weißmeer und Avalon (5 Taxa).

„Kladogramm“ der „Ähnlichkeit“ der Biota nach Clusteranalyse:

Lantian (China) (fällt außerhalb der vier Cluster, wahrscheinlich älter als die übrigen Cluster)

--- Nama

--- Miaohue

--- Weißmeer + Avalon

Verteilung nach Biozonen nach Wassertiefe:

Flach: 44 Taxa (26 %) (Nama, auch Weißmeer); im Einflussbereich von Wellen und Gezeiten; klastische oder karbonatische Fazies

Intermediär: 88 Taxa (53 %) (Weißmeer, auch Nama; besonders Miaohue; klastische oder karbonatische Fazies auf dem Schelf oder an seiner Rampe, aber unterhalb der Wellenbasis; geringe Energie)

Tief: 15 Taxa (9 %) (Avalon)

Tief + intermediär: 17 Taxa

Tief + flach: 2 Taxa

Intermediär + flach: 2 Taxa

Vor allem die Avalon und Miaohue Biota waren offenbar ökologisch und taphonomisch stark abgegrenzt, da sie wenige gemeinsame Taxa mit anderen Paläogemeinschaften hatten; sie überlappen sich aber zeitlich den Weißmeer-Biota.

Stratigraphisch gesehen lassen sich unterscheiden:

Älter: Ediacara Biota Biozone (EBB): Avalon, Weißmeer, Miaohue

Jünger: Terminaldiacaris Biozone (TEB): Nama, enthält auch skelettale Taxa (keinerlei Taxa aus tieferen Meereszonen):

Die TEB umfasst zahlreiche Fundstellen kurz unter der PC-C-Grenze und im Grenzbereich; wo sowohl EBB und TEB vorkommen, wie in Sibirien, Südchina und Kanada, liegt die EBB stets unter der TEB;

die „reine“ EBB liegt auch stets unterhalb von Faunen, die Mischelemente von EBB und TEB enthalten (Moldawien, Ukraine).

Gemischte Biota kommen auch in Namibia und der Ost-USA unterhalb der TEB vor.

Nach radiometrischen Daten liegt die Grenze zwischen EEB und TEB bei etwa 550 MA.

Typische EBB-Fossilien: *Palaeopascichnus* (Protist); *Charniodiscus*, *Charnia*, *Kimberella*, *Tribrachidium*, *Dickinsonia*, *Parvancorina*; keine Ichnogera mit Leitwert; Ichnofossilien dieser Biozone wie *Kimberichnus* und *Epibaion* waren von typischen Ediacara-Taxa produziert.

Typische TEB-Fossilien sind mineralisierte und nicht-mineralisierte Röhren wie *Cloudina*, *Conotubus*, *Gaojiashania* und Spurenfossilien von Metazoen (*Helminthoidichnites*, *Palaeophycus*, *Torrowangea*), wobei *Cloudina* den besten Repräsentanten der TEB darstellt. Einige typische Ediacara-Taxa kommen auch noch vor. *Vendotaenia* stellt dagegen keinen guten Marker für die TEB dar.

Die TEB bildet damit eine stark verarmte Ediacara-Fauna mit Skeletten, Röhren, Bewegungs- und Fressspuren von Bilateralia, zusammen mit noch vorhandenen Ediacara-Typ-Fossilien. Insgesamt enthält die TEB weniger Gattungen als das EBB und das nachfolgende Fortunian (EBB etwa drei- bis viermal höhere Diversität als TEB; Fortunian etwa auf dem Niveau des EBB).

Es gibt auch ein Ediacaran/Kambrium-Cluster mit Taxa wie *Cambrotubulus* und *Anabarites*, die als kambrische Taxa gelten, aber in Sibirien in Schichten gefunden werden, die wahrscheinlich noch zum Ediacaran gehören und stellenweise mit *Cloudina* vergesellschaftet sind.

Ediacara-Biota (EBB) reichen (inkl. Miaohu) von 585 MA (Doushantuo) bis 546 MA, TEB von etwa 553 (551) bis 541 MA.

Die Phase zwischen 551 und 541 MA ging einher mit einem Rückgang (aber nicht völligen Extinktion) von Ediacara-Typ-Taxa und dem Aufstieg sessiler Eumetazoa, die mit den Ediacara-Typen um Lebensraum und Nahrung in Wettbewerb standen. Es finden sich in der TEB auch Hinweise auf metazoische Aktivitäten wie Sedimentmischung (erste Bioturbation) und makroskopische Beutegreifer. Dies führte zu Veränderungen der Sedimentoberfläche, was sowohl die Lebensbedingungen als auch das Erhaltungspotenzial von Organismen vom Ediacara-Typ beeinträchtigte. Die sessilen Eumetazoen der TEB überlebten aber nicht bis ins Kambrium.

Dies spricht für einen weiteren Extinktionsimpuls an der PC-C-G, wobei es unklar ist, ob die diversifizierenden Cnidaria und Bilateralia diesen Aussterbeimpuls verursachten, oder ob sie ihn lediglich (im Gegensatz zu den Ediacara-Typ-Taxa) überlebten?

Obwohl sich also einige Variabilität in den ediacarischen Paläogemeinschaften auf unterschiedliche Umweltbedingungen und taphonomische Unterschiede zurückführen lässt, lassen sich zwei Phasen biotischen Turnovers (ca. 550 MA und 541 MA) erkennen, von denen der erste eher eine Reorganisation der Metazoen darstellte, während der zweite zum Verschwinden der Ediacara-Biota und einem Rückgang der „Wurmwelt“ führte.

Typische (spezifische) Vertreter der terminal-ediacarischen Biozone (TEB):

Kompressionsfossilien: *Sabellidites*, *Tyrasotaenia*

Ediacara-Typ-Fossilien: *Ernietta*, *Wutubus*

Spuren: *Helminthoidichnites*, *Palaeophycus*, *Torrowangea*

Sonstige: *Conotubus*, *Gaojiashania*, *Cloudina*, *Namacalathus*, *Sinotubulites*

Zunehmende Oxigenation in den Nama-Becken

Die Nama-Gruppe umfasst das Zeitintervall zwischen 550 und 538 MA. Zwischen 550 und 547 MA waren sowohl die innere wie äußere Rampe des Schelfs durch instabile Redoxverhältnisse charakterisiert; zu jener Zeit erschienen in der Region die ersten Metazoen. Ab 547 MA verlagerte sich die Redoxcline deutlich tiefer nach unten; anoxische Phasen nahmen an der inneren und mittleren Rampe deutlich ab; ab 542 MA war die äußere Rampe dann voll ventiliert. Die

verbesserte Ventilation wird mit einem reduzierten Eintrag von Nährstoffen aus kontinentaler Verwitterung sowie einer möglichen Abnahme des Aufstiegs von Wasser aus tieferen Wasserregionen (Upwelling) erklärt. Außerdem reduzierte sich das anoxische Recycling von bioverfügbarem Phosphor in der Wassersäule. So entstanden stabil sauerstoffreiche Verhältnisse am Meeresgrund des Schelfbereiches, was die Radiation neuer mobiler Metazoa ermöglichte.

Die Arbeit nennt die ersten metazoischen Körperfossilien mit 571 MA, die ersten Spurenfossilien motiler Organismen mit 560 MA und die ersten skelettalen Hartteile mit 550 MA, die PC-C-Grenze mit 541 MA, und schon vor 520 MA waren die meisten Tierstämme entstanden und damit die kambrische Explosion beendet. Zunahme an Körpergröße, Mobilität und Biomineralisation setzten metabolisch aktive Ökologien und damit eine verbesserte Verfügbarkeit von Sauerstoff voraus. Diesbezüglich gab es im Ediacaran offenbar große Unterschiede, und selbst in den letzten 10 MA des Ediacarans finden sich lokal immer noch anoxisch-eisenreiche Wassersäulen über Sedimenten flacher Meeresregionen, sogar oberhalb der Wellenbasis. Die Primärproduktion fiel dementsprechend regional sehr unterschiedlich aus, wobei die Verfügbarkeit von Phosphor eine besondere limitierende Rolle spielte.

Die Ablagerungsverhältnisse in der Nama Group ermöglichten es, den Verlauf der Redoxcline im Zeitverlauf sowie das Eindringen von anoxischem Wasser in Flachmeeresbereiche und die Auswirkungen auf die Fauna zu untersuchen.

Weichkörper-Metazoen besiedelten den intertidalen bis flach-subtidalen Bereich während des gesamten Ablagerungszeitraumes der Nama-Gruppe. Stabile und langlebige sauerstoffreiche Verhältnisse in flachen marinen Oasen ermöglichten diversifizierte biomineralisierte Gemeinschaften im mittleren Rampenbereich. Vermeintliche Veränderungen des regionalen Klimas führten zu einer verringerten Verwitterung an Land (verbunden mit einem verminderten Nährstoffeintrag) zwischen 547 und 542 MA, wodurch sich die Primärproduktion reduzierte. Dadurch nahm die Anoxie infolge des Sauerstoffverbrauchs durch Remineralisation organischer Materie in den Meeresbecken ab; es normalisierte sich daraufhin die marine Sauerstoff-Produktion.

Die ältere Kuibis-Supergroup war noch durch stratifizierte Redox-Verhältnisse charakterisiert, die darüber liegende Schwarzrand-Supergroup dagegen durch stabile oxische Verhältnisse. Auch Veränderungen im P-Zyklus spielten eine Rolle bei der Stabilisierung der Sauerstoffverhältnisse. Diese Stabilisierung ging einher mit einer zunehmenden Besiedlung durch aktive, bewegliche Spurenverursacher, zunächst im flachen Bereich der inneren Rampe, später auch unter klastischen Verhältnissen der mittleren Rampe. Spurenfossilien finden sich von der Nudaus-Formation (= Mittlere Nama Group) aufwärts, sobald stabile oxische Verhältnisse etabliert waren.

Namacalathus konnte das Substrat nach Flutung mit sauerstoffreichem Wasser besiedeln, selbst wenn die Wassersäule darüber eisenreich war. Von Weichorganismen wie *Pteridinium*, *Inkrylovia*, *Windermeria* aus NW-Kanada ist ebenfalls bekannt, dass sie kurzfristig ventilierte Regionen besiedeln konnten; in Nama dürfte dies für *Ernieeta* und *Rangea* zutreffen (und sie konnten auch kurzfristige Einbrüche anoxischen Tiefenwassers überleben). Dennoch dürften eisenreiche Verhältnisse, die die tiefere Wassersäule während der Ablagerung der Kuibis-Supergroup dominierten, die für Weichorganismen geeigneten Habitate räumlich stark limitiert haben, weshalb sich diese meistens auf die flachsten Regionen beschränkten (küstennah oder quarz-reiche Sandstein-Horizonte der inneren Rampe). Ab der Nudaus-Formation (mittlerer Teil der Nama-Folge) findet sich zunehmende Bioturbation im flachen inneren bis mittleren Rampen-Bereich, weiter zunehmend von der unteren Schwarzrand-Supergroup bis zum basalen Kambrium. Die Zunahme der Bioturbation erfolgte parallel zur Stabilisierung der Sauerstoffverhältnisse in den

betreffenden Schelfregionen. So konnten Nährstoffe genutzt werden, die bisher im Sediment gebunden waren.

Skelettale Organismen finden sich mit größter Häufigkeit und Diversität in der Kuibis Supergroup, wo oberflächliches und mitteltiefes Wasser zeitweise gut oxigeniert war, während tieferes Wasser noch durchgehend anoxisch und nährstoffreich war. Diese Entwicklung verlief weltweit aber uneinheitlich: insgesamt nahm um 547 MA das Ausmaß der ozeanischen Anoxie zu, während sich gleichzeitig die Sauerstoffverhältnisse in den Nama-Becken zunehmend stabilisierten. Global gesehen verbesserte sich die Oxigenierung des globalen Ozeans dann vorübergehend zwischen 545 und 540 MA; auch dieser Effekt war nur transient. Letztendlich blieben die lokalen Redoxverhältnisse auch gegen Ende des Ediacarans (regional) sehr heterogen (Sci. Rep. 10: 2240).

Hinweis zur Rekonstruktion von Organismen in Ediacara-Type-Erhaltung: die typische Erhaltung ist bedingt durch ungewöhnlich lange Konservierung der organischen Materie. Eine Zementierung des über dem Organismus liegenden Sandes war für die Erhaltung nicht zwingend erforderlich, wie Funde aus der Weißmeer-Region belegen. Rheologische Modelle und Laborexperimente zeigten, dass die Form des Fossils nicht unbedingt seine ehemalige externe Morphologie repräsentieren muss, sondern die Morphologie eines weichen (unmineralisierten) externen oder internen „Skeletts“ abbilden könnte (BOBROVSKYI I et al., Nat Ecol. Evol. 2019).

***Dendrogramma* – ein Relikt aus dem Ediacaran? (Antwort: NEIN).**

Diploblastische Tiere unsicherer taxonomischer Zuordnung. Zwei Arten einer Gattung in Tiefen von 400 bis 1000 m vor Südostaustralien, auf kalkigem Untergrund festgewachsen, von pilzförmiger Gestalt. Wohl nicht schwimmfähige Bodenbewohner, die sich von Einzellern ernähren.

Die Tiere bestehen aus einem zylindrischen Stiel mit Mundöffnung und einer flachen Scheibe. In dieser Scheibe liegt ein stark dichotom verzweigtes Gastrovaskular-System radial ausgebreitet, was an viele Coelenterata erinnert. Von weitem erinnern die Tiere an die Fruchtkörper von Pilzen.

Kein Mesoderm, daher diploblastisch; keine Nesselzellen, keine Tentakeln, keine rippenartigen Wimpernbänder, somit fehlen Synapomorphien der Cnidaria oder Ctenophora; möglicherweise im Stammbaum tiefer stehend oder Schwestergruppe der Cnidaria oder der Ctenophora. Da die verfügbaren Exemplare in Formalin fixiert sind, ist eine genetische Untersuchung nicht möglich.

Eine Art mit einem Schirm von ca. 11 mm Durchmesser und randlicher Kerbe (daher keine exakte Radialsymmetrie), längerer Stiel; die andere Art mit 17 mm Scheibendurchmesser, aber kürzerem Stiel (ca. 5 mm).

Zeigen Ähnlichkeiten mit ediacarischen Trilobozoa, die ebenfalls gabelig verzweigte Kanäle in einer scheibenförmigen Struktur aufwiesen und in offenbar ähnlicher Ozeantiefe vorkamen. Jedenfalls belegt *Dendrogramma*, dass die Gestalt der ediacarischen Tiere mit Mehrzelligkeit vereinbar ist und spricht daher gegen Hypothesen wie große Protisten, Flechten usw. (Natwiss. Ru. 12/2014; 649).

Neue Untersuchungen zeigten aber, dass es sich um Teile von Staatsqualen (Siphonophora) handelt (konkret um spezialisierte Einzeltiere; Deckstücke = Phyllozooide); die pilzförmigen Phyllozooide tragen wohl zur Schwimmfähigkeit der Staatsqualen bei. Es handelt sich bei den beiden Formen um Vertreter derselben Art (Natwiss. Ru. 7/2016: 376).

Landpflanzen des Präkambriums?

Mit Sicherheit vor 1200 MA, wahrscheinlich schon viel früher existierten mikrobielle Krusten und Matten aus Cyanobakterien (und Flechten?) in feuchten Arealen, evtl. Algen und niedere Pilze, analog heutigen Hitze- und Kältewüsten (vgl. 3100, 2700, 1200, 800 MA). Möglicherweise waren im Gezeitenbereich lebende niedere Organismen (z.B. Cyanobakterien) für die Bildung derartiger Matten und Krusten präadaptiert (Anpassung an intermittierende Trockenheit und variierende Salinität, vgl. 2700 MA). Noch heute gibt es (selten) Areale mit Krusten aus Cyanobakterien (wo keine anderen Pflanzen existieren können); im Präkambrium waren derartige Areale weit verbreitet, bis im Ordovizium oder Gotlandium die Makrophyten auf dem Land erschienen.

Ab 700 MA fand man angeblich Sporen mit einer Morphologie wie die der Landpflanzen und mit Sporopollenin-imprägnierten Wänden (wachsartige Eigenschaften, Schutz vor Austrocknung); allerdings findet man auch in den Zellwänden mancher aquatischer Algen Sporopollenin. Daneben finden sich aber bei vendischen und kambrischen Sporenfunden auch weitere Ähnlichkeiten mit Luftsporen, so daß man zunächst vermutete, daß sie von amphibischen Pflanzen mit Luftsprossen gebildet wurden, die im Ufer- oder Strandbereich siedelten. Bei bestimmten Algen des Vendiums (**Vendotaeniden**), die wahrsch. zu den Braunalgen (ad Stramenopila: Heterokonten; keine Plantae!) gehören, fanden sich Sporenbehälter mit derben Wänden, die den Inhalt wahrsch. gegen Austrocknung schützen sollten (? Luftspresse, ? amphibische Lebensweise). Die Vendotaeniden (älteste: 1,3 MrA) entwickelten auch als erste Algen blattförmige Strukturen, die oft mit einer Unzahl von Pilzfäden bedeckt waren (Symbionten zur Nährstoffversorgung?). Die völlige Anpassung ans Landleben ist den Braunalgen und Vendotaeniden aber niemals gelungen.

Nach neueren Arbeiten (2001, s. Sci. 293, S. 1129) sind aus dem Präkambrium keine Sporen von Landpflanzen bekannt; älteste Sporen datieren auf 520 MA (s. Sci. 293, 1027), wobei es unsicher ist, ob sie von höheren Landpflanzen stammen. Sichere Landpflanzensporen ab 475 MA.
--

Grünalgen/grüne Großalgen

Makroskopische Grünalgen spielen eine wichtige Rolle im flachen, lichtdurchfluteten Ozean; ihnen dürfte auch eine wichtige Rolle bei der Evolution der frühen Tiere zugekommen sein, indem sie benthische Habitate strukturierten und neue Nischen schafften. Phylogenomische Daten sprechen für eine rasche Radiation der Chlorophyceae und der Hauptlinien der Ulvophyceae im späten Neoproterozoikum; letztere entstanden und diversifizierten im späten Tonian und im Cryogenian, d.h. in einem Zeitraum, der von zwei globalen Vereisungen geprägt war. Man vermutet, dass einzellige und einfache mehrzellige Vorfahren der o.g. Algengruppen die extremen Klimaverhältnisse der Schneeballerde in isolierten Refugien überlebten, und dann später in benthische Areale diversifizierten, als diese mit dem Rückzug des Eises zunehmend verfügbar wurden. Sowohl die zunehmende Verfügbarkeit von Nährstoffen wie auch biotische Interaktionen (z.B. durch grasende Metazoen) triggerten dann das Aufkommen makroskopischen Wachstum mittels unterschiedlicher Strategien, darunter echte Multizellularität, aber auch verschiedene Formen von Großzelligkeit (PNAS 117: 2551).

Gründe für den Anstieg des Sauerstoffgehalts

Voraussetzung für die Entstehung von größeren Tieren (vor 560 MA bereits von 0,5 m Durchmesser) war eine deutliche Steigerung des Sauerstoffgehalts. Die ersten großen Metazoen tauchten plötzlich vor ca. 575 MA auf; molekulare Uhren deuten darauf, dass sie nur etwa 50 MA früher entstanden waren. C- und S-Isotopdaten deuten auf eine erhebliche Zunahme des Sauerstoffgehalts im Ediacaran (635 – 544 MA).

Nach einer Hypothese, die sowohl durch Untersuchungen der Zusammensetzung der küstennahen Sedimente wie der Sr-Isotope untermauert wurde, brachte die Besiedlung des Landes mit niederen Pflanzen und Pilzen und die damit verbundene Bodenbildung und Verwitterung hierfür den entscheidenden Durchbruch: durch Organismen entstehen andere (tonartige) Verwitterungsprodukte als bei rein mechanischer Verwitterung; diese werden in die Meere getragen und eignen sich (viel mehr als die mechanischen Verwitterungsprodukte) zur Adhäsion und Sedimentation organischen Kohlenstoffs; mit dem Entzug organischen C aus dem Kreislauf steigt aber der Sauerstoffgehalt an (weil das aus dem Kreislauf entzogene C nicht reoxidiert werden kann). Freier Sauerstoff wird zunächst durch Sulfat- und Eisenoxidation wieder gebunden; wird aber mehr freier Sauerstoff produziert, als auf diese Weise gebunden werden kann, steigt der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre an.

Untersuchungen an Sedimenten von mehreren Orten der Welt zwischen 850 und 525 MA zeigten, dass der Anteil der pedogenen, also durch Bodenbildung produzierten Tonpartikelchen in den Sedimenten drastisch zunahm, die in großem Umfang organischen C an sich binden und ablagern. Die Tonpartikelchen enthalten winzige Aluminiumsilikatpartikelchen, an deren Oberfläche die biologischen Abbauprodukte gebunden werden; der darin enthaltene Kohlenstoff wird auf diese Weise in den Sedimenten begraben und daher nicht wieder oxidiert.

Und auch Änderungen der Sr-Isotop-Zusammensetzung sprechen für eine Zunahme mikrobieller Verwitterung. In modernen Sedimenten ist etwa 90 % des organischen C an pedogene (also im Boden gebildete) Tonminerale gebunden, die durch chemische Verwitterung in Böden entstehen. In den fossilen Sedimenten nahm nun im o.g. Zeitraum der Anteil dieser Tonminerale drastisch zu; die Expansion primitiver terrestrischer, bodenbildender Lebensgemeinschaften dürfte hierfür verantwortlich sein. Nach molekularen Daten diversifizierten die Pilze schon vor ca. 1 MrA; fossile Reste von vermeintlichen (höheren, multizellulären) Pilzen wurden in 890 – 1010 MA alten Schichten nachgewiesen (Stamm-Dikarya?). Vor allem Pilze erhöhen mit ihren Mycelen die Verwitterung beträchtlich. Die frühen Böden wurden damit zu „Patronen für die Evolution der Metazoen“ (Natw. Ru. 2/07, 93).

In modernen Ozeanen werden $1,6 \times 10^{14}$ g C/Jahr organischer Kohlenstoff abgelagert, davon 86 % an den Rändern der Ozeane (Eintrag durch pedogene Verwitterung); zwischen 730 und 500 MA erhöhten sich die tonmineral-bedingten Ablagerungen organischen C von 0,21 auf $1,38 \times 10^{14}$ g C/Jahr. Folglich blieb sechsmal mehr Sauerstoff übrig (da sechsmal mehr C dem Kreislauf entzogen wurde). Die Entstehung und Expansion der Landbiota führte somit zu einer kontinuierlichen Zunahme der Verwitterung, der Bildung von Tonpartikeln und damit zu einem erhöhten Niveau an C-Entzug und Sauerstoff-Akkumulation in der Atmosphäre (Sci. 311, 1387 + 1446).

Die Sauerstoffanreicherung in der Atmosphäre begann zwar schon vor knapp mehr als 2 MrA; bis ins frühe Ediacaran hinein (ca. 600 MA) – nach anderen Angaben aber nur bis zum Ende der Marinoan-Vereisung: s. Nat. 489: 549) – sollen die Ozeane aber in einem intermediären oxidativen Status verharret haben: sauerstoffhaltiges Oberflächenwasser (wo Photosynthese stattfand), aber sulfidreiches, anoxisches Wasser unterhalb der obersten Wasserschicht. Erst die Bodenbildung an Land und die damit verbundene C-Absenkung durch die ausgeschwemmten, ins

Meer getragenen Tonpartikel führte dann zu einer drastischen Zunahme des Sauerstoffgehalts, die auch die tiefere Wassersäule erfasste.

Nach einer anno 2010 publizierten Theorie (Nat. 467, 1052 + 1088) kam dem **Phosphorkreislauf** die Schlüsselrolle beim Anstieg des Sauerstoffgehaltes nach den Snowball-Vereisungen zu. Die P/Fe-Relation in eisenoxidreichen marinen Sedimenten ermöglicht Annahmen zur Konzentration des gelösten Phosphors im Paläoozean. Die Verfügbarkeit von Phosphor begrenzt die globale Bioproduktivität (und damit auch das Ausmaß, in dem organischer Kohlenstoff durch Sedimentation [„C-burial“] dem Kreislauf entzogen werden kann).

Die P/Fe-Relation weist auf recht konstante marine P-Konzentrationen zwischen 3 und 1,5 MrA, etwa dem rezenten Niveau entsprechend. Gefolgt von einer langen Dokumentationslücke kommt es dann vor 700 MA – nach Ende der damaligen globalen Vereisung - zu einem Anstieg auf etwa das 10-Fache des rezenten Niveaus. Der hohe P-Gehalt hielt sich über viele MA. Der Phosphatreichtum im Meer dürfte zu ausgeprägten und anhaltenden Algenblüten geführt haben. Organischer Kohlenstoff aus den abgestorbenen Algen wurde sedimentiert (C-burial), dem C-Kreislauf entzogen, der Sauerstoffgehalt im Ozean und der Atmosphäre stieg an – eine Voraussetzung für die Evolution der Metazoa.

Der Anstieg des P-Gehaltes im Ozean im Anschluss an die globale Vereisung ist die Folge verstärkter chemischer und physikalischer Verwitterung an Land. Durch die Gletscher wurde sehr viel Gestein zerrieben. Da es noch keine Pflanzenwurzeln gab, wurde der nach dem Abtauen des Eises dann aus dem zerriebenen Gestein durch Verwitterungsprozesse freigesetzte, bioverfügbare Phosphor an Land nicht z.B. durch Wurzeln eingefangen und von der terrestrischen Lebewelt genutzt, sondern ins Meer gespült. Heutzutage würde nach einer Vereisung nur für einen sehr kurzen Zeitraum der freigewitterte Phosphor ins Meer transportiert – schon bald hätten Pflanzen zu erneuter Bodenbildung geführt. Nur für höchstens 10000 Jahre nach einer Eiszeit kann mit einem erhöhten P-Eintrag in die Meere gerechnet werden. Im späten Proterozoikum gab es dagegen keine vergleichbar ausgeprägte Bodenbildung. Nachdem die Vereisung durch physikalische Prozesse die Erdoberfläche verändert, Gesteine „aufgebrochen“ und neue Gesteinsschichten freigelegt hatte, konnte die chemische Verwitterung über lange Zeit große Mengen Phosphor freisetzen und ungehindert ins Meer spülen. Dies könnte den entscheidenden Link zwischen den globalen Vereisungen und dem Anstieg des Sauerstoffgehalts darstellen:

Phosphat ist normalerweise eine Mangelsubstanz; nach den Eiszeiten kam es aufgrund des reichen P-Gehaltes dann zu einer Algenblüte in den Meeren; aufsteigendes zweiwertiges Eisen aus tiefen Wasserschichten könnte den Prozess noch gefördert haben. Die durch P und Fe(II) induzierten Algenblüten führten dann zu einem starken Anstieg des Sauerstoffgehaltes in der Atmosphäre.

Voraussetzung dafür, dass das reiche Phosphatreservoir genutzt werden konnte, war jedoch die Beseitigung des Stresses durch Stickstoffmangel: Stickstoff war zwar genügend vorhanden, für die biologische N-Fixation sind aber bestimmte Spurenelemente vonnöten, die bisher knapp waren. Erst die massive Verwitterung nach dem Rückzug des Eises der Marinoan-Vereisung spülte viele Spurenelemente ins Meer, so dass die N-Fixierung nicht länger limitiert war. Phosphat war ja schon ausreichend vorhanden – also konnte das marine Leben expandieren, große Mengen organischen Kohlenstoffs abgelagert werden (C-Burial; schwarze C-reiche Schichten direkt über den Deckkarbonaten z.B. in Südchina) und damit ein stabiler Sauerstoffanstieg ausgelöst werden (Nat. 489: 546).

Concestor 30 und 31 nach DAWKINS:

Die beiden Concestoren umfassen einerseits den nur durch eine einzige Art (*Trichoplax adherens*) repräsentierten Stamm Placozoa und andererseits die Porifera. Die Reihenfolge der Abzweigung war lange unklar, DAWKINS favorisierte den Abzweig der Schwämme (Concestor 31) als älter als den Abzweig der Placozoa (Concestor 30). Die Sequenzierung des kompletten Genoms von *Trichoplax* – das kleinste Genom eines multizellulären Organismus überhaupt – bestätigte diese Position zwischen Schwämmen und Cnidaria (Sci. 321, 1028).

Die Sequenzierung des mitochondrialen Genoms allein (das gleichzeitig das größte innerhalb der Metazoa darstellt) hatte im Jahr 2006 zunächst noch ergeben, dass die Placozoa unterhalb der Schwämme stehen (s. PNAS 103, 875).

Nach Abzweig der Placozoa wurde das mitochondriale Genom fast halbiert, viele Gene und nicht-kodierende Abschnitte gingen verloren, das mitochondriale Genom wurde viel kompakter.

***Trichoplax* (Concestor 30)** lebt als „flache Scheibe“ im Meer (an tropischen und subtropischen Meeresküsten weit verbreitet), ohne eine spezielle symmetrische Form, vom Umriss her ähnlich einer Amöbe (aber multizellulär), Gestalt ebenfalls veränderlich. Durchmesser bis 3 mm; lebt auf Algen, auf denen es sich durch Geißelschlag bewegt. Alle Körperoberflächen sind begeißelt. Dorsalepithel als „Schutzschicht“ aus dünnen Zellen. Ventrales Epithel aus unbegeißelten Drüsenzellen und begeißelten hohen Zylinderzellen („digestives Epithel“); Drüsenzellen sezernieren Enzyme, die die Algenmatten extrakorporal verdauen. Die Nahrungsaufnahme erfolgt nur an der Ventralseite. Das Tier kann sich dabei über die Nahrung wölben („stülpen“), so dass vorübergehend andeutungsweise der Eindruck einer Verdauungshöhle wie bei Coelenterata entsteht. Kein Magen, keine Nervenzellen, keine Muskeln, keine Gonaden. Vermehrung durch Teilung oder Knospung.

Zwischen beiden Epithelschichten liegt ein flüssigkeitsgefüllter Spaltraum mit Faserzellen, die bei den amöbenartigen Formveränderungen eine Rolle spielen dürften. Fortpflanzung meistens ungeschlechtlich durch Teilung in etwa gleich große Individuen oder Knospung. Selten kommt es auch zu geschlechtlicher Fortpflanzung, Eizellen entstehen wohl aus dem Ventralepithel, wachsen aber in der Zwischenzone heran. Kleinstes Genom und einfachste Organisation unter allen multizellulären Organismen; wahrscheinlich nur ein Hox-Gen; nur vier Zelltypen (Säugetiere: ca. 200).

Das Kerngenom ist aber erstaunlich komplex; es finden sich viele Vorläufer von Genen, die bei weitaus komplexeren Organismen angetroffen werden, z.B. Transkriptionsfaktoren, wie sie für komplexere Körperbaupläne benötigt werden. Entkoppelung zwischen morphologischer Einfachheit und molekularer Komplexität. Dies bedeutet, dass genetische Komplexität schon sehr früh in der Entwicklung der Metazoen gegeben war und dass sie der Entwicklung der morphologischen Komplexität vorausging. Vielleicht ist *Trichoplax* aber auch komplexer als bisher angenommen, oder die einfache amöboide Lebensweise stellt nur eine Phase in einem bisher unbekanntem Lebenszyklus dar? (Sci. 321, 1028).

Bei den **Schwämmen (Concestor 31, rez. ca. 10000 Arten)** ist nicht ganz gesichert, ob sie ein Monophylum darstellen; wohl eher (mindestens) zwei paraphyletische Linien (dann würden die Schwämme zwei Concestorpositionen besetzen). Keine Nervenzellen, einfache innere Organisation; begeißelte Choanozyten. Schwammzellen sind totipotent; jede Zelle kann sich in

jeden anderen Zelltyp umwandeln, und aus jeder einzelnen Schwammzelle kann ein neuer Schwamm wachsen. Keine Einteilung in somatische Zellen und Keimbahn; alle Schwammzellen sind funktionell Keimbahnzellen und potentiell unsterblich. Schwämme durchlaufen keine spezifische Embryonalentwicklung mit sich faltenden und invaginierenden Zellschichten. Ihre Zellen können aber kriechen und sich selbst „arrangieren“, als wären sie autonome Protozoen mit sozialen Tendenzen. Vielleicht sind durch ähnliche Mechanismen tatsächlich die ersten Metazoen entstanden. Die Versteifung der Schwammgebilde erfolgt durch Kollagenfasern, Kalk- oder Kieselnadeln.

Concestor 31 könnte eine Kugel aus geißeltragenden Choanozyten (je 1 Geißel) gewesen sein. Die Choanozyten (Kragengeißelzellen) fingen mit ihrem Kragen aus dichtstehenden, feinen, haarähnlichen Mikrovilli Bakterien ein (bei Schwämmen finden sich die Choanozyten dagegen an der Innenseite; auch hier filtert der Mikrovilli-Kragen Nahrungspartikel aus dem Wasser, während das Schlagen der Geißeln für die Bewegung des Wassers im Inneren des Schwammes sorgt).

Datierung: der letzte gemeinsame Vorfahr mit den Schwämmen dürfte nach molekularen Daten vor ca. 800 MA gelebt haben (kalibriert an der Protostomia-Deuterostomia-Divergenz vor 590 MA); gegen eine so frühe Entstehung der Schwämme sprach der fehlende Nachweis fossilisierter Schwammnadeln vor dem Ediacaran. Andererseits könnte es sich bei den Schwammnadeln aber auch um ein abgeleitetes Merkmal handeln, über das die frühen Schwämme noch nicht verfügten.* Vermeintliche Kalkschwämme sind bereits seit ca. 760 MA nachweisbar (*Otavia*).

* Genetische Studien mit 7 von Kerngenen kodierten Proteinsequenzen bestätigten die Paraphylie der Schwämme; das Erscheinen der Eumetazoa (d.h. Dichotomie Schwämme vs. Eumetazoa) wurde dabei mit der ME-Methode (minimal evolution) auf 634 – 604 MA, nach der ML-Methode (maximum likelihood) auf 748 – 867 MA datiert. Das jüngere Datum (ME-Methode) ist dabei plausibler, da es mit größeren Veränderungen im Proterozoikum korreliert, wie sie sich durch die Fossilüberlieferung der Acritarchen nachweisen lassen, u.a. Verzehnfachung der evolutionären Turnoverrate und Beendigung der evolutionären Stase der prä-ediacarischen Acanthomorphen. Die Zunahme der Turnoverrate wird mit den neuen ökologischen Herausforderungen erklärt, die mit der Evolution des Nerven- und Darmsystems der Eumetazoa eintraten. Die ME-Daten sind offensichtlich plausibler als ML-Daten. Viele Dichotomiedaten, die auf ML-Basis berechnet wurden, sind offenbar zu hoch angesetzt (PNAS 102, 9547).

Concestor 28 und 29 nach DAWKINS:

Die beiden Concestoren umfassen diploblastische, radialsymmetrische Tiere (Echinodermen wurden dagegen sekundär radialsymmetrisch, ihre Larven sind bilateralsymmetrisch). Die Reihenfolge der Abzweigung ist unklar, DAWKINS favorisiert den Abzweig der Ctenophoren (Concestor 29) als älter als den Abzweig der Cnidaria (Concestor 28).

Beiden gemeinsam ist das Fehlen eines zentralen Nervensystems (nur diffuses Netzwerk von Nervenzellen ohne Gehirn, Ganglien, Nervenstränge); Verdauungsorgan als einfache Höhle mit nur einer Öffnung (Mund = Anus). Radiale Symmetrie (nur oben und unten, kein „vorn“ und „hinten“, kein „rechts“ und „links“). **Cnidaria und Ctenophoren werden zu den (paraphyletischen) Coelenterata zusammengefasst.**

Cnidaria (Concestor 28?) sind durch Nesselzellen (Cnidozyten) charakterisiert (alle Cnidaria und *nur* Cnidaria haben Nesselzellen). Körperbau entweder als sessile Polypen oder frei schwimmende Medusen; bei vielen Arten wechseln beide Baupläne im Verlauf des Lebenszyklus ab. Polypen können sich vegetativ durch Knospung vermehren und dadurch klonale Kolonien erzeugen. Ca. 9000 rezente Arten.

Ctenophoren (Concestor 29?) haben keine Nesselzellen, stattdessen Colloblasten (Kleb- oder Greifzellen mit Klebekörnchen); charakteristisch sind die Reihen aus Wimperplättchen. Ca. 100 rezente Arten.

Molekulare Daten sprechen für eine Dichotomie zwischen Bilateria und Cnidaria vor ca. 700 MA (orientiert an der Dichotomie Protostomia/Deuterostomia vor 590 MA).

Evolution des Nervensystems:

Ein Grundproblem in der Frage der Evolution des Nervensystems besteht darin, dass auch im Jahr 2009 noch immer unklar ist, in welcher Reihenfolge Schwämme, Placozoa, Ctenophora und Cnidaria abzweigten. Schon Schwämme verfügen über die Genausstattung für Proteine, die sich typischerweise auf der Empfängerseite von Synapsen finden. Schwammlarven exprimieren Gene, die in komplexeren Tieren dafür sorgen, dass sich Nervenvorläuferzellen in voll entwickelte Neuronen differenzieren. Bringt man diese Gene in Fruchtfliegenlarven und Froschembryonen ein, führen sie dort zur Entstehung zusätzlicher Neuronen. Die Zellen, die diese Gene in Schwammlarven exprimieren, sitzen auf der Außenseite der Larven und könnten ihnen helfen, einen geeigneten Platz zur Ansiedlung zu finden. Einige Schwämme können sogar Aktionspotentiale bilden, z.B. wenn sie beim Filtrieren des Nahrungswassers auf Sedimentpartikel treffen. Die Cilien hören dann auf, Wasser durch den Schwamm zu pumpen. Allerdings dauert dieses „Aktionspotential“ 5 Sekunden (statt weniger Millisekunden in Neuronen). Schwämme stehen damit an der Grenze zur Entwicklung eines Nervensystems. Schwämme haben ein größeres Repertoire an Verhaltensweisen als bisher angenommen, allerdings sind ihre „Reflexe“ viel langsamer als in Tieren mit einem Nervensystem.

Ctenophora und Cnidaria verfügen bereits über echte Nervenzellen, die ein diffuses Nervensystem bilden; ihnen fehlt aber noch ein zentrales Nervensystem. Einige Quallen haben aber schon richtige Nervenbündel als Vorstufen eines zentralen Nervensystems. Die Neuronen der Cnidaria bilden bereits echte Aktionspotentiale und kommunizieren an Synapsen mittels Neurotransmittern. Sollten Ctenophoren basaler als Schwämme stehen (was in einer umstrittenen Arbeit behauptet wird), hätten die Schwämme das Nervensystem sekundär verloren.

Unklar ist auch, ob der Urbilateria bereits über ein zentrales Nervensystem (oder nur ein diffuses Nervensystem) verfügte. Die Gemeinsamkeiten im zentralen Nervensystem von Insekten und Vertebraten sprechen zwar für ein zentrales Nervensystem im Urbilateria, der Hemichordate *Saccoglossus* verfügt aber nur über ein diffuses Nervensystem, wobei es schwer erklärlich ist – angesichts der enormen Vorteile eines zentralen Nervensystems –, dass aus einem zentralen Nervensystem durch Reduktion wieder ein diffuses entsteht (Sci. 325, 24).

Ging man bisher aufgrund morphologischer Merkmale, aber auch Übereinstimmung bei der Homeobox-gesteuerten Strukturierung des Nervensystems der Bilateria davon aus, dass dieses nur einmal im Urbilateria entstanden ist, deutet eine neuere Studie darauf, dass sich das Nervensystem bei Vertebraten, Anneliden und Insekten offenbar konvergent entwickelte. Die Übereinstimmungen im Bereich der Homeobox-basierten Strukturierung führt man dann darauf zurück, dass dieselben Gene, die bei allen Bilateria die dorsal-ventrale Achse strukturieren, in verschiedenen Linien unabhängig voneinander für die Entwicklung eines Nervensystems kooptiert wurden, so dass das „Endprodukt“ (zentrales Nervensystem) sehr ähnlich ausfiel. Dies erklärt dann auch, warum Eichelwürmer (ad Hemichordaten) und Plattwürmer keine dorsal-ventrale

Homeobox-Gen-Expression im Nervensystem ihres Körperstammes zeigen: es handelt sich demnach nicht, wie bisher angenommen, um einen sekundären Verlust, sondern die Homeobox-Gene wurden für diesen Zweck von vornherein bei ihnen nicht kooptiert. (Nat. 553: 34).

Concestor 27 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr zwischen (primär) coelomaten Bilateria und den primär coelomlosen Bilateria (Acoelomorpha) und damit der letzte gemeinsame Vorfahr aller Bilateria (= syn. Triploblasten).

Acoelomorpha bestehen aus zwei Schwestergruppen, Acoela (ca. 320 Arten) und Nemertodermatida (ca. 10 Arten). Das Alter des Concestor 27 ist völlig unklar und wurde von DAWKINS unter erheblichen Vorbehalten auf 630 MA geschätzt (auf der Basis einer angenommenen Dichotomie Cnidaria/Bilateria vor 700 MA und Protostomia/Deuterostomia vor 590 MA). [Neueste Molekularkladistiken – Stand 2007 – kommen einheitlich zu dem Ergebnis, dass die Diversifizierung der Bilateria im Ediacaran erfolgte; vgl. Nat. 447, 894].

Früher zu den Plattwürmern (Platyhelminthes) gestellt, ergaben molekulare Studien, dass die Acoelomorpha ein eigenes Phylum darstellen. Wie den Platyhelminthes fehlt den Acoelomorpha ebenfalls eine Körperhöhle (Coelom) und ein Darmausgang (die Ausscheidung erfolgt durch die Mundhöhle; einige Turbellarien unter den Platyhelminthes mit stark verzweigtem Darmsystem entwickelten allerdings sekundär einen Anus oder mehrere Ani). Allerdings fehlt das Coelom den Acoelomorpha *primär*, d.h. es war weder bei ihnen noch bei ihren Vorfahren angelegt, während es (ebenso wie der Anus) bei den Platyhelminthes sekundär verloren ging, d.h. die Platyhelminthes stammen von coelomtragenden Bilateria ab.

Bei Acoelomorpha und Platyhelminthes liegen die inneren Organe nicht in Körperhöhlen, sondern in solidem Gewebe (Parenchym); ihnen allen fehlt ein Blutssystem; der Nährstofftransport erfolgt offenbar direkt durch den stark verzweigten Darm und durch Diffusion – daher die flache Körperform. Atmung durch die Haut (keine Kiemen, keine Lungen). Platyhelminthes sind also sekundär vereinfacht hin zur Morphologie der Acoelomorpha, müssen aber in ihrer Evolution ein Stadium durchlaufen sein, in dem sie den Lophotrochozoa unter den Protostomia ähnelten.

Acoelomorpha sind sehr kleine Würmer; ihre geringe Größe ist bedingt durch das Fehlen eines Coeloms, eines Blutgefäß- und Atmungssystems. Einige Taxa leben daher in Symbiose mit photosyntheseaktiven Algen, z.B. Dinoflagellaten, und können dadurch etwas größer wachsen. Auch Concestor 27 dürfte ähnlich den Acoelomorpha ausgesehen und gelebt haben. Inzwischen wird aber auch diskutiert, dass die Acoela (Acoelomorpha) keine basalen Bilateria darstellen, sondern eine basale Linie innerhalb der Deuterostomia (Nat. 470, 255).

Unter Berücksichtigung der unterschiedlich hohen Raten der molekularen Evolution in Vertebraten und Invertebraten berechnete man **den gemeinsamen Vorfahren aller Bilateria** (auf der Basis von 7 verschiedenen Aminosäuresequenzen von 23 Taxa) auf **573 – 656 MA** (PNAS 101, 6536).

Sofern die Acoelomorpha (Acoela + Nemertodermatida) die frühesten rezent noch vertretenen Linien der Bilateria stellen, hat das zur Folge, dass der gemeinsame Vorfahr der Bilateria

(„Urbilateria“) nicht, wie bisher angenommen, ein großes und komplexes Tier war, sondern klein, einfach gebaut und wahrscheinlich ohne Larvenstadium (PNAS 99, 11246).

Concestor 26 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Deuterostomia einerseits mit den Protostomia (= Ecdysozoa + [Platyzoa + Lophotrochozoa]) andererseits, also ein coelomater „Urbilateralier“ (die basalsten Bilateria waren acoelomat, s. Concestor 27).

Die Datierung ist sehr unsicher, geschätzt 590 MA (molekulare Daten; auch grob übereinstimmend mit Fossilaten) oder 300 Millionen Generationen.

Die Diversifizierung in die Deuterostomia, Ecdysozoa und Lophotrochozoa muss nach genetischen Daten relativ schnell (innerhalb von 30 bis 80 MA) erfolgt sein (Nat. 493: 526).

Es dürfte sich um ein wurmförmiges Tier gehandelt haben (die primitivsten rezenten Vertreter der drei Superphyla der Protostomia ebenso wie basale rezente Deuterostomia [Xenoturbellida] sind wurmförmig); modularer (serieller) Körperbau (aber *nicht* segmentiert wie Anneliden oder Arthropoden!); ein Kopfende und ein durchgehender Darm. Mundöffnung, evtl. mit Anhängen, die bei der Nahrungsaufnahme behilflich waren. Hox-Gen-Sets z.B. für die anterior-posteriore Achse waren bereits vorhanden (Homologie zwischen entsprechenden Genen der Protostomia und Deuterostomia) (Der Hox-Gen-Satz für die anterior-posteriore Achse ist dann allerdings in der vertebraten Linie bis zu den modernen Säugetieren hin, aber nach *Amphioxus* – Concestor 13 – beginnend, vervierfacht worden; moderne Säugetiere haben vier parallele Sätze, wobei aber einzelne Gene wieder verloren gegangen sind, so dass es sich nicht um vier komplette Sätze handelt). Der Hox-Gen-Satz des Urbilateraliers geht vermutlich auf Duplikationen des aus nur 2 Hox-Genen bestehenden Satzes der Cnidaria zurück, der die oral-aborale Achse (anstelle anterior-posterior, denn Cnidaria sind radialsymmetrisch) festlegt. (Echinodermen sind als Larven bilateralsymmetrisch).

Hochwahrscheinlich Augen (die Augen der Protostomia und Deuterostomia gehen auf dieselben Gene zurück). Zwar haben sich Augen bei den Bilateralierern mehr als 40 x unabhängig voneinander entwickelt, dies betrifft aber nur die bildgebenden optischen Systeme, nicht die Lichtempfindlichkeit als solche. Implantiert man das dem augenbildenden *eyeless*-Gen der Fruchtfliege homologe Gen der Maus in die primordiale Beinregion eines Fruchtfliegenembryos, so bildet sich ggf. ein ektopisches Facettenauge (!) auf dem Bein. Dasselbe Gen löst also die Augenbildung in Maus und Fliege aus – und das nach ca. 600 MA genetischer Separation!

Bei Protostomen verläuft das zentrale Nervensystem ventral des Verdauungstraktes, bei Deuterostomen (außer sehr basalen wurmförmigen Taxa wie z.B. Enteropneusta) dorsal des Verdauungstraktes; die Echinodermen lassen sich aufgrund ihrer radialen Symmetrie hier nicht zuordnen. Der Verlauf des zentralen Nervenstrangs relativ zum Verdauungssystem bestimmt auch die Lage weiterer Organsysteme; Tiere mit dorsalem Nervenstrang haben ein ventrales Herz, und *vice versa*.

DAWKINS geht davon aus, dass der Zustand der Protostomia – also ventraler Nervenstrang, dorsales Herz, dorsales Verdauungssystem – den ursprünglichen Zustand (d.h. der Urbilateria) darstellt. Der – umgekehrte – Körperbau in der Linie zu den Vertebraten könnte dann dadurch entstanden sein, dass einer der wurmförmigen Vorfahren dazu überging, „auf dem Rücken“ zu

leben/schwimmen/kriechen, wie z.B. auch heutige Kiemenfußkrebse wie *Artemia* oder der Rückenschwimmende Kongowels (*Synodontis nigriventris*), der die Wasseroberfläche von unten aus „abweidet“. Im Laufe der weiteren Evolution passte sich dann der Körperbau an diese neue Lebensweise (Körperhaltung) an (so hat sich beim Kongowels bereits die Tarnfärbung an die um 180 Grad veränderte Körperposition angepasst).

Am Anfang stand also eine Veränderung der Lebensweise, die dann auf evolutionärem Wege eine Optimierung des Körperbaus in Hinblick auf diese veränderte Lebensweise nach sich zog (so wie sich beim Kongowels schon die Verteilung der Körperfarbe angepasst hat: normalerweise ist bei Fischen aus Gründen der Tarnung der Rücken dunkler, beim Kongowels ist dagegen der Bauch dunkler). So könnten sich verschiedene Strukturen verschoben haben, nachdem der Vorfahr der Vertebratenlinie begonnen hatte, „auf dem Rücken“ zu schwimmen. So gesehen sind Vertebraten dann „modifizierte Würmer“, die auf dem Rücken schwimmen.

Concestor 25 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Chordata einerseits mit den Ambulacraria (= Hemichordata + Echinodermata) andererseits, also ein „Urdeuterostome“.

Die Datierung ist sehr unsicher, geschätzt 570 MA oder 280 Millionen Generationen.

Es dürfte sich um ein wurmförmiges Tier gehandelt haben, äußerlich nicht sehr vom Urbilateria unterschieden; die radiale Symmetrie der Echinodermen entwickelte sich sekundär von bilateralen Vorfahren (einige Seeigel und Sanddollar entwickelten sich dann wieder zurück in Richtung auf eine bilaterale Symmetrie, weil ihnen dies Vorteile beim Vergraben im Sand brachte).

Concestor 24 nach DAWKINS (neuerdings auf Nr. 23 abzuändern):

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Vertebraten + Cephalochordaten einerseits mit den Urochordaten, konkret den Seescheiden (Ascidien). Datierung ist sehr unsicher, geschätzt 565 MA oder 275 Millionen Generationen. „Kaulquappen“-artige Larven im Plankton, vorangetrieben durch einen fischartigen postanal Schwanz, der undulierende Bewegungen vollführt. Notochord und dorsaler Nervenstrang; bei der Metamorphose in einen erwachsenen Filtrierer gehen Schwanz, Notochord und der größte Teil des Nervensystems verloren, u.a. das Kopfganglion, das zwar die Larve als aktiver Schwimmer im Plankton benötigte, nicht aber mehr der adulte, sessile „Filtersack“. Nach einer Theorie entwickelten sich die Vertebraten + Cephalochordaten durch Pedomorphose aus den Larven der Urochordaten. Die Geschwänzten Tunicaten (Klasse Larvacea/Ordnung Copelata = Appendicularien, z.B. *Oikopleura*) stellen ein Modell für diesen Übergang dar: sie ähneln auch im fortpflanzungsfähigen Alter den Ascidien-Larven, leben zeitlebens als Schwimmer im Plankton und haben (nach der klassischen Theorie) vermeintlich das adulte, sessile „Filtersack-Stadium“ abgeschafft.

Nach molekularen Daten stehen die Larvacea allerdings basal innerhalb des Phylums Chordata. Dies hätte aber die Konsequenz, dass sich der adulte „Filtersack“ erst später entwickelte. Das

adulte „Filtriersack-Stadium“ hätte sich also erst im Verlauf der weiteren Phylogenese sekundär an das fischähnliche Larvenstadium angeschlossen wie das adulte Froschstadium an das fischähnliche Kaulquallenstadium. Die Ausgangsform aller Chordaten hätte also auch im adulten Stadium einer Ascidienlarve geähnelt. Eine Linie dieser (*auch adult*) ascidienlarvenartigen Tiere behielt die Larvenform bei und entwickelte sich zu den Fischen; die andere Linie wurde sesshaft als Filtrierer; die ascidienartige Körperform blieb diesen nur im Larvenstadium erhalten.

Achtung: s. Anmerkung unter Concestor 23!

Concestor 23 nach DAWKINS (neuerdings auf Nr. 24 abzuändern):

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Vertebraten sensu lato (incl. Schleimfische, Neunaugen) mit den Cephalochordaten (Lanzettfischchen; rez. 25 Arten). Die Datierung ist sehr unsicher, geschätzt 560 MA oder 270 Millionen Generationen. Molekulare Phylogenien datieren diese Dichotomie nur knapp nach den basalen Dichotomien der Deuterostomen, die ihrerseits auf 570 MA kalkuliert wurden. Concestor 23 dürfte einem Lanzettfischchen geähnelt haben, mit Kiemenspalten zum Zwecke der Nahrungsaufnahme (Filterorgan) und Kiemendarm an der Körperunterseite, ventral des Notochords. Kiemen zur Atmung entwickelten sich erst später. Notochord über die gesamte Körperlänge, rudimentäres Gehirn.

Anmerkung: neueste kladistische Untersuchungen kamen überraschenderweise zu dem eindeutigen Ergebnis, dass die Tunicaten den Vertebraten näher stehen als die Cephalochordaten (Olfactores-Konzept: Tunicaten als Schwestergruppe der Vertebraten, Cephalochordaten als Schwestergruppe der Olfactores) mit der Folge, dass die Concestoren 24 und 23 die Plätze tauschen müssen. Details s. Unterkambrium.

Abschließende Hinweise zum Präkambrium:

Präkambrische Kohlelager stellen keine "echten" Kohlen dar, sondern sind Faulschlammgesteine (Sapropelite) aus organischen Resten von Algen und Bakterien (Meeresbecken, Binnengewässer; keine Moore!)

Älteste Fossilien in Deutschland: PROBST erwähnte 1986 lediglich *cf. Osagia* aus dem ob. Präkambrium („Bunte Gruppe“, ca. 0,6 MrA) des Fichtelgebirges und Oberpfälzer Waldes (Ebnath, Waldmünchen; ähnliche Formen auch aus dem ob. Präkambrium von Sibirien und dem Ural sowie untersten Kambrium des Iran und Chinas bekannt), bis 3 mm lang, unklarer Genese (Algen?; *Osagia* ist eine Formgattung). (Anmerkung: da inzwischen die „Bunte Gruppe“ aber ins Unterkambrium gestellt wird, ist davon auszugehen, dass in Deutschland keinerlei präkambrische Fossilien nachweisbar sind).

ZUSAMMENFASSUNG DER WICHTIGSTEN DATEN DES ARCHAIKUMS UND PROTEROZOIKUMS

4100 MA: ein einzelner Zirkonkristall (unter > 10.000) mit Graphitinklusionen, die eine C-Isotop-Relation (C-13-Depletion) aufweisen, die mit biogener Genese vereinbar ist; aber auch eine nicht-biologische Entstehung des Graphits gilt als möglich.

>3950 MA: C-Isotop-Zusammensetzung in Graphiten und Karbonaten metamorphosierter Sedimentgesteine in Nordlabrador (Kanada) spricht für organische Genese. Die länglichen oder kugelförmigen Graphitkörnchen finden sich an der Oberfläche von laminierten Sedimentoberflächen. Organischer C-Gehalt bis 0,62 %.

3840 – 3820 MA alte C13-depletierte Graphitinkclusionen in Apatitkörnchen in quarzreichem Akilia-Gestein sind als älteste Lebensspuren sehr strittig (starke Metamorphose; fraglich ob sedimentogene Ablagerungen; in quarzreichen Gesteinen von anderen Fundstellen Akilias nicht reproduzierbar, evtl. sekundär in die Gesteine gekommen).

3830 MA: mind. 3830 MA alte gebänderte Eisenerze SO-Grönlands mit Fe-Isotop-Zusammensetzung, die für anoxygene Photosynthese charakteristisch ist; abiogene Photooxidation lässt sich aber nicht definitiv ausschließen.

Auch für die gebänderten Eisenerze im Nuwagittuq-Grünsteingürtel an der Hudson-Bay Kanadas (Alter: 3661+- 4 bis 3817 +- 16 MA), die unter anoxischen Bedingungen abgelagert wurden, wird eine biologische Genese durch anoxische Mikroorganismen diskutiert.

3800-3700 MA: sedimentogene Turbidite der Isua-Serie Grönlands enthalten bis zu 3 % C in Form von Graphitkugelchen mit einer C-Isotop-Relation in der Größenordnung biologisch reduzierten Kohlenstoffs, wahrsch. von planktonischen photoautotrophen Organismen aus den obersten Wasserschichten. Kugelige Strukturen mit einer C-haltigen Hülle in gebänderten Eisenerzen Isuas, deren C-Isotop-Relation ebenfalls für organische Herkunft spricht, wurden als Körperfossilien interpretiert (*Isuasphaera*; 3770 MA); nach neuen Erkenntnissen sind die Gesteine der Isua-Serie aber so stark metamorph überprägt, dass Körperfossilien nicht mehr nachweisbar bzw. zu erwarten sind.

Die biochemischen bzw. Isotop-Indikatoren dürften aber nicht von Cyanobakterien stammen, da nach molekularkladistischen Studien die Cyanobakterien nicht die ersten photosynthetisierenden Organismen waren; zuvor hatten sich schon anoxygene Photosynthetisierer entwickelt; sichere Nachweise für Cyanobakterien erst ab 2150 MA. Die Isotopenbefunde von Isua sind zwar mit oxygener Photosynthese vereinbar, aber nicht beweisend, auch chemoautotrophe oder anoxygen-photosynthetische Bakterien können ein solches Isotopenverhältnis erklären. Stromatolithe und cyanobakterienähnliche Fossilien deuten lediglich an, dass die oxygene Photosynthese auch älter als 2,45 - 2,5 MrA sein *könnte*. Wahrscheinlich sind die Cyanobakterien aber erst kurz vor dem Anstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre entstanden.

>3770 MA (maximal bis 4280 MA möglich): Nuvvuagittuq Belt, Kanada: älteste Mikrofossilien; Hämatitrohren und -filamente, offenbar von eisenoxidierenden Bakterien, die in unmittelbarer Nähe einer hydrothermalen Quelle lebten. Außerdem Nachweis von leichtem Kohlenstoff in C-reichem Material (wie Graphitinkclusionen).

3500 – 2000 MA: nach Studienergebnissen mit Sauerstoff- und Siliziumisotopen betrug die Ozeantemperatur in diesem Zeitraum zwischen 60 und 80 Grad Celsius (strittig!, divergierende Angaben!); nach 2 MrA fiel sie allmählich ab bis auf erträgliche 20 – 30 Grad ab 1,5 MrA. Erst mit niedrigeren Wassertemperaturen konnte Sauerstoff vermehrt im Wasser gelöst und die ozeanische Hypoxie beendet werden (die Wasserlöslichkeit von Sauerstoff nimmt mit steigender Temperatur ab!); dies dürfte ein Grund für die verzögerte Entwicklung multizellulären tierischen Lebens sein.

3500 +/- 60 MA (Warrawoona-Gruppe Australiens): kleine Stromatolithe; sie enthalten vermeintliche faden- und stabförmige Mikrofossilien, aber keiner der archaischen Stromatolithe hat eindeutige Reste von seinen Erbauern geliefert (erst ab U-Proteroz.); es gibt sogar Hinweise, dass sich Stromatolithen auch abiogen bilden können.

3500 – 3300 MA (Barberton- und Pilbara-Schichten): nicht so stark metamorph überprägt wie Isua; mikrobielle Matten und Biofilme mit filamentösen, kugelförmigen und stäbchenförmigen Mikroorganismen, abgelagert entlang der Küsten in sonnendurchfluteten Flachwasserbereichen; anoxygene Photosynthese. Ab 3500 MA älteste „erkennbare“ Fossilien.

3480 MA (Geyserrite der Dresser Formation): Stromatolithen in Geyserriten, die von terrestrischen heißen Quellen gebildet wurden, als ältester Nachweis von terrestrischem Leben

3470 MA (Dresser Form., Warrawoona Group): isotopische Befunde für mikrobielle Sulfatreduktion, neuerdings aber als Sulfatdisproportionierung (und nicht Sulfatreduktion!) interpretiert (Sulfatreduktion soll sich erst recht spät entwickelt haben; heutzutage sind bestimmte Archaea und Eubakterien dazu in der Lage) sowie Methanbildung durch methanogene Archaea (Euarchaeota), und zwar unterhalb der Meeresoberfläche, evtl. bis in 1 km Tiefe: primäre, syngene Flüssigkeitsinklusionen in Quarzgängen innerhalb von Kissenlava enthalten Gasbläschen mit CO₂ und Methan, wobei die Isotopenuntersuchung ergab, dass die Gase mikrobiell gebildet wurden, wobei Methanbildung nur durch methanogene Euarchaeota erfolgen konnte (Datierungsspanne: 3490 – 3460 MA).

Die Methanbildung durch methanogene Archaea dürfte dazu geführt haben, dass die Erde trotz der blassen Sonne nicht zufror. Erst der O₂-Anstieg ab 2,4 MrA zerstörte das Methan in der Atmosphäre (drastische Verkürzung der Halbwertszeit), dadurch Abkühlung und erste weltweite Vereisung (Huronische Vereisung) vor 2,2 MrA.

3465 MA: C-Isotop-Analysen (sekundäre Ionen-Massenspektroskopie = SIMS) von 11 individuellen zellulären, verkieselt erhaltenen Mikrofossilien aus fünf prokaryontisch-filamentösen Taxa aus dem 3465 MA alten Apex Chert ergaben

- zwei Arten primitive Photosynthetisierer (phototrophe Bakterien)
- ein Methanproduzent (ad Archaea)
- zwei Methankonsumenten (isotopische Signale wie bei modernen methan-metabolisierenden gamma-Proteobakterien).

Damit sind Archaea unstrittig aus dieser Zeit nachgewiesen, was in Einklang mit rRNA-basierten molekularen Uhren steht. Methanbasierter Stoffwechsel (sowohl Methan-Produzenten wie Methan-Konsumenten) spielte offenbar eine erhebliche Rolle in der frühen Biosphäre.

Ab 3450 MA: zahlreiche Berichte von bakterienähnlichen, filamentösen oder kugelförmigen Mikrofossilien, z.B. *Archaeosphaeroides* (20 µm) und *Eobacterium isolatum* (zylindrisch, bazillaeform = stäbchenförmig) aus der Figtree-Serie Südafrikas (3,2 – 3,1 MrA) und gebänderten Eisenerzen von Odessa (3,3 MrA). Außerdem Kugeln mit körniger Oberfläche ähnl. einfachen rezenten Blaugrünalgen, bis 50 µm Durchmesser, an der Oberfläche mit agglutinierten Fremdkörpern. Inzwischen gelten die Mikrofossilien aus der Figtree-Serie aber als fraglich.

3430 MA (Strelley Pool Chert, Pilbara-Craton): ausgedehnte Stromatolithbildungen, die aufgrund ihrer morphologischen Vielfalt (7 Morphotypen, steile Kegelwinkel) nur durch mikrobielle Matten produziert worden sein können. Später wurden stellenweise auch Mikrofossilien nachgewiesen.

Ab 3420 MA (Südafrika): mikrobielle Matten, nach chemischen Analysen von anoxygenen Phototrophen (Buck Reef Chert) aus der euphotischen Zone (Flachwassergebiete).

3235 MA (Pilbara Craton, Australien): filamentöse Fossilien aus einem hydrothermalen Ökosystem analog rezenten Black Smokers; aus der Tiefsee (> 1000 m), wohl thermophile chemoautotrophe Prokaryonten.

3220 MA: älteste fossile Bodenhorizonte (Besiedlung des Festlandes oder alluvialer Flächen durch Prokaryonten) in einer Flussebene; der Boden war abwechselnd trocken und feucht. Sulfatreduzierende Bakterien lebten auf Pyritkörnchen. Weitere Paläoböden ab 3,1 MrA.

2970 MA: älteste lokale „Sauerstoffoase“ (Pongola-Becken, Südafrika), durch Isotopendaten belegt, als Hinweis auf sauerstoff-bildende Bakterien, weit vor dem GOE. Ältester indirekter Hinweis auf oxygene Photosynthese.

2700 – 2600 MA: karbonatreiche Paläoböden in Ost-Transvaal (nach C-Isotop-Daten organogen) als Reste mikrobieller Matten direkt unter der Bodenoberfläche (UV-geschützt)

2700 – 2500 MA: Halbierung des Nickelgehaltes im Ozean; die Abkühlung im Erdmantel und die Stabilisierung der Erdkruste führten dazu, dass die neu gebildeten vulkanischen Gesteine olivin- und damit nickelärmer waren. Methanogene benötigen hohe Nickelkonzentrationen; da sie sich unter nickelreichen Bedingungen entwickelt hatten, verfügen sie über keinen aktiven Transportmechanismus für Nickel. Die Reduzierung des Nickelgehaltes im Ozean führte zu einem Rückgang der Methanogene und der Methanbildung; dies war eine Voraussetzung (ggf. auch Ursache) für den wenig später erfolgenden GOE (Great Oxidation Event). Methanogene wurden in sauerstoff- und sulfatarme, nickelreiche Biotope (wie Süßwasser, Sedimente, Küstenregionen) abgedrängt.

2700 – 2300 MA: flechtenähnliche Fossilien (*Tucholithes*) im Delta eines Stromes (Witwatersrand), ca. 1 mm lange parallele Röhren; echte Flechten sind aber auszuschließen, da es noch keine Pilze gab; evtl. Symbiose ohne rezentes Äquivalent.

ca. 2500 MA: Molekülmarker (Sterane) als Indiz für Eukaryonten; sie müssten allerdings noch mit neuer Methode auf jüngere Kontamination untersucht werden. Vermeintlich 2700 MA alte Molekülfossilien von Cyanobakterien und Eukaryonten aus Australien mussten wegen jüngerer Kontamination (nach der Metamorphose vor 2,2 MrA) bereits zurückgenommen werden.

2450 – 2320 MA: Anstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre als indirektes Indiz für die Existenz von Cyanobakterien; fossil sind diese erst ab 2,15 MrA belegt

2400 MA: verzweigte Filamente von 1 – 2 Mikrometern Durchmesser als pilzmyzelartige Strukturen in Basalten Südafrikas

ab 2300 MA: explosionsartige Zunahme der photosynthetisierenden Mikroorganismen, Beginn des Maximums der Stromatolithbildungen; Zunahme des O₂-Gehalts der Atmosphäre über das Pasteur-Niveau hinaus, irgendwann zwischen 2,2 und 1,9 MA erreichte der O₂-Gehalt der Atmosphäre (angeblich) schon zwischen 5 und 18 % (strittig; fiel danach aber wieder ab). In diese Zeit fiel auch die erste extreme Vereisung (Huronische Vereisung vor 2,2 MrA). Seit 2,4 – 2,3 MrA ist die Atmosphäre permanent sauerstoffhaltig; nach Isotopenstudien (z.B. an S-Verbindungen) soll es aber auch schon zuvor zumindest vorübergehend einen gewissen Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre gegeben haben (so vor ca. 2,8 MrA, „Jojo-Atmosphäre“,

inzwischen aber stark bestritten). Vor 2,4 MrA soll dann die verstärkte vulkanische Ausgasung aus Subduktionszonen dazu geführt haben, dass der O₂-Gehalt dauerhaft ansteigen konnte, denn vulkanische Gase aus der Aufschmelzung subduzierter Platten wirken weniger stark reduzierend, da die aufgeschmolzenen Sedimente schon früher Kontakt mit Sauerstoff hatten. Vulkanische Gase aus nicht subduziertem Material wirken wesentlich reduzierender.

2300-2220 MA: *Petraperia* in Form (!) einer mehrzelligen Alge aus einem Stromatolithen der Transvaal Sequence (Eukaryont?)

2200 MA: Huronische Vereisung als erste weltweite Vereisung

2150 MA: älteste sichere Nachweise von Cyanobakterien

2100 +/- 30 MA: bis 12 cm lange, 7 cm breite dreidimensional erhaltene Makrofossilien aus Gabun in Form einer flexiblen, am Rand unregelmäßig gestalteten, zur Mitte hin (bis 1 cm) verdickten Platte; größere Exemplare zentral mit Pyritkern (bei der Fossilisation unter Beteiligung sulfatreduzierender Bakterien entstanden). Die Organismen lebten in sauerstoffhaltigem Wasser. Vermutlich eukaryontische Kolonien; eindeutige Indizien für Signalkommunikation und koordiniertes Wachstumsverhalten.

Form: flach, eher unregelmäßig gestaltet, Ränder buchtig, vielfach auch auf- oder abgebogen. Randlich radial verlaufende Schlitze, innere radiale Struktur als Indiz für koordiniertes Wachstum.

~ 2050 MA: Ende des GOE, rascher sehr drastischer Einbruch der Bioproduktivität (und damit auch der Biosphäre insgesamt) um 80 % und mehr, wahrscheinlich infolge eines Mangels an Nährstoffen wie z.B. Phosphor

2000 – 1900 MA (Gunflint-Form., Ontario): älteste typische Fossilien von Cyanobakterien, ähnl. rez. Oszillatorien und *Nostoc*, z.B. mit nostoc-artigen Zellfadenskolonien mit Heterozysten zum Schutz der stickstoff-fixierenden Enzyme vor Sauerstoff. *Kakabekia*, ein weiteres Mikrofossil aus der Gunflint-Formation, wurde kürzlich auch rezent in ammoniumhaltigen Rückständen nachgewiesen (Blualge?, Zuordnung unsicher). *Kakabekia barghoorniana* ließ sich aus Bodenproben Alaskas kultivieren; inc. sed.

1900 MA, naA 1850 MA: spiralförmige Makrofossilien (*Grypania*), Fäden mit 1 mm Durchmesser bilden 1 – 3 cm lange Spiralen (entrollt ca. 9 cm lang) in gebänderten Eisenerzen Michigans, später (1400 MA) auch andernorts, dann Spiralen bis 8 cm lang; ähnlich vielkernigen Algen (schraubenförmige Cyanobakterien wären viel kleiner!); Eukaryontenstatus wahrscheinlich, aber nicht bewiesen.

1900 – 1800 MA: älteste fast sichere Eukaryontenfossilien: kugelförmige Protisten, ca. 0,2 mm Durchmesser, neuerdings als kugelförmige Acritarchen gedeutet (China)

1800 MA (Dat.spanne: 2,0 – 1,7 MrA): *Corycium enigmaticum* aus Finnland als kohlige, bis 10 cm lange spiralförmig-schlauchige Gebilde inc. sed.

1800 MA: Indizien für mikrobielle Matten in einer voll terrestrischen Umgebung (in flachen Arealen zwischen Dünen in einer der ältesten Wüsten) (Südafrika)

1800 – 800 MA: Evolutionäre Stase der Eukaryonten: mit Ausnahme der allerobersten Wasserschichten blieb der Ozean anoxisch. Der Sauerstoff in der Atmosphäre sowie die mikrobiellen Matten an Land führten zu einer verstärkten Verwitterung; dadurch erhöhter S-Eintrag in den Ozean: Das Meer wird mit tödlichen Sulfiden überschwemmt, die Eisen und

Molybdän ausfällen; Eisen und Molybdän sind aber speziell für die Stickstoffgewinnung der Eukaryonten wichtig, daher waren die Eukaryonten besonders betroffen, konnten sich nicht weiterentwickeln. Erst als die Gebirgsbildung in Nordamerika vor ca. 0,8 MrA (naA vor 1,25 MA beginnend: Grenville-Orogenese) durch die starke Verwitterung mehr Metalle ins Meer schwemmte, und der O₂-Gehalt der Atmosphäre weiter anstieg, wurden die Sulfide in Sulfate zurückverwandelt und Metalle freigesetzt, so dass sich die Eukaryonten nun in größere Organismen weiterentwickeln konnten (Malnourished Earth Hypothesis, bisher nur eine Arbeitshypothese). Steigende S-Gehalte beendeten vor 1,8 bis 1,7 MrA die Ablagerung der gebänderten Eisenerze; Ozeanwasser (außer in den obersten Metern) anoxisch, sulfidreich; Blütezeit der purpurnen Schwefelbakterien (z.B. bei 1,64 MrA nachgewiesen) und auch methanbildenden Bakterien; Biomarker für Eukaryonten fehlend oder nahe der Nachweisgrenze.

1700 MA: eukaryontische Makrofossilien (bis 34 mm lang und 10 mm breit), wahrsch. Braunalgen ähnlich rez. Laminariales; gestielt, blattförmig, mit sporangienartigen Strukturen; daneben vereinzelt Vendotaeniden- und Tawuiden-artige Fossilien (Tuanshanzi-Formation).

1650 +/- 89 MA (Chitrakoot-Formation, Zentralindien): fadenförmige geringelte Strukturen mit 0,15 mm Durchmesser, die nach mikrotomographischen Untersuchungen als Rotalgen (?Bangiales) interpretiert werden, und damit die älteste Pflanze darstellen würden.

1600 MA: Chorhat-Sandstein Indiens; Spurenfossilien wurmähnlicher „Metazoen“, die mikrobielle Matten (Sauerstoffmaske, UV-Schutz) unterminierten. Nach verschiedenen früheren Datierungen nur 560 bis 1100 MA alt, nach zwei neuen, voneinander unabhängigen Datierungen aber 1600 MA. Kritiker halten die Spuren aber für Schrumpfungsrisse; auch SEILACHER hält coleomate Tiere als Urheber aus zeitlichen Gründen für unwahrscheinlich.

1600 – 1400 MA: Ural (1,6 – 1,4 MrA), Montana (1,4 MrA), Nordaustralien (1492 – 1429 MA): erste sichere Acritarchen (Zysten von Ruhestadien eukaryontischer photosynthetisierender planktonischer Einzeller); fraglich ab 1,9 MrA (s.o.). Größenzunahme ab 1,4 MrA.

1560 MA: Gaoyuzhuang Formation (China): kohlenstoffreiche bis 29 cm lange und bis 7,6 cm breite lineare oder zungenförmige, am Ende teilweise keilförmig abgerundete Kompressionsfossilien, nach Mazerationspräparaten eindeutig multizellulär, wahrscheinlich Fragmente größerer (längerer) Individuen.

1500 – 1400 MA: problematische Makrofossilien, wahrscheinlich eukaryontisch: *Horodyskia moniliformis* aus dem Glacier National Park (Montana), auch in Australien in > 1000 MA alten Schichten sowie dem oberen Ediacaran Chinas. Perlenkettenartige Strukturen, 1 bis 30 cm lang, mit 3 – 30 Perlen, Perlen im Durchmesser 0,5 – 4 mm, Abstand 1 – 5 mm. Erster Vertreter der Animalia? Stabile, strömungsresistente Verbindung (Stolon) zwischen den einzelnen Elementen, stets im gleichen Abstand.

1430 MA: Acritarchen mit hyphenartigen Strukturen als vermeintliche Pilzfossilien, Schwestergruppe der höheren Pilze, weiter abgeleitet als Zygomyceten. Molekularkladistisch ist ein so hohes Alter der Pilze immerhin *möglich*, wenn auch an der obersten Grenze (Spanne: 1458 bis 966 MA; naA evtl. aber auch nur 900 MA).

1300 MA: kerntragende Grünalgen wahrsch. schon der rez. Familie Chlorococcaceae (älteste rezente Eukaryontenfamilie?)

1300 MA: erste Vendotaeniden, wahrsch. zu den Braunalgen zu stellen; die Vendotaeniden entwickelten als erste Algen blattförmige Strukturen, oftmals mit pilzfadenartigen Strukturen bedeckt (s. aber auch oben unter „1700 MA“).

1215 (+- 20) – 2016 (+- 6) MA, naA (ältere Datierung): 1312 MA, nach neueren Angaben eher 2000 bis 1800 MA alt:

Stirling Range Form., S-Australien: sichere, > 2 cm lange, 2 mm breite paarige Spurenfossilien vermiformer „Metazoen“ (mit zahlreichen Schleimdrüsen und flexiblen, formveränderbaren Körpern wie rez. Nemertea oder Ringelwürmer) sowie vermeintlich biogene Abdrücke ähnlich ediacarischer *Cyclomedusa* (< 3 cm); nicht ganz sicher auszuschließen ist, dass es sich bei letzteren um Relikte von Markasitknollen oder mikrobielle Kolonien (s.u.) handelt. Und die Spuren könnten von großen, mobilen Protisten stammen.

ca. 1200 MA: nach neuen Datierungen auf der Basis alter Genduplikationen in bestimmten Proteinen erfolgte die Endosymbiose der Mitochondrien erst vor ca. 1200 MA und der Plastiden sogar erst vor ca. 900 MA (Die Kalibrierung der molekularen Uhr erfolgte aufgrund sicherer fossiler Kalibrierungspunkte multizellulärer Pflanzen und Tiere aus dem Phanerozoikum).

1200 MA: ältester direkter Nachweis terrestrischen Lebens (Cyanobakterienmatten) im Paläokarst im Hangenden des 1200 MA alten Mescal-Kalksteins Arizonas.

1260 – 950 MA (Spanne), naA 1200 MA: älteste sichere bangiophyte Rotalgen (*Bangiomorpha*), als älteste multizelluläre Lebewesen, die mit Sicherheit einem rezenten Stamm zugeordnet werden können; ältere multizelluläre Algen sind von ihrer systematischen Stellung her unsicher.

~ 1000 MA (Datierung noch unsicher, deutlich älter als Ediacaran): *Parmia* bis 6 cm langer und 2,5 mm breiter wurmförmiger Organismus mit dichter regelmäßiger Segmentation/Streifung (7 bis 11 Segmente pro mm). *Parmia* zeigt gewisse Ähnlichkeiten (aber auch Unterschiede) zu späteren wurmförmigen, fein geringelten Taxa wie *Sinosabellidites*, *Protoarenicola*, *Rectia*. Feine Ringelungen gelten aber auch als typisch für Assoziationen von Cyanobakterien und manche Algen (vgl. SHARMA M, SHUKLA Y 2012).

880 MA: *Longfengshania*, algen-, aber auch moosähnlich, Stellung unklar, gescheiterter erster Radiationsversuch von Landpflanzen? Wird neuerdings als Alge interpretiert und findet sich auch im U-Kambrium z.B. von Chengjiang.

~ 850 – 800 MA (Datierung noch unsicher): *Sinosabellidites* als wurmförmiger Organismus mit regelmäßigen Querstreifen; beidseitig gerundete Körperenden ohne weitere Strukturen. Eventuell aber zu Algen gehörig.

ab 850 MA: Rückgang der Stromatolithen, evtl. als Folge weidender Tiere und CO₂-Abnahme

830-800 MA: Luftinklusionen in Salzkristallen sprechen für einen Sauerstoffgehalt der Atmosphäre von um 11 %

800 MA: Nachweis von Dinoflagellaten, vielleicht stammen aber auch einige der älteren Acritarchen von Dinoflagellaten. Eukaryontisches Phytoplankton unter zunehmendem Selektionsdruck: Schutz- und Schwimmrichtungen, evtl. erste heterotrophe Organismen: vasenförmige Körper, krepfenförmige Kragen, vermutlich schon Geißeln.

760 MA (oder kurz danach) bis 548 MA: *Otavia*, kleine ovoide bis kugelförmige Kalkschwämme mit bis zu 5 mm Durchmesser (Außenwand mit kleinen Öffnungen, großen Öffnungen auf Anhebungen; nach innen hin folgt ein gekammertes peripheres Labyrinth und die schwammtypische innere Höhle); Wände aus Kalziumkarbonat-, phosphat, kleiner Dolomitanteil. Zur gezielten Mineralpräzipitation fähig. An den Fundstellen, wo *Otavia* nachgewiesen wurde, sehr häufig. Dürfte eine enorme Biomasse produziert haben; aufgrund der Hartteile führten abgestorbene Schwämme zum C-Burial. So wurde C-12 entzogen, C-13 reicherte sich im Meerwasser an. *Otavia* könnte die anhaltende C-13-Anomalie während der Lebensspanne der über mehr als 200 MA unveränderten Art erklären. C-Burial förderte auch den Sauerstoffanstieg. Als dann später grabende Tiere die Bioturbation einführten, wurde ein Teil der sedimentierten organischen Masse wieder zurück ins Meer befördert und dort oxidiert; damit endete die lang anhaltende C-13-Anomalie.

(740 MA: *Protoarenicola*, *Pararenicola*: 15 – 20 mm lange wurmartige Organismen mit feiner Segmentation, ein Körperende gerundet, das andere mit breiter, kreisförmiger Öffnung mit einer rüsselartigen Struktur. Pogonophora (Bartwürmer)? Neuerdings aber eher als Algen interpretiert!)

710 MA: Stuart-Vereisung: zweite weltweite Vereisung: der Sauerstoffanstieg führte zu verstärkter Verwitterung an Land; ausgedehnte Tonbildung; Ton zieht in großen Mengen organischen C an; dadurch wird viel C dem Kreislauf entzogen, der Treibhauseffekt nimmt ab, weltweite Abkühlung.

Nach einer neuen Theorie gehen die neoproterozoischen Vereisungen auf die Diversifikation der marinen Eukaryonten im Neoproterozoikum zurück: durch sie wurde mehr organische Masse aus den oxygenierten oberen Wasserschichten in die anoxische Tiefsee und Sedimente verschleppt, dort von eisen- und/oder schwefelreduzierenden Bakterien anoxisch remineralisiert. Dadurch nahm die CO₂-Konzentration in der Atmosphäre ab, was zu den globalen Vereisungen führte (PNAS 108, 15091).

ab 700 MA: hoher P-Gehalt im Ozean (ca. beim 10-Fachen des rezenten Wertes) (Studien zur P/Fe-Relation in eisenoxidreichen Sedimenten). P limitiert die globale Bioproduktivität. Physikalische und chemische Verwitterung nach der Schneeball-Vereisung könnte – in Abwesenheit von Pflanzenwurzeln und signifikanter Bodenbildung – zu einem über sehr viele MA anhaltend erhöhten P-Eintrag in die Meere geführt haben. Folgen wären anhaltende massive Algenblüten, dadurch ausgeprägte Sedimentation organischen Kohlenstoffs („C-burial“), C-Entzug aus dem Kreislauf und daraus resultierend Sauerstoffanstieg.

ab 700 MA: Sporen mit landpflanzenartiger Sporenmorphologie und Sporopollenin-imprägnierten Wänden; Ähnlichkeit mit Luftsporen, evtl. von amphibischen Algen mit Luftsporen, die im Ufer- oder Strandbereich siedelten; bei Vendotaeniden (wahrsch. Braunalgen) fanden sich Sporenbehälter, die ihren Inhalt vor Austrocknung schützten. Nach neueren Arbeiten sind aus dem gesamten Präkambrium aber keinerlei Sporen von Landpflanzen bekannt.

650 MA: angeblich ließen sich anno 1960 sporenbildende Bakterien der Art *Bacillus circularis* aus einem 650 MA alten Steinsalzkristall kultivieren; Kritiker verweisen auf die Kontaminationsmöglichkeit. Nicht weniger umstritten sind Bakterienanzüchtungen aus einem 250 MA alten Steinsalzkristall des Perm.

Oberes Cryogenium/frühes Ediacaran von Oman: Lipidbiomarker, die als diagnostisch für marine Demospongea galten (Cryogenium: Zeitraum zwischen Sturtian-Vereisung bis Ende Marinoan-Vereisung); zeitlich eindeutig bereits vor Ende der Marinoan-Vereisung (> 635 MA), aber noch nicht im Sturtian. Heute finden sich derartige Biomarker nur bei Demospongea; sie könnten aber

auch auf basalere Taxa (Stammgruppen-Schwämme, Stammgruppen-Metazoen oder einzellige Organismen zwischen Choanoflagellaten und basalen Schwämmen) zurückgehen. Neuerdings fand man sie auch in Rhizaria (räuberischen Protisten), und es spricht sehr viel dafür, dass diese Biomarker auf Rhizaria statt Demospongea zurückgehen.

ca. 650 MA: in dem Zeitfenster von ca. 15 MA zwischen Sturtian und Marinoan (659 – 645 MA) finden dramatische Verschiebungen im Phytoplankton, d.h. in der Primärproduktion statt: wurde dieses bisher vom prokaryonten Pikoplankton (Cyanobakterien) dominiert, steigen jetzt die einzelligen eukaryonten Algen (Archaeplastida) zum dominierenden Primärproduzenten auf, wie die Relation verschiedener Lipide aus Sedimenten der Paläotropen zeigte (Relation zwischen Steranen von Eukaryonten versus Hopanen von Bakterien). Der Übergang fand nach der Abkühlung nach dem extremen Treibhausklima nach Ende des Sturtian statt, dessen hohe Meeresoberflächen-Temperaturen von 50 bis 60 Grad in den Tropen das eukaryonte Phytoplankton noch unterdrückten (Cyanobakterien haben mit so hohen Temperaturen ebenso wenig Probleme wie mit Nährstoffmangel).

Obwohl Archaeplastiden nach molekularen und fossilen Daten schon vor 1900 – 1200 MA entstanden sein müssen, waren sie zuvor durch Phosphatmangel unterdrückt. Der Phosphatmangel behinderte auch ein ausgeprägtes C-Burial und sorgte daher auch für niedrigen Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre. Unter Bedingungen von Phosphat- und Nährstoffmangel florierten die Cyanobakterien, da diese aufgrund ihrer Kleinheit ausreichend Nährstoffe durch Diffusion aufnehmen können. Aufgrund ihrer Kleinheit, wenig organischer Masse und Mangel an verwesungsbeständigen komplexen Verbindungen boten sie aber wenig Gelegenheit zum C-Burial. Bei geringem C-Burial blieb aber auch der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre niedrig.

Die Verwitterung im Treibhausklima nach der Sturtian-Vereisung sorgte für einen so massiven Eintrag von Phosphat in die Ozeane, dass – nach Abkühlung der hohen Meerestemperaturen – erstmals eukaryontes Phytoplankton aufblühen und als Primärproduzenten dominieren konnte (Chlorophyten = Grünalgen als wichtigste Primärproduzenten des Ediacaran). Algen ermöglichten mehr C-Burial (mehr Masse; verwesungsbeständigere, komplexere Bestandteile). Mit dem verstärkten C-Burial nahm der Sauerstoffgehalt zu und konnte dauerhaft ansteigen.

Der höhere Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre beendete auch die bisher herrschende Phosphat-Limitation, denn die Adsorption von Phosphat an Minerale im Rahmen der Eisenoxidation auf dem Festland funktioniert nur bei niedrigen Sauerstoffwerten. Sowohl Sauerstoffgehalt wie Phosphateintrag in die Meere und damit die Verfügbarkeit von Nährstoffen in den Meeren stellten sich auf ein neues (höheres) Gleichgewicht ein. Das eukaryonte Phytoplankton (2 – 20 Mikrometer im Vergleich zu den bis 2 Mikrometer großen Cyanobakterien) beförderte auch die Radiation von großen Protisten (Rhizaria), die sich ihrerseits von den Grünalgen ernährten.

Es standen jetzt mehr Nährstoffe zur Verfügung, der Sauerstoffgehalt war stabil erhöht, und es fand ein verstärkter Energiefluss hin zu größeren Organismen in der Nahrungskette statt. Dies dürfte die Verbreitung zentimetergroßer Makroalgen im späten Cryogenium sowie den Wechsel in der Zusammensetzung der eukaryonten Acritarchenfaunen zu Beginn des Ediacaran und schließlich die Entstehung des Makrobenthos ab > 570 MA (mit ersten Eumetazoa) erklären. Die so entstandenen Nahrungs- und Energiefluxketten (Pikoplankton → Grünalgen/eukaryontes Phytoplankton → große Protisten/Rhizaria) bei gleichzeitig stabiler Verfügbarkeit von genügend Phosphat und Sauerstoff dürften letztendlich die Evolution der Eumetazoa ausgelöst haben. Die ersten Biomarker von Demospongea oder (wahrscheinlicher) Rhizaria finden sich zeitlich exakt parallel zum Anstieg des eukaryonten Phytoplanktons im Zeitfenster zwischen Sturtian- und Marinoan-Vereisung.

750 – 635 MA: starker Vulkanismus im paläoasiatischen Ozean dürfte nicht nur regional für warmes Wasser und lebensfreundliche Bedingungen im tiefen Meer gesorgt haben, sondern setzte auch viele Spurenelemente frei, die für die Weiterentwicklung der Organismen eine wichtige Rolle spielten (Se, P, Ga, As, Ba, Cu, Cr, Ni, Co, Cd, Rb u.v.a.). So dominierten bis vor 720 MA die Cyanobakterien als Primärproduzenten; ab 720 MA stieg der Anteil der eukaryontischen Algen bis zur Dominanz; ab 609 MA finden sich Embryonen von Tieren. Die verbesserte Verfügbarkeit von Spurenelementen, die für Eukaryonten wichtig sind, könnte sowohl erklären, wieso erst jetzt (ab 720 MA) die eukaryontischen Algen zum führenden Primärproduzenten aufstiegen, und weshalb sich nach Abschluss der Vereisungen die Metazoen entwickeln konnten.

659 MA: Ende Sturtian-Vereisung (ab ca. 710 MA)

650 – 635 MA (Trezona-Formation, Australien): Körperfossilien von Schwämmen aus der Zeit vor der Marinoan-Vereisung.

645: Beginn der Marinoan-Vereisung

635 MA: Ende der Marinoan-Vereisung (letzte weltweite Snowball-Earth-Vereisung); direkt über den Deckkarbonaten dieser Vereisung beginnt das Ediacaran. Plötzliches Ende der Vereisung innerhalb weniger tausend Jahre durch CO₂-bedingten Rückkoppelungseffekt und Treibhauseffekt durch Freisetzung von Methan aus submarinen Methangas-Hydraten oder aus dem Permafrost der trockengefallenen Schelfgebiete.

Ab 632,5 MA (< 3 MA nach Ende der Marinoan-Schneeballerde) sind große (0,3 – 0,7 mm) ornamentierte acanthomorphe Acritarchen der Gattung *Tianzhushania* in der unteren (!) Doushantuo-Formation nachweisbar, die morphologisch und feinstrukturell exakt jüngeren *Tianzhushania* aus der Zeit nach der Gaskiers-Vereisung (< 580 MA) gleichen, in denen tierische Embryonen in frühen Teilungsstadien (1, 2, 4, 8, 16 Zellen) gefunden wurden. Die älteren *Tianzhushania* enthalten zwar selbst keine Embryonen, was aber mit den Erhaltungsbedingungen (günstigere Erhaltungsbedingungen in den jüngeren, also *nach* der Gaskiers-Eiszeit abgelagerten Phosphoriten) zusammenhängen dürfte. Es gibt sogar andere Taxa großer acanthomorpher Acritarchen, die noch etwas älter (aber ebenfalls *nach* der Marinoan-Vereisung, d.h. < 635 MA) sind und die daher ebenfalls wohl die Hüllen (Zysten) von Ruhestadien tierischer Embryonen repräsentieren, wie sie auch heutzutage von phylogenetisch unterschiedlichen Gruppen aquatischer Invertebraten produziert werden.

> 635 MA, naA 610 – 600 MA bzw. > 580 MA (Gaskiers-Vereisung vor 580 MA): bis 3 cm große radialsymmetrische scheibenförmige Abdrücke (*Cyclomedusa*-Typ) aus der Zeit vor der Gaskiers-Eiszeit, naA sogar aus der Zeit unmittelbar vor der Marinoan-Vereisung (> 635 MA) als erste vermeintliche einfache Vertreter der Ediacara-Fauna (MacKenzie Mountains, Kanada); alle übrigen Abdrücke von Soft-body-Fossilien stammen dagegen aus der Zeit nach der Gaskiers-Eiszeit. Die obere Twitya-Formation, die drei Taxa dieser scheibenförmigen Fossilien lieferte (*Nimbia*, *Vendella*, *Irridinitus*), liegt unter den Ice Brook Tilliten, die von den meisten Autoren der Marinoan-Vereisung zugeordnet werden; damit wären diese Fossilien > 635 MA alt. Allerdings könnte es sich bei den scheibenförmigen Fossilien vom *Cyclomedusa*-Typ auch um mikrobielle Kolonien handeln (s.u.).

ab 632,5 MA, direkt oberhalb der Deckkarbonate nach der Marinoan-Vereisung: Lantian-II-Member, China: schwarze Schichten des ehemaligen Schelfrandes, unter anoxischen Bedingungen am Meeresboden abgelagert, mit kurzen zwischengeschalteten sauerstoffhaltigen Phasen: diverse

Biota mit ca. 15 Morphospecies (mehrere cm groß); 12 davon wohl Makroalgen, darunter kelbartige Formen; bei drei Morphospecies (6 Exemplare unter über 3000 Makrofossilien) könnte es sich um cnidaria- und wurmartige Tiere (evtl. berüsselte Würmer) handeln – und damit um Bilateria. Bewohner des Benthos; bei Wiedereintritt anoxischer Bedingungen erstickten die Makroorganismen und wurden an Ort und Stelle abgelagert, daher die gute Erhaltung als C-reiche Kompressionsfossilien, grob vergleichbar mit dem Erhaltungsstil der Burgess- und Chengjiang-Fossilien.

610 – 605 MA: ausgedehnte Steinsalzablagerungen, dadurch Reduktion des NaCl-Gehaltes im Meerwasser auf das heutige Niveau (zuvor 1,6- bis 2,0-fach). Erhöhte Salinität reduziert die Löslichkeit von Sauerstoff im Wasser. Die verminderte Salinität ab 605 MA dürfte daher zum Anstieg des Sauerstoffgehalts im Ozean beigetragen haben.

582 MA: Gaskiers-Eiszeit (Vereisung nur regional, keine Snowball earth).

Bis vor ca. 600 MA war nur das Oberflächenwasser (wo Photosynthese stattfand) sauerstoffhaltig; unterhalb der obersten Wasserschicht dagegen sulfidreich und anoxisch. (Allerdings muss es zumindest vorübergehend auch schon zur Oxygenierung des Tiefenwassers gekommen sein, s. Spurenelementkomposition der Lantian-II-Member in China, s. o.).

Der Sauerstoffanstieg in Atmosphäre und Meer (einschl. der tieferen Wasserschichten) wird nach einer Hypothese darauf zurückgeführt, dass die Besiedlung des Festlandes mit niederen Pflanzen/Pilzen/Flechten zur Verwitterung und Bodenbildung führte; bei Verwitterung durch Organismen entstehen tonartige Verwitterungsprodukte (im Gegensatz zur mechanischen Verwitterung). Die Tonminerale werden ins Meer gespült, absorbieren dort in großem Umfang Kohlenstoff (in modernen Sedimenten ist 90 % des organischen C an pedogene Tonminerale gebunden); durch den Entzug von C aus dem Kreislauf stieg der Sauerstoffgehalt schließlich dauerhaft an, wobei diese Zunahme auch die tiefere Wassersäule erfasste.

Dreistufige Zunahme des Sauerstoffgehalts der Meere: waren die Ozeane bis weit ins Oberproterozoikum nur in den allerobersten Wasserschichten sauerstoffhaltig (weshalb sich auch keine makroskopischen Metazoen entwickeln konnten), so nahm der Sauerstoffgehalt der Ozeane in drei Stufen zu:

1. Stufe am Ende der Marinoan-Vereisung (infolge Zunahme des atmosphärischen Sauerstoffs)
2. Stufe nach der Gaskiers-Vereisung (vor ca. 580 MA); offenbar reichte der Sauerstoffgehalt in den unteren Wasserschichten jetzt aus, dass sich binnen kurzer Zeit die Vendobionten entwickeln konnten (ab 575 MA) (makroskopische Prä-Gaskiers-Fossilien sind nur scheibenförmige Abdrücke vom *Cyclomedusa*-Typ und könnten daher von mikrobiellen Kolonien herrühren, s.o.; Schwämme, die ebenfalls nachweisbar sind, kommen mit einem niedrigen Sauerstoffgehalt aus). Die mit der 2. Stufe einhergehende C-Exkursion (Shuram-Exkursion) hält für ca. 30 MA an und ist so stark ausgeprägt, dass sie nur dadurch erklärt werden kann, dass große Mengen ungebundenen organischen Kohlenstoffs in der Tiefsee oxidiert wurden. Dieser war offenbar die letzte große Redox-Barriere (Sauerstoffverbraucher): erst als dieser Kohlenstoff oxidiert war, konnte der Sauerstoffgehalt der Tiefsee dauerhaft ansteigen.
3. Stufe vor ca. 548 MA; sie führte zu den ersten Formen von Biomineralisation

Korrelation mit Ediacara-Biota:

frühe Stufe II:

ca. 575 MA: Auftreten der acanthomorphen Acritarchen (planktonische photosynthe-

seaktive Eukaryonten, zumindest teilweise wohl Ruhestadien von metazoischen Eiern und Embryonen) und der farnförmigen sessilen Vendobionta

--- nach neueren Angaben acanthomorphe Acritarchen bereits vor $> 632,5 \pm 0,5$ MA (aber < 635 MA); Metazoen in der Lantian II Member Chinas ab 632,5 MA; Bilateralier-Spuren in der Tacuari-Formation Uruguays irgendwann zwischen 609 und 582 MA).

späte Stufe II:

555 MA: erste große mobile Bilateria (*Kimberella*);

kurz danach: erste makroskopische multizelluläre Algen (Rotalgen aber schon älter!)

(naA Makroalgen aber schon in der Lantian-II-Member kurz nach der Marinoan-Vereisung)

Stufe III (548 MA): erste schwach kalzifizierte Metazoen; weitere Zunahme und Radiation der acanthomorphen Acritarchen, Zunahme ihrer Komplexität

Als Synopse ergibt sich damit folgendes Szenario: Cyanobakterien hatten schon recht früh das Land besiedelt (mind. vor 1200 MA, Mescal-Kalkstein); dies führte aber zu keiner wesentlichen Verwitterung im Sinne von Boden- und Tonpartikelbildung. Bei der Radiation und Diversifizierung der Pilze vor ca. 1 MrA entstanden dann mehrere Pilzlinien, die zur Symbiose z.B. mit Cyanobakterien befähigt waren; so entstanden auf dem Land Flechten, die erstmals zu einer signifikanten Verwitterung mit Bodenbildung führten. Die dabei entstehenden Tonpartikel wurden ins Meer gespült, adsorbierten Kohlenstoff(verbindungen), sedimentierten diese und führten somit zum C-Entzug („C-burial“); der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre, in der Folge auch in den oberen Wasserschichten stieg an, der Treibhauseffekt schwächte sich ab, es kam zu Vereisungen. Der weitere Sauerstoffanstieg in der Atmosphäre führte dann dazu, dass der Sauerstoff auch allmählich in die tieferen Wasserschichten vordrang; hier mussten zunächst große Mengen organischen Kohlenstoffs oxidiert werden (als letzte Redox-Barriere, d.h. Sauerstoffverbaucher), bis auch die unteren Wasserschichten sauerstoffreicher werden konnten; in diese Phase fällt die Entstehung der makroskopischen Metazoen der Ediacara-Fauna. Dies schließt nicht definitiv aus, dass zuvor schon kleinere Metazoen als „Unterminierer“ von Biomatten im Flachwasser existierten, die sich von dem in den Biomatten produzierten Sauerstoff („Sauerstoffoasen“) ernährten. Dies könnten die Orte der frühen Evolution der Metazoen gewesen sein (etwa in Form kleiner mobiler wurmförmiger Biomattenminierer), bis der Sauerstoffgehalt auch in den tieferen Wasserschichten die Entstehung größerer sessiler und schließlich größerer mobiler und mineralisierter Taxa ermöglichte.

Dass ein Sauerstoffanstieg direkt nach der Gaskiers-Vereisung begann, dürfte mit verstärkter Verwitterung an Land zu tun gehabt haben: verstärkter Nährstoffeintrag führte zu vermehrter Primärproduktion im Meer (und damit „C-burial“), außerdem wurden verstärkt C-adsorbierende Tonpartikel ins Meer gespült (was das „C-burial“ verstärkt). Die Eisschmelze könnte also die verstärkte Verwitterung, den verstärkten Eintrag von Nährstoffen und Tonpartikeln getriggert haben und damit erklären, wieso gerade zu diesem Zeitpunkt der Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre so weit (auf mind. 15 % des rez. Werten oder mehr) anstieg, dass auch die Tiefsee sauerstoffhaltig wurde. Warum dieser Effekt nicht schon nach der Sturtian- oder Marinoan-Vereisung eintrat, bleibt offen; Biomarker anoxygener Photosynthetisierer sprechen gegen einen relevanten Sauerstoffgehalt im Ozean nach diesen Eiszeiten. Möglicherweise war aufgrund der Schneeballerde das Leben zuvor soweit „erstickt“ worden, dass beim Rückzug der Gletscher weder eine massive Primärproduktion in den Ozeanen noch eine umfassende mikrobielle, pedogene Landbesiedlung im kritischen Zeitraum stattfinden konnte. Die Gaskiers-Vereisung war dagegen nicht so ausgeprägt wie die vorausgehenden „Snowball earth“-Szenarien, so dass die Erholung der Lebewelt nach Ende der Eiszeit eine günstigere Ausgangsbasis hatte.

Durch die intensive Verwitterung an Land dürften auch viel Phosphor und viele Spurenelemente ins Meer gespült worden sein, darunter Molybdän (wichtig für die Stickstoff-Gewinnung der Eukaryonten). Beide Stoffe waren wichtig zur Erhöhung der Bioproduktion, da ihr Mangel limitierend wirkte.

> 585 MA (Tacuari Formation, Uruguay; Zeitspanne: irgendwo zwischen 609 und 582 MA): erste Spuren, die aufgrund ihrer Form und Komplexität (bilobat, gezackte Ränder als Hinweis auf peristaltische Bewegungen, Länge usw.) von bilateralen Tieren hinterlassen worden sein müssen; es dürfte sich um wurm- oder molluskenartige Tiere von höchstens 1 cm Länge gehandelt haben (Sci. 336, 1693).

575 MA: Beginn der Ediacara-Fauna, zunächst mit geringer Diversität, vor 565 MA (Neufundland) bereits typisch diverse Ediacara-Faunen. Das erste Erscheinen der Ediacara-Fauna variiert regional um 10 MA. Zwischen 575 und 565 MA auf Avalonia beschränkt; Tiefseefauna. Ab 565 MA weitere Ausbreitung und Besiedlung der Flachmeere. Zunächst Rangeomorpha (575 bis 549 MA). Dickinsoniamorpha (ca. 555 – 544 MA) und große Bilateralia (ab ca. 555 MA) folgten erst später.

Das Maximum der Diversität war schon vor > 555,3 MA (Küste des Weißen Meeres, Russland) erreicht, danach Diversitätsrückgang. „Große“ Ediacara-Tiere ab 575 MA; diese ersten großen Tiere sind aber wohl noch keine Bilateralia; makroskopische Bilateralia sicher ab 555,3 MA (*Kimberella*, handteller groß), mineralisierte Skelette ab 549 MA. Horizontale Spuren ab ca. 555 MA. Sessile Wedel („Rangeomorpha“) von 575 +/- 1 MA bis ins unterste Kambrium (Uratanna-Form.), wahrscheinlich aber auch noch im Atdabanian von Chengjiang (*Stromatoveris*).

570 MA alt ist ein kleines Spurenfossil aus Nevada (zwei parallele Reihen kleiner Punkte, entspricht Spuren von Tausendfüßern; Abdrücke in weichem Sediment; marin). Urheber könnte ein tausendfüßerartiges Tier oder ein ca. 1 cm breites wurmähnliches Tier mit Beinchen gewesen sein (anno 2008 berichtet).

580 bis >555 MA (nach Ende der Gaskiers-Eiszeit): obere Doushantuo-Formation, China: Schwammnadeln von Kieselschwämmen (Demospongia) [Hexactinellida erst ab ob. Ediacaran nachweisbar] sowie Embryonen von Metazoen, wahrsch. Bilateralien, als 0,5 mm große *Stereoblastulas*, die an Spiralia (Mollusken, Anneliden) anklingen. Untersuchungen an *Stereoblastulas* mit mehr als 1000 Zellen ergaben jedoch, dass es keinerlei Anzeichen für Gastrulation/Epithelbildung gab, wie sie sich bei allen Metazoen in irgendeiner Weise (auch bei Schwämmen!) finden; kladistisch kann es sich daher nur um Stamm-Metazoen handeln, die noch unterhalb der Schwämme stehen.

Ältester sicherer Nachweis von Körperfossilien von Schwämmen, ältere vermeintliche Nachweise von Schwammnadeln, die z.T. bis 1500 MA zurückreichen, beruhen wohl auf Biomineralisation von Protisten. Inzwischen sind vermeintliche Körperfossilien von Schwämmen aber auch aus 650 bis 635 MA alten Schichten Australiens sowie 760 bis 548 MA alten Schichten u.a. aus Namibia berichtet worden (*Otavia*), letztere aber nur bis 0,5 cm groß.

Ältester Nachweis von flechtenartigen symbiotischen Assoziationen zwischen kugelförmigen Zellen (Cyanobakterien oder Grünalgen) und Pilzhyphen in einer algenreichen, flachmarinen, subtidalen Umgebung (Datierung: 599 +/- 4 MA oder zwischen 580 und 551 MA).

> 565 MA (Neufundland): eine *Charnia*-Art wird fast 2 m lang; größter Vendobionte aller Zeiten; Datierung unsicher, jünger als 575 MA, aber auch deutlich älter als 565 MA.

560 – 565 MA (Flinders Ranges, Australien): cephalochordatenartiges Fossil in Form einer 5 cm langen „langgestreckten Kaulquappe“ mit Rückenflosse, Kopf, chordatentypischen Muskelsegmenten; Interpretation strittig, noch nicht veröffentlicht, evtl. auch Urmollusk.

> 555,3 MA (Küste des Weißen Meeres): *Kimberella* als ältester sicherer triploblastischer Bilateralier; nachdem in denselben Schichten Spuren von Radulas gefunden wurden, gilt *Kimberella* als ältester Mollusk bzw. Molluskenstammgruppe. Maximum der Diversität der Ediacara-Fauna, danach Rückgang der Diversität.

555 MA (Australien): *Ikaria waariotia*, reiskorngroß und -förmig, Stamm-Bilaterlia, der v-förmige Spuren im Sediment hinterließ

551 – 541 MA (Datierungsunsicherheit; China): älteste Spurenfossilien von bilateralen Tieren mit paarigen Anhängen (die den Körper über die Sedimentoberfläche anhoben)

549 MA (Namibia): *Namapoikia*: Kolonien bis 1 m Durchmesser, bis 25 cm hoch, inc. sed. (?Schwamm, ? Cnidarier; ähnelt aber auch Chaetetida und Tabulata sowie ausgestorbenen kambrischen und ordovizischen Corallomorpha) mit biomineralisiertem Skelett aus miteinander verbundenen Röhren von 1,5 – 5 mm Durchmesser; älteste biologisch kontrollierte Biomineralisation von Metazoen.

547 MA (Namibia): erste vermeintliche Riffbildung durch *Cloudina* (Riffe bis 1,5 m breit); *Cloudina*-Röhren hefteten sich direkt ohne mikrobielle Vermittlung aneinander; wohl als Schutz vor bilateralen Beutegreifern und um Vorteile im Wettbewerb um Lebensraum (Substrat zum Anheften) zu gewinnen. Inzwischen geht man aber davon aus, dass es sich nicht um echte Riffe handelte.

> 565 bis 543 MA: Vertreter der Ediacara-Fauna:

Diploblasten: Scyphomedusen, (höchstwahrscheinlich) Conularien, Chondrophoriden (rez. 10 Arten), ? Hydromedusen, Trilobozoa; eigener Stamm Petalonamae (Petalorganismen).

[Pennatulacea sind sicher erst seit dem U-Kambrium (Chengjiang-Fauna; *Thaumaptilon*, Burgess-Schiefer) nachgewiesen, Gorgoniiden (Gorgonenhäupter) ab Ordovizium].

Triploblasten:

? Arthropoden (*Parvancorina*, *Diplichnites*, *Pseudovendia*)

Sprigginiden (evtl. Stammgruppe der Arthropoden oder polychaeten Anneliden ähnl. rez. Tomopteridae) (Paratrilobita)

Dickinsoniiden: frühe Protostomier (bis knapp 1 m Durchmesser!)

Redkinia: früher Protostomier mit möglicher erster Kieferbildung

Arkurua: früher Deuterostomier in der Nähe der Echinodermen

Kimberella: Mollusk (Radulaspuren in denselben Schichten nachweisbar!)

Anneliden, z.B. Pogonophora, Sabellarienartige

Igel- und Sternwürmer

Weidespuren und Spuren von Sedimentfressern im jüngeren Ediacarian, mind. 555 (naA 560) MA alt; keine vertikalen Grabbauten

Frühe Vertreter der Small-Shelly-Fauna:

Cloudina: 550 – 543/542 MA (knapp über PC-C-Grenze hinaus)

Kelchglasähnliches Fossil: 550 MA – PCCG

Cambrotubulus: ab 545/544 MA

Anabarites ab 547 MA.

Diskussion der „Vendobionta“:

a) Rangeomorpha (*Rangea*, *Charnia*) als eigenständige Gruppe ohne rezentes Analogon und ohne Bezug zu modernen Taxa; modularer Aufbau, vegetative Vermehrung; evtl. verschiedene Ökophänotypen derselben taxonomischen Einheit (ggf. zur Erschließung unterschiedlicher Level der untersten Wassersäule) oder ontogenetisch im Rahmen des Lebenszyklus. Rangeomorpha dominierten zu Beginn der Ediacara-Fauna (580/naA 575 MA bis 559 MA), dann Rückgang des relativen Anteils dieses Bauplans. Die später auftretenden Dickinsoniamorpha, die im mittl. und jüngeren Ediacaran lebten (*Ernieetta*, *Dickinsonia*, *Pteridinium*), sollen allerdings eine Vereinfachung des Rangeomorpha-Bauplans darstellen (Dickinsoniamorpha: 555 bis 543 MA). gesteppt-modular gebaute infaunale Formen wie die Dickinsoniamorpha könnten durchaus riesige Protisten sein, Zusammenhang mit *Dickinsonia*-Fossilien konnte Cholesterin nachgewiesen werden, was die tierische Natur beweist und die Flechtenhypothese definitiv ausschließt. Es ist damit auch unwahrscheinlich – aber nicht völlig unmöglich –, dass es sich um riesige Protisten handelt, weil diese meist mehr Ergosteroide und weitere, längere Biomoleküle enthalten.

b) Interpretation der Charniomorpha als Stammgruppen-Ctenophoren (aufgrund der Untersuchung des perfekt erhaltenen Ediacara-Überlebenden *Stromatoveris* aus Chengjiang); die weiter abgeleiteten Rippenquallen wären dann pelagisch geworden, kugelförmig, die bewimperten Arme wurden nicht mehr zur Nahrungsaufnahme, sondern Fortbewegung genutzt. Vendobionta wären demnach nicht monophyl; farnartige Taxa dagegen Stamm-Ctenophoren; die farnartige Wedelstruktur konvergent zu Pennatulaceen (ab U-Kambr.; Burgess: *Thaumaptilon*), aber nicht mit Pennatulaceen verwandt!

c) scheibenförmige Abdrücke (*Ediacara*, *Cyclomedusa*, *Paliella*) als mikrobielle Kolonien (statt Quallen oder Haftscheiben von Charniomorpha): feine Filamentstruktur ähnlich der konzentrischen Zonierung von Bakterien- oder Pilzkulturen. Da derartige Fossilien auch präediacarisch nachweisbar sind (s.oben: 1215 – 2016 MA sowie MacKenzie Mountains, Kanada, ob. Twitya-Formation direkt unterhalb der Ice Brook Tillite, die mit dem Marinoan korreliert werden, sowie > 580 MA alte *Cyclomedusa* aus der Zeit vor der Gaskiers-Eiszeit!), relativiert sich damit die bisherige Annahme präediacarischer Metazoa/Quallen.

d) Flechtenhypothese (wegen der extremen Kompaktierungsresistenz)

e) Protistenhypothese: riesige Protisten in Symbiose mit Algen, Bautyp vergleichbar modernen, > 25 cm messenden Riesenforaminiferen (*Xenophyophora*) mit entsprechender Absteppung in Kompartimente; ernährten sich von bakteriellen Matten oder lebten in direkter Symbiose (diese Hypothese wird am ehesten für die Dickinsoniamorpha favorisiert)

f) wie jüngere Beispiele (Frasne von New York State) belegen, können unter vergleichbaren Bedingungen auch „moderne“ Arthropoden (Tausendfüßer?) eine ediacara-typische matratzenartige Abdruckerhaltung auslösen (*Protonympha*).

„Friedlicher Garten von Ediacara“: Rangeomorpha, Dickinsoniamorpha bzw. die riesigen Protisten konnten nur in Abwesenheit von räuberischen bzw. grabenden Tieren überleben. Es wurden niemals Anzeichen von Verbiss an Vendobionten gefunden! Mit der Entwicklung von Metazoen mit Hartgeweben setzte die Bioturbation ein, die die mikrobiellen Matten zerstörte

(Relikthabitat des untersten Kambriums, Nemakit-Daldynian: Uratanna-Formation). Es gab also nur Primärproduzenten (darunter wohl viele Taxa, die in Symbiose mit Algen lebten) und wurmartige „Müllverwerter“, aber keine räuberischen Taxa.

Das **Ökosystems des Meeresgrunds** ist im Neoproterozoikum dadurch gekennzeichnet, dass Sedimentoberflächen, die normalerweise (heutzutage) weich und lose wären, durch feste, erosionsresistente Biomatten versiegelt waren. Dadurch konnten sich „Matten-Enkrustierer“ wie Vendobionten, Trilobozoen und Schwämme fest an den sandigen Untergrund heften (was heutzutage nur auf festem, steinigem Untergrund möglich wäre), Mollusken konnten den Algenfilm von den Matten abweiden (wie heutzutage den Algenfilm von Steinen), und kleine konische Metazoen konnten sich in aufrechter Position in die Matten stecken (*Cloudina*). Horizontale Bauten gehen auf wurmförmige Matten-Unterminierer zurück.

Die **Präkambrium-Kambrium-Grenze** ist durch Auftreten des Spurenfossils *Phycodes pedum* definiert. Die Ediacara-Fauna erlöscht nicht spontan an der PCG; im unteren Unterkambrium der Uratanna-Formation Südaustraliens (Nemakit-Daldynian-Alter) typische Ediacara-Faunen mit pennatulaceenartigen Wedelstrukturen bei mit dem Ediacaran vergleichbaren taphonomischen Bedingungen. Der starke Rückgang der Ediacara-typischen Fossilien könnte mit dem Verlust der ausgedehnten mikrobiellen Matten infolge der verstärkten Bioturbation in Zusammenhang stehen, von denen sich die flächenhaften Vendobionta ernährten. Beutegreifer dürften die „friedlichen Gärten von Ediacara“ zerstört haben, Aasfresser die Fossilisation überlebender Taxa verhindert haben.

Keine Indizien für Moose oder Landpflanzen im Präkambrium.

PCG: 542,6 ± 0,3 MA

III. ABSCHNITT: PHANEROZOIKUM

kamb-kamb

KAMBRIUM (541 ± 1 - 485,4 MA)

Die klassische Gliederung in Unter-, Mittel- und Oberkambrium wird in modernen Zeittabellen nicht nachvollzogen. Die GSA-Tabelle von 1999 weist keine international konsentrierte Gliederung des Kambriums aus.

Die ICS-Tabelle von 2004 weist 10 Stadien aus; Stadium 2 beginnt mit dem Auftreten von Archaeocyathen, Stadium 3 mit den ersten Körperfossilien von Trilobiten, Stadium 4 mit den ersten Olenellen und Redlichiden. Der Beginn des Stadiums 5 wird auf 513,0 +/- 2,0 MA datiert.

Gliederung des Kambriums nach ICS 2012:

**Stadium 1 = Fortunian: 541 ± 1 bis 529 MA (= unt. Nemakit-Daldynian)
 Stadium 2 529 bis 521 MA (= mittl. und oberes
 Nemakit-Daldynian + Tommotian)**

(Grenze Nemakit-D./Tommotian: 525 MA)

Stadium 1 + Stadium 2 = Terreneuvian

**Stadium 3 521 bis 514 MA (= Atdabanian + unt. Botomian)
 Stadium 4 514 bis 509 MA (ob. Botomian, Toyonian,
 unterstes Amagan)**

**(Grenze Tommotian/Atdabanian: 521 MA;
 Atdabanian/Botomian: 517 MA;
 Botomian/Toyonian: 514 MA;
 Toyonian/Amagan : 512 MA) nach älteren Angaben!***

Stadium 3 + Stadium 4 = Serie 2

(Sirius Passet Fauna = Serie 2, Stage 3; Nevadella-Zone, Botomian)

**Stadium 5 509 bis 504,5 MA (Amagan außer unterstes und
 oberstes)
 Stadium 6 = Drumian 504,5 bis 500,5 MA (oberstes Amagan, unt./mittl.
 Mayan)**

Stad. 7 = Guzhangian 500,5 bis 497 MA (ob. Mayan, Mindyallan)

**(Grenze Amagan/Mayan: 506 MA;
Mayan/Mindyallan: 502 MA) nach älteren Angaben!***

Stadium 5 + Stadium 6 + Stadium 7 = Serie 3

Stadium 8 = Paibian 497 bis 494 MA (= Idamean)

Stadium 9 = Jiangshanian 494 bis 489,5 MA (= Iverian)

**Stadium 10 489,5 bis 485,4 ± 1,9 MA (= Payntonian, 493 – 490;
Datsonian, 490 – 489;
Werendian, 489 – 487,
ins Ordovizium reichend)
(nach älteren Angaben)***

Stadium 8 bis 10 = Furongian

*Ältere Angaben, nicht auf die neuen Datierungen kalibriert!

Größenrekorde des Kambriums (PNAS 106, 24):

Chordata:

Yunnanozoon lividum: 3 cm

Arthropoda:

Anomalocariden indet., 200 cm lang, 50 cm breit, ca. 250 kg (geschätzt)

Mollusca:

Eodiaphragmoceras (Cephalopoda): 10 cm lang, 1,6 cm dick

Vorbemerkung 1.1: Stratigraphische Zyklen im Phanerozoikum (ABC-Zyklen) (s. Natwiss. 1/05 S. 1):

Über das gesamte Phanerozoikum hinweg lassen sich wiederholende Zyklen von vermutlich exakt gleicher Dauer unterscheiden, in denen Klima (Temperatur, Niederschlag), Sedimentationszyklen, Transgression/Regression sowie Artbildung und Aussterben weltweit miteinander korrelieren. Man findet diese Zyklen ebenso bei den Landsäugetern Nord- und Südamerikas (hier korrelieren sie mit den „Land Mammal Ages“ und wurden besonders detailliert untersucht) wie bei Ammoniten

des Mesozoikums und Trilobiten des Paläozoikums. Am Ende jedes Subzyklus erlöschen etwa 1/3 der Ökomorph-Gattungen (jedenfalls bei den Landsäugetern Nordamerikas).

Ein Zyklus dauert etwa 7,23 MA und entspricht einem stratigraphischen Stadium; er unterteilt sich in drei Subzyklen = Vadh (A, B und C) von je ca. 2,41 MA Dauer. Subzyklus A beginnt relativ kühl; dann wird es erheblich wärmer und feuchter, die Ökosysteme regenerieren sich und bleiben zunächst stabil; am Ende wird es dann recht plötzlich kühler, es kommt zu einer erhöhten Extinktion um das Temperaturminimum herum; Subzyklus B beginnt erneut mit steigenden Temperaturen, es folgt eine Phase der Stabilität und am Ende erneut eine Abkühlung; in Subzyklus C wiederholt sich der Ablauf, allerdings erfolgt die terminale Abkühlung jetzt heftiger als am Ende von A und B. Subzyklus A ist am wärmsten, Subzyklus B etwas, Subzyklus C deutlich kühler. Daran schließt sich dann ein erneuter ABC-Zyklus an. Im Subzyklus A ist das Klima am feuchtesten, im Subzyklus B moderat feucht, im Subzyklus C deutlich trockener. Der Meeresspiegel verhält sich dabei so, dass er zunächst langsam ansteigt und am Ende jedes Subzyklus dann plötzlich absinkt, entsprechend dem asymmetrischen Temperaturprofil der Subzyklen (Vadh).

In den Sedimenten lassen sich diese Zyklen und Subzyklen z.B. an den Auswirkungen von Transgression und Regression nachweisen; am Ende jedes Subzyklus kommt es in dem kälteren, trockeneren und stärker jahreszeitlich geprägten Klima dann zu einer Reduktion der Pflanzenbedeckung und verstärkter Erosion (z.B. im Tertiär Nordamerikas nachweisbar). In marinen Gemeinschaften der Schelfgebiete kann die Abkühlung auch noch mit dem Auftreten anoxischen Ozeanwassers aus tiefen Wasserschichten vergesellschaftet sein.

Die Extinktionen (meistens ca. 1/3 der Ökomorphe, jedenfalls bei den Landsäugetern Nordamerikas) sind nicht zufällig verteilt, sondern betreffen in jeder Episode ähnliche Ökomorphentypen; Ökomorphe, die eine Extinktionsphase überlebten, haben also bessere Chancen, auch die nächste Phase zu überstehen.

Die Regeneration der Ökosysteme nach den Extinktionen erfolgt dabei nicht unbedingt durch Überlebende der vorhergehenden Extinktion; die erloschenen Taxa werden durch „Ökomorphe“ mit gleicher Lebensweise und ökologischer Rolle, aber evtl. völlig andersartiger Abstammung ersetzt. Gegen Ende eines Zyklus besteht die größte Ähnlichkeit der Ökomorphe beim Vergleich mit der Fauna des vorhergehenden Zyklus, d.h. je weiter der Zyklus fortschreitet, um so mehr gleichen sich die Ökosysteme und die Ökomorphe ihren Vorgängern in den vorausgehenden Zyklen an. Die Ähnlichkeit kann dabei so groß werden (wie z.B. bei manchen Ammoniten), dass die taxonomischen Zusammenhänge nicht mehr erkennbar sind; die gleichförmigen Ökomorphe können dann taxonomisch nicht mehr auseinander gehalten werden, so extrem ausgeprägt ist die Konvergenz, und die betreffenden Ammoniten müssen dann nach stratigraphischen Kriterien klassifiziert werden.

Die Ähnlichkeit im gleichen Stadium des Gesamtzyklus ist dabei größer als die Ähnlichkeit zum vorausgehenden oder nachfolgenden Subzyklus, d.h. das Ökosystem und die Ökomorphe ähneln z.B. im Stadium C des einen Zyklus stärker denen des Stadiums C des vorausgehenden Zyklus als denen aus dem unmittelbar vorausgehenden Stadium B oder folgenden Stadium A. Besonders intensiv wurde dies an den Landsäugetern im Tertiär Nordamerikas erforscht (z.B. für die Paarhufer, Hunde, Pferde, knochenzerbrechende Hundartige, Katzenartige, Nager, Spitzmaus-Ökomorphe). Die Ähnlichkeit zwischen den (konvergenten) Ökomorphen unterschiedlicher Zyklen ist dabei am Ende der Zyklen größer als an deren Anfang.

Deshalb ist davon auszugehen dass – abgesehen vom Einfluss des Menschen – zwar bestimmte Taxa endgültig aussterben, nicht aber Ökomorphe. Ohne den Einfluss des Menschen ist es z.B. wahrscheinlich, dass in einigen MA wieder Säbelkatzen in Nordamerika leben, wie sie sich auch in den letzten 50 MA immer wieder neu entwickelten.

Die Subzyklen („Vadh“) korrelieren dabei stratigraphisch mit den (marinen) Zonen (die Dauer einer Zone lässt sich somit auf 2,4 MA kalkulieren), der gesamte ABC-Zyklus („Stout“) mit den stratigraphischen (marinen) Stadien. Wegen der weltweiten Synchronizität des Phänomens und der konstanten Dauer der Zyklen werden Ursachen aus dem Weltraum als Grund angenommen, insbesondere im Zusammenhang mit der Hitzeabgabe durch die Sonne. Dies führt zunächst zu entsprechenden Klimazyklen; am Ende eines Subzyklus sinkt die Temperatur um 4 bis 5 Grad ab; dies führt dann zu einer Regression, das Klima wird kühler und trockener (erstens, weil kühles Klima immer mit erhöhter Trockenheit verbunden ist, zweitens wegen verstärkter Kontinentalität infolge der Regression), die Ökosysteme werden gestört, Arten sterben aus. Mit Beginn des nächsten Zyklus wird es wieder wärmer, die Niederschläge nehmen wieder zu, die Kontinentalität des Klimas nimmt ab, es kommt zu einer Transgression, die Bedingungen für die terrestrischen Ökosysteme werden wieder besser; die Ökosysteme regenerieren sich und nehmen im Laufe der Zeit wieder ihre frühere Komplexität an; erloschene Taxa werden durch ökologisch gleichwertige Taxa (Ökomorphe) ersetzt, die sich jedoch auch aus weiter entfernt verwandten Taxa konvergent zu den erloschenen Formen entwickeln konnten. Das so entstandene System bleibt dann für ca. 1,5 – 2,0 MA stabil, bis mit einer erneuten Abkühlung dieser Subzyklus wieder zu Ende geht. An eine Phase der Stase und Stabilität schließt sich also ein abrupter Wechsel aufgrund extrinsischer Faktoren an.

Auch der Abkühlungswert von 4 – 5 Grad am Ende eines Subzyklus scheint ein relativ konstantes Phänomen zu sein, wurde er doch – sofern Isotopensignale vorhanden sind – in dieser Größenordnung in verschiedenen Erdzeitaltern festgestellt, auch z.B. im Zusammenhang mit dem Aussterben von Trilobitengemeinschaften, aber auch zu anderen Zeiten terrestrischer und mariner Extinktionen. Extinktionsgrenzen gehen – wo untersucht – mit einer recht plötzlichen Temperaturabsenkung um 5 Grad einher (O-Isotope).

So fanden sich im O-Kambrium Nordamerikas drei sukzessive Trilobiten-Massenextinktionen jeweils an den Grenzen der Stadien (Stage), regelmäßig einhergehend mit einem bestimmten Muster von Veränderungen der Verteilung und Diversität der Arten. In jedem Extinktionsintervall nahmen Biofazies mit ausgedehnterer Verbreitung zu (verglichen mit dem Zeitraum vor Beginn der Extinktion), verbunden mit einer Reduktion der Diversität zwischen verschiedenen Lebensräumen. Parallel dazu verminderte sich auch die Diversität innerhalb der einzelnen Habitate. Schelfhabitate erlebten eine massive Einwanderung von Taxa von außerhalb bzw. vom Randbereich des Schelfs. Im Gegensatz zu den Masseneextinktionen am Ende des Ordoviziums und Perms kam es zu einer kompletten Erholung der Diversität und Biofaziesstruktur innerhalb weniger Millionen Jahre (J. Palaeont. 73, 337).

Anmerkung: während die „Formations“-/Periodengrenzen in der Regel sehr gut mit diesen Zyklen korrelieren, passt die „klassische“ (ehemalige) Plio-Pleistozän-Grenze nicht in dieses Schema. Sie ist nicht durch ein globales klimatisches Ereignis definiert, sondern wurde einfach durch einen lokalen Wechsel in bestimmten Foraminiferentaxa definiert, ohne dass hierzu zeitlich passend bisher ein spezifisches klimatisches Ereignis identifiziert wurde. Im Sinne der ABC-Zyklen wäre die Grenze zwischen Pliozän und Pleistozän passender bei 2,4 MA anzusiedeln, als eine drastische Abkühlung erfolgte (Absinken der Ozeantemperatur, 65 % Extinktion der Mollusken im tropischen Westatlantik; starker Einbruch der Karbonatproduktion; starke Zunahme von Tundrahabitaten und Lössablagerungen; 5 Grad Abkühlung z.B. in Kolumbien). Das Pleistozän repräsentiert einen C-Subzyklus, beginnend allerdings vor 2,4 MA; die letzten Eiszeiten entsprechen der stärkeren Abkühlung am Ende eines C-Subzyklus (deshalb wird der Beginn des Quartärs neuerdings auch schon bei 2,4 MA angesetzt, d.h. das Oberpliozän dem Quartär zugeschlagen).

Über diese kontinuierliche Entwicklung können sich dann natürlich noch andere Tendenzen überlagern und interferieren; abgesehen von längeren ebenfalls kosmisch generierten Zyklen beispielsweise auch die Abkühlung der Nordhemisphäre seit dem höheren Eozän, CO₂-Gehalt der Atmosphäre usw.

Die höheren Breiten spielen dabei eine große Rolle bei Innovationen und der Entstehung neuer Taxa; in den kühleren Phasen an der Grenze zwischen den Subzyklen wandern diese in kühleren Habitaten entstandenen Taxa dann weiter äquatorwärts und damit vor allem in die Ökosysteme in den mittleren Breiten, die von den Extinktionen besonders betroffen waren, ein; so nimmt man an, dass viele Wirbeltiergattungen, die in den fossil gut dokumentierten Breiten Nordamerikas ab einem bestimmten Zeitpunkt nachweisbar sind, schon 2-4 MA zuvor in höheren (fossil nicht so intensiv dokumentierten) Breiten Nordkanadas existierten. In der Nordhemisphäre wird die Bedeutung der polnahen Gebieten als Zentren der Evolution u.a. durch das gleichzeitige Auftreten von bestimmten Immigranten in Asien, Nordamerika und/oder Europa ohne unmittelbare regionale Vorläufer bestätigt. Die heutige Verteilung der Säugetiere beruht weitgehend auf der Migration ausgehend von der großen nördlichen Landmasse.

Von den Klimaverschlechterungen sind die höheren Breiten früher betroffen als niedrigere Breiten; tropennahe Gebiete dienen auch als Refugium für wärmeadaptierte Taxa; hier können manche Gruppen lange überleben, die weiter polwärts schon längst erloschen sind.

Die Restitution der Faunen nach den Zyklusgrenzen (die ja Kälteperioden darstellen) erfolgt also einerseits durch Einwanderer aus den höheren Breiten (die an kältere Verhältnisse adaptiert sind) und durch konvergente Entwicklung von Ökomorphen (zum Ersatz der erloschenen Taxa) in situ, wobei es oftmals ehemals seltene Taxa waren, die dann – nachdem eine Nische infolge des Klimawandels frei geworden ist – die Gelegenheit nutzen und sich dann als Ökomorph in diese Nische hinein entwickeln. Der Startpunkt für eine neue Radiation am Beginn eines neuen Subzyklus ist üblicherweise eine Kombination von Überlebenden der vorausgehenden Extinktion sowie von Einwanderern.

Beispiel: offene Habitate entstanden in Nordamerika im oberen Oligozän; sie wurden zunächst von Nagern genutzt; Biber waren im ob. Eozän/unt. Oligozän noch selten und wenig divers; im oberen Oligozän/unt. Miozän entwickelten sie zahlreiche grabende Formen, begleitet von einer Radiation der Taschenmäuse, die ebenfalls Bauten anlegten; am Ende des frühesten Miozäns starben aber diese grabenden Formen aus und wurden durch neue grabende Nager ersetzt, dominiert von Aplodontoiden und einer anderen Gruppe von Taschenmäusen, usw.; verschiedene Nagergruppen entwickelten also nach und nach die Fähigkeit, Bauten anzulegen, um die zuvor erloschene Gruppe zu ersetzen. Die Kontinuität grabender Nager wurde also nicht durch die Kontinuität einer bestimmten Subgruppe von grabenden Nagern bis heute sichergestellt, sondern dadurch, dass sich nach dem Aussterben grabender Nager immer wieder neue, bisher nicht-grabende Nager an eine solche Lebensweise adaptierten; die Nager, die heute in Nordamerika eine grabende Lebensweise führen, sind weitestgehend erst innerhalb der letzten 7 MA dazu übergegangen.

Adaptive Radiation und Ausbreitung bereits andernorts (in höheren Breiten) existierender Taxa führen also dazu, dass sich ein sehr ähnlich strukturiertes Ökosystem im Laufe der Zeit am gleichen Ort wieder restituieren kann.

Der Ersatz des untergegangenen Ökosystems durch ein gleichartiges dauert etwa 0,1 – 0,5 MA, gefolgt von einer dann fast 2 MA anhaltenden Stase; die Abkühlung beginnt ab etwa 1,7 MA und dauert 0,7 MA. Nach dem Extinktionsereignis der Säuger Afrikas vor 2,4 MA dauerte es etwa 300000 J, bis die Nischen der ausgestorbenen Antilopenarten durch neue Taxa ersetzt waren. Die Artbildung ist also in den stabilen Phasen offenbar unterdrückt oder inaktiv; sie tritt erst ein, wenn sie durch Veränderungen der äußeren Umwelt angestoßen wird. In einer stabilen Phase findet keine Artbildung statt. Auch Extinktionen oder Migrationen setzen Veränderungen der Umwelt

voraus. Mit diesem Grundprinzip lässt sich auch die terminale pleistozäne Extinktion in Nordamerika, die sich über einige tausend Jahre erstreckte, erklären.

Innerhalb der Zyklen (Stouts) nimmt auch die Körpergröße z.B. von Landsäugetieren zu (z.B. Säbelzahnkatzen Nordamerikas), mit einer besonders starken (exponentiellen) Zunahme in den letzten 700000 Jahren (also der rapiden Abkühlungsphase) des Pleistozäns (= Endphase des Subzyklus C). Auch in vorhergehenden (also tertiären) ABC-Zyklen lässt sich eine allmähliche Größenzunahme von Feliden in den Subzyklen A und B beobachten, gefolgt von exponentieller Größenzunahme am Ende des Subzyklus C. Die exponentielle Größenzunahme gegen Ende des Subzyklus C erklärt auch den Gigantismus vieler Tiergruppen im späten Pleistozän und korreliert mit der Abkühlung, denn die Körpergröße von Säugetieren ist eng mit dem Klima verknüpft; dasselbe Phänomen findet sich u.a. bei Gürteltieren usw.

Auch das Erscheinen von *Homo* wird mit der Abkühlung und den offeneren Habitaten vor 2,4 MA in Verbindung gebracht; die Gehirnentwicklung beschleunigte sich nach einer Stase von 1,8 MA dann zwischen 600000 und 150000 Jahren, also in der letzten Phase (Abkühlungsphase) des C-Subzyklus, ganz parallel zur exponentiellen Größenzunahme z.B. bei Säbelzahnkatzen. Insgesamt wurde die Hypothese aufgestellt, dass der Trend zu größeren Gehirnen bei Ungulaten, Carnivoren und Primaten im Känozoikum die Folge einer zunehmenden Jahreszeitlichkeit und offeneren Landschaft infolge der globalen Abkühlung ist. Eiszeitsäuger, die in stärker jahreszeitlich geprägten und kühleren Gebieten (arktisch, alpin) lebten, entwickelten größere Formen mit größeren Gehirnen und breiteren ökologischen Kapazitäten (weniger stark spezialisierte Nischen) als ihre nahen Verwandten in den südlichen, klimatisch günstigeren und stabileren Gebieten.

Die stärksten evolutionären Veränderungen der letzten 4 MA entfallen somit auf die Subzyklus-Abkühlungsintervalle zwischen 3,1 und 2,4 MA (Subzyklus B) und 700000 bis 11000 J (Subzyklus C). Obwohl die Abkühlung am Ende des Subzyklus C stärker ausfällt als nach A und B, ließen sich an nordamerikanischen Säugetieren keine höheren Extinktionsraten auf dem Niveau von Gattungen (im Vergleich zu A und B) nachweisen; allerdings erlöschen am Ende eines Subzyklus C typischerweise einige hoch spezialisierte Ökomorphen (so z.B. 12 von 15 Säbelkatzen, 2 von 2 Gepard-Ökomorphen, 4 von 4 Aye-aye-Ökomorphen im Gesamtverlauf des nordamerikanischen Känozoikums; jeweils summiert über alle terminalen Subzyklus-C-Extinktionen).

Die Vadhs (Subzyklen) und Stouts (Zyklen, kompletter ABC-Zyklus) sind eingebunden in größere, wohl ebenfalls kosmogen generierte Zyklen. Transgressions-/Regressionszyklen weisen 6 Ordnungen auf; die 1. Ordnung hat eine Zyklusdauer von 225-300 MA, die 6. Ordnung eine Zyklusdauer von 50000 – 130000 Jahren; Periodizitäten der 3. und 4. Ordnung entsprechen den Stouts (7,2 MA) und Vadhs (2,4 MA).

Eine Abhängigkeit von astronomischen Faktoren einerseits und Turnover (Artbildung, Aussterben, Anzahl der gleichzeitig lebenden Arten einer taxonomischen Einheit) von Säugetieren wurde auch bei der Analyse der fossilen Überlieferung von Nagetierarten Zentralspaniens aus dem Zeitraum unterstes Miozän bis oberstes Pliozän (24,5 – 2,5 MA; insgesamt mehr als 200 sehr gut datierte Fundstellen) bestätigt, wobei die astronomischen Faktoren (Exzentrizität, Neigung der Erdachse) primär das Klima beeinflussten und dieses dann Auswirkungen auf die Nagetierfauna hatte (Nat. 443, 687).

Die durchschnittliche Lebensdauer von Säugetierarten beträgt 2,5 MA (2,3 – 2,6 MA). Die Studie an den zentralspanischen Nagetieren ergab zwei Faunenwechsel(Turnover)-Zyklen von ca. 2,4

MA Dauer und 1,0 MA Dauer. Faunenwechsel erfolgten dabei auf den Minima des Exzentrizitätszyklus (Zyklusdauer 2,37 MA) und den „Knoten“ eines 1,2 MA andauernden Zyklus der Obliquität (Schiefe). Die Zyklusdauer von 2,37 MA ergibt sich dabei aus der Überlagerung der beiden Exzentrizitätszyklen von 100000 und 407000 J. Die „Knoten“ der Obliquitätszyklen bedeuten Zeitpunkte mit minimaler Variation der Obliquität.

Beide Phänomene (Minimum der Exzentrizität; Knoten der Obliquität) sind verbunden mit einer Ausdehnung der Eispänner und Abkühlung und verändern auch die regionale Verteilung von Niederschlägen. Die Vergrößerung der Eispänner erfolgt durch relativ kühle Sommer in hohen Breiten, wodurch sich das Ausmaß der sommerlichen Eisschmelze vermindert. Besonders starke Faunenwechsel traten innerhalb der letzten 17 MA auf, wenn ein Obliquitäts-Knoten und das Minimum des 407000-J-Exzentrizitätszyklus zusammen fielen, was mit verstärkter Vereisung einhergeht. Die Expansion der Eisschilde führt dann über einen positiven Feedback-Mechanismus zu fortschreitender Abkühlung und Trockenheit; die terrestrischen Ökosysteme werden durch reduziertes Nahrungsangebot gestört. Die Folgen sind: Fragmentation von Habitaten, Extinktionen, Migration von Arten, Aufsplitten von Arten. So zeigte sich in Spanien, dass während der Obliquitätsknoten der relative Anteil von feuchtigkeitsanzeigenden Nagern und Insektivoren besonders gering ausfällt.

Exzentrizitätsminima sind ebenfalls durch Expansion der Eispänner gekennzeichnet, aber mit größerer Feuchtigkeit verbunden (Seen expandieren!); sowohl die Gesamtdiversität der kleinen Säuger wie die Anzahl und der Anteil der feuchtigkeitsanzeigenden Nager und Insektivoren nimmt zu. Da während der Exzentrizitätsminima extreme Klimasituationen in den Sommermonaten seltener auftreten als zu anderen Zeiten, also ein sehr berechenbares, stabiles Sommerklima herrscht, können sich Arten weiter ausbreiten, da ihre Verbreitung nicht durch extreme Klimasituationen in den Sommermonaten behindert wird; stabile Klimaverhältnisse ohne plötzliche Umschläge steigern die Diversität. Gleichzeitig dürfte die Wahrscheinlichkeit erfolgreicher Artbildungsvorgänge höher ausfallen.

Turnover-Maxima (also Abkühlungszeiten) sind gekennzeichnet durch eine Zunahme kurzlebiger Arten von Nagern. Die Zyklen erklären aber auch die durchschnittliche Lebensdauer von Säugetierarten von ca. 2,5 MA.

Rolle von Endoparasiten?

Abgesehen von kosmisch begründeten klimatischen Zyklen könnten aber auch Endoparasiten eine wichtige Rolle bei der Evolution gespielt haben, insbesondere in dem Sinne, dass sie erheblich zur Stabilität der Ökosysteme (Stasis) beitragen, indem sie die Populationsgröße ihrer Wirte beeinflussen. Sie setzen zwar die Fitness der Population insgesamt herab, dämpfen aber die möglichen Amplituden von Populationsschwankungen, wobei Parasiten mit Wirtswechsel eine besondere Bedeutung zukommt.

Durch Parasiten mit Wirtswechsel (!) wird die Koexistenz von Parasiten, Zwischenwirt(en) und Endwirt stabilisiert; eine erfolgreiche dauerhafte Etablierung zugewanderter Arten wird erschwert (so könnte sich z.B. erklären, wieso im germanischen Muschelkalkmeer nur die indigenen Ceratiten lebten und keine Zuwanderung anderer Ammonoidea aus der Tethys gelang, oder weshalb im Kratersee des Steinheimer Beckens, der von einem ca. 15 MA alten Meteoriteneinschlag stammte, über ca. 1 MA lang lediglich eine einzige Schneckengattung – *Gyraulus* – existierte, die zwar in zahlreiche Formen evolvierte, aber kein anderes

Schnecken taxon Fuß fassen konnte, obwohl Vögel sicherlich andere Schnecken taxon einschleppten). Die Verknüpfung von Parasit und Wirtsarten ist in der Regel starrer als Nahrungsbeziehungen; daher könnten Parasiten-Wirts-Beziehungen für die Stasis von Ökosystemen über geologische Zeiträume hinweg eine wichtige Rolle spielen. Allerdings handelt es sich um eine Hypothese, da Endoparasiten fossil nicht überliefert werden und daher ein direkter Beweis nicht möglich ist (Natw. Ru. 6/07, 313).

Vorbemerkung 1.2: Veränderungen des Meeresspiegels im Paläozoikum (Sci. 322, 64):

Insgesamt veränderte sich der Meeresspiegel im Paläozoikum um bis zu 250 Meter. Im Kambrium und frühen Ordovizium stieg er zunächst an; Einbruch im frühen Mittelordov., danach weiterer Anstieg bis zum absoluten Maximum im frühen Katian (mittl. O-Ordov.), geschätzt 225 m über rezent, danach starker Abfall (spätes Katian, Hirnantian, bis hinein ins frühe Silur) (endordovizische Vereisung). Im weiteren Verlauf des Silurs erneuter Anstieg bis zum mittleren Wenlock, dann erneute Abnahme bis zum Ems. Im Mitteldevon wieder Anstieg mit Gipfel im Frasn, leichter Rückgang an der FFG, Erholung im frühen Famenne. Rückgang seit dem späten Famenne, besonders an der Devon-Karbon-Grenze sowie im weiteren Verlauf des Karbons bis zu einem Minimum nahe der Grenze Unter-/Oberkarbon; ab dem mittleren Oberkarbon erneut ein leichter Anstieg bis zur Karbon-Perm-Grenze, dann leichter Abfall im frühesten Perm, danach Stabilisierung über das gesamte Unterperm hinweg, danach Rückgang ab dem M-Perm (Roadian), wobei im frühen O-Perm (Wuchiapingian) der niedrigste Wert des gesamten Paläozoikums erreicht wurde (tiefer als rezent); leichte Erholung gegen Ende des Perm, aber immer noch unter rezent.

Eustatische Veränderungen des Meeresspiegels reichen von wenigen Metern bis ca. 125 m; eustatische Maxima finden sich im späten Ordovizium, M-Silur, nahe der M-/O-Devon-Grenze und im späten Karbon, wobei die Maxima aber immer geringer ausfielen. Eustatische Minima finden sich im frühen Devon, nahe der Grenze U-Karbon/O-Karbon sowie im O-Perm. Der zeitanteilige Umfang von Vereisungen im Paläozoikum ist nicht genau bekannt, man geht von mindestens 28 %, möglicherweise bis 38 % aus (bezogen auf die Gesamtdauer des Paläozoikums). Daher können Veränderungen des Eisschildes nicht die alleinige Ursache für die Veränderungen des Meeresspiegels im Paläozoikum sein.

Veränderungen des Meeresspiegels 3. Ordnung (über 0,5 bis 6 MA) betragen meist weniger als 150 m, Veränderungen 4. Ordnung (< 0,5 MA) erreichten bis zu 75 m. Dies korreliert mit Sedimentationszyklen, deren Dauer von der Ursache abhängig war: Milankovitsch-Zyklen führen zu Sedimentpaketen von meist 1 bis wenigen Metern Dicke, Zyklen 4. Ordnung dauern < 0,5 MA (meist 0,4 MA); Zyklen 3. Ordnung meist 1 bis 2 MA. Noch länger (mehrere MA) dauern tektonisch bedingte Zyklen. Letztere beruhen wohl auf Veränderungen des **Volumens der Ozeanbecken aufgrund tektonischer Prozesse**, während Zyklen 3. und höherer Ordnung auf einer Veränderung des **Wasservolumens** als solches beruhen, sei es durch Vereisungen oder bisher unbekannte Prozesse. In den vermeintlich nicht-vereisten Intervallen des Karbons und Perms betragen die Veränderungen des Meeresspiegels nur wenige Zehnermeter, in den eiszeitlich dominierten Phasen dagegen bis zu 120 m.

Vorbemerkung 1.3: allgemeine Regeln zur Evolution der Körpergröße bei Tieren (Sci. 321, 1451; Natwiss. Ru. 12/08, 640):

a) Tiergruppen entstehen oft an der unteren Grenze ihrer (späteren) Größenverteilung, so dass sich allein schon aus statistischen Gründen mit der Zunahme der Diversität eine Zunahme der durchschnittlichen Größe ergibt

b) die Größenverteilung ist in der Regel asymmetrisch mit wenigen sehr kleinen Taxa, vielen kleinen bis mittelgroßen Taxa und einer deutlichen Abnahme hin zu großen Taxa, d.h. die Größenverteilung ist linksverschoben. Sowohl die Größenklassen am unteren wie am oberen Ende sind schwach besetzt; Beispiel: Säuger reichen von 2 g bis 10 t, am häufigsten vertreten ist aber die Gewichtsklasse um 100 g (80 bis 90 g).

c) größere Individuen haben oft eine bessere Fitness

d) aus Laborexperimenten ist bekannt, dass höhere Temperaturen zu kleineren Körpergrößen führen. Arten und Individuen in kühlen Klimazonen sind oftmals größer als vergleichbare Arten oder Individuen in heißeren Gebieten (Bergmanns Regel).

Die globalen Temperaturfluktuationen im Känozoikum hatten einen großen Einfluss auf die Evolution der Körpergröße endothermer Tiere, und die Evolutionsraten der Körpergröße fielen in kalten Perioden höher aus als in warmen (entgegen der allgemeinen Annahme, dass warmes Klima zu höheren Evolutionsraten führt). Bei endothermen Gruppen wie Säugern und Vögeln wird die Evolution zur heutigen Körpergröße im Wesentlichen durch das Klima in der Vergangenheit bestimmt (PNAS 114: 4183).

e) die Asymmetrie der Größenverteilungskurve kommt zustande durch die Verrechnung zwischen dem evolutionär gesehen kurzfristigen Selektionsvorteil einer Zunahme der Körpergröße (weniger Feinde, können Gefahren leichter eingehen, höhere Toleranz gegenüber Ressourcenschwankungen, bessere Wärmeregulation) und den langfristig wirksamen höheren Selektionsrisiken größerer Arten (höherer Nahrungsbedarf). Bei Inselfaunen besteht generell die Tendenz hin zu einer Normalverteilung.

Grundsätzlich gelten die Prinzipien der Evolution der Körpergröße aber noch immer als ungeklärt.

Vorbemerkung 1.4 Maximalgröße der Lebewesen im Zeitverlauf (PNAS 106, 24)

Das maximale Körpervolumen der Organismen nahm innerhalb von 3,5 MrA um 16 Größenordnungen zu, wobei diese Zunahme aber nicht kontinuierlich, sondern weitgehend beschränkt auf zwei Phasen erfolgte: um 6 Größenordnungen vor ca. 1,9 MrA und um weitere 6 Größenordnungen zwischen Ediacaran und Ordovizium. Beide Zeiträume korrelieren mit Phasen des Anstiegs des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre. 75 % der gesamten Größenzunahme des Körpervolumens erfolgten daher in insgesamt weniger als 20 % der Zeit seit Beginn des Lebens. Die erste Phase erfolgte nach Auftreten der Eukaryonten, die zweite nach Auftreten der multizellulären Eukaryonten, jeweils aber mit einer Verzögerung von 0,6 bis 0,8 MrA; offenbar musste erst der Sauerstoffgehalt so weit ansteigen, bis das Potential an Größenzunahme, was Eukaryonten (im Vergleich zu Prokaryonten) bzw. multizellulären Eukaryonten (im Vergleich zu einzelligen Eukaryonten) innewohnt, ausgeschöpft werden konnte.

Was die **marinen Metazoa** betrifft, wird die Zunahme der Maximalgröße seit 260 MA von den Tetrapoden getragen, zunächst von Reptilien, dann von Säugern. Dabei dürfte die Luftatmung eine entscheidende Rolle gespielt haben, die es beiden Gruppen ermöglichte, die Größenspanne nach oben auszudehnen. Luft hat eine 20- bis 30-fach höhere Sauerstoffkonzentration als Wasser, die Viskosität ist um den Faktor 100 niedriger, die Diffusionsrate durch Membranen um den Faktor 300.000 schneller. Luftatmende Tiere sind also viel besser in der Lage, die hohen metabolischen Anforderungen großer Körpergröße zu erfüllen. Der Sauerstoffgehalt im Wasser gilt als limitierender Faktor für die Entwicklung großer, freischwimmender bilateraler Beutegreifer.

Insgesamt nahm das durchschnittliche Biovolumen mariner Tiere (untersucht wurden: Arthropoda, Brachiopoda, Chordata, Echinodermata, Mollusca) seit dem Unterkambrium um den Faktor 150 zu; das minimale Biovolumen verringerte sich seither um weniger als Faktor 10 (getragen von Ostracoden), das maximale Biovolumen nahm um mehr als das 100.000-Fache zu. Die Zunahme des durchschnittlichen Biovolumens beruht dabei nicht auf einer einfachen Selektion für größere Körpergröße innerhalb verschiedener taxonomischer Gruppen und nicht auf einfacher neutraler Drift von kleiner zu größerer Körpergröße, sondern auf komplexer Differenzierung innerhalb *bestimmter* Klassen, wie am Beispiel der Reptilien und Säuger deutlich wird.

Im Zeitverlauf gab es zunächst einen Rückgang der durchschnittlichen und maximalen Körpergröße im Oberkambrium, gefolgt von einem Anstieg im Oroidizium und Silur. Die Maximalgröße erreichte im Devon zunächst ein vorübergehendes Maximum und fiel dann ab auf ein Plateau, von dem sie sich erst in der Trias rasch auf ein neues Maximum zusteuernd erholte, das dann erst im Känozoikum von den Walen knapp überboten wurde.

Das durchschnittliche Biovolumen erreichte bereits in der Trias nahezu moderne Werte, gefolgt von einem Einbruch an der KTG und kontinuierlichem (bis jetzt anhaltenden) Anstieg danach auf Maximalwerte im Quartär. Sowohl durchschnittliches wie maximales Biovolumen erreichten im jüngsten Känozoikum ihr bisheriges Maximum (Sci. 347: 867).

Vorbemerkung 2: Globale Diversität der Invertebraten während des Phanerozoikums (Sci. 321, 24 + 97):

Eine aktuelle Auswertung der Paleobiology Database (18702 Gattungen, 3500000 Einzelfossilien, 5384 Literaturquellen) konnte den bisher angenommenen starken Anstieg der Diversität mariner Invertebratengenera seit der Kreide und vor allem im jüngeren Känozoikum nicht bestätigen. Das Phanerozoikum wurde hierzu in Zeitabschnitte von 11 MA Dauer eingeteilt. Vom Kambrium zum U-Devon hin verdoppelte sich die Diversität, brach dann im M-Devon (noch deutlich vor der Frasn-Famenne-Grenze FFG) ein auf ein Niveau knapp über dem späten Kambrium. Keine weiteren Einbrüche an der FFG, leichte Erholung zur Devon-Karbon-Grenze hin, dann erneuter Rückgang im Karbon (während der Vereisung) auf Werte, die dem mittleren Kambrium entsprechen. (Die Vereisung begann nicht vor dem späten Famenne). Mit der Beendigung der Vereisung im unteren Perm folgte ein deutlicher Anstieg im M-Perm auf Werte knapp über dem bisherigen Maximum (U-Devon), verbunden mit einer Zunahme der in ihrer geographischen Breite beschränkten tropischen Genera, gefolgt von einem schweren Einbruch an der PTG (78 %), der allerdings (im Rahmen der Auflösung in 11-MA-Intervallen) etwa das Niveau des M-Kambriums und O-Karbons erreichte; die Diversität im ersten triassischen Intervall liegt daher nur

32 % unter dem O-Perm (Unterschätzung der PTG-Extinktion als Folge der groben zeitlichen Auflösung!).

Rasche Erholung in der Trias mit einem Maximum in der M-Trias/frühen O-Trias, dann erneuter Abfall in der oberen Trias, an der TJG und im Lias (insgesamt 63 %) auf das Niveau von M-Kambrium, O-Karbon, PTG. Ab dem mittleren Jura dann deutlicher Anstieg, der sich (mit kleinem Rückschlag an der Jura-Kreide-Grenze) bis in die O-Kreide fortsetzt. Die KTG wirkt sich angesichts der Auflösung (11 MA) nicht aus; im Paläogen nur noch leichter Anstieg. Die Diversität in der O-Kreide und im Känozoikum liegt nur leicht über den Maxima des U-Devons und O-Perms (rezent ca. 30 % über dem Peak des U-Devons!)

Ein massiver Anstieg der Diversität während der letzten 100 MA ist also nicht zu beobachten. Der „Pull of the Recent“ (jedes rezente Taxon wird über alle Zeitintervalle seit seinem ersten Auftreten berücksichtigt) wurde in der Studie dadurch verhindert, dass nur Fossilien aus harten, „versteinerten“ Sedimenten Berücksichtigung fanden, also nicht aus relativ jungen sandigen Lokalitäten. Kritiker weisen allerdings darauf hin, dass dies zu einer Unterschätzung der Diversität in jüngeren Zeiten führen könnte. Die postpaläozoische Radiation beschränkt sich damit weitgehend auf Jura und Kreide; nur noch relativ milde Zunahme im Känozoikum und Neogen.

Lokale und globale Diversität veränderten sich nicht immer parallel zueinander. Ausgeprägte Diversitätsgradienten in Bezug zur geographischen Breite finden sich bereits im Ordovizium. Der Umstand, dass die känozoische Diversität nicht weit über dem ersten Maximum (U-Devon) liegt, spricht dafür, dass die globale Biodiversität begrenzt ist und einer gewissen Sättigung unterliegt, ggf. durch eine Begrenzung des Energieflusses aus niedrigen trophischen Niveaus, also Limits innerhalb der Nahrungskette. Möglicherweise blieb die aus der Basis der Nahrungskette verfügbare Energie über das Phanerozoikum hinweg etwa konstant. Falls dagegen die verfügbare Energie doch zugenommen hätte, wäre dieses kompensiert worden durch das Auftreten von Tiergruppen mit hohen Stoffwechselraten, so dass die höhere verfügbare Energiemenge nicht zu einer höheren Anzahl von Genera und Individuen führen konnte.

Im Laufe der Zeit veränderte sich auch die quantitative Verteilung der Fundstücke auf die Zahl der Gattungen: im Ordov. verteilen sich 200 Stücke auf ca. 11,3 Gattungen, im Paläozän dagegen auf 22,3 und im späten Neogen auf 19,3.

Vorbemerkung 3: Einfluss des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre auf die Evolution während des Phanerozoikums (s. Sci. 316, 557; Natw. Ru. 10/07, 537).

Der Sauerstoffgehalt schwankte im Laufe des Phanerozoikums nach Modellrechnungen zwischen 13 und 31 % mit Minima im Bereich der Kambrium-Ordovizium-Grenze/frühes Ordovizium (ca. 14-15 %), Oberdevon (13 %, gefolgt von einem Plateau um 16 % im unteren Karbon), PTG/frühe Trias (Abfall auf ca. 20 % direkt an der PTG und ca. 15 % in der U-Trias), TJG/früher Jura (15 % an der TJG, Werte um 12 – 13 % im frühen Lias*).

Insgesamt ergibt sich folgender Zeitverlauf:

Recht starke Schwankungen zwischen 16 und 21 % im Ediacaran und Kambrium**.

Im Bereich der Kambrium-Ordovizium-Grenze Rückgang von Werten um 20 % auf 14-15 % im frühen Ordovizium. Im ob. Kambrium und Ordovizium nutzten verschiedene Linien von Fischen und Arthropoden ihre Fähigkeit zum Schwimmen, um auf diese Weise größere Wassermengen über ihre Kiemenoberfläche strömen zu lassen, was ihnen eine erhöhte Sauerstoffaufnahme ermöglichte, was in Zeiten niedrigen Sauerstoffgehalts wie im frühen Ordovizium einen Vorteil bot (Adaptation an effektive Atmung; s.u.)**.

Im Ordovizium erfolgte dann ein kontinuierlicher kräftiger Anstieg des Sauerstoffgehalts von 14-15 % im frühen Ordovizium bis zu einem Maximum von ca. 25 % im oberen Gotlandium. In diese Phase fällt zunächst die Zunahme der Diversität von marinen Lebensgemeinschaften, später auch die erste Besiedlung des Festlands durch Tiere, zunächst Arthropoden.

Fossile Holzkohle aus der Zeit zwischen 420 und 400 MA deutet auf einen Sauerstoffgehalt von *mehr als* 15 bis 17 %, und Modellrechnungen ergaben, dass in diesem Zeitraum *tatsächlich* schon der moderne Wert von 21 % erreicht wurde – dank des ausgeprägten C-Burials im Zusammenhang mit den ersten Landpflanzen (PNAS 113: 9704) (Details s. U-Devon).

In der Folgezeit nahm der Sauerstoffgehalt zunächst langsam, dann schneller ab auf ein Minimum von ca. 13 % im Oberdevon, verbunden mit Treibhausklima und Extinktionen. Im Unterkarbon kam es nur zu einer leichten Erholung (15 bis 17 %; Romer's Gap), um anschließend steil anzusteigen auf ein Maximum von 31 % (mögliche Spanne: bis 35 %) um die Karbon-Perm-Grenze herum. Ursächlich hierfür war die massive Ligninbildung in den Karbonwäldern; als biologisch schwer abbaubare Substanz wurden große Mengen Lignin und andere organische Kohlenstoffverbindungen abgelagert (Kohlebildung), dadurch CO₂ aus dem Kreislauf entzogen, O₂ stieg an. (Der Entzug von CO₂ durch Ablagerung beispielsweise in Form von Kohle führt zu einem Überschuss der globalen Photosynthese über die globale Atmung).

Im höheren Perm und auch nach der PTG nahm die O₂-Konzentration dann rasch ab (von > 30 % im frühen Perm auf ca. 20 % an der PTG und 15 % in der frühen Trias), einhergehend mit Treibhausklima und massiven Extinktionen. Da zu dieser Zeit kaum Wälder und Sümpfe existierten, blieb der Sauerstoffgehalt auch weiterhin niedrig (es fand kaum „C-burial“ statt). Entscheidend für den Rückgang des Sauerstoffgehalts dürfte daher der Rückgang der Flachlandwälder und Sümpfe im Laufe des Perms gewesen sein. Das Schwinden der Sümpfe führte außerdem dazu, dass mehr organische Materie abgebaut wurde, während das „C-burial“ in Form von Kohle stark abnahm.

In der mittleren Trias und höheren Trias erfolgte nur eine leichte Erholung (auf ca. 17 – 18 %), vor der TJG setzte dann – wiederum einhergehend mit Treibhausklima – ein erneuter Rückgang ein bis auf Werte um 12 – 13 % im Lias*. Die niedrigen Sauerstoffgehalte in der frühen Trias dürften der Grund für die Entwicklung des Luftsacksystems bei Archosauriern gewesen sein (schon bei Erythrosuchidae: Skyth bis Anis), das dann auch von den Dinosauriern übernommen und bei Theropoden und Vögeln weiter perfektioniert wurde. Das hocheffektive Luftsacksystem könnte erklären, weshalb – unter Bedingungen niedrigen Sauerstoffgehalts, wie sie ja auch bis weit in den Jura anhielten – die Dinosaurier gegenüber anderen Landtieren im Vorteil waren (vielleicht ist sogar dies der Grund, weshalb sich im Keuper die Dinosaurier gegenüber den Therapsiden als dominierende Landtiere durchsetzten).

Im Jura stieg die Sauerstoffkonzentration dann zunächst nur sehr langsam wieder an (blieb wohl stets unter 15 %*), in der U-Kreide stärker, erreichte dann in der höheren O-Kreide ein Maximum von knapp 20 %, um zur KTG/frühes Paläozän hin leicht (auf ca. 17 %) abzufallen und im Tertiär zunächst schnell (von 17 auf ca. 20 % im Eozän), anschließend nur noch langsam anzusteigen,

wobei die Zunahme im Tertiär auf noch unbekannte Weise mit der Größenzunahme der Säugetiere korreliert sein soll. Im Gegensatz zu den Extinktionen im Oberdevon, an der PTG und TJG – die allesamt auch mit anhaltendem globalem Treibhausklima und über längere Zeit anhaltenden niedrigen Sauerstoffgehalten einhergingen –, unterscheidet sich der Mechanismus an der KTG erheblich, da der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre nur in geringem Umfang und relativ kurzzeitig abfiel und sich dann rasch erholte.

(Anzumerken ist, dass es sich bei den vorgenannten Sauerstoff-Konzentrationen um Mittelwerte aus Modellrechnungen handelt, die teilweise von Irrtumsgrenzen von bis zu 5 % nach oben oder unten begleitet sind, so dass weniger die absoluten Werte als die ihnen zugrunde liegenden Tendenzen/Veränderungen betrachtet werden sollten; vgl. Sci. 361, 557, Legende zur Abbildung).

Hoher Sauerstoffgehalt geht mit einer Zunahme der Körpergröße einher; experimentell ließ sich dieses an *Drosophila* (Zunahme der Körpergröße) über mehrere Generationen, jungen Forellen und Alligatoren (Zunahme der Körpergröße und Wachstumsgeschwindigkeit) nachweisen, wobei bei Alligatoren das Optimum bei 27 % Sauerstoffgehalt lag; danach überwogen die Nachteile der Hyperoxie, die Mortalität nahm zu. Hypoxie führt zu einer Verringerung der Zellgröße.

Der Gigantismus von Arthropoden im Permokarbon, aber auch die Größenzunahme bei landlebenden Tetrapoden (ggf. durch verstärkte Diffusion von Sauerstoff durch die Eischalen) wird auf den hohen Sauerstoffgehalt zu jener Zeit zurückgeführt, ebenso wie die Vergrößerung der Säugetiere im Tertiär mit einer O₂-Zunahme einherging, wobei der zugrunde liegende Mechanismus aber unbekannt ist. Bei Insekten nimmt der Durchmesser der Tracheen mit steigendem Sauerstoffgehalt *ab*.

Auch die Besiedlung des Festlands durch Tiere korreliert mit Phasen erhöhten Sauerstoffgehalts: sowohl der erste, von Arthropoden getragene Besiedlungsschub im Gotlandium wie später – nach der oberdevonischen Extinktion und (vermeintlich) „Romer's Gap“ – die Diversifizierung der Landtetrapoden.

Massenextinktionen gehen typischerweise mit erniedrigtem Sauerstoffgehalt – in Verbindung mit warmem Treibhausklima durch Treibhausgase – einher, so im O-Devon, an der PTG und Trias-Jura-Grenze. Nach Extinktionen, die mit einem erniedrigten Sauerstoffgehalt einhergingen, entwickelten sich oftmals effektivere Atmungssysteme, so z.B. das Luftsacksystem bei den Archosauriern im Laufe der Trias. Daraus ergeben sich aber auch grundsätzlich neue Auffassungen zur Evolution von Atmungssystemen: Bisher ging man davon aus, dass die Atmungssysteme als Zusatzeffekt aus Körperbauplänen resultierten, die im wesentlichen dazu konstruiert waren, Bewegungen zu ermöglichen oder zu verbessern. Der Zusammenhang zwischen Evolution und Sauerstoffgehalt spricht dagegen dafür, dass die Grundbaupläne vieler Tiere zunächst einmal darauf ausgerichtet sind, die Atmung zu optimieren; Fortbewegung und Schutz des Körpers (z.B. mit Mollusken- oder Arthropodenschalen) sind dann eher von sekundärem Nutzen.

* Die niedrigen Werte unterhalb 15 bis 17 % sind zumindest für das Mesozoikum aber unrealistisch. Fast durch das ganze Mesozoikum hindurch lassen sich Spuren von verbrannten Pflanzen z.B. in Form von Waldbränden – i.d.R. durch Blitze ausgelöst – nachweisen; Ausnahmen sind die Zeiträume zwischen 250 und 238 sowie zwischen 236 und 222 MA, was aber am Mangel geeigneter Fundstellen z.B. für verkohltes Holz aus diesem Zeitraum liegen dürfte. Experimente unter realitätsnahen Bedingungen (bzgl. Temperatur, Feuchtigkeitsgehalt, Zusammensetzung der Atmosphäre) zeigten, dass pflanzliche Biomasse wie z.B. Moos, Kiefernholz und –nadeln unter 15 % O₂-Gehalt auf keinen Fall brennt, zwischen 15 und 17 % nur eingeschränkt bzw. kurzzeitig und erst ab 17 bis 18 % anhaltend. Für alle Zeiträume, in denen verkohltes Holz nachweisbar ist,

und damit für den gesamten Jura und die gesamte Kreide sowie wenigstens mehrere Abschnitte der Trias, muss daher von einem Sauerstoffgehalt ausgegangen werden, der im äußersten Fall bei 15 %, wahrscheinlich aber bei 17 % und darüber lag. In einem sehr komplexen Modell betrug der Sauerstoffgehalt im Mesozoikum durchgehend über 20 %, beginnend an der PTG mit 22 %, leichtem Abfall auf 20 % in der mittleren Trias, danach langsamer Anstieg auf ca. 24 % in der mittleren Kreide, leichter Abfall auf ca. 22 % an der KTG (Sci. 321, 1197).

Eine andere Studie (PNAS 107, 22448) kam zu dem Ergebnis, dass Brände bei einem Sauerstoffgehalt von unter 18,5 % stark behindert, unterhalb von 16 % sogar unmöglich waren, bei Werten zwischen 19 und 22 % aber stark zunahmten. Hohe Feueraktivitäten fanden sich im Karbon und in der Kreide, mittlere im Perm, der O-Trias und im Jura, und keine bis minimale in der U- bis M-Trias (erster Nachweis von Vegetationsbränden nach der PTG im Voltzia-Sandstein des frühen Anis: Palaios 25, 837).

Untersuchungen der C-Isotopenzusammensetzung von Bernsteinen (ab 220 MA) führten dagegen zu dem Ergebnis, dass der Sauerstoffgehalt im Mesozoikum und bis ins Tertiär hinein nur zwischen 10 und 15 % lag (Geochim. Cosmochim. Acta 121: 240).

** Auch die hohen Sauerstoff-Werte für das Ediacaran und frühe Paläozoikum sind infrage zu stellen. Nach Daten von Molybdän-Isotopen sieht es eher so aus, dass sich die kambrische Revolution unter relativ sauerstoffarmen Verhältnissen abspielte. Der Sauerstoffpartialdruck der Atmosphäre dürfte bis ins Ediacaran hinein nur wenige Prozent des rezenten betragen haben, zwischen 560 und ca. 400 MA dann irgendwo zwischen 15 und 50 % des rezenten Wertes, und erst der Aufstieg der Landpflanzen führte zwischen 430 und 390 MA dann zu einem Sauerstoffpartialdruck, der dem rezenten nahekam. Dies ging einher mit der zweiten Stufe der Oxygenation des tiefen Meerwassers (nach der ersten Stufe vor 560 bis 550 MA) und ermöglichte dann erst das Auftreten großer räuberischer Fische und damit die mittelpaläozoische Revolution, die insgesamt gesehen durch einen massiven Anstieg von Beutegreifern mit hohem Energiebedarf gekennzeichnet war (PNAS 107, 17911).

Auch umfangreiche statistische Auswertungen von geochemischen Daten auf der Basis von Eisen aus dem Zeitraum zwischen 2300 und 360 MA sprechen dafür, dass der Sauerstoffgehalt im Ediacaran noch recht niedrig war und erst im Laufe des Paläozoikums anstieg.

Das Tiefenwasser des mittelproterozoischen Ozeans war überwiegend anoxisch und eisenreich, mit einer gewissen Tendenz in Richtung auf euxinische (S-reiche) Verhältnisse im späten Paläoproterozoikum und Mittelproterozoikum. Im frühen Neoproterozoikum, Ediacaran und Kambrium fehlt diese euxinische Komponente, zwischen Ordovizium und Devon nahmen euxinische Verhältnisse wieder zu. Eine weltweite, einheitliche Euxinie des globalen Ozeans war aber auch im Mittelproterozoikum nicht etabliert.

Weder für das Ediacaran noch für das Kambrium sprechen die geochemischen Daten zugunsten eines massiven Sauerstoffanstiegs.

Vergleicht man sie mit rezenten Taxa, benötigten die kambrischen Metazoen mindestens 10 % des rezenten Sauerstoffgehalts der Atmosphäre, aber auch nicht wesentlich mehr, denn vergleichbar große, mobile und skelettierte Tiere finden sich auch in modernen Ozeanen in Regionen mit so niedrigem Sauerstoffgehalt. Die zunehmende Oxygenierung des tiefen Ozeans erfolgte also

weitgehend erst nach dem Kambrium, und während des Ediacaran und Kambriums kam es nur zu einer begrenzten Sauerstoffzunahme des Tiefenwassers.

Damit schwächt sich auch die Rolle des Sauerstoffgehalts im Rahmen der kambrischen Explosion. Allerdings kann schon ein kleiner Anstieg des Sauerstoffgehalts – bei insgesamt niedrigem Ausgangsniveau - nicht-lineare Effekte triggern, wenn dadurch plötzlich bestimmte Grenzen überschritten werden, die ökologische Diversifikationen erlauben wie z.B. Makrofauna, verstärkte Effizienz der Nahrungsaufnahme, Karnivorie usw. Für verschiedene dieser Errungenschaften liegt die Untergrenze bei 2 – 7 % des rezenten Sauerstoffgehalts an der Ozeanoberfläche. Schon eine kleine Sauerstoffzunahme könnte daher die Tierwelt über jene Grenzen katapultiert haben, die die kambrische Explosion ermöglichten, wobei vor allem der Karnivorie eine tragende Rolle zukommen könnte. Man weiß bis heute nicht, ob der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre vor der PC-C-Grenze zwischen 1 bis 5 % der rezenten Werte lag (also in einer Spanne, in der modernes Tierleben sehr eingeschränkt ist), oder schon darüber (Nat. 523: 451).

Vorbemerkung 4: Einfluss der Oberflächentemperatur der Erde auf die Entwicklung des Lebens zwischen –3,5 MrA und 1,6 MrA in der Zukunft (Franck et al., Potsdam-Institut für Klimaforschung; BDW 11/07, 53):

Vor 3,5 MrA betrug die Oberflächentemperatur etwa 85 bis 90 Grad; die Biomasse umfasste 200 Milliarden Tonnen Kohlenstoff. In der Folgezeit nahm die Temperatur noch leicht zu (auf etwas über 90 Grad vor ca. 3,1 MrA), die Biomasse reduzierte sich auf etwa 100 Milliarden Tonnen.

Vor etwas mehr als 3,0 MrA begann dann ein steiler, kontinuierlicher Temperaturrückgang, während gleichzeitig die Biomasse – ganz überwiegend oder ausschließlich prokaryontisch – rasch zunahm. Vor 2,5 MrA stabilisierte sich die Situation dann bei einer Oberflächentemperatur von etwa 45 Grad und einer (prokaryontischen) Biomasse von knapp 500 Milliarden Tonnen Kohlenstoff. Dieses Plateau (45 Grad/500 Milliarden t) hielt bis vor etwa 2,0 MrA an.

Vor 2,0 MrA begann der Aufstieg der einfachen Eukaryonten; die gesamte Biomasse erreichte vor 1,5 MrA knapp 800 Milliarden Tonnen, davon knapp die Hälfte Eukaryonten (die prokaryontische Biomasse ging langsam leicht zurück), die Temperatur fiel seit 2,5 MrA allmählich weiter auf Werte knapp unter 40 Grad vor 1,5 MrA.

Im weiteren Verlauf (zwischen 1,5 MrA und der PC-C-G) nahm die Temperatur langsam weiter ab und erreichte im oberen Präkambrium Werte zwischen 30 und 35 Grad; die Biomasse stieg nur noch langsam auf 800 Milliarden Tonnen an, allerdings vergrößerte sich der Anteil der einfachen Eukaryonten allmählich zulasten der Prokaryonten auf 50 % (400 Mrd. t prokaryontisch, ebenso viel eukaryontisch; vor 1,5 MrA lag das Verhältnis noch bei etwa 60 / 40).

Um die PC-C-Grenze fiel die Oberflächentemperatur dann schnell und drastisch auf Werte unter 20 Grad (etwa um 15 Grad); gleichzeitig nahm die Biomasse drastisch auf ca. 1100 Milliarden t zu und erreichte ihr absolutes Maximum. Daran hatten die Prokaryonten jetzt nur noch einen Anteil von ca. 200 Milliarden t (Halbierung gegenüber dem oberen Präkambrium), der Anteil der einfachen Eukaryonten blieb mit ca. 400 Milliarden t etwa konstant, hinzu kamen ca. 500 Milliarden t höhere Organismen.

Im Paläozoikum fiel die Temperatur zunächst noch langsam weiter: zuerst eine Plateaubildung mit einem Treibhausklima im frühen und mittleren Paläozoikum, zum Oberkarbon hin setzte dann eine plötzliche Abkühlung ein, danach eine lange Phase der Stagnation mit einem ganz leichten allmählichen Anstieg ab dem Mesozoikum (rezent 15 Grad; ohne den natürlichen Treibhauseffekt wären es nur – 18 Grad). (Details zur Wassertemperaturentwicklung zwischen M-Kambrium und O-Silur s. unter „U-Ordov.“; ordovizische Biodiversifikation als Folge der Abkühlung seit dem O-Kambrium auf „angenehme“ Wassertemperaturen ab dem M-Ordov., d.h. von 42 auf 28 Grad; Verdreifachung der Anzahl mariner Gattungen und Familien in diesem Zeitraum).

Die Biomasse reduzierte sich bis zum Karbon sehr schnell, seither ist der Prozess leicht verlangsamt. Von dem Rückgang zwischen 0,5 MrA und rezent sind sowohl die prokaryontische Biomasse (von knapp 200 Mrd t auf rezent ca. 100 Mrd t), die einfachen Eukaryonten (von knapp 400 Mrd t auf 200 Mrd t) sowie die höheren Organismen (von 500 Mrd t auf ca. 300 Mrd t) betroffen, die rezente Biomasse umfasst nur noch knapp 600 Mrd t Kohlenstoff (statt 1100 Mrd t zur Zeit der kambrischen Explosion).

Die weitere Entwicklung wird von zunehmend (rechter Schenkel einer Parabel) ansteigenden Oberflächentemperaturen geprägt:

In 0,5 MrA liegt die Temperatur bei 20 Grad; die Biomasse wird sich bis dahin auf 300 Mrd. t halbieren (ca. 70 Mrd. t prokaryontisch, 130 Mrd t einfache Eukaryonten, 100 Mrd. t höhere Organismen).

In 0,8 – 0,9 MrA (Temperatur ca. 30 - 35 Grad) werden dann die höheren Organismen erlöschen (kritische Durchschnittstemp. für höhere Organismen: 30 Grad). Zu diesem Zeitpunkt beträgt die Biomasse dann nur noch ca. 130 Mrd. t, je zur Hälfte einfache Eukaryonten und Prokaryonten. Das Aussterben der höheren Organismen führt zu einem leichten Knick (Verlangsamung) im Temperaturanstieg, der sich danach aber weiter parabelförmig beschleunigt.

In 1,0 MrA beträgt die Biomasse dann nur ca. 100 Mrd t, davon etwa 60 Mrd t prokaryontisch, 40 t eukaryontisch. Die Temperatur liegt dann bei knapp 40 Grad.

In etwa 1,2 MrA erlöschen die letzten Eukaryonten. In 1,5 MrA beträgt die Biomasse nur noch wenige Milliarden Tonnen, ausschließlich Prokaryonten, bei einer Oberflächentemperatur von 55 bis 60 Grad.

Zusammenfassung:

Oberflächentemperatur / Biomasse in Mrd. t (BM):

3,5 MrA: 85 – 90 Grad; BM 200 *

leichter Temperaturanstieg, deutliche Abnahme der Biomasse

3,1 MrA: > 90 Grad; BM 100 *

steiler Abfall der Temperatur; steiler Anstieg der Biomasse

2,5 MrA: 45 – 50 Grad; BM knapp 500 (prokar.)

Stagnation von Temperatur und Biomasse

2,0 MrA: 45 Grad; BM knapp 500 (prokar.)

kontinuierlicher Abfall der Temperatur; steiler Aufstieg einfacher Eukaryonten, starke Zunahme der Gesamtbiomasse bei leichtem Rückgang der Prokaryonten

1,5 MrA: ca. 35 Grad; BM knapp 800 (> 400 prokaryont.; < 400 einfache Eukaryonten)

weiter leichter Temperaturabfall, minimale Zunahme der Biomasse bei leichter Zunahme der einfachen Eukaryonten und leichter Abnahme der Prokaryonten

1,0 MrA: 30 bis 35 Grad; BM 800 (400 prokaryont.; 400 einfache Eukaryonten)

weiter leichter Temperaturabfall; Stagnation der Biomasse, aber weiterhin leichte Zunahme der einfachen Eukaryonten zulasten der Prokaryonten

Zustand kurz vor der kambrischen Explosion: 30 bis 35 Grad; BM 800 (400 / 400)

etwa PCCG: plötzlicher Temperaturabfall von knapp 35 Grad auf < 20 Grad (ca. 15 Grad);

Zunahme der Biomasse von 800 auf 1100 Mrd. t.;

Abfall der Prokaryonten von 400 auf knapp 200 Mrd t; einfache Eukaryonten blieben mit 400 Mrd t konstant, höhere Organismen kamen plötzlich mit 500 Mrd t hinzu.

Frühes/mittl. Paläozoikum:

Zunächst Temperaturplateau, dann plötzlicher weiterer Rückgang (Karbon); bis dahin Abnahme der Biomasse auf knapp 800 Mrd. t. (150 prokaryont., 250 einf. Eukaryonten, 400 höhere Organismen).

Nach dem Karbon erst Plateau, dann minimaler Temperaturanstieg. Weitere, wenn auch verlangsamte Abnahme der Biomasse zulasten der Prokaryonten und (weniger) einfachen Eukaryonten.

Rezent: 15 Grad; 600 BM (prokaryontisch: 100; einf. Eukaryonten: 200; höhere Organismen: 300)

(Hinweis: im Verlauf des Phanerozoikums nahm die Biodiversität der marinen Invertebraten mit steigender Temperatur zu, mit sinkender Temperatur ab: PNAS 109: 15141).

Weitere Entwicklung:

Deutliche Beschleunigung des Temperaturanstiegs; starke Abnahme der Biomasse besonders der höheren Organismen:

+ 0,5 MrA: 20 Grad; 300 BM (70 prokaryontisch, 130 einf. Eukaryonten; 100 höhere Organismen)

weitere Beschleunigung des Temperaturanstiegs (vorübergehende Verlangsamung in 0,8 MrA nach Aussterben der höheren Organismen); Biomasse nimmt weiterhin stark ab

+ 0,8 bis 0,9 MrA: > 30 Grad, Aussterben der höheren Organismen

+ 1,0 MrA: 35 – 40 Grad; 100 BM (30 einf. Eukaryonten; 70 Prokaryonten)

weitere Beschleunigung des Temperaturanstiegs; einfache Eukaryonten erlöchen in 1,2 MrA.

1,5 MrA: knapp 55 bis 60 Grad; Biomasse nur noch wenige Milliarden Tonnen (prokaryont.)

* Die hohen Oberflächentemperaturen im frühen Archaikum gelten aber als umstritten; es gibt ebenso Auffassungen, es sei eher kühl gewesen

Vorbemerkung 5: Morphologische Disparität von Clades der Tiere im Zeitverlauf (im Phanerozoikum)

Die meisten Linien der Tiere erreichten ihre größte morphologische Disparität in der ersten Hälfte ihrer Lebensspanne (early high disparity), wie die Untersuchung von 98 Metazoen-Clades aus dem Phanerozoikum ergab. Ausnahmen stellen jene Linien dar, die an einer der fünf Massensterben erloschen; ihre Lebensspanne wurde dadurch abgekürzt, die maximale Diversität findet sich bei ihnen daher tendenziell im oberen Abschnitt ihrer (durch die Massenextinktion abgekürzten) Lebensspanne. Für die 63 Clades, die nicht im Rahmen von Massenextinktionen erloschen, trifft dagegen tendenziell der early-high-disparity-Ansatz zu (3 x wahrscheinlicher als „late high disparity“).

Die Disparitätsprofile der Clades im Zeitverlauf zeigen keine grundlegenden Verschiebungen zwischen Kambrium und Gegenwart; das early-high-disparity-Prinzip dominiert das gesamte Phanerozoikum hindurch. Es bleibt unklar, ob ökologische oder entwicklungsbiologische Gründe hierfür verantwortlich sind. Nach Massenextinktionen finden sich aber nur wenige „bottom-heavy“ Clades (also wenig „early high disparity“), was dafür spricht, dass die „early high disparity“ in den meisten Clades auf die Entwicklung von Schlüsselinnovationen an der Basis des Clades zurückgeht und nicht die Folge von umweltbedingten Ursachen wie z.B. freier Nischen im Ökospace infolge von Katastrophen ist (PNAS 110: 13875).

Betrachtet man den besetzten Morphospace der Metazoa (d.h. die Disparität) in seiner Gesamtheit, so stellt sich heraus, dass die Disparität im Phanerozoikum weiter zunahm. Es trifft nicht zu, dass die maximale Diversität im Morphospace (= Disparität) bereits früh in der Evolution der Metazoa erreicht wurde. Die Fähigkeit zu fundamentalen Innovationen ist daher nicht beschränkt auf die frühe Evolutionsgeschichte der Metazoen.

Die Evolution der Tiere wurde ermöglicht und vorangetrieben durch die Evolution genregulatorischer Mechanismen, und deren zunehmende Komplexität.

Zwar zeigen viele Clades ihre größte Disparität am Anfang ihrer Evolution, aber wichtige und heute dominierende Clades wie Arthropoden, Chordaten, Anneliden, Echinodermen und Mollusken haben ihre Disparität im Laufe des Phanerozoikums stark ausgedehnt, weit über die im Kambrium etablierte Disparität hinaus.

Die Klumpenbildung im Morphospace der heutigen Tierwelt ist die Folge des Aussterbens phylogenetischer Zwischenformen; d.h. die Verteilung im Morphospace war früher homogener. Morphologische Distanzen nehmen sowohl durch zunehmende Komplexität, Körpergröße und Diversität auf Artniveau zu.

Auch wurden die Möglichkeiten des Morphospace bisher nur in vergleichsweise geringem Umfang genutzt – d.h. der theoretisch mögliche Morphospace ist viel größer als der tatsächlich im Laufe der Evolution in Anspruch genommene Morphospace – möglicherweise war die Zeit dafür bisher zu kurz. Allerdings werden die theoretisch denkbaren Phänotypen durch ontogenetische Grenzen beschränkt, die schon früh in der Evolution der Metazoa determiniert wurden (wie Epithelien, Ontogenese, somatische Differenzierung), so dass große Teile des theoretischen Morphospace gar nicht besetzt werden können, weil aufgrund dieser grundlegenden ontogenetischen, histologischen oder physiologischen Restriktionen zahlreiche Kombinationen von Merkmalen und damit zahlreiche Phänotypen gar nicht umsetzbar wären.

Im Fossilbericht sind im Allgemeinen nur skelettale Merkmale überlieferbar, so dass der Morphospace im Bereich der Weichgewebe bzw. nicht-skelettierter Taxa unzureichend abgebildet wird. Vor diesem Hintergrund könnte die kambrische Explosion überzeichnet sein bzw. lediglich die Explosion des Morphospace der fossilisierbaren Merkmale dokumentieren, nicht aber der Tierwelt als solches (was auch in Einklang mit molekularen Uhren steht). Und im Vergleich zu der dramatischen Zunahme des Morphospace im weiteren Phanerozoikum ist die kambrische Explosion auf jeden Fall bisher überschätzt worden.

Ist die kambrische Explosion also nur eine Pseudo-Explosion im Rahmen einer schon im Präkambrium einsetzenden Zunahme der Disparität, die sich über das Kambrium weit hinaus fortsetzte, wobei das plötzliche Auftreten von fossilisierbaren Hartteilen nur eine explosive Zunahme der Disparität vortäuschte? Ist die kambrische Explosion nichts weiter als ein Artefakt aus einem Überlieferungs-Bias (taphonomisch bedingt) bei seit dem Präkambrium kontinuierlicher Zunahme der Disparität?

Die morphologische Expansion nimmt einerseits mit der Zeit seit der Entstehung des Tierreichs zu (Faktor Zeit). Es findet sich weiterhin eine enge Korrelation zwischen zunehmender morphologischer Disparität, der Genomgröße und der Diversität der microRNA, aber keine Korrelation mit der Diversität der Proteindomänen. Dies spricht dafür, dass vor allem die Evolution der Genregulation eine entscheidende Rolle bei der Expansion der Disparität der Metazoen gespielt hat.

Die Besiedlung terrestrischer Lebensräume stellte einen weiteren wichtigen Faktor der postkambrischen Expansion der Metazoen-Disparität dar – als eine gewichtige Ausdehnung des Ökospace. Die meisten Phyla, die von dem Prinzip der frühen maximalen Disparität abweichen, besiedelten das Festland, was zu einer drastischen Zunahme der Disparität innerhalb dieser Phyla führte, da Beschränkungen, die mit einem Leben im Wasser verbunden waren, jetzt entfielen (Arthropoden, Anneliden, Mollusken, Chordaten). (PNAS 115, E8909).

Die **Diversität terrestrischer nicht-fliegender Tetrapoden in lokalen Gemeinschaften** hat sich in den letzten 300 MA mindestens verdreifacht. Besonders starke Zunahmen der Diversität erfolgten bei der endgültigen Besiedlung des Festlands im O-Karbon und an der KTG.

Gruppen wie Säugetiere, Lepidosaurier und Dinosaurier erfuhren initial starke Zunahmen ihres Artenreichtums in den lokalen Gemeinschaften, an die sich dann lange Zeiten (u.U. mehrere Zehner von MA) der Stase anschlossen. Der Artenreichtum der Säugetiere in den lokalen Gemeinschaften nahm um die KTG um das Dreifache zu und blieb danach 66 MA lang konstant. Dies spricht für die Hypothese, dass die Diversität (Artenreichtum) in lokalen Gemeinschaften begrenzt ist (CLOSE RA, Nat. Ecol. Evol. 2019).

Vorbemerkung 6: Marine Biodiversität korreliert mit tektonischen Prozessen

Es konnte gezeigt werden, dass die marine Biodiversität mit tektonischen Prozessen, konkret der Fragmentation von Kontinenten bzw. dem Zusammenwachsen von Kontinenten in den letzten 443 MA, korrelierte, vor allem im Zusammenhang mit dem Superkontinent Pangäa. Die Fragmentierung kontinentaler Kruste führt zu erhöhter mariner Biodiversität, wobei dieser Effekt über viele MA nachwirkt. Das Zusammenwachsen von kontinentaler Kruste hat dagegen nur einen schwachen negativen Effekt auf die Biodiversität (PNAS 114: 5653).

Vorbemerkung 7: Biodiversität mariner Invertebraten im Paläozoikum (Sci. 367: 272)

Grundlage: 11268 Arten aus über 3112 stratigraphischen Sektionen; Arten, die nur für eine Lokalität dokumentiert wurden, blieben unberücksichtigt. Insgesamt gingen nach entsprechender Bereinigung 116060 Nachweise (Art pro Lokalität) ein.

Zeitliche Auflösung: 26 ± 14900 Jahre

Methode: Datenbasis: Geobiodiversity Database; Tianhe II Supercomputer

Regionen: Daten weitgehend aus China, was aber als repräsentativ gilt, weil die Chinas damals vom südlichen Gondwana bis in den nördlichen borealen Bereich hineinreichte, also alle relevanten Paläobreiten umfasste.

Aufgrund relativ weniger stratigraphischer Sektionen des Silurs und Devons in China wurden einige Daten aus Europa aus diesem Zeitraum hinzugefügt.

Zeitraum der Studie: 538,85 MA bis zur marinen Regression in der späten M-Trias vor 244,41 MA

Entwicklung der Artenzahl:

- Ab 538 MA steiler Anstieg auf ca. 120 Arten; starker Anstieg auf Genus- und Artlevel;
- Plateau (120 Arten) zwischen 530 und 520 MA,
- danach weiterer steiler Anstieg auf ca. 200 Arten vor 510 MA, danach kleine Delle,
- dann wieder ca. 200 Arten vor ca. 500 MA;
- leichter Abfall und Plateaubildung (180 Arten) zwischen 490 und 480 MA (oberkambrische C-Isotop-Exkursion des Steptoean);
- danach steiler Anstieg auf ca. 500 Arten bei 465 MA (U-Ordov.: GOBE; Expansion der marinen Ökosysteme; im Gegensatz zur kambrischen Explosion erfolgte die Expansion stärker auf Art- als auf Gattungsniveau), insgesamt hielt der GOBE von 497 MA bis 467 MA an;
- Plateaubildung mit schwachem weiteren Anstieg (510 Arten) bei 460 MA,
- danach Einbruch auf 260 Arten im späten Ordovizium vor 450 MA (oberes Katian bis Hirnantian; ein zweiphasiger Einbruch ist im chinesischen Material nicht so deutlich zu identifizieren wie allgemein angenommen);
- danach schnelle Erholung auf 450 Arten vor ca. 440 MA um die Ordovizium-Silur-Grenze herum und kurz danach (Telychian),
- danach leichter Abfall (400 Arten) und Plateaubildung bis ca. 400 MA,
- erneut leichter Anstieg auf knapp 500 Arten vor 390 MA,
- danach erst langsamerer Abfall auf ca. 350 Arten vor 380 MA und danach schnellerer Abfall auf ca. 200 Arten vor ca. 370-365 MA.

Der Rückgang im Devon begann schon im Eifelian (393 MA) und setzte sich bis 368 MA ohne größere Erholung fort. Ein Frasn-Famenne-Event ließ sich nicht nachweisen.

- Danach Plateaubildung bis 335 MA (wobei das Minimum mit etwas unter 200 Arten vor 340-335 MA erreicht wird),
- danach deutlicher Anstieg auf ca. 400 Arten vor ca. 310 MA;
- kleiner Einbruch um ca. 50 Arten vor ca. 305 MA,
- danach rascher Anstieg auf 600 Arten (1. Maximum des Paläozoikums),
- danach leichter Abfall und Oszillationen bis hinab auf 500 Arten zwischen 270 und 260 MA;
- danach erneuter Anstieg auf 600 Arten (2. Maximum) bis zur PTG,
- an der PTG senkrechter Einbruch auf 100 Arten,
- weiterer Rückgang in der U-Trias ausgehend von ca. 100 Arten erst langsamer, dann schneller, bis auf fast Null.

Die Biodiversifikation des späten Paläozoikums, parallel zur Eiszeit (Carboniferous-Permian Biodiversification Event), war bisher nicht aufgefallen und entspricht auf Artebene sogar dem GOBE. Es fanden sich keine Hinweise auf Massnextinktion am Ende des Guadalupians.

Der PTG-Extinktion folgte eine kleine Radiation in der späten U-Trias vor 249,6 MA, die marine Diversität blieb aber über den Rest der U-Trias und die frühe M-Trias hinweg gering.

Es finden sich somit vier große Radiationen: kambrische Revolution, GOBE, frühes Silur und Oberkarbon-Perm sowie drei große Krisen: O-Ordov., M-/O-Devon, spätestes Perm.

Die Analyse auf Genus-Level zeigt ein ähnliches Bild; allerdings wird beim Genus-Level das Maximum schon vor 400 MA erreicht (ca. 320 Gattungen), während das sekundäre Maximum unmittelbar vor der PTG nur ca. 250 Gattungen erreicht.

Berücksichtigt wurden auch Foraminiferen, die vor allem im Oberkarbon und Perm stark zur Diversität der Arten beitragen. Trilobiten leisteten große Beiträge im Kambrium und Ordovizium, Graptolithen im mittleren und höheren Ordovizium sowie frühesten Silur, Conodonten ab mittlerem Silur, im Devon und frühen Unterkarbon, Brachiopoden im Silur und Devon.

Die kambrische Fauna im Sinne Sepkowski herrschte im Kambrium und Ordovizium und wurde später abgelöst durch die Evolution der paläozoisch-evolutionären Fauna (Brachiopoden und andere epifaunale Filtrierer) im Sinne Sepkowskis, die die Habitats vom Ordovizium bis zum Ende des Devons dominierte. Trilobiten, Graptolithen und Hyolithen verloren nach Ende des Silurs ihre Dominanz (kambrische Fauna). Conodonten zeigten zwei Radiationen, im U-/M-Ordovizium und vom M-Devon bis O-Karbon (aber allmählicher Rückgang schon ab U-Karbon). Brachiopoden erfuhren eine massive Diversifikation im O-Ordov. und U-Silur, moduliert durch Wachsen und Abschmelzen des Eispanzers. Im M- und O-Devon ging die Diversität der Brachiopoden zurück, stieg dann aber vom späten U-Karbon aus stark an mit einem Maximum im Lopingian, bei katastrophischen Verlusten am Ende des Perms.

Fusuliniden diversifizierten vom M-Karbon bis zum frühen Cisuralian und stellen einen wichtigen Teil der karbonisch-permischen Biodiversifikation neben den Brachiopoden und Crustaceen. Bereits ab dem Lopingian gingen die Fusuliniden zurück; sie erloschen im Rahmen der PT-Extinktion.

Als Gründe für den GOBE und die karbonisch-permische Biodiversifikation gelten Abkühlungen, für die Radiation im frühen Silur Erwärmung, das Diversitätsmaximum im späten Asselian vor 294 MA fällt mit dem Höhepunkt der Vereisung zusammen. Vom Sakmarian bis mittleren Guadalupian erwärmte sich das Klima, was mit einem Diversitätsrückgang in Verbindung gebracht wird.

Massenextinktionen im M-Karbon und am Ende des Guadalupians ließen sich aber nicht bestätigen (eher Fluktuationen auf Species-Level).

Von der Eifelian-Givet-Grenze bis zur Frasn-Famenne-Grenze nahmen die Temperaturen zu, danach nahmen sie ab, und unterer und oberer Kellwasser-Event gingen jeweils mit Abkühlungen einher. Der Frasn-Famenne-Event zeigt eine deutliche C-Exkursion, wird aber nicht von konkreten Diversitätsveränderungen begleitet.

Auf die PTG erfolgte eine Erwärmung um 8 bis 10 Grad, und das Treibhausklima hielt weit in die Trias hinein an.

Der CO₂-Gehalt zeigte keine Korrelationen mit der Biodiversität, wenn man Autokorrelationen herausrechnete.

ukam-ukam

„UNTERKAMBRIUM“ (541 - 509 MA)

= Terreneuvian (541 – 521 MA) + Series 2 (521 – 509 MA)

Terreneuvian (= Serie 1)

**umfasst: Fortunian = Stage 1 (541 +/- 1 MA bis 529 MA)
Stage 2 (529 bis 521 MA)**

Serie 2: Stage 3 (521 bis 514 MA)

Stage 4 (514 bis 509 MA)

Sinsk Anoxic Event: 513 MA (Extinktions-Event im Botomian)

508-498 MA: Kalkarindji magmatische Provinz

Stratigraphie und kambrische Explosion: das Kambrium war kürzer als früher angenommen wurde, wobei die "kambrische Explosion" nach klassischen Vorstellungen (kontra: s.u.) im Tommotian (525 - 521 MA) erfolgte; im anschließenden Atdabanian wurde schon jene Anzahl von ca. 50 Tierklassen erreicht, die dann durch das Kambrium hindurch konstant blieb. Die kambrische Explosion erfolgte also vor ca. 530 MA innerhalb von weniger als 5 MA. Der einzige Tierstamm, der erst nach dem Kambrium *nachweisbar* (!) ist, sind die Ectoprocta (ab Ordovizium nachgewiesen).

Liegendes: Vendium (bis 542 +/- 1 MA, naA 542,6 MA), SEPKOWSKI-Diversität: ca. 12 Tierklassen

541 - 543 MA: Grenze Präkambrium-Kambrium (PC-C-Grenze bzw. PCG)

542 - 525 MA: **Manykaian**, Diversität: 15 - 20 Klassen
(syn. **Nemakit-Daldynian**)

525 - 521 MA: **Tommotian**, Diversität ca. 30 - 35 Klassen

Das Tommot ist typischerweise charakterisiert durch eine reiche Skleritenfauna (u.a. von Halkieriiden), die als „Tommotfauna“ bezeichnet wird. Die typischen tommotischen Faunenelemente erlöschen am Ende des U-Kambriums im Rahmen der „Botomischen Extinktion“. Nachdem man aber in phosphatreichen mittelkambrischen Kalken in Australien (Monastery Creek Formation) in großen Mengen Sklerite von Halkieriiden (*Australohalkieria*) und verwandten Taxa (? Sachtiden) gefunden hat, relativiert sich diese Botomische Extinktion. Offenbar überlebten Elemente der skleritischen Tommotfauna länger als angenommen, und es sind taphonomische Gründe dafür verantwortlich, dass diese skleritischen Taxa nach dem Botomian üblicherweise nicht mehr überliefert sind. (J. Palaeont. 78, 574).

521 - 517 MA: **Atdabanian**, Diversität ca. 50 Klassen; Beginn der intensiven tiefreichenden Bioturbation

(die Chengjiang-Fauna entspricht wahrsch. dem hohen Atdabanian; neue Arbeiten ordnen zumindest Teile der Chengjiang-Fauna aber der *Eoredlichia*-Zone und damit dem unt. Atdabanian zu; aus dieser Zeit stammen die frühen Chordaten- und Agnathenfunde!).

Die Sirius Passet Fauna Griechenlands entspricht zeitlich etwa der

Chengjiang-Fauna (Kambrium Serie 2, Stadium 3, *Nevadella*-Zone).
Aus der Chengjiang-Fauna wurden inzwischen mehr als
190 Arten bekannt**. Die Sirius-Passet Fauna enthält neben dem
Trilobiten *Buenellus* vor allem unmineralisierte Arthropoden, aber
auch Schwämme, Ringelwürmer, artikulierte Halkieriiden.

517 - 514 MA: **Botomian**, Diversität ca. 50 Klassen; bereits große Diversität
biomineralisierter Skelettstrukturen
(hierzu gehört die Sirius Passet Fauna: *Nevadella*-Zone, Serie 2,
Stadium 3; naA 518 MA alt).

514 – 509 MA: **Toyonian** (neuerdings über das Botomian als jüngste Stufe des U-Kambr.
gestellt)

509 MA: Ende Unterkambrium (naA 509 MA)

509 – 488,3 MA: Mittel- und Oberkambrium, Diversität jeweils ca. 50 Klassen

Auf der Ebene von Familien stieg die Diversität der Organismen zwischen dem Vendium und dem
Ende des Unterkambriums innerhalb kurzer Zeit auf 280 Familien, fiel dann jedoch im
Oberkambrium wieder auf 120 Familien ab, erreichte im Ordovizium dann ca. 450 Familien und
stieg bis zum Ende des Paläozoikums allmählich auf 600 - 650 an.

Parallel zu den Metazoen durchlief auch das Phytoplankton eine massive Radiation (J. Pal. 83,
30).

Im gesamten Kambrium wurden bisher über 3000 Tierarten nachgewiesen, davon 60 % Trilobiten,
30 % Brachiopoden, 5 % Archaeocyathen; die übrigen Tiergruppen machen nur 5% aus, gewinnen
aber zunehmend an Bedeutung (z.B. Stamm-Arthropoden). Inzwischen dürften sich die Zahlen
aber stark erhöht und die relativen Anteile stark verschoben haben, u.a. aufgrund vieler neuer Taxa
der Chengjiang-Fauna und weiterer gleich alter chinesischer Fundstellen.

Small-Shelly-Fauna (SSF): die kleinen, weitgehend problematischen Skelettelemente der SSF
blieben überwiegend infolge sekundärer Phosphatisierung erhalten. Die SSF geht (außerhalb von
Sibirien) ab dem späten Botomian stark zurück. Dies korreliert zeitlich mit dem Rückgang der
Phosphatisierung, so dass die starke Abnahme der SSF ab dem Botomian nicht zwangsläufig auf
dem Aussterben der zugrunde liegenden Taxa beruhen muss, sondern eher auf taphonomische
Gründe („Verschließen des taphonomischen Fensters“ der Phosphatisierung) zurückzuführen ist.
Der Anteil der sekundären Phosphatisierung (als Modus der fossilen Erhaltung) ging von 74 % im
Nemakit-Daldynian und Tommotian und 64 % im Atdabanian und Botomian auf 40 % im
Toyonian und M-Kambrium zurück (Palaios 19, 178).

Neue, auf Isotopstudien basierte Datierungen zeigten in jüngster Zeit, dass die Diversifikation von
Metazoen mit Skelettelementen bereits im frühen Nemakit-Daldynian begann und bereits im
mittleren Nemakit-Daldynian eine erhebliche Diversität erreicht war. Der fossile Erstnachweis von
Tiergruppen erfolgte in drei Stufen: einige Gruppen erschienen im frühesten Nemakit-Daldynian
(540 – 538 MA), eine größere Anzahl im mittleren bis späten Nemakit-Daldynian (534 – 530
MA), gefolgt von einer moderaten Anzahl im Tommotian (524 – 522 MA). Die drei Phasen
gingen einher mit raschen Reorganisationen des C-Zyklus und Zunahmen des Meeresspiegels.
Insgesamt zeigen die neuen Daten, dass die kambrische Explosion gradueller erfolgte und nicht so
plötzlich wie bisher (im frühen Tommotian) angenommen, und sich zu einem erheblichen Teil
bereits vor dem Tommotian abspielte (GSA Bulletin 122, 1731; anno 2010).

Entkoppelung zwischen Bioturbation, Biomineralisation und Bioerosion (=Abbau harter Substrate, z.B. Festgestein, durch Organismen):

Bereits im frühesten Unterkambrium (Fortunian; Serie 1 und 2, d.h. unteres Nemakit-Daldyanian) kam es zu einer massiven Diversifikation der Bioturbation (Ichnotaxa) im weichen Sediment; biomineralisierte (schalentragende) Taxa diversifizierten dagegen etwas später, im späten Unterkambrium.

Eine erste starke Zunahme der Bioerosion findet sich dagegen erst ca. 80 MA später im Zusammenhang mit der großen ordovizischen Biodiversifikation (GOBE); im Kambrium war Bioerosion noch sehr selten. Die GOBE ging einher mit einer starken Zunahme der Diversität auf niedrigeren taxonomischen Niveaus, während die Mehrzahl der Körperbaupläne schon im Unterkambrium entstanden war.

Offen ist, warum sich die Etablierung der Bioerosion (im Vergleich zur Bioturbation in weicherem Grund) so lange verzögerte; möglicherweise nahmen geeignete Substrate für Bioerosion im M- und O-Ordovizium zu, oder es spielte eine Rolle, dass Bioerosion energetisch aufwendiger als Bioturbation ist. Auch die Zunahme der Beutegreifer während des GOBE könnte von Relevanz sein (PNAS 113: 6945).

** Faunenliste Chengjiang (189 Arten; www.fossilmall.com):

Arthropoda inc. sed. oder Stammgruppentaxa: 76 Arten

Lobopodia: 6 Arten (aus 6 Gatt.)

Trilobitomorpha: 2 Arten (*Naraoia*, 2 Arten)

Trilobita: 4 Arten (3 Arten Redlichiidae; 1 Art Yunnanocephalidae)

Brachiopoda: 5 Arten (*Heliomedusa*, *Lingulella*, *Lingulellotreta*, *Longtancunella*,
Diandongia)

Chaetognatha: 1 Art (*Eognathacantha*)

Cnidaria: 2 Arten (*Priscopennamaria*, *Xianguangia*)

Ctenophora: 2 Arten (*Maotianoascus*, *Sinoascus*)

Chordata: 8 Arten (*Haikouella* – 2; *Cathaymyrus* – 2; *Myllokunmingia*,
Haikouichthys, *Shancouclova*, *Zhongxiniscus*)

Echinodermata: 1 Art (*Cotyledion*)

Hyalolitha: 8 Arten aus 4 Gatt.

Nematomorpha: 3 Arten (aus 3 Gatt.)

Phoronida: 1 Art

Porifera: 15 Arten (11 Gatt.)

Protista: 4 Arten

Priapulida: 16 Arten

Phylum unsicher: *Amplectobelua*; *Anomalocaris*; *Cucumericrus*; *Parapeytoia* (insgesamt 4 Arten)

? Vetulicolia: 7 Arten (*Banffia*, *Didazoon*, *Vetulicola* – 3, *Xidazoon*, *Yuyuanozoon*),

Rätselhafte Tiere (24 Arten):

Allonnia phrixothrix

Amiskwia sinica

Anthrotum robustus

Batofasciculus ramificans

Cambrotentacus sanwuia
 Conicula straita
 Dinomischus venustus
 Discoides abnormalis
 Eldonia eumorpha
 Facivermis yunnanicus
 Hippotrum spinatus
 Jiucunia petalina
 Maanshania crusticeps
 Macrocephalus elongates
 Parvulonoda dubia
 Phacatrum tubifer
 Phasangula striata
 Phlogites brevis
 Phlogites longus
 Priscapennamarina angusta
 Pristitoites bifarius
 Rhipitrus calvifer
 Rotadiscus grandis
 Yunnanozoon lividum

Die sedimentologische und taphonomische Analyse von 11974 Fossilien aus Chengjiang (frühes Kambrium, Stage 3) ergab zwei verschiedene Taphofazies (A und B). Taphofazies A weist überwiegend unbestimmbare organische Reste, Makroalgen sowie wenige, schlecht erhaltene Soft-Body-Tierfossilien auf. Disartikulierte Arthropoden stellen 84,3 % der Individuen (überwiegend einzelne Schalen von *Kunmingella*) und 51,4 % der Arten, Schwämme 7,4 % der Individuen und 22,9 % der Arten. Hoher Zersetzungsgrad der Fossilien vor oder während der Ablagerung.

Taphofazies B enthält mehr Individuen und Arten sowie besser erhaltene Soft-Body-Fossilien. Arthropoden stellen nur 44 % der Individuen und 41 % der Arten. Schwämme, Priapuliden, Lobopoden und Brachiopoden stellen jeweils 6 bis 8 % der Arten. Bezogen auf die Anzahl der Individuen beträgt der Anteil der Priapuliden 26 %, Brachiopoden 24 %, der Schwämme und Lobopoden aber jeweils nur ca. 1 %. Die häufigsten einzelnen Arten dieser Fazies sind: *Kunmingella douvillei* (19 %), *Cricocosmia jinningensis* (19 %) und *Diandongia pista* (18 %).

Taphofazies A umfasst nur eine Teilmenge der Arten der Taphofazies B, aber keine *anderen* Arten; beide Taphofazies gehen daher auf dieselbe Lebensgemeinschaft zurück. Taphonomische Gründe (anstelle biologischer/ökologischer) sind daher für die Unterschiede im Fossilgehalt beider Taphofazies verantwortlich (Palaios 24, 826).

Die Untersuchung fossilhaltiger Aggregate im Maotianshan Shale belegt, dass bereits zu dieser Zeit komplexe ökologische Interaktionen zwischen Beute und Beutegreifern etabliert waren. Drei verschiedene Aggregattypen sind nachweisbar:

- (a) elliptische Aggregate mit Resten von Exoskeletten von Arthropoden wie Bradoriiden und Waptiiden, Trilobiten, Hyolithen sind vermutlich Koproolithen von Anomalocariden und/oder anderen epibenthischen Beutegreifern
- (b) längliche, bandförmige Aggregate aus kleinen, ausgerichteten Hyolithenschalen stellen vermutlich Ausscheidungen infaunaler karnivorer Würmer wie Priapuliden dar
- (c) konzentrische Aggregate, meistens mit zentralem Kern wie z.B. Resten von Eldoniiden oder zweischaligen Arthropoden und einer peripheren Zone aus Fragmenten von Exoskeletten entstanden vermutlich durch bodennahe Strömungen, die um das im Zentrum liegende Tier wirbelten.

Aus diesen Befunden lässt sich die Fauna der verschiedenen Zonen der Wassersäule rekonstruieren:

- (a) endobenthische Beutegreifer (Priapuliden!), die nahe der Sediment-/Wasser-Grenze nach Nahrung suchten

- (b) epibenthische Beutegreifer und Aasfresser (ganz überwiegend Arthropoden)
- (c) Beutegreifer aus dem unteren Abschnitt der Wassersäule wie z.B. Anomalocarididen
- (d) Beutegreifer des mittleren Abschnitts der Wassersäule (wie z.B. Eldoniiden, Ctenophoren, Chaetognathen)

Potentielle Beutetiere, die in Höhe der Sedimentoberfläche lebten, waren somit von „unten“ (infaunal), „nebenan“ (epifaunal) und „oben“ (Wassersäule) bedroht. Die Nahrungsketten waren allerdings noch einfach strukturiert und gingen nicht über das Niveau primärer Karnivoren hinaus. Komplexe Verhaltensweisen wie Jagd (z.B. Anomalocarididen, Priapuliden) und dagegen gerichtete Schutzstrategien der Beutetiere unter Nutzung von Sinnesorganen waren bereits etabliert. Im frühen Kambrium waren demnach rasch neue Ernährungsstrategien entstanden, einhergehend mit einer dramatischen Expansion ökologischer Interaktionen (wie Beute-Räuber-Beziehungen) (Palaios 20, 3).

Qingjiang Biota (518 MA; Serie 2, Stage 3)

Gleich alt wie die Chengjiang Biota sind die Qingjiang Biota mit Burgess-Shale-artiger Erhaltung (518 MA), dominiert von Weichkörperfossilien aus dem distalen Schelfbereich (distaler als Chengjiang; obwohl beide Faunen den äußeren Schelf repräsentieren, gilt Qingjiang aber als noch weiter distal).

Es wurden bisher 101 Metazoen-Taxa gefunden, davon 53 % neu; 85 % Weichkörper-Taxa; 18 Körperbaupläne aller Subkingdom-Taxa; zusätzlich 8 Algntaxa (mit erhaltenen Sporangien). Häufig sind Cnidaria (medusoide und polypoide Formen) sowie Taxa, die Kinorhyncha ähneln.

Wie die Chengjiang-Biota gehört die Fundschicht in die *Wutingaspis-Eoredlichia-Zone* und enthält gleiche Trilobitenarten wie *Eoredlichia intermedia* und einige (wenige) gleiche Weichkörper-Taxa. Die Diversität nähert sich den Burgess und Chengjiang Biota an.

Die größte taxonomische Diversität zeigen (wie in Chengjiang) Schwämme und Arthropoden. Infaunal lebten Priapuliden und Kinorhyncha, sessil-epibenthisch Schwämme und Brachiopoden, beweglich-epibenthisch Lobopoden und Hyolithiden, nektobenthisch Vetulicolia und Arthropoden, pelagisch Quallen, Ctenophoren und Arthropoden. Man fand auch Chordaten.

Nur 8 Arten finden sich auch in Chengjiang (obwohl Chengjiang die am meisten besammelte Fundstelle des Unterkambriums darstellt und sich an unterschiedlichen Lokalitäten deutlich unterschiedliche Faungemeinschaften finden). Es fehlen *Kunmingella* und *Maotianshania* sowie *Fuxianhuia*, was für Unterschiede in der ökologischen Struktur spricht.

Cnidaria sind häufiger und besser erhalten als in Burgess und Chengjiang, einschl. feiner Strukturen wie Tentakel, Körperöffnungen usw. Die Ctenophoren weisen –wie Kronengruppen-Ctenophoren- Tentakel auf und stellen damit infrage, dass frühe Ctenophoren skelettiert und tentakellos gewesen sein sollen. Die Körperbauplan der Ctenophora scheint seit der kambrischen Explosion unverändert geblieben sein. Scalidophora sind durch Priapulida (dominierend), Loricifera und Kinorhyncha (bis 4 cm Länge, heutzutage viel kleiner) repräsentiert. Sie lebten wohl auf dem Meeresboden, während sie heute zur Meiofauna gehören. Entsprechendes gilt für die Loricifera. Beide Gruppen wurden offenbar immer kleiner, je tiefer sie sich in das Sediment gruben. Außerdem sehr häufig kleine Larven < 1 mm oder millimetergroß, nicht zuordnungsfähig.

Die Erhaltung ist besser als in Burgess (Metamorphose) oder Chengjiang (tiefe oxidative Verwitterung); es handelt sich um karbonatige Kompressionsfossilien. Selbst Augen, Kiemen und Darm sind erkennbar. Kein Mineralüberzug durch Pyrit oder Phosphate. Die

Weichgewebsorganismen wurden durch Strömungen von ihren Lebensräume auf dem Schelf oder am Rand des Schelfes in tiefer gelegene, anoxische Settings unterhalb der Sturmwellenbasis transportiert und dort schnell mit Sediment bedeckt, ohne störende Bioturbation. Es wurden im Verlauf der frühen Diagenese zwar Karbonat und Pyrit in den Sedimenten präzipitiert, es erfolgte aber kein Ersatz organischer Masse durch Minerale wie Pyrit.

Faunenliste (3600 Metazoen-Individuen):

Schwämme: *Leptomitus*, *Leptomitella*, *Choia*, *Saetaspongia*, *Halichondrites*, *Crumillospongia*, *Hazelia*, *Paraleptomitella*, *Quadrolominiella*, 8 neue Taxa, Porifera indet.

(dominierend sind Demospongiae)

Cnidaria: *Xianguangia sinica*, 8 neue Cnidaria-Taxa (35 % aller Individuen sind Cnidaria; Seeanemonen und Quallen)

Ctenophora: 3 neue Taxa

Dinomischus (? Lophotrochozoa)

Allonia (Chancelloriida)

Hyolithen: *Archotuba*, *Ambrolinevitus*, *Burithes yunnanensis*; 3 neue Hyolithentaxa, Hyolithida indet.

Brachiopoden: *Lingulella*, *Heliomedusa*, *Diandongia*, neues Brachiopodentaxon, Brachiopoda indet. (nur 8 Brachiopoden-Individuen gefunden!)

Mollusken: 1 neues Taxon (nur 1 Mollusken-Individuum gefunden)

Arthropoden (30 Gattungen einschl. 10 neue Taxa):

Burgessia

Naraoia, *Misszhouia*, 3 neue Naraoiden-Taxa

Mollisonia, *Leancoilia*, *Alalcomenaeus*, 1 neuer Leancoiliid

Trilobiten: *Redlichia*, Ptychopariida, *Estaingia*, *Kuanyangnaspis*, zwei neue Trilobitentaxa

Liangshanella, *Isoxys*, *Branchiocaris*, *Tsunyiella*, *Sunella*

Combinivalvula

9 neue Arthropodentaxa (davon 1 bivalv), Arthropoda indet.

Stamm-Arthropoden: *Amplectobelua*, *Hurdia*, zwei neue Radiodonta, zwei neue Lobopoden

Palaeoscolecid

Priapulida: *Corynetis*, ?*Selkirkia*, 3 neue Priapuliden, 1 Priapulide indet.

3 neue Kinorhyncha-Taxa

Vetulia, zwei neue Vetulicolia-Taxa

Eldonia

Yunnanozoon, *Banffia*

?Echinodermata (pentaradial)

?Enteropneusta

?Urochordata

?Vertebrata

6 Problematica; ? Annelida (cf. *Burgessochaeta*)

(Sci. 363; 1338 + 1285)

Faunenentwicklung im Laufe des Unterkambriums:

An der Grenze zum Kambrium, z.T. schon kurz davor, beginnt der Aufstieg einer neuen Metazoen-Fauna, der Small-shelly-Fauna mit ersten kleinen Skelettelementen: Schalen, Hülsen, Plättchen, Kegelchen, verbunden mit Ichnofossilien in Form von Schleifspuren, Fußtritten und Kothaufen. Urheber waren z.B. molluskenähnliche Halkieriiden (die vermutlich aber zu den Brachiopoden führen!), aber auch Onychophoren wie *Mikrodictyon* mit 20 Beinen (Chengjiang,

Burgess). Es handelt sich um erste Versuche, den Körper mit mineralischen Elementen zu verstärken. Auch diese Entwicklung verlief langsam; die frühkambrischen Small-shelly-Tierchen trugen nur Teilskelette, 10 MA später war die Urfauna dagegen schon "hochgerüstet", wie jüngere Funde aus Chengjiang beweisen: Trilobiten und andere Arthropoden, darunter *Anomalocaris*, von dem vermeintliche Bisspuren an Trilobitenpanzern gefunden wurden. Die Chengjiang-Fauna enthält insgesamt > 190 Arten, darunter Small-shelly-Species, Onychophoren (*Hallucigenia*), *Anomalocaris*. Inzwischen ist aber klar, dass *Anomalocaris* selbst nicht der Urheber dieser Bisspuren sein kann (Natwiss. 99, 501).

Im Tommotian unterscheidet sich die Faunenzusammensetzung noch sehr vom höheren Unterkambrium; es fehlen u.a. noch Hartkörperfossilien von Trilobiten (vermeintliche Spuren von Weichtrilobiten reichen dagegen weiter, evtl. bis ins Präkambrium zurück). Vorhanden sind im Tommotian bereits:

- Hexactinellide Schwämme (schon im ob. Ediacaran vertreten)
- Archaeocyathen
- inartikulate Brachiopoden
- Gastropoden (*Aldanella*) und ähnliche Weichtiere (*Tommotia*, *Anabarella* als Cephalopodenvorläufer?, *Yochelcionella*, *Latouchella*), die in die Verwandtschaft der Monoplacophoren gestellt werden. *Tommotia* war hornförmig, *Latouchella* und *Anabarella* wie gekrümmte Spitztüten, *Aldanella* bereits schneckenartig gewunden.
- Hyolithiden
- Onychophoren und Anomalocariden
- Textularien (zu den Foraminiferen gehörig)
- Medusenartige (als Überlebende aus der Ediacara-Fauna)
- einige systematisch unsichere Gruppen, u.a. röhren- und hornförmige Konstruktionen (*Hyolithellus*, *Lenargyrion*). *Hyolithellus* war vermutlich ein Stammgruppen-Annelide.
- *Markuelia* aus dem unt. Tommotium Sibiriens ist ein Embryo eines Stammgruppen-Scalidophoren (Details s. Würmer)

Insgesamt dauerte es 10 – 12 MA, bis nach der PC-C-Grenze Hyolithen, Halkieriiden, echte schalentragende Mollusken und vielleicht Chaetognathen auftraten, und die ersten Körperfossilien von Brachiopoden, Arthropoden, Chordaten und Echinodermen erschienen erst 10 – 25 MA nach der PC-C-Grenze. Spurenfossilien deuten allerdings auf ein früheres Erscheinen einiger Gruppen, besonders Arthropoden, aber insgesamt dauerte es noch eine relativ lange Zeit nach der PC-C-Grenze, bis Kronengruppentaxa nachweisbar werden.

Im untersten U-Kambrium (und dann deutlich verstärkt ab Atdabanian) erschienen auch erstmals grabende Organismen als Fossilien. Möglicherweise hing diese auf breiter Front ablaufende Entwicklung zu grabender Lebensweise mit dem ersten Auftreten von Räubern zusammen, das Eingraben auf dem Meeresboden als Fluchtmittel. Im alleruntersten Kambrium war die Bioturbation dagegen noch nicht sehr stark ausgeprägt.

Obleich schon im alleruntersten Kambrium diverse und komplexe Grabspuren auftreten (z.B. Chapel Island Formation, Neufundland: *Gyrolithes*, *Planolites*, *Skolithos*, *Treptichnus pedum*), unterscheiden sich diese allerdings noch deutlich von den typischen phanerozoischen Grabbauten. Infolge fehlender Durchmischung durch Bioturbation waren die Schlammschichten stabil genug, dass offene Grabbauten in ihnen auf Dauer Bestand hatten. Zur *Rusophycus avalonensis*-Zone, die auf die *Treptichnus-pedum*-Zone folgt, nimmt die Diversität der Grabbauten weiter zu. (Palaios 17, 3).

Im frühesten Unterkambrium beschränkte sich die Ichnofauna noch weitestgehend auf Tiere, die sich parallel zur durch mikrobiellen Matten gebundenen und stabilisierten Sedimentoberfläche bewegten (horizontale Spuren oberhalb, innerhalb unter unterhalb mikrobieller Matten). Sie nutzten die an organischen Stoffen reichen Sedimentschichten im unmittelbaren Kontext der mikrobiellen Matten. Ab dem Tommot werden dann Detritusfresser häufig, die das Sediment durchdrangen. Durch die Aktivität dieser infaunalen Metazoen steigerte sich auch für andere Taxa die Bewohnbarkeit und Primärproduktivität und damit auch die Attraktivität der oberen Sedimentschichten als Lebensraum (Palaios 14, 58). Nach dem Ordovizium beschränkten sich Grabspuren, die parallel zur Sedimentoberfläche verlaufen (also horizontale Bioturbation), auf Tiefseeregionen oder aus anderen Gründen gestresste marine Lebensräume. In den übrigen Lebensräumen waren Metazoen, die zur Nahrungsaufnahme horizontale Grabstrategien im Kontext mit mikrobiellen Matten verfolgten, inzwischen ersetzt worden durch Metazoen, die Strategien der vertikal-orientierten Bioturbation verfolgten (Palaios 14, 53).

Auch der starke Rückgang der sessilen, aufrecht stehenden oder flach auf dem Meeresboden hingestreckten "Vendozoa" (die den Bewuchs aus Mikroben, besonders Cyanobakterien, abweideten und/oder photosynthetisierende Mikroorganismen als Symbionten enthielten) mag mit diesen ersten räuberischen Tieren in Zusammenhang stehen. Außerdem erscheinen an der Basis des Atdabanians die (Hartkörper-) Trilobiten sowie noch im unt. Atdabanian mit *Fordilla* die Muscheln. Arthropodenspuren (*Rusophycus*) bereits im Nemakit-Daldynian.

Bioturbation durch Würmer oder benthische marine Tiere ermöglicht eine gute Belüftung und Durchmischung des Meeresbodens und trägt damit zur Dekomposition sedimentierter organischer Materie bei, verändert aber auch die Chemie des Meereswassers (Vervielfachung der marinen Sulfatkonzentration). Dies ist die Voraussetzung dafür, dass sich im Phanerozoikum verdunstungsbedingt Sulfatmineralien (Gips) ablagern konnten. (PNAS 106, 8123).

Die Fauna des gesamten U-Kambriums ist fast ausschließlich auf die Küstengebiete der Epikontinentalmeere und den Benthos (Bodenbereich) beschränkt.

Allerdings lässt sich auch in Tiefseeablagerungen des U-Kambriums eine Ichnofauna nachweisen, wobei es sich aber überwiegend um die Spuren von wurmförmigen Organismen handelt, die im Kontext mikrobieller Matten (z.B. als Suspensionsfresser, mobile Matten-Graser, stationäre Matten-Unterminierer) lebten, darunter aber auch Spuren von Arthropoden (*Diplichnites*). Die Ichnofossilien sind mit einer Ausnahme (Bauten an der Basis von Turbiditen) auf die obersten Millimeter des Substrates beschränkt, was den ökologischen Zusammenhang mit den mikrobiellen Matten belegt. So strukturierte Ichnofaunen waren in der Tiefsee des Vendiums und Kambriums weit verbreitet. Die Lebensgemeinschaften der Tiefsee unterschieden sich im U-Kambrium insofern deutlich von denen jüngerer Zeiten; im Zentrum ihrer Ökologie standen die mikrobiellen Matten. Ernährungsstrategien, in deren Mittelpunkt mikrobielle Matten standen (typisch fürs Vendian!), persistierten in der Tiefsee somit deutlich länger als im flachen Wasser (Palaios 18, 572).

(Zum PC-C-Übergang sowie zur Persistenz von Ediacara-Formen in das U-Kambr. s. auch unter "Ediacaran". Insgesamt erscheint der Übergang zunehmend „weicher“ und nicht mehr als so gravierender Bruch wie früher angenommen).

Vier-Stufen-Modell der kambrischen Explosion nach McMENAMIM:

1. **Stufe: Ediacara-Fauna** (ab Ende der Gaskiers-Eiszeit) mit den typischen Ediacara-Tieren und ein oder zwei Arten mit belegten Hartteil-Fossilien (*Cloudina*, *Sinotubulites*). Daneben Spuren, Fährten, flache Grabbauten an der Oberfläche des Meeresbodens (?Untertunnelung mikrobieller Matten).
2. **Stufe: formenarme Hartteilfauna** mit Faunen, die ca. 5 Tierarten mit Hartteilen gleichzeitig umfassen. Hartteile aus Kalziumphosphat, z.B. das fangzahnähnliche Fossil *Protohertzina*. Es ähnelt mikrostrukturell den scharfen Fangzähnen rez. Pfeilwürmer (Chaetognatha), deren Mundpartie von einem Kranz chitiniger Greifhaken umgeben ist. *Protohertzina* diente vermutlich ähnlichen Lebewesen zu demselben Zweck und ist das erste Fossil, **das sich eindeutig als Teil eines räuberischen Tieres identifizieren läßt**. Daneben erste Hartteilmossilien aus Calciumcarbonat.
Starke Zunahme fossiler Spuren und Fährten, erste tiefe vertikale Grabbauten; erste komplizierte Spurenfossilien (*Phycoides pedum*: Abfolge von Weide- und Grabbewegungen); Fährten mit paarigen Impressionen krabbelnder und scharrender Gliederfüßer.
Ediacara-Fossilien (bis auf eine Ausnahme) erloschen oder nicht mehr dokumentiert, da die Weichkörper Aasfressern zum Opfer fielen? Neuerdings aber typische farnwedelartige Fossilien gemeinsam mit unterstkambrischen Spurenfossilien in Südaustralien nachweisbar (Uratanna-Fauna; s. Ediacaran), siehe außerdem *Stromatoveris* im Atdabanian von Chengjiang (s. unter „Vendobionta“)
Typische Fossilien der 2. Stufe: *Protohertzina*, *Anabarites*, *Phycoides*, Spuren von Gliederfüßern (sie alle treten an der Basis der 2. Stufe auf); aus der Ediacara-Fauna persistiert *Sinotubulites*, n.a.A. auch noch *Cloudina* zu Beginn der 2. Stufe. Fraglich: tiefe Grabbauten.
Stratigraphie: Manykaian (=Nemakit-Daldynian)
3. **Stufe: Hartteilfaunen mäßiger Formenmannigfaltigkeit** (>5, aber < 15 Hartteilarten gemeinsam in einer Fauna); Erscheinen der Archaeocyathen, Brachiopoden und tiefen Grabbauten in größerem Umfang an der Basis der 3. Stufe, *Lapworthella* (panzerhemdartig) in der Mitte der 3. Stufe. Archaeocyathen noch auf die Sibirische Plattform beschränkt. *Sinotubulites* ist verschwunden, *Anabarites* und *Protohertzina* persistieren bis in die 4. Stufe.
Stratigraphie: ungefähr dem Tommotium entsprechend
4. **Stufe: erste artenreiche Hartteilfaunen**; erste Trilobiten an der Basis der 4. Stufe; weitere Ausbreitung der Archaeocyathen
Stratigraphie: Atdabanian

Entwicklung der Spurenfossilien um die PC-C-Grenze herum: die Spurenfossilien aus dem Übergangsbereich zwischen Präkambrium und Kambrium stammen, soweit beurteilbar, von Tieren, die an der Sedimentoberfläche fraßen, z.B. horizontale Spuren in weichem Sand, gerade oder zickzackartige Reihen kurzer, U-förmiger Grabgänge in festem Ton, zylindrische Kammern mit Öffnung zur Sedimentoberfläche. Zur gleichen Zeit entwickelten sich erstmals protektive Skelette bei Tieren, die oberhalb der Sedimentoberfläche lebten. Offenbar reagierten die Tiere in unterschiedlicher Weise auf das Auftreten der ersten Beutegreifer: entweder sie gruben sich ein, oder sie entwickelten Schutzskelette. Echte Schlammfresser erschienen erst später; nachweisbar im ob. Tommotian in Form horizontaler Spreitenbauten. Die meisten der infaunalen Spuren dürften auf Verwandte von Priapuliden (Rüsselwürmern) zurückgehen (Paleobiol., Sommer 2005).

Die Fauna von Chengjiang umfasst über 190 wissenschaftlich beschriebene Arten aus ca. 20 Stämmen; etwa die Hälfte der heutigen Stämme ist bereits in Chengjiang vertreten. Gliederfüßer stellen 50 % der Fauna. Die verschiedenen Etagen der Wassersäule waren bereits besiedelt: in der Bodenschicht grabende Tiere und Würmer (Priapuliden = Rüsselwürmer; Sipunculiden = Spritzwürmer); darüber Arten, meist Gliederfüßer (Trilobiten), Naraoiiden (Schwestergruppe der Trilobiten) sowie Hyolithen, die sich auf dem Sediment fortbewegten, sowie Kleinstlebewesen, die an der Wasser-Sediment-Grenzfläche lebten, darunter die massenhaft vorkommenden ostracodenähnlichen Bradoriiden (millimetergroß, durch zweiklappiges Rückenschild geschützt), Lebensweise ähnlich Ostracoden (dafür spricht auch, dass die Bradoriiden erloschen, als die Ostracoden i.e.S. vor 490 MA erschienen).

Darüber sessile Lebewesen wie Schwämme, in Bodennähe schwimmende Lebewesen (meist Arthropoden, aber auch Pfeilwürmer, Rippenquallen, quallenähnliche Tiere) sowie frei schwimmende oder pelagische Organismen wie das Zooplankton, darunter auch kleine Gliederfüßer mit zweiklappigem Schild ähnlich heutigen Hochsee-Muschelkrebse. Die Existenz von reichem tierischen Plankton soll im U-Kambrium die wegbereitende Innovation für die Entwicklung der heutigen Nahrungsketten gewesen sein (Spektr. Wiss. 4/2006).

Chengjiang repräsentiert eine Flachwasserfauna, die mittelkambrische Kaili-Fauna (Provinz Guizhou) stammt aus tieferem Wasser (ca. 150 – 200 m).

Größenentwicklung im frühen Kambrium zwischen 540 und 510 MA auf der Sibirischen Plattform (Sci. Rep. 10: 6784).

Archaeocyathen, Hyolithen und helcionelloide Mollusken zeigten dynamische und synchrone Größentrends mit einem gemeinsamen Maximum der Körpergröße im spätesten Tommot/frühen Atdabanian und erneut im späten Atdabanian/frühen Botomian sowie auffällig geringeren Körpergrößen im mittleren Atdabanian und nach dem Sinsk Anoxic Event, der vor 513 MA begann. Nach dem Sinsk Event blieben alle drei Gruppen klein (Lilliput Effect). Diese Veränderungen der Körpergröße werden auch von individuellen Arten nachgezeichnet und korrelieren positiv mit Artbildungsraten und der Gesamtdiversität auf Artniveau. Den Sinsk Event überlebende Arten wurden ebenfalls kleiner, d.h. es kam nicht nur zu einer selektiven Extinktion großer Arten.

Calcitische Brachiopoden (Rhynchonelliformea) zeigen dagegen eine generelle Zunahme der Körpergröße und Zunahme der Artdiversität. Phosphatische Brachiopoden (Linguliformea) zeigen eine Abnahme der Körpergröße, die negativ mit der Diversität korrelierte. Beide Brachiopodengruppen erholten sich rasch nach dem Sinsk Event. Nur einige Arten beider Brachiopodengruppen erfuhr beim Sinsk Event eine vorübergehende Abnahme der Körpergröße.

Maximal- und Durchschnittsgrößen der allerersten Brachiopoden (die zu den Linguliformea gehören, ab ca. 535 MA) waren deutlich größer als jene der meisten anderen frühkambrischen Arten, auch größer als die erste Rhynchonelliformea, die erst später erschienen. Die Größe der ersten Linguliformea könnte von ihren Vorfahren (Tommotiiden oder große hyolithenartige Formen) ererbt sein.

Die synchronen Veränderungen der Körpergröße bei sessilen Archaeocyathen, hemi-sessilen Hyolithen und mobilen Helcionellida sprechen dafür, dass es externe Einflüsse gab wie episodische Veränderungen des Sauerstoffgehalts oder der Bioproduktivität, die Körpergröße und Artbildung beeinflussten. Brachiopoden schienen davon unbeeinflusst zu bleiben und reagierten in anderer physiologischer Weise.

Die Lebensverhältnisse auf der Sibirischen Plattform waren als solche im Zeitverlauf stabil, aber das Kambrium war insgesamt durch Variationen im Sauerstoffgehalt gekennzeichnet, und die größten Archaeocyathen lebten in einer < 2 MA langen Phase mit besonders hohem Sauerstoffgehalt. Riffbildende Schwämme waren offenbar sehr sauerstoff-sensibel; dies galt später auch für die hyperkalzifizierte riffbildende Schwämme (wie Stromatoporen) während des späten Devons und an der PTG, einhergehend ebenfalls mit ausgedehnten Anoxien und einer reduzierten Aragonit-Sättigung des Oberflächenwassers.

Mollusken haben den zwei- bis dreifachen Sauerstoffbedarf im Vergleich zu gleich großen Brachiopoden; dies erklärt, warum Brachiopoden kaum beeinträchtigt vom Sinsk Event weiter diversifizierten, während viele Kalzifizierer am Sinsk Event nahezu ausstarben, wohl als Folge fehlender Toleranz gegenüber niedrigen Sauerstoffgehalten und Hyperkapnie. Die Kalzifizierer reagierten mit einem „Lilliput Effect“ nach dem Sinsk Event, während die linguliformen Brachiopoden und Kieselschwämme mit einer Größenzunahme innerhalb bereits etablierter Arten den gegenteiligen Effekt zeigten.

Vor 508-498 MA erfolgte die Botomisch-toyonische Extinktion zeitlich parallel zur Kalkarindji Magma-Provinz. Diese hatte möglicherweise schädliche Folgen für die Riffgemeinschaften des spätesten Unterkambriums, erfolgte aber zeitlich nach den hier beschriebenen Größenveränderungen vor und nach dem Sinsk Event.

Weder Copes Gesetz noch andere Gesetze können die differenzierten Veränderungen der Körpergröße im U-Kambrium auf der Sibirischen Plattform erklären, die offenbar von fluktuierendem Sauerstoffgehalt oder Produktivitätsunterschieden im flachen Meereswasser gekennzeichnet waren, wobei die unterschiedlichen Reaktionen in verschiedenen Tiergruppen auf unterschiedlicher Physiologie und den energetischen Kosten der Kalzifizierung beruhen dürften.

Gründe der kambrischen Explosion:

1a) An der PC-C-Grenze soll sich der **Chemismus der Meere verändert** haben (vgl. dazu auch Punkt 9); nach einer Theorie kam es zu einer starken Zunahme von Phosphaten (das P-Angebot ist der limitierende Faktor für jegliche Biomasse); der Phosphathaushalt und -kreislauf muß sich zu dieser Zeit verändert haben, da erstmals Knollenphosphorite gebildet wurden, was für eine wachsende Verfügbarkeit von Phosphaten spricht (die allerdings auch schon nach den proterozoischen Vereisungen einsetzte!); nach einer anderen Theorie kam es zu einer relativ plötzlichen Beendigung der vermeintlichen Alkalität des Ur-Ozeans, verbunden mit einem starken Anstieg der Ca-Konzentration (dann aber verbunden mit einer eher abnehmenden Phosphatkonz.). Wie Meerwasserinklusionen in Steinsalzen beweisen, ist der Ca-Gehalt um die PC-C-Grenze herum auf das Dreifache angestiegen. Später hatte dann der Ca-Gehalt im Meer (sowie die Mg-Ca-Relation) einen großen Einfluss auf die Entwicklung von Rifforganismen (z.B. Korallen, aber auch riffbildende Muscheln).

Da **höhere Ca-Konzentrationen** zelltoxisch sind, mußten aktive Mechanismen entwickelt werden, das in die Zellen eindringende Ca gegen einen Diffusionsgradienten aus den Zellen zu befördern (auch die Mehrzelligkeit ist bereits ein Schutzmechanismus gegen hohe Ca-Konz.); mit der Erfindung aktiver Ca-Transport-Mechanismen war aber auch die Voraussetzung geschaffen, Ca im Körper zu deponieren und nutzbringend einzusetzen.

So kam es beim Überschreiten einer bestimmten Ca-Konz. im Meer zu einem plötzlichen, massiven Auftreten hartschaliger Organismen, deren Grundbaupläne bereits präexistierten.

Zwischen 544 und 515 MA verdreifachte sich die Kalzium-Konzentration im Meerwasser, wahrscheinlich infolge der **Erosion der riesigen, 8000 km langen Transgondwanischen Bergkette**, die zwischen 650 und 515 MA infolge des Auseinanderbrechens des Megakontinents Rodinia entstanden war (s. FEDONKIN et al., S. 30). (Die Bildung Rodinias begann vor 1300 MA; zwischen 1000 und 700 MA war dies ein stabiler Superkontinent, der dann zerbrach) (s. hierzu auch Punkt 9: „Great Unconformity“).

Zwischen 540 und 550 MA existierten skelettale Taxa zeitgleich mit nahe verwandten nicht skelettierten Taxa, sowohl bei ein- wie mehrzelligen Lebewesen. Die skelettierten Formen lebten aber nur in Regionen mit hohem Karbonatgehalt. Eine Änderung im Chemismus der Meere zu karbonatreicheren, alkalischeren Habitaten dürfte die Entwicklung von Biomineralisation gefördert haben (Nat. 544: 9).

Außerdem begünstigt Kalzium – jedenfalls bei Schwämmen – das „Zusammenkleben“ mehrzelliger Strukturen wie eine Art Kitt (BdW 1/10, 14).

1b) Die kalkigen Außenskelette waren nach einer anderen Theorie (1991) eine **notwendige Reaktion auf räuberische Freßfeinde** (z.B. *Anomalocaris*); so könnte man erklären, weshalb die u.U. ohnehin aus toxikol. Gründen erforderliche Ca-Deposition gerade in Form von Außenskeletten, Schutzeinrichtungen etc. erfolgte, da die Freßfeinde einen enormen Selektionsdruck erzeugten. Im untersten Kambrium waren die Tiere noch in unterschiedlichster Form gepanzert (z.B. Halkieriiden kettenpanzerartig mit Skleriten), im Mittelkambrium verschwand diese kettenhemdartige Panzerung zugunsten durchgehender Schalen, was mit dem Auftreten von Räubern mit funktionellen Kiefern und Zähnen (wie *Anomalocaris*) in Verbindung stehen könnte, da durchgehende Schalen weitaus effektiveren Schutz bieten als Sklerite. Bereits die Bohrlöcher an oberproterozoischen *Cloudina* lassen aufgrund ihrer Größenselektivität (in bezug auf die Röhrengöße) schließen, daß sie von räuberischen Tieren mit sensorischen Fähigkeiten (Größenerkennung) angelegt wurden.

Theoretisch hätte es genügt, wenn zu Beginn des Kambriums ein einziger bisher aasfressender Wurm zur Ernährung (auch) von lebenden Tieren übergegangen wäre --- alle weiteren Veränderungen wie das plötzliche massenweise Auftreten hartschaliger Tiere könnten von diesem neuen Selektionsfaktor ausgegangen sein.

Funktion der Hartgewebsentwicklung:

- a) Detoxifikationsprozeß (Ca), ggf. Speicher für Phosphor (Wirbeltiere!)
- b) Schutz vor UV-Strahlung bei Besiedlung flacher Küstenmeere im Zusammenhang mit der zunehmenden Entstehung solcher Lebensräume durch das Auseinanderbrechen des

Superkontinents Rodinia

- c) Verbesserung der Biomechanik für Fortbewegung und Ernährung (im Zusammenhang mit der Differenzierung in karnivore und herbivore Tiere); der entscheidende Schritt ist die Kombination von Hartteilen mit Muskeln, so daß sich die Hartteile als Hebel bewegen lassen.
- d) Schutzmechanismus als Reaktion auf Freßfeinde, die zugleich einen sehr effektiven Selektionsdruck zugunsten der Perfektionierung von Schutzmechanismen erzeugten.

Da der Sauerstoff nun nicht mehr über die Körperoberfläche aufgenommen werden konnte (wie bei den ungeschützten Ediacara-Tieren, für die ein O₂-Gehalt im Wasser in Höhe von 7-8% des rez. Wertes ausgereicht hätte, wie z.B. heute noch bei Quallen), war ein gegenüber den Anforderungen der großflächigen Ediacara-Tiere erhöhter O₂-Gehalt im Wasser erforderlich. Voraussetzung für die Entstehung von Außenskeletten war also nicht nur eine entsprechend hohe Verfügbarkeit von Ca und P, sondern auch ein O₂-Gehalt von wahrscheinlich mind. 10 % der rez. Konzentration.

Die Zeit vor dem Beginn der Ediacara-Fauna war durch einen zusammenhängenden Superkontinent, eine zurückliegende Vereisung und relativ nährstoffarme Ozeane gekennzeichnet; die kambrische Fauna durch einen auseinanderbrechenden Superkontinent, ausgedehnte flache tropische Küstenbereiche und eine gute Nährstoffversorgung.

1c) Daneben wird diskutiert, daß die Tiere vermehrt **von planktonischer zu benthischer Lebensweise** übergingen, deshalb Skelette entwickelten. Damit geht auch die Zunahme und Diversifikation der Spurenfossilien einher. Außerdem könnten starke tektonische Bewegungen, verbunden mit raschen Änderungen der geographischen Lage sowie des Klimas, zu Evolutionssprüngen geführt haben.

1d) Möglicherweise Zunahme der **Sauerstoff-Konzentration infolge der Landbesiedlung durch z.B. niedere Pflanzen** (Flechten, nach molekularkladistischen Analysen auch primitive Bryophyten usw., siehe unter „1400 – 1200 MA“) (man geht heute davon aus, dass der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre im Ediacaran und Kambrium relativ stark schwankte).

1e) **Der Sauerstoffgehalt im Meereswasser spielt eine wichtige Rolle für die Entstehung komplexer Nahrungsketten.** Heutzutage stellen Polychaeten den dominierenden Anteil an der Makrofauna in Tiefsee-Sedimenten. In Zonen mit niedrigem Sauerstoffgehalt ist der Anteil der Karnivoren in diesen Faunengemeinschaften aber gering, und die Diversität karnivorer Taxa ist ebenfalls klein. Erst ein höherer Sauerstoffgehalt erlaubt komplexere Nahrungsketten (PNAS 110: 13446).

1f) **erhöhte Primärproduktion der Ozeane;** die Entstehung und massenweise Ausbreitung tierischen Planktons könnte die marine Nahrungskette in Gang gesetzt haben; ihr Detritus wurde zu einer neuen reichen Futterquelle. Das räuberische Miteinander in den neuen Nahrungsketten

verkomplizierte die tierischen Lebensweisen und verstärkte den Diversifikationsprozess (Spektr. Wiss. 4/2006 S. 66).

2) Ein weiterer Aspekt besteht darin, daß ein komplexer Organismus schon durch den **Umbau weniger Gene** verändert werden kann und daß die Evolution bei Mehrzellern mit mehreren verschiedenen Zelltypen schneller verläuft als bei präkambrischen Lebewesen mit nur wenigen Zelltypen.

Die **Stabilität der im Kambrium etablierten Baupläne** läßt sich auch embryologisch erklären, indem die genetischen Entwicklungsprogramme für die Embryonalentwicklung damals fest etabliert wurden und die Freiheitsgrade und evolutionäre Plastizität damit einschränkten. Die Ontogenese ist ein fein abgestimmter Prozeß, der keine radikalen Umgestaltungen verträgt: Mutationen im Bereich der Entwicklungsgene führen meist zu Mißbildungen oder zum Absterben. Umgekehrt führt die Entwicklung eines neuen Basismechanismus der Embryonalentwicklung zu einer raschen Diversifikation aufgrund von Modifikationen des neuen Grundentwicklungsplanes. Nach Untersuchungen der Entwicklungsgene rezenter Taxa müssen diese Gene jedoch schon lange vor der kambrischen Explosion zur Verfügung gestanden haben; die kambr. Explosion ist danach nicht mit der Entstehung neuer Gene selbst, sondern mit Nutzung bereits präexistenter Entwicklungsgene in einer neuen, komplexeren Weise verbunden.

Die genetisch bedingte Einschränkung der ontogenetischen Plastizität nach Fixation der Entwicklungsprogramme würde auch erklären, wieso nach dem Massensterben am Ende des Perms wieder Erwarten keine neuen Baupläne entwickelt wurden. Die Artbildungsrate selbst (also kleine Variationen, die nicht prinzipielle Bauplanveränderungen bedingen) wird durch diese ontogenetisch eingeschränkte Plastizität dagegen nicht beeinträchtigt: statistische Untersuchungen ergaben, daß sich die Fähigkeit zur Bildung neuer Arten seit dem Kambrium nicht vermindert hat.

[Das Disparitätsproblem (eine so hohe morpholog. Disparität wie im Kambrium sei später nie mehr erreicht worden) entpuppte sich in morpholog. Untersuchungen an kambrischen Arthropoden als Artefakt, weil viele kambr. Arthropoden, aber auch Echinodermen u.a. taxonomisch nicht sicher zuzuordnen sind und für viele Problematika eigene Klassen aufgestellt wurden. Selbst die Disparität der Burgess-Arthropoden ist nicht größer als die rezenter Arthropoden].

3) **Zunahme der Provinzialität:** die fortschreitende Vergrößerung der Ozeane zwischen den Kontinenten bedingte Unterschiede im Artenspektrum verschiedener klimatisch gleichartiger Bereiche. Schließlich entstanden Karbonatgürtel (als Ansammlungen kalkiger Hartteile von Lebewesen) entlang der Ränder einiger Kontinente; so entstanden barriereriff-artige Flachmeerbereiche mit eingeschränktem Zugang zur offenen See, was zu einer Isolation der Flachmeerfaunen und entsprechender Diversifikation führte (besonders bei Trilobiten, z.B. bei den Olenelloiden: J. Palaeont. 73, 176). Tektonische Ereignisse sind demnach bisher als ein Faktor, der bei der kambrischen Explosion eine Rolle spielte, unterschätzt worden (vgl. 1 c).

4) **Komplexe Nahrungsketten** untereinander verknüpfter Tiergemeinschaften schaffen ihrerseits wiederum Nischen für weitere neuartige Typen, wobei der Zunahme räuberischer Aktivitäten (*Protohertzina*, *Anomalocaris*, Bißspuren an Trilobiten etc.) sowie Reaktionen darauf (tiefe Grabbauten, Sklerite, kettenhemdartige Außenskelette, Stacheln z.B. bei Trilobiten) eine Schlüsselrolle zukam.

Präkambriische Bewohner des Meeresbodens waren daran angepasst, sich über mattenartige Bakterienrasen zu bewegen, die den Meeresgrund großflächig überzogen. Als im untersten Kambrium einige Bilateria die Fähigkeit erlangten, sich senkrecht in den Meeresboden zu bohren, wurden die Bakterienmatten zerstört; es entstand eine breiige Bodenoberfläche. Gleichzeitig traten die ersten Beutegreifer auf. Unter diesen veränderten Umständen kam es – nachdem die typischen embryonalen Entwicklungsmuster bereits etabliert waren – zu einem Aufblühen von Tieren, die die Vorteile aus den neuartigen Lebensräumen schöpften; eine grundlegende Änderung der genetischen Ausstattung hat dabei wohl nicht stattgefunden; da diese schon vorhanden war, konnten die Tiere so rasch auf die veränderten Umweltbedingungen reagieren.

5) Entwicklung von Mosaikproteinen durch "Exon-shuffling": Untersuchungen an rez. Schwämmen ergaben, daß diese bereits Gensequenzen aufweisen für die einzelnen Bausteine komplexer Mosaikproteine von höheren Metazoa (s. unter „Schwämme“ im „Ediacaran“). Derartige modulare Proteine, zusammengesetzt durch Exon-shuffling, sind spezifisch für alle Metazoenstämme, fehlen aber bei Pflanzen und Protisten. Der entscheidende genetische Schritt, der der kambrischen Explosion zugrundeliegt, wäre danach die "Modularisation" gewesen, d.h. bereits präexistierende Proteindomänen wurden umgewandelt in mobile Module, die die Zusammensetzung von Mosaikproteinen ermöglichten (z.B. findet sich die Domäne für Immunglobulin schon in einem Zellwandprotein der Hefe). Offenbar stand vor ca. 1 MrA die Bildung spezieller Proteindomänen im Vordergrund; nachdem eine bestimmte, kritische Anzahl von Domänen mit sich unterscheidenden Faltungen entstanden war, erlaubte der dann neu etablierte Prozess der Modularisation die rasche Bildung einer ganzen Reihe von Mosaikproteinen durch exon-shuffling. Dieser Prozeß läßt sich bis zu den Schwämmen zurückverfolgen, die viele (für Metazoen) primordiale Proteine und Module aufweisen, die bei höheren Metazoa in komplexer Weise zusammengesetzt werden.

6) MikroRNA (miRNA): RNA-Abschnitte, die nicht in Proteine translatiert werden, aber wichtige regulatorische Funktion aufweisen. Sie wurden kontinuierlich dem Genom der komplexeren Eukaryonten wie z.B. Wirbeltieren hinzugefügt; finden sie einen Nutzen im genetischen Netzwerk, werden sie in der weiteren Evolution stark konserviert beibehalten. Nach molekularkladistischen Daten kam es zwischen 550 und 505 MA zu einer außergewöhnlich starken Akquisition von miRNA in der Vertebratenlinie – gleichzeitig mit dem Auftreten komplexer Vertebratenmerkmale wie Kopf, Thymus, Kiemen, Nieren. So konnten Zellen komplexere Regulationssysteme aufbauen und neue und diversere Funktionen entwickeln; es entstanden auch neue Zelltypen (betrifft jedenfalls Vertebratenlinie) (Nat. 461, 164).

7) Geodynamisches Modell (s. Spektr. Wiss. 10/2004 S. 57): die Oberfläche des langsam erkaltenden Globus wurde gerade so kühl, dass komplexe vielzellige Organismen gedeihen konnten; diese verstärkten ihrerseits die Abkühlung, indem sie die Verwitterung intensivierten, durch die CO₂ gebunden wurde; in einer positiven Rückkoppelung sank die Oberflächentemperatur rasch so weit, dass plötzlich optimale Lebensbedingungen für höhere Organismen herrschten. So soll um die PC-C-Grenze herum die Oberflächentemperatur der Erde von ca. 35 Grad auf unter 20 Grad gefallen sein; die Biomasse an organischem Kohlenstoff stieg von 800 auf 1100 Milliarden Tonnen (s. oben unter „Vorbemerkung 4“).

8) Letztlich war auch im Jahr 2005 (vgl. Sci. 310, 1910) immer noch offen, ob es sich bei der kambrischen Explosion um ein reales Phänomen oder einen **Artefakt der Fossilüberlieferung** handelt. Molekularkladistische Untersuchungen kommen je nach gewählter Methode zu unterschiedlichen Ergebnissen; sie reichen von einer Divergenzperiode für die verschiedenen Phyla der Tiere von mehreren 100 MA Dauer während des Präkambriums bis zu einer raschen Divergenz innerhalb von zwei kurzen Phasen mit jeweils nur wenigen MA Dauer (was auch dem Fossilnachweis entsprechen würde). Allerdings weist die letztgenannte Studie (Sci. 310, 1933) einige methodische Mängel auf (Sci. 310, 1910). Neuere Daten s. unten unter „Sci. 334, 1092“).

9) Rolle der “Great Unconformity” (Nat. 484, 363)

Als “Great Unconformity” bezeichnet man den Umstand, dass in Nordamerika, aber auch anderswo die kambrischen oder frühordovizischen Sedimente (540 bis 480 MA) direkt auf dem kristallinen Urgebirge auflagern, also eine Transgression nach einer langen Phase kontinentaler Abtragung belegen, einhergehend mit einer starken Zunahme flacher epikontinentaler Meere. Die Great Unconformity findet sich global, d.h. in Laurentia, Gondwana, Baltica, Avalonia und Siberia. In der gesamten Erdgeschichte gibt es kein vergleichbares Phänomen!

Vorausgegangen war eine lange Phase der Freilegung der Kontinente im Neoproterozoikum. Die erste marine Transgression nach langer Zeit führte zu einer starken Aufarbeitung des inzwischen gebildeten Bodens, des Regoliths und der Felsgesteine der Transgressionszone (physikalische und chemische Verwitterung der kontinentalen Kruste). Kambrische Flachmeersedimente liegen daher an vielen Stellen direkt auf dem kristallinen Grundgebirge.

Die Transgression erfolgte schrittweise: frühkambrische Sedimente finden sich an den Rändern der Paläokontinente, spätkambrische weiter im Inneren. Die “Great Unconformity” beendete damit eine lange Phase freiliegender Kontinente (Denudation), während der große Areale mit Tiefengesteinen und metamorphen Gesteinen der Verwitterung ausgesetzt waren. Mit der Transgression verschob sich das Küstensystem immer weiter in die Kontinente vor, einschließlich der sich landeinwärts anschließenden geographischen Systeme (wie z.B. Flüsse). Große Mengen von Boden und verwittertem Urgestein (Regolith) wurden so im Rahmen der Transgression erodiert und mobilisiert. In einem gewaltigen Umfang – wie er in der Erdgeschichte seitdem nicht mehr wiederkehrte – wurden silikathaltige Felsoberflächen der Verwitterung ausgesetzt. Frisch exponiertes Gestein verwittert chemisch aber 3 x schneller. Die massive chemische Verwitterung der Silikatminerale der freigelegten Kontinentaloberflächen beeinflusste die Zusammensetzung des Ozeanwassers und verschiedene biogeochemische Zyklen. Atmosphärisches CO₂ wurde konsumiert, zahlreiche Ionen wie Kalzium, Sulfat, Chlorid, Natrium, Magnesium, Kalium, dreiwertiges Eisen u.a. wurden in großen Mengen dem Ozean zugeführt. In allen Sedimentationszonen, sowohl grobkörnigen küstennahen Sedimenten wie auch in der äußeren, sehr feinkörnigen Sedimentationszone lässt sich ein verstärkter Eintrag kontinentaler Verwitterungsprodukte nachweisen.

Ein Beispiel ist die Ausfällung karbonathaltiger Sedimente auf dem Schelf während der Transgression, die in Nordamerika als “Sauk Transgression” bezeichnet wird. Die Ablagerung von Karbonaten reduziert die Alkalität des Meeresswassers, die aus der kontinentalen Verwitterung resultiert. Karbonate konnten zunächst nur im Schelfbereich ausgefällt werden; erst mit dem

Erscheinen kalkigen Planktons im Mesozoikum war eine Karbonatsedimentation (und damit Entzug aus dem Kreislauf) auch in der Tiefsee möglich. Im Kambrium war die Karbonatausfällung daher durch die verfügbaren Sedimentationsräume (Schelf) begrenzt und nahm im Rahmen des Meeresspiegelanstiegs dann allmählich zu. Der frühkambrische Ozean (noch ohne Schelfbedeckung) war daher einerseits bereits angefüllt mit seit langer Zeit im Ozean gelösten Verwitterungsprodukten, hinzu trat jetzt im Rahmen der beginnenden Transgression ein verstärkter Eintrag weiterer Stoffe aus der aktuellen Verwitterung der denudierten Kontinentalkruste. Viele Indizien (z.B. Strontium-Isotope) stützen diese Annahmen. Hierunter fällt auch die Verdreifachung der Ca-Konzentration im Ozeanwasser – mit den sich daraus ergebenden Konsequenzen für die marine Biosphäre (z.B. Biomineralisation zur Vermeidung toxischer Ca-Konzentrationen in den Zellen). **Dies könnte die recht große Zeitspanne zwischen dem ersten Auftreten bilateraler Tiere und dem Beginn der weit verbreiteten Biomineralisation erklären. Die Biomineralisation – die gleichzeitig in vielen nicht näher verwandten Linien auftrat – wäre damit die Folge des massiven Ca-Anstiegs in den Weltmeeren im Rahmen einer veränderten Ozeanchemie als Folge der Great Unconformity – also dem Übergang von großflächiger Denudation der Kontinente im Neoproterozoikum zu Transgression, Bildung ausgedehnter Schelfmeere und Sedimentation (auch karbonatisch) im frühen Paläozoikum** (Nat. 484, 363).

Spätere Studien zeigten, dass die Great Unconformity die Folge starker Erosion während der neoproterozoischen Schneeball-Vereisungen ist, wobei – regional unterschiedlich – insgesamt durchschnittlich 3 bis 5 km (vertikal!) des Festlands erodiert wurden, mit entsprechenden Folgen für die Lage des Meeresspiegels (PNAS 116: 1136).

Spätere Untersuchungen in den USA (Colorado) zeigten dann allerdings, dass der größte Teil der Erosion unter der Great Unconformity bereits vor der ersten Schneeball-Vereisung erfolgt war; offenbar gab zeitlich und regional unterschiedliche tektonische Anlässe für die Erosion (PNAS 117: 10172).

Synopse (Sci. 341, 1355):

Man geht heute davon aus, dass es nicht mehr den *einen* Grund für die kambrische Explosion gibt, sondern ein komplexes Zusammenspiel biotischer und abiotischer Faktoren hierfür verantwortlich ist. Eine wichtige Voraussetzung, die der kambrischen Explosion vorausgegangen war, war die Entstehung der Bilateria und die Fähigkeit, sich von großer Beute (Makrophagie) – und nicht nur von Biomatten und Mikroorganismen - zu ernähren.

Erst die Makrophagie ermöglichte dann auch die Entstehung komplexer Nahrungsketten, die in einem Selbstverstärkungsprozess die Diversifizierung beschleunigten. So schafften beispielsweise grabende Organismen eigene Lebensräume (Ökosystem-Engineering) und erhöhen den Sauerstoffgehalt im Meeresboden – ein neuer Lebensraum entsteht. Außerdem wurde die Wassersäule besiedelt; planktonische und frei-schwimmende Tiere entstanden.

Die Biomineralisation löste einen erheblichen Impuls aus: Hartteile für räuberische Lebensweise entstanden nahezu zeitgleich mit Hartteilen zum Schutz vor Beutegreifern, und zwar nahezu zeitgleich in verschiedenen Tiergruppen.

Primärer Auslöser all dieser Selbstverstärkungs- und Rückkoppelungsmechanismen könnte der Anstieg des Meeresspiegels im frühen (aber noch nicht im frühesten) Kambrium gewesen sein (Great Unconformity). Große Festlandareale wurden überflutet; dies hatte mehrere Folgen:

- Starke Erosion, Mobilisierung verwitterten Gesteins, u.a. Regolith, in den Ozean, dadurch starke Zunahme des Kalzium- und Phosphat-Gehalts sowie anderer Ionen (als Erosionsprodukte)
- Der Kalziumgehalt des Meerwasser verdreifachte sich fast im Unterkambrium; Biomineralisation zunächst als Schutzmechanismus vor dem hohen, toxischen Kalziumgehalt (s.o.)
- Phosphat erlaubte erhöhte Bioproduktion; Beteiligung an Biomineralisation
- Entstehung ausgedehnter Flachwasserlebensräume in der photischen Zone unterhalb der Wellenbasis; starke Zunahme des Habitat-Volumens und der Provinzialität.

Biomineralisation, grabende Lebensweise (Oxygenierung des Meeresbodens), Besiedlung der Wassersäule/planktonische Lebensweise, Wettrüsten zwischen Beutegreifern und Beutetieren, komplexe Nahrungsketten führten dann als Verstärkungsmechanismen schließlich zur Explosion der Diversität der Tiere --- letztendlich aber dadurch ermöglicht, dass Bilateria und Makrophagie schon existierten, als der starke Meeresspiegelanstieg im Laufe des Unterkambriums einsetzte.

Nach neueren Auffassungen können schon kleine Umweltveränderungen wie ein leichter – ggf. nur vorübergehender – Anstieg des Sauerstoffgehalts den Anstoß für die kambrische Explosion geliefert haben. Es hätte ausgereicht, dass der Sauerstoffgehalt jene Grenze überspringt, ab der sich Beutegreifer entwickeln können. Die ersten Beutegreifer hätten dann die Evolution einer großen Diversität von Körperbauplänen provoziert:

Erhöhter Sauerstoffgehalt >>> Karnivorie >>> kambrische Explosion

Geochemische Untersuchungen an verschiedenen Lokalitäten weltweit weisen daraufhin, dass es entgegen früherer Annahmen keinen massiven Anstieg des Sauerstoffgehalts zu Beginn des Kambriums gab, sondern nur kleine und möglicherweise vorübergehende Anstiege – diese hätten aber ausgereicht, um die Entwicklung anzustoßen.

Heutzutage leben kleine Würmer auf dem Meeresboden bei einem Sauerstoffgehalt von weniger als 0,5 % des globalen Sauerstoffgehalts der Meeresoberfläche. Die Nahrungsketten sind dort sehr einfach, die Tiere ernähren sich direkt von Mikroben. Bei Konzentrationen zwischen 0,5 und 3 % nimmt die Anzahl der Tiere zu, die Nahrungsketten bleiben aber einfach; die Tiere fressen weiterhin nur Mikroben, es gibt keine Beutegreifer. Irgendwo zwischen 3 % und 10 % des Sauerstoffgehalts, wie er an der Meeresoberfläche herrscht, treten Beutegreifer auf, und die Nahrungsketten werden komplex. Ein Anstieg des Sauerstoffgehalts über diese Grenze hinweg hätte also ausgereicht, die kambrische Explosion zu triggern.

Hartschalige Organismen wie *Cloudina* im oberen Ediacaran deuten auf erste Beutegreifer bereits vor der PCG. Auch die Koloniebildung dürfte dem Schutz vor Beutegreifern gedient haben. Der Bau von Hartskeletten kostet viel Energie und setzt daher einen hohen Selektionsdruck durch Beutegreifer voraus.

Indirekte Hinweise auf Beutegreifer liefern auch Spurenfossilien. *Treptichnus*-Grabgänge verzweigen sich wiederholt, so als ob der Erbauer immer wieder aufgestiegen sei, um zu prüfen,

ob sich Beutetiere oben auf der Biomatte finden – ähnlich modernen Priapuliden, die ebenfalls auf diese Weise nach Beute jagen.

Frühe Spurenfossilien (555 MA alt) mäandrieren oder kreuzen sich; ihr Verlauf zeigt, dass die wurmförmigen Tiere über ein schwaches Nervensystem verfügten, das nicht in der Lage war, andere Gräser in der Nähe wahrzunehmen. Sie hätten daher auch keine Beutegreifer entdecken können. Am Ende des Ediacarans wurden die Spuren komplexer; so gehen zum Beispiel mäandrierende Spuren plötzlich in eine gerade Spur über, was darauf deutet, dass das wurmförmige Tiere einem Beutegreifer zu entkommen versuchte. Durch diese Veränderungen im Lebensstil der Biomattengraser wurden die Mikromatten fragmentiert und gingen schließlich unter.

Unter den intakten Biomatten, die das Sediment dicht bedeckten, waren die darunterliegenden Schichten weitgehend anoxisch und damit als Lebensraum für Tiere nicht geeignet; die Tiere des Ediacarans konnten daher auch keine tiefen Bauten anlegen. Im frühen Kambrium drangen die Tiere dann mehrere Zentimeter in das Sediment unter den Matten vor – und erlangten damit Zugang zu bisher unerschlossenen Nährstoffen, fanden aber auch Schutz vor Beutegreifern. Andere Tiere mögen dagegen nach oben in die Wassersäule ausgewichen sein – die einen, um benthischen Beutegreifern zu entkommen, die anderen, um gerade diese Tiere zu jagen. Voraussetzung hierfür waren allerdings erhöhte Sauerstoffgehalte, die es beiden Gruppen erlaubten, Energie für das Schwimmen aufzuwenden (Nat. 530: 268).

Auch eine Arbeit aus dem Jahr 2019 kommt zu dem Ergebnis, dass die evolutionären Entwicklungen und Radiationen im Ediacaran und (!) Kambrium in kausalem Zusammenhang stehen mit der Modernisierung biogeochemischer Kreisläufe. Die Evolution der Metazoen wurde erleichtert durch Veränderungen der Redox-Verhältnisse und Verbesserungen bei der Versorgung mit Nahrung und Nährstoffen. Dies führte in Verbindung mit biotischen Feedback-Mechanismen zu einer mehrstufigen Radiation der Metazoen, die bereits im Ediacaran vor mindestens 571 MA einsetzte und sich ins frühe Paläozoikum fortsetzte. In diesem Sinne sieht man keinen „Bruch“, sondern eine Kontinuität zwischen den evolutiven und radiativen Prozessen des Ediacarans und Kambriums.

Die kambrische Explosion versteht sich in diesem Sinne nur als *eine* Stufe eines mehrstufigen Evolutions- und Radiationsprozesses und ist gekennzeichnet durch die Radiation der Kronengruppen-Metazoen; sie ist damit eine unter mehreren Metazoen-Radiationen; manche erfolgten vorher, andere später. Die verschiedenen Stufen stehen in Zusammenhang mit stufenweisen Veränderungen der marinen Umweltbedingungen (WOOD R et al., Nat Ecol Evol. 2019). Die Arbeit nimmt der kambrischen Revolution damit ihre besondere Exklusivität und ordnet sie in einen größeren Kontext ein. Zu bedenken ist, dass die kambrische Revolution auch deshalb überzeichnet sein könnte, weil erstmals in großem Umfang gut erhaltungsfähige Hartgewebe ausgebildet wurden.

Variationen im Sauerstoffgehalt der Flachmeere

Das frühe Kambrium ist gekennzeichnet durch episodische Radiationen von Tierstämmen, aber auch wiederholte Fluktuationen der C-Isotope. Zeitlich eng aufgelöste C- und S-Isotop-Daten aus marinen Karbonaten der südöstlichen Sibirischen Plattform aus dem Zeitraum zwischen 524 und 514 MA fanden fünf miteinander kongruente (gekoppelte) Isotop-Zyklen, die mit periodischen Oszillationen des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre und der Oxygenation des Flachwassers in

Zusammengang stehen. Episodische Maxima der Biodiversität korrelierten zeitlich mit diesen Veränderungen im Sauerstoffgehalt.

Die nachfolgende Extinktion am Übergang vom Botomian zum Toyonian (514 – 512 MA) ging dagegen mit einer Entkoppelung der C- und S-Isotop-Entwicklung einher infolge eines abnehmenden marinen Sulfat-Reservoirs sowie sich ausbreitender flachmariner Anoxie.

Dies spricht dafür, dass Schwankungen der Verfügbarkeit von Sauerstoff im Flachmeer die Entwicklung der Biodiversität und die Radiationen im frühen Kambrium kontrollierten, aber auch limitierten, d.h. sowohl das Timing als solches wie auch das Tempo der Radiationen wurden vom Sauerstoffgehalt bestimmt (HE T et al., Nat. Geosci. 2019).

Biominalisation ab dem ob. Ediacaran (Sci. 316, 1302):

Organismen nutzen unterschiedliche Mineralien zum Aufbau ihrer Skelette, darunter Kieselsäure, Apatit und verschiedene Karbonatformen, insbesondere Aragonit und Calcit. Bisher war unklar, wieso die verschiedenen Tiergruppen unterschiedliche Mineralien bevorzugten (ein nachträglicher Wechsel der Skelettmineralogie nach dem ersten Auftreten mineralisierter Skelette innerhalb der betreffenden Gruppe findet kaum statt). Die Korrelation zwischen dem Erstauftreten skelettierter Taxa in den einzelnen Tiergruppen, der Mineralzusammensetzung der Skelette und der Chemie des Meerwassers (aragonitisch vs. calcitisch) ergab nun, dass das verwendete Skelettmaterial davon abhängig ist, wie die Zusammensetzung des Meerwassers zu dem Zeitpunkt war, als die Mineralisierung in der jeweiligen Tiergruppe einsetzte. Flüssigkeitsinklusionen in marinen Evaporiten (Verhältnis zwischen Mg- und Ca-Ionen) deuten auf einen Wechsel von aragonit- zu calcit-favorisierenden Verhältnissen im Meerwasser zwischen dem oberen Ediacaran und bis zum Tommotian; seit dem Tommotian wird die calcitische Mineralisierung favorisiert. (Direkte Nachweise der Meerwasserchemie mittels Flüssigkeitsinklusionen liegen aus dem oberen Ediacaran, Tommotian, Atdabanian, Toyonian und ob. Ordovizium vor).

Oberes Ediacaran:

Cloudina, *Namacalathus*: unbekannt; *Namapoikia*: wahrscheinlich Aragonit

Nemakit-Daldynian:

Aragonitisch: Coeloscleritophora, Hyolithen, Coleoliden, Mollusken;

wahrscheinlich aragonitisch: Cambroclaven, Paracarinachitiden, Anabaritiden

Tommotian:

Archaeocyathen: calcitisch

Atdabanian:

unbekannt: Cribricyathen

calcitisch: Trilobiten, Echinodermen, Brachiopoden (rhynchonelliforme und craniiforme),

Kalkschwämme

Ordovizium:

calcitisch: Tabulata, Rugosa, Bryozoa, Ostracoda

Es wird dabei angenommen, dass alle o.g. Taxa die Biominalisation unabhängig voneinander entwickelten. Im Rahmen der fossilen Überlieferung kann allerdings Aragonit unter Druck zu Calcit umgewandelt werden, so dass aragonitische Taxa heutzutage überwiegend als calcitische Fossilien angetroffen werden. Die Art der Skelettmineralisierung wurde also zu jener Zeit festgelegt, als die Mineralisierung in der jeweiligen Tiergruppe etabliert wurde, und dann beibehalten, selbst als sich die Meerwasserchemie änderte, auch wenn dies dann zu einem

erhöhten (energetischen) Aufwand im Vergleich zur (kalzitischen) Mineralisierung führte. Als die Skelettbildung initiiert wurde, sorgte die natürliche Selektion dafür, dass das zu diesem Zeitpunkt (energetisch) günstigste Skelettmaterial zur Anwendung kam, also jenes Mineral (Aragonit vs. Calcit), das am einfachsten auszufällen war.

Aktueller Kenntnisstand zur Kambrischen Explosion anno 2011 (ERWIN et al., Sci. 334, 1091):

Der Beginn des Kambriums ist definiert durch das Erstauftreten des Spurenfossils *Treptichnus pedum* – Spuren des ersten bilateralen Tieres, das komplexe Bauten sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung anlegen konnte. Die so definierte PC-C-Grenze wird neuerdings auf 541 ± 0,13 MA datiert.

Die **Small-Shelly-Fauna** etabliert sich kurz danach im Fortunian (541 – ca. 530 MA); sie besteht überwiegend aus disartikulierten Elementen von >2 mm Größe, es wurden aber auch ein paar komplette Skleritome gefunden. **Frühe Small-Shelly-Faunen gehen weitgehend auf Lophotrochozoa zurück; im Stage 3 des Kambriums erscheinen dann biomineralisierte Ecdysozoa und Deuterostomen.** Da viele Elemente der Small-Shelly-Fauna als Phosphatminerale erhalten sind, finden sie sich besonders in Phosphoriten. **Da in keinem der zahlreichen ediacara-zeitlichen Phosphorite jemals Small-Shelly-Elemente gefunden wurden, spricht dies dafür, dass die Bilateria ihre Skelettelemente tatsächlich erst im U-Kambrium erwarben.**

Dem Fossilnachweis zufolge entstanden die meisten modernen Stämme und Klassen im frühen Paläozoikum. Nur wenige kamen später noch hinzu, und dabei handelt es sich weitgehend um Artefakte aufgrund von Taxa, die sich nicht oder kaum fossil erhalten lassen.

In molekularen Stammbäumen gibt es einige ungeklärte Fragen. Diploblasten sind paraphyletisch in Bezug auf die Triploblasten, die **Paraphylie der Schwämme (mit Demospongiae als basale Linie) ist kontrovers:**

- Demospongiae
- Calcarea + Homoscleromorphae
- ab jetzt: TRIPLOBLASTEN
 - Placozoa
 - Cnidaria
 - (Hemichordata + Echinodermata) + (Cephalochordata + [Urochordata + Vertebrata])
 - Priapulida + (Nematoda + [Onychophora + Arthropoda])
 - Rotifera + Ectoprocta
 - Platyhelminthes + Nemertea
 - Annelida
 - Phoronida + Brachiopoda
 - Mollusca

Acoelomorpha blieben aufgrund unzureichender genetischer Daten unberücksichtigt; nach einer neuen Analyse könnte es sich bei ihnen sogar um **abgeleitete (sekundär vereinfachte) Deuterostomen handeln (!)**

Kalibriert man die molekularen Daten (unter Anwendung relaxierter molekularer Uhren) mit Fossilfunden, so **entstand der letzte gemeinsame Vorfahr aller Metazoa vor ca. 800 MA**; die Stammlinien der meisten rezenten Stämme entwickelten sich bis zum Ende des Ediacaran. Die meisten Divergenzen der Kronengruppen (auf Niveau der Phyla) fanden zwischen dem Ende des Ediacaran und dem Ende des Kambriums statt – und zwar sowohl bei Stämmen mit reichem Fossilnachweis wie solchen mit geringer fossiler Überlieferungsfähigkeit (wie Nemertea, Nematoden). Die molekularen Daten stimmen bei den Taxa, die fossil gut überliefert sind, mit den Fossilnachweisen überein.

Kronengruppen-Demospongiae und Kronengruppen-Cnidaria entstanden nach molekularen Daten vor ca. 700 MA. Dies könnten Artefakte sein, aber zumindest für Demospongiae gibt es Nachweise im Cryogenium in Form von – allerdings inzwischen sehr strittigen – Biomarkern und sogar mögliche Körperfossilien aus derselben Periode. Für die nach molekularen Daten berechnete frühe Divergenz der Cnidarier-Kronengruppe gibt es keine direkten fossilen Hinweise.

Nach molekularen Daten wären die Tiere des Präkambriums überwiegend Stammlinien, die zu rezenten Stämmen führen. Die Doushantuo-Embryos sind in dieser Hinsicht allerdings wenig informativ: da bisher keine Hinweise auf Gastrulation gefunden wurden (typisch für Metazoen), ist es fraglich, ob unter ihnen überhaupt Embryonen sind, die Kronengruppen-Metazoen darstellen, oder ob es sich durchgehend um Stammgruppen-Metazoen handelt.

Hinsichtlich der Makrofossilien lassen sich drei Phasen des Ediacarans unterscheiden:

a) Avalon-Lebensgemeinschaft (579 – ca. 560 MA), weitgehend auf Neufundland und England beschränkt; dominiert von Rangeomorpha als modular und fraktal aufgebauten Organismen aus wiederholt verzweigten Baueinheiten; daneben möglicherweise auch Schwämme.

b) Weißmeer-Lebensgemeinschaft (ca. 560 – ca. 550 MA): weit verbreitet, formenreich, divers, 3 x mehr Gattungen als in der Avalon-Lebensgemeinschaft; Ausdehnung des Ökospace sowie Zunahme der Komplexität des Verhaltens, erkennbar an der Diversität der Spurenfossilien

c) Nama-Lebensgemeinschaft (ca. 550 MA – 541 MA): dominiert von Erniettomorpha; formenärmer als Weißmeer-Lebensgemeinschaft; erste Hinweise auf Beutegreifer in Form von Bohrlöchern an den ältesten makroskopischen biomineralisierten Organismen (*Cloudina*), erste hartschalige Organismen.

Abgesehen von vermeintlichen Schwammfossilien lassen sich nur 2 der wahrscheinlich 9 Clades von fossil dokumentierten ediacarischen Organismen zuverlässig den **Kronengruppen-Metazoen** zuordnen: die **Kimberellomorpha** (wahrscheinlich Mollusken; Fressspuren auf mikrobiellen Matten) und wohl auch die **Dickinsoniamorpha**, die ebenfalls spezielle Fraßspuren hinterließen. **Bei ihnen könnte es sich um Stamm-Placozoa oder Stamm-Eumetazoa handeln.**

Die ältesten definitiven Hinweise auf **bilaterale Tiere** sind dann auch keine Körperfossilien, sondern Spuren. Die ältesten vermeintlichen Spurenfossilien von Bilateria sind 565 MA alt, nach 560 MA werden sie häufig und nehmen an Diversität und Komplexität in Richtung auf das

Kambrium zu. (Allerdings wurden kürzlich eindeutige Bilateralier-Spuren aus der Tacuari-Formation Uruguays berichtet mit einem Alter, das irgendwo zwischen 582 und 609 MA liegt).

Mit Beginn des Kambriums belegen die ersten vertikalen Spuren Organismen mit einem Durchmesser von mehr als 1 cm und hydrostatisch widerstandsfähigem Coelom. Nach den molekularen Uhren entwickelten sich Bilateria mit Coelom allerdings mindestens 25 MA vor dem Kambrium.

Damit ergibt sich in der Gesamtschau folgende Zeitabfolge: Kronengruppen-Demospongiae und Kronen-Cnidaria entstanden im Cryogenium. Bilateria diversifizierten im Ediacaran, die meisten Kronengruppen der Bilateria auf Phylum-Niveau erschienen aber erst im Kambrium.

Genetische Grundlagen der Diversifizierung der Metazoa

Tiere benötigen einen Mindestsatz von ca. 20000 protein-kodierenden Genen für ihren Bauplan; viele dieser Genfamilien sind innerhalb der Metazoa hochgradig konserviert und finden sich auch schon bei einzelligen Opisthokonten. Der für die Entwicklung (sensu Ontogenese) notwendige genetische Werkzeugsatz entwickelte sich offenbar in zwei Schritten: eine initiale Diversifikation an der Basis der Metazoa spätestens im frühen Cryogenium (vor der Abzweigung der Schwämme im frühen Cryogenium), gefolgt von einer erheblichen Expansion zumindest innerhalb einiger Genfamilien im späten Cryogenium und frühen Ediacaran an der Basis der Eumetazoa. In dieser zweiten Stufe kam es unter anderem zu einer erheblichen Vermehrung von miRNA-Molekülen (miRNA besteht aus 22 Nucleotiden und hat regulatorische Funktionen).

Schon der letzte gemeinsame Vorfahr aller Metazoen, erst recht aber aller Eumetazoen, war ein genetisch komplexes Tier mit allen für die Ontogenese notwendigen Familien proteinkodierender Gene, abgesehen eventuell von Hox-Komplex-Genen, die dann später für die Vielfalt der morphologischen Strukturen in den Kronengruppen mit verantwortlich zeichneten.

Die morphologische Einfachheit basaler Tiere kann demnach nicht auf dem Fehlen der betreffenden Genfamilien beruhen, sondern muss die Folge von zeitlichen und räumlichen Unterschieden in der Nutzung dieser Gene und ihrer Regulation sein. Offenbar fehlte es noch an genregulatorischen Netzwerken für die Entwicklung spezieller Strukturen wie z.B. Darm, Herz, Körperanhänge. Diese genregulatorischen Netzwerke wurden – nach ihrer Etablierung – selbst hochgradig konserviert; sie sind es, die den im Rahmen der Ontogenese erzielbaren Morphospace definieren.

Nach einer Hypothese führte die zunehmende Addition von Mikro-RNA in der Evolution zur Entstehung und Verfeinerung dieser entwicklungsbiologisch relevanten genregulatorischen Netzwerke. Mikro-RNA kodiert (nicht-kodierende) regulatorisch wirksame RNA, die ihrerseits die Translation von Ziel-mRNA beeinflusst. Mikro-RNA hat daher eine große Bedeutung für die Aufrechterhaltung der zellulären Homöostase und zellulären Identität sowie die Robustheit von Entwicklungsprogrammen.

Während der mRNA-Toolkit schon weitgehend vor der Etablierung der Bilateria vorhanden war, wurden die miRNAs im Laufe der Evolution der Eumetazoa allmählich hinzugefügt (bei nur seltenem sekundären Verlust – und wenn es zum Verlust kam, dann aufgrund morphologischer Vereinfachung; alle modernen Tiere, die als Modellorganismen für ediacarische Tiere erhalten müssen, wie Plattwürmer und *Xenoturbella*, weisen einen massiven sekundären Verlust von

miRNA im Vergleich mit Anneliden, Ambulacraria, Crustacea usw. auf). **Ausgeprägte Expansionen der miRNA-Familien erfolgten dagegen immer dann, wenn die Zahl der Zelltypen oder die morphologische Komplexität von Tieren zunahm, so z.B. an der Basis der Bilateria und an der Basis der Vertebrata.**

Deshalb gibt es kaum Unterschiede zwischen dem mRNA-Toolkit zwischen Seeanemonen und Menschen, aber große Unterschiede bei der miRNA. Die durch die Zunahme von miRNA verursachte Zunahme der Diversität und Anzahl von Untereinheiten innerhalb der genregulatorischen entwicklungsbiologischen Netzwerke erklärt zumindest zum Teil die zunehmende morphologische Komplexität und auch entwicklungsbiologische Stabilität der verschiedenen Entwicklungslinien der Bilateria. Nicht eine Erweiterung des mRNA-Toolkits, sondern die Verfeinerung von genregulatorischen Netzwerken der Entwicklungskontrolle trug damit zur Diversifizierung und zum Erfolg der Bilateria bei.

Parallel dazu nahmen die ökologischen Möglichkeiten im Rahmen eines positiven Feedbacks der Biodiversität zu:

- (a) **Ökosystem-“Engineering“ der unmittelbaren Lebensumwelt zunächst durch Schwämme (im Cryogenium/Ediacaran), später durch grabende Bilateria.**
- (b) **Die Evolution des Zooplanktons erlaubte schließlich neue ökologische Verbindungen zwischen pelagischen und benthischen Ökosystemen**
- (c) **Auftreten der Beutegreifer**

Als **„Ökosystem-Engineering“** bezeichnet man die Prozesse, die ablaufen, wenn eine oder mehrere Arten ihre physikalische oder chemische Umwelt beeinflussen, z.B. den Fluss von Energie, Nahrungsstoffen oder anderen Ressourcen durch das ökologische Netzwerk der Arten hindurch. So filtern beispielsweise Schwämme organische Stoffe und Bakterien aus der Wassersäule; geschieht dies in großem Umfang, können sie auf diese Weise große Mengen organischen Kohlenstoffs ins Sediment ablagern und auf diese Weise die Chemie der Wassersäule beeinflussen. Andererseits führten die ersten vertikalen Bauten an der Basis des Kambriums erstmals zu einer Sauerstoffanreicherung im Sediment und erhöhten somit die Primärproduktion der Bakterien im Sediment; so entstanden neue Nahrungsquellen für benthische Metazoen.

Beutegreifer hatten einen besonders großen Einfluss auf das Wachstum ökologischer Netzwerke. Erste Hinweise auf Beutegreifer finden sich nahe der PC-C-Grenze. Die Beutetiere reagierten darauf mit neuen Verteidigungsstrategien wie Biomineralisation oder anatomischen Neuerungen, die es ihnen ermöglichten, ihren Beutegreifern zu entkommen oder in neue Lebensräume auszuweichen, d.h. gute Beweglichkeit und Eroberung neuer Lebensräume.

Der **letzte gemeinsame Vorfahr aller Metazoen** war vermutlich ein Suspensionsfresser, der sich von mikroskopisch kleinen Partikeln ernährte. Darauf deuten die Ähnlichkeiten zwischen Choanozyten (fressenden Schwammzellen) und Choanoflagellaten. Diese Aussage ist unabhängig davon, ob die Schwämme nun mono- oder paraphyletisch sind.

Cnidaria waren möglicherweise schon im späten Cryogenium als Beutegreifer unterwegs; das kalkulierte Alter der Kronengruppe (ca. 687 MA) ist das minimale Alter für die Evolution der Nesselzelle (Cnidozyte), die es den Cnidariern ermöglicht, räuberisch zu leben. Es vergingen dann aber fast 150 MA bis zum Auftreten der Pancrustacea, was die Frage nach den tatsächlichen Nahrungsketten im Cryogenium stellt. Vielleicht ernährten sich die ersten Cnidaria ja von

benthischen Mikro-Metazoen – und die parallele Entwicklung von echtem Endomesoderm in den Bilateria einerseits und der Nesselzellen in den Cnidaria (als unmittelbarer Schwestergruppe der Bilateria) andererseits könnten auf Koevolution zwischen Cnidariern und Bilateraliern in dieser frühen Phase der Evolution der Tiere deuten: die Mikro-Metazoen erfanden das echte Mesoderm, um größer wachsen zu können und damit der Bedrohung durch die räuberischen Cnidaria zu entgehen (die es auf benthische Mikro-Metazoen abgesehen hatten), während die Cnidaria daraufhin mit der Entwicklung der Nesselzellen reagierten? **War das Endomesoderm also eine Strategie von winzigen frühen Mikro-Metazoen, der Bedrohung durch Cnidaria zu entgehen?**

Der **letzte gemeinsame Vorfahr der Deuterostomen** war offenbar ein Filtrierer mit Kiemenspalten; sowohl Chordata, Hemichordata und Echinodermata weisen Filtrierer in ihren basalen Linien auf.

Bei den **Ecdysozoa** stellen die überwiegend detritivoren Cycloneuralia eine paraphyletische Gruppe an der Basis der Ecdysozoa. Vermutlich war der letzte gemeinsame Vorfahr der Ecdysozoa ebenfalls detritivor.

Schwieriger ist die Ernährungsstrategie der frühesten Lophotrochozoa einzuschätzen. Die karnivoren Mollusken und Anneliden sind aber weit abgeleitet, was es unwahrscheinlich macht, dass schon die Basis der Lophotrochozoa karnivor war.

Unter den **Protostomia** stellen offenbar nur die Chaetognatha und Nemertea Gruppen dar, bei denen der Vorfahr der Kronengruppe bereits karnivor war; nach molekularen Daten erschienen diese Gruppen aber erst um die PC-C-Grenze herum. **Somit gibt es keinerlei Hinweise auf karnivore Lebensweise für Bilateria im Cryogenium oder frühen bis mittleren Ediacaran. Das Auftreten der Karnivorie bei den Bilateria könnte daher auf die zunehmende Oxygenierung der Meere ab dem mittleren Ediacaran zurückzuführen sein – wofür auch spricht, dass Karnivorie metabolisch aufwendig ist und viel Energie kostet. Erst der erhöhte Sauerstoffgehalt, der sich im Laufe des Ediacarans sukzessive etablierte, dürfte dies ermöglicht haben (Sci. 334, 1091).**

Nach molekularen Daten (kalibriert mit Fossildaten) waren schon vertreten (Sci. 334, 1092):

Im oberen Cryogenium vor der Cryogenium-Ediacaran-Grenze:

--- Demospongea (zwei Linien)

--- Calcarea

--- Homoscleromorpha

--- Placozoa

--- Cnidaria (zwei Linien)

--- Bilateria: Protostomia: die Linie, die zu den Priapulida + (Nematoda + [Onychophora + Arthropoda]) führt*

--- Bilateria: Protostomia: die Linie, die zu folgendem Clade führt:*

--- Rotifera + Ectoprocta

--- Platyhelminthes + Nemertea

--- Annelida

--- Phoronida + Brachiopoda

--- Mollusca

--- Bilateria: Deuterostomia: gemeinsame Linie zu Hemichordata + Echinodermata

--- Bilateria: Deuterostomia: Linie zu Cephalochordata

--- Bilateria: Deuterostomia: Linie zu Urochordata + Vertebrata

* diese Linien sind nach molekularen Daten erst kurz vor der Cryog.-Edic.-Grenze entstanden

Im frühen Ediacaran kamen hinzu:

--- Aufspaltung der zwei Linien der Demospongiae in vier Linien

--- eine weitere Dichotomie bei den Cnidaria

--- Dichotomie in die Linie zu den Urochordata und zu den Vertebrata

--- Abzweigung der Linie zu den Priapulida

--- Abzweigung der Linie zu (Rotifera + Ectoprocta) und Aufspaltung dieser Linie

Nahrungsketten: Untersuchungen und Vergleiche der Nahrungsketten der Chengjiang- und Burgess-Fauna mit rezenten Systemen ergaben erstaunliche Übereinstimmungen; allerdings lag der Anteil der Beutegreifer höher als heutzutage, was darauf beruhen könnte, dass die Beutegreifer noch nicht so effektiv Beute jagen konnten und das Ökosystem daher eine höhere Anzahl von Beutegreifern unterhalten konnte (Nat. 453, 718).

Mikrobielle Matten: Bis ins M-Ordovizium hinein waren die Flachmeerbereiche von ausgedehnten mikrobiellen Matten besiedelt, wie die runzelartigen Strukturen der Sedimentoberflächen belegen. Die Matten und runzeligen Oberflächen wurden selektiv von bestimmten Metazoen besiedelt, z.B. (so im U-Kambrium der Harkless Formation, USA) von linguliformen Brachiopoden und *Volborthella* inc. sed.; daneben kommen Spurenfossilien parallel zur Sedimentoberfläche vor wie *Planolites*, *Diplichnites*, *Taphrhelminthopsis*, während vertikal orientierte Spuren fehlten.

Die geschichteten mikrobiellen Mattengesellschaften schafften auf engem Raum (vertikal) komprimierte stratifizierte Redoxzonen unterhalb der Sedimentoberfläche. Die sulfidischen und anoxischen Verhältnisse innerhalb bzw. unterhalb der mikrobiellen Matten verhinderten die Besiedlung dieser Sedimentzonen durch die meisten Metazoen; nur wenige Taxa konnten sich an die sulfidischen, hypoxischen Verhältnisse in dieser Region anpassen, und eine tiefreichende Bioturbation war jedenfalls in der Harkless Formation noch nicht etabliert (Palaios 21, 215).

„Burgess-Shale-Typ-Erhaltung“: Sedimentologische und geochemische Untersuchungen von insgesamt 7 Lokalitäten mit vergleichbarer Erhaltungsqualität (einschl. Chengjiang) zeigten, dass die exquisite Erhaltung organischer Reste als C-reiche Kompressionsfossilien dadurch zustande kam, dass die mikrobielle Aktivität durch Oxidantienentzug frühzeitig behindert wurde. Niedrige Sulfat-Konzentrationen im globalen Ozean sowie sauerstoffarmes Tiefenwasser an den betreffenden Stellen führten zu einem Mangel an Oxidantien; dadurch wurde die Zersetzung der toten Organismen durch Mikroben behindert.

Die rasche Bedeckung des Fossils mit feinkörnigem Sediment und die schnelle Versiegelung des Sediments durch Karbonatzemente an den Oberflächen von Sedimentpaketen verhinderten im weiteren Verlauf dann einen Flux von Oxidantien in die Sedimente hinein. Diese Permeabilitätsbarriere in Form von Zementschichten, die die einzelnen Horizonte versiegelten,

findet sich an allen Burgess-Shale-Typ-Lokalitäten; sie ist das Ergebnis der ungewöhnlich hohen Alkalinität der kambrischen Ozeane. Die Burgess-Shale-Erhaltung ist somit der besonderen Meereswasserchemie der frühpaläozoischen Ozeane zu verdanken (PNAS 109, 5180).

UNTERKAMBRIUM --- SYSTEMATISCHER TEIL

ALGEN: Grünalgen (*Oldhamia*, ähnl. der rez. riffbildenden *Halimeda*) und Rotalgen mit der Fähigkeit zur Kalkabscheidung. Wahrscheinlich erste **Braunalgen** (*Laminarites?*), sofern nicht schon die präkambr. Vendotaeniden den Braunalgen zuzuordnen sind (Braunalgen sind Stramenopiles/Heterokonten und keine Plantae!).

In Arizona flächendeckende Landbesiedlung durch niedere Pflanzen (C-Isotop-Studien); massenhaft Reste filamentöser Bakterien und/oder Algen als Indizien für dichte, flächige Mikrobenmatten (wie andernorts bereits im Präkambrium).

land-land

*520 MA: Sporen, die auf Embryophyten deuten, aber umstritten (nicht allgemein als Sporen von Landpflanzen akzeptiert) (Sci. 293: 1027).

tier-tier ukam

PROTOZOA: starke Ausbreitung der bereits im Oberproteroz. erschienenen **Radiolarien** (gesteinsbildend: kambrische Radiolarite) sowie **Foraminiferen (Textularien, Fusuliniden)**. Sepk. gibt die ältesten Radiolarien ab ob. Atdabanian an (*Entactinia*). Foraminiferen ab 542 MA (PNAS 108, 13624).

Erste völlig unzweifelhafte Foraminiferen (ähnl. der rez. *Ammodiscus*) ab Atdabanian; im Tommotium weniger sichere Reste. Noch im Laufe des Kambr. erscheint die rez. Foraminiferen-G. *Bathysiphon* (aber nicht bei Sepkowski gelistet!). Die Sepk.-Datei weist als älteste Taxa *Spirosolenites* aus dem Botomian und *Ammodiscus* aus dem M-Kambrium (*Ammodiscus* bis rezent!) aus. Die Chitinozoa unter den Rhizopodea erscheinen im unt. Tremadoc (bis Namur).

Auch bei den Foraminiferen besteht das Problem, dass die ältesten Fossilien (Kambr.) viel jünger sind, als es molekularkladistische Daten erwarten lassen. 1999 konnte die bisher als Süßwasseramöbe diagnostizierte rezente *Reticulomyxa filosa* aufgrund von rDNA und Actingensequenzen als Foraminifere aus der Verwandtschaft der primitiven thecaten Allogromiida identifiziert werden, was beweist, dass es auch „nackte“, schalenlose Foraminiferen gibt. Auch wenn die Schalenlosigkeit von *R.* sekundär entstanden sein könnte als Adaptation an die Süßwasserumgebung, deutet dies darauf, dass Foraminiferen nicht grundsätzlich Schalenträger sind und daher bis zum Einsetzen der allgemeinen Mineralisation um die PC-C-Grenze herum als schalenlose und fossil nicht erhaltungsfähige amöboide Organismen gelebt haben könnten. *R.* war damals die einzige (1999) bekannte nackte Foraminifere.

Auch molekularkladistische Studien bestätigen, dass Foraminiferen bereits einen erheblichen Anteil an den Protistengesellschaften des Neoproterozoikums gehabt haben müssen, mit größerer ökologischer Komplexität als

bisher angenommen. Der fehlende Fossilnachweis im Präkambrium dürfte darauf beruhen, dass frühe einkammerige und unmineralisierte Foraminiferen fossil kaum überlieferungsfähig sind; nach molekularen Daten müssen nicht fossilisierbare einkammerige und nackte Taxa zeitlich weit vor der Diversifizierung der mehrkammerigen Linien (die im Karbon erfolgte) diversifiziert sein (PNAS 100, 11494).

Foraminiferen allgemein: fossil bis 12 cm groß (*Nummulites gizehensis*, Eozän); rezent sogar bis 19 cm (*Neusina agassizi*), naA rez. Tiefseeforaminifere *Stannophyllum* sogar >25 cm Durchmesser bei 1 mm Dicke (ad Xenophyophora) (SEILACHER). Maximale Diversität: Oberkreide bis rezent, absolutes Maximum im Eozän.

CYCLOZOA: die rätselhaften Cyclozoa, von denen 6 Gattungen im Vendium auftraten (*Cyclomedusa*, *Hallidya*, *Medusinites*, *Nimbia*, *Planomedusites*, *Sakwia*), überlebten lt. Sepkowski-Datei bis ins Kambrium, und zwar *Cyclomedusa* ins Nemakit-Daldynian (das bei Sepk. noch zum Vendium gestellt wurde), *Nimbia* aber bis ins O-Kambrium. Des weiteren wurde mit *?Tirasiana disciformis* ein diskoidales Fossil ediacarischer Morphologie aus dem oberen Abschnitt der unterkambrischen Wood Canyon Formation (Atdabanian) aus Kalifornien beschrieben (J. Palaeont. 74. 731).

„CLOUDINA-ÄHNLICHE“: aus dem Botomian von Lander County, Nevada, wurde mit *Spygoria zappania* ein *cloudina*-ähnliches Fossil unbekannter Affinität beschrieben, bestehend aus Stapeln kleiner (5-10 mm Durchmesser) unregelmäßig kalzifizierter Kelche, in vertikaler Lebensstellung (konkave Seite nach oben) erhalten. Seitlich sind die Kelchstapel zu ausgedehnten monospezifischen „Kolonien“ (Biohermen) verbunden. Das Tier bewohnte vermutlich den obersten Kelch im Stapel und bildete periodisch neue Kelche, indem es „aufwärts“ wuchs. Keine Anzeichen für Halteorgane; wahrscheinlich steckte der Stapel im zähen Schlamm, bis er Gelegenheit bekam, sich mit angrenzenden Individuen zu verbinden. Die Kelch-in-Kelch-Struktur ähnelt *Cloudina*, die ähnlich dichte Dickichte in vergleichbaren Umgebungen (turbulentes Flachwasser) bildete (J. Palaeont. 73, 571).

VENDOBIONTA:

Charniomorpha:

in der Eoredlichia-Zone des U-Kambriums von Chengjiang findet sich mit *Stromatoveris* ein typischer farnartiger Vendobionte; blattartiger Körper, gestielt (Rhachis), unklar, ob aufrecht stehend oder aufliegend. An der Rhachis sind eng stehende, evtl. bewimperte Zweige inseriert. Ähnlich den präkambrischen *Khatyspytia*, *Vaitzitsinia*, *Charniodiscus*, *Glaesserina* und – entfernter – *Charnia*. Die Interpretation dieser Taxa war strittig (Pennatulacea? Vendobionta?); gegen die Pennatulaceen-Hypothese spricht das völlige Fehlen von Zooiden bei den vorgenannten Taxa und die entgegengesetzte Wachstumsrichtung (Palaeont. 51, 11). Inzwischen ist klar, dass *Charnia* keine Seefeder darstellt. Die Achse erinnert zwar an Pennatulaceen, dies kann aber auch konvergent bedingt sein. *Thaumaptilon* aus dem Burgess-Schiefer wird dagegen aufgrund von (vermeintlichen) Zooiden als Pennatulacee angesehen; auch aus Chengjiang sind eindeutige Pennatulaceen nachgewiesen*. *Thaumaptilon* und *Stromatoveris* sind demnach nicht näher verwandt; *Stromatoveris* weist keine Zooide auf, auch das Verzweigungsmuster ist völlig anders (verschiedene Unregelmäßigkeiten, mögliche Verbindungen zwischen den Zweigen, distale Äste differenzieren innerhalb der oberen Oberfläche, völlig abweichend vom Muster der Seefedern oder kolonialer Metazoen, aber typisch für viele farnartige Vendobionta).

* nach einer molekularen Studien sollen Seefedern allerdings eine sehr weit abgeleitete Gruppe aktiv grabender Cnidaria darstellen, die wahrscheinlich erst nach dem Paläozoikum entstanden ist (Palaeont. 51, 11; anno 2008).

Der Organisationsgrad von *Stromatoveris* und ähnlichen ediacarischen Taxa übersteigt denjenigen von Protisten. Vendobionta sind demnach vermutlich nicht monophyletisch:

Ernietta, *Pteridinium* u.a., die aus einfachen modularen Einheiten aufgebaut sind, könnten durchaus riesige Protisten sein; die farnartigen Formen sind aber echte Metazoen, speziell Diploblasten. Es gab schon seit längerer Zeit Vermutungen, dass ein Zusammenhang zwischen den ediacarischen farnartigen Formen und Ctenophoren besteht; die feinen Querstrukturen von *Stromatoveris* ähneln denen kambrischer Rippenquallen. In *Stromatoveris* stehen die bewimperten Äste eng und sind am „Farnwedel“ befestigt; bei den kambrischen Ctenophoren wurde der Körper kugelförmiger, die bewimperten Äste lösten sich vom kugelförmigen Körper ab. Beide Gruppen lebten wohl benthisch und nutzten die bewimperten Reihen zum Einfangen von Nahrungspartikeln. Moderne Rippenquallen sind dagegen weit abgeleitet, bedingt durch einen Übergang zu pelagischer Lebensweise, gelatinösen Körperbau und Kooptierung der Zilienreihen von der Nahrungsaufnahme hin zur Fortbewegung.

Stromatoveris ist nicht der einzige Überlebende aus dem Kambrium; im Gegensatz zur typischen präkambrische Erhaltungsweise zeigt *Stromatoveris* Merkmale, die in einer gröberen Matrix nicht erkennbar wären, in der Erhaltungsqualität nur mit *Thaumaptilon* vergleichbar, wobei die Ähnlichkeiten aber auf Konvergenz beruhen dürften. Aus Chengjiang wird noch ein weiterer Überlebender aus dem Ediacaran berichtet, er zeigt aber keine Ähnlichkeiten mit *Stromatoveris*; seine Stellung bleibt unklar. *Stromatoveris* wurde in die Ordnung „Charniomorpha“ gestellt innerhalb der Stammgruppen-Ctenophora, die einen Teil der offenbar nicht monophylen Vendobionta bilden:

Vendobionta (teilweise) : Stammgruppen-Ctenophora : Ordnung Charniomorpha.

Kladistik:

MULZIZELLULARITÄT

--- Silikatnadeln --- Desmospongia + Hexactinellida („Porifera“)

--- Kalknadeln --- Calcarea („Porifera“)

ÄUSSERES EPITHEL MIT ZELLVERBINDUNGEN

ZWEI KEIMBLÄTTER

--- Placozoa (primitivste Diploblasten; keine Nervenzellen)

ACHSIALE ORGANISATION

NERVENZELLEN

--- Ctenophoren (1)

BIRADIALE SYMMETRIE

--- Cnidaria (2)

BILATERALE SYMMETRIE

DREI KEIMBLÄTTER

--- Protostomia + Deuterostomia

(ad 1): Linie der Ctenophora:

? BEWIMPERTE ÄSTE

FARNARTIGER KÖRPERBAU

--- *Stromatoveris* (U-Kambrium)

KUGELFORM, DISTINKTE WIMPERREIHEN ZUR SUSPENSIONS-ERNÄHRUNG

--- kambrische Ctenophoren

GRUNDSÄTZLICH PELAGISCH; WIMPERREIHEN ZUR FORTBEWEGUNG
--- rezente Ctenophoren

(ad 2): Linie der Cnidaria:

ZOOIDE

CNIDOBLASTEN

- *Thaumaptilon* (Burgess)
- Medusozoa
- Acanthozoa

Der farnartige Körperbau bei Pennatulaceen (wie *Thaumaptilon*) und Stamm-Ctenophoren entwickelte sich demnach konvergent. Die biradiale Symmetrie der Ctenophoren ist separat zu sehen von der biradialen Symmetrie der Cnidaria und hängt mit der rotierenden Fortbewegung moderner Ctenophoren zusammen, ist also abgeleitet im Vergleich zu der biradialen Symmetrie der Cnidaria, die ein primitives Merkmal der Cnidaria darstellt (Sci. 312, 731; Natwiss. Ru. 6/07, 308).

Erniettamorpha (Erniettomorpha):

cf. *Swartpuntia* als typisches ediacarisches Taxon (farnwedelartige Weichkörperfossilien) wurde kürzlich aus dem Atdabanian von Kalifornien berichtet; zahlreiche Exemplare; die Fundschichten sind eindeutig unterkambrisch und umspannen mit mehreren hundert Metern Schichtdicke mindestens zwei Trilobitenzonen (J. Palaeont. 74, 731). *Swartpuntia* lebte ansonsten im oberen Vendium. Dieselbe Fauna umfasste auch ein diskoidales ediacara-artiges Fossil (?*Tirasiana*, s.o.).

Nach der Sepk.-Datei gilt *Emmonsaspis* aus dem Botomian als Vertreter der Petalonamae inc. sed. (also weder zu den Erniettamorpha noch zu den Rangeomorpha zugeordnet); nach Ausschluss der neuerdings als Pennatulacee reklassifizierten *Thaumaptilon* der einzige kambrische Vertreter der Petalonamae laut Sepk.-Datei.

SCHWÄMME: Kiesel-, Kalk- und Gemeinchwämme (Demospongea) bis heute nahezu unverändert. Nach neuesten Angaben (2002) sind bereits 9000 rez. Arten beschrieben, man schätzt die Gesamtzahl der rez. Schwammarten auf ca. 60.000. **Stromatoporen** bereits ab unt. Atdabanian. Nach molekularkladistischen Daten (Nat. 452, 745) auf der Basis des bisher umfassendsten Datensatzes handelt es sich bei den Schwämmen angeblich nicht um die basalste Linie der Metazoa (dies wären demnach die Rippenquallen), sondern sie stehen auf einer gemeinsamen Linie mit den Cnidaria; dies könnte bedeuten, dass ihre Morphologie sekundär stark vereinfacht ist. Die Analyse des kompletten Genoms der Placozoa bestätigte dann allerdings später doch wieder die basale Position der Schwämme; Placozoa stehen zwischen Schwämmen und Cnidaria.

Schwämme allgemein: rez. >1400 Gattungen, davon 20 Gattungen im Süßwasser. Größte rezente Schwämme: Neptunbecher (*Poterion neptuni*, Pazifik) 1,5 m hoch; daneben aber andere Arten bis 2 m Durchmesser. Laut Wikipedia sogar bis über 3 m hohe Schwämme. Maximum der Diversität im Malm, in der Oberkreide und im Alttertiär. Wegen Rückgang im Tertiär (wahrscheinl. infolge der Zunahme der Diatomeen) s. unter „Paläozän“. In der Antarktis leben heutzutage ca. 10000 Jahre alte Riesenschwämme (s. unter „Pleistozän“).

Von 16 Ordnungen der Schwämme (davon 15 rez.) existierten im Kambrium bereits 9 (abweichende Angaben nach Sepkowski-Datei s.u.). Schon im unteren Atdabanian trat auch die O **Stromatoporoida** auf, die nach Maximum und starker Riffbildung im Gotl. und Devon selbst bei

weiter Fassung seit der Kreide als erloschen galt und früher unter Vorbehalt zu den Hydrozoa gestellt wurde. 1970 wurden bei Jamaica in Meereshöhlen große Populationen lebender Vertreter entdeckt, die die Schwammnatur eindeutig bewiesen. Sie zeigen eine Merkmalsmischung verschiedener Schwammklassen; so haben die rez. Stromatoporen ein Kalkskelett wie Kalkschwämme, aber Weichkörpermerkmale wie Demospongiae. Die Sclerospongia, zu denen die Stromatoporen gestellt wurden, scheiden eine massive Kalkskelettbasis aus, auf der eine dünne Schicht lebendes Schwammgewebe aufliegt, das Kieselnadeln (= Skleren) enthält; damit sind die Sclerospongia die einzigen Lebenswesen, die sowohl Kalziumkarbonat als auch Silikatprodukte produzieren. Rezente Gattungen z.B. *Calcifibrospongia*, *Ceratoporella*, *Astroclera*, *Hispidopetra*, *Goreauella*, *Merlia*. Im Gegensatz zu Korallen benötigen sie keine symbiontischen Algen, sind daher in lichtdurchfluteten Bereichen nicht so konkurrenzfähig, wo Scleractine Korallen mit ihren symbiontischen Algen Vorteile haben. Im Höhlenbereich sind dagegen die Sclerospongia den Korallen überlegen.

Zusammen mit Sphinctozoa und Chaetetiden, die allesamt zwischen 1970 und 1977 mit insgesamt 13 Arten in Höhlen im Mittelmeer, Ostatlantik, Karibik und Indopazifik sowie Roten Meer wiederentdeckt wurden, handelt es sich um riffbildende Schwämme, die zu Beginn des Tertiär aber untergingen, was mit der gleichzeitigen Zunahme der Korallenriffe erklärt wird, die schneller wachsen als die langsam wachsenden Schwammriffe (rez. 0,2 mm p.a.), so daß von den drei einst so bedeutenden Gruppen von Riffbildnern nur noch wenige Reliktformen in den Lebensräumen überlebten, die - wie Höhlen - von Korallen nicht besiedelt werden können.

Auch die rezenten Stromatoporen sind durch Astorrhizen (=sternförmig verzweigte Vertiefungen auf den Kalkskeletten) als Ausfuhröffnungen des Kanalsystems der Poriferen charakterisiert.

Chaetetida sind mattenförmige bis knollige polsterartige Gebilde aus rundlichen oder polygonalen Kalkröhrchen ohne Scheidewände, aber mit horizontalen Querwänden; fossil waren sie in Flachmeeren an der Riffbildung beteiligt. Im Pazifik wurden rezente Chaetetida entdeckt (*Acanthochaetetes* u.a.), die ebenfalls als „Tabulospongia“ zu den Sclerospongia gestellt wurden; im Gegensatz zu Stromatoporen leben sie aber heute mit symbiontischen Algen zusammen. Tabulospongia sind ab Ashgill (oberes Ordov.) nachweisbar.

Sphinctozoa, die 1977 wiederentdeckt wurden (*Neocoela = Vaceletia*), gehören dagegen nicht zu den Sclerospongia, sondern zu den Demospongia. Sphinctozoa sind aus kugeligen Kammern aufgebaute, perlschnurartig, segmentiert angeordnete Kalkschwämme, die im Jungpaläozoikum, Trias und Kreide neben Korallen die wichtigsten Riffbildner waren. Auch wenn die rezenten Sphinctozoa zu den Demospongia gehören, mussten einige fossile Vertreter zu den Kalkschwämmen gestellt werden, so dass die Sphinctozoa sensu lato polyphyletisch sind. Heute bewohnen sie tropische Flachmeere (THENIUS 2000).

Im Jahr 2017 wurden in der Tiefsee fleischfressende Schwämme entdeckt. Mit tödlichen Nadeln aus Silicium fangen sie kleine Krebse.

Zusammenfassende Gliederung der Schwämme:

Neuerdings werden die Chaetetida und Stromatoporoida zu der neu geschaffenen Klasse Sclerospongiae gestellt, so daß sich die Schwämme nun aus 4 Klassen zusammensetzen:

- a) **Demospongiae** (ab Ediacaran, Doushantuo-Formation, > 555 MA)
- b) **Hyalospongiae = Hexactinellida** (ab ob. Ediacaran)
- c) **Calcispongiae** (Kalkschwämme) (ab Kambr.) (naA ab 760 MA: *Otavia*, bis 5 mm, kugelig/ovoid)
- d) **Sclerospongiae** (ab Kambr.)

Kalkschwämme (Calcarea) ab unterem Tommotian mit folgenden Ordnungen (Sepkowski-Daten):

--- **Permosphincta** (unt. Tommot bis O-Kreide)

--- **Heteractinida** (Atdabanian bis M-Perm/Leonardian)

Die modernen Ordnungen erschienen erst später (Calcaronea ab Vise, Pharetronida ab O-Karbon, Sphaerocoelida vom O-Perm bis Cenoman). Rezente Gattungen ab Lias (*Leuconia*, ad Calcaronea, ab Pliensbachium; *Plectronina*, ad Pharetronida, ab U-Kreide) (Sepkowski-Datei).

Gemeinschwämme (Demospongea): lt. Sepkowski-Datei insgesamt 694 fossile marine Gattungen. Ordnungen in der Reihenfolge ihres Auftretens:

Stromatoporoida*: ab unt. Atdabanian; fossile Gatt. laut Sepkowski-Datei nur bis O-Famenne. Im U-Kambrium bereits mit 5 Gattungen vertreten!

Poecilosclerida: ab Atdabanian bis rezent

Verongiida (+, 1 Gatt.): Atdabanian bis M-Kambrium

Haplosclerida: ob. U-Kambrium (Botomian) bis rezent (*Aka* und *Hispidopetra* ab Carn)

Lithistida: ab M-Kambrium (*Azorica* und *Leiodermatium* ab Dogger)

Hadromeda: M-Kambrium bis rezent (*Cliona* ab Frasn)

[*Reniera*: eine rez. Gattung inc. sed., die im Tremadoc auftritt!]

Astrophorida: Llanvirn (M-Ordov.) bis rezent (*Pachastrella* ab Vise !)

Tabulospongida* (= Chaetetida, incl. *Chaetetes*: Ashgill bis Perm): ab Ashgill bis rezent

(*Acanthochaetetes* ab Apt, *Ceratoporella* ab ob. Perm!)

Axinellida: O-Karbon bis rezent

Guadalupina (+): mittl. U-Perm bis oberes O-Perm

Verticillitida: M-Perm (Leon.) bis rezent

Dictyoceratida: Malm bis rezent

* In den Sepkowski-Daten werden die Stromatoporoida und Tabulospongida = Chaetetida den Demospongea zugeordnet!

Hexactinellida: nach Sepk.-Datei 347 fossile marine Gattungen; zwei Gattungen (inc. sed.) bereits im Tommot (*Gonamispongia*, *Huanospongia*); *Azyrtulia* (inc. sed.) im ob. Atdabanian. Weiterhin im U-Kambrium Chinas drei Gattungen der Familien Protospongiidae und Hintzespongiidae. Im Atdabanian Hexactinelliden mit unregelmäßigem Skelett im Flachwasser, im Mittelkambrium bereits regelmäßig organisierte Hexactinelliden in tiefem Wasser (J. Palaeont. 79, 1043). Ordnungen in der Reihenfolge ihres Auftretens:

Reticulosa (+): ob. Atdabanian (*Saetaspongia*, *Triticispongia*) bis oberstes Perm (5 Gatt. noch im Perm)

Lyssacosida: ab Botomian (*Calcihexactina*), 2 Gatt. im M-Kambrium, *Regardrella* ab Cenoman.

Amphidiscosa: Llanvirn (M-Ordov.) bis rezent (*Semperella* ab Campan)

Hexactinosa: ab Frasn (*Periphragella* ab Bajocium, mehrere rez. Gatt. ab Alb)

Hemidiscosa (+?): 2 fossile Genera (unt. O-Karbon und Campan)

Lychniscosa: ab Carn (rez. Gatt. ab O-Kreide)

ARCHAEOCYATHEN (= KL Irregulares + KL Regulares): unt. Tommot bis O-Kambrium [ob. Dresbachian]; einzige Riffbildner des U-Kambriums. 71 Gattungen der Regulares (unt. Tommot bis ob. Dresbachian) und 221 Gattungen der Irregulares (unt. Tommot bis ob. Toyonian; 3 Ordnungen: Ajacicyathida, Capsulocyathida, Monocyathia, jeweils unt. Tommot bis ob. Toyonian bzw. ob. Botomian; ganz überwiegend aber Atdabanian und Botomian) (Sepk.). Auch im Unterkambrium Deutschlands (Sachsen, Bayern) vertreten.

Das Maximum der Diversität der Archaeocyathen fällt mit dem Maximum der unterkambr. Transgression zusammen; mit Ausnahme einer einzigen Gattung (*Antarcticocyathus*, Toyonian bis ob. Dresbachian) auf den Zeitraum unt. Tommot bis Toyonian – also U-Kambrium – beschränkt. Archaeocyathen bestehen aus zwei "ineinandergestellten Bechern" mit porösen Wänden. Neuerdings (s. Sci. 279, 881) werden die Archaeocyathen in die Schwämme integriert und dabei den Demospongea, Hexactinellida und Kalkschwämmen gegenübergestellt; sie sind

möglicherweise Repräsentanten koralliner Schwämme mit einem sekundären Kalkskelett mit hohem Anteil an Magnesiumcalcit und stammen möglicherweise von Demospongia ab, die schon vor der Hauptphase der Ediacara-Fauna nachweisbar sind (s. Präkambrium). Die Archaeocyathenriffe wurden 20 bis 30 m mächtig; weltweite Verbreitung, weil die Archaeocyathen im Larvenstadium wie Plankton verdrifteten. Höhe der Archaeocyathen-Kegel: bis 15 cm. Mit den Schwämmen werden die Archaeocyathen zu den Parazoa vereinigt, die den übrigen Metazoa (= Eumetazoa) gegenübergestellt werden. Aus moderner Sicht stellen die Archaeocyathen also kein Phylum, sondern einen „Clade“ (Klasse Archaeocyatha) und auch einen morphologischen (archaeocyathen) „Grad“ innerhalb des Phylum Porifera (J. Palaeont. 75, 1005).

Riffe stellen das ganze Phanerozoikum hindurch eine Wiege der Evolution und eine Quelle der Biodiversität dar: erhöhte Evolutionsraten, erhöhte Artbildungsraten aufgrund der Komplexität des Habitats sowohl in Hinblick auf die Topographie des Habitats (dreidimensionale Strukturierung) wie auch in Bezug auf die ökologische Komplexität mit vielen Interaktionen zwischen den Arten (selbst in Riffen von geringer Diversität). Die Beobachtung, dass neue Taxa vor allem in den Tropen und Subtropen entstehen und sich dann ggf. in höhere Breiten ausbreiten, könnte auf den dort verbreiteten Riffen beruhen. Tropische Flachmeere waren schon immer als Wiege neuer Arten bekannt, die sich dann in tieferes Wasser und in höhere Breiten ausdehnen; es sieht nun aber so aus, dass dieser Effekt konkret auf die Riffe zurückzuführen ist (Sci. 327, 196).

Archaeocyathen wurden auch in umgelagerten unterkambrischen Kalksteinblöcken innerhalb des Heinersreuther Blockkonglomerats aus dem Karbon (Frankenwald) gefunden und stellen damit die ältesten Fossilien Süddeutschlands (Natwiss. Ru. 2/2015: 90).

“COELENTERATA” (= Cnidaria + Ctenophora):

Moderne Gliederung der Hohltiere (Coelenterata) (nach THENIUS 2000 und Urania):

I. Stamm CNIDARIA = Nesseltiere

a) KL Anthozoa (Korallen), (fixo-)sessil; Grundtyp Polyp, bleibt sessil

UKL Zoantharia O Rugosa (Septen 4-zählig) (+)

O Scleractinia (Septen in Sechsergruppen)
= Hexacorallia

[alternativ:

UKL Hexacorallia

O Ceriantharia = Zylinderrosen

O Actiniaria = Seerosen, Aktinien

O Madreporaria = Stein- oder Riffkorallen

O Coralliomorpharia

O Zoantharia = Krustenanemonen

O Antipatharia = Dörnchenkorallen]

UKL Octocorallia (achtstrahlig) (mind. ab Atdabanian)

O Alcyonaria

O Gorgonaria = Rinden-, Hornkorallen

O Pennatularia = Seefedern (mind. ab Atdabanian)*

O Helioporida = Blaue Korallen

UKL Tabulata (O-Kambr./U-Ordov. bis O-Perm)
UKL Heliolitoida (Heliolitida): M-Ordov. bis M-Devon

Einteilung der Anthozoa nach Sepk.-Datei (2238 fossile marine Gattungen):

- Actiniaria: ab ob. Vendium (*Beltanelloides*: ob. Vendium bis Nemakit-Daldynian); nur 2 weitere fossile Genera, darunter *Xianguangia* (Atdaban.) (Actiniaria = Seerosen, Aktinien; ad UKL Hexacorallia)
- Scleractinia: ab unteres Anis (rez. Gattungen s. M-Trias)
- Antipatharia: ab Miozän (1 fossil belegte Gattung: *Leiopathes*, ab Miozän) (Dörnchenkorallen; ad UKL Hexacorallia); neuerdings jedoch ab U-Ordovizium (s. dort)
- Heterocorallia (+): Eifelium bis ob. Vise
- Tabulata (+): ab unt. Botomian (*Flindersipora*) bis oberes Perm (Maximum im Silur); Tabulata erlöschen im unt. Tatarian (=Djulfian).
- Rugosa (+): Llanvirn (unt. M-Ordov.) bis oberes Perm (Maximum: Silur – Karbon). Rugosa erlöschen im ob. Tatarian (=Dorashamian).
- Pennatulacea: ab Rhät (*Virgularia*: ab Berrias) (Anmerkung: neuere Arbeiten geben Pennatulaceen ab der Chengjiang-Fauna an und stellen auch *Thaumaptilon* aus dem Burgess-Schiefer zu den Seefedern!) (ad UKL Octocorallia)*
- Alcyonacea: ab ob. Llandovery; nur 3 fossile Genera; *Nephthea* ab Hettang (ad UKL Octocorallia)
- Gorgonida: ab Berrias (*Isis*, *Parisis*, *Primnoa* ab Campan) (ad UKL Octocorallia)
- Helioporacea: ab Berrias (*Epiphaxum* ab Berrias) („Blaue Korallen“; ad Octocorallia)

* molekulare Daten sprechen dafür, dass sich die Seefedern erst **nach** dem Paläozoikum entwickelten (Palaeont. 51, 11; s.o.).

b) KL Scyphozoa (Schirm-, Scheibenquallen), freischwebend; Grundtyp Polyp, löst sich als Meduse ab

rezent: Scyphomedusen (Quallen) und solitäre einzellebende Polypen

(Ordnungen:

- Coronata = Kranzquallen,
- Semaeostomea = Fahnenmundquallen,
- Rhizostomea = Wurzelmundquallen,
- Stauromedusida = Stiel- und Becherquallen,
- Cubozoa = Würfelquallen, s.u.)

fossil: + Conulariida (chitinig-phosphatige vierkantige Gehäuse, Mündung kann mit vier dreieckigen Klappen verschlossen werden); neuerdings werden die Conulaten aber auch als eigener Stamm gedeutet (THENIUS 2000 S. 57). Anfangs sehr klein und Bestandteil der Small-Shelly-Fauna (z.B. *Hexaconularia* im U-Kambrium), ab O-Kambrium deutlich größer. Ca. 150 Arten aus 20 Gatt.

Einteilung der Scyphozoa nach Sepk.-Datei (55 fossile marine Genera):

- Conulariida: ab ob. Vendium (*Conomedusites*) bis Rhät; drei Gattungen von Nemakit-Daldynian bis Tommot, 4 Gatt. noch in der Trias [- *Corumbella*, *Tirasiana*: ob. Vendium, inc. sed.; *Tirasiana* evtl. auch im Atdabanian]
- Coronatida: ab ob. Tremadoc (5 Gatt.)
- Rhizostomatida: ab ob. Westfal (Mazon Creek!) (5 foss. Gatt.)
- Semaeostomatida: ab ob. Westfal (Mazon Creek!) (3 foss. Gatt.)
- Carybdeida: ab ob. Westfal (Mazon Creek sowie Solnhofen; 2 foss. Gatt.)

c) **KL Hydrozoa**, ebenfalls Polypen und Medusen hervorbringend

Ordnungen nach Sepkowski-Datei (nur marine Genera berücksichtigt):

Hyroida: ab ob. Vendium (*Kullingia*: ob. Vendium bis Nemakit-Dald.)*
rez. Gattungen ab Maastricht, u.a. Segelquallen

Siphonophor(id)a (Staatsquallen): ab unt. Atdabanian (nur 3 fossile
Gatt. bekannt, zeitlich Atdabanian bis Frasn)

Milleporina: ob. Nor bis rezent, rez. Gattung ab Dan

Sphaeractinida (+): ob. Trias bis unt. Oligozän (5 foss. Gattungen)

Trachylinida (Trachylida): ab unt. Tithon (3 foss. Gatt., 114 rez. Arten)

Stylasterina (Hydrokorallen): ab Maastricht

(* nach molekularen Daten ist ein so frühes Auftreten der Hydrozoa aber unplausibel: J. Paleont. 78, 51).

d) **KL Cubozoa** (Würfelquallen): freischwebend (Medusen) (nach anderen Angaben eine Ordnung innerhalb der Scyphozoa)

Fast ganz aufs Botomian beschränkt ist die Cnidarier-Klasse **Hydroconoza** (8 Gatt. lt. Sepk.-Datei), z.B. *Hydroconus*, *Dasyconus*, *Asteroconus*; Atdabanian bis unt. M-Kambrium (nur 1 Gattung reicht ins unt. M-Kambrium).

Innerhalb der KL Scyphozoa erschienen spätestens im U-Kambr. die **Conularien** (UKL **Conulata**, U-Kambr. bis Keuper); evtl. erste Conularien schon in der Ediacara-Fauna (*Conomedusites* u.a.). Embryonalstadien von Conularien im unteren U-Kambrium nachweisbar (*Olivoooides* als kugeliges Kleinfossil im tiefen U-Kambrium Chinas). Der rez. *Stephanoscyphus* galt lange Zeit als naher Verwandter der Conularien, da die Polypen in Röhren aus Chitin leben; *Stephanoscyphus* ist Sammelname für das Polypenstadium mehrerer Gattungen; keine Mündungsklappen wie bei Conulaten. Nach heutigem Kenntnisstand kann weder die Zuordnung von *Stephanoscyphus* zu den Conulaten noch zu den Scyphozoen insgesamt als gesichert bezeichnet werden (THENIUS 2000).

Conularien sind die einzigen Quallen (Scyphozoen) mit einem festen Skelett aus Chitin; meist bis 10 cm, maximal bis 40 cm lang (*Pseudoconularia*, bis 40 cm, Ordov./Gotl.). Bei einigen Exemplaren einiger Arten an der Skelettspitze scheibenförmige Platte zur Verankerung am Grund; reife Exemplare schwammen dagegen wie Quallen frei im Wasser, vermutlich mit der Mundöffnung nach unten.

Die Stellung von *Olivoooides*-Embryonen war lange Zeit strittig; seltene Exemplare von späten embryonalen Stadien mit erhaltener innerer Anatomie belegen eine Position innerhalb der Cnidaria als Stammgruppen-Scyphozoa (Nat. 495, 8).

An der Grenze U/M-Kambr. erste Nesseltiere mit Kalkskelett (**Zoantharia** = **Steinkorallen**), zunächst die riffbildende **O Rugosa**, evtl. treten auch die Tabulata noch im Laufe des Kambriums auf. [Sehr divergierende Angaben; tendentiell werden Rugosa meist ab Kambr. angegeben, Tabulata erscheinen nach den meisten Autoren zwischen O-Kambr. und M-Ordov.]. Nach Publikation in 2001 (Sci. 291, 1914) bzw. 2002 (Sci. 296, 2383) erste Tabulata ab Kambr/Ordov-Grenze bzw. U-Ordov., erste Rugosa ab M-Ordov.

Im U-Kambrium von Flinders Ranges, Südastralien, tabulatenähnliche Korallen (*Flindersipora*, *Blinmanipora*), ähnlich *Yaworipora* aus dem ob. Botomian Sibiriens; sie werden gelegentlich in einer eigenen Ordnung Tabulaconida zusammengefasst, die den späteren Tabulata i.e.S. ähnelt (Palaeont. 50, 961).

Immerhin existierten aber schon im U-Kambr., spätestens ab Botomian, kalzifizierte Cnidaria, die als Korallen oder Corallomorpha beschrieben wurden; ebenso Spurenfossilien, die von ansitzenden Seeanemonen stammen könnten. Die kalzifizierten Cnidarier des U-Kambr. zeigen aber keine engeren Affinitäten zu den späteren Rugosa und Tabulata (Details s. unter „O-Proterozoikum, *Namapoikia*“). Aus dem U-Kambr. wurde mit *Harklessia* ein eindeutiger Vertreter der KL Acanthozoa, UKL Zoantharia mit fraglichen Affinitäten zu den Tabulata beschrieben (einige Ähnlichkeiten mit Tabulata) (J. Palaeont. 80, 609).

Seeanemonen (= Actiniaria; skelettlos) gelten als die ursprünglichsten rezenten Anthozoen; die Anthozoen (=Korallen) sind ihrerseits gleichzeitig nach DNS-Kladistik die ursprünglichste Gruppe innerhalb der Cnidaria = Nesseltiere (THENIUS 2000).

Kladogramm der Coelenterata nach TOLWP:

- Anthozoa = Alcyonaria (Weichkorallen, Seefedern)
 - + Zoantharia* (Seeanemonen, Steinkorallen, schwarze Korallen) (s.u.)
- Conulata (+)
- Cubozoa + Scyphozoa + Hydrozoa

*** Zoantharia:**

Dichotomie:

- a) --- Kibuchiophyllida (+)
 - ? Ceriantharia
 - Actiniaria + Corallimorpharia
 - Scleractinia + Numidiaphyllida (+)
 - b) --- Tabuloconida (+)
 - Cothoniida (+)
 - Tabulata (+) + Heliolitida (+)
 - Rugosa (+) + ? Heterocorallia (+)
 - Zoanthidea + ? Antipatharia
- (+)= erloschen, alle anderen rezent!

Kladogramm nach J. Paleont. 78, 51 (vereinfacht):

- Anthozoa = Octocorallia + Hexacorallia
- Stauromedusae (ad "Scyphozoa")
- "Semaestomae" + Rhizostomae (ad "Scyphozoa")
- Cubozoa
- Hydrozoa

Nach neuen kladistischen Untersuchungen sind die Rugosa monophyl. Die Anthozoa erschienen im U-Kambrium; die Subklasse Zoantharia hat keinen Bestand mehr und ist zu ersetzen durch die

Subklasse Hexacorallia; die Alcyonaria sind keine Subklasse mehr, sondern eine Familie innerhalb der Hexacorallia (Kongressabstract 2003).

Stamm-Cnidaria *Xianguangia sinica* (Chengjiang): Die ursprünglich als drei verschiedene Taxa beschriebenen Fossilien *Galeaplumosus* (für einen Hemichordaten gehalten) und *Chengjiangopenna* (für eine Seefeder gehalten) erwiesen sich als Körperabschnitte von *Xianguangia*, einem Stamm-Cnidaria von ungewöhnlichem Bauplan: polypenartiger Körperbauplan; blinde Magenöhle, die durch septum-artige Strukturen gegliedert wird; Haltestiel mit einer zusätzlichen Körperöhle, die als Hydroskelett diente; eine der Verankerung dienende Grube auf der basalen Scheibe; radial angeordnete federartige Tentakeln mit dicht begeißelten Fiederchen zur Nahrungsaufnahme. Demnach handelte es sich um einen Suspensionsfresser und nicht – wie bisher angenommen – um einen räuberischen Vertreter der Actinaria.

Der letzte gemeinsame Vorfahr von *Xianguangia* und Kronen-Cnidariern war demnach benthisch, polypenartig, mit segmentierter Magenöhle mit einer einzigen Körperöffnung (Mund = Anus). Die Ernährungsstrategie wich von den Kronengruppenvertretern der Cnidaria, die fast alle Beutegreifer sind, stark ab (PNAS 114: 8835).

[Tiefseekorallen: Korallen besiedeln nicht nur – in Symbiose mit grünen Algen (Dinoflagellaten) – die obersten lichtdurchfluteten Abschnitte des Meeresbodens, sondern als sog. Kaltwasserkorallen auch die Tiefsee. Korallenriffe der Tiefsee sind Zentren der Artbildung (Isolation!) und Refugien während der Kälteperioden; sie weisen jeweils nur wenige Korallenarten (< 10) auf, während tropische Riffe bis zu 800 Arten riffbildender Steinkorallen (Hexacorallia: Scleractinia) umfassen können, dennoch bieten die Kaltwasserriffe Lebensraum für bis zu 1300 verschiedene Tierarten. Außer Steinkorallen finden sich in Kaltwasserriffen Schwarze Korallen (Hexacorallia: Antipatharia), Weichkorallen (Octocorallia) und Hydrokorallen (Stylasteridae). Die Tiefseeriffe sind auf die Primärproduktion der obersten Wasserschichten („Meerschnee“) angewiesen. Sie gedeihen erst bei Wassertemperaturen zwischen 4 und 12 Grad; in hohen geographischen Breiten finden sich diese Riffe daher in relativ flachem Wasser zwischen 50 und 1000 m, in niederen Breiten aber bis in Tiefen bis zu 4000 m. Die Riffe können riesige Karbonathügel aufbauen, bis 300 m hoch und mit Durchmessern von mehreren Kilometern; sie bilden auch ausgedehnte Gürtel aus, so entlang des europäischen Kontinentalrandes von der Iberischen Halbinsel bis zum Nordkap. Kaltwasserriffe wachsen allerdings mit 2 – 2,5 cm/a wesentlich langsamer als tropische Riffe (bis 15 cm/a). An den Seebergen (wovon es etwa 30000 – 50000 gibt) findet sich eine sehr hohe Anzahl endemischer Arten; es handelt sich somit im evolutionsbiologischen Sinne um funktionelle Inseln. Die Riffe der Kaltwasserkorallen bilden dabei oftmals die Grundlage der artenreichen Lebensgemeinschaft an den Seebergen. Die Bildung neuer Arten dürfte dabei vorwiegend in den Korallenriffen der niederen Breiten erfolgen, da diese während der Eiszeiten als Refugien für Organismen des tieferen Meeres dienten (Natw. Ru. 3/07, 147).]

Krebs: Coelenterata sind die basalste Gruppe, bei der bisher Krebs beobachtet wurde: Bei einigen Süßwasserpolyphen der Gattung *Hydra* funktionierte die Apoptose in Stammzellen nicht; sie bildeten schließlich einen Tumor, der dem Ovarialkarzinom ähnelt. Ursache war die Überexpression eines Gens, das die Apoptose hemmt. Die Krebszellen wiesen ein verändertes Transkriptom auf und waren auf andere Individuen transplantierbar, wo sie sich weiter vermehrten. Die Vitalität der erkrankten Individuen war herabgesetzt; in natürlicher Umgebung würden sie rasch sterben (Nature Comm. Epub 24.6.2014).

II. Stamm CTENOPHORA (Rippenquallen) (s. unter „Vendobionta“) (?Präkambrium, ab U-Kambrium bereits *unterhalb* der Chengjiang-Fauna) (rez. ca. 150 Arten)

- a) KL Tentaculifera (= Tentaculata) = tentakeltragende Rippenquallen
(darunter u.a. : Lappenrippenquallen, Venusgürtel, Platte Rippenquallen)
- b) KL Atentaculata (= Nuda) = tentakellose Rippenquallen (darunter: Melonenquallen)

Die älteste (eindeutige und typische) Rippenqualle, kugelförmig mit acht Wimperreihen und ohne Tentakeln, stammt aus direkt unterhalb der *Chengjiang*-Fauna liegenden Schichten und ähnelt Rippenquallen (*Maotianoascus*) aus Chengjiang. Die betreffende Fundstelle (Meishucun) stellt die älteste Fundstelle komplex skelettierter Fossilien (mit perfekter Erhaltung) weltweit dar. Bei den Rippenquallenfossilien handelt es sich um späte Embryonalstadien (PNAS 104, 6289).

Imzwischen wurden aus dem Unterkambrium von China auch Rippenquallen berichtet, deren Grundbauplan zwar modernen Rippenquallen entspricht, die aber skelettiert waren (hartteilige Speichen und Platten), die offenbar der Stabilisierung des Körpers oder als Schutz dienten. Erst später in ihrer Evolution scheinen die Rippenquallen ihre Hartteile verloren zu haben (Sci. Adv. 1, e15000092).

Nach einer umfassenden Genkladistik (anno 2008; Nat. 452, 745) stellen die Ctenophora und *nicht* die Schwämme (!) die basalste Linie der Metazoa. Demgegenüber zeigte die Sequenzierung des kompletten Genoms der Placozoa, dass die Schwämme unterhalb der Placozoa positioniert sind, die Cnidaria darüber (Sci. 321, 1028).

Das komplette Genom der Rippenqualle *Pleurobrachia bachei* (Nat. 510, 38 + 109) bestätigte dann allerdings erneut die basale Position der Ctenophora (kursiv: Innovationen):

(*ionotropische Glutamatrezeptoren*)

--- Choanozoa

Ab jetzt: ANIMALIA (URMETAZOA)

(*Innexine, amilorid-sensitive Natriumkanäle, Neurexin, Synapsen; Kollagen, Immunität*)

--- Ctenophora (*Expansion der Innexine, Glutamatrezeptoren und amilorid-sensitiven Natriumkanäle; Glutamat, ansonsten eigene Neurotransmitter; **Nervennetze**, primitive gehirnartige Strukturen, mesodermal gebildetes **Muskelsystem***)

ab jetzt: *miRNA*

--- Porifera (*keine Neuronen, keine Synapsen*)

ab jetzt: *HOX-Gene*

--- Placozoa (*keine Neuronen, keine Synapsen*)

Ab jetzt: EUMETAZOA

(*eumetazoische Neuronen, typische Neurotransmitter der Tiere*)

--- Cnidaria (*Nervennetze, klassische Synapsen*)

ab jetzt: **Muskeln**

--- alle anderen Tiere (*Nervennetze, Gehirne*)

Dies ist deshalb bemerkenswert, weil Ctenophora im Gegensatz zu Schwämmen komplexes Verhalten zeigen. Andererseits fehlen den Ctenophora microRNA (spielt eine wichtige Rolle bei der Regulation der Genexpression) und Hox-Gene (kodieren Transkriptionsfaktoren, die bei der Strukturierung der Körperachse eine entscheidende Rolle spielen); reduziertes Immunkomplement, z.B. keine Toll-like, Nod-like, RIG-like Rezeptoren; selbst das Immunsystem der Schwämme ist schon weiter entwickelt. Und da Muskeln bei Schwämmen und Placozoa fehlen, dürften Muskeln und möglicherweise sogar das gesamte Mesoderm bei Rippenquallen unabhängig entstanden sein, um Hydroskelett, Körperform und Beutegreifen zu kontrollieren.

Ctenophoren bewegen sich durch ihre Cilienreihen aktiv durch die Wassersäule, sie fangen ihre Beute mittels innervierter Tentakel, haben ein Nervennetz mit regionalen Spezialisierungen, ein sensorisches Organ an einem Körperpol, das licht- und schwerkraftempfindlich ist – alles Merkmale, die sowohl den Schwämmen wie den Placozoa fehlen.

Viele Gene der Rippenquallen, die keine Äquivalente in anderen Tiergruppen haben, werden in frühen Teilungsstadien (4 bis 32 Zellen), in den Tentakeln, dem aboralen Organ und Cilienkämmen expremiert – also in den Organen, die als ctenophorenspezifische Innovationen gelten.

Die genetischen Unterschiede (z.B. Transkriptionsprofile) der Nervensysteme der Ctenophoren unterscheiden sich stark von jenen anderer Tiere; einige Moleküle, die normalerweise als nervenspezifisch gelten, finden sich zwar ebenfalls im Genom der Rippenquallen, werden aber nicht in Nervenzellen, sondern völlig anderen Geweben expremiert. Von den 10 wichtigsten Neurotransmittern der Tiere nutzt *Pleurobrachia* nur zwei (Glutamat und GABA; es fehlen u.a. Serotonin, Acetylcholin, Dopamin, Noradrenalin, Adrenalin, Octopamin, Histamin, Glycin sowie die entsprechenden Rezeptoren; da auch Choanozoa die Gene für diese Neurotransmitter fehlen, scheinen sie eine Innovation der Cnidaria+Bilateria zu sein); trotzdem ist das Nervensystem keinesfalls einfach, und Rippenquallen sind zu komplexen Aktivitäten wie Beutegreifen und horizontalen Wanderungen (tagsüber, d.h. bei Tageslicht) in der Wassersäule fähig; sie nutzen daher andere Moleküle für ihr Nervensystem, haben eine große Diversität ionotropischer Glutamat-Rezeptoren, eine enorme Diversität elektrischer Synapsen, amilorid-sensitive Natriumkanäle als vermutliche Neuropeptid-Rezeptoren.

Diese Indizien sprechen daher dafür, dass sich das Nervensystem der Rippenquallen unabhängig (konvergent) entwickelt hat. Nicht ganz auszuschließen ist allerdings, dass die Rippenquallen doch „höher“ stehen (das Nervensystem also nur einmal entstanden ist) und sehr viele Gene verloren gingen, wodurch der Eindruck eines einfachen (für Metazoa basalen) Genoms entsteht? Dann stellt sich allerdings die Frage, wieso Ctenophoren viele Gene wie für das Nervensystem und Signalwege verloren und anschließend neue neurogene und Signalmoleküle und –Rezeptoren entwickelt haben? Plausibler ist jedenfalls, dass die Rippenquallen sehr alte molekulare Werkzeugsätze konserviert haben, die im weiteren Verlauf der Evolution der Metazoa verloren gingen (Nat. 510: 38 + 109).

Eine kritische Revision der Datensätze, die angeblich die basale Stellung der Ctenophora unterhalb der Schwämme belegten, kam jedoch im Jahr 2015 zu dem Ergebnis, dass die Rippenquallen offenbar doch – wie früher angenommen – oberhalb der Schwämme einzuordnen sind (Natwiss. Ru. 1/2016: 34; PNAS 112: 15402).

"WÜRMER": im U-Kambr. bereits **Ringelwürmer, Sipunculoida** [naA. im Kambrium allerdings noch fraglich, rez. 250 Arten], **Chaetognatha, Pogonophora, Cibricyathes** (Vendium bis Botomian). Die ältesten Ringelwürmer finden sich in der Sirius Passet Fauna (Botomian) (J. Pal. 83, 820). Zu den Trochozoa gehören Anneliden, Nemertea, Priapulida, Brachiopoden und Mollusken.

Die **Cloudiniden** werden neuerdings mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit als Stammgruppen-Anneliden betrachtet. Einige Taxa überlebten die PC-C-Grenze bis ins untere Kambrium, oder setzten sogar erst an der PC-C-Grenze ein. *Cloudina* reicht bis ins untere Fortunian, und *Rajatubulus* setzt an der PC-C-Grenze ein und reicht (mit langer Unterbrechung) bis ins frühe Stage 3 (d.h. Atdabanian).

An röhrenförmigen Fossilien, die außerhalb der Cloudiniden stehen, finden sich *Sabellidites* (oberes Ediacaran bis obere Fortunian) und *Rugatotheca* (PC-C-Grenze bis unteres Fortunian) noch im U-Kambrium (Sci. Rep. 10: 535).

Bei den Ringelwürmern (Anneliden) erscheint die rez. O **Sedentaria**, zu der auch die Serpeln gehören [Fam. **Serpulidae** wird mal ab Kambr., mal ab Ordov. angegeben]. Sedentaria (Röhrenwürmer): rez. ca. 100 Gattungen. Anneliden haben bis zu 800 Segmente, der Körper weist bereits Herz, Atmungsorgane, ein kompliziertes Gefäßsystem auf.

Die Klasse Polychaeta umfasst nach Sepkowski 241 marine Gattungen:

Spiomorpha: ab Botomian (*Vetustovermis*); *Sabellaria* fraglich ab Karbon (ad Sedentaria)

Terebellomorpha: ab mittl. M-Kambrium (*Scolecoderma*, *Terebellites*), *Terebella* ab Jura (ad Sedentaria)

[5 Polychaetengattungen inc. sed. im M-Kambrium]

Serpulimorpha: ab Tremadoc (*Filograna* ab M-Devon, *Serpula* und

Salmacina ab mittl. Anis, *Cementula*, *Filigranula* und *Protulophila* ab Lias)

(ad Sedentaria)

Flabelligerimorpha: ab Westfal (ad Sedentaria)

Amphinomorpha: ab O-Karbon (2 fossile Gatt.)

Drilomorpha: ab Rhät (3 fossile Gatt.) (ad Sedentaria)

Phyllodoceomorpha: ab Arenig (*Goniada* ab mittl. Anis, *Glycera* fraglich ab Trias)

(ad Nereimorpha)

Eunicomorpha: ab Llanvirn, rez. Gattungen ab M-Trias (*Eunice*, *Halla* ab Anis, *Notocirrus* ab

Ladin, *Schistomeringos* ab unt. Pliensbachium, *Ophyrotrocha* ab Callov) (ad Nereimorpha)

Rezent gehören Röhrenwürmer aus der Gruppe der Vestimentifera, die um Hydrothermalquellen herum leben, zu den langlebigsten nicht-kolonialen marinen Invertebraten: konservative Schätzungen gehen aufgrund von Messungen betr. den Einbau von Farbstoffen in die Wurmröhren davon aus, dass sie 170 – 250 J. benötigen, um eine Länge von 2 m zu erreichen (*Lamellibrachia* sp.). Noch langsamer wachsen Röhrenwürmer der Gattung *Escarpia*; einige Individuen sind > 300 Jahre und möglicherweise sogar einige tausend Jahre alt (Sci. Nat. 104: 63).

Die adulten Riesenröhrenwürmer haben keinen Darm und ernähren sich unter Zuhilfenahme bakterieller Symbionten, die in speziellen Hauttaschen sitzen; diese werden über die Haut (nicht über den Mund) aufgenommen. Energielieferant für die Bakterien ist der Schwefelnachschub an kalten untermeerischen Quellen

Auftreten der **Scolecodonten** (U-Kambr. bis Perm, Lias, Malm, O-Kreide), die aufgrund Analogie zum Kauapparat rez. Anneliden aller Wahrscheinlichkeit nach fossilen Anneliden zuzuordnen sind. Maximum im älteren und mittl. Paläozoikum. Die KL Palaeoscolecida (vom Atdabanian bis Llandovery; 10 Gatt.) gilt allerdings als Stamm-Priapuliden (ad Scalidophora), also ohne Bezug zu den Anneliden.

Nach einer neuen Zusammenstellung (Nat. 451, 185) datieren die ältesten Scolecodonten aber ins oberste Kambrium, die ältesten beschriebenen Ganzkörperfossilien von Anneliden stammen aus dem Burgess-Schiefer, unbeschriebene aus dem Atdabanian (Sirius Passet Fauna). Bei den Burgess-Anneliden handelt es sich um Polychaeta.

Pogonophora (Bartwürmer): den Anneliden nahestehend; rez. 14 G./50 Arten. Wahrsch. bereits mit den Sabelliditiden ab oberstem Präkambrium vertreten. Im U-Kambr. werden die Pogonophora durch **Sabelliditida und (?) Hyolithellidae** repräsentiert. In der Sepkowski-Datei werden die vendischen *Sinosabellidites* zusammen mit *Cloudina* (Vendium bis Nemakit-Daldynian) in eine eigene Klasse **Cibricyathia** (Vendium bis Botomian) gestellt. Die Klasse umfasst insgesamt 39 Taxa, davon 37, die aufs U-Kambrium beschränkt sind. Sie erlöschen im Botomian.

Hyolithellus (U-Kambrium): vertikal orientierte Röhren; in der Ontogenie an beiden Enden offen; pumpt wohl Wasser durch die Röhre ins Sediment. Gelegentliche Knicke oder wellenförmige Formabweichungen deuten darauf, dass das Tier seine Wachstumsrichtung immer wieder anpasste, um die vertikale Position relativ zur Sedimentoberfläche zu behalten bzw. wiederzuerlangen. Vermutlich Stammgruppen-Annelide (J. Paleont. 85, 37).

Chaetognatha (Pfeilwürmer, syn. Borstenkiefer) rez. ca. 100 Arten, ab U-Kambrium, z.T. aber auch erst ab M-Kambr. (Burgess) angegeben (*Amiskwia* wird aber neuerdings als Stamm-Gnathostomulide oder Stamm-Gnathifera identifiziert; Chaetognatha stellen eine Gruppe innerhalb der Gnathifera. Eine Stellung innerhalb der Chaetognatha ist unplausibel, da *Amiskwia* die typischen Greifhaken der Chaetognatha fehlen, die sich schon bei kambrischen Chaetognatha finden). Ein großer Chaetognathe aus dem Burgess-Schiefer ist *Capinatator* (10 cm lang).

Angaben über Chaetognatha ab unterstem U-Kambrium beruhen auf *Protohertzina* (s.o.), die wahrsch. den Chaetognathen zuzuordnen ist, sowie ab U-Kambr. nachweisbaren Protoconodonten, die ebenfalls wohl von Stamm-Chaetognatha stammen (sie werden als Greifhaken von Chaetognathen interpretiert). Im Jahr 2002 wurde dann ein 520 MA altes Wurmfossil aus China beschrieben (*Eognathacantha ercainella*), 2,5 cm lang, mit vom Stamm abgesetztem, verbreiterten Kopf, Schwanz (wahrscheinlich), paarigen seitlichen Flossen (ohne Flossenstrahlen), Greifhaken am Kopf, fraglich Zähne, bei dem es sich höchstwahrscheinlich um einen Pfeilwurm handelt (Sci. 298, 187). Bauplan der rezenten Pfeilwürmer: 3 Körperabschnitte, Kopf mit paarigen Greifhaken, Rumpf mit 2 Paar waagerechten Seitenflossen, Schwanz mit Schwanzflosse.

Amiskwia sagittiformis (Burgess-Schiefer) wurde aufgrund des komplexen Pharynx-Apparates (mit Zähnen) als gnathostomuliden-nah identifiziert und ist entweder ein Stammgruppenvertreter der **Gnathostomulida** oder der Gnathifera insgesamt. Heute sind 91 Arten von Kiefernündchen (Gnathostomulida) bekannt; es handelt sich um marine Würmer von 1 – 4 mm Länge vor allem als Meiofauna in Sanden im Flachmeerbereich (sauerstoffarm, sulfidreich), wo sie sich vor allem von Bakterien und Detritus ernähren. *Amiskwia* war (ohne Tentakeln gemessen) dagegen bis 31 mm lang und zeigt, dass basale Spiralia groß und unsegmentiert waren, ein Coelom hatten und als nekto-benthische Aasfresser oder Beutegreifer lebten. Ökologische Veränderungen führten dann später zu einer Vereinfachung des Körperbaus und Miniaturisierung (Comm. Biol. 2: 164).

Kladogramm:

- Ecdysozoa (Außengruppe)
- Gnathifera*
- Ab jetzt: LOPHOTROCHOZOA
- Mollusca + Entoprocta
- Annelida + (Nemertea + Platyhelminthes)
- Gastrotricha

- Brachiopoda
- Phoronida + Ectoprocta

*Gnathifera:

- I Gnathostomulida
 - I Chaetognatha (nicht gegeneinander aufgelöst)
 - I (Micrognathozoa + Syndermata)

Priapulida (außer den Funden aus Chengjiang noch 5 Arten aus dem Burgess-Schiefer, 1 aus dem Westfal, 8 rezente Arten bekannt). Acoelomat. Rüssel- oder Priapwürmer besitzen einen ausstülpbaren Rüssel, besetzt mit zahlreichen Zähnen, zum Packen der Beutetiere. Nach molekularen Daten (mtDNA-kodierte Proteine) Schwestergruppe der Protostomia, naA sehr basal innerhalb der Protostomia. Mit 5 Arten in der Chengjiang-Fauna vertreten.

Systematische Zuordnung der Würmer nach ZIEGLER (modif.):

I. Acoelomate Protostomier (Urmund der Gastrula bleibt Mund, After als sekundärer Durchbruch, kein Coelom):

1. Platyhelminthes, z.B. Turbellarien (Strudelwürmer), Saug-, Bandwürmer, rez. 12400 Arten, fossil nicht sicher nachgewiesen (ad Lophotrochozoa) (Platyhelminthes = Plattwürmer) [neueste anatomische, embryol. und rDNA-Studien weisen die Acoela als einen eigenen Stamm außerhalb der Platyhelminthen aus, wobei die Acoela die primitivsten Bilateria = Triploblasten darstellen, also die älteste triploblastische Linie, die bis rezent überlebt hat. s.auch unter „mittl. Proterozoikum“]
2. Nemertini (Schnurwürmer) rez. 800 Arten, fraglich ab Karbon (ad Lophotrochozoa); der rez. *Lineus longissimus* kann bei einer Breite von knapp 1 cm bis 30 m, naA (DAWKINS S. 320) sogar bis 50 m lang werden.
3. Kamptozoa (Entoprocta): rez. 60 Arten (Kelchwürmer)
4. Nematelminthes: Rädertiere, Spulwürmer; oft Parasiten, rez. 12500 Arten (Schlauchwürmer) (neuerdings kladistisch Außengruppe der Scalidophora)*
5. **Priapulida**: seit U-Kambrium, 8 rez. Arten (ad Ecdysozoa) (Priapwürmer) (neuerdings ad Scalidophora)* (Scalidophora ab unt. Tommot) Auf jeden Fall aber schon im Atdabanian von Chengjiang; wahrscheinlich gehen auch die *Treptichnus*-Bauten, die erstmals um die PC-C-Grenze auftreten, auf Priapulida zurück.

II. Coelomate, nicht-segmentierte Protostomier:

1. **Echiurida**: 1 fossile Art (Ediacaran), 150 rez. Arten (Igelwürmer) (aber auch Mazon Creek!)
2. **Sipunculida**: fragl. seit Kambrium, rez. 250 Arten (Spritzwürmer)

III. Articulate Protostomier (Coelom zumindest während Ontogenese segmentiert):

1. **Annelida**: seit Ediacaran, rez. 8700 Arten, z.B. Polychaeta, Oligochaeta (ad Lophotrochozoa) (Anmerkung: rezente Regenwürmer können in den Tropen bis zu 3,3 m lang und bis 10 J. alt werden; lt. DAWKINS S. 320 sogar ein 4 m langer *Megascolides australis* in Australien). Nach molekularkladistischen Untersuchungen stehen die Anneliden nicht (!) in der Nähe der Arthropoden (die ihre Segmentierung konvergent entwickelten), sondern in der Nähe der Mollusken!
2. **Pogonophora (Bartwürmer)**: rez. 50 Arten; wahrsch. gehören die Sabelliditen des obersten Präkambriums und U-Kambriums hierzu (Bartwürmer)
3. **Pentastomida** (Zungenwürmer): ab Kambr. nachgewiesen, rez. 60 Arten (ad Protarthropoda, nach molekularen Daten aber zu den Mandibulata gehörig!)
4. **Tardigrada (Bärtierchen)**, rez. 930 beschriebene Arten; konkrete Hinweise ab U-/M-Kambr., in die system. Nähe der Onychophoren (und damit der Arthropoden) zu stellen (ad Protarthropoda)
- (5. **Onychophora**, rez. 70 Arten; neuerdings neigt man dazu, die Onychophoren eher den Arthropoden

- i.w.S. zuzuordnen) (ad Ecdysozoa; ad Protarthropoda)
 (3. – 5. werden neuerdings zu den Protarthropoda zusammengefasst!, Pentastomida sind aber wohl eine Gruppe der Conchostraca innerhalb der Mandibulata!)

[IV. Deuterostomia (oligomer, d.h. das Coelom besteht aus drei Abschnitten): es gibt keine im kladistischen Sinne deuterostomen Würmer;

früher ordnete man die **Chaetognatha (Pfeilwürmer;** ab U-Kambr., rez. 100 Arten) bei den Deuterostomia ein; moderne genkladistische Untersuchungen ergaben aber übereinstimmend, dass sie innerhalb der Protostomia oder auf der Linie zu den Protostomia stehen, obwohl sie in ihrer Embryonalentwicklung eindeutig den deuterostomen Weg gehen, weshalb sie auch bislang zu den Deuterostomia gestellt wurden. Die kladistische Position innerhalb der Protostomia ist nicht ganz klar; entweder zusammen mit Mollusken und Anneliden oder als Schwestergruppe aller Protostomia, jedenfalls mit Sicherheit nach der Dichotomie in Deuterostomia und Protostomia. Dies bedeutet dann aber auch, dass sich die Protostomia insgesamt von einem Vorfahren entwickelt haben müssten, der eine deuterostomen-artige Embryonalentwicklung hatte, die somit die ursprüngliche Form der Embryonalentwicklung gewesen wäre. Nat 431, 254].

*Nematodomorpha und Scalidophora:

Molekularkladist. Studien deuten an, daß die Nematoden und Nematodomorpha Protostomier aus der Nähe der Arthropoda/Tardigrada/Onychophora sind und damit den Arthropoden deutlich näher stehen als oligochaete oder polychaete Anneliden, die ihrerseits näher zu den Brachiopoden und Mollusken stehen sollen. Offenbar haben alle sich häutenden Tiere (Ecdysozoa = Arthropoda, Tardigrada, Onychophora, Nematoda, Nematodomorpha sowie die weiter außer stehenden Priapulida und Kinorhyncha) einen gemeinsamen Vorfahr, der nach der Abzweigung der Deuterostomia und Lophotrochozoa lebte; die Ecdysozoa wären danach monophyl.

Dabei ergab sich folgendes Kladogramm (Nat. 427, 205 + 237): § = ausgestorben

ECDYSOZOA:

Außengruppe: Gastrotrichia (= Bauchhärlinge, Flaschentierchen)

--- Onychophora + Arthropoden

ab jetzt: INTROVERTA (Superphylum)

--- Nematodomorpha + Nematoda

ab jetzt: „Stammgruppen-Scalidophoren“

--- *Ancalagon*§ + *Fieldia*§

--- *Markuelia*§ (Embryonen aus dem unt. Tommot bis U-Ordov.)

ab jetzt: Kronengruppen-Scalidophoren

--- Kinorhyncha

--- Loricifera

--- Stamm-Priapuliden§ (*Selkirkia*, *Maotianshania*“, *Cricocosmia*“, *Palaeoscolex*“**, *Ottoia*, *Louisella*, *Scolecoturca*)§

Ab jetzt: KRONENGRUPPEN-PRIAPULIDEN

--- *Meiopriapulid* + *Tubiluchus*

--- *Maccabeus*

--- *Halicryptus*

--- *Priapulites*§

--- *Priapulopsis*

--- *Acanthopriapulid* + *Priapulid*

** KL Palaeoscolecida vom ob. Atdabanian bis ob. Llandovery, z.B. *Protoscolex*, *Palaeoscolex*; 11 Gatt.

” diese drei Gattungen werden in anderen Arbeiten aber zu den Nematomorpha gestellt

Markuelia (unt. Tommot bis U-Ordov.) stellten sich als Embryonen verschiedener Stadien eines geringelten Wurmes heraus (das letzte Stadium ist bis 3 mm lang, S-förmig gebogen, bis leicht ins Körperinnere hinein regelmäßig geringelt, aber keine Anzeichen für durchgehende Segmentierung); am Hinterende 6 Stacheln; der Mund ist von mind. 3 Reihen nach hinten gerichteter hakenförmiger Stacheln umgeben (vergleichbar den haken- oder stachelförmigen Skaliden wurmförmiger mariner Scalidophora). Er ist somit ein Stamm-Scalidophore (Scalidophoren sind marine Würmer, rezent durch Priapuliden, Loricifera und Kinorhyncha vertreten). [Molekulare Daten deuten allerdings an, dass die Loricifera nahe mit den Nematomorpha verwandt sind und *nicht* Schwestergruppe der Priapuliden; dazu passt auch ein Fossil aus der Sirius Passet Fauna, *Siriloric*; s. J. Paleont. 84, 322].

Kladistisch besteht eine basale Dichotomie innerhalb der Ecdysozoa, die eine Linie führt zu den Arthropoden, die andere zu den Nematoden und Scalidophora. Stamm-Scalidophoren und Nematoden (Fadenwürmer) entwickeln sich direkt, d.h. ohne planktonisches Larvenstadium, und dies trifft auch für *Markuelia* zu. Priapuliden und Loricifera entwickelten sekundär Larven, denn die ältesten Larvenstadien, die man von *Markuelia* fand, unterscheiden sich nicht grundsätzlich von ausgewachsenen Scalidophora, so dass hier von einer direkten Entwicklung auszugehen ist; auch adulte *Markuelia* (die man aber noch nie gefunden hat) müssten so ausgesehen haben! Da Stamm-Scalidophora schon im unt. Tommot existierten, muss auch die Linie zu den Nematoden damals schon existiert haben (Nat. 427, 205 + 237). Die ursprünglichen Cycloneuralia (zu denen die Scalidophora, Nematoden = Fadenwürmer und Nematodomorpha = Saitenwürmer zusammengefasst werden) müssten somit eine direkte Entwicklung durchlaufen sein; Nematoden und Kinorhynchen* behielten diese direkte Entwicklung bei, während die Loricifera*, Nematodomorpha und Priapuliden* (* = ad Scalidophora) dann als evolutive Neuerung Larvenstadien entwickelten (Natwiss. Ru. 6/2004 325). SRXTM-Scans (synchrotron-radiation X-ray tomographic microscopy) bestätigten schließlich definitiv die Zugehörigkeit zu den Stamm-Scalidophoren, die Ähnlichkeiten mit den Priapuliden sind oberflächlich aufgrund gemeinsamer primitiver Merkmale mit Scalidophoren (Nat. 442, 680). Eine andere Studie (Palaeont. 53, 1291) lässt die Frage dagegen offen, ob es sich bei *Markuelia* um einen Stamm-Scalidophoren oder einen Stamm-Priapuliden handelt.

Studien an Entwicklungsgenen (Homeobox-Genen, z.B. Hox-Genen) rezenter Brachiopoden und Priapuliden bestätigten eine grundsätzliche Zweiteilung der Protostomia in die

- Ecdysozoa (Onychophoren, Arthropoden, Nematoden und Priapuliden)
- Lophotrochozoa (Anneliden, Plattwürmer, Nemertea, Mollusken, Brachiopoden, Bryozoen).

Der gemeinsame Vorfahre aller Bilateria (Protostomia + Deuterostomia) hatte mind. 7 Hox-Gene, der Stamm-Ecdysozoae mind. 8 und der Stamm-Lophotrochozoae mind. 10 Hox-Gene. Die Hox-Gene spielen eine zentrale Rolle bei der Strukturierung der antero-posterioren Achse der Bilateria, und die Hauptphase der Expansion und Diversifikation dieser Gene muss daher bereits vor der Radiation der drei großen Gruppen der Bilateria (Deuterostomia; Ecdysozoa, Lophotrochozoa) erfolgt sein. In der Folgezeit erfolgten dann vorwiegend funktionelle Differenzierung oder der Verlust einzelner Hox-Gene; die Phase der Duplikation und progressiven Expansion des Hox-Gen-Clusters war dagegen bereits abgeschlossen.

Systematik der rezenten „Würmer“ (nach Urania, modif.):

1. Stamm Platyhelminthes = Plattwürmer (ad Lophotrochozoa)
 - ÜKL Turbellarimorphae = Strudelwurmartige
 - KL Turbellaria = Strudelwürmer (u.a. Planarien)
 - KL Gnathostomulida = Kiefernündchen
 - ÜKL Trematoda = Saugwürmer
 - KL Malacobothrii = Digenetische Saugwürmer (u.a. Pärchenegel)
 - KL Aspidobothrii
 - ÜKL Cercomeromorphae = Hakenplattwürmer
 - KL Pectobothrii = Hakensaugwürmer
 - KL Cestoda = Bandwürmer
 - KL Amphilinidea
 - KL Gyrocotylidea
2. Stamm Kamptozoa = Entoprocta = Kelchwürmer
3. Stamm Nemertini = Schnurwürmer (ad Lophotrochozoa)
4. Stamm Nematelminthes = Schlauchwürmer (ad Ecdysozoa)
 - KL Nematoda = Rund- oder Fadenwürmer
 - KL Rotatoria = Rädertiere
 - KL Gastrotricha = Bauchhärlinge oder Flaschentierchen
 - KL Kinorhyncha*
 - KL Nematodomorpha = Gordiacea = Saitenwürmer
5. Stamm Acanthocephalia = Kratzer
6. Stamm Priapulida = Priapswürmer (eine Fam.: Priapulidae) (ab U-Kambrium)*
7. Stamm Loricifera*
 - *(Scalidophora = Kinorhyncha, Priapulida, Loricifera) = monophyl, ad Ecdysozoa

8. Stamm Sipunculoidea = Spritzwürmer (fragl. ab Kambrium)
9. Stamm Echiurida = Igelwürmer (ab Ediacaran)
10. Stamm Annelida = Ringel- oder Gliederwürmer (wohl ab Ediacaran; ad Lophotrochozoa)
 - KL Polychaeta = Vielborster (incl. O Sedentaria)
 - KL Myzostomida = Saugmünder
 - KL Oligochaeta = Wenigborster
 - KL Hirudinea = Egel, Blutegel
11. Stamm Pentastomida = Zungenwürmer (ab Kambrium) (ad „Protarthropoda“)
(nach molekularen Daten aber wohl eine Gruppe der Conchostraca, ad Mandibulata)
12. KL Phoronidea = Hufeisenwürmer (im Stamm Lophophorata, zusammen mit den KL Bryozoa und Brachiopoda) (ad Lophotrochozoa)
13. Stamm Pogonophora = Bartwürmer (incl. Sabelliditiden, ? Hyolithellidae; wahrsch. ab oberstem Ediacaran; sicher ab U-Kambrium)
14. Stamm Chaetognatha = Pfeilwürmer (ab unt. U-Kambrium bzw. naA Atdabanian)

Kladogramm der Annelida:

Nachdem die phylogenetischen Verhältnisse der Annelida bisher strittig waren, ergab eine umfassende genkladistische Analyse (231 Gene, Supermatrix aus 47953 Aminosäuren, 34 Annelidenarten zzgl. Außengruppen) im Jahr 2011 folgende Beziehungen:

Ab jetzt: TROCHOZOA

- I --- Ectoprocta + Brachiopoda (I = nicht gegeneinander aufgelöst)
- I --- Mollusca
- I --- Nemertea + Annelida*

***ANNELIDA**

- Chaetopteridae
- Myzostomida
- Sipuncula
- Dichotomie in die beiden großen Monophyla Errantia und Sedentaria

nach Natwiss. Ru. 4/2011, 199:

- Chaetopteridae (heteronome Segmentierung)
- Myzostomida
- Sipunculidae (Spritzwürmer) (keine Segmentierung!)
- Errantia (ad „Polychaeta“ = Borstenwürmer)
- ab jetzt: SEDENTARIA
- weitere „Polychaeta“
- Pogonophora (Bartwürmer), ebenfalls ad „Polychaeta“)
- Echiura (Igelwürmer)
- ab jetzt: CLITELLATA
- verschiedene Linien der „Oligochaeta“ = Wenigborster
- Lumbricidae (Regenwürmer) (ad „Oligochaeta“)
- Hirudinae (Egel, non Oligochaeta)

Außengruppe der Annelida sind danach die Nemertea, die basalsten Gruppen innerhalb der Anneliden die Chaetopteridae und Myzostomida. Tiefe Dichotomie in Errantia und Sedentaria. Die Errantia leben freibeweglich, kriechen, schwimmen oder graben in der Erde. Viele von ihnen leben räuberisch oder ernähren sich von Mikroalgen. Sedentaria sind dagegen entweder halb-sessil, grabend oder Röhrenbewohner (wenn man einmal von den hoch spezialisierten parasitisch lebenden Egel n absieht). Sedentaria fressen üblicherweise Sediment (wie z.B. Regenwürmer) oder oberflächlichen Debris oder filtern das Wasser mit ihren Tentakelkronen. Polychaeta (teils Errantia, teils Sedentaria) und Oligochaeta (ad Sedentaria) sind nicht monophyletisch.

Der „Urannelid“, der gemeinsame Vorfahr aller Anneliden, war demnach reich mit Sinnesorganen ausgestattet: chemosensorische Organe (Nuchalorgane als Chemorezeptoren), Fühler (Palpen – sie dienten gleichzeitig als Sinnesorgane wie zur Nahrungsaufnahme), innere Stützborsten, einfache äußere Borsten, ein Paar zweizellulärer larvaler Augen für die Phototaxis und als erwachsene Tiere zwei Paare komplexerer, multizellulärer Augen mit rhabdomerischen Photorezeptoren und Pigmentzellen (wie rezente Errantia und Sipuncula), die in verschiedene Richtungen blickten. Der Urannelid war segmentiert, die Echiura (zu den Sedentaria gehörig) und Sipuncula (basale Gruppe der Anneliden außerhalb Errantia+Sedentaria) sind sekundär unsegmentiert. Der Urannelid lebte wahrscheinlich auf dem Meeresboden und nutzte die relativ komplex gestalteten seitlichen Anhänge für wellenförmige Kriechbewegungen (wie heutige Errantia sowie die Spionidae, eine basale Gruppe der Sedentaria). Sedentaria verloren die Antennen, verschiedene Linien der Sedentaria auch die Fühler.

Die beiden Hauptlinien der Anneliden, Sedentaria und Errantia, passten sich also sehr unterschiedlichen Lebensstilen an: Errantia sind mobiler und aktiver als Sedentaria, deshalb blieben ihnen die sensorischen Fähigkeiten des Uranneliden erhalten; sie haben verschiedene Sinnesstrukturen auf mehreren Kopfanhängen, zwei Paar Augen; dadurch rezeptorische Fähigkeiten zur Lokalisation von Beutetieren und Erkennen von Beutegreifern); ausgeprägte Parapodien zur effektiven Fortbewegung auf dem Sediment und im Sediment.

Sedentaria sind sessiler, einhergehend mit Reduktion der Kopf- und Körperanhänge; wenig mobil, viele Taxa leben in Röhren oder Gängen. Sinnesstrukturen daher am Kopf reduziert im Vergleich zu den Errantia; Parapodien kleiner und dichter am Körper. Keine inneren Stützborsten. Bei den Echiura kam es zur starken Reduktion segmentaler Muster, bei den Clitellata (= „Oligochaeta“ + Hirudinea) zum Verlust der Parapodien; sie entwickelten eine grabende Lebensweise durch kontraktile Wellen (Nat. 471, 44 + 95; Natwiss. Ru. 4/2011, 198).

Im Unterkambrium Chinas (Chengjiang) finden sich polychaete Anneliden mit ausgeprägtem vierfachem Skleritom (*Ipoliknus*). *Ipoliknus* ist biramös mit Neurochaeten und Notochaeten sowie dornigen dorsalen und gezähnten dorso-lateralen Skleriten und erwies sich als der basalste Stammgruppen-Vertreter der Anneliden überhaupt. Die Skleriten und Chaetae sind offenbar Überbleibsel einer wesentlich umfangreicheren Panzerung in den Vorläufern der Anneliden, d.h. in primitiveren Trochozoa. Die Vorläufer der Anneliden müssen ein Skleritom aus vier Zonen von Skleriten getragen haben, auf die die ventralen Neuro und Notochaetae sowie die beiden dorsalen/latero-dorsalen Skleritentypen von *Ipoliknus* zurückgehen.

Aus den beiden ventralen Skleritenzonen der Anneliden-Vorläufer haben sich dann die Neuro- und Notochaetae von *Ipoliknus* zu Zwecken der (biramösen) Fortbewegung entwickelt. In der weiteren Entwicklung verbesserte sich dann die Fortbewegung weiter (durch Weiterentwicklung der ventralen Strukturen zu Parapodien und Neurochaetae zwecks Abstützung in Verbindung mit undulierender Fortbewegung des gesamten Körpers), während die beiden dorsalen Sklerit-Zonen

komplett abgebaut wurden; ihre protektive Funktion wurde vollständig durch die Protektion durch die Notochaetae ersetzt.

Wiwaxia und *Halkieria* stellen Trochozoa außerhalb der Anneliden-Stammgruppe. Chitinöse Chaetae finden sich bei Anneliden und Brachiopoden, aber sehr selten auch bei Mollusken wie juvenilen modernen Oktopoden und der fossilen *Pelagiella*, einem schalentragenden Mollusken inc. sed. (Sci Rep. 9: 4955).

TOMMOTIIDA: eine Klasse der Lophophorata in der Nähe der Phoronidea (Hufeisenwürmer) und Brachiopoda, kladistisch wohl Schwestergruppe der Brachiopoden. 19 Gattungen vom unt. Tommot bis ob. M-Kambrium, z.B. *Lapworthella* (unt. Tommot bis Toyonian) und *Micrina* (ob. Atdabanian).

Micrina bildet mit *Tannuolina* die F Tannuolinidae (nur U-Kambrium). Ihr Skleritom ist kaum bekannt, da oft nur disartikulierte Sklerite gefunden werden. Es bleibt auch nach neuen Funden weiterhin unklar, ob (a) die Tannuolinidae eine monophyletische Außengruppe der Brachiopoden insgesamt darstellen (mikrostrukturelle Ähnlichkeiten zwischen ihnen und einigen linguliformeanen Brachiopoden wären dann symplesiomorph oder konvergent), oder ob (b) die Tannuoliniden eine Stammgruppe bilden, die zu den Linguliformea führt, während *Halkieria* die Stammgruppe für die kalkschaligen Brachiopoden darstellt; in diesem Fall hätten beide Brachiopodengruppen den zweischaligen Körperbau unabhängig voneinander entwickelt; Brachiopoden wären biphyletisch (bzw. die Tannuoliniden und Halkieriiden wären als Kronengruppenbrachiopoden zu identifizieren). Möglichkeit (b) gilt aber bisher nur als eine radikale Hypothese (J. Palaeont. 78, 900). Perfekt erhaltene Exemplare des Stammgruppen-Brachiopoden *Mickwitzia* bestätigten die enge Beziehung zwischen Stamm-Brachiopoden und Tommotiida (J. Palaeont. 89: 933).

Studien an Hox-Genen von Brachiopoden sprechen dafür, dass die Hartgewebe (Chaetae bzw. Schalen) von Anneliden, Mollusken und Brachiopoden auf einen gemeinsamen Ursprung im frühen Kambrium zurückgehen (PNAS 114: 1913).

HYOLITHEN (Calyptoptomatida): Tommot bis oberes Perm (ob. Guadalupian = Capitanian, naA bis Wuchiapingian); bis 15 cm lange konische Gehäuse (meistens: 1 – 4 cm). Maximum im Kambrium, danach kontinuierlicher Rückgang.

Während man die Hyolithen ursprünglich für Mollusken hielt, zeigten Funde mit Weichteilerhaltung aus dem Burgess-Schiefer und den Spence Shale Lagerstätten (*Haplophrentis*, ein hemisessiler epibenthischer Suspensionsfresser), dass vom Maul Tentakel ausgingen, die dem Lophophor der Brachiopoden entsprechen. Hyolithen sind demnach Lophophorata, und zwar die Schwestergruppe der Brachiopoden:

BRACHIOZOA:

--- Phoronida

--- *Tannuolina* (?)

--- *Micrina* (?) + *Mickwitzia* + *Heliomedusa* (ad "Tommotiida")

--- Hyolithen: aragonitische Schale

--- *Yuganotheca* (?) (ad "Tommotiida")

--- (Lingulelloretida + linguliforme Kronenbrachiopoden; phosphatisch) +
(Obolellida + rhynchonelliforme Kronenbrachiopoden; kalzitisch)

(?) = Position unsicher

Die partielle Anheftung der Lophophore an das Operculum spricht für eine Homologie der Rückenklappe (Brachialklappe, Armklappe) der Brachiopoden mit diesem Operculum. Die konische (tütenförmige) Schale entspricht dann der Stielklappe der Brachiopoden. Die Mikrostruktur der Hyolithenschale zeigt keine engen Übereinstimmungen mit Brachiopoden; der Sekretionsmechanismus der Schale könnte allerdings demjenigen der Obolelliden (basale, kalkschalige Brachiopoden) geähnelt haben.

Man nahm daher schon seit längerer Zeit an, dass sich die Brachiopoden von den Tommotiida abzweigten. Sie gehen damit auf einen Bauplan mit einem Skleritom zurück, das aus mehreren phosphatischen Elementen bestand. Konische Schale, Operculum und die drehbar gelagerten Hörner („helens“) lassen sich demnach auf die Skleriten von *micrina*-artigen Tommotiida zurückführen. Damit stehen die Hyolithen in der Stammlinie der Brachiopoden. Bei der röhrenförmigen *Yuganotheca* (Atdabanian von Chengjiang) ist das Lophophor von unmineralisierten Mantellappen umgeben; es ist nur ein einziger Sklerit (ventral gelegen) vorhanden; möglicherweise gingen die anderen Sklerite sekundär verloren. Die sich nach ventral hin ausdehnenden Eingeweide dieser Taxa scheinen den Ausgangszustand für die Kronen-Brachiopoden darzustellen und verbinden diesen mit dem Bauplan der Phoronida. Auch die verlängerte Viszeralhöhle der Lingulelloretida könnte diesem Ausgangszustand entsprechen (Nat. 541: 394).

Im Jahr 2018 wurde *Pedunculotheca diana* aus Chengjiang beschrieben, die eine unmineralisierte Haftstruktur aufwies, die einem Brachiopoden-Stiel entspricht (der erste Hinweis auf ein Haftorgan bei Hyolithen). Der sessile Suspensionsfresser wurde zu den Orthothecida gestellt, stellt aber im Kladogramm den basalsten Hyolithen vor der Dichotomie in Orthothecida und Hyolithiida dar.

Hyolithen erwiesen sich damit als Stammgruppen-Brachiopoden. Sowohl Hyolithen wie Kronenbrachiopoden entwickelten sich aus Tommotiida; der Stiel der Brachiopoden entwickelte sich einmal in der Totalgruppe der Brachiopoden und ging bei weiter abgeleiteten Hyolithen (nach *Pedunculotheca*) wieder verloren. Eine Haltestruktur findet sich auch schon bei dem Tommotiiden *Paterimitra*, der unterhalb der Abzweigung zu den Hyolithen steht. Die Form und Position des Stiels verschob sich dann von dem Ausgangszustand (wie er sich bei Linguliformes findet) zum abgeleiteten Zustand der Rhynchonelliformes.

Der Stiel von *Pedunculoptheca* fixierte das apikale (spitze) Ende der Schale. Wie Brachiopoden haben Hyolithen zwei Schalen, die eine Filterkammer bilden, ihnen fehlen aber einige Merkmale der Kronen-Brachiopoden.

Die neue Phylogenie der Brachiozoa (Phoronida + Totalgruppen-Brachiopoda) zeigt auch immer wieder Wechsel im Schalenmaterial, sowohl innerhalb der Linguliformes wie der Rhynchonelliformes, und widerspricht damit der Annahme, dass die Mineralogie innerhalb von Entwicklungslinien extrem stabil sei; bei Brachiopoden ist das jedenfalls nicht der Fall und hat in der Vergangenheit zur Missklassifikation von Taxa geführt. Assoziationen zwischen Mollusken und Hyolithen sind definitiv auszuschließen, Ähnlichkeiten in der Mineralogie der Schalen und Schalenstruktur beruhen auf Konvergenz angesichts der großen Variabilität innerhalb der

Brachiozoa (die sogar zu der Annahme führt, bei dem ediacarischen Riffbildner *Namacalathus* könne es sich um einen Brachiozoa handeln, weil er ebenfalls eine „kanalikulierte“ Schalenstruktur aufweist, die mehrfach unabhängig voneinander innerhalb den Brachiozoa entstand).

Damit zeigt sich im Kambrium auch ein grundlegender Wechsel der Brachiopoden-Faunen: im U-Kambrium waren Totalgruppen-Brachiopoden dominiert von Tommotiida, Hyolithen und Linguliformes, allesamt Taxa mit hohen metabolischen Kosten (ausgedehnter Darm; großes Volumen metabolisch aktiven Gewebes; Phosphat als Biomineral). Am Ende des Kambriums kam es zu einem starken Rückgang dieser Gruppen, während sich die ökologisch modernen Rhynchonelliformes ausbreiteten, die eine völlig andere Ökologie verfolgten, indem sie eine hypereffektive Physiologie entwickelten, nährstoff-limitierte Settings zu nutzen. Der Rückgang der Hyolithen nach ihrem Zenit im M-Kambrium steht daher in einem breiteren Kontext, wobei Stammgruppen-Brachiopoden mit ihren hohen Stoffwechselraten durch moderne Rhynchonelliformes ersetzt wurden, die auch in weniger nährstoffreichen Lebensräumen gedeihen konnten (Proc. R. Soc. B. 287: 20181780).

Kladogramm (vereinfacht nach Proc. R. Soc. B. 287: 20181780):

- *Amathia* + *Flustra* (Außengruppe)
- I--- *Namacalathus* ? (problematisch)
- I--- *Phoronis*
- Ab jetzt: „TOMMATIIDA“
- *Eccentotheca* (+ ?*Cotyledion*; problematisch)
- *Dailyatia*
- *Halkieria* (karbonatisch) (problematisch)
- Ab jetzt: STIEL
- *Paterimitra*
- **Hyolithen** (karbonatisch); basal: *Pedunculotheca*; danach Verlust des Stiels; Abspaltung in Hyolithiden und Orthotheciden
- *Yuganotheca* (problematisch)
- *Mikrina* + *Mickwitzia* + *Heliomedusa*
(ab jetzt Ende der „TOMMATIIDA“)
- ab jetzt KRONEN-Brachiopoden;
Dichotomie in Linguliformes* und Rhynchonelliformes**

***Linie zu den Linguliformes:**

- (Verlust des Stiels, karbonatisch): --- *Gasconsia* (CRANIIFORMES)
- *Ussunia*
- *Craniops* + *Novocrania*
- Ab jetzt: LINGULIFORMES
- *Lingula*
- *Eoobolus*
- *Botsfordia*
- *Pegalodiscus* + (karbonatisch) *Mummpikia*
- *Lingullelotreta*

- *Clupeafumosis* + *Lingulosacculus*
- *Siphonobolus* + *Acanthotretella*

**** Line zu den Rhynchonelliformes:**

- *Micromitra* + *Askepasma* (Pateriniden)
- *Salanygolina* (Chileiden)
- (ab jetzt: karbonatisch)
- *Coolinia* + *Antigonambonites* (Chileiden)
- *Nisusia* + *Kutorgina* (Kutorginiiden)
- *Tomteluva* (problematisch)
- Ab jetzt: RHYNCHONELLIFORMES
- *Glyptoria*
- *Longtancunella*
- *Alisina*
- *Orthis* + *Terebratulina*

Hyolithen hatten aragonitische Schalen und lagen vermutlich mit ihrer abgeplatteten Seite auf der Sedimentoberfläche. *Haplophrentis* konnte sich mit den beiden seitlichen Hörnern aber auch so abstützen, dass er sich über die Sedimentoberfläche erheben konnte. Er war ein benthischer Suspensionsfresser. Andere Hyolithen waren wohl auch freischwimmend.

Die Klasse Hyolithomorpha (mit der einen Ordnung Hyolithida) umfasst (nach Sepk.) 78 Gattungen, Maximum im Kambrium, schon im Silur sehr geringe Diversität, 2 Gattungen erlöschen im Devon, 1 im Karbon, 1 im oberen Perm (*Hyolithes*: unt. Atdabanian bis oberes Perm).

Auch die Klasse Orthothecimorpha (76 Gatt. in 4 Ordnungen) wird in das Phylum der Hyolitha gestellt; unteres Nemakit-Daldynian bis Eifelium. Nur 4 Gattungen erreichen das Devon (z.B. *Devonotheca*; *Orthotheca*: unt. Tommot bis Eifelium). Es handelte sich um sessile, benthische, filtrierende Hyolithen. Wenn sie die Schale schlossen, konnten sie den Deckel (Operculum) mit in die Schale einziehen, wohl um zu verhindern, dass Sediment in die Schale gelangt.

Hyolithida im Gegensatz zu Orthothecida mit Lingula (lippenartige Verlängerung des Gehäuses an der Ventralseite der Mündung).

Orthothecida besitzen eine konische Schale und ein kappenähnliches Operculum; beide Schalen wahrscheinlich aragonitisch. Hyolithida verfügen dagegen zusätzlich über ein Paar logarithmisch gebogener seitlicher Dornen. Ihr Operculum ist gewölbt, mit stärkerer Ausprägung von nach innen gerichteten Fortsätzen und Muskelansätzen.

BRACHIOPODA (ad Protostomia): Auftreten und starke Ausbreitung im U-Kambr., bereits mit beiden Unterstämmen **Articulata** und **Inarticulata** vertreten. Rez. nur ca. 375 Arten aus 83 Gattungen; fossil lt. Sepk.-Datei 4343 Gattungen. Nach neueren Angaben (2006, s.o.) 30000

fossile Arten. Größte fossile Art ist ein *Gigantoproductus* (35 cm breit) aus dem Karbon, die größten rezenten Brachiopoden messen 8 cm.

Schon im oberen U-Kambrium (Botomian) Ostgrönlands waren alle drei rezenten Subphyla der Brachiopoden vertreten: Linguliforme (*Eoobolus*, *Micromitra*), Rhynchonelliforme (*Obolella*) sowie ein mutmaßlicher Craniiformer neben dem Stammgruppenbrachiopoden *Mickwitzia* (Pal. 48, 325). Im U-Kambrium der Mongolei Stammgruppen-Rhynchonelliforme (*Salanygolina*) (Pal. 52, 1), ebenso Rhynchonelliforme im Unterkambrium Argentiniens (J Pal. 86: 273).

Bereits im unteren Atdabanian erschienen die Obolellata (bis ob. M-Kambrium) als älteste Gruppe kosmopolitischer kalkschaliger Rhynchonelliformes.

Mickwitzia, ein bilateral symmetrischer Zweischaler aus dem U-Kambr., zeigt hinsichtlich des Schalenbaus Übereinstimmungen mit linguliformen Brachiopoden, speziell Acrotretida. Andererseits wird die Schale von gestreiften Apatittröhrchen durchzogen, die exakt jenen entsprechen, die in den Skleriten der problematischen Gattung *Micrina* (ad Tommotiida, ob. Atdabanian) gefunden werden, die ihrerseits nahe zu *Halkieria* steht. Keine Kronengruppenbrachiopoden weisen derartige Röhrchen auf. Dies deutet darauf, dass *Mickwitzia* ein Stammgruppenbrachiopode ist, und dass die Brachiopoden (zumindest teilweise, s.o.) von den Halkieriiden abstammen könnten (Paleont., anno 2002/03).

Halkieriiden s. unter „Mollusken“.

Aus dem Atdabanian Chengjiangs ist bisher nur ein artikulierter (rhynchonelliformer) Brachiopode bekannt (*Kutorgina*) (alle übrigen Arten inarticulat). Kutorginaten erloschen bereits im M-Kambrium. Aufgrund der Weichteilerhaltung lassen sich z.B. Lophophor, Verdauungstrakt u.a. nachweisen. Das Taxon zeigt Merkmale der Stammgruppe kalkschaliger Brachiopoden, aber auch Ähnlichkeiten mit kambrischen Taxa mit phosphatischer Schale, und belegt damit die Monophylie der Brachiopoden unabhängig vom Baumaterial ihrer Schalen (Palaeont. 50, 1391).

Die inarticulaten Brachiopoden der Chengjiang-Fauna umfassen die Linguliformea (chitinophosphatische Schalen, z.B. *Longtancunella*, *Lingulella*, *Lingulellotreta*, *Diandongia*) und Craniiformea (Kalkschalen; *Heliomedusa*).

Während der initialen Radiation der Brachiopoden vom Kambrium bis zum Devon nahm die durchschnittliche Körpergröße der Brachiopoden innerhalb desselben Habitattyps um mehr als zwei Größenordnungen zu; betroffen waren fast alle Klassen und Ordnungen. Innerhalb der einzelnen Familien ist dagegen keine Größenzunahme festzustellen, d.h. die Zunahme der durchschnittlichen Größe erfolgte dadurch, dass neu entstandene Familien von vornherein eine größere Körpergröße aufwiesen. Familien mit größerer Körpergröße erlangten aber in Hinblick auf Überlebensdauer oder Artenreichtum keine Vorteile im Vergleich zu Familien mit kleinerer Körpergröße (PNAS 105, 5430).

Rezente Brachiopoden (83 Gattungen, 375 Arten, maximale Größe 7 cm):

Nach einigen Autoren Ofam. **Lingulaceae** sowie G *Lingulella* bereits im U-Kambr., *Lingula* fraglich ab Ordovizium, sicher ab Gotlandium (von den ordov. Funden ist die Schaleninnenseite unbekannt, daher kann nichts über Lage und Anzahl der Muskelansätze ausgesagt werden, was für die sichere Zuordnung zu *Lingula* erforderlich wäre). Die mit *Lingula* nahe verwandte rez. G *Glottidia* ist ab Eozän bekannt. Sepk. gibt *Lingula* auch erst ab Eozän an.

Auch die Neotremata, die besonders im Ordov. verbreitet waren (z.B. *Trematis*, *Orbiculoidea*, *Schizotreta*, *Petrocrania*), haben mit wenigen Gattungen bis rezent überlebt, darunter *Discinisca*, *Craniscus* seit Jura und *Crania* seit der Kreide, bei älteren Fossilfunden ist die Zugehörigkeit zu den rez. Gattungen dagegen nicht gesichert. Die rez. *Pelagodiscus atlanticus* ist eine kosmopolitische Tiefwasserform, Gattung erst ab Jungtertiär bekannt.

Die rezenten Rhynchonellida und Terebratulida sind im Gegensatz zu ihren paläo- und mesozoischen Vorfahren in die Tiefsee abgewandert (bis 1300 m).

Brachiopoden besitzen Borsten am Mantelrand, die eine große Ähnlichkeit mit den Borsten der Anneliden aufweisen. Der Tentakelapparat in der Schale dient der Atmung und gleichzeitig der Filtration von Nahrungspartikeln.

Systematik der Brachiopoden nach MÜLLER (rez. 5 Ordnungen, 20 Familien)

I. Inarticulata (3 rez. Familien)

- O **Lingulida**: ab U-Kambr. (= O Atremata);
 - OF Obolacea (Kambr. – Gotl.) (*Lingulella*)
 - OF Lingulacea (U-Kambr. – rez.) / rez. OF Linguloidea
 - OF Trimerellacea (M-Ordov. – O-Gotl.)
- O **Acrotretida**: ab U-Kambr. (= O Neotremata)
 - OF Siphonotretacea (U-Kambr. – Gotl.)
 - OF Paterinacea (U- bis O-Kambr.)
 - OF Botsfordiacea (U- bis M-Kambr.)
 - OF Acrotretacea (U-Kambr. – O-Ordov., ? Gotl.)
 - OF Discinacea (Ordov. – rez.) / rez. F Discinidae
 - OF Craniacea (M-Ordov. – rez.) / rez. F Craniidae

II. Articulata (rez. 3 Ordnungen, 17 Familien)

[O Palaeotremata: U- bis M-Kambr.]

- O **Orthida**: U-Kambr. bis Perm (+)
 - UO Orthacea (U-Kambr. – M-Devon)
 - [UO Dalmanellacea: M-Ordov. – Perm]
 - UO Enteletacea, Billingsellacea, Clitambonitacea, Gonambonitacea
- O Strophomenida: Ordov. bis Lias (+)
 - UO Strophomenacea
 - F. Stromphomenidae (Ordov. – Perm); F. Stropheodontidae (Gotl. – Devon)
 - UO Plectambonitacea; F. Plectambonitidae (?Kambr., Ordov. – Devon)
 - UO Davidsoniacea: O-Ord. - Trias
 - UO Chonetacea: Ordov. - Perm
 - UO Productacea: O-Ordov. bis Perm; F. Productidae: Ordov. – Perm; Richthofeniidae (Perm)
 - UO Lyttoniacea (F. Oldhaminidae = Lyttoniidae: Karbon – Perm)
- O **Pentamerida**: M-Kambr. bis O-Devon (+)
 - [UO Syntrophiacea: M-Kambr. – U-Devon]
 - UO Pentameracea: M-Ordov. – O-Devon
 - [UO Triplesiacea (M-Ordov. – M-Gotl.)]
 - UO Porambonitacea
- O Rhynchonellida: ab M-Ordov.
 - UO Rhynchonellacea (M-Ordov. – rezent)
 - F Camarophoriidae (Gotl. – Perm)
 - F Camarotoechiidae (M-Ordov. – Perm)
 - F Rhynchonellidae (Trias – rezent)
 - F Dimerellidae (Trias – rezent)
 - UO Rhynchoporacea (Karbon – Perm)
- O Terebratulida: ab Gotlandium (MÜLLER: ab O-Gotl.)
 - UO Terebratulacea: ab O-Gotl. bis rezent
 - F Centronellidae (O-Gotl. – M-Devon)
 - F Stringocephalidae (Gotl. – Devon)
 - F Dielasmaticidae (Gotl. – Trias)

- F Terebratulidae (Trias – rezent)
- UO Terebratellacea (?Trias, Lias bis rezent)
- O Atrypida: Ordov. bis ob. Trias/Lias
- [UO Atrypacea: M-Ordov. – unt. U-Karbon]
- O Spiriferida: M-Ordov. bis Lias (+)
- UO Spiriferacea: M-Gotl. bis Perm
- UO Rostrospiracea: M-Ordov. – Lias
- F Meristellidae: Gotl. – Trias
- F Uncitidae: Devon – Perm
- F Athyridae: Gotl. – Trias
- UO Punctospiracea: O-Gotl. – Lias
- inc. sed. Thecideacea (O-Trias bis rezent)

Moderne Systematik nach IVANOV (+++ = erloschen):

Inarticulata: Schalen nur durch Muskeln verbunden

UST Linguliformea: U-Kambrium bis rezent (Schalen aus Chitin oder Ca-Phosphat, keine Schlossplatten)

KL Lingulata: U-Kambr. bis rezent

 O Lingulida: U-Kambr. bis rezent (*Obolus*, *Lingula*)

UST Craniiformea: ?U-Kambr., M-Kambr. bis rezent (Kalkschalen)

 O Craniida: U-Ordov. bis rezent (*Crania* ab O-Kreide)

Articulata:

UST Rhynchonelliformea: U-Kambr. bis rezent (Kalkschalen, Schlossplatte verbindet die Schalen)

KL Kutorginata +++: U-Kambr. bis M-Kambr. (1 Ordnung)

KL Strophomenata +++: M-Kambrium bis O-Trias (4 Ordnungen)

 O Strophomenida +++: U-Ordov. bis O-Karbon (lange, gerade Schlossplatte)

 O Productida +++: U-Devon bis O-Perm, ?Trias (Schlossplatte gerade, Zähne vorhanden oder fehlend, bei einigen Arten Hohldornen auf der Ventralklappe; die Ordnung enthält auch die Choneten)

 O Orthotetida +++: U-Ordov. bis O-Perm (z.B. *Xystostrophia*) (Orthotetida erlöschen knapp über der PT-Extinktion; in den Dolomiten erscheint 2-3 m über dem Extinktionspeak des späten Changhsingian noch eine neue Art: J. Paleont. 85, 58)

 O Billingsellida +++: Kambr. bis O-Ordov.

KL Rhynchonellata: U-Kambr. bis rezent; 10 Ordnungen; Schlosszähne vorhanden

 O Orthida +++: U-Kambrium bis O-Perm

 O Pentamerida +++: M-Kambrium bis O-Devon

 O Rhynchonellida: U-Ordov. bis rezent

 O Atrypida+++ : U-Ordov. bis O-Devon

 O Athyridida +++: O-Ordov. bis U-Kreide, evtl. von Atrypida abstammend

 O Spiriferida +++: U-Gotl. bis Lias (*Spirifer*: O-Gotl. bis Perm)

 O Spiriferinida +++: U-Devon bis Lias

 O Thecideida: O-Trias bis rezent

 O Terebratulida: U-Devon bis rezent, Maximum im Mesozoikum

 rez. UO Terebratulidina

 rez. UO Terebratellidina (ca. 140 rez. Arten, bis 8 cm lang)

Kladogramm der Brachiopoden nach THENIUS (2000 S. 104):

--- Inarticulata: Atremata (ab U-Kambrium; *Lingulella*; *Lingula* fraglich ab Ordov., sicher ab Gotlandium); Maximum im O-Kambr./Ordov.

--- Inarticulata: Neotremata (ab U-Kambrium; Linie *Orbiculoidea* – *Isocrania* – *Crania*)
Maximum im O-Kambr./Ordov.

ab jetzt: ARTICULATA

--- Strophomenida (K-O-Grenze bis Lias, im Perm aberrante Riffbildner wie *Richthofenia*)

Maximum im Karboperm

- Orthida (O-Kambr. bis PTG, Maximum im Ordov.)
- Pentamerida (O-Kambrium bis Devon-Karbon-Grenze, Maximum im Ordov./Silur)
- Rhynchonellida (M-Ordov. bis rezent, Maximum im Silur, Devon und Jura)
- Spiriferida (M-Ordov. bis Lias, Maximum im Silur/Devon)
- Terebratulida (Silur/Devon-Grenze bis rezent, Maximum ab Jura bis rezent).

Systematik nach Sepkowski-Datei:

KL Inarticulata: (13 foss. Gattungen), ab Atdabanian:

- Craniopsida (+):** Atdabanian bis Tournai (im Atdabanian: *Heliomedusa**) (2 Gatt.)
- Trimerellida (+): M-Kambrium bis Ludlow
- Craniida: ob. Jura bis rez. (1 Gatt.) (*Crania* ab Malm)

* nach J. Palaeont. 81, 38 ist *Heliomedusa* der früheste Discinoide und verlegt damit das Erstauftreten der Discinoiden vom Ordov. ins U-Kambrium.

KL Lingulata (260 foss. Gattungen), ab unt. Tommot:

- Paterinida (+):** unt. Tommot bis Caradoc (überwiegend aber unterkambrisch)
- Lingulida:** ab ob. Tommot (*Plicatolingula*); im ob. Atdabanian bereits *Lingulella* (bis Ashgill), *Lingulepis* (bis Tremadoc), *Obolus* (bis Caradoc); rez. Gattungen *Lingula* und *Glottidia* lt. Sepk.-Datei erst ab Eozän!
- Acrotretida:** Atdabanian bis rezent (rez. *Discinisca* ab Lias, *Craniscus* ab Oxfordium, *Discradisca* ab Kimmeridge)

KL Articulata (4070 foss. Gattungen), ab ob. Tommot:

- Orthida (+):** ob. Tommot (*Kundatella*) bis oberstes Perm (Changhsingian); noch 12 Gattungen im Perm
- Pentamerida (+):** ob. Toyonian (*Tcharella*) bis ob. Frasnian (Schwerpunkt: O-Ordov. bis Silur)
- Strophomenida (+): Tremadoc bis Nor; 8 Gatt. in der Trias (davon haben 5 die PTG überlebt; diese 5 erlöschen im unteren Induan; letzte: *Thecospiropsis*, Carn; *Bittnerella*: Carn bis Nor)
- Rhynchonellida: ab unt. Llanvirn (rez. Gatt. ab O-Kreide: *Basiliola* ab Turon, *Cryptopora* ab Maastricht; 5 weitere rez. Gatt. erscheinen im Laufe des Tertiärs)
- Atrypida (+) : M-Ordov. bis ob. Famenne (Schwerpunkt: ob. Ordov. bis M-Devon)
- Spiriferida (+): M-Ordov. bis ob. Toarcium; Schwerpunkt: Devon, Karbon; 14 Gattungen erreichen den Lias; im ob. Toarc u.a. *Spiriferina*
- Terebratulida: ab Pridoli (*Brachyzyga*; einzige silurische Gattung), weitere ab Gedinne; rez. Gatt. ab Malm: *Terebratulina* ab ob. Oxfordium, *Terebratella* ab unt. Valangin, *Argyrotheca* ab Cenoman, *Platidia* ab ob. Santon, *Megathyris* ab O-Kreide, *Waltonia* ab Maastricht; 41 weitere rez. Gatt. erscheinen im Laufe des Tertiärs, überwiegend im Miozän.
- Thecideida: ab Carn (rez. *Lacazella* ab Maastricht, *Thecidellina* ab Paläozän).

Wie die obigen Systematiken und Stammbäume verdeutlichen, bestehen noch erhebliche Unsicherheiten und Unklarheiten bzgl. Systematik der Brachiopoden, zeitliche Verbreitung der Ordnungen (je nachdem, wie sie voneinander abgegrenzt/definiert werden) sowie der phylogenetischen Zusammenhänge.

moll-moll ukam

MOLLUSCA:

Rez. 128000 Arten, davon 126000 Schalenträger (Conchifera), die übrigen Arten teilen sich auf in Amphineura (1150), Aplacophora (150) und Polyplacophora (1000). Verbreitung der Mollusken rezent von -8000 m bis fast + 6000 ü.NN.

Nach anderen Angaben (Wikip.) geht man von insgesamt ca. 200.000 rezenten Arten aus, von denen nach verschiedenen Schätzungen 85000, 93000, 107.000 Arten (davon 12000 Süßwasser-Schnecken und 35000 Landschnecken) oder maximal 120.000 Arten beschrieben sind; hinzu treten geschätzt 70.000 fossile Arten.

Erstnachweis von Mollusken im Edicarian der Weißmeerküste (*Kimberella*), verbunden mit Radulaspuren (s. Präkambrium; > 555,3 MA).

Die Conchifera gliedern sich in die Monoplacophora (rez. ca. 31 Arten), Gastropoden (105000 rez. Arten; naA nur 70000 rezente Arten; größte rez. Art bis 55-60 cm, größte fossile Art: *Campanile giganteum*, Eozän, > 50 cm; absolutes Maximum der Diversität im Miozän), Scaphopoda (350 rez. Arten, naA 500 rezente Arten 300 fossile Arten), Muscheln (20000, naA aber nur 8000 rezente Arten; 2170 Gattungen mit 1000 Untergatt. fossil und rezent; größte rezente: *Tridacna gigas*, 1,3 m, mit bis zu 7 kg schweren Perlen; maximale Diversität in der Oberkreide, danach Rückgang infolge der Konkurrenz durch die im Tertiär stark aufsteigenden Schnecken); Kopffüßer (rez. 790, naA 900 Arten; größter: *Architeuthis* mit 6,5 m Kopflänge und bis 10 m langen Tentakeln; allerdings wurde im Jahr 2002 in Tasmanien ein Riesentintenfischexemplar entdeckt mit 250 kg Gewicht; die Tentakeln, die nicht mehr am Körper des an den Strand gespülten Exemplars vorhanden waren, müssen etwa 15 m lang gewesen sein. Insgesamt geht man inzwischen von einer maximalen Körperlänge von 20 m aus. Riesenkalmare erreichen bis 18 m Länge).

Fossil 650 Gattungen der Nautiloidea (rez. 5-6 Arten); 1554 Gattungen und zusätzl. 384 Untergattungen der Ammonoidea.

Viele frühe Mollusken waren extrem klein (< 1 mm) und kegelförmig (ähnlich Napfschnecken), einige mit schnorchelartigen Röhren, die seitlich aus dem Kegel herausragten, wohl zur Regulation ein- und ausströmenden Wassers, Atmung, Nahrungsfiltrierung, Ausscheidung von Abfallstoffen und Gameten.

Die tomotischen Urmollusken waren nur stecknadelkopfgroß, zeigen aber bereits Differenzierungen in Richtung auf die späteren Formen. *Anabarella* deutet die Entwicklung zu den Rostroconchia und Muscheln an, *Latouchella* gilt als Ausgangsform sowohl der Schnecken (über *Aldanella* mit Spiralgehäuse) wie der Cephalopoden (mit *Plectronoceras* aus dem mittlerem O-Kambrium Chinas als erstem sicheren Vertreter). *Anabarella*, *Latouchella* und *Yochelcionella* waren noch nicht so stark gewölbt wie ihre Nachfahren, hatten weniger kräftige Muskelansätze und anscheinend noch keine Kiemen an den Körperseiten; *Aldanella* (Tommotium) war bereits in schneckentypischer Weise eingerollt.

Gemeinsame Merkmale der Mollusken:

--- Radula (nicht bei Muscheln; intern liegend bei Scaphopoda; fehlend bei 20 % der Neomeniomorpha)

- breiter, muskulärer Fuß (fehlend oder reduziert bei Aplacophora; klein und nur am Frontende lokalisiert bei Scaphopoda; zu Armen umgewandelt bei Cephalopoda)
- Schalen (sekundär reduziert bei manchen Schnecken und Cephalopoden: bei Aplacophoren nur bei primitiven Formen)
- große komplexe Nieren (Metanephridien) (fehlen bei Aplacophoren; kleine einfache Nieren bei Scaphopoden)

Monoplacophora: ab U-Kambr., bereits kurz nach der PC-C-Grenze im frühen Terreneuvian erschienen (Nat. 465, 471). *Mobergella holsti*, napfschneckenähnlich, wird dagegen heute als Hyolithendeckel gedeutet! Rezent erst 1952 in 3570 m Tiefe vor Costa Rica entdeckt: *Neopilina galatheae*, der *Pilina* aus dem M-Gotl. sehr ähnlich. *Neopilina* entsprach dem hypothetischen Urmollusk, wie man es schon zuvor theoretisch postuliert hatte. Rez. ca. 31 Arten bekannt (*Neopilina*, *Vema*, *Laevipilina*, *Micropilina*, *Rokopella*; evtl. nur Untergattungen von *Neopilina*; *Micropilina* soll dagegen eine zweite Familie repräsentieren). Segmentale Gliederung mehrerer Organsysteme (acht Paar Muskeleindrücke in der Schale, 8 Paar Rückziehmuskeln für den Fuß; fünf Paar Kiemen und Nephridien, zwei Paar Keimdrüsen, zwei Paar Nervenstränge, paariges Herz mit zwei Vorkammern). Rezente Monoplacophoren leben im Gegensatz zu den fossilen Formen im tieferen Wasser. Seit dem Devon sind keine Reste fossiler Monoplacophora mehr bekannt!

Systematik: KL Monoplacophora = Tergomya, nach Sepk. 37 fossile Gattungen; drei Ordnungen:

Cyrtoneilida (+): ob. Tommot bis Givet

Tryblidiida: ab ob. Atdabanian (*Kalbyella*) bis rezent; 5 Gattungen im Kambrium; rez. *Neopilina* u.a.

Hypseloconida (+): M-Kambrium bis U-Ordov.

Die Metamerie wird nach THENIUS (2000) als funktionell und nicht ursprünglich betrachtet, danach stellen die Monoplacophoren keine Urmollusken dar; keine echte Metamerie, da nicht alle Organsysteme betroffen sind (pseudometamer). Allenfalls sind sie Schwestergruppe aller anderen Conchifera bzw. ursprüngliche Conchifera, aber keine ursprünglichen Mollusken.

Eine echte Metamerie (Segmentierung; bei den Polyplacophoren ist die Metamerie im Gegensatz zu den Monoplacophora nur noch gering ausgeprägt) würde auf die Abstammung der Mollusken von annelidenartigen Tieren deuten. Die rez. schalenlosen Aplacophora (wurmähnlich, ohne Außenschale, Mantel mit einer von der Haut ausgeschiedenen festen Hülle, die Kalkschuppen = Sklerite trägt; ca. 50 Arten aus 12 Gatt.) könnten diesen Zwischentyp repräsentieren, ihre Außenschale aber auch sekundär in Anpassung an ihre Lebensweise verloren haben, wofür neueste Funde sprechen (Nat. 490: 94).

Unabhängig von der Frage nach Metamerie oder Pseudometamerie spricht aber auch die trochophoraartige Larve für eine gemeinsame Wurzel mit den Anneliden. Auch neue molekularkladistische Studien sprechen zugunsten der Anneliden (s.u., Nat. 477, 452).

Serielle (metamere) Strukturen finden sich bei rezenten Mollusken nur bei Polyplacophoren (serielle Dorsoventralmuskeln) und Monoplacophoren (serielle Dorsoventralmuskeln, Nieren, Kiemen; so besitzt *Neopilina* seriell hintereinander angeordnet fünf Paare von Kiemen und Nieren, acht Paare von Dorsoventralmuskeln). Da andererseits die schalenlosen Wurmollusken (Solenogastres und Caudofoveata) keine Metamerie aufweisen, vermutete man, dass die Metamerie der Polyplacophoren und Monoplacophoren sekundär entstanden ist. Es gelang kürzlich aus einem rezenten antarktischen Monoplacophoren (*Laevipilina*) DNS zu isolieren. Dabei bestätigte sich die Schwestergruppenbeziehung zwischen Polyplacophora und Monoplacophora, was dafür spricht, dass serielle Strukturen in diesem Monophylum sekundär entstanden sind. Demnach waren die Stammformen der Mollusken schalenlos; sie verfügten über eine hohe Anzahl dorsoventraler Muskeln. Bei den rezenten Wurmollusken blieb dieser

Zustand erhalten, während die Eumollusken zunächst eine mehrteilige Schale bildeten; gleichzeitig wurde die Anzahl der Dorsoventralmuskeln auf 16 Paare reduziert (dies entspricht dem Zustand der Polyplacophoren, wobei anfangs möglicherweise mehr als 8 Schalenplatten vorhanden waren). In der weiteren Evolution entstand dann eine einheitliche Schale. Die Monoplacophoren behielten die Serialität der Dorsoventralmuskeln, reduzierten die Muskeln aber von 16 auf 8 Paare. Die Serialität der Kiemen und Nerven findet sich dagegen nur bei den Monoplacophoren und stellt eine evolutionäre Neubildung (Autapomorphie) dar, evtl. als Folge der räumlichen Einschränkung durch seriell verlaufende Dorsoventralmuskeln (Natw. Ru. 3/07, 150).

Schnecken: ab U-Kambr. (rez. 105.000 Arten, fossil 20.000 Arten bekannt; größte rez. Art: *Syrinx aruarus*, trop. Meere Australiens, 55 cm). Es gibt sogar eine kleine Schneckenart (2,5 mm lang), die zu einem gewissen Anteil (15 %) die Darmassage in Japan-Brillenvögeln überlebt; auf diese Weise können die Schnecken Flugreisen im Vogeldarm überleben (die Vögel fressen die Schnecken) und werden so großflächig geographisch verteilt. Wasserschnecken, die von Fischen aufgenommen werden, verfügen über eine ähnliche Ausbreitungsstrategie (Spektr. Wiss. 9/11, 9).

Lt. Nat. 465, 471 erscheinen die Schnecken etwa an der Grenze U-/M-Kambrium (zeitlich zwischen den Lokalitäten Emu Bay und Burgess).

Zunächst UKL **Bellerophonida** (U-Kambr. bis U-Trias) und UKL **Prosobranchia** (**Vorderkiemer**) mit der O **Archaeogastropoda** (lt. MÜLLER ab U-Kambr., naA ab O-Kambr.; rez. vertreten durch Napfschnecke *Patella* und Seeohr *Haliolitis*).

Allerdings sind auch die unter- und mittelkambr. Funde, die den Archaeogastropoda zugeschrieben werden, nicht "ganz sichere Schnecken"; ganz sicher sind Schnecken i.e.S. erst mit den **Pleurotomariaceae** des O-Kambr. dokumentiert. Die Pleurotomarien sollen eventuell direkt von den Bellerophoniden abstammen.

Systematik der Schnecken nach IVANOV:

UKL Prosobranchia (Vorderkiemer)

O Archaeogastropoda (zwei Kiemen, relativ wenige Windungen, dominierende Schnecken des Paläozoikums); ab Kambrium

O Mesogastropoda: ab Ordov.; nur linke Kiemenhälfte vorhanden, erst ab Mesozoikum häufig, Maximum im Eozän; keine Perlmutter-schicht (im Gegensatz zu Archaeogastropoda).

O Neogastropoda: ab O-Kreide; nur linke Kiemenhälfte vorhanden (wie Mesogastr.), aber immer siphonostomatöse Mündungen, oft mit langem Siphonalkanal. Schalen kegelförmig, letzte Windung hoch.

UKL Ophistobranchia (Hinterkiemer): ab Karbon; meist nur eine Kieme (hinter Herz). Nur wenige fossile Arten bekannt, da es im Verlauf der Stammesgeschichte zum Verlust der Schale kam; nur marin.

O Tectibranchia hat bessere Chancen zur Fossilisation (z.B. *Trochacteon*)

O Pteropoda : Schalen dünn oder ganz fehlend, zum Plankton gehörig

UKL Pulmonata: ab Karbon; Kapillarennetz an der inneren Wand der Mantelhöhle, das als Atmungsorgan dient. Meist luftatmend, Süßwasser oder landbewohnend.

Nach moderner Sichtweise (Sepk.-Datei) werden sowohl die KL Helcionelloida (ob. Nemakit-Daldynian bis Ems) wie die KL Paragastropoda (ob. Atdabanian bis Eifelium) aus den Gastropoden ausgegliedert; die Bellerophonida bleiben aber eine Ordnung der Gastropoden. In diesem Sinne treten die Gastropoden im obersten M-Kambrium mit den Bellerophonida (oberstes

M-Kambrium bis Rhät) auf, die Archaeogastropoda folgen im ob. O-Kambrium, die Mesogastropoda (Taenioglossa) folgen im Tremadoc, die Neogastropoda erst ab Valangin:

Gliederung der Gastropoden nach Sepk.-Datei (3994 marine Gattungen):

- Bellerophontida (+): oberstes M-Kambrium bis Rhät (noch 5 Gatt. in der Trias, nur 1 bis Rhät)
Archaeogastropoda: ab ob. O-Kambrium (ob. Tremp.); 5 Gatt. im obersten Kambrium, rez.
Gatt. ab Trias (*Homalopoma* ab Anis, *Neritopsis*, *Emarginula* ab Ladin, *Angaria* ab Aalen, *Neritina* ab Bajoc, *Agathodonta* ab Neocom, *Solariella*, *Calliostoma* ab Barreme, *Astele*, *Monodonta* ab Alb)
- Euomphalina: ab ob. O-Kambrium (Tremp.), überwiegend paläozoisch, foss. Gattungen nur bis Nor; die einzige auch rez. vertretene Gatt. mit Fossilnachweis ist *Hemitoma* ab Dan (ad „Archaeogastropoda“ i.w.S.)
- Patellogastropoda: ab ob. O-Kambrium (Tremp.); nur 1 Gatt. im O-Kambrium, auch im Ordov. noch sehr schwach vertreten; rez. *Acmaea* ab Nor, *Patella*, *Patelloida* ab Alb (Napfschneckenartige; naA. als ÜF Patelloidea zu den Archaeogastropoda gestellt)
- Neotaenioglossa: ab Tremadoc (*Fusispira*: Tremadoc bis Eifel); rez. Gattungen ab Ladin, Schwerpunkt der Diversität ab Tertiär (*Tenagodus*, *Siliquarina* ab Ladin, *Globularia* ab Lias, *Mathilda* ab ob. Bajoc, *Crepidula* ab ob. Oxford, *Teinostoma* ab Kimm., *Vanikoro* ab Tithon, *Rissoina* ab Malm, *Haustator*, *Torquesia* ab Valangin, *Claviscala*, *Arrhoges* ab Neocom, *Cerithiella*, *Protocypraea* ab Barreme, *Acirsa*, *Euspira*, *Lunatia*, *Pyzarus*, *Turritella* ab Apt, *Hipponix*, *Mesalia*, *Terebralia* ab Alb)
- Macluritina (+): unt. Arenig bis Ashgill (nur 4 Gatt.) (ad „Archaeogastropoda“ i.w.S.)
- Architaenoglossa (+): mittl. Ashgill bis ob. Bajocium (insges. 12 Gatt., davon 3 mesozoisch, nur eine erreicht den Jura)
- Heterostrophia: ab Givet (rez. *Ebala* ab ob. Ladin, *Cossmannea* ab Bajoc)
- Neogastropoda: ab Valangin (*Buccinum*), rez. Gatt. ab U-Kreide (*Buccinum* ab Valangin, *Volutopsis* ab unt. Alb, *Tudicla* ab U-Kreide); wenige Gatt. in der U-Kreide, Hauptdiversität erst ab Tertiär (ad Vorderkiemer)
- Basommatophora: Barreme bis rezent (rez. Gattungen ab Campan: *Siphonaria*) (Wasserlungenschnecken)
- Cephalaspida: ab Tournai (rez. Gatt.: *Bulla* ab Pliensbachium, *Diaphana* ab Bajoc, *Retusa* ab Bathon, *Acteocina* ab unt. Oxford, *Ringicula* ab ob. Alb, *Actaeon* ab Turon) (Ceph. = Kopfschildträger; ad Hinterkiemer; syn. Bulloida)
- Thecosomata: ab Lias (*Falsostyliola*), alle anderen Gattungen ab Dan, d.h. nur mit einer einzigen Gatt. im Mesozoikum vertreten (Thecosomata = beschalte Flossenfüßer, ad Hinterkiemer)
- Anaspidea: ab Callov (3 fossile Gatt.; *Akera* ab ob. Callov) (u.a. „nackte Flossenfüßer“, ad Hinterkiemer)
- Saccoglossa: ab unt. Eozän (rez. Gattungen ab unt. Eozän) (Sack- und Schlauchzüngler, ad Hinterkiemer)
- Umbraculomorpha: ab unt. Eozän (*Umbraculum*); insgesamt nur 3 foss. Gattungen (syn. Notaspidea; ad Hinterkiemer)

KL Paragastropoda (O Hyperstrophina): oberes Atdabanian (*Yuwenia*) bis Eifelium, insgesamt 34 Gattungen, noch mehrere Gattungen im Devon.

Helcionelloida: ob. Nemakit-Daldynian bis Emsium. Früher zu den Archaeogastropoden gestellt, neuerdings als eigene Klasse ausgewiesen (z.B. *Anabarella*, *Latouchella*, *Scenella*, *Helcionella*, *Yochelcinonella*, *Stenotheca*). 5 Genera bereits im ob. Nemakit-Daldynian (das in der Sepk-Datei noch zum Vendium gestellt wird), Maximum im U- bis O-Kambrium; zwei Nachzügler: *Nyella* (unt. Ordov.) und *Calloconus* (Siegen bis Ems). Insgesamt 21 Gattungen bekannt.

Muscheln: ab U-Kambr. (rez. 20.000 Arten aus 750 Gatt.; nach Wikipedia aber nur 8000 rezente Arten aus 1100 Gattungen und 99 Familien; 20000 fossile Arten); älteste: *Fordilla troyuris* (Nordamerika, unt. Atdabanian). Lt. Nat. 465, 471 Muscheln erst ab höherem U-Kambrium (zeitlich zwischen Chengjiang und Emu Bay). *Fordilla* wird aber ebenso wie *Pojetaia* inzwischen als Kronengruppen-Muschel akzeptiert (Nat. 490: 94).

Insgesamt (fossil + rezent) 2170 Gatt. und 1000 Untergatt. bekannt; Rückgang im Tertiär (nach max. Diversität in der O-Kreide) aufgrund des Aufstiegs der Schnecken.

Abstammung entweder direkt von Monoplacophoren oder gemeinsam mit Scaphopoden von den Rostroconchia. *Anabarella* aus dem untersten Kambr. gilt als möglicher Vorgänger der Muscheln und (primitiveren) Rostroconchia, wird neuerdings als "helcionelloides Mollusk" interpretiert (Helcionelloiden: unterstes Kambrium bis U-Ordov.; lt. Sepk. bis Ems). Erste Muscheln hatten nur ein schwaches Schloß; große Kiemen und kräftige Schösser erschienen erst im Ordovizium.

Der Sepkowski-Datensatz enthält folgende Muschelgattungen des Unterkambriums:

Modiomorphoidea: *Fordilla* (unt. Atdabanian), *Buluniella*, *Jellia* (beide U-Kambr.)

Nuculoidea: *Pojetaia* (unt. Atdabanian)

Ordnungen der Muscheln nach Sepk.-Datei (2861 marine Genera; *nur* marine Gattungen berücksichtigt):

Nuculoidea: ab unt. Atdabanian (*Pojetaia*: unt. Atdabanian bis M-Kambr.); zeitliche Verteilung ohne deutliche Schwerpunktbildung; rez. Gattungen: *Nuculana* ab unterste Trias (unt. Induan), *Nucula* ab unt. Berrias, *Malletia* ab unt. Valangin, *Leionucula* ab unt. Hauterive, *Truncacila* ab Apt, *Jupitera* ab Alb (Nuculoidea = Palaeotaxodonta, ad UKL Protobranchiata)

Modiomorphoidea (+): unteres Kambrium (*Buluniella*, *Jellia* U-Kambr., *Fordilla* unt. Atdabanian) bis O-Perm (ob. Guadalup.) (Schwerpunkt im Ordovizium); im Perm noch 4 Gatt. (*Goniophora* und *Goniophoriopsis*: Caradoc bis Leon., *Modiomorpha*: Wenlock bis U-Perm; *Taimyria*: U-Perm bis ob. Guadalupian)

Pholadomyida: ab unteres Arenig (ab Jungpaläozoikum recht gleichmäßig verteilt); rez. Gattungen: *Cuspidaria* ab Ladin, *Pholadomya* ab Carn, *Thracia* ab Hettang, *Poromya*, *Periploma* ab Apt, *Verticordia* ab Alb (ad Myoidea/Heterodonta)

Solemyoidea: ab unteres Arenig; *Solemya* ab O-Karbon (unt. Stef.), *Acharax* ab ob. U-Perm (Leonardian), *Nucinella* ab Hettang

Pterioidea: ab unt. Arenig (Schwerpunkt: Meso- und Känozoikum); rez. Gattungen: *Pteria* ab unterste Trias (unt. Induan), *Lima* ab unt. Anis, *Chlamys* ab Anis, *Limatula* ab M-Trias, *Plicatula* ab Anis, *Isognomon*, *Propeamussium* ab Carn, *Lopha* ab Nor, *Spondylus* ab Bajocium, *Acesta*, *Ctenoides* ab Malm, *Ostrea*, *Parvamussium* ab Berrias, *Pcynodonte* ab unt. Hauterive, *Crassostrea* ab Neokom, *Anomia* ab unt. Apt, *Limaria* ab Alb. (Pterioidea: UO der O Leptodonta der ÜO Pteriomorpha)

Arcoidea: ab unteres Arenig (Schwerpunkt im Känozoikum); rezente Gatt.: *Barbatia* ab Nor, *Cucullaea* ab Hettang, *Eonavicula* ab Aalen, *Glycimeris* ab Valangin, *Noetia* ab Apt, *Limopsis*, *Striarca* ab Alb, *Arca* erst ab O-Kreide (Arcoidea = syn. O Taxodonta der ÜO Pteriomorpha)

Mytiloidea: ab Arenig (*Syneke*); rez. Gatt.: *Modiolus* ab Famenne, *Pinna* ab Vise, *Brachidontes* ab Lias, *Musculus* ab Sinemur, *Lithophaga* ab Pliensbach, *Atrina* ab Dogger, *Crenella* ab Apt (UO der O Leptodonta der ÜO Pteriomorpha)

Hippuritoida: ab M-Ordov. (*Protomegalodon*) bis oberstes Paläozän (ob. Thanet); Schwerpunkt in der Oberkreide; nur eine Gattung (*Paramonopleura*) im Tertiär (ob. Thanet)

Praecardioida (+): Llandeilo (M-Ordov.) bis unteres Karbon; Schwerpunkt: Wenlock/Ludlow

Veneroida: ab Llandeilo (M-Ordov.: *Cypricardinia*: Llandeilo bis unt. Guadalupian), Schwerpunkt im Tertiär; rez. Gatt.: *Fimbria* ab Hettang, *Batista*, *Arctica* ab Oxfordium, *Epilucina* ab Malm, *Pratulium* ab Valangin, *Tridonta* ab Neokom, *Pharus*, *Nemocardium*, *Callucina* ab Apt, *Lepton*, *Venericardia*, *Thyasira* ab Alb. (Veneroida sind eine UO der O Heterodonta)

Trigonioida: ab ob. Wenlock (*Silurozodus*); Schwerpunkt: Jura/Kreide; im Känozoikum nur *Neotrigona* (M-Miozän bis rezent) (ad Schizodonta = Palaeoheterodonta)

Unionoida: ab unterste Trias (Induan), marin nur 5 Gattungen zwischen unterster Trias und Pliensbachium, danach nur noch im Süßwasser nachweisbar (Unionoid(e)a sind eine ÜF der O Schizodonta = Palaeoheterodonta).

Myoida: ab O-Perm (Schwerpunkt im Känozoikum); im O-Perm (ob. Guadalupian) nur *Roxoa*; *Panopea* ab M-Trias, *Particola* ab Bajocium, *Gastrochaena*: ab Bathonium (Myoida sind eine UO der O Heterodonta)

Systematik der Muscheln nach ZIEGLER, modif. nach KUHN-SCHNEYDER (KS) und IVANOV (Iv)
(Ordnungen, die IVANOV angibt, sind mit X gekennzeichnet)

1. **Palaeotaxodonta**: ab Ordov. bzw. U-Kambr. (KS)
2. **Cryptodonta**: ab Ordov.
3. **Actinodontina**: ?Kambr., Ordov. bis Perm +
4. **Pteriomorpha**: ab Ordov. bzw. U-Kambr. (KS), u.a. mit
 - O **Arcina**: ab Ordov.
 - O Mytilina: ab Devon (KS: ab Kambr.)
 - O **Pteriina**: ab Ordov.
 - UO **Pteriacea**: ab Ordov.
 - UO **Pectinacea**: ab Ordov.
 - UO Anomiacea: ?Perm, ab Kreide
 - UO Limacea: ab Karbon
 - UO Ostreacea: ab Keuper

[Pteriomorpha werden von Ivanov in die Taxodonta und Dysodonta aufgeteilt]

1-4 nicht bei IVANOV!

X (1-3 zusammen?): **Palaeoconcha**: Kambr. bis rezent (Iv), besonders in Silur und Devon: unvollkommene Bezahnung, nur schwach ausgeprägte Schlosszähne

X **Taxodonta** (Iv): ?Kambr., ab Ordov.; 1-2 Reihen großer Zähne wechseln mit Vertiefungen ab, Schalen stets symmetrisch (z.B. *Glycimeris*) (überschneidet sich mit 4. - Pteriomorpha)

5+X: **Schizodonta (syn. Palaeoheterodonta)**: ab Ordov. (rechte Klappe mit 2 Zähnen, li. Klappe mit 3 Zähnen; einige Arten sind Süßwasserbewohner)

O **Trigoniina (Schizodonta ieS)**: ab Ordov.

O Unionina: ab Trias

6+X. **Heterodonta**: ab Ordov. (Iv.: ab Silur): Kardinal- und Lateralzähne, Schalenhälften meist symmetrisch, fast 50 % der rez. Muschelarten, auch Süßwasserarten

O **Lucinina**: ab Ordov.

O Astartodontina: ?Ordov., ab Devon

UO Astartacea: ?Ordov., ab Devon

UO Crassatellacea: ?Ordov., ab Devon

UO Carditacea: ?Ordov., ab Devon

UO Cyamiacea: ab Jura

UO Cardiaceae: ab Trias

UO Mactracea: ab Kreide

UO Tellinacea: ab Trias

UO Solenacea: ab Kreide

- O Venerina: ab Devon
 - UO Arcticacea: ab Devon
 - UO Corbiculacea: ab Jura
 - UO Glossacea: ab Trias
 - UO Dreissenacea: ab Tertiär
 - UO Veneracea: ab Jura
- O Myina: ab Perm
 - UO Hiatellacea: ab Perm
 - UO Gastrochaenacea: ab Jura
 - UO Myacea: ab Jura
- O Pholadina: ?Karbon, ab Jura

X. **Dysodonta**: ab Ordov.; reduzierte oder fehlende Bezahnung; Klappen unterschiedlich groß; nur marin, mit Byssus oder Zement an der Unterlage haftend, z.B. Austern (umfassen große Teile von 4. – Pteriomorpha)

7+X. **Pachydonta**: ab Gotlandium (z.T. in die UKL Heterodonta integriert; umfassen u.a. die Hippuriten/Rudisten und Megalodonten).
 Von IVANOV nur vom Malm bis O-Kreide angegeben (+), syn. Rudisten, bis 1,5 m, ähnlich Solitärkorallen; ungleiche Klappen; Wirbel der größeren Klappe meist spiralig nach unten wachsend; 2. Schale als flacher Deckel. Bezahnung: zwei kräftige Kardinalzähne; lebten in seichten Buchten
 NaA werden aber die Chamidae zu den Pachydonta gezählt, die mit den drei rezenten Gattungen *Chama*, *Pseudochama* und *Arcinella* aus dem tropischen Indopazifik die letzten Vertreter der Pachydonta darstellen.

8+X. **Anomalodesmata**: ab Ordov. (Iv.: Desmodonta: ?Kambrium, ab Ordov.): bohrende, grabende Muscheln oft mit klaffenden oder offenen Schalen, Bezahnung schwach oder fehlend

- O **Pholadomyina**: ab Ordov.
 - UO **Pholadomyacea**: ab Ordov.
 - UO Pandoracea: ab Trias
 - UO Clavagellacea: ab Kreide
- O Septibranchiata (Poromyacea): ab Kreide

Anzumerken ist, dass es auch noch völlig andere Klassifizierungen der Muscheln gibt!

Die primitivsten und urtümlichsten rezenten Muscheln werden von den Nuculidae gestellt: keine Filtrierer im Gegensatz zu allen anderen Muscheln; sie sammeln die Nahrung mit tentakelähnlichen Fortsätzen des Mundes, die weit aus dem Gehäuse gestreckt werden können. Kein Siphon, keine Byssusdrüse; Fuß breitflächig ähnlich der Kriechsohle der Schnecken und Käferschnecken. Familie Nuculidae selbst (und Gattung *Nucula*) seit Devon.

Größte rez. Muschel: Mördermuschel *Tridacna*, bis 1,3 m, > 200 kg.

Auftreten der rezenten Muschelfamilien nach Sci. 335, 736 (anno 2009):

- Solemyidae 483 MA
- Nuculanidae 419 MA
- Lucinidae 417 MA
- Carditidae 415 MA
- Crassatellidae 409 MA
- Astartidae 403 MA
- Mytilidae 395 MA
- Nuculidae 378 MA
- Limidae 355 MA
- Anomiidae 349 MA
- Pinnidae 330 MA
- Trigoniidae 261 MA

Pectinidae 250 MA
 Pteriidae 244 MA
 Isognomonidae 236 MA
 Ostreidae 233 MA
 Gryphaeidae 227 MA
 Plicatulidae 227 MA
 Arcidae 219 MA
 Hiatellidae 227 MA
 Cardiidae 216 MA
 Laternulidae 210 MA
 Thraciidae 205 MA
 Gastrochaenidae 205 MA
 Corbulidae 199 MA
 Arctiidae 193 MA
 Veneridae 176 MA
 Teredinidae 153 MA
 Pholadidae 153 MA
 Psammobiidae 148 MA
 Pharidae 148 MA
 Tellinidae 131 MA
 Noetiidae 122 MA
 Yoldiidae 119 MA
 Mactridae 119 MA
 Donacidae 119 MA
 Thyasiridae 108 MA
 Glycimeridae 106 MA
 Chamidae 85 MA
 Neilonellidae 82 MA
 Ungulindae 80 MA
 Myidae 65 MA
 Spotellidae 63 MA
 Semelidae 57 MA
 Lasaeidae 57 MA

Rostroconchia: Nemakit-Daldynian bis oberes Perm (ob. Guadalupian = Capitanian). Sie waren zunächst (wie *Anabarella*, von der sie vermutlich abstammen) einklappig bzw. wiesen nur Ansätze einer Doppelklappigkeit auf; spätere Formen sind pseudozweiklappig, aber ohne Muskeln zum Klappenschluß (daher keine Bivalvia), ohne Ligament. Die beiden Klappen waren durch eine oder mehrere Schalenlagen miteinander verbunden, was eine Beweglichkeit der beiden Klappen untereinander ausschloss. Beim Wachstum wurden allerdings die beiden Schalenhälften infolge des Aufbrechens der Schalenschichten (entsprechend dem Schalenzuwachs) weiter geöffnet. Im Vorderteil befand sich die Schnauzenöffnung, durch die ein Fuß und/oder Fangfäden herausgestreckt wurden. Das Hinterende ist zu einer harten Röhre (= Rostrum) ausgezogen. Lebensweise vermutlich halb eingegraben im Sediment (ähnlich Scaphopoden), das Hinterteil ragte aus dem Sediment. Mittels Fangfäden oder Mantelfortsätzen erbeutete das Tier Kleinorganismen aus dem Lückensystem des Sediments. Spezialisierte Formen vermutlich mit Algensymbiose, wobei einzellige Algen im nach oben orientierten Kragen unter einer lichtdurchlässigen Schalenschicht saßen (wikip.).

Möglicherweise stellen sie ein primitives Zwischenstadium der Entwicklungslinie zu den Muscheln knapp oberhalb von *Anabarella* dar. Die Sepk.-Datei weist 40 Gattungen aus zwei Ordnungen aus: Ribeirioida (Nemakit-Daldynian bis ob. Llandovery; älteste: *Watsonella*,

Nemakit-Daldynian bis Atdabanian) und Conocardioida (unt. O-Kambrium bis O-Perm: ob. Guadalupian). Von letzteren sollen die Scaphopoden abstammen. Neuerdings drei Ordnungen: Ribeiriida und Ichyriniida (jeweils Kambrium bis Ordov.), Conocardiida (Ordov. bis Perm).

Stamm-Cephalopoda?: die unterkambrischen Taxa *Petalilium* und (wahrscheinlich) *Vetustovermis* wurden mit *Nectocaris* aus dem Burgess-Schiefer zu den Nectocarididae gezogen, die als Stamm-Cephalopoden (ohne Gehäuse) interpretiert werden. Details s. M-Kambrium.

Weitere unterkambrische Mollusken:

Stenothecoid(e)a: auf U- und M-Kambr. beschränkt, unsymmetrisch-ungleichklappig, an *Dickinsonia* erinnernd; system. Stellung unklar (eigene Klasse?). In der Sepk.-Datei als eigene Klasse (10 Gatt., unt. Tommot bis ob. M-Kambrium) ausgewiesen, z.B. *Stenothecoides*; Maximum im Botomian, nur 2 Gatt. erreichen das M-Kambrium. NaA zu den Helcionelloida zu stellen.

Coleoloidea: system. Stellung unsicher (U-Kambrium bis Karbon)

Volbortella als umstrittene Vorpostenform der **Cephalopoda**, wahrsch. aus derselben Wurzel stammend, die später auch die Cephalopoda hervorbrachte. Ähnlich, aber größer ist *Saltarella* (U-Kambr., 2,8 cm), ebenfalls von unsicherer Stellung. Sichere Cephalopoda ab O-Kambr. (s. dort).

?Halkieriiden (inc. sed.): auf das U- bis M-Kambr. beschränkt (fragliche Funde im unterdevonischen Moselschiefer von Mayen); der Körper war mit einem kettenpanzerartigen Außenskelett aus kleinen Skleriten geschützt, die Körperenden ähneln Napfschnecken. Die Halkieriiden repräsentieren evtl. ein frühes Stadium der Molluskenevolution (auf Small-Shelly-Niveau), könnten evtl. aber auch die Schwestergruppe der Mollusken darstellen (Bsp.: *Triplicatella*). Nach neuesten Erkenntnissen (s. unter „Brachiopoden“) könnte es sich aber bei den Halkieriiden auch um die Vorläufer der Brachiopoden handeln! Der Halkieriide *Micrinia* wäre dann ein Vorfahre der Brachiopodenstammgruppe, die durch *Mickwitzia* (ebenfalls U-Kambr.) repräsentiert würde. Entgegen der bisherigen Annahme, Halkieriiden wären im Rahmen der Botomischen Extinktion erloschen, wurden sie vor einigen Jahren auch in phosphatreichen Kalksteinen des M-Kambriums Australiens (etwa vom Alter des Burgess Schiefers) nachgewiesen (J. Palaeont. 78, 574). Weitere Angaben und Kladogramm s. unter „Mittelkambrium: Mollusken: Stamm-Mollusken“).

Die Halkieriiden (ad Sachitida) verfügen in ihren hohlen Skleriten über ein komplexes verzweigtes Kanalsystem, das Ähnlichkeiten mit dem Kanalsystem in den Platten der Käferschnecken aufweist. Beide Kanalsysteme unterscheiden sich von jenen der Lophotrochozoa und denen der anderen Molluskenklassen. Die Befunde sprechen dafür, **dass Halkieriiden und andere Sachitida Mollusken darstellen, und zwar am ehesten Stamm-Aculifera** (Aculifera = Polyplacophora + Aplacophora) (Pal. 52, 689) (Details s. U-Ordovizium).

Im Sepkowski-Datensatz werden die Halkieriiden (zusammen mit *Wiwaxia!*) in die O Sachitida gestellt, die zusammen mit der O Chancelloriida die Klasse **Coeloscleritophorida** bildet. Von dieser sind insgesamt 30 Gattungen bekannt; diese umspannen den Zeitraum Nemakit-Daldynian (dort noch zum Vendium gestellt) bis O-Kambrium; ganz überwiegend aber unterkambrisch, wenige Nachzügler im Mittel- und Oberkambrium.

Chancelloriiden sind problematische sackförmige Tiere, in ihrer Form ähnlich Schwämmen, deren Sklerite sich im Kambrium häufig finden. Neue Untersuchungen zur Mikrostruktur der Sklerite bestätigen eine große Nähe zu den Halkieriiden; eine entsprechende Mikrostruktur findet sich auch bei Siphogonuchitiden und Sachitiden. Offenbar sind die Sklerite aller vier Gruppen homolog. Die extremen Unterschiede in der Körperform zwischen Chancelloriiden und Halkieriiden beruhen dann entweder darauf, dass die Chancelloriiden die bilateralen Eigenschaften komplett verloren, oder die Chancelloriiden stehen unterhalb der Bilateralia, repräsentieren also den Ausgangszustand, von dem die bilateralsymmetrischen Halkieriiden und die Bilateralia insgesamt abstammen; dann aber müssten mineralisierte Coeloskleriten bereits im gemeinsamen Vorfahren der Bilateralia vorhanden gewesen sein, wogegen spricht, dass sich derartige Sklerite erst seit ca. 542 MA finden (es sei denn, sie waren im Ediacaran nicht erhaltungsfähig, z.B. mangels Mineralisation) (Palaeont. 51, Heft Nr. 4).

Fazit – Mollusken des Kambriums:

Die Angaben über das Auftreten der diversen Molluskenklassen sind sehr variabel, weil viele frühe Funde nur mit Unsicherheit den üblichen Klassen zugeordnet werden können:

Scaphopoda: Die Sepk.-Datei weist *Rhytiodontalium* im mittl. Caradoc aus, eine weitere Gattung (*Prodontalium*) vom ob. Siegen bis Callov, weitere Gattungen ab O-Devon. Rezent 350 Arten, fossil 300 Arten/32 Gattungen. Im Karbon bis ca. 60 cm, rezent bis ca. 15 cm lang. Nach neuesten Erkenntnissen (Palaeont. 49, 1357) gibt es „echte“ Scaphopoden erst ab dem jüngeren Paläozoikum; sie leiten sich von conocardioidealen Rostroconchia des Devons oder Karbons ab.

Rostroconchia: sicher ab O-Kambr. (bis Perm); *Heraulitia* im ob. U-Kambr., lt. Sepkowski-Datei *Watsonella* im Nemakit-Daldynian. Aus einer Linie der Rostroconchia leiten sich die Scaphopoden ab.

Pelecypoda (Muscheln i.e.S.): *Fordilla* im unt. Atdabanian; lt. Nat. 465, 471 Muscheln aber erst im oberen U-Kambrium (zwischen Chengjiang und Emu Bay)

Monoplacophora: sicher ab O-Kambr.; *Scenella* vom untersten U-Kambr. bis oberen M-Kambrium. Rezent 20 Arten. Lt. Nat. 465, 471, ab unterstem U-Kambrium (kurz nach PC-C-Grenze, unteres Terrenewian).

Cephalopoda: sicher ab O-Kambr., fragliche Funde im unteren U-Kambrium; Abstammung wohl von den Tryblidiida unter den Monoplacophora; Nectocarididae (UK bis MK) wohl Stamm-Cephalopoden (noch ohne Gehäuse)

Gastropoda: sicher ab unt. O-Kambr., *Pelagiella* vom unteren U-Kambr. bis U-Ordov. (Sepk.: ab oberstes M-Kambrium). Lt. Nat. 465, 471 ab etwa Grenze U-/M-Kambrium (zwischen Emu Bay und Burgess)

Polyplacophora: sicher ab O-Kambrium (unteres Furongian), fraglich im U-Kambrium (Sklerite: *Ocruranus*; Meishucunian), *Matthevia* im O-Kambrium (bis Ordov.), daneben zahlreiche weitere Taxa von Käferschnecken in der oberkambrischen Notch Peak Formation Utahs. Schon um die Kambrium-Ordov.-Grenze mindestens vier Familien bei erheblicher Variation der Schalenform (J. Palaeont. 78, 675). Im U-Kambrium Kanadas (Mahto Formation) fanden sich mikroskopisch kleine Zähne einer Molluskenradula in Verbindung mit biomineralisierten Skleriten und Dörnchen; sofern Radula und Skelettelemente der gleichen Art entstammen, dürfte es sich um einen Vertreter der Aculifera (= Aplacophora + Polyplacophora) handeln, evtl. um eine Stammgruppen-Käferschnecke (J. Pal. 82, 543). *Ocruranus* aus dem Meishucunian Chinas (älter

als die *Eoredlichia*-Zone) ist wahrscheinlich eine Stammgruppen-Polyplacophore (Palaeont. 52, 1373).

Reihenfolge der Erstnachweise nach Nat. 465, 471:

Stamm-Mollusken ab Ediacaran (*Kimberella*)

Monoplacophora ab unterstem Kambrium (unt. U-Terreneuvian)

Halwaxiida ab unterstem Kambrium (unt. Terreneuvian)

Stamm-Cephalopoda (Nectocarididae) ab Chengjiang (Atdabanian)

Muscheln ab etwa Grenze U-/M-Kambrium (zwischen Chengjiang und Emu Bay)

Gastropoden ab frühem M-Kambrium (zwischen Emu Bay und Burgess)

Polyplacophora ab unt. O-Kambrium (unt. Furongian) (fraglich U-Kambrium, Meishucunian)

Nautiloidea ab Grenze Kambrium/Ordovizium

Phylogenie der Kronen-Mollusken:

Im Jahr 2011 wurde die erste umfassende molekulare (transkriptom-basierte) Phylogenie der Mollusken vorgestellt (Nat. 477, 452):

Die Mollusken erwiesen sich als monophyl, Schwestergruppe sind die Anneliden. Die Mollusken teilen sich in Aculifera und Conchifera. Die Aculifera setzen sich aus Polyplacophora und Aplacophora zusammen; die Aplacophora gliedern sich in Neomeniomorpha und Chaetodermomorpha (= Caudofoveata). Das paläozoische Fossil *Helminthochiton thraivensis* stellt eine mögliche Zwischenform zwischen Aplacophora und Polyplacophora dar.

Einige Aplacophora beider Gruppen weisen in der frühen Ontogenese dorsale, seriell wiederholte skleriten-sezernierende Regionen auf. **Die Schalen der Käferschnecken gelten aber nicht als homolog zu den Skleriten der Aplacophora.**

Unklar blieb die Stellung der Monoplacophoren, weil für diese keine Transkriptom-Daten vorlagen. Sie stehen möglicherweise basal in den Conchifera oder stellen die Schwestergruppe der Polyplacophora (neue Daten zu Monoplacophoren – als Schwestergruppe der Cephalopoden – s.u.).

Bei den Conchifera zweigen als erste Gruppe die Cephalopoda ab, dann folgen (mit gewisser statistischer Unsicherheit) die Scaphopoda*, daran schließen sich (Schnecken und Muscheln) als am weitesten abgeleitete Gruppe an. Dies bedeutet aber: Muscheln und Schnecken sind Schwestergruppen; für beide Gruppen und ihre gemeinsamen Vorfahren (unter Ausschluss der Scaphopoden) wird das Taxon Pleistomollusca vorgeschlagen. Gewisse Gemeinsamkeiten in der Larvenentwicklung hatten schon früher eine solche Verwandtschaft angedeutet.

Die Gemeinsamkeiten zwischen Schnecken und Cephalopoden wie gut entwickelte, freie Köpfe mit vom Gehirn innervierten Augen, ein relativ hoch entwickeltes Nervensystem usw. müssen entweder als konvergente Entwicklung betrachtet werden, oder als Symplesiomorphien, die den Scaphopoden und Muscheln verloren gingen. Für den recht hohen Grad an Cephalisation bei

Schnecken und Cephalopoden war eine konvergente Entwicklung bereits früher angenommen worden.

Die Muscheln teilen sich basal in die organische Abfälle fressenden Protobranchia (z.B. *Nucula*, *Solemya*) und die filtrierenden Lamellibranchia (= Pteriomorpha + Heteroconchia).

*Scaphopoda stammen nach neuesten Erkenntnissen von conocardioidealen Rostroconchia ab (Palaeont. 49, 1357).

Kladogramm:

--- Annelida

ab jetzt: MOLLUSCA

--- Polyplacophora + (Neomeniomorpha + Chaetodermomorpha) =ACULIFERA

ab jetzt: CONCHIFERA

--- Cephalopoda

intern: --- *Nautilus*

--- *Octopus*

--- Decapodiformes (*Loligo*, *Idiosepius*, *Euprymna*)

--- Scaphopoda

--- Bivalvia

intern: --- Protobranchia (*Nucula*, *Solemya*)

--- Pteriomorpha: (*Pectinidae* + *Mytilus*) +
(*Crassostrea* + *Pinctada*)

--- Heteroconchia:

--- *Hyriopsis*

--- *Laternula*

--- (*Dreissena* + *Sinonovacula*)

--- (*Meretrix* + *Veneropsis*)

--- Gastropoda

intern: --- Patellogastropoda (*Lottia*)

--- Vetigastropoda (*Haliotis*)

--- Neritimorpha (*Theodoxus*)

--- Caenogastropoda + Euthyneura

Die Stellung der Monoplacophoren würde in bestimmten Aspekten Aussagen zu den Eigenschaften des Stammmollusken beeinflussen. *Odontogriphus* aus dem M-Kambrium passt in gewisser Hinsicht in das Szenario eines Stamm-Mollusken (ventraler Muskelfuß, dorsaler Hautmantel, Mantelhöhle mit Ctenidien oder Kiemen, regionaler Darm). Die Radula von *Odontogriphus* entspricht allerdings ebenso wenig wie die von *Wiwaxia* dem Ausgangszustand (also plesiomorphen Zustand), wie er heute noch bei Käferschnecken und den meisten Conchifera vorgefunden wird.

Unklar bleibt auch die Herkunft der Hartteile (Schalen, Sklerite). Obwohl die Sklerite der Aculifera, die Schalen der Käferschnecken und diejenigen der Conchifera allesamt kalkige Gebilde darstellen, die vom Mantel sezerniert werden, sind sie aufgrund struktureller Unterschiede nicht homolog. Sklerite finden sich heutzutage nur bei Aculifera; die Schalen der Conchifera werden von speziellen Drüsen sezerniert, die sich nur bei Conchifera finden. Bei *Odontogriphus* fehlen sowohl Sklerite wie Schalen, *Wiwaxia* hatte unverkalkte, chitinöse Sklerite. Die Herkunft des ursprünglichen Skleritoms der Mollusken bleibt also weiter unklar;

falls die Monoplacophoren basale Conchifera darstellen, hätte der Urmollusk weder ein Periostracum noch Drüsen zur Sezernierung des Schalenmaterials gehabt.

Definitives Kladogramm der Mollusken (Nat. 480, 364):

Nachdem mehrere Fragen der frühen Phylogenie der Mollusken bisher strittig waren und auch die vorstehend dargelegte Phylogenie aufgrund des Fehlens der Monoplacophora Unsicherheiten aufweist, erbrachte Ende 2011 eine kladistische Analyse auf der Basis des Transcriptoms von 15 neu analysierten Arten (in Kombination mit bereits existierenden genetischen Daten) eine statistisch robuste Auflösung, die sich auch bei unterschiedlichen analytischen Methoden als stabil bestätigte.

Danach spalten sich die Mollusken basal in die Aculifera und die Conchifera. Bei den Aculifera spalten basal die Polyplacophora ab; ihre Schwestergruppe (Aplacophora) spaltet sich dann in die Neomeniomorpha und Chaetodermomorpha (=Caudofoveata) auf.

Bei den Conchifera spaltet sich zunächst die Linie zu den (Monoplacophora + Cephalopoda) ab. Die verbleibende Linie teilt sich in die Muscheln und die (Scaphopoda + Gastropoda).

--- ACULIFERA = Polyplacophora + (Neomeniomorpha* + Chaetodermomorpha*)

ab jetzt:

CONCHIFERA

--- Monoplacophora + Cephalopoda

--- Scaphopoda + Gastropoda

--- Bivalvia

* zusammen: Aplacophora

Die Schwestergruppenbeziehung zwischen Scaphopoda und Gastropoda wird dabei in den meisten, aber nicht in allen Analysen bestätigt.

Die Schwestergruppenbeziehung zwischen Polyplacophora und Aplacophora lässt die Vermutung aufkommen, dass die vermiformen Mollusken nicht plesiomorph sind, also nicht den Ausgangszustand darstellen, sondern von paläozoischen Mollusken mit einem plattigen Außenskelett wie *Acaenoplax* abstammen. Käferschnecken haben 8 Rückenschalen-Platten. Ihre Larven verfügen über Anlagen mit sieben dorsalen Papillenreihen – analog den in Reihen angeordneten Spiculoblasten der Chaetodermomorpha-Larven.

Da die Conchifera ein Monophylum bilden, dürften **echte Schalen nur einmal entstanden** sein, vielleicht indem sich diffus verteilte Drüsen, die für die Biomioneralisation verantwortlich waren, in einer bestimmten Zone des Mantels (bei Muscheln in zwei Zonen) konzentrierten.

Die **Schwestergruppenbeziehung der Monoplacophora in Bezug auf die Cephalopoda** wird auch von paläontologischen Daten bestätigt. So weisen die fossilen Hypseloconidae unter den Monoplacophora mehrfach gegliederte (septierte) Schalen auf. **Ausgehend von einem Vorfahren mit seriell wiederholten (quasi metameren) Strukturen kam es dann in der frühen Evolution der Cephalopoden zu einer sekundären Vereinfachung;** so verfügt *Nautilus* nur über 2 Kiemenpaare,

Nieren und Atria. Der letzte gemeinsame Vorfahr von Cephalopoden und Monoplacophora dürfte dagegen einige seriell wiederholte Strukturen gehabt haben. Decapoda sind monophyl.

Innerhalb der Muscheln stellen die Protobranchia ein Monophylum (darunter Muscheln mit plesiomorphen Ctenidia, also Kiemen, die denjenigen vieler anderen Mollusken ähneln). Die stark ausgeprägten typischen Muschelkiemen, die an die filtrierende Ernährungsweise angepasst sind, entstanden nur ein einziges Mal (= Monophylum Autolamellibranchiata). Innerhalb der Autolamellibranchiata stehen die Palaeoheterodonta basal; die übrige Linie der Autolamellibranchiata teilt sich dann in die Heterodonten und Pteriomorphen.

Was den Ursprung der Mollusken anbelangt, stehen sie in enger Beziehung mit anderen Tiergruppen (Anneliden, Brachiopoden), die durch Spiralteilungen in der frühen Ontogenese sowie eine Trochophora-Larve gekennzeichnet sind. Brachiopoden und Anneliden besitzen Chaetoblasten, die Chaetae bilden. Die Spicula früher Mollusken bzw. mancher Aculifera unterliegen ähnlichen Entwicklungsmechanismen wie die Chaetae.

Von Polyplacophoren, Halwaxiiden und *Acaenoplax* ist bekannt, dass zusätzlich zu den Skleriten noch Schalenelemente hinzutreten können, die durch mehrere Reihen sekretorischer Drüsen gebildet werden (wie sie sich heute bei Käferschnecken und Aplacophoren-Larven finden). Diese Drüsen könnten ein plesiomorphes Merkmal der Mollusken, aber auch eine Apomorphie der Aculifera sein. Das Zusammenziehen dieser Drüsen zu einer einzigen Drüse könnte dann die Grundlage für die singuläre (bzw. doppelte) Molluskenschale geliefert haben. Die Entstehung dieser Schale erklärt den großen Erfolg der Mollusken – erst im Ozean, später auch in limnischen Settings und an Land.

Neben Drüsen, die Kalziumkarbonat sezernieren, dürfte der Urmollusk auch über eine Raspelzunge und seriell wiederholte Ctenidien entlang der Mantelkavität verfügt haben (Nat. 480, 364).

Das Konzept der Aculifera, d.h. (Aplacophora + Polyplacophora) unter Ausschluss der Monoplacophora, wurde dann im Jahr 2012 schließlich auch durch einen Fossilfund (*Kulindroplox*) aus dem Wenlock von Herefordshire (England) bestätigt (Herefordshire ist eine bedeutende Fundstelle, die marine Fossilien in detaillierter dreidimensionaler Erhaltung hervorbringt).

Die neue Gattung (mit 7 statt der ansonsten bei Polyplacophoren üblichen 8 Rückenplatten; weitere Ausnahmen: *Acaenoplax* und Multiplacophora) verbindet Merkmale von Aplacophora und Polyplacophora – unter Ausschluss der Monoplacophora, die auf der Seite der Conchifera stehen. Sie zeigt einen typischen Körperbau mit den charakteristischen Merkmalen der Aplacophora, aber Palaeoloricaten-Schalen; einige Merkmale erinnern auch an die Caudofoveata unter den Aplacophora.

--- Brachiopoda

--- *Odontogriphus* + Halwaxiiden (nicht aufgelöst)

--- **Conchifera** (enthält auch die Monoplacophora)

ab jetzt: **ACULIFERA:**

--- **Polyplacophora:** (*Echinochiton* + Neoloricata)

--- **Aplacophora:** --- *Epimania* (rez.) + *Septemchiton* (nicht aufgelöst) (**Solenogastres**)
--- *Chaetoderma* (rez.) (**Caudofoveata**)

ab jetzt: **PALAEOLORICATA**

--- *Phthipodoichiton* (Ordov.)

--- *Kulindroplax* (Silur)

--- *Matthevia* + *Acaenoplax**

* ebenfalls aus Herefordshire (Silur)

Da die Palaeoloricata Rückenschalen aufweisen, folgt aus dem obigen Kladogramm, dass die Solenogastres und die Caudofoveata ihre Schalen unabhängig voneinander verloren und die Schalenlosigkeit der rezenten Aplacophora daher keine Synapomorphie der Aplacophora ist!

Ursprünglich trugen auch die Aplacophora Schalen; die wenigen rezenten Wurmschnecken sind Überlebende einer größeren Diversität schalentragender Aplacophora aus dem Paläozoikum!

Kladistisch gesehen stehen die rezenten Taxa sogar relativ basal, also in Richtung auf den Stamm der Aplacophora. Während *Acaenoplax* und *Phthipodoichiton* wohl auf dem Meeresboden krochen, bewegte sich *Kulindroplax* wohl gelegentlich auch im Sediment, war also fakultativ semi-infaunal, bedurfte aber noch des dorsalen Schutzes durch die Rückenplatten (Nat. 490, 94).

Nach Sequenzierung des Genoms eines weiteren Monoplacophoren-Taxons (*Laevipilina antarctica*) positionierten sich die Monoplacophoren als Schwestergruppe aller anderen Conchifera, wobei die Gastropoden wahrscheinlich die Schwestergruppe der Scaphopoden darstellen. Die gelegentlich behauptete Schwestergruppenbeziehung zwischen Monoplacophoren und Cephalopoden ließ sich nicht bestätigen.

Die Diversifikation der Kronen-Mollusken dürfte nach der molekularen Uhr vor 546 MA (+- 6 MA), der Conchifera vor 540 MA (+- 9 MA) und der Aculifera vor 499 MA (+- 20 MA) erfolgt sein. Die Stammgruppe der Mollusken dürfte sich vor 585 MA (95%-KI: 547 – 623 MA) von den übrigen Trochozoa abgespalten haben.

(584,1) --- Außengruppe

(545,5)--- Polyplacophora + [499,1] (Caudofoveata + Solenogastres)

Ab jetzt: CONCHIFERA

(539,5) --- Monoplacophora

(533,6) --- Cephalopoda

(529,8) --- Muscheln

--- Scaphopoda + [473,9]* Gastropoda

(mit Punktschätzern des Dichotomiedatums in MA)

*Aufteilung in Scaphopoda und Gastropoda

Es ist unsicher, ob der letzte gemeinsame Vorfahr der Kronen-Mollusken eine einzelne Schale oder mehrere Schalen hatte oder sogar schalenlos war. Eine einzige Schale ist aber auf jeden Fall der plesiomorphe Zustand für die Conchifera, aber auch vermeintliche Stamm-Aculifera wie *Calvopilosa*, *Maikhanella* und *Orthrozanclus* hatten eine einzige Schale, was dafür spricht, dass auch der letzte gemeinsame Vorfahr der Kronen-Mollusken einschalig war. *Kimberella* hatte dagegen keine Schale (sie könnte aber über Skleriten verfügt haben); außerdem unterschied sie sich durch eine mehr kratzende Ernährungsweise von allen modernen Mollusken.

Die Small-Shelly-Fossilien (SSF) des späten Präkambriums und Kambriums dürften von Helcionelliden und anderen gastropoden- und monoplacophoren-ähnlichen Tieren stammen, wahrscheinlich bereits innerhalb der Conchifera. Legt man die errechnete Zeitskala zugrunde, handelt es sich bei den SSFs am ehesten um Stamm-Conchifera; da einige fossile Aculifera einschalig waren, könnte es sich bei einigen SSFs aber auch um Aculifera gehandelt haben. Die späte Dichotomie zwischen Scaphopoda und Gastropoda (474 MA; 95%-KI: ~440 – 520 MA) könnte aber auch bedeuten, dass viele Schalenfossilien aus dem Kambrium, die man bisher Schnecken zuordnete, in Wirklichkeit zur Stammlinie der (Schnecken + Scaphopoden) gehören (Sci. Rep. 10: 101).

arth-arth ukam

ARTHROPODA: Auftreten der Unterstämme der **Trilobiten, Mandibulata** und **Lobopoda (z.B. Onychophoren)** im Laufe des U-Kambriums (Chelicerata ab M-Kambrium: *Sanctacaris*). Schon im untersten Kambrium eindeutige Embryonen von Arthropoden (mittels SRXTM – tomographischer Mikroskopie nachweisbar) (Nat. 442, 680).

Eine Arbeit aus dem Jahr 2018 (PNAS 115: 5323) berichtet über den Erstdnachweis von Stammgruppen-Euarthropoden vor 518 MA und Kronengruppen-Euarthropoden (in Form von Trilobiten) vor 521 MA. Daher muss die Stammgruppe zeitlich weiter zurückreichen als fossil nachgewiesen. Spurenfossilien wie *Cruziana*, *Rusophycus* belegen das Erscheinen von Totalgruppen-Euarthropoden vor ca. 537 MA. Dem fehlenden Fossilnachweis von Euarthropoden in Ediacara Biota zufolge dürfte die Stammgruppe der Euarthropoden nicht älter als 550 MA sein und damit in einem Zeitfenster zwischen 550 und 537 MA entstanden sein.

Systematik der Arthropoden (modifiziert nach MÜLLER, Lehrbuch der Paläozool.):

- UST Chelicerata:**
1. KL **Merostomata** (ab U-Kambr.) mit:
 - UKL **Xiphosura** (ab U-Kambr.) (rez. 4 Arten in 3 Gattungen)
(Sepkowski-Datenbank:
 - Aglaspidida: Atdabanian bis unterstes Perm (gelten als nahe Außengruppe der Euchelicerata)
 - Xiphosurida: ab ob. Tremadoc
 - UKL Eurypterida (M-Ordov. bis O-Perm/Wuchiapingian) (Erstdnachweis im Darriwilian)
 - UKL Chasmataspidida (ergänzt; M-Ordov. bis M-Devon)
 - UKL Scorpionida (als eigene UKL oder mit den Eurypterida zu vereinigen)
 2. KL Arachnida (ab Gotl.; Skorpione werden neuerdings ausgegliedert) (rez. ca. 100.000 bekannte Arten)
 3. KL Pycnogonida = Asselspinnen, fossil nur aus dem Ordov. und Unterems (Hunsrückschiefer) bekannt; rezent > 1300 Arten; Larven im O-Kambrium (s.u.)

(nach neuen Angaben stehen die Aglaspidida außerhalb der Euchelicerata; sie gehören zu den Vicissicaudata, die die Schwestergruppe der Chelicerata stellen. Damit setzt der Fossilnachweis der Chelicerata/Euchelicerata erst mit *Sanctacaris* aus dem Burgess-Schiefer ein) (Natwiss. 101: 1065).

UST Trilobitomorpha: U-Kambr. bis Perm; sie gelten als Stammgruppe der Chelicerata und Pantopoda (Asselspinnen), während die Crustacea/Antennata eine getrennte Entwicklungslinie darstellen. Die Mandibulata müssen sich daher schon im Präkambrium vom trilobitischen Zweig getrennt haben.

1. KL **Trilobita**: U-Kambr. bis ob. O-Perm (ca. 17000 beschriebene Arten)
2. mehrere kleinere Gruppen, vorwiegend auf U- und M-Kambrium beschränkt, u.a. aber auch noch im Hunsrückschiefer

(die beiden vorstehend genannten UST sowie diverse Stammgruppentaxa werden neuerdings zu den Arachnomorpha zusammengefasst; die Pycnogonida gelten als basale Gruppe innerhalb der Chelicerata und sind damit in die Chelicerata zu integrieren; die Scorpionida werden manchmal mit den Arachnida gruppiert)

- UST Mandibulata:**
1. KL **Crustacea** (ab U-Kambr.; rez. > 52000 Arten) mit:
 1. Ast: Gnathostraca (Phyllopora, Anostraca, Cephalocarida), Ostracoda, Maxillopoda (Copepoda, Cirripedia, Ascothoracica, Branchiura, Mystacocarida) = Entomostraca = Branchiopoda + Maxillopoda
 2. bis 6. Ast: **Malacostraca**
 2. Ast: **Phyllocarida** (ab U-Kambr., ganz sicher ab O-Kambr.) (?)
 3. Ast: Hoplocarida (ab U-Karbon: Stomatopoda, Squilla)
 4. Ast: Syncarida (ab U-Karbon: Bathynellacea, Anaspidacea)
 5. Ast: Eucarida (Decapoda, Euphausiacea; ab ob. Famenne)
 6. Ast: Peracarida (Mysidacea, Tanaidacea, Cumacea sowie - als "höchste" Gruppen - Amphipoda = Flohkrebse und Isopoda = Asseln)
(Asseln sind die einzigen landbewohnenden Krebse, abgesehen von vorübergehend landlebenden Arten wie dem Palmendieb und Landkrabben)
 2. KL Hexapoda
 - [3. KL Myriapoda = Tausendfüßer; früher an dieser Stelle eingeordnet, nach molekular-kladist. Studien besteht aber noch immer keine Einigkeit über die Position der Myriapoda; das Spektrum reicht von einer Schwestergruppenposition zu Arthropoden bis hin zur basalen Position innerhalb der Mandibulata, als Schwestergruppe der Crustacea; s. auch unten unter „Kladistik der rezenten Arthropoden“].

UST Onychophora: U-Kambr. bis rezent*

--- oder alternativ ---

UST Lobopodia: Onychophoren, Anomalocarida u.a.

UST Myriapoda: Schwestergruppe aller (anderen) Arthropoda, mindestens ab O-Gotl., fragliche Funde aus Burgess-Schiefer (s. M-Kambr.); fragliche Spuren aus dem Ordovizium. Rezent ca. 3680 Arten (s.o.).

Primicaris larvaformis: kleine, auch im adulten Stadium larvenähnliche Arthropoden aus Chengjiang mit vielen primitiven Aspekten des Bauplans und der Beinmorphologie, die eine basale Position innerhalb der Arachnomorpha, evtl. sogar innerhalb der Arthropoden insgesamt andeuten. Bemerkenswert ist die Ähnlichkeit mit der ediacarischen arthropodenähnlichen *Parvancorina*; *Primicaris* könnte eine evolutionäre Verbindung zwischen vendischen Formen und kambrischen Arthropoden darstellen (Palaeontology-Abstract).

„PROTARTHROPODA“:

Perfekt erhaltene Funde von *Hallucigenia sparsa* aus dem M-Kambrium des Burgess-Schiefers belegten eine Übereinstimmung zwischen den terminalen, aus gestapelten Elementen aufgebauten terminalen Klauen an den Laufbeinen von *Hallucigenia* (zu unterscheiden von den 7 Paaren von Dornen, die als Schutz dienten und anders gebaute Sklerite darstellten) und entsprechenden Elementen in den Klauen und Kiefern moderner Onychophora. Moderne Onychophoren besitzen keine Schutzskleriten (Dornen) mehr, aber Sklerite als paarige terminale Klauen an den Beinen sowie als bezahnte Kiefer in der Mundhöhle (Kieferskleriten). Trotz unterschiedlicher Lokalisation haben diese Skleriten also einen gemeinsamen Ursprung – sei es als schützende Platten bei einem wurmartigen Vorfahren, sei es als Expression von für die Struktur der Beine verantwortlichen Genen an einer anderen Körperstelle (Kiefer).

Die sich daraus ergebende kladistische Analyse (auch unter Einbeziehung ontogenetischer Beobachtungen) ergab, dass die Onychophora die zweitbasalste Abzweigung der Panarthropoda darstellen (nur *Aysheaia* steht noch tiefer, was aber nicht ganz gesichert ist). Die gestapelten Elemente in den Skleriten entwickelten sich aber erst in der Evolution der Onychophora auf der Stufe von *Hallucigenia*, noch nicht in den basalsten Taxa der Stamm-Onychophora. Die Homologie der stapelförmigen Skleritenelemente belegt, dass Lobopoden wie *Hallucigenia* tatsächlich Stammgruppen-Onychophoren darstellen.

Moderne Onychophoren sind gekennzeichnet durch eine hintere Verlängerung des lobopodierten Körperstammes ohne Beine (also eine Art „wurmformigen, beinlosen Schwanz“), undifferenzierte hintere Anhänge und den Verlust radialsymmetrischer Strukturen um den Mund herum. Basale Stamm-Onychophoren besaßen noch sklerotisierte dorsale Elemente; diese gingen erst in der Kronengruppe verloren.

Alle übrigen Panarthropoda nach Ausschluss der Onychophora (und *Aysheaia*?) stellen die Tactopoda, die sich aufspalten in die Tardigrada und die Euarthropoda (zunächst Stamm-Euarthropoda).

Im Ausgangszustand wiesen die Tactopoda radialsymmetrische Strukturen um den Mund herum auf, Klauen (Appendiculen) an den Lobopoden und modifizierte hintere Stammanhänge.

Tardigrada stehen also den Euarthropoda näher als die Onychophora. Fraglich ist allerdings, ob *Onychodictyon ferox* (Chengjiang) der basalste Tardigrada ist oder (weniger wahrscheinlich) einer der basalsten Vertreter der Euarthropoden-Stammlinie. Neurologische und muskuloskelettale Untersuchungen hatten bereits darauf gedeutet, dass Tardigrada den Euarthropoden näher stehen als die Onychophora. Die mikroskopische Kleinheit der Tardigrada ist abgeleitet und nicht ursprünglich.

Sieht man mal von den in ihrer Position fraglichen Taxa wie *Aysheaia* und *Onychodictyon ferox* ab, stehen basal in der Stammlinie der Euarthropoden wurmförmige, stummelbeinige, noch an Onychophoren erinnernde Taxa wie *Megadictyon* (Chengjiang); das Schwanzende ist bei ihnen allerdings differenzierter ausgebildet als bei Onychophoren. Basalste Euarthropoden weisen fusionierte protocerebrale Anhänge mit Dornen auf, die dann später zum Labrum der Euarthropoden reduziert werden (*Megadictyon*, *Jianshanopodia*).

Die nächste Entwicklungsstufe stellen Lobopoden mit externen Kiemen dar (wie *Kerygmachela*, *Pambdelurion*, *Opabinia*), gefolgt von Anomalocarididen (wie *Peytoia*, *Anomalocaris*, *Hurdia*). Es folgen dann Stamm-Euarthropoden mit kompletter Arthrodisation des Körpers (wie Fuxianhuiiden).

Manche Entwicklungen erfolgten in verschiedenen Entwicklungslinien der Panarthropoden konvergent, z.B. die Ventralwanderung der Mundöffnung in Kronen-Onychophoren, Heterotardigrada und Stamm-Euarthropoden.

Der Ur-Panarthropode war wahrscheinlich ein Lobopode mit heteronomer Körperringelung, einem nach vorn gerichteten Mund mit radialen Papillen um den Mund herum und mit paarigen dorsolateralen Epidermisspezialisierungen in Verbindung mit paarigen Lobopodenbeinen (mit einfachen terminalen Klauen) (Nat. 514: 363).

Kladogramm (Nat. 415: 365; vereinfacht):

--- **Priapulida**

Ab jetzt: PANARTHROPODA

--- *Aysheaia* (nicht ganz sicher, evtl. höher stehend; wahrscheinlicheres Szenario)

--- **Onychophora**

(intern: --- *Onychodictyon gracilis*

--- *Paucipodia* + *Microdictyon* + (*Diana* + *Xenusion*)
(nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Cardiodictyon*

--- *Hallucigenia* u.a.

--- *Orstenotubulus*

--- *Antennacanthopodia*

--- *Ilyodes*

--- *Euperipatoides* (rezent)

Ab jetzt: **TACTOPODA**

--- **Tardigrada**

(intern: --- *Onychodictyon ferox* (nicht ganz sicher, evtl. Stamm-Euarthropode;
wahrscheinlicheres Szenario)

--- alle anderen Tardigrada

Ab jetzt: **EUARTHROPODA:**

--- ? *Aysheaia* (fraglich)

--- ? *Onychodictyon ferox* (fraglich)

--- *Siberion* + (*Megadictyon* + *Jianshanopodia*)

--- *Hadrax*

--- *Kerygmachela*

--- *Pambdelurion*

--- *Opabinia* + (*Hurdia* + *Anomalocaris* + *Peytoia*)

--- *Chengjiangocaris* + *Fuxianhuia*

Ab jetzt: **KRONEN-EUARTHROPODA**

--- *Leanchoilia* + *Alalcomenaeus*

--- *Kuamaia* + *Misszhouia*

Neue Untersuchungen von *Hallucigenia* belegen das Vorhandensein von Rachenzähnen und kreisförmig um den Mund angeordneten Elementen, die die Verbindung zwischen Panarthropoda und Cycloneuralia belegen (Panarthropoda und Cycloneuralia als Schwestergruppen).

Panarthropoda (rezent: Tardigrada, Onychophora, Euarthropoda) und Cycloneuralia (rezent: Nematoda, Nematodomorpha, Priapulida, Loricifera und Kinorhyncha) unterscheiden sich grundlegend in ihren Körperbauplänen:

Cycloneuralia sind wurmförmig, unsegmentiert, Mundöffnung am Körperanfang, die ausstülpbar ist und von einem Nervenring hinterlegt ist, der als einfaches Gehirn fungiert;

Panarthropoda sind segmentiert, haben paarige Beine und ein dorsales (oberseitiges) Gehirn *vor* der Mundöffnung.

Auch wenn molekulare Daten die o.g. Schwestergruppenbeziehung nahelegen, stehen diese grundlegenden anatomischen Unterschiede auf den ersten Blick im Widerspruch zu diesen Daten. Fossile Gruppen, die Verbindungsglieder darstellen könnten, wie

„Lobopodia“ (z.B. *Hallucigenia*) – eine künstliche Gruppe aus wurmähnlichen Tieren mit nicht miteinander verbundenen, paarigen Beinen und segmentiertem Körper, aber terminalem Mund wie bei Cycloneuralia

und

Radiodonta – mit paarigen frontalen Anhängen im vorderen Teil des Kopfes und einem an der Unterseite liegenden Mund, der von radialen Zahnplatten umgeben ist,

sind molekularen Analysen nicht zugänglich.

Daher kommt der Untersuchung besonders gut erhaltener Fossilien besondere Bedeutung zu. *Hallucigenia*, ein „Lobopodia“ und Stammgruppen-Onychophore, hat einen verlängerten Kopf mit paarigen dorsalen Augen (wohl einfache Augen, keine Facettenaugen, wie auch andere Lobopodia nur einfache Augen aufweisen) und harten, radial angeordneten lamellenartigen Strukturen um die Mundöffnung („Wangenkammer“) herum (circumorale Elemente, wie man sie auch bei Cycloneuralia findet). Im vorderen Teil des Vorderdarms (Rachen) saßen – ebenfalls wie bei Cycloneuralia – Rachenzähne (nach hinten gerichtete, leicht gebogene aciculäre Zähne).

Der Mund der Cycloneuralia ist typischerweise von einem Ring aus Dornen umgeben, bei Tardigrada handelt es sich um einen Ring aus Lamellen, und bei Stammgruppen-Euarthropoden wie *Hurdia*, *Kerygmachela*, *Jianshanopodia* um Lamellen oder Platten. Der Mund der modernen Onychophoren ist dagegen von Lippen (mit Pusteln) umgeben; die Lippen sind aber nicht streng circumoral angeordnet und auch nicht sklerotisiert.

Rachenzähne und circumorale Elemente wurden auch schon von anderen kambrischen „Lobopoden“ (also Stammgruppen-Arthropoden) berichtet; sie finden sich auch bei Tardigrada und eben bei Cycloneuralia. Die Rachenzähne von *Hallucigenia* ähneln jenen kambrischer Priapuliden.

Inzwischen geht man davon aus, dass *Hallucigenia* auf der Linie zu den modernen Onychophoren steht. Circumorale Elemente finden sich auch noch bei den Radiodonta. Dies spricht dafür, dass die Rachenzähne und circumoralen Elemente im Laufe der Evolution der Onychophoren verloren gingen.

Rachenzähne (ektodermaler Herkunft) und circumorale Strukturen sind offenbar ein gemeinsames ursprüngliches Merkmal der Ecdysozoa, waren also im letzten gemeinsamen Vorfahren der

Ecdysozoa vorhanden, und sind dann in der weiteren Entwicklung bei den Cycloneuralia erhalten geblieben (im Gegensatz zur Linie zu den Onychophoren). „Lobopodia“/Stammgruppen-Onychophoren wie *Hallucigenia* weisen noch beide Merkmale auf, Radiodonta noch die circumoralen Elemente in Form der radialen Platten um die Mundöffnung herum.

Circumorale Strukturen (Tardigrada, Stamm-Euarthropoda und die circumoralen Dornen der Cycloneuralia) sind demnach homolog, ebenso wie der Pharynx von Panarthropoda und Cycloneuralia und die Rachenzähne bei Cycloneuralia, Tardigrada, bei manchen Euarthropoda sowie Stammgruppen-Onychophora. Der Vorderabschnitt des Verdauungstraktes der Onychophora wurde dann sekundär vereinfacht (Nat. 523: 38 + 75).

„LOBOPODA“:

Onychophoren: rez. 155 (naA 200) Arten aus 47 Gatt. nur auf der Südhalbkugel sowie im tropischen Mittelamerika, Antillen, Westafrika, Südostasien, Osthimalaya, allesamt heute landbewohnend, feuchtigkeitsliebend. Erhebliche Radiation im U-Kambr., hoher Anteil an der kambrischen Arthropodenfauna. Bereits im untersten Kambr. gepanzerte Formen, deren Skelettelemente an der Small-Shelly-Fauna beteiligt sind, z.B. *Microdictyon*. Man unterscheidet gepanzerte und geringelte Formen, z.B. *Microdictyon* (Chengjiang), *Hallucigenia* (Burgess), *Aysheaia* (Burgess), *Xenusion* (U-Kambr. Nordeuropas), *Collinsium* (U-Kambrium Südchinas), *Luolishania* (Chengjiang, ungepanzert). Lebensweise kletternd sowie in Assoziation mit anderen Tieren: *Aysheaia* kommt oft zusammen mit Schwämmen, *Hallucigenia* mit großen Würmern, *Microdictyon* mit eldonia-artigen Tieren vor; Beziehung (Opfer, Symbiose?) unklar.

Collinsium (F Luolishaniidae) mit zahlreichen mineralisierten Dornen auf dem Rücken und hoch entwickelten Beinen (sechs verlängerte Beinpaare mit Setae zur Filtrierung des Wassers nach Nahrungspartikeln, und neun weitere Beinpaare in Form von geringelten Beinen mit Klauen zur Verankerung). Allerdings konnte sich diese sehr spezialisierte, filtrierende Lebensweise der Luolishaniidae nicht durchsetzen; sie erloschen wieder im frühen Paläozoikum (PNAS 112: 8678).

Nach dem M-Kambr. sind Onychophoren erst wieder aus dem Karbon überliefert, terrestrische Arten erst aus dem baltischen und dominikanischen Bernstein.

Obwohl man davon ausging, dass die tracheenatmenden Onychophoren keine sauerstofftransportierenden Proteine benötigen würden, ließ sich beim rez. *Epiperipatus* arthropodentypisches Hämocyanin nachweisen. Dieser Sauerstoffträger muss also schon vor der Trennung zwischen Onychophora und Euarthropoda entstanden sein und deutet auf die Evolution des Kreislaufsystems des gemeinsamen Vorfahren von (Onychophora + Euarthropoda) in einer sauerstoffarmen Umgebung (eigene Anmerkung: im Ediacaran?). Die Hämocyanin-Sequenz bestätigt die Onychophoren als robuste Schwestergruppe der Euarthropoda (und spricht gegen die Monophylie der Tracheata) (PNAS 99, 10545).

Die kambrischen Formen werden nach einem Neufund von *Xenusion* aus dem untersten Kambrium des Baltikums als eine eigene, neue Klasse (Xenusia) abgetrennt; erhebliche Unterschiede zwischen kambrischen und rezenten Formen; kambrische Formen rein marin, *Helenodora* (O-Karbon, Mazon Creek) unsicher (wahrscheinlich terrestrisch, bereits sehr große Ähnlichkeit mit dem rez. *Peripatoides novae-zaelandiae*).

Neuerdings werden die Onychophoren mit den Tardigrada und Pentastomida zu den Protarthropoda zusammengefasst, die man den Euarthropoda gegenüberstellt. Auch Tardigrada und Pentastomida konnten kürzlich für das Kambrium nachgewiesen werden. Im Kambrium gab es Gliederfüßer (*Martinssonina elongata*), deren Gliedmaßen körpfernah als Lobopodien, körperfern als Arthropodien ausgebildet waren (THENIUS 2000).

Diania cactiformis: ein bis 6 cm langer Lobopode aus Chengjiang (Heilinpu-Formation, *Wutingaspis-Eoredlichia*-Zone, Kambrium Serie 2, Stage 3) mit sklerotisierten, bedornen, arthropodenartigen Körperanhängen (10 Paare kräftiger Beine) bei ansonsten unsklerotisierter Körperachse. Halbkreisförmiger wurmförmiger Stamm mit neun Segmenten. Vorderes Körperende rüsselartig verlängert mit einigen Falten, Mund nicht fossil überliefert. Scheibenförmige Struktur mit Andeutungen von Filamenten auf dem Rücken der Körperachse jeweils in Höhe des Ansatzes der Körperanhänge; wahrscheinlich handelt es sich um Muskel in funktionellem Zusammenhang mit den Beinen (bei *Hallucigenia* stellen die dort paarig angeordneten scheibenförmigen Strukturen dagegen die Basis der großen Dornen dar!) (Nat. 470, 526).

Die Körperanhänge bestehen offenbar aus artikulierten, also gegeneinander beweglichen Elementen. *Diania* steht damit den Arthropoden näher als jeder andere bisher bekannte Lobopode. Die Lobopoden stellen offenbar eine paraphyletische Gruppe dar. *Diania* deutet darauf, dass die Arthropodisation (= Sklerotisierung der Anhänge/Beine) der Arthropodisation (= Sklerotisierung des Körpers) vorausging.

Schlüsselinnovationen der Euarthropoden sind Augen, sklerotisierte Körper und sklerotisierte, verbundene Beine. Bei Kronengruppenarthropoden kommen Spaltbeine (biramös) mit einem aus relativ wenigen Segmenten bestehenden Endopoden sowie ein vom Stamm separierter Kopf hinzu.

Sklerotisation: bei den Onychophoren sind die Klauen an den Enden der Beine voll sklerotisiert, bei vielen fossilen Lobopoden finden sich Platten oder Dorne am Körperstamm. Damit stellt sich die Frage, ob die Sklerotisation an den Beinen oder aber am Körperstamm begann. Die Lobopoden des U-Kambriums wiesen bereits ein breites Spektrum an Sklerotisationen auf, von kurzen, stummelartigen, weichen Beinen mit paarigen sklerotisierten Klauen am Ende (wie in modernen Onychophoren und *Aysheaia*) über längere, geringelte, aber offenbar noch weiche „Lobopoden-Beine“ bei *Hallucigenia* und *Microdictyon* bis hin zu robusten, kräftig ornamentierten Beinen, vermutlich fein annulliert an ihrer Basis, bei *Diania*, wobei ein großer Abschnitt der Beine aus voneinander getrennten, wohl artikulierten, ringförmigen Elementen bestand, ähnlich den Beinen primitiver Arthropoden oder Stamm-Arthropoden wie *Fuxianhuia*, aber auch den frontalen Anhängen von *Anomalocaris*. Allerdings lässt es sich nicht ganz sicher feststellen, ob die einzelnen Elemente der Beine gelenkig miteinander verbunden waren, obwohl es gewisse Indizien hierfür gibt. *Diania* ist damit der Lobopode mit den kräftigsten und arthropoden-ähnlichsten Körperanhängen, während der Stamm noch keine Hinweise auf Tergite oder Sternite zeigt.

Die kladistische Analyse belegt die Paraphylie der Lobopoden; eine Linie führt zu den Onychophoren, eine andere zu den Arthropoden, wobei *Diania* auf der Linie zu den Arthropoden (als deren Schwestergruppe) steht, und damit oberhalb der Dinocaridida (= *Kerygmachela*, *Pambdelurion*, *Opabinia*, Radiodonta wie *Anomalocaris*); *Diania* könnte zwischen den

Radiodonta und *Schinderhannes* stehen, evtl. aber auch basaler, also unterhalb der Radiodonta (wofür der relativ einfache Körperhabitus spricht):

- Cycloneuralia (Außengruppe)
 - Aysheaia*
 - **Tardigrada**
 - *Orstenotubulus* (ad "Lobopoda")
 - *Paucipodia* "
 - *Hadranax* + *Xenusion* "
 - *Microdictyon* "
 - *Cardiodictyon* "
 - *Hallucigenia* "
 - *Onychodictyon* "
 - *Luolishania* "
 - *Miraluolishania* "
 - **Onychophora**
 - *Jianshanopodia* (ad "Anomalocarididen-artige Taxa")
 - *Megadictyon* "
 - *Kerygmachela* "
 - *Pambdelurion* "
 - *Opabinia*
(--- *Diania*?)
 - *Hurdia* + (*Anomalocaris* + *Laggania*) = **Radiodonta**
(--- *Diania*?)
 - ab jetzt: ARTHROPODA
 - *Schinderhannes*
 - *Fuxianhuia*
 - *Leanchoilia* + Euarthropoda (Nat. 470, 526)

Tardigrada: Ebenfalls aus dem U-/M-Kambrium stammen konkrete Hinweise auf **Bärtierchen (Tardigrada)** (Segmentierung wie niedere Krebse, Stummelfüßchen, intrazelluläre Verdauung in Darmzellen; Kutikula nicht aus Chitin), die in die Nähe der Onychophoren gestellt werden; insbesondere der Onychophore *Aysheaia* wird mit ihnen in Verbindung gebracht. Rezent maximal 1,5 mm groß, meist 0,1 bis 0,5 mm. 930 Arten beschrieben (bis 2005), davon 160 marin. Geschätzt 10000 Arten.

Als unmittelbare Schwestergruppe der Tactopoda (= Bärtierchen + Arthropoda) gilt *Kerygmachela kierkegaardi* (U-Kambrium Nordgrönlands). Sichere Fossilien von Bärtierchen stammen aus dem M-Kambrium Sibiriens (Kuonamka-Formation); drei oder vier Beinpaare. Evtl. bereits der rezenten Klasse Heterotardigrada zuzuordnen.

Die Entstehung der winzigen Bärtierchen aus viel größeren Lobopoden geht möglicherweise auf Progenese zurück, d.h. vorzeitiger Ausbildung der Keimdrüsen während der Embryonalentwicklung. Die Geschlechtsreife arretiert die weitere Entwicklung (Pädomorphyse).

Die frühen Bärtierchen lebten sicher marin. Da Bärtierchen heute häufig im Zusammenhang mit Mooskissen leben, wird vermutet, dass sie zusammen mit den Moosen relativ früh das Land besiedelten und dabei auch die Anpassung an Trockenheitsphasen (Kryptobiose) entwickelten

(Abschalten des Stoffwechsels). Dadurch fällt die umweltbedingte Selektion schwach aus, die körperliche Erscheinungsform blieb daher konservativ und unterlag keinen großen Veränderungen, Fossilien aus der Kreidezeit entsprechen in der Körperform bereits modernen Taxa (Funde in kretazischem Bernstein, bereits den Eutardigrada und Heterotardigrada zuzuordnen) (Wikipedia).

ECDYSOZOA:

--- Cycloneuralia

Ab jetzt: PANARTHROPODA

--- Onychophora

Ab jetzt: TACTOPODA

--- Bärtierchen

--- Arthropoden

Nach einer miRNA-Studie stehen aber die Tardigrada unterhalb der Onychophora (PNAS 108, 15920).

Anomalocarida: vom unteren Kambrium (Chengjiang) und M-Kambr. (Burgess) bekannt, offenbar formenreiche Gruppe (*Anomalocaris*: Chengjiang, Burgess; *Opabinia*: Burgess). Die jüngsten bekannten Anomalocariden lebten im frühen Ordovizium (unteres Floian), die ältesten (*Cassubia infercambriensis*) stammen aus Polen und sind etwas älter als die Chengjiang-Fauna. *Schinderhannes* aus dem Unterdevon steht schon oberhalb der Anomalocarididae.

Sie waren die größten Räuber des Kambriums (Kieferfunde aus China lassen auf eine Gesamtlänge von 2 m schließen, wobei diese Hochrechnungen aber nicht ganz sicher sind), wobei mehrere Arten erhebliche Größen erreichten (*Anomalocaris* selbst bis 1 m). Auch im obersten Tremadoc Marokkos finden sich Taxa mit einer Gesamtlänge von über 2 m (*Aegirocassis*), wobei letztere als Filtrierer lebten, die von der massiven Expansion des Planktons im Rahmen des Great Ordovician Biodiversification Events lebten (s. U-Ordov).

Die abgeplatteten Tiere konnten schnell schwimmen, aber auch eingegraben im Boden mit ihren Stielaugen (*Opabinia* hatte 5 Augen; Gesamtlänge: 8 cm) auf Beute warten. Koprolithen der größeren Anomalocariden sind 4,5 - 6,5 cm groß und enthalten Reste von Bradoriiden, Hyolithiden und Trilobiten; daneben gibt es Trilobitenfossilien mit vermeintlichen *Anomalocaris*-Beißspuren, bevorzugt auf der rechten Körperseite des Trilobiten. (Inzwischen ist aber klar, dass *Anomalocaris* selbst nicht der Urheber dieser Bissspuren sein kann: die zentrale Mundöffnung von *Anomalocaris* war klein und von unregelmäßiger Form, nicht zu kräftigen Beißbewegungen fähig; der peytoia-artige, in Details von *Petyoia* aber abweichende orale Apparat dürfte nur dem Einsaugen weicher Nahrung in den Mund gedient haben!).

Anomalocarididen waren somit keine spezialisierten Trilobitenjäger, sondern Generalisten, die verschiedene ökologische Nischen nutzten – von freischwimmenden Beutegreifern bis hin zu sediment-durchsiebenden Aasfressern. Die Nahrungsketten waren somit im frühen und mittleren Kambrium noch nicht so komplex durchorganisiert, wie die Annahme auf Trilobiten spezialisierter Anomalocarididen zunächst impliziert hatte (Natwiss. 99, 501).

Da Weichkörpertiere jedoch in den Faunen dominierten, kann aus den Koprolithen nicht auf das komplette Nahrungsspektrum geschlossen werden. Die Kieferapparate der größten Anomalocariden mit ca. 2 m Länge erreichten 25 cm Durchmesser.

Systematisch stehen die Anomalocariden wahrsch. zwischen Onychophoren und den übrigen Arthropoda; sie werden mit den Onychophoren und anderen unter- und mittelkambr. Typen (z.B. *Kerygmalecha*, Sirius Passet Fauna, U-Kambr., Griechenland) zu den paraphyletischen Lobopoden vereinigt. Aus den Lobopoden sollen sich die übrigen Arthropoden (Trilobitomorpha, Mandibulata etc.) entwickelt haben. *Fuxianhuia* (Atdabanian, Chengjiang) zeigt so primitive Merkmale (Extremitäten, Kopfanatomie), daß sie kladistisch vor der Aufteilung in Chelicerata und Mandibulata (Crustacea u.a.) stehen dürfte.

Innerhalb der arthropodischen Linie sind die Onychophoren (1, rez. *Peripatus*) als erste Abzweigung zu werten; sie besitzen einfache, unverbundene, unirame (einästige) Beine; ihnen fehlt die externe Ringelung und Sklerotisation von Körper und Körperanhängen. Nach ihnen entwickelt sich eine andersartige Ringelung; danach zweigen (2) die armierten Lobopoden (*Hallucigenia*-Typ) ab. Die nächste Entwicklungsstufe führt zur Entstehung seitlicher Lappen (lateraler Loben), externer Segmentation und Schwanzfächer; sie wird durch den Zweig der *Opabinia* (3) repräsentiert. Die seitlichen Loben liegen über den ventralen Lobopoden (Beinen); die Fusion der kiemenartigen seitlichen Loben mit den ventralen Lobopoden könnte später zu den biramösen Beinen (Spaltbeinen) geführt haben. In der nächsten Stufe wurden die Körperanhänge sklerotisiert, die Beine biramös verbunden und segmentiert (4, Abzweigung von *Anomalocaris*). Danach erfolgte die Sklerotisation der Körperoberfläche (Cuticula), gefolgt von einer Radiation zu den Chelicerata und Mandibulata. Der gemeinsame Vorfahr dieser Gruppe, der sog. Ur-Euarthropode (wenn man die Lobopoden nicht als Arthropoda i.e.S. verstehen möchte), war vermutlich vollständig sklerotisiert mit verbundenen Spaltbeinen und einem in üblicher Weise segmentierten (homomen) Stamm. Einästige Beine entwickelten sich dann später wieder bei den terrestrischen Arthropoden (Insekten); sie finden sich außerdem bei den Myriapoden.

Das typische Design der Arthropoden entwickelte sich also schrittweise innerhalb der Lobopoden; hierzu gehören: die externe Segmentation, Sklerotisierung und Spaltbeine. Lobopoden sind demnach paraphyletisch.

Anomalocarididen sind gekennzeichnet durch Stielaugen, frontale Anhänge, kreisförmigen bezahnten Mund; Kiemen stehen in Verbindung mit den seitlichen Lappen.

Anomalocariden spielten als Topbeutegreifer eine wichtige Rolle bei der Strukturierung der frühen Tiergemeinschaften.

Weitere Erkenntnisse erbrachte die „Entschlüsselung“ des Anomalocarididen *Hurdia* aus dem Burgess-Schiefer, dessen Körperteile bisher 8 verschiedenen Taxa zugeordnet wurden (Sci. 323, 1597). Bis 20 cm lang, grundsätzlich ähnlich *Anomalocaris*, aber mit einem Kopfschild, von dem man früher annahm, dass er zu einem Phyllopoden gehört. Der einzigartige Kopfpanzer (der so weder bei fossilen noch rezenten Arthropoden gefunden wird!) umfasst etwa die halbe Körperlänge (nicht mineralisiert), nach dorsal schließen sich 7 – 9 schwach kutikularisierte Thoraxsegmente an. Es ist nicht sicher, aber möglich, dass der Kopfpanzer homolog zum Kopfschild der höheren Arthropoden ist. Dann entstand der Kopfschutz schon im gemeinsamen Vorfahren von Anomalocarididen und höheren Euarthropoden und wurde in der weiteren Entwicklung der Anomalocarididen (zu *Anomalocaris* hin) reduziert und modifiziert.

Mund aus einem Kreis aus 32 Platten (vier große gegenüberliegende, dazwischen jeweils 7 kleine); 2 – 3 kleine Zähne je Platte. Segmente am Stamm jeweils mit einem Paar lateraler Lappen, schwach kutikularisiert; darüber liegen dünne längliche Strukturen, in Reihen angeordnet. Es dürfte sich um Atmungsorgane handeln; ähnliche Strukturen sind von den Anomalocarididen *Anomalocaris* und *Laggania* und wohl auch von *Opabinia* bekannt. Die länglichen Kiemen der

Anomalocarididen ähneln den Setae, die typischerweise mit den äußeren Ästen der Beine kambrischer Arthropoden verbunden sind: frei hängende filamentöse Strukturen, die an einer Stützstruktur befestigt sind: bei den Anomalocarididen stellen die lateralen Lappen diese Stützstruktur für die filamentösen Kiemen, bei den übrigen kambrischen Arthropoden der äußere Ast der Beine. Sie sind damit nicht homolog zum modernen Spaltbein (das auf eine Spaltung der Hauptbeinachse zurückgeht), sondern gehen auf eine Fusion des uniramösen Beines mit den Atmungsorganen zurück. Hierzu passt auch die Beschreibung von *Schinderhannes* aus dem U-Devon, der kladistisch zwischen *Anomalocaris* und den höheren Stammarthropoden steht: *Schinderhannes* hatte biramöse Beine mit filamentösen Exiten (Atmungsorganen), während der Mund und die Stirnanhänge an *Anomalocaris* bzw. *Hurdia* erinnern. Laterale Loben und Kiemen der Anomalocarididen fehlen ihm. Dies unterstützt die These, dass die biramösen Beine der kambrischen Arthropoden (wie beim unterdevonischen *Schinderhannes*) durch Fusion dieser beiden Strukturen entstanden (die man noch bei den Anomalocarididen, die ja unter *Schinderhannes* stehen, findet).

Kladogramm (Sci. 323, 1000):

- *Priapul*
- *Aysheaia*
- TARDIGRADA + *Kerygmachela** (nicht aufgelöst)
- *Euperipatoides**
- *Megadictyon**
- *Pambdelurion**
- *Opabinia*
- *Hurdia* + (*Laggania* + *Anomalocaris*) = RADIODONTA
- *Fuxianhuia*
- *Leancoilia* (= MEGACHEIRA) (Leancoiliida: U-Kambrium bis U-Devon)
- ab jetzt: EUARTHROPODA
- *Martinsonia*
- *Weinbergina*
- *Olenoides* + *Misszhouia*

* = Lobopoda und Onychophora

Augen der Anomalocariden (Nat. 480, 237): Wie Funde aus dem ca. 515 MA alten Emu Bay Shale Südaustraliens (Serie 2, Stage 4) belegen, verfügte *Anomalocaris* bereits über gestielte, hoch entwickelte, birnenförmige Facettenaugen, die mindestens 2 – 3 cm groß waren (wahrscheinlich in einer Dimension sogar > 3 cm) und aus mindestens 16700 Einzelaugen (Linsen) bestanden. Die Anzahl von 16700 beruht auf Hochrechnungen auf der Basis der erhaltenen Augenfläche; da es sich um Kompressionsfossilien handelt, ist nicht die komplette Augenfläche erhalten, so dass die tatsächliche Anzahl der Facetten pro Auge deutlich höher gelegen haben dürfte. Die Facetten waren in einem regelmäßigen hexagonalen Muster angeordnet. *Anomalocaris* konnte damit sehr scharf sehen, was sowohl aus der großen Anzahl von Einzelaugen sowie dem kleinen Winkel zwischen den Einzelaugen hervorgeht.

Das bestätigt seine Funktion als visuell orientierter Top-Beutegreifer des Kambriums und frühen Ordoviziums (noch im frühen Ordovizium mit > 91,5 cm Körperlänge!), der die photische Zone genutzt haben dürfte. Andere Arthropoden des Unterkambriums wie eodiscoide Trilobiten verfügten nur über Augen mit schlechter Auflösung (unter 100 Einzelaugen), andere hatten aber auch schon besser auflösende Augen mit einer speziellen „hellen“ Zone, die es ihnen ermöglichte,

in schwachem Licht zu sehen. Das Sehvermögen der Arthropoden erreichte also schon im U-Kambrium eine hohe Diversität.

Visuell gesteuerte nektonische Beutegreifer (*Anomalocaris*) stellten somit schon im Unterkambrium ein wichtiges Element der Nahrungsketten und dürften damit erheblichen Selektionsdruck auf ihre Beutetiere ausgeübt und damit die „Hochrüstung“ der Tierwelt im Unterkambrium entscheidend beeinflusst haben. Weitere Merkmale, die für diese Einschätzung der Anomalocariden sprechen: Körpergröße; robuste Frontanhänge mit Dornen; Mund mit „gezähntem“ Innenrand, Nachweis von Bisspuren an Trilobiten (deren Urheber aber nicht die Gattung *Anomalocaris* selbst gewesen sein kann); vermeintliche Koprolithen; strömungsgünstiges Körperprofil, großer dreiteiliger Schwanz als Indiz für besonders gute Schwimmkapazitäten, gestielte Augen zur guten Übersicht.

Die zusammengesetzten Augen der Arthropoden sind damit offenbar nur einmal in der Evolution der Arthropodenlinie entstanden, und zwar auf Niveau der Stammgruppen-Arthropoden, spätestens beim gemeinsamen Vorfahren der Radiodonta, möglicherweise schon früher: schon *Opabinia*, der unterhalb der Radiodonta (Anomalocariden) steht, verfügte über gestielte Augen, allerdings lässt sich aufgrund der Qualität der Funde keine Aussage treffen, ob es sich um Facettenaugen handelte. Oberhalb der Radiodonta sind bei *Schinderhannes* (der unmittelbaren Schwestergruppe der Kronenarthropoden) ebenfalls Facettenaugen belegt, die stark jenen von *Anomalocaris* ähneln (groß, gestielt, hohe Anzahl von Einzellinsen, ovoide Form der Sehfläche). Der Nachweis der Facettenaugen bei *Anomalocaris* belegt nun aber, dass diese älter sind als ein hartes Außenskelett und biramöse Beine (die sich ab dem Niveau von *Schinderhannes* finden).

Größere Facettenaugen als bei *Anomalocaris* fanden sich nur bei einigen Pterygoten des Silurs und Devons sowie einigen Thylacocephala des Jura. Das Augenwachstum von *Anomalocaris* dürfte demjenigen anderer Arthropoden entsprochen haben (Addition neuer Linsen am Rand der Sehfläche) (Nat. 480, 237).

Kladogramm (Nat. 480, 239):

- *Kerygmachela*
- *Opabinia* (Stielaugen; facettiert???)
- Radiodonta (Stielaugen, facettiert)
- *Schinderhannes* (Stielaugen, facettiert; hartes Exoskelett, Beine biramös = Spaltbeine)
- ab jetzt. KRONEN-ARTHROPODA
- Trilobiten + Kronengruppen-Mandibulata
- Pycnogonida + (Eu)chelicerata

Die Sepkowski-Datei weist für die Anomalocariden usw. eine Klasse **Dinocarida** mit der einzigen Ordnung Radiodonta aus (Tommotian bis M-Kambrium) mit insgesamt 9 Gattungen (*Anomalocaris*: Atdabanian – M-Kambr.; *Kerygmachela*: Botomian; *Opabinia*: M-Kambr.; *Cassubia*: Atdabanian; *Cerabonusoides*: Tommotian; *Turbia*, *Laggani*: beide M-Kambr.; *Myoscolex*: Botomian – M-Kambr.; *Proboscicaris*: M-Kambr.). Nach neuen Erkenntnissen sind die Radiodonta bis ins Ordovizium weiterzuführen.

Filterierende (suspensionsfressende) Anomalocariden des Unterkambriums (Nat. 507: 496).

Aus dem Unterkambrium (Series 2) der Sirius Passet Fauna Nordgrönlands wurde im Jahr 2014 ein Anomalocaride beschrieben (*Tamisiocaris borealis*), dessen große frontale Anhänge, die normalerweise bei Anomalocariden dem Beutegreifen dienen, zu einem Filterapparat mit einer Maschenweite von 0,5 – 0,7 mm umgebildet waren. Kladistisch gesehen muss sich dieser Filterapparat aus Greifanhängen mit den für Anomalocariden typischen dreieckigen, zahnförmigen Dornen entwickelt haben. Der frontale Anhang von *Tamisiocaris* weist schlanke, sehr dicht stehende lange ventrale Dornen in gleichmäßigen Abständen auf, die mit dichten Reihen feiner zusätzlicher Dörnchen besetzt waren. Mit dieser Struktur konnte er Mesozooplankton bis hinab zu einer Größe von 0,5 mm (oder 0,7 mm) aus der Wassersäule sieben. Die Frontanhänge waren mindestens 12 cm lang und entsprachen in der Größe somit jenen des späteren (räuberischen) *Anomalocaris canadensis*. Die Gesamtgröße des Tieres ist nicht bekannt.

Tamisiocaris gehört zur Familie Cetiocaridae innerhalb der Anomalocarida. Schwestergruppe und zweites Mitglied dieser Familie ist *Anomalocaris briggsi* (Series 2, Stage 4). *Tamisiocaris* (Series 2, Stage 3) ist der älteste Vertreter der Cetiocaridae.

Älter sind nur die Anomalocarida *A. saron* und *Amplectobelua symbrachiata* (Serie 2, Stage 2). Die Cetiocaridae (zu der neben *Tamisiocaris* noch *A. briggsi* gehört) stellen eine frühe Abspaltung jener Linie dar, die im weiteren Verlauf – in der genannten Reihenfolgen – zu den Hurdiiden von *Fezouata*, *Peytoia*, *Schinderhannes*, *Stanleycaris* und *Hurdia* führt. Die anderen *Anomalocaris*-Arten und *Amplectobelua* stehen auf einer anderen Linie, die auf die basale Dichotomie der Anomalocarida zurückgeht, also eine Linie zu diversen *Anomalocaris*- und *Amplectobelua*-Arten und eine andere Linie, die zu *Hurdia* und den „späten Anomalocarida“ des Ordoviziums und Devons führt und dabei ganz basal die suspensionsfressenden, siebenden Cetiocaridae abspaltet.

Kladogramm (stark vereinfacht, Linie zu den Anomalocarida):

- *Pampdelurion* (Series 2, Stage 3)
- *Kerygmachela* (Series 2, Stage 3)
- *Opabinia* (Series 3, Stage 5)
- EUARTHROPODA
- Ab jetzt: **Anomalocarida**
- Linie zu *Anomalocaris* spp., *Paranomalocaris*, *Amplectobelua* (11 Taxa, z.T. noch nicht auf Artebene benannt) (alle zwischen Series 2, Stage 2 und Series 3, Stage 5)
- Cetiocaridae = *Tamisiocaris* + *Anomalocaris briggsi* (Series 2, Stage 3 bzw. 4)
- Hurdiidae von *Fezouata* (Ordov.) (bis 2 m lang!)
- *Peytoia*
- *Schinderhannes* (U-Devon)
- *Stanleycaris*
- *Hurdia* (mehrere Taxa)

Einzigster und erster Nachweis, dass Tiere bereits im frühen Paläozoikum die Nische der großen, aktiven Suspensionsfresser (große, schwimmende Filtrierer) besetzt hatten. Die abgeleiteten frontalen Anhänge müssen im Rahmen der frühen adaptiven Radiation der Anomalocariden entstanden sein.

Die pelagischen Ökosysteme des frühen Kambriums waren somit komplexer und ähnelten modernen Systemen viel stärker als bisher angenommen mit hoher Primärproduktion und starkem

Nährstoffeintrag; anderenfalls hätte es nicht genug Mesozooplankton gegeben, um große Filtrierer zu unterhalten. Bisher hatte man angenommen, dass sich eine diverse planktonische Fauna und suspensionsfressende Tiere erst im späten Kambrium entwickelt hatten.

Immerhin kam es im Kambrium zu einer Radiation dorniger Acritarchen (ad Phytoplankton), die als Nahrungsgrundlage für das Mesozooplankton gedient haben könnten, und verschiedene kleine Arthropoden des Unter- und Mittelkambriums besaßen bereits Anhänge, die auf Ernährung von Mesozooplankton spezialisiert waren, das sich seinerseits vom reichem Phytoplankton ernährte. Auch die zahlreichen Vetulicolia der Sirius Passet Fauna dürften sich von diesem Phytoplankton ernährt haben, während *Tamisiocaris* (ebenso wie *Isoxys*) von Mesozooplankton lebte, das seine Existenz seinerseits dem Phytoplankton verdankte. An anderen Fundstellen dürften Ctenophoren, Cnidaria, Chaetognatha und pelagische Arthropoden das Mesozooplankton als Lebensgrundlage genutzt haben.

Gleichzeitig wird die große Anpassungsfähigkeit der Anomalocariden deutlich, die im Rahmen ihrer adaptiven Radiation mehrere Nischen zu füllen vermochten (von nektonischen Beutegreifern bis zu Filtrierern) – ähnlich wie viel später die Wirbeltiere. Die Abstammung von *Tamisiocaris* von großen Beutegreifern, die an der Spitze der Nahrungskette standen, findet später Parallelen bei den Pachycormiformes unter den Knochenfischen, den Haien und Walen – die großen Suspensionsfresser entwickelten sich in allen Fällen aus nektonischen Makroprädatoren.

EUARTHROPODA:

Trilobitomorpha:

Trilobiten: U-Kambr. bis ob. O-Perm; nach neuen Angaben direkt bis zur PTG; ca. 3000 Gatt. und Untergatt. mit ca. 10000 Arten. Nach neueren Angaben über 150 Familien, über 5000 Gattungen und über 15000 Arten, nach Sci. 317 S. 499 ca. 20000 valide Arten. 2019 wurde von 22000 Arten berichtet.

Maximum der Diversität im unt. O-Kambrium, gefolgt vom ob. M-Kambrium, ob. O-Kambrium und U-Ordovizium. Größte Arten bis 75 cm (*Urolichas*, M-Ordov.); *Terataspis grandis* (M-Devon) 60 cm. Die Agnostida (U-Kambr.- O-Ordov.) zählen nach gelegentlich verbreiteten Auffassungen nicht zu den Trilobiten, sondern sollen demnach eher in der Nähe der Crustacea stehen, dies ist aber sehr umstritten. Einschl. Agnostida (2 – 4 Segmente) reicht die Anzahl der Segmente bei den Trilobiten von 2 bis 44.

Erstaufreten im Atdabanian. In vielen kambr. Faunen beträgt ihr Anteil unter den Fossilien 60%. Die meisten Trilobiten dürften mangels Anpassungen an räuberische Lebensweise (wie z.B. Scheren) Aas- und Pflanzenfresser, z.T. auch Filtrierer gewesen sein; offenbar gab es eine große Zahl nicht erhaltener benthischer Algen und Wirbelloser ohne Schalen, um die benötigten Nahrungsmengen zu liefern. Stammgruppe sind die Redlichiida (z.B. *Paradoxides*, *Xystridura*). Innerhalb der O Redlichiida gilt die UO Olenellina (= Protoparia) als basal; die ziemlich großen, langgestreckten Olenellina (*Olenellus*, *Nevadia*, *Holmia*) sind auf das U-Kambrium beschränkt; Pygidium nicht oder nur schwach entwickelt, höchstens aus 3 Segmenten.

Trilobiten erschienen in der Fossilüberlieferung plötzlich zu Beginn der Serie 2 (ca. 521 MA) bereits mit erheblicher Diversität, phylogenetischer Disparität und ausgeprägtem Provinzialismus, was für eine längere verborgene Vorgeschichte spricht. Allerdings war das frühe Kambrium durch erhöhte Raten phänotypischer und genomischer Evolution gekennzeichnet, was die Lebensdauer potenzieller Geisterlinien verkürzen würde.

Die Analyse eines umfangreichen Datensatzes kambrischer Trilobiten zeigte, dass diese erst im frühen Kambrium entstanden waren (passend zu Spurenfossilien) und nach ihrem Erscheinen in der fossilen Überlieferung vor 521 MA konstante Evolutionsraten über das gesamte Kambrium hinweg aufwiesen. Dies bedeutet, dass die kambrische Explosion vor 521 MA schon weitgehend abgeschlossen war, d.h. die Phase der explosiven Evolutionsraten vor 521 MA schon beendet war und die Evolution von nun an mit „normaler“ Geschwindigkeit weiter voranschritt. Das lässt darauf schließen, dass eine marine Biosphäre modernen Stils schon im spätesten Ediacaran und im frühesten Kambrium (also innerhalb von insgesamt 20 MA) entstanden war, an die sich dann eine evolutionäre Stase (im Sinne üblicher, nicht-explosiver Evolutionsraten) für den Rest des Kambriums anschloss (PNAS 116: 4394).

Bereits die frühesten Trilobiten besaßen **Komplexaugen** in der Art moderner Bienen oder Libellen, wie die Untersuchung eines sehr gut (bis auf zelluläre Ebene in Ca-Phosphat) erhaltenen Auges von *Schmidtiellus reetae* (ad Olenelloidea, der ältesten Superfamilie der Trilobiten) aus Estland zeigte (ältestes je gefundenes Fossil mit Augen!). Das Fossil stammt aus der Lükati-Formation (allerunterstes Atdabanian, nach Acritarchen sogar bis ins Tommotian hinabreichend).

Allerdings fehlten den Augen noch die Linsen; wohl weil den noch recht weichschaligen Tieren die linsenbildende Schicht in ihrem Panzer fehlte. Es hatte allerdings über den Augenöffnungen schon eine durchsichtige Schicht als Schutz vor Schmutz.

Auch die Anzahl der Ommatidien in dem 10 x 4,5 mm großen Auge war noch recht gering (ca. 100 Ommatidien statt bis zu 28000 bei modernen Libellen), was mit einer geringen Auflösung (Pixelgenauigkeit) verbunden war. Die einzelnen Ommatidien waren aber relativ groß (ca. 50 Mikrometer Durchmesser). Die Facetten standen auch noch etwas weiter auseinander als bei den meisten modernen Facettenaugen. Aber die Auflösung reichte, um Informationen über Bewegungen innerhalb des Blickfeldes (z.B. sich nähernde Fressfeinde) zu erkennen und eine grobe Helligkeitsverteilung sowie Hindernisse wahrzunehmen. Bilder konnte das Tier damit zwar nicht sehen, aber Bewegungen anderer Objekte im flachen Wasser wahrnehmen. Das Sehfeld betrug jeweils etwa 124 Grad pro Auge anterolateral des Trilobiten, so dass das Tier den Meeresboden in diesem Bereich auf Bewegungen frei schwimmender Beutegreifer scannen konnte.

Das dürfte dem ca. 10 cm großen Trilobiten einen wichtigen Überlebensvorteil in einer ansonsten „blinden“ Welt verschaffen haben. Die Entstehung des Auges dürfte wesentliche Impulse für die marine Evolution ausgelöst haben und mit dazu beigetragen haben, dass viele Tiergruppen robuste Panzer entwickelten. Es spielte eine wichtige Rolle bei der Koevolution zwischen Beutetieren und Beutegreifern. Es dürfte sich um eine der wichtigsten Innovationen der kambrischen Explosion handeln, mit enormen Auswirkungen auf die weitere Evolution der marinen Biota.

Stratigraphisch fand sich das Exemplar von *Schmidtiellus reetae* unterhalb der Schichten mit *Sch. mickwitzii*, aber oberhalb von Schichten mit *Rusophycus*-Spuren und Trilobitenresten, die wohl ebenfalls von *Schmidtiellus* stammen. Die Funde sind damit älter als die Chengjiang-Trilobiten

(oberes Atdabanian). Aus verschiedenen Gebieten sind Trilobiten aus dem frühen Atdabanian bekannt und korrelieren zeitlich mit dem unteren Ovetian in Europa. Körperliche Trilobitenfossilien, die sicher vor das Atdabanian datieren, sind bisher nicht bekannt. Es gibt einige Fundstücke, die Trilobiten als Verursacher der *Rusophycus*- und *Cruziana*-Spuren zeigen, allerdings aus jüngeren Schichten. Die jüngsten Trilobiten aus Marokko und Australien datieren dagegen ins obere Atdabanian.

Der älteste Nachweis von Körperfossilien von Trilobiten kann daher bisher ins allerunterste Atdabanian (Basis des Atdabanian) datiert werden, u.a. in Sibirien (*Profallotaspis*), USA (*Fritzaspis*) und Spanien (unterstes Ovetian: *Lunagraulos*) mit der Option für spätes Tommotian für die frühen Funde aus der Lükati-Formation. Man schätzt *Sch. reetae* damit auf ca. 530 MA. NaA treten die Trilobiten 13 MA nach der PC-C-Grenze auf, was etwa zu derselben Datierung führt.

Die Chengjiang-Fauna wird auf 520 MA datiert, die Sirius Passet Fauna Grönlands auf 518 MA, Emu Bay auf 514 MA, die Kaili Formation auf 510 MA und die Burgess Fauna auf 508 MA.

Bereits 2 MA nach *Schmidtiellus* wies *Holmia kjerulfi* hochauflösenden Facettenaugen auf, deren Sehvermögen sich kaum von demjenigen heutiger Libellen unterschieden haben dürfte (PNAS 114: 13489).

Abstammung der Trilobiten: als Schwestergruppe gelten die Naraoiiden (ad Nektaspida). Nektaspiden sind unmineralisierte Arthropoden des U- und M-Kambriums (zwei Familien: Naraoiidae, Liwiidae; Taxa: *Naraoia*, *Misszhouia*, *Liwia*, *Buenaspis*, *Soomaspis*, *Tariccoia*). Sie galten bisher als im O-Ordov. erloschen; im Jahr 2004 wurde dann eine neue *Naraoia*-Art (sehr ähnlich *Naraoia* aus dem Burgess-Schiefer) aus einer Konservatlagerstätte des Pridoli Kanadas beschrieben. Die Naraoiiden haben keine Thoraxsegmente, wobei dies aber sekundär auf heterochronen Verlust der Thoraxsegmente im frühen Kambrium zurückzuführen sein dürfte (J. Palaeont. 78, 1138).

Die Nektaspida werden von manchen Autoren bereits als eine Ordnung in die Trilobiten gestellt. Andere fassen sie mit einigen anderen Taxa zu den Trilobitomorpha zusammen. Nektaspida zeigen eine den Trilobiten entsprechende Anordnung und Struktur der Spaltfüße und ein großes Pygidium; Liwiidae verfügen – im Gegensatz zu Naraoiidae – auch über Thoraxsegmente. Kalzifizierte Cuticula oder Suturen sind nicht nachweisbar. Abweichend von den meisten Trilobiten ist das Kopfschild kürzer als das Pygidium (bei Trilobiten findet sich ein kurzes Kopfschild nur bei weit abgeleiteten Formen wie Asaphidae und Styginidae). Die Nektaspida sind wahrscheinlich die Schwestergruppe der kalzifizierten Trilobiten. Trotz oberflächlicher Ähnlichkeit keine enge Verwandtschaft mit den Agnostida. Die meisten Taxa von Nektaspida fanden sich bisher in Chengjiang.

Beschreibung der Nektaspida nach Störmer 1959: kleine Arthropoden mit Kopf- und Schwanzschild, ungefähr elliptisch, trilobiert; Cephalon mit kleinen Augen; Postabdomen kurz, vermutlich aus einem einzigen Segment. Kurzes Telson mit seitlichen Dornen. Erste Antennen kurz; andere Körperanhänge wahrscheinlich wie bei Trilobiten.

Kladogramm (modif.):

--- Emucarididae + [Liwiidae + Naraoiidae] (= O Nektaspida)

--- *Xandarella* (Xandarellida)

--- *Helmetia* + *Tegopelte* (Helmetiidae + Tegopeltidae ebenfalls ohne kalzifiziertes Exoskelett)

--- „kalzifizierte Trilobiten“ (www.peripatus.gen.nz, modifiziert).

Außengruppe der monophyletischen (Liwiidae + Naraoiidae) sind die Emucarididae; die drei Familien zusammen bilden die Nektaspida. Emucarididae wurden aus burgess-artigen Ablagerungen aus dem U-Kambrium Australiens beschrieben (*Emucaris*, *Kangacaris*). Zweiteiliges, verlängertes Hypostom, Pygidium im Vergleich zum Kopfschild verlängert, sehr kurzer Thorax (Palaeont. 53, 377).

Grundsätzlich dieselben Erkenntnisse liefert das Kladogramm aus J. Palaeont. 73, 203; die nächste Außengruppe der Trilobiten sind die Helmetiida:

- Naraoiidae
- Petalopleura
- Helmetiida intern: --- Helmetiidae
 - Tegopeltidae
 - Saperiidae + Skioldiidae

- ab jetzt: Trilobiten*
 - „Olenellida“
 - Emuellida
 - Eutrilobita

* Synapomorphien der Trilobiten: u.a. kalzifiziertes Exoskelett; dorsale Augen mit kalzifizierten Linsen und zirkumokularen Suturen

Es gibt Vorstellungen, die Trilobiten von *Parvancorina* aus dem Ediacaran ableiten zu können. In der Ontogenie von *Parvancorina* findet keine wesentliche Änderung des Körperbauplans statt, das Tier wächst einfach. Es gibt *Parvancorina*-Exemplare mit feinen Linien, die schräg von der Mittelachse ausgehend nach hinten laufen, und die als Hinweise auf paarige Beine gedeutet werden.

Bei *Primicaris* und *Skania* aus dem Kambrium deutet sich eine Trennung zwischen Cephalon und dem Rest des Körpers an. Bei *Naraoia* ist diese Trennung schon in der frühen Ontogenie deutlich erkennbar. Bei den Helmetiidae (wie *Kuamaia*) ist ein Pygidium abgesetzt, und Thoraxsegmente werden dem sich entwickelnden Körper vom Pygidium aus nach vorn zugefügt.

Bei den typischen Trilobiten ähnelt dann das Protaspis-Stadium *Parvancorina*, das frühe Meraspis-Stadium ähnelt *Naraoia* (einzelne Suture zwischen Cephalon und Pygidium), und in der weiteren Ontogenese werden dann die einzelnen Segmente vom Pygidium aus zum Thorax hinzugefügt (wie Helmetiidae). Hinzu tritt später die Kalzifizierung des Exoskeletts, die bei Agnostida und Olenellida erst im Meraspis-Stadium beginnt, bei den fortgeschritteneren Trilobiten schon im Protaspis-Stadium.

Von den ediacarischen Taxa wird *Spriggina* nicht mehr als Arthropode gesehen, weil die Körpersegmentierung von der Mittellinie aus gesehen alternierend verläuft.

Bomakellia kelleri ähnelt dagegen durchaus einem Trilobiten (mit halbkreisförmigem Cephalon und einem trilobierten Körper, der filamentöse Kiemen tragen könnte, wie man sie von arachnomorphen Arthropoden kennt) und ist ebenfalls ein möglicher ediacarischer Vertreter der Arachnomorpha (www.trilobites.info). Wird aber auch als Rangeomorph oder Ctenophore interpretiert.

Untersuchungen der Trilobitenaugen (*Asaphus* – Ordovizium; *Waribole warsteinensis* - Devon) sprechen aufgrund kristalliner Zapfen dafür, dass die Trilobiten in der Nähe der Mandibulata stehen (Stammgruppen-Mandibulata). Ein Appositionsauge mit kristallinem Zapfen scheint demnach der Ausgangszustand der Trilobiten zu sein. Es besteht grundsätzliche Ähnlichkeit zu den Augen der Myriapoden, Crustaceen und Hexapoden (Nat. Comm. 10: 2503).

Kladogramm:

Ab jetzt: Facettenauge

--- Radiodonta

--- verschiedene andere Stamm-Euarthropoda-Linien (paraphyletisch)

--- Chelicerata

Ab jetzt: kristalline Zapfen

--- Trilobita

Ab jetzt: Mandibeln: MANDIBULATA

--- Myriapoda

--- „Crustacea“

--- Hexapoda

Allerdings ist noch nicht klar, ob kristalline Zapfen auch schon in den Facettenaugen der Radiodonta vorhanden waren; wenn das der Fall wäre, wäre dieses Merkmal irrelevant in Bezug auf die Position der Trilobiten. Insofern ist dies als Hypothese zu betrachten, und es bedarf dringend weiterer Untersuchungen von Augen verschiedener (Stamm-)Arthropoden, ob diese den Augentyp der Xiphosuren oder Mandibulata besaßen.

Kladistische Untersuchungen an frühen Eutrilobiten („Fallotaspidoidea“, Olenellina, Olenelloidea, Redlichiina) unter besonderer Berücksichtigung der biogeographischen Verbreitung und ausgeprägten Faunenprovincialität der frühen Trilobitenfaunen sprechen für eine Kladogenese der Trilobiten schon im Ediacaran („hidden radiation“). So unterscheidet man zwischen einer Redlichiiden-Faunenprovinz und einer Olenelliden-Provinz (einschl. „Fallotaspidoidea“). Die Trennung dürfte mit dem Auseinanderbrechen von Pannotia irgendwann zwischen 600 und 550 MA zusammenhängen; dann aber dürfte auch die initiale Kladogenese der Eutrilobiten in diesem Zeitraum erfolgt sein. Da Trilobiten aber schon relativ weit abgeleitete Arthropoden darstellen, müssten dann auch schon zahlreiche weitere Episoden der metazoischen Kladogenese vorausgegangen sein (J. Palaeont. 76, 692). Die Artbildung bei Trilobiten erfolgte im U-Kambrium 2 – 3 x schneller als im mittleren Paläozoikum (J. Palaeont. 72, 59).

Einteilung der Trilobiten:

Redlichiida (U-M-Kambr.): *Holmia* UK, *Olenelloides* UK, *Xystridura* U/M-K, *Paradoxides* U/M-K, *Ellipsocephalus* U/M-K

Corynexochida (Kambr. bis ob. Frasn)

Ptychopariida (Kambr. – O-Perm):

UO Ptychopariina (Kambr.- O-Ordov.)

OF Ptychopariacea (Kambr. – U-Ordov.): *Ptychoparia* MK, *Ellrathia* MK

OF Conocoryphacea (Kambr.- Ordov.): *Conocoryphe* MK

OF Olenacea (M-Kambr. – Ordov.): *Olenus* OK, *Parabolina* OK-UO, *Leptoblastus* OK-UO, *Peltura* OK, *Acerocare* OK

OF Solenopleuracea (M-Kambr. – U-Ordov.): *Sao* MK, *Agraulos* MK

OF Asaphiscacea (M- bis O-Kambr.): *Asaphiscus* MK

UO Asaphina (O-Kambr. – Ordov.): *Asaphus* UO (bis unt. Llanvirn), *Plectasaphus* MO, *Megalaspides* UO, *Asaphellus* UO, *Ogygiocaris* U/M-O, *Nileus* U/O-O, *Symphysurus* U/M-O; sie erloschen im Rahmen der oberordovizischen Vereisung, da die Larven vermutlich sehr kälteempfindlich waren (lt. Sepk.-Datei aber noch 2 Taxa nach dem Ordov.; bis M-Devon)

- UO Illaenina (Ordov. bis O-Perm)
 - OF Illaenacea (Ordov. – Gotland.): *Stygina M/O-O, Bumastus OO – OG, Ectillaenus O*
 - OF Proetacea (?O-Kambr., Ordov. – O-Perm): *Proetus O – MD, Dechenella MD, Astycoryphe MD, Griffithides Kar, Metaphillipsia U-Kar, Paraaulacopleura („Otarion“) MO-MD, Aulacopleura G – MD*
- UO Harpina (O-Kambr. – Devon): *Harpes MD*
- UO Trinucleina (U-Ordov. – M-Gotl.): *Trinucleus U/M-O, Ampyx U/M-O*
- Phacopida (Tremadoc - Devon):
 - UO Cheirurina (Ordov. – M-Devon): *Cheirurus OO – G, Encrinurus MO – G*
 - UO Calymenina (Ordov. – M-Devon): *Calymene G – MD, iwS ab MO, Flexycalymene M/O-O, Trimerus MG, Homalonotinae*
- UO Phacopina (Ordov. – Devon):
 - OF Phacopacea (unt. Ordov. – Devon): *Phacops G - D*
 - OF Dalmanitacea (Ordov. – Devon): *Odontochile U/M-D, Dalmanitina M/O-O, Eudolatites M/O-O, Acastava UD, Asteropyge UD –unt.OD, Acaste G, Acastoides UD, Chasmops O*
- Lichida (unt. Ordov. – Devon)
- Odontopleurida (Ordov. – Devon)

Einteilung der Trilobiten nach Sepk.-Datei (2955 Gattungen):

- Naraoiida: unt. Atdabanian bis Asghill (naA bis Pridoli, s.o.); insgesamt nur 7 Gatt., Schwerpunkt im U-Kambrium (z.B. *Tegopelte*)
- Agnostida: unt. Atdabanian bis Emsium; kein Nachweis im Silur, im Emsium *Xyoeax*, mit Ausnahme dieses einen Taxons bereits im ob. Ordovizium erloschen; Schwerpunkt im M-/O-Kambrium
- Olenellida: unt. Atdabanian bis Toyonian (Maximum im Atdabanian)
- Redlichiida: unt. Atdabanian bis ob. M-Kambrium (Schwerpunkt: Botomian und Toyonian)
- Corynexochida: unt. Atdabanian bis ob. Frasn (im O-Devon nur noch 2 Gatt.: *Scutellum, Tenuipeltis*) (Schwerpunkt im O-Kambrium)
- Ptychopariida: unt. Atdabanian bis Frasn (Schwerpunkt: Kambrium)
- Asaphida: ob. Atdabanian (*Proampyx*) bis Eifelium (*Fritchaspis*: ob. Ems bis Eifel); nur 1 Gattung im Silur 1 Gattung im Devon; Schwerpunkt im O-Kambrium und Ordovizium
- Odontopleurida: ob. Botomian bis Frasn (relativ gleichmäßige zeitliche Verteilung)
- Proetida: ob. M-Kambrium (*Eoproetus*) bis oberstes Perm (Changshingian), im Perm noch 27 Gattungen, im Tatarian noch 6, im ob. Tatarian (=Chang.) noch 2; zeitliche Verteilung ohne besondere Schwerpunkte
- Phacopida: ob. Franconian (= mittleres O-Kambrium) (*Emsurina*) bis oberstes Famenne (Schwerpunkt: Ordov. bis Devon)
- Lichida: O-Kambrium bis Eifelium (Schwerpunkt im Ordovizium) (naA ab unterstes Tremadoc)

Modernes Kladogramm der Trilobiten (FORTEY 1990):

Stammgruppe: Olenelliden

Dichotomie:

- a) Agnostida (bis O-Ordov.)
- b) Redlichiida als Vorfahren aller anderen Gruppen
 - aus den Redlichiiden entwickeln sich trichotom
 - b1) über Corynexochida die Scutelliden und Illaeniden (bis ob. Frasn)
 - b2) die Lichiden/Odontopleuriden (bis Devon)
 - b3) die Ptychopariida, die im Oberkambrium zur Ausgangsgruppe aller anderen Trilobiten werden:
 - 1) Linie der Asaphida (bis Silur)
 - 2) Linie der Calymenina (bis Devon, hierzu gehören auch die Homalonoten), Cheirurina (bis Devon) und Phacopina (bis Devon)
 - 3) Linie der Harpina (bis Devon) und Proetida (bis Perm) als Schwestergruppen
 - 4) Linie der Olenina (nur Ordovizium), evtl. Schwestergruppe von (3)

Anzahl der Trilobitenfamilien (Stand 2004):

U-Kambr. bis O-Kambr.:	26 bis 63 (jeweils bis zur Periodengrenze)
U-Ordov. bis O-Ordov.:	61 bis 41
U-Silur bis O-Silur:	19 bis 17
U-Devon bis O-Devon	17 bis 5
Karbon	durchgehend 4
Perm	unterstes Perm bis ob. Perm: 3, im allerobersten Perm bis PTG: 1

Bemerkenswert ist eine sehr hohe intraspezifische Variabilität (Polymorphismus) bei Trilobitenarten des U- und M-Kambriums, die sich ab dem O-Kambrium drastisch reduzierte; so variierte beispielsweise die Anzahl der Thoraxsegmente innerhalb derselben Art, während diese später auch auf höheren taxonomischen Niveaus (Gattungen, Familien) konstant blieb. Die erhöhte Variabilität betraf viele verschiedene Merkmale; in einigen kambrischen Arten erwiesen sich über 20 % aller Merkmale als polymorph (bei keiner postkambrischen Art mehr als 15 %).

Die Phase der erhöhten Variabilität fiel mit der Phase der raschen morphologischen und taxonomischen Diversifizierung der Trilobiten zusammen; die erhöhte Variabilität könnte die Radiation der Trilobiten erleichtert haben. Auch nach dem M-Kambrium zeigen phylogenetisch basale Taxa (wie frühe Phacopiden im Ordovizium) weiterhin eine erhöhte Variabilität.

Anteil der Arten mit mindestens einem Polymorphismus:

Redlichiida:	53 %
Ptychopariida:	79 %
Agnostida:	88 %
Corynexochida:	10 %
Proetida:	17 %
Phacopida:	7 %
Lichida:	13 %
Asaphida:	4 %
Burlingiidae:	0 %

Der Rückgang des Anteils polymorpher Art korreliert daher zeitlich mit der Verschiebung in der relativen Häufigkeit der verschiedenen Trilobitenordnungen, aber auch innerhalb langfristig lebender Ordnungen wie Proetida und Phacopida nahm die intraspezifische Variabilität ab (Ausnahme: erneute Zunahme der Variabilität innerhalb der Phacopida im O-Devon, was für die Reversibilität des Trends spricht), ebenso für Agnostida und Ptychopariida nach dem M-Kambrium.

Ungeklärt ist, ob genetische Gründe (weniger starre genetische Fixierung von Merkmalen) oder ökologische Gründe (weniger starke ökologische Einengung) für diese erhöhte Variabilität verantwortlich sind. Die Entstehungs- und Extinktionsraten für Trilobitengattungen lagen im Kambrium höher als in späteren Zeiträumen, aber auch postkambrische Trilobitenlinien waren zu rascher Diversifikation in der Lage. Im Kambrium aufgetretene Gattungen hatten eine durchschnittlich geringere Lebensdauer als nach dem Kambrium erschienene Gattungen. Die maximale morphologische Disparität (Morphospace) wurde je nach gewählten Merkmalen

zwischen U-Kambrium (Thoraxsegmentzahlen, Umriss des Cranidiums) und M-Ordovizium (Form des Cranidiums) erreicht.

Prozentanteil der Arten mit mindestens einem Polymorphismus (Durchschnitt: 35 %):

U- Kambrium: 72 % (N = 155)
M-Kambrium: 75 % (N = 201)
O-Kambrium: 8 % (N = 38)
U-Ordov.: 40 % (Radiation der Phacopiden, Proetiden) (N = 60)
M-, O-Ordov.: ca. 20 % (N = 77 und N = 69)
U-Silur: ca. 10 % (N = 132)
O-Silur: 0 % (N = 26)
U-Devon: ca. 7 % (N = 78)
M-Devon: 1 % (N = 80)
O-Devon: 37 % (N = 16)
ab U-Karbon: 0 % (N = 23) (Sci. 317, 499).

Früher „Landgang“ (Wattenzone) der Trilobiten:

In intertidalen Ablagerungen der unterkambrischen Rome-Formation der südlichen Appalachen finden sich Spuren von olenelliden Trilobiten (die in denselben Schichten auch Körperfossilien hinterließen). Die spurenführenden Schichten trockneten zeitweise aus (Trockenrisse) und wurden in der Wattenzone abgelagert. Trilobiten beteiligten sich somit im Unterkambrium an der Etablierung von Ökosystemen der Wattenzone und nutzten sogar den oberen Abschnitt der intertidalen Zone (<http://doi.org/qnq>).

(Chelicerata)

Nach älteren Angaben „**Xiphosura s.l.**“ (rez. durch *Limulus* vertreten) ab spätes U-Kambrium, Xiphosura i.e.S. aber erst ab unterstes Ordovizium (Tremadoc). Rezent 4 Arten von Xiphosuren (Schwertschwänzen). Xiphosuren wurden später bis 60 cm lang, ab Karbon auch im Süßwasser vertreten.

O Xiphosurida erst ab unterstem Karbon; insgesamt sind 80 Arten fossiler Xiphosurida bekannt (Sci. Rep. 9: 17102).

Im UK nur durch O Aglaspida vertreten (Atdabanian bis unterstes Perm). Unterkambrische Aglaspiden: ältester: *Strabops* (Atdabanian); drei weitere Familien ab M- und O-Kambrium. Die Aglaspida gelten als nahe Außengruppe der Euchelicerata. Neuerdings betrachtet man die Aglaspidi da als selbständige Gruppe neben den Xiphosura (ieS.); letztere setzen dann erst im ob. Tremadoc ein.

Eine Neubearbeitung aus dem Jahr 2014 stellt die Aglaspida zu den Vicissicaudata, die die Schwestergruppe der Chelicerata darstellen. Damit sind Chelicerata erst ab M-Kambrium (*Sanctacaris*) fossil nachgewiesen. Keine Chelicerata im U-Kambrium; Xiphosura erst ab U-Ordovizium.

Bau der Chelicerata: Cephalothorax (Prosoma) aus 6 verschmolzenen Segmenten mit 6 Paar Anhängen; 1. Anhang: Oberkiefer = zangenartige Teile der Mundwerkzeuge, präoral angeordnet; 2. Paar: Unterkiefer (Pedipalpen = Maxipalpen), postoral angeordnet; die Paare 3 – 6 dienen der Fortbewegung.

Mandibulata:

Auftreten der KL **Crustacea (Krebse)**, rez. > 52000 Arten; ältestes Taxon mit definitiven – nach anderen Angaben aber fraglichen! - Affinitäten zu den Crustacea ist *Pectocaris* – wohl ein Kiemenfüßer – aus Chengjiang; nach Nat. 452, 868 aber wohl nur Stammgruppen-Euarthropode) mit folgenden Unterklassen:

- (a) **Ostracoda (Muschelkrebse) (UKL)** ab M-/O-Kambrium; die O Bradoriida (U-Kambr. bis U-Ordov., lt. Sepk. bis Silur) wird neuerdings als Stammgruppen-Euarthropoden aufgefasst. Die Ostracoden (ex Bradoriida) sind erstmals in der Deadwood-Formation des M- bis O-Kambriums W-Kanadas nachgewiesen (PNAS 109, 1589). Erste Bradoriida zeitgleich mit Trilobiten ab Atdabanian. Frühstadien unterkambr. „Ostracoden“ waren einklappig, Adultstadien zweiklappig.

Hauptmaximum der Diversität im M-Devon, Zweitmaximum im Miozän. Größte rezente: 23 mm (*Gigantocypris agassizi*). Insgesamt sind >33.000 fossile und rezente Arten bekannt (davon 10000 – 15000 rezent); es gibt marine, nonmarine und terrestrische Arten. Nach anderen Angaben (IVANOV) werden frei schwimmende marine Arten in Ausnahmefällen rezent beinahe 6 cm lang, die fossile *Leperditia* bis 4,5 cm.

Einteilung nach Sepk.-Datei (1939 fossile marine Genera; Süßwassostracoden nicht berücksichtigt!):

Bradoriida (+): Atdabanian bis Wenlock (nur 1 Gatt. im Silur; Schwerpunkt: U- und M-Kambrium) **(neuerdings als Stammgruppen-Euarthropoden und nicht mehr als Ostracoden interpretiert)**

[Phosphatocopida (+): ob. Atdabanian bis ob. Franconian (mittl. O-Kambrium) (insgesamt 7 Gatt.); s.u., inzwischen als Schwestergruppe der Eucrustacea interpretiert]

Leperditicopida (+): oberstes U-Kambrium (Toyonian) (*Ushkarella*) bis ob. Famenne

Palaeocopida: ab Tremadoc; galten als ausgestorben; 1949 rezent vor Neuseeland entdeckt (*Puncia*; nur Schalen gefunden); Schwerpunkt im Ordov. und Silur, 3 – 4 Gatt. noch im Jura, letzte fossile Gatt. im Berrias

Podocopida: ab Arenig, rez. Gattung *Bairdia* ab mittl. Ashgill, *Bythocypris* ab ob. U-Trias, *Paracypris* ab Ladin, *Rhombocythere* ab unt. Nor, *Pontocypris* ab Rhät; zahlreiche rez. Gatt. ab Lias und Dogger

Metacopida: ab M-Ordov. (Llanvirn); galten als ausgestorben; 1967 wurden lebende Vertreter im Indopazifik entdeckt (*Saipanetta* mit 4 Arten); die letzten fossilen Taxa datieren mit mehreren Gattungen in den Lias, *Robsoniella* als jüngste fossile Gattung von Apt bis Alb.

Myodocopida: ? Ordov., ab ob. Llandovery; rez. Gatt. ab Jura (*Polycope* ab Hettang; *Thaumatocypris* ab Bajocium, *Cypridina* ab Bathon, *Philomedes* ab Valangin, *Conchoecia* ab unt. Alb) (die Ordnung steht evtl. außerhalb der eigentlichen Ostracoden, s.u.)

Platycopida: ab unt. Llandovery (*Cytherella*, *Cytherelloidea* ab Anis)

- (b) **Branchiopoda (Kiemenfüßer):** 1994 im oberen U-Kambr. (Mount Cap Form.) nachgewiesen (weitere Funde ab O-Kambr.), wobei der Filterapparat anatomisch schon jenem moderner Kiemenfüßer entspricht. Die Kiemenfüßer waren damit die erste Gruppe, die die Bioproduktivität des Mikroplanktons direkt und primär verwerten konnte; ihr Auftreten stellt daher eine neue trophische Beziehung dar, die aus dem Präkambrium noch nicht bekannt ist. Im Jahr 2004 wurde *Pectocaris* aus dem Atda-

banian von Chengjiang beschrieben, bei dem es sich vielleicht (ebenso wie bei *Odaraia* aus dem Burgess-Schiefer) um einen Branchiopoden handelt. Dies ist der erste Arthropode mit definitiven Charakteristika von Crustacea unterhalb des Oberkambriums (J. Palaeont. 78, 700). NaA aber nur Stammgruppen-Euarthropode, d.h. außerhalb der Crustacea (Nat. 452, 868). Die ältesten Kronengruppen-Branchiopoda stammen aus dem M- bis O-Kambrium Kanadas (PNAS 109, 1589).

- (c) **Cirripedia (Rankenfüßer)**: ab U-Kambr., noch im U-Kambr. tritt die rez. O Thoracica sowie die rez. UO **Lepadomorpha (Entenmuscheln)** auf. Die Sepk.-Datei weist Cirripedia (bei insgesamt 93 fossilen Genera) erst ab M-Kambrium aus (ältester: *Priscanermarinus*, M-Kambrium).

760 rezente Rankenfüßerarten; größte rezente: Stiellänge von Entenmuscheln bis 1 m; fossile Seepocken bis 30 cm. NaA Rankenfüßer erst ab Karbon, bis 60 mm. Juvenil beweglich, adult sessil. Die rez. *Neolepas* aus der Nähe pazifischer Hydrothermalquellen der Tiefsee gilt dabei als Reliktform mesozoischer Entenmuscheln.

- (d) **Malacostraca (Höhere Krebse)**: ab U-Kambr., zunächst nur OO **Phyllocarida**, erst ab dem obersten Devon erscheinen weitere Ordnungen; allesamt noch rez. vertreten. (Größter rez. Arthropode: Japan. Meeresspinne: eine Krabbe, die bei ausgestreckten Extremitäten von Klaue zu Klaue 3, naA 4 m messen kann; der Panzer hat aber nur 30 cm Durchmesser). Die Malacostraca (Höhere Krebse) umfassen rez. ca. 28000 Arten, die sich folgendermaßen aufteilen:
- Phyllocarida (Blattfußkrebse): rez. nur noch Ordnung Leptostraca, 3 Familien, 10 Gattungen / ca. 40 Arten (lebende Fossilien!)
 - Syncarida (Grundwasser- und Süßwasserbewohner): 6 Familien, 59 Gattungen, >180 Arten
 - Peracarida (Ranzenkrebse): ca. 12000 Arten
 - Eucarida: enthalten neben einigen kleineren Gruppen vor allem die Decapoda (rez. 15000 Decapoden-Arten); Maximum: rezent
 - Hoplocarida: ca. 350 Arten (Fangschreckenkrebs: *Squilla*)

Vom Kambrium bis Perm lebte die Phyllocaridengattung *Ceratiocaris*, die bis zu 70 cm lang wurde. Rezente Vertreter der Phyllocarida sind die Leptostraca (Zart-schaler): *Nebalia* (Nebaliiden heute weltweit in den Meeren von den Tropen bis zu den Polargebieten); Leptostraca sind fraglich seit dem O-Perm nachgewiesen (*Rhabdoureaea*); die Archaeostracen z.B. aus dem Devon (*Nahecaris*) sind dagegen nur entfernt mit den Leptostraca verwandt. Die Archaeostraca sind vom Kambrium bis Trias nachweisbar.

In einer neuen Arbeit (J. Paleont. 84, 646) werden unstrittige Phyllocariden allerdings erst *spätestens* ab O-Kambrium angegeben: *Arenosicaris inflata* aus dem Terrenewian-Furongian Nordamerikas als ältester zweifelsfreie Phyllocaride (3 cm lang, eiförmige Schalen, 5 Paare biramer Pleopoden, mindestens drei Paare Thoracopoden). (Die Elk Mount Group, aus der dieses Taxon stammt, umfasst den langen Zeitraum vom Terrenewian bis Furongian, daher ist keine sichere Aussage möglich, wann genau innerhalb des Kambriums dieser erste sichere Phyllocaride auftrat – vom U-Kambrium bis O-Kambrium ist also alles möglich).

Die *Cruziana*- und *Rusophycus*-Spuren in den betreffenden Schichten wurden offenbar von Phyllocariden wie *Arenosicaris* erzeugt. Schon diese Phyllocariden nutzten somit dieselben Strategien gegen Austrocknung und zur Nahrungssuche wie moderne Leptostracern der Gezeitenzone (Palaios 25, 475).

Einteilung der KL Malacostraca (594 foss. Gattungen) nach Sepk.-Datei, wobei nur marine Taxa Berücksichtigung finden:

Canadaspidida (+): ob. Atdabanian bis M-Kambrium

Hymenostoma (+): Botomian bis Arenig (1 Gattung)

Archaeostraca (+): unt. Tremadoc bis ob. Perm; z.B. *Heroldina*, *Nahecaris* (ad ÜO Phyllocarida) (naA bereits im Kambrium; naA bis Trias); ad Phyllocarida

Leptostraca: ab unt. O-Perm (unt. Guad.); die Leptostraca gehören zu den Phyllocarida; rez. ca. 40 Arten; sie sind die letzten Überlebenden der Phyllocarida; alle anderen Phyllocaridenordnungen sind erloschen

Phyllocarida inc. sed. (+): Arenig bis Carn

Eocardiacea (+): Givet bis Westfal

Palaeostomatopoda (+): Famenne bis unt. Namur (ad ÜO Hoplocarida)

Stomatopoda (Fangschreckenkrebstiere/Maulfußkrebstiere): ab Vise, rez. Gattungen ab Maastricht (ad ÜO Hoplocarida)

Decapoda: ab ob. Famenne (*Palaeopalaemon*), Details s. O-Devon (ad ÜO Eucarida)

Mysidacea: Tournai bis rezent (*Siriella* ab Callov) (ad ÜO Peracarida)

Tanaidacea (Scherenasseln): ab Tournai (ad ÜO Peracarida)

Aeschronectida (+): nur Karbon (Vise bis Stefan)

Hoplostraca (+): Vise bis Westfal (2 Gatt.)

Lophogastrida: ab Westfal (4 fossile Gatt.); *Eucopeia* und *Lophogaster* ab Callov (ad ÜO Peracarida)

Isopoda (Asseln): ab unt. O-Perm (unt. Guad.: *Protamphisopus*; rezente Gattungen: *Palaega* ab U-Trias, *Cirolana* ab Neokom) (ad ÜO Peracarida)

Cumacea: ab ob. Perm (2 foss. Gattungen vor der Kreide: ob. Perm, Callov., rez. > 1000 Arten); in der Mittelkreide Kronengruppen-Cumacea (*Eobodotria*, 90 – 95 MA) (ad ÜO Peracarida)

Amphipoda (Flohkrebstiere): unteres Oligozän bis rezent (naA: ab ob. Eozän/baltischer Bernstein) (ad ÜO Peracarida)

(nach molekularen Daten muss die Kronengruppe der Amphipoda aber schon in der Unterkreide diversifiziert sein; die Art *Halice gigas*, die in 10908 m Tiefe im Mariana-Graben vorkommt, ist nach phylogenetischen Daten 58 MA alt, Spanne 38 – 78 MA) (Sci. Rep. 9: 2610)

Unter den rezenten Krebsen gelten die Cephalocarida = Hufeisengarnelen (*Hutchinsoniella*, *Ligtiella*, *Sandersella*, *Chiltonella*; insgesamt 5 Gattungen mit 11 Arten; nur wenige mm große Kleinkrebse) als urtümlich. Sie sind „niedere Krebstiere“ mit besonders primitivem Bau, die der hypothetischen Stammform der Krebstiere sehr ähnlich sind. Kein Rückenschild, Kopfabschnitt mit zwei Paar Antennen, Mandibeln und Maxillen; gleichmäßige Gliederung in 9 Rumpf- und 10 Hinterleibsegmente. Rumpf- und Thoracalbeine sind Spaltfüße, denen auch das 2. Maxillenpaar gleicht. Das 2. Maxillenpaar weist also noch den ursprünglichen Charakter eines Rumpfbeinpaars auf. Sie leben in Schlamm, schlickigen Sandböden und feinen Sanden vom Gezeitenbereich bis in größere Tiefen. Wegen der primitiven Merkmale und dem

Fehlen abgeleiteter Merkmale ist die kladistische Position unklar. Fossile Cephalocarida sind aber nicht bekannt (THENIUS 2000). Mal werden sie als Schwestergruppe aller Krebstiere mit Ausnahme der Remipedia betrachtet, mal als Schwestergruppe der Blattfußkrebse.

Weitere (ausgestorbene) Gruppen der Crustacea:

Im Jahre 2001 wurden ca. 511 MA alte unterkambrische Crustacea aus der Gruppe **Phosphatocopida** (U- bis O-Kambrium) mit exzellenter Weichteilerhaltung aus England beschrieben; Phosphatocopida wurden früher zu den Ostracoden gestellt (zwei gleich große Schalen), aufgrund abweichender Extremitäten gelten sie als basalste Gruppe der Crustacea. Insgesamt sind 60 Arten aus dem Kambrium bekannt. Ältester vermeintlich eindeutiger Nachweis von Crustacea aus dem Unterkambrium. Aus Chengjiang oder der Sirius Passet Fauna sind bisher keine Kronen-Crustacea bekannt (s. aber oben: *Pectocaris*, Chengjiang). Kladistisch gelten die Phosphatocopida als Schwestergruppe der Eucrustacea (=Kronengruppe der Crustacea = rezente Crustaceengruppen), die zu dieser Zeit aus kladistischen Gründen auch schon zumindest als Stammgruppenvertreter präsent gewesen sein müssen. Der frühzeitige Nachweis von (Eu-)Crustacea im Unterkambrium spricht dafür, dass die Diversifikation der Arthropoden in die verschiedenen Hauptgruppen bereits im Präkambrium erfolgt sein muss (Sci. 293,438 + 479):

Stamm-Metazoa

--- übrige Ecdysozoa

ab jetzt: LINIE ZU DEN ARTHROPODEN

--- Onychophoren

--- (Trilobiten + Chelicerata)

--- Phosphatocopida (+)

--- Eucrustacea

Phosphatocopida stellen insofern Stammgruppen-Crustacea außerhalb der Kronengruppe dar (s.a. Nat. 452, 868).

Thylacocephala: ?U-Kambrium, Silur bis Cenoman (435 – 84 MA); zweischalige Arthropoden aus der Nähe der Ostracoden, weltweit verbreitet, erste Vertreter im ob. Atdabanian Chinas (*Zhenghecaris*). Auch andere rätselhafte kambrische Taxa (*Isoxys*, *Tuzoia*) könnten in diese offenbar weit verbreitete Gruppe gehören. *Tuzoia* war ein 18 cm langer (!) zweischaliger Arthropode (eine enorme Größe für einen bivalven Arthropoden!) und wird wie *Isoxys* in die Nähe der Vorfahren der Thylacocephala gestellt (J. Palaeont. 81, 445).

Thylacocephala zeichnen sich durch einen seitlich komprimierten, schildartigen Panzer aus; Panzerlänge 1,5 bis 25 cm. Der ovale oder eiförmige Panzer umschloss den gesamten Körper; am vorderen Ende ein Rostrum und eine Sehkerbe. Gut entwickelte Augen aus zahlreichen kleinen Ommatidien, je nach Art auch hypertrophisch oder gestielt. Extremitäten wurden nach hinten immer kleiner.

Allerdings verfügen die unterkambrischen Formen nicht über die für Thylacocephala so typischen Raubbeine; daher werden erst Formen ab dem Silur (435 MA) mit Gewissheit zu den Thylacocephala gestellt (*Thylacaris*). Das silurische Material spricht für eine mögliche Schwestergruppenbeziehung der Thylacocephala mit den Remipedia und bestätigt die Stellung innerhalb der Eucrustacea (BMC Evolutionary Biology 2014, 14:159).

Thylacocephala lt. Sepkopwski-Datenbank:

Eigene Klasse mit 25 Gattungen (Sepk.) in zwei Ordnungen, aber mehreren Gattungen inc. sed.:

Concavicularida: ob. Llandovery bis Cenoman

Conchyliocarida: unteres Mittelkambrium (*Silesicaris*) bis Tithon

inc. sed. z.B. *Tuzoia* (ob. Atdabanian – M-Kambrium), *Nothozoe* (Botomian – Caradoc),
Dioxyaris (Botomian bis M-Kambrium).

Die rezenten, bisher zu den Ostracoden gestellten **Myodocopiden** (Ober-Ordov. bis rezent) könnten von den Thylacocephala abstammen und wären dann aus den Ostracoden auszugliedern; auch morphologische und 18S-rDNA-Untersuchungen stellen die Myodocopida außerhalb der übrigen Ostracodenlinien. Die rezenten Ostracoden im heutigen Sinne wären demnach nicht monophyl (Kongressabstract 2003).

Yicaris dianensis: winzige Crustaceen in perfekter (Orsten-artiger) Erhaltung aus dem ob. Atdabanian (*Eoredlichia*-Zone) der Yunnan-Provinz Chinas als ältester gesicherter Nachweis von **Kronengruppen-Crustaceen** (allerdings bestritten: s. Nat. 452, 868; s.u.) kladistisch oberhalb der Phosphatocopida stehend:

--- Cheliceraten, Trilobiten u.a.

ab jetzt: CRUSTACEA

--- div. Stammgruppen-Crustaceen

ab jetzt: Labrophora (wahrscheinlich synonym Mandibulata)

--- Phosphatocopida

ab jetzt: EUCRUSTACEA

ab jetzt: KRONENGRUPPEN-CRUSTACEA

--- Malacostraca

--- Entomostraca (*Yicaris*, Maxillopoda, Cephalocarida, Branchiopoda;
nicht aufgelöst)

Yicaris zeigt erhebliche Übereinstimmungen mit Cephalocarida, Branchiopoda und Copepoda; am meisten ähnelt er dem mittelkambrischen Branchiopoden *Rehbachella* und den rezenten kleinen, blinden Cephalocarida; *Yicaris* verfügte aber über Augen. Unterschiede gegenüber Branchiopoden bestehen in der larvalen Entwicklung.

Die zweite Antenne von *Yicaris* weist einen großen Setae-tragenden Exopoden zwecks Fortbewegung und Nahrungstransport auf (während die 2. Antenne bei Malacostraca niemals Strukturen zur Nahrungsaufnahme besitzt; sowohl die Form der Beine als auch das Nahrungsaufnahmesystem sind bei Malacostraca grundverschieden von den Entomostraca). Phosphatocopiden fehlt dagegen noch die spezialisierte erste Maxilla, die typisch für alle Eucrustacea ist. *Yicaris* konnte wohl schwimmen. Kleine blattförmige Strukturen an der äußeren Beinbasis erklären die Entstehung der Epipoditen als respiratorische und/oder osmoregulatorische Auswüchse; sie entwickelten sich bei *Yicaris* aus dornenförmigen Setae, die sich dann in der weiteren Ontogenese proximal bulbös und ggf. blattförmig ausdehnten (mit einem Setaerest am Rand). Die Epipoditen und der fortschrittliche Fortbewegungs/Nahrungsaufnahmeapparat von *Yicaris* und dem hypothetischen Vorfahren aller Eucrustaceen dürften die erfolgreiche Diversifikation der Crustaceen im Kambrium begründen. Daneben gibt es Auffassungen, auch die Insektenflügel könnten sich aus den Epipoditen entwickelt haben.

Das so frühzeitige Auftreten von Kronen-Crustaceen lässt vermuten, dass erhebliche Anteile der Kladogenese der Arthropoden schon im Präkambrium erfolgten (Nat. 449, 595).

Im Jahr 2008 wurden dann überraschend hoch entwickelte partikeleinfangende Mundwerkzeuge aus dem ob. U-Kambrium der Mount Cap-Formation (Kanada; ca. 515 – 510 MA alt) beschrieben, die von einem ca. 5 cm langen Tier (das als Ganzes aber nicht bekannt ist) stammen, wahrscheinlich eine Kronengruppen-Crustacee, auf jeden Fall höher entwickelt als Phosphatocopida (die am weitesten abgeleiteten Stammgruppen-Crustaceen). Andere bisher für das Kambrium angegebene Kronen-Crustaceen werden dagegen in dieser Arbeit in Zweifel gezogen: Phosphatocopida stellen Stammgruppen-Crustaceen dar, Bradoriida werden neuerdings als Stammgruppen-Euarthropoden interpretiert und gehören demnach nicht mehr zu den Ostracoden, so dass Ostracoden dann für das Kambrium insgesamt nicht nachweisbar wären. Bei *Pectocaris* (s.o.) sind eindeutige Crustaceenmerkmale bisher nicht nachweisbar, es handelt sich wohl nur um einen Stamm-Euarthropoden. Für *Yicaris* (s.o.) ist ebenfalls unklar, ob er die Kriterien für Kronengruppen-Crustaceen erfüllt; wahrscheinlich Stammgruppen-Crustacee.

Abgesehen von dem Taxon mit den fortschrittlichen Mundwerkzeugen aus der Mount Cap Formation sind damit vermeintliche kambrische Kronengruppen-Crustaceen weitgehend auf das O-Kambrium beschränkt. Das unbenannte Taxon aus der Mount Cap Fauna fällt dabei nicht nur durch die hochentwickelten Mundwerkzeuge (im Sinne stark differenzierter Anhänge) auf, die eine präzise und selektive Handhabung der Nahrungspartikel ermöglichten, sondern auch die ungewöhnliche Größe (ca. 5 cm) (frühe Crustaceen waren eher sehr klein). Trilobiten und die Arthropoden der Chengjiang- und Burgess-Fauna verfügten über einen wenig selektiven Fressapparat. Dass an anderen Fundstellen derartig differenzierte Mundwerkzeuge nicht nachweisbar sind, kann aber auch an der außergewöhnlichen Erhaltung in der Mount Cap-Formation liegen, die eine Auflösung bis unter Mikrometergröße ermöglicht, während beispielsweise in der Orsten-Fauna aus unbekanntem Gründen nur Tiere bis 2 mm Gesamtkörpergröße überliefert sind. Größere Tiere oder Fragmente von diesen sind dort nicht vorhanden. Die Mundwerkzeuge des Mount-Cap-Taxons ermöglichten die Herstellung und das Handling feinsten Nahrungspartikel; kein anderer kambrischer Arthropode hatte so differenzierte Mundwerkzeuge. Spätestens im ob. U-Kambrium war damit eine hochgradige Differenzierung von Mundwerkzeugen, wie sie für Mandibulata charakteristisch ist, bereits etabliert, auch wenn die Radiation größerer, mit fortgeschrittenen Mundwerkzeugen einzelne Partikel bearbeitender Malacostraca erst im Devon/Karbon und dann besonders in Jura/Kreide erfolgte (Nat. 452, 868).

Waptia-ähnliche Crustaceanomorpha (*Synophalos*) aus Chengjiang bildeten aus unbekanntem Gründen sehr feste lineare Ketten aus 2 bis 20 Individuen; ähnliches ist bisher von keinen rezenten oder fossilen Arthropoden bekannt, auch nicht vergleichbar mit den Wanderungen von Krebsen oder Ameisen im Gänsemarsch; die Verbindung zwischen den Individuen war sehr robust und blieb daher auch taphonomisch erhalten. Etwas ähnliches kennt man nur von Salpen (Tunicaten). Evtl. im Zusammenhang mit Wanderungen, vielleicht boten die Ketten auch einen gewissen Schutz gegen Angreifer (Sci. 322, 224; Pal. 52, 951). **Ältester fossiler Nachweis für kollektives Verhalten!**

Der nächste Nachweis kollektiven Verhaltens stellen 480 MA alte *Ampyx priscus* aus den Fezouata Schichten (oberes Tremadoc) dar, die im Gänsemarsch hintereinander marschierend eingebettet wurden (bis 20 Individuen im Gänsemarsch). *Ampyx* war blind und musste sich taktil oder chemisch (Pheromone?) verständigt haben; die Tiere hielten offenbar über den Frontstachel am Kopfende und den seitlichen Wangenstacheln Kontakt. Unklar, ob das Verhalten durch ein hydrodynamisches Signal (z.B. starke Strömung, der sie auf diese Weise entkommen wollen) ausgelöst wurde, oder ob es im Zusammenhang mit der Paarung steht und dann wohl durch pheromon-ähnliche Substanzen vermittelt wurde. Während des Great Ordovician Biodiversification Event nahm dann die Häufigkeit kollektiven Verhaltens zu (Sci. 9: 14941).

Kladogramm der rezenten Arthropoden:

Eine umfangreiche kladistische Analyse unter Verwendung 6 nucleärer, 2 mitochondrialer Gene und 303 morphologischer Merkmale (der PC-Rechenaufwand würde mit einem einzigen Prozessor 42 Jahre dauern!) ergab folgendes Kladogramm:

- Außengruppe: Nematoden
 - ab jetzt: PANARTHROPODA (beintragende Ecdyosoza)*
- Tardigrada*
- Onychophora*
 - ab jetzt: Arthropoda (monophyl)*
 - 1. Zweig: Pycnogonida (Asselspinnen)**
 - 2. Zweig: Chelicerata (Schwestergruppe der Mandibulata)
 - ab jetzt: Mandibulata (monophyl)
 - 3. Zweig: Myriapoda (Monophylie nur schwach nachweisbar)
 - 4. Crustacea + Hexapoda = Pancrustacea

(*Die Position der Tardigrada als Schwestergruppe der Onychophora+Arthropoda sowie der Onychophora als Schwestergruppe der Arthropoda wurde jetzt auch in einer Studie mit miRNA bestätigt; Tardigrada, Onychophora und Arthropoda bilden zusammen die Panarthropoda. Der in manchen molekularen Studien beobachtete Zusammenhang von Nematoda und Tardigrada beruht auf Long Branch Attraction) (PNAS 108, 15920).

(** Pycnogonida gelten neuerdings als basale Linie der Chelicerata)

Bemerkenswert ist die recht „hohe“ Stellung der Myriapoden an der Basis der Mandibulata, was aber auch morphologisch mit den Mundwerkzeugen korreliert (d.h. dass die Mandibeln nur einmal in der Entwicklung der Arthropoden entstanden sind). Das Ateloceraten-Konzept (Myriapoda + Hexapoda als Monophylum) ist damit widerlegt; die Insekten haben sich aus den Crustacea entwickelt. Innerhalb der Myriapoden wird eine basale Dichotomie in Chilopoda (Hundertfüßer) und Progoneata (Tausendfüßer, Pauropoda, Symphyla) bestätigt. Innerhalb der Crustacea wurden als größere Gruppen Malacostraca und Branchiopoda (mit den basalen Dichotomien Leptostraca + Eumalacostraca innerhalb der Malacostraca sowie Anostraca und Phyllopoda innerhalb der Branchiopoda) bestätigt. (Nat. 413, 157).

[Eine auf mitochondriale Proteine beschränkte kladistische Studie kommt dagegen zu dem abweichenden Ergebnis, dass Chelicerata + Myriapoden ein Monophylum bilden, also einen basalen Split der Arthropoden in Cheliceraten + Myriapoden einerseits und Pancrustacea andererseits. Problematisch ist an dieser Studie, dass weit außen stehende Gruppen, z.B. Vertebraten und Mollusken als Außengruppen dienten, um die Basis des Stammbaums zu definieren, während in der erstgenannten Studie sinnvollerweise mit den Arthropoden näher verwandte Gruppen benutzt wurden. Die Monophylie von (Chelicerata + Myriapoda) und Myriapoden würde bedeuten, dass die Mandibulata nicht monophyl wären und sich die entsprechenden Mundwerkzeuge konvergent entwickelt hätten] (Nat. 413, 121+154).

Kladogramm der frühesten Arthropoden (Nat. 417, 271):

--- Außengruppe: *Aysheaia* (Lobopode)

ab jetzt: ARTHROPODA

--- *Kerygmachelia*

ab jetzt: ventraler Mund; frontale Anhänge mit wenigen Podomeren; Kopfschild; Beine voll artikuliert, gnathobasierte Beine, Spaltfüße (biramös), zwei postorale Kopfanhänge

--- *Parapeytoia* (zu Anomalocariden)

ab jetzt: Verlust der „Peytoia“-Mundwerkzeuge; deutlich getrennte Tergite

--- *Leanchoilia* + *Alalcomenaeus*

ab jetzt: drei postorale Kopfanhänge (zuvor: 1 frontaler, 2 postorale)

--- *Yohoia* + *Jiangfengia*

ab jetzt: vorderer Anhang antennenförmig

--- *Sanctacaris*** (Burgess)

ab jetzt: vorderer Anhang (A1) uniramös

--- Abzweigung einer größeren Gruppe mit folgenden gemeinsamen Eigenschaften: zwei präorale Anhänge, einer davon antennenförmig, der andere als robuste Struktur mit meist 5 Podomeren; Verlust der Gnathobasen; multisegmentierte innere Beinkiemer; äußeres Kiemenbein (Exopod) als einfacher ovaler Lappen mit kleinen fransenartigen Setae; außer *Fortiforceps* zweischalig; die Gruppe umfasst in der Reihenfolge der inneren kladistischen Abzweigung: *Fortiforceps*; *Occacaris*; *Clypecaris*; (*Pectocaris** + *Fuxianhuia*); *Perspiscaris*; *Canadaspis*, *Odaraia* + *Branchiocaris*

Ab jetzt: Verlust des frontalen Anhangs; äußere Beinkiemer mit mehr als einem Podomer; EUARTHROPODA:

Dichotomie:

a) --- Trilobiten + Kronengruppenchelicerata

b) --- *Emeraldella* (bisher zur Cheliceraten-Stammgruppe gestellt)

--- *Cambropachycope* (ad Mandibulata)

ab jetzt: Kronengruppen-Mandibulata

--- *Rehbachella* (differenzierte 1. und 2. Antennen wie bei rez. Mandibulata)

--- übrige Kronengruppen-Mandibulata

Alle genannten Gattungen stammen aus dem Kambrium (U- bis O-Kambrium: Sirius Passet, Chengjiang, Burgess, oberkambr.: Orsten).

* neuerdings in die Crustacea gestellt, wahrscheinlich ad Branchiopoda (J. Palaeont. 78, 700) (naA nur Stammgruppenvertreter der Crustacea, s.o.)

** neuerdings als basalster Vertreter der Euchelicerata, d.h. Chelicerata ex Pycnogonida, interpretiert (Natwiss. 101: 1065)

Die morphokladistische Analyse ergab, dass eine Gruppe bislang problematischer Arthropoden aus Chengjiang und der Burgess-Fauna (die Gruppe um *Fortiforceps*) eine Linie aus der unmittelbaren Nähe der Kronengruppenarthropoden (Mandibulata + Chelicerata) bildet; diese unter-/mittelkambrische Linie ist gekennzeichnet durch modifizierte oder fehlende Endopoden sowie zwei präorale Anhänge; diese sind homolog zu den ersten Antennen der heutigen Crustacea und einem ehemals weiter vorn ansitzenden Anhang (in Verbindung mit dem Augensegment), der in allen Kronengruppenarthropoden dann reduziert wurde und sich in das Labrum umgewandelt hat. Die kladistische Analyse ergab, dass der basalste Euarthropode ein einziges Paar präoraler Anhänge aufwies (homolog zu den Antennen der Trilobiten und den ersten Antennen der Crustaceen, Insekten und Myriapoden, sofern letztere zu den Mandibulata gehören, wofür sich die Indizien neuerdings wieder verstärken) (Nat. 417, 271).

Für die Entwicklung der Kopfanhänge ergeben sich daraus folgende Konsequenzen: bei den frühesten Formen der Arthropodenstammgruppe wies der Kopf ein einziges Paar von „Stirnanhängen“ auf, die ursprünglich einen terminalen Mund flankierten; Antennen sind noch nicht vorhanden. Schon *Ayshecia*, der basalste fossile „Stamm-Arthropode“, zeigt ein Paar seitlich abstehender Extremitäten im Kopfbereich, die möglicherweise ebenfalls diesen frontalen Anhängen entsprechen; die auf diese frontale Extremität folgende ist klein und wird als „antenniform“ beschrieben; sie wird mit der ersten Antenne der modernen Euarthropoden homologisiert.

Die terminale Mundposition entspricht dem Ecdysozoa-Konzept. Dieses frontale Anhangpaar blieb bei den Anomalocariden (die stärker sklerotisiert waren als die primitivsten Stammgruppen-Arthropoden) erhalten, unter Reduktion der Podomeren und Dornen, ebenso bei den darüber stehenden „Arthropoden“ *Yohoia*, *Leanchoilia*. Höhere Euarthropoden weisen allerdings allesamt Antennen auf, die auch in der Kronengruppe erhalten blieben. Die Antennen entstanden weiter hinten und sind nicht homolog mit den Stirnanhängen der basalsten Arthropoden. Es gab also vor der ersten Antenne ein weiteres extremitätenträgendes Segment; dieses Segment mitsamt der Stirnanhänge ging dann bei den Kronengruppenarthropoden als solches verloren (und wandelte sich nicht in Antennen um, d.h. die Stirnanhänge der basalsten Arthropoden sind nicht homolog mit Antennen); es handelte sich offenbar um das „Augensegment“; die Homologie dieses Augensegments bei den heutigen Arthropoden ist nicht ganz klar, man vermutet, dass es zu einem Teil des Labrums (und Hypostoms) geworden ist. Die Reste des ehemaligen Augensegments sind also heutzutage in komplexer Weise verteilt.

Ein neuer Fund eines Radiodonta (Amplectobeluidae: *Lyracapax*) aus der Heilinpu-Formation (Serie 2, Stage 3) von China mit spurenhafter Erhaltung von Muskeln, Verdauungstrakt und Gehirn belegt das Vorhandensein prä-protocerebraler Ganglien, von denen auch die paarigen Stirnanhänge ausgehen. Die Ganglien weisen Verbindungen zu einem bilateralen prä-oralen Gehirn auf, das mit den Stielaugen assoziiert ist. Die Gehirnorganisation weist Parallelen zu den Onychophoren auf, und belegt, dass prä-protocerebrale Ganglien (mit den zugehörigen Stirnanhängen) zu den gemeinsamen Merkmalen von (Euarthropoden + Onychophoren) gehören. Sowohl Genexpressionsstudien wie neuroanatomische Befunde sprechen dafür, dass das paarige Labrum der Kronengruppen-Arthropoden aus diesen Stirnanhängen hervorgegangen ist. Weder Cheliceren, Cheliforen noch Antennen gehen damit auf diese Stirnanhänge zurück (Nat. 513: 538).

Unklar ist weiterhin die Homologie der Cheliceren: entstanden sie aus Antennen hypothetischer Stammgruppen-Chelicerata (wie Trilobiten), dann wären sie mit den 1. Antennen der Mandibulata homolog (wofür molekulare Daten sprechen); oder sind sie homolog mit den 2. Antennen, wofür morphologische Daten sprechen? (Nat. 417, 271).

Segmentation (mit Angabe der Innervation: Proto-, Deuto- oder Tritocerebrum):

	<i>Fortiforceps</i>	Chelicerata	Crustacea
1. dorsal	ocular (Protocerebrum)	wie <i>Fortif.</i>	wie <i>Fortif.</i>
ventral	frontaler Anhang (Protoc.)	Labrum (Deutoc.)	Labrum (Tritocerebrum)
	XXXXX		
2.	Antenniform (Deutocerebr.)	Cheliceren (Deuto.)	1. Anhang (Deuto.)
		XXXXX	(bei Mandibul.: 1. Antenne)
3.	1. Laufbein (Tritocerebrum)	Pedipalpen (Tritoc.)	2. Anhang (Tritoc.)
			(bei Mandibul.: 2. Antenne)
			XXXXX
4.	2. Laufbein	1. Laufbein	Mandibula
5.	3. Laufbein	2. Laufbein	1. Maxilla
6.	4. Laufbein	3. Laufbein	2. Maxilla
7.	5. Laufbein	4. Laufbein	1. Laufbein

(Innervation in Klammern; XXXXX = Positionen des Mundes) (nach Nat. 417, 273)

Bemerkenswerte Erkenntnisse zur Frage der Homologisierung der Körperanhänge der Arthropoden lieferten Studien an Larven rezenter Pycnogonida (fossil als Larven ab O-Kambrium nachgewiesen – s. dort -; als adulte Tiere aus der Kronengruppe oder der Nähe der Kronengruppe erst ab *Gotlandium* fossil nachgewiesen). Der Körper der Larven (Protonymphon) wird beim adulten Tier zum Kopf; die Anhänge des Protonymphons korrespondieren mit den Kopfanhängen der adulten Tiere (Cheliforen, Palpen, Anhang 3).

Pycnogonida haben ungewöhnliche Körper; sie sind so klein und schlank, dass Gonaden und Verdauungstrakt in die Beine verlagert sind; sie besitzen einen nach vorn gerichteten Rüssel mit terminalem Mund, der von einem Paar zangentragender Anhänge (=Cheliforen) umgeben ist, die man mit den Cheliceren der Chelicerata homologisiert.

Offen war bisher die Funktion des Protocerebrums, und ob dieses funktionell zu einem früheren vorderen Segment gehört, das weitgehend verloren gegangen ist (bzw. zum Labrum reduziert wurde). Das Labrum, das sich bei allen rezenten Arthropoden mit Ausnahme der Pycnogonida findet, ist ein kleiner, anhangsähnlicher Auswuchs direkt vor dem Mund; es wird nicht vom Protocerebrum innerviert, wird aber beim Embryo ganz vorn am Körperende angelegt und wandert dann während der Entwicklung weiter nach hinten. Seine anteriore Position in der Entwicklung könnte bedeuten, dass es sich um das lange gesuchte „Bein“ (Anhang) des protocerebralen Segmentes handelt.

Paläontologisch passen hierzu die großen paarigen Anhänge von „Greiforganen“, die als „große Anhänge“ bezeichnet werden und am vorderen Kopfende basaler Arthropoden wie *Kerygmachelia*, *Leancoilia* und basalen Anomalocariden liegen. Ob sie vom Protocerebrum innerviert wurden, liegt nahe, ist aber nicht beweisbar. Neben diesen großen Anhängen umfasste das vorderste Segment auch noch den Augenapparat. Später wurden diese Anhänge offenbar zum Labrum reduziert, bei den Pycnogoniden dagegen zu einem Teil des Rüssels:

- Nematoda + (Priapulida + Kinorhyncha)
- Onychophora + Tardigrada (nicht aufgelöst)
- Anomalocarida (große Anhänge)
- Pycnogonida (Cheliforen, vom Deutocerebrum innerviert)
- ab jetzt: LABRUM VORHANDEN
- Chelicerata und Myriapoda (nicht aufgelöst)
- Crustacea + Insecta

(kombin. nach Nat. 437, 1101 + 1144)

Studien an Hoxgenen von Pycnogoniden schafften dann in 2006 (Nat. 444, 504) Klarheit über die Homologie der Körperanhänge:

a) die Cheliforen der Pycnogoniden gehören zum zweiten Körperabschnitt, werden vom Deutocerebrum innerviert, und sind damit homolog zu den Cheliceren der Euchelicerata und den (ersten) Antennen der Mandibulata.

Die zweiten Anhänge der Pycnogoniden sind homolog zu den Pedipalpen der Arachniden und zweiten Antennen (oder interkalarem Segment) der Mandibulata. Das dritte Paar der Pycnogoniden („Eiträger“) korreliert mit den ersten Gehbeinen der Arachniden und den Mandibeln der Mandibulata.

- b) da alle vordersten Körperanhänge der rezenten Arthropoden deuterozerebral sind, sind die Anhänge des Protocerebrums (wie bei *Fortiforceps*) in der Evolution der Arthropoden vollständig verloren gegangen. Stammarthropoden besaßen dagegen ein Paar protocerebraler Anhänge („Stirnanhänge; primäre Antennen“), wie sie übrigens auch bei Onychophoren bestehen!
- c) Genexpressionsstudien deuten darauf, dass Teile des Rostrums oder Labrums der Arachniden und Hexapoden Reste der ehemaligen Frontanhänge umfassen; bei den Seespinnen bauen sie wahrscheinlich das dorsale Drittel des Rostrums auf.
- d) Bei Seespinnen wurde das Deutocerebrum sekundär nach vorn vor das Protocerebrum rotiert, eine Situation, die sich bei manchen Arthropodengruppen konvergent findet, und damit einen protocerebralen Zusammenhang der vordersten Körperanhänge vortäuscht. Ähnliches findet sich bei Arachniden, bedingt durch eine Vorwärtswanderung der Ganglien für die Cheliceren in der Embryonalentwicklung. Dieser Umstand hatte zunächst zu der Annahme geführt, dass die Cheliforen vom Protocerebrum innerviert würden und dass die Pycnogoniden als die basalsten rezenten Arthropoden interpretiert wurden. Mit diesen neuen Erkenntnissen (Cheliforen homolog Cheliceren homolog ersten Antennen; allesamt deutocerebral) ist ihre Position wieder offen: entweder Schwestergruppe der Eucheliceraten oder aber aller übrigen Arthropoden (wie im vorstehenden Kladogramm) (Nat. 44, 506).

Aktuelle Probleme und Erkenntnisse zur frühen Evolution der Arthropoden (2009):

Ein wegweisender Fund, der zum Verständnis der frühen Phylogenie der Arthropoden beiträgt, ist der anomalocarid-ähnliche *Schinderhannes bartelsi* aus dem unteren Ems des Hunsrückschiefers (Sci. 323, 771; Natw. R. 8/2009, 425). Das 10 cm lange Tier gehört zu den Great-Appendage-Arthropoden, die man bisher nur aus dem U- und M-Kambrium kannte. Kombination von Merkmalen von Anomalocariden (wie die aus vielen Segmenten bestehenden anterioren Greiforgane = Great Appendage und der kreisförmige Mund mit den zirkumoralen Platten) und Euarthropoden. Die Great-Appendage-Arthropoden erwiesen sich damit als paraphyletisch. *Schinderhannes* steht an der Basis der Kronen-Euarthropoden, gehört also zur Stammlinie der Euarthropoden.

Der paarige große Anhang vorn am Kopf findet sich sonst noch bei Anomalocarididae und den kambrischen Taxa *Yohoia*, *Leancoilia*, *Jiangfengia*, *Fortiforceps*. Bei *Schinderhannes* besteht der präorale Anhang aus mindestens 9 Podomeren (Podomere 1 und 2 kurz und breit, Nr. 3 ist dreimal länger und mit lateralem Dorn, Podomere 4 bis 9 mit langen einwärts gerichteten Dornen und langen ventralen Fortsätzen). Radialer Mund. Sehr große Augen, kurz gestielt, seitlich direkt hinter den präoralen Anhängen, dicht mit kleinen hexagonalen Linsen besetzt. Stamm aus 12 Segmenten; die ersten 10 Tergite tragen Spaltbeine (biramös), der 11. Tergit trägt einen flossenartigen Anhang, der 12. (hinterste) Tergit ohne Anhänge. Der Stamm endet in einem langen Stacheldorn. Gesamtlänge 98 mm bis zur Schwanzspitze. Ein Kopfschild ist nicht erhalten, dürfte aber vorhanden gewesen sein. Abgesehen von dem präoralen Anhang findet sich am Kopf ein weiterer Anhang: hinten am Kopf eine dreieckige, lange, segelförmige, paarige flossenartige Struktur, die fast senkrecht vom Körper absteht; sie dürfte beim Schwimmen geholfen haben, indem sie wie ein Flügel oder Paddel zum Schub beitrug. Die „Schwanzflosse“ am Tergit 11 dürfte Auftrieb verschafft haben. Es ist unklar, ob es sich dabei um Extremitäten handelt. Die frontalen Greifzangen werden von den Autoren mit den 1. Antennen, die senkrecht abstehenden segelförmigen Extremitäten als 2. Antennen homologisiert.

Gemeinsame Merkmale mit Anomalocarididen: Form und Position des großen präoralen Anhangs; kreisförmiger Mund mit zirkumoralen Platten; flossenartige Anhänge ähnlich denen am

Hinterkopf von *Schinderhannes* finden sich auch am Stamm von *Anomalocaris canadensis*, *Parapeytoia*, *Pambdelurion*, *Kerygmachela*.

Im Jahr 2010 wurde von einem Arthropoden (*Kiisortoqia*) aus der unterkambrischen Sirius Passet Fauna Grönlands berichtet, der sicher ein Euarthropode war, aber auch über große präorale Körperanhänge verfügte.

Gemeinsame Merkmale mit Euarthropoden einschließlich „Short-Great-Appendage-Arthropoden“: Tergiten, biramöse Anhänge vorn am Schwanzdorn.

Kladistisch steht *Schinderhannes* oberhalb der Anomalocariden. Short-Great-Appendage-Arthropoden sind Kronenarthropoden, paraphyletisch auf der Linie zu den Chelicerata. Dies spricht dafür, dass der große präorale Anhang homolog zu den Cheliceren der Chelicerata ist. Die Monophylie der „Megacheira“ wurde nicht bestätigt.

Kladogramm:

- *Aysheaia*
- *Kerygmachela*
ab jetzt: peytoia-artige Mundskleriten, terminale Mundposition, laterale Loben, Verlust der Lobopoden-Beine, Stielaugen
- *Opabinia*
ab jetzt: große präorale Anhänge
- *Anomalocaris*
ab jetzt: sklerotisierte Tergiten, Kopfschild, Verlust der lateralen Loben; biramöse Anhänge am Stamm; EUARTHROPODA
- *Schinderhannes* (U-Devon!)
ab jetzt: Stielaugen vorn am Kopf; Verlust des radialen Mundes;
KRONENARTHROPODA
- --- **Trilobita**
- *Canadaspis*
ab jetzt: **CRUSTACEA**
- *Rehbachella* + *Nebalia*
ab jetzt: Exopoden als einfache ovale Lappen
- *Fuxianhuia**
- *Fortiforceps**
- *Leanchoilia**
- *Jiangfengia**
- *Yohoia** + *Branchiocaris*
ab jetzt: CHELICERATA (Chelicere/Chelifore an der vordersten Kopfposition; Schwanzdorn)
- *Haliestes* + *Palaeopantopus*
- *Tachypleus* (**Limuliden**) + **Eurypteriden**

* = Short-Great-Appendage-Arthropoden

Nahezu zeitgleich mit *Schinderhannes*, diesen aber noch nicht berücksichtigend, wurde im Jahr 2009 der aktuelle Kenntnisstand zur frühen Evolution der Arthropoden zusammengefasst (Nat. 457, 812):

I. Euarthropoden und deren Basis:

1. Euarthropoda (Myriapoda, Chelicerata, Insecta, Crustacea) sind eindeutig monophyl. Gemeinsame Merkmale: eindeutige Segmentierung; sklerotisierte Cuticula, zusammengesetzte Körperanhänge.
2. Onychophora und Tardigrada sind ebenfalls segmentiert und mit Anhängen versehen. Sie werden mit den Euarthropoden zu den Panarthropoda zusammengefasst. Dabei ist die Position der Tardigrada unsicher: viele molekulare Phylogenien stellen sie als direkte Schwestergruppe der Euarthropoden auf, einige andere aber basal in die Panarthropoda:

--- Tardigrada
--- Onychophora
--- Euarthropoda

oder

--- Onychophora
--- Tardigrada
--- Euarthropoda

Eine miRNA-Studien bestätigt die erstgenannte Alternative (PNAS 108, 15920).

3. Die Panarthropoda selbst bilden mit einigen wurmförmigen Gruppen (Cycloneuralia) die Ecdysozoa. Die Cycloneuralia umfassen die Priapulida, Kinorhynchia, Loricifera, Nematoden und Nematomorpha. Gemeinsame Merkmale der Ecdysozoa sind Ecdysis (Häutung), dreischichtige Cuticula und terminaler Mund. Das Coelomata-Konzept wurde aufgegeben, das Ecdysozoa-Konzept gilt als gesichert. Unsicher ist, ob die Cycloneuralia selbst ein Monophylum darstellen oder paraphyletisch auf der Linie zu den Arthropoden stehen. Gemeinsame Merkmale zwischen Arthropoden und Anneliden entwickelten sich also konvergent oder gingen mehrfach bei den Cycloneuralia verloren.

Kladogramm der Basis der Arthropoden (Konsens):

--- andere Protostomia (u.a. Anneliden)
--- Cycloneuralia
--- ? weitere Cycloneuralia (evtl. paraphyletisch)
--- Onychophora oder Tardigrada
--- Tardigrada oder Onychophora
--- kambrische Lobopoden
--- Euarthropoden und deren Stammlinie

II. Innerhalb der Arthropoden:

Kladogramm:

- ? (Megacheira und Anomalocarididae) (Megacheira = Short-Great-Appendage Arthropoden)
--- Fuxianhuiidae
ab jetzt KRONENARTHROPODEN:
nicht aufgelöste Trichotomie:
a) Chelicerata
b) Myriapoda
c) Tetraconata oder Pancrustacea

Lamellipedia (u.a. Trilobiten) stehen entweder in den Kronenarthropoden auf der Linie zu den Tetraconata/Pancrustacea, auf der Linie zu den Chelicerata, oder aber knapp unterhalb der Kronenarthropoden.

4. Das Atelocerata-Konzept ist aufgegeben; die Insekten sind sicher nicht die Schwestergruppe der Myriapoden, sondern entweder die Schwestergruppe der Crustacea (Tetraconata = Insecta + Crustacea) oder sogar eine Gruppe innerhalb der Crustacea (Pancrustacea); letzteres ist wahrscheinlicher (Hexapoda als terrestrische Linie der Pancrustacea). Auch Studien der Neurogenese und Augenentwicklung stützen unabhängig von molekularen Phylogenien das Pancrustacea-Konzept.

Die Monophylie der Hexapoda ist nicht gesichert; Collembola stellen möglicherweise eine eigene Entwicklung aus Crustacea dar (aufgrund von mtDNA-Daten). Die gemeinsamen Merkmale von Hexapoden und Myriapoden beruhen auf konvergenter Entwicklung aufgrund der Erfordernisse bei der Besiedlung des Festlands (Tracheenatmung, Malphigische Tubuli als Exkretionsorgane). Genexpressionsstudien sprechen dafür, dass dieselben präexistenten Strukturen (Kiemen, die an der Basis der Körperanhänge saßen) für die Atmungsfunktion an Land kooptiert wurden; vermutlich ebenso wie der Atmungsapparat der an Land atmenden Chelicerata. Die Position der Myriapoda bleibt aber unklar; Konflikt zwischen molekularen und morphologischen Daten; sicher ist aber, dass sie nicht die Schwestergruppe der Hexapoda sind.

5. Von den Crustacea kennt man zahlreiche Stammgruppen-Taxa, vor allem aus der oberkambrischen Orsten-Fauna, aber auch aus dem Silur. Bemerkenswert ist dabei *Tanazios dokeron* aus dem Wenlock von Herefordshire, eine Stammgruppencrustacee, die möglicherweise zu den Hexapoden überleiten könnte (vermutlich fehlende zweite Antenne als hexapoden-artiges Merkmal). Die Monophylie der Mandibulata wird von molekularen Studien nur schwach unterstützt.

6. Mögliche Stammgruppen-Cheliceraten kennt man schon aus dem U-Kambrium (*Paleomerus*, Killekulle/Schweden); außerdem *Sidneyia*, Burgess-Schiefer, insgesamt gilt die Cheliceraten-Stammgruppe aber als unsicher. Manche molekularen Studien deuten darauf, dass Myriapoden und Chelicerata Schwestergruppen sind (Myriochelata), die Situation bleibt aber unsicher.

7. Es gibt keine sicheren Belege für präkambrische Arthropoden; dies gilt auch für *Spriggina*, *Parvancorina* und einen vermeintlichen ediacarischen „Weichkörper-Trilobiten“ aus Australien. Erstens fehlen eindeutige Apomorphien mit Arthropoden, zweitens würde das Vorhandensein von Trilobiten im Ediacaran zahlreiche Geisterlinien bei den Arthropoden voraussetzen (für die es bisher keinerlei Hinweise gibt), und drittens treten Spurenfossilien erst zu Beginn des Kambriums auf.

Die ältesten Spurenfossilien von Arthropoden erscheinen direkt zu Beginn des Kambriums, deutlich vor den ersten eindeutigen Körperfossilien. Zunächst einfache Kratzspuren (*Monomorphichnus*, Neufundland); schon kurze Zeit später finden sich relativ große Ruhe- und Grabspuren (*Rusophycus*, *Cruziana*). Letztere werden meistens auf Trilobiten zurückgeführt, können aber von jedem größeren Tier mit bekrallten Beinen stammen.

8. Die Position der kambrischen Lobopoden relativ zu den Onychophoren bleibt unklar; so kann beispielsweise nicht nachgewiesen werden, dass sie über Schleimpapillen verfügen, die für Onychophoren typisch sind. Man positioniert diese Lobopoden (wie *Hallucigenia*) in die Nähe des letzten gemeinsamen Vorfahren von Onychophoren und Euarthropoden, die genaue Position bleibt aber unklar. Daneben wurden aber in den letzten Jahren mehrere Lobopoden bekannt (wie *Kerygmachela*, *Pambdelurion*, *Megadictyon*), die einige gemeinsame Merkmale mit den Tieren haben, die allgemein als Stammgruppen-Arthropoden anerkannt sind (wie Anomalocarididen und *Opabinia*). Anomalocarididen haben eindeutige Euarthropodenmerkmale wie sklerotisierte, artikulierte frontale Anhänge, große Stielaugen und Darmdivertikel, ihnen fehlen aber noch andere Euarthropodenmerkmale wie die komplette Sklerotisation der Cuticula.

9. In der oberen Stammgruppe der Euarthropoden finden sich:

- a) Lamellipedia (Trilobiten + Trilobitoidea), charakterisiert durch Spaltbeine mit lamellierten Setae auf dem äußeren Ast. Lamellipedia könnten paraphyletisch sein.
- b) Megacheira: Arthropoden mit großem frontalem Anhang wie *Leanchoilia*, *Yohoia*: recht einförmiger Truncus mit einem einzigen großen frontalem Anhang. NaA sind Megacheira paraphyletisch (s. oben unter „*Schinderhannes*“). U-Kambrium bis U-Devon.
- c) ein nicht benannter Clade mit problematischen Taxa wie *Fuxianhuia*, *Perspicularis*, *Canadaspis*; *Fuxianhuia* mit einem anterioren Sklerit mit kurzen Stielaugen, gefolgt von einem Kopfschild mit einem Paar recht kräftiger antennenförmiger Anhänge.

Die Gruppe um *Fuxianhuia* steht außerhalb der Kronengruppe der Euarthropoden (gehört also zur Stammgruppe der Euarthropoden).

Im Jahr 2013 konnte durch neue Funde von *Fuxianhuia xiaoshibaensis* und dem Fuxianhuiiden *Chengjiangocaris** die Rolle der paarigen post-antennalen Anhänge geklärt werden, die an jeder Seite des nach posterior gerichteten Mundes, hinter dem Hypostom, angeordnet sind. Die eingeschränkte Beweglichkeit dieser Anhänge ist mit einer kehrenden, fegenden Ernährungsweise kompatibel. Sie sind nicht homolog zu den großen, deutocerebral innervierten Greifanhängen der Megacheira. Stattdessen zeichnen sich folgende Homologien ab: die Antennen der Fuxianhuiiden entsprechen den deutocerebralen Anhängen der Kronenarthropoda, das Paar post-antennaler Anhänge entspricht tritocerebralen Anhängen. Es gibt keine Hinweise auf protocerebrale Anhänge bei Fuxianhuiida. Die taxonomisch weite Verbreitung der deutocerebralen Antenne (Antenniform) stellt ein relativ stabiles Merkmal der Kopfanatomie in der Stammgruppe der Euarthropoden dar und bildet damit die Vorläufer der abgeleiteten ersten Kopfanhänge, wie man sie bei Chelicerata und Mandibulata findet (Nat. 494, 468).

Unklar ist die Position der Lamellipedia (Stammgruppe der Euarthropoda? Stammgruppe der Mandibulata? Stammgruppe der Chelicerata? Paraphyletisch, teils zur Stammgruppe der Mandibulata, teils der Chelicerata?).

Megacheira gehören entweder zur Stammgruppe der Euarthropoden (aber weiter abgeleitet als Anomalocarididen) oder stehen bereits auf der Linie zu den Chelicerata. Auf jeden Fall stehen alle

drei Gruppen in der Nähe der Basis der Kronengruppe der Euarthropoden. Neuere Analysen sprechen dafür, dass die Chelicerata aber nicht von den Megacheira abstammen (Natwiss. 101: 1065).

10. In der Arbeit wird es also am plausibelsten bezeichnet, die großen präoralen Anhänge der Anomalocarididen, Megacheira usw. mit den ersten Antennen der Onychophoren zu homologisieren. Daraus ist dann später das Labrum geworden (protocerebral innerviert; im Vorderabschnitt des Mundes bei allen rezenten Euarthropoden mit Ausnahme der Pantopoden, wo es wohl ein Teil des Rüssels wurde). Die präoralen Anhänge der Anomalocarididen wären dann nicht homolog mit den Cheliceren oder ersten Antennen der modernen Arthropoden (deutocerebral innerviert). (Kontra: *Schinderhannes* spricht dafür, den großen präfrontalen Anhang mit den Cheliceren zu homologisieren, s.o.).

(* Hinweis zu *Chengjiangocaris*: An einem Exemplar war der ventrale Nervenstrang mit allen Details erhalten, wie Ganglien und in regelmäßigen Abständen angeordnete Nervenwurzeln. Letztere entsprechen von ihrer Anordnung her den peripheren Nerven der Priapulida und Onychophora. Diese urtümlichen Merkmale des Nervensystems persistierten also bis in fortgeschrittene Stammgruppen-Euarthropoda hinein, zu denen *Chengjiangocaris* zählt, gingen in den Kronenarthropoden aber verloren) (PNAS 113: 2988).

Inzwischen ist klar geworden, dass sich an den Konservat-Lagerstätten des Kambriums öfters Erhaltungszustände finden, die das Nervensystem abbilden bzw. eine Rekonstruktion des Nervensystems erlauben, sowohl bei Arthropoden wie bei anderen Taxa. Eine Zusammenstellung aus dem Jahr 2019 ergab folgende Nachweise von Komponenten des Nervensystems (wobei Taxa, von denen man nur die optischen Nerven oder optischen Neuropile kennt, nicht berücksichtigt sind) (Proc. R. Soc. B. 286: 20192370):

Alalcomenaeus: optische Nerven, Gehirn, ventraler Nervenstrang, segmentale Nerven (Serie 2/Stage 3/Chengjiang bis Drumian)

Fuxianhuia protensa: optische Nerven, Gehirn (Serie 2/Stage 3/Chengjiang)

Lyrarapax: optische Nerven, Gehirn (Serie 2/Stage 3)

Kerygmachela: optische Nerven, Gehirn (Serie 2/Stage 3)

Chengjiangocaris: ventraler Nervenstrang, segmentale Nerven (Serie 2/Stage 3/Chengjiang)

Odaraia: optische Nerven, Gehirn (Wulian / Burgess)

Waptia: optische Nerven, Gehirn (Wulian / Burgess)

Ottoia: ventraler Nervenstrang, segmentale Nerven (Wulian / Burgess)

Canadia: Gehirn, ventraler Nervenstrang, segmentale Nerven (Wulian / Burgess)

Im Jahr 2010 wurde dann eine noch wesentlich umfassendere Studie mit 62 proteinkodierenden Kerngenen von 75 Arthropodenarten + 5 Außengruppentaxa publiziert, die die zum Teil seit über einem Jahrhundert strittigen Verwandtschaftsverhältnisse größtenteils mit hoher statistischer Wahrscheinlichkeit aufklären konnte (frühere molekulare Studien, die zu sehr widersprüchlichen Ergebnissen geführt hatten, beruhten meist auf mtDNA oder rDNA) (Nat. 463, 1079):

I--- Onychophora

I--- Tardigrada (nicht aufgelöst) (lt. PNAS 108, 15920 basaler als Onychophora, Schwestergruppe der Arthropoda+Onychophora)

ab jetzt: ARTHROPODA

(---? Pycnogonida?)

--- **Chelicerata:**

--- Pycnogonida

ab jetzt: EUHELICERATA

- Xiphosura
- ab jetzt: ARACHNIDA
- Acari: Acariformes + Palpigradi
- Opiliones + (Acari: Parasitiformes + Pseudoscorpiones)
- Ricinulei + Solifugae
- ab jetzt: PULMONATA
- Scorpiones (?)
- ab jetzt: TETRAPULMONATA
- Araneae
- ab jetzt: PEDIPALPI
- Amblypygi
- Thelyphonida + Uropygi + Schizomida

ab jetzt: MANDIBULATA

--- **Myriapoda:**

- Chilopoda
- Symphyla + Pauropoda
- ab jetzt: PROGONEATA
- Polyxenida
- ab jetzt: DIPLOPODA
- Sporibolida + Chilognatha

ab jetzt: PANCRUSTACEA

--- **Oligostraca:**

- Ostracoda
- Mystacocarida
- ab jetzt: ICHTHYOSTRACA
- Branchiura + Pentastomida (!)

ab jetzt: ALTOCRUSTACEA

--- **Vericrustacea:**

- Branchiopoda = Anostraca + Phyllopoda
- ab jetzt: MULTICRUSTACEA
- Copepoda
- ab jetzt: COMMUNOSTRACA
- Malacostraca = --- Phyllocarida
- Hoplocarida
- Peracarida
- Eucarida
- ab jetzt: THECOSTRACA
- Rhizocephala
- ab jetzt: THORACICA
- Pedunculata + Sessilia

ab jetzt: MIRACRUSTACEA

- Xenocarida = Cephalocarida + Remipedia

ab jetzt: HEXAPODA

- Entognatha = Diplura + Collembola

ab jetzt: INSECTA

- Archaeognatha

ab jetzt: DICONDYLIA

- Zygentoma

ab jetzt: PTERYGOTA
--- Palaeoptera = Odonata + Ephemeroptera

ab jetzt: NEOPTERA
--- Lepidoptera

ab jetzt: POLYNEOPTERA
--- Dermaptera
--- Orthoptera + Blattodea

Wichtigste Ergebnisse:

- die Verhältnisse der Pycnogonida/Chelicerata bleiben unklar. Das Monophylum Chelicerata (= Pycnogonida + Euchelicerata) ist nur geringfügig plausibler im Vergleich zu einer basaleren Position der Pycnogonida (Chelicerata wären dann paraphyletisch). Es bleibt also unklar, ob die Asselspinnen die Schwestergruppe der Chelicerata (etwas plausibler) oder aller Euarthropoda (etwas weniger plausibel) darstellen.
- Monophylie der Euchelicerata bestätigt
- Monophylie der Arachnida bestätigt
- die Position der Skorpione als Schwestergruppe der Tetrapulmonata erwies sich als statistisch robust

- Monophylie der Mandibulata (= Myriapoda + Pancrustacea)

- Bestätigung der Pancrustacea (= Crustacea + Hexapoda, d.h. Abstammung der Hexapoden nicht von Tausendfüßern!)
- Myriapoda stehen oberhalb der Chelicerata und sind die Schwestergruppe der Pancrustacea
- die Pancrustacea umfassen neben den Hexapoda drei Linien von „Krebsen“ von jeweils erheblicher morphologischer Disparität:
 - i. Oligostraca: Ostracoda, Mystacocarida, Branchiura**, Pentastomida***
(Muschelkrebse, Karpfenläuse, Zungenwürmer u.a.)
 - ii. Vericrustacea: Malacostraca, Thecostraca*, Copepoda*, Branchiopoda
(also die meisten Krebse, darunter auch Decapoda)
 - iii. Xenocarida: Cephalocarida, Remipedia
(* gehören zu den polyphyletischen „Maxillopoda“)
- die Xenocarida stellen die lange gesuchte Schwestergruppe der Hexapoda (zusammen Miracrustacea) (auch morphologische Merkmale z.B. in der Augenanatomie sprachen für eine Zugehörigkeit der Insekten zu den Krebsen)
- „Crustacea“ sind nicht monophyletisch (da Xenocarida die Schwestergruppe der Hexapoda darstellen), sondern paraphyletisch
- Hexapoda sind monophyl, Collembola stellen keine (!) separate Entwicklungslinie aus „Crustacea“ dar

** ektoparasitisch

*** endoparasitisch

Die zweisehaligen, ostracodenähnlichen **Bradoriida** (U-Kambrium bis U-Ordovizium; mit Schalen um ca. 5 mm Größe) gelten als Stamm-Euarthropoden und Schwestergruppe zu Kronen-Euarthropoden wie Chelicerata, Mandibulata und ausgestorbenen Verwandten. Ihre in Konservatagerstätten wie Chengjiang teilweise sogar dreidimensional erhaltenen Körperanhänge zeigen allerdings bereits eine erhebliche Diversität und Spezialisierung und auch offenbar konvergente Entwicklungen zu Anhängen von Kronen-Euarthropoden, was alternativ die Monophylie der Bradoriida infrage stellt; die Polyphylie der Bradoriida (mit verschiedenen Positionen im Bereich der Stammgruppe der Euarthropoden und Stamm-Mandibulata) ist nur minimal weniger plausibel als deren Monophylie.

Bereits Stammgruppen-Euarthropoden experimentierten mit Bauplänen, die sich dann erst in der Kronengruppe dauerhaft durchsetzen konnten. Miniaturisierte zweisehalige Baupläne entstanden schon früh in der Evolution der Arthropoden, ausgehend von Stamm-Euarthropoden mit zunächst recht unspezialisierten Beinen (wie die Bradoriide *Indiana sp.*); weiter abgeleitete Bradoriiden entwickelten komplexe Abhänge, die an Mandibulata erinnern. Gleichzeitig entwickelten andere Stamm-Euarthropoden wie *Isoxys* einen größeren zweisehaligen Körperbautyp. In beiden Fällen musste der plesiomorphe Bauplan der Arthropoden stark abgewandelt werden. Beide Bauplantypen wiederholten sich dann innerhalb der Mandibulata (Phosphatocopinen, Phyllocariden, einige Branchiopoda, Ostracoda). Bradoriida antizipierten somit konvergent wichtige spätere Innovationen des Arthropodenbauplans bereits im Unterkambrium (Comm. Biol 2: 329):

Kladogramm (vereinfacht):

--- verschiedene paraphyletische Linien von Stammgruppen-Arthropoden

--- dto.

----- *Yahokia*

--- *Parapetoyia*

--- *Haikoucaris*

--- *Actaeus*

--- *Alalcomenaeus*

--- *Enalikter* + *Bundenbachiellus*

--- *Oestocercus* + *Leancoilia*

--- **Bradoriida** (im monophylen Modell)

KRONEN-EUARTHROPODA:

--- Chelicerata (inkl. Artiopoda)

STAMM-MANDIBULATA:

(? --- Bradoriida gemäß LEGG et al. 2013)

--- *Marellomorpha*

--- *Agnostus*

--- *Oelandocaris* + (*Henningsmoenicaris* + *Sandtorpia*)

--- *Musacaris*

--- *Goticaris* + *Cambropachycope*

--- *Martinssonina*

--- *Klausmuelleria* + (*Hesslandona* + *Vestrogothia*)

KRONEN-MANDIBULATA

--- Myriapoda

(? --- Bradoriida gemäß HOU et al. 2010)

--- Crustacea (partiell)

--- Crustacea (partiell) + Hexapoda

Biramöse Beine (Spaltbeine) als ursprünglicher Zustand bei Chelicerata und Mandibulata (PNAS 109, 15702): wie ein Xiphosurenfund aus dem Mittelsilur von Herefordshire (GB) belegt, verfügten auch die Cheliceraten ursprünglich über echte biramöse Beine. Der Grundbauplan der Euarthropoden besteht demzufolge aus uniramösen Kopfanhängen, gefolgt von biramösen Anhängen an den weiteren Segmenten. Die abweichende Beinmorphologie in *Limulus* entstand durch Regression oder Verlust der Expression bestimmter Entwicklungsgene (PNAS 109, 15702).

Fortschrittliche Facettenaugen bereits im U-Kambrium: im U-Kambrium der Emu Bay Shale Konservat-Lagerstätte in Südaustralien (Serie 2, Stadium 4, ca. 515 MA) wurden 8 – 9 mm große isolierte nicht-mineralisierte Facettenaugen mit über 3000 streng hexagonal angeordneten großen Einzellinsen entdeckt; taxonomische Zuordnung unklar (*Redlichia* kommt mit seinen kalzitischen Augen nicht als Urheber infrage; *Anomalocaris* ist zu groß; am ehesten *Tuzoia*; *Tuzoia*-Fossilien der Fundstelle weisen 6 – 9 mm große gestielte zusammengesetzte Augen auf, allerdings lassen die artikulierten *Tuzoia*-Fossilien keine Details der Augenoberfläche erkennen).

Die Größe der Einzellinsen variiert je nach Lage (Größengradient: zum Rand hin kleiner), wodurch eine besonders empfindliche Zone (Fovea; zum besonders scharfen Sehen) entsteht. Das Tier war demnach ein aktiver Beutegreifer mit besonders scharfem Blick nach vorn (um Beute vor komplexem Hintergrund zu entdecken und den Abstand zur Beute zu schätzen), binokularem Sehen und weitem Gesichtsfeld und konnte auch bei schwachem Licht gut sehen. Vergleichbar komplexe nicht-mineralisierte Augen sind dann erst wieder 85 MA später nachgewiesen. Der Bau der Augen entspricht modernen Arthropoden wie z.B. Libellen. Sie weisen einen ähnlichen Größengradienten der Linsen auf (2,5 : 1 zwischen Mitte und Rand).

Gleichartige Trilobiten verfügten dagegen über wesentlich primitivere Augen: ihre Augen waren klein, kalzitisch, wenige Einzellinsen (< 100); Einzellinsen stets von gleicher Größe; Anordnung nicht hexagonal, sondern in Quadratgitterform. Augen mit mehr als 3000 Einzellinsen und Einzellinsen von > 60 µm Durchmesser finden sich bei Trilobiten erst ab dem frühen Ordovizium.

Die Befunde stützen die schon seit längerem aufgestellte Theorie, dass ein fortschrittliches Sehvermögen eine erhebliche (Trigger-)Rolle bei der kambrischen Explosion spielte. Neben den Trilobiten mit kleinen, einfachen, mineralisierten zusammengesetzten Augen fanden sich im Kambrium Facettenaugen auch bei den Cambropachycopiden (Stamm-Crustacea; bizarre, proportional große, medial fusionierte Facettenaugen), *Isoxys* und *Cindarella*. *Isoxys* besiedelte sowohl dunkle wie helle pelagische Areale, *Cindarella* wohl hellen Benthos (Nat. 474, 631).

Wenig später wurden aus den gleichen Schichten 2 – 3 cm große Facettenaugen (mit hochgerechnet 16700 Einzelaugen) von Anomalocariden berichtet (s. oben unter „Augen der Anomalocariden“).

[Nervensystem von Stamm-Arthropoden (*Fuxianhuia*):

Bei einigen Exemplaren des kronengruppennah positionierten Stammarthropoden *Fuxianhuia protensa* blieben – vermeintlich – sogar Gehirn und Teile des Nervensystems erhalten – als diagenetische Mineralisierungen, die sich farblich absetzen. So erwies sich der vordere Abschnitt des Nervensystems mit seinem dreiteiligen Gehirn (aus drei Ganglien) als erstaunlich fortschrittlich – er entspricht in seinem Bauplan bereits dem der modernen Malacostraca und Insekten. Branchiopoda, aber auch Chelicerata haben ein einfacher gebautes Gehirn, was die Frage aufwirft, ob der komplexe, fortschrittliche Bauplan bei *Fuxianhuia* konvergent entstanden ist (also getrennt von den Pancrustacea); ob *Fuxianhuia* kladistisch höher steht als bisher angenommen, oder ob das Gehirn bei den Chelicerata und bei den Branchiopoda sekundär vereinfacht wurde (Branchiopoden-Vorläufer gelten als mögliche Vorfahren der Insekten!).

Dass bereits unterkambrische Arthropoden über so fortschrittliche Gehirne verfügten, dürfte in einem Zusammenhang mit den komplexen visuell gesteuerten Verhaltensweisen stehen; schließlich waren zu dieser Zeit auch schon Facettenaugen entwickelt, die hinsichtlich Größe und optischer Auflösung das Niveau derjenigen der modernen Insekten und Malacostracen erreichten. Auch *Fuxianhuia* verfügte über zwei große, gestielte Facettenaugen; in den Stielen fand sich dunkles, eisenreiches Material, das als Überreste von Nervengewebe interpretiert wird. Der kurze Augensiel war offenbar beweglich und ermöglichte eine aktive Steuerung des Sehens. Und da bereits die kladistisch basaler stehenden Anomalocariden große zusammengesetzte Augen besaßen, ist zu vermuten, dass sich ein vergleichsweise modernes, hoch entwickeltes Nervensystem bereits früher (vor *Fuxianhuia*) etabliert hatte.

Das Protocerebrum von *Fuxianhuia* steht in Verbindung mit den Sehlappen und den nach vorn gerichteten Augen. Nerven aus den uniramösen Antennen führen zum Deutocerebrum. Ein dickeres Paar weiter kaudalerer Nerven weist auf das Vorhandensein eines Tritocerebrum hin und führt wohl in einen noch als problematisch zu bewertenden weiteren Körperanhang (Nat. 490, 258 + 180).

Auch an einem besonders gut erhaltenen Exemplar des „Great-Appendage-Arthropoden“ *Alalcomenaeus* aus Chengjiang (die Gattung kommt auch im Burgess-Schiefer vor) konnte die neuroanatomische Struktur von Kopf und Stamm analysiert werden, wobei der Grundbauplan aber jenem der modernen Chelicerata entspricht, was dafür spricht, die Great-Appendage-Arthropoden zu den Chelicerata s.l. (d.h. Euchelicerata + Pycnogonida) zu stellen. *Fuxianhuia* repräsentiert dagegen die Gehirnkonfiguration der Mandibulata. Damit muss die Dichotomie in die Linien zu den Chelicerata und Mandibulata bereits im U-Kambrium erfolgt sein, und die unterschiedlichen Gehirnkonfigurationen beider Linien waren bereits im U-Kambrium etabliert (Nat. 502, 364).

Weitere Funde von *Fuxianhuia* konnten die tatsächliche Existenz und Überlieferung von Gehirn und Nervensystem zunächst vermeintlich bestätigen: sie sind als kohlenstoff- oder eisenmineralhaltige Filme erhalten, und in taphonomischen Experimenten ließ sich zeigen, dass solche Strukturen erhaltungsfähig sind, wenn eine rasche Einbettung in feinkörnigen Sedimenten in sauerstoffarmer Umgebung erfolgt (Sci. 350: 729).

Eine kritische Revision der Funde sowie Vergleiche mit Fossilisationsversuchen moderner Gliederfüßer zeigte jedoch, dass die vermeintlichen Gehirnstrukturen wahrscheinlich auf Biofilme zurückgehen: Nervensystem und Gefäßsystem (wie Herz) zersetzen sich nach dem Tod moderner Gliederfüßer am schnellsten (binnen weniger Tage). Vom Darm aus breiten sich Bakterien im gesamten Körper aus und bilden Biofilme. Nach dem Zersetzen des Darmgewebes breiten sich diese Biofilme in alle anderen Organe aus und bilden dabei Strukturen, die im Kopfbereich wie ein Gehirn bzw. Nervensystem aussehen können; im Körper können sie Blutgefäßsysteme imitieren (LIU J et al., Proc. Roy. Soc. B. 2018)]

Es gibt Hinweise, dass Teile des Arthropodengehirns dem der Vertebraten homolog sein könnten: so der Zentralkomplex (ein Teil des Protocerebrums) der Arthropoden mit den Basalganglien der Wirbeltiere. Viele Parallelen (vergleichbarer Feinbau, embryologisch aus vergleichbaren Abschnitten entstammend; vergleichbare Gene werden in der Embryogenese aktiviert; gleiche Neurotransmitter; Schäden an den betreffenden Gehirnabschnitten führen zu gleichartigen motorischen und anderen Störungen usw). Allerdings ist Konvergenz nicht auszuschließen; auch gleiche funktionelle Zwänge könnten sich ähnelnde Strukturen hervorrufen (Natwiss. Ru. 9/2013, 476).

***Nereocaris* (Burgess-Schiefer) und seine Konsequenzen für die frühe Phylogenie der Arthropoden (anno 2012; Proc. R. Soc. B. 279: 4699).**

Neue Erkenntnisse zur frühen Evolution der Arthropoden lieferte im Jahr 2012 der basalste Stamm-Arthropode *Nereocaris exilis* aus dem Burgess-Schiefer (Kambrium Serie 3, Stadium 5), gleichzeitig der basalste Vertreter der paraphyletischen Gruppe der nektobenthischen Formen mit zweischaligem Rückenschild, die an der Basis der Arthropoda steht (Arthropoda hier definiert als Panarthropoda mit arthropodisierten Beinen am Stamm).

Die Arthrodisation (=Sklerotisierung des Exoskeletts einschließlich der flexibleren Verbindungen zwischen den Segmenten) entstand offenbar, um das Schwimmen zu erleichtern. Räuberische und voll-benthische Lebensweise entwickelte sich (konvergent zu den Dinocarididen) dann in der Euarthropoden-Stammlinie erst später; diese Merkmale (räuberisch, voll-benthisch) blieben plesiomorph bei Seespinnen und Eucheliceraten (Pfeilschwänzen, Arachniden) erhalten.

Nereocaris (maximale Länge bis ca. 14 cm) zeigt primitive Arthropodenmerkmale wie Beine mit mehreren Podomeren sowie als Telson ein posteriores dreiteiliges Tagma. Gestielte seitliche Augen sowie ein stabförmig gestaltetes mediales Auge. Die Augen schauten unter dem Vorderrand des Rückenschildes hervor.

Zweischaliges Rückenschild (fast oval; lateral komprimiert) mit antero-ventralen Dornen. Thorax aus 30 bis 40 Somiten, die gleichförmige biramöse Beine trugen (arthropodisiert; langer, dünne Endopode aus mehr als 10 Podomeren; kleiner, fast ovaler Exopode mit feinen Setae). Die Beine finden sich nur am Thorax und werden nach hinten zu kleiner. Der Thorax selbst ist nur schwach sklerotisiert, aber geringelt. Es ist wahrscheinlich, aber nicht gesichert, dass jeder Somit ein einzelnes Beinpaar trug.

Dahinter schließt sich ein langgestrecktes Abdomen aus ca. 60 ringförmigen Somiten an. Im Gegensatz zum Thorax ist dieses stark sklerotisiert; keine Anhänge/Beine. Das Abdomen macht mehr als zwei Drittel der gesamten Körperlänge aus. Die Somiten sind ringförmig; keine separaten Tergiten und Sterniten. Zum Telson hin nimmt die anteroposteriore Länge der Somiten zu. Der Darm ist als dunkle mediale Struktur im Abdomen erkennbar und endet im Telson.

Das Telson besteht aus drei Fortsätzen: einem kleinen dreieckigen medialen Fortsatz und je Seite einem verlängerten seitlichen Fortsatz, der sich aus drei lappen-/lanzenförmigen Elementen zusammensetzt. Das Telson erinnert (ebenso wie die schwache Sklerotisierung des Thorax) an Dinocarididen wie *Anomalocaris* und *Opabinia*.

Nereocaris verfügt, abgesehen von den gestielten Augen, noch über keinerlei spezialisierte sensorische oder als Kiefer fungierende Kopfanhänge. Dies dürfte nicht taphonomisch bedingt sein, da andere Feinstrukturen erhalten sind. Somit bleibt unklar, wie sich *Nereocaris* ernährte; Beutegreifen ist auszuschließen, Aasfressen ebenfalls schwer vorstellbar, und für einen Filtrierer waren die Endopoden zu schwach entwickelt (keine Setae an den Endopoden).

Die auf den Thorax beschränkten Beine waren komplett vom lateral komprimierten Rückenschild umschlossen. Die dünnen, filamentösen Beine waren zum Gehen auf dem Meeresgrund ungeeignet. Sie dürften aber auch wenig Vortriebskräfte beim Schwimmen entwickelt haben. Der Vortrieb dürfte daher im Wesentlichen durch das verlängerte Abdomen und das flossenartige Telson zustande gekommen sein. Die starke Sklerotisation des Abdomens (im Gegensatz zur schwachen Sklerotisation des Thorax) ermöglichte den Ansatz kräftiger Muskeln.

Dies deutet darauf, dass *Nereocaris* ein agiler Schwimmer war. Das abgeflachte Rückenschild mit seinem postero-dorsalen Kiel bot Stabilität bei Wendemanövern mit hoher Geschwindigkeit. Zusammen mit den großen seitlichen Augen konnte er so Beutegreifern entweichen. Ähnliche Merkmalskombinationen und Lebensweisen finden sich bei anderen zweischaligen Stammgruppen-Arthropoden wie *Jugatacaris* und *Pectacaris* (verlängertes Abdomen mit ringförmigen Somiten, flossenartiges Telson, *Jugatacaris* zusätzlich ebenfalls mit abgeflachtem Rückenschild, dorsalem Kiel und stabförmigem medialen Auge).

Kladogramm:

--- Außengruppen

ab jetzt: facettierte Augen

--- *Opabinia* (Lebensweise: nekto-benthisch)

ab jetzt: arthropodisierte Beine (wobei es unklar ist, ob die arthropodisierten Beine am Kopfsegment von Radiodonta wie *Anomalocaris*, *Hurdia* homolog zu den arthropodisierten Beinen am Stamm sind)
(Arthropodisierung = gegliederte Beine)

--- *Anomalocaris* + *Hurdia* (Lebensweise: nekto-benthisch)

ab jetzt: Biramie der Anhänge am Stamm, Arthrodisierung des Exoskeletts am Körperstamm

(Arthrodisierung = Exoskelett aus steifen, segmentierten Skleriten, die durch weichere membranartige Abschnitte voneinander getrennt sind)

Beginn der paraphyletischen Gruppe mit zweischaligem Rückenschild **Beginn der nektonischen Formen (paraphyl.)**

--- *Nereocaris* (nektonisch, Schwimmer!) (keine spezialisierten Beine)

--- *Jugatacaris* + *Pectocaris* (“”) (keine spezialisierten Beine)

Beginn der Formen mit Spezialisierung der 2. Kopfanhänge als Greiforgane (Great-Appendages-Arthropoden) (paraphyletisch)

--- *Odaraia* + *Branchiocaris* (nektonisch, Schwimmer!)

(Ende der nektonischen Formen)

--- *Perspocaris* + *Canadaspis* (nekto-benthisch)

(Ende der Great-Appendages-Arthropoden)

(Ende der Formen mit zweischaligem Rückenschild)

Beginn der benthischen Formen (paraphyl.)

ab jetzt: Aufteilung der Somiten am Stamm in ventrale Sterniten und dorsale Tergiten sowie paratergale Falten

--- *Fuxianhuiida*

--- *Fortiforceps*

Beginn der paraphyletischen “Megacheira” (=Short-Great-Appendage-Arthr.)

--- Fund von “Stanley Glacier” (*Stanleycaris*, M-Kambrium)

ab jetzt: Reduktion der Anzahl der Beinpodomere

- *Yohoia* + (*Parapeytoia* + [*Haikoucaris* + *Leanchoiliida*])
(zu den *Leanchoiliida* gehören neben Funden aus dem U- und M-Kambrium auch *Enalikter* aus dem Wenlock und *Bundenbachiellus* aus dem U-Devon)

(Ende der paraphyletischen "Megacheira")

ab jetzt: KRONENGRUPPEN-ARTHROPODEN

- **Pycnogonida**
- **Euchelicerata**

ab jetzt: Umwandlung der anterioren (deutocerebralen) Anhänge in Antennen

- *Burgessia* + **KL Artiopoda** (= Subklassen **Trilobita, Nectopleura, Conciliterga, Petalopleura, Xenopoda, Aglaspidida**)

(Ende der rein benthischen Lebensweise)

- **Marrellomorpha** (benthisch bis nektobenthisch)

ab jetzt: Mandibula

- *Martinssonina* (benthisch bis nektobenthisch) (O-Kambr.)
- **Myriapoda**
- **Hexapoda + Crustacea**

Auf dem Weg zu den Kronengruppenarthropoden entstanden also zunächst, bei neкто-benthischer Lebensweise, die **komplexen Augen**, dann kamen die **arthropodisierten Beine** hinzu. Ob die frontalen Greifanhänge der Anomalocarididen (Radiodonta / Dinocarididen) eine Eigenentwicklung darstellen oder homolog zu den Beinen am Stamm sind, ist unklar. Falls letzteres der Fall ist, gingen sie in der weiteren Entwicklung der Arthropodenstammlinie zunächst wieder verloren.

Es folgen dann Formen ohne Kopfanhänge mit zweischaligem Rückenpanzer, die zu rein nektonischer Lebensweise übergingen und agile Schwimmer waren. Ihr Thorax war nur schwach sklerotisiert, das Abdomen aber bereits stark sklerotisiert, da hier kräftige Muskeln ansetzten, mit Hilfe derer Abdomen und Telson für den Vortrieb beim Schwimmen genutzt wurden.

Später entwickelten diese Arthropoden mit zweischaligem Rückenschild dann (wieder?) Kopfanhänge als Greifarme (im Sinne der Great-Appendages-Arthropoden) und gingen gleichzeitig zu neкто-benthischer Lebensweise über – wie vor ihnen schon die Anomalocarididen. Das zweischalige Rückenschild wurde dann abgebaut, die Somiten teilten sich in ventrale Sternite und dorsale Tergite sowie paratergalen Falten; diese wurden benötigt, um die respiratorischen

Exopoden zu schützen, nachdem der bisher schützend wirksame zweischalige Rückenpanzer nicht mehr zur Verfügung stand.

Jetzt gingen die Arthropoden (beginnend mit den Fuxianhuiida) zu rein benthischer Lebensweise über. Aus dem zweischaligen Rückenschild wurde dabei entweder eine Kopfkapsel (wie bei den Fuxianhuiida) oder aber ein Kopfschild (bei den Megacheira und Euarthropoden)

In diesem Kontext entstand auch die Kronengruppe der Arthropoden; basal zweigen die Seespinnen ab, gefolgt von den Eucheliceraten. Danach erst entwickeln sich aus den frontalen, deutocerebralen Anhängen die Antennen. Schließlich gehen die Arthropoden wieder zu gemischt benthisch – nektobenthischer Lebensweise über, die Marrellomorpha zweigen ab. Danach entsteht die Mandibula und mit ihr die große Gruppe der Mandibulata.

Die Arthrodisation des Exoskeletts der Arthropoden erfolgte also auf dem Niveau eines flexiblen, an agiles Schwimmen angepassten Körperstammes und diente ursprünglich der Stabilisierung des Exoskeletts, an dem die für das Schwimmen benötigte Muskulatur ansetzte (bisher hatte man angenommen, dass es die Muskulatur für die Bewegung der Beine war, die eine Stabilisierung des Exoskeletts durch Sklerotisation erforderlich gemacht hatte).

Die Evolution der Arthropoden ist also gekennzeichnet durch schrittweise Hinzugewinnung der typischen Arthropodenmerkmale (Facettenaugen, dann arthropodisierte Beine, dann arthrodisiertes Exoskelett, dann gnathobasische Fortsätze), wobei die Entstehung neuer Merkmale mit Änderungen der Lebensweise einhergeht.

Manche der im obigen Kladogramm genannten Taxa wurden bisher als Crustaceen interpretiert, aber es fehlen ihnen eindeutige Crustaceenmerkmale wie z.B. 2. Antennen (vermeintliche 2. Antennen bei *Pectocaris* können bei kritischer Sichtweise nicht bestätigt werden, ebenso wenig wie Mandibeln). Phosphatocopinen und Bradoriiden stellen allerdings mandibulaten-ähnliche/-nahe Taxa dar.

(Proc. R. Soc. B. 279: 4699).

Konvergente Entwicklung großer Greifanhänge:

Große Greifanhänge entwickelten sich im Kambrium mehrfach konvergent: mindestens einmal deutocerebral und mehrfach tritocerebral. *Kodymirus* aus dem U-Kambrium (Serie 2) Böhmens, wahrscheinlich ein Aglaspida oder aus deren naher Verwandtschaft, weist ein einzelnes Paar großer Greifanhänge auf, die sich allerdings als zweite Kopfanhänge (und damit tritocerebral) erwiesen – im Gegensatz zu den großen Greifanhängen der Anomalocarididen oder Megacheira, die als proto- oder deutocerebral gelten. Die mindestens einmal entstandenen großen deutocerebralen Greifanhänge sind mehrfach unabhängig voneinander verkleinert und verkürzt worden.

Die tritocerebralen Greifanhänge von *Kodymirus* und *Branchiocaris* entstanden wohl unabhängig voneinander, ebenso die spezialisierten tritocerebralen Anhänge der Fuxianhuiiden. Einige Cheliceratengruppen vergrößerten ebenfalls ihre zweiten Kopfanhänge zu Greifbeinen (u.a. mehrfach innerhalb der Arachnida) (Natwiss. 10: 811).

Kladogramm:

--- *Shankouia*

--- *Kiisortoqia* + *Isoxys* (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Yohoia* + *Jiangfengia* + *Haikoucaris* + *Fortiforceps* + *Leancoiliidae* + **Chelicerata**

--- *Agnostus* + **Crustacea s.l.**

--- ab jetzt: LAMELLIPEDIA:

nicht aufgelöst:

Squamacula;

Sidneyia;

Retifacies;

Molaria;

Emeraldella;

Cheloniellon;

Australimicola;

Kodymirus + *Aglaspidida*;

Xandarellida + (*Burgessia* + *Marrellomorpha*)

Vergrößerte Greifanhänge:

Lobopodia: *Kerygmachela* – fraglich deutocerebral (oder protocerebral?)

Radiodonta: *Anomalocaridida* – fraglich deutocerebral (oder prorocerebral ?)

Stamm-Euarthropoda: *Fuxianhuia* - tritocerebral

„Zweischalige Arthropoden“: *Isoxys* - fraglich deutocerebral; *Branchiocaris* – tritocerebral

Short great Appendage-Arthropoden: *Megacheira*: deutocerebral

Aglaspidida-artige Arthropoden: *Kodymirus* – tritocerebral

Arachnida: *Scorpiones*, *Pedipalpi* und *Pseudoscorpiones* (jeweils konvergent):

deutocerebrale Cheliceren + tritocerebrale Greifanhänge

Eurypterida: *Mixopteroidea*: deutocerebrale Cheliceren + tritocerebrale Greifanhänge

Arthropoda inc. sed.: *Kiisortoqia* --- deutocerebral; *Captopus* – fraglich tritocerebral (Natwiss. 100: 811).

Evolution der Mandibulata

Im Jahr 2017 erbrachte *Tokummia* aus dem Burgess-Schiefer (508 MA) neue Erkenntnisse zur Evolution der Mandibulata. Zweischalig, sehr ähnlich *Branchiocaris*. Das Taxon verfügt über Mandibeln und Maxillipeden, aber auch schon krebsartige Merkmale wie ringförmige Stamm-Segmente und Basipoden mit Enditen. *Branchiocaris* und *Tokummia* wurden in die Familie *Protocarididae* gestellt. Zusammen mit anderen *Hymenocarina* (s.u.) stellen sie bereits Mandibulata und nicht, wie früher angenommen, „nur“ Stamm-Euarthropoden. Sie steigen damit im Kladogramm erheblich auf.

Verschiedene Taxa unterhalb der Mandibulata wiesen im Kambrium Larven mit Crustaceen-Merkmalen auf. Sie besetzten offenbar bestimmte ontogenetische Nischen innerhalb der Stamm-Arthropoden. Viele morphologische Neuheiten der Euarthropoden entwickelten sich im Kambrium offenbar zunächst auf dem Niveau der Larven; durch heterochrone Prozesse könnten diese morphologischen Innovationen dann recht schnell zu der raschen Abfolge der Akquisition neuer Merkmale der Kronengruppen-Arthropoden beigetragen haben. Dies könnte die hohen Evolutionsraten der frühen Euarthropoden erklären.

Crustaceen-artige Merkmale wie großes Labrum, segmentierte Exopoden am Kopf, antennulenartige vorderste Stirnanhänge finden sich bereits in Larvenstadien von Gruppen wie Cheiromorpha (*Haikoucaris*, *Yohoia*), Artiopoda (= Trilobiten und Verwandte) oder Pycnogonida – also Gruppen, die im adulten Stadium keine Merkmale zeigen, die es rechtfertigen würden, sie zu den Mandibulata zu stellen. Die crustaceen-artigen Merkmale erscheinen also schon früh in der Evolution der Euarthropoden als Adaptationen an ökologische Nischen, die von Larven besiedelt wurden, und manifestierten sich dann als pädomorphen Merkmale in frühen adulten Mandibulata. Der Körperbauplan der Mandibulata geht damit heterochron auf die Larven basaler stehender Taxa zurück.

--- Cycloneuralia (Außengruppe)

--- Lobopodia

--- *Opabinia*

--- Radiodonta

--- *Isoxys* + *Surusicaris*

--- Megacheira

--- Artiopoda

--- *Marrella*

--- Chelicerata + Pycnogonida

Ab jetzt: KRONEN-MANDIBULATA

--- Euthycarinoidea s.l.

umfassen *Fuxianhuia*, *Chengjiangocaris*, Euthycarinoidea, *Shankouia*

--- Hymenocarina; umfassen: *Canadaspis*, *Odaraia*, (*Tokummia* + *Branchiocaris*)
(segmentierte Basipoden mit multiplen Enditen)

--- Myriapoda

--- Oligostraca

--- Vericrustacea

--- Xenocarida + Hexapoda

Die großen Frontanhänge der Megacheira und von *Isoxys* stellen danach die frühesten Formen der vordersten Anhänge der Euarthropoden dar und wären demnach Vorläufer der Antennulen und Cheliceren. Die Grundform des Euarthropoden-Kopfes besteht aus vier Segmenten. (Nat. 545: 89).

DEUTEROSTOMATA: Es besteht Konsens, dass die drei Hauptphyla der Deuterostomen (Echinodermen, Hemichordaten, Chordaten) vor > 550 MA aus einem gemeinsamen Vorfahren hervorgingen. Die Chordaten teilten sich dann nacheinander in drei Subphyla auf: Urochordaten (= Tunicaten), Cephalochordaten und Vertebraten; nach neuesten molekularen Kladistiken stehen dabei die Acrania = Cephalochordaten basal, die Tunicaten bilden zusammen mit den Vertebrata die Olfactores. Die basale Stellung der Cephalochordaten wurde im Jahr 2008 mit der Analyse des kompletten Genoms von *Branchiostoma* unumstößlich bestätigt; neben molekularkladistischen Analysen sprechen auch Exons und Introns eindeutig zugunsten der basalen Position (Nat. 453, 999 + 1064)*.

Deuterostomen sind gekennzeichnet durch: hinteren Blastoporus (wird i.d.R. zum Anus), Kiemenspalten (bei Echinodermen wieder verloren gegangen) und einige weitere Merkmale.

Chordata sind gekennzeichnet durch: Chorda dorsalis, Endostylorgan (wird bei Vertebraten zur Schilddrüse), Schwanz (zur Fortbewegung/Schwimmen) [nur Chordata besitzen echte Schwänze; echte Schwänze sind dadurch definiert, dass sie sich hinter der Eingeweidehöhle, besonders hinter dem Anus, befinden]. (BENTON 2007).

Das Genom der Ascidie (ad Tunicata) *Ciona intestinalis* ist nur 5 % so groß wie das des Menschen (nur einige andere Urochordaten haben ein noch kleineres Genom). Man nimmt an, dass umfangreiche Genduplikationen in der Vertebratenlinie erfolgten, nachdem die Urochordaten und Cephalochordaten abgezweigt sind. Die starke Zunahme der Genanzahl wurde erforderlich, um die zunehmend komplexer werdenden Entwicklungsprozesse der Vertebraten zu steuern (Sci. 298, 2157):

* Das haploide Genom umfasst ca. 21900 proteinkodierende Loci. Insgesamt erwies sich das *Branchiostoma*-Genom als guter Stellvertreter für das Genom des letzten gemeinsamen Vorfahren aller Chordaten (hinsichtlich Gengehalt, Exon-Intron-Struktur und chromosomaler Organisation). Dabei stellte sich auch heraus, dass das Genom der Vertebraten zunächst zweimal verdoppelt wurde. Die Verdoppelungen erfolgten zeitlich kurz hintereinander; möglicherweise waren sie Voraussetzung für die Entstehung und den Aufstieg der Gnathostomata. Die Datierung der beiden Verdoppelungen ist unklar; irgendwann nach dem Abzweig der Tunicata, aber vor der Aufteilung der Gnathostomata in Knorpel- und Knochenfische (die Linie zu den Teleostiern erfuhr dann vor 350 MA eine weitere – dritte - Verdoppelung). Wahrscheinlich erfolgte die erste Verdoppelung vor dem Abzweig der Neunaugen, die andere danach. Die meisten Gene aus den Verdoppelungen gingen aber in der Folgezeit wieder verloren; überdurchschnittlich ist der Anteil der aus der Verdoppelung erhaltenen Gene mit Funktionen im Zusammenhang mit Signaltransduktion, Transkriptionsregulation, neuronalen Aktivitäten sowie Entwicklungsprozessen. Dies spricht zugunsten der Hypothese, dass Paraloge aus Gesamtgenom-Duplikationen für Aufgaben im Zusammenhang mit der Entwicklung neuer Eigenschaften rekrutiert wurden; ganze molekulare Pathways konnten so dupliziert werden und sich in verschiedene Richtungen entwickeln. So wurde die genetische Flexibilität und damit die Chance für Innovationen erhöht, zumal besonders duplizierte Gene aus dem Bereich der Regulation der Entwicklung erhalten und rekrutiert wurden.

Das Genom umfasst 520 Megabasen und ist sehr stark heterozygot; die Variation zwischen den Allelen größer als bei jedem anderen bisher bekannten Organismus. Insgesamt besteht aber größere Ähnlichkeit zwischen dem Genom von *Branchiostoma* und den Wirbeltieren als zwischen den Genomen zweier Manteltiere (*Ciona* versus *Oikopleura*). Für die Stammart der Chordata sind 8437 Gen-Familien anzunehmen (Gen-Familie = Gruppe von Genen, die sich auf ein bestimmtes Stammgen zurückführen lässt). Durch Duplikationen entstanden hieraus 13610 Gene beim Lanzettfischchen, 13401 beim Menschen, aber nur 7218 beim Manteltier *Ciona*. Die Genome der Manteltiere sind demnach stark modifiziert und reduziert; *Ciona* fehlen 2251 Gene der Stammart der Chordaten. Das hypothetische Genom des Stammchordaten zeigt auch große Ähnlichkeiten mit dem der Nesseltiere. Nur 239 Gene sind nur bei Chordatiern vorhanden, also evolutionäre Neuheiten. Dagegen fanden sich nur 8 Gene, die Nesseltiere haben, den Chordaten aber fehlen (Nat. 453, 999 + 1064; Natwiss. Ru.12/08, 639).

VETULICOLIA (Phylum; Stamm-Deuterostomia oder Chordaten-Schwestergruppe?), Vetulicolida (Klasse): bisher nur im U/M-Kambr. von Chengjiang (*Eoredlichia*-Zone) und Burgess-Schiefer nachgewiesen: *Vetulicola* (früher als Arthropode interpretiert), *Banffia*, *Xidazoon*, *Didazoon*, *Pomatrum* aus China, *Banffia* auch im Burgess-Schiefer, neuerdings auch aus Australien (Kangaroo Island, M-Kambrium: *Nesonektris*).

Wenige cm lang, durch deutliche Einschnürung zweigeteilter Körper aus einem voluminösen, sackartigen Vorderteil, einer großen Öffnung am vorderen Ende (als Mund interpretiert) und fünf

paarigen seitlichen rundlichen Öffnungen (Rachenspalten, Vorgänger von „Kiemenspalten“, als Öffnungen eines Kiemendarms interpretiert). Zumindest einige Arten (*Xidazoon*, *Didazoon*) weisen Spuren einer Mulde oder Falte an der Innenseite des Bodens der vorderen Körperhöhle auf, die auf ein Endostyl schließen lassen (eine drüsenreiche Furche am ventralen Pharynxboden: eine bauchseitig gelegene Rinne des Kiemendarms mit Flimmerhaaren, die Schleim produziert und bei der Ernährung mitwirkt; der Schleim transportiert die gefilterten Nahrungspartikel in die Speiseröhre und weiter in den Magen; syn. Pharynxdrüse); das fragliche Endostyl hätte eine entsprechende Position wie das Endostyl der Tunicaten oder Lanzettfischchen (nur diese haben rezent noch ein Endostyl). Von den rezenten Vertebraten weisen lediglich die Larven von Neunaugen noch ein Endostyl auf; im Rahmen der Metamorphose wird aus dem Endostyl die Schilddrüse. (Echinodermen und Hemichordaten weisen kein Endostyl auf, das deshalb als Synapomorphie der Chordaten galt). Einige Arten der Vetulicolia lassen deutlich einen kreisförmigen Fressapparat (Mund) erkennen, bei *Xidazoon* mit ca. 30 Platten.

Die hintere, schwanzartige Körperhälfte der Vetulicolia ist in 7 Körpersegmente (Somiten) eingeteilt, die je nach Art mehr oder weniger stark kutikularisiert und durch dicke Membranen voneinander getrennt sind; eine darmähnliche, gerade oder gelegentlich gebogene Struktur durchläuft die gesamte hintere Körperhälfte, die insgesamt sehr arthropodenartig wirkt (wie überhaupt das ganze Tier), abgesehen davon, dass Vetulicolia beinlos sind. Seitliche Bewegungen des „Schwanzes“ (=hinteren, segmentierten Körperabschnittes) dienen offenbar der Fortbewegung („propulsives Organ“), speziell bei *Vetulicola*, *Pomatrum*, *Didazoon* und *Xidazoon* lebten dagegen vermutlich benthisch oder epifaunal, während der verlängerte Schwanz von *Vetulicola* auf aktivere Bewegung, evtl. als aktiver Schwimmer, hinweist. Keinerlei Hinweise auf Körperanhänge und Häutungen wie bei Arthropoden; das stärkste Argument gegen eine Einordnung bei den Arthropoden sind aber die Kiemenspalten. Das Vorhandensein oberflächlicher Membranen an allen Körperrändern deutet darauf, dass die Tiere über irgendeine Art eines inneren Skeletts verfügten. Vetulicolia erinnern an „große Kaulquappen“.

Allerdings ist das Vetulicolia-Konzept nicht ganz unumstritten: im Jahr 2005 wurde mit *Skeemella* aus dem M-Kambrium von Utah ein Tier beschrieben, das einerseits Ähnlichkeiten mit den Vetulicolia, andererseits mit den Arthropoden zeigt: im Unterschied zu den bekannten Vetulicolia anderes Längenverhältnis des vorderen und hinteren Körperabschnittes, große Anzahl von Teilungen („Segmenten“), verlängertes bifides Körperende; hinterer Körperabschnitt mit Arthropodencharakter. Dies stellt den Deuterostomenstatus infrage (Palaeont. 48, 681).

Im Jahr 2007 wurde erneut eine Revision der Vetulicolia vorgenommen (Palaeont. 50, 131). Zwei Klassen: Vetulicolida und Banffozoa. Die systematische Stellung blieb unklar:

- (a) Schwestergruppe der Arthropoden, die die Beine verloren haben und Kiemenspalten konvergent zu Deuterostomen entwickelten; in diesem Konzept sind aber einige Merkmale unerklärlich
- (b) Protostomen; dann am ehesten in der Nähe der Kinorhynchia
- (c) Deuterostomen, dann am ehesten in der Nähe der Tunicata

Die Erstbeschreiber von *Didazoon* halten die Vetulicolia für „basale Deuterostomen“, d.h. unterhalb der Abspaltung der Hauptlinien (Echinodermen, Hemichordaten, Chordaten); danach müssten die pharyngealen Spalten („Kiemenspalten“) bei den Echinodermen wieder verlorengegangen sein (ein Kiemendarm kommt heutzutage nur bei Hemichordaten und Chordaten, nicht bei Echinodermen vor). Andererseits könnten die Vetulicolia aber die Schwestergruppe der Chordaten sein, nach der Abspaltung von (Echinodermen + Hemichordaten); auf diese höhere Position deutet das vermeintliche Endostyl (die Kombination aus Endostyl, aber Fehlen einer Chordaanlage spricht für eine Position als Schwestergruppe der Chordata). Der letzte gemeinsame Vorfahr der Chordaten hätte danach einem Vetulicolia geglichen – der einzige

Unterschied wäre das vermeintlich fehlende Notochord der Vetulicolia (Notochord = Synapomorphie der Chordata, die alle Chordaten zumindest in einem bestimmten Lebensstadium aufweisen; Tunicaten verlieren es im Adultstadium, bei den meisten Wirbeltieren wird es von der Wirbelsäule umgeben); aus diesem Grund wurden die Vetulicolia bisher auch nicht bei den Chordaten eingeordnet. *Nesonektris* (500 MA, aus Australien) verfügt aber über eine stabförmige Struktur, die als Notochord interpretiert wird – und damit die Zugehörigkeit zu den Chordaten belegt (womit sich die Frage stellt, weshalb bei allen anderen Taxa der Vetulicolia noch nie Hinweise auf ein Notochord gefunden wurden?).

Ohnehin entspricht der Bauplan der Vetulicolia aber demjenigen, den man als archetypisch für die primitivsten Chordaten hält. Schon ROMER vermutete 1972 (sog. somato-viscerale Theorie), dass der Körper der Wirbeltiere aus zwei separaten Einheiten zusammengesetzt ist: einer visceralen (innere Organe, glatte Muskulatur, damit assoziierte Innervation) und einer somatischen (Skelett, Muskulatur der Körperwand, ZNS und Sinnesorgane). Nach ROMERs Theorie waren primitive Chordaten wie Tunicaten ausschließlich visceral (sackartiger Pharynx und Darm mit sehr rudimentärem Nervensystem). Wirbeltiere entwickelten sich, indem der somatische Teil entwickelt wurde, primär als ein Fortbewegungsorgan im hinteren Teil des Tieres (wie der fortbewegungsrelevante Schwanz der Manteltier-Larven). Bei den Wirbeltieren wuchs der somatische Teil weiter nach vorn und dorsal, den visceralen Teil (der überwiegend aus Rachen und Kiemensystem besteht) bedeckend und schließlich einkapselnd. Die strenge Teilung der Vetulicolia in einen vorderen und hinteren Teil entspricht dem Modell von ROMER.

Banffia (U- bis M-Kambr.) ist möglicherweise der primitivste Vertreter: ebenfalls zweigeteilter Körper mit segmentiertem Hinterabschnitt. Mund mit einem Kreis aus kutikulären Falten; bisher aber keine Äquivalente von Kiemenspalten nachweisbar.

Die primäre Funktion der „Kiemenspalten“ (die man bei *Xidazoon*, *Didazoon* in primitivster Form vorfindet, während sie bei *Vetulicola* schon komplexer gebaut sind und filamentäre Strukturen aufweisen) dürfte die Abgabe überschüssigen Wassers gewesen sein; möglicherweise wurden sie erst sekundär für die Atmung und zur Aufnahme suspendierter Nahrung genutzt. Die Kiemenspalten der primitivsten rezenten Deuterostomen, der Eichelwürmer (ad Hemichordata), sind bereits hoch spezialisiert und ähnlich jenen des Lanzettfischchens, auch wenn keine engere Verwandtschaft zwischen beiden Gruppen besteht (Hemichordaten stehen eher in der Nähe der Echinodermen). Bei Vetulicolia stehen die Kiemenspalten recht weit auseinander; ihre dichtere Anordnung in den meisten Deuterostomen resultiert dann aus den Anforderungen der Atmung. Noch strittig ist, ob auch Calcichordaten Kiemenspalten aufweisen (*Cothurnocystis*); diese wären dann ebenfalls normalerweise weit auseinanderliegend wie bei Vetulicolia, außer bei stark abgeleiteten Formen wie *Scotiaecystis* mit ebenfalls eng stehenden (potentiellen) Kiemenspalten.

Kladistik: nach molekularen Daten besteht eine enge Verbindung zwischen Hemichordaten (die Kiemenspalten aufweisen) und Echinodermen (ohne Kiemenspalten). Möglicherweise sind bestimmte Merkmale adulter Chordaten und Hemichordaten daher Grundmerkmale aller Deuterostomia und bei den Echinodermen verlorengegangen.

Möglicherweise sind die Vetulicolia auch mit den Yunnanozoa enger verwandt; letztere haben ebenfalls einen „anterioren“ Teil (mit „Rüssel“) mit Kiemenspalten und einen segmentierten und kutikularisierten Hinterteil; der Körper ist länglich, grob fischähnlich, aber mit Hinweisen einer partiellen Trennung der anterioren und posterioren Region; der Bauplan der Yunnanozoa geht offenbar auf das Überlappen der beiden Körperabschnitte (anterior + posterior) zurück. Auch *Haikouella* scheint zu den Yunnanozoa zu gehören (s.unten: *Haikouella*-Problem). Kladistisch stehen die Yunnanozoa aber evtl. näher zu den Hemichordaten als zu den Chordaten und damit relativ basal innerhalb der Deuterostomia. Da bei den

Yunnanozoa der Nachweis einer Chorda bisher unsicher ist, könnten die Yunnanozoa aber auch zu den Vetulicolia gehören.

Kladogramm (nach Nat. 414, 409, modifiz.):

- Außengruppe: Protostomia (Arthropoden, Mollusken usw.)
 - ab jetzt: DEUTEROSTOMIA (Blastopore wird zum Anus, nicht zum Mund; radiale Embryonalteilungen)
 - ab jetzt: Rachenspalten vorhanden
 - ? --- mögliche Position der Vetulicolia (nach SHU et al.)
 - Abzweig zu Hemichordaten + Echinodermen (Echinodermen hätten danach die Rachenspalten wieder verloren, auch larval)
 - ab jetzt: Endostyl
 - ? – 2. mögliche Position der Vetulicolia
 - ab jetzt: CHORDATA (Synapomorphie: Notochord)
 - ? – 3. Position der Vetulicolia aufgrund von Notochordnachweis bei *Nesonektris* (ergänzt)

(Nat. 414, 407 + 419, ergänzt).

Der Nachweis des Notochords bei dem 12,5 cm langen, frei schwimmenden, filtrierend lebenden *Nesonektris* spricht für die Position innerhalb der Chordata, konkret in der Nähe der Tunicata (BMC Evol. Biol. 14: 2124):

- Protostomia
 - Echinodermen + Enteropneusta
 - Cephalochordata
 - Tunicata + Vetulicolia
 - Yunnanozoa
 - *Pikaia*
 - Conodonten + Vertebraten

„**Pipisciden**“: Nach einem Fund aus dem Oberkarbon (*Pipiscius*, Mazon Creek) wurden die Pipisciden mit ihrem in dieser Form einmaligen ringförmigen Mundapparat als eine Gruppe der Agnathen interpretiert. Ein entsprechender Fund (mit analoger Mundanatomie) aus Chengjiang (*Xidazoon*, 8,5 cm, s.o.) lässt jedoch daran zweifeln, dass es sich bei den Pipisciden um Agnathen handelt. Sie könnten auch Stamm-Deuterostomier oder Vorfahren der Agnathen sein, bzw. gar nichts mit den Agnathen zu tun haben, oder aber die Ähnlichkeit des kreisförmigen Mundapparates (wohl zum Einsaugen von Detritus, aber evtl. auch zum Festsaugen an Beutetieren oder festen Substraten) beruht auf Konvergenz (wobei dann *Pipiscius* ein echter Agnath sein könnte), da mit Ausnahme des Mundapparates nur wenige Ähnlichkeiten zwischen diesen *Pipiscius* und *Xidazoon* Funden bestehen. *Pipiscius* weist Flossenstrahlen und wahrscheinlich Myotome aus, so dass seine Beziehung zu den Agnathen solider zu begründen ist als bei *Xidazoon*. Möglicherweise ist also *Pipiscius* ein echter Agnath, während *Xidazoon* eher in der Nähe von *Yunnanozoon* steht, dessen Segmentation und einige andere Merkmale eine Ähnlichkeit mit *Xidazoon* aufweisen; eine Rekonstruktion von *Y.* zeigt letzteren mit einem annulären, plattigen, oralen Apparat ähnlich dem der beiden „Pipisciden“.

TOLWP stellt *Pipiscius* zu den Neunaugen (s. O-Karbon).

Saccorhytus coronarius (mindestens 529 MA):

Ältester sichere Deuterostomia (Shaanxi, Südchina), einige MA älter als die Chengjiang-Fauna, orsten-artige Konservatlagerstätte, phosphatisierte Mikrofossilien; Alter: Fortunian (Orsten-artige Erhaltung: phosphatisierte Mikrofossilien, die durch Säurebehandlung aus Kalkstein herausgelöst werden; sie sind so gut erhalten, dass sie im Raster-Elektronenmikroskop untersucht werden können).

Nur 0,55 bis maximal 1,3 mm lang, 0,8 mm breit und 0,9 mm hoch, wahrscheinlich Bestandteil der Meiofauna (Mesofauna) im Sediment. Es gibt keine Hinweise, dass es sich um Larven handeln könnte (keine morphologischen Unterschiede innerhalb des Größenspektrums). Heutzutage gehören nur sehr wenige Deuterostomen der Meiofauna an. Zwar kann eine planktonische Lebensweise nicht völlig ausgeschlossen werden, die Form spricht aber für eine mesofaunale Lebensweise im Sandlückensystem des Sediments. Die vermeintlichen Setae könnten eine Rolle beim Tastsinn und zur vorübergehenden Verankerung gespielt haben. Allerdings sind die meisten modernen Bewohner des Sandlückensystems deutlich kleiner und wurmförmig.

Große Ähnlichkeit mit Vetulicolia und Vetulocystiden. Die kladistische Position ist unklar; möglich ist eine basale Stellung in der Linie zu den Vetulicolia, ebenso denkbar wäre aber auch eine Position in der Stammgruppe der Ambulacraria (= Echinodermen + Hemichordata). So gibt es keinen Hinweis auf einen After, was auch die Frage aufwirft, ob es sich um sekundär vereinfachte (und verkleinerte) Formen handelt, oder ob die frühen, basalsten Deuterostomen in der Meiofauna evolvierten.

Form einer langgestreckten Kugel (ellipsoid), bilateral-symmetrisch, große flexible, dehnbare ventrale Mundöffnung (0,3 – 0,5 mm groß), von zwei Ringen radialer Falten umgeben (innerer Kreis mit Protuberanzen, wohl als Sinnesorgane); der Mund konnte offenbar flexibel an die Größe der Beute angepasst werden. Auf beiden Körperseiten eine Reihe mit je vier kegelförmigen Öffnungen unterschiedlicher Größe, von denen die dritte am größten und die letzte am kleinsten war. Man vermutet, dass durch den Mund sowohl Beutetiere aufgenommen wurden, wie auch Wasser eingesaugt wurde, das nach Nahrungspartikeln filtriert wurde und dann über die Öffnungen wieder ausströmte (Prinzip des Kiemendarms). Die kegelförmigen Öffnungen könnten ein Vorläufer der Kiemenspalten gewesen sein (die dann bei Echinodermen wieder verloren gingen). Sie erinnern besonders an jene der Vetulicolia. Daneben kleinere Poren, auf denen sich möglicherweise sensorische Strukturen (Setae = Borsten) befanden. Im Mittelteil wenige nach vorn gerichtete Dörnchen.

Bemerkenswert ist der fehlende After (frühe Deuterostomen haben einen durchgehenden Darm); ggf. ging der After sekundär verloren (wie bei Brachiopoden und Schlangensterne).

Die Biologie von *Saccorhytus* spricht für eine direkte Entwicklung und gegen die Annahme, dass frühe Deuterostomen einen Lebenszyklus mit einer fressfähigen Larve durchliefen.

Es wird angenommen, dass das Tier über eine Cuticula verfügte – dafür sprechen die Faltungweise der Körperoberfläche sowie die vermeintlichen Borsten sowie eine mögliche Zweilagigkeit der Körperoberfläche. Eine Cuticula wäre aber für Deuterostomia sehr ungewöhnlich und unwahrscheinlich (Natwiss. Ru. 2/17: 84).

Eine Schlüsselinnovation der Deuterostomia waren offenbar die seitlichen Öffnungen, die dann später als Kiemenspalten kooptiert wurden (Kiemendarm). Da die Diffusion von Sauerstoff über die Körperoberfläche für die kleinen Tiere ausreichend war, könnte es sein, dass der Übergang von konischen Öffnungen zu Kiemenspalten im Zusammenhang mit einer Zunahme der Körpergröße erfolgte, als die Diffusion von Sauerstoff über die Körperoberfläche nicht mehr

ausreichte. In Abwesenheit eines Afters könnten die Körperöffnungen aber auch zu Zwecken der Ausscheidung entstanden sein.

10 – 20 MA später, in der Serie 2 – 3 des Kambriums (520 – 510 MA), waren die Deuterostomia bereits in Echinodermen, Hemichordaten, Tunicaten und Vertebraten aufgegliedert, außerdem problematische Gruppen wie Cambroerniden (mit den Eldoniida), Vetulicolia, Vetulocystiden und Yunnanozoa. Die rasche Diversifikation macht es schwierig bis unmöglich, den Ur-Deuterostomen zu rekonstruieren.

Mögliches Kladogramm (nicht robust):

I --- Ambulacraria (Echinodermata + Hemichordata)

I --- Chordata

I --- *Saccorhytus*

--- Vetulocystiden (*Vetulocystis* + *Dianchicystis*)

Ab jetzt: VETULICOLIA

--- *Banffia* + *Heteromorphus*

--- *Vetulicolia*, *Beidazoon*, *Ooedigera*, *Yuyuanozoon*, *Didazoon*, *Xidazoon*, *Pomatrum*

(Nat. 542: 170 + 228)

Die Klassifizierung des Fossils als Deuterostomia wird allerdings auch infrage gestellt (Natwiss. Ru. 2/17: 84).

echi-echi ukam

ECHINODERMATA: rez. ca. 6300 - 7000 Arten (fossil: 13000 Arten); explosionsartige Entwicklung im Kambrium, sicher nachgewiesen ab Furonian (s.u.: *Yanjiahella*). Der Stamm wird in 4 Unterstämme gegliedert, von denen zwei im U-Kambr. und einer im M-Kambr. erschienen; die im U-Ordov. nachgewiesenen Asterozoa haben evtl. Vorläufer im U-Kambr. (Stromatocystoidea).

Gemeinsames Merkmal der Echinodermen ist das Stereom, das aus Kalzitkristallen besteht, die in einer maschenartigen Struktur organisiert sind; die Poren des Stereoms sind mit Hautzellen und Fasern besetzt. Der genetische Apparat für die Kalzit-/Stereom-Bildung – neuerdings nach Sequenzierung des kompletten Genoms des Seeigels *Strongylocentrus* identifizierbar – muss bereits im U-Kambrium etabliert worden sein. Die gute fossile Überlieferung der Echinodermen-Skelette beruht auf dem stabilen, magnesiumreichen Kalzitgerüst des Stereoms.

Die Stylophoren sind die basalsten Echinodermen mit einem Stereom, die Soluta sind die basalsten Echinodermen mit Ambulacralsystem; dieser Organisationsgrad war bereits vor 520 MA erreicht. Andere Stammgruppen-Echinodermen wiesen zu jener Zeit (U-Kambrium bzw. M-Kambrium) neben Stereom und Ambulacralsystem sogar schon die Pentaradialität auf (Edrioasteroidea, Eocrinoidea). Die letzten Stammgruppen-Echinodermen erloschen im Karbon (Stylophora) und Perm (Edrioasteroidea), wobei Edrioasteroidea aber neuerdings als Kronengruppen-Vertreter gelten (vgl. Nat Comm. 10: 1366).

„Moderne“ Echinodermen erschienen mit den ersten Seelilien vor ca. 485 MA im untersten Ordovizium, Seeigel erst im O-Ordov. (ca. 450 MA). Die meisten rezenten Klassen erschienen im ausgehenden Paläozoikum und frühen Mesozoikum (Sci. 314, 956).

Die pentaradiale Ambulakralsymmetrie entstand nur einmal in der Evolution der Echinodermen. Frühe Echinodermen weisen eine bilaterale 2-1-2-Anordnung auf: drei Ambulacralia strahlen vom Mund aus; die beiden seitlichen Ambulacralia teilen sich dann während der Ontogenie und auf diese Weise entstehen dann die 5 Ambulacralia adulter Tiere. Insgesamt entstanden im Kambrium und Ordovizium ca. 30 Linien der Echinodermen, viele mit einem aberranten Ambulacralsystem mit 1 bis 4 Ambulacralia. Diese aberranten Morphologien entstanden fast ausschließlich durch paedomorphe Ambulacralia-Reduktion, indem bestimmte Stadien der Ambulacralia-Entwicklung in der Ontogenie (die in drei voneinander unterscheidbaren postlarvalen Stadien erfolgt) ausgelassen wurden. Sowohl die echte pentaradiale Symmetrie der Eleutherozoa wie die pseudo-pentaradiale Symmetrie der Blastoidea gehen auf kompletten bzw. weitgehenden Verlust der 2-1-2-Symmetrie in der frühen Ontogenese zurück (Paleobiol. 33, 149).

Systematik der Stachelhäuter:

UST **Echinozoa**: U-Kambr. bis rezent

KL **Helicoplacoidea**: nur U-Kambr. (*Helicoplacus*; insgesamt 3 Gatt., Atdabanian bis unt. Botomian)

KL **Edrioasteroidea**: U-Kambr. (Botomian) bis ob. Rotliegendes, ? O-Perm (max. Größe: nur 6 cm)
(incl. Stromatocystitida: *Stromatocystites*: Botomian bis M-Kambr.)

KL Holothurien: ??M-Kambr., ab Ordov., rez. ca. 1430 Arten; rezent bis 2 m Länge
(die Sepk.-Datei weist Holothurien erst ab Ems aus!; insgesamt 96 fossile Genera bekannt)

KL Echinoidea: ab M-Ordov.; 850 fossile und rezente Gattungen; ca. 900 rez. Arten

KL Ophiocystioidea: Arenig bis M-Devon (Eifelium), insgesamt 6 Gattungen

KL Cyclocystoidea: U-Ordov. bis ob. Mississippian (20 Gattungen, 40 Arten)

UST **Crinozoa**: U-Kambr. bis rez. (manchmal wird ein eigener Stamm Blastozoa ausgegliedert)

KL **Eocrinoidea**: Atdabanian bis Wenlock (UST Blastozoa)*

Nach Sepk.-Datei 36 fossile Gattungen in folgenden Ordnungen:

Ascocystitida: Atdabanian bis Caradoc

Imbricata: nur Botomian (2 Gatt.)

Gogiida: M-Kambrium bis Llandeilo

Trachelocrinida: nur Franconian (mittl. O-Kambrium) (1 Gatt.)

Gattungen inc. sed.: bis ob. Wenlock

KL Paracrinoidea: M-Ordov. (Llanvirn) bis U-Silur (Llandovery, 18 Gattungen)

KL Cystoidea: ?Kambr., U/M-Ordov. bis O-Devon; wahrsch. Stammgruppe der Blastoidea
(UST Blastozoa)*

nach Sepk.-Datei zwei Klassen:

1. **KL Diploporita**: M-Kambrium (*Lichenoides*) bis Eifelium (*Eucystis*); insgesamt 45
Genera, überwiegend ordovizisch, nur vier Gattungen erreichen das Devon

2. **KL Rhombifera**: unt. Tremadoc bis Frasn (nur 2 Gatt. erreichen das Frasn);
insgesamt 73 Gattungen

KL Parablastoidea: O-Kambrium (Franconian) bis unt. Caradoc (4 Gatt., z.B. *Cambroblastus*)
(Sepk.-Datei)

KL Blastoidea: M-Ordov. bis O-Perm (ca. 400 Arten bekannt) (UST Blastozoa)*
(IVANOV: ?Kambrium, Gotlandium bis Perm; Maximum im O-Paläozoikum)

KL Edrioblastoidea: M-Ordov. (UST Blastozoa)*

KL **Crinoidea**: U-Ordov. bis rezent; fossil > 5000 Arten bekannt (Maximum in U-Karbon), rezent 620
Arten, davon ca. 500 non-sessile Haarsterne; SEPK. nennt aber schon *Echmatocrinus*
aus dem Burgess-Schiefer als Crinoide, wobei dieses Taxon aber sehr umstritten ist;
es werden auch Affinitäten mit den Octocorallia diskutiert

*IVANOV stellt einen eigenen UST Blastozoa neben dem UST Crinozoa auf; zum UST Blastozoa gehören dann die Eocrinoidea, Cystoidea und Blastoidea. Die Eocrinoidea gelten dabei als primitive Blastozoa, auf die die beiden anderen Klassen zurückgehen.

UST Homalozoa** (=Carpoidea): Toyonian (oberstes U-Kambr.) bis M-Devon, Mitrata bis Karbon (Pennsylvanian)

Alte Gliederung:

KL Homostelea (= O Cincta): M-Kambr. (4 Gattungen, auf M-Kambr. beschränkt; starben noch vor dem Furongian aus)

KL Homoiostelea (= O Soluta): oberstes U-Kambrium (Toyonian) bis Eifel, insgesamt 16 Gattungen (1 unbenannte bereits im Toyonian; 2 Gatt. im M-Kambr., 3 Gatt. im Devon) (nach Sepk.-Datei)

KL Stylophora = Calcichordata: unt. M-Kambr. bis unt. O-Karbon (insgesamt 63 Gattungen)
Cornuta (unt. M-Kambr. bis Ashgill)
Mitrata (Tremadoc bis O-Karbon)

UST Asterozoa: ab U-Ordov. (s. dort) (rez. 1745 Seesternarten, 2300 Schlangensterntarten), rezent bis 1 m Durchmesser

Daneben gibt es noch einige kurzlebige Echinodermata: **Stromatocystoidea** (U- und M-Kambr., wahrsch. Stammgruppe der Edrioasteroidea und Asterozoa, in der Sepk.-Datei als Stromatocystitida – Botomian bis M-Kambr. – in die KL Edrioasteroidea gestellt), **Lepidocystoidea** (nur U-Kambr., freilebend, polypenhaft) und **Camptostromatoidea** (radiär-symmetrisch, medusenhaft), neuerdings zu Edrioasteroiden gestellt.

**Die Homalozoa (Cornuta, Carpoidea) sind möglicherweise ein sehr früher Seitenzweig der Echinodermen; sie haben bereits die typischen Elemente des Echinodermenskeletts, aber noch kein Ambulacralsystem (Wasserkreislauf). Die chordatenähnlichen Eigenschaften sollen auf Konvergenz beruhen (s. M-Kambrium). Andererseits gibt es Anzeichen für Kiemenspalten bei den Cornuta (s. M-Kambrium) und Mitrata (s. Oberkarbon).

Vetulocystiden (=Stammgruppe Vetulocystida): primitivste Echinodermen (2 Arten aus zwei monotypischen Gattungen: *Vetulocystis*, *Dianchicystis*) aus den 520 MA alten Chengjiang-Schichten (*Eoredlichia*-Zone) mit Ähnlichkeiten zu den Vetulicolia einerseits und Homalozoa andererseits. Es handelt sich um die einzigen Echinodermen der Lagerstätte; sehr fraglich sind eine vermeintliche Crinoide (wohl eher Lophophorate) und eine Eocrinoide (wohl eher Arthropode). Ursache für den Mangel an Echinodermen an dieser Lagerstätte könnte der reduzierte Salzgehalt im damaligen Meerwasser an diesem Ort gewesen sein.

Bauplan: Zweiteilung in verbreiterte Theca und eine kürzere schwanzartige Struktur; Theca länglich, wohl von gewisser Flexibilität und Formveränderlichkeit; keine Hinweise auf kalkiges oder andersartiges hartes, plattes Exoskelett. Oberfläche glatt, ohne Hinweise auf Mineralisierung, lediglich mit zwei vorstehenden stumpfen Kegeln mit zahlreichen radialen Rippen (rosettenförmige Struktur), die zu einer Öffnung konvergieren (vorderer Kegel dürfte Mundöffnung sein, hinterer – in der Nähe zum Schwanz - vermutlich After), und einem Atmungsorgan in der Nähe der Grenze zwischen Theca und „Schwanz“. Der „Mund“ ähnelt insbesondere dem der Stylophoren, der vermeintliche „After“ (evtl. mit anderen Funktionen, z.B. Gonopore) ähnelt dem After von Soluta, Ctenocystoidea (ad Homalozoa; nur 2 Gattungen, aufs M-Kambrium beschränkt), Cystoidea und Eocrinoidea. Weniger Klarheit besteht bzgl. der linsenförmigen Struktur mit lamellenförmiger Oberfläche, die als Atmungsorgan vermutet wird. Man geht davon aus, dass über den Mund Wasser aufgenommen wurde und dieses entweder dann durch die linsenförmige Atemöffnung oder aber durch den After wieder austrat (filtrierende Ernährungsweise über einen „Kiemendarm“). Im Zentrum des Schwanzes röhrenförmige Struktur (Darm?).

Vetulocystiden waren vermutlich halb sesshaft, mit langsamer Bewegungsmöglichkeit, evtl. durch Seitwärtsbewegungen des Schwanzes, aber wohl weitgehend stationär, evtl. mit dem Schwanz im Sediment verankert, mit der Theca und ihrer vorderen Öffnung nach oben stehend.

Im Vergleich mit den Tunicata entsprechen die beiden kegelförmigen Öffnungen den atrialen und branchialen Siphons der Tunicaten; deren Ein- und Ausströmöffnungen sind in der Regel ebenfalls auf Erhebungen lokalisiert.

Vergleich mit den Vetulicolia (Stammgruppen-Deuterostomen): diese haben Segmentation und Kiemenspalten; gemeinsam mit Vetulocystiden sind der allgemeine Bauplan mit einer großen vorderen Sektion mit einer vermeintlichen pharyngealen Öffnung sowie einem posterioren Schwanz, vermeintliche Segmentation des Schwanzes (bei Vetulocystiden vermeintlich, bei Vetulicolia gesichert) und der (bei Vetulocystiden so interpretierte, aber nicht ganz gesicherte) Darm.

Vergleich mit den Homalozoa (Cincta, Ctenocystoidea, Soluta, Stylophorata; evtl. kein Monophylum, sondern paraphyletisch): Die Homalozoa repräsentieren eine Reihe von Schlüsselstadien der frühen Entwicklung der Echinodermen: Beibehaltung eines zweigeteilten Bauplanes; in Cincta und Soluta Akquisition eines Armes zur Nahrungsaufnahme oder Ambulacrum (und Wassergefäßsystem), einhergehend mit der Reduktion und schließlich dem Verlust der Kiemenspalten. Die Vetulocystiden besitzen eine Reihe von Theca-Öffnungen (s.o.), die jenen der Homalozoa entsprechen. Der Vergleich ist aber deshalb schwierig, weil nur einige Homalozoa ein Ambulacrum haben, auch ist die Form des Schwanzes der Homalozoa unterschiedlich, wohl deshalb, weil sie sich von einer primär beweglichen zu einer mehr sessilen Lebensweise entwickelten. Der Grundbauplan der Vetulocystiden mit seiner anterior-posterioren Gestaltung und den Theca-Öffnungen zeigt Ähnlichkeiten mit den Homalozoa.

Die nachfolgende Kladogramm (s.u.) ist provisorisch aus folgenden Gründen:

- (a) die funktionelle Anatomie der Vetulocystiden beruht auf einigen Annahmen
- (b) Position der Yunnanozoa kontrovers (näher zu Hemichordaten, Prächordaten oder Craniaten?)
- (c) Position der Homalozoa innerhalb der Echinodermen und ihrer einzelnen Gruppen untereinander sehr strittig
- (d) Es wurde daher dem Konzept der Ambulacraria gefolgt (d.h. Echinodermen und Hemichordaten als Schwestergruppen); Vetulicolia wurden als Stammgruppen-Deuterostomen eingeordnet.

Phylogenetische Position der Vetulocystiden:

In dieser Phylogenie markieren die Vetulocystiden den Übergang von der aktiven Lebensweise der Vetulicolia-artigen Organismen zu einem halbsessilen zweigeteilten Tier (Vetulocystiden), das eine Tendenz in Richtung auf die Homalozoa zeigt. Im Vergleich zu den Vetulicolia kam es bei den Vetulocystiden zu einer Reduktion des Atmungssystems von den Kiemenspalten der Vetulicolia zu einer einzigen Struktur in der Nähe des Schwanzansatzes, und zur Reduktion des Darms auf die Theca mit der begleitenden Entwicklung des oralen und analen Kegels. Allerdings gibt es keine Hinweise auf ein wasserführendes System in den Vetulocystiden; seine Entwicklung (einschl. der damit verbundenen Ambulacra) sowie die Entwicklung eines kalzitischen Skeletts waren dann der nächste Schritt auf dem Weg zu den Echinodermen, oberhalb der Vetulocystiden. Gleichzeitig verdichteten sich durch die Entdeckung der Vetulocystiden die Argumente, dass es sich bei den „Calcichordaten“ um Echinodermen und eben nicht um Tunicaten, Cephalochordaten oder Vertebraten handelt.

--- Segmentation

--- zweigeteilter Körperbauplan

--- Kiemenspalten

--- VETULICOLIA (5 Paare Kiemenspalten) (Stamm-Deuterostomia)

Dichotomie:

a) --- AMBULACRARIA:

-- Verlust der anterioren Segmentierung

-- Hydropore

-- diffuses Nervensystem

-- HEMICHORDATA

intern: - dorsaler und ventraler Nervenstrang

- ? Yunnanozoa (6 Paare Kiemenspalten)

- Verlust der posterioren Segmentation
 - tri-coelomer Körper
 - multiple Kiemenspalten
 - Stomochord
- Reduktion der Kiemenspalten
- Darm auf vorderen Körperabschnitt beschränkt
- VETULOCYSTIDEN (Stamm-Echinodermen)
 - oraler/analer Kegel mit „Rippen“/rosettenförmiger Struktur
- kalkiges Stereom
- STYLOPHORA (Stamm-Echinodermen)
 - Wassergefäßsystem
- ANDERE HOMALOOZOA (Stamm-Echinodermen)
 - Verlust des Schwanzes
 - Verlust der Kiemenspalten
 - Pentaradialität
 - ALLE ÜBRIGEN ECHINODERMEN
- b) --- CHORDATEN
 - ? YUNNANOZOA
 - Notochord
 - Myomere
 - UROCHORDATA
 - intern: - Verlust Segmentation
 - Kiemenkorb
 - Larvenstadium
 - [-- CEPHALOCHORDATEN (multiple Kiemenspalten) (*Amphioxus*)]*
 - Neuralleiste
 - dreiteiliges Gehirn
 - VERTEBRATA

* nach neuen Daten basaler als Urochordata

(Nat. 420, 422 + 411)

Danach wäre eine filtrierende Ernährungsweise über Kiemenspalten und Kiemendarm ein ursprüngliches Merkmal der Deuterostoma, das dann bei der Entwicklung der Echinodermen oberhalb der Stamm-Echinodermen wieder verloren ging, möglicherweise innerhalb der offenbar paraphyletischen Homalozoa.

Die **Helicoplacoiden** des U-Kambr. gelten als primitivste Echinodermen *mit* Ambulacralsystem (mit erst 3 statt 5 Ambulacralia). *Arkurua* aus der Ediacara-Zeit war dagegen bereits pentaradial organisiert; da es sich bei ihm auch um einen Cnidarier handeln könnte, muß die Pentaradialität der Echinodermen nicht schon im Präkambrium angelegt worden sein, d.h. die Helicoplacoidea könnten durchaus das Übergangsstadium darstellen zwischen der Entstehung des Ambulacralsystems und der Einführung der Pentaradialität. Die Homalozoa (Cornuta) wären danach die Schwestergruppe aller Echinodermen mit Ambulacralsystem, die Helicoplacoidea die Schwestergruppe aller anderen Echinodermen ex Cornuta (s. M-Kambrium).

Die **Edrioasteroidea** (Botomian bis ob. Rotliegendes, ? O-Perm) gehören zu den ältesten Echinodermen; keine fünfstrahlige Symmetrie, meistens ohne Stiel oder aber nur kurzer kräftiger Stiel, meist mit Platten bedeckt. 65 Gattungen bekannt (Sepk.), ca. 100 Arten. Manche Arten konnten sich ziehharmonikaartig in die Höhe strecken und erreichten dann bis 10 cm Länge (Höhe) (*Rhenopyrgus*, Hunsrückschiefer). Durchmesser klein, im Unterdevon bis 6 cm, im Karbon sogar bis 7 – 8 cm.

Evtl. stammen von ihnen die Crinoiden ab (J. Pal. 83, 350). Kontra vgl. Nat. Comm. 10: 1366 (s.u.)

Pelmatozoa: im Bereich der Grenze U-/M-Kambrium (Marokko) finden sich die ältesten Reste von Pelmatozoen. Insgesamt fanden sich drei Typen von holomeren Stielgliedern, die vermutlich auf drei verschiedene gestielte Taxa zurückgehen. Wie bei modernen gestielten Crinoiden wurden die einzelnen Stielglieder durch lange Kollagenbündel zusammengehalten, und es gab bereits eine primitive Form der gelenkigen Verbindung zwischen aufeinanderfolgenden Stielgliedern, u.a. um Torsionsbelastungen zu widerstehen (J. Pal. 82, 737).

Helicocystis aus dem Unterkambrium Marokkos (520 MA) mit spiralig angeordneten Platten; es handelt sich um den primitivsten pentaradialen Echinodermen. Körper sessil auf kurzem Stiel, zigarrenförmig nach oben in die Wassersäule ragend, konnte kontrahiert und expandiert werden (kurz-breit-kugelförmig oder lang-dünn-zigarrenförmig); Mund terminal (oben). Nach kladistischer Analyse wohl intermediär zwischen Helicoplacoiden und den pentaradiaten Kronengruppen-Echinodermen. Unterschiedliche Wachstumsmuster führten dann zur Dichotomie in die beiden großen Echinodermen-Gruppen Pelmatozoa und Eleutherozoa (Proc. R. Soc. B. 280, 20121197, anno 2013).

Helicocystis ähnelt einem gestielten Helicoplacoiden. Basal ein kurzer Stiel und Kelch ähnlich Eocrinoidea aus recht unregelmäßig arrangierten mineralisierten Platten. Darauf sitzt der spiralige Körper ähnlich Helicoplacoidea mit 5 Ambulacra und der terminalen Mundöffnung. Helicoplacoiden haben dagegen 3 Ambulacra bzw. ein einziges Y-förmiges (je nach Auffassung). Der terminale Mund wird von mineralisierten Platten umgeben und ähnelt bereits moderneren Echinodermen (im Gegensatz zu Helicoplacoiden).

Das Kladogramm, nach dem *Helicocystis* zwischen Helicoplacoidea und den „modernen“ Echinodermen steht, weist allerdings recht schwache statistische Sicherheit auf; daher ist nicht mit letzter Sicherheit auszuschließen, dass Helicoplacoidea sekundär vereinfachte Formen sind, die von einem pentaradiaten Vorfahren abstammen.

Der spiralige Teil wirkt wie ein kompletter Helicoplacoide (aber pentaradial), Stiel und Kelch wirken wie „daran angesetzt“. Die Gewebe moderner Echinodermen entwickeln sich teils aus altem Larvengewebe, teils aus speziellen Stammzellen (set-aside-Zellen), aus der sich dann Teile des adulten Tieres bilden. Der zweiteilige Körperbauplan von *Helicocystis* könnte bereits diese duale Ontogenie abbilden.

Kladistische Beziehungen zwischen Echinodermen und Hemichordaten:

Nach molekularen Daten sind die Echinodermen die Schwestergruppe der Hemichordaten; dass dies nicht sofort erkennbar ist, liegt daran, dass der Bauplan der Echinodermen erhebliche radikale Reorganisation erfahren hat: Pentamerie; wasserführendes System, kalzitisches Stereom (mesodermales Skelett), Verlust der Kiemenspalten, starke Umorganisation der Entwicklungsgene (Nat. 430, 422).

Kladistik der Echinodermata im TOLWP:

----- *Arcurua*
I
----- *Helicoplacus*
I
----- Edrioasteroidea
I
I
I I – Pelmatozoa ---- (= Crinoidea + Blastoidea)
I-----
 I – Eleutherozoa ----Asterozoa: -- Somasteroidea (+ im O-Devon)
 I -- Asteroidea + Ophiuroidea
 I
 --- Echinozoa = Holothuroidea + Echinoidea

Weitere Kladogramme der Echinodermen s. M-Kambrium.

Da ontogenetische Untersuchungen (Larvenstadien) für phylogenetische Beziehungen von großer Bedeutung sind, gestielte Crinoiden aber als die kladistisch basalsten rezenten Echinodermen gelten (die freischwimmenden Formen sind stärker abgeleitet), war es von großer Bedeutung, dass im Jahr 2003 erstmals Untersuchungen über die Larvenentwicklung der üblicherweise nur in der Tiefsee (vor Japan aber auch schon in 100 m Tiefe) vorkommenden gestielten Crinoiden angestellt wurden (bisher waren nur Larven freischwimmender Crinoiden bekannt). Dabei ergab sich, dass diese Crinoiden eine frei bewegliche, mit Wimperbändern besetzte, fressaktive Auricularia-Larve (Dipleurula) besitzen, aus der dann die nicht-fressende, ebenfalls mit Wimperbändern versehene Doliolaria-Larve hervorgeht, aus der dann ab einer Größe von 2 – 3 mm unmittelbar die festsitzende, gestielte kleine Seelilie entsteht. Eine bewimperte planktonfressende Larve (wie hier im Dipleurula-Stadium gefunden wurde) gilt allgemein als primitiv für Echinodermen, wobei die eng verwandten Hemichordaten eine sehr ähnliche Larve besitzen. Kladistische Schlussfolgerungen: a) die Dipleurula-Larve ist eine Synapomorphie der Echinodermen und Hemichordaten; b) eine Dipleurula-Larve, an die sich eine nicht-fressende Doliolaria-Larve anschließt, ist eine Synapomorphie der Echinodermen; c) bei den stiellosen Crinoiden ging die Dipleurula-Larve sekundär verloren, ebenso in anderen Echinodermengruppen, z.B. Seeigeln.

Die Befunde geben einer alten Theorie von GARSTANG (1894) wieder Auftrieb, dass die Chordaten von einer Larve abstammen, die der fressenden, bewimperten Auricularia-Larve ähnlich ist, wobei der Rückennervenstrang der Chordaten dadurch entstanden sein soll, dass die bilateral paarigen, längs orientierten Wimperbänder dieser Larve zusammengefaltet wurden; der Rückennervenstrang wäre danach aus den Wimperbändern hervorgegangen. Diese Hypothese ist zwar nicht allgemein akzeptiert, aber die Wimperbänder sind die Hauptorte für Nervenformationen bei Auricularia-Larven (neuroziliäre Innervation), so dass es durchaus plausibel ist, dass diese Wimperbänder auch bei der Evolution des Nervensystems der Chordaten eine Rolle gespielt haben könnten (Auricularia-Theorie für die Entstehung des Neuralrohrs der Chordaten) (Nat. 421, 120+158).

***Yanjiahella* (Fortunian) – ältester Echinoderme**

Aus dem Fortunian Chinas (Yanyiahe-Formation; *Purella antiqua*-Zone) wurde im Jahr 2019 der älteste Echinoderme beschrieben (*Yanjiahella*), zugleich der basalste Stammgruppen-Echinoderme: bilateral symmetrisch, muskulärer Stiel ähnlich Hemichordaten, echinodermenartige plattige Theca, ein Paar weichgeweblicher Anhänge zur Nahrungsaufnahme

(„Arme“) ähnlich Cystoideen oder Gogiiden, allerdings bestanden diese nicht aus skelettalen Elementen. Die Arme waren offenbar weichgeweblich (muskulär? kollagenös? hydrovaskulär?)

Gesamthöhe des Tieres 2 - 5 cm. Theca kugelförmig bis konisch mit zahlreichen unregelmäßigen ovoïden bis polygonalen Platten, lose im Tegument eingebettet (schlecht artikulierte, recht lose im Tegument sitzende Platten sind typisch für frühe Echinodermen und finden sich auch noch bei Ctenocystoideen, *Cincta*, *Gogia*, Eocrinoidea).

Muskulöser Stiel (Schwanz) mit zwei Zonen (proximal und distal): proximaler Stielabschnitt zylindrisch mit feinen Querstreifen, distaler Stielabschnitt ohne Querstreifen, dafür feine Längsstreifung wohl als Ausdruck der Muskulatur in Abwesenheit eines Exoskeletts in diesem Abschnitt (während die Querstreifen im proximalen Abschnitt die Außenseite eines röhrenförmigen Exoskeletts darstellen dürften). Der proximale Stielabschnitt war durch das Exoskelett starr oder allenfalls nach distal hin leicht biegsam, der distale Abschnitt sehr flexibel und gebogen. Der Verdauungstrakt erstreckte sich bis in die distale Zone des Stiels; im Endabschnitt war er aber nicht mehr vorhanden, daher gilt der Endabschnitt der distalen Zone als postanales Verankerungsorgan.

Der starre proximale Abschnitt war vermutlich von einem schwach mineralisierten röhrenförmigen Exoskelett umgeben, der distale Abschnitt dagegen weich und gut beweglich/biegsam. Ein beschädigtes Exemplar zeigte, dass der Stiel kein Endoskelett aufwies und nicht aus Stielgliedern oder Platten bestand.

Dieser frühe Echinoderme war also – wie Hemichordaten – in der Lage, röhrenförmige Strukturen zu sezernieren – Pterobranchia machen dies noch immer, aber auch frühe Enteropneusta wie *Oesia* und *Spartobranchus* aus dem Kambrium bildeten solche Röhren (bei *Spartobranchus* mit einer gerippten Oberfläche wie im proximalen Abschnitt von *Yanjiahella*). *Yanjiahella* ist damit einzigartig unter Echinodermen, dass er in der Lage war, eine schwach mineralisierte Röhre um den proximalen Stielabschnitt zu sezernieren, wohl um diesen zu stabilisieren.

Die beiden bis 43 mm langen und 0,6 mm breiten Arme sind nicht mit Platten bedeckt, deuten aber stellenweise Querstreifen an. Körperöffnungen oder Kiemenspalten sowie die Stereom-Mikrostruktur waren im Fossilmaterial nicht zu identifizieren und sind aus taphonomischen Gründen bei Echinodermen mit lose im Tegument eingebetteten Platten in dieser Erhaltungsweise auch nicht zu erwarten.

Yanjiahella war ein Suspensionsfresser, der aufrecht über dem Meeresboden stand, wo er sich mit seinem muskulösen Stiel verankerte, oder er lag auf dem Meeresboden. Das Ende des Schwanzes diente wohl als Verankerungsorgan, wie der postanale Schwanz mancher junger Eichelwürmer. Vielleicht wurde die Schwanzspitze in die oberste Sedimentschicht gesteckt, oder der gesamte Stiel in einen kurzen vertikalen Gang, wie man es ebenfalls von manchen jungen Eichelwürmern kennt. Komplette U-förmige Bauten dürfte der recht lange Schwanz von *Yanjiahella* aber nicht erstellt haben, jedenfalls gibt es darauf keinerlei Hinweise.

Auf jeden Fall handelte es sich um ein mobiles benthisches Tier, das in der Lage war, sich mit seinem muskulösen Stiel (Schwanz) über den Meeresboden zu bewegen, bevor es sich in einer zur Nahrungsgewinnung günstigen Position mit diesem verankerte.

Es fehlt dem Exoskelett dagegen ein Stolon-System und die typische Z-Struktur der Pterobranchia sowie deren typischer U-förmiger Darm, daher ergeben sich engere Assoziationen mit Eichelwürmern als mit Pterobranchia. Ein röhrenbildender Habitus war nämlich – wie die

Fossilüberlieferung zeigt (s.o.) – auch Ausgangszustand der Eichelwürmer der dann später in deren Kronengruppe verloren ging.

Pentaradialität war bei *Yanjiahella* noch nicht entwickelt; sie war bilateral. Die Ähnlichkeiten mit Enteropneusta deuten darauf, dass der Körperbauplan der Enteropneusta basal für die Hemichordaten ist. Der gemeinsame Vorfahr der Echinodermen und Hemichordata (= Ambulacraria) wie auch der Echinodermen als solche war somit bilateral, und die Pentaradialität entstand innerhalb der Echinodermen. Die Echinodermen stammen daher von einem enteropneusta-artigen Vorfahren der Ambulacraria ab. Entgegen früherer Annahmen stellen damit die Pterobranchia nicht das Modell des gemeinsamen Vorfahren der Ambulacraria und Deuterostomia. **Der „Ur-Deuterostomia“ ähnelte daher eher den Eichelwürmern!**

Die Entstehung von Platten (Stereom) eingebettet in die Körperwand stellt dann eine Synapomorphie der Echinodermen dar, nach ihrer Trennung von den Hemichordaten. Das postanale Verankerungsorgan von *Yanjiahella* hat sich in der weiteren Evolution dann zurückgebildet, bevor die Ctenocystoideen auftraten, die immer noch bilateral waren, aber stiel-/schwanzlos waren. Ein posteriorer muskulärer Anhang entwickelte sich dann in der weiteren Phylogenie der Echinodermen aber (mehrfach) erneut; Blastozoa und Crinozoa entwickelten ihren Stiel wohl konvergent, und dieser unterscheidet sich deutlich vom muskulären Anhang von *Yanjiahella*.

Die muskulären Stiele abgeleiteter Echinodermen des Kambriums enthalten niemals einen Darm und bestehen immer aus Platten; der Darm beschränkt sich bei ihnen auf die Theca. Der Anus der kambrischen Taxa befindet sich in der Theca, entweder lateral oder auf der Oberseite neben dem Mund (als Folge einer Torsion im Rahmen der Metamorphose).

Zuvor waren Echinodermen erst ab 520 MA (Stage 3) bekannt (Nat. Comm: 10: 1366).

--- Chordata

Ab jetzt: AMBULACRARIA

--- Hemichordata (Pterobranchia + Enteropneusta)

Ab jetzt: ECHINODERMATA (zunächst **bilateral!**)

--- *Yanjiahella*

--- Ctenocystoideen

Ab jetzt: **asymmetrisch**

--- Cincta

--- Soluta

Ab jetzt: **triradial**

--- *Helicoplacus*

Ab jetzt: **pentaradial / Kronengruppe**

--- *Camptostroma* (ad Eleutherozoa) (UKam, ad Edrioasteroidea)

--- *Stromatocystites* (ad Eleutherozoa) (Kambr. Serie 2-4, ad Edrioast.)

Ab jetzt: PELMATOZOA

--- *Kinzercystis* (ad „Blastozoa“) (basale Blastozoa)

--- *Gogia* (ad „Blastozoa“)

--- weitere „Blastozoa“ + Crinozoa

Die Funde stammen aus Bed 3 der 20 - 40 m dicken Yanjiahe-Formation (Beds 1 – 5; flacher mariner Schelf). Small Shelly Fossilien finden sich in Bed 2, Bed 3 und Bed 5, und ihre Diversität nimmt von unten nach oben zu (5; 6; 23 Gattungen). Bed 1 (bis 12 m, direkt über dem Ediacaran gelegen) enthält keine Schalenfossilien, aber den Acritarchen *Micrhystridium regulare* (basales Kambrium). Bed 2 umfasst die

Cricotheca-Anabarites-Protohertzina Biozone, Bed 3 *Purella antiqua* Biozone (mit *Anabarites*, *Protohertzina*, *Lapworthella*, *Emeiconus*, Makroalgen wie *Vendotaenia* und konotubulären Fossilien bis 2 cm Länge ähnlich *Protoconites*), Bed 5 *Aldanella yanyiaheensis-Lophotheca-Maidipingiconus* (*Aldanella* als Indikator für Cambrian Stage 2). Die Grenze zwischen Stage 1 und 2 ist unklar, da Bed 4 keine Fossilien enthält. Die Yanjiahe-Formation umfasst demnach Nemakit-Daldynian bis Tommot (nach der sibirischen Stratigraphie), und die schrittweise Zunahme der Diversität findet sich auch andernorts im Nemakit-Daldynian und frühen Tommotian (Gondw. Res. 25: 999). Auch Radiolarien wurden aus dieser Formation beschrieben (J Earth Sci. 29: 912). Im Jahr 2008 wurde *Yanjiahella* bereits erstmals gezeigt, aber noch nicht als Echinoderme verstanden; sie wurde damals als die möglicherweise älteste bekannte makroskopische Weichkörper-Metazoe aus der Small Shelly Fauna interpretiert (Acta Geol Sin. 82: 1124).

Unter Zugrundelegung der ICS 2018 ergibt sich damit ein Alter von > 529 MA für *Yanjiahella*.

(Hinweis: in Nat. Comm. 11: 1286 wird die Position von *Yanjiahella* als plesiomorphster Stamm-Echinoderme – 15 bis 20 MA vor den ältesten unstrittigen Echinodermen – infrage gestellt, u.a. wegen fehlendem Stereom; der Status als Deuterostome wird nicht infragegestellt. Darauf reagierten die Erstbeschreiber in Nat. Comm. 11: 1287. Ein eindeutiges Stereom ist nicht erkennbar (aber bei manchen anderen frühen Echinodermen auch nicht; andeutungsweise könnte ein „Pitting“ auf ein Stereom deuten, das dann aus taphonomischen Gründen nicht erhalten wäre. Aufgrund der erkennbaren Theca wird *Yanjiahella* als Stamm-Echinoderme interpretiert, wobei der muskuläre Stiel und der lineare Verdauungstrakt vom letzten gemeinsamen Vorfahren aller Ambulacraria ererbt wurde).

HEMICHORDATA: Bauplan: dreiteilig (Pro-, Meso-, Metasoma), ein Gewebestrang des Prosoma (Hemichorda) ähnelt dem Notochord (aber kein echtes Notochord, kein dorsaler Nervenstrang); außerdem wie bei Chordaten Kiemen, die den Pharynx durchdringen (Kiemenspalten). In keiner Entwicklungsphase wird aber eine Chorda angelegt! Der Begriff „Hemichordata“ ist daher irreführend!

Systematik der Hemichordata:

1. **Enteropneusta (Eichelwürmer):** ab U-Kambr. (ob. Atdabanian)

(rez. Eichelwürmer, die auf Tiefseeböden leben, werden 1 mm bis zu 2 m lang und 5 cm dick; ob der wurmförmige Körperbau der Enteropneusta aber ein primitives Merkmal der Hemichordata darstellt oder eine sekundäre Anpassung an die sedimentfressende, z.T. im Sediment bohrende Lebensweise ist, ist unbekannt).

Sofern es sich bei *Yunnanozoon* nicht um einen Eichelwurm handelt (was nach neueren Auffassungen *möglich*, aber nicht sicher ist), sind die Enteropneusta aber im M-Kambrium mit einem nicht näher bezeichneten Taxon nachgewiesen (der nächste fossile Nachweis ist dann *Megaderaion* im unt. Jura) (s. Sepkowski-Datei).

2. Graptolithina (Graptolithen i.e.S.): ab M-Kambrium (i.e.S. bis Karbon)

3. Pterobranchia (Flügelkiemer): ab M-Kambr., neuerdings werden die Graptolithen auch den Flügelkiemern zugeordnet (s. M-Kambr.) (Definitionsfrage) (s. auch Nat. 527: 448)

Rezent umfassen die Hemichordata lediglich ca. 100 Arten, die Pterobranchia machen dabei ca. 30 Arten aus.

(*Vermeintlicher (!)* Nachweis ab U-Kambrium (Atdabanian, Chengjiang): *Galeaplumosus abilus* galt als „sicherer“ Vertreter der Pterobranchia; fraglich *Yunnanozoon* als möglicher früher Vertreter der Eichelwürmer = Enteropneusta?) (s.u., Yunnanozoa). Neue Funde zeigten jedoch, dass es sich bei *Galeaplumosus* um einen Körperabschnitt des sessilen Stamm-Cnidaria *Xianguangia sinica* handelt, und das Taxon *Galeaplumosus* wurde eingezogen) (PNAS 114: 8835).

Im Jahr 2015 wurde das Genom von zwei Eichelwürmern (*Saccoglossus*, *Ptychodera*) publiziert. Es bestätigt die Schwestergruppenbeziehung zwischen Enteropneusta und Pterobranchia. Das Genom der Hemichordaten zeigt viele Gemeinsamkeiten mit den Genomen anderer

Deuterostomen, und Genom-Merkmale, die man bisher als chordaten-spezifisch eingestuft hatte, entstanden demnach viel früher in der Evolution der Deuterostomia (Nat. 527: 448 + 459).

Kladogramm:

Ab jetzt: KIEMENSPALTEN (ursprüngliches Merkmal der Deuterostomia, müssen in der Stammlinie der Deuterostomia entstanden sein: durch sie kann Wasser durch den Mund gesogen werden, ohne in den Verdauungstrakt zu gelangen; dies dient der Nahrungsaufnahme/Filtration und Atmung)

ab jetzt: KRONEN-DEUTEROSTOMIA

--- Chordata = --- Cephalochordata

--- Urochordata

--- Craniata

--- Hemichordata (= Pterobranchia + Enteropneusta) + Echinodermata

(in der Linie zu den Kronen-Echinodermen gingen die Kiemenspalten wieder verloren)

VORBEMERKUNG CHORDATA

Untersuchungen an rezenten Lanzettfischchen sowie Larven von Neunaugen ergaben, dass bei der Verwesung des Organismus nach dem Tod (bis zu 200 Tage beobachtet) zunächst die fortschrittlichen Merkmale verloren gehen. Würden die Tiere dann fossil gefunden, würden sie niedriger im Stammbaum angesiedelt, als es ihrer tatsächlichen Position entspricht. Das Lanzettfischchen durchläuft bei der Verwesung die Stufen Stamm-Cephalochordat – Kronenchordat – Stammchordat, die Neunaugenlarve wird vom Kronen-Neunauge erst zum Stamm-Neunauge, dann zum Kronenvertebraten, dann zum Stammvertebraten, schließlich zum Stammchordaten. Merkmale des Kopfes gehen beispielsweise früher verloren als Notochord und Muskelblöcke. Schließlich ähnelt der Kadaver einem frühen Stammchordaten: Merkmale gehen in der umgekehrten Reihenfolge verloren, in der sie evolvierten („stamm-wärts rutschen“). Je nachdem, in welchem Stadium der Verwesung ein Fossil also erhalten wird, kann dies gerade bei den unmineralisierten lanzettfischähnlichen Fossilien aus Chengjiang oder dem Burgess-Schiefer zu Fehlbewertungen im Sinne einer zu niedrigen Einordnung im Stammbaum führen. So erklärt sich u.a., weshalb die Yunnanozoa mal als Stamm-Deuterostomia, mal als Stamm-Hemichordaten, mal als Stamm-Chordaten, mal als Stamm-Cephalochordaten und sogar als Stamm-Vertebraten interpretiert werden. Aus diesen Gründen konnte auch für *Cathaymyrus* (Chengjiang) und *Metaspriggina* (Burgess) nicht entschieden werden, ob es sich um Stamm-Chordaten oder Stamm-Vertebraten handelt. Wenn also vermeintliche fossile Chordaten deshalb „nur“ als Stamm-Chordaten eingeordnet werden, weil die Fossilien nur verwesungsresistente Merkmale aufweisen (also die Synapomorphien der Kronengruppe fehlen!), so ist dies mit Vorsicht zu betrachten. Es könnte sich auch um Kronengruppentaxa handeln! *Metaspriggina* wurde allerdings im Jahr 2014 aufgrund vieler neuer Funde als Stamm-Vertebrate anerkannt. Sie lebte wohl bereits in Schwärmen.

Abgesehen von der Chordatenlinie gilt aber allgemein: alle fossilen Tiere mit hohem Anteil fehlender Informationen werden – aufgrund des Fehlens abgeleiteter Merkmale letztlich aufgrund fehlender Überlieferung – generell zu tief im Stammbaum einsortiert.
(Nat. 463, 741 + 797).

YUNNANOZOA inc. sed.:

Yunnanozoon (ob. Atdabanian, evtl. auch Botomian von Chengjiang) wird neuerdings für den ältesten **Eichelwurm (Enteropneusta)** und damit ältesten Hemichordaten gehalten und steht damit in unmittelbarer Verwandtschaft des rez. *Balanoglossus*. Daneben besteht aber auch die Auffassung, dass es sich um ein Mitglied der Stammgruppe der Deuterostomia handeln könnte, also eine noch basalere Stellung als die Hemichordaten. Andererseits wurde auch 1999 *Y.* wieder als echter Chordat interpretiert (s. Nat. 402, 519 ff.) auf der Basis des vermeintlichen Notochords dorsal der Rachenhöhle und des Darms sowie der großen Ähnlichkeit mit *Haikouella* (s.u.). Der (vermeintliche) Nachweis eines Gehirns und vermuteter lateraler Augen in der offenbar nahe verwandten *Haikouella* könnten sogar dafür sprechen, dass auch *Y.* – wie *Haikouella* – ein früherer Craniat sein könnte.

***Haikouella*-Problem:**

„Vorgeschichte“: 1999 wurde mit *Haikouella* aus Chengjiang (unt. Atdabanian) ein (vermeintlicher) craniaten-ähnlicher Chordate beschrieben. Im Vergleich zu *Yunnanozoon* hat *Haikouella* (angeblich) einige zusätzliche Merkmale: Herz, ventrale und dorsale Aorta, vordere Kiemenarterie, Kiemenfäden, einen „kaudalen Vorsprung“, einen Nervenstrang mit einem relativ großen Gehirn, einen Kopf mit möglichen lateralen Augen und eine ventral gelegene „Mundhöhle“ mit kurzen Tentakeln. Gesamtlänge 2,5 – 4 cm. Körper im Querschnitt grob dreieckig, in einen Kopf, Stamm und einen kaudalen „Vorsprung“ gegliedert. An die (am kaudalen Ende des Kopfes ventralseitig gelegene) tentakeltragende Mundhöhle schließt sich nach kaudal eine ausgedehnte Rachenhöhle mit 6 filamenttragenden Kiemenbögen an. Das Notochord (Chorda) durchzieht den gesamten Stamm bis in den „kaudalen Vorsprung“. Das Kreislaufsystem besteht aus einer ventralen und einer dorsalen Aorta und einem kugelförmigen Herz am hinteren Ende der ventralen Aorta; daneben gibt es eine kreisförmig verlaufende Kiemenarterie, die die vorderen Enden der ventralen und dorsalen Aorta miteinander verbindet. Von der ventralen Aorta (mit Herz) wurde das Blut wahrscheinlich über die Kiemenarterien durch die Kiemenbögen geleitet und dann weiter zu den paarigen dorsalen Aortae. Jeder Kiemenbogen hat ein erweitertes ventrales Ende, das den „Kiemenherzen“ der Lanzettfischchen entsprechen könnte. Die 25 Myomere liegen weitgehend dorsal des Notochords, dehnen sich aber auch ventral zu beiden Seiten des Notochords aus. Eine große Papille vor der Afteröffnung an einem einzigen Exemplar könnte ein Kopulationsorgan sein, das – wie bei Neunaugen – nur während der Paarungszeit temporär ausgebildet wird.

Der Neuralstrang verbreitert sich im Kopf zu einem vermutlich dreifach gegliederten Gehirn. Die Verdauungswege sind in eine Speiseröhre, einen spiraligen Mittelteil und einen geraden Darm gegliedert. Vier Gonadenpaare sind nicht-metamer angeordnet. Mit *Yunnanozoon* gemeinsam sind: das breite subventrale Notochord (von manchen Autoren für *Y.* bestritten); massive Dorsalmuskulatur, in ca. 25 Myomere untergliedert; große Rachenhöhle mit 6 – 7 Paar Kiemenbögen. Im Gegensatz zu *Yunnanozoon* sind die Gonaden nichtmetamer angeordnet (und in der Anzahl reduziert; *Y.* hat 13 metamere Paare), die vordere Körperregion ist erweitert, die Kiemenbögen tragen Filamente (ca. 1 mm lang). Flossen sind nur bei einigen Exemplaren erhalten; erkennbar sind eine schmale Rückenflosse entlang des gesamten Stammes sowie eine schmale ventrale Flosse entlang der hinteren Hälfte des Stammes; die vordere Hälfte des Stammes

wird fast ganz vom Pharynx (mit den Kiemenspalten) in Anspruch genommen. Die Speiseröhre führt direkt in einen spiraligen „Mitteldarm“. Wie bei *Yunnanozoon* gibt es einfache kegelförmige zahnartige Strukturen im Pharynx (aber kleiner, nur ca. 0,1 mm Durchmesser, weiter vorn im Bereich des 3. Kiemenbogens angeordnet), während die Rachenzähne von *Yunnanozoon* ca. 1 mm im Durchmesser erreichen und am hinteren Ende der Rachenhöhle lokalisiert sind. Die schlitzförmigen Kiemenöffnungen zwischen den Kiemenbögen sind von seitlichen Falten bedeckt.

Alle Indizien sprachen somit zunächst dafür, dass es sich bei *Haikouella* um einen frühen Craniaten handelt (insbesondere das Gehirn und die vermeintlichen seitlichen Augen). Die Entwicklung des Gehirns ging offenbar der Ausbildung eines Endoskeletts weit voraus. Ging man früher davon aus, dass das Lanzettfischchen gehirnlos sei, so haben neuerdings mikroanatomische Untersuchungen ergeben, dass es ein diencephalisches Vorderhirn und ein relativ großes Hinterhirn hat. Möglicherweise ist *Haikouella* sogar (ebenso wie *Haikouichthys* und *Myllokunmingia*) ein früher Vertebrate; das relativ große Gehirn und die vermeintlichen seitlichen Augen sprechen dafür, das Fehlen von Schädelstrukturen eher dagegen. Der Chordatenstatus galt aber (zunächst) weiterhin durch den Nachweis von Notochord und Nervenstrang sowie segmentierter Rückenmuskulatur als gesichert. Kritiker hielten *Haikouella* allerdings damals schon nur für einen Stamm-Deuterostomier (ebenso wie *Yunnanozoon*) aus der Gruppe der gemeinsamen Vorfahren von Chordaten und Echinodermen (dann wären *Yunnanozoon* und *Haikouella* aber schon im unt. Kambrium „lebende Fossilien“ gewesen). Die Tendenz ging jedoch – bei einigen Zweiflern – dahin, sowohl *Haikouella* wie *Yunnanozoon* (wegen der Ähnlichkeit mit *Haikouella*) als Chordaten zu interpretieren (s. Sci. 286, 1829).

Im Jahr 2003 wurde eine neue Art von *Haikouella* (*H. jianshanensis*) beschrieben (Sci. 299, 1380; Eoredlichia-Zone); über 1420 Exemplare wurden gefunden, so dass die Art inzwischen gut bekannt ist. Sie verfügte über äußere Kiemen, die darauf deuten, dass die Entstehung der Kiemenspalten unabhängig von den Kiemen erfolgte, und die Kiemenbögen der Chordaten insofern zusammengesetzte Strukturen darstellen. Dagegen wurden trotz der Vielzahl von Exemplaren keinerlei chordatenspezifische Merkmale gefunden, wie sie für andere Yunnanozoa beschrieben worden waren. Diese Befunde sprechen dafür, dass die Yunnanozoa (von denen bisher drei Arten bekannt sind: *Y. lividum*, *Haikouella lanceolata*, *H. jianshanensis*) lediglich Stammgruppen-Deuterostomen darstellen, die eng mit den Vetulicolia verbunden sind. Bisher wurden folgende Positionen für die Yunnanozoa vorgeschlagen: Stammgruppen-Deuterostomen, Hemichordaten, Cephalochordaten oder Craniaten; diese Einschätzungen beruhten aber auf weniger und schlechter erhaltenem Material als jenem, das 2003 publiziert wurde. Keine Anzeichen für laterale Augen oder ein dreigeteiltes Gehirn in irgendeiner der drei Arten (sofern Material der beiden anderen Arten für die Autoren verfügbar war), keine Hinweise auf ein Notochord bei *H. j.*, obwohl bei dem vorgefundenen Erhaltungszustand ein Notochord erhalten worden wäre, wenn es denn eines gegeben hätte. Die dorsale hintere Segmentation zeigt keine Ähnlichkeit mit den Myomeren, wie man sie von den Fischen aus Chengjiang kennt; kein Hinweis auf Tentakel im Mundbereich oder Rachenzähne. Keine Hinweise auf Herz oder Kopulationsorgane bei *H. j.*

Diese Befunde stützen frühere Annahmen, dass es sich bei den Yunnanozoa um Stammgruppen-Deuterostomen handelt; die auffälligen ventralen und dorsalen Einheiten erinnern an das panzerähnliche Vorderteil von *Vetulicola*, wobei bei den Yunnanozoa dann die mittlere, dazwischenliegende Zone stärker ausgedehnt wäre. Die kreisförmigen Strukturen an der unteren Einheit sind wahrscheinlich Rachenöffnungen, ventraler gelegen als gleichartige Strukturen der Vetulicolia. Die Befunde sprechen dafür, dass es sich bei den Yunnanozoa ebenso wie bei den Vetulicolia um eine Deuterostomen-Stammgruppe handelt; aufgrund der externen Kiemen stehen

die Yunnanozoa dabei aber höher (kronenwärts) als die Vetulicolia. Wenn die entsprechenden Strukturen, die als ventraler und dorsaler Nervenstrang interpretiert wurden, tatsächlich Nervenstränge darstellen, korreliert dies mit den Enteropneusta unter den Hemichordaten; in anderer Hinsicht bestehen aber erhebliche Abweichungen von den Enteropneusta. Die Kiemenbögen der Yunnanozoa könnten zusammengesetzte Strukturen sein, die sich aus den Rachenöffnungen (wie bei Vetulicolia) entwickelten, bevor vorstehende (externe) Kiemen entstanden; später wanderten dann die Kiemen in eine innere (und damit geschütztere) Position.

Systematisch wird die Klasse Yunnanozoa fraglich in das Phylum Vetulicolia gestellt; bisher eine Familie (Yunnanozoonidae). Diagnose: das Vorderteil des Körpers besteht aus einer dorsalen und einer ventralen Einheit, die mit einer Membran verbunden sind. Sechs Paare externer Kiemen, die mit beiden Einheiten verbunden sind. Kiemen robust, bipektinat. Hinterer Körperteil segmentiert, leicht kutikularisiert. Mund groß, vordere Magenöhle wahrscheinlich voluminös, hinterer Abschnitt mit schmalem Darm (Sci. 299, 1380).

Anzumerken ist aber, dass eine so basale Position von *Haikouella* nicht unwidersprochen blieb; andere Autoren verneinen, Augen und Muskelfasern von Myomeren sowie einen Schwanz zu sehen, die zusammen mit den Kiemen belegen sollen, dass es sich doch um einen höher stehenden Chordaten in der Nähe der Vertebraten handelt (Sci. 300, 1372). Die Position der Yunnanozoa (Stammgruppen-Deuterostomier mit Affinitäten zu den Vetulicolia oder aber Chordaten in der Nähe der Basis der Vertebraten?) bleibt also weiterhin unklar (Stand 2003).

CHORDATA: typische Merkmale: Notochord/Chorda dorsalis; Kiemenschlitze (der vordere Kiemenbogen wird bei den Amphibien und Amniota zur Eustachischen Röhre und zum Innenohr).

ACRANIA: *Emmonsaspis* aus dem Botomian galt als möglicher erster Vertreter der Acrania (**Schädellose, Cephalochordata**, rez. durch Lanzettfischchen vertreten), wurde aber später erheblich bestritten (Sepk. stellt ihn in die KL Petalonamae!). Ein Teil des *Emmonsaspis* zugeordneten Materials aus dem Burgess-Schiefer wurde dann im Jahr 2014 zu *Metaspriggina*, einem Stamm-Vertebraten (d.h. „frühen Fisch“), gezogen.

Damit galt *Pikaia* (M-Kambr., Burgess) als einer der ersten sicheren Cephalochordaten. 1996 folgte dann der Bericht über den pikaia-ähnlichen Cephalochordaten *Cathaymyrus* aus dem U-Kambr. von Chengjiang, wahrsch. bereits mit pharyngealen Kiemenspalten.

Pikaia (M-Kambr.) gilt inzwischen eher als Seitenzweig der Entwicklung von den Cephalochordaten zu den Vertebraten, da sie einige Besonderheiten aufweist (z.B. zweilappiger Kopf, wobei jeder Lappen eine Tentakel trägt; die Mycommata haben die umgekehrte Konfiguration im Vergleich zu den beiden unterkambrischen Agnathen aus Chengjiang; Notochord endet kurz vor den Mycommata).

TUNICATA: aus der *Eoredlichia*-Zone des U-Kambr. von Chengjiang (gleicher Horizont wie *Xidazoon* und *Myllokunmingia*) wurde 2001 ein (*vermeintlicher! s.u.*) Tunicate (*Cheungkongella ancestralis*; Phylum Chordata, Subphylum Urochordata, Klasse Ascidiacea = Seescheiden) beschrieben mit auffälliger Ähnlichkeit zur rezenten *Styela* aus der Klasse Ascidiacea. Das 25 mm lange Tier war einer *Eoredlichia*-Freiwange aufgewachsen; es besteht aus einem ca. 10 mm

langen sackförmig-fast kugelförmigen Pharynx (der 2/3 des Körpervolumens einnimmt) und einem ca. 15 mm langen Stiel, der das Oberteil mit dem festen Substrat verbindet; der gesamte Körper ist von einem sezernierten Mantel (Zellulosemantel) umgeben. Der orale Siphon trägt kurze Tentakeln an der Spitze, weiter nach kaudal folgt ein weiterer (bukkaler) Tentakelkranz. Das Tier muss sich als Filtrierer ernährt haben, wobei durch den oralen Siphon Wasser einströmte und durch den in Höhe des kaudalen Ende des Pharynx gelegenen kloakalen Siphon wieder ausströmte.

Urochordata galten früher als basalste Linie innerhalb der Chordata, wobei aber noch immer umstritten ist, ob die frühesten Chordata sessil (wie *Cheungkongella*) oder freischwimmend waren. Nach traditionellen Auffassungen stammen die Vertebraten durch Neotenie (Paedomorphose)* aus urochordat-artigen Larvenstadien, und der Vorfahr der Chordaten selbst soll einem sessilen Lophophoraten geähnelt haben. Molekulare Daten sprechen dagegen eher dafür, dass die Chordaten (einschl. der Urochordaten) von freischwimmenden Vorfahren abstammen. *Cheungkongella* mit ihren lophophoratenartigen Tentakelkränzen stützt dabei eher die traditionelle Sichtweise (Nat. 411, 472). Neue Funde von *Cheungkongella* mit sich verzweigenden Tentakeln deuten darauf, dass es sich aber in Wirklichkeit um einen Lophophoraten und überhaupt nicht um einen Tunicaten handelt (PNAS 100, 8314).

Ein *sicherer* Tunicate aus der Chengjiang-Fauna ist dagegen *Shankouclava*: sackförmig, großer perforierter Kiemenkorb, Kiemenspalten, verlängertes Endostyl, oraler Siphon mit oralen Tentakeln, Darm einfach und U-förmig und verbindet das posteriore Ende des Pharynx mit einem atrialen Siphon am analen Ende (PNAS 100, 8314).

Unterstamm Tunicata: wie alle Chordata dorsales Stützorgan (Chorda), röhrenförmiges ZNS mit Ganglion, wenigstens embryonal paarige Kiemenspalten am Vorderdarm. Geschlossenes Blutgefäßsystem mit ventralem Herz. Nephridien. Rezente Klassen:

- a) Copelata = Appendicularia: im Meerwasser freischwebende Arten, Bauplan ascidienlarvenartig. Körper in Rumpf und Ruderschwanz gegliedert, Darm hufeisenförmig. Der Mantel bildet als gallertiges Gehäuse einen umfangreichen Filtrierapparat. Einige Organsysteme reduziert.
- b) Ascidiacea (Seescheiden): sessil, marin, mit starkem Zellulosemantel; großer Pharynx (Kiemendarm), oft koloniebildend mittels Knospung. Larve mit deutlichem Chordatenbauplan, der beim erwachsenen Tier sehr stark abgewandelt wird. Larvenstadium z.B. von *Ciona* als winziges kaulquappenförmiges Tier mit Kopf und Schwanz; Chorda dorsalis bis zum Schwanz reichend. Fortbewegung durch Seitwärtsschlagen des Schwanzes infolge der Kontraktion der Muskeln beidseits der Chorda dorsalis. Dorsaler Nervenstrang direkt über der Chorda; am Vorderende zu einem einfachen Gehirn erweitert, u.a. mit einem Lichtsensor (als einfaches Auge) und einem statischen Organ. Schließlich klebt sie sich kopfüber mit der Schnauzenspitze mit Hilfe von Saugflächen an einem festen Substrat fest, Chorda und Schwanz bilden sich zurück, Pharynx und Darm weiten sich aus. Die Metamorphose erfolgt sehr schnell. Vor Australien wurden kürzlich bis 50 cm große Seescheiden entdeckt, die Fische einfingen (normalerweise filtern Seescheiden nur Nahrung aus dem Meereswasser).
- c) Thaliaceae (Salpen): schwebende marine Arten in Gestalt eines offenen Rohres; nur die Larve zeigt die typischen Chordatenmerkmale.

[Die Sepk.-Datei weist nur drei fossile Tunicaten aus: *Permosoma* aus dem M-Perm (unt. Leonardium) sowie die beiden rez. Gattungen *Cystodytes* und *Micraseites* ab unt. bzw. mittl. Eozän]

Nach molekularen Untersuchungen stellen die Seescheiden innerhalb der Tunicata kein Monophylum. Basal innerhalb der Tunicata stehen die Appendicularien (Copelata), die im offenen Meer filtrierend leben:

TUNICATA:

--- Copelata (Appendikularien)

--- Stolidobranchiata

--- (Aplousobranchiata + Phlebobranchiata) (=Enterogona)

--- Thaliacea

Tunicata sind demzufolge keine primitive Chordaten, sondern sekundär vereinfachte Formen, die von pelagischen Vorfahren abstammen. Der „Mantel“ der bodenlebenden Formen besteht aus Tunicin, das ist ein cellulose-artiges Material, das sich bei keiner anderen Tiergruppe findet. Das Gen für die Cellulose-Synthase soll durch horizontalen Gentransfer aufgenommen worden sein, und zwar nach Abzweig der Copelata, die noch nicht über Tunicin verfügen.

Basale Chordaten ähnelten eher den Lanzettfischchen. Die Linie zu den Tunicaten begann daher mit pelagischen Taxa, die mit ihrem Kiemendarm Nahrung aus dem Umgebungswasser filterten. Die Copelata bildeten dann Fangblasen aus und verkleinerten den Kiemendarm; der Ruderschwanz wurde um 90 Grad unter den Körper gedreht. In der anderen Hauptlinie vergrößerte sich dagegen der Kiemendarm, die Chorda wurde verkürzt. Diese Entwicklung führte schließlich zu bodenlebenden Filtrierern, die im Adultstadium Ruderschwanz und Chorda ganz verlieren. Man vermutet, dass beide Linien zunächst gelatinöse Fangblasen ausbildeten. Irgendwann erhielten die bodenlebenden Formen das Gen für die Cellulose-Synthase und konnten Tunicin produzieren, womit der Bauplan weiter umorganisiert wurde (Natwiss. Ru. 8/18: 431).

* **Paedomorphose** kann auf zwei verschiedene Weisen erreicht werden: Beschleunigung der Geschlechtsreife relativ zur Reife des übrigen Körpers (Progenese) oder Verlangsamung der körperlichen Entwicklung relativ zur Geschlechtsreife (Neotenie). Beim Axolotl reifen die Geschlechtsorgane frühzeitig, während die Metamorphose unterdrückt wird; er verbleibt im larvalen Stadium. Dies ist ein Modell für die Entstehung der Vertebraten aus Tunicatenlarven.

Das Wesen der Paedomorphose – gleich welcher Form – besteht also darin, dass einzelne Entwicklungsprozesse *relativ zu anderen* beschleunigt oder verlangsamt werden (Heterochronie). Die Heterochronie spielt eine ganz entscheidende Rolle bei vielen (vielleicht allen?) Veränderungen der anatomischen Form (dies mag erklären, weshalb die DNS „lebender Fossilien“ trotz der anatomischen Stase ebenso starken oder sogar stärkeren Veränderungen unterliegt als bei anatomisch stark veränderten Linien, so beim Schnabeltier oder Alligator [vgl. DAWKINS S. 271], also keine Korrelation zwischen DNS-Veränderungen und morphologischen Veränderungen besteht!).

Wenn nun die Geschlechtsorgane von der Heterochronie betroffen sind, kann Paedomorphose entstehen; so können sich Arten bilden, denen das adulte Stadium völlig fehlt. Anatomische Veränderungen evolvierender Tiere dürften vielfach durch graduelle Verschiebungen auf der Achse „Paedomorphose / Reversion der Paedomorphose“ beruhen; dies wird auch für die Evolution des Menschen diskutiert; junge Menschenaffen gleichen kleinen Menschenkindern stärker als sich die adulten Individuen ähneln. Große, flugunfähige Vögel wie Strauße oder Dodos sind „riesige Küken“. Zwar sind kurze Stummelflügel und ein Daunenkleid für flugunfähige Vögel vorteilhaft; der evolutionäre Weg, diese vorteilhafte Merkmalskombination zu erreichen, ist aber die Paedomorphose.

Paedomorphose ermöglicht auch ein plötzliches Ausbrechen aus einer evolutionären Sackgasse; dies gelingt vor allem dann, wenn die betreffenden Tiere ein Larvenstadium durchlaufen. Eine Larve, deren Lebensweise, Adaptationen und Nische sich von den adulten Tieren unterscheidet, kann recht schnell eine völlig neue evolutionäre Richtung einschlagen, indem sie einfach die Geschlechtsreife beschleunigt. (DAWKINS S. 265 ff.).

VERTEBRATA (= CRANIATA = CRANIOTA):

zusätzlich zu den üblichen Chordatenmerkmalen treten Merkmale hinzu, die einen „echten Kopf“ definieren: gut entwickelte Sinnesorgane mit entsprechenden Nervenverbindungen (Hirnnerven) sowie echtes Gehirn mit olfaktorischen, optischen und auditorischen Zentren. Cranioten sind durch ihre Köpfe definiert, Chordaten insgesamt (evtl. sogar alle Deuterostomia) durch ihre Schwänze. Cephalochordaten fehlt ein echter Kopf mit entwickelten Sinnesorganen (nur Frontalauge); die Entwicklungsgene für die Wirbeltiergehirnabschnitte, die paarigen Augen, andere Organe und das Skelett sind aber auch schon bei *Branchiostoma* vorhanden, ebenso wie embryonale Zellen, die homolog zu den Neuralleistenzellen der Vertebraten sind (BENTON 2007).

Der Entwicklung des Skeletts der Wirbeltiere ging offenbar die Duplikation und Diversifikation von ColA-Genen voraus. Lanzettfischchen besitzen ein Gen für fibrilläres Kollagen (ColA), das im Notochord exprimiert wird und den „Vorfahr“ des Typ-II-Kollagen-Gens darstellt. Typ-II-Kollagen ist die Voraussetzung für die Bildung von Knorpelgewebe bei Vertebraten; es stellt das wichtigste Protein der Knorpelmatrix für die Bildung des Wirbeltierskeletts. Schon im Knorpel von Neunaugen und Schleimfischen wurde jetzt dieser Kollagentyp gefunden (PNAS 103, 3180 und 16829).

fisc-fisc ukam

„PISCES“:

Rezent gibt es ca. 20700 Fischarten (davon ca. 20000 Knochenfische); größter rezenter: *Carcharodon*, 6 cm große Zähne bei 12 m Körperlänge; größter fossiler: *Procarcarodon* aus dem Miozän mit bis 16,8 cm großen Zähnen, was indirekt für eine Körperlänge > 20 m spricht.

AGNATHA: Rezent 68 Arten, davon 38 Arten Neunaugen. Im obersten Unterkambrium erste fragmentarische Funde, die zunächst als Pteraspidomorpha gedeutet wurden (sehr umstritten, wohl Arthropodenreste); als sicher galten Agnatha über lange Zeit erst ab der Basis der Trempealeauan-Stufe des späten O-Kambr. nachgewiesen.

1999 wurden dann jedoch zwei Gatt. (*Haikouichthys*, *Myllokunmingia*) aus Chengjiang (*Eoredlichia*-Zone, frühes Atdabanian) beschrieben (Nat. 402, 45), die als Agnathen interpretiert werden (es gibt auch Auffassungen, dass beide Taxa in eine Art *M. fengjiao* zusammenzuziehen sind; vgl. DAWKINS S. 366).

Beide Taxa zeigen einige Charakteristika von Vertebraten *direkt* (relativ komplexer, wahrscheinl. knorpeliger Schädel), andere können vermutet werden (Kiemenskelett als indirekter Hinweis auf das Vorhandensein einer Neuralleiste). Deutliche Gliederung in Kopf und Stamm. Ein Hautskelett oder Schuppen sind nicht nachweisbar. Der Kopf zeigt Anhaltspunkte für ein (knorpeliges) Endoskelett, der Mund lag wahrscheinlich am vorderen Ende. Eine Art weist Flossenstrahlen sowie ein großes Herz hinter den Kiemen (möglicherweise von einer Perikardhöhle eingeschlossen) auf (allesamt vertebratenspezifische Merkmale). Winkelförmige Muskelblöcke werden dagegen auch bei Cephalochordaten beobachtet, haben aber eine komplexere, zickzackartige (W-förmige) Struktur bei Vertebraten; derartige zickzackförmige Muskelblöcke (ca. 25 Myomere) wurden bei einer der beiden Arten nachgewiesen. Die Kiemen sind in Reihen angeordnet; Kiemenbögen sind ausgebildet. Darm und Pharynx sind als innere Organe nachweisbar, ebenso das Notochord, bei *Haikouichthys* zusätzlich kraniale Knorpelstrukturen, Perikard und evtl. metamer angeordnete Gonaden im ventralen Abschnitt des Stammes (es könnte sich dabei aber auch um Schleimdrüsen wie bei den Schleimfischen handeln). Länge beider Arten

2 – 3 cm, sehr schlank. Die beiden Arten sind bereits höher entwickelt als rezente Schleimfische (primitivste rezente Vertebraten). Sie ernährten sich vermutlich als Filtrierer und hatten vermutlich schon Augen (die betreffenden Strukturen sind nicht ganz sicher interpretierbar) und wären damit zumindest theoretisch in der Lage, aktiv nach Beute zu suchen. Cephalochordaten wie *Amphioxus* fehlen dagegen noch Augen und Flossenstrahlen, ein Notochord war dagegen schon vorhanden. Aber erst die ersten Vertebraten entwickelten einen Schädel und ein Gehirn, später kamen Flossen und Kiefer hinzu. Zwei lange bandförmige Gewebefalten entlang der Körperunterseite (ventral) bei beiden Arten (im Sinne von Flossensäumen) werden als Vorläufer von paarigen Flossen interpretiert und entsprechen früheren Theorien über die Entstehung von Flossen; die Körperoberseite (dorsal) trägt einen weiteren Flossensaum, der bei *Haikouichthys* von Flossenstrahlen gestützt wird (7 pro mm). *M.* weist keine Flossenstrahlen auf; der dorsale Flossensaum ist maximal 1,5 mm hoch (bei einer Gesamthöhe des Tieres von um 6 mm). Insgesamt ähneln sich die beiden Arten in ihrer Gesamterscheinung; die Myomere des Stammes haben exakt dieselbe Konfiguration.

Von den beiden Arten aus Chengjiang gilt *Mylokunmingia* als primitiver (die Kiemen sind primitiver: 5-6 Kiementaschen mit Hemibranchen), dennoch soll bereits diese Gattung höher stehen als die rezenten Schleimfische. *Haikouichthys* ist dagegen eng mit den Neunaugen verwandt. Mindestens 6, evtl. bis 9 Kiemenbögen. Auch die entstehenden Flossenstrahlen der Rückenflosse könnten ein recht fortgeschrittenes Merkmal darstellen. Die kranialen knorpeligen Strukturen könnten denjenigen der Neunaugen entsprechen. Insgesamt ähneln beide Fische den Larven rezenter Neunaugen. Ungewöhnlich ist dabei allerdings die Ausrichtung der endoskelettalen Flossenstrahlen der dorsalen Flosse nach vorn (also im Gegensatz zu der bei Fischen üblichen Ausrichtung), was aber auch taphonomisch bedingt sein könnte. Aber auch bei rezenten Agnathen gibt es Ausnahmen, bei denen die Flossenstrahlen nach vorn orientiert sind: bei männlichen Neunaugen während der Paarungszeit (nur 2. Rückenflosse), bei Schleimfischen gelegentlich im vorderen Abschnitt der Schwanzflosse. Bei beiden unterkambrischen Arten waren die ventralen Flossen offenbar paarig angelegt.

In der Chengjiang-Fauna sind Chordaten extrem selten (<0,025 %), was aber darauf beruhen könnte, dass sie als aktive Schwimmer nur selten in benthischen Sedimenten fossilisierten.

War bisher nur ein Exemplar von *Haikouichthys* bekannt, konnten inzwischen > 500 Exemplare geborgen werden, die weitere Erkenntnisse liefern: er besaß eine kleine lappenförmige Extension (< 1 mm) am Kopf, durch eine kleine Einziehung vom Kopf getrennt; die Ausstülpung trug paarige Augen und möglicherweise Nasensäcke, evtl. auch Gehörkapseln. Linse und Skleren sind angedeutet, aber nicht eindeutig erkennbar. Die Beweglichkeit der Augen könnte eingeschränkt gewesen sein. Mund nicht eindeutig sichtbar, aber eine ventrale zurückgezogene Area direkt hinter dem vorderen Lappen dürfte die Mundöffnung andeuten.

Ein Notochord, das von voneinander getrennten Wirbelelementen (Arcualia) begleitet wird (die vermutlich knorpelig angelegt waren, z.T. vermutlich schon kalzifiziert), wurde ebenfalls eindeutig identifiziert. In ihrer Form sind diese Elemente variabel, stellenweise scheinen sie das Notochord komplett zu umgeben. Bis zu 10 solcher vertebralen Elemente konnten beobachtet werden; wahrscheinlich gab es nach dorsal hin noch weitere, sie sind aber wegen der darüber liegenden Abdrücke der Myomere nicht erkennbar.

Keine Schwanzflosse; Rückenflosse und eine ventrale Flossenfalte wurden bestätigt; Rückenflosse stellenweise mit erkennbaren Flossenstrahlen. In der Kopfreion Kiemenbögen (wahrscheinlich 7-8). Eindeutiger Schwimmer.

Der anteriore Lappen mit Augen und ggf. Riechorgan hat kein Analog in anderen frühen Craniaten, aber es gibt Parallelen zu den vorstehenden Augen bei Euconodonten (sie aber als nicht gesichert gelten, s. Nat. 502: 457) und den ordovizischen Arandaspiden; ganz vorn angesiedelte Augen finden sich auch bei einigen Agnathen wie dem vermeintlichen Anaspiden *Jamoytius* (U-Silur) und dem anaspidenähnlichen Fisch *Euphanerops* (O-Devon). Vielleicht sind also die vorn liegenden Augen ein primitives Merkmal der Vertebraten; sie könnten dann auf das frontale Auge eines *Amphioxus*-artigen Vorfahren zurückgehen. Die weiter posteriore Position der Augen in den stärker abgeleiteten Vertebraten wäre dann auf ein stärkeres Wachstum der rostralen Region nach vorn zurückzuführen, evtl. als Folge der Vergrößerung des Riechorgans, das bei *H.* vermutet, aber nicht sicher identifiziert werden konnte; es scheint dabei aber Ähnlichkeit mit dem der rezenten Neunaugen und Schleimfische zu haben. Die Wirbelblöcke dienen offenbar zur Stützung des Notochords und erinnern an die Arcualia erwachsener Neunaugen; sie sind bei *H.* aber größer und regelmäßiger angeordnet.

Damit ist unstrittig, dass es sich um einen Stammgruppen-Craniaten handelt. *Haikouichthys* ähnelt der Larve moderner Neunaugen, dies aber nur aufgrund allgemeiner Craniatenmerkmale; Neunaugen und Schleimfische sind in vielerlei Weise bereits erheblich abgeleitet. Die genaue kladistische Position ist auch nach den neuen Funden nicht klar; es handelt sich jedenfalls um einen kieferlosen Fisch. Metamer angeordnete Gonaden und die vorn liegenden Augen deuten darauf, dass dieser „erster Fisch“ ein Stammgruppen-Craniate ist; speziellere Beziehungen zu anderen Agnathen bestehen dagegen aufgrund der vermeintlichen Nasensäcke und der Wirbelelemente (Nat. 421, 526).

Myllokunmingia fengjiao: 28 mm, spindelförmig; Zweiteilung in Kopfregion mit 5-6 einfachen Kiementaschen und einen Rumpf mit ca. 25 zickzackförmigen Myomeren (Muskelsegmenten). Schmale Rückenflosse (vorn liegend) und (wahrsch.) paarige seitliche Bauchflossenfalte ohne Flossenstrahlen. Innere Organe: Nahrungskanal mit Rachenhöhle, Chorda dorsalis (=Notochord), möglicherweise ein herzähnliches Organ. Stratigraphisch etwas jünger als *Haikouichthys*.

Haikouichthys ercaicunensis: ebenfalls spindelförmig und zweigeteilt, schlanker; Rückenflossen mit Flossenstrahlen. Kopf mit 6 (bis 9?) Kiemenbögen. Schlank, ca. 25 mm lang. Kopf mit Augen und einer kleinen paarigen Nasenhöhle. Gehirn von knorpeliger Schutzkapsel umgeben. Chorda dorsalis erkennbar; bei einigen Exemplaren sind bis zu 10 separate quadratische Elemente auf der Chorda zu sehen (knorpelige Wirbel?). Hintere Körperhälfte läuft in einem leicht gerundeten Schwanz aus. Spuren innerer Organe, z.B. Herz, Darm, Gonaden. Es gibt Auffassungen, dass es sich bei *Myllokunmingia* und *Haikouichthys* um dieselbe Art handeln könnte (BENTON).

Zhongjianichthys: aalähnlich, klein, beide Augen sehr gut erkennbar; möglicherweise mit Wirbeln und Nasenhöhlen.

Die drei Taxa aus Chengjiang werden als Myllokunmingiidae zusammengefasst (s. BENTON).

Kladogramm: (Stellung der beiden neuen Gattungen nur vermutet, nicht 100%ig sicher!)

Außengruppe: Tunicata

1. Zweig: Schleimfische (fossil ab O-Karbon nachweisbar)
2. Zweig: *Myllokunmingia*
3. Zweig: *Haikouichthys* + [*Jamoytius* + Neunaugen (ab Famenne nachweisbar)]
4. Zweig: (fraglich): Euconodonten (ab oberstem Kambrium)
5. Zweig: „Ostracodermen“ (paraphyletisch)
 - Mögliche Auflösung innerhalb der Ostracodermen:
 - 5.1 1.Zweig: Anaspida + (Astrapida + [Arandaspida + Heterostraci])
 - 5.2 2.Zweig: Thelodonten
 - 5.3 3.Zweig: Galeaspiden
 - 5.4 4. Zweig: (Pituiraspida + Osteostraci)

Spitzengruppe: Gnathostomata (kiefertragende Fische) (s. Nat. 402, 45).

Das Kladogramm ist robust (auch bei kritischer Würdigung einiger unsicherer Charaktere) in Bezug auf die monophyletische Gruppe [*Haikouichthys*, *Jamoytius* und Neunaugen] (die Beziehungen innerhalb der Gruppe sind dagegen nicht ganz sicher) sowie in Bezug auf den primitiveren Status von *Myllokunmingia*.

Kladogramm nach Nat. 421, 529:

a) Merkmal „metamere Gonaden“ aktiv:

- Cephalochordaten
 - *Haikouichthys* + (rez. Schleimfisch + *Myxinikela*)
 - Neunauge + *Mayomyzon* + Astraspida + Arandaspidia + Heterostraci + Galeaspida + Euconodonta + (Osteostraci + Gnathostomata) + (*Euphanerops* + *Jamoytius* + Anaspida)

b) Merkmal “metamere Gonaden” inaktiv:

- Cephalochordaten
 - rez. Schleimfisch + *Myxinikela*
 - *Haikouichthys*
 - Euconodonten + (Neunaugen + *Mayomyzon*)
 - Astraspida + Arandaspidia + Heterostraci
 - *Euphanerops* + (*Jamoytius* + Anaspida)
 - Galeaspida + (Osteostraci + Gnathostomata)

Keine der beiden unterkambrischen Arten aus Chengjiang zeigt Hinweise auf eindeutige Biomineralisation; erst die (späteren) Conodonten sind die ersten sicheren Hinweise auf Biomineralisation bei Chordaten. Diese erste Biomineralisation (zahnartige Kalziumphosphat-Gebilde) diente der Nahrungsaufnahme und ermöglichte ein Leben als aktive Jäger. Dem voraus gingen evtl. die Rachenzähne der vermeintlichen (!) frühen Craniaten bzw. Yunnanozoa *Haikouella* und *Yunnanozoon*, beide mit konischen Rachenzähnen von 0,1 bzw. 1 mm Durchmesser, die überhaupt die älteste bekannte Form der Biomineralisation in der Chordatenlinie darstellen (unt. Atdabanian); Paraconodonten (als vermeintliche Vorläufer der Euconodonten) erschienen erst im M-Kambrium. Die frühesten Hartteile von Chordaten bzw. Craniaten dienten also Zwecken im Zusammenhang mit der Ernährung, nicht als Endo- oder Exoskelette. Nach neueren Funden (s.o.) wird das Vorhandensein von Rachenzähnen bei *Haikouella* aber bestritten.

Kladogramm:

- Außengruppe: Lanzettfischchen
 - [?? --- vermeintliche Stellung von *Haikouella* (fragliche mineralisierte Pharyngealzähne)]
 - Abzweig der Schleimfische (Keratinzähne mit geringem Phosphatanteil)
 - Abzweig der Neunaugen
 - Abzweig der Conodontentiere (erste dentinbasierte Biomineralisation)* (?)
 - Abzweig der Ostracodermen (mehrere separate Linien), paraphyletisch
 - kiefertragende Fische

(* diese Position ist nicht mehr sicher, seit sich die Conodonten als konvergente Entwicklung zu den Zähnen der Wirbeltiere erwiesen, s. Nat. 502: 457).

Knochen entstand dabei relativ spät, d.h. nach dem Abzweig der Schleimfische und Neunaugen. Da erst die Ostracodermen mineralisierte Skelette entwickelten, sind die frühesten Vertebraten nur unter seltenen besonders optimalen Umständen fossil erhaltungsfähig. Auch die neuen Funde sprechen aber keinesfalls dafür, dass die bisher schon sehr umstrittenen Hartgewebsreste von vermeintlichen Vertebraten aus dem Kambrium (die alternativ auch Arthropoden zugeordnet werden könnten) von Fischen stammen, da aus phylogenetischer/kladistischer Sicht mineralisierte Endo- oder Exoskelette erst relativ spät erwartet werden dürfen. Die ersten Fische mit Hartskeletten (Ostracodermen) sind aber näher mit den kiefertragenden Fischen verwandt als mit Schleimfischen oder Neunaugen. Da beide o.g. fossilen Arten (*Haikouichthys*, *Myllokunmingia*) Flossensäume aufweisen, müssen die Flossen schon vor der Abzweigung der Neunaugen (und nicht, wie bisher angenommen, erst danach) entstanden sein. Das frühzeitige Auftreten von relativ fortgeschrittenen basalen Agnathen spricht dafür, dass die Chordata selbst auf das

Neoproterozoikum zurückgehen und der frühen Radiation der Deuterostomen entstammen. Ein weiteres Fossil, das an Neunaugen erinnert, wurde aus dem Burgess-Schiefer bekannt.

Die ersten Schritte beim Übergang der Cephalochordaten und Tunicaten zu den Vertebraten umfassten die Weiterentwicklung des Nervensystems und eine aktive pharyngeale Ventilator.

Paarige (seitliche) Anhänge (Flossen, aus denen später Beine wurden) entwickelten sich erst bei höheren Vertebraten; Lanzettfischchen, aber auch Neunaugen haben keine paarigen lateralen Anhänge, sondern nur mediane Flossen. Entwicklungsgenetische Untersuchungen bestätigten, dass die molekularen Mechanismen der Flossenbildung (darunter Knorpel, Muskeln, Sehnen) aber grundsätzlich einheitlich sind: so sind z.B. die genetischen Programme, die beim Hai die Entwicklung der medianen Flossen steuern, dieselben wie für die seitlichen Flossen. Die molekularen Mechanismen für die Entwicklung von Flossen entstanden im somitischen (paraxialen) Mesoderm der frühen Vertebraten; die Entstehung der seitlichen Anhänge war dann später verbunden mit der Wiederentwicklung („re-deployment“) dieser ursprünglich auf das paraxiale Mesoderm beschränkten Mechanismen im lateralen Mesoderm (Nat 442, 1033).

Lateral fin-fold theory: die neuen Funde aus Chengjiang machen eine alte Theorie wieder aktuell, der zufolge die Extremitäten der höheren Wirbeltiere auf einen durchgehenden Flossensaum primitiver Fische zurückgehen, welcher in der Körpermitte unterbrochen wurde, während die verbliebenen Teile sich von der Körperhauptachse weg verlängerten und so unabhängige Extremitätenachsen ausbildeten. Die frühen kambrischen Fische weisen nun genau jene in der Körpermitte unterbrochenen Flossenbänder auf, die als Ausgangspunkt der Extremitätenentwicklung postuliert werden, auch unterstützt durch embryologische Untersuchungen an Mäusen und Hühnern (Natw. Ru. 6/2003, 329).

Rezente Agnatha: (anno 2006) ca. 68 Arten, naA (DAWKINS S. 297) sogar 84 Arten.
Familie Myxinidae (Inger, Schleimfische): bis 80 cm; 3 Gattungen (*Myxine*, *Paramyxine*, *Eptatretus*); in europ. Meeren (außer Ostsee): gemeiner Inger (*M. glutinosa*).
Familie Petromyzonidae: 7 Gattungen mit 25 (naA 38) Arten (*Petromyzon*, *Lampetra*), bis 90 cm (Meerneunauge auch gelegentlich bis 120 cm), auf dem Festland Europas Fluss- und Bachneunauge (*L. fluviatilis*, *L. planeri*).
Allen rez. Agnatha fehlen folgende Organe/Merkmale: Knochen, Kiefer, paarige Gliedmaßen, sympathisches Nervensystem, Milz, Schuppen. Viele Neunaugen leben parasitisch, indem sie mit den kleinen zirkumoralen Zähnchen ein kleines Loch in die Haut des Opfers raspeln und dann dessen Blut saugen. Schleimfische leben nicht parasitisch, sondern ernähren sich von kleinen Invertebraten und toten Fischen und Walen.

Auch im Jahr 2007 blieb weiterhin unklar, ob die Schleimfische kladistisch wirklich basaler stehen als die (Neunaugen + Gnathostomata), oder ob sie gemeinsam mit den Neunaugen als Cyclostomata die Schwestergruppe der Gnathostomata stellen und sekundär vereinfacht sind. Auch der Nachweis von wandernden Neuralleistenzellen in Embryonen von Schleimfischen – wie sie bisher von Neunaugen und Gnathostomata bekannt waren – konnte diese Frage nicht lösen; wandernde Neuralleistenzellen sind offenbar ein Merkmal aller Vertebrata, und vermeintliche wandernde Neuralleistenzellen (mit für diesen Zelltyp typischer Genexpression) wurden sogar schon bei Tunicata entdeckt und später bestätigt (s. Nat. 492, 104). So fand sich bei *Ciona* eine rudimentäre Neuralleiste in Form einer Melanozyten-Zelllinie in der Kopfregion, die experimentell in wanderndes „Ekto-Mesenchym“ umprogrammiert werden konnte. Die Kooptierung von mesenchymalen Determinationsfaktoren in das Ektoderm der Neuralplatte dürfte in der weiteren Entwicklung dann die Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere ermöglicht haben. In diesem Sinne wären Neuralplatte und -leiste keine Innovation der Wirbeltiere, sondern die

Weiterentwicklung eines bereits bei basaleren Chordaten existierenden Gennetzwerks, das dann schließlich zum Vertebratenkopf führte (Nat. 492, 102).

Im Gegensatz zu den Neunaugen und Gnathostomata fehlen den Schleimfischen Wirbel, Herzzinnervation, Augenlinsen, lymphatische Gewebe, echte Lymphozyten, eine perfekt adaptierte Immunantwort, Kontrolle des Wassergehaltes durch Osmoregulation; in diesen Merkmalen stehen sie auf dem Niveau von Lanzettfischchen. Beide vorstehend genannten Interpretationen (primitivste Vertebraten oder sekundäre Vereinfachung von fortgeschritteneren Cyclostomata?) sind daher denkbar; molekulare Phylogenien sprechen präferentiell zugunsten sekundär vereinfachter Cyclostomata, die Ergebnisse sind aber nicht eindeutig. Schleimfische besitzen nur einen Bogengang, Neunaugen haben 2, Gnathostomata drei Bogengänge. Intermediäre Konditionen zwischen diesen drei Möglichkeiten sind auch fossil nicht bekannt; die kieferlosen Ostracodermen entsprechen in diesem Merkmal den Neunaugen (Nat. 446, 622 + 672). Das Problem war auch im Jahr 2009 noch nicht gelöst; molekulare Phylogenien sprachen konsistent dafür, dass (Neunaugen + Schleimfische) die Schwestergruppe der Gnathostomata sind, morphologische Datensätze dagegen für eine basale Position der Schleimfische (Nat. 461, 164).

Im Jahr 2010 bestätigte dann eine umfassende molekularkladistische Untersuchung u.a. unter Berücksichtigung von microRNA das **Cyclostomata-Konzept: Schleimfische und Neunaugen bilden ein Monophylum**; der letzte gemeinsame Vorfahr aller Vertebraten war damit komplexer als bisher angenommen (PNAS 107, 19379).

Im Jahr 2013 wurde das komplette Genom des Meerneunauges (*Petromyzon*) entschlüsselt. Wichtigste Ergebnisse: ca. 26000 Gene (ähnlich viele wie der Mensch); schon vor dem Abzweig der Cyclostomata war das Genom zweimal verdoppelt worden; die grundsätzliche Architektur des Wirbeltiergenoms war bereits etabliert. Von den ursprünglich vier Genkopien gingen in der weiteren Evolution wieder viele verloren, andere bildeten den Grundstock für neue Anpassungen. Ungewöhnlich hoher Anteil von G- und C-Nucleotiden.

Eine weitere Genomverdoppelung erfolgte bei den frühen Strahlenflossern – nach Abzweigung der Linie zu den Tetrapoden.

Schon der gemeinsame Vorfahr der Cyclostomata und modernen Wirbeltiere hatte viele genetische Grundlagen der Vertebraten, aus denen sich dann erst später Kiefer, myelinisierte Axone, paarige Gliedmaßen oder ein adaptives Immunsystem entwickelten. Das Immunsystem der Neunaugen verfügt über Zellen, die den T- und B-Lymphozyten ähneln.

Ein bestimmtes regulatorisches Element des Shh-Gens – das die genetische Basis für zwei Bauch- und Brustflossen bildet – ist bei den Neunaugen noch nicht vorhanden (diese haben auch nur einen mittigen Flossensaum). Nach der Dichotomie von den Cyclostomata entwickelten sich in der Wirbeltierlinie besonders jene Gene (bzw. deren Steuerung) weiter, die in Zusammenhang mit Neuropeptiden und Neurohormonen stehen – und damit der Verarbeitung und Präzision von Nervensignalen dienen (Nature Genetics, dx.doi.org/10.1038/ng.2568).

Das Gehirn moderner Schleimfische (wie *Eptatretus*) sowie von Neunaugenlarven zeigt bereits Organisationsmerkmale des Gnathostomengehirns. Die Gehirnstruktur der Kronengnathostomen stellt daher keine Innovation dar, sondern geht schon auf die gemeinsamen Vorfahren von Cyclostomen und Gnathostomen zurück (Nat. 531: 97).

Im Jahr 2019 wurde mit *Tethymyxine* aus dem Cenoman des Libanon der erste und einzige fossile Kronengruppen-Schleimfisch beschrieben (PNAS 116: 2146); *Myxinikela* aus dem O-Karbon ist ein Stammgruppen-Vertreter der Schleimfische. Weitere fossile Schleimfische sind nicht bekannt. Die sehr gute Erhaltung von *Tethymyxine* (Erhaltung knorpeliger Strukturen, postkraniale Position des Kiemenapparates, chemische Spuren von Schleimdrüsen, nachweisbar durch die Häufigkeit bestimmter Elemente) erlaubte eine detaillierte Analyse und bestätigte das Cyclostomata-Konzept (Schleimfische und Neunaugen als Schwestergruppen und ein Monophylum), wodurch morphologische, ontogenetische und molekulare Daten endlich in Einklang gebracht werden konnten. Euconodonten und Anaspiden erwiesen sich als Stammgruppen-Cyclostomen.

So zeigte sich, dass Merkmale der Schleimfische, die bisher als primitiv galten, abgeleitet sind (wie das Fehlen von extraokulären Muskeln, Elektrozeporen, Geschmacksknospen); Schleimdrüsen finden sich noch nicht bei *Myxinikela*, aber bei *Tethymyxine*. Insgesamt weisen Schleimfische weniger gemeinsame Merkmale mit Gnathostomen auf als Neunaugen, was zu der Vermutung geführt hatte, dass Schleimfische eine basalere Abzweigung darstellen und Neunaugen den Gnathostomen näher stehen (d.h. Paraphylie der Gnathostomen); dies ist nun aber wiederlegt. Bei den „fehlenden“ Merkmalen der Schleimfische handelt es sich stattdessen um einen sekundären Verlust dieser Merkmale, der parallel einherging mit der Entwicklung schleimfischspezifischer Merkmale (wie Schleimdrüsen).

Tethymyxine verfügte über 133 Schleimdrüsen (*Rubicundus*: 128 - 130; andere moderne Schleimfische: 70 – 100). *Myxinikela* verfügte offenbar noch nicht über Schleimdrüsen, jedenfalls sind keine bisher nachgewiesen worden. Auch der Kiemenapparat lag noch im kranialen Körperabschnitt, und die Leber war noch einlappig.

Kladogramm:

```

--- Haikouella (Stammgruppen-Vertebrate)
--- Haikouichthys + Myllokunmingia (“)
--- Metaspriggina (“)
Ab jetzt: KRONEN-VERTEBRATEN
--- GNATHOSTOMATA-Totalgruppe (ab Ordov.)
--- Anaspida: --- Cornovichthys
                --- Ciderius + Achanarella
                --- Birkeniida
                --- Lasanius
                --- Jamoytius + Euphanerops
--- Pipiscius
--- EUCONODONTA
Ab jetzt: KRONENGRUPPEN-CYCLOSTOMI
    Dichotomie in Linie der Schleimfische** und Neunaugen*

```

Kronen-Cyclostomi sind gekennzeichnet durch (a) keratinöse Zahnplatten und (b) Verlagerung postotischer Myomere in den Bereich der Augen.

Euconodonten, *Pipiscius* und Anaspida stellen Stammgruppen-Vertreter der Cyclostomata!

***Linie der Neunaugen:**

- *Gilpichthys* Karbon
- *Hardistiella* + *Mayomyzon* Karbon
- *Myxineidus* Karbon
- *Priscomyzon*
- *Mesomyzon*
- Ab jetzt: KRONENGRUPPEN-PETROMYZONTIFORMES (nur rezent)
- *Geotrichia* + *Mordacia*
- *Petromyzon*
- *Lampetra* + *Lethenteron*

(die Besonderheit der Petromyzontiformes ist eine morphologisch abweichende Larvenphase mit erheblicher Metamorphose)

**Linie der Schleimfische:

- *Myxinikela* Karbon
- Ab jetzt: KRONENGRUPPEN-MYXINOIDEA
- ***Tethymyxine*** + (*Rubicundus eos* + *R. lopheliae*)
- *Myxine glutinosa* + *Neomyxine biniplicata*
- *Eptatretus stoutii*
- *Eptatretus burgeri* + „*Paramyxine spp.*“

Der Knotenpunkt der Cyclostomi liegt irgendwo zwischen unterstem Kambrium und Wenlock, am ehesten aber im Bereich der Grenze Kambrium/Ordovizium. Die Kronengruppe der Neunaugen dürfte im Unter- oder Mitteljura entstanden sein, die Kronengruppe der Schleimfische zwischen Lias und oberster Unterkreide. Die Neunaugen spalteten sich vor der Ablösung von Gondwana in die nord- und südhemisphärische Linie auf.

Neurophysiologische und histochemische Untersuchungen des Gehirns von Neunaugen zeigten, dass dieses bereits Repräsentationen von Cortex, Basalganglien und Dopamin-System aufweist. Der Cortex besitzt ein Sehzentrum, in dem verschiedene Teile des Gesichtsfelds abgebildet werden. Auch sensorische und motorische Regionen wurden entdeckt. Alle Hauptkomponenten des menschlichen Gehirns finden sich schon bei Neunaugen (allerdings bei viel geringerer Anzahl von Nervenzellen in jeder der Regionen). Das Gehirn der Neunaugen ist damit in seiner Grundstruktur bereits genauso organisiert wie das Gehirn der Säugetiere.

Conodonten: wahrsch. von wurmförmigen Chordatieren; i.w.S: vom U-Kambr. bis Keuper. Die **Protoconodonten** des U-Kambr. stammen aber wahrsch. von Stamm-Chaetognathen; erst im M-Kambr. erschienen die **Paraconodonten** (M-Kambr. bis Llandeilo, also M-Ordov.), die als direkte evolutionäre Vorläufer der echten Conodonten (M-Kambr. bis Rhät) gelten (s. M-Kambr.).

Zusammenfassung über frühe Chordatenfossilien aus Chengjiang (nach BENTON 2007):

- a) Cephalochordata gelten als unstrittig nachgewiesen (*Cathaymyrus*, ähnlich *Branchiostoma*). (Die Stellung der Yunnanozoa zu den Cephalochordaten wird heutzutage stark bestritten).
- b) Urochordata (Tunicata) gelten als unstrittig nachgewiesen (z.B. *Shankouclava*) (s.o., sackförmig, großer perforierter Kiemenkorb, Kiemenspalten, verlängertes Endostyl).
- c) Vetulicolia (*Vetulicola*, *Xidazoon*, *Didazoon*) (Körper aus einem wurstförmigen Vorderabschnitt und einem ebenfalls wurstförmigen Hinterabschnitt; beide Abschnitte gelenkig verbunden und mit quer verlaufenden Gewebebändern; großer Mund mit verstärktem Rand; vermeintliches Vorderende mit fünf kreisförmigen Strukturen, die als pharyngeale Kiemenspalten interpretiert wurden; fragliches Endostyl). Kladistische Position fraglich; aufgrund der Kiemenspalten und evtl. Endostyl auf jeden Fall Deuterostomia. Für eine Stellung als basale Deuterostomia spricht das Fehlen eines Atriums (das Atrium ist ein Hohlraum, in den bei Tunicata Kiemenspalten und Anus münden; bei Vetulicolia mündet der Darm am Körperende; die Kiemenspalten münden direkt nach außen), für eine Stellung in unmittelbarer Nähe der Tunicata der tonnenförmig-stromlinienförmige Körper, die dünne äußere Tunika und die quer verlaufenden Gewebebänder (Ringmuskeln um den Körper herum?). Eine Chorda fehlt zwar, dies trifft aber auch für die meisten Tunicata zu.
- d) Yunnanozoa (*Yunnanozoon*, *Haikouella*): die Interpretation der Yunnanozoa ist aufgrund der sehr divergenten Bewertung der fossil erhaltenen Strukturen extrem strittig und reicht von basalen Deuterostomia (d.h. unterhalb der Dichotomie Ambulacraria/Chordata) in der Nähe der Vetulicolia über Hemichordata (besonders Eichelwürmer) bis zu Cephalochordata oder als Schwestergruppe der Craniata. Strittig sind Merkmale wie: vergrößertes, möglicherweise dreilappiges Gehirn; seitliche Augen [beides Indizien für einen abgesetzten Kopf], Chorda [evtl. aber der Darm?], segmentierte Muskulatur.

Abstammung der Vertebraten (rez. > 42000 Arten) (Stand 2000, Sci 287 S. 1576 ff):

Die Entwicklung des Vertebratengehirns ging der Evolution mineralisierter Skelette weit voraus; letztere entwickelten sich zunächst in Form von Zähnen (!). Der entscheidende Schritt zum Vertebraten ist daher nicht in den Hartgeweben zu suchen, sondern in einer neuartigen Form embryonalen Gewebes, das in der Lage war, neue sensorische Organe zu bilden, die den Protovertebraten erlaubten, als Beutegreifer zu leben.

Amphioxus (adult im Sand eingegraben, filtrierend) verfügt als Cephalochordater lediglich über einen zentralen Nervenstamm mit einer kaum angeschwollenen anterioren Spitze, dafür aber andere Vertebratenmerkmale wie Kiemenspalten, fischartige Muskelblöcke in Reihen und ein Notochord, d.h. eine Rückensaite, die den Nervenstrang stabilisiert und begleitet; ein abgesetzter Kopf fehlt; Körper läuft vorn und hinten spitz aus, Fortbewegung durch einen nach hinten verbreiterten und teilweise lanzettförmigen Flossensaum; typisch fischartige Schwimmbewegungen durch Undulation des Körpers; elastische Chorda durchzieht den Körper vom Vorderende zur Schwanzspitze; zentrales Nervensystem aus „Hirnbläschen“ und Rückenmark, das oberhalb der Chorda in einem Neuralrohr verläuft; auf Bauch- und Rückseite zweigt hiervon jeweils je ein Nervenpaar ab. Mundöffnung von Cirren umgeben, geht direkt in den ausgedehnten Kiemendarm über, der knapp 50 % des Vorderkörpers ausmacht. Kiemenspalten münden bei Larven direkt nach außen, im adulten Zustand in den sog. Peribranchialraum, der durch eine Körperfalte entsteht. Die Kiemenspalten dienen der Ernährung

(und nicht der Atmung) als Filterorgan zum Herausfiltern von Nahrungspartikeln. Afteröffnung bauchseitig vor der Schwanzspitze. Blutkreislaufsystem entspricht dem Grundschema der Wirbeltiere, Blut aber ohne Erythrozyten. Larve ähnelt derjenigen der Rundmäuler (THENIUS 2000).

Bei den gepanzerten Agnatha vor 475 MA zeigen fossile Abdrücke der Gehirnregion dagegen, dass letzteres schon viele Merkmale eines modernen Vertebratengehirns entwickelt hatte, so z.B. eine Dreiteilung in Vorder-, Mittel- und Hinterhirn.

Der entscheidende Evolutionsschritt zum Vertebraten bestand in der Erfindung des Kopfes, der seinerseits auf einen neuen embryonalen Zelltyp zurückgeht: im Rahmen der vertebraten Embryogenese rollt sich eine Platte embryonaler Zellen an der Embryooberfläche zusammen und bildet eine Röhre, die in das Innere sinkt (Neuralrohr); hieraus entwickelt sich das ZNS einschl. Gehirn und Rückenmark. Von den Rändern dieser Zellplatte trennen sich spezielle Zellen (Neuralleistenzellen) ab; sie wandern um den Embryo herum und sind an der Bildung zahlreicher Strukturen (Kiemenapparat, Augen, Nase, Nerven, Kopfmuskeln und Schädelknochen, Hautknochen, Schuppen, Zähne, Nervenganglien, Pigmentzellen; s. Nat. 446, 623) beteiligt. Diese Zellen ermöglichten somit einen neuen Körperbauplan mit komplexen Sinnesorganen, großen Gehirnen und einem großen Saugschlund, wie man ihn erstmals bei Neunaugen und fossilen Agnathen findet. Gleichzeitig erfolgte ein ökologischer Wechsel von kleinen, passiven Filtrierern zu größeren, aktiven Beutegreifern.

Diese Entwicklung könnte nach einer (inzwischen zurückgewiesenen) Theorie auch die Entstehung des Knochens ausgelöst haben: Neuralleistenzellen bilden die Elektrozeporen an den Seiten der Fische; der Knochen könnte dann eine sekundäre Entwicklung, angestoßen von Neuralleistenzellen sein, um die Elektrozeporen gegen den Rest des Körpers zu isolieren. Später wurde dann die Knochenbildung zur Protektion des Körpers ausgedehnt. Neuere Untersuchungen an Conodonten weisen diese Theorie jedoch zurück; die erste Biomineralisation bei Vertebraten erfolgte in Form der Conodonten; primitive Vertebraten (wie Schleimfische, Neunaugen) waren nicht mit Hartgeweben geschützt und wiesen auch kein Mineralskelett auf; die Conodonten sind die erste Manifestation des Vertebratenskeletts. Die Mineralisation begann somit nicht in der Haut der Agnathen, sondern in den Mündern der Conodontophoren. Möglicherweise könnten aber schon basalere Agnathen zahnähnliche Strukturen haben, so tragen Schleimfische kleine Zähnchen aus Keratin mit einem kleinen Phosphatanteil, die sich auch sekundär aus dentinbasierten Zähnen entwickelt haben könnten. Allerdings sind die Conodonten keine Vorläufer der Zähne, sondern eine völlig eigenständige Entwicklung und Biomineralisation, die konvergent zu dentin- und schmelzähnlichen Geweben führte.

Der Lanzettfischchenembryo hat keine echte Neuralleiste, aber Zellen an derselben Position wie die Neuralleisten-Zellen der Vertebraten, und diese exprimieren einige derselben Gene wie die Neuralleisten-Zellen der Vertebraten, bevor diese beginnen, durch den Embryo zu wandern. Auch die betreffenden Zellen des Lanzettfischchenembryos wandern, aber nur als *eine* Platte auf der Oberfläche des Embryos, nicht (wie bei Vertebraten) in Kleingruppen in den Embryo hinein. Sie sind also noch nicht fähig, sich zu dissoziieren und dann in den Körper einzudringen. Die entscheidende Innovation der Vertebraten sind somit die wandernden Neuralleisten-Zellen. Auf sie geht auch die Entwicklung des Kopfes zurück.

Nachdem wandernde Neuralleistenzellen auch bei Embryonen von Schleimfischen entdeckt wurden (was lange Zeit strittig war, weil sich Embryonen von Schleimfischen bisher kaum züchten und untersuchen ließen), ist klar, dass wandernde Neuralleistenzellen ein Merkmal aller

Vertebraten darstellen. Allerdings wurden sogar bei Tunicaten vermeintliche Neuralleistenzellen identifiziert (s. Nat. 446, 674).

Aber auch ohne echte Neuralleisten-Zellen weist die leicht geschwollene Knospe am Beginn des Neuralrohrs beim Lanzettfischchen deutliche Parallelen zum Vertebratengehirn auf: dieselben Gene, die die Hauptregionen des Vorder-, Mittel- und Hinterhirns bei Vertebraten organisieren, werden in einem analogen Muster in einer kleinen Gruppe von Zellen am vorderen Ende des Neuralstranges beim Lanzettfischchenembryo aktiviert. Ob diese Gene allerdings für dieselben Funktionen aktiviert werden wie im Vertebratenembryo, ist noch unbekannt. Untersuchungen der neuronalen Struktur sprechen allerdings eindeutig für einen solchen Zusammenhang: Gruppen von Neuronen im „Gehirn“ des Lanzettfischchens scheinen dieselben Funktionen auszuführen wie ihre Analoga bei den Vertebraten, auch wenn diese Neuronencluster beim Lanzettfischchen nur aus jeweils wenigen Neuronen bestehen. So wurde z.B. ein retinatypisches Verknüpfungsmuster der Neuronen neben einer Gruppe von Pigmentzellen nahe der anterioren Spitze des Lanzettfischchens angetroffen; dabei könnte es sich um ein einzelnes Auge, homolog zu den paarigen Vertebratenaugen, handeln. Dieses primitive Auge ist zwar zu einfach, um Bilder zu übertragen, aber es könnte bewegte Schatten von Beutegreifern übertragen. Die haarartigen Anhänge, die ringförmig den Mund umgeben (und mit deren Hilfe entschieden wird, ob potentielle Nahrung angenommen oder zurückgewiesen wird), sind mit Nerven in derselben Weise verbunden wie die Zellen in den Geschmacksknospen von Wirbeltieren.

Wahrscheinlich haben Lanzettfischchen bereits ein rudimentäres limbisches System mit einem Vorläufer des Hypothalamus. Das limbische System der Vertebraten (das auch den Hypothalamus umfasst) kontrolliert den inneren Status des Körpers, z.B. Körpertemperatur und Hormonspiegel. Diese Informationen werden dann benutzt, um grundlegende Verhaltensweisen zu kontrollieren (wann schlafen, fressen, fliehen, kämpfen?). Bei Lanzettfischchen wurden Neuronen gefunden, deren Struktur und Organisation den limbischen Neuronen der Vertebraten ähnelt und die auch in entsprechenden Regionen des Vorder- und Mittelhirns lokalisiert sind. Der gemeinsame Vorfahr von Lanzettfischchen, Tunicaten und Vertebraten benutzte dieses protolimbische System, um zwischen seinen verschiedenen Verhaltensweisen (z.B. Schwimmen, Fressen) zu wechseln: auf diese Weise konnte der gemeinsame Vorfahr einfache, essentielle Entscheidungen zwischen verschiedenen Verhaltensweisen treffen. Einen Geruchssinn haben Lanzettfischchen aber noch nicht; dementsprechend fehlt auch der vorderste Teil des Vorderhirns (Telencephalon), das u.a. die Signale der Nase verarbeitet.

Noch bevor sich somit der Kopf der Vertebraten entwickelte, war die fundamentale Struktur des Vertebratengehirns etabliert. Damit wurde z.B. entschieden, ob jetzt gefressen, geflüchtet oder geschlafen wurde. Die Entwicklung des Kopfes mag dann mit einem Wechsel vom Filtrierer (wie Lanzettfischchen) zum Beutegreifer in Zusammenhang stehen, wobei auch die Nase als eine der „Schlüsselerfindungen der Wirbeltiere“ entstand; Lanzettfischchen benötigen als Filtrierer keinen Geruchssinn. Auch Augen erlangten bei dieser Transformation vom Filtrierer zum Beutegreifer eine fundamentale Rolle, ebenso wie eine hochentwickelte Kontrolle der gesamten Körpermotorik.

Von besonderer Bedeutung für den Erfolg der Vertebraten ist auch die Myelinscheide um die Nervenfasern (ebenfalls ein wichtiges Derivat der Neuralleisten-Zellen), die bei Invertebraten nicht angetroffen wird. Aktionspotentiale können sich bei Invertebraten daher nur mit höchstens 1 m/s entlang der Nervenfaser ausbreiten (genug für das Überleben eines kleinen Tieres, aber ungünstig für größere Tiere sowohl beim Beutefang wie bei der Flucht vor Beutegreifern; Cephalopoden haben diesen Nachteil durch Vergrößerung des Axondurchmessers selektiv für jene Axone, die eine schnelle Nervenleitung erfordern, kompensiert; einige Axone erreichen Durchmesser bis zu einigen mm). Die Myelinscheide der Vertebratenaxone erlaubt dagegen Aktionspotentialgeschwindigkeiten von 50 – 100 m/s (180 – 360 km/h) bei einem Axondurchmesser von nur 1 bis 40 Mikrometer; sie wird im ZNS von Oligodendrozyten und im peripheren Nervensystem von Schwann-Zellen (von Neuralleisten-Zellen abstammend) gebildet.

Lanzettfischchen sowie die rezenten Agnatha weisen noch keine Myelinscheiden auf; d.h. die Entwicklung des Myelins geht zeitlich mit der Entstehung der Kiefer einher (Knorpelfische sind myelinisiert, was auch die Grundvoraussetzung für ihre aktive Lebensweise darstellt). Man kann daher vermuten, dass auch die kieferlosen Ostracodermen und Conodonten noch nicht myelinisiert waren und daher mit anderen Fischgruppen wie z.B. Placodermen nicht konkurrieren konnten, die Kiefer und – vermutlich – Myelin besaßen (Sci 288, 271; 2000).

Entstehung der Neuralleistenzellen: Neuralleistenzellen sind spezifisch für Wirbeltiere; ihnen kommt eine Schlüsselrolle bei der Evolution der Wirbeltiere zu. Sie entstehen embryonal innerhalb des zentralen Nervensystems und wandern dann in die Peripherie des Wirbeltierembryos, wo sie in eine Vielzahl von Zelltypen differenzieren (Multipotenz; z.B. zu Knorpeln und Knochen im Kopfbereich, zu Pigmentzellen der Haut und Zellen des peripheren Nervensystems). Man vermutet, dass diese Merkmale den Wirbeltieren ermöglichten, Beutegreifer hervorzubringen, und den großen Erfolg der Wirbeltiere mit erklären.

Cephalochordaten verfügen noch nicht über Neuralleistenzellen; bei den näher zu den Wirbeltieren stehenden Urochordaten findet sich dagegen im ZNS eine „intermediäre“ Zellpopulation, die teilweise schon Eigenschaften der Neuralleistenzellen vorwegnimmt. Es handelt sich dabei um bipolare Schwanz-Neuronen (BTNs) in der Seescheide *Ciona intestinalis*. Diese Zellen entstehen aus Zellen des sich entwickelnden zentralen Nervensystems, wandern dann durch angrenzende Gewebe und werden schließlich zu reifen Neuronen mit ähnlichen Funktionen wie sensorische Neuronen der Wirbeltiere. Außerdem finden sich Vorläufer von Pigmentzellen in *Ciona*; sie verbleiben allerdings normalerweise im zentralen Nervensystem, können aber bei Fehlexpression eines einzigen Genes (Twist) dazu veranlasst werden, zu wandern.

Somit verfügten schon Vorfahren der Wirbeltiere über Vorläuferzellen der Neuralleiste im ZNS, die in der Lage waren, verschiedene Zelltypen zu bilden und Entwicklungsprogramme für verschiedene Derivate der Neuralleiste durchliefen (wie sensorische Neuronen und Pigmentzellen).

Die tiefer stehenden Cephalochordaten verfügen noch nicht über solche „intermediäre“ Zellen; allerdings haben auch sie Neuronen und Pigmentzellen, und sie haben bereits Gene, die bei Wirbeltieren an der Bildung der Neuralleiste beteiligt sind. Die Evolution der Wirbeltiere erforderte also keine neuen Gene, sondern nur Veränderungen in genregulatorischen Netzwerken. Die frühesten Vorläufer der Neuralleistenzellen verfügten wohl noch nicht über Multipotenz; in den intermediären Zelltypen der Ascidien (Seescheiden) war die Fähigkeit zur Multipotenz bereits teilweise umgesetzt, und in den Neuralleistenzellen der Wirbeltiere war diese dann noch viel weitergehend etabliert (Nat. 527: 311).

Genomevolution der Vertebraten: CNCs (konservierte nicht-kodierende Regionen) im Genom spielen in den meisten Fällen eine wichtige Rolle bei der Regulation der Transkription der unmittelbar in der Nähe liegenden Gene. Dies erlaubt indirekt Aussagen zur molekularen Funktion dieser CNCs. Daher wurde der Frage nachgegangen, in welcher Phase der Evolution der Wirbeltiere die CNCs ihre vermeintliche genregulierende Funktion aufnahmen. Es zeigte sich, dass die ältesten CNCs (600 – 300 MA alt) in der Nähe von Genen lagen, die Transkriptionsfaktoren kodieren sowie andere Proteine, die Entwicklungsprozesse regulieren. Diese erste Welle von CNCs geht möglicherweise zurück auf die Duplikation von Genen, die Transkriptionsfaktoren kodierten. Die zweite Generation von CNCs (300 – 100 MA) sitzt dagegen in der Nähe von Genen, die Rezeptoren kodieren. Noch jüngere CNCs (< 100 MA) stehen im Zusammenhang mit Genen, die Proteine kodieren, die bei der Modifikation von anderen Proteinen

(nach der Translation) eine Rolle spielen; diese CNCs sind möglicherweise auf Säugetiere beschränkt (Sci. 333, 946 + 1019).

Evolution des Wirbeltierauges (Spektr. Wiss. 2/2012, S. 22):

Facettenaugen (=Komplexaugen) aus vielen schlanken Einzelaugen mit jeweils eigener Linse und einigen Sehzellen eignen sich vor allem für kleine Tiere: sie ermöglichen das Erfassen eines weiten Blickfeldes bei sehr guter zeitlicher, aber mäßiger räumlicher Auflösung. Bei größeren Tieren müssten die Facettenaugen daher extrem groß ausfallen, so dass die Zunahme der Körpergröße die Evolution des Linsenauges (Kameraauge) förderte, mit einer einzigen Linse als gemeinsamem Lichtbrechungsapparat für alle Sehzellen. Sehzellen (= Fotorezeptoren) liegen im Augenhintergrund auf der Netzhaut. (Bei den Linsenaugen des Tintenfisches ähnelt der Feinbau der Netzhaut dagegen dem Insektentypus; auch die Fotorezeptoren stimmen mit diesen überein).

Bei den Wirbeltieren dienen die Zapfen dem Tagsehen, die viel lichtempfindlicheren Stäbchen der Nachtsicht. Bereits Neunaugen besitzen als erwachsene Tiere ein komplettes Wirbeltierauge mit Linse, Iris, Augenmuskeln und dreischichtiger Netzhaut. Ihre Sehzellen ähneln den Zapfen; Stäbchen sind wohl noch nicht entwickelt. Die Larven der Neunaugen verfügen dagegen nur über primitive Augen ähnlich den Inger: ohne Hornhaut, Iris, Linse, Augenmuskeln; Netzhaut nur zweischichtig; Augen tief eingebettet unter durchscheinender, unpigmentierter Haut. Inger können damit wohl nicht sehen und verhalten sich auch wie blinde Tiere; ihre „Augen“ können nur den Tagesrhythmus wahrnehmen. In der Netzhaut der Inger sind keine Bipolarzellen vorhanden (= Zellen der mittleren Schicht der Wirbeltiernetzhaut, die die Informationen verarbeiten, die von den Sehzellen kommen; sie reichen die Impulse an Nervenzellen weiter, die die Signale über den Sehnerv zum Gehirn schicken). Die Nervenverschaltung im Inger-Auge ähnelt dagegen der Epiphyse (Pinealorgan), die den inneren Tagesrhythmus reguliert und die bei allen Wirbeltieren – außer Säugetieren – lichtempfindliche Zellen enthält, die ihre Signale direkt – also ohne Umschaltung – an die weiterleitenden Neuronen geben. So informiert das „Auge“ des Inger bestimmte Hirngebiete über die Tages- oder Jahreszeit.

Dies war offenbar der ursprüngliche Zustand bei den frühen Wirbeltieren; die Augen dienten nicht wirklich zum Sehen, sondern nur zur Registrierung von Helligkeit. Der Übergang vom schleimaalartigen Auge der Neunaugenlarve zum größeren, typischen Kameraauge mit dreischichtiger Netzhaut, Linse, Hornhaut, Augenmuskeln des erwachsenen Tieres könnte die Evolution des Wirbeltierauges nachzeichnen. Auch in der Ontogenie der Säugetiere wiederholt sich dieser Prozess: die lichtempfindlichen Sehzellen haben zunächst direkten Kontakt mit ableitenden Neuronen; erst später reifen Bipolarzellen heran und schieben sich dazwischen.

Die Neuronen (= retinalen Ganglienzellen), die beim Wirbeltierauge die visuellen Signale dem Gehirn übermitteln, indem ihre Ausläufer den Sehnerv bilden, stammen vermutlich von rhabdomeren Rezeptoren ab (wie sie typisch für wirbellose Tiere sind), die in einer schummerigen Umwelt ihre Funktion als Fotorezeptoren und damit ihren Sehfärbstoff verloren. Wirbellose Tiere haben rhabdomere und ziliäre Fotorezeptoren; rhabdomere zum richtigen Sehen, ziliäre für die nicht-visuelle Lichtwahrnehmung (z.B. Hell-Dunkel-Rhythmus). Bei Wirbeltieren haben dann die ziliären Zellen ihre Aufgaben erweitert und wurden zu den eigentlichen Sehzellen.

Da die Augen eine becherförmig eingestülpte Struktur darstellen, die embryologisch aus neuronalen Augenbläschen (als Gehirnausstülpung) hervorgeht, erklärt sich die „verkehrte“ Lage

der Zellen auf der Netzhaut: Lichtrezeptoren hinten, ableitende Ganglienzellen (von rhabdomeren Fotorezeptoren abstammend) vorn.

Dieses zunächst zweischichtige Auge diente primär der Abstimmung der inneren Uhr. Möglicherweise konnten damit auch schon Schatten wahrgenommen werden. Die Evolution der optischen Komponenten des richtigen Wirbeltierauges aus präexistierenden Strukturen könnte unter dem Selektionsdruck des Kambriums in weniger als 1 MA erfolgt sein. Muskeln, mit denen der Augapfel bewegt werden konnte, existierten wohl schon vor mehr als 500 MA.

Das Wirbeltierauge ist aufgrund seiner Evolution nicht perfekt: die Netzhaut liegt verkehrt herum (s.o.), das Licht muss also erst zwei Schichten passieren, bis es die eigentlichen Sehzellen erreicht (und wird dabei auch gebrochen), Blutgefäße werfen Schatten auf die Sinneszellen; außerdem blinder Fleck am Austrittspunkt des Sehnerven. Das Kameraauge des Tintenfisches ist da perfekter konstruiert (Spektr. Wiss. 2/2012, 22).

Cephalochordaten oder Tunicaten als Schwestergruppe der Vertebraten?

Im Jahr 2006 (Nat. 439, 923 + 965) ergab eine molekularkladistische Analyse auf der Basis von 146 nucleären Genen (33800 BP) von 14 Taxa (1 Cephalochordat, 4 Tunicata, 8 Vertebraten, u.a. 2 Agnathen) einen revolutionären Befund: mit sehr hoher statistischer Sicherheit sind nicht die Cephalochordaten (wie *Amphioxus*), sondern die Tunicaten die Schwestergruppe der Vertebraten. Die Cephalochordaten stehen basaler, unterhalb der (Tunicaten + Vertebraten).

Neunaugen und Schleimfische erwiesen sich dabei als monophyl, ebenso die Deuterostomen insgesamt, die Chordaten erwiesen sich als nicht monophyl, weil sich die Cephalochordaten mit den Echinodermen gruppieren. Innerhalb der Tunicaten stand die frei bewegliche *Oikopleura* basal, gefolgt von (*Diplosoma* + *Ciona*).

Schon zuvor hatten rRNA- und Multigenstudien das Olfactores-Konzept (Tunicata + Vertebrata) gestützt. Damit bricht das klassische Konzept der allmählichen Akquisition der Vertebratenmerkmale zusammen: erst Kiemenspalten (Hemichordaten, Stylophora unter den Echinodermen), dann dorsaler Nervenstrang und Notochord (Tunicaten), dann deutliche Muskelsegmentierung (Cephalochordaten), dann Kopf (Vertebraten). Wenn die Cephalochordaten tatsächlich den Echinodermen nahe stehen, stellt dies die Evolution der Deuterostomen auf den Kopf: anstelle der zunehmenden Akquisition immer mehr chordatentypischer Merkmale stellt sich die Situation dann eher umgekehrt dar: der letzte gemeinsame Vorfahr der rezenten Deuterostomen war bereits ein frei lebendes, bilateral symmetrisches Tier mit einer abgesetzten Rachenregion mit Kiemenspalten, einer segmentierten Körperwandmuskulatur und schon einem recht weit entwickelten zentralen Nervensystem mit möglicherweise gehirnartigen Strukturen, ähnlich einer „Mischung“ zwischen einem Lanzettfischchen und einer größeren Tunicatenlarve. Ein dorsaler Nervenstrang wäre schon beim gemeinsamen Vorfahren aller Deuterostomen vorhanden und entwickelte sich dann in die weit abgeleiteten Nervensysteme der Hemichordata + Echinodermata (= Ambulacraria) weiter. Immerhin sind nicht alle modernen Tunicaten immobil; *Oikopleura* ist frei beweglich. Auch *Vetulicola* ähneln frühen Stammdeuterostomen. Die Echinodermen hätten dann in ihrer Entwicklung alle diese (fortschrittlichen) Urdeuterostomenmerkmale verloren (Stylophora hatten vermutlich noch Kiemenspalten und nach der umstrittenen Calcichordaten-Hypothese eine innere Organisation ähnlich den Tunicaten). Die Tunicaten hätten die metamere Segmentation sekundär verloren, neben anderen Merkmalen, die bei den (basaler stehenden) Cephalochordaten schon vorhanden waren. Tunicaten sind demnach

keine primitiven Chordaten, sondern weit abgeleitete Formen mit stark spezialisierter Lebensweise. Und die Neuralleiste muss dann auch schon beim Stammdeuterostomen angelegt worden sein; latente Homologe der Neuralleiste sind schon bei Cephalochordaten und Tunicaten nachweisbar; wandernde Neuralleistenzellen finden sich aber nur bei Tunicaten und Vertebraten, nicht bei Cephalochordaten, wurden jedenfalls bei *Amphioxus* noch nie nachgewiesen. Offenbar traten wandernde Neuralleistenzellen erstmals beim letzten gemeinsamen Vorfahren der Olfactores auf. Wandernde Neuralleistenzellen sind demnach eine Synapomorphie der Olfactores; bei den Acrania sind derartige Zellen zwar auch vorhanden, bleiben aber offenbar stationär. Außerdem besitzen die Acrania andere Cadherine (membrangebundene Adhäsionsproteine) als Tunicata + Cranioten.

Eine endgültige Bewertung ist aber erst möglich, wenn weitere Taxa wie Hemichordaten und mehr Echinodermen in die Analyse einbezogen werden können. Tunicaten sind jedenfalls morphologisch und molekular weit abgeleitet mit einem Trend zur Vereinfachung des Genoms, während die basaleren Cephalochordaten eher den ursprünglichen Charakter der Stammdeuterostomen repräsentieren.

Eine umfassendere molekularkladistische Studie unter Einbezug von drei weiteren Taxa (*Xenoturbella*; Hemichordat *Saccoglossus*; Seestern *Solaster*) wurde noch in 2006 vorgelegt (Nat. 444, 85). Statt 146 Genen wurden jetzt weitere Gene mit einbezogen; insgesamt beruht die Studie auf 170 Genen (die aber nicht für alle Taxa komplett zur Verfügung standen).

Die Studie bestätigt die Olfactores (Tunicata + Vertebrata), die Ambulacraria (Hemichordata + Echinodermata), aber auch die Monophylie der Chordaten: die Acrania bilden die Schwestergruppe der Olfactores und stehen nicht auf dem Ast zu den Ambulacraria. Dafür stellt *Xenoturbella* die Schwestergruppe der Ambulacraria dar und bildet mit diesen zusammen die Xenambulacraria:

DEUTEROSTOMA:

- Xenoturbellida* + (Echinodermata + Hemichordata) (XENAMBULACRARIA)*
ab jetzt: CHORDATA (monophyl!)
- Acrania = Cephalochordata
ab jetzt: OLFACTORES
- Urochordata
- Vertebrata

Auch mt-DNA-Daten (komplettes mt-Genom) bestätigen mit sehr hoher statistischer Sicherheit die Position der Xenoturbellida als Schwestergruppe der Ambulacraria, aber außerhalb der Chordata. Die Möglichkeit, dass auch die Cephalochordata auf der Linie zu den Ambulacraria stehen, konnte dagegen mit hoher Sicherheit ausgeschlossen werden; sie beruhte in der ersten Studie (mit 146 Genen) auf einem systematischen Fehler, da zu wenige Taxa ausgewählt wurden (auch bei Verwendung der 170 Gene schlich sich dieser Fehler zuerst ein und konnte erst durch den Einbezug der drei zusätzlichen Taxa kompensiert werden). *Xenoturbella* ist ein wurmförmiger Organismus; früher wurde er gelegentlich für einen neotenischen Hemichordaten gehalten (aufgrund von Ähnlichkeit der Struktur der Epidermis mit Hemichordaten).

Das o.g. Kladogramm passt zu morphologischen Befunden, wonach Chordaten eine Reihe von Synapomorphien aufweisen (Somiten, dorsaler Nervenstrang, Notochord, Hypophyse), die bei Ambulacraria, *Xenoturbella* und außerhalb der Deuterostomen nicht gefunden werden. Das

vermeintliche Notochord und der dorsale Nervenstrang der Hemichordaten ließen sich bei genauen ultrastrukturellen Untersuchungen sowie Studien an Entwicklungsgenen nicht bestätigen.

Der letzte gemeinsame Vorfahr der Xenambulacraria muss neben allgemeinen deuterostomen Merkmalen (Deuterostomie, radiale Furchungsteilungen, Enterocoelie) auch Merkmale gehabt haben, die Chordaten und Hemichordaten gemeinsam haben (Kiemenschlitze, Endostyl – wird bei Vertebraten zur Schilddrüse) sowie das basiepitheliale Nervensystem und die besonderen Wimperstrukturen, die *Xenoturbella* und Hemichordaten aufweisen. Offen bleibt die Frage, ob das Nervensystem des Urdeuterostomen zentralisiert war (wie in Chordaten) oder diffus wie in den Xenambulacraria. Protostomia (als Schwestergruppe der Deuterostomen) weisen ein zentrales Nervensystem auf, Cnidaria und Acoelomorpha (als Schwestergruppen der Protostomia + Deuterostomia) dagegen ein diffuses Nervensystem.

Kontra:

* Eingehende molekularkladistische Untersuchungen zeigten allerdings im Jahr 2016, dass keine Assoziation zwischen *Xenoturbella* und den Deuterostomen besteht; stattdessen stellt *Xenoturbella* die basalste Linie innerhalb der Xenocoelomorpha, die ihrerseits die basalste Linie der Bilateralia darstellen, bevor diese zu Nephrozoa werden und sich in Protostomia und Deuterostomia aufteilen (Nat. 530: 94). Damit haben auch die Xenambulacraria keinen Bestand, sondern sind auf die Ambulacraria zu reduzieren.

Die Auffassung, dass die Tunicaten (und nicht die Cephalochordaten) die Schwestergruppe der Vertebraten darstellen, gilt inzwischen als allgemein anerkannt (s. Nat. 447, 153), wobei die frei bewegliche *Oikopleura* (ad Appendicularia) ein basales Taxon innerhalb der Tunicaten repräsentiert:

ab jetzt: Deuterostomia

--- Echinodermata + Hemichordata (= Ambulacraria)

ab jetzt: Chordata

--- Cephalochordata (*Amphioxus*)

--- **Vertebrata**

ab jetzt: Tunicata

--- Appendicularia (*Oikopleura*)

--- Ascidiacea + Thaliacea

Der einfache Körperbau der Appendikularien und der Larven von Ascidien und ihre kleinen Genome (180 bzw. 72 Megabasen) stellen Vereinfachungen ausgehend von komplexeren Vorfahren vom *Amphioxus*-Typ (Genom: ca. 500 Megabasen) dar (Nat. 447, 153).

(Eigene Anmerkung: Damit ist auch die Neotenie-Hypothese für die Entstehung der Vertebraten, ausgehend z.B. von Ascidien-Larven, ernsthaft in Frage zu stellen!).

Concestor 22 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Gnathostomata mit den Kieferlosen Fischen (Agnatha), konkret den Neunaugen (rez. 41 Arten) und Schleimfischen (rez. 43 Arten); er lebte vor ca. 530

MA bzw. ca. 240 Millionen Generationen im U-Kambrium. Während molekulare Daten dafür sprechen, dass es nur *einen* Concestor 22 gab, also Neunaugen und Schleimfische auf einer gemeinsamen Linie stehen, wiesen morphologische Daten darauf hin, dass die Neunaugen den Gnathostomen näher stehen als die Schleimfische; die Neunaugen wären dann Concestor 22 (22a) und die Schleimfische Concestor 23 (22b).

(Inzwischen konnte das Cyclostomata-Konzept, also die Monophylie von Neunaugen und Schleimfischen, mittels microRNA-Daten bestätigt werden; Schleimfische sind demnach sekundär vereinfacht, der letzte gemeinsame Vorfahr von Gnathostomata und Cyclostomata war komplexer als bisher angenommen) (PNAS 107, 19379).

Zwischen Neunaugen und Knorpelfischen (Nr. 22a und 21) stehen außerdem die Ostracodermen (ad Agnatha), die aber – da ausgestorben – bei DAWKINS nicht mitgezählt werden. Concestor 22 könnte *Myllokunmingia* geähnelt haben. Bei Neunaugen und Schleimfischen (und wohl auch beim letzten gemeinsamen Vorfahren mit diesen) bleibt das Notochord auch im adulten Stadium mehr oder weniger intakt, während es bei allen „höheren“ Vertebraten zwar bei den Embryonen angelegt, dann aber im Laufe der Ontogenese durch die Wirbelsäule ersetzt wird; nur Fragmente des Notochords (wie die Bandscheiben) persistieren lebenslang. Außerdem unterscheiden sich (alle) Vertebraten von (allen) Invertebraten durch erhöhte Komplexität des Genoms.

mkam-mkam

„MITTELKAMBRIUM“

= Miaolingian = Series 3 (509 – 497 MA)

Wuliuan (509 – 504,5 MA)

Drumian (504,5 – 500,5 MA)

Guzhangian (500,5 – 497 MA)

land-land mkam

? LANDPFLANZEN: bärlappartiger Pflanzenrest aus dem M-Kambr. Sibiriens (*Aldanophyton antiquissimum*), wobei es allerdings unsicher ist, ob es sich wirklich um eine Landpflanze handelt. 520 MA alte Sporen stammen wahrscheinlich (aber nicht ganz sicher, noch umstritten) von ersten höheren Landpflanzen (s. Sci. 293, 1027).

Fragliches Moos: *Parafunaria sinensis* aus der Kaili-Formation (U- bis M-Kambrium) Chinas; 2 cm langes Exemplar mit 4 – 5 Blättchen (jeweils 5 – 15 mm lang und 5 mm breit) an einem kurzen Stamm; distal eine Struktur, die einer kurzen Seta mit Kapsel ähnelt. Anordnung der Blätter ähnlich rez. Bryopsida *Funaria hydrometrica* (Taylor et al. 2009, 164).

tier-tier mkam

Unter bestimmten Bedingungen bleiben Proteine in Form komplexer Polymere als Endprodukte von Glycoxidation und Lipoxidation erhalten; die durchlaufen zwar eine gewisse Transformation, behalten aber einige ihrer originalen chemischen Merkmale und lassen sich durch Raman-Spektroskopie untersuchen. Dies gelang sogar mit Proteinresten aus Fossilien aus dem Burgess-Schiefer. Die Erhaltung dieser Proteine ist vergleichbar mit einem verschmutzten Grill nach seiner Benutzung: die festhaftenden Proteinprodukte sind stabil auch bei hohen Temperaturen und unlöslich. Ähnliche Prozesse finden beim Toasten, Karamelisieren, Grillen oder Bräunen von Nahrungsmitteln statt, wodurch Eiweiße, Zucker und Fette zu komplexen Polymeren werden, die oft braun gefärbt und geschmacksvoll sind (Maillard-Reaktion). Die größten Chancen auf eine solche Erhaltung von modifizierten Proteinen finden sich in braunen oder dunklen Fossilien in hellem Sediment. Allerdings darf man diese modifizierten Protein-Residuen nicht verwechseln mit originär erhaltenen Proteinen, die sequenzierbar sind. Die braunen Protein-Residuen, heterocyclische Polymere nach Zustand nach Glycoxidation und Lipoxidation, lassen sich nicht mehr sequenzieren, sondern nur aufgrund ihrer Raman-Spektren untersuchen und vergleichen, was u.a. Hinweise auf den Metabolismus bei Wirbeltieren (warm-/kaltblütig) zulässt oder phylogenetische Signale liefern kann. Sie sind chemisch extrem stabil, unlösbar, temperatur- und druckbeständig und unterliegen auch nicht mikrobieller Zersetzung (Sci. 366: 176).

SCHWÄMME:

Von einem Hornschwamm aus dem Burgess-Schiefer (*Vauxia*) blieb Chitin bis heute erhalten; Chitin ist eine der stabilsten Biopolymere und hält selbst Temperaturen bis 400 Grad ohne Änderungen von Form und Zusammensetzung aus. Das Chitin fand sich unter einer Mineralschicht, die vor Bakterien schützte. Der Burgess-Schiefer wurde in der Erdgeschichte niemals Temperaturen über 260 Grad ausgesetzt.

COELENTERATA:

Cnidaria: Seeanemonenähnliche Hohltiere in der Burgess-Fauna (**Actiniaria, ad Anthozoa**).

Thaumaptilon aus dem Burgess-Schiefer mit großer Ähnlichkeit zum ediacarischen *Charniodiscus* galt lange Zeit als letztes typisch ediacarisches Faunenelement, wird aber neuerdings aufgrund des Nachweises von Zooiden als Pennatulacee (ab U-Kambrium) aufgefasst (vgl. *Stromatoveris*, U-Kambrium).

Fasciculus als frühe **Rippenqualle (Ctenophora;** neben den Cnidariern der 2. UST der Coelenterata) (Details s. U-Kambr.).

moll-moll mkam

MOLLUSCA:

Stamm-Mollusken: *Odontogriphus* aus dem Burgess-Schiefer, ursprünglich aufgrund eines fragmentarischen Exemplars als Lophophorat interpretiert, erwies sich nach zahlreichen exzellent erhaltenen neuen Funden (Nat. 442, 146 + 159; Natw. Ru. 3/07, 144) als Stamm-Mollusk, das – wie *Kimberella* aus dem Ediacaran – cyanobakterielle Matten abweidete. *Odontogriphus* besaß eine typische Molluskenradula mit zwei symmetrisch aufgebauten Zahnreihen mit je 7 konischen Zähnen, wobei sich in molluskentypischer Weise weiter hinten immer neue Zahnreihen bildeten, die nach vorn wanderten und die aktuell funktionierenden vorderen Zahnreihen in regelmäßigen Zeitabständen ersetzten; die vorderste Zahnreihe wurde in regelmäßigen Zeitabständen abgestoßen. (Manche Fossilien ließen noch eine schwächer fossilisierte dritte und ggf. sogar eine vierte Zahnreihe erkennen). Besonders ausgeprägt ist die Ähnlichkeit mit der Radula der Wurmmollusken.

Breiter molluskentypischer Fuß, umrandet von zahlreichen Ctenidien, die in einer Grube des Mantels sitzen. Rücken versteift, kutikulär, ohne Biomineralisation; kein Hartskelett (im Gegensatz zum Skleritom von *Wiwaxia*), Radula aber wie bei *Wiwaxia*. *Wiwaxia*, *Odontogriphus* und *Kimberella* sind demnach Stammgruppen-Mollusken, die Biomatten abgrast, wobei die Möglichkeit zur Ernährung von Biomatten bis spätestens zum Ende des M-Kambriums persistierte. Alle drei Taxa sind relativ groß (*O.* bis 12,5 cm lang).

Wiwaxia: 25 mm lang, ovaler Umriss, mit blattartigen Skleriten versehen; einige Sklerite liegen dem Körper dicht an, andere stehen auf der Rückseite in zwei Reihen nach oben ab. Mikroskopischer Aufbau der Sklerite entspricht den blattförmigen Borsten bei einigen rezenten Polychaeten (Meeres-Ringelwürmern). Kiefer in Form einer einfach strukturierten Radula, wobei sich eine Radula aber nur bei Mollusken, nicht bei Anneliden findet.

Kladogramm:

--- Außengruppe: Annelida

ab jetzt: MOLLUSCA

--- *Kimberella* ? (555 MA)

--- *Odontogriphus* (Burgess, ob. M-Kambr.)

--- *Wiwaxia* (gesamtes M-Kambrium, Wiwaxiiden bis M-Ordov.)

--- **Polytomie:** --- Halkieriiden (oberes Nemakit-Daldynian bis ob. M-Kambr.)*

--- Neomeniomorpha (rez.) (ad Aplacophora)

--- Polyplacophora (ab ob. Kambrium) incl. *Matthevia* und
Multiplacophora

--- andere Kronengruppenmollusken (ab Grenze N-D/Tommot)

(Hyalolithen, *Acaenoplax*, *Machaeridia*, *Probivalvia* blieben wegen unklarer Affinitäten hierbei unberücksichtigt). Halkieriiden könnten die Schwestergruppe der Polyplacophoren sein, die Verhältnisse sind aber nicht ganz klar. Hyolithen wurden inzwischen als Lophotrochozoa, konkret: Schwestergruppe der Brachiopoden erkannt.

* es gibt auch Auffassungen, dass *Halkeria* Affinitäten zu den drei Stämmen Annelida, Brachiopoda und Mollusca hat und damit in der Nähe des gemeinsamen Vorfahren der drei Stämme steht (s. DAWKINS S. 265; s.u.).

Kimberella und *Odontogriphus* stehen kladistisch vor der Entwicklung eines kalzifizierten Rückens. Der Molluskenvorfahr war wahrscheinlich ein kriechendes, nicht-segmentiertes bilaterales Tier, während Anneliden auf eine segmentierte, parapodientragende Form zurückgehen, vermutlich Schwestergruppe des Molluskenvorfahren. Die Segmentierung des Mesoderms einschl. Coeloms führte zu Anneliden, die non-coelomische Wiederholung von Organsystemen (Seriation) führte zum Stamm mollusken, erkennbar bei *Odontogriphus* an wiederholten Ctenidien und Radula-Zahnreihen.

Von *Kimberella* ist die interne Anatomie nicht bekannt; gemeinsam sind bei *Odontogriphus* und *Kimberella* eine dorsoventral abgeflachte ovoide Form; relativ groß; kutikuläres dorsales Exoskelett (erkennbar an der Integrität des Dorsums relativ zur Weichteil Anatomie in der fossilen Erhaltung), ein nicht-kutikularisierter ventraler Fuß und wiederholte (seriierte) Strukturen, allesamt evolutionäre Neuheiten, die seit dem letzten gemeinsamen Vorfahren aller Bilateria entwickelt wurden. Für *Odontogriphus* ist die typische Molluskenradula nachgewiesen, für *Kimberella* wird sie aufgrund begleitender typischer Radula-Weidespuren vermutet. *Odontogriphus* ist über *Kimberella* hinaus weiter entwickelt, weil *O.* bereits über eine ventrale Mantelgrube mit Ctenidien verfügte.

Wiwaxia weist eine *Odontogriphus* entsprechende Radula auf, der Rücken ist aber mit nicht-kalzifizierten Skleriten bedeckt, wobei die unterschiedlichen Sklerittypen wie bei *Halkeria* in bestimmten Zonen angeordnet sind. Zahnmorphologie ähnlich den plesiomorphen Neomeniomorpha. *Wiwaxia* wird aufgrund mehrerer abweichender Merkmale neuerdings eindeutig nicht mehr den Polychaeten zugeordnet, sondern ist ein Stamm-Mollusk.

Mit der Entwicklung eines kalzifizierten Exoskeletts (kladistisch oberhalb von *Wiwaxia*) kam es dann schon im U-Kambrium zu einer raschen Radiation von beschalten Molluskenformen, ein Wendepunkt in der Diversität der Mollusken. Dieser Prozess begann mit der Bildung von Skleritkernen in der Epidermis, die dann durch die darüberliegende Kutikula gedrückt wurden; dieser Vorgang findet sich heute noch bei den Polyplacophoren und Aplacophoren (Neomeniomorpha und Chaetodermomorpha) und vermutlich fossil auch bei *Halkeria*. Die

Bildung der Molluskenschalen erfolgte dagegen wahrscheinlich entwicklungsmäßig unabhängig von der Skleritbildung der Polyplacophora.

Die frühen Stamm-Mollusken wie *Kimberella*, *Wiwaxia*, *Odontogriphus*, *Halkieria* waren nicht klein. Die Diversität der Körperformen nahm zu, als die Skleriten verloren gingen und ein echtes Periostracum entstand, das von einer Grube im Mantellappen sezerniert wurde; ein solches Periostracum findet sich bei allen rez. Mollusken außer Polyplacophoren und Aplacophoren.

Kimberella graste schon vor 555 MA mikrobielle Matten ab (Spurenfossil: *Radulichnus*). Um die PC-C-Grenze nahm die vertikal orientierte Bioturbation erheblich zu; ausgedehnte mikrobielle Matten und Biofilme fanden sich nach der PC-C-Grenze nicht mehr so sehr in offenen, flachen marinen Gewässern, aber in stressreichen küstennahen Habitaten und in größeren Tiefen. Diese Verschiebung der mikrobiellen Mattenhabitate erfolgte aber nicht abrupt, sondern im Laufe des Kambriums allmählich, und Relikt-Mattenhabitate persistierten zumindest in einigen marinen Gebieten, u.a. im Burgess-Schiefer, wie auch durch die sehr enge Assoziation von *Odontogriphus* und *Wiwaxia* mit dichten, flächenhaften Aggregaten des Cyanobakteriums *Morania* belegt wird, die ausgedehnte Oberflächen bedeckten. Diese Matten stellten eine stabile Nahrungsquelle für mittelkambrische benthische Gräser dar. Damit zählt *Odontogriphus* zu einer überlebenden Linie aus dem Ediacaran. Das weitverbreitete Auftreten von Biomineralisation nach der PC-C-Grenze wird mit dem stark zunehmenden Selektionsdruck durch Beutegreifer erklärt. Andererseits belegt aber das Überleben von Weichkörpertaxa bis ins obere M-Kambrium – einschl. Reliktlinien –, dass auch andere Überlebensstrategien (außer Biomineralisation) erfolgreich waren. Die unauffällige Erscheinung des merkmalslosen Rückens von *Odontogriphus* ermöglichte eine recht verborgene, schwer erkennbare Erscheinung auf dem Substrat der mikrobiellen Matten. Das Erlöschen dieser *Kimberella-Odontogriphus*-Linie nach dem M-Kambrium könnte eher auf dem Verschwinden geeigneter Mattenhabitate beruhen als auf einer Ausrottung durch Beutegreifer.

Halwaxiiden:

Eine neue Sichtweise von Halkieriiden (als artikulierte Fossilien im Burgess-Schiefer nachgewiesen) und Wiwaxiiden (als kosmopolitische sklerit-tragende Metazoen des U- und M-Kambriums) lieferte *Orthrozanclus* aus dem Burgess-Schiefer, das Merkmale von Halkieriiden und Wiwaxiiden verbindet (anteriore Schale wie bei Halkieriiden, aber stachelartig abstehende Sklerite wie bei *Wiwaxia*) und mit diesen zu den Halwaxiiden zusammengefasst wird (Sci. 315, 1255). Halkieriiden stellen nach klassischer Auffassung eine Verbindung zwischen Brachiopoden und *Wiwaxia* und demnach – je nach Interpretation von *Wiwaxia* – zwischen Brachiopoden und Mollusken oder Anneliden dar, wobei *Orthrozanclus* mit seinen Skleriten und seiner einen (!) Schale seinerseits Stellung zwischen *Wiwaxia* und den Halkieriiden bezieht.

Orthrozanclus ist einschl. der langen stachelförmigen Sklerite 6 bis 10 mm lang. Die langen Stacheln gehen in einer Ebene ringförmig seitlich vom Körper ab und sind dann wahrscheinlich weiter außen nach oben gebogen; sie hatten wahrscheinlich protektive Funktion. Benthisch; bewegte sich vermutlich auf einem muskulösen Fuß; vermutlich großer sedimentgefüllter Darm. Im Gegensatz zu Halkieriiden Skleritom nicht mineralisiert. *Wiwaxia* besaß keine Schalen, Halkieriiden besaßen zwei Schalen (eine vordere und eine hintere, aber ungleich groß); *Orthrozanclus* besaß offenbar nur eine vordere Schale, aber sehr ähnlich geformt wie bei (artikulierten) Halkieriiden des Burgess-Schiefers und vermeintlichen Halkieriiden aus dem U-Kambrium Chinas, die nur als isolierte Skelettelemente überliefert sind.

Zwischen Halkieriiden und Wiwaxiiden bestehen Übereinstimmungen hinsichtlich Konstruktion und äußerer Ornamentierung der Sklerite; in beiden Gruppen gibt es Taxa mit einem dreiteiligen

Skleritom (aber *Wiwaxiiden* ohne Schale). Zu den *Halwaxiiden* sind außerdem die *Siphogonuchitiden* zu ziehen; sie besitzen ein einfacheres Skleritom sowie eine Schale aus fusionierten Skleriten; sie kamen nur im U-Kambrium vor.

Nach einer Hypothese stellen die *Halwaxiiden* Stammgruppen-Lophotrochozoa dar und stehen dabei den *Brachiopoden* und *Anneliden* nahe, wobei sich die *Anneliden* eher von *Wiwaxia* und die *Brachiopoden* von den *Halkieriiden* (mit ihrer anterioren und posterioren Schale) ableiten; als Zwischenformen auf dem Weg zu den *Brachiopoden* werden dabei die *Micriniden* und *Tannuoliniden* interpretiert (s. U-Kambrium). Man vermutet, dass *Brachiopoden* aus *Halkieriiden*-ähnlichen Taxa entstanden, indem sich der Körper verkürzte, wodurch sich die beiden Schalen aneinander annäherten und schließlich übereinander klappten und den Weichkörper umgaben. Dafür spricht, dass bei *Brachiopoden* beide Schalen offenbar auf der Rückenseite angelegt werden (s. Natw. Ru. 8/07, 428).

Alternative Hypothesen ordnen die *Halkieriiden* bei den Kronengruppen-Mollusken ein (was nach aktueller Kenntnis aber auf jeden Fall zurückzuweisen ist) und weisen die Stellung von *Wiwaxia* als Stammgruppen-Annelide zurück. Weitere Aspekte lieferte die Interpretation von *Odontogriphus* und *Wiwaxia* als Stammgruppen-Mollusken (s.o.)

Problematisch ist in diesem Kontext besonders die Beziehung der *Halwaxiiden* zu den Mollusken. Mono- und Polyplacophoren gelten nicht mehr mit derselben Gewissheit wie bisher angenommen als primitivste Mollusken, seit bei ihnen (echte) Serialität (statt der bisher vermuteten Pseudometamerie) festgestellt wurde. In diesem Sinne ist die Ableitung der Mollusken von *Kimberella/Orthogriphus* plausibel. Allerdings passen die *Halwaxiiden* nicht so gut als Übergangsformen in dieses Konzept, da sich keine direkten Homologien zwischen den Schalen (irgendwelcher) Mollusken und den Schalen oder Skleriten der *Halkieriiden/Halwaxiiden* erkennen lassen (Hypothese 1)

Eine Alternative besteht darin, dass es sich bei *Kimberella/Odontogriphus* um Stammgruppen-Lophotrochozoa handelt; die Mollusken sind in diesem Konzept schon vor den monophyletischen *Halwaxiiden* abgezweigt; dieses Konzept ist im Gegensatz zum vorstehend genannten kongruenter in Bezug auf die *Siphogonuchitiden*. Die Biomineralisation wäre demnach unabhängig voneinander in Mollusken und *Halwaxiiden* entstanden, wobei innerhalb der *Halwaxiiden* dann in Richtung auf *Wiwaxia* die Schalen verloren gingen und das Skleritom demineralisiert wurde (*Wiwaxia* unmineralisiert!). (Hypothese 2).

Nach kladistischer Analyse ist die Hypothese 1 zwar etwas plausibler, keine der beiden Hypothesen ist aber statistisch deutlich robuster als die jeweils andere:

Hypothese 1:

--- ? *Kimberella*

--- ? *Odontogriphus*

--- Linie zu *Halwaxiiden* + Mollusken*

ab jetzt: chitinöse Setae

--- *Canadia* + *Anneliden*-Kronengruppe

--- *Micrina*

--- Kronengruppen-*Brachiopoden*

* Linie zu den *Halwaxiiden* + Mollusken:

--- ? *Kimberella*

- ? *Odontogriphus*
- *Wiwaxia* + [Siphonochitiden + (*Orthrozanclus* + Halkieriiden)]
- Mollusken-Kronengruppe

Hypothese 2:

- ? *Kimberella*
- ? *Odontogriphus*
- Linie zu den Mollusken (evtl. inkl. *Kimberella* und *Odontogriphus*)
- Halwaxiiden: Siph. + [Halkieriiden + (*Orthrozanclus* + *Wiwaxia*)]
- ab jetzt: chitinöse Setae
- *Canada* + Anneliden-Kronengruppe
- *Micrina*
- Kronengruppen-Brachiopoden

(Sci. 315, 1255).

Schnecken: Auftreten der ersten Schnecken i.e.S. (Gastropoda; d.h. nach Ausschluss der Helcionellida und Paragastropoda) im obersten M-Kambrium (nur 1 Gatt. im M-Kambrium) mit den ersten Bellerophonitida (bis Rhät). Details s. U-Kambrium.

Muscheln: lt. MÜLLER Auftreten der rez. Muschel-UO **Nuculacea**.

Stamm-Cephalopoden:

Petalilium, wahrsch. *Vetustovermis* (beides U-Kambr.) sowie *Nectocaris* (Burgess; 5-7 cm lang einschl. Tentakeln) werden als Stammgruppen-Cephalopoden interpretiert (Nectocarididae). Offene achsiale Höhle mit paarigen Kiemen auf der Bauchseite, breite laterale Flossen, ein Paar langer ungegliederter Greiftentakel (statt Tentakelkranz wie bei Kronengruppen-Cephalopoden), ein paar nicht-facettierter Augen auf kurzen Stielen (im Gegensatz zu den ungestielten Augen moderner Cephalopoden; allerdings werden auch die Augen von *Nectocaris* als Lochkamera-Augen interpretiert); großer, flexibler anteriorer Trichter als „Düse“ nahe der Öffnung der Höhle an der Bauchseite (wird als Mantelhöhle mit Kiemen interpretiert). Flacher Körper, kurzer Kopfbereich; seitliche durchgehende Flossensäume.

Primitive Cephalopoden waren demnach vermutlich Karnivoren (oder Aasfresser), die sich von Weichkörpertieren ernährten. Sie lebten wohl nektobenthisch (gestielte latero-ventrale Augen, muskulöse Seitenflossen, große Kiemen, kein muskulöser Fuß). Die Tentakel erlaubten die Handhabung kleiner Nahrungsstücke.

Die Fortbewegung nach dem Rückstoßprinzip war bereits entwickelt, bevor die Cephalopoden Schalen ausbildeten (Fluchtreaktion?). Nach der Ausbildung der Schale im O-Kambrium kam es dann im Ordovizium zu einer explosiven Diversifikation. Die Einschnürung an der Basis des Trichters spricht dafür, dass der Wasserfluss durch eine Klappe kontrolliert worden sein dürfte. Der Trichter diente als „Düse“, durch den das Wasser aus der achsialen Höhle herausgepresst wurde, zusätzlich zu dem Vortrieb, den die großen muskulösen seitlichen Flossen boten. Dieser Trichter wurde bisher als schildartige Struktur fehlinterpretiert (als Dorsalschild eines krebsartigen Tieres). Dieser Düsenantrieb, wie ihn die Cephalopoden entwickelt haben, ist einmalig im

Tierreich. Wasser kann mit hoher Geschwindigkeit und in jeder Richtung durch diesen Trichter ausgepresst werden, was blitzartige Bewegungen ermöglicht.

Bei modernen Cephalopoden ist der Trichter allerdings nicht so frei aufgehängt wie bei *Nectocaris*, sondern besteht aus zwei Lappen, die sich zum Trichter schließen, ohne miteinander verwachsen zu sein (was der ursprünglichere Zustand zu sein scheint; *Nectocaris* wäre insoweit bereits abgeleitet).

Die achsiale Höhle mit den paarigen Kiemen entspricht der Mantelhöhle moderner Cephalopoden; die gestielten Augen vom Kamera-Typ hinter den Kopftentakeln, aber vor dem trichter-tragenden Hals sowie die Seitenflossen mit schrägen Bindegewebssträngen sprechen ebenfalls für die Zuordnung zu den Cephalopoden. Kronengruppen-Cephalopoden besitzen allerdings einen Hornschnabel, eine Radula und mindestens 8 Tentakel und meistens einen Tintenbeutel; alle Merkmale, die den Nectocarididae noch fehlen, wobei aufgrund der Erhaltung der Mundregion (trotz 91 Exemplaren) das Vorhandensein von Schnabel und Radula nicht ausgeschlossen werden kann. Möglich wäre auch ein sekundärer Verlust der Radula; sie fehlt in manchen rezenten Cephalopoden. Wenn Radula oder Hornkiefer tatsächlich vorhanden gewesen wären, wäre allerdings davon auszugehen, dass diese einzigen Hartteile erhalten geblieben wären – da andererseits feinste Strukturen wie Kiemen sichtbar sind.

Cephalopoden waren offenbar primär schalenlos. Nautiloiden entwickelten sich offenbar aus einem nicht-mineralisierten, coleoid-artigen Vorfahren, der mit den Nectocarididae verwandt war. Die Nectocarididae repräsentieren demnach eine Linie, die erst spät mineralisierte. Wenn dieser Trend der späten Mineralisierung auch für andere Bilateralia gilt, sind möglicherweise auch andere (später mineralisierte) Tiergruppen früher aufgetreten als bisher angenommen. Bisher hatte man angenommen, dass sich Cephalopoden aus beschalteten Vorfahren entwickelten.

Im Gegensatz zu den trägen übrigen Mollusken sind Cephalopoden zu blitzschnellen Bewegungen fähig, aktive Beutegreifer (statt Filtrierer oder Gräser). Sie verfügen über das höchst entwickelte Nervensystem aller Wirbellosen und ihre Enzephalisation übertrifft die der meisten Wirbeltiere! Gute Augen.

Bisher ging man davon aus, dass ihre äußere Schale von derjenigen der Monoplacophoren abstammt. Der hoch-konische, gekammerte *Knighthoconus* (aber ohne Siphon) aus dem O-Kambrium galt als Zwischenform zwischen Monoplacophoren und Cephalopoden. *Nectocaris* zeigt allerdings keine Monoplacophoren-Merkmale. Demnach wäre die Schale der Cephalopoden konvergent entstanden, evtl. unter Kooptierung gleicher, bereits aus dem Stamm-Mollusken übernommener chemischer Pathways. NaA sind die Cephalopoden die Schwestergruppe der Schnecken.

Allerdings: der bisher ausstehende Nachweis einer Radula (die allerdings auch sekundär verloren gegangen sein könnte oder einfach aufgrund der schlechten Erhaltung nicht dokumentiert ist) führt zu gewisser Unsicherheit, ob die Interpretation als Stamm-Cephalopode wirklich korrekt ist.

Kladogramm:

- *Kimberella*
- *Odontogriphus* (Burgess) (unmineralisiert)
- Halwaxiida (UK bis OK, ab UK mineralisiert)
- ab jetzt: KRONENGRUPPEN-MOLLUSKEN

- Polyplacophora (ab OK, ab OK mineralisiert; fraglich im UK/Meishucunian)
- Monoplacophora (ab frühem UK, ab frühem UK mineralisiert)
- ab jetzt: CONCHIFERA
 - I --- Bivalvia (ab etwa Grenze U-/M-Kambrium, mineralisiert)
 - I --- Scaphopoda (nicht im Kambrium oder U-Ordov. nachgewiesen)
 - I --- Gastropoda (ab M-Kambrium, mineralisiert)
 - I --- Nectocarididae (U-K bis M-K, nicht mineralisiert)
 - Nautiloidea (ab K-O-Grenze, mineralisiert)
 - Ammonoidea + Coleoidea

(Nat. 465, 427 + 469; Natwiss. Ru. 8/2010, 421).

(Auflösung der Kronenmollusken nach Transkriptom-Analysen s. U-Kambrium)

arth-arth mkam

ARTHROPODA: starke Ausbreitung der im U-Kambr. erschienenen Trilobiten. Zumindest einige Trilobiten standen weit unten in der Nahrungskette, gruben sich durch den Meeresboden und siebten ihn nach winzigen organischen Partikeln (z.B. *Agraulus*; M-Kambrium).

An der Grenze zwischen U- und M-Kambrium sind zahlreiche Trilobitentaxa ausgestorben, wohl gefördert durch die recht eingeschränkte biogeographische Verbreitung der einzelnen Taxa, während Weichkörper-Arthropodentaxa, d.h. basalere Linien wie *Canadaspis*, *Anomalocaris*, *Tuzoia* die Grenze zum M-Kambrium relativ unbeeinträchtigt überstanden; Weichkörperntaxa waren geographisch weiter verbreitet als die Trilobitentaxa (J. Palaeont. 77, 674). Erste stieläugige Trilobiten (*Parablackwelderia*) im Grenzbereich M-/O-Kambrium in Ostgondwanaland. In verschiedenen Gruppen von Trilobiten entwickelten sich später stieläugige Taxa (J. Pal. 82, 842).

In 508 MA alten perfekt erhaltenen *Waptia* wurde der älteste Nachweis für elterliche Sorge für den Nachwuchs im gesamten Tierreich entdeckt: Man fand eine Brut aus 24 ca. 2,5 mm großen Eiern in einem Hohlraum zwischen dem Weichkörper des Elterntieres und der Schale; die Schale diente demnach als Schutz für Eier und Embryonen (Nat. 528: 438).

Große Vielfalt bizarrer Arthropoda unsicherer taxonom. Stellung im Burgess-Schiefer (*Marrella*, *Opabinia*, *Leanchoilia*, *Sanctacaris*, *Alalcomenaeus*). *Sanctacaris* weist ggf. engere Beziehungen zu den Chelicerata auf, auch wenn die großen Scheren noch fehlen (bzw. noch nicht gefunden wurden). Eine umfassende Neubeschreibung identifizierte *Sanctacaris* als basalsten Vertreter der Euchelicerata (d.h. Chelicerata nach Abzweigung der Pycnogonida) (Natwiss. 101: 1065).

Radiodonta: 30 cm große *Cambroraster falcatus* (nach dem Raumschiff „Millenium Falcon“ aus Star Wars benannt) im Burgess-Schiefer. Großer Kopf (mehr als halbe Körperlänge), breiter, schildartiger Panzer vom Kopf bis weit über den Rücken (ähnlich Pfeilschwanzkrebse); hinten lief der Panzer in einem mittleren und zwei seitlichen Spornen aus. Die beiden vorderen Körperanhänge stellen keine Greifarme dar (wie bei *Anomalocaris*), sondern ähneln breiten Rechen; die Anhänge tragen lange gebogene Stacheln im Abstand von nur einem Millimeter. Offenbar wurde damit das Sediment durchsiebt. So filterte er Futter aus dem Sedimentschlamm und bewegte es in Mundrichtung. Wurden die vorderen Anhänge zusammen gebracht, entstand ein Korb, der die gefangenen Beutetiere einschloss. Diese wurden anschließend eingesaugt. Robuste Zähne und Kauplatten um den runden Mund deuten an, dass *Cambroraster* auch große Beute

zerkleinern konnte. Radiodonta weisen damit eine viel größere ökologische Vielfalt auf als bisher angenommen. Ein Individuum des häufigen Fossils zeigte Weichteilerhaltung mit zwei Augen und weichen, undulierenden Flossen auf jeder Körperseite. *Cambroraster* dürfte die ökologische Nische heutiger Pfeilschwanzkrebse besetzt haben; ein ähnliches Tier fand sich auch in 518 MA alten Schichten aus Chengjiang. Radiodonta zeigten damit ein breites ökologisches Spektrum von Top-Beutegreifern wie *Anomalocaris* über Filtrierer bis hin zu einer pfeilschwanzkreb-artigen Lebensweise. Massenvorkommen von *Cambroraster* sprechen für gewisse soziale Lebensweisen, sei es dass sie sich zur Fortpflanzung oder zum gemeinsamen Häuten (aus Schutzgründen) versammelt hatten (Proceedings of the Royal Society B, 2019; doi: 10.1098/rspb.2019.1079; Sci. 365: 417).

Riesige *Anomalocaris*.

Taxonomisch unsichere Gruppen (zur KL Merostomoidea zusammengefasst) sind die Emeraldellida und Limulavida, beide auf das M-Kambrium beschränkt. Die Emeraldellida werden manchmal für die Stammgruppe der Merostomata gehalten, die ihrerseits mit den Aglaspida aber schon im Atdabanian präsent sind (Sepkowski-Datenbank). Aglaspi(di)da werden als nahe Außengruppe der Eucheliceraten betrachtet.

Marrellomorpha:

Marrella (2 cm, sehr häufig) hat gemeinsame Merkmale mit Trilobiten und Cheliceraten; daneben "klassische" Arthropoden wie Trilobiten und Krebsartige. Die Marrellomorpha gelten kladistisch als basale Arthropoden unterhalb der Trilobiten, Cheliceraten und Crustacea. Unter über 25000 *Marrella*-Fossilien aus dem Burgess-Schiefer wurde ein einziges gefunden, das sich direkt im Prozess der Häutung befand (der zweitälteste direkte fossile Nachweis einer Häutung bei Arthropoden*; die Hinweise bei Trilobiten sind nur indirekter Art); die Häutung selbst dürfte nur wenige Minuten gedauert haben (Nat. 419, 40).

*Die älteste fossil überlieferte Häutung bei einem Arthropoden stammt aus dem Unterkambrium (Stage 3: *Alacaris mirabilis*, ein Stammarthropode aus der Gruppe der Fuxianhuiida). Auch für Ecdysozoa außerhalb der Arthropoda sind aber Häutungen aus dem U-Kambrium belegt: Stammgruppen-Loricifera *Siriloricica* (Stage 3). Die Überlieferung von Ecdysozoa während des Häutungsvorgangs erfolgt extrem selten, zumal die neue Cuticula sehr schnell aushärten muss, damit das Tier nicht Beutegreifern zum Opfer fällt. Auch die Sklerite oder Dornen von Lobopoden wurden regelmäßig gewechselt und finden sich dann als isolierte Fossilien (Sci Rep. 9: 5709).

Die KL Marrellomorpha umfasst lt. Sepkowski-Datei 3 Ordnungen aus dem Zeitraum M-Kambrium bis Nor mit insgesamt 12 Gattungen:

Mimetasteroidea (3 Gatt., M-Kambrium bis unt. Ems: *Marrella*: M-Kambr.; *Paramarria*: Ashgill; *Mimetaster*: unt. Ems)
Cyclina (8 Gatt.), Vise bis oberes Nor
Acercostraca (1 Gatt.): *Vachonisia* (unt. Ems)

Eine neue Arbeit gliedert die Marrellomorpha (Unterkambrium bis U-Devon) in zwei Gruppen: die Marrellidae (mit *Marrella*, *Furca*, *Mimetaster*; Mittelkambrium, Ordovizium bzw. U-Devon) und die Acercostraca (*Skania* aus dem M-Kambrium/Burgess; *Primicaris* aus dem oberen Atdabanian, *Enosiaspis* aus dem Tremadoc, *Xylokorys* aus dem Silur und *Vachonisia* aus dem Hunsrückschiefer). Die Acercostraca sind dabei durch ein herzförmiges Rückenschild charakterisiert. Cyclina gelten nicht mehr als Marrellomorpha (Sci. Nat. 103: 21).

Chelicerata: *Sanctacaris* aus dem Burgess-Schiefer gilt als basalster Euchelicerata; die typischen Merkmale der Chelicerata wurden stufenweise in der Cheliceraten-Stammlinie akquiriert.

Sanctacaris ist damit ein Mitglied der Kronen-Chelicerata (Pycnogonida + Euchelicerata). Damit ist klargestellt, dass Chelicerata nicht auf Megacheira (great-appendage-Arthropoden) zurückgehen. *Sanctacaris* ist damit der älteste und basalste Chelicerata, die Vicissicaudata stellen die Schwestergruppe der Chelicerata.

Heutzutage stellen die Chelicerata mit 113.894 beschriebenen Arten die zweitgrößte Tiergruppe nach den Hexapoden (ihrer Hauptbeute!). Molekulare Daten deuten auf eine Entstehung der Chelicerata im U-Kambrium. Abgesehen von *Sanctacaris* finden sich die nächsten Fossilien von Chelicerata erst im O-Kambrium (Larven von Pycnogonida), ebenso eindeutige Spurenfossilien von Chelicerata im O-Kambrium; weitere Körperfossilien erst im U-Ordov.

Kladogramm:

```

I--- Retifaciida                                (nicht gegeneinander aufgelöst)
I--- Squamacula + (Kiisortoqia + Siriocaris)
  --- Trilobitomorpha (incl. Petalopleura wie Cindarella,
                        Conciliterga wie Kumaia,
                        Nektaspida wie Naraoia)
    ----- Aglaspidida s.l.                    (= VICISSICAUDATA)
      --- Cheloniellida
      --- Sidneyia (Burgess)
      --- Emeraldella (Burgess) + Molaria
  AB JETZT: CHELICERATA
    --- Pycnogonida
      AB JETZT: EUHELICERATA
        --- Sanctacaris
        --- Offacolus + Sarotrocercus
        --- Dibasterium + Xiphosura (partiell)
        --- Chasmataspidida
        --- Eurypterida + Arachnida
  
```

(Natwiss. 101: 1065)

Im Jahr 2019 wurde *Mollisonia plenovenatrix* (Burgess-Schiefer) mit robusten, kurzen Cheliceren beschrieben, die sehr weit vorn zwischen den Augen angeordnet waren. Das deutet darauf, dass Cheliceren bereits sehr früh eine spezielle Funktion für die Nahrungsaufnahme entwickelten, möglicherweise als Modifikation kurzer Antennulen. Der Kopf enthielt außerdem große Komplexaugen; ihre Innervation spricht dafür, dass ein komplexes malacostraca-ähnliches Sehsystem plesiomorph für alle Kronen-Euarthropoden gewesen sein dürfte. Hinter den Augen finden sich drei Paare langer, uniramöser Schreitbeine und drei Paare von mastikatorischen Anhängen; diese Konfiguration verbindet die Habeliiden (zu denen *Sanctacaris* gehört) mit den Eucheliceraten. Habeliiden gelten als Stammlinie der Cheliceraten. Cheliceraten erschienen somit zeitgleich mit Mandibulaten als benthische Mikroprädatoren im Rahmen der kambrischen Explosion.

Myriapoda (Tausendfüßer): wahrsch. erster fossiler Nachweis (RNA-kladistisch müßte die Gruppe aber noch älter sein): *Redoubtia* (früher als Holothurie interpretiert) und *Portalia* aus dem

Burgess-Schiefer werden neuerdings für Myriapoden gehalten; 1990 wurde der sehr tausendfüßerähnliche *Cambropodus gracilis* (mind. 15 Beinpaare) aus marinen Sedimenten (mind. 250 km von der nächsten Küste entfernt abgelagert) beschrieben; *Cambropodus* lebte also sicher noch marin; Atemtechnik unbekannt. Aufgrund vieler primitiver Merkmale erscheint er nahe verwandt mit den allerprimitivsten Arthropoden, ähnelt in der allgemeinen Körperform aber den Myriapoden.

echi-echi mkam

ECHINODERMATA:

Homalozoa (Toyonian bis unt. O-Karbon); Homalozoa umfassen Stylophora = Calcichordata (Cornuta, Mitrata), Homoiostelea (Soluta) und Homostelea (Cincta).

Erste **Stylophora** (unt. M-Kambrium bis unt. O-Karbon); ältester Nachweis im alleruntersten M-Kambrium Marokkos (Nat. 438, 351; Stylophora: *Ceratocystis*). Insgesamt 63 Gattungen der Stylophora; O Cornuta vom M-Kambrium bis Ashgill, O Mitrata vom Tremadoc bis zum unt. O-Karbon (*Jaekelocarpus*).

Die Sepk.-Datei weist eine unbenannte Gattung der Homoiostelea (= Soluta) aus dem obersten U-Kambrium (Toyonian) aus; weitere Soluta sowie Homostelea (= Cincta) im M-Kambrium; die KL Homostelea (= O Cincta) ist aufs M-Kambrium beschränkt.

Den Homalozoa fehlt die typische radiale Symmetrie; einige Formen (**Calcichordata = Stylophora**) wurden früher in die systematische Nähe der Wirbeltiere gestellt. Noch 1990 wurde eine These publiziert, wonach die Echinodermen und Chordaten von verschiedenen Zweigen innerhalb der Carpoidea abstammen sollen. Die Echinodermenlarven sind denen bestimmter Hemichordata sehr ähnlich. Deshalb wurden die Carpoidea von Flügelkiemern ähnlich *Cephalodiscus* abgeleitet. Durch die neuen Chordaten-/Agnathenfunde aus Chengjiang lebten die Mitrata aber (soweit bekannt) gewissermaßen „zu spät“, um als Vorfahren der Chordaten infrage zu kommen. Cornuta waren bizarr asymmetrisch, Mitrata weitestgehend bilateral-symmetrisch. Inzwischen ist die Chordatenhypothese der Homalozoa/Calcichordata aber endgültig widerlegt (s.u.).

Die Mitrata besaßen ein Skelett aus Platten (jede einzelne Platte ist ein Calcitkristall), wie für Echinodermen typisch. Das plattenbesetzte „Kopfteil“ wies eine konvexe und eine flache Seite auf; das „Schwanzteil“ wies Ähnlichkeiten zu den Armen von Schlangensterne auf. Allerdings ist dies das einzige echinodermotypische Merkmal; die fünfstrahlige Symmetrie fehlt, und das Vorhandensein eines Ambulacralsystems ist strittig. Anhänger der Chordatenhypothese homologisieren die Perforationen am „Mitratenkopf“ mit den Kiemenspalten der Hemichordaten und Chordaten. Inzwischen steht sicher fest, dass die Echinodermen näher mit den Hemichordaten als mit den Chordaten verwandt sind. Möglicherweise hatte also der gemeinsame Vorfahr aller drei Gruppen Kiemenspalten, die dann bei den Echinodermen (außer den Homalozoen) verloren gingen. Spurenfossilien (*Vadichnites transversus*; Pal. 52, 127) in Verbindung mit Körperfossilien von *Rhenocystis* aus Bundenbach deuten nun darauf, dass sich die Mitraten mit der flachen Seite nach oben und dem Schwanz nach vorn gerichtet fortbewegten (wie dies auch von der Chordatenhypothese postuliert worden war), was aber die Chordatenhypothese nicht beweist, zumal der bislang einzige kladistisch-anatomische Test auf keinen engeren Zusammenhang zwischen Mitraten und Chordaten hinweist. Möglicherweise handelt es sich aber um primitive „Stamm-Echinodermen“, die noch Merkmale aufweisen, die üblicherweise mit Hemichordaten und Chordaten in Verbindung gebracht werden und in der weiteren Entwicklung der Echinodermen verschwanden, also um Nachkommen der Ausgangsgruppe der Echinodermen oder des gemeinsamen Vorfahrs von Echinodermen und Hemichordaten (Nat. 407, 850). Dies könnte erklären, wieso es sich um freibewegliche Tiere (nicht am „Stiel“ oder „Schwanz“ festgewachsen) mit Kiemenspalten gehandelt haben könnte; die Bundenbacher Funde haben endgültig klargestellt, dass es sich nicht um an einem Stiel festgewachsene Tiere handelte.

Bemerkenswert ist, dass Cornuta (zu Calcichordata) vermutlich „Kiemenspalten“ aufwiesen, die bisher von Echinodermen (auch deren Larven) nicht bekannt sind (*Cothurnocystis*, *Scotiaecystis*)

(s. Nat. 414, 423). Im Jahre 2002 wurden schließlich auch 3 (evtl. 4) Paar (innerer) Kiemenspalten bei dem jüngsten Mitraten (*Jaekelocarpus*, O-Karbon von Oklahoma) berichtet, die vermutlich mit wasserpumpenden Flimmerzellen besetzt waren; aus ihnen strömte das Wasser aus dem Körperinneren nach außen, jedoch nicht direkt ins Meer, sondern zunächst in seitlich der Kiemenspalten liegende laterale Räume (Atria), von denen es dann durch antero-dorsale Öffnungen nach außen strömte. Derartige beflimmerte Kiemenspalten finden sich heutzutage bei Acraniaten wie dem Lanzettfischchen. Daneben weist *Jaekelocarpus* mehrere mögliche Synapomorphien mit Tunicaten auf: beflimmerte Kiemenspalten, die antero-posterior elongiert waren analog den Stigmata von bestimmten Tunicaten (Ascidien), laterale Atria rechts und links des Pharynx wie bei Ascidien; Atria öffnen antero-dorsal (wie bei Ascidien), vordere Öffnungen paarig wie bei postlarvalen Ascidien. Falls es sich bei *Jaekelocarpus* tatsächlich um einen Tunicaten handeln sollte, so deuten primitive Merkmale (wie Kalzitskelett, nach unten gebogener Schwanz) auf eine basale Stellung im Sinne eines Stammgruppentunicaten; dann wären aber die Cornuta und Mitrata als basale Tunicaten zugleich Kronengruppenchordaten und keine (!) Echinodermen. Die Kiemenspalten der Cornuten unterscheiden sich insofern, dass sie immer nur auf der linken Seite des Kopfes gefunden werden (also nicht paarig sind).

Die Echinodermenmerkmale (Skelettplatten jeweils aus einem einzelnen Kalzitkristall) sind zwar für moderne Echinodermen spezifisch, es könnte sich aber auch um ein primitives Merkmal der gemeinsamen Stammgruppe von Echinodermen und Chordaten gehandelt haben, das dann bei den Chordaten verloren gegangen ist. Der letzte gemeinsame Vorfahr der modernen Tunicaten hatte weder ein Calcitskelett noch einen nach unten gebogenen Schwanz, d.h. diese primitiven Merkmale wären dann auf die erloschenen Stammgruppentunicaten beschränkt geblieben (Nat. 417, 841).

Allerdings werden die als Kiemenspalten angesprochenen Strukturen einzelner Mitraten (wie *Jaekelopterus*) auch anders interpretiert, z.B. im Zusammenhang mit Gonaden (Abstract, 2003).

Insgesamt existieren drei Hypothesen zur Stellung der Stylophora: (1) Stamm-Echinodermen; der lange segmentierte Fortsatz stellt demnach einen mobilen Stiel dar; (2) weit abgeleitete Echinodermen aus der Nähe der Crinozoa; der lange Fortsatz wäre danach ein Fangarm; (3) primitive Chordaten mit Retention eines Calcit-Skeletts, das der letzte gemeinsame Vorfahr von Echinodermen und Chordaten ebenfalls gehabt hätte; der lange Fortsatz (Stiel) müsste in diesem Fall Muskelblöcke, ein Notochord und ein Gehirn enthalten.

Die Mikrostruktur der Stereome lässt bei den Echinodermen auf das darüber liegende Weichgewebe schließen. Die Untersuchung der Stereome, u.a. des großen Stylocons, von perfekt erhaltenen, aber disartikulierten Stereomen von (?) *Ceratocystis sp.*, dem ältesten Nachweis von Stylophoren überhaupt (unterstes M-Kambrium Marokkos), spricht nun eindeutig zugunsten der Hypothese (1); bei dem Fortsatz handelt es sich um ein muskulöses Fortbewegungsorgan. Das große proximale Lumen des Fortsatzes war mit einem massiven Muskel gefüllt; Ligamente verbanden die distalen Elemente des Fortsatzes straff miteinander. Rezente bestielte Echinodermen haben keine Muskel in ihren Stielen mehr; bei den Hemichordaten als Schwestergruppe enthält dagegen der Stiel einen Muskel und trägt Fortbewegungsfunktionen, und möglicherweise enthielt der Stiel der pleurocystitiden Cystoideen ebenfalls einen Muskel.

Die Chordatenhypothese kann damit völlig zurückgewiesen werden (die Muskel sind direkt in den Stereomen inseriert und nicht in chordatentypischen Muskelblöcken organisiert); die Crinozoa-Hypothese (2) wird sehr unwahrscheinlich (u.a. keine Hinweise auf eine Mundöffnung im proximalen Lumen, also im anatomischen Zusammenhang mit dem vermeintlichen Fangarm,

keine Hinweise auf Schlauchfüßchen; Deckplatten immobil; Ausdehnung des Muskels im Fortsatz lässt wenig Platz für Mund und Pharynx).

Die Befunde bestätigen damit die Stylophoren als Stamm-Echinodermen (Nat. 438, 296+351).

Starke Verbreitung der im U-Kambr. erschienenen **Edrioasteroidea** (bis Perm). Der kugelförmige *Totiglobus* aus dem M-Kambrium Nevadas war offenbar mit einer Saugscheibe direkt auf dem Meeresboden befestigt. Diese Morphologie und Lebensweise war nur deshalb möglich, weil in seinem Lebensraum fast keine Bioturbation stattfand (Palaios 25, 209).

Im UST **Crinozoa** weitere **Eocrinoidea** (Atdabanian bis Wenlock, z.B. *Sinoeocrinus*, *Turbanicystis*, *Balangicystis*, *Globoeocrinus* in der Kaili-Formation, unteres M-Kambrium; *Gogia*, Burgess). Angaben, wonach bereits jetzt die KL Crinoidea erscheint, beruhen wahrsch. auf Einbeziehung der seit U-Kambr. nachweisbaren Eocrinoidea sowie eines fehlgedeuteten Burgess-Fossils (*Echmatocrinus*, wohl mit Affinitäten zu den Octocorallia).

Die Fähigkeit der Pelmatozoen, sich auf festem, karbonatischem Untergrund zu verankern, war – mit der Entwicklung entsprechender Verankerungsvorrichtungen – bereits im frühesten M-Kambrium etabliert. Sie waren daher schon in der Lage, flache, unruhige (energiereiche) Lebensräume zu besiedeln, bevor im Furongian erstmals fester karbonatischer Untergrund verfügbar wurde. Am Anfang hefteten sich die Pelmatozoen mit ihren Stielen an Schalenfragmente, denn der weiche, tonige Untergrund vor den Küsten bot ihnen keine eigene Verankerungsmöglichkeit. Als dann im Furongian erstmals Habitate mit festem Untergrund entstanden, waren die insoweit präadaptierten Pelmatozoen in der Lage, rasch diese neuen Habitate für sich zu erobern (Palaios 25, 764).

Hypothetischer Stammbaum der basalen Echinodermen (vgl. auch Unterkambrium):

Außengruppe: Chordata

1. Ast: --- Hemichordata

?2. Ast: --- Eldoniiden und Verwandte (Ambulakralsystem und Skelett fehlen) (neuerdings auch als

Lophophorate aus der Nähe der Brachiopoden diskutiert!);

naA ad Klasse Cambroernida, die zur Stammgruppe der Ambulacraria (=Echinodermata + Hemichordata) gehören sollen

3. Ast: --- Homalozoa (Carpoidea, Cornuta) (Ambulakralsystem fehlt) (wohl paraphyletisch)

4. Ast: --- Helicoplacoidea (Ambulakralsystem dreiarmig)

5. Ast: --- alle anderen Echinodermen (Ambulakralsystem pentaradial):

5a) Eocrinoidea --- Abzweigung der Cystoidea und Blastoidea

--- Entwicklung der Crinoidea

5b) Edrioasteroidea als Stammform der Asterozoa, Echinoidea und Holothurien

Die ersten 2, wahrsch. 3 Abzweigungen müßten schon im Präkambrium erfolgt sein.

Nach einer aktuellen Vorstellung soll von einem gemeinsamen, noch unbekanntem Vorfahren eine (blind endende) Linie zu den Carpoidea verlaufen sein, die andere Linie über die Helicoplacoidea zunächst zu den Edrioasteroidea und Cystoidea; von basalen Cystoidea zweigten dann die Crinoiden ab, von basalen Edrioasteroidea die Asteroidea + Ophiuroidea + Echinoidea + Holothuroidea.

Maximale Diversität: Carpoidea: im Ordovizium

Crinoidea: Ordov. bis Perm

Cystoidea: Ordoviz., sekundär im Devon und U-Karbon

Edrioasteroidea: Ordovizium

Asteroidea: O-Kreide/U-Tertiär, rezent

Ophiuroidea: nie sehr divers; Neogen, rezent
Echinoidea: ab oberster Kreide bis rezent
Holothuroidea: ab Neogen

Kladogramm der Echinodermen nach Sci. 314, 958 (Stand 2006):

Ab jetzt: Kiemenspalten

--- Chordata

ab jetzt: Trimerie, axialer Komplex, Dipleurula-Larve

--- Hemichordata

ab jetzt: ECHINODERMATA; Stereom

--- Stylophora (+) (Auftreten im M-Kambrium) (asymmetr.!))

ab jetzt: Ambulacralsystem; Verlust der Kiemenspalten

--- Soluta (+) (asymmetr.!) (Soluta: Toyonian bis Eifelium)

ab jetzt: pentamere Symmetrie

I--- Eocrinoidea

I--- Edrioasteroidea

I--- Helicoplacoidea*

(Eocrinoidea, Edrioast. und Helicopl. nicht aufgelöst)

I--- ab jetzt: KRONENGRUPPEN-ECHINODERMEN

--- Crinoidea

--- Asteroidea

--- Ophiuroidea

--- Echinoidea + Holothuroidea

* Die abweichende Symmetrie der Helicoplacoidea soll sekundär aus der pentameren Symmetrie hervorgegangen sein

Kladogramm nach dem Fund von *Yanjiahella* (Stand 2019) → U-Kambrium

Tiergruppen, die in der systematischen Nähe zu den Echinodermen stehen, von gemeinsamen Vorläufern mit ihnen abstammen und auf das Kambrium beschränkt sind (z.T. nur im Burgess-Schiefer): **Dinomischiden** (Kambr.), **Eldoniiden** (Kambr., z.B. *Eldonia ludwigi* aus dem M-Kambr. mit Merkmalen von Präechinodermen; Eldonioidea vom U-Kambrium bis zum U-Devon nachweisbar!); **Rotadiscen** (Kambr.), **Paropsonemiden** (Kambr. bis Devon) [die drei Gruppen werden gelegentlich zu den Eldoniida zusammengefasst] und **Cambroclaven** (Cambroclavida: Tommotian bis M-Kambrium; 8 Gattungen; nur durch dornförmige Reste bekannt, im U-Kambrium weit verbreitet und häufig).

Im UST **Echinozoa** vermeintliche erste **Holothurien** (fragl. Funde aus dem Burgess-Schiefer, neuerdings aber als Eldoniiden und Myriapoden interpretiert). Die Sepk.-Datei weist Holothurien erst ab U-Devon (Ems) aus.

Die **Eldoniiden** (Eldonioidea: U-Kambrium bis U-Devon, incl. Paropsonemida) und verwandte Gruppen könnten aber auch Prä-Echinodermen oder Ur-Deuterostomia darstellen, da offenbar weder die echinodermen Skelettstrukturen noch das Ambulacralsystem bei ihnen vorhanden waren. Man betrachtete sie auch schon als mögliche Lophophorata in der Nähe von Brachiopoda und Bryozoa. Neuerdings werden sie aber zu den **Cambroernida** (U-Kambrium bis U-Devon) gestellt, von denen man annimmt, dass sie zur Stammgruppe der Ambulacraria (= Echinodermata

+ Hemichordata) gehören, womit die Eldoniida dann außerhalb der Echinodermata stehen würden. Zu den Cambroernida zählen die Eldoniida und *Herpetogaster*-ähnliche Formen).

HEMICHORDATA:

In keiner Entwicklungsphase wird eine Chorda angelegt; sie besitzen aber Kiemenspalten und Riesennervenzellen in der Halsregion, evtl. homolog zu ähnlichen Nervenzellen bei Cephalochordata und primitiven Vertebrata. Synapomorphien der Hemichordata sind das Stomochord (dorsaler Blindsack am Vorderdarm) und Mesocoelomgänge.

Rezente Gruppen: Enteropneusta, Pterobranchia, Planctophaeroidea

Eichelwürmer (Enteropneusta)*: nach *Yunnanozoon* aus Chengjiang als fraglich ältestem Eichelwurm (oder nur Stamm-Deuterostomen?) nun *Spartobranchus tenuis* (Burgess) als weiteren Vertreter ähnl. rez. *Balanoglossus*.

* Eichelwürmer: rezent wurmförmliche Tiere bis 1,8 m lang, in Höhlen seichter Küstengewässer. Langer, muskulöser Rüssel, der sich in einen dahinter liegenden Ring (Kragen) zurückziehen kann. Mundöffnung unterhalb des Ringes; Meerwasser und Sand werden so durch den Darm gepumpt. Am Vorderende wird der Körper von zahlreichen kleinen Poren durchbrochen, wohl als Äquivalente zu den Kiemenspalten (BENTON).

Pterobranchia als eine Entwicklung aus röhrenbildenden Eichelwürmern?

Funde röhrenbildender Eichelwürmer (*Spartobranchus tenuis*) aus dem Burgess-Schiefer (Series 3, Stage 5; früher als *Ottoia tenuis* als Priapulide fehlklassifiziert; *Ottoia prolifica* bleibt dagegen ein Priapulide!) deuten darauf, dass die Pterobranchia (und damit auch die Graptolithen) innerhalb der Eichelwürmer (Enteropneusta) positioniert sind und eine Linie der Eichelwürmer darstellen, die damit paraphyletisch in Bezug auf die Pterobranchia würden. Die Paraphylie der Eichelwürmer und die Schwestergruppenbeziehung zwischen Pterobranchia und Harrimaniida unter den Eichelwürmern war bereits nach molekularen Phylogenien plausibel geworden. *Spartobranchus* ähnelt in einer Reihe spezieller Merkmale rezenten Harrimaniida (z.B. *Saccoglossus*), unterscheidet sich allerdings durch eine fibröse Röhre, die manchmal auch verzweigt – wohl der Vorläufer des Periderm der Pterobranchia. Das Periderm entstand folgedessen vor der Miniaturisierung und der Entstehung der Tentakrone. Die Koloniebildung erfolgte dann durch Aggregation von Individuen, ähnlich dem kambrischen Rhabdopleuriden *Fasciculitubus*. Wachstumsringe (Fuselli) finden sich in den Röhren von *Spartobranchus* noch nicht; sie entstanden erst bei den Pterobranchia wohl im Kontext der Miniaturisierung und im Zusammenhang mit der Ausbildung eines speziellen schildförmigen Organs zur Sekretion der Röhren, das aus der sekretorischen Funktion des Rüssels (bei *Spartobranchus*) hervorging.

Spartobranchus war wurmförmig, maximal 10 cm lang, flexibler Körper, kurzer Rüssel (ca. 5 % der Körperlänge); etwa ein Viertel aller Individuen stehen in Verbindung mit fibrösen Röhren. Der Wurm war nicht permanent an die Röhren gebunden, und niemals nutzten mehrere Individuen dieselbe Röhre. Die Verbindung zwischen Wurm und Röhre war somit vergleichsweise lose, das kolbenförmige Hinterende des Körpers könnte zur Verankerung gedient haben. Die Bildung der Röhren erfolgte wohl mit dem Rüssel, ggf. in stressreichen Zeiten. Die Röhren dienten wohl als Schutzraum; Seitenausgänge könnten zur Flucht genutzt worden sein (daher die Verzweigungen).

Spartobranchus verbrachte zumindest einen Teil seines Lebens in selbst gebildeten Röhren – ein Zustand, der bisher bei Enteropneusta unbekannt war. Enteropneusta verfügen wie typische Deuterostomen über Kiemenspalten und besitzen wie Chordaten ein Notochord, wobei letzteres

aber wohl auf Konvergenz beruht, während die Kiemenspalten auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen.

ab jetzt: DEUTEROSTOMATA (pharyngeale Kiemenspalten vorhanden)

--- Chordaten

ab jetzt: AMBULACRARIA

--- Echinodermen (im Laufe der Evolution der Echinodermen gingen die pharyngealen Kiemenspalten verloren)

ab jetzt: HEMICHORDATA

ab jetzt: „ENTEROPNEUSTA“ (älteste sichere Fossilien zuvor erst ab der Trias!)

--- eine Linie nicht-röhrenbildender Enteropneusta

ab jetzt: RÖHRENBILDENDE ENTEROPNEUSTA

--- Abzweigung der Linie der Pterobranchia (mit Graptolithen)

(blieben röhrenbildend; kolonial, Miniaturisierung, Tentakelkranz)

--- *Spartobranchus tenuis* (Burgess, röhrenbildend)

jetzt: VERLUST DER RÖHRENBILDUNG

--- Harrimaniide Enteropneusta (nicht röhrenbildend) (z.B. *Saccoglossus*)

Die genaue taxonomische Einordnung von *Spartobranchus* (Stamm-Pterobranchia, Stamm-Harrimaniida oder Stammform von Pterobranchia+Harrimaniida oder gar Stamm-Hemichordat) ist nicht gesichert, am wahrscheinlichsten ist aber eine größere Nähe zu den Harrimaniida als zu allen anderen Hemichordaten, wie oben dargestellt. Demnach gingen die Röhren dann in der Linie zu den Harrimaniida wieder verloren.

Diese Phylogenie hat wichtige Konsequenzen, ergibt sich doch hieraus, dass der Ausgangszustand der Deuterostomata ein bewegliches, nicht-koloniales, wurmartiges Tier war. Pterobranchia sind quasi spezialisierte, sessile, miniaturisierte und koloniale Versionen von Eichelwürmern aus der Nähe der Harrimaniida. Aus frei-lebenden, wurmförmigen Eichelwürmern wurden über das Stadium röhrenbildender Eichelwürmer schließlich die kleinen, kolonial lebenden, röhrenbewohnenden Pterobranchia, die mit einer komplexen Tentakelkrone das Meereswasser filtern. Die Vorfahren der Pterobranchia bildeten also zunächst Röhren, bevor sie sessil und kolonial wurden und den Tentakelkranz entwickelten (Nat. 495: 459 + 503)

Die elektronenmikroskopische Untersuchung der Larven des rezenten Flügelkiemers *Cephalodiscus gracilis* bestätigte, dass die Pterobranchia innerhalb der Enteropneusta entstanden, also eine Linie der Eichelwürmer sind.

Die Larve ist ein triploblastisches Tier mit einschichtigen Wimperepithelien, einer ausgedehnten Coelomhöhle sowie einem Darm mit asymmetrisch entwickelter Kiemenspalte. Keine Hinweise auf Spezialisierungen für eine planktonische Lebensweise (wie Wimperbänder). Einige erwachsene Pterobranchia weisen ein Paar Kiemenspalten, ein dorsales Gehirn und einen postanal muskulösen Anhang auf – und erinnern damit etwas an Fische, auch wenn der typisch invertebrate, sessile Lebensstil (Ernährung von Plankton über die Tentakelkrone) wenig mit Fischen zu tun hat. Molekulare Phylogenien hatten bereits angedeutet, dass Pterobranchia einen stark spezialisierten Seitenast innerhalb der Eichelwürmer darstellen.

Damit stehen sich zwei Hypothesen gegenüber: stellen Pterobranchia (mit ihren Kiemenspalten) eine primitive Linie innerhalb der Deuterostomia dar? Dann sollten sie aber über planktonische

Larven verfügen, die der Dipleurula-Larve ähneln. Oder sind sie die Schwestergruppe der Harrimaniidae unter den Eichelwürmern? Dann dürften sie bereits über eine abgeleitete kriechende Larve verfügen, und letzteres bestätigte nun die Untersuchung der Larven von *Cephalodiscus*. So fehlen beispielsweise jegliche Wimperbänder, die typisch für Dipleurula-Larven sind, ebenso wie ein exkretorisches System im vorderen Coelomabschnitt (typisch für Larven vom Dipleurula-Typ und Cephalochordaten-Larven).

Man geht heute davon aus, dass der letzte gemeinsame Vorfahr aller Deuterostomia über eine planktonische Dipleurula-artige Larve verfügte. Diese wurde in der Stammlinie der (Harrimaniidae + Pterobranchia) aufgegeben, und Kiemenspalten wurden reduziert. Da die Larven von *Cephalodiscus* keinerlei Hinweise auf eine planktonische Lebensweise liefern, bestätigt dies Hinweise, dass es sich um „reduzierte“ Larven abgeleiteter Eichelwürmer handelt.

Die sessilen adulten Pterobranchia entwickelten sich somit aus freilebenden, nicht-sessilen eichelwurm-(Harrimaniidae-)ähnlichen Tieren:

Ab jetzt: Bilateria

--- Protostomia

Ab jetzt: KIEMENSPALTEN, DIPLEURULA-ARTIGE PLANKTONISCHE LARVE:
DEUTEROSTOMIA

--- Linie zu den Chordata, dort später Modifikation der planktonischen
Dipleurula-artigen Larve

Ab jetzt: Ambulacraria

--- Echinodermata

Ab jetzt: Hemichordata

--- Ptychoderidae

Ab jetzt: **Reduktion der planktonischen Dipleurula-artigen Larve**

--- Harrimaniidae

--- kambrischer röhrenförmiger Enteropneust (*Spartobranchus*)

--- Reduktion der Kiemenspalten

Ab jetzt: PTEROBRANCHIA

--- Cephalodiscidae + Rhabdopleuridae

(Natwiss. 100: 1187).

Graptolithoidea (= Pterobranchia + Graptolithina):

Auftreten der KL **Flügelkiemer (Pterobranchia)**; zunächst der O **Rhabdopleurida** (Kambrium bis rezent), im ob. Tremadoc folgt die O Cephalodiscida (rez. *Cephalodiscus* ab M-Eozän; *Eocephalodiscus* im Tremadoc Polens). Die Cephalodiscoidea* sollen in unmittelbarer Nähe der Graptolithen stehen (s.u.). Fossil sind die Cephalodiscoidea nur durch 3, die Rhabdopleurida durch 7 Gattungen belegt (im M-Kambrium: *Rhabdotubus* sowie ***Rhabdopleura***, dabei letztere M-Kambrium bis rezent!) (Sepk.). Rezent sind Flügelkiemer noch durch ca. 30 Arten vertreten (Rhabdopleuroidea, Cephalodiscoidea).

NaA *Rhabdopleura* sicher ab Jura, fragliche Nachweise der Gattung im M-Kambrium, Silur und Karbon (*Rhabdopleurites* im Ordovizium) (Acta Palaeontol. Pol. 47; 169).

* *Cephalodiscida/Cephalodiscus*: äquatorial und Südhalbkugel; abgeplattetes Kopfschild; Krage mit 5 – 9 Paaren von Fangarmen, sackförmiger Rumpf mit einem Paar Kiemenspalten. Rumpf mit Darm und Gonaden. Körper sitzt auf kontraktilem Stiel. Nahrungsaufnahme: Wimpern auf den Fangarmen erzeugen einen Wasserstrom in den Pharynx; das Wasser strömt dann aus dem Pharynx durch die Kiemenspalten, wobei die Nahrungspartikel vom Schleim auf den Fangarmen festgehalten werden. Das Tier lebt in einer Struktur aus verhornten Röhren, die von einer Kolonie erzeugt wurden; es klammert sich mit einer Haftscheibe am Ende des Stiels fest (BENTON). Fragliche Funde von *Cephalodiscus* aus dem Eozän.

Graptolithina: M-Kambrium bis oberes Unterkarbon (Serpukhovian; entspricht dem unteren Namur, d.h. über dem Vise). 1993 wurde ein rezenter Flügelkiemer (*Cephalodiscus graptolithoides*, Neukaledonien, Fidschi-Inseln) beschrieben, der - abgesehen von gewissen Anpassungen an die benthische Lebensweise im Gegensatz zur planktonischen Lebensweise fossiler Graptolithen - im Aufbau exakt den Graptolithen entspricht. Damit steht fest, daß Graptolithen und Flügelkiemer monophyletisch sind; es wird zur Definitionsfrage**, ob man *Cephalodiscus* zu den Graptolithen zählen möchte, die damit noch rezent vertreten wären (Nature 362, 209). Wegen der Einbeziehung der Graptolithen in die **Flügelkiemer** müssen letztere auf jeden Fall ab M-Kambr. angesetzt werden. Sepk. gibt aber – unabhängig von der Einordnung der Graptolithen – Flügelkiemer mit der O Rhabdopleurida auf jeden Fall ab M-Kambrium an (s.o.)! Nach dominierenden Vorstellungen ist aber *Cephalodiscus* ebenso wie *Rhabdopleura* nur ein Vertreter der Graptolithoidea, nicht dagegen der „klassischen“ Graptolithen i.e.S. (Graptolithina), die weiterhin ausgestorben bleiben.

**Die Stellung von *Cephalodiscus graptolithoides* (Westpazifik) zu den Graptolithen war im Jahr 2000 aber nach wie vor umstritten; die einseitig an einem Faden sägeblattähnlich angebrachten Theken erinnern an das Rhabdosom von Graptolithen wie *Monograptus*, auch das Skleroprotein ist identisch; die Unsicherheit der Zuordnung zu den Graptolithen beruht auf der mangelnden Kenntnis des Graptolithenweichkörpers (THENIUS 2000).

Im Jahr 2013 zeigte dann aber eine phylogenetische Analyse morphologischer Daten moderner Flügelkiemer (*Cephalodiscus*, *Rhabdopleura*; insgesamt existieren heutzutage noch etwa 20 Arten von Flügelkiemern) im Vergleich mit allen größeren Gruppen fossiler Graptolithen, dass *Rhabdopleura* innerhalb der benthischen, inkrustierenden Graptolithen positioniert ist. Rhabdopleuriden sind damit moderne Vertreter der Subklasse Graptolithina innerhalb der Klasse Pterobranchia.

Molekulare Phylogenien der modernen Deuterostomen sprechen außerdem dafür, dass die Graptolithina eine Schwestergruppe der Subklasse Cephalodiscida darstellen.

Ausgestorben sind dagegen die Eugraptolithina, die die Subdivision Graptoloidea (alle planktonisch) und andere Gruppen paläozoischer Graptolithen umfasst. Die Eugraptolithina stammen wahrscheinlich von inkrustierenden *Rhabdopleura*-ähnlichen Arten ab (Lethaia 46: 34).

Insgesamt sind über 1000 Graptolithenarten aus 276 Gattungen (Sepk.-Datei) bekannt; Größe der Rhabdosome meist zwischen 2 und 10 cm. Freischwimmende Graptolithenkolonien gab es nur vom U-Ordov. bis (angeblich) O-Devon, lt. Sepkowski-Datei aber nur bis zum ob. Gedinne (Erlöschen der Graptoloidea). Maximale Diversität im oberen U-Ordov., gefolgt vom unt. U-Ordov. und M-Ordov. sowie U-Gotlandium.

Einteilung der Graptolithen nach Sepkowski-Datei (in der Reihenfolge des Auftretens):

Dendroidea: M-Kambr. bis oberstes U-Karbon (entspricht unterem Namur)
(*Charnograptus* im M-Kambr., *Dendrograptus* vom unt. O-Kambrium
[Dresbachian] bis Vise, *Dictyonema* vom Dresbachian bis zum untersten
Namur; insgesamt erreichen 5 Gattungen das Karbon)

Tubeoidea: ob. Kambrium bis Ludlow

Graptoloidea: überwiegende Mehrzahl der Gattungen; Tremadoc bis ob. Gedinne; nur
zwei Gattungen erreichen das Devon

Camaroidea: nur Tremadoc (6 Gatt.)

Crustoidea: Llanvirn bis Ludlow

Gattungen inc. sed.: u.a. 3 Gattungen aus dem M-Kambrium und 5 aus dem O-Kambrium.

Planktonische Graptolithen erscheinen knapp oberhalb der Grenze Kambrium-Ordovizium.

Die Kolonien der Graptolithen (Rhabdosome) setzen sich aus zahlreichen röhren- oder becherförmigen Theken zusammen, die durch einen Stolo (Weichteilstrang) miteinander verbunden sind; die Theken bestehen aus einem chitinähnlichen Skleroprotein. An Echinodermen erinnert u.a. die Dipleurula-Larve, an Chordaten der Vorderdarm mit den Kiemenspalten (seitliche Kiemenöffnungen); eine Chorda dorsalis ist aber auch nicht ansatzweise vorhanden (daher Begriff „Hemichordata“ irreführend).

Auch die Flügelkiemer (Pterobranchia) bilden Kolonien und leben in Röhren, Einzelindividuen sind durch Stolonen verbunden. Körper dreigeteilt, scheibenförmiges Kopf- oder Mundschild, Mesosoma mit Armpaar mit bewimperten Tentakeln zur Ernährung und ggf. Atmung, sackförmiger Darm, muskulöser Stiel. Der kleine Körper ist mit einem Stiel am Stolo der Röhre fixiert; die Röhre besteht ebenfalls aus chitinähnlichem Skleroprotein und ist aus zahlreichen Ringen aufgebaut, die an einer Zickzacknaht aneinanderstoßen. Die Hartteile der Flügelkiemer sind damit denen der Graptolithen sehr ähnlich, allerdings sind von Graptolithen kaum Weichteilstrukturen bekannt.

Neuere Arbeiten (Acta Palaeontol. Pol. 47; 169) schließen sich der Auffassung an, dass die Klasse Graptolithoidea bis heute überlebt hat; sie gliedert sich in die ausgestorbenen Graptolithina (mit den Ordnungen Stolonioidea, Camaroidea, Tubeoidea, Dendroidea, Graptoloidea) und die rezent noch vertretenen „Pterobranchia“ mit den rezenten Ordnungen Rhabdopleuroidea und Cephalodiscoidea.

VETULICOLIA: s. U-Kambrium. *Banffia* aus dem Burgess-Schiefer gilt als primitiver Vetulicolia, allerdings konnten bisher noch keine paarigen pharyngealen Spalten (Vorläufer der Kiemenspalten) nachgewiesen werden.

CHORDATA:

Tunicata (Manteltiere): fossil ab U-Kambr. (s. dort: *Shankouclava*); im Burgess-Schiefer *Oesia*: Chorda nur auf den Schwanz beschränkt, keine sekundäre Leibeshöhle. Larven rez. Tunicata weisen die typischen Merkmale der Chordaten auf (kaulquappenähnlich, Chorda, Neuralrohr, muskulöser Schwanz, gut entwickelter Kiemendarm = Pharynx). Nach der Metamorphose verschwinden ein Großteil des Nervensystems und der Schwanz, das Tier wird zu einem sessilen "Pharynx" (s. U-Kambrium).

Acrania (Schädellose): Im Burgess-Schiefer *Pikaia*, äußerlich dem Lanzettfischchen *Amphioxus* ähnlich (aber: zweilappiger Kopf, Tentakelpaar, Myotome, Chorda reicht nicht bis Kopf); nach neuesten Untersuchungen der bisher ca. 30 Exemplare von *Pikaia* besteht eine erstaunliche Ähnlichkeit mit rez. Cephalochordaten; danach wären bereits entwickelt: Chorda/Rückensaite; 2 Nieren, Leber, Herz, Pharynx, Darm, Myotome (Ursegmente), Blutkreislauf, Erweiterung der Rückensaite im vorderen Abschnitt ("Gehirn"). *Pikaia* steht aber wohl nicht auf der Linie zu den Vertebraten, da sie einige Besonderheiten zeigt (vgl. U-Kambr.). Bereits im U-Kambr. (Atdabanian) lebte ein *Pikaia*-ähnlicher Cephalochordat (*Cathaymyrus*, Chengjiang).

Rez. sind Acrania durch 25 Arten vertreten ("*Amphioxus*"-Gatt. *Branchiostoma* und *Epigonichthys*). Studien an Hox-Genen ergaben, daß sich die vorderen Körperanteile des kopflosen *Amphioxus* phylogenetisch in den Vertebratenkopf verwandelten, der somit keine neue Struktur, sondern die Weiterentwicklung der anterioren Teile der Acrania darstellt. Details s. U-Kambrium.

Adulte rezente Cephalochordate sehen aus wie ein junges Neunauge oder ein Aal; allerdings ohne Kopf. Freischwimmend mit seitlichen Schwanzbewegungen. Filtrierer, wobei durch Bewegungen der Cilien oder Kiemenspalten Wasser durch Mund und Pharynx gepumpt wird; Nahrungspartikel bleiben im Schleimbeutel haften, dessen Sekret vom Endostyl produziert wird (wie bei Manteltieren und Larven von Neunaugen!). Der Schleim wird mit den eingefangenen Nahrungspartikeln in den Darm transportiert, das Meerwasser strömt durch die Kiemenspalten in das Atrium. Im Kiemendarm wird dem Wasser Sauerstoff entzogen; Restwasser fließt durch den Atrioporus aus dem Körper. Kontraktionen der Myomere auf den Körperseiten ermöglichen Schwimm- und Grabbewegungen (BENTON).

fisc-fisc mkam

„PISCES“

Stamm-Vertebraten (seit U-Kambrium, Atdabanian):

Im Jahr 2014 wurde *Metaspriggina* aus dem Burgess-Schiefer (aufgrund von ca. 100 neuen Exemplaren) neu beschrieben und als früherer Fisch mit Ähnlichkeiten zu *Haikouichthys* und *Myllokunmingia* diagnostiziert. Auch ein Teil des Materials, das bisher zu *Emmonsaspis* gestellt worden war, wurde zu *Metaspriggina* gezogen. Kladistische Position in der Nähe von *Haikouichthys* und *Myllokunmingia*; Relation zu diesen beiden Taxa nicht näher auflösbar. (Nat. 512: 419).

Eindeutige Vertebratenmerkmale: Notochord, paarige vorspringende Augen vom Kameratyp mit runden Linsen, paarige Nasensäcke, mögliches Cranium, mindestens 40 W-förmige Myomere, postanaler Schwanz. Flossen sind nicht erhalten; da sie sich aber auch bei *Haikouichthys*, von dem viel mehr Exemplare bekannt sind, sehr selten finden lassen, ist das Vorhandensein von Flossen nicht sicher auszuschließen; ihr Fehlen könnte auch taphonomisch bedingt sein. Länge ca. 60 mm, Höhe 8 bis 13 mm, lateral abgeflachter, spindelförmiger Körper. Die spitzere Form der Myomere spricht dafür, dass *Metaspriggina* ein besserer Schwimmer war als der Chordate *Pikaia*.

Kiemenregion mit extern ausgerichteten Kiemen, die möglicherweise in Kiementaschen saßen (wie bei *Haikouichthys* und *Myllokunmingia*); keine Kiemenöffnungen erkennbar. Die Anordnung der Kiemen entspricht eher den Gnathostomen als den Neunaugen, was dafür spricht, dass der Zustand der Gnathostomen der ursprünglichere ist (und die Situation der Neunaugen davon abgeleitet).

Bei *Metaspriggina* und den Gnathostomen sitzen die Kiemen außerhalb der Kiemenbögen, bei Agnathen innen. Der vorderste Kiemenbogen von *Metaspriggina* scheint robuster zu sein und trägt keine Kiemen (bei Gnathostomen ist der Mandibularbogen ebenfalls größer und trägt keine Kiemen; erst ab dem zweiten Kiemenbogen (Hyoid) finden sich Kiemen). Wenn der vorderste Kiemenbogen von *Metaspriggina* dem Unterkieferbogen entspricht, trug dieser offenbar zu keiner Zeit seiner Evolution Kiemen. *Metaspriggina* und *Haikouichthys* waren die ersten Vertebraten mit zweigeteilten Kiemenbögen (bei Neunaugen wären sie dann sekundär fusioniert).

Die Kiemenregion von *Metaspriggina* ist größer als bei *Haikouichthys*, möglicherweise waren die Anforderungen an die Atmung höher.

Kopf klein, angedeutet zweilappig ausgebildet. Da die Achse der beiden paarigen Augen in einigen Exemplaren in einem steilen Winkel zur Körperachse liegt, spricht dies dafür, dass der Kopf rotationsfähig war. Daneben gibt es Hinweise auf Knorpel im Kopfbereich sowie mögliche Arcualia (in Reihen angeordnete Knorpel über dem Notochord). Auch außerhalb von Kopf und Kiemenapparat gibt es Hinweise auf Knorpelstrukturen.

Kladogramm:

Ab jetzt: Kiemenstäbe

--- Tunicata + Hemichordata

--- Cephalochordata

--- *Pikaia*

Ab jetzt: paarige Augen, W-förmige Myomere, Kiementaschen, zweigeteilte Kiemenstäbe; evtl. vorderster Kiemenstab als Vorgänger der Mandibula?

--- *Haikouichthys*, *Myllokunmingia*, *Metaspriggina* – nicht gegeneinander aufgelöst

--- Cyclostomata + *Euphanerops* (Kiemenkorb als abgeleitete Entwicklung)

Ab jetzt: Differenzierung des Kiemenstabes des Unterkiefers;
evtl. Verlust der Kiementaschen?

--- Euconodonta

--- *Jamoytius*

--- Anaspida

--- *Loganellia* + *Turinia*

--- Heterostraci + (*Astraspis* + Arandaspida)

--- Galeaspida

--- Osteostraci

--- Gnathostomata

Conodonten: im M-Kambr. (naA bereits im U-Kambr.) erste **Paraconodonten**, die als direkte Vorläufer der **Conodonten** ieS. gelten (lt. Sepkowski-Datei: Paraconodonten von M-Kambrium bis Llandeilo/M-Ordov.) [Protoconodonten, U-Kambr. bis Ordov., stammen dagegen wahrscheinlich von Würmern aus der Nähe der Chaetognatha/Stamm-Chaetognatha]. Übergangsformen zwischen Paraconodonten und Euconodonten aus dem M-Kambrium sprechen dafür, dass die Conodontentiere im M-Kambrium entstanden. Die Sepkowski-Datei weist echte Conodonten (Conodontophorida) ab M-Kambrium (mit einer Gattung: *Oneotodus*) aus; mehrere

Gattungen im O-Kambrium (*Proconodontus* schon im Dresbachian). NaA ist *Cambropustula* aus dem unt. O-Kambrium der älteste Euconodont (J. Palaeont. 72, 91).

Auch MÜLLER gibt Conodonten bereits ab M-Kambr. an (M-Kambr.: 1 Gatt., O-Kambr.: 3 Gatt.; U-Ordov. ca. 20 Gatt.), Maximum im M-Ordov. (ca. 70 Gatt.), danach Rückgang mit sekundärem Maximum im O-Devon (ca. 50 Gatt.) und untersten Karbon. Erlöschen im Keuper vor der Trias-Jura-Grenze, fragl. Funde aus der Oberkreide. Von 7 Familien überlebten 4 bis in die Obertrias. Die Sepkowski-Datei weist noch zahlreiche Genera aus, die die Trias und auch den Keuper erreichen; drei Gattungen bis zum Rhät! Größe der Conodonten: meistens 0,25 – 2 mm, maximal 7,5 mm. Evtl. wurden über die Conodonten sogar Gifte freigesetzt (Natwiss. 97, 1117).

Einteilung der Euconodonten nach anatomischen Merkmalen:

1. Einzelzahnconodonten, einfache Conodonten: Kambrium bis Devon
2. Zahnreihenconodonten: Ordov. bis O-Trias
3. Plattformconodonten: Ordov. bis O-Trias

1983 wurde das erste Fossil eines Conodontenträgers mit Conodonten in situ gefunden: 4 cm lang, wurmförmig, zahlreiche Conodonten in der Mund- und Rachenregion (*Clydagnathus*, Unterkarbon): aalförmig, Kopf mit großen Augen und einem Knorpel, der die Augäpfel stützte; evtl. Innenohr; evtl. Reste von Kiemenbögen. Notochord, Myomere, schmale Schwanzflosse. Gesamtmorphologie ähnlich einem kleinen Neunauge. Phosphatische Conodonten im Pharynx. (Die Interpretation der Augen ist allerdings nicht ganz gesichert)

1995 wurde ein 40 cm langes Conodontentier (*Promissum*) aus dem O-Ordov. Südafrikas beschrieben. Ganzkörperfossilien von kambrischen Conodontentieren sind aber nicht bekannt, so dass die Stellung der altpaläozoischen Conodontentiere innerhalb der Agnathen nicht mit Sicherheit bewiesen werden kann.

Es muß sich danach um Agnatha handeln, die den rez. Rundmäulern (Cyclostomata) ähneln. Wie bei diesen ist das Maul kieferlos, die Zähne befinden sich in der Rachenhöhle (Rundmäuler selbst haben fossil nicht erhaltungsfähige Hornzähne). Wahrscheinlich hatten Conodontentiere ein Knorpelskelett. Außergewöhnlich ist das Fehlen eines Kiemenapparates (?Hautatmung) sowie die Position der beiden Augen an der vordersten Kopfspitze (was allerdings auch bei einigen ordoviz. Agnathen der Fall ist). „Dentin“ und „Schmelz“ der Conodonten sowie die (vermeintlichen, nicht ganz unumstrittenen) Augen mit ihrer sklerotischen Augenkapsel entwickelten sich möglicherweise aus Gewebe des Neuralrohrs (Neuralleiste).

Die geometrische Analyse perfekt erhaltener Conodonten der U-Trias (*Novispathodus*) weist auf das Vorhandensein eines lingualen Knorpels innerhalb des Fressapparates der Euconodonten hin – ähnlich demjenigen rezenter Cyclostomata. Ein solcher Knorpel ist demnach ein plesiomorphes Merkmal der Kronenvertebraten und dürfte bei der Entstehung der Kiefer eine Rolle gespielt haben (PNAS 108, 8720) (Anmerkung: der Knorpel wurde bei *Novispathodus* nicht direkt nachgewiesen, aber die Morphologie der Conodonten lässt auf einen solchen schließen!).

Das Gebiss dieser Conodontentiere bestand aus doppelten Oberlippen mit Zähnen, stacheligen sowie kammartigen Zähnen auf der Zunge und einer Art Umlenkrolle aus Knorpel, damit die Zunge dank entgegengesetzt wirkender Muskeln vorwärts und rückwärts bewegt werden konnte. Auf jeder Oberlippe befand sich ein fangzahnartiges, längliches Gebilde, während die Zunge sowohl stachelige wie kammähnliche Zähne aufwies. Mit den Zähnen auf Lippen und Zunge wurde die Beute ergriffen, während zwei Paar recht robuster Rachenzähne die Nahrung anschließend zermahlten und zerschnitten. Dabei zeigen sich gewisse Parallelen zum Ernährungsmechanismus der Neunaugen, die mit den Conodontentieren gemeinsame Vorfahren hatten. Diese dürften bereits über eine auf einem umlenkrollenartigen Knorpel gelagerte Zunge verfügt haben, und ernährten sich wie die Conodonten (PNAS 108: 8720).

Die Untersuchung von Conodonten der Kambr./Ordov.-Grenze ergab eine Zusammensetzung aus zellhaltigem Knochen (spezifisch für Wirbeltiere!), schmelzartigem (Fluorapatit!) sowie knorpeligem Gewebe bei Fehlen dentinartiges Gewebes. Die frühere Annahme, Dentin sei das primitivste Hartgewebe der Vertebraten, muß daher zurückgenommen werden (1992). Allerdings ist die Schmelzstruktur noch sehr variabel und unterschiedlich zu anderen Wirbeltieren (früher Schmelz mit hoher Variabilität, bevor der endgültige Schmelztyp selektiert und fixiert wurde?). Chromatographische Untersuchungen von Aminosäureresten in Conodonten und Vergleichstaxa ergaben beispielsweise, dass die hyaline Substanz der Conodonten ursprünglich Kollagen enthielt, womit sich diese vom kollagenfreien Schmelz der Vertebraten unterscheidet (während Dentin und Knochen der Vertebraten Kollagen enthalten). Die Hartschmelz der Conodonten ist demnach nicht strukturidentisch mit dem Schmelz der Wirbeltiere (J. Palaeont. 76, 518).

1994 wurden dann allerdings verschiedene Dentintypen in *Chirognathus*- und *Neocoelodus*-Conodonten aus dem O-Ordov. beschrieben. Offenbar experimentierten Conodontophora und Agnatha damals mit verschiedenen Hartgewebstypen bzw. deren Kombinationen.

Zellulärer Knochen wird sonst innerhalb der Agnatha nur bei den Eugaleaspiden und Osteostraciden sowie bei den Gnathostomata gefunden; daher müßten die Conodontentiere als Schwestergruppe dieser fortgeschritteneren Gruppen gelten. Da es aber auch möglich wäre, daß der zelluläre Knochen den primitiveren Zustand repräsentiert (und zellfreier Knochen höher entwickelt wäre), könnten die Conodontentiere auch weiterhin als primitivere Gruppe (als Schwestergruppe aller anderen vertebraten Taxa mit Ausnahme der Myxinen) gelten. Als „sicher“ galt lediglich, daß die Conodontentiere oberhalb der Myxinen stehen; falls die Neunaugen primär unskelettiert waren (und nicht das Skelett sekundär verloren haben), stehen die Conodontentiere auch oberhalb der Neunaugen.

Nach BENTON (2007) sind die Conodonten weiter abgeleitet als Inger und Neunaugen aufgrund der mineralisierten Hartgewebe wie Dentin und schmelzartigem Gewebe.

Typische Abnutzungerscheinungen beweisen, daß die Conodonten als Zähne dienten und die Conodontentiere räuberisch lebten. Auf jeden Fall halfen die rückwärts gerichteten Zähne den Conodontentieren bei der Aufnahme von Nahrung und verhinderten auch das Entkommen der Beute.

Die Entwicklung der Agnatha zu den Gnathostomen erfolgte stufenweise, z.B. ging der Magen der Entstehung von Kiefern voraus. Es ist auch noch unklar, ob sich die Kiefer aus einem Kiemenbogen oder aus dem Gaumensegel der Neunaugenlarve (ein primitives Pumporgan am Eingang des Rachens) entwickelten; dieses Gaumensegel entwickelt sich nämlich aus demselben Segment wie der Unterkieferbogen.

Die detaillierte synchrotrontomographische Untersuchung von Para- und Euconodonten führte im Jahr 2013 aber zu der Erkenntnis, dass Conodonten und Wirbeltierzähne nicht homolog sind, sondern unabhängige Biomineralisationen mit erheblicher Konvergenz darstellen. Damit wird die Hypothese hinfällig, dass die Odontoden (die vom ektodermalen Gewebe der Wirbeltiere gebildet werden) einst vom Endoderm des Wirbeltierpharynx „erfunden“ wurden und sich dann auf die Körperaußenseite in Form von Schuppen ausbreiteten („inside-out-Theorie“), und dass die Zähne zeitlich vor den Kiefern entstanden.

Die Odontoden sind damit originär ektodermaler Herkunft (Hautskelett), und die Zähne und Rachendentikel der Wirbeltiere gehen stattdessen auf ein Vordringen ektodermaler, odontogener Gewebe in Mund und Rachen - kurz nach der Entstehung der Kiefer - zurück.

Die Gewebe der Euconodonten ähneln Schmelz und Dentin. Die Euconodonten wuchsen durch zentrifugale Anlagerung neuer Schichten (Laminae), und zwar synchron an die Krone und an den Basalkörper (der strukturell fortgeschrittenen Paraconodonten entspricht), analog dem Wachstum von Schmelz und Dentin bei den Zähnen kiefertragender Vertebraten.

Tatsächlich unterschieden sich die frühen Paraconodonten stark von Odontoden, und die weitere Evolution der Conodonten – ausgehend von den einfachsten Paraconodonten - führte dann schrittweise über immer kompliziertere Wachstumsprozesse konvergent zu zahnähnlichen Gebilden mit einer Krone aus schmelzähnlichem Gewebe, die dann den Odontoden der Wirbeltiere ähnelt. Die Ausgangsform der Paraconodonten unterscheidet sich aber stark von Odontoden, was für eine völlig unabhängige Entwicklung der Conodonten spricht. Die Struktur und das Wachstum der Paraconodonten entspricht den Basalkörpern der Euconodonten; schrittweise „pflanzen“ sich dann Euconodonten-Merkmale darauf.

Der letzte gemeinsame Vorfahr von Conodontophorida und odontoden-tragenden Vertebraten verfügte demnach noch nicht über mineralisierte Skeletteile. Die Conodontophorida könnten daher auf der Stufe der Cyclostomata stehen, aber auch noch tiefer auf der Ebene der Cephalochordata und Tunicata. Nicht ganz sicher ist die Interpretation der großen, paarigen vorderen Punkte als Augen (was als wahrscheinlich, aber nicht als sicher gilt). Und die Muskelblöcke der Conodontophorida waren, soweit von extrem wenigen Körperfossilien bekannt, V-förmig (statt W-förmig bei den Wirbeltieren), wobei die V-Form aber auch postmortal entstanden sein könnte. Kiemenspalten oder -taschen waren nicht nachweisbar. Die aalartige Körperform erinnert aber an kieferlose Fische. Sie lebten wahrscheinlich als Aasfresser ähnlich modernen Schleimfischen, und ihr Kieferapparat mit den Conodonten (aus Kalziumphosphat) entsprach konvergent etwa den hornigen „Zähnen“ der Schleimfische (Nat. 502, 457 + 546).

Genomduplikationen in der frühen Evaluation der Vertebraten

Genetische Vergleiche unter Einbeziehung von *Amphioxus* zeigten, dass das Genom von (*Amphioxus* + Vertebraten) auf ein Ur genom zurückgeht, dass durch Fusion, Rearrangement und Duplikation auf 17 ursprüngliche Chordaten- und 19 ursprüngliche Bilateralia-Genomgruppen zurückgeht.

Nach der Abzweigung von *Amphioxus* kam es zu einer ersten Genom-Duplikation, die im M- oder O-Kambrium (ca. 510 – 490 MA) erfolgt sein muss durch simple Autotetraploidisation (=direkte Genomverdoppelung); noch vor der Abzweigung der Neunaugen. Auch die (tetraploiden) Stammlinienvertreter der Gnathostomen diversifizierten bald danach.

Im Mittel- oder Oberordovizium (460 – 450 MA) kam es dann zwischen zwei Stamm-Gnathostomen zu einer Allotetraploidisierung (Genomduplikation nach interspezifischer Hybridisierung). Dieser Hybride, mit einem vervierfachen Chromosomensatz im Vergleich zum Ausgangszustand der Chordaten, wurde dann zur Stammform der Kronengruppe der Gnathostomen. Diese zweite Tetraploidisierung durch Hybridisierung ging der Divergenz in Knorpel- und Knochenfische (465 – 438 MA) auf jeden Fall zeitlich voraus.

Die massive Radiation der frühen kieferlosen Fische wie auch der gepanzerten Fische vor 485 bis 443 MA dürfte die Folge der ersten Autotetraploidisierung vor 510 – 490 MA gewesen sein, ermöglichte sie doch vielfältige Chromosomen-Fusionen und –Rearrangements und damit viele neue genregulative und evolutionäre Optionen. Die Hybridisierung von zwei verwandten Arten aus dieser genetisch experimentierfreudigen „Generation“ ermöglichte dann eine erneute Genomduplikation, die die Kronen-Gnathostomata erschaffte, aus der alle modernen Gnathostomata hervorgingen (SIMAKOV O et al., Nat Ecol Evol.).

Fauna des Burgess-Schiefers: 120 Tierarten, 119 Gatt.

Die dominierenden Tiere der übrigen kambrischen fossilen Faunen (Trilobiten, Brachiopoden, Echinodermen) machen in den Burgess-Schiefern nur 20 % der Gatt. aus. Die Erhaltung von "Weichtieren" sowie die offene Verbindung der Burgess-Fauna zum offenen Meer (so daß das Gebiet von Tieren aus verschiedenen angrenzenden Lebensräumen besiedelt werden konnte) sprechen zugunsten der faunalen Repräsentativität der Burgess-Fauna für das M-Kambrium überhaupt. Danach wären "Weichtiere" viel stärker verbreitet gewesen als nach den sonstigen Hartteilfaunen anzunehmen.

Schwämme: 18 Gatt. (*Choia*, *Vauxia*, *Pirania*)

Coelenterata: 4 Gatt. (festsitzend: *Mackenzia*)

Priapulida (Rüsselwürmer): 7 Gatt. (z.B. *Selkirkia*, *Ancalagon*, letzterer als Vorfahr der rez. Acanthocephala, die rez. parasitisch leben; *Louisella*).

Annelida: 6 Gatt. (z.B. Polychaeta, z.B. *Canadia*)

Sonstige "Würmer": 19 Gatt., darunter Tiere völlig unklarer system. Zuordnung wie *Amiskwia* (ausgeprägte Flossenbildung, guter Schwimmer), *Nectocaris* (agiler Räuber mit stromlinienförmigem Körper und riesigen Augen. Rücken- und Bauchflossen, die durch zahlreiche Flossenstrahlen versteift waren); neuerdings als Stamm-Cephalopode interpretiert (Nat. 465, 469). *Amiskwia* gilt neuerdings als Gnathostomulide oder Stamm-Gnathifera

Lophophorata: 8 Gatt. Brachiopoden [Lophophor = Tentakelkranz, z.B. bei Brachiopoden]

? Eldoniiden: *Eldonia* (freischwimmend mit mundständigen Tentakeln)

Hyolithen (*Haplophrentis*)

Odontogriphiden (*Odontogriphus*): früher als Lophophoraten interpretiert, da nur ein fragmentarisches Exemplar bekannt war; neue Funde (189 Stück) mit exzellenter Erhaltung führten zur Einordnung als Stammmollusk mit enger Verwandtschaft zu *Wiwaxia*

Mollusca: 2 Gatt.:

Wiwaxia ist eher ein Stamm-Mollusk als ein Polychaet, da eine mit scharfen Hornzähnen besetzte Zunge ähnlich der Radula der Schnecken nachgewiesen wurde; Schuppenkleid und zahlreiche lange Stacheln zum Schutz; s. auch unter Halwaxiiden. *Odontogriphus* als Stamm-Mollusk (s. Nat. 442, 146+159).

Arthropoda: 44 Gatt.

Trilobiten: *Olenoides*(5,5 cm), *Tegopelte*

Waptia (ad Pancrustacea; schwimmender Beutegreifer)

Marrella (sehr häufig, mit nach hinten gebogenem stachel förmigen Antennenpaar)

Euchelicerata: *Sanctacaris*

Onychophoren: *Aysheaia*

„höhere Lobopoda“, Stamm-Arthropoden: *Opabinia* (5 Augen!, steilgestellte Schwanzflosse zum Halten des Gleichgewichts; Fangapparat zum Beutefang)

Anomalocariden: *Anomalocaris*, *Laggania*, *Hurdia*, *Amplectobelua*, *Caryosyntrips*

Echinodermata: 5 Gatt. (?) (Eldoniiden und *Echmatocrinus* werden nicht mehr als

Echinodermen interpretiert; *Echmatocrinus* wohl ad Octocorallia!, Eldoniiden wohl Stammgruppen-Ambulacraria und damit Deuterostoma unterhalb der Echinodermata, nach anderer Auffassung Lophophorata)

Hemichordata und Chordata: 5 Gatt.:

Acrania, z.B. *Pikaia* (Skelettstab in der Längsachse des Rückens, zickzackförmig ange-

ordnete Muskelsegmente; große Ähnlichkeit mit Lanzettfischchen);
Metaspriggerina als weiterer Cephalochordate (Acrania);
Otoia tenuis (Eichelwurm) als vorherrschender Bodenbewohner der Burgess-Fauna
? Vertebrata: neuerdings ein neunaugenähnliches Fossil
Dinomischus: bis heute nicht zuordnungsfähig, gestielt, „gänseblümchenähnlich“ (naA zu den Echinodermen zu stellen)

Morphologische Studien ergaben, dass die Burgess-Tiere bereits 80 % der theoretisch möglichen Kombinationen von jeweils gepaarten Hartgewebsmerkmalen („Morphospace“) erreichten, d.h. innerhalb von 15 MA nach dem ersten Auftreten von Kronengruppenphyla mit substantiellen Hartgeweben wurden mind. 80 % der skelettalen Designelemente aller ausgestorbenen und lebenden marinen Metazoen entwickelt (Merkmale: fest vs. flexibel; 1, 2 oder mehr Elemente; Form; Anordnung; Entstehung: am Ort oder präfabriziert; Verbindung: ohne Kontakt, verbunden, fusioniert usw.). Von 182 möglichen paarweisen Kombinationen jeweils zweier Merkmale aus je 2 der 6 Kategorien waren 146 im Burgess-Schiefer nachweisbar; 89 waren schon im Tommot vertreten (zum Vergleich: alle lebenden und ausgestorbenen Tiere: 180; alle marinen Metazoen: 178; alle lebenden oder ausgestorbenen Vertebraten: 133; alle lebenden oder ausgestorbenen Arthropoden: 90; alle lebenden oder ausgestorbenen Mollusken: 122; alle lebenden und ausgestorbenen Cnidarier: 89).

Besonders häufig waren im Burgess-Schiefer vertreten: reihenweise Segmentation und andere arthropodentypische Designelemente als Hinweise auf eine frühe Selektion zugunster schneller Duplikation und nachfolgender Spezialisierung struktureller Untereinheiten. Typisch sind auch die unterschiedlichen, einander unähnlichen Designelemente, die in verschiedenen Körperpartien einiger Burgess-Organismen gefunden werden und die auf einen niedrigen Level morphologischer Integration schließen lassen. Einige Crustaceen hatten bereits Skelette, die so spezialisiert waren wie die ihrer heutigen Verwandten. Innere Skelette und Strukturen, die kontinuierliches remodellierendes Wachstum erfordern, waren für Burgess-Tiere aber noch untypisch; sie erlangten erst mit den Vertebraten nach der Duplikation der Hox-Gen-Cluster Bedeutung, die zweiphasig erfolgt sein soll: die erste vor der frühkambrischen Explosion, die zweite wohl im Ordovizium; letztere ermöglichte die Bildung knöcherner Innenskelette.

Nach der Divergenz in Protostomen und Deuterostomen entwickelte sich jeweils eine wichtige Linie in jeder der beiden Gruppen in Richtung auf aktive Fortbewegung, strenge anterior-posterior-Differenzierung und gelenkig verbundene Skelettelemente: bei Arthropoden als Exoskelette, bei Wirbeltieren weitgehend als Innenskelette.

Extinktion: ein Extinktionsereignis im frühen M-Kambrium ist wahrscheinlich mit einer Regression (nach der Transgression gegen Ende des Präkambriums) erklärbar: Trockenfallen von Schelfgebieten.

okam-okam

„OBERKAMBRIUM“ = Furongian (497 – 485,4 ± 1,9 MA)

Paibian (497 – 494 MA)

Jiangshanian (494 – 489,5 MA)

Stage 10 (489,5 – 485,4 ± 1,9 MA)

* vgl. Vorbemerkung zum Kambrium

Trilobitenzonen (von alt nach jung): *Agnostus pisiformis*; *Homagnostus obesus*; *Parabolina spinulosa*; *Leptoblastus*; *Peltura*; *Acerocare*.

Frühere Gliederung:

Ob. O-Kambrium = Trempealeauan

Mittl. O-Kambrium = Franconian

Unt. O-Kambrium = Dresbachian

Nach der ICS 2007 wird das Kambrium in vier Serien (Serien 1, 2 und 3 sowie Furongian) eingeteilt, die sich wiederum in 10 Stadien (Stadium 1-5, Drumian, Stadium 7, Paibian, Stadium 9 und 10) unterteilen; Serien 1 und 2 mit je zwei, Serien 3 und 4 mit jeweils drei Stadien. Das Oberkambrium korreliert dabei etwa mit dem Furongian.

ALGEN: Bei den Grünalgen erscheinen jetzt die **Wirtelalgen** (Dasycladaceae, z.B. *Coelosphaeridium*); die W. gehören zu den Schlauchalgen mit vielen Zellkernen in einer ungegliederten Stammzelle. Maximum der Wirtelalgen im Ordov./Gotl. und in der Trias, heute nur noch minimal vertreten (*Acetabularia*, *Halimeda*, *Neomeris*; insgesamt 8 rez. Gattungen in wärmeren Meeren).

tier-tier okam

„Animal breathing paradox“: Es galt bisher als Paradox, dass man benthische Fossilien im Kambrium oftmals in schwarzen Schichten findet, die auf anoxisches und sulfidreiches

Tiefenwasser schließen lassen. Dies warf auch die Frage auf, ob die betreffenden Taxa gar nicht benthisch lebten, sondern an die Fossilisationsorte verfrachtet wurden. An einer Bohrprobe aus den oberkambrischen Alum Shales (501 – 494 MA) gelang es, mittels X-Ray-Fluoreszenz die zeitliche Auflösung der Sauerstoffverfügbarkeit in den epikontinentalen Sedimenten um den Faktor 100 bis 1000 in der Größenordnung von 100 Jahren zu verbessern. Im Ergebnis zeigten sich als ein Grundzustand anoxisches Tiefenwasser (oftmals mit toxischen Schwefelwasserstoff-Konzentrationen), das kurzfristig von mäßig sauerstoffreichen Phasen von 600 bis 3000 Jahren Dauer (entsprechen 1 bis 5 mm Sedimentdicke; Sedimentationsrate 1,6 mm/1000 Jahre) unterbrochen wurde. Fossile Schalen aus den sauerstoffreicheren Zeiten zeigen, dass die Tiere den Benthos besiedelten, sobald ein aerober Lebensstil auf dem Meeresboden möglich war, wenn auch nur opportunistische Arten (olenide Trilobiten, einige Brachiopoden) die auch mit geringem Sauerstoffgehalt zurecht kamen. Fossilreiche Lagen enthalten oft nur ein bis zwei Arten in großer Individuenzahl. Die kurzen mäßig sauerstoffreichen Phasen waren wahrscheinlich klimatisch bedingt, z.B. in Phasen mit vielen starken Stürmen. Der Sauerstoffgehalt des Oberflächenwassers dürfte bei 15 bis 50 % der heutigen Werte gelegen haben (Sci. Rep. 9: 11669).

ARCHAEOCYATHEN sterben zu Beginn des O-Kambriums aus (s. U-Kambrium; Irregulares bis ob. Dresbachian).

COELENTERATA: nach manchen Angaben Auftreten der **Tabulata** im O-Kambrium (Angaben variieren zwischen O-Kambrium und M-Ordovizium).

Ediacara-artige Erhaltung (z.B. gestrandete Scyphomedusen im Potsdam Sandstone von New York sowie der Elk Mount Group von Wisconsin): bis zum M-Ordovizium waren Metazoen, die Bioturbation betrieben, nur eingeschränkt in der Lage, den Gezeitenbereich zu besiedeln. Die Bioturbation fiel in diesem Bereich minimal aus, mikrobielle Matten und mikrobielle Bindung der Sedimentoberfläche waren dementsprechend gut entwickelt, was den Verhältnissen des Ediacaran entspricht. Fehlen von Bioturbation und Stabilisierung/Verklebung der Sedimentoberfläche durch mikrobielle Matten ermöglichten die fossile Überlieferung sowohl von Körperfossilien von Weichkörpertieren wie z.B. gestrandeten Scyphomedusen in fein- bis mittelkörnigen quarzitischen Sandsteinen der Küstenfazies, aber auch von Spurenfossilien von Arthropoden und großen Weichkörpermollusken wie *Climactichnites*, *Protichnites*. (Palaios 23, 424). *Protichnites* stammt vermutlich von Euthycarcinoidea (J. Pal. 86: 442).

SCALIDOPHORA:

Erstnachweis der Loricifera (Korsett-Tierchen) im Oberkambrium (*Eolorica*). Loricifera sind Bewohner der Meiofauna (Sandlückensystem) und wurden erst in den 1980er Jahren entdeckt; inzwischen 26 rezente Arten beschrieben; bis knapp über 0,1 mm Gesamtlänge, Larven bis 0,8 mm.

Der Bauplan hat sich seit dem Oberkambrium nicht geändert: der Hinterkörper bildet eine ihn umgebende Hülle (Cuticula; Lorica genannt), in die sich der Vorderleib (Introvert) zurückziehen kann. Das Introvert besitzt ca. 200 – 300 feine Anhänge (Kopfstacheln = Skaliden) sowohl zum Graben wie als Sinnesorgane.

Während heutzutage im Sandlückensystem die Nematoden und Copepoden dominieren, wurden diese im Sandlückensystem des Oberkambriums (Deadwood-Formation, Kanada) nicht gefunden – auch sie verfügen über eine fossilisierbare Cuticula. Die Loricifera sind damit die einzige Gruppe, von der bekannt ist, dass sie auch schon im Kambrium das Sandlückensystem besiedelte. Bemerkenswert ist die hohe Zellzahl der Loricifera. Ein Grund dafür sind die Rezeptorzellen der Skaliden, die mit dem Nervensystem verbunden sind. Es gibt aber auch eine Hypothese, wonach die hohe Zellzahl die Folge einer sekundären Verzweigung sein könnte (Natwiss. Ru. 4/2017: 197).

moll-moll okam

MOLLUSCA:

Climactichnites: reifenspurartiges Spuenfossil des O-Kambr. Nordamerikas (bis 20 cm breit!). Die Spuren können sich nur im feuchten Sand im Wattbereich gebildet haben. Offenbar kroch bereits 150 MA vor den ersten Amphibien ein großes Tier an Land --- zumindest im Wattbereich! Es gibt z.Zt. keinerlei Hinweise, wer die Spuren hinterlassen hat; am ehesten kommen aber Arthropoden in Frage, aber auch Mollusken (s. J. Pal. 82, 1161).

Nach neuen Erkenntnissen und Vergleichen/Experimenten mit modernen Spuren geht *Climactichnites* auf ein längliches, bilateral symmetrisches, dorsoventral abgeflachtes Weichkörper-Tier mit einem muskulösen Fuß zurück wie z.B. **ein primitives Mollusk oder molluskenähnliches Tier**, erreichte aber bis 69 cm Länge und war damit eines der größten Tiere des Kambriums. Die Fortbewegung erfolgte durch wellenförmige Muskelbewegungen, die an der Sohle des flexiblen Fußes erzeugt wurden. Die begleitenden Sedimentstrukturen (wie Trockenrisse, fossile Regentropfen usw.) belegen, dass das betreffende Tier Lebensräume besiedelte, die zeitweise trockenfielen. Insgesamt ähnelt die Art der Fortbewegung derjenigen moderner Gastropoden, die im Wattbereich leben und auf den getrockneten Sandoberflächen Spuren hinterlassen, die allerdings durch die nächste Flut und Bioturbation wieder vernichtet werden. Die enge Verknüpfung der *Climactichnites*-Spuren mit mikrobiellen Matten und das geringe Ausmaß der vertikalen Bioturbation im Kontext mit diesen Spuren deuten darauf, dass die mikrobiellen Sedimentstrukturen und die damit verbundene Verfestigung dazu beitrugen, dass die Spuren fossil erhalten werden konnten (Pal. 52, 753).

Spurenfossilien aus dem Kambrium wie *Climactichnites*, *Musculopodus* und *Radulichnus* sowie fäkale Kügelchen in siliklastischen Sedimenten des Kambriums deuten auf große, schalenlose Mollusken, die vorübergehend das Wasser verließen, um Biofilme im Gezeitenbereich abzuweiden. Nach dem Kambrium wurden derartige Spuren seltener und verschwanden schließlich ganz, was aber nicht auf dem Aussterben von Mollusken mit entsprechendem Verhalten beruht, sondern dem Verlust der erforderlichen taphonomischen Verhältnisse. Andere schalenlosen Mollusken des Paläozoikums reagierten auf den erhöhten Druck durch Beutegreifer, indem sie sich eingruben (Grabgänge *Psammichnites*, „*Aulichnites-Olivellites*“, *Dictyodora*). Auch diese blieben aber aufs Paläozoikum beschränkt (Palaios 25, 565)

Polyplacophoren (Käferschnecken) ab O-Kambrium (Furongian). Abstammung s. U-Kambr. Rezent ca. 1000 Arten. Fossil insgesamt 97 Gatt. (Sepk.-Datei); Neoloricata: ab unt. Arenig (rez. *Ischnochiton* ab ob. Pliensbach); Palaeoloricata: Franconian bis unt. Campan.

Allerdings finden sich im U-Kambrium Südchinas (Meishucunian) Sklerite (*Ocruranus*), die wahrscheinlich von einem Mollusken, möglicherweise von der Käferschnecken-Stammlinie stammen (Pal. 52, 1373).

Neben den typischen Polyplacophora mit ihrem Außenskelett aus 8 Platten (Schalen) gab es vom Devon bis zum Perm [lt. Sepk.-Datei aber nur 2 Gattungen, eine Givet bis Frasn, die andere im unt. O-Karbon; eigene KL Multiplacophora, Ordnung Strobilepida] auch Käferschnecken mit einer etwa doppelt so hohen Anzahl an Skelettelementen; da man bisher immer nur isolierte Einzelemente gefunden hatte, die man nicht sicher zuordnen konnte, bezeichnete man diese als Multiplacophora, deren systematische Stellung nicht sicher war. Erst 2004 wurde ein artikuliertes Multiplacophorenfossil aus dem frühen Mississippian Indianas beschrieben (*Polysacos vickersianum*; Nat. 429, 288). Dabei ergab sich, dass es sich eindeutig um Käferschnecken (Polyplacophora) handelt, und zwar nicht nur basale Stammgruppen-Käferschnecken, sondern bereits (wie spezielle Eigenschaften der Skelettelemente belegen) um fortschrittlichere Formen; somit hatten die Käferschnecken im höheren Paläozoikum eine größere Spannbreite hinsichtlich der Anzahl der Skelettelemente als nach der PTG. Als Übergangsform zu den multiplacophoren Käferschnecken gilt *Echinochiton dufoei* aus dem Ordovizium mit einer zentralen Reihe aus 8 Schalen, an die sich beidseitig eine Reihe kleinerer Schalenelemente anschließt. Das Exoskelett der Multiplacophora entstand offenbar aus einem typischen Polyplacophora-Skelett durch Insertion einer neuen rechten und linken Reihe von Schalen bei gleichzeitiger Reduktion der mittleren Reihe (Multiplacophora besitzen im zentralen Körperabschnitt zwei Reihen von Schalen, vorn und am Ende jeweils eine, und zwischen den seitlichen Elementen eine schmale, längliche, durchgehende mittlere, insgesamt also 17 Schalen). Beide o.g. Gattungen wiesen große periphere Kalkstacheln (entlang des äußeren Randes, also der breitesten Zirkumferenz) auf; diese wurden dann wohl in der Stammlinie zu den heutigen Käferschnecken reduziert.

Kladogramm (Nat. 429, 290):

--- Brachiopoda

--- Linie, die einerseits zu den Monoplacophoren und (fraglich!) den Halkieriiden führt**
ab jetzt: ACULIFERA (= Aplacophora + Polyplacophora)

--- *Acaenoplax* (Silur, zur Aplacophoren-Stammgruppe) + Aplacophora*
ab jetzt: POLYPLACOPORA

--- Stammgruppen-Polyplacophora (*Matthevia* u.a.) (ab O-Kambrium)

--- *Echinochiton* (Ordov.) + Multiplacophora (Devon bis Perm)

--- (typische) Polyplacophora (alle rez. Formen)

[?--- Conchifera (schalentragende Mollusken)***]

[* Aplacophora stellen evtl. kein Monophylum, sondern eine Entwicklungsstufe („Grade“) dar.]

** Die Position der Halkieriiden ist dabei unklar; manche ordnen sie auch der Stammgruppe der Brachiopoden zu, da einige rezente Brachiopoden in ihrer Ontogenese ein Halkieriiden-ähnliches Stadium durchlaufen. Auch *Micrina* und *Tannuolina*, deren isolierte Schalenelemente als abgeleitet von Halkieriiden gelten, weisen in ihrer Schalenmikrostruktur Ähnlichkeiten mit frühen Brachiopoden auf. In der o.g. kladistischen Analyse stehen die Halkieriiden allerdings innerhalb der Mollusken und ohne Bezug zu Brachiopoden.

[*** Möglicherweise sind die Polyplacophora ein Übergangsstadium (Grade) zwischen Aplacophora und Conchifera und wären dann kein Monophylum, sondern eine paraphyletische Entwicklungsstufe]

[] = nach Nat. 490:94 zurückzuweisen; s. unter „Unterkambrium“. Neuerdings ist sowohl aus Fossilfunden (*Kulindroplax*, Silur) wie molekularkladistischen Untersuchungen klar, dass es an der Basis der Kronenmollusken (oberhalb der Halwaxiiden) eine grundlegende Dichotomie in Aculifera (= Aplacophora + Polyplacophora) und Conchifera gibt, wobei die Monoplacophoren zu den Conchifera gehören.

Schnecken: Nach den Bellerophonitida (oberstes M-Kambrium bis Rhät) erscheinen im ob. O-Kambrium (ob. Trempealeuan) die drei noch rezent vertretenen Ordnungen Archaeogastropoda i.e.S., Euomphalina und Patellogastropoda (ad Archaeogastropoda i.w.S.); Mesogastropoda (Taenioglossa) folgen im Tremadoc, Neogastropoda erst im Valangin.

Bei den Archaeogastropoden erscheint dabei auch schon die rez. OF **Pleurotomariaceae (Pleurotomariidae)**, die als Wurzelgruppe der übrigen Archaeogastropoden gilt; trochospirales Gehäuse, zwei Herzvorhöfe, zwei Kiemen, Schlitzband, Perlmuttertschicht.

Rez. noch 15, naA 30 Arten; Gattungen *Entemnotrochus*, *Mikadotrochus*, *Petrotrochus* (letztere ist seit Jura bekannt; die beiden erstgenannten waren im Eozän noch in der Tethys weit verbreitet); die o.g. Gattungen werden manchmal als Untergattungen von *Pleurotomaria* aufgefasst. Die Familie Pleurotomariidae wurde erst 1855 rezent entdeckt (bis dahin galten die Pleurotomarien an der KTG als ausgestorben). Rezente Pleurotomariaceae sind Tiefseebewohner, früher lebten sie aber im flachen Meer der Kontinentalschelfe; schon seit der Trias wurden sie immer seltener, Gattung *Pleurotomaria* i.e.S. im Jura und Kreide. Wohl in der höheren Kreide tauchten sie in tiefere Gebiete ab, wo sie mit anderen Formen kühlgemäßiger Klimabereiche vergesellschaftet gefunden werden (THENIUS 2000).

Sieht man von den Bellerophoniden (wegen ihrer unsicheren system. Stellung) und systematisch unsicheren Funden aus dem U- und M-Kambr. ab, treten im O-Kambr. die ersten ganz sicheren Schnecken i.e.S. auf.

Cephalopoda:

Stamm-Cephalopoden werden neuerdings mit den Nectocarididae aus dem U- und M-Kambrium berichtet, noch ohne Gehäuse (Details s. M-Kambrium).

Erste voll entwickelte Kopffüßer: *Plectronoceras* (1 cm, O Ellesmerocerida, UKL **Nautilidea**) gilt als ältester sicherer Cephalopode und Ausgangsgruppe aller Nautiliden. Er tritt erstmals im mittleren O-Kambrium Chinas auf, schon wenig später gibt es in China eine große Diversität an breviconen, longiconen und ausgeprägt cyrtoconen Taxa (J. Pal. 83, 123).

Plectronoceras dürfte noch kein guter Schwimmer gewesen sein, sondern ein schnellbeweglicher räuberischer Sedimentbewohner. Die kleinen orthoconen oder leicht cyrtoconen Gehäuse waren an schnelles Schwimmen nach dem Rückstoßprinzip nicht angepasst. Abstammung evtl. von *Latouchella*-artigen Mollusken des M-Kambriums, daneben bereits im U-Kambr. cephalopodenartige Formen. *Volbortella* und *Satarella* aus dem U-Kambr. als Cephalopoden unsicher.

Sepk. weist eine eigene O Plectronocerida (ob. Franconian bis ob. Trempealeuan) als älteste Gruppe der Cephalopoden aus, gefolgt von den Ellesmerocerida, Protactinocerida, Endocerida und Yanhecerida im Trempealeuan. Diese fünf frühen Ordnungen der Cephalopoden, die im ob. O-Kambrium einsetzen, sind allesamt sehr kurzlebig; nur die Ellesmerocerida erreichen das Ordov. (Ashgill), die Endocerida das M-Silur (Wenlock).

Zunächst gekrümmte Gehäuse (O-Kambr. bis Perm); stabförmige (U-Ordov. bis U-Trias), spiralige (U-Ordov. bis rezent) und tonnenförmige (M-Ordov. bis Devon) erscheinen erst im Rahmen der ordovizischen Radiation. Die fossilen Nautiloidea umfassen insgesamt 715 Gattungen (Kladistik s. U-Ordoviz.), rezent 6 Arten. Die rezenten Cephalopoda insgesamt machen dagegen 800, naA 900 Arten aus (ca. 10000 fossile Arten). Ausschließlich marin.

Untersuchungen an exzellent erhaltenen breviconen Ellesmeroceratiden aus dem Tremadoc (*Paradakeoceras*, *Levisoceras*) mit gut erhaltener Wohnkammer (mit ausgeprägter Asymmetrie entlang der anterior-posterioren Achse, wie für Ellesmeroceratiden typisch) sprechen für eine Abstammung von den Tryblidiida [ab ob. Atdabanian bis rezent; 5 Gattungen im Kambrium; rez. *Neopilina* u.a.] unter den Monoplacophoren. Die Organisation des Weichkörpers der Ellesmeroceratiden entsprach einem primitiven conchiferen (schalentragenden) Mollusk (wie Tryblidiida). Der hypothetische Vorfahr dürfte sich entlang der anterior-posterioren Achse gestreckt haben, er hatte in Reihen angeordnete Schalenmuskeln und eine kleine Mantelhöhle; daraus entwickelte sich dann das moderne Design mit einer dorsoventralen Körperorientierung, reduzierter Anzahl von Schalenmuskeln und großer Mantelhöhle (Palaeont. 50, 565). Inzwischen geht man aber davon aus, dass die Cephalopoden auf die Nectocaridida (statt Monoplacophora) zurückgehen (s. M-Kambrium).

Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden nach THENIUS (2000): an der Basis der Nautiloidea stehen die Ellesmerocerida; von der frühen Basis der Nautiloidea zweigen die Endoceratoidea, Actinoceratoidea und Bactriten als frühe Seitenlinien ab.

Die Hauptlinie der Nautiloidea wird von *Orthoceras* getragen, der in der obersten Trias (Sepk.: Nor) erlöscht; ab Perm führt eine Seitenlinie planspiraler Nautiloidea über *Eutrephoceras* (Callov bis ob. Miozän), *Aturia* (Thanet bis oberstes Miozän) zum rezenten *Nautilus* (ab O-Eozän).

Von den drei frühen Seitenlinien, die aus der Basis der Nautiloidea abzweigen, erlöschen die Endoceratoidea im Silur (Wenlock), die Actinoceratoidea im Karbon (unt. Namur); aus der Basis der Bactriten (Ordov. bis Perm) leiten sich dagegen die Ammonoidea und (getrennt) die Endocochlia (Innenschaler: Aulacocerida, Belemnnoidea, Decabranchia, Octobranchia) ab.

Die ammonitische Linie startet mit *Anetoceras* und führt dann über die Goniatiten zu den Ceratiten und schließlich zu den Neoammoniten. Frühe Vertreter der Ceratiten, die sich aus recht frühen Goniatiten ableiten, überstehen die PTG; frühe Vertreter der Neoammoniten, die sich aus basalen Ceratiten ableiten, überstehen die TJG.

Die zweite Linie von den Bactriten führt (auch über *Anetoceras*??) zu den Endocochlia, wobei zunächst die Aulacocerida („*Atractites*“), Karbon bis Unterjura (Sepk.: unt. Ems bis Toarc; naA bis 183 MA), dann die Belemnnoidea (in diesem Sinne bis KTG; lt. Sepk. aber eine Gattung im ob. Eozän!) abzweigen; aus der Basis jurassischer Formen wie *Leptoteuthis* erfolgt dann die Dichotomie in Decabrachia (10armig, wie *Sepia*) und Octobranchia (*Octopus*, d.h. Kraken einschl. *Argonauta* mit seiner ungekammerten Brutpflegeschale, die von zwei verbreiterten Armen ausgeschieden wird; *Vampyroteuthis*).

Anmerkung: Die Vorstellungen von THENIUS sind allerdings wohl eher als veraltet anzusehen, denn sie berücksichtigen nicht „Teuthida“ aus den Bundenbacher Schieferen (Sepk.: Boletzkida) und den ältesten Octopoden, der neuerdings aus dem Karbon berichtet wird (s. O-Karbon).

Einteilung der Cephalopoden nach Sepk.-Datei (3661 Gattungen; alle Cephalopoden marin):

Plectronocerida (+): nur O-Kambrium (ob. Franconium bis ob. Trempealeuan), insgesamt 5 Gatt.

- Ellesmerocerida** (+): O-Kambrium (unt. Trempealeuan) bis Ashgill; Schwerpunkt: Ordov.; aber bereits 28 Gatt. im Trempealeuan
- Protactinocerida** (+): nur O-Kambrium (nur ob. Trempealeuan) (insgesamt 4 Gatt.)
- Endocerida** (+): O-Kambrium (Trempe.) bis Wenlock (im Tremp. nur *Eocameroceras*; Diversifikation ab Tremadoc; Maximum im Ordov., nur 3 Gatt. im Silur)
- Yanhecerida** (+): nur O-Kambrium (nur ob. Tremp.), insgesamt 4 Gatt.
- Intejocerida (+): Tremadoc bis Llanvirn (nur 6 Gatt.)
- Tarphycerida (+): Tremadoc bis ob. Frasn (nur eine Gattung im Devon: *Rhadinoceras*: Givet bis Frasn); Schwerpunkt im Ordov.
- Orthocerida (+): Tremadoc (*Wolungoceras*) bis ob. Apt (!) (*Zhuralevia*). Mit Ausnahme von *Zhuralevia* (nur ob. Apt des Kaukasus; DOGUZHAEVA LA, Palaeontology 37: 889, anno 1994) erlöschen die Orthocerida in der O-Trias (4 Gatt. in der Trias: *Michelinoceras*: ob. Arenig bis Nor; *Paratrematoceras*: Olenekian bis Anis; *Pseudotemperoceras*: nur Olenekian; *Trematoceras*: Olenekian bis O-Trias).
- Barrandeocerida (+): unt. Arenig bis ob. Givet
- Actinocerida (+): Arenig bis unt. Namur (Maximum im Ordov.)
- Oncocerida (+): Arenig bis Vise (Schwerpunkt: Ordov., Silur)
- Discosorida (+): Llanvirn (M-Ordov.) bis Famenne
- Ascocerida (+): ob. Llandeilo (M-Ordov.) bis Pridoli
- Nautilida: ab Gedinne (*Rutoceras*); *Nautilus* s.str. ab M-Eozän. 11 weitere Gattungen im Tertiär, davon hatten 5 die KTG überlebt. Die meisten Gatt. erloschen im Eozän und Oligozän, *Aturia* bis oberstes Miozän, *Eutrephoceras* bis O-Miozän. In der O-Kreide lebten noch 12 Gattungen von Nautiliden.
- Ammonoidea s.l. (+) (inkl. Bacritina) (bis allerunterstes Dan)
- Sepk. stellt bereits *Eobacrites* (Arenig bis Llandeilo) zu den Anarcestida, womit die Anarcestida bereits im Arenig einsetzen:
- Anarcestida (+): *Eobacrites*: Arenig bis Llandeilo, ansonsten: unt. Siegen bis Carn.
Bacrites: unt. Ems bis Tatar; mit Ausnahme von *Bacrites* erlöschen die Anarcestida im M-Perm (Leon.); allerdings eine einzige, zeitlich völlig isoliert stehende Gattung (*Dillerites*) im ob. Carn (ad Bacritoidea)!
- Frühe Gattungen der Anarcestida:
Eobacrites: Arenig bis Llandeilo
Convoluticeras, *Erbenoceras*, *Taskanites*: unt. Siegen bis ob. Ems
Gracilites: ob. Siegen bis ob. Ems
Lobobacrites: ob. Siegen bis mittl. Famenne
Bacrites: unt. Ems bis Tatar
Mimagoniaticeras: unt. Ems bis unt. Eifel
Latanarcestes: unt. Ems bis ob. Eifel
Pseudobacrites: ob. Ems bis unt. Eifel
- Die Ems-Eifel-Grenze wird somit von zwei Gattungen (*Mimagoniaticeras*, *Latanarcestes*) außerhalb der Bacritiden überschritten. Die Grenze zwischen Mittel- und O-Devon überschreiten außer den Bacritiden: *Archoceras*, *Neopharciceras*, *Stenopharciceras*, *Tamarites*, *Petteroceras*, *Pharciceras* (*Werneroceras* wird von Sepk. von unt. Eifel bis ob. Givet angegeben).
- Goniatitida (+): ob. Eifel (*Parodiceras*) bis oberstes Perm (ob. Tatar = Changhsingian); Maximum im Karbon; 4 Gatt. erreichen das Changhsingian (*Changhsingoceras*, *Cyclolobus*, *Neoaganides*, *Stacheoceras*). 3 Gatt. überleben die Grenze M-/O-Devon (*Epitornoceras*, *Phoenixites*, *Tornoceras*: jeweils Givet bis Frasn bzw. Famenne).
- Prolecanitida (+): unt. Tournai bis mittl. U-Trias; Schwerpunkt: Karbon, Perm; die PTG überlebt nur *Episageceras* (unt. Tatar = Wuchiapingian bis ob. Induan); zwei weitere

- Gatt. auf die Trias beschränkt: *Latisageceras* (mittl. U-Trias), *Protosageceras* (unt. Induan)
- Clymeniida (+): mittl. bis oberes Famenne
- Ceratitida (+): M-Perm (2 Gatt. im ob. Leonardium) bis Rhät; leichte Zunahme im O-Perm; als einzige Gattung überlebt *Xenodiscus* die PTG (ob. Guadalupian bis unteres Induan), höchste Diversität in der Trias, nur noch wenige Gattungen im Rhät. Keine Gattung überlebt die TJG.
- Phylloceratida (+): U-Trias (unt. Olenekian) bis ob. Maastricht
- Ammonoidea (+): unterster Lias bis KTG, Überlebende im untersten Dan ($\leq 0,2$ MA)
- Boletzkiida (+): nur unteres Ems (F. Boletzkyidae, Naefiteuthididae)
- Aulacocerida (+): unt. Ems bis ob. Lias (Toarc); ältester: *Protaulacoceras* (unt. Ems), gefolgt von *Aulacoceras* (Eifel bis unt. Nor!); 5 Gattungen noch im Lias vertreten
- Belemnitida (+) : ab unt. Namur (*Eobelemnites*) bis O-Eozän (!?). Maximum in Jura und Kreide; nur 3 Gatt. vor dem Lias (*Eobelemnites*, unt. Namur; *Sinobelemnites* und *Sichuanobelus*, Carn) und eine Gatt. nach der Kreide (*Bayanoteuthis*, ob. Eozän).
Nach neuen Angaben Belemnitida nur von Carn bis KTG (PLoS One 9: e95632).
- Phragmoteuthida (+): O-Perm (Guadalupian) bis ob. Kimmeridge (insgesamt nur 4 Gatt.:
Phragmoteuthis: Guadalupian bis unt. Toarc; *Permoteuthis*: Tatarian;
Belemnoteuthis: ob. Oxford bis ob. Kimmeridge; 1 Gatt. inc. sed. im unteren Lias)
- Teuthida: ab ob. Ladin (*Triadoteuthis*: ob. Ladin; *Loligosepa*: Rhät bis Toarc); rez. Gatt.
Loligo ab unt. M-Eozän, übrige rez. Gattungen erst ab Pliozän (Kalmare)
- Octopoda: ab Callov (*Proteroctopus* im Callov), *Argonauta* ab Miozän (Achtfüßer)
- Sepiida: ab ob. Apt (*Naefia*: ob. Apt bis ob. Maastricht; *Groenlandibelus*: ob. Maastricht; zu den Sepiida werden auch gestellt: *Beloptera*: Thanet bis unt. Oligozän; *Belemnosella*: unt. Eozän). Rezente Gatt. ab Miozän: *Spirula* ab U-Miozän, *Sepia* ab M-Miozän. Belopteridae werden allerdings neuerdings den Spirulida zugeordnet.

Systematik der rez. Cephalopoden:

UKL Tetrabranchiata (rez.: Nautiloidea)

UKL Dibranchiata = Coleoidea = Zweikiemer

○ Decapoda

 ○ Sepioida

 ○ Teuthoida

○ Vampyromorpha

○ Octopoda = Octobranchia (Achtfüßer)

arth-arth okam

ARTHROPODA:

Trilobita:

Bei den **Trilobiten** erscheinen die **Olenidae** (O-Kambrium bis Ende des Ordov.), die sauerstoffarme, schwefelreiche Lebensbedingungen am Meeresboden tolerierten und vermutlich chemoautotrophische Symbionten hatten. Damit verbunden sind Besonderheiten wie breiter Thorax, hohe Anzahl von Thoraxsegmenten, dünne Cuticula, bei einigen Arten degenerierte Hypostome; Entwicklung von Bruttaschen. Oleniden nutzten diese Habitate bis zu ihrem Aussterben über 60 MA hinweg (FORTEY; PNAS 97, 6574).

Unter den Olenidae des O-Kambriums finden sich auch die ersten Trilobiten mit planktonischer Lebensweise (*Ctenopyge ceciliae*), die – im Gegensatz zu der Mehrzahl der Trilobiten, die am Meeresboden lebten – die oberen Wasserschichten als Lebensraum besiedelten, entweder passiv treibend oder schwimmend. Indizien für eine planktonische Lebensweise von *Ctenopyge* sind Körperform (klein, sehr dornig) und Augen (Palaeont. 53, 695).

Chelicerata:

Klasse **Pantopoda** = **Pycnogonida (Asselspinnen)**: Erstnachweis im O-Kambrium Schwedens (Orsten; larval, 7 Exemplare); Larven mit extremer Ähnlichkeit mit den Larven rezenter Pantopoda (*Cambropycnogon klausmuelleri*), offenbar ältester Nachweis der Asselspinnen (Pycnogonida); Phylogenie:

- *Cambropycnogon*
- *Palaeoisopus*
- *Flagellopantopus* (nach Palaeont. 49, 983) (hatte noch ein Telson!)
- *Palaeopantopus* + Pantopoda

(Bemerkenswert ist dabei, dass *Cambropycnogon* als ältester Chelicerate angegeben wird. Dies hängt wohl damit zusammen, dass die Aglaspida, die schon im Atdabanian lebten, nicht mehr als Chelicerata i.e.S. betrachtet werden, sondern als nahe Außengruppe der Euchelicerata; s. J. Palaeont. 77, 706).

Pycnogonida werden heute als basalste Gruppe der Chelicerata betrachtet, gefolgt von den Xiphosura; die Eurypteriden stehen höher, verfügten sie doch schon über eine Fortpflanzung mittels Spermatophoren, die Pycnogonida und Xiphosuren noch fehlt.

Kronengruppen- oder -gruppennahe Asselspinnen im Wenlock Englands (s. U-Gotl.) (1 Art), vier Arten (monospezif. Gattungen) im Hunsrückschiefer: *Palaeoisopus* (bis 40 cm), *Palaeopantopus* (10 cm; 5 Exemplare), *Palaeothea* (1 Exemplar), „*Flagellopantopus*“ (vorläufiger Name; 1 Ex., modernstes Taxon, bereits reduzierte Cheliceren, langer dünner Schwanzanhang als Tastorgan?; POSCHMANN 2004), die rez. Formen (rez. 1160 Arten) bereits sehr nahe stehen (gilt besonders für „*Flagellopantopus*“). Kladistisch sind die Pantopoden wahrscheinlich die Schwestergruppe aller anderen Chelicerata (Eucheliceraten). Die Embryonen (Larven) aus dem O-Kambrium, die von Pantopoden stammen sollen, bestätigen zeitlich die basale Position der Pantopoden. Außer exzellent erhaltenem Material aus dem U-Gotlandium (s. dort) und unbeschriebenem Material aus dem Jura Deutschlands und Frankreichs gibt es sonst außer den 6 o.g. Arten keine fossilen Nachweise von Asselspinnen. (Sepk. nennt 4 fossile Gattungen, davon drei aus dem Hunsrückschiefer, die drei verschiedenen Ordnungen zugewiesen werden: Palaeoisopoda [nur Unterems], Palaeopantopoda [nur Unterems], Pantopoda [ab Unterems bis rezent; *Palaeothea* im Unterems, eine weitere Gattung im Kimmeridge]. Inzwischen sind 5 Arten aus dem Hunsrückschiefer bekannt.

Bemerkenswert ist, dass der Rumpf der Asselspinnen so kurz und schmal ist, dass die inneren Organe Ausläufer in die Gliedmaßen senden; i.d.R. sind Cheliceren (Cheliphoren) vorhanden (falls sie nicht zurückgebildet sind). Anzahl der Gliedmaßenpaare variabel. Asselspinnen scheinen fast nur aus ihren verlängerten Beinen zu bestehen. Ursprünglichste rezente Gattung sind *Pycnogonum* und *Pentapycnon*.

Mandibulata:

Crustacea: Erstnachweis von **Kronengruppen-Branchiopoda** sowie **Ostracoda** und **Copepoda (Ruderfußkrebse; ad Maxillopoda)** im M- bis O-Kambrium der Deadwood Formation Westkanadas (sehr gut erhaltene plattgedrückte, fragmentarische Kutikel). Schon zu diesem Zeitpunkt waren somit verschiedene Strategien, die Nahrung zu handhaben (einschl. mandibulärer

Asymmetrie), bereits entwickelt. Die früheste Radiation der Crustaceen ist fossil bisher kaum dokumentiert; zum Zeitpunkt der Deadwood-Formation war ein vergleichsweise modern wirkender Entwicklungsstand schon erreicht (PNAS 109, 1589).

Euthycarinoidea: evtl. U-Kambrium; M-Kambrium bis M-Trias, bisher 13 Arten insgesamt bekannt, älteste: *Mictomerus* (Potsdam Group, Quebec, M-Kambrium bis Furongian, daher möglicherweise schon mittelmambisch, bis > 10 cm lang; 11 Paare einästiger = uniramer, nicht paddelförmiger Beine), *Mosinieia* (Elk Mound Group, Terrenewian – Furongian, > 10 cm lang). Die Morphologie beider Taxa passt zu den *Diplichnites*- und *Protichnites*-Spuren, die in denselben Schichten häufig gefunden werden, was darauf deutet, dass diese Taxa zu den ersten Tieren gehörten, die das Wasser verließen (J. Paleont. 84, 646). *Mictomerus* findet sich dreidimensional erhalten am Ende von *Cruziana*- und *Didymaulichus*-artigen Spurenfossilien der Potsdam Group von Quebec (M-Kambrium bis Furongian). Die Euthycarinoidea gruben sich offenbar in den Schlamm ein, um der Austrocknung zu entgehen (Palaios 25, 475).

Apankura aus dem obersten Kambrium, 38 mm lang; der Nachweis von Mandibeln als einzige Kieferanhänge (ohne Maxilla) spricht für eine basale Position innerhalb der Mandibulata (und nicht Schwestergruppe der Hexapoda!). Unklar ist die Relation der Myriapoda zu den Mandibulata. Ähnlichkeiten in Morphologie und Genexpression sprechen für eine einmalige Entstehung der Mandibeln in Myriapoden, Hexapoden und Crustacea (und vereinigen dann alle drei Gruppen zu den Mandibulata), molekulare Daten gaben uneinheitliche Ergebnisse, z.T. bestätigen sie die Monophylie der Mandibulata, z.T. verbinden sie die Myriapoden mit den Cheliceraten. Eine morphokladistische Analyse ergab, dass die Euthycarinoidea die Schwestergruppe der [Myriapoden + (Crustacea + Hexapoda)] darstellen; Kronengruppen-Mandibulata wären danach durch einen postmandibulären Anhang in Form der ersten Maxilla gekennzeichnet, Stammgruppen-Mandibulata haben als gemeinsames Merkmal nur eine Mandibula als Kieferanhang. Palpenlose Unterkiefer und coxal-sternale Artikulation der Stammbeine, wie sie bei den Euthycarinoidea und Myriapoden angetroffen werden, sind dann basale Merkmale der Mandibulata. Damit spielen die Euthycarinoidea keine Rolle bei der Entstehung der Insekten; wohl aber bei den frühesten Stadien bei der Besiedlung des Festlandes, denn sie hinterließen typische Fußspuren, für die es konkrete Hinweise gibt, dass sie außerhalb des Wassers entstanden (s. U-Ordovizium).

Kladogramm:

```
--- Euchelicerata -- Limulus + Carcinoscorpius
                   -- Mygalomorphae + Mastigoproctus
                   -- Buthidae
                   -- Phalangiidae + Equitius
ab jetzt: MANDIBULATA:
--- Euthycarinoidea
--- Myriapoda
--- Crustacea + Hexapoda
```

(Nat. 430, 554).

Der Euthycarinoide *Heterocrania* aus dem Siegen von Rhynie spricht aufgrund seiner myriapodenspezifischen Merkmale (die im Detail nur in der rhynie-spezifischen Erhaltung sichtbar sind und daher nicht in älterem Material) dafür, dass die Myriapoda auf Euthycarinoidea zurückgehen, die den Gezeitenbereich besiedelt hatten (PNAS 117: 8966).

fisc-fisc okam

AGNATHA: sicherer Nachweis der UKL **Heterostraci (Panzerfische, ??U-Kambr., oberes O-Kambr. bis O-Devon)**. Rezent sind Agnatha durch Neunaugen und Schleimfische vertreten; da die Chorda dorsalis persistiert, sind sie keine Vertebrata i.e.S. Die ältesten Agnathen sind aber seit 1999 aus dem unt. Atdabanian von Chengjiang bekannt (s. U-Kambr.).

Ältester Heterostrace ist *Anatolepis*; er erscheint zeitgleich mit den Euconodonten an der Basis der Trempealeauan-Stufe des späten O-Kambriums (ca. 514 MA). Von *Anatolepis* sind nur Bruchstücke des dentinhaltigen Hautskeletts (Dermalknochen) bekannt, das den Vorderkörper bedeckte, während der Schwanz unmineralisiert war. Komplette Agnathenfunde stammen erst aus dem U-Ordov. (*Arandaspis*, 15 cm). Der Dentinnachweis im Hautskelett belegt, daß *Anatolepis* tatsächlich ein Vertebrate (i.w.S.) ist, da Dentin (Apatit) auf Vertebrata (i.w.S.) beschränkt ist. Die Fragmente der Dermalknochen bestehen aus einem dentinähnlichen Gewebe, das um eine Pulpahöhle angeordnet ist.

In Australien wurden gleich alte Hautskelettreste anderer Bauart gefunden; sie weisen bereits Porenkanäle auf (als Indikator für ein laterosensorisches System, wie es bei vielen Agnathen und Gnathostomen gefunden wird) sowie schmelzartiges Hartgewebe, aber kein Dentin. Offenbar wurde im O-Kambr. mit verschiedenen Formen des Hautskeletts experimentiert*. Insgesamt existierten im ausgehenden O-Kambr. bereits drei Vertebratenlinien:

- a) *Anatolepis*
- b) die völlig anders gebauten australischen Agnatha mit Porenkanalsystem
- c) Euconodonten

Die fossilen Agnatha waren (mangels Kiefer und Zähnen) Sediment- und/oder Suspensionsfresser; sie konnten nicht einmal Wasserpflanzen fressen. Daher blieben sie auch sehr klein (bis 30 cm). Innere Skelette sind fossil nicht überliefert (wahrsch. aus unverkalktem Knorpel, wie Knorpelfische). Der Hautpanzer aus Knochenplatten mußte die Stützfunktion übernehmen (u.a. mit Muskelansätzen in Ermangelung eines entsprechenden Innenskeletts). Etwas anderes kann nur für die Conodontophora gegolten haben (Zähne, aber kein Knochenpanzer).

* Untersuchungen von morphogenetischen Genen bei Säugern und Fischen ergaben überraschend, dass der Zahnschmelz der Säugetiere nicht homolog zum Enameloid der Fische ist. Der Schmelz bzw. das Enameloid des Hautskeletts der frühen Agnatha ist offenbar eine konvergente Entwicklung zum Zahnschmelz der Säuger; die für letzteren erforderlichen Gene entstanden erst nach der Divergenz von Knorpel- und Knochenfischen (PNAS 101, 11356).

Entwicklung des Knochens der frühen Fische (nach BENTON 2007): zu unterscheiden ist zwischen endodermalem Knochen (entwickelt sich tief im Embryo, z.B. bei *Anatolepis* und Thelodontiern) und dermalem Knochen (entwickelt sich an der Oberfläche des Embryos; evtl. ebenfalls bei *Anatolepis*, da dieser Dentinschuppen mit Dentintubuli besaß, aber ohne Anzeichen von Schmelz). Die ersten Conodonten besaßen Schmelz und Dentin. Die Dermalplatten früher Fische sind daher eher mit modernen Zähnen als mit echtem Knochen zu homologisieren, und die Tuberkel auf einzelnen Dermalplatten von *Anatolepis* entsprechen einzelnen Zähnen; sie bestehen aus Dentin mit jeweils einer eigenen Pulpenhöhle. Zwischen den Tuberkeln liegt laminiertes Hartgewebe mit Porenkanälen ggf. für Nervenkanäle. Auch fortgeschrittenere Fische verfügten über Dentintuberkel auf den Dermalplatten, die unter den Tuberkeln liegende Schicht war aber komplexer aufgebaut: zunächst eine dicke Mittelschicht aus spongiösem Knochen, darunter eine basale Lage aus kompaktem Knochen; beide Schichten waren osteozytenfrei (azellulärer Knochen). Haie besitzen kleine, spitze, zahnartige Schuppen aus Dentin und Enameloid.

Das Innenskelett der frühen Vertebraten war unmineralisiert, evtl. aus Knorpel, wobei dieser frühe Knorpel wie bei heutigen Agnatha aber noch kollagenfrei war. Erst später in der Evolution erschien dann auch Knochengewebe im Innenskelett, evtl. durch Induktion, als das Innenskelett mit dem Außenskelett Verbindungen bildete. Dies geschah zunächst vor allem in der Kopfregion, wobei der Knochen die knorpeligen Strukturen zunächst nur umschloss und später ersetzte. Perichondraler Knochen entsteht durch Abscheidung von Apatit um Weichgewebe (z.B. wenn Nerven Knorpelgewebe durchziehen, z.B. im Hirnschädel). Enchondraler Knochen entsteht als massiver Knochen durch den Ersatz von Knorpelstrukturen; er findet sich erst bei den kiefertragenden Fischen und bildet den überwiegenden Teil des Tetrapodenskeletts. Auch bei menschlichen Babys besteht der größte Teil der Langknochen noch aus Knorpel, der dann im Laufe des Wachstums durch enchondralen Knochen ersetzt wird.

Molekulare Daten sprechen für den letzten gemeinsamen Vorfahren aller rez. Vertebraten incl. Agnatha vor 564 +- 75 MA, aller Chondrichthyes vor 528 +- 57 MA und aller Actinopterygii vor 450 +- 36 MA.

Extinktionsereignis: Im höheren Kambrium kam es zu einer Aussterbewelle, die die zu diesem Zeitpunkt bestehende erhebliche morphologische Diversität (Disparität) verminderte. Der hohe Endemismus der kambrischen Arten war mit einer hohen Extinktionsanfälligkeit verbunden. So wurde die Fülle der Baupläne begrenzt. Die Ursache für die Aussterbewelle muß nicht katastrophisch sein, sondern kann mit weiterer Ausbreitung der Tierarten, Aufhebung der Endemismen und dadurch verschärfter Konkurrenz zu tun haben. Auch eine Meeresregression soll eine Rolle gespielt haben, bei der viele endemische Lebensräume verschwanden; ein Teil der Arten starb direkt durch den Verlust des Lebensraumes aus, andere wanderten aus und traten mit den Lebewesen anderer Lebensräume in Konkurrenz. Da sich das Leben des Kambriums weitgehend in Flachmeeren abspielte, hatte eine Regression drastische Auswirkungen. Die Vielfalt der Formen, wie man sie aus dem Burgess-Schiefer kennt, ging damit verloren. Besonders Arten des Epikontinentalraumes, die auf Schwankungen des Ozeanspiegels zwangsläufig empfindlich reagieren, waren betroffen. Sie wurden dann von Tiefseegruppen ersetzt, die in den Kontinentalschelf einwanderten (der umgekehrte Effekt trat an der ordov.-gotlandischen Grenze auf, wo bevorzugt Tiefseegruppen erloschen).

Gleichzeitig entstanden aber nach der Extinktion Freiräume für eine neue Radiation im obersten Kambrium/U-Ordov., wo noch einmal viele neue Tiergruppen (in einer "zweiten Welle der kambrischen Explosion") erschienen. Die Datierung der Extinktion ist umstritten, was ebenfalls für einen gradualistischen, nicht katastrophischen Effekt spricht. Die meisten Autoren datieren die Aussterbewelle ins Oberkambrium; die Angaben reichen aber vom ausgehenden M-Kambr. bis zur kambr.-ordov. Grenze.

Obwohl die Extinktion im höheren Kambr. im Vergleich zu späteren Aussterbewellen recht schwach gewesen sein soll (nach umstrittenen Berechnungen sollen andererseits aber doch bis zu 80 % der Gatt. verschwunden sein), wäre sie doch die phylogenetisch wichtigste gewesen, da sie nahe der Basis der Stammbäume stattfand.

Der Nachweis einer reichen Fauna vom Burgess- bzw. Chengjiang-Typ im unteren Ordovizium (Tremadoc bis Floian) Marokkos relativiert das postulierte Aussterbeereignis und den Faunenwechsel und deutet auf einen insgesamt weicheren Faunenübergang zum Ordovizium (Nat. 465, 215; s. U-Ordovizium).

Wiederholte weltweite anoxische / euxinische Verhältnisse im Oberkambrium

Neuere Untersuchungen zeigten, dass im Oberkambrium eine ganze Serie von Extinktionsereignissen unterschiedlichen Schweregrades erfolgten; betroffen ist der Zeitraum zwischen 520 und 490 MA. Eine der ausgeprägtesten Extinktionen ging einher mit einer massiven C-Exkursion vor 499 MA (SPICE = Steptoean Positive Carbon Isotope Excursion; zu Beginn des Furongian), Dauer ca. 2 bis 4 MA.

Im genannten Zeitraum von 30 MA kam es immer wieder zu biologischen Krisen und „Turnovers“. Viele Trilobitengruppen, die sich gerade erst diversifiziert hatten, starben schon kurz nach ihrem Erscheinen wieder plötzlich aus und wurden durch völlig andere Gruppen ersetzt, die die leeren Nischen nutzten. Neben den Trilobiten waren auch andere Tiergruppen betroffen.

Wie schon seit längerer Zeit vermutet, bestätigten nun Isotopenuntersuchungen (C-Isotope, S-Isotope; außerdem Molybdän und Eisen) von 6 Lokalitäten weltweit im zeitlichen Kontext der SPICE, dass anoxisches Meerwasser, das in die von der typischen kambrischen Fauna wie z.B. Trilobiten bewohnten Flachwasserbereiche aufstieg, die Extinktionen auslöste und die hohe Volatilität der marinen Ökosysteme im späten Kambrium erklärt, einhergehend mit starken Schwankungen des Sauerstoffgehalts.

Die SPICE-Exkursion fand sich weltweit; die Zunahme der Ablagerung organischen Kohlenstoffs während dieses anoxischen Events ging einher mit einem drastischen Anstieg der Sedimentation von Pyrit. Dieses Phänomen (Kombination aus Ablagerung von großen Mengen organischen Kohlenstoffs und Pyrit) findet sich auch heutzutage unter anoxischen, H₂S-reichen Wassersäulen. Die Anoxie behindert den Abbau der organischen Materie (daher „C-burial“), liefert aber auch Ausgangsstoffe für die bakterielle Sulfatreduktion. Dabei entsteht Schwefelwasserstoff, während sich gleichzeitig zweiwertiges Eisen im Wasser ansammelt. Beide Stoffe verbinden sich und fallen als Pyrit aus.

Sowohl C wie S werden auf diese Weise aus dem Ozeanwasser ins Sediment überführt (C- und S-„burial“). Der C und S, die dem Ozeanwasser auf diese Weise entzogen werden, sind mit ¹²C und ³²S angereichert – als Folge der Isotop-Fraktionierung im Rahmen der Photosynthese bzw. der mikrobiellen Sulfatreduktion. Folglich enthält der C und S, der im Meerwasser verbleibt, einen überproportionalen Anteil an ¹³C und ³⁴S.

Während der SPICE-Exkursion und anderer anoxischer Events im Oberkambrium entsprach der Weltozean eher dem heutigen Schwarzen Meer (dem größten modernen euxinischen Becken): sauerstoffreiches Wasser an der Oberfläche, darunter sulfidreiches (euxinisches) Wasser. Da gleichzeitig während des SPICE-Intervalls zunächst der Meeresspiegel anstieg, dann aber stark abfiel (der Höhepunkt der C-Exkursion korreliert mit einem Niedrigstand des Meeresspiegels), unterlagen auch die Flachmeere und Küstengebiete großflächig anoxischen Verhältnissen – also genau jene Regionen, in denen das kambrische Leben eigentlich florierte. Mit dem initialen Anstieg des Meeresspiegels zu Beginn der SPICE überflutete anoxisches, euxinisches Wasser die Kontinentalschelfe und führte zur Extinktion der Schelffauna (insofern vergleichbar mit der PTG).

Die periodische Expansion des „giftigen“, sulfidreichen Ozeanwassers in die Flachmeerbereiche hinein hatte dadurch einen starken Einfluss auf die Evolution. (Das Wasser direkt an der

Meeresoberfläche blieb aber sauerstoffhaltig, die Situation ist insoweit nicht ganz mit der PTG vergleichbar. Die zugrundeliegenden Mechanismen sind offenbar dieselben, aber an der PTG erreichte die Chemokline die Meeresoberfläche, während im Oberkambrium die unter dem Einfluss von Stürmen gut durchlüftete Oberflächenschicht im Ozean sauerstoffhaltig blieb).

Die Befunde sprechen dafür, dass auch im Ozean des frühen Phanerozoikums Redox-Strukturen, die eigentlich für proterozoische Ozeane typisch waren (oben Sauerstoff, darunter anoxisch-sulfidisch), persistierten oder von Zeit zu Zeit wiederkehrten und zu weltweiten Störungen des C- und S-Zyklus führten. So stellt die S-Isotop-Exkursion während der SPICE eine der ausgeprägtesten der Erdgeschichte dar. (Nat. 469, 42 + 80).

C- und S-Isotope aus dem Zeitraum, der auch das SPICE-Intervall umfasst, zeigten nun, dass (wohl infolge der mit dem SPICE verbundenen C- und S-Sedimentation – s.o.) der O₂-Gehalt der Atmosphäre von 10 bis 18 % auf 20 bis 28 % anstieg – ein möglicher Trigger für den „Great Ordovician Biodiversification Event“, wobei dieser Sauerstoffanstieg vor ca. 500 MA begann. Nach dem SPICE stieg die Diversität des Planktons an – wohl als Folge verbesserter Verfügbarkeit von Nährstoffen in zunehmend sauerstoffhaltiger Umgebung. Die Zunahme der Planktondiversität bedeutete auch zusätzliche Nahrungsquellen für Tiere. Gleichzeitig waren die verschiedenen Lebensräume im Meer im Ordovizium besser mit Sauerstoff versorgt. Dies ermöglichte komplexere Ökosysteme und erklärt so die große Biodiversifikation des Ordoviziums (PNAS 108, 3876).

ZUSAMMENFASSUNG KAMBRIUM

(UK = Unterkambrium, MK = Mittelkambrium; OK = Oberkambrium)

Stufen des U-Kambrium:

Nemakit-Daldynian (542 – 525 MA; Weiterentwicklung der Small-Shelly-Fauna, die schon im obersten Präkambrium einsetzte, wahrscheinlich vor allem mit Skelettelementen von mollusken- oder brachiopodenähnlichen Halkieriiden und Lobopoden); erste tiefe vertikale Grabbauten und komplizierte Spurenfossilien; Fährten krabbelnder und scharrender Gliederfüßer. In der Uratanna-Formation Südaustraliens typische Ediacara-Fauna mit pennatulaceen-ähnlichen Wedelstrukturen.

Tommotium (525 – 521 MA);

Atdabanian (521 – 517 MA; Hauptphase der kambrischen Explosion; starke Zunahme der intensiven tiefen vertikalen Bioturbation);

Botomian (517 – 514 MA).

Toyonian (514 – 513 MA)

?Landpflanzen: 520 MA alte Sporen sollen vermutlich von ersten höheren Landpflanzen stammen; *Parafunaria* aus der Kaili-Formation Chinas (unt. MK) als fragliches Moos

Vendobionta: *Stromatoveris* aus Chengjiang (Atdabanian) aufgrund der guten Chengjiang-Erhaltung näher beurteilbar; keine Zooide; zur O Charniomorpha gestellt; *Stromatoveris* spricht dafür, dass Charniomorpha Stammgruppen-Ctenophoren waren. Offenbar waren die Vendobionta nicht monophyl; andere (rein ediacarische Taxa, die nicht ins Kambrium überlebten) könnten auch

große Protisten gewesen sein. Nach der Sepk.-Datei überleben auch die Cyclozoa mit zwei Gattungen ins Nemakit-Daldynian bzw. O-Kambrium.

Schwämme:

Archaeocyathen (Tommotium – unteres OK), einzige Riffbildner des UK, koralline Schwämme, möglicherweise von Demospongiae abstammend.

Sclerospongiae erscheinen im Laufe des Kambriums, und zwar zuerst Stromatoporoida (ab U-Kambrium), im Ordovizium (Ashgill) folgen die Chaetetida = Tabulospongiae (beide bis rezent).

Hohltiere:

Corallomorpha mind. ab Botomian (kalzifizierte Cnidarier ohne nähere Affinitäten zu Tabulata und Rugosa);

Spurenfossilien von aufsitzenden Seeanemonen; skelettlose Aktinien (Actinaria = Seeanemonen) im M-Kambrium (älteste: *Xianguangia*), evtl. Seeanemonen schon im Ediacaran

Conularien (ad Scyphozoa) ab tiefem UK (evt. schon ediacarisch) (bis Keuper)

Rippenquallen (Ctenophora) ab U-Kambr. (Chengjiang), auch im Burgess-Schiefer;

Charniomorpha im Ediacaran bis Atdabanian als Stammgruppen-Ctenophoren?

Tabulata ab K-O-Grenze (Rugosa ab M-Ordov.)

Pennatulaceen (Seefedern) ab Atdabanian (Chengjiang); *Thaumaptilon* (M-K., Burgess) aufgrund des Nachweises von Zooiden ebenfalls Pennatulacee und kein Vendobiont; *Echmatocrinus* aus dem Burgess-Schiefer wohl mit Affinitäten zu den Octocorallia

„Vermes“:

Annelida mindestens ab UK (wohl schon ediacarisch);

Scolecodonten (OK bis O-Kreide), wohl zu den Anneliden gehörig;

Pogonophora (Sabelliditen) mindestens ab UK, wohl schon spätediacarisch

Stamm-Scalidophoren ab unt. Tommot, Priapuliden ab UK

Chaetognatha (non Deuterostomia!) ab UK (Protoconodonten)

rätselhafte schwimmende „Würmer“ mit Flossen: *Amiskwia*, *Nectocaris* (MK) (Stamm-Cephalopode?)

evtl. Sipunculoiden ab Kambrium

Pentastomida (ab UK; Zungenwürmer) gehören nach molekularen Daten zu den Mandibulata!

Inartikulierte **Brachiopoden** ab Tommotium, Articulata ebenfalls ab UK; Abstammung vermutlich von Halkieriiden (über Halkieriide *Micrinia* und Stamm-Brachiopode *Mickwitzia*, beide UK).

Hyolithen ab Tommot (bis ob. Perm); Schwestergruppe der Brachiopoden (ad Lophotrochozoa; keine Mollusken!).

Molluscen: *Odontogriphus* (MK) und *Wiwaxia* (UK, MK, Wiwaxiiden bis M-Ordov.) als Stamm-Mollusken – wie *Kimberella* -, die Biomatten abweideten; diese verschwanden mit dem Erlöschen dieser Biomatten (Bioturbation u.a.); *Odontogriphus* ohne Hartskelett, *Wiwaxia* nur mit Skeriten

Monoplacophora ab UK (*Mobergella holsti* aber wohl nur ein Hyolithendeckel!)

Polyplacophora: sicher ab K-O-Grenze, vermeintl. *Matthevia* im OK, fragl. *Ocruranus* im UK

Rostroconchia: Nemakit-Daldynian bis oberstes Perm
Muscheln: *Fordilla* im unt. Atdabanian; ansonsten sicher ab K-O-Grenze
?? Scaphopoda: ?ab mittl. Caradoc; *Stenothecoides* wird dagegen heute in eine eigene Klasse

(Stenothecoida: unt. Tommot bis ob. M-Kambrium) gestellt. Neuerdings werden Scaphopoda erst ab jüngerem Paläozoikum angegeben; sie leiten sich von conocardi-idealischen Rostroconchia des Devons oder Karbons ab.

Gastropodenartige ab Tommot (*Latouchella*, *Aldanella*, *Pelagiella*), sichere Gastropoden ab OK (Archaeogastropoda, Fam. Pleurotomariaceae)

Cephalopodenähnliche ab Tommot (*Tommotia*, *Volbortella*, *Saltarella*), sichere Cephalopoden ab mittleren OK (*Plectronoceras*, zur UKL Nautilidea; zunächst nur gekrümmte Gehäuse, noch kein hydrostatischer Apparat, räuberische Sedimentwohner), noch im späten OK auch brevicone und longicone Gehäuse. Neuerdings werden die Nectocarididae (UK bis MK) als Stamm-Cephalopoden, noch ohne Gehäuse, interpretiert.

Halkieriiden: nur im UK und MK; evtl. frühes Stadium der Molluskenevolution auf Small-Shelly-Niveau oder aber Schwestergruppe der Mollusken, nach neuesten Erkenntnissen aber wohl eher Brachiopodenvorläufer.

Climactichnites als reifenartiges Spurenfossil aus dem MK Nordamerikas (20 cm breit); kann sich nur in festem Sand im Wattbereich gebildet haben; stammt von einem bis 69 cm langen Mollusk oder molluskenähnlichen Tier. Wie Spurenfossilien belegen, waren große, schalenlose Mollusken im frühen Paläozoikum offenbar weit verbreitet; sie verließen das Wasser, um im Wattbereich Biofilme abzugrasen. Andere schalenlose Mollusken reagierten auf den erhöhten Druck durch Beutegreifer, indem sie sich eingruben.

Arthropoden:

Primicaris (Chengjiang): auch adult larvenähnlich mit primitivem Bauplan und primitiver Beinmorphologie; evtl. Verbindung zu ediacarischen Formen wie *Parvancorina*.

Lobopoden (Onychophoren) und Stamm-Arthropoden wie Anomalocariden ab Tommot. Anomalocariden i.e.S. erlöschen bereits im tieferen OK. Körperfossilien von Anomalocariden bis 1 m groß; ein 25 cm messender Kiefer (Durchmesser) deutet aber auf Gesamtlängen bis 2 m (China, Atdabanian). Tardigrada wahrscheinlich ab U-/M-Kambrium (eng mit Onychophoren verwandt, besonders mit *Aysheia*), sicher ab M-Kambrium.

Trilobiten ab unt. Atdabanian (*Eoredlichia*-Zone); Spurenfossilien von vermeintlichen "Weichtrilobiten" sind aber älter (?Präkambrium, mind. ab Nemakit-Daldynian). Stammgruppe sind die Olenelliden; eine Linie führt zu den Agnostida (bis O-Ordov.), die andere über die Redlichiida (UK/MK) zu allen übrigen Trilobiten. Im UK 23, im OK bereits 63 Trilobitenfamilien (Maximum).

Chelicerata: Auftreten der Aglaspida: Atdabanian bis unterstes Perm; Xiphosurida vom ob. Tremadoc bis rezent.

Pycnogonida = Asselspinnen ab O-Kambrium.

Myriapoden: *Portalia*, *Redoubtia*, *Cambropodus* (alle MK) vermutlich Myriapoden, allesamt noch marin.

Mandibulata: Crustacea ab UK, und zwar mit den

--- Phosphatocopida (UK – OK, Schwestergruppe der Eucrustacea); ältester eindeutiger

Nachweis der Mandibulata/Crustacea im UK (Atdabanian), Schwestergruppe aller anderen Crustacea

--- Eucrustacea mit

--- Malacostraca (zunächst nur OO Phyllocarida, ab UK ?, ganz sicher ab OK)

--- Branchiopoda (Kiemenfüßer) (ab Atdabanian) (Kronengruppe ab M-/O-Kambrium)

--- Cirripedia (Rankenfüßer) ab UK (bereits mit der rezenten UO Lepadomorpha = Entenmuscheln) (ad Maxillopoda)

--- Copepoda (Ruderfüßer, ad Maxillopoda) ab M-/O-Kambrium (Deadwood-Formation)

--- „Ostracoda“ ab Atdabanian (zunächst nur die O Bradoriida, die im U-Ordov. wieder ausstirbt; moderne Ordnungen ab U-Ordov.); ex Bradoriida ab M-/O-Kambrium; Bradoriida werden neuerdings nicht mehr als Ostracoda klassifiziert; dadurch verlegt sich der Erstnachweis der Ostracoda in die Deadwood-Formation W-Kanadas, die vom M-Kambrium bis zum O-Kambrium reicht

--- Thylacocephala (?UK, Silur bis Cenoman), in der Nähe der Ostracoden stehend, evtl. zu den rez. Myodocopiden (ab O-Ordov.) überleitend, die dann aus den Ostracoden auszugliedern wären

--- Euthycarcinoidea ab ?U-Kam., M/O-Kambrium (bis M-Trias; kladistisch basale Mandibulata, keine Insektenvorfahren!). Wohl Vorfahren der Myriapoda.

Stamm-Deuterostomia:

Vetulicolia (UK – MK); Filtrierer mit Kiemenspalten und Kiemendarm. Evtl. gehören auch die Yunnanozoa (Atdabanian: *Yunnanozoon*, ? *Haikouella*) zu den Vetulicolia. Vielleicht stehen die Vetulicolia und Yunnanozoa aber auch höher, z.B. Schwestergruppe der Chordaten? Status als Stamm-Deuterostomia nicht allgemein anerkannt.

Hemichordaten:

Eichelwürmer: *Yunnanozoon* (Atdabanian) vielleicht ältester Eichelwurm (Enteropneusta) (oder aber Stammgruppen-Deuterostome?); im MK Eichelwurm *Spartobranchus tenuis*

Graptolithen (ad Flügelkiemer) ab unteres MK (bis unteres Namur); freischwimmend vom U-Ordov. bis ob. Gedinne.

Rhabdopleurida (ad Flügelkiemer) ab Kambrium

Echinodermata:

Stamm-Echinodermata ab Turonian (*Yanjiahella*, > 529 MA, noch bilateral, aber Theca schon mit Stereom), einer der ältesten makroskopischen Metazoen der Small-Shelly-Fauna
Vetulocystiden (2 Arten; basalste kladistische Position innerhalb der Echinodermen; Atdabanian; Stamm-Echinodermen mit Kiemenspalten/Kiemendarm und Ähnlichkeiten zu den Vetulicolia)

??? Eldoniiden (zweitbasalste kladistische Position, ohne Ambulacralsystem und Skelett): nur UK bis U-Devon (neuerdings als Stammgruppen-Ambulacraria interpretiert, d.h. unterhalb der Echinodermata)

Homalozoa (=Carpoidea) (Ambulacralsystem fehlt): MK bis Karbon (Pennsylv.)

Helicoplacoidea (Ambulacralsystem dreiarmig): nur UK

Eocrinoidea (UK – Wenlock): Stammgruppe der Cystoidea, Blastoidea, Crinoidea

Edrioasteroidea (UK – ob. Rotliegendes, ? O-Perm) als Stammgruppe der Asterozoa, Echinoidea, Holothurien.

Diploporita (M-Kambrium bis Eifelium), eine Klasse der Beutelstrahler (Cystoidea).

Chordata:

Tunicata ab Atdabanian (*Shankouclava*; zur Klasse Ascidiacea = Seescheiden); im MK *Oesia*. Nach molekularen Kladistiken stehen die Tunicata den Vertebrata (Craniota) näher als die Acrania.

Cephalochordata (Acrania): *Cathaymyrus* (Atdabanian), *Pikaia* (MK), *Metaspriggerina* (MK), [? *Haikouella* (Atdabanian), ?? *Yunnanozoon*]. *Haikouella* soll kladistisch zwischen Lanzettfischchen und Schleimfischen stehen. Nach anderen Auffassungen sind *Haikouella* und *Yunnanozoon* aber nur Stamm-Deuterostomia; der Status von *Cathaymyrus* und *Pikaia* als Cephalochordaten wird hierdurch aber nicht beeinträchtigt.

Agnathen: *Haikouichtys* und *Myllokunmingia* (unt. Atdabanian); *Haikouichthys* und *Myllokunmingia* stehen kladistisch bereits oberhalb der Schleimfische, *Haikouichthys* steht dabei noch höher und bildet mit den Neunaugen ein Monophylum. Neunaugenähnliches Fossil auch aus dem MK (Burgess) (naA ist die Position von *Myllokunmingia* relativ zu den Myxinen nicht sicher aufgelöst).

Ältester Heterostrace (Panzerfisch) im späten OK (*Anatolepis*) mit Dentinnachweis im Hautskelett; aus Australien ist ein gleich alter Agnathe bekannt, der schon ein Porenkanalsystem und schmelzartiges Material im Hautskelett aufwies. Von beiden bisher nur Skelettbruchstücke gefunden.

Paraconodonten als evolutionäre Vorläufer der Euconodonten ab MK, Übergangsformen im MK; echte Euconodonten im ob. OK. Nachdem gezeigt wurde, dass die Conodonten nicht homolog den Zähnen der Wirbeltiere sind, sondern eine eigenständige Biomineralisation darstellen, ist ihre kladistische Position wieder offen: auf der Ebene der Schleimfische und Neunaugen, oder möglicherweise eine Ebene tiefer als eine Linie in der Nähe der Cephalochordaten?

Morphologisch waren sie Agnathen ähnlich den rez. Rundmäulern.

Extinktion: im OK (Datierung unklar, zwischen ob. MK und K-O-Grenze): zwar relativ schwach, aber starke phylogenetische Wirkung, da sie an der Basis der Stammbäume stattfand, so dass viele frühe Linien gleich wieder erloschen; wohl regressionsbedingt (die Fauna im Kambrium war überwiegend eine Flachmeerfauna mit entsprechend hohem Endemismus; durch die Regression verschwanden viele Lebensräume). Danach kam es zu einer zweiten Phase der kambrischen Explosion, in der noch einmal zahlreiche neue Gruppen gebildet wurden. Eine Burgess-Shale-Typ-Fauna aus dem Tremadoc und Floian Marokkos relativiert allerdings das bisher postulierte Extinktionsereignis.

Nach neuen Erkenntnissen traten zwischen 520 und 490 MA mehrere anoxische Phasen auf, in denen das Wasser unterhalb der von Stürmen gut durchlüfteten und daher sauerstoffhaltigen Oberflächenschicht anoxisch und sulfidreich (euxinisch) war, vergleichbar dem heutigen Schwarzen Meer. Intensive Ablagerung von organischem Kohlenstoff und Pyrit. Wenn dann z.B. im Rahmen eines Meeresspiegelanstiegs das anoxische, euxinische Wasser in die Schelfbereiche eindrang, kam es zu ausgeprägten Extinktionen der Schelffauna. Daher zeigt vor allem die Trilobitenfauna (neben anderen Tiergruppen) im Oberkambrium einen sehr volatilen Verlauf: rasche Diversifikation, Stase, plötzliches Aussterben; danach Nutzung der freien Nischen durch rasch diversifizierende neue Gruppen usw., bis zum nächsten anoxisch-euxinischen Zyklus. Die Verhältnisse im Weltozean ähnelten während dieser Krisen des C- und S-Zyklus jenen der proterozoischen Meere.

ordo-ordo

ORDOVIZIUM (485,4 – 443,4 MA)

ICS 2004: 488,3 – 443,7 MA

Aktuelle Gliederung (Sci. 322, 64):

**U-Ordov. = Tremadoc (488-479) + unteres Arenig
(ab 479)**

oder: Tremadoc + Floian

**M-Ordov. = ob. Arenig (bis 467) + Llanvirn
(467-461)**

oder: Dapingian + Darriwilian

O-Ordov. = Caradoc (461-450) + Ashgill (450-444)

oder: Sandbian + Katian + Hirnantian

ICS 2012:

U-Ordov. = 485,4 – 470,0 MA

M-Ordov. = 470,0 – 485,4 MA

O-Ordov. = 485,4 – 443,4 MA

(bei Unsicherheiten zwischen 0,9 und 1,9 MA)

Größenrekorde des Ordovizium (PNAS 106, 24):

Protoctista: *Kerionammina*: 1,9 mm lang, 0,9 mm breit

Chordata:

***Saccabambaspis janvieri*: 40 cm, 0,38 kg**

Arthropoda:

***Isotelex rex* (O-Ordov.): 72 cm lang, 38,8 cm breit, geschätzt 19,6 kg**

**2015 überboten von: *Aegirocassis*, > 2 m lang, Fezouata Biota, ob. Tremadoc
(Anomalocaride: Hurdiidae)**

Mollusca:

Endoceroider Cephalopode gen. indet., 815 cm lang, 35 cm dick

uord-uord

UNTER-ORDOVIZIUM (485,4 – 470,0 MA)

U-ORDOVIZ. 485,4 +- 1,9 MA bis 470,0 +- 1,4 MA

(= Tremadoc + unteres Arenig)

TREMADOC: 485,4 +- 1,9 MA bis 477,7 +- 1,47 MA
FLOIAN: 477,7 +- 1,4 MA bis 470,0 +- 1,4 MA
= unt. Arenig

Nach Sci. 322, 64 (anno 2008) umfasst das Floian das untere Arenig; das Arenig reicht weiter bis ins M-Ordovizium.

Baltisch (von alt nach jung):

Unt. Tremadoc = Dicytonema-Schiefer; mittl. Tremadoc = Symphysurus-Kalk; ob. Tremadoc = Ceratopyge-Schiefer und Ceratopyge-Kalk;

Unt. Arenig = unt. Didymograptus-Schiefer; ob. Arenig = Megistaspis-Kalke und Asaphus-Schiefer.

Unt. Llanvirn = Endoceraskalke (das unt. Llanvirn wurde gelegentlich ins U-Ordov. gestellt)

Megistaspis-Kalke, Asaphus-Schiefer und Endoceras-Kalke werden auch als Orthocerenkalke zusammengefasst.

Allgemein: 2. Phase der kambroordoviz. Explosion, wobei jetzt Nahrungsspezialisten (im Kambrium eher Generalisten) im Vordergrund stehen. Klimaverhältnisse werden durch Auseinanderdriften von Kontinenten stabiler, was die Chancen für körpergrößere Spezialisten erhöht. Es resultiert ein tendentieller Rückgang von Detritus- und Aasfressern und eine Zunahme spezialisierter Räuber und Strudler. Diese zweite Phase der kambroordoviz. Explosion begann wahrsch. schon im O-Kambrium.

Eine aktuelle Untersuchung (Sci. 321, 550) belegt dagegen einen drastischen Anstieg der Diversität erst im M- und O-Ordov. Die Anzahl der marinen Gattungen blieb mit 300 bis 500 vom M-Kambrium bis zum Arenig etwa konstant. Im späten Arenig beginnt plötzlich ein Anstieg auf 900 Gattungen am Ende des Arenig; nach einem Plateau auf diesem Niveau im Llanvirn folgt mit Beginn des Caradoc ein Anstieg auf 1600 am Ende des Caradoc und weiter auf 1700 am Ende des Ashgill. An der Ordovizium-Silur-Grenze fällt die Diversität dann plötzlich auf 700 Gattungen ab (Hirnantian), um bis zum Ende des Wenlock erneut auf 1600 anzusteigen; leichter Rückgang im Ludlow.

Differenziert man die marine Fauna in die drei Gruppen „kambrische Evolutionsfauna KEF“, „paläozoische Evolutionsfauna PEF“ und „moderne Evolutionsfauna MEF“, so ging die KEF ab der Grenze M-/O-Kambrium (Maximum der KEF mit ca. 400 Gattungen) bis zum Arenig auf ca. 200 Gattungen zurück, blieb dann auf diesem Niveau über das Ordovizium hinweg konstant, um ab der O-S-Grenze auf 50 bis < 100 Gattungen einzubrechen. Die PEF war im Kambrium nur schwach vertreten (50 - < 100 Gattungen) und stieg mit Beginn des Ordov. drastisch an. Der Anstieg der Gesamtdiversität im Ordov. und Silur beruht im wesentlichen auf dem Anstieg der PEF und in geringerem Umfang auf dem Anstieg der MEF. Diese war im Kambrium schwach

vertreten (deutlich unter 50 Gattungen), nahm im frühen Ordov. nur leicht zu, erreichte im Llanvirn knapp 150 Gattungen, ab dem späten Caradoc 150 – 200 Gattungen, ebenso im Silur. Erst ab dem späten Wenlock erhöhte sich die MEF auf ca. 400 Gattungen.

Betrachtet man die Anzahl der marinen Familien, so ergibt sich ein kontinuierlicher Anstieg im Kambrium mit Abschwächung gegen Ende des Kambriums auf ca. 150 an der Kambrium-Ordov.-Grenze, ein sehr steiler Anstieg vom Beginn des Ordoviziums bis zu dessen Ende von 150 auf ca. 450, ein Plateau von 450 bis 500 Familien zwischen höherem Ordov. und PTG (unterbrochen von kurzen Extinktionsphasen an der O-S-Grenze und im Oberdevon mit kurzfristigem Rückgang um jeweils ca. 100 Familien und rascher Erholung), Rückgang an der PTG auf 250 bis 300 Familien, gefolgt von kontinuierlichem Anstieg auf 900 marine Familien rezent (kleiner Rückschlag an der KTG).

Die ordovizische Radiation (Verdrei- bis Vervierfachung der Anzahl der Gattungen und Familien; Ersatz der KEF durch PEF und MEF) wird mit einer Verbesserung der Klimabedingungen erklärt. Die Zunahme der Biodiversität und –komplexität erfolgte im U-Ordov. zunächst im pelagischen Bereich, gefolgt von ausgeprägter Kolonisation des Benthos im M-Ordov., verbunden mit Etablierung von Riffsystemen. Thermometrische Untersuchungen an Conodonten belegen einen Temperaturrückgang von 42 ± 3 Grad (Treibhausbedingungen) zu Beginn des Ordov. auf günstige 28 Grad (entspricht modernen äquatorialen Wassertemperaturen) im Laufe von 25 MA; gefolgt von einer klimatischen Stabilität (um 28 Grad) auf diesem Niveau für weitere 20 MA vom M- bis zum O-Ordov., gefolgt von einem weiteren Temperaturrückgang im obersten Ordov. (Hirnantian) – einhergehend mit der endordovizischen Vereisung – ; danach stieg die Temperatur wieder an und erreichte im frühen Wenlock wieder das (günstige) moderne äquatoriale Niveau (28 – 30 Grad). Während die hohen Temperaturen des späten Kambriums und frühesten Ordoviziums eher für mikrobielle Lebensgemeinschaften von Vorteil waren, führte die sich anschließende Abkühlung zu einer Zunahme planktonischer Organismen (ausgehend von benthischen, z.B. Entwicklung der kambrischen dendroiden Graptolithen zu den planktonischen Formen des Ordov.; ähnliche Entwicklung bei den Radiolarien). Im frühen Ordov. dürfte sich auch die Planktotrophie entwickelt haben. Die Biomasse nahm über die ganze Wassersäule hinweg zu; dadurch wurde auch mehr Kohlenstoff aus dem Kreislauf entzogen und im Sediment gebunden („C-burial“), was zur Abkühlung beigetragen haben könnte, also: Besiedlung des planktonischen Bereichs durch makroskopische Tiere --- Zunahme der Nutzung der gesamten Wassersäule und Biomasse --- vermehrtes „C-burial“ --- verstärkte Abkühlung. Die Stabilisierung der Temperaturverhältnisse über 20 MA im höheren Ordov. belegt dann ein neues Gleichgewicht zwischen Biomasse/Bioproduktivität und CO₂-Partikaldruck ab dem späten M-Ordov. Dieses neue Gleichgewicht mit seinen (günstigen) modernen äquatorialen Temperaturen triggerte dann die größte Biodiversifikation des Phanerozoikums, wovon besonders der Benthos profitierte, einschl. komplexer Metazoen-Algen-Riffkomplexe; Etablierung der Korallenriffe weltweit während des späten M-Ordov.: Der abnehmende CO₂-Partialdruck in der Atmosphäre führte zu einer Zunahme der Karbonatsättigung des Ozeanwassers, außerdem sank die Wassertemperatur in den Bereich der thermischen Toleranz moderner Korallen. Auch die Riffe verstärkten dann das C-burial (eigene Anmerkung: war die Hirnantian-Vereisung möglicherweise gar die Folge der weltweiten Expansion der Korallenriffe?).

Die große ordovizische Biodiversifikation hatte sogar einen größeren Einfluss auf die marine Paläoökologie (einschl. irreversibler Veränderungen der Ökosysteme) als die PT-Extinktion. Ökologische und taxonomische Veränderungen sind nicht gekoppelt; während taxonomischer Turnover statistisch leicht erfassbar ist, sind ökologische Veränderungen schwieriger zu quantifizieren. Sowohl Radiationen wie Extinktionen führen zu ökologischer Reorganisation. Den größten *ökologischen* Einfluss hatte die Große Ordovizische Biodiversifikation, gefolgt von der

PTG, der oberdevonischen Depletion und TJG. Die endordovizische Extinktion hatte dagegen trotz ihrer schweren taxonomischen Auswirkungen nur einen vergleichsweise geringen ökologischen Einfluss (PNAS 115: 5217).

Die Extinktion während der Hirnantian-Vereisung war die zweitstärkste der Erdgeschichte (nach der PTG); sie fiel vielleicht nur deshalb so stark aus, da es den ordovizischen Tieren aufgrund der vorausgehenden stabilen und günstigen klimatischen Verhältnisse an Anpassungsfähigkeit mangelte, zumal sie niemals zuvor so niedrigen Temperaturen ausgesetzt waren (Sci. 321, 550).

In der weiteren Entwicklung erfolgte dann (ab der Hirnantian-Extinktion) eine Verschiebung zwischen der PEF und MEF, insbesondere bedingt durch einen starken Rückgang der PEF an der PTG. Bei Extinktionen waren Taxa der PEF stets stärker betroffen als der MEF; dies gilt nicht nur für die PTG, sondern auch andere Zeitintervalle (z.B. O-S-Grenze, O-Devon, Karbon). Die PEF ist gekennzeichnet durch niedrige Biomasse und epibenthische Suspensionsfresser, die MEF durch mobile infaunale Suspensionsfresser und „(Algen-)Gräser“. Nun konnte gezeigt werden, dass die unterschiedliche Anfälligkeit der PEF vs. MEF gegenüber Extinktionen auf unterschiedlicher Umwelttoleranz gegenüber den beiden Typen des Kontinentalschelfes beruht: siliziklastischer Schelf (Sediment von der Erosion des Festland) oder karbonatischer Schelf (durch anorganische Karbonatausfällung oder in Verbindung mit biologischer Aktivität). Beide Formen unterscheiden sich z.B. in der Charakteristik des Substrats und im Gehalt an Nährstoffen. 59 % der Vorkommen der PEF-Gattungen sind karbonatisch (niedriger Nährstoffgehalt, hartes Substrat), 61 % der Vorkommen von MEF-Gattungen sind siliziklastisch (höherer Nährstoffgehalt, weiches Substrat). Auf der Basis von 541 Lokalitäten in den USA fiel der Anteil karbonatischer Lokalitäten von einem Maximum im Ordovizium auf ein Minimum von der Trias bis rezent. Langfristig gesehen korreliert der Ersatz der PEF durch die MEF mit dem Ersatz karbonatischer Schelfumgebungen durch siliziklastische. Als gemeinsame Ursachen für den faunalen Turnover (von PEF zu MEF durch selektive Extinktionen) sowie den Übergang von karbonatischen zu siliziklastischen Schelfarealen werden Änderungen des Meeresspiegels (und damit u.a. klimatische Faktoren) und die damit verbundenen Vergrößerungen bzw. Verkleinerungen des Schelfareals angenommen (Nat. 454, 626).

Die ordovizische Radiation – nach dem Tremadoc - ging auch einher mit einer deutlichen Zunahme kalkiger Biomineralisation. Erst mit der ordovizischen Radiation wurden die Kalkskelette der abgestorbenen Organismen global zu einer bedeutenden Quelle für Karbonatsedimente. Karbonate aus dem Kambrium und Tremadoc enthalten wesentlich weniger Skelettmaterial (< 5 % Volumenprozent) als jüngere Karbonate (nach dem Tremadoc ca. 15 %). Zwischen dem ersten Auftreten von Kalkskeletten im frühen Kambrium waren bis zum Ende des Tremadoc etwa 40 MA verstrichen. Nach geochemischen Daten waren die Ozeane des späten Kambriums warm und unterhalb der Oberfläche dysoxisch bis anoxisch; das Wasser an der Ozeanoberfläche selbst war vermutlich arm an Bestandteilen, die für die Kalzit- und Aragonitbildung benötigt wurden. Die Abkühlung im M-Ordovizium erhöhte den Sauerstoffgehalt in den tieferen Wasserschichten; die oberen Wasserschichten wurden dadurch übersättigt an Kalzium usw., **was eine erneute Radiation stark skelettierter Invertebraten und Algen auslöste und den von nun an deutlich gesteigerten Anteil von Kalkskeletten in den Karbonatsedimenten erklärt** (Palaios 25, 73).

Im Jahr 2010 wurde aus dem U-Ordovizium (Fezouata-Formation, Tremadoc bis tiefes Arenig, jetzt Floian) von Marokko (Draa-Tal nördlich Zagora) eine reiche **Konservatlagerstätte mit Weichteilerhaltung** vom Burgess-Shale-Typ (und besonders ausgeprägter Ähnlichkeit in der

Fossilerhaltung und den zugrunde liegenden Mechanismen mit der Chengjiang-Fauna; ursprüngliches Pyrit wurde in Eisenoxide und -hydroxide umgewandelt, was die orange, rote oder gelbe Farbe erklärt) berichtet, die einerseits das Überleben von kambrischen Taxa ins Ordovizium belegt, andererseits darauf verweist, dass manche Gruppen, von denen man annahm, dass sie erst später auftraten, schon im frühen Ordovizium existierten und der Beginn der Diversifikation der PEF damit wohl schon ins Kambrium zurückreicht (Nat. 465, 215). Zahlreiche Vertreter von Stammgruppen-Morphologien, die man bisher als charakteristisch für das Kambrium hielt. Die Fezouata-Fauna stellt damit ein Bindeglied zwischen der Burgess-Fauna und den frühen Stadien der Großen Ordovizischen Biodiversifikation (GOBE) dar, die bisher fast ausschließlich aus der Erforschung schalentragender Organismen abgeleitet wurde. Während der GOBE diversifizierten die meisten höheren marinen Taxa schneller als zu jeder anderen Zeit des Phanerozoikums, doppelt so schnell auf Ordnungsniveau, dreimal so schnell auf Familienniveau und fast viermal so schnell auf Gattungsniveau. Die KEF starb weitgehend aus, die ökologische Komplexität nahm zu. Bisher waren aber keine gut erhaltenen Faunen aus den frühesten Stadien der GOBE bekannt.

Es handelt sich bei der Fezouata-Formation um offen-marine Ablagerungen bei schlammigem Untergrund und recht hohen Sedimentationsraten. Die geringe Diversität, Einfachheit und der kleine Durchmesser der Spuren der Bioturbation deutet auf sauerstoffarme Verhältnisse und entspricht dem Ausmaß der Bioturbation vergleichbar gut erhaltener kambrischer Faunen wie Sirius Passet, Chengjiang und Kaili. Die Seltenheit und Einfachheit der Bioturbation deuten darauf, dass abgestorbene Tiere wohl kaum gefressen wurden, die Umgebung war feindlich, ggf. sauerstoffarm, und dies könnte ein Grund für die gute Erhaltung der Fossilien sein. Das taphonomische Fenster, das eine solche Erhaltung ermöglichte, war im frühen und mittleren Kambrium wohl noch öfter geöffnet und wurde dann durch Zunahme an Bioturbation, Veränderungen in der Ton-Chemie, größere Komplexität im Verhaltensrepertoire der Tiere, Zunahme grabender Organismen usw. weitestgehend geschlossen. Während die kambrischen Faunen von diesem Typ eher äquaturnah lagen, wurde die marokkanische Fauna in der Nähe des Südpols abgelagert, entstammte also im Gegensatz zu kambrischen Faunen dem kalten Wasser! Burgess-Shale-Typ-Faunen persistierten also zumindest in kalten, tiefmarinen Umgebungen bis mindestens ins Ordovizium!

Es fanden sich bisher ca. 1500 Weichkörperfossilien von mindestens 50 Arten, in der Regel flachgedrückt, Würmer sind aber auch dreidimensional erhalten. Die meisten nicht biomineralisierten Arthropoden, aber auch einige Trilobiten weisen Körperanhänge auf. Fossilerhaltung auch farblich (rotbraun bis gelb durch Oxidation von Pyrit) sehr ähnlich Chengjiang. Dominierend sind benthische Organismen.

Schalenfossilien: Conularien, Trilobiten (Asaphiden, Harpetiden, Odontopleuriden, Phacopiden, Proetiden, Ptychopariiden, Agnostiden), artikulierte Hyolithoiden, Helcionelloiden, Muscheln, Schnecken, Nautiloiden, Brachiopoden, Bryozoen (selten), Homalozoa, Asterozoa, Eocrinoidea, Cystoidea (Exemplare mit über 17 cm Kelchdurchmesser!), selten Crinoidea, planktonische und benthische Graptolithen. Viele Taxa sind typische Vertreter der normalen offen-marinen ordovizischen Schalenfauna und Bestandteil der PEF (Paläozoischen Evolutionären Fauna). Die hohe Diversität an Echinodermen – im Vergleich zu Chengjiang – spricht für normale Salinität.

Nicht-biomineralisierte Fauna: mindestens 50 Taxa, dominierender Anteil der Fauna (> 2/3 der Individuen), darunter viele Organismen, die bisher auf kambrische Burgess-Shale-Typ-Faunen beschränkt waren:

- verschiedene Demospongea (*Pirania*, *Hamptonia*, *Choia*, Wapkiiden)
- Anneliden
- Halkieriiden-artiger Organismus

- Palaeoscoleciden
- ggf. armierte Lobopoden und andere Stamm-Arthropoden
- Marrellomorpha (U-Kambrium bis U-Devon)
- riesige Anomalocariden als Filtrierer (*Aegirocassis benmoulae*, Familie Hurdiidae, 2 m!)
- Skaniiden
- Naraoiiden (1 Art) (andernorts aber sogar im Pridoli nachgewiesen)
- *Thelxiop*e-artiger Arthropode
- Arthropoda inc. sed.

Neben diesen Burgess-Shale-Typ-Fossilien kommen nicht-biomineralisierte Taxa vor, die typisch für spätere Faunen sind:

- *Machaeridia* (ob. Tremadoc bis M-Perm) (ad Polychaeta)
- diverse Würmer, darunter röhrenbewohnende Anneliden
- *Tremaglaspis* (ein Aglaspide) (Aglaspida ab Atdabanian bis unterstes Perm)
- zwei neue Xiphosuren-Gattungen, eine mit voll segmentiertem Ophistosoma, d.h. eine basale Form; die andere mit fusioniertem Praeabdomen sowie Anhängen, die bereits den modernen Limuliden stark ähnelt. Ältester Nachweis der Xiphosura i.e.S. (d.h. ex Aglaspida); sie stellen gleichzeitig die häufigsten Fossilien
- Chelonielliden (zuvor erst ab dem Arenig bekannt!)
- ggf. gestielte Entenmuscheln (Lepadomorpha, naA schon ab U-Kambrium)

Bisher keine Chordaten. 2 Algenarten.

Der Umstand, dass viele postkambrische Taxa (wie *Machaeridia*, röhrenbewohnende Anneliden, Schwertschwänze, Chelonielliden, Phacopiden, Asterozoa und Crinoidea – also PEF-Elemente) schon vertreten sind – neben typischen Burgess-Elementen -, deutet darauf, dass eine signifikante Diversifikation der PEF schon vor dem Tremadoc eingesetzt haben muss (Nat. 465, 215).

„Überleben“ typisch kambrischer Gruppen:

- Naraoiiden bis Pridoli
- Aglaspida bis unterstes Perm
- Marrellomorpha bis Unterems, naA bis ob. Nor (Sepkowski) (non Sci. Nat. 103: 19)
- „Anomalocariden iwS.“ (great-appendage-Arthropoden) bis Unterems
- Anomalocarididae bis U-Ordov. (frühes Floian Marokkos)
- Eldonioiden bis U-Devon (auch im O-Ordov. Marokkos!)

Fossilagerstätten mit Weichteilerhaltung finden sich vor allem im Kambrium (mit Maximum in Serie 2 und 3) und gehen danach zurück; im Ordovizium gibt es ebenfalls noch mehrere Fundstellen dieses Typs, allerdings sind hinsichtlich des Artenreichtums nur Fezouata für das U-Ordovizium und der Soom Shale Südafrikas für das O-Ordov. erwähnenswert, und der Vergleich beider Faunen zeigt die großen Veränderungen, die im Laufe des Ordoviziums erfolgt sind: während Fezouata noch mehrere Gruppen typisch kambrischer Taxa umfasst (neben typischen Vertretern späterer paläozoischer Faunen), wird die Fauna des Soom Shale von typischen paläozoischen Elementen (wie Conodonten, orthoconen Nautiloiden und Brachiopoden) dominiert und zeigt nur noch wenige Überlebende der kambrischen Radiation.

Gründe für den Rückgang der Weichteilerhaltung vom Burgess-Shale-Typ nach dem Kambrium sind: Veränderungen des Ozean-pHs, vermehrte Oxigenierung der oberen Sedimentschichten durch zunehmende und tiefer reichende Bioturbation, tektonische Ereignisse, veränderte Verfügbarkeit von chemischen Substanzen zur Zement-Bildung und Veränderungen in der Ausdehnung von Schelfregionen (Sci. Nat. 106: 27).

RECEPTACULITEN: erstmaliges Auftreten; Aussterben im Perm; es handelt sich um ein Kalkskelett ausscheidende Algen, wahrscheinlich zu den Grünalgen gehörig (wohl ad Dasycladales). Auch als Riffbildner. Maximum im M-Ordov.

tier-tier uord

SCHWÄMME: im Tremadoc erscheint die rez. Demospongea-Gattung *Reniera* (Sepk.-Datei).

COELENTERATA: nach aktuellen Angaben (2001) erste Tabulata ab Kambr./Ordov.-Grenze bzw. U-Ordov. (*Favosites*: M-Ordov. bis Perm, *Syringopora*: Oberordov. bis U-Perm, *Aulopora* Ordov. bis Perm), Rugosa (entgegen früherer Auffassungen) erst ab M-Ordov. Beide Gruppen erlöschen an der PTG, Scleractinia sind erst 14 MA nach der PTG nachweisbar (Details s. M-Trias).

Ältester Nachweis von **Gorgoniiden** (Rinden-, Hirnkorallen; Gorgonaria; ad Octocorallia) im Arenig von Wales (die Vendobionta werden nicht mehr als Octocorallia aufgefasst) (Palaeont. 48, 433).

Gorgonia: *Nonnegorgonides* aus dem Floian Schwedens als wahrscheinlicher Vertreter der Gorgonia; auch aus dem Arenig von Wales werden Fossilien beschrieben, die modernen Gorgonia ähneln. Unklar ist auch die Stellung von *Palaeobotryllus taylori* aus dem O-Kambrium Nevadas (bedornt) (Natwiss. 99, 645).

Ältester Nachweis der **Antipatharia (Schwarze Korallen)** im U-Ordov. (unt. Floian) Chinas (*Sinopathes*). Rezent ca. 230 Arten, 42 Gattungen, 7 Familien.

Normalerweise sind diese Korallen nicht überlieferungsfähig (zuvor erst ab Miozän bekannt!), da ihr Skelett unmineralisiert ist und aus laminärem Chitin im Komplex mit einem bestimmten Protein besteht. Im Gegensatz zu rezenten Antipatharia (z. B. *Antipathes aperta*: bis 4,6 m hoch!) dominierte bei den ordovizischen Taxa der inkrustierende basale Teil der Kolonie, von dem aus nur gelegentlich einzelne bedornte Zweige nach oben wuchsen – im Gegensatz zu den modernen, stark und chaotisch verzweigten Formen. Die aufstrebenden Zweige, aber auch der basale Teil der Kolonie waren eng mit Dornen besetzt. Da *Sinopathes* bereits recht weit abgeleitet ist, müssen die Antipatharia zeitlich noch weiter zurückreichen (Natwiss. 99, 645).

Kladogramm:

--- Demospongea
--- Octocorallia (fraglich ab U-Ordov.: *Nonnegorgonides*; sicher ab O-Kreide)
ab jetzt: HEXACORALLIA
--- Zoantharia

- Actinaria (Seeanemonen)
- **Antipatharia** (*Sinopathes*, U-Ordov.; stark bedornt)
- Scleractinia (fraglich ab M-Ordov.: *Kilbuchophyllia*; sicher ab U-Trias)*
- Corallimorpharia

* nach molekularen Daten sollen die ersten Aufspaltungen innerhalb der Scleractinia-Kronengruppe vor 425 MA erfolgt sein

"WÜRMER": Im untersten Ordov. erscheint bei den Anneliden die Fam. **Serpulidae** (*Serpula* nach älteren Angaben ab Gotlandium, nach Sepk. ab M-Trias), außerdem die Anneliden-Klasse **Myzostomatida (Myzostomida)**, die ausschl. als Ektoparasiten an Echinodermen, vorwiegend Crinoiden, leben (rez. 130 Arten). Die Sepk.-Datei weist nur eine einzige fossile Gattung (*Myzostomites*, Ordovizium) aus.

Annelida:

Die bisher rätselhaften Machaeridia (ob. Tremadoc* bis M-Perm; 3 Familien: Turrilepadidae, Plumulitidae, Lepidocoleidae), wurmähnliche Organismen mit einem Rückenskelett aus Kalzitplatten („gepanzerte Schuppenröhre“), erwiesen sich nach dem Fund eines (bis auf den Kopf) kompletten, wenig disartikulierten Exemplars mit partieller Weichteilabdruckerhaltung (darunter paarweise seitliche Fortsätze, mit Borsten bestückt; interpretiert als Parapodien und Chaetae, was eine Assoziation mit den Polychaeta implizieren würde) aus dem ob. Tremadoc Marokkos als Anneliden, entweder Stammgruppenanneliden unterhalb der Kronengruppe der Anneliden oder basale Polychaeta (Klasse Machaeridia, Ordnung Turrilepadomorpha), abhängig von der Abschätzung nicht gesicherter Merkmale (*Plumulites*) („Panzerwurm“).

(* isolierte Plättchen aus dem U-Kambrium ähneln stark den Machaeriden-Platten, aber ohne artikulierte Fossilien bleibt ihre Zugehörigkeit unklar).

Es handelt sich um die einzige Annelidengruppe mit einem Skelett (abgesehen von den rezenten Sternaspidae mit einem Paar chitinöser Analplatten, die den Grabeingang verschließen; Serpulidae und Spirorbidae sezernieren Röhren aus Kalzit und Aragonit durch Drüsen in der Nähe des Kragens; es handelt sich dabei um einen von den Machaeridia völlig unterschiedlichen Vorgang).

Kalzitplatten bei *Plumulites* in zwei Reihen (rechts, links) angeordnet, wobei sich jeweils innere und äußere Platten nach hinten dachziegelartig überlappen. Die Machaeridia waren kosmopolitisch verbreitet; sie lebten in benthischen Fossilgemeinschaften, die von schalenträgenden Tieren dominiert wurden.

Große Ähnlichkeit mit Tommotiiden; die Ultrastruktur der mineralisierten Platten unterscheidet sich aber fundamental (bei Tommotiiden lamellär und phosphatisch wie bei linguliden Brachiopoden), was –wie bei Brachiopoden– eine Sekretion der Schalenelemente durch einen komplexen Mantel voraussetzt. Die Ähnlichkeit zwischen Machaeridia und Tommotiida beruht damit auf Konvergenz (Nat. 451, 133 + 185).

Kladogramm:

- Nemertini
- Brachiopoda
- Annelida (Position der Machaeridia innerhalb der Annelida nicht aufgelöst)
- *Odontogriphus*

- *Wiwaxia*
- *Halkieria*
- *Orthrozanclus*
- ab jetzt: MOLLUSCA
- *Neopilina*
- *Lepidochitina* + (*Echinochiton* + *Polysacos*)
- *Acaenoplax* + (*Chaetoderma* + *Helicoradomenia*)

BRYOZOA (syn. Ectoprocta): Erstnachweis im oberen Tremadoc (J. Paleont. 81, 1308); Angaben aus dem Kambrium erwiesen sich als Fehldeutungen; im untersten Ordov. explosionsartige Ausbreitung mit gleich 4 der insges. 6 Ordnungen (davon 4 rezent, die Cheilostomata erst ab Dogger/Malm). Trepostomida und Cryptostomida bereits im oberen Tremadoc Chinas.

Von den drei Unterklassen erscheinen zwei im Ordov., die Süßwasserbryozoen (Phylactolaemata) erst in der Kreide. Die rez. Gatt. *Berenicea* und *Stomatoposa* erscheinen im Laufe des Ordoviziums (naA *Stomatoposa* erst ab Trias, s. Sepk.). Wichtigste Klassen sind die Stenolaemata und Gymnolaemata (beide ab U-Ordov.).

Rezent 25000 Arten, Maximum der Diversität der fossilen Bryozoen in der Kreide mit 1500 Arten. Größe rez. Kolonien bis 1 m, größte fossile Kolonien bis 0,6 m (Durchmesser).

Die Sepk.-Datei weist 636 fossile marine Genera der **Gymnolaemata** (ab Tremadoc) aus; älteste: *Marcusodictyon* (Tremadoc bis Westfal). Zwei Ordnungen:

- Ctenostomata:** ab Tremadoc (*Immergentia* ab unt. Givet!; zahlreiche rezente Gattungen ab Jura)
- Cheilostomata: ab Tithon (nur 1 Gatt. im Jura, sonst ab Alb).

904 fossile marine Gattungen der **Stenolaemata** (ab Tremadoc):

- Cystoporata (+): Tremadoc bis ob. Carn (nur 2 Gatt. in der Trias)
- Trepostomata (+): Tremadoc bis Rhät (11 Gatt. in der Trias, nur noch 3 im Rhät)
- Cryptostomata (+): Arenig bis Rhät (nur wenige Gattungen in der Trias)
- Fenestrata (+): Arenig bis ob. U-Trias (Olenekian); 3 Gatt. in der U-Trias (*Fenestella*: Wenlock bis unt. U-Trias)

Cyclostomata: ab Arenig; rez. *Berenicea* ab Caradoc, *Reptomultiparsa* ab Nor, *Stomatoposa* ab Carn; zahlreiche rezente Gattungen ab Lias und Dogger

BRACHIOPODA: Im Tremadoc erscheint die **O Strophomenida** (bzw. UO **Strophomenacea**) (bis Nor; allerdings gibt es auch Auffassungen, die rez. Thecideidae – ab Carn – seien zu den Strophomenida zu stellen, während sie naA von den Spiriferida abgeleitet werden; heutzutage werden die Thecideidida aber als eigene Ordnung aufgefasst). Aus dem Ordovizium sollen 12000 Brachiopodenarten bekannt sein.

Brachiopoden als Beutetiere: Brachiopoden sind als Beutetier (wohl wegen ihres Geschmacks und geringen Nährstoffgehalts) nicht sehr begehrt. Bohrlöcher an rhynchonelliformen Brachiopoden zeigen nur einen geringen Frequenzanstieg von etwa 0,2 – 0,3 % im Ordovizium, Gotlandium und Devon auf ca. 0,5 % - 1 % im Karbon, 1 – 2 % im Perm und ca. 3 % rezent. Mollusken zeigen dagegen nach dem Paläozoikum einen erheblichen Anstieg an Bohrlöchern (Faktor 10 bis 20 im Vergleich zu paläozoischen und rezenten Brachiopoden; Beutegreifer sind Gastropoden). Schon im Perm wurden Mollusken mehrfach häufiger angebohrt als Brachiopodenschalen.

Die wenigen Bohrlöcher in Brachiopoden beruhen wohl auf versehentlichen oder opportunistischen Attacken von Beutegreifern, die es eigentlich auf andere Taxa abgesehen haben (z.B. Verwechslungen). Die dokumentierten Anstiege der sporadischen Attacken zwischen Devon und Karbon und erneut im Mesozoikum gehen wohl auf die generelle Zunahme der Beutegreifer in diesen Phasen (mittelpaläozoische marine Revolution; mesozoische marine Revolution: jeweils mit Eskalation der Nahrungsketten und Diversifizierung von Prädatoren) zurück. Auch das große Spektrum bzgl. Größe und Form der Bohrlöcher in den Brachiopoden spricht für zufällige Attacken, z.B. durch gestresste, unerfahrene oder auf andere Weise verwirrte Beutegreifer. Mögliche Kandidaten im Paläozoikum sind die platyceratiden Schnecken (Sci. 308, 1774).

moll-moll uord

MOLLUSCA:

Sachtida als Stamm-Aculifera:

Im Unterordovizium Marokkos (Fezouata Biota) wurde ein einschaliger Sachtide (*Calvapilosa*) entdeckt mit sehr gut erhaltener Radula, was beweist, dass die Sachtiden zu den Mollusken gehören.

Der flache, längliche Körper weist eine einzige vordere Schale auf. Er ist mit sehr feinen, hohlen dornigen Skleriten bedeckt, eine glatte ventrale Einfassung umgibt die ausgedehnte Mantelhöhle.

Calvapilosa stellt ein wichtiges Bindeglied um Verständnis der schrittweisen Entwicklung des Bauplans der Aculifera dar, ausgehend von einem einschaligen Taxa (wie *Calvapilosa*) über ein Stadium mit zwei Schalen (*Halkieria*). Die Sachtiden sind Stammgruppenvertreter der Aculifera. Ausgehend von dem zweischaligen Stadium entwickelten sich dann in einer Richtung die Käferschnecken mit ihren 8 Schalen und andererseits – durch Abbau der beiden Schalen – die wurmförmigen Aplacophora.

Der **letzte gemeinsame Vorfahr der Conchifera und Aculifera** besaß eine Radula mit zahlreichen Reihen differenzierter Zähne (*Calvapilosa* hatte über 127 Zahnreihen), nicht biomineralisierte Chaetae und eine einzige Kalkschale. Aus diesem Ausgangszustand entwickelte sich dann die große Disparität der Molluskenklassen.

Die Multiplacophora stehen auf der Linie zu den Polyplacophora, aber außerhalb der Kronengruppe der Käferschnecken, Die Separierung der seitlichen Platten der Multiplacophora ist daher eine Eigenentwicklung innerhalb dieser Linie, die nichts mit der Entstehung der Kronen-Polyplacophora oder Aplacophora zu tun hat; Ähnlichkeiten zwischen Kronen-Käferschnecken, kretazischen Käferschnecken und Multiplacophoren beruhen daher auf Konvergenz.

Die Sachtiden stellen damit Stamm-Aculifera (nach Abzweig der Conchifera) und nicht Stamm-Mollusken dar; Aplacophora verloren ihre Schale sekundär. Sowohl Sachtiden wie Conchifera erschienen im U-Kambrium, was zu dem nachfolgenden Kladogramm passt, wonach Sachtiden polyphyletisch sind und Stammgruppen-Aculifera repräsentieren:

I--- *Wiwaxia* + *Odontogriphus*

I--- *Kimberella* (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- **Conchifera**

Ab jetzt: **ACULIFERA**

--- *Calvapilosa* (UOrd.) + *Siphogonuchites* (Kambr.) (beide je 1 Schale)

- *Orthrozanclus* (Kambr.) (1 Schale)
- *Halkieria* (Kambr.) (2 Schalen)
- Ab jetzt: **KRONENGRUPPEN-ACULIFERA**
 - Linie zu den Polyplacophora:
 - *Echinochiton* (OOrd.)
 - *Protobalanus* (D) + *Polysacos* (OD) (bis 17 Schalen)
 - Ab jetzt: **POLYPLACOPHORA (8 Schalen)**
- Ab jetzt: **APLACOPHORA**
 - (*Phthipodochiton*, OOrd; *Matthevia*, UOrd, *Kulindroplox*, GOT, *Acaenoplax*, GOT, *Chaetoderma* rez., *Genitoconia* rez.)

Der Vorfahr der Mollusken-Kronengruppe dürfte eine einzige Schale gehabt haben. Die ersten Käferschnecken mit vielen Schalen finden sich im späten Kambrium vor ca. 495 MA. Die Radula wurde dann später konvergent bei den Muscheln abgebaut und bei manchen Aplacophora reduziert (*Chaetoderma* hat nur eine einzige Zahnreihe) (Nat. 542: 471).

Tentaculiten (syn. Cricoconarida = Tentaculiten i.w.S.): U-Ordoviz. (ob. Tremadoc) bis Karbon-Perm-Grenze; die Zuordnung zu den Mollusken ist nicht ganz sicher, aber wahrscheinlich; es besteht eine gewisse Ähnlichkeit mit der Pteropoden unter den Schnecken, die ihrerseits aber erst im Alttertiär erscheinen. Evtl. zu den Cephalopoden zu stellen (s. U-Devon). E-mikroskopische Untersuchungen der Kalzitschale sprechen allerdings auch für Affinitäten zu den Lophophoraten wie Brachiopoden und Phoroniden. Auch die kleinen „*spirorbis*“-artigen Microconchida (O-Ordov. bis M-Jura) werden gelegentlich zu den Tentaculiten (Tentaculitoidea) gestellt (s. Microconchida unter „O-Ordov.“). Nur marin.

Maximum im O-Devon. Größen werden bis 8 cm angegeben, *Tentaculites straeleni* aus dem Siegen wird aber deutlich länger. Aussterben weitestgehend im Famenne; im Jahr 2000 wurde ein Relikttaxon (*Hidagaienites*) von der Karbon-Perm-Grenze Japans beschrieben (J. Palaeont. 74, 381).

Lt. Sepkowski-Datei 45 Gattungen, Lt. Wikipedia > 50 Gattungen

O Tentaculitida: Tremadoc – ob. Famenne (*Tentaculites* : Tremadoc bis mittl. Frasne); ca. 30 Gattungen, benthonisch; Besonderheit: Innenseite des Gehäuses glatt; bei den anderen Ordnungen finden sich die Querringe nicht nur auf der Gehäuseaußenseite, sondern auch auf der Innenseite

O Homoctenida (nur 2 Gatt): unt. Eifel bis ob. Frasne, z.B. *Homoctenus*. Planktonisch.

O Dacryoconarida: Llandovery bis ob. Famenne (z.B. *Nowakia*; *Styliolina*: O-Silur bis O-Devon); es gilt als fraglich, ob die Dacryoconarida von den Tentaculitida abstammen oder ob es sich um eine konvergente Entwicklung handelt. Dünne Schale, nicht gekammert, wohl planktonisch.

Neuerdings werden auch die Cornulitida (M-Ordov. bis O-Karbon) und Microconchida (O-Ordov. bis Bathon) zu den Tentaculida gestellt, wobei aber auch Affinitäten zu den Lophophoraten diskutiert werden, so als Stamm-Phoronida bzw. in der Nähe zu den Brachiopoden. Die Costae in *Cornulites* ähneln denjenigen von Brachiopoden; möglicherweise enthielten sie Setae wie in Brachiopoden (Est. J. Earth Sci. 63: 181). NaA stellen Cornulitida keine Tentaculitida, sondern Cnidaria (Stamm-Zoantharia) dar (Zool. J. Linn. Soc. 150: 681).

Muscheln: Lt. Sci. 325, 736 (anno 2009): **Solemyidae (Schotenmuscheln)** ab 483 MA (dies wäre dann die älteste rezente Muschelfamilie!)

Bei den **Schnecken** erscheinen im Tremadoc mit *Fusispira* die Mesogastropoda (Taenioglossa).

Cephalopoda: in der UKL Nautiloidea erscheinen die Ordnungen **Orthocerida** (Tremadoc bis ob. Apt; ältester: *Palorthoceras*), **Ascocerida** (ob. Llandeilo bis Pridoli), **Oncocerida** (Arenig bis Vise), **Tarphyserida** (Tremadoc bis ob. Frasn), **Barrandeocerida** (unt. Arenig bis ob. Givet) und **Actinocerida** (Arenig bis unt. Namur). Aus dem O-Kambrium überlebten die Ellesmerocerida (bis Ashgill) und die Endocerida (Radiation ab Tremadoc; bis Wenlock). Im Ordovizium Nordamerikas wurde ein 9,5 m (naA 10 m) langes *Endoceras*-Gehäuse (syn. *Cameroceras*) gefunden (geschätzte Gesamtlänge incl. Weichkörper: 15 m; zum Vergleich: rez. *Architeuthis* [Nordatlantik] einschl. ausgestreckter Fangarme 18 m lang bei einer Rumpflänge > 5 m [2001 erstmals lebend beobachtet in 3400 m Tiefe; Pottwale jagen ihn*; Hochrechnungen gehen von bis 20 m Länge aus]; Riesenkraken sollen von Armspitze zu Armspitze sogar 45 m messen!). Cephalopoden haben bis zu 40 cm im Durchmesser große Augen und meist 8 – 10, maximal aber um 90 Tentakel. *Cameroceras* war der Top-Beutegreifer des Ordoviziums und konnte extrem schnell jagen.

[* Genetische Untersuchungen – mtDNA – von 43 weltweit aufgefundenen Riesenkalmmaren deuten auf eine große genetische Uniformität ohne regionale Differenzierung; offenbar handelt es sich stets um dieselbe Art, *Architeuthis dux*. Die ausgeprägte genetische Uniformität deutet auf einen genetischen Flaschenhals irgendwann zwischen 2,4 MA und 10.000 Jahren; nicht auszuschließen ist aber auch, dass sich die Art erst massiv ausbreitete, als die Walbestände durch den Walfang zurückgingen].

Im ob. Arenig erscheint *Orthoceras* als langlebigste Gatt. der Nautiliden (bis Nor).

Im U-Ordov. (Arenig bis Llandeilo) *Eobacrites sandbergensis* als evtl. frühester **Ammonitenvorläufer** (Fam. Bacritidae sicher vom O-Gotl. bis O-Perm/Tatar). Von Sepk. bereits zu den Anarcestida gestellt.

Kladistik der Cephalopoden:

Stammgruppe sind die Ellesmerocerida (O-Kambr. bis O-Ordov.); von basalen Ellesmerocerida zweigen ab:

- a) **Endoceratoidea** mit den O Endocerida (U-Ordov. bis Gotl.) und Intejocerida (U- bis O-Ordov.)
- b) **Actinoceratoidea** (M-Ordov. bis O-Karbon; ab U-Devon aber unbedeutend)
- c) **Discosorida** (M-Ordov. bis O-Devon, ab U-Devon aber unbedeutend)
- d) **Orthocerida** (M-Ordov. bis Keuper); von basalen Orthocerida stammen die Ascocerida (M-Ord. bis Gotl.), von gotlandischen Orthocerida die Ammonoidea und die [Belemnoidea + rezenten Dibranchiata]. Orthocerida ab Karbon relativ unbedeutend.
- e) **Tarphyserida** (U-Ordov. bis O-Gotl.); hiervon leiten sich ab:
 - e1) **Barrandeocerida** (M-Ordov. bis M-Devon)
 - e2) **Oncocerida** (M-Ordov. bis oberstes Karbon); hiervon leiten sich im Gotlandium die Nautilida ab, die ihre Maxima im M-Devon, U-Karbon, U-Perm und Keuper durchlebten, aber auch vom Malm bis zum mittl. Tertiär noch eine relative Steigerung der Gattungsvielfalt erfuhren.

Linie zum rezenten *Nautilus*: *Plectronoceras* --- Ellesmerocerida --- basale Tarphyserida --- Oncocerida --- Nautilida.

Systematik nach IVANOV:

UKL Nautiloidea

O Ellesmerocerida (O-Kambr. bis O-Ordov.): recht klein, gerade oder leicht gebogen, Siphon exzentrisch, weit, Septen dicht beieinander;

O Orthocerida (M-Ordov. bis ob. Apt) (modifiz.): gerade oder leicht gebogen, Querschnitt rund bis oval, Siphon eng, subzentral, relativ wenige Septen (manchmal werden die Orthocerida als eigene UKL Orthoceratoidea neben den Nautiloidea aufgestellt)

- O Bactritoidea (Ordov. bis Perm) als Übergangsformen zwischen den orthoceraconen Nautiloidea und den UKL Ammonoidea (4-kiemig) und UKL Coleoidea (innere Schale, 2-kiemig). Coleoidea fraglich im U-Devon, kein Nachweis im M- und O-Devon, sicher ab U-Karbon (Comm. Biol. 2: 280)
- O Oncocerida: Ordov. bis Karbon, kurze Schalen, gerade, cyrtoceracon oder gyroceracon, meist konisch oder tonnenförmig, selten spiralig. Siphon näher zur Bauchseite. Der Fundsituation zufolge (Funde aus dem Givet von Marokko) waren Oncoceriden semelpar (d.h. nur einmalige Fortpflanzung im Leben) und starben kurz darauf – wie (abweichend von Nautiliden) die meisten (aber nicht alle!) rezenten Coleoiden.
- O Nautilida: U-Devon bis rezent; nautilicon oder gyroceracon, nur Zuwachsstreifung, Siphon eng, subzentral. Im U-Devon *Hercoceras*.
- O Discosorida: Ordov. bis Devon, meist cyrtoceracon, enge Mündung, Siphon breit, exzentrisch
- O Barrandeocerida: Ordov. bis Devon: Siphon dünn, zentral oder näher zur Bauchseite (*Lituities*)
- UKL Actinoceratoidea: Ordov. bis Karbon; Schale gerade oder gebogen, Siphon exzentrisch, Siphonalröhre komplex gebaut
- UKL Endoceratoidea: U-Ordov. bis Silur, große Schalen (meist 3-4 m, bis 10 m), meist orthoceracon, breite Siphonalröhre an der Bauchseite
- UKL Ammonoidea (U-Devon bis KTG, Kurzzeitüberleben bis ins untere Dan, max. 0,2 MA)
- UKL Coleoidea: ?U-Devon, U-Karbon bis rezent, mit 9 – 11 Ordnungen, darunter die Belemniten.

arth-arth uord

ARTHROPODA:

Erste Hinweise auf landbegehende Arthropoden: aus ca. 500 MA alten Schichten im Übergang vom Oberkambrium zum Ordovizium in einem äolischen Sandstein SO-Ontarios (Kanada) wurden zahlreiche Spurenfossilien von hummergroßen, ca. 50 cm langen Tieren mit 16 bis 22 Beinen und vermutlich einem Schwanz gefunden; es könnte sich hierbei um die Spuren von Euthycarcinoiden handeln. Aufgrund der damals noch fehlenden höheren Landflora dürfte es aber unwahrscheinlich sein, dass diese Tiere dauerhaft auf dem Land lebten (wovon sollten sie sich ernähren?). Plausibler ist, dass es vorwiegend wasserbewohnende Tiere waren, die zeitweise aufs Land gingen z.B. zur Fortpflanzung, Eiablage, Nahrungssuche (im Strandspülsaum) oder um Beutegreifern zu entkommen. Auch die genaue Datierung des Sandsteins ist problematisch (Nat. 417, 129). Ähnliche Spuren finden sich auch schon im O-Kambrium (s. dort).

Anomalocariden:

Jüngster Nachweis der Anomalocarididae im U-Ordov. (oberes Tremadoc und unteres Floian) aus Marokko (Fezouata Biota nördlich Zagora) (*Schinderhannes* aus dem U-Devon steht schon oberhalb der Anomalocarididae). Ansonsten waren Anomalocarididen bisher nur aus dem U- und M-Kambrium bekannt; aus dem O-Kambrium von Polen stammt ein fraglicher Rest der kreisförmigen Mundöffnung.

Die älteren Funde der Fezouata Biota (oberes Tremadoc) erreichten eine Gesamtlänge von hochgerechnet mehr als 1 m (das größte erhaltene Fossil ist 91,5 cm lang und 29,5 cm breit – ohne die seitlichen Lappen gemessen; weltweit größtes erhaltenes Anomalocaridenfossil; die Größe des Kopfes ist unbekannt). Lediglich Reste eines kreisförmigen Mundapparates aus Chengjiang deuten auf einen noch größeren Anomalocariden, die diesbezüglichen Berechnungen sind aber unsicher. Die Funde aus Marokko belegen, dass die Anomalocariden auch noch im frühen Ordovizium die größten Beutegreifer darstellten und an der Spitze der Nahrungskette standen; der Rückgang der Anomalocariden dürfte dann die Folge der Diversifikation großer räuberischer Eurypteriden und Cephalopoden während des Great Ordovician Biodiversification Event sein.

Die etwas jüngeren Funde (unterstes Floian) aus den Fezouata Biota sind kleiner. Die größten Trilobiten der Fauna erreichten eine Länge von ca. 30 cm.

Die marokkanischen Anomalocarididen verfügten auf dem Rücken über eine Reihe flexibler Lamellen (wohl als Exiten), die jeweils an einer quer verlaufenden Rhachis auf den Segmenten des Stammes befestigt waren; die Lamellen dienten wohl als Kiemen, auch wenn ihre ungeschützte Position für Kiemen ungewöhnlich ist. Die Strukturen werden als lamellenartige Auswüchse der dorsalen Segmentplatten interpretiert, die parallel zur Längsachse des Tieres verliefen; bis zu 100 Stück standen dicht nebeneinander.

Die Position der Kiemen auf dem Rücken dürfte eine ausreichende Sauerstoffversorgung sichergestellt haben, wenn sich die Tiere in der Nähe anoxischen Bodenwassers aufhielten. Vielleicht war aufgrund der Größe des Tieres auch eine erhöhte Sauerstoffaufnahme notwendig. Die ungeschützte, dorsale Position der vermeintlichen Kiemen ist dann ein Indiz für ein Leben unter sauerstoffarmen Bedingungen, oder einen hohen Sauerstoffbedarf der großen, aktiven Schwimmer. Die dorsalen Lamellen ähneln jenen von *Hurdia*, *Laggania* und *Opabinia*. Die Tiere lebten als schwimmende Beutegreifer; die großen frontalen Körperhänge dienten dazu, Beute zu ergreifen und zum Mund zu führen. Bisher wurden keine Fossilien (wie Trilobiten) mit Bissmarken von Anomalocariden in den Fezouata-Biota gefunden; vermutlich ernährten sie sich von unmineralisierten Organismen (Nat. 510, 473; Natwiss. Ru. 10/2011, 547).

Aegirocassis (> 2 m) als gigantischer Planktonfiltrierer

Im Jahr 2015 wurde dann mit *Aegirocassis benmoulae* ein über 2 m langer Anomalocaridide (aus der Familie Hurdiidae) aus dem obersten Tremadoc der Fezouata-Formation beschrieben, der als Filtrierer lebte (Nat. 522: 77; Natwiss. Ru. 8/2015: 408).

Jedes Segment des Stammes trug einen ventralen und einen dorsalen Lappen; an der Basis der dorsalen Lappen war eine Reihe von Setae-Lamellen befestigt.

Vergleiche mit anderen Stammarthropoden zeigten dann, dass die

- ventralen Lappen homolog zu den Laufbeinen der Lobopoden und den Endopoden der biramösen Beine der Euarthropoden sind, und die
- dorsalen Lappen und die damit verbundenen Setae-Lamellen homolog zu den Lappen der kimentragenden Lobopoden (wie *Kerygmachela*, *Pambdelurion*) und den Exiten der biramösen Beine kambrischer Arthropoden.

Dies bedeutet, dass das ursprüngliche Spaltbein der Euarthropoden aus einem Zusammenschluss der ventralen und der dorsalen seitlichen Erweiterungen (Lappen) der Anomalocariden entstand – eine Auffassung, die allerdings noch als spekulativ angesehen wird.

Auch *Hurdia* und *Petoya* wiesen – Nachuntersuchungen zufolge – zwei Paar lappenförmiger seitlicher Erweiterungen auf – ebenfalls ein dorsales und ein ventrales Paar.

Daraus folgt, dass die Anomalocarididen ein Entwicklungsstadium darstellen vor der Fusion der Exiten und Endopoden zu den biramösen Beinen. Das bestätigt gleichzeitig, dass die Anomalocarididen basal (tief) in der Stammlinie zu den Euarthropoden stehen. Anomalocariden

besaßen weder Stummelbeine (wie Lobopoden) noch gegliederte Beine (wie höhere Arthropoden) – ein Zustand, der bisher als rätselhaft galt: eine „Lücke“ zwischen den Stummelbeinen basalster Arthropoden und den Gliederbeinen der Euarthropoda.

Die großen frontalen Anhänge der Anomalocariden bestanden aus Abschnitten ringförmiger, gehärteter Cuticula, die durch weichhäutige Bereiche gelenkig voneinander getrennt waren. Der Carapax war stark nach vorn verlängert und überragte wie bei *Hurdia* die Mundöffnung weit. Die frontalen Anhänge wiesen 7 Glieder auf, an denen lange Stacheln standen, die ihrerseits lange Borsten trugen.

Aegirocassis weist somit Kopfanhänge auf, die konvergent an filtrierende Ernährungsweise angepasst sind; bei einer Körperlänge von über 2 m. Dies erfolgte offenbar als Anpassung an die große Expansion des planktonischen Ökosystems während des Great Ordovician Biodiversification Event, als der massiven Zunahme des Phytoplanktons dann eine ebensolche des Zooplanktons folgte. Zwar hatte es schon im U-Kambrium filtrierende Anomalocarididen gegeben, diese waren aber deutlich kleiner und ernährten sich von Zooplankton.

Die gigantischen Anomalocarididen waren in den Fezouata-Biota häufig; ein weiteres Indiz für die massive Expansion des Planktons.

Kladogramm:

- Cycloneuralia
- Aysheaia
- kimentragende Lobopoden
- I-- Cucumericus
- I-- Hurdiidae + (Anomalocarididae + Amplectobeluidae)
- I-- Euarthropoda

I = nicht gegeneinander aufgelöst

Chelicerata:

Auftreten der zu den arachnomorphen Arthropoden zählenden **Chelonielliden** (ab ob. Tremadoc) sowie zur gleichen Zeit der ersten Xiphosuren i.e.S (**Xiphosurida, d.h. „Xiphosura“ ex Aglaspida**). Im oberen Tremadoc Marokkos (s.o.) bereits ein abgeleiteter, modern wirkender Xiphosure mit fusioniertem Praeabdomen, sehr ähnlich modernen Schwertschwänzen.

Noch unbeschriebenes **Eurypteriden**material aus dem Tremadoc der Fezouata-Formation.

Trilobiten: bis 75 cm groß (*Urolichas*)*; an der Kambr.-Ordov.-Grenze starben die typisch kambrischen Formen aus; deutliche Erneuerung der Trilobitenfauna und Zunahme der Spezialisten. Auftreten der O **Lichida** und **Phacopida** (beide U-Ordov. bis O-Devon; lt. Sepk. schon im O-Kambr.). Im Ordovizium über 4000 Trilobitenarten bekannt.

* Die Angaben von 75 cm für *Urolichas* sind aber wohl in Zweifel zu ziehen. Im Jahr 2003 wurde mit dem komplett artikuliert erhaltenen Asaphiden *Isotelus rex* (über 70 cm lang) aus dem O-Ordov. von Manitoba der weltweit größte Trilobit beschrieben, 70 % größer als der bisher größte dokumentierte vollständige (!) Trilobit (das wären dann um 42 cm; die Angaben für *Urolichas* beruhen wohl auf Hochrechnungen und nicht auf komplettem Material); *Isotelus* gilt als der erste unstrittige Nachweis für eine maximale Trilobitenlänge von mehr als ½ m und als einer der größten Arthropoden aller Zeiten. *Isotelus* lebte in Äquatornähe, was insofern ungewöhnlich ist, weil sich Gigantismus bei benthischen Arthropoden typischerweise in polnahen Gebieten findet. Es wurden auch passende Spurenfossilien gefunden, die darauf deuten, dass *Isotelus rex* als semi-inafaunaler Beutegreifer und Aasfresser lebte. Das Aussterben der Isotelinen (und Asaphidenlinie insgesamt) am Ende des Ordoviziums zeigt aber keinen Zusammenhang mit den kurz zuvor auftretenden großen Formen in verschiedenen Linien der Asaphiden; die Larven der Asaphiden lebten pelagisch und waren daher besonders anfällig für die rasche Abkühlung und den Verlust der tropischen Schelfhabitats (J. Palaeont. 77, 99). NaA im M-Ordov. Portugals sogar Reste von Trilobiten, die als komplette Tiere 90 cm Länge erreichten (s. „M-Ordov.“). In www.fossilienforum.com wurde von einem Trilobiten aus dem GeoPark Arouca von 83 cm Länge berichtet, in steinkern.de im Jahr 2019 von einem vollständig erhaltenen kanadischen *Isotelus* von 82 cm Länge. Eine Internetseite aus dem Jahr 2005 gab noch folgende Maximallängen an:

Isotelus rex: 720 mm

Urolichas hispanicus: 660 mm (davon aber ca. 200 mm Schwanzspitze)

Terataspis grandis: 600 mm (davon ca. 140 mm Schwanzstacheln)

Acanthoparadoxides briareus: 450 mm

Das Ordovizium ist gekennzeichnet durch einen Rückgang der Trilobitendiversität (im Ordov. und U-Gotl. insgesamt 945 Gatt.) besonders gegen Ende des Ordov., wobei die unterschiedlichen Gruppen jedoch verschiedene Verläufe zeigen; z.T. sogar eine Radiation durchlaufen. Es handelt sich daher eher um eine Modernisierung der Trilobitenfauna, wobei die Trilobiten auch im engeren stratigraphischen Kontext zur ordoviz. Radiation beitragen.

Mandibulata:

Ostracoden: die früher zu den Ostracoden gestellte O Bradoriida (ab Atdabanian) stirbt jetzt fast aus (nach Sepk. noch eine Gattung im Silur); sie werden aber neuerdings nicht mehr als Ostracoden, sondern nur als Stammgruppen-Euarthropoden betrachtet (Nat. 452, 868). Damit erscheinen die „echten“ Ostracoden erst im unteren Ordovizium: nach Sepk.-Datei im Tremadoc die Palaeocopida (rezentes Reliktorkommen vor Neuseeland), im Arenig die Podocopida, im Llanvirn die Metacopida (rezente Reliktgattung im Indopazifik), im Ordov. oder U-Silur die Mydocopida und im U-Silur die Platycopida. Die im Tremadoc weit verbreiteten Binodicopa und Palaeocopa deuteten früher auf eine Abstammung der Ostracoden von den (ggf. polyphyletischen) Bradoriida (J. Paleont. 81, 1384).

Im mittl. Ashgill (O-Ordov.) erscheint die rez. Gatt. *Bairdia* (ad Podocopida). Die rez. Gattung *Puncia* aus dem Pazifik vor Neuseeland gilt als Überlebende der paläozoischen Palaeocopida (= Beyrichiida), die vom Ordov. bis Perm häufig waren. *Saipanetta* aus dem Indopazifik ist eine Reliktgattung der Metacopida.

Hexapoda: auch wenn es dafür keine Fossilnachweise gibt, sollen nach phylogenomischen Daten die Hexapoda vor 479 (Spanne: 509 – 462) MA entstanden sein, die ektognathen Insekten vor 441 MA (Spanne: 465 – 421 MA) und die Fluginsekten vor 406 (425 – 380) MA. Die Insekten besiedelten das Land demnach zeitgleich mit den Landpflanzen. Der Insektenflug entwickelte sich aber erst nach der Etablierung komplexerer terrestrischer Ökosysteme (Sci. 346: 763).

echi-echi uord

ECHINODERMATA:

Bei den **Cystoidea (Beutelstrahlern)** erscheint die Klasse **Rhombifera** (unt. Tremadoc bis Frasn; 73 Gatt., nur 2 Gatt. erreichen das Frasn); die zweite Klasse (Diploporita: M-Kambrium bis Eifelium) war schon im Kambrium aufgetreten, aber ebenfalls überwiegend ordovizisch (insgesamt 45 Gattungen, nur noch 4 im Devon).

Auftreten der scheibenförmigen **Cyclocystoidea** (U-Ordov. bis ob. U-Karbon; im U-Karbon nur ein Einzelfund aus Aprath); insgesamt ca. 20 Gattungen und 40 Arten. Lebensweise vielleicht sessil auf Hartgrund ähnlich Edrioasteroidea, eventuell aber auch abweidend (und dann mobil) oder als mobile Suspensionsfresser. Segmentierte Zentralscheibe, die von einem marginalen Plattenring umgeben ist; daran schließt sich nach außen noch ein Ring kleiner Saumplättchen an (MÜLLER, HAHN, Mainzer geowiss. Mitt. 47: 55).

Im bereits etablierten UST **Crinozoa** erscheint die KL. der "echten" **Seelilien (Crinoidea)** zunächst nur mit der UKL **Inadunata** (bis Trias). Als älteste Seelilie galt früher *Dendrocrinus cambriensis* aus dem Tremadoc (laut Sepkowski-Datei *Dendrocrinus* aber vom unt. Caradoc bis Ludlow). Sepk. gibt dagegen ein unbenanntes Taxon der Hybocrinida ab dem ob. O-Kambrium an. Daneben gehört *Apectocrinus* aus dem frühen Tremadoc zu den ältesten Seelilien. Plesiomorphien im Bau der Arme bei diesem Taxon könnten andeuten, dass die Crinoiden nicht – wie bisher angenommen – von Blastozoa (Eocrinoiden) abstammen, sondern von frühen Edrioasteroidea ! (J. Pal. 83, 350).

Eine neue Arbeit (J. Pal. 86, 455) berichtet von insgesamt 6 Gattungen, die jetzt aus dem unteren und mittleren Tremadoc bekannt sind. Sie vertreten die Ordnung (Plesion) Protocrinida (*Titanocrinus*), die keiner Subklasse zugeordnet werden kann, sowie die Subklassen Camerata, Cladida und Disparida. Camerata stehen basal, Cladida zweigen höher ab, Disparida noch darüber.

Insgesamt sind über 5000 fossile Seelilienarten bekannt (Maximum im U-Karbon); rezent 620 Arten, davon ca. 500 nicht-sessile Haarsterne (naA 12,5 % sessil), überwiegend im Flachwasser bis 200 m Wassertiefe, seltener Reliktformen, die bis > 5000 m Wassertiefe erreichen. Größte fossile: *Seirocrinus* aus dem Lias (bis 20 m); *Scyphocrinites* erreichte mit 65 cm Kronenhöhe die größte Ausdehnung einer Seelilienkrone (ihr Stiel war bis 1 m lang; Wurzel mit Lobolithen bis 18 cm Durchmesser; Lobolithen sind den Auftrieb fördernde sphärische Gebilde bei einigen paläozoischen Seelilien).

Größte rezente: *Metacrinus sp.*: 2 m Stiel, 19 cm Armlänge, 12 mm Kelchdurchmesser; von den rez. Haarsternen hat *Heliotremata* mit 75 cm den größten Durchmesser. Kleinste rezente Arten: wenige mm Durchmesser. Die Seelilien sind heute nur noch durch die Articulata mit den vier Ordnungen Isocrinida, Millericrinida, Cyrtocrinida und Comatulida vertreten. Bei den Millericrinida wird gelegentlich eine eigene rez. Ordnung Bourgueticrinida ausgegliedert (bei Ausgliederung der Bourgueticrinida sind die Millericrinida im Alb erloschen!).

Kladistik (TOLWP, 6 Subklassen, s. J. Palaeont. 72, 499):

- Disparida (+)*
- Aethocrinida ("four-circlet-crinoids") (s. J. Palaeont. 72, 499; *Aethocrinus*: ?Tremadoc bis Arenig)
- Camerata (+)*
- Flexibilia (+)
- Articulata + Cladida (+)*

(* lt. J.Pal. 86:455 schon im unteren oder mittleren Tremadoc vertreten)

Ordnungen der Crinoiden nach SEPKOWSKI-Datei (nach Reihenfolge des Erstauftretens):

[Echmatocrinida (1 Gattung): M-Kambrium; neuerdings eher als Octocorallia interpretiert]

Hybocrinida: ein unbenannter Fund (inc. sed.) im O-Kambrium (Trempealeuan), sonst Arenig – unt. Llandovery

Disparida: mittl. Tremadoc bis oberes Perm (Capitanian); bereits zahlreiche Gattungen im Arenig (Erstnachweis im Tremadoc s. J. Paleont. 84, 1209)

Hemistreptocrinida: Arenig bis Llanvirn (M-Ordov.)

Cladida: unt./mittl. Tremadoc bis oberstes Perm (ob. Tatarian) (sehr gattungsreich!)

Monobathrida: Arenig bis oberstes Perm (ob. Tatarian)

Taxocrinida: Arenig bis mittl. U-Perm

(**Aethocrinida** noch nicht bei Sepk., erst anno 1998 aufgestellt, s.o.)

Diplobathrida: oberes Llandeilo (M-Ordov.) bis Visé

Sagenocrinida: Ashgill bis oberes Perm (Capitanian), aber: *Pentacrinites*: Hettangium - Oxfordium

Isocrinida: Olenekian (ob. U-Trias) bis rezent (rez. *Isocrinus* ab Ladin, *Chladocrinus* ab Carn, *Cenocrinus* ab Pliensbachian, *Neocrinus* ab Neokom).

Millericrinida: Olenekian (ob. U-Trias) bis Alb

Encrinida: Anis (unt. M-Trias) bis unt. Apt

Roveacrinida: Anis (unt. M-Trias) bis mittl. Miozän (14 MA); pelagisch

Comatulida: ab Nor (wahrsch. aber ab Ladin: J. Pal. 82, 634; fraglich im Carn); rez. Gattungen ab Eozän

Cyrtocrinida: ab Sinemur; rez. Gattung *Gymnocrinus* ab Oxfordium, *Cyathidium* ab Tithon

Bourgueticrinida: Turon bis rezent (rez. *Monachocrinus* ab ob. Santon, weitere rez. Gattungen ab Maastricht)

Uintacrinida (nur 2 Gatt.): nur ob. Santon

Der UST **Asterozoa** erscheint mit den Klassen:

--- **Stelleroidea** (Unt. Tremadoc bis rezent)

UKL **Asteroidea (Seesterne)** (U-Ordov. bis rezent; ältester Seestern:

Petraster ramsayensis, U-Skiddavian). Rez. ca. 1500 Arten. Größter rezenter: *Freyella remex*: 45 cm Armlänge, 1 m Gesamtspannweite.

Noch etwas älter als *Petraster* ist der erst 2005 beschriebene *Eriaster ibexensis* aus dem U-Ordov. Utahs (Ibexian; s.u.).

Gliederung nach Sepkowski-Datei:

- Pustulosida: unteres Arenig bis unteres Perm

- Platyasterida: unt. Caradoc bis Ems

- Uractinida: Llanvirn bis M-Perm (Leonardian)

- Hemizonida: Caradoc bis ob. U-Karbon

vier moderne Ordnungen (Forcipulatida, Notomyotida, Paxillosida, Valvatida) erschienen im Lias, die Spinulosida im Tertiär. Offenbar Dokumentationslücke in der Trias.

UKL **Ophiuroidea (Schlangensterne)** U-Ordov. bis rezent;

rez. ca. 2000 Arten. Rezent größter Schlangensterne: Medusenstern, Spannweite bis 1,55 m, Armlänge bis 70 cm. Ordnungen (revidiert nach Sepk.-Datenbank):

--- Stenurida: unt. Arenig bis Visé

--- Oegophiurida: Ordov. bis ?rezent; 22 fossile Gatt., 1 rezente Art (manchmal wird diese in die Ophiurida integriert; dann wären die Oegophiurida schon im O-Karbon erloschen: Arenig bis O-Karbon)

--- Phrynophiurida (Medusensterne): Siegen bis rez.; fossil nur 3 Gatt. (syn. Euryalae)

--- Ophiurida: Silur bis rezent; Mehrzahl aller fossilen und rez. Gatt.; lt. Sepkowski-Datenbank erst ab U-Devon. Mehrere rez. Gattungen ab Jura!

UKL **Somasteroidea:** U-Ordov. bis O-Devon; die Annahme, dass es sich bei

der Gatt. *Platasterias* um ein Relikttaxon handle, wurde inzwischen widerlegt (und *Platasterias* in *Luidia latiradiata* umbenannt).

Älteste Somasteroidea:

Villeburnaster, Tremadoc (naA. unteres Arenig) und *Ampullaster*, ob. Tremadoc. Die Somasteroidea sind evtl. die Stammgruppe der See- und Schlangensterne. 8 fossile Gattungen vom ob. Tremadoc bis Frasn; Schwerpunkt im Ordov.; nur 1 Gattung im Silur und 1 Gattung im Devon (*Lepidasterina*, Frasn). Somasteroidea werden gelegentlich nur noch als Ordnung innerhalb der Asterozoa aufgefasst)

--- **Ophiocistoidea (+)** (Arenig bis Eifelium, 6 Gattungen)

KL Concentricycloidea (KL): rez., 1 Gatt. mit 2 Arten (*Xyloplax*), äußerlich zwar an Seeigel erinnernd, stehen sie aber den Seesternen wohl näher als den Seeigeln. Unklar, ob innerhalb der Seesterne positioniert (ad Peripodida), oder ob Schwestergruppe der Seesterne. („Seegänseblümchen“, 1986 vor Neuseeland entdeckt; Tiefseebewohner, wenige mm groß)

Unterscheidung Seesterne/Schlangensterne: Schlangensterne haben im Gegensatz zu Seesternen eine von den Armen abgesetzte Körperscheibe. Seesterne bewegen sich fast ausschl. mittels lang ausstreckbarer Saugfüßchen (=Ambulacralfüßchen) fort, Schlangensterne mit langen, sehr beweglichen Armen, die mit beweglichen Stacheln und Klebdrüsen versehen sind; die Ambulacralfüßchen dienen ihnen als Tastorgane. Seesterne haben auf der Oberseite eine Afteröffnung, Schlangensterne müssen Nahrungsreste über den Mund ausscheiden. Die siebartige Madreporplatte, die die Verbindung des Ambulacralsystem mit dem Seewasser herstellt, liegt bei Schlangenternen auf der Unterseite, bei Seesternen auf der Oberseite. Ambulacralsystem der Schlangensterne auf Körperplatte beschränkt.

Somasteroidea: gelten als Stammgruppe der Seesterne und Schlangensterne; sie vermitteln durch ihre Gestalt zwischen festsitzenden Pelmatozoa wie Crinoiden und den Asterozoa, fossil nur von Ordov. bis Devon nachweisbar. Breite blattförmige Arme, die an der schmalen Basis getrennt sind. Innere Ampullen und Seitenplatten fehlen, Ambulacralfüßchen ohne Saugscheiben. Fünfstrahligkeit vorhanden, Körper wirkt aber eher scheibenförmig mit fünf Spitzen. Der Seestern *Embolaster* aus dem O-Ordov. zeigt in einigen Merkmalen Anklänge an Somasteroidea (J. Pal. 82, 645).

Mit *Eriaster ibexensis* aus dem Ibexian Utahs – als ältestem Körperfossil eines Seesterns (Asteroidea) – sind die Seesterne nun nahezu ebenso alt wie die Somasteroidea. Körperform von *Eriaster* ähnlich einigen modernen Seesternen, aber unähnlich gleich alten Somasteroidea. Aufgrund dieser Unähnlichkeit und des nahezu gleichen Alters der ältesten Körperfossilien von Asteroidea und Somasteroidea relativiert sich die bisherige Auffassung, dass Asteroidea direkt von Somasteroidea abstammen. Die große morphologische Disparität zwischen den ältesten Körperfossilien von Seesternen und Somasteroidea deutet auf eine längere getrennte Entwicklung und damit auf einen früheren Ursprung der Asterozoa. *Asteriacites*-Spurenfossilien finden sich zwar seit dem U-Kambrium, ihre Urheber sind aber nicht bekannt. Spätere *Asteriacites*-Spuren (aus Zeiten, zu denen schon Körperfossilien von Asterozoa existierten) gelten dagegen zuverlässig als Spuren von Asterozoa. Möglicherweise haben also die Asterozoa eine Vorgeschichte, die schon weiter ins Kambrium zurückreicht (J. Palaeont. 79, 395).

Gelegentlich werden auch die **Holothurien** (Seewalzen und –gurken; rez. 1430 Arten) schon ab U-Ordov. angegeben; daneben sehr fragl. Funde aus dem Burgess-Schiefer (der Sepkowski-Datensatz enthält Holothurien sogar erst ab U-Devon/Hunsrückschiefer).

HEMICHORDATA: starke Diversifizierung der **Graptolithen** (ab M-Kambr.; Details s. dort). Zunehmende Anoxie (und Vergiftung) des bodennahen Wassers führt zum Übergang zur planktonischen Lebensweise (Verschlechterung der Lebensbedingungen), beginnend im U-Ordov. (erste benthische Graptolithen im U-Ordovizium). Dadurch entstehen: Individualschwebelassen, zusätzliche Schwebearparate, weitere Schwebehilfen wie intrarhabdominale Aufspaltung, Thekenhärchen und -dornen; Gemeinschaftsschwebelassen (Großkolonien); letztere bei Monograptidae und Diplograptidae.

Andere Graptolithen (ebenfalls Mono-/Diplograptidae) gehen zur pseudoplanktonischen Lebensweise über und heften sich an Tangen fest (dann ohne Schwebevorrichtungen); pseudoplanktonische Lebensweise dominiert im mittleren Gotlandium.

Maximum der Ausbreitung von Schwebevorrichtungen im mittleren/oberen Llandovery; zu dieser Zeit waren die Lebensbedingungen am Boden so ungünstig, dass Graptolithen nur noch planktonisch oder pseudoplanktonisch lebten. Am Ende des Gotlandiums kommt es zu einer langsamen Wiederbelüftung; dass am Boden sauerstoffarme „Graptolithenmeer“ endet im Ludlow.

Die natürliche Farbe der Graptolithen (Chitin) war meergrün (Schutzfarbe)

fisc-fisc uord

AGNATHA: Erstnachweis von Arandaspiden und Astraspiden im U-Ordovizium. *Arandaspis* (15 cm, Australien) als erster gut erhaltener **Heterostrace** **iwS.** (fragmentarische Funde des Hautskeletts von Heterostracen sicher ab oberstem Kambrium). *Arandaspis* war ein saugender, flossenloser, kaulquappenähnlicher Bodenbewohner mit stromlinienförmigem Körper; die hintere Körperhälfte war mit schrägen Reihen von Knochenplatten bedeckt, die vordere Körperhälfte von zwei großen Schilden aus dünnen Knochen geschützt, einer stark gerundeten Platte an der Unterseite und einer flachen Platte an der Oberseite mit Öffnungen für Augen, Nasenlöcher und die Kiemenspalten sowie mit Furchen für das Seitenlinienorgan. Kieferloser Mund unterständig, wahrsch. (in Analogie zu anderen Heterostracen) mit kleinen beweglichen Platten mit Leisten aus Zahnbein. Weiterer früher, komplett erhaltener Kieferloser aus dem Ordovizium: *Sacabambaspis*, Bolivien und Oman (Lanvirn, Caradoc); er gilt als ältester artikuliert überlieferter Vertebrate mit Außenskelett.

Sacabambaspis: Kopfpanzer aus einer großen Dorsalplatte und einer stark gebogenen Ventralplatte. Schmale Branchialplatten verbinden Dorsal- und Ventralplatte und decken die Kiemen ab. Die mittleren und dorsalen Körperabschnitte waren mit langen bandförmigen Schuppen bedeckt. Augen „autoartig“ weit vorn am Kopf, dazwischen evtl. ein Paar kleiner Nasenöffnungen. Indizien für Seitenlinienorgan. Lebte in flachen, küstennahen Gewässern.

Das Hautskelett der Arandaspida bestand aus drei Schichten, jeweils aus azellulärem Knochen, wobei die oberste der drei Schichten auch Dentin und eine schmelzartige Substanz (Enameloid) enthielt; Dentin und Enameloid bildeten die Tuberkel des Hautskeletts. Der Bau des Hautskeletts entspricht damit den Heterostraci **ieS.** und Astraspiden (Biol. Lett. 1, 446). Deutliche Hinweise auf Seitenlinienorgan (lineare Anordnung von innervierten Poren).

Kladogramm der Agnatha s. M-Kambrium.

Die Diversifizierung der Fische erfolgte im küstennahen Flachwasser (intertidal/subtidal), vor allem in geschützten Regionen wie Lagunen, wie eine umfangreiche Datenbasis kieferloser und kiefertragender Fische aus dem Zeitraum zwischen 480 und 360 MA zeigte (Entsprechendes gilt aber auch für das Känozoikum; erst vor 5 - 2 MA wurden diese Lebensräume durch die starken Meeresspiegelschwankungen deutlich reduziert, und die Fauna konnte sich bisher nicht auf den Ausgangszustand erholen).

Alle größeren Linien der Fische evolvierten oberhalb der Sturmwellenbasis (< 60 m Wassertiefe). Allerdings unterschieden sich diese Habitate im frühen/mittleren Paläozoikum von den modernen Küstenregionen (kein Seegras, keine Mangroven); auch damals waren diese Lebensräume aber bereits komplex organisiert (Stromatoporen, frühe Koralle, Schwämme), und nachdem der Lebensraum direkt auf der Meeresboden-Oberfläche (Benthos) gesättigt war und nicht mehr weitere Lebewesen aufnehmen konnte, wurde zunehmend auch die Wassersäule als Lebensraum genutzt. Auch mit der Entwicklung der Landflora nahm die Bioproduktivität in den Küstenregionen weiter zu dank des vermehrten Eintrags von Nährstoffen. Vor allem die Küstenregionen waren von diesen Transformationen betroffen, ganz besonders profitierten geschützte Regionen wie Lagunen: Kombination aus Habitat-Heterogenität/-Struktur, trophischer Komplexität und Schutz.

Größere, robustere Fische (makromerisch: geschützt durch große Knochenplatten wie Heterostraci, Osteostraci, Galeaspida) breiteten sich dann eher weiter in Richtung auf die Küste aus (auch das Süßwasser wurde von mehreren Linien besiedelt), grazile Fischtypen (mikromerisch: ungeschützt oder mit kleinen Schuppen wie Thelodonten und Anaspiden) häufiger in Richtung auf das offene Meer (mittlerer und äußerer Schelf und darüber hinaus). Vor allem robuste kieferlose Fische hatten große Probleme, das offene Wasser zu besiedeln (im Vergleich zu Gnathostomata). Letztere zeigen eine größere Tendenz zur Besiedlung von Riffen und tieferen Settings im späten Devon.

Nachdem die kieferlosen Fische im Silur und frühen Devon die weiteste Verbreitung über die verschiedenen Tiefenzonen erreicht hatten, zogen sie sich nach dem Unterdevon wieder in küstennahe Habitate zurück – genau zu jener Zeit, als sich die Gnathostomata auch in küstenfernere Zonen ausdehnten.

Grundsätzlich gilt, dass die küstennahe Region die Wiege aller spezifischen Körperformen der Fische darstellte; makromerische kieferlose Fische breiteten sich von dort aus eher küstenwärts aus, mikromerische kieferlose Fische und Gnathostomen eher in tieferes Wasser. Dieses Prinzip gilt auch für moderne Fische.

Conodonten zeigen zwar auch ein Maximum in den flachen subtidalen Bereichen, besiedelten in größerem Umfang aber auch den mittleren Schelf und die noch weiter küstenfern gelegenen Meeresregionen. Insgesamt waren Habitatwechsel innerhalb der küstennahen Flachwasserregion (einschl. bis ins Süßwasser hinein) häufig, während Wechsel zum mittleren/äußeren Schelf hin oder ins offene Meer hinein seltener und somit offenbar schwieriger waren. Dabei war die Besiedlung des offenen Meeres mit noch größeren Hürden verbunden als die Besiedlung weiter außen gelegener Schelfabschnitte.
(Sci. 362: 402 + 460).

mord-mord

MITTEL-ORDOVIZIUM (470,0 – 458,4 MA)

(= oberes Arenig + Llanvirn)

DAPINGIAN	470,0 +- 1,4 MA	bis	467,3 +- 1,1 MA
DARRIWILLIAN	467,3 +- 1,1 MA	bis	485,4 +- 0,9 MA

Das Dapingian entspricht etwa der oberen Hälfte des Arenig (ohne das allerobere Arenig), das Darriwillian entspricht dem obersten Arenig und dem kompletten Llanvirn. Grenze Arenig/Llanvirn bei 467 MA (Sci. 322, 64).

Alternativ (ältere Gliederung):

Llanvirn = unteres M-Ordov.

Llandeilo = oberes M-Ordov.

(gelegentlich wurden auch untere Abschnitte des Caradoc ins M-Ordov. gestellt)

Baltischer Raum:

Ob. Llanvirn: Ob. Didymograptus-Schiefer

Unt. Llandeilo: Ogyocaris-Schiefer

Ob. Llandeilo: Ampyx-Kalk

Unt. Caradoc: unt. Chasmops-Kalke und -Schiefer

Asteroidenkollision, Meteoritenbombardement: Vor ca. 470 MA kollidierten zwischen Mars und Jupiter zwei Asteroiden (einer mit 150 – 200 km Durchmesser, der andere mit 5 km Durchmesser; größte Explosion im Sonnensystem während der letzten 1 MrA), darunter ein L-Chondrit; größere und auch kleinere, nur metergroße Fragmente gelangten auf erdkreuzende Umlaufbahnen mit der Folge, dass für 1 - 2 MA lang etwa 100mal mehr Meteoriten auf die Erde prallten als heutzutage und auch ansonsten in den letzten 3 MrA üblich. In 467 +- 2 MA altem Kalkstein in Schweden fand sich eine Anhäufung fossiler Meteoriten (L-Chondriten). Aber auch viele junge und „rezente“ Meteoriten – insbesondere L-Chondriten – gehen auf diese Asteroidenkollision zurück (38 % der auf der Erde aufgefundenen Meteoriten sind L-Chondriten).

Nach der Kalium-Argon-Uhr ließen sich auch erst vor kurzer Zeit auf die Erde niedergegangene L-Chondriten auf ein Entstehungsdatum (Datum der massiven Erhitzung durch Kollision, die zur partiellen Aufschmelzung führte) von 470 +/- 6 MA datieren. NaA gehen sogar alle L-Chondriten, die die Erde erreichten, auf diese Kollision zurück; dabei entstammen die jüngeren L-Chondrite allerdings nicht mehr unmittelbar der ursprünglichen Trümmerwolke, sondern sind später von größeren Stücken abgesplittert.

Die L-Chondriten (L = low iron) bestehen aus fast unverändertem Material des solaren Urnebels, aus dem sich vor über 4,5 MrA das Sonnensystem bildete. Zunächst erreichte ein Schauer sandkorn- bis kieselgroßer Stückchen die Erde (Maximum ca. 1 MA nach der Kollision), erst mehrere MA später erreichten größere Stücke die Erde, darunter geschätzt ca. 2000 Brocken mit einem Durchmesser > 100 m, etwa ein Dutzend Trümmer könnten um 10 km groß gewesen sein. Einschläge in Küstennähe lösten starke Erdbeben aus, brachten Kontinentalabhänge zum Rutschen, verursachten Tsunamis. Die Einschläge erstreckten sich über insgesamt 20 MA; kosmischer Staub verdunkelte in dieser Zeit die Atmosphäre, das Klima kühlte ab (BdW 1/10, 44).

Während riesige Meteoriten von ½ km Durchmesser und mehr fast ungebremst mit 20 bis 50 km/s auf die Erde aufschlagen und dabei vollständig verdampfen, so dass sie nur einen Einschlagskrater, aber kein Meteoritenmaterial hinterlassen, überleben zentimeter- bis metergroße Objekte sowohl die Passage der Atmosphäre wie den Aufprall auf den Boden und bleiben daher erhalten; einige dieser Meteoriten stammen vom Mond oder Mars, die meisten aber aus dem Asteroidengürtel zwischen Mars und Jupiter, wo sich viele Asteroiden auf relativ engem Raum drängen, daher relativ häufig zusammenprallen und dabei in kleinere Teile zersplittern, die unter dem Einfluss der Riesenplaneten Saturn und Jupiter unter Umständen so abgelenkt werden, dass sie die Mars- oder Erdbahn kreuzen. Metergroße Gesteinstrümmer können daher schon wenige hunderttausend Jahre nach ihrer Entstehung die Erde erreichen. In den ersten 1 – 2 MA nach der Asteroidenkollision des M-Ordoviziums erreichten die Erde nicht nur 100 x mehr Kleinmeteoriten, sondern es fanden auch verstärkt Impakte von Kilometergröße statt: aus dem Zeitraum zwischen 470 und 450 MA kennt man 8 Einschlagskrater zwischen 2 und 30 km Durchmesser (üblich wären in diesem Zeitraum nur zwei Einschlagskrater dieser Größe). Auch der Eintrag kosmischen Staubes dürfte deutlich erhöht gewesen sein. Ein Zusammenhang zwischen dem kosmischen Bombardement und der großen Biodiversifikation im mittleren bis oberen Ordovizium gilt als möglich. Auch heute gehen noch L-Chondrit-Meteoriten auf die Erde nieder, die in der mittelordovizischen Kollision entstanden (Spektr. Wiss. 6/07, 14 ff.).

Im Jahr 2007 zeichnete sich dann tatsächlich ein – wenn auch bisher kausal unerklärlicher – extrem enger zeitlicher Zusammenhang zwischen dem Asteroidenschauer und der mittelordovizischen Biodiversifikation vor 465 MA (von der vor allem Filtrierer wie Brachiopoden profitierten) ab: an drei weit voneinander entfernten Lokalitäten in Schweden beginnt die Diversifizierung der Brachiopoden exakt zu dem Zeitpunkt, als – als erstes Zeichen des Asteroidenschauers – der Osmiumgehalt im Sediment ansteigt. Osmium ist ein Indikator für Staub aus Asteroidenkollisionen, und nach einer Kollision im Asteroidengürtel erreicht zunächst kosmischer Staub die Erde. Neue Brachiopodenarten, -gattungen und -familien erscheinen bereits wenige Dezimeter nach dem Einsetzen erhöhter Osmiumwerte. Wenig später, noch innerhalb des ersten Meters nach Einsetzen der Osmiumanomalie, erscheinen massenweise kleine chromhaltige Körnchen und größerer Debris. Erst später nahm die Häufigkeit kraterbildender Impakte (um das 5- bis 10-fache) zu, während die Biodiversifikation weiter anhielt. Auch der intensive Meteoritenschauer (Faktor 100 über Normalniveau) hielt mehrere MA an. Abgesehen davon, dass Filtrierer wie Brachiopoden und Seelilien im Gegensatz zu Trilobiten hiervon profitierten, sind die zugrundeliegenden Mechanismen aber unbekannt bzw. spekulativ (Sci. 318, 1854). Die massive Biodiversifikation des M- und O-Ordov. lässt sich jedenfalls plausibler mit dem

Temperaturrückgang von sehr warmen Verhältnissen im späten Kambrium (42 +/- 3 Grad Wassertemperatur an der Ozeanoberfläche) auf angenehme 28 Grad (entspr. modernen äquatorialen Temperaturen) ab dem späten M-Ordov. --- und dann konstant über 20 MA hinweg bis zur endordovizischen Vereisung --- erklären (s. unter „U-Ordov.“ sowie Sci. 321, 550). Außerdem soll die ordovizische Biodiversifikation schon vor dem Meteoritenschauer eingesetzt haben (BdW 1/10, 47).

Im Jahr 2019 gelang es allerdings, beide Faktoren zusammenzubringen und auch zeitlich miteinander zu korrelieren: Die erhöhte Reflektion des Sonnenlichts durch Staub in der Atmosphäre führte zur Abkühlung. In kühlerem Wasser kann sich aber Sauerstoff besser lösen; dieser Sauerstoffreichtum könnte die ordovizische Radiation (GOBE, Great Ordovician Biodiversification Event) getriggert haben: Die Biodiversität der marinen Tiere verdoppelte oder verdreifachte sich, aus Mikrobenriffen entstanden die ersten Korallenriffe, Trilobiten wurden größer, Beutegreifer mit Tentakeln wie Nautiloiden diversifizierte massiv. Die Temperatursenkungen dürften sogar Eiszeiten ausgelöst haben, wodurch der Meeresspiegel fiel und dadurch isolierte Flachwasserbecken entstanden, die Nischen für Artbildung darstellten (Isolation).

Ursächlich dürften Staubwolken in der Atmosphäre gewesen sein; so fand man nicht nur kleine Meteoriten, sondern in Schweden und Russland auch kleine extraterrestrische Körnchen und Isotope aus extraterrestrischem Staub, und diese korrelieren zeitlich exakt mit dem Beginn des Meeresspiegelabfalls (als Indiz für eine Eiszeit/Vergletscherung).

Außerdem hätte Asteroiden-Staub viel Eisen in die Meere eingetragen (Dünger); dadurch kam es zu Massenvermehrungen photosyntheseaktiver Mikroben an der Meeresoberfläche, die CO₂ aus der Atmosphäre entzogen und nach ihrem Tod auf den Meeresgrund absanken und dabei den absorbierten Kohlenstoff aus dem Kreislauf entzogen; dieses C-Burial führte neben der Staubreflektion ebenfalls zur Abkühlung (Sci. 366: 1230).

In einem Szenario von (a) ursprünglichen hohen Ozeantemperaturen und (b) dementsprechend niedrigem Sauerstoffgehalt im Wasser sowie (c) vergleichsweise geringer Diversität der marinen Tierwelt führte somit eine kosmische Katastrophe, die mit verminderter Sonneneinstrahlung und Abkühlung/Eiszeiten sowie Meeresspiegelabsenkung einherging, nicht, wie eigentlich erwartet, zu einer Beeinträchtigung des Lebens und der Biodiversität, sondern förderte diese sogar, weil sich die Sauerstoffversorgung verbesserte. Erst spätere Katastrophen, die auf eine höhere Diversität und vor allem auf Tiere trafen, die an einen höheren Sauerstoffgehalt bereits adaptiert waren, führten dann zu Einbrüchen der marinen Lebewelt und Biodiversität. Es kommt also auf die Ausgangssituation an, auf die so eine Katastrophe trifft: davon hängt es ab, ob sie der Lebewelt bzw. Biodiversität förderlich oder schädlich ist.

land-land mord

LANDPFLANZEN: erste sichere Nachweise von **Embryophyten** (= Moose + Gefäßpflanzen) im frühen M-Ordov. (Dapingium-Stufe, **mittleres Arenig**, nach aktueller Datierung ca. 472 Jahre alt) Argentinien. Es handelt sich um fünf verschiedene Sporengattungen (**Monaden und Tetraden**). Da die Sedimente aus dem Tidenbereich stammen, können keine Aussagen zum Wuchsort der Pflanzen getroffen werden. Eine vergleichbar große Diversität findet sich erst wieder im U-Silur. Die Fundstelle im mittleren Arenig liegt in einer Paläobreite von 35 Grad Süd. Möglicherweise sind die Landpflanzen also in Gondwana entstanden, wobei die Diversität der Sporenfunde bereits

eine längere Vorgeschichte voraussetzt, so dass die Landpflanzen tatsächlich schon im U-Ordovizium oder sogar im Kambrium aufgetreten sein müssen (Natwiss. R. 12/2010, 651).

Nach aktuellen Angaben (2012) sind die **ältesten gesicherten Embryophytensporen 471 MA alt**, die ältesten Tracheophyten 425 MA (PNAS 108, 13624).

Die nächstjüngeren Sporenfunde stammen aus dem Llanvirn (Darrivilium-Stufe) Tschechiens und Saudi-Arabiens, darunter Meiosporen, die denen rez. **primitiver Lebermoose** ähneln (die ältesten Makrofossilien von Lebermoosen stammen aus dem O-Gotl. oder unt. M-Devon, z.B. *Sporogonites*). Strenggenommen sind die Produzenten dieser Kryptosporen (Monaden und obligate Dyaden und Tetraden) nicht bekannt. Die Sporenflora des Ordov. und U-Silurs bleibt über 40 MA relativ eintönig und kosmopolitisch ohne Anzeichen von Florenprovinzen. Keine wesentliche Änderung der Landflora über 40 MA!

Der Umstand, dass sich ab dem Ordovizium massenweise Kryptosporen (Definition s.u. **) in küstennahen marinen Sedimenten finden, nicht dagegen in früheren Zeiten (vgl. aber: M-Kambrium, 520 MA, Sci. 293, 1027), spricht gegen Vermutungen, dass die Landpflanzen noch älter sein könnten (wo sind dann deren Sporen, und warum sind sie in küstennahen Sedimenten nicht nachweisbar?). Eine moderne kladistische Analyse bestätigt ebenfalls, dass die Landpflanzen etwa zum Zeitpunkt der ersten Sporenfunde entstanden sein müssen (Nat. 425, 249).

Sporentetraden (Erstnachweis im mittl. Arenig) waren seit dem frühen Llanvirn weit verbreitet, wobei die Kombination aus resistenten Sporenwänden (wahrsch. mit Sporopollenin) und tetrahedraler Konfiguration (haploide Meioseprodukte) diagnostisch für Landpflanzen ist.

Man vermutet, daß submerse Pflanzen, die einen Teil ihrer Sprosse aus dem Wasser ragen ließen, von der höheren Licht- und damit Energieausbeute profitierten, da schon dünne Wasserschichten einen hohen Anteil des Lichtes absorbieren. Daß die Grünalgen aber nicht schon früher (abgesehen vielleicht von moosartigen Pflänzchen) zu einer zumindest semisubmersen Lebensweise übergingen, könnte auf dem niedrigeren Ozongehalt der Atmosphäre und der höheren UV-Einstrahlung beruhen. Erst als im Rahmen des steigenden O₂-Gehalts auch das Ozon zunahm und die UV-Belastung abnahm, war es Flachwasserpflanzen möglich, assimilierende Pflanzenteile über die Wasseroberfläche zu schicken und die damit verbundenen Vorteile für die Assimilation zu nutzen.

Die Auffassung, daß die ältesten Sporentetraden Lebermoosen zuzuordnen sind, wird durch mtDNA-kladistische Untersuchungen an rezenten Moosen und Gefäßpflanzen gestützt: bestimmte mitochondriale Introns sind (abgesehen von sekundären Verlusten) bei allen Hornmoosen, Moosen i.e.S. (Bryopsida) und Gefäßpflanzen vorhanden, fehlen aber bei Lebermoosen, Grünalgen und anderen Eukaryonten (Nat. 394, 671). Hieraus folgt, daß Landpflanzen (ex Lebermoose) monophyletisch sind und diese Introns in dem gemeinsamen Vorfahren aller Landpflanzen (ex Lebermoose) entstanden sein müssen: Dann aber stellen Lebermoose die älteste Abzweigung der Landpflanzen dar und Hornmoose sind *keine* separate, eigene Entwicklung aus Grünalgen.

Lebermoose sind darüber hinaus auch deshalb gute Kandidaten für frühe Landpflanzen, da manche von ihnen auch heutzutage symbiotisch mit Algen sowie auf mikrobiellen Krusten leben, die den vermeintlichen frühen Böden des Altpaläozoikums ähneln.

Waren bisher nur einzelne Sporen bzw. permanente Sporendyaden oder –tetraden (zwei oder vier Sporen von einer Extramembran umgeben) mit diesen winzigen Kryptosporen bekannt, wurden 2003 erstmals (aus dem Caradoc von Oman) auch größere Sporenansammlungen mit Tausenden von Sporen und anhaftender Hüllgewebe-Cuticula (in der Art einer Sporangienwand) berichtet, die die Auffassung, dass es sich um Sporen von (winzigen!) Landpflanzen handelt, bestätigen. Ultrastrukturelle Untersuchungen der Sporenwände zeigen gewisse Anklänge an Lebermoose, es

fehlen aber die Elaterzellen, die die Verteilung der Sporen bei den Lebermoosen begünstigen, aber auch bei vielen rezenten Lebermoosen nicht (mehr) anzutreffen sind. Die die Sporen einhüllenden Kutikelreste ähneln den sporentragenden Organen späterer Landpflanzen; Kryptosporen wurden ja auch im direkten Zusammenhang in situ bei Pflanzen des U-Devons gefunden. Die sporenhaltigen Pflanzenfragmente aus Oman sind max. 0,5 mm groß, enthalten z.T. Tausende von Sporen; einige scheinen die nahezu kompletten Reste kugelförmiger Sporangien zu sein.

** (Definition Kryptosporen: im Devon erlöschender Sporentyp, der sich von modernen Sporen, die als einzelne Körnchen verteilt werden, darin unterscheidet, dass viele Sporen als Paare oder Tetraden von einer Extramembran umgeben sind; diese permanenten Dyaden oder Tetraden ähneln nicht den Sporen rezenter Landpflanzen, abgesehen von einigen Ähnlichkeiten mit den Sporen einiger rezenter Lebermoose. Die Kryptosporen des Ordoviziums werden rund um den Erdball gefunden mit großer Uniformität und geringer zeitlicher und örtlicher Variation; sie repräsentieren damit eine einheitlich kosmopolitische Flora).

Argumente, dass die Sporangienreste aus Oman von Landpflanzen stammen:

- a) Verteilung analog rezenter Sporen und Pollen: häufig in nonmarinen Sedimenten; in marinen Sedimenten nimmt die Häufigkeit mit der Entfernung von der Küste ab
- b) Ähnliche Größe und Morphologie wie Sporen von einigen rezenten Lebermoosen (permanente Tetraden)
- c) Ultrastruktur der Sporenwände zwar variabel, teilweise aber lebermoosartig
- d) Einige der ältesten silurischen/unterdev. Landpflanzen enthalten ähnliche Sporen (permanente Dyaden und Tetraden) in situ; die Affinitäten dieser silurischen und unterdevonischen Kryptosporenproduzenten sind zwar unbekannt, sie zeigen aber moosartige Merkmale und sind möglicherweise Reliktelemente in den Floren des Silurs und Unterdevons
- e) Sporopollenin-wandige Sporen stellen eine essentielle Adaptation für die Kolonisation einer terrestrischen Umgebung dar (Nat. 425, 282 + 248).

Auch wenn die Kryptosporen von lebermoosartigen Pflanzen stammen, lässt sich nicht sicher sagen, ob sie schon voll an ein Leben auf dem Land angepasst waren. Sie könnten auch noch im Wasser, z.B. in flachen Tümpeln gelebt haben, während die Sporen durch die Luft verbreitet wurden.

Im unt. Silur (frühen Llandovery) kommt es dann zu einer Weiterentwicklung der Sporenfloren, indem neben den persistierenden nackten Kryptosporen erstmals trilete Sporen (je nach Region bereits ab frühem Ashgill) und hilate Kryptosporen auftreten; die beiden letztgenannten Sporentypen waren zunächst selten, im oberen Silur nahmen dann Häufigkeit und Diversität zu, einschl. einer Skulpturierung ab dem ob. Wenlock.

Erstnachweise von Landpflanzen (Sci. 324, 353, Stand 2009):

Älteste Kryptosporen: Darriwillian (mittl. Arenig = frühes M-Ordov.) (Argentinien: Monaden und Tetraden)

Älteste Mesofossilien von Sporangien mit Kryptosporen: mittl. Katian / oberstes Caradoc

Älteste hilate und **trilete** Sporen: ab dem mittl. Katian (etwa Caradoc-Ashgill-Grenze) von Saudi-Arabien, sowohl 5 ornamentierte wie 2 nicht-ornamentierte Taxa; laevigate (nicht-ornamentierte) trilete und hilate Sporen im Hirnantian (ob. Ashgill) auch in der Türkei

Älteste Megafossilien von Gefäßpflanzen: Homerian (= ob. Wenlock)

Älteste Megafossilien von Gefäßpflanzen mit erhaltenen Leitbündeln: Pridoli

Die Kryptosporenflora in den ersten 30 MA nach deren Erstdnachweis im M-Ordov. ist weltweit einheitlich und eintönig als Indiz für eine artenarme, kosmopolitische Flora; über 30 MA kaum regionale oder taxonomische Variation der Kryptosporenflora.

Trilete Sporen gelten dagegen als diagnostisch für Gefäßpflanzen; zwar produzieren auch wenige rezente Bryophyten trilete Sporen, dies aber wohl entweder ohne Funktion oder konvergent. Die ältesten Nachweise hilater und trileter Sporen finden sich im ob. Ordov. von Gondwana (Saudi-Arabien). Vermutlich sind die Gefäßpflanzen in Gondwana entstanden und kolonialisierten (nach der Hirnantian-Eiszeit?) die anderen Kontinente (Sci. 324, 353).

Im Gegensatz zu den Sporentetraden handelt es sich hier um Einzelsporen. Die äußere Schutzschicht von Einzelsporen entfaltet eine bessere Schutzfunktion als die Membran, die die Sporentetraden der frühesten Landpflanzen umgab. Dies förderte die Ausbreitung der Einzelsporen und drängte so die Moose relativ schnell in die Nischen zurück, die auch heute noch von ihnen genutzt werden.

Grundvoraussetzung für die Landbesiedlung durch erste Embryophyten waren mikrobielle Matten (ggf. mit Flechten), die – wenn auch nur sehr langsam und in einem sehr geringen Umfang – für die Bildung erster Böden verantwortlich waren. Auf der Grundlage dieser ersten dünnen Böden konnte sich dann allmählich die Moos-Tausendfüßler-Assoziation ansiedeln.

Frühe Chronologie der Landpflanzen s. U-Gotlandium

pilz-pilz mord

PILZE: ältester sicherer fossiler Nachweis von Pilzhyphen und –sporen (ca. 460 – 455 MA; vgl. aber Ediacaran, oberer Teil der Doushantuo-Formation: Pilzhyphen in lichenoiden Assoziationen, sowie 1010 – 890 MA: *Ourasphaira*); große Ähnlichkeit mit rezenten arbuskulären Mycorrhiza aus der Gruppe der Glomerales/Zygomycetes. Glomerales existierten also schon zu einer Zeit, zu der die Landflora vermutlich nur aus Bryophyten bestand. Die Pilze könnten eine entscheidende Rolle bei der Landbesiedlung gespielt haben. Heutzutage ist eine Symbiose zwischen Mycorrhiza und Gefäßpflanzen nahezu ubiquitär; sie trägt zur Nährstoffversorgung der Gefäßpflanzen bei, ebenso zur Wasseraufnahme, und wird teilweise sogar bei Leber- und Hornmoosen angetroffen. Einige Bryophyten bilden mycorrhiza-artige Verbindungen aus, wenn sie experimentell mit mycorrhizen Pilzen infiziert werden.

Die ordovizischen Glomerales-Pilzfossilien stammen aus Flachmeerablagerungen und wurden nicht in Verbindung mit Pflanzenfossilien gefunden. Sie könnten aber in vivo mit Bryophyten assoziiert gewesen sein, oder haben Symbiosen vom *Geosiphon*-Typ gebildet: *Geosiphon* ist eine rezente non-mycorrhize, primitive Gattung der Glomerales, die Endosymbiosen mit Cyanobakterien bildet und sich molekularkladistisch zu derselben Zeit entwickelt haben muss wie die verschiedenen mycorrhizen Linien innerhalb der Glomerales. Nach molekularkladistischen Berechnungen (ribosomale DNS) trennten sich die Pilze von den Metazoen vor ca. 965 +/- 140 MA und die großen Gruppen der terrestrischen Pilze (Ascomycota, Basidiomycota und Glomerales) vor ca. 600 – 620 MA. Die Glomerales (fossil ab 460 MA nachweisbar) waren die erste Linie, die eine Symbiose mit Pflanzen einging; viele weitere Linien folgten später. Mögliche Ascomyceten sind aus dem Silur Schwedens bekannt, sichere aus Rhynie; Basidiomyceten sind fossil erst seit 290 MA belegt; arbuskuläre Mycorrhiza (in Assoziation mit Pflanzen) im Siegen

von Rhynie (400 MA). In 90 MA altem Bernstein ist schließlich der älteste lamellierte Pilz erhalten (ad Basidiomycota). Flechten sind sicher erst seit 50 MA nachgewiesen; präkambrische Hinweise auf Flechten oder solche aus dem Siegen von Rhynie gelten als umstritten.

Allerdings müssen Flechten schon sehr alt sein: ein Fünftel aller rezenten Pilzarten leben in obligater Symbiose mit Grünalgen, Cyanobakterien oder beiden (=Flechten); die Flechtensymbiose stellt eine Möglichkeit für die Pilze dar, ihren Bedarf an Kohlenhydraten zu decken. Bisher ging man davon aus, dass die Flechtenbildung innerhalb der Pilze mehrfach unabhängig voneinander entstanden ist, da in vielen Ordnungen der Ascomyceten sowohl flechten- wie nicht-flechtenbildende Pilzarten angetroffen werden (15 bis 18 Ordnungen der Ascomyceten enthalten flechtenbildende Arten, darunter aber 8 – 11 Ordnungen, die auch flechtenlose Arten umfassen); über 98 % aller flechtenbildenden Pilze gehören zu den Ascomyceten. Moderne Kladistiken der Ascomyceten ergaben, dass die Flechtenbildung innerhalb der Ascomyceten seltener als bisher angenommen unabhängig voneinander entstanden ist, und die hohe Variabilität im Ausmaß der Flechtenbildung in den heutigen Ordnungen auf zahlreichen sekundären Verlusten der Lichenifikation erfolgte. Auch rezente Linien lichenfreier Ascomyceten stammen von lichenbildenden ab (Nat. 411, 937).

Kladogramm der Pilze (Nat. 443, 758+818): ein internationales Konsortium erstellte auf der Basis von 3 rRNA-Genen und 3 proteinkodierenden Genen und über 200 Arten einen Stammbaum der Pilze (2006):

- Tiere
- Protist *Nuclearia*
 - ab jetzt: FUNGI
 - *Rozella* (Ch.) + Microsporidia
 - Eucytrida (Ch.)
 - Blastocladiales (Ch.)
 - Entomophthorales (Zyg.)
 - Mucormycotina (Zyg.)
 - Glomeromycota (bilden Mycorrhizae mit Pflanzenwurzeln)
 - Ascomycota + Basidiomycota (zusammen: Dikarya)

(Ch. = Chytridiomycota, Z. = Zygomycota, beide polyphyletisch;

Dikarya: Pilze, die in ihrem Lebenszyklus eine Phase besitzen, in der die Zellen paarige Zellkerne aufweisen; Ascomycota: z.B. *Candida*; Basidiomycota enthalten die Speisepilze).

Rezent geschätzt 1,5 Millionen Pilzarten, nur 5 % davon beschrieben; 98 % der beschriebenen Taxa gehören zu den Dikarya.

Microsporidien erwiesen sich dabei als basale Pilze (ihre Stellung zu den Pilzen war bisher umstritten), allerdings konnte auch eine Position als Schwestergruppe der Entomophthorales, Blastocladiales, „Zygomycota“, Dikarya oder (noch basaler als im obigen Kladogramm) direkt an der Basis der Pilze nicht ganz ausgeschlossen werden. Wahrscheinlich stammen die Microsporidien aber von einem endoparasitischen Vorfahren der Chytridiomycota ähnlich *Rozella* ab. Microsporidien sind obligate intrazelluläre Endoparasiten (wie *Rozella* auch) an Tieren und Pilzen, protistenähnlich, stark reduzierte Morphologie, stark reduziertes Genom. Durch eine dünne Röhre am Zellpol wird der Sporenhalt in das Zytoplasma der Wirtszelle injiziert. Die kladistische Position ist aufgrund der beschleunigten Entwicklung dieser Linie schwer festzulegen (long branch attraction).

Die Pilze stammen ebenso wie die Tiere und Viridiplantae von unizellulären, begeißelten, aquatischen Formen ab. Tiere leiten sich dabei von Taxa ähnlich rezenten Choanoflagellaten ab (Choanoflagellida + Tiere + Pilze = Opisthokonten), Pflanzen von einzelligen Grünalgen. Wie Tiere und Pflanzen besiedelten auch die Pilze terrestrische Systeme. Dabei verloren die Pilzgruppen die sog. Zoosporen, dies sind bewegliche Sporen, die sich im Wasser mittels Geißeln fortbewegen, wie sie heute noch bei der aquatisch lebenden Pilzgruppe der Chytridiomycota angetroffen werden, die schon immer als primitiv galt. Da die Chytridiomycota sich nun als polyphyletisch erwiesen, bedeutet dies, dass die Geißeln nicht einmal, sondern mindestens 4 (evtl. 6 x) in der Entwicklungsgeschichte der Pilze verloren gingen; der Verlust der

Geißeln gilt dabei als eine der Schlüsseladaptationen für die Besiedlung terrestrischer Lebensräume; mit dem Verlust der schwimmenden Sporen ging die Evolution neuer Mechanismen zur Sporenverbreitung einher, und zwar über die Luft (bei Pilzarten mit Myzel) oder durch eine röhrenförmige Ausstülpung bei den unizellulären, mitochondrienlosen Microsporidien. Neben der Entwicklung der Luftsporen war die Landnahme der Pilze auch durch die Evolution eines filamentösen Wachstums gekennzeichnet.

Die Phylogenie der Pilze belegt weiterhin, dass zahlreiche Übergänge von pathogenetischer zu saprophytische Lebensweise, aber auch umgekehrt, erfolgt sind. Der nächste bekannte rezente Verwandte der Pilze ist der amoeboide Protist *Nuclearia*, der phagotrophisch auf Algen und Bakterien wächst. Auch *Rozella* weist eine amoeboide Phase auf und phagozytiert die Organellen der Wirtszellen. Viele Zoosporen der Chytriden durchlaufen eine bewegliche, amoeboide Phase. Nach Abzweig der Linie zu *Rozella* und den Microsporidien entwickelten die Pilze dann ein filamentöses Wachstum (wie Hyphen, Rhizoiden), was die Befestigung am (Nahrungs-)Substrat erleichterte und eine Ernährung durch Absorption in Verbindung mit extrazellulärer Verdauung ermöglichte. Der Ernährungsmechanismus der Pilze und Tiere ist dabei grundverschieden: Pilze ernähren sich durch Absorption, die Verdauung erfolgt außerhalb des Pilzes; Tiere ernähren sich durch Ingestion, die Verdauung erfolgt innerhalb des Tieres. (Bei den Basidiomycota und Ascomycota wird eine Reversion zu einem hefeartigen, unizellulären Wachstum in den jeweils basalsten Linien der beiden Gruppen beobachtet).

Unbekannt ist, ob der letzte gemeinsame Vorfahr aller Pilze marin lebte; die meisten rezenten Pilze mit echten Zoosporen leben im Süßwasser oder Boden. Man vermutet daher, dass die Diversifizierung in die einzelnen Hauptlinien (Phyla) der Pilze in terrestrischer Umgebung erfolgte, aber vor dem Auftreten der Landpflanzen. Die frühesten Pilze (mit ihren begeißelten Zoosporen) waren primär aquatisch. Mycorrhiza-artige Symbiosen der Glomeromycota spielten dann eine entscheidende, kritische Rolle bei der Landbesiedlung der Pflanzen. (Rezente Glomeromycota leben ausschließlich als obligate Symbionten von Photoautotrophen, darunter auch Moosen und Cyanobakterien). Offenbar lebten Glomeromycota schon vor der Entstehung von Landpflanzen symbiontisch mit Cyanobakterien und Algen in semiaquatischen Habitaten oder feuchten Böden und waren somit für eine Symbiose mit Landpflanzen bereits präadaptiert (Nat. 443, 818).

tier-tier mord

COELENTERATA: spätestens jetzt (naA schon früher) erscheint die UKL **Zoantharia (Steinkorallen)** mit den UO **Tabulata** (?Kambr., ?O-Kambr., M-Ordov. bis Perm) und **Rugosa = Tetracorallia** (M-Ordov. bis Perm; naA. ab oberstem Unterkambr. bzw. M-Kambr.); die rez. Hexacorallia erscheinen erst in der M-Trias. Erste **Korallenriffe** im M-Ordovizium.

Die Kilbuchophyllida des M-Ordoviziums gelten als eine kurzlebige, biomineralisierte Außengruppe der [Scleractinia und Actiniaria]. Die Linie zu den Scleractinia selbst blieb bis in die M-Trias unmineralisiert; erst ab M-Trias sind Scleractinia daher nachweisbar (J. Pal. 78, 51).

BRACHIOPODA: Auftreten der O **Spiriferida** (M-Ordov. bis ob. Toarc), O **Rhynchonellida** (ab unt. Llanvirn; rez. Gattungen ab Turon) und O **Atrypida** (M-Ordov. bis ob. Famenne). Manchmal wird auch eine eigene Ordnung Athyridida ab Caradoc ausgewiesen. Bei den Inarticulaten erscheint nach älteren Angaben die rez. Gatt. *Crania* im M-Ordov. (nach Sepk. *Crania* erst ab Malm, auch die O Craniida erst ab Malm!).

moll-moll mord

MOLLUSCA:

Starke Zunahme der Vielfalt der **Muscheln**. Im mittl. Ordov. traten erstmals Muschelschalen mit schrägen Rippen auf, ihre Diversität blieb jedoch über das Paläozoikum hinweg gering, nahm nach der frühen Trias zu und erreichte in der U-Kreide ihr Maximum. Paläozoische und mesozoische schräg-berippte Muscheln (besonders Pholadomyiden und Trigonioiden) lebten überwiegend grabend, die Rippen dienten wohl der Verstärkung ihrer Schalen, aber auch einer Steigerung der Effizienz beim Graben. Die Zunahme von Tieren, die in der Lage waren, hartschalige Muscheln zu knacken, dürfte ein Grund für diese Entwicklung gewesen sein (Palaeont. 46, 709).

Lt. Sci. 325, 736 (anno 2009): **Nuculanidae** ab 469 MA (zweitälteste rezente Muschelfamilie).

Schnecken: bei den Mesogastropoda erscheint die rez. **Ofam. Loxonematacea**.

[Die Neogastropoda sind (lt. MÜLLER) im Paläozoikum angeblich schon mit einer OF vertreten (Subulitaceae, M-Ordov. bis Perm), die übrigen Fam. sind erst ab Lias nachweisbar. Die Sepk.-Datei weist Neogastropoda erst ab Valangin aus. Eine aktuelle Studie bestätigt, dass eine Assoziation der Subulitoidea mit den Neogastropoda sehr unwahrscheinlich ist; Subulitoidea wahrscheinlich nicht monophyl; einige Gattungen des Mesozoikums könnten aber ebenfalls zu den Subulitoidea gehören (J. Palaeont. 74, 575)].

Cephalopoden: Auftreten der Discosorida (Llanvirn bis Famenne) und Ascocerida (ob. Llandeilo bis Pridoli).

arth-arth mord

ARTHROPODA:

Trilobiten: im M-Ordov. Portugals (Arouca Geopark) Trilobitenmassenvorkommen, wobei sich in 6 Arten Gigantismus nachweisen ließ, evtl. als Folge der Anpassung an kühles Wasser. Ein Exemplar ist 70 cm lang (ein 21 cm langes Schwanzschild deutet sogar auf ein **90 cm** großes Exemplar [der bisher größte bekannte Trilobit ist 72 cm lang!]). Komplexes Sozialverhalten (synchrones Häuten und synchrone Fortpflanzung; Fluchtverhalten); wahrscheinlich versammelten sich die Trilobiten zur Paarungszeit wie heutige Pfeilschwanzkrebse. (Nat. 459, 302).

Wie das Überleben und erfolgreiche Heilungsprozesse bei einem durch einen Cephalopodenangriff schwer im Kopfbereich verletzten Trilobiten (einschl. verletztem Auge) zeigen (*Telephina*, M-Ordov.), müssen Trilobiten bereits über ein hoch entwickeltes Immunsystem verfügt haben. Auch die Oberfläche des Auges regenerierte. Der Trilobit musste auch ein effektives Gerinnungssystem besitzen, weil er sonst verblutet wäre (Sci. Rep. 7: 40330).

Auftreten der **Seeskorpione (Eurypterida)** (Erstnachweis im Darriwilian; bis O-Perm/Wuchiapingian, im U-Devon bis ca. 2,5 m lang exkl. Cheliceren); außerdem noch unbeschriebenes Material aus dem Tremadoc der Fezouata-Formation.

Ältester: *Pentecopterus*, Darriwilian, Gesamtlänge rekonstruiert 1,7 m; ad Carcinomatoidea. Eurypteriden blieben im Ordovizium selten (1 Art im M-Ordov., 11 im O-Ordov.). Kladistisch basaler Vertreter der Megalograptidae.

Zunächst Süß- und Salzwasserbewohner, im jüngeren Paläozoikum nur noch Süßwasserbewohner. Letzter Vertreter ist *Hibbertopterus permianus* aus dem O-Perm Russlands (Wuchiapingian). Auf ihren Beinen gehende Eurypteriden existierten vom unt. O-Ordov. bis O-Perm (460 bis 250 MA), schwimmende Taxa vom höheren O-Ordov. bis M-Perm (455 bis 270 MA). Schwimmende Formen dominieren die Eurypteriden mit 75 % der Arten und 95 – 99 % der gefundenen

Exemplare. Einteilung in Stylonurina (basale Gruppe, evtl. paraphyletisch) und die monophyletischen Eurypterina. Die ältesten Eurypteriden gehören zu den Stylonurina (überwiegend fluviatil und Brackwasser), die aber im Ordov. und Silur selten blieben und erst mit den Hibbertopteriden im O-Devon und Karbon eine größere Radiation – zugleich die letzte Radiation der Eurypteriden – durchliefen.

Bereits im Ordovizium erreichten die Megalograptidae (*Megalograptus*) 1,2 m Länge (naA 1,8 m; Differenz könnte auf Körperlänge mit/ohne Anhängen beruhen), sowie *Pentecopterus* etwa 1,7 m.

Megalograptus: Cheliceren kurz und klein, erstes und drittes Schreitbein klein, aber mit eng stehenden Dornen. Zweites Schreitbein sehr lang und kräftig entwickelt mit langen paarigen fühlertartigen Dornen, die im rechten Winkel nach innen hin abstanden. Viertes Schreitbein fast ohne Dornen. Mit den langen Dornen am zweiten Schreitbein suchte *Megalograptus* wohl im Sand oder Schlamm nach sich versteckender Beute.

Fast alle Eurypteriden fanden sich in küstennahen marinen, fluviatilen, lakustrinen oder mündungsnahen Ablagerungen. Die Ausbreitung dürfte weitgehend entlang der Küsten erfolgt sein; nur die Pterygotoiden konnten in größerem Umfang offene Ozeanstrecken überqueren.

Maximum der Diversität in Silur und U-Devon, absolutes Maximum im Pridoli. Insgesamt ca. 200 valide Arten (TETLIE 2007) aus 60 Gattungen, 20 Familien und 12 Superfamilien; 2015 spricht man von ca. 250 Arten.

Nach älteren Angaben Unterordnungen Pterygotina (große Cheliceren, einfache Laufbeine) und Eurypterina (kleine Cheliceren, Beine dornig). Moderne Einteilung: Stylonurina und Eurypterina, s.o.. Eurypterina erlöschen im M-Perm, Stylonurina im O-Perm; beide Gruppen unterscheiden sich u.a. im hintersten prosomalen Anhang: Stylonurina mit schlankem Laufbein, Eurypterina mit breitem Schwimmpaddel.

Kladistisch in engem Bezug zu den Arachnida (Skorpione und Spinnen). Bau: 1. Anhang = Schere; 2. – 5. Anhang zur Fortbewegung, einästig (uniram), 6. Anhang besonders kräftig, dient als Schwimorgan. Die Entwicklung der Greifzange erfolgte konvergent zu den Skorpionen (da an einem anderen Anhang!).

Telson wohl gelegentlich mit Giftdrüse. Chitinöses Außenskelett der Eurypteriden im Gegensatz zu den Trilobiten nur dünn und schwach mineralisiert, daher nur selten und bruchstückhaft fossil überliefert. Möglicherweise besaßen Eurypteridentaxa ein duales Atmungssystem und waren dann zu kurzen Landgängen befähigt (s. U-Karbon).

Zeitliche Verbreitung von Eurypteridentaxa auf Artniveau (eigene Auswertung nach Tabellen in TETLIE, Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 252, 557; Stand 2007):

Oberordov.: 12 (2015 wurde mit *Pentecopterus* erstmals ein Eurypteride aus dem M-Ordov. beschrieben; außerdem unbeschriebenes Material aus dem Tremadoc der Fezouata-Formation)

Llandovery: 30

Wenlock: 35 (davon 7 Überlebende aus dem Llandovery)

Ludlow: 43 (davon 7 Überlebende)

Pridoli: 52 (davon 8 Überlebende)

Unterdevon: 37 (davon 1 Überlebender)

Mitteldevon: 5 (davon 1 Überlebender)

Oberdevon: 11

Unterkarbon: 11

Oberkarbon: 24

Perm: 9 (davon 2 Überlebende aus dem O-Karbon) (erlöschen im Wuchiapingian)

Diverseste Ordnung der Chelicerata im Paläozoikum!

Kladogramm (TETLIE 2007, s.o.):

- Stylonurina (25 Gatt., 6 Familien) (unt O-Ordov. bis O-Perm/Wuchiapingian)
ab jetzt: EURYPTERINA (O-Ordov. bis M-Perm) (schwimmend, Schwimmpaddel)
- basale Eurypterina (6 Gatt.) (ab O-Ordov.) (z.B. *Onychopterella*, O-Ordov., Südafrika, evtl.
aus Laurentia nach Südafrika eingewandert) (basale Eurypt.: O-Ordov. bis Eifelium)
- Megalograptoida (2 Gatt., nur M-/O-Ordov.; 1 OF) (*Pentecopterus* als basaler Vertreter der Megalograptidae)
- Eurypteroidea (7 Gatt., 2 Fam.) (Llandovery bis Ems, ?Eifel)
- Mixopteroidea (5 Gatt., 1 OF); einige Taxa in tieferem Wasser, evtl. vollmarin
(Llandovery bis Gedinne)
- Waeringopteroidea (5 Arten, 3 Gatt., 1 OF) (ob. O-Ordov. bis Frasn)
- Pterygopteroidea (56 Arten, 6 Gatt. 1 OF); obwohl diese OF nur 40 MA existierte, erreichte
sie doch die weiteste Verbreitung, obwohl die Kontinente noch weit auseinander lagen;
zu größeren Ozeanüberquerungen befähigt. Oberstes Llandovery bis M-Devon.
- Adelophthalmoidea (43 Arten, 6 Gatt., 1 Fam.; Llandovery bis M-Perm); fähige Schwimmer; schon
im Devon – d.h. vor der Etablierung Pangäas – finden sich Vertreter in Sibirien und
Australien; ab dem Karbon *Adelophthalmus* zirkumäquatorial

Da sich im M-Ordov. mit *Pentecopterus* bereits ein Vertreter der recht weit abgeleiteten Megalograptidae findet, ist zu folgern, dass die meisten Linien der Eurypteriden schon im M-Ordov. vorhanden waren. Schon im Ordovizium lassen sich zwei ökologische Gruppen unterscheiden: große aktive Beutegreifer in Laurentia, und basalere, auf dem Meeresgrund lebende Formen aus Gondwana und Avalonia.

Man nimmt an, dass die Eurypteriden in Gondwana entstanden; alle ordovizischen Eurypteriden aus Gondwana stehen im Kladogramm basal und konnten sich als Grundbewohner schlecht ausbreiten, während die ordovizischen Eurypteriden von Laurentia schon weiter abgeleitet und aktive Schwimmer waren (wie Megalograptidae). Alle frühen Eurypteriden Laurentias waren relativ große Beutegreifer (Megalograptidae, Waeringopteridae). Im frühen Silur trafen dann weitere Eurypteridengruppen in Laurentia ein.

Auffällig ist dabei die starke postembryonale Differenzierung der Körperanhänge, wie man sie sonst nur noch bei den Arachniden innerhalb der Cheliceraten findet, was auch die angenommene Schwestergruppenbeziehung zwischen Eurypteriden und Arachniden stützt. Auch die Arachnida als Schwestergruppe der Eurypterida müssen daher schon spätestens im M-Ordov. existiert haben (statt, wie bisher angenommen, ab dem frühen Gotlandium). Die Eurypteriden selbst müssen im frühen Ordovizium eine explosive Radiation durchlaufen haben (BMC Evolutionary Biology 2015; 15:169).

Kladogramm (nach BMC Evol. Biol. 2015; 15: 169):

- *Weinbergina*
- Chasmataspidida
- Ab jetzt: EURYPTERIDA
 - Stylonurina (bis O-Perm/Wuchiapingian)
 - Moselopteroidea
 - Alkenopteroidea
 - Onychopteridae
 - Dolychopteridae
 - Strobilopteridae
 - *Pentlandopterus*
 - *Paraeurypterus*
 - Eurypteridae
 - Linie zu: --- (Mixopteridae + Carcinomatidae)

- *Pentecopecterus* + (*Echinognathus* + *Megalograptus*)
- Waeringopteroidea
- Pterygotoidea
- Adelophthalmoidea (bis M-Perm)

Mit Ausnahme der Adelophthalmoidea und Stylonurina erreicht keine Gruppe der Eurypteriden das O-Devon bzw. überlebt dieses.

Nach anderer Auffassung entstanden die Eurypteriden aber in den Paläokontinenten Laurentia*, Baltica*, Avalonia* und im rhenohercynischen* Gebiet sowie (in geringem Umfang) in Sibirien und blieben auf diese Kontinente auch in der weiteren Entwicklung zunächst weitgehend beschränkt: bis zum Karbon blieb der Evolution der Eurypteriden fast ganz auf Laurentia, Baltica und Avalonia (und – in geringem Umfang – im U-Devon auch im rhenohercynischen Gebiet) limitiert.

Im späten Paläozoikum breiteten sich die Adelophthalmoidea und Hibbertopteroidea aber von Laurentia nach China, Südamerika und Afrika aus, wohl bedingt durch das Zusammentreffen von Kontinentalplatten zum Superkontinent Pangäa*, so dass die o.g. Gruppen schließlich eine kosmopolitischere Verbreitung fanden. Die einzigen Stylonuriden, die ins Karboperm überlebten (Hibbertopteriden, Woodwardopteriden), verbreiteten sich nach Gondwana und Sibirien offenbar aber noch vor der Fusion der Kontinente zu Pangäa. Lediglich zwei Eurypterina-Linien, die silurischen und devonischen Pterygotoiden und einige devonische Adelophthalmoiden, waren wohl in der Lage, größere Strecken im offenen Ozean zu überbrücken, wobei aber nur die Pterygotoiden offenbar in größerem Umfang im offenen Ozean lebten bzw. diesen überqueren konnten; daher werden sie während ihrer kurzen Lebensspanne von nur 40 MA (oberstes Llandovery bis M-Devon) nahezu weltweit gefunden.

*(Laurentia = USA außer Florida; Kanada, Grönland, Schottland

Baltica = Skandinavien, Baltische Staaten, Russland westl. des Ural, Ukraine, Rumänien, Moldawien

Avalonia = England, Wales, Belgien

Rhenohercynian = Westdeutschland, Luxemburg)

Im M- bis O-Ordov. kollidierte Avalonia mit dem Südrand von Baltica. Im Obersilur kollidierten Baltica/Avalonia und Laurentia und bildeten den neuen großen Paläokontinent Laurussia. Im Devon lagerte sich das Rhenohercynische Areal an den Südrand von Laurussia an. Zur gleichen Zeit konzentrierten sich die meisten verbliebenen Landmassen in der Südpolregion und bildeten dort Gondwana. Große Teile des heutigen Mittel- und Ostasiens blieben allerdings vom Ordovizium bis zum Karboperm isolierte Kontinente. Gegen Ende des Perm vereinigten sich dann nahezu alle Landmassen zu Pangäa [TETLIE 2007, s.u.]

echi-echi mord

ECHINODERMATA:

Crinoidea (ab U-Ordov.): erhebliche Ausbreitung, insgesamt > 4000 Arten im Ordovizium. Neu erscheint die UKL **Flexibilia** (bis O-Perm); Camerata, Cladida und Disparida waren schon im frühen oder mittleren Tremadoc vertreten.

Erscheinen der **Paracrinoidea** (Llanvirn bis Llandovery; 18 Gattungen), crinoidenähnlich, gestielt, unregelmäßig geformte Theca, 2 bis 5 Fangarme.

Eocrinoidea überleben mit einer Gattung ins obere Wenlock. Beide Gruppen vereinigen Merkmale von Crinoidea und Cystoidea, wobei die Eocrinoidea (Atdabanian bis ob. Wenlock) als wichtige Stammgruppe gelten. Allerdings wird neuerdings auch die Ableitung der Crinoidea von Edrioasteroidea diskutiert (s. U-Ordov.).

Im UST **Blastozoa** (seit U-Ordov.) erscheinen nach den Beutelstrahlern (Cystoidea, ab U-Ordov., incl. Diploporita aber ab M-Kambrium) nun die **Knospenstrahler (Blastoidea, bis O-Perm [Capitanian])**. Sie werden in **Protoblastoidea** (nur M-Ordov.: *Macurdablastus*, unt. Caradoc, inc. sed.) und **Eublastoidea** (Wenlock bis O-Perm/ob. Guadalupian) unterteilt (O Fissiculata: Ludlow bis O-Perm; O Spiraculata: Wenlock bis O-Perm).

Die **Parablastoidea** (O-Kambrium bis unt. Caradoc) bilden eine eigene Klasse (nur 4 Gatt.).

Die **Edrioblastoidea** sind nur durch eine Gatt. (nur M-Ordov.) nachgewiesen. Insgesamt ca. 400 Arten bekannt, Abstammung wahrsch. von Cystoidea.

Maximum der **Edrioasteroidea** (ab U-Kambr. bis ob. Rotliegendes, ?O-Perm).

Im UST **Echinozoa** erscheinen im M-Ordovizium (ob. Llanvirn) die **Echinoidea (Seeigel)**; sie sind bis zum Keuper auf **Regularia (UKL Perischoechnoidea)** beschränkt. Moderne Formen gehen auf das späte Perm zurück, als die ersten cidaroiden Seeigel erschienen (Sci. 314, 956).

Die älteste Gruppe der Seeigel stellen die Bothrocidaroida (3 Gatt., ob. Llanvirn bis mittl. Ashgill); im Ashgill folgen die Echinocystitoida (Ashgill bis O-Perm), im oberen Perm (Capitanian) erscheinen die rez. Cidaroida mit *Miocidaris* (oberes Perm bis Lias) als einziger Gattung, die die PTG (bekanntermaßen) überlebt. Nach den Plesiocidaroida (1 Gatt., Ladin) erscheinen im Rhät mit den Hemicidaroida (Rhät bis Campan) die ersten Euechinoidea; im Lias dann mehrere moderne Ordnungen (z.B. Diadematoida ab Hettang).

Rezent insgesamt ca. 950 Seeigel-Arten; insgesamt 850 fossile und rezente Gattungen (die Sepk.-Datei weist 762 fossile Genera aus). Größte rezente Art: 30 cm (ohne Stacheln), Stacheln bis > 30 (naA bis 60) cm. Maximum der Diversität im Eozän, gefolgt von der ob. O-Kreide und der unt. O-Kreide sowie dem Miozän. Abstammung nach früheren Auffassungen evtl. von den Edrioasteroidea; moderne Kladogramm s. Mittelkambrium (kein Zusammenhang mit den Edrioasteroidea!).

fisc-fisc mord

AGNATHA: weitere Fossilien von Heterostraci s.l., z.B. *Astraspis* (M- und O-Ordov.). Ihr Maximum erreichen die Heterostraci aber erst im O-Gotl. und U-Devon. Kladogramm s. M-Kambrium.

Von Astraspida und Arandaspida finden sich relativ vollständige Exemplare im O-Ordov.; ca. 20 cm lang, beweglicher schuppenbedeckter Schwanz. Massiver knöcherner Kopfpfanz aus mehreren großen Platten, die sowohl den Kopf wie auch den größten Teil des Körpers bedeckten. BENTON (2007) stellt die Astraspida und Arandaspida außerhalb der Heterostraci; alle drei bilden aber das Monophylum der Pteraspidomorpha, da alle drei Gruppen Aspidin auf den Hautknochenpanzern aufweisen.

Kladogramm der Pteraspidomorpha nach TOLWP:

Ab jetzt: PTERASPIDOMORPHA

--- Arandaspida (unterstes bis oberes Ordovizium, Arenig – Ashgill)

--- Astraspida (M-Ordov.)

--- ? Eriptychiida (M-Ordov.)

ab jetzt: HETEROSTRACI (Untersilur bis Oberdevon)

--- *Lepidaspis*

--- Traquairaspidiformes

--- Tolypelepidida

--- Cyathaspidida + Amphiaspidida

--- Anchipteraspididae

- Protopteraspididae
- Pteraspidae
- Protaspidae + Psammosteidae

Die Sepk.-Datei weist die Pteraspidomorpha als eine Klasse mit 4 Ordnungen und 100 marinen Genera aus:

- Astraspidiiformes: unt. Caradoc bis Llandovery (2 Gatt.)
- Furcacudiformes: unt. Wenlock bis Gedinne (5 Gatt.)
- Pteraspidomorphes: Arenig bis Frasn (über 80 Gatt.)
- Thelodontiformes: ob. Llandovery bis unteres Frasn (10 Gatt.)

oord-oord

OBERORDOVIZIUM (458 - 443 MA)

(= **Caradoc + Asghill**)

SANDBIAN:	458,4 +- 0,9 MA	bis	453,0 +- 0,7 MA
KATIAN:	453,0 +- 0,7 MA	bis	445,2 +- 1,4 MA
HIRNANTIAN:	445,2 +- 1,4 MA	bis	443,4 +- 1,5 MA

Das Caradoc entspricht dabei dem Sandbian und dem unteren Katian, das Ashgill dem oberen Katian und dem Hirnantian. Grenze Llanvirn/Caradoc bei 461 MA, Caradoc/Ashgill bei 450 MA (Sci. 322, 64).

alternativ:

Caradoc = unteres O-Ordov.*

Ashgill = oberes O-Ordov.

* unt. Caradoc gelegentlich noch ins M-Ordov. gestellt

Baltikum:

ob. Caradoc = ob. Chasmops-Kalke und -Schiefer

Ashgill: Tretaspis-Kalk und -schiefer; Isotelus-Kalk und -schiefer; Gastropodenkalk

?ALGEN:

?Nematophyten: Älteste Funde von Cuticula (im örtlichen Zusammenhang mit Sporen). Die Kutikelreste persistieren ohne größere Veränderungen bis ins höhere M-Devon und stammen evtl. von den (ab O-Gotl. sicher nachgewiesenen) röhrenförmigen **Nematophyten**, die im U-Devon Höhen von >4 m, bis 12 m (evtl. sogar bis 22 m) erreichen (s. O-Gotl.). Möglicherweise handelt es sich dabei um Braunalgen ähnlich der rez. *Lissonia*, nach anderen Theorien um Pilze oder sogar Flechten. Zugunsten der Pilzhypothese sprach zunächst, dass verdickte Röhren gefunden wurden, die auf höheren Landpflanzen wuchsen, entweder während des Lebens der Pflanze als Pathogen oder nach dem Absterben als Kompositeur; insofern könnten Assoziationen zwischen (zumindest einigen) tubulären Strukturen und Pilzen durchaus bestehen. Einige Nematophyten könnten auch mit Flechten in Zusammenhang stehen, seit im U-Devon von Rhynie lichenifizierte Cyanobakterien nachgewiesen wurden. Isolierte Filamente, die man ab dem Silur findet, ähneln stark den Hyphen rezenter Pilze und stellen wohl Überreste der frühesten terrestrischen Pilze dar. Auch die Form der mit ihnen zusammen gefundenen Sporen deutet auf die Pilznatur dieser Strukturen.

Die ältesten tubulären Strukturen sind aus dem Ashgill (O-Ordov.) bekannt, im Wenlock nimmt die Diversität der Strukturen stark zu. Kutikulareste (*Nematothallus*, bis M-Devon) sind ab Caradoc nachgewiesen, häufig ab Llandovery; ebenfalls rätselhaft: keine Stomata, zelluläre Struktur ohne Ähnlichkeit mit Landpflanzen, aber von einer Widerstandsfähigkeit ähnlich derjenigen der Tracheophyten und damit möglicherweise auch an ein (zeitweises) Überleben in terrestrischen Habitaten angepasst (?). Chemische Analysen deuten auf erhebliche Unterschiede zu den gleich alten Cuticula der Tracheophyten.

Daneben kann nicht ausgeschlossen werden, dass einige Kleinfossilien aus dem Kambrium bis Devon, die bisher den Nematophyten zugeordnet wurden, in Wirklichkeit von (marchantioiden) Lebermoosen stammen; kleine Röhren und Mikrofossilien in Form von Zelllagen ließen sich auch durch experimentelle Degradation moderner Lebermoose erzeugen, wobei letztere *Cosmochlaina*-Mikrofossilien (die als Nematophyten gelten) ähneln. Etwa 14 % der

Trockenmasse vegetativer Thalli von rez. *Marchantia* sowie 40 % der Gametangiophoren sind acetolyseresistent (PNAS 101, 11025). *Nematothallus*-Funde aus dem Siegen von Rhynie sprechen allerdings gegen die Lebermoos-Hypothese.

Nach transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen (TEM) verfügen die gebänderten Röhren, die sich als terrestrische Mikrofossilien im Silur und U-Devon finden und üblicherweise Nematophyten zugeordnet werden, über homogene Wände ohne spezielle Ultrastruktur. Die grobe Morphologie der Wände ist aber sehr unterschiedlich, was darauf deutet, dass die Röhren entweder von völlig unterschiedlichen Organismen stammen, oder innerhalb desselben Organismus sehr variabel waren. Große Unterschiede im Vergleich zu den Tracheiden gleich alter Gefäßpflanzen! Die ultrastrukturellen Befunde sprechen für eine Zuordnung der mikrofossilen gebänderten Röhren zu den Nematophyten. Dies waren offenbar **heterotrophe Organismen mit einer pilz-ähnlichen Ökologie. Die hyphenartigen Röhren dienten wohl der Verankerung der Organismen sowie dem Transport von Nährstoffen** (Palaios 24, 167).

Prototaxites-Problem: Die Hypothese, dass die Prototaxiten riesige Pilze darstellen, hat sich aber nicht bestätigt. In Dünnschliffen wurden die für Pilze typischen Sporentypen (Basidiosporen) nicht gefunden (GFMB).

Eine Hypothese vermutete sogar, dass es sich bei den Prototaxiten um eingerollte Matten thallöser Lebermoose handelte, die auf dem Land wuchsen und z.B. bei Regen und Stürmen vom Untergrund abgelöst und eingerollt wurden. Die obersten Schichten des Thallus verrotteten rasch, die Matten wurden von den darunter liegenden Schichten und Rhizoiden gebildet. So könnte sich auch erklären, weshalb gelegentlich Reste anderer Landpflanzen in den Prototaxiten gefunden wurden. Auch sind die Filamente in den Prototaxiten viel größer als diejenigen moderner Pilze (American Journal of Botany 97 (2): 268-275).

Die Mikrostruktur sich zersetzender Lebermoose, Nematophyten und Prototaxiten ähnelt einander (sich überkreuzende röhrenförmige Filamente). Bei modernen thallösen Lebermoosen entsteht dieser Effekt dadurch, dass sich die obere Schicht des Thallus zersetzt, während die widerstandsfähigeren Rhizoide und das Bindegewebe zunächst erhalten bleibt.

Isotopenstudien (C12/C13-Ratio) hatten für eine Zugehörigkeit der Prototaxiten zu den Pilzen gesprochen (in dem Sinne, dass sich Prototaxiten wie Tiere heterotroph ernährten und nicht wie Pflanzen durch Photosynthese), aber auch die Lebermoos-Hypothese ist mit diesen Isotopendaten kompatibel (American Journal of Botany 97 (2): 268-275), ebenso die Flechtenhypothese (vgl. Fossilien 5/2017: 14) Unterdevonisches *Prototaxites*-Material war im übrigen nicht Gegenstand der im Rahmen der Lebermoos-Hypothese durchgeführten Untersuchungen und TAYLOR et al. widersprachen anno 2010 massiv dieser Hypothese.

Fazit: auch im Jahr 2010 ist sowohl die Identität der Nematophyten, der Prototaxiten wie auch die Frage der Zugehörigkeit der Prototaxiten zu den Nematophyten letztendlich ungeklärt.

Inzwischen zeichnet sich immerhin ab, dass Nematophyten wie *Prototaxites* tatsächlich voll terrestrisch lebten (also nicht submers!), wohl auch teilweise in einigem Abstand von den dicht mit niederen Pflanzen besiedelten Uferzonen. Sie waren überwiegend säulen-/spargelförmig, konnten sich aber auch verzweigen. Am plausibelsten erscheint die Hypothese, dass es sich um symbiontische, flechtenartige Organismen gehandelt könnte aus Pilzen und Algen, die an ihrer Oberfläche Photosynthese betrieben und allmählich in die Breite (Durchmesser bis 1,3 m) und vor allem in die Höhe wuchsen, wodurch sich die konzentrischen Ringe erklären (eventuell

jahreszeitlich oder aus anderen Gründen zyklisch bedingt). Die enorme Stabilität war u.a. wegen der heftigen Tropenstürme erforderlich und erklärt, wieso die Nematophyten z.B. nach einer Transgression oder Sturmflut ohne zu zerfallen kilometerweit ins offene Meer heraustransportiert werden konnten, wo sie sich teilweise in küstenfernen Sedimenten finden (so im Unterdevon im Emsquarzit). Die Symbiontenhypothese erklärt den Größenwuchs (Vergrößerung der photosynthetisch aktiven Oberfläche) und das Aussterben im höheren Devon unter der Konkurrenz der größer werdenden Landpflanzen (ein rein heterotroph lebender Organismus wie ein Pilz hätte von der Zunahme der Landpflanzen dagegen eher profitieren müssen). Auch der konzentrische Bauplan spricht zugunsten der Symbiontenhypothese: indem der Prototaxit wuchs, starben die photosynthesefähigen Symbionten in den tieferen Schichten aus Lichtmangel ab, nur die äußerste Schicht blieb photosyntheseaktiv und wuchs weiter in die Breite. Skelettanteile der abgestorbenen Algenschläuche bildeten dabei das stabile innere Gerüst. Die Vermehrung könnte wie bei Flechten vegetativ erfolgt sein – daher finden sich keine Sporen. Unterschiedliche C12/C13-Isotop-Verhältnisse bei Prototaxiten könnten dabei auf unterschiedlichen Photosymbionten beruhen. Auch manche heutigen Flechten verfügen über verschiedene oder sogar im Zeitverlauf wechselnde Photosymbionten; die Art und Form der Flechte wird dabei von der Pilzkomponente und nicht von den Photosymbionten bestimmt. Verrottendes Pflanzenmaterial könnte dagegen der Pilzkomponente (heterotroph) als Ernährungsgrundlage gedient haben (Fossilien 5/2017: 14).

land-land oord

LANDPFLANZEN: Im Ashgill weitere lebermoosartige Sporen; jedenfalls konnte an Funden aus dem U-Devon bewiesen werden, daß der Sporentyp, der ab dem O-Ordov. nachweisbar ist, zu lebermoosartigen Pflanzen gehört [*Tetraedraletes*]; *Dyadospora* aus dem Ashgill mit großer ultrastruktureller Ähnlichkeit zu rezenten Lebermoosen. Lebermoose müssen auch die Grundlage für die ersten Landtiere vor 448 MA (s. Arthropoden) gelegt haben. Man bezeichnet diese Phase der Landpflanzenentwicklung als "Eoembryophyticum", das mit Auftreten der Psilophyten vom Eotracheophyticum abgelöst wird. 1997 wurde ein 450 MA altes Lebermoos beschrieben, das aber offenbar nicht allgemein anerkannt ist.

Nach neueren Angaben (2009) treten die ersten triletten Sporen (die für das Vorhandensein von Tracheophyten sprechen) in Gondwana bereits im mittleren Katian (etwa Caradoc-Ashgill-Grenze) auf, andernorts aber stellenweise sogar erst im frühen Wenlock (s. unter „M-Ordov.“).

Frühe Chronologie der Landpflanzen s. U-Gotlandium
Lebermoos-Tausendfüßer-Assoziation s.u.

Zunahme des Tonsteinanteils in fluviatilen Sedimenten ab dem O-Ordovizium

Der Tonanteil (Partikel bis 0,063 mm) von 704 fluviatilen, terrestrischen Ablagerungen aus der Zeit zwischen 3,5 MrA und 300 MA (weltweit) wurde bestimmt und statistisch ausgewertet. Während dieser Anteil im Archaikum bei median 1,0 % lag (Spanne: 0 – 14 %), stieg er im Karbon auf median 26,2 % (Spanne: 0 – 90 %) an. Der Anstieg begann im O-Ordov.; der Tonanteil lag schon im O-Ordov./Silur 1,1 Größenordnungen über den Werten der vorausgehenden 3 MrA; im U- und M-Devon bei 1,3, im O-Devon und U-Karbon bei 1,45 und im O-Karbon bei 1,75 Größenordnungen über dem Mittelwert aus der Zeit zwischen Archaikum und M-Ordovizium.

Der Anstieg im Devon wird mit der Ausbildung tieferreichenderer Wurzelsysteme in Verbindung gebracht, ab O-Devon mit den ersten richtigen Wäldern. Die Wurzeln stellten einen erheblichen Schutz vor Erosion in Flussebenen (durch Wasser und Wind) dar und trugen erheblich zur Retention der Feinbestandteile bei.

Höhere Pflanzen sind allerdings keine zwingende Voraussetzung für die Bildung von Tonbestandteilen. Sie können auch mechanisch, abiotisch, durch Mikroben oder Pilze entstehen im Rahmen der Silikatverwitterung vegetationsloser Oberflächen – daher bildeten sich schon im Archaikum (geringe) Tonanteile, auch in Abwesenheit jeglicher Vegetation. Wurzeln führen allerdings zu beschleunigter Verwitterung (u.a. auch durch organische Säuren, Chelate, symbiotische Beziehungen mit Cyanobakterien und Pilzen). Die Pflanzen verlangsamten außerdem die Fließgeschwindigkeit von Wasser (was Sedimentation fördert) und behindern vor allem die Erosion durch Wind, der sonst die feinsten Bestandteile herausweht. Dadurch bleibt ein höherer Anteil der Feinbestandteile auf dem Festland; es wird ein geringerer *relativer* Anteil ins Meer gespült (was nicht ausschließt, dass absolut gesehen mehr Tonbestandteile ins Meer gelangen, weil viel mehr auf dem Festland produziert werden).

Die frühen Landpflanzen des O-Ordov. und Silur hatten noch keine ausgeprägten Wurzelsysteme, so dass der Anstieg des Tonanteils um mehr als eine Größenordnung in dieser Zeit nicht den Auswirkungen von Wurzeln angelastet werden kann. Die kleinen Pflänzchen dürften aber die Winderosion behindert haben und die Fließgeschwindigkeit von Wasser reduziert haben, und so auch ohne richtige Wurzeln dazu beigetragen haben, dass die Tonminerale vor Ort blieben und nicht weggeweht oder weggespült wurden. Selbst diese kleinen Pflänzchen hatten damit schon erheblichen Einfluss auf das Verhalten von Flüssen und die Sedimentation in den Flussebenen und damit auf die Gestalt der Landschaft. Ohne Vegetation besteht die Sedimentation in Flussebenen fast ausschließlich aus Sand und Kies.

Mit der Ausbildung von Wurzeln im Devon nahm dann die Verwitterung und Bildung von Feinbestandteilen deutlich zu. Am Anfang der Besiedlung alluvialer Ebenen durch Landpflanzen stand also die **Retention** von Tonmineralien durch die kleinen Landpflanzen (ohne richtige Wurzeln), in der weiteren Entwicklung trugen dann die Pflanzen mit ihren Wurzeln aber selbst erheblich dazu bei, dass mehr Tonbestandteile gebildet wurden, d.h. Produktion und Retention stiegen an (Sci. 359: 994 + 1022).

Eigene Anmerkung: Die zeitliche Auflösung in der Graphik B der Originalarbeit lässt darauf schließen, dass im M-Ordov. noch keine relevante Vegetation in den Flussebenen bestand. Die meisten Einzelwerte im Kambrium und Ordovizium liegen bei 0 bis 2 %. Über das Kambrium verteilt gibt es sechs Einzelwerte zwischen 4 und 8 %, im frühesten Ordovizium einen Einzelwert von 6 %, im M-Ordov. aber nur insgesamt drei Werte, jeweils um 1 %. Im O-Ordovizium gibt es dann einen einzelnen Wert bei 0-1 %, einen bei 5 %, einen bei 10 % und zwei bei 13 %. (Hinweis: Auch in der Folgezeit – selbst im Karbon – gibt es einen erheblichen Anteil von Werten zwischen 0 und 1 %).

Im U-Silur liegen die Maximalwerte dann bei 20 %, im Bereich der Silur-Devon-Grenze gibt es einen Wert von 80 % und einen weiteren von etwa 93 %.

Die Daten sprechen dafür, dass es jedenfalls in den untersuchten Gebieten im M-Ordov. noch keine relevante Landvegetation gab, die sich auf die Bildung und/oder Retention von Tonbestandteilen in Flussebenen auswirkte. Allerdings wären mehr fluviatile Sedimente aus dem U- und M-Ordov. zu beproben, um sichere Aussagen zu treffen (aus dem M-Ordov. lagen nur Proben von drei Stellen vor)..

tier-tier oord

SCHWÄMME: Auftreten der (früher zu den Tabulata gestellten) **Chaetetida = Tabulospongida:** ab Ashgill; früher nur bis Perm angegeben, fraglich im Eozän; 1975 in Höhlen bei Jamaica, später auch anderswo, rezent nachgewiesen; eindeutige Schwämme mit kombinierten Merkmalen der Kalkschwämme (Kalkskelett) und Weichteilmerkmalen der Demospongiae. Schon im ob. Perm tritt die rez. Gattung *Ceratoporella* auf. Neben den **Stromatoporen** spielen diese Schwammtypen im Gotl. und Devon eine große Rolle als Riffbildner.

MICROCONCHIDA inc. sed. (ad Lophophorata?: O-Ordovizium bis Bathon; kleine, spiralig eingerollte, überkrustend wachsende Röhren ähnlich Wurmrohren mit lamellären Calcit-Schalen. Früher als Polychaeten (*Spirorbis*) fehlklassifiziert; die Feinstruktur zeigt erhebliche Unterschiede. Alle „*Spirorbis*“, die älter sind als Kreide, gelten nun als Microconchida (s. Wikipedia). Im Gegensatz zu den marinen „echten“ *Spirorbis* kommen die Microconchen-„*Spirorbis*“ von Devon bis Trias auch in nicht-marinen Ablagerungen und sogar im Süßwasser vor. Entstanden im flachmarinen Milieu, wanderten sie ab dem Wenlock auch in randliche Brackwasserzonen ein, das Süßwasser wurde im U-Devon von ihnen besiedelt. Im Süßwasser sind sie bis in die Obertrias nachweisbar; die letzten Nachweise von Microconchiden im Jura sind allesamt marin (Aussterben im oberen Bathon).

„Echte“ *Spirorbis* werden erst in der Oberkreide häufig; Nachweise im Jura sind fraglich. Es handelt sich somit um konvergente Entwicklungen zwischen Microconchida und einer Linie der Polychaeten, die zu „echten“ *Spirorbis* führt.

Die Zugehörigkeit der Microconchida ist umstritten; manche betrachten sie als Lophophorata, andere als eine Ordnung der Tentaculiten (J Pal. 85: 757), die ihrerseits fraglich zu den Mollusken gestellt werden, andererseits aber aufgrund von Details im Bau der Calcit-Schalen selbst mit Lophophoraten (wie Brachiopoden und Phoroniden) in Verbindung gebracht werden.

Endobiotische Tentaculitoiden lebten vom O-Ord. bis Karbon symbiontisch mit Korallen, Bryozoen, Crinoiden, Stromatoporen und Chaetetiden (Palaios 31: 440).

moll-moll oord

MOLLUSCA:

Wiwaxiiden (Stamm-Mollusken?) noch im M-Ordovizium (Dapingian – Darriwillian) Portugals (Sci. Nat. 106: 27).

?Scaphopoda: erster (vermeintlicher) Nachweis der Grabfüßer (*Rhytidentalium* im mittl. Caradoc), neuerdings aber als Rostroconchia interpretiert (s.u.); weitere Gattungen folgen erst im ob. Siegen (*Prodentulum*, bis Callov) und O-Devon. Rez. ca. 350 (naA 500) Arten, fossil 300 Arten/32 Gattungen (größte: 60 cm lang, Karbon; rezente Arten 2 – 15 cm). *Laevidentalium* nach älteren Angaben ab Ordov., nach Sepk-Datei erst ab Ladin, *Dentalium* erst ab Kreide (Maastricht), *Antalis* ab Dan. Maximum in der Kreide, heute bis mehrere tausend Meter Meerestiefe verbreitet. Kiemen fehlen, Atmung über gesamte Körperoberfläche.

Nach neuen Studien (Palaeont. 49, 1357) sind echte Scaphopoda erst ab höherem Paläozoikum nachweisbar; sie leiten sich von conocardioidealen Rostroconchia des Devons oder Karbons ab. Angaben über (vermeintliche) ältere Scaphopoda beruhen demnach darauf, dass sich der Trend zu röhrenförmigen Schalen mehrfach bei benthischen Mollusken des Paläozoikums ergab („Scaphopodisation“): zunächst im Kambrium bei Helcionelloiden wie *Yochelcionella*, *Eotebenna*; später dann bei den pseudo-scaphopoden ribeiroiden Rostroconchien (*Janospira*, *Jinonicella*, *Rhytidentalium*), die aber ebenfalls nicht näher mit den Scaphopoden verwandt sind (abweichende Drehung des Protoconch); die echten Scaphopoden leiten sich dann von den conocardioidealen Rostroconchia ab.

arth-arth oord

ARTHROPODA:

„Kambrische Taxa“ wie der Naraoiide *Soomaspis*, ein mariner Lobopode sowie ein multisegmentiertes rätselhaftes Fossil „kambrischer“ Erscheinung finden sich noch an einer Weichkörperfossil-Fundstelle (Burgess-Shale-Typ) im Hirnantian Südafrikas (Soom Shale). Die Fauna, die neben den wenigen kambrischen Relikten von modernern paläozoischen Elementen dominiert wird, könnte ein Refugium nach der zweiten Phase der Hirnantian-Extinktion in einem Kaltwasser-Setting darstellen (GABBOTT et al., JGS 174, anno 2017).

Trilobiten erlangen zunehmend die Fähigkeit, sich bei Gefahr einzurollen (Reaktion auf zunehmende Fressfeinde, bes. Cephalopoda und erste kiefertragende Fische). Während im Kambrium und Ordovizium ein deutlicher faunaler Provinzialismus bei der Trilobiten vorherrschte, verringerte sich dieser ab dem Silur. Neben Exemplaren von *Triarthrus eatoni* aus dem O-Ordov. von New York – bekannt durch die perfekte pyritisierte Erhaltung mit Gliedmaßen und Antennen – wurden erstmals Eier gefunden (als Beweis, dass die Trilobiten eierlegend waren).

Marrellomorpha: Der Marrellide *Furca* im O-Ordovizium Marokkos (Ktaoua-Formation, Caradoc bis Ashgill), *Enosiaspis* (ad Acercostraca) aus dem Tremadoc der Fezouata-Biota.

Chelicerata:

Bei den **Xiphosura** im O-Ordov. Kanadas (445 MA) *Lunataspis* bereits mit großer Ähnlichkeit zu rezenten Limulinen, ebenfalls in marinen Küstenhabitaten lebend (Palaeont. 51, 1). Kladistisch noch basaler steht aber *Kasibelinurus* aus dem Unterdevon.

O Xiphosurida (80 fossile Arten) sowie Superfamilie Limuloidea (und wahrscheinlich auch Familie Limulidae) aber erst ab Tournai (Sci. Rep. 9: 17102).

Im Laufe des Ordov., wahrscheinlich aber schon im O-Kambrium, erschienen die **Chasmataspidida** (?O-Kambrium, Ordov. bis M-Devon), eine artenarme systematisch unklare Gruppe, die kladistisch irgendwo zwischen Xiphosuren und Eurypteriden/Skorpionen/Arachniden steht. Abstammung evtl. von Emeraldelliden (M-Kambrium) (Palaeont. Zeitschrift 75, 253). In neueren Kladogrammen Schwestergruppe der Eurypteriden (BMC Evolutionary Biology 2015; 15: 169).

In ca. 460 MA alten Fluß- und Seesedimenten der Barrowdale Formation des Caradoc (Lake District) wurden Spurenfossilien gefunden, die von einem kleinen länglichen Arthropoden (**?Hundertfüßer**) mit einer Vielzahl von Beinen stammen müssen; Trockenrisse bestätigen die terrestrischen Verhältnisse und geben einen Hinweis darauf, daß die betreffenden Tiere den aquatischen Lebensraum der Süßwasserseen zumindest zeitweise verließen. Wahrscheinlich

erfolgte die Besiedlung des Landes von Süßwasserseen aus, zumal Süßwasser gewisse Voradaptationen (z.B. im Salzhaushalt) erforderte (Ichnogenera *Diplichnites*, *Diplopodichum*).

In mind. 448 MA altem Sandstein aus ehemals trockenem Erdreich (260 km von der damaligen Küste entfernt) wurden 1987 fossile Erdhöhlen von Landtieren (die Indizien sprechen für **Tausendfüßer**) entdeckt (Pennsylvanien). Die betreffenden Tiere mußten mit Sicherheit luftatmend sein; zur Aufrechterhaltung der Nahrungskette müssen Landpflanzen (Moos, Lebermoose) existiert haben, deren Sporen in gleichalten (Ashgill-)Schichten weiter südlich in Nordamerika gefunden wurden. Auch RNA-kladistische Befunde sowie fragl. Funde aus dem M-Kambr. sprechen für ein hohes Alter der Myriapoden.

Ebenfalls aus dem Ashgills Pennsylvaniens stammt eine im Jahr 2001 beschriebene Ichnospezies (Gänge, die zur Zeit der Bodenbildung angelegt wurden) *Scoyenia beerboweri*, die von einem bilateralsymmetrischen Tier mit diskontinuierlichem Wachstum (wie Arthropoden) angelegt wurde. Fossilisierte Faecalpellets belegen, dass es sich um Sedimentfresser handelte, so dass es sich um Tausendfüßer gehandelt haben dürfte. Die Vegetation in dieser Region ist nicht bekannt (nur ein problematischer pflanzenähnlicher Abdruck wurde gefunden), Lebermoossporen sind aber in Schichten dieses Alters weit verbreitet. Das Ausmaß der chemischen Verwitterung und die C-Isotop-Zusammensetzung lassen aber auf eine relativ geringe pflanzliche Biomasse schließen. **Man geht daher heute von einer Lebermoos-Tausendfüßer-Assoziation im höheren Ordovizium aus, die während eines globalen Treibhaus-Klimas lebte und die präkambrisch-kambrischen mikrobiellen Matten aus Flechten und Algen ersetzte** (Palaeont. 44, 209).

Heute sind Tausendfüßer mit ca. 60000 Arten vertreten. Nach molekularkladistischen Untersuchungen müssen sie bereits im Ordovizium/Gotlandium eine erhebliche Kladogenese durchlaufen sein, und viele rez. Ordnungen müssen bereits im Laufe des Paläozoikums entstanden sein; die meisten heutigen Tausendfüßergruppen sind klein und hatten daher auch in der Vergangenheit eine geringere Chance der fossilen Überlieferung. Aus dem Paläozoikum sind daher (mit Ausnahme der Microdecomplicidia) nur recht große, robuste Formen überliefert (Kongressabstract).

HEMICHORDATA: weiterhin starke Ausbreitung und Diversifikation der **Graptolithen**; Schieferbildung. An einer Fundstelle erwiesen sich 440 MA alte Graptolithen noch als flexibel, das Originalmaterial (wohl Kollagen) war allerdings nicht mehr nachweisbar (Sci. 307, 1852). Phylogenetischer Flaschenhals der Graptoloidea während der Hirnantian-Massenextinktion.

Die Extinktionsraten der Graptolithen waren stark von Umweltfaktoren (wie Klimaveränderungen) abhängig, wahrscheinlich über das Mikrophytoplankton vermittelt. Die Extinktion während der ordovizischen Vereisungen betraf vor allem langlebige, ältere Arten; nach dem Übergang zum Treibhausklima des Silurs blieben die Aussterberaten sowohl für junge wie alte Arten hoch (PNAS 113: 1498).

fisc-fisc oord

AGNATHA:

Eine Fundstelle mit Weichteilerhaltung (Soom Shale, Hirnantian Südafrikas) ermöglichte den Nachweis eines nicht-gepanzerten Agnathen (bis 11 cm lang, perfekt erhalten mit Augen, Kiemenapparat und Leber). Dies ist auch eine von nur vier Fundstellen weltweit, die Weichkörperfossilien von Conodontentieren überliefert. (GABBOTT et al., s.o.)

Cephalaspidiformes vom unt. Caradoc (zunächst nur ein unbenanntes Taxon) bis Givet (lt. Sepkowski-Datensatz; insgesamt 15 marine Gattungen Cephalaspidiformes; ad Cephalaspidomorpha, 26 marine Gattungen, wobei in diese auch die Myxiniformes und Petromyzontiformes integriert wurden, so dass die Cephalaspidomorpha als eine paraphyletische Klasse basaler Agnatha bis rezent zu führen sind).

Die Cephalaspidomorpha umfassen außerdem: Anaspida, unt. Llandovery bis U-Karbon; 2 Gatt.; Atelaspidiformes, Wenlock – Pridoli, 3 Gatt.; Birkeniiformes, Wenlock – Pridoli, 3 Gatt.; nur marine Gatt. berücksichtigt).

Heterostraci i.e.S. (mit Arandaspida und Astraspida zu Pteraspidomorpha zusammengefasst) durchliefen im Silur und Devon eine starke Radiation (insgesamt ca. 300 Arten bekannt). Im Unterschied zu Astraspida und Arandaspida nur eine einzige Ausströmöffnung der Kiemenkammern auf jeder Kiemenseite. Alle Heterostraci haben eine große ornamentierte Dorsalplatte, eine oder mehrere Seitenplatten und mehrere große Ventralplatten.

Ernährungsweise strittig; Heterostraci verfügen über zahlreiche sich überlappende knöcherne Platten an der Mundöffnung, aber ohne Anzeichen von Abnutzung (kein Abrieb an den Kanten), so dass diese offenbar nicht zum Ergreifen von Beute benutzt wurden. Die Oralplatten tragen feine spitze Dentikel, die nach außen weisen und die Aufnahme größerer Beutetiere behindert hätten. Daher wird vermutet, dass die meisten Heterostraci dicht über dem Meeresboden im Wasser treibende Beutepartikel aufnahmen oder den weichen Meeresboden durchpflügten, aber keine großen Beutestück aufschnappten (BENTON 2007). Pteraspidomorpha lebten im späten Ordovizium bevorzugt in den Flachwasserregionen der Meere (Palaios 20, 518).

4 Hauptgruppen der Heterostraci (nach BENTON 2007):

Cyathaspidiformes (komplett mit Knochenplatten und Schuppen gepanzert), z.B. *Anglaspis*; letzterer ohne Anzeichen von Flossen: nur seitliche Schlängelbewegungen, wegen des Gewichtes des Knochenpanzers wohl unbeholfener Schwimmer

Amphiaspidiformes (alle Elemente des Kopfpanzers verschmolzen; Augen reduziert oder völlig verloren; evtl. lebten sie teilweise im Sediment eingegraben; einige Arten wie *Eglonaspis* mit schnorchelförmiger Röhre, die aus dem Sediment herausragte)

Pteraspidiformes (U- und M-Devon, ca. 25 Gatt.; starke Formenvielfalt des Kopfpanzers)

Psammosteiformes (abgeflachter Körper, deutlich größer als andere Heterostraci, bis 1,5 m breit; schuppenartige Platten zwischen den Hauptknochenplatten; dorsoventrale Abflachung mit Verlagerung des Mundes nach vorn oben; Augen weit auseinanderstehend, z.B. *Drepanaspis*)

Neben den Heterostraci erstmals auch **Thelodontiden** (unt. M-Caradoc bis Frasn) nachweisbar. Thelodontiden haben einen Magen, aber noch keine Kiefer; Maul und Rachen waren mit Plättchen und Dentikeln belegt. Thelodonten stehen den Gnathostomen offenbar sehr nahe. Weitere Thelodontenreste aus dem Ashgill Sibiriens, artikulierte Thelodontenfossilien ab Llandovery (U-Gotl.). Der Körper der Thelodontiden war mit winzigen stacheligen Schuppen bedeckt, ähnlich heutigen Haien. Kladogramm s. M-Kambrium.

Conodonten: starke Zunahme; *Promissum pulchrum* (Südafrika) als ca. 40 cm langes, bis auf das dorsale Körperende vollständig erhaltenes Conodontentier (s. M-Kambrium). Conodonten aus dem Caradoc Colorados zeigen verschiedene Dentinvariationen. Weichteilerhaltung im Soom

Shale (Hirnantian, Südafrika) erlaubt die Einordnung oberhalb von Neunaugen und Schleimfischen aufgrund ihres mineralisierten Hautskeletts (GABBOTT et al., s.o.)

GNATHOSTOMATA: erstes Auftreten der kiefertragenden Fische: im unt. M-Caradoc Colorados älteste Schuppen von Knorpelfischen (Nat. 379, 628), Stamm-Gnathostomen (z.B. *Eleocheira glossa* als abgeleiteter Stamm-Gnathostome; Palaeont. 48, 31). In gleich alten Schichten fanden sich auch Reste, die vermutlich von Acanthodiern stammen, daneben Heterostracern, Pteraspidomorpha, Conodonten sowie die ältesten Thelodonten (s. Agnatha). Die Kiefer ermöglichten den Gnathostomata, ein weites Spektrum räuberischer Formen zu entwickeln.

Die Funde belegen, daß die Radiation der Fische bereits im Ordov. und nicht (wie früher angenommen) im Gotl. erfolgte. Im unt. M-Caradoc waren bereits vertreten:

Agnatha: Arandaspida, Astraspida, Heterostraci i.e.S. (zusammen: Pteraspidomorpha),
Cephalaspidoformes, Thelodonten, Conodonten

Gnathostomata: Chondrichthyes (erster Nachweis Chondrichthyes-spezifischer Schuppen)
Stamm-Gnathostomata; fraglich: Acanthodii

Die Entstehung des Unterkiefers ist noch immer ungeklärt. Hox-Gene behindern die Unterkieferbildung; offenbar hat also der Verlust der Hox-Expression im Bereich des ersten Kiemenbogens bei frühen Gnathostomen die ventrale Verknorpelung des ersten Bogens gefördert und so zur Bildung des ventralen Unterkieferknorpels geführt. Ging man bisher davon aus, dass die Kiefer durch Modifikationen von Kiemenbögen entstanden, wird neuerdings auch diskutiert, dass sich das ventrale Mandibularskelett durch Vergrößerung einer dorsalen mandibulären Struktur gebildet hat, die dem Velum der Osteostraken und modernen Neunaugen ähnelte; danach wäre der Unterkiefer aus einem velarähnlichen Knorpel hervorgegangen, nachdem die Hox-Expression im ersten Kiemenbogen verloren ging (Nat. 416, 386).

Auch BENTON (2007) geht davon aus, dass die klassische Kiemenbogentheorie zu einfach ist und die Entstehung der Kiefer komplexer verlief; so entwickeln sich die Kiemenblätter der Neunaugen medial an den sie tragenden Skelettelementen, die Kiemen der Gnathostomen dagegen lateral der Kiemenbögen. In der Ontogenese entwickeln sich die Kiefer aus Zellen, die aus der Neuralleiste stammen. Entsprechende Zellen der Neunaugen entwickeln sich dagegen zur Oberlippe und zum Velum. Das Entwicklungsmuster der Gnathostomen wurde offenbar völlig neu organisiert. Bei Mäusen besitzt andererseits der erste Kiemenbogen eine mandibuläre und eine maxillare Verdickung, aus denen sich der Meckelsche Knorpel und das Palatoquadratum entwickelt. Als Fazit ist festzuhalten, dass die Abstammung der Kiefer letztendlich noch immer ungeklärt ist. Das Palatoquadratum ist auf unterschiedliche Weise mit dem Neurocranium verbunden (Neurocranium = Hauptteil des Schädels, der das Gehirn und die Sinnesorgane umgibt).

Voraussetzung für die Entwicklung der Kiefer der Gnathostomen war die Trennung der Riechorgane. Tunicaten und Lanzettfischchen weisen noch keine eindeutigen Homologe zu den Riechorganen und der Adenohypophyse der Vertebraten auf. Vermeintliche Homologe der Adenohypophyse der Lanzettfischchen sind Endoderm-Abkömmlinge – und scheiden damit aus (die Adenohypophyse der Cyclostomata und Gnathostomata stammt vom Ektoderm).

Cyclostomata (die nach modernen DNA-kladistischen Untersuchungen als Monophylum gelten, mit sekundärer Vereinfachung der Schleimfische als Anpassung an ihre Lebensweise) besitzen eine einzige, in der Medianebene gelegene Nasenöffnung, die sich nach vorn bei den Schleimfischen und nach hinten bei Neunaugen öffnet. Die Nasenöffnung selbst stellt den Eingang in eine Röhre dar, in die sich sowohl das mediane Riechorgan wie die Adenohypophyse öffnen. Bei Gnathostomen öffnen sich dagegen zwei separate Riechorgane in zwei getrennte Nasenöffnungen, was als Voraussetzung für die Entstehung der Kiefer gilt und dem Unterkieferbogen die Möglichkeit einräumte, sich nach vorn auszudehnen.

Sowohl Riechorgane wie Adenohypophyse entwickeln sich embryonal aus sog. Plakoden, das sind Verdickungen des Ektoderms, aus denen sich verschiedene Sinnesorgane ableiten. Bei Cyclostomata sind die Plakoden für das Riechorgan und die Adenohypophyse in einer einheitlichen nasohypophysealen Platte unterhalb der Oberlippe vereinigt; daraus entsteht dann der nasohypophyseale Komplex, der im Verlauf der weiteren Ontogenese nach dorsal wandert. Gnathostomen haben dagegen keine gemeinsame nasohypophyseale Platte mehr, sondern drei unabhängige Plakoden (zwei für die Riechorgane, eine für die Adenohypophyse).

Die Situation der Cyclostomata scheint dabei nicht abgeleitet zu sein, sondern der Ausgangszustand der Vertebraten, da auch die kieferlosen Ostracodermen (480 bis 370 MA) nur eine (mediane) Nasenöffnung aufwiesen, was auf einen Entwicklungsmodus deutet, der den Cyclostomata entspricht. So besaßen beispielsweise Anaspida und Osteostraci einen nasohypophysealen Komplex ähnlich den Neunaugen. Die Heterostraci und Galeaspida hatten dagegen bereits paarige Riechorgane, die allerdings bei den Galeaspida noch eng mit der Adenohypophyse verbunden waren. Die Nasenöffnung war aber weiterhin einheitlich, allerdings bei ihnen groß und breit; dies deutet in der Ontogenese auf ein breiteres nasohypophyseales Feld.

Keiner der modernen Gnathostomen weist in seiner Entwicklung noch ein nasohypophyseales Feld auf. Der Verlust einer gemeinsamen nasohypophysealen Röhre (die bei Neunaugen blind endet, während sie sich bei den Schleimfischen in den Pharynx fortsetzt) und die Entstehung von zwei getrennten Nasenöffnungen stellen eine Voraussetzung für die Entwicklung von Kiefern (Nat. 493: 169 + 175).

- Cyclostomata: 1 kleine Nasenöffnung, 1 hypophyseale Platte mit 2 Plakoden
- Anaspida: 1 kleine dorsale Nasenöffnung, 1 hypophyseale Platte mit 2 Plakoden
- Heterostraci: paarige olfaktorische Organe, aber eine große gemeinsame Nasenöffnung (Indiz für breite nasohypophyseale Platte mit 3 Plakoden)
- Galeaspida dto. (Adenohypophyse vom Nasensack getrennt; Adenohypophyse öffnet sich zur Mundhöhle)
- Osteostraci: 1 schmale dorsale Nasenöffnung ähnlich Neunaugen (schmales hypophyseales Feld, aber mit 3 Plakoden) (die neunaugenähnliche Situation gilt dabei als sekundäre Entwicklung)
- Gnathostomata: 2 Nasenöffnungen, drei separate Plakoden, kein nasohypophyseales Feld

Die Monophylie der Cyclostomata steht inzwischen außer Zweifel. Merkmale, die auf eine basalere Stellung der Schleimfische deuteten, gehen auf sekundäre Reduktion zurück. So fehlen beispielsweise Linsen, Milz und Seitenliniensystem, sie entwickeln sich aber transient in der Ontogenese. Schleimfische sind dann aufgrund ihrer speziellen Lebensweise weiter vom Ausgangszustand abgeleitet als Neunaugen, weil die craniofaciale Entwicklung nach der ersten, mit den Neunaugen gemeinsamen Phase andere Wege ging.

Voraussetzung für die Entstehung der Gnathostomata war somit eine grundlegende Umorganisation des craniofacialen Entwicklungsmodus der Cyclostomata hin zur Diplorhinie als Grundvoraussetzung für die Entwicklung der Kiefer und eines prächordalen Craniums (Nat. 493: 169 + 175).

Auch das Problem der Bogengänge ist gelöst: Schleimfische haben nur einen Bogengang, Neunaugen und Ostracodermen zwei, Gnathostomen zusätzlich einen lateralen Bogengang, also drei Bogengänge. Der Zustand der Schleimfische beruht auf Nichtentwicklung des zweiten Bogenganges, also auf sekundärer Reduktion, wie eine embryologische Studie zeigte (Nat. 565: 347).

Genetische Voraussetzungen der Knochenbildung:

Im Jahr 2014 wurde das komplette Genom einer Pflughnasenchimäre (*Callorhinchus milli*; Südaustralien, Neuseeland) (Holocephali: Chimaeriformes: Callorhinchidae; Gattung *Callorhinchus* ab Eozän nachgewiesen) publiziert. Es erwies sich als das am langsamsten evolvierende Vertebratengenom (noch langsamer als *Latimeria*, der das am langsamsten evolvierende Gehirn eines knöchernen Vertebraten aufweist) und ist relativ klein (ca. 1,0 Gigabasen). Die langsame Evolution betrifft nicht nur proteinkodierende Gene, sondern auch die Intron-Exon-Organisation (langsamer als bei jedem knöchernen Vertebraten) und interchromosomale Verschiebungen. Die Gründe, warum sich gerade in diesem Taxon das Genom so langsam entwickelte, sind unbekannt.

Die Genomanalyse bestätigte die Schwestergruppenbeziehung zwischen Knochen- und Knorpelfischen.

Im Unterschied zu Haien haben Holocephali nur eine einzige Kiemenöffnung, einen kompletten Hyoidbogen; der Oberkiefer ist mit dem Cranium fusioniert, und die hypermineralisierten Zahnplatten werden nicht ersetzt.

Dem adaptiven Immunsystem von *Callorhinchus* fehlen CD4-Korezeptoren und viele Transkriptionsfaktoren, Zytokine und Zytokin-Rezeptoren der CD4-Linie, während Moleküle des Histokompatibilitätskomplexes MHC Klasse 2 II bereits vorhanden sind.

Ein adaptives Immunsystem auf der Basis von Immunglobulinen, T-Zell-Rezeptoren und MHC-Molekülen war bereits an der Basis der Gnathostomen entstanden. Immunglobulin- und T-Zell-Rezeptorengene sind eng miteinander verbunden, ebenso wie Antigenrezeptor-Gene und bestimmte MHC-Gene; dies deutet auf eine Koevolution in der Entwicklung von Antigen-Präsentation einerseits und Antigen-Erkennung andererseits.

Das Fehlen verschiedener Bestandteile der CD4-Linie in Knorpelfischen deutet auf das Vorliegen eines frühen, primordialen Typs von T-Helfer-Zellen. Die eingeschränkte Funktionalität der Helferzellen könnte die lange Zeitspanne erklären, die Haie für die Ausbildung einer humoralen Immunantwort benötigen.

Knorpelfische repräsentieren damit ein Stadium in der Entwicklung des Immunsystems, bei dem die cytotoxische Immunantwort bereits voll entwickelt war, während sich das T-Helfer-System noch in einem primitiven, weniger funktionstüchtigen Status befindet. CD8 und CD4 wurden demnach zu unterschiedlichen Zeitpunkten in der Evolution als Korezeptoren kooptiert.

Die eingeschränkte Typologie der T-Helfer-Zellen und die abweichenden antigenbindenden Eigenschaften deuten darauf, dass sich Helferzellensystem und dessen Funktionen erst später, in der Stammlinie der Knochenfische, weiter entwickelten, u.a. indem verschiedene Transkriptionsfaktoren, CD4-Korezeptor, FOXP3, CD4-Linien-spezifische Zytokine und Zytokinrezeptoren entwickelt wurden.

Vor ca. 450 MA teilten sich die Gnathostomen in Knorpel- und Knochenfische. Die Knorpelfische teilten sich dann vor ca. 420 MA in Haiartige (Haie, Rochen usw.) und Chimären (Holocephali).

Knorpelfische haben knorpelige Endoskelette, Knochenfische verknöcherte Endoskelette. Kieferlose Vertebraten wie Galeaspida oder Stammgruppen-Gnathostomen wie Placodermen verfügten zwar schon über Hautknochen und perichondralen Knochen; endochondraler Knochen tritt aber nur bei den Knochenfischen auf.

Knorpelfische bilden zwar dermalen Knochen (z.B. Zähne, Hautdentikel, Flossenstrahlen) und kalzifizierten Knorpel; aber abweichend von den Knochenfischen wird der Knorpel nicht durch enchondralen Knochen ersetzt.

Das älteste mineralisierte Gewebe bei Vertebraten findet sich in den Conodonten der Conodontophoriden; es folgt dann früher Hautknochen bei ausgestorbenen Agnatha wie Heterostraci und schließlich perichondraler Knochen (Knorpel umschließend) bei höheren Agnatha wie Osteostraci und Galeaspida sowie Stamm-Gnathostomen wie Placodermen und Acanthodii. Der komplexe Prozess der enchondralen Ossifikation ist aber auf Knochenfische beschränkt.

Das Genom von *C. milli* ermöglichte es nun, die genetischen Grundlagen dieser Prozesse zu analysieren:

Knorpelfischen fehlen die Gene, die Kalzium-bindende Phosphoproteine kodieren; dies dürfte erklären, dass ihr Endoskelett keinen Knochen enthält.

Bei Knorpelfischen sind bereits alle Genfamilien vorhanden, die für die Knochenbildung erforderlich sind, abgesehen von einer Ausnahme: die Familie der sekretorischen Kalzium-bindenden Phosphoproteine (SCPP). Die Gene dieser Phosphoproteine leiten sich durch Tandemduplikation ab von dem Gen Sparc11. Sparc11 selbst war zuvor aus einem altertümlichen Metazoen-Gen (Sparc) durch Duplikation des gesamten Genoms entstanden.

Also: Vor der Dichotomie in Knorpel- und Knochenfische, in der Stammlinie der Gnathostomen (wohl nach den Placodermen), verdoppelt sich das gesamte Genom. Aus dem alten Gen Sparc evolvierte im „Duplikat“ Sparc11.

In der Linie zu den Knochenfischen (nach Abzweig der Linie zu Knorpelfischen und Acanthodii) erfolgte dann eine Tandemduplikation, und aus dem Duplikat von Sparc11 wurde SCPP, das sekretorische Kalzium-bindende Phosphoprotein, das die enchondrale Verknöcherung ermöglichte. Mangels Genen der SCPP-Familie können Knorpelfische keinen enchondralen Knochen bilden. Knockdown-Experimente an Zebrafischen bestätigten diese Zusammenhänge.

Die genetischen Grundlagen der Bildung dermalen und perichondralen Knochens bei Knorpelfischen sind nicht bekannt, man vermutet aber, dass Sparc und/oder Sparc11 dafür verantwortlich sind.

--- Cephalochordata

--- Tunicata

Ab jetzt: Neuralleiste, Plakoden, segmentiertes Gehirn, achsiales Skelett, Kopfskelett, spezialisierte Sinnesorgane

--- Neunaugen und Schleimfische (Genomduplikation auf der Linie zu den Neunaugen: PNAS 110: 16044).

Ab jetzt: MINERALISATION

--- Conodonten

Ab jetzt: HAUTKNOCHEN

--- Heterostraci

--- Galeaspida

--- Osteostraci

Ab jetzt: Kiefer, paarige Körperanhänge, mineralisiertes Skelett

--- Placodermen

Jetzt: komplette Genomduplikation (Sparc führt zu Sparc + Sparc1)

--- Acanthodii + (Holocephali + Elasmobranchia)

Ab jetzt: ENCHONDRALE KNOCHEN

Tandemduplikation: aus Sparc1 wird SCPP

Ab nun vorhanden: Sparc, Sparc1 + SCPP

--- Knochenfische

(Nat. 505: 174).

ACANTHODII: fraglicher Acanthodier aus dem unt. M-Caradoc Colorados. Nach neuen Erkenntnissen sind Acanthodii wohl (ebenso wie Placodermen) paraphyletisch und gruppieren sich um die Stammgruppen der Chondrichthyes und Osteichthyes, bzw. sie stellen die paraphyletische Stammgruppe der Chondrichthyes (vgl. Nat. 502, 188).

KNORPELFISCHE (CHONDRICHTHYES): (rez. 165 Gatt. mit knapp 1000 Arten):

erste Chondrichthyes-spezifische Schuppen aus dem unt. M-Caradoc Colorados; die zweitältesten Reste stammen aus dem Llandovery (U-Gotl.) Sibiriens. Mangels weiterer Funde kann die genaue phylogenetische Stellung dieser frühen Knorpelfische nicht näher bestimmt werden.

Zähne werden erst ab dem U-Devon, vollständigere Skelette, die eine Zuordnung zu den UKL Elasmobranchii (Haie, Rochen) und Holocephali (Chimären) zulassen, ab Unterems (*Doliodus*) gefunden. Elasmobranchii sind mit *Doliodus* zumindest seit Unterems nachgewiesen, Holocephali werden meist ab O-Devon oder U-Karbon angegeben.

Knorpelfische besitzen ein Skelett aus kalzifiziertem Knorpel (=Knorpel, in den Kalziumphosphat eingelagert ist); derartige Knorpel findet sich auch bei Placodermen und zahlreichen Agnathen, aber nur bei Chondrichthyes ist der kalzifizierte Knorpel aus kleinen Prismen aufgebaut. Prismatischer kalzifizierter Knorpel ist ab U-Devon nachweisbar (BENTON).

Statistisch gesehen gehören 99,9 % aller rezenten Vertebrata zu den Gnathostomata. Gnathostomata teilen sich auf in 2 % Chondrichthyes und 98 % Osteichthyes (incl. Tetrapoda). Osteichthyes verteilen sich etwa zur Hälfte auf Actinopterygii (28000 Arten) und Sarcopterygii (incl. Tetrapoden) (Nat. 458, 413).

Concestor 21 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Knochenfische (Osteichthyes) einerseits mit den Knorpelfischen (Chondrichthyes) andererseits; er lebte vor ca. 460 MA um das mittlere Ordovizium herum und war gekennzeichnet durch das Vorhandensein von Kiefern (Gnathostomata).

Hirnantian - Extinktion:

Ausmaß:**72 % der marinen Tierarten****45 – 46 % der marinen Tiergattungen****In zwei Schüben:****--- am Ende des mittleren Ashgills durch starke Abkühlung, Vereisung, Meeresspiegelabfall****--- am Ende des oberen Ashgills (Hirnantian) wegen Erwärmung, wodurch kältedaptierte Taxa erloschen.****Der erste Aussterbeimpuls war viel stärker (angegebene Prozentsätze kombinieren beide Ereignisse)**

(PNAS 113: E 6325)

Nahe der ordovizisch-gotlandischen Grenze erfolgte weltweit ein zweites großes Artensterben, bei dem (im Gegensatz zur kambrisch-ordovizischen Aussterbewelle) bevorzugt Tiefwasserformen betroffen waren. Die UKL Endoceratoidea sowie die O Ellesmerocerida verschwanden ganz. Die Extinktionen unter den Trilobiten, Conodonten, Brachiopoden und Graptolithen erfolgten aber nicht synchron und könnten in Zusammenhang stehen mit Veränderungen im Ausmaß der südpolaren Eisdecke (im heutigen Westafrika gelegen!). Möglicherweise spielte dabei ein rascher Turnover anoxischen Tiefenwassers und die damit verbundene starke CO₂-Freisetzung (getriggert durch die kurzfristige Vereisung) eine entscheidende Rolle (vgl. O-Perm). 57 % der marinen Gatt. starben aus (zum Vergleich: Perm-Trias-Grenze: 72 %, Kreide-Tertiär-Grenze: 47 %).

Die oberordovizische Vereisung war sehr kurzlebig; Ursache könnte eine sehr kurzlebige CO₂-Minderung in der Atmosphäre gewesen sein*. Da die Sonneneinstrahlung im Ordovizium noch 5 % schwächer war, waren insgesamt höhere CO₂-Werte erforderlich, um „Eishaus-Bedingungen“ zu verhindern, und eine kurzfristige CO₂-Minderung würde rascher zu einer Eiszeit führen als heutzutage. Der Meeresspiegel soll während der Eiszeit um 330 m gefallen sein, der Schelf trocknete aus. Conodonten, Trilobiten und Graptolithen konnten sich von dem Artenrückgang nie mehr vollständig erholen.

(* Der CO₂-Gehalt der Atmosphäre lag zwischen dem M-Kambrium und obersten Silur beim 12- bis 17-Fachen des rezenten Wertes; zu Beginn des Karbons ging er dann auf das rezente Niveau zurück, was die karbopermische Vereisung triggerte) (Nat. 449, 198).

Grundsätzlich besteht ein Paradox, dass die Vereisung des Hirnantian bei CO₂-Partialdrücken erfolgte, die weit über den modernen präindustriellen Werten lagen: im Sandbian (460 MA) – also vor der Vereisung - mindestens beim 8-Fachen des präindustriellen Wertes, im Hirnantian (440 MA) noch immer beim 5-Fachen! Untersuchungen an marinem Zooplankton sprechen für eine Zunahme des Temperaturgradienten zwischen Äquator und Polen; im Laufe der Zeit dehnten sich die kühlen polaren Zonen bis zum 40. Breitengrad äquatorwärts aus. Wie in den Eiszeitzyklen des Pleistozäns nahm die durchschnittliche globale Temperatur ab, die Biotope der mittleren Breitengrade wurden stark komprimiert, was die endordovizische Massenextinktion erklären dürfte (PNAS 107, 14983).

Die Tiere waren vor der Extinktion an ein langes Intervall mit angenehmen Temperaturen (etwa modernen äquatorialen Temperaturen entsprechend: Sci. 321, 550) adaptiert und insofern kaum in der Lage, auf die Abkühlung zu reagieren. Etwa 30 % der Familien und mehr als 50 % der Gattungen der marinen Invertebraten verschwanden; daraus lässt sich schätzen, dass mehr als 80 % der Arten verschwunden sein dürften. Ganze Faunenprovinzen gingen unter (Nat. 430, 75).

Aktueller Kenntnisstand (Bild der Wiss. 8/2005 S. 42): Auf ein langanhaltendes „Treibhausklima“ (kontra: thermometrische Messungen an Conodonten: eher günstiges Klima mit modernen äquatorialen Wassertemperaturen um 28 Grad; Sci. 321, 550) folgte eine ca. 1 MA anhaltende Vereisung mit riesigen Eiskappen im Süden Gondwanas; danach war es wieder heiß und feucht (kontra: s.o.; erst im frühen Wenlock wurden wieder moderne äquatoriale Temperaturen erreicht). Das Massensterben erfolgte in zwei Schüben, zunächst zu Beginn der Eiszeit als auch am Ende der Eiszeit; insgesamt verschwanden ca. 80 % der Arten. Dass die Tiere direkt durch die Abkühlung ausstarben, gilt aber als unwahrscheinlich, denn die meisten starben gleich zu Beginn der Eiszeit aus, als sich das Klima und der Meeresspiegel noch nicht so stark verändert hatten.

Man vermutet daher, dass sich zu Beginn der Eiszeit die Meeresströmungen veränderten; anstelle gut durchlüfteten Oberflächenwassers sei sauerstoffarmes Tiefseewasser in Schelfgebiete vorgedrungen und habe dort die Tierwelt vernichtet; daher erfolgte die Hauptextinktion zu Beginn der Abkühlung.

Die oberordovizische Extinktion unterscheidet sich von den folgenden vier Massensterben (Frasne-Famenne, PTG, TJJ, KTG) dadurch, dass der Langzeiteffekt erstaunlich gering war; die Ökosysteme des Silurs ähnelten sehr stark denen des oberen Ordoviziums, und selbst die empfindlichen Riffe hatten fast keinen Schaden genommen. Insgesamt war die ordovizische Extinktion aber das zweitstärkste aller Massensterben, nur von der PTG übertroffen, stärker als die KTG (laut Reanalyse der SEPKOWSKI-Daten zur Diversität mariner Gattungen). Allerdings dauerte es in verschiedenen Regionen unterschiedlich lange, bis sich die Faunen wieder erholten: das ursprüngliche Diversitätsniveau (aus der Zeit direkt vor der Extinktion) wurde in Laurentia innerhalb von 5 MA erreicht, in Baltica und Avalonia aber frühestens in 15 MA. Die schnellere Erholung in Laurentia korreliert mit geringeren Extinktionsraten im oberen Ordovizium und verstärkter Artbildung (verglichen mit Baltica und Avalonia), außerdem einer verstärkten Einwanderung von Taxa. Außerdem könnte die tropische Lage von Laurentia von Vorteil gewesen sein (Paleobiol. 33, 435; PNAS 101, 17605).

Es gibt auch eine Hypothese (Bild der Wiss. 8/2005, S. 56) ausgehend von einem möglichen Gammastrahlenausbruch (Hypernova: Explosion eines frisch entstandenen Riesensternes, wobei die Energie nicht in alle Richtungen kugelförmig abgestrahlt wird, sondern wie ein Leuchtturm in zwei gegenüberliegenden kegelförmigen Gebieten): dabei kommt es zu einer dramatischen Schädigung der Ozonschicht, wenn die Erde in dem Kegel der Gammastrahlung liegt, außerdem wird Stickstoffdioxid gebildet. Der damit verbundene Smog reflektierte viel Sonnenlicht; dies könnte die globalen Temperaturen am Ende des Ordoviziums reduziert haben und die Eiszeit ausgelöst haben, da diese plötzlich mitten in einer Periode hoher klimatischer Stabilität eintrat; das Stickstoffdioxid hätte als braunrotes Gas einen Teil des einfallenden Sonnenlichts abgeblockt, wodurch die Temperaturen fielen.

Allerdings handelt es sich bei dem Gammastrahlenausbruch bisher nur um eine „plausible“ Theorie und „eine von vielen Möglichkeiten“. Dauer nur wenige Sekunden. Extrem selten, Gammastrahlenausbrüche werden auf 1 / 500 MA geschätzt. Die Luftmoleküle der Atmosphäre würden zerschlagen, die Ozonschicht zerstört, die starke UV-Strahlung würde zunächst das Phytoplankton der oberen Meeresschichten zum Absterben bringen, anschließend brechen die Nahrungsketten zusammen. Trilobitenlarven lebten in den obersten Wasserschichten und würden daher ebenfalls direkt von der starken UV-Strahlung getroffen. Die Riffe gingen ebenfalls infolge der starken UV-Strahlung und – später – Abkühlung zugrunde.

Die Abkühlung – infolge des Stickstoffdioxids – beeinträchtigte ebenfalls die Riffbildung. In kaltem Wasser lässt sich Kalziumkarbonat nur schwer abscheiden. Die Abkühlung führte infolge der Gletscherbildung zu einer Absenkung des Meeresspiegels um über 60 Meter (naA sogar deutlich mehr!). Die ausgedehnten, artenreichen flachen Inlandseen auf den Kontinenten fielen trocken, was das Artensterben beschleunigte. Es wird diskutiert, dass die Veränderungen im Meeresspiegel die Evolution der Buchlungen (bei den Arthropoden) ausgelöst haben könnten.

Dennoch war das Aussterben am Ende des Ordoviziums von den Spätfolgen her das am wenigsten nachhaltige aller Massensterben. Allerdings erloschen die riesigen geraden Nautiloiden – die bis zum Ende des Ordoviziums an der Spitze der Nahrungskette gestanden hatten. Sie wurden durch kleinere ersetzt, auch die gewundenen Nautiloidea strebten auf; sie waren beweglicher als gerade Nautiloidea und konnten in

kritischen Situationen auch in der Tiefsee überleben, wo unter dem hohen Wasserdruck die Gehäuse der geraden Nautiloidea zerbarsten. Die Nische der Top-Beutegreifer wurde jetzt von den Eurypteriden übernommen, die an Größe zugenommen hatten (Film Apokalypse der Urzeit 1).

Neuerdings wird die Möglichkeit diskutiert, dass extreme vulkanische Eruptionen entlang der Subduktionszonen des Iapetus-Ozeans die Abkühlung des O-Ordoviziums (Sandbian-Katian) verursacht haben könnten (Deicke-Eruption), vergleichbar der Abkühlung der Erdoberflächentemperatur nach modernen Mega-Eruptionen. Isotopenstudien an Conodonten aus Minnesota sprechen allerdings gegen eine signifikante Abkühlung im unmittelbaren Anschluss an die Deicke-Eruption (Palaios 25, 831).

Isotopenuntersuchungen erlauben nähere Aussagen zum Verlauf der Eiszeit: Die Temperatur an der Oberfläche des Ozeanwassers in den Tropen betrug vor und nach der Hauptphase der Vereisung 32 bis 37 Grad und kühlte im späten Ordovizium kurzfristig um etwa 5 Grad ab. Hinweise auf kontinentale Vereisungen finden sich weitgehend über den gesamten Beobachtungszeitraum von 20 MA im O-Ordovizium und frühen Gotlandium, aber nur während der kurzzeitigen Abkühlung kam es zu einer sehr massiven Vereisung, wobei das Eisvolumen sogar das LGM deutlich übertraf. Die Abkühlung korreliert zeitlich mit starken Störungen im globalen C-Zyklus und den oberordovizischen Extinktionen sowie einem drastischen Abfall des Meeresspiegels.

Bemerkenswert ist dabei der Umstand, dass die Vereisung in einer Phase hohen CO₂-Gehalts der Atmosphäre erfolgte (8 bis 16 x über rezent), relativ kurzlebig war und die einzige Vereisungsperiode des Phanerozoikums darstellt, die mit einer größeren Massenextinktion marinen Lebens einherging.

Die initiale Vereisung Gondwanas erfolgte ohne begleitende (oder höchstens minimale) Abkühlung des tropischen Ozeans; die Oberflächenwassertemperatur in den Tropen lag höher als heutzutage (abgesehen vom Vereisungsmaximum des Hirnantian). Nach dem Abkühlungs- und Vereisungs- Maximum erfolgte eine rasche Erwärmung der Ozeane auf die Ausgangswerte, obwohl in Gondwana ein erhebliches Eisvolumen für mehrere Millionen Jahre bestehen blieb. Indiz für einen stärkeren meridionalen Temperaturgradienten als während der späteren Eiszeiten.

Auch im späten Mesozoikum und frühen Känozoikum gab es trotz hoher CO₂-Gehalte der Atmosphäre kleinere Vereisungen, wohl ebenfalls verbunden mit recht ausgeprägtem meridionalen Temperaturgradienten, diese Vereisungen waren aber vergleichsweise kurzlebig. Grundlage dieses Phänomens sind offenbar nicht-lineare Veränderungen in der Intensität der meridionalen Umwälzungszirkulationen im Ozean. Die Massenextinktion des Hirnantian erfolgte in zwei Pulsen: zu Beginn und am Ende der Abkühlung der tropischen Ozeane (Sci. 331, 903).

Untersuchungen der Faunen Nordamerikas aus dem Zeitraum zwischen dem M-Ordovizium und U-Silur zeigten, dass vor allem das Absinken des Meeresspiegels im Rahmen der Vereisung sowie die Abkühlung des tropischen Ozeans für die erste Welle der Massenextinktion in Laurentia verantwortlich waren. Habitatverlust und Temperaturtoleranz spielten eine große Rolle (PNAS 109, 6829).

Das Aussterben (insgesamt 85 % der marinen Arten) erfolgte in zwei Pulsen; der erste zu Beginn des Hirnantians, der zweite etwa 1,0 MA später nahe dem Ende des Hirnantians. Der erste Aussterbeimpuls wird dabei mit Abkühlung, dem Absinken des Meeresspiegels durch die Vereisung und dem damit verbundenen Verlust an Flachwasser-Lebensräumen in Verbindung gebracht, der zweite Impuls mit weit verbreiteter mariner Anoxie, bedingt durch Aufstieg

anoxischen Wassers in Flachwasserbereiche während der Eisschmelze (HOAE = Hirnantian ocean anoxic event). Neue Untersuchungen zeigten dagegen, dass die Anoxie schon während hoher Meeresspiegel noch vor dem Maximum der Hirnantian-Vereisung begann, über den sich daran anschließenden niedrigen Meeresspiegel hinweg bis zum Wiederanstieg des Meeresspiegels im Rahmen der Enteisung zu Beginn des Silurs anhielt. Die klimatischen Veränderungen und eustatischen Verschiebungen des Meeresspiegels hatten also wider Erwarten einen geringen Einfluss auf die Redox-Verhältnisse im Ozean. Der HOAE begann zwar während der globalen positiven C-Exkursion, hielt aber länger an als diese, was für eine partielle Entkoppelung des C-Budgets vom ozeanischen Redox-Status spricht.

Während marine Anoxien üblicherweise mit Treibhausklima verbunden sind, erfolgte der HOAE während des Maximums und des Abklingens von Eiszeitbedingungen. Die globale Abkühlung führte offenbar zu einer Neuorganisation der thermohalinen Zirkulation, verminderter Ventilation des tiefen Ozeans und verstärktem Eintrag von Nährstoffen, wobei letzteres die Bioproduktivität stimulierte und dadurch zur Ausbreitung von anoxischen Zonen beitrug (PNAS 115: 5896).

Eine Revision der Fossilüberlieferung mit feinerer zeitlicher Auflösung zeigte dann allerdings, dass es nur einen (den ersten) Extinktionsimpuls gab. Danach breitete sich eine an kühlere Verhältnisse adaptierte opportunistische Fauna weltweit aus; Metazoenriffe verschwanden für einige Zeit komplett. Danach erholte die Fauna langsam während des Hirnantian, wobei Klimaschocks immer wieder zu Unterbrechungen führten. Die oberordovizische Extinktion stellt sich somit als ein schnelles, einphasiges Ereignis dar, an das sich eine langsame Erholung anschloss, die lediglich durch Klima-Schocks während des Hirnantians mehrfach unterbrochen wurde, bis sich die marinen Ökosysteme im frühen Silur (im Rhuddanian und Aeroaian) dann nachhaltig erholen konnten, parallel zur Verbesserung der Klimaverhältnisse (Earth-Sci. Rev. 192: 15).

Der endordovizischen Extinktion ging ein 15 MA anhaltendes Intervall der ordovizischen Radiation voraus; dies korrelierte mit einer Abnahme der äquatorialen Ozeantemperaturen auf moderne Werte im frühen Mittel-Ordovizium sowie mit einem Anstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre und des Meeres vor allem im Darriwilian. Die Diversität erreichte ihr Maximum im späten Sandbian und nahm im frühen Katian infolge zunehmenden Vulkanismus magmatischer Großprovinzen bereits wieder ab. Die Erholung nach der Hirnantian-Extinktion verzögerte sich um mindestens 35 MA bis weit ins Silur, und dies trotz höherer Sauerstoffkonzentrationen im Silur im Vergleich zum Ordovizium.

Seit der Extinktion im Botomian (zeitlich assoziiert mit Flutbasalterruptionen/ Vulkanismus/ magmatische Großprovinzen) kam es nur zu einem langsamen, un stetigen Diversitätsanstieg über das M- und O-Kambrium hinweg bis einschließlich Floian. Nach dem Floian verdoppelte sich die Diversität innerhalb von 15 MA vor allem im Darriwilian bis auf ein Maximum im späten Sandbian. Im Katian ging die Diversität bereits wieder deutlich zurück und erreichte im Hirnantian nur noch 50 – 60 % des bisherigen Maximums. Die anschließende Erholung erfolgte un stetig mit erneuten Rückgängen gegen Ende des Silurs, und die Diversität des Sandbians wurde im Silur nicht mehr erreicht. Allerdings lag die Diversität im Silur durchgängig höher als in der Zeit bis einschließlich Floian. Die Diversitätszunahme der ordovizischen Radiation ging also durch die endordovizische Extinktion und die kleineren silurischen Diversitätseinbrüche nicht komplett, sondern nur partiell wieder verloren.

Die detaillierte Betrachtung zeigt einen Diversitätsgipfel nahe der Sandbian-Katian-Grenze; danach geht die Diversität in drei Phasen innerhalb von 10 - 12 MA zurück und erreicht ihr

Minimum um frühesten Silur (Rhuddanian). Der stärkste Rückgang der Diversität erfolgte dabei schon im frühesten bis mittleren Katian und gipfelte dann in einem 1 MA anhaltenden Krisenintervall im Hirnantian. Im späten Katian kam es aber noch zu einem Klimaoptimum (Boda Event), das sich in Diversitäts-Spitzen von Brachiopoden und Graptolithen zeigt, verbunden mit ausgeprägten Migrationen und faunalen Invasionen. Der Boda-Event konnte aber den Gesamttrend des Diversitätsrückgangs über 10 – 12 MA hinweg (vom frühesten Katian bis Rhuddanian) nicht aufhalten. Er war eher durch Migrationen vorhandener Arten (zur Auffüllung frei gewordener Nischen) als durch Neubildung von Arten gekennzeichnet; dadurch nahm der Artenreichtum lokal zu. Auch im Hirnantian spielten Migrationen und Ausbreitung von Faunen eine wichtige Rolle; Kaltwasserfaunen wanderten in niedrigere Breiten ein.

Damit gilt die Hirnantian-Vereisung nicht mehr als einzige Ursache der endordovizischen Extinktion, zumal es Hinweise gibt, dass es auch schon vor Beginn des Hirnantian Vereisungen gab und der Temperaturgradient daher nicht so steil ausfiel wie bisher angenommen. Vulkanismus magmatischer Großprovinzen (im zeitlichen Zusammenhang mit dem Zusammenwachsen der Kontinente) triggerte Extinktionen durch extreme Warm- und Kaltphasen; manche, aber nicht alle Taxa konnten sich durch Migrationen in andere Regionen „retten“. Nach der Hirnantian-Krise führte das weitere Zusammenwachsen der Kontinente zu einer Abnahme des Provinzialismus und trug damit zur Verzögerung der Erholung der marinen Biodiversität bei, trotz im Silur weiter steigenden Sauerstoff-Gehalts.

Vulkanismus magmatischer Großprovinzen spielte somit entgegen früherer Annahmen auch bei der endordovizischen Extinktion eine wichtige Rolle; der relative Beitrag der Hirnantian-Vereisung wurde offenbar bisher überschätzt. Es handelt sich um die zweite Phase eines derartigen Vulkanismus im Phanerozoikum. Die erste Phase erfolgte im Botomian, war aber schwächer ausgeprägt und ging mit einem Diversitätsverlust von ca. 30 - 40 % einher (PNAS 116: 7207).

ZUSAMMENFASSUNG ORDOVIZIUM:

Abk.: K-O-Grenze = Kambrium-Ordovizium-Grenze; UO = Unterordov., MO = Mittelordov., OO = Oberordov.

Allgemein: 2. Phase der kambroordovizischen Explosion (begann wohl schon im OK); Zunahme der Nahrungsspezialisten (Kambrium: eher Generalisten). Rückgang von Detritus- und Aasfressern, Zunahme spezialisierter Räuber und Strudler.

Starkes Meteoritenbombardement der Erde für 1-2 MA vor ca. 467 +/- 2 MA als Folge einer Asteroidenkollision zwischen Mars und Jupiter; auch „moderne“ Meteoriten vom Typ der kohligen Chondriten gehen noch auf diese Kollision zurück.

?Nematophyten: im Caradoc älteste Funde von typischen Kutikelresten, wie man sie unverändert bis ins höhere Mitteldevon findet, evtl. von den röhrenförmigen Nematophyten, die makrofossil aber erst ab O-Gotl. nachgewiesen sind; vielleicht handelt es sich bei den Nematophyten um Braunalgen, die ebenfalls die Landnahme versuchten, aber dabei letztlich scheiterten

(unzureichende bzw. imperfekte Ligninsynthese als Grund für das Scheitern?). Am plausibelsten ist allerdings das symbiontische Modell aus Pilzen und Algen in Analogie zu den Flechten, mit photosynthetisch aktiver Oberfläche der säulen- oder spargelförmigen Struktur.

Landpflanzen: Sporendyaden und –tetraden (Kryptosporen, von Membran umgeben) von Embryophyten ab frühes Llanvirn (früher auf 476 MA datiert); alles deutet darauf, dass diese Sporen von Lebermoosen produziert wurden. Im Caradoc des Oman Kutikularesten von Sporangien mit lebermoosartigen ultrastrukturellen Feinheiten, z.T. partielle Sporangien. Nach aktuellen Funden im frühen Ashgill (und nicht erst im Llandovery) erste trilete Sporen (tracheophyten-typisch), aber regional unterschiedlich (je nach Region Erstauftreten zwischen frühem Ashgill = mittl. Katian und frühem Wenlock; zuerst in Gondwana). Die Sporenfloren blieben über 40 MA hinweg bis ins U-Silur sehr eintönig.

Pilze: ältester sicherer Nachweis von Pilzhyphen und –sporen vor 460 – 455 MA, wenn man einmal von den Hyphen in flechtenartigen Assoziationen aus dem oberen Abschnitt der Doushantuo-Formation (Ediacaran) absieht. Große Ähnlichkeit mit arbuskulären Mykorrhiza der Gruppen Glomerales/Zygomyceten, naA bereits echte Glomerales. Wahrscheinlich entscheidende Beteiligung und Schrittmacherfunktion bei der Landbesiedlung durch Pflanzen. Hinweise auf terrestrische Pilze ab U-Silur, auf Askomyceten ab Ludlow.

Schwämme: innerhalb der Sclerospongia (ab Kambr.) erscheinen die Chaetetida = Tabulospongida (ab OO).

Hohltiere: Tabulata sicher ab K-O-Grenze, Rugosa sicher ab MO (beide bis PTG), kambrische Formen („Corallomorpha“) systematisch fraglich, z.T. tabulatenähnlich. Gorgonaria (Hornkorallen, ad Octocorallia) ab U-Ordov. (Arenig). Im MO erste Korallenriffe.

Anneliden: Auftreten der Myzostomatida (Ektoparasiten an Echinodermen)

Bryozoen: ab oberstem Kambrium oder unteren UO; im UO explosive Zunahme

Brachiopoden: Spiriferida und Rhynchonellida ab MO, Strophomenida ab Tremadoc

Mollusken:

eindeutige Muscheln ab K-O-Grenze (mit schrägen Rippen – wohl zum erleichterten Eingraben – ab MO);

bei den Schnecken Auftreten der Mesogastropoden im untersten Ordov. (Tremadoc).

Auftreten der Tentaculiten im UO (bis OD), nach unterdevonischen Funden (Hunsrückschiefer) mit Nachweis von Fangarmen evtl. zu den Cephalopoden zu stellen;

starke Radiation der Cephalopoden: im UO bzw. MO erscheinen: Orthocerida, Ascocerida, Discosorida, Oncocerida, Tarphycerida, Endocerida (1 Gatt. schon im obersten Kambrium!), Actinocerida. Endoceratengehäuse bis 9,5 m lang (einschl. Fangarme ca. 15 m) (*Cameroceeras*). Im Arenig *Eobactrites* als Ammonitenvorläufer.

? terrestrische Arthropoden/Myriapoden:

In ca. 500 MA altem äolischen Sedimenten aus dem K-O-Grenzbereich Ontarios Spuren von ca. 50 cm langen, hummergroßen Tieren mit 16-22 Beinen und Schwanz, die sich offenbar zeitweise an Land bewegten (?Euthycarinoidea). Genaue Datierung des Sandsteins problematisch. Euthycarinoidea gelten seit sehr gut erhaltenen Funden aus Rhynie als Vorfahren der Myriapoda.

In 460 MA (Caradoc) alten Fluss- und Seesedimenten der Barrowdale Form. (Lake District) fossile Spuren von kleinen länglichen Arthropoden bzw. Tausendfüßern; Trockenrisse bestätigen terrestrische Verhältnisse.

In 448 MA (Ashgill) alten Sedimenten (260 km von der damaligen Küste entfernt abgelagert) fossile Erdhöhlen von Landtieren; Indizien sprechen für Tausendfüßer; Kotpellets von Sedimentfressern.

Man geht für das ob. Ordov. von einer Lebermoos-Tausendfüßer-Assoziation aus, die in einem globalen Treibhausklima lebte und die präkambrischen/kambrischen Matten aus Flechten und Algen ablöste.

Arthropoden:

Bei den Chelicerata erscheinen die Xiphosurida (U-Ordov. bis rezent); außerdem erste Eurypteriden (M-Ordov. – OP/Wuchiapingian).

Trilobiten erreichen > 70 cm Größe (*Isotelux rex*), wahrscheinlich sogar bis 90 cm. Zunehmender Trend zur Einrollung bei Gefahr.

Bei den Mandibulata/Crustacea moderne Ostracodenordnungen ab UO; rez. *Bairdia* ab mittl. Ashgill.

Echinodermata:

Echte Crinoidea ab Tremadoc (Camerata, Cladida, Disparida ab unt./mittl. Tremadoc).

Erlöschen der Eocrinoidea im MO (naA. erst im Gotl.). Paracrinoidea vom MO (Llanvirn) bis Llandovery.

Sichere Cystoidea ab UO (inkl. Diploporita ab M-Kambrium; Aussterben im Oberdevon; Rhombifera: Tremadoc bis Famenne).

Blastoidea ab MO (bis O-Perm), Edrioblastoidea nur im MO.

Der UST Asterozoa erscheint mit den Stelleroidea ab unt. Tremadoc (Asteroidea, Ophiuroidea und Somasteroidea jeweils ab UO; letztere bis O-Devon) sowie den Ophiocystioidea (UO bis MD).

Im UST Echinozoa erscheinen die Echinoidea (ab ob. Llanvirn; zunächst nur Regularia; Cidaroida ab oberstem Perm, Euechinoidea erst ab Rhät) sowie evtl. die Holothurien (sehr fraglich im MK, laut Sepkowski-Datei ganz sicher ab U-Devon).

Hemichordata: Flügelkiemerordnung Cephalodiscida ab Tremadoc. Erste frei schwimmende Graptolithen im UO.

Agnatha: *Arandaspis* (UO; 15 cm) als ältester gut erhaltener Pteraspidomorpha. Heterostraci i.e.S. erscheinen im OO (bis Frasn); Cephalaspidoformes vom unt. Caradoc bis Givet.

Im unteren Mittel-Caradoc erste Thelodontiden (Magen, aber keine Kiefer), kladistisch den Gnathostomata nahestehend (bis O-Devon).

Aus dem OO 40 cm langes Körperfossil eines Conodontentieres bekannt (*Promissum*)

Gnathostomata: erste Vertreter: im unt. M-Caradoc (unterstes O-Ordov.) älteste Schuppen von Knorpelfischen (nähere Zuordnung nicht möglich; die nächstältesten Reste von Knorpelfischen stammen aus dem U-Gotl. Sibiriens) sowie ein Stamm-Gnathostomat (*Eleochera*), daneben vermeintliche (aber nicht ganz sichere) Reste von Acanthodiern gleichen Alters.

Extinktion: an der O-G-Grenze; 57 % der marinen Gattungen (hochgerechnet ca. 80 % aller marinen Arten); im Gegensatz zum OK waren jetzt weitgehend Tiefwasserformen betroffen; Auslöser der Extinktion könnte die kurze oberordov. Vereisung (< 1 MA) gewesen sein (dadurch Trockenfallen des gesamten Schelfgebietes bei Meeresspiegelabsenkungen von bis zu 330 m!),

gefolgt von einem raschen Turnover anoxischen Tiefenwassers. Die ersten Nautilidenordnungen (Endoceratida, Ellesmerocerida) erloschen dabei. Zweitstärkste Extinktion (nur PTG war stärker!), aber geringer Langzeiteffekt; die Ökosysteme des Silur ähnelten denjenigen des Ordoviziums. Regeneration der Ökosysteme (Erreichen der ursprünglichen Diversität) innerhalb von 5 MA (Laurentia) bis 15 MA (Baltica, Avalonia). Ursache der Eiszeit dürfte eine kurzfristige CO₂-Minderung (evtl. infolge einer Hypernova mit Gammastrahlenausbruch – nur Hypothese!) sein, die in eine lange Phase stabilen Treibhausklimas hinein erfolgte.

Aktueller Kenntnisstand zur Extinktion anno 2011 (Nat. 471, 51):

Ende der Extinktion vor ca. 443 MA

Dauer: 1,9 bis 3,3 MA

Intensität: 57 % der Gattungen, 86 % der Arten

Ursachen: Hirnantian-Eiszeit; wiederholte marine Transgressionen und Regressionen. Aufstieg und Verwitterung der Appalachen beeinflussten die Chemie der Atmosphäre und Ozeane, Sequestration von CO₂.

Neue Erkenntnisse sprechen dafür, dass die Extinktion schon im frühesten Katian begann und sich über 10 – 12 MA hinzog, bis im frühesten Silur das Diversitätsminimum erreicht wurde. Ursache war zunächst Vulkanismus magmatischer Großprovinzen, im Hirnantian kam dann die Eiszeit hinzu. Ers

gotl-gotl

GOTLANDIUM (443 - 419 MA)

Größenrekorde des Gotlandium (PNAS 106, 24):

Protoctista: Foraminifere *Bathysiphon gigantea*: 0,9 cm lang, 0,06 cm breit

Plantae: *Cooksonia* 37 cm hoch, *Baragwanathia* 77,6 cm

Chordata:

Tolypelepis: 25 cm, 0,36 kg

Arthropoda:

Pterygotus (Acutiramus) macrophthalmus: 2,3 m lang, 46 cm breit, ca. 243 kg

Mollusca:

Michelinoceras niagarensis: 290 cm lang, 11 cm dick

ugot-ugot

UNTERGOTLANDIUM (443 - 427 MA)

LLANDOVERY: 443,4 +- 1,5 MA bis 433,4 +- 0,8 MA

bestehend aus:

RHUDDANIAN: 443,4 +- 1,5 MA bis 440,8 +- 1,2 MA

AERONIAN: 440,8 +- 1,2 MA bis 438,5 +- 1,1 MA

TELYCHIAN: 438,5 +- 1,1 MA bis 433,4 +- 0,8 MA

WENLOCK: 433,4 +- 0,8 MA bis 427,4 +- 0,5 MA

bestehend aus:

SHEINWOODIAN: 433,4 +- 0,8 MA bis 430,5 +- 0,7 MA

HOMERIAN: 430,5 +- 0,7 MA bis 427,4 +- 0,5 MA

Llandovery = U-Gotlandium im engeren Sinne (falls man zusätzlich ein M-Gotlandium ausweist)*

Wenlock = „M-Gotlandium“ (bei Verzicht auf das M-Gotlandium wird das Wenlock ins U-Gotlandium gestellt)*

*(Wenn man das Gotlandium in Unter- und Obergotlandium aufteilt, entfallen Llandovery und Wenlock auf das Untergotlandium; wenn man das Gotlandium in Unter-, Mittel- und Obergotlandium aufteilt, ist das U-Gotl. mit dem Llandovery und das M-Gotl. mit dem Wenlock synonym).

MIKROBIALITE (STROMATOLITHEN u.a.): Unmittelbar nach der oberordov. Extinktion an der O-G-Grenze (infolge einer anhaltenden Abkühlung und Vereisung; Habitatverlust durch Meeresspiegelabsinken) kommt es zu einem Wiederanstieg der Mikrobialitbildung (biogene Stromatolithen, sowohl säulenförmig wie kuppelförmig, Thrombolithe; Dendrolithe); Ursache ist die starke Abnahme der Fauna, die üblicherweise die Mikrobialitbildung (direkt durch Abweidung, indirekt durch Zerstörung infolge von Bioturbation oder durch Konkurrenz um Platz, wie z.B. Korallen, Bryozoen) behindert. Mikrobialite entstehen durch mikrobielle Matten, die Sediment einfangen und binden oder Mineralstoffe präzipitieren.

Die Geschichte der Mikrobialite verläuft regelmäßig invers zu den Metazoen: der erste starke Rückgang erfolgte im Vendium mit dem Auftreten der ersten größeren Metazoen, gefolgt von einem weiteren Rückgang im Rahmen der kambrischen Radiation im U-Kambrium und einem dritten Rückgang während der ordovizischen Radiation mariner Organismen (lokal waren Mikrobialite im Kambrium und U-Ordov. durchaus noch häufig); seit dem Ordovizium sind Mikrobialite weitestgehend auf Lebensräume beschränkt, die so extreme Anforderungen stellen, dass multizelluläre Organismen dort kaum vorkommen, oder auch in Riffgemeinschaften. Thrombolithen entstanden erstmals im U-Kambrium, als sich Tiere entwickelten, die in die mikrobiellen Matten Bauten anlegten.

In NW-Amerika konnte nun eine Renaissance der Mikrobialitbildung nach der spätordovizischen Extinktion direkt ab der Grenze zum Silur nachgewiesen werden (s.o.), sowohl was die Häufigkeit, aber auch die morphologische Diversität (ähneln den kambrischen und frühordovizischen Formen) und Größe betrifft. Die Renaissance der Mikrobialite dauerte etwa 5 MA; dies entspricht dem Zeitraum, den die Fauna benötigte, um sich von ihrer geringen Diversität nach der Extinktion zu erholen; allmählich ging dann die Häufigkeit und Größe der Mikrobialite wieder zurück. In der Studienregion in NW-Amerika war es infolge der Eiszeit zu einer fast kompletten Extinktion der Fauna gekommen, was erklären könnte, weshalb gerade in diesem Gebiet die Mikrobialitbildung so erfolgreich einsetzte (Säulenstromatolithe bis 70 cm hoch; Thrombolithe bis 2 m hoch).

Auch nach der PTG ist ein Wiederanstieg der Mikrobialitbildung örtlich dokumentiert, ebenso häufige Stromatolithbildungen nach der oberdevonischen Extinktion, lokal nach der Messinianischen Salzkrisis des westlichen Mittelmeeres im Tertiär. Ein Wiederaufstieg der Mikrobialite in Ökosystemen mit geringer Diversität ist offenbar ein typisches Ereignis in Lebensräumen nach intensiven Extinktionen (Nat. 430, 75).

ALGEN: Zunahme großwüchsiger Formen; die Algen erreichen bereits die heutige Entwicklungsstufe.

land-land ugot

LANDPFLANZEN: Nachdem bereits im frühen M-Ordov. (ab mittl. Arenig) Meiosporen gefunden wurden, die denen rez. primitiver Lebermoose gleichen (und im Ashgill und U-Gotl. *Dyadospora* als weiterer lebermoos-artiger Sporentyp), erscheint je nach Region zwischen frühem Ashgill und frühem Wenlock erstmals ein neuer Sporentyp (trilete Sporen) mit besonders widerstandsfähiger Wand, wie er bei Lebermoosen nur sehr selten (ca. 3 %) gefunden wird, aber für alle Gefäßpflanzen typisch ist (*Ambitisporites*-Sporen aus dem U-Gotl. Libyens, im M-Gotl. auch in England nachgewiesen; psilophyten-typisch; 10 MA älter als die ältesten Körperfossilien von *Cooksonia*). Der Übergang von den lebermoos-artigen Sporentetraden (*Tetraedraletes*, *Dyadospora*) zu den psilophyten-typischen Trilete-Sporen (*Ambitisporites*) erfolgte im mittl./oberen U-Gotl.; die ältesten Körperfossilien von *Cooksonia* stammen aus dem oberen Wenlock (Details zum Wechsel der Sporenfloren s. M-Ordoviz.) Nach neuen Funden erste trilete Sporen regional (aber nicht weltweit!) bereits im mittleren Kartian = unterem Ashgill.

Eohostimella (U-Gotl.) als fragliche Landpflanze: morphologisch algenähnlich, aber biochemische Merkmale von Landpflanzen (lignin-ähnliche Verbindungen, kutinisierte Oberfläche der Pflanze, Sporen mit wachsartigen Schutzschichten).

Pinnatiramosus (ob. Llandovery Chinas) mit landpflanzentypischer Tracheidenstruktur und begleitenden psilophyten-typischen Sporen (z.B. *Ambitisporites*) ist möglicherweise die älteste bekannte Landpflanze (statt *Cooksonia*), obwohl sich äußere Morphologie und die komplexe innere Anatomie deutlich von späteren silurischen und unterdevonischen Pflanzen unterscheiden und an Grünalgen aus der Gruppe Caulerpales erinnern. (Datierung ob. Llandovery nicht ganz sicher, aber mit Sicherheit älter als *Cooksonia* = ob. Wenlock). Eine neue Studie – mit neuem Fossilmaterial – verdichtet aber die Annahme, dass es sich nur um Wurzeln wesentlich jüngerer Pflanzen (Perm) handelt (Palaios 22, 155).

Cooksonia (ab ob. Wenlock) ist nachweislich eine Gefäßpflanze (einige cm hoch, Sporangien an den Sproßenden), wobei die Leitungssysteme etwa denen der Bärlappe entsprechen. Es wird daher angenommen, daß zu Beginn der Evolution der Landpflanzen die einzelnen Gefäßtypen noch nicht so spezifisch determiniert waren.

Die Entstehung der Landpflanzen wird mit Gebirgsbildungen, Festlandheraushebungen (Regression, Trockenfallen von Küstenregionen mit Selektionsvorteil für Pflanzen, die dort überleben konnten!), höheren Temperaturen sowie absinkender UV-Belastung in Verbindung gebracht. Sie mussten sich gegen Austrocknung und Umwelteinflüsse durch spezielle Hüllbildungen (Cuticula) schützen; Voraussetzungen für die Landbesiedlung waren u.a.:

- Leitbündelstränge mit Xylem und Tracheidenwandverdickung (Stele)
- Ligninbildung (auch schon bei einigen Grünalgen*)
- Cuticula als Verdunstungs- und UV-Schutz für die Epidermis
- Gliederung in Organregionen (Achse, Blatt, Wurzel) (Telomtheorie!)
- Sporenentwicklung in Tetraden in speziellen Behältern (Sporangien)

Die frühen Gefäßpflanzen krochen wohl weitgehend auf dem Grund mit nur kurzen aufrechten Stielen.

* Die Ligninbildung der Algen könnte zur Detoxifikation von Phenolverbindungen (zur Deposition als Lignin in der Zellwand) erfolgt sein, außerdem schützt Lignin bei rez. Grünalgen vor bakterieller Zersetzung. Bei den ersten Landpflanzen könnte es evtl. auch UV-Schutz geboten haben.

Im Rahmen der „Green Plant Phylogeny Research Coordination Group“ kam man zu der Schlussfolgerung, dass sich die Grünpflanzen im Süß- und nicht im Salzwasser entwickelt haben.

Die Schwestergruppe der Landpflanzen stellen die Charales dar, die ihrerseits wieder die Schwestergruppe der Coleochaetales sind (Sci. 294, 2351, 4-Gen-Analyse):

Außengruppe: Glaucocystophyta

--- Abzweig der Chlorophyta (hierzu gehört u.a. *Volvox*)

ab jetzt: Charophyta

--- Abzweig der Mesostigmatales (*Mesostigma* als basalste rezente Charophyta)

--- Abzweig der Chlorokybales

--- Abzweig der Klebsormidiales

--- Abzweig der Zygnematales

--- Abzweig der Coleochaetales

--- Charales + Embryophyten

Charales sind heutzutage weitgehend erloschen, fossil ab 420 MA nachgewiesen. Die Abzweigung der verschiedenen Ordnungen der Charophyten, die mit Ausnahme der Charales fossil nicht oder höchst fragmentarisch nachgewiesen sind, muss nach molekularkladistischen Daten vor über 470 MA erfolgt sein (Sci. 294, 2351).

Stammbaum der Landpflanzen:

Abstammung von Grünalgen (Charales, *non* Coleochaetales);

1. Zweig: Lebermoose (Marchantiopsida)

2. Zweig: Hornmoose (Anthocerotopsida)

3. Zweig: (dicht an 2 anschließend): Bryopsida

4. Zweig: Protracheophyten (*Aglaophyton*, *Horneophyton* als Nachzügler im U-Devon; vereinigen psilophytische Merkmale mit solchen von Moosen)

5. Zweig: basale Psilophyten ieS. (Rhyniopsida, z.B. *Cooksonia*). Hiervon zweigen zwei getrennte Linien ab:

I. *Cooksonia* --- Abzweig der Zosterophyllopsida --- Abzweig der Drepanophycales ---

Abzweig der Lycopodiaceae --- Abzweig der Protolepidodendraceae ---

Dichotomie: a) Selaginellales

b) Lepidodendrales --- Isoetales

II. *Psilophyton* (Schwestergruppe aller Euphyllophyta): --- Euphyllophyta

a) Abzweig der Progymnospermen

b) «Farne» und c) Sphenopsida (Equisetophyta)

Von basalen Rhyniopsida läuft die Entwicklung also einerseits über *Cooksonia* zu den Zosterophyllales und den Bärlappen, andererseits über *Psilophyton* zu den Euphyllophyta, wobei nach neueren (auch molekularkladistischen) Untersuchungen die Psilotaceae eine basale Farngruppe darstellen.

Nachweis von Pflanzenmegafossilien aus dem Silur (nach GENSEL und EDWARDS 2001):

Llandovery (?Telychian = ob. Llandovery) (Maine, USA): *Eohostimella heathana*

Homerian (Irland): *Cooksonia* sp. (Homerian = ob. Wenlock)

Ob. Wenlock/Ludlow (Bolivien): sterile Rhyniophyten

Gorstian (Wales): *Cooksonia pertoni*, *Cooksonia* sp. (Gorstian = unt. Ludlow)

Ludfordian (Wales): *C. sp.*, *Steganotheca striata* (Ludfordian = ob. Ludlow)
 ? Ob. Ludlow (Australien): *Baragwanathia longifolia*, *Salopella australis*, *Hedeia sp.*,
 Zosterophyllen
 Ludlow/? Ludfordian (Nordgriechenland): *Salopella sp.*
 ?Ludlow/Pridoli (Bolivien): *Cooksonia cf. caledonica*
 basales Pridoli (England): Rhyniophytoiden
 Pridoli (?frühes) (England): *Cooksonia pertoni*
 frühes Pridoli (Wales): *Cooksonia pertoni*, "C." (*Aberlemnia*) *caledonica*, *C. cambrensis*, *C. hemisphaerica*, *Tortilicaulis transwalliensis*, *Psilophytites sp.*, *Steganotheca striata*
 Pridoli (bouceki) (Kasachstan): *Cooksonia sp.*, *Zosterophyllum sp.*
 spätes Pridoli (Kasachstan, China, USSR): *Cooksonella sp.*, ? *Baragwanathia sp.*, *Taenio-crada sp.*, *Jugumella burubaensis*, *Cooksonia pertoni*, *C. hemisphaerica*, *Eorhynia (Salopella) sp.*, ? *Zosterophyllum sp.*, *Lycopodolica sp.*, *Junggaria spinosa*, *Salopella xinjiangensis*, *Zosterophyllum sp.*
 Pridoli, ?oberstes (England): *Cooksonia pertoni*, *C. cambrensis*, *Salopella*, *Pertonella dactylethra*, *Caia langii*

Fossilnachweis vermeintlicher Landpflanzen nach Taylor et al. 2009 (S. 226):

Dyaden und Tetraden, die vermutlich von Moosen stammen:

- ? Kambrium
- ? Tremadoc,
- mittl. Arenig bis ob. Gedinne

Trilete Sporen (Einzelsporen, trilet):

- unt. Ashgill (mittl. Katian) bis ob. Gedinne (danach anderer Herkunft)

Cooksonia – Megafossilien:

- Ob. Wenlock bis oberstes Gedinne

Bifurcate Achsen vermeintlicher Gefäßpflanzen:

- Ob. Llandovery bis ob. Eifelium, danach anderer Herkunft

Nematophyten – Cuticula:

- Übergang Llanvirn/Llandeilo bis oberes Ems

Cuticula höherer Pflanzen:

- Ab mittl. Wenlock

Stomata an Achsen:

- Wahrsch. oberstes Ludlow, auf jeden Fall ab Pridoli

Gebänderte Röhren:

- Ob. Llandovery bis mittl. Gedinne, wahrscheinlich aber bis Siegen-Ems-Grenze

Gefäße vom C-Typ:

Ob. Ludlow bis mittl. Gedinne

Gefäße vom G-Typ:

?oberstes Ludlow, ?Gedinne, Silur-Devon-Grenze bis unterstes Frasn

Zosterophyllen:

Oberstes Ludlow bis unterstes Frasn

Gefäße vom S-Typ:

Gedinne-Siegen-Grenze bis mittl. Givet

Gefäße vom P-Typ:

Gedinne-Siegen-Grenze bis Ems-Eifel-Grenze, danach anderer Herkunft

Trimerophyten:

Unterstes Siegen bis höheres Eifelium

Einfaches Holz (Sekundärxylen):

ab oberstes Siegen/unterstes Ems (Sci. 333, 837)

Frühe Chronologie der Landpflanzen (Ordov. bis unterstes Karbon):

ab mittl. Arenig (M-Ordov.)	Kryptosporen (Monadern, obligate Dyaden, Tetraden); Sporentetraden typisch für Lebermoose (Erstnachweis von Embryobiota) Hinweis: die vermeintliche frühe Landpflanze <i>Boiophyton pragense</i> aus dem M-Ordov. wurde inzwischen als dendroider Graptolith identifiziert (Palaeont. 42, 991).
Caradoc (O-Ordov.)	ältester Phytodebris: älteste Cuticula (könnte von basalen Laub- oder Lebermoosen stammen)
ob. Caradoc	älteste Mesofossilien in Form von Sporangien mit Kryptosporen (Sci. 324, 353)
Ashgill (O-Ordov.)	Phytodebris: erste röhrenförmige, noch glatte Strukturen (Pilze? Flechten?); erste trilete Sporen im frühen Ashgill (je nach Region treten trilete Sporen im Ashgill, Llandovery oder frühen Wenlock auf). Erstnachweis sowohl ornamentierter (5 Taxa) wie nicht ornamentierter (2 Taxa) trileter Sporen in der oberen Hälfte des Katian von Saudi-Arabien; Erstnachweis trileter Sporen etwa um die Caradoc-Ashgill-Grenze herum <i>Dyadospora</i> (auch im U-Gotl.) mit starken Ähnlichkeiten mit rez. <i>Sphaerocarpos</i> -Lebermoosen
unt. Llandovery	überwiegend Kryptosporen (Rückgang der Kryptosporen ab U- Devon), regional bereits trilete Sporen (ab unt. Ashgill = mittl. Katian)
Llandovery	<i>Eohostimella</i> (inc. sed.) <i>Dyadospora</i>

ob. Llandovery	<p>vermehrt trilete Sporen (polysporangiophyten-typisch): trilete Monaden nehmen zum O-Silur stark zu; erste hilate Kryptosporen (Rückgang im U-Devon) (s. aber auch Ashgill)</p> <p>Phytodebris: erste ornamentierte röhrenförmige Strukturen (Zunahme im Wenlock) (könnten von Lebermoosen stammen); erste Filamente (verzweigt, septiert: von Pilzen?)</p> <p>[<i>Pinnatiramosus</i> (inc. sed.); wohl Wurzelsystem von Pflanzen aus dem Perm, s. Palaios 22, 155]</p>
Wenlock:	Phytodebris: ornamentierte Kutikula
Homerian (ob. Wenlock)	<i>Cooksonia</i> sp. (erster makrofossiler Nachweis von Polysporangiophyta)
Obersilur allgemein:	Größenzunahme der Rhyniophyten; pseudomonopodiale Achsen, laterale Sporangien
Ob. Wenlock/ Ludlow	sterile Rhyniophytoiden (beschrieben als <i>Hostinella</i> , <i>Rhynia</i> , <i>Cooksonia</i> , <i>Zosterophyllum</i> , <i>Drepanophycus</i> , was aber eine Überinterpretation des schlecht erhaltenen Materials darstellen dürfte)
Gorstian (unt. Ludl.)	<i>Cooksonia pertoni</i>
Ludfordian (ob. L.)	<i>Steganotheca striata</i> (Rhyniophyten iwS.)
Ludlow, ?Ludfordian	<i>Salopella</i> sp. (Rhyniophyten iwS.)
? ob. Ludlow	<i>Baragwanathia longifolia</i> (Achsen bis 5 cm breit!), <i>Salopella australis</i> , <i>Hedeia</i> sp. (Rhyniophyten i.w.S.), <i>Zosterophyllum</i> sp. (wahrsch. erste Eutracheophyten, Lycophytina, Lycopsida, Zosterophyllopsida)
Ludlow-Pridoli-Grenze	erste nachweisbare (fossil überlieferte) Stomata
Frühes Pridoli	„ <i>Cooksonia</i> “ (<i>Aberlemnia</i>) <i>caledonica</i> , <i>Cooksonia cambrensis</i> , <i>C. hemisphaerica</i> ; „ <i>Psilophytites</i> sp.“ (inc. sed.) erste sichere Horneophytopsida (<i>Tortilicaulis</i>)
Pridoli	<i>Zosterophyllum</i> sp. (sterile Sprosse) Erste Gefäßpflanzen mit erhaltenem Leitbündelsystem
Spätes Pridoli	<i>Cooksonia bohémica</i> ; <i>Cooksonella</i> , <i>Jugumella</i> , <i>Junggaria</i> , <i>Pertonella</i> ; ? <i>Taeniocrada</i> sp., ? <i>Baragwanathia</i> (stratigraphisch nicht ganz gesichert); <i>Lycopodolica</i> (inc. sed., kein sicherer Lycophyt!) <i>Caia langii</i> als Horneophytopside
oberstes Silur oder Lochkov	<i>Sporogonites</i> sp.
unterstes Lochkov	erste ganz sichere Eutracheophyten (z.B. <i>Zosterophyllum</i>); erste ganz sichere Lycophytina (?ob. Ludlow, ?Pridoli); erste ganz sichere Zosterophyllales (?ob. Ludlow; im Pridoli nur sterile Achsen) erste fertile <i>Zosterophyllum</i> : <i>Z. myretonianum</i> , <i>Z. ? fertile</i> ; <i>Uskiella</i>

	(Rhyniophyten i.w.S.), <i>Tarrantia</i> (Z.m. steht außerhalb der Zosterophyllopsida im engeren Sinn; basaler Lycophyt)
Höheres unteres Lochkov	<i>Zosterophyllum fertile</i>
? unt. Lochkov	<i>Taeniochrada pilosa</i>
Lochkov	<i>Baragwanathia longifolia</i> , <i>Baragwanathia</i> sp., (erste ganz sichere Lycopsida, erste ganz sichere Drepanophycales); <i>Hostinella</i> sp., <i>Sciadophyton steinmanni</i>
ob. Lochkov	<i>Drepanophycus spinaeformis</i> , ? <i>Taeniochrada</i> sp., <i>Zosterophyllum rhenanum</i> ; <i>Gosslingia</i> , <i>Deheubarthia</i> (beide ad Zosterophyllopsida)
unt. Siegen	älteste sichere Rhyniopsida (bis ob. Eifel, evtl. Famenne), wohl aber schon älter; älteste sichere <i>Taeniochrada</i> (?Gotl.; ?Lochkov; unt. Siegen bis ob. Ems; ?Famenne)
Unt/mittl. Siegen	älteste Euphyllophytina („Trimerophytales“) : <i>Psilophyton</i> (M-Siegen bis M-Givet) bzw. <i>Eophyllophyton</i> (falls schon U-Siegen)
Siegen	<i>Aglaophyton</i> (noch keine echten Tracheiden) <i>Horneophyton</i> (?O-Siegen von Rhynie): letzter Nachweis von Horneophytopsida (ab Pridoli) Rhyniopsida: <i>Huvenia</i> , <i>Stockmansella</i> (ob. Siegen), <i>Rhynia</i> Zosterophyllales: <i>Rebuchia</i> , <i>Discalis</i> , <i>Kirthodeophyton</i> , <i>Deheubarthia</i> , <i>Gosslingia</i> , <i>Bathurstia</i> , <i>Tarella</i> , <i>Thrinophyton</i> Barinophytales Lycopsida: <i>Asteroxylon</i> (O?-Siegen bis höheres Ems) inc. sed.: „ <i>Protolepidodendron</i> “ (<i>Estinnophyton</i>) (Linie zu den Sphenopsiden oder doch Bärlapp?)
(ob.?) Siegen	Trimerophyten: <i>Psilophyton primitivum</i> , evtl. <i>Hedeia</i> , evtl. <i>Eophyllophyton bellum</i> (inc. sed., ?Trimerophyt) Taeniochradaeae: <i>Huia</i> Zosterophyllopsida: <i>Discalis</i> , <i>Gumuia</i> Lycopsiden: <i>Halleophyton</i> , <i>Baragwanathia</i> , „ <i>Drepanophycus</i> “ <i>gaspianus</i> , wohl auch <i>Estinnophyton wahnbachense</i>
Ob. Pragian/unterstes Ems: ältester Nachweis von Holz (Sekundärxylem) bei <i>Psilophyton</i> -nahen Taxa (Nat. 333, 837).	
Ob. Unterems	<i>Tursuidea</i> (Trimerophyt oder über den Grad eines Trimerophyten bereits hinaus entwickelt)
Mittl. Ems	<i>Pertica</i> (Trimerophyt, in Richtung zu den aneurophytalen Progymnospermen stehend) (bis mittl. Givet, n.a.A. nur Ems)
Ob. Ems	? Protolepidodendrales: <i>Protolepidodendron scharyanum</i> , falls synonym mit <i>Leclerqia</i> <i>Gothanophyton</i> (ob. Ems) steht den aneurophytalen Gymnospermen nahe
Ems-Eifel-Grenze	erste Cladoxylales : <i>Hyenia</i> , <i>Calamophyton</i> (beide Taxa: EE-Grenze bis ob. Givet); <i>Cladoxylon</i> (EE-Grenze bis U-Karbon);

Mittl. Eifel	<p>krautige Lycopside: <i>Lycopodites</i> (bis Jungpaläozoikum); erste sichere Protolepidodendrales: <i>Protolepidodendron scharyanum/L. complexa</i></p> <p>Cladoxylopsida: <i>Calamophyton</i> (<i>Duisbergia</i> ist ein Bestandteil von <i>Calamophyton primaevum</i>)</p> <p>Aneurophytale Progymnospermen: <i>Rellimia</i> (zugleich erste Radiatopses/Lignophytia)</p>
Ob. Eifel:	<p>noch sichere Rhyniaceae (<i>Stockmansella</i>)</p> <p>Cladoxylopsida: <i>Pseudosporochnus</i> (mittl./ob. Eifel bis mittl. Frasn), <i>Wattieza</i> (Baumkronen von Pseudosporochnales); Pseudosporochnales mind. 3 m hoch; bis 13 cm breite Stämme aus dem ob. Eifel von Goe/Belgien sprechen aber – im Vergleich mit den <i>Eospermatopteris</i> aus dem ob. Givet von Gilboa – auch für >(!) 3 m hohe Bäume.</p> <p>Iridopteridales (=Ibykales; Linie zu den Equisetopsida und Zygoteridalen Farnen): <i>Dixopodoxylon</i> (zugleich erster Vertreter der Moniliformopses)</p> <p>Aneurophytale Progymnospermen: <i>Rellimia</i>, <i>Aneurophyton</i></p>
?ob. Eifel	Progymnospermenholz <i>Crossia</i>
Eifel, allgem.	<p>Typische Mitteldevonflora des Eifeliums:</p> <p>< 1 m: Zosterophyllen, krautige Lycopside einschl. Protolepidodendrales</p> <p>> 1 m: Trimerophytenabkömmlinge (Cladoxylales, Iridopteridales, aneurophytale Progymnospermen); Aneurophytales geschätzt 2-3 m hoch, Cladoxylales 3 bis 6 m, z.B. <i>Protocephalopteris</i>, Spitzbergen, Stammdurchmesser 0,3 m, geschätzte Höhe 5-8 m</p>
Givet	<p>Protolepidodendrales: <i>Haskinsia</i> (bis frühes Frasn); <i>Leclerqia</i> (?ob. Ems, Givet), <i>Minarodendron</i> (= <i>Pr. scharyanum</i>); <i>Archaeosigillaria</i> (ab oberstes Givet), <i>Lepidodendropsis</i> (ab oberstes Givet bis unterstes U-Karbon)</p> <p>Arboreszente Lycopside: <i>Atasudendron</i>, 2-3 m hoch, Strobili mit Mega- und Mikrosporen (erste Zapfenblüten)</p> <p><i>Drepanophycus spinosus</i></p> <p>Ibykales: „<i>Hyenia</i>“ <i>vogtii</i>, ? <i>Langoxylon</i></p> <p>Progymnospermopsida: <i>Tetraxylopteris</i> (Givet bis O-Famenne)</p> <p>Archaeopteridales (archaeopteridale Progymnospermen): <i>Svalbardia</i></p> <p><i>Spermasporites allenii</i>: Samenmegaspore ähnlich der oberdevonischen <i>Archaeosperma</i> aus dem Famenne; <i>Runcaria</i> als windbestäubter Samenvorläufer aus dem unt./mittl. Givet</p>
Givet v. Gilboa:	<p>(genaue Datierungen strittig, evtl. Eifelium, nach neuen Angaben aber Oberes Givet bis Givet-Frasne-Grenze, s. Nat. 446, 904):</p> <p>Arboreszente Lycopside: <i>Lepidosigillaria</i>, <i>Amphidoxodendron</i>, <i>Sigillaria? gilboense</i>: bis 28 cm lange Blätter an einem aufrechten Stamm; unbekannte arboreszente Lycopside von Gilboa (Nat. 483, 78), bis 15 cm Stammdurchmesser; erhaltene Länge 3,9 m</p> <p>Iridopteridales = Ibykales: <i>Ibyka</i> („mittl. Givet“), erster Vertreter der Equisetopsida</p> <p>Pseudosporochnales (ad Cladoxylopsida): <i>Eospermatopteris</i>-Stämme mit <i>Wattieza</i>-Krone: mind. 8 m hoch (Stämme mit doppelt so großem Umfang wie des konkret auf mind. 8 m rekonstruierten Exemplars deuten aber auf noch größere Exemplare); waldbildend, stellenweise mit geschlossenem Kronendach, aufgrund des Fehlens von Blättern aber lichtdurchlässig.</p>

	<p>Schwaches Wurzelsystem ohne Pfahlwurzel. Äste nicht dauerhaft, wurden abgeworfen, daher langer schlanker Stamm mit Krone aus aufrechten Ästen, baumfarnähnlich. Erstaunlich, dass auch ohne Blätter und bei relativ geringer Lichtausbeute so hohe Bäume mit erheblicher Biomasseproduktion möglich waren; das Bauprinzip war nur auf Höhe/mechanische Stabilität und reiche Sporenproduktion optimiert, nicht aber in Bezug auf Photosynthese/Lichtausbeute. Keine langlebigen Äste, nur ein- statt dreidimensionales Wachstum (im Gegensatz zu <i>Archaeopteris</i>). Erste dichte Wälder. (Nat. 446, 891 + 904; Nat. 483, 78).</p>
Ob. Givet oder Unt. Frasn	frühe arboreszente Lycopsiden: <i>Longostachys</i> , <i>Chamaedendron</i> (0,5 – 1,5 m hoch, aber typische Statur der baumförmigen Lycopsiden)
Unt. Frasn:	<p>noch Zosterophyllopsida (<i>Sawdonia</i>, <i>Serrulacaulis</i>) Archaeopteridale Progymnospermen: <i>Archaeopteris</i> (ab Givet-Frasn-Grenze) Stenokoleales: <i>Stenokoleos</i> (Schwestergruppe der Samenpflanzen?)</p>
Frühes O-Devon:	<p><i>Lepidosigillaria</i> (bis in ca. 5 m Höhe unverzweigte Bäume) (gesamtes Frasn) <i>Lepidophloeum rhombicum</i> (Frasn, weltweit verbreitet) bis 25 m hoch, bereits vom Habitus der arboreszenten Lycopsiden des Famenne und Karbons. Eigene Familie, ad Isoetales s.l.</p>
Unt. O-Devon	<p>evtl. letzte Rhyniaceae (<i>Palaeostigma sewardi</i>, inc. sed.); <i>Taeniocrada</i>-artige (ebenfalls strenggenommen inc. sed.) sicher noch Zosterophyllopsida (<i>Serrulacaulis</i>) bis unt. Frasn, letzte Gattung der Sawdoniaceae fraglich noch <i>Drepanophycus</i> (sterile Fossilien vermeintlich von <i>D. spinaeformis</i>) im M-Frasn</p>
mittl. Frasn	<p>Erlöschen der Zosterophyllales (ex Barinophytales) und Drepanophytales <i>Ellesmeris</i> als mögl. erster Vertreter der Zygopteridalen Farne</p>
Fammenne	fragliche letzte <i>Taeniocrada</i>
Mittl./ob.Fammenne	<p>? erste Coenopteridales mit <i>Rhacophyton</i> (evtl. schon Frasn); n.a.A. steht <i>Rhacophyton</i> eher in der Nähe der Iridopteridales; lt. GFMB ist sogar unklar, ob überhaupt Farn oder Nacktsamer erste sichere Pteridospermales: <i>Archaeosperma</i>, <i>Spermolithus</i>, <i>Sphenopteris</i>; dies sind zugleich die ersten Spermatophytata Sphenopsida: <i>Pseudobornia</i>, <i>Eviostachya</i>, <i>Sphenophyllum</i></p>
Höheres Famenne	<i>Cyclostigma</i> (bis tiefes U-Karbon)
D-K-Grenze	Polypodiidae/Filicopsida ab D-K-Grenze oder unterstem Karbon; Kladistische Zusammenhänge der karbonischen Farne mit den devonischen Trimerophytenabkömmlingen (Cladoxyllopsida und Iridopteridales) sehr unklar
Tournai:	letzte Barinophyten (<i>Protobarinophyton</i>)
Ob. Tournai	erste Archaeocalamiten (fraglich im O-Devon)
U-Karbon	Erlöschen von: <i>Cladoxylon</i> ; <i>Cyclostigma</i> ; Protopolidodendrales

(*Archaeosigillaria*, *Lepidodendropsis*); Stenokoleales
fragliche Selaginellales (*Selaginellites suissei*) ab Vise (sicher ab
O-Karbon)
Lepidodendron (ab unt. U-Karbon), *Sigillaria*, Cordaiten

Korrelation von fossilen Kalibrierungspunkten mit phylogenomischen Berechnungen (fossil kalibriert) zur Evolution der Landpflanzen, Stand 2018

nach PNAS 115: E2277 (MORRIS et al., z.T. mit Supplementdaten).

Diese Arbeit von MORRIS et al. ist deshalb von herausragender Bedeutung, weil sie sich kritisch mit den fossilen Kalibrierungspunkten auseinandersetzt und kritisch den Fossilnachweis revidiert, welche Fossilien tatsächlich einen sicheren (!) Erstnachweis für die betreffende Pflanzengruppe liefern, und wie diese exakt stratigraphisch einzuordnen sind. Viele Pflanzenfossilien sprechen zwar für einen früheren Nachweis bestimmter Gruppen, aber die Sicherheit der Zuordnung zu diesen Gruppen ist oftmals fraglich.

Die Abstammungsverhältnisse zwischen Leber-, Horn- und Laubmoosen sowie Tracheophyten sind immer noch nicht endgültig geklärt. Am wahrscheinlichsten ist eines von zwei Szenarien: die Moose (Bryophytes) sind entweder monophyletisch, oder die Hornmoose stellen die Schwestergruppe aller drei anderen Gruppen (Lebermoose + Laubmoose + Tracheophyten), stehen also basal aller Landpflanzen (anstelle der bisher für diese Stellung angenommenen Lebermoose). Beide Szenarien führen aber nur zu minimalen Abweichungen von maximal wenigen MA, was die nachfolgend präsentierten Knotenpunkte der Landpflanzenevolution betrifft. Die Daten für „Moose monophyletisch“ und „Hornmoose als Schwestergruppe“ wurden daher bei der Wiedergabe der Ergebnisse der phylogenomischen Kalkulationen nachfolgend zusammengeführt. Abweichende Szenarien in der Phylogenie der drei Mooslinien haben keinen relevanten Einfluss auf diese Zeitschätzungen.

Wichtigste Ergebnisse der phylogenomischen Berechnungen von MORRIS et al.:

Kronen-Embryophyten (Landpflanzen) müssen zwischen dem M-Kambrium (515,5 MA) und U-Ordovizium (473,5 MA) entstanden sein, am wahrscheinlichsten aber im Kambrium (wahrscheinlicher als im U-Ordov.). Da Landpflanzensporen dasselbe Erhaltungs- und Nachweispotenzial wie marine Palynomorphe haben, ist die Abwesenheit von Landpflanzensporen in marinen Sedimenten, die andere Palynomorphe oder z.B. Acritarchen führen, ein sicherer Beweis für die Nichtexistenz von Embryophyten vor dem Zeitraum, zu dem erstmals Kryptosporen nachweisbar sind (d.h. > 515,5 MA).

Alle vier Linien der Landpflanzen (Leber-, Laub-, Hornmoose, Tracheophyten) waren bis spätestens zum späten Silur als separate Linien etabliert.

Kronen-Tracheophyten müssen gemäß Fossilnachweis (trilete Sporen) zwischen O-Ordov. (Katian; 450,8 MA) bzw. 474,2 MA (Maximaldatum nach phylogenomischen Daten) und oberstem Silur (420,7 MA; Mindestdatum der Datierungsspanne für den ersten Fossilnachweis von *Zosterophyllum*) entstanden sein. Dies korreliert zeitlich mit phylogenomischen Daten zur Entstehung terrestrischer Arthropodenlinien (Hexapoden, Arachniden sowie ein oder zwei

separate Linien von Myriapoden) und spricht für eine Etablierung terrestrischer Ökosysteme durch Landpflanzen, die zeitgleich mit terrestrischen Arthropoden gefüllt wurden.

Das erste Körperfossil eines Totalgruppen-Tracheophyten ist *Cooksonia cf. pertoni* (mindestens 426,9 MA alt), das älteste Kronengruppenfossil ist *Zosterophyllum* aus dem ob. Ludlow (mind. 420,7 MA) alt.

Nach molekularen Daten sind Embryophyten mindestens 40 MA und Kronen-Tracheophyten etwa 20 MA älter als es der Körperfossil-Nachweis impliziert, was aber damit erklärt werden kann, dass es nur sehr wenig kontinentale Lithofazies vor dem O-Silur/U-Devon gibt. Es fehlten damit die Chancen der fossilen Überlieferung. Der älteste ganz sichere Nachweis von Embryophyten sind tetrahedral fusionierte Kryptosporen-Tetraden aus dem Ordovizium (Dapingian, 469 MA; *Tetraedraletes*).

Das älteste sichere Körperfossil eines Mooses (Bryophytes) ist *Riccardiothallus* aus dem Siegen, ein Vertreter der Jungermannopsida unter den Lebermoosen. Nach molekularen Daten muss die erste Abzweigung innerhalb der Moose zwischen 456 und 497 MA und die zweite zwischen 438 und 479 MA erfolgt sein, also viel früher als das erste gesicherte Körperfossil. Dies wird mit dem sehr geringen fossilen Erhaltungspotenzial von Moosen (außerhalb von Bernstein) erklärt, da Bryophytes kein Lignin produzieren. Da einige moderne Moose (wie *Sphaerocarpos*) Kryptosporen-Dyaden und –Tetraden bilden, wie sie sich ab M-Ordov. finden (*Tetraedraletes*, 469 MA), steht der Sporennachweis durchaus mit den phylogenomischen Daten in Einklang.

Direkte fossile Assoziationen zwischen Sporen und Körperfossilien von Landpflanzen finden sich erst im Pridoli und Lochkov. Diese Pflanzen zeigen Merkmalskombinationen aus Bryophytes und Tracheophyten, so dass die Zuordnung isoliert gefundener Kryptosporen aus älteren Schichten zu entweder Bryophyten oder Tracheophyten problematisch ist. Ein weiteres Problem im Falle von Körperfossilien besteht darin, dass die Synapomorphie der Tracheophyten, das Gefäßgewebe, fossil nur unter besonders günstigen Umständen nachweisbar ist.

Schlüsseladaptation für ein Leben an Land waren spätestens im U-Silur etabliert, darunter Interaktionen mit frühen Böden und Mechanismen, um Mineralien aus dem Boden oder Gestein aufzunehmen (Rhizoide, Rhizome, Symbiosen mit Pilzen). Vor allem über symbiontische Pilze wurde die Aufnahme des dringend benötigten Phosphors erleichtert, der für das Pflanzenwachstum limitierend wirkt. Die bessere Verfügbarmachung von Phosphor führte zu positiven Rückkoppelungseffekten in Hinblick auf die Zunahme der Biomasse.

Daraus ergaben sich eine erhöhte Silikatverwitterung, CO₂-Abfall in der Atmosphäre (vom 16-Fachen auf das 3-Fache des rezenten Wertes im Laufe des Devons) und die Zunahme des Sauerstoffgehalts. Die phylogenomischen Berechnungen zeigen, dass die kontinentale Verwitterung durch Landpflanzen bereits früher etabliert war als bisher angenommen, spätestens im U-Ordov., wahrscheinlich aber schon im späteren Kambrium.

Eukaryonten: 1823 +/- 68 MA

Alter der Viridiplantae (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 670 – 972 MA
(„Grünpflanzen“ = Grünalgen und Landpflanzen = Chlorophyta + Streptophyta)

Alter der Streptophyta (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 629 – 891 MA
(Streptophyta = Charophyta + Embryophyta)

Alter der Embryophyta (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 482 – 515 MA

Totalgruppen-Embryophyten inklusive aller Kryptosporen unklarer Affinität:
Möglicherweise ab 515,5 MA (oberstes U-Kambrium, *Olenellus* Biozone). Die Zuordnung der kambrischen Kryptosporen ist unklar, da ihnen die regelmäßige geometrische Anordnung jüngerer Kryptosporen fehlt. Sie könnten auch von Charophyten stammen, die sich durch Luftsporen verbreiteten.

469 MA:

Die Aufspaltung der Viridiplantae in Chlorophyta und Streptophyta muss bereits erfolgt sein.
Die Aufspaltung der Streptophyta in Charophyta und Embryophyta muss bereits erfolgt sein.
Die Aufspaltung der Embryophyta in Bryophytes und Tracheophyta muss bereits erfolgt sein.

Kronengruppen-Chlorophyta:

Ältestes sicheres Fossil:

Dasycladales (ad Ulvophyceae, ad Chlorophyta):

Palaeocymopolia silurica, 438,3 MA, Llandovery, Estland

Kronengruppen-Embryophyten:

Ältestes sicheres Fossil:

Tetraedraletes cf. medinensis, 469 MA, Dapingian (M-Ordov.), Argentinien

Tetraedrale, permanent fusionierte Tetraden und Dyaden

Zugleich ältester sicherer Nachweis für Viridiplantae und Streptophyta und Totalgruppen-Embryophyten

MOOSE

Alter der Bryophytes (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 460 – 506 MA

Alter der Marchantiophyta (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 405 – 444 MA

Alter der Marchantiopsida (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 228 – 358 MA

Alter der Bryophyta (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 343 - 449 MA

407,6 +- 2,6 MA:

Die Abspaltung der Marchantiophyta (Lebermoose) muss bereits erfolgt sein (ebenso der Jungermannopsida unter den Lebermoosen).

Hornmoose:

sicher ab Kreide (z.B. *Dendroceros*); Sporen, die wohl von Hornmoose stammen und jenen moderner Hornmoose ähneln, ab Wenlock (*Emphanisporites*)

Marchantiophyta = Lebermoose (Totalgruppe sowie Kronengruppe):

Riccardiothallus devonicus, 405 MA, Pragian, Yunnan/China.

Körperfossil, bereits zu den rezenten Jungermanniopsida zu stellen (sehr ähnlich der rezenten *Riccardia*). Damit ist *Riccardiothallus* ein Vertreter der Kronengruppe der Lebermoose.

Sporen, die sicher von terrestrischen Pflanzen und wahrscheinlich von Lebermoosen stammen (sehr ähnlich den Sphaerocarpales unter der Marchantiopsida) ab Ordovizium; aber die Zuordnung zu Lebermoosen ist zu unsicher, um sie als Kalibrierungspunkte zu nutzen.

227 MA:

Die Aufspaltung der Marchantiopsida in Sphaerocarpales und Marchantiales muss bereits erfolgt sein.

Kronen-Marchantiopsida:

ältestes Fossil ist möglicherweise *Treubiites (Hepaticitis) kidstonii*, U-Karbon Schottlands; ältester Vertreter der Marchantiales ist *Marchantites cyathoides* (227 MA, Carn, Südafrika). Sphaerocarpales sind durch wahrscheinliche (aber nicht sichere) Sporentaxa nachgewiesen, die ab dem Anis (242 MA) auftreten.

330,9 +/- 0,2 MA:

Die Aufspaltung der Bryophyta in Sphagnopsida und (Polytrichopsida + Bryopsida) muss bereits erfolgt sein.

Bryophyta (Totalgruppe und Kronengruppe):

Sphagnopsida (Totalgruppe und Kronengruppe):

Sphagnales (gen. indet.) ab 330,7 MA (Vise von Deutschland).

Die anderen Superklassen der Bryophyta (neben Sphagnopsida) sind nachgewiesen:

272,3 +/- 0,5 MA:

Die Aufspaltung in Polytrichopsida und Bryopsida muss bereits erfolgt sein.

Polytrichopsida:

Palaeocampylopus, 271,8 MA, (U-Perm; Cisuralian; Russland)

268,8 +/- 0,5 MA:

Die Aufspaltung der Bryopsida in Funariidae und (Dicranidae + Bryidae) muss bereits erfolgt sein.

Bryopsida (Kronengruppe):

Capimirimus, 268,3 MA (M-Perm, Guadalupian; Brasilien)

TRACHEOPHYTEN

Alter der Tracheophyta (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 430 – 451 MA

Tracheophyta (Totalgruppe):

Cooksonia cf. pertoni, 426,9 MA; Homesian (Wenlock), Irland (nicht: Kronengruppe!)

Trilete Sporen können entgegen früherer Auffassungen nicht mehr als sicherer Nachweis für Tracheophyten angesehen werden, nachdem man festgestellt hat, dass 2,5 % der rezenten Bryophyten ebenfalls Monaden mit trileten Marken produzieren.

Trilete Sporen finden sich ab Katian (451 MA; O-Ordov.)

Alter der Lycopodiophyta (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 393 - 433 MA

Alter der Euphyllophyta (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 402 - 438 MA

423,0 +- 2,3 MA:

Die Aufspaltung der Tracheophyta in Lycopodiophyta und Euphyllophyta muss bereits erfolgt sein.

Lycopodiophyta (Totalgruppe): - nach Abzweig von den Euphyllophyta

Zosterophyllum sp., 420,7 MA, Ludlow, Kanada (Bathurst-Insel) sowie

Baragwanathia longifolia, ebenfalls Ludlow, Datierung ist aber umstritten (könnte auch Pragian sein)

Drepanophycus spinaeformis: Lochkov bis Frasn

Baragwanathia und *Drepanophycus* gehören zu den Drepanophycales und stehen damit außerhalb der Kronengruppe der Lycopodiophyta.

393,3 +- 1,2 MA:

Die Aufspaltung der Lycopodiophyta in Isoetopsida und Lycopodiopsida muss bereits erfolgt sein.

Lycopodiophyta (Kronengruppe):

Leclercqia complexa (ad Protolepidodendrales), 392,1 MA, mittleres Ems Kanadas, als ältester Vertreter der Isoetopsida (Lycopodiopsida müssen also vorher abgezweigt sein)

Älter, aber taxonomisch fraglich, ist *Zhenglia radiata* aus dem Pragian von China.

Lycopodiopsida (Totalgruppe) (d.h. nach Abzweig der Isoetopsida)

Baragwanathia longifolia, ebenfalls Ludlow, Datierung ist aber umstritten, könnte auch Pragian sein

Drepanophycus spinaeformis: Lochkov bis Frasn

Baragwanathia und *Drepanophycus* gehören zu den Drepanophycales und stehen damit außerhalb der Kronengruppe der Lycopodiopsida

Euphyllophyta (Totalgruppe):

Fraglich:

Wutubulaka multidichotoma, ob. Pridoli, China, fraglich zur Totalgruppe Euphyllophyta aufgrund des pseudomonopodialen Verzweigungsmusters; für Kalibrierung zu unsicher

Sicher:

Euphyllphyton bellum, *Psilophyton primitivum*, *Pauthecophyton gracile*, allesamt Pragian von China, als älteste sichere Vertreter der Euphyllphyta-Totalgruppe (Stammgruppen-Euphyllphyten)

Alter der Monilophyta (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 385 - 412 MA

386,25 +/- 0,68 MA

Die Aufspaltung der Euphyllphyta in Monilophyta und Spermatophyta muss bereits erfolgt sein.

Euphyllphyta (Kronengruppe):

Rellimia thomsonii, 385,6 MA, Givet, Gilboa/USA, ältester unstrittiger aneurophytaler Progymnosperme;

er ist ein Vertreter der Stamm-Spermatophyta, so dass die Abzweigung der Monilophyta bereits erfolgt sein muss.

Monilophyta (Totalgruppe):

Fraglich: *Estinnophyton yunnanense*, Pragian Chinas, als fraglicher Sphenopside und Monilophyte (unsicher), ebenso fraglich ist *Foozia* aus dem Ems Belgiens

Sicher:

Ibyka amphikoma, 384,7 MA; Givet, Gilboa/USA

385,4 +/- 0,7 MA:

Die Aufspaltung der Monilophyta in Equisetopsida einerseits und die Farne = Polypodiopsida + (Psilotopsida + Marattiopsida) muss bereits erfolgt sein.

Monilophyta (Kronengruppe):

Ibyka amphikoma, 384,7 MA; Givet, Gilboa/USA

Equisetopsida (Totalgruppe) – die Farngruppen (Polypodiopsida = Leptosporangiata, Psilotopsida und Marattiopsida) müssen zuvor abgezweigt sein

Ibyka amphikoma, 384,7 MA; Givet, Gilboa/USA

319,09 +/- 0,4 MA:

Die Aufspaltung der Farnlinie in Polypodiopsida und (Psilotopsida + Marattiopsida) muss bereits erfolgt sein.

Älteste Polypodiopsida:

Senftenbergia plumosa, 315 MA, O-Karbon Böhmens

Älteste Marattiopsida:

Psaronius simplicicaulis, 318,7 MA; mittleres Bashkirian, Oberkarbon der USA

Älteste Psilotopsida:

Botrychium (ad Ophioglossales) im Paläozän Kanadas

Alter der Spermatophyta (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 330 - 365 MA

Spermatophyta (Stammgruppe):

Fraglich: *Pertica* (Trimerophyt; Ems bis M-Devon)

fraglich: *Polythecophyton demissum* und *Hedeia sinica* aus dem Siegen Chinas als mögliche aneurophytale Progymnospermen

sicher: *Rellimia* (Givet, 385,6 MA) – aneurophytale Progymnosperme

Älteste Samen: *Elkinsia polymorpha*, oberes Famenne, 365,6 MA bzw. 364,2 +- 1,4 MA

(mögliches ältestes Fossil von Kronen-Spermatophyta; unklar, ob Stamm- oder Kronengruppen-Vertreter der Samenpflanzen)

Alter der Acrogymnospermae (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 308 - 337 MA

308,5 +- 0,4:

Die Aufspaltung der Spermatophyta in Acrogymnospermae und Angiospermae muss bereits erfolgt sein.

Die Aufspaltung der Acrogymnospermae in Pinopsida und (Ginkgoopsida + Cycadopsida) muss bereits erfolgt sein.

Kronen-Spermatophyta:

Cordaixylon iowensis, 308,1 MA; oberes Moscovian bis Kasimovian; ein Vertreter der Cordaiten; ad Acrogymnospermae (die Abzweigung zu den Angiospermae muss zu diesem Zeitpunkt schon erfolgt sein)

möglich: *Elkinsia polymorpha* (365,6 MA) als möglicher Vertreter der Kronen-Spermatophyta

Acrogymnospermae-Kronengruppe:

Cordaixylon iowensis, 308,1 MA; oberes Moscovian bis Kasimovian; ein Vertreter der Cordaiten, als Vertreter der Pinopsida (die die Cordaiten und Coniferae umfassen).

Die Abzweigung der Pinopsida von der Linie zu den (Ginkgoopsida + Cycadopsida) muss zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgt sein.

Alter der Pinopsida (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 172 - 303 MA

Pinopsida (Totalgruppe):

Cordaixylon iowensis, 308,1 MA; oberes Moscovian bis Kasimovian; ein Vertreter der Cordaiten

157 +- 10 MA:

Die Aufspaltung der Pinopsida in Cupressophyta und (Pinaceae + Gnetales) muss zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgt sein.

Pinopsida (Kronengruppe):

Araucaria mirabilis, 147 MA, Malm, Patagonien. *A. mirabilis* wird dabei in die Sektion *Bunya* gestellt, zu der die rezente *A. bidwillii* gehört

Araucariaceae gehören zu den Cupressophyta (Araucariaceae, Podocarpaceae, Taxaceae, Cupressaceae, Sciadopityaceae). Die Cupressophyta müssen zu diesem Zeitpunkt bereits von (Pinaceae + Gnetales) abgezweigt sein.

Cupressophyta (Totalgruppe):

Fraglich:

Rissikia media (M-Trias, ad Podocarpaceae?)

Cupressophyta (Kronengruppe):

Araucaria mirabilis, 147 MA, Malm, Patagonien.

120,3 +/- 0,7 MA:

Die Aufspaltung in Pinaceae und Gnetales muss zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgt sein.

Gnetales (Totalgruppe)

Fraglich: *Liaoxia chenii*, Yixian-Formation, mindestens 121,8 MA

Sicher: *Eoantha*, 119,6 MA, Apt, Baikalsee

Gnetales (Kronengruppe):

Eoantha, 119,6 MA, Apt, Baikalsee

265,1 +/- 04 MA:

Die Aufspaltung in Ginkgoopsida und Cycadopsida muss zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgt sein.

Cycadopsida (Totalgruppe):

Crossozamia chinensis, 264,7 MA, M-Perm (Roadian-Wordian), China

(die Abzweigung der Ginkgoopsida muss zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgt sein)

Alter der Angiospermae (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 195 - 247 MA

Angiospermen (Totalgruppe):

Tricolpate Pollen aus dem Barreme der Isle of Wright, 125 MA. Das mögliche Maximalalter gesicherter tricolpater Pollen liegt bei 128,6 MA.

(Ergänzt: *Nanjinganthus*, mittl. oder oberer Unterjura von China, als Stamm- oder Kronengruppen-Angiosperme, auf jeden Fall Mitglied der Totalgruppe (174 MA oder älter).

Die ältesten Pollen, die von Angiospermen stammen könnten, stammen aus dem Mittleren Anis (247,2 MA) der Steinkobbe-Formation (norwegische Arktis); sie zeigen gewisse Merkmalskombinationen, die Pollen aus der Kreide ähneln.

Euanthus, *Juraherba*, *Yuhania* aus der Jiulongshan Formation sind noch nicht genügend untersucht. Auch das Alter der Formation ist nicht ganz gesichert (wahrscheinlich M-Jura/Callov). Für *Juraherba* wird angenommen, dass sie in die rez. Familie Hydatellaceae gehört. *Euanthus* stellt eine perfekt erhaltene Blüte vom Typus moderner Angiospermen dar.

Angiospermen (Kronengruppe)

Tricolpate Pollen aus dem Barreme der Isle of Wright, 125 MA

Fraglich: *Juraherba*, Callov?

Alter der Mesangiospermae (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 139 – 180 MA

Alter der Magnoliida (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 119 - 150 MA

Tricolpate Pollen sind diagnostisch für **Eudikoten**.

Dies bedeutet, dass vor 125 MA schon folgende Abzweigungen erfolgt sind:

--- Amborellales von (Nymphaeales und allen anderen Angiospermen)

--- Nymphaeales von Austrobaileyales + Mesangiospermae

--- Austrobaileyales von Mesangiospermae

ab jetzt: MESANGIOSPERMAE

--- Magnoliida + (Chloranthales + Eudikoten) von den Monocotyledoneae

--- Magnoliida von (Chloranthales + Eudikoten)

Alter der Monokoten (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 114 - 129 MA

Alter der Eudikoten (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 120 - 125 MA

Alter der Piperales (Knotenpunkt) nach phylogenomischen Berechnungen: 51 - 107 MA

110,9 MA:

Die Aufspaltung der Magnoliida in (Magnoliales + Laurales) und Piperales muss zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgt sein.

Die Aufspaltung in *Persea* und *Liriodendron* muss bereits erfolgt sein

Magnoliinae (Kronengruppe):

Endreissinia, *Schenkeriphyllum*, 111 MA, frühes Alb, Crato-Formation Brasiliens

120,3 +- 0,7 MA:

Die Aufspaltung in Chloranthales und Eudikoten muss zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgt sein.

Die Aufspaltung der Eudikoten in Ranunculales und (Vitales + Rosides + [Caryophyllales + Asteriden]) muss bereits erfolgt sein.

Eudicotyledoneae (Kronengruppe):

Hyrantha decussata, 119,6 MA, Apt, Yixian-Formation, China als Stammgruppen-Vertreter der Ranunculales (Datierung 119,6 MA ist Minimum; könnte auch einige MA älter sein)

Das mögliche Maximalalter gesicherter tricolpater Pollen liegt bei 128,6 MA.

86,3 +- 0,5 MA:

Folgende Aufspaltungen innerhalb der Eudikoten (minus Ranunculales) müssen zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgt sein:

Vitales von (Rosides + [Caryophyllales + Asteriden])
Rosides von [Caryophyllales + Asteriden]
Asteriden von Caryophyllales

Rosiden:

Paleoclusia (Fam. Clusiaceae), 85,8 MA

Paleoenkianthus, ad Ericales, ad Asteriden, ältester Vertreter der Asteriden: 85,8 MA

113 MA:

Die Aufspaltung der Monokoten in Acorales einerseits und (Dioscorales + Liliales + Asparagales + Arcales + Poales) muss bereits erfolgt sein

Monocotyledoneae (Totalgruppe):

Liliacidites (Pollen): 113 MA (Apt-Alb-Grenze, Potomac Flora, Virginia), gilt als Stammgruppenvertreter der Monokoten

86,3 +/- 0,5 MA:

Innerhalb der Monokoten muss die Abspaltung der Dioscoreales von den (Liliales + Asparagales + Arcales + Poales) bereits erfolgt sein.

Mabelia connatifila: ad Triuridaceae (ad Pandanales), 85,8 MA

83,64 +/- 0,23 MA:

Innerhalb der Monokoten muss die Abspaltung der Liliales von den (Asparagales + Arcales + Poales) bereits erfolgt sein.

Sabalites carolinensis: ad Arcales; 83,8 MA (Coniac)

pilz-pilz ugot

PILZE: isolierte Filamente sowie spezielle multiseptierte Sporen im Silur deuten auf erste terrestrische Pilze (die Filamente ähneln stark den Hyphen bestimmter rezenter Pilze). Die ältesten tubulären Strukturen, die von Pilzen stammen könnten, stammen aus dem oberen Ordovizium (Ashgill). Wie Untersuchungen aus dem Siegen von Rhynie belegen, bestanden bereits damals enge symbiontische Verbindungen zwischen Landpflanzen und hochentwickelten Pilzen, so dass die Pilze eine wichtige Vorreiterrolle bei der Besiedlung des Landes mit Landpflanzen gespielt haben dürften und vermutlich die Landbesiedlung durch höhere Landpflanzen überhaupt erst ermöglicht haben! (Ab dem M-Ordov. sind bereits Pilzfossilien von Glomerales aus Flachwasserablagerungen bekannt, allerdings ohne Verbindung mit Pflanzen. Askomyceten ab Ludlow [s. O-Gotl.]).

Tortotubus protuberans (440 MA) gilt als ältestes Fossil eines Landpilzes; septiertes dikaryotisches Myzel, wohl mit rezenten Basidiomycota verwandt (Natwiss. Ru. 3/2016: 112).

tier-tier ugot

PROTOZOA: Flagellata (Geißeltierchen) erstmals fossil nachweisbar (müßten aber aus kladistischen Gründen viel älter sein!).

BRACHIOPODA: im Gotlandium Nachweis von *Lingula* (lt. Sepk.-Datei aber erst ab Eozän!); die Zuordnung von Funden aus dem Ordov. ist dagegen fraglich, weil Schaleninnenseite und damit Anzahl und Lage der Muskelansätze der ordov. Formen nicht bekannt sind. Rezent 15 Arten von *Lingula* in tropischen und subtropischen Flachmeeren und Küstengewässern bei großer Toleranz zu Salinitätsunterschieden (alle anderen rez. Brachiopoden sind an vollmarine Bedingungen angepasst). Altertümliche Merkmale: zwei gleich groß gebaute Klappen ohne Schloss und ohne Stielloch in der Stielklappe; ein kalkiges Armgerüst; Schale besteht aus Ca-Phosphat mit organischen Einlagerungen; After vorhanden (fehlt bei schlosstragenden Formen), Stiel lang und beweglich. Einzige rezente Armfüßer, die im Substrat (sandiger Schlamm) leben. Ihr Überleben wird mit großer Toleranz gegenüber Salinitätsschwankungen erklärt; rezent leben sie im Gezeitenbereich und in Tiefen bis 40 m (THENIUS 2000).

Bereits im Silur dominieren unter den Brachiopoden die schlosstragenden Formen.

Im Wenlock von Herefordshire/England wurden rhynchonelliforme Brachiopoden (*Bethia*) – fraglich zur O Orthida innerhalb des Subphylums Rhynchonelliformes zu stellen – mit Weichteilerhaltung entdeckt. U.a. sind ein robuster Stiel, das Lophophor (wobei jeder Arm eine Reihe von 100 – 150 Tentakeln trägt) und weitere Weichteilreste kalzifiziert dreidimensional erhalten. Form und Funktion des Stieles unterscheiden sich von allen modernen Rhynchonelliformes (Nat. 436, 1013).

moll-moll ugot

MOLLUSCEN:

Bei den **Schnecken** nach älteren Angaben evtl. die rez. Archaeogastropoden-OFam. **Patellacea** (sicher ab M-Trias)*; bei den **Muscheln** die rez. Fam. **Nuculidae** und **Ledidae**.

* Die Sepk.-Datei weist die Patellogastropoda als eigene Ordnung (ab oberstes Kambrium) aus, rez. Gattungen ab Nor (*Acmaea*); *Patella*, *Patelloides* ob Alb.

Im Wenlock Englands (ca. 425 MA) dreidimensional erhaltener wurmförmiger, 3-4 cm langer Mollusk *Acaenoplax hayae*, der Merkmale von Käferschnecken und Aplacophoren (Bewohner des Ozeangrundes; Ernährung von Foraminiferen; schalen- und z.T. auch fußlos) verbindet. Im Gegensatz zu Käferschnecken (8 Rückenklappen) nur 7 Rückenklappen, aber mit einer Lücke zwischen der vorletzten und letzten (die darauf deutet, dass die 7. Klappe nicht ausgebildet wurde).

Zu den Aplacophoren-Merkmalen von *Acaenoplax* zählen das Fehlen eines Fußes, eine hintere Körperhöhle (mit Kiemen?), zu den Käferschneckenmerkmalen die Rückenklappen. Bemerkenswert sind die Reihen von (dorsal mit langen Borsten versehenen) Wülsten, die den Körper streng serialisiert (= repetitiv strukturiert) umgeben; wo die Wülste von Rückenklappen überlagert sind, fehlen die Borsten. Kein anderes rezentes oder fossiles Mollusk ist so stark serialisiert, und dies spricht dafür, dass der gemeinsame Vorfahr aller Mollusken ebenfalls ein serialisiertes, stark metamer gegliedertes Tier war, auch wenn die meisten rezenten Mollusken (außer Käferschnecken) die Metamerie weitestgehend verloren haben. Kladistisch deutet die Kombination von Merkmalen von *Acaenoplax* darauf, dass (Aplacophoren + Käferschnecken) gemeinsam die erste Abzweigung innerhalb der Mollusken darstellen (also monophyletisch sind), im Gegensatz zu früheren Konzepten, die in den Aplacophoren allein die erste Abzweigung sahen (vgl. Kladogramme der Mollusken im Kambrium). Möglicherweise waren die plattigen Schalen auch ursprünglich ein gemeinsames Merkmal beider Gruppen, das dann bei den Aplacophoren verloren ging. Die Autoren interpretieren *Acaenoplax* als beschalteten Aplacophoren und die aplacophore Schwestergruppe der Caudofoveata (syn. Chaetodermomorpha). Daneben differieren die (isoliert gefundenen) Schalen der vermeintlichen Polyplacophoren *Heloplax*, *Enetoplax*, *Arctoplax* aus Gotland ebenfalls nur in Details von jenen von *Acaenoplax* (Nat. 410, 461; Sci 291, 2292).

arth-arth ugot

ARTHROPODA:

Manche **Trilobiten** nutzten leere Orthoceren-Gehäuse als Schutzhöhlen zum Häuten.

Chelicerata: Auftreten der O **Skorpione** (ab ob. Llandovery), die nach neueren Studien nicht mehr mit der KL Arachnida (Spinnen, Milben), sondern mit Xiphosuren (Schwertschwänzen) und Eurypteriden zu der KL Merostomata zu vereinigen sind, wobei enge Beziehungen zu der O Eurypterida bestehen (im Sepkowski-Datensatz werden die Skorpione aber unter den Arachnida geführt). Auch Skorpione waren primär Wasserbewohner; die aquatischen Formen starben nach der Trias aus. Erste ausschl. luftatmende Skorpione finden sich mit den Mesoscorpionen im O-Gotl. (Ludford Lane: unterstes Pridoli). Rez. > 1000 Arten von Skorpionen.

Die bisher ältesten Skorpione stammten aus dem späten Llandovery (*Dolichophonus*), aber nur als Umrisse erhalten, nach Conodontenstratigraphie 435,5 – 434,5 MA alt. Im Jahr 2020 wurde dann der bisher älteste Skorpion (*Parioscorpio venator*) beschrieben; er stammt aus dem Telychian Stage des Llandovery (437,5 – 436,5 MA) aus Wisconsin; perfekt erhalten (mit interner Anatomie); Kombination aus Merkmalen primitiver mariner Chelicerata und abgeleiteter Arachniden-Merkmalen. Die erhaltenen Elemente des Kreislauf-, Atmungs- und Verdauungssystem entsprechen fast denen moderner Taxa, zeigen aber auch Ähnlichkeiten mit marinen Verwandten. Trotz der erforderlichen Anpassungen an den terrestrischen Lebensraum waren die strukturellen Veränderungen im Kreislauf- und Atemsystem minimal. Allerdings gibt es keinen eindeutigen Beweis, dass das Tier terrestrisch lebte; allgemein gibt es aber Hinweise darauf, dass frühe Skorpione zu Landgängen in der Lage waren, ähnlich modernen Pfeilschwanzkrebse (die übrigens ebenso komplexe Kreislauf- und Atmungsorgane haben wie Skorpione, was sie dazu befähigt, auch in Abwesenheit von Buchlungen an Land zu atmen). Alle silurischen und die meisten paläozoischen Skorpione stammen aus küstennahen Ablagerungen, was keine sicheren direkten Aussagen zum Lebensraum erlaubt (sie können vom Festland eingeschwemmt sein). Die Tiere hatten schon die für Skorpione typischen Klauen an den Vorderbeinen und wahrscheinlich einen Stachel am Schwanzende. Unklar ist, ob er bereits Lungen besaß. **Es könnte sich um den frühesten Beleg für eine Tierart handeln, die sich (auch) an Land bewegte** (Sci. Rep. 10: 14; Spektr. Wiss. 3/20).

--- *Parascorpio*: 7 Sternite (Gesamtlänge ca. 2,5 cm).

--- *Eramoscorpius* (6)

--- *Proscorpius* (6)

--- *Waeringoscorpio* (5; sekundär aquatisch)

--- *Pulmonoscorpium* (5)

Drittältester Skorpion ist der 430 MA alte *Eramoscorpium brucensis* aus dem frühen Wenlock. Die Fundsituation ist marin, die Beinanatomie spricht aber dafür, dass diese Skorpione bereits kurzfristige Ausflüge in sehr flaches Wasser oder trockengefallene Zonen unternahmen, vor allem zur Häutung, da sie während der Häutung in besonderer Weise durch Beutegreifer (wie Cephalopoden oder Eurypteriden) gefährdet waren, denen sie sich auf diese Weise entziehen konnten. Hinweise auf Lungen finden sich erst bei Skorpionen aus dem Unterdevon (wie *Palaeoscorpium devonicus*, Hunsrückschiefer), ganz sicher sind lungenatmende Skorpione aber erst ab dem Unterkarbon belegt (Biol. Lett. 2015; doi: 10.1098/rsbl.2014.0815)

Der Sepkowski-Datensatz enthält insgesamt 5 marine (!) Skorpionsgattungen, allesamt aus dem Zeitraum ob. Llandovery bis unteres Ems: *Dolichophonus*, *Palaeophonus*, *Proscorpius* im Silur (zusätzlich: *Eramoscorpium*, *Allopalaeophonus*, beide Silur). *Palaeoscorpium*, *Waeringoscorpio* im unteren Ems (neuerdings auch im Siegen nachgewiesen).

Die **Eurypteriden** (Tremadoc bis O-Perm) erreichen jetzt Längen bis ca. 2 m (*Pterygotus buffaloensis*: 1,8 – 2,1 m); sie standen an der Spitze der Nahrungspyramide der silurischen Meere, an Größe aber übertroffen von einem Pterygoten aus dem Unterems von Willwerath mit ca. 2,4 m Körperlänge – ohne Cheliceren gemessen [Spanne: 2,33 – 2,59 m]; der größte Eurypteride und Arthropode aller Zeiten (s. U-Devon).

Innerhalb der Klasse **Pycnogonida** (ab O-Kambrium, ad Chelicerata) jetzt Vertreter, die kladistisch innerhalb oder in der unmittelbaren Nähe der rez. Kronengruppe (1160 rez. Arten) stehen (*Haliestes dasos*, Wenlock, Herefordshire/England), nur 3,5 mm groß, rezenten Pycnogoniden sehr ähnlich, exzellent erhalten.

Myriapoda: Reste landbewohnender Arthropoden in Pennsylvania (Fragmente tracheartiger Röhren in Mazerationstechnik gewonnen). **Tausendfüßerartige** Fossilien in marinen untersilurischen Ablagerungen von Wisconsin (sichere Tausendfüßer ab O-Gotl.), fragliches Tausendfüßermakrofossil *Archidesmus loganensis* aus dem Llandovery Schottlands, könnte auch fehlinterpretierter Algenrest sein. Im Wenlock dann tausendfüßerartige Arthropodenfossilien aus Schottland (**älteste sichere Makrofossilien von Landbewohnern**); im ob. Wenlock/unt. Ludlow Schottlands erste Kampecariden (myriapodenartig) sowie eindeutige Diplopoden* (ad Myriapoda). Im Wenlock Schottlands *Casiogrammus* aus der Tausendfüßerordnung Zosterogrammida (Wenlock bis Westfal D), die eine recht basale Position innerhalb der Chilognatha einnimmt (Chilognatha: basalste Linie innerhalb der Diplopoda; Schwestergruppe der Penicillata; Kladogramm s. O-Karbon). Damit sind im mittleren Silur bereits zwei Ordnungen von Tausendfüßern vertreten: Archipolypoda** (ad chilognathe Diplopoda) und Zosterogrammida (Palaeont. 48, 1101). *Pneumodesmus* aus dem M-Gotl. Schottlands mit luftatmenden Respirationsorganen als ältester Nachweis von Luftatmung überhaupt.

* Rezente Klassen der Tausendfüßer (nach POSCHMANN in: SCHINDLER/HEIDTKE):

- Diplopoda (Doppelfüßer) (umfassen auch die Arthropleuriden!); zwei Untergruppen:

Chilognatha und Penicillata/Pselaphognatha (Pinselfüßer). Chilognatha heutzutage wichtigste bodenbildende Tiere in den Tropen, da dort Regenwürmer selten sind (sie verarbeiten Detritus zu Humus). Rezent bis 30 cm lang. Die Körperringe der Diplopoden entstanden durch Verschmelzung benachbarter Segmente. Jeder Ring trägt daher zwei Beinpaare (Ausnahme: die ersten 4 Ringe).

Diplopoda allein ca. 10000 beschriebene rezente Arten.

- Chilopoda (Hundertfüßer)

- Symphyla (Zwergfüßer)

- Pauropoda (Wenigfüßer)

** Archipolypoda: chilognathe Diplopoda, aufs Paläozoikum beschränkt, relativ großwüchsig; zwei Gruppen:

Euphoberiida: überwiegend Karbon, bis 30 cm lang, bestachelt; großer Kopf, große Augen, lange Beine

Archidesmida: überw. Silur und Devon; flachrückig

Unter den rezenten Tausendfüßern findet sich das Tier mit den meisten Beinen: *Illacme plenipes*, 2006 in einem kleinen Areal in Kalifornien nach 80 Jahren wiederentdeckt, bis zu 750 Beine*, Weibchen bis 3 cm lang, Männchen kleiner und mit weniger Beinen. Beim Wachstum des Tieres addiert es neue Segmente mit Beinen, vier Beine je Segment (Weibchen bis 170 Segmente). Die Anamorphose (Addition von Segmenten und Beinen) findet sich bei allen Tausendfüßern, aber bei der F Siphonorhinidae hält dieser Prozess länger an, möglicherweise bis über die Geschlechtsreife hinaus. Die rezenten Gattungen dieser Familie sind nahe verwandt und endemisch in Zentren der Biodiversität in Indo-Burma, Südafrika, Sundaland und Wallacea; die Radiation dieser Familie muss daher schon vor dem Auseinanderbrechen von Pangäa und damit vor mehr als 200 MA erfolgt sein (Nat. 441, 707).

* (Die minimale Anzahl von Beinpaaren bei Tausendfüßern beträgt 9).

Malacostraca:

Ostracoda: *Colymbosathon eclecticus* aus dem Wenlock Englands, ca. 5 mm lang, mit hervorragender Weichteilerhaltung aller Organe, einschl. Penis (ältester fossiler Nachweis eines Penis überhaupt!), zu der großen Gruppe der Myodocop(id)a gehörig (dünne, schwach kalifizierete Schalen; leben im Meer in Tiefen von wenigen bis 6000 m), ab Ordov. nachweisbar, nach molekularkladist. Untersuchungen aber wohl schon im Kambrium erschienen; die o.g. Art ist auch in ihrer Weichteilanatomie rezenten Formen sehr ähnlich und spricht für eine ausgeprägte evolutionäre Stase bei den Ostracoden (wie auch für andere Crustaceen nur eine langsame Entwicklung zu verzeichnen ist). Nach der Anzahl der Kiemenpaare wurde die Art in die rez. Familie *Cylindroleberididae* gestellt (Sci. 302, 1749 + 1645).

echi-echi ugot

ECHINODERMATA:

Starke Verbreitung der **Knospenstrahler (Blastoidea;** M-Ordov. bis Perm); Rückgang der im Ordov. dominierenden **Beutelstrahler (Cystoidea)**. Weitere Zunahme der Crinoiden.

HEMICHORDATA:

Aus dem Llandovery von Wales wurde mit *Stimulograptus halli* das längste Graptolithen-Rhabdosom (1,45 m) berichtet. Bei einer Wachstumsrate ähnlich modernen Rhabdopleuriden lässt dies auf ein Alter von mindestens 25 Jahren schließen (Geol. Journal 36: 55). Aber auch *Monograptus* konnte länger als 80 cm werden (*M. flemingi*, Wenlock), für mehrere *M.*-Arten werden Gesamtlängen von über 1 m kalkuliert.

fisc-fisc ugot

AGNATHA: Während die Kieferlosen bisher nur durch die Pteraspidomorpha (?? U-Kambr., ob. O-Kambr. bis O-Devon) und Thelodontiden (M-Caradoc bis O-Devon) vertreten waren, erscheinen jetzt die neuen UKL (oder O) Anaspida und Osteostraci:

Anaspida: U-Gotl. (unt. Llandovery) bis O-Devon (lt. Sepk.-Daten: bis U-Karbon)

Osteostraci: U-Gotl. bis M-Devon

Galeaspida: U-Gotl. (naA O-Gotl.) bis O-Devon, bisher nur in China/Vietnam nachweisbar

Anaspida: Langer biegsamer Körper mit Flossen, ohne Kopfschild, dafür dünne Schuppen. Aktive Schwimmer, zunächst im Meer; im Devon drangen sie auch in Flüsse und Seen vor. Im U-Gotl. erst 1 Gatt. (*Jamoytius*, ob. Llandovery bis unt. Gedinne), im O-Gotl. stärker vertreten, Nachzügler im O-Devon und U-Karbon (*Conopiscius*). Einige Taxa werden neuerdings in separate Ordnungen gestellt (z.B. Birkeniiformes, Wenlock-Pridoli).

Jamoytius mit mindestens 10 Kiemenöffnungen, kreisförmigem, subterminalen Mund und einer einzigen terminalen Nasenöffnung; W-förmige phosphatische Schuppen. Eine neue phylogenetische Analyse sieht die Jamoytiiformes (*Jamoytius*, *Euphanerops*) allerdings als Stamm-Gnathostomen ohne Zusammenhang mit den Neunaugen oder Anaspida (Palaeont. 53, 1393).

Osteostraci: ca. 300 Arten, lt. BENTON bereits im Ordov. entstanden, Radiation im O-Silur und U-Devon. **Erste Wirbeltiere mit paarigen Flossen.** Kopf schwer gepanzert, meist mit abgeflachtem, halbkreisförmigen Kopfschild ähnlich einer Stiefelspitze geformt, z.B. *Hemicyclaspis* (O-Silur) mit einem festen Kopfbrustpanzer aus einem einzigen Knochenelement. Restlicher Körper und Schwanz schuppenbedeckt. Enorme Diversität an Kopfpanzerformen

(langgestreckt-torpedoförmig; rechteckig; sechseckig, z.T. mit nach hinten gerichteten Stacheln oder Hörnern; ein Taxon mit langem Rostralstachel).

Die **Cephalaspiden** stellen (lt. BENTON) eine Untergruppe der Osteostracen, fast ausschl. in Süßwassersedimenten und küstennahen Ablagerungen. Sehr manövrierfähig, Ausdauerschwimmer und zu schnellen Sprints fähig, Schwimmfähigkeiten ähnlich Haien; sie lebten auf oder in Nähe des Meeresbodens. Das Kopfschild besitzt von der Seite gesehen ein Tragflächenprofil; dadurch wird bei der Vorwärtsbewegung Auftrieb erzeugt. Möglicherweise ernährten sich die Cephalaspiden vom Detritus am Meeresgrund und schoben dabei den Körper mittels ihrer muskulösen Brustflossen über den Boden (BENTON 2007).

Galeaspid (U-/naA O-Gotl. bis O-Devon): breite Kopfpfanz mit erstaunlicher Vielfalt an Fortsätzen wie nach hinten gekrümmte, gebogene Hörner, einen hammerförmigen Rostralfortsatz, spitze Rostralstacheln. Einige Arten mit sehr langen seitlichen Stacheln, die ggf. beim Schwimmen wie Flügel eines Segelflugzeugs den Körper stabilisiert haben könnten. Keine paarigen Flossen. Mundöffnung auf der Unterseite des Kopfpanzers. Einige Arten mit bis zu 45 Kiementaschen (Maximum innerhalb der Wirbeltiere!)

Die Agnatha des Silurs wurden insgesamt größer als die des Ordoviziums.

GNATHOSTOMATA: nach (noch nicht ganz gesichertem) Acanthodierfund aus dem unt. M-Caradoc Colorados (s. O-Ordov.) nun sicherer Nachweis der UKL Stachelhaie (Acanthodii) und UKL Panzerfische (Placodermi). Das Aphetohyoidea-Konzept ist neuerdings nicht mehr zu halten.

Der Kiefer entstand nach neueren Erkenntnissen wohl eher aus dem Gaumensegel als aus dem Kiemenbogen der Agnatha (Details s. O-Ordov.). Die Entwicklung des Kiefers war die Voraussetzung für die extreme Radiation und Diversifikation der Fische im O-Gotl. und Devon. Nach einer Auffassung waren die „Aphetohyoidea“ ursprüngl. Süßwasserfische, die erst im Devon in Meere vordrangen, während naA. Placodermen und Acanthodier primär Meeresbewohner waren, wobei die Acanthodier im Devon in Flüsse und Seen, im Karbon auch in Kohlensümpfe eindrangen.

Placodermi (Panzerfische): U-Gotl. (naA ?U-Gotl., O-Gotl.) bis Devon-Karbon-Grenze, naA unteres Tournai. Es gilt weitgehend (aber nicht 100%ig!) als Konsens, dass die Placodermen die basalste Gruppe der kiefertragenden Fische darstellen, also unterhalb der Abzweigung der Knorpelfische, Acanthodier und Knochenfische stehen. Man geht davon aus, dass Placodermen paraphyletisch sind; die Kronen-Gnathostomen sollen sich aus den Placodermen ableiten, Acanthodier stehen dabei auf der Stammlinie der Chondrichthyes (nach Ausschluss der Knochenfische) und gehören damit zu den Kronen-Gnathostomen (Nat. 502, 175 + 188).

Zwei größere Untergruppen: **Arthrodira** (Räuber, bis 10 m lang; Gotl. bis M-Karbon) und **Antiarchi** (kleiner, meist nur bis 30 cm, wahrsch. Sedimentfresser wie die frühen Agnathen, auf M- und O-Devon beschränkt).

Sowohl die kiefertragenden Placodermen wie die kieferlosen Ostracodermen sind durch eine massive knöcherne Panzerung gekennzeichnet, die sie als Reaktion auf die großen Beutegreifer dieser Zeit (andere Placodermen, aber vor allem Eurypteriden) entwickelten. Bei den Placodermen waren die Panzer allerdings im Gegensatz zu den gepanzerten Agnathen dank eines Nackengelenks beweglich, das den Kopfpfanz anheben konnte. Es handelte sich um

Kugelgelenke seitlich am Rückenteil des Kopfschildes. Zum Öffnen der Kiefer schwang der Unterkiefer nach unten und der Schädel nach oben. Außerdem waren die Placodermen die ersten Wirbeltiere mit paarigen Brustflossen.

Acanthodii (Stachelhaie): ? unt. M-Caradoc; U-Gotl. bis M-Perm. Insgesamt ca. 70 Arten bekannt. Die Sepkowski-Datei umfasst 28 marine Gattungen aus dem Zeitraum vom ob. Llandovery bis ob. Stefan; danach kamen Acanthodier nur noch im Süßwasser vor.

Einteilung der marinen Taxa (28 Gattungen):

O Acanthodida (2 G.): Ems bis Frasn

O Clatiiformis (10 G.): Wenlock bis ob. Westfal

O Ischnacanthida (7 G.): ob. Llandovery bis Famenne (9 G. inc. sed.)

Andere Gliederung:

Ischnacanthiformes: F Ischnacanthidae: O-Gotl. bis O-Devon

Clatiiformes: F Clatiidae (OG – UD), F Gyacanthidae (UD – O-Karbon)

Acanthodiformes: F Diplacanthidae (UD – UPerm, darunter *Acanthodes*)

Innenskelett mit knöchernen Bestandteilen, daher keine Knorpelfische. Panzerung aus kleinen Quadratschuppen; Flossenstacheln aus Dentin. Gesamtlänge erst 7 - 15 cm, im Karboperm bis 2 m. NaA reicht das Größenspektrum von 8 cm bis 2,5 m. Primitive Fische (schlanke, gute Schwimmer) mit einem Außenskelett aus echten Knochen in Form feiner Schuppen (aus Dentin und Knochen aufgebaut); die Schuppen zeigen konzentrische Wachstumslinien, was darauf deutet, dass auch Jungtiere schon die definitive Anzahl von Schuppen hatten, die dann mit dem Tier mitwachsen.

Auftreten von Brust- und Bauchflossen (Schwanzflossen bereits bei Agnatha); wobei diese zu langen Stacheln abgewandelt waren; frühe Formen können bis zu sechs Paare kleinerer Intermediärstacheln in der Bauchregion aufweisen. Vor den Rückenflossen meist 2, vor der Afterflosse und den paarigen Flossen je 1 unbeweglicher Stachel; zwischen Brust- und Bauchflossen können weitere Stacheln sitzen. Die Flossenstacheln dienten wohl der Verteidigung (schlecht zu schluckende Beutetiere). Späte Taxa wie *Acanthodes* konnten die Stacheln der Brustflosse aufrichten und so das Maul eines Räubers versperren (ähnlich wie heutzutage Stichlinge).

Schädel mit kleinen Knochenschüppchen bedeckt. Große Augen, von einem Ring Skleralplatten umgeben. Überwiegend bezahnt; zahnlose Arten wohl als Filtrierer. Einige spätere Arten wurden Räuber, die den Mund weit öffnen konnten und Kiemenstrahlen besaßen, die mit dem Hyoid und den Kiemenbögen verbunden waren; diese Kiemenstrahlen ragten als scharfe Spitzen in die Rachenregion (BENTON).

Problematisch ist die kladistische Beziehung der Acanthodier zu den Knochen- und Knorpelfischen. Aufgrund des unmineralisierten Endoskeletts gibt es nur wenige vollständige Funde, auch die Schädelkapsel war bisher nur von dem jungen, weit abgeleiteten *Acanthodes* bekannt. Anno 2009 wurde ein fast vollständiger Acanthodier (*Ptomacanthus*; ad „Clatiidae“) aus dem Gedinne Englands beschrieben, dessen Anatomie deutlich von *Acanthodes* abweicht. *Acanthodes* kann daher nicht als repräsentativ für die Acanthodier insgesamt angesehen werden. Die Schädelkapsel war bisher nur von *Acanthodes* bekannt und zeigt zahlreiche

knochenfischartige Merkmale. Die Schädelkapsel von *Ptomacanthus* weicht fundamental von *Acanthodes* ab und zeigt zahlreiche plesiomorphe Merkmale, die sich auch bei Placodermen und frühen Knorpelfischen finden. Andere Schädelmerkmale stehen zwischen frühen Knorpel- und Knochenfischen.

Möglicherweise sind die Acanthodier paraphyletisch. Je nach Auswertungsmethode erwies sich *Ptomacanthus* mal als basaler Vertreter der Stamm-Knorpelfische, während gleichzeitig eine andere große Gruppe der Acanthodier (einschl. *Acanthodes*) eine monophyletische Gruppe auf der Stammlinie der Knochenfische bildete (s. Kladogramm). Betrachtet man dagegen nur die endokranialen Merkmale, stellt *Ptomacanthus* die Schwestergruppe aller Kronen-Gnathostomen (also direkt unterhalb der Dichotomie Knorpelfische/Knochenfische). Placodermen erwiesen sich in jedem Fall als paraphyletische basale Gnathostomen. Die Paraphylie von Acanthodier und Placodermen erklärt offenbar, weshalb keine Einigkeit darüber bestand, welche der beiden Gruppen den Knochenfischen näher steht. Die aktuelle Analyse ergab, dass die Placodermen und Acanthodier paraphyletisch sind, die Placodermen dabei aber basaler stehen:

- Galeaspida
 - Osteostraci
 - Placodermi: *Bothriolepis*, *Pterichthyodes*
 - Placodermi: *Macropetalichys*, *Campbellodus*, *Rhamphodopsis*
 - Placodermi: *Cocosteus*, *Dicksonosteus*, *Buchanosteus*
 - Acanthodier: drei nicht gegeneinander aufgelöste Linien, darunter
 - eine Linie [*Ptomacanthus* + **Knorpelfische**]
 - Acanthodier: Linie zu *Acanthodes*
 - ab jetzt: **KNOCHENFISCHE**
 - *Dialipina*
 - *Ligulalepis*
 - Dichotomie **Strahlenflosser/Fleischflosser**

(Nat. 457, 305)

Inzwischen betrachtet man die Acanthodier aber in ihrer Gesamtheit als paraphyletische Stammgruppe der Chondrichthyes und damit als Kronen-Gnathostomen (Nat. 502, 175 + 188).

Kiemenskelette von Knorpelfischen sind nur sehr selten überliefert; die Untersuchung eines Kiemenskeletts eines 415 MA alten *Ptomacanthus* zeigte, dass dieser noch einen kompakten knochenfisch-artigen Pharynx mit knöchernem Operculum hatte; der typische verlängerte Rachen der Elasmobranchii muss sich daher bei Stamm-Chondrichthys erst oberhalb der Abzweigung von *Ptomacanthus*, aber vor der Abzweigung von *Gladbachus* entwickelt haben (Nat. Comm. 10: 2050).

Acanthodes (*A. bronni* aus Lebach) ist das einzige Taxon der Acanthodier, von dem die Schädelkapsel einigermaßen gut bekannt ist. Neue Rekonstruktionen der Schädelkapsel zeigten eine überraschend große Übereinstimmung mit den Crania der Knorpelfische; die phylogenetische Analyse bestätigte aber dennoch die Position von *Acanthodes* auf der Linie zu den Knochenfischen (!). Andere Acanthodier erwiesen sich dagegen als Stamm-Knorpelfische und sogar als Stamm-Gnathostomen. Die vermeintlichen knorpelfischartigen Merkmale des *Acanthodes*-Craniums stellen somit ein primitives (ursprüngliches) Merkmal der Kronengruppen-Gnathostomen dar. Die Knorpelfische blieben also in ihren kraniellen Merkmalen eher konservativ auf dem Niveau der frühen Gnathostomen, während sich die Knochenfische weit davon weg entwickelten. Knorpelfischartige Merkmale von *Acanthodes* sind demnach

Symplesiomorphien der Kronengnathostomen. Die Schädelkapsel des letzten gemeinsamen Vorfahren der modernen Gnathostomen war daher relativ hai-ähnlich (Nat. 486, 247):

Kladogramm (Nat. 486, S. 249, stark vereinfacht):

- I--- Galeaspida
- I--- Osteostraci (nicht gegeneinander aufgelöst)
 - *Bothriolepis* + *Pterichthyodes*
 - *Brindabellaspis*, *Macropetalichthys*
 - *Dicksonosteus* + (*Buchanosteus* + *Cocosteus*)
 - *Cowralepis* + (*Austroptyctodus* + *Campbellodus* + *Rhamphodopsis*)
 - **1. Acanthodierlinie** (u.a. zu *Diplacanthus*, *Culmacanthus* u.a.)
 - **2. Acanthodierlinie** (u.a. zu *Climatius*, *Parexus*)
 - **3. Acanthodierlinie** --- führt zu den **Knorpelfischen!!!***
 - **4. Acanthodierlinie** (*Euthacanthus*)
 - 5. Acanthodierlinie (u.a. *Mesacanthus*, *Cheiracanthus*, *Acanthodes*)
 - **6. Acanthodierlinie** = *Ichnacanthus* + *Paracanthodes*
 - *Dialipina*
 - *Ligulalepis*
 - *Cheirolepis* + (*Howqualepis* + *Mimia*)
 - *Sarcopterygii*

*** 3. Acanthodierlinie:**

- *Vernicomacanthus*
- *Brochoadmones*
- *Katamacanthus*
- *Obtusacanthus*, *Lupopsyrus*
- *Pucapampella*
- *Doliodus* + *Tamiobates*
- (*Cladodoides* + *Orthacanthus*) + (*Cobelodus* + [*Akmonistian* + *Cladoselache*])
- *Tristychius*
- (*Chondrenchelys* + *Debeerius*) + (*Hamiltonichthys* + *Onychoselache*)

KNORPELFISCHE: Nach den Schuppenfunden aus dem unt. M-Caradoc Colorados (s. O-Ordov.) weitere Schuppenfunde aus dem Llandovery Sibiriens (*Elegestolepis*) und der Mongolei (die Sepkowski-Datei behandelt *E.* als inc. sed.; er wird also keiner Chondrichthyes-Ordnung zugewiesen). Histologische Untersuchungen der Dornen von Sinacanthiden aus dem U-Silur des Tarim Beckens, China, belegen, dass die auf China beschränkten, dort aber vom U-Silur bis Devon weit verbreiteten Sinacanthiden zu den Knorpelfischen (und nicht zu den Acanthodiern) gehören; unklar ist aber, ob sie zur Kronengruppe oder einem kronennahen Abschnitt der Stammgruppe der Chondrichthyes zuzuordnen sind (Kongressabstract).

Kladogramm der Gnathostomen (Sci. 299, 1235; ebenso: BENTON 2007):

- Außengruppe: Osteostraci
 - AB JETZT: Kiefer
 - Placodermen (in höheren Gruppen Zähne konvergent entwickelt?)
 - AB JETZT: Zähne
 - Chondrichthyes
 - Acanthodii
 - AB JETZT: OSTEICHTHYES
 - Dichotomie: Actinopterygii + Sarcopterygii

Kladogramm der Placodermen (Sci. 299, 1235):

- Acanthothoraci
 - Rhenanida
 - Antiarchi (sicher ohne Zähne)
 - Petalichthyida (nicht bekannt ob Zähne)+ Ptyctodontida (sicher keine Zähne) (fragl. Vorfahren der Holocephali? s. O-Devon).
 - ab jetzt: ARTHRODIRA (ab jetzt: Zähne!)
 - Actinolepida
 - Phyllolepida
 - Phlyctaeniida + Eubrachythoracida

Zähne --- einmal oder mehrfach entstanden? (Sci. 299, 1164 + 1235):

Ging man früher davon aus, dass die Zähne durch Kooptierung von Hautdentikeln der äußeren Haut an den Rändern der Kiefer entstanden, d.h. die Hautdentikel der Kiefernänder zu Zähnen wurden, so ist diese Theorie inzwischen überholt. Fest steht, dass die Entstehung der Kiefer der Entstehung der Zähne vorausging. Zähne sind definiert als Strukturen, die an definierten Orten aus spezifischem zahnbildendem Gewebe (in der Zahnlamina = Zahnleiste) gebildet werden.

Ging man außerdem bisher davon aus, dass die echten Zähne nur einmal entstanden sind und Placodermen zahnlos waren, ergaben Untersuchungen an den Arthrodira unter den Placodermen, dass diese über echte Zähne verfügten. Die Placodermen waren die basalsten kiefertragenden Fische, man ging aber bisher davon aus, dass alle Placodermen nur mit schneidekantenartigen Strukturen oder Fangzähnen aus Semidentin auf Jagd gingen, die nicht den Zähnen der höheren Fische homolog sind. Die Zähne sollten sich nach dieser älteren Vorstellung in der Schwestergruppe der Placodermen entwickelt haben, aus der dann die Knorpelfische, Knochenfische und Acanthodier hervorgingen.

Die Untersuchung mehrerer ca. 408 MA alter Taxa von Arthrodira (die die am meisten abgeleiteten Placodermen stellen) ergaben jedoch echte Zähne: anstelle der zufälligen Anordnung kleiner zahnförmiger Strukturen aus Semidentin (Dentikeln) weisen sie eine regelmäßige Anordnung der Zähne in Reihen auf, die Zahnbildung erfolgte also geordnet nach einem ganz bestimmten Muster (Indiz für eine Zahnlamina = Zahnleiste) und histologische Schnitte durch die Zähne bewiesen, dass diese aus echtem regelmäßigen tubulären Dentin mit Pulpenkavum bestehen; das Dentin wurde von Zellen der Pulpa gebildet. Also muss es ein spezifisches

zahnbildendes Gewebe (Zahnlamina) gegeben haben, aus dem sich in einer bestimmten definierten zeitlichen und örtlichen Reihenfolge Zähne bildeten – ganz im Gegensatz zu den zufällig arrangierten Dentikeln aus Semidentin basaler Placodermen. Die entsprechenden Merkmale der Histologie und der regelmäßigen Bildung und Anordnung fehlen auch bei den Dentikeln der externen Haut oder der oralen Mukosa der Placodermi, sie fehlen auch bei den Dentikeln auf den Knochenplatten, die den Kopf und den vorderen Körperstamm der Placodermen bedeckten. Dies spricht gegen das eingangs genannte Kooptierungsmodell kiefernarter Hautdentikel.

Neue Zähne wurden am Ende der Zahnreihe gebildet, wie heute bei den Lungenfischen. Der Unterschied zu den modernen bezahnten Vertebraten besteht allerdings darin, dass neue Zähne hinten im Mund, nicht entlang der Ränder der Kiefer gebildet wurden. Prinzipiell sollen die Zähne der Placodermen aber nach dem gleichen Muster gebildet worden sein wie bei anderen Gnathostomen.

Basale Placodermen sind dagegen zahnlos (sie haben nur zufällig angeordnete Dentikel), Antiarchi und Ptyctodontida sind sicher völlig zahnlos, bei Petalichthyida ist der Zahnstatus unbekannt.

Die Befunde sprechen dafür, dass die Zähne zweimal konvergent (aber aufgrund gleichartiger präexistierender Mechanismen) entstanden, einmal innerhalb der Placodermen und einmal in der Schwestergruppe der Placodermen, aus der Knorpelfische, Acanthodier und Knochenfische hervorgingen. Da aber auch einigen Acanthodiern und vermutlich auch frühen Knorpelfischen die Zähne fehlten, könnte es sogar sein, dass in drei oder vier Linien die Zähne unabhängig voneinander entstanden.

Völlig überraschende Ergebnisse ergaben im Jahr 2008 Transplantationsexperimente mit Axolotl-Embryonen (Nat. 455, 747 + 795). Die Mundhöhle der Vertebraten geht auf eine Invagination im Ektoderm zurück. Bisher ging man davon aus, dass die Zähne der Vertebraten ausschließlich aus Ektoderm (Schmelzepithel) und Mesenchym aus der Neuralleiste (Dentin, Pulpa) bestehen. Die Herkunft von Rachenmäulern war bisher unbekannt (direkt von endodermalem Epithel? ektodermales Epithel, das die oropharyngeale Membran, d.h. die Grenze zwischen Ektoderm und Endoderm, durchbrochen hat, also als Ergebnis umfassender Wanderungsbewegungen?).

Anders als bei Säugetieren wird der hintere Teil der Mundhöhle bei Urodelen von endodermalem Epithel ausgekleidet, der vordere Teil von Epithel gemischter Herkunft. Das Schmelzepithel der prämaxillären und maxillären Oberkieferzähne stammt stets vom Ektoderm ab, während das Schmelzepithel der vomero-palatinalen Zähne entweder vom Ektoderm, vom Endoderm oder von beiden gebildet wird, je nach Lage der Zähne. Ähnliches gilt auch für die Unterkieferzähne. Insgesamt gesehen sind nur etwa 1/3 aller Zähne rein ektodermaler Herkunft, über 50 % rein endodermal, die übrigen gemischt. Dies ist der erste sichere Nachweis von Zähnen endodermaler Herkunft bei Wirbeltieren; vermutlich verfügen alle Vertebraten, bei denen sich das Endoderm bis in die Mundhöhle ausdehnt (Urodela, wahrscheinlich Lungenfische und vielleicht einige Froscharten), über Zähne endodermaler Herkunft. Dabei unterscheiden sich endodermale und ektodermale Zahnkeime beim Axolotl in keiner Weise voneinander. Offenbar kommt den aus der Neuralleiste stammenden Mesenchymzellen eine entscheidendere Rolle bei der Zahnbildung zu als bisher angenommen: Unabhängig davon, ob sie mit ektodermalen oder endodermalen Zellen in Kontakt treten, lösen sie im kontaktierten Epithel stets dieselbe Zahnbildungs-Kaskade aus. Wenn diese Mesenchymzellen in Kontakt mit Epithel gleich welcher Herkunft treten, bilden sie Zähne oder Dentikel in der Mundhöhle (Stomodeum), in der Rachenhöhle oder an der Hautoberfläche.

Dies spricht aber dafür, dass der Entwicklungsmechanismus, der allen Zähnen/Dentikeln aller (rezenten) Vertebraten zugrunde liegt, nur ein einziges Mal entstanden ist, ausgehend von einem Signal der Neuralleiste. Damit wird die klassische Theorie, dass die Zähne auf modifizierte Hautdentikel zurückgehen, indem in der frühen Evolution der Wirbeltiere embryonales Ektoderm in den Mund einwanderte und dort die Initiation von Zähnen bewirkte (outside-in-Theorie), hinfällig. Rachenzähne oder Dentikel finden sich dagegen bei zahlreichen Gruppen fossiler kieferloser Fische; ihre Entstehung kann also gar nicht auf Hautdentikel zurückgehen, sind sie doch unabhängig von Mundhöhle und Kiefern. Dies führte zunächst zur inside-out-Theorie (Abstammung der Zähne von Dentikeln des endodermalen Pharynx; Auswärtswanderung entsprechender embryonaler Zellen). Auch diese Theorie ist damit hinfällig. Gemeinsame Grundlage der Initiation von Hautdentikeln, Zähnen oder Dentikeln in Mund und Rachen ist somit Mesenchym aus der Neuralleiste, nicht ein bestimmtes Epithel.

Concestor 20 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Fleischflosser (Sarcopterygii) einerseits mit den Strahlenflossern (Actinopterygii) andererseits; er lebte vor ca. 440 MA bzw. 195 Mio. Generationen im frühen Silur. (Anmerkung: diese Datierung ist wohl als Schätzung zu bewerten; möglich wäre auch Obersilur). DAWKINS beschreibt das Datum von 440 MA aber als „generally accepted“.

ogot-ogot

OBER-GOTLANDIUM (427 - 419 MA)

O-GOTLANDIUM 427,4 +- 0,5 MA bis 419,2 +- 3,2 MA

LUDLOW: 427,4 +- 0,5 MA bis 423,0 +- 2,3 MA

bestehend aus:

GORSTIAN: 427,4 +- 0,5 MA bis 425,6 +- 0,9 MA

LUDFORDIAN: 425,6 +- 0,9 MA bis 423,0 +- 2,3 MA

PRIDOLI: 423,0 +- 2,3 MA bis 419,2 +- 3,2 MA
(syn. Downtonian)

Allgemein: Rückzug mehrerer Flachmeere, dadurch Bildung von Lagunen, küstennahen Teichen, Tümpeln, Sumpfland, breiten Gezeitsäumen. Verringerung der UV-Belastung durch Ozonzunahme.

Holzkohle: vor ca. 420 MA erster Nachweis von Holzkohle. Zuvor waren vor der Fossilisation verbrannte Pflanzenreste bereits aus dem Gedinne bekannt gewesen (Palaios 19, 113).

Das Vorkommen von Holzkohle ist ein Indiz für Feuer und korreliert sehr eng mit dem Sauerstoffgehalt der Atmosphäre. Die Zunahme des Sauerstoffgehalts von 13 % im O-Devon auf bis zu 30 % im höheren Perm war verbunden mit der Zunahme von Feuern und Bildung von Holzkohle. Schon das Brennen der überwiegend rhyniophytoiden Vegetation im O-Silur und U-Devon lieferte Holzkohle. Die Seltenheit von Holzkohle im M- und O-Devon korreliert mit dem niedrigen Sauerstoffgehalt zu dieser Zeit. Ab dem frühen U-Karbon nahm die Häufigkeit von Feuern zu; im mittleren U-Karbon waren sie zunächst in Sümpfen häufig, im O-Karbon auch in sumpffernerer, höheren Regionen. In vielen Sümpfen des Perms waren Feuer extrem häufig (PNAS 103, 10861).

BAKTERIEN: In Soleinklusionen in einem Salzkristall aus dem O-Gotlandium (Cayugan, 425 – 415 MA) Michigans konnte mit Hilfe von PCR-Techniken bakterielle 16S rDNA nachgewiesen werden; allerdings wies der betreffende Kristall Mikrofrakturen auf; aus der Oberkreide Thailands wurden eubakterielle 16 S rDNA-Fragmente jedoch auch in einem mikrofrakturfreien Salzkristall nachgewiesen (Nat. 417, 432).

ALGEN: Nematophyten (U-/naA O-Gotl. bis M-Devon, evtl. aufgrund von Kutikelresten bereits ab O-Ordov.) aus Büscheln von gebänderten oder glatten Röhren (meist zwei verschiedener Längen); Stränge bis zu 1,3 m Durchmesser und Längen von mehreren (mind. 4) Metern, bis 12 m, evtl. sogar bis 22 m. In Nematophyten aus dem Llandovery konnte Lignin (bzw. ligninähnliches Material) nachgewiesen werden; es wurden allerdings niemals in-situ-Sporen gefunden, d.h. Sporen, die eindeutig den Nematophyten zuzuordnen sind. Die systematische Stellung ist daher unklar, eventuell marine Riesen-Braunalgen mit Stämmen ähnl. der rez. *Lessonia*, die in den antarktischen Meeren untermeerische Wälder bildet. Neuere Untersuchungen der Feinstruktur von Nematophyten ergaben Ähnlichkeiten mit *Taeniocrada*, andererseits aber auch Hinweise auf eindeutige Algenzugehörigkeit (Pseudoparenchym aus parallel verlaufenden Zellschläuchen). Am wahrscheinlichsten handelt es sich – jedenfalls bei den Prototaxiten – aber um einen symbiontischen Organismus (ähnlich Flechten) aus einer Pilzkomponente und photosynthetisch aktiven Algen an der Oberfläche (Details. s. O-Ordov.). Tubuläre Strukturen ab Ashgill (O-Ordov.) nachweisbar, älteste Cuticula schon ab Caradoc.

Indirekt zugunsten der Braunalgenhypothese für Nematophyten spricht auch ein anderes Gewächs, das mosaikartig Eigenschaften von Algen und Landpflanzen verbindet, *Protosalvinia* (Famenne): einerseits fehlt ein durchgehender innerer Holzkörper mit Gefäßen zur Wasserleitung, andererseits ist stellenweise kutinisiertes Hautgewebe vorhanden, ligninähnliche Substanzen, Sproßspitzen mit wachsartigem Überzug. Es handelte sich wahrsch. um eine amphibische

Pflanze, die im flachen Wasser wuchs und Luftsprosse entwickelte. Man fand in ihr das für Braunalgen spezifische Fucosteran. Es haben also offenbar amphibische Vertreter der Braunalgen existiert, die später wieder ausstarben: wie die Grünalgen versuchten also auch die Braunalgen den Weg aufs Land, scheiterten jedoch, wahrsch. weil ihnen die Ligninsynthese nicht oder nicht vollständig gelang.

land-land ogot

MOOSE: *Sporogonites* als erster (umstrittener) makrofossiler Lebermoosfund aus dem O-Gotl. und U-Devon.

„PSILOPHYTALES“: bereits im ob. Wenlock waren erste Körperfossilien von *Cooksonia* nachweisbar; erste psilophytentypische Sporen bereits früher (trilete Sporen treten je nach Region zwischen unterem Ashgill und unterem Wenlock auf). Im O-Gotl. einige weitere kleine Psilophytenarten (meist < 10 cm); insgesamt aber artenarm, wenige kosmopolitische Arten und Gattungen (*Tortilicaulis*, *Uskiella*, *Caia*, *Cooksonia*). [Nur *Baragwanathia* ab dem obersten Gotl. war größer]. Aus Shropshire/England stammt von Rhyniophyten aus dem Grenzbereich Ludlow/Pridoli der erste fossile Nachweis von glatten, sterilen Achsen mit Stomata (zusammen mit den ältesten Körperfossilien von Myriapoden und Trigonotarbidien) (Zeittabelle s. U-Gotlandium).

BÄRLAPPE: nach neueren Arbeiten wird das Erstauftreten von *Baragwanathia longifolia* wieder für das O-Gotl. angegeben, obwohl die ursprüngl. für gotlandisch (Ludlow) gehaltenen Fundschichten in Australien nach Graptolithen-Leitfossilien ins unterste Devon gestellt worden waren; möglicherweise liegt Pridoli vor (aufgrund von anderen Graptolithen). Länglich-nadelförmige Blätter von 4 - 7 cm Länge, Sporangien an den Blattachsen, modernste Pflanze der damaligen Zeit; große Ähnlichkeit mit dem rez. *Lycopodium lucidulum*. Im Unterdevon dann weit verbreitet; man vermutet daher, daß sich die Landpflanzen - zumindest die Bärlappe - zunächst in Gondwana entwickelten und dann allmählich nach Norden ausdehnten (O **Baragwanathiales** bzw. **Archaeolepidophytales**; neuerdings mit *Drepanophycus* und *Asteroxylon* zu den Drepanophycales gestellt) (naA wird *Drepanophycus* eher im Zusammenhang mit den Zosterophyllen gesehen, „*Drepanophycus*“ *gaspianus* ist aber als Bärlapp anerkannt).

Die frühzeitige Abtrennung der Bärlappe wird auch durch Studien an der Chloroplasten-DNA rez. Bärlappe (*Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoetes*) einerseits, Schachtelhalmen, Farnen, höheren Landpflanzen und vermeintlichen Psilophyten-"Nachfahren" (*Psilotum*, *Tmesipteris*) belegt; Moose und Bärlappe müssen hiernach von der Linie, die zu den höheren Landpflanzen führt, vor allen anderen Gruppen abgezweigt sein.

Allgemein ist anerkannt, daß die Rhyniophyten (z.B. *Cooksonia*, *Rhynia*) nach den Protracheophyten (*Aglaophyton*, *Horneophyton*, *Caia*), die einige moosartige Merkmale aufweisen, die primitivsten Psilophyten darstellen, aus denen sich dann die Zosterophyllen und die „Trimerophyten“ entwickelten. Von den Zosterophyllen leiten sich die Bärlappe ab, aus den „Trimerophyten“ alle übrigen Landpflanzen (Details s. U-Devon).

Zusammenfassung der Entwicklung der Landpflanzen:

1. Mikrobielle Krusten und Matten (Cyanobakterien, evtl. Flechten) bereits im Präkambrium; indirekte Hin-

weise seit 3,1 MrA, direkter Fossilnachweis ab 1,2 MrA. *Longfengshania*: moosähnliches Makrofossil vor 880 MA, angebliche (!) moostypische Sporen ab ca. 700 MA (neuerdings zurückgewiesen). Unklar ist, ob es sich um erfolglose bzw. zumindest zeitweise erfolgreiche Versuche der Landbesiedlung handelte; die hohe UV-Einstrahlung dürfte das Hauptproblem der Landbesiedlung im Präkambrium darstellen.

2. Bärlappähnlicher Pflanzenrest aus dem M-Kambr. Sibiriens (*Aldanophyton*); unklar, ob wirkliche Landpflanze oder Alge. 520 MA alte Sporen vermeintlich von „höheren“ Landpflanzen wie Moosen (s. U-Kambrium).
3. Ab M-Ordov. (ca. 471 - 472 MA) Auftreten und weite Verbreitung lebermoosartiger Sporen (*Tetraedraletes*). Kutikelreste sind ab M-Ordov. nachweisbar; könnten aber auch von Nematophyten oder Algen der Gezeitenzone stammen.
4. Im O-Ordov. Spurenfossilien von Anneliden oder Arthropoden in einem fossilen Boden, der mind. 260 km von der nächsten Küste entfernt gebildet wurde. Außerdem erste Höhlenbauten, vermutlich von Tausendfüßern. Lebermoos-Tausendfüßer-Assoziationen. In manchen Regionen finden sich im unteren Ashgill die ersten trileten Sporen (in anderen Regionen erst im Llandovery oder unterem Wenlock).
5. *Eohostimella* aus dem U-Gotl. als fragliche Landpflanze mit algenähnlicher Morphologie, aber biochemischen Merkmalen von Landpflanzen.
6. Im höheren U-Gotl. tritt vermehrt ein neuer Sporentyp mit widerstandsfähigen Wänden auf, der für Lebermoose untypisch (nur 3 % der rez. Lebermoose haben derartige Sporen), aber für Gefäßpflanzen charakteristisch ist (*Ambitisporites*). (Nach neuen Funden trilete Sporen schon im Ashgill von Gondwana!). Im ob. Llandovery mit *Pinnatiramosus* erster makrofossiler Vertreter mit typischer Psilophyten-Tracheiden-Struktur, offenbar die älteste Landpflanze, begleitet von psilophyten-typischen Sporen, bei grünalgenähnlicher (caulerpales-artiger) Gesamtmorphologie; reich verzweigt. Datierung und Status aber strittig; Kritiker halten *P.* für die Wurzel einer Pflanze, die im Perm (!) auf der betreffenden Schichtoberfläche siedelte. Auch eine neue Studie mit neuem Material aus dem Jahr 2007 stützt diese Annahme massiv (Palaios 22, 155).
7. Im ob. Wenlock erste Makrofossilien von *Cooksonia* als typische Vertreter der Rhyniophyta.
8. Im O-Gotl. Erstnachweis von Askomyceten (symbiotische Pilze an Flechten); Kotkugeln von Arthropoden (Ludlow), erste Makrofossilien von Moosen (Sporen seit M-Ordov.), erste Körperfossilien von Landtieren (z.B. Euthycarcinoida seit *420 MA, s. aber O-Kambrium, Hundertfüßler, Arachniden wie Trigonotarbid Spinnen, *Eoarthropleura*, wahrscheinlich auch Mesoskorpione als Landtiere). (* ältere Datierung, nicht ICS-kalibriert)
9. Im ausgehenden O-Gotl. erhöhte Diversität an Sporenfossilien; neue Sporenformen. Erste Bärlappartige (*Baragwanathia longifolia*) im Bereich der Gotl.-Devon-Grenze, zunächst auf Australien beschränkt. Erste "echte" Kohlelagerstätten.

Die pflanzliche Diversität innerhalb eines Gebietes war sehr gering; in jedem besiedelten Gebiet lebten nur eine oder wenige Pflanzenarten. Der Selektionsdruck war zunächst überwiegend nichtbiologischer Art; erst mit Zunahme der taxonomischen Diversität entstand aus der Konkurrenz der Pflanzen untereinander selbst ein Selektionsdruck, wobei zunächst der "Lauf um die optimale Statur" im Vordergrund stand, d.h. die schlankeren, schneller wachsenden Pflanzen hatten bessere Chancen, ans Licht zu gelangen. Wahrsch. aus diesem Grund entwickelten alle Pflanzengruppen noch im Devon Baumformen.

Frühe Chronologie der Landpflanzen s. U-Gotlandium

Aus Deutschland sind nur sehr wenige Landpflanzenfossilien aus dem Silur bekannt (SDGG 2006, Heft 46, 130 ff.): Makrofossil *Rhynia sp.* aus dem Heibeecktal bei Bad Lauterberg und von Wiedaer Hütte/Harz. Pteridophyten-Sporen (*Ambitisporites dilutus*, *Archeozonotriletes chulus*, *Retusotriletes warringtonii*, *Apiculiretusispora synorea*) aus dem Wenlock bis Ludlow des Spessarts und *Ambitisporites dilutus*, *A. aviatus*, *Archeozonotriletes chulus* aus dem Bayerischen Wald (spätes Wenlock bis Ludlow).

pilz-pilz ogot

PILZE: älteste bekannte **Askomyceten** (Ludlow, Schweden). Askomyceten (zu den höheren Pilzen --- Schlauchpilzen --- gehörig) sind Bestandteil fast aller (symbiotischen) Flechten, die ihrerseits eine wichtige Pionierfunktion bei der Landbesiedlung haben. Zusammen mit ihnen wurden Kotkugeln (wohl von Arthropoden) gefunden, so daß die Flechten-Pilz-Matten offenbar bereits von kleinen herbi- oder detritivoren Arthropoden und ggf. deren Beutegreifern

besiedelt waren. Im Siegen von Rhynie wurden dann parasitische Pilze an Süßwasseralgen festgestellt.

Die mikrobielle Aufschließung des Bodens ist Grundvoraussetzung für die Existenz höherer Landpflanzen; einige Pilze dienten aber wohl auch direkt als Nährstoffversorger der Pflanzen; die noch leistungsschwachen Wurzelorgane der frühen Landpflanzen waren stärker auf Nährstoffzulieferer wie Bakterien oder Wurzelpilze angewiesen als heutige Pflanzen. (Kladogramm der Pilze s. M-Ordovizium).

Heutzutage stellen Pilze das größte bekannte Lebewesen: im Jahre 2000 wurde im Nordwesten der USA (Oregon) ein unterirdischer Pilz (bis 90 cm tief in den Boden reichend) entdeckt, der sich über 5,6 km erstreckt und eine Fläche von 880 Hektar (4 x Helgoland) umfasst (*Armillaria ostoyae*, dunkler Hallimasch), geschätztes Alter 2400 Jahre, geschätztes Gewicht 600 t.

tier-tier ogot

COELENTERATA: erste starke Riffformierung durch **Korallen**; arten- und individuenmäßig starke Zunahme, CO₂-Bindung und Kalksteinablagerung.

"WÜRMER":

Im Gotl. des Urals älteste bekannte Fauna eines fossilen hydrothermalen Schlotens mit zahlreichen Röhrenwürmern aus den Gruppen Vestimentifera und Polychaeta (beide Gruppen sind auch an rez. hydrothermalen Quellen dominierend!), daneben Brachiopoden und Monoplacophoren, die in rez. hydrothermalen Faunen fehlen, die zu 95 % endemische Arten enthalten. Das Fehlen von Brachiopoden und Monoplacophoren in rez. hydrothermalen Faunen spricht gegen die Hypothese, daß dort ein Refugium paläo-/mesozoischer Taxa bestehen könnte.

BRACHIOPODEN: Auftreten der rez. O **Terebratulida** im obersten Gotlandium (nach Sepk.-Datei nur eine einzige Gatt. – *Brachyzyga* – im Pridoli). Im Laufe des Gotl. beginnt die Blütezeit der Choneten. Während ordovizische Brachiopodenfamilien erlöschen, erscheinen die Pentameraceae, fast alle Spiriferen-Familien sowie mehrere Fam. der Terebratulida (?; s.o.) und Rhynchonellida.

moll-moll ogot

MOLLUSCA:

Bei den **Muscheln** erscheinen die rez. Gatt. *Nucula* und *Leda* (s.l.; nach Sepk. allerdings *Leda* = *Nuculana* erst ab unterste Trias, *Nucula* ab Berrias). Muscheln werden im Gotl. insgesamt häufiger und drängen in Flachwasserbereichen die Brachiopoden zurück. Lt. Sci. 325, 736 (anno 2009) Nuculanidae bereits ab 469 MA, Nuculidae erst ab 378 MA.

Lt. Sci. 325, 736 (anno 2009): **Lucinidae** ab 417 MA (als drittälteste rezente Muschelfamilie). Trigoniidae erst seit 261 MA.

Nach älteren Angaben erschienen auch die Trigoniidae (ad Schizodonta) bereits im Laufe des Silurs (*Silurozodus*); im Mesozoikum weltweit verbreitet, *Trigonia* in Jura und Kreide; mit *Neotrigonia* überlebten die Trigoniidae mit 5 Arten in australisch-tasmanischen Meeren bis rezent (Reliktareal). Schon im Tertiär waren die Trigoniidae mit *Eotrigonia* und *Neotrigonia* nur noch spärlich vertreten; der Rückgang der Trigonien dürfte auf der Konkurrenz der modernen grabenden Muscheln wie z.B. den Cardiidae (Herzmuscheln) beruhen (THENIUS 2000).

In der UKL **Nautiloidea** erlöschen im Wenlock die Endocerida (ab Trempealeauan; Schwerpunkt im Ordovizium). Abgesehen von *Eobacrites* (Arenig bis Llandeilo) erscheint jetzt die O **Bacritoidea** (bis O-Perm/Tatar), die zu den Ammonoidea führt; die Fam. Bacritidae (O-Gotl. bis O-Perm) gilt als Stammgruppe der Ammonoidea und Aulacoceratidae. Sepk. gibt – abgesehen von *Eobacrites* – weitere Gattungen der Bacritiden erst ab Siegen an, stellt sie aber schon in die O Anarcestida.

Starke Verbreitung der Orthocerida (bis 4 m lang!). Auftreten der UO **Rutoceratina** mit nautiloconem Gehäuse (z.B. *Germanonautilus* in der Trias; Aussterben im Dogger). Zunahme der Formenvielfalt der Nautiloidea: von schwach gekrümmten (cyrtocoenen) über nautilocone bis zu kolbig aufgetriebenen (*Phragmoceras*, *Ascoceras*).

Tentaculiten: starke Zunahme im O-Gotl. (Maximum im M-Devon). Wichtigste Familien: Tentaculitidae (?U-Ordov., unt. Llandovery bis O-Devon), Nowakiidae (Unt. Ludlow bis O-Devon), Styliolinidae (Wenlock bis O-Devon).

arth-arth ogot

ARTHROPODA:

Stamm-Euarthropoden: im Wenlock (ca. 425 MA) von Herefordshire *Enalikter aphson* als Vertreter der Megacheira, und zwar der Short-Great-Appendage-Arthropoden; zu den Leancoiliida gestellt. Leancoiliida sind nur aus dem U- und M-Kambrium (bis 500 MA) bekannt, der nächste Nachweis ist *Enalikter*, gefolgt von *Bundenbachiellus* (Unterdevon). Bei *Enalikter* handelt es sich um den einzigen dreidimensional erhaltenen Stamm-Euarthropoden. Er war wohl benthischer oder nektobenthischer Aasfresser oder Detritivore.

Chelicerata:

Eurypteriden: Bei einem 423 MA alten Eurypteriden (*Eurypterus tetragonophthalmus*) wurden Begattungsorgane festgestellt, die den Spermatophoren mancher modernen Arachniden entsprechen. Ältester Fossilnachweis von Spermatophoren.

Sperma-transferierende Organe waren eine der Voraussetzungen für die Besiedlung des Landes. Da Spermatophoren bei Pycnogonida und Xiphosuren nicht nachweisbar sind, spricht das gemeinsame Vorkommen sklerotierter sperma-transferierender Vorrichtungen in Arachniden und Eurypteriden dafür, beide Gruppen als Schwesterguppen zu betrachten; für den gemeinsamen Clade wird der Name Sclerophorata vorgeschlagen. Merostomata (= Xiphosura + Eurypterida) ist demnach zu verwerfen. Sclerophoren sind bilateral symmetrische Spermatophoren-Hälften.

Eurypteriden sind demnach näher mit Arachniden als mit Xiphosuren verwandt. **Ein Sperm-Transfer-Mechanismus im letzten gemeinsamen Vorfahren von Eurypteriden und Arachniden wäre eine wichtige Präadaptation für die Besiedlung des Festlands durch Arachniden** (Natwiss. 98, 889).

(Nicht alle modernen Arachniden weisen Spermatophoren auf; sie finden sich bei Skorpionen, Pseudoskorpionen, einigen Acari, Amblypygi, Thelyphonida, Schizomida; Opiliones entwickelten einen Penis, Ribinulei ein

modifiziertes drittes Bein, Araneae nutzen die Palpen zum Spermatransport; in basalen Opilioniden werden aber immer noch Spermatophoren ausgebildet) (Natwiss. 98, 889).

Im basalsten Pridoli erste **Mesoskorpione**, nach dem Bau der Gliedmaßen sowie unter Berücksichtigung der nachgewiesenen Lungen eines Vertreters aus dem U-Devon (Ems) Kanadas wohl landlebend. Daneben wasserbewohnende Skorpione (*Dolichophonus*, *Palaeophonus*, *Palaeoscorpis*), wahrsch. Meeresbewohner, kiemenatmend (s.u.). (Rez. Wasserskorpione – *Nepa cinerea* – sind keine Skorpione, sondern gehören zur F. Nepidae = Skorpionswanzen, O Wanzen = Heteroptera).

Spinnen: Trigonotarbida (terrestrisch, unterstes Pridoli bis U-Perm) als früheste Vertreter der **Spinnen**, noch sehr klein (rezent erreicht die größte Spinne eine „Spannweite“ von 25 cm bei ausgestreckten Beinen). Funde von Trigonotarbida aus dem Siegen von Rhynie belegen das Vorliegen von Buchlungen als Indiz für terrestrische Luftatmer. Wohl räuberische Lebensweise (kurzer, gedrungener Körper; relativ lange und kräftige Laufbeine), evtl. als arthropodenjagende „Wegelagerer“ an Pflanzenstämmen.

Körperbau der Trigonotarbida: Prosoma (bedeckt von einem prosomalen Rückenschild) und Opisthosoma aus 12 Segmenten. Keine Spinndrüsen. Zusammen mit den Ricinulei (Schwestergruppe; Kapuzenspinnen, rezent ca. 40 Arten) stehen die Trigonotarbida an der Basis der Pantetrapulmonata.

(Palaeont Z DOI 10.1007/s12542-011-0109-x).

Im basalsten Pridoli fragmentierte Reste, die von echten (= webenden) Spinnen (Araneae) stammen könnten (s.u.). Rezent ca. 100.000 Spinnenarten.

Trilobiten: im Vordergrund stehen jetzt Phacopida, Lichida und Odontopleurida; zunehmende Bestachelung und Körnelung des Panzers. Neben Schutzfunktion werden bestimmte Formen der Ornamentierung der Kopfschilder auch als Folgen sexueller Selektion interpretiert (Biol. Lett. 1, 196).

Myriapoda: erste ganz unstrittige Körperfossilien von **Tausendfüßern** (passende Spurenfossilien bereits ab O-Ordov., im O-Gotl. *Diplichnites*, *Beaconites*; fragliche Körperfossilien mariner Tausendfüßer im Burgess-Schiefer und U-Gotl.), wobei zunächst die **Archipolypoda** (O-Gotl. bis O-Karbon) und **Diplopoda** (Wenlock bis rez., Doppelfüßler; s. U-Gotlandium) erscheinen. Die Tausendfüßer gelten als erste Invasionswelle von Landtieren, was auch deshalb naheliegend ist, weil für sie die Umstellung am geringsten war: sie leben an feuchten Standorten, der äußere Wachsüberzug ist unvollständig und wasserdurchlässig geblieben und schützt nicht sehr gegen Austrocknung. Bei *Pneumodesmus* aus dem ob. Wenlock/unt. Ludlow von Schottland ließen sich Tracheenmündungen nachweisen, was beweist, dass diese Tausendfüßer bereits völlig terrestrisch lebten; mehrere Arten an derselben Fundstelle (J. Palaeont. 78, 169). Auch die Hundertfüßer (Chilopoda) sind mit der rezenten O Scutigleromorpha bereits im untersten Pridoli nachweisbar (s.u.).

Die englischen Koprolithen des Ludlow gehen wahrsch. auf Myriapoden zurück; sie enthalten intakte (unverdaute) Sporen verschiedener Arten, so daß die Sporen nicht selbst als Nahrung gedient haben, sondern eine unverdauliche Beigabe waren. Offen bleibt, ob die Tiere von lebenden Pflanzen oder Detritus (in das die Sporen verstreut waren) lebten.

Erster Nachweis der **Arthropleuriden** mit *Eoarthropleura* (basalstes Pridoli bis O-Devon, wahrsch. Famenne). Spätere Arthropleuriden (ca. 296 MA) erreichen eine Länge bis 2,30 m und

eine Breite bis 0,5 m und stellen damit die größten Landarthropoden aller Zeiten. Nach neuesten Erkenntnissen handelt es sich bei den Arthropleuriden um diplopode Tausendfüßer aus der unmittelbaren Verwandtschaft der rezenten Pinselfüßer (s. O-Karbon). Sie unterscheiden sich von den ansonsten im Querschnitt kreisförmigen Tausendfüßern durch einen breiten, flachen Körper, unter dem die Beine versteckt waren.

Erstauftreten von Körperfossilien von (terrestrischen) Tausendfüßern:

Tausendfüßer insgesamt: ? Llandovery, Wenlock

Kampecarida (ein Beinpaar pro Segment): ob. Wenlock/unt. Ludlow sowie unterstes Pridoli (LL)

Diplopoda: ob. Wenlock/unt. Ludlow

Archipolypoda unter den chilognathen Diplopoda: ob. Wenlock/unt. Ludlow (bis Perm)

Zosterogrammida (basale Chilognatha): Wenlock (ad Diplopoda: Chilognatha)

Arthropleuriden: unterstes Pridoli (LL) (LL = Ludford Lane) (ad Diplopoda: Pselaphognatha)

Scutigermorphe Chilopoda: unterstes Pridoli (LL)

Malacostraca:

Bei den **Ostracoden** erscheint nach älteren Angaben die rez. Gatt. *Cypridina* (Sepk.: ab Bathon). Die Gatt. *Lepeditia* (Gotl. und Devon) stellt mit 58 mm die größten Muschelkrebse aller Zeiten (ad O Leperditicopida, ob. U-Kambrium ?, Kambrium bis ob. Famenne) (rez. ist *Gigantocypris* mit 23 mm der größte Ostracode). Starke Verbreitung der Ostracoden in den obergotl. Flachmeeren.

?Hexapoda:

Evtl. erste Springschwänze (Collembola), die zu den apterygoten Insekten zählen. Jedenfalls wurden im basalen Pridoli von Ludford Lane winzige Reste gefunden, die auf archaeognathe Hexapoden deuten.

Bemerkenswert ist weiterhin *Tanazios dokeron* aus dem Silur (Wenlock) von Herefordshire, eine Stammgruppencrustacee, die möglicherweise zu den Hexapoden überleiten könnte (vermutlich fehlende zweite Antenne als hexapoden-artiges Merkmal) (Nat. 457, 812).

Die Funde scheinen aber nicht allgemein anerkannt zu sein; eine Arbeit aus 2014 erwähnt die Funde von Rhynie (412 MA) als älteste Hexapoda (Sci. 346: 763).

Zusammenfassung Besiedlung des Festlandes: (nach SHEAR und SELDEN in: GENSEL und EDWARDS 2001, ergänzt und modif.):

Kambrium: Spurenfossilien im Gezeitenbereich, die je nach Morphologie teils von großen schalenlosen Mollusken, die Algenmatten abweideten, und teils von Arthropoden wie Euthycarcinoidea stammen dürften. Aus Euthycarcinoidea, die den Gezeitenbereich besiedelten, entwickelten sich offenbar die Myriapoden (vgl. PNAS 117: 8966).

Oberkambrium/U-Ordov. (ca. 500 MA, SO-Ontario): zahlreiche gleichartige Arthropodenspuren in äolischem Sandstein von einem hummergroßen ca. 50 cm langen Tier mit 16 – 22 Beinen und wahrscheinlich einem Schwanz, evtl. Euthycarcinoidea. Vermutlich nicht voll landlebend

(mangels terrestrischem Ökosystem zum Nahrungserwerb), sondern gelegentlicher Landgänger (Nat. 417, 129; s. U-Ordov.).

Caradoc, mittl-/ob. Ordov. (NW-England): Ichnogenera *Diplichnites*, *Diplopodichum*: ähnlich experimentell erzeugten Spuren moderner Diplopoda sowie ähnlich etwas jüngeren Spuren (z.B. aus dem Silur), die definitiv terrestrisch sind; die Erzeuger der Spuren waren vermutlich selbst terrestrisch oder zu begrenzten Ausflügen an Land befähigt.

Ashgill, ob. Ordovizium (Pennsylvania): Paläoböden mit mäandrierenden, subvertikalen Bauten ähnlich den Spuren, die Tausendfüßer in verfaultem Holz hinterlassen; es ist aber nicht belegbar, ob die Spuren tatsächlich von Tausendfüßern stammen, die makrofossil erst ab dem O-Silur sicher nachweisbar sind. Die Höhlenbildungen erfolgten 260 km von der nächsten Meeresküste entfernt und damit eindeutig unter terrestrischen Bedingungen.

Unteres Gotlandium: Llandovery (Pennsylvania): mittels Mazerationstechnik wurden Stücke von Borsten und Setae gewonnen, die von Arthropoden stammen könnten (sie sind aber nicht hohl im Gegensatz zu den Setae der Arthropoden, die üblicherweise hohl sind; Setae von Anneliden sind dagegen nicht hohl); daneben trachea-artige Röhren, die unmittelbar auf luftatmende Tiere deuten. Außerdem Kutikel mit zwei Arten von Dornen. Sedimentologische Verhältnisse: sicher nicht marin, entweder Süßwasser oder terrestrisch. Die tracheartigen Röhren stellen den ersten körperfossilen Nachweis luftatmender Tiere!

Llandovery (Schottland): umstrittenes ältestes Makrofossil eines Landtieres, *Archidesmus loganensis*, vermutlich Tausendfüßer, könnte aber auch nur ein Algenrest sein.

Wenlock Schottlands: tausendfüßerartige Arthropodenfossilien incertis sedis, älteste sichere Makrofossilien von vermeintlichen Landbewohnern. Myriapoden sind im mittl. Silur vertreten mit den beiden Ordnungen Archipolypoda und Zosterogrammida (Wenlock bis ob. O-Karbon).

Ob.Wenlock bis unt. Ludlow (Schottland, Stonehaven-Gruppe): *Kampecaris obanensis* (myriapodenartig) und bisher unbenannte, aber überzeugende Diplopoda. Die terrestrische Natur der Tiere kann aber aus der Fundsituation heraus nicht abschließend bewiesen werden.

O-Silur (Neufundland): Spuren terrestrischer oder semiterrestrischer Arthropoden

O-Silur (Westaustralien): *Diplichnites*-Spuren, 1 – 30 cm breit, z.T. mehrere Meter zu verfolgen, z.T. unter Wasser erzeugt, größtenteils aber auf luftexponierten Flächen.

O-Silur, basalstes Pridoli (Ludford Lane, Shropshire/Wales): älteste umfassende Landarthropodenfauna, datiert auf 420 MA: 1 Art **Trigonotarbida** (*Palaeotarbus*, älteste Spinne!), **Kampecarida** (Tausendfüßerartige, aber ein Beinpaar je Segment, während Diplopoda zwei Beinpaare pro Segment haben); **scutigeromorphe Hundertfüßer** (O Scutigeromorpha; *Scutigera* = rez. amerikanischer Hundertfüßer), **Eoarthropleuriden**, **Mesoskorpione**; außerdem weitere Reste, die nicht sicher bestimmten Taxa zugeordnet werden können; dabei könnte es sich um Spinnen ieS. (Araneae) und archaeognathe Insekten handeln. Die Mesoskorpione waren vermutlich luftatmend und allesamt terrestrisch, der Nachweis luftatmender Lungen gelang aber erst bei einem Exemplar aus dem Ems Kanadas (New Brunswick). Für die älteren Mesoskorpione kann die terrestrische Lebensweise nur vermutet werden. Ältester Nachweis: basales Pridoli.

Trigonotarbiden sind spinnenähnlich, aber mit einem segmentiert gepanzerten Abdomen und ohne Spinndrüsen; Nachweis: O-Silur (basalstes Pridoli) bis U-Perm. Einzigster Nachweis im Silur ist *Eotarbus* (= *Palaeotarbus*) *jerami* aus Ludford Lane, dann erst wieder im U-Devon nachweisbar.

Dass es sich bei den frühen terrestrischen Arthropoden überwiegend um Raubtiere und keine Herbivoren handelt, kann auch auf der Extraktionsmethode beruhen, die die unsklerotisierten Reste potentieller Herbivoren zerstören würde.

Einteilung der Trigonotarbida in zwei Gruppen:

--- Paleochariniden: evtl. *Eotarbus*, sonst nur im Devon vertreten, nur 1-6 mm groß, wahrscheinlich im Pflanzenabfall lebend;

--- Aphantomartiden: größer, stärker sklerotisiert, seitliche Augen, evtl. *Eotarbus*, sonst Devon bis U-Perm; wahrscheinlich direkt an der Oberfläche lebend, später evtl. arboreal.

Eoarthropleuriden: bis 15 cm lang, ähnlich großen, flachrückigen Tausendfüßern; es wurden bisher keine voll artikulierten Exemplare gefunden. Nahe verwandt mit rezenten Pinselfüßern; zu den diplopoden Tausendfüßern zu stellen.

Gedinne Schottlands: Myriapode *Archidesmus macnicoli*

?O-Siegen (Rhynie, Datierung nicht ganz sicher): Milben (aus 4 Familien), Trigonotarbida, Erstnachweis der Weberknechte (Opiliones = O Phalangiida; wahrscheinlich bereits zur rezenten Subordnung Eupnoi); außerdem ein „Süßwasserkrebs“ (Euthycarcinoidea) und ein scutigermorpher Hundertfüßer. Euthycarcinoidea gelten inzwischen als Vorfahren der Myriapoda.

Hexapoda: a) Collembola: *Rhyniella praecursor*, zur rez. Familie Isotomidae gehörig;

b) *Leverhulmia*, ectognath (echtes Insekt), Affinitäten zu Archaeognatha oder Zygentoma, ältestes flügelloses Insekt (Apterygota) (Insekt i.e.S.)

c) *Rhyniognatha hirsti*: nur Mundwerkzeuge, wobei die Merkmale der sehr gut erhaltenen Mandibeln darauf deuten, dass es sich um ein Fluginsekt, und zwar einen basalen Metapterygoten handeln könnte; Metapterygota stehen oberhalb der Ephemeroptera (Eintagsfliegen).

Ob. U-Siegen (z.B. Willroth, ICE-Trasse): frühester Nachweis von Phalangiotarbida (*Devonotarbus*; J. Palaeont. 79, 110).

Unterems (Willwerath, Eifel): Arachnida: Tetrapulmonata incertis sedis (*Xenarachne willwerathensis*), Trigonotarbida, Phalangiotarbida (sonst nur aus dem Siegen der ICE-Trasse von Willroth, aus Burglahr und aus dem Karbon und Perm bekannt); Eoarthropleuriden

Ems (Ostkanada): sehr strittiges *Gaspea*-Insekt (Archaeognatha): ungewöhnliche dreidimensionale Erhaltung, keine begleitende Kutikelfauna (wie sonst üblich), keine taphonomischen Zeichen (für fossile Einbettung), daher vermutlich rezente Kontamination. In einem isolierten Stein gefunden, nicht im Schichtzusammenhang.

Im Ems Kanadas diplopede Tausendfüßer der rez. ÜO Juliaformia (ad Diplopoda: Chilognatha).

An anderen Fundstellen nachweisbar: große zylindrische Tausendfüßer, luftatmende Mesoskorpione mit fossilem Nachweis luftatmender Lungen; Gesamtlänge ca. 9,5 cm; an anderen Fundstellen wurden die Skorpione nur < 1 cm groß; im Karbon erreichten terrestrische Skorpione schon 30 cm.

Eoarthropleuriden.

U-Devon Großbritanniens: Kampecariden, div. diplopodenartige Fossilien

Mittel-Givet bzw. Eifel/Givet oder ältestens ob. Eifel (Datierung unsicher; Gilboa): Arachniden: Araneae (echte Spinnen: *Attercopus fimbriunguis*, kladistisch wahrscheinlich Schwestergruppe aller anderen Araneae; gut entwickelter Spinnapparat, konnte vielleicht schon Konstruktionen aus Seide bauen, andererseits deuten Analogien mit anderen primitiven Spinnen darauf, dass er Höhlen baute und diese mit Spinnfäden auskleidete, oder nur einfache Kletterseile baute); Amblypygi (*Ecchosis pulchibothrium*; Stellung nicht ganz sicher, evtl. sehr primitiver Vorfahr der Amblypygi oder unbekannte Arachnidenordnung)

Trigonotarbida; Skorpione, Pseudoskorpione (*Dracochela deprehendor*; sehr ähnlich modernen neobisioiden Pseudoskorpionen, ähnliche Lebensweise); Milben (Fam. Oribatidae und Alicorhagiidae), scutigermorphe Hundertfüßer; Arthropleuriden (ad Diplopoda; 9 bis 10 Stammsegmente; Kopfstruktur ähnlich Tausendfüßern, aber wahrscheinlich ohne Augen und Antennae; wahrscheinlich detritivor).

Archaeognathenreste in Mazerationspräparaten; antennenartige Fragmente und bestimmte Augenstrukturen könnten auf Insekten (ieS.) deuten, u.a. gibt es fragliche Hinweise auf Thysanuren (fragliche Antennomere mit ungleich geteilten Setae wie bei rez. Thysanuren).

Ob. Givet und/oder unt. Frasn (South Mountain; Nähe Gilboa): Mazerationspräparate deuten auf Saugapparate ähnlich denen moderner Insekten; hierzu passen Hinweise auf Pflanzenschäden durch Saugen von Pflanzensäften bereits aus dem U-Devon.

Die Eroberung des Festlands ist offenbar ein kooperatives Unternehmen von Gefäßpflanzen, Pilzen und Gliederfüßern! Im O-Karbon kommen (als aktive Pflanzenvertilger) die Landschnecken hinzu; Tetrapoden greifen erst ab etwa der Karbon-/Perm-Grenze in die Pflanzenwelt ein!

Nahrungsketten, Ökologie: Carnivoren dominierend, daneben einige Detritivoren, bisher kein Nachweis von Herbivoren. Die Nahrungsketten basierten offenbar auf Detritivorie, ähnlich der rezenten Bodenfauna (auch die moderne Herbivorie benötigt eine Darmflora, die offenbar ursprünglich von Detritivoren entwickelt wurde). Bisher wurde kein einziger früher Herbivore gefunden; d.h. das Ökosystem des Silurs und U-/M-Devons unterschied sich massiv von dem heutigen, das primär auf Herbivorie beruht. Lediglich Pflanzenfossilien mit Hinweisen auf potentielle Frassschäden deuten auf (unbekannte) Tiere, die sich nach der Art der Schäden offenbar auf den Konsum von Pflanzensäften verstanden, entweder durch das gezielte Anstechen von Gefäßen oder durch das ungezielte Abbeißen von Pflanzenstückchen in der Erwartung, so an die Flüssigkeit zu kommen. Erste Hinweise hierauf stammen aus dem U-Devon. Aber erst im O-Karbon sind die ersten Tiere nachweisbar, die sich direkt von Pflanzen ernährten (Insekten), und die ersten herbivoren Tetrapoden erschienen um die Karbon-Perm-Grenze.

Verzeichnis des Erstauftretens von Landtieren nach Taxa:

Chelicerata:

Mesoskorpione: Nachweis ab basalem Pridoli (Ludford Lane), Beweis für Terrestrizität ab Ems (Lungennachweis), wahrscheinlich aber von vornherein terrestrisch

Arachnida:

Trigonotarbida: Nachweis ab basalem Pridoli (bis U-Perm) (nicht-spinnend) (Ludford Lane)

Phalangiotarbida: ab Siegen (ICE-Trasse Willroth; Burglahr) (bis U-Perm)

Araneae (Spinnen ieS.) (spinnend): sicher ab Givet (Gilboa), fragliche Fragmente im basalsten Pridoli von Ludford Lane

Amblypygi: wahrscheinlich ab Givet von Gilboa (evtl. nur früher Vorläufer der Amblypygi)

Weberknechte (Opiliones = O Phalangiida) ab (O?-)Siegen von Rhynie

Pseudoscorpionida (Afterskorpione): ab Givet von Gilboa (einziger devonischer Nachweis)

Acari (Milben): ab (O?-)Siegen von Rhynie mit mindestens 4 Familien vertreten

Oribatida (Bodenmilben) ab M-Devon (nächster Körperfossilnachweis erst im Lias, aber sehr wichtige Pflanzenkompostierer in den Steinkohlenwäldern!)

Atelocerata:

Diplopoda: Körperfossilien mit hoher Wahrscheinlichkeit ab Wenlock, Spurenfossilien, die von Diplopoda stammen können, reichen bis ins Caradoc zurück, ihre terrestrische Natur ist aber nicht ganz sicher.

Archipolypoda und Zosterogrammida: ab Wenlock nachweisbar (Z. bis O-Karbon)

Kampecarida: ob. Wenlock/unt. Ludlow von Schottland, tausendfüßerähnlich

Chilopoda: scutigeromorphe Hundertfüßer ab basalem Pridoli (Ludford Lane); weitere Funde in Rhynie. Lebensweise: mit sehr langen Beinen wahrscheinlich an der

Erdoberfläche laufend. Die frühesten Funde gehören bereits zur rez. O Scutigeromorpha.

Arthropleuridea: basalstes Pridoli (Ludford Lane) bis U-Perm mit drei Ordnungen, davon zwei im Silur/Devon. Diplopode Tausendfüßer, eng mit den rez. Pinselfüßern verwandt.

Hexapoda:

Archaeognatha: fragliche Mazerationsreste aus dem basalen Pridoli von Ludford Lane, ansonsten ab Siegen von Rhynie (s. Collembola); weitere Nachweise in Mazerationspräparaten aus dem M-Devon

Collembola (Springschwänze): Siegen von Rhynie, bereits zur rez. Familie Isotomidae gestellt. (Collembola sind entognathe Detritivoren und Fungivoren, heute massenhaft in verwesenden Pflanzenresten, einige Arten im Wasser oder semiaquatisch, von Algenmatten lebend; aus diesem Habitat heraus könnten sie auch das Land erobert haben)

Insecta ieS./Thysanura: fragliche Thysanurenreste in Mazerationspräparaten aus dem M-Devon von Gilboa; Hinweise auf orale Saugapparate aus dem ob. Givet/unt. Frasn von South Mountain bei Gilboa. Erster sicherer Nachweis von Insekten ist aber *Delitzschala bitterfeldensis* aus dem unteren Namur A Ostdeutschlands.

? Hemiptera: fragliche Spuren von Stechwerkzeugen von Hemiptera/Hemipteroidea an Lebermoosen aus dem O-Devon (ca. 380 MA) (Sci. 346: 763).

Tetrapoden: ab Frasn; 8 Gattungen im Oberdevon benannt; danach füllt sich jetzt allmählich die bisherige Fossilücke bis ins höhere Unterkarbon. Für *Acanthostega* ist nicht klar, ob er primär oder sekundär aquatisch war und überhaupt je das Land betrat. Auch *Ichthyostega* lebte wahrscheinlich überwiegend aquatisch (kräftige Vorderbeine, kleinere, paddelartige Hinterbeine, tonnenförmiger Körper; große, scharfe, zurückgebogene Zähne zum Fangen und Halten von Fischen). Die Tetrapoden des O-Devons waren somit aquatische Karnivoren, die auf die terrestrischen Nahrungsketten keinen oder nur sehr minimalen Einfluss hatten.

Verzeichnis Erstaufreten von Landtieren nach Stratigraphie:

O-Kambrium/U-Ordov. (ca. 500 MA): terrestrische Spuren von hummergroßen Arthropoden, die vermutlich aber nur gelegentlich das Wasser verließen und sich auf dem Land fortbewegten, da es noch keine terrestrischen Ökosysteme für den dauerhaften Aufenthalt auf dem Land gab.

Caradoc: vermeintlich terrestrische Spuren, die von Diplopoden stammen könnten

Ashgill: weitere tausendfüßerartige Spuren

Llandovery: Reste von tracheaartigen Strukturen als Hinweis auf luftatmende Arthropoden; fraglicher makrofossiler Tausendfüßer

Wenlock: sichere Reste von Tausendfüßern (Diplopoda) (Archipolypoda und Zosterogrammida)

Ob. Wenlock/unt. Ludlow: Kampecarida (tausendfüßerähnlich)

basalstes Pridoli: Trigonotarbida, Chilopoda (O Scutigeromorpha), Arthropleuriden, Mesoskorpione (sicher luftatmend aber erst ab Ems); ?Araneae (webende, echte Spinnen);
? erste Hexapoda: Archaeognathae (fragliche Mazerationspräparate) (Ludford Lane)

Ob. U-Siegen (ICE-Trasse Willroth): Arachnida: Phalangiotarbida

(? O-)Siegen von Rhynie: Milben;
Arachnida: Weberknechte (Opiliones = O Phalangiida)
Hexapoda: Archaeognatha: Collembola (Springschwänze);
Rhyniognatha als ältestes Fluginsekt?
(älteste unstrittige Hexapoden/Insekten: 412 MA)

U-Ems (Willwerath): Arachnida: Tetrapulmonata

Givet: Arachnida: Araneae, Amblypygi; Pseudoskorpione; Oribatida (Bodenmilben);
Hexapoda: ?Insecta: ?Thysanura

Ob. Givet/unt. Frasn: orale Saugapparate, vermutlich von Insekten

Oberdevon: fragliche Stechspuren von Hemiptera/Hemipteroida an Lebermoosen

Frasne: Tetrapoden, wohl noch überwiegend aquatisch

Die Besiedlung des Festlands durch Tiere korreliert mit Phasen steigenden Sauerstoffgehalts der Atmosphäre: sowohl die erste (gotlandische) Besiedlungsphase, die im wesentlichen von Arthropoden getragen wurde, wie auch die zweite Phase (nach der oberdevonischen Massenextinktion), die sowohl Arthropoden wie Vertebraten betraf, gingen jeweils mit deutlichen Anstiegen der Sauerstoffkonzentration einher (Sci. 316, 557).

Voraussetzungen für das Leben von Tieren an Land:

- a) der Auftrieb des Wassers fehlt; Anpassungen der Anatomie, damit das Körpergewicht an Land getragen und bewegt werden kann
- b) Maßnahmen gegen Austrocknung; Aufrechterhaltung eines ausreichenden Flüssigkeitsgehaltes im Körper
- c) Atmung ohne Kiemen
- d) Fortpflanzung außerhalb des Wassers

Auf das Meer hinaus treibende größere Landpflanzen aus küstennahen Regionen wie *Drepanophycus* (ab ob. Gedinne) oder Nematophyten wie *Prototaxites* könnten ab ob. Silur/unt. Devon die Verbreitung von Landinvertebraten wie Land-Arthropoden z.B. auf Inseln (wie die hypothetische Hunsrück-Insel) ermöglicht haben und auch fossile Nachweise von vermeintlichen Landtieren in marinen Ablagerungen (wie *Palaeoscorpius* im Hunsrückschiefer, den man als Landbewohner in küstennahen Habitaten betrachtet) erklären. Noch ältere Landpflanzen dürften

dagegen zu schwach gewesen sein, um als Transportmedium zu dienen (POSCHMANN M et al., PalZ 2019).

HEMICHORDATA: Bei den **Graptolithen** erfolgt ein starker Rückgang; es besteht eine verstärkte Tendenz zu vereinfachten Rhabdosomen (z.B. Monograptinen); Diplograptinen persistieren ins Gotlandium, achsenlose Formen starben aus. Blütezeit der Monograptinen. In Ronneburg/Thüringen wurde im Jahr 1970 ein 1,20 m langer *Monograptus* gefunden; da Anfang und Ende des Rhabdosoms nicht erhalten sind, muss dieses tatsächlich noch länger gewesen sein. Zum U-Devon hin verarmt die Graptolithenfauna bereits.

fisc-fisc ogot

AGNATHA: absolutes Maximum der Agnatha (gefolgt vom U-Devon), nahezu Verzehnfachung der Gattungszahl im Vergl. zum U-Gotl.

Pteraspidomorpha (Heterostraci i.w.S.; ob. OK – OD): Auftreten der O Drepanaspida (O-Gotl. bis O-Devon), Pteraspida (O-Gotl. bis oberstes M-Devon), Cyathaspida (O-Gotl. bis U-Devon) und Corvaspida (O-Gotl.).

Osteostraci (UG – M/O-D): Blütezeit; nach dem Gotl. dann deutlicher Rückgang (Aussterben im M/O-Devon). Abgeplattete Bodenbewohner, zunächst im Meer, später auch im Süßwasser, die mit rundem, unterständigen Mund Bodenpartikel aufsogen. Kopfschild aus einer einzigen Knochenplatte, die beim ausgewachsenen Tier im Gegensatz zu den knöchernen Kopfplatten der Heterostraci nicht mehr weiterwuchs. Viele Arten hatten 1 Rücken-, 1 kräftige Schwanz- sowie paarige Brustflossen. Im Inneren überzog eine dünne Knochenschicht das Knorpelskelett. Seitenlinienorgan vorhanden. (O-Gotl.: *Tremataspis*, 10 cm; *Dartmuthia*, 10 cm, *Aceraspis*, *Hemicyclaspis*).

Anaspida (UG – U-Karbon): *Jamoytius* (27 cm) mit ähnlichem Aussehen und Lebensweise wie rez. Neunaugen (Anaspiden galten als nächste Verwandte bzw. Vorfahren der Neunaugen, vgl. aber: Neunaugen, O-Devon); schlank, röhrenförmig, paariger seitl. Flossensaum, nur schwach gepanzert, runder saugnapfartiger Mund; wahrsch. parasitisch (wie Neunauge).

Pharyngolepis (20 cm; O-Gotl.): keine Flossen; Bruststachel, starke Afterflosse mit abwärts gebogenem Ende, zigarrenförmiger Körperbau. Im Kopfbereich irreguläre Platten; Körper von langen Schuppen bedeckt, in mehreren Reihen angeordnet.

Rhyncholepis, *Pterolepis* (alle O-Gotl.).

Thelodontiden (MO – unt. M-Devon in Euramerica, in Gondwana bis Frasn; marin): kein Kopfschild; Körper mit winzigen Knochenschuppen bedeckt; z.B. *Lanarkia*; *Thelodus*: 18 cm lang, unterständiger Mund, gründelnde Lebensweise, guter Schwimmer; 1 Rücken-, 1 After-, 2 Brustflossen. Magen (zumindest bei *Turinia* aus dem U-Devon nachgewiesen), aber keine Kiefer (s. O-Ordov.). Einige Thelodonti weisen unter den Brustflossen auf jeder Körperseite acht kleine Kiemenöffnungen auf. Im Unterdevon lebten Thelodonti mit 10 Kiemenöffnungen, hinter dem Auge in einer schrägen Reihe angeordnet.

Im Ordov. sind Thelodonti nur durch Schuppen nachweisbar; vollständigere Exemplare nur aus Obersilur und U-Devon. Schuppen rhombisch, Spitze auf der Oberseite; im Querschnitt sind die

Schuppen wie ein winziger Zahn aus Dentin aufgebaut mit einer Pulpahöhle im Inneren, allerdings ohne Enameloid. Dies entspricht dem typischen Aufbau von Schuppen und Tuberkeln vieler basaler Wirbeltiere (BENTON 2007).

Phlebolepidae: (nur O-Gotl): wie Thelodontiden Exoskelette aus dünnen Schuppen, aber mit osteostracen-artigem Dentin, während Thelodontiden heterostracenähnl. Dentin aufweisen (*Phlebolepis*, O-Gotl.). BENTON (2007) stellt *Phlebolepis* zu den Thelodonti; 7 cm lang; keine Hinweise auf knöchernen Kopfpanzer.

Galeaspida: oberstes U-Silur bis O-Devon: 435 bis 370 MA; ad „Ostracodermen“ (paraphyletisch).

Synchrotron-röntgentomographische Untersuchungen an *Shuyu* (ad Eugaleaspiformes) aus dem Grenzbereich ob. Llandovery/frühes Wenlock (ca. 430 MA) von China ermöglichten Einblicke in Details der Schädelanatomie der Galeaspida. Es fanden sich paarige Nasensäcke anterolateral der Schädelkapsel; der Hypophysengang öffnete sich nach vorn in die Mundhöhle. Dies entspricht der Situation in Gnathostomen (und nicht in Cyclostomen und Osteostracen) und theoretischen Modellen über die Vorbedingungen für die Entstehung von Kiefern. Die Reorganisation des Verterbratenschädels war damit nicht fest mit der Evolution der Kiefer verknüpft, sondern erfolgte schrittweise; die vorstehend genannten Veränderungen erlaubten dann ein nach rostral gerichtetes Wachstum des Ectomesenchyms.

Cyclostomata verfügen nur über eine einzige zentrale Nasenöffnung, die zu dem nasohypophysealen Organ führt, das sich aus einer einzigen medianen nasohypophysealen Placode entwickelt. Vorbedingungen für die Entstehung von Kiefern waren aber die Aufteilung der median gelegenen, singulären nasalen und hypophysealen Placoden und die Entstehung von zwei lateral gelegenen Nasensäcken: Die mediane Position der nasohypophysealen Placode in Cyclostomen behindert das anterolaterale Wachstum der mandibulären Neuralleiste, die einen großen Anteil an der Kieferentwicklung der Gnathostomata hat. Osteostracen verfügen dagegen (im Gegensatz zu den Galeaspida) noch über den ursprünglichen Zustand, der sich auch bei Cyclostomata findet.

Bei Galeaspiden war damit erstmals in der Phylogenie der Wirbeltiere das Riechorgan deutlich vom Hypophysealen Gang getrennt – als Voraussetzung für die spätere komplette Diplorhinie und die Entstehung von Kiefern; **das Hindernis für das Vorwärtswachstum des craniofazialen Ectomesenchyms (aus der Neuralleiste hervorgehend) war damit bereits bei den Galeaspida beseitigt.** Komplette Diplorhinie (= Nasensäcke mit individuellen externen Nasenöffnungen) und Kiefer wurde dann bei Placodermen und Kronen-Gnathostomen etabliert. Bemerkenswert ist, dass die Galeaspida keine Hinweise auf eine Zunahme aktiver Fressstrategien zeigen – die bisher allgemein als Anlass für die Entstehung der Kiefer angenommen wurde (Nat. 476, 324).

PLACODERMI: spätestens jetzt (nach den meisten Autoren aber schon im U-Gotl.) Auftreten der **Placodermen (Panzerfische)**, zunächst mit der OO **Arthrodira** (bis U-Karbon) [OO Antiarchi: M- bis O-Devon] mit der O **Coccosteiformes** (Gotl. bis O-Devon).

Details zu Stellung der Placodermen und Zahnentwicklung s. U-Gotlandium.

KNORPELFISCHE: nach Schuppenfunden aus dem O-Ordov. und U-Gotl. keine weiteren Erkenntnisse; Zähne ab U-Devon nachweisbar.

KNOCHENFISCHE (OSTEICHTHYES): Rez. 25000 Arten (kleinste rezente Art: *Paedocypris progenetica* aus Süßwassersümpfen SO-Asiens, 7,9 mm lang). Ältester Nachweis im Ludlow vor 423 MA; zunächst nur fragmentarisch; im obersten Ludlow – 419 MA – *Guiya* als nahezu komplett erhaltener Stamm-Sarcopterygier (Nat. 458, 469).

Man vermutet, daß sich die frühe Entwicklung der Knochenfische bereits im U-Gotl. in den Oberläufen der Flüsse abspielte, wo sie nicht fossilisierten. Aus kladistischen Gründen müssen schon beide Gruppen der Knochenfische (UKL **Actinopterygii** = **Strahlenflosser*** und UKL **Sarcopterygii** = **Fleischflosser***) im Pridoli existiert haben, auch wenn nur letztere ganz sicher (und erstere nur fraglich) im obersten Gotlandium fossil belegt sind. Man vermutet, dass die Actinopterygii ebenso wie Actinistia zunächst im Süßwasser entstanden und sekundär in die Meere einwanderten.

Kladogramm nach Spekt. Wiss. 10/2011, S. 34 (modif. um Angaben aus dem zugehörigen Text):

- Neunaugen
- Placodermen
- Knorpelfische
- Acanthodii (paraphyletisch; „Grad“ auf dem Weg zu den Knochenfischen)
- Knochenfische (+ Tetrapoden)

Stamm-Knochenfische sind seit 423 MA bekannt (*Andreolepis* sowie der minimal jüngere *Lophosteus*), Kronen-Knochenfische (*Psarolepis* als ältester Fleischflosser) seit 418 MA (bei einer Silur-Devon-Grenze bei 416 MA) (s. Nat. 448, 583) (naA 422 bzw. 419 MA, s.o.)

* Strahlenflosser: Flossen durch eine Reihe dünner (knorpeliger oder knöcherner) Strahlen aufgespannt (Flossenstrahlen = Actinotrichia; Actinotrichia finden sich aber auch bei Haien). Bei Strahlenflossern werden die Flossenstrahlen von gegliederten Dermalknochen = Lepidotrichia bedeckt, die die Flossen versteifen und den Haien fehlen)

Fleischflosser: Flossen von einem einzelnen basalen Knochen gestützt, der von Muskeln bewegt werden kann, wodurch Position und Ausrichtung der Flosse variiert wird

Im Jahr 2013 führte der 419 MA alte (oberes Ludlow) Stamm-Gnathostome *Entelognathus primordialis* aus China zu einer Neubewertung der Evolution der Stamm-Gnathostomen und Knochenfische (dieselbe Fundstelle lieferte auch die ältesten komplett erhaltenen Knochenfische). Das dreidimensional erhaltene Skelett ist der basalste Gnathostome mit Knochen dermalen Ursprungs am Schädelrand (Prämaxilla, Maxilla, Dentale) – Merkmale, die man bisher für knochenfisch-spezifisch hielt. Andere Merkmale belegen aber eindeutig, dass es sich um einen Placodermen handelt.

Eine umfangreiche kladistische Analyse konnte seine Position nicht sicher auflösen; die genaue Position innerhalb der Placodermen bleibt unklar, es handelt sich aber um einen Fisch im oberen

Abschnitt der Stamm-Gnathostomen. Die Analyse zeigte, dass alle Acanthodier zur Chondrichthyes-Stammgruppe gehören. Der paraphyletische Status der Placodermen wurde bestätigt. Die bisherige Annahme, dass der letzte gemeinsame Vorfahr der Kronen-Gnathostomen einem Hai ähnelte, ist damit hinfällig. *Entelognathus* steht aber außerhalb der Gnathostomen-Kronengruppe, d.h. unterhalb der Dichotomie in Knochenfische und (Acanthodier + Knorpelfische):

- Placodermen (paraphyletisch)
- Placodermen
- Knochenfische + (Acanthodier + Chondrichthyes)

Knochenfische und Placodermen haben ein Skelett aus großen Hautknochenplatten (makromerisch), Acanthodier und Knorpelfische dagegen ein mikromerisches Hautskelett überwiegend aus zahnähnlichen Schuppen. Wegen unterschiedlicher Verteilungsmuster galt das Hautknochenskelett der Knochenfische und Placodermen bisher nicht als homolog. *Entelognathus* zeigt nun, dass der letzte gemeinsame Vorfahr der Knorpel- und Knochenfische, also die Stammform der Gnathostomen-Kronengruppe, ein metamerisches Hautskelett besessen haben muss, und dass das schuppige (mikromerische) Hautskelett der Acanthodier und Knorpelfische abgeleitet ist (da man die Acanthodier bisher als paraphyletische Gruppe im oberen Teil des Gnathostomen-Stammes angesehen hatte, war man bisher davon ausgegangen, dass das makromerische Hautskelett der weiter unten im Gnathostomen-Stamm angesiedelten Placodermen verloren gegangen und durch das mikromerische Skelett der „Acanthodier“ ersetzt worden war, und dann später von den Knochenfischen erneut ein dazu nicht-homologes makromerisches Hautskelett entwickelt wurde. Dies trifft nun aber offenbar nicht zu).

Die Stammlinie über die Placodermen zu den Knochenfischen behielt demnach das metamerische Hautskelett bei, und die Linie zu (Acanthodiern + Knorpelfischen) entwickelte die Mikromerie (Schuppenskelett), wobei die Acanthodier offenbar eine paraphyletische Gruppe in der Stammlinie der Knorpelfische darstellen. Ähnlichkeiten zwischen Acanthodiern und Knorpelfischen erwiesen sich als Synapomorphien (wie die Form der Schuppen sowie das Schädeldach aus undifferenzierten Platten). Immerhin zeigen auch manche Placodermen an einigen Körperstellen eine Tendenz zur Mikromerie, so zwischen den großen Schädelpalten z.B. bei *Gemuendina*.

Diese neue Auffassung wird auch durch placodermen-artige Merkmale in den frühesten Knochenfischen (z.B. dermale Beckengürtel, mehrteilige dermale Schultergürtel) gestützt, so dass durchaus eine gewisse Kontinuität zwischen dem makromerischen Hautskelett der Placodermen und dem der Knochenfische zu beobachten ist; die Mikromerie der Acanthodier und Knorpelfische ist demnach abgeleitet. *Entelognathus* zeigt eine Kombination aus placodermen-artigem Schädeldach, Gehirnkapsel und Schultergürtel sowie knochenfisch-artigen Hautknochen des Unterkiefer- und Hyoidbogens sowie ein Palatoquadratum, das die abgeleiteten Merkmale der Kronen-Gnathostomen zeigt:

Placodermen-Merkmale: Schädeldach, Gehirnkapsel, Schultergürtel

Kronen-Gnathostomen-Merkmale: Palatoquadratum

Knochenfisch-Merkmale: Hautknochen des Unterkiefer- und Hyoidbogens wie Maxilla, Prämaxilla, Dentale.

Die genaue kladistische Position bleibt dennoch unklar, je nach verwendeter phylogenetischer Methode: in einer Polychotomie zwischen Arthodiren, Ptyctodonten und Kronengnathostomen, oder Schwestergruppe der Kronen-Gnathostomen?

Allerdings ist nach den phylogenetischen Studien nicht ganz sicher, ob die dermalen Kieferknochen von *Entelognathus* wirklich homolog zu den Kieferknochen der Knochenfische sind; dies galt aber als das wahrscheinlichste Szenario und wurde von den Autoren als Arbeitshypothese formuliert (Nat. 502, 175 + 188).

Im Jahr 2016 konnte dann an einem ca. 20 cm langen Placodermen (*Qilinyu rostrata*; Kuanti-Formation, 423 MA, ob. Ludlow), der kladistisch unterhalb von *Entelognathus* (419 MA) steht, gezeigt werden, dass die Kieferknochen von *Entelognathus* (und damit der Knochenfische) auf die Kauplatten der Placodermen zurückgehen. *Qilinyu* ist 4 MA älter als *Entelognathus* (aber gleiche Fundstelle).

Kieferknochen erscheinen beim Embryo zunächst in der Form eines Knorpelstabs, ähnlich einem Kiemenbogen. Bei Knorpelfischen entwickelt sich daraus direkt der Kiefer des adulten Tieres; bei Knochenfischen und Tetrapoden bilden sich dagegen neue Knochen an der Außenseite dieses Knorpels; hieraus werden Unterkiefer, Maxilla und Prämaxilla.

Bisher ging man davon aus, dass die Kauplatten der Placodermen nichts mit den späteren Kieferknochen zu tun hatten; sie lagen auch etwas mehr innenseitig im Maul und trugen nicht zur äußeren Form des Gesichts bei.

Qilinyu hatte im Profil eine delphin- oder schnabeltierartig verbreiterte Schnauze und dürfte am Grund des Wassers einer tropischen Meeresbucht nach Nahrung gesucht haben (Mundöffnung an der Unterseite, während der Mund von *Entelognathus* nach vorn gerichtet war). Abgesehen von den sich zu Kieferknochen entwickelnden Kauplatten (durch Hinzutreten facialer Laminae) kombiniert er arthrodiren- und antiarchen-artige Merkmale. Augen klein und beweglich, placodermotypisch.

Qilinyu zeigt ein Übergangsstadium zwischen den Kauplatten der übrigen Placodermen und den Kieferknochen von *Entelognathus*; es ist das älteste Fossil mit einem dreiteiligen Kiefer aus Hautknochen (Unterkiefer, Maxilla, Prämaxilla). Bei *Qilinyu* trugen die Knochen bereits zur äußeren Gesichtsform bei; innerhalb des Mundes wirken die Knochen aber noch wie Kauplatten von Placodermen. Der Unterkieferknochen trug noch keine komplexen Hautknochen wie bei *Entelognathus*, sondern es war ein einfacher klingenartiger Kiefer mit einer kleinen palatinalen und größeren zum Gesicht zugewandten facialem Lamina (aus Hautknochen). Maxilla, Prämaxilla und Dentale hatten eine faciale und eine palatinale Lamina (wie bei *Entelognathus*) und waren auch zumindest teilweise mit Tuberkeln versehen.

Bei *Entelognathus* und *Qilinyu* wiesen Maxilla und Prämaxilla noch breite palatinale Laminae auf; bei den Kronen-Knochenfischen gingen diese palatinalen Laminae nahezu verloren. Beim Unterkiefer zeigt *Qilinyu* noch eine schmale palatinale Lamina, die bei *Entelognathus* und Kronen-Knochenfischen fehlt; sie haben stattdessen nur noch eine Schneidekante. An der Basis der Kronen-Knochenfische waren dann alle palatinalen Laminae verloren.

Die drei Knochen bilden einen randlichen Bogen (Arkade); innenseitig dieser Arkade finden sich keine weiteren Hautknochen bei *Qilinyu* und *Entelognathus*.

Bei Placodermen befinden sich als Hautknochen das Infragnathale auf dem Meckelschen Knorpel, das posteriore Supragnathale auf dem Palatoquadratum und das vordere Supragnathale auf dem Ethmoid. Keine dieser Kauplatten trägt faciale Laminae.

Eine innere Arkade aus Hautknochen findet sich bei *Qilinyu* und *Entelognathus* nicht. Die drei Kieferknochen stehen an der Stelle der Kauplatten der Placodermen (bilden also die *äußere* Arkade) und unterscheiden sich von den Kauplatten nur insoweit, als dass sie faciale Laminae aufweisen. Die Kieferknochen sind also aus den Kauplatten durch Addition der facialen Lamina hervorgegangen.

- Mit *Qilinyu* erhielten die Kauplatten der Placodermen faciale Laminae.
- Zwischen *Qilinyu* und *Entelognathus* verlor der Unterkiefer seine orale (linguale) Lamina; außerdem traten unter dem Unterkiefer neue infradentale Knochen hinzu.
- Zwischen *Entelognathus* und den Kronen-Knochenfischen verloren auch die Maxilla und Prämaxilla ihre palatinalen Laminae. Gleichzeitig entstand eine neue innere Arkade aus Coronoid, Ectopterygoid, Dermopalatinum und Vomer.

Die modernen Kieferknochen sind demnach evolutionsmäßig gesehen remodellierte Kauplatten von Placodermen. Das Infragnathale der Placodermen wurde zum Dentale, das vordere Supragnathale zur Prämaxilla, das hintere Supragnathale zur Maxilla, das Suborbitale zum Jugale (bzw. Zygomaticum der Säugetiere). Der Übergang von den Kauplatten der Placodermen zu den Kieferknochen erfolgte gleichzeitig im Ober- und Unterkiefer; unter dem Dentale liegende Knochen kamen erst später hinzu.

Bei den konventionellen Placodermen bestand das Kieferskelett aus weit innen liegenden knöchernen Kauplatten, die nicht zum äußeren Gesicht beitragen (d.h. ohne faciale Laminae). Bei *Qilinyu* trugen diese erstmals zur äußeren Form des Gesichts bei und gingen damit über in Dentale, Prämaxilla und Maxilla, die sich bei dem 4 MA jüngeren *Entelognathus* schon klar als solche erkennen lassen. In der weiteren Entwicklung gingen aus höher entwickelten Placodermen die Kronen-Gnathostomen hervor. Diese spalteten sich in die Knorpelfische (die den knöchernen Schädel verloren) und die Knochenfische, die den knöchernen Schädel der fortgeschrittenen Placodermen behielten und weiter entwickelten und damit im Vergleich zu den Knorpelfischen konservativer blieben (Sci. 354: 280 + 334).

Entelognathus war damit der in Bezug auf die Kiefer am weitesten fortgeschrittene Placoderme, obwohl er vor der Blütezeit der Placodermen lebte und ansonsten ein Hautskelett aufwies, das dem der Placodermen entsprach. Die Placodermen des Devons behielten den primitiven Ausgangszustand der Placodermen bei, ihnen fehlt die äußere Bedeckung der Kauplatten mit Hautknochenmaterial.

Kladogramm (Sci. 354: 335):

I---Osteostraci

I---Galeaspida (nicht aufgelöst)

Ab jetzt: KIEFER

I---Antiarchi (nicht aufgelöst)

I---*Brindabellaspis*

I---*Romundina*

I---*Jagorina* + *Gemuendina*

I--- ab jetzt: Ventrale Nasenöffnungen

--- Petalichthyida

--- Arthrodira + Ptyctodontida

Ab jetzt: Hautknochen seitlich der Kauplatten des Endoskeletts

--- *Qilinyu*

Ab jetzt: Dentale ohne palatinale Lamina; infradentale Knochen

--- *Entelognathus*

--- *Janusiscus*

Ab jetzt: Maxilla und Prämaxilla ohne palatinale Lamina

--- Knorpelfische (Verlust aller dermalen Kieferknochen)

+ Knochenfische

Daneben liefert *Qilinyu* auch die ersten Hinweise auf paarige Brustflossen bei Placodermen (mit kleinen Schuppen bedeckt, die den Schuppen am Stamm früher Antiarchi ähneln). Paarige Beckenflossen (ebenfalls mit kleinen Schuppen) und paarige externe Genitalien (Klaspern) waren bei Placodermen schon früher bekannt. Die Klaspern gehen auf dieselben ontogenetischen Prozesse zurück wie die Beine der Wirbeltiere.

Actinopterygii:

Die Strahlenflosser umfassen:

1. (Brachiopterygia mit der O Polypteriformes = Cladistia, s.u. unter „Chondrostei“)

Actinopterygia i.e.S.:

2. „**Chondrostei**“ (**Knorpelganoiden**): ?O-Gotl., U-Devon bis rez., Maximum vom U-Karbon bis Lias; die ersten Vertreter sind die Palaeonisciformes (nach Sepk.: bis Campan; in der Kreide nur noch 2 Gattungen).

Skelett aus Knochengewebe sekundär zu Knorpel reduziert.

Rezent sind die Chondrostei noch durch die Störe (Acipenseriformes) vertreten.

Dagegen werden die Flösselhechte (O Cladistia = Polypteriformes, nur Familie Polypteridae) in eine eigene UKL (Brachiopterygii) gestellt; gelegentlich werden sie aber auch als Abkömmlinge der Palaeonisciformes aufgefasst und dann ebenfalls den Chondrostei zugeordnet.

Störverwandte (Chondrostei) und Flösselhechtverwandte (O Cladistia) werden zu den Altflossern (Palaeopterygii) zusammengefasst. Die Polypteridae umfassen rezent 2 Gattungen mit insgesamt 11 Arten (*Polypterus*, *Calamoichthys* = Flösselaal). Polypteriformes (= Cladistia) ab Cenoman nachgewiesen.

Charakteristisch für Chondrostei sind Ganoidschuppen, im Inneren aus spongiösem Knochen bestehend; nach außen schließt sich eine Deckschicht aus Dentin an, die an der Oberfläche mit dem schmelzähnlichen mehrschichtigen Ganoin versehen ist.

Neueste Untersuchungen zeigten, dass die Palaeoniscen paraphyletisch sind und zur Stammgruppe der Strahlenflosser gehören, während die Polypteriformes höher stehen und zusammen mit den Scanlepiiformes der Trias die Schwestergruppe der (Chondrostei + Neopterygii) darstellen. Die Polypteriformes sind damit aus den Chondrostei auszugliedern (oder Chondrostei wären paraphyletisch) (Nat. 549: 265).

Neopterygia:

3. „Holostei“: O-Perm bis rezent; Maximum von M-Trias bis Eozän; rezent: Schlamm-

fisch *Amia*, Knochenhecht *Lepisosteus* (Lepisosteiformes ab Lias)
Die Holostei sind paraphyletisch, die Amiiformes (Kahlhechte =
Schlammfische) stehen den Teleostiern näher als die Lepisosteiformes.

4. Teleostei i.e.S.: ab U-Trias; Maximum seit O-Kreide; rez. 22000 Arten, 25 Ordnungen,
von 100 Familien sind bereits 75 wieder ausgestorben.

Gliederung und rezente Bezüge nach THENIUS (2000):

a) „Chondrostei“ = Knorpelganoide: „Schmelzschupper“ mit einem aus massiven Ganoidschuppen bestehenden Schuppenkleid, das ein richtiges Außenskelett bildet. Schuppen rhombisch, nicht biegsam, kaum überlappend, aus Knochengewebe, das mit einer sehr harten schmelzähnlichen Schicht (Ganoin) überzogen ist. Innenskelett knorpelig, nur Wirbelbögen der Wirbelsäule können teilweise verknöchern. Nachweis ab M-Devon mit den Palaeonisciformes, Maximum im Jungpaläozoikum, in Trias noch weltweit verbreitet (u.a. mit Flugfischen: *Thoracopterus*), die aber nicht mit rez. Flugfischen verwandt sind. Die Palaeonisciformes erlöschen im Jura (naA Wealden). Im Jura erscheinen dann die ältesten Acipenseriformes (Störartige) mit *Chondrosteus* und *Gyrosteus*; sie werden in der O-Kreide vom rez. *Acipenser* abgelöst. Bei diesem sind vom einstigen Schuppenkleid nur einige Reihen von Knochenplatten erhalten geblieben. Störe können bis 7 m lang werden. Primitive Merkmale der Störe: Spritzloch als umgebildeter Rest der ersten Kiemenspalte primitiver Fische; Hautskelett mit Ganoidschicht.

Die zweite rezente Gruppe der Chondrostei stellen die Polypteriformes = „Brachiopterygii“ = Flösselhechte (*Polypterus*, *Erpetoichthys* = *Calamoichthys*) aus Afrika; erstere Gattung ist ab dem Eozän in Afrika nachweisbar, der Bauplan (Bau der paarigen Vorderflossen, große Anzahl von einzelnen Rückenflossen) entspricht aber keineswegs dem altertümlichen Typ; die Brustflossen repräsentieren einen eigenständigen, sonst nicht bekannten Typ; *Erpetoichthys* ist aalförmig verlängert.

b) Holostei = Knochenganoide: „Schmelzschupper“ mit einem Schuppenpanzer ähnlich den Chondrostei, d.h. die Schuppen bilden meistens auch eine Außenhaut, das Innenskelett ist jedoch teilweise verknöchert.

Die rezenten Vertreter Schlammfisch (*Amia*) und Knochenhecht (*Lepisosteus*, *Atractosteus*) zählen – innerhalb der wohl non-monophylen Holostei – zu den „fortschrittlichen“ Holostei = Neopterygii.

Lepisosteiformes (Schuppenkleid mit rhombischen, aneinander grenzenden Schuppen) rezent mit 7 Arten in Nord- und Mittelamerika; Süßwasserfische, vereinzelt auch im Meer. Altertümliche Merkmale: Beschuppung, Atemfunktion der Schwimmblase, Spiraldarm, heterocerker Bau der Schwanzflosse. Fortschrittlich ist die volle Verknöcherung der Wirbel, die die Chorda dorsalis gänzlich verdrängen. Die beiden rez. Gattungen sind schon aus der O-Kreide bekannt, im Untereozän auch in Europa (Messel: *Atractosteus*).

Amiiformes sind rez. durch eine Art (*Amia calva* = Kahlhecht; südliches Nordamerika) vertreten; die Gruppe der Amiiformis war bereits in der Trias (bis in die Kreide hinein) weit verbreitet und artenreich auf der Nord- und Südhalbkugel. Die rez. Familie Amiidae erschien im Jura, zunächst in Eurasien. Innenskelett vollständig verknöchert wie bei Teleostei, altertümlich sind die Rundschuppen mit einer dünnen Ganoinsschicht, Spiraldarm, lange Rückenflosse stachellos, Bau der Schwanzflosse nicht so symmetrisch wie bei Teleostei (heterocerker Bau bei *Amia*), gekammerte Schwimmblase mit Atemfunktion. *Amia* seit der Oberkreide, zunächst in

Nordamerika, im Alttertiär auch in Europa (Messel, Spitzbergen), im Jungtertiär waren Amiidae wieder auf Nordamerika beschränkt.

Als grundsätzlicher Evolutionstrend innerhalb der Strahlenflosser ist daher der Abbau des anfangs sehr massiven Außenskeletts bei gleichzeitiger zunehmender Verknöcherung des Innenskeletts festzustellen. Abgrenzung Chondrostei/Holostei schwierig, Einheit der Holostei fraglich, daher sollte man Chondrostei und Holostei als Evolutionsniveaus („Grade“) betrachten und nicht als monophyle Gruppen.

c) Teleostei: Schuppenkleid aus biegsamen Rundschuppen, die einander überdecken (können aber auch ganz oder teilweise zurückgebildet sein); Innenskelett vollständig verknöchert. Wirbelsäule aus amphicoelen, d.h. vorn und hinten ausgehöhlten Wirbelkörpern; Fleischgräten; durch einen knöchernen Kiemendeckel geschützte Kiemenhöhle, Schwanzflosse symmetrisch; Schwimmblase als hydrostatischer Schwebeapparat, der sekundär zu einem Fettsack umgebaut sein kann. Auftreten in der O-Trias mit den Pholidophoriden: kleine spindelförmige Fische mit rhombischen Schuppen, die noch von einer dünnen Ganoinsschicht bedeckt sind, der Schädelbau entspricht aber schon weitestgehend den modernen Knochenfischen (wegen dieser Merkmalskombination stellen manche Autoren diese Gruppe manchmal auch noch zu den Holostei!). Die Leptolepiformes (Lias bis Kreide) weisen rundliche Cycloidschuppen auf, die Wirbelkörper sind bei ihnen schon vollständig verknöchert. Ausgehend von den Leptolepiformes kommt es zu einer explosiven Radiation, aus der im Jura die Elopomorpha, Osteoglossomorpha, Clupeomorpha und in der Kreidezeit die Euteleostei hervorgehen.

Mindestens 30 rezente Ordnungen; als ursprüngliche Formen gelten:

--- Elopomorpha (Tarpune, Frauenfische; ab Malm nachweisbar, rez. Gattungen *Elops*, *Megalops* gegenüber den jurassischen Formen kaum verändert) (lt. BENTON 2007 Elopomorpha ab U-Kreide)

--- Osteoglossidae (Knochenzüngler) (seit Dogger), rez. Gattungen teilweise ab Alttertiär

--- Milchfische: rez. *Chanos* ab U-Kreide (Sepk.: unt. Eozän)

--- Stachelhering (*Denticeps clupeioides*) als urtümlicher Clupeomorpher (Heringsartiger), wobei sich seine Fossilgeschichte aber nur bis ins U-Miozän (20 MA) zurückverfolgen lässt, aufgrund altertümlicher Merkmale muss die Linie aber älter sein. (THENIUS 2000).

Chondrostei:

Die O **Palaeonisciformes** (?oberstes Gotl., naA U/M-Devon bis Wealden; bis Campan lt. Sepk.-Datei) umfasst also die ältesten Strahlenflosser, von denen sich alle späteren Gruppen einschl. der Teleostei ableiten. Die Actinopterygii weisen erstmals mit dem Schädel verbundene Oberkieferknochen auf. Sie waren zunächst kleine Räuber (bis 25 cm), lebten zuerst im Süßwasser und ab M-Devon auch marin, während die größeren Sarcopterygier (meist 25 bis 100 cm lange Räuber) von vornherein im Meer lebten.

Die Sepk.-Datei weist für das ob. Silur 4 Gattungen der Palaeonisciformes aus: *Andreolepis* im unt. Ludlow, *Naxilepis* im Ludlow, *Ligulalepis* vom Ludlow bis U-Devon (naA aber nur Ems!), *Lophosteus* im ob. Silur. Neuere Funde belegen aber, dass es sich bei *Lophosteus* und *Andreolepis* um Stamm-Osteichthyes außerhalb der Kronengruppe (d.h. unterhalb der Dichotomie Fleisch-/Strahlenflosser) handelt (Nat. 448, 583).

Nach dem Kenntnisstand des Jahres 2007 (Nat. 448, 583) sind Kronengruppen-Knochenfische (d.h. oberhalb der Dichotomie Fleisch-/Strahlenflosser) seit dem obersten Silur (seit 418 MA) nachweisbar (*Psarolepis*), Strahlenflosser erst ab U-Devon.

Nachdem von den ältesten unstrittigen Knochenfischen *Andreolepis* und *Lophosteus* (423 bis 416 MA, Baltikum) bisher nur kleine Fragmente und Schuppen bekannt waren, erbrachten Kieferfragmente weitergehende Erkenntnisse: die Kieferknochen sind charakteristisch für Knochenfische; die zahnähnlichen Dentikel unterscheiden sich aber deutlich von den großen konischen Zähnen der Kronen-Knochenfische; beide Taxa wurden daher als Stamm-Knochenfische reklassifiziert; sie stellen gleichzeitig die ältesten Knochenfische.

Das Dentale von *Andreolepis* besitzt keine echten großen Zähne; an seinen Rändern befinden sich lediglich mehrere Reihen vergrößerter Dentikel, die nach lateral allmählich in die rundlichen Tuberkel der externen Knochenornamentierung übergehen. Eine ähnliche Situation traf man im Oberkiefer von *Lophosteus* an. Sowohl Strahlen- wie Fleischflosser verfügen dagegen über Reihen großer konischer Zähne, wie sie eindeutig schon bei basalen Strahlenflossern angetroffen werden (lediglich die Lungenfische haben die randlichen Zahnreihen verloren). Allerdings schlossen sich bei frühen Strahlen- und Fleischflossern an diese Zahnreihen nach außen hin noch Reihen punktförmiger Dentikel an, die graduell in die externe Ornamentierung übergangen (entsprechend der Situation von *Andreolepis* und *Lophosteus*).

Damit kann *Andreolepis* nicht mehr als basaler Strahlenflosser betrachtet werden, sondern wird zum Stamm-Knochenfisch; die Ganoidschuppen von *Andreolepis* sind damit keine Synapomorphie der Strahlenflosser, sondern waren schon früher entwickelt. Auch die unterdevonische *Dialipina*, die bisher auf der Basis der Ganoidschuppenstruktur als Strahlenflosser interpretiert wurde, obwohl andere Merkmale eher gegen eine Einstufung bei den Kronen-Knochenfischen sprechen, dürfte eher den Stamm-Knochenfischen zuzuordnen sein. Und selbst die Schädelknochen des basalsten Sarcopterygiers (*Meemannia*) zeigen eine ganoid-artige Bedeckung.

In einer neuen kladistischen Analyse [Nat. 457, 305] erwiesen sich sowohl *Ligulalepis* wie *Dialipina* als Stamm-Knochenfische, also unterhalb der Strahlenflosser.

Die Entstehung der Bezahnung der Gnathostomen ist noch unklar (s. auch in „U-Gotlandium“); nach einer favorisierten Hypothese sind Bezahnungsmuster und Zahnwechsel modular aufgebaut und gehen auf die in Windungen angeordneten pharyngealen Dentikel einiger fossiler Agnatha zurück. Beim primitivsten rezenten Strahlenflosser (*Polypterus*) und modernen Amphibien wachsen die neuen Zähne medial der älteren Zähne in schräger Reihe. Dieser Mechanismus gilt als basal für Knochenfische, was ebenfalls für einen modularen Aufbau von Bezahnung und Zahnwechsel spricht. Die Anordnung der Kieferdentikel in *Lophosteus* in parallelen Längsreihen (1. Ordnung) und Schrägreihen (2. Ordnung) erinnert an die „Zahnfamilien“ (oder Zahnreihen) von Knorpelfischen und einigen Acanthodii. Möglicherweise geht jede dieser (queren) Dentikelreihen auf eine einzelne „Zahnkapsel“ zurück (also funktionell modular). Die größten (und wahrscheinlich jüngsten) Dentikel bilden die medialste Reihe; neue, größere Dentikel erscheinen am medialen Ende jeder Dentikelreihe, während der Kiefer (von *Lophosteus* und in ähnlicher Weise bei *Andreolepis*, dort aber eher haiähnlich) wuchs. Das Bezahnungsmuster von *Lophosteus* ist aber stärker in Längs- und Querreihen organisiert als bei *Andreolepis* und ähnelt damit mehr demjenigen der Knochenfische. Die Bezahnung der Knochenfische lässt sich von derjenigen des *Lophosteus* ableiten, indem eine Abstoßungsphase hinzugefügt würde in der Weise, dass jeder Zahn in einer Reihe ausfällt, bevor sein mesialerer Ersatzzahn implantiert wird.

Demgegenüber deuten die Flossenstachel von *Lophosteus*, die eher an diejenigen von Acanthodiern erinnern, auf eine eher basalere Position von *Lophosteus* im Vergleich zu *Andreolepis*. Paarige und unpaarige Flossenstachel finden sich auch im basalen Sarcopterygier *Psarolepis* und frühen Knorpelfischen; sie erscheinen also als allgemeines Merkmal der frühesten Kronen-Gnathostomen, ggf. sogar aller Gnathostomata (falls man sie als homolog zu den Spinalplatten der Placodermen betrachtet). Es bleibt daher unklar, ob *Andreolepis* oder aber *Lophosteus* den Kronen-Knochenfischen näher steht.

Der Zahnwechsel bei 424 MA alten *Andreolepis* erfolgte bereits durch basale Resorption (wie bei den Milchzähnen der Säugetiere). Eine permanente Zahnleiste (wie alle Knorpelfische, viele Tetrapoden und einige Teleostier haben, nicht dagegen andere Actinopterygii) scheint dagegen bei *Andreolepis* zu fehlen. **Ältester Nachweis von resorptivem Zahnwechsel!**

Bei modernen Gnathostomen werden neue Zähne entweder durch eine Epithelfalte (Zahnleiste) gebildet, oder aber von dem umgebenden Epithel vorhandener Zähne. Die Zahnleiste kann ein permanentes Gebilde am lingualen Rand der Bezahnung darstellen, oder aber auch nur eine temporäre, kleine Struktur in Verbindung mit einem einzelnen Zahn. Bei Knochenfischen (bei denen die Zähne mit dem Hautknochen verbunden sind) kann die Zahnleiste im medullären Bereich der Kieferknochen gelegen sein; sie produziert im Knochen neue Zähne, die dann nach oben wachsen. Sie kann aber auch an der Oberfläche des Knochens liegen und bildet Zähne oberhalb des Knochens.

Strahlenflosser bilden (mit Ausnahme mancher Teleostier) neue Zähne unmittelbar neben einem vorhandenen Zahn, wobei nur kurzzeitig eine sehr kleine Zahnleiste ausgebildet wird, oder gar keine Zahnleiste entsteht.

Die Abstoßung der alten Zähne erfolgt bei Knochenfischen durch basale Resorption. Bei Knorpelfischen wird dagegen der gesamte Zahn einschließlich seiner Basis abgestoßen, ohne jegliche Resorption von Hartgewebe.

Die Ersatzzähne (besser: Ersatz-Odontoden) wurden bei *Andreolepis* außerhalb (oberhalb) des Knochens gebildet. Der Ersatz der Odontoden erfolgte dabei nicht nur am lingualen Rand des Kieferknochens (also der Odontoden, die zum Kauen dienten), sondern auch bis zu drei Odontodenreihen weiter nach außen hin (auf der facialen Lamina des Kieferknochens). Nach außen hin wurden die Odontoden flacher und länglicher; das Odontodenfeld reichte möglicherweise bis zum ventralen Rand des Knochens. Es gibt keinen deutlichen Unterschied zwischen den lingualen Odontoden, die als Zähne dienten, und den sich nur graduell von ihnen unterscheidenden weiter außen liegenden Odontoden, was belegt, dass selbst die lingualen Odontoden (als Zähne) lediglich modifizierte Odontoden des Hautskeletts darstellen.

Dies spricht auch gegen das Vorliegen einer einzelnen, lingual gelegenen Zahnleiste, wie man sie von Haien oder Tetrapoden kennt.

Die dentalen Befunde sprechen für die Einordnung von *Andreolepis* als Stamm-Knochenfisch. Das Abstoßen von Zähnen durch Resorption an ihrer Basis findet sich nur ab den Knochenfischen (aufwärts), nicht bei anderen Gnathostomen. Das breite Odontodenfeld (anstelle einer einzelnen lingualen Zahnreihe) und das Fehlen von Schmelz sowohl auf den Zähnen wie auf den nach facial angrenzenden Odontoden spricht für die Einordnung als Stamm-Knochenfisch. Auch das Fehlen von Lepidotrichia (die sich bei Kronen-Knochenfischen finden) spricht dafür, dass *Andreolepis* unterhalb der Kronen-Knochenfische steht.

Alle frühen Kronen-Knochenfische mit randlichen Zähnen haben eindeutig ausgebildete Zahnreihen. Eine ähnliche Bezahnung wie bei *Andreolepis* findet sich dagegen bei *Lophosteus*, der aber basaler als *Andreolepis* stehen dürfte, weil er keinerlei Schmelz aufweist, während die Schuppen von *Andreolepis* bereits Odontoden mit Schmelz tragen (während die Zähne und die faciaalen Odontoden schmelzlos sind).

Die Bezahnung von *Andreolepis* könnte der Ausgangszustand an der Basis der Kronen-Knochenfische sein. *Entelognathus*, der noch knapp unterhalb der Kronen-Gnathostomen steht, wies bereits knochenfisch-artige randliche Kieferknochen (aus Hautknochen) auf, aber noch keine Zähne. Die „Tuberkel“ auf diesen Knochen zeigen noch keine Anzeichen für einen „Zahnwechsel“. An der Basis der Gnathostomen-Kronengruppe waren zwar Kieferknochen (die durch Anlagerung einer faciaalen Lamina auf die Kauplatten der Placodermen zurückgehen) etabliert, aber keine Erneuerung von „Tuberkeln“ oder „Zähnen“. Erst innerhalb der Stamm-Knochenfische entstand dann der Erneuerungsprozess von Odontoden/Zähnen durch Resorption an ihrer Basis, und zwar zunächst außerhalb des Knochens an jeder einzelnen Zahnposition (wie bei *Andreolepis*). Eine permanente Zahnleiste findet sich auf der Knochenfisch-Linie dann bei Amphibien und Amnioten; sie entwickelte sich wohl kurz nach dem Übergang zum Landleben im Zusammenhang mit dem Verlust der Bezahnung auf dem Coronoid. (Nat. 539: 237).

Kladogramm:

- Placodermen
 - Placodermen (paraphyletisch)
 - *Entelognathus* (ad Placodermen)
 - ab jetzt: GNATHOSTOMATA
 - Acanthodier + Kronen-Chondrichthyes
 - ***Lophosteus***
 - ***Andreolepis***
- Ab jetzt: KRONEN-GNATHOSTOMATA
Dichotomie Strahlen-/Fleischflosser (bis hier nach Nat. 539: 237)

Fleischflosser:

- *Meemannia* (UD)
- *Psarolepis* (oberstes Silur/UD)
- *Miguashaia* (OD) + *Onychodus* (M/O-Devon)
- *Styloichthys* (UD)
- *Kenichthys* (ob. UD)
- *Powichthys* + (*Youngolepis* + *Diabolepis*) (alle UD)

Strahlenflosser:

- *Dialipina* (UD) (?, s.o.)
- *Cheirolepis* (MD, naA OD)
- *Osorioichthys* (oberstes OD)
- *Howqualepis* (OD)
- *Moythomasia* + *Mimia* (beide OD) (Nat. 448, 583; modifiziert im oberen Abschnitt nach Nat. 539: 237)

Kladogramm der **Actinopterygii** nach TOLWP:

- Chondrostei (lt. BENTON 2007 aber paraphyletisch)
- Semionotiformes (ad „Holostei“)
- Amiiiformes (ad “Holostei”)
- ? Pycnodontiformes (Trias bis M-Eozän) (ad „Holostei“)
- ? Aspidorhynchiformes (Mesozoikum) (ad „Holostei“)
- ? Pachycormiformes (Mesozoikum) (ad „Holostei“)
- ab jetzt: TELEOSTI
- Tselfatiformes (Kreide) + Pholidophoriformes (mesozoisch)
+ Leptolepidiformes (mesozoisch) (nicht aufgelöst!)
- Osteoglossomorpha (z.B. Knochenzüngler)
- Elopomorpha (z.B. Aale)
- Clupeomorpha (z.B. Heringe)
- Ostariophysi (z.B. Karpfen, Piranhas, Zitteraale)
- Salmoniformes (Lachsartige) + Esociformes
- Stenopterygii (z.B. Drachenfische)
- Cyclosquamata
- Scopelomorpha (Laternenfische)
- Lampridiomorpha
- ? Polymyxioromorpha
- Paracanthopterygii (z.B. Anglerfische)
+ Acanthopterygii (z.B. Seepferdchen, Cichliden, Thunfische)

Kladogramm der **Actinopterygii** nach BENTON (2007) (Zeitangaben nach BENTON)

- Palaeonisciformes (Devon bis allertiefste Kreide)
- Polypteridae (Flösselhecht) (känozoisch)
- Acipenseridae (ab Lias)
- Pholidopleuriformes (U- bis O-Trias)
- Perleidiformes (U-Trias bis Lias)
- ab jetzt : NEOPTERYGII
- Lepisosteidae (ab Lias)
- Semionotidae (oberstes Perm bis KTG) + Dapedidae (Trias – Jura)
- ? Pycnodontidae (O-Trias bis KTG)
- Macrosemiidae (O-Trias bis O-Kreide)
- ? Pycnodontiformes
- ab jetzt: HALECOSTOMI
- Halecomorphi (oberstes Perm bis rezent) = Amiidae + Parasemionotidae (Trias)
- ab jetzt: TELEOSTEI (rezent 40 Ordnungen!)
- Pachycormidae* (*Leedsichthys*) * = frühe Teleostier (M-Trias bis O-Kreide)
- Aspidorhynchidae*
- Pholidophoridae* (O-Trias bis Lias) (fortschrittlichere Kieferkonstruktion)
- Leptolepidae* (Jura, Kreide) (erstmal vollständig verknöcherte Wirbel;
Cycloidschuppen {rund, dünn})
- Ichthyodectidae* (Jura, Kreide, z.B. *Xiphactinus*)
- Osteoglossomorpha (ab Malm)
- Elopomorpha (ab Malm, naA ab U-Kreide) (u.a. Aale)

- Clupeomorpha (ab M-Kreide) (+ ? Ostariophysii)
- ab jetzt: EUTELEOSTEI
- Ostariophysii (ab U-Kreide)
- Salmoniformes (ab KTG)
- ab jetzt: NEOGNATHI
- Esociformes
- ab jetzt: NEOTELEOSTEI
- Stomiformes (ab O-Kreide)
- Aulopiformes (ab O-Kreide)
- Myctophiformes (ab O-Kreide)
- Polymixiformes
- ab jetzt: ACANTHOMORPHA
- Paracanthopterygii (ab O-Kreide)
- ab jetzt: ACANTHOPTERYGII
- Percomorpha + Atherinomorpha (jeweils ab O-Kreide)

Sarcopterygii (Fleischflosser): rezent 4 Gattungen.

Kladogramm der Sarcopterygii nach TOLWP:

- Coelacanthomorpha + ? Onychodontiformes (nicht aufgelöst)
- Porolepimorpha + Dipnoi
- Rhizodontimorpha
- Osteolepimorpha + terrestrische Vertebraten

Waren die ältesten Nachweise von Fleischflossern bisher aus dem untersten Devon bekannt, wurden 1999 erstaunlich gut erhaltene Exemplare von *Psarolepis* aus dem ob. Gotlandium und untersten Devon Chinas und Vietnams beschrieben, wobei es sich um die besterhaltenen Reste von Knochenfischen aus dem Gotlandium überhaupt handelt. (Zuvor waren nur zwei Knochenfischgattungen im Gotlandium aufgestellt worden, *Lophosteus* und *Andreolepis*, von denen aber nur minimale Reste bekannt waren, die keine Aussagen zulassen, in welcher Relation diese Fische zu späteren Knochenfischen stehen, bis weitere Funde [s.o.] sie als Stamm-Osteichthyes auswiesen).

Psarolepis zeigt ein Mosaik an Merkmalen: Kopfskelett fleischflosserartig (mit einem Gelenk zwischen der vorderen und hinteren Hälfte), Zähne fleischflosserartig (mit dem für Fleischflosser typischen gefalteten polyplocodonten Dentin). Drei vermeintliche Öffnungen an der Außenseite des Unterkiefers verbinden ihn sogar mit den lungenfischverwandten Porolepiformes. Der Schädel zeigt eine Mischung aus Fleisch- und Strahlenflossermerkmalen:
 Sarcopterygierartige Merkmale: drei große Infradentalforamina; Zahnspiralen rechts und links der Symphyse;
 Serien von langen hakenförmigen Zähnen; Zähne vielfach eingefaltet und cosminhaltig
 strahlenflosserartige Merkmale vor allem in der Wangenregion: kein Squamosum (bei Fleischflossern vorhanden);
 Form des Kanals am Praeoperculare

Die zahntragenden Knochen, der Unterkiefer und die Wangenknochen entsprechen also den Actinopterygii, der Bau des Schultergürtels ist sogar placodermen-/acanthodier- statt knochenfischartig, und die vermeintlichen paarigen Bruststacheln vorn an den mittleren Flossen (wie bei *Andreolepis*) erinnern eher an Acanthodier und Placodermen. Paarige oder unpaarige Flossenstacheln sind – von den genannten silurischen Formen abgesehen – ansonsten von frühen Knochenfischen (weder Fleisch- noch Strahlenflossern) nicht bekannt. Möglicherweise ein weiterer medialer Stachel hinter dem Kopf auf dem Rücken (medianer Rückenstachel finden sich bei Haien und Acanthodieren).

Die kladistische Stellung von *Psarolepis* blieb damit unklar: handelt es sich um den basalsten Knochenfisch (vor der Dichotomie in Fleisch- und Strahlenflosser?) oder aber um den basalsten Fleischflosser oder um die Schwestergruppe

der Knochenfische? Für eine basale Position innerhalb der Osteichthyes unterhalb der Dichotomie Strahlen-/Fleischflosser sprechen:

- kein geschlossenes Pinealforamen (wie bei abgeleiteten Knochenfischen)
- kein großes Quadratojugale (wie bei abgeleiteten Knochenfischen)
- Postpectoralfortsatz und Bruststacheln vorhanden (fehlen bei allen anderen Knochenfischen) (BENTON)

Ein neuer Fund aus dem Ems Australiens (AMF101607 = *Ligulalepis*) scheint dabei eine noch basalere Position innerhalb der Knochenfische einzunehmen. Er weist insbesondere einen Mix aus Merkmalen der Strahlenflosser und Fleischflosser auf, andere Merkmale sind dagegen bisher nur von Placodermen und Knorpelfischen bekannt, so der knorpelige „Augenstiel“ (eine stabartige Struktur, die aus der inneren Wand der Orbita wächst und mit einem abgeflachten Knauf endet, der direkt an den Augapfel grenzt). Dieses Merkmal galt bisher als Synapomorphie der bzw. einiger Placodermen (*Macropetalichthys*, *Jagorina*) und Knorpelfische (fossil in der Regel nur indirekt, aber eindeutig nachweisbar durch ein Loch an der inneren Wand der Orbita, wo der knorpelige Stab befestigt war); ein Augenstiel wurde später auch an einem weiteren Exemplar von *Psarolepis* festgestellt und scheint ein allgemeines Merkmal basaler Knochenfische beider Linien (Strahlen- und Fleischflosser) zu sein (s. U-Devon).

Aus kladistischer Sicht vermutet man nun, dass *Ligulalepis* an der Basis der Knochenfische und *Psarolepis* an der Basis der Fleischflosser steht. Die placodermen-/chondrichtysartigen Merkmale und die Mosaikeigenschaften von *Ligulalepis* werden verständlich, wenn man berücksichtigt, dass Merkmale, die bisher für knochenfischspezifisch gehalten wurden, auch in einem fossilen Knorpelfisch aus Bolivien angetroffen wurden. Der Augenstab stellt vermutlich ein primitives Merkmal der Gnathostomata dar; bei Acanthodien wurde er aber bisher noch nicht nachgewiesen (s. Nat. 403, 152 und 185).

Weitere Angaben und ein umfangreiches Kladogramm (2001) s. U-Devon. Dabei stehen die Placodermen den Knochenfischen näher als die Acanthodier! *Ligulalepis* ist dabei der basalste Vertreter der Strahlenflosser, *Psarolepis* der basalste Stamm-Sarcopterygier.

Wegweisende neue Erkenntnisse lieferte dann im Jahr 2009 *Guiyu oneiros*, ein 419 MA alter **Stamm-Sarcopterygier** aus dem obersten Ludlow von Yunnan/China. Gesamtlänge ca. 33 cm; dreidimensional erhalten und bis auf die Schwanzflosse komplett (Nat. 458, 469). NaA 425 MA, ältester artikulierter Knochenfisch; oberes Ludlow (Sci. Rep. 9: 4411). Phylogenetisch gruppiert er mit den Psarolepiden wie *Psarolepis*, *Achoania*, *Sparalepis* als basale Linie der Sarcopterygier.

Wie *Psarolepis* belegt er ein Merkmalsmosaik aus primitiven und fortschrittlichen Merkmalen; einige erinnern an Actinopterygii (so die Wangenknochen), andere Merkmale, die bisher als fleischflosserspezifisch galten, entpuppten sich als weit verbreitet innerhalb der frühen Gnathostomen. Die Aufteilung in Actinopterygii und Sarcopterygii musste daher vor 419 MA schon erfolgt sein. Alter des Fossils (oberstes Ludlow) durch Conodontenstratigraphie gesichert. *Guiyu* löst damit *Psarolepis* als ältesten Kronengruppen-Knochenfisch ab.

Zwar waren schon bisher fragmentarische Reste von Knochenfischen aus den Ludlow bekannt (ab 422 MA), bei *Guiyu* handelt es sich aber um den ältesten nahezu kompletten Gnathostomen. Zuvor stellte der Actinopterygier oder Stamm-Osteichthyes *Dialipina* aus dem Ems Kanadas (ca. 400 MA) den ältesten kompletten, artikulierten Knochenfisch. Aus dem Siegen (ca. 410 MA) kannte man zwei artikulierte, aber weniger komplette Stamm-Lungenfische (*Porolepis*, *Uranolophus*). *Psarolepis* (oberstes Pridoli bis Lochov Chinas) ist nur aus verschiedenen Fragmenten bekannt und es galt insbesondere wegen des Merkmalsmix als strittig, ob der Fisch korrekt rekonstruiert war, was aber nun durch *Guiyu* mit einem hierzu passenden Merkmalsmix bestätigt wurde. *Psarolepis* fehlt noch die für frühe Sarcopterygier typische Kosminbedeckung der Schädelknochen; stattdessen Ornamentierung wie bei basalen Actinopterygii. Der einzige weitere Nachweis eines artikulierten Gnathostomen aus dem Silur stellt ein mäßig erhaltener vermeintlicher Acanthodier aus Australien. Erst ab dem Lochkov gibt es dann eine größere Anzahl nahezu komplett erhaltener Gnathostomen (Acanthodier und Placodermen).

Guiyu: primitiver Brustgürtel und medianer Flossenstachel wie bei Gnathostomen unterhalb der Osteichthyes, fortschrittliche Beschuppung wie bei Kronen-Osteichthyes. Flossenstachel kommen also auch bei basalen Osteichthyes vor (median sowie vor den Brustflossen). Ganoin-Skulpturierung des Hautskeletts (fehlt *Psarolepis* und *Achoania*). Ganoin-ähnliches Gewebe findet sich auch bei Acanthodiern (und Sarcopterygiern) und könnte plesiomorph für Kronen-Osteichthyes sein.

Kladogramm:

I--- Chondrichthyes + Acanthodii
 I--- Placodermi
 I--- Osteichthyes (nicht aufgelöst)

OSTEICHTHYES:

--- *Lophosteus* (Ludl – Lochk, 421 – 413 MA)
 --- *Andreolepis* (oLudl, uPrid; 420 – 418 MA)
 --- ACTINOPTERYGII:
 --- *Dialipina* (uLoch – oEms, 414 – 398 MA)
 --- *Cheirolepis* (mGiv – uFras)
 --- *Osorioichthys* (uFam)
 --- *Howqualepis* (oGiv)
 --- *Moythomasia* (mFras)
 --- *Mimia* (mFras)

ab jetzt: SARCOPTERYGII

--- *Ligulalepis* (uEms, 405-400 MA) (!) (nur fragmentarisch bekannt)
 --- *Meemannia* (oLochk, 413 MA)
 --- {*Guiyu* (419 MA) + [*Psarolepis* 416-412MA + *Achoania* 413MA]}

ab jetzt: KRONENSARCOPTERYGII

--- *Miguashaia* (u/mFrasne) + *Onychodus* (mFrasne)
 --- *Styloichthys* (oLochk)
 --- *Kenichthys* (oEms)
 --- *Powichthys* (oLochk – uSieg)
 --- *Youngolepis* (uLochk – oLochk) + *Diabolepis* (oLochk)

Nach diesem Kladogramm sind *Andreolepis* und *Lophosteus* Stamm-Knochenfische, *Ligulalepis* und *Meemannia* sind Stamm-Sarcopterygier, *Dialipina* ist der basalste Strahlenflosser. (NaA sind *Ligulalepis* und *Dialipina* aber nur Stamm-Knochenfische, s.o.).

Sci. Rep. 9: 4411:

OSTEICHTHYS:

--- *Lophosteus*
 --- *Dialipina*
 --- *Ligulalepis*
 --- ACTINOPTERYGII (basal: *Cheirolepis*)
 AB JETZT: SARCOPTERYGII
 --- *Guiyu* + (*Psarolepis* + *Sparalepis*)
 --- *Styloichthys*
 --- Porolepisformes (*Powichthys*, *Youngolepis*, *Glyptolepis*, *Porolepis*)

--- *Kenichthys*
--- *Osteolepis* + *Eusthenopteron*

Größter Fisch vor dem Ems (*Megamastax*, 1 m)

Aus dem oberen Ludlow (ca. 423 MA) von Yunnan/China wurde im Jahr 2014 ein ca. 1 m (87 bis 121 cm) langer Gnathostome (konkret: wohl Sarcopterygier) beschrieben (*Megamastax amblyodus*) – der mit Abstand größte Fisch bis zum Ems. Die längsten bisher aus dem Silur bekannten Fische maßen weniger als einen halben Meter (ca. 35 cm: Knochenfisch *Guiyu* und Placoderm *Silurolepis*, beide aus denselben Schichten von Yunnan; ordovizischer Agnath *Sacambabaspis*).

Zwei Zahnreihen (äußere Reihe mit kleinen konischen Zähnen, innere mit flachen stumpfen Zähnen) – Indiz für Durophagie („Knacker-Gebiss“) und damit frühe ökologische Spezialisierung innerhalb der ersten Knochenfische. Vielleicht ernährte er sich von Muscheln, Brachiopoden, Trilobiten, Galeaspiden und Placodermen. Unterkieferlänge knapp 17,4 cm. Oberkieferbezahnung noch unbekannt. Er war wahrscheinlich das erste Wirbeltier, das sich an die Spitze der Nahrungskette setzte.

Die Größe des Fisches, aber auch seine ökologische Spezialisierung, zeigen, dass Gnathostomen viel früher als bisher angenommen (Ems) eine hohe ökologische und morphologische Differenzierung erreicht hatten. Dies spricht gegen Annahmen, erst die Expansion der Landflora und der damit verbundene Sauerstoffanstieg in der Atmosphäre hätten erst ab dem Ems die Möglichkeit der Größenzunahme der Vertebraten erlaubt, und durch die Landflora habe u.a. auch der Phosphateintrag in die Meere zugenommen.

Ein solcher Kausalbezug wird durch *Megamastax* aber nicht ausgeschlossen, sondern nur zeitlich etwas vorverlegt, passend zu neuen Erkenntnissen über die Landflora im Silur sowie Hinweisen, dass ein erheblicher Sauerstoffanstieg wohl schon und vor allem im Silur erfolgte – gefolgt von einem vorübergehenden Abfall im Devon (Anstieg ab oberstem Ordovizium; Maximum im oberen Silur mit Werten über rezent; Abfall im U-/M-Devon, Minimum im Frasné). Allerdings dürfte *Megamastax* auch einen geringeren Sauerstoffbedarf gehabt haben als moderne Räuber derselben Größe, da er sich überwiegend von sessiler oder nur langsam bewegender Beute ernährte. Die Lücke im Nachweis weiterer großer Fische bis zum Ems wird mit mangelnder Überlieferung (z.B. durch Erhaltungs-, Umwelt- und Sampling Bias) erklärt (Scientific Reports 4: 5242).

Entstehung des Zahnschmelz:

Schmelz bedeckt die Zähne fast aller Sarcopterygier (einschl. Tetrapoden) sowie die Schuppen und Hautknochen vieler Sarcopterygier. Die Schmelzbildung setzt eine organische Matrix aus Schmelzmatrixproteinen, Amelogenin, Enamelin und Ameloblastin voraus.

Knorpelfische haben keinen echten Schmelz und auch keine Gene für Schmelzmatrixproteine. Sie besitzen Enameloid auf Zähnen und Hautknochen.

Einige Strahlenflosser außerhalb der Teleostier (wie z.B. *Lepisosteus*) weisen Schuppen und Hautknochen auf, die mit Ganoin bedeckt sind, das als homolog zum Schmelz betrachtet wird. Der rezente *Lepisosteus* besitzt Gene für Enamelin und Ameloblastin, die in der Haut expremiert werden, wohl im Zusammenhang mit der Ganoin-Bildung (dies spricht für die angenommene Homologie zwischen Schmelz und Ganoin).

Psarolepis besaß schmelzbedeckte Hautodontoden auf den Schuppen, aber Schädelknochen mit schmelzlosen Dentinzähnen.

Der silurische *Andreolepis* besaß schmelzbedeckte Schuppen, während die Zähne und auch die Odontoden auf den Hautknochen aus nacktem Dentin bestanden.

Dies deutet darauf, dass der Schmelz im Rahmen des Odontodenskeletts zunächst im Hautskelett – wohl auf den Schuppen – entstand und sich anschließend heterotopisch über zwei grundlegende anatomische Grenzen des Odontodenskeletts hinweg ausbreitete: von den Schuppen auf die Kopf-/Schulterknochen (Hautknochen) und von der Hautoberfläche in den Mundraum.

Erst entstand der Schmelz also auf den Odontoden der Schuppen und breitete sich dann auf die Hautknochen und schließlich auf die Zähne aus. Noch heute weisen ganoinbedeckte Strahlenflosser eine scharfe morphologische Grenze zwischen dem Odontodenskelett der Schuppen, der Hautknochen und der Zähne auf. Die Überschreitung dieser Grenzen im Laufe der Evolution dürfte mit Veränderungen der genregulatorischen Netzwerke der Gene für Schmelzmatrixproteine und die anderen schmelzbildend relevanten Gene zu tun haben. Bei den Tetrapoden wurden diese Netzwerke vereinfacht; die Hautodontoden gingen verloren, es blieb nur der Schmelz auf den Zähnen.

Unklarheiten bestehen noch hinsichtlich der Position von *Psarolepis*. Handelt es sich um einen Stamm-Knochenfisch, dann ist Zahnschmelz eine Synapomorphie der Knochenfische; ist er aber ein Stamm-Sarcopterygier, dann entwickelte sich Zahnschmelz unabhängig voneinander in Fleisch- und Strahlenflossern (Nat. 526: 108).

Concestor 19 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Tetrapoden+Lungenfische einerseits mit den Coelacanthen (*Latimeria*) andererseits; er lebte vor ca. 425 MA bzw. 190 Mio. Generationen im höheren Silur. Es handelte sich um einen frühen Quastenflosser.

Concestor 18 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Tetrapodomorpha einerseits mit den Lungenfischen andererseits; er lebte vor 417 MA bzw. 185 Mio. Generationen im Bereich der Silur-Devon-Grenze. Es handelte sich um einen Quastenflosser.

ZUSAMMENFASSUNG GOTLANDIUM

Abk: UG = U-Gotlandium, MG = M-Gotlandium, OG = O-Gotlandium

Landtiere s. separate Zusammenstellung s. OG

Landpflanzen s. separate Zusammenstellung s. UG

Zunahme der Mikrobialite (Stromatolithe, Thrombolithe) in den ersten 5 MA nach der oberordov. Extinktion an der Ordov.-Gotl.-Grenze (ähnlich FFG, PTG) infolge Abnahme weidender Metazoen und verminderter Bioturbation.

Nematophyten: makrofossil von UG oder OG bis M-Devon, vermeintliche Kutikelreste ab M-Ordov.; evtl. zu den Braunalgen gehörig, wahrscheinlicher ist aber ein symbiontischer Organismus aus Pilzkomponente und photosynthetisch aktiven Algen an der Oberfläche.

Pilze: älteste Askomyceten (zu den höheren Pilzen – Schlauchpilzen – gehörig) ab Ludlow; wichtige Rolle bei der Landbesiedlung; Bestandteil fast aller Flechten.

Hohltiere: erste starke Riffbildung durch Korallen im Gotlandium

Brachiopoden: Terebratulida ab oberstem Gotlandium. *Lingula* sicher ab Gotl., fraglich ab Ordov.

Mollusken: Bactritoidea (mit Fam. Bactritidae) (beide: OG bis O-Perm) als Stammgruppe der Ammonoidea und Aulacocerida (*Eobactrites* aber schon im U-Ordov.). Orthoceren bis 4 m Länge. Auftreten der UO Rutoceratina mit nautiloconem Gehäuse (bis Dogger).

Myriapoden: tausendfüßerähnliche Fossilien im UG, sichere Myriapoden ab ob. Wenlock/unt. Ludlow, darunter auch schon die rezent noch vertretenen Diplopoda sowie die ausgestorbenen Kampecarida (ein Beinpaar pro Segment).

Arthropleuridea: Pridoli bis U-Perm, spätere Formen (überw. Stefan) bis 2,3 m lang und 0,5 m breit, größte Landarthropoden aller Zeiten. Diplopode Myriapoden, eng mit rez. Pinselfüßern verwandt. Kleinste: *Microdeceplex*, M- bis O-Devon, nur wenige mm lang.

Chelicerata: Skorpione ab ob. Llandovery (=MG), erst aquatisch, ab unterstem Pridoli auch erste Mesoskorpione, vermutlich luftatmend (eindeutiger Nachweis von Lungen aber erst bei Mesoskorpionen aus dem Ems). Eurypteriden waren schon im M-Ordov. recht groß und werden im Gotlandium noch größer, setzen sich an die Spitze der Nahrungskette.

Spinnen (zunächst nur Trigonotarbida, bis U-Perm) ab unterstem Pridoli; fragliche Webspinnen ebenfalls ab unterstem Pridoli (?Araneae), sicher (mit der O Phalangiida) ab (O?-) Siegen von Rhynie.

Mandibulata: größte Ostracoda aller Zeiten (*Leperditia* bis 58 mm; rez. Ostracoden bis 23 mm).

Hexapoda: winzige Reste vermutlich archaeognather Insekten im unt. Pridoli (nur fragliche Mazerationsfragmente)

Hemichordata: starker Rückgang der Graptolithen im OG; Vereinfachung der Rhabdosome

Agnatha: absolutes Maximum im OG; Anaspida (ähnlich Neunaugen; UG bis Unterkarbon); Osteostraci (UG bis M-/O-Devon). Bei den Heterostracern s.l. (Pteraspidomorpha) erscheinen im OG: Drepanaspida, Pteraspida, Cyathaspida, Corvaspida; Blütezeit der Osteostraci (abgeplattete Bodenbewohner).

Gnathostomata:

Acanthodii wahrscheinlich ab unt. M-Caradoc (unterstes O-Ordov.), sicher ab UG (bis M-Perm); wohl paraphyletisch in Bezug auf die Knochenfische.

Placodermi (UG/naA OG bis Devon-Karbon-Grenze, naA unteres Tournai), zuerst Arthrodira (Gotl. bis M-Karbon, Räuber, im Devon bis 10 m lang), ab Mitteldevon auch Antiarchi (bis Oberdevon, kleine Sedimentfresser wie Agnathen, bis 30 cm). Arthrodira entwickelten – offenbar konvergent – echte Zähne.

Knorpelfische: Sinacanthiden (UG bis Devon, bisher nur in China nachgewiesen), entweder zur Kronengruppe oder einer kronengruppennahen Stammgruppe der Chondrichthyes gehörig.

Knochenfische: ab oberstem Gotlandium (423 MA): älteste: *Psarolepis* (Pridoli), wahrscheinlich ein Stammgruppen-Sarcopterygier; *Guiyu* (ob. Ludlow, Stamm-Sarcopterygier); *Lophosteus* und *Andreolepis*: Stamm-Osteichthyes außerhalb der Kronengruppe.

Psarolepis mit einem Mosaik aus Merkmalen von Fleisch-, Strahlenflossern, Placodermen und Acanthodii, nach neuen Funden noch basalerer Knochenfische aus dem U-Devon (*Ligulalepis* aus dem Ems) und neuen Kladistiken dürfte es sich aber bei *Psarolepis* um den basalsten Stammgruppen-Fleischflosser und zusammen mit dem noch etwas älteren *Guiyu* ältesten Kronengruppen-Knochenfisch handeln. Unstrittige Strahlenflosser erst ab U-Devon nachweisbar.

Megamastax (423 MA, oberes Ludlow), ca. 1 m lang (80 bis 120 cm), Stammgruppen-Sarcopterygier, weitaus größer als alle anderen Fische des Ordoviziums und Silurs (maximal 35 cm); doppelte Zahnreihen, durophag; wahrscheinlich Top-Beutegreifer in dem Ökosystem und damit das älteste Wirbeltier, das an der Spitze der Nahrungskette stand. Starke Spezialisierung.

Die morphologische und ökologische Disparität/Diversität der Gnathostomen im oberen Ludlow von Yunnan/China spricht für eine frühere Diversifizierung (und damit ggf. höheres Alter) der Knochenfische als bisher angenommen.

devo-devo

DEVON (419 - 359 MA)

Größenrekorde des Devons (PNAS 106, 24):

Protoctista: *Weikkoella*: 1,1 mm lang und breit

Plantae: *Sawdonia ornata* 50 cm hoch, *Archaeopteris* 30 m hoch/55 cm dick,
Pseudobornia 20 m hoch/60 cm dick, *Leptophloeum rhombicum* (Bärlapp:
Leptophloeaceae, Frasne) 25 m hoch/40 cm dick (Stammdurchmesser)

Chordata:

Dunkleosteus: 10 m, 4,2 t

Arthropoda:

Jaekelopterus rhenaniae (Eurypteride; U-Devon, Willwerath): 250 cm lang,
50 cm breit; 312,5 kg geschätzt

Mollusca:

Manticoceras sp.: 60 cm "lang", 16,2 cm dick

udev-udev

UNTERDEVON (419 – 393 MA)

U-DEVON **416,2 +- 3,2 MA** **bis** **393,3 +- 1,2 MA**

LOCHKOV*: **416,2 +- 3,2 MA** **bis** **410,8 +- 2,8 MA**

PRAGIAN**: **410,8 +- 2,8 MA** **bis** **407,6 +- 2,6 MA**

EMSIAN: **407,6 +- 2,6 MA** **bis** **393,3 +- 1,2 MA**

* syn. Gedinne

** Die Emsium-Pragium-Grenze und die Ems-Siegen-Grenze sind nicht identisch. Pragium und Siegen beginnen zwar gleichzeitig, das Pragium ist aber kürzer und das Siegen Deutschlands reicht ins unsere Emsium nach internationaler Stratigraphie! Pragian und Siegen sind damit nicht synonym. Die Ems-Eifel-Grenze ist dann wieder konsistent mit der internationalen Stratigraphie, beim Übergang Eifel-Givet gibt es nur eine geringe Abweichung.

Starke Abnahme des atmosphär. CO₂ zwischen O-Gotl. und O-Devon als Folge der raschen Ausbreitung der Vegetation; weitere Abnahme mit einem Minimum an der Karbon-Perm-Grenze (1/10 der Konz. des O-Gotl.), während O₂ bis zum O-Karbon weiter ansteigt und dann 35 % (rez. 21 %) erreicht.

Zweite Stufe der Oxygenation der Ozeane (M-Silur bis M-Devon):

Konzentration und Relation der Molybdän-Isotope in Sedimentgesteinen erlauben Aussagen zum Redoxstatus der Ozeane. Demnach erfolgte die erste Stufe der Oxygenation des Tiefenwassers vor 560 bis 550 MA – einhergehend mit dem Auftreten motiler Bilateralia. Der Sauerstoffgehalt des Ozeans blieb aber bis etwa zum frühen Devon auf einem relativ niedrigen Niveau. Vor ca. 430 – 390 MA (zwischen M-Silur und U-/M-Devon) stieg er dann fast bis auf das rezente Niveau (nur noch leichter Anstieg in den letzten 360 MA). Erst die Zunahme des Sauerstoffgehalts im Meer ermöglichte die Evolution großer Raubfische (hoher Sauerstoffbedarf !) und damit die mittelpaläozoische Revolution. Der Anstieg des Sauerstoffgehalts im Meer vor ca. 400 MA war vermutlich sogar stärker als der Anstieg im Ediacaran; dies bedeutet aber auch, dass die marine Fauna bis vor 400 MA mit einem relativ geringen Sauerstoffgehalt im Meerwasser ausgekommen war. Die Daten der Mo-Isotope erlauben zwar keine direkten Aussagen zur Höhe des Sauerstoffgehalts, treffen aber Aussagen zur relativen Verbreitung euxinischer (sauerstofffreier/-armer) Verhältnisse im Ozean. Aus dem Umstand, dass auch im frühen Paläozoikum euxinische (sulfidische) Verhältnisse noch weit verbreitet waren, lässt sich indirekt folgern, dass der Sauerstoffgehalt im Meerwasser insgesamt gesehen noch relativ niedrig gewesen sein muss. Kambrische Tiere benötigten vermutlich nur mindestens 10 % des rezenten Sauerstoffpartialdrucks. Die kambrische Revolution erfolgte also unter vergleichsweise sauerstoffarmen Bedingungen!

Die Daten stellen allerdings auch infrage, dass schon im späten Ediacaran und im frühen Paläozoikum nahezu moderne Sauerstoffkonzentrationen in der Atmosphäre herrschten; im späten Proterozoikum (vor dem Ediacaran) betrug der atmosphärische Sauerstoffpartialdruck wohl nur wenige Prozent des rezenten Wertes, um dann im späten Ediacaran und frühen Paläozoikum auf Werte irgendwo zwischen 15 und 50 % des rezenten Partialdrucks anzusteigen.

Der Sauerstoffanstieg zwischen M-Silur und M-Devon ist mit dem Aufstieg der Landpflanzen erklärbar; gleichzeitig führte die dadurch verstärkte Erosion zu erhöhten Sedimentationsraten und „C-burial“. Die Ablagerung pflanzlicher Produkte wie Lignin, Holz (Zellulose) usw. entzog weiteren organischen Kohlenstoff.

Von allen marinen Tieren zeigen Fische die geringste Hypoxie-Toleranz. Bei modernen Fischen besteht eine Korrelation zwischen Körpergröße und Sauerstoffbedarf. Die Fische des Unterkambriums (z.B. Chengjiang) waren nur 2 – 3 cm groß, im Ordovizium und Silur erreichten Fische Maximalgrößen von wenigen Dezimetern. Heutzutage tolerieren Teleostier dieser

Größenklasse einen Sauerstoffgehalt unter 20 % des modernen Partialdrucks. Fische von 1 m Länge, wie sie im Devon erstmals auftraten, erforderten dagegen mindestens 40 % des rezenten Partialdrucks (PNAS 107, 17911).

Der **Sauerstoffgehalt der Atmosphäre** dürfte Modellierungen zufolge zwischen 420 und 400 MA bereits den rezenten Wert von 21 % erreicht haben; Nachweis von Holzkohle in diesem Zeitfenster belegt auf den jeden Fall einen Wert oberhalb von 15 – 17 %.

Seit 470 MA trugen die frühesten Landpflanzen zum Sauerstoffanstieg bei (via C-Burial), und vor ca. 400 MA wurde dann der moderne Wert von 21 % erreicht. Schon vor 445 MA könnte die Besiedlung mit Kryptogamen zu einer terrestrischen Bioproduktion geführt haben, die bei etwa 30 % des modernen Wertes liegt. Das hängt damit zusammen, dass nach Untersuchungen an modernen Bryophyten die frühen Landpflanzen (Moose) eine C : P – Relation von 2000 : 1 hatten (marine Biomasse: 100 : 1). Dadurch konnte (pro Mengeneinheit Phosphor) viel mehr organischer Kohlenstoff sedimentiert (dem Kreislauf entzogen) werden. Außerdem förderten diese frühesten Pflanzen (Experimenten zufolge) selektiv die Freisetzung von Phosphor bei der Verwitterung von Gestein, was das C-Burial weiter antrieb. So stieg der Sauerstoffgehalt in dieser Zeit bis auf moderne Werte an. Durch Feuer vermittelte negative Rückkoppelungen (Holzkohle) stabilisierten dann die hohen Sauerstoffwerte der Atmosphäre (PNAS 113: 9704).

PROTOZOA: stäbchenförmige rez. Foraminiferengattung *Nodosaria* fraglich ab Devon, sicher ab Karbon. Bilden bis > 1 cm lange Stäbchen.

FLORA ALLGEMEIN: Standen bei den frühesten Landpflanzen abiotische Selektionsfaktoren im Vordergrund (verbunden mit geringer lokaler taxonomischer Diversität), tritt nun eine zunehmende Konkurrenz der verschiedenen Bautypen untereinander auf, die zu architektonisch strukturierten Lebensräumen mit verschiedenen Etagen im höheren Devon führte. Gegen Ende des Emsiums beginnt die sich im Mitteldevon vollziehende Umwälzung der Pflanzenwelt: Radiation der von den Trimerophyten abstammenden Pflanzenlinien und neuer Lycopside-Typen, beginnende Stratifikation der Vegetation mit den ersten Anzeichen für die Entstehung kleiner Bäume.

?ALGEN: Nematophyten (?Ordov., U-Gotl. bis M-Devon) erreichen im U-Devon bis 12 m Länge (evtl. maximal 22 m) und bildeten nach früherer Annahme ausgedehnte "Tangwälder" vor den Küsten (vgl. O-Gotl.). Inzwischen geht man davon aus, dass es sich um voll terrestrische Organismen handelte, die stellenweise sogar in einigem Abstand von den dicht besiedelten Ufern standen (Fossilien 5/2017: 14). Details s. O-Ordov.

Aus dem Rheinland (einschl. grenznaher Gebiete von Luxemburg und Belgien) sind ca. 260 Lokalitäten mit Landpflanzen (ca. 70 Taxa) bekannt. 20 Lokalitäten enthalten auch marine Pflanzentaxa (13 Taxa)(Stand 2016). Die Fundorte umspannen den Zeitraum vom oberen Gedinne bis zum oberen Unterems. Nur aus dem oberen Abschnitt des Mittelsiegens und aus dem Oberems kennt man keine autochthonen oder parautochthonen Pflanzenfunde; sie sind aus paläogeographischen Gründen auch nicht zu erwarten (GOSSMANN et al. 2016).

Erste Stomata vor 418 MA nachweisbar:

Der Ursprung der Stomata ist unbekannt. Stomata finden sich in der fossilen Überlieferung ab 418 MA und kladistisch gesehen bereits bei Moosen. **Letztendlich ermöglichten erst die Stomata die Besiedlung des Landes in dem Umfang, wie man es ab dem Devon kennt, und die komplette Umgestaltung der Erdoberfläche.**

Bei Moosen sind Stomata nicht aus Gründen der Atmung und des Energiegewinns vonnöten, denn die Moose sind klein und können durch ihre einzellige Außenschicht auch ohne Hilfe von Stomata Kohlendioxid absorbieren, und sie benötigen auch keine Stomata, um Wasser auszuscheiden. Bei Moosen dienen Stomata offenbar nur zu Zwecken der Fortpflanzung, indem sie die Feuchtigkeit in den Sporenkapseln steuern; daher finden sich bei Moosen Stomata nur auf den Sporenkapseln. Ihre Funktion besteht darin, das Kapselinnere trocken zu halten, bis die Kapsel platzt und die Sporen freigesetzt werden. Unterbindet man durch genetische Manipulation ein bestimmtes Signal, bleibt die Stomata-Bildung bei den Sporenkapseln der Moose aus und die Kapseln öffnen sich langsamer.

Erst später wurden die Stomata von den höheren Pflanzen kooptiert, um CO₂ zu atmen und Sauerstoff und Wasser auszuscheiden.

Bei den Gräsern entwickelten sich dann spezielle Stomata, die es ihnen erlauben, trockene Gebiete zu besiedeln, weil die Gräser dank dieser weiterentwickelten Stomata ihren Wasserhaushalt besser kontrollieren können. Diese verbesserten Stomata sind der Grund, weshalb Gräser die erfolgreichsten Pflanzen wurden. Dafür verfügen die Stomata über zwei zusätzliche Zellen, die dafür sorgen, dass sich die Stomata der Gräser schneller öffnen als die Stomata anderer Pflanzen, um den Gasaustausch zu vollziehen, aber auch wieder schneller schließen, um den Wasserverlust gering zu halten. Auf diese Weise kommen Gräser mit Trockenheit so gut zurecht.

Die Ausbildung und Anordnung (z.B. Abstände) der Stomata werden bei Moosen und Angiospermen von den gleichen molekularen Pathways gesteuert, was dafür spricht, dass Stomata nur einmal entstanden sind, in den gemeinsamen Vorfahren von Moosen und Gefäßpflanzen (Sci. 355: 1110).

MOOSE: Erste relativ sichere Makrofossilien von **Horn- und Lebermoosen** (Sporenfunde von Lebermoosartigen seit M-Ordov.). *Parka* aus dem U-Devon Schottlands galt früher als mit dem rez. Lebermoos *Sphaerocarpus* verwandt, nach neuen Erkenntnissen aber eher zu den Coleochaetales zu stellen, die als Schwestergruppe der (Charales + Embryophyten) gelten.

Bei kritischer Bewertung sind Lebermoose ab dem U-Gotlandium mikrofossil (Sporen), aber erst ab dem O-Devon sicher makrofossil nachgewiesen; Hornmoose: fragliche Sporen ab dem U-Gotlandium, sichere Makrofossilien aber erst seit der Kreide.

Laubmoose sind etwas unsicher ab dem U-Devon („*Sporogonites*“), sicher ab dem Vise dokumentiert (naA werden „*Sporogonites*“-Taxa auch als Lebermoose interpretiert).

„PSILOPHYTEN“: absolutes Maximum im U-Devon; neben den blattlosen Rhyniopsida treten zunehmend auch blatttragende Formen auf (Emergenzen = ohne Leitbündel; Mikrophyllite = mit Leitbündel); fünf Gruppen sind im U-Devon vertreten:

- a) Noch unterhalb der Rhyniopsida stehen die **Horneophytopsida** (Pridoli bis Siegen), vertreten durch *Caia* (Pridoli), *Aglaophyton* (früher *Rhynia*) *major*, *Horneophyton* (Siegen), *Tortilicaulis* (Gedinne). Die Horneophytopsida haben noch keine Wandverdickungen in den wasserführenden Zellen (d.h. noch keine echten Tracheiden) und sind deshalb die basalsten Polysporangiophyten und Tracheophyten; sie sind die Schwestergruppe der Eutracheophyten. Im Siegen muss es sich bei ihnen schon um „lebende Fossilien“ gehandelt haben! (Die Rhyniopsida sind dagegen die basalste Gruppe innerhalb der Eutracheophyten).
- b) **Rhyniales** (basal): klein, blattlos, endständige Sporangien, wurzellos (nur Rhizom); dichotome Gabelung, Isosporie (Sporen gleicher Größe). Wenlock bis O-Devon (naA nur bis Eifel; *Taeniocrada* fragl. im O-Devon). Nach moderner Auffassung gehören viele früher zu den Rhyniales gestellte Taxa bereits zu den Lycophytina (= Lycopside + Zosterophyllophytina), und als Rhyniopsida verbleiben nur wenige Gattungen (*Rhynia*, *Stockmansella*, *Huvenia*, wahrsch. *Taeniocrada*); im engeren Sinne auf das U-Devon (Gedinne bis Ems) beschränkt, fraglich im O-Devon.
- c) **Zosterophyllales:** anfangs noch teilweise submers, völlig blatt- und wurzellos; bei den submersen Formen werden nur die ährenförmigen Sporangien über die Wasseroberfläche gehoben. Dichotome Gabelung der Telome (Telom = Sproßeinheit, die von einem einheitlichen Leitbündel durchzogen wird). Stammgruppe der Drepanophycales und Bärlappe. Gedinne bis Frasn, einschl. der Barinophyten bis Tournai.

Nach moderner Auffassung (KENRICK & CRANE) stellen die Zosterophyllophytina die Schwestergruppe der Lycopsiden, mit denen sie zu den Lycophytina vereinigt werden. Die Zosterophyllophytina sind die mit Abstand diverseste Pflanzengruppe des Unterdevons und enthalten auch viele Gattungen, die früher bei den Rhyniales eingeordnet wurden. Typisch sind etwa nierenförmige, in ein oder zwei Reihen angeordnete Sporangien, nackte oder nur bedornte, auf jeden Fall blattlose Achsen und bei vielen Arten ein farnwedelartiger Entrollungsmechanismus, wie er bei Rhyniales nicht gefunden wird und bei den Farnen und Samenpflanzen erst später entwickelt wurde („circinate vernation“). Die Zosterophyllophytina umfassen neben einigen basal stehenden plesiomorphen Taxa, u.a. solchen, die in der Nähe der Dichotomie Zosterophyllophytina/Lycopside stehen, die O Sawdoniales (Gedinne bis Tournai) mit den Familien Gosslingiaceae (Gedinne bis Ems), Sawdoniaceae (Gedinne bis O-Devon) und die heterosporen(!) Barinophytaceae (Unterdevon bis Tournai) sowie die monospezifischen Hsuaceae (Ems).

- d) **Lycopodiales:** fraglich ab Ludlow oder Pridoli, sicher ab Gedinne (*Baragwanathia*); Schwestergruppe der Zosterophyllophytina bzw. Entstehung aus basalen Zosterophyllophytina (s. Bärlappe).
- e) **Euphyllophytina:** ab Siegen (*Eophyllophyton*); im Ems: *Psilophyton*, *Pertica*; streng

monophyletische Gruppe, aus der sich einerseits die Progymnospermen und damit die Samenpflanzen, andererseits die Moniliformopses (Farne und Sphenopsida) ableiten.

Pyritisierte Stielabschnitte von *Psilophyton*-artigen Taxa aus Frankreich (407 MA; Grenzbereich Pragian/Ems) und Kanada (oberstes Ems, ca. 397 MA) zeigen erstmals Primärxylem, das von Holz (Sekundärxylem) umgeben ist. Da die Pflanzen klein waren (Stieldurchmesser 5 mm; Fragmente bis 12 cm lang) und dickwandige Zellen im Cortex aufwiesen, spricht dies zugunsten der Auffassung, dass das Holz zunächst aus hydraulischen Gründen entstand – und nicht aufgrund der mechanischen Anforderungen in größeren, höheren Pflanzen. Hierfür spricht auch der große Durchmesser der Holztracheiden, wodurch die Leitfähigkeit erhöht wird. Der Rückgang des atmosphärischen CO₂-Gehaltes im frühen Devon (bis zur verstärkten Oxygenation im Ems) dürfte erhöhte Anforderungen an das Leitvermögen ausgelöst haben.

Bestimmte Merkmale des Sekundärxylems der beiden Taxa sprechen dafür, dass diese frühe Repräsentanten der Linie zu den Lignophyten darstellen. Fazit: **die Holzbildung entstand nicht primär für Zwecke der Größenzunahme, sondern zur Verbesserung des Leitvermögens der Pflanzenstiele in einer Phase niedrigen CO₂-Gehalts und stellte damit eine Präadaptation für die spätere Größenzunahme der Landpflanzen dar** (Nat. 333, 837).

Entwicklungsstand der Psilophyten im U-Devon:

- erste echte Wurzeln (z.B. vor 411 MA im Grenzbereich Lochkov/Pragian in Nordamerika bei basalen Lycophyten nachweisbar; es handelt sich bei diesen Wurzeln um ein neues Organ und nicht um eine Modifikation von überirdischen Ästen) (Ann. Botany 117: 585).
- differenzierte Tracheiden (Proto-, Metaxylem)
- erste Andeutung eines Kambiums
- noch keine differenzierten Stützgewebe, Höhe daher auf max. 2 m begrenzt
- dichotomische oder monopodial übergipfelte Verzweigung
- erstmals Blätter und Wedel in mehreren Ebenen verzweigt (Raumwedel, Raumblätter) (erste Megaphylle aber erst ab M-Devon)
- Sporangien endständig oder axillär
- einfache trilete Sporen; zuerst nur Isosporen, im mittl. U-Devon beginnende Heterosporie, im ausgehenden U-Devon ausgeprägte Heterosporie
- im Grenzbereich Pragian/Ems erstmals Nachweis von Sekundärxylem (d.h. erstes einfaches Holz) (*Psilophyton*-ähnliches Taxon; Nat. 333, 837).
- Größenzunahme (*Pertica varia* aus dem Ems bereits fast 3 m hoch!)

Die Flora des U-Devons ist insofern gekennzeichnet vom

- Erlöschen der Horneophytosida im Siegen (ab Pridoli nachweisbar, aus kladistischer Sicht aber wohl noch älter)
- spätestens im Gedinne Auftreten der Tracheophyten (fraglich im Ludlow und Pridoli)
- Auftreten der Rhyniopsida im Gedinne (ieS) (die aus kladistischer Sicht aber schon älter sein müssten); sie erlöschen spätestens im O-Devon; i.w.S. Nachweis ab Wenlock
- spätestens im Gedinne Auftreten der Eutracheophyten (fraglich im Ludlow und Pridoli)
- spätestens im Gedinne Auftreten der Lycophytina (fraglich im Ludlow und Pridoli)
- spätestens im Gedinne Auftreten der Lycopsida (fraglich im Ludlow und Pridoli)
- spätestens im Gedinne Auftreten der Drepanophycales (fraglich im Ludlow und Pridoli, bis Frasn-Famenne-Grenze)

- fraglich im O-Siegen Auftreten der Protolepidodendrales iwS. mit *Estinnophyton* und *Sugambrophyton*; sicher ab M-Devon
- spätestens im Gedinne Auftreten der Zosterophyllophytina (fraglich ab Ludlow; bis Tournai)
- spätestens im Gedinne Auftreten der Sawdoniales (fraglich ab Ludlow; bis Tournai)
- im Gedinne Auftreten der Sawdoniaceae (bis O-Devon)
- im U-Devon Auftreten der Barinophytaceae (bis Tournai; *Protobarinophyton*)
- Auftreten der Gosslingiaceae (Gedinne bis Ems)
- Auftreten der Hsuaceae (nur Ems)
- Auftreten der Euphyllophytina (ab Siegen: *Eophyllophyton*)
- fraglich: Auftreten der Equisetopsida: fragl. Stellung von *Estinnophyton* (ab O-Siegen)

Grundsätzlich lassen sich für die Entwicklung der Landpflanzen folgende Phasen erkennen (u.a. nach GENSEL & EDWARDS):

1. initiale Radiation der Embryophyten im Ordovizium, offenbar auf Niveau von Lebermoosartigen (Lebermoos-Tausendfüßer-Assoziationen im höheren Ordovizium)
2. Auftreten der Tracheophyten (einschl. Lycophyten) im Silur (trilete Sporen aber lokal bereits im frühen Ashgill)
3. Zunahme axialer Pflanzen mit terminalen Sporangien um die Silur-Devon-Grenze herum; Zunahme der Höhe und Sporangien/Achsen-Größe bei *Cooksonia* im Wenlock, ab Pridoli werden die Landpflanzen etwas größer. Im ob. Silur zeigen größere Rhyniophytoiden auch erstmals (abweichend von der isotomen Verzweigung mit terminalen Sporen) den pseudomonopodialen Verzweigungstyp mit lateralen Sporangien, wobei die Gesamtgröße aber noch derjenigen der größeren Cooksonien entspricht. Der Vorteil dieses Wachstumsmusters und der lateralen Sporangien besteht darin, dass mehr Sporen gebildet werden können, und die Sporenbildung über einen größeren Zeitraum verteilt werden kann.
4. im oberen Silur sterile Fragmente von zosterophyllenartigen Pflanzen (mangels fertiler Sprosse nicht sicher zuzuordnen; glatt oder mit Emergenzen), die erste Anzeichen für ein rhizomatöses Wachstum zeigen, wodurch ein größeres Areal von derselben Pflanze besiedelt wurde.
5. erste größere Radiation der Zosterophyllopsida am Ende des Lochkov/Gedinne (fertile Strobili ab Lochkov nachweisbar, sterile Achsen schon älter); Zosterophyllen sind durch erhöhte Sporenbildungskapazität (durch Sporangienähren) und verlängerte Dauer der Sporenbildung fortschrittlicher als z.B. basale Cooksonien
6. neben diesen fortschrittlichen Pflanzen persistieren im U-Devon auch Rhyniophyten vom Wachstumstyp der kleinen Cooksonien mit stark limitiertem Wachstum und terminalen Sporangien, aber dennoch Weiterentwicklung und Diversifikation in Bezug auf die fertilen Organe und Sporen, so dass es sich nicht nur um „lebende Fossilien“ handelte, sondern um tracheophyte Äquivalente zur Moosflora, vielleicht in ökolog. Nischen zusammen mit den echten Moosen.
7. im obersten Lochkov ist die für das Siegen/Pragian typische Vegetationsstruktur bereits etabliert
8. mit *Baragwanathia* (in Australien wohl schon im Ludlow) erfolgt erstmals ein Übergang zu Pflanzen mit erhöhter Produktivität und auch größerem Einfluss auf den Erdboden, auf dem sie wuchsen (bei den isotom verzweigenden Pflanzen fehlt jeder Hinweis auf ein Wurzelsystem, allenfalls Rhizoide in den obersten Bodenschichten oder auf oder knapp unter dem Boden kriechende Achsen). Jüngere *Baragwanathia* haben nachweisbar Adventivwurzeln, und auch von *Drepanophycus spinaeformis* (ab ob. Gedinne) sind Wurzeln bekannt, die mehrere cm tief durch das Sediment verlaufen und sich dichotom verzweigen. Im Unterdevon Chinas (Yunnan) finden

sich bereits wurzelhaltige Paläoböden (*Drepanophycus*) mit komplexen netzwerkartigen, langlebigen Rhizomen. Diese ermöglichten die Etablierung ausgedehnter *Drepanophycus*-Klone und erlaubten es der Pflanze auf diese Weise, verschiedene Krisen (z.B. Sedimentbedeckung nach Überflutung) zu überleben. Die Rhizome förderten die Bodenbildung in den Flussebenen und stabilisierten den Boden. Im M-Devon erschienen dann die ersten Bäume mit tiefreichenden Wurzeln. Aber schon im Unterdevon wurde der Boden durch Rhizomsysteme weiträumig stabilisiert, was zu einer Veränderung des Landschaftsbildes (z.B. durch Etablierung von Flussauen) führte (PNAS 113: 9451).

9. im Siegen/Pragian Erscheinen und Diversifikation der Trimerophyten, die im Ems an Größe und Höhe zunehmen

Während in den Stammlinien der Landpflanzen die Gametophyten (wie heute bei den Moosen) dominierten, nahm die Komplexität der Sporophyten im Silur und vor allem im Devon stark zu. Entwicklungsgenetische Untersuchungen zur Ausbildung der Wurzelhaare der Gefäßpflanzen (hier: Kreuzblütler *Arabidopsis*) und der Rhizoide bei Moosen (die jeweils gleichartige Funktionen haben: Stoffaufnahme, Verankerung im Boden) belegen, dass dieselben (d.h. homologe) Transkriptionsfaktoren die Bildung der Wurzelhaare am Sporophyten der Gefäßpflanzen bzw. der Rhizoide am Gametophyten der Moose auslösen. Offenbar wurden im Rahmen der Komplexitätszunahme der Sporophyten im Silur und Devon Gene rekrutiert, die zuvor schon für die Ontogenese der Gametophyten benötigt wurden (Natw. Ru. 12/07, 682).

Megaphylle: Mit Ausnahme kleiner (2-5 mm breiter) laminiertes Blättchen von *Eophyllophyton* aus dem Siegen von China und etwas breiterer, aber nicht laminiertes Blättchen aus dem Ems der Südhalbkugel fehlen im Unterdevon noch jegliche Ansätze einer Megaphyllbildung; erst im M-Devon sind solche Ansätze in größerem Umfang zu erkennen (*Enigmophyton*, wahrsch. M-Devon, mit ginkgoähnlichen bis 16 cm langen und 12 cm breiten Megaphyllen; sehr problematisches Taxon!; *Fuellinia gilkinetii* im ob. Eifelium mit breiten spreitenförmigen Blättern, sicher > 5 cm, wohl > 10 cm breite, wie riesige langgezogene, wenig gelappte Ginkgoblätter wirkend; inc. sed.), und erst ab O-Devon werden Megaphylle dominierend. Der hohe CO₂-Gehalt der Atmosphäre stand zunächst der Ausbildung von Megaphyllen entgegen und verzögerte deren Entstehung um 40 MA [eigentlich hätten ja flächige Blätter erhebliche Selektionsvorteile wegen ihrer höheren Photosyntheseleistung; daher ist es erklärungsbedürftig, wieso es so lange dauerte, bis sich das Großblatt durchsetzte].

Die frühen Landpflanzen hatten nur wenige Stomata, entsprechend dem hohen CO₂-Gehalt (die Anzahl der Stomata korreliert umgekehrt mit dem CO₂-Gehalt). Bei hohem CO₂-Gehalt und hoher Anzahl von Stomata käme es zu einer Überhitzung von Megaphyllen; ab 40 Grad wird die Aufnahme von CO₂ zur Photosynthese unterbrochen, bei Blatttemperaturen von 50 bis 55 Grad sterben Blätter ab. Blattlose Achsen mit geringer Anzahl von Stomata können dagegen hohe CO₂-Gehalte tolerieren. Erst mit der Abnahme des CO₂-Gehalts konnten die Blätter größer werden und parallel zum Absinken des CO₂-Gehalts nahm auch die Anzahl der Stomata zu; mit der Anzahl der Stomata nimmt die Verdunstung und damit die verdunstungsbedingte Abkühlung zu; jetzt konnten die Blätter flächig werden. In zwei phylogenetisch unabhängigen Linien kam es daher zu einer 25-fachen Zunahme der Blattfläche, als die CO₂-Gehalte fielen. Die erste, plötzliche Phase der Zunahme der Blattgröße ging einher mit einer Zunahme der Stomatadichte um das 8-Fache. Obwohl also der molekulare Werkzeugsatz für die Produktion flacher, ausgedehnter photosynthesefähiger Strukturen im mittleren Paläozoikum vorhanden war, dauerte es noch weitere 20 MA, bis sich Großblättrigkeit in der Landflora etablierte, da hohe CO₂-Gehalte die Entwicklung von Blättern verzögerten und die Anzahl der Stomata beschränkten (PNAS 101, 10360).

Die Abnahme des CO₂-Gehalts im Devon um 90 % (nach geochemischen Befunden) ist einerseits die Folge der Photosynthese der Pflanzen, andererseits der erhöhten Verwitterung, ausgelöst durch Bodenbildung und Pflanzenwurzeln, wodurch große Mengen atmosphärischen CO₂ im Boden gebunden werden. Die Pflanzen sind also selbst Auslöser einer Entwicklung, die ihnen schließlich – bei abgesunkenen CO₂-Gehalten – die Ausbildung von Megaphyllen und erhöhten Stomatadichten ermöglichte. (Details s. Paläobotanik). Mit der Erhöhung der Transpirationsleistung geht eine zunehmende Effizienz der Wasserleitungsbahnen einher.

Versuche mit Angiospermen (*Arabidopsis*) ergaben, dass reife Blätter die für die Stomatadichte (Stomataindex) relevanten Informationen (CO₂-Gehalt, Lichteinfall) an frühe Blattvorstufen der sich neu entwickelnden Blätter über noch unbekannte Botenstoffe weitergeben (die Stomatadichte wird während der frühen Blattentwicklung fixiert, d.h.

zu einem Zeitpunkt, zu dem das junge Blatt noch von Hüllorganen umgeben ist und somit nicht selbst den CO₂-Gehalt messen kann). Begast man reife Blätter in einer abgeschlossenen Küvette vorübergehend mit Luft mit erhöhtem CO₂-Gehalt, so entwickeln die jungen Blätter später – trotz ihrer Ausbildung unter normalem CO₂-Gehalt – eine reduzierte Stomatadichte, und umgekehrt. Sinngemäß dasselbe trifft auf den Lichteinfall zu (reduzierte Stomatadichte bei zunehmender Beschattung): werden reife Blätter einem reduzierten Lichteinfall ausgesetzt, reduziert sich der Stomataindex in den jungen Blättern, auch wenn diese Blätter später einem hohen Lichteinfall ausgesetzt sind (Nat. 411, 154). Im Laufe eines Jahres durchlaufen 40 % des CO₂-Gehalts der Atmosphäre eine Spaltöffnung!

Studien des Stomataindex (Prozentsatz Stomata in Relation zur Summe aus Stomata + Epidermiszellen) an rezenten und fossilen *Ginkgo* (Keuper bis rezent) sowie drei weiteren fossilen Pflanzengattungen (*Lepidopteris*, *Tatarina*, *Rhachiphyllum*) mit überlappender stratigraphischer Reichweite (und jeweils ähnlichen Stomataindizes, wenn sie an einem Fundort zusammen gefunden wurden) erlaubten eine relativ gute Auflösung des Verlaufs des CO₂-Gehaltes in den letzten 300 MA: dabei wurden nur zwei Zeiträume mit niedrigem CO₂-Gehalt (< 1,000 p.p.m.v.) entdeckt (< 8 MA und 275 – 290 MA, also U-Perm), jeweils mit Eiszeiten korrelierend; während des Mesozoikums waren die CO₂-Konzentrationen überwiegend hoch (1,000 – 2,000 p.p.m.v.) mit kurzfristigen Phasen noch höherer Werte (> 2,000 p.p.m.v.), so an der PTG (250 MA), Trias-Jura-Grenze (200 MA) und KTG – also jeweils zu den großen Extinktionseignissen -, aber auch im Lias (190 MA, eine Zeit starken Faunenwechsels), der höheren Unterkreide (117 MA) und dem obersten Paläozän (55 MA); die drei letztgenannten Ereignisse werden mit einer katastrophalen Freisetzung von Methan aus marinen Gashydratreservoirs und Permafrost in Verbindung gebracht (die C-Isotop-Anomalien sprechen eindeutig für die Gashydrate als CO₂-Quelle, da Methan innerhalb von 2-7 Jahren zu CO₂ oxidiert wird, die isotopische Signatur der Gashydrate aber behält). Insgesamt deuten die Stomatadaten darauf, dass es in der Kreide und im Jura insgesamt nicht ganz so hohe CO₂-Werte gab wie bisherige geochemische Daten andeuteten, was gleichzeitig das bisherige Paradox (relativ kühles Klima und relativ hohe CO₂-Werte zwischen 200 und 120 MA) löst: Erwärmungen fanden zwischen 275 und 250 MA und zwischen 130 und 90 MA statt, Abkühlungen zwischen 200 und 140 MA und seit 60 MA (Nat. 411, 247 + 287).

BÄRLAPPE: Abstammung aus der Basis der Zosterophyllophytina. *Baragwanathia* (krautig, bereits beblättert, bis 4 cm lange Blättchen, Sporangien in Blattachsen, Gliederung der Telome) jetzt weltweit verbreitet; vermutlich sind die Bärlappe in Gondwana entstanden und haben sich von dort nordwärts ausgebreitet. Datierungen im Ludlow und Pridoli sind wegen fraglicher Artzugehörigkeit (Ludlow) bzw. schlechter Erhaltung der als Leitfossil dienenden Graptolithen (Pridoli) fraglich; sicher im Gedinne und eine weitere Art im Ems.

B. wird zusammen mit *Drepanophycus** (bis 1 m, bis Frasn) und *Asteroxylon* (ebenfalls U- bis O-Devon) zur Ordnung Drepanophycales (?Ludlow, ?Pridoli, Gedinne bis Frasn-Famenne-Grenze) zusammengefasst; diese stellen die basalen Lycoposiden dar und sind die Schwestergruppe der (Lycopodiales + Protolopododendrales).

* es wird aber bestritten, dass *Drepanophycus* wirklich ein Bärlappgewächs ist; so sitzen entgegen früherer Auffassungen die Sporangien von *D. spinaeformis* nicht auf Blättern, sondern an Stielen den Achsen an. „*Drepanophycus*“ *gaspianus* ist dagegen wegen der typischen Blattpolster als Bärlappgewächs anerkannt (GFMB).

Noch im ob. Siegen erste *Protolopododendren* (Wahnbach-Flora), morpholog. wie eine vergrößerte Ausgabe des rez. *Lycopodiums*. *Protolopododendron* persistiert bis ins ob. M-Devon; neuerdings ist aber strittig, ob die frühen Untergattungen *Estinnophyton* und *Sugambrophyton* (beide ab Siegen) überhaupt zu den Lycoposiden gehören, so weicht z.B. die Sporangienmorphologie von derjenigen der Lycoposiden ab, und es ist für Lycoposiden völlig untypisch, dass 2 - 4 Sporangien je Blatt (Sporophyll) gebildet werden; diese Merkmale sprechen eher für Assoziationen mit den Sphenopsiden. GFMB stellt *Estinnophyton* aber weiterhin zu den Bärlappen.

Sichere Protolopododendrales sind dagegen *Leclercqia* und *Minarodendron* (M-Devon); beide Gattungen wurden früher als *Protolopododendron scharyanum* bezeichnet.

Somit bleibt offen, ob die Protolopododendrales wirklich schon im U-Devon existierten oder erst im M-Devon erschienen; sie erloschen im O-Devon (*Archaeosigillaria*).

Erste **Wurzeln**: Studien an den “Wurzeln” von *Asteroxylon mackiei* aus dem Siegen von Rhynie (407 MA) zeigten, dass sich die Wurzelachsen dieses Taxons aus einem bisher unbekanntem Meristem-Typ entwickelten; sie wiesen weder Wurzelkappen noch Wurzelhaare auf. Es handelt sich um den bisher ältesten Nachweis von Meristem im Zusammenhang mit Wurzelachsen. Dieses Meristem entwickelte eine kontinuierliche Epidermis über der Oberfläche des Meristems. Dies ist einmalig unter Gefäßpflanzen. Echte Wurzeln (definiert durch das Vorhandensein von Wurzelkappen) entstanden erst relativ spät(er) in der Evolution der Landpflanzen. Die Wurzelachsen von *Asteroxylon* hatten keine Blätter und keine Stomata.

Die einzelnen Merkmale der Wurzeln der Lycopsiden entwickelten sich also schrittweise (Wurzelkappen und –haare kamen erst später dazu); die (äquifinalen) Wurzeln der Euphyllophyten entwickelten sich demnach konvergent.

Das Wurzelsystem von *Asteroxylon* beruhte auf isotom verzweigenden Achsen (mit einer von den blatttragenden Sprossen abweichenden Organisation des Gefäßsystems). Die Wurzelsprosse waren radialsymmetrisch und positiv gravitrop. Wurzelkappen, Wurzelhaare, endogene Entwicklung und Endodermis traten erst später in der Evolution der Lycophyten hinzu. Die Wurzeln der Lycopsiden und Euphyllophyten weisen sogar gleichartige Genexpressionsmuster auf, trotz ihrer konvergenten Entstehung.

Der gemeinsame Vorfahr der Landpflanzen war demnach wurzellos. Die Entwicklung von wurzelnden Achsen einerseits und Blättern auf den Luftsprossen andererseits könnte dann bei frühen Lycopsiden auf Koevolution beruhen mit dem Ziel, den Transport von Transpirationsprodukten effektiver zu gestalten (Nat. 561: 235).

?EQUISETOPHYTA: *Equisetophyton praecox* evtl. als erster Vertreter der Calamitaceae; es ist nur ein Fossil bekannt, fertile Organe und innerer Bau unbekannt; Stellung daher sehr unsicher. Sichere Nachweise von Schachtelhalmvorläufern ab M-Devon (Iridopteridales; Givet: *Ibyka*). Allerdings werden neuerdings auch für *Estinnophyton* (al. *Protolepidodendron*) Assoziationen mit den Sphenopsiden angenommen (s. KENRICK & CRANE).

„FARNE“: *Tursuidea* aus dem ob. Unterems gilt als ältester „Farn“ (Altfarn), *Eophyllophyton* aus dem Siegen als ältester Vertreter der Euphyllophytina. *Psilophyton* (ab U-Ems) zeigt bereits das Bauprinzip der Übergipfelung der Telome (im Gegensatz zur einfachen dichotomen Teilung), weshalb *Psilophyton* als Übergangsform zu den Farnen gilt. Alle frühen Farne sind Eusporangiata; Leptosporangiata erscheinen erst im untersten Karbon (Tournai). Unklar ist, ab wann es echte Filicales gibt. Sicherlich waren Farne schon im O-Devon präsent (Zygotpteridales mit *Ellesmeris* im mittl. Frasn), während es sehr unterschiedlich gehandhabt wird, ob man die Cladoxylopsida zu den Filicales stellt; letztere traten im späten Ems erstmals auf, fraglich schon im Unterems (*Foozia*). Neuerdings gilt ein enger Zusammenhang zwischen den Cladoxylales und den echten Farnen aber wieder weniger wahrscheinlich. Cladoxylopsida stellen vermutlich eine eigene Linie neben den Prospermatophyten und den Farnen im eigentlichen Sinne.

Noch im Ems erscheint *Cladoxylon* (Ems bis ob. U-Karbon); nach manchen Auffassungen Übergangsform zwischen den Psilophyten und Farnsamern (*Medullosa*). Von den Cladoxylales sollen danach die Aneurophytales des M-Devon abstammen, die wahrsch. die letzte gemeinsame

Stammform der Cycadophytina und Coniferophytina darstellen. Nach heute dominierender Auffassung handelt es sich bei den Cladoxyleen aber um primitive echte Farne ohne Bezug zu den Prospermatophyten.

PROSPERMATOPHYTA: *Germanophyton* galt früher als möglicher erster Vertreter der Proconiferophytina; in Wirklichkeit dürfte es sich bei diesem Fossil (syn. *Prototaxites psygmyphyloides*; Obersiegen bis Oberems) aber um einen Nematophyten handeln, so dass gar keine Verbindung zu den Samenpflanzen besteht. Unterdevonische Ginkgophyten als isolierte Entwicklungslinien wären auch mit modernen kladistischen Studien gänzlich unvereinbar.

Pertica an der U/M-Devon-Grenze (höheres Ems) steht auf der Linie, die im M-Devon zu den Radiatopses und damit zu den Lignophyten führt, die im M-Devon (ab Givet) zunächst durch die aneurophytalen Progymnospermen vertreten sind. *Pertica varia* aus dem Ems wird bereits fast 3 m hoch.

Auch *Gothanophyton* aus dem höheren Ems des Rheinlands leitet bereits zu den aneurophytalen Gymnospermen über

Kladogramm (Wikipedia):

EUPHYLLOPHYTA

--- *Eophyllophyton* (+)

--- *Psilophyton* (div. Arten) (+)

--- Moniliformes

--- *Pertica* + *Tetraxylopteris* (+)

--- Spermatophyta

Frühe Chronologie der Landpflanzen s. U-Gotlandium

pilz-pilz udev

PILZE: Aus dem höheren U-Devon Schottlands (Rhynie) wurde erstmals ein Schimmelbefall von Psilophyten durch Urpilze (**Archimycetes**) belegt. Grundsätzlich ist bereits im U-Devon zwischen symbiontischen, parasitischen und saprophytischen Pilzen zu unterscheiden. Bereits *Rhynia* weist Symbionten oder Parasiten auf; im Falle der Symbiose könnten sie der Stickstoffmobilisierung gedient haben (Rhyniales hatten noch keine richtigen Wurzeln!). Abgestorbene Pflanzen wurden von Saprophyten zersetzt, was zwingend erforderlich ist, um die Stoffe wieder dem biolog. Kreislauf zuzuführen und zu verhindern, daß sich die Erde meterhoch (bis zum Ersticken) mit organischem Detritus bedeckt. Saprophytische Pilze waren daher essentiell für die Entstehung der Landflora. Die im U-Devon nachgewiesenen Saprophyten entsprechen rez. **Allomyces**.

Neuerdings (1999) Nachweis von **höheren Pilzen (Schlauchpilzen)** in Rhynie, und zwar Askomyceten in Verbindung mit der Epidermis von *Asteroxylon* (in Dünnschnitten zeigen sich flaschenförmige Perithezien, die unter der Epidermis von *Asteroxylon* liegen; fragliche Sporen von Askomyceten aus dem Silur könnten auf rezenter Kontamination beruhen). Molekularkladistische Berechnungen ergaben, dass die Basidiomyceten und Askomyceten vor mind. 500 MA divergierten. Die Askomyceten von Rhynie ähneln rezenten Pyrenomyceten und sind 250 MA älter als die bisher bekannten ältesten Euaskomyceten (s. auch: O-Gotlandium).

Frühester Nachweis der **Peronosporomycetes** in Rhynie (J Pal. 86: 358).

Neben den Askomyceten und mycorrhizalen Glomerales von Rhynie sind bisher nur fragliche Askomyceten aus dem Ludlow von Schweden (s. O-Gotl.) sowie Glomerales aus dem mittl. Ordovizium von Wisconsin bekannt (s. M-Ordov.). Die dritte große Gruppe der Pilze, die Basidiomyceten, sind erst ab 290 MA nachgewiesen, müssen aber aus kladistischen Gründen ebenso alt sein wie Askomyceten und Glomerales (vgl. aber *Tortotubus*, 440 MA).

tier-tier udev

COELENTERATA: vom frühen Ems (*Procterodictyum*) bis Perm gab es einige Taxa der Tabulata und Rugosa, die zu einer selbständigen lateralen Bewegung (automobile Korallen) fähig waren (J. Palaeont. 73, 985).

„VERMES“: Schon frühe Ammonoidea (z.B. *Sellanarcestes*, Marokko) wurden von Trematoden (Saugwürmer) befallen. Die „houseschen Gruben“ – Dellen in den Abdrücken der Innenseiten von Ammonoidea-Schalen, die oval, in Linien oder radialen Reihen angeordnet sein können oder auch paarweise auftreten – stellen Negativabdrücke von Erhebungen an der Schaleninnenseite dar. Diese Erhebungen waren Kalkkonkretionen, die sich um die Saugwürmer bildeten und mit hauchdünnen Röhren an der Wand der Ammonoidea-Schale festwuchsen. Um aber so tief ins Innere der Schale vorzudringen, mussten sich die Trematoden durch das Fleisch der Ammonoidea hindurchbohren. Ähnliche Strukturen hinterlassen Saugwürmer auch in modernen Muscheln und Schnecken. Da die Ammonoidea dennoch das Erwachsenenalter erreichten, war der Befall mit Trematoden offenbar nicht tödlich; evtl. waren sie nur Zwischenwirte, denn der älteste Nachweis von Spuren dieser Schmarotzer fällt zeitlich mit der Radiation der Kieferfische zusammen, bei denen sich ebenfalls fossile Spuren von Saugwürmern fanden. Heutzutage dienen Wirbeltiere meist als Endwirte, Weichtiere als Zwischentiere; die Wirbeltiere infizieren sich, indem sie Weichtiere fressen (Spektr. Wiss. 5/2011, S. 11).

BRACHIOPODEN: schloßtragende Kalkschaler überflügeln die Hornschaler; vorwiegend Spiriferida, Orthida, Strophomenida (u.a. Choneten), Pentamerida, Rhynchonellida und Terebratulida.

Rückgang der **Hyalolithen** (Schwestergruppe der Brachiopoden; Aussterben im oberen Perm).

moll-moll udev

MOLLUSKEN:

Calloconus (Siegen bis Ems) als letzter Vertreter der altertümlichen **Helcionelloida** (ob. Nemakit-Daldynian bis Ems).

Bei den **Schnecken** erscheint die rez. Mesogastropoden-OFam. **Cerithiaceae**, bei den **Muscheln** angeblich die rez. Fam. **Parallelodontidae**.

Lt. Sci. 325, 736 (anno 2009): **Lucinidae** ab 417 MA (Pridoli), **Carditidae** ab 415 MA, **Crassatellidae** ab 409 MA, **Astartidae** ab 403 MA.

Tentaculiten: 60fach vergrößerte Röntgenaufnahmen von Hunsrückschiefer-tentaculiten ließen Weichteile mit Fangarmen erkennen. Die Untersuchungen bestätigen Auffassungen, die Tentaculiten als eigene Klasse neben den Cephalopoden einzurichten oder in die Cephalopoden zu stellen. *T. straeleni* (Siegen) als größte Tentaculiten.

Cephalopoda: erste **Dibranchiata (Tintenfische iwS) = UKL Coleoidea** mit der O **Teuthoidea (Kalmare)**; *Eoteuthis* aus dem Hunsrückschiefer unterscheidet sich kaum vom rez. *Alloteuthis africanus* (Golf von Guinea). Allerdings ist die Stellung von *Eoteuthis* umstritten; naA erscheinen Kalmare (ieS) erst im O-Karbon bzw. Ladin. Weitere Teuthiden des Hunsrückschiefers: *Boletzkyia*, *Naefiteuthis*, *Protoaulacoceras*.

Sepk. nennt eine eigene Ordnung **Boletzkida** (nur unteres Ems, zwei Familien: Boletzkyidae, Naefiteuthididae) und gibt auch die **Aulacocerida** ab unt. Ems an (mit *Protoaulacoceras*; Aulacocerida bis Toarcium); Teuthida werden von Sepk. dagegen erst ab Ladin genannt. Die Dibranchiata (= Coleoidea) des Hunsrückschiefers verteilen sich somit lt. Sepk.-Datei auf die beiden Ordnungen Aulacocerida und Boletzkida. *Eoteuthis* ist bei Sepk. nicht gelistet.

Allgemeine Eigenschaften der Coleoidea: Fangarme mit Saugnäpfen oder Chitinhäkchen; 8 bis 10 Fangarme; falls 10 Fangarme, so sind die beiden äußeren verlängert. Meist mit Tintenbeutel. Insgesamt 9 – 10 Ordnungen. Eine Arbeit aus dem Jahr 2019 betrachtet die vermeintlichen Coleoidea als ungewiss (zumal keine Nachweise im M- und O-Devon), sichere Coleoidea ab U-Karbon (Comm. Biol. 2: 280).

Gliederung der Dibranchiata nach ZIEGLER, KUHN-SCHNEYDER und MÜLLER:

1. **Aulacocerida:** U-Devon bis Jura, naA. ?M-Devon, O-Karbon bis Malm bzw. Karbon bis Lias. Abstammung von Bactritina. Sepk: unteres Ems bis Toarc.
2. Phragmoteuthida: U-Karbon bis Malm (?Kreide), naA. Perm bis Malm, naA. O-Perm bis O-Trias, ?Lias. Abstammung von Bactritina oder frühen Aulacocerida. Sepk.: O-Perm bis ob. Kimmeridge.
3. Belemnoidea: Carn bis Oberkreide bzw. Eozän; naA. schon im U-Karbon, lt. MÜLLER Lias bis Maastricht und Eozän (selten). Abstammung von Aulacocerida oder Phragmoteuthida. Vgl. Nr. 8. Sepk.: unt. Namur bis ob. Eozän. Nach neuen Angaben Carn bis KTG (PLoS One 9: e95632).
4. Octopoda: ab Kreide. Abstammung von Phragmoteuthida (?). Octopodenartige Coleoidea aber schon im O-Karbon von Mazon Creek (s. O-Karbon). Sepk.: ab Callov.
5. Vampyromorpha: Abstammung von der Basis der Teuthoidea bzw. Schwestergruppe der Teuthoidea, Abstammung von Phragmoteuthida. Nachweis bereits im Santon/Campan (J. Pal. 82, 398).
6. **Teuthoidea:** ab Devon, naA. ab Lias. Abstammung von Phragmoteuthida (?), gemeinsame Basis mit Vampyromorpha. Sepk.: ab ob. Ladin.
7. Sepioidea: ? Trias, ?Jura, ab Oberkreide. Abstammung von Teuthoidea oder direkt von Phragmoteuthida. Die Fam. Belemnoseidae (Gatt. *Belemnosis*, *Belemnosella*; Paläozän bis unt. Oligozän) wird neuerdings zu den Sepioidea gestellt. Sepk.: ab ob. Apt.
- (8. Beloptera: U-Eozän bis U-Oligozän, mit der Fam. Belopteridae ist stellungsmäßig unsicher; von Sepk. zu den Sepiida gestellt, auch neueren Angaben ad Spirulida).

Untersuchungen an Tentaculiten mit Weichteilen aus dem Hunsrückschiefer (mit Fangarmen, Mantelrand, Siphonalstruktur) deuten darauf, dass es sich bei den Tentaculiten ebenfalls um eine Unterklasse der Cephalopoden handeln könnte.

In der U-KL. **Nautiloidea** tritt die rez. O **Nautilida** auf (ab Gedinne: *Rutoceras*; naA UO Rutoceratina bereits ab O-Gotlandium). Maximum der O Nautilida im Karbon und Perm, UO Nautilina (lt. MÜLLER) ab M-Devon. Rezent 6 *Nautilus*-Arten (*N. pompilius*, *N. scrobiculatus*, *N. macromphalus* mit offenem Nabel) und eine Art der G *Allonautilus*. Im Devon erstmals planspirale Gehäuseformen der Nautiloidea (z.B. *Ophidioceras*).

Maximum der Diversität der Nautiloidea auf Ebene von Unterordnungen im Devon. Vertreten sind im Devon: UO Actinoceratina (Ordov. bis Namur), Michelinoceratina (unt. M-Ordov. bis ob. Apt), Oncoceratina (U-Ordov. bis unt. O-Karbon, naA. bis Vise, z.B. *Jovellania*, Ordov. bis Devon), Discosorina (M-Ordov. bis Famenne), Barrandeoceratina (M-Ordov. bis Givet), Rutoceratina (Gotl. bis Dogger), Centroceratina (U-Devon bis Malm), Nautilina (M-Devon bis rezent)(nach MÜLLER).

Ammoniten:

(Anmerkung: der Begriff „Ammoniten“ wird hier teilweise noch im klassischen, weit gefassten Sinne, d.h. syn. Ammonoidea, verwendet. In der modernen Nomenklatur wird der Begriff „Ammoniten“ nur noch auf die posttriadischen Neoammoniten angewandt).

O **Anarcestida** als erste Ammonoidea (Sepk. inkludiert auch die Bacriten in die Anarcestida und gibt daher letztere vom Arenig bis Carn an; abgesehen von *Eobacrites* aber erst ab Siegen; die Anarcestiden erlöschen weitestgehend im M-Perm, *Bacrites* bis O-Perm/Tatar; im ob. Carn lt. Sepk. aber noch *Dillerites*).

Innerhalb der Anarcestida gelten die Mimosphincten (Fam. Mimosphinctidae) als älteste Ammoniten; sie waren lose (criocon) eingerollt. Im Hunsrückschiefer (vorwiegend unt. U-Ems) ist die Entwicklung von Bacritiden über criocone Formen bis zu den typisch eingerollten Ammonoidea lückenlos nachvollziehbar, wobei diese Entwicklung explosionsartig rasant verläuft, daß man annimmt, daß die Ammonoidea in der ökologischen Isolation des Hunsrückschiefermeeres entstanden und sich dann von dort in die Weltmeere verbreiteten.

Phylogenie der Ammonoidea (> 1500 Gatt.) nach ERBEN 1966:

1. *Sphaerorthoceras* (eine Nebenlinie von *Orthoceras*) als Stammgruppe der Bacritiden
2. im unt. Wenlock zweigt hiervon *Protobacrites* ab (U-Wenlock bis unterstes Devon)
3. aus *Protobacrites* entwickelt sich im Laufe des Ludlow *Bacrites* (lt. Sepk.: unt. Ems – ob. O-Perm)
4. an der Grenze Siegen/Ems kommt es ausgehend von *Bacrites* zu einer plötzlichen Radiation, wobei kurz hintereinander folgende Gruppen in folgender Reihenfolge abzweigen:
 - 4a) *Lobobacrites* von *Bacrites* (L. lt. Sepk.: ob. Siegen bis mittl. Famenne)
 - 4b) *Cyrtobacrites* von *Lobobacrites*
 - 4c) *Anetoceras* von *Cyrtobacrites* (zwischen 4b und 4c liegt die Grenze zwischen Bacritoidea und Ammonoidea)
 - 4d) *Anetoceras* und *Mimosphinctes*
 - 4e) *Teicherticeras*
 - 4f) *Mimagoniatites* (lt. Sepk. : unt. Ems bis unt. Eifel)
5. ausgehend von *Mimagoniatites* findet dann im mittl. und ob. Ems eine zweite Radiation statt, in der sich u.a. *Anarcestes*, *Agoniatites*, *Werneroceras* u.a. entwickeln. *Werneroceras* wird die Stammgruppe aller späteren Ammonoidea, da er (nach damaliger Vorstellung: 1966!) als einziger die Grenze vom M- zum O-Devon (Givet-Adorf) überschreitet. *Werneroceras* und *Agoniatites* sind die ersten Ammonoidea mit vollständig eingerolltem Gehäuse. (Sepk. weist *Werneroceras* vom unt. Eifel bis ob. Givet aus).

Im Hunsrückschiefer vertreten: *Anetoceras*, *Mimagoniatites*, *Teicherticeras*, *Mimosphinctes*, *Gyroceratites*.

Systematik der Ammonoidea nach ZIEGLER und MÜLLER, ergänzt nach IVANOV

1. **Anarcestida:** U-Devon bis O-Devon
 - Fam. **Mimosphinctidae:** U-Devon
 - Fam. **Mimoceratidae:** Ems bis Eifel
 - Fam. **Agoniatitidae:** ob. Siegen bis ob. Givet
 - Fam. **Anarcestidae:** U- bis O-Devon
 - Fam. Prolobitaceae: M- bis O-Devon
 - Fam. Pharcicerataceae: O-Devon I
2. Clymeniina: O-Devon III-VI (im unt. O-Devon wahrsch. aus dem Goniatiten *Archoceras* hervorgegangen) (als einzige Ammonoidea mit Siphon an der Rückseite der Umgänge!)

3. Goniatitina: O-Devon (naA M-Devon) bis O-Perm
4. Prolecanitina: unterstes Karbon bis Trias, von ihnen stammen die Ceratitina ab
5. Ceratitina: O-Perm bis Trias (IVANOV: bis Lias); von ihrer Basis zweigen die Phylloceratina ab
6. Phylloceratina: U-Trias bis O-Kreide (lebten in größeren Tiefen, ca. 400 – 600 m)
7. Lytoceratida: Keuper?, Lias bis Oberkreide
8. Ammonitida: Lias bis O-Kreide (besonders viele Leitfossilien; einige Gattungen aberrant)
9. Ancyloceratina: Malm bis O-Kreide (meist aberrante Schalen)

Gliederung der Ammonoidea nach Sepk. s. unter „O-Kambrium, Cephalopoden“.

Phylogenetisches Konzept der Ammonoidea:

1. Ausgangsgruppe sind die Bactritina (Siegen bis ob. O-Perm)
2. von diesen leiten sich zunächst die Agoniatitina ab (Mimocerataceae, Ems bis Eifel; Agoniatitaceae, Ems bis M/O-Devon-Grenze)
3. von basalen Agoniatitina leiten sich die Anarcestina ab (Oberems bis Famenne).
Stammgruppe der Anarcestina sind die Anarcestaceae (Oberems bis Famenne); von diesen zweigen mehrere Linien ab:
 - Tornocerataceae (M/O-Devon), von diesen die Cheilocerataceae (Famenne bis ob. O-Perm), von diesen die Prolecanitaceae (unterstes Karbon bis M-Perm); von diesen leiten sich die Medliocottiaceae (Vise bis unterste Trias) und --- davon getrennt --- die Xenodiscaceae (U-Perm bis U-Trias) ab, die ihrerseits die Stammgruppe aller postpermischen Ammonoidea sind
 - Prolobitaceae (M- bis unt. O-Devon)
 - Gephuroceratina (höheres M- bis O-Devon) mit Gephurocerataceae und Pharcicerataceae (OD I)
 - evtl. die Clymeniina (O-Devon) und Gonioclymeniina (O-Devon); von letzteren die Parawocklumeriaceae (O-Devon)

Moderne morphologisch-morphometrische Untersuchungen identifizierten dagegen zwei wesentliche, unterschiedliche phylogenetische Linien, die schon im U-Devon sichtbar werden: die agoniatitische Linie ist gekennzeichnet durch eine langsame Entwicklung der Merkmale; sie führt zu den Gephuroceratina des Frasn. Die anarcestide Linie entwickelte sich morphologisch rasch und führte zu den Pharcicerataceae des späten Givet und den Tornocerataceae des M- und O-Devons. Die morphologische Evolution wurde dabei u.a. auch durch geometrische und physikalische Gegebenheiten limitiert (Paleobiol., Sommer 2003).

Im Unterdevon vertreten: Bactritina, Agoniatitina mit Mimocerataceae und Agoniatitaceae, im obersten U-Devon erste Anarcestaceae (O Anarcestina). Aus dem Ems sind ca. 20 – 30 Gattungen bekannt, im Eifel reduziert sich die Anzahl auf ca. 15, im Givet auf knapp über 20.

Lt. Sepk.-Datei sind die Ammonoidea im U-Devon nur durch die Anarcestida (einschl. Bactritina) vertreten; die Ems-Eifel-Grenze wird von zwei Gattungen (*Mimagoniatites*, *Latanarcestes*) außerhalb der Bactritiden überschritten. Die Goniatitida erscheinen im oberen Eifel (bis PTG). Von den Anarcestida überleben – abgesehen von den Bacriten – 6 Gattungen die Grenze M-/O-Devon, von den Goniatitida 3 Gattungen.

Aus dem Zeitraum vom U-Devon bis in die U-Trias sind insgesamt 597 Ammonoideagattungen bekannt. Die Agoniatitina umfassten auch offen gewundene Gehäuse; dieser Gehäusetyp erlosch an der Frasn-Famenne-Grenze (und trat erst in der Trias wieder auf). Die Devon-Karbon-Extinktion beendete die kurzfristige, aber explosive Radiation der Clymeniida (64 Gatt.). Die Goniatitida (374 Gattungen, d.h. 64 %; Lebensspanne 130 MA) überlebten die FF- (Frasn-Famenne)- und Devon-Karbon-Extinktion; sie gingen aber schon deutlich vor der PTG zurück. Die langlebigen Prolecanitida (40 Gatt., 7 %) erschienen kurz nach der Devon-Karbon-Grenze, persistierten mit geringer Diversität durch das Karbon hindurch; aus ihnen leiten sich im M-Perm die Ceratitida ab, auf die alle mesozoischen Ammonoidea zurückgehen. Jede größere Extinktion führte zu einer

Neuordnung der phylogenetischen Zusammensetzung der Ammonoidea. Ohne derartige Störungen – wie im Zeitraum vom Unterkarbon bis ins Perm hinein – wäre die Entwicklung der Schalengeometrie der Ammonoidea wesentlich konstanter verlaufen und hätte vielleicht das morphologische Spektrum der unterdevonischen Ammonoidea konserviert. Die Ammonoidea der Trias eroberten dann das Volumen des Morphospace der paläozoischen Ammonoidea zurück und weiteten diesen noch weiter aus; alle sieben Hauptmorphotypen der paläozoischen Ammonoidea entstanden innerhalb von weniger als 10 MA nach der PTG von neuem, allerdings verschoben sich die relativen Häufigkeitsanteile der verschiedenen Morphologien; der Anteil der benthischen Formen verminderte sich, und benthische Ammonoidea der Trias waren gröber ornamentiert. Auch wenn also die PT-Extinktion offenbar die Ceratitida als einzige überlebende Ammonoidea-Linie übrig ließ, verringerte sie aber kaum die Faktoren, die den Morphospace der ammonitischen Schalengeometrie begrenzten (Paleobiol., Winter 2004).

Evolution des Morphospace der Ammonoidea: Zwischen U-Devon und U-Trias sind 597 Ammonoidea-Gattungen bekannt. 8 Hauptmorphotypen erschienen innerhalb der ersten 20 MA nach dem Erstauftreten der Ammonoidea und persistierten (mit einer Ausnahme) durch das gesamte Paläozoikum. Die Morphotypen waren nicht spezifisch für einzelne Linien und wiederholten sich in verschiedenen Zeiträumen und verschiedenen Gruppen. Massenextinktionen verminderten zwar drastisch die morphologische Variation und taxonomische Diversität; dieser Effekt war aber von kurzer Dauer, die meisten erloschenen Morphotypen erschienen innerhalb von 5 MA erneut. Dennoch führten die Massenextinktionen zu drastischen Veränderungen auf hohem taxonomischen Niveau, indem sie die zuvor dominierenden Ordnungen weitestgehend oder vollständig eliminierten (Agoniatitida an der Frasn-Famenn-Grenze, Clymeniida an der Devon-Karbon-Grenze, Goniaticitida und Prolecanitida an der PTG). Die FFG überlebten 5 Gattungen, die Devon-Karbon-Grenze 4 Gattungen, die PTG 2 Gattungen. Die morphologische Disparität verminderte sich an der Devon-Karbon-Grenze um 58 %, an der PTG um 59 %, während sie an der FFG sogar um 38 % zunahm. Es gab keine offensichtlichen Überlebensvorteile für spezielle Morphotypen, 64 % der überlebenden Taxa waren aber wohl *Nautilus*-artige nektobenthische Taxa. Die Wiederholung bestimmter Morphotypen und die phylogenetische Unabhängigkeit der Morphologien spricht für funktionell bedingte Grenzen im Morphospace. Zwischen den Massenextinktionen blieb die Anzahl der Morphotypen ziemlich konstant, unabhängig von starken Veränderungen der Anzahl der Gattungen. Erhebliche Verminderungen der Diversität (54 % auf Gattungsbasis) und morphologischen Disparität (33 %) erfolgten bereits im M-Perm (Wordian/Capitanian-Grenze), d.h. deutlich vor der PTG (Paleobiol. 34, 128).

Änderung der Embryonalentwicklung: Die Aufrollung der Gehäuse der Ammonoideen nahm im Verlauf des Devons zu, wahrscheinlich infolge eines Selektionsdrucks, der von Fressfeinden ausging. Auch die embryonalen Schalen der frühesten Ammonoideen waren weniger stark aufgerollt und außerdem wesentlich größer als die der späteren Formen. Im Laufe des Devons wurden also die embryonalen Schalen stärker aufgerollt, während die Schlüpflinge kleiner wurden (bei Zunahme der Gehäusegröße der ausgewachsenen Tiere). Offenbar stieg die Anzahl der Nachkommen im Laufe des Devons an. Diese große Zahl an Nachkommen könnte die rasche Wiederausbreitung der Ammonoideen im Anschluss an Massensterben erklären. Dazu passt, dass im Rahmen devonischer Aussterbeereignisse die Taxa mit lose aufgerollten Embryonalschalen und geringer Nachkommenzahl erloschen (doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01567.x).

Komplexität der Lobenlinien: aus dem Paläozoikum sind insgesamt 588 Ammonoidea-Gattungen bekannt; die Komplexität der Lobenlinie nahm vom U-Devon bis zum O-Perm im Durchschnitt um 1600 % zu, wobei sie bei der Nachfolgegattung im Durchschnitt mehr als doppelt so komplex war wie bei der Vorgängergattung. Eine besonders starke Zunahme der maximalen Komplexität wurde im O-Karbon und im Perm beobachtet; dabei wurde im höheren Perm die Komplexität der Neoammoniten erreicht. Der Anteil der Gattungen mit einfachen Suturen nahm von ca.

80 % im Devon auf ca. 10 % im Perm ab. Im Rahmen der Massenextinktionen (Frasne-Famenne, Famenne-Karbon, PTG) erloschen bevorzugt die komplexeren Formen; einfache Formen hatten höhere Überlebenschancen und bildeten die Grundlage für eine erneute Evolution zu komplexeren Formen. Erst nach der PTG stabilisierte sich die Komplexität der Suturen. Insgesamt bestand eine Selektion zugunsten komplexerer Suturen; lediglich anlässlich von Massenextinktionen waren niedrigkomplexe Genera im Vorteil. Neuere Analysen ergaben (entgegen früherer Annahme), dass jede Abweichung von der halbkugeligen Form der Suture zu höherer hydrostatischer Belastung der Septenoberfläche führte, die gleichzeitig den schwächsten Anteil des gesamten Kammergehäuses darstellt. Deshalb konnten Ammonoidea mit komplexeren Suturen nur in flacherem Wasser leben. Deshalb waren Ammonoidea mit komplexeren Suturen anfälliger für Massenextinktionen, die ja primär Flachwasserfaunen betrafen. Dazu passt, dass die Nautiliden mit ihren einfachen Suturen alle Massenextinktionen relativ unbeschadet überstanden und auch heute noch in größeren Wassertiefen existieren. Der Gesamttrend zu immer komplexeren Suturen der Ammonoidea wurde also durch die 3 Massenextinktionen unterbrochen, aber nicht aufgehalten. Die hohe Komplexität der Ammoniten in der obersten Kreide mag dann das totale Aussterben an der KTG (bei Überleben der Nautiliden) erklären.

Die Frasn-Famenne-Extinktion wurde nur von 5 Gattungen (allesamt mit einfachen Suturen) überlebt, die Famenne-Unterkarbon-Extinktion (Devon-Karbon-Grenze) von 3 Goniatitengattungen (allesamt mit einfachen Suturen) (worauf sich ein relativ langes Intervall mit niedriger Komplexität anschloss). Die PTG überlebten nur 2 Gattungen: der sehr komplexe *Episageceras*, der aber kurz nach der PTG erlosch, und (als Langzeit-Survivor) der Ceratid *Xenodiscus* mit einer einfachen Suture; er ist der Vorfahr aller mesozoischen Ammonoidea. Er hatte eine einfache gezackte Suture; mit seinem alleinigen Überleben wurden viele paläozoische Sutureformen eliminiert und die Entwicklung eines mesozoischen Suturemusters eingeleitet, das sich deutlich vom paläozoischen unterscheidet.

Insgesamt sind 1554 Gattungen von Ammonoidea (zzgl. 384 Untergatt.) bekannt. Maximale Diversität in der oberen Unterkreide, gefolgt von Lias, Malm, Keuper und Dogger. Größte Art in der O-Kreide (*Parapuzosia seppenradensis*, 2,1 m), gefolgt von *Pinacoceras metternichi* aus dem Keuper (1,5 m) und Perisphincten des Malm mit um 1 m.

arth-arth udev

ARTHROPODA:

Im Siegen von Rhynie* und Windyfield cherts (700 m NE Rhynie cherts, gleicher hot-spring-Komplex) vertreten: Milben (5 Exemplare; Endeostigmata: rezent 27 Gattungen, 108 Arten; und Trombidiformes: rezent über 100 Familien, über 22000 Arten), trigonotarbid Spinnen, Weberknechte (Phalangiida = Opiliones; ältester Nachweis in Rhynie: *Eophalangium sheari*, ähnelt sehr stark modernen Weberknechten derselben Gegend!), Springschwänze (Collembola: *Rhyniella*), Myriapoden (scutigermorpher Hundertfüßer *Crussolum*), Euthycarcinoida (*Heterocrania*), *Lepidocaris* (ein Kiemenfüßer, O Cephalocarida); *Leverhulmia* mit Darminhalt (terrestrischer Detritivor). Weitergehende Präparationen ergaben bei *Leverhulmia* Affinitäten zu Diplura, Archaeognatha und Zygentoma; es könnte sich um das älteste echte apterygote Insekt handeln (Pal. 48, 1117) [*Rhyniognatha hirsti* wird in dieser Arbeit als Pterygote bezeichnet]. Details s.u.

Ausführliche Zusammenstellung über die Landarthropoden s. O.-Gotlandium!

(* ähnliche Verhältnisse, wie sie zur Entstehung der Rhynie cherts führten, u.a. mit rascher Verkieselung von Pflanzen in situ, finden sich heutzutage im Yellowstone National Park, z.B. Big Blue Hot Spring; Palaios 24, 505).

Stamm-Euarthropoden/basale Euarthropoden: im unteren Ems des Hunsrückschiefers fand sich mit *Schinderhannes bartelsi* ein ca. 10 cm langer basaler Euarthropode, sehr ähnlich *Anomalocaris* (aber eine Stufe höher stehend), kladistisch noch unterhalb der Kronengruppe der Arthropoden. Der Fund ist von außerordentlicher Bedeutung für die Phylogenie der Arthropoden

und wird daher im Unterkambrium besprochen (s. oben). Es handelt sich um einen „Great-Appendage Arthropoden“; derartige Arthropoden waren bisher nur aus dem U- und M-Kambrium bekannt. Die jüngsten Anomalocarididae stammen aus dem U-Ordov. (unterstes Floian) Marokkos; *Schinderhannes* steht aber weiter kronenwärts im Vergleich zu den Anomalocarididae.

Die besonderen Ablagerungsbedingungen im Hunsrückschiefer (Konservatlagerstätte) ermöglichten offenbar die Überlieferung von Taxa, deren Erhaltung an spezielle Konservatlagerstätten (wie Chengjiang, Burgess, Orsten) gebunden ist; so auch die Marrellomorpha im Hunsrückschiefer (die inzwischen aber auch von außergewöhnlichen Fundstellen des Ordoviziums und Silurs bekannt wurden, z.B. Wenlock von Herefordshire) (Sci. 323, 771).

Ein weiterer Vertreter der Stamm-Euarthropoden aus Bundenbach ist der Short-Great-Appendage-Arthropode (=Megacheira) *Bundenbachiellus giganteus* (syn. *Eschenbachiellus wuttkensis*), der zu den Leancoiliida gehört (U- bis M-Kambrium; *Enalikter* aus dem Wenlock, *Bundenbachiellus*). Nur durch zwei Exemplare nachgewiesen (nur eines mit Kopf). Beide Arten wurden in die gleiche Familie (Enaliktidae) gestellt; *Bundenbachiellus* ist aber mit 23 cm Länge viel größer. Beide Taxa sprechen dafür, dass die Megacheira Stamm-Euarthropoden darstellen, aber keine Stamm-Chelicerata (und damit keinen Kronen-Euarthropoden).

Schinderhannes und *Bundenbachiellus* sind die letzten Vertreter der Megacheira (= Short-Great-Appendage-Arthropoden).

Damit ergeben sich folgende postkambrischen Nachweise für Stamm-Euarthropoden:

Radiodonta: Anomalocarididen: U-Ordovizium/unteres Floian)

Schinderhannes (weiter abgeleitet als Anomalocarididen): Unterdevon

Megacheira=Short-Great-Appendage-Arthropoden (Schwestergruppe der Kronen-Euarthropoden):

Enaliktidae mit *Enalikter* im Wenlock Englands (1 Exemplar) und *Bundenbachiellus* im Hunsrückschiefer (2 Exemplare) (Proc Biol Sci. 281(1778): 20132986).

Tausendfüßer (sicher ab O-Gotl., wahrsch. aber noch älter): im Unterem Kanadas 4,5 cm lange Tausendfüßer mit großer Ähnlichkeit mit dem rez. *Narceus annularis*. *Maldybulakia* aus dem U-Devon (oberstes Lochkov/unterstes Pragian) Australiens sowie dem Pragian/Emsian Kasachstans. Ebenso Tausendfüßer aus dem Siegen von Rhynie (Scutigermorpha).

Im Ems von Kanada und Siegen von Schottland fanden sich mit *Gaspestria* und *Sigmastria* bereits Vertreter der rez. ÜO Juliaformia (ad Diplopoda: Chilognatha: Juliaformia). Da die Juliaformia als die am weitesten abgeleiteten Diplopoda gelten, belegt der Nachweis von Juliaformia im Siegen, dass die Kladogenese der Diplopoda auf ÜO-Niveau bereits zu diesem Zeitpunkt erfolgt war. Die kladistische Analyse unter Einschluss von Daten aus dem Pflanzenreich und Kerngenen moderner Taxa ergab, dass die Landnahme der Diplopoda spätestens im Laufe des Ordoviziums erfolgt sein muss, verbunden mit der Abtrennung der Linien zu den Penicillata und Arthropleuroidea noch im Ordov., einer sich anschließenden relativen Stase der Diplopoda bis ins mittlere Silur; im mittl. Silur kam es dann zu einer raschen Radiation der Diplopoda, so dass bis zum U-Devon die meisten „high-rank“-Linien etabliert waren (J. Palaeont. 80, 638).

Arthropleuroidea (seit unt. Pridoli), eng verwandt mit den rez. Pinselfüßern innerhalb der diplopoden Myriapoden. Einzige Vertreter sind *Eoarthropleura* aus dem O-Gotl., U-Ems von Deutschland und Famenne der USA sowie *Arthropleura* (Vise bis U-Perm, mind. 7 Arten).

Der **Euthycarcinoide** *Heterocrania rhyniensis* aus Rhynie und Windyfield – der einzige bekannte Euthycarcinoide aus dem Devon überhaupt – zeigt Kopfstrukturen, die ihn mit Myriapoden in Zusammenhang bringen: die Kopfkapsel beherbergt ein vorderes cuticuläres Tentorium wie bei Myriapoden und Hexapoden. Hinzu treten myriapodenartige Merkmale der präoralen Kammer (prominenter Hypopharynx; Superlinguae zwischen den Mandibeln und Hypopharynx). Dies steht in Einklang mit modernen Phylogenien. Da die ältesten Euthycarcinoidea aus dem Kambrium bekannt sind, handelt es sich bei ihnen um eine aquatische Stammgruppe der Myriapoda (und fraglich Hexapoda). Hierzu passen auch Spurenfossilien von Euthycarcinoidea aus dem Kambrium und Ordovizium in Gezeitenbereichen (PNAS 117: 8966).

Chelicerata:

Arachnida: weitere Spinnen der Kl. **Trigonotarbida** (Panzerspinnen; unterstes Pridoli bis U-Perm), im rheinischen Unterdevon z.B. *Alkenia*, *Archaeomartus*, *Spinocharinus*. In Dünnschliffen von Rhynie ließen sich Buchlungen nachweisen – ein Beweis, dass die Trigonotarbiden Luft atmeten.

Im ob. U-Siegen wurde neuerdings die bisher erst im Karbon bekannte Spinnen-Kl. **Phalangiotarbida** nachgewiesen (ICE-Trasse bei Willroth; Burglahr). Phalangiotarbidien (Siegen bis unt. U-Perm) haben Ähnlichkeiten mit opilioacariden Milben; sonst keine weiteren Nachweise im Devon. Sie waren möglicherweise Aasfresser (nur kleine Cheliceren und kleine Pedipalpen, analog Weberknechten und opilioacariden Milben; daher wohl keine Lauerjäger). Kladistisch stellen die Phalangiotarbida wahrscheinlich die Schwestergruppe der (Palpigrada + Tetrapulmonata) (s. POSCHMANN in: SCHINDLER/HEIDTKE).

Im oberen Unterems von Willwerath *Xenarachne*, Stellung unsicher (ggf. zu den Tetrapulmonata unter den Spinnen gehörig, mit Ähnlichkeiten zu den rezenten Gruppen Amblypygi und Araneae).

Im Siegen von Rhynie wurden die ältesten Weberknechte (Opiliones = Ordnung Phalangiida) nachgewiesen (*Eophalangium sheari*), wobei die gute Erhaltung kleinste Details erkennen ließ, einschl. ältestem direkten fossilen Nachweis von Tracheen zur Luftamung; Penis. Der Bau dieser frühesten Weberknechte entspricht völlig den rezenten Formen. Bemerkenswert ist ihre Modernität nicht nur in der groben Morphologie, sondern auch im Feinbau z.B. der Atmungs- und Fortpflanzungsorgane. Die Fossilien gehören wahrscheinlich zur rez. Subordnung Eupnoi (eine der vier rez. Subordnungen der Weberknechte). (Nat. 425, 916; Natwiss. 96, 955). Rezent 6411 Arten Opiliones, aber nur insgesamt 26 fossile Arten zwischen Devon und Känozoikum bekannt.

Spätestens seit dem M-Devon gibt es Spinnen, die in der Lage sind, Spinnenfäden zu produzieren (Nat. 424, 636); klebrige Netze sind aber erst seit dem Hauterive (s. U-Kreide) nachweisbar.

Erste **Milben:** *Protacarus* (0,5 mm) aus dem Siegen von Rhynie. Die stark chitinierten und spitzen Cheliceren von *Protacarus* deuten darauf, dass sie Pflanzen- oder Tiergewebe durchdringen konnten, um Gewebeflüssigkeit aufzusaugen. Andererseits wurden Milbenreste in entleerten Sporenkapseln gefunden, so daß diese sich offenbar von Sporen ernährten. Genau zu

dieser Zeit wurden die Sporenwände deutlich dicker, schließlich resistent gegen die Passage des Verdauungstraktes und somit von den Gliederfüßern verbreitet, so daß aus dem „Fressschaden“ ein Nutzen für die Pflanzen wurde.

Inzwischen sind 5 Milben-Fossilien aus Rhynie bekannt, die den rezenten Ordnungen Trombidiformes und Sarcoptiformes (UO Endeostigmata) zugeordnet werden. Aus dem Givet von Gilboa sind 11 Exemplare von vier Arten von Hornmilben (= UO Oribatida, ad Sarcoptiformes) bekannt.

Oribatida stellen eine der wichtigsten Tiere im Erdboden und spielen in den dortigen Nahrungsketten eine zentrale Rolle (neben Bakterien, Pilzen, Nematoden, Protisten und anderen Mikroarthropoden < 2 mm, darunter neben den oribatiden Milben die Collembola).

Phylogenetische, merkmals-basierte Untersuchungen der Oribatida belegen, dass diese schon im frühen Paläozoikum diversifizierten und funktionell komplexe Nahrungsketten im Erdboden spätestens im Oberdevon etabliert waren. Körpergröße, Form und trophische Diversität der Oribatida zeigen, dass die Nahrungsketten im Erdboden bereits im Oberdevon die moderne Komplexität erreicht hatten und damit die Voraussetzung dafür schafften, dass sich höhere Pflanzen im späten Paläozoikum etablieren konnten.

Oribatide Milben müssen schon in frühen Böden eine hohe morphologische und funktionelle Diversität aufgewiesen haben. Die morphologische Stase der acariformen Milben weist darauf hin, dass die trophischen und ökologischen Beziehungen im Erdboden über Hunderte von Millionen Jahre recht konstant geblieben sind. Sie gelten als opportunistische Generalisten, die sich vor allem von Algen, Pilzen und zersetzendem Pflanzenmaterial ernähren, aber auf vielen trophischen Niveaus zu finden sind (auch Beutegreifer, Aasfresser, Flechten-Spezialisten usw.), und kein Taxon beschränkt sich auf ein einziges trophisches Niveau.

Allerdings erfolgte die Radiation der Oribatida schubweise in Anpassung an die sich verändernde Vegetation und die sich dadurch verändernden Bodenverhältnisse. Der Zusammenbruch der Progymnospermen/Archaeopteriden und der Aufstieg der Lignophyten an der Devon-Karbon-Grenze (359 MA), Aufstieg (318 MA) und Zusammenbruch der Kohlenwälder und –sümpfe im Kasimovian (305 MA) behinderten die Radiation der Oribatida, während der Aufstieg der Angiospermen und die Bildung der modernen Florengemeinschaften zu massiven Radiationen führte. Zwischen Obertrias und U-Eozän war die Radiations-Aktivität am höchsten.

Die frühesten Milben waren sehr klein, später nahm die Diversität der Körpergröße zu. Frühe Milben waren klein und länglich, höhere Taxa fixierten ab dem späten Karbon die rundliche bis ovoide Körperform, auch angepasst an die Poren im Erdboden. Besonders seit der U-Trias ist die Form der Milben sehr stabil. Veränderungen der Körperform und –größe fanden vor allem im Devon und Karbon statt, Veränderungen der trophischen Level vor allem im Mesozoikum, besonders in der Kreide.

Kladistisch basale moderne Milben haben noch immer die Größe und Körperform ihrer paläozoischen Vorfahren; als im M-Paläozoikum die Komplexität der Wurzelsysteme zunahm, diversifizierten auch Körperform und –größe der Oribatida, einhergehend mit der Zunahme der Diversität der Bodentypen. Schon im Devon und Karbon füllten sie alle für sie verfügbaren Nischen im Boden auch aus. Größere Milben aus dem Paläozoikum und Mesozoikum im Vergleich zu modernen Oribatida sprechen für eine gröbere Bodenstruktur.

Nach molekularen Uhren ist die Kronengruppe der Oribatida vor 407 – 385 MA entstanden (ältester Fossilnachweis: Givet), die Palaeosomata vor 385 – 374 MA. (Comm. Biol. 2: 387).

Bei den **Skorpionen** treten neben der UO Protoscorpionina (M-Gotl. bis O-Karbon) die ersten **Euscorpionina** (U-Devon bis rez., z.B. *Palaeoscorpis*, U-Devon) auf. Erste luftatmende Formen ähnl. dem unterkarbon. *Pulmonoscorpis* im Unterems Kanadas. Da dieser neue Skorpionfund in anderen Merkmalen obersilurischen und unterdevon. Mesoskorpione gleicht, weisen die Beinmorphologie aller Mesoskorpione sowie die Lungen des unteremsischen Fundes darauf, daß entgegen früherer Annahmen die Mesoskorpione Bestandteil der Landfauna gewesen sein könnten.

Der bis 1 m große *Brontoscorpis* (oberstes Silur/unt. U-Devon, 400 MA) lebte im Süßwasser; vermutlich aber zu Landgängen fähig (Familie Eoscorpionidae).

Die Form der Extremitäten von *Waeringoscorpis* deutet in Kombination mit den ausgedehnten kiemenartigen Körperanhängen (*W. westerwaldensis*) darauf, dass dieser Skorpion sekundär zum Wasserleben übergegangen ist und von landbewohnenden Vorfahren abstammt.

Eurypteriden: zahlreiche wichtige Gatt. als Durchläufer im Devon (*Eurypterus*, *Hughmilleria*), andere erlöschen im Laufe des Devons: *Pterygotus*, *Carcinosoma*, *Drepanopterus*, *Ctenopterus*.

Im oberen Unterems von Willwerath/Eifel wurde der bisher größte Eurypteride gefunden (*Jaekelopterus rhenaninae*): der kurze Finger der Cheliceren misst 28,8 cm, die Gesamtcheliceren (einschl. eines kleinen fehlenden Stückes) 45,5 cm (erhaltene Länge des langen Fingers: 36,4 cm), woraus auf eine Gesamtkörperlänge (ohne Cheliceren!) von ca. 233 – 259 cm (Durchschnitt 2,46 m) geschlossen wird – der größte Arthropode aller Zeiten! (POSCHMANN: Biol. Letters online Nov. 2007). Mit ausgestreckten Cheliceren dürfte er noch ca. 1 m länger gewesen sein. Die Hochrechnung beruht aber darauf, dass Cheliceren nicht allometrisch wuchsen; da die Cheliceren großer Pterygotiden isoliert gefunden werden (wegen ihrer Robustheit haben sie größere Erhaltungschancen als andere Teile von Pterygotiden), lässt sich diese Frage nicht abschließend klären. Die Hochrechnung erfolgte im Vergleich mit den Körperproportionen von *Pterygotus* und *Acutiramus*. Der längste „Zahn“ des freien Chelicerenarmes (terminal sitzend) war 7 cm lang, am fixierten Chelicerenarm 4,6 cm.

Pterygotidae (> 40 Arten) lebten zwischen 428 und 391 MA auf allen Kontinenten (außer Antarctica), maximale Diversität im O-Silur. Über den gesamten Zeitraum von 37 MA standen sie in ihren Lebensräumen an der Spitze der Nahrungskette. Bisher ging man von einer Körperlänge von bis 1,80 m für *Jaekelopterus rhenaninae* aus, *Acutiramus macrophthalmus* aus dem O-Silur von New York wurde auf 2,0 m geschätzt, 30 cm lange Cheliceren von *A. bohemicus* aus dem O-Silur Tschechiens ließen für diesen eine Gesamtlänge (jeweils ohne Cheliceren) von 2,10 m abschätzen (früher auf 2,50 m geschätzt, dann aber auf 2,10 m reduziert). Zum Vergleich: *Arthropleura armata* erreichte 190 – 230 cm. Im Verlauf der Phylogenese der Pterygotiden nahm die Größe zu:

Pterygotidae (monophyletisch; u.a. vergrößerte Cheliceren mit Dentikeln = „Zähnen“)

--- *Pterygotus ventricosus* (basalstes Taxon; Ludlow, 70 cm)

--- *Erettopterus* (4 Arten; ob. Llanoverly bis Ludlow, 60 bis 90 cm)

--- *Pterygotus anglicus* (Silur-Devon-Grenze bis mittl. Ems; 160 cm)

--- *Jaekelopterus rhenaninae* (etwa Lochkov-Pragian-Grenze bis Ems; 250 cm)

--- *Acutiramus macrophthalmus* (Pridoli, 200 cm) + *A. bohemicus* (Pridoli, Lochkov, 210 cm)

(Biol. Lett., online Nov. 2007)

Nach einer Hypothese von ROMER waren die räuberisch lebenden Eurypteriden der Grund für die Entstehung der starken Panzerung der Placodermen, auf die die Eurypteriden dann ihrerseits mit Größenzunahme reagierten, woraufhin dann auch die Placodermen immer größer wurden. Die Hypothese ist aber zu einfach, da ausgewachsene Pterygotiden die Top-Prädatoren in küstennahen Meeresregionen des U-Devons waren. Abgesehen von den Cheliceren war die Cuticula der Pterygotiden dünn und unmineralisiert ähnlich den riesigen Arthropleuriden; offenbar ist ein derartiger Leichtbau mit dünner, unmineralisierter Cuticula eine Grundvoraussetzung für Gigantismus bei Arthropoden (dadurch werden die Einschränkungen, die das Exoskelett in Bezug auf Fortbewegung, Atmung, Energieaufwand der Häutung verursacht, abgeschwächt). Der Körperbau der Pterygotiden spricht für vollständig aquatische Lebensweise ohne Landgänge (Biol. Lett. 2007, s.o.).

Die Augen der Cheliceraten unterscheiden sich deutlich von denen der Mandibulata; jene von *Jaekelopterus* ähnelten sehr stark den Augen der Limuliden. Komplexaugen von diesem Typ (Linsen-Zylinder, außerdem exzentrische Zellen) scheinen daher den plesiomorphen Zustand der Euchelicerata (einschl. Eurypterida, Arachnida und Xiphosura) darzustellen; sie eignen sich besonders bei Streulicht. Die frühen Arthropoden aus dem Kambrium lebten benthisch und benötigten daher ein hoch empfindliches Sehsystem; die exzentrischen Zellen trugen durch Hemmung des lateralen Lichteintrags zur Kontrastschärfung bei. Die einlinsigen Augen der Arachniden sind demnach abgeleitet als Anpassung an das Leben auf dem Festland; die frühesten Arachniden (d.h. Skorpione aus dem Silur) verfügten noch über laterale Komplexaugen. Die lateralen Augen heutiger Skorpione bestehen dagegen aus zwei bis fünf Paaren lateraler Linsen. Die bodenlebenden heutigen Arachniden verlassen sich mehr auf nicht-visuelle Sinnessysteme wie Mechano- oder Chemorezeptoren, die auch weniger Energie benötigen als Augen; daher wurden die Augen reduziert oder verschwanden ganz.

Jaekelopterus besaß mehr als 3545 Facetten und mehr als 7,47 cm² Augenfläche (jeweils beide Augen zusammen betrachtet) und dürfte aufgrund der exzentrischen Zellen über einen kontrastverstärkenden neuronalen Mechanismus verfügt haben. Er hatte damit ein hoch effektives, scharfes und empfindliches Sehvermögen, passend zu einem visuell geleiteten Top-Prädatoren (Sci. Rep. 9: 17797).

Bei den **Schwertschwänzen** (O Xiphosurida, ab U-Ordov.) erscheint die rez. UO **Limulina** (U-Devon bis rez., rez. 5 Arten); *Weinbergia* gilt als „*Limulus*-Vorläufer“ aus dem Hunsrückschiefer (aber andere UO). (Oberfamilien der Limulina: Euproopaceae: ?U-Devon, O-Devon bis Perm; Belinuraceae: M-Devon bis O-Karbon; Limulaceae ab Tournai; Familie Limulidae wohl auch schon ab Tournai). Rez. *Limulus* (s.l.) ab M-Trias, *Tachypleus* ab Miozän. Aber schon im ob. Llandovery von Winconsin fand sich mit *Venustulus* ein synziphosuriner Xiphosure mit Ähnlichkeiten zu den Weinberginidae (J. Palaeont. 79, 242). Im Jahr 2008 wurde aus Manitoba (Kanada) ein 445 MA (O-Ordov.) alter Pfeilschwanzkrebs berichtet (*Lunataspis aurora*), sehr ähnlich der Kronengruppe limuliner Pfeilschwanzkrebse. Wie rezente Limuliden lebte auch *Lunataspis* bereits in marinen Küstenhabitaten (Palaeont. 51, 1).

Aus dem rheinischen Unterdevon sind bisher (Stand 2012) 29 Arten von **Chelicerata** bekannt (davon 3 unbeschrieben): 5 Pycnogonida, 4 Xiphosurida und Chasmataspidida (zusammen), 13 Eurypterida, 2 Skorpione, 1 Phalangiotarbida, 4 Trigonotarbida.

Trilobitomorpha:

Cheloniella (Hunsrückschiefer) als später Vertreter jener Ausgangsgruppe, aus der sich die Chelicerata und Trilobitomorpha abgeleitet haben (Merostomoidea, M-Kambr. bis Ems); Hinweise auf Verwandtschaft mit Xiphosuren und Eurypteriden.

Mimetaster, evtl. *Vachonisia* (beide Hunsrückschiefer) als Verwandte der mittelkambr. *Marrella* (KL **Marrellomorpha**, U-Kambrium bis U-Devon).

Trilobiten: im U- und M-Devon starke Zunahme bestachelter Formen. Homalonoten erreichen Längen von bis zu knapp 60 cm (hochgerechnet aus Pygidien).

Erbenochile erbeni (Ems Marokkos) mit einer bisher bei Trilobiten einmaligen Augenkonstruktion: die treveropygeähnlich geformten, 1 cm hoch stehenden Augen sind so gebaut, dass sie einen Winkel von 360 Grad überblicken können; sie sind so hoch („lang“), dass der Trilobit rückwärts über seinen Thorax blicken konnte; und am Oberrand ist der palpebrale Lappen (die Basis, auf der die vielen kleinen Facetten liegen) so nach außen gekrümmt, dass er das Auge beschattet. Der aufgewölbte Augenrand bietet einen effektiven Schutz gegen Strahlung, die direkt von oben kommt und die die Sicht parallel zur Sedimentoberfläche stark stören könnte. Da die Oberflächen der einzelnen Facetten ja sphärisch sind, sind sie empfindlich gegen Licht aus anderen Richtungen als derjenigen, die normalerweise von der Augenoberfläche bevorzugt wird (die Ebene der Sedimentoberfläche). Durch die Beschattung ist sichergestellt, dass der Trilobit sogar kleine Bewegungen in größerer Entfernung auf der Sedimentoberfläche erkennen kann, während bei einem normal gebogenen Auge die Empfindlichkeit der Linse mit der Entfernung abnimmt; so wird störendes Licht von oben vermieden. Die Augenbeschattung beweist gleichzeitig, dass die Tiere tagaktiv waren (Sci. 301, 1689).

Inzwischen ist es sogar gelungen, Feinstrukturen des sensorischen Systems mittels synchrotrontomographischer Aufnahmen zu entschlüsseln; nicht nur die Einzellinsen, sondern auch Sinneszellen und andere Zellen in den Facettenaugen waren erkennbar. Jede Facette lieferte einen einzelnen Bildpunkt; insgesamt ermöglichten die Augen einen großen Blickwinkel, was wegen der zahlreichen Fressfeinde vor allem unter den Cephalopoden von Bedeutung war (Trilobiten waren für sie eine wertvolle, proteinreiche Nahrung). In einem der Fossilien war sogar der Sehnerv deutlich zu sehen. Die geringe Anzahl von Facetten bei Trilobiten stellt eine Anpassung an schlechte Lichtverhältnisse dar; große Linsen fangen mehr Licht ein. Das Bauprinzip der Trilobitenaugen war schon erstaunlich modern (Scientific Reports, DOI: 10.1038/srep01429). Untersucht wurden *Geesops* aus der Eifel, *Barrandeops* aus Marokko und *Chotecops* aus dem Hunsrückschiefer.

Vermeintliche farbige Punkte auf den Trilobitenpanzern könnten zur Lichtstreuung und Tarnung beigetragen haben (*Eldredgeops rana*) (Nat. 495: 412).

Mandibulata:

Crustacea: weite Verbreitung der UKL **Kiemenfüßer** (Branchiopoda; seit oberstem U-Kambrium, Mount Cap Form.), rez. durch die Wasserflöhe vertreten, im U-Devon vorwiegend in süßen Binnengewässern (*Gilsonicaris* aus dem unt. Ems aber als marines Taxon; einziger mariner Branchiopode der Sepk.-Datei).

Im U-Devon bereits vertreten sind die rez. Kiemenfüßer-UO **Anostraca** und **Conchostraca** (von letzteren stammen die erst ab Tertiär nachweisbaren Wasserflöhe ab). Bei den Conchostraca (=Spinicaudata) tritt schon im U-Devon die rez. Gatt. *Isaura* = *Estheria* = *Cyzius* auf. Zu den Kiemenfüßern gehören auch die früher als Lepidocarida bezeichneten **Cephalocarida** (Rhynie: *Lepidocaris*); rez. gilt *Hutchinsoniella* als lebendes Fossil und Nachfahre von *Lepidocaris*.

Phyllocarida (Blattfußkrebse) sind im Hunsrückschiefer vertreten durch *Nahecaris* und *Heroldina* (bis 60 cm). Fossil sind Phyllocarida mit einer Ausnahme aus der german. Trias nur mit 35 Gatt. aus dem Paläozoikum bekannt. Rezent ca. 40 Arten.

Hexapoda: erste sichere Insektenfossilien, zunächst **Apterygota (Flügellose)** [Pterygota im U-Devon fraglich, sicher ab Namur A]. Sicher ist der Nachweis von Entognatha (Collembola = Springschwänze) im Siegen (*Rhyniella*); *Rhyniognatha* aus Rhynie ist aber schon ein echtes Insekt (= Ectognatha; s.u.; auch in einer Arbeit aus 2005 als Pterygote bezeichnet: Pal. 48, 1117). Nach BRAUCKMANN [2007; in SCHINDLER et al.] ist der Status als Fluginsekt aber immer noch umstritten [sicherer Nachweis von Fluginsekten mit erhaltenen Flügeln erst ab unt. Namur !]; weitere Ectognatha im unt. Ems (Gaspe-Insekt, sofern keine rezente Kontamination) und Givet (s.u.).

Im Jahr 2003 wurde nach weiterer Präparation die zunächst für einen Tausendfüßer gehaltene *Leverhulmia* aus Rhynie als Hexapode identifiziert mit Affinitäten zu den Diplura, Archaeognatha und Zygentoma (= Thysanura sensu strictu); gewisse Merkmale zeigen Ähnlichkeiten mit karbonischen Repräsentanten der o.g. drei Gruppen. Es könnte sich nach den Autoren um das früheste bekannte flügellose Insekt handeln (Pal. 48, 1117):

Rhyniella: Collembola: entognath (Hexapode);

Leverhulmia: ectognath, flügellos (Insekt) (strittig!)

Rhyniognatha: ectognath (Insekt), pterygot (?)

Systematik der apterygoten Hexapoden:

Entognatha (Mandibeln und 1. Maxillen liegen in der Kopfkapsel):

Diplura (Doppelschwänze)

Protura (Beintastler)

Collembola (Springschwänze)

Ectognatha (Insekten i.e.S.; Mandibeln/Maxillen artikulieren frei an der Kopfkapsel):

Archaeognatha (ad Thysanura; archaeognatha Thysanura) (Felsenspringer)

Zygentoma (ad Thysanura; zygentome Thysanura) (Fischchen)

Nach phylogenomischen Daten müssen die Hexapoden schon im U-Ordov. entstanden sein (479 MA; Spanne: 509 – 452 MA) und damit parallel zur frühen Besiedlung des Festlands mit Pflanzen, die ektognathen Insekten im frühen Silur (441 MA; Spanne: 465 – 421 MA), die Fluginsekten aber erst nach Etablierung komplexerer Ökosysteme (406 MA; Spanne: 425 – 380 MA) (Sci. 346: 763):

--- Abzweigung der Chelicerata: 570 MA (580 – 540)

--- Abzweigung der Myriapoda: 555 MA (580 – 522)

--- Abzweigung der Crustacea I: 530 MA (560 – 490)

- Abzweigung der Crustacea II: 510 MA (540 – 475) (z.B. *Daphnia*)
- Abzweigung der Linie zu *Speleonectes*: 493 MA (525 – 460) (Remipedia)
(die höhlenbewohnenden Remipedia stellen die rezente Schwestergruppe der Hexapoda)
- Ab jetzt: HEXAPODA
- Abzweigung zu (Protura + Collembola): 479 MA (509 – 452)
Spaltung in Protura und Collembola: 420 MA (440 – 410)
- Ab jetzt: ECTOGNATHA
- Abzweigung der Diplura: 441 MA (465 – 421)
- Abzweigung der Archaeognatha: 430 MA (445 – 415)
- Abzweigung der Zygentoma: 420 MA (435 – 415) (Silberfische)
- Ab jetzt: PTERYGOTA
- Abzweigung der (Odonata + Ephemeroptera): 406 MA (430 – 370) = PALAEOPTERA
Spaltung in Odonata und Ephemeroptera: 362 MA (415 – 295)
- Ab jetzt: NEOPTERA
- Abzweigung der Polyneoptera: 385 MA (410 – 365)
Aufspaltung der Polyneoptera ab 302 MA (377 – 231)
- Abzweigung der (Thysanoptera + Hemiptera): 373 MA (401 – 346)
- Abzweigung der Psocodea: 365 MA (390 – 330 MA)
- Ab jetzt: HOLOMETABOLA
- Abzweigung der Hymenoptera: 345 MA (375 – 315 MA)
- Ab jetzt: APARAGLOSSATA
- Abzweigung der Linie zu Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera,
Strepsiptera, Coleoptera: 327 MA (355 – 300)
- Abzweigung der Linie zu (Trichoptera + Lepidoptera): 290 MA
(330 – 250 MA)
- Ab jetzt: ANTLIOPHORA
- Abzweigung zu (Siphonaptera + Mecoptera): 243 MA (285 – 200)
- Diptera

Der Studie lagen 1478 Kerngene (aus Genomen und Transkriptomen) von 144 Arthropodenarten zugrunde, sowie 37 fossile Kalibrierungspunkte:

- Älteste Insektenfossilien: U-Devon (412 MA; Rhynie)
- Ältestes fragliches Fluginsekt: *Rhyniognatha* (412 MA)
- Älteste Stichmarken auf Lebermoosen, die von Hemipteroiden stammen könnten: 380 MA
(Anmerkung: auch eine andere phylogenomische Studie fand heraus, dass die Diversifikation der Hemipteroiden bereits vor etwa 365 MA begonnen hat) (PNAS 115: 12775).
- Ältestes sicheres Fluginsekt: 324 MA
- Älteste Hemiptera: 310 MA

Die Stammlinien der Holometabola entstanden schon im Oberkarbon, die spektakuläre Diversifizierung der Hymenoptera, Diptera und Lepidoptera erfolgte erst in der Unterkreide, parallel zur Radiation der Angiospermen. Die Diversifikation der modernen Linien der Insekten wurde kaum durch die PTG- und KTG-Krise beeinflusst (was Verluste in den erloschenen Linien aber nicht ausschließt).

Reihenfolge der unter-/mitteldevonischen Insektenfunde:

0. fragliche mazerierte Archaeognathenreste aus dem basalen Pridoli von Ludford Lane (s.O-Gotl.)

Entognatha:

1. *Rhyniella praecursor* (Rhynie, Schottland) als Vertreter der **Springschwänze (Collembola)**. Stratigraphisch wahrsch. oberes Siegen. Lebensraum: Randbereich eines Sumpfes oder Moores mit Algen, Zosterophyten und Rhyniophyten. Ältester Entognatha. [Entognatha = Collembola, Protura, Diplura].

Ectognatha: (echte Insekten):

2. *Leverhulmia* (Rhynie, Schottland, Siegen): Affinitäten zu Archaeognatha, Zygentoma; offenbar ältestes flügelloses (echtes) Insekt – aber Stellung zu den Insekten strittig (s. Nat. 488, 34)

3. *Rhyniognatha hirsti* (Rhynie, Schottland, Siegen, s. detaillierte Angaben weiter unten, wohl Fluginsekt!, Status als Fluginsekt aber noch immer umstritten [Stand 2007])

[???4. *Gaspea palaeoentognatha* (Gaspe-Insekt, unt. Ems) als archaeognather Ectognathe, wahrscheinlich ein **Zottenschwanz** (ad archaeognathe Thysanura), ähnelt modernen Archaeognathen. Neuerdings wird der Fund jedoch für eine rezente Kontamination gehalten, da er nicht im Gesteinszusammenhang steht, sondern auf der Suche nach Pflanzenresten extrahiert wurde. [Ectognatha = Archaeognatha und Zygentoma, die man zu den Thysanura zusammenfaßt, sowie Pterygota]. (s. O-Gotl.). Auch im Jahr 2004 konnte eine rezente Kontamination nicht ausgeschlossen werden, s. Nat. 427, 627. Auf jeden Fall handelt es sich um ein flügelloses Insekt. Im Jahr 2012 „sehr wahrscheinlich“ als Kontamination bewertet (Nat. 488, 34).]

5. Gilboa-Insekt (Givet), vermutlich ein Archaeognathe oder Zygentoma (also ad Thysanura; auf jeden Fall flügellos). Lebensraum: Delta, das mit Bärlappen und Progymnospermen bewachsen war. Nur isolierte Sklerite gefunden, eine sichere Zuordnung nicht möglich.

6. *Strudiella* (Famenne): keine Flügel nachweisbar, aufgrund der Beinproportionen und geringen Größe aber wohl Nymphe eines Fluginsektes (s. O-Devon)

Außerdem fand man in Rhynie (ob. Siegen) einen Kopf, *Rhyniognatha hirsti*, bei dem es sich nach früheren Auffassungen um den Rest eines Zottenschwanzes (Thysanura), nach neueren Erkenntnissen aber vermutlich schon um ein echtes Fluginsekt handeln könnte (sichere Pterygota ab Namur A).

Somit waren im U-Devon bereits Entognatha (Collembola, Rhynie), apterygote Ectognatha (? *Leverhulmia*, Rhynie; ggf. – extrem fraglich – Gaspe-Insekt) und möglicherweise Pterygota (*Rhyniognatha*) vertreten; da diese sehr unterschiedlichen Typen von Mundwerkzeugen also schon im Siegen vorhanden waren, müßte die Dichotomie zwischen den beiden Linien schon im Silur liegen (Sci. 242, 913). Im ob. Givet oder unt. Frasne wurden aus der Umgebung von Gilboa auch isolierte saugende Mundwerkzeuge – offenbar von Insekten – nachgewiesen, die mit Saugschäden an Pflanzen korrelieren, wie sie sogar schon aus dem U-Devon bekannt sind.

Eine Neubearbeitung von *Rhyniognatha hirsti*, insbesondere auch die Form der sehr gut erhaltenen Mandibeln des einzigen gefundenen Exemplars (Nat. 427, 627), erhärtete den Insektenstatus; es handelt sich nicht nur um einen basalen Ectognathen (Ectognatha = echte Insekten), sondern sogar um eine von basalen Ectognathen bereits recht weit abgeleitete Form, indem es Merkmale aufweist, die für Fluginsekten typisch sind. Die kurze und dreieckige Form der Mandibeln ist typisch für einige Pterygota.

Fluginsekten teilen sich basal in die Ephemeroptera (Eintagsfliegen) und die Metapterygota (alle anderen Fluginsekten: Odonatoptera + Neoptera). Die Mandibeln von *Rhyniognatha* ähneln dabei jenen der Metapterygota, sind also über den Status der basalen Ectognatha und basalen Fluginsekten bereits hinaus entwickelt. Offenbar waren die Insekten im U-Devon schon weiter entwickelt als bisher angenommen, die basale Dichotomie der Fluginsekten war schon vollzogen. Hierzu passen DNS-Daten, dass die Insekten vor 434 MA (U-Silur) entstanden, die Pterygota = Fluginsekten vor 387 MA (wobei nur neopterische Taxa berücksichtigt waren, so dass Formen wie *Rhyniognatha*, die noch außerhalb der Neoptera stehen, entsprechend älter sind). NaA. basalste

Aufspaltung der Ectognatha (Insekten i.e.S.) vor ca. 441 MA und der Pterygota vor ca. 406 MA (Sci. 346: 763)

Kladogramm (Nat. 427, 628):

ab jetzt: HEXAPODA

--- Entognatha: Diplura + (Protura + Collembola=Springschwänze) ***Rhyniella, Siegen***
(Anmerkung: Entognatha gelten nicht als echte Insekten, sondern nur als Hexapoda)

ab jetzt: ECTOGNATHA = Insekten

--- Archaeognatha (ad „Thysanura“) **Gaspe-Insekt???** (Unt. Ems), **Gilboa-Insekt?**
? *Leverhulmia* (Siegen)

ab jetzt : DICONDYLIA

--- Zygentoma (z.B. Silberfische, ad “Thysanura”) **Gilboa-Insekt? (Givet)**
? *Leverhulmia* (Siegen)

ab jetzt: PTERYGOTA = Fluginsekten

--- Ephemeroptera

ab jetzt: METAPTERYGOTA

--- vermutl. Position von ***Rhyniognatha*** (Siegen) (Status als Fluginsekt noch umstritten)

--- Odonoptera + Neoptera

Kladogramm und früheste Insektennachweise nach Nat. 488, 82 (Stand anno 2012):

--- Entognatha (Collembola): 411,5 MA (*Rhyniella praecursor*)

--- Archaeognatha (Gilboa-Fossil, 391 MA)

--- Zygentoma + Monura

--- nicht aufgelöst: I--- Neoptera + Odonoptera

I--- *Rhyniognatha hirsti* (411,5 MA)

I--- *Strudiella* (Famenne)

I--- Ephemeroptera + Palaeodictyoptera

Gaspea (Ems Kanadas) wird inzwischen mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit als junge oder rezente Kontamination angesehen; die Rolle von *Leverhulmia* bleibt wegen der vermutlich zu hohen Anzahl von Beinen unklar (Nat. 488, 34).

Somit ergibt sich folgender Stammbaum der Hexapoda:

1. **Apterygota, Entognatha:** *Rhyniella praecursor* (ob. Siegen); rez. vertreten:

Collembola, rez. 2000 Arten (ab ob. Siegen)

Diplura: rez. 400 Arten; sehr zarte, fossil üblicherweise nicht erhaltungsfähige Tiere, Erstnachweis im Westfal D (Japygidae)

Protura: rez. 150 Arten (Ellipura = Collembola + Protura)

Ab jetzt: Insekten i.e.S.:

2. **Apterygota, Ectognatha, archaeognathe Thysanura*** (?Gilboa, ???*Gaspea*, ? *Leverhulmia*).
Archaeognatha sind die Schwestergruppe aller anderen Ectognatha; rez. vertreten durch 150 (naA 600) Arten, z.B. *Machilis* (Felsenspringer), *Petrobius*. Eindeutige fossile Thysanura sind aus dem Permokarbon bekannt (*Dasyleptus*, *Lepidodasypus*).
3. **Apterygota, Ectognatha, zygentome Thysanura***, rez. vertreten durch *Lepisma* (Silberfischchen), fossil erst seit Trias sicher nachgewiesen. Zygentoma gelten als Schwestergruppe der Pterygota. Ggf. Gilboa-Insekt (Givet), ? *Leverhulmia* (Siegen)
4. Pterygota (evtl. ab Siegen, sicher ab Namur A) (s. *Rhyniognatha*)
als primitivste Zweige der Pterygota trennen sich ab:
 - a) Palaeodictyoptera (+ PTG)
 - b) Ephemera (Eintagsfliegen, rez. 2000 Arten)
 - c) Odonata (Libellen, rez. 5500 Arten)
 - d) Plecoptera (Steinfliegen, rez. 1500 Arten),
 als fortgeschrittenere Formen:
 - e) Holometabola (in der Reihenfolge des Abzweigens):
 - e1) Hymenoptera (Hautflügler, 106500 Arten)
 - e2) Coleoptera (Käfer, 277000 Arten)
 - e3) Neuroptera (4500 Arten)
 - e4) Mecoptera (350 Arten)
 - e5) Trichoptera (7000 Arten) --- Lepidoptera (112000 Arten)
 - e6) Diptera (85000 Arten) (Zweiflügler)
 - f) Paraneoptera
 - f1) Psocoidea (Staubläuse, 4100 Arten)
 - f2) Thysanoptera (Fransenflügler, 3200 Arten)
 - f3) Rhynchota (55200 Arten)
 - g) Orthoptera (Geradflügler, 18000 Arten)
 - h) Blattoidea (7300 Arten)
 - i) Dermaptera (1100 Arten).

*(Thysanura: Lepidotrichidae, Nicoletiidae, Lepismatidae, Maindroniidae)

(Aktuelles Kladogramm – Stand 2007 – → O-Karbon).

Die unterdevon./obergotl. Arthropodenfaunen von Gilboa, Rhynie und Ludford Lane (O-Gotl.) ähneln in der Specieszusammensetzung und -größe modernen Bodenfaunen, die von kleinen Detritivoren und ihren Beutegreifern dominiert werden. Detritivoren sind Tausendfüßer und Eoarthropleuriden, Beutegreifer sind Skorpione. Hinweise auf mögliche Verwundung von Pflanzen im Ems deuten darauf, daß möglicherweise entgegen früherer Annahmen bereits echte Herbivorie etabliert war.

Abstammung der Insekten:

GRIMALDI und ENGEL (s. Sci. 309, 880) kamen im Jahr 2004 in ihrem umfassenden Standardwerk zur Evolution der Insekten zu der Erkenntnis, dass die Insekten „zweifellos“ näher mit den Myriapoden als mit den Crustaceen verwandt seien.

Im Jahr 2006 zeichnete sich dann ein präziseres Bild der Insektenevolution ab (Sci. 314, 1883): Das Ateloceratenkonzept (Myriapoda + Hexapoda), für das morphologische Aspekte (tracheales

Atmungssystem, Kopfanhänge) gesprochen hatten, wurde aufgegeben; sowohl molekulare wie morphologische Daten stützen das Pancrustacea-Konzept (Crustacea + Hexapoda), während Studien zur Entwicklung des Nervensystems eher auf Ähnlichkeiten zwischen Myriapoden und Cheliceraten deuten. Im Rahmen des Pancrustacea-Konzeptes stellen die Hexapoda allerdings nicht die Schwestergruppe der Crustacea dar, sondern entstanden *innerhalb* der Crustacea, und während morphologische Daten eher auf eine Abstammung aus dem Kreis der Malacostraca deuten, weisen molekulare Daten auf eine enge Verwandtschaft mit den Branchiopoda (Kiemenfüßer). Auch Studien an Hox-Genen bestätigen die Assoziation mit den Branchiopoden. Moderne Branchiopoden sind überwiegend Süßwasserbewohner; die wenigen rezenten Taxa, die im Salzwasser leben, sind offenbar sekundär zu mariner Lebensweise übergegangen. Der Fossilnachweis moderner Branchiopodengruppen reicht ins U-Devon zurück, wo diese ebenfalls schon Süßwasserbewohner waren. Das späte Auftreten der Süßwasser-Branchiopoden (U-Devon) korreliert exakt mit dem Auftreten der Hexapoden, die ja auch keine marinen Bezüge zeigen (nur das problematische Taxon *Devonohexapodus* (= *Wingertshellicus*) war marin, sofern es nicht ins Meer gespült wurde). **[Inzwischen wird *Devonohexapodus* aber nicht mehr als Stammgruppenvertreter der Insekten angesehen und ist auch kein Kronen-Mandibulata!]**. Offenbar lebte der letzte gemeinsame Vorfahr der modernen Branchiopoden und Hexapoden irgendwann im oberen Silur in Süßwassertümpeln; dies passt zum molekularkladistischen Datum der Trennung zwischen Crustacea und Hexapoda. Die Hexapoden gehen demnach auf eine längere Entwicklungsphase im Süßwasser zurück; die marinen Vorfahren dieser Süßwassertaxa dürften dann aber eher *Rehbachella kinnekullensis* – ein naher mariner Verwandter der Branchiopoden aus dem Oberkambrium – geähnelt haben als *Devonohexapodus*.

Auch alle anderen Gruppen, die im mittleren Paläozoikum erfolgreich das Land besiedelten (Myriapoden, Cheliceraten im O-Silur, Tetrapoden im O-Devon), durchliefen beim Übergang von marinen zu terrestrischen Lebewesen eine Phase der Evolution im Süßwasser. Das Devon war verbunden mit extremer Trockenheit; dies könnte diese Tiere (vor allem Hexapoden und Tetrapoden) veranlasst haben, ans Land zu gehen, als ihre Süßwasserhabitate verschwanden.

Es galt bisher als Rätsel, weshalb es die Insekten nie schafften, erfolgreich in marinen Habitaten Fuß zu fassen, während andererseits Crustaceen – die im Meer eine ähnliche biologische Rolle spielen wie Insekten an Land – nicht in größerem Umfang das Land besiedelten, trotz des hohen Alters der Crustaceen. Wenn die Hexapoden aber innerhalb der Branchiopoda zu verankern sind, dann besiedelten die Crustaceen (als Insekten) höchstgradig erfolgreich das Land. Dass die Insekten später dann nicht teilweise sekundär ins Meer gingen, mag vielleicht damit zusammenhängen, dass zum Zeitpunkt der Radiation der Insekten die Crustaceen bereits alle für Insekten infrage kommenden marinen Nischen besetzt hatten (Sci. 314, 1883).

Eine sehr umfassende molekularkladistische Studie aus dem Jahr 2010 (Nat. 463, 1079) bestätigt das Pancrustacea-Konzept; die Insekten sind demnach innerhalb der Crustacea positioniert und stehen in keinem Zusammenhang mit den Myriapoda. [Cephalocarida + Remipedia] bilden die unmittelbare Schwestergruppe der Hexapoda (s. U-Kambrium).

Zur Entstehung des Insektenfluges (Nat. 427, 627): Falls mit *Rhyniognatha* bereits im U-Devon Fluginsekten existierten, scheidet die Theorie aus, dass der metabolisch kostenträchtige Insektenflug in der sauerstoffreichen Atmosphäre des Karbons entstand; der Sauerstoffgehalt im Devon war viel niedriger. Damit wird die paranotale Hypothese wieder stärker favorisiert, wonach sich die Insektenflügel aus den lateralen Extensionen des Thorax (Paranotalloben) entwickelten, zunächst im Rahmen eines kontrollierten Gleitfluges ähnlich dem rezenter Silberfische. Die Paranotalloben entwickelten sich dann im Laufe der Zeit zu breiteren, kräftigeren Strukturen für

kraftvollen Flug. Der Insektenflug entwickelte sich nach dieser Theorie also aus einem Gleitflug. Dies ist plausibel, da sich paläozoische Insekten von Sporen aus Sporangien ernährten, und die meisten devonischen Pflanzen bildeten die Sporangien terminal (*Rhyniognatha* hatte typische Mandibeln zum Kauen von Sporen, wie sie auch bei späteren paläozoischen Insekten, die sich von Sporen ernährten, angetroffen wurden, war also offenbar ein Sporenfresser).

[Devonohexapodus-Problem: in den marinen Sedimenten des Hunsrückschiefers von Bundenbach wurde mit *Devonohexapodus bocksbergensis* ein vermeintlicher (!) mariner gefunden: Teilung des Körpers in Kopf, Thorax und Abdomen; am Kopf ein Paar große Komplexaugen und ein Paar lange Antennen; drei Thoraxsegmente, unterscheiden sich nicht deutlich von den Abdominalsegmenten; Thorax- und Abdominalsegmente tragen jeweils ein Paar langer Beine. Am hinteren Kopfrand ein kurzes Beinpaar, das homolog zum Labium (Unterlippe) der Insekten interpretiert wurde. Inzwischen wurde *D.* mit *Wingertshellicus* synonymisiert und es ist klar, dass es sich weder um einen Insektenvorläufer noch um einen Kronen-Mandibulaten handelt; Position inc. sed.]

echi-echi udev

ECHINODERMATA:

Crinoiden: im Verlauf des Devons weitere Zunahme der Gattungsvielfalt; das Maximum wird im Unterkarbon erreicht.

Studien an mittelpaläozoischen Crinoiden Nordamerikas ergaben, dass die Schäden durch Beutegreifer im Devon deutlich zunahmten; wie Seesterne sind Crinoiden in der Lage, abgebissene Arme zu regenerieren. Im ob. Silur und Devon diversifizierte Beutegreifer wie Haie und andere Fische; als Reaktion darauf nahm die Diversität der Crinoiden zu, sie entwickelten eine dickere Armierung und Dornen. Etwa 100 MA vor der mittelpaläozoischen „marinen Revolution“ wiesen weniger als 5 % aller gefundenen Crinoidenkronen regenerierende Arme auf; im Devon stieg der Anteil dann auf über 10 %. Untersucht wurden Kelche von 11 verschiedenen Lokalitäten zwischen Ordovizium und Perm; der Anteil der Crinoiden mit regenerierenden Armen betrug etwa: mittl./ob. Ordov.: 0 – 3 % (3 Lokal.), unt. Silur: 2 – 5 % (4 Lok.), unt. Devon: 12 % (1 Lok.), unt. U-Karbon: 12 – 13 % (2 Lok.), ob. Karbon: 11 % (1 Lok.). Entsprechende Relationen werden beobachtet, wenn man nur die Camerata-Unterklasse betrachtet, bei allerdings absolut höheren Werten (Ordov. 0 – 4 %, U-Silur 2 bis 7 %, U-Devon 16 %, U-Karbon 12 %, O-Karbon 18 %). Die Zunahme der Beutegreifer im M-Paläozoikum wird als „Mittelpaläozoische Marine Revolution“ bezeichnet; sie wird kausal mit der zweiten Stufe der Oxygenation der Ozeane (Zunahme des Sauerstoffgehalts im Silur und Devon auf nahezu rezente Werte) in Verbindung gebracht, da aktive Räuber auf eine gute Sauerstoffversorgung angewiesen sind.

Auch Brachiopoden und Mollusken reagierten auf den erhöhten Druck durch Beutegreifer; Crinoiden entwickelten mehr Dornen und dickere Kalkplatten sowie reduzierte Viscera. Die Befunde sprechen für eine starke Zunahme der Beutegreifer-getriebenen Evolution im Silur und Devon.

Im Mesozoikum entwickelten dann die Comatuliden ein aktives Fluchtverhalten – als Reaktion auf die „Mesozoische Marine Revolution“ und noch weiter verstärkte Bedrohung durch Beutegreifer (Sci. 305, 1453).

Edrioasteroidea (bis ob. Rotliegendes, ? O-Perm) sind ebenfalls noch mit einigen Gatt. vertreten (*Lepidodiscus*, *Timeischytes*). Eine Fundstelle im Siegen des Westerwaldes stellt mit 8 Arten den artenreichsten Edrioasteroidenfundort weltweit.

Seeigel: nach älteren Angaben sind die Seeigel im Devon durch drei Ordnungen vertreten: Echinocystitoida (O-Ordov. bis O-Perm), Palaeoechinoida (Gotl. bis U-Karbon) und Cidaroida (Gotl. bis rezent); die älteste O (Bothriocidaroida) war aufs M-Ordov. beschränkt. Im Hunsrückschiefer bis 13,5 cm große Seeigel. Lt. Sepkowski-Datei und neueren Gliederungen Cidaroida erst ab oberstem Perm (*Cidaris* als Sammelgattung ab Trias); vom Ashgill bis O-Perm sind die Seeigel demnach nur durch die Echinocystitoida vertreten (Details s. M-Kambrium).

Holothuroidea: Im Sepk.-Datensatz werden Seewalzen/-gurken erst mit *Palaeocucumaria* aus dem Hunsrückschiefer ab Ems angegeben; keine älteren Genera (bei insgesamt 96 marinen Gattungen). Rezente Gattungen relativ langlebig, bis 2 m lang; bereits im Karbon traten rezente Genera auf.

Einteilung nach Sepkowski-Datei:

Dendrochirotida: ab unt. Devon (*Andenothyone* im U-Devon)

Arthrochirotida (+) unt. Ems bis Oxfordium (3 Gatt.; Ems: *Palaeocucumaria*)

Elasipodida: ab Eifelium bis rez. (fossil bis Oxfordium nachweisbar)

Apodida: Givet bis rezent (*Theelia* ab unt. O-Karbon, *Stueria* ab ob. Carn, *Calcancora* ab Rhät)

Aspidochirotida: Tournai bis rez. (*Eocaudia* ab unt. Tournai, *Uncinula* ab unt. Namur,

Priscopedatus ab O-Karbon, *Calclamella* ab ob. Perm/Guadalupian, *Binoculites* ab Anis,

Stichopites und *Calclamnoidea* ab ob. Ladin)

Molpadiida: Anis bis rezent

Dactylochirotida: ab Lias (1 foss. Gattung)

Sterniere: Zahlreiche Schlangensterne (rez. OF Euryalicae ab Devon, Ophiuricae ab Gotl.); bei den Seesternen sind alle vier Ordnungen vertreten (Platyasterida: M-Ordov. bis rezent; Hemizonida: U-Ordov. bis Trias; Phanerozonida: U-Ordov. bis rez., Cryptozonida: ?U-Devon, Lias bis rez.). Nach neueren Angaben (s. U-Trias) treten Kronengruppen-Seesterne aber erst nach der PTG auf, so dass es im Paläozoikum noch keine rezenten Ordnungen geben kann).

Bei den **Carpoidea** erlöschen im Eifelium die O Soluta (= UKL Homoiostelea); nur drei Gattungen im U- bzw. M-Devon (2 Gatt. erloschen im U-Devon, 1 im M-Devon), während die Mitrata (ad Stylophora) mit einer Gattung ins untere O-Karbon überleben (abgesehen von *Jaekelocarpus* aber ansonsten auch im Ems erloschen, kürzlich allerdings ein Fund aus dem O-Devon von Wuppertal). Beide Ordnungen der Homoiostelea sind noch im Hunsrückschiefer vertreten. Spuren von Mitraten aus Bundenbach deuten darauf, dass sie sich mit der flachen Seite nach oben und dem Schwanz nach vorn im Sediment bewegten (s. M-Kambr.).

HEMICHORDATA: Aussterben der Graptoloidea im ob. Gedinne (nur noch 2 Gattungen der Graptoloidea sowie eine weitere inc. sed. [*Chaunograptus*: M-Kambrium bis Gedinne] im U-Devon!); starker Rückgang der übrigen Graptolithen (Dendroidea). Nach dem Gedinne sind die Graptolithen nur noch durch Dendroidea der Fam. Dendrograptidae (*Dictyonema*: O-Kambr. bis unterstes Namur, *Dendrograptus*: ?M-Kambr., O-Kambr. bis Vise) vertreten.

fisc-fisc udev

FISCHE allgemein: ausgeprägte Provinzialität der Fischfaunen besonders bei den gepanzerten Agnatha und Placodermi. Agnatha (außer Conodonten, Thelodonti und Pituriaspiden) fehlten seit dem Ordovizium in Gondwana und verteilten sich auf isolierte Faunen in Euramerika, Sibirien, Südchina und Ost-Gondwana. Thelodonten breiteten sich dagegen im U-Devon weltweit aus.

Die funktionelle Disparität des Unterkiefers (als Indikator für trophische Beziehungen) erreichte bei den Gnathostomata schon früh im Lochkov das Ausmaß, das dann im Devon beibehalten

wurde. Es zeigt sich ein Anstieg der Disparität im Silur, schon im frühen Unterdevon wird ein Level erreicht, der dann konstant blieb. Dies spricht gegen die Annahme, dass erst die Zunahme des Sauerstoffgehalts im Ems die Radiation und Erweiterung der trophischen Beziehungen der Gnathostomata initiierte. Die nach dem frühen U-Devon erfolgte weitere Radiation der Gnathostomata ging nicht einher mit einer Zunahme der funktionellen Variation des Unterkiefers. Die höchste Disparität der Unterkiefermorphologie findet sich bei den Fleischflossern und Placodermen. Auch heutzutage weisen die Hauptgruppen der Wirbeltiere (Strahlenflosser und Tetrapoden) eine konservative Unterkiefermorphologie mit geringer funktioneller Diversifikation und Innovation auf. Schon im Devon erreichten die Gnathostomen also einen Punkt, ab dem sie aufhörten, die funktionelle Disparität des Unterkiefers weiterzuentwickeln. Selbst zwischen Frasn und Famenne kam es zu keiner relevanten Veränderung der funktionellen Disparität (Kellwasser-Event). Während die Riffe kollabierten, blieben die Gnathostomen offenbar hiervon unbeeindruckt (sowohl in Bezug auf Diversität, funktionelle Disparität und wohl auch ökologische Variation).

Die Stamm-Sarcopterygier und Acanthodier des späten Silurs verfügten über grazile Unterkiefer und schlanke, spitze Zähne; sie konnten nur schwache Kaukräfte entwickeln; andere Acanthodier waren zahnlos. Im Lochkov traten Taxa mit robustem Unterkiefer (z.B. Lungenfisch *Diabolepis*) und hohen Kaukräften auf (Durophagie).

Placodermen stellen 50 % des Morphospace der funktionellen Disparität des Unterkiefers im Devon, was belegt, dass ein großer Teil der funktionellen Differenzierung des Unterkiefers bereits bei Stamm-Gnathostomen erfolgte. Ihre funktionelle Variabilität blieb konstant bis zu ihrem plötzlichen Aussterben an der Devon-Karbon-Grenze. Der Anteil der Acanthodier an der funktionellen Disparität ging im Devon im Vergleich zum Silur zurück; Strahlenflosser trugen ebenfalls wenig zur Disparität bei, was aber damit zusammenhängt, dass sie erst im Karbon ökologisch divers wurden.

Die Daten ermöglichen Aussagen zum Übergang von agnathen- zu gnathostomen-dominierten Faunen. Im frühen Devon nutzten Agnatha (des „Ostracodermen“-Grades) und Gnathostomata die Lebensräume in etwa gleichem Umfang; erst nach dem Ems wurden die Gnathostomen dominierend. Die Dominanz wurde also erst mehrere MA nach der Maximierung der funktionellen Disparität des Unterkiefers erreicht. Gleichzeitig kollabierten die Ostracodermen. Die lange Phase der vorausgehenden Koexistenz zwischen beiden Gruppen spricht gegen einen direkten ökologischen Ersatz der Agnatha durch Gnathostomata. Die neu entwickelten Fressstrategien der Gnathostomen wie Durophagie und Makroprädation fanden sich ohnehin nicht bei Agnathen. **Die Zunahme der Gnathostomen beruht offenbar auf diesen neuen ökologischen Chancen, die die Entwicklung der Kiefer bot, sowie dem Übergang von benthischer zu pelagischer Lebensweise, und nicht dem simplen ökologischen Ersatz der Agnatha** (Nat. 476, 206).

AGNATHA: Pteraspiden und Cephalaspiden machen 60 % der unterdevonischen Vertebratenfaunen aus. Die filtrierenden Agnathen werden aber im Laufe des Devons allmählich von den räuberischen, kiefertragenden Fischen verdrängt.

Ostrotraci: nach Maximum im O-Gotl. allmählicher Rückgang im U-Devon, Aussterben im M- oder (naA) O-Devon. Im U-Devon *Hemicyclaspis* (13 cm), *Boreaspis* (13 cm); Cephalaspiden (Cephalaspidoformes: unt. Caradoc bis Givet).

Heterostraci s.l. (Pteraspidomorpha): artenreich vertreten: UO Drepanaspida (O-Gotl. bis O-Devon, z.B. *Drepanaspis*, U-Devon, 30 cm, breit und abgeplattet für Leben auf dem Meeresboden, oberständiger Mund; einer der größten Heterostraci); *Psammolepis*, (M-Devon), Pteraspida (O-Gotl. bis ob. Givet, z.B. *Pteraspis*: O-Gotl. und U-Devon, 20 cm), Cyathaspida (O-

Gotl. bis U-Devon), Amphiaspida (U-Devon), Cardipeltida (U-Devon bis O-Devon, z.B. *Cardipeltis*, U-Devon, *Apidosteus*, O-Devon), Turiniida (U-Devon). *Doryaspis* (15 cm) mit langem Rostrum mit knöchernen Dornen, wahrsch. mit hydrodynamischer Funktion.

Ging man bisher davon aus, dass Agnatha nur Brustflossen haben, wurde 1999 von einem kieferlosen *Sheilia* berichtet, der auch einen Satz paariger Beckenflossen aufweist.

GNATHOSTOMATA:

STAMM-GNATHOSTOMEN:

PLACODERMI: Blütezeit der **Placodermi**, die weitgehend auf das Devon beschränkt sind (bis U-Karbon). Die Gnathostomen setzen sich im Laufe des Unterdevons gegen die bisherige Übermacht der Agnathen durch; sie lebten räuberisch und konnten als aktive Schwimmer im Gegensatz zu den ortsständigen Agnathen auch leicht neue Gewässer erobern. Von den Placodermen sind aus dem Devon über 200 Gattungen bekannt, sowohl aus dem Meer wie aus dem Süßwasser. Ihr eigenartigster Vertreter war der devonische *Pterichthyodes* mit krebsähnlichen Gliedmaßen hinter dem Kopf, mit denen er sich an Gegenständen festhaken konnte (s.o.).

Der Aufstieg der Placodermi (plattiges Hautknochenskelett, kleine rhombische Schuppen), die insbesondere im späteren Devon die Vorherrschaft übernahmen, beginnt im U-Devon, wobei die Arthrodira vorwiegend gefährliche Räuber, die Antiarchi dagegen fast ausschl. Süßwasserbewohner stellten. Im Gegensatz zu den Acanthodiern erreichen die Placodermi ihr Maximum erst im O-Devon, reichen aber nur mit 1 oder 2 Gatt. ins Unterkarbon. Im U-Devon waren Arthrodiri ausschl. durch O Coccosteiformes vertreten (O-Gotl. bis O-Devon, z.B. *Arctolepis* = *Jaekelaspis*, *Tityosteus*, 2,5 m; *Coccosteus*, alle U-/M-Devon). Alle anderen Ordnungen erscheinen erst im M- oder O-Devon.

Einteilung der Placodermen nach BENTON:

Acanthothoraci: basale Placodermen, Kopfpanzer ähnlich frühen Arthrodira. Knochenplatten wurden bei Jungtieren zunächst isoliert angelegt und verschmolzen bei adulten Tieren.

Arthrodira: knapp 200 Gattungen; > 50 % der heute bekannten Placodermi, z.B. *Coccosteus*; im Laufe der Evolution reduzierten Linien die Arthrodira ihren Panzer (diese Tendenz findet sich schon bei *Coccosteus*) bis hin zu einem nur noch sehr schmalen Brustpanzer. Dinichthyidae und Titanichthyidae erreichten im O-Devon Riesenwuchs bis 6 – 7 m, z.B. *Dunkleosteus* als größter Räuber der devonischen Meere.

Rhenanida: rochenartige Tiere, weitgehende Reduktion des Hautpanzers (Kopf weiterhin gepanzert), daneben haiartige Merkmale. Evtl. blind endender Seitenzweig jener Fischgruppe, aus der die Knorpelfische hervorgingen (Placodermen sind nach modernen Auffassungen vermutlich ebenso wie Acanthodii paraphyletisch).

U- bis O-Devon, z.B. *Gemuendina* (max. 1 m, U-Devon, Augen- und Nasenöffnungen auf Kopfoberseite, Panzer als Mosaik aus kleinen Knochenplatten, Kiefer mit sternförmigen Höckern

als Zähne; sehr stark abgeflachter Körper, breite Brustflossen, schmaler peitschenförmiger Schwanz; *Paraplesiobatis*, *Pseudopetalichthys*, *Stensioeella*, alle Hunsrückschiefer; *Asterosteus*, M-Devon; *Jagorina*, O-Devon). Körperpanzer aus kleinen Tesseræ statt großen Knochenplatten.

Antiarchi: nur M- und O-Devon (naA ab Gedinne: s.u.); behielten einen schweren Knochenpanzer. Bodenlebende Suspensionsfresser. Hoch aufgewölbte Brustpanzer; Brustflossen z.B. bei *Pterichthyodes* vollständig von Knochen umgeben, wobei die Beweglichkeit der Flossen durch ein kompliziertes Gelenk ermöglicht wurde. Ein zweites Gelenk in der Mitte der Flosse. Derartige Flossen halfen wohl beim Eingraben ins Sediment (zum Schwimmen wenig geeignet), evtl. auch zum Festhaken.

Auch bei *Bothriolepis* (M-/O-Devon, extrem erfolgreiche Gattung mit > 100 Arten) waren die schlanken Brustflossen von knöchernen Panzerplatten umgeben, einige mit gesägter, zackenbesetzter Kante. Ein Paar Bauchflossen. Schwanz nur schwach beschuppt. Ein Exemplar mit Hinweisen auf eine Lunge im Inneren des Panzers (vielleicht um in eutrophierten Teichen unter sauerstoffarmen Bedingungen zu überleben).

Petalichthyida: bodenlebend, z.B. *Lunaspis* (abgeflacht, kurzer Brustpanzer mit langen hornförmigen Spinalia. Der vordere Abschnitt des Kopfschildes mit zahlreichen kleinen Schuppen, ebenso der lange Körper).

Ptyctodontida: klein (meist < 20 cm), Knochenpanzer reduziert, Schwanz lang und peitschenförmig. Hohe, vordere Rückenflosse durch einen Stachel auf dem Rückenpanzer geschützt, z.B. *Ctenurella* (O-Devon).

Die Sepk.-Datei weist 164 marine Gattungen der Placodermen aus, Zeitraum unt. Gedinne bis unteres Tournai:

Acanthothoraci: unt. Gedinne bis Ems (10 Gatt.)

Antiarchi: Gedinne bis Famenne (11 Gatt.)

Ptyctodontida: Gedinne bis unt. Tournai (2 Gatt. im Tournai: *Ptyctodus*, *Rhynchodus*)

Petalichthyida: Gedinne bis ob. Frasn

Arthrodira: ob. Gedinne bis ob. Famenne (sehr gattungsreich)

Pseudopetalichthyida: nur unt. Ems (3 Gatt.)

Rhenanida: unt. Ems bis ob. Frasn (5 Gatt.)

Stensioellida: unt. Ems (1 Gatt.)

Ein basaler Placoderme aus dem Lochkovian von Kanada (*Romundina*) zeigt ein Merkmalsmosaik aus Gnathostomata mit kranialen und cerebralen Proportionen, die denen von Rundmäulern und Galeaspiden ähneln. Es handelt sich dabei wohl um den Ausgangszustand der kiefertragenden Fische; dies deutet darauf, dass es während der Entstehung der Gnathostomata zu einer Entkoppelung zwischen ectomesenchymalen Wachstumslinien, der ectomesenchymalen Proliferation sowie der Form des Gehirns kam (sog. Heterotopie). So finden sich beispielsweise die Nasenkapseln zwischen den Augen. Nur die phylogenetisch basalsten Placodermen (wie die Antiarchi und *Brindabellaspis*) verfügen über so weit hinten liegende Nasen. Die Position der Nasenkapseln deutet auf kurze Vorderhirne (Nat. 507: 500).

Kladogramm:

--- Cyclostomata

--- Osteostraci

--- Galeaspida

- Antiarchi*** (ab hier "Placodermi") *** = hinten liegende Nasenkapseln
- *Brindabellaspis**** + *Macropetalichthys*
- *Romundina****
- Arthrodira
- *Entelognathus*
- Ptyctodontida (bis hier "Placodermi")
- Acanthodii + Chondrichthyes
- Osteichthyes

KRONEN-GNATHOSTOMEN:

Acanthodii werden in neuerer Zeit zunehmend als eine basale Linie innerhalb der Knorpelfische und damit als Kronen-Gnathostomen gesehen.

Vermutlich sehr knapp unterhalb der Kronen-Gnathostomen, also knapp unter der Dichotomie Knochen-/Knorpelfische, steht *Janusiscus* (mittleres Lochkov Sibiriens). Er vereinigt Merkmale von Knochen- und Knorpelfischen, weist aber darauf hin, dass die Stamm-Gnathostomen und die letzten gemeinsamen Vorfahren der Kronen-Gnathostomen eher knochen- als knorpelfischähnlich waren (Nat. 520: 52).

ACANTHODII: Blütezeit der **Acanthodii** (? M-Caradoc, U-Gotl. bis M-Perm); Maximum der Gattungsvielfalt im U-Devon, z.B. *Climatius* [7,5 cm, zahlreiche dornartige Gebilde neben den Flossen, Oberkiefer zahnlos, Unterkiefer mit Quirlen von kleinen Zähnen, die wie bei Haien dauernd nachwachsen], *Parexus*, *Entacanthus*, *Gyracanthus*, *Cheiracanthus*, *Mesacanthus*, *Ichnacanthus*; im Hunsrückschiefer Flossenstachel offenbar mehrerer Arten; Stachelänge bis 40 cm. Auch im höheren Devon und Karbon noch stark vertreten (z.B. *Acanthodes*, Devon bis U-Perm).

CHONDRICHTHYES: Schuppenfunde ab M-Caradoc (455 MA), erste Zähne ab U-Devon (418 MA), identifizierbare Arten ab Unterems (*Doliodus*). Nach Sepkowski-Datenbank Cladoselachida und Ctenacanthida ab Gedinne (Cladoselachida bis Famenne, Ctenacanthida bis Maastricht; Ctenacanthida stellen primitive **Euselachii** dar!).

2003 wurde schließlich der älteste artikulierte Knorpelfisch beschrieben, *Doliodus problematicus* aus dem frühen Ems von New Brunswick, Kanada; isolierte Zähne dieser Art sind auch älter und reichen vielleicht bis zur Siegen-Ems-Grenze (409 MA) zurück. Es handelt sich gleichzeitig um den ersten Hai mit Zahnfamilien, die in situ im Fossil vorhanden sind. Schon die frühen Haie wechselten also die Zähne analog modernen Haien. Neben *Doliodus* sind artikulierte Haiskelette bisher aus dem Oberems Südafrikas bekannt (*Pucapampella*) sowie aus dem Mitteldevon Boliviens (*Pucapampella*), Deutschlands (*Gladbachus adentatus*; ob. Givet) und Antarctica/Australien (*Antarctilamna prisca*).

Doliodus war hochgerechnet auf die normale Haianatomie 50 – 75 cm lang (23 cm Länge sind erhalten); die rechte Unterkieferseite enthielt 15, die linke 11 Zahnfamilien. Die Struktur der Zähne ähnelt einigen Xenacanthiformen, die Gattung wurde zu den Omalodontida gestellt.

Doliodus besitzt eine präcerebrale Fontanelle, die als Synapomorphie der Elasmobranchia gilt (Holocephali und alle Nicht-Knorpelfische haben keine solche Fontanelle!); das Neurocranium von *Doliodus* ist das älteste, bei dem je eine solche Fontanelle nachgewiesen wurde.

Die Brustflossen weisen – untypisch für Knorpelfische - am vorderen Rand Flossenstachel auf; bisher waren nur von basalen Knorpelfischen lediglich dorsale Flossenstachel bekannt; paarige, häutige Brustflossenstachel waren bisher nur von Placodermen, Acanthodiern und dem basalen Knochenfisch *Psarolepis* bekannt; da sie nun auch bei *Doliodus* (und fraglich bei *Antarctilamna*) nachgewiesen sind, handelt es sich offenbar um eine Synapomorphie aller Gnathostomata, die dann in allen Knochenfischen (außer *Psarolepis*), den Placodermen und den Knorpelfischen jeweils konvergent verloren gegangen ist. Bisher galt das Vorkommen großer paariger Flossenstachel an allen Flossen (außer Schwanzflosse) als Synapomorphie der Acanthodier, dies muss nun aber aufgegeben werden; die vermeintliche Monophylie der Acanthodier wird nunmehr nur noch durch ihre Schuppenhistologie aufrecht erhalten.

Die Umgebung des Fossils ist wahrscheinlich fluviatil, die Begleitfossilien deuten aber auf eine Lagunensituation, seltene Prasinophyten deuten auf eine Verbindung mit dem Meer. Es bleibt also offen, ob *Doliodus* ein Fluss- oder Meeresküstenbewohner war (Nat. 425, 501).

Paläozoische Ordnungen der Knorpelfische nach Sepkowski-Datenbank in der Reihenfolge ihres Erscheinens [nur marine Taxa!]:

- + inc. sed.: *Elegestolepis*: Silur (lt. Sepk.-Datensatz O-Silur, naA Llandovery)
- + inc. sed.: *Leonotus*: unt. Gedinne bis unt. Siegen
- + Cladoselachida: unt. Gedinne bis O-Famenne (im unt. Gedinne: *Iberolepis*, *Lunalepis*) (4 Gatt.)
- + Ctenacanthida: ob. Gedinne (*Aranzia*) bis Maastricht (!) (primitive Euselachii!)
- + Eugeneodontida: M-Devon bis unterste Trias
- + Copodontiformes: unt. Frasn bis O-Karbon (2 Gatt.)
- + Psammodontiformes: Famenne bis O-Karbon (3 Gatt.)
- + Symmoriida: Famenne bis O-Karbon
- + Orodontida: Famenne bis O-Perm
- + Coronodontida: nur O-Devon (3 Gatt.)
- + Petalodontida: Tournai bis O-Perm
- + Desmiodontida: Vise bis oberstes U-Karbon (2 Gatt.)
- Chimaeriformes: ab Vise (*Chimaera*, *Callorhynchus* ab O-Kreide)
- + Iniopterygia: oberstes U-Karbon bis O-Karbon
- + Chondrenchelyiformes: Tournai bis O-Karbon

Abgesehen von den Chimaeriformes (ab Vise) erschienen lt. Sepk. moderne Ordnungen erst ab Jura (Rajiformes: ab Toarc; Squaliformes: ab Tithon, Squatiniformes: ab Oxfordium, Carcharhiniformes: ab Bathon, Lamniformes: ab Tithon; Details s. Lias).

Kladogramm der Knorpelfische nach BENTON (2007), Zeitangaben nach BENTON:

- Holocephali (Devon-Karbon-Grenze bis rezent)*
 - ab jetzt: ELASMOBRANCHII
 - *Cladoselache* (O-Devon)**
 - Eugeneodontiformes (M-Karbon bis PTG) + Symmoriida (U- bis O-Karbon)
(aus einer Basis bzw. nicht aufgelöst)**
 - ab jetzt: EUSELACHII
 - Xenacanthiformes (unt. U-Karbon bis O-Trias)
 - Ctenacanthiformes (unt. U-Karbon bis O-Trias)

- Hybodontiformes (unt. U-Karbon bis U-Miozän)
ab jetzt: NEOSELACHII
- Galeomorphii (ab O-Perm: s. Natwiss. 95, 443, mit Synechodontiformes)
ab jetzt: SQUALEA
- Hexanchiformes
- Squaliformes (ab ob. Malm)
- Squatiniformes + Batoidea (ab ob. Malm)

- * von der Linie zu den Holocephali zweigen – nicht aufgelöst – ab: Chondrenchelyiformes und Iniopterygiformes (zusammen: Subterebranchialia)
- ** in einem anderen Kladogramm bei BENTON bilden die (Cladoselachidae + [Symmoriidae + {Falcatae + Stethacanthidae}]) ein Monophylum, das aus einer nicht aufgelösten Tetratomie an der Basis der Elasmobranchii hervorgeht: neben diesem Monophylum stammen aus dieser Wurzel die Eugeneodontiformes, die Petalodontiformes und die Euselachii.
Symmoriida = Symmoriidae + Falcatae + Stethacanthidae

Das obige Kladogramm beruht auf morphologischen Daten; nach molekularen Daten könnten (je nach Studie) die Galeomorphi paraphyletisch sein; Rochen scheinen nicht zu den Squalea zu gehören, sondern stellen nach molekularen Daten eine ganz basale, deutlich von den anderen rezenten Haien abgesetzte Gruppe (BENTON).

OSTEICHTHYES (ab Ludlow):

Strahlenflosser:

Nach nicht ganz sicher zuordnungsfähigen Funden im ob. O-Gotl. (sichere Taxa ab U-Devon!) erfolgt im Devon eine starke Ausbreitung; zunächst nur OO **Chondrostei (Knorpelganoiden)** mit der O der **Paläoniscen (Palaeonisciformes:** bis Wealden; Sepk.: bis Campan; noch 11 Gatt. im Jura, zwei in der Kreide: *Coccolepis*: Sinemur bis Berrias; *Asarotus*: Campan). Rezent sind die Chondrostei noch durch 8 Gattungen aus drei Familien vertreten:

--- Störe (Acipenseridae: *Acipenser*: ?O-Kreide, ab Eozän; Ordnung Störartige: Trias bis rez., naA ?Trias, Lias bis rez.; 1 – 6 m lang; sehr schwach verknöchertes Endoskelett);

--- Löffelstöre (Polyodontidae; bis 3 m lang; Planktonfiltrierer, wohl mit den Stören verwandt)

--- sowie Flösselhecht *Polypterus* (?Cenoman, ab Eozän); Polypteriformes ab Cenoman (Palaeont. 2002/03); ggf. eigene UKL (Brachiopterygii) außerhalb der Chondrostei (es wird unterschiedlich gehandhabt, ob man die Flösselhechte den Chondrostei zuordnet oder in eine eigene UKL stellt!). Polypteridae sind stark gepanzerte Fische in Flüssen und Seen des tropischen Afrika.

Die drei o.g. Gruppen stellen die „basalen (rezenten) Actinopterygii“, die beiden erstgenannten gehören zu den Chondrostei i.e.S., alle drei zusammen zu den Chondrostei i.w.S. (vgl. BENTON).

Die Sepk.-Datei weist folgende marine Taxa der Palaeonisciformes aus dem Silur und Devon aus: *Andreolepis*: unt. Ludlow; *Lophosteus*: ob. Silur; *Naxilepis*: Ludlow; *Ligulalepis*: Ludlow bis U-Devon; *Dialipina*: U-Devon; *Orvikuina*: Eifel bis Givet; *Moythomasia*: Eifel bis Famenne; *Stegotrachelus*: Eifel; *Mimia*: Frasn; *Osorioichthys*: ob. Devon; *Tegeolepis*: ob. Famenne. *Andreolepis* und *Lophosteus* wurden inzwischen als Stamm-Osteichthyes reklassifiziert, die Stellung von *Dialipina* zu den Strahlenflossern ist unsicher (Nat. 448, 583). Im Ems SO-Australiens *Ligulalepis* (AMF101607), die sowohl Merkmale von Strahlen- und Fleischflossern

wie Knorpelfischen und Placodermen verbindet und vorübergehend sogar als basalster Strahlenflosser angesehen wurde (Kladogramm s.u.; Details s. O-Gotlandium).

Gut erhaltene Strahlenflosser sind aber erst aus dem O-Devon bekannt (*Mimia*, *Moythomasia*);

Kladogramm der basalen Actinopterygii (BENTON 2007):

Ab jetzt: ACTINOPTERYGII

--- Cheirolepididae

--- **Polypteridae** + Guildayichthyidae (zusammen = Cladistia) (G.: Namur)

ab jetzt: ACTINOPTERI

--- Mimiidae

--- Stegotrachelidae (z.B. *Moythomasia*, O-Devon)

--- Ptycholepididae (z.B. *Ptycholepis*: Trias, Lias)

--- Amblypteridae (Karbon, Perm)

--- Redfieldiidae + (Amphicentridae + Dorypteridae) (R.: Trias, Lias;
A.: Karb.; D.: Perm)

--- Birgeriidae + **Chondrostei*** (B.: Trias, Lias; bis 2 m lang)

* Chondrostei: --- Chondrosteridae

Ab jetzt: ACIPENSERIFORMES

--- Acipenseridae (Störe)

--- Polyodontidae (Löffelstöre)

--- Palaeonisciformes

--- Saurichthyiformes

--- Pholidopleuriformes

--- Perleidiformes/Peltopleuriformes (nicht aufgelöst)

--- **Neopterygii**

Fleischflosser (Sarcopterygii): rez. 7 Arten in 4 Gattungen, ab ob. Ludlow (s. O-Gotlandium). Die „Quastenflosser“ erleben ihr Maximum im M- und O-Devon, die Lungenfische im O-Devon.

Stamm-Sarcopterygii:

Basaler Knochenfisch *Psarolepis* mit unklarer systematischer Stellung (vor der Dichotomie Fleisch-/Strahlenflosser oder bereits ein echter basaler Fleischflosser ?) im ob. Silur Chinas und Vietnams und unteren Devon. Details s. O-Gotlandium. Nach modernen kladistischen Untersuchungen handelt es sich bei *Psarolepis* um einen Stammgruppen-Sarcopterygier. Dipnomorpha sind erst ab ob. Gedinne nachweisbar, Dipnoi ab Siegen (*Uranolophus* u.a.).

Weitere Stamm-Sarcopterygier sind *Achoania* und *Meemannia* aus dem ob. Gedinne Chinas (s.u.); *Meemannia* gilt als das basalste Taxon, gefolgt von *Psarolepis* und *Achoania*. Schon etwas höher steht *Styloichthys*, ebenfalls aus dem ob. Gedinne Chinas, knapp unterhalb der Dichotomie in Tetrapodomorpha und Dipnomorpha. Details:

2001 wurde ein primitiver Sarcopterygier aus dem ob. Lochkov (ob. Gedinne) Chinas beschrieben (*Achoania*), der bemerkenswerterweise ebenfalls einen „Opticusstiel“ (eye stalk) aufwies (ebenso wie *Psarolepis*) und kladistisch zwischen *Psarolepis* und den höheren Sarcopterygiern steht. „Augenstiele“ waren bisher nur von Chondrichthyes und Placodermen bekannt, konnten aber an einem neuen Exemplar von *Psarolepis* nachgewiesen werden sowie bei AMF101607 (*Ligulalepis*)

aus dem Ems von Australien; die beiden letztgenannten verbinden Merkmale von Sarcopterygiern und Actinopterygiern. Der Augenstiel ist offenbar ein allgemeines Merkmal von Gnathostomen, das bei frühen Knochenfischen – sowohl der Fleisch- wie der Strahlenflosserlinie – noch erhalten war und erst sekundär in beiden Linien verschwand.

Der Opticusstiel ist ein knorpeliger Stab, der den Augapfel gegen das Interorbitalseptum abstützt. Fossil ist nicht der Stab selbst erhalten, sondern eine tiefe Grube in der Seitenfläche des vorderen Gehirnschädelabschnitts (interorbitales Septum), das die beiden Augäpfel voneinander trennt.

Kladistisch ist *Achoania* die Schwestergruppe aller anderen Sarcopterygier, *Psarolepis* von (*Achoania* + alle anderen Sarcopterygier). *Psarolepis* und *Achoania* stellen damit Stammsarcopterygier dar, und ihre anscheinend non-osteichthyiden Merkmale (Augenstiel, placodermenartiger Schultergürtel usw.) sind offenbar später reduzierte gemeinsame Merkmale der frühen Knochenfische. *Dialipina*, ein vermeintlicher früher Actinopterygier, hatte ebenfalls einen *psarolepis*-artigen Schultergürtel.

Insgesamt belegen *Psarolepis*, *Achoania* und *Ligulalepis*, dass die frühen Knochenfische placodermenähnlicher waren als bisher angenommen, was Auffassungen unterstützt, die Placodermen seien die Schwestergruppe der Knochenfische (und damit relativ hoch innerhalb der Gnathostomata stehend) und *nicht* die primitivsten kiefertragenden Fische.

Gleichzeitig ermöglichen die Funde auch eine bessere zeitliche Gliederung der Diversifikation der frühen Knochenfische: Stammsarcopterygier (*Psarolepis*, *Guiya*) sind bisher aus dem ob. Ludlow und Pridoli bekannt, drei Stammsarcopterygier (*Psarolepis*, *Achoania*, *Meemannia*) und drei basale Dipnomorpha (*Powichthys*, *Youngolepis*, *Diabolepis*) aus dem Gedinne; dies deutet auf eine rasche Diversifikation der Sarcopterygier um die Silur-Devon-Grenze herum. Zwischen dem Abzweig der Linie zu den Coelacanthiden und jener zu (Lungenfischen+Tetrapoden) kann daher nur ein kurzes Zeitintervall liegen, und dies erklärt die molekularkladistischen Probleme mit der Positionierung dieser drei Taxa.

Die Sarcopterygier sind offenbar in China entstanden, stammen doch sowohl die frühesten bisher bekannten Mitglieder der Sarcopterygierstammgruppe (*Psarolepis*, *Achoania*, *Meemannia*, *Guiya*) sowie zwei der vier ältesten Dipnomorpha aus Yunnan (Südchina). Auch der früheste und kladistisch basalste Tetrapodomorphe (*Kenichthys*) stammt aus dem oberen Ems von Yunnan/China (Schwestergruppe von *Osteolepis* + allen anderen Tetrapodomorpha). (Nat. 410, 81). Leider sind von *Kenichthys* nur isolierte Schädel- und Hautknochen bekannt; es gibt keine Erkenntnisse zum Bau der paarigen Flossen, Schulter-/Beckengürtel, Kiemenbögen und Gesamtkörperform. *Kenichthys* ist das basalste Taxon, in dem interne Nasenöffnungen (Choanen) vorgefunden wurden; diese Schlüsselinnovation der Tetrapoden muss also schon im Ems entstanden sein.

Kladogramm (Nat. 410, 83):

```

--- Außengruppe: Acanthodier
  --- Placodermen (Dicksonosteus)
    ab jetzt: OSTEICHTHYES
  --- Ligulalepis + [Cheirolepis + (Mimia + Moythomasia)] Actinopterygier
    (L = Ems; Ch. = M-Devon; Mimia = O-Devon, Moyth. = M/O-Devon)
  ab jetzt: SARCOPTERYGIER
  --- Psarolepis Stammgruppen-Sarcopterygier (Pridoli, Gedinne)
  --- Achoania Stammgruppen-Sarcopterygier (ob. Gedinne)
    ab jetzt: KRONENGRUPPEN-SARCOPTERYGIER
  
```

- *Onychodus* + Coelacanthiden (z.B. *Diplocercides*, *Miguashaia*) (Coel. ab U-Devon)
- Dipnomorpha*
 - ab jetzt: TETRAPODOMORPHA
 - *Kenichthys* (ob. Ems)
 - *Osteolepis*
 - *Eusthenopteron* (ad Tristichopteridae)
 - *Panderichthys* + *Ichthyostega*

* Kladogramm der Dipnomorpha:

- (*Glyptolepis*: Givet, unterstes Frasné + *Porolepis*: Siegen, unt./mittl. Ems)
- *Powichthys* (ob. Gedinne)
 - *Youngolepis* (ob. Gedinne, unt. Siegen)
 - *Diabolepis* (ob. Gedinne)
 - ab jetzt: DIPNOA
 - *Dipterus* + *Uranolophus* + (*Dipnorhynchus* + *Speonesydrion*)
 - U.+S.: mittl./höheres Siegen; *Dipnorrh.*: Ems; *Dipterus*: Givet

zeitliche Verbreitung der wichtigsten Taxa (Nat. 410, 83):

- *Psarolepis* (ob. Pridoli, Lochkov)
- *Achoania* (ob. Lochkov)
 - [*Onychodus* + (*Diplocercides* + *Miguashaia*)] alle unt. Frasné
 - *Dipnomorpha (s.oben, ab oberes Gedinne)
 - *Kenichthys* (ob. Ems)
 - *Osteolepis* (unt./mittl. Givet)
 - *Eusthenopteron* (oberstes Givet, unt. Frasné)
 - *Panderichthys* (oberstes Givet/Frasné-Grenze)
 - *Ichthyostega* (höheres Famenne)

Weitere Erkenntnisse erbrachte ein weiterer primitiver Fleischflosser aus dem ob. Lochkov der Yunnan-Provinz, *Styloichthys changae*. Der Fisch besaß ebenfalls einen Augenstiel und ansonsten eine Merkmalskombination, wie man sie in der Nähe des letzten gemeinsamen Vorfahren der Dipnomorpha und Tetrapodomorpha erwartet. *Styloichthys* schließt damit die Lücke zwischen Stammgruppen-Sarcopterygiern wie *Psarolepis* und *Achoania* einerseits und den basalen Dipnomorpha und Tetrapodomorpha andererseits, von denen er sich u.a. durch das Vorhandensein des Augelstiels unterscheidet (der bei Dipno- und Tetrapodomorpha fehlt, aber bei basalen Knochenfischen wie *Psarolepis*, *Achoania*, *Ligulalepis* nachweisbar ist).

Styloichthys ähnelt in jeweils spezifischer Weise *Youngolepis* (basaler Dipnomorph), einige Merkmale sind intermediär zwischen letztgenanntem und *Psarolepis/Achoania*, daneben ähnelt *Styloichthys* aber auch (in geringerem Umfang) *Powichthys* (basaler Dipnomorph) und *Kenichthys* (basaler Tetrapodomorph).

Kladistisch steht *Styloichthys* am wahrscheinlichsten basal zu (Dipnomorpha + Tetrapodomorpha), gefolgt (mit abnehmender Wahrscheinlichkeit) basal zu den Tetrapodomorpha allein, innerhalb der Dipnomorpha, basal zu den Dipnomorpha allein. In der Zusammenschau der kladistischen Analyse und Einzelmerkmale wie Augenstiel, postorbitale Pila und großporiges Kosmin steht *Styloichthys* aber am ehesten als Stammgruppe der Tetrapodomorpha + Dipnomorpha direkt unter dem letzten gemeinsamen Vorfahren der beiden letztgenannten Gruppen (der den Augenstiel verloren haben muss). Der Augenstiel muss unabhängig davon auch in der Linie verloren gegangen sein, die zu den Coelacanthiden und Onychodonten führt, also 2 x unabhängig voneinander.

Bemerkenswert ist, dass das Vorkommen von *Styloichthys* und *Youngolepis* im ob. Lochkov belegt, dass sich Tetrapodomorpha und Dipnomorpha sehr rasch aus ihrem gemeinsamen Vorfahren entwickelten. Während das Hautknochenskelett und die Unterkiefer von *Styloichthys* die Entwicklungsstufe von Tetrapodomorpha und Dipnomorpha erreichten, behielt das Endocranium eine Mischung von Merkmalen, wie man sie teils in *Psarolepis/Achoania* (Basale Stammgruppensarcopterygier), teils bei basalen Tetrapodo- und Dipnomorpha findet. Die Veränderungen der Hautknochen und des Unterkiefers gingen somit den Veränderungen des Endocraniums voraus.

Das intrakranielle Gelenk ging in der Linie zu den Lungenfischen nach dem Abzweig der Porolepiformes (vor *Youngolepis*) verloren; die Porolepiformes und basale Tetrapodomorpha besaßen noch das Gelenk, das dann auch beim Übergang zu den frühen Tetrapoden verloren ging.

Latimeria ist der letzte lebende Vertebrate, der noch ein intrakraniales Gelenk aufweist (d.h. das Neurocranium ist unterteilt in einen vorderen, ethmosphenoidalen und einen hinteren, otoccioitalen Teil, getrennt durch das intrakraniale Gelenk; bei Lungenfischen und frühen Tetrapoden fusionierten die beiden Teile; das intrakraniale Gelenk ging verloren).

Porolepiform-artige Merkmale der Rhizodonten (kurze Schnauze, weit entfernt stehende Augen, extratemporale Knochen) sind ebenso wie Ähnlichkeiten zwischen *Youngolepis*, *Powichthys*, *Diabolepis*, Porolepiden und frühen Osteolepiden primitive Merkmale der Dipnomorpha und Tetrapodomorpha (Nat. 418, 767).

Kladogramm (Nat. 418, 767-769):

--- Actinopterygier

ab jetzt: SARCOPTERYGII:

--- *Psarolepis* (oberstes Silur bis ob. Lochkov) (Stammgruppen-Sarcopterygier)

--- *Achoania* (ob. Lochkov) (Stammgruppen-Sarcopterygier)

--- Coelacanthiformes (Nachweis ab Unterdevon)

--- *Styloichthys* (ob. Lochkov)

--- fiktiver letzter gemeinsamer Vorfahr von Tetrapodomorpha + Dipnomorpha;
Augenstiel vorhanden

Dichotomie:

a) *Kenichthys* (Ems) + Tetrapoden (=Tetrapodomorpha)

b) Dipnomorpha:

--- Porolepiformes (Lochkov-Siegen-Grenze bis O-Devon) +
Powichthys (Lochkov)

--- *Youngolepis* (unt. Lochkov – mittl. Siegen)

--- *Diabolepis* (ob. Lochkov)

--- Lungenfische (ab ob. Lochkov)

Im Jahr 2006 wurde dann schließlich der bisher basalste Sarcopterygier (*Meemannia eos*) aus dem ob. Lochkov der Yunnan-Provinz Chinas beschrieben, der die morphologische Lücke zwischen basalen Actinopterygiern (wie *Dialipina*, fraglich: *Ligulalepis*) und basalen Sarcopterygiern (wie *Psarolepis*, *Achoania*) verkleinert und den Modus zeigt, wie die Sarcopterygier die Kosmin-Bedeckung der Hautoberfläche entwickelten. *Meemannia* besitzt ein strahlenflosserartiges Schädeldach sowie eine kosminartige Hautbedeckung, wobei ein Netzwerk aus Poren und Kanälen (wie bei verschiedenen fossilen Sarcopterygiern) kombiniert wird mit darüber liegenden

(mehrschichtigen) Lagen aus Odontoden und Schmelz (wie bisher nur von Actinopterygiern und Acanthodier bekannt). *Meemannia* belegt nun, dass sich die Kosminschicht der Sarcopterygier schrittweise entwickelte durch die Entstehung des Poren-Kanal-Netzwerks, gefolgt von der anschließend entwickelten Fähigkeit, vorausgehende Schichten von Odontoden und Schmelz zu resorbieren (Kosmin findet sich nicht mehr bei rezenten Vertebraten, ist aber unter fossilen Sarcopterygiern weit verbreitet. In Kronengruppen-Sarcopterygiern weist das Kosmin nur eine einzige Schicht von Odontoden und Schmelz auf; vor der Ablagerung einer neuen Kosminschicht wird diese Schicht resorbiert, woraufhin darüber eine neue Odontoden/Schmelz-Schicht abgelagert wird). Auch *Psarolepis* und *Styloichthys* weisen noch mehrere Schichten von Odontoden/Schmelz auf, aber weniger häufig als *Meemannia* und regional unterschiedlich als Indiz für beginnende Resorptionsprozesse.

Meemannia stellt einen möglichen Morphotyp für den letzten gemeinsamen Vorfahren von Strahlen- und Fleischflossern dar.

Kladogramm:

- Acanthodier
- *Dicksonosteus*
- ab jetzt: OSTEICHTHYES
- Actinopterygii:
 - intern: --- Dialipina + ? Ligulalepis
 - Cheirolepis (MD)
 - Osorioichthys + ? Ligulalepis (2. mögliche Position)
 - Howqualepis
 - Moythomasia + Mimia
- ab jetzt: SARCOPTERYGII
 - Meemannia (ob. Ged.)
 - Psarolepis (Pridoli, Ged.)
 - Miguashaia + Onychodus (beide unt. Frasne) (Linie der Coelacanthiformes)
 - Styloichthys (ob. Ged.)
 - Kenichthys (ob. Ems) (Tetrapodomorpha)
 - Powichthys (Ged.)
 - Youngolepis + Diabolepis (beide ob. Ged.)

Meemannia ermöglicht die Interpretation von Merkmalen basaler Mitglieder der Fleisch- und Strahlenflosser: die scheinbare Trennung des rostralen Anteils des Schädels vom Rest des Schädels (wie *Dialipina*, *Meemannia*), *psarolepis*-artige endokraniale Merkmale in *Ligulalepis* und *Meemannia*, das actinopterygierartige Schädeldach (*Meemannia*, *Dialipina*, andere Strahlenflosser) und die Auflagerung von Schmelz-Odontoden-Schichten (*Meemannia*, *Andreolepis*, *Psarolepis*, *Styloichthys*) müssen jetzt als basale Merkmale der Knochenfische insgesamt betrachtet werden, die in dem letzten gemeinsamen Vorfahren der beiden Linien schon vorhanden waren. Die Entwicklung von Kosmin erfolgte dann schrittweise, zunächst durch Bildung eines Poren-Kanal-Netzwerks in *Meemannia*, gefolgt von zunehmender Fähigkeit, zuvor abgelagerte Schmelz-Odontoden-Schichten zu resorbieren (beginnend bei *Psarolepis* und *Styloichthys*). (Nat. 441, 77)

Coelacanthiformes:

Bei den „Quastenflossern“ erscheint die rez. O **Coelacanthiformes = Actinist(i)a**, die Schwestergruppe der Rhipidistier. Selbst *Latimeria* zeigt bei der Bewegung der Brust- und Bauchflossen eine bemerkenswerte "Vierfüßerkoordination" (Kreuzgang der Flossen), die den Vorfahren der Tetrapoden den Gang ans Land erleichtert haben dürfte. *Latimeria* kann durch einen plötzlichen Schlag der Schwanzflosse sehr schnell beschleunigen, was als primitives Verhaltensmuster gilt und für alle Knochenfische typisch ist. Im M-Devon erreichten die „Quastenflosser“ bereits ihr absolutes Maximum (nur minimaler Rückgang zum O-Devon, gewisse Renaissance in U- und O-Trias), die Lungenfische ieS. erst im O-Devon. Die

Coelacanthen galten bis zum Jahr 2006 erst ab ob. M-Devon nachweisbar; im Jahr 2006 wurde dann aber ein einzelner Unterkieferknochen (Dentale) aus 407 – 409 MA alten Schichten (entspricht etwa Übergangsbereich ob. Siegen/unt. Ems) aus Australien berichtet (Biol. Lett. 2, 443). Dies ist der älteste Nachweis eines Coelacanthiformen.

Die Actinistia (Coelacanthiformes) gelten primär als Süßwasserbewohner, von denen erst im Laufe der Trias einige ins Meer übergingen. Ihre Schwimmblase verlor die Lungenfunktion; sie verknöcherte.

Die in der Nähe der Coelacanthiformes stehenden **Onychodontiformes** erscheinen im Lochkov, Maximum im M-/O-Devon, Aussterben im O-Devon.

Dipnomorpha/Dipnoi/Lungenfische:

Porolepiformes (Auftreten an der Gedinne-Siegen-Grenze): große, runde Schuppen; lange zugespitzte Brustflossen mit stärker betonten muskulösen Anteilen als Osteolepiformes. Hoher Körper, kurzer Schädel. Stark gefaltete Zähne waren über einen Knochenzapfen, der in die Pulpenhöhle hineinragt, fest mit dem Kiefer verbunden (BENTON).

Ältester **Lungenfisch**: *Uranolophus* und *Speonesydrium* (beide Siegen). *Dipnorhynchus* (Ems, 90 cm, Gaumen mit Schädel verschmolzen wie bei Tetrapoden; zahnähnliche Reibflächen auf Gaumen und Unterkiefer).

Im Givet dann *Dipterus* (bis O-Devon, 35 cm, Bezahnung wie bei rez. Lungenfischen: ein Paar großer dentinbedeckter Kauplatten in der Mitte des Gaumens; aber auch noch mehrere verstreut sitzende kleine zahnartige Strukturen vor den Platten; moderne Lungenfische weisen nur noch die paarigen Kauplatten auf), dem rez. *Neoceratodus* äußerlich sehr ähnlich.

In der weiteren Entwicklung der Lungenfische nach dem Devon entwickelten sich die Kauplatten immer mehr zu einem Brechergebiss aus einem hypermineralisierten Dentintyp; Körperform und Schwanzflosse wurden zunehmend symmetrisch, in den modernen Gattungen wurden schließlich die knöchernen Anteile im Skelett weitgehend reduziert; Schädel und Teile der Wirbelsäule nur noch knorpelig ausgebildet; äußere Knochenplatten auf dem Schädel reduziert und dünner. Moderne Lungenfische können sich mühsam über trockenes Land bewegen, um neue Tümpel zu suchen; *Protopterus* kann lange Sommer in einer Trockenstarre überleben, nachdem er eine flaschenförmige Grube in den Schlamm gegraben und diese mit einer Schleimschicht ausgekleidet hat, die den Körper länger feucht hält. Die Stoffwechselrate wird reduziert. Ichnofossilien weisen auf entsprechendes Verhalten bereits bei Lungenfischen in Devon und Trias (BENTON 2007).

Die Lungenfische waren anfangs rein marin und sind erst ab dem Karbon auch im Süßwasser vertreten. Die Porolepiformes (ab Gedinne-Siegen-Grenze) stellen bereits einen basalen Seitenzweig auf der Linie zu den Lungenfischen.

Rez. Lungenfische: 6 Arten; *Neoceratodus* (*Ceratodus*: U-Trias bis O-Kreide, *Neoceratodus* z.T. als Untergatt. von *Ceratodus* aufgefasst, 1 Art, Australien; die Gattung ist seit der Kreide in Australien nachweisbar; die rezente Art *Neoceratodus forsteri* ist nach KEMP und MOLNAR 1981 aus der U-Kreide Australiens nachgewiesen!); *Protopterus* (ab Oligozän, vier Arten in Afrika), *Lepidosiren* (?Olig., ab Miozän, 1 Art, Südamerika), allesamt Süßwasserfische. *Protopterus* und *Lepidosiren* werden in eine eigene Familie (Lepidosirenidae) gestellt. *Ceratodus* ist dabei der altertümlichste der rezenten Lungenfische und sieht wie paläozoische Lungenfische aus: große, massive Rundschuppen; paarige Flossen als typische beschuppte Quastenflossen mit einem zentralen Achsenstab und zweiseitig angeordneten Flossenstrahlen ausgebildet (im Gegensatz zu normalen Fischflossen mit einseitig angeordneten Flossenstrahlen). Schwanzabschnitt von Flossensaum gesäumt. Skelett vorwiegend knorpelig, anstelle

der knöchernen Wirbelsäule persistiert die elastische Chorda dorsalis lebenslang. Darm als Spiraldarm zur Oberflächenvergrößerung. Im Gebiss, Art der Beschuppung und dem Bau der paarigen Flossen entspricht der rezente australische Lungenfisch dem triassischen *Ceratodus*. Nur 1 Lunge. Fam. Ceratodidae.

Der Ceratodus-Bauplan (Flossenbau, Verschmelzen der unpaarigen Flossen zu einem einheitlichen Flossensaum) entstand bereits im oberen Paläozoikum, z.B. *Uronemus* aus dem Perm.

Die Lepidosirenidae besitzen dagegen einen aalartigen verlängerten Rumpf mit kleinen, in die Haut eingebetteten Schuppen; paarige Flossen fast völlig zu fadenförmigen biegsamen Stäben umgewandelt. 2 Lungensäcke. Sie sind durch den aalartigen Körper, die zu Fäden rückgebildeten paarigen Flossen, die starke Rückbildung des Schuppenkleids und durch die aus besonders hartem Petro-Dentin bestehenden Zahnplatten weit vom Lungenfisch-Typ der Triaszeit abgeleitet und können daher nicht als lebende Fossilien bezeichnet werden; sie unterscheiden sich auch in der Lebensweise gänzlich von *Neoceratodus*; letzterer ist zeitlebens auf Gewässer (Flüsse) angewiesen; die Lepidosirenidae können Trockenzeiten in Schleimkokons, die in Schlammhöhlen angelegt werden, überdauern, dabei Atmung über einen Luftkanal an der Oberseite des Kokons, der sich bei Regenfällen auflöst und die Tiere freigibt. Die engere Verwandtschaft von *Protopterus* und *Lepidosiren* hängt damit zusammen, dass Afrika und Südamerika bis zur Mittelkreide miteinander verbunden waren. Schon im Perm waren Lungenfische in der Lage, Trockenzeiten zu überdauern (*Gnathorhiza*, USA), allerdings nicht eingerollt in einem Kokon wie die Lepidosirenidae, sondern sie gruben sich wegen ihres nicht (!) aalartig verlängerten Körpers aufrecht in den weichen Schlamm; vermutlich schützte sie dann ebenfalls ein Schleimkokon. Wegen der Lungensäcke, die Luftatmung ermöglichten, waren Lungenfische für eine derartige Lebensweise (die vermutlich bei den Lepidosirenidae konvergent erneut entstanden ist) prädestiniert. (THENIUS 2000).

Die paläozoischen Lungenfische (z.B. *Dipterus* und *Dipnorhynchus* im Givet bzw. Ems) gehören zur O Dipteri (U-Devon bis O-Perm), die jüngeren (ab U-Trias) zur O Ceratodi. Bereits im Devon finden sich typische Grabgänge von Lungenfischen, die sich in den Schlamm von austrocknenden Seen eingruben und dort inkapselten. Marine Dipteriformes werden nach Sepkowski nur vom Gedinne bis Famenne angegeben, danach offenbar dann nur noch im Süßwasser.

Früher galten Lungenfische als Außengruppe der Quastenflosser, die sich ihrerseits in die Coelacanthen (bis rez.) und Rhipidistier (Stammgruppe der Tetrapoden, sonst ausgestorben) aufteilten. Früher fasste man alle übrigen Sarcopterygia, die nicht zu den Lungenfischen gehörten, zu den Rhipidistia zusammen: Porolepiformes, Onychodontida, Rhizodontida, Osteolepiformes, Tristichopteridae, Panderichthyida.

Nach neueren Fossilfunden (insbesondere *Diabolepis*, ein Rhipidistier, der Eigenschaften von Lungenfischen und den im U-Devon erscheinenden Porolepiformes verbindet) werden heute die Lungenfische als Untergruppe der Rhipidistier (die dadurch bis rez. fortzuführen sind) betrachtet, während die Coelacanthiformes (mit *Latimeria*) die Außengruppe darstellen. Dadurch sind Lungenfische mit den Tetrapoden näher verwandt als *Latimeria* (was auch molekularkladistische Studien mit 12S und 16S rRNA belegen, vgl. Nat. 363, 501) und außerdem nicht mehr eine separate Gruppe neben den Quastenflossern, sondern eine Unterabteilung der Rhipidistier innerhalb der Quastenflosser. Der neue Stammbaum, über den etwa 1990 Konsens erzielt wurde, sieht folgendermaßen aus:

Außengruppe: **Actinopterygii**

Ab hier: **Sarcopterygii**

1. Abzweigung: Coelacanthiformes, *Latimeria* (Coelacanthiformes ab Unterdevon)

Ab hier: **Rhipidistier**

2. Abzweigung zu den Lungenfischen, dabei zweigen folgende Seitenäste ab:

2a) **Porolepiformes** (Gedinne-Siegen-Grenze bis O-Dev.) (= Porolepimorpha)

2b) *Youngolepis* (ob. Gedinne/unt. Siegen)

2c) *Diabolepis* (ob. Gedinne)

2d) Lungenfische ieS. (= Dipnoi) (ab ob. Gedinne, naA ab Siegen)

ab jetzt: Tetrapodomorpha

3. Abzweigung der Rhizodontimorpha

4. Abzweigung der **Osteolepimorpha** (ab Mitteldevon)
5. *Panderichthys*, *Elpistostege*
6. Tetrapoden.

Die basälere Position von *Latimeria* (und die Schwestergruppenbeziehung von Lungenfischen und Tetrapoden) konnte durch die Analyse des kompletten Genoms von *Latimeria* inzwischen eindeutig bestätigt werden (Nat. 496, 311). Gleichzeitig zeigte sich dabei, dass der Landgang vor allem von genetischen Veränderungen (einschl. regulierender Genomelemente) in den Bereichen Immunsystem (Landvertebraten waren mit neuen Pathogenen konfrontiert!), N-Ausscheidung (Fische geben das giftige Ammoniak direkt an die Umwelt ab, Landtiere machen daraus in der Leber ungiftigen Harnstoff; dadurch starker Selektionsdruck auf das dafür verantwortliche Enzym beim Übergang zum Landleben), Entwicklung von Flossen, Schwanz, Ohren, Gehirn und Riechen begleitet war. Riechen war wohl beim Landleben wichtig, um flüchtige chemische Verbindungen in der Luft genau identifizieren zu können.

Bei Landtieren sind 11 Gene verloren gegangen, die Fische zur Bildung der Flossen benötigen. Stattdessen entstanden neue regulatorische Elementen zu Genen, die jetzt die Gliedmaßen ausbilden. Diese veränderten sich in der weiteren Evolution der Tetrapoden nicht mehr wesentlich. Schon das Genom von *Latimeria* verfügt über solche regulatorischen Sequenzen (Genschalter) im Sinne einer Präadaptation ans Landleben; sie erhielten bei Landtieren dann neue Funktionen.

Latimeria besaß noch keine IgM-Gene, stattdessen IgW (letztere finden sich sonst nur bei Lungenfischen und Knorpelfischen; sie entstanden wohl in einem Vorfahr der Gnathostomata und gingen in Teleostiern und Tetrapoden konvergent verloren).

Die Evolution der Proteine verlief bei *Latimeria* langsamer als bei Lungenfischen und Säugetieren (0,89 : 1,09 : 1,21); seit Abzweig der Tetrapoden ist die Substitutionsrate in der Linie zu *Latimeria* nur etwa halb so hoch. Ursachen für die langsame genomische Evolution dürften das stabile Habitat und das Fehlen von Fressfeinden über lange Zeitperioden hinweg gewesen sein.

Komplette Genomanalysen von Lungenfischen, die den Tetrapoden ja noch näher stehen, sind aufgrund ihrer extremen Genomgröße von 50 bis 100 Gb in absehbarer Zeit nicht zu erwarten. (Nat. 496: 311).

Tetrapodomorpha:

Kenichthys (ob. Ems Chinas; basalster und ältester Tetrapodomorphe) zeigt ein Zwischenstadium hinsichtlich der Entstehung der Choanen (= intere Nasenöffnung; Verbindung zwischen Nasenhöhle und Munddach; Schlüsselmerkmal des Atmungssystems der Tetrapoden).

Üblicherweise haben kiefertragende Fische externe vordere und hintere Nasenöffnungen, d.h. durch die vordere äußere Nasenöffnung strömt das Wasser in die Nasenhöhle hinein, durch die hintere externe Nasenöffnung strömt es aus, aber ohne Verbindung zwischen Nasen- und Mundhöhle. Tetrapoden und Lungenfische haben dagegen (homolog) Choanen entwickelt, d.h. die hintere externe Nasenöffnung wurde in den Mund in den Bereich der Maxillafortsätze (Tetrapoden) bzw. des Gaumens (Lungenfische) verlegt. Basale Sarcopterygier haben noch die primitive Form (vordere und hintere Nasenöffnung extern), basale Stammtetrapoden bereits voll entwickelte Choanen. Sowohl innerhalb der Dipnomorpha wie innerhalb der Tetrapodomorpha entwickelten sich unabhängig voneinander Choanen. Der basalste Tetrapodomorphe *Kenichthys* zeigt hierbei ein Übergangsstadium; die hintere Nasenöffnung mündet hier zwischen Prämaxilla und Maxilla und trennt die beiden Knochen voneinander; sie stellte bei ihm eine Öffnung in der Oberlippe dar. Die Verlagerung der hinteren externen Nasenöffnung nach ventral in die Oberlippe führte bei *Kenichthys* zur Trennung von Maxilla und Prämaxilla; noch vor der Abzweigung der Rhizodontiden (die

nur noch die vordere externe Nasenöffnung besaßen, also „innen“ schon echte Choanen hatten) nahmen Maxilla und Prämaxilla lateral der hinteren Nasenöffnung wieder Kontakt miteinander auf (wodurch die Choane entstand). In der menschlichen Entwicklung ist die Nasenhöhle initial zum Oberkiefertrand geöffnet; diese Öffnung schließt sich dann dadurch, dass der zentrale Fortsatz (aus dem die Prämaxilla entsteht) und der Fortsatz, aus dem die Maxilla entsteht, aufeinander zuwachsen und miteinander fusionieren; wird dieser Prozess gestört, entsteht eine Lippenspalte, die damit den Entwicklungsstand von *Kenichthys* repräsentiert. Die Verwachsung der zentralen und (seitlichen) maxillären Fortsätze in der Embryonalentwicklung rekapituliert die Wiederherstellung des Prämaxilla-Maxilla-Kontaktes, die zwischen *Kenichthys* und dem Abzweig der Rhizodontiden erfolgte. Lippen- und Gaumenspalten sind mit Störungen der Expression bestimmter inzwischen identifizierter Gene assoziiert, die das Wachstum der zentralen und der lateralen (maxillären) Fortsätze ebenso wie die Auflösung des Epithels an den Kontaktstellen (als Voraussetzung für die Fusion) steuern.

Dies zeigt gleichzeitig, dass die Entstehung der Choanen nicht plötzlich, sondern gradualistisch verlief, und der Entwicklung der Beine und anderen Tetrapodenmerkmale vorausging. Da die Choanen schon so früh entwickelt waren, konnte ihre initiale Funktion nicht mit der Atmung in der Luft in Zusammenhang stehen.

Bei Lungenfischen liegt die hintere Nasenöffnung im Gaumenbereich; sie ähnelt oberflächlich den Choanen. Die Dipnomorpha *Youngolepis* und *Diabolepis* haben ventral positionierte hintere Nasenöffnungen nahe der Lippe, bei *Diabolepis* (direkte Schwestergruppe der Lungenfische, kladistisch höher stehend als *Youngolepis*) liegt die Öffnung lateral der Prämaxilla und somit bereits palatinal wie bei den späteren Lungenfischen, nur eben noch relativ weit vorn im Lippenbereich und insofern noch nicht „intern“; strenggenommen handelt es sich noch um externe Nasenöffnungen. Bei Lungenfischen werden die inneren Nasenöffnungen nicht als Choanen bezeichnet, was zu ihrer homologen Entwicklung zu den echten Choanen der Tetrapodomorpha passt.

Eventuell ist also die ventrale Verlagerung der hinteren Nasenöffnung in den Bereich der Lippe eine Synapomorphie der Dipnomorpha + Tetrapodomorpha (d.h. bis zu diesem Punkt gemeinsame Entwicklung in den gemeinsamen Vorfahren), nur das weitere Schicksal der Öffnung verlief dann unterschiedlich: die Verschiebung zum Gaumen hin erfolgte bei den Tetrapodomorpha durch Aufbrechen des Maxilla-Prämaxilla-Bogens, bei den Dipnomorpha durch Verlust dieses Bogens und Einrollen der Lippe (Nat 432, 94 + 23).

Evolution des Sehvermögens:

Die Vergrößerung der Augen (Verdreifachung) und Lageänderung (von den Kopfseiten auf die Kopfoberseite) erfolgte lange bevor sich die Flossen zu Beinen umwandelten. Man vermutet daher, dass diese Fische – vor der dauerhaften Etablierung des Landlebens – wie Krokodile jagten, indem sie mit ihren Augen auf der Kopfoberseite aus dem Wasser schauten. In der Luft konnten sie viel weiter blicken als im Wasser, und dieser Weitblick selektierte dann zugunsten größerer Augen. So konnten sie wirbellose Beutetiere an Land entdecken, was dann einen Selektionsfaktor zugunsten von Beinen darstellte – zunächst für kurze Abstecher an Land, später für dauerhaftes Landleben.

Simulationen zeigten, dass eine Vergrößerung der Augen für Unter-Wasser-Sehen kaum einen Nutzen gebracht hätte, ganz im Gegensatz zum Sehen in der Luft. Dies spricht für einen zunächst krokodilartigen Lebensstil im Wasser. Die Kombination aus (1) Zunahme der Augengröße und (2) Sehen in Luft (statt Wasser) führte zu einer Vergrößerung des übersehbaren Raumes um den Faktor 1.000.000. Neben der Evolution der Beine dürfte das verbesserte Sehvermögen auch eine Weiterentwicklung des Nervensystems ausgelöst haben, da nach Sichtung einer potenziellen Beute an Land viel komplexere Entscheidungen zu fällen waren (PNAS 114: E2375).

Fischfauna der Hunsrückschiefer: insgesamt 13 Arten (Stand 1997)
Heterostraci: *Drepanaspis gemuendensis* (bis 45 cm) mit „Lutschmund“ zum Abweiden von Algen und Kleinstlebewesen

Acanthodii: *Machaeracanthus*, Acanthodierstacheln bis 40 cm Länge und hoher Diversität sprechen für hohe Artenzahl und Gesamtkörperlängen von > 2 m

Placodermi:

Arthrodiri: *Gemuendenaspis*, *Hunsrueckia*, *Lunaspis*, *Stuertzaspis*, *Tityosteus* (2,5 m lang!)

Rhenanida: *Gemuendina* (bis 1,1 m Länge; rochenförmig), *Stensioella*, *Pseudopetalichthys*,

Nessariostoma, *Paraplesiobatis*

zusätzlich (s. PROBST 2002): Lungenfisch *Dipnorhynchus lehmanni*

Gesamtfauna des Hunsrückschiefers:

Tiere: 264 Arten und Unterarten (Stand 1997); 270 Meerestierarten (2017)

6 Landpflanzenarten (*Taenioocrada dubia*, *Psilophyton sp.*, cf. *Trimerophyton*, Lycopodiales indet., ? „*Protolepidodendron sp.*“ (s. BARTELS et al. 1997, Abb. 8), neuerdings erkannt als Drepanophycales (Ökomorphotypen von *Drepanophycus spinaeformis* oder neue Art von *Drepanophycus* oder der ähnlichen *Sengelia* (POSCHMANN M et al., PalZ 2019).

46 Arten und Unterarten eingewehter Sporen; der Verkohlungsgrad der Sporen lässt die Aussage zu, dass die Schiefer im Rahmen der Gebirgsbildung Temperaturen von 400 Grad ausgesetzt waren

Algen: *Receptaculites* (ein Kalkskelett ausscheidende Algen, wahrsch. Grünalgen), *Prototaxites*

Kieselschwämme: 4 Arten: *Protospongia* (1 Art), *Retifungus* (2 Arten) (allesamt sehr rar!); eine weitere Schwammart (*Asteriscosella*)

Quallen: 3 Arten (Rippenquallen *Palaeoctenophora*, *Archaeocydippida*; Segelqualle *Plectodiscus*)

Conularien: aufgrund von Funden aus dem Hunsrückschiefer wurde eine Theorie aufgestellt, es könne sich um Chordatiere handeln; inzwischen sind Conularien als Scyphozoen konsentiert. Mindestens 4 Arten nachweisbar.

Korallen: *Zaphrentis primaeva*, *Rhipidophyllum vulgare*, *Pleurodictyum hunsrueckianum*, *Aulopora sp.*

Muscheln: *Ctenodonta*, *Puella*, *Buchiola* u.a.

Schnecken: 21 Arten aus 9 Gattungen, u.a. *Loxonema*

Nautiloidea: > 15 Arten, *Orthoceras*

Ammonoidea: 13 Arten; *Anetoceras* (mehrere Arten), *Mimagoniatites*, *Teicherticeras*, *Mimosphinctes*, *Gyroceratites*

Teuthiden: *Eoteuthis elfriedae* (Gemünden, mit Weichteilerhaltung; mit Innenschale, ähnlich rez. *Alloteuthis africana* aus Guinea) sowie weitere Coleoidea: *Boletzkya*, *Naefiteuthis*, *Protoaulacoceras* (naA sichere Coleoidea ab U-Karbon; Coleoidea des U-Devon gelten als fraglich, vgl. Comm. Biol. 2: 280)

Tentaculiten: nur *Viriatellina fuchsi* (*Nowakia gemündina* wurde eingezogen und zu *V.f.* gestellt); röntgenologisch wurden aber mehrere *Nowakia*-Arten nachgewiesen. Ferner unbestimmte Großtentaculiten.

Brachiopoden: *Arduspirifer arduennensis*, *Orbiculoidea*

Hyalolithen: 1 Exemplar

Bryozoen: *Hederella*, ? *Fenestella*

Borstenwürmer (Polychaeta): mehrere Arten und Gattungen

Schlangensterne: 23 Arten, darunter der 10-armige *Kenterospondylus*; *Cheiropteraster* mit ½ m Durchmesser (*Ch. gigas*), wobei eine mit eingelagerten Kalkkörperchen versehene Haut die Armspitzen miteinander verband

Seesterne: > 25 Arten; „Sonnenstern“ *Palaeosolaster gregoryi* mit einer zwischen 25 und 29 variierenden Armzahl (Durchmesser > 20 cm); *Helianthaster rhenanus* mit 16 Armen, *Medusaster rhenanus* mit 15 Armen (rezent gibt es in der Antarktis einen Seestern mit regelhaft 12 Armen!; daneben gibt es aber Individuen mit 6 und 7 Armen, aber auch bis zu 50 Armen)

Seelilien: Gesamtartenzahl z.Zt. nicht bestimmbar. Bis ca. 1 m Stiellänge.

Cystoidea

Blastoidea (2 Arten) (*Pentremitella*)

Homalozoa (mehrere Gattungen) (*Rhenocystis*)

Edrioasteroidea (*Pyrgocystis syn. Rhenopyrgus*: konnte sich ziehharmonikaartig bis 10 cm in die Höhe strecken)

Holothurien (*Palaeocucumaria*)

Seeigel: 2 – 3 Arten (*Rhenechinus*)

Xiphosura: *Weinbergina*

Euryptera (*Jaekelopterus*; nicht: *Rhenopterus*)

Echte Skorpione (Scorpionida) (*Palaeoscorpius devonicus*), wohl vom Festland eingespült
Asselspinnen (Palaeopantopoda) (*Palaeoisopus* – bis 38 cm Spannweite, wohl frei schwimmfähig -;
Palaeopantopus, *Palaeothea*, *Flagellopantopus* (Details und Kladistik s. O-Kambrium),
Pentapantopus (5-beinig; einige rezente Arten haben 10 oder 12 Beine, d.h. die Anzahl der
Beine ist für diese Gruppe nicht streng festgelegt)

Arachnomorpha: *Magnoculus*

Trilobita: > 12 Arten: (*Chotecops*, z.T. mit Beinen und fächerförmigen Kiemenanhängen an den Beinen
gefunden); *Rhenops* (Wangenstacheln und kurze Schwanzstacheln), *Paracryphaeus*,
Wenndorfia

Trilobitomorpha: *Mimetaster* (ähnlich *Marrella* aus Burgess-Schiefer); seesternähnlicher Rückenschild
evtl. zur Tarnung (ebenso wie kleine aufgewachsene Kieselschwämme); *Vachonisia* (Tarnung
durch brachiopodenartiges Rückenschild); *Cheloniellon* (systematische Stellung unsicher)

Phyllocarida (Blattfußkrebse; „Panzerkrebse“): *Nahecaris*; *Heroldina* bis 60 cm lang; insgesamt
7 Taxa, davon bisher vier benannt

Ostracoda

Crustacea außerhalb moderner Clades: *Cambronatus*, *Wintertshellicus*, *Eschenbachiellus*

Eumalacostraca: *Hohensteiniella* (1 Exemplar, garnelenartig; Affinitäten entweder zu Syncarida oder
Decapoda) (die ältesten Eumalacostraca stammen aus dem U-Devon Russlands, wahrscheinlich
Lochkovian: *Archangeliphautia*). *Hohensteiniella* ist damit der zweitälteste Nachweis von
Eumalacostraca. Es gibt dann noch einige wenige Nachweise im höheren Devon. Eumalacostraca
blieben im Devon selten. Der Körperbauplan der Eumalacostraca entwickelte sich wahrscheinlich
zum Schwimmen im offenen Meer.

Stammgruppen-Arthropoden (Great-Appendage-Arthropoden): *Schinderhannes bartelsi*;
Bundenbachiellus giganteus (Short-Great-Appendage-Arthropoden, ad Stammgruppen-Clade
Leanchoiliida)

Ichnofossilien: *Chondrites sp.*

Fische s.o.

mdev-mdev

MITTELDEVON (393 - 383 MA)

M-DEVON **393,3 +- 1,2 MA** **bis** **382,7 +- 1,6 MA**

EIFELIAN: **393,3 +- 1,2 MA** **bis** **387,7 +- 0,8 MA**

GIVETIAN: **387,7 +- 0,8 MA** **bis** **382,7 +- 1,6 MA**

Eifeler Muldenzonen:

Eifel (von alt nach jung): Lauch-Schichten, Nohn-Schichten, Ahrdorf-Schichten,
Junkerberg-Schichten, Freilingen-Schichten, Ahabach-Schichten

Givet (von alt nach jung): Loogh-Schichten, Cürten-Schichten, Dreimühlen-Schichten,
Rodert-Schichten, Kerpen-Schichten, Bolsdorf-Schichten

ALGEN: Bei den Grünalgen erscheinen die **Armleuchteralgen (Characeae)**, bes. im Süßwasser. Ihre verkalkten Oogonien heißen Gyrogonite (naA. ab Gotl.).

land-land mdev

FLORA allgemein: im M-Devon in mehreren Gruppen erste klare Ansätze zur Großblättrigkeit (*Fuellinia gilkinetii*) und baumförmigem Wachstum, erste Anfänge von sekundärem Dickenwachstum.

Erste **Waldbildung**, Nachweis typischer Waldböden im Gebiet der Antarktis, ausgehend von Progymnospermen (bei tropisch/subtropischem, subhumid-jahreszeitlichem Klima, 780 mm Jahresniederschlag). Im ob. Givet Gilboas dichte Wälder aus (blattlosen!) Pseudosporochnales (ad Cladoxylopsida), mindestens 8 m hoch, einzelne Exemplare vermutlich deutlich höher. Mit der ersten intensiven Waldbildung im Givet begann auch der Rückgang des CO₂-Gehalts der Atmosphäre und damit **ab dem O-Devon der Einstieg in Klimaschwankungen (glazial-interglazial), die bis ins Perm hinein anhielten**. Die ältesten Paläoböden von Wäldern (mit in situ erhaltenen Hohlräumen ehemaliger Baumstümpfe und zugehörigen Wurzelsystemen) finden sich im Givet der Appalachen (Palaios 25, 85).

Bereits im mittleren Eifelium niedrige monotypische Wälder (2 – 2,5 m hoch, evtl. einige Pflanzen etwas höher) aus der Cladoxylopsiden *Calamophyton primaevum* mit einem nach oben dicker werdenden Stamm und einer kleinen, halbkugelförmigen Krone (vgl. GIESEN und BERRY 2013). Der Waldboden dürfte dick mit abgeworfenen Seitenästen bedeckt gewesen sein.

Fuellinia aus dem oberen Eifelium (Brandenberg-Schichten) als erste megaphylle Pflanze; Zugehörigkeit unklar. Die Pflanze bildete spreitenförmige sterile und zweigeteilte tütenförmig eingedrehte fertile Blätter mit zentralen, stielförmigen Sporangioophoren aus. Das größte bisher gefundene Astsystem misst in der Breite über 3 m. Blattspreiten mehrere Zentimeter breit (wohl > 10 cm), wie riesige langgezogene, kaum gelappte Ginkgoblätter wirkend (GFMB).

Nach neueren Erkenntnissen persistierten die Rhyniopsida bis ins M-Devon, und auch primitive Zosterophyten stellen noch einen kleinen Bestandteil der M-Devon-Floren (während sie im U-Devon die Floren dominierten); die Lycopsiden stellten einen größeren Anteil der M-Devon-Flora, aber die Nachkommen der Trimerophyten erlebten im M-Devon ihre explosive Entfaltung, sowohl in taxonomischer Hinsicht wie in Hinblick auf die Architektur der Vegetation. Die Trimerophyten setzten sich im M-Devon an die Spitze der Entwicklung, während im U-Devon noch die Lycopsiden die am weitesten fortgeschrittenen Pflanzen stellten. Die Flora des M-Devon wird dominiert von Cladoxylopsida und Progymnospermen, also Abkömmlingen der Trimerophyten.

Die Cladoxylopsida stellen im unteren Mitteldevon die ersten größeren, baumartigen Pflanzen mit Höhen bis vermutlich 3 bis 6 m bei Stammdurchmessern zwischen 10 und 25 cm, für die aneurophytalen Progymnospermen des Eifeliums werden Höhen von 2 bis 3 m angenommen. Aus dem Eifelium von Spitzbergen wurden polystele Stämme von bis zu 30 cm Durchmesser berichtet (*Protocephalopteris*), woraus auf eine Höhe von 5 bis 8 m geschlossen wurde (ad Cladoxylopsida).

Die Pseudosporochnales unter den Cladoxylopsida erreichten im Eifelium Höhen von mind. 3 m (und wahrscheinlich im ob. Eifelium schon deutlich mehr, s.u.), im oberen Givet von Gilboa mindestens 8 m (ein Exemplar von *Eospermatopteris*-Stamm mit zugehöriger *Wattieza*-Krone konnte auf diese Länge rekonstruiert werden; da es aber Stämme mit doppelt so großem Umfang gab, müssen auch noch deutlich höhere Bäume existiert haben). Bemerkenswert ist, dass *Eospermatopteris* den Baumstatus erreichte und eine große Menge Biomasse produzierte, ohne (!) Blätter oder andere in Hinblick auf eine maximale Lichtausbeute optimierte Strukturen (wie horizontale Achsen) auszubilden. Auch das Wurzelsystem war einfach (keine Pfahlwurzel, nur viele kleine, etwa gleich lange Wurzeln, evtl. Wurzelmantel). Die auf die Krone beschränkten Äste waren kurzlebig und wurden nach einiger Zeit abgeworfen, während der Stamm nach oben weiter wuchs und an der Spitze neue Äste ausbildete. Äste 1. Ordnung teilten sich nach einiger Zeit fingerförmig in einer Ebene (planiert), die Äste 2. Ordnung trugen dreidimensionale, dichotom gegabelte terminale sterile und fertile Anhänge. Die in großem Umfang abgeworfenen Äste produzierten eine große Menge von Laub am Boden; dies schaffte ein für Arthropoden ideales Ökosystem (mit Detritivoren an der Basis der Nahrungskette der Arthropoden), dürfte aber gleichzeitig erhebliche Auswirkungen auf den C-Kreislauf und CO₂-Gehalt der Atmosphäre gehabt haben. Nach den stellenweise recht eng (in situ!) stehenden *Eospermatopteris*-Stümpfen von Gilboa zu schließen, bildete *Eospermatopteris* recht dichte Wälder mit geschlossenem Kronendach; aufgrund der fehlenden Blätter dürfte aber dennoch viel mehr Licht den Erdboden erreicht haben als in modernen Baumfarn-Beständen. Wachstum im Gegensatz zu *Archaeopteris* nur eindimensional (Zunahme der Stammlänge); keine langlebigen und weiterwachsenden Äste wie *Archaeopteris*. *Eospermatopteris* eher baumfarnähnlich, *Archaeopteris* eher koniferenartig.

Somit ist gesichert, dass spätestens im oberen Eifelium die ersten (kleinen) Bäume (*Wattieza* aus Goe/Belgien; Stämme mit 13 cm Durchmesser) lebten, im oberen Givet (Gilboa) die ersten mehr oder weniger dichten Wälder mit Bäumen von > 8 m Höhe (Nat. 446, 891 + 904).

Außerdem traten im Givet die ersten noch relativ kleinen baumförmigen Lycopsiden (im Givet bis vermutlich 3 m, daneben gibt es 28 cm lange sigillarienartige Blätter, die ebenfalls auf baumförmige Gewächse deuten) sowie mit *Svalbardia* die ersten archaeopteridalen Progymnospermen auf. In Gilboa ein 3,9 m langes Stammfragment eines arboreszenten Lycopsiden mit 15 cm Stammdurchmesser am distalen Ende.

Taxonomisch unsicher ist *Weylandia rhenana* (mittl. Eifelium); ein schlank-pyramidenförmiger niedriger Baum, im oberen Abschnitt sehr dicht mit fertilen Sprossen besetzt (wohl ad Cladoxylopsida).

Insgesamt weist die Flora vom mittl. Eifel bis zum unteren Frasn eine bemerkenswerte Konstanz auf, einmal abgesehen vom Auftreten der archaeopteridalen Progymnospermen (*Svalbardia* im Givet; *Archaeopteris* im untersten Frasn). Trimerophytenabkömmlinge dominierten in den höheren Vegetationsetagen (> 1 m). Die ökologische Nische der im U-Devon dominierenden Zosterophyllen wurde dagegen weitgehend von den krautigen Lycopsiden übernommen; letztere dominieren in der unteren Etage (< 1 m), zusammen mit den relikthaften Zosterophyllen, deren Anteil an der niedrigen Flora aber noch größer war als früher angenommen. Rhyniopsida waren dagegen im M-Devon in ihrem Habitat schon stark eingeschränkt, wobei „*Taeniocrada*“ im Givet Venezuelas aufgrund der Begleitfauna vermutlich aquatisch war.

Die typische Vegetation an den mitteldevonischen Küsten Laurussias bestand somit aus buschigen aneurophytalen Progymnospermen, krautigen Lycopsiden, Cladoxylopsiden, Iridopteridales und Zosterophyllen.

Bemerkenswert ist das Fehlen kleiner Trimerophytenabkömmlinge (< 50 cm), teilweise mögen aber auch taxonomische Probleme oder die Zuordnung zu der nichtssagenden Sammelgattung *Psilophytites* hierfür verantwortlich sein.

„PSILOPHYTEN“: treten allmählich in den Hintergrund. Rhyniopsida noch im M-Devon (*Stockmansella langii* im Eifelium, *St. remyi* als Pionierpflanze in Deltabereichen des ob. Eifeliums) und fraglich noch im O-Devon vertreten, Drepanophycales, Sawdoniaceae und Barinophytaceae mit Gewissheit noch im O-Devon (und müssen daher auch im M-Devon präsent gewesen sein). Zosterophyllen bilden im M-Devon nur noch einen kleinen Teil der Flora, z.B. *Serrulacaulis* (M-Devon, unt. O-Devon, ad Sawdoniaceae) sowie fragliche *Sawdonia ornata* aus dem oberen Eifel Deutschlands (nur sterile Achsen) und Venezuelas, dort aber mit komplexeren Sporangien. Fragliche *Zosterophyllum bohemicum* im Givet. Daneben gibt es eine Reihe von mitteldevonischen Pflanzen mit sterilen Achsen, die auf Zosterophyllen deuten, wobei aber ohne fertiles Material die Zugehörigkeit nicht bewiesen werden kann (*Euthursophyton*, cf. *Stolbergia*).

Die „Trimerophyten“ sind im M-Devon schon weitestgehend durch ihre Nachfolger abgelöst („radiate protoxylem group“: *Pertica*, *Gothanophyton* [schon im höheren Ems, s. GFMB], aneurophytale Progymnospermen, Stenokoleales, im O-Devon folgen primitive Samenpflanzen; „permanent protoxylem group“: Iridopteridales, Sphenopsiden); die einzige bisher bekannte Pflanze auf „Trimerophyten-Niveau“ (-Grad) ist im M-Devon nur *Psilophyton kräuseli* aus dem Givet (letzter Vertreter von *Psilophyton*).

Die „Permanent protoxylem group“ (=Moniliformopses) ist im M-Devon durch die Iridopteridales und *Metacladophyton/Protopteridophyton* vertreten und führt möglicherweise zu den Equisetopsida und den Zygoteridalen Farnen, die „Radiate protoxylem group“ (=Radiatopses) umfasst im M-Devon die Progymnospermopsida und Stenokoleales; sie führen vermutlich zu den Samenfarnen. Unsicher ist die Position der mitteldevonischen Cladoxylopsida, die möglicherweise zu den anderen Farngruppen (außer Zygoteridales) führen.

BÄRLAPPE:

Basale Lycopside (Drepanophycales) sind im M-Devon noch vertreten (bis O-Devon). Sofern *Estinnophyton* und *Sugambrophyton* aus dem U-Devon (ab Siegen) nicht zu den Protolpidodendrales, evtl. nicht einmal zu den Lycopside zählen sollten, wäre *Leclerqia complexa* (wahrsch. syn. *Protolpidodendron scharyanum*) aus dem mittl. Eifelium bis Givet der erste Vertreter der Protolpidodendrales, die die ersten Vertreter der liguaten Lycopside darstellen und noch isospor sind (ebenso *Minarodendron* für früher als *P. scharyanum* bezeichnete Reste aus dem Givet Chinas).

Kladistisch muss die Linie zu den rezenten Lycopodiales schon vor den Protolpidodendrales abgezweigt sein; nicht ganz sicher ist, ob die Protolpidodendrales die unmittelbare Schwestergruppe der Isoetales allein oder der (Isoetales + Selaginellales) darstellen; im erstgenannten Fall wären die Selaginellales schon vor den Protolpidodendrales von der Linie Drepanophycales – (Abzweig Lycopodiales) – Protolpidodendrales – Isoetales abgezweigt.

Nach dem Kenntnisstand anno 2001 gab es im Mitteldevon nur kleine Bärlappbäume: Protolpidodendrales ieS. dürften nur Höhen bis etwa 1 m erreicht haben (*Minarodendron*, *Leclerqia*); gleichzeitig traten aber im M-Devon die ersten „baumförmigen Lycopside“ auf, die zwar von der Morphologie baumförmig, aber ebenfalls nur sehr klein waren. Givetische Formen aus Spitzbergen (*Protolpidodendropsis*) und 2 Gattungen aus China erreichten trotz Baumform mit dichotomer Krone am Ende des Stammes nur Höhen von 0,5 bis 1,5 m (für die chinesischen Formen), *Atasudendron* aus dem Givet Kasachstans erreichte dagegen schon 2 bis 3 m bei sehr fortschrittlicher Stammanatomie und kompakten Zapfenblüten mit Mega- und Mikrosporangien (erster Nachweis von „Blüten“).

Auf Spitzbergen bildete *Protolpidodendropsis pulchra* im Givet bereits 4 m hohe Sumpfwälder - dies etwa zeitgleich zum Gilboa-Wald, der allerdings an der Grenze zu einer gemäßigten Klimazone von Cladoxylopsida dominiert wurde und trockener war. Schon im späten Mitteldevon gab es also verschiedene Waldtypen, abhängig von Feuchtigkeit und Klimazone (Natwiss. Ru. 2/16: 95).

Aus Gilboa stammen 28 cm lange schmale Blätter von „*Sigillaria*“ ? *gilboense*, wobei aber die Form der Pflanze nicht bekannt ist (man vermutet aber einen Baumhabitus), ebenso nicht die Höhe; unsicher ist auch die Datierung, die zwischen höherem Eifelium und Givet variiert (naA ob. Givet). Außerdem fand sich dort ein 3,9 m langes Stammfragment ein arboreszenten Lycopside. Noch höhere baumförmige Lycopside folgen erst im unteren Frasnium mit *Lepidosigillaria whitei*, dessen Stamm sich erst in 5 m Höhe verzweigte.

EQUISETOPHYTA: Aussagen über Erstauftreten variieren zwischen U- und O-Devon. *Protohyenia* und *Ibyka* aus dem M-Devon repräsentieren (neben *Honseleria*) Ausgangsformen der Schachtelhalme ("Protarticulatales"). *Protohyenia* mit stockwerkartiger Beblätterung in Quirlen, Gliederung in Nodien und Internodien; *Ibyka* (Givet) mit stammeinwärts gekrümmt stehenden Sporangien. *Dixopodoxylon* aus dem ob. Eifelium wird ebenfalls bereits zu den Ibykales (=Iridopteridales) gestellt.

Möglich ist auch, dass der unterdevonische *Estinnophyton* (al. *Protolpidodendron*) auf der Linie zu den Sphenopsida steht und gar nichts mit den Bärlappen zu tun hat (lt. GFMB aber Bärlapp!). *Ibyka* und Verwandte werden zu den Iridopteridales zusammengefasst, die als Ausgangsgruppe der Equisetopsida gelten.

„FARNE“: *Hyenia* als mitteldevon. Reliktform, die zwischen den Psilophyten und den Farnen vermittelt. Letztendlich ist aber völlig unklar, wann die Filicales wirklich auftreten. Es ist

keinesfalls sicher, dass die Cladoxylopsida (?Unterems, Oberems bis Unterkarbon) wirklich die ersten Filicales oder deren unmittelbare Vorläufer sind. Die Zuordnung der Cladoxylopsida selbst ist unklar, da man nicht weiß, ob sie zur radiate- oder permanent- protoxylem-Gruppe der Trimerophytenabkömmlinge gehören. Eine polyphyletische Abstammung der karbonischen Farne kann ebenfalls nicht ausgeschlossen werden. Weiteres s. O-Devon.

Die Cladoxylopsida stellten mit vermutlich 3 bis 6 m hohen Bäumen die größten Pflanzen des unteren Mitteldevons; im höheren Mitteldevon erreichten dann Progymnospermen (Aneurophytales, erste Archaeopteridales) größere Höhen, sowie erste baumförmige Lycopsiden, die mehr als 4 m Höhe im Givet erzielten (3,9 m langes Stammfragment aus Gilboa). Nach bisherigen Erkenntnissen hielten aber die Pseudosporochnales unter den Cladoxylopsida den Höhenrekord im Mitteldevon, indem *Eospermatopteris* im ob. Givet von Gilboa mindestens 8 m Höhe erreichte (wobei auch Stämme mit einem doppelt so großen Umfang gefunden wurden im Vergleich zum Stamm des 8 m hohen Exemplars, so dass auch noch deutlich höhere Exemplare existiert haben dürften), und dies, ohne Blätter und massive Wurzeln auszubilden! (Details s.o.)

PROSPERMATOPHYTA: evolutionäres Sammelbecken, aus dem einerseits die Cycadophyta mit den Samenfarne, andererseits die Coniferophyta hervorgehen. Zu den Procycadophytina zählen die Protopteridales (*Protopteridium*, 2 m hoher Baumfarn; *Rellimia*); Protopteridales haben bereits Megasporen und Sekundärxylem mit araucaroider Betüpfelung. Noch weiter entwickelt sind die Aneurophytales (angeblich schon bis 12 m hohe Bäume im M-Devon: *A. germanicum* aus Elberfeld), die als gemeinsame Stammform der Cycadophytina und Coniferophytina gelten. Protopteridales und Aneurophytales werden aber inzwischen synonymisiert.

Svalbardia (Givet) ist bereits *Archaeopteris* zum Verwechseln ähnlich und Bestandteil einer „transition flora“, die schon im M-Devon zur typischen Flora des O-Devons überleitet.

Zu den **Proconiferophytina** zählen im M-Devon evtl. *Archaeopteris* (naA erst ab unt. Frasn) und *Enigmophyton*, evtl. *Barrandeinia* (M-Devon) als sehr hypothetische Ginkgoiten-Vorläufer (sehr unwahrscheinlich!).

Nach neuen Vorstellungen (2001) sind die Progymnospermen im M-Devon vertreten durch a) die aneurophytalen Progymnospermen (als basalste Progymnospermen; hierzu zählen: *Rellimia* = *Protopteridium*, *Trilbolxylon*, *Aneurophyton*, *Tetraxylopteris*), wobei die Aneurophytales spätestens im Eifelium auftraten, sowie b) mindestens ab dem Givet auch durch die Archaeopteridales, die im Givet durch *Callixylon*-Holz (*C. velinense*) sowie *Svalbardia*-Blätter vertreten sind. Die Aneurophytales waren im Gegensatz zu den Archaeopteridales kleinere, eher buschige Pflanzen.

Gliederung der Progymnospermen:

- 1) **Aneurophytales:** Eifel bis U-Karbon, busch-/baumförmig mit araucarienartiger Holzana-tomie, evtl. letzte gemeinsame Stammform der Cycadophyten und Coniferophyten
- 2) **Archaeopteridales:** Givet bis U-Karbon, im O-Devon Bäume bis 20 m Höhe; im O-Devon vermutlich z.T. schon echte Samenbildner (und dann echte Samenfarne); andere Archaeopteriden könnten Vorläufer der Coniferophytina sein. Abstammung von Aneurophytales.

Gliederung der echten Spermatophyta („klassisch“):

I. Cycadophytina

- Ia. Pteridospermae (Samenfarne): gleitender Übergang von den Procycadophytina des M-Devon; echte Samenfarne (mit echten Samen) ab O-Devon. Im Mesozoikum unbedeutend.
- Ib. Cycadophyten ieS., Abstammung von den Samenfarne, evtl. Lyginopteridaceae; Stammgruppe der Angiospermen
- II. Coniferophytina: sicher ab O-Devon nachweisbar
- IIa. Ginkgoatae: ihre Entwicklung könnte ggf. bereits im U-Devon einsetzen, da seit dieser Zeit entsprechende Blatt- und Sproßreste kontinuierlich vorhanden sind. *Germanophyton* (U-Devon) galt dabei als Ahnform jener Proconiferophytina, die zu den Ginkgoartigen führt, wird aber neuerdings als Nematophyt interpretiert:
- *Enigmophyton* (ob. M-/unt. O-Devon)
 - ? *Barrandeinia* (M-Devon)
 - *Eddya* (O-Devon, sicherer Proconiferophyte)
 - *Platyphyllum* (U-Karbon, bereits ginkgoartige Blätter)
 - *Ginkgophytopsis* (O-Karbon)
 - *Trichopitys* (ab Stefan), *Sphenobaiera*, *Ginkgophyllum* (U-Perm)
- Es ist nicht bekannt, wann sich die Linie zu den Koniferen von der Linie zu den Ginkgoartigen getrennt hat, weshalb echte Ginkgoiten erst ab dem obersten Karbon angegeben werden; die Trennung von den Koniferen kann aber schon viel früher erfolgt sein.
- Taxa wie *Eddya*, *Platyphyllum*, *Ginkgophytopsis*, *Ginkgophyllum* werden neuerdings zu den Palaeophyllales zusammengefasst, deren Bedeutung aber völlig unklar ist; eine Verwandtschaft oder Vorläuferschaft zu den Ginkgogewächsen ist ebenso fraglich wie die Monophylie der Palaeophyllales.
- IIb. Pinatae (Koniferen iwS.):
- 1) Cordaiten: U-Karbon (naA Vorläufer schon im obersten Devon) bis mittl. Rotliegendes
 - 2) Koniferen ieS: ab Stefan (naA Westfal)
- IIc) Dicranophyllophyta: O-Karbon bis U-Perm, Stellung unsicher (nach neueren Funden zu den Koniferen – Pinatae – zu stellen).

Moderne Auffassungen (s. KENRICK & CRANE): die Samenpflanzen sind nicht die direkte Schwestergruppe der Farne, sondern einer Linie, die zu den Farnen+Sphenopsida (= Moniliformopses, ab Givet mit *Ibyka* nachgewiesen) führt. Die Progymnospermen und Samenpflanzen konstituieren die Radiatopses, die ebenfalls ab dem M-Devon (*Crossia*, ein Progymnospermenholz) und *Rellimia* (Givet) nachgewiesen sind; *Crossia* ist gleichzeitig das älteste Fossil der Lignophyten. Eine Übergangsform zwischen den „Trimerophyten“ (innerhalb der Euphyllophytina) und den Radiatopses/Lignophytia stellt *Pertica* aus dem ob. U-Devon dar.

Die aneurophytalen Progymnospermen (M-/O-Devon) gelten als Vorfahren aller Samenpflanzen; offen ist, ob sowohl die Coniferophytina wie die Cycadophytina direkt auf diese zurückgehen (und die Archaeopteridales nur eine Seitenlinie aus Aneurophytales darstellen), oder ob die Samenpflanzen diphyletisch sind, wobei sich die Samenfarne und ihre Abkömmlinge von den aneurophytalen Progymnospermen ableiten, während Cordaiten und Koniferen auf die Archaeopteridales zurückgehen; letzteres Szenario ist aber aus kladistischer Sicht unwahrscheinlicher. Die Monophylie der Samenpflanzen von einem gemeinsamen Vorfahren unter den aneurophytalen Progymnospermen, der aber nach dem Abzweig zu den Archaeopteridales gelebt hat, gilt als das wahrscheinlichere Szenario, die Archaeopteridales wären

dabei aber die Schwestergruppe aller Samenpflanzen (im diphyletischen Szenario nur der Cordaiten, Ginkgophyten und Koniferen).

Aus dem ob. M-Devon Ostgrönlands wurde kürzlich eine Samen-Megaspore ähnlich *Archaeosperma arnoldii* (Famenne) beschrieben (*Spermasporites allenii*); eine weitere Form im Frasn (Famenne) (*Spermasporites devonicus*), wahrscheinlich von Progymnospermen (Palaeont. 46 S. 647). Einige Megasporen von *Spermasporites allenii* weisen proximal anhängende Mikrosporangien auf; die Megaspore wurde demnach mit einigen an ihr befestigten Mikrosporangien abgeworfen, was die Möglichkeit der Selbst- wie der Kreuzbefruchtung eröffnete. Die Vorteile der Heterosporie waren also nicht an eine Trennung von Mikro- und Megasporangien gebunden. Dies ist eine plausiblere Erklärung für die Entstehung der Samenpflanzen als das archaeopteridale Sporangium-Reduktions-Modell.

Im Jahr 2004 wurde mit *Runcaria* ein Samenvorläufer aus dem unt./mittl. Givet beschrieben (ca. 7 mm lange integumentierte Megasporangien in Kupulen an der Spitze kleiner dichotomisierender Achsen; Integument aus mindestens 16 freien Lappen); das Megasporangium verfügte über eine geschlossene distale Extension, die sich über das viellappige Integument erhebt und dem Einfangen von Mikrosporangien (also der Windbestäubung) diene. Die Struktur ist 20 MA älter als die ersten echten Samen (aus dem Famenne). Echte Samenpflanzen entstanden somit zwischen 385 (Givet) und 365 MA (Famenne) (dies ist früher als molekulare Studien mit 360,4 – 341 MA vermuten ließen). Da im Givet die Progymnospermen vorwiegend durch die blattlosen Aneurophytales repräsentiert waren, deutet das hohe Alter dieses Samenvorläufers eher darauf, dass die Spermatophyten aus den Aneurophytales (und nicht aus den Archaeopteridales) hervorgingen und dass sich Cupula und Integument der frühesten echten Samen *nicht* aus umgewandelten Blättern entwickelten (Sci. 306, 856).

Gilboa-Wald (Givet) (Nat. 48, 41 + 78): ging man bisher von einem reinen *Eospermatopteris*-Wald aus, gebildet von unterschiedlich alten/großen Individuen des Pseudosporochnales (ad Klasse Cladoxylopsida) *Eospermatopteris/Wattieza*, so ermöglichte im Jahr 2010 die vorübergehende Freilegung der Sedimentoberfläche im berühmten Riverside Quarry (Gilboa) eine exakte Kartierung des erhaltenen Wurzelsystems bzw. ggf. noch vorhandener Stümpfe oder horizontal liegender fossiler Reste auf einer Fläche von 1200 qm. Pseudosporochnales bildeten selbst noch kein richtiges Holz (im Gegensatz zu Archaeopteridales mit ihrem bifazialen Kambium, das Holz, Blätter und ein verlängertes Wachstum in Form von Knospenbildung und ggf. auch tiefer in den Boden reichende Wurzeln ermöglichte). Trotz der Vorteile der Archaeopteridales gegenüber den Pseudosporochnales werden beide Gruppen zu dieser Zeit (Catskill Sediment Complex) regelmäßig gemeinsam angetroffen; allerdings fanden sich auf der untersuchten 1200 qm-Fläche keine Hinweise auf Archaeopteridales.

Neben *Eospermatopteris* fanden sich gerade oder gekrümmte horizontal verlaufende holzige Rhizom-Stämme mit bis zu 15 cm Durchmesser und weit über 4 m erhaltener horizontaler Gesamtlänge mit stellenweise zahlreichen unverzweigten Lateralorganen mit ca. 5 mm Durchmesser; es handelt sich hier um Aneurophytales (Klasse Progymnospermopsida), wohl *Tetraxylopteris*, die wahrscheinlich die *Eospermatopteris*-Stämme als Stütze nutzten. Dies waren also keine buschförmigen, sondern große hölzerne lianenartige Pflanzen mit Adventivwurzeln und einem dreidimensionalen System von farnähnlichen, blattlosen, kurzlebigen Anhängen. Sie wuchsen rhizomatös mit unterirdisch horizontal wachsenden Stämmen, die senkrecht nach oben sprießende Luftachsen abgaben, die aber biomechanisch zu schwach waren, um sich selbst zu tragen.

Daneben fand sich ein einzelner Stamm (bis zu 15 cm Durchmesser) eines arboreszenten Lycopsiden (3,9 m erhaltene Länge); eine nähere Rekonstruktion der Pflanze war aber nicht möglich; frühester Nachweis eines baumförmigen Lycopsiden in Nordamerika (bisher ab Frasn); kleinere Lycopsiden waren aus dem Riverside Quarry schon früher bekannt.

Der Wald befand sich offenbar in Küstennähe und wurde gelegentlich katastrophisch überschwemmt. Die holzlosen *Eospermatopteris*-Pflanzen wuchsen offenbar schnell (ähnlich Rietgras) und konnten sich daher rasch erholen. Die hier dokumentierte Waldfläche ist daher nicht unbedingt repräsentativ für alle Wälder aus dieser Zeit, sondern mag an die besonderen Bedingungen in einer sturmflutgefährdeten Küstenregion angepasst sein. Das könnte ggf. das Fehlen von Archaeopteridales erklären. Der Bärlappbaum war nicht in situ erhalten, sondern es handelte sich um einen horizontal liegenden Stamm. *Eospermatopteris* war holzlos oder holzarm und möglicherweise hohl und konnte unter diesen Bedingungen sehr schnell wachsen. Er hatte keine tiefen Wurzeln, sondern bildete ausgedehnte Rhizome, die zur Stabilisierung des Untergrundes beitrugen. Die kletternden Aneurophytales waren holzig und wohl längerlebig und trugen (aufgrund ihres Holzes, auch in den mächtigen Rhizomen) möglicherweise mehr zum globalen C-Burial im Sediment bei als *Eospermatopteris*. Holz entstand offenbar nicht primär zu Zwecken einer biomechanischen Stabilisierung, sondern aus anderen Gründen, denn *Eospermatopteris* konnte auch ohne Holz hohe Bestände bilden.

Beide Pflanzen hatten blattlose Seitenverzweigungen; der Boden wurde daher nur bedingt beschattet; die kurzlebigen Seitenorgane wurden dann als Detritus abgeworfen und finden sich häufig gemeinsam in mitteldevonischen Ablagerungen. Auch die Aneurophytales waren rhizomatös und unterschieden sich damit von den eher koniferenartigen Archaeopteridales, die in diesem konkreten Habitat von 1200 qm Fläche nicht nachzuweisen waren. Grundsätzlich gilt, dass Pflanzen, die an stark gestörte Habitate angepasst sind, eher von geringerer Größe sind. Frühe baumförmige Lycopsiden waren zunächst nicht an kohlebildende Lebensräume gebunden (Nat. 483, 41 + 78).

tier-tier mdev

moll-moll mdev

MOLLUSCA:

Bei den **Schnecken** erscheint die Archaeogastropoden-OFam. **Neritacea**, bei den **Muscheln** lt. Sci. 325, 736 (anno 2009): **Mytilidae** ab 395 MA.

Bei den **Ammonoidea** erscheint die neue O **Goniatitida** (Sepk.: ob. Eifel bis Changhsingian/oberstes Perm). Erste vollständig eingerollte Anarcestiden (*Werneroceras*, *Agoniatites*). Im obersten M-Devon sterben viele frühe Ammonoidea aus (*Anetoceras*, *Mimosphinctes*, *Agoniatites* usw.); *Werneroceras* ist lt. ERBEN die Stammform der oberdevonischen Ammonoidea, da alle anderen Gruppen an der Givet-Adorf-Grenze erlöschen, was nach anderen Angaben aber nicht zutrifft: nach der Sepk.-Datei überleben 3 Gattungen der Goniatitida die Grenze M-/O-Devon (*Epitornoceras*, *Phoenixites*, *Tornoceras*: jeweils Givet bis Frasn bzw. Famenne) sowie 6 Gattungen der Anarcestida (außerhalb der Bacritiden). *Werneroceras* stirbt dagegen im ob. Givet aus.

Ammonoidea des M-Devon: Bacritina; Agoniatina (+): Mimocerataceae (+), Agoniatitaceae (+); Anarcestina: Anarcestaceae, Prolobitaceae; Gephuroceratina: Gephurocerataceae, Pharcicerataceae; Tornoceratina: Tornocerataceae (wichtige Stammgruppe).

In der UKL Nautiloidea erlöschen im ob. Givet die Barrandeocerida (ab unt. Arenig).

Maximum der Diversität der **Tentaculiten (Cricoconarida)**, die dann im O-Devon aussterben (aber Relikttaxon nahe der Karbon-Perm-Grenze Asiens).

arth-arth mdev

ARTHROPODA:

Älteste sichere Nachweise von **Webspinnen (Araneae)**: *Attercopus fimbriunguis* aus dem Givet (386 MA) von Gilboa sowie etwas jüngerer Material (374 MA) der gleichen Art aus New York. Eigene Ordnung Uraraneida (zusammen mit *Permarachne*). Die Uraraneida waren noch nicht in der Lage, Netze zu weben; die Webseide diente wohl zunächst anderen Zwecken, z.B. zum Einwickeln der Beute oder zur Auskleidung (PNAS 105, 20781). Die Spinndrüse saß in der Mitte des Abdomens.

Die dominierenden Webspinnen des späteren Paläozoikums, die Mesothelae, traten erst im obersten Karbon auf; bei ihnen saß die Spinndrüse im hinteren Abschnitt des Abdomens; heute nur noch durch wenige Vertreter („lebende Fossilien“) vertreten. Die modernen Opisththelae (Spinndrüse am Ende des Abdomens; in der Lage, komplexe Netze zu spinnen) erschienen erst gegen Ende des Perm (naA ab O-Trias). Sie können Webnetze in Bäumen bauen und sind damit in der Lage, auch fliegende Insekten zu fangen, oder sich an Fäden zu hängen, sich so langsam fallen zu lassen oder wieder nach oben zu klettern. Die Mygalomorphae (Vogelspinnen, Taranteln) innerhalb der Opisththelae spinnen keine Seide, sondern jagen am Boden. Sie sind ab Trias nachgewiesen; Spuren aber wohl schon im U-Perm (s. HOLMES).

Anmerkung: Auch manche rezenten Spinnen können „fliegen“. Sie schweben, indem sie mehrere Fäden fächerartig verteilen und sich an Fäden baumelnd durch die Luft tragen lassen. Sie nutzen die elektrischen Felder der Atmosphäre und können dabei bis zu 4 km hoch steigen und sich über Hunderte von Kilometer so transportieren lassen. Sinneshärchen an den Beinen dienen der Wahrnehmung von elektrischen Feldern und Schwingungen. Sie bewegen sich als Reaktion auf die elektrischen Felder, wodurch die Spinnen offenbar in die Lage versetzt werden, diese wahrzunehmen.

Der Wind spielt beim Spinnenflug also keine entscheidende Rolle; Spinnen können auch bei Windstille abheben. Sie stellen sich an vorstehenden Blättern oder Zweigen auf „Zehenspitzen“, recken den Hinterleib in die Höhe, bilden mehrere Seidenfäden, die sie auffächern, und beginnen dann an dem Segel aus Spinnenseide baumelnd zu schweben (vor allem bei niedrigen Windgeschwindigkeiten).

Zwischen der Erde und der oberen Atmosphäre bzw. zwischen den einzelnen Luftschichten besteht ein elektrisches Feld, dessen Stärke und Potenzial von meteorologischen Bedingungen abhängig ist (atmosphärischer Potenzialgradient) (Hummeln und Bienen nutzen dieses elektrische Feld zur Nahrungssuche und Kommunikation; Hummeln spüren elektrische Felder, die sich zwischen ihnen und den Blüten aufbauen). Man vermutet daher, dass Luftbewegungen und elektrische Kräfte zusammen die Spinnen in die Luft tragen. Über die Sinneshärchen fühlen die Spinnen, ob das Potenzial zum Abheben ausreichend ist. Den Mechanismus konnte man experimentell nachstellen: schaltete man im Labor elektrische Felder ein, setzten viele Spinnen Flugfäden frei und hoben ab. Durch Ein- und Ausschalten der Felder konnte man dann steuern, ob die schon in der Luft befindlichen Spinnen weiter aufstiegen oder absanken. Bei Windstille sorgen somit elektrische Felder allein für den nötigen Auftrieb – wenn die meteorologischen Rahmenbedingungen stimmen.

Auch einige Raupen und Spinnmilben können sich über die Luft verbreiten – eine eventuelle Rolle elektrischer Felder ist dabei aber unklar.

Diese Art der Fortbewegung hat auch Einfluss auf Genflow und Populationsdynamik; da die Spinnen jährlich 400 bis 800 Millionen Tonnen Biomasse vertilgen, sind sie auch von großer ökologischer Bedeutung (Curr. Biol. 28: 2324).

Crustacea: LeperditioCOPE Ostracoden (erloschen im Famenne) waren die ersten Ostracoden, die auch im Süßwasser lebten (New York State, ob. Givet, Gilboa-Formation; mäandrierendes Flusssystem). Die nächsten Süßwasserostracoden sind 60 MA jünger (O-Karbon) (J. Palaeont. 72, 485).

Insekten: Gilboa-Insekt als ältester ganz sicherer (wahrsch. archaeognather) Thysanure (s. U-Devon), stratigraphisch wohl Givet. Aus etwas jüngeren Schichten (ob. Givet/unt. Frasne) aus der Nähe von Gilboa wurden isolierte Fragmente oraler Saugapparate bekannt, die auf die Existenz saugender Insekten deuten.

Die Arthropodenfauna von Gilboa umfaßt neben diesem apterygoten Insekt auch **Milben** (*Devonacarus*), den ältesten **Pseudoskorpion = Afterskorpion (Dracochela**; rez. 3000 Arten von Pseudoskorpionen bekannt; vorher fossil nur aus tertiärem Bernstein), **Trigonotarvida**, **echte Spinnen (Araneae)**, **Amblypygi oder deren unmittelbare Vorläufer**, **Hundertfüßer (Devonobius)**, **Arthropleuriden**. Die Fauna ist eindeutig von Räubern dominiert. Da Detritivoren fossil schlechter überliefert werden, ist aus der Übermacht an Räubern auch auf eine hohe Anzahl von Detritivoren zu schließen.

Die hohe Stabilität der Faunenzusammensetzung entsprechender Lebensräume bis heute läßt vermuten, daß die Besiedlung des Festlands durch diese Tiergruppen bereits sehr früh, spätestens im mittl. Gotl. erfolgt ist, da Faunen mit ähnlicher Zusammensetzung bereits im untersten Pridoli gefunden wurden; die Besiedlung des Landes mit Arthropoden könnte den Gefäßpflanzen sogar vorausgegangen sein, wobei sich erste Landfauna zunächst an Algen, Flechten und Moose anpaßte. Mit den ersten Landpflanzen wußten die Landtiere zunächst nichts anzufangen und begnügten sich mit der Rolle als Detritivoren, d.h. es erfolgte eine Entkopplung zwischen Tieren und Pflanzen bis weit ins untere Karbon. Verantwortlich ist evtl. Lignin; bei der Ligninsynthese entstehen toxische Nebenprodukte, die die Pflanze speichert. Zusammen mit dem relativ geringen Nährwert frischer pflanzlicher Triebe waren damit die Pflanzen für Herbivoren über lange Zeit nicht genießbar. Diese primären Toxine (als Nebenprodukte entstanden) dürften unter dem Selektionsdruck potentieller Herbivorer (s. Unterdevon: Hinweise auf Verwundung von Pflanzen im Ems) verfeinert worden sein, so daß die Gefäßpflanzen dank primär vorhandener und unter Selektionsdruck verbesserter Gifte den Herbivoren bis ins U-Karbon entgingen; erst nach Kompostation durch Bakterien und Pilze war der Detritus auch für Tiere genießbar. Da durch Bakterien und Pilze auch die harten, schwer verdaulichen Zellwände aufgebrochen wurden, waren die verbliebenen organischen Produkte des Detritus für die kleinen Arthropoden besser verdaulich und hochwertiger als frische Sprosse.

Erst im Laufe des Karbons traten herbivore Amphibien und Insekten auf, wobei die Herbivorie durch die symbiontische Mithilfe von Bakterien, Pilzen und Protisten ermöglicht wurde, die die Nahrung aufschlossen und die Gifte abbauten, aber auch durch Spezialisierung auf "ungiftige" Nahrung wie Samen, Sporen, jüngere Blätter, die noch keine signifikanten Mengen an Lignin akkumuliert hatten; reproduktive Strukturen sind außerdem viel nährstoffhaltiger. Einige Insekten und Amphibien entwickelten schließlich körpereigene Enzyme zur Detoxifikation. Erst ab dem höheren U-Karbon erfolgte (verbunden mit einer erheblichen Radiation der Insekten) eine Koevolution zwischen Pflanzen und Tieren, indem diese alle von den Pflanzen geschaffenen Nischen besetzten. Die enge ökologische Beziehung zwischen Insekten und Pflanzen ab dieser Zeit wird auch daran sichtbar, daß mit dem Erlöschen der Steinkohlenwälder auch viele Insektengruppen wieder verschwinden. Herbivorie in Bezug auf frische Blätter (Beißspuren) ist fossil erst im O-Karbon belegt.

Ein weiterer Faktor der Koevolution ist in der Zunahme der Wanddicke der Sporen durch vermehrten Einbau von Sporopollenin festzustellen: im U-Devon findet man in entleerten Sporenkapseln Milbenreste. Ab dieser Zeit beginnt eine deutliche Dickenzunahme der Sporenwände, so daß sie vor Schädlingsfraß sicher werden, aber auch die Passage durch den Verdauungstrakt der Insekten usw. überstehen, was nun zur Ausbreitung der Sporen beiträgt.

echi-echi mdev

ECHINODERMATA:

Carpoidea: Soluta (= Homoiostelea) verschwinden im Eifelium, nur die Mitrata (ad Stylophora) überleben bis ins O-Karbon.

Aussterben der **Diploporita** (M-Kambrium bis Eifelium, zu den Cystoideen gehörig). Bei den Sterntieren verschwinden die **Ophiocioioidea** im M-Devon (letzter: *Rhenosquema*).

fisc-fisc mdev

AGNATHA: deutlicher Rückgang, Aussterben der **Osteostraci** (naA im O-Devon).

PLACODERMI: Die **Panzerfische** erreichen ihr Entwicklungsmaximum. Arthrodiri des M-Devons: *Actinolepis*, *Coccosteus* [40 cm, räuberisch, guter Schwimmer, zusätzliches Gelenk zwischen Halswirbeln und Schädel], *Dinichthys*, *Homostius*, *Macropetalichthys* in der O Coccosteiformes (O-Gotl. bis O-Devon); zusätzlich erscheint die O **Ptyctodontiformes** (Gedinne, naA M-Devon bis Unterkarbon), z.B. *Ctenurella*.

Antiarchi (M- und O-Devon): *Pterichthys*, *Asterolepis*, *Bothriolepis* (ob. M-Devon bis O-Devon), *Ceraspis*.

Nachweis der inneren Befruchtung bei Antiarchi des M-Devons:

Im Jahr 2014 wurden Klaspertiere bei *Microbrachius* (Bothriolepidoida) beschrieben, einem Antiarchi u.a. aus dem Givet von Schottland und Unter- bis Mitteldevon von China. Die Männchen hatten knöchernen dermale Klaspertiere, die Weibchen hatten paarige dermale Platten, die die Kopulation erleichtern dürften. Die Strukturen ähneln den Klaspertieren von Ptyctodontida und stehen – anders als die Klaspertiere der Haie – nicht in Zusammenhang mit den Beckenflossen. Entgegen anfänglicher Annahmen gilt letzteres für alle bisher bei Placodermen bekannten Klaspertiere. Die Klaspertiere der Haie entwickelten sich dagegen aus dem Innenrand der paarigen Beckenflossen.

Waren bisher Klaspertiere nur von Arthrodira bekannt (s. Oberdevon), bedeutet der Nachweis in den Antiarchi, die nach allgemeinem Konsens basal in den Placodermen stehen, dass offenbar der gemeinsame Vorfahr der Gnathostomen bereits über innere Befruchtung mit knöchernen Klaspertieren verfügte, und diese dann im weiteren Verlauf der Evolution oberhalb des Placodermen-Grades, im gemeinsamen Vorfahren der Kronengruppe der Gnathostomen, wieder rückgängig gemacht wurde, also wieder zur externen Befruchtung zurückgekehrt wurde. Innere Befruchtung mit knöchernen Klaspertieren (ohne Assoziation mit den Beckenflossen) wäre daher ein Merkmal der Stammlinie der Gnathostomen, vom letzten gemeinsamen Vorfahren aller Gnathostomen bis zum letzten gemeinsamen Vorfahren der Kronengruppe der Gnathostomen.

Dies ist für Wirbeltiere ungewöhnlich (findet sich aber mehrmals bei Wirbellosen). Einige Linien der Teleostier entwickelten dann ebenso wie die Knorpelfische konvergent wiederum interne Befruchtung, aber mit anderen Mechanismen (Teleostier: Modifikation der Analflossen; Knorpelfische: Modifikation der Beckenflossen).

Eine alternative Erklärung, die nicht die Reversion der inneren Befruchtung erfordern würde, wäre die Monophylie der Placodermen, die aber unter morphologischen Gesichtspunkten nicht mehr

ernsthaft vertreten werden kann. Sowohl die Transformation der Schädelarchitektur innerhalb der Placodermen hätte sich dann völlig konvergent zu den entsprechenden Transformationen in den Kronengnathostomen vollziehen müssen (was unplausibel ist), und auch das gemeinsame Auftreten von Placodermen- und Knochenfischmerkmalen im silurischen *Entelognathus* wäre nicht erklärlich (Nat. 517: 196).

Kladogramm (mit Klaspert))

--- Cyclostomata

--- Osteostraci + Galeaspida (nicht aufgelöst)

Ab jetzt: Placodermen-Grad (STAMM-GNATHOSTOMEN); Klaspert

--- **Antiarchi**

--- ? Petalichthyida + Ptyctodontida (z.B. *Austroptyctodus*, *Incisoscutum*)

--- ?*Brindabellaspis*

--- ?*Romundina*

--- **Arthrodira**

Ab jetzt: Verlust der knöchernen Klaspert; KRONEN-GNATHOSTOMEN

--- *Entelognathus* (Klaspert ?) + Osteichthyes (ohne Klaspert)

---- *Diplacanthus* (ohne Klaspert) (ad Stamm-Chondrichthyes)

--- *Acanthodes* (ohne Klaspert) (ad Stamm-Chondrichthyes)

Ab jetzt: knorpelige Klaspert

--- *Orthacanthus*

--- *Akmonistion* + *Squalus*

? = Klaspert unbekannt (also fraglich)

CHONDRICHTHYES: Bei den **Haiartigen (UKL Elasmobranchii)** erscheint die **O Cladoselachii** (M-Devon bis O-Karbon; Sepk.-Datenbank: unt. Gedinne bis ob. Famenne). *Cladoselache* (O-Devon)* ähnelt äußerlich dem rez. Weißhai; im M-Devon *Cladodus* (M-Devon bis U-Perm).

Im ob. Givet von Bergisch-Gladbach primitiver Hai *Gladbachus adentatus* (einer der ältesten artikulierten Knorpelfische – ein einziges Exemplar, Unterthal/Bergisch-Gladbach), der jedoch nach neuen Untersuchungen noch zum Grad der „Acanthodier“ gehört.

Nachuntersuchungen in 2018 stellten dann klar, dass *Gladbachus adentatus* aus dem Givet Deutschlands (385 MA) doch über viele (kleine und große) Zähne verfügte. Das verfügbare Fossilmaterial und dessen CT-Untersuchung ermöglichte die Bestätigung, dass es sich bei *Gladbachus* um einen Stamm-Chondrichthyer handelt (trotz Merkmalen, die Placodermen oder Knochenfischen ähneln). Daneben finden sich auch Acanthodier-Merkmale. Auch die Hypothese, dass alle Acanthodier Stamm-Chondrichthyer darstellen, wurde bestätigt. In Einklang mit isolierten Schuppenfunden deuten die neuen Erkenntnisse darauf hin, dass die Gnathostomen-Kronengruppe mindestens seit dem frühen Silur (ca. 440 MA) existierte (d.h. Dichotomie Mensch/Hai mindestens vor 440 MA). Verschiedene typische Knorpelfisch-Merkmale scheinen sich außerdem in verschiedenen frühen Linien der Knorpelfische konvergent entwickelt zu haben.

Gladbachus erwies sich als Schwestertaxon zu (climatiiden Acanthodiern + konventionellen Knorpelfische einschl. Kronen-Knorpelfische).

Die morphologische Disparität der frühen Vertreter der Totalgruppen-Chondrichthys war viel größer als der recht einheitliche Bauplan der Haie vom Mitteldevon (bzw. ab mindestens 370 MA) bis zur Gegenwart.

Obwohl noch von Acanthodier-Grad (aber non-acanthodid und nie als Acanthodier im engeren Sinne klassifiziert), näherte sich *Gladbachus* dem Bauplan der Haie an. So fehlten ihm Schwanzstacheln; den Schuppen fehlten Synapomorphien der Acanthodier; die geschätzte Körperlänge war 2 – 3 x größer als bei gleichalten oder früheren „Acanthodiern“ (Ausnahme: Gyraacanthiden). Die Skelettmorphologie weist darauf, dass er als Suspensions-Fresser mit offenem Maul durch die Gegend schwamm und das Wasser durch den Kiemenapparat filtern ließ, ähnlich dem modernen Riesenhai *Cetorhinus* (bis 10 m). Der Kopf machte einschl. des Kiemenskeletts 25 % der Körperlänge aus, die Dentition ist schwach, der Unterkiefer lang und schlank – die älteste Kombination dieser Merkmale in einem Gnathostomen überhaupt. Dies bestätigt Annahmen, dass es sich bei den frühen Totalgruppen-Chondrichthys um nektonische Spezialisten handelte – im Gegensatz zu den in Grundnähe lebenden stark skelettgestützten Knochenfischen und „Placodermen“. In der weiteren Entwicklung der Stamm-Knorpelfische treten einzelne Merkmale aus diesem Merkmalssatz der Suspensionsfresser immer wieder auf – offenbar gab es mehrere konvergente Versuche des Übergangs zum Suspensionsfresser bei Stamm-Knorpelfischen. *Gladbachus* verfügte nicht über das typische längliche Hai-Profil, sondern hatte eine kurze, dicke Schnauze und große, nach vorn gerichtete Augen. Der Körper war recht flach wie bei einer Kombination aus Hai und Wels. Langer Kiemenkorb. *Gladbachus* dürfte eines der ersten Wirbeltiere gewesen sein, das nicht in Bodennähe, sondern in der Wassersäule nach Nahrung suchte.

Vereinfachte Darstellung:

STAMM-GNATHOSTOMEN

--- Galeaspida

--- Osteostraci

--- Linie zu *Parayunnanolepis* und (*Pterichthyodes* + *Bothriolepis*) (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Brindabellaspis*

--- (Linie zu *Macropetalichthys*, *Campbellodus*, *Rhamphodopsis*, *Austroptyctodus*) und *Romundina* (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Gemuendina* + *Jagorina*

--- Linie zu *Cocosteus*, *Dicksonosteus* u.a.

--- *Ramirosuarezia*

--- *Qilinya*

--- *Entelognathus*

--- *Janusiscus*

AB JETZT: KRONEN-GNATHOSTOMEN

--- Knochenfische (basal: *Ligulalepis*)

AB JETZT: NON-ACANTHODIDE STAMM-CHONDRICHTHYS

--- *Culmacanthus* (non-acanthodid)

--- Diplacanthiden, Ischnacanthiden, acanthodide Acanthodier (bilden zusammen ein Monophylum = ACANTHODIDE STAMM-CHONDRICHTHYS) – es wurde vorgeschlagen, den Begriff

- „Acanthodii“ auf dieses Monophylum zu beschränken
- *Gladbachus* (non-acanthodid)
- climatiide Acanthodier (non-acanthodid)
- *Obtusacanthus* + *Lupopsyru*
- *Pupacampella*
- *Doliodus* (Pragian)
- *Kathemacanthus*
- *Latviacanthus* + *Gyracanthides*
- AB JETZT: KRONEN-CHONDRICHTHYS
- *Squalus* + *Tristychius* (=ELASMOBRANCHII)
- AB JETZT: HOLOCEPHALI
- *Dwykaselachus*
- Chimaeroidei + *Chondrenchelys*

Die Stammgruppe der Knorpelfische (und damit die Kronengruppe der Gnathostomata) entstand vor mindestens 440 MA (frühes Silur), die Kronengruppe der Knorpelfische spätestens im späten M-Devon; die primäre Radiation der Kronengruppe erfolgte aber erst im Karbon im Rahmen der Erholung nach dem Hangenberg-Event. Typische („konventionelle“) Chondrichthys finden sich spätestens ab 410 MA (Pragian) mit *Doliodus*; das Mindestdatum für die Totalgruppe der Chondrichthys ergibt sich durch das Alter des ältesten gut erhaltenen Knochenfisches *Guiyu* (423 MA, oberes Ludlow). Die ältesten Körperfossilien von Stammgruppen-Chondrichthys des Acanthodier-Grades stammen aus dem Pridoli (419 MA: *Nerepisacanthus*), ab dem Lochkov sind die Acanthodier dann häufig und divers. Isolierte Schuppen, die von Stamm-Knorpelfischen stammen dürften, finden sich ab dem M-Ordov., typische Acanthodier-Schuppen ab dem Llandovery (ca. 440 MA) von der Sibirischen Plattform. Spätestens ab diesem Zeitpunkt muss es Stamm-Knorpelfische (und damit Kronen-Gnathostomen) gegeben haben. Die frühe Geschichte der Knorpelfische besteht somit aus zwei Phasen: einer silurisch-devonischen, die von mikromerischen, acanthodier-artigen Taxa dominiert wird, gefolgt von der karbonischen Radiation der Kronen-Knorpelfische nach dem Hangenberg-Event, zunächst dominiert von Holocephali. (Proc Biol Sci. 2018; 285 (1870)).

Lt. Sepkowski-Datei traten im M-Devon mit einer Gattung (*Mcmurdodus*, Eifel bis Givet; eine Art, *M. whitei*, kommt – naA – sogar schon im U-Devon [bis M-Devon] vor) die ansonsten erst ab Sinemur belegten Hexanchiformes (bis rez.) und damit die Neoselachier auf. Nach einer umfangreichen Revision der frühen Neoselachier (s. U-Trias) ist es aber unklar, ob es überhaupt paläozoische Taxa mit Neoselachier-Affinitäten gibt. Verschiedene paläozoische Taxa – auch aus Karbon und Perm – haben zwar Zähne, die denen der Neoselachier morphologisch ähneln, die Mikrostruktur deutet aber auf Konvergenz. Demnach sind sichere Neoselachier erst ab U-Trias, Hexanchiformes erst ab Lias nachweisbar (Details s. U-Trias). In einer neuen Arbeit (Natwiss. 95, 443, anno 2008) werden allerdings Synchodontiformes (O-Perm bis Eozän) ab O-Perm angegeben, die zu den Neoselachii: Galeomorphii gehören.

**Cladoselache*: 2 m lang, Haut wahrscheinlich schuppenlos, aber kleine zahnähnliche Schuppen an den Flossenkanten, in der Mundhöhle und um die Augen herum. Schwanzflosse von der Form her symmetrisch, Chorda biegt in den oberen Flossenlappen (heterozerk); zwei separate Rückenflossen, die vordere trägt an der Vorderkante einen Stachel. Ein Paar große Brustflossen, ein paar kleine Bauchflossen. Skelett aus kalzifiziertem Knorpel wie bei modernen Haien (kalzifizierter Knorpel ist bei Knorpelfischen ab U-Devon nachweisbar). O-Devon. Ad Ordnung Cladoselachida. (BENTON).

OSTEICHTHYES:

Strahlenflosser (vertreten durch die Paläoniscen) breiten sich weiter aus und sind jetzt auch in Meeresablagerungen weit verbreitet (z.B. *Cheirolepis*, mittl. M-Devon; 45 cm, Süßwasser; Ganoidschuppen, spitze Zähne; einer der größten Palaeoniscen*; *Moythomasia*, 9 cm, M- bis O-Devon; zur Fam. **Palaeoniscidae**, M-Devon bis U-Kreide).

* *Cheirolepis*: M-Devon, ca. 25 cm lang; schlank; Schwanzflosse deutlich heterozerk; große dreieckige Rücken- und Analflosse, paarige Brust- und Bauchflossen. Körper von kleinen überlappenden rhombischen Schuppen bedeckt, in geschwungenen Diagonalreihen angeordnet. Flossenstrahlen mit Lepidotrichia (Dermalknochen zur Versteifung der Flosse). Schuppen bestehen von innen nach außen aus Knochen, Dentin und einem schmelzähnlichen Material. Schädel schwer gebaut, Hirnschädel und Gaumenelemente verknöchert, auf der Außenseite knöcherne Umhüllung aus dünnen Dermalknochen. Auge groß. Maul groß, Zähne scharf und unregelmäßig verteilt. Zähne der Kieferränder auf drei Knochen (Maxillare, Praemaxillare, Dentale), also den hauptsächlich zahntragenden Knochen der späteren Wirbeltiere. Palatoquadratum liegt innerhalb des Maxillare und ist nach außen von ebenfalls zahntragenden Gaumenknochen bedeckt. Schädel kinetisch ausgebildet, d.h. aus mehreren gegeneinander beweglichen Elementen: da sich bei der Kieferöffnung 5 Elemente voneinander weg bewegen (Schädeldach zurück, Kiemenregion expandiert, Schultergürtel wird abgesenkt), konnten die Kiefer sehr weit geöffnet werden, und *Cheirolepis* konnte Fische bis zu 2/3 der eigenen Körperlänge verschlingen. Mit den stumpfen Zähnen am Gaumen konnte er sogar die Panzer von Placodermen knacken; Beutetiere dürften Acanthodii, kleine Sarcopterygii und Placodermen gewesen sein (BENTON).

Fleischflosser:

Tetrapodomorpha (ab ob. Ems): im Mitteldevon erschienen die Osteolepimorpha, z.B. *Osteolepis*, 20 cm, gesamte Körperoberfläche weist Sinneszellen auf, die über spezielle Poren mit der äußeren Oberfläche kommunizieren. Details s. O-Devon.

Dipnoimorpha: neben fortgeschritteneren Formen noch immer die basal stehenden Porolepiformes, z.B. *Cyroptychius* (30 cm). Marine Dipteriformes vom Gedinne bis Famenne, danach dann nur noch im Süßwasser.

Palaeospondylus gunni (5-60 mm groß) aus dem M-Devon Schottlands als larvales Stadium (keine Kiefer, kaum Hautskelett, keine Schuppen, keine Zahnplatten) eines Lungenfisches, vermutlich von *Dipterus valenciennesi* (dem einzigen Lungenfisch an der betreffenden Lokalität), am Kopfende mit einem Saugorgan ähnlich larvalen *Lepisosteus*. Da die Morphologie der Larven über das gesamte Größenspektrum von 5 bis 60 mm einheitlich war, ist von einer abrupten Metamorphose zur adulten Morphologie auszugehen; aber keine offensichtlichen Ähnlichkeiten mit Larven von Tetrapoden oder Arthrodiren. Die Larve ernährte sich vermutlich aus dem Inhalt des Dottersacks und benutzte das Saugorgan, um sich an Vegetation oder anderem Substrat festzuheften (Nat. 426, 833).

amph-amph mdev

TETRAPODEN: fragl. mitteldevon. Tetrapodenspuren in Australien (1996 zitiert: Nat. 381, 741), wohl ins Frasn zu datieren (s. O-Devon). Im obersten Givet (naA ob. Givet oder unt. Frasn, in der Originalpublikation ab ob. Givet) von Litauen und Estland der tetrapodomorphe Elpistostegaler *Livoniana multidentata*, der den ersten Tetrapoden des ob. Frasn (*Obruchevichtys*, *Elginerpeton*) näher steht als jeder andere Tetrapodomorphe.

Im Jahr 2010 wurden aus dem unteren Eifelium (costatus-Zone nach Conodonten-Stratigraphie, zweiunterste von fünf Zonen des Eifeliums) von Zachelmi/Polen - stratigraphisch sicher datiert – eindeutige Tetrapodenspuren mit Fingern beschrieben, die dort massenweise vorkommen (reichste Tetrapodenspuren-Fundstelle des gesamten Devons!), wohl von mehreren Taxa. Die größten haben eine Breite von um 15 cm (doppelt so breit wie *Ichthyostega*-Füße) und deuten damit auf

ein Tier von einer Gesamtlänge von 2,5 m. Ein Fußabdruck ist aber 26 cm breit! Ein kleineres Taxon erreichte ca. 40 - 50 cm Länge; diagonale Schrittfolge. Daneben Einzelfußabdrücke, indem sich ein schwimmender Tetrapode mit einem Fuß vom Boden abstieß.

Bisher ging man davon aus, dass sich die Tetrapoden im mittl/ob. Frasnian von den Elpistostegaliern (ob. Givet bis mittl. Frasnian, z.B. *Tiktaalik* und *Elpistostege*, Frasnian; beide weiter abgeleitet als *Panderichthys*, Givet; noch fortschrittlicher ist *Livoniana*, Givet) trennten und die Elpistostegalier dann unter der Konkurrenz der Stamm-Tetrapoden rasch ausstarben. Nun müssen sowohl die Stamm-Tetrapoden wie die Elpistostegalier als Geisterlinien schon mindestens seit dem frühesten Eifelian getrennt bestanden haben; die Tetrapoden haben sich demnach wohl im Ems (oder schon vorher?) von den Elpistostegaliern getrennt und die Elpistostegalier waren erfolgreicher und langlebiger als bisher angenommen.

Die Spuren von Zachelmi (397 MA, naA 395 MA) sind 18 MA älter als die ältesten Körperfossilien von Stamm-Tetrapoden (ob. Frasnian) und 10 MA älter als die ältesten Elpistostegalier. Selbst der älteste Tetrapodomorpha (*Kenichthys*) ist nur wenig jünger (ob. Ems). Allerdings soll im Süden Chinas ein möglicher Tetrapodomorpha gefunden worden sein, seine Beschreibung steht aber noch aus. Elpistostegalier kommen als Urheber der Spuren nicht infrage; die hatten zwar schon einen tetrapodenartigen Kopf und eine tetrapodenartige Körperform, verfügten aber noch über paarige Flossen und hatten kein Sacrum – damit sind sie sicher auszuschließen. Ohne Sacrum ist es unmöglich, den Schwanz anzuheben, so dass eine Schleifspur des Körpers vorhanden sein müsste. Das Fehlen von Schleifspuren zeigt aber eindeutig, dass es sich um Tiere mit funktionierenden Ellbogen- und Kniegelenke handelte; außerdem muss ein Sacrum (Kreuzbein) vorhanden gewesen sein, um die Schwanzwirbelsäule ausreichend anzuheben. Extremitäten müssen morphologisch bereits das Niveau von *Acanthostega* und *Ichthyostega* erreicht haben. Alternierende Spuren mit typischer Schreitfolge, außerdem Spuren, bei denen sich die Tiere mit Hilfe der parallel aufgesetzten Vorderbeine vorwärts stemmten. Beide Formen der Fortbewegung können dabei auch innerhalb derselben Fährtenfolge abwechseln.

Die Spuren entstanden im Schlamm und Gezeitenbereich wohl einer flachen marinen Lagune. Da sich keine Schleifspuren des Körpers finden, ging man davon aus, dass die Tiere im flachen Wasser waten, während sie die Spuren hinterließen, und der Körper vom Auftrieb des Wassers gehalten wurde. Wahrscheinlich suchten sie im Watt nach angespülter Nahrung; sie erschlossen sich so eine bisher von Fischen nicht erschlossene Nahrungsressource, die zweimal täglich neu zur Verfügung gestellt wurde. So konnten sie allmählich terrestrische Kompetenzen erwerben und eine neue, bisher unerschlossene Nahrungsquelle nutzen, z.B. gestrandete oder in Frischwassertümpeln eingeschlossene Meerestiere.

Dazu passt, dass sowohl die Bezahnung wie die Morphologie der Suturen dafür spricht, dass sich die Mechanik des Kauorgans schon frühzeitig in der Evolution der Tetrapoden änderte. Die Spuren von Zachelmi finden sich in einem ansonsten lebensfeindlichen Milieu; fast keine weiteren Fossilien, Trockenrisse, Regentropfeneindrücke auf Schichtflächen; evtl. zeitweise vom Meer abgetrennte Lagune.

Diese Theorie steht im krassen Widerspruch zu der Annahme, die Tetrapoden seien im Brack- oder Süßwasser entstanden, u.a. um bei periodischem Sauerstoffmangel Luft atmen zu können und die Nahrungsressourcen im dichten Pflanzendickicht im Uferbereich zu nutzen. Würde man solche Spuren im Famennian und Frasnian finden, würde man sie *Ichthyostega* und Verwandten zuordnen. Die weite geografische Verbreitung der Stamm-Tetrapoden hatte schon immer zumindest für eine Toleranz gegenüber Salzwasser und marinen Küstensettings gesprochen.

Unklar ist, warum von frühen Tetrapoden und Elpistostegaliern keine Körperfossilien erhalten blieben; an der Fundstelle Zachelmie finden sich keinerlei Körperfossilien. Fundstellen von Körperfossilien aus dem gleichen Zeitraum, vor allem dem Baltikum und Schottland, stammen aus völlig anderen Umgebungen (z.B. Seen in Schottland); offenbar kamen Stammtetrapoden und Elpistostegalier dort nicht vor.

Neue Untersuchungen (Sci. Rep. 8: 1074) zeigten dann allerdings, dass die Spuren von Zachelmie nicht in einem marinen Kontext – also z.B. im Gezeitenbereich oder in Lagunen – entstanden, sondern terrestrisch in einer Landschaft mit vorübergehenden Tümpeln und ohne marine Biota. Der Lebensraum war also festländisch und keinesfalls im Randbereich eines Meeres. Daraus ergibt sich, dass die Urheber der Spuren in der Lage waren, sich auf dem Festland fortzubewegen, und dazu nicht den Auftrieb des Wassers benötigten. Das Meer war zwar nicht weit entfernt, es kam zwischendurch zu kurzen marinen Einbrüchen in die Region, aber zum Zeitpunkt der Bildung der Spuren war das Meer zu weit entfernt, als dass der Gezeitenbereich so weit gereicht haben könnte. Das Setting war also eindeutig terrestrisch, wenn auch in Meeresnähe. Geringe krautige, feuchtigkeitsliebende Vegetation, auch kleine Sträucher; Lebensraum von Arthropoden (Myriapoden, Crustaceen), die Bauten im Boden anlegten. Keine Fischfossilien, abgesehen von einem fischtypischen Spurenfossil. Es ist unklar, ob die Seen in Trockenphasen komplett austrockneten oder zu einem kleineren zentralen See außerhalb des Untersuchungsgebietes zusammenschrumpften. Erst nach Ablagerung der Spuren kehrte das Meer zurück und die Gegend wurde zu einer Lagune. Die Spuren selbst wurden zwar unter Wasser angelegt, aber diese Tümpel wären als Ökosystem gar nicht in der Lage gewesen, bis 2 m große Prädatoren zu ernähren. Man geht daher davon aus, dass die Tetrapoden das Wasser nur vorübergehend zur Fortpflanzung oder Rehydrierung aufsuchten, dies aber nicht ihr ständiger Lebensraum war. Schließlich gab es in den Tümpeln auch keine Feinde für ihren Nachwuchs. Auch wenn die Spuren selbst mit Gewissheit unter Wasser entstanden, müssen die Tiere in der Lage gewesen sein, über das Festland zu gehen. Die Tiere hatten Zehen und Sohlenpolster. Als Nahrungsgrundlage könnten die Arthropoden gedient haben, aber auch der Spülsaum des nicht weit entfernten Meeres oder der Wattbereich.

Die Spuren von Zachelmie gehen den frühesten Körperfossilien von Tetrapoden (die in der Lage wären, solche Spuren zu hinterlassen) um 14 MA voraus. Elpistostegiden erschienen mit *Panderichthys* 5 MA nach Zachelmie und zeitgleich mit den nächstjüngeren Tetrapodenspuren. Diese stammen aus dem oberen Givet oder dem Zeitraum der Givet-Frasne-Grenze aus Irland (Valentia Island); sie wurden radiometrisch auf 385 MA datiert und daher zunächst ins Eifelium gestellt; dies entspricht aber nach neuer Kalibrierung der Givet-Frasne-Grenze, wofür auch das Vorkommen von *Bothriolepis* spricht. (Daneben gibt es noch eine umstrittene, vermeintliche Tetrapodenspur aus dem späten Silur [Glenisla, Australien]).

Dass sich Körperfossilien von Tetrapoden erst viel später finden als im frühen Eifelium könnte damit zusammen hängen, dass die ersten Tetrapoden (wie in Zachelmie) Lebensräume bevorzugten, deren Sedimente für den Erhalt von Knochen nicht geeignet waren. Die frühe Evolution der Tetrapoden ist daher möglicherweise nur ichnologisch überliefert; Fährten könnten besonders in früh- oder mitteldevonischen flachmarinen Karbonaten erhalten sein.

Da Elpistostegiden solche Spuren wie Zachelmie und Valentia Island nicht hinterlassen konnten, folgt daraus, dass sich die Linie der Elpistostegiden schon vor dem frühen Eifelium von der Linie zu den Tetrapoden abgezweigt haben muss. *Livoniana* aus dem oberen Givet (gleich alt mit *Panderichthys*) steht schon kronenwärts der Elpistostegalier und ist ermöglicherweise ein sehr primitiver „echter“ Tetrapode.

Kladogramm:

- Panderichthys (Givet/Frasne-Grenze)
 - I-- Tiktaalik (unt.Frasne)
 - I-- Elpistostege (mittl. Frasne) (nicht aufgelöst gegen T.)
 - Livoniana (oberstes Givet)
 - ab jetzt: STAMM-TETRAPODEN
 - I-- Elginerpeton (ob. Frasne)
 - I-- Ventastega (ob. Famenne)
 - I-- Metaxygnathus (ob. Frasne)
 - I----- I—Acanthostega (ob. Famenne)
 - I—**Spuren von Zachelmie** (unt. Eifel)
 - I—Ichthyostega (ob. Famenne)
 - I—Tulerpeton (oberstes Famenne) + höhere Tetrapoden

(Nat. 463, 40 + 53; Natw. Ru. 7/2010, 383).

Möglicherweise wurden vor 350 – 400 MA die Grundlagen für das Langzeitgedächtnis in der Tetrapodenlinie gelegt. Ein Vorfahr der Retroviren (ein Retrotransposon) fügte genetisches Material in das Genom ein; daraus entwickelte sich später das Gen für das Arc-Protein der Säugetiere. Dieses spielt eine Rolle bei der Plastizität der Synapsen und damit bei der Entstehung des Langzeitgedächtnisses. Nicht jedes Retrovirus, das sich im Laufe der Evolution in das Genom eingeschlichen hat, ist „genetischer Müll“. Die Hälfte des Genoms der Säugetiere scheint auf Fremd-DNA zu beruhen. Das von dem Arc-Gen kodierte Protein verhält sich noch immer wie ein Virusprotein und ermöglichte so neuartige Formen der Zell-zu-Zell-Kommunikation im Gehirn (sogar mit mRNA-Transfer zwischen Zellen).

Mäuse ohne Arc-Protein vergessen innerhalb von 24 Stunden alles, was sie gerade gelernt haben, und ihrem Gehirn fehlt jegliche Plastizität. Ohne Arc-Protein öffnet sich das Zeitfenster im frühen Leben nicht, in dem das Gehirn wie ein Schwamm alle Eindrücke, Wissen und Fähigkeiten aufsaugt. Kein anderes non-virales Protein transportiert RNA von einer Zelle zur anderen.

Auch Fliegen verfügen über ein Arc-Protein, das wie ein virales Kapsid aussieht und sich auch so verhält. Es transportiert RNA von Neuronen an Muskeln, um Bewegungen zu steuern. Beide Arc-Gene entwickelten sich aus derselben Klasse von Retrotransposons, bei Fliegen aber 150 MA später als in der Tetrapodenlinie, d.h. es handelt sich um zwei voneinander völlig unabhängige Ereignisse.

Arc scheint für die Speicherung von Informationen unentbehrlich. Liegen in einer Nervenzelle ausreichend viele Arc-Proteine vor, organisieren sich diese zu einem virushüllenartigen Hohlkörper, der einem Viruskapsid ähnlich sieht. Diese Kapsel aus Arc-Proteinen kann ihre eigene Bauanleitung in Form von RNA in ihrem Inneren festhalten. Dabei kann sie sich auch andere vorbeischwimmende RNA-Sequenzen einverleiben. Mit dieser RNA-Fracht wandert die Kapsel dann an die Zellmembran, wo sie sich umhüllt, abschnürt und in das umgebende Medium driftet. Wenn sie dabei auf ein Nachbarneuron trifft, dockt sie an dieses an und wird in das Nachbarneuron aufgenommen. Dort zerfällt die Kapsel und gibt die RNA frei. Die Arc-Proteine verhalten sich also wie ein Virus, der seinen Wirt – in diesem Fall eine andere Nervenzelle – überfällt. Dieses ehemalige Virus erfüllt somit heutzutage eine Transportkapazität und eröffnete

damit einen weiteren Kommunikationskanal zwischen den Gehirnzellen, der Lernvorgänge im Nervensystem unterstützt (vgl. Cell 172: 275; Spektr. Wiss. 3/18: 10).

EXTINKTION: Impakt an Eifel-Givet-Grenze: Die Eifel-Givet-Grenze gilt als eine der stärksten Extinktionsphasen (Kacak/Otomari-Event), wobei ca. 40 % aller marinen Gattungen erloschen. Jetzt ließ sich in Marokko eine eindeutige Impaktdebris-Lage unmittelbar unter der Eifel-Givet-Grenze nachweisen (im Profil beginnt die Lage 34 cm unterhalb der Grenze, wobei der Beginn des Givets durch das Auftreten eines bestimmten Conodonten definiert ist, der sich aus einer Linie entwickelte, die das Extinktionsereignis überlebte; daher fällt der Beginn des Givets nicht direkt mit dem Impakt zusammen, sondern es beginnt kurz danach, als sich opportunistische Überlebende rasch in neue vakante Ökosysteme diversifizierten.)

Die Befunde im Sediment zeigen erhebliche Parallelen zur KTG (Magnetismusanomalien, negative C-Isotop-Exkursion, hohe Konzentrationen geschockter Quarzkörner, Mikrosphaerulen, erhöhte Konzentrationen an Ni, Cr, As, V und Co, wobei so hohe Konzentrationen an den genannten Elementen als spezifisch für Impakte gelten). Der Impakt fiel in eine Phase der marinen Transgression, die schon vor dem Impakt begann (ca. 1,5 m unter der Impaktschicht). Der Impakt geschah dabei gegen Ende des Höchststands des Meeresspiegels. Die Klimazyklen blieben eine zeitlang gestört, erkennbar an magnetischen Anomalien im Sediment, und waren erst 2 m über der Eifel-Givet-Grenze wieder normalisiert.

Die negative C-Exkursion (-9 Promille) wurde auch zuvor schon in Australien beobachtet (dort – 8 Promille) und ist einerseits auf den Kollaps der marinen Ökosysteme zurückzuführen; diese allein würde aber nicht ausreichen, um eine Exkursion von –9 Promille zu bewirken, so dass zusätzlich noch methanhaltige Gashydrate vom Meeresboden freigesetzt worden sein müssen; nur die Kombination beider Ereignisse kann eine so ausgeprägte negative C-Exkursion erklären (Sci. 300, 1734).

Neueste Untersuchungen deuten sogar auf zwei Niveaus mit Impaktauswürflingen in dem Ablagerungshorizont, der die Phase der Kacak/Otomari-Extinktionen repräsentiert (Sci. 303).

odev-odev

OBERDEVON (383 - 359 MA)

O-DEVON: 382,7 +- 1,6 MA bis 358,9 +- 0,4 MA

FRASNE: 382,7 +- 1,6 MA bis 372,2 +- 1,6 MA

FAMENNE: 372,2 +- 1,6 MA bis 358,9 +- 0,4 MA

FRASNE = ADORF (to I)
FAMENNE = NEHDEN (to II)
HEMBERG (to III/IV)
DASBERG (to V)
WOCKLUM (to VI)

Eifeler Muldenzonen:

Wallersthal-Dolomit = unterstes Adorf (Zone des *Pharciceras lunulicosta*)

Oos-Plattenkalk = mittl. Adorf (Zone des *Manticoceras cordatum*)

Büdesheimer Goniatitenschiefer = oberes Adorf (Zone des *Crickites holzapfeli*)

Cypridinenschiefer = Nehden (to II) (*Cheiloceras*)

land-land odev

Flora allgemein: Erste vertikale waldartige Vegetation mit drei Ebenen (in Gondwana aber bereits im M-Devon Progymnospermenwälder nachweisbar, s. M-Devon):

- Bäume, dominiert von Progymnospermen, Bärlappen, Samenfarne
- buschiges Unterstockwerk
- Bodenvegetation

Die beiden unteren Etagen bestehen aus Farnen, krautigen Bärlappen, kleinen Samenfarne.

Neue Errungenschaften der Landpflanzen im O-Devon:

- Großwuchs (z.T. schon im M-Devon: *Aneurophyton* 2 m, naA „mehrere Meter“; *Eospermatopteris* im ob. Givet Gilboas deutlich > 8 m; Stämme mit 1 - 1,5 m Durchmesser erstmals im unt. O-Devon)
- Großblättrigkeit (durch Fusion von Telomen, erste Ansätze dazu schon im M-Devon)
- erste Blüten (= mit Sporophyllen besetzter Sproß begrenzten Wachstums; im O-Devon bei *Cyclostigma*, aber auch schon bei *Atasudendron* aus dem Givet)
- Übergang von der Isosporie zur Heterosporie (erste Ansätze schon im höheren U-Devon und besonders im M-Devon) und schließlich zur Gymnospermie; räumliche Differenzierung der Sporangien: in einigen Regionen werden Mikro-, in anderen Makrosporen gebildet
- erste echte Samen (ab Famenne)
- Oberdevonflora zeigt bereits karbontypische Elemente

Gleichzeitig nimmt die biogeographische Diversität zu. Erste Anpassungen der Pflanzen zum Schutz vor Insekten; besonders ab U-Karbon nehmen Insekten zunehmend Einfluß auf die Pflanzenevolution, wenn auch echte Herbivorie erst ab O-Karbon nachweisbar ist (bei Tetrapoden erst ab Stefan).

Im O-Devon (Famenne) des Rheinlands finden sich die Farne *Rhacopteris condrusorum*, *Rh. zygopterides* (Ardennen), *Archaeopteris halliana* (baumförmiger Vorläufer der Farnsamer), *Moresnetia zaleskyi* (echter Farnsamer) sowie *Condrusia rumex* als echter Samen (GFMB).

MOOSE: erste unstrittige Makrofossilien von Lebermoosen (*Pallavicinites*); vermeintliche sphaerokarpale Sporen von Lebermoosen (*Dyadospora*) aber schon im U-Gotlandium.

„PSILOPHYTEN“: starker Rückgang und Aussterben; die rez. Psilotatae (Gabelblattgewächse) *Psilotum* (2 Arten, tropisch-pantropisch) und *Tmesipteris* (Epiphyt, austral. Florengebiet) gelten nach molekularkladistischen Untersuchungen nicht mehr als überlebende Psilophyten, sondern als basale Farne.

Im Oberdevon sind die „Psilophyten“ noch durch die Barinophytaceae aus der O Sawdoniales (ad Zosterophyllophytina) sowie *Serrulacaulis* (M-Devon, unt. O-Devon) aus der Familie Sawdoniaceae und möglicherweise auch noch durch die (basal stehenden) Rhyniopsida vertreten (zu *Taeniochrada* gestellte Fossilien)*. Im Frasn noch *Drepanophycus* als letzter Vertreter der Drepanophycales (?Ludlow, ?Pridoli, Gedinne bis Frasn). Es erlöschen somit im O-Devon die Sawdoniaceae innerhalb der O Sawdoniales (die Barinophyten überleben die Devon-Karbon-Grenze), die Drepanophycales als basale Lycopside und spätestens im O-Devon die Rhyniopsida bzw. Rhyniophyten:

*Die Rhyniopsida (Rhyniaceae) persistierten mit Sicherheit ins obere Eifelium; ob sie das O-Devon wirklich noch erreichten, ist dagegen nicht ganz sicher, da die Zuordnung der als *Taeniochrada* bestimmten Fossilien fraglich ist. Aufgrund der Sporangienmorphologie handelt es sich aber auch bei *Palaeostigma sewardi* aus dem O-Devon Südafrikas möglicherweise um eine Rhyniaceae.

BÄRLAPPE:

Die basalen Lycopside (Drepanophycales) erlöschen mit *Drepanophycus* im Frasn, naA auch *Asteroxylon* noch im O-Devon vertreten; die Protolepidodendrales (je nach Sichtweise von *Sugambrophyton* und *Estinnophyton* ab Siegen oder erst ab M-Devon) erlöschen ebenfalls mit *Archaeosigillaria* im O-Devon.

Die „baumförmigen Lycopside“, die im Eifel, spätestens im Givet entstanden sind und im Givet Höhen von mehr als 4 m erreichten (s. M-Devon), z.T. aber schon im Givet kompakte Zapfenblüten mit Mikro- und Megasporangiophyllen aufwiesen, setzten sich im untersten Frasn mit *Lepidosigillaria whitei* fort, deren Stämme sich erst in einer Höhe von 5 m verzweigten; hiermit erreichten die Bärlappe also erstmals Höhen von über 5 m (wenn man einmal von 28 cm langen Blättern von *Sigillaria ? gilboense* aus dem Givet von Gilboa absieht, wobei man nicht weiß, wie hoch die Bäume waren, von denen diese Blätter stammen).

Cyclostigmen (nur O-Devon) als erste Vertreter der Schuppenbäume, bis 8 m. Sie sind nach *Atasudendron* (Givet Kasachstans) die älteste Pflanzengruppe, bei der Blüten nachgewiesen

wurden, und frühe Vertreter der heterosporen Lycopsiden (die Protolepidodendrales i.e.S. waren noch isospor, frühe, kleine baumförmige Lycopsiden aus dem Givet dagegen bereits heterospor). An der Blütenzapfenspitze werden Mikrosporen, an der Basis Megasporen gebildet; dabei kann es zu einer völligen Separierung in männl. und weibl. Blütenzapfen kommen.

Pseudolepidodendropsis als Ahnform der späteren Schuppen- und Siegelbäume; naA ist die Trennung dieser beiden Gruppen schon im M-Devon erfolgt. Während *Archaeosigillaria* noch zu den Protolepidodendrales zählt, gilt *Lepidosigillaria* aus dem unt. Frasn als erster Vertreter der (heterosporen) O **Isoetales** (=rhizomorphe Lycopsiden).

Lepidosigillaria steht kladistisch höher als *Cyclostigma*. Die Ordnung Isoetales umfasst auch die „Lepidodendrales“; die Linie zu den rezenten Isoetaceae soll nach kladistischen Analysen eher von basalen Formen innerhalb der Isoetales abstammen; als solche basalen Formen gelten *Paurodendron* und *Oxroadia* (flach, krautig), gefolgt von *Paralycopodites* = *Anabathra*, *Chaloneria*, *Sigillaria*, *Diaphorodendron* + *Synchysidendron*, *Hizemodendron*; terminale Gruppe: *Lepidodendron* + *Lepidophloios*.

Leptophloeum (Fam. Leptophloeaceae, ad Isoetales s.l.) aus dem Frasn erreicht bereits 25 m Höhe (PNAS 106, 24). Weltweit verbreitet, eigene Familie. Pseudomonopodiale Verzweigung; Stigmaria-Rhizomorphe, Stamm und seitliche Äste. *L. rhombicum* entspricht im Bauplan bereits arboreszenten Lycopsiden des Famenne und Karbon (Am. J. Botany 92; 83).

Nach einigen Autoren im O-Devon bereits erste krautige Bärlappe aus der Verwandtschaft des rez. *Lycopodiums* (**Lycopodiales**: *Lycopodites oosei* aus dem unt. O-Devon).

EQUISETOPHYTA: Erste echte **Calamiten** in Baumgröße (*Pseudobornia* auf der norwegischen Bäreninsel, 20 m hoch, Stämme bis 60 cm dick) und erste **Sphenophyllen (Keilblattgewächse)**, O-Devon bis U-Perm in Europa; in Gondwana bis U-Trias). Die frühen Calamiten gehören zur Fam. **Archaeocalamitaceae** (O-Devon bis O-Karbon; nach neuen Angaben sicher ab ob. Tournai, fragl. im Oberdevon); aus ihnen entwickeln sich die Calamitaceae. Etwas älter als *Pseudobornia* ist *Boegendorfia*. Die Sphenophyllen (Oberdevon: *Sph. subtenerrium*) haben zunächst freie Keilblättchen, die zum Perm hin zunehmend verwachsen.

Im Famenne Chinas *Xihuphyllum* als 2 – 3 m hoher früher Vertreter der Sphenophyllales mit großen, breit-keilförmigen und spatelförmigen Blättern, in Quirlen angeordnet, bis über 8 cm lang und mit mehr als 3000 mm² Fläche.

FARNE: erste echte Farne, darunter Baumfarne. Auftreten der **Coenopteridales** (O-Devon bis U-Perm), die z.T. schon als protoleptosporangiat aufgefaßt werden. Im höheren O-Devon sind die Farne nur durch Coenopteridales, Zygopteridales und evtl. Cladoxylales repräsentiert; die Polypodiidae (Leptosporangiate) folgen mit schizaeaceae-typischen Sporangien erst im Tournai (Schizaeaceae nach neuen Erkenntnissen aber erst ab Jura!, lt. CLEAL/THOMAS 2009 ab M-Trias).

Die Cladoxylales sind allerdings in ihrer Zuordnung unsicher (fraglich, ob überhaupt Filicales bzw. deren Vorläufer; s. M-Devon). Einige Autoren halten die erstmals im O-Devon auftretenden Zygopteridales für die frühesten Filicales, darunter *Ellesmeris* aus dem mittl. Frasn und evtl. *Rhacophyton* aus dem obersten Famenne, wobei letzterer möglicherweise aber eher in der Nähe

der Iridopteridales steht (lt. GFMB sogar unklar, ob Farn oder Nacktsamer); andere Autoren schließen die mitteldevonischen Cladoxylopsiden wie *Pseudosporochnus*, *Calamophyton*, einige „*Hyenia*“-Arten dagegen in die Filicales mit ein, womit die Filicales im Ems (O-Ems, evtl. U-Ems: *Foozia*) beginnen würden (Stand 2001). Die Beziehungen zu den karbonischen echten Farnen sind noch immer unklar, und es kann eine polyphyletische Abstammung der karbonischen Farne keinesfalls ausgeschlossen werden.

Im strengsten Sinne gelten echte Farne erst ab Famenne nachgewiesen (Coenopteridales als unzweifelhafte Farne). Cladoxylopsida (spätestens ab unt. Eifel bis U-Karbon) gelten ggf. als „dritte Linie“ neben den „echten“ Farnen und Progymnospermen (s. Nat. 446, 892).

PROGYMNOSPERMEN:

Die Aneurophytales als primitivste Progymnospermen (mindestens ab Eifel) sind noch durch *Tetraxylopteris* im unteren Frasnem vertreten.

Weite Verbreitung der **Archaeopteridales**, z.T. bis 30 m (naA 40 m, s. Nat. 446, 891) hoch und mit nadelbaumartigem Holz (araucarioide Tüpfelung). Einige Archaeopteridales erreichten schon im O-Devon das Stadium der Samenbildung und sind daher als echte Samenfarne einzuordnen. *Archaeopteris* selbst (10 m hoch, baumfarnartig) gilt als erste wirklich megaphylle Pflanze sowie als Übergangsform zwischen den Aneurophytales des M-Devons und den Coniferophytina. NaA werden sowohl die Coniferophytina wie die Cycadophytina von den (basaler stehenden) Aneurophytales abgeleitet, und die Archaeopteridales stellen eher eine Seitenentwicklung aus Aneurophytales dar. *Archaeopteris* selbst ist ab unterstem Frasnem nachweisbar, sehr ähnliche Fossilien (*Svalbardia*, *Callixylon*) aber schon im Givet.

Studien an *Archaeopteris* aus dem untersten Famenne Marokkos, darunter Stämme bis 40 cm Durchmesser, ergaben (1999), dass es sich um den ältesten „modernen“ Baum handelte. Dies mag erklären, weshalb er zum dominierenden Bestandteil der frühen Wälder (bis zu seinem Aussterben um die Devon-Karbon-Grenze herum) wurde. Das Holz zeigt vier verschiedene Modernisierungserscheinungen: u.a. ein laterales Verzweigungssyndrom analog demjenigen der frühen Samenpflanzen, knotige Zonen als wichtige Orte für die spätere Entwicklung lateraler Organe und eine Holzanatomie, die die mechanische Belastung bei ganzjährigem Wachstum reduziert.

Ging man bisher davon aus, dass *Arch.* einen einzelnen Stamm mit spiralg angeordneten, horizontal wachsenden, jährlich abfallenden Ästen hatte, was einen Nachteil darstellt, wenn die apikale Wachstumszone zerstört ist und außerdem mit dem ästigen Verzweigungssystem der frühen Samenpflanzen kontrastieren würde, ergaben die neuen Untersuchungen (an Exemplaren des untersten Famenne), dass *Arch.* zusätzliche Nebenorgane entwickelte (latente Primordia ähnlich derjenigen der heutigen Bäume), vermutlich als Äste mit begrenzter, aber relativ langer Lebensdauer, die das Überlebenspotential der Pflanze vergrößerten. Solche Seitenverzweigungen (=nicht-apikale Achsenverzweigungen) waren bislang erst von *Calamopitys* bekannt. Das laterale Verzweigungssyndrom von *Arch.* geht demjenigen der *Calamopityaceae* aus dem Tournai (das bisher als das älteste galt) voraus und ist etwas einfacher konstruiert. Es bedeutet einen erheblichen Fortschritt gegenüber der pseudomonopodialen Verzweigung und steht auf der Entwicklungslinie zum Verzweigungsmuster der basalen Samenpflanzen. Einige Stammstücke ließen auch die Ansätze großer perennierender Äste erkennen, im weiten Winkel abzweigend, wobei der Bau der Ansatzpunkte dieser Äste belegt, dass diese großen Äste jedes Jahr schwerer wurden.

Die apikal angelegten, schraubig angeordneten, weitgehend horizontal wachsenden und wohl als Ganzes abfallenden Seitenorgane sind wohl als Ganzes einem Spermatophyten-Blatt homolog. Daneben finden sich Spuren kleiner, kurzlebiger Adventivorgane, die wohl den Adventivwurzel-Prämordien heutiger Samenpflanzen (wie an Stecklingen erkennbar) entsprechen und damit die Möglichkeit zur Bildung von Adventivwurzeln belegen. Besonders bedeutend sind aber Achsenanhängsel in räumlicher Verbindung mit den als Blätter angesprochenen Organen mit anfänglich verzögertem Wachstum: offenbar handelt es sich um echte Seitenzweige im Sinne nicht-apikaler

Achsenverzweigungen. Außerdem wurden Reaktionsholzbildungen an Stämmen gefunden (Reaktion auf mechanischen Stress).

Insgesamt zeigt *Archaeopteris* die wichtigsten Entwicklungsmerkmale der meisten höheren Samenpflanzen: Seitenzweigung (nicht-apikale Achsenverzweigungen), Reaktionsholzbildung als Reaktion auf mechanischen Stress und die Möglichkeit zur Bildung sproßbürtiger Adventivwurzeln; sie erlaubten die Entstehung neuer, langlebigerer und den Raum besser nutzender Wuchsformen. Diese Vorteile können die weltweite Dominanz von *Archaeopteris*-Wäldern im oberen Devon erklären.

SAMENFARNE: Erste echte Samen (*Archaeosperma arnoldii*) im Famenne: die Anzahl der Megasporen wird auf eine reduziert; die anderen drei verbleiben als rudimentäre Sporen vielleicht als Pollenfangorgane am proximalen Pol; die einzige Megaspore wird von der Sporangienwand umgeben (Nucellus); weitere Telome bilden die Hüllblätter, die beim Ursamen aus dem O-Devon die Megaspore nur in der basalen Hälfte umgaben. Wahrscheinlich stammen die ersten Samen von einer *Archaeopteris*-Art. Eine weitere Samenform des O-Devons ist *Spermolithus*, > 1 cm. Die Samen verleihen der Pflanze eine größere Unabhängigkeit von Feuchtigkeit: die Eizelle im Samen kann befruchtet werden, während sie noch mit der Elternpflanze in Verbindung steht; der sich entwickelnde Embryo kann mit einem Nährstoffvorrat versorgt werden. Der Embryo ist vor Austrocknung geschützt, die Fortpflanzung ist nicht mehr an das Vorhandensein von Wasser gebunden.

Als ältestes Makrofossil von Spermatophytata (mit vegetativen Anteilen) gilt *Elkinsia* aus dem O-Devon.

Vorläufer der Spermatophytata mit Proto-Ovulen ab Givet, echte Samenpflanzen ab Famenne.

Später wurden allerdings zahlreiche weitere Taxa von echten Spermatophyten-Ovulen aus dem Famenne Euramerikas beschrieben (*Elkinsia*, *Moresnetia*, *Xenotheca*, *Archaeosperma*, *Spermolithus*, *Glamorgania*, *Dorinnotheca*, *Warsteinia*, *Condrusia*, *Duodimidia*, *Pseudosporogonites*) und auch aus China (*Cosmosperma polyloba*) (ad Klasse Lagenospermopsida), außerdem einige Pollenorgane aus Europa und Nordamerika, die Samenpflanzen zugeordnet werden. Die vegetativen Teile von *Cosmosperma* ähneln „*Rhodea*“ und manchen stark dissezierten Blättern von *Sphenopteris*.

Im Oberdevon waren die Pollenorgane der Samenpflanzen einfach organisiert und synangiat; die Pollenorgane waren also im Gegensatz zu den Ovulen noch nicht sehr divers. Die Kupulen und Ovulen saßen, soweit bekannt, an den Enden stark verzweigter Äste (*Elkinsia*, *Moresnetia*); die meisten Ovulen aus dem Famenne wiesen Kupulen auf, allerdings gab es unterschiedliche Formen von Kupulen (uni- oder multiovulat, 1 bis 6 Ovulen), symmetrisch oder asymmetrisch, glatt oder ornamentiert, mit unterschiedlicher Anzahl von Segmenten und unterschiedlichem Fusionsgrad der Segmente usw. Auch die Integumentlappen (3 – 11) waren variabel, frei oder in unterschiedlichem Umfang fusioniert, glatt, dornig oder mit Graten versehen. *Elkinsia* und *Moresnetia* wurden wohl windbestäubt, die spätere *Lagenostoma* aus dem O-Karbon dagegen wohl schon von Insekten.

Die aneurophytalen Progymnospermen (häufig im Givet und Frasn Euramerikas) hatten überwiegend (a) dreidimensionale Äste, (b) sterile terminale Anhänge in drei Dimensionen (Raumblätter) sowie (c) fertile Organe als verlängerte Sporangien an kammförmig dichotom geteilten terminalen Organen. Ausnahmen bilden *Triloboxylon ashlandicum* und *Proteokalon petryi*, da bei ihnen die seitlichen Äste und terminalen Anhänge bereits planiert waren. Die

Samenpflanzen des Oberdevons (Famenne) wiesen dann, soweit bisher bekannt, allesamt planierte Äste und Fiedern auf (Natwiss. 101: 615)

Samenfarne ieS., d.h. O **Lyginopteridales**, vom O-Devon bis Lias.

Wichtigste Gruppen der Samenfarne ieS.:

Calamopityaceae (O-Devon bis U-Karbon)

Lyginopteridaceae (U-/O-Karbon)

Medullosaceae (U-Karbon bis Perm, Vorfahren der Cycadeen?)

Callistophytaceae (O-Karbon).

Die *Sphenopteris*-Beblätterung tritt noch im O-Devon auf und reicht bis in den Jura.

Heutzutage betrachtet man die Pteridospermen zunehmend als künstliche, paraphyletische Gruppe, insbesondere in Hinblick auf die problematischen mesozoischen Gruppen, die ihre Fortpflanzungsorgane auf den Blättern tragen, ansonsten aber keine nähere Verwandtschaft zu den paläozoischen Samenfarne aufweisen.

Ein Zwischenstadium der Samenentstehung (noch ohne pollenfangende Strukturen und entwicklungsmäßig unter den oberdevonischen Samen) wurde im U-Karbon (M-Tournai) entdeckt; evtl. lebte die betreffende Pflanze unter sehr feuchten Bedingungen und war nicht auf Windbestäubung angewiesen; entweder handelt es sich um ein Überbleibsel einer früheren Entwicklungsstufe (zwischen pteridophytischer und gymnospermischer Fortpflanzung), oder ein Indiz für die Polyphyly der Gymnospermen.

Lt. PINNA im O-Devon bereits erste **Cordaiten**, naA unsichere Cordaitenfunde im obersten Devon. Älteste **Bernsteinfunde** im Devon und Karbon.

Kladogramm der Prospermatophyta und Spermatophyta nach dem TOLWP:

--- *Eophyllophyton bellum* + *Psilophyton dawsonii*

--- Cladoxylopsida + Equisetopsida + Filicopsida

--- *Pertica varia*

--- I--- Aneurophytales (nicht aufgelöst)

I--- Archaeopteridales “

I--- Protospityales “

I--- Spermatopsida “

Spermatopsida:

--- I --- Calamopityaceae (+) (nicht aufgelöst)

I --- Hydraspermaceae (+) “

-----Lyginopteridaceae (+)

----- Medullosaceae (+)

----- I --- Cycadales (Cycadeen ff. nicht aufgelöst)

- I --- Callistophytaceae (+)
- I --- Coniferen + Cordaitopsida (+)
- I --- Glossopteridaceae (+)
- I --- Czekanowskiaceae (+)
- I --- Ginkgoales
- I --- Peltaspermaeaceae (+)
- I --- Corystospermaceae (+) (bis U-Eozän)
- I --- Caytoniaceae (+)
- I --- (Pentoxylales + Bennettitales + Gnetales + Angiospermen)

tier-tier odev

SCHWÄMME: rez. Gatt. *Cliona* (Bohrschwamm) ab Frasn.

Riffbildende **Stromatoporen** erlitten einen erheblichen Einbruch gegen Ende des Frasn, erholten sich dann nochmal etwas und verschwanden an der Devon-Karbon-Grenze fast vollständig. Bis zur Wiederentdeckung 1970 galten sie als in der Kreide ausgestorben.

moll-moll odev

MOLLUSCA:

Bei den **Muscheln** erscheinen die rez. Fam. **Nuculidae** (ab 378 MA; lt. Sci. 325, 736; anno 2009) und im Famenne die rez. Gatt. *Modiolus* (Sepk.). Erste Süßwassermuscheln (*Anthracosia*) im Laufe des O-Devons, angebl. auch erste **Landschnecken** auf dem Old-Red-Kontinent (sehr divergierende Angaben!).

Cephalopoden: In der UKL Nautiloidea erloschen die Discosorida (ab Llanvirn) im Famenne.

Clymeniida (nur O-Devon III – VI, d.h. mittl./ob.Famenne) als neue Ammonoidea-Ordnung, Abstammung der Clymenien von frühen Goniatiten (*Archoceras*: Givet bis Famenne). Einzige Ammonoidea mit innen liegendem Siphon!

Starke Zunahme der Diversität der Ammonoidea. Weiterhin vertreten: Anarcestina (bis M-Perm, Bactriten bis Tatar, *Dillerites* im ob. Carn, zeitlich isoliert stehend) und Goniatitida (ob. Eifel bis PTG); die Prolecanitida erscheinen erst direkt nach der Devon-Karbon-Grenze.

Ammonoidea des O-Devons: Bactritina; Anarcestina: Anarcestaceae (+), Prolobitaceae (+); Gephuroceratina (+): Gephurocerataceae (+), Pharcicerataceae (+); Clymeniina (+): Clymeniaceae (+); Gonioclymeniina (+): Gonioclymeniaceae (+), Parawocklumeriaceae (+); Tornoceratina (+): Tornocerataceae (+); Goniatitina: Cheilocerataceae (O-Devon bis O-Perm).

Im Laufe des O-Devons erlöschen somit alle Ammonoideagruppen (in der Regel vor der Famenne-Tournai-Grenze) mit Ausnahme der basalen Bactritina und der Cheilocerataceae (aus der O Goniatitina), die sich im Frasn aus den Tornocerataceae (die selbst vor der Devon-Karbon-Grenze verschwinden) entwickelt hatten. Die Cheilocerataceae werden damit zur Stammgruppe aller postdevonischen Ammonoidea, und zwar der Prolecanitina (unterstes Karbon bis Trias), wobei die posttriadischen Ammonoidea auf die Prolecanitina zurückgehen, und der übrigen Goniatitina, deren letzte Vertreter an der Perm-Trias-Grenze erlöschen. Den Cheilocerataceae kommt damit eine Schlüsselstellung in der Entwicklung der Ammonoidea zu: mit dieser Oberfamilie retten sich die Ammoniten über die Devon-Karbon-Grenze, und Abkömmlinge der Cheilocerataceae (Prolecanitina: Prolecanitaceae --- Xenodiscaceae) retten die Ammonoidea über die Perm-Trias-Grenze.

Aus dem Frasnian sind ca. 50 Ammonoidea-Gattungen bekannt; die Frasnian-Famennian-Grenze wurde nur von 5 Gattungen mit einfachen Suturen überlebt; aus ihnen entwickelte sich eine massive Radiation mit 116 Gatt. im Famennian, die meisten im O-Famennian. Mehr als die Hälfte aller Gatt. des Famennian sind Clymeniiden, die im mittl. Famennian erschienen und an der D-K-Grenze ausstarben. Wären sie nicht erloschen, wäre der Rest des Paläozoikums von diesen einfachsuturigen Formen dominiert worden. Stattdessen überlebten aber nur 3 einfach-suturige Goniatitengattungen die D-K-Grenze; im unt. Tournai nahm dann die Diversität der Ammonoidea (bei relativ langfristiger Dominanz einfachsuturiger Formen) wieder zu, aus dem Tournai sind ca. 40-50 Gatt., aus dem Visé und Namur ca. 60 Gattungen bekannt, danach reduzierte sich die Diversität auf ca. 30 – 40 Gattungen vom M-Karbon bis zum M-Perm bei gleichzeitig starker Zunahme der Komplexität der Lobenlinien.

Tentaculiten: nachdem die im U-Ordov. erschienenen Tentaculiten im M-Devon ihr Maximum an Diversität erreicht hatten (U-Devon: 8, M-Devon: 11, O-Devon: 10 Gatt.), starben noch im O-Devon alle 5 Fam. aus: Fam. Tentaculitidae (unt. Llandovery bis mittl. Frasnian), Fam. Homoctenidae (Eifel bis ob. Frasnian), Fam. Uniconidae (Tremadoc bis ob. Frasnian), Fam. Nowakiidae (unt. Ludlow bis mittl. Frasnian), Fam. Styliolinidae (Wenlock bis unt. Famennian). Ähnlichkeiten mit rez. Pteropoden ["Schwimmschnecken"] (*Tentaculites* ähnelt *Creseis* und *Styliolina* ähnelt rez. Cavoliniden) sollen auf Konvergenz beruhen.

Völlig überraschend wurde dann im Jahr 2000 ein Tentaculitoider (*Hidagaienites arcuatus*) aus der Nähe der Karbon-Perm-Grenze Zentraljapans beschrieben; eine Umlagerung aus älteren Schichten ist sicher ausgeschlossen. Einziger postdevonischer Tentaculit (J. Palaeont. 74, 381).

arth-arth odev

ARTHROPODA:

Trilobiten: der starke Rückgang wird mit dem Aufkommen kieferbewehrter Fische in Verbindung gebracht. Im Laufe des O-Devons erlöschen u.a. Homalonotidae, UO Cheirurina (naA. M-Devon), Calymenina (naA. M-Devon), Harpina, Phacopina (Ordov. bis oberstes Famennian; Fam. Phacopidae: Gotl. bis oberstes Famennian, Fam. Dalmanitidae: M- und O-Devon), Lichida, Odontopleurida; nur O Ptychopariida mit der UO Illaenina (Ordov. bis O-Perm) überlebt mit der Ofam. Proetacea, und zwar den Fam. Proetidae (Ordov. bis Perm) und Otariionidae (M-Ordov. bis O-Karbon). Die Fam. Scutelluidae (M-Ordov. bis ob. Frasnian, ad Ordnung Corynexochida) – und mit ihr die O Corynexochida – erlöscht im ob. Frasnian (Kellwasser-Extinktion; s. J. Palaeont. 80, 981), die Harpetidae (ab. unt. Ordov.; ad O Ptychopariida) ebenfalls mit dem 2. Kellwasser-Event kurz vor der FFG (Pal. 52, 11), die anfangs noch artenreichen Phacopidae erlöschen im obersten Famennian; nur die Otariionidae und Proetidae überleben ins Karbon.

Myriapoda: der Arthropleuride *Microdeceplex* (M- bis O-Devon) ist nur wenige mm lang

Crustacea: Bei den Ostracoden erlöschen im ob. Famennian die Leperditicopida (ab Kambrium); im ob. Givet hatten sie als erste Ostracoden auch das Süßwasser erobert. **Malacostraca:** Erstnachweis der **O Decapoda** im ob. Famennian (*Palaeopalaemon*); die nächstjüngeren Nachweise sind *Imocaris* aus dem unt. Namur und *Protoclytiopsis* aus dem ob. Perm; starke Diversifizierung erst ab der Trias, rezente Gattungen ab Dogger (s. dort).

Notostraca (*Strudops*) im O-Devon von Belgien (Strud), ähnelt bereits sehr stark modernen Notostracen wie *Triops*; ältester sicherer Vertreter der Totalgruppen- und Kronengruppen-Notostracen (Palaeont. 58: 497).

Insekten: Das vermeintliche Fluginsekt *Eopterum devonicum* (Uchta-Gebiet), für das eine eigene Ordnung Archaeoptera aufgestellt worden war, wurde inzwischen als Schwanzteil eines Malacostracen identifiziert (s. J. Palaeont., anno 1980). Wahrscheinlich gab es aber schon im Siegen Fluginsekten (s. *Rhyniognatha hirsti*, U-Devon). In aktuellen Publikationen (BRAUCKMANN et al. 1996, s. auch Nat. 427, 627; GRIMALDI and ENGEL, s. Sci. 309, 880) wird *Eopterum* daher nicht mehr erwähnt; abgesehen von *Rhyniognatha* wird der nächste Nachweis fliegender Insekten ins Namur A datiert! (s. Nat. 427, 627; Sci. 309, 880), und auch der Status von *Rhyniognatha* als Fluginsekt ist noch immer umstritten (BRAUCKMANN 2007).

Im oberen M-Famenne Belgiens (Strud) *Strudiella*, das älteste komplett (wenn auch schlecht) erhaltene Insekt i.e.S. (Clade Dicondylia), 8 mm lang, 1,7 mm breit. Flügel nicht erhalten, wahrscheinlich Nymphe (wofür auch die geringe Größe spricht). Vermutlich terrestrisch, „orthopteroiden“-artige Mandibeln sprechen für omnivore oder phytophage (statt carnivore) Nahrung. Lange Femora und Tibia sprechen für Pterygota (statt Archaeognatha und Zygentoma). Die Form der Mandibeln spricht zugunsten der Metapterygota (Pterygota nach Ausschluss der Ephemeroptera und Palaeodictyoptera). Auch die Antennen entsprechen jenen basaler Hexapoden. Für terrestrische Lebensweise spricht das Fehlen von Adaptationen ans Schwimmen (z.B. bei den Beinen, keine abdominellen Kiemen).

Der Fund verkleinert die „Hexapodenlücke“ zwischen dem Gilboa-Insekt (391 MA) und den diversen Fluginsekten im Serpukhovian (320 MA). Die frühe Diversifikation von dicondylischen Insekten erfolgte jedenfalls (wie *Strudiella* zeigt) vor Romer's Gap (360 bis 345 MA). Einer Hypothese zufolge könnte niedriger Sauerstoff-Gehalt die Evolution der Insekten verzögert haben, es könnte sich aber auch nur um eine Lücke der fossilen Überlieferung handeln, da die meisten Schichten im kritischen Zeitraum in Europa und Nordamerika marinen Ursprungs sind.

Stichspuren an Lebermoosen aus dem O-Devon (ca. 380 MA) könnten von Hemiptera/Hemipteroidea stammen, die nach phylogenomischen Daten vor 373 MA (Spanne: 401 – 346 MA) entstanden sein dürften. (Sci. 346: 763) (naA Diversifikation der Hemipteroidea vor ca. 365 MA: PNAS 115: 12775).

echi-echi odev

ECHINODERMATA:

Aussterben der **Cystoidea** (O Diploporita stirbt im M-Devon, O Rhombifera stirbt im Frasne aus; nur 2 Gatt. erreichen das Frasne).

Aussterben der **Somasteroidea** (*Lepidasterina* im Frasne).

Carpoidea sind aus dem O-Devon (360 MA) weltweit lediglich von einer Fundstelle bei Wuppertal nachgewiesen; ansonsten Dokumentationslücke zwischen 390 MA (Eifelium) und 320 MA (O-Karbon) (Pressemitt. 2008).

Bestielle Echinodermata (Pelmatozoa) gelten als besonders stark von der Frasne-Famenne-Extinktion betroffen; ihre taxonomische Diversität im Famenne war extrem gering, so dass es so aussah, als hätten sie sich erst im Laufe des U-Karbons erholt. Im Jahr 2003 wurde dann aber eine artenreiche Pelmatozoenfauna aus dem Famenne des Junggar-Beckens in China beschrieben, die die Anzahl der aus dem Famenne bekannten Arten von Blastoideen und Crinoideen vervierfachte und belegt, dass die Diversifikation und Re-Radiation der gestielten Echinodermen (nach der FF-Extinktion) schon im Famenne einsetzte (J. Palaeont. 77, 922).

fisc-fisc odev

PISCES allgemein:

Das Oberdevon ist durch massive Extinktionen von Fischfamilien gekennzeichnet; selbst Fischgruppen, die das Karbon erreichten, wurden stark dezimiert. 73 % der 70 Fischfamilien, die bisher aus dem O-Devon bekannt sind, erloschen binnen 15 MA; nur 17 Familien (24 %) überlebten ins Karbon. Die Extinktion der Fische soll dabei – ebenso wie bei Invertebraten – mehrphasig erfolgt sein (s. BENTON 2007). Im Laufe des Devons, vor allem aber im höheren Devon, werden die stark gepanzerten altertümlichen Fischformen im Meer und im Süßwasser zunehmend von Haien und Knochenfischen ersetzt.

Beim Aussterben der gepanzerten Stamm-Gnathostomen (den paraphyletischen „Ostracodermen“ wie Osteostraci, Galeaspida) spielte auch deren ausgeprägter Endemismus eine wichtige Rolle; ihre paläogeographische Verteilung war beeinflusst u.a. von Meeresspiegelschwankungen und Gebirgsbildung. Ihre beschränkte Verbreitung machte sie für Extinktionen besonders anfällig (Pal. 52, 1257).

AGNATHA:

Aussterben der Ordnungen **Osteostraci**, **Heterostraci** und **Anaspida** (letzte Gatt.: *Euphanerops* und *Endeiolepis*, wohl synonym; laut Sepkowski-Datensatz aber noch *Conopiscius* als Anaspide des U-Karbons!). Heterostraci (= Pteraspidomorphes) und Thelodontiden erlöschen bereits im Frasn.

Bei ausgewachsenen Exemplaren des Anaspiden *Euphanerops* (O-Devon) wurde erstaunlicherweise eine intensive Verknöcherung des Skelettes festgestellt, während das Endoskelett der Anaspiden üblicherweise als nicht kalzifiziert gilt. Bei modernen Schleimfischen und Neunaugen ist das Skelett weder kalzifiziert noch kollagen-versteift; die knorpeligen Elemente des Endoskeletts bestehen lediglich aus großen, in Gruppen zu zweit oder viert auftretenden Chondrozyten, umgeben von einer Matrix aus konzentrischen Ringen, die aber bei Neunaugen natürlicherweise nicht kalzifiziert ist (sich aber in vitro kalzifizieren lässt). Die zelluläre Organisation des Endoskeletts von *Euphanerops longaevus* entspricht grundsätzlich derjenigen der Neunaugen, zumal bei letzteren bei künstlicher Kalzifizierung der Matrix in vitro derselbe Endzustand resultiert. Der Kalzifizierungsprozess von *Euphanerops* muss relativ spät in der Ontogenese erfolgt sein, während eine vergleichbare Kalzifizierung des Endoskeletts bei den Gnathostomata schon sehr früh erfolgt. Offenbar handelt es sich um einen konvergenten Versuch der Kalzifizierung des Endoskeletts (parallele Evolution). Es gibt keine Anzeichen dafür, dass das Kalzifizierungsmuster von *Euphanerops* ein Vorläufer jener Kalzifizierung ist, die bei höheren Ostracodermen und Gnathostomen gefunden wird. Offenbar handelt es sich um eine isolierte Weiterentwicklung des von den Neunaugen her bekannten Endoskeletts im Sinne einer im späteren Verlauf der Ontogenese einsetzenden Kalzifizierung der Matrix (aus konzentrischen Kreisen; dazwischen liegt eine weniger stark verkalkte Zwischenmatrix), wie sie auch experimentell bei Neunaugen ausgelöst werden kann, aber *nicht* um einen Vorläufer des komplexeren Kalzifizierungsmodus der höheren Fische (Nat. 417, 609).

Besonders perfekt erhaltene Exemplare von *Endeiolepis* aus dem O-Devon von Quebec, Kanada, zeigen eine Kiemenorganisation wie bei rezenten Neunaugen, allerdings bei ungewöhnlich hoher Anzahl von Kiemensäcken (ca. 30). Stellt man *Endeiolepis* zu oder in die Nähe der Anaspiden, so ergibt sich, dass Kiemensäcke ein primitives Merkmal der Vertebraten sind, das dann bei den kiefertragenden Fischen verloren ging. *Endeiolepis* (= *Euphanerops*) gelten als Anaspiden, bei denen das Hautskelett reduziert wurde, und als mögliche Übergänge zwischen Anaspiden und

modernen Neunaugen, u.a. aufgrund der Form der Schwanzflosse sowie der nasohypophysealen Öffnung.

Im Gegensatz zu modernen kiefertragenden Fischen haben die modernen Agnathen keine Kiemenstrahlen (kiemenstrahlartige Strukturen, allerdings nicht notwendigerweise von Kiemensäcken umgeben, finden sich bei Myllokunmingiiden und Yunnanozoa). Kiemensäcke waren bisher nur von rezenten Cyclostomen bekannt, wurden aber schon bisher für alle fossilen Agnathen angenommen, allerdings ohne direkten fossilen Nachweis. Für *Endeiolepis* sind sie nun mit Gewissheit nachgewiesen. Wenn Anaspiden Stammgruppen-Gnathostomen sind, so stellen Kiemensäcke (und evtl. auch Kiemenstrahlen) eine primitive Kondition dar; der Verlust der Kiementaschen und die begleitende Entwicklung der Kiefer triggerte dann gewaltige funktionelle Veränderungen, u.a. den Übergang von passiver zu aktiver Einatmung.

Die hohe Anzahl von Kiemensäcken bei *Endeiolepis* (ca. 30) im Vergleich zu modernen Agnathen wird aber als Spezialisierung interpretiert (diese Fische lebten in sauerstoffarmem Wasser); einige heutige Schleimfischarten weisen aber auch bis zu 15 Kiemensäcke auf. Kopfschilde von Galeaspiden (430 – 370 MA) deuten auf bis zu 45 Kiemensackpaare (Nat. 440,1183).

In einer aktuellen phylogenetischen Analyse stellten sich die Jamoytiiformes (*Jamoytius*, *Euphanerops*) allerdings als Stamm-Gnathostomen heraus – ohne Bezug zu Neunaugen oder Anaspida (Palaeont. 53, 1393; anno 2010).

Erste Petromyzontiformes (Neunaugen): im oberen Famenne von Südafrika (Grahamstown) ältester Nachweis eines Neunaugen: *Priscomyzon riniensis* (Nat. 443, 921 + 981): exzellent erhalten; Lebensraum: marin-küstennah, ggf. im Bereich einer Flussmündung; außergewöhnlich klein (4,2 cm), sehr große orale Saugplatte mit weicher Außenlippe, getragen von einem Knorpelring, umgeben von 14 einfach gebauten Hornzähnen; der Kopf mit der vergleichsweise riesigen Saugplatte umfasst 40 % der gesamten Körperlänge. Rückenflosse beginnt direkt hinter dem korbartigen Kiemenskelett und geht kontinuierlich in die Schwanzflosse über (wie *Mayomyzon*).

Unklar ist, ob *Hardistiella* (O-Karbon) und *Mayomyzon* (O-Karbon) eine Saugplatte hatten; falls dies der Fall ist, wäre diese aber bei *Mayomyzon* deutlich kleiner. Auch die rezenten Taxa haben proportional kleinere Saugplatten. *Pipiscus* hatte ebenfalls eine Saugplatte, die Stellung zu den Neunaugen ist aber nicht gesichert. Zähne wurden bisher bei fossilen Neunaugen noch nicht nachgewiesen; die 14 zirkumoralen Zähne von *Priscomyzon* ähneln den 19 (oder mehr) Zähnen in modernen Neunaugen, sie sind allerdings primitiver ausgebildet als bei modernen Taxa. Im Vergleich zu allen anderen Taxa ist der hintere Körperabschnitt (hinter dem Kiemenapparat) bei *Priscomyzon* erstaunlich kurz. Er ist insgesamt gesehen den modernen Neunaugen ähnlicher als die beiden karbonischen Taxa; die modernen Taxa können mit Recht als lebende Fossilien bezeichnet werden. Die große Saugplatte von *Priscomyzon* spricht dafür, dass sich letzterer schon wie zahlreiche moderne Neunaugen (19 der 38 Arten) an Fischen festhaften und deren Blut saugen konnte. Andere rezente Neunaugen mit Saugplatte nutzen diese z.B. um Steine für den Nestbau zu transportieren.

Während molekulare Daten auf die Monophylie der Cyclostomata (rez. 60 Arten, davon 38 Neunaugenarten) deuten, sprechen die morphologischen Daten für Paraphylie. Die Neunaugen stammen demnach von primitiven Agnathen, denen noch Schuppen, Knochen und paarige Flossen fehlten (wie z.B. *Euphanerops*, ein „nackter Anaspide“, der zur Stammgruppe der Neunaugen gehören könnte – strittig!), und sind damit keine sekundär vereinfachten Formen.

Kladogramm:

- Tunicata
 - *Myxinikela* + Myxinoidea
 - *Haikouichthys*
 - *Euphanerops* + Petromyzontiformes:
 - *Mayomyzon* (O-Karbon)
 - *Priscomyzon* (Famenne)
 - *Mesomyzon* (U-Kreide, Yixian) + Petromyzontida
- Euconodonten
 - *Jamoytius*
 - Anaspida
 - *Astraspis* + (Arandaspida + Heterostraci)
 - Thelodonti
 - Galeaspida
 - Osteostraci
 - Gnathostomata

Im Jahr 2010 bestätigte sich allerdings aufgrund umfassender genetischer Daten (u.a. microRNA) das Cyclostomata-Konzept! (PNAS 107, 19379).

Conodonten: im O-Devon Nevadas *Palmatolepis perlobata* als größter bekannter Conodont (7,5 mm). Conodontentiere dienten als Beutetiere von Coelacanthen (Sci. Nat. 104: 26).

PLACODERMI: Maximum der **Panzerfische (Placodermi)**, Gotl. bis Devon-Karbon-Grenze, naA aber noch 2 Nachzüglergattungen im Tournai); *Titanichthys* (Titanichthyidae) und *Dinichthys* (Dinichthyidae) bis 8, naA. bis 10 m lang (syn. *Dunkleosteus*; nach älteren Angaben nur 3,5 m, nach neueren Angaben geschätzt max. 10 – 11 m lang; s.u.), *Ctenurella* (13 cm, nur Kopf gepanzert, Zahnplatten, Oberkiefer mit Schädel fest verwachsen), *Groenlandaspis* (7,5 cm, abgeflachter Bodenbewohner; wie viele Arthrodira hatte er ein Gelenksystem, das es ermöglicht, den Kiefer weit aufzureißen und große Beutetiere zu verschlucken; rote Pigmentzellen auf dem Rücken und Silberiridiszenz-produzierende Zellen am Bauch nachweisbar; dies gilt als Hinweis für Farbsichtigkeit).

In der oberdevonischen Gogo-Formation Westaustraliens fanden sich mehrere Arthrodirentaxa mit dreidimensional erhaltener Muskulatur. Diese unterscheidet sich deutlich von derjenigen der modernen Haie, von der man bisher annahm, dass sie den Ausgangszustand der Gnathostomen darstellen würde. Bereits Placodermen verfügten über Bauchmuskeln, wie sie sich dann erst wieder bei Tetrapoden (nicht aber Knorpelfischen, Actinopterygii, Actinistia und Dipnoi) finden. Die Nackenmuskulatur der Placodermen entwickelte sich im Zusammenhang mit einem Gelenk dermalen Abstammung zwischen Schädel und Schultergürtel, und nicht als Teil eines flexiblen Halses wie bei den Haien (Sci. 341, 160).

Dunkleosteus terrelli (einzige Art der Gattung) aus dem Famenne wurde hochgerechnet 10 – 11 m lang und 4 t schwer. Selbstschärfende, rasiermesserscharfe Knochenplatten, die direkt mit dem Kiefer verbunden waren. Diese hatten die Funktion von Zähnen (keine echten Zähne!); mit den Knochenplatten am vorderen

Kiefferrand zerteilte er die Beute wie mit einem Hackmesser (kein anderer Fisch konnte je so kräftig zubeißen!).

Ein spezielles Gelenksystem ermöglichte ihm, rasend schnell (ca. 1/10 s laut Modellversuchen) den Kiefer zu öffnen, wodurch ein starker Sog entstand, der das Beutetier in das Maul des *Dunkleosteus* zog. Mit den Knochenplatten wurde dann das Tier während des Einsaugvorganges mit enormer Kraft (5300 N / entspricht ca. 530 kg bei einem Individuum von 6 m Gesamtlänge) zerteilt. Durch das blitzartige Öffnen des Mundes entstand – wie bei vielen heutigen Fischen – ein Wassersog; er konnte damit Beutetiere innerhalb 1/50 Sekunde einsaugen. Er war damit wohl das erste Wirbeltier, das schnell flüchtende Beute einfangen konnte und sie vor der Verdauung zerstückelte. Beißkraft größer als die jedes rezenten oder fossilen Fisches (doppelt so hoch wie beim Weißen Hai), nur von riesigen Alligatoren und Dinosauriern (*T. rex*: 13400 N) übertroffen (Biol. Lett. 3, 76).

Der Antiarche *Bothriolepis* bewegte sich mit Hilfe gepanzerter Brustanhänge, die gelenkartig mit dem Vorderteil des Kopfschildes verbunden waren, stoßend am Boden von Flüssen und Seen. Arthrodiren sind jetzt mit allen drei Ordnungen (Coccosteiformes: *Dinichthys*, *Titanichthys*, *Homostius*; Ptyctodontiformes: *Rhamphodopsis*; Phyllolepidiformes: *Phyllolepis*) vertreten; letzte Rhenanida (ab U-Devon; *Jagorina*).

Gegen Ende des Oberdevons erlöschen die meisten Gruppen der Placodermen, darunter Arthrodira, Petalichthyida, Phyllolepida, Antiarchi sowie die rochenähnlichen Rhenanida. Nur die Ptyctodontida überleben mit 2 Gattungen ins untere Tournai. Schon die Extinktion an der Frasn-Famenne-Grenze hatte erhebliche Auswirkungen auf die Placodermen; an der Devon-Karbon-Grenze erloschen sie dann endgültig.

Bei einem Placodermen des Frasn (384 – 380 MA; Gogo-Formation, Australien), dem Arthrodiren *Eastmanosteus*, wurden Weichgewebe (quergestreifte Muskelfasern, Nervengewebe, Gewebe des Kreislaufsystems) phosphatisiert überliefert; das außergewöhnlich gut dreidimensional erhaltene Muskelgewebe unterstützt die Hypothese, dass die Placodermen die Schwestergruppe aller anderen Gnathostomen darstellen; es handelt sich um das älteste nachweisbare Weichgewebe bei Gnathostomen. Seine Erhaltung wurde möglich durch mikrobielle Besiedlung kleiner geschützter Gebiete unter dem Kopfschild. Bei einem Ptyctodontiden (*Austroptyctodus*) fanden sich Abdrücke von Muskeln. Beide Fossilien belegen eine (für Vertebraten) primitive Muskelstruktur ähnlich den Neunaugen (Biol. Lett. 3, 197).

Ältester Nachweis für Kopulation und Schwangerschaft bei Vertebraten:

Bei zwei Placodermen derselben Formation (Gogo-Formation, Australien; unteres Frasn; 380 MA; unverdrückte dreidimensionale Erhaltung, da tektonisch sehr stabiles Gebiet, daher keine Störungen in der Erdgeschichte durch Plattentektonik) fanden sich fossile Embryonen im Mutterleib: ältester Nachweis einer **Schwangerschaft**. Beide Exemplare gehören zu zwei verschiedenen Taxa der Ptyctodontida: *Materpiscis attenboroughi* enthielt einen einzelnen intrauterinen Embryo mit nachweisbarer (mineralisiert erhaltener) Nabelschnur (in Form und Lage ähnlich derjenigen bei manchen modernen Knorpelfischen) sowie einem vermuteten Dottersack (als amorphe kristalline Masse); die Nabelschnur verbindet den Embryo mit dem Dottersack.

Austroptyctodus enthielt drei Embryonen. Alle 4 Embryonen ca. 25 % der adulten Länge; embryonale Knochen sehr dünn und fragil, aber perfekt erhalten.

Die bisher ältesten sicheren Nachweise einer Schwangerschaft datieren in die M-Trias (*Keichousaurus*; Strahlenflosser *Peltopleurus*) bzw. den Lias (*Ichthyosaurier*), fragliche, aber nicht sichere Indizien bei einem Holocephalen des U-Karbons. Eine innere Befruchtung und

Kopulation war bei Ptyctodontida zwar schon länger vermutet worden (bestimmte Anhänge an den Beckenflossen, die den Kopulationsorganen der modernen Haie ähneln: Klaspern).

Kopulation ist aber kein sicheres Indiz für echte Schwangerschaft (auch einige Haie und Rochen legen nach der Kopulation Eier ab). Die Fortpflanzungsstrategie der Placodermen, jedenfalls einiger Taxa, dürfte demnach derjenigen einiger moderner Haie und Rochen entsprochen haben (wenige Nachkommen, die als weit entwickelte Junge geboren werden); allerdings dürfte es sich um eine konvergente Entwicklung zwischen Ptyctodontida und (einigen) Chondrichthyes handeln (Nat. 453, 575 + 650).

Wenig später wurden auch bei dem Arthrodiren *Incisoscutum* – ebenfalls von Gogo – intrauterine Embryonen entdeckt. Innere Befruchtung war also bei Placodermen offenbar weiter verbreitet als bisher angenommen. Inzwischen wurde bei *Incisoscutum* aber auch ein Kopulationsorgan (Klaspern) und damit Sexualdimorphismus nachgewiesen; möglicherweise verfügten alle Ptyctodontida und Arthrodira über einen knorpelfischartigen inneren Befruchtungsmechanismus (Nat. 460, 888). Für die fünf weiteren Placodermengruppen ist der Fortpflanzungsvorgang aber noch unbekannt.

Innere Befruchtung ist auch typisch für Knorpelfische (55 % davon vivipar, die übrigen legen die befruchteten Eier ab), nicht aber für basale Knochenfische (innerhalb der Knochenfische mehrfach konvergent entwickelt, aber niemals dominierend, eher Ausnahme). Da eine Reversion (Übergang von Viviparie zu äußerer Befruchtung) praktisch nicht vorkommt, bleiben die kladistischen Konsequenzen unklar, wieso verschiedene Gruppen der Placodermen und die Chondrichthyes, nicht aber (außer weit abgeleitete Formen) die Osteichthyes über innere Befruchtung verfügen. Ptyctodontida stehen kladistisch basal zu den Arthrodira (> 200 Arten).

Studien an Entwicklungsgenen legen nahe, dass sowohl die Genitalien der Tetrapoden wie auch die Hinterbeine auf die paarigen Bauchflossen der Placodermen zurückgehen; bei den Männchen der betreffenden Placodermen waren diese Flossen zu Begattungsorganen umgestaltet. Bei den heutigen Knochen- und Knorpelfischen spielt das Hoxd13-Gen bei der Entwicklung von Brust- und Bauchflossen eine Rolle; bei Säugetierembryonen ist es nicht nur in den Anlagen der Gliedmaßen, sondern auch der Genitalien aktiv. Hinterbeine und äußere Sexualorgane gehen somit wohl auf den Beckengürtel der Placodermen zurück.

Möglicherweise ist sogar das Kieferskelett zunächst nicht aus Gründen der Nahrungszerkleinerung entstanden, sondern als Kopulationshilfe (und wurde dann sekundär zur Nahrungsaufnahme kooptiert): die Kiefer könnten – wie heute bei manchen Haien – dazu gedient haben, das Weibchen zu packen und in der richtigen Position festzuhalten.

Bemerkenswert ist, dass die Arthrodiren massiv diversifizierten, als die Kopulation aufkam (Radiation). Bei modernen Fischfamilien, die sowohl ins Wasser abtauchende Arten wie auch kopulierende Arten aufweisen, sind letztere viel zahlreicher (Hochlandkärpflinge: 36 : 4 Arten; Bythitoidae: 107 : 22 Arten). Innere Befruchtung beschleunigt offenbar die Evolution: herangewachsen geborene Jungfische haben bessere Überlebenschancen. (Nat. 457, 1094 + 1124; Spektr. Wiss. 10/2011, 30)

Später wurden dann Klaspern auch bei Antiarchi gefunden (s. Mitteldevon). Die innere Befruchtung muss also schon vor dem Oberdevon etabliert gewesen sein – und scheint ein gemeinsames Merkmal der Stamm-Gnathostomen zu sein.

Placodermen hatte echte Zähne (Nat. 491, 748)

Mikrotomographische Untersuchungen des Kieferwachstums bei dem oberdevonischen Arthrodiren *Compagopiscis croucheri*, von dem viele dreidimensional erhaltene Exemplare in unterschiedlichen Größen/Entwicklungsstadien erhalten sind, so dass er sich für nicht-destruktive Untersuchungen der Ontogenese der Kiefer eignet, belegen das Vorhandensein **echter Zähne aus Knochen und Dentin mitsamt einer Pulpenhöhle**, während die Tuberkel des Hautskeletts nur aus Verdickungen der äußeren, kompakten Knochenschicht bestehen. Es handelt sich bei diesen Tuberkeln also lediglich um lokale Bildungen aus der äußeren, kontinuierlichen kompakten Knochenschicht, morphologisch voll integriert in das darunter liegende Hautskelett.

Die Kiefer selbst bestanden aus einem Komposit aus Knorpel, Knochen sowie einem dermalen, von der Haut gebildeten dritten Element im Unterkiefer. Die Zähne entwickelten sich im Rahmen der Verknöcherung von Kieferanteilen nacheinander – ähnlich den späteren Zahnfamilien. Damit besteht ein grundlegender Unterschied zum Aufbau der zahnähnlichen Strukturen der postbranchialen Lamina sowie des Hautskeletts.

Zahn- und Kieferentwicklung waren bei Placodermen (die nach neuer Erkenntnis wahrscheinlich kein Monophylum, sondern einen paraphyletischen Grad darstellen) noch nicht strukturell und entwicklungsmäßig integriert, sondern voneinander unabhängig laufende Prozesse. Zähne haben einen anderen evolutionären Ursprung als die Kiefer als solche, und Kiefer- und Zahnentwicklung waren bei den Placodermen noch nicht in einem solchen Ausmaß miteinander verwoben, wie es später bei Kronen-Gnathostomen der Fall wurde – auch als Voraussetzung für den Ersatz abgenutzter Zähne an Ort und Stelle. Es gibt auch noch keine eindeutige Homologie des Supra- und Infragnathale der Placodermen mit dem Unterkiefer bzw. Coronoid der Knochenfische.

So besteht der Unterkiefer von *Compagopiscis* aus dem Infragnathale, das auf dem Meckelschen Knorpel liegt, der nur am proximalen Ende (Artikulare) und am distalen Ende ossifiziert ist. Das Infragnathale selbst besteht aus zwei verschiedenen Verknöcherungen: dem axialen knöchernen Schaft des Kiefers, sowie einer darüber liegenden zusammengesetzten dentalen Ossifikation, wobei das Wachstum erfolgte, indem neue Zahnhöcker proximal, distal und lingual (relativ zu einem primordialen Höcker) hinzugefügt wurden. Es handelte sich dabei um ein koordiniertes Wachstum, wobei in jeder Wachstumsphase mehr Höcker zur proximalen als zur distalen oder lingualen Reihe hinzugefügt wurden. Die einzelnen Höcker entstanden aber nacheinander, selbst innerhalb derselben Wachstumsphase und Zahnreihe. Auf vergleichbare Weise erfolgte auch die Entstehung der Zahnreihen auf dem Supragnathale, direkt am Dach der Mundhöhle.

Damit ist auch klar, dass sich die Zähne der Placodermen nicht konvergent entwickelten, sondern einmalig in der Gnathostomen-Stammlinie schon kurz nach der Entstehung der Kiefer. Die Zähne der Placodermen sind damit homolog zu den Zähnen der Kronen-Gnathostomen; damit scheidet auch die Hypothese aus, dass die Zähne der Placodermen konvergent durch Kooptierung von Haut- oder Rachen-Dentikeln entstanden. Die tomographischen Untersuchungen bestätigten, dass nicht nur die Hauttuberkel, sondern auch die Rachen-Dentikel nichts mit den Zähnen zu tun haben. Zähne entstanden unabhängig von Hauttuberkeln und Rachendentikeln. Allerdings gibt es eine gemeinsame Basis: Zähne, aber auch Mund- und Rachendentikel resultierten aus einer Ausbreitung der odontogenen Fähigkeiten der externen Haut auf die innere (Schleim-)Haut und das Endoderm.

Eine kontinuierlich wachsende Dentallamina gab es bei den Placodermen noch nicht – sie findet sich erst bei den Knorpelfischen. Der plesiomorphe Zustand ist unbekannt.

Die Zähne der Placodermen waren statodont, d.h. sie wurden nicht resorbiert, abgeworfen und durch neue Zähne ersetzt – vergleichbar den Ischnacanthidae unter den Acanthodier, Holocephali und Lungenfischen. Abgenutzte Zähne konnten daher nicht mehr ersetzt werden. Erst bei den Kronen-Gnathostomen findet sich als Innovation die Fähigkeit, abgenutzte Zähne an Ort und Stelle durch neue Zähne zu ersetzen (Nat. 491, 748).

CHONDRICHTHYES:

In der UKL **Elasmobranchii** (Haie, Rochen) erscheint neben der O **Cladoselachii** (M-Devon bis O-Karbon) auch die rez. O **Selachii (Haie i.e.S.)** sowie die Süßwasser-Ordnung **Xenacanthodii** (O-Devon bis Keuper; Flossenstruktur wie bei modernen Haien).

Cladoselache: 1,8 m, sogar Spuren von Haut und Nieren sind überliefert. Als außergewöhnl. Merkmal fehlen Schuppen außer an den Augen und Flossenrändern; scharfe Zähne, neben der Spitze mehrere seitliche Zacken.

Stethacanthus: O-Devon bis O-Karbon/U-Perm: 70 cm, T-förmige Rückenflosse mit kleinen Zähnen auf der Oberfläche der Rückenflosse sowie der Kopfoberseite.

Phoebodus: O-Devon bis U-Karbon, aalartig langgezogener Körper, flacher Schädel, lange Schnauze; konische, nach innen gebogene Zähne, die nicht in der Lage waren, Beute zu reißen wie bei modernen Haien; schluckte wohl Beutetiere im Ganzen. *P. saidselachus* aus dem O-Devon Marokkos ist der älteste Knorpelfisch mit aalförmigem Körper (ähnelte konvergent dem heutigen *Chlamydoselache*).

Xenacanthiformes:

Xenacanthus: O-Devon bis O-Trias, 75 cm, Süßwasser; V-förmige Zähne mit zwei Spitzen, langer Stachel am Hinterkopf, große paarige Flossen; gestreckte Rückenflosse, die fast über den gesamten Rücken läuft; spitz zulaufende, diphyzerke Schwanzflosse. Einige Exemplare mit Pterygopodien, also paarigen biegsamen gliedmaßenähnlichen Strukturen dicht hinter den Beckenflossen (zum Festhalten der Weibchen bei der Paarung). Einzige Gattung der Xenacanthiformes, die die PTG überlebte (bis Keuper).

Die Selachier sind im O-Devon nur durch die UO **Hybodontoida** (O-Devon, naA. unterstes U-Karbon bis U-Miozän) vertreten; alle anderen Selachier-UO, die allesamt noch rez. vorhanden sind, erscheinen zwischen Lias und O-Kreide (Neoselachier). Sepk. nennt *anstelle* der Hybodontoida die Ctenacanthida (ob. Gedinne bis Maastricht) als primitivste Selachier.

Holocephali (Chimären; rezent nur 47 beschriebene Arten) erscheinen im O-Devon oder (naA.) im U-Karbon. Lt. MÜLLER O Bradyodonti vom O-Devon bis O-Perm mit ca. 50 Gatt. (*Helodus:* O-Devon bis U-Perm), O Chimaera erst ab Lias. THENIUS (2000) nennt *Echinochimaera* im U-Karbon als ersten Vertreter der Chimaeriformes (ab Vise). Im Gegensatz zu den Elasmobranchii ist die Haut der Holocephali *nicht* mit Hautdentikeln (scharfen, zahnähnlichen „Schuppen“, aus denen sich übrigens die Zähne der Haie entwickelten) bedeckt; die Hautdentikel lassen die Haihaut sandpapierartig erscheinen.

Überraschende Ergebnisse erbrachte die computertomographische Untersuchung der erhaltenen Schädelkapsel von *Dwykasselachus*, einem Vertreter der Symmoriida aus dem U-Perm der Karoo-Formation Südafrikas (280 MA alt). Er zeigt Ähnlichkeiten mit den Chimären, und die kladistische Analyse ergab, dass die Symmoriida die Schwestergruppe der (Iniopterygia + Holocephali) darstellen. Da die Symmoriida aber auch den oberdevonischen „Hai“ *Cladoselache* (aus dem höheren O-Devon) umfassen, bedeutet dies, dass *Cladoselache* ein Stammgruppenvertreter der Holocephali ist, und dass sich die Holocephali spätestens im O-Devon von den Elasmobranchiern abgetrennt haben müssen (= Divergenz der Kronengruppe der

Knorpelfische). *Cladoselache* ist der älteste Vertreter der Symmoriida (bis Perm). Daneben gibt es fragliche dentale Reste aus dem O-Devon, die Holocephali zugeordnet werden.

Durch die Zuweisung der Symmoriida als Stammgruppen-Holocephali ergibt sich weiterhin, dass die Radiation der Knorpelfische nach der Devon-Karbon-Grenze viel umfassender von Stammgruppen-Holocephali getragen wurde als bisher angenommen. Ein Merkmal der Holocephali, das sich schon in der Stammgruppe findet, sind große Augenhöhlen, eine funktionelle Adaptation an das Sehen in der Dämmerung. Die großen Augen der Symmoriiformes belegen, dass diese Adaptation schon früh in der Evolution der Holocephali erfolgt ist und diesen Fischen ermöglichte, auch in größere Meerestiefen vorzudringen (Nat. 541: 208).

Die O Holocephali wird zusammen mit zwei ausgestorbenen karbonischen Ordnungen (Iniopterygiformes, Chondrenchelyiformes) zur **UKL Subterbranchialia** gestellt. Iniopterygiformes (wie *Sibyrrhynchus*, *Iniopteryx*; beide O-Karbon) mit großen Köpfen, sehr langen Brustflossen, abgerundeten Schwanzflossen; Brustflossen sehr hoch am Schultergürtel befestigt, ähnlich modernen Chimären wurden sie wie Vogelflügel auf und ab bewegt. Flossen an der Vorderseite mit einer Reihe hakenförmiger Zähnchen. Typische Chimären mit modernem Aussehen ab Jura (z.B. *Ischyodus*, Dogger), aber einige Verwandte aus dem Karbon ebenfalls schon mit recht modernem Aussehen (*Helodus*: Süßwasserbewohner; Flossen und Kiefer einer Chimäre, aber kleine Zähne auf den Kiefern und heterozerte Schwanzflosse). Spätere Chimären bildeten breite Zahnplatten (meist 2 Paar im Oberkiefer, 1 Paar im Unterkiefer) zum Zermahlen von Mollusken und Arthropoden aus. Diese „moderne“ Bezahnung findet sich bereits annähernd bei *Deltoptychius* (Karbon). Außerdem entwickelten spätere Chimären spitze Schwänze (im Gegensatz zum haiähnlichen Schwanz von *Helodus*) (BENTON).

Aufgrund zahlreicher Sondermerkmale der Holocephali im Vergleich zu den Elasmobranchii gelten – auch gestützt durch molekularkladistische Untersuchungen – die Knorpelfische als diphyletisch. Als entscheidende Synapomorphie für die Zuordnung der Holocephali zu den Knorpelfischen galt das Begattungsorgan zur inneren Befruchtung; aufgrund der recht unterschiedlich gestalteten Begattungsorgane an den Bauchflossen bei fossilen Knorpelfischen und Panzerfischen ist nicht auszuschließen, dass dieses Begattungsorgan mehrfach als notwendige funktionelle Anpassung entstanden ist, was die entscheidende Synapomorphie für die Zuordnung der Holocephali zu den Knorpelfischen auflösen würde. Im Rahmen der separaten Ableitung der Holocephali (bei Diphylie der Knorpelfische) wird eine Abstammung von den Ptyctodontida (Gedinne bis Tournai) unter den Placodermen diskutiert. Bei diesen ist der Kopfpanzer auf den rückwärtigen Teil des Schädels beschränkt, und der große Kopf, der sich nach hinten verjüngende schuppenlose Rumpf mit diphyzeker Schwanzflosse, die Begattungsorgane, vier Kiemen und das Gebiss aus einem Paar Zahnplatten im Ober- und Unterkiefer erinnern an Chimaeren.

Neben den Ptyctodontida zeigen auch die Rhenanida (unt. Ems bis ob. Frasn) unter den Placodermen, dass es im Laufe der Evolution der Panzerfische mehrfach zu einer Rückbildung des initial Kopf und Rumpf bedeckenden Hautpanzers gekommen ist, von dem dann nur noch Hautverknöcherungen übrig blieben, die den Hautzähnen der Knorpelfische entsprechen (Placoidschuppen), wie sie auch vom ältesten Chimaeriformen aus dem U-Karbon (*Echinochimaera*) bekannt sind. Aufgrund von Abweichungen im Gebiss müssen dabei die Ptyctodontida nicht unbedingt die direkten Vorfahren der Holocephali sein; im Rahmen der von diesen und den Rhenanida aufgezeigten Tendenz zur Reduktion des Hautpanzers könnte eine dritte Placodermenlinie zu den Holocephali geführt haben. Nach anderen Auffassungen sind dagegen die Ähnlichkeiten zwischen Ptyctodontida und Chimaeren nur die Folge von Konvergenz; schließlich ist es auch innerhalb der Rhenanida zu Formen vom Rochentyp gekommen, die eindeutig konvergent sind. Die Frage der Ableitung der Holocephali von Placodermen ist somit weiterhin offen (THENIUS 2000).

OSTEICHTHYES:

Actinopterygii: s. M-Devon. Mindestens vier Linien der Strahlenflosser besiedeln im Devon unabhängig voneinander das Süßwasser. Schon vor dem Givet muss eine erhebliche Kladogenese erfolgt sein (J. Palaeont. 80, 1186).

Sarcopterygii:

Bei den **Coelacanthiformes** (ab U-Devon, etwa Siegen/Ems-Grenze) im unt. O-Devon der Gladbacher Mulde *Nesides heiligenstockensis* mit starker Ähnlichkeit (Körperbau, Spezialisierungen) zu *Latimeria*.

Onychodontida (*Onychodus* im unt. Frasn): nach neuen Funden aus Gogo/Australien als basale Gruppe innerhalb der Sarcopterygii zu interpretieren, viele gemeinsame Merkmale mit *Psarolepis*. 5 cm bis 1 m lang, räuberisch, vorn im Unterkiefer lange hakenförmig gebogene Zähne. Kladistisch in der Nähe der Coelacanthen. **Onychodontiformes:** Gedinne bis O-Devon.

Absolutes Maximum der **Lungenfische** (z.B. *Dipterus*; *Griphognathus*: 60 cm, verlängerte Schnauze, große Schuppen). Die Porolepiformes als basaler Abzweig von der Linie zu den Lungenfischen erlöschen im O-Devon (z.B. *Holoptychius*; 50 cm).

Bezahnung rezenter Lungenfische: kontinuierlich wachsende Zahnplatten am Gaumen und der Innenseite der Unterkiefer, ohne Ausfall irgendwelcher Zähne, durch kontinuierliche Neubildung von Zähnen auf der labialen Seite der Platten, d.h. die Platten wachsen nach labial und bilden dabei zahnförmige Spitzen; so entstehen Zahnreihen aus individuellen Zähnen, untereinander innerhalb der Platten mittels Dentin verbunden. Bei allen übrigen Knochenfischen (einschl. Tetrapoden) wird dagegen eine randliche lineare Reihe von Zähnen ausgebildet, einhergehend mit Zahnausfall infolge des lingualen Nachwachsens neuer, isolierter Zähne an der jeweiligen Stelle. Nur im juvenilen Stadium weisen Lungenfische vorübergehend eine marginale (reihenförmige) Dentition auf, die sich aber ebenfalls sehr von der der übrigen Knochenfische unterscheidet.

Funde aller möglicher Entwicklungsstadien (einschl. frühester Stadien frisch aus dem Ei geschlüpfter Tiere) des oberdevonischen Lungenfisches *Andreyvichthys* aus Zentralrussland (ca. 360 MA) belegen, dass bereits diese Lungenfische ein rezenten Lungenfischen entsprechendes Zahnungsmuster aufwiesen; frisch geschlüpfte Fische besaßen ebenfalls eine randliche Dentition (in dieser Phase anderer Ernährungsmodus als bei adulten Fischen) in Form kleiner Zahnplatten, die aus Reihen miteinander verbundener kleiner Zähnchen bestehen. (Der grundsätzliche Aufbau der marginalen reihenförmigen Plättchen entspricht daher durchaus adulten Platten). Diese juvenilen Zahnreihen werden noch in der frühen Ontogenie samt des sie tragenden Knochens resorbiert, bei *Neoceratodus* ebenso wie bei *Andreyvichthys*. Dieser programmierte Resorptionsmechanismus war somit bereits vor 360 MA etabliert, während basalere Lungenfische neben palatinalen und lingualen Zahnplatten separate Zähne auf den randlichen Knochen aufwiesen, und einige spätere Taxa marginale Zahnplatten auch als adulte Tiere behielten. Die spezifische Dentition der Lungenfische muss sich innerhalb der Lungenfischevolution entwickelt haben (Nat. 411, 548).

Bei den **Tetrapodomorpha** der 1,2 m lange *Eusthenopteron* (ob. Givet/unt.Frasne) als klassisches Beispiel eines nahen Verwandten der Tetrapoden (Bau der Wirbelsäule, Anordnung der Schädelknochen und der gefaltete Wandbau der Zähne sind tetrapodenähnlich; Brustflossen gelenkig am Schultergürtel befestigt; der Schultergürtel ist über ein Gelenk mit dem hinteren Teil des Schädels verbunden)*. Ebenfalls zur Familie der Tristichopteridae gehört *Hynieria* aus dem Famenne, der bis 4 m (naA 5 m) Länge erreichte und ca. 2 t wog.

Inzwischen wurden aber mehrere Taxa beschrieben, die den Tetrapoden noch näher stehen als die Tristichopteridae (zu denen auch *Eusthenopteron* gehört): *Gogonasus*, *Panderichthys*, *Elpistostege*, *Livoniana*, *Tiktaalik* (allesamt unt. Frasn; s.u.).

**Eusthenopteron*: 1 m lang; symmetrische dreilappige Schwanzflosse. Kopf, Kiemenregion und angrenzender Schultergürtel mit dünnen Dermalknochenplatten bedeckt. Maxillare, Praemaxillare, Dentale und mehrere Gaumenknochen mit kleinen Zähnen, zusätzlich einige große Gaumenzähne als Fangzähne mit komplizierter labyrinthartig gefalteter Innenstruktur (labyrinthodonte Zähne wie bei frühen Tetrapoden). Schädel durch Gelenke stark kinetisch, dadurch weite Maulöffnung; sogar Hirnschädel mit Gelenken (BENTON).

amph-amph odev

STAMM-TETRAPODEN: Spurenfossilien ab unterem Eifelium (Zachelmie, Polen); älteste Körperfossilien von Tetrapoden im ob. Frasn. Das Scat-Craig-Fossil (*Elginerpeton pancheni*) aus dem ob. Frasn stellt den ersten sicheren Fund von Tetrapoden-Hinterbeinen dar. Die Kiefer sind tetrapodenähnlicher als die jedes Fisches; es ist unklar, ob die Vorderextremität noch eine Flosse oder schon Finger trug (ungewöhnlicher Humerus). Insgesamt erscheint die Hinterextremität fortgeschrittener. Auch bei dem späteren *Acanthostega* sind die Vorderbeine noch recht fischähnlich (und konnten wahrscheinlich nicht in eine gewichttragende Position gebracht werden). Zwischenzeitlich gab es allerdings ein Stadium, in dem die Brustflossen weiter entwickelt waren und eine Art „Stütze“ bildeten (s.u.).

Als nächste Verwandte der frühen Tetrapoden gelten die Panderichthiformen (*Panderichthys*, *Elpistostege*, beide Frasn) innerhalb der Osteolepiformes. *Panderichthys*: vorn und hinten paarige Flossen, Schädelform ähnlich ersten Tetrapoden, flacher Kopf (Schädel), nahe beieinander liegende Augen, teilweise auf der Oberseite des Kopfes gelegen; großes Maul, Rippen mit der Wirbelsäule ähnlich wie bei Tetrapoden verbunden. Gedrungene Fische mit langen Schnauzen.

Zeitangaben nach AHLBERG (1991), ergänzt 1994, 2003 und 2010:

unt. Eifelium: Spurenfossilien mehrerer Taxa bis ca. 2,5 großer Stammtetrapoden von Zachelmie/Polen

[??ob. M-Devon: australische "Tetrapodenspuren"; werden aber (neuerdings?) dem Frasn zugeordnet!]

ob. Givet (naA ob. Givet oder unt. Frasn) von Litauen und Estland: *Livoniana multidentata*, ein Elpistostegialier, der den Tetrapoden am nächsten steht (lt. Nat. 453, 1999 ff. oberstes Givet)

unt. Frasn: Elpistostegialier *Panderichthys*, *Elpistostege* und *Tiktaalik* als wohl nächste Verwandte der Tetrapoden neben *Livoniana*

TETRAPODEN:

ob. Frasn: *Elginerpeton pancheni* (Scat-Craig-Fossil) und *Obruchevichthys*

Elginerpeton zeigt im Schädelaufbau ein Mosaik aus Fisch- und Amphibienmerkmalen; Vorderbeinknochen von *Elginerpeton* weisen einige Tetrapodenmerkmale auf, es ist aber unklar, ob *Elginerpeton* Füße oder Flossen trug.

Bestimmte Schädelmerkmale beider Gatt. weisen daraufhin, daß es sich bei den Elginerpetoniden (*Elginerpeton*, *Obruchevichthys*) um eine kurzlebige Seitenlinie und nicht um die unmittelbaren Tetrapodenvorfahren handelt (als Ausdruck einer kurzlebigen Radiation an der Fisch-Tetrapoden-Grenze).

Außerdem im oberen Frasn: Fund eines Unterkiefers, der zu Tetrapoden gehören soll (*Metaxygnathus*) (früher ins Famenne datiert)

mittl./ob. Famenne: *Hynerpeton bassetti* (1993 gefunden): bereits keine

inneren Kiemen mehr, bessere Adaptation an die Fortbewegung an Land als bei

den jüngeren *Ichthyo-/Acanthostega*. Fundort in Nordamerika beweist, daß im höheren O-Devon Tetrapoden bereits in allen periäquatorialen Regionen verbreitet waren. Das bedeutet, daß die Tetrapoden entweder bereits im U-Devon entstanden waren, als alle devonischen Kontinente noch eng miteinander verbunden waren, oder daß sie sich bei späterer Entstehung auf dem Seeweg ausbreiteten. *Hynerpeton* weist als Besonderheit bereits einen tetrapodentypischen Schultergürtel (einschl. Muskelansätze) auf und ist damit für die kraftvollen Bewegungen der Extremitäten für die Fortbewegung an Land besser gerüstet als alle anderen (auch jüngeren) oberdevonischen Tetrapoden.

ob. Famenne: *Ichthyostega*, *Acanthostega*, (*Ichthyostegopsis* = *Ichthyostega eiglii*), *Ventastega*, *Tulerpeton*.

Ichthyostega: 1 m, kurze steife Beine, Teile des Körpers wahrscheinlich mit Schuppen bedeckt, fischähnlicher Schwanz (zum Rudern im Wasser), offenbar krokodilähnliche Lebens- und Fortbewegungsweise.

Fischmerkmale: lange Schwanzflosse, Knochenschuppen über Bauch und Schwanz; im Wasser nach Fischen jagend;

Amphibienmerkmale: Gliedmaßen; Oberkiefer mit Schädeldach fest verwachsen; keine Verbindung zwischen Kopf und Schultergürtel; Hals; Kopf drehbar; breite, lange Rippen, die sich gegenseitig überlappen; breiter, tonnenförmiger Brustkorb, der wahrsch. so starr war, daß er sich beim Atmen nicht ausdehnte; breites Maul; Gaumen von breiten konischen Zähnen übersät, einige davon sind lange Fangzähne.

Acanthostega: 60 cm, Schwanz sehr groß und rhombenförmig, für Bewegungen auf dem Land zu groß und unbequem; neben Lungen auch Innenkiemen wie Fische. Schwache Fuß- und Handgelenke, hintere Extremität rückwärts gerichtet, so dass sie besser zum Schwimmen als zum Gehen taugte. Weitere Fischcharakteristika: abgeflachter Schwanz, Seitenlinienorgan, keine ausgeprägten Rippen; moderne Merkmale: innere Kiemen, mit spitzen Zähnen bestückte Kiefer.

Ichthyostega und (mehr noch) *Acanthostega* zeigen also Anpassungen an eine weitgehend noch aquatische Lebensweise, während der ältere *Hynerpeton* und der gleich alte *Tulerpeton* weiter als Landleben angepaßt waren.

Im oberen Famenne der Catskill-Formation Pennsylvanias Schädelelemente, die bereits an die Whatcheeridae des U-Karbons erinnern; fortschrittlichste Tetrapodenfossilien des Devons! (Nat. 453, 2001).

Fossillücke von ca. 15 MA bis zum M-Vise (ROMER`s Gap; inzwischen durch einige Funde aus dem ob. Tournai etwas relativiert).

Parmastega

Im Jahr 2019 wurde mit *Parmastega* (372 MA, Russland) das älteste weitgehend komplett erhaltene Tetrapoden-Taxon berichtet (zum Vergleich: die ebenfalls sehr gut bekannten *Ichthyostega* und *Acanthostega* datieren auf 365 MA). Die ältesten sehr fragmentarischen Funde von Tetrapoden werden mit 380 MA angegeben, erlauben aber keine Aussagen zum Aussehen und zur Lebensweise der Tiere. Spuren noch voll aquatischer Tetrapoden datieren auf 394 MA (Nat. 574: 494).

Besonderheit von *Parmastega* sind weit oben am Kopf (auf nach oben gerichteten Vorwölbungen) gelegene große, ovale Augenöffnungen wie bei einem Schlammpringer, die nach vorn und zur Seite schauen, so dass das Tier die Welt oberhalb der Wasseroberfläche überblicken konnte. Der

Nutzen ist dennoch unklar; so wird spekuliert, dass er so Beute am Ufer erkennen konnte, aber große Arthropoden, die als Nahrung für solch ein großes Tier infrage kamen, lebten damals noch kaum an Land. Lange Fangzähne sprechen außerdem dafür, dass er sich überwiegend von Wirbeltieren ernährte. Schlammpringer halten auf diese Weise auch Ausschau nach Feinden – aber *Parmastega* hatte noch keine Feinde vom Land oder aus der Luft zu fürchten. Vielleicht suchte er mit den hoch liegenden Augen nach angespülten toten Fischen an der Küste.

Die Nasenöffnungen liegen dagegen sehr tief und eindeutig unter Wasser, wenn das Tier mit seinen Augen aus dem Wasser schaute. Krokodile, Frösche und Flusspferde haben dagegen neben den hoch liegenden Augen auch hoch an der Schnauze liegende Nasenöffnungen, damit sie gleichzeitig Luft holen können, wenn sie über die Wasseroberfläche blicken. Dies ist bei *Parmastega* nicht der Fall. Das Wasser wurde direkt durch die Kiemen geleitet; außerdem konnte *Parmastega* durch eine große Öffnung am Schädel (Spiraculum) aber auch direkt Luft atmen. Die tiefe Position der Nasenöffnungen findet sich bei allen devonischen Tetrapoden und auch weit ins Karbon hinein; offenbar diente die Passage von den Nasenöffnungen in die Mundhöhle immer noch dem Transport von Wasser statt Luft: hier strömte demnach das Wasser ein, um zu den Kiemen zu gelangen. Diese Tiere hatten offenbar zwei Möglichkeiten, zu atmen: einmal durch Kiemenatmung, wobei der Sauerstoff aus dem Wasser gewonnen wurde, was über die Nasenöffnungen in den Körper gelangte, und zusätzlich Luftatmung durch das Spiraculum. Noch im Karbon finden sich tiefe Nasenöffnungen als Indiz, dass der Verbindungsweg zwischen Nasen- und Mundhöhle dem Transport von Wasser statt Luft diente.

Einige Gruppen karbonischer Tetrapoden wie die Colosteiden verloren sogar ihr Spiraculum; sie mussten sich allein auf die Kiemenatmung verlassen. Bei anderen Linien fehlt das Spiraculum und wurde durch ein Ohr ersetzt; bei ihnen liegen die Nasenöffnungen aber höher und sind auf der Schnauze nach oben gewandert; sie haben sich auch vergrößert. Dies deutet darauf, dass sie die Nasenöffnungen nutzten, um Luft in die Lungen zu atmen (Nat. 574: 464; Spektr. Wiss. 3/20: 26).

Vermutlich hat *Parmastega* das Wasser nie verlassen. Kladistisch handelt es sich um den basalsten bisher bekannten Tetrapoden. Länge > 1 m, besiedelte flache Lagunen.

Isotopuntersuchungen an Fundstellen oberdevonischer Tetrapoden (wie Grönland) zeigten, dass diese Taxa unter euryhalinen Bedingungen lebten – in Lebensräumen mit schnellen Schwankungen des Salzgehaltes wie Flussmündungen oder Deltas, und damit stärkeren marinen Einflüssen ausgesetzt waren als bisher angenommen. Das könnte sie dafür präadaptiert haben, die multiplen biotischen Krisen des späten Devons zu überstehen, und bereits im Tournai erfolgreich zu radiieren und eine breite Diversität zu entwickeln. Die Adaptation an euryhaline Verhältnisse gilt nicht nur für Stammtetrapoden, sondern auch andere Vertebratengruppen und könnte erklären, warum *Groenlandaspis* (ein vermeintlicher Süßwasser-Placoderme) eine weltweite Verbreitung aufweist. Es erklärt auch *Ichthyostega*-artige Fossilien in Europa, das durch Meerwasser von Grönland getrennt war. Diese Flexibilität, was den Salzgehalt betraf, macht auch die weltweite Ausbreitung der Stammtetrapoden im Oberdevon plausibel (Nat. 558: 68).

Alle devonischen Tetrapoden lebten ganz überwiegend aquatisch und waren auf keinen Fall echte Landtiere, sondern eher quastenflosserartige Fische mit fischartigen Kiemen, aber paddelartigen paarigen Flossen, die um neu entstandene Strukturen, die Finger, verlängert waren. Die Transformation der paarigen Flossen in Beine impliziert keinesfalls ein Gehen oder gar

terrestrisches Leben, so dass drei Phasen zu unterscheiden sind: Entstehung der Beine mit Fingern; Entstehung des Landgangs; Entstehung des terrestrischen Lebens. Die beiden letztgenannten Phasen, auf jeden Fall aber die dritte, erfolgten erst im Karbon. Die Ichthyostegaler benötigten ihre Beine wohl im Wasser, z.B. um Pflanzen zu überwinden, die in den Flüssen und Sümpfen rankten. Die kurzen, steifen Beine von *Ichthyostega* waren nicht sehr beweglich, an Land musste er sich wahrscheinlich mit den Vorderbeinen vorwärts ziehen, während sein Körper hinterher rutschte (Details zur Fortbewegung s.u.).

Die vollständige Transformation von osteolepiformen Fischen zu echten Tetrapoden dauerte also ca. 15 MA, wobei auf unterschiedlichem Entwicklungsniveau immer wieder kurzlebige Radiationen erfolgten:

- zunächst auf der Stufe der Elginerpetoniden knapp über der Fisch-Tetrapoden-Grenze
- dann auf der Stufe *Acanthostega/Ichthyostega* mit weitgehend aquatischer Lebensweise
- und auf der Stufe *Hynerpeton/Tulerpeton* mit zunehmend terrestrischen Anpassungen, möglicherweise als Folge der Anpassung an zunehmende Verflachung bzw. Austrocknung von Gewässern.

(Dieses zeitliche Raster erfordert allerdings aufgrund der Tetrapodenspuren aus dem unteren Eifelium von Zachelmie eine Neubewertung).

Während die frasnischen Elginerpetoniden regional weit verbreitet waren, sind die paraphyletisch zu verstehenden Gattungen des Famenne immer nur von einem Fundort bekannt; sie zeigen erhebliche postcraniale Variation. Das postcraniale Skelett von Elginerpetoniden hatte fast schon den Entwicklungsstand von *Ichthyo-/Acanthostega*, so daß letztere konservative Überlebende einer Radiation im ob. Frasn/unt. Famenne sein dürften. Gegen Ende des Frasn existierte also neben den weit verbreiteten Elginerpetoniden auch schon die Stammlinie zu den (vorwiegend aquatischen) Tetrapoden des ob. Famenne und den terrestrischen Tetrapoden. Die kurze Zeitspanne zwischen *Panderichthys* (Elpistostegalia) und den Elginerpetoniden lässt entweder auf eine sehr schnelle Transformation des postcranialen Skelettes zwischen dem unt. und mittl. Frasn schließen, oder aber darauf, daß sich die Tetrapoden schon vor dem Frasn von den Panderichthyiden abgespalten haben. Ging man bisher davon aus, dass spätestens im Frasn aus Flossen Beine wurden, so muss sich dieser Vorgang nun schon im spätestens im frühen Eifelium ereignet haben.

Die Studien an *Acanthostega* sprachen dafür, daß die Beine zunächst für Zwecke innerhalb des aquatischen Lebensraumes entwickelt wurden bzw. um von einem Wassertümpel zum nächsten zu gelangen, d.h. in Anpassung an eine räuberische aquatische Lebensweise in temperierten Seichtgewässern mit niedrigem O₂-Gehalt; die frühen Tetrapoden lebten in Süßwasserseen und Flüssen, seicht, reich an pflanzl. Leben und daher periodisch O₂-knapp; luftatmende Tiere hatten hier Vorteile, besonders dann, wenn sie sich wie die Fleischflosser auf die Brustflossen stützen konnten ("subaquatisches Gehen"), um den Kopf zum Atmen aus dem Wasser zu strecken. Die Beine könnten auch paddelnden Bewegungen gedient haben. Trotz Beinen und längerem Schwanz ähnelten sie damit den Panderichthyiden; die übrigen Organe waren nicht der Schwerkraft ausgesetzt, die Lungen wurden nicht komprimiert. Die Trennung von Kopfskelett und Schultergürtel ermöglichte eine größere Beweglichkeit des Kopfes. Alle wesentlichen Entwicklungen stellten also zunächst eine Adaptation an räuberische Lebensweise in flachen, periodisch O₂-armen Seichtgewässern dar; das Leben auf dem Land wäre quasi ein "Abfallprodukt" dieser primär aquatischen Adaptationen (NORMAN). *Acanthostega* war dabei völlig an aquatische Lebensweise angepaßt (Schultergürtel fischartig, Beine flossenartig mit überzähligen Fingern, interne Kiemen), die Metamorphose war offenbar noch nicht umfassend, da das Schädelskelett fischartige Funktionen behielt; ggf. beschränkte sie sich auf den Verlust der

externen Kiemen; *Acanthostega* ähnelt kiemenatmenden Lungenfischen. Abgeflachter Schädel, Augenhöhlen nahe beieinander auf der Oberseite des Schädels. Die Veränderungen der Extremitäten gingen den Veränderungen des Schädelskeletts, der Atmung und des Schultergürtels voraus. *Acanthostega* ist daher primitiver als andere gleichalte Tetrapoden. Er hat noch ein Anocleithrum (=Knochenblättchen auf dem Scapulocoracoid, das bei Fischen den Kopf mit dem Schultergürtel verbindet; bei den meisten postdevonischen Tetrapoden ist es verloren gegangen). Der sacrale Abschnitt der Wirbelsäule unterscheidet sich nur geringfügig von den Fischen; keine spezialisierten Wirbel mit Lendenrippen zur Anbindung des Beckens an die Wirbelsäule (bei Fischen ist das Becken ebenfalls nicht an die Wirbelsäule gebunden). Fischartige Schwanzflosse, die von dermalen Knochenstäben gestützt wird (Lepidotrichia). Insgesamt sind die dorsalen Abschnitte dieses Tieres fischähnlicher als die vorderen, d.h. die Transformation vom Fisch zum Tetrapoden konzentrierte sich zunächst auf den Schädel und vorderen Stammbereich, besonders die Opercularregion und die Vordergliedmaßen und damit die fortbewegungs- und atmungsrelevanten Körperregionen. Auch die Vordergliedmaßen sind aber noch primitiv mit fischartiger Proportion von Radius und Ulna, während der Humerus schon einige Anpassungen an tetrapodenartige Fortbewegung zeigt. Hand- und Knöchelgelenke fehlten noch (im Gegensatz zum gleich alten *Tulerpeton*); die Entwicklung der Finger ging somit der Entwicklung der entsprechenden Gelenke voraus. Polydaktylie (8 Finger). Bei *Acanthostega* und *Ichthyostega* eigneten sich die Gliedmaßen insgesamt also noch besser zum Schwimmen als zum Laufen.

Es besteht die Vermutung, daß *Acanthostega* möglicherweise nie das Land betreten hat. Man vermutet, daß die Vordergliedmaßen beim Übergang vom Fisch zum Tetrapoden zunächst passiv benutzt wurden, gewissermaßen als Stütze, um das Tier im seichten Wasser auf den Grund zu stützen bzw. den vorderen Körperanteil anzuheben; die Fähigkeit, damit (auf dem Teichgrund?) zu gehen, entwickelte sich erst allmählich. Da Hand- und Fußgelenke fehlten, waren die Gliedmaßen wohl zu schwach, um den Körper an Land tragen zu können. Vielleicht schob er sich mit den als Paddel benutzten Beinen durch das Pflanzengestrüpp im flachen Wasser. Da er am Bauch Schuppen hatte, ansonsten aber glatt war, ist anzunehmen, dass er seine Unterseite schützen musste, falls er überhaupt an Land kroch, d.h. dass der Bauch auf der Unterlage glitt und nicht frei getragen werden konnte.

Die Ernährungsweise von *Acanthostega* entsprach aber offenbar nicht mehr dem einsaugenden Nahrungsaufnahmemodus der Fische. Dies lässt sich jedenfalls aus Vergleichen der Morphologie der kranialen Suturen (im Schädeldachbereich) schließen, die mit dem Nahrungsaufnahmemodus korreliert. Der Suturemorphologie zufolge dürfte *Acanthostega* direkt nach Futter geschnappt haben, wie es für Landtiere typisch ist (direktes Zubeißen statt Einsaugen). Dieser fortschrittliche Modus der Nahrungsaufnahme entstand also bereits in aquatischen Taxa wie *Acanthostega* (PNAS 104, 7134).

Und auch bei *Ichthyostega* deuteten Untersuchungen darauf hin, dass die Extremitäten nicht wirklich zum Landgang geeignet waren: die Anordnung der sieben Fußzehen spricht gegen eine Verwendung der Füße zum Gehen (eher Ähnlichkeit mit einem Paddel); von der Vorderextremität ist die Anzahl der Zehen noch nicht bekannt, aber auch hier spricht die Anatomie des Unterarms gegen eine Fähigkeit zum Landgang. Bemerkenswert ist allerdings, dass es bei *Ichthyostega* erste Hinweise auf eine regionale Differenzierung der Wirbelsäule gibt (s.u.) und daher ein gewisses Maß an Fortbewegung an Land trotz womöglich nicht optimal geeigneter Extremitäten erfolgt sein dürfte.

Diese Befunde passen zu der klassischen Theorie von ROMER, dass die Stammtetrapoden das Wasser zunächst *nicht* mit dem Ziel verließen, an Land zu *leben*, sondern um „ins Wasser zurückzukehren“, also von Tümpel zu Tümpel zu kriechen, sei es, dass Tümpel austrockneten

oder zu wenig Wasser führten (das O-Devon war allerdings nicht so trocken wie zu ROMERs Zeiten angenommen), dass Tümpel zu stark von Pflanzen zugewachsen waren, oder um Tümpel mit besserer Verfügbarkeit von Beutetieren aufzusuchen (vgl. DAWKINS S. 251).

Ein vergleichbares Verhalten findet sich heutzutage beim südostasiatischen Kletterfisch *Anabas testudinaceus* (Fam. Anabantidae = Labyrinth- oder Kletterfische, UO Anabantoidea = Labyrinthfischähnliche). Der 25 cm lange barschähnliche Fisch mit robuster Gestalt und kräftigen Brustflossen ist in der Lage, das Wasser zu verlassen und andere Gewässer aufzusuchen – selbst über erhebliche Entfernungen, genügende Luftfeuchtigkeit vorausgesetzt; typischerweise geht er an Land, wenn das Wohngewässer austrocknet, um andere Wasserlöcher aufzusuchen. Am Land bewegt er sich springend, angetrieben von seitlich ausschlagenden Bewegungen des Schwanzes; Brustflossen und die bestachelten Kiemendeckel übernehmen dabei Stützfunktionen. In einer halben Stunde kann er 100 m an Land zurücklegen, naA. 3 m pro Minute. Er überquert nicht nur Schlammflächen, sondern auch festes Land und kann auch auf schräg stehende Uferpflanzen klettern. Er ist in der Lage, atmosphärische Luft zu atmen. Ein dichter Schuppenpanzer schützt ihn vor Wasserverlust und Verletzungen.

Indizien, dass die oberdevonischen Tetrapoden wie *Ichthyostega*, *Acanthostega* noch Wasserbewohner waren (BENTON 2007):

- Schwanzflosse
- Seitenlinienorgan
- innere Kiemen
- Wirbelsäule beweglich wie bei Fischen
- Schwimmen durch kräftige Schwanzbewegungen
- Orientierung des Schulter- und Beckengürtels, Form der Gliedmaßenknochen deuten darauf, dass diese eher zum Schwimmen als an Land benutzt wurden
- Hände und Füße sehr breit ausgebildet (Funktion als Paddel)

Ichthyostega dürfte an Land gewatschelt sein, musste aber wohl (wegen des schweren Schädels und Brustkorbs) Bauch und Kopf ab und zu auf dem Boden ausruhen. Die breiten Rippen könnten die inneren Organe an Land stabilisiert haben, die Vordergliedmaßen dürften an Land als Stütze, die Hinterbeine wie ein Paddel benutzt worden sein, ähnlich einem Seehund.

Die Ichthyostegalier waren noch nicht auf Pentadaktylie festgelegt, *Ichthyostega* hatte 7, *Acanthostega* wahrsch. 8, *Tulerpeton* 6 Finger; die Fingerzahl variierte aber auch zwischen einzelnen Individuen derselben Art. Unterkarbonische Amphibien hatten durchgehend 4 oder 5 Finger; leider sind artikulierte Skelette im U-Karbon selten, so daß keine allgemeingültigen Aussagen über unterkarbonische Amphibien getroffen werden können. Rezente polydaktyle Arten (Frösche, Pandabären*) beruhen auf Modifikationen von *Carpalia* oder *Tarsalia*. Sofern die Fingerzahl reduziert wird, erweisen sich die mittleren Finger (III, IV) als sehr stabil, Reduktionen betreffen die äußeren Finger. [*Auch bei einigen sehr großen Hunden und beim Panda findet sich ein 6. Finger als Auswuchs der Hand- bzw. Fußwurzel, s. BENTON 2007].

Herkunft der Beine: Feinpräparationen an Bauch- und Brustflossen von *Eusthenopteron* (ob. Givet/unt. Frasn) ergaben bereits hier die Anlage des Extremitätenskeletts: die Brustflosse wies einen oberen Knochen (Humerus) auf, der mit den Schulterknochen verbunden war; daran schloß sich ein paralleles Knochenpaar (Radius und Ulna) an; dann erst wird das Knochenmuster unbestimmt mit z.T. knochenähnlich fusionierten Flossenstrahlen (die späteren Handwurzelknochen) und residualen Flossenstrahlen. Die Bauchflossen weisen einen großen, mit dem Beckengürtel verbundenen Oberschenkelknochen (Femur) auf, daran schließen sich Fibula (Wadenbein) und Schienbein (Tibia) parallel an --- sie entstanden durch proximale Fusion der Flossenstrahlen und splitteten sich nach distal in einzelne Flossenstrahlen auf, einige der letzteren sind auch schon bereits zu weiteren Einzelknochen (den späteren Fußwurzelknochen) fusioniert. Das Extremitätenskelett entstand also durch zunehmende Fusion der diffusen Flossenstrahlen von

proximal nach distal: distal bestanden noch Flossenstrahlen, proximal bereits das Knochenskelett. Derartige Flossen waren nicht nur aufstellbar, sondern konnten auch nach unten abgewinkelt oder nach hinten gedreht werden, was beinähnliche Bewegungen ermöglichte. Interessanterweise haben auch andere Linien von Sarcopterygiern fingerähnliche Strukturen (mit bis zu 8 "Fingern") in ihren Flossen entwickelt (z.B. *Sauripteris*), d.h. unterschiedliche Linien der Sarcopterygier entwickelten ähnliche Lösungen für ein Überleben in flachen Süßwasserbiotopen. Die (bis zu 8) "Finger" der devonischen Rhizodontiden (wie *Sauripteris*) sind funktionelle Analoga oder gar Homologa zu den echten Fingern der Tetrapoden, die mit ähnlichen entwicklungs-genetischen Veränderungen assoziiert waren (die Flossenstrahlen der Rhizodontiden entsprangen ebenfalls - wie bei Tetrapoden - postaxial).

So wurde 1997 ein weiterer Rhizodontide aus der *Sauripteris*-Verwandtschaft beschrieben (370 MA nach damaliger Datierung) mit einer Brustflosse mit 8 miteinander verbundenen praeaxialen Radialia, die in der Anzahl und Konfiguration oberflächlich an die Finger von Tetrapoden erinnern. Sechs von ihnen artikulieren mit Homologen des Carpus. Diese Anordnung unterscheidet sich von den Osteolepiformen und Elpistostegaliden, die ein einfaches bifurkates Muster des Flossenskeletts aufweisen, dem aber noch fingerähnliche Strukturen fehlen. Fingerartige Strukturen sind somit ein primitives Merkmal von Stammtetrapoden, oder sie entwickelten sich unabhängig voneinander in verschiedenen Linien.

Im Gegensatz zu dem weiter außen stehenden *Eusthenopteron* zeigen die Panderichthyiden sehr kurze Flossen ohne potentielle Homologien zu Fingern, Handgelenk- oder Fußknochen, wobei diese besonders distale Elemente der Extremitäten betreffende Reduktion in Verbindung gebracht wird mit einer Umkehrung der morpholog. Polarität in den Gliedmaßen auf der Stufe der Panderichthyiformes als Folge einer Umkehrung der Hox-Genexpression, wobei sich vermutlich eine neue Erweiterung oder Ausstülpung der Entwicklungsachse mit umgekehrten morphologischen Polaritäten gebildet hat; dies erklärt, weshalb proximale Elemente (wie der Radius) sich auf vordere Teile, distale Elemente (wie Finger) auf die hinteren Abschnitte der Entwicklungsachse projizieren.

Im Jahr 2004 wurde von einer Lokalität des ob. Famenne (Fa 2c) aus Pennsylvania, die schon *Hynerpeton* und *Densignathus* geliefert hatte, ein großer Tetrapodenhumerus berichtet, der einem neuen Taxon (ANSP 23150) zuzuordnen ist und kladistisch über den Panderichthyiden, aber unterhalb von *Acanthostega* steht, sich aber in vielerlei Hinsicht auch von *Acanthostega* und anderen frühen Tetrapoden unterscheidet, so dass zu diesem Zeitpunkt von einer großen Diversität von Stammtetrapoden, aber auch Humerusformen auszugehen ist. Es ist nicht bekannt, ob sich nach distal hin Finger anschlossen. Der Humerus war so gestaltet, dass er den großen schweren Kopf stützen konnte, während die für das Gehen auf Beinen notwendige sagittale Bewegungsfreiheit eingeschränkt war, so dass das Tier sicherlich nicht effektiv auf seinen Beinen gehen konnte; die anatomischen Anpassungen des Humerus sprechen dafür, dass es sich im Wasser auf den Beinen bzw. Flossen abstützte; ähnliche Anpassungen finden sich konvergent bei modernen Fischen, die eine ähnliche abstützende Lebensweise im Wasser haben.

Zunächst entstand also in der Evolution der Gliedmaßen (ab *Panderichthys*) ein kräftiger Humerus, verbunden mit Änderungen der Form, Verbreiterung und Verflachung des Humerus in dorsoventraler Richtung, ausgedehnte Areale zum Muskelansatz, Anpassungen im Schultergürtel (Expansion der Region für die Flexormuskelnansätze), mit dem Ziel, den Körper bzw. den Kopf auf den Beinen im Wasser abzustützen. Im ersten Schritt, der sich bei den gemeinsamen Vorfahren von *Panderichthys* und den Tetrapoden abgespielt haben muss, entwickelte sich also der Humerus zu einer recht immobilen Plattform, um den Körper zu stützen, wohl zunächst im Wasser. Erst danach (!) entwickelten sich die Finger, erst nach den Fingern das Hand- und Knöchelgelenk. Der

erste Schritt war also eine weitgehende Immobilisierung des Humerus (zur Stützfunktion), auf den sich dann später eine Zunahme der Mobilität der distalen Extremitätenteile (Flossenstrahlen bzw. Finger) pflanzte, während die relative Immobilität der proximalen Extremitätenteile erhalten blieb. Die relative Versteifung des proximalen Extremitätenteils (primär zur besseren Abstützung im Wasser) führte dann in Kombination mit der zunehmenden Mobilität der distalen Extremitätenabschnitte (Unterarme, Finger) zum Fortbewegungsvermögen auf dem Land.

CT-Studien an einer komplett erhaltenen Brustflosse eines *Panderichthys* aus dem späten M-Devon von Lettland erbrachten dann den **Beweis, dass die Finger der Tetrapoden aus den Radialia der Fleischflosser hervorgegangen sind und entgegen früherer Annahmen keine Novation darstellen**. Aufgrund unvollständiger Erhaltung (Fehlen der distalen Radialia) war man bisher davon ausgegangen, dass *Panderichthys* über keine distalen Radialia verfügte (die Finger wären dann eine Neubildung anstelle der Radialia). Tatsächlich stellte sich nun aber heraus, dass die Brustflosse von *Panderichthys* nicht nur über Humerus, Radius, Ulna, Intermedium und Ulnare verfügte, sondern auch über 4 kleine fingerähnliche Radialia distal des Ulnare. Dieser distale Skelettabschnitt erscheint sogar fortschrittlicher als bei *Tiktaalik*, von dem man annimmt, dass er kladistisch bereits höher steht (was jetzt etwas unsicher geworden ist). Bei *Tiktaalik* sind (wie bei „Osteolepiformes“ und Rhizodontiden) Ulna und Ulnare etwa gleich groß; distal des Ulnare finden sich zwei weitere Elemente und die distalen Radialia sind eher kammartig um die Achse angeordnet. Bei *Panderichthys* ist – wie bei Tetrapoden – die Ulna viel länger als das Ulnare, das Ulnare ist das letzte Element innerhalb der Achse, und die distalen Radialia bzw. Finger sind etwa in der Art einer Fahne angeordnet. Möglicherweise entwickelte sich dies bei *Panderichthys* konvergent, oder *Panderichthys* steht entgegen bisheriger Annahmen den Tetrapoden doch näher als *Tiktaalik* (oder *Tiktaalik* autapomorph).

Zusammen mit embryologischen Befunden ist damit klargestellt, dass sich die Finger aus den distalen Radialia entwickelten, die man bei allen Fleischflossern findet. Das Ulnare artikuliert bei *Panderichthys* proximal mit der Ulna und distal mit zwei Radialia; zwei weitere Radialia schließen sich seitlich (in Richtung auf den Radius) daran an. Die Radialia sind im Querschnitt abgeflacht (Nat. 456, 636).

Inzwischen wurden auch die genetischen Grundlagen dieses Prozesses aufgeklärt: die frühe Entwicklung der paarigen Flossen der Teleostier ähnelt sehr stark den Beinknospen der Tetrapoden. Die morphologische Divergenz zwischen Brustflossen und Beinen hängt mit dem Schicksal des apikalen ektodermalen Kammes (AEK) zusammen, das ist die distale Epidermis, die die Beinknospe umgibt. Der AEK der Tetrapoden bildet sich nach Anlage der Skelett-Vorläufer wieder zurück, während der AEK bei den Teleostiern eine Falte bildet, die sich verlängert. Die Bildung dieser Flossenfalte wird begleitet von der Ausbildung von zwei Reihen rigider, unmineralisierter Fibrillen (Actinotrichia), die die Falte stützen und die Migration mesenchymaler Zellen in die Falte leiten. Die Actinotrichia bestehen aus Elastoidin; notwendige Strukturkomponenten des Elastoidins sind Actinodine, die sich bei Teleostiern, aber auch basalen Haien (wie *Callorhynchus*) finden und offenbar in der Evolution der Tetrapoden verloren gingen. Fehlen Zebrafischembryonen funktionierende Actinodin-Gene, bilden sich nur verkürzte Brustflossen aus. Die Faltenbildung erfolgt nicht, die Bildung der Lepidotrichia (häutige Knochenstrahlen) wird behindert, da die Einwanderung mesenchymaler Zellen entlang der (fehlenden) Actinotrichia ausbleibt.

In der Evolution könnte somit der Verlust der Actinodin-Gene über den Verlust der Actinotrichia zum Verlust der Lepidotrichia geführt haben (das gilt jedenfalls für die Brustflossen; der Verlust der Actinodin-Gene beim Zebrafisch hatte geringere Auswirkungen in der Schwanzflosse, so dass sich Lepidotrichia dort weiterhin normal bilden konnten). Hierzu passen die frühen Tetrapodenfossilien, die die Lepidotrichia in den paarigen Anhängen verloren hatten, aber noch über einen Fischschwanz mit Lepidotrichia verfügten (Nat. 466, 234).

Ein grundsätzliches Problem bestand aber darin, dass die Fingerknochen der Tetrapoden Knorpelvorläufer haben (d.h. enchondraler Natur sind), also durch Verknöcherung von Knorpelgewebe entstehen, während die Flossenstrahlen (z.B. der Brustflossen der Knochenfische) Hautknochen darstellen (direkt in der Dermis gebildet, wie das Schulterblatt und Schädeldach beim Menschen). Dies führte zur Annahme, dass es sich bei den Fingern der Tetrapoden doch um Neubildungen handeln müsse. Studien mit Hox-Genen bzw. deren künstlich hergestellten

Defektmutanten sowohl bei Mäusen wie Zebrafischen zeigten aber, dass die Gene *hoxa13* und *hoxd13* ebenso für die Ausbildung der Finger der Maus wie der Flossenstrahlen der Brustflossen der Zebrafische benötigt werden. Sind die beiden Gene mutiert, bilden sich bei den Mäusern keinerlei Finger und Handwurzelknochen; bei den Zebrafischen waren die Knochenstrahlen zwar vorhanden, aber deutlich in der Länge verkürzt und wiesen zusätzliche endochondrale Elemente auf. Dies stellt eine gewisse Parallele zu dem Prozess dar, wie aus den dermalen Flossenstrahlen enchondrale Fingerknochen entstanden sein könnten.

Auch wenn sich die Finger also nicht direkt aus den Flossenstrahlen entwickelten, scheinen dieselben Entwicklungsprogramme, die schon die Fischflossen mit ihren Flossenstrahlen formten, auch für die Entwicklung der Finger und Hände kooptiert worden sein (Nat. 537: 176).

Bei diesen anatomischen Veränderungen zeigten die Stammtetrapoden eine enorme Diversifizierung und Adaptationsfähigkeit im Oberdevon (Sci. 304, 57 + 90).

Bei den Fischen bildet der Schultergürtel das hintere Ende des Schädels; bei Tetrapoden hängt er dagegen nicht mehr mit dem Schädel zusammen, sondern wird durch den Hals vom Schädel abgetrennt, damit letzterer eine größere Beweglichkeit erhält; er verankert und trägt jetzt die vorderen Gliedmaßen, die Wirbelsäule hängt wie eine Brücke zwischen dem Schulter- und Beckengürtel. Damit sich die Wirbelsäule seitwärts beugen lässt, mussten sich spezielle Gelenke zwischen den Wirbeln entwickeln. Die frühesten Tetrapoden waren bei evtl. Landgängen vermutlich nicht in der Lage, während der Fortbewegung zu atmen (mussten also zum Atmen pausieren), denn die Bewegungen der Rippen, die für das Ein- und Ausatmen in die Lungen notwendig waren, ließen sich vermutlich nicht mit den Muskelkontraktionen vereinbaren, die die Wirbelsäule von einer Seite zur anderen beim Gehen beugten (COGGER und ZWEIFEL 1992).

Zusammenfassender Überblick über die Transformation von Tristichopteridae (*Eusthenopteron*) zu den frühen Tetrapoden (BENTON):

Die Brustflosse von *Eusthenopteron* enthält bereits die wesentlichen proximalen Knochen des Tetrapodenarmes: Humerus, Radius und Ulna (bei den Tetrapoden kommen hinzu: in der Handwurzel das Ulnare, Radiale und Intermedium; die Centralia; die Carpalia); die Bauchflosse enthält den Femur, die Unterschenkelknochen Tibia und Fibula; bei den Tetrapoden kommen die Tarsalknochen und Zehen hinzu. *Eusthenopteron* hätte aber mit seinen Flossen nicht richtig an Land gehen können; seine Gliedmaßen sind nach hinten und etwas zur Seite ausgerichtet, er konnte sie nur um 20-25 Grad vor und zurück schwenken; Hauptbewegung kam aus dem Schultergelenk, das Ellenbogengelenk ermöglichte nur eine leichte Beugung. Erst bei den Tetrapoden wurden das Ellenbogen- und Handwurzelgelenk deutlicher ausgebildet: der Humerus wurde länger, das Schultergelenk rotierte, wodurch der Humerus teilweise zur Seite und teilweise nach hinten zeigte. Das Ellenbogengelenk wurde rechtwinklig abgewinkelt, der Unterarm zeigte nach unten. Das Karpalgelenk funktionierte wie ein Scharnier, die neuen Handknochen führten zur Verbreiterung der Hand, die dadurch das Gewicht besser tragen konnte.

Parallel mussten sich die Gliedmaßengürtel verändern: bei den meisten Fischen ist der Schultergürtel ein Teil des Schädels, da der Schultergürtel mit den Kiemen und Halsknochen verbunden ist. Wäre diese Konstruktion beibehalten worden, würden die Stöße, die beim Kontakt der Vorderfüße mit dem Boden entstehen, ungedämpft auf den Schädel übertragen, der ganze Kopf würde im Rhythmus der Schritte vibrieren. Schon bei den frühesten Tetrapoden trennte sich daher der Schultergürtel vom Schädel; dies ermöglichte auch eine höhere Beweglichkeit im Halsbereich, um beim Beutefang nicht immer den ganzen Körper ausrichten zu müssen.

Der Beckengürtel wurde bei den terrestrischen Tetrapoden fest mit der Wirbelsäule verankert, während er bei den Fischen lediglich ein kleines Element darstellt, das in der Körperwand liegt. Die Hauptantriebskräfte beim Gehen kommen – wie bei einer Schubkarre – von den Hintergliedmaßen, weshalb Kreuzbein und Becken steifer werden mussten, um den Schub effektiver weiterzugeben. Der

Körper wurde dabei zwischen den Vordergliedmaßen aufgehängt, um den Brustkorb über den Boden zu heben und die Ausdehnung der Lungen zu ermöglichen.

Während die Schädel der Osteolepiformen und Tristichopteriden sehr beweglich waren, ging diese hohe Beweglichkeit bei den frühesten Tetrapoden verloren, die Kieferbewegungen wurden stark vereinfacht. Der Unterkiefer bildete ein Walzengelenk zwischen dem Articulare (des Unterkiefers) und dem Quadratum im Schädel.

Lungen entstanden durch Einfaltungen und Taschen einer stark vaskularisierten Haut, die von einem Flüssigkeitsfilm überzogen ist. Da die rezenten Lungenfische über Lungen verfügen, nimmt man auch für die Osteolepiformes an, dass sie Lungen besaßen; die ersten Tetrapoden waren vermutlich nur geringfügig bessere Luftatmer als ihre Vorfahren. Die frühen Tetrapoden atmeten wohl durch bukkales Pumpen (Luft wird durch Mund und Hals eingesaugt und dann durch Anheben des Mundbodens in die Lungen gepresst; heutzutage bei Amphibien), worauf die breiten Mäuler und kurzen und geraden Rippen hinweisen. Amnioten sind dagegen allesamt von der Rippenatmung abhängig (Rippen und Rippenmuskeln erweitern die Lungen beim Einatmen und pressen die Lungen beim Ausatmen zusammen) (BENTON).

Embryonale Studien (Genexpression usw.) belegten inzwischen die Homologie zwischen den distalen Flossenelementen der Knochenfische und den Hand-/Fußgelenken und Fingern/Zehen der Tetrapoden; beide beruhen auf derselben genetischen Entwicklungsmaschinerie. So steuern beispielsweise bestimmte Enhancer von *Lepisosteus* (der von der Genduplikation der Teleostier verschont blieb) die Genexpression in den Anlagen von Handgelenk und Fingern von Mausembryonen in nahezu identischer Weise wie sonst bei Mäusen üblich (PNAS 112: 803).

Wichtige Merkmale beim Übergang zum Landleben: Veränderung der Schädelproportionen; Verlust einer Reihe von Knochen, die den Kopf mit der Schulter verbanden (dadurch entstand ein beweglicher Hals), Modifikation des Mittelohrs; Entstehung robuster Beine und Finger, Veränderungen des Schulter- und Beckengürtels, Expansion der Rippen, Verbindungen zwischen den Wirbeln. Ab dem Niveau der (paraphyletischen) Elpistostegalia finden sich: abgeflachte Schädel mit dorsal verlagerten Augen, verlängerte Schnauze, paarige Stirnknochen, vergrößerter präfrontaler Knochen, marginale Nasenöffnungen, vergrößertes Spiraculum (auch schon bei *Gogonasmus*), dorsoventral abgeflachter Körper, Verlust der vorderen Rückenflosse. Das Schädeldach verlor die knöchernen Kiemenbedeckung, die postparietalen Knochen wurden reduziert. Die Körpergröße der Elpistostegalia und frühen Stammtetrapoden lag bei 0,75 – 1,5 m. (Nat. 440, 757).

Eine wichtige Rolle dürfte auch die **Vergrößerung und Verlagerung der Augen** gespielt haben. An der Luft sind Beutetiere über größere Entfernungen erkennbar als unter Wasser. Manche Fische des Oberdevons entwickelten daher große Augen: Linien, die in der Nähe des evolutionären Übergangs zum Landleben standen, verdreifachten ihre Augengröße innerhalb weniger MA, während die Augen gleichzeitig von den Kopfseiten nach oben zum Schädeldach wanderten. Diese Veränderungen erfolgten vor (!) der Transformation der Flossen in beinähnliche Gliedmaßen: die Veränderungen des Sehens gingen den Veränderungen der Fortbewegung voraus.

Mit zunehmender Augengröße erweitert sich der in der Luft überblickbare Bereich massiv. Man vermutet, dass die verbesserte visuelle Wahrnehmung auch wichtige Impulse für die Hirnentwicklung lieferte. Wasserbewohner müssen bei geringer Sichtweite schnelle Reflexe einsetzen, um Beute zu fangen oder Feinden zu entkommen. Große Entscheidungsspielräume haben sie nicht. Landtiere haben dagegen verschiedene Alternativen, zwischen denen sie abwägen

müssen. Dies erfordert planerische Fähigkeiten und die Entwicklung komplexerer Gehirne (Spektr. Wiss. 5/2017: 11).

Stammbaum der frühen Tetrapoden (Basis: Nat. 368, 507; 1994; modif. Nat. 395, 792; modif. durch Einbezug von *Livoniana*; Nat. 444,199 u.v.a.m.):

--- Außengruppe: Actinopterygii

ab jetzt: Sarcopterygii (Stamm-Sarcopterygii ab ob. Ludlow)

--- *Meemannia* (ob. Gedinne Chinas, s. U-Devon)

--- *Psarolepis* (Pridoli und ob. Gedinne Chinas, s. O-Gotlandium und U-Devon)

--- *Achoania* (ob. Gedinne Chinas, s. U-Devon)

--- Abzweigung der Coelacanthiden = Actinist(i)a (ab ob. U-Devon) (sowohl molekular-
kladist. wie anatom. Studien beweisen, daß Coelacanthiden weniger eng mit
Tetrapoden verwandt sind wie Lungenfische; so fehlen ihnen z.B. die externen
Nasenöffnungen sowie bestimmte Modifikationen des Blutkreislaufs und der
Blutchemie, die Lungenfische mit den Tetrapoden teilen). *Latimeria* besitzt
als einziges rez. Tier ein intrakranielles Gelenk quer durch den oberen Schädel.
Sein Innenohr besitzt sensorische Strukturen, die dem Innenohr der Tetrapoden
homolog sein sollen und Vorstufen zum Hören an der Luft darstellen könnten.
Bewegung der Brust- und Bauchflossen in Art des Kreuzgangs landlebender
Tetrapoden.

(in der Nähe der Coelacanthimorpha stehen evtl. auch die Onychodontiformes, deren
Position ist aber nicht ganz klar, jedenfalls außerhalb der Rhipidistier.

Onychodus: unt. Frasn; Onychodontiformes: Gedinne bis O-Devon)

--- *Styloichthys* (ob. Gedinne Chinas; s. U-Devon)

ab jetzt: Rhipidistier

--- Abzweigung der Porolepiformes [Siegen/Ems bis O-Devon] + *Glyptolepis* [Givet, unt.
Frasne]

--- Abzweigung der Linie zu den Lungenfischen; hiervon trennen sich zunächst *Powichthys*
und *Youngolepis*, darauf folgen die echten Lungenfische (Dipnoi) mit *Diabolepis*
und *Dipterus*. [Dipnomorpha ab ob. Gedinne, Dipnoi ab M-Siegen, naA ab
Gedinne-Siegen-Grenze].

[Nach neueren Vorstellungen handelt es sich um eine gemeinsame Linie, d.h. Porolepimorpha und
Dipnoi zweigen nicht nacheinander, sondern auf einer gemeinsamen Linie ab, die sich dann in die
Porolepimorpha und die Dipnoi trennt, d.h. die Porolepiformes sind die erste Abzweigung auf dem
Ast zu den rezenten Lungenfischen].

ab jetzt: Tetrapodomorpha

--- Abzweigung von *Kenichthys* [ob. Ems]

--- Abzweigung der Rhizodontida (*Barameda*, *Gooloogongia*, *Sauripteris*, letztere
Famenne; *Rhizodus*, *Strepsodus*, *Screbinodus*) als basale Tetrapodomorpha;
primitivster: *Gooloogongia*

Rhizodontiden sind gekennzeichnet durch eine fortschrittlich wirkende beinartige Brustflosse
mit fingerähnlichem Flossenskelett (im Gegensatz zu Elpistostegiden und Osteolepiformen mit
einem einfacheren Brustflossenskelett ohne fingerähnliche Elemente) sowie einer
tetrapodenähnlichen Nasenanatomie mit einer einzelnen äußeren Nasenöffnung. Im Gegensatz
zu den Elpistostegiden und Tetrapoden sind die Schädel basaler Rhizodontiden kurz mit kurzer
Schnauze, weit entfernt stehenden Augen, fehlenden Stirnknochen, gut entwickeltem intracranialen
Gelenk zwischen parietalen und postparietalen Knochen, sowie extratemporalen Knochen. Diese
Merkmale teilen sich die Rhizodontiden mit den Porolepiformes (Stammgruppe der Lungen-

fische); sie sind offenbar gemeinsame Merkmale der gemeinsamen Stammgruppe der Lungenfische und Tetrapodomorpha. Im Unterkarbon entwickelten die Rhizodontiden große Raubfische mit vermutlich 6 – 7 m Gesamtlänge (hochgerechnet von der Kiefergröße).

Die folgenden fünf Äste führen zu Gattungen, die zu der paraphyletischen Familie "**Osteolepididae**" geordnet werden:

--- Abzweigung zu *Osteolepis* [unt./mittl. Givet]

--- Abzweigung zu *Ectosteorhachis*, *Cladarosymblema* und *Megalichthys*

--- Abzweigung zu *Medoevia*

--- Abzweigung zu *Koharalepis*, *Canowindra* und *Beelarongia*

--- Abzweigung zu *Gyroptychius*.

--- Abzweigung der **Tristichopteridae** ("Osteolepididae" und Tristichopteridae werden zu den "Osteolepiformes" [M-Dev. bis U-Perm] zusammengefaßt); innerhalb der Tristichopteridae stehen *Tristichopterus* und *Eusthenopteron* basal, darüber folgen *Jarvikina*, *Platycephalichthys*, *Carbonnichthys*, *Mandageria* (O-Dev.) und *Eusthenodon* (Famenne). [*Eusthenopteron*: ob. Givet/unt. Frasn] (Anmerkung: die Positionen verschiedener Taxa der Osteolepididae und Tristichopteridae sind nicht sehr stabil; verschiedene Kladistiken weisen zum Teil erhebliche Abweichungen bei der Reihenfolge der paraphyletischen Taxa auf)

--- neue Position von *Gogonasus* (unt. Frasn; vgl. Nat. 444, 199; Details s.u.)

ab jetzt: **paraphyletische Panderichthyformen = Elpistostegaler** (unt. Frasn, evtl. ob. M-Devon/ Givet-Frasn-Grenze).

(Panderichthyiden, offenbar paraphyletisch, lebten in flachmarinen, deltaisichen und fluviatilen Lebensräumen der euramerikanischen Landmasse; in diesen Lebensräumen dürfte sich der Übergang von fischähnlichen Stammlinientetrapoden zu echten Vierfüßern vollzogen haben).

--- *Panderichthys*, unt. Frasn, als basalstes Taxon der Elpistostegalia (Details s.u.)

--- *Livoniana multidentata* [oberstes Givet, naA ob. Givet oder unt. Frasn]

(+?) *Elpistostege* [unt. Frasn]:

Der Fund von *Livoniana* führte zu der Erkenntnis, dass die Elpistostegaler paraphyletisch in Bezug auf die Tetrapoden sind; *Elpistostege* + *Livoniana* stehen den Tetrapoden näher als *Panderichthys*; naA. steht *Livoniana* aber den Tetrapoden näher als die beiden anderen Gattungen, da *L.* schon einige Merkmale vorwegnimmt, die die Elginerpetoniden des oberen Frasn haben (Palaeont. 43, 533).

Körperform der Panderichthyformen im Vergleich zu den Osteolepiformes bereits tetrapodenähnlicher, aber noch paarige Flossen; krokodilähnlicher, abgeflachter Schädel, paarige Stirnknochen, dorsaler liegende Augen [in Analogie zu rez. Teleostiern mit ebensolcher Augenlage für Sehen an der Luft geeignet?], gerader Schwanz, ohne Anal- und Rückenflosse. Die tetrapodenähnl. Körperform erschien also bereits vor den Beinen, evtl. als Anpassung an ein Leben als Flachwasserräuber; vielleicht waren sie schon in der Lage, sich wie der rez. *Clarias* auf dem Land fortzubewegen (Clariidae = Kiemensackwelse mit Kiemensack als Hilfsatemorgan). *Livoniana* besaß allerdings eine abweichende Bezahnung: anstelle von zwei Zahnreihen hatte er im Unterkiefer sieben (!) Zahnreihen.

--- *Tiktaalik* (unt. Frasn; Details s.u.); kladistisch über *Panderichthys* stehend; unklar, ob er auch über *Elpistostege* steht oder aber auf einem gemeinsamen Ast mit diesem.

Ab jetzt: TETRAPODEN

- *- Abzweigung Elginerpetonidae (O-Frasne, *Elginerpeton*, *Obruchevichthys*; ca. 5-10 MA nach *Panderichthys*; erste basale Stammtetrapoden): älteste Vorder- und Hinterbeinknochen; die Tibia von *Elginerpeton* ähnelt *Acantho-* und *Ichthyostega*, der Humerus steht zwischen den Osteolepiformen und Tetrapoden. Die Entwicklung der hinteren Extremität war also (wie bei *Acanthostega*) weiter fortgeschritten; **die Dominanz der Hinterbeine also ein sehr altes Tetrapodenmerkmal!**
 - Abzweigung *Densignathus*
- *- Abzweigung *Ventastega* (O-Famenne): *Ventastega* hatte bereits typische Tetrapoden-Ilia, -Clavicula und -Interclavicula.
- *- Abzweigung *Metaxygnathus* (ob. Frasne)
- *- Abzweigung *Acanthostega* (oberstes Famenne, Beschreibung s.o.) (1 Art)
- *- Abzweigung *Ichthyostega* (oberstes Famenne, Beschreibung s.o.) (3 Arten)
[Mit * gekennzeichnete Linien gelten als Basale Stammtetrapoden; der unterkarbonische *Crassigyrinus* ist möglicherweise ein Nachzügler dieser Stammgruppe].
- Abzweigung *Tulerpeton* (M- bis O-Famenne): etwas weiter fortgeschritten, grazilere Beine, in Lagunen- oder Deltalandschaft lebend.
- ?--- Etwas isoliert stehend: der noch weiter fortgeschrittene *Hynerpeton* aus dem M-Famenne (366 MA). Da *Hynerpeton* schon weiter ans Landleben angepaßt war als die 3-4 MA jüngeren *Ichthyo-* und *Acanthostega*, müssen letztere Überlebende einer früheren Radiation auf niedrigerer Stufe sein.
- Abzweigung *Whatcheeria* (Vise; whatcheeria-artige Schädelelemente bereits im obereren Famenne)
- Abzweigung *Pederpes* (ob. Tournai)
- Abzweigung *Greererpeton*
- Abzweigung *Crassigyrinus* (fossil O-Vise, U-Namur)
- Abzweigung Loxommatoidea (fossil ab O-Vise)(syn. Baphetiden)
- Abzweigung Temnospondyli + Lissamphibia (fossil ab O-Vise), davon zweigen intern die Microsauria (ab Namur) und die Colosteidae (ab M-Vise) ab; von den Temnospondyli stammen die modernen Amphibien (Lissamphibia) ab
- Abzweigung Anthracosauria (ab O-Vise; fragmentarische Funde im ob. Tournai)
- Amniota

An der Basis des Tetrapodenstammbaums (Tetrapodomorpha) stehen Rhizodontiden, die paraphyletische Familie "Osteolepididae" und die Tristichopteridae (mit *Eusthenopteron*). Die gemeinsamen Merkmale dieser Gruppen sind Attribute der hypothetischen (noch unbekannt) Stammform der Tetrapodomorpha. Tetrapodenartige Merkmale entstanden parallel (konvergent) dreimal unabhängig voneinander innerhalb der Tetrapodomorpha. Die Osteolepiformes sind dabei paraphyletisch, die Tristichopteridae (= Eusthenopteridae) sind näher mit den Tetrapoden verwandt als die Osteolepididae, die ihrerseits selbst paraphyletisch sind. Die gemeinsamen Merkmale der Osteolepiformes sind damit Attribute der Stammlinie. Im Bereich der "Osteolepiformes" (innerhalb der Tetrapodomorpha) erfolgen der Verlust von Cosmin und extratemporalen Knochen, die Verschmälerung des Schädels im Bereich der Ohrregion, die Verlängerung der Schnauze, orbitotemporalen Region und korrespondierenden Anteile des Unterkiefers, wobei die meisten dieser Merkmale im Bereich der Abzweigung (Tetrapoda+Elpistostegalia)/Tristichopteridae erfolgten. Insgesamt ist der osteolepiforme Anteil

des Stammbaums charakterisiert durch kleine (20 - 70 cm) Fische ohne vordere Fangzähne (z.B. *Kenichthys*, *Osteolepis*, *Medoevia*, *Tristichopterus*). Aus dieser morphologisch recht uniformen, generalisierten Gruppe entwickelte sich dann eine abweichende Morphologie parallel bei den Rhizodontiden, höheren Tristichopteriden und Elpistostegiden+Tetrapoden: sie nahmen erheblich an Größe zu, reduzierten und verloren ihre mittleren Flossen, entwickelten diphycerale Schwanzflossen und ein Paar Fangzähne an der Unterkiefersymphyse. Rhizodontiden und höhere Tristichopteriden entwickelten zusätzlich prämaxilläre Fangzähne, Rhizodontiden behielten dagegen eine kurze Schnauze, während sich bei Tristichopteriden und Elpistostegiden/Tetrapoden unabhängig voneinander die Schnauze verlängerte.

Diese parallelen Veränderungen erfolgten in allen drei Gruppen zeitgleich (!) im M/O-Devon. Elpistostegiden entstanden im obersten Givet; die frühesten höheren (abgeleiteten) Tristichopteriden erschienen im Frasn (Platycephalichthys), der früheste bekannte große Rhizodontide ist *Sauripteris* aus dem Famenne.

Die Basis des Tetrapodomorpha-Stammbaums besteht also aus kleinen osteolepiformen Fischen, von denen aus dreimal nebeneinander eine Entwicklung zu großen Raubfischen mit anteriorer Bezahnung und reduzierten mittleren Flossen ausging. **Die Tetrapoden resultierten also aus einem von mehreren ähnlichen Experimenten, aus den kleinen basalen Osteolepiformes große Raubfische entstehen zu lassen.** Wegen dieser konvergenten Entwicklung können aber auch anatomische Details, die z.B. an dem Flossenbau von Rhizodontiden erarbeitet wurden (z.B. *Sauripteris*), nicht unmittelbar auf die Tetrapoden übertragen werden. Die Brustflossen von *Sauripteris* können daher nicht als Modell des Beinvorläufers interpretiert werden.

Die Mosaikentwicklung bei der Genese neuer Strukturen (fingerartige Strukturen bei Quastenflossern, Federn bei maniraptoren Dinosauriern), wobei ähnliche Strukturen phylogenetisch unabhängig voneinander in verschiedenen eng verwandten Linien auftreten, könnte auf einem genetischen Mechanismus für die Parallelevolution beruhen, wobei ähnliche Entwicklungen durch ähnliche Veränderungen in der Regulatorgenfunktion hervorgerufen werden (wie Studien bezüglich der Modifikation und Strukturierung der vorderen Körperanhänge von Krebsen ergaben, dass diese mit Veränderungen in der Funktion von Hox-Genen einhergehen).

Die posterioren Hox-Gene Hoxd und Hoxa sind für die Struktur und das Wachstum von Fingern, aber auch die Entwicklung des Urogenitalsystems zuständig; der Verlust dieser Hox-Gen-Funktion führt zum gleichzeitigen Verlust von Fingern und Derivaten der Genitalknospe, einschl. Penis. In Fischen werden die posterioren Hox-Gene in Arealen exprimiert (Kloakalregion und Brustflossen), aus denen sich bei Tetrapoden die Finger und externen Genitalien entwickelten. Finger und externe Genitalien könnten sich daher aus derselben Innovation des Genregulationsapparates entwickelt haben infolge einer Verbesserung des apikalen Wachstumsmechanismus entlang dieser Achsen; hierdurch erfolgte sowohl eine Prä-Adaptation für eine effektive Bewegung an Land wie für die innere Befruchtung in einem terrestrischen Lebensraum.

Hinweise zu einzelnen Taxa der Tetrapodomorpha/Stammtetrapoden:

zu *Gogoniasus*:

Gogoniasus (unt. Frasn, Westaustralien): perfekt dreidimensional erhaltene Fossilien von *Gogoniasus* (aus der Gogo-Fischfauna mit 44 Taxa, darunter aber nur ein Tetrapodomorpher; legendäre Fundstelle, weltberühmt durch einmalige Erhaltungsqualität) erbrachten neue Erkenntnisse, die *Gogoniasus* im Stammbaum höher „rutschen“ ließen, und zwar als Schwestergruppe der Panderichthyiden (Nat. 444, 199):

- *Onychodus*
- *Glyptolepis*
- *Barameda*
- *Marsdenichthys* + *Eusthenopteron* (nicht aufgelöst!)
- *Megalichthys*
- *Medoevia*
- *Gogonasmus* (unt. Frasne)
- *Panderichthys* (ad *Elpistostegalia*) (unt. Frasne)
- *Tiktaalik* (unt. Frasne)
- ab jetzt: TETRAPODA
- *Acanthostega* + *Ichthyostega*

Gogonasmus zeigt ein Mosaik aus plesiomorphen und abgeleiteten tetrapodenartigen Merkmalen. Zu den fortschrittlichen Merkmalen gehören eine breite Öffnung des Spirakulartrakts (ähnlich *Panderichthys*, *Tiktaalik*; viel größer als die kleine schlitzförmige Öffnung bei *Eusthenopteron*) sowie eine fortschrittliche interne Architektur des Spirakularsystems und eine fast horizontale Hyomandibula; diese Merkmale finden sich noch nicht bei *Eusthenopteron*. Die Atmung über das Spirakularsystem könnte sich konvergent in mehreren Linien der Stammtetrapodomorphen entwickelt haben. Das Brustflossenskelett hat mehrere gemeinsame Merkmale mit *Tiktaalik*, also dem Fisch, der den Tetrapoden am nächsten steht. Die Hohlräume zwischen den einzelnen Knochen waren wie bei *Tiktaalik* beim lebenden Tier mit Knorpel gefüllt, insgesamt ist der Knochenbau der Brustflossen sehr ähnlich demjenigen von *Tiktaalik*. Kladistisch ist *Gogonasmus* damit das Schwestertaxon der *Elpistostegalia* und steht oberhalb der *Tristichopteridae*. Wie die *Elpistostegalia* verfügte *Gogonasmus* aber noch über die primitiven, cosmin-bedeckten rhombischen Schuppen, wie sie für basale Sarcopterygier typisch sind. Das Grundmuster des tetrapodentypischen Brustflossenskeletts und eine weite Öffnung des Spirakulartrakts – als Vorläufer der Mittelohrarchitektur der Tetrapoden – entstanden also schon früher als bisher angenommen.

Gogonasmus lebte – wie der basalste Tetrapodomorphe *Kenichthys* – marin. Dies passt zu der Verbreitung der nächsthöher stehenden Taxa (*Elpistostegalia*: *Panderichthys*, *Elpistostega*, *Tiktaalik*), die in küstennahen marinen Arealen lebten. Der marine Lebensraum könnte die rasche und weltweite Verbreitung sowohl der Stammtetrapoden, aber auch der ersten Tetrapoden unmittelbar nach ihrem Erscheinen im oberen Frasne (bzw. nach Spurenfossilien bereits im unteren Eifelium) erklären. Außerdem fanden sich in etwa gleich alten bzw. nur minimal jüngeren Schichten (relativ zu *Gogonasmus* und *Elpistostegalia*) die ersten Tetrapodenkiefer (Australien, China) und Fußspuren von noch unbekanntem vermeintlichen Tetrapoden in Gondwana. Dies spricht dafür, dass die initiale Radiation von Tetrapoden (aus elpistostegalen Fischen) ein extrem schnelles globales Ereignis darstellte (Nat. 444, 199).

zu *Panderichthys*:

Fortbewegung von *Panderichthys* (Nat. 438, 1145): die Brustflossen und der Brustgürtel waren fortschrittlicher als Beckenflossen und Beckengürtel; letzterer war sogar weniger tetrapodenartig als bei *Eusthenopteron*, während das Endoskelett der Bauchflossen schon Merkmale basaler Tetrapoden aufweist, dabei aber primitiver ist als dasjenige der Brustflossen. Die Evolution der Fortbewegung der Tetrapoden ging offensichtlich durch ein Stadium des Vortriebs durch Körperbiegung, bei dem die Bauchflossen nur eine geringe Funktion der Verankerung übernahmen (sozusagen Vorderflossenantrieb), während in der weiteren Entwicklung dann der Übergang zum Antrieb durch die Hinterbeine erfolgte (wie z.B. bei *Acanthostega*). Die Unterschiede zwischen Brust- und Beckenflossen und –gürtel beweisen, dass die Transformation von der Flosse zum Bein zunächst im Brustbereich begann, während der überwiegende Teil der Transformation im Beckenbereich erst nach *Panderichthys* (aber vor *Acanthostega*) geschah. Die Bauchflosse von *Panderichthys* war viel kleiner als die Brustflosse, der Beckengürtel konnte kein Gewicht tragen, das Acetabulum war nach hinten gerichtet, Knie- und Ellbogenbeugung waren sehr begrenzt. Brust- und Bauchflossen waren adaptiert an ein Ziehen des Tieres über festes Substrat, das Tier war damit vermutlich in der Lage, sich im flachen Wasser und vielleicht sogar an Land durch Körperbiegung fortzubewegen. Die rechte Brustflosse dient dabei als Anker, während die Muskulatur des Stammes den Körper versteift und um die Flosse rotieren lässt. Die rechte Bauchflosse dient anschließend als Anker, während der Körper nach vorn gedrückt wird, um in die Startposition (aber jetzt mit dem

Körper etwas weiter vorn) zurückzukehren und denselben Zyklus nun mit den linken Flossen ablaufen zu lassen. Die kräftigere und größere Brustflosse sowie der kräftigere Brustgürtel spielten dabei eine Rolle, indem sie den Vorderkörper des Tieres in der ersten Phase des Bewegungszyklus vom Grund abhoben. Der Bewegungsmodus ähnelt dem rezenten Katzenfisch *Clarias*. Der grob krokodilförmige *Panderichthys* stand also an der Grenze zum „Gehen“, wahrscheinlich eher in flachem Wasser als an Land.

Anatomisch zeigt *Panderichthys* damit eine Kombination aus primitiven osteolepiformen Merkmalen in der Bauchflosse und tetrapodenartigen Merkmalen in der Brustflosse. Die Entwicklung des Tetrapodenganges durchlief damit eine Phase des „Vorderantriebs“ durch Körperschlängelung mit Bauchflossen als Anker und ging dann über zu einem „Hinterantrieb“ durch ein Gehen auf den Beinen irgendwann in der Phase zwischen *Panderichthys* und *Acanthostega* (Nat. 438, 1145). So entstand dann sekundär die Dominanz der Hinterbeine, nachdem in der vorausgehenden Evolutionsphase noch der Vorderextremität die größere Bedeutung (z.B. beim Abstützen auf dem Untergrund zum Luftatmen) zukam.

Mittelohrentwicklung: (Nat. 439, 318): *Panderichthys* zeigt ein Übergangsstadium zwischen dem osteolepiformen Status und dem Mittelohr der Stamm-Tetrapoden; das hintere Palatoquadratum ist völlig tetrapodenartig und bildet einen tetrapodenähnlichen Spiracular-Gang, der distale Anteil der Hyomandibula ging verloren, die Hyomandibula entwickelte sich in Richtung auf eine stapes-artige Form. Das Mittelohr der frühen Tetrapoden entstand zunächst als Teil des spirakulären Atmungssystems und diente zunächst *nicht* der Hörfunktion. Die Transformation der Hyomandibula zum Stapes war dann bei *Acanthostega* abgeschlossen. Der Stapes war mit seiner Basis gegen das ovale Fenster gerichtet, nicht aber gegen ein Trommelfell (keine Hörfunktion); der Spiraculartrakt wurde dagegen nicht weiter umgestaltet. Der Umbau des Spiraculartraktes zwischen Osteolepiformes und *Panderichthys* muss der Erleichterung der spirakulären Atmung gedient haben (*Panderichthys* lebte der Körperform nach zu urteilen benthisch). Die Atmungsfunktion des Spiraculartraktes blieb dann auch bei den frühesten Tetrapoden erhalten, denn zwischen *Panderichthys* und *Acanthostega* erfolgte kein weiterer Umbau, außerdem fehlte ein Trommelfell. Allenfalls könnte die Transformation des Spiraculars in das „Mittelohr“ und die damit verbundene Schaffung eines Stapes, der über das ovale Fenster Kontakt zum Innenohr hatte, ein rudimentäres Hörvermögen mit sich gebracht haben. Demgegenüber weicht das Mittelohr von *Ichthyostega* von der primitiven Kondition in den frühen Tetrapoden stark ab; es ist prinzipiell schon auf Hörfunktion ausgerichtet, aber in einer ganz anderen Weise als bei den späteren Tetrapoden.

Das Hörvermögen der frühen Tetrapoden an Land war noch schlecht; der Stapes (aus dem Hyomandibulare, also der Kieferaufhängung entstanden) ist das wichtigste Gehörknöchelchen bei Reptilien und Amphibien; bei vielen frühen Tetrapoden war er aber zu massiv, um hochfrequente Töne wahrzunehmen (BENTON 2007).

Lungenfische (als Schwestergruppe der Tetrapoden) verfügen noch über kein Mittelohr. Untersuchungen an rezenten *Protopterus* ergaben, dass Schall niedriger Frequenzen zu Vibrationen des Kopfes führt, auf die das Gehirn reagiert. Luftschall wird also in Form von Vibrationen wahrgenommen – eine Präadaptation für das Hören an Land (Nat. 518: 141).

zu *Tiktaalik*:

Tiktaalik roseae (Nat. 440: 747, 757, 764; Natw. Ru. 3/07, 141): ein wichtiges Bindeglied zwischen den paraphyletischen Elpistostegalia und den Stamm-Tetrapoden stellt der 2006 beschriebene *Tiktaalik* aus dem unteren (bis mittl.) Frasn Nordkanadas (Ellesmere Island) dar, da dreidimensional erhaltenes Material zahlreicher Exemplare, darunter mehrere Schädel (20 cm lang), Unterkiefer, Brustgürtel, mehrere Brustextremitätenskelette mit allen Details gefunden wurden. Er steht kladistisch über *Panderichthys*; da von *Elpistostege* nur sehr fragmentarisches Material bekannt ist (zwei partielle Schädel, Stück der Wirbelsäule), kann nicht entschieden werden, ob er auch über *Elpistostege* steht oder mit diesem auf einem gemeinsamen Ast. Damit sind die Panderichthyiden paraphyletisch.

Primitive Merkmale: dorsales Schuppenkleid (rhombische, einander überlappende Schuppen); Wirbelsäule vermutlich lebenslang unverknöchert; paarige Flossen mit Flossenstrahlen (Lepidotrichia), einheitlicher Unterkieferknochen und Gaumen wie bei basaleren Sarcopterygiern; gut entwickelte Kiemenbögen und Kiemen (überwiegend aquatische Lebensweise)

Fortschrittliche Merkmale: grob krokodilartiges Aussehen, verkürztes Schädeldach, modifizierte Ohrregion, mobiler Hals, funktionelle Handgelenke, Rippen wie bei *Acanthostega* und *Ichthyostega*. Breiter Spiraculartrakt (Verbreiterung der ersten Kiemenspalte zum Spiraculum = Spritzloch), Schultergürtel abgeleitet, vordere

Rückenflosse fehlt, breiter dorsalventral komprimierter Schädel, dorsal („oben“) platzierte Augen, paarige Stirnknochen, marginale Nasenöffnungen, subterminaler Mund. Die knöcherne Kiemenbedeckung (Kiemendeckelknochen) ist im Gegensatz zu *Panderichthys* verschwunden bzw. (naA) stark reduziert, Schnauze länger als bei *Panderichthys*. Die längere Schnauze deutet auf einen Übergang vom Einsaugen der Beute zum Zuschlagen (bei Fischen werden die Bewegungen für die Kiemenatmung auch benutzt, um Beute in den Mund zu saugen). Der Verlust der knöchernen Kiemenbedeckung geht wahrscheinlich einher mit einem reduzierten Durchfluss der Kiemenkammer. Die Rumpfrippen überlappten sich teilweise (wie bei *Ichthyostega* und vielen anderen frühen Tetrapoden, aber noch nicht bei *Panderichthys* und basaleren Taxa); dadurch wurde der Brustkorb versteift und stabilisiert; dies ermöglichte es *Tiktaalik* wohl, den Körper aus dem Wasser zu heben. Erstaunlicherweise enthielt die nur schwach verknöcherte Wirbelsäule eine ungewöhnlich hohe Anzahl von Wirbeln. Da bei *Tiktaalik* wie bei *Ichthyostega* und *Acanthostega* das Intertemporale fehlt, das selbst bei kladistisch höher stehenden Tetrapoden noch vorhanden ist, könnte dies ein Indiz sein, dass *Tiktaalik* ebenso wie die Ichthyostegalia nicht direkt in der Vorfahrenlinie der späteren Tetrapoden steht. Die Verbreiterung des Spiraculum (Spritzloch), das sich aus der ersten Kiemenspalte entwickelt haben soll und neuerdings (bei *Panderichthys*) als Atmungsorgan interpretiert wird, könnte eine Prädisposition für die Entstehung der Mittelohrhöhle der Tetrapoden sein.

Tiktaalik ist insgesamt tetrapodenähnlicher als *Panderichthys* hinsichtlich Atmung und Nahrungsaufnahme, während die Adaptationen für die Fortbewegung denen von *Panderichthys* ähneln (bei *Elpistostegus* sind letztere unbekannt). Er ist der tetrapodenähnlichste Fisch, der bisher bekannt ist, und der **älteste Vertebrate mit einem Hals**, der es ihm ermöglichte, den Kopf zu bewegen (um diese Flexibilität zu erreichen, musste das Operculum abgebaut werden; moderne Fische nutzen diesen Knochen, um Wasser über ihre Kiemen zu pumpen).

Das Mittelohr der Tetrapoden entstand als Modifikation des Fisch-Spiraculum (eine kleine Kiemenspalte) und der Hyomandibula (der Knochen, der die Kiemenbedeckung trägt). *Panderichthys* besaß bereits ein erweitertes Spiraculum (= Spritzloch) und eine verkürzte Hyomandibula; bei *Tiktaalik* ist das Spiraculum noch etwas stärker erweitert.

Tiktaalik lässt erkennen, dass Veränderungen im hinteren Schädelbereich den Veränderungen am Unterkiefer und Gaumen (die noch denen primitiverer Sarcopterygier entsprechen) vorausgingen.

Besonders bemerkenswert ist die gute dreidimensionale Erhaltung der Brustflossen; die endochondralen Knochen waren zwar beidseits von Flossenstrahlen umgeben, die Anordnung der distalen endochondralen Knochen und die synovialen Gelenke in der Flosse ähneln aber den distalen Beinabschnitten der Tetrapoden. *Tiktaalik* war damit fähig, beinartig auf festem Substrat zu stehen, wobei Schulter und Ellbogen gebogen waren und das distale Beinskelett gestreckt war. Bei *Tiktaalik* ist – im Vergleich zu basaleren Tetrapodomorpha – das dermale Exoskelett relativ reduziert, das Endoskelett expandiert. Die Schulter ist fortgeschritten mit Merkmalen typisch für Tetrapoden und *Panderichthys*; die endochondralen Komponenten (Scapula, Coracoid) des Schultergürtels sind vergrößert, die dermale Serie (Cleithrum, Clavicula, Anocleithrum, Supracleithrum) ist relativ reduziert.

Bau der Brustflosse:

1. Ebene: großer Humerus
2. Ebene: Ulna + Radius (Elle, Speiche)
3. Ebene: (an Ulna anschließend): Ulnare (mit synovialen Gelenkflächen nach distal) + Intermedium (proximale Handwurzelknochen)
4. Ebene: das Ulnare artikuliert (über synoviale Gelenke) mit vier proximalen Radialia, das Intermedium artikuliert mit einem Radiale
Die 5 proximalen Radialia zusammen haben eine gemeinsame Beuge- und Streckachse anteriorposterior durch die Flosse.
5. Ebene: das 3. Radiale der proximalen Serie (also das mittlere der 5 prox. Radialia) ist verbreitert und trägt am distalen Ende – ebenfalls gelenkig in einer Achse antero-posterior verbunden – drei intermediäre Radialia.
6. Ebene: das mittlere der 3 intermediären Radialia ist ebenfalls vergrößert und trägt zwei distale Radialia

Die Radialia der 4. bis 6. Ebene sind mit den Metacarpalia (Mittelhandknochen) und Phalangen (Fingerknochen) der Tetrapoden vergleichbar und offenbar homologisierbar; demnach wäre das Handskelett der Tetrapoden entgegen früherer Annahmen keine vollständige Neubildung, sondern geht auf die distalen Flossenelemente der Sarcopterygia zurück (bei hoch abgeleiteten modernen Knochenfischen zeigt das Flossenskelett dagegen keine Ähnlichkeiten mehr mit demjenigen der Tetrapoden).

Im Bereich der Handwurzelknochen bestanden insgesamt drei Achsen für kontrollierte Bewegungen; zahlreiche Muskel- und Sehnenansätze weisen auf einen weit entwickelten Muskelapparat hin. Kein bisher bekannter

Stammlinienvertreter der Tetrapoden besaß eine so hoch entwickelte Flosse. Das Bewegungspotential reichte von einer „fischartigen“ Stellung mit seitlich abgespreizten Flossen bis hin zu einer Streckung des distalen Flossenabschnittes, wodurch eine tetrapodenartige Stellung angenommen wurde, z.B. um sich langsam auf dem Boden fortzubewegen.

Ulnare, das vergrößerte proximale und das vergrößerte intermediäre Radiale bilden eine zentrale Achse in der Flosse, wobei eine solche Achsenbildung allerdings für basale Sarcopterygia typisch ist, bei Tetrapoden (und bisher auch bei Tetrapodomorpha) dagegen unbekannt. Sie findet sich beispielsweise bei *Porolepiformes* und *Dipnoi*, nicht aber bei anderen Tetrapodomorpha (außer *Tiktaalik*); es bleibt daher offen, ob diese zentrale Achse ein primitives Merkmal der Tetrapoden oder eine separate Entwicklung in *Tiktaalik* ist.

Funktionell waren Radius und Ulna unabhängig voneinander beweglich, und die Geometrie der Gelenke ermöglichte Bewegungen aus dem Ellbogen. Eine aufrechte Standposition auf festem Substrat konnte eingenommen werden durch Biegen von Schulter und Ellbogen und Streckung der proximalen und distalen interradialen Gelenke; so konnte der Körper wie auf Beinen angehoben werden. *Tiktaalik* konnte sich so, mit seinem dorsoventral komprimierten Kopf und Körper, nach hinten und hoch verlagerten Augen und einem mobilen Kopf, der unabhängig vom Schultergürtel bewegt werden konnte, auf dem Grund flachen Wassers entlang der flachen Ufer fortbewegen, aber auch auf Oberflächen außerhalb des Wassers. Robustheit und Beweglichkeit des distalen Flossenskeletts entwickelten sich also vor dem Auftreten der Tetrapoden. Die synovialen Gelenke in der distalen Flosse ähneln funktionell den multiplen Gelenken der Tetrapodenhand. Die drei nach distal gerichteten Reihen von Radialia, die zur Beugung und Streckung befähigt sind, sind der wahrscheinliche Vorläufer der Finger der frühen Tetrapoden. Die Transformation zu Beinen und Fingern erfolgte dann durch Verfeinerung und Proliferation der Strukturen, Gelenke und Funktionen, die schon in Fischflossen wie der von *Tiktaalik* vorhanden waren; die Hand ist eindeutig keine evolutionäre Neuentwicklung der Tetrapoden. Allerdings besteht noch eine große Distanz zum Status bei *Acanthostega* und *Ichthyostega*; der Wechsel der Funktion ging offenbar der Veränderung der Morphologie voraus (Nat. 440, 748). Es wird vermutet, dass er den Hals und die Stützflossen benutzte, um den Kopf zum Einatmen über Wasser zu halten (Sci. 314, 1851).

Zwar wiesen auch schon basalere Tetrapodomorpha wie Rhizodontiden (*Sauripterus*) ein tetrapodenähnliches distales Endoskelett auf, aber mit dem entscheidenden Unterschied, dass die parallele Entwicklung bei den Rhizodontiden keine Gelenke aufwies und damit nicht in größerem Umfang zu Beugung und Streckung befähigt war.

Eine detaillierte Analyse des Beckengürtels war erst aufgrund weiterer Funde möglich. Basale Tetrapodomorpha hatten noch kleine und schwach ossifizierte Becken und Beckengürtel-Anhänge, verglichen mit den kräftigeren Anhängen des Brustgürtels („front wheel drive“-Hypothese); erst bei den Tetrapoden kräftigten sich das Becken und seine Anhänge und übernahmen eine wichtige Rolle bei der Fortbewegung.

Tiktaalik repräsentiert in Hinblick auf Beckengürtel und dessen Anhänge ein Übergangsstadium. Der Grundbauplan des Beckens ist zwar noch primitiv, die einzelnen Elemente sind aber bereits deutlich vergrößert und robuster und erinnern in Größe und Robustheit bereits an Tetrapoden (trotz primitiver Architektur, z.B. kein Ischium). Die Beckenflosse bestand aus Flossenstrahlen und enchondralen Elementen (leider nicht komplett erhalten). Mosaik aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen und Hinweise auf eine Tendenz, dass (im Gegensatz zu primitiven Tetrapodomorpha) der Beckengürtel und seine Anhänge bereits auf dem Weg sind, eine führende Rolle beim Vortrieb zu übernehmen.

Der Beckengürtel war schon beinahe so groß wie der Schultergürtel – wie bei modernen Tetrapoden. Es gab bereits Hüftgelenkspfannen, die bewegliche Oberschenkelknochen aufnahmen. Die hinteren Flossen entsprachen in Bau und Größe etwa den Brustflossen, auf denen sich das Tier an Land hochstemmen konnte. Größe, Beweglichkeit und Robustheit des Beckengürtels werden dahingehend interpretiert, dass *Tiktaalik* paddeln, aber unter Einsatz aller Flossen auch laufen konnte. *Tiktaalik* stand im Übergangsfeld vom „Vorderantrieb“ der Fische zum „Allradantrieb“ der Tetrapoden (PNAS 111: 893; Spektr. Wiss. 3/2014: 9).

Die Radiation der Elpistostegialier erfolgte im ob. Givet/unt. Frasnium auf der euroamerikanischen Landmasse; die Begleitfauna von *Tiktaalik* ähnelt derjenigen aus dem ob. Givet/unt. Frasnium von Litauen, wo *Panderichthys* gefunden wurde; allerdings lebte letzterer ebenso wie *Elpistostegia* im Delta- oder Lagunenbereich, also im randlich-marinen Bereich, während *Tiktaalik* mäandrierende Flüsse auf dem Festland besiedelte; Elpistostegalia besiedelten also ein breiteres Spektrum von Habitaten. *Tiktaalik* lebte in einem langsam fließenden, mäandrierenden Flusssystem im subtropischen oder tropischen Klimagürtel; seine neuen Fähigkeiten zur Bewegung des Kopfes (einschließlich einer vergrößerten Region zum Ansatz der Muskeln für die Kopfbewegung an der Hinterfläche des Schädels, wodurch sich die Fähigkeit zur Kopfbewegung weiter steigerte), Atmung und Abstützung des Körpers auf den Vorderflossen ermöglichten ihm, sehr flaches Wasser zu besiedeln und sich wohl auch aus dem Wasser heraus zu stemmen bzw. aufs Festland hochzuziehen. Der Rippenbau versteifte die thoracolumbale Achse; auch dies wäre in einer rein

aquatischen Umgebung nicht notwendig, die tief genug war, den Körper selbst durch Auftrieb zu tragen. Flache Wasserhabitate in Flussebenen Euramerikas waren offenbar der Ort des Fisch-Tetrapoden-Übergangs. Die Tetrapodenvorläufer vor ca. 380 MA waren offenbar große (0,75 – 1,5 m), flache, beutejagende Fische mit krokodilähnlichem Körper und straffen beinartigen Brustflossen, die es den Fischen ermöglichten, sich aus dem Wasser zu ziehen.

Chronologie (Stand 2006, Nat. 440, 747):

Spuren von Zachelmie: zwischen 397 und 395 MA (unt. Eifelium) (ergänzt)

Panderichthys: 385 MA (ob. Givet/unt. Frasné)

Tiktaalik: 2 – 3 MA jünger als *Panderichthys* (frühes/mittl. Frasné)

Älteste Tetrapoden (Schottland, Litauen): 376 MA

Ichthyostega, *Acanthostega*: 365 MA

Im Jahr 2008 wurden dann Details zum *kranialen Endoskelett* und Kiemenskelett von *Tiktaalik* publiziert (Nat. 455, 925).

Einige der Innovationen, die üblicherweise mit dem Landleben in Verbindung gebracht werden, erschienen erstmals bei aquatischen Elpistostegaliern, so z.B. die körpertragenden Vorderextremitäten und der Pectoralgürtel; ein Hals, der unabhängige Bewegungen des Kopfes ermöglichte; nach dorsal verlagerte Augen auf einem abgeflachten Schädel. Die einzelnen neuen Merkmale traten schrittweise und nicht plötzlich auf; dies gilt auch für die Reorganisation des kranialen Endoskeletts. Dessen Umbau, ausgehend von flossentragenden Tetrapodomorpha wie *Eusthenopteron*, umfasst die Reduktion und Neuorientierung der Hyomandibula, die Reorganisation der Schädelbasis und der Gelenkung zwischen Palatum und Schädelkapsel, die Veränderung der Schädelarchitektur einschl. Abflachung des Kopfes, Verlust des intrakranialen Gelenks und die Verlängerung des Ethmosphenoids. *Tiktaalik* zeigt in Bezug auf diese Entwicklung ein Mosaik aus primitiven und fortgeschrittenen Merkmalen. Die Veränderungen in der intrakranialen Kinese und Kopfbeweglichkeit dürften mit Atmung und Nahrungssuche im Randbereich oberdevonischer Seichtgewässer im Zusammenhang stehen.

Die Abflachung und Verbreiterung des Schädels, die sich ab *Panderichthys* findet, hat strukturelle Auswirkungen auf fast alle Komponenten des kranialen Endoskeletts. *Tiktaalik* hatte schon fast die fortschrittlichen kranialen Proportionen von *Acanthostega* erreicht, was dafür spricht, dass sich diese schon sehr früh in der Evolution der Tetrapoden, also noch bei flossentragenden Tetrapodomorpha, entwickelt hatten. Die Veränderungen der Schädelform gingen einher mit Reduktion und Neuorientierung der Hyomandibula. Die Kopfbeweglichkeit von *Tiktaalik* war im Vergleich zu den flossentragenden tetrapodomorphen Fischen erhöht. Fische bewegen sich dreidimensional im aquatischen Raum und verändern ihre gesamte Körperposition, um ihr Maul an ihre Beute heranzubringen. Ein Hals ist dagegen von Vorteil in einer Umgebung, wo der Körper relativ schwierig zu bewegen ist, wie z.B. in dicht mit Pflanzen bestandenen Flachwasser, wo der Körper durch die „Flossenbeine“ auf dem Boden abgestützt steht. Hier ist es einfacher, den Kopf zur Beute zu bewegen, als den ganzen Körper; hierfür benötigt man aber einen Hals.

Die intrakraniale Kinese der Fische (als Adaptation ans Fressen und Atmen im Wasser) ist dagegen bei Tetrapoden überflüssig. Während die Beweglichkeit des Kopfes bei *Tiktaalik* erhöht war, waren die anatomischen Korrelate der intrakranialen Kinese verloren gegangen, so das intrakraniale Gelenk u.v.a., und das Palatum konnte sich wesentlich weniger relativ zur Schädelbasis bewegen als bei basaleren Taxa. Auch die primitiven Gelenke zwischen der Hyomandibula und der lateralen Kommissur waren nicht mehr vorhanden. *Tiktaalik* repräsentiert damit ein Zwischenstadium bei der Verfestigung der Tetrapodenschädels.

Indem der Schädel fester wurde, verringerte sich die Rolle der Hyomandibula bei der Atmung. Bei Fischen bildet sie eine strukturelle Verbindung zwischen Kiemenskelett, Operculum, Gaumen und Unterkiefer und trägt dazu bei, deren Bewegungen zu koordinieren. Sie unterstützt die Pumpvorgänge durch Kiemenskelett und Operculum. Bei Tetrapoden ging diese Funktion völlig verloren; so konnte die Hyomandibula für andere Zwecke (z.B. Hören) genutzt werden. *Tiktaalik* zeigt einen intermediären Zustand hinsichtlich der Hyomandibula: Verkleinerung, Neuorientierung und Verlust der gelenkigen Verankerung sprechen dafür, dass das Pumpen von Wasser durch das Kiemenskelett bei ihm eine geringere Rolle für die Atmung spielte als bei basaleren Taxa.

Somit verfügte *Tiktaalik* über:

- Extremitäten, die in der Lage waren, das Körpergewicht zu tragen
- einen festeren Schädel
- Rippen, die den Stamm unter dem Einfluss der Schwerkraft stabilisierten
- ein Atmungssystem, das weniger stark von der Atmung im Wasser abhängig war
- Schädelproportionen bereits nahe denen der Tetrapoden
- einen Hals für Kopfbewegungen zur Beute hin (anstelle den ganzen Körper zur Beute zu bewegen) (Nat. 455, 925).

Der morphologische Übergang vom Fisch zum Tetrapoden vollzog sich damit in < 10 MA. Die einzelnen Merkmale veränderten sich beim Übergang zu den Tetrapoden unterschiedlich schnell: Änderungen des Schädeldaches hatten schon bei *Panderichthys* begonnen und hielten bis *Acanthostega* an, dauerten also ca. 20 MA. Die Entwicklung der Beine hatte bei *Panderichthys* noch nicht eingesetzt; sehr einfache Beinknochen wurden bei *Elginerpeton* gefunden, während *Hynnerpeton* bereits viel fortgeschrittenere Beine und Schulter-Becken-Gürtel hatte. Die Veränderungen der Schädelkapsel hatten bei *Panderichthys* ebenfalls noch nicht eingesetzt und erfolgten relativ schnell parallel zur Entstehung von Fingern und Tetrapodenbecken. Allerdings muss dieses zeitliche Konzept seit dem Fund der Spuren von Zachelmie neu überdacht werden: frühe Tetrapoden entstanden schon im frühen Mitteldevon, und die Panderichtyiden müssen demnach auch schon auf diese Zeit zurückgehen, auch wenn sie erst ab etwa der Grenze M-/O-Devon nachweisbar werden.

Zu *Elpistostege*

Bis zum Jahr 2020 war die Skelettanatomie der Brustflossen von *Elpistostegalia* (wie *Panderichthys*, *Elpistostege*, *Tiktaalik*) nicht komplett bekannt. Im Jahr 2020 wurde dann von einem 1,57 m langen *Elpistostege watsoni* aus dem O-Devon Kanadas berichtet, der den bisher komplettesten *Elpistostegalia* darstellt. CT-Untersuchungen zeigten, dass die Brustflosse vier proximodistale Reihen von Radialia aufweist (zwei dieser Reihen enthalten verzweigte Carpalia), außerdem zwei distale Reihen in Form von Fingern und vermeintlichen Fingern. Dies stellt die tetrapoden-ähnlichste Anordnung von Knochen in einer Brustflosse dar, die bisher je bekannt wurde. Dennoch enthielt die Flosse auch noch Lepidotrichia (Flossenstrahlen), angeordnet distal der Radialia. Es handelt sich also um eine Flosse eineseits mit Flossenstrahlen, andererseits mit gegliederten Fingerknochen analog den Knochenfingern der Tetrapoden-Hand. Dies bedeutet, dass sich Hände und Finger nicht erst an Land, sondern schon im Wasser entwickelten.

Die Hand der Tetrapoden entstand offenbar aus einem Skelettmuster, das sich in der ungewöhnlichen Brustflosse von *Elpistostegalia* fand, und *Elpistostege* ist möglicherweise die Schwestergruppe aller anderen Tetrapoden (CLOUTIER R et al., Nature 2020).

Zu *Ventastega* (ob. Famenne):

Waren von den Stammtetrapoden bisher nur *Ichthyo-* und *Acanthostega* weitgehend bekannt, während alle übrigen Taxa nur äußerst fragmentarisch dokumentiert waren, so konnten aus dem ob. Famenne Lettlands neuerdings weitere Funde von *Ventastega* gesichert werden, so dass nun von diesem Taxon die meisten Teile des Schädels, der Schultergürtel und Teile des Beckens bekannt sind (Nat. 453, 1999). Kladistisch bestätigt sich die Position zwischen *Elginerpeton* und *Acanthostega*. Die nur fragmentarisch bekannten *Densignathus* und *Metaxygnathus* stehen direkt unter bzw. über *Ventastega*:

- *Panderichthys*
- *Tiktaalik*+ *Elpistostege* (nicht aufgelöst)
- *Elginerpeton*
- *Densignathus*
- *Ventastega*
- *Metaxygnathus*
- *Acanthostega*
- *Ichthyostega*
- *Whatcheeria*
- *Pederpes*
- *Greererpeton*
- *Crassigyrinus*
- *Baphetes*

Ventastega ist damit der basalste devonische Tetrapode, von dem umfangreiches Material bekannt ist. Gesamtschädelform entspricht devonischen Tetrapoden mit spatenförmiger Schnauze und großen, dorsal positionierten Augen; Proportionen aber eher wie bei *Tiktaalik* als *Acantho-/Ichthyostega*. Öffnung des Spirakulartraktes größer als bei Elpistostegiden, aber auch devonischen Tetrapoden (Vergrößerung wohl infolge verstärkter Abhängigkeit von Luftatmung während des Fisch-Tetrapoden-Übergangs).

Schultergürtel tetrapodentypisch; wie bei allen devonischen Tetrapoden (außer *Tulerpeton*) fehlt aber das Schulterblatt. Schultergürtel viel fortschrittlicher als bei *Tiktaalik* und *Panderichthys*; der Schultergürtel dürfte daher Beine mit Fingern getragen haben.

Ilium ähnlich *Acanthostega*. Außer den typischen Tetrapodenknochen finden sich zahlreiche unverbundene Lepidotrichia ähnlich den kaudalen Lepidotrichia von *Acanthostega*.

Insgesamt deuten die *acanthostega*-artige postkraniale Morphologie sowie die große Schwanzflosse auf ein Aussehen ähnlich *Acanthostega*.

Auch wenn *Ventastega* erst im oberen Famenne lebte, muss seine Linie aufgrund seiner basalen Position bereits im Frasn abgezweigt sein. Im Vergleich zu *Tiktaalik* wurden Augen und Spirakularöffnung größer, die Schnauze breiter. Die Schädelkapsel verlor das intrakraniale Gelenk und die basikranialen Fenster. Die Hautknochen von Wange, Schädeldach und Gaumen erfuhren ebenfalls Veränderungen. Die neue Schädelmorphologie von *Ventastega* blieb bis in die Basis der

Tetrapodenkronengruppe konstant bestehen (und auch die weit abgeleitete Schädelmorphologie von *Ichthyostega* lässt sich auf *Ventastega* zurückführen).

Postkranial entspricht *Ventastega* bereits *Acanthostega*; alle Veränderungen, die devonische Tetrapoden von Elpistostegiden unterscheiden (Verlust des Supracleithrums und Posttemporale, Vergrößerung des Scapulocoracoid, Vergrößerung der Interclavicula, Entstehung des Sacrums), waren bei *Ventastega* schon vollzogen.

Zu *Ichthyostega*, *Acanthostega* (ob. Famenne):

Neue, gut erhaltene Funde belegen, dass *Ichthyostega* über ein sehr spezielles, von *Acanthostega* und allen anderen Stammtetrapoden komplett abweichendes Gehörorgan verfügte; nichts Vergleichbares hat sich in der weiteren Entwicklung der Tetrapoden wiederholt. Es handelt sich vermutlich um eine Spezialisierung, um unter Wasser zu hören bzw. feinste Schwingungen im Wasser aufzunehmen. Auch neue Erkenntnisse zur Anatomie der Kiemenregion (tiefe Kiemenbögen) deuten darauf, dass *Ichthyostega* (wie *Acanthostega*) stärker aquatisch lebte als bisher angenommen, was zu einem spezialisierten Unterwasserhörorgan passt. Eine „Ohrkammer“ war offenbar mit Luft gefüllt, vergleichbar der Mittelohrhöhle einiger Wasserfrösche. Mit dem Kopf im Wasser, würden ankommende Schallwellen Vibrationen an der weichen ventralen Wand der luftgefüllten Ohrkammer verursachen, und der Steigbügel würde diese Vibrationen dann ans Innenohr weiterleiten. Diese extreme Spezialisierung in einem bisher in der cranialen Anatomie als primitiv eingestuften Stammtetrapoden ist sehr überraschend; es handelt sich aber bei *Ichthyostega* dann um eine Seitenlinie, denn *Acanthostega* repräsentiert in seiner Ohrregion das Urmuster für die späteren Tetrapoden. Die Spezialisierung bei *Ichthyostega* belegt aber, dass das Gehörorgan bei der frühen Entwicklung der Tetrapoden tatsächlich schon eine gewisse Hörfunktion hatte, die sich dann spezialisiert weiter entwickeln konnte (Nat. 425, 65).

Im Jahr 2005 wurde aufgrund von Neufunden sowie einer Reanalyse vorhandener Funde eine neue Rekonstruktion von *Ichthyostega* präsentiert (Nat. 437, 38 + 137). Hierbei stellte sich heraus, dass die Wirbelsäule nicht einheitlich, sondern in den cervikalen, thorakalen, lumbalen und sakralen Abschnitten unterschiedlich gebaut ist. Durch entsprechende Muskelansätze lässt sich auch nachweisen, **dass der Stamm über den Grund erhoben werden konnte** (also nicht auf dem Boden schleifte!). Anders als bei primitiven Amphibien und bei Rhipidistiern waren die Wirbel nicht gleichmäßig gestaltet, sondern regional spezialisiert. Da Muskeln die größte Kraft entfalten, wenn sie im rechten Winkel zu der Struktur stehen, mit der sie verbunden sind, wird die variierende Morphologie der Wirbelfortsätze damit erklärt, dass die Muskeln den zentralen Abschnitt des Stammes angehoben haben, um ihn vom Boden abzuheben.

Die stark ausgedehnten vorderen Rippen (wie man sie nur bei *Ichthyostega* findet) machten die Wirbelsäule wesentlich straffer, behinderten aber gleichzeitig die laterale Undulation des Stammes, die ja bei der Fortbewegung im Wasser eine große Rolle spielt. Gleichzeitig verhinderte die ausgeprägte Länge der vorderen Rippen (verglichen mit Rhipidistiern) den Kollaps der Brusthöhle und Lungen, wenn *Ichthyostega* aus dem Wasser stieg. Die Steife des vorderen Stammabschnittes wurde dann kompensiert durch die Vergrößerung der Rippen an der Basis des Schwanzes, wodurch die Fläche vergrößert wurde, an der die Muskeln ansetzten, die den Schwanz seitlich bewegen, wodurch die Schwimmbewegungen also mehr vom Schwanz als vom Stamm ausgeführt wurden. Die präsakrale Wirbelsäule war damit eher für dorsoventrale als die (bei Fischen übliche) laterale Flexion ausgelegt. Die horizontale Flexion der präsakralen Wirbelsäule ging verloren, stattdessen entwickelte sich im lumbalen Bereich eine begrenzte vertikale Flexion. Die sich stark überlappenden thorakalen Rippen verhinderten wahrscheinlich sowohl die laterale

wie die dorsoventrale Flexion des Thorax. *Ichthyostega* konnte demnach mit diagonal synchronisierten Beinbewegungen und steif angehobenem Stamm gehen, oder durch bilateral symmetrisches Schubkriechen mit vertikaler Flexion der Lumbalregion als Teil des Kraftakts für die Vorderbeine und lumbaler Extension für die gegenteilige Bewegung (Kraftakt für die Hinterbeine). Er könnte sogar beide Bewegungsarten – zu verschiedenen Zeitpunkten – eingesetzt haben.

Acanthostega hatte im Gegensatz hierzu einen lateral flexiblen Stamm und war besser an ein Schwimmen unter der Vortriebwirkung des Schwanzes adaptiert. Die Beine und Beingürtel (Schulter-, Beckengürtel) waren bei *Ichthyostega* proportional viel größer als bei *Acanthostega*; beide Gattungen repräsentierten wohl unterschiedliche ökologische Spezialisierungen, wie auch Unterschiede in der Bezahnung, Größe sowie Vorkommen (sehr selten gemeinsames Vorkommen an den Lokalitäten in Grönland) andeuten. Das Ohr von *Ichthyostega* ist an das Hören unter Wasser angepasst (in einer einmaligen Weise, die von keinem anderen Taxon bekannt ist) (s.o.).

Gleichwohl ist *Ichthyostega* nicht in allen Merkmalen einmalig. Ein Brustkasten mit angeflanschten Rippen, gefolgt nach dorsal von einer flexibleren lumbalen Region findet sich auch in den unterkarbonischen Stammtetrapoden *Pederpes* und *Whatcheeria*. Neuere Kladistiken stellen *Ichthyostega* direkt unter *Tulerpeton* und die beiden vorgenannten karbonischen Formen; die vorstehend beschriebenen Ähnlichkeiten sind offenbar Homologien, die die graduell fortschreitende Landnahme der Tetrapodenstammgruppe reflektieren. Die Zygapophysen von *Pederpes* sind im Gegensatz zu *Ichthyostega* allerdings horizontal ausgerichtet, was auf einen völlig anderen Fortbewegungsmodus deutet. Die variable Höhe der Dornfortsätze findet sich dagegen auch beim karbonischen Kronengruppentetrapoden *Proterogyrinus*, wohl als (konvergente) Folge der terrestrischen Fortbewegung.

Das spezielle Design von *Ichthyostega* blieb aber letztlich erfolglos, denn es gibt nur wenige fragliche Fossilien, wenn überhaupt, die mögliche Abkömmlinge von *Ichthyostega* repräsentieren. Es handelt sich also um einen im Endeffekt erfolglos verlaufenen Versuch, den Körperbau an terrestrische Fortbewegung anzupassen; *Ichthyostega* steht außerhalb (aber nicht sehr weit außerhalb!) derjenigen Linie, die schließlich die adaptiven Probleme löste und zum Vorfahren aller rezenten Tetrapoden wurde.

Die letztlich erfolgreiche Linie ging einen anderen Weg: anstelle der Weiterentwicklung der Wirbelfortsätze und der dort anhaftenden Muskulatur (zum Anheben des Stammes) erfolgte bei der überlebenden, letztlich erfolgreichen Linie die Vergrößerung der Wirbelkörper; bei *Ichthyostega* waren die Wirbelkörper noch kaum ausgeprägt und allenfalls schwach ossifiziert. Die Entwicklung dieser verschiedenen Elemente der Wirbelsäule steht unter unterschiedlicher genetischer Kontrolle: dorsale und laterale Anteile (z.B. Wirbelfortsätze) werden unter BMP-4 gebildet, die Wirbelkörper (vertebral centra) unter Pax1.

Neue Erkenntnisse erbrachte die Untersuchung der Wirbelsäule von *Ichthyostega* mittels Röntgen-Synchrotron-Microtomographie. Die Anatomie der Wirbelsäule der frühen Stammtetrapoden war bis dahin weitgehend unbekannt, weil die Wirbelsäule bei den Fossilien in der Matrix belassen wurde. Es stellte sich heraus, dass die Wirbelsäule noch stärker räumlich differenziert gebaut war als bisher schon angenommen (Neuralbögen, Dornfortsätze); dass es sich um umgekehrt rhachitomöse Wirbel handelte (wie bei *Acanthostega* und *Pederpes*), was offenbar den Ausgangszustand bei Stammtetrapoden darstellt; dass die Wirbelsäule offenbar von hinten nach vorn verknöcherte; erster Nachweis von *Sternebrae* (Nat. 494, 226).

Zusammenfassender Vergleich *Ichthyostega/Acanthostega* (Natw. Ru. 1/06 S. 31):

Acanthostega stark an aquatische Lebensweise angepasst (große, mit langen Flossenstrahlen versehene Schwanzflosse; recht kleine Extremitäten, recht kleine Extremitätengürtel, abgeflachter Schädel). Schädel noch direkt am Rumpf angewachsen. Rippen weitgehend kurz und gleichförmig.

Ichthyostega bereits mit voll ausgebildeter Halswirbelsäule mit kurzen, schlanken Halsrippen; Schädel nicht mehr direkt am Rumpf angewachsen, sondern durch einen beweglichen Hals vom Rumpf getrennt. Vorderer Körperabschnitt (dem Rippenbau zufolge; große fächerartig verbreiterte Rippen beginnen frühestens am 5. Wirbelsegment) nicht wie bei *Acanthostega* abgeflacht, sondern deutlich hochoval. Im Gegensatz zu den kurzen und recht gleichförmigen Rippen von *Acanthostega* abrupter Wechsel zwischen den langen, verbreiterten vorderen Thoracalrippen und den viel kürzeren, schmalen Lendenrippen. Auch die Dornfortsätze zeigen im Verlauf der Wirbelsäule einen differenzierten Verlauf. Einige der vorderen Wirbel der Lendenregion tragen große Muskelansätze an den Seiten der Dornfortsätze; diese dehnen sich teilweise über den nach vorn sich anschließenden Dornfortsatz aus. Das Überlappen der Dornfortsätze und die sehr steile Stellung der Gelenkfortsätze der Neuralbögen belegen, dass eine seitliche Biegung der Rumpfwirbelsäule nahezu ausgeschlossen war. Quastenflosser wie *Panderichthys* und auch *Acanthostega* besaßen einen seitlich sehr beweglichen Rumpf und eine seitlich komprimierte Schwanzflosse, so dass sie als aktive Schwimmer agieren konnten, die sich mittels Flossenschlag und Schlängelbewegungen fortbewegten. Bei *Ichthyostega* scheidet eine solche Fortbewegung aus; zwar ermöglichten der seitlich abgeplattete Schwanz und die breiten, leicht paddelartigen Hinterfüße ein Schwimmen, aber insgesamt war er *relativ* besser dem Landleben angepasst: eingeschränkte seitliche Beweglichkeit der Rumpfwirbelsäule und -rippen; starke Muskelansätze für die oberhalb der Wirbelsäule gelegene Rückenmuskulatur; sehr kräftige Ausbildung von Schulter-, Beckengürtel, Vorder- und Hinterbeinen; Halsregion zwischen Schädel und Rumpf (dadurch konnten bewegliche Beutetiere an Land durch schnelle Drehung des Kopfes ergriffen werden). Die Wirbelsäule war insbesondere im hinteren Rumpfbereich vertikal, aber nicht oder kaum horizontal beweglich. ***Ichthyostega* bewegte sich danach offenbar durch „Schiebkriechen“ mit diagonal versetzten Bewegungen der Vorder- und Hinterbeine ähnlich einem Salamander, aber viel steifer; der Rumpf wurde über den Boden gestemmt.** Alternativ kommt eine Art Raupengang wie bei der rezenten Spannerraupe infrage: gleichzeitige Bewegung der Vorder- und Hinterbeine und vertikale Durchbiegung der Wirbelsäule.

Der von allen anderen Tetrapoden abweichende Bau der Wirbelsäule verweist darauf, dass es sich um eine letztlich nicht erfolgreiche Seitenlinie der Tetrapodenentwicklung handelte, die ohne Nachkommen ausstarb.

Ichthyostega und *Acanthostega* behielten als echtes Fischmerkmal den typischen Fischschwanz mit dicht angeordneten Flossenstrahlen.

Zusammenfassung über *Ichthyostega* und *Acanthostega* nach CLACK (2006) (Spektr. Wiss. 10/2006 S. 24):

Acanthostega war noch weitestgehend ans Wasserleben angepasst: noch keine richtigen Fußknöchel; die Beine – eher Schwimmpaddel – konnten das Körpergewicht außerhalb des Wassers nicht tragen. Extremitäten eindeutig an Aufenthalt im Wasser angepasst. Dagegen waren

neben den Kiemen schon Lungen vorhanden; sie wären aber an Land – aufgrund der kurzen Rippen, also ohne Brustkorb – kollabiert. Schwanz fischähnlich: paddelförmig, von langen Flossenstrahlen durchzogen.

Beine und Füße waren also im Wasser entstanden, wurden aber erst später zu Extremitäten umgebaut, mit denen man auch gehen konnte. *Acanthostega* trug noch acht Zehen; *Ichthyostega* 7, *Tulerpeton* 6; das Grundmuster von 5 Zehen bei den Landwirbeltieren entstand erst später, wohl weil diese Zahl günstig ist, um stabile und dabei doch flexible Knöchel auszubilden, die das Körpergewicht aushalten, aber auch ein Ausschreiten erlauben.

Das Gebiss von *Acanthostega* lässt vermuten, dass er nicht nur im Wasser fraß, sondern auch öfters mindestens den Kopf über Wasser hielt. Fische tragen üblicherweise zwei Zahnreihen, in der äußeren Reihe zahlreiche kleine und in der inneren noch neben einem Paar großer Fangzähne einige kleinere Zähne. *Acanthostega* zeigt gewisse Abweichungen von diesem Muster.

Ein weiteres wichtiges Indiz ist die Umstellung der Atmung, die der Umstellung der Fortbewegung noch vorausging. Der Anpassungsdruck, Luft atmen zu müssen, könnte dabei den allmählichen Umbau von Schultergürtel und Brustflossen initiiert haben. Lange war unklar, was Übergangsformen wie *Acanthostega* mit ihren „unfertigen“ Beinen angingen. Die rückwärts weisenden Brustflossen waren allmählich in seitwärts gerichtete Gliedmaßen verwandelt worden; diese ersten „Beine“ ermöglichten es, den Vorderkörper hochzustemmen, um den Kopf aus dem Wasser zu heben und Luft zu atmen; die Zehen halfen dabei, das Gewicht besser zu verteilen. In dieser Position konnten die Tiere möglicherweise sogar schon auf Beute lauern. *Tiktaalik* war dagegen schon weiter entwickelt: die Flossen enthielten bereits Gelenke, so dass sich *Tiktaalik* nicht nur abstützen konnte, sondern vielleicht auch schon Vorwärtsbewegungen möglich waren. *Tiktaalik* hatte einen beweglichen Kopf und flachen Rumpf; anstatt Fingern besaß er aber noch Flossenstrahlen. Er hielt sich vermutlich nicht nur im Flachwasser, sondern zumindest auch an dessen Rand auf, und – trotz Kiemen – muss die Fähigkeit zur Atmung an der Luft schon sehr ausgeprägt gewesen sein.

Aufschlussreich ist dabei auch ein Vergleich mit dem rezenten tropischen Aalwels *Channallabes apus*, der außerhalb des Wassers Nahrung vom Boden aufnehmen kann: seine Wirbelsäule ermöglicht es ihm, den Kopf so weit abwärts zu biegen, dass er die Beute mit den Kiefern aufnehmen kann (während im Wasser lebende Fische die Beute typischerweise einsaugen, was aufgrund der geringen Dichte der Luft an Land aber nicht funktioniert). Auch bei *Ichthyostega* und *Tiktaalik* ermöglichte der vordere Abschnitt der Wirbelsäule eine dorso-ventrale Biegung und damit ein Absenken des Kopfes, und auch rezente Schlammpringer (*Periophthalmus*) vermögen den Kopf entsprechend abzusenken:

Schlammpringer können bei der Jagd nach Beute mit ihren Brustflossen sogar auf Bäume klettern! Brustflosse armartig; Muskulatur der Brustflosse stark genug, um das Gewicht des Fisches zu tragen; Armskelett erinnert – konvergent – entfernt an das eines Salamanders; Schlammpringer jagen Insekten und Spinnen und verbringen manchmal mehr als die Hälfte der Zeit an Land. Atmung über das Einatmen von Luft in die feuchte Kiemenkammer, daneben ist aber auch eine Sauerstoffaufnahme über die Haut möglich, die feucht gehalten werden muss; besonders die Augen müssen ständig befeuchtet werden, u.a. durch Reiben mit einer feuchten Flosse. In speziellen Kammern trägt der Schlammpringer einen Meerwasservorrat mit sich; wenn der verbraucht ist, muss er zurück ins Wasser. Der Schlammpringer springt wie ein Frosch bis zu einem halben Meter weit. Es wird berichtet, dass in Indonesien ein Fisch – bei dem es sich nur um einen Schlammpringer handeln konnte - drei Tage im Haus überlebte und wie ein kleiner Hund einem Menschen Autor überall hin folgte (s. DAWKINS S. 281).

Heutzutage enthalten 33 Fisch-Familien amphibisch lebende Taxa. Bei den Schleimfischen (Blenniidae, gehören zu den Barschverwandten) entwickelte sich amphibische Lebensweise 3 - 7 x unabhängig voneinander. Man vermutet, dass amphibische Fische diese Fähigkeit entwickelten, um zu überleben, wenn

der Sauerstoffgehalt im Wasser zu niedrig ist, oder wenn sie in Pfützen im Gezeitenbereich eingeschlossen sind (Nat. 534: 299).

Brustflossen sind aber keine zwingende Voraussetzung für die Jagd an Land, solange die Fische – wie der Aalwels – einen flexiblen Körper haben und den Kopf absenken können. Der Aalwels (ad Clariidae) – der in der Kiemenhöhle zusätzliche Atmungsorgane hat, mit denen er an Land atmen kann – lebt in Sümpfen und ernährt sich überwiegend von terrestrischen Insekten (Natw.Ru. 11/06, S. 615).

Das Schnappen nach Luft über dem Wasser führte zu zahlreichen Anpassungen im Schädelbereich: wegen der Schwerkraft mussten Schädel und Kiefer stabiler werden; die Schnauze wurde länger, die Zahl der Schädelknochen nahm ab, die verbliebenen Knochen wurden fester miteinander verbunden; besonders stark verschmolzen die Knochen des Hinterhaupts, wo die kräftigen Nackenmuskeln von der Wirbelsäule her ansetzten, die den Kopf emporhoben. Durch das Zusammenwachsen der Unterkieferknochen erhielt auch der Unterkiefer mehr Stabilität, was seinerseits die vermutete Kehlatmung erleichterte. Vielleicht entstand der starke, stabile Kiefer aber auch durch Fressen an Land, denn alle frühen Tetrapoden lebten räuberisch und waren mindestens 1 m lang; allerdings dürfte die am Land verfügbare Nahrung jedenfalls den adulten Tieren nicht ausgereicht haben, möglicherweise aber den Jungtieren.

Auch der Kopfansatz veränderte sich; die Knochen, die bei Fischen den Schädel mit dem Schultergürtel verbinden, verschwanden; es entstand der muskulöse Hals mit frei beweglichem Kopf. Auch die Ohrregion wurde umgebaut, der Schweresinn bekam wegen des Aufenthalts im Flachwasser mehr Bedeutung, die Vergrößerung der Luftkammer im Rachenraum verbesserte möglicherweise das Hören (auch bei einigen rez. Fischen fängt der Luftsack Schallwellen auf, die über Knochenleitung auf das Innenohr geleitet werden). Mit der Ohrregion veränderte sich auch das Kiemenskelett; ein Knochen des 2. Kiemenbogens (Hyomandibulare) wurde bei den Landwirbeltieren später zum Stapes (Übertragung der Schallwellen vom Trommelfell zum Innenohr, dabei Verstärkung dieser Schallwellen); bei Fischen ist dieser Knochen dagegen für Fress- und Atembewegungen relevant. Bei *Acanthostega* hatte das Hyomandibulare diese ursprüngliche Funktion aber schon verloren, fungierte aber auch noch nicht als Gehörknöchelchen; auch ein Trommelfell war noch nicht entwickelt.

Ichthyostega besaß dagegen hochspezialisierte Ohren zum guten Hören im Wasser, wie man sie sonst bei keinem Tier findet: Trommelfell fehlte noch (wie bei anderen Stammtetrapoden), stattdessen lag beidseits im Hinterkopf eine vermutlich luftgefüllte Kammer mit oben und seitlich verstärkten Wänden; in den Boden der Kammern erstreckte sich ein zartes löffelförmiges Gehörknöchelchen, das vibrierte, wenn Schallwellen die Luft in den Kammern in Schwingungen versetzten. Durch ein Loch wurden dann die Schwingungen über das Gehörknöchelchen in die Schädelkapsel zum Innenohr übertragen. Auch die Schwanzflosse und die flossenartigen Hinterbeine sprechen neben dem Bau des Ohres dafür, dass das Tier die Zeit überwiegend im Wasser verbracht hat. Gleichzeitig hatte es aber Skelettmerkmale für ein Leben auf dem Land: Schultern und Arme kräftig; die breiten, sich überlappenden Rippen bildeten ein Korsett, so dass die Lunge an Land nicht kollabieren konnte. Die Fortbewegung an Land erinnerte eher an die der Säuger als der Reptilien, d.h. ohne sich seitlich biegende Wirbelsäule (der Brustkorb behinderte ein seitliches Schlingeln des Rumpfes), außerdem veränderte sich im Verlauf der Wirbelsäule die Ausrichtung der Wirbelfortsätze, wo die Muskeln ansetzen; ein Merkmal, das sich nicht bei Fischen, nicht bei anderen frühen Tetrapoden, aber bei Säugern findet: *Ichthyostega* bog den Rumpf nicht seitlich (wie Fische, Amphibien, Reptilien), sondern vorwiegend nach oben und unten. An Land dürften die paddelförmigen Hinterbeine zur Vorwärtsbewegung dann aber wenig beigetragen haben, Schultern und Arme dagegen um so mehr, ähnlich wie bei Robben: zuerst Rücken hochstemmen, dann beide Arme gleichzeitig vorwerfen und als letztes den Hinterkörper

nachziehen (Schubkriechen). Letztendlich setzte sich dieses Konzept von *Ichthyostega* – ebenso wie sein Hörapparat – nicht durch.

Wieso gingen die frühen Tetrapoden zur Luftatmung über? Alle frühen Tetrapoden und –vorläufer besaßen – wie Krokodile – einen flachen Schädel. Kleine Beutetiere fanden im Uferbereich (im Schutz der Uferpflanzen und Laub abwerfenden Landpflanzen) neue Verstecke, in die die üblichen Raubfische nicht folgen konnten. Die Tetrapodenvorläufer nutzten aber diese Nische für ihren Beutefang, und da seichtes Wasser oftmals wärmer und sauerstoffärmer ist, gingen sie dazu über, Luft zu atmen, als Präadaptation an das spätere Leben an Land. Hierfür spricht auch, dass gesichert ist, dass die Landtetrapoden nicht im Meer entstanden, sondern im Süßwasserumfeld; die Fundsituationen sind aber unterschiedlich (breite Flusssysteme, die im Monsunklima regelmäßig überflutet wurden; Brackwasserregionen wechselndes Salzgehalts), je nach Taxon und Fundgebiet, auf keinen Fall aber vollmarin (Zachemie: wohl Gezeitenbereich einer flachen marinen Lagune). Die neuen, von Uferpflanzen geschaffenen Biotope und die dortigen Nahrungsressourcen (wie terrestrische Invertebraten) dürften also der Anlass für die Entwicklung der Tetrapoden gewesen sein, denn die Austrocknungshypothese ist nur schwer zu untermauern, da es nur spärliche Hinweise auf Dürreperioden im Devon gibt (BENTON 2007).

Ontogenie des Humerus bei *Ichthyostega* und *Acanthostega*:

Bisher ging man davon aus, dass *Ichthyostega* kladistisch oberhalb von *Acanthostega* steht und *Acanthostega* stärker aquatisch lebte. Von beiden Taxa sind Humeri in verschiedenen ontogenetischen Stadien (subadult und adult) bekannt. Nun zeigte sich, dass *Acanthostega* auch bereits subadult über einen „modernen“ Humerus (wie *Tulerpeton* und die Tetrapoden-Kronengruppe) verfügte, dessen Anatomie dem der terrestrisch lebenden frühen Tetrapoden entspricht, während bei *Ichthyostega* der Humerus erst im Verlauf der Ontogenese „moderner“ wurde (allerdings auch dabei nicht ganz das Stadium von *Acanthostega* und der Tetrapodenkronengruppe erreichte): der Processus pectoralis (zum Ansatz des Brustmuskels) wanderte bei *Ichthyostega* im Laufe der Ontogenese von der Mitte des Humerus zu dessen Kante, wodurch der Brustmuskel verlängert wird und mehr Kraft aufbringen kann für Bewegungen des Humerus, also für Zwecke der Fortbewegung an Land, einhergehend auch mit Veränderungen im Schultergürtel während der Ontogenese. **Ältere Tiere verbrachten also mehr Zeit an Land als junge Tiere, deshalb die Reskulpturierung des Humerus während der Ontogenese.** Der Humerus junger *Ichthyostega* steht auf dem Niveau der Elpistostegiden, adult wird das Niveau der Kronengruppe nicht ganz erreicht.

Tiktaalik verfügte über einen Vorläufer dieses Knochenfortsatzes zum Ansatz der Brustmuskels, der ebenfalls – wie bei jungen *Ichthyostega* – zentral am Humerus angelegt war, ebenso ANSP 21350 (ein Humerus aus dem O-Devon, der den Tetrapoden noch näher stehen soll als *Tiktaalik*).

Dies beweist zum einen (a) dass adulte *Ichthyostega* tatsächlich zumindest zeitweise terrestrisch lebten, (b) dass im Laufe der Ontogenie eine Tendenz von aquatischer zu stärker terrestrischer Lebensweise einsetzte. Da der (unstrittig aquatisch lebende!) *Acanthostega* dagegen anscheinend von vonherein über einen modernen Tetrapoden-Humerus verfügte, könnte *Acanthostega* kladistisch womöglich doch höher stehen als *Ichthyostega*; die Position variiert je nachdem, welche anderen Taxa man in das Kladogramm einbezieht, beide Positionen sind also instabil.

Dennoch ist unstrittig, dass adulte *Ichthyostega* mehr auf dem Land lebten als der vollständig oder überwiegend aquatische *Acanthostega*. Zusammen mit dem Hinweisen auf gewichttragende

Fähigkeiten des primitiveren ANSP 21350 (Humerus aus dem O-Devon von Pennsylvania, kladistisch zwischen *Tiktaalik* und Tetrapoden) **deutet dies auf eine rasche und frühe Landnahme der Stammtetrapoden und spricht gegen das Konzept, dass die (alle) devonischen Stammtetrapoden weitgehend aquatisch lebten.** (Sci. 324, 341 + 365).

Für ein vollständiges oder weitgehend aquatisches Leben von *Acanthostega* sprechen auch individuenreiche Funde aus Grönland: Dort (Stensiö Berg) fand man eine Ansammlung von über 20 juvenilen *Acanthostega*. Sie waren wohl im Rahmen einer Flut in einen Tümpel gespült worden, der austrocknete. Damit sind unterschiedliche Altersstadien dokumentiert. Es zeigte sich, dass der Humerus – der zunächst knorpelig angelegt ist – erst am Übergang zum Erwachsenenalter, am Ende des Wachstums, verknöcherte. Der knorpelige Humerus dürfte kaum für Landgänge geeignet gewesen sein (und könnte so erklären, wieso die Tiere den austrocknenden Tümpel nicht verlassen konnten). Die Fähigkeit zum Landgang entstand offenbar erst später in der Ontogenese – wenn überhaupt. Dies beweist, dass die Beine ursprünglich ganz anderen Zwecken dienten als der Fortbewegung an Land.

Das Wachstum bis zur fast-adulten Körpergröße dauerte mehrere Jahre, und die gesamte Zeit über blieb der Humerus knorpelig (heutzutage verknöchern die Knochen viel früher). Man erkennt ein frühes juveniles Stadium, in dem Tiere fast schon die adulte Größe erreichten, aber noch knorpelige Humeri hatten, und ein spätes juveniles Stadium, in dem die Humeri verknöchert waren und das Tier nur noch langsam bis zur endgültigen Größe wuchs (was bis zu 6 Jahre dauern konnte). Der gesamte Entwicklungszyklus bis zum adulten Tier dürfte wohl mindestens 10 Jahre gedauert haben – vergleichbar *Neoceratodus* (15 – 20 Jahre), *Eusthenopteron* (11 Jahre), *Discosauriscus* (10 Jahre) und *Andrias* (ca. 15 Jahre, davon 4-5 Jahre im Larvenstadium).

Weiterhin zeigte sich, dass es mindestens zwei Größenklassen gab (erkennbar an der Größe des Humerus zum Zeitpunkt des Einsetzens der Ossifikation). Unklar, ob geschlechtsdimorph oder als individuelle Anpassung an äußere Bedingungen und Lebensgeschichte (ontogenetische Plastizität). In beiden Größenklassen setzte die Verknöcherung des für die Fortbewegung an Land so wichtigen Oberarmknochens aber erst spät ein.

Da sich an der Fundstelle nur juvenile Tiere im frühen oder späten Stadium fanden, gehen die Autoren davon aus, dass juvenile und adulte Tiere zumindest zeitweise getrennt lebten. Eine alternative Erklärung wäre aber, dass adulte Tiere aus der lebensbedrohlichen Situation flüchten konnten, juvenile Tiere dazu nicht in der Lage waren (Nat. 537: 311 + 408).

Stark eingeschränkte Gelenkbeweglichkeit bei *Ichthyostega*: CT-gestützte Rekonstruktionen der Schulter-, Ellbogen-, Hüft- und Kniegelenke ermöglichten im Jahr 2012 eine Analyse der Gangweise von *Ichthyostega*. Aufgrund der dabei entdeckten Restriktionen in der Beweglichkeit der Gelenke wurde klar, dass *Ichthyostega* nicht zu einem normalen Tetrapodengang in der Lage war. Es fehlten u.a. die Rotationsbewegungen in den Beinen, die erforderlich sind, um den Körper über den Grund zu heben und die Beine alternierend fortzubewegen. *Ichthyostega* oder Stammtetrapoden mit vergleichbaren Gelenkmobilitäten dürften damit auch nicht in der Lage gewesen sein, die Tetrapodenspuren hinterlassen zu haben, die kürzlich aus dem Mitteldevon (Eifelium) Polens beschrieben wurden. Die Fähigkeit, den Humerus und Femur zu rotieren und einen symmetrischen Gang zu entwickeln, muss somit in einer anderen Tetrapodenlinie entstanden sein – separat der Linie zu *Ichthyostega*. Für andere frühe Tetrapoden liegen noch

keine so detaillierten Analysen vor, die Anatomie von Schulter- oder Hüftgelenk spricht aber auch bei ihnen eher zugunsten einer eingeschränkten Beweglichkeit.

Die neuen Daten belegen dann auch, dass zunächst die Vorderbeine eine Rolle bei der Fortbewegung an Land übernahmen; Becken und Hinterbeine unterstützten eher den Schwanz, indem sie Vortrieb beim Schwimmen lieferten. Dies entspricht etwa der Fortbewegung des Schlammpringers: er stemmt sich mit den beiden Vorderflossen gleichzeitig hoch und macht dann einen kleinen Hüpf nach vorn. *Ichthyostega* dürfte ebenfalls die Vordergliedmaßen synchron benutzt haben, wobei er sich dann ruckartig vorwärtshievt. Man muss daher eher von einem „Vorwärtsstemmen“ als von einem Laufen sprechen. *Ichthyostega* konnte seine Beine zwar beugen und strecken, auch abspreizen und heranziehen, war aber kaum in der Lage, diese um die Längsachse zu drehen. Die Füße waren außerdem wie Paddel ausgerichtet; dadurch konnte er auf keinen Fall die Sohlen auf den Boden setzen.

Erst später wurden sie für das Gehen an Land herangezogen. Die „verspätete“ Rolle der Hinterbeine und Beckenregion bei der Fortbewegung an Land passt auch zur Kleinheit der Beckenflossen bei tetrapodomorphen Fischen (relativ zu den kräftigeren Brustflossen). *Ichthyostega* verfügte vermutlich auch nicht über eine ausreichende Beckenmuskulatur, um eine von den Hinterbeinen angetriebene Fortbewegung an Land zu vollziehen.

Fortschrittliche Fußspuren (wie im Mitteldevon bereits nachweisbar) können daher von einem Tier wie *Ichthyostega* nicht hinterlassen worden sein. Weder konnte der Körper über den Boden angehoben werden, noch waren alternierende Beinbewegungen möglich. Bisher bleibt unklar, wer der Urheber dieser Spuren ist. *Ichthyostega*-artige Tiere könnten lediglich synchrone (parallele) Spuren produziert haben, aber keine Spuren, die auf alternierende Beinbewegungen zurückgehen wie beim normalen Tetrapodengang (Nat. 486, 523; Spektr. Wiss. 8/2012, 8).

Ontogenetische Anpassungsfähigkeit ans Landleben

Versuche mit Flösselhechten (*Polypterus senegalus*) zeigten ontogenetische Anpassungen an ein Leben an Land: acht Monate lang wurden Jungtiere ausschließlich an Land (statt im Wasser) aufgezogen. Dadurch passte sich ihr Körperbau an das Landleben an, u.a. an die höhere Schwerkraft. Sie liefen daraufhin an Land effektiver als im Wasser aufgezogene Artgenossen, da sie die Flossen näher am Körper bewegten. Sie machten schnellere Schritte; die Flossen rutschten bei der Fortbewegung auch seltener weg, den Kopf hielten die Tiere höher. Die Fähigkeit, sich im Wasser fortzubewegen, war dagegen bei den an Land aufgezogenen Tieren nicht eingeschränkt.

Die Form der Knochen in der Hals- und Schulterregion unterschied sich von den im Wasser aufgezogenen Exemplaren; durch die veränderte Form entstand eine beweglichere Flossenbasis, die Bewegung von Hals/Kopf und Flossen war stärker entkoppelt – mit all diesen Maßnahmen kompensierten die Tiere die stärkere Schwerkraftwirkung an Land.

Die große ontogenetische Anpassungsfähigkeit (Plastizität) an die Lebensumstände und Umweltbedingungen an Land dürfte den evolutionären Übergang vom Wasser- zum Landleben erleichtert haben. Unklar ist der Anteil genetischer und ontogenetischer Mechanismen an dieser Plastizität; falls die ontogenetische Plastizität erblich ist, könnten binnen weniger Generationen besonders anpassungsfähige Individuen selektiert worden sein – ein Hinweis auf genetische Assimilation.

Die Vorstellung geht dahin, dass zunächst ontogenetisch besonders plastische Individuen einer positiven Selektion unterlagen, weil sie besser mit den Lebensverhältnissen an Land zurecht kamen. Durch diese Selektion wurde diese Plastizität stärker kanalisiert in Richtung auf Form und Funktion an Landleben angepasster Tetrapoden. Die betreffenden Merkmale könnten dann fixiert worden sein, d.h. Fixation durch Reduktion der ontogenetischen Plastizität. Dies wäre ein grundlegender neuer Mechanismus der Makroevolution (genetische Assimilation):

Hohe ontogenetische Plastizität wird zunächst selektiert, dann in eine bestimmte Richtung gebahnt und schließlich durch Reduktion der Plastizität fixiert. Neue Erkenntnisse zur Vererbbarkeit von epigenetischen Merkmalen (wie Methylierungszuständen) könnten diesen Mechanismen zugrunde liegen.

Für *Ichthyostega* gibt es Hinweise auf ontogenetische Veränderungen an den Vorderbeinen, die darauf deuten, dass die Tiere im Laufe der Ontogenese stärker terrestrisch wurden, während bei *Acanthostega* solche Hinweise fehlen (Nat. 513: 37 + 54).

Diversität und Verbreitung der Stammtetrapoden im Oberdevon:

Es gab mindestens 11 verschiedene Linien von fortgeschrittenen Rhipidistiern (Fische mit Flossen mit zentraler knöcherner Achse, Schwimmblase und paarigen Nasenöffnungen im Mund) und frühen „Amphibien“ im O-Devon, aber nur eine von ihnen wurde schließlich zum Vorfahren der Tetrapoden. 15 MA lang experimentierten also diese verschiedenen Linien, bis schließlich eine erfolgreich war; eine ähnliche Diversität mit zahlreichen letztlich erfolglosen Experimenten findet sich auch bei anderen größeren Transformationen der Vertebraten, so bei der Evolution der Säugetiere, Wale und Menschen (Nat. 437, 38 + 137).

Ende 2002 waren insgesamt 10 Gattungen von oberdevonischen Tetrapoden beschrieben; acht von ihnen aus dem euramerikanischen Superkontinent (Europa, Nordamerika, Grönland), eine aus Gondwana (*Metaxygnathus* aus Australien) und (nur durch einen inkompletten linken Unterkiefer nachgewiesen) *Sinostega pani* aus dem ob. Famenne Chinas; letzterer ähnelt am ehesten *Acanthostega* (Fehlen der Meckelschen Ossifikation in der Kiefermitte). Man nahm damals an, dass die Tetrapoden wahrscheinlich im Frasnian in Euramerica entstanden und sich dann in tropischen und subtropischen Breiten bis zum Ende des Famenne weltweit verbreiteten (Nat. 420, 760). Die Spuren von Zachelmie sprechen nun für eine frühere Entstehung der Tetrapoden in Euramerica.

Alle Gattungen sind nur aus einer eng begrenzten Region bekannt; eine Ausnahme bildet *Ichthyostega*, der außer von Grönland auch aus dem ob. Famenne der Ardennen nachgewiesen wurde (Unterkieferfragment, nicht ganz sicher, ob zu *Ichthyostega* zu stellen, oder nahe verwandte Gattung). Die Form aus den Ardennen lebte nach sedimentologischen Befunden in Flüssen oder deren Mündungen. Die Lebensräume der devonischen Tetrapoden waren durchaus unterschiedlich; *Ichthyostega* und *Acanthostega* lebten in Grönland in Flüssen weitab der Küste, das Exemplar aus den Ardennen in Küstennähe, eine Gattung wurde sogar in marinen Sequenzen entdeckt.

Der Befund, dass die oberdevonischen Tetrapoden insgesamt zwar nahezu global nachgewiesen werden, die einzelnen Gattungen aber nur von einer Lokalität oder einer eng begrenzten Region (Ausnahme: cf. *Ichthyostega* und *Ichthyostega* mit mind. 1500 km Abstand zwischen den Ardennen und Grönland), deutet darauf, dass sich Taxa, die die Kontinente (Flüsse, Seen, Flussmündungen) besiedelten, weniger gut über große Distanzen ausbreiten konnten wie marine Taxa.

Am Ende des Devons erfolgte ein zunehmender Faunenaustausch zwischen Euramerica und Gondwana, verbunden mit einer Abnahme der faunalen Regionalität. Die Tetrapoden entstanden dabei vermutlich in Euramerica und breiteten sich dann rasch aus, andererseits trafen in Euramerica aber Fischgruppen ein, die in Gondwana entstanden waren (darunter: Rhizodontiden; Megalichthyiden [also zwei Gruppen großer räuberischer Quastenflosser, die sich aus kleinen Osteolepiformen des Mitteldevons entwickelt hatten] sowie die Gyraacanthiden unter den Acanthodieren); die drei letztgenannten Gruppen wurden im O-Devon Euramericas bisher in Pennsylvania (nahe des SW-Randes des Superkontinents Euramerica), aber auch von einer Lokalität (Strud) in den Ardennen (ob. Famenne) nachgewiesen.

Bemerkenswerterweise verschwinden die Tetrapoden nach der Ankunft dieser drei Gruppen in Euramerica für 15 - 20 MA aus der fossilen Überlieferung (Romers Gap), außerdem erlöscht die Placodermen-dominierte „Old Red

Sandstein-Fauna“ (die ebenfalls Stammtetrapoden enthielt) (Nat. 427, 412). *Eigene Anmerkung*: man kann spekulieren, ob die Einwanderung dieser größeren räuberischen Fische aus Gondwana beim starken Rückgang der Placodermen sowie Stamm-Tetrapoden eine Rolle spielte; Placodermen konnten möglicherweise der Konkurrenz nicht standhalten, Stamm-Tetrapoden zogen sich vielleicht mehr in terrestrische Gebiete zurück, in denen sie schlechter fossilisierten?

Zusammenstellung der Fortbewegungsmöglichkeiten an Land bzw. ökologischen Zusammenhänge:

Gogonasus: marin

Elpistostegalia: Humerus als recht immobile Plattform, um den Körper im Wasser aufzustützen; besiedelten randlich-marine Areale.

darunter: *Panderichthys*: Brustflosse stärker als Bauchflosse; Beckengürtel konnte noch kein Gewicht tragen; adaptiert an ein Ziehen des Tieres über festes Substrat; in der Lage, sich im flachen Wasser und ggf. auch an Land durch Körperbiegung fortzubewegen, ähnlich dem rez. Katzenfisch *Clarias*. Vortrieb durch Körperschlingelung mit Bauchflossen als Anker.

Tiktaalik: lebte in einem mäandrierenden, langsam fließendem Flusssystem. Mobiler Hals. Lange Schnauze als Hinweis auf den Übergang vom Einsaugen von Beutetieren (im Wasser) zum Zuspinnen (außerhalb des Wassers). Größere Rippen ermöglichten es, den Körper aus dem Wasser zu heben. Brustflossenskelett mit synovialen Gelenken erlaubte ein Aufrichten und „Gehen“ (wie mit Beinen) auf festem Substrat. Er konnte sich aus dem Wasser stemmen und wohl auch an Land hochziehen.

Acanthostega: Schädel an Rumpf angewachsen, Hand- und Fußknöchelgelenke fehlen; dürfte das Land wohl nie betreten haben. Vordergliedmaßen dienten als Stütze im seichten Wasser. Luftatmung wohl wegen intermittierendem Sauerstoffmangel in den Seichtgewässern (Algenblüten). Räuberische Lebensweise am Rand von Seichtgewässern.

Ichthyostega: spezielles Gehörsystem zum guten Hören unter Wasser; dennoch dürfte er auch das Wasser verlassen haben, vor allem als adulte Tiere. Hals vorhanden, Skelettbau einschl. Wirbelsäule (räumlich differenziert; sehr starrer Brustkorb, keine seitlichen Körperbiegungen möglich) spricht für Schubkriechen an Land ähnlich Robben oder Salamandern (aber viel steifer; Rücken hochstemmen; Arme gleichzeitig vorwerfen, als letzten Schritt den Hinterkörper nachziehen) und/oder Gehen mit steif angehobenem Stamm (eher wie ein Säuger als ein Reptil).

Hynierpeton: kraftvolle Extremitätenbewegungen an Land; tetrapodenartiger Schultergürtel. Von allen oberdevonischen Tetrapoden das am weitesten an den Landgang angepasste Tier.

Zeitliche Verteilung der frühen Tetrapoden:

Spurenfossilien: unteres Eifelium von Zachelmie

Obruchevichthys, *Elginerpeton* (O. etwas früher als E.): höheres/ob. Frasn

Metaxygnathus: ? Famenne 1b – 2c

Ichthyostega: Famenne 2b (sowie *Ichthyostega* oder cf. *Ichthyostega* aus dem ob. Famenne Belgiens)

Acanthostega: Famenne 2b – Tn1a (Tournai)

Achtung! Tn1a gehört noch zum Oberdevon, das Karbon beginnt mit Tn 1 b!

Hynierpeton: Famenne 2c

Ventastega: Famenne 2d – Tn1a

Tulerpeton: Tn 1 a

(weitere Tetrapoden des Famenne: *Densignathus*, ?1,7 m, USA; *Sinostega*, China, ob. Famenne)

--- Grenze Devon / Karbon --- 359 MA ---

ob. Tournai: ein artikuliertes Skelett: *Pederpes* (Fam. *Whatcheeridae*) (Dumbarton, Horton Bluff); sehr fragmentarische Reste von Anthracosauriern (Nova Scotia)

Vise: Chadian: -

Arundian: -
Mittl. Vise von Queensland/Australien: *Ossinodus*
Holkerian: Aistopode *Lethiscus* (Wardie); in Australien Tetrapodenschädel und Beinfragmente
Asbian: unt. Asbian: *Casineria* (Cheese Bay)
Mittl. “ : Adelogyriniden, Colosteiden (Burdiehouse, Pitcorthie, Broxburn, Pumpherston)
Ob. “ : *Whatcheeria*, Microsaurier, Colosteiden (Delta)
Brigantian, unt. : Anthracosaurier, Temnospondyli, Microsaurier, *Eucritta*, *Westlothiana* (East Kirkton)
Ob. “ : *Crassiygrinus*, *Loxomma*, Colosteiden (Gilmerton)

Namur A:

Pendleian, unt.: *Eoherpeton*, *Proterogyrinus*, *Crassigygrinus* (Cowdenbeath)
Amsbergian: Colosteiden, Anthracosaurier (Greer)

zusätzlich: ein Colosteide aus dem Meramecian Nordamerikas, wobei das Meramecian (340 – 333 MA) etwa der im Grenzbereich Mittel-/Obermississippian anzusetzen ist (Fieldiana 5: 17).

Bemerkenswert ist, dass auch ein rezenter Lungenfisch (*Protopterus annectens*) eine Fortbewegung besitzt, wie sie auch für Stammtetrapoden vermutet wird. Er zeigt in aquatischer Umgebung eine tetrapodenartige Fortbewegung mit Gehen und Hüpfen, angetrieben von den Beckenflossen. Mittels der Beckenflossen kann er den Körper auch eindeutig über den Grund anheben – bisher hatte man angenommen, dass dies eine Innovation der Tetrapoden sei. Das Becken selbst ist dabei primitiv, klein und von Muskeln gestützt. Grundlegende Eigenschaften der Tetrapoden-Fortbewegung entstanden offenbar in den Sarcopterygiern schon vor der Evolution von Fingern und Landbesiedlung, also im aquatischen Kontext. Damit stellt sich auch die Frage, ob vermeintliche Tetrapodenspuren aus dem Devon, denen Fingerabdrücke fehlen, tatsächlich von Tetrapoden stammen (PNAS 108, 21146).

Überblick über die frühe Evolution der Tetrapoden Stand 2018 (nach KEHSE U., BdW 8/18: 42):

395 MA (10 MA vor *Tiktaalik* und 18 MA vor den ältesten Körperfossilien von Tetrapoden): Spuren von Zachelmie: treppenförmige Gangmuster, die an die Gangweise heutiger Salamander erinnern; 13 bis 26 cm breite Füße mit mehreren Zehen; Füße ähneln jenen von *Ichthyostega*. Die Urheber der Spuren lebten aber nicht in einem Sumpf, sondern in einer sandigen Lagune, schwammen wahrscheinlich mit dem Körper auf dem flachen Wasser und drückten sich mit den Füßen am Boden ab.

Auch aus dem M- oder O-Devon Irlands sind Spuren beschrieben worden (Sci. 360: 1120).

385 MA: *Eusthenopteron*: gewöhnliches Fischleben; besaß aber paarige Flossen mit Knochen, die bereits Äquivalente zu Elle, Speiche und Oberarmknochen der Tetrapoden darstellen.

380 MA: *Tiktaalik*: Rücken- und Afterflosse bereits verloren, Nacken beweglich; Ellenbogen- und Handgelenke bereits entwickelt, aber noch keine Finger oder Zehen.

Der radikale Umbau des Fischskeletts zum Tetrapoden begann allerdings nicht mit den Gliedmaßen, sondern am Kopf, indem ab dem M-Devon (385 MA) bis zum O-Karbon die Augen immer größer wurden und von der Seitenfläche auf die Oberseite des Schädels wanderten. Damals lebten die Tiere noch vollständig im Wasser und nutzten die paddelförmigen Gliedmaßen zur Fortbewegung im Ozean. Die Veränderungen des Sehsinns brachten im Wasser kaum, an Land dagegen erhebliche Vorteile. Das Erblicken potenzieller Beutetiere an Land und damit die Interaktion mit der Umgebung könnte die Tetrapoden aus dem Wasser gelockt haben (Sehsinn-First-Hypothese).

Erst danach folgten weitere Anpassungen wie

--- Verlust der Rücken-, Schwanz- und Afterflosse

--- kräftige Wirbelsäule, stabiler Brustkorb

--- Verbindung der Hüftknochen mit dem Skelett

--- Entstehung von Hand- und Fußgelenken; knorpelige Extremitätenstrukturen verknöcherten

--- Umstellung der Atmung, wobei an Land weniger die Sauerstoffaufnahme als die CO₂-Abgabe zu einem Problem wurde (wird es nicht schnell genug abgegeben, übersäuert das Blut). Man vermutet daher, dass Stammtetrapoden den Sauerstoff über die Luft aufnahmen, CO₂ aber über die Kiemen abgaben und daher nur kurzzeitig das Wasser verlassen konnten. Die Vorfahren der Amnioten entwickelten dann einen Mechanismus, durch kräftige Bewegungen des Rippenkorbes die Lungen zu entlüften, während die Amphibien die CO₂-Abgabe über die Haut organisierten, indem sie die Schuppen aufgaben und sich eine dünne, feuchte Haut zulegte. Sie brauchen daher eine feuchte Umgebung, ihre Haut darf nicht austrocknen, und ihre Körpergröße wird dadurch begrenzt.

365 MA: *Ichthyostega* (1,5 m): paarige Flossen sind zu echten Gliedmaßen mit Fingern (7 Zehen) geworden; Hüfte bereits fest mit der Wirbelsäule verbunden. Die Beine waren aber zu schwach, um das Gewicht an Land zu tragen. Er war primär wasserlebend und konnte sich allenfalls bei Ebbe am Strand von Tümpel zu Tümpel auf dem Boden rutschend robben, war aber nicht in der Lage, lange Zeit außerhalb des Wassers zu leben, u.a. wegen der innen liegenden Kiemen, die an der Luft schnell austrocknen würden. Kleine Gezeitentümpel mit der dort gefangenen Tierwelt könnten die Stammtetrapoden an Land gelockt haben, fand sich doch dort reichlich Nahrung, während sie gleichzeitig nicht von den Placodermen bedroht waren.

359 – 340 MA: „Romer’s Gap“ erwies sich als Artefakt mangelnder Suche nach Fossilien, da Gesteine aus diesem Zeitraum wirtschaftlich keinen Nutzen (z.B. Kohle) brachten und daher nicht systematisch abgebaut wurden. Neue Funde aus Schottland, aber auch Kanada zeigen nun, dass in diesem Zeitraum sowohl altertümliche Stammtetrapoden vom oberdevonischen Bautypus (ca. 10 MA zurückliegend, *ichthyostega*-ähnlich) wie fortschrittliche Formen (die 15 bis 20 MA jüngeren Taxa ähneln, z.B. *Pederpes*) zusammenlebten und die Tetrapoden bereits eine hohe Diversität erreicht hatten. *Pederpes* war schon zum Laufen an Land fähig – im Gegensatz zu *Ichthyostega* oder *Acanthostega*. Die reiche Arthropodenfauna auf dem Land (als Beute) dürfte bei der weitergehenden Landnahme durch Tetrapoden eine wichtige Rolle gespielt haben; die Tetrapoden blieben dadurch nicht mehr auf den Gezeitenbereich beschränkt, sondern konnten die abwechslungsreiche Umwelt zwischen Land und Wasser im Süden Euramericas nutzbar machen. Wie der Nachweis von Holzkohle und Bränden aus dem Zeitraum zwischen oberstem Devon und unterstem Karbon belegt (mindestens 16 % Sauerstoffgehalt), kann von einem bisher manchmal angenommenen Sauerstoffmangel in der Atmosphäre keine Rede sein.

Die Krisen des Oberdevons scheinen sie nicht beeinträchtigt zu haben; evtl. haben sie sogar davon profitiert (z.B. indem sie der Sauerstoffmangel im Wasser an Land zwang oder ihre Feinde wie die Placodermen stark dezimiert wurden).

355 MA: *Aytonerpeton microps* (Schottland) (nur röntgentomographisch zu untersuchen, da das Fossil sonst komplett zerstört würde): Steht womöglich schon nach der Dichotomie in Amphibien und Amniota (auf der Amphibien-Seite), was in Einklang mit molekularen Daten stehen würde, dass diese Dichotomie vor ca. 355 MA erfolgt ist.

344 MA: *Pederpes*: krokodilähnliches Tier, konnte schon gut an Land laufen, obwohl die Ohren noch besser für Unterwasser-Schall geeignet waren. Lebte wohl amphibisch. 5 Zehen, an den Vorderfüßen relikthafte winzige 6. Zehe.

335 MA: *Silvanerpeton* (40 cm): reptilähnlich, nutzte den Brustkorb zur Atmung. Eventuell lebten die Jungtiere im Wasser, die Erwachsenen an Land.

330 MA: *Balanerpeton* (50 cm): amphibienähnlich, gutes Gehör auch für hohe Töne. Primitive Schluckatmung. Lebte wohl überwiegend an Land.

Die Evolution der Tetrapoden war aber nicht auf Laurussia (Europa, Grönland, Nordamerika) und tropische bis subtropische Zonen begrenzt. Auch in Australien und Südafrika (Waterloo Farm) finden sich Reste, wobei man aus dem oberen Famenne Südafrikas sogar eine recht diverse, wenn auch nur sehr fragmentarisch erhaltene Fauna früher Tetrapoden geborgen hat. Das Klima muss damals in der Nähe der Antarktis (südlich des Polarkreises) recht kühl gewesen sein, mit mehrmonatiger Dunkelheit. Die Stammtetrapoden müssen sich daher schnell weit verbreitet haben (eventuell aufgrund ihrer hohen Toleranz gegenüber Salinitätsschwankungen) und waren nicht an tropische oder subtropische Verhältnisse gebunden. *Tutusius* (von Waterloo Farm) ähnelt *Jakubsonia* aus dem frühen Famenne Russlands, *Umzantsia* stellt aufgrund des ornamentierten Cleithrums (was sich sonst bei keinem anderen frühen Tetrapoden findet) und anderer Autapomorphien wohl eine frühzeitig abgezweigte Sonderentwicklung dar, die mindestens seit dem Frasnium (mindestens seit 12 MA) separat verlief.

Tetrapoden müssen spätestens im Eifelium entstanden sein und lebten damals mindestens im südlichen Laurussia, im späten Famenne reichten sie schon von den Tropen bis zur südlichen Polarregion (Sci. 360: 1120).

ffgr-ffgr

Aussterben an der Frasnium-Famenne-Grenze (FFG, 374 MA; Kellwasser-Event):

Ausmaß:

38 – 42 % der marinen Tierarten

16 – 20 % der marinen Tiergattungen

Erhebliche ökologische Konsequenzen durch Verlust der Korallen-Stromatoporen-Riffgemeinschaften

(PNAS 113; E: 6325)

Besonders betroffen waren Ammonoidea, Trilobiten, Brachiopoden, Korallen, Stromatoporen und Fische; insgesamt erloschen 21 % der Familien, 50 % der Gatt. und mind. 70 % der Arten. Das U-Famenne wies erheblich verminderte Faunen, Biomasse und insbesondere verminderte Riffbildung auf; starke Abnahme der Diversität der Riffbildner. Die Anzahl der Korallengattungen verminderte sich von ca. 200 auf < 20 (THENIUS 2000). Vor der FFG war die von Riffen bedeckte Fläche etwa 10 x größer als heutzutage. Der Verlust der Riffe erklärt das Aussterben der riffbegleitenden Faunen. Besonders stark waren die rugosen Korallen betroffen; im Famenne kamen dann vor allem kleine, solitäre Rugosa vor, die eher in tieferem Wasser lebten; koloniale Rugosa waren im Famenne extrem selten (Sci. Nat. 103: 33).

Die Verminderung der Biomasse hielt 1 bis 1,5 MA an; wahrscheinlich nahm die Wassertemperatur in dieser Zeit zu. Die Wiederentstehung komplexer Riffgemeinschaften dauerte etwa 10 MA. Lokal konnte allerdings auch eine rasch wiedereinsetzende erneute Riffbildung nachgewiesen werden, wenn auch mit verändertem Artenspektrum, sofern einige riffbildende Arten in der Region überlebt hatten und geeignete karbonatreiche Lebensräume persistierten oder neu entstanden; neue Ökologien (keine Überbleibsel der Ökologien aus der Zeit vor der FFG) etablierten sich rasch; es fanden sich auch keine Hinweise für eine Invasion von Taxa aus Tiefwasserbereichen (Untersuchungen an Riffen, die von Algen und Schwämmen dominiert waren, in NW-Australien; Palaeont. 47, 415).

Nach einer Hypothese ist die Extinktion impaktbedingt, wogegen aber spricht, dass Landpflanzen im Gegensatz zu Riffgemeinschaften unbeeinflusst blieben. Hohe Ir-Werte wurden zunächst nur in Australien gefunden und sollen dort durch bestimmte Cyanobakterien akkumuliert worden sein; die Mengenrelationen der verschiedenen Metalle in der Ir-reichen Schicht entsprechen nicht denen aus chondritischen oder Eisen-Meteoriten, was allerdings auf selektiver Akkumulation durch die Cyanobakterien in den Mikrostromatolithen beruhen könnte.

1992 wurden aus Belgien und China Mikrotektite von der FF-Grenze berichtet, in China mit einer kleinen Ir-Anomalie verbunden; die stratigraphische Synchronität ist nicht gesichert (Doppelimpakt?). Mögliche Impaktkrater gibt es in Mittelschweden (52 km Durchmesser, 368 +/- 1 MA Argon-datiert) oder Kanada (46 km; Alter nahe FF-Grenze), aber auch in Südchina. Der Charakter der Mikrotektite entspricht dem von geschmolzenem Gestein; allerdings konnten Mikrotektite nicht überall an der FF-Grenze gefunden werden.

Neuerdings wurde in Südfrankreich eine Ir-Anomalie gefunden, die die biogene aus Australien weit übertrifft und die Werte der KT-Grenze erreicht; das Verhältnis Ir : Ruthenium entspricht dem von Meteoriten. Auch geschockte Quarzkügelchen konnten an mehreren Orten nachgewiesen werden.

Aktuelle Bewertung: offenbar haben mehrere Impakte tatsächlich - zumindest lokal nachweisbar - stattgefunden. Unklar ist die genaue stratigraphische Datierung und Lage der Krater. Die Kausalität zwischen Extinktion und Impakten ist aber noch rein spekulativ (während die Impakte selbst als fast gesichert gelten). Möglicherweise liegen mehrere kleinere, ggf. zeitversetzte Impakte mit lokalen Folgen (lokalen Anreicherungen von Mikrotektiten und Ir) vor, wobei ein Zentrum in China und eines in Europa gelegen haben könnte. Die Datierungen sprechen für zwei Impakte im Abstand von 1,5 MA, evtl. ein weiterer Impakt in Nevada 3 MA zuvor. Strittig sind mehrere vermeintliche (linear angeordnete) Impaktkrater im Tschad.

Andererseits wird neuerdings (2001) das Ausmaß der F-F-Extinktion als geringer als bisher angenommen angesehen; so ist z.B. (aufgrund von Befunden aus China und anderswo) die Anzahl der Echinodermata über der FFG fünfmal größer als bisher angenommen (Sci. 293: 1037). Eine Reanalyse der SEPKOWSKI-Daten über die Lebensdauer aller marinen Gattungen ergab, dass zwar mehrere Zeitintervalle im O-Devon höhere Aussterberaten als üblich aufweisen, keine einzige aber als Massenextinktion angesprochen werden kann (Sci. 294: 2072). Wie die T-J-Grenze war das Oberdevon eher durch zu geringe Gattungsneubildung gekennzeichnet; überdurchschnittliche, aber nicht-katastrophische längerfristige Extinktionsraten einerseits, verminderte Gattungsneubildung andererseits führten dann zu einer „Massendepletion“ mariner Genera. Von den fünf großen Massenextinktionen bleiben nach dieser Reanalyse nur noch drei übrig: Oberordovizium, PTG und KTG. Auch wenn die FF-Extinktion zu einer Massendepletion heruntergestuft wird, hatte sie doch erhebliche Auswirkungen insbesondere für Riffgemeinschaften, die sich über ca. 100 MA nicht mehr richtig erholen konnten.

Kenntnisstand 2005 (Bild der Wiss. 8/2005 S. 42): Infolge der Extinktion ging das gesamte Riff-Ökosystem zugrunde, also nicht nur die Riffbildner, sondern auch die Riffbewohner. Vor der Extinktion herrschte ein ausgeprägtes Treibhausklima infolge vulkanischer CO₂-Emissionen; der Meeresspiegel stand hoch, die Riffe gediehen gut. Aber schon im Frasn gab es wahrscheinlich erste richtige Regenwälder, die erstmals große Mengen von Kohlendioxid aus der Luft verbrauchten, wodurch sich das Klima plötzlich abkühlte: der Meeresspiegel fiel um einige Meter; die Riffe saßen auf dem Trockenen; daneben gingen die meisten anderen Flachwasserorganismen zugrunde. Sauerstoffarmes Wasser stieg mehrfach aus den Tiefen in höhere Meeresschichten auf und schädigte damit die Lebewesen der tieferen, nicht trockengefallenen Schelfbereiche. Der Sauerstoffmangel im Meer ist weltweit an zwei Schichten schwarz gefärbten, mit teerartigem Material durchsetzten Kalkes erkennbar; die schwarze Farbe entstand durch tote Tiere und Pflanzen, die plötzlich in großen Mengen zu Boden sanken; die vielen Leichen verursachten Sauerstoffmangel, so dass die Kadaver nicht bakteriell abgebaut wurden. Das Leben an Land war an der FF-Grenze dagegen wahrscheinlich weniger beeinträchtigt.

Insgesamt wird das Aussterben im O-Devon aber als mehrphasig bewertet (vgl. „Fische allgemein“, O-Devon), sowohl in Hinblick auf die Fischfamilien (nur 24 % der 70 Fischfamilien des O-Devons erreichten das Karbon) wie auf Invertebraten.

Nach einer anderen Hypothese wird das Aussterben im Oberdevon mit einem Superplume in Sibirien in Verbindung gebracht (Superplume = Magmamassen, die allmählich zur Erdoberfläche aufsteigen, diese dann von unten anschmelzen und dann durchbrechen). Folgen wären z.B. Abkühlung durch die Asche in der Atmosphäre, dadurch Schädigung der Riffe, die sich unter wärmeren Bedingungen entwickelt hatten (Apokalypse der Urzeit 2).

So finden sich in den Kellwasserkalken im Harz, im Rheinischen Schiefergebirge und Frankenwald bituminöse tonige Sedimente, die aus vulkanischen Aschen entstanden. Darin

enthaltene Zirkonkristalle weisen auf mehrere Ausbruchszentren und unterschiedliche Magmatypen hin. Der Reichtum organischer Substanz in den bituminösen Sedimenten wird damit erklärt, dass starke vulkanische Aktivität zu einer Klimaerwärmung durch Treibhausgase führte, infolge dessen die Bioproduktion zunächst anstieg. Dadurch kam es dann zu anoxischen Bedingungen in Meeresgebieten, und eine Destabilisierung der ozeanischen Schichtung im Rahmen einer kurzen Abkühlung könnte dann eine Durchmischung mit anoxischem, vergifteten Tiefenwasser ausgelöst haben – was dann zur Kellwasser-Krise führte. Für einen Meteoriteneinschlag gibt es nach wie vor keinen ausreichenden Beweis (Natwiss. Ru. 12/2015: 687).

Im Jahr 2017 wurde aber eine Arbeit publiziert, nach der ein Nährstoffüberschuss die Ozeane ersticken ließ, wobei eine Kombination aus Erdumlaufbahn und Biomasse die Extinktion verursachte (Nat. Commun. 8: 2268). Basis war die Untersuchung der rhythmischen Klimazyklen in Deutschland, Belgien, China, Polen, Kanada und den USA. Die Hauptursache für ausgeprägte Sauerstoffarmut in den Meeren war bisher nicht klar erkennbar. Zweimal ist der Sauerstoffgehalt stark gesunken (Schwarzschiefer: reich an organischen Substanzen, da kein Sauerstoff vorhanden war, um diese abzubauen; unterer und oberer Kellwasser-Event; beides mit starken C-Exkursionen verbunden). Im Rahmen zyklischer Veränderungen der Exzentrizität der Erdumlaufbahn um die Sonne ändert sich die Menge der Sonnenenergie, die in den verschiedenen Jahreszeiten auf die Erde trifft, wobei diese Änderungen rhythmisch sind (100000 und 405000 Jahre). Besondere Bedeutung kommt dem 405000-Jahre-Rhythmus zu.

So ließ sich durch Anwendung der Astrochronologie an den verschiedenen Profilen des Oberdevons in verschiedenen Kontinenten präzise ermitteln, dass die zweite Schwarzschieferperiode 600000 Jahre nach der ersten begann (0,6 MA Abstand zwischen unterem und oberem Kellwasser-Event).

Die Hauptphase des Aussterbens erfolgte in einer längeren Phase geringer Exzentrizität, so dass die Erdumlaufbahn fast kreisförmig war (was stabiles Klima bedeutete). Stabiles Klima führte zu einer verlangsamten Ozeanzirkulation und damit sehr stabilen Schichtung der Wassersäule. Das begünstigte den Sauerstoffmangel in den Weltmeeren.

Anlass hierfür waren möglicherweise die Landpflanzen. Sie hatten inzwischen tiefe Wurzelsysteme und holzige Gewebe entwickelt. Wenn sie abstarben, wurden sie in Gewässer und Meere gespült, daher wurden die Meere im Devon von den Nährstoffen verrottender Pflanzen überfordert, weil dadurch Sauerstoff verbraucht und anderes Leben ausgehungert wurde. Auch Vulkanismus könnte eine Rolle gespielt haben, ebenso wie starke Silikatverwitterung am Festland durch warmes Klima (Treibhausklima) und hohe Niederschläge.

Dies sind aber langsame Prozesse, und nur weil die Erdumlaufbahn eine Verlangsamung der Ozeanzirkulation über den oben beschriebenen Mechanismus verursachte, reichte die Kombination beider Aspekte auf, dass das Ökosystem der Meere kippte, die Meere eutrophierten und ein Großteil der devonischen Biomasse in den Meeren erlosch, vor allem auch in den Flachwasserbereichen, in denen sich die Stromatoporen- und Korallenriffe befanden, indem die sauerstoffarme Zone auch den Schelf erfasste.

Aussterben an der Devon-Karbon-Grenze (Hangenberg Event, 359 MA):

Ausmaß:

Nicht genau bezifferbar, aber viel schwächer als an der Frasn-Famenne-Grenze; nur wenige Prozent der Gattungen erloschen.

Aber: aufgrund des nahezu vollständigen Aussterbens der Placodermen sehr starke ökologische Konsequenzen, da der Verlust der Top-Beutegreifer zu einer Neustrukturierung der marinen Nahrungsketten führte (PNAS 113; E 6325)

Die Analyse von 1250 Vertebratentaxa von 66 Lokalitäten aus dem Zeitraum Givet bis Serpukhivian (391 bis 318 MA) führte zu der Erkenntnis, dass die Hangenberg-Extinktion an der Devon-Karbon-Grenze – 15 MA nach der FFG – einen massiven Einfluss auf die Vertebratenevolution hatte, stärker als die FFG. Insgesamt gingen langfristig mehr als 50 % der Vertebratendiversität verloren, marine und nonmarine Faunen waren gleichermaßen betroffen. Die nachfolgende Erholung einst diverser Gruppen wie Placodermen, Sarcopterygii und Acanthodier war minimal, während Gruppen, die im Devon noch selten waren, wie Tetrapoden, Actinopterygii und Chondrichthyes, eine massive Diversifikation erlebten und die Fauna nach der Devon-Karbon-Grenze dominierten. Die Hangenberg-Extinktion stellte einen wichtigen Flaschenhals in der Evolutionsgeschichte der Vertebraten dar und stellte die Weichen für die moderne Biodiversität der Vertebraten (PNAS 107, 10131).

Da die wirbellose marine Fauna über den Hangenberg-Event hinweg weitgehend unbeeinträchtigt blieb, stellt der Hangenberg-Event ein natürliches Experiment dar, den Einfluss von Beutegreifern auf die Makroevolution zu untersuchen. Der Einbruch bei den Raubfischen ermöglichte eine ausgeprägte Diversifikation der Seelilien; gegen Ende des Unterkarbons gingen die Camerata aufgrund der erneut zunehmenden Bedrohung durch Fische, die auf harte Beute spezialisiert waren, zurück. Die Evolution der Crinoiden – Diversifikationen, Turnover, Selektion – ist eng mit ihren Beutegreifern verbunden (PNAS 108, 8335).

Aktueller Kenntnisstand zur Extinktion anno 2011 (Nat. 471, 51):

Ende der Extinktion vor ca. 359 MA

Dauer: 2 bis 29 MA

Intensität: 35 % der Gattungen, 75 % der Arten

Ursachen: Globale Abkühlung, gefolgt von globaler Erwärmung. Abkühlung wohl infolge der Ausbreitung der Landpflanzen, dadurch Verwitterung, Bodenbildung, CO₂-Entzug. Hinweise auf ausgedehnte Tiefenwasser-Anoxie, Ausbreitung des anoxischen Wassers in Schelf- und Randgebiete bei Transgressionen. Rolle eines Bolidenimpakts wird noch diskutiert.

Man weiß bis heute nicht, ob es sich eher um zwei isolierte Massensterben oder eine über 10 MA hinziehende Dauerkrise mit bis zu 10 Aussterbeimpulsen gehandelt hat. Unstrittig und herausragend sind aber der Kellwasser-Event vor 372 MA, der nur Meerestiere betraf, und der Hangenberg-Event kurz vor dem Ende des Devons vor 360 MA, der auch das Land betraf (z.B. bestimmte Pflanzen wie Progymnospermen). Danach veränderte sich die Flora. Im Meer wurde als Zeichen von Sauerstoffmangel eine schwarze Schicht abgelagert. Nach einer Theorie waren die Ursache hierfür Algenblüten, die durch Überdüngung der Meere ausgelöst wurden, weil der Aufstieg der Landflora zur verstärkten Erosion felsigen Untergrunds und damit zu einem starken Nährstoffeintrag in die Meere geführt hatte. Dieser Sauerstoffmangel in den Meeren könnte für die zunächst in den Ozeanen lebenden Stammtetrapoden einen Anlass geboten haben, an Land zu gehen und an Land zu jagen (BdW 8/18: 47).

Der Übergang vom späten Famenne zum Tournai ist gekennzeichnet durch einen graduellen Übergang von Treibhaus- zu Eiszeit-Bedingungen, verbunden mit einer Vereisung jedenfalls im periantarktischen Bereich am Ende des Famenne (Sci. 360: 1120).

Weltweit finden sich schwarze Schiefer als Ausdruck einer ozeanischen Anoxie und Sandsteine als Ausdruck wiederkehrender Meeresspiegel-Schwankungen. **Geochemische Untersuchungen der Grenzschicht in Vietnam, der Mongolei und China weisen auf einen hohen Quecksilbergehalt und ausgeprägten globalen Vulkanismus.**

Auch in den Karnischen Alpen (Italien, Österreich) wurden hohe Quecksilberwerte in marinen Ablagerungen aus der Zeit des Hangenberg-Events gemessen, die sich nur durch starke vulkanische Aktivität erklären lassen (magmatische Provinzen in Sibirien und im Kola-Dnieper-Gebiet/Baltica sowie Magdalen/Laurussia). Neben der Anoxie dürfte auch die Bildung von Methylquecksilber durch Biomethylierung durch anarobe (vor allem sulfat-reduzierende) Bakterien beim Massensterben eine Rolle gespielt haben. Das Quecksilber stammt aus vulkanischen Quellen. Methylquecksilber ist viel toxischer als Quecksilber selbst und kann das Aussterben vieler pelagischer Arten verursacht haben. Unter den anoxischen Verhältnissen gedeihen die sulfatreduzierenden Bakterien optimal; auch Grünalgenblüten der Prasinophyten während der Ablagerung schwarzer Schiefer dürften vor allem indirekt zur Methylquecksilber-Produktion beigetragen haben. Die Konzentration von MeHg im Sediment ist ein direkter Beweis für bakterielle Hg-Methylierung.

Der Quecksilber-Peak findet sich im Profil wenige Zentimeter unter der Grenze zum Tournai. Auf dem Festland kam es zu jener Zeit zu ausgedehnten Waldbränden, die wohl auch vulkanisch ausgelöst waren. Hg-Peaks finden sich auch in Deutschland, Tschechien, Südchina und Vietnam. Das Hg dürfte sowohl von Vulkanismus auf dem Festland wie aus hydrothermalen Aktivitäten stammen. Der Hangenberg-Event fiel in eine interglaziale Zeit; auch das Schmelzen von Permafrost könnte kleinere Mengen von Hg freigesetzt haben (das aber zuvor durch vulkanische Prozesse dorthin gelangt ist).

Methylquecksilber ist ein Neurotoxin, das die Blut-Hirn-Schranke passiert und sich in aquatischen Nahrungsketten anreichert. Auch heutzutage wird es überwiegend von Sulfatreduzierern wie *Geobacter sulfurreducens* gebildet. Die heutige Hg-Emission wird weiterhin von natürlichen Quellen dominiert (70 %), nur 30 % stammen aus anthropogener Verschmutzung.

Im Laufe der Zeit wurde vor allem unter thermischer Belastung ein Teil des Quecksilbers aus dem Hangenberg-Event wieder demethyliert, daher fallen die gemessenen Methylquecksilber-Konzentrationen nicht so extrem hoch aus.

Aus modernen marinen Gemeinschaften ist bekannt, dass Methylquecksilber sehr giftig für Tiere höherer trophischer Level (wie Fische, Vögel, Säuger ist). Dies passt zu den schweren Extinktionen von marinen und nicht-marinen Fischen und Tetrapoden sowie pelagischen Conodonten. Der Effekt von Methylquecksilber auf benthische Wirbellose dürfte dagegen gering gewesen sein; sie litten eher unter der begleitenden global Anoxie.
(Sci. Rep. 10: 7344).

ZUSAMMENFASSUNG DEVON

Landpflanzen: s. separate Zusammenstellung im U-Gotlandium

Landtiere: s. separate Zusammenstellung im O-Gotlandium

UD = Unterdevon, MD = Mitteldevon, OD = Oberdevon, FFG = Frasn-Famenne-Grenze.

D-K-G = Devon-Karbon-Grenze

Pilze: im Siegen von Rhynie erstmals Schimmelpilzbefall von Psilophyten durch Urpilze (Archimycetes), außerdem sicherer Nachweis von Schlauchpilzen (Askomyceten; wahrsch. schon im Ludlow).

Schwämme: nahezu komplettes Erlöschen der Stromatoporen an der D-K-Grenze.

Mollusken: Maximum der Tentaculiten im MD, Aussterben im unt. Famenne, ein Relikttaxon an der Karbon-Perm-Grenze Zentraljapans.

Cephalopoden: im UD erste Dibranchiata (Coleoidea): Teuthiden des Hunsrückschiefers (*Eoteuthis*, *Boletzkyia*, *Naefiteuthis*, *Protoaulacoceras*), von Sepk. in die beiden Ordnungen Boletzkyida und Aulacocerida gestellt (Teuthida erst ab ob. Ladin). NaA Coleoidea des U-Devon fraglich, sicher ab U-Karbon.

Rez. Ordnung Nautilida ab Gedinne.

Ammonoidea: die Grenze zwischen den Bactritina und Ammonoidea erfolgt beim Übergang von *Cyrtobacrites* zu *Anetoceras* im untersten Ems nahe der Siegen-Ems-Grenze; *Werneroceras* und *Agoniatites* (höheres Oberems) sind die ersten vollständig eingerollten Ammonoidea. Die Famenne-Frasne-Grenze überleben nur 5 Ammonoidea-Gattungen, die Devon-Karbon-Grenze nur 3 Gattungen (Goniatiten) (wobei jeweils nur Ammonoidea mit einfachen Suturen, die im tieferen Wasser lebten, überleben konnten); die PTG überlebten zwei Gattungen, von denen eine (mit einfachen Suturen) zum Vorfahr aller mesozoischen Ammonoidea wurde, die andere (mit komplexen Suturen) kurz nach der PTG erlosch. Anarcestida incl. Bactritiden ab Arenig, excl.

Bacritiden ab Siegen (bis ob. Carn), Goniatitida vom ob. Eifel bis zur PTG (ob. Tatar), Clymeniida nur mittl./ob. Famenne.

Arthropoda:

Chelicerata: erste Milben (*Protacarus*) im ob. Siegen von Rhynie; erste Euscorpionina im UD, luftatmende Skorpione spätestens ab Ems. 1 m langer *Brontoscorpio* als Süßwasserbewohner des obersten Silur und UD. After- = Pseudoskorpione ab MD. Phalangiotarbida ab Siegen, Weberknechte (Opiliones = O Phalangiida) ab O-Siegen (Rhynie); bereits völlig moderner Bau, rezente Subordnung Eupnoi.

Araneae („echte Spinnen) and Amblypygi (oder deren unmittelbare Vorläufer) im Givet von Gilboa. Spätestens ab dem M-Devon konnten Spinnen Fäden spinnen.

Bei den Xiphosura erscheint die rez. UO Limulina im UD (Fam. Limulidae ab Tournai, *Limulus* ab M-Trias).

Im Hunsrückschiefer noch „lebende Fossilien“ in Form basaler Trilobitomorpha bzw. Merostomoidea (*Cheloniellon*); Marrellomorpha (*Mimetaster* ähnlich der mittelkambr. *Marrella*) sowie *Schinderhannes* als Stamm-Arthropode aus der Gruppe der Great-Appendage-Arthropoden (sonst U- und M-Kambrium).

Trilobiten: starker Rückgang im OD, Aussterben der meisten Gruppen im OD; nur die O Ptychopariida überschreitet mit der UO Illaenina, OF Proetacea, F Proetidae und Otariionidae die Devon-Karbon-Grenze.

Hexapoden:

Entognatha: Im ob. Siegen von Rhynie der Collembola (Springschwanz) *Rhyniella praecursor* (aber auch fragliche Mazerationsreste von entognathen Hexapoden aus dem unt. Pridoli von Ludford Lane!).

Ectognatha (= echte Insekten): *Leverhulmia* aus dem Siegen von Rhynie; wahrscheinlich erster Apterygote mit Affinitäten zu den Archaeognatha und Zygentoma.

Rhyniognatha hirsti, Kopffest aus Rhynie (?O-Siegen), ektognath, den sehr gut erhaltenen Mandibeln zufolge Fluginsekt, kladistisch dann bereits oberhalb der basalsten Fluginsekten (oberhalb der Ephemeroptera = Eintagsfliegen) stehend; immer noch umstritten!

[Gaspé-Insekt *Gaspea* aus dem unt. Ems sehr umstritten: archaeognather Ectognath, wahrsch. Thysanure (Zottenschwanz), wahrscheinlich handelt es sich aber auch nur um eine rezente Kontamination.]

Gilboa-Insekt, Givet, wahrscheinlich archaeognather oder zygentomer Thysanure (ganz sichere Thysanuren ab Karbon).

Ob. Givet/unt. Frasn (Nähe Gilboa): Fragmente oraler Saugapparate als Hinweis auf saugende Insekten.

Außer *Rhyniognatha* als wahrscheinlichem Fluginsekt werden ganz sichere Fluginsekten erst im Namur A genannt.

Echinodermata: Aussterben der Soluta (im UD oder MD), Cyclocystoidea (MD), Ophiocystoidea (MD), Cystoidea (OD).

Hemichordaten: Bei den Graptolithen erlöschen die frei beweglichen Graptolithoidea (= Graptoloidea) im U-Devon (ob. Gedinne); nur die Dendroidea persistieren bis ins untere Namur.

Agnatha: im UD machen die Heterostracem-Gruppen Pteraspida und Cephalaspida 60 % der Vertebratenfaunen aus; danach starker Rückgang (Aufstieg der Gnathostomata, besonders

Placodermen!), Osteostraci erlöschen im OD, Heterostraci im Frasn, Anaspida im OD (laut Sepkowski-Datensatz aber erst im U-Karbon), Thelodonti im Frasn.

Im Famenne erster Nachweis von Neunaugen (*Priscomyzon*; mit großer Saugscheibe und einfachen Hornzähnen); modernen Taxa schon sehr ähnlich.

Gnathostomata:

Acanthodii: Blütezeit im Devon, besonders im UD

Placodermen: Blütezeit im M- und O-Devon, dann 8 – 10 m lange Räuber (*Dinichthys* = *Dunkleostus*; *Titanichthys*); *Dunkleosteus* hatte doppelt so viel Beißkraft wie ein moderner Weißer Hai. Aussterben im M-Karbon (naA im Tournai: nur 2 Gatt. der Ptyctodontida im U-Karbon). Im M- und O-Devon übernahmen die Placodermen die Vorherrschaft in den Meeren und lösten die Eurypteriden von der Spitze der Nahrungskette ab, wurden um die DK-Grenze herum dann jedoch in den Nordkontinenten von aus Gondwana einwandernden großen räuberischen Rhipidistiergruppen (aus der Radiation der Osteolepiformen) sowie den aufsteigenden Knorpelfischen verdrängt. Am Ende des OD erloschen: Arthrodira, Petalichthyida, Phyllolepidia, Antiarchi, Rhenanida (Rhenanida: UD – OD, rochenartig).

Knorpelfische: *Doliodus* (unt. Ems) als ältester artikulierter Elasmobranchia; Zahnfamilien in situ erhalten, Zahnwechsel bereits wie bei modernen Haien. Cladoselachii ab MD bis O-Karbon; Xenacanthodii (Süßwasserhaie) ab OD (bis Keuper); rez. OO Euselachii ab ob. Gedinne, zunächst mit der O Ctenacanthida (ob. Gedinne bis Maastricht), die auch die UO Hybodontidea (OD oder unt. U-Karbon bis U-Miozän) umfasst.

Holocephali ab OD oder U-Karbon, zunächst nur O Bradyodonti (OD/UK bis OP), Chimaeriformes ab Vise, Chimaeren ieS. ab Lias. Evtl. diphyletische Abstammung der Knorpelfische; Holocephali aus Placodermen?

Knochenfische:

Actinopterygii: Radiation der Chondrostei (zunächst nur Palaeoniscen; bis Campan); gut erhaltene Fossilien von Strahlenflossern aber erst ab OD. Im Ems Australiens AM 101607 = *Ligulalepis*, der Merkmale von Fleisch- und Strahlenflossern verbindet; nach neuesten Kladistiken aus der Stammgruppe der Strahlenflosser nach der Dichotomie Strahlen-/Fleischflosser. Palaeonisciformes lt. Sepk. bis Campan; in der Kreide nur noch 2 Gattungen. Nach neuen Erkenntnissen sichere Strahlenflosser erst ab U-Devon nachgewiesen.

Sarcopterygii (syn. Quastenflosser nach modernen Kladistiken): nach den Stamm-Sarcopterygiern (1. *Guiya*, ob. Lochkov Chinas; 3. *Meemannia*, ob. Gedinne Chinas; 3. *Psarolepis*, Pridoli und Gedinne Chinas; 4. *Achoania*, ob. Gedinne Chinas) erscheinen die Kronengruppen-Sarcopterygier (ab Gedinne); zuerst zweigen die Coelacanthiformes ab (nachweisbar ab ob. U-Devon, etwa Siegen/Ems-Grenze; zunächst Süßwasserbewohner, ab Trias auch im Meer). Außerdem Onychodontiformes (Gedinne bis O-Devon).

Die verbleibende Linie zu den Lungenfischen und Tetrapoden heißt Rhipidistier.

Styloichthys (ob. Gedinne Chinas) steht knapp unter der Dichotomie Dipnoimorpha / Tetrapodomorpha.

Die Linie zu den Lungenfischen zweigt zunächst die Porolepiformes (Siegen-Ems-Grenze bis OD) ab. Dipnoimorpha ab ob. Gedinne, Dipnoi ab M-Siegen (naA ab Grenze Gedinne/Siegen). Zunächst Ordnung Dipteri (UD bis O-Perm), die Ceratodi folgen in der U-Trias. Maximum der Lungenfische im OD. Zunächst marin, ab Karbon auch im Süßwasser. Bereits im Devon sind Grabgänge von Lungenfischen nachweisbar, die sich im Schlamm vergruben.

Die verbleibende Linie nach Abzweig der Linie zu den Lungenfischen heißt Tetrapodomorpha (ab ob. Ems: *Kenichthys*). (Allerdings soll schon im Siegen Chinas ein möglicher Tetrapodomorpher gefunden worden sein, Beschreibung steht noch aus).

Nach *Kenichthys* zweigen zunächst die Rhizodontiden ab, die sich im O-Devon zu großen Raubfischen entwickelten und (konvergent) ein Flossenskelett (aber ohne echte Finger und Gelenke) ausbildeten. Daran schließen sich die „Osteolepiformes“ (unt. Givet bis U-Perm) an; basal kleine Osteolepiforme (Fam. Osteolepididae u.a.), darüber größere Formen der osteolepiformen Fam. Tristichopteridae, zu der *Eusthenopteron* (oberes Givet/unt. Frasn) gehört. Nach den Tristichopteridae leiten sich dann als nächste Entwicklungsstufe die paraphyletischen Panderichthyiformes (*Panderichthys*, *Elpistostege*, *Livoniana*, *Tiktaalik*) ab (unt. Frasn, evtl. auch schon im obersten Givet); die Körperform wird tetrapodenähnlich, krokodilähnlich, abgeflachter Schädel, dorsaler liegende Augen, aber noch paarige Flossen. *Panderichthys* steht basal, die anderen Taxa höher, Reihenfolge unklar. *Tiktaalik* bereits weit fortgeschritten (weiter als *Elpistostege?*), konnte sich mit straffen Brustflossen aus dem Wasser herausstemmen und ans Festland hochziehen und evtl. mit den Brustflossen auch schon vorwärts bewegen; er verfügte zwar noch nicht über Finger, sondern Flossenstrahlen, hatte aber schon synoviale Gelenke in der distalen Brustflosse. Die anderen Panderichthyiformes leben im Randbereich der Meere, *Tiktaalik* in einem mäandrierenden Flusssystem. Der Übergang zu den Tetrapoden dürfte sich daher im terrestrischen Kontext ereignet haben.

Die nächste Stufe stellen die ersten Stamm-Tetrapoden dar:

Im unteren Eifelium von Polen eindeutige Tetrapodenspuren mit Fingern, wohl im Wattgebiet einer Lagune (jedenfalls in extrem flachem marinen Kontext) entstanden, wohl mehrere Taxa, Urheber müssen bis 2,5 m lange Stammtetrapoden gewesen sein.

Im O-Frasne die Elginerpetoniden (*Elginerpeton*, *Obruchevichthys*), wahrsch. Seitenlinie der Tetrapodenentwicklung; sie stellen die ältesten Körperfossilien von Stammtetrapoden, schon Hinterbeinknochen, vermutlich auch Vorderbeine; Entwicklung der Hinterextremität stärker fortgeschritten.

Im U/M-Famenne *Metaxygnathus* (nur isolierter Unterkiefer bekannt), wahrsch. *Ventastega* (O-Famenne) nahe stehend.

Kladistisch folgen dann *Acanthostega* (oberstes Famenne) und *Ichthyostega* (oberes Famenne); weitgehend noch an aquatische Lebensweise angepasst, Beine für subaquatisches Gehen? *Acanthostega* hat das Wasser vielleicht nie verlassen, *Ichthyostega* schon; er war zu einer Art „Schubkriechen“ ähnlich den Robben befähigt; vor allem adulte Tiere dürften das Wasser verlassen haben. Spezielles, einmaliges Gehörsystem für gutes Hören im Wasser, daher führte er durchaus das Leben eines überwiegend aquatischen Räubers.

Tulerpeton (M-/O-Famenne): etwas fortschrittlicher, grazilere Beine.

Hynierpeton (M-Famenne): keine inneren Kiemen mehr, von allen devonischen Tetrapoden am weitesten ans Landleben angepasst; Schultergürtel mit Muskelansätzen für kraftvolle Bewegungen der Extremitäten.

Insgesamt entwickelten sich im höheren Devon (ab dem obersten MD) gleichzeitig drei verschiedene Linien unabhängig voneinander aus kleinen osteolepiformen Fischen zu großen Räubern (mit anteriorer Bezahnung und Reduktion der mittl. Flosse): Rhizodontiden, Tristichopteriden und Panderichthyiformes; konvergente Adaptation zu einem Leben als Flachwasser-Räuber. Nur die Linie der Panderichthyiformes führt dabei zu den Tetrapoden, die anderen beiden Linien erloschen ohne Nachkommen. Die Dichotomie zwischen den Panderichthyiformes und Tetrapoden muss aber spätestens im frühesten Eifelium, vermutlich aber schon im U-Devon erfolgt sein.

Und auch der Übergang zum Leben auf dem Land erfolgte in mehreren (mind. 2) Linien, von denen diejenige von *Ichthyostega* letztlich erfolglos blieb.

Zusammengefasst ergibt sich folgendes Szenario für die Entstehung der Tetrapoden:

Aus kleinen osteolepiformen Fischen entwickelten sich im ob. M-Devon/unt. O-Devon in drei verschiedenen Linien Raubfische, die dazu übergingen, neue Nahrungsressourcen zu erschließen: der dichte Pflanzenbewuchs in den Uferzonen flacher Tümpel schuf neue Verstecke für Beutetiere. Die seichten, warmen Flachgewässer waren zumindest zeitweise sauerstoffarm, u.a. wegen des warmen Wassers und periodischer Algenblüten. Um in ihnen zu leben und zu jagen, mussten die Raubfische Luft atmen können. Vermutlich waren alle Rhipidistia (= Dipnoimorpha + Tetrapodomorpha) grundsätzlich zur Luftatmung befähigt. Die Lungen entstanden durch Einfaltungen und Taschenbildungen stark vaskularisierter Haut. Andere Raubfische wie Placodermen konnten mangels Lungen den räuberischen Rhipidistia nicht in die sauerstoffarmen Gewässer folgen; Luftatmung bot also einen Vorteil gegenüber der Konkurrenz.

Die Beine entstanden zunächst für eine Verwendung innerhalb der Tümpel, insbesondere zur Erleichterung der Luftatmung, indem sie den Tieren ermöglichten, sich auf die kräftigen Brustflossen zu stützen und so den Kopf zum Atmen aus dem Wasser zu strecken. Demselben Zweck diente auch die Trennung von Kopfskelett und Schultergürtel, was zu einem beweglichen Hals führte (bereits bei *Tiktaalik*, unt. Frasn), der dann seinerseits die räuberische Lebensweise erleichterte (es musste zum Beuteschnappen nur noch der Kopf und nicht mehr der gesamte Körper ausgerichtet werden). Die Entkoppelung von Schädel und Schultergürtel verhinderte dann später beim Gehen auf dem Land, dass jeder Stoß beim Aufsetzen der Beine ungedämpft auf den Schädel übertragen wurde.

Die zunächst zu Paddeln geformten Flossen dürften neben der Stützfunktion beim Atmen und Herausheben des Kopfes auch zum subaquatischen Gehen benutzt worden sein, z.B. um sich durch das Pflanzengestrüpp im flachen Wasser und Uferbereich zu bewegen. Die Extremitäten ermöglichten dann bald auch, von Tümpel zu Tümpel zu kriechen, wohl nicht wegen Austrocknung (keine Indizien für trockenes Klima zu dieser Zeit), sondern falls Tümpel zu stark zugewachsen waren oder sich nicht genügend Beute fand.

Mindestens drei Linien der Tetrapodomorpha entwickelten ähnliche Lösungen für ein Überleben in flachen Süßwasserbiotopen (Rhizodontida, Tristichoptera, Elpistostegalia + Stammtetrapoden). Im Rahmen der Transformation des Extremitätenskeletts entstand zunächst ein kräftiger Humerus als recht immobile Plattform, um den Körper aus dem Wasser zu stützen (wohl zwecks Luftatmung); später pflanzte sich auf diese recht immobile Basis eine zunehmende Mobilität der distalen Extremitätenteile (ab Unterarm). Synoviale Gelenke in den distalen Extremitätenabschnitten finden sich bereits bei *Tiktaalik*, obwohl dieser noch Flossenstrahlen und keine Finger besaß. Die Kombination aus relativer Steifheit der proximalen Extremitätenabschnitte und zunehmender Mobilität der distalen Abschnitte ermöglichte dann eine Fortbewegung an Land, zunächst wohl im Sinne eines Schubkriechens ähnlich Robben. Bereits bei *Ichthyostega* konnte der Stamm über den Boden gehoben werden; er schliff also nicht mehr über den Boden.

Die frühen Tetrapoden waren wohl noch keine wesentlich besseren Luftatmer als ihre aquatischen Vorfahren, evtl. mussten sie zum Atmen pausieren. Atmung durch bukkales Pumpen (wie heutige Amphibien); Rippenatmung wurde erst bei Amniota etabliert.

Die Spurenfossilien von Zachelmie deuten aber auf eine alternative Erklärung für die Entstehung der Tetrapoden: nicht nur Leben und Jagd in pflanzenreichen, sauerstoffarmen Süßwassertümpeln könnte die Evolution des Landgangs ausgelöst haben, sondern auch die Suche nach angespülter

Nahrung oder in Pfützen und Frischwassertümpeln eingeschlossenen Beutetieren im Gezeitenbereich.

Eifel-Givet-Grenze: Kacak/Otomari-Event; 40 % der marinen Gattungen erloschen; starke Indizien für einen Impakt (evtl. Doppelimpakt) unmittelbar vor der Eifel-Givet-Grenze; danach länger anhaltende klimatische Instabilität. Das Ausmaß der C-Isotop-Anomalie lässt sich nicht allein mit einer Störung der Bioproduktion der Meere erklären, sondern erfordert die Freisetzung von Methan aus submarinen Gashydraten.

Famenne-Frasne-Grenze (374 MA): 21 % der marinen Familien, 50 % der Gattungen, 70 % der Arten erloschen. Indizien für multiple Impakte im Bereich der FF-Grenze (lokale Iridium-Anomalien, in Südfrankreich vom Ausmaß der Ir-Anomalie der KTG; Mikrotektite und geschockte Quarzkügelchen an einigen, aber nicht allen Fundstellen); genaue stratigraphische Datierung der Impakte sowie Lage der Krater unklar; ein Zusammenhang zwischen den Impakten und den Extinktionen ist daher bisher völlig spekulativ. Evtl. kleinere zeitversetzte Impakte innerhalb von 1,5 – 3 MA mit nur lokalen Folgen (vor allem in Europa und China).

Nach Revision der Sepkowski-Daten wird die FF-Grenze nicht mehr als Massenextinktion angesehen; zwar gab es im OD mehrere Extinktionsphasen, keine von ihnen ist aber als Massenextinktion zu bewerten; gleichzeitig war aber die Neubildung von Gattungen anhaltend reduziert, und dies führte zusammen mit der zeitweise erhöhten Extinktion zu einer allmählichen „Massendepletion“ mariner Genera mit erheblichen Auswirkungen insbesondere auf Riffgemeinschaften, die sich über ca. 100 MA hinweg nicht mehr richtig erholen konnten.

Nach neuester Theorie (2005) ging aufgrund der zunehmenden Vegetation im Devon der CO₂-Gehalt zurück. Sorgen vulkanische CO₂-Emissionen zunächst noch für ein ausgeprägtes Treibhausklima (mit hohem Meeresspiegel und reichem Riffwachstum), so führte die Ausbreitung der ersten Regenwälder zu plötzlicher CO₂-Absenkung, Abkühlung und Absinken des Meeresspiegels: die Riffe trockneten aus, Flachwasserorganismen gingen zugrunde, sauerstoffarmes Tiefenwasser drang in die Schelfbereiche vor (zwei schwarze, mit organischem Material durchsetzte Kalkschichten zeigen den Sauerstoffmangel im Meer weltweit an). Das Landleben wurde an der FF-Grenze offenbar kaum beeinträchtigt.

Devon-Karbon-Grenze (Hangenberg Event, 359 MA): Verlust von mehr als 50 % der Verbraten-Diversität, sowohl marin wie non-marin. Im Devon einst diverse Gruppen wie Placodermen, Sarcopterygii, Acanthodii erholten sich nur noch minimal, während im Devon seltene Gruppen wie Tetrapoden, Actinopterygii und Chondrichthyes, eine massive Diversifikation erfuhren. Der Hangenberg-Event führte damit zu einem Flaschenhals in der Evolution der Vertebraten, einer Modernisierung der Vertebratenfauna, und stellte die Weichen für die moderne Biodiversität der Vertebraten. Ursache soll einer quecksilber-reichen Ascheschicht zufolge Vulkanismus gewesen sein, der sowohl zur Anoxie, ausgedehnten Waldbränden sowie zur Methylquecksilber-Vergiftung von Vertebraten führte (Methylquecksilber ist ein Neurotoxin, das die Blut-Hirn-Schranke passiert), während Invertebraten eher durch die Anoxie erloschen.

karb-karb

KARBON (359 - 299 MA)

Größenrekorde des Karbons (PNAS 106, 24):

Protoctista: *Wedekindellina* (Fusilinacea): 5 mm lang, 1,7 mm breit

Plantae: *Psaronius* bis 12,5 m/14 cm; *Sigillaria* bis 39 m/51 cm; *Calamites* bis 20 m/60 cm

Chordata:

Rhizodus hibberti (Sarcopterygii: Rhizodontidae): 7 m lang; 2,2 t (Dinant, Schottland)

Arthropoda:

Hippertopterus: 160 cm lang, 52,8 cm breit (auf der Basis von Spurenfossilien)

Mollusca:

Rayonnoceras solidiforme: 218 cm lang, 40 cm dick (ad Actinocerida)

ukar-ukar

UNTERKARBON

(DINANT)

**Amerikanisch (Mississippian): 359 MA bis 323 MA,
enthält die untere Hälfte des Namur**

Europäisch: 359 MA bis 331 MA (bis Ende Vise)

MISSISSIPPIAN: 358,9 +/- 0,4 MA bis 323,2 +/- 0,4 MA

TOURNAI: 358,9 +/- 0,4 MA bis 346,7 +/- 0,4 MA

WISE: 346,7 +/- 0,4 MA bis 330,9 +/- 0,2 MA

SERPUKHOVIAN* 330,9 +/- 0,2 MA bis 323,2 +/- 0,4 MA*

*** entspricht der unteren Hälfte des Namur, in Deutschland daher zum Oberkarbon gezählt**

Allgemein: Vor 350 MA erreichte der O₂-Gehalt der Atmosphäre den rez. Wert, um bis zur Karbon-Perm-Grenze weiter anzusteigen. Die Temperaturen sanken, das Treibhausklima des Silur und Devon klang aus. Am Ende des Karbons war die Temperaturverteilung (mit Eiszeit) sogar prinzipiell mit dem Quartär vergleichbar. Im U-Karbon sehr feuchtes Klima, im O-Karbon wird es bei weiter fallenden Temperaturen wieder trockener (was den Aufstieg der Samenpflanzen mit begründet).

Romer's Gap: Ging man nach einigen neueren Tetrapodenfunden aus dem frühen U-Karbon zunächst eher davon aus, dass Romer's Gap eher ein Artefakt mangelnder fossiler Überlieferung bzw. Fundstellen darstellt, so fand sich zunächst ein ähnliches Phänomen bei terrestrischen Arthropoden: Romer's Gap erschien demnach real, datiert zwischen 360 und 345 MA (umspannt also das Tournai) und beruhte anscheinend auf ungünstigen Lebensbedingungen für luftatmende terrestrische Tiere in diesem Zeitraum wohl bedingt durch einen Abfall des Sauerstoffgehalts. Der Zeitraum vor Romers Gap war gekennzeichnet zunächst durch eine Landbesiedlung durch kleine Arthropoden (425 – 385 MA), gefolgt von größeren Vertebraten (385 - 360 MA); nach 345 MA entstanden dann in beiden Gruppen zahlreiche neue terrestrische Taxa (PNAS 103, 16818).

Neue Funde zahlreicher terrestrischer und aquatischer Tetrapoden und Arthropoden von verschiedenen Fundstellen aus dem Tournai Schottlands konnten allerdings neuerdings zeigen, dass Romer's Gap **nicht existiert** (PNAS 109, 4532).

Hexapod Gap:

Während Romers Gap (ursprünglich auf Tournai und Visé bezogen) durch neue Fossilfunde von 30 MA auf 15 MA verkürzt ist und im Wesentlichen mit dem Tournai korreliert bzw. insgesamt infrage zu stellen ist (vgl. PNAS 109, 4532), besteht bei den Hexapoden eine komplette Überlieferungslücke von 62 MA (O-Devon und gesamtes Mississippian, 383 – 323 MA), die offenbar real ist, weil sie sich nicht durch den Mangel an terrestrischen Sedimenten, Fundstellen, Findexglück usw. im O-Devon und U-Karbon erklären lässt. Dazu passt auch, dass andere terrestrische Arthropodengruppen wie Tausendfüßer und Spinnen durchaus aus dieser Zeit überliefert sind; sie müssen angesichts des Mangels an Insekten den Tetrapoden als wichtigste terrestrische Nahrungsquelle gedient haben, abgesehen davon, dass die frühen Tetrapoden ohnehin noch weitgehend (semi-)aquatisch lebten, denn an Land gab es für sie nicht viel zu fressen.

Erst im O-Karbon kam es zu einer massiven Diversifizierung der Fluginsekten. Eine mögliche Erklärung könnte darin bestehen, dass es für den Erfolg der Insekten nicht allein ausreichte, das Tracheensystem für die passive Atmung (reine Diffusion) zu entwickeln (durch simple Oberflächenvergrößerung mittels cuticulärer Einstülpungen), sondern dass erst die spätere Entwicklung verschiedener Möglichkeiten der aktiven Ventilation des Tracheensystems (aktive Tracheenatmung) den Erfolg der Fluginsekten begründete, und die Entstehung der aktiven Tracheenatmung benötigte längere Zeit (auch das Fliegen selbst verbessert die Sauerstoffzufuhr, indem Druckdifferenzen von Außen- und Innemedium in den in Bewegungsrichtung liegenden Atemöffnungen genutzt werden) (Natwiss. Ru. 5/19: 253).

Hydrothermale Quellen:

Im Mittl. Visé Nachweis einer Lebensgemeinschaft an einer niedrigtemperierten hydrothermalen Quelle mit Bryozoen, Brachiopoden, Röhrenwürmern, Conularien, Krebsen, aber ohne Korallen und Echinodermen. Die Lebensgemeinschaft stand entweder in einer symbiontischen Beziehung mit chemosyntheseaktiven Bakterien oder lebte direkt von ihnen.

Studien an fossilen und modernen hydrothermalen Quellen vom Jura an zeigen, dass die Molluskengattungen, die sich an modernen hydrothermalen Quellen finden, im Durchschnitt älter sind als die marinen Molluskengattungen insgesamt, wobei die Fauna der hydrothermalen Quellen aber keine Reliktfauna darstellt. Organismen an hydrothermalen Quellen könnten Massenextinktionen, aber auch anoxisch/dysoxische Phasen besser überstanden haben; die Unterbrechung der üblichen marinen Nahrungsketten hatte auf sie keinen wesentlichen Effekt. Im Vergleich zur allgemeinen marinen Molluskenfauna weist die moderne hydrothermale Fauna einen höheren Anteil von Taxa auf, die schon im Mesozoikum auftraten, und die Taxa passierten die KTG ohne Beeinträchtigung. Auch die vier anoxisch/dysoxischen Phasen seit der oberen Kreide hatten keinen erkennbaren Einfluss. Allerdings beinhaltet die Tiefsee insgesamt (auch außerhalb hydrothermalen Quellen) einen größeren Anteil älterer Molluskentaxa als das flache Meer; in letzterem unterliegen die Mollusken einer schnelleren Evolution. Das durchschnittlich höhere Alter der Mollusken an hydrothermalen Quellen entspricht dem der Tiefseemollusken im Allgemeinen, und auch auf die Tiefseemollusken hatten KTG und anoxisch/dysoxische Ereignisse ebenso wenig Einfluss. Das höhere Alter der hydrothermalen Taxa ist somit offenbar eine Konsequenz des höheren Alters der Tiefseetaxa im allgemeinen (Sci. 312, 1429).

land-land ukar

Flora allgemein: Devonische Gewächse stark dezimiert; Lepidodendren bis 30 m Höhe, echte Calamitaceae, hoch entwickelte Samenfarne; unmittelbare Vorläufer der Cordaiten oder erste Cordaiten. Weiterentwicklung der busch- bis baumförmigen Echten Farne. Nach widersprüchlichen Angaben erste fragliche Ginkgogewächse bzw. -vorläufer. Erste richtige

"Regenwälder", wobei hohe Bäume zuerst von *Calamites* (bis 30 m) und Lepidodendren gebildet wurden, gegen Ende des Unterkarbons auch von *Sigillaria* (bis 40 m); in den trockeneren Bergwäldern wuchsen baumförmige Nacktsamer, vorwiegend Samenfarne, echte Cordaiten (bis 40 m), fraglich Ginkgophyten (?) und (sehr fraglich) Cycadeen (?) (sofern *Lesleya*-Megasporephyllite zu Cycadales gehören).

Die Wälder waren im Unterkarbon noch auf randliche Flachlandhabitats wie Seeufer und Flussdeltas beschränkt; die **ersten typischen tropischen Regenwälder erschienen erst zur Wende Unter-/Oberkarbon** (und zwar nur in niedrigen Paläobreiten: Europa, Nordamerika, China) und wurden dabei von riesigen Lycophyten dominiert.

MOOSE: starke Zunahme der **Lebermoose** (bes. im O-Karbon weit verbreitet); erste sichere **Laubmoose** (Bryopsida) ab Vise (Makrofossil von *Muscites*), fraglich im Siegen („*Sporogonites*“).

„PSILOPHYTEN“: im untersten U-Karbon (Tournai) noch *Protobarinophyton* aus der Fam. Barinophytaceae, Ordnung Sawdoniales, innerhalb der Zosterophyllophytina. Als letzter Vertreter der Zosterophyllen ist der heterospore *Protobarinophyton* (U-Devon bis Tournai) zugleich letzter Vertreter der „Psilophyten“. Die rezenten Psilotaceae *Psilotum* und *Tmesipteris* stellen nach modernen kladistischen Untersuchungen basale (eusporangiate) Farne dar; nur ganz vielleicht stehen sie noch unterhalb der Dichotomie Echte Farne/Equisetophyten, auf jeden Fall gehören sie zu den Moniliformopses und nicht zu den „Psilophyten“. Die einfachen Merkmale entstanden durch Reduktion. Mit *Protobarinophyton* erlöschen somit auch die Sawdoniales, die Zosterophyllophytina und die „Psilophyten“.

BÄRLAPPE: Lepidodendren (bis 30 m) als dominierende Bäume (ab unterstem U-Karbon); gegen Ende des U-Karbons Sigillarien, aber noch recht selten; häufig ab Namur. Weitere krautige **Lycopodiales** (z.B. *Lycopodites stocki* nach *L. oosensis* aus dem unt. O-Devon; *Lycopodium* erscheint in der O-Kreide); rez. 400 Lycopodiales-Arten.

Wahrscheinlich im U-Karbon schon erste **Selaginellen** (*S. resimus*); ganz sicher ab Westfal.

EQUISETOPHYTEN: Calamiten erreichen jetzt 30 m Höhe. Dominierende Gatt. *Archaeocalamites* (Leitfossil; ab ob. Tournai, fraglich im O-Devon).

FARNE: Waren die **echten Farne (Filicales)** bisher nur durch die Eusporangiata vertreten, erscheinen im U-Karbon die ersten **Leptosporangiata**, letztere machen den Hauptanteil unter den rez. Farnen aus (rez. insgesamt ca. 12000 Farnarten). Coenopteridales (O-Devon bis U-Perm, "prototeleosporangiat") zählen zu den Eusporangiata.

Erste Hinweise auf **Marattiales** im Vise (Sporangien vom *Musatea*-Typ), erste Hinweise auf Polypodiidae (=Leptosporangiata) ab Tournai (*Senftenbergia*-ähnliche reproduktive Strukturen, die auf Schizaeaceae deuten (Schizaeaceae nach neuen Erkenntnissen aber erst ab Jura, nA ab M-Trias !).

Die kladistisch sehr basal stehenden Ophioglossales sind fossil erst ab dem Paläozän belegt. Aussterben der Cladoxyleen (die früher zu den Procycadophytina gerechnet wurden, nach modernen kladistischen Vorstellungen aber zu den Filicopsida gehören oder eine eigene dritte,

nachkommenlose Gruppe neben Progymnospermen und Filicopsida darstellen) gegen Ende des U-Karbons.

PROGYMNOSPERMEN: in mittleren und höheren Paläobreiten (Angara, Gondwana) waren Progymnospermen neben Lycophyten im U-Karbon noch dominierend. Diese Floren waren relativ artenarm, während in Europa und Nordamerika zu dieser Zeit bereits zahlreiche Pteridospermen (Lyginopteridales), Farne und deren Vorläufer, Archaeocalamiten und viele Lycophyten, aber auch immer noch Progymnospermen vorkamen.

NOEGGERATHIOPHYTA: U-Karbon bis Perm, Beschreibung s. O-Karbon.

SAMENFARNE: Weite Verbreitung, dominierend auf trockenen Standorten. Aussterben der primitiven Stammgruppen **Aneurophytales** und **Archaeopteridales**. Nach einigen Autoren Übergangsformen zu **Cycadopsida (Cycadeen ieS.)**, über deren Erstaufreten die Angaben zwischen höherem U-Karbon, O-Karbon und U-Perm variieren; Abstammung von den Lyginopteridales (Medullosaceae) unter den Samenfarne.

Erste angiospermentypische Pollen (Braunkohle von Tula); allerdings sind diese Befunde kein Beweis für das Vorhandensein von Angiospermen (oder "Pseudoangiospermide"), da die rez. Angiospermenspezifität dieser Pollenform nicht zwingend für die Vergangenheit unterstellt werden kann.

GINKGOPHYTA: divergierende Angaben über Erstaufreten (höheres U-Karbon oder O-Karbon bzw. Stefan), abhängig davon, wie weit man den Begriff "Ginkgogewächse" fasst. *Platyphyllum* im U-Karbon bereits mit ginkgoartigen Blättern.

CORDAITEN: im obersten O-Devon bzw. (naA) unteren U-Karbon erste unmittelbare Vorläufer, ab höherem U-Karbon dann bis 40 m hohe echte *Cordaites*. Maximum der Cordaiten im O-Karbon und U-Perm, Aussterben in Euramerika um die PTG herum. Schwestergruppe der Koniferen; Abstammung evtl. von Archaeopteridales.

Cordaiten ähneln am ehesten *Agathis* und *Podocarpus*; Blätter bis 1 m lang, Holz mit araucaroider Tüpfelung (abiotoide Tüpfelung erst bei Koniferen des Jura, naA Keuper nachweisbar); *Cordaianthus*-Blütenstände mit dem Grundbauplan der Koniferenblüte, getrennt-geschlechtlich. Stamm glattrindig.

tier-tier ukar

"WÜRMER": Nachweis von **Fadenwürmern (Nematoden)** als Parasiten in einem Skorpion im Kulm Schottlands. Im Stamm der Anneliden erscheinen die **Oligochaeta**.

Im Karbon ältester 100%ig sicherer Pfeilwurm (Chaetognatha) (*Paucijaculum*), höchstwahrscheinlich aber Pfeilwürmer seit U-Kambrium (s. dort).

moll-moll ukar

MOLLUSCEN:

Bei den **Schnecken** erscheinen die **Hinterkiemer (Ophistobranchia)** (U-Karbon bis rez., zunächst O Cephalaspida = Kopfschildträger, ab Tournai; nach einigen Autoren Hinterkiemer schon im Devon), bei den Mesogastropoden die rez. Ofam. **Cyclophoraceae**.

Muscheln: Auftreten der rez. Fam. **Limidae** (355 MA), **Anomiidae** (349 MA) und **Pinnidae** (ab 330 MA; lt. Sci. 325, 736; anno 2009) sowie *Pinna* (ab Vise; Sepk.).

Aussterben der **Coleolidae** (U-Kambr. bis Karbon, z.B. *Coleoprion*, M-Gotl. bis Karbon) sowie der tentaculitenähnlichen **Cornulitidae** (M-Ordov. bis unt. U-Karbon) unsicherer Stellung, Stamm-Zoantharia oder Lophophorata in der Nähe der Brachiopoda.

Cephalopoden: Starke Entfaltung der Nautilida (ab Gedinne), die Nautiloidea-Ordnungen Oncocerida (Arenig bis Vise) und Actinocerida (Arenig bis unt. Namur) erlöschen.

Sicherer Nachweis der **Coleoidea** (Funde aus dem U-Devon gelten als fraglich) – sie stellen heute alle Kronengruppen-Cephalopoden außer den Nautiliden. Abstammung von den Bactritida, entweder im U-Devon oder U-Karbon, wobei die Internalisierung der Schale den ersten Schritt in der Evolution der Coleoidea darstellte und spätestens im U-Karbon erfolgte. Im U-Karbon entstand etwas später dann der Tintensack, es folgten im Mesozoikum die Flossen; Tentakeln der Armkrone stellen eine relativ junge Entwicklung dar (ab Jura).

Einer der frühesten sicheren (und am komplettesten erhaltenen) Vertreter, *Gordoniconus* aus dem U-Karbon, hatte wahrscheinlich zehn kurze Arme, aber keine Tentakeln und noch keinen Tintensack. Im Gegensatz zu den Bactritida besaß er ein Rostrum.

Wahrscheinlich waren alle Orthocerida, Ammonoidea, Bactritoidea und frühen Nautilida zehnamig (beim heutigen *Nautilus* findet sich die Zehnamigkeit nur in der frühen Embryogenese). In der weiteren Evolution der Coleoidea differenzierten diese 10 Arme dann in 8 Arme und 2 Tentakeln, vermutlich in Verbindung mit einer stärker räuberischen Lebensweise, wobei die beiden Tentakeln dazu beitrugen, Beutetiere zu greifen und zu manipulieren. Der Tintensack entwickelte sich offenbar zu Schutzzwecken, nachdem die Schale nach innen gerückt war und damit ihre Schutzfunktion verloren hatte. Da sich Tintensäcke bereits wenig später im Verlauf des Karbons finden, muss ihre Evolution schnell erfolgt sein (sie sind fossil gut überlieferungsfähig, daher kann man sicher davon ausgehen, dass *Gordoniconus* noch nicht über Tintensäcke verfügte). Flossen sind nur selten überliefert und entwickelten sich wohl erst im Mesozoikum als Anpassung an horizontales Schwimmen, wobei dicke Rostren aus dem Mesozoikum ein indirektes Indiz für das Vorhandensein von Flossen darstellen; die Flossen entwickelten sich aus Mantelfalten, wie man sie schon von paläozoischen Formen kennt. Die innere Schale setzte voraus, dass mittelpaläozoische Cephalopoden schalen-sezernierendes Gewebe bis zum apikalen Ende des Phragmokons (der Anfangskammer) entwickelt hatten, oder sie besaßen es in der frühen Ontogenese und behielten es bis ins Erwachsenenalter bei. Die Internalisierung der Schale war bereits bei *Hematitis* aus dem späten Mississippian (310 MA) komplett abgeschlossen.

Die Gründe für die Internalisierung der Schale sind spekulativ. Schäden der äußeren Schale konnten nicht repariert werden, eine innere Schale war reparierbar. Eine andere Massenverteilung und die Möglichkeit, Flossen zu entwickeln, erleichterten horizontales Schwimmen. Letzteres bringt Vorteile beim Suchen und Greifen von Beute, dem Entkommen von Beutegreifern und der Partnersuche. Für Bactritida und *Gordoniconus* nimmt man zumindest in Zeiten der Inaktivität eine fast vertikale Position in der Wassersäule an, *Gordoniconus* und andere rostrum-tragende Coleoidea dürften aber zumindest gelegentlich horizontale Positionen eingenommen haben, um

kleine Fische und Conodontentiere zu jagen. Die Internalisierung der Schale dürfte daher vor allem dem Zweck gedient haben, horizontales Schwimmen zu erleichtern, indem der Schwerpunkt der Masse näher an das Zentrum des Auftriebs verlegt wurde, wodurch die Manövrierbarkeit zunahm. Der externe Mantel ermöglichte dann die Ausbildung von Mantelfalten, woraus sich später Flossen entwickelten, die für Kronen-Coleoidea eine entscheidende Rolle spielen, um horizontale Positionen einzunehmen (Comm. Biol. 2: 280).

Die Aufgabe der Schale wird nach einer Theorie damit erklärt, dass der enorme Selektionsdruck durch die aufkommenden Knochenfische dafür sorgte, dass die Cephalopoden agiler werden mussten; dies machte sie aber gleichzeitig verwundbarer, worauf sie mit mehreren Strategien reagierten, einerseits einem hochkomplexen Nervensystem einschließlich Gehirn (wenn auch völlig anders gebaut als bei Wirbeltieren), andererseits mit Tintenbeuteln sowie geschickter Tarnung. Letztendlich war diese Strategie sehr erfolgreich – sieht man einmal von den wenigen Nautilidenarten ab, haben nur die Coleoidea (mit großem Erfolg) bis heute überlebt.

Ammonoidea: Stark verminderte Gattungsdiversität der Ammonoidea gegenüber dem O-Devon, ab O-Karbon wieder allmähliche Zunahme. Im unt. Tournai erscheint die O **Prolecanitida** (bis mittl. U-Trias).

Ammonoidea des U-Karbon: von den devonischen Ammonoidea hatten nur die Cheilocerataceae (in der O Goniatitina) die Devon-Karbon-Grenze überschritten. Aus ihnen entwickeln sich im untersten Tournai die Prolecanitina (Prolecanitaceae, Medliocottiaceae), wobei aus den Prolecanitaceae im Perm die Xenodiscaceae hervorgehen, die als einzige Ammonoidea die Perm-Trias-Grenze dauerhaft überschreiten. *Xenodiscus* wird bereits zu den Ceratitida (ab M-Perm) gestellt.

Weiterhin entwickeln sich im U-Karbon aus den Cheilocerataceae zahlreiche Oberfamilien der Goniatitina (Karagandocerataceae +, Nomismocerataceae, Pericyclaceae, Dimorphocerataceae, Goniatitaceae, Neoglyphiocerataceae). Bactritina persistieren. Die Familie Goniatitidae ist ein typisches Lazarus-Taxon; nach einer Dokumentationslücke von 10 MA ist sie im frühen Obervise wieder nachweisbar.

arth-arth ukar

ARTHROPODA:

Tausendfüßer: Aussterben der Archipolypoida im Laufe des Karbons. Erste Acantherpestiden im mittl. Obervise (*Acantherpestes* = Vise bis Perm; Riesentausendfüßer).

Chelicerata: Bei den luftatmenden **Landskorpionen** (rez. 2350 Arten, 0,9 – 21 cm lang) nahm die Anzahl der Einzelaugen im Laufe des Karbons ab; stattdessen wurden Sinneshaare entwickelt. Das läßt vermuten, daß Skorpione gegen Ende des Karbons zu nächtlicher Lebensweise übergingen (wie rez. Skorpione), weil sie ihre Rolle als größte landlebende Beutegreifer an die Tetrapoden abgeben mußten. Ältester Landskorpion: *Pulmonoscorpius kirktonensis*, bis 70 cm lang (lungenatmende Skorpione aber schon mindestens ab Ems, vielleicht schon im O-Silur, s. Mesoskorpione).

Xiphosuren besiedeln im Karbon auch das Süßwasser; sie erreichten im Karbon ihre größte Diversität, als sie ins Süß- und Brackwasser vordrangen; Xiphosuriden wurden dadurch dominierend über die Synziphosurinen unter den Xiphosuren; Synziphosurinen blieben marin und starben im Karbon aus (Silur bis Namur) (Palaeont. 50, 1013); sie stellten Stammgruppen-Xiphosuren.

Eurypteriden im Jungpaläozoikum auf Süßwasser beschränkt. Im Süßwassersee von East Kirkton (Schottland) ein großer **Süßwassereurypteride** *Hibbertopterus scouleri* mit 65 cm breitem Kopfschild. Er ernährte sich wohl von den Kadavern kleinerer Tiere. Nach einer Fußspur (6 m lang, knapp 1 m breit) und der Lage des Schwanzes bewegte er sich auch aus dem Wasser heraus ans Land; er war also offenbar zu kurzzeitigen Ausflügen ans Land befähigt. Die Länge des betreffenden Tieres betrug ca. 1,6 m, Breite ca. 1 m (naA nur ca. 52 cm). Die Fortbewegung an Land erfolgte aber mit sehr kleiner Schrittlänge (27 cm) und extrem langsam (Nat. 438, 576). Längenschätzungen von ursprünglich 3 m wurden also nach unten korrigiert, weil das Tier recht breit gebaut war.

Starke Verbreitung der **Webspinnen** im Karbon (**Weberknechte**, ab Siegen), Auftreten der **Walzen- und Kapuzenspinnen**.

Crustacea:

Ostracoden besiedeln erneut auch das Süßwasser

Malacostraca: während die Krebse bisher nur durch die kleine, fossil nur mit Unterbrechungen überlieferte OO Phyllocarida vertreten waren, erscheinen jetzt die OO **Syncarida**, **Hoplocarida** und **Peracarida** (U-Karbon bzw. Karbon bis rez.); die Eucarida mit der O Decapoda waren schon im ob. Famenne aufgetreten (s. O-Devon).

Syncarida sind heute nur noch durch Reliktformen vertreten (z.B. *Bathynella* als blinder Höhlenbewohner; Grundwasserbewohner; rez. 11 Gatt.); ab ob. U-Karbon, im Karbon 5, im Perm 3, in der Trias 2 Gatt. (*Palaeocaris* im Namur, Westfal und Stefan, sehr ähnlich der rez. *Anaspides* aus dem Süßwasser Australiens; morphologische Stase über 300 MA; Palaeont. 49, 647).

Rezente Vertreter: *Anaspides tasmaniae* (Tasmanien), *Paranaspides*, *Allanaspides*, insgesamt vier Arten in Tasmanien und Südaustralien. Einzige Vertreter der Anaspididae, die mit *Anaspidites antiquus* bereits aus der Trias Australiens nachgewiesen sind; sie werden zusammen mit *Lepidocaris* aus dem Siegen (Rhynie) und den Palaeocaridaceen des Jungpaläozoikums (*Palaeocaris*, *Pleurocaris*, *Palaeosyncaris*) zu den Syncarida zusammengefasst. Die Anaspidacea innerhalb der Syncarida entsprechen äußerlich dem Grundtyp der „höheren Krebse“ (Malacostraca). Süßwasserbewohner. Auch die fossilen Formen sind Süßwasserbewohner, die auf Gondwana beschränkt blieben. Die zweite Gruppe der Syncarida, die Bathynellaceen, sind als ursprüngliche Meeresbewohner wohl erst zur Kreidezeit ins Süßwasser gelangt; sie leben im Grundwasser und im Sandlückensystem der Küsten und kommen auch in Eurasien vor.

Hoplocarida: ab Famenne: O Palaeostomatopoda (Famenne bis O-Karbon) und O **Stomatopoda** (=Fangschrecken- oder Maulfußkrebse; Vise bis rez., z.B. rez. *Squilla*; rezente Gattungen erscheinen erst im Maastricht).

Peracarida u.a. mit den Isopoda (Asseln; O-Perm bis rez.), **Tanaidacea** = **Scherenasseln** (Tournai bis rezent, fossil 2-3 Gatt., rez. bis in 6000 m Meerestiefe), **Mysidacea** (ab Tournai) und **Lophogastrida** (ab Westfal).

Bemerkenswert ist, dass verschiedene Peracarida (Asseln, Amphipoda = Flohkrebse) auch das Festland besiedelten, es also auch Krebstiere auf dem Festland gibt!

Insekten: Nach fraglichen Hexapodenresten aus dem oberen Silur (basales Pridoli, Ludford Lane) und dem möglichen Fluginsekt *Rhyniognatha* aus dem (Ober-?)Siegen von Rhynie, kladistisch vermutlich schon oberhalb der Eintagsfliegen stehend, gibt es aus dem U-Karbon (im deutschen Sinne) keine sicheren Fossilien von Fluginsekten (s.o. unter „Hexapod gap“ – kein sicherer

Nachweis von Hexapoden aus einem Zeitraum von 62 MA zwischen O-Devon und dem gesamten Mississippian).

Bisweilen werden zwar im höheren U-Karbon* die Sektion **Palaeoptera (Urflügler: U-Karbon bis rez.)** vertreten mit der OO **Palaeodictyopteroidea** (U-Karbon bis PTG) sowie evtl. im höchsten U-Karbon erste **Libellen** angegeben (stratigraphische Zuordnung der Funde unsicher: Fam. Eugeopteridae: *Eugeopteron*, *Geropteron* aus Argentinien, evtl. ob. U-Karbon; es handelt sich dabei um Meganisoptera, die im Lias erloschen, naA aber an der PTG). Die Proportion dieser frühesten Libellen entspricht modernen Libellulidae (aber etwas schmalerer Körper und prothorakale Flügelchen, wie sie bei manchen karbonischen Insekten gefunden werden; Spannweite 8 - 10 cm; Datierung aber wahrsch. Namur, evtl. Westfal, höchstwahrscheinlich also unteres O-Karbon)

Bereits die frühesten Libellen zeigen bzgl. ihrer Flügelanatomie Anpassungen an räuberische Lebensweise (Nahrung im Flug fangen!) und diesbezügliche Flugperfektion. Die Flügelstruktur veranlaßte die Luftströmung, über der Oberseite des Flügels eine höhere Geschwindigkeit als unter der Unterseite zu entwickeln; die Druckdifferenz verschafft den Flügeln Aufwind. Aufgrund grundsätzlicher struktureller Unterschiede zum Flügelbau rezenter Libellen soll es sich jedoch um konvergente Parallelitäten handeln. Die Fluggeschicklichkeit rezenter Libellen wurde noch nicht erreicht (geringere Maximalgeschwindigkeit, eingeschränkte Möglichkeit zum Langsamflug, kein Schweben).

Vermutlich erfolgte im ob. U-Karbon die erste Radiation der Insekten, die zu einem ersten Maximum im O-Karbon und U-Perm führte. Als älteste Fluginsekten gelten: Palaeodictyoptera (Urnetzflügler), Protorthoptera (Urgeradflügler) und Libellenartige.

Stufenentwicklung der Insekten (vereinfacht):

1. Flügellose (sicher ab U-Devon, fragl. im unt. Pridoli von Ludford Lane)
2. Urflügler: erste Flügel (ab ob. Siegen von Rhynie)?
3. Geradflügler: erste gefaltete Flügel
4. Schnabelkerfe
5. Netzflügler; erste Larven und Puppen (Heterometabolie).

*Nach neueren Arbeiten (s. Nat. 427, 627, dort BRAUCKMANN et al. 1996) wird dagegen – abgesehen von *Rhyniognatha* aus dem Siegen – das Erstauftreten von Fluginsekten ins Namur A datiert (in Nordamerika noch U-Karbon!).

BRAUCKMANN (2007; in SCHINDLER et al.) nennt *Delitzschala bitterfeldensis* (ad **Palaeodictyoptera**) aus dem tiefsten Namur als ältestes sicheres Fluginsekt (mit erhaltenen Flügeln); nach der neuen Definition der Grenze Unter-/Oberkarbon (Miss./Pennsylv.) fällt der Fund damit gerade noch eben ins jüngste Unterkarbon. Noch minimal älter ist ein **Neopteren-**Flügel aus dem tschechischen Unternamur des oberschlesischen Kohlebeckens (Familie indet., Bohrkernfund). Damit sind auch die **Neoptera** bereits im obersten U-Karbon vertreten!

Heute spricht man von einem „Hexapoda gap“ zwischen dem Famenne (*Strudiella*) und dem Archaeorthopteran-Flügel aus dem Namur A (*Delitzschala*) – zugleich ältester Nachweis der Polyneoptera.

Wenig später, noch im Namur (das dem Mississippian zugeordnet wird), folgen die altertümlichen Gruppen Palaeodictyopteroidea und Ephemeroptera, die Odonatoptera sowie die holometabolen Insekten mit *Protoprosbole* (ad Hemiptera) (Nat. 503, 257).

echi-echi ukar

ECHINODERMATA: Blastoidea noch stark vertreten (Karbon 19, Perm 17 Gatt.). Aussterben der Cyclocystoidea (ab U-Ordov.) im ob. U-Karbon.

Absolutes Diversitätsmaximum der **Seelilien** mit allen 3 paläozoischen UKL.* (Ursächlich dürfte der Einbruch bei den Beutegreifern an der Devon-Karbon-Grenze = Hangenberg-Event gewesen sein, so dass der Druck durch Beutegreifer sehr stark abnahm; Aufstieg der Camerata zu Beginn des U-Karbons; Rückgang gegen Ende des U-Karbons, als erneut durophage Fische diversifizieren).

Bei den **Seeigeln** leichte Zunahme im U-Karbon, danach erneuter Rückgang bis zur Radiation im Lias.

Bei den **Holothurien** (nach Sepkowski-Datensatz) erste rezente Gattungen: *Eocaudia* ab unt. Tournai, *Priscopedatus* ab U-Karbon, *Uncinulina* ab unt. Namur, *Theelia* ab unteres O-Karbon.

* Die Crinoiden erreichten ihr Maximum an Individuen- und Gattungsvielfalt im Vise („Age of Crinoids“). Ursachen: 1) Erholung und Radiation der fünf großen Crinoidengruppen nach der Massenextinktion am Ende des Devons, darunter die im U-Devon erschienenen fortschrittlichen Cladida. 2) Die Massenextinktion hatte die ausgedehnten Korallen-Stromatoporen-Riffe zerstört, die die Zirkulation auf den Karbonatplattformen behindert und dadurch die Häufigkeit der Crinoiden bisher beschränkt hatten. Der Mangel an Riffen nach der Devon-Karbon-Grenze schaffte neuen Lebensraum für Crinoiden, besonders Camerata (erneute Radiation der Camerata). Die für Crinoiden optimalen Verhältnisse gingen allerdings am Ende des Mississippian wieder verloren, als infolge der beginnenden Vergletscherung Gondwanas der Meeresspiegel drastisch fiel und epikontinentale Meere austrockneten (Palaios 21, 238).

HEMICHORDATA: Endgültiges Aussterben der zuletzt nur durch die Dendrograptidae vertretenen **Graptolithen** (letzte Gattungen: u.a. *Dictyonema*: O-Kambrium bis unt. Namur; *Dendrograptus*: O-Kambrium bis Vise). Die frei schwimmenden Graptoloidea waren bereits im ob. Gedinne erloschen. Die Dendroidea erreichten mit 5 Gattungen das Karbon, die letzten erloschen im unt. Serpukhovian, das dem untersten Namur entspricht.

Allerdings ist es eine Definitionsfrage, ob man den rez. Flügelkiemer *Cephalodiscus* zu den Graptolithen stellt, wie vom Erstbeschreiber einer zu Beginn der 90er Jahre beschriebenen C.-Art vorgeschlagen (*C. graptolithoides*). Ihr anatomischer Aufbau entspricht weitgehend den Graptolithen und unterscheidet sich von diesen nur durch Anpassungen an die benthische Lebensweise (im Gegensatz zu den planktonischen fossilen Graptolithen).

fisc-fisc ukar

Allgemein: Abnahme der durchschnittlichen Körpergröße der Wirbeltiere im U-Karbon ab 359 MA über mindestens 36 MA hinweg.

Im Laufe des Devons hatte die durchschnittliche Körpergröße der Wirbeltiere kontinuierlich zugenommen (der Copeschen Regel folgend). Diese Größenzunahme betraf alle wichtigen devonischen Linien. Nach dem Hangenberg-Event vor 359 MA ging sie über das gesamte U-

Karbon hinweg zurück, wobei dies nicht mit Änderungen im Sauerstoffgehalt oder der Temperatur erklärbar ist; das Unterkarbon war von den physikalischen Rahmenbedingungen eher eine recht stabile Zeitphase.

Im Rahmen des Hangenberg-Events starben 11 von 22 größeren Linien (Ordnungen) von Gnathostomen sowie über 96 % der Arten aus.

Es war also nicht so, dass die durchschnittliche Körpergröße nach dem Hangenberg-Event plötzlich stark abnahm, um dann wieder allmählich erneut anzusteigen, sondern sie ging im Laufe des U-Karbons – nach einem ersten eher kleinen Einbruch direkt nach dem Hangenberg-Event – weiter allmählich zurück. Das resultierte daraus, dass die großvolumigen Vertebratentaxa zurückgingen, während kleinvolumige, sich schnell fortpflanzende Gruppen wie Strahlenflosser und Knorpelfische nach dem Hangenberg-Event diversifizierten und bald die Ökosysteme dominierten (ebenso wie die Tetrapoden an Land, die auch unter 1 m Länge blieben).

Die Maximalgröße der Fische nahm im U-Karbon sogar zu – aber der Anteil großer Fische in den Faunen (wie Rhizodontiden) verminderte sich stark, und die großen, sich nur langsam fortpflanzenden Taxa schafften es in den von kleinen Fischen dominierten Ökosystemen nicht mehr, sich zu diversifizieren, und gingen dem Aussterben entgegen. So waren die meisten Fischarten des frühen Unterkarbons kürzer als 40 cm – und damit in ihrer Größe dem Unterdevon vergleichbar, als noch Agnatha dominierten (Sci. 350: 812).

AGNATHA: keine fossile Dokumentation im U-Karbon; die altpaläozoischen Formen sind ausgestorben, Schleimfische fossil erst ab O-Karbon nachweisbar, Neunaugen ab Famenne (s. O-Devon). Laut Sepkowski-Datensatz im U-Karbon noch ein Anaspide (*Conopiscius*).

PLACODERMI: nach divergierenden Angaben Aussterben der letzten **Placodermen**-Nachzügler erst im mittl. Karbon (?), nach Sepk.-Datei aber nur noch zwei marine Gattungen im unteren Tournai (*Ptyctodus*, *Rhynchodus*, beide ad O Ptyctodontida).

Laut Wikipedia kein einziger Placodermen-Überlebender im Karbon! Die Placodermen waren schon an der Frasn-Famenne-Grenze stark reduziert worden, und die letzten Überlebenden erloschen an der Famenne-Karbon-Grenze.

ACANTHODII überleben bis ins Mittelperm und sind in Kohlsümpfen weit verbreitet (*Acanthodes*: U-Karbon bis M-Perm, 30 cm, später bis 2 m groß, zahnlos; Kiefer mit knöchernen, langen, hakenartigen Fortsätzen, aber ohne Zähne; wahrsch. filtrierende Ernährungsweise; Zahl der Stacheln im Vergleich zu frühen Acanthodiern [z.B. *Climatius*: 15] auf 6 reduziert). Im Karbon von Cape Breton Island in Ostkanada 55 cm lange Flossenstachel von *Gyracanthus magnificus* (Gyracanthidae: U-Devon bis O-Karbon, nur Nordamerika; ad Climatiformes).

CHONDRICHTHYES: Im O-Devon oder (naA) unt. U-Karbon Auftreten der **Holocephali** oder **Chimären** (Seeratten, Seedrachen etc.); sie haben sich nur unwesentlich bis heute verändert, z.B. *Deltoptychis* (U- bis O-Karbon, 45 cm) hat bereits alle Merkmale der rez. Chimären; breite Zahnplatten zum Aufbrechen von Muscheln. Im U-Karbon sehr gattungsreich (O Bradyodonti, O-Devon oder U-Karbon bis O-Perm). Lt. Sepkowski-Datenbank Chimaeriformes ab Vise, rez. Gattungen (*Chimaera*, *Callorhynchus*) ab O-Kreide. (Details s. O-Devon).

Elasmobranchii:

Zahlreiche **Haie**, viele zeitlich eng begrenzte Ordnungen zwischen Devon und O-Karbon (Details s. U-Devon);

u.a. *Stethacanthus* (O-Devon bis O-Karbon), 70 cm, Rückenflosse in Amboß- oder T-Form mit kleinen „Zähnchen“ (Stachelbürste), wie auch auf der Kopfoberseite (Fortsatz über der Schulterregion), wahrsch. im Sinne einer Stachelbürste zur Abschreckung. Die Stachelbürste besteht aus hohlen Stäben aus kalzifiziertem globulären Knorpel; Stachel selbst aus Dentin.

Stethacanthidae und Falcatidae (*Falcatus*) werden mit anderen Familien zu den möglicherweise paraphyletischen Symmoriida zusammengefasst. *Falcatus* klein (145 cm), grundsätzlich dornhaiähnlich, aber – nur bei fortpflanzungsreifen Männchen - mit langem vorspringenden Stachel über dem Kopf.

Artikulierte, dreidimensional erhaltene Kiemenskelette des unterkarbonischen *Ozarcus mapesae* (Fam. Falcatidae, O Symmoriiformes) zeigen (synchroton-mikrotomographisch) einen erstaunlicherweise knochenfischartigen Bau des Kiemenskeletts. Dies sind die ältesten Funde, die Aussagen zum Bau des Kiemenskeletts früher Haie zulassen. Ging man bisher davon aus, dass die modernen Haie den ursprünglichen Bauplan des Kiemenskeletts (d.h. des LUCA der Gnathostomen) repräsentieren und die Situation bei den Knochenfischen abgeleitet ist, deuten diese Funde nun auf die umgekehrte Situation: offenbar ist der Bau des Kiemenskeletts der Knochenfische (mit nach vorn gerichteten pharyngo- und hypobranchialen Elementen) urtümlich und bei den modernen Haien (aber nicht den frühen Haien) abgeleitet. (Nat. 509, 608).

Xenacanthus (O-Devon bis O-Trias, 75 cm) als Süßwasserhai (Xenacanthiden überlebten mit *Xenacanthus* bis zum Keuper; einzige Gattung der Xenacanthiformes, die die PTG überstand!); aalartige Rückenflosse in Form eines langen Saumes; V-förmige Zähne mit zwei Spitzen.

Tristychius (U-Karbon), 60 cm, äußerlich dem rez. Hundshai sehr ähnlich; großer Dorn vor den beiden Rückenflossen.

Linie zu den Neoselachier: *Cladodus (Guttarensis) nielsoni* aus dem U-Karbon Schottlands steht in einer Polytomie mit a) *Stethacanthus* (U-Karbon), b) *Cobelodus* und c) der Wurzel der Neoselachier (Palaeont. 43, 153).

OSTEICHTHYES:

Strahlenflosser (Actinopterygii) weiterhin nur durch Paläoniscen repräsentiert; frühe Paläoniscen hatten paarige Luftsäcke, die mit dem Verdauungskanal in Verbindung standen und als hydrostatisches Organ gedient haben könnten. Die Chondrostei insgesamt haben ihr Maximum im Unterkarbon und in der U-Trias, die O Palaeonisciformes im Unterkarbon, gefolgt von einem leichten Rückgang der Gattungsdiversität im Oberkarbon und Perm. Dies trifft für beide UO der Palaeonisciformen zu (UO Palaeoniscoidei: M-Devon bis Wealden, max. im U-Karbon; lt. Sepk. noch eine Gattung im Campan; UO Platysomoidei: U-Karbon bis O-Perm, ?Trias, max. im U-Karbon; letztere als Süß- und Meerwasserbewohner, z.B. *Platysomus*, U-Karbon bis O-Perm).

Bereits in der Albert Shale Formation von Kanada (kurz nach der Devon-Karbon-Grenze, dem später Tournai 2 oder frühen Tournai 3 Westeuropas entsprechend) fanden sich fortschrittliche, sich von den devonischen Formen deutlich unterscheidende Strahlenflosser, z.B. Palaeoniscen (*Palaeoniscus*, *Rhadinichthys*, *Elonichthys*), die bereits Merkmale der späteren Strahlenflosser des Karbons aufweisen (Foss. Rec. 20: 47).

Sarcopterygii:

Lungenfische und „Quastenflosser“ (im früheren, eingeschränkten Sinne) sind im Karbon und U-Perm noch stark vertreten, aber nur mit 1/3 der Gattungsvielfalt des M/O-Devons; im O-Perm dann starker Rückgang (Erholung der Quastenflosser in der U-Trias). Quastenflosser sind mit den beiden Unterordnungen Osteolepiformes (M-Devon bis U-Perm, z.B. *Megalichthys*, U-Karbon bis U-Perm) und Coelacanthiformes (U-Devon bis rez.; *Coelacanthus* Karbon bis U-Trias) vertreten; die Porolepiformes (U- bis O-Devon) sind bereits erloschen. Lungenfische lebten im Süßwasser, die übrigen Quastenflosser (Tetrapodomorpha, Coelacanthen) im Flachwasser. Die Rhizodontida unter den Tetrapodomorpha stellten im U-Karbon riesige Raubfische; ein Kiefer aus Schottland lässt auf eine Gesamtlänge von 6 – 7 m schließen (*Rhizodus*).

In der Brustflosse von *Rhizodus hiberni* aus dem Vise artikuliert der Femur mit drei radialen Knochen – statt sonst wie bei Stammtetrapoden und Tetrapoden nur zwei (Radius und Ulna bzw. deren Vorläufer). Das Entwicklungsprogramm, das zu konstant zwei distalen Armknochen führt, war offenbar innerhalb der Stamm-Tetrapoden noch flexibel und ist erst später auf zwei Knochen fixiert worden (PNAS 115: 12005).

amph-amph ukar

(STAMM-)TETRAPODEN, „AMPHIBIEN“:

Rezent ca. 7000 Amphibienarten; da etwa wöchentlich eine neue Froschart entdeckt wird, hat die Anzahl der Amphibienarten inzwischen jene der Säugetiere überholt (Stand 2001). Nach älteren Angaben: 3800 Froschlurche Salientia, 360 Schwanzlurche Urodela, 160 Blindwühlen; rezent insgesamt 410 Gattungen, 37 Familien (Stand 1992).

Stand 2017 (je nach Datenbank): 6609 – 7621 Arten.

Im Tournai und unt. Vise waren Tetrapoden bis vor kurzem kaum bekannt (Romers Gap; inzwischen aber durch neue Funde aus Schottland widerlegt). Die ältesten karbonischen Funde stammen aus dem höheren Tournai von Horton Bluff, Nova Scotia; es handelt sich um stark fragmentierte Anthracosauria, die aber belegen, dass schon im oberen Tournai die Diversifizierung der Tetrapoden fortgeschritten war (s. Nat. 418, 36). Etwas jünger, aber noch ins obere Tournai, fällt *Pederpes* als frühester Vertreter der Whatcheeriiidae (Dumbarton). Die Whatcheeriiidae stellen die primitivste Familie der karbonischen Tetrapoden und vermitteln zwischen den Tetrapoden des obersten Devons und den höheren Formen. Sie sind auch noch im mittleren Vise (Middle Paddock) und höheren Vise (Delta Iowa) belegt.

Aus dem mittl. Vise stammt auch der älteste bekannte gondwanische Stammtetrapode, *Ossinodus pueri* (Queensland, Australien) aus der Verwandtschaft von *Pederpes* und *Whatcheeria*; juvenile Exemplare lebten primär aquatisch, adulte Exemplare waren weniger ans Wasser gebunden. Kladistisch stehen die drei genannten Taxa an der Basis der Kronengruppentetrapoden, eine Stufe über *Tulerpeton* (Palaeont. 47, 151).

Whatcheeridae waren ca. 1 m lang, kräftiger Unterkiefer, Zähne spitz und zurückgebogen; räuberische Lebensweise. Mischung aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen; fischartige Merkmale: Zähne auf dem Gaumenknochen sowie auf dem Coronoid im Unterkiefer; Seitenliniensystem; primitives Ilium auf dem Niveau von *Acanthostega*. Abgeleitete Merkmale: Schädel höher und schmaler als bei basalen Tetrapoden; Maxillare mit großem Fangzahn; Schädeloberfläche fein skulpturiert. Fuß mit 5 Zehen, die Hand scheint aber noch einen winzigen 6. Finger aufzuweisen! Älteste Tetrapoden, die (zumindest adult) eher an das Landleben als ans Schwimmen angepasst waren (BENTON 2007) (Details s.u.).

Abgesehen von den Anthracosaurierresten aus dem ob. Tournai von Horton Bluff setzen die anderen Gruppen der Tetrapoden dann frühestens im höheren Vise ein (Aistopoda, Adelogyrinidae).

Aus dem M-Vise Schottlands stammt *Casineria*, die den unbestrittenen Amnioten aus dem Westfal sehr nahe steht und bereits zu den Reptilomorpha gestellt wird, möglicherweise sogar der erste echte Amniot ist.

Zwischen dem mittl. Vise und unt. Namur belegen dagegen zahlreiche Funde, daß schon im unt. U-Karbon eine erhebliche Radiation und Diversifikation erfolgt sein muß, die lediglich mangels geeigneter Fundstellen nicht dokumentierbar ist. Im Gegensatz zu rez. Amphibien hatten die frühen Tetrapoden robuste Knochenskelette mit kräftigem Brustkorb, kräftige Gliedmaßen; einige Arten hatten harte Körperdecken aus Knochenpanzern oder Schuppen.

An der berühmtem ob. Vise-Fundstelle East Kirkton, Schottland (nach älteren Datierungen 338 MA) wurden Repräsentanten beider Hauptlinien (Kronengruppen) der Tetrapoden gefunden, einerseits der Amphibien (mit ihrer Basis in den Temnospondyli), andererseits der Amniota. Es fanden sich der älteste Temnospondyle, die beiden ältesten Anthracosaurier (abgesehen von den fragmentarischen Funden aus dem ob. Tournai von Nova Scotia), der Stammamniot *Westlothiana*, ein Aistopode sowie der früheste und basalste Loxommatide (=Baphetide) (*Eucritta*), der eine Merkmalskombination der Temnospondylen, Anthracosaurier und Baphetiden aufweist und damit darauf deutet, dass die Aufspaltung in die beiden Hauptlinien (Temnospondyli---Amphibien und Stamm-Amniota---Reptilien+Synapsiden) erst kurz zuvor, und nicht (wie früher angenommen) schon im Devon erfolgt sein muss. Insgesamt scheinen die Baphetiden dabei aber den Anthracosauriern relativ etwas näher zu stehen als den Temnospondyli, *Eucritta* steht aber nicht weit oberhalb dieser Dichotomie. Das Schädeldach ähnelt dem der Temnospondyli, der Gaumen dem der Anthracosaurier und die Orbita steht zwischen derjenigen der Loxommatiden und derjenigen der anderen Tetrapoden, wobei größere Exemplare eher loxommatidentypische, kleinere Orbitae haben. Schädel amphibienartig, Gaumen reptilartig, Augenöffnung erinnert an Baphetiden. Insgesamt spricht die Merkmalskombination für eine Mosaikentwicklung im Übergangsfeld Lissamphibia/Anthracosauria/Amniota, wie sie in ähnlicher Weise neuerdings für viele Gruppen (z.B. Rhipidistia/Tetrapoda; Coelurosauria/Vögel) beobachtet wird (s. O-Devon).

Sowohl Temnospondyli, Anthracosaurier und Baphetiden waren zunächst kleine bis mittelgroße terrestrische Formen; jede der drei Linien entwickelte sich dann später konvergent zueinander zu großen, aquatischen, die Kohlensäumpfe bewohnenden Fischfressern.

Tetrapoden des unt. U-Karbons (Tournai):

- a) Anthracosaurierreste aus dem ob. Tournai von Nova Scotia; sehr fragmentarisches Material
- b) *Pederpes*, ältester Vertreter der Whatcheeriidae, aus dem ob. Tournai von Dumbarton. Weitere Whatcheeriidae sind aus dem mittl. bis höheren Vise belegt (*Whatcheeria*). Bemerkenswert bei *Pederpes* sind die eindeutig fünfzehigen Füße mit fünf robusten Zehen, während an den Händen ein sehr kleiner Finger vorhanden ist; aus dem Fundmaterial ist nicht klar zu erkennen, wie viele Finger die Hand hat, die Kleinheit und Rudimentarität des sehr kleinen Fingers deutet aber auf Polydaktylie, d.h. dass es sich vermutlich um 5 voll entwickelte Finger und

einen kleinen, rudimentären Finger als Rest der Polydaktylie der devonischen Stamm-Tetrapoden handelte. Der Fuß unterscheidet sich deutlich vom paddelartigen Fuß der oberdevonischen Tetrapoden und entspricht dem späterer, stärker terrestrisch lebender karbonischer Formen (wie *Greerpeton*, *Silvanerpeton*, *Proterogyrinus*). Die letztgenannten weisen ebenso wie *Pederpes* bilateral und proximodistal asymmetrische Metatarsier auf, wobei diese Asymmetrie auf die Umgestaltung des Fußes von seiner seitlichen Orientierung als Paddelorgan zum nach vorn orientierten Lauffuß zurückgeführt wird. ***Pederpes* ist der älteste Tetrapode, bei dem die moderne Lauffußanatomie (nach vorn orientierter Fuß) nachgewiesen wurde**; alle anderen Tetrapoden mit derartigen Füßen sind strikt pentadaktyl. Es ist daher anzunehmen, dass *Pederpes* zumindest zeitweise terrestrisch lebte; er ist (von den schlecht erhaltenen Resten von Nova Scotia abgesehen) der älteste Tetrapode, der zumindest funktionell pentadaktyl ist und die Anfänge der Fortbewegung an Land belegt. Länge ca. 1 m, kurzbeiniger, großschädlicher Beutegreifer, krokodilähnlich. Seitenlinienorgan vorhanden, daher zumindest zeitweise wasserlebend. Fuß 5, Hand wahrscheinlich 5 + 1 Rudiment. Kladistisch stehen die Whatcheeridae unmittelbar oberhalb der devonischen Tetrapoden. Alter: Ivorian, 348 – 344 MA, Tournaisian Tn3c. *Casineria* und die East-Kirkton-Tetrapoden sind 10 bis 15 MA jünger. Die Fam. Whatcheeriidae wurde in die Tetrapodomorpha eingereiht. Als Familie repräsentierten sie einen intermediären Grad zwischen den devonischen Tetrapoden und den späteren Tetrapoden, sind dabei aber sonst recht unspezialisiert, d.h. ohne spezielle skelettale Affinitäten zu den „konservativen“ „Amphibien“ (Anthracosaurier, Temnospondyli), die später dominierend wurden. Noch größer sind die Diskrepanzen zu den kleinen, stärker spezialisierten Formen der Lepospondyli sowie frühen Vertretern der Linie zu den Amnioten. 10 MA trennen *Pederpes* von den ersten Aistopoden und 15 MA von *Casineria*. Whatcheeriiden sind aus Schottland, Nordamerika und Australien bekannt und lebten über einen Zeitraum von 15 MA (Nat. 417, 35 + 72).

Tetrapoden des ob. U-Karbons (M-Vise bis U-Namur) nach AHLBERG (1994): mind. 15 Fam., über 20 Gattungen [naA: 24 meist monospezifische Gattungen]; ergänzt 1999, u.a.:

a) *Crassigyrynus*: Vise bis Namur, rätselhaft, aalartig, Vorderbeine winzig, Wasserräuber, 1,3 m lang (naA 2 m); Fischfresser, große Augen, stromlinienförmiger Körper; möglicherweise letzter Vertreter der Stamm-Tetrapoden wie *Ichthyostega*, evtl. aber auch an der Basis der Anthracosauria stehend. Trotz des insgesamt primitiven Eindrucks weist er Merkmale auf, die ansonsten als anthracosauria-spezifisch gelten; möglicherweise ist er der primitivste Repräsentant der Linie zu den Amniota (was bedeuten würde, daß die Abzweigung der Amniota schon sehr früh, ggf. in der vorterrestrischen Phase erfolgt ist), vielleicht handelt es sich aber auch nur um eine alte Nebenlinie von *Acanthostega*, wobei die anthracosauriatypischen Merkmale konvergent entstanden; dann wäre *Crassigyrynus* nicht nur ein anatomisches, sondern auch ein ökologisches Relikt, da ja auch die Stamm-Tetrapoden aquatisch lebten. Evtl. besaß er sogar noch ein Spiraculum (Überbleibsel der vorderen Kiemenspalten). Wuchtiger Schädel mit Fangzähnen; die mächtigen Kiefer konnten große Fische packen. Eigene Familie Crassigyrynidae.

b) „**Anthracosauria**“ (paraphyl.): *Eoherpeton*, *Proterogyrynus*; darunter wasserlebende und landlebende Formen; der Stamm-Amniot *Westlothiana* beweist, daß die Radiation der Anthracosauria/Amniota bereits fortgeschritten war. Älteste Anthracosaurier sind aus dem M-Vise Australiens und Schottlands (*Silvanerpeton*, *Eldeceon*; East Kirkton) bekannt, sowie fragmentarische Reste aus dem ob. Tournai von Horton Bluff, Nova Scotia. Lt. BENTON (2007) sind die Anthracosauria bis zur U-Trias nachweisbar; paraphyletisch.

Proterogyrynus: U-Karbon, 1 m lang, kräftige Gliedmaßen für rasche Fortbewegung an Land, der abgeplattete Schwanz deutet aber auch auf ein gutes Schwimmvermögen. Spätere Anthracosauria wie *Pholiderpeton*

aus dem O-Karbon passten sich noch stärker ans Wasserleben an: kurze Gliedmaßen, hohe Schwanzflosse; langer, schlanker Körper.

- c1) *Westlothiana* wird neuerdings als Stamm-Amniot aufgefasst (s. Reptilomorpha) bzw. noch weiter basal ausgewiesen, gehört jedenfalls nicht zu den Reptilien, sondern zu den Reptilomorpha (Alter: 328,3 MA)
- c2) *Casineria kiddi* aus dem M-Vise, geringfügig älter als *Westlothiana* (s. Reptilomorpha), wird als möglicher Vorläufer der Amniota (Stamm-Amniot) interpretiert.

d-f) Vertreter der "echten Amphibien“:

d) **Colosteiden** (ab Meramecian, 340 – 333 MA) wie *Pholidogaster* (M-Vise), *Greererpeton*, *Deltaherpeton*. Colosteiden ebenfalls im M-Vise Australiens. (BRI: Tournai bis ob. Westfal); länglicher Körper; breiter Schwanz, kurze Gliedmaßen, Augen weit vorn, Schädel und Unterkiefer sehr flach, gut ausgebildetes Seitenlinienorgan.

Greererpeton: U-Karbon, 1,5 m; kurzer Hals, schlängelnde, aalartige Fortbewegung, kurze Beine mit fünf abstehenden Zehen; offene Kanäle an den Schädelseiten als primitives Merkmal (Seitenlinienorgan!).

e) **Temnospondyli** (darunter schon sehr fortschrittliche Formen, z.T. progressiver als einige oberkarbonische Temnospondyli und somit auf ein hohes Alter der Temnospondyli hinweisend); nachgewiesen ab Vise; ältester: *Balanerpeton* (Vise Schottlands; East Kirkton); fraglicher Temnospondyle im M-Vise Australiens. Dendrerpetontidae vom Vise bis ob. Westfal.

f) Im untersten Namur (das in Nordamerika noch dem U-Karbon zugeordnet wird) *Utaherpeton* als ältester **Microsauria**; außerdem im Vise Wirbel, die wahrsch. von Microsauriern stammen, sowie *Microsauria inc. sed.* aus dem Mississippian (Elvirian) von Illinois (J. Palaeont. 73, 908).

g) Vertreter systematisch unsicherer Gruppen:

Loxommatoidea = Baphetiden (*Loxomma*, *Spathicephalus*, *Megalocephalus*); primitivste Form, die nahe der Dichotomie Temnospondyli-Anthracosaurier steht: *Eucritta*.

Postkraniales Skelett bisher von keinem Baphetiden bekannt! Im Schädelskelett der Baphetiden Anzeichen für Seitenlinienkanäle.

Bei den Baphetiden finden sich in der Evolution der Wirbeltiere erstmals große Kaumuskeln an der Schädellinnenseite, die zur Oberfläche des Unterkiefers ziehen:

Adduktoren zum Kieferschluss und ein kleinerer Depressormuskel (hinter dem Kiefergelenk ansetzend) zur Kieferöffnung (bei den Fischen öffnete dagegen die mit dem Schultergürtel verbundene Basibranchialmuskulatur den Unterkiefer). (BENTON 2007)

Aistopoda (*Lethiscus*, schlangenähnlich, früher als erster Vertreter der "Lepospondyli" aufgefaßt, schon im M-Vise gleichzeitig mit *Casineria* nachweisbar); die Aistopoden hatten mehr als 80 Wirbel im Stammbereich, Beine fehlen völlig. Aistopoda = „Schlangenhurche“ (ohne Gliedmaßen!), Gesamtwirbelzahl bis 230, Länge 5 cm bis 1 m. U-Karbon bis U-Perm. Erhebliche Konvergenzen zu Schlangen in Aussehen und Lebensweise. Verlust oder Verschmelzung zahlreicher Knochen im Schnauzen- und Schädelbereich, wodurch der Schädel sehr beweglich wurde und die Kiefer weit geöffnet werden konnten. Evtl. Schwestergruppe der Adelospondyli.

Adelogyrinidae (ob. Vise bis unt. Namur), ad Adelospondyli; ad Lepospondyli. Langgestreckter Rumpf, Augen weit vorn liegend, Gliedmaßengürtel angelegt (*Adelogyrinus*, *Palaeomol-Gophis*)

Da die Differenzierung zwischen Labyrinthodontiern („labyrinthodonte Zahnstruktur wie abgeleitete Sarcopterygier; recht groß; Wirbel von mehreren Wirbelzentren gebildet“) und Lepospondyli („klein, spulenförmige Wirbel mit verschmolzenem Zentrum“) aus kladistischer Sicht nicht mehr akzeptabel ist, unterscheidet man heute folgende Gruppen:

- Stamm-Tetrapoden: *Ichthyostega*, *Acanthostega*, ?*Crassigyrinus*
- Stamm-Lissamphibia (Liss. umfassen z.B. moderne Amphibien, Microsauria, Colosteida, Temnospondyli) (=BATRACHOMORPHA)
- Stamm-Amnioten (Anthracosauria, *Westlothiana*, *Casineria*; naA werden nur *Westlothiana* und *Casineria* zu den Stamm-Amnioten gestellt, die Anthracosaurier stehen kladistisch tiefer (“REPTILOMORPHA“))
- Loxommatiden (Baphetiden): stehen nahe der Dichotomie Temnospondyli/Anthracosaurier, wohl etwas näher zu den Anthracosauriern.

Anstelle zwischen Labyrinthodontiern und Lepospondyli zu unterscheiden, differenziert man heute zwischen Batrachomorpha (die mit den rezenten Amphibien näher verwandt sind als mit den Reptilien) und Reptilomorpha (die mit den rezenten Amnioten näher verwandt sind als mit den rezenten Amphibien). Neuere Arbeiten (s. Nat. 453, 515) greifen aber die Einteilung in Temnospondyli und Lepospondyli wieder auf. Die Caecilia sollen danach auf die Lepospondyli zurückgehen (die den Reptilomorpha nahe stehen, bzw. die Reptilomorpha sind paraphyletisch in Bezug auf die Lepospondyli), die Batrachia (Salientia, Caudata) auf die Amphibamidae unter den Temnospondyli. Dies ist aber keinesfalls Konsens. In anderen Kladogrammen bilden alle modernen Amphibien ein Monophylum (**Kladogramm mit diphyletischer Ableitung der Lissamphibia - Caecilia von Lepospondyli, Batrachia von Temnospondyli** - s. „U-Perm“).

Von großer kladistischer Bedeutung ist der Bau der Wirbel: Sarcopterygierwirbel bestehen aus drei Komponenten: Pleurocentrum und Intercentrum umgeben die Unterseite der Chorda dorsalis; auf der Oberseite der Chorda sitzt ein Neuralbogen. Bei Reptilomorpha/Amniota wurde das Pleurocentrum zum dominierenden Element, bei Temnospondyli und Lissamphibia, aber auch *Eusthenopteron*, *Acanthostega* dagegen das Intercentrum. Bei „Anthracosauria“ (paraphyl.) sind Pleurocentrum und Intercentrum etwa gleichgroß, bei Seymouriamorpha wird das Intercentrum zu einem kleinen keilförmigen Knochenelement reduziert, bei den Amniota schließlich zu einem dünnen Plättchen (oder fehlt ganz). Bei den Temnospondyli vergrößerte sich dagegen das Intercentrum, während das Pleurocentrum zu einem kleinen Keil reduziert wurde (BENTON 2007).

CARROLL (2002; Nat. 417, 35) unterscheidet folgende Tetrapodengruppen auf Amphibienniveau im Karbon:

- a) Whatcheeriidae, *Crassigyrinus* und Baphetiden mit einer Morphologie, die intermediär zwischen derjenigen der devonischen Stammtetrapoden und den anderen frühen Tetrapoden steht
- b) Anthracosaurier und Temnospondyli als „konservative“ amphibische Linien, die später im Karbon und Perm und z.T. im frühen Mesozoikum dominierend wurden
- c) Stammamnioten, die zu den Amnioten führen
- d) Lepospondyle: Aistopoda (ab M-Vise), Adelogyrinidae (nur O-Vise), Acherontiscidae (nur U-Namur), Microsauria (?O-Vise, jedenfalls ab Mississippian), Nectridea (ab O-Namur/U-Westfal), Lysorophia (ab O-Westfal).

CARROLL lässt im Vise nur gelten: Whatcheeridae, *Crassigyrinus*, Aistopoda, Adelogyrinidae, fraglich Stamm-Amniota; Anthracosauria aber im ob. Tournai.

Kladogramm (CLACK 1992, Nat. 417, 72):

- *Eusthenopteron*
- *Acanthostega*
- *Ichthyostega*
- *Tulerpeton* (ergänzt nach Palaeont. 47, 151)
- Whatcheeriidae (*Whatcheeria*, *Pederpes*; *Ossinodus*) (Ob. Tournai bis ob. Vise)
- *Crassigyrinus* (O-Vise, U-Namur)
- *Eoherpeton* (ad «Anthracosauria »)
- Anthracosauria (*Proterogyrinus*, *Pholiderpeton*, *Silvanerpeton*=M-Vise)
- *Gephyrostegus* (ad « Anthracosauria »)
- *Westlothiana* + (*Ptyonius* + *Saxonerpeton* + *Adelogyrinus* + *Microbrachis*)
- *Seymouria*
- *Balanerpeton*=Vise + *Dendrerpeton*=ob.Oberkarbon (ad Temnospondyli)
- *Greererpeton*=Vise + *Caerorhachis*
- ab jetzt: Baphetiden
- *Eucritta*=O-Vise
- *Loxomma*=O-Vise
- *Megalocephalus* + *Baphetes*

TOLWP (modifiziert, erweitert) :

- *Eusthenopteron*
- *Elginerpeton*
- *Ventastega* + *Metaxygnathus*
- *Acanthostega*
- *Ichthyostega*
- *Hynnerpeton*
- *Tulerpeton*
- *Crassigyrinus* (O-Vise, U-Namur)
- Loxommatidae (*Loxomma*, *Baphetes*, *Spathicephalus*, *Megalocephalus*)
- Colosteidae (Tournai bis ob. Westfal)
- Temnospondyli (Vise bis U-Kreide)
- interne Kladistik:
- Edopidae + Cochleosauridae
- *Dendrerpeton* (Dendrerpetontidae: Vise bis ob. Westfal)
- Dissorophoidae (U-Perm bis U-Trias)
- Eryopidae + Zatrachydidae
- Dvinosauria (z.B. *Tupilakosaurus*, U-Trias)
- Archegosauridae + Stereospondyli
- (die Stereospondyli führen lt. PNAS 114:E5389 zu den Blindwühlen)
- Whatcheeriidae (*Whatcheeria*, *Pederpes*; *Ossinodus*) (Ob. Tournai bis ob. Vise)
- Gephyrostegidae (ad “Anthracosauroidea”)
- Embolomeri (ad “Anthracosauroidea”)
- Seymouriamorpha (U-Perm bis O-Perm, 7 Gatt.: *Urumqia*, *Kotlassia*, *Utegenia*, *Discosauriscus*, *Seymouria*, *Ariekanerpeton*, *Spinarerpeton*)

- *Westlothiana* (ob. Vise)
- Dichotomie:
- a) Amphibia: --- Aistopoda + Adelogyrinidae
 - Nectridea
 - Microsauria
 - Lysorophia
 - moderne Amphibien
- b) --- Anthracosauria (*Proterogyrinus*, *Pholiderpeton*, *Silvanerpeton*=M-Vise)
 - *Solenodonsaurus janeschi* (Westfal D)
 - Diadectomorpha
 - Amniota (ab Westfal B)

Supertree (zusammengesetzt aus mehreren Einzelstammbäumen) nach RUTA et al. (Proc. R. Soc. Lond. B. 270, 2507-2516, 2003):

- Eusthenopteron
- Panderichthys
- Elpistostege (evtl. umgekehrte Reihenfolge: Livoniana / Elpistostege)
- Livoniana
- Elginerpeton + Obruchevichthys
- Ventastega
- Metaxygnathus (evtl. Ventastega + Metaxygnathus)
- Acanthostega
- Ichthyostega
- Hynerpeton
- Tulerpeton
- Pederpes + Whatcheeria = Whatcheeriidae
- Crassigyrinus

 bis hier herrscht – mit Ausnahme der beiden angegebenen möglichen Abweichungen – ein guter Konsens, egal, ob man die zugrunde liegenden Clades gleichrangig oder gewichtet einbringt; ab jetzt nur gewichtet:

- Colosteiden + Greererpeton
- Baphetiden
- AB JETZT: KRONENGRUPPENTETRAPODEN
- Dichotomie I / II

I: --- Caerorhachis

Dichotomie:

- a) --- Gephyrostegiden + (Eoherpetoniden + Embolomeres) (“Anthracosaurier“)
 - Seymouriamorpha
 - **Kronenamnioten I** (s.u.**)
 - “Diadectomorpha”
 - **Kronenamnioten II** (s.u.**)
- b) --- “Microbrachomorphe”
 - „Tuditanomorphe“
 - „Microbrachomorphe”
 - “Tuditanomorphe”
 - Adelospondyle
 - Aistopoda

- Lysorophia
- Nectridea z.B. *Diplocaulus*

- II. --- Edopoiden z.B. Edops
- Trimerorhachoiden z.B. *Dvinosaurus*, *Balanerpeton*, *Dendrerpeton*
 - Eryopoiden + („Dissorophoiden“ + **Kronen-Lissamphibia***) (Diss.: O-Karb.– O-Perm)
 - „Archegosauroiden“ z.B. *Sclerocephalus*
 - Rhinesuchiden
 - Mastodontosauroiden + (Metoposauroiden + Trematosauroiden)
 - Rhytidosteidae
 - Chigutisauridae z.B. *Siderops*
 - Plagiosauridae
 - Brachyopidae z.B. *Brachyops*, *Batrachosaurus*

*** Kronen-Lissamphibia:**

- *Eocaecilia*
- *Albanerpeton* + *Celtdens*
- *Triadobatrachus*
- *Karaurus* + *Valdotriton*

**** Linie zu den Amnioten:**

- Seymouriamorpha
- *Casineria* („Kronenamnioten I“)
- *Westlothiana* (,,)
- *Ophiacodon* (,,) --- **SYNAPSIDA**
- *Diadectes* + *Limnoscelis* (ad „Diadectomorpha“)
- *Captorhinus*
- *Paleothyris*
- *Tseajaia* (ad « Diadectomorpha »)
- *Eocaptorhinus* (« Kronenamnioten II »)
- *Petrolacosaurus* --- **DIAPSIDA**

Kladogramm der basalen Tetrapoden und Amphibien nach BENTON (2007):

- *Ichthyostega/Acanthostega* (nicht aufgelöst)
- Colosteidae (U- bis O-Karbon)
- *Crassigyrinus* (ob. U-Karbon)
- Whatcheeridae (ob. Tournai bis ob. Vise)
- Baphetidae (U- bis O-Karbon)
- Dichotomie in
 - a) Batrachomorpha (führen zu den Lissamphibia)*
 - b) Lepospondyli + Reptilomorpha**

*** Batrachomorpha:**

- basale „Temnospondyli“: --- Archegosauroidea (UP – OP)
- Rhinesuchidae (OP)
- Dvinosauria (OP – UT) (inkl. Tupilakosauridae)
- Capitosauria (PTG bis U-Kreide)

- Trematosauria (U- bis O-Trias)
- *Dendrerpeton* (höheres U-Karbon; ad “Temnospondyli”)
- ab jetzt: EUSKELIA
- Eryopidae (M-Karbon bis UP; ad “Temnospondyli”)
- Dissorophidae (M-Karbon bis OP; ad “Temnospondyli”)
- “Branchiosauridae” (O-Karbon bis U-Perm; ad “Temnospondyli”)
- Amphibamidae (M-Karbon bis U-Perm; ad “Temnospondyli”)
- ab jetzt: **LISSAMPHIBIA:**
- Albanerpetontidae (ab Bathon bis unt. Pliozän)***
- **Gymnophiona (=Caecilia, =Apoda)** (ab Lias)*** §
- ab jetzt: BATRACHIA:
- **Urodela** (ab Dogger) + **Anura** (ab U-Trias)

** Linie der Lepospondyli + Reptilomorpha:

- Lepospondyli = Microsauria + (Nectridea + Aistopoda) (jeweils M-Karbon bis UP) §
- ab jetzt: **REPTILOMORPHA:**
- Anthracosauria (M-Karbon bis U-Trias)
- ab jetzt: BATRACHOSAURIA:
- Seymouriamorpha (O-Karbon bis UP)
- Diadectomorpha (O-Karbon bis OP)
- **AMNIOTA**

*** in einem anderen Kladogramm von BENTON stehen die Gymnophiona eine Stufe unterhalb der Albanerpetontidae

§ lt. Nat. 453, 515 (Beschreibung von *Gerobatrachus*) sollen die Caecilia aus der Gruppe der Lepospondyli abstammen

Diskussion des Kladogramms von BENTON:

Basal stehen Stammgruppentetrapoden wie Colosteidae, Crassigyrinidae, Whatcheeridae, Baphetidae. Darauf folgt die Kronengruppe der Tetrapoden mit der Dichotomie in (a) die batrachomorphe Linie, die über die paraphyletischen Temnospondyli zu den modernen Lissamphibia führt, und (b) die Linie zu den Amniota, von der zunächst die monophyletischen Lepospondyli (Microsauria, Nectridea, Aistopoda) abzweigen; es folgen dann die Reptilomorpha (zunächst „Anthracosauria“, dann Seymouriamorpha, schließlich die Diadectomorpha als Außengruppe der Amniota).

Lissamphibia stehen damit nicht in Bezug zu den Lepospondyli (wie früher angenommen); die Lepospondyli sind nachkommenlos ausgestorben und die Schwestergruppe der Reptilomorpha.

Batrachomorpha (=“Temnospondyli“ + **Lissamphibia**) besitzen flache Schädel, ein verschmolzenes Schädeldach; keine Kinetik des Schädels in der Wangenregion. Alle Batrachomorpha haben nur 4 Finger!

Zusammenfassende Geschichte der frühen Tetrapoden:

1. Die Tetrapoden des Famenne sind (mit Ausnahme wohl von *Tulerpeton*, naA auch bzw. besonders *Hynerpeton*) primitiver und mehr mit dem Wasserleben assoziiert als bisher vermutet; nur *Tulerpeton* aus dem obersten Famenne erscheint fortgeschrittener und terrestrischer.
2. Aus dem unt. Tournai (unt. U-Karbon) sind keine aussagekräftigen Funde bekannt, jedoch muß in dieser Zeit der eigentliche Übergang vom Wasser- zum Landleben erfolgt sein --- gemeinsam mit der Radiation der Tetrapoden, denn ab dem mittl. Vise waren bereits alle wichtigen Gruppen vertreten.
3. Im höheren Tournai stark fragmentierte Reste von Anthracosauriern sowie mit *Pederpes* ein erster Vertreter der Whatcheeriidae (O-Tournai bis O-Vise), die ein Übergangsstadium zwischen devonischen Tetrapoden und den späteren Tetrapoden darstellen, aber ohne spezielle Affinitäten zu einer bestimmten Tetrapodengruppe. Erstmals zumindest funktionelle Pentadaktylie; die Hände und Füße sind auf die Fortbewegung an Land ausgerichtet und nach vorn orientiert und haben nicht mehr die Paddelbeinfunktion der oberdevonischen Tetrapoden.
4. Ab mittl. Vise fossil nachweisbar waren Tetrapoden bereits weiter entwickelt als bisher angenommen; die Diversität und Reife der oberkarbonischen Formen war bereits im Vise erreicht; einerseits gab es Gruppen, die schon zu den Lissamphibia überleiten (z.B. fortgeschrittene Temnospondyli), Lepospondyli (Microsauria), andererseits bereits Reptilomorpha wie Anthracosauria und bereits über dieses Stadium hinaus entwickelte Formen ("Post-Anthracosauria": „Stamm-Amnioten“: *Westlothiana*, *Casineria*). Microsauria gelten nicht mehr als mögliche Vorfahren der Molche und Salamander. Das Vorkommen von Microsauriern im Vise ist aber nicht allseits anerkannt; sicher dagegen Aistopoda und Adelogyrinidae aus der Gruppe der Lepospondylen. Microsauria stellen nach neuen Erkenntnissen kein Monophylum.

Alle Tetrapoden des U-Karbons waren karnivor, z.T. Insektenfresser. **Vor dem Stefan ist kein einziger herbivorer Tetrapode bekannt.** Offenbar hatten Tetrapoden ähnliche Probleme wie die Insekten und benötigten lange Zeit, bis sie die Fähigkeit zur Nutzung der Landpflanzen erlangten. Obwohl Temnospondyli, Anthracosaurier und Baphetiden zunächst kleine bis mittelgroße terrestrische Tiere waren, entwickelten sie später größere, fischfressende, aquatische Formen in Kohlesümpfen.

Die Dichotomie zwischen den Linien zu den Synapsiden und Diapsiden wird auf 338 – 310 MA, also in das mittl. Karbon datiert.

Familien der „Amphibien“ (ohne Reptilomorpha), die im U-Karbon erschienen (BRI) (außer monotypische Familien):

- Ophiderpetonidae: Vise bis ob. Stefan (Süßwasser, terrestrisch; Europa)
- Colosteidae: Tournai bis ob. Westfal (Süßwasser; Europa. Nordamerika)
- Adelogyrinidae: Vise bis unt. Namur (Süßwasser; Europa)
- Dendrerpetontidae: Vise bis ob. Westfal (terrestrisch; Europa. Nordamerika)

Neues Kladogramm basaler Tetrapoden (2017):

Im Jahr 2017 ergaben Micro-CT-Untersuchungen von *Lethiscus stocki* aus dem unteren Vise überraschend, dass dieses Taxon sehr basal innerhalb der Tetrapoden steht, unterhalb von *Pederpes* und *Whatcheeria*. Dies führte zu einer grundlegenden Umgestaltung des Kladogramms der frühen Tetrapoden:

- *Eusthenopteron* (OD)
- *Panderichthys* (OD)
- *Tiktaalik* (OD)
- *Ventostega* (OD)
- *Ymeria* (oOD)
- *Ichthyostega* (oOD)
- *Acanthostega* (oOD)
- *Lethiscus* (uVise) + *Coloraderpeton* (oPenn)
- *Whatcheeria* (uVise) + *Pederpes* (uVise)
- *Crassigyrinus* (oVise, Serpk)
- *Greererpeton* (Serp)
- *Proterogyrinus* (Serp) + *Archeria* (Penns., Cisuralian)
- *Eucritta* (oVise) + *Baphetes* (Serp., uPenns.)
- **Linie zu den Lissamphibia***
- Ab jetzt: STAMM-AMNIOTA**
- *Seymouria* (Cisuralian)
- *Limnoscelis* (oPenns., uCisur)
- Ab jetzt: AMNIOTA**
- **Synapsida** (ab uPenns.)
- *Captorhinus* (oCisur) + **Diapsida** (ab uPenns.)
- *Ophistodontosaurus* (oCisur)
- Ab jetzt: RECUMBIROSTRA
- Ostodolepidae (oCisur)
- Rhynchonikidae (oCisur)
- Gymnarthridae (uPenn – oCisur)
- Brachystelechidae (uPenn – oCisur) + Lysorophia (uPenn – oCisur)

* Linie zu den Lissamphibia:

- *Edops* (oPenn) + *Eryops* (oPenn, Cisur)
- *Dendrerpeton* (uPenn) + *Balanerpeton* (oVise)
- Trematopidae (Penn, Cisur)
- Branchiosauridae (oPenn, Cisur)
- *Eoscopus* (oPenn)
- *Platyrrhinops* (mPenn)
- *Tersomius* (uCisur)
- *Doleserpeton* (oCisur)
- *Amphibamus* (uPenn)
- *Gerobatrachus* (mCisur) + **Lissamphibia**

Serp: Serpukhovian = unt. Namur; Penn = Pennsylvanian; Cisur = Cisuralian)

Mikro-CT-Untersuchungen des einzigen Schädels des Aistopoden *Lethiscus* zeigten eine sehr primitive kraniale Morphologie, wie sie sich in ähnlicher Weise auch in dem wesentlich jüngeren Aistopoden *Coloraderpeton* findet.

Lethiscus fällt ebenso wie *Whatcheeria* und *Pederpes* zeitlich in „Romers Gap“ (Tournai bis mittleres Vise).

Aistopoda gehören daher zur Stammlinie der Tetrapoden und stehen noch unterhalb der Dichotomie in Lissamphibia und Amniota. Die lange Geistlinie für Stammamnioten und Stammamphibien entfällt damit; die grundlegende Dichotomie zwischen Amnioten und Lissamphibia fällt ins Vise. *Balanerpeton* aus dem oberen Vise steht auf der Linie zu den Lissamphibia und damit oberhalb dieser Dichotomie.

Recumbirostra (Microbrachidae, Pantylidae, Gymnarthridae, Ostodolepidae, Goniorhynchidae, Brachystelechidae) und Lysorophia erwiesen sich als Amniota, konkret als Schwestergruppe der Linie zu (*Captorhinus* + Diapsida). Dies erklärt auch, warum es früher schwierig war, Recumbirostra von frühen Eureptilien abzugrenzen.

Die Monophylie der Lepospondyli ist daher nicht aufrechtzuerhalten. Die Gehirnkapsel der Aistopoda ist abweichend organisiert als in anderen „Lepospondyli“ und entspricht derjenigen von Stamm-Tetrapoden des Devons.

„Lepospondyli“ stellen damit keine Diversifikation auf Ebene von Stamm-Amnioten; es handelt sich um eine paraphyletische Gruppe kleiner Tetrapoden, die konvergent verschiedene Merkmale der Schädelanatomie und des achsialen Skeletts vereinfachten. Die „Lepospondyli“ zerfallen damit einerseits in die Aistopoden als basale Stamm-Tetrapoden, während eine andere Linie der „Lepospondyli“ (die Recumbirostra) zu den Amnioten gehört.

Die Untersuchung der neurokranialen Anatomie ist im Kontext der Phylogenie der frühen Tetrapoden von großer Bedeutung, um Fehlschlüsse zu vermeiden. Der morphologisch recht konservative *Crassigyrinus* (basaler Stammtetrapode mit reduzierten Beinen) und *Spathicephalus* (O-Vise; ein Baphetoide mit extrem breitem Schädel) stellen die am stärksten spezialisierten Stammtetrapoden.

Der Aistopode *Lethiscus* aus dem unteren Vise belegt, dass sich extrem kleine Körpergröße bereits in der Stammgruppe der Tetrapoden etablierte. Auch der komplette Verlust von Beinen und die Verlängerung der präsakralen und kaudalen Wirbel erfolgten sehr schnell, nachdem die Tetrapoden das Land besiedelt hatten. Der hochgradig gefensterter Schädel von *Lethiscus* zeigt eine Spezialisierung, die sich erst wieder im O-Karbon und Perm findet: eine so starke Reduktion des dermalen Schädel skeletts findet sich sonst nur bei Recumbirostra und Amnioten.

Die Identifizierung des Aistopoden *Lethiscus* als Stamm-Tetrapode hat auch Konsequenzen für die Kalibrierung molekularer Uhren. Kalibrierungspunkte für die Tetrapoden-Kronengruppe stellen nun die Stamm-Lissamphibie *Balanerpeton* und der Stamm-Amniote *Westlothiana*, beide aus dem obersten Vise von East Kirkton (332,9 – 330,9 MA).

Trotz seines konservativen Körperbauplans belegt *Lethiscus*, dass bereits die frühen Tetrapoden eine breite funktionelle und ökologische Diversität aufwiesen. (Nat. 546: 642).

rept-rept ukar

REPTILOMORPHA (bis M-Trias):

a) Anthracosauria: s.o.

b) *Westlothiana curryi* (O-Vise; 20 cm lang, nach älteren Datierungen 338 MA alt, Schottland) als möglicher Amniotenvorfahr; sicher in allen Lebensstadien landlebend, allerdings mit Merkmalen an Schädel und Extremitäten, die noch an Amphibien erinnern. *Westlothiana* ist 38 MA älter als *Hylonomus*, das älteste Reptil i.e.S.. *Westlothiana* wurde aber innerhalb des Amniotenstammes inzwischen tiefer gruppiert (Stamm-Amniot i.e.S.), steht aber wohl schon oberhalb der Anthracosaurier (die nicht mehr als Stamm-Amnioten im engeren Sinne gelten). Am Knöchel und Rachen Merkmale, die eher für primitive Tetrapoden charakteristisch sind.

Insgesamt gelten als Vorfahren der Reptilien kleine echsenähnliche Amphibien, die dazu übergingen, ihren Laich an Land abzulegen ("zu verstecken"), wo er vor Laichfressern sicherer war als im Wasser; auch heute haben noch einige Amphibienarten diese Gewohnheit.

c) *Casineria*: 1999 wurde dann aus geringfügig älteren Schichten Schottlands (M-Vise, nach älteren Datierungen ca. 340 MA) die 15 cm lange *Casineria* beschrieben, ein kleiner, hochgradig verknöchertes, voll terrestrisch adaptierter amniotenähnlicher Tetrapode; gleichzeitig erster ganz sicherer Nachweis der Pentadaktylie (vgl. *Pederpes*, ob. Tournai). **Bänder an den Phalangen, die von Nicht-Amnioten nicht bekannt sind, deuten auf die Fähigkeit zum Greifen.** Die Entstehung einer pentadaktylen, mit Bändern versehenen Greifhand kann also maximal 20 MA gedauert haben. ***Casineria* ist das älteste Wirbeltier, das vollständig an das Leben an Land angepasst ist.** Die fünfstrahlige Vorderextremität diente dazu, den Körper vom Boden abzustützen. Das Oberarmbein hatte einen schlanken Schaft und das obere und untere Gelenkende waren um 90 Grad gedreht; dieses Ausmaß der Torsion ähnelt *Westlothiana* und frühen Amnioten.

Wie bei *Westlothiana* und Amnioten nimmt der Entepicondylus (Ursprung für die Beugermuskeln am Vorderarm) nur noch etwa ein Drittel der Länge des Oberarmbeins ein. Die Reduktion des Epicondylus (= Verlagerung der Muskelansatzstellen nach oben) und die Torsion stehen im Zusammenhang mit dem Übergang zum Landleben, bei dem das Humerus eine tragende Funktion übernimmt. Die Krallen der fünf Finger sind wie bei vielen frühen Amnioten nach unten gebogen.

Phylogenetisch steht *Casineria* unstrittigen Amnioten des Westfals nahe. Auch wenn die Kladistik nicht sehr robust ist, steht *Casineria* nicht nur insgesamt auf dem Amniotenstamm, sondern wird innerhalb der echten Amnioten des Westfals positioniert. ***Casineria* könnte daher der früheste echte Amniot sein** und geht dann nicht nur den bisher bekannten echten Amnioten aus dem Westfal B, sondern auch dem frühesten bisher bekannten Stamm-Amnioten *Westlothiana* voraus.

Casineria ist mit einer Länge (ohne Schwanz) von 85 mm der kleinste aller bekannten unterkarbonischen Tetrapoden, und im Oberkarbon gibt es lediglich einige lepospondyle Gruppen mit kleineren Vertretern im Laufe des Westfal. Dies steht im Einklang mit früheren Annahmen, eine Verkleinerung (< 10 cm Länge, ohne Schwanz gemessen) sei der erste kritische Schritt in der Entstehung der Amnioten*.

Die Amnioten müssen also schon im frühen Unterkarbon im Rahmen der ersten großen Radiation der Tetrapoden als separate Linie entstanden sein. Die familiäre Zuordnung von *Casineria* ist unklar, sie wird aber zu den Reptilomorpha gestellt.

Zu den Reptilomorpha werden ansonsten folgende Tetrapodengruppen gezählt:

--- Embolomeri = Anthracosauroidae

- Gephyrostegida
- Seymouriamorpha
- Diadectomorpha (O-Karbon bis O-Perm)
- Chroniosuchia.

Nach neuesten Angaben (Natwiss. 91, 589, anno 2004) überlebten die Chroniosuchia (als letzte Reptilomorpha) die PTG und erloschen erst in der ob. M-Trias (Chroniosuchia: O-Perm bis M-Trias). Fam. Chroniosuchidae im Tatarian (BRI).

Familien der Reptilomorpha, die im U-Karbon erschienen (BRI):

Eoherpetontidae: Vise bis unt. Namur (terrestrisch, Europa) (ad Anthracosaurier)
 Proterogyrinidae: Vise bis unt. Namur (Süßwasser; Nordamerika) (ad Anthracosaurier)

*** Gemeinsame Merkmale von Amnioten (als Voraussetzungen für ein Landleben):**

- typisches Amniotenei mit drei Membranen (Amnion, Chorion, Allantois), größerem Dottersack als bei Nicht-Amnioten
- Eizahn zum Öffnen der hartschaligen Eier
- innere Befruchtung (Penis), Verlust eines freilebenden Larvenstadiums; Fähigkeit zum Vergraben der Eier
- relativ wasserundurchlässige Haut zur Minimierung von Wasserverlusten
- hornige Fuß-/Fingernägel, z.B. zum Graben von Bauten, in die sich kleine Tiere während der Tageshitze zurückziehen können (als Schutz vor Austrocknung)
- rückresorbierende Funktion innerer Organe, z.B. Zunahme der Dichte der Nierentubuli (zum Zwecke verbesserter Wasserrückresorption), langer wasserresorbierender Darm
- Tränendrüsen usw., die das Auge befeuchten (und dabei antibakterielle Substanzen sezernieren); Nickhaut („3. Augenlid“) als weiterer Schutz gegen Austrocknung des Auges
- verbesserte Koordination und Agilität der Fortbewegung durch Zunahme der Rezeptoren, die die Muskelspannung kontrollieren; durch vergrößerte Lungen; durch kompletten Verlust des Seitenlinienorgansystems

Diese Merkmale sind allerdings üblicherweise nicht an Fossilien feststellbar; osteologische Merkmale der Amniota sind: mindestens zwei Paare (statt 1 Paar) Sacralrippen; Astragalus-Knochen vorhanden; paarige 11. und 12. Hirnnerven in den Schädel integriert (Amphibien: nur 10 paarige Hirnnerven).

Frühe Tetrapoden als Wasserräuber?

Untersuchungen der Kieferanatomie von 97 Gattungen von Tetrapodomorpha und Tetrapoden aus dem Zeitraum zwischen 416 und 295 MA deuten darauf, **dass sich Tetrapoden in den ersten 80 MA ihrer Entwicklung eher noch wie Fische ernährten**. Die Anatomie der Kiefer blieb lange fischähnlich (verlängerte, aber schwache Kiefer) und veränderte sich erst nach den anderen großen morphologischen Anpassungen ans Landleben; erst nach 80 MA wurden die Kiefer kürzer und massiver. Erst diese kräftigeren Kiefer ermöglichten Herbivorie – eine mögliche Erklärung für die lange Verzögerung, bis herbivore Tetrapodengruppen auftraten. Fische saugen Nahrung in der Regel ein und schlucken sie dann. Auch frühe Tetrapoden hatten noch fischartige Münder. An Land konnten sie aber keine Nahrung einsaugen – dazu hätten sie den Mund mindestens 28 x schneller öffnen müssen als unter Wasser, um den notwendigen Sog zu erzeugen.

Ein zweites Problem ist das Schlucken. Moderne terrestrische Tetrapoden nutzen dazu die Zunge. Schlammpringer haben das Problem gelöst, indem sie Wasser in ihrem Mund mit aufs Land

bringen, bevor sie dort nach Nahrung suchen. Wenn sie dann Beute greifen, spucken sie das Wasser aus und saugen dann das ausgespuckte Wasser mit der Beute zusammen zurück – sie jagen also immer mit einem Mund voll Wasser und durchbrechen damit nicht das Prinzip der fischtypischen saugenden Nahrungsaufnahme. Den frühen Tetrapoden fehlen anatomische Hinweise auf ein so komplexes Verhalten; auf jeden Fall hatten sie über lange Zeit große Schwierigkeiten, an Land Beute zu fangen, und jagten möglicherweise überwiegend oder nur im Wasser. (Eigene Anmerkung: diente die Eroberung des Landes primär anderen Zwecken als dem Nahrungserwerb?) (Sci. 339: 390).

Concestor 17 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Amniota einerseits und der Amphibien andererseits und damit der letzte gemeinsame Vorfahr aller rezenten Tetrapoden; er lebte vor 340 MA bzw. 175 Mio. Generationen im U-Karbon. Er dürfte äußerlich einem Salamander geähnelt und in feuchter Umgebung gelebt haben.

okar-okar

**OBERKARBON (amerikanisch: 323 - 299 MA)
deutsch: 331 bis 299 MA)**

(SILES)

PENNSYLVANIAN: 323,2 +- 0,4 MA bis 298,9 +- 0,2 MA

O-KARBON

(ab Basis Namur A): 330,9 +- 0,2 MA bis 298,9 +- 0,2 MA

SERPUKHOVIAN = unt. Namur:

330,9 +- 0,2 MA bis 323,2 +- 0,4 MA

BASHKIRIAN = ob. Namur und unt. Westfal:

323,2 +- 0,4 MA bis 315,2 +- 0,2 MA
MOSCOVIAN = ob. Westfal:
315,2 +- 0,2 MA bis 307,0 +- 0,1 MA
KASIMOVIAN = unt. Stefan:
307,0 +- 0,1 MA bis 303,7 +- 0,1 MA
GZHELIAN (GZELIAN) = ob. Stefan:
303,7 +- 0,1 MA bis 298,9 +- 0,2 MA

Allgemein: O₂-Gehalt der Atmosphäre wahrsch. ca. 35 % (im O-Perm nur noch ca. 15 %, rez. 21 %). Der höhere O₂-Gehalt ermöglichte Riesenformen diffusionsabhängiger Tiere, z.B. Insekten (Protodonata, Flügelspannweite bis 73 cm; Ephemeroptera, 9 - 20 cm; Palaeodictyoptera bis 43 cm; Diplura, Thysanura), Diplopoda, Arthropleurida, Skorpione, Spinnen. Bei rez. O₂-Gehalt würde das Trachealsystem von *Meganeura* nicht ausreichen, um Fliegen zu ermöglichen (Tracheen: System verzweigter Chitinröhren, die sich an der Körperoberfläche in Form kleinerer Schlitze = Stigmata öffnen). Der Thorax von *Meganeura* hatte einen Durchmesser von 2,8 cm, derjenige der größten rez. Libellen von 1 cm. Außerdem erleichterte die erhöhte Dichte der Luft den Insektenflug und spielte möglicherweise bei der Akquisition der Flugfähigkeit eine erhebliche Rolle, da flügelähnliche Strukturen zunächst evtl. nur zur verbesserten Fortbewegung (um Räubern zu entgehen) entwickelt wurden. Die Größenzunahme der Insekten, die nur wegen des hohen Sauerstoffgehaltes möglich wurde, diente wohl dem Zweck, Beutegreifern zu entgehen.

Versuche mit *Drosophila melanogaster* zeigten im Falle einer Hyperoxie (> 21 % O₂) eine Größenzunahme über mehrere Generationen; bei Hypoxie nahm die Körper- und Zellgröße ab. Bei gleicher Körpergröße sinkt mit steigendem Sauerstoffgehalt der Durchmesser der Tracheen (und umgekehrt). Auch junge Forellen wachsen bei erhöhtem Sauerstoffgehalt (38 %) stärker. Die Größe der Alligatoren ist abhängig vom Sauerstoffgehalt während der Embryonalentwicklung; im untersuchten Bereich zwischen 16 und 35 % (entspricht etwa der Spanne der Sauerstoffkonzentration während des Phanerozoikums) nahmen Körpergröße, Wachstumsgeschwindigkeit und Knochendichte bis zu einem Optimum bei 27 % zu; bei höheren Sauerstoffgehalten traten in größerem Umfang negative Effekte auf, die Mortalität nahm zu (Sci. 316, 557).

Der hohe Sauerstoffgehalt führte auch dazu, dass die Luft dichter wurde; der Auftrieb verbesserte sich; Flügel einer bestimmten Größe konnten daher mehr Gewicht tragen als heutzutage.

Die globale Hyperoxie dürfte auch die Radiation der Landwirbeltiere erleichtert haben, zumal diese relativ groß und oftmals stark gepanzert waren, so daß die Hautatmung eingeschränkt war und eine effektive Lungenatmung vonnöten war. Diffusionsatmende Wassertiere erreichten ebenfalls Riesenformen (Brachiopode *Gigantoproductus* 30 cm); Süßwassereurypteriden bis 1,6 m.

Neben verschiedenen Arthropodengruppen, die im Karbopern Gigantismus entwickelten, nahm auch bei primitiven reptilähnlichen Tetrapoden und ihren Abkömmlingen die Körpergröße zu. Der erhöhte Sauerstoffgehalt verstärkte die Diffusion von Sauerstoff durch die Eischalen der Vertebraten [daneben wird auch die Zunahme der Körpergröße der Säugetiere im Tertiär mit steigendem Sauerstoffgehalt korreliert, wobei allerdings der zugrunde liegende Mechanismus noch unklar ist] (Sci. 316, 557).

Die Hyperoxie erleichterte auch die (O₂-abhängige) Ligninbildung und ermöglichte die Holzbildung in Pflanzenklassen, die heute kein Holz mehr bilden. Die hohe Stabilität der Stämme war auch deshalb erforderlich, da die höhere Luftdichte zu erhöhten Belastungen durch Wind führte. Andererseits hatten aber viele der Bäume nur einen weichen Holzkern, so dass sie bei den starken Stürmen umknickten, nur die Stümpfe blieben stehen.

Dabei ist die Hyperoxie des Karboperms ihrerseits die Folge der Evolution der großen Landpflanzen und dabei speziell der Ligninbildung; Lignin ist eine biologisch schwierig abzubauen Substanz; die massive Ablagerung von Lignin und anderen Pflanzenprodukten zwischen 360 und 260 MA führte zum Entzug von großen Mengen organischen Kohlenstoffs aus dem Kreislauf (und damit O₂-Anstieg). Der starke Abfall des Sauerstoffgehaltes um die PTG herum wird dagegen mit einer massiven Verminderung von Wald- und Sumpfhabitaten in Verbindung gebracht; es wurde nur noch wenig Kohlenstoff dem Kreislauf entzogen, der Sauerstoffgehalt sank ab. Neben der PTG gehen aber auch die oberdevonische Extinktion und die Trias-Jura-Extinktion mit fallenden Sauerstoffgehalten, überlagert von globaler Erwärmung durch Treibhausgase einher. Nach derartigen Extinktionen entwickeln sich dann oftmals veränderte Körperbaupläne, die mit effektiveren Atmungssystemen einhergehen (die unter niedrigem Sauerstoffgehalt positiv selektiert worden waren). So entstand beispielsweise das Luftsacksystem der Dinosaurier in der späten Trias ebenfalls in einer Phase niedrigen Sauerstoffgehalts (Sci. 316, 557). (Eigene Anmerkung: das Luftsacksystem war schon bei basaleren Archosauriern wie den Erythrosuchidae [Skyth bis Anis] etabliert, was den Zusammenhang mit niedrigem Sauerstoffgehalt noch stärker stützt als eine Entstehung bei frühen Dinosauriern, da das Auftreten des Luftsacksystems damit in die Phase der besonders niedrigen Sauerstoffgehalte nach der PTG fällt [s. Naturwiss. 88, 119]).

Selbst bei den Fusuliniden (ad Foraminifera) war die Körpergröße mit dem Sauerstoffgehalt korreliert: ihre Maximalgröße (bis über 10 cm) folgte exakt der Sauerstoffkurve; an der PTG erloschen sie (Natwiss. Ru. 12/2012, 646).

Sehr niedriger **CO₂-Gehalt** mit Minimum an der Karbon-Perm-Grenze (Ursache für die langanhaltende permokarbonische Vereisung der Südhalbkugel, die längste Vereisung des Phanerozoikums). Stomatadichten an Lycopsiden deuten auf CO₂-Werte zwischen 344 und 313 ppmv, was im Einklang mit kontinentalen Eisschilden steht. Selbst vor 260 MA, als sich die kontinentalen Gletscher bereits zurückzogen, waren die CO₂-Werte noch niedrig (PNAS 99, 12567). Allerdings wird die Karoo-Eiszeit auch damit erklärt, dass sich die Meeresstürmungen veränderten, als sich Euramerica und Gondwana zu Pangäa vereinigten, wodurch warme Meeresströmungen abgeschnitten wurden. Im U-Karbon breiteten sich die Eisschilde vor allem von Kernen in Südafrika und einem weiteren in Südamerika aus, im O-Karbon von Kernen in Australien und dem heutigen Indien.

Klima der Steinkohlenurwälder: regenreich, tropisch bis subtropisch; keine Jahresringe, keine ruhenden Knospen, Kauliflorie (Stammblütigkeit), Schlingpflanzen. Der hohe Sauerstoffgehalt führte dazu, dass Gewitter schnell zu ausgedehnten Bränden führten.

Die ältesten tropischen Regenwälder siedelten im Westfal in Europa und Nordamerika (erste Ansätze wohl schon im Oberdevon; s. dort); sie bewirkten einen erheblichen Verbrauch an CO₂ und führten damit offenbar zu einer deutlichen Absenkung der globalen Temperaturen. Gegen Ende des Westfal zogen sich die Wälder drastisch aufgrund tektonischer Aktivitäten zurück, die

ihre Lebensräume veränderten und damit unbrauchbar machten für den dominierenden Pflanzentyp der Regenwälder, die arboreszenten Lycophyten (Kongressabstract 2003).

In Neusüdwaales sind 310 – 312 MA alte Paläoböden eines Tundrasystem überliefert. An Pflanzen lassen sich der Samenfarne *Botrychiopsis plantiana* sowie der Sphenophyt *Dichophyllites* nachweisen. Außerdem finden sich Reste kleiner Bäume. Die Bodenverhältnisse (einschließlich Frostspuren) ähneln denen moderner Tundren der Nordhalbkugel. Ältester Nachweis einer **Tundravegetation** in der Erdgeschichte (Palaios 14, 324).

Die **Extinktion** im späten Mississippian, d.h. vor und an der Grenze Namur A / Namur B stellt die siebenstärkste Massenextinktion des Phanerozoikums dar.

Der Klimawandel im Namur A war in äquatorialen Breiten (z.B. Tschechien) gekennzeichnet durch zunehmende Jahreszeitlichkeit und erhöhte Anzahl trockener Monate. Dadurch kam es zu Extinktionen und lokalen Ausrottungen (Extirpationen) der Landflora schon einige MA vor dem Beginn der maximalen Vereisung der Südhalbkugel (mit Abfall des Meeresspiegels), die an der Grenze Namur A/Namur B einsetzte (Palaios 24, 351).

Studien an Brachiopodenfaunen in den Appalachen zeigten, dass die marine Massenextinktion erst mehrere Millionen Jahre *nach* Einsetzen der durch die Vereisungen bedingten Meeresspiegelschwankungen erfolgte, und zwar in einer Phase mit ausgeprägter Abkühlung in niederen Paläobreiten und Expansion der Gletscher nahe der Grenze Mississippian/Pennsylvanian. Das Muster selektiver Extinktionen ähnelt demjenigen der fünf größten Massenextinktionen (O-Ordov., O-Devon, PTG, TJG, KTG). Brachiopodengattungen, die die Massenextinktion am Ende des Mississippian überlebten, dominierten anschließend die Brachiopodenfauna weltweit – bis zum Ende der Eiszeit im M-Perm (Palaios 23, 525).

Ging man früher davon aus, dass die Steinkohlenurwälder zur CO₂-Absenkung und damit zur Vereisung führten, ist inzwischen klar, dass die Vereisung schon begann, bevor sich diese Wälder ausbreiteten. Die Vereisung Gondwanas wird daher heutzutage mit der Gebirgsbildung in Gondwana (besonders Australien) in Verbindung gebracht. Der im Winter gefallene Schnee taut im Sommer nicht mehr vollständig ab, die Albedo nahm zu, das Klima wurde kühler, die Gletscher wuchsen, was wiederum die Albedo verstärkte (positiver Rückkoppelungsprozess).

Durch die Vereisung sank der Meeresspiegel ab; dadurch wurde der Kontinentalschelf großräumig freigelegt, und dies schuf dann (in den Tropen!) im **frühesten Oberkarbon** erst den Lebensraum für ausgedehnte Steinkohlenurwälder. **So gesehen sind die Steinkohlenwälder nicht die Ursache, sondern die Folge der Vereisung Gondwanas, die bereits im mittleren Mississippian einsetzte (Karoo-Eiszeit).**

Als sich dann im späten Oberkarbon in Europa und östlichen Nordamerika ebenfalls Gebirge bildeten, wurden die Lebensräume der Steinkohlenurwälder allmählich mit Abtragungsschutt verfüllt. Vor allem den Lycophyten bereitete dies Schwierigkeiten – **so verschwanden im letzten Drittel des Oberkarbons fast alle westlichen Kohlewälder.** Zu dieser Zeit ging das Eis am Südpol deutlich zurück, die globalen Temperaturen stiegen an. Als schnell wachsende Pflanzen hatten die baumförmigen Lycophyten der Atmosphäre viel CO₂ entzogen. Ihr starker Rückgang (infolge der Gebirgsbildungen in den Tropen, z.B. Variskisches Gebirge) führte dazu, dass nun der CO₂-Gehalt und damit auch die Temperaturen anstiegen.

Die Flora des späten Oberkarbons war dann in diesen tropischen Gebieten dominiert von Koniferen, Cycadeen, anderen Samenpflanzen, einigen Farnen, krautigen Sphenophyten und krautigen Lycophyten. Zwar hielt in einigen Arealen die Torf- und Kohlebildung an, allerdings jetzt dominiert von Farnen und Medullosa, die nicht so schnell wuchsen wie die großen Lycophyten und daher den CO₂-Gehalt nicht so stark beeinflussten. China und angrenzende Gebiete blieben von den Gebirgsbildungen unberührt; hier überlebten die typischen Steinkohlenwälder bis ins Perm (CLEAL/THOMAS S. 207).

Rolle großer Herbivoren für den Nährstoff-Kreislauf: Erst mit dem Auftreten großer Herbivoren nahm die Verfügbarkeit und Verbreitung von Nährstoffen (durch Verdauungsprozesse und Ausscheidung) deutlich zu. So enthält Kohle aus dem Oberkarbon viel weniger Nährstoffe als solche aus der Kreide. Im Oberkarbon gab es noch keine große Herbivoren, in der Kreide dominierten riesige Sauropoden. Kohle aus der Kreide enthält im Durchschnitt 136 % mehr Nährstoffe, die von Tieren und Pflanzen benötigt werden, als Kohle aus dem Oberkarbon. Für Aluminium, das durch Verwitterungsprozesse, nicht aber durch Tiere verteilt wird, fanden sich dagegen keine Unterschiede (Nat. 550: 304).

land-land okar

MOOSE: starke Verbreitung der **Laubmoose**, erhebliche Beteiligung an Flözbildung, sicher ab Vise; rez. 12000 Arten; stets in Stengel und Blättchen gegliedert und damit kormophytenähnlich. Bei den Lebermoosen (makrofossil ab O-Gotl. oder U-Devon) Hepaticus-ähnlicher *Hepaticites*.

BÄRLAPPE: starke Verbreitung von *Lepidodendron* und *Sigillaria*; *Lepidodendron* kam sowohl in waldartigen Beständen in Küstensümpfen wie auch in limnischen Auwäldern vor. *Lepidodendron* erreichte im unt. O-Karbon sein Maximum. Höhe 20 - 30 (?40) m, Stammdicke bis 2 m, Blätter bis 1 m lang, Blütenzapfen (*Lepidostrobus*) bis 75 cm lang, Megasporen bis 12 mm. *Lepidodendron* (ab unt. U-Karbon, > 100 Arten!) stirbt noch im O-Karbon aus, der ähnliche, aber kleinere und stärker verzweigte *Lepidophloios* überlebt bis ins U-Perm. Massenhafte Sporenbildung der Bärlappbäume; die Sporenhäute bestimmen den Heizwert der Steinkohle. In Gondwana fehlt *Lepidodendron*; stattdessen baumförmige *Lycopodiopsis* (selten).

Sigillaria besonders von Namur bis U-Rotliegendes verbreitet; im O-Karbon noch häufiger und höher als *Lepidodendron*; 30 (?40) m hoch; Blätter > 1 m; kauliflor. Einteilung in Eusigillarien (Blattpolster in Längsreihen; Aussterben im unt. Rotliegendes) und Subsigillarien (in Schrägzeilen); letztere erscheinen erst im Stefan (Aussterben im höheren Rotliegendes), der stark reduzierte *Leiodermaria*-Typ erst im unteren Perm (die Reduktion der Blattpolsterskulptur soll mit einer Abnahme der Niederschläge in Zusammenhang stehen).

Daneben baumförmige Bärlappe der Fam. Bothrodendraceae (*Bothrodendron*, *Ulodendron*; Westfal). *Ulodendron* ähnlich *Sigillaria*, aber seltener, Zapfen büschelförmig an kurzen Ästen. *Bothrodendron* (sehr selten!) ähnelte *Lepidodendron*, aber mit kurzen, nadelförmigen Blättern.

Im mittl. O-Karbon erscheinen die neue „**Lepidospermae**“ (*Lepidocarpon* = Samen-Lepidodendron), die das Stadium der Gymnospermie erreichten, da sich die Anzahl der Großsporen im Sporenbälter auf eine einzige (=Samen) reduziert hat. Samenzapfen

koniferenähnlich; Habitus der Pflanzen baum- oder strauchförmig. Möglicherweise gehören alle nordamerik. Lepidodendren zum *Lepidocarpon*-Typ.

Eine zweite Gruppe von Samen-Bärlappen stellen die krautigen **Miadesmia** dar.

Die Entwicklung von Samen erfolgte also unabhängig voneinander (konvergent) in mehreren Linien: Farnsamer, krautige und baumförmige Bärlappe, Samenschachtelhalme, Koniferen.

Im Westfal Auftreten der **O Moosfarne (Selaginellales)** mit *Selaginellites suissei* (rez. G. *Selaginella* ab Keuper); etwas unsicher Selaginellen schon im U-Karbon (*S. resimus*). Der Häufigkeit der *Selaginellites*-Sporen zufolge bildeten die Moosfarne im Oberkarbon den typischen Bodenbewuchs wie heute in den Tropen.

EQUISETOPHYTEN: Maximum der **Calamiten** und Sphenophyllen. Calamiten bis 30 m hoch, Stammdurchmesser bis 1 m. Oberkarbonische Calamiten erreichen wahrscheinlich (etwas umstritten) das Stadium der echten Samenbildung (Samenschachtelhalme, **Calamocarpaceae**); erst vor wenigen Jahren wurden Samen gefunden (*Calamocarpon insignis*). Demnach erreichten lediglich die echten Farne (Filicopsida) das Stadium der Samenbildung *nicht*. Beblätterungsformen der Calamiten: *Annularia* (im Vise selten, ab Namur häufig, bis Perm) und *Asterophyllites* (Namur bis U-Perm). Calamiten waren nicht in der Glossopterisflora vertreten und starben in der U-Trias aus.

Erscheinen der rez. **UO Equisetacea**, weitgehend identisch mit rez. *Equisetum*; ältere Formen (ab Westfal) heißen *Equisetites* (Oberkarbon bis Kreide; im Keuper bis 10 m hoch!), sie leiten im Tertiär zum rez. *Equisetum* über. Rez. 32 Arten, in Mitteleuropa max. 2 m hoch, in Südamerika auch 3 - 4 m. Die rez. (krautige) Familie Equisetaceae erscheint nach CLEAL/THOMAS aber erst PTG.

Sphenophyllen: Sprosse mit über 1 m Länge; zunehmende Verwachsung der Keilblättchen. Lianenstatus umstritten; wuchsen oft in Reinbeständen (O-Devon bis U-Trias).

FARNE: Auftreten der **Kl. Filicales** als erste "moderne" Farne (evtl. schon im U-Karbon) sowie der rez. **O Marattiales** (wahrsch. ab Vise) und **UO Hymenophyllaceae (Hautfarne)**. Im mittl. O-Karbon erscheinen die **Gabelfarne (Gleicheniaceae;** rez. durch *Gleichenia* vertreten, Maximum in der Unterkreide) mit *Oligocarpa*. NaA fraglich im Karbon, sicher ab Perm.

Einteilung der karbonischen Farne:

1. Eusporangiata:

1a: **Coenopteridales** (+): O-Devon bis U-Perm, z.T. als primitive Leptosporangiata aufgefaßt

1b: **Marattiales** (Wurzelmantelbäume, Stamm von einem Mantel stammbürtiger Wurzeln bedeckt), Wedel vom *Pecopteris*-Typ, Stammreste ab Wende Dinant/Namur, eindeutige Laubreste ab Wende Namur/Westfal. Wedellänge bis 6 m. Maximum im U-Perm. Stellen einen Teil der rez. Baumfarne. Sporangien, die zu Marattiales gehören dürften, ab Vise.

1c: Zygoteridales: ausgestorbene Farn-Ordnung; im O-Karbon häufig

2. Protyleptosporangiata:

2a: **Osmundales:** mindestens seit Westfal; rez.: Königsfarn; 29 fossile und 14 rezente Arten; im O-Karbon z.B. *Kidstonia*, *Grammatopteris*, *Catenopteris*.

3. Leptosporangiata:

3a: seit höherem U-Karbon; Sporangien, die früher zu Schizaeaceae gestellt wurden, ab Tournai (unt. U-Karbon) (*Senftenbergia*-Typ) (Schizaeaceae erst ab M-Trias oder Jura)

3b: **Gleicheniaceae:** seit Westfal, rez. 130 Arten, Maximum in Unterkreide. NaA fraglich im Karbon, sicher ab Perm. Neuerdings werden Gleicheniaceae aber erst ab Mesozoikum angegeben, lt. CLEAL/THOMAS ab U-Kreide. Die Ordnung Gleicheniales trat aber früher auf (die zu den Gleicheniales Zählenden Matoniaceae erschienen in der M-Trias)

Im O-Karbon dominierten die Eusporangiata, die rez. nur noch durch die heimischen Gatt. *Ophioglossum* und *Botrychium* sowie die (sub)tropischen Marattiales (rez. ca. 100 Arten, z.T. Baumfarne) vertreten sind. (*Ophioglossum* ist übrigens die Landpflanze mit den meisten Chromosomen: $2n = 1440k$ – das andere Extrem bilden Arten der Gattungen *Haplopappus*, *Zingeria*, *Colpodium*, *Brachycrome* mit $2n = 4$).

Die Leptosporangiata, die die Mehrzahl der rez. Farne stellen, erschienen zuerst im höheren U-Karbon bzw. (naA) O-Karbon. Die karbonischen Farne waren Baum- und Bodenfarne sowie Kletterer; Samenfarne waren aber individuenmäßig viel häufiger als echte Farne.

Erster Nachweis der insekteninduzierten Gallapfelbildung an ca. 302 MA alten Baumfarnblättern als Reaktion auf Insektenfraß; zum Schutz wichtiger Pflanzengewebe produziert die Pflanze auf chemische Signale der Insekten hin Extragewebe als Nahrung für die Larve und schützt somit essentielle eigene Gewebe. Fossile Larven wurden bisher nicht nachgewiesen, jedoch typische Kotpellets in den Gallen sowie Austrittsöffnungen zum Verlassen der Gallen. NaA Blattgallen erst ab Asselian (Natwiss. 102: 14).

PROGYMNOSPERMEN: in hohen Paläobreiten (Gondwana) persistiert eine artenarme Flora aus Progymnospermen und Lycophyten, die sich an die des Unterkarbons anschließt, auch im O-Karbon (CLEAL/THOMAS S. 207).

NOEGGERATHIOPHYTA: Sporenpflanzen des Karbons und Perms, die Merkmale von Bärlappen, Farnen und Schachtelhalmen vereinen; strauchig oder kleinbaumig, erstes Auftreten im Unterkarbon bzw. (naA) tiefen Oberkarbon bis zum Unterperm in Europa und Ende des Perms in Gondwana (*Noeggerathiopsis*, cordaitenähnlich). Sie stehen evtl. in der Nähe der Cordaiten, sind aber noch keine echten Nacktsamer.

Abstammung wahrsch. aus der derselben Gruppe wie die Proconiferophyta aus der Archaeopteridalesverwandtschaft; möglicherweise stellen die Noeg. keine eigene Abteilung, sondern eine Unterabteilung der Prospermatophyta/Proconiferophytina dar. Die *Rhacopteris*-Wedel (ab U-Karbon, häufig im Westfal) werden den Noegg. zugeordnet. Zylindrische Zapfen bärlappähnlich, bis 15 cm lang; Sporen an der Oberseite der Sporophylle (im Gegensatz zu den Farnen, wo sie an der Unterseite liegen), Sporentypus calamitenähnlich.

GYMNOSPERMEN:

SAMENFARNE: absolute Blütezeit; individuenmäßig häufiger als echte Farne. "Cycadofilices" wie *Neuropteris* und *Alethopteris* stellen die Ausgangsgruppe der höheren Cycadophyten dar. Morphologisch stehen Samenfarne noch auf dem Stadium der Farne, histologisch sind sie schon

Gymnospermen. Auftreten der wichtigen O Lyginopteridales (ob. Vise bis Lias) mit der Fam. Medullosaceae (*Neuropteris*, *Alethopteris*, *Imparipteris*) als Stammgruppe der Cycadatae. Holztypen (sekundäres Dickenwachstum im Gegensatz zu echten Farnen):

--- Lyginodendron-Holz (*Sphenopteris*-Beblätterung): araukaroide Tüpfelung; wahrsch. Lianen oder Spreizklimmer

--- Medullosa-Holz (*Alethopteris*-, *Neuropteris*-, *Callipteris*-, *Odontopteris*-Beblätterung): ähnlich rez. Cycadeen; spätere Arten bis 20 cm Durchmesser; baumfarnartig; schwache Stämmchen gehören zu Lianen oder Spreizklimmern

--- Heterangium-Holz (*Sphenopteris*-, *Neuropteris*-Beblätterung): Durchmesser max. 1,5 cm; mit Sicherheit Kletterfarne.

Glossopteris: zungenförmige Blätter, meist 10 - 20, max. 30 cm lang; araucaroides Holz; Blütenorgane entspringen der Mittelrippe der Blätter nahe der Blattbasis (Gonophyll), was kein rez. Äquivalent hat*[samentragende Achsensysteme an Blattnerven kamen aber auch schon bei *Lyginopteris*-Arten aus dem ob. Vise und Namur A vor]. Die Glossopteridales sind evtl. als eigene O den Pteridospermen gleichzustellen. *Glossopteris* selbst (ab Stefan) hat über 50 Arten; in Trias und Lias dringt er weiter nach Norden vor.

* (Anmerkung: auch bei einigen Angiospermen gibt es Arten, wo die Blüten bzw. Früchte anscheinend auf Blättern sitzen [z.B. Stechender Mäusedorn, *Ruscus aculeatus*, mediterran, bei uns Gartenpflanze]. Bei den immergrünen blattförmigen Organen handelt es sich aber nicht um Blätter, sondern um sog. Phyllocladien, d.h. die Seitensprosse sind wie einzelne Blätter geformt, stellen aber einen ganzen Spross dar.)

CYCADOPSIDA (CYCADEEN): nach TAYLOR et al. Cycadales sicher ab oberem Pennsylvanian (*Spermopteris*; *Lasiostrobus*); falls *Lesleya*-Megasporophylle zu Cycadales gehören, schon ab Mississippian. Abstammung von Samenfarne aus der Gruppe um *Lyginopteris* (Medullosaceae/Lyginopteridales) (Holzstruktur!). Die Cycadeen setzten sich auf der Nordhalbkugel aber erst in der Trias allmählich durch.

GINKGOPHYTA: Sichere Ginkgophyta (*Trichopitys*) ab Stefan, insgesamt ca. 50 fossile Arten seit Karbon bekannt. Grenzziehung problematisch, daher variieren die Angaben über das Erstauftreten stark (z.T. ob. U-Karbon). *Dichophyllum* und *Ginkgophytopsis* als sehr fragliche Ginkgoale aus dem O-Karbon; *Platyphyllum* aus dem U-Karbon hatte ginkgoähnliche Blätter. Es ist aber keinesfalls gesichert, dass diese „Palaeophyllales“ in einer engen Beziehung zu den Ginkgophyten stehen.

CLEAL (1993) stellt die Trichopityaceae zu den Dicranophyllales in die KL Pinopsida.

CORDAITEN: oberstes Devon, Unterkarbon bis O-Perm [nach neueren Angaben in Euramerica bis um die PTG herum], Maximum im O-Karbon. Höhe bis 40 m, Blätter bis 1 m lang. Symbiose mit Wurzelpilzen (Mykorrhiza) nachgewiesen. Erstmals echtes Dickenwachstum von Baumstämmen nachweisbar. Die Blüten weisen den Grundbauplan der Koniferenblüte (Zapfen) auf. Besonders erfolgreich in den Zonen mit gemäßigttem Klima (Sibirien). Cordaiten bildeten nicht nur hohe Bäume, sondern auch Büsche und mangrovenartige Wuchsformen mit Stelzwurzeln und besiedelten unterschiedliche Habitate; das Größenspektrum reichte von wenigen Metern bis > 40 m. Allen Wuchsformen gemeinsam waren aber die bis 1 m langen Blätter und zapfenähnlichen Pollen- und Samenorgane, die an diejenigen der frühen Koniferen erinnern.

KONIFEREN ieS. (PINATAE): Neuerdings werden Coniferen (ex Cordaiten) ab Westfal A angegeben (s. Natwiss. 93, 616). TAYLOR et al. nennen *Swillingtonia denticulata* aus dem Westfal B als älteste unstrittige Konifere (ähnlich *Walchia*) und eindeutiges Koniferenholz aus dem Westfal C. Im oberen Westfal (Moscovian) von Illinois dominierten voltziale Koniferen zusammen mit Cordaiten bereits auf trockeneren Standorten (Palaios 24, 627).

Lebachia ist im Stefan noch vereinzelt, im Rotliegenden dann massenhaft vertreten (ähnl. der rez. *Araucaria heterophylla*) [**O Voltziales** als älteste Koniferenordnung, O-Karbon bis M-Kreide; Stammgruppe aller späteren Koniferen]. Im Grenzbereich Stefan C/unterstes Autun Tschechiens finden sich bereits mehrere Koniferenarten: *Ernestiodendron filiciforme*, *Walchia goeppertiana*, *W. piniformis*, *Culmitschia cf. speciosa*.

Nach einer Arbeit aus dem Jahr 2014 (PLoS One 9(10): e110308) stammen die ältesten Pollenfossilien (Präpollen) von Walchien (*Potonieisporites*) aus dem Langsettian und sind damit mindestens 313 – 314 MA alt (Schottland), die ältesten Makrofossilien von Walchien sind 306 – 308 MA alt (*Hermitia*) (Westphalian D, Niederlande).

Abstammung aus der Verwandtschaft der Archaeopteridales, evtl. über die Dicranophyllophyta (O-Karbon bis U-Perm), die z.T. schon zu den Koniferen gestellt werden.

An Samen von Walchien von der Karbon-Perm-Grenze wurde erstmals die Keimruhe nachgewiesen, die die Voraussetzung für die Besiedlung trockener Areale darstellt (mit der Keimung kann gewartet werden, bis z.B. in einer Regenzeit eine erhöhte Feuchtigkeit eintritt).

Auftreten der **Dicranophyllophyta** (Westfal D bis U-Perm), nach neueren Vorstellungen wohl in der Nähe der Ausgangsgruppe der Nadelbäume. Sträucher oder Bäume mit lockerem Astwerk und schmalen langen, z.T. mehrfach gabelig geteilten, einfach gegabelten oder ungegabelten Blättern (z.T. altersabhängig); die schraubenförmige Anordnung der Blätter verleiht das Aussehen von Nadelbäumen, Blattpolster ähnlich Bärlappen. In neueren Systematiken (z.B. CLEAL 1993) zusammen mit den Pinales (Coniferales) und Cordaitanthales als eigene Ordnung (Dicranophyllales) gleichberechtigt in die Klasse Pinopsida gestellt. Familien der Dicranophyllales: Trichopityaceae und Dicranophyllaceae lt. CLEAL, so dass sich hier auch eine Beziehung zu den Ginkgophyten andeutet. *Dicranophyllum hallei* aus dem Rotliegenden wird neuerdings als krautige Konifere interpretiert. *D. longifolium* (U-Perm) mit bis 12 cm langen, aber nur 2 mm breiten nadelartigen Blättern, die sich 1 – 2 x teilen (12 cm = Gesamtlänge), Stämme bis 7 cm breit. Polsterartige Narben auf der Oberfläche der Stämme und Zweige, Blütenzapfen zweigeschlechtlich.

Steinkohlenurwälder: Die typischen mitteleuropäischen Steinkohlenurwälder stellen flachmoorartige Biotope mit hohen Niederschlagsmengen und konstanter subtropischer oder tropischer Temperatur dar (keine ruhenden Knospen, jahresringloses Wachstum mit Ausnahme einiger Funde mit Jahresringen im Stefan). Die Insekten waren hemimetabol, d.h. ohne Puppenstadium. Die Wälder waren still (bis auf das Zirpen der z.T. großen Heuschrecken*), die gesamte Insektenfauna relativ großwüchsig. Aufgrund der relativ schwachen Beblätterung der karbonischen Bäume dürften die Wälder stärker lichtdurchflutet gewesen sein als heutige Nadelwälder. (*Die Labyrinthodontier konnten aber ebenso hören wie heutige Frösche).

Die obere Etage des Waldes bestand aus astlosen Bäumen (*Sigillaria*, *Ulodendron*, *Stylocalamites*), rein gabelig verzweigten Bäumen (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*), quirlig

verzweigten (*Calamitina*, *Eucalamites*), Baumfarne sowie alles überragenden, schlanken, glattstämmigen Cordaiten. Die Bodenflora bestand aus kleinen Bodenfarne, Moosfarne (*Selaginellites*) und Sphenophyllen (Lianenstatus stark umstritten!) sowie Moosen.

Am Ufer der Seen und Tümpel lassen sich drei Vegetationszonen unterscheiden:

- 1) Verlandungszone mit Calamiten
- 2) Lepidophyten mit reichem Unterwuchs von Farnen, Samenfarne und Sphenophyllen
- 3) Cordaiten an den weiter vom Wasser entfernten, trockeneren Standorten.

Trockene Areale (auch jahreszeitlich bedingt) wurden von Cordaiten dominiert, daneben einige Samenfarne. Sigillarien und Sphenopsiden blieben dort auf die Uferzonen von Flüssen beschränkt (Palaios 18, 197).

Florensprung zwischen Namur A und B; ab Namur B wird *Lepidodendron* sehr häufig. Daher wird in den USA die Grenze zwischen U-Karbon (Mississippian) und O-Karbon (Pennsylvanian) zwischen Namur A und Namur B gezogen!

Ein weiterer erheblicher Florenwechsel erfolgte im euramerikanischen Florengebiet an der Westfal-Stefan-Grenze, die auf 305 MA datiert wird (entspricht etwa der Kasimovian/Gzhelian-Grenze, die auf 303,9 ± 0,9 MA datiert wird). Dominierten in den Sporenfloren des Westfal die baumförmigen Lycopsiden, werden im Stefan marattiale Baumfarne dominierend, außerdem werden jetzt Gymnospermenpollen sehr häufig. Der Florenwechsel wird mit zunehmender Trockenheit erklärt, wobei die verbliebenen feuchteren Arealen von den Marattiales dominiert werden, die trockeneren Gebiete von Gymnospermen (dies findet sich auch im Saar-Nahe-Becken) (Natwiss. 93, 616).

In Illinois wurde ein > 1000 Hektar großer, in situ „begrabener“ 307 MA alter Steinkohlenwald entdeckt; lokale tektonische Absenkungen hatten den Wald binnen kürzester Zeit (geschätzt 2 Monate) unter den Meeresspiegel befördert (Nat. 447, 786).

In Tschechien (Radnice) wurde im oberen Westfal (Moscovian) ein torfbildender Steinkohlenwald durch vulkanische Asche in situ begraben. Die Ausgrabungen auf einer Fläche von 93 qm ergaben 24 Pflanzentaxa: Lepidodendren- und *Cordaites*-dominierter Wald (*Lepidodendron simile*, *L. lycopodioides*, *Lepidophloios*). Mittlere Etage aus kleineren Lycopsiden, Baumfarne, *Medullosa* und Calamiten. Lianen (überwiegend lyginopteride Samenfarne). Krautige Bodenbedeckung aus Farnen und Sphenophyllen. In der Pollenflora erwiesen sich baumförmige Lycopsiden und Sphenophyllen als stark überrepräsentiert, Farne und Cordaiten als stark unterrepräsentiert; Calamiten erscheinen adäquat repräsentiert (Palaios 24, 726).

Im Karbon erste „mangrovenartige“ intertidale tropische Küstenwälder, als sich salztolerante Gymnospermen und Pteridophyten an dieses Habitat adaptierten; moderne Mangrovenassoziationen entstanden in der O-Kreide (zunächst an den Tethysküsten) (Sci. 292, 1706).

Die Seltenheit von Makrofossilien von Koniferen und Cycadeen im Oberkarbon wird auch damit erklärt, dass diese außerhalb der feuchten Kohlebecken wuchsen und damit nur selten die Gelegenheit der fossilen Überlieferung hatten (CLEAL/THOMAS S. 205).

Botanik des Unterkarbon, Oberkarbon und Rotliegenden:

Rotliegendes	<i>Lepidodendron</i> bereits ausgestorben; <i>Lepidophloios</i> selten; Sigillarien anfangs noch häufiger (bes. <i>Subsigillaria</i>); verarmte Karbonflora mit noch vielen echten Farnen und Farnsamern, aber artenärmer. Cordaiten noch recht häufig. <i>Walchia-Callipteris</i> -Assoziation auf trockeneren, nicht flözbildenden Standorten; <i>Pecopteris-Calamiten</i> -Assoziation auf feuchteren, flözbildenden Standorten; noch alle drei Wuchsformen und zwei Beblätterungsformen der Calamiten. Beginnende Ausbreitung und Diversifikation der Ginkgophyten.
Stefan A-C	<i>Lepidodendron</i> und <i>Sigillaria</i> stark im Rückgang; <i>Lepidodendron</i> stirbt aus; erste Koniferen (<i>Lebachia</i> , <i>Ernestiodendron</i>)
Westfal A-D	Maximale Artenfülle aus echten Farnen, Farnsamern, Calamiten, Cordaiten, Sigillarien und <i>Lepidodendron</i>
Namur B,C	Florenwechsel, viele neue Arten und Gattungen; Sigillarien werden häufiger; Maximum von <i>Lepidodendron</i> .
Namur A	Unterkarbonflora bleibt in wesentlichen Zügen erhalten
Dinant	Vorherrschaft der Pteridophyllen (fächeradrigte Farne) und Archaeocalamiten; <i>Lepidodendron</i> häufig, Sigillarien noch selten.

Die Vereisungszyklen der hohen Paläobreiten des Oberkarbons führten zu zyklischen Veränderungen in den tropischen Steinkohlenwäldern: letztere dominierten während der feuchten interglazialen Phasen und wurden in den glazialen Phasen durch Vegetation ersetzt, die an jahreszeitlich bedingte Trockenheit angepasst war. In der nächsten interglazialen Phase bildete sich an gleicher Stelle dann wieder ein Steinkohlenurwald mit nahezu gleicher Artzusammensetzung wie im vorausgehenden Interglazial. Diese Konstanz des Artenspektrums setzte voraus, dass im äquatorialen Bereich auch während der Glazialphasen Refugien existierten (vielleicht in bestimmten Talregionen), in denen Reste der Steinkohlenurwälder erhalten blieben; in den Zwischeneiszeiten dehnten diese sich dann wieder in die Flachlandregionen aus (Palaios 25, 611).

Die abrupten Zusammenbrüche der Lebensgemeinschaften der Steinkohlenurwälder verursachten die rapide Diversifikation der Tetrapoden in Euramerica: Vom Vise bis zum oberen Westfal (Moscovian) nahm die Diversität der Tetrapoden kontinuierlich zu. Als im frühesten Stefan vor ca. 305 MA (frühestes Kasimovian) die Urwälder kollabierten, stieg die Extinktionsrate der Tetrapoden kurzfristig stark an; erstmals zeigten sich auch Endemismen der Tetrapodenfauna. Der Zusammenbruch der Regenwälder ging einher mit der Entwicklung neuer Ernährungsstrategien (z.B. Herbivorie und Beutegreifer, die die Herbivoren jagten) – als Konsequenz aus der Fragmentierung der Habitats und Einschränkungen bei den Ressourcen. Amphibien waren stärker von den Extinktionen betroffen als Amnioten, da letztere besser mit den trockeneren Lebensbedingungen zurecht kamen, die auf den Kollaps der Regenwälder folgten. Der Zusammenbruch und die Fragmentation der Steinkohlenurwälder im Rahmen der Eiszeitzyklen hatte damit wegweisende Auswirkungen auf die Evolution der terrestrischen Fauna – und speziell

der Tetrapoden – im tropischen Euramerica und verdeutlicht, dass schon damals eine enge Verknüpfung zwischen Vegetation, Klima und Nahrungsketten bestand (Geology 38, 1079). Fazit: **Die Evolution der Tetrapoden wurde wesentlich durch die eiszeitlichen Klimaschwankungen im Oberkarbon und deren Auswirkungen auf die tropischen Steinkohlenurwälder geprägt!**

Gondwanafloora: In Gondwana setzt im Stefan die Glossopterisflora ein, die auch noch das gesamte Perm umfaßt und in der Trias allmählich ausklingt; Samenfarne *Glossopteris* erlischt erst im Jura. Die Flora ist wesentlich eintöniger und artenärmer, Jahresringe sind häufig. Sie repräsentiert ein insgesamt kühleres und durch Jahreszeiten geprägtes Klima. Sehr dominierend ist *Glossopteris*, daneben kommen diverse Farne, Farnsamer (*Gangamopteris* als weiterer Vertreter der Glossopteridales) vor sowie die Equisetalen *Schizoneura* und der ähnliche *Phyllothea*; Calamiten fehlen. Bärlappe haben nur einen ganz marginalen Anteil (*Lycopodiopsis*). Ferner der cordaitenähnliche *Noeggerathiopsis*, Sphenophyllen (überleben in Gondwana bis in die Trias) und die schuppenblättrige Konifere *Walkomiella*. Keiner der charakteristischen Bärlappbäume, Farne und Farnsamer des euramerischen Formenkreises kommt in der Glossopterisflora vor.

Bernstein: 320 MA alte goldgelbe Bernsteinkörnchen (bisher wurden aber keine Inkluden gefunden!) zeigen eine chemische Zusammensetzung, die eher dem Bernstein von Angiospermen als von Koniferen entspricht. Der Urheber des Bernsteins ist unbekannt (Progymnospermen, präkonifere Gymnospermen?). Die Zusammensetzung (Klasse I-C Bernstein) ähnelt am ehesten dem Bernstein aus dem Miozän der Dominikanischen Republik, aber auch subfossilem Kopal von *Hymenaea*-Bäumen (Leguminosae). Da nachweislich schon im Paläozoikum Pflanzen von Insekten in unterschiedlicher Weise „angegriffen“ wurden, dürfte das Harz eine wichtige Rolle gespielt haben, entstandene Wunden rasch zu verschließen und damit vor dem Eindringen von Pilzen und Insekten zu schützen. Schon im M-Karbon hatten sich damit die biochemischen Pathways getrennt, die zu den verschiedenen Harztypen führen, die sich heute typischerweise bei Koniferen bzw. Angiospermen finden. Fast alle modernen Koniferen und viele Angiospermen bilden Harz, besonders zum Versiegeln und Schützen von Wunden, zum Abhalten von Insekten und Abschrecken von Herbivoren (Sci. 326, 51 + 132).

pilz-pilz okar

PILZE: erster Nachweis der zu den Höheren Pilzen gehörigen **Schwamm- und Ständerpilze** im Laufe des Karbons (Schlauchpilze – die ebenfalls zu den Höheren Pilzen zählen – wahrscheinlich schon im Ludlow [s. O-Gotl.]; sicher im Siegen).

tier-tier okar

PROTOZOA: ältester sicherer Nachweis von **Amöben** (*Prantlitina*, Namur); unsichere Nachweise im U-Kambr.; aus kladistischen Gründen aber wohl schon im Präkambrium vorhanden, vgl. aber auch 742 MA (vasenförmige Mikrofossilien, die als Stammgruppen-, teilweise auch als mögliche Kronengruppentaxa von Thekamöben = Testacea = beschalte Amöben interpretiert werden).

SCHWÄMME: Auftreten der O **Sphinctozoa**, die (nach Maximum in Perm und Trias) bisher in der Kreide als ausgestorben galt; 1977 wurde ein lebender Vertreter entdeckt, der auch die bisher strittige Schwammnatur bewies (s. O-Kambr.).

CNIDARIA: aufgrund der guten Erhaltungsbedingungen in den Konkretionen von Mazon Creek lassen sich die rezenten Scyphozoenordnungen Carybdeida (Würfelquallen, syn. Cubozoa; ansonsten nur aus Solnhofen), Rhizostomatida (Wurzelmundquallen) und Semaestomatida (Fahnenmundquallen) erstmals im oberen Moscovian (entspr. etwa Westfal D) nachweisen (Sepk.-Datei).

BRACHIOPODA: *Gigantoproductus* (30 cm) als größter Brachiopode aller Zeiten. Im Permokarbon Richtigofenien und Oldhaminiden mit aberranten Gehäusen; diese Brachiopoden bauten in tropischen Regionen riesige Riffe auf, z.B. das „El Capitan“ im O-Perm von Westtexas bis New Mexiko (viel ausgedehnter als das heutige große Barriereriff vor Australien!).

moll-moll okar

MOLLUSCEN:

Bei den **Muscheln** erscheint in der Familie Limidae (ab 355 MA) evtl. die Gatt. *Lima* (lt. Sepk. aber erst ab unt. Anis), bei den Solemyoidea *Solemya* (ab unt. Stefan; Sepk.). Bei den **Schnecken** Erstnachweis von Süßwassertaxa (SCHINDLER S. 115), z.B. in Sümpfen (J. Pal. 83, 938).

Bei den **Scaphopoden** tritt die rez. Gatt. *Antalis* nach älteren Angaben im Karbon auf (nach Sepk.-Datei erst ab Dan); karbonische Arten erreichen Längen von 60 cm (rez. 2 – 15 cm). Die „echten“ Scaphopoden leiten sich von conocardioidealen Rostroconchia des Devons oder Karbons ab. [„Scaphopodisation“ in verschiedenen Linien paläozoischer benthischer Mollusken s. Ordovizium.]

Bei den **Nautiliden** erlöschen die O Actinocerida/UO Actinoceratina (Arenig bis unt. Namur); die Karbon-Perm-Grenze überschreiten nur noch die Nautilida (ab Gedinne) und die Orthocerida (Tremadoc bis ob. Apt).

Ammonoidea des Oberkarbons: noch vertreten sind die Anarcestida (bis ob. Carn) inkl. Bacriten (bis Tatar), die Goniaticitida (bis PTG) und die im unt. Tournai erschienenen Prolecanitida (bis mittl. U-Trias):

Bacritina; Prolecanitina (Prolecanitaceae, Medlicottiaceae); Goniaticitina: Cheilocerataceae, Pericycladaceae (+), Dimorphocerataceae (+), Goniaticitaceae, Neoglyphiocerataceae (+) als Stammgruppe der: Goniolobocerataceae, Schistocerataceae (+ an der KPG = Karbon-Perm-Grenze), Adrianitaceae, Shumarditaceae, Gastriocerataceae, Cyclolobataceae, Marathoniataceae, Neocerataceae, Thalassocerataceae, Neodimorphocerataceae (+ KPG). Die KPG stellt kein

wesentliches Extinktionsereignis für die Ammonoidea dar, abgesehen von zwei Oberfamilien der Goniatitina.

Coleoidea (Dibranchiata):

Aulacoceriden des O-Karbons: *Palaeoconus*, *Hematites* (Aulacoceriden erlöschen im ob. Lias).

Bei den Dibranchiata erscheinen nach älteren Angaben die **Belemniten** im unteren Namur, wobei MÜLLER sämtliche karbonischen Belemniten der Fam. Aulacoceratidae (?Devon, O-Karbon bis Lias) zuordnet, während andere Autoren – so auch Sepkowski - die Aulacocerida den Belemnoidea als eigene O gegenüberstellen, wobei die Aulacocerida als Parallelentwicklung und nicht als Vorläufer der Belemniten gelten. IVANOV nennt Belemniten vom O-Karbon bis zur KTG; die eozänen Formen gehören anderen Ordnungen der Coleoidea an.

Sepkowski gibt **echte Belemniten (O Belemnitida)** vom unt. Namur bis zum ob. Eozän an; der Schwerpunkt liegt in Jura und Kreide; nur zwei Gattungen vor dem Jura (*Eobelemnites* im unteren Namur, *Sinobelemnites* im Carn) und eine Gattung nach der KTG (*Bayanoteuthis* im oberen Eozän). Eine neue Arbeit nennt die O Belemnitida vom Carn bis zur KTG (PLoS One 9: e95632).

Eigenschaften der Belemniten ieS.: 10 Fangarme mit Chitinhäkchen; große Augen; Flossensäume, Tintenbeutel, Hornkiefer.

Octopoda ?: *Pohlsepia mazonensis* von Mazon Creek ohne Schale (auch keine innere Schale), 8 gleichen und 2 modifizierten Armen, sackförmiger Körper, Flossen; ähnlich modernen cirraten Octopoden. Ältester bekannter Weichkörper-Coleoide. Ging man bisher davon aus, dass sich die acht- und zehnarmligen Coleoidea (Octobranchia, Decabranchia) erst im Jura entwickelten, so müssen diese Gruppen schon im Karbon existiert haben (Palaeont. 43, 919) (s. auch U-Karbon). Zweifel am Octopoden-Status (Stammgruppen-Vertreter) von *Pohlsepia* ergeben sich allerdings aufgrund seiner schlechten Erhaltung und den 10 Armen der gleichzeitig lebenden *Jeletzkyia*; außerdem finden sich keinerlei Octopoden-Fossilien in Perm und Trias. Nach molekularen Phylogenien entstanden die Octopoden nicht vor der Trias, nach einer anderen Analyse im U-Jura. Die ältesten unzweifelhaften Stamm-Octopoden finden sich im späten Kimmeridge (Comm. Biol. 2: 280).

Tentaculiten: *Hidagaienites arcuatus* aus der Nähe der Karbon-Perm-Grenze Zentraljapans als einziger postdevonischer Tentaculit (J. Palaeont. 74, 381).

arth-arth okar

ARTHROPODA:

Lobopoda: (Stammgruppe, aus der die Tardigrada und Onychophora hervorgingen): aus dem O-Karbon von Mazon Creek wurde im Jahr 2012 ein Lobopode mit langen, röhrenförmigen Beinen beschrieben (*Carbotubulus waloszeki*); bisher waren derartige Lobopoden nur aus dem U- und M-Kambrium bekannt (jüngster aus dem ob. M-Kambrium der Orsten-Fauna), während die stummelfüßigen Formen vom U-Kambrium bis rezent dokumentiert sind. In Mazon Creek tritt daneben auch ein stummelfüßiges Taxon (*Ilyodes*) auf – nächster fossiler Nachweis dann erst wieder im Eozän (Current Biology 2012). Ein weiteres Indiz für das Langzeitüberleben von typisch kambrischen Tiergruppen! Der primitive Kopf und weitere Details der Morphologie deuten darauf, dass es sich bei *Carbotubulus* tatsächlich um einen

Langzeitüberlebenden handelt und nicht nur um eine konvergente Entwicklung zu kambrischen Formen.

Myriapoda: Riesige Tausendfüßer ggf. als Antwort auf die räuberischen Tetrapoden; im Westfal *Acantherpestes major* > 50 cm lang, Durchmesser 3 cm (ad Archipolypoda [zu den chilognathen Diplopoda gehörig]; Archipolypoda: Ob. Gotl. bis O-Karbon/Perm, 8 Gattungen); in der UKL Diplopoda erscheinen außerdem die O Eurysterna (O-Karbon bis Perm) und Palaeomorpha (?O-Karbon, U-Perm). Diplopode *Euphoberia* (O-Karbon) bis 50 cm lang.

Arthropleuriden: fast ausschl. im O-Karbon lebte *Arthropleura* als 1,5 - 1,75 m langer Süßwasserbewohner (naA bis 2,3 m lang bzw. *A. mammata* > 2 m); 7 Arten im Westfal und Stefan, nach neueren Angaben aber vom Vise bis U-Perm mit Maximum im höheren Westfal. Vorläufer (*Eoarthropleura*) im O-Gotl. Englands und Unterdevon Deutschlands. Spurenfossilien (*Diplichnites*), die wohl von Arthropleuriden stammen, können bis 0,5 m breit werden. Aus New Mexico wurden Arthropleuriden-Spuren bekannt, die auf eine Gesamtlänge von 2,4 m deuten (HOLMES).

Nach neuen Untersuchungen bevorzugten juvenile *Arthropleura* Überflutungsebenen mit schachtelhalmdominierter Vegetation, ältere Exemplare besiedelten zumindest zeitweise die Bärlappwälder der Mooregebiete, aber auch höher gelegene, trockenere, mit Farnen/Farnsamern bestandene Uferdämme (POSCHMANN). Ernährung u.a. von Bärlappen; an Gliedmaßen fanden sich auch Sporenpakete des Samenfarne *Medullosa*, so daß das Tier u.U. als Bestäuber fungierte.

Nach neuesten gut erhaltenen Funden handelt es sich bei den Arthropleuriden um doppelfüßige Tausendfüßer (Diplopoda), und zwar um die Schwestergruppe der rezenten (ab dem baltischen Bernstein nachgewiesenen) Pinselfüßer (Pselaphognatha), mit denen die Arthropleurida zu den Penicillata vereinigt werden; Schwestergruppe der Penicillata sind die Chilognatha:

Ab jetzt: DIPLOPODA

--- Chilognatha

ab jetzt: PENICILLIATA

--- Arthropleurida

--- Pselaphognatha (Pinselfüßer, ab baltischem Bernstein)

Nicht alle Arthropleuriden waren groß (max. 2 m; Breite 24 cm, Körpergewicht 10 – 12 kg); manche erreichten adult nur 3,8 cm (*Microdecemplex* aus dem M- und O-Devon sogar nur wenige Millimeter!).

Bau: mittlere Rumpfachse; Rückenseite aus ca. 30 Dorsalplatten, die ähnlich wie bei Trilobiten in ein Mittel- und zwei Seitenteile (Seitenplatten) gegliedert sind; letztere bedeckten schützend die Laufbeine. Kopfregion nur ausnahmsweise fossil erhalten (kugelig gewölbte Oberseite der Kopfplatte, „Kopfkapsel“); Cuticula sehr dünn (Farnblättchen prägen sich fossil durch), vergleichbar Schmetterlingsraupen; also weiches, wenig sklerotisiertes Außenskelett im Vergleich zu dem stabilen, durch Kalkeinlagerungen verstärkten Chitinpanzer der Chilognatha. Dadurch hatte das Außenskelett nur ein geringes Gewicht, aber auch nur noch eine recht geringe stabilisierende Funktion, vergleichbar mit den (bis 15 cm langen) Schmetterlingsraupen, deren Gestalt im wesentlichen hydraulisch, also durch einen der Umgebung gegenüber erhöhten Binnendruck stabilisiert wird. Da bei Arthropleuriden niemals Atemöffnungen (Stigmata) oder davon abzweigende Tracheenstämme gefunden wurden (die bei der Größe des Tieres so massiv gebaut gewesen sein müssten, dass sie auch fossil dokumentiert worden wären), ist davon auszugehen, dass den Arthropleuriden ein solches System fehlte; stattdessen dürften die flachen

Taschen (mit körniger Oberflächenstruktur) an den paarigen Platten auf der Unterseite der Tiere als Organe des Gasaustausches gedient haben (vielleicht waren sie mit Hämolymphe gefüllt?), was dazu passt, dass sich die Tiere auf feuchtem Untergrund bewegt haben dürften; sie waren sicherlich keine Land-Gliederfüßer im strengen Sinne, die Großformen lebten wohl semiaquatisch oder in Pfützen. Diese flachen Taschen (K-Platten) konnten offenbar einen dünnen Luftfilm halten, aus dem dann Sauerstoff ins Blut des Tieres (Hämolymphe) diffundierte. Mit dem Rückgang der Bärlappwälder und der zunehmenden Austrocknung wurden Arthropleuriden dann im unteren Perm sehr selten (weit verbreitet im Saarkarbon, aber nur ein einziger Fund aus dem pfälzischen Rotliegenden) (s. POSCHMANN in SCHINDLER/HEIDTKE).

Der Bauplan entspricht den rezenten Pinselfüßern, z.B. *Polyxenus* (Mitteleuropa), in sehr vielen Details; Abweichungen beruhen z.T. auf den Folgen der erheblichen Größenunterschiede, da *Polyxenus* nur ca. 3 mm groß wird. Aus dem baltischen Bernstein stammt *Synxenus*, der aufgrund seiner Verjüngung zum Körperende hin noch größere Ähnlichkeit mit kleinen Arthropleuriden aufweist. Da es sich bei den Arthropleuriden um riesige Pinselfüßer handelte, kann auch eine räuberische Lebensweise sicher ausgeschlossen werden; rezente Pinselfüßer ernähren sich pflanzlich überwiegend von Grünalgen, die Arthropleuriden dürften sich von den massenhaft vorhandenen Mikro- und Makrosporen ernährt haben, und ihr Gigantismus könnte eine Antwort auf das üppige Nahrungsangebot (und den hohen Sauerstoffgehalt der Luft) gewesen sein (Natw. Ru. 9/2004, 489).

Die Arthropleuriden hatten eine sehr dünne Cuticula; die Stabilität musste mangels eines tragenden Exoskeletts daher durch den Binnendruck gewährleistet werden – wohl im Sinne einer hydraulischen Konstruktion, wie man sie von Schmetterlingsraupen kennt (Natwiss. Ru. 2/17: 63).

Chelicerata: Bei den Xiphosura (ab Tremadoc), UO Limulina (ab U-Devon), erscheint im Tournai die rez. Superfamilie Limuloidea, vertreten mit *Albalimulus* (wahrsch. schon zur rezenten Familie Limulidae zu stellen, nicht aufgelöst gegenüber Mesolimulus). *Valloisella* ist ein weiterer Vertreter der Limuloidea aus dem Karbon, aber noch außerhalb der Limulidae. *Albalimulus* hatte schon die Körperform moderner Limuliden, war aber noch kleiner (Cope's Regel). Lediglich das pustelreiche Cutikel-Ornament blieb nicht erhalten und war wohl abgeleitet. Auch der Lebensstil dürfte schon modernen Taxa entsprochen haben, eventuell aber auch infaunal als Detritus-Fresser wie unreife moderne Individuen. Vier der fünf Linien der Xiphosurida entstanden im Karbon (Sci. Rep. 9: 17102).

Rezent *Limulus polyphemus* (Atlantikküste Nordamerikas), *Carcinoscorpius rotundicauda*, *Tachypleus gigas* (Südostasien), *T. tridentatus* (China, Japan). *Carcinoscorpius* geht dabei auch ins Süßwasser. Larven trilobitenartig, mindestens 16 Häutungen.

Der karbonische *Euproops* war zeitweise Landbewohner (wie heute der Palmendieb unter den Krebsen); Jungtiere hielten sich als Laubstreubewohner im Spülsaumbereich ruhiger Gewässer auf, adulte Tiere als bodenbewohnende Schlammwühler im Verlandungsbereich, evtl. aber auch zeitweise am Gewässerboden. (Euproopiden gelten als zwergwüchsiger Nebenzweig der überwiegend marinen Linien der Xiphosurida) (POSCHMANN in SCHINDLER/HEIDTKE).

Entwicklungslinie zu den rezenten Xiphosuren (als letzte Vertreter der Merostomata) (THENIUS 2000): schon die ältesten Merostomata aus dem U-Kambrium (*Paleomerus*) zeigen die typische Dreigliederung, Kopfschild aber noch klein, länglicher Rumpf segmentiert, Schwanzstachel noch kurz. Im weiteren Verlauf vergrößert sich das Kopfschild durch Einbeziehung von

Rumpfsegmenten, der Schwanzstachel setzt sich deutlicher vom Körper ab (Kambrium: *Aglaspis*, *Beckwithia*; Ordov./Silur: *Neostrabops*, *Bunodes*, *Limuloides*; Devon: *Weinbergina*, *Neolimulus*). Im Karbon zeigt sich dann die Zweiteilung des Panzers in Prosoma und Opisthosoma (Rumpf) zwar deutlich, der Rumpf besteht aber immer noch aus etlichen untereinander beweglich verbundenen Segmenten.

Im Tournai erscheint dann mit den Limuloidea und *Albalimulus* der moderne Limulus-Typ mit unsegmentiertem Prosoma und Opisthosoma; seither hat sich der Bauplan dann nicht mehr verändert (*Limulus* laut Sepk.-Datensatz ab M-Trias). Allerdings schon seit Beginn des Mesozoikums ständiger Rückgang der Artenzahl, auch das Verbreitungsgebiet wird allmählich kleiner. Noch im Tertiär Schwertschwänze in Europa (*Tachypleus*) (nach THENIUS 2000).

Erste **Geißelskorpione** (= O Thelyphonida; rez.) im Namur (Vorhalle/Hagen).

Bei den **Spinnen** erschien die O Weberknechte (Opiliones = Phalangiida) schon im Siegen; jetzt weitere Ordnungen: O Thelyphonida (ab O-Karbon), O Phrynichida (ab Karbon) mit der Fam. Phrynichidae (ab Karbon), O Araneida (?Devon, ab Karbon), O Solpugida (ab O-Karbon), UO Mesothelae (ab oberstem Karbon, primitive Spinnen, rez. durch *Liphistius* und *Heptathela* repräsentiert, im Karbon Taxa angeblich von der Größe eines Menschenkopfes) sowie O **Kapuzenspinnen** (O Ricinulei; ab O-Karbon, naA ab U-Karbon) sowie zahlreiche weitere Ordnungen mit zeitlich begrenztem Vorkommen im Karboperm.

Die vermeintlich vogelspinnenartige *Megarachne* aus der monotypischen Familie Megarachnidae aus dem obersten Karbon Argentiniens galt als größte Spinne aller Zeiten (Körperlänge 34 cm; mit ausgestreckten Beinen schätzte man die Spannweite auf mindestens 50 cm, es gibt auch Schätzungen bis 70 cm!). Sie wurde aber nach neuen Funden als Eurypteride reklassifiziert (Biol. Lett. 1, 44). Heutzutage gibt es in Madagaskar eine Radnetzspinne (*Nephila komaci*) mit 12 cm langen Beinen und 4 cm langem Körper, größte rezente Webspinnen (2009 entdeckt). Vogelspinnen erreichen bis zu 12 cm Körperlänge und 30 cm Spannweite (größte rezente Spinne: *Theraphosa*, 28 cm Spannweite).

*Von den heutigen Spinnen gilt die kleine artenarme Gruppe (25 Arten) der Gliederspinnen (Liphistiomorpha) aus Südostasien (*Liphistius*) als altertümlichste Gruppe der Araneae (Spinnen i.e.S.); nur bei ihnen ist der Hinterleib deutlich gegliedert (Segmente 7-12); Spinnwarzen nicht endständig, sondern auf der Mitte der Bauchseite; Cheliceren nach vorn gerichtet und nicht einander gegenüberliegend wie sonst üblich; segmentierte Muskulatur im Hinterleib, altertümliche Herzanatomie; kein Netzbau; sie leben in Erdröhren, deren Eingang von Stolperfäden umgeben ist. Embryonale Stadien zeigen, dass der Hinterleib aus zahlreichen Segmenten besteht, die sogar knopfartige Anlagen von Gliedmaßen besitzen; die ursprüngliche Anzahl der Segmente (einschl. Prosoma) entspricht denen der Geißelskorpione und Skorpionsspinnen, denen die Araneae am nächsten stehen. Bei allen anderen (modernen) Spinnen ist die Segmentierung des Hinterleibs verschwunden. Den Gliederspinnen ähnliche Araneae mit gegliedertem Hinterleib sind bereits aus dem Jungpaläozoikum (z.B. *Arthrolycosa*) bekannt (THENIUS 2000).

Acariforme **Milben** (speziell: Oribatida = Bodenmilben; ab M-Devon) stellten wichtige Detritusfresser in den Kohlesümpfen (gemessen an der Häufigkeit fossiler Kotpillen) – wie auch heutzutage in modernen Wäldern der gemäßigten Zonen. Alle wichtigen Pflanzengruppen der Karbonwälder (Lycopsiden, Sphenopsiden, Farne, Samenfarne, Cordaiten) wurden von oribatiden Milben konsumiert, ebenso wie alle Typen von Pflanzengewebe, selbst Holz. Sogar Pflanzengewebereste aus Koproolithen von Makroarthropoden wurden von den Milben genutzt. Erst im frühen Mesozoikum gingen Insekten dazu über, lebende Bäume anzubohren, und Termiten und holometabole Insekten stellten dann die zweite Welle holzbohrender Detritivoren und

Herbivoren. Die führende Rolle oribatider Milben als Detritivoren von *toter* Pflanzenmaterie hielt aber bis heute an (Palaios 12, 319).

Crustacea: In der UKL **Kiemenfüßer = Branchiopoda** erscheint die rez. G *Triops = Apura* im Stefan mit *T. ornatus* (rez. Art *A. cancriformis* ab Keuper, s. dort). Bei den **Rankenfüßern = Cirripectida** erscheint die rez. Gattung *Trypaneta* im Stefan (Sepk.-Datei), weitere rez. Gattungen ab Dogger.

In der KL **Ostracoda** erscheint die rez. Süßwasser-Gattung *Darwinula*; alle heutigen Arten sind aussch. parthenogenetisch-klonal; da bei allen fossilen Darwinuloiden spätestens seit der Oberkreide kein Geschlechtsdimorphismus mehr nachweisbar ist, geht man davon aus, daß sich diese Ostracoden seit mind. 70-90 MA (oder länger) nur parthenogenetisch vermehren (s. Miozän).

Hexapoda/Insekten:

Diplura (Doppelschwänze; entognath) der rez. Fam. Japygidae ab Westfal D (weitere Japygiden im Apt und Miozän).

Apterygote Hexapoda: *Dasylepterus* als möglicher erster **Zottenschwanz (Thysanura)**; sichere Zottenschwänze ab Keuper, zottenschwanzähnliche Archaeognatha aber bereits im U-Devon.

Pterygota:

Nach *Strudiella* aus dem M-Famenne nächster ganz sicherer Nachweis von Fluginsekten erst wieder im untersten Namur (das neuerdings ins oberste U-Karbon gestellt wird, s. U-Karbon). Es gilt immer noch als mysteriös, weshalb Fluginsekten erst so spät nachweisbar sind, zumal basale, primitive Pterygota auch aquatische Ordnungen umfassen, die also in Umgebungen lebten, die einer Fossilisierung optimale Bedingungen boten. Im untersten Namur sind bereits Neoptera nachweisbar (Neopterenflügel *Delitzschala*, Familie indet., aus dem oberschlesischen Kohlebecken).

Die Fluginsekten stammen von Thysanuren aus der Nähe der Zygentoma (z.B. Silberfischchen) ab. Die beiden Flügelpaare entstanden nach einer Theorie durch seitliche Ausstülpungen der Rückenplatten; solche Seitenlappen sind schon bei den Silberfischchen erkennbar und könnten als Flügelpredläufer gedeutet werden. Die flächig verbreiterten Auswüchse an den Seiten der Rückenplatten dienten beim Leben im Wasser als Atemorgane (Tracheenkiemen); auch die Larven heutiger Eintagsfliegen verfügen noch über Tracheenkiemen, die strukturell mit Flügeln übereinstimmen.

Als die Lebensräume langsam austrockneten, besiedelten die aquatischen Insektenvorfahren wohl zunächst die ufernahe niedrige Vegetation; warf sie der Wind zu Boden, oder mussten sie vor Feinden flüchten, gaben ihnen die seitlichen Auswüchse (Tracheenkiemen) beim Fall oder Sprung zum Boden einen gewissen Auftrieb, der sich allmählich zunächst in einen Gleitflug entwickelte. Die aktive Bewegung der Flügel entstand dann erst allmählich. Die Flügel waren zunächst plump, schwer und starr und konnten zunächst auch noch nicht zusammengelegt werden.

Man vermutet außerdem, daß das Fliegen entwickelt wurde, weil die Urinsekten zwar die damaligen bärlappigen Pflanzenstengel (mit den spitzen nach oben gerichteten blattförmigen Strukturen) gut hinauf-, aber schlecht herabklettern konnten; außerdem bot das Fliegen eine Möglichkeit, Räubern zu entkommen. Vergleiche mit primitiven rez. Steinfliegen ergaben Hinweise, daß das Gleiten über der Wasseroberfläche die Triebkraft war, die zu einer sukzessiven Vergrößerung der Flügel geführt haben könnte, bis sie zum aktiven Fliegen geeignet waren.

Exiten-Theorie: Entwicklungsgenstudien schienen dagegen zu belegen, dass die Insektenflügel in enger Assoziation mit den Beinen, speziell aus respiratorischen Lappen polyramöser Beine (Spaltbein-Epipodite) entstanden (Spaltbein: Beintyp mit einem zur Rumpfmittle liegenden Schreit- und einem zum Rücken ausgerichteten Schwimmast), wahrsch. als kiemenartige Strukturen, wie man sie an den Stammsegmenten aller ausgestorbenen Palaeodictyoptera oder rez. Eintagsfliegenlarven findet (Tracheenkiemen, s.o.). Im Endeffekt gehen somit die Flügel bis auf die kiemenähnlichen lateralen Lappen der Lobopoda zurück, die mit den ventralen Lappen zu den biramösen Beinen (Spaltbeinen) fusionierten. Da diese Epipoditen an der Beinbasis liegen, müssen sie bei ihrer Differenzierung zu Flügeln zum Rücken hin verschoben worden sein. Die genetischen Grundlagen für die Entstehung der Flügel sind also schon weitaus älter, bestanden schon im gemeinsamen Vorfahren von Insekten und Crustaceen. Ggf. erleichterte auch der erhöhte Sauerstoffgehalt die Entstehung des Insektenfluges.

Carbotripula kukalovae aus dem Westfal C Böhmens (309 MA) gilt als Bindeglied zwischen den Silberfischchen (*Zygentoma*) und Fluginsekten; > 10 cm lang. Die Fluginsekten dürften sich über das Stadium passiver Gleitflieger entwickelt haben. *Carbotripula* verfügte über lange Laufbeine und lappenartige Verbreiterungen an den Mittel- und Hinterbrustsegmenten, die dann später bei den Fluginsekten die beiden Flügelpaare trugen. Weitere Merkmale, die in diese Richtung deuten, sind vergrößerte Komplexaugen und seitlich verbreiterte Rückenschilde an Brust- und Hinterleibssegmenten; **die seitlich verbreiterten Rückenschilde (an Brust und Hinterleib) sollen das Herabgleiten von Bäumen ermöglicht haben (passiver Gleitflieger). Flügel entwickelten sich demnach aus tragflächenartigen Rückenplatten.**

Auf einen solchen Ursprung der Flügel weisen auch die Coxoplectoptera (Jura bis Apt) hin, die zur Stammgruppe der Eintagsfliegen gehören. Entwicklungsgenetische Untersuchungen (Expression von Beingenen in der Ontogenese larvaler Flügelanlagen, s.o.) hatten dafür gesprochen, dass die Insektenflügel von umgewandelten, beweglichen Ästen der Spaltbeine (Exiten) abstammen (daher: Exiten-Theorie).

Die Larven der Coxoplectoptera zeigten dann aber, dass die Hinterleibskiemen der Eintagsfliegen innerhalb der Rückenschilde entspringen. Dies ist an Larven moderner Eintagsfliegen nicht mehr erkennbar, weil bei ihnen die Rücken- und Bauchschilde immer zu Ringen verwachsen sind. Larvenkiemen und Flügel gelten aber als homologe Strukturen gleichen evolutionären Ursprungs, was für die Paranotal-Theorie (statt Exiten-Theorie) spricht.

Um die paläontologischen Befunde (Zustand bei den Coxoplectoptera als Ausgangszustand der Eintagsfliegen) mit den ontogenetischen Studien in Einklang zu bringen, geht man jetzt davon aus, dass die Flügel als starre Auswüchse der Rückenschilde (Paranota) entstanden sind; durch sekundäre Rekrutierung von „Beingenen“ wurden diese zunächst starren Auswüchse dann später beweglich.

Zygentoma gelten wegen einer Mandibel mit zwei Gelenkpunkten (dicondyl) als Schwestergruppe der Pterygota, mit denen sie das Monophylum der Dicondylia bilden. Die Mandibeln von *Carbotripula* sind allerdings nicht erhalten; andere Merkmale (5 Tarsomere) sprechen aber für die Zugehörigkeit zu den Dicondylia.

Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale von *Carbotripula* im Vergleich zu den Silberfischchen: große Komplexaugen, verlängerte Beine, seitlich verbreiterte Loben am Hinterleib, stark vergrößerte Mittel- und Hinterbrust – letzteres ist typisch für Fluginsekten, weil an den Brustsegmenten die Flügel ansetzen.

Carbotripula selbst besaß keine Flügel; die seitlich ausgezogenen Brustloben könnten aber als Vorstufen der Flügel interpretiert werden, die zusammen mit den ebenfalls seitlich ausgezogenen Abdominalloben das **passive Herabgleiten** von Pflanzen/Bäumen ermöglicht haben könnten; die langen Schwanzanhänge könnten der Steuerung dieses Gleitens gedient haben. Große Augen und lange Beine sprechen ebenfalls für eine tagaktive Lebensweise in den Bäumen. Heutzutage findet sich im Urwald Perus ein baumlebender Felsenspringer als passiver Gleiter.

Fazit: Flügel gehen offenbar nicht auf bewegliche Kiemen von wasserlebenden Insekten zurück, sondern entstanden an Land aus seitlichen Erweiterungen (Loben) der Brustsegmente (Wikipedia; Natwiss. Ru. 7/2014: 368).

Eintags-, Steinfliegen und Libellen sind die primitivsten rez. Insekten; diese Palaeoptera können die Flügel in Ruhelage nicht über dem Rücken parallel zur Körperachse einschlagen (im Gegensatz zu den Neoptera); die einfachsten Neoptera sind Schabenartige, Geradflügler und Hemimetabola. Höchstentwickelt sind die Holometabola, die ein Puppenstadium durchlaufen müssen, weil die Larven extrem vom Adultstadium abweichen.

Insgesamt sind (1993) 1263 Fam. fossiler Insekten bekannt (zum Vergleich: 825 Tetrapodenfamilien) (incl. rezente Familien mit fossilen Vertretern).

Starke Diversifikation der Pterygota im Oberkarbon. Die **Schaben** erreichen im O-Karbon den Höhepunkt ihrer Entfaltung, seitdem keine wesentlichen Veränderungen. Der Umstand, dass man im O-Karbon (z.B. Westfal) meistens nur isolierte Flügel oder Flügelfragmente von Schaben findet, deutet darauf, dass sie oft Spinnen zum Opfer fielen (Palaios 18, 265). Die längsten Schaben erreichten aber „nur“ eine Größe von 9 cm (im Gegensatz zum Gigantismus in anderen Insektengruppen). Frühe Schaben verfügten über lange Legeröhren (die letzten Schaben mit diesem Merkmal finden sich im Malm).

Eintagsfliegen (Ephemeroptera) erreichten Flügelspannweiten bis 45 cm. Frühe Eintagsfliegen hatten saugende Mundwerkzeuge.

Im Namur erste **Schnabelkerfe** (Homoptera, Pflanzensauger), u.a. mit den **Zikaden (Cicadina)**, ab O-Karbon).

Meganisoptera: Im höheren O-Karbon Riesenlibelle *Meganeura* mit 70 cm Spannweite, *Namurotypus* 60 cm (im Perm Verwandte mit 73 cm!); sie gehört zu einer Gruppe, die zu den im U-Perm bzw. (naA) in der Trias auftretenden echten Libellen führt (UO Meganisoptera = Urilibellen, ?U-Karbon, unt. O-Karbon bis Trias/Lias, naA nur bis PTG).

Die größten rez. Libellen haben in den Tropen 20 cm, in Europa 10 cm Flügelspannweite. Die größte Urilibelle Deutschlands hatte ca. 45 cm Flügelspannweite (*Stephanotypus*, Stefan). Noch kurz vor der PTG gab es Meganisoptera mit 60 cm Flügelspannweite, trotz des inzwischen stark gesunkenen Sauerstoffgehalts.

Meganisoptera waren Raubinsekten, die mit ihren Augen (wie moderne Libellen) einen Blickwinkel von 360 Grad erreichten. Sie dürften bis 70 km/h schnell geflogen sein und hatten Krallen mit Stacheln, mit denen sie die Beute aufspießen konnten. Sie waren Herrscher der Lüfte und gefürchtete Beutegreifer (auch für kleine Wirbeltiere). Vor allem die pflanzenfressenden Palaeodictyoptera dürften zu ihrer Beute gehört haben, und die enorme Größe auch der letzteren (die in den Maximalwerten den Meganisoptera kaum nachstanden) dürfte die simple Folge eines Wettrüstens zwischen Jäger und Beute gewesen sein.

(Moderne „Rieseninsekten“: als längstes Insekt gilt die Gespenstschrecke *Phryganistra chinensis* mit 624 mm Gesamtlänge, gefolgt von der Gespenstschrecke *Phobaeticus chani* mit 570 mm Gesamtlänge inkl. Körperanhängen bzw. 357 mm Körperlänge von der Kopfspitze bis zum Hinterleibsende. Als schwerstes Insekt gilt die bis 110 g schwere Larve des Goliathkäfers; die Larve wird bis 15 cm, der Käfer 10 cm lang. Der längste Käfer ist der Riesenbockkäfer mit 17 cm, es sollen auch schon 20 cm lange Exemplare gesichtet worden sein. Riesenwanzen (Belostomatidae) werden bis 12 cm lang. Größte Flügelspannweite hat der Atlasspinner (*Attacus atlas*) mit 20 – 25 cm bei einer Flügeloberfläche von 400 qcm).

Entgegen früherer Annahmen erschienen auch die **Holometabola** bereits im O-Karbon (eine 311 MA alte Larve, die aber nicht zu Käfern gehören dürfte). Radiation der Holometabola erst nach der PTG, Käfer fossil erst ab unterstem Perm nachweisbar (nach molekularen Daten müssten sie aber schon im M-Perm entstanden sein). Die Vorderflügel der frühen Käfer waren noch nicht vollständig zu einem Schutzschild entwickelt und noch geädert; sie waren länger als das Abdomen. Vorderflügel als Schutzschilde ohne Äderung – wie bei modernen Käfern – sind erst seit der O-Trias dokumentiert (HOLMES).

Die Insekten sind aufgrund ihrer Tracheenatmung in der Größenentwicklung begrenzt und konnten im oberen Karbon und U-Perm auch nur aufgrund des hohen O₂-Gehaltes der Luft bis etwa 35 % solche Ausmaße entwickeln. Ab dem jüngeren Mesozoikum kompensieren sie ihr Größendefizit jedoch durch Staatenbildung.

Bereits im O-Karbon gab es Insekten (Odonoptera und/oder Palaeodictyopteroidea und/oder Archaeorthoptera), die ihre Eier in Pflanzen ablegten (konkret: im inneren Cortex des Stammes von *Calamites*); nächster Nachweis der Eiablage in Pflanzen dann erst wieder in der M-Trias (Palaios 19, 408).

Gliederung der Pterygota nach MÜLLER (Lehrbuch der Paläozool.; modifiziert, ergänzt, teilweise aktualisiert; die Grundsystematik von MÜLLER wurde aber beibehalten, auch wenn moderne Gliederungen davon stellenweise abweichen) (** = im O-Karbon bereits vertreten):

1. Sektion: ** Palaeoptera = Urflügler: M-Karbon bis rezent

** OO Palaeodictyopteroidea: M-Karbon bis PTG, bes. Westfal, Stefan

**O Palaeodictyoptera: M-Karbon bis PTG

[**O Protohemiptera: Stefan bis U-Perm (inzwischen eingezogen, s.

BRAUCKMANN 2007; *Eugereon* gehört zu den Palaeodictyoptera)]

** OO/O Megasecopteroidea/Megasecoptera: ?Westfal, Stefan bis U-Perm

** OO Ephemeropteroidea: Stefan bis rez. (Karbon: *Iriplosoba*) (**Eintagsfliegen**)

O Protephemeroidea: 1 Gatt. im Stefan

O Plectoptera = Ephemeroptera: ab U-Perm; rez. Familien erst ab Oligozän nachgewiesen

** OO Odonoptera = **Libellen iwS**: mind. Namur B bis rez. (?ob. U-Karbon von

Argentinien)

- **O Protodonata = Meganisoptera:** Namur B bis Lias (naA bis PTG)
 - O Odonata: U-Perm bis rez.; älteste: *Ditaxineura* (U-Perm), die noch gemeinsame Merkmale mit den Protodonata aufweist. (**Libellen**, rez. 5500 Arten)
 - UO Anisozygoptera: Trias bis rez.
 - UO Anisoptera: Lias bis rez. (Großlibellen = Ungleichflügler)
 - UO Zygoptera (Kleinlibellen = Gleichflügler)

2. Sektion: **** Polyneoptera: Westfal bis rez.**

- ** OO/O Schaben (Blattopteroidea/Blattodea):** ab U-Westfal; im O-Karbon Riesenformen wie heute in den Tropen; dabei bereits im O-Karbon Mimose, die die Nervatur der Farnblätter nachahmte.
- bzw. ****O Dictyoptera:** unt. Westfal bis rez. (mit UO Blattodea), rez. 4000 Arten (Blattodea ggf. als UO der Dictyoptera ausgewiesen) (§§§, s.u.)
- **O Protoblattoidea:** ob. Westfal bis ob. Perm
 - O Mantodea (Fangheuschrecken, Gottesanbeterinnen): wahrsch. U-Trias, ganz sicher ab Eozän/Oligozän (baltischer Bernstein) (BR: U-Tertiär) (Stammgruppen-Mantodea bereits im U-Perm: J. Paleont. 84, 746)
 - O Mantophasmatodea: ab Dogger (Natwiss. 95, 947)
 - O Isoptera (Termiten): ab Neokom (Neufund, früher ab Eozän angegeben). (nach neuen molekularen Daten haben Termiten keinen eigenen Ordnungsstatus, sondern sind in die Schaben zu integrieren, s. U-Kreide) (vermeintliche Termitenbauten aber bereits im Lias von Afrika!)
 - O Zoraptera (Bodenläuse): rezent
- *** OO Plecopteroidea: ?O-Karbon, ab U-Perm**
 - O Plecoptera = Stein- und Uferfliegen, ab U-Perm
 - O Embioptera = Spinnfüßer, Webspinner, Fußspinner; ?O-Perm, ab Eozän/U-Oligozän (balt. Bernstein) (syn. Embidina) (naA ab O-Perm) (BR: ab U-Perm)
 - O Notoptera = Grylloblattodea (Grillschaben): rezent
- ** OO Orthopteroidea: O-Karbon bis rez.** (MÜLLER: U-Perm bis rezent) (BR: ab O-Karbon)
 - ** O Orthoptera = Saltatoria (Heu-, Springschrecken, Grillen): ab O-Karbon**
 - O Phasmatodea = Phasmatoptera (Gespenst-, Stabheuschrecken): ab U-Trias (naA völlig unstrittige Phasmatodea erst im Känozoikum: Natwiss. 95, 947)
- OO Dermapteroida: ab U-Perm
 - O Protelytroptera: U-Perm
 - O Protocoleoptera: U-Perm bis O-Perm, Stellung unsicher
 - O Dermaptera (Ohrwürmer): ab Lias (BR: ab O-Jura)
- ** 3. Sektion: Oligoneoptera:** ab ob. Westfal (Mazon Creek) (= Holometabola = mit Puppenstadium)
 - **O Käfer (Coleoptera):** ab ob. Westfal (Mazon Creek, J. Pal. 93, 931); naA Stammgruppenvertreter der Käfer (Stephanastidae) ab Stefan; nach neuen Daten aber erst ab unterstem U-Perm (PNAS 116: 24729)
- *** OO Neuroptera (Netzflügler iwS): ?O-Karbon, ab U-Perm**
 - O Megaloptera (Schlammfliegen): ab O-Perm
 - *** O Raphidioidea (Kamelhalsfliegen): ?O-Karbon, ab O-Perm; naA ab Karbon** (THENIUS 2000); Höhepunkt im Mesozoikum (BR: Raphidioptera ab U-/M-Jura)

- O Plannipennia (=Neuroptera) (Echte Netzflügler ieS): ab U-Perm
- OO Mecopteroidea: ab U-Perm
 - O Mecoptera (Schnabelfliegen): ab U-Perm (284,4 MA)
 - O Trichoptera (Köcher-, Frühlings-, Haarfliegen): ab Perm (BR: ab U-Trias)
 - O Lepidoptera (Schmetterlinge): i.w.S. ab M-Trias (rez. > 120000 Arten);
 - UO Eoneura: M-Trias
 - Lepidoptera i.e.S. erst ab Rhät nachweisbar (Schandelah) (Glossata)
 - O Diptera (Zweiflügler): ab O-Perm
 - UO Nematocera (Mücken): ? U-Trias, ab O-Trias
 - UO Brachycera (Fliegen): ab O-Perm
 - bzw. UO Orthoraphe Fliegen: ab O-Perm
 - UO Cycloraphe Fliegen: ab Oberkreide
- OO Flöhe iwS = Siphonapteroidea: ab M-Jura (Nat. 483, 201)
 - O Siphonaptera (Flöhe): ab M-Jura
- OO/O Hymenopter(oid)a (Hautflügler): ab Trias (?Keuper, Rhätolias) (BR: ab U-Trias)
 - UO Symphyta (Pflanzenwespen = Holz-, Blatt-, Halmwespen): ab Lias
 - UO Terebrantes: ab Jura
 - UO Aculeata: ab Lias (Ameisen und Bienen ab Apt, Honigbienen ab ob. Alb)
- O Strepsiptera (Fächerflügler): ab 99 MA (Bernstein Myanmar) (BR: ab U-Kreide)

4. Sektion: ****Paraneoptera: ab Namur** (ad Hemimetabola)

- OO Psocopteroidea: ab Moscovian (höheres Westfal) (Nat. 503, 257)
 - O Psocoptera (Holz-, Staub-, Rinden-, Bücherläuse): ab U-Perm
 - O Mallophaga (Kieferläuse): rezent
 - O Siphunculata = Phthiraptera (Tierläuse): ab Eozän/Oligozän (Bernstein) nachgewiesen
- OO/O Thysanopter(oid)a (Blasenfüße, Thripse, Fransenflügler): ab Perm, ganz sicher ab Keuper (BR: ab U-Perm)
- ** OO Hemipteroida (Wanzenartige, Schnabelkerfe): ab Namur
 - ** O Homoptera (Pflanzensauger: Zikaden und Pflanzenläuse): ab Namur (altertümlichste rezente Gruppe sind die Peloridiidae mit 20 Arten in den Nothofaguswäldern; leider kein Fossilnachweis)
 - UO Auchenorrhyncha (= Cicadina) (Zikaden)
 - UO Sternorrhyncha (Pflanzenläuse) (inkl. Blattläuse, Schildläuse)
 - O Heteroptera (Wanzen): ab O-Perm (naA ab U-Perm)

(BR = BRAUCKMANN in SCHINDLER/HEIDTKE 2007)

Von den vier Sektionen der Pterygota sind also drei mit Sicherheit und eine wahrscheinlich im Oberkarbon vertreten, konkret:

- Libellen (iwS) (mind. ab Namur B, s.u.) (OO)**
- Schaben, Schabenverwandte (mind. ab U-Westfal) (O)
- Steinfliegenverwandte (OO)
- Heuschrecken, Grillen (O; bis 8 cm Flügellänge!; ihr Zirpen dürften die einzigen tierischen Laute in den Steinkohlenwäldern gewesen sein, sofern nicht schon Amphibien wie heutige Frösche kommunizierten)

- **Zikaden, Schnabelkerfe** (mind. ab Namur) (O)
- evtl. **Kamelhalsfliegen** (O) (und damit OO Netzflügler)

** **Libellen** (iwS, OO Odonoptera) waren vertreten durch die O Protodonata (Namur bis Lias, z.B. UO Meganisoptera mit *Meganeura*); die rez. O Odonata folgt im U-Perm. Kürzlich wurden Meganisoptera bereits im Namur B nachgewiesen (*Erasipterella*), evtl. liegen noch ältere, ins U-Karbon datierende Funde aus Argentinien vor (wahrsch. aber ebenfalls Namur, evtl. sogar Westfal). Die ersten Libellen konnten wahrsch. nicht besonders schnell und wendig fliegen und bevorzugten den Segelflug. Bereits im Namur von Vorhalle/Hagen 32 cm Spannweite. Im Stefan Frankreichs *Meganeura monyi* mit 70 cm Spannweite/35 cm Körperlänge, nur noch von *Meganeuropsis permiana* aus dem U-Perm von Kansas (Elmo) mit 72 – 73 cm Spannweite übertroffen. Größte Libelle Deutschlands: *Stephanotypus schneideri*, Stefan (Halle), 45 cm Spannweite. Im Perm nahm dann die Manövrierfähigkeit der Libellen zu; als Beutegreifer waren sie damit in der Lage, andere Insekten im Flug zu fangen.

Kladogramm der Libellen nach TOLWEB:

- Protodonata (+)
 - (Vierteilung, nicht aufgelöst):
 - I--- Protanisoptera (+)
 - I--- Triadophlebiomorpha (+)
 - I--- Protozygoptera (+) + Archizygoptera (+)
 - I--- Zygoptera + [Anisozygoptera + Anisoptera] (alle rezent)

(Anisozygoptera: rezent nur noch 1 Gattung mit zwei Arten im Himalaya und Japan: *Epiophlebia*). Unterscheidung der drei rez. Libellengruppen s. unter „Lias“

Die „Protozygoptera“ stellen allerdings kein Monophylum, sondern einen paraphyletischen Grad (Entwicklungsstufe) dar, der im wesentlichen aus den Überfamilien Permagrinoidea und Archizygoptera besteht. Während die grazileren Archizygoptera die PTG recht gut überstanden, erloschen die größeren Taxa der Permagrinoidea an der PTG. Die Archizygoptera überlebten vom O-Karbon bis in die Unterkreide, manche Gattungen lebten vom Perm bis in die Trias, sogar Aderungsmuster der Flügel blieben von O-Karbon bis O-Trias unverändert (J. Pal. 86: 81).

Nur im Karbon und Perm (bis PTG) lebten primitive große Insekten der O **Palaeodictyoptera** (können Flügel nur vertikal bewegen und nicht zusammenfalten): Eubleptidoidea; Archodonata. Ähnlich rez. Libellen, wahrsch. blinde Seitenlinie der Insektenentwicklung, z.T. mit 2 oder 3 Flügelpaaren; bewährten sich jedoch nicht und verschwanden bald wieder. Die Mundwerkzeuge der Palaeodictyoptera waren teils auf die Ernährung von Sporenpaketen ausgerichtet, teils darauf, die Oberfläche von Pflanzen zu punktieren und Zellsaft zu saugen. Als die Karbonflora im Perm zusammenbrach, konnten sie sich an die neuen Bedingungen und die nun von Gymnospermen dominierte Vegetation nicht anpassen.

§§§§ **Dictyoptera:** nach einem neuen Kladogramm (GRIMALDI und ENGEL 2005) traten moderne Linien der Schaben erst im Laufe des Jura auf und sind erst ab Kreide nachweisbar.

Die Dicyoptera waren zunächst durch Familien vertreten, die teils im Perm, an der PTG, in der Trias oder spätestens an der TJG wieder ausstarben (Archimylacrididae: M-Karbon bis PTG; Subioblattidae: O-Karbon bis O-Trias; Necymylacrididae: M-Karbon bis M-Perm; Poroblattinidae: oberstes Karbon bis TJG; Spiroblattinidae: M-Karbon bis O-Trias; Mylacrididae: M-Karbon bis PTG).

Kladistisch etwas höher als die o.g. Familien, die aus einer gemeinsamen Basis hervorgehen, stehen die Phylloblattidae (M-Karbon bis TJG). Es folgen dann mehrere paraphyletische Linien, die zwischen oberster Trias und oberstem Jura auftreten und im Laufe der Kreide, spätestens an der KTG, wieder erlöschen.

Daran schließt sich die basale Dichotomie in die „Blattaria“ und Mantodea an, die um die TJG erfolgt sein muss.

Die „Blattaria“ diversifizierte dann im Laufe des Jura in viele Linien, die bis heute überlebten. Die Kronengruppe der „Blattaria“ dürfte im frühen Jura entstanden sein. Innerhalb der „Blattaria“ sind auch die Isoptera (Termiten) positioniert. Die ältesten fossilen Nachweise der „Blattaria“ finden sich für Isoptera, Polyphagidae und Blattellidae jeweils ab Unterkreide. Blattidae ab Oberkreide fossil nachweisbar.

Die Mantodea diversifizierte im Laufe des Jura, wobei zahlreiche paraphyletische Linien entstanden, die spätestens in der höheren Kreide wieder erloschen. Die Kronengruppe entstand erst in der Oberkreide, wobei in kurzer Zeit zahlreiche Familien auftraten, die bis heute überlebten. Die basalste Familie sind die Chaeteessidae, die Familie mit dem ältesten Fossilnachweis sind die Mantidae (ab O-Kreide). Hymenopodidae und Chaeteessidae etwa ab KTG,.

Echte Herbivorie durch Insekten war im Karbon noch kaum etabliert; die Insekten waren weitgehend Beutegreifer; diejenigen, deren Ernährung auf Pflanzen beruhte, nutzten entweder tote Pflanzen oder Sporen.

Herbivore Insekten ernährten sich vorwiegend von Reproduktionsprodukten (besonders Sporen) von Pflanzen; Bißspuren an Blättern sind sehr selten und erstmals im O-Karbon (Mazon Creek) nachgewiesen. Die Eingeweide sind oft voll von Sporen. Viele Schnabelkerfe ernährten sich auch durch Saugen (Pumpapparat am Kopf, spezielle Mundwerkzeuge); Ziel waren offenbar Pflanzenzellbestandteile oder Verwesungsprodukte, weniger das Phloem (dann wäre nämlich ein Mechanismus zum Ausscheiden überschüssigen Wassers erforderlich). Fraglich ist, ob Insekten des O-Karbons schon bestäubten; es gibt nur indirekte Hinweise insofern als daß die Pollen von Medullosa-Samenfarnen zu groß für Windbestäubung waren und bestimmte Insektengruppen (Megasecoptera, Diaphanoptera) geeignete Strukturen zum Sammeln und Verteilen der Pollen aufwiesen.

Carnivore Insekten waren besonders durch die riesigen Protodonata repräsentiert, die kleinere Insekten von Lycopodenstämmen aufgriffen; da sie ihre Flügel nicht zusammenfalten konnten, waren sie nicht in der Lage, im Astwerk herumzuklettern, sondern lebten eher in offenen Sümpfen. Die Größe wird wahrscheinlich mit einer Opfer-Räuber-Größenzunahme erklärt, d.h. daß Beutetiere in der Größe zunahmten, um der Verfolgung zu entgehen, woraufhin die Raubinsekten ihrerseits die eigene Größe steigerten.

Evolution der Käfer

Nach molekularen Uhren entstanden die Käfer vor 327 (KI: 297 – 344) MA, heute stellen sie die artenreichste Ordnung der Tiere (> 400.000 Arten), wobei die Kodiversifikation mit den Angiospermen eine wegweisende Rolle spielte. Die Diversifikation der herbivoren Käfer während des Mesozoikums dürfte durch horizontalen Gentransfer von Enzymen ermöglicht worden sein,

die die Zellwände von Pflanzen zersetzen, deren Gene die Käfer von Bakterien und Pilzen transferiert hatten, was in mehreren Linien unabhängig voneinander geschah. Diese neuen Gene triggerten im Jura eine Diversifikation und adaptive Radiation, die für die Hälfte der heutigen Käferarten verantwortlich ist. Die Enzyme ermöglichten eine effiziente Verdauung von Pflanzengewebe einschließlich der Ligno-Cellulose der Zellwände und ermöglichte dadurch die Evolution herbivorer Spezialisierungen wie das Unterminieren von Blättern oder Stämmen und das Bohren in Holz. Die hohe Diversität der Käfer erklärt sich daher aus:

- niedrigen Extinktionsraten
- Kodiversifikation mit Angiospermen
- horizontalem Gentransfer mikrobieller Gene, die dafür sorgen, dass Pflanzenzellwände aufgeschlossen und abgebaut werden können (dadurch wurden die Käfer von Symbionten mit entsprechenden Enzymen unabhängig). Nach dem Gentransfer erfolgten noch Duplikationen und funktionelle Diversifikationen der betreffenden Genfamilien.

Etwa die Hälfte aller herbivoren Insekten werden von den Käfern gestellt; die meisten herbivoren Käfer ernähren sich von Angiospermen. Die erste Radiation von Käfern begann nach molekularen Daten vor ca. 305 MA in der Ordnung Polyphaga. 95 % aller rezenten Käferfamilien erschienen vor der KTG.

Während die molekularen Daten für eine Entstehung um die Grenze Unter-/Oberkarbon deuten, finden sich Fossilien erst im Asselian oder Sakmarian mit den Tshecardocoleidae und im Artinskian mit den Moravocoleidae (zusammen: Procoleoptera), und *Coleopsis archica* aus dem untersten Perm von Grögelborn/Saarland gilt als älteste Käferart; mit einem Venationsmuster entsprechend den Tshecardocoleidae. *Adiophlebia lacoana* aus Mazon Creek wird nicht mehr als Käfer anerkannt, ebenso wenig wie *Skleroptera* als Stammgruppen-Käfer. Die älteste Larve eines holometabolen Insekts ist 311 MA alt, ihre Merkmale sprechen aber gegen eine Zugehörigkeit zu den Käfern.

Schon Tshecardocoleidae besiedelten Holz (wohl unterhalb der Rinde als erwachsene Tiere) in semiaquatischen Lebensräumen. Holzbohrungen im obersten Perm Chinas (254 – 252 MA) werden ebenfalls auf Käfer zurückgeführt. Im Mitteljura nahm die Diversifikationsrate stark zu, es entstanden die räuberischen Carabidae und die im Wasser tauchenden Käfer wie Dytiscidae und andere. Frühe Aufspaltungen der herbivoren Buprestoidea (metallischfarbene holzbohrende Käfer) und Phytophaga sowie der herbivoren und saprophagischen Scarabaeidae erfolgten im Jura und Unterkreide parallel zur Diversifikation der frühen Angiospermen. Die Kronen-Diversifikation dieser Käfergruppen erfolgte dann während des Aufstiegs der Angiospermen zur ökologischen Dominanz in der mittleren Kreide. Die Käfer diversifizierten in die neuen Habitate hinein, die die Angiospermen geschaffen hatten. Innerhalb der Phytophaga gab es aber auch Rückgänge der Diversifikationsraten: diese betrafen die Rüsselkäferfamilien Caridae und Cimberididae, für die enge Verbindungen zu Koniferen angenommen werden. Käfer, die sich heutzutage von Gymnospermen-Pollen ernährten, erschienen im oberen Jura noch vor den Bienen und Großschmetterlingen. Sie fungierten wohl als erste Insektenbestäuber von Gymnospermen und frühen Angiospermen.

Die Käfer gingen im Laufe ihrer Evolution von generalistischer Ernährungsweise wie Detritivorie und Saprophagie zu immer spezialisierterer Ernährung über, darunter Mycophagie und Herbivorie. Das Fressen von Pollen gilt als Übergangsstadium zwischen Detritivorie, Mycophagie, Saprophagie einerseits und spezialisierter Herbivorie andererseits (PNAS 116: 24729).

Im Karbon wurden bereits **Trematoden (Saugwürmer)** als Parasiten an Insekten nachgewiesen.

Kladogramm der Insekten (nur rez. Gruppen; Naturwiss. 89, 543):

- Chilopoda (Außengruppe)
- Symphyla
- Protura + Collembola
- Diplura
- Archaeognatha
- *Tricholepidion*
- Nicoletiidae + Lepismatidae
- ab jetzt: PTERYGOTA
- Ephemeroptera UP (§ OK)
- Odonata UP (§ M-Karbon)
- Plecoptera UP
- Linie mit folgenden Abzweigungen: --- Orthoptera OK
 - Grylloblattodea = Notoptera (Grillenschaben) rez (§ M-Tr)
 - Phasmatodea U-Tr(?) (naA Tert)
 - Mantodea U-Tr(?) (§ Tert)
 - Blattodea OK
 - Isoptera UKr (Neokom)
- Dermaptera UJ (§ OJ) + Embioptera OP (§ UP)
- Zoraptera (Bodenläuse) rez.
 - (Thysanoptera P + [Psocoptera UP + Phtiraptera*]) + (Sternorrhyncha + [Auchenorrhyncha + Heteroptera P])
- Dichotomie in zwei terminale Linien:
 - a) --- Coleoptera OK + Strepsiptera* (§ UKr)
 - Neuroptera UP
 - Megaloptera OK? P (§ OP) + Raphidioptera OK (§ UJ)
 - b) --- Hymenoptera P (§ U-Tr)
 - Trichoptera O-Tr (§ U-Tr) + Lepidoptera M-Tr (§ OJ)
 - Diptera OP
 - Mecoptera UP + Siphonaptera M-J (s. Nat. 483, 201)

* Nachweis ab baltischem Bernstein; Abk: OK = O-Karbon, P = Perm; Tr=Trias, J = Jura, Kr = Kreide. Zeitangaben (des Erstauftretens) nicht aus Naturwiss. 2002, S. 543, sondern nach vorstehender Zusammenstellung, orientiert an MÜLLER (Lehrbuch der Paläozool.), aber aktualisiert. Abweichende Angaben in BRAUCKMANN (2007, s.u.) sind mit § gekennzeichnet.

Kladogramm der Hexapoda nach BRAUCKMANN in SCHINDLER/HEIDTKE (2007):

HEXAPODA:

- **Collembola = Springschwänze (ab U-Devon)**
- Protura = Beintastler (nachgewiesen ab Quartär)
- ab jetzt: INSECTA

- **Diplura = Doppelschwänze (ab oberstes Karbon)**
 - **Archaeognatha = Felsenspringer (ab U-Devon)**
 - (+) **Monura (O-Karbon bis O-Perm)**
 - **Thysanura = Borstenschwänze (ab O-Karbon)**
 ab jetzt: PTERYGOTA
 - +[**Diaphanopteroidea OK-OP + Palaeodictyoptera UK-PTG + Megasecoptera MK-OP + *Permothemistida UP-OP***] + [**Ephemeroptera=Eintagsfliegen/ ab OK + Odonata=Libellen/ab MKarb**] = PALAEOPTERA
 ab jetzt: NEOPTERA (Einzelflügel aus dem untersten Namur = obersten U-Karbon!)
 - [+ **Paraplecoptera OK-OJ + Plecoptera=Steinfliegen/ab UP**] + [**Orthoptera=Geradflügler/ab OK + Phasmatodea=Gespensschrecken/ab UTr + Titanoptera/?Autun, nur Trias + Embioptera=Tarsenspinner/ab UP + Zoraptera=Bodenläuse/ab Quartär nachgewiesen**]
 - [**Blattodea=Schaben/ab tiefem Westfal + Isoptera=Termiten/ab Ukrei + Mantodea=Fangschrecken/ab UTertiär + *Protelytroptera UP-Ukrei* + Dermaptera=Ohrwürmer/ab OJ + Grylloblattodea/ab MTr**]
 - [**Glosselytroidea OP-OJ + Caloneuroidea OK-OP + Blattinopsodea OK-OP + Psocoptera=Staubläuse/ab UP + Phthiraptera=Tierläuse/ab Quartär nachgew. + Thysanoptera=Fransenflügler/ab UP + Hemiptera = Schnabelkerfe/Wanzen/Zikaden/ab UP**]
- ab jetzt: ENDOPTERYGOTA
 umfassen folgende Ordnungen (nicht aufgelöst):
- (+) **Miomoptera (OK – MT)**
 - (+) ***Antliophora (MP – OJ)***
 - Mecoptera = Schnabelfliegen (ab MP)***
 - Diptera = Zweiflügler (ab M/O-Perm)***
 - Siphonaptera = Flöhe (ab M-Jura) (Nat. 483, 201)
 - (+) ***Amphiesmenoptera (UP – OTr)***
 - Trichoptera = Köcherfliegen (ab UTr)
 - Lepidoptera = Schmetterlinge (ab OTr) (aktualisiert)
 - Hymenoptera = Hautflügler (ab UTr)
 - Neuroptera = Netzflügler (ab UP)***
 - Raphidioptera = Kamelhalsfliegen (ab U/M-Jura)
 - Megaloptera = Schlammfliegen (ab OP)***
 - Coleoptera = Käfer (ab unterstes Perm)***
 - Strepsiptera = Fächerflügler (ab U-Kreide)

Fett: im Karbon vertreten; kursiv-fett: nicht im Karbon, aber im Perm vertreten

Nach BRAUCKMANN (2007) sind bereits im **Namur** mit Ausnahme der Schaben alle Großgruppen der Insekten vertreten:

- (+) Palaeodictyoptera (Namur bis PTG; ?U-Trias); Spannweite : 2 bis 56 cm !
 (Funde aus der U-Trias sind sehr umstritten und gehören wohl zu anderen Ordnungen)
- (+) Megasecoptera (Namur bis O-Perm)
- (+) Diaphanopteroidea (nur paläozoisch)
 Odonatoptera (rez. ca. 5500 Arten, rez. bis 20 cm Spannweite; *Namurotypus* aus Vorhalle mit 32 cm Spannweite; *Meganeuropsis permiana* aus dem U-Perm vom Elmo/Kansas erreichte 72, naA 73 cm Spannweite!; zweitgrößte Libelle ist *Meganeura monyi* aus dem Stefan Frankreichs; bis 70 cm Spannweite/35 cm Körperlänge. Größte Libelle Deutschlands: *Stephanotypus schneideri*)

aus dem Stefan von Halle; 45 cm Spannweite; alle Taxa ad Protodonata.
Größte rezente Libelle: *Megaloprepus coerulatus*, 19 cm Spannweite).

(+) „Protorthoptera“; sie enthalten wahrsch. die Stammgruppe der Hemipteroidea = Schnabelkerfe; besonders die Paoliidae aus dem Namur und Westfal A gelten als Ausgangsgruppe der Schnabelkerfe.

Die Protorthoptera sind wohl polyphyletisch und umfassen diverse basale Neoptera-Stammgruppen, darunter Vorläufergruppen der Schnabelkerfe.

Schaben (Blattodea) erscheinen dann im **tiefen Westfal**; rez. 4000 Arten, 2,5 bis 10 cm lang.

Im **weiteren Verlauf des Oberkarbons** erscheinen:

Ephemeroptera (rez. ca. 2800 Arten; im Oberkarbon mit *Bojophlebia* mit 45 cm Spannweite)

(+) Paraplecoptera (O-Karbon bis Malm)

Orthoptera:

Ensifera = Langfühlerschrecken: sicher ab O-Karbon, rez. 9500 Arten (z.B. Grillen, Laubheuschrecken)

Caelifera = Kurzfühlerschrecken (sicher ab Trias)

(+) Caloneuroidea (nur paläozoisch)

(+) Blattinopsodea (nur paläozoisch; O-Karbon bis O-Perm; inc. sed.)

(+) Miomoptera = Palaeomanteida (O-Karbon bis Lias)

Coleoptera (ob. Westfal, Mazon Creek)

Ab U-Perm evtl. die (+) Titanoptera (fraglich im Autun der Meisenheim-Formation, sicher in der M- und O-Trias von Kirgisien; bis 36 cm Spannweite)

Kladogramm nach Nat. 503: 257 (anno 2013):

Trichotomie:

--- Palaeodictyopteroidea + Ephemeroptera (beide ab höherem Serpukhovian)

--- *Strudiella* (M-Famenne)

--- Linie zu den Holometabola (Nachweis ab unt. Serpukhovian) ***

Die Trichotomie muss schon vor dem Famenne erfolgt sein.

*** Linie zu den Holometabola:

--- Odonatoptera (ab höherem Serpukhovian)

--- Polyneoptera (Nachweis ab unt. Serpukhovian/Namur A: *Delitzschala*)

--- Psocodea/ab Moscovian + (Hemiptera/ab ob. Serpukhovian + Thripida/ab Moscovian)

--- Trichotomie:

a) Avioxyelidae (Moscov.) + Stamm-Hymenopteriden (Hym. ab M-Trias)

b) Mehrere Taxa einer Linie aus dem Westfal

c) HOLOMETABOLA: --- Panorpida (ab Bashkirian)

--- Neuropterida (ab allerunterstem Perm)

--- Stephanastidae (Gzhelian) + Stamm-Coleopteriden (ab allerunterstem Perm)

Die basalen Diversifikationen der Insekten dürften im Devon und Unterkarbon erfolgt sein, nachdem die Insekten um die Silur-Devon-Grenze herum entstanden waren. Nach molekularen Daten liegt der Ursprung der Holometabola zwischen dem M-Devon und höheren Oberkarbon irgendwann zwischen 391 und 311 MA.

Die Hymenoptera stellen die Schwestergruppe der Holometabola; nach molekularen Daten entstanden sie vor 350 bis 309 MA, ihr ältester fossiler Nachweis erfolgt aber in der M-Trias.

Im Jahr 2013 wurde dann mit *Stephanastus* ein Vertreter der Stammgruppe zu den Coleopteriden aus dem Gzhelian (Stefan) Frankreichs beschrieben;
Avioxyela, ein Stammgruppenvertreter der Hymenoptera, aus dem Moscovian (Kronen-Hymenoptera selbst sind erst ab der M-Trias bekannt!);
eine Holometabolenlarve aus dem Moscovian vom Piesberg;
je ein Vertreter der Psocodea und Hemiptera aus dem Moscovian.

Die Holometabola diversifizierten in zwei Schritten im frühen und späten O-Karbon, was mit Phasen trockeneren Klimas aufgrund der Wasserbindung in den südpolaren Vereisungen korreliert, wodurch die Kohlesümpfe in Euramerika zurückgingen, wie auch Florenwechsel in diesen Zeitphasen belegen. Die frühen Holometabola waren auffällig klein – ganz im Unterschied zu den paläozoischen Rieseninsekten. Die neuen Funde belegen, dass die Holometabola im späten Karbon schon diverser waren als bisher angenommen; ihr Aufstieg beginnt aber erst nach der PT-Massenextinktion.

Stamm-Neuropterida finden sich mit *Westphalomerope* (ad Panorpida) ob dem Bashkirian (frühes Westfal), echte Neuropteriden sowie unstrittige Käfer (Tshecardocoleidae) ab allerunterstem Perm, während *Stephanastus* aus dem Stefan (Gzhelian) zur Stammgruppe der (Coleoptera + Strepsiptera) zugerechnet wurde, heute aber nicht mehr als Stammgruppenvertreter gesehen wird (PNAS 116: 24729). Kronen-Neuropterida entstanden damit spätestens im obersten Karbon. Ältester unstrittiger Käfer ist *Coleopsis archaica* aus dem untersten Perm (Tshecardocoleidae).

Kronen-Hymenoptera (im Sinne des gemeinsamen Vorfahren von Xyelidae und Neohymenoptera) dürften sich um die PTG herum aus Stamm-Hymenoptera wie *Avioxyela* (Moscovian) entwickelt haben.

Die wichtige Innovation der Holometabola stellt die Entstehung der holometabolen Larve dar; diese erbrachte Vorteile, die die Diversifizierung befeuert haben dürften. Das älteste Larvenfossil stammt aus dem Moscovian des Piesberg (Westfal D; *Metabolarva bella*). Etwas älter, aber noch nicht beschrieben, ist die holometabole Larve *Srokalarva* aus Mazon Creek.

Paraneoptera sind belegt durch die Hemipteren *Protoprosbole* (Serpukhovian) und *Aviorrhyncha* (Moscovian), den Thripida *Westphalothripides* (Moscovian) und den Stamm-Paraneoptera *Bruayaphis* (Moscovian).

Psocodea sind mit *Westphalopsocus* ab Moscovian (höheres Westfal).

Damit lebte im Oberkarbon bereits eine breite Diversität von Eumetabola, darunter Stammlinien der Hymenopterida, Panorpida, Neuropteroidea, Thripida, Hemiptera und Psocodea; die Kronengruppen könnten allerdings teilweise deutlich später eingesetzt haben.

Die karbonischen Pterygota, aber auch die frühen permischen Käfer waren sehr klein. Mit Ausnahme des Stamm-Coleopteriden *Stephanastus* (Flügelänge 25,5 mm), waren alle karbonischen Eumetabola klein (Flügelänge zwischen 3,8 und 14 mm); heutige Holometabola erreichen bis 120 mm Flügelänge – in Einklang mit Copes Regel.

Auch die Eugeopteridae (Serpukhovian, die basalste Linie der Odonoptera) war mit Flügelängen zwischen 35 und 45 mm relativ klein; Meganeuidae erreichten dagegen 330 mm.

Heutzutage zeigen eumetabole und nicht-eumetabole Insekten etwa dasselbe Größenspektrum, während im Oberkarbon die Non-Eumetabola viel größer wurden (10 bis 330 mm Flügelänge versus 3,8 – 14 mm für Eumetabola). Nur wenige Linien der Paleoptera entwickelten im Karbon aber Gigantismus; dieses Phänomen kann daher nicht allein auf den hohen Sauerstoffgehalt zurückgeführt werden, denn dann hätte es sich in allen Insektenlinien manifestieren müssen. Weitere ökologische Faktoren dürften zu der divergierenden Größenentwicklung (Gigantismus mancher Paleoptera einerseits, Miniaturisierung der Eumetabola andererseits) beigetragen haben.

Die Metamorphose, wie sie sich bei allen Holometabola, aber auch einigen Paraneoptera findet, dürfte geholfen haben, die Klimaschwankungen des Oberkarbons und das Massenaussterben an der PTG zu überstehen. In der Trias erlebten dann die Holometabola und in geringerem Umfang auch die Paraneoptera eine gewaltige Diversifikation, nachdem viele ökologisch dominierenden Linien der Paleoptera an der PTG erloschen waren. So, wie im Mesozoikum winzige Säuger neben riesigen Dinosauriern lebten, waren die Holometabola im Karbon Winzlinge neben den großen Paleoptera und Polyneoptera.

Paraneoptera und Holometabola des Karbons:

- Serpukhovian: Hemiptera (*Protoprosbole*) (Belgien) 14 mm Flügelänge
- Bashkirian: Holometabola indet. (*Baryshnyala*) (Hagen-Vorhalle) 9,6 mm Flügelänge
Panorpida (*Westphalomerope*) (Frankreich) 4,8 mm Flügelänge
- Moscovian: Hemiptera (*Aviorrhyncha*) (Frankreich) 7,5 mm Flügelänge
Psocodea (*Westphalopsocus*) (Frankreich) 3,6 mm Flügelänge
Paraneoptera (*Bruayaphis*) (Frankreich) 3,8 mm Flügelänge
Thripida (*Westphalothripides*) (Frankreich) 7,4 mm Flügelänge
Stamm-Hymenopteride (*Avioxyela*) (Frankreich) 5,5 mm Flügelänge
Holometabolenlarve (*Srokalarva*) (Mazon Creek) Länge 30 mm
Holometabolenlarve (*Metabolarva*) (Piesberg) Länge 9,1 mm
- Kasimovian: Pteridotorichnos (Holometabolen-Galle) (USA) Größe 5 mm
- Gzhelian: Stamm-Coleopteride (*Stephanastus*) (Frankreich) 25,5 m Flügelänge

Mit Ausnahme der beiden Larven und der Galle sowie *Stephanastus* (Körper mit Flügeln) handelt es sich bei den übrigen Fossilien nur um Flügel (Nat. 503, 257).

Die maximale Körpergröße und Flügelspanne von Insekten folgte nur in den ersten 150 MA ihrer Evolution (bis zum Ende des Jura) dem Sauerstoffgehalt der Atmosphäre. Bis zu dieser Zeit korreliert die maximal mögliche Insektengröße mit dem Sauerstoffgehalt. Seit der Kreide bleibt die maximale Größe der Insekten unabhängig vom Sauerstoffgehalt. Ab jetzt spielen andere Faktoren eine Rolle: die Maximalgröße nahm in der Unterkreide ab, als sich agilere Vögel entwickelten. Eine weitere Abnahme der Maximalgröße im Känozoikum mag mit weiteren Spezialisierungen bei Vögeln, dem Auftreten der Fledermäuse oder der KTG-Extinktion zusammenhängen. Die Bedrohung der Insekten durch fliegende Beutegreifer stellt seit der Kreide

somit den entscheidenden Faktor dar, der die Größe von Insekten begrenzt, nicht der Sauerstoffgehalt (PNAS 109, 10927). Die Insekten des Karbons und Perms konnten (auch unter den günstigen Umständen des hohen Sauerstoffgehalts) nur deshalb so groß werden, weil es für sie keine Bedrohung aus der Luft gab.

Anhang: Grundbauplan der Insekten (Hexapoda): ungleichmäßig gegliederter Körper, drei Paar Beingliedmaßen am Rumpf; einästige (uniram) gegliederte Laufbeine; Cephalon als Verschmelzungsprodukt aus mehreren Segmenten, i.d.R. mit einem Paar Facettenaugen, einem Paar gegliederter Antennen, Komplexaugen, drei Paar Mundwerkzeuge (1 Paar Mandibeln und 2 Paar Maxillen). Rumpf meist nur zwei Paar Flügel. Der Hinterleib besteht ursprünglich aus 11 Segmenten und dem Schwanzsegment, das nur bei alttümlichen Formen paarige Schwanzanhänge (Cerci) aufweist. Manche paläozoische Insekten (wie Palaeodictyoptera) weisen an verschiedenen Segmenten seitliche Verbreiterungen (Paranota) auf, aus denen sich auch die Flügel der Pterygota am mittleren und hinteren Rumpfsegment entwickelt haben dürften. Atmungsorgane: Tracheen, d.h. luftgefüllte röhren- und sackartige Einstülpungen der Körperhaut (nach THENIUS 2000).

Bereits im Oberkarbon (ca. 310 MA) setzte auch die Evolution und Diversifizierung von DNA-Viren ein, die Insekten befallen. Die Koevolution der Viren und Insekten lässt sich nach molekularen Phylogenien so weit zurückverfolgen (PNAS 108, 15931).

In der Evolution der Insekten spielten Genomduplikationen eine große Rolle (vergleichbar dem Pflanzenreich), während ansonsten Genomduplikationen bei Metazoen (abgesehen von den Fischen) eher von untergeordneter Bedeutung sind (PNAS 115: 4713).

echi-echi okar

ECHINODERMATA:

Im O-Karbon noch 9 Arten aus 6 Gattungen und 3 Familien der **Edrioasteroidea**; letzter sicherer Nachweis im ob. Rotliegenden, fraglich im O-Perm.

Carpoidea: während man bisher davon ausging, dass die Homalozoa (Carpoidea) (ab M-Kambr.) im M-Devon erloschen (allerdings Nachweis im O-Devon/360 MA von Wuppertal anno 2008), wurde 1991 ein Mitrata aus dem Pennsylvanian (O-Karbon/320 MA) von Oklahoma beschrieben (*Jaekelocarpus oklahomensis*). Bemerkenswert sind dabei drei (evtl. 4) Paare von inneren Kiemenspalten. Bestimmte Merkmale deuteten dabei auf eine Affinität zu den Stammgruppentunicaten (Nat. 417, 841). Diskussion (einschl. *Jaekelocarpus*) s. U- und Mittelkambrium.

fisc-fisc okar

AGNATHA: Beide Gruppen der modernen Agnathen (**Neunaugen und Inger = Schleimfische**) sind im O-Karbon nachgewiesen, Neunaugen bereits im Famenne (s. O-Devon: *Priscomyzon*), ein weiteres Taxon im Namur A (in den USA noch zum U-Karbon gezählt: *Hardistiella montanensis*); im höheren Oberkarbon *Mayomyzon pieckoensis*. Bei *Mayomyzon* aus dem O-Karbon von Mazon Creek fehlen allerdings die Hornzähne; es könnte sich daher auch um eine Cyclostomenlarve handeln.

Schleimfische (*Myxinikela siroka*, ca. 300 MA) im höheren O-Karbon; *Myxinikela* ist den rez. Ingeren sehr ähnlich, so daß diese als lebende Fossilien gelten können. Kladistische

Untersuchungen bestätigen die Myxine als Schwestergruppe aller anderen Craniata und Agnatha, so daß sie sich offenbar schon im U-Kambr. oder zuvor von der Hauptlinie der Craniata abgetrennt haben müßten. Nach dieser Auffassung sind die rez. Rundmäuler (Cyclostomata) nicht monophyletisch, sondern die Neunaugen wären erst später abgezweigt. rRNA-Studien weisen dagegen mit 85% Wahrscheinlichkeit aus, daß Neunaugen und Myxinen doch monophyletisch sind; die relative Primitivität der Myxinen im Vergleich zu Neunaugen wäre dann die Folge eines sekundären Verlustes fortgeschrittener Merkmale als Folge der Lebensweise (tiefer Ozean, grabende Lebensweise). Im Jahr 2010 konnte die Monophylie der Cyclostomata auf der Basis u.a. von microRNA-Daten bestätigt werden (PNAS 107; 19379): der letzte gemeinsame Vorfahr der Vertebraten war damit komplexer als er es im Falle der Paraphylie der rezenten Kieferlosen gewesen wäre, Schleimfische sind somit tatsächlich sekundär vereinfacht!

Jedenfalls belegen die Funde aus Famenne und Karbon (ab Namur A), dass schon zu dieser Zeit die Rundmäuler als skelettlose Agnathen existierten und die beiden rezenten Gruppen bereits damals getrennt waren.

Pipiscus aus dem O-Karbon von Mazon Creek wurde zunächst zu den Agnathen gestellt. Nach einem Fossilfund mit ähnlicher kreisförmiger, plattenbewehrter Mundanatomie aus dem U-Kambrium von Chengjiang (*Xidazoon*) galt die Affinität der Pipisciden zu den Agnathen als fraglich. Die Ähnlichkeit im Mundbereich zwischen beiden Funden könnte aber auch auf Konvergenz beruhen. *Xidazoon* wurde neuerdings in einen eigenen Stamm (Vetulicolia) gestellt, dessen Position (basale Deuterostomia oder Schwestergruppe der Chordaten?) noch offen ist (s. U-Kambrium).

Nach Angaben des „Tree of Life Web Project“ (TOLWP) handelt es sich bei *Pipiscus* – ebenso wie bei *Hardistiella* und *Mayomyzon* – um einen Neunaugen (Hyperoartia), allesamt aus dem O-Karbon der USA; *Mayomyzon* ist dabei am besten bekannt, mit kleiner Schwanzflosse, aber ansonsten modernen Neunaugen schon sehr ähnlich, *Pipiscus* ist nur rudimentär bekannt (nach Nat. 441, 972 neunaugenähnlich, aber weiterhin rätselhaft). Mögliche Verwandte der Neunaugen sind die Anaspiden *Jamoytius* aus dem U-Silur Schottlands und *Euphanerops* aus dem O-Devon Kanadas (s. O-Devon); letzterer sieht wie ein nackter Anaspide aus, mit hypocercaler Schwanzflosse; es bestehen divergierende Auffassungen, ob er zu den Neunaugen oder zu den Anaspiden zu stellen ist.

Kladogramm der Neunaugen (Hyperoartia) nach TOLWP:

```

--- Hardistiella (O-Karbon)
--- Mayomyzon (O-Karbon)
--- Pipiscus (O-Karbon)
--- rezente Gattungen      (TOLWP)

```

Kladogramm der Schleimfische (Hyperotreti):

```

--- ? Gilpichthys (ob. Karbon, gleiche Fundstelle wie Myxinikela)
--- Myxinikela (ob. Karbon)
--- Eptatretus + Paramyxine (beide rezent)
--- Fam. Myxinidae: Myxine + Neomyxine      (TOLWP)

```

Tullimonstrum gregarium (15 – 43 cm) aus der Mazon Creek Fauna (309 – 307 MA) stellte sich nach Untersuchung von über 1200 Exemplaren als wahrscheinlicher Vertreter der Stammlinie der Petromyzontida (Neunaugen) heraus. Eindeutige Nachweise von Notochord (früher als Darm fehlinterpretiert), 20 – 25 Myomeren (Neunaugen: 50 – 70), einem dorsalen Nervenstrang, knorpeligen Arcualia, Kiementaschen, Kopf und dreiteiligem Gehirn. *Tullimonstrum* schwamm wahrscheinlich durch Antrieb mit der Schwanzflosse, während sich moderne Neunaugen undulierend fortbewegen.

Der frontale Rüssel endete in einem Mund-/Wangenapparat mit mehreren, mindestens zwei Zahnreihen; Zähne hornig, nach hinten gebogen, bis 2,4 mm lang, ähnlich den Zähnen von Neunaugen und Schleimfischen. Ähnlichkeit mit Fisch- und Tetrapodenkiefern. Der Schaft des Rüssels war keine flexible Röhre, sondern bestand aus drei miteinander gelenkig verbundenen Segmenten, ähnlich dem Zungenapparat der modernen Cyclostomen. Proximal war er gelenkig mit dem Kopf verbunden, distal mit dem Mundapparat; die Gelenke bestanden wahrscheinlich aus unmineralisiertem Knorpel.

Augen am Ende langer starrer horizontaler Stiele (Stielaugen), ähnlich Hammerhaien oder larvalen Drachenfischen.

Bau der Augen eindeutig vertebrat (Retina mit kugeligen und zylindrischen Melanosomen). Das geschichtete Pigmentepithel der Retina mit zwei verschiedenen Melanosomentypen ist eine Synapomorphie der Vertebraten. Es wird sogar diskutiert, dass *Tullimonstrum* aufgrund seiner Augen höher einzustufen sein könnte (in Richtung auf die Gnathostomen) (Nat. 532: 500). Der Nachweis der Melanosomen stellt somit endgültig klar, dass es sich um einen Vertreter der Vertebraten handelt.

Der spindelförmig verlängerte Körper weist eine rautenförmige Schwanzflosse mit dorsalem und ventralem Lappen auf. Keine paarigen Flossen (Nat. 532: 447 + 496 + 500).

Kladogramm (Nat. 532: 496):

--- Hemichordata

--- Cephalochordata / Tunicata (nicht aufgelöst)

--- *Pikaia*

--- nicht aufgelöst:

- *Haikouichthys*

- *Metaspriggina*

- *Myllokunmingia*

- Linie zu den Gnathostomata*

- Euconodonta

- *Gilpichthys* + (*Myxinikela* + **Myxinoidea**)

- Linie zu Petromyzontida:

--- *Mayomyzon*

--- ***Tullimonstrum***

--- *Prisomyzon* / *Pipiscius* (nicht aufgelöst)

--- *Mesomyzon* + **Petromyzontida**

* Linie zu den Gnathostomata:

--- *Euphanerops* / *Jamoytius* (nicht aufgelöst)

--- Anaspida

--- *Turinia* + *Loganellia*

--- Heterostraci + (*Arandaspida* + *Astraspis*)

--- Galeaspida

--- Osteostraca + Gnathostomata

Ein Kommentar weist darauf hin, dass nach ontogenetischen Studien Schleimfische und Neunaugen näher miteinander verwandt sind als bisher angenommen, was nicht ausschließt, dass *Tullimonstrum* auf einer Linie steht, die vor der Dichotomie in Neunaugen und Schleimfische abzweigte (Nat. 532: 447).

Tullimonstrum griff offenbar mit dem zweigabeligen Rüssel nach Nahrung und zerraspelte diese mit dem Mundapparat. Die Mazon Creek Fundstelle umfasst damit ein breites Spektrum an kieferlosen Fischen mit unterschiedlichen Formen der Nahrungsgewinnung (*Mayomyzon*, *Pipiscius*, *Myxinikela*, *Gilpichthys*), darunter *Pipiscius* mit einem Mund-/Wangenapparat aus zwei konzentrischen Plattenreihen um eine vergrößerte Rachenkammer. *Gilpichthys* verfügte über einen Mund-/Wangenapparat in Form einer verlängerten Rachenkammer, die mit Muskelblöcken ausgekleidet war, die nach hinten gerichtete Zähne trugen.

Ramanspektroskopische Untersuchungen der Zähne deuten darauf, dass sie aus Kollagen oder Keratin bestehen – also Proteine, die sich nur bei Wirbeltieren und ihren Verwandten finden (Sci 366: 176). Und später wurde berichtet, dass Weichgewebe von Invertebraten recht hohen Mengen N-haltiger Komponenten halten, die im Fossilisationsprozess aus Chitin entstehen; Weichgewebe aus Vertebraten führt dagegen während der Fossilisation zu S-haltigen Verbindungen. Daraus ergab sich, dass es sich bei *Tullimonstrum* um einen Vertebraten handeln muss (Geobiology 2020).

CONODONTEN: Rückgang der Diversität im Laufe des Karbons; im Oberdevon und unt. U-Karbon noch recht gattungsreich (2. Maximum im Oberdevon/unt. U-Karbon nach Hauptmaximum im M- und O-Ordov.).

ACANTHODII sind in Kohlensümpfen weit verbreitet und überleben bis ins mittl. Perm, jedoch im Laufe des Karbons starker Rückgang der Diversität.

CHONDRICHTHYES: im Karbon insgesamt sehr gattungsreich; zahlreiche Ordnungen (s. U-Devon), die im O-Karbon oder Perm wieder erlöschen. Die hohe Diversität im unt. U-Karbon wird erst seit der O-Kreide wieder übertroffen; u.a. vertreten durch die O **Cladoselachii** (M-Devon bis U-Perm; z.B. *Ctenacanthus*, O-Devon bis U-Perm).

Lt. Sepkowski-Datenbank **Ctenacanthida** vom ob. Gedinne bis Maastricht (schließen auch die Hybodontoida mit ein, die aber bis ins U-Miozän überlebten), z.B. *Cladodus*, M-Devon bis U-Perm (neue Untersuchungen bestätigten die Einordnung von *Cladodus s. str.* bei den Ctenacanthiformes*, ggf. sogar F. Ctenacanthidae); *Lissodus*: Vise bis Maastricht; Hybodontoida: *Tristychius*: U-Karbon; *Edestus*: U-Karbon bis U-Perm; *Helicoprion*: O-Karbon bis U-Perm; *Campodus*: U-Karbon bis U-Perm). Die Ctenacanthida (und mit ihnen die Hybodontoida) stellen primitive Euselachii dar. Hybodontiformes/Hybodontidae bis U-Miozän (*Miosynechodus*).

* Ctenacanthiformes lt. BENTON schwer zu definierende Gruppe aus dem Zeitraum Devon bis Trias. Flossenstacheln ähnlich modernen Haien: zwei dorsale Flossenstacheln mit kammartigem Muster, tief in der Körpermuskulatur verankert.

OO **Holocephali** mit der O Bradyodonti (O-Devon bis O-Perm), z.B. *Helodus* (O-Devon bis U-Perm). So sind aus dem Karbon insgesamt 45 Gatt. der Holocephali bekannt - dagegen nur 3 aus dem Devon und 9 aus dem Perm.

OSTEICHTHYES: Rhizodontiden wie *Strepsodus*, *Archichthys* sind noch in fluviatilen Ablagerungen des Oberkarbons vertreten (Palaeont. 49, 113).

amph-amph okar

„AMPHIBIEN“: im O-Karbon mit > 70 Gatt. aus 34 Familien und mit allen paläozoischen Ordnungen vertreten, d.h. allen Ordnungen der Temnospondyli, Anthracosauria und paläoz. Lepospondyli; absolutes Maximum der Entfaltung und Mannigfaltigkeit.

I. Die „OO **Labyrinthodontier**“ erreicht im O-Karbon und U-Perm ihr Maximum; sie sind vertreten mit folgenden Ordnungen (labyrinthodonte Bezaahnung: das Dentin bildete um eine Höhlung herum labyrinthartige Falten; die Zähne dienten nur zum Festhalten der Beute, waren zum Zerkleinern aber nicht geeignet; die Beute musste im Ganzen verschlungen werden):

a) O **Plesiopoda:** Oberkarbon; *Hesperoherpeton*, 17 cm, Extremitäten erinnern noch sehr an Crossopterygier; winzige Zehen, es fehlen Gelenkstrukturen an Ellenbogen und Handwurzel für die Fortbewegung an Land; evtl. larvale Form und keine eigene Ordnung, da der Schädel anthracosaurierartig wirkt. Die Wertigkeit der Ordnung Plesiopoda ist daher unklar.

b) O **Temnospondyli (ad Batrachomorpha):** U-Karbon bis O-Trias, ?Malm, Unterkreide Australiens; Maximum im Oberkarbon; paraphyletisch; spalteten sich in im Karbon in etwa 30 Linien auf; mit breiten, froschähnlichen Schädeln, die zum Saugschnappen im Wasser, aber auch zum Abschlucken der Luft zur Atmung geeignet waren. Im Perm passten sich viele Temnospondyli stärker ans Landleben an. *Eryops* (2 m) als einer der dominierenden Karnivoren des frühen Perm.

Oberfamilien:

--- Loxommoidea (ob. Vise, O-Karbon): *Loxomma* (Namur, Westfal), *Macrerpeton* (Westfal), *Megalocephalus* (Namur, Westfal), *Spathicephalus* (ob. Vise).

--- Edopoidea (O-Karbon bis ob. O-Perm): *Edops* (OK, UP), *Gaudrya* (OK), *Dendrerpeton* (Westfal), *Cochleosaurus* (Westfal); im O-Perm nur in einer Reliktf fauna der Westsahara nachgewiesen

--- Trimerorhachoidea (U-Karbon bis U-Trias): *Trimerorhachis* (UP); *Dvinosaurus* (OP) (in der U-Trias *Tupilakosaurus*, ad Dvinosauria)

--- Eryopsoidea (O-Karbon bis U-Trias): *Eryops* (?OK, UP), *Actinodon* (UP), *Sclerocephalus* (UP), *Trematops* (UP), *Miobatrachus* (Westfal), *Stegops* (Westfal).

Eryops: O-Karbon bis U-Perm; Knochenplatten auf dem Rücken, um den schwergliedrigen Körper an Land zu stützen; Nahrungssuche im Wasser, da die Stellung des Kiefergelenks darauf deutet, daß er sein schweres Maul an Land nicht öffnen konnte. Länge 2 m, naA nur 1,5 m.; Nordamerika, Sumpfbewohner. Kopf breit und lang, Kiefer mit vielen scharfen spitzen Fangzähnen. Kurze Beine, die den Körper wohl an Land nicht über dem Boden halten konnten, so dass er wahrscheinlich mit dem Bauch über den Boden schleifte. Konnte nur kurze, breitbeinige Schritte machen, war an Land daher sehr langsam, im Wasser aber sehr geschickt.

--- Dissorophoidea (Fam. Dissorophidae: ob. Westfal bis mittl. O-Perm); die Branchiosauridae

werden ggf. als pädomorpe Schwestergruppe der Dissorophidae interpretiert (pädomorpe fortpflanzungsfähige Adulte); sehr ausgeprägte Synapomorphien zwischen beiden Familien im Bau des Schädels.

--- Micropholoidea (Stefan bis U-Trias): *Melosaurus* (UP), *Lysipterygium* (UP), *Archeosaurus* (UP).

Die OFam. Brachyopoidea (?Perm, U-Trias bis ob. U-Kreide: z.B. *Koolasuchus*, Fam. Chigutisauridae, OF Brachyopoidea), Trematosauroida (U-Trias bis ob. Dogger), Rhinesuchoidea (M-Perm bis U-Trias) und Capitosauroida (U- bis O-Trias, ?Malm) folgen erst später, ebenso die dritte Ordnung:

c) O Plagiosauria: O-Perm bis Rhät

Es gilt inzwischen als gesichert, dass die modernen Amphibien (Lissamphibia), die ab der untersten Trias nachweisbar sind, auf die Temnospondyli zurückgehen (Bau des Innenohrs, „gestielte“ Zähne), wobei speziell die Familien Dissorophidae und Amphibamidae zur Diskussion stehen. *Doleserpeton* (F Amphibamidae) aus dem U-Perm Oklahomas, ein kleiner, terrestrischer Temnospondyle, hat viele gemeinsame Wirbelmerkmale mit den modernen Amphibien, ebenso die typischen gestielten (pedicellaten) Zähne, die sich deutlich von den labyrinthodonten Zähnen unterscheiden. Da allerdings nur juvenile Schädel gefunden wurden, könnte es sich bei dem speziellen Zahnbau aber auch um ein juveniles Merkmal handeln (COGGER und ZWEIFEL 1992). Frösche und Salamander stammen evtl. von verschiedenen Familien innerhalb der Dissorophoidea. Dissorophidae sind Temnospondyli, die wohl ausschließlich terrestrisch lebten; kurze Schädel mit riesigen Augenhöhlen und großen Mittelohren.

Im Jahr 2007 wurde schließlich von einem Dissorophoiden aus dem U-Perm (Leonardian) aus Texas berichtet, der die Annahme, dass die modernen Amphibien von den Dissorophoiden abstammen, stark stützt. Das 12 cm lange Tier sieht bereits froschähnlich aus (Spitzname „Froggy“); Anzahl der Knochen in den Fingern froschartig, kurze Rippen und fusionierte Knochen in den Fußgelenken erinnern an Salamander. Mit 17 Wirbeln liegt das Fossil zwischen klassischen Dissorophoiden (21 Wirbel) und dem ältesten Frosch (14 Wirbel). Es gilt als nächster Verwandter der (Frösche + Salamander) (Sci. 318, 1237). Das Tier wurde inzwischen als *Gerobatrachus* beschrieben und der Familie Amphibamidae zugeordnet (s. U-Perm).

Die älteste Blindwühle zeigt dagegen zahlreiche Synapomorphien mit dem Microsauria *Rhynchonkos* (J. Palaeont. 75, 1202).

II. Lepospondyli:

(lt. BENTON 2007 ohne Bezug zu den Lissamphibia; Lepospondyli stellen ein Monophylum als nächste Außengruppe der Reptilomorpha):

a) **Aistopoda** (U-Karbon bis M-Perm): schlangenähnliche Tiere, keine Spuren von Gliedmaßen oder Gliedmaßengürteln; grabende Lebensweise, z.B. *Aornerpeton* (zierlicher Schädel mit großen Augenhöhlen; Knochen an der Rückseite des Schädels reduziert), *Ophiderpeton* (70 cm/1 m, ?U-Karbon, Westfal, Stefan), schlangenähnlich, 230 Wirbel, labyrinthodontierähnlicher Schädel; *Phlegethontia* (1 m, O-Karbon bis U-Perm), ähnlich *Ophiderpeton*, aber noch schlangenähnlicher aufgrund der großen Schädelöffnungen zwecks leichteren Knochenbaus; sowie *Dilochosomatites* (Westfal, Stefan); beiden letztgenannten Taxa fehlen Schuppen, dafür feine, nadelartige

Bauchrippen. Die Bauchrippen sowie die bei vielen Arten vorhandenen ventralen Schuppen sowie der runde Schwanzquerschnitt sprechen für eine wühlende Lebensweise im Humus in Mooren und an Rändern von Wasserlöchern, aber gegen eine aquatische Lebensweise. Einige Aistopoden konnten ihre Kiefer aufgrund von zusätzlichen Gelenken am Schädel besonders weit öffnen. Vielleicht nutzten sie (halb-)terrestrische Nischen, die heute von Schlangen besetzt sind. Größenspektrum: 5 cm bis 1 m.

b) Nectridea (Westfal bis O-Perm): wasserlebende, vierfüßige Tiere; aal- oder schlangenförmig, molchähnlich, Kopf und Vorderrumpf abgeflacht, schwache Extremitäten, aber gut entwickelt, zunächst 5zellig, später 4zellig und verlängerte Schnauzen, z.B. *Lepterpeton*, Westfal; *Urocordylus*, 50 cm, Westfal und Stefan; *Sauropleura*, Westfal; *Keraterpeton*: O-Karbon, 30 cm; Schwanz zweimal so lang wie Kopf und Rumpf zusammen; Hinterbeine länger als Vorderbeine.

Diplocaulus: Nordamerika, Stefan bis U-Perm, naA. bis O-Perm; 1 m, flacher, bumerangförmiger, dreieckiger Kopf mit beidseitig verlängerten Knochen am Schädelhinterrand, die ein Dreieck bilden, evtl. zum Schutz der Kiemenregion; lebte wahrsch. auf dem Gewässergrund, wobei die Dreiecke als Tragflügel dienten und ermöglichten, knapp über dem Gewässerboden gegen den Strom zu schwimmen; sie lieferten auch bei sehr schwachen Strömungen Auftrieb; außerdem waren sie sperrig und verminderten das Risiko, verschluckt zu werden.

c) Microsauria (unt. Vise bis U-Perm, Max. im Westfal und Stefan), z.B. *Dolichopareias* (unt. Vise, 7 cm), *Hyloplecion* (Stefan, 8 cm), ***Microbrachis*** (Stefan, 12 cm). Einige Arten waren wasserlebend und behielten zeitlebens ihre Kiemen, andere lebten terrestrisch wie Eidechsen. Alle hatten kleine Beine und kurze Schwänze, Aussehen salamanderähnlich. Einige Taxa mit reduzierten Schädelknochen, massivem Hinterhaupt, langem Körper und kurzen Beinen deuten auf eine grabende oder im Boden stöbernde Lebensweise.

Microbrachis (O-Karbon, 15 cm): winzige Beine, verlängerter Körper eines Wasserbewohners, schlängelte sich durch das Wasser; zeitlebens Kiemenpaare (Neotenie).

d) Lysorophia (ob. Westfal bis U-Perm): schlank, Extremitäten vorhanden, persistierende Kiemen, langer Schädel, Hautverknöcherungen. Z.B. *Lysorophus* (Stefan bis U-Perm, schlangenförmig).

rept-rept okar

III. Reptilomorpha:

Die bereits ab ob. Tournai nachweisbaren **Anthracosaurier** s.l. (OO) differenzieren sich in die O **Seymouriomorpha** (ob. Westfal bis O-Perm, z.B. *Diplovertebron*: ob. Westfal, Stefan) und **Anthracosauria** ieS. (*Anthracosaurus*, Namur, 4-5 m; *Pteroplax*, 4,9 m, syn. „*Megalocephalus macroma*“ (s.u.), Westfal; *Palaeogyrinus*, Westfal) u.a. auch mit der Fam. Eogyrinidae (O-Karbon bis U-Perm),

z.B. ***Eogyrinus*** (Westfal, 4,6 m lang, krokodilähnlicher Wasserräuber; kräftiger, langgestreckter Schwimmer; konnte sich mit Hilfe des langen Schwanzes schnell durchs Wasser bewegen, wohl Lauerjäger wie Krokodile; Europa).

Bei den Reptilomorpha (Tournai bis O-Trias) handelte es sich insgesamt gesehen überwiegend um aquatische Tetrapoden, u.a. mit Spuren eines Seitenlinienorgans in den Schädelknochen; viele

Arten mit langem, schlanken Körper und kurzen Gliedmaßen zur seitlich schlängelnden Fortbewegung. Es gab aber auch überwiegend landlebende Formen mit gut entwickelten Gliedmaßen, z.B. *Proterogyrinus*. Bei Reptilomorpha des Perm erfolgte dann eine stärkere Anpassung ans Landleben, z.B. *Diadectes*, der erste eindeutig pflanzenfressende Tetrapode.

Aus der Gruppe der Amphibien und Reptilien ist im Karbon Deutschlands der Anthracosaurier *Brukererpeton* aus Haßlinghausen nördlich Wuppertal (Namur B) nachgewiesen; allerdings existieren reiche Spurenfunde von Tetrapoden im Oberkarbon (Knochensubstanz wurde in den sauren Sumpfwässern rasch aufgelöst) (PROBST 1986).

In Bochum wurden anno 2013 Spuren eines 316 MA alten Tieres entdeckt, das ca. 2 m lang gewesen sein muss und kladistisch zwischen Amphibien und Reptilien steht. Größe der Fußabdrücke ca. 20 cm.

Familien der Reptilomorpha, die im O-Karbon erschienen (BRI):

Gephyrostegidae: ob. Namur/unt. Westfal bis ob. Westfal (terrestrisch; Europa, Nordamerika)

Anthracosauridae: ob. Namur/unt. Westfal bis ob. Westfal (terrestrisch; Europa)

Eogyrinidae: ob. Namur /unt. Westfal bis unt. O-Perm (Ufimian) (Süßwasser; Europa, Nordamerika)

Archeriidae: ob. Westfal bis ob. Rotliegendes (Artinskian) (Süßwasser, Nordamerika)

Discosauriscidae: ob. Stefan bis ob. O-Perm (Tatarian) (Süßwasser; Europa, Asien)

Limnoscelididae: ob. Namur /unt. Westfal bis ob. Rotl. (Artinskian) (terrestrisch; Nordamerika)

Diadectidae: unt. Stefan bis ob. Rotliegendes (Artinskian) (terrestrisch; Europa, Nordamerika), in China auch noch im O-Perm (*Alveusdectes*, 256 MA).

Besonders interessant sind die Diadectomorpha, da sie die unmittelbare Außengruppe der Amniota stellen. O-Karbon bis O-Perm; landbewohnend, z.B. *Diadectes* mit gedrungenem Körperbau, kräftigen Gliedmaßengürteln, kurzen Beinen, schweren Wirbeln und Rippen; einer der ersten herbivoren Tetrapoden. Stumpfe Backenzähne zum Zermahlen der Pflanzen, kurze stiftförmige Zähne im vorderen Kieferbereich zum Abreißen von Pflanzen (BENTON); 2,4 m lang; U-Perm; außerdem *Desmatodon* (ob. O-Karbon).

Kladogramm (nach Wikip.):

DIADECTOMORPHA

--- Limnoscelidae (OK – UP)

--- Tseajaiidae (ad Anthracosaurier) (Perm, früher zu Seymouriamorpha gestellt)

Ab jetzt: DIADECTIDAE

--- Ambedus (UP)

--- Oradectis (UP)

--- Orobates (ob. Rotl.)

--- Desmatodon (OK: Kasimovian)

--- Silvadectus (UP: Art.- Kung.)

--- Diadectes + Diasparactus

Familien der „Amphibien“, die im O-Karbon erschienen (BRI; außer monotypische Familien und Reptilomorpha):

Phlegethontiidae: ob. Namur/unt. Westfal bis ob. Rotliegendes (Artinskian) (terrestr.);

Nordamerika, ?Europa)
 Diplocaulidae: ob. Namur/unt. Westfal bis unt. O-Perm (Ufimian) (Süßwasser; Europa, Nordamerika)
 Scincosauridae: ob. Westfal bis unterstes Perm (terrestrisch; Europa)
 Urocordylidae: ob. Namur/unt. Westfal bis ob. Rotliegendes (Artinskian) (Süßwasser; Europa, Nordamerika)
 Microbrachidae: ob. Westfal bis mittl. Rotliegendes (Sakmarian) (Süßwasser; Europa)
 Hylplesiontidae: ob. Westfal (terrestr., Süßwasser; Europa)
 Tuditanidae: ob. Westfal bis ob. Stefan (terrestrisch; Europa, Nordamerika)
 Pantylidae: ob. Stefan bis ob. Rotliegendes (Artinskian) (terrestrisch; Nordamerika)
 Gymnarthridae: ob. Namur/unt. Westfal bis ob. Rotliegendes (Artinskian) (terrestrisch; Europa, Nordamerika)
 Cocytinidae: ob. Namur/unt. Westfal bis oberstes Rotliegendes (Kungurian) (Süßwasser, Nordamerika)
 Cochleosauridae: ob. Westfal bis mittl. Rotl. (Sakmarian) (Süßwasser; Europa, Nordamerika)
 Trimerorhachidae: unt. Stefan bis ob. Rotl. (Artinskian) (Süßwasser; Europa, Nordamerika)
 Saurerpetontidae: ob. Westfal bis ob. Rotl. (Artinskian) (Süßwasser; Nordamerika)
 Eryopidae: unt. Stefan bis unt. O-Perm (Ufimian) (Süßwasser; Europa, Nordamerika, Asien)
 Trematopidae: unt. Stefan bis ob. Rotl. (Artinskian) (terrestrisch; Nordamerika)
 Dissorophidae: ob. Westfal bis mittl. O-Perm (Kazanian) (terrestrisch; Europa, Nordamerika, Afrika)
 Micromelerpetontidae: ob. Westfal bis ob. Rotl. (Artinskian) (Süßwasser; Europa)
 Branchiosauridae: ob. Westfal bis ob. Rotl. (Artinskian) (Süßwasser; Europa, Nordamerika)
 Amphibamidae: ob. Westfal bis ob. Rotl. (Artinskian) (Süßwasser, terrestrisch; Nordamerika)

(keine dieser Familien erreichte also die PTG!)

Abstammung der modernen Amphibien (Lissamphibia: Gymnophonia, Urodela, Anura sowie die ausgestorbenen Albanerpetontidae) nach BENTON (2007): von „Temnospondyli“, wobei die Amphibamidae (konkret: *Doleserpeton*, U-Perm) unter den Temnospondyli ebensolche pedicellaten Zähne aufweisen wie die modernen Amphibien (pedicellat: Wurzel und Krone von einem Bindegewebeband getrennt). Auch andere Temnospondyli wie Dissorophidae und Branchiosaurier weisen lissamphibische Merkmale auf (Kladogramm s. U-Karbon). Die Ähnlichkeiten zwischen Lepospondyli und Lissamphibia könnten dagegen auf Konvergenzen infolge Verkleinerung der Körpergröße und Verlust von Skelettelementen beruhen. Innerhalb der Lissamphibia gelten die Albanerpetontidae als basal, gefolgt von den Gymnophonia (Blindwühlen) und den Batrachia (Batrachia = Anura + Urodela).

rept-rept okar

„REPTILIEN“/AMNIOTA:

Rezente Reptilien: nur noch 4 von einst 17 Ordnungen, insgesamt rez. ca. 7000 Arten, 898 Gattungen, 50 Familien (Stand 1992):

Schildkröten: 313 Arten

Schnabeleichen (Rhynchocephalia): 2 Arten

Schuppenechsen (Squamata: Eidechsen und Schlangen): ca. 6200 Arten

Krokodile: 23 Arten

längstes rez. Reptil: 10 m (Längenrekord einer Netzpython; Leistenkrokodile bis 9 m)

Die Linie zu den Vögeln trennte sich von der Linie zu den Säugetieren vor ca. 310 MA.

Im März 2018 wurden bereits 10711 verschiedene rezente Reptilienarten unterschieden.

Nach BENTON (2007) sind aus dem O-Karbon ca. 25 Gattungen von Amniota bekannt, allesamt kleine bis mittelgroße Insektenfresser. Definierend für Amniota ist das an Land abgelegte Ei mit semipermeabler Schale als „privater Teich“ (hält Flüssigkeiten zurück, erlaubt aber den Austausch von Sauerstoff und Kohlendioxid); extraembryonale Membranen wie Chorion, Amnion und Allantois; das Amnion ist mit einer wässrigen Flüssigkeit gefüllt, in der der Embryo schwimmt (also der „private Teich“); die Allantois stellt einen Sack mit wichtiger Funktion bei der Atmung sowie zur Aufnahme der Abbauprodukte dar. Im Laufe der Zeit wird der Dottersack abgebaut, die Allantois füllt sich. Kein aquatisches Larvenstadium; innere Befruchtung (Fortpflanzung auf dem Trockenen).

Im Laufe des U-Karbons sollen sich aus Anthracosauriern bzw. deren Vorläufern die ersten Stammreptilien entwickelt haben (davon zu trennen ist die Seitenlinie zu *Westlothiana curryi*, der nur 22 MA nach *Ichthyostega* lebte). Ganz sichere Amniota sind nach neueren Angaben (1999) ab Westfal B nachweisbar, amniotennahe Reptilomorpha auf jeden Fall ab M-Vise (*Casineria*), wobei letzterer aber durchaus auch schon auf dem Niveau westfälischer Amniota stehen könnte. Die Reptilien (wie *Hylonomus*, *Paleothyris*) konnten sich kleinere Köpfe leisten als ihre Vorfahren (1/5 der Körperlänge im Vergleich zu 1/3 bei den frühen Tetrapoden), weil sie stärkere und kräftigere Kiefermuskeln entwickelt hatten.

Synapsida gelten nicht mehr als Reptilien s.str.; sie zweigten als erste Linie der Amnioten noch vor den ersten Reptilien ab. Die Stammreptilien (Romeriiden, Cotylosaurier) gehören zu den **Anapsida**, ebenso wie die im Laufe des O-Karbons auftretenden Parareptilien. Die „Anapsida“ sind somit kein Monophylum, sondern repräsentieren die paraphyletische Basis des Reptilienstammbaums. Aus ihnen gehen auch die **Diapsida** (Saurier, Krokodile, Echsen etc.) hervor. Die Linie zu den Synapsiden ist bereits vor den Cotylosauriern/Captorhinomorpha abgezweigt. Der Begriff der „Cotylosaurier“ umfasst also die anapsiden basalen echten Reptilien nach der Dichotomie der Synapsiden, d.h. die Cotylosaurier = Captorhinomorpha repräsentieren die Reptilgruppe, aus der sich vermutlich alle Amnioten (außer den Synapsida) entwickelten, also die Stammgruppe 1. der Parareptilien und 2. der Stammlinie zu den Diapsiden. Neuerdings wird der Begriff der „Cotylosaurier“ bzw. Captorhinomorpha aber auch auf die Stammlinie zu den Diapsiden nach erfolgter Abzweigung der Linie zu den Parareptilien beschränkt. Die Terminologie und Kladistik der basalen Amnioten ist recht uneinheitlich, weshalb nachfolgend auch mehrere unterschiedliche Clades präsentiert werden.

Die Captorhinomorpha waren kleine, wendige, echsenähnliche Tiere mit im Vergleich zu den Stamm-Amnioten veränderten Schädelproportionen; anstelle des kraftvoll zuschnappenden Bisses labyrinthodonter Amphibien hatten sie einen kräftigen malmenden Biss entwickelt, gut angepasst an die Chitinpanzer der Insekten. Nachdem man die Parareptilien aus den Cotylosauriern ausgegliedert hat, sind letztere wohl mit den Captorhinomorpha gleichzusetzen.

Die ältesten Reptilien der Hauptlinie sind kleine Insektenfresser in Form anapsider Cotylosaurier, und zwar der 20 cm große, eidechsenähnliche *Hylonomus* (s.u., 60 MA nach *Ichthyostega*) aus der Fam. der **Romeriiden bzw. Protorothyrididae** (ob. Westfal bis M-Perm), der ortsgleich und nahezu zeitgleich mit dem 50 cm großen räuberischen *Archaeothyris* lebte, der als erster

Pelycosaurier bereits ein Synapside ist; er ist der erste Vertreter der Pelycosaurier-OFam. **Ophiacodonta** (mittl. O-Karbon bis M-Perm), aus der noch im O-Karbon die höheren Pelycosaurier-Familien hervorgehen, darunter die **Sphenacodontoidea**, aus denen sich dann im Perm die höheren Synapsiden (=Therapsiden) ableiten. Die Zähne von *Archaeothyris* sind noch recht gleichförmig spitz und scharf; noch keine Differenzierung wie bei höheren Pelycosauriern, abgesehen von großen Eckzähnen im vorderen Teil des Kiefers; wahrsch. Allesfresser.

MÜLLER gab Cotylosaurier bereits ab unt. Westfal an (*Romeriscus*, Westfal A; *Limnostygis*, mittl. O-Karbon). Die genannten Taxa gehören aber alle zur F Limnoscelidae (unt. Westfal bis ob. Rotliegendes, 3 Gattungen), die neuerdings nicht mehr zu den Reptilien gestellt wird, sondern in die Reptilomorpha eingeordnet wird. Nach aktuellen Angaben sind **sichere Amniota** daher erst ab Westfal B nachweisbar, und einige früher als basale Reptilien eingeordnete Gattungen, z.B. *Diadectes*, *Limnoscelis*, wurden zwischenzeitlich als reptilomorphe „Amphibien“ reklassifiziert. Diadectidae gelten dabei als Stammgruppen-Amnioten.

Nach COX gilt die **F Protorothyrididae** (ob. Westfal bis ob. Rotliegendes) innerhalb der Cotylosaurier als Stammgruppe. *Hylonomus* als erster Vertreter dieser Familie war ein eidechsenähnlicher Insektenfresser; einige Zähne der Vorderreihen waren länger als die anderen, was eigentlich ein Merkmal höherer Reptilien ist. Anapsider Schädelbau, Öffnungen für Augen und Ohren, wahrscheinlich noch keine Trommelfelle, sonst aber eidechsenähnliches äußeres Aussehen und Lebensweise (20 cm, 310 MA, Kanada).

BENTON (2007) betrachtet die anapsiden „**Protorothyrididae**“ als eine paraphyletische Gruppe mit insgesamt 8 Gattungen (darunter *Hylonomus*, *Paleothyris*) aus dem O-Karbon und U-Perm. Die verschiedenen Gattungen stellen in Wirklichkeit basale Mitglieder aller drei (!) Amnioten-Stammlinien dar (d.h. der Synapsida-, Anapsida- und Diapsida-Stammlinie).

Kenntnisstand 2019:

Die ältesten Amnioten sind 316 MA alt (Nat Ecol Evol. 4: 57). Das älteste Eureptil ist *Hylonomus* (316 – 313 MA, Joggins, Nova Scotia, Kanada), der älteste vermeintliche Synapside ist *Protoclepsydraps* von der gleichen Lokalität (Alter: Bashkirian, ~ ob. Namur/unt. Westfal).

Das älteste Parareptil ist *Carbonodraco* (Moscovian von Ohio, ~ ob. Westfal; ad Acleistorhinidae), gefolgt von *Erpetonyx* aus dem Gzhelian (~ ob. Stefan).

Mazon Creek (Moscovian) lieferte das Eureptil *Cephalerpeton* (ad Protorothyrididae, wohl paraphyletische Gruppe basaler Eureptilien), das zweitälteste Eureptil nach *Hylonomus* (R Soc Op Sci. 6: 191191).

Kladogramm der basalen Reptilien (LAURIN und GAUTHIER):

--- Außengruppe: Synapsida

ab jetzt: REPTILIA = SAUROPSIDA

Dichotomie Anapsida / Romeriida

a) Anapsida (ieS.): --- Mesosauridae (ob. Rotliegendes = Artinskian)

--- Millerettidae (O-Perm)

--- (*Acleistorhinus* + *Lanthanosuchidae*)* (L. = Tatarian)

--- *Macroleter* + *Nyctiphuretia* + [Pareiasauria + Procolophonoidea] + ??? Testudines

(sofern, wovon neuerdings auszugehen ist, die Schildkröten innerhalb der Diapsiden stehen, sind die Anapsida in der Trias ausgestorben!)

- b) Romeriida: --- Captorhinidae (Gzhelian bis Tatarian)
- Protorothyrididae (*Hylonomus*) (ob. Westfal – ob. Rotliegendes)
- Diapsida (Kronengruppe)

* bei BRI zu den Reptilomorpha gestellt!

Da *Hylonomus* aus dem mittl. O-Karbon bekannt ist, muss die Dichotomie Anapsida/Romeriida zu diesem Zeitpunkt bereits erfolgt sein.

Die Stellung der Schildkröten, Ichthyosaurier und Sauropterygier ist heute noch nicht 100%ig gesichert; alle drei Gruppen sollen aber innerhalb der Diapsida positioniert sein. Für die Schildkröten setzt das den Verlust des oberen und unteren temporalen Fensters voraus.

Unklar ist, ob die Schildkröten innerhalb der Diapsida eher den Lepidosauriern oder den Archosauriern näher stehen. Molekulare Phylogenien stellen die Schildkröten in die Archosauromorpha, oftmals sogar innerhalb der Archosaurier (sie wären dann mit den Krokodilen näher verwandt als mit den Eidechsen):

- Säugetiere
- ab jetzt REPTILIA
- Squamata
- Testudines + Crocodilia + Aves

Einteilung der Reptilien im O-Karbon (ausgehend von den Cotylosauriern); Einteilung nach den zusätzlichen Schläfenöffnungen, die einer besseren Befestigung der Kiefermuskeln dienen (modifiziert nach MÜLLER):

1. „Anapsida“ s.l.: ab Westfal (keine zusätzl. Schläfenöffnung hinter der Orbita) (paraphyletisch)

O Cotylosauria (Westfal bis O-Trias); erste Fam. **Protorothyrididae** bzw.

Romeriiden mit *Hylonomus*, ein kleiner Insektenfresser;
Maximum der Cotylosaurier im U- und O-Perm; klein bis mittelgroß,
max. 2 m; meist plump mit niedrig gestelltem Körper.

--- **UO Captorhinomorpha:** O-Karbon bis O-Perm (Wuchiapingian)

Fam. Captorhinidae: oberstes Karbon bis ob. O-Perm, im Vergleich zu Protorothyrididae Schädel stärker gebaut, zahlreiche Zahnreihen im Kiefer (Sakmarian bis Tatarian); ältester Nachweis ist *Concordia* aus dem Gzhelian von Kansas, basalstes Taxon aber *Thuringothyris* aus dem Sakmarian von Deutschland*

Fam. Protorothyrididae: ob. Westfal bis Artinskian; nur eine Reihe kleiner konischer Zähne.

Paleothyris: in modernen Kladogrammen in der Nähe der

Captorhinidae oder knapp darüber stehend: Karbon, 300 MA, Nordamerika; 30 cm lang, flinker eidechsenähnlicher Räuber mit scharfen Zähnen und großen Augen, jagte am Waldboden. Besaß noch eine amphibienartige Schädelform, aber stärkere Kiefer. Gaumenzähne kleiner als Zähne im Maxillare und Praemaxillare und wohl nur noch von untergeordneter Bedeutung. Stapes schwer gebaut, wohl nur eingeschränkte Schalleitungsfunktion. Wohl kein Trommelfell, da Ohrschlitz fehlt.

[* wie bei den Bolosauridae findet sich hier der Effekt, dass das älteste Taxon in Nordamerika lebte, das kladistisch basalste Taxon aber jünger ist und in Europa lebte. Wahrscheinlich entstanden viele wichtige Linien der Amnioten im höheren Karbon, spätestens bis zur Karbon-Perm-Grenze, in Europa, und breiteten sich dann nach Nordamerika sowie nach Osten – Bolosauridae im Mittelperm Chinas – aus] (Natwiss. 95, 1169).

Kladogramm der Captorhiniden:

- Protorothyris (Nordamerika)
- Paleothyris (Nordamerika)
- ab jetzt: CAPTORHINIDAE (oberstes Karbon bis O-Perm)
 - Thuringothyris (Westeuropa)
 - Concordia (Nordamerika)
 - Rhiodenticulatus (Nordamerika)
 - Romeria (Nordamerika)
 - Protocaptorhinus (Nordamerika)
 - Saurorictus (Südafrika)
- ab jetzt: Reduzierung des Zahnwechsels (s. Natwiss. 98, 551)
 - Captorhinus (3 Arten, Nordamerika)
 - Captorhinikos (Nordamerika)
 - Labidosaurus
 - Labidosaurikos
 - Moradisaurus
 - Rothianiscus + Gansurhinus (Natwiss. 98, 435)

--- **Parareptilia: (früher zu Diadectomorpha gestellt)** (Moscovian/~ ob. Westfal bis Nor/naA 0,8 MA vor TJG)

Fam. Pareiasauridae, ob. M-Perm bis PTG; größte Parareptilien; massive Pflanzenfresser mit schweren Gliedmaßen, die bei späteren Formen wie bei Dinosauriern unten am Körper befestigt waren (BRI: Ufimian bis Tatarian)

Fam. Procolophonidae, O-Perm (Kazanian) bis Nor

Fam. Millerettidae: O-Perm (Kazanian bis Tatarian); kleine Insektenfresser, zusätzliche sekundäres Schläfenfenster hinter den Augen ("sekundär diapsid").

O Mesosauria: ? O-Karbon, Unterperm mit 3 Gattungen, u.a. *Mesosaurus* (?oberstes O-Karbon, U-Perm), entwickelten sich ggf. von primitiven Captorhinomorpha; wasserlebend (erste Meeresechsen). Langer Schwanz, lange Hinterbeine. Nach neuen Daten (1999) Schwestergruppe der Parareptilien. (Lt. Sepk.-Datei auf unt. Perm [Leonardian.] beschränkt).

2. Diapsida: ab mittl. O-Karbon; zwei zusätzliche Schläfenöffnungen: eine große kurz dorsal der Orbita wie bei den Synapsida, darüber noch eine zusätzliche kleinere, schmal-längliche.

- a) **O Araeoscelida:** Westfal bis M-Perm: klein, eidechsenähnlich, langer Hals, dünne Beine. Früheste und primitivste Diapsiden. COX nennt *Petrolacosaurus kansensis* (Westfal) als ältesten Diapsiden; er sieht bereits wie eine Eidechse aus. BENTON (2007) gibt für das O-Karbon nur zwei Diapsiden an, *Petrolacosaurus* und *Spinoaequalis* (beide aus Kansas), die beide zu den Araeoscelida gehören; Diapsida sind also im O-Karbon nur durch Araeoscelida repräsentiert. *Spinoaequalis* wahrscheinlich wasserlebend. Die O Araeoscelida umfaßt lediglich 4 Gatt. aus 2 Familien. Ähnlich Eidechsen, wohl Insektenjäger.

Petrolacosaurus; 40 cm, Lebensraum: trockene Hochebenen von Kansas; viele scharfe Zähne, im Unterkiefer zwei Reißzähne, Anordnung der Zähne ähnlich *Hylonomus*. Kiefer nicht sehr kräftig; die zweite Schläfenöffnung diente wohl zunächst der Gewichtsersparnis und nicht dem Muskelansatz. Kopf relativ klein. Zusätzlich kleine Gaumenzähne.
Araeoscelis (U-Perm) ad Fam. Araeoscelididae: Asselian bis Artinskian

b) OO Lepidosauria: O-Perm bis rez. (Rhynchocephalia, Squamata); naA ab U-Perm (wenn man die Eolacertilia ab U-Perm gelten läßt)

c) OO Archosauria (ob. O-Perm bis rez.) mit:

- „Thecodontia“: ob. O-Perm bis rez.
- Krokodile: seit M- oder O-Trias (Definitionsfrage)
- Dinosauria: untere O-Trias bis KTG
- Pterosauria: Keuper bis KTG

Im O-Perm teilen sich die Diapsida in die Archosauromorpha und Lepidosauromorpha auf.

3. Euryapsida = Synaptosauria (O-Perm bis ob. O-Kreide: eine Öffnung hinten oben an der Schläfe, kaudal-dorsal der Orbita und kleiner als Orbita):
 komplett ausgestorben: Ichthyo-, Plesio-, Nothosaurier, Placodonten.

Kladogramm der Reptilien ohne Synapsida und ohne Schildkröten nach Nat.399, S. 245, ergänzt:

---- Außengruppe: Synapsida

--- Mesosauridae

--- Parareptilien: --- Millerettidae (Parareptilien ab Moscovian/O-Westfal nachweisbar!)

--- *Acleistorhinus* + Lanthanosuchidae

--- *Macroleter*

--- *Owenetta*

--- *Procolophon*

--- Captorhinidae (oberstes Karbon/Gzhelian bis PTG, naA bis Wuchiapingian)

--- *Paleothyris* (O-Karbon)

(ab jetzt: **DIAPSIDA**)

--- Araeoscelida (Westfal bis M-Perm), z.B. *Petrolacosaurus*, Westfal

--- *Claudiosaurus* [O-Perm] (naA basaler Sauropterygier!)

--- Younginiiformes

--- Dichotomie in (1) und (2):

1. Linie zu a) *Placodus* + Eosauropterygia

ab jetzt: LEPIDOSAURIA

b) Kuehneosauridae (ad Eolacertilia)

c) Rhynchocephalia + Squamata

2. Linie zu a) Choristodera

b) Prolacertiformes

c) Archosauriformes

Kladogramm basaler Amniota nach Sci. 290, 972:

- Außengruppe: Diadectomorpha
 - ab jetzt: Amniota
 - Abzweig: **Synapsida**
 - Abzweig: Captorhinidae + (*Paleothyris* + **Diapsida**)
 - Abzweig: Mesosauridae
 - Ab jetzt: PARAREPTILIEN
 - Abzweig: Millerettidae
 - Abzweig: Bolosauridae (oberstes Karbon bis O-Perm)
 - terminal: Pareiasauridae + Procolophonoidea

Ursprüngliche Lungenstruktur der Amnioten: ging man bisher davon aus, dass die Lunge der basalen Amnioten ein einfacher Sack war wie bei Amphibien und den meisten modernen Lepidosauria, so zeigten embryologische Studien, dass die Lunge der Amnioten ursprünglich relativ komplex gewesen sein muss, durch Abknospungen in mehrere Kammern gegliedert (durch die dadurch vergrößerte Oberfläche im Vergleich zu einkammerigen Lungen verstärkter Gasaustausch!), und dass die einkammerige Lunge der Lepidosauria auf sekundärer Vereinfachung beruht.

Diese ging darauf zurück, dass die Stammlinienvertreter der Lepidosaurier sehr klein waren (so klein wie die kleinsten modernen Echsen) und eine gekammerte Lunge dadurch zu einer zu hohen Oberflächenspannung geführt hätte, denn sie verfügten weder über ein Zwerchfell noch über hochgradig dehnbare Luftsäcke. Warane haben dann wieder sehr komplexe, mehrfach gekammerte Lungen entwickelt, was dann wiederum ihre enorme Körpergröße ermöglichte. Dabei entspricht der Bauplan der Waranlunge sehr stark der embryonal vorhandenen Anlage der kammerigen Lunge der anderen Echsen. Beim weiteren Lungenwachstum nimmt das Volumen der Lunge zu, die Kammerwände wachsen dabei aber nicht mit, so dass sich aus der Lungenanlage bei Lepidosauriern (außer Waranen) letztlich eine einkammerige Lunge mit Septen entwickelt (Natwiss. Ru. 5/2015: 229).

Unterklassen der „Reptilien“ nach KUHN-SCHNEYDER (leicht modifiziert):

1. Anapsida (anapsid)

O Protorothyromorpha (O-Karbon bis Perm) (syn. Cotylosaurier ieS.)

F **Romeriidae (Protorothyrididae, O-Karbon bis M-Perm (*Hylonomus*)**
(Stammreptilien!)

F **Captorhinidae** (oberstes Karbon/Gzhelien bis PTG, naA nur bis
Wuchiapingian: s. Natwiss. 98, 1027)

O Procolophonia (O-Perm bis Nor, nach früheren Theorien Schwestergruppe der
Schildkröten, heute widerlegt) (ad Parareptilien)

O Pareiasauria (O-Perm) (ad Parareptilien)

2. Chelonomorpha (modifiziert anapsid, neuerdings aber in die Diapsida gestellt!)

O Testudinata (Chelonia) (Schildkröten): ab O-Trias

3. Eosuchiomorpha (diapsid)

O Eosuchia (O-Karbon bis U/M-Trias): ältester: *Petrolacosaurus* (ab U-Westfal); im Perm Gleitflieger (*Weigeltisaurus*). Sichere Stammgruppe der Lepidosauria, wahrsch. Stammgruppe der Archosauria und Sauropterygia. Älteste Eosuchia: UO Araeoscelida, Westfal bis M-Perm. Eosuchia ex. Araeoscelida erst ab O-Perm

4. Lepidosauria (diapsid, modif. diapsid); ab U/O-Perm
 - O Rhynchocephalia (ab U-Trias, naA ab M-Trias)
 - O Squamata s.l. inkl. Eolacertilia ab U/O-Perm; Stammgruppen-Squamata (ex Eolacertilia) ab M-Trias
 - UO Eolacertilia (U/O-Perm bis O-Trias, Abstammung von Eosuchiern; darunter Gleitflieger (*Kuehneosaurus*))
 - Squamata s. str.:
 - UO Lacertilia (Eidechsen): ab Lias
 - IO Gekkota: ab Dogger
 - IO Iguana: ab Lias
 - IO Scincomorpha: ab Lias
 - IO Anguimorpha: ab ? Dogger
 - IO Platynota: ab ? Dogger
 - UO Ophidia (Schlangen): ab M-Kreide
5. Archosauria (diapsid)
 - O "Thecodontia": oberstes O-Perm bis Keuper
 - O Crocodilia: M/O-Trias bis rezent
 - O Saurischia: O-Trias bis KTG bzw. rezent (Vögel)
 - O Ornithischia: O-Trias bis KTG
 - O Pterosauria: O-Trias bis KTG
6. Sauropterygomorpha (modif. diapsid): O-Perm bis O-Kreide
 - O Nothosauria: O-Perm bis Trias, naA Olenekian bis ob. Carn
 - O Plesiosauria: Rhät bis O-Kreide
7. Placodontomorpha (euryapsid): Abstammung unbekannt
 - O Placodontia: U- oder M-Trias bis O-Trias
8. Ichthyopterygia (euryapsid)
 - O Ichthyosauria (U-Trias bis untere O-Kreide)
- [9. Synapsida (synapsid)]**
 - O Pelycosauria** (O-Karbon bis ob. M-Perm [unt. Capitanian] (paraphyletisch)
 - O Therapsida (M-Perm bis ob. U-Kreide/105 MA)]

Einteilung nach Schläfenfenstern (dienen möglicherweise der Gewichtsreduktion oder der Einsparung von Calcium; „Leichtbauprinzip“, das die Stabilität des Schädels nicht wesentlich beeinträchtigt; außerdem bieten die Ränder der Fenster zusätzliche Ansatzstellen für Kiefermuskeln und erlauben Kiefermuskeln, die im Schädel liegen, auf die Außenseite überzugreifen) (BENTON):

anapsid = kein Schläfenfenster (z.B. *Hylonomus*, *Paleothyris*; Anapsida i.e.S.)

synapsid = ein unteres Schläfenfenster (etwa in Höhe des unteren Orbitarandes, umgeben von Postorbitale, Jugale und Squamosum)

diapsid = zwei Schläfenfenster (eines in Höhe des unteren, das andere in Höhe des oberen Orbitarandes)

euryapsid, parapsid: ein oberes Schläfenfenster (euryapsid etwa in Höhe des oberen Orbitarandes; parapsid: noch höher gelegen); der Zustand hat sich wahrscheinlich aus dem diapsiden Zustand durch Verlust des unteren Fensters entwickelt (Nothosauria, Plesiosauria, Ichthyosauria).

Die Dichotomie zwischen der synapsiden und anapsiden Linie (= Sauropsida = monophyletische Reptilien = Anapsida + Diapsida) fand im mittleren Karbon statt; aus den anapsiden Reptilien entwickelten sich die Diapsiden, von denen einige dann euryapsid wurden.

Kladogramm der Reptilien nach PALMER (1999):

AMNIOTA

Dichotomie: A. Linie zu den Synapsida:

--- Pelycosauria (O-Karbon bis ob. M-Perm/Capitanian)

--- (Dinocephalia + Dicynodontia + Therocephalia + [Cynodontia + Mammalia])

B. Nonsynapside Linie:

--- 1. Abzweig: Sauropsida (Mesosauria) (U-Perm)*

ab jetzt: EUREPTILIA

--- 2. Abzweig: Anapsida; internes Kladogramm der Anapsida:

-- Millerettidae (O-Perm)

-- Bolosauridae (oberstes Karbon bis Perm; ergänzt)

-- Procolophonidae (O-Perm bis Nor)

-- Pareiasauridae (O-Perm)

--- 3. Abzweig: Captorhinidae (oberstes Karbon bis PTG oder naA bis Wuchiapingian)

--- 4. Protorothyrididae (O-Westf. bis O-Rotl., =Romeriidae, z.B. *Hylonomus*, *Paleothyris*)

ab jetzt: DIAPSIDA

--- 5. Abzweig: Petrolacosauria (O-Karbon – M-Perm) (= Araeoscelida)

--- 6. jetzt: Dichotomie Archosauromorpha / Lepidosauromorpha

a) Linie der Lepidosauromorpha:

--- Placodontia + (Nothosauria + Plesiosauria) (U-Trias bis O-Kreide)

--- Ichthyosauria (U-Trias bis O-Kreide)

ab jetzt: Lepidosauria

--- Dichotomie Sauria (ab Lias) /

Sphenodontida (ab Keuper)

b) Linie der Archosauromorpha:

--- Linie der Crocodylotarsi: Crocodylia (ab M-Trias),
Rauisuchia (M/O-Trias), Phytosauria (O-Trias)

ab jetzt: Ornithodira

- Pterosauria
- Dinosauria; Dichotomie Saurischia/Ornithischia

Der Begriff "Cotylosaurier" umfasst in diesem weiter gefassten Sinne die Abzweigungen 2, 3, 4, was die Paraphylie dieses Taxons (Grad) unterstreicht.

* nach BENTON (2007) stehen die Mesosauridae als erster Abzweig der anapsiden Linie (vor den Millerettidae)

Kladogramm der Reptilien nach BENTON (2007):

Ab jetzt: AMNIOTA

- Synapsida

- ab jetzt: EUREPTILIA

- Anapsida*

- Captorhinidae (oberstes Karbon/Gzhelien – OP/Wuchiapingian)

- „Protorothyrididae (Westfal – MP)“ (*Hylonomus, Paleothyris*)**

- ab jetzt: DIAPSIDA

- *Petrolacosaurus* (Westfal) (Araeoscelida)

- Weigeltisauridae (OP)

- ab jetzt: NEODIAPSIDA

- *Protorosaurus* (OP) + **Archosauria** (ab OP)

- Younginiformes (OP) + **Lepidosauria** (ab M/O-Trias)

* anapside Linie:

- Mesosauridae (UP) (? , möglicherweise)

- Millerettidae (MP-OP)

- Bolosauridae (oberstes Karbon – OP)

- Procolophonidae (MP – OTr)

- Pareiasauridae (MP – OP)

** Protorothyrididae sind paraphyletisch, *Paleothyris* steht den Diapsiden näher als andere Protorothyrididae.

Systematische Gliederung „anapsider Reptilien“ nach PALMER (1999), modif.

REPTILOMORPHA:

- Fam. indet. *Westlothiana*

- O Diadectomorpha

- F Diadectidae (unt. Stefan bis M-Perm: in China noch im O-Perm vor 256 MA)

KL REPTILIA

UKL Anapsida

- O Captorhinida

- F Protorothyrididae (*Hylonomus*) (ob. Westfal bis M-Perm)
- F Captorhinidae (oberstes Karbon/Gzhelien bis ob. O-Perm/Wuchiapingian)
- F Procolophonidae (ad Parareptilien)
- F Pareiasauridae (ad Parareptilien)
- F Millerettidae (ad Parareptilien)
- F Bolosauridae (ad Parareptilien)
- O Mesosauria
 - F Mesosauridae

- O Testudines (Chelonia) inc. sed.
 - UO Proganochelydia (Fam. Proganochelyidae)
 - UO Pleurodira
 - UO Cryptodira

UKL unsicher

- O Placodontia (F. Placodontidae, Cyamodontidae, Henodontidae)
- O unsicher: F. Claudiosauridae
- O Nothosauria (F Nothosauridae, Pistosauridae)
- O Plesiosauria
 - ÜF Plesiosauroidea (F Plesiosauridae, Cryptocleididae, Elasmosauridae)
 - ÜF Pliosauroida (F. Pliosauridae)
- O Ichthyosauria (F Shastasauridae, Mixosauridae, Ichthyosauridae, Stenopterygiidae, Leptopterygiidae)

Kladogramm der Diapsida nach TOLWP (Tree of Life Web Project):

- Diadectomorpha
 - ab jetzt: AMNIOTA
 - Synapsida
 - ab jetzt: REPTILIA
 - Anapsida (umfassen: Mesosauria und Parareptilia)
 - ab jetzt: ROMERIIDA
 - Captorhinidae
 - „Protorothyrididae“
 - ab jetzt: DIAPSIDA
 - Araeoscelida
 - *Coelurosauravus* (O-Perm, auch Kupferschiefer Deutschlands)
 - I Younginiformes (u.a. O-Perm) (nicht aufgelöst): u.a.
 - I+ *Claudiosaurus* (O-Perm)
 - I+ *Heleosaurus*
 - I+ *Heleosuchus*
 - I+ Sauria: --- I ?Ichthyosauria (nicht aufgelöst):
 - I+ ?Sauropterygia
 - I+ Archosauromorpha**
 - I+ Lepidosauromorpha (I+ = nicht aufgelöst!)

**Archosauromorpha umfassen nach TOLWP:

Placodontia (!?)
 Choristodera
 Rhynchosauria
 Trilophosauria
 Prolacertiformes
 Proterosuchia
 Erythrosuchia
 Proterochampsia
 Archosauria:
 Crocodylomorpha
 Rauisuchia
 Aetosuchia
 Parasuchia
 Euparkeria
 Ornithosuchidae (neuerdings ad Crurotarsi, non Ornithodira: s. BENTON 2007!)
 Ornithodira:
 Lagosuchus
 Pterosauria
 Dinosauria

Begriffsbestimmungen/Monophyla nach DeBRAGA und RIEPPEL (1997):

Romeriida = *Paleothyris* + Diapsida
 Araeoscelida: *Araeoscelis*, *Kadariosaurus*, *Petrolacosaurus*, *Spinoaequalis*, *Zarcasaurus*
 Eosuchia: *Claudiosaurus*, Younginiformes, Sauria
 Neodiapsida: Younginiformes und Sauria
 Lepidosauria: Rhynchocephalia und Squamata
 Squamata: Eolacertilia, Iguania, Gekkoti, Scincomorpha, Anguimorpha, Serpentes
 Saurapterygia: *Placodus* + Eosaurapterygia
 Eosaurapterygia: *Corosaurus*, Pachypleurosauroidea + Eusaurapterygia

Kladogramm der Diapsida (Natwiss. 80, 473 [2003]):

Außengruppe: Seymouridae (naA stehen die Seymouriamorpha weiter außerhalb der Amniota; die Diadectomorpha sind die Schwestergruppe der Amniota)

Ab jetzt: AMNIOTA

--- Synapsida

--- Parareptilia (Nachweis ab Moscovian/O-Westfal bis Nor)

ab jetzt: EUREPTILIA

--- Captorhinidae

ab jetzt: DIAPSIDA

--- Araeoscelida (*Petrolacosaurus*)

--- *Apsisaurus*

ab jetzt: NEODIAPSIDA

--- Younginiformes

VERLUST DES UNTEREN TEMPORALEN KNOCHENBOGENS
(UNTER DEM UNTEREN KNOCHENFENSTER)

- *Claudiosaurus* (O-Perm) (naA basaler Sauropterygia)
- Kuehneosauridae (Carn bis Rhät)
- *Coelurosauravus*
- Thalattosauriformes + Ichthyopterygia
- ab jetzt: SAURIA
 - Archosauromorpha: ---- *Tanystropheus*
 - *Trilophosaurus* *
 - *Prolacerta*
 - Rhynchosauria * + Archosauri-
formes*
- Choristodera *
- ab jetzt : LEPIDOSAUROMORPHA
 - Placodontia * + Eosauroptrygia
 - Testudines *
 - ab jetzt: LEPIDOSAURIA
 - Squamata + Rhynchocephalia *

* bedeutet: sekundäre Wiederherstellung eines Kontaktes zwischen dem Jugale und Quadratojugale, so dass wieder die typische diapside Anatomie (sekundär) entstand. Der untere Schläfenbogen (unter dem unteren Knochenfenster der Diapsida) ist also einmal in der Phylogenie der Diapsiden verloren gegangen (oberhalb der Younginiformes). Sein Vorkommen in höheren Diapsiden erfolgte dann sekundär; auch ontogenetische Studien bestätigen dies. Somit ist nur das obere Schläfenfenster eine eindeutige Synapomorphie für alle Diapsiden. Strittig im obigen Kladogramm ist besonders die Position der Schildkröten; auch bei den Choristodera könnte es sich evtl. auch um sehr basale Diapsiden handeln. Diese neuen kladistischen Befunde sprechen zugunsten der Einordnung der Schildkröten bei den Diapsiden und können ihre temporale Morphologie erklären.

Relevanz der Schläfenfenster (Natwiss. Ru. 59, 259 [2004]):

Diapsida: Amniota mit (primär) diapsidem Schädel, d.h. 2 Schläfenfenster; rez. bei Krokodilen und Brückenechsen. Die Lacertilia und Vögel haben die Schläfenfenster auf unterschiedliche Weise sekundär abgewandelt oder aufgelöst (*Archaeopteryx*, *Confusiusornis* sind aber noch typisch diapsid).

Sinn der Schläfenfenster ist eine Gewichts- und Materialersparnis sowie eine Differenzierung der Kiefermuskulatur. Ob die Krokodile und Brückenechsen allerdings primär diapsid sind (d.h. ihre Vorfahrenlinie durchgehend echt diapsid war), ist sehr fraglich. Bei zahlreichen fossilen Diapsiden war der untere Jochbogen geöffnet und mehr oder weniger reduziert, u.a. auch bei den Prolacertiformes (M-Perm bis O-Trias), die als basalste Vertreter der Archosaurier gelten. Auch ursprüngliche Brückenechsen der Trias hatten einen teilweise geöffneten unteren Jochbogen. Die frühesten Diapsiden aus dem Oberkarbon und Perm hatten dagegen mit Sicherheit einen unten primär geschlossenen unteren Jochbogen und waren damit „echt“ primär diapsid. Die Konstruktion des geschlossenen unteren Jochbogens (=echt diapsid), wie man sie heute noch bei Krokodilen und Brückenechsen findet, wäre nach diesen kladistischen Betrachtungen sekundär. Dafür sprechen auch embryologische Befunde, da der untere Jochbogen sowohl bei heutigen Brückenechsen wie Alligatoren zunächst als knorpeliges Ligament angelegt wird (bei Squamata verbleibt er lebenslang als Ligament!).

Synapsida: nur ein weit unten am Schädel gelegenes Schläfenfenster, dessen Entstehung mit der Ausbildung eines effizienteren Kauapparates in Verbindung gebracht wird; bei den heutigen Säugetieren ist aber das Schläfenfenster nicht mehr erhalten, sie sind gewissermaßen „sekundär anapsid“

Anapsida: stets geschlossenes Schädeldach ohne Fenster; rezent bei Schildkröten, wobei es aber fraglich ist, ob sich dies sekundär aus einem diapsiden Zustand entwickelt hat. Morphologische und molekulare Daten deuten darauf, dass Schildkröten sekundär anapsid wurden und systematisch zu den Diapsida gehören. Neue Fossilfunde haben den Status als Diapside bewiesen.

Die Analyse des Hinterkopfes der frühen Amnioten führte im Jahr 2000 (BERMAN, J. Paleont. 74, 938) zu einer neuen Sichtweise der frühen Kladistik der Reptilien (ergänzt):

--- *Acanthostega*

--- basale Dichotomie

1. --- I Lepospondyli (nicht aufgelöst)
I + Seymouriamorpha (“)
I + Temnospondyli (“)
2. --- Baphetidae (= Loxommatidae)
--- Anthracosauria (ohne Seymouriamorpha)

AMNIOTA:

- Diadectomorpha + Synapsida
ab jetzt: REPTILIA
- Parareptilia (ergänzt)
ab jetzt: EUREPTILIA
- Protorothyrididae
- Captorhinidae
ab jetzt: DIAPSIDA

Konsequenzen: Die Diadectomorpha werden wieder in die Amniota integriert (Stammgruppen-Amniota). Die Amniota sind eine abgeleitete Schwestergruppe der Anthracosauria und sind durch zwei Synapomorphien charakterisiert:

- a) Verlagerung des posttemporalen Foramen an den ventrolateralen Rand des Occiput;
- b) Ein ventral verlagertes, lateral gerichteter paroccipitaler Processus

Synapomorphien des Clades Diadectomorpha + Synapsida:

- a) Kontakt zwischen den tiefen unskulpturierten Komponenten der Tabulare-Hörner
- b) Eine otische Mulde am Ophistoticum
- c) Die posterolaterale Kante der Schädelfläche wird vom Supratemporale und Tabulare gebildet.

Sie gelten damit als Stammgruppen-Amnioten. Von einem Diadectiden aus dem ob. Rotliegenden (wohl Artinskian) Deutschland (Bromacker), *Orobates*, fanden sich sowohl Fußspuren wie ein sehr gut erhaltenes Skelett, was eine dreidimensionale, virtuelle Rekonstruktion seiner Gangart ermöglichte, ergänzt durch den Bau eines maßstabgenauen Roboters. Trotz seitlich abgestreckter Beine wie bei Salamandern und den meisten Reptilien üblich lief *Orobates* vergleichsweise aufrecht und kaimanähnlich (mit einer leichten Auslenkung beim Gehen von einer Seite zur anderen), was ein recht wendiges und auch schnelleres, aber auch kraftsparendes Gehen ermöglichte im Vergleich zu anderen Tetrapoden mit abgespreizten Beinen.

Seine Fortbewegungsweise war damit fortschrittlicher als bei anderen frühen Tetrapoden. Wenn man annimmt, dass schon die gemeinsamen Vorfahren von Diadectiden und Amnioten über diese fortschrittliche Fortbewegung verfügten, könnte dies mit zu der raschen Radiation der Kronen-Amnioten beigetragen haben (Nat. 565: 351). Die letzten Diadectidae (*Alveusdectes*) lebten vor 256 MA im O-Perm Chinas.

syna-syna okar

SYNAPSIDA (Säugerähnliche):

Ab mittl./ob. O-Karbon bis ob. U-Kreide (Aussterben der Therapsiden). Eine große zusätzliche Schläfenöffnung dorsal der Orbita. Erster Vertreter: *Archaeothyris*, 40 - 50 cm (ad Ophiacodontidae, Zeitgenosse von *Paleothyris*, ebenfalls Morien Group/Neuschottland). Danach deutliche Größenzunahme in der synapsiden Linie. *Ophiacodon* aus dem O-Karbon und U-Perm erreicht bereits 1,5 – 3 m Körperlänge. Die Synapsiden leiten sich nicht aus Cotylosauriern/Captorhinomorpha ab, sondern stellen eine eigene Entwicklungslinie dar! Nach o.g. Kladogramm bilden sie zusammen mit den Diadectomorpha die Schwestergruppe der Reptilien.

O Pelycosauria: Westfal bis ob. M-Perm (unt. Capitanian)

- a) **Ophiacodontidae:** ob. Westfal bis M-Perm; beginnend mit *Archaeothyris*. Z.B. *Archaeothyris*; *Clepsidrops* (unt. Stefan, naA U-Westfal bis U-Stefan). *Ophiacodon* bereits im hohen O-Karbon vertreten (bis U-Perm), 1,5 – 3 m lang, sehr großer Schädel, der überwiegend aus der Schnauzenregion besteht.
- b) **Sphenacodontidae** (unt. Stefan bis O-Perm), tritt im O-Karbon etwas später als die Ophi. auf; von ihr stammen im Perm die Therapsiden ab. Fleischfressend.
- c) **Edaphosauridae** (Westfal, naA Stefan bis M-Perm, bis 3 m)
Edaphosaurus (Westf. bis U-/naA O-Perm, 3 m; naA nur U-Perm [BENTON]) ältester Vertreter dieser pflanzenfressenden Gruppe; großes Rückensegel, langer Darm, daher tonnenförmige Gestalt; Zähne an pflanzliche Ernährung angepaßt: enge spitze (stiftartige) Zähne im Kiefer, Gaumen mit Batterien von Zähnen mit breiten Kauflächen. Querverstrebungen zwischen den Wirbelfortsätzen; enorm vergrößerte Dornfortsätze der Hals- und Rückenwirbel. Nordamerika, Europa.
- d) **Caseidae** (U- bis M/O-Perm), artenreichste Gruppe, blind endend; Nordamerika, Europa: Zähne deuten auf Herbivorie; fassförmiger Rippenkorb zur Unterstützung des großen Darms. Wohl aquatisch ähnlich modernen Seekühen, tonnenförmiger Körper. Sie dürften schon (konvergent) über ein muskuläres Zwerchfell verfügt haben. Sie gehören zu den größten Pelycosauriern; bis 500 kg/naA bis 600 kg.
- e) **Varanopseidae:** U-Perm nahezu weltweit; klein, wahrscheinlich Fleischfresser (*Varanosaurus*, 1,5 m); noch im O-Perm (mittl. Tatar) Südamerikas. Insgesamt 11 Gattungen kleiner Karnivoren. Lange Gliedmaßen, leichter Körperbau; sie gehörten wahrscheinlich zu den schnellsten Läufern der damaligen Zeit. *Varanops* mit langem, niedrigem Schädel und ungewöhnlich weit nach hinten reichenden Zahnreihen.

Nach neuen Angaben (Natwiss. 98, 2017) **erloschen die Pelycosaurier im oberen M-Perm (unt. Capitanian)**, wobei das Capitanian nur noch von den Varanopidae erreicht wurde. Strittig sind disartikulierte Wirbel aus der U-Trias Uruguays, die auch von einem diapsiden Reptil stammen könnten.

O Therapsida: entstehen im M-Perm aus Sphenacodontoidea; M-Perm bis ob. U-Kreide (105 MA). Ältester Vertreter: *Tetraceratops* (Kungurian)

Zeitliche Verbreitung der Familien der Pelycosauria nach BRI:

Varanopseidae (syn. Varanopidae): ob. Stefan bis oberstes Rotliegendes (Kungurian); nach neueren Angaben noch im mittl. Tatar Südamerikas; laut Natwiss. 98, 1027:

Gzhelian (ob. Stefan) bis unt. Capitanian – mit 35 MA die am längsten überlebende Gruppe der Pelycosauria

Ophiacodontidae: ob. Westfal bis ob. Rotliegendes (Artinskian); Europa, Nordamerika (Natwiss. 98, 1027: bis unterstes Kungurian)

Edaphosauridae: ob. Stefan bis ob. Rotliegendes (Artinskian); Europa, Nordamerika (Natwiss. 98, 1027: bis Kungurian)

Sphenacodontidae: unt. Stefan bis unt. O-Perm (Ufimian); Europa, Nordamerika; laut Natwiss. 98, 1027: Karbon-Perm-Grenze bis oberstes Kungurian, also bis zur Grenze zwischen Cisuralian und Guadalupian

nur zwei weitere Familien folgen im Perm:

Caseidae: ob. Rotliegendes (Artinskian) bis mittl. O-Perm (Kazanian); Nordamerika
Laut Natwiss. 98, 1027: unt. Asselian (unterstes Perm) bis Wordian/Capitanian-Grenze

Eothyrididae: Sakmarian (mittl. Rotliegendes) bis Artinskian (ob. Rotl.); Nordamerika
Laut Natwiss. 98, 1027: Karbon-Perm-Grenze bis unterstes Kungurian

Kladogramm der Synpsida nach TOLWP, ergänzt nach Natwiss. 98, 1027:

- Anthracosauria (Außengruppe)
- Diadectomorpha (Außengruppe)
- Romeriida + Anapsida
- ab jetzt: SYNAPSIDA
- Caseosauria (= Eothyrididae + Caseidae)
- ab jetzt: EUPELYCOSAURIA
- Varanopseidae
- Ophiacodontidae
- Edaphosauridae
- ab jetzt: SPHENACODONTIA
- *Haptodus*
- *Palaeohatteria*
- *Pantelosaurus*
- *Cutleria*
- ab jetzt: SPHENACODONTOIDEA
- Sphenacodontidae
- ab jetzt: THERAPSIDA
- *Tetraceratops*
- alle anderen Therapsida

nach BENTON (2007):

ab jetzt: AMNIOTA:

--- Eureptilia

ab jetzt: SYNAPSIDA:

--- Eothyrididae (UP) + Caseidae (UP – OP)

--- Varanopseidae (MP)

--- Ophiacodontidae (OK – UP)

--- Edaphosauridae (etwa K/P-Grenze bis UP)

--- Sphenacodontidae (etwa K/P-Grenze bis MP)

ab jetzt: THERAPSIDA:

--- Biarmosuchia (OP)*

--- Dinocephalia (OP)* + Dicynodontia (OP bis O-Trias) [nicht aufgelöst!]

[alternativ: erst Dinocephalia, dann Dicynodontia; oder aber beide

Gruppen zusammen als ein Monophylum Anomodontia]

ab jetzt: THERIODONTA:

--- Gorgonopsia (OP)

--- Therocephalia (MP bis M-Trias) (paraphyletisch)

--- *Theriognathus* (ad Therocephalia) als Schwestergruppe der Cynodontia

(ergänzt nach Palaeont. 50, 591)

--- “Cynodontia” (höheres OP bis Malm)

* = evtl. paraphyletische Gruppen

Entwicklungslinie zu den Säugetieren im Oberkarbon: Aus einer eigenen Gruppe neben den Cotylosauriern (Captorhinomorpha), die noch nicht näher bekannt ist (evtl. als Schwestergruppe der Diadectomorpha?), leitet sich im Westfal *Archaeothyris* als erster Vertreter der synapsiden Pelycosaurier-OFam. Ophiacodontia ab; aus dieser leitet sich noch im unteren Stefan die OFam. Sphenacodontoidea ab, aus der im U- und M-Perm die Therapsiden hervorgehen. Bei den Pelycosauriern beginnt die Differenzierung des Gebisses: *Archaeothyris* hat noch gleichförmig spitze Zähne, aber schon mit verschiedenen Größen; höhere Pelycosaurier haben ein heterodontes Gebiß mit Schneidezähnen, Eckzähnen und Reißzähnen als Backenzähnen.

Die Differenzierung in die Geschlechtschromosomen der Säugetiere muss vor 320 – 240 MA begonnen haben, kurz nach der Dichotomie zwischen der Linie zu den Säugetieren und den Vögeln, da sich bei letzteren ein anderes Autosomenpaar (Nr. 9) zu den Geschlechtschromosomen umbildete, d.h. die Geschlechtschromosomen der Säuger und Vögel sind nicht homolog. Der letzte gemeinsame Vorfahr von Säugern und Vögeln hatte offenbar keine Geschlechtschromosomen. Die Geschlechtschromosomen entstanden aus Autosomen dadurch, dass die Rekombination zunehmend (bei den menschlichen Geschlechtschromosomen in insgesamt vier Stufen) eingeschränkt wurde; beim Menschen paaren sich das X- und Y-Chromosom nur in einem kleinen Endabschnitt (pseudoautosomale Region), in dem 19 alte autosomale Gene persistieren und sich rekombinieren. In allen anderen Abschnitten wurde die Rekombination zwischen X und Y unterdrückt, so dass sich die entsprechenden nicht-rekombinierenden Regionen im Laufe der Evolution immer weiter auseinanderentwickelten. Die Differenzierung der betreffenden Abschnitte konnte aber erst beginnen, nachdem die Rekombination in diesen Regionen ausgeschlossen war, wahrscheinlich infolge von Chromosomeninversionen auf dem Y-Chromosom, die dann die weitere Rekombination behinderten. Mit dem Verlust der Rekombination in einer bestimmten Region des Y-Chromosomes begannen die betroffenen Gene zu „zerfallen“ mit der Folge, dass die meisten Y-Gene schließlich verschwanden. Durch Extrapolation ließ sich berechnen, dass die Differenzierung der Geschlechtschromosomen der Säugetiere vor 320 – 240 MA begann (indem durch eine Inversion in einem ersten terminalen Abschnitt keine Rekombination mehr möglich war), d.h. kurz nachdem die Linie zu den Säugern von derjenigen zu den Vögeln (mit Z-W-Geschlechtschromosomen) vor 300 – 350 MA getrennt wurde. Die primär geschlechtsdeterminierenden Gene SOX3 und SRY befinden sich dabei unter den ältesten XY-Gen-Paaren.

Man vermutet, dass normale Autosomen zu Geschlechtschromosomen wurden, als Mutationen aus einem ursprünglich autosomalen Gen SOX 3 ein Allel SRY erzeugten, den männlich-determinierenden Faktor.

Mit einer zweiten Inversion wurde dann in einem weiteren, sich anschließenden Abschnitt die Rekombination behindert (vor ca. 130 – 170 MA, nach der Dichotomie von der Linie zu den Monotremen); so entstanden der lange Arm und der proximale kurze Arm des X-Chromosoms.

In einem dritten Schritt kam es dann (nach der Abzweigung der Beuteltiere) vor 130 – 80 MA zu einer Expansion der pseudoautosomalen Region, wodurch der distale kurze Arm des X-Chromosoms entstand. Vor 130 – 80 MA ereignete sich dann eine 3. Inversion, die einen weiteren, dritten Abschnitt von der Rekombination ausschloss. Nach der Abzweigung der Halbaffen (aber vor der Dichotomie in Neu- und Altweltaffen) kam es dann vor ca. 50 MA zu einer vierten Inversion, die die Rekombination soweit beeinträchtigt, dass beim Menschen nur noch eine sehr kurze pseudoautosomale Region mit 19 Genen rekombiniert. Die Differenzierung in X- und Y-Chromosom erfolgte also nicht allmählich-graduell, sondern in vier Schritten, jeweils ausgelöst durch eine Inversion auf dem Y-Chromosom (Sci 286, 964). So erklärt sich, dass sich die Gene auf dem langen Arm des X-Chromosoms am meisten von denjenigen des Y-Chromosoms unterscheiden, und in Richtung auf die pseudoautosomale Region immer ähnlicher werden.

Concestor 16 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Säugetiere einerseits und der (Reptilien *s.str.* + Vögel); er lebte vor 310 MA bzw. 170 Mio. Generationen im tieferen O-Karbon (eigene Anmerkung: möglicherweise aber auch schon im oberen U-Karbon!). Es handelte sich um ein eidechsenähnliches Lebewesen mit eidechsenartiger, gespreizter Gangweise.

Herbivorie der Tetrapoden: frühe Tetrapoden waren ausschl. karnivor, meist insectivor. Erst im Stefan erscheinen Tetrapoden, deren Kiefer auf herbivore Lebensweise schließen lässt (Edaphosauria unter den Pelycosauriern; Diadectiden); allerdings könnten diese Kiefer auch zur Ernährung mit harten Samen oder schalentragenden Invertebraten gedient haben. Erst im U-Perm erscheinen Tetrapoden mit spezifischen Anpassungen (Zahnform etc.) an vegetarische Ernährung (Caseidae innerhalb der Pelycosauria), im O-Perm folgen die Dicynodontia unter den Therapsiden mit unstrittiger Anpassung an Herbivorie. Grundsätzlich ermöglichten erst die kräftigeren Kiefer der Reptilien (im Vergleich zu den flachschädeligen Amphibien, die zwar gute "Schnapper" waren, aber aufgrund der flachen Schädelanatomie keine kräftigen Kaumuskeln entwickeln konnten) das Knacken der pflanzlichen Kost. Andererseits dürften die Pflanzenfresser dann auch einen Beitrag zur Verbreitung der Samen geleistet haben.

Die Evolution der Landvertebraten ist seit der Dichotomie in Diapsida und Synapsida von der Konkurrenz (und Interaktionen) der beiden Linien geprägt, sowohl in Jäger-Beute-Verhältnissen wie in Konkurrenzfragen um ökologische Nischen, wobei bei den Diapsida im weiteren Verlauf vor allem die Archosauromorpha, bei den Synapsida die Cynodontia/Mammalia eine führende Rolle spielen werden.

Dabei kommt es zum Teil zu erstaunlichen Parallelentwicklungen; so entstanden Integumentstrukturen (Fell bei Cynodontia, Fasern/Federn bei Avemetatarsalia) offenbar nahezu gleichzeitig um die U-Trias herum, um nur ein Beispiel zu nennen. Auch beim Atemsystem zeigen sich Parallelen: Luftsacksysteme zur effektiveren Atmung entstehen relativ früh in der Evolution der Archosauromorpha, Cynodontia entwickeln etwa zeitgleich ein Zwerchfell.

Im Meer stellt sich die Situation anders dar. Dieses wird zunächst von Linien beherrscht, die von frühen Diapsiden abstammen; Synapsiden bzw. deren Abkömmlinge spielen bis zum Paläozän im offenen Meer keine Rolle. Erst nachdem die Diapsiden (erst Ichthyosaurier und Meereskrokodile,

dann Mosasaurier, Plesiosaurier) mit Ausnahme der Meeresschildkröten und -schlangen erloschen waren, besiedelten auch die Säuger das offene Meer. Haie und Strahlenflosser (erst große „Holostei“, dann Teleostei) blieben dagegen seit dem mittleren Paläozoikum (Haie) bzw. Trias ununterbrochen erfolgreich.

Zusammenfassung „Reptilien“ im Oberkarbon:

1. Anapsida:

- 1.1 Cotylosauria (ab ob. Westfal)
- 1.1.1 Captorhinomorpha (Protorothyromorpha) (erster: *Hylonomus*)
(F Protorothyrididae)
(Parareptilien ab O-Karbon/Moscovian bis Nor)

2. Diapsida:

- 2.1 Eosuchia/UKL Eosuchiomorpha
- 2.1.1 Araeoscelida (erster: *Petrolacosaurus*, Westfal)

Angaben über das vermeintliche Erstauftreten der Sauropterygomorpha im O-Karbon beruhen auf der früheren Einordnung der Eosuchiomorpha-Ordnung Araeoscelida in die Sauropterygomorpha.

3. Synapsida (non Reptilia) (ab ob. Westfal)

- 3.1 Pelycosaurier mit allen UO/OF außer Caseidae/Eothyrididae
(Ophiacodonta, Sphenacodontoidea, Edaphosauria)
(erster: *Archaeothyris*)

Neues Kladogramm der frühen Amnioten (Nat Ecol Evol. 4: 57)

Auf eines neuen morphologischen Datensatzes wurde im Jahr 2020 die Hypothese einer abweichenden Phylogenie der frühen Amnioten publiziert. Wesentliche Ergebnisse sind die Positionierung der Varanopidae in den Diapsida (statt Synapsida), was zur Folge hat, dass der Übergang in der Stammlinie der Säugetiere an der Grenze zwischen Unter- und Mittelperm (273 MA) viel abrupter erfolgte als bisher angenommen erfolgte. Die Parareptilien positionieren innerhalb der Diapsida; demzufolge entwickelte sich die temporale Fensterung weniger häufig als bisher angenommen, zeigt aber eine sehr breite Variabilität bei den frühen Diapsiden. Mesosauriden erwiesen sich als frühe Abzweigungen der Parareptilien.

Anmerkung: da es sich erst um eine Hypothese handelt, wird nicht die gesamte Datei mit allen Kladogramm umgeschrieben und angepasst. Es bleibt abzuwarten, ob sich diese Hypothese durchsetzt und in weiteren Phylogenien bestätigt.

Kladogramm:

--- *Gephyrostegus* + *Seymouria* (nicht aufgelöst)

(--- alternativ: *Seymouria*)

Ab jetzt: KRONEN-AMNIOTEN

--- SYNAPSIDA: ----- --- (*Casea* + *Euromycter* + *Ennatosaurus*) +
(*Oedaleops* + *Eothyris* + *Vaughnictis* + *Eocasea*)
--- *Echinerpeton* + (*Archaeothyris* + [*Varanosaurus*
+ *Ophiacodon*])
--- *Ianthasaurus* + *Edaphosaurus*
--- *Haptodus*
--- *Pantelosaurus*
--- *Cutleria*
--- *Secodontosaurus* + *Dimetrodon*

Ab jetzt: REPTILIA

--- Captorhinidae

(basal je nach Analyse *Thuringothyris* oder *Euconodon*; weiter abgeleitete

Gattungen: *Reiszorhinus*, *Romeria*, *Protocaptorhinus*, *Labidosaurus*,
Labidosaurikos, *Captorhinus*)

--- *Hylonomus*

--- *Anthracodroma*

--- *Paleothyris*

--- *Protorothyris* (alternativ: *Paleothyris* und *Protorothyris* auf einer Linie)

Ab jetzt: DIAPSIDA

--- *Petrolacosaurus* + *Araeoscelis*

--- **Varanopidae** (12 Gattungen)

Ab jetzt: NEODIAPSIDA

----- *Youngina*

--- *Acerosodontosaurus*

--- *Claudiosaurus*

--- *Lanthanolania*

--- *Prolacerta* + *Proterosuchus*

Ab jetzt: PARAREPTILIA

--- (*Stereosternum* + *Mesosaurus*) +

(*Erpetonyx* + [*Eudibamus* + *Belebey*])

oder alternativ: die beiden o.g. Linien direkt nacheinander

--- *Milleretta*

--- *Colobomycter* + *Acleistorhinus*

--- *Macroleter* + (*Emeroleter* + *Deltavjatia*)

--- *Nyctiphruetus*

--- *Procolophon*

--- *Candelaria* + *Owenetta*

Älteste Brutpflege?

Bei dem Varanopiden *Dendromaia unamakiensis* aus 306 MA alten Schichten aus Nova Scotia/Kanada finden sich erstmals Hinweise auf Brutpflege (nächster Nachweis: ebenfalls bei einem Varanopiden aus dem Guadalupian, 40 – 45 MA später; *Heleosaurus*). Gefunden wurde ein adultes Tiere und ein begleitendes Jungtier (Nat. Ecol. Evol. 4: 50). Das Jungtier scheint sich in einem

Baumstumpf an das Adulttier gelehnt oder unter ihm versteckt zu haben, als sie durch eine Katastrophe (z.B Sturmflut) in ihrem Versteck verschüttet wurden. Eine rein zufällige Assoziation zwischen einem Adult- und einem Jungtier kann allerdings nicht sicher ausgeschlossen werden.

KARBON – ZUSAMMENFASSUNG

Abk.: K = Karbon; UK = U-Karbon, OK = O-Karbon; P = Perm, UP = U-Perm, OP = O-Perm

Erste richtige Regenwälder im Westfal; starke tektonische Aktivität am Ende des Westfal drängte die Regenwälder zurück (Gebirgsbildung); die Lebensbedingungen für die baumförmigen Lycopsiden verschlechterten sich. UK sehr feucht, im OK wird es bei fallenden Temperaturen (Abnahme des Treibhauseffekts) zunehmend trockener, was den Aufstieg der Samenpflanzen erklärt. Florenwechsel zwischen Namur A und B (Grenze Mississippian/Pennsylvanien in Nordamerika). Die Glossopterisflora in Gondwana setzt im Stefan ein und klingt in der Trias allmählich aus (*Glossopteris*: Stefan bis Lias).

Sauerstoffgehalt 35 %, daher Riesenformen diffusionsabhängiger Tiere (Fluginsekten, Diplura, Diplopoda, Arthropleurida, Skorpione, Spinnen), auch Brachiopoden (*Gigantothyris*, UK; 30 cm). Hoher Sauerstoffgehalt erleichterte auch die Lignin- und damit die Holzbildung in Pflanzenklassen, die heute kein Holz mehr bilden; die hohe Stabilität der Stämme war erforderlich, weil durch die höhere Luftdichte höhere Belastungen durch Wind auftraten.

Aussterben der letzten Zosterophyllophytina (als letzte „Psilophyten iwS.“) im Tournai (*Protobarinophyton*).

Pteridophyten: echte Farne zunächst nur eusporangiat; Cladoxyleen erlöschen gegen Ende des UK. Coenopteridales vom OD bis UP. Zygoteridales im OK häufig. Marattiales wahrscheinlich ab Vise; Stammreste ab Dinant/Namur-Wende, Laubreste ab Namur/Westfal-Wende. Osmundales ab Westfal. Leptosporangiate Farne (Polypodiidae) wahrsch. ab Tournai (schizaeaceae-typische Sporangien), sicher ab Vise (Schizaeaceae aber erst ab M-Trias oder Jura!); Gleicheniales ab Westfal (naA sicher ab Perm, Gleicheniaceae aber wohl erst ab U-Kreide). Insekteninduzierte Gallenbildung seit 302 MA.

Lepidophyta: Lepidodendren ab unterstes UK (20 – 30 m), Maximum im Namur B/C, danach Rückgang, erlöschen im obersten OK; Sigillarien erst gegen Ende des UK nachweisbar, ab Namur häufiger, überleben ins UP. Selaginellales wahrsch. ab UK, sicher ab Westfal, dominierender Bodenbewuchs der Karbonwälder; krautige Lycopodiales. Samenbärlappe ab mittl. OK.

Equisetophyta/Sphenopsida: Calamiten bis 30 m hoch. UO „Equisetaceae“ ab Westfal (Familie Equisetaceae aber erst nach der PTG). Sphenophyllen (OD bis U-Trias) bis 1 m lang.

Gymnospermen: Cycadeen fraglich ab UK, sicher ab ob. OK; Abstammung von den Lyginopteridales unter den Samenfarne. Aneurophytales und Archaeopteridales erlöschen im UK. Samenfarne im Karbon individuenmäßig häufiger als echte Farne.

Ginkgophyten sicher ab Stefan (*Trichopitys*), fragliche Vorläufer im Westfal und UK (*Platyphyllum*). Dicranophyllophyta (Westfal D bis U-Perm) als mögliche Koniferen bzw. deren Vorläufer. Pinatae (zunächst nur Walchiaceae) ab ob. Westfal oder Stefan. Cordaiten: Vorläufer im unt. UK; ab ob. UK bis 40 m hohe echte Cordaiten (bis etwa PTG).

Pilze: erste Schwamm- und Ständerpilze im Karbon nachweisbar.

Schwämme: Sphinctozoa (ad Sclerospongia): OK bis rezent.

Mollusken: „Belemniten“ ab ob. UK oder OK; systematische Stellung in Relation zu den Aulacocerida unklar, wahrscheinlich handelt es sich aber bei den vermeintlichen Belemniten um Aulacoceriden. *Pohlsepia* (OK, Mazon Creek) sehr ähnlich modernen Octopoden; sackförmiger Körper, weder innere noch äußere Schale: ältester Weichkörper-Coleoide.

Belemniten i.e.S. (O Belemnitida) erst ab Carn.

Ammonoidea überstehen die Karbon-Perm-Grenze ohne große Beeinträchtigungen; bei den Nautiloiden erlöschen die Actinocerida und Oncocerida; nur die O Nautilida und O Orthocerida überleben die Karbon-Perm-Grenze.

Im Bereich der Karbon-Perm-Grenze Japans wurde noch ein Tentaculitentaxon gefunden (ansonsten galten Tentaculiten als im Famenne erloschen).

Myriapoden: Riesentausendfüßer *Acantherpestes* (bis > 50 cm) ab M-/O-Vise bis Perm. *Arthropleura* (Vise bis U-Perm) bis 1,75 m, naA 2,3 m lang, zu den Pinselfüßern unter den Myriapoden gehörig (Schwestergruppe der rez. Pinselfüßer).

Trilobiten stark rückläufig.

Chelicerata: viele neue Spinnenordnungen, starke Diversifikation; Trigonotarbid erlöschen im UP. Eurypteriden im Süßwasser bis 1,6 m lang (*Hibbertopterus*, UK), offenbar zu kurzen Landgängen befähigt. Rezente F Limulidae ab Tournai bei den Xiphosuren. Geißelskorpione ab Namur.

Crustacea: Ostracoden jetzt auch im Süßwasser. Bei den Malacostraca viele neue Ordnungen (Syncarida, Hoplocarida, Peracarida) ab Karbon. In der UKL Kiemenfüßer = Branchiopoda rez. Gattung *Triops* ab Stefan.

Insekten: Bei den Apterygota ab Karbon Diplura (Doppelschwänze, entognath) und Thysanura (ektognath). Bei sehr kritischer Sichtweise Pterygota erst ab Namur A (dann aber bereits Neoptera*). Ausgestorbene Pterygotengruppen: Palaeodictyoptera (Namur – PTG, naA. – sehr strittig – bis U-Trias), Megasecoptera (Namur – OP). Erste Libellen (?ob. U-Karbon, sicher ab Namur B; bis 70 cm, im UP bis 73 cm Spannweite: *Meganeuropsis permiana*); Sektion Polyneoptera mit den Schaben und Schabenverwandten ab tiefem Westfal. Heuschrecken, Grillen ab OK. Zikaden, Schnabelkerfe mindestens ab Namur. Im OK evtl. Kamelhalsfliegen (und damit Netzflügler i.w.S.), evtl. Steinfliegenartige (Plecoptera).

Nach BRAUCKMANN (2007) ab Namur Odonoptera, ab tiefem Westfal Blattodea (Schaben), im höheren O-Karbon Ephemeroptera (bis 45 cm Spannweite!) und Orthoptera.

[*ältestes sicheres Fluginsekt: ein Neopterenflügel aus dem tiefsten Unterpermur].

Holometabola ab oberem Westfal (Mazon Creek): Erstnachweis einer Holometabolen-Larve (aber wohl nicht von einem Käfer). Puppenstadium, derbe Flügeldecken und die Fähigkeit, Flügel über dem Körper nach hinten zusammenzulegen, waren damit schon im O-Karbon etabliert. Ältester Nachweis von Käfern erst im untersten Perm (nach molekularen Daten aber ab M-Karbon).

Echinodermen: Aussterben der Homalozoa (zuletzt Mitrata: *Jaekelocarpus* im OK); Diversitätsmaximum der Seelilien.

Hemichordata: Aussterben der Graptolithen im UK, sofern man die rez. *Cephalodiscus graptolithoides* nicht zu den Graptolithen zählt.

Agnathen: Schleimfische ab höheren OK, Neunaugen bereits ab Famenne. Laut Sepk.-Datei noch ein Anaspside im U-Karbon (*Conopiscius*).

Placodermennachzügler erlöschen im M-Karbon (naA nur noch 2 Gattungen um Tournai); **Acanthodii** in Kohlensäumpfen weit verbreitet, Größenzunahme (bis 2 m).

Knorpelfische: sichere Holocephali ab unt. UK (fragl. im OD), rez. Chimaeriformes ab Vise. Die hohe Diversität der Haie des Karbons (besonders Hybodontier [ad Ctenacanthida] der OO Euselachii) wird erst in der Oberkreide übertroffen. Hybodontier überleben bis U-Miozän.

Knochenfische: Maximum der Diversität der Paläoniscen im UK; Fleischflosser haben nur noch 1/3 der Diversität des M- und O-Devons (noch vertreten: Rhizodontiden, Osteolepiformes, Coelacanthiformes, Dipnoi; letztere im Süßwasser).

Tetrapoden, „Amphibien“: im UK mind. 15 Fam. mit > 20 Gatt., im OK mind. 34 Familien mit > 70 Gattungen. Bereits im UK erfolgte die entscheidende Radiation der Tetrapoden; Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung (Romer's Gap) aufgrund eines Mangels geeigneter Fundstellen. Daneben vermutet man aber auch eine Verzögerung der Evolution der Landtiere aufgrund einer vorübergehenden Absenkung des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre auf ein niedrigeres Niveau.

Whatcheeriiidae (ob. Tournai bis Vise) als basalste Tetrapoden des Karbons, direkt über *Tulerpeton* stehend.

Amphibien (Lissamphibia) ab M-Vise (Colosteiden ab M-Vise; Temnospondyli: ?M-Vise, O-Vise bis Unterkreide; Microsauria: unt. Vise bis UP; Lysorophia: ob. Westfal bis UP; Nectridea: Westfal bis OP). Maximum der Temnospondyli im OK (Temnospondyli = Labyrinthodontier). Die modernen Amphibien werden neuerdings von Dissorophoidea abgeleitet wie z.B. den Amphibamidae (*Dolersepeton* aus dem UP Oklahomas), allerdings besteht darüber noch kein einheitlicher Konsens.

Systematisch unsichere Gruppen:

Loxomatiden ab O-Vise (*Eucritta*); stehen nahe der Abzweigung zwischen Lissamphibia und Anthracosaurier;

Aistopoda ab M-Vise bis M-Perm, schlangenähnlich, grabende Lebensweise, lepospondyl.

Reptilomorpha vom ob. Tournai (zunächst Anthracosauria) bis O-Trias; die Reptilomorpha umfassen die Anthracosauroida (Embolomeri), Gephyrostegida, Seymouriamorpha, Diadectomorpha und Chroniosuchia (letztere OP bis O-Trias) sowie Stammamnioten.

Anthracosaurier ab ob. Tournai, Seymouriamorpha fraglich ab ob. Westfal (bis OP). Die Eogyrinidae unter den Anthracosauriern erreichen im OK bis 4,6 m Länge (OK bis UP).

Stammamnioten: ältester ist *Casineria*, 340 MA; M-Vise; erster Nachweis der Pentadactylie bei Tetrapoden; evtl. erster echter Amniot, sehr ähnlich echten Amnioten des Westfal, schon vollständig ans Landleben angepasst; erstmals Bänder an den Phalangen zum Greifen; 85 mm lang (ohne Schwanz). *Westlothiana*: O-Vise, 338 MA, evtl. Seitenlinie oder basaler stehend als *Casineria*. Eindeutige Amnioten ab Westfal B. Auch die Diadectomorpha (bis O-Perm) gelten als Stamm-Amnioten.

Amnioten:

1. Abzweigung innerhalb der Amnioten – noch unterhalb der „Reptilien“ - sind die **Synapsida**. Ältester: Pelycosaurier *Archaeothyris*, divergierende Angaben: 50 – 100 cm, Westfal, zur OF Ophiacodontia [Westfal bis MP] gehörig; etwas später erscheinen weitere Pelycosaurier-OF: Sphenacodontoidea (bis OP, Stammgruppe der Therapsiden) und Edaphosauria (Westfal [?] bis U/O-Perm, bis 3 m). Pelycosaurier erlöschen im obersten Perm (?U-Trias). Erlöschen der Pelycosaurier im obersten M-Perm (unt. Capitanian).

Die Synapsida stehen möglicherweise auf einer gemeinsamen Linie mit den Diadectomorpha, wobei aber umstritten ist, ob Diadectomorpha echte Amnioten sind oder nicht; auf jeden Fall sind sie aber keine Reptilien. Evtl. definiert sich der erste Abzweig innerhalb der Amnioten also als (Diadectomorpha + Synapsida)!

2. Abzweigung der marinen Mesosauridae (? oberstes Karbon, UP)

3. Abzweigung der Parareptilien (ab Moscovian/O-Westfal bis Nor)

Von nun an Eureptilia:

4./5.: Abzweigung der Captorhinidae (oberstes Karbon/Gzhelian bis Wuchiapingian) und Protorothyrididae = Romeriidae (*Hylonomus*) (Westfal bis MP), wobei unterschiedliche Auffassungen über die Reihenfolge der Abzweigung bestehen. Beide Familien umfassen kleine eidechsenähnliche Insektenfresser und werden zu den Captorhinomorpha oder Protorothyromorpha zusammengefasst, die teils als synonym zu den „Cotylosauria“ aufgefasst werden; neuerdings werden die Parareptilien nicht mehr in die paraphyletischen „Cotylosaurier“ einbezogen.

6. Abzweigung von *Paleothyris* (O-Karbon)

Von nun an: Diapsida:

7. Die ersten Diapsiden stellen die eidechsenähnlichen Araeoscelida (Westfal bis MP; ältester: *Petrolacosaurus*, Westfal). Araeoscelida werden gelegentlich schon in die Eosuchia bzw. Eosuchiomorpha integriert, die zu den Lepidosauromorpha und Archosauromorpha führen; auf die Lepidosauromorpha gehen auch die Ichthyosauria und Sauropterygia zurück. Archosauromorpha erscheinen mit den Prolacertiformes im M-Perm; das Erstauftreten der Lepidosauromorpha/Lepidosauria (mit den Eolacertilia als ersten Vertretern) wird uneinheitlich (U-/O-Perm) angegeben.

Als Reptilien werden heute nur noch jene Amniota bezeichnet, die hinter der Abzweigung der Synapsida stehen. Reptilomorpha sind all jene fossilen Taxa, die näher mit den modernen Reptilien als mit den modernen Amphibien verwandt sind. Stamm-Amnioten sind grundsätzlich reptilomorph, aber auch Taxa unterhalb des Amniotenstatus (wie die Diadectomorpha?) sind reptilomorph, da sie den Amnioten näher stehen als den modernen Amphibien. Nach modernen Kladogrammen könnte es sich bei den Diadectomorpha auch um echte Amnioten und die Schwestergruppe der Synapsiden handeln.

perm-perm

PERM (299 - 253 MA)

GRADSTEIN et al. 2012: 298,9 MA – 252,17 MA

Größenrekorde des Perm (PNAS 106, 24):

Protoctista: *Parafusulina*: 10 cm lang, 1,4 cm breit und dick

**Plantae: *Sigillaria*: 39 m lang, 51,1 cm dick
(Hinweis: gleiche Maßangabe wie für Karbon!)**

Chordata:

***Edestus giganteus*: 6,5 m; 1,5 t (Hai)**

Arthropoda:

***Adelophthalmus luceroencis*, Eurypteride, frühes Perm (Neumexiko):
12,9 cm lang, 4,3 cm breit (0,12 kg)**

Mollusca:

***Shikamaia akasakaensis*: 90 cm lang, 25 cm breit, 15 cm dick (Muschel; transluzente Schule deutet auf zahlreiche Algen als Symbionten) (M-Perm)**

uper-uper

U-PERM (CISURALIAN)

U-PERM: **298,9 +- 0,2 MA** **bis** **272,3 +- 0,5 MA**
(syn. Cisuralian)

ASSELIAN: **298,9 +- 0,2 MA** **bis** **295,5 +- 0,4 MA**
SAKMARIAN: **295,5 +- 0,4 MA** **bis** **290,1 +- 0,1 MA**
ARTINSKIAN: **290,1 +- 0,1 MA** **bis** **279,3 +- 0,6 MA**
KUNGURIAN: **279,3 +- 0,6 MA** **bis** **272,3 +- 0,5 MA**
(syn. Leonardian)

Deutsche Gliederung:

ROTLIEGENDES (= CISURALIAN)

AUTUN (Kusel-, Lebach-, Tholeygruppe) (= unt. Rotliegendes)

SAXON (Grenzlager-Gruppe, Wadern-Gruppe) (= ob. Rotliegendes)

Das Perm ist gekennzeichnet durch den größten Superkontinent aller Zeiten (Pangäa), wobei Laurasia und Gondwana für kurze Zeit eine riesige Landmasse bildeten, umgeben vom Ozean Panthalassa. Bereits in der Trias zerfiel Pangäa; zwischen Laurasia und Gondwana bildete sich der Tethys-Meeressgürtel. Die Eiskappe, die sich im O-Karbon über Gondwana gebildet hatte, verschwand im Laufe des U-Perms, als Gondwana nach Norden driftete. Daher stammen auch die meisten Tetrapodenfunde des O-Karbons und U-Perms von der Nordhalbkugel.

Im Bereich des heutigen China befanden sich im O-Karbon und U-Perm große Inseln (östlich der laurasischen Landmasse); im M-Perm bildete die Gansu-Provinz dagegen eine Halbinsel, die mit Laurasia in Verbindung stand. Dies ermöglichte dann einen faunalen Austausch, z.B. Einwanderung der Captorhinidae (Natwiss. 98, 435).

land-land uper

Flora allgemein: auf der Nordhalbkugel zunehmend trockeneres, z.T. wüstenhaftes Klima, daher allmähliches Verschwinden der baumförmigen Bärlappe, vieler Samenfarne und der Cordaiten bei starker Ausbreitung der Nadelbäume, Cycadeen und Ginkgophyten. Auf der Südhalbkugel persistiert die im Stefan aufgetretene Glossopterisflora mit Wäldern des Samenfarne *Glossopteris*, Cordaiten (?) bzw. der cordaitenähnliche *Noeggerathiopsis*, und *Schizoneura*, aber ohne

Calamiten. Die feuchtwarmen Kohlewälder persistieren nur in den feuchteren Zonen wie China, Sibirien, Teilen Gondwanas.

Im mitteldeutschen Rotliegendebcken gedeiht in den feuchteren Arealen die *Pecopteris-Calamites*-Assoziation (mit *Sphenophyllum* und einigen Farnsamern), in den trockeneren Gebieten die *Walchia-Callipteris*-Assoziation mit Cordaiten, *Sphenopteris*, einigen Farnsamern sowie den Ginkgophyten *Trichopitys*, *Sphenobaiera*, *Ginkgophyllum*. Noch im Laufe des Autuns tritt *Ullmannia* auf.

Vor 290 MA (z.B. Chemitz) Deutschland weitgehend wüstenhaft; nur an Wasserstellen, Flüssen und Seen grüne Oasen, evtl. schütterere Nadelwälder an manchen Hängen. Mangels Vegetation floss Regen rasch ab; starke Erosion. Wo Wälder gediehen (wie in Chemnitz), waren diese dann aber noch karbon-typisch mit bis zu 30 m hohen Bäumen, dichter geschlossener Decke, tropenwaldartig, lianenartige Gewächse, Epiphyten mit Luftwurzeln, aber auch schon Nadelbäume (BdW 9/2011, 56).

In China, das nicht von Gebirgsbildungen betroffen war, blieben die lycophyten-dominierten Steinkohlenwälder im U-Perm noch weit verbreitet; erst im Oberperm gingen sie dort zurück – und damit die baumförmigen Lycophyten und Sphenophyten sowie Medullosa. Die erneute Zunahme der Vereisung Gondwanas im frühen Perm förderte sogar zunächst die Ausbreitung der Kohlenwälder in China.

Als sich dann im späteren Unterperm das Eis in Gondwana zurückzog, breitete sich eine neue Vegetation in den höheren Paläobreiten der Nord- und Südhalbkugel aus. Es kam erneut zu einer massiven Kohlebildung in Sibirien, Kasachstan, Südafrika, Indien und Australien. Die Floren der mittleren und höheren Paläobreiten der Südhalbkugel waren von Glossopteridales dominiert, auf der Nordhalbkugel von Cordaiten.

Durch die Entwicklung der Wälder in mittleren und höheren Paläobreiten nahm die biogeographische Differenzierung der Floren erheblich zu; die stärkere Jahreszeitlichkeit in den höheren Breiten beschränkte die Anzahl der Pflanzengruppen, die unter diesen Bedingungen gedeihen konnten. Ganz im Süden waren die Wälder daher völlig von Glossopteridales dominiert, weiter zum Äquator hin traten dann Sphenophyten, Peltaspermales, Cycadeen und Koniferen hinzu.

Auf der Nordhalbkugel wurden die Wälder im Norden (Sibirien) ganz von Cordaiten dominiert, weiter südwärts (Mittelsibirien, Mongolei, Kasachstan) nahm die Diversität ebenfalls zu.

Florenprovinzen:

1. **Gondwana-Flora** (Glossopteris-Flora) im Umkreis der Permokarbonvereisung; in Südamerika und Afrika Mischfloren mit euramerischen Elementen; in Indien und Australien reine Glossopteris-Flora; die nördlichsten Funde stammen aus der Türkei (mit chinesischen Elementen vermischt ebenso wie die Flora von Neuguinea).
2. **Angara-Flora** (Sibirien): Flora eines kühl gemäßigten Klimas aus völlig isolierten Elementen vermischt mit euramerischen Elementen.

3. **Cathaysia-Flora** (China): euramerische Elemente in Verbindung mit *Gigantopteris*; subtropisch bis tropisch, in Neuguinea und Türkei Vermischung mit Glossopteris-Flora. Die Cathaysia-Flora ist ebenfalls in Japan, West-USA und Umgebung verbreitet.

4. **Euramerische Flora**: Europa, Ost-USA; in Afrika und Südamerika eingemischt.

Lt. PFLUG breitete sich der Nadelwald schrittweise im Laufe des Perms von mehreren Zentren her aus; wo ein Standort erreicht wurde, ging der Steinkohlenwald sofort zugrunde (oder war es nicht eher so, daß dort, wo durch Austrocknung der Steinkohlenwald abstarb, sofort der Nadelwald Fuß faßte?). Auf die Südhalbkugel drang der Nadelwald erst in der Trias vor.

Von mehreren Lokalitäten aus dem oberen U-Perm (spätes Leonardian) von Texas wurde eine teilweise recht moderne Flora beschrieben, dominiert von Samenpflanzen, darunter Gattungen, die man sonst erst aus dem O-Perm oder Mesozoikum kennt. Koniferen dominieren (*Walchia*; *Ullmannia* und *Pseudovoltzia liebeana* sind typische Koniferen des Zechsteins von Deutschland und England), aber auch *Podozamites* (sonst aus dem Mesozoikum bekannt). *Taeniopteris cf. eckardtii* findet sich sonst im Zechstein. Daneben fanden sich unidentifizierte Pflanzenreste mit Ähnlichkeiten zu mesozoischen Cycadeen und reproduktive Strukturen einschl. dem Megasporophyll *Dioonitocarpidium*, das man bisher nur aus dem Mesozoikum kannte. Außerdem Samen ähnlich *Agathis* aus der Kreide. Daneben *Dicranophyllum* (hier als paläozoische Ginkgophyte interpretiert), außerdem modernere Ginkgophytenblätter. Pteridophyllreste sind selten (Gigantopteriden, Callipteriden, Farne). Insgesamt finden sich hier in einem xerischen Habitat des frühen Perms bereits mehrere Linien, die bisher erst aus dem Mesozoikum bekannt waren, die PTG überlebten und erst längere Zeit nach der PTG (ab Keuper) wieder auftauchten (J. Palaeont. 75, 449).

Ursachen für die Florenwechsel im Unterperm (Sci. 315, 87): Umfangreiche geochemische Untersuchungen im westlichen paläoäquatorialen Euramerica – basierend auf Fundstellen Nordamerikas – ermöglichten Korrelationen zwischen CO₂-Gehalt der Atmosphäre, Temperatur an der Ozeanoberfläche, Meeresspiegelschwankungen und damit dem Ausmaß der gondwanischen Vereisung einerseits und der Veränderung der permischen Flora andererseits.

Der Zeitraum zwischen dem ob. O-Karbon (305 MA = oberstes Stefan) und 265 MA (Wordian, ob. M-Perm) umfasst die Phase des Rückzugs der am stärksten ausgedehnten und längsten Vereisung der letzten 500 MA; die damit verbundene globale Erwärmung führte zu einer eisfreien Welt bis weit ins Tertiär hinein. Die maximale Ausdehnung der gondwanischen Kontinentalvereisung erfolgte im frühesten Perm, verbunden mit den niedrigsten CO₂-Werten und niedrigsten Oberflächentemperaturen der Ozeane. Im mittleren Sakmarian bildeten sich die Eisflächen zunächst zurück; CO₂ und Ozeantemperaturen stiegen an. Danach kam es zu erneuten Eisvorstößen; die Eisflächen blieben aber auf das östliche Australien beschränkt, mit dreimaligem Wiederaufleben der Vergletscherung (aber nur in Ostaustralien, und zwar jedes Mal schwächer), verbunden mit niedrigerem CO₂, bis die Gletscher vor 260 MA endgültig verschwanden. Die beiden letzten Vereisungen in Ostaustralien beschränkten sich auf die Bergkuppen und Täler entlang der polwärts gerichteten Küste.

Der CO₂-Gehalt der Atmosphäre fiel von Werten um knapp 1000 ppm im ob. Stefan auf Werte um 200 ppm ab dem mittl. Asselian (298 MA); das Plateau mit den niedrigen Werten auf oder unter dem Niveau rezenter präindustrieller Werte hielt bis ins mittl. Sakmarian an (290 MA); dann erfolgte ein Anstieg auf Werte um 2500 ppm (287 MA); an der Grenze zum Artinskian (285 MA) fielen die Werte noch einmal kurzfristig auf ca. 500 ppm ab, um dann im Laufe des Artinskian

stufenweise anzusteigen bis auf ein Maximum um 3500 ppm an der Grenze zum Kungurian (276 MA); danach folgte dann ein allmählicher Rückgang, dessen Verlauf aber nicht mehr weiter untersucht wurde.

Auch die Temperaturen an der Oberfläche des tropischen Ozeans unterlagen Schwankungen von mindestens 4 – 7 Grad zwischen glazialen Maxima und Minima. Wärmere Perioden korrelierten bekanntermaßen mit erhöhter faunaler Diversität in Australien und Südamerika.

Die Zusammensetzung der Floren im westlichen paläoäquatorialen Euramerika folgte 1 : 1 den Klimaveränderungen, CO₂ und Ausmaß der Vereisung. Insgesamt lassen sich vier verschiedene sukzessive Florenassoziationen unterscheiden, die nur wenige opportunistische Farn- und Sphenopsidenarten gemeinsam haben.

Die typische Flora des späten Karbons (reich an Marattiales, medullosen Pteridospermen, Sphenopsiden und Sigillarien) wurde sehr plötzlich durch eine koniferenreiche Flora ersetzt (*Walchia*, *Ernestiodendron*, cf. *Brachyphyllum*) mit Callipteriden (*Rhachiphyllum*), Cycadophyten (*Russellites*), Cordaiten (*Cordaites*) und *Sphenopteridium*. Dieser Florenwechsel ging einher mit dem Übergang von einem dauerfeuchten zum semiariden Klima, verbunden mit steigenden Temperaturen und jahreszeitlichen Schwankungen der Niederschläge.

Der initiale Anstieg des CO₂ im Sakmarian ging einher mit der Diversifizierung der Koniferen und Callipteriden. Farnreiche Floren kehrten aber zurück, als es im frühen Artinskian wieder kühler und feuchter wurde. Dabei fand keine Vermischung mit den Koniferen-Callipteriden-Floren stand, sondern jeweils ein kompletter Wechsel; die beiden verschiedenen Florentypen oszillierten dabei in Zeitabständen von 1000 bis 100.000 Jahren bei nur begrenzter Überlappung der vertretenen Artspektren.

Weitere drastische Veränderungen erfolgten während einer kühleren Periode im Kungurian: jetzt wanderten einzigartige Samenpflanzenassoziationen in die Tieflandgebiete ein, wie sie erst wieder im oberen Perm (was die Koniferen anbelangt) und im Mesozoikum (was die Cycadophyten anbelangt) angetroffen werden. Sie enthielten zunehmend fortschrittliche Linien. Dies spricht dafür, dass sich evolutionäre Innovationen – die Entwicklung neuer Baupläne – außerhalb der Beckenfloren, also in höher gelegenen Arealen, vollzogen hatten und nun – klimabedingt – in die Flachlandbeckenlandschaften einwandern konnten. Die Klima- und Floraveränderungen dürften auch den Ersatz der basalen Tetrapoden durch terrestrische Amnioten gefördert haben.

Ein weiterer Grund für die Abnahme der Bildung der Kohleflöze wird in der Entstehung der **Weißfäule** gesehen. Dabei handelt es sich um den enzymatischen Ligninabbau durch Pilze (Zelluloseabbau, u.a. mit dem Enzym Laccase); nur Ständerpilze der Klasse Agaricomycetes sind dazu in der Lage. Es handelt sich um den einzigen Weg, wie Organismen Lignin und ähnliche Verbindung so zersetzen können, dass sie die Zersetzungsprodukte anschließend für ihren Stoffwechsel verwenden können. Die Weißfäule trat wahrscheinlich vor ca. 300 MA auf; die Ohrappenpilzartigen = Auriculariales sind die basalste Pilzgruppe, die hierzu in der Lage ist. Damit konnten Vorfahren der heutigen Agaricomycetes eine bisher unbesetzte Nische (Lignin als Nahrungsquelle) nutzen. Die mächtigen Kohleflöze des Karbons konnten sich nur in Abwesenheit von Weißfäule bilden. Später, vor allem ab dem Tertiär, konnte sich Kohle dann nur noch unter Luftabschluss bilden.

Der Rückgang der Kohlebildung durch Weißfäule (vermutlich) ab dem Perm trug dazu bei, dass weniger organischer Kohlenstoff abgelagert wurde; die CO₂-Werte stiegen, die O₂-Werte sanken.

MOOSE: zahlreiche **Laubmoose** (morpholog. identisch mit rez. *Mnium* und *Sphagnum*), darunter wahrsch. schon **Torfmoose** (*Protosphagnum* im U-Perm, *Sphagnum* ab O-Perm; **O Sphagniales** rez. nur durch eine einzige artenreiche Gattung vertreten).

BÄRLAPPE: *Lepidodendron* starb im obersten Karbon aus, der ähnliche, aber kleinere *Lepidophloios* überlebte bis ins U-Perm. Allerdings werden "lepidodendron-type" Fossilien aus dem Carn Virginias berichtet!

Im U-Perm noch vereinzelt Sigillarien, *Subsigillaria* bis ins Saxon persistierend. Auftreten der Sigillarien vom *Leiodermaria*-Typ mit stark reduzierter Blattpolsterskulptur wohl aufgrund zunehmender Trockenheit.

Im U-Perm Chinas (290-280 MA) fand sich Stärke in Megasporen von Lycopsiden. Durch das Angebot von Glukose in Form von Stärke lockten sie Schnecken, Schaben oder andere Tiere an, die auf diese Weise dazu beitrugen, die Sporen zu verbreiten.

EQUISETOPHYTA: Calamiten und Sphenophyllen spielen noch immer eine große Rolle. Sphenophyllenähnliche *Tristachya*. **Sphenophyllen** sterben im U-Perm in Europa aus, persistieren aber in Gondwana bis in die U-Trias.

Calamiten sind noch mit allen (schon für das O-Karbon typischen) Wuchsformen *Calamitina*, *Stylocalamites* und *Eucalamites* vertreten. Aussterben in der U-Trias. *Arthropitys ezonata* aus dem U-Perm Ostdeutschlands mit 60 cm Stammdurchmesser größter Calamit.

In der Glossopterisflora erscheint *Schizoneura*, die in der U-Trias in Mittelasien und in der M-Trias in Europa einwandert; 1 - 2 m hoch, lange Zapfen an den Enden der Seitenzweige und der Hauptachse.

FARNE: Größte Mannigfaltigkeit der **Marattiales**-Baumfarne; Stammstücke werden als Psaronien bezeichnet (bis 10 m, naA bis 15 m hoch und mit bis zu 3 m langen Wedeln!), Beblätterung meist vom *Pecopteris*-Typ (Wedel von *P. arborescens* >2 m lang, bis 2 m breit; *Pecopteris plumosa*). Rezente Reliktformen: *Marattia* pantropisch, *Angiopteris* in Asien, *Danaea* in Südamerika; insgesamt über 100 Arten in den Tropen. Im Keuper kehrten die Marattiales-Baumfarne noch einmal in das europäische Florenbild zurück. Daneben Lianenfarne.

Das selektive Überleben von Karbonelementen in die jüngere Zeit wird mit Unterschieden in der Fähigkeit, Schutzstoffe gegen Schädlinge zu entwickeln, in Verbindung gebracht. Den Bärlappbäumen fehlen offenbar solche Schutzstoffe; Farne haben eine eigene Schutzstoffsynthese auf Basis der Proanthocyanide entwickelt.

Aussterben der eusporangiaten (prototeptosporangiaten) **Coenopteridales** im U-Perm (ab O-Devon); letzter Vertreter: *Anachoropteris*.

SAMENFARNE: nach wie vor weit verbreitet, z.T. bestandsbildend; Sphenopteriden sind aber selten, Archaeopteriden bereits erloschen. *Callipteris* (Leitfossil) tritt schon im Stefan auf und überlebt in Gondwana bis ins Mesozoikum (ad Peltaspermales).

Aussterben der vielleicht von Samenfarne (?) abstammenden **Dicranophyllophyta** (Westfal D bis ob. Rotliegendes). Neueste Funde aus dem Raum Idar-Oberstein (Slg. Stapf) sprechen für einen engen Zusammenhang mit den Nadelbäumen (s. O-Karbon), naA Ginkgophyten (s. J. Palaeont. 75, 449).

CYCADALES: Spätestens ab ob. O-Karbon. *Sobernheimia* als Palmfarn-Fruktifikation aus dem Nahegebiet. *Dioonitocarpidium* (Megasporophyll, wahrscheinlich von Cycadeen, sonst aus dem Keuper bekannt) und andere Pflanzenreste, die an mesozoische Cycadeen erinnern, bereits im ob. U-Perm (ob. Leonardian) von Texas (s.o.). Ganz sichere Cycadales sind aus dem U-Perm (ca. 270 MA) bekannt (Sci. 334, 796).

GINKGOPHYTEN: nach äußerst fraglichen Ginkgoalen im Oberkarbon (*Dichophyllum* – wohl zu den Peltaspermales zu stellen; *Ginkgophytopsis*) und Unterkarbon (*Platyphyllum*) (“Palaeophyllales”) und ersten *Trichopitys* im obersten Stefan nun weitere Ginkgophyten (*Sphenobaiera*: U-Perm bis U-Kreide; *Baiera*: O-Perm bis Kreide) [*Ginkgoites* - bis Pliozän - erscheint in der höheren Trias, *Ginkgo* im Jura, naA ab Keuper].

Maximum der Diversität im Malm (9 Gatt.) und Unterkreide (11 Gatt.). Im Laufe der Entwicklung der Ginkgophyten nimmt die Verwachsung der fingerförmig gelappten Blätter zu; dieser Prozeß läßt sich auch noch in der Ontogenese rez. *Ginkgo* erkennen: Blätter junger Exemplare und junger Triebe (Langtriebe) sind stärker geschlitzt als die reifer (kurzer) Triebe und blühfähiger Bäume! Insgesamt (Perm bis rezent) 50 fossile Arten aus 20 Gattungen bekannt. *Sphenobaiera* schon im unt. U-Perm.

Ginkgophyllum (U-Perm) als später Palaeophyllaler inc. sed.

CORDAITEN: anfangs noch weit verbreitet, dann Rückgang und Aussterben. Angaben über Nachzügler im Jura beruhen auf Fehlinterpretation von Ginkgophyten. Nach aktuellen Angaben verschwanden die Cordaiten auf dem euramerikanischen Kontinent aber erst um die PTG herum. Cordaitenspezifische Biomarker (bestimmte Hydrocarbone, die sich hochspezifisch den Cordaiten zuordnen ließen) könnten helfen, den Untergang der Cordaiten näher zu untersuchen (Natwiss. 93, 616).

KONIFEREN ieS (PINATAE): starke Verbreitung der Walchien (*Lebachia*, *Ernestiodendron*), z.T. in Form lichter, niedriger Wälder zusammen mit *Callipteris*-Farnsamern. Quirliche Anordnung der Äste, Morphologie ähnlich *Araucaria heterophylla*. Äste bis 80 cm lang, Stämme maximal 10 cm im Durchmesser.

Noch im Autun erscheint in der O Voltziales die *G Ullmannia*, die im Zechstein dominiert; aus ihr entwickeln sich die Araucarien. Während Walchien aufrecht stehende längliche weibl. Zapfen tragen (evtl. bei *Lebachia* bis 10, bei *Ernestiodendron* bis 20 cm lang; daneben kleinere hängende männliche Zapfen), hat *Ullmannia* eibenähnliche Scheinfrüchte, beerenartig, erbsengroß, kugelig, aufrecht an Sonnenzweigen. Die Zapfen der Walchien stellen eine Weiterentwicklung derjenigen der Cordaiten dar, die männl. Zapfen der *Ullmannia* ähneln jenen der Araucarien.

Noch stärker ausgeprägte Heterophyllie von Schatten- und Sonnenzweigen bei *Ullmannia* als bei Walchien; Ursache sind krasse Änderungen der Niederschlagsmenge.

Die O Voltziales (O-Karbon bis M-Kreide) stellt die Stammgruppe der Koniferen dar; araucaroides Holz; Rückgang ab Keuper. *Walchia* erlischt bereits am Ende des U-Perms (Fam. Walchiaceae); aus ihr entwickelt sich im Laufe des U-Perms die Fam. Voltziaceae (mit *Ullmannia*), die am Ende des U-Perms dominierend wird. Bereits im U-Perm bis zu 6 Koniferenarten am gleichen Fundort.

Im ob. U-Perm (ob. Leonardian) von Texas finden sich auch bereits das Zechstein-Taxon *Pseudovoltzia liebeana* und verschiedene Samen, die teilweise an *Agathis* aus der Kreide erinnern (s.o.).

pilz-pilz uper

PILZE: Blattpilze auf Cordaitenblättern und Samenfarne wedeln.

tier-tier uper

moll-moll uper

MOLLUSKEN:

Erste **Lungenschnecken (Pulmonata)** im Karbon oder Perm (sehr diverg. Angaben).

Bei den **Muscheln** erscheinen im Perm die rez. Fam. **Spondylidae** (mit G *Spondylus*; lt. Sepk. aber erst ab Bajocium) und **Pernidae**; ferner *Acharax* (ad Solemyoidea; Sepk.) (Anm: beide Familien nicht bei Sci. 325, 736 gelistet; lt. letztgenannter Quelle aber **Trigoniidae** ab 261 MA).

Bei den **Cephalopoden** erscheint die O **Ceratitida** (M-Perm bis Rhät); sie stammen wahrsch. von den Deraelitidae innerhalb der Prolecanitida ab; die Ceratitida drängen die Goniatiten zurück. Im ob. Leonardium (=oberstes Rotliegendes) zunächst zwei Gattungen, Zunahme der Diversität im O-Perm, aber nur eine Gattung (*Xenodiscus*) überlebt die PTG (s. O-Perm).

Ammonoidea des U-Perm: aus dem O-Karbon persistieren die Bactritina, Prolecanitina (Medliocottiaceae, Prolecanitaceae; aus diesen entwickeln sich im U-Perm die Xenodiscaceae, die als einzige Ammonoidea die PTG überschreiten); Goniatitina (Cheilocerataceae, Goniatitaceae, Goniolobocerataceae +, Adrianitaceae, Shumarditaceae +, Gastriocerataceae +, Cyclolobaceae, Marathonitaceae, Thalassocerataceae; neu erscheinen an der KPG innerhalb der Goniatitina: Propanocerataceae).

Die Diversität der Ammonoidea erreichte im M-Perm ein relatives Maximum und nahm dann zur PTG hin ab. Gleichzeitig erreichte die maximale Komplexität der Lobenlinien im höheren Perm das Niveau der Neoammoniten. Die PTG überlebten nur 2 Gattungen; die sehr komplexsuturige Gattung *Episageceras* (ad Prolecanitida), die kurz nach der PTG im ob. Induan erlosch, und der Ceratid *Xenodiscus* (mit einer einfachen gezähnten Lobenlinie; ob. Guadalupian bis unt. Induan), der zum Vorfahr aller mesozoischen Ammonoidea wurde. Noch im Griesbachian stieg die Diversität dann aber wieder an (knapp 20 Gatt. am Ende des Griesbachian). Formen mit sehr einfachen Suturen (U-Devon: >95 %, O-Perm: < 10 %) waren in der U-Trias nicht mehr vertreten (0 %).

Der Nautilide *Titanoceras* erreicht angeblich 1 m Durchmesser, naA aber kleiner (bis 53 cm).

arth-arth uper

ARTHROPODA:

Mit dem sinkenden Sauerstoffgehalt der Luft verschwanden die riesigen Landarthropoden, auch die Insekten wurden wieder kleiner. Die Arthropleuriden wurden selten und erloschen noch im U-Perm (s. O-Karbon), wobei möglicherweise der sinkende Sauerstoffgehalt eine Rolle spielte, aber

auch das Austrocknen der Kohlesümpfe. Als jüngster Fund gilt ein 291 MA altes Exemplar aus dem Zeigwald-Tuff bei Chemnitz (versteinerter Wald). Damit umgreift die Gattung *Arthropleura* den Zeitraum von 332 MA (Vise) bis 291 MA.

Bei den **Chelicerata** erlöschen im untersten Perm die Aglaspida (ad Merostomata; ab Atdabanian; stehen außerhalb der Euchelicerata), im mittl. Perm (Leonardian, entspricht dem obersten Rotliegenden) die marinen Eurypteriden, wobei nur zwei marine Gattungen überhaupt das Perm erreichten (*Adelophthalmus*: Ems bis M-Perm [Leon.]; *Hastimima*: nur mittl. U-Perm [Sakmarian]). Im Süßwasser überdauern Eurypteriden noch bis ins O-Perm. Lt. TETLIE (2007; Palaeograph., Palaeoclim., Palaeoecol. 252, 557) ist dagegen *Hibbertopterus permianus* aus dem O-Perm Russlands (ca. 250 MA) der jüngste Eurypteride; insgesamt noch 9 Eurypteridengattungen im Perm. Aussterben im Wuchiapingian.

Insekten: wichtige Innovationen, die nach gängiger Auffassung im Laufe des U-Perm entstanden:

- Einschaltung eines Puppenstadiums zwischen Larven- und Adultstadium; dies ermöglichte den sich entwickelnden Insekten, ungünstige Witterungsbedingungen zu überstehen, entweder als Reaktion auf die Eiszeit der Südhalbkugel oder die zunehmenden Trockenperioden auf der Nordhalbkugel
- derbe Flügeldecken sowie die Fähigkeit, die Flügel über dem Körper nach hinten zusammenzulegen (Neoptera, z.B. Käfer); ermöglichte z.B. rasche Flucht unter Laub, Holz und Steine (im Gegensatz zu Urilibellen und anderen urtümlichen Insektenformen mit nicht zusammenfaltbaren großen Flügeln)

Die größte Libelle (ad Odonoptera) aller Zeiten war *Meganeuropsis permiana* aus dem U-Perm von Kansas mit 73 cm Spannweite (BRAUCKMANN 2007), gefolgt von *Meganeura monyi* aus dem Stefan Frankreichs (70 cm).

Folgende **Insektengruppen** erschienen im U-Perm:

- **O Ephemeroptera; Eintagsfliegen:** ab U-Perm (ältester Nachweis in Mitteleuropa: *Misthodotes stapfi*, Jeckenbach); lt. BRAUCKMANN ab höherem O-Karbon
- lt. MÜLLER (Lehrbuch der Paläozool.) bereits **echte Libellen (O Odonata)** ab U-Perm, wobei die älteste echte Libelle (*Ditaxineura*, U-Perm) noch gemeinsame Merkmale mit den Protodonata aufweist. Rezent 6400 Arten in 32 Familien.
- **O Plecoptera (Stein-/Uferfliegen):** ab U-Perm
- **OO Dermapteroidea** (U-Perm bis rez., zunächst Protelytroptera, U-Perm, und Protocoleoptera, U-Perm bis O-Perm, Stellung unsicher; Dermaptera i.e.S. erst ab Lias, naA ab Malm).
- **Käfer*(Coleoptera):** zweitälteste: *Tshecardocoleus* aus dem Ural; zunächst **UO Copedoidea**, die dominierenden Käfer des Perms und der Trias; heute bis auf eine einzige Familie ausgestorben. Moderne Käfer sowie starke Radiation der Käfer ab Jura, explosionsartige Zunahme gemeinsam mit Angiospermen in der mittl. und oberen Kreide.
Während die Funde aus dem Ural in das ob. Rotliegende datieren, wurden im Nahe-Saar-Gebiet bereits im unt. Rotliegenden (Autun) Käfer entdeckt (*Tshecardocoleidae* aus dem Autun der Meisenheim-Formation sowie ein vermeintlich Käferrest in der Slg. Stapf, der noch minimal älter wäre). (Nach Sci. 318, 1913 sind die ältesten Käfer 285 MA alt).
(Größter rez. Käfer: Bockkäfer *Titanus giganteus*, bis 21 cm lang, 6 cm breit,

Amazonasgebiet).

- **Netzflügler (Neuroptera)** iwS. (evtl. schon im O-Karbon), darunter:
 - Schlammfliegen (Megaloptera) ab O-Perm
 - Kamelhalsfliegen (Raphidioidea) (?O-Karbon, O-Perm bis rez.)
 - **Netzflügler ieS. = Plannipedia:** ab U-Perm
- **OO Mecopteroidea** ab U-Perm:
 - **Schnabelfliegen/Skorpionsfliegen (O Mecoptera)** ab U-Perm, naA O-Perm
 - **Trichoptera** (Köcher-, Frühlings-, Haarfliegen) ab Perm (naA ab U-Trias)
- **Holz-, Staub-, Bücher- und Rindenläuse (O Psocoptera)** ab U-Perm
- **OO/O Thysanopter(oid)a (Blasenfüßler, Thripse):** wahrsch. ab Perm, sicher ab Keuper
naA ab U-Perm
- **Wanzen (Heteroptera)** ab U-Perm
- **Vertreter der Stammgruppe der Mantodea** (J. Paleont. 84, 746)

Aus dem O-Karbon sind bereits vorhanden: **Libellen iwS, Eintagsfliegenverwandte (Ephemeropteroida), Steinfliegenverwandte (Plecopteroida: ? O-Karbon, ab U-Perm), Heuschrecken (Orthoptera), Schaben (Blattodea), ggf. Kamelhalsfliegen (Raphidioidea).**

Folgende Insektengruppen fehlen noch im U-Perm: Pflanzen- und Tailenwespen, Schmetterlinge, Zweiflügler und Flöhe (wobei die O Lepidoptera nach phylogénomischen Daten spätestens im U-Perm aber schon vertreten gewesen sein dürfte).

Die OO Megasecopteroida, OO Palaeodictyopteroida (mit O Palaeodictyoptera und der inzwischen wieder eingezogenen O Protohemiptera), O Protoblattoidea, O Protelytroptera verschwinden bereits wieder im Perm (Megasecoptera bis O-Perm, Palaeodictyoptera naA bis U-Trias, aber sehr umstritten).

Im Laufe des Perms kommt es zu einem Umbruch der Insektenwelt: Rieseninsekten sterben aus; die neuen Insekten mit kompakteren Ausmaßen traten zuerst in Nordamerika auf und breiteten sich mit großer Schnelligkeit aus; neu ist dabei vor allem die vollständige Verwandlung mit Puppenstadium. Ursächlich müssen Klimaänderungen gewesen sein (trockener, heißer).

Im Perm erstmals Insekten mit verlängerten Mundwerkzeugen, wahrscheinlich aber zum Zwecke der Ernährung von oberflächlichen Flüssigkeiten; Hinweise auf Pollinivorie und Bestäubung finden sich erst ab dem Jura; die permischen Insekten mit verlängerten Mundwerkzeugen starben am Ende des Perm wieder aus.

* Phylogenie der Käfer (Sci. 318, 1913):

Molekularkladistische Untersuchungen (3 Gene) mit fast 1900 Käferarten, die alle Unterordnungen und Überfamilien, > 80 % der Familien und > 60 % der Unterfamilien repräsentieren, ergaben im Jahr 2007 folgendes Kladogramm (stark vereinfacht, nur basale Linien unterhalb der Polyphaga dargestellt):

- Chrysopidae + Raphidiidae (nicht gegeneinander aufgelöst) (ad Neuroptera)
 - [Chr. = Goldaugen, Florfliegen; R. = Kamelhalsfliegen)
- Sialidae (= Schlammfliegen) (ad Neuroptera)
ab jetzt: KÄFER
- Myxophaga* + Archostemata**
 - Adephaga*** = Hydradephaga + Geadephaga
 - ab jetzt: Polyphaga (alle übrigen Käfer) (> 300000 beschriebene Arten)

* rez. 94 Arten in 4 Familien (Lepiceridae, Torridincolidae, Microsporididae, Hydroscaphidae)

- ** rez. nur Ommatidae (2 Gatt., Australien, Südamerika, wahrscheinlich ein weiteres 1973 in Italien entdecktes, nur 2 mm großes flügelloses Käferchen *Crowsoniella*);
 Cupedidae (22 Arten, alle Erdteile außer Europa);
 Micromalthidae (1 Art);
 alle paläozoischen und die meisten frühmesozoischen Taxa gehören zu den Archostemata (URANIA). Insgesamt umfassen die Archostemata nur 40 rezente Arten.
- *** Laufkäfer (Carabidae), Echte Schwimmkäfer (Dytiscidae), Wassertreter (Haliplidae),
 Taumelkäfer (Gyrinidae). Insgesamt umfassen die Adephaga 37000 beschriebene Arten.

Nach dem molekularen Kladogramm unter Berücksichtigung von 7 fossilen Kalibrierungspunkten zweigten (Myxophaga + Archostemata) schon im tieferen Perm ab, Adephaga vor knapp 280 MA (Aufteilung in Hydradephaga und Geadepthaga in der mittl. Trias), die Polyphaga entstanden vor ca. 270 MA, die basalsten Linien der Polyphaga zweigten noch im obersten Perm ab, in der mittl. Trias kam es dann zu einer deutlichen Radiation innerhalb der Polyphaga. Schwestergruppe der Käfer sind Neuroptera.

Käfer machen ¼ aller beschriebenen Tierarten aus (rez. 4 Unterordnungen, 17 Überfamilien, 168 Familien). Entgegen früherer Annahmen ist die hohe rezente Diversität der Käfer nicht die Folge einer Koevolution mit den Angiospermen. Über 100 Linien rezenter Käfer existierten schon vor der Kreide*. Einen großen Selektionsvorteil dürfte die Umwandlung der Vorderflügel in Flügeldecken geboten haben: diese boten den Käfern insgesamt (und den Hinterflügel) Schutz, ohne dass das durch das hintere Flügelpaar gesicherte Flugvermögen beeinträchtigt wurde. Diese evolutionäre Neuheit dürfte einen wichtigen Grund für die enorme Diversität darstellen. Ab der M-Trias kam es dann zu einer Radiation holzbohrender Archostemata, beutegreifender Adephaga und pilzfressender Linien der Polyphaga.

* Überwiegend herbivore Linien enthalten nur insignifikant mehr Arten als nonherbivore Linien. Die Diversifikation der Käfer beschleunigte sich schon an der Basis der Polyphaga, also um die PTG herum. Auch liegen die Diversifikationsraten der Käfer unter jenen der Angiospermen. Weniger als 1/3 aller rezenter Käfer leben von Angiospermen. Gründe für die hohe moderne Diversität der Käfer sind daher: Auftreten zahlreicher moderner Linien im Jura (d.h. vor den Angiospermen); hohe Überlebensraten der einzelnen Linien; Diversifizierung in ein weites Spektrum von Nischen; Nutzung aller möglichen Pflanzenteile. Übergänge in neue Nischen erfolgten dabei wiederholt und zu unterschiedlichen Zeitpunkten; mindestens 10 x gingen Käferlinien zu aquatischer Lebensweise über. Herbivorie spielte zwar eine Rolle bei der Diversifizierung bestimmter Käferlinien, kann aber die hohe Diversität der Käfer insgesamt nicht erklären. Das Auftreten der Angiospermen und ihre Koevolution mit Insekten kann die moderne Diversität der Käfer also nur zu einem relativ geringen Anteil begründen (eigene Anmerkung: möglicherweise korreliert das Auftreten zahlreicher moderner Linien im Jura aber mit pseudangiospermiden Organisationskonzepten der Gymnospermen?).

Kladogramm nach Natwiss. 96, 1293 (vereinfacht):

- + Tshcardocoleidae
- + Permocupedidae
- + Rhombocoleidae
- + Triadocupedinae
- ab jetzt: Kronengruppe
- Adephaga + (Polyphaga + Myxophaga)
- Ommatidae
- Cupedidae
- Jurodididae + (Micromalthidae + Crowsoniellidae)

Blattgallen ab Asselian (Natwiss. 102: 14). Auch wenn die Gallenbildung erst ab der O-Kreide mit dem Aufstieg der Angiospermen das heutige Ausmaß erreicht, finden sich schon im U-Perm

Blattgallen vor allem an Glossopteridales, Peltaspermales, aber auch Medullosales, Gigantopteridales sowie Filicales. Älteste Nachweise an Medullosales im Asselian und an Peltaspermales im Sakmarian.

Voraussetzungen für Gallenbildung war die Kleinheit der Insekten (Gallen dürfen nicht so groß werden, dass sie die Fitness der Wirtspflanze erheblich beeinträchtigen) und außerdem ein zunehmend trockener werdendes Klima. Auch heutzutage fördert Trockenheit die Gallenbildung. Viele Hemipteroiden-Gruppen von kleiner Körpergröße entstanden im U-Perm; ihre Nachkommen sind heute immer noch als Gallenbildner aktiv. Älteste Gallenverursacher waren wahrscheinlich Protosyllidiidae (ab Sakmarian; ad Hemiptera) und Lophioneuridae (ab Sakmarian; ad Thripida); letztere starben aus, als in der M-Kreide die Angiospermen aufstiegen und die Pflanzengruppen, an denen sie Gallen bildeten, zurück gingen. Von den heutigen gallenbildenden Insektenfamilien lebte im Paläozoikum aber noch keine einzige.

Heutzutage dominieren Gallen auf Angiospermen, gelegentlich auf Koniferen, aber sehr selten an breitblättrigen Taxa wie Farnen, Ginkgos, Gnetales oder Cycadeen. Urheber sind Hemipteroidea wie Psocodea, Hemiptera und Thysanoptera. Auch bestimmte Milben (Eriophyoidea) bilden Gallen; ein Körperfossil aus dieser Gruppe wurde in Verbindung mit Gallenbildung in der M-Trias nachgewiesen (Natwiss. 102: 14).

CEPHALOCHORDATA: Lanzettfischchen *Palaeobranhiostoma* im unt. Perm (ältester Nachweis von Lanzettfischchen i.e.S., kladistisch oberhalb der kambrischen Cephalochordaten stehend, näher zu *Branchiostoma*).

fisc-fisc uper

ACANTHODII: Im U-Perm sind die Acanthodier nur noch mit einer Gattung vertreten (*Acanthodes*, bis 2 m, Unterkarbon [naA. Devon] bis M-Perm: etwas aberrante, sehr langgestreckte Endformen, wohl Sammelgattung verschiedener Entwicklungslinien).

CHONDRICHTHYES: Süßwasserhaie (Xenacanthiden, z.B. *Xenacanthus*, O-Devon bis O-Trias, 75 cm); Skelett aus Knorpel, das verkalkte und dadurch erhalten blieb; aus Knochen waren nur die Zähne und die Stachel mit zwei Reihen zahnchenartiger Dornen. Im Rotliegenden *Triodus* (70 cm), *Orthacanthus* (2 – 3 m als riesiger Süßwasserhai). Im Rotliegenden von Rheinland-Pfalz Süßwasserhaie bis 3 m Länge.

In der OO Euselachii, UO Hybodontoida, Auftreten von *Hybodus* (Unterperm bis Unterkreide, 2 m, langlebigster fossiler Hai, äußerlich blauhaisähnlich, 2 unterschiedliche Zahnformen: spitze Zähne am Mundrand, niederkrönige im Inneren); innere Besamung (penisähnliches Begattungsorgan aus Teilen der Bauchflossen); nach neueren Angaben aber nur noch Oberperm bis Oberkreide und naA Carn bis Turon). Hybodontidae überleben bis U-Miozän.

O **Cladoselachii** stirbt im U-Perm aus; letzte: *Cladodus* (M-Devon bis U-Perm) und *Ctenacanthus* (O-Devon bis U-Perm).

Bradyodonte **Holocephali** (*Campsodus*, U-Karbon bis U-Perm; *Helicoprion*, O-Karbon bis U-Perm, naA Artinskian bis Roadian, mit Zahnspirale; ad Eugeneodontiformes (Details → O-Perm); *Helodus* (O-Devon bis U-Perm).

OSTEICHTHYES: Lungenfische noch recht gattungsreich vertreten wie im Karbon (aber 1/3 des Maximums des M/O-Devons; im Rotliegenden z.B. *Conchopoma*), gefolgt von starkem Rückgang im O-Perm.

Bei den Tetrapodomorpha erlöschen die Osteolepiformes (M-Devon bis U-Perm); letzter: *Megalichthys* (U-Karbon bis U-Perm).

Coelacanthiformes (ab Siegen/Ems-Grenzbereich bis rezent): im Perm *Coelacanthus granulatus*; im Aussehen kaum von *Latimeria* zu unterscheiden. In der Trias nimmt die Diversität der Coelacanthiformes noch zu: Devon: 8 Arten; Trias: Maximum mit knapp 30 Arten; seit der Trias ständiger Rückgang im Fossilnachweis: Jura ca. 15 Arten, Kreide ca. 10 Arten, in der Kreide aber noch weltweit verbreitet und noch immer Flachmeerbewohner; seit der Oberkreide (80 MA) fehlt der Fossilbeleg (Abtauchen in größere Meerestiefen?), seit der Kreidezeit kaum noch verändert.

amph-amph uper

„AMPHIBIEN“: allmählicher Rückgang vom oberkarbonischen Maximum zu einem Minimum im O-Perm. Die Loxommoidea (Baphetiden) (ob. Vise bis O-Karbon) sind bereits wieder erloschen. Mit insgesamt > 100 Gatt. aus 40 Fam. besteht jedoch im Gesamt-Perm eine größere Vielfalt als im O-Karbon. Im U-Perm lebten 60 % der Labyrinthodontier auf dem Land, weitere 15 % semiterrestrisch: Höhepunkt der Landnahme durch die Amphibien; danach werden sie von den Reptilien wieder stärker ins Wasser zurückgedrängt. Amphibien erreichen wie schon im O-Karbon erhebliche Körpergrößen (*Uranocentron* aus dem U-Perm Südafrikas 3,8 m; *Diadectes*, ob. O-Karbon bis U-Perm, 3 m).

Evtl. Erstauftreten der **Schwanzlurche (Urodela, Caudata)** mit *Vaughniella urodeloides*, wobei jedoch nur ein Wirbel in einem Koprolithen gefunden wurde, der dem des rez. *Cryptobranchus* entspricht. Sichere Urodela ab Jura.

Aussterben der Lepospondyli-Ordnungen **Microsauria** (seit Vise), **Nectridea** (seit Westfal, naA bis O-Perm), **Aistopoda** (seit U-Karbon) und **Lysorophia** (seit O-Westfal). Im Gegensatz zu den „Labyrinthodontia“ überleben die fossilen Gruppen der Lepospondyli allesamt nicht bis ins Mesozoikum.

Aistopoda: z.B. *Phlegethontia* (O-Karbon bis U-Perm, s. O-Karbon)

Nectridea: z.B. *Diplocaulus* (Stefan, naA U-Perm bis O-Perm, s. O-Karbon)

Microsauria: z.B. *Pantylus* (U-Perm), 25 cm, großer Kopf, lebte wie eine moderne Echse, gut ans Landleben angepaßt, Nahrung aus Insekten und kleinen Wirbellosen;

Euryodus, *Microbrachis*, *Ostodolepis*, ***Cardiocephalus***

Lysorophia: *Lysorophus* (Stefan bis U-Perm, schlangenförmig), *Megamolgophis* (U-Perm, 1,5m, schlangenförmig, sehr kurze, aber kräftige Extremitäten).

"Apsidospondyli"/"Labyrinthodontier"/Temnospondyli: Maximum im O-Karbon und M-Perm:

O Temnospondyli: folgende OF sind im U-Perm vertreten:

OF. Edopoidea (O-Karbon bis ob. O-Perm) mit *Edops* (O-Karbon bis U-Perm)

(normalerweise wird diese OF nur bis ins U-Perm angegeben, im ob. O-Perm der

Westsahara existierte aber eine Reliktfauna mit basalen Edopoidea, s. Nat. 434, 886);

- Fam. Edopidae lt. BRI im untersten Rotliegenden (Asselian).
- OF. Trimerorhachoidea (U-Karbon bis O-Perm) mit *Trimerorhachis* (Fam. Trimerorhachidae: unt. Stefan bis ob. Rotliegendes)
- OF. Eryopsoidea (O-Karbon bis U-Trias) mit *Eryops* (s. O-Karbon), *Actinodon*, *Sclerocephalus*, *Trematops* und *Cacops*:
- Cacops* (U-P., 40 cm): sehr gut ans Landleben angepaßt, Knochenplatten u. aufrechte Panzerknochen zur Stützung und als Schutz; Beine reptilähnlich. Hinter dem Auge eine Ohröffnung, die mit einem Trommelfell überzogen war. Fam. Dissorophidae (ob. Westfal bis mittl. O-Perm)
- Platyhystrix* (U-Perm, 1 m): stark gepanzert (Schutz vor Räubern wie *Dimetrodon*); Rückensegel aus langen Dornen, die den Wirbeln entsprangen, evtl. zur Regulierung der Körpertemperatur.
- OF. Micropholoidea (Stefan bis U-Trias) mit *Melosaurus*, *Archegosaurus*, *Lysipterygium*
Fam. Archegosauridae: unterstes Rotliegendes bis Tatarian (Süßwasser; Europa, Südamerika)
- OF. Rhinesuchoidea (M-Perm bis U-Trias) mit *Rhinesuchus* (M- bis O-Perm)
Fam. Rhinesuchidae: mittl. O-Perm (Kazanian) bis Tatarian (Süßwasser; Afrika)

In der Familie Archegosauridae findet sich mit *Prionosuchus plummeri* **das größte Amphib aller Zeiten** (Pedra do Fogo Formation, Brasilien). Schädelänge des größten Exemplars 1,6 m; Gesamtlänge könnte bis 9 m betragen haben, Schätzungen liegen aber im Spektrum zwischen 5 und 9 m. Dennoch größer als *Eogyrinus* und *Mastodonsaurus*. Gavialähnlicher Gesamthabitus und Schnauze; schwamm wahrscheinlich wie Krokodile mit undulierenden Bewegungen von Rumpf und Schwanz.

Die Dissorophidae (wie *Cacops*) werden mit den Trematopidae zu den Olsoniformes zusammengefasst, die ihrerseits zu den Dissorophoidea gehören. Dissorophidae stellten außergewöhnlich gut ans Landleben angepasste Nicht-Amnioten dar, offenbar die einzigen Nicht-Amnioten, die mit Amnioten wie Reptilien und Synapsiden als Beutegreifer koexistieren konnten, als diese begannen, die terrestrischen Ökosysteme zu dominieren. In China und Russland persistierten sie bis ins O-Perm. *Cacops* aus dem U-Perm stellt zugleich den ältesten Nachweis eines Trommelfells (bei Amnioten des O-Karbons und U-Perms gibt es keine Hinweise auf ein Trommelfell!). Ein schlanker Stapes belegt, dass das Trommelfell tatsächlich zum Hören genutzt wurde – terrestrische Amnioten verfügten zu dieser Zeit noch nicht über diese Möglichkeit.

Der Schädel zeigt mehrere typische Prädatorenmerkmale (schachtelförmig, große Augen); *Cacops* war ein Topbeutegreifer seiner Zeit (daneben diversifizierten an Land zwar noch kleine Lepospondyle und die Amphibamidae unter den Temnospondyli, blieben dabei klein). Ausgeprägte Körperarmierung, relativ groß, weit verbreitet; taxonomisch divers; weite zeitliche Verbreitung (O-Karbon bis O-Perm) sprechen für direkte Konkurrenzfähigkeit gegenüber den Reptilien.

Kladistisch teilten sich die Dissorophoidea basal in die kleinen Amphibamidae und Branchiosauridae einerseits und die großen Olsoniformes andererseits. **Die kleinen Dissorophoiden passten sich an ein eher verborgenes Leben an Land an, wie es sich weitgehend auch noch bei ihren Nachfolgern, den Batrachia, findet**, während die Olsoniformes zu relativ großen, stark bewaffneten Beutegreifern wurden, die bis ins O-Perm mit Amnioten konkurrierten. Ein *Cacops*-ähnliches Taxon wurde gefunden, das an einem großen Varanopsiden fraß (Natwiss. 96, 789).

Stamm-Batrachia und diphyletische Ableitung der Lissamphibia (Nat. 453, 515):

Im Jahr 2008 wurde aus dem ob. U-Perm (Leonardian) von Texas ein fast vollständig erhaltener und artikulierter Temnospondyle aus der Familie Amphibamidae beschrieben (*Gerobatrachus hotoni*), der die Kluft zwischen den paläozoischen Temnospondyli und den frühesten bekannten Salientia und Caudata überbrückt. Er weist ein Mosaik aus Merkmalen von Salientia und Caudata auf und steht damit nahe der Dichotomie der Batrachia in Salientia und Caudata, die im M-Perm erfolgt sein dürfte (während molekularkladistische Analysen auf ein früheres Alter der Dichotomie von 308 +/- 20 MA bzw. 357 +/- 40 MA deuteten).

Die kladistische Analyse von 219 Merkmalen von 54 Taxa stellte *Gerobatrachus* als unmittelbare Schwestergruppe der Batrachia auf. Nach der morphokladistischen Analyse stammen die Caecilia dagegen nicht von Temnospondyli, sondern von Lepospondyli ab; die Lissamphibia wären damit nicht monophyletisch. Die Aufspaltung der Linien zu den Batrachia (via Temnospondyli) und Caecilia (via Lepospondyli) müsste daher vor mindestens 328 – 335 MA (dem ältesten Nachweis von Temnospondyli und Lepospondyli) erfolgt sein.

Der breite Schädel, die stark vergrößerten Hohlräume im Gaumen und die verkürzte Wirbelsäule sowie der verkürzte Schwanz weisen bereits auf einen frühen Batrachia. Bestimmte Merkmale teilt sich *Gerobatrachus* mit *Triadobatrachus* und vielen Kronengruppen-Fröschen, andere (so das „basale commune“ in den Füßen) mit den Caudata. 17 präsakrale Wirbel (andere abgeleitete Amphibamidae: ca. 21; *Triadobatrachus*: 14; frühe Caudata *Karaurus*, *Chunerpeton*: 14 – 15).

Kladogramm:

--- *Acanthostega*

- Dichotomie: 1. Linie zu den Lepospondyli
2. Linie zu den Temnospondyli

1. Linie zu den Lepospondyli:

--- *Proterogyrinus*

--- *Seymouria*

--- *Limnoscelis*

ab jetzt: LEPOSPONDYLI

aus einer Linie der Lepospondyli gegen die **Caecilia** hervor; unmittelbare

Schwestergruppe ist *Rhynchonkos* (U-Perm, Cisuralian), gefolgt von *Batropetes* (U-Perm)

2. Temnospondyli:

--- *Greererpeton*

I--- *Eryops*

I--- *Balanerpeton* + *Dendrerpeton* (nicht gegen *Eryops* aufgelöst)

--- *Tambachia* + (*Acheloma* + *Ecolsonia*)

--- Branchiosauridae + Micromelerpetonidae

--- *Tersomius* + *Micropholis*

--- *Eoscopus*

--- *Platyrrhinops*

--- ***Amphibamus*** (mittl. OK, Dissorophidae)

--- ***Doleserpeton***

--- ***Gerobatrachus*** (ob. UP)

---(*Triadobatrachus* + Anura) + (Caudata + Albanerpetonidae)

rept-rept uper

Reptilomorpha:

Aussterben der **Anthracosauria** ieS (Tournai bis U/M-Perm); die **Seymouriomorpha** (die mal zu den Anthracosauria gestellt werden, mal als eigene Gruppe gleichgestellt werden) überleben ins O-Perm; sie sind erst seit der Karbon-Perm-Grenze nachgewiesen (naA ob. Westfal) und sind im untersten Perm in andere Faunen eingewandert, da nirgends direkte Vorfahren gefunden wurden.

O Seymouriomorpha: *Seymouria* (U-Perm, 60 cm): zahlreiche Reptilmerkmale, z.B. Gelenk zwischen Kopf und Hals; Struktur des Becken- und Schultergürtels; früher für ein Reptil gehalten, bis man Jungtiere fand, deren Schädel Abdrücke von Seitenlinienkanälen zeigten; dürfte aber die meiste Zeit an Land verbracht haben, evtl. Alles- oder Aasfresser. Fortbewegung, indem er das Rückgrat schlangengleich von einer Seite zur anderen krümmte. Familie Seymouriidae: unterstes Rotliegendes bis Tatarian.

Discosauriscus (U-Perm, unt. O-Perm):

nur in larvalen und metamorphosierenden bzw. frisch metamorphosierten, jedoch niemals in adulten Exemplaren gefunden. Gut ans Landleben angepasst, Ähnlichkeiten mit Salamandern.

Die Seymouriomorpha lebten vom U- bis O-Perm; sie sind mit 6 Gatt. und 8 Arten vertreten (*Urumqia*, *Kotlassia*, *Utegeria* als 3 basale Formen und *Discosauriscus*, *Ariekanerperton* und *Seymouria* als drei näher miteinander verwandte Gattungen, die teilweise in eine Familie [Seymouridae] gezogen werden. Die größten Arten hatten eine Schädellänge von 15 cm. Ging man früher von einer engen Nähe zu den Amnioten aus, widersprechen neuerdings larvale Formen mit externen Kiemen dieser Hypothese.

Zu den Reptilomorpha gehört ebenfalls die früher direkt zu den Reptilien gestellte Familie Limnoscelidae (unt. Westfal bis ob. Rotliegendes): *Limnoscelis* (unterstes Perm, 1,9 m); *Romeriscus* bereits im Westfal A, *Limnostygis* im mittleren O-Karbon. Insgesamt 3 Gattungen.

Im Laufe des Perm auftretende Familien der Reptilomorpha (nach BRI):

Seymouriidae: unterstes Rotliegendes bis Tatarian (terrestr., Süßwasser; Europa, Nordamerika)

Leptorophidae: mittl. O-Perm (Kazanian) bis Tatarian (Süßwasser; Europa)

Nycteroleteridae: mittl. O-Perm (Kazanian) bis Tatarian (terrestr.; Europa)

Chroniosuchidae: Tatarian (terrestr., Süßwasser; Europa)

Lanthanosuchidae: Tatarian (?Süßwasser, Europa)

Diadectomorpha (Stamm-Amniota) erlöchen in Europa im ob. Rotliegenden (*Orobates*, Bromacker), in China erreichen sie aber das O-Perm (*Alveusdectes*, 256 MA). Fortschrittliche, kaimanartige Fortbewegung.

REPTILIEN: starke Ausbreitung, Diversifikation und Weiterentwicklung.

1. „Anapsida“:

1.1 Parareptilien:

Ab Moscovian/O-Westfal bis Nor, darunter im M-Perm der 2,5 m große *Pareiasaurus*; im O-Perm erlangten die Pareiasauridae kosmopolitische Bedeutung (Ufimian = unteres O-Perm bis Tatarian). Sie galten früher als Schwestergruppe der Chelonia; gemeinsame Vorfahren seien die Procolophoniden. Nach neuerer Auffassung sind die Schildkröten dagegen sekundär anapsid und stammen von diapsiden Vorfahren aus der Nähe der Lepidosauria oder Archosaurier/Archosauromorpha ab.

Familien der Parareptilien (nach BRI):

Bolosauridae: oberstes Karbon bis mittl. O-Perm (Kazanian) (terrestrisch; Europa, Nordamerika) (bisher ab Artinskian angegeben; oberstes Karbon laut Natwiss. 98, 435, damit ältester Nachweis von Parareptilien); beschränkt auf äquatoriale und subäquatoriale Regionen Pangäas

Millerettidae: nur O-Perm (Kazanian bis Tatarian; terrestrisch; Afrika)

Pareiasauridae: nur O-Perm (Ufimian bis Tatarian; terrestrisch; kosmopolitisch)

Nyctiphruetidae: unt. bis mittl. O-Perm (Ufimian bis Kazanian; terrestr.; Europa, Afrika)
Procolophonidae: mittl. O-Perm (Kazanian) bis Nor (terrestrisch; kosmopolitisch)
(Acleistorhinidae und Eunosauridae monotypisch)

Innerhalb der Parareptilien (Millerettidae + Bolosauridae + Pareiasauridae + Procolophonoidea) erschienen im obersten Karbon mit den Bolosauridae (oberstes Karbon bis O-Perm Nordamerikas, Russlands, Europas, Chinas) die ersten **zweibeinig laufenden Reptilien** mit einer schon an kleine Theropoden erinnernden Fortbewegung (diagnostisch sind die Skelettproportionen: lange Hinterbeine [64 % länger als Vorderbeine und 34 % länger als der Stamm], lange Hinterfüße, kurze Vorderarme, langer kräftiger Schwanz [Balancefunktion]; Proportionen – auch der Vorderextremität - entsprechen der parasagittalen Gangart der bipeden Dinosaurier; die Proportionen erinnern an rezente Eidechsenarten, die auf den Hinterbeinen laufen können, z.B. Basilisken, die fakultativ biped sind). Die lt. Zahn- und Unterkiefermorphologie pflanzenfressenden Tiere waren fakultative Zweibeiner, d.h. ab einer gewissen Laufgeschwindigkeit gingen sie vom vierfüßigen zum zweifüßigen Lauf über. Da sie Pflanzenfresser waren, dürfte der zweibeinige Laufe der Flucht gedient haben.

Die anatomischen Details konnten dank eines fast vollständigen (ca. 290 MA alten) Skeletts aus dem untersten Oberrotliegenden Thüringens geklärt werden (*Eudibamus*; 25 cm lang; Zeitgenossen am gleichen Fundort: Amnioten-Stammgruppe: Temnospondyli; Dissorophidae; *Seymouria*; *Diadectes*-ähnliche Reptilomorpha; basaler Amniot/Captorhinomorpha: *Thuringothyris*; Sphenacodontide *Dimetrodon*; Caseidae; Varanopseidae; Dominanz großer Herbivoren, Fehlen aquatischer Formen; Fundstelle: Bromacker; Tambach-Formation). Bei *Eudibamus* handelt es sich um den ältesten bekannten Tetrapoden, der auf den Hinterbeinen laufen konnte, und den ältesten, dessen Bauplan auf das Erreichen hoher Geschwindigkeiten ausgerichtet war. Hierzu wurde eine Veränderung der Knieanatomie erforderlich, damit die Füße beim Laufen direkt unterhalb des Körpers stehen (bei den übrigen Tetrapoden standen die Beine vom Körper ab: die Tibia war mit der Unterseite des weitgehend horizontalen Femur verbunden, die Fibula berührte das Ende des Femur; bei *Eudibamus* sind sowohl Tibia wie Fibula mit dem Ende des Femur verbunden, wodurch das Kniegelenk alle Knochen [Femur, Tibia, Fibula] wie bei Dinosauriern und Menschen in eine Ebene orientiert). Durch diese Beinposition wird das Gewicht des Körpers nicht nur von den Muskeln, sondern auch vom knöchernen Beinskelett getragen. Weitere Merkmale: enorme Verlängerung der Zehen; kompakte Konstruktion der Fußwurzel; schlanke Ober- und Unterschenkel. Die Füße sind so lang, dass er möglicherweise beim schnellen Rennen auf den Zehen lief. Sehr langer Schwanz zum Balancieren.

Eine weitere Besonderheit der Bolosauridae sind kuppelförmige Zähne mit **echter Okklusion** mit Schliiffacetten, was auf eine Ernährung von zähen Pflanzen deuten könnte. Trotz dieser progressiven Merkmale überlebten die Bolosauridae das Perm nicht.

Kladistisch stellen die Bolosauridae die Schwestergruppe der Pareiasaurier + Procolophoniden dar. Während alle übrigen Reptiliengruppen zur damaligen Zeit vergleichsweise langsame Vierbeiner waren (massive Schultergürtel, kurze Beine, „gespreizte“ Beinstellung), konnten die Bolosauridae sowohl beim zwei- wie vierfüßigen Lauf vergleichsweise hohe Geschwindigkeiten erreichen (parasagittale Gangart), u.a. auch mittels langer Schrittweite. Die Archosaurier erreichten (konvergent) erste Ansätze zu dieser Fortbewegungsform erst 60 MA später in der U-Trias, und bauten sie erst mit den Dinosauriern in der O-Trias vollständig aus. Erste Hinweise auf Bipedalismus *ohne* Verzicht auf die primitive gespreizte Beinstellung stammen von Lepidosauriern des O-Perms (dies wird auch heute bei einigen rezenten Eidechsen angetroffen, z.B. *Basiliscus*, *Crotaphytus*). Die weite geographische Ausbreitung der Bolosauridae im Perm könnte auf diesen zur damaligen Zeit einmaligen und konkurrenzlosen Fortbewegungsmöglichkeiten beruhen (Sci. 290, 969); gleichwohl erlosch die Linie wieder relativ rasch und nachkommenlos. Erst die Dinosaurier, die konvergent eine entsprechende Beinanatomie entwickelt hatten, verhalfen dieser zu anhaltendem Durchbruch. Der hohe Entwicklungsstand des Bolosauriden *Eudibamus* beweist, zumal die

Bolosauriden bereits eine weit abgeleitete Gruppe der Parareptilien darstellen, dass die Wurzeln der Parareptilien bis weit ins Karbon zurückreichen müssen.

Im Jahr 2008 wurde ein neuer Bolosauride aus dem M-Perm Chinas (*Belebey chengi*) beschrieben, der größte und letzte Bolosauride. Insgesamt sind damit sechs Arten aus drei Gattungen bekannt. Alle Arten sind stark heterodont, Frontzähne schneidezahnförmig, Backenzähne mit breiten Kronen, völlig abweichend von allen Amnioten vergleichbarer Größe aus diesem Zeitraum. Die Bolosauridae stellen die **stratigraphisch ältesten Parareptilien** und reichen vom Artinskian Nordamerikas bis ins M-Perm Chinas. *Eudibamus* aus dem Sakmarian Deutschlands ist das basalste, aber nicht das älteste Taxon (*Bolosaurus* aus dem Artinskian Nordamerikas ist älter); neuerdings bereits im obersten Karbon nachgewiesen (Natwiss. 98, 435). Die Dichotomie zwischen den verschiedenen Linien der Bolosauridae muss daher spätestens um die Karbon-Perm-Grenze herum erfolgt sein, wobei das basalste Taxon in Europa lebte, wovon sich dann eine Linie nach Nordamerika, eine andere nach Osten (China) ausbreitete (Natwiss. 95, 1169).

Kladogramm:

- Millerettidae + Mesosauridae (nicht gegeneinander aufgelöst)
- *Acleistorhinus* + Owenettidae (nicht gegeneinander aufgelöst)
- ab jetzt: BOLOSOURIDAE (Artinskian bis M-Perm, neuerdings ab oberstes Karbon!)
- *Eudibamus*
- *Bolosaurus* (2 Arten)
- *Belebey* (3 Arten)

Kladistische Stellung der „Parareptilien“ und basalen Reptilien (Sci 290, 972):

Außengruppe: Diadectomorpha

Ab jetzt: Amniota

1. Abzweig: Synapsida

Ab jetzt: Reptilia (ieS.)

2. Abzweig: Captorhinidae + (*Paleothyris* + Diapsida)

3. Abzweig: Mesosauridae

Ab jetzt: Parareptilia (Moscovian/O-Westfal bis Nor)

4. Abzweig: Millerettidae

5. Abzweig: Bolosauridae (älteste belegte Gruppe der Parareptilien)

6. Pareiasauridae + Procolophonoidea (=Procolophonia)

1.2 Cotylosaurier i.e.S.:

O Cotylosaurier: ab unt. Westfal (B), Maximum im U- und O-Perm, klein bis mittelgroß, max. 2 m, meist plumpe, niedrig gestellte Körper.

UO Captorhinomorpha: O-Karbon bis Tatarian/Wuchiapingian

F. Protorothyrididae (ob. Westfal bis ob. Rotliegendes [Artinskian]):
terrestrisch; Nordamerika. *Protorothyris* (U-Perm).

F. Captorhinidae (Gzhelian/oberstes Karbon bis Tatarian): *Captorhinus*, *Romeria*,

Labidosaurus, *Paracaptorhinus* im U-Perm; Nachweis der Familie in Europa, Nordamerika, Afrika. Details s. O-Karbon. Weite Verbreitung; wahrscheinlich die ältesten Eureptilien, die eine nahezu weltweite Verbreitung erlangten. Entstanden in äquatorialen Regionen Laurasiens, breiteten sich sie im M- und O-Perm in gemäßigte Zonen aus. Innerhalb der Evolution der Familie zeigte sich eine Tendenz zur Omni- und Herbivorie.

Die Captorhinidae stellten mit einer Lebensdauer von mehr als 50 MA die langlebigste Familie paläozoischer Reptilien und repräsentieren den ersten Schub der Diversifikation und räumlichen Ausbreitung (fast global) der terrestrischen Vertebraten; Aussterben an der PTG. Frühe Captorhinidae waren klein, faunivor, auf Nordamerika und Westeuropa beschränkt. Bis zum M-Perm waren sie deutlich größer geworden, hatten sich über Pangäa verbreitet (Funde aus Russland, Mitteleuropa, Simbabwe, Marokko, Südafrika, Indien) und ernährten sich omnivor bis herbivor.

Frühe Captorhinidae erreichten eine Länge von ca. 30 cm (ohne Schwanz) (naA 25 cm Gesamtlänge im Oberkarbon) und verfügten über nur jeweils eine einzige Zahnreihe im Ober- und Unterkiefer. Im späten U-Perm nahm die Größe in einzelnen Linien zu (bis zu 2,5 m Gesamtlänge im M- und O-Perm), mehrere Taxa entwickelten (konvergent !) mehrere Zahnreihen im Ober- und Unterkiefer. Die Moradisaurinae waren allerdings die einzigen großwüchsigen Captorhinidae mit multiplen Zahnreihen. Multiple Zahnreihen bei Captorhinidae deuten auf das Vorliegen einer Okklusion (erkennbar an Abnutzungsfacetten) und gehen einher mit omnivorer oder herbivorer Lebensweise (Natwiss. 98, 435). Erlöschen im Wuchiapingian (Natwiss. 98, 1027).

Die protorothyrididen Captorhinomorpha, die als erste Amniota im Karbon erschienen und insectivor waren, erloschen im U-Perm; sie hatten engstehende, konische Zähne und recht lange Beine und konnten vermutlich auf Bäume klettern. Im untersten Perm erscheinen die captorhiniden Captorhinomorpha; fortschrittliche Formen (wie *Captorhinus*) hatten mehrere Zahnreihen im Ober- und Unterkiefer (Zähne einzeln stehend, stiftförmig-konisch; 3-4, naA 5-6 hintereinander stehende Reihen) und waren herbivor; der Schädelbau war der verstärkten Kiefermuskulatur (wg. Herbivorie) angepasst, Schädel breiter als bei den frühesten Amniota; ansonsten entsprechen die Proportionen aber den frühen Amniota. Die Captorhinidae stellten die häufigsten Reptilfossilien des U-Perm.

Bezahnung der Captorhinidae (BENTON 2007): Die Zähne wurden in der Dentallamina gebildet, einem zahnbildenden Weichgewebe auf der medialen Seite. Beim Wachstum wurde medial am Kiefer neuer Knochen aufgelagert; von der Dentallamina wurden neue Zähne dazu gefügt; an der Außenseite des Kiefers wurde dagegen der Knochen resorbiert, die abgenutzten Zähne fielen aus. Anpassung entweder an hartes Pflanzenmaterial oder hartschalige Invertebraten.

Bei *Labidosaurus hamatus* aus dem U-Perm findet sich der älteste Hinweis auf eine odontogene Infektion. Die Gattung zählt zu den am weitesten abgeleiteten Captorhinidae (Kladogramm s. O-Karbon). Die am weitesten abgeleiteten Captorhinidae passten sich in ihrer Zahn- und Schädelanatomie an Omnivorie und stark faserhaltige pflanzliche Nahrung an. Dazu wurden die Zähne ankylotisch im Kiefer verankert, der Zahnwechsel stark reduziert. Normalerweise waren die Zähne paläozoischer Reptilien relativ lose im Kieferknochen verankert, schubweise entwickelten sich neue Zähne, während die älteren Zähne teilweise resorbiert und dann abgestoßen wurden, während die neuen Zähne in derselben Alveole nachwachsen (Polyphyodontie). Derselbe Mechanismus findet sich heute bei Amphibien und den meisten Squamata. Bei diesen

polyphyodonten Tieren finden sich stets Zähne in unterschiedlichen Stadien, darunter auch Alveolen mit zwei Zähnen: einerseits mit der Krone eines partiell resorbierten älteren Zahnes und ein kleiner Ersatzzahn, der an der Basis oder leicht lingual des älteren Zahnes heranwächst. Nach dem Ausfall des älteren Zahnes wächst der jüngere Zahn dann in dessen Position.

Innerhalb der Captorhinidae kam es allerdings in der Linie, die zu *Captorhinus*, *Labidosaurus* und den Moradisaurinae führt, zu einer starken Reduktion der Zahnwechsel-Schübe; ältere Zähne wurden nur selten und durch Erosion ersetzt; neue Zähne wuchsen an anderer Position als die alten Zähne. *C. aguti* entwickelte multiple Zahnreihen, indem eine neue Zahnreihe lingual der älteren Zahnreihe heranwuchs. Die ältere Zahnreihe wurde nicht ersetzt; stattdessen wurde eine neue Zahnreihe hinzugefügt. Nur die ältesten Zähne der älteren Reihen wurden gelegentlich im Rahmen eines neuen Zahnungsschubes ersetzt. Auch bei *Labidosaurus* und *C. magnus* finden sich nur selten Hinweise auf den Ersatz eines älteren Zahnes. Die Ankylosierung und tiefe Verankerung der Zähne stellten offenbar einen großen Vorteil für die abgeleiteten Captorhinidae dar und ermöglichten auch die Entstehung multipler Zahnreihen, wodurch eine bessere Zerkleinerung der Nahrung bei den omnivoren oder herbivoren Taxa möglich wurde. Multiple Zahnreihen entwickelten sich innerhalb der Captorhinidae mindestens zweimal unabhängig voneinander. Frühe Taxa waren insektivor und karnivor – sie verfügten über den normalen Mechanismus des Zahnwechsels. Unabhängig von den Captorhinidae verfolgten auch die Synapsiden den Weg, den Zahnwechsel zu reduzieren und eine Zahnokklusion zu entwickeln, allerdings nicht nur im Zusammenhang mit Herbivorie – auch kleine karnivore oder insektivore Formen entwickelten bei den Synapsiden eine präzise Okklusion sowie tief im Knochen verankerte, mehrwurzlige Zähne.

Wie der große Erfolg der Captorhinidae – die ältesten Reptilien, die stark diversifizierten und sich weltweit verbreiteten – zeigt, stellte die feste, ankylotische Verankerung der Zähne im Kieferknochen einen großen evolutionären Vorteil dar. Dies ermöglichte – erstmals bei terrestrischen Vertebraten – die Entstehung multipler Zahnreihen. Die Captorhinidae waren die ersten terrestrischen Vertebraten, die den Zahnwechsel reduzierten.

Kam es allerdings zu einem Schaden am Zahn, so verfügten diese Tiere über keinen adäquaten Mechanismus, den schadhafte Zahn zu ersetzen – im Gegensatz zu den anderen paläozoischen Amnioten mit permanentem Zahnwechsel. Dies erhöhte das Risiko von Kieferentzündungen, ausgehend von der Exposition der eröffneten Pulpa gegenüber oralen Bakterien – vergleichbar dem System der partiellen Diphyodontie der Säugetiere. Der Preis für die präzise dentale Okklusion und verbesserte Nahrungszerkleinerung ist somit ein höheres Risiko dentogener Infektionen z.B. des Kieferknochens.

So fand sich bei einem 275 MA alten *Labidosaurus* eine ausgedehnte Osteomyelitis des Unterkiefers. Ausgehend von dem Verlust der vorderen Unterkieferzähne – möglicherweise durch ein Trauma – kam es zu einer relativ langsamen, knöchernen Einkapselung, die die offene Pulpenkavität eines geschädigten Zahnes bedeckte; dadurch wurden orale Bakterien im Kiefer eingeschlossen. Die Entzündung breitete sich aus, es entwickelte sich zunächst ein akuter lokalisierter periapikaler Abszess, der allmählich in eine chronische Osteomyelitis überging. Die Osteomyelitis breitete sich über den Bereich mehrerer Zähne aus, produzierte eine radiologische Aufhellung und Knochensequester; schließlich bildete sich eine Fistel und der Eiter konnte nach extraoral abfließen. Drei Zähne wurden infolge der Osteomyelitis vorzeitig abgestoßen, der Knochen wurde infolge der Osteomyelitis irreversibel geschädigt. Es ist unklar, ob das Tier infolge der Infektion verstarb; immerhin stellt eine solche Osteomyelitis bei rezenten Eidechsen eine durchaus lebensgefährliche Erkrankung dar. Der nächste Nachweis dentaler bzw. dentogener Erkrankungen findet sich erst in Form eines dentogenen Abszesses bei einem Hadrosaurier der Oberkreide (Natwiss. 98, 551).

1.3 O Mesosauria:

erste Wasserechsen vor 280 MA (*Mesosaurus*), 1 m groß, Stellung unsicher, pseudosynapsider Schädel ohne Beziehung zu den Synapsiden. Paddelbeine, lange Hinterbeine, langer breiter Schwanz, schlanke Schnauze mit vielen Zähnen. *Mesosaurus* (U-Perm) und *Stereosternum* (U-Perm). Die Sepk.-Datei gibt *Mesosaurus* im Leonardian (oberes Rotliegendes) an, ebenso BRI (Artinskian) für die Mesosauridae (Afrika, Südamerika).

Wahrscheinlich Planktonfresser, da die nadelförmigen Zähne auf dem langen, dünnen Kiefer zum Packen von Beutetieren wohl zu schwach waren, obwohl sie wie bei Fleischfressern in Alveolen verankert waren. Vielleicht dienten die Zähne, die beim Schließen des Mauls ineinander griffen, aber auch dazu, um ein ganzes Maul voll kleiner Arthropoden oder Fische aus dem Wasser zu seihen. Nach einer neuen kladistischen Analyse (Palaeont. Africana 35, 7) sind die Mesosauridae die Schwestergruppe der Parareptilien. **Älteste Gruppe voll aquatischer Amnioten.**

Von *Mesosaurus* ist ein Muttertier mit einem einzelnen Embryo im Bauch bekannt; daneben gibt es mehrere Fälle, in denen ein einzelnes (!) Jungtier in Verbindung mit einem erwachsenen Tier gefunden wurde. Demnach wurde nur jeweils ein einzelnes Jungtier ausgetragen und nach der Geburt noch einige Zeit bemuttert. **Offenbar zwingt der Übergang zum Wasserleben obligatorisch zum Übergang zur Viviparie (Ausnahme Meeresschildkröten: ihre starre Körperform erlaubt keine Schwangerschaft). Die 278 MA alten Nachweise von *Mesosaurus* stellen die ältesten Belege für vivipare Fortpflanzung bei Reptilien und zugleich die ältesten Nachweise für ein mögliches Pflegeverhalten dar (der älteste sichere Nachweis von Elternpflege geht auf Synapsiden zurück ist und ist ca. 260 MA alt)** (Natwiss. Ru. 11/2012, 586).

2. Diapsida:

a) O **Araeoscelida** (seit Westfal, bis M-Perm, naA O-Perm), z.B. *Petrolacosaurus* (O-Karbon) und *Araeoscelis* (unterstes Perm); Familie Araeoscelididae vom untersten Rotliegendes (Asselian) bis ob. Rotliegendes (Artinskian); terrestr.; Europa, Nordamerika.

Die Araeoscelida werden entweder als eigene O aufgefaßt (dann erscheinen die Eosuchia erst im O-Perm) oder zu den Eosuchiern gestellt, die damit in das O-Karbon zurückreichen.

Araeoscelis lebte terrestrisch; 40 cm, lange Laufbeine, langer Kopf; massive stumpfe konische Zähne, die den Chitinpanzer von Käfern knacken konnten; der Schädel war verstärkt als Anpassung an harte Nahrung, eine der beiden Schläfenöffnungen war mit Knochen überzogen.

b) Auftreten der UO **Eolacertilia** (naA ab O-Perm), die sich von den Eosuchiern (s.l.) bzw. Araeoscelida des O-Karbons ableiten. Die Eolacertilia sind die ersten Vertreter der UKL Lepidosauria und werden gelegentlich bereits in die O Squamata (Schuppenechsen) gestellt. Von den Eolacertilia stammen später die Lacertilia (ab Lias) und Rhynchocephalia (ab U-Trias, naA ab M-Trias) ab. Allerdings variieren die Angaben über das Erstauftreten der Eolacertilia und Lepidosauria (U-Perm oder O-Perm, auf jeden Fall im Perm).

Die Eosuchia (inkl. Araeoscelida) gelten (nach KUHN-SCHNEYDER) als Stammgruppe der:

- **Eolacertilia** ⇒ **Lepidosauria** (=Squamata + Rhynchocephalia)
- Archosauromorpha ⇒ “Thecodontia”/Archosauriformes/Archosauria
- (?) Synaptosauria (Sauropterygomorpha) (syn. Euryapsida)

3. Euryapsida: Abstammung von *Araeoscelis* (unt. U-Perm), der seinerseits von frühesten Diapsiden stammt; *Araeoscelis* aus den Schilfgürteln von Texas noch dem Ur-Diapsiden *Petrolacosaurus* sehr ähnlich, aber bereits mit zwei Schläfenöffnungen. Ausgehend von *Araeoscelis* erobern die Euryapsiden wieder das Wasser als Lebensraum. Eine Entwicklungslinie führt also über die Protorothyrididae, den ersten Diapsiden (*Araeoscelide Petrolacosaurus* als erster Eosuchier) und *Araeoscelis* (U-Perm) zu den euryapsiden Wasserreptilien.

syna-syna uper

SYNAPSIDA:

Maximum der **Pelycosauria** (ob. Westfal bis ob. M-Perm / unt. Capitanian); im höheren U-Perm erscheinen die Therapsida. Die Pelycosauria sind die beherrschende Tetrapodengruppe des U-Perm (70 % der Landfauna); alle vier IO/OF (Ophiacodontia, Caseidae, Edaphosauria bis 4 m groß, Sphenacodontoidea) sind jetzt vertreten. Während die frühen Pelycosaurier den typischen reptilen Kreuzgang (seitliche Auslenkung der Wirbelsäule) aufweisen, läßt sich bei den Sphenacodontoidea des U-Perms (von *Dimetrodon* [3 m] an) aufgrund der Anatomie des Beckengürtels auf den Säugetiergang (Auf- und Abbewegung der Wirbelsäule statt des reptilen Seitwärtsbewegens) schließen. Der 3 m große *Sphenacodon* leitet bereits zu den Therapsiden über: deutliche Differenzierung der Zähne in dolchige Inzisivi, lange Eckzähne und schneidende Backenzähne (heterodontes Gebiß). Nach modernen kladistischen Kriterien gelten Synapsiden nicht mehr als echte Reptilien, sondern als deren Schwestergruppe.

Pelycosaurier des U-Perms (Maximum der Diversität im U-Perm!):

UO Ophiacodontia (ob. Westfal bis M-Perm): *Ophiacodon* (U-Perm, 3,6 m): Schädel schmal und hoch: mehr Raum für die Kiefermuskeln; Hinterbeine länger als Vorderbeine zum schnelleren Laufen, aber noch reptiler Kreuzgang; Größenzunahme zur besseren Wärmeregulation.

UO Sphenacodontia (Stefan – M-Perm): *Sphenacodon* (U-Perm, 3 m): Schädel tief und schmal, viele Zähne und massive Kiefer, lange Eckzähne, dolchartige Inzisivi, kleine schneidende Backenzähne; erster großer Fleischfresser auf dem Festland; lange Wirbelfortsätze auf dem Rücken zum Ansatz kräftiger Muskeln für schnelle, kraftvolle Angriffe.

Dimetrodon (U-Perm, 3,5 m, Nordamerika; Sakmarian bis Kungurian): Rückensegel gestützt von bis > 1 m langen, dünnen, stangenförmigen Wirbelfortsätzen zum raschen Temperaturanstieg am Morgen; so benötigte das 200 kg schwere Tier nur 1 ½ statt 3 ½ Stunden, um die Körpertemperatur in der Sonne von 26 auf 32 Grad zu erhöhen. In der Mittagshitze konnte er dagegen im Schatten effektiv Wärme über das Segel abgeben. Massive Eckzähne, große Reißzähne. Vorn im Kiefer lange scharfe Fangzähne, weiter hinten kürzere Zähne zum Zerkleinern des Fleisches. **Größter Beutegreifer seiner Zeit.** Mächtiger Schädel.

Bei kleinen *Dimetrodon* aus dem Artinskian der USA treten erstmals ziphodonte Zähne in der Evolution der Synapsiden auf (Sci. Nat. 106: 2). Ziphodonten Zähne sind typisch für Karnivoren/Hyperkarnivoren; sie sind lang, spitz zulaufend, abgeflacht oder seitlich zusammengedrückt und an den Kanten gezähnt; Spitzen können leicht nach hinten gebogen sein. So werden Haut und andere Gewebe von Beutetieren durchbohrt; mit den gezähnten Kanten werden Stücke herausgeschnitten.

Haptodus (unt. U-Perm), *Secodontosaurus* (U-Perm).

UO Edaphosauria (Westfal, naA ob. Stefan bis M-Perm): z.B. *Edaphosaurus* (O-Karbon bis U-Perm, s. O-Karbon), *Nitosaurus* (U-Perm), *Cotylorhynchus* (U-Perm).

F. Caseidae (Artinskian bis ob. M-Perm/Wordian-Capitanian-Grenze): artenreichste Pflanzenfressergruppe unter den Pelycosauriern; bis 3 m/600 kg. Zahnlose Unterkiefer, dicke und stumpfe Oberkieferzähne ähnlich den

Zähnen heutiger pflanzenfressender Echsen; Ernährung von Farnen und Schachtelhalmen.
Caseidae bilden eine eigene UO oder werden als Fam. der UO Edaphosauria zugeordnet.

Casea (U-Perm, 1,2 m): dicker Rumpf, umfangreiche Rippen zum Schutz des langen, dicken Darmes.

Cotylorhynchus (M-Perm Nordamerikas): 3 m lang, größter bekannter Pelycosaurier, relativ kleiner Kopf.
Typische Caseidenmerkmale: große Nasenöffnungen, spitze Schnauze, verringerte Anzahl von Zähnen (keine Fangzähne). Zähne spatelförmig mit gefalteten Rändern; Kiefergelenk liegt tiefer als die Ebene der Zahnreihen, dadurch wird die maximale Beißkraft auf die Backenzähne verlagert; tonnenförmiger Körper für großen Darm: alles Indizien für Herbivorie!

F Varanopidae (=Varanopseidae): Gzeahlian bis unt. Capitanian, z.B. *Varanops* (U-Perm). Die am längsten überlebende Familie der Pelycosaurier.

Die Knochen der Caseiden waren leicht und ähnlich denen moderner Wale gebaut. Zusammen mit dem tonnenförmigen Körper spricht dies für eine aquatische Lebensweise ähnlich modernen Seekühen. Der kurze Hals hätte eine Nahrungsaufnahme an Land sehr schwierig gemacht. Um genügend Luft in die Lungen des tonnenförmigen Körpers zu pumpen, müssen die Caseiden bereits über ein muskuläres Zwerchfell verfügt haben (Nat. 540: 11).

Bei den Varanopseidae gibt es Hinweise auf elterliche Fürsorge (in Südafrika vier Jungtiere gleicher Größe und ein ausgewachsenes Tier von *Heleosaurus* eng beieinander gefunden). Dies wäre der zweitälteste Nachweis von Brutpflege bei Amnioten überhaupt. *Heleosaurus* lebte im M-Perm (Guadalupean) Südafrikas. Noch älter sind Hinweise auf Brutpflege bei dem Varanopseiden *Dendromaia unamakiensis* aus dem O-Karbon (306 MA) von Nova Scotia/Kanada.

Im höheren Rotliegenden tritt mit *Tetraceratops* (übrigens der erste gehörnte Tetrapode!) der älteste und primitivste Therapside auf (früher den Pelycosauriern zugeordnet, nach neuesten kladistischen Untersuchungen Schwestergruppe aller anderen Therapsiden). Bereits im unt. O-Perm wiesen die Therapsiden eine große Diversität auf; auch der Umstand, daß die Cynodontia zu diesem Zeitpunkt weit fortgeschritten sind, spricht für eine Abspaltung von den Sphenacodontoidea bereits im U-Perm.

Gliederung der Therapsida (TOLWP):

Biarmosuchia

Eotitanosuchia

Dinocephalia

Anomodontia (=Dicyodontia und einige Verwandte)

Theriodontia:

Gorgonopsia

Therocephalia (paraphyl.)

Cynodontia:

Divimiidae

Mammalia

Procynosuchidae

Galeosauridae

Thrinaxodontidae

Cynognathidae

Gomphodonten

Chiniquodontidae

Probainognathidae

Tritheledontidae syn. Ictidosauria

Kladogramm (LAURIN et al., 1990, Nat. 345,250); betrachtet wird die Entwicklungslinie zu den Säugetieren:

I. Pelycosauria

1. Abzweig: *Eothyris* + *Casea*
2. Abzweig: *Varanops*
3. Abzweig: *Ophiacodon*
4. Abzweig: *Edaphosaurus*
5. Abzweig: *Haptodus*
6. Abzweig: Sphenacodontinae

II. ab jetzt: Therapsida

1. Abzweig: *Tetraceratops*
2. Abzweig: Biarmosuchia
3. Abzweig: Dinocephalia
4. Abzweig: Gorgonopsia
5. Abzweig: Dicyodontia
6. Abzweig: Therocephalia (paraphyl.)

ab jetzt: Cynodontia

7. Abzweig: *Procynosuchus* (z.B. aus der berühmten „Korbacher Spalte“!)
8. Abzweig: *Thrinaxodon* (U-Trias)

Bereits im untersten Perm experimentierten die Synapsiden mit Thermoregulation, zunächst mittels eines Sonnensegels (*Dimetrodon*, *Edaphosaurus*) zur Abgabe überschüssiger Körperwärme, aber auch rascherer Aufwärmung des abgekühlten Körpers am Morgen, da größere Tiere für das Aufwärmen viel mehr Zeit benötigen, wenn sie sich in die Sonne legen. Synapsiden waren von vornherein größer, d.h. sie kühlten abends langsamer ab, wurden aber morgens auch langsamer aktiv als kleine Tiere; das Sonnensegel glich diesen Nachteil größerer Tiere wieder aus.

Entwicklungstendenzen zu den Säugetieren im U-Perm:

Weiterentwicklung der Sphenacodontoidea (O-Karbon bis O-Perm): Übergang vom Reptil- zum Säugetiergang, weitere Differenzierung des Gebisses (Heterodontie), Verstärkung des Unterkiefers zulasten der kleinen Knochen; schließlich im ob. U-Perm Übergang zu den Therapsiden mit *Tetraceratops* als erstem Vertreter; daneben gilt der oberpermische *Phthinosuchus* als Modell eines Bindegliedes zwischen Sphenacodontoidea und Therapsiden (F Phthinosuchidae: Kazanian bis Tatarian). Bereits zu Beginn des Zechsteins *Procynosuchus* als früher "primitiver" Cynodontier.

Zusammenfassung: „Reptilien“ des Unterperm

1. Anapsida:

- 1.1 Cotylosauria
 - 1.1.1 Captorhinomorpha (Protorothyromorpha)
(F. Prothorothyrididae; F Captorhinidae)
- 1.2 Parareptilia (Moscovian/O-Westfal bis Nor)
 - 1.2.1 Bolosauridae (oberstes Karbon bis O-Perm)
(Pareiasauria erst ab ob. M-Perm bis PTG)

2. Diapsida:

- 2.1 Eosuchia/Eosuchiomorpha (Westfal bis U-/M-Trias, sofern incl. Araeoscelida)
- 2.1.1 Araeoscelida (evtl. eigene O neben Eosuchia; Westfal bis M-Perm)
- 2.2 Eolacertilia (div. Angaben: ab U- oder O-Perm) als erste Vertreter der Lepidosauria, manchmal bereits in die Squamata integriert

3. unsicherer Stellung:

- 3.1 Mesosauria (Meeresreptilien): U-Perm (pseudosynapsid)

SYNAPSIDA:

- 1. Pelycosauria mit allen 4 IO/UFam. (Sphenacodontoidea, Ophiacodonta, Edaphosauria, Caseidae)
- 2. Therapsiden (erster: *Tetraceratops* im ob. Rotliegenden)

Amphibien des deutschen Rotliegenden:

- O Phyllospondyli: *Branchiosaurus* (eine Art Larve von *Onchiodon*?)
- O Microsauria: *Paramicrobrachis*, *Microbrachis*
- O Aistopoda: *Palaeosiren* (seeschlangenähnlich)
- O Temnospondyli: *Pelosaurus*, *Archegosaurus*, *Acanthostoma*, *Onchiodon* (= *Sclerocephalus*?), *Osteophorus*
- O Seymouriomorpha: *Discosauriscus*, evtl. *Sparagmites*
- O Diadectomorpha: *Phanerosaurus* (1m)

Region Lebach: *Actinodon*, *Archegosaurus* (beide krokodilähnlich), *Branchiosaurus*, *Paramicrobrachis*, *Microbrachis*, *Micromelerpeton*, *Sclerocephalus*, *Tersomius*. *Sclerocephalus* mit ungewöhnlich großen Gaumenzähnen, einige cm lang, zum Festhalten der Beute (auch einige rez. Frösche und Salamander weisen Gaumenzähne auf, allerdings viel kleiner)

„Reptilien“ des deutschen Rotliegenden:

- Cotylosauria,
- , O Captorhinomorpha: *Sphenosaurus*
- Protorosauria: *Kadaliosaurus* (eidechsenähnlich)
- Pelycosauria: *Haptodus*, *Edaphosaurus*

Region Lebach: *Bactropetes* (nur 8 cm langer Cotylosaurier!)

oper-oper

(M-)/O-PERM (272 - 253 MA)

(M-)/O-PERM 272,3 +- 0,5 MA bis 252,6 MA

Mittelperm =

GUADALUPIAN: 272,3 +- 0,5 MA bis 259,9 +- 0,4 MA

bestehend aus:

ROADIAN 272,3 +- 0,5 MA bis 268,8 +- 0,5 MA

WORDIAN 268,8 +- 0,5 MA bis 265,1 +- 0,4 MA

CAPITANIAN 265,1 +- 0,4 MA bis 259,9 +- 0,4 MA

Oberperm=

LOPINGIAN: 259,9 +- 0,4 MA bis 252,6 MA

(syn. TATARIAN)

bestehend aus:

WUCHIAPINGIAN 259,9 +- 0,4 MA bis 254,2 +- 0,1 MA

CHANGHSINGIAN 254,2 +- 0,1 MA bis 252,6 MA

Changhsingian (Changshingian) = Dorashamian

Wuchiapingian (Wujiapingian) = Djulfian

Der Begriff „Mittelperm“ ist unklar. Die GSA-Skala von 1999 kennt nur U-Perm (= Cisuralian) und O-Perm (=Ufimian-Kazanian, entspricht Guadalupian, und Tatarian, entspricht Lopingian). Dennoch wird für manche fossile Taxa vor allem in der populärwissenschaftlichen Sekundärliteratur „Mittelperm“ angegeben, wobei dann unklar bleibt, ob damit dann das Guadalupian gemeint ist (oder vielleicht auch die oberen Abschnitte des Cisuralian wie z.B. Kungurian?).

Aussterbeereignis am Ende des Guadalupians:

60 – 62 % der marinen Tierarten

33 – 35 % der marinen Tiergattungen

Der Umstand, dass dieses Aussterbeereignis in vielen Datensätzen mit der Extinktion an der PTG kombiniert wurde, führte zu überhöhten Schätzungen des Ausmaßes der endpermischen Extinktion und zu der irrigen Annahme, das höhere Leben sei am Ende des Perm beinahe erloschen (PNAS 113: E 6325).

Mit dem Aussterben am Ende des Guadalupians beginnt die „Große Modernisierende Transformation“, wie die sich über 60 MA hinziehende Serie von globalen, vulkanisch bedingten Krisen (Magmaprovinzen, Flutbasalt-Eruptionen) hier provisorisch bezeichnet wird. Sie endet mit der TJG sowie einem kleineren Ausläufer im frühen Toarc.

**Näheres zum Konzept der „Großen Modernisierenden Transformation“ (GMT)
→Anschluss an die TJG (Suchcode: gmtr-....)**

Untersuchungen auf breiter Datenbasis (allerdings überwiegend aus China) stellen allerdings das Extinktionsereignis am Ende des Guadalupians infrage (jedenfalls was marine Taxa betrifft, auf die sich diese Studie beschränkt). Und in Bezug auf die PTG stellte sich heraus, dass die Diversität schon in den 80 TA vor der PT-Extinktion zurückging, während die PT-Extinktion selbst über 60 TA anhielt (Nat. 577: 458).

dt.: Zechstein = Thuringium

Saar-Nahe: Thuring = Kreuznachgruppe;

Norddeutschland/Thüringen (von unten nach oben): Basis-Konglomerat, Werra-Folge (mit Kupferschiefer) = Z1, Staßfurt-Folge = Z2; Leine-Folge = Z 3, Aller-Folge = Z 4. Alpin: Bellerophon-Kalke.

Der Kupferschiefer fällt ins mittlere Wuchiapingian, d.h. der Zechstein beginnt erst in der Mitte des Wuchiapingians und damit nach dem Aussterbeereignis im späten Capitanian! Dauer der Ablagerung des Kupferschiefers 20 bis 60 TA. Die Schwarzfärbung und anoxischen Verhältnisse sind direkte Folgen der Transgression (fehlende Konvektion der Wassersäule).

Karoo Assemblage Zonen:

Wordian = *Eodicynodon*

Capitanian = *Tapinocephalus*

Oberstes Capitanian/unterstes Wuchiapingian: *Priesterognathus*

Mittleres Wuchiapingian: *Tropidostoma*

Oberes Wuchiapingian: *Cistecephalus*

Alleroberstes Wuchiapingian und Changhsingian: *Dicynodon*

Allgemein: Im Oberperm und Untertrias rücken die Kontinente zusammen und bilden zum einzigen Mal in der Erdgeschichte einen gewaltigen Superkontinent namens Pangäa; die Faunen der Einzelkontinente vermischen sich, was zu Konkurrenz und verminderter Artenfülle führt (und einen Teil der oberperm. Extinktion erklären könnte); Faunen heute weit entfernt liegender Fundorte sind im O-Perm häufig identisch.

Gradient der Tetrapoden-Diversität im O-Perm (Lopingian)

Im **Lopingian** (vor ca. 260 MA) waren die äquatornahen Gebiete weitgehend von einer lebensfeindlichen Wüste bedeckt, daneben beherbergten sie aber auch eine große Artenvielfalt von Reptilien und Pflanzen. Auch damals waren die Tropen schon wie heute eine Quelle der Artenvielfalt (wie heutzutage): schnellere Entwicklung, Wiege der Biodiversität, aber auch „Museum“: Arten, die anderswo aussterben, können eventuell in den Tropen überleben. Auch die trockenen Wüsten des O-Perm boten Unterschlupf für eine große Artenvielfalt. Das äquatoriale Band hat eine Schlüsselrolle bei der Artenvielfalt.

Diese Erkenntnis beruht auf dem Vergleich der Blecherbach-Biota (Norditalien, Lopingian) mit 13 anderen Lokalitäten/Fundregionen aus dem Lopingian weltweit. Niedere und mittlere Breiten hatten zu jener Zeit die höchste taxonomische Diversität (auf hohem taxonomischen Niveau), zu den Polen nahm die Diversität höherer Taxa ab. Die hohe Diversität in den Tropen beruhte auf Langzeitüberlebenden aus dem frühen Perm (Temnospondyli, Captorhinidae), aber auch auf frühen Vertretern von Linien, die in der Trias bedeutsam wurden (Archosauriformes). Außerdem fanden sich in den Tropen auch Taxa, die gleichzeitig auch in höheren Breiten vorkamen (Therapsiden, Pareiasaurier). Die Tropen des Oberperms dienten sowohl als Wiege wie als Museum der Biodiversität. In hohen Breiten fand sich lediglich eine kleine Anzahl höherer Therapsiden-Taxa, während in den niedrigeren Breiten viele Taxa von Therapsiden, Captorhiniden, Temnospondyli und Archosauriformes gediehen.

In den kühleren Regionen dominierten Dicynodonten in einer von Glossopteriden und Koniferen dominierten Waldlandschaft mit einem Unterwuchs aus Sphenophyten und Farnen. Pareiasauria lebten dagegen in von Koniferen und Ginkgophyten dominierten Waldlandschaften, die sich im warmtemperierten Klima des äquatorialen und subäquatorialen Pangäa entwickelt hatten. Captorhiniden zeigten eine ähnliche Verteilung, bevorzugten aber semiaride und aride Gegenden im tropischen Bereich, wo sie an feuchte Lebensräume gebunden waren und sich wohl von Pteridospermen und Koniferen ernährten.

Was die Floren im Lopingian angeht, dominierte die Gondwana-Flora im Süden und Osten und die euramerikanische im Norden und Westen; gemischte Floren finden sich stellenweise im Äquatorialbereich. Die Insektenfauna korrelierte mit den Florenprovinzen. (Earth-Science Reviews, 2017; 175: 18 DOI: 10.1016/j.earscirev.2017.10.002).

Flora allgemein:

Von der ehemaligen Oberkarbonflora sind nur noch eine kleine *Callipteris*-art, einige Farnsamere und ganz selten auch Calamiten vertreten; während im U-Perm noch Sporenpflanzen dominierten, überwiegen jetzt Nacktsamer (Voltziales: *Ullmannia*, *Pseudovoltzia*, *Quadrocladus* u.a.). *Neocalamites mansfeldicus* (Kupferschiefer) als letzter Calamit Mitteleuropas. Ginkgophyten: *Sphenobaiera*, *Baiera*.

Auf der Südhalbkugel persistiert die Glossopterisflora (bis Trias) mit Samenfarne, *Noeggerathiopsis*, baumförmigen Schachtelhalme der Gatt. *Schizoneura*. In einer geogr. Breite von 80 - 85 Grad, in der heute keine Gefäßpflanzen mehr existieren könnten, wuchsen dichte Glossopteriswälder mit ausgeprägten Jahreszeiten (Jahresringe), jährlich die Farnwedel abwerfend, sowie schnellem Wachstum (Abstand zwischen Jahresringen bis zu 11 mm). Abnahme der Florenprovinzialität gegen Ende des Perms.



Da es im Osten (z.B. China) zu keinen Gebirgsbildungen kam, konnten sich die Steinkohlenwälder mit ihren arboreszenten Lycophyten auch noch im U- und M-Perm halten und sogar weiter ausbreiten; erst gegen Ende des Perms gingen sie auch hier zugrunde. Die Lepidocarpaceae starben daher nach neuen Erkenntnissen erst an der PTG aus (CLEAL/THOMAS 2009).

Umm Irna Formation, Jordanien (Küste des Toten Meeres), Lopingian (wahrscheinlich Changhsingian), damals in den Paläotropen (15 Grad südl. Breite) gelegen, am Küstenrand der West-Tethys; Klima recht feucht, aber ausgeprägte Jahreszeiten:

Hervorragend erhaltene Pflanzenfunde (mit Kutikelerhaltung und daher selbst bei Abwesenheit fertilen Materials bestimmbar) belegen, dass damals (wie heute) die Tropen nicht nur eine Wiege für neue marine Taxa von Tieren, sondern auch für Landpflanzen darstellten, von wo sie sich dann später in höhere Breiten ausbreiteten. Längere Wachstumsphasen, höhere Temperaturen und höhere Niederschläge könnten eine Rolle spielen, dass den Tropen eine wichtige Rolle bei der Entstehung neuer Taxa zukommt.

Erstnachweis von Podocarpaceae (eindeutig aufgrund der Stomata nachweisbar), Corystospermales (mindestens 6 Arten von *Dicroidium*) und Bennettitales (*Nilssoniopteris*, *Pterophyllum*; syndetocheilische Stomata beweisen eindeutig den Bennettiteen-Status). Daneben *Elatocladus* (ad Podocarpaceae oder zu einer anderen modernen Koniferen-Familie) und zamiineane Cycadeen wie *Ctenis* und *Pseudoctenis*, die sehr stark den Formen aus der O-Trias ähneln.

Diese Pflanzen gediehen auf trockeneren Standorten und wurden von dort in die Sedimente eines Flusssystemes eingeschwemmt, das unterschiedliche Florenassoziationen verschiedener Standorte und Ökosysteme umfasste.

Am Ende des Perms gab es vier Florenprovinzen:

- Euramerica (Zentral-Pangäa): heiß, trocken, äquatornah
- Cathysia: feuchte tropische Regenwälder entlang großer Inselketten der Ost-Tethys
- Angara: gemäßigt bis kühl in mittleren bis höheren nördlichen Breiten
- Gondwana: gemäßigt bis kühl in mittleren bis höheren südlichen Breiten

Allerdings gab es auch Mischfloren in tropischen Küstenregionen, was zeigt, dass die Florenprovinzen letztlich nur Anpassungen an unterschiedliche Klimasituationen darstellten. Xeromorphe, trockenheitstolerante Elemente solcher Mischfloren enthalten gelegentlich Taxa, die sich sonst in der Fossilüberlieferung viel später zeigen (also Erstnachweise), weil sie zunächst in trockeneren Arealen gediehen, wo die Überlebenschancen schlecht waren, und normalerweise erst dann in der Fossilüberlieferung nachweisbar werden, wenn sie sich gegenüber Taxa, die feuchtere und daher besser fossil erhaltungsfähige Standorte einnehmen, durchgesetzt haben und dann an diesen feuchteren Standorten auch eine erhöhte Erhaltungschance haben.

Neben den oben genannten „modernen“ Taxa fanden sich in diesen trockeneren Zonen auch typische paläozoische Elemente wie Noeggerathiales, Gigantopteriden (selten), laurasische Perm-Koniferen und vermeintliche Ginkgophyten, während die Sumpfböden von der typischen Cathysia-Flora beherrscht wurden (Florenliste s. im paläobotanischen Anhang). In der Umm Irna Formation treffen somit Pflanzengesellschaften aus verschiedenen Florenregionen aufeinander.

Die Funde weisen auch darauf hin, dass das Aussterben von Landpflanzen an der PTG keineswegs so ausgeprägt war wie bisher angenommen (→ U-Trias) und dass dieses Aussterben selektiv erfolgte: die bis dahin begünstigten Feuchtlandflora in stabilen, mesischen Lebensräumen (wie die Cathysia-Flora mit den Gigantoperiden und die gondwanische Glossopteris-Flora) erloschen im Rahmen des Treibhausklimas nach der PTG/in der frühen Trias. Stressgewohnte und störungsresistentere Habitats des späten Perms beherbergten dagegen die ersten Vertreter sehr anpassungsfähiger (daher stress-adaptierter/-toleranter) Samenpflanzen, die eine bessere Chance hatten, die Krisenzeit nach der PTG und in der U-Trias zu überstehen und sich zu den dominierenden Pflanzen des Mesozoikums zu entwickeln, und dann in der Trias auch die Tropen zu verlassen und in höhere Breiten auszudehnen und schließlich im späten Mesozoikum weltweit verbreitet zu sein (Podocarpaceae stellen auch heute noch die zweitgrößte Familie der Koniferen). *Dicroidium* verließ die Tropen sogar vollständig und wurde zum dominierenden Baum der mittleren und höheren Breiten in der Trias Gondwanas; im Jura zog sich *Dicroidium* allmählich zurück und überlebte am längsten in polaren Refugien von Antarctica (Sci. 362: 1414 + 1340).

BAKTERIEN: Aus einer Flüssigkeits-(Sole-)Inklusion in einem primären (d.h. nicht sekundär veränderten oder rekristallisierten) mind. 250 MA alten Salzkristall aus New Mexiko gelang es, ein salztolerantes sporenbildendes, gram-positives Bakterium (*Bacillus sp.*) zu züchten. Eine rezente Kontamination konnte mit einer Wahrscheinlichkeit von mindestens 10^{-9} ausgeschlossen werden, eine Oberflächenkontamination mit 10^{-11} . Kladistisch ist dieses Bakterium am nächsten mit *B. marismortui* und (etwas weiter) mit *Virgibacillus pantothenicus* verwandt. Alle Indizien sprechen dafür, dass das Bakterium in der hypersalinen Umgebung des O-Perms lebte und bei der Kristallbildung zusammen mit einem Soletropfen in den Kristall eingeschlossen wurde und dort überlebte. Das Überleben wird mit Sporenbildung erklärt, bisher wurden Sporen aber nicht direkt in Salzkristallen nachgewiesen. Im Gegensatz zu bereits früher publizierten Bakteriennachweisen aus rekristallisiertem Salz, feuchtem Salz oder Effloreszenzen – wo ein syngenetische Alter der Bakterien äußerst fraglich ist – gilt diese Studie als erster gut dokumentierter Nachweis für ein geologische Zeiträume umspannendes Überleben von Bakterien, da Kontamination oder ein späteres Eindringen der Bakterien in den Salzkristall praktisch ausgeschlossen wurde. Erst aus oligomiozänem dominikanischen Bernstein (25 – 30 MA) sind die nächstältesten überlebenden Bakterienarten (*Bacillus sphaericus*, s. Oligozän) bekannt, deren Nachweis als plausibel gilt (Nat 407, 897). Das Überleben sporenbildender Bakterien wird mit der dicken protektiven Proteinhülle der Sporen in Verbindung gebracht; das Cytoplasma der Sporen ist teilweise dehydriert und mineralisiert, wodurch Enzyme inaktiviert und die DNS stabilisiert werden. Offen ist, ob die Bakterien in dieser Zeit Biopolymere reparieren können und woher sie die Energie hierfür beziehen. Wenn Bakterien(sporen) so dauerhaft sind, könnten sie sich im Rahmen der Panspermiehypothese auch mit Gesteinsbrocken im Weltraum ausbreiten.

In früheren Experimenten mit fossiler Sole bzw. oberflächensterilisierten Salzkristallen konnten u.a. auch Archaea nachgewiesen werden; da mit zunehmender Salinität des Seewassers die moderat halophilen Bakterien (wie *Bacillus*) durch die stärker salztoleranten Archaea ersetzt werden, ist dies grundsätzlich nachvollziehbar. Sollten aber Archaea wirklich so lange Zeiten überleben, wäre dies noch erstaunlicher als im Falle von *Bacillus*, da Archaea keine Sporen bilden; evtl. werden sie von den sich langsam im Salz bewegenden Flüssigkeitsinklusionen mit organischen Substraten und Nährstoffen versorgt. Alle bisherigen Archaea-Nachweise sind aber nicht so plausibel wie der Nachweis von *Bacillus sp.*, da spätere Kontamination (im geolog. Kontext) oder intraexperimentelle Kontamination nicht mit gleicher Sicherheit ausgeschlossen werden können (Nat. 407, 844). Weiteres s. Präkambrium, 650 MA.

Bakterielle 16S rDNA konnte bereits in Soleinkclusionen in obergotlandischen Salzkristallen (425-415 MA) aus Michigan nachgewiesen werden, allerdings wiesen diese Mikrofrakturen auf. In mikrofrakturfreien Salzkristallen war in der gleichen Studie 16S rDNA von Eubakterien aus der Oberkreide Thailands (96 – 65 MA) nachweisbar sowie in mittelmiozänen (15,8 – 11 MA) Kristallen aus Polen; die miozänen Kristalle enthielten neben eubakteriellen auch haloarchaeale Sequenzen (letztere allerdings nur in mikrofrakturhaltigen Exemplaren). In der Studie wurde sichergestellt, dass die Soleinkclusionen chemisch repräsentativ für die eingeschlossene Originalflüssigkeit sind. Dass es sich bei den nachgewiesenen Sequenzen aus mikrofrakturfreien und mikrofrakturhaltigen Kristallen nicht um rezente Kontaminanten handelt, wird dadurch gestützt, dass keinesfalls von allen Kristallen und Fundstätten überhaupt 16 S rDNA nachweisbar war (von 3 der 6 Fundstellen der Salzkristalle ließen sich keinerlei 16 S rDNA-Sequenzen amplifizieren), und dass keine der gefundenen Sequenzen mit rezenten Sequenzen übereinstimmt. Die Sequenzen ließen sich aber dem Bereich der beta- und gamma-Proteobakterien zuordnen, u.a. aus der Verwandtschaft des beta-Proteobakteriums *Aquabacterium commune* (aus Trinkwasserbiofilmen), gamma-Proteobakterien ähnlich *Acinetobacter*, sowie *Leptothrix*. In alten Salzkristallen werden oft Strukturen gefunden, die an *Leptothrix*-artige eisenoxidierende Bakterien erinnern. Bei den haloarchaealen Sequenzen in den miozänen mikrofrakturierten Salzkristallen aus Polen kann eine rezente Kontamination nicht sicher ausgeschlossen werden. Lebende Zellen konnten in keinem Fall aus den Salzkristallen kultiviert werden; der Grund dafür könnte aber die Kleinheit der Stücke sein; man benötigt relativ große Mengen von Salz, um lebende Zellen in Anreicherungsversuchen gewinnen zu können. Es ist auch unklar, ob die DNS von intakten Mikroorganismen oder lysierten Zellen stammt. Immerhin konnte aber gezeigt werden, dass DNS in Salzsoleeinschlüssen von Salzkristallen über viele Jahrmillionen überdauern kann (Nat. 417, 433).

Später stellte sich allerdings heraus, dass die DNA der „permischen Bakterien“ aus dem Salz Neu-Mexikos fast identisch ist mit einem modernen Bakerientaxon aus dem Toten Meer, was doch für eine Kontamination spricht (Natwiss. Ru. 3/2011, 145).

Daher untersuchte man rezente und jungpleistozäne Flüssigkeitsinkclusionen im Steinsalz im Death Valley und Saline Valley. In frischen Inklusionen dient die einzellige eukaryontische Alge *Dunaliella* als Primärproduzent; sie lässt sich auch aus bis zu 15 Jahre alten Einschlüssen noch gut kultivieren. In bis zu 35000 Jahre alten Salzkristallen aus dem Death Valley und bis zu 150000 Jahre alten Kristallen aus dem Saline Valley waren die *Dunaliella*-Zellen teilweise noch intakt, aber wohl nicht mehr lebend, teils auch schon zerfallen. Prokaryontenzellen wieser kleinere Durchmesser auf als kultivierte rezente Formen (wie in rezenten Hungerkulturen von Prokaryonten), und nur in wenigen Fällen konnten die eingeschlossenen Prokaryonten kultiviert werden (was aber auch darauf beruhen kann, dass es sich um sowieso nicht kultivierbare Stämme handeln könnte). Bei den kultivierbaren Prokaryonten handelt es sich überwiegend um Archaea. Unter den Prokaryonten fanden sich keine Endosporenbildner. Man vermutet, dass die Prokaryonten in den Salzinclusionen zur DNA-Reparatur in der Lage sind (Natwiss. Ru. 3/2011, 145).

land-land oper

SAMENFARNE: starker Rückgang, da trockenere Standorte zunehmend von Nadelbäumen besiedelt werden; noch vertreten: *Sphenopteris* (erlischt), *Callipteris*. Nur kleine, lederblättrige

Pteridospermen. Auftreten der abgeleiteten Pteridospermengruppe **Peltaspermales**; sie erlöschen mit *Lepidopteris* an der TJG. Sofern man allerdings *Autunia* (al. *Callipteris*) bereits zu Peltaspermales zuordnet, sind diese ab Stefan zu führen. Corystospermales ab O-Perm (bis U-Eozän).

CYCADEEN: fragliche Cycadeen-Beblätterung *Taeniopteris*.

BENNETTITALES: Erstnachweis im O-Perm (wahrsch. Changhsingian) Jordaniens

? GNETALES: evtl. Auftreten der **O Gnetales** (?Perm bis rez., Maximum im Tertiär) mit einigen bereits an Angiospermen erinnernden Merkmalen (bei der rez. *Ephedra* konnte die doppelte Befruchtung nachgewiesen werden, die bisher als angiospermenspezifisch galt).

KONIFEREN ieS: Weite Verbreitung und Diversifikation der Voltziaceae (z.B. *Ullmannia*, Beschreibung s. U-Perm); die Voltziaceae sind ab höherem U-Perm dominierend; Rückgang in der Trias. Extreme Heterophyllie. (*Ullmannia*, *Pseudovoltzia*, *Quadrocladus*, *Culmitzschia*).

Etwas unsichere Reste der Fam. **Pinaceae** im Zechstein (ganz sicher ab Keuper); Vorläufer (Fam. „**Protopinaceae**“: U-Trias bis Malm; nicht mehr bei TAYLOR et al. erwähnt) spätestens ab U-Trias. Lt. TAYLOR schon Araucariaceenreste noch im Paläozoikum.

Aus dem obersten Perm von Südchina (Cathaysia-Flora) stammt mit *Szecladia multinervia* eine Konifere mit kleinen, helikal arrangierten Blättern mit 7 – 8 parallelen Blattadern; älteste Konifere mit Blättern mit mehreren Blattadern. Holz und Blattädern erinnern an Podocarpaceae (J. Palaeont. 74, 524). Sichere Porocarpaceae aus dem obersten Perm von Jordanien (älteste rezente Koniferenfamilie!); weitere Podocarpaceae ab U-Trias.

Kladogramm der Koniferen nach rbcL-Gen (Natwiss. 89, 281):

- Equisetophyta
- Pteridophyta (*Angiopteris* + *Ophioglossum*)
 - ab jetzt: SPERMATOPHYTA
 - Gnetopsida
 - Angiospermae
 - Cycadopsida
 - Ginkgoopsida
 - ab jetzt: PINOPSIDA
 - Pinaceae inneres Kladogramm der Pinaceae:
 - *Cedrus*
 - *Abies* + *Tsuga*
 - *Larix*
 - *Picea*
 - Pinus*
 - jetzt Dichotomie:
 - a) Araucariaceae/Phyllocladiaceae/Podocarpaceae
 - inneres Kladogramm:
 - *Araucaria*
 - *Phyllocladus*
 - Podocarpaceae

b) Linie zu den Taxodiaceae/Cupressaceae

innere Kladogramm:

- *Sciadopitys*

- *Taxus*

- *Cephalotaxus*

- *Taxodium* (ad Taxodiaceae)

- *Metasequ.* + *Sequoiadendron*

(ad Taxodiaceae)

ab jetzt: Cupressaceae

- *Widdringtonia*

Callitris

tier-tier oper

COELENTERATA: Aus mittelpermischen Schwammriffen Chinas wurden in letzter Zeit zahlreiche scleractinia-artige Korallen (Scleractiniamorpha) beschrieben (*Houchangocyathus*). Die scleractiniamorphen Korallen verschwanden zwar an der PTG; Überlebende wurden aber vermutlich die Vorfahren der in der M-Trias erscheinenden Scleractinia (Palaeont. 43, 199). Die **Tabulata** überleben mit 5 Gattungen ins Tatarian (= ob. O-Perm), aber nur ins Djulfian (Wuchiap.; 5 Gatt.); aus dem Dorashamian (= Changhsingian) sind lt. Sepk.-Datei keine Genera mehr bekannt. Bei den **Rugosa** überleben dagegen mehrere Gattungen bis ins Dorashamian.

BRACHIOPODA: im O-Perm riesige Brachiopodenriffe (Oldhaminiden, Richthofenien zusammen mit Korallen, Kalkschwämmen, Kalkalgen, Bryozoen), von Westtexas bis New Mexiko reichend, ausgedehnter als das heutige Great Barrier Riff! Die PTG beriff die Brachiopoden sehr stark und beendete ihre Hegemonie in den Weltmeeren.

Die Orthida (ab ob. Tommot) erlöschen an der PTG (noch 12 Gattungen im Perm; Aussterben im Changhsingian); die Strophomenida (ab Tremadoc) überleben mit 5 Gattungen die PTG; diese 5 Gatt. sterben im unteren Induan aus; in der Trias treten aber noch 3 neue Gattungen auf, die letzte erlöscht im Nor (1 x Olenekian; 1 x Carn; 1 x Carn bis Nor). Spiriferida erlöschen erst im ob. Lias (ob. Toarc). Orthotetida innerhalb der Strophomenida erlöschen direkt an der PTG; in den Dolomiten erschien 2 – 3 m oberhalb des Maximums der Extinktion am Ende des Changhsingian allerdings noch eine neue Art (J. Paleont. 85, 57).

HYOLITHEN: erlöschen im oberen Guadalupian = Capitanian, naA im Wuchiapingian; letzte Gattung: *Hyolithes* (unt. Atdabanian bis ob. Perm).

moll-moll oper

MOLLUSCEN:

Bei den **Schnecken** im Laufe des Perms rez. G. *Hydrobia* (lt. MÜLLER; ad Mesogastropoda: Rissoacea; nicht bei Sepk. gelistet); bei den **Muscheln** Fam. Arcidae (mit *Arca?*; Sepk.: ab Oberkreide), Fam. Bakevelliidae, Fam. Pernidae (jeweils ab Perm). Die Myoida erscheinen im obersten Perm, die Myomorphoidea sterben aus. Sci. 325, 726 nennt Arcidae ab 219 MA, übrige vorstehend genannte Familien nicht dort gelistet. **Pectinidae** ab 250 MA (sollen von den Aviculopectinoidea abstammen: J. Pal. 85: 464).

Aussterben der **Rostroconchia** (Nemakit-Daldynian bis O-Perm [ob. Guadalupian = Capitanian], z.B. *Conocardium*; s. U-Kambr.).

Cephalopoden: Bei den **Nautiloidea** überleben die Perm-Trias-Grenze nur die Nautilida i.e.S. (lt. MÜLLER Nautilina und Rutoceratina) sowie die Orthocerida (Michelinoceratina).

Bei den **Ammonoidea** erlöschen die O Bactritoidea (O-Gotl. [naA Arenig] bis Tatar) und Goniatitida (M-Devon bis Changhsingian). Die Prolecanitida (O-Devon bis mittl. U-Trias) überleben sehr knapp (*Episageceras*: unt. Tatar bis ob. Induan; *Protosageceras*: unt. Induan, *Latisageceras*: mittl. U-Trias). Bei den Ceratitida (ab M-Perm/ob. Leonardian), die im O-Perm zunächst noch diversifizierten, überlebte nur eine Gattung (*Xenodiscus*: ob. Guadalupian bis unteres Induan).

Erste **heteromorphe Ammonoidea** im Laufe des Perms (evtl. als Folge speziellen Brutpflegeverhaltens, s. Kreide).

Ammonoidea des O-Perm: im M-Perm erloschen die Prolecanitaceae, aus denen sich im U-Perm die Xenodiscaceae entwickelt hatten, die als einzige Ammonoidea die PTG überschritten (außer der in der mittl. U-Trias nachkommenlos erlöschenden Linie des *Episageceras*). Außerdem erloschen im M-Perm viele OF der Goniatitina: Goniatitaceae, Shumarditaceae, Marathontitaceae, Propanocerataceae, Thalassocerataceae. Im weiteren Verlauf des O-Perm erloschen dann die Bactritina und Cheilocerataceae, an der PTG die Goniatitina mit den beiden letzten Ofam. Cyclobolaceae und Neocerataceae. Lediglich die Medlicottiaceae und Otocerataceae (ab M-Perm) überschritten die PTG wahrscheinlich kurzfristig, die Xenodiscaceae reichen in die U-Trias hinein und werden zur Stammgruppe aller postpermischen Ammonoidea.

Kladistische Untersuchungen der Ammonoidea zwischen M-Perm und U-Trias (Induan) belegen die Monophylie der Ceratitida; allerdings müssten aus kladistischen Gründen eine Reihe triassischer Linien der Ceratitida bereits im obersten Perm entstanden sein; damit würde sich die Extinktionsrate der Ammonoidea auf Gattungsebene an der PTG von 85 % auf 60 % reduzieren (Palaeont. 50, 573).

Dibranchiata (Coleoidea) sind durch Aulacocerida (z.B. *Ausseites*, ?Perm, Trias bis Lias; *Dictyoconites*, O-Perm bis O-Trias) vertreten. Außerdem erschienen im tieferen O-Perm (Guadalupian, machmal auch als M-Perm bezeichnet) die **Phragmoteuthida** (nach Sepk. vom Guadalupian bis zum ob. Kimmeridge, nur vier Gattungen, darunter *Phragmoteuthis*: Guadalupian bis unt. Toarc; *Permoteuthis*: Tatarian; *Belemnoteuthis*: ob. Oxford bis ob. Kimmeridge). Die Phragmoteuthida wurden früher als Familie Belemnoteuthidae bezeichnet, die von MÜLLER bis die O-Kreide geführt wurde.

Sie unterscheiden sich aber durch einen apikalen Winkel von 20 bis 30 Grad und eine geringere Anzahl von Kammern von den Belemniten. Ultrastrukturelle und morphologische Untersuchungen der Schale und Siphuncularwand von *Phragmoteuthis* aus dem Lias ergaben erhebliche Unterschiede gegenüber Belemniten und Aulacoceriden; die Phragmoteuthiden besitzen demnach keine engere Verwandtschaft mit den anderen Coleoiden (Palaeont. 49, 673; 685) und können nicht als „Urbelemniten“ verstanden werden.

Dibranchiata (Innenskelettträger) der Permmeere:

?1. Teuthoidea: ab U-Devon; 10 Fangarme; Tintenbeutel; nach Sepk. erst ab ob. Ladin!

2. Phragmoteuthida (MÜLLER: U-Perm bis O-Kreide; Sepk.: M-Perm bis ob. Kimmeridge):
10 Fangarme, Tintenbeutel, 3-teilige Innenschale.

3. Aulacocerida: Karbon (naA: U-Devon: *Protoaulacoceras* im Hunsrückschiefer) bis Toarc; vermutl. 10 Fangarme; Innenskelett in kalkiger Scheide; evtl. Schwestergruppe der Belemniten.

(Belemnitida sind nach *Eobelemnites* aus dem unt. Namur lt. Sepk.-Datei erst wieder im Carn nachweisbar).

Auch wenn die PTG ein gravierender Einschnitt in der Geschichte der Cephalopoden ist, stellen sich als definitive Opfer auf Ordnungsniveau nur die Bactritoidea und die Goniatitida heraus. Anarcestida (s. Trias), Prolecanitida und Ceratitida überleben knapp.

arth-arth oper

ARTHROPODA:

Bei den **Trilobiten** erreichten die Fam. Proetidae und Phillipsiidae noch das Perm; die Sepk.-Datei weist noch 27 Gatt. im Gesamtperm aus; 4 Gatt. erlöschen im unt. Tatarian (Wuchiapingian) (*Cheiropyge*, *Kathwaia*, *Nipponaspis*, *Paraphillipsia*), 2 Gattungen erreichen das ob. Tatarian = Changhsingian (*Acropyge*, *Pseudophillipsia*). JIN et al. (Sci. 289, 432) erwähnen Trilobiten in ihrer Analyse des PTG-Grenzprofils von Meishan/Südchina, wobei ihre stratigraphische Aufnahme den Zeitraum ab 254 MA umfasst. Trilobiten trugen damit zu den 162 Gattungen und 333 Arten von Tieren, Pflanzen und Einzellern bei, die in dem Grenzprofil insgesamt angetroffen wurden (s.a. Sci. 291, 146: „including the last of the trilobites, disappeared“).

In einem anderen Datensatz (OWENS 2003, Special Papers in Palaeontology: 70, 377) erreichen 5 Gattungen aus 2 Superfamilien das Ende des Perm: *Cheiropyge* aus den Aulacopleuroidea (Fam. Brachymetopidae) sowie *Kathwaia*, *Paraphillipsia*, *Pseudophillipsia* und *Acropyge*, allesamt aus der F Phillipsiidae der Superfamilie Proetoidea. Nur diese beiden Superfamilien erreichten das Perm; von 31 permischen Gattungen erloschen 9 im U-Perm, 15 im M-Perm, 2 im O-Perm (vor der PTG) und 5 am Ende des Perm im Rahmen des PTG-Events. Mehr als die Hälfte der Trilobitengattungen waren aber schon im M-Perm (Spätes Guadalupian, 266 MA) plötzlich erloschen. Nur 7 Gattungen überlebten diese Krise, und von diesen erreichten 5 die PTG. Die letzten Gattungen finden sich an verschiedenen Lokalitäten, u.a. Pakistan, China, Russland, Ungarn, Japan.

Chelicerata: *Hibbertopterus permianus* aus dem O-Perm Russlands (ca. 250 MA) als jüngster bekannter **Eurypteride** (s. U-Perm). Erlöschen der Eurypteriden im Wuchiapingian.

Krebse: in der UKL Malacostraca erscheinen die ersten **Asseln (O Isopoda;** älteste: *Palaeophreatoicus*, Guadalupian; *Protamphisopus*, O-Perm bis Anis) sowie die rez. O **Cumacea** (ab ob. Perm; nur drei marine fossile Gattungen bekannt; rez. > 1000 Arten). Die Asseln sind Meeresbewohner, kommen aber auch im Süß- und Grundwasser und auf dem Festland vor; bei diesen entstehen die luftatmenden Organe aus Taschen in den Exopoditen der Pleopoden. Fossile Asseln bis 13 cm lang (*Palaega*, Anis bis Pliozän). **Wie die Frohkrebse sind also auch die Asseln Krebstiere (der OO Peracarida und UKL Malacostraca), die die Besiedlung des Festlandes schafften!**

Insekten: erste **Zweiflügler (Diptera)**, und zwar zunächst **Fliegen** (*Permotipula patricia*, Australien). Außerdem erste **Fransenflügler (Thysanoptera)**, erste **Skorpionsfliegen (Mecoptera)**, erste **Wanzen (Heteroptera;** erste: *Paraknightia magnifica*; naA Wanzen bereits im U-Perm), wahrsch. erste **Spinnfüßer (Webspinner; O Embioptera;** älteste: *Sheimia*, O-Perm).

Bei den Libellen (Odonoptera) erscheinen im O-Perm Frankreichs (*Epilestes*, *Lodevia*) und Russlands die ersten Protozygoptera (Palaeont. 42).

Die Riesenlibellen (Meganisoptera, ab O-Karbon) überlebten nach neuesten Funden (Montpellier, 2009) bis ins alleroberste Perm, trotz des seit Beginn des Perms sinkenden Sauerstoffgehalts. Noch im obersten Perm bestand eine große Diversität der Meganisoptera mit einem breiten Spektrum an Flügelspannweiten (bis 60 cm).

Man geht davon aus, dass der kräftige Flügelschlag genügend Luft in das Tracheensystem pumpte, dass sie auch mit einem niedrigeren Sauerstoffgehalt (der seit dem O-Karbon von 35 % auf 23 % gesunken war) zurecht kamen. Grundsätzlich gilt, dass die Größe des Tracheensystems (Atemkanäle) der Insekten überproportional mit deren Größe ansteigen, was die maximale Insektengröße limitiert.

27 Insektenordnungen sind aus dem Perm bekannt; 8 von ihnen verschwanden im obersten Perm, 4 gingen stark zurück, erholten sich aber in der Trias; drei erreichten stark reduziert die Trias, starben dann aber in der Trias aus.

Obwohl holometabole Insekten bereits im O-Karbon erschienen waren (Käfer im ob. Westfal von Mazon Creek), deren Lebenszyklus die Möglichkeit bot, als adulte Tiere völlig andere Nischen zu nutzen als als Larven (was ihre große rezente Diversität erklärt!), blieben sie zunächst unbedeutend und wurden von später ausgestorbenen paläozoischen Linien dominiert. Die Radiation der Käfer begann erst 65 MA nach ihrem ersten Nachweis. Erst nach dem Erlöschen alttümlicher Insekten im O-Perm und an der PTG konnten die Holometabolen radiieren. Die Käfer lebten vermutlich auf Samenpflanzen, und ihre moderate frühe Diversifikation im späten Paläozoikum (vor der massiven Ausbreitung der Holometabola im Mesozoikum) korreliert dabei offenbar mit der Ausbreitung und Diversifikation der Samenpflanzen. Letztere kamen dem Erfolg der Holometabola offenbar ebenso zugute wie die PTG. (J. Pal. 93, 931).

echi-echi oper

ECHINODERMATA:

Aussterben der **Blastoidea** (seit U-Ordov.) sowie der **Seelilien**-UKL Camerata und Flexibilia (seit U- bzw. M-Ordov.). Nach der modernen Gliederung der Seelilien (Sepkowski-Datei) erlöschen folgende Ordnungen: Disparida (ab mittl. Tremadoc), Cladida (ab Arenig), Monobathrida (ab Arenig), Taxocrinida (Arenig bis mittl. U-Perm), Sagenocrinida (ab Ashgill; aber erstaunlicherweise bei Sepk. noch eine mesozoische Gattung: *Pentacrinites*: Lias – Dogger).

Die Blastoidea erlöschen bereits im ob. Guadalupian (= Capitanian), also ca. 10 MA vor der PTG; allerdings wird das Capitanian noch von etlichen Gattungen erreicht. Bei den Seelilien erlöschen die Disparida und Monobathrida ebenfalls zu diesem Zeitpunkt; bei den beiden verbleibenden Ordnungen Cladida und Sagenocrinida erlöschen ebenfalls die meisten Gattungen im Capitanian, diese beiden Ordnungen reichen aber mit sehr geringer Diversität noch ins Tatarian hinein.

Auch die **Seeigel** wären an der PTG beinahe ausgestorben: nur 6 Gatt. sind aus dem ganzen Perm bekannt; nur *Miocidaris* überlebte mit 2 Arten die PTG; kladistische Untersuchungen deuten aber darauf, daß noch eine weitere Gatt. überlebt haben müßte, von der die Euechinoidea abstammen.

Im O-Perm (Djhulfian = unt. Tatarian) erlöscht die Seeigel-Ordnung Echinocystitoida (ab Ashgill; nur 2 Gatt. im O-Perm; bis unt. Tatarian = Djhulfian); im oberen Perm (Capitanian) erschien dann die rez. Ordnung **Cidaroida** mit der Gattung *Miocidaris* (Capitanian bis Lias), die die PTG überlebte. Sammelgattung *Cidaris* ab Trias.

Letzter sicherer Nachweis der **Edrioasteroidea** (*Neosorophusella*) im Kungurian (= ob. Rotliegendes) NO-Russlands. Außerdem gibt es noch nicht abgebildetes und formal nicht beschriebenes Material aus dem „oberen Perm“ ebenfalls aus NO-Russland (J. Pal. 83, 990).

fisc-fisc oper

CHONDRICHTHYES: Bei den **Holocephali** erlöscht die erste O Bradyodonti.

Elasmobranchii: im O-Perm erste Synechodontiformes (O-Perm bis Eozän), die bereits zu den **Neoselachii** (Galeomorphii) gehören (Natwiss. 95, 443). Synechodontiformes gelten als basale Galeomorphii.

Insgesamt erlöschen im Perm folgende Ordnungen der Knorpelfische: Orodontida (Famenne bis U-Perm), Petalodontida** (Tournai bis O-Perm); weitere Ordnungen waren schon im O-Karbon ausgestorben. Die Sepk.-Datei weist – außer den rez. Chimaeriformes (ab Vise), den Eugeneodontida (M-Devon bis unterste Trias; BENTON: Eugeneodontiformes*; M-Karbon bis PTG) und Ctenacanthida (ob. Gedinne bis Maastricht; inkl. Hybodontidae) – keine Gruppe von marinen Knorpelfischen aus, die die PTG überlebt. Die nächsten Ordnungen erscheinen erst wieder im Lias (s. dort). Nach neueren Funden Hybodontiformes/Hybodontidae bis U-Miozän (Relikttaxon aus dem Burgidialien von Sri Lanka).

*Eugeneodontiformes (= Edestiden): häufig im Karbon und Perm in Form spiralförmig wachsender Zähne; jede Spirale besteht – wie bei Knorpelfischen üblich – aus einer Zahnreihe; die größten Zähne stehen am Kieferrand und werden benutzt, die neuen Zähne bewegen sich in Richtung auf die Zähne, die sich gerade in der Nutzphase befinden. Abweichend von allen anderen Knorpelfischen bleiben allerdings bei den Edestiden die älteren kleinen Zähne in der Windung sitzen. Die Zahnspirale arbeitet gegen entsprechend scharfe Zähne im Oberkiefer. Das übrige Skelett von Eugeneodontiformes ist lediglich von einem Taxon (*Fadenia*, U-Karbon Schottlands) bekannt (BENTON).

Ein weiterer Vertreter der Eugeneodontiformes ist *Helicoprion* (Perm; Artinskian bis Roadian). Seine Zahnspirale bestand aus drei Umgängen mit etwa 180 Zähnen. Sie war in der Medianebene des Unterkiefers gelegen und sah im Maul zwischen Ober- und Unterkiefer wie eine Kreissäge, aufgehängt an den Labialknorpeln zwischen den Meckelschen Knorpeln. Durch Oszillationen dieser „Kreissäge“ wurden wohl Cephalopoden zersägt und zerrieben. Die Lage und Funktion der Zahnspirale war lange Zeit ungeklärt, bis 3-D-tomographische Untersuchungen Klarheit schafften.

** Petalodontiformes (z.B. *Janassa*, *Balantsea*): *Balantsea* mit Muschelknackergebiss: vier mächtige, gefurchte Zahnreihen in jeder Kieferhälfte, wobei die Zähne zu einem Zahnplaster angeordnet waren. Zusätzlich Panzerplatten in der Mundgegend, die wohl vor Abschürfungen schützten. Kugelförmiger Körper mit kurzem Kopf (BENTON).

Die Diversität (Gattungszahl) der Knorpelfische ging im Perm zurück, besonders zwischen der mittelpermischen Extinktion und der PTG. Im Verlauf der Trias blieb sie dann auf dem Niveau der PTG konstant, während die Knochenfische stark zunahmen.

OSTEICHTHYES:

Actinopterygii: Chondrostei: Weite Verbreitung und Artenreichtum der Palaeoniscen, z.T. diskusfischartige Formen (*Platysomus*, 18 cm); Aussterben der UO Platysomoidei (ab U-Karbon) im O-Perm (fraglich in der Trias). *Palaeoniscus* als kleiner aggressiver Räuber mit vielen starken Zähnen, die immer wieder nachwachsen. Daneben erscheint im O-Perm die Ordnung Saurichthyiformes (O-Perm bis Toarc; im O-Perm *Eosaurichthys*).

Auftreten der **Neopterygii**, zunächst in Form der „**Holostei**“ (Maximum: Keuper bis O-Kreide), rez. durch Schlammfisch *Amia calva* (O **Amiodea** seit O-Perm, Gatt. *Amia* seit Paläozän, *Sinamia* im Malm; lt. Sepkowski-Datei Amiiformes erst ab unterste Trias; nach dem Turon nur noch im Süßwasser vertreten) sowie *Lepisosteus* (O Lepisosteiformes; Knochenhecht, div. Arten, bis 3,5 m lang) vertreten.

Holostei sind Knochenfische mit stabilem Innenskelett. Älteste Gattung: *Acentrophorus* (ab unterstem Zechstein: Kupferschiefer bzw. Djulfian = unt. Tatarian), zur O Semionotoidea (O-Perm bis O-Kreide) gehörig. Holostei und Teleostei werden zu den Neopterygii zusammengefaßt; die erste Division der Holostei (Ginglymodi, O-Perm bis rez.) wird noch heute durch *Lepisosteus* vertreten.

Lepisosteus (ab O-Kreide) wird inzwischen in die O Semionotiformes gestellt, die damit bis rezent zu führen ist. Früheste Vertreter der Semionotiformes: *Acentrophorus* (O-Perm), *Paralepidotus* (Tatarian bis Rhät); alle weiteren Gattungen mesozoisch. Abgesehen von die Lepisosteidae erlöschen die übrigen Semionotiformes in der O-Kreide, die noch von vier Gattungen (exkl. *Lepisosteus*) erreicht wird („*Lepidotus*“: Carn bis Maastricht).

Die „Holostei“ stellen nach modernen Auffassungen kein Monophylum dar, sondern sind paraphyletisch in Bezug auf die Teleostier, also gewissermaßen eine „Entwicklungsstufe“ auf dem Weg zu den echten Teleostiern. Die Amiiformes werden manchmal bereits als „Teleostier i.w.S.“ aufgefasst; sie stehen den echten Teleostiern näher als die Knochenhechte (Lepisosteiformes).

Die permischen Strahlenflosser blieben von beiden Aussterbeereignissen relativ unbeeinträchtigt. In der Trias explodierte die Diversität der Neopterygii unter den Strahlenflossern, die vor allem kleinere Arten hervorbrachten, während ursprüngliche Linien der Strahlenflosser eher große Raubfische waren. Ab der Trias diversifizierten auch Kieferapparat, Gebisse und Flossen der Strahlenflosser, ermöglichten neue Fortbewegungsweisen (wie das Gleiten über die Wasseroberfläche), und erstmals gab es in der Trias dann auch lebend gebärende Knochenfische (Biol. Rev. doi: 10.1111/brv.12161).

Die Neopterygii sind im Vergleich zu den basalen Actinopterygii bzw. Chondrostei gekennzeichnet durch (BENTON 2007):

- Veränderungen im Kieferapparat
- Veränderungen im Hirnschädel
- Schwanzflosse: der Endabschnitt der Wirbelsäule ist in der Schwanzflosse zurückgebildet, Flossenstrahlen oben und unten noch stärker symmetrisch ausgebildet
- Körperschuppen wurden dünner und flexibler, Übergang von der Rhomboidschuppe in eine Cycloidschuppe

Sarcopterygii: Starker Rückgang der Diversität der **Lungenfische** und **Coelacanth**; in der UKL Dipnoi erlischt die O Dipteri (U-Devon bis O-Perm); in der U-Trias erscheint die rez. O Ceratodi.

amph-amph oper

AMPHIBIEN: verstärkte Tendenz zum Wasserleben (nach maximaler Landnahme im U-Perm), wahrsch. durch den Aufstieg der Therapsiden, die die Amphibien aus den Nischen auf dem

Festland vertrieben, die sie sich gerade erst im U-Perm erobert hatten. Starker Rückgang der Gattungszahl; sechs der neun Amphibienfamilien starben im obersten Perm aus; bei den „Lepospondyli“ verschwanden die letzten der paläozoischen Gruppen (Nectridea mit *Diplocaulus*). Insgesamt starker Rückgang der Gattungsdiversität im O-Perm, Erholung in U-Trias und Miozän.

Bei den „**Labyrinthodontiern**“ starb gegen Ende des Zechsteins innerhalb der **Temnospondyli** (bis Lias, ?Malm, Unterkreide Australiens) die OFam. Trimerorhachoidea (O-Perm: *Dvinosaurus*) aus*; die OFam Eryopoidea (ab O-Karbon), Rhinesuchoidea (ab M-Perm; *Rhinesuchus*) und Micropholoidea (ab Stefan) überleben bis zur U-Trias.

* NaA gehören aber die Tupilakosauridae der U-Trias zu den Dvinosauriern als deren letzte Vertreter, s. U-Trias

Temnospondyle Gruppen des höheren O-Perm:

in Russland und China: Archegosauroiden, Dvinosaurier, Eryopoidea, Dissorophoiden

in Südafrika, Südamerika: Rhinesuchiden, Archegosauroiden

in Australien: Stereospondyli

in Westsahara (äquatornah): basale Edopoidea (Reliktfauna)

Die Diversität der Temnospondyli nahm zwischen dem späten U-Perm und dem mittleren Guadalupian ab (Olson's Gap; für diesen Zeitraum findet sich allgemein eine Verarmung der Landvertebratenfaunen); zwischen dem Tatarian und Induan fand dagegen ein rascher Anstieg statt (Pal. 51, 1261).

Neu erscheint die labyrinthodonte O **Plagiosauria** (O-Perm bis Trias-Jura-Grenze) mit *Peltobatrachus* im O-Perm. *Peltobatrachus* (70 cm) war wie Gürteltiere zahnlos und mit Knochenplatten (als Schutz vor Therapsiden) gepanzert.

Bei den Stammamniota erlöschen die Diadectidae (ab O-Karbon), im O-Perm nur noch in China vertreten (*Alveusdectes*, 256 MA), das sie erst im M-Perm erreichen konnten.

rept-rept oper

Reptilomorpha:

Es erlöschen jetzt die **Seymouriamorpha** (ab ob. Westfal, z.B. *Kotlassia*, O-Perm, und *Discosauriscus*, U-Perm bis unt. O-Perm; Stellung zu Reptilomorpha fraglich, s. U-Perm), während die Anthracosaurier ieS. bereits im U-bzw. M-Perm ausgestorben waren.

Die im O-Perm erschienenen Chroniosuchia (***Chroniosuchus***, *Chroniosaurus*, *Jarilinus*, *Uralerpeton*, *Suchonica*) erleben im ob. O-Perm ihre Blütezeit; sie überleben als einzige Gruppe der Reptilomorpha die PTG und sterben in der ob. M-Trias aus (Natwiss. 91, 589). Familie Chroniosuchidae im Tatarian. Nach einer neuen Studie auf der Basis u.a. der Anatomie des Gaumens von *Chroniosaurus* stehen Chroniosuchia an der Basis der Embolomeri, unterhalb des Anthracosauriers *Eoherpeton* (Vise bis Namur) (Palaeont. 53, 1147).

REPTILIEN: Beginn der gigantischen Ausbreitung (erstes Maximum!), gefördert durch das trockenere Klima. Die taxonomische Diversität erreicht allerdings erst in der Trias ihr Maximum (Perm: 7, Trias 17 Ordnungen bei restriktiver Auslegung des Ordnungsbegriffs). Die Reptilgruppen, die im Perm entstanden und die PTG überlebten, starben an der Trias-Jura-Grenze aus, während jene, die in der Trias neu erschienen, im Lias eine erhebliche Radiation erfuhren. Insgesamt verschwanden im obersten Perm 21 von 27 Reptilfamilien.

1. „Anapsida“:

a) Parareptilien: Blütezeit der **Pareiasaurier**, früher zu den Cotylosauriern gezählt, neuerdings als eigene Ordnung erhoben; bis 3 m lang, früher als Schwestergruppe der Schildkröten angenommen; Aussterben an der PTG. Insgesamt handelt es sich bei den Pareiasauriern um die größten der primitiven Reptilien (im O-Perm bis elefantengroß!), massive Pflanzenfresser mit schweren Gliedmaßen. Bei den späteren Formen sind die Beine weit unten am Körper befestigt, so daß sie mehr aufrecht gingen als krochen.

Auftreten der **Procolophoniden** (mittl. O-Perm = Kazanian bis Nor, z.B. *Owenetta*) als Schwestergruppe der Pareiasauria. Die Procolophoniden entstanden im Perm Gondwanas und verbreiteten sich in der Trias kosmopolitisch.

b) Captorhinomorpha: Captorhinidae (ab Gzhelian: *Concordia*) werden oft als im M-Perm erloschen angegeben, sind aber noch im höheren O-Perm der Westsahara nachweisbar (Nat. 434, 886), zusammen mit einer Reliktfauna aus basalen Temnospondyli (Stamm-Edopoidea). Auch im O-Perm (mittl. Tatar) der Karoo-Formation Südafrikas kleine Captorhiniden (*Saurorictus*) neben Therapsiden. Sie erreichen das Wuchiapingian, das 2 MA vor der PTG endet.

Protocaptorhinus im O-Perm Sambias. [Tatarian = ob. O-Perm, schließt sich an das Guadalupian an und umfasst das Wuchiapingian und Changhsingian].

Folgende „Anapsiden“ sind im O-Perm noch vertreten:

Captorhinidae: *Moradisaurus* (West-Sahara; oberstes Perm) (Nat. 434, 886) u.a. (s.o.)

Pareiasaurier (ob. M-Perm bis Tatar, früher als Familie der Diadectomorpha aufgefaßt)

erreichen im O-Perm ihr Maximum: *Bradysaurus* (M-Perm), *Anthodon*, *Embrithosaurus*, *Nanoparia*, *Elginia* (60 cm, Dorne auf dem Kopf in Größe und Vielfalt variierend);

Pareiasaurier waren groß und schwer gebaut mit elefantenartigen massiven Beinen.

Scutosaurus (2,5 m, Beine setzen wie bei Dinosauriern unten am Körper an, um das schwere Gewicht zu tragen; ob. O-Perm Europas; kleines Horn auf der Nase, Dornen am Kiefer; Zähne mit Sägekanten; durch Lücken zwischen den Zähnen konnte mit den Pflanzen aufgenommenes Wasser abfließen; Haut dicht mit knöchernen Auswüchsen besetzt als Schutz gegen Angreifer; langsam, massiger Körper, evtl. semiaquatisch);

Pareiasaurus (2,5 m, M-Perm):

Rückenhaut enthält eingebettete Knochenplatten als Schutz; schwerer, kräftiger Schädel mit dornen- und warzenförmigen Fortsätzen; Pflanzenfresser, massiver Körperbau mit einander überlappenden Hautschuppen. Verbreitung: Südafrika, Europa.

Procolophonidae (O-Perm bis Nor): *Nycteroleter*, *Owenetta*, *Nyctiphruetus*.

Millerettidae (Kazanian bis Tatarian): kleine Insektenfresser, zusätzliches sekundäres Schläfenfenster hinter den Augen (pseudo-diapsid), z.B. *Milleretta* (ob. O-Perm, 60 cm, eidechsenähnlich, Südafrika):

kleiner schneller Insektenfresser; am Hinterschädel gibt es eine konkave Stelle, die auf ein Trommelfell deutet. Aussehen und Lebensweise wohl ähnlich rezenten Eidechsen.

Millerosaurus als aktiver Insektenjäger mit nur 5 cm langem Schädel.

Linie zu den Schildkröten:

Eunotosaurus africanus (10 cm Kopf-Rumpf-Länge) aus dem mittleren Perm (Capitanian) der Karoo-Supergroup (ca. 260 MA) gilt neuerdings als Übergangsform zu den Schildkröten, die ab O-Trias (ca. 220 MA) nachweisbar sind. Er verfügte bereits über einen noch sehr unvollständigen Panzer: ein nicht durchgehendes Rückenschild sowie einen rudimentären Bauchpanzer. Die Rippen waren schon in der für Schildkröten charakteristischen Weise gestaltet (Reduzierung der Zahl der Rumpfwirbel: neun verlängerte Rumpfwirbel und –rippen – gleiche Anzahl wie bei *Odontochelys* und *Proganochelys* im Gegensatz zu 20 bei Stammreptilien wie *Milleretta*, plattenartig verbreiterte, im Querschnitt T-förmige Rippen, paarige Bauchrippen aus nur einem

Element im Gegensatz zu einem medianen und einem lateralen wie bei vielen Reptilien üblich). Die verbreiterten Rückenrippen deuten auf eine frühe Form eines Rückenschilds. Osteologische Hinweise deuten bereits auf eine Verlagerung der Atemmuskulatur zur Ventralseite und das Fehlen der sonst üblichen Interkostalmuskulatur, was ebenfalls dann schon dem Zustand der modernen Schildkröten entsprechen würde.

Gepanzerte Tiere bilden ihren Panzer üblicherweise durch Einlagerung von Hautknochenplatten in die Haut. Davon abweichend und im Tierreich einmalig haben dagegen die Schildkröten Rippen sowie umgeformte Rumpfwirbel in den Schutzpanzer mit aufgenommen – unter Verlust der Zwischenrippenmuskulatur.

In der weiteren Evolution der Schildkröten (also nach *Eunotosaurus*) soll es dann zu folgenden Entwicklungsschritten gekommen sein:

- Einschluss der Schlüsselbeine in den Panzer – gleichzeitig als vorderer Abschluss des Panzers und Verbindung zwischen Bauch- und Rückenpanzer
- Reduzierung der Anzahl der Bauchrippen, Verwachsung der Bauchrippen zum Bauchpanzer
- Neuentwicklung von Knochenpanzerstücken (peripher und zentral) für den Carapax, ab *Proganochelys* nachweisbar

Eunotosaurus wurde zunächst als starkes Indiz für die Abstammung der Schildkröten von Parareptilien interpretiert (Natwiss. Ru. 7/2013, 360). Neue Untersuchungen bestätigten aber, dass *Eunotosaurus* anstelle des zunächst unterstellten anapsiden Zustandes über einen diapsiden Schädel verfügte. CT-Untersuchungen des Schädels bestätigten in der Folgezeit dann unstrittig den diapsiden Zustand. Schildkröten sind somit sekundär anapside Diapsida (Nat. 525: 239)

Die flachen, breiten Rippen von *Eunotosaurus*, aus denen sich später der Panzer entwickelte, könnten dazu gedient haben, die Vorderbeine stabiler zu verankern, um das Graben (unterirdische Schaufelbewegungen) zu erleichtern (Spektr. Wiss. 9/16: 9).

Die 220 MA alte *Odontochelys* (s. O-Trias) verfügte bereits über einen voll entwickelten Bauchpanzer; der Rückenschild ist dagegen noch nicht komplettiert. (Current Biology. May 30, 2013. doi: 10.1016/j.cub.2013.05.003). Inzwischen geht man aber davon aus, dass es bei *Odontochelys* zu einer sekundären Auflösung des Rückenpanzers kam, wie bei wasserlebenden Schildkröten üblich (Natwiss. Ru. 7/2013, 360).

2. Sauropterygomorpha (Meeresreptilien): Erstauftreten; im O-Perm erst eine Familie: Claudiosauridae (basale Sauropterygia) und evtl. Nothosauridae (bis 3 m). Laut Sepk.-Datei Nothosauria erst ab U-Trias (Olenekian bis ob. Carn).

Die auf das O-Perm (Lopingian) beschränkten Claudiosaurier stellen basale Sauropterygia dar, evtl. Übergang von den Eosuchiern zu den Nothosauriern; nur 1 Gatt. (*Claudiosaurus*), die halb auf dem Land und halb im Wasser lebte, teilweise wohl ozeanisch; 60 cm, echsenähnlich, langer Hals, knorpelreiches Skelett, was dafür spricht, daß sich das Tier auf den Auftrieb im Wasser verließ; Lebensweise wahrscheinlich ähnlich der rez. Galapagos-Meeresechse.

3. Diapsida ieS., frühe Diapsiden

Die Diversität der Diapsiden (im Karbon nur durch 2 Taxa der Araeoscelida vertreten: *Petrolacosaurus*, *Spinoaequalis*) blieb auch im U-Perm noch niedrig, im O-Perm begann dann ihre Radiation und der Aufstieg der Diapsida:

a) **O Araeoscelida** (die frühesten Diapsiden, wichtigste Stammgruppe der Diapsiden) sind noch immer vertreten und erreichen im O-Perm ihr Maximum; früher stellte man auch den Gleitflieger *Weigeltisaurus* (Kupferschiefer) hierzu. Nach COX starben die Araeoscelida dagegen bereits im M-Perm aus. Abgrenzung zu Eosuchiern sehr variabel gehandhabt, dadurch divergierende Angaben.

b) **O Eosuchia (ex Araeoscelida)** (O-Perm bis U/M-Trias): aus ihnen entwickeln sich einerseits die Eolacertilia, andererseits die Proterosuchier, aus denen die „Thecodontier“ hervorgehen. Neuerdings werden die Eosuchia auch als eigene UKL aufgefaßt, und zwar als Stammform der

- Eolacertilia/Lepidosauria
- “Thecodontia”/Archosauria
- (wahrsch.) Synaptosauria (Sauropterygomorpha);

manche Autoren geben die Eosuchia bereits ab O-Karbon (mit *Petrolacosaurus* und somit den Araeosceliden als ersten Vertretern) an, die von ihnen abstammenden **Eolacertilia** (als unmittelbare Vorfahren der Echsen und Schlangen und als erste Vertreter der Squamata) ab U-Perm. Die Paliguaniden unter den Eosuchia ähneln sehr stark rez. Echsen und leiten evtl. zu den Squamata über. Die Eosuchia erreichen ihr Maximum im O-Perm (z.B. *Tangasaurus*, *Thadeosaurus*, 60 cm; *Hovasaurus*, 50 cm). Nach neueren Angaben wird *Hovasaurus* zu den Younginiformes gestellt.

c) **Younginiformes**: terrestrische und aquatische Diapsiden des O-Perm und der U-Trias, z.B. *Youngina* (40 cm lang, eidechsenähnlich, insektivor/karnivor, Schädel ähnlich *Petrolacosaurus*, aber mit größerem Schläfenfenster; kurzer Hals, recht lange Beine; terrestrisch). Aquatische Younginiformes entwickelten paddelartige Extremitäten und abgeflachte Schwimmschwänze.

Auftreten von ersten Gleitfliegern (Verfolgung von Insekten?); ältester: *Weigeltisaurus* (Kupferschiefer): Baumkletterer, passiver Gleiter; **ältestes passiv gleitendes Wirbeltier**, ähnlich dem rez. Flugdrachen *Draco* SO-Asiens.

Coelurosauravus (40 cm, z.B. Südharz, Nordhessen; Kupferschiefer) und *Daedalosaurus* aus dem O-Perm Madagaskars (der inzwischen auch zu *Coelusauravus* gestellt wurde) aus der Gruppe der frühen Diapsiden sind weitere Gleitflieger. *C.* hatte einen einzigartigen Flugapparat mit Flügeln, die fächerartig von knöchernen Federn aufgespannt wurden, die röhrenartig aus der Haut heraus wuchsen und nicht im Skelett verankert waren. Die langen, hohlen Knochen, die diese Flügel unterstützten, wurden direkt in der Haut gebildet. Langer Schwanz zur Stabilisierung. Der Flugapparat integrierte weder die Vorderextremität noch den Brustkasten oder andere innere Elemente. Insgesamt flugdrachenähnlich (der Flugdrachen kann bei einem Höhenverlust von 2 m 60 m weit fliegen), Spannweite 30 cm, Skelett und Schädel sehr leicht gebaut, am Hinterkopf knöcherner Kragen zur Verbesserung der Aerodynamik. Kein aktiver Schlagflug (im Gegensatz zu den späteren Flugsauriern); insektenjagend. Konkurrierten mit den riesigen beutegreifenden Insekten (Meganisoptera) bei der Jagd nach Insekten.

Systematische Stellung unsicher, evtl. eigene O **Coelurosauravida**, O-Perm/U-Trias (COX), Stellung in der Nähe der Eosuchia und Thalattosauridae bei den basalen Diapsiden. Nach PALMER 1999 Fam. **Weigeltisauridae** (unt. O-Perm bis U-Trias, also Ufimian bis Skyth; Europa, Nordamerika, Afrika).

(Weitere gleitfliegende echsenähnliche Reptilien – allerdings anderer taxonomischer Zuordnung – sind aus dem oberen Keuper bekannt: *Kuehneosaurus* aus England und *Icarosaurus* aus New York [basale Lepidosauromorpha: Kuehneosauria] und *Xianglong* aus der Yixian-Formation [Lepidosauria: Acrodonta], rezent beim Flugdrachen *Draco* (Familie Agamidae); der Gleitflug entstand also mehrfach konvergent).

4. Diapsiden ieS., Lepidosauria/Lepidosauromorpha: sicher ab O-Perm

a) Eolacertilia ab U-Perm bzw. (naA) O-Perm, als eigene O oder UO der O Squamata innerhalb der UKL Lepidosauria aufgefaßt. Laut COX Lacertilia bereits im O-Perm Südafrikas (als kleine Insektenfresser).

Inzwischen wird *Palaeagama* (ad Eosuchia) als möglicher Stamm-Lepidosauromorpha gesehen (ob. O-Perm Südafrikas) (Sci. Rep. 10: 2273).

5. Diapsiden ieS., Archosauromorpha und Archosauria (InfraKL.) (ab O-Perm)

a) Archosauromorpha: O-Perm bis O-Trias; landlebend, lange Beine setzten weiter unten am Körper an als bei den meisten anderen Reptilien; Verbesserungen der Gliedmaßen. Älteste IO: **Protorosauria** (M-Perm bis O-Trias), fleischfressend. Vorfahren der „Thecodontia“; die Protorosauria werden mit den Prolacertidae (Skyth bis Carn) zu den **Prolacertifomes** vereinigt; sie stellen die älteste Gruppe der Archosauromorpha (BENTON S. 151).

Protorosaurus (O-, naA schon M-Perm; 2 m), echsenähnlich, schneller Läufer mit langen, tief unten ansitzenden Beinen, weitgehend Insektenfresser. Hals aus stark verlängerten Wirbeln. Von MÜLLER noch zu den Araeoscelida gestellt. Auch im Kupferschiefer Deutschlands vertreten. Schlank, langhalsig.
Erster Vertreter der Archosauromorpha (BENTON 2007); ad Prolacertifomes: Protorosauria.

In der Trias folgen die IO Rhynchosauria sowie innerhalb der IO Protorosauria die Fam. Tanystropheidae.

Kladogramm (Wikipedia):

(Außengruppe: Lepidosauromorpha und Choristodera, nicht aufgelöst)

ARCHOSAUIROMORPHA:

--- *Aenigmastropheus* (Lopingian Tansanias)

--- *Protorosaurus* (Lopingian Deutschlands, z.B. Kupferschiefer)

--- Tanystropheidae (Trias)

AB JETZT: CROCOPODA:

--- Allokososauria (*Pamelaria*, *Malerisaurus*, *Azendohsaurus*, *Trilophosaurus*) (M- bis O-Trias) (= Trilophosauridae + Azendohsauridae)

--- Rhynchosauria (Olenekian bis Nor)

--- *Boreoprincea* (ad Prolacertifomes)

--- Prolacertidae (*Prolacerta* = U-Trias)

--- *Tasmaniosaurus* (U-Trias Tasmaniens)

Ab jetzt: ARCHOSAUIRIFORMES

In der Familie Azendohsauridae im Anis Indiens der 3-4 m lange *Shringasaurus*, der ähnlich Ceratopsiden der Oberkreide zwei Stirnhörner aufwies. Azendohsauridae: lange Hälsen, kleine Köpfe, 1,5 bis > 4 m, M-Trias bis O-Trias (ca. 215 MA). Mit den Trilophosauridae zusammen (und evtl. *Pamelaria* als separatem Taxon außerhalb der beiden Familien) bilden sie die Allokotosauria

b) Archosauria/Archosauriformes: erscheinen im O-Perm zunächst mit den „Thecodontia“ und Proterosuchia, wobei die Proterosuchia (ob. O-Perm bis O-Trias) als Stammgruppe der „Thecodontia“ (ob. O-Perm bis O-Trias; im O-Perm zunächst nur mit einer Familie vertreten) gelten.

Proterosuchia: Maximum in der U-Trias; aus ihnen gehen im Laufe der U-Trias die Pseudosuchia als Vorfahren der Krokodile, evtl. auch der Dino- und Pterosauria hervor. *Proterosuchus* und *Rutiodon* waren recht große krokodilähnliche wasserlebende Fleischfresser. Familie **Proterosuchidae:** Tatarian bis Anis, kosmopolitisch, einzige Archosauriformes des Perm. An der PTG übernahmen sie von den erloschenen Gorgonopsia die Rolle als Top-Räuber. Als wechselwarme Tiere kamen sie möglicherweise besser mit der Hitze an der PTG klar als die möglicherweise homoiothermen Gorgonopsia; als wechselwarme Tiere hätten sie auch einen deutlich niedrigen Energie-, d.h. Nahrungsbedarf gehabt und wären unter der Krisensituation der PTG dann schon aus diesem Grund homoiothermen Tieren übergeben.

Von den Vertretern der Proterosuchidae lebte *Archosaurus* im Changhsingian (Polen, Russland), alle anderen Gattungen wie *Proterosuchus* in der U-Trias.

„**Thecodontia**“: ob. O-Perm bis O-Trias, im obersten Perm eine Familie (Proterosuchidae). Stammgruppe sind die Proterosuchia (s.o.). Ob man die „Thecodontia“ schon ab O-Perm gelten läßt, hängt davon ab, ob man die Proterosuchia den „Thecodontiern“ zuordnet oder als eigene Ordnung auffaßt. Die „Thecodontia“ stellen kein Monophylum dar; sie umfassen die frühen Archosauriformes, also die Archosauriformes ex Krokodile, Pterosaurier und Dinosaurier. Als „Thecodontia“ werden somit Archosauria der Trias (bereits *echte* Archosauria, keine Archosauromorpha!) zusammengefasst, die außerhalb der Kronengruppe der Archosauria stehen.

(Thecodontia = Wurzelzähler, d.h. die Zähne saßen in einer Alveole, ohne mit dem Knochen verwachsen zu sein; Zähne durch Faserbündel an der Wurzelhaut befestigt = thekodont; gilt auch für alle Nachfahren der Thecodontia einschl. Flugsaurier)

Im Jahr 2015 wurde ein umfassender integrativer Ansatz zur frühen Evolution der Archosauromorpha/Archosauriformes vorgestellt, der sowohl Ichno- wie Körperfossilien berücksichtigte (PLoS One; DOI: 10.1371/journal.pone.0128449).

Während nur wenige Körperfossilien aus dem O-Perm verfügbar sind, erlauben die viel häufigeren Ichnofossilien weitergehendere Aussagen. So kam es bereits im obersten Perm zu einer Radiation der Archosauriformes; und *Eorasaurus* (spätes Capitanian oder frühes Wuchiapingian) als möglicher ältester Nachweis der Archosauriformes belegt, dass verschiedene Linien der Archosauromorpha und Archosauriformes, die erst in der Trias skelettal nachweisbar sind, auf Geisterlinien aus dem oberen Perm zurückgehen. Ichnofossilien aus den Südalpen belegen eine überraschende Diversität morphologisch unterschiedlicher Archosauriformes um die PTG herum

in Zentral-Pangäa. Schon im O-Perm durchliefen Archosauriformes eine erhebliche taxonomische Diversifikation. Schon kurz nach ihrem Auftreten waren sie auch in niedrigen Breiten Pangäas verbreitet.

Die Größe der Spurenfossilien weist allerdings darauf hin, dass sich die Körpergröße der Archosauromorpha/-formes zwischen O-Perm und U-Trias nicht stark veränderte. *Archosaurus* und *Proterosuchus* waren etwa 3 – 3,5 m lang, *Protorosaurus* (einziger komplett erhaltener permischer Archosauromorpha!) erreichte 1,5 – 2 m. Die Körpergröße der Urheber der Chirotherien-artigen Spuren des O-Perms der Südalpen lag bei etwa 2 m.

Erst in der M-Trias nahm die durchschnittliche Körpergröße nicht-dinosauromorpher Archosauriformes zu, zwischen O-Perm und U-Trias stagnierte sie dagegen. Im Olenekian Polens finden sich allerdings Spuren von 5 – 7 m langen Archosauriformes (Wiory Formation) – der älteste Hinweis auf riesige Archosauriformes. Die Spanne der Körpergröße der Archosauriformes nahm in der U-Trias im Vergleich zum O-Perm also durchaus zu (also sowohl untere wie obere Grenze), während Median und Durchschnitt konstant blieben. Die Maximalgröße der Archosauriformes verdoppelte sich allerdings innerhalb von 10 MA nach der PTG.

Archosauromorpha umfassen alle Kronendiapsiden, die näher mit Archosauriern als mit Lepidosauriern verwandt sind; nach Körperfossilien erfolgten die frühesten Divergenzen innerhalb dieser Gruppe vor 255,7 – 259,9 MA im mittleren bis späten Wuchiapingian.

Bisher sind nur vier Archosauromorpha-Taxa aus dem Perm formal benannt:

- *Eorasaurus olsoni* (spätes Capitanian – Wuchiapingian, Russland) – möglicher Archosauriformer, aufgrund des sehr fragmentarischen Materials ist dies aber nicht gesichert, evtl. auch Affinitäten zu den Tanystropheiden
- *Protorosaurus speneri* (mittl. Wuchiapingian, Deutschland und England)
- *Aenigmastropheus* (mittl.- oberes Wuchiapingian, Tansania)
- *Archosaurus rossicus* (Changhsingian, Russland) – einziger gesicherter Archosauriformer des Perms, sehr ähnlich Proterosuchidae der U-Trias

Man vermutet, dass Tanystropheiden, Rhynchosaurier und evtl. auch Choristodera aufgrund phylogenetischer Erwägungen auch schon bis ins Perm zurückreichen.

Nach der PTG nimmt die geographische Verbreitung der Archosauromorpha zu, und sie werden viel häufiger. Eine erste größere Radiation erfolgte in der späten U-Trias oder frühen M-Trias. Da sich aber im spätesten Olenekian bereits die weit abgeleiteten Poposauroida (als älteste Archosauria!) finden, müssen viele anderen Linien der Archosauromorpha und Archosauriformes ebenfalls zu jener Zeit bereits als Geisterlinien existiert haben – wie Proterochampsidae, Doswellidae, Euparkeriidae, Phytosauria, Ornithosuchidae, Gracilisuchidae, Aetosauria und Avemetatarsalia.

Archosauromorpha außerhalb der Archosauriformes sind in der U-Trias bereits zahlreich und umfassen Rhynchosaurier (*Noteosuchus*) sowie „Prolacertiformes/Protorosauria“ und wohl auch Trilophosauriden. Non-archosauriforme Archosauromorpha finden sich in der U-Trias bereits weltweit.

Bei den Archosauriformes finden sich in der U-Trias vor allem Proterosuchidae im Induan und unteren Olenekian von Südafrika sowie etwa gleich alten Schichten von China, aber auch in der U-Trias von Russland und Indien.

Erythrosuchidae erscheinen erstmals im Olenekian Russlands und Südafrikas. Hinzu treten Archosauriformes unklarer phylogenetischer Position aus verschiedenen Kontinenten.

Archosaurier finden sich in der U-Trias lediglich im obersten Olenekian von Deutschland und Russland (Poposauroida) (*Ctenosauriscus*, *Vytshegdosuchus*) und im Grenzbereich zum Anisian auch in China.

(ergänzt):

Poposauroida: Olenekian bis Rhät, ad Raurisuchia; ad Pseudosuchia / Paracrocodylomorpha; sie umfassen *Qianosuchus* (Anis) als basalstes Taxon sowie die Familien Ctenosauriscidae (*Arizonasaurus*, *Xilousuchus*), Poposauridae (*Poposaurus*), Lotosauridae (*Lotosaurus*) und Shuvosauridae (*Sillosuchus*, *Effigia*, *Shuvosaurus*). *Xilousuchus* im Olenekian, alle anderen Gattungen in M-Trias oder O-Trias (Shuvosauridae nur O-Trias, bis Rhät).

Die Gruppe enthält Taxa mit unterschiedlichen ökologischen Adaptationen, darunter kurzarmige Bipede (*Poposaurus*, Shuvosauridae), andere gingen auf allen Vieren und hatten ein Rückensegel ähnlich Pelycosauriern oder Spinosauriden (Lotosauridae, Ctenosauriscidae). Manche Taxa (*Lotosaurus*, Shuvosauridae) waren unbezahnt und vermutlich Herbivoren mit einem Schnabel; die basaleren Taxa (*Qianosuchus*, Ctenosauriscidae, *Poposaurus*) waren dagegen Beutegreifer mit scharfen Zähnen.

Poposauroida gehören zu den ältesten Archosauriern, gehören aber gleichzeitig zu den am längsten überlebenden Pseudosuchia (außerhalb der Crocodylomorpha); *Effigia* lebte kurz vor der TJG. Bestimmte Synapomorphien in Schnauze und Becken vereinigen die Poposauroida zu einem Monophylum, trotz ihrer ökologischen Unterschiede (Wikip.).

Frühe Archosauromorpha bevorzugten festländische Feuchtbiotope (z.B. Flussregionen) bei breiter klimatologischer Toleranz. *Protochirotherium*-artige Spuren aus dem O-Perm deuten außerdem darauf, dass einige Archosauriformes schon vor der PTG eine Körperhaltung mit aufrechter Beininstellung entwickelten (Spuren vom Chirotherium-Typ sind im Perm bisher aber noch nicht nachgewiesen). Diese Beinhaltung gilt als eine Schlüsselinnovation in der frühen Evolution der Archosauriformes und ermöglichte schnelles Laufen bei geringerem Energiebedarf als bei der urtümlichen abgespreizten Beinhaltung. Entgegen bisheriger Annahmen (und in Analogie zu Therapsiden) entstand die aufrechte Beinhaltung also nicht als Folge der PTG, sondern war schon zuvor in Linien von Archosauriformes und Therapsiden etabliert; eine massive Radiation der aufrecht gehenden Linien erfolgte allerdings tatsächlich erst nach der PTG.

KLADOGRAMM:

--- **Lepidosauromorpha** (ab oberstes Changhsingian)

Ab jetzt: ARCHOSAUROMORPHA

--- (*Aenigmastropheus* obWUCH. + *Protorosaurus* obWUCH) +
(*Tanystropheus* ANIS-CARN + *Macrocnemus* ANIS-LADIN)

--- *Trilophosaurus* NOR

--- *Noteosuchus* IND + *Mesosuchus* ANIS + *Howesia* ANIS

--- *Prolacerta* IND

Ab jetzt: ARCHOSAURIFORMES

--- *Archosaurus* CHANG + *Proterosuchus* IND

--- *Eorasaurus* u/oWUCH + *Erythrosuchus* ANIS

I--- *Euparkeria* ANIS

- I--- Proterochampsidae LADIN-NOR
- I--- Doswellidae LADIN-CARN
- Phytosauria CARN-TJG
- Ab jetzt: ARCHOSAURIA
- Avemetatarsalia ab ANIS (Linie zu Dinosauriern)
- Ornithosuchidae CARN-NOR
- Aetosauria CARN-TJG
- Gracilisuchidae ANIS-CARN
- *Arizonasuchus* ANIS
- Popsauroida (OLE-TJG) + Loricata (ab LADIN) .
- Loricata = Linie zu den Krokodilen

Fett = Taxa aus dem O-Perm; unterstrichen: resert vertreten

syna-syna oper

SYNAPSIDA:

„**Pelycosauria**“: im Laufe des Rotliegenden entwickelten sich aus den Sphenacodontoidea die Therapsiden (ältester: *Tetraceratops*, höheres U-Perm); die **Pelycosauria** wurden im Laufe des O-Perm allmählich von den Therapsiden verdrängt und starben allesamt im Laufe des O-Perm aus; den letzten sicheren Nachweis stellen Varanopidae der UF Mycterosaurinae aus dem unt. Capitanian (*Pristerognathus*-Zone) Südafrikas. Sehr fraglich noch in der U-Trias von Uruguay (J. Palaeont. 77, 389; nur disartikulierte Wirbel, die auch von diapsiden Reptilien stammen könnten: Natwiss. 98, 1027).

Im M-Perm noch UO Ophiacodontia mit *Varanosaurus*, UO Edaphosauria mit *Edaphosaurus*; Caseidae, im mittl. Tatar Südamerikas noch der Varanopseide *Elliotsmithia*, wobei dieser Fund in einer Arbeit über die letzten Pelycosaurier (Natwiss. 98, 1027) aber nicht erwähnt wird (wohl aber ältere *Elliotsmithia* aus Südafrika).

Aussterben der Pelycosaurier nach Natwiss. 98, 1027:

Eothyrididae (ab Karbon-Perm-Grenze) an der Artinskian – Kungurian – Grenze
 Ophiacodontidae (ab Moscovian) im untersten Kungurian (naA in derselben Arbeit wird aber *Archaeothyris hamiltoni* aus dem Gzhelien als ältester Pelycosaurier genannt!)
 Edaphosauridae (ab unterstem Gzhelien) im Kungurian
 Sphenacodontidae (ab oberstes Gzhelien) an der Kungurian – Roadian - Grenze
 (= Cisuralian – Guadalupian – Grenze = U-Perm/M-Perm-Grenze)

Grenze U-Perm / M-Perm

Caseidae (ab unterstes Asselian) an der Wordian-Capitanian-Grenze (= mittl. Guadalupian = mittl. M-Perm)

Varanopidae (ab Gzhelien) im unt. Capitanian = ob. M-Perm (sehr fraglich in der U-Trias)

Tetraceratops als ältester Therapside trat im Kungurian auf (= oberstes U-Perm), andere Therapsiden sind ab Roadian/Wordian-Grenze (= unt. M-Perm) nachweisbar.

Das lange Überleben der Varanopidae wird damit erklärt, dass es sich um kleine Carnivoren handelte – die kleinsten Carnivoren der kontinentalen Faunen des späten Mittelperms. Diese Nische erlaubte ihnen eine fast kosmopolitische Verbreitung im M-Perm – zeitlich zwischen der Radiation der basalen Synapsiden im U-Perm und der spektakulären Diversifikation der Therapsiden im O-Perm und der U-Trias. Die Varanopidae sind damit die einzigen Pelycosaurier, die sowohl auf der Nord- wie auf der Südhalbkugel mit Therapsiden koexistieren konnten. Nur die captorhiniden Reptilien waren in diesem Zeitraum noch erfolgreicher – und überlebten sogar bis zum Wuchiapingian.

Der ökologische Erfolg der mycterosaurinen Varanopidae, der ihnen als einzige Pelycosaurier-Gruppe eine Koexistenz in therapsiden-dominierten Faunen mit mittelgroßen bis großen Therapsiden erlaubte, bestand offenbar darin, dass sie die Nische der kleinen Carnivoren in einer Weise ausfüllten, wie es rezente Warane heutzutage tun (daher auch der Familienname).

Rätselhaft ist ihr fehlender Nachweis nach dem unteren Capitanian. Sie überlebten den „Dinocephalian extinction event“, erloschen aber scheinbar noch im oberen M-Perm. Entweder unterlagen sie der Konkurrenz durch kleine Eutherocephalia, die ähnliche Größen wie die Mycterosaurinae erreichten und während der *Pristerognathus*-Zone (also in dem Zeitraum, in dem die letzten Varanopidae nachweisbar sind) zu diversifizieren begannen, oder es handelt sich nur um einen Artefakt, weil der Zeitraum zwischen M-Perm und den Schichten in der Nähe der PTG in der Karoo-Region schlecht erforscht ist (Natwiss. 98, 1027).

Merkmale, in denen sich die Therapsiden von den Pelycosauria unterscheiden:

- vergrößertes Schläfenfenster
- Verlust des Supratemporale
- tief eingezogene Linia reflexa am Angulare
- nach vorn gerichtetes Kiefergelenk
- Reduktion der Gaumenbezahnung
- Veränderungen im Schulter- und Beckengürtel und Skelett der Hinterbeine (BENTON)

Bereits *Tetraceratops* (Kungurian) weist ein vergrößertes Schläfenfenster und eine Reduktion der Gaumenzähne auf.

Die **Therapsiden** erreichen im O-Perm ihr Maximum an Gattungsdiversität; sie waren schon im unt. O-Perm mit allen 6 OF. bzw. UO präsent. Während Pelycosaurier ab 315 MA nachweisbar sind, traten Therapsiden vor ca. 275 MA oder kurz danach in der Fossilüberlieferung auf, sollen sich aber schon im O-Karbon von den Sphenacodontidae unter den Pelycosauriern getrennt haben. Der Erfolg der Therapsiden mag damit zusammenhängen, dass die funktionelle Diversität ihrer Vordergliedmaßen und des Schultergürtels (erkennbar an der Zunahme der Diversität der Form des Humerus vor allem am proximalen und – weniger ausgeprägt – distalen Ende) zwischen 265 MA und der PTG erheblich zunahm, verbunden mit einer Vereinfachung der Humerus-Anatomie vor allem im Bereich des Humerus-Kopfes und des Schultergelenks. Die durch die Vereinfachung gewonnene Labilität (und damit Plastizität) des Humerus bildete dann die Grundlage für Innovationen und die ökomorphologische Diversifizierung der Therapsiden, später aber auch der Säugetiere. Durch die Vereinfachung und Reorganisation des Humerus und Schultergürtels

konnten Grenzen der Vorderarm-Beweglichkeit aufgehoben werden. Die komplexe und mechanisch anspruchsvolle Gangweise der Pelycosaurier limitierte offenbar deren Möglichkeit, ihre Vorderarm-Morphologie zu variieren, und begrenzte damit ihr Potenzial im Öko- und Morphospace. Auch die Schultergürtelanatomie unterscheidet sich daher zwischen Pelycosauriern und Therapsiden. Die erhöhte funktionelle Diversität der Vorderextremität stellt ein wichtiges Element der Evolution der Säugetiere, und ihre Grundlagen reichen bis ins M-Perm zurück (PNAS 116: 6903).

Die ältesten Therapsiden Laurasiens stammen aus dem Ocher Complex Russlands sowie der Xidagou Formation Chinas; in Gondwana dagegen aus der *Eodicynodon* Assemblage Zone der Beaufort Gruppe Südafrikas (Karoo). Letztere zeigt bereits eine große Diversität an Therapsiden: Dinocephalia (als karnivore Anteosauridae und herbivore Tapinocephalidae), Anomodonten (einschl. Dicynodonten), Gorgonopsia und die ältesten Therocephalia (*Glanosuchus*, *Ictidosaurus*). Damit sind in dieser Therapsidenfauna bereits fünf der sechs Hauptlinien der Therapsiden vertreten (Pal. 51, Nr. 4).

Der Übergang von den Pelycosauriern zu den Therapsiden ging einher mit grundlegenden Änderungen der Struktur der Ökosysteme und Nahrungsketten. Dominierten in den frühen terrestrischen Ökosystemen insektivore und karnivore Tetrapoden (neben wenigen Herbivoren), so zeigten die Ökosysteme des O-Perms erstmals die moderne Struktur der Nahrungsketten: eine große Anzahl von Herbivoren bildet die Nahrungsbasis für eine relativ kleine Zahl von Top-Beutegreifern. Die heterodonte Bezahnung und weitere Anpassungen in Hinblick auf die Nahrungsaufnahme erleichterten den Therapsiden die Nutzung unterschiedlichster ökologischer Nischen, von grabenden Formen bis zu ersten Baumbewohnern (Sci. 331, 1525).

a) **Anomodontia (herbivor!)** stellten mit ca. 130 Arten die diverseste Gruppe innerhalb der permotriassischen Therapsidenlinien. Sie bestehen aus den paraphyletischen basalen Anomodonten (11 Arten) und den weiter abgeleiteten monophyletischen Dicynodontia. Basale Anomodonten sind aus dem M- bis O-Perm aus China, Russland, Südafrika und Südamerika bekannt, Dicynodontia von allen Kontinenten. Letztere weisen anstelle der randlichen Bezahnung einen Hornschnabel und eine veränderte Kaumuskulatur (dadurch veränderte Kieferbewegungen) auf – was ihnen den großen Erfolg als Herbivore ermöglichte. Die Anomodonten umfassen ein breites morphologisches Spektrum – von kleinen grabenden Taxa (wühlmausartig) über große äsende und „grasende“ Formen bis hin zu semiaquatischen und einer baumbewohnenden Form. Keine andere Linie permotriassischer terrestrischer Tetrapoden entwickelte ein so breites Spektrum an Diversität.

Ein außerwöhnlicher basaler Anomodontia ist *Tiarajudens eccentricus* aus dem M-Perm (frühes Capitanian) Brasiliens. Der Unterkiefer ist nicht erhalten, im Oberkiefer (auf Pterygoid und Ectopterygoid) finden sich jeweils 13 breite molariforme Seitenzähne, die für eine Okklusion zur Zerkleinerung der faserigen Pflanzenreste sprechen. Zwischen den 5 blattförmigen inzisiformen Frontzähnen und den 13 molariformen Zähnen finden sich stark vergrößerte Eckzähne (12 cm lang) im Sinne von Säbelzähnen (seitlich abgeplattet; im Gegensatz zu Stoßzähnen, die einen kreisförmigen Querschnitt haben). Die molariformen Zähne stehen medial der Säbelzähne. Die im Querschnitt flachen, mit Schmelz versehenen Säbelzähne unterscheiden sich von den kreisförmigen, schmelzfreien, viel kürzeren und dickeren Stoßzähnen der Dicynodontia. Die blattförmigen, gezähnten inzisiformen Zähne erinnern an die pflanzenfressenden basalen Anomodonten *Ulemica* und *Suminia* aus Russland (ähnliche Frontzähne finden sich auch bei anderen Pflanzenfressern wie Pareiasauriern, Ornithischia, Prosauropoda). Zähne auf dem Ectopterygoid finden sich bei keinem anderen Therapsiden, aber bei Pelycosauriern wie

Edaphosaurus. Die Abnutzungsfacetten deuten darauf, dass die molariformen Zähne gegen die (nicht erhaltenen) Unterkieferzähne okkludierten (wie bei *Edaphosaurus*). Herbivorie setzt normalerweise immer eine Okklusion voraus (Ausnahme: Caseidae).

Eine Besonderheit stellen die großen Säbelzähne dar, die bei Herbivoren ungewöhnlich sind und sich – bei Herbivoren – erst wieder im frühen Paläozän (Uintatherien; Pantodonta: *Titanoides*) finden. Alle permischen Tetrapoden mit Säbelzähnen sind Beutegreifer (Biarmosuchia; Anteosauridae unter den Dinocephalia; Gorgonopsia). Die Säbelzähne von *Tiarajudens* sind dabei ebenso lang wie beim größten Gorgonopsia (*Inostrancevia*); im Vergleich zur Schädelgröße sind sie sogar noch deutlich länger. Die Säbelzähne der beutegreifenden Taxa weisen allerdings gezähnte Kanten auf. Die Säbelzähne von *Tiarajudens* waren stabil, nicht bruchempfindlich; ihre Funktion ist unklar (Rolle beim Nahrungserwerb? Schutz gegenüber Beutegreifern? innerartliche Kämpfe wie heute bei *Hydropotes* und *Moschus* – im Gegensatz zum Kopfframmen bei permischen Dinocephalia und modernen Ruminantia). *Tiarajudens* gehört zu einem gondwanischen Monophylum (Anomocephaloidea). Aufgrund der kladistisch basalen Position von *Tiarajudens* ging die Entwicklung der Säbelzähne kladistisch (nicht: zeitlich) der Entstehung der Stoßzähne der Dicynodontia voraus. Die gondwanischen Anomocephaloidea stellen große, recht robuste Anomodonten dar; die russischen (monophylen) Venyukovioidea stehen dagegen etwas höher in Richtung auf die Dicynodontia, sind kleiner und graziler, darunter auch ein baumbewohnendes Taxon (Sci. 331, 1603 + 1525).

Kladogramm (H = herbivor, C = karnivor) (Sci. 331, 1527)

- Reptilia HC
 - Eothyrididae U-Perm C + Caseidae U-/M-Perm H
 - Varanopsidae oberstes OK – MP C
 - Ophiacodontidae unteres OK bis oberes UP C
 - Edaphosauridae oberstes OK bis oberes UP H
 - Sphenacodontidae alleroberstes OK bis oberes UP C
 - Biarmosuchia OP C
 - Dinocephalia MP HC
 - Anomodontia MP bis U-Kreide H (z.B. Dicynodontia)
 - Gorgonopsia MP bis PTG C
 - Terocephalia MP (Wordian) bis M-Trias HC
 - non-mammalische Cynodontia unterstes OP bis O-Kreide HC
 - Mammaliaformes HC

Kladogramm der Therapsiden (Sci. 331, 1605):

A = Artinskian	K = Kungurian	= U-Perm = Cisuralian
R = Roadian	W = Wordian	C = Capitanian
Wu = Wuchiapingian	Ch = Changhsingian	= M-Perm = Guadalupian
		= O-Perm = Lopingian

- *Dimetrodon* AK (Außengruppe)
- *Tetraceratops* unteres K
 - *Raranimus* R
 - *Lycosuchus* C
 - *Biarmosuchus* W + (*Gorgonops* Wu + *Herpetoskylax* Wu)
 - *Estemmenosuchus* W + (*Tapinocaninus* W + [*Titanophoneus* C + *Syodon* C])
 - *Biseridens* R

- *Tiarajudens* unteres C + *Anomocephalus* unteres C (=Anomocephaloidea)
- I-- *Galechirus* unteres C
- I-- *Otsheria* W + (*Suminia* W + *Ulemica* C) (=Venyukovioidea)
- *Patranomodon* unteres W
- *Galeops* C
- *Eodicynodon* W
- *Diictodon* C bis PTG + *Robertia* C

aa) **Dicynodontia** (M/O-Perm bis O-Trias, > 70 Gatt., sowie eine Reliktform in der ob. U-Kreide von Queensland/Australien vor 105 MA); die bisher jüngsten Dicynodontia stammen aus der O-Trias Südamerikas (ca. 215 MA); es klafft dann eine Lücke von 110 MA zu den stratigraphisch und systematisch eindeutigen Resten von Queensland. Im Jahr 2018 wurde dann ein riesiger Dicynodontia aus dem ob. Nor oder untersten Rhät von Polen (ca. 205 - 210 MA) berichtet, mit 4,5 m Länge und 9 t Gewicht zugleich der größte Dicynodontia (Stahleckeriidae: *Lisowicia*). (Zum Vergleich: der nilpferdähnliche *Placerias* (Nor) erreichte eine Länge von 3,5 m und ein Gewicht von 1 t). **Dicynodontia waren die ersten erfolgreichen Pflanzenfresser unter den Wirbeltieren** (Sci. 362: 879).

Artenreichste Gruppe der pflanzenfressenden Therapsiden; wichtigste Herbivorengruppe des O-Perm. Sie überlebten mehr als 150 MA; meist unter 1 m (aber auch bis über 4 m), erfolgreichste Herbivoren unter den Therapsiden; tonnenförmiger Körper mit kurzen kräftigen Beinen; z.T. Herdentiere, viele äsend, manche grabend. Machen oft 90 % der Tetrapodenfaunen des O-Perms aus; in ein und derselben Fauna waren oft 5 – 6 Dicynodontia-Arten unterschiedlicher Körpergröße vertreten. Wichtige Beutetiere; sie wurden von Dinocephalia und Gorgonopsia gejagt.

Die Hinterbeine der Dicynodontia waren gerade und aufrecht wie bei heutigen Säugern, während die Vorderbeine noch echsenartig gespreizt waren. Eine Ausnahme bildet die riesige *Lisowicia* aus der O-Trias, bei der die Knochenform für eine aufrechtere Position auch der Vorderbeine spricht (ähnlich Sauropoden), um das große Gewicht zu tragen. Dies scheint aber eine Sonderentwicklung bei *Lisowicia* zu sein. Sein Wachstum scheint auch (im Unterschied zu anderen Dicynodontia) sehr schnell erfolgt zu sein (keine Wachstumslinien durch Phasen langsameren Wachstums, wie man sie sonst bei Dicynodontia findet) (Sci. 362: 879).

Dicynodontia hatten zwei große Oberkiefer Eckzähne (wie Stoßzähne), ansonsten zahnlos. Harter, spitzer, schildkrötenartiger Schnabel. Größenspektrum zwischen Ratte und Flusspferd, meist aber mittelgroß, schweineartig, mit fassförmigem Körper und kurzer Schnauze. Die größeren Taxa nutzten wohl Nischen, die heute von laub- oder zweigfressenden Großsäugern besetzt sind. Schliffmarken an den Eckzähnen (Stoßzähnen) einiger Dicynodontia deuten darauf, dass sie auch aus dem Boden Pflanzenmaterial ausgruben. Manche Taxa sexualdimorph (*Diictodon*).

Der kladistisch basalst stehende Dicynodontier ist *Eodicynodon*, gefolgt von *Colobodectes cluveri* aus dem O-Perm Südafrikas. Fam. Dicynodontidae vom Kazanian bis Tatarian. In der Karoo-Formation des O-Perms fanden sich hervorragend erhaltene kleine Dicynodontia-Skelette (*Oudenodon*) in gewundenen Gängen; die Tiere gruben tiefe korkenzieherartige Wohnbauten in der Nähe von Flussufern; bei überraschenden Überflutungen wurden die Tiere verschüttet und blieben so in situ erhalten (BENTON 2007). Histologische Untersuchungen an mehreren Dicynodontia-Taxa des O-Perm und der Trias ergaben, dass die Tiere zunächst rasch wuchsen und sich das Wachstum dann verlangsamte; möglicherweise kam es auch ganz zum Stillstand (Palaeont. 53, 347).

Im M-Perm *Brachyprosopus*, *Dicynodon* (bis unt. O-Trias!), im O-Perm *Endothiodon*, *Pelanomodon*, *Kwazulusaurus* (Südafrika, Lystrosauride), *Geikia*, *Bulbasaurus* (hundegroß, aber riesige Hauer). *Lystrosaurus* erscheint ganz knapp vor der PTG; Fam. Lystrosauridae ist die Schwestergroupe von Dicyodontidae + Kannemeyeriformes.

Cistecephalus (O-Perm, 260 MA, Südafrika, 33 cm, unterirdisch wühlend nach Würmern usw., daher keilförmiger, abgeflachter Rumpf mit kräftigen gedrunghenen Vorderbeinen und breiten Zehen wie bei Maulwürfen als Hinweis auf maulwurfartige Lebensweise);

Robertia (O-Perm, 260 MA, Südafrika, 0,5 m, naA nur 20 cm): Kiefer mit Hornschneiden, nur ein paar Eckzähne im Oberkiefer; schweineähnlicher Pflanzenfresser, der die Nahrung mit dem Schnabel ausriss und zerbiss; evtl. hat er zum Schutz vor Beutegreifern in einer Erdhöhle gelebt.

Dicynodon (1,2 m) mit einem kräftigen Paar Eckzähnen im Oberkiefer evtl. zum Ausgraben von Wurzeln (daher der Begriff Dicyodontia). Familie Dicyodontidae: Kazanian bis PTG; Europa, Asien, Afrika.

Oudenodon (20 cm lang, Südafrika) lebte in korkenzieherförmigen, senkrechten Höhlen.

Pristerodon (O-Perm): klein, Schädel nur 4-6 cm lang, kurze Schnauze wahrscheinlich mit Hornschnabel; im Gegensatz zu den meisten anderen Dicyodontia noch sechs postcanine Zähne im Maxillare und Dentale, die gegeneinander arbeiteten und so abgeschliffen waren, dass eine einheitliche Kaufläche entstand; Kieferränder scharfkantig ausgebildet (wohl von Hornschnabel überzogen). Sehr bewegliches Kiefergelenk, Unterkiefer konnte während des Kauzyklus eine weite Strecke vor- und zurückgleiten (BENTON 2007).

Im oberen Tatarian (Zone II, 255 MA) Zentralrusslands frühester eindeutiger Nachweis eines voll auf Herbivorie ausgerichteten Gebisses und Craniums bei dem basalen Anomodonten *Suminia getmanovi* (zur F Venyukoviidae). Die Anomodonten (basalster: *Biseridens*) umfassen die Dicyodontia und einige nahe stehende Verwandte. Der große Erfolg dieser Gruppe im ausgehenden Paläozoikum (ab 270 MA) dürfte auf dem evolutionären Erfolg der Herbivorie beruhen, die nicht nur spezielle Zahnstellung und -form, sondern auch Änderungen der gesamten Schädelanatomie voraussetzte. Eine ähnliche Bezahnung wurde konvergent von Leguanen, Ornithischiern, Prosauropoden, Pareiasauriern und den Caseidae entwickelt (wobei die Caseiden aber wahrscheinlich aquatisch lebten, ähnlich modernen Seekühen). **Durch die Herbivoren entstand gleichzeitig die terrestrische Nahrungskette: Landpflanzen > viele Herbivore (als Beutetiere) > relativ wenige Beutegreifer an der Spitze der Nahrungskette. Bis ins O-Perm hinein existierte eine derartige Nahrungskette noch nicht.** Im O-Perm wurden dann die sehr diversen und weit verbreiteten Anomodonten zu den fast einzigen Primärkonsumenten (Nat. 411, 684). Sie konnten erstmals auch feste, faserige Pflanzennahrung zerkleinern. Die Anomodonten entstanden nach neuen Erkenntnissen in Laurasia (*Biseridens* als basalstes Taxon in China) und nicht, wie bisher angenommen, in Gondwana.

Gebiss von *Suminia*: Vorderzähne groß, spitz, raubtierartig; hintere Zähne engstehend, spatelförmig mit Riefen an den Schneidekanten; Ober- und Unterkieferzähne passten gut zueinander und wiesen Abnutzungsspuren auf, rieben also beim Kauen aneinander, arbeiteten wie Scheren und zerschnitten harte Pflanzenteile. Die Riefen zeigen, dass jeder hintere Zahn zuerst Kontakt mit seinem Gegenüber hatte, danach mit ein oder zwei dessen Nachbarn; das Tier führte nach der Schneidebewegung von oben nach unten eine regelrechte Kaubewegung durch Längsverschiebung des Unterkiefers aus.

Abgesehen davon, dass *Suminia* das erste Tier mit einem hoch effektiven Kauapparat zur Verarbeitung von Pflanzennahrung war, zeigt es auch eindeutige arboreale Adaptationen. Das nur 50 cm lange Tier hatte lange Hände und Füße sowie Greifzehen. Dies ist der einzige Nachweis eines **arborealen Therapsiden**. Die meisten Therapsiden des Perm waren bodenlebende, unspezialisierte vierbeinige Herbivoren, einige wenige legten Bauten an (Sci. 322, 671).

b) **Biarmosuchia**: Carnivoren, die in vielen Merkmalen noch mit den Sphenacodontidae übereinstimmen. *Biarmosuchus* (O-Perm) mit völlig fehlendem Supratemporale; verringerte Zahnzahl, aber ein vergrößerter Fangzahn und ein paar kleine Gaumenzähne.

c) **Dinocephalia** (M/O-Perm; ca. 40 Gatt., karnivore und herbivore Taxa. Sehr kompakte Bauweise bei Größen bis 5 m, dadurch günstiges Volumen/Oberflächenverhältnis zur Temperaturregulation, massive Schädel evtl. für ziegenartige Rankenkämpfe; Herdentiere; z.T. säbelzählig. Gedrungene Vorderbeine an den Körperseiten befestigt, Hinterbeine direkt unter den Hüften. Meißelartige Zähne zum Abweiden von Pflanzen (*Moschops*); Beispiele: *Moschops* (5 m!), *Deuterosaurus*, *Keratocephalus*, *Strutiocephalus*, *Moschosaurus*, *Ulemosaurus* (alle M-/O-Perm). Bereits im mittleren Perm (Guadalupian) waren die Dinocephalia kosmopolitisch verbreitet; so finden sich beispielsweise die Anteosauridae im M-Perm von Russland, Kasachstan, China, Südafrika und auch Südamerika und belegen engere faunistische Beziehungen zwischen Osteuropa und Südamerika als bisher angenommen (PNAS 109, 1584).

Moschops (O-Perm, 260 MA, Südafrika, 5 m lang): größter aller Therapsiden, fassförmiger Körper mit kurzem Schwanz und dicken Beinen, riesiger Pflanzenfresserdarm. Stumpfe Zähne, herdenlebend. Füße trotz der kräftigen Beine klein. Hinterbeine dicht am Körper in aufrechter Position, Vorderbeine seitwärts abgespreizt. Schädel mit abgerundeter Schnauze; Schädeldachknochen bis 10 cm dick, ggf. als Anpassung ans Kopfstoßen; die Stöße wurden auf die Halswirbelsäule und weiter auf die massive Schulterregion übertragen.

Tapinocephalus (M-Perm, Capitanian; Südafrika, 4 m): ähnlich *Moschops*, behäbiger Pflanzenfresser, kräftiger Schädel evtl. für Kopfstöße z.B. für Rangordnungskämpfe. Fam. Tapinocephalidae (Kazanian, Europa, Afrika).

d) **(Eo)Titanosuchia** (M/O-Perm), ca. 14 Gattungen, z.B. *Titanophoneus* (3 m), *Doliosaurus* (>5 m), *Estemmenosuchus* (4 m), *Eotitanosuchus* (3 m), *Anteosaurus*, *Jonkeria* (4,7 m), *Titanosuchus* (2,5 m). Diese UO wird meist zur UO Dinocephalia gestellt.

Titanosuchus (Kazanian, Südafrika, 2,5 m lang): Beutegreifer mit scharfen Schneide- und Fangzähnen. Jagte z.B. Therapsiden wie *Moschops*. Fam. Titanosuchidae, Kazanian Afrikas.

Estemmenosuchus (O-Perm, 255 MA, Europa, 3, naA 4 m lang); auf dem Schädel „Krone“ aus knöchernen Hörnern (für Balzkämpfe?), evtl. omnivor, herdenlebend wohl an Seeufern. Fam. Estemmenosuchidae, Kazanian bis Tatarian (Europa)

e) **Gorgonopsia** (M/O-Perm), bis 3,5 m (*Inostrancevia*; meist aber 1 m), ca. 70 Gattungen (nach BENTON 2007 aber nur 35 Gatt., Südafrika, Russland, China), darunter: *Arctops*, *Pachyrhinos*, *Scylococephalus*, *Scymnognathus*, *Rubidgea*, *Lemurosaurus*, *Burnetia*, *Pravoslavlevia*, *Inostrancevia* (3,5 m/250 kg, Schädel 60 cm lang, Eckzähne 15 cm lang), *Aelurosauropsis*. Die Gorgonopsia waren die bedeutendsten Raubtiere des O-Perm; sie standen an der Spitze der Nahrungskette. Schädel ähnlich frühen Therapsiden. *Arctognathus* konnte den Unterkiefer bis zum rechten Winkel öffnen, um die riesigen Eckzähne zum Beutefang einsetzen zu können, vergleichbar den Säbelzahnkatzen mit ähnlich stark vergrößerten Eckzähnen und rechtwinkliger Kieferöffnung. Beutetiere waren Dinocephalia und Dicynodontia. Eckzähne als erste „Säbelzähne“. Allerdings konnten sie die Kiefer nur wie ein Krokodil öffnen und schließen – keine komplexen Kaubewegungen, keine kräftige Kaumuskulatur. Als an der PTG die Beutetiere zurückgingen, starben die Gorgonopsia aus. Gorgonopsia waren die Top-Räuber des O-Perms (Schädel bis 75 cm lang), *Lystrosaurus* war ihr wichtigstes Beutetier. An der PTG gaben sie ihre Rolle als Topräuber an die Proterosuchia ab.

Lycaenops (O-Perm, 260 MA, Südafrika, 1 m): lange Laufbeine, auf denen er hoch einherschritt und nicht mehr wie ein Reptil am Boden kroch; evtl. in Rudeln jagend, lange Eckzähne, daher sehr hohe vordere Schädelpartie. Kleiner, leichtgebauter Räuber, wie ein heutiger Wolf mit schlankem Schädel mit langen Fangzähnen im Ober- und Unterkiefer. Führte die Beine beim Laufen weitgehend unter dem Körper und nicht wie die Reptilien seitlich des Rumpfes; dies bot Vorteile gegenüber den

anderen, langsameren Vierbeinern.

f) **Therocephalia** (Wordian/M-Perm bis M-Trias): z.B. im M/O-Perm *Scymnosaurus*, *Scylacosaurus*, *Trochosuchus* [3 m lang], *Therionathus*, *Lycosaurus*, *Whaitsia*. Karnivor, breites Größenspektrum; eine in die Trias überlebende Linie (*Bauria*, U-Trias, Südafrika) ging zur Herbivorie über (Backenzähne als starke Batterie breiter Mahlzähne). Knöcherner, gewölbter Gaumen ähnlich dem Gaumen der Säugetiere (der Gaumen der Therocephalia wurde von Maxillare, Praemaxillare, Vomer und Palatinum gebildet). Therocephalia paraphyletisch; *Therionathus* als Schwestergruppe der Cynodontia. Therocephalia umfassen insektivore Taxa (z.B. Bauriamorpha), herbivore (Bauriidae) und carnivore mit stark vergrößerten Eckzähnen in beiden Kiefern (z.B. Scylacosauridae).

Therocephalia entstanden im M-Perm (unteres Wordian) wohl in Süd-Gondwana und erreichten später weltweite Verbreitung. Sie radiierten nach dem Extinktionsevent am Ende des Guadalupians. Bis dahin war ihre Diversität gering, im Lopingian nahm die Diversität stark zu. Während der Radiation nach der Extinktion am Ende des M-Perm waren Diversität und Disparität miteinander gekoppelt.

An der PTG entkoppelte die Diversität der Therocephalia von der Disparität: die Diversität nahm nach der PTG weitgehend kontinuierlich ab (leichte Erholung im späten Olenekian, danach aber erneuter Rückgang im Anis und Ladin; Aussterben im Ladin), während die Disparität (die im Lopingian ihr Maximum erreicht hatte) nach einem kurzen Einbruch an der PTG wieder zunahm und etwa 10 MA lang nach der PTG, bis in die M-Trias hinein, auf relativ hohem Niveau verweilte, bis sie ab dem späten Anis deutlich zurück ging. Verantwortlich für die hohe Disparität sind vor allem die Baurioidea, die im späten Perm radiiert waren, und die größte Gruppe der Therocephalia der Trias ausmachen. Sie waren klein, nutzten aber verschiedene Nischen (u.a. herbivor, evtl. auch semiaquatisch). Erst in der M-Trias gingen sie stark zurück; die M-Trias erreichten nur die herbivoren Bauriidae. Das Aussterben der Therocephalia steht nicht im Zusammenhang mit einem Massenextinktions-Event, sondern ist die simple Folge erhöhter Extinktionsraten, die allgemein die Synapsiden der M- und O-Trias betrafen.

Auch bei Anomodontia (herbivor) entkoppelten Diversität und Disparität an der PTG; starker Rückgang der Diversität ab der PTG. Dagegen findet sich nur ein langsamer Rückgang der Disparität, der aber schon früher im Perm eingesetzt hatte. Bei den Cynodontia sind die Verhältnisse unklar (Sci. Rep. 9: 5063).

Bei den Therapsiden überlebten Therocephalia (unt. Wordian bis M-Trias), Anomodontia und Cynodontia die PTG, während die karnivoren Biarmosuchia und Gorgonopsia an der PTG erloschen. Cynodontia wiesen vor der PTG eine geringe Diversität und Disparität auf und radiierten nach der PTG – sie waren die Profiteure unter den Therapsiden. Die Anomodontia hatten bereits im Perm eine sehr hohe Diversität erreicht („early burst model“); ihre Disparität nahm schon ab dem Guadalupian ab; dieser Rückgang wurde durch die PTG beschleunigt, während der Artenreichtum stark zurückging und sich erst in der M-Trias erholte.

Bei den Therocephalia radiierten nach der PTG vor allem die herbivoren Bauriidae (während die Whaitsioidea an der PTG komplett ausstarben, obwohl sie die artenreichste Linie der Therocephalia während des Lopingians dargestellt hatten).

Insgesamt waren die Extinktionsraten der Synapsiden an der PTG mehr als doppelt so hoch als bei Parareptilien und Eureptilien. Verschiedene Linien der Eureptilien erfuhren verspätete Radiationen; so hatten die Archosauromorpha eine geringe Diversität und niedrige Evolutionsraten zu Beginn ihrer Geschichte im Perm und radiierten nach der PTG, indem sie frei gewordene Nischen nutzten. Eine solche verzögerte Entwicklung fand sich auch – wenn auch zeitlich früher – bei den Captorhinidae: obwohl sie schon im Karbon entstanden waren, radiierten sie erst im Kungurian und Roadian, was damit erklärt wird, dass sie neue Nischen im Öospace (Herbivorie, Omnivorie) besetzten. Auch Therocephalia nutzten neue Nischen erst recht spät (Herbivorie erst in der Trias) und zeigen daher in ihrem Verlauf gewisse Parallelen mit den Captorhinidae (wenn auch zeitversetzt). Die Disparität der Anomodontia nahm dagegen schneller zu.

Die verzögerte Diversifikation der Therocephalia (sowohl hinsichtlich Artenreichtum wie Disparität) wird mit der Extinktion am Ende des M-Perm erklärt. Die Extinktion an Land erfolgte am Ende der *Tapinocephalus* Assemblage Zone, d.h. noch vor dem Ende des Capitanians. Hier erloschen die Dinocephalia (einschl. der karnivoren Anteosauridae) sowie die weitgehend herbivoren Tapinocephalia.

Die Radiation der Therocephalia (vor allem der Eutherocephalia) setzt im späten Capitanian ein, indem sie die frei gewordene Nischen füllen: die Whaitsioidea erscheinen und radiieren im späten Guadalupian. Die Zunahme der Disparität der Therocephalia zwischen dem frühen und späten Capitanian wird überwiegend von den Whaitsioidea getragen. Auch die Akidnognathidae und Baurioidea haben ihre Basis im späten Capitanian, ihre Radiation erfolgte allerdings erst später. Die Zunahme großer karnivorer Therocephalia ab dem späten Capitanian war offenbar die Folge des vorausgehenden Aussterbens der Anteosauridae (ad Dinocephalia) als dominierende Beutegreifer (Sci. Rep. 9: 5063).

Daraus ergibt sich folgendes Extinktionszenario:

Capitanian (noch vor dem Ende des Capitanians): Dinocephalia, Tapinocephalia

PTG: Biarmosuchia, Gorgonopsia, Whaitsioidea unter Therocephalia

Überleben PTG: Therocephalia (ohne Whaitsioidea), Cynodontia, Anomodontia

Der Therocephale *Euchambersia* aus dem O-Perm Südafrikas (60 MA; hundsgrößer, 40 - 50 cm lang) ist der älteste Amniot mit einem oralen Giftapparat, wie entsprechende Strukturen im Oberkiefer andeuten (tiefe Aushöhlung oberhalb des Eckzahnes, die eine große Giftdrüse enthalten haben dürfte). CT-Untersuchungen bestätigten später tatsächlich das Vorliegen eines Giftapparates, wobei das Gift aber nicht aktiv injiziert wurde, sondern durch Grate an der Außenseite des Eckzahns passiv in der Opfer gelangte.

Der nächste Hinweis auf orales Gift stammt von einem Giftzahn eines Archosauriers aus dem Keuper. Bei *Euchambersia* Giftrinne entlang der Außenseite des oberen Eckzahns sehr ähnlich *Bisonalveus* aus dem Paläozän (s. dort).

g) **Cynodontia** (O-Perm bis unt. U-Kreide; ab Dogger nur noch im damals isolierten östlichen Asien, Maximum in M-Trias): ca. 44 Gatt., meist recht klein bis 60 cm, Körperform ähnlich Dicynodontia, aber säugerartiges Gebiß mit Schneide-, Eck- und Reißzähnen; Entwicklung eines Vordergaumens, gleichzeitiges Kauen und Atmen. Kürzere Schwänze, nach hinten gerichtete Ellenbogen, nach vorn gebeugte Knie, kräftigere Kiefer, stärker differenziertes Gebiss. Anzeichen

für empfindliche Schnurrhaare an der Schnauze, was als Hinweis auf ein generelles Haarkleid* gewertet werden kann. Zahl der Unterkieferknochen reduziert, Kronen der Backenzähne zeigen komplexe Strukturen. Zumeist traditionelle Fleischfresser, kleinere Arten auch Insektenfresser; es entstanden in der Trias aber auch herbivore Seitenzweige.

* Untersuchungen an Keratingenen u.a. bei Vögeln und Echsen ergaben, dass die für die Haarbildung der Säuger relevanten Keratingene nicht auf Säuger beschränkt sind. Bei Echsen spielen sie vor allem eine Rolle bei der Bildung der Krallen. Bei der Evolution der Behaarung der Säuger wurden also bereits existente Strukturproteine kooptiert (PNAS 105, 18419).

Im Laufe der Zeit (Trias) wurden die Cynodontia immer kleiner und säugerähnlicher. Therocephalia und Cynodontia sind am höchsten entwickelt. Der primitivste bekannte Cynodontier ist *Procynosuchus* (unt. Zechstein, Korbacher Spalte; 60 cm); er ist eher dem Wasserleben angepaßt und hat daher einige Sondermerkmale (fischotterähnlich!, Schwanz als leistungsfähiges Schwimmorgan), soll aber den gemeinsamen Vorfahren der Cynodontia sehr nahe stehen. Er hatte ebenso wie *Dvinia* aus dem O-Perm Russlands bereits säugerähnliche Merkmale in der Wangenregion, am Gaumen und Unterkiefer (BENTON gibt keine Hinweise auf eine semiaquatische Lebensweise von *Procynosuchus*; Ernährung wohl von kleinen Tetrapoden und Insekten).

Fam. Procynosuchidae: Tatarian; *Levachia*, *Procynosuchus*

Procynosuchus: u.a. Südafrika; langschnauziger Schädel; ausladender Jochbogen (abgeleitet gegenüber Therocephalia), dadurch Platz für die Vergrößerung des Adduktormuskels; vergrößerter Coronoidfortsatz des Dentale; Dentale machte über 75 % der Unterkieferlänge aus; vergrößertes Nasale; Frontale nicht mehr an Umrandung der Orbita beteiligt; doppelter Condylus occipitalis; Ansatz eines knöchernen Gaumens überwiegend aus Maxillare und Palatinum (bei Therocephalia wurde der Gaumen noch von Vomer und Maxillare gebildet). Alle genannten Merkmale sind fortschrittlich und weisen in Richtung auf die Säugetiere. (BENTON)

Fam. Galesauridae: Tatarian bis Skyth, z.B. *Thrinaxodon*, unterste Trias

h) zusätzlich bei MÜLLER: UO Venyukovioidea (Kazanian, 2 Gattungen): zwischen Dinocephalia und Dicyodontia vermittelnd (*Otsheria*, *Venyukovia*).

i) zusätzlich bei MÜLLER: UO Dromasauria: M/O-Perm, 3 Gattungen (*Galeops*, M-Perm, *Galechirus*, O-Perm). Dromasauridae im Kazanian Afrikas.

[j] zusätzlich bei MÜLLER: UO Ictidosauria; nach BRI Fam. Ictidosauridae bereits im Kazanian; bis Skyth)]. Werden neuerdings in die Therocephalia integriert.

[k] zusätzlich bei MÜLLER: UO Bauriamorpha, M-Perm bis M--Trias mit ca. 35 Gatt., Maximum im O-Perm, z.B. *Silpholestes*, *Ictidosuchops*, *Nanictichops*. Fam. Bauriidae: Skyth bis Anis]. Werden neuerdings in die Therocephalia integriert.

Nach BRI beginnt die intensive Diversifizierung der Therapsiden erst im mittl. O-Perm (Kazanian). Im Ufimian als polytypische Familie nur die Anteosauridae (Ufimian bis Tatarian), im Kazanian kommen 15 Familien (darunter die *Phthinosuchidae*) hinzu, im Tatarian 10 Familien. Die meisten Familien erlöschen aber auch wieder im Tatarian; die PTG überleben nur 6 Familien, darunter mit den Galesauridae (Tatarian bis Skyth) auch eine Familie der Cynodontia. Die Procynosuchidae blieben aufs Tatarian beschränkt; im Skyth erschienen dann fünf weitere Familien der Cynodontia i.e.S. Auch die Ictidosauridae (Kazanian bis Skyth) und Scaloposauridae (Tatarian bis Skyth) überlebten die PTG.

Allgemeine Anmerkungen zu den Therapsiden:

1. Höhere Therapsiden entwickeln einen sekundären Gaumen und damit eine Trennung der Nahrungs- und Atemwege (Cynodontia, Therocephalia; konvergent aber auch bei der frühen Entwicklung der Krokodile in der Trias).
2. Bei höheren Cynodontiern (ab *Thrinaxodon*, U-Trias) plötzliche Verkürzung der Rippen und Aufteilung des Truncus in eine Brust- und eine Leibeshöhle, wahrscheinlich in Verbindung mit der vermeintlich gleichzeitigen Entstehung eines Zwerchfells.
3. Pelycosauria und niedrigere Therapsiden waren sicher noch wechselwarm (z.B. "Sonnensegel"), höhere wahrsch. schon homoiotherm (so erklärt sich auch die Verkleinerung der Cynodontia entgegen der Copeschen Regel; kleinere Tiere sind energetisch ungünstiger!).
4. Zunehmende Entwicklung zu einem heterodonten Gebiß (beginnend bereits bei den Pelycosauriern). Pelycosaurier hatten noch häufige Zahnwechsel, bei höheren Therapsiden reduzierte sich die Zahl der Zahnwechsel, weshalb die Kronen der Unter- und Oberkieferzähne durch ein Muster von Leisten und Furchen aufeinander abgestimmt werden konnten: Entstehung der Okklusion; dadurch wird ein Zerkauen der Nahrung und eine höhere Effektivität der Nahrungsaufnahme (bessere Verdauung und Verwertung) möglich. (Im Laufe der frühen Evolution der Säugetiere und der Entstehung des diphyodonten Gebisses wurden dann ein besonders harter Zahnschmelz sowie eine flexible Zahnbefestigung erforderlich, um die Zähne vor frühzeitiger Beschädigung und Verlust zu schützen, den Reptilien und Fische durch unbegrenzten Zahnwechsel noch kompensieren konnten – als Voraussetzung für die lange Lebensdauer des permanenten Gebisses).

Bei adulten Säugetieren sind Körper- und Kiefergröße relativ konstant. Das Milchgebiss dient der Überbrückung der Wachstumsphase, die Zähne des bleibenden Gebisses sind dann in ihrer Form weitgehend aneinander angepasst, wobei die endgültige Präzision der Okklusion durch natürliches, gegenseitiges Einschleifen der Antagonisten erfolgt. Dies sichert die Passgenauigkeit der Okklusionsflächen selbst dann, wenn aufgrund z.B. von Verschleißerscheinungen erhebliche Formveränderungen der Zähne eintreten (ZM 107: 1223).

5. Kräftigung des Unterkiefers, Entstehung des aufsteigenden Unterkieferastes und schließlich bei den höheren Therapsiden des Processus coronoideus mit seinen Muskelansätzen (höhere Beißkraft!); schließlich bleibt nur noch ein zahntragender Knochen (Dentale) übrig; die Vergrößerung des zahntragenden Unterkieferknochens (Dentale) zulasten der postdentalen, nicht zahntragenden Knochen war notwendig, damit am Dentale kräftige Kiefermuskeln ansetzen konnten, um den z.T. höckrigen Zähnen eine größere Beißkraft zu verleihen.

Die kleinen Knochen hinter dem Unterkiefer wurden nicht mehr benötigt und in der Trias zu Gehörknöchelchen umfunktioniert. Diese entstanden dadurch, daß die beiden Knochen, die bei den Therapsiden noch das Gelenk zwischen Unterkiefer und Schädel gebildet hatten, sich ins Mittelohr zurückzogen. Die Integration der Gehörknöchelchen läßt sich bis zu den Therapsiden der Trias zurückverfolgen; sie führte zu einer funktionellen Entkoppelung von Nahrungsaufnahme und Gehör. Dieser Vorgang dauerte 100 MA und kann noch in der Embryonalentwicklung nachvollzogen werden, wo sich die Gehörkette zunächst mit dem Unterkiefer zusammen entwickelt (aber beschleunigt, d.h. nicht-allometrisch wächst) und sich dann vom Unterkiefer abtrennt und sich nach kaudal verlagert, während der Neocortex weiterwächst.

Schon bei den Cynodontia übertrugen die postdentale Knochen zusammen mit dem alten Scharnierknochen des Schädels (Quadratum) Schallwellen von einem am Kiefer befestigten rudimentären Trommelfell zur Gehörregion im Hirnschädel.

6. Höhere, jüngere Formen (Ictidosauria des Keupers) entwickeln ein sekundäres Kiefergelenk, das bei ihnen aber noch gleichberechtigt neben dem primären steht; definitionsgemäß erreichen eigentlich auch sie die Grenze zu den „Säugetieren“.

7. Ob höhere Therapsiden ein Fell trugen, ist unbekannt; aus Gründen der Wärmeregulation hätten sie es jedenfalls nicht nötig gehabt, weil sie allesamt relativ große Tiere mit einer günstigen Volumen/Oberflächenrelation waren. Auffällig ist dagegen, daß die ersten Säugetiere im Keuper recht klein waren; sie trugen mit Sicherheit ein Fell, das sie dann am Ende der Kreide womöglich rettete. Gerade vor dem Hintergrund der Copeschen Regel ist die Kleinheit der keuperschen Säuger bemerkenswert: Allerdings: bei dem Bauriamorphen *Watsoniella* aus der O-Trias wurden Anzeichen für das Vorhandensein von Spürhaaren und damit erster Haarbildung innerhalb der Therapsida gefunden!

8. Die Gehirngröße selbst der höchsten Therapsiden blieb aber auf dem Niveau der Reptilien; die Zunahme der Gehirngröße beginnt erst bei den ersten echten Säugetieren als Reaktion auf die Bedrohung durch Archosauria (s. Keuper). Es wird spekuliert, dass mütterliches Verhalten für die Evolution des Säugergehirns ein entscheidender Faktor gewesen sein könnte; in Tierversuchen erwiesen sich Weibchen ab der Mutterschaft dauerhaft (und nicht nur vorübergehend) cleverer (z.B. bessere Orientierung; finden leichter Nahrung).

9. Bei verschiedenen Cynodontiern sowie einer etwas älteren Schwestergruppe erstmals Nasenmuscheln nachweisbar (verhindern das Austrocknen des Körpers bei intensiver Atmung und sind somit ein indirektes Indiz für Endothermie, da Endotherme 20 x mehr Sauerstoff benötigen und durch die damit verbundene stärkere Atmung austrocknen würden; ein Reptil würde bei gleicher Atemintensität wie Säuger 17 x mehr Wasser verlieren).

10. Osteologische Untersuchungen ergaben, dass manche Therapsida noch wie Reptilien langsam und anhaltend wuchsen, während andere bereits eine Tendenz zu einem mehr säugerähnlichen Wachstumsverhalten (schnell und kurz anhaltend, ähnlich Dinosauriern) zeigten (Sci. 306, 965).

Älteste Cochlea: Bei *Pristerodon* aus dem O-Perm Südafrikas (ca. 260 MA; ad basale Dicynodontia; Familie Eumantellidae) lässt sich bereits eine Gehörschnecke (Cochlea) nachweisen. Zusammen mit dem Trommelfell am Unterkiefer ermöglichte sie **Luftschall zu hören**. Bei entspannter Kiefermuskulatur konnten feine Schwingungen vom Unterkiefer über das Kiefergelenk zum Innenohr übertragen werden. Im Innenohr wurden diese Schwingungen des Luftschalls dann so verstärkt, dass sie hörbar wurden. Da *Pristerodon* offenbar schon über eine aufrechte Körperhaltung verfügte, hatte sein Unterkiefer seltener Bodenkontakt. Dadurch war es für ihn kaum mehr möglich, seismische Signale über den Boden zu empfangen. Dies könnte der Anlass dafür gewesen sein, Luftschall zu hören, um z.B. Raubtiere frühzeitig wahrzunehmen. Weniger abgeleitete Tetrapoden waren dagegen nur in der Lage, Bodenerschütterungen mit Hilfe des Unterkiefers zu „hören“, also die Schwingungen des Bodens wahrzunehmen (wie heute bei einigen Schlangen) (Acta Palaeontologica Polonica. doi:<http://dx.doi.org/10.4202/app.00140.2014>)

Entwicklungslinie zu den Säugetieren: in der UO Cynodontia (ab unt. O-Perm) erscheint zunächst die Fam. **Procynosuchidae** (lt. BRI nur Tatarian), im allerersten Perm dann die Fam. **Galesauridae** (Tatarian bis Skyth), die in der U-Trias die Gatt. *Thrinaxodon* hervorbringt, aus deren unmittelbarer Verwandtschaft die Säugetiere abstammen sollen. Die Linie zu *Thrinaxodon* hatte an der PTG die „richtigen Eigenschaften zur richtigen Zeit“, um – im Gegensatz zu vielen anderen Gruppen der Therapsida – die PTG zu überleben.

Nach einer Theorie hat sich das Säugen innerhalb der höheren Therapsiden als Reaktion auf die Bedrohung durch die Archosauromorpha und Archosaurier entwickelt. Tagsüber konnten sich die Säugervorfahren verstecken (z.B. in Höhlen usw.); nachts gingen die Elterntiere auf Futtersuche; am folgenden Tag konnten sie dann die Jungen im Versteck mit der Milch ernähren.

Stammbaum der Synapsiden nach KEMP (1982), wiedergegeben in DAWKINS S. 210, ergänzt nach BENTON (2007):

ab jetzt: PELYCOSAURIA

- *Casea*
- *Archaeothyris* + *Ophiacodon*
- *Edaphosaurus*
- *Dimetrodon*

--- *Haptodus*

ab jetzt: THERAPSIDA

- *Biarmosuchus*
- Dinocephalia + Dicynodontia (nicht aufgelöst)
- Gorgonopsia (*Lycaneops*)
- Therocephalia (*Regisaurus*)
- *Theriognathus* (ad Therocephalia; Therocephalia paraphyl.; ergänzt nach Palaeont. 50, 591).

ab jetzt: CYNODONTIA

--- *Procynosuchus*

--- *Thrinaxodon*

ab jetzt: EUCYNODONTIA

--- *Cynognathus*

--- *Diademodon*

[--- Chiniquodontidae (*Probelesodon*) lt. BENTON]

--- *Probainognathus* + Traversodontidae (nicht aufgelöst)

--- *Probelesodon* (Chiniquodontidae)

--- Tritylodontidae (z.B. *Kayentatherium*) (+ Trithelodontidae lt. Palaeont. 50, 591).

--- Trithelodontidae (z.B. *Pachygenelus*)

--- *Brasilitherium* (ergänzt nach Palaeont. 50, 591)

ab jetzt: MAMMALIAFORMES

Zusammenfassung: Reptilien und Synapsiden des Oberperms:

1. Anapsida:

1.1 Cotylosauria

- 1.1.1 Captorhinidae (noch im obersten Perm der Westsahara: Nat. 434, 887)
(oberstes Karbon/Ghzelian bis oberstes Perm/Wuchiapingian)

- 1.2 Parareptilien (Moscovian/O-Westfal bis Nor)
 - 1.2.1 Pareiasauria (ob. M-Perm bis PTG; Ufimian bis Tatarian)
 - 1.2.2 Procolophonidae (O-Perm bis O-Trias: Kazanian bis Nor)
 - 1.2.3 Millerettidae (M-Perm bis O-Perm) (Artinskian bis Tatarian)
 - 1.2.4 Bolosauridae (oberstes Karbon bis Kazanian)

2. Sauropterygomorpha/Euryapsida

- 2.1 Claudiosauridae (nur O-Perm)
- 2.2 ?Nothosauria (div. Angaben: O-Perm oder U-Trias/Olenekian bis O-Trias)

3. basale Diapsida:

- 3.1 Eosuchia/Eosuchiomorpha (Westfal bis U-/M-Trias)
 - 3.1.1 Araeoscelida (Westfal bis M-/O-Perm), ggf. eigene O neben Eosuchia
 - 3.1.2 andere Eosuchia
 - 3.1.3 Coelurosauravidae (system. unsicher) (O-Perm, U-Trias)
- 3.2 Younginiformes (O-Perm bis U-Trias)

4. Diapsida: Lepidosauria/Lepidosauriamorpha (sicher ab O-Perm)

- 4.1 Eolacertilia (ab U-Perm, naA ab O-Perm, von einigen Autoren bereits in die UKL Lepidosauria, z.T. schon in die Squamata integriert)

5. Diapsida: Archosauromorpha (M-Perm bis O-Trias)

- 5.1 Prolacertifomes (M-Perm bis O-Trias) mit den Protorosauria (M-Perm bis O-Trias)

6. Diapsida: Archosauria/Archosauriformes (ab ob. O-Perm)

- 6.1 Proterosuchia als Stammgruppe der „Thecodontia“ ab oberstem Perm (Proterosuchia: Tatarian bis Anis)

Synapsida:

- 7.1 Pelycosauria (stark zurückgehend, Aussterben im ob. O-Perm, naA bereits im ob. M-Perm (Capitanian); ? U-Trias sehr fraglich (Natwiss. 98, 1027: bis unt. Capitanian):
- 7.2 Therapsiden (Maximum):
 - 7.2.1 Dicynodontia (M-/OP bis ob. U-Kreide, 105 MA, zuletzt Australien)
 - 7.2.2 Cynodontia (OP bis unt. U-Kreide, zuletzt Sibirien, Japan)
 - 7.2.3 Dinocephalia (incl. Eotitanosuchia/Titanosuchia) (M-/O-Perm)
 - 7.2.4 Gorgonopsia (M-/O-Perm)
 - 7.2.5 Therocephalia (Wordian/M-Perm bis M-Trias)
 - 7.2.6 (Bauriamorpha) (M-Perm bis M-/O-Trias)
 - 7.2.7 (Dromasauria) (M-/O-Perm)

Fische des Kupferschiefers:

Cyclostomata: ?*Palaeomyzon*, evtl. juveniler Ganoide

Haiartige: *Hybodus*, *Ctenoptychius*, *Wodnika* (80 cm; alles Hybodontia), *Janassa* (rochenähnlich, 70 cm), *Radamas* und *Menaspis* (30 cm; drei sichelförmige Stachelpaare am Kopf) als Holocephali; *Hopleacanthus*

Quastenflosser: *Coelacanthus granulatus* (65 cm)

Ganoide: *Palaeoniscus*, *Acrolepis*, *Reticulepis*, *Platysomus*, *Globulodus*, *Erysomus*, *Pygopterus*, *Dorypterus*

Holostei: *Acentrophorus*

Amphibien: *Eryops*- und *Branchiosaurus*-artige Reste

Reptilien:

O Pareiasauria: *Parasaurus*

UKL Sauropterygia: *Nothosauravus* (problematisches Taxon, evtl. in der Nähe der Claudiosauridae)

O Araeoscelida: *Weigeltisaurus*

O Protorosauria: *Protorosaurus speneri*, *Gracilisaurus*

Häufigste Wirbeltierfossilien: 74,5 % - 92,5 % *Palaeoniscus*, 0,8 - 10 % *Acentrophorus*, 2 – 7 % *Pygopterus* (Fossilien 2/2005 S. 105).

ptgr-ptgr

PERM - TRIAS - GRENZE (PTG) (252,6 MA)

(neueste Datierung 2008: 252,5 MA: Sci. 320, 434).

GRADSTEIN et al. 2012 : 252,17 MA

ICS 2012: 252,6 MA

Anmerkung: die PTG ist definiert durch das erste Auftreten des triassischen Conodonten *Hindeodus parvus* am Stratotyp in Meishan (China; dort Bett 27).

Der Hauptextinktionsevent (94 % Verlust mariner Invertebratentaxa), einhergehend mit der stärksten 13-C-Isotop-Anomalie, befindet sich kurz davor im Bett 25; die formale PTG-Grenze ist somit zeitlich nicht identisch mit dem Hauptextinktionsereignis, sondern folgt kurz darauf (Sci. 307, 711).

Betrachtet man dagegen die Extinktionsstärke gemessen als Quotient aus Minderung der Biodiversität dividiert durch Zeit, so fiel die PT-Extinktion aufgrund ihres mehrstufigen Verlaufs nicht so drastisch aus wie die KT-Extinktion und die Extinktion am Ende des Ordoviziums (PNAS 105, 13763).

Vor 252,3 MA – etwa 20000 Jahre vor dem ersten Höhepunkt des Massensterbens – deutet eine scharfe negative C-Exkursion auf große Mengen von CO₂ und Methan in der Atmosphäre, während die Sauerstoffisotopen auf eine Temperatursteigerung von 8 Grad weisen. Kurz danach setzte das Massensterben ein, das in mehreren Schüben über ca. 200.000 Jahre hinweg erfolgte, wobei Befunde aus Südchina auf zwei konkrete Aussterbephase deuten: eine vor 252,3 MA, bei

der 57 % (von 537 untersuchten) Arten ausstarben, und eine weitere vor 252,1 MA, bei der 71 % der überlebenden Arten ausstarben.

Die erste Phase führte zum Verschwinden der Riffbildner wie Korallen, Schwämme, Kalkalgen; gleichzeitig war allgemein das Bodenleben im Meer betroffen. Rußablagerungen deuten auf starke Feuersbrünste infolge der hohen Temperaturen an Land, die Oberflächentemperatur des Meerwassers stieg von 34 bis 36 Grad auf 40 Grad an, der CO₂-Gehalt der Atmosphäre erreichte mit 0,3 % das 8-Fache des modernen Wertes. Saurer Regen erhöhte die Erosion an Land. Die damit verbundene Überdüngung im Meer und die hohen Wassertemperaturen führten zu wiederholten „Algenblüten“ der Cyanobakterien.

Über 8 bis 9 MA hinweg wiederholten sich derartige geochemische Anomalien; es dauerte bis zur Mitteltrias, bis sich günstigere Verhältnisse etablierten und stabilisierten (Natwiss. Ru. 5/2013, 233).

Insgesamt besteht Konsens, dass ein großer Extinktionsimpuls unmittelbar vor der biostratigraphisch definierten PTG-Grenze auftrat. Die Extinktionen von Ammonoideen im Iran begannen aber schon 700.000 Jahre vor der PTG im Sinne eines graduellen Rückgangs. Gleichzeitig wurden die innerhalb dieses Zeitraumes überlebenden Arten zunehmend kleiner und weniger komplex (z.B. einfachere Suturen). Dies wird mit Pädomorphyse erklärt: die adulten Ammonoideen kurz vor der PTG ähneln den juvenilen Ammonoideen aus der Zeit vor Beginn des Rückgangs. Unstabile Lebensbedingungen können demnach zu Heterochronie (in Form von Pädomorphyse) führen. Auch für Brachiopoden wurde eine Abnahme der Körpergröße im späten Changhsingian berichtet.

Die ersten Ascheablagerungen im arktischen Kanada – die auf das Verbrennen sibirischer Kohle zurückgeführt werden – wurden auf 500.000 bis 750.000 Jahre vor der PTG datiert.

Der Beginn des Rückgangs der Ammonoideen im Iran korreliert auch mit dem Beginn der lang anhaltenden globalen C-Exkursion in marinen Karbonaten, die ebenfalls 700.000 Jahre vor der PTG einsetzte (Geology doi: 10.1130/G39866.1).

Taxonomische Auswirkungen und Stratigraphie der Extinktion:

Am Ende des O-Perm erfolgte die größte Extinktion aller Zeiten; nach früheren Annahmen starben 84 % der Gattungen (70 % der Landvertebratengattungen) und 93-95 % der Arten aus. Betroffen waren besonders Meerestiere, aber auch viele Familien und Ordnungen der Amphibien. Trotz der Masseneextinktion entstanden jedoch anschließend keine neuen Baupläne, die Entwicklung verlief abgesehen von dem massiven Artenschwund eher kontinuierlich weiter.

Neuere Analysen zeigten allerdings, dass das Ausmaß der Extinktion bisher überschätzt wurde. Es starben nur 81 % (statt 90 – 96 %) aller marinen Tierarten aus. Die Annahme, dass das höhere Leben an der PTG beinahe völlig erloschen wäre, lässt sich nicht mehr halten. Die höheren Quoten waren dadurch zustande gekommen, dass man frühere Extinktionswellen im Perm (- speziell die starke Extinktion am Ende des Guadalupian, also am Ende des M-Perm) mit einbezogen hatte. Wenn man sich streng auf die endpermische Extinktion beschränkt, beträgt die Aussterbequote auf Artniveau aber nur 81 % (Gattungen: 62 %).

Etwa 90 Ordnungen (d.h. in diesem Fall: 90 % der ca. 100 vor der Krise bestehenden Ordnungen) und mehr als 220 Familien von Meeresstieren überlebten und repräsentierten dabei ein großes Spektrum physiologischer, morphologischer und ökologischer Diversität. Unstrittig war die PTG-Extinktion aber die stärkste aller Massenextinktionen:

Verlust an marinen Tierarten / marinen Tiergattungen:

Endpermisch: 81 % / 62 % (frühere Schätzungen: 56 – 69 %)

Mittleres bis oberes Ashgill: 72 % / 45-46 % (früher: 57 – 61 %)

(Extinktion in zwei Stößen: am Ende des mittleren Ashgill durch Abkühlung, Ausbreitung der Vereisung und Meeresspiegelabfall; viele Taxa wanderten äquatorwärts; der zweite Stoß 1,9 MA später am Ende des oberen Ashgill durch Erwärmung, wodurch kälteadaptierte Arten ausstarben.

Die Extinktion am Ende des mittl. Ashgill war viel stärker ausgeprägt. Die oben genannten Prozentsätze beziehen sich auf beide Extinktionsschübe zusammen betrachtet).

KTG: 66 – 68 % / 38 – 40 % (früher: 40 – 47 %)

M-Perm (am Ende des Guadalupian): 60 – 62 % / 33 – 35 % (früher: 48 – 56 %)

Ob. Frasn: 38 – 42 % / 16 – 20 % (früher: 35 - 51 %) (verbunden mit globaler Abkühlung)

(die Extinktion am Ende des Famenne war trotz ihrer erheblichen ökologischen Konsequenzen auf Gattungsniveau betrachtet viel schwächer als diejenige im oberen Frasn, ließ sich aber nicht exakt berechnen; auch hier spielte globale Abkühlung eine Rolle)

Unt. Serpukhovian (Beginn der Eiszeit): 32 % / 13 – 14 % (früher: 31 %)

(Hinweis: der Vereisungsimpuls im Vise hatte noch keine Auswirkungen auf marine Extinktionen)

Eine Neukalkulation der obertriassischen Massenextinktion erfolgte nicht, weil es Unklarheiten über den genauen Zeitraum und die betroffenen Gattungen gibt, d.h. die Datenbasis umstritten ist. Ähnliches gilt für Events im Kambrium und Silur.

Das Ausmaß von Massenextinktionen korreliert nicht eng mit den ökologischen Konsequenzen. Obwohl die oberordovizische Massenextinktion die zweitstärkste war, erholten sich die meisten Gruppen rasch, und lediglich die Trilobiten waren stark und dauerhaft betroffen.

Die Extinktion am Ende des Frasn war viel schwächer ausgeprägt als jene des Ashgill, hatte aber durch den Verlust der Korallen/Stromatoporen-Riffgemeinschaften viel weitergehende ökologische Folgen, auch für das pelagische Leben und verschiedene articulate Brachiopoden.

Und die Extinktion am Ende des Famenne war nach Gattungsverlusten sehr klein, führte aber durch den nahezu vollständigen Verlust der Placodermen – als Top-Beutegreifern – zur umfassenden Restrukturierung von Nahrungsketten. Nur an der PTG und KTG korrelieren Ausmaß der Extinktion (nach Verlustraten) und ökologische Konsequenzen gut miteinander.

Bei den neuen Kalkulationen wurde neben dem Signor-Lipps-Effekt unter anderem berücksichtigt, dass die Hintergrundextinktion (die auch in kleinen Schüben verlaufen kann) von marinen Taxa zwischen dem frühen Paläozoikum und dem späten Känozoikum abnahm. In einer Regressionsanalyse verringerte sich die Hintergrundextinktion zwischen M-Ordovizium und Jungkänozoikum auf etwa ein Drittel (!). Die Hintergrundextinktion, die unmittelbar vor der Massenextinktion erfolgte und daher nicht dem Extinktionsevent

angelastet werden kann, wurde daher - im Unterschied zu früheren Berechnungen - herausgerechnet.

Mit dieser weiter entwickelten Methode wurden die Extinktionsquoten für alle MasseneXTinktionen gegenüber früheren Schätzungen verringert, allerdings in unterschiedlichem Ausmaß. Für die KTG weichen die Kalkulationen auf Gattungsniveau nur gering von früheren Schätzungen ab (38 – 40 % statt früher 40 – 47 %). Die 47 % kommen zustande, wenn man die Hintergrundextinktion seit dem frühen Maastricht mit einbezieht.

Die Extinktionsquote der PTG auf Artniveau betrug an der Typlokalität in Meishan/China 94 % - dies kann aber nicht auf die PTG weltweit generalisiert werden, zumal sich die Fazies-situation in Meishan nach der PTG verschob. Meishan lag äquatornah und das Wasser erwärmte sich dort rasch auf 35 Grad, was hohe Aussterbequoten zur Folge hatte, aber nicht ausschließt, dass Arten in kühleren Regionen überlebt haben könnten.

Aussterbequoten auf Gattungsniveau am Ende des Perm:

100 % der Rugosa
90 % der Articulata (unter den Brachiopoden)
75 % der Ostracoda
60 % der Muscheln
55 – 60 % der Foraminiferen und Bryozoen
45 % der Schwämme
35 % der Schnecken

(PNAS 113: E 6325).

Stark betroffen von der PTG-Extinktion waren (teils bei kombinierter Betrachtung der Extinktionen am Ende des M-Perm und des O-Perms):

- Foraminiferen (u.a. Totalextinktion der bis zu mehreren Zentimeter großen Fusulinen), Flachwasserforaminiferen.
An einer Fundstelle in Südchina erloschen im obersten Changhsingian 54 von 58 Arten (davon 28 in den letzten 60 cm im Sediment vor der PTG), zwei weitere Arten überlebten bis knapp in die unterste Trias und starben dann aus (J. Pal. 83, 718).
Bereits am Ende der Guadalupians (oberstes M-Perm) erloschen 88 % der Foraminiferen.
- viele Schwämme, Stromatoporidae (Lazarus-Phänomen)
- Korallen (große taxon. Einheiten verschwanden ganz: Tabulata, Rugosa; lt. PFLUG überlebten aber einige Rugosa-Korallen die PTG noch knapp und erloschen in der untersten Trias); lt. Sepk.-Datei erreichen Tabulata nur das unt. Tatarian (=Dzhulfian), die Rugosa dagegen mit einigen Gattungen das Dorashamian (= ob. Tatarian).
- Moostierchen (Trepostomata, viele Cryptostomata)
- viele Brachiopoden (Orthida, Chonetaceae, Productaceae erloschen vollständig; viele Strophomeniden und Spiriferiden); die Zahl der Articulata-Familien reduzierte sich zwischen Perm und U-Trias von 48 auf 13
- Ammonoidea wären beinahe völlig ausgestorben; nur 2 Gatt. überlebten! (lt. PFLUG überlebten aber einige Perm-Ammonoidea die PTG noch knapp und starben in der

- untersten Trias aus; vgl. Medliocottiaceae, Otocerataceae). Nach neuen kladistischen Untersuchungen müssen aber mehrere Linien der Ceratitida bereits im obersten Perm entstanden sein (auch wenn diese Linien erst in der Trias nachweisbar sind); dadurch würde sich die Extinktionsrate der Ammonoidea auf Gattungsebene von 85 % auf 60 % reduzieren (Palaeont. 50, 573).
- für die Schnecken war die PTG ein sehr kritisches Ereignis; Muscheln waren weniger stark betroffen. Bei den Schnecken erloschen u.a. die Bellerophonacea (O Bellerophonida aber bis Rhät).
 - Rostroconchia und Hyolithen erloschen schon im ob. Guadalupian (= Capitanian)
 - bei den Arthropoden die Eurypteriden im O-Perm, die Trilobiten im obersten Perm (noch im ob. Tatarian und Meishan-Grenzprofil vertreten); viele Ostracoden. Die Diversität der Insekten nahm dagegen im Lauf des Perms zunächst zu; dann folgte die einzige bedeutende Aussterbewelle in der 390-MA-Geschichte der Insekten: 8 von 27 Insektenordnungen des O-Perm erreichten die Trias nicht, 3 starben noch zu Beginn der Trias aus, 4 erholten sich in der Trias wieder.
 - viele Gruppen der Seelilien (vielleicht überlebte nur eine einzige Linie?) und Seeigel; von den 6 Seeigel-Gatt. des Perms überlebten nur 2 *Miocidaris*-Arten und ggf. eine hypothetische, noch unbekannt Gattung. Die meisten Seeliliengattungen und 2 der 4 Ordnungen erloschen schon im ob. Guadalupian; nur zwei Ordnungen erreichten mit sehr wenigen Gattungen das Tatarian.
 - Blastoideen verschwanden vollständig; viele Seesterne und Schlangensterne, bei letzteren blieb (wie bei Ostracoden) die taxonomische Diversität aber unverändert. Insgesamt besteht die Tendenz, daß festsitzende Stachelhäuter stärker betroffen waren als bewegliche. Blastoideen erloschen schon im ob. Guadalupian.
 - Acanthodier waren schon im M-Perm erloschen
 - bei den Haien überlebte (angeblich) nur eine einzige Art (PFLUG); tatsächlich müssen aber verschiedene „Geisterlinien“ überlebt haben (Xenacanthiformes, Hybodontoida, Linie zu Neoselachii)
 - bei den Schmelzschuppen starben im Laufe des O-Perms 10 von 18 Fam. aus (dafür erschienen in der Trias 16 neue Fischfamilien); primitive Quastenflosser starben ebenfalls aus;
 - 6 von 9 Amphibienfamilien (naA nur 1/3 der Amphibienfamilien), u.a. die salamanderähnlichen Microsauria sowie sie Seymouriomorpha.
 - 21 von 27 Reptilfamilien; es ist noch umstritten, ob das Aussterben von Tetrapoden biphasisch oder kontinuierlich über mehrere MA verteilt erfolgte
 - 63 % der Familien der Therapsiden
 - die Artenvielfalt in den Meeren soll von 250.000 Arten auf < 10.000 Arten zurückgegangen sein
 - nur 9 von 22 Landpflanzenfamilien des Perm erreichten die Trias (CLEAL/THOMAS 2009)

Aussterben von Tetrapodenfamilien (BENTON 2007):

Von 48 Familien aus dem Tatar (letzte 5 MA des Perm) starben 75 % (36 Fam.) aus:
darunter:

- 10 Familien basaler Tetrapoda (überwiegend Anthracosauria)
 - Captorhinidae (bis Wuchiapingian)
 - Millerettidae
 - Pareiasauria
 - Younginidae
- 17 Familien der Therapsida (inkl. Gorgonopsia, Dinocephalia)

Überlebende Familien:

2 - 3 Familien der Temnospondyli

Procolophonidae (bis Nor!)

einige basale Archosauria und Lepidosauromorpha

einige Therocephalia, Cynodontia und Dicynodontia

Dabei wurden auch die komplexen Ökosysteme zerstört; waren vor der PTG oftmals 40 – 50 verschiedene Tetrapodontaxa in einer Fauna vertreten (besonders Südafrika, Russland), von kleinen Insektenfressern bis riesigen Säbelzahn-Gorgonopsia, die Pareiasauria und Dinocephalia jagten, blieben nur 2 – 3 Taxa übrig. *Lystrosaurus* machte in der untersten Trias in manchen Faunen bis zu 95 % der Individuen aus.

Von den typisch paläozoischen marinen Familien (z.B. paläozoische Korallen, articulate Brachiopoden, stenolaemate Bryozoen, gestielte Echinodermen) erloschen 79 %, von den modernen Faunen (Muscheln, Schnecken) nur 27 % der Familien (insgesamt: 49 % der marinen Familien, 72 % der marinen Gattungen; KTG: 47 % der marinen Gattungen; O-Ordov. 57 % der marinen Gatt.). Die PT-Extinktion ist somit ein gravierender Einbruch in der Meeresfauna und beschleunigte den (bereits im Ordov. begonnenen) Turnover von den Urformen der kambrischen Explosion zu den moderneren Gruppen. Die Tendenz geht dabei von passiven Filtrierern zu aktiven Räubern; Nautiliden überstehen die PTG erstaunlich gut, ebenso Conodonten und bestimmte Muscheln. Insgesamt ist die PTG der dramatischste Einschnitt in der Entwicklung der Wirbellosen mit einer Modernisierung in Richtung auf das rezente Gepräge; in der Trias erschienen dann viele neue, bis rezent erhaltene Familien und Gattungen. Ohne diese Extinktion sähe das Leben in den Meeren auch heutzutage noch ganz anders aus, würden Filtrierer (wie Seelilien, Brachiopoden) auch weiterhin über aktive Räuber dominieren.

Flachwasserbewohner waren stärker betroffen, entweder infolge der globalen Erwärmung (CO₂-Zunahme) oder Habitatdestruktion durch Regression und Transgression; dies mag das bessere Abschneiden der Nautiliden im Vergleich zu den Ammonoidea erklären.

Faktoren, die die Aussterbewahrscheinlichkeit beeinflussten:

Erhöhte Aussterbewahrscheinlichkeit bei

--- starker Kalzifizierung der Organismen (gering oder gar nicht kalzifizierte Tiere überlebten eher!)

--- relativ schwach entwickeltem Kreislauf- oder Atmungssystem

Lazarus-Phänomen: bestimmte Muschel-, Schnecken- und Brachiopodengruppen scheinen an der PTG auszusterben, tauchen in der M-Trias aber wieder auf. Sie müssen in bisher nicht bekannten Refugien überlebt haben.

Dead Clade Walking: viele Überlebende von Massenextinktionen nehmen an der Diversifizierung, die sich an die Massenextinktion anschließt, nicht mehr teil; die taxonomischen Auswirkungen der Massenextinktionen sind damit größer als der unmittelbare Verlust während der Extinktion. So starben in den ersten Stadien *nach* den drei großen paläozoischen Massenextinktionen relativ mehr Ordnungen an marinen Invertebraten aus, als der üblichen Hintergrundextinktion entspricht; Entsprechendes findet sich auf Gattungsniveau. Dieser Effekt findet sich (zumindest auf Ordnungs-Niveau) nicht dagegen an der TJG und KTG (PNAS 99, 8139).

Die **Pflanzenwelt** wurde taxonomisch nur gering beeinflusst; allerdings kam es zu einer starken Veränderung der Pollenspektren an der PTG. Ab dem obersten Perm sind kaum noch

Gymnospermen-Pollen, dafür viele Farn- und besonders Pilzsporen (als Ausdruck intensiver Verwesung) zu finden, ganz besonders an der Basis der Trias, der "Pilzgipfel" setzt aber schon im höchsten Perm ein (kurz vor der plötzlichen Extinktion der marinen Fauna). Dieser Pilzgipfel wird aber neuerdings bestritten, da er auf einem Sporentyp beruht, dessen Assoziation mit Pilzen zweifelhaft ist (eher von Algen), und sich keinesfalls überall eine Häufung dieses Sporentyps findet (s. U-Trias, Flora).

Die Landflora änderte sich gegen Ende des Perms zunächst in der Weise, daß kühle bzw. kühltemperierte Floren in höheren Breiten der nördl. und südl. Halbkugel rasch durch warmtemperierte Pflanzen ersetzt wurden.

Aus Grönland wurde überraschenderweise eine Zeitverschiebung zwischen dem Kollaps der Ökosysteme und den selektiven Extinktionen oberpermischer Pflanzen berichtet. Die ökologische Krise führte zunächst zu einer vorübergehenden Zunahme der Pflanzendiversität in einem Zeitraum, in dem sich kaum marine Invertebraten finden (PNAS 98, 7879; s. auch: U-Trias).

Der plötzliche Übergang von langsam fließenden mäandrierenden Flüssen zu breiten, verflochtenen, schnell fließenden und stark sedimentführenden und große Schwemmfächer ablagernden Strömen (als flache, miteinander verbundene, mehr oder weniger gerade und parallele, nicht mäandrierende Kanäle in Südafrika, aber auch andernorts, z.B. China: Sci. Rep. 9: 16818), deutet darauf, dass auch die Pflanzenwelt stark betroffen war und die Pflanzendecke auf dem Festland plötzlich vernichtet wurde; die Erosion und die Sedimentführung der Flüsse nahmen stark zu. Mäandrierende Flüsse setzen einen Pflanzenbewuchs der Uferzonen voraus, die Pflanzenwurzeln behindern das Abrutschen der Flussufer in den Mäandern. Bewurzelte Flussufer weisen in Feldexperimenten eine um mehrere Größenordnungen höhere Erosionsresistenz auf als pflanzenlose Ufer. Vor dem Silur, als noch keine Pflanzendecke mit Wurzeln entwickelt war, gab es noch keine mäandrierenden Flüsse, jedenfalls konnten sie niemals nachgewiesen werden; alle bis dahin bekannten Flüsse entsprechen dem Typ der flachen, miteinander verflochtenen, gerade fließenden Kanäle; dies gilt auch für proterozoische Flussablagerungen. Nur an der PTG-Grenze nahm plötzlich der Anteil dieser verflochtenen, gerade strömenden Flusssysteme zulasten der mäandrierenden kurzzeitig zu (derselbe Effekt tritt heutzutage nach der Rodung von Urwäldern auf). Es dauerte etwa 50000 bis 100000 Jahre, bis sich wieder mäandrierende Flusssysteme nach der PTG in Südafrika entwickelten; dieser Zeitraum korreliert mit der Normalisierung von C-Isotopwerten in den Ozeanen und der Normalisierung der Primärproduktion. Die starke Erosion und der Verlust der Pflanzendecken führten zu einem starken fluviatilen Transport von organischem und anorganischem Sediment (und damit ^{13}C) in die Ozeane; dies mag zum Verlust der marinen Flachwasserfaunen beigetragen haben. Es ist nicht auszuschließen, dass die PT-Extinktion zunächst an Land begann und primär die Landflora betraf; der hohe Sedimenteintrag in die Ozeane dürfte dann zur marinen Extinktion beigetragen haben (s. Sci 289, 1667+1749); dies erklärt, wieso überproportional die Filtrierer in den Meeren vom Aussterben betroffen waren. Gleichzeitig wurde weltweit an der PTG die Kohlebildung unterbrochen (kontra: s. U-Trias, Flora).

Die Untersuchung von Pollen und Sporen ergab, dass die Pflanzenwelt Jahrmillionen brauchte, um sich zu erholen; in Europa, wo die Koniferenvegetation zerstört war, dominierten für 4 – 5 MA die Lycoposiden; erst an der Grenze zwischen U- und M-Trias breiteten sich wieder die Koniferen aus. Der Vegetationswechsel von lycopsidendominierten- zu koniferendominierten Floren dauerte dabei ca. 0,5 MA, wobei Wiederherstellung von Habitaten, Migration (von Nadelhölzern aus Australien und der Antarktis, wo damals gemäßigtes Klima herrschte) und Evolutionsprozesse synergistisch beteiligt waren (PNAS 96, 13857) (s. auch: U-Trias, Flora).

Nach CLEAL/THOMAS (2009) erreichten nur 9 von 22 Pflanzenfamilien des Perm die Trias.

Florenwechsel zwischen Oberperm und Unterjura:

An der **Grenze Mittelperm/Oberperm erloschen** die Vojnovskyaceae;

im frühen Oberperm erloschen: Sermeyaceae, Emplectopteridaceae, Lidgettoniaceae, Rigbyaceae und Gondwanostachyaceae (die beiden letztgenannten Familien nur kurzlebig, aufs untere Oberperm beschränkt)

an der PTG erloschen: Lepidocarpaceae, Tchernoviaceae, Ruffloriaceae, Gigantopteridaceae, Ottokariaceae

Die Osmundaceae entstanden lt. CLEAL/THOMAS erst im späten Oberperm.

----- PTG ----- (Verschwinden der letzten Kohlesümpfe, die sich in Südchina und Indien noch bis zur PTG halten konnten) (vgl. Sci. Rep. 9: 16818)

Direkt nach der **PTG traten auf:** Takhtajanodoxaceae (kurzlebig in der U-Trias), Echinostachyaceae (ebenfalls kurzlebig in der U-Trias), Pleuromeiaceae (Trias), **Equisetaceae**;

im Laufe der **weiteren U-Trias erschienen:** Umkomasiaceae (bis TJG), **Ginkgoaceae**, Kannaskoppiaceae (bis O-Trias);

an der **Grenze U-/M-Trias erschienen:** Fredlindiaceae (bis O-Trias), **Pinaceae, Podocarpaceae, Araucariaceae** (*Anm.:* nach neuen Funden aus Jordanien Podocarpaceae schon ab oberstem Perm)

in der **M-Trias erschienen** die kurzlebigen Petrielleaceae (nur M-Trias) und Lindthecaceae (bis O-Trias) sowie die **Cupressaceae** und die Fraxinopsiaceae (bis TJG);

an der **Basis der O-Trias entstanden** als sehr kurzlebige Familien (noch vor der TJG wieder erloschen): Cynepteridaceae, Matatiellaceae, Avatiaceae, Hamshawviaceae, Alexiaceae, Hlatimbiaceae, Westernheimiaceae, Sturianthaceae, Nataligmaceae, Dechellyiaceae, Zamostromaceae, Dinophytonaceae;

und ebenfalls an der **Basis der O-Trias** die länger lebenden Familien **Matoniaceae, Dipteridaceae, Polypodiaceae**, Caytoniaceae sowie die Bennetticarpaceae (letztere nur bis TJG) (Caytoniales bis KTG!);

im **Laufe der O-Trias** entstanden die: Axelrodiaceae (erlöschen noch vor der TJG),

Varderkloeftiaceae (erlöschen an der TJG);

in der **oberen O-Trias (Rhät)** erschienen: Williamsoniaceae (bis Dogger), **Dicksoniaceae**,
Umaltolepidaceae, Leptostrobaceae;

----- TJG -----

direkt an der TJG erschienen: Schmeissneriaceae* und Bernettiaceae (beide kurzlebig, nur Lias),
Yimaiaceae (bis Dogger), Karkeniaceae, **Taxaceae**;

im **höheren Lias** erschienen die Pentoxylaceae;

an der **Lias-Dogger-Grenze** erschienen: Williamsoniaceae, **Stangeriaceae, Schizaeaceae**

(nach CLEAL/THOMAS S. 210)

*Bei *Schmeissneria* aus dem ob. Dogger Chinas (Jiulongshan Formation) soll es sich um eine Angiosperme handeln (→ M-Jura)

Kinetik des Aussterbens:

Nähere Untersuchungen zur **Kinetik des Aussterbens** ergaben zunächst, daß das Aussterben ein komplexer mehr(3?)phasiger Vorgang war, der sich über 20 MA hinzog mit einer Aussterberate von 2 Fam./1 MA. Wie an der KTG verschwinden manche Tiergruppen allmählich und schon vor der Grenze, andere ganz plötzlich an der Grenze. Besonders rasch gingen empfindliche Tiergruppen wie Riffkorallen und die damit verbundenen Lebensgemeinschaften unter.

Neuere Befunde sprechen für eine protrahierte Extinktion mit einem plötzlichen, drastischen Endeffekt von weniger als 1 MA, wobei sich der Gesamtaussterbevorgang jedoch in zwei entscheidenden Phasen abspielte: eine erste Hauptextinktion etwa 5 MA vor der PTG, die zweite Hauptextinktion dann direkt an der PTG (streng genommen im Meishan-Profil aber kurz vor der PTG). Die erste Aussterbewelle würde damit noch in einen Zeitraum fallen, der in Deutschland dem mittl. Zechstein entspricht; hier starben die Blastoidea und die Crinoidea-Unterklassen aus (Capitanian-Wujiapingian-Grenze), wobei bei letzteren jedoch wenigstens eine (noch unbekannt) Gattung als Stammform der mesozoischen Crinoiden überlebt haben muß. An dieser Grenze erloschen auch 74 % der Ammonoideagattungen; an der Wujiapingian/Changshingian-Grenze im obersten Perm sämtliche Tabulata (während die Rugosa die PTG = Changshingian/Trias-Grenze erreichen):

Zechstein-Stufen	Wordian	Capitanian	Wujiapingian	Changs.
Tabulata	9 - 1	14 - 8	6 - 6 +	
Rugosa	39 - 6	45 - 19	27 - 17	10 - 10 +

Terebratulide Brach.	25 - 1	32 - 16	19 - 14	5 - 3
sonstige Articulata	234 - 46	229 - 135	110 - 75	56 - 54
Blastoidea	10 - 0	15 - 15 +		
Crinoidea	32 - 3	87 - 87	kein Nachweis	
eingegrabene Muscheln	22 - 2	24 - 5	20 - 8	13 - 2
epifaunale Muscheln	86 - 13	89 - 48	48 - 16	36 - 16
Nautiliden	17 - 6	14 - 5	10 - 3	7 - 2
Ammonoidea	46 - 26	38 - 28	18 - 11	15 - 13
Conodonten	8 - 2	8 - 2	6 - 1	6 - 3
Fusuliniden	56 - 12	54 - 18	42 - 7	40 - 40 +

1. Zahl: Anzahl der Gatt. in der betreffenden Stufe; 2. Zahl: Anzahl der aussterbenden Gattungen

Die Daten lassen erkennen, daß Tabulata, Blastoidea und Crinoidea bereits vor der PTG ausstarben; daß zwischen Capitanian und Wujiapingian eine deutliche Aussterbewelle bestand; daß nur zwei Terebratuliden-, zwei nichtterebratulide Artikulatengattungen und zwei Ammonoidea-Gatt., aber 5 Nautilidengatt. die PTG überlebten; epifaunale Muscheln waren stärker betroffen als eingegraben lebende Gattungen.

Im Jahre 2000 wurde eine detaillierte Analyse der Aussterbekinetik vom paläontologisch am intensivsten studierten Grenzprofil der Welt (Meishan, Südchina) publiziert (Sci 289, 432). Die statistische Analyse der stratigraphischen Verbreitung von 162 Gattungen mit 333 Arten ergibt eine plötzliche Extinktion vor 251,4 MA, die zeitlich mit einer drastischen Verminderung von 13-C-Ablagerungen sowie einer Zunahme von Mikrosphaerulen korreliert, aber der PTG um etwa 0,5 – 0,6 MA vorausgeht (die in diesem Profil bei 250,9 MA angesetzt wird).

Eine weitere, kleinere Extinktionswelle erfolgte bei 250,6 MA. Vor der Hauptextinktion bei 251,4 MA erfolgten dagegen lediglich gradualistische Extinktionen. Die Hauptextinktion vor 251,4 MA betraf überwiegend Foraminiferen, Ostracoden und Cephalopoden; die Extinktion vor 250,6 MA überwiegend Brachiopoden. Zwischen 251,4 und 250,6 MA erfolgte ein gradueller Rückgang. Die Hauptextinktion muss extrem schnell verlaufen sein, evtl. innerhalb von 10.000 Jahren, was nur mit einem Katastrophenszenario erklärbar ist, theoretisch möglicherweise sogar innerhalb eines einzigen Tages (wobei eine so detaillierte stratigraphische Auflösung nicht möglich ist).

Die in dieser Studie dokumentierten Fossilien umfassen Foraminiferen (besonders Fusuliniden), Radiolarien, Rugosa, Bryozoen, Brachiopoden, Muscheln, Schnecken, Cephalopoden, Ostracoden, Trilobiten (!; die stratigraphisch-paläontologische Aufnahme beginnt ca. 45 m unter der PTG bei ca. 254 MA!), Conodonten, Fische, Kalkalgen.

Cyanobakterielle Biomarker und Invertebraten (Nat. 434, 494): Studien mit Biomarkern (Meishan/China), die spezifisch für Cyanobakterien sind, ergaben ein zweiphasiges Aussterben um die PTG herum, und zwar im Bett 24e/Basis Bett 25 (=Meishan 2) kurz vor der festgelegten PTG und im Bett 27/28 ganz knapp nach der PTG. Die Extinktionen sind verbunden mit einer erheblichen Reduktion der cyanobakteriellen Biomarker (auf etwa 1/2 bis 1/3 des Normalwertes) und korrelieren zeitlich auch mit einer stark erhöhten Extinktion von Invertebratenarten (Bett 25 und 28/29, entsprechend den Massnextinktionen Meishan 2 und Meishan 3). Der

Aussterbevorgang an der PTG selbst war somit zweizipfelig (nicht gemeint sind damit die schon mehrere MA vor der PTG erfolgten Extinktionen). Die Minima der cyanobakteriellen Biomarker entsprechen zeitlich den Invertebraten-Extinktionen oder gehen diesen nur knapp voraus.

Nach jeder der beiden cyanobakteriellen Extinktionen kam es dann mit einer gewissen Zeitverzögerung zu einer massiven Zunahme der cyanobakteriellen Biomarker (auf das Zwei- bis Dreifache des Ausgangswertes; Bett 26 und Bett 29 [der Abstand zwischen Bett 24 e und Bett 29 beträgt etwa 50 m Sediment]), ggf. dadurch, dass durch die umfangreichen Extinktionen bei den Invertebraten die Cyanobakterien nicht durch „Graser“ reduziert wurden [wobei aufgrund der Wassertiefe die Cyanobakterien von Meishan aber eher planktonisch waren, was aber ebenfalls nicht ausschließt, dass sie Invertebraten direkt oder über mehrere Schritte der Nahrungskette als Beute dienten], sondern sich ungestört entwickeln konnten. Auch Phytoplankton wird ja „abgegrast“, wenn auch in anderer Weise als mikrobielle Matten. Die endpermische Extinktion betraf besonders (selektiv) Planktotrophe, die in warmem, flachen Wasser niedriger Breiten dominierten und sich dort vom Phytoplankton der photischen Zone ernährten. Da sich auch das Verhältnis der cyanobakteriellen Biomarker zu den Steranen veränderte (in beiden Extinktionsepisoden), spricht dies dafür, dass das reduzierte „Abgrasen“ die Expansion der cyanobakteriellen Populationen stärker förderte als der planktonischen (eukaryontischen) Algen.

Bemerkenswert ist allerdings, dass zwischen den Extinktionen der Invertebratenfauna und den cyanobakteriellen Expansionen ein erheblicher Zeitraum verstrich (Expansion jeweils 1 Bett oberhalb der Extinktion); ähnliche Phänomene sind aber auch von der KTG bekannt, wo es sogar einige Jahrhunderttausende dauerte, bis die reduzierte marine Bioproduktion durch eine erhöhte Produktivität abgelöst wurde.

Eine mögliche Erklärung neben dem reduzierten „Abgrasen“ könnte auch darin bestehen, dass ein verstärkter Eintrag von Nährstoffen in die Meere erfolgte, da auf dem Land verstärkte Erosion herrschte (aufgrund der Schädigung der Landvegetation).

Wesentliches Ergebnis dieser Studie ist aber der zweiphasige Verlauf der Extinktion (kurz vor und kurz nach der definierten PTG) mit einem Abstand von ca. 30 m im Sediment, wobei beide Extinktionswellen von etwa gleich starkem Ausmaß (bezogen auf cyanobakterielle Biomarker sowie Invertebraten) waren. Die starken Veränderungen in den cyanobakteriellen Biomarkern deuten dabei auf erhebliche Störungen der Umwelt.

Aussterbekinetik der Ammonoidea (Sci. 306, 264): insgesamt lassen sich drei Phasen des Aussterbens erkennen; in den letzten 30 MA vor der PTG nimmt die Diversität der Ammonoidea (sowohl auf der Ebene der Taxa wie auf der Ebene der morphologischen Disparität im Morphospace) kontinuierlich ab. Am Ende des Capitanian/Beginn des Wuchiapingian kommt es dann zu einer beschleunigten Extinktion, die aber eher selektiv erfolgt und bevorzugt bestimmte Taxa aus drei Familien umfasst; die plötzliche endpermische Extinktion erfolgt unselektiv, was für ein katastrophisches Ereignis zu diesem Zeitpunkt spricht. Nach derzeitigen Erkenntnissen haben nur zwei oder drei Gattungen bzw. drei Superfamilien (Medlicottiaceae sowie zwei Superfamilien der Ceratitina) die PTG überlebt. Die Selektivität der Capitanischen Krise spricht für eine erhöhte Hintergrundextinktion aufgrund von Umwelteinflüssen, die fehlende Selektivität der endpermischen Extinktion für eine Katastrophe. Leider gibt es nur wenige Fundstellen des obersten Perm und der untersten Trias (Griesbachian, Dienerian), was insbesondere den Einbruch der taxonomischen Diversität überzeichnen könnte. Vergleicht man dagegen die Entwicklung der morphologischen Disparität im Morphospace, wird dieser Biaseffekt zumindest abgemildert. Die

Disparität nahm vom O-Karbon zum U-Perm zunächst zu, blieb dann zunächst konstant, und nahm dann in den letzten 30 MA des Perm ab, beschleunigt am Ende des Capitanian, wobei aber selektiv Ammonoidea mit goniatitischer Morphologie (Adrianitaceae, Cyclolobina, Thalassocerataceae) und lateral komprimierte Formen (Medliocottiaceae) betroffen waren. Im anschließenden Wuchiapingian entstanden zwar nochmals zahlreiche neue Arten, die morphologische Disparität innerhalb der Ceratitina, die das Capitanian gut überstanden hatten, nahm dabei aber nicht zu. Insgesamt nahm die morphologische Disparität in den beiden letzten Stadien des Perm (Wuchiapingian, Changhsingian) weiter ab und erreichte am Ende des Changhsingian, unmittelbar vor der PTG, ihr Minimum; danach blieb die morphologische Disparität bis weit in die Trias hinein konstant, trotz hoher Extinktionsrate an der PTG und taxonomischer Diversifizierung in der unteren Trias. Die Zunahme der Artenfülle der Ceratitina in der frühen Trias ging also nicht einher mit einer Zunahme der morphologischen Disparität.

Die Extinktion im späten Capitanian dürfte sich eher allmählich ereignet haben; nach Conodontenstratigraphie stellte das späte Capitanian einen recht langen Zeitraum dar. Verschiedene, aber nicht alle Gruppen mariner Organismen waren von der Extinktion im späten Capitanian betroffen, und die Extinktionen erfolgten auch nicht in allen Gruppen gleichzeitig, sondern teilweise auch erst im frühen Wuchiapingian (so auch bei den Ammonoidea). Das Aussterben von Ammonoidea, Foraminiferen, Brachiopoden und Schnecken, z.T. sogar zeitlich differenziert, spricht für graduelle Umweltveränderungen in diesem Zeitraum.

Da sich dagegen im Rahmen der endpermischen Extinktion die morphologische Disparität der Ammonoidea (im Gegensatz zum Capitanian/Wuchiapingian) nicht mehr verringerte, muss hier von einem unselektiven Aussterbevorgang im Sinne einer Masseneextinktion ausgegangen werden. Dies wird auch durch eine weitere Studie zur morphologischen Disparität unter Nutzung der Lobenlinien bestätigt. Dass die Ceratitina am besten die PTG überlebten, beruht nicht auf Selektivität, sondern deren großer taxonomischer Diversität. Nach kladistischen Untersuchungen von Ceratitina der Trias müssen aber mehrere Linien der Ceratitina vor der PTG entstanden sein, auch wenn sie bisher nicht im Perm fossil dokumentiert sind, wodurch sich die Aussterbequote der Ammonoidea auf Gattungsniveau von 85 % auf ca. 60 % reduzieren würde (Palaeont. 50. 573).

Eine andere Studie bestätigt, dass sich die Ammonoidea (Ceratitina) nach der PTG sehr schnell innerhalb von 1 MA erholten und schon < 2 MA nach der PTG ihre Diversität diejenige der Ammonoidea des Perm übertraf; in kürzester Zeit traten viele neue Familien und Gattungen auf. Auch bei den Conodonten wurde eine rasche Erholung nachgewiesen, während benthische Faunen wie Muscheln und Schnecken und auch Riffe mehr als 5 MA benötigten. Im Südwesten der USA existierten aber auch schon 1,5 MA nach der PTG schon wieder die ersten Riffe (überwiegend aus Schwämmen und Röhrenwürmern) (DOI: 10.1038/NCEO1264).

Muscheln und Schnecken blieben zunächst artenarm und klein; die Scleractinia traten sogar erst in der M-Trias auf. Im Gegensatz z.B. zu Muscheln und Schnecken lebten Ammonoidea in der Wassersäule; möglicherweise waren die Lebensbedingungen nach der PTG in der Wassersäule nicht so ungünstig wie am Meeresboden. Insgesamt ist bekannt, dass Ammonoidea nach Umweltkrisen immer wieder rasch diversifizierten. Dies könnte darauf deuten, dass Ammonoidea – oder zumindest Ceratitina – wie heutige *Nautilus* oder *Vampyrotheuthis* auch mit niedrigen Sauerstoffgehalten zurecht kamen; die o.g. rezenten Taxa sind tief im Stammbaum der rezenten Cephalopoden angeordnet und könnten andeuten, dass die Toleranz gegenüber niedrigem Sauerstoffgehalt ein gemeinsames Merkmal früher Cephalopoden war (eigene Anmerkung: vgl. Häufigkeit von Orthoceren und Goniatiten im dysaeroben Milieu der Wissensbacher Schiefer!).

Nach aktuellem Kenntnisstand überlebten nur 3 Gattungen der Ceratitina die PTG; triassische Ammonoidea stammen weitestgehend von einer einzigen Gattung ab und sind damit weitestgehend monophyletisch.

Evolution der Ammonoidea zwischen Karbon und Trias

Die Ammonoidea hatten die Karbon-Perm-Grenze ohne große Beeinträchtigung der Diversität auf Gattungsniveau (aber ausgeprägter Turnover auf Familienlevel) überschritten, danach leichte Zunahme der Diversität bis zum M-Perm, die im Wesentlichen von den Prolecanitida getragen wurde (Tornoceratida gingen stark zurück). Im O-Perm kommt es im Capitanian zu einer ersten Aussterbewelle; die morphologische Diversität nimmt ab, Goniatitida und Prolecanitida gehen stark zurück, Ceratitida (= Ceratitina und Otoceratitina) nehmen zu. Im Wuchiapingian, also nach dem ersten Aussterbeereignis, nimmt die Diversität der Otoceratitina stark zu, Goniatitida brechen ein. Die PTG überleben nach derzeitiger Erkenntnis nur 3 Gattungen der Ceratitida. Schon in den ersten 1 – 2 MA nach der PTG (Smithian) erreicht die Diversität der Ammonoidea – jetzt nur noch durch die Ceratitina vertreten – mit 85 Gattungen Werte, die mindestens das mittelpermische Maximum erreichen, wenn nicht überschreiten; im Spathian steigen sie weiter an (110 Gattungen); derartige Werte werden dann in der M- und O-Trias nicht mehr erreicht (Oszillation um 70 Gattungen herum). Auch nach der TJG-Extinktion erholten sich die Ammonoidea sehr schnell innerhalb von weniger als 2 MA.

In < 5 MA nach der PTG entstanden über 200 neue Ammonoidea-Gattungen; zunächst kosmopolitische, später stärker nach Breitengraden differenzierte Gattungen ab dem höheren Spathian, was für eine Zunahme der Temperaturgradienten an der Meeresoberfläche im Verlauf der Untertrias spricht. An der Smithian-Spathian-Grenze kam es allerdings zu einem Einbruch der Ammonoidea-Diversität, verbunden mit einer kurzzeitigen Störung des C-Zyklus, rasch gefolgt von einem weiteren Anstieg der Ammonoidea-Diversität im Spathian (s.o.). Die Smithian-Spathian-Grenze korreliert mit einer letzten starken eruptiven Phase der Sibirian Traps, verbunden mit größeren globalen Veränderungen im C-Zyklus und Klima; jetzt setzt auch der Rückgang der Conodonten ein. Die explosive Erholung der Ceratitina wird dadurch aber nicht nachhaltig verzögert.

Der Diversitätseinbruch der Ammonoidea an der Grenze von der U- zur M-Trias (Spathian / Anis) wird mit der globalen Absenkung des Meeresspiegels zu dieser Zeit erklärt. Ab der M-Trias blieb die Diversität etwa auf dem Niveau des mittelpermischen Maximums, allerdings bei höherer Anzahl von Familien (20 statt 15 pro Zeitintervall). Ab dem unteren Anis zeichnen sich drei Diversitätszyklen ab (frühes Anis bis frühes Carn; frühes Carn bis frühes Nor, frühes Nor bis Rhät); der letzte Zyklus endet mit einem massiven Rückgang der Diversität im späten Nor und Rhät.

Der rasche Aufstieg der Ammonoidea belegt, dass schon in der U-Trias funktionstüchtige Nahrungsketten etabliert waren, auch wenn vermutlich weniger komplex als in der M- und O-Trias. Junge Ammonoidea lebten vermutlich pseudoplanktonisch. Schon in der U-Trias muss die Primärproduktion (welcher Art und Weise auch immer) ausreichend gewesen sein, um die Diversifizierung der Ammonoidea zu ermöglichen. (Sci. 325, 1079 + 1118).

Sowohl Ammonoidea wie Conodonten sind durch eine hohe Hintergrund-Artbildung, aber auch Hintergrund-Extinktion gekennzeichnet und damit generell besonders empfindlich gegenüber globalen Krisen (die die Hintergrundextinktion verstärken). Dies erklärt die ausgeprägten Extinktionen während der drei negativen C-Exkursionen während der U-Trias. Die hohe

Artbildungsrate ermöglichte es aber beiden Gruppen, nach den triassischen Krisen wieder rasch und dramatisch zu rediversifizieren. Andere marine Tiergruppen, die nur schwächere Artbildungsraten aufwiesen, verblieben die U-Trias hindurch auf niedrigem Diversitätsniveau und erlebten infolge der untertriassischen Massenextinktionen nur geringere Schwankungen ihrer (ohnehin niedrigen) Diversität (PNAS 106, 15264).

Brachiopoden: Untersuchungen an Brachiopoden der asiatisch-westpazifischen Region weisen zwei unterschiedliche Extinktionsphasen aus: die Extinktion im späten Guadalupian bzw. am Ende des Guadalupians (d.h. im späten Capitanian) war schwächer ausgeprägt und erfolgte in unterschiedlichen Regionen nicht simultan: während im Bereich von Gondwana das gesamte Guadalupian hindurch ein erheblicher Extinktionsdruck herrschte, wurden boreale Brachiopoden im westlichen Pazifik von einer recht plötzlichen Extinktion am Ende des Guadalupians betroffen. Der Rückgang der Brachiopoden im Guadalupian wird daher mit der starken Habitatreduktion infolge der Regression in Kontinentalpangäa und dem Verschließen der chinesisch-mongolischen Meeresstraße am Ende des Guadalupians erklärt.

Am Ende des Changhsingian erloschen dagegen 87 – 90 % der Gattungen und 94 – 96 % der Arten der Brachiopoden; Daten aus Südchina und Tibet belegen, dass diese Extinktion sehr rasch unmittelbar unterhalb der PTG erfolgte (SHU-ZHONG et al., *Paleobiol.*, Herbst 2002).

Betrachtet man das Überleben der Brachiopoden über das gesamte kritische Zeitintervall hinweg (also M-Perm bis M-Trias), so fällt zunächst auf, dass weniger Gattungen als Clades diesen Zeitraum überstanden (Indiz für Pseudoextinktion oder unzureichende Fossildokumentation), weshalb die Analyse des Überlebens nicht auf Gattungs-, sondern Clade-Niveau erfolgen sollte. 5 von 20 nordamerikanischen Brachiopodenclades überlebten den kritischen Zeitraum. Überlebende Taxa waren dabei kleiner und erstaunlicherweise individuenärmer, also seltener, während die Diversität der Lebensgemeinschaften, in denen die überlebenden Clades lebten, überdurchschnittlich groß war. Hohe Diversität auf einem trophischen Niveau kann einen Puffer gegen Aussterben darstellen; überlebende Taxa können schnell die freien Nischen erloschener Taxa übernehmen und damit ihre eigene Weiterexistenz sichern. Da Größe der einzelnen Taxa, Häufigkeit der einzelnen Taxa und die Diversität der Lebensgemeinschaft statistisch miteinander verbunden sind, könnte die Kleinheit der überlebenden Taxa auf dem reduzierten Biovolumen pro Taxon in hochdiversen Gemeinschaften beruhen (*Paleobiol.* 34. 65).

Trilobiten (USA): in den USA lassen sich im Karbon und Perm vier Phasen der Trilobitenevolution erkennen, die primär mit eustatischen Veränderungen des Meeresspiegels korrelieren. Im mittleren Leonardian führte eine Regression zum Aussterben einer bis dahin recht stabilen Trilobitenfauna; ein Wiederanstieg des Meeresspiegels am Ende des Leonardian und im Guadalupian initiierte dann eine Radiation kurzlebiger, provinzieller Gattungen, die dann aber wieder rasch durch die endpermische Regression beendet wurde (*J. Palaeont.* 73, 164).

Brachiopoden, Bryozoen, Mollusken: Bohrungen in Meishan/China und andernorts belegen, dass schon mehrere MA vor der PTG große Mengen von grünen Schwefelbakterien gediehen, was beweist, dass der Ozean bis in die photische Zone hinein sauerstofffrei war und große Mengen toxischen Schwefelwasserstoffes enthielt. Bereits 8 MA vor der PTG nahm die Anzahl der

Brachiopoden im tieferen Wasser ab, die Diversität der Bryozoen ging zurück, während die mobileren Mollusken zunahmen (sie dominieren die Ozeane seit der PTG).

Dies deutet auf einen protrahierten Extinktionsverlauf, ausgehend von tieferen Wasserschichten. Schon seit mehreren MA vor der PTG war der Ozean also bis in die photische Zone hinein anoxisch, und es bedurfte nur noch eines Triggers, damit es zur globalen Krise kam. Dieser Trigger könnten die Klimaveränderungen durch den Sibirian-Trap-Vulkanismus gewesen sein (Sci. 322, 359).

Die **marinen Extinktionen** waren in höheren Breiten stärker ausgeprägt als in Tropennähe (ca. 80 % vs. ca. 50 %), was damit erklärt wird, dass im Rahmen der Erhöhung der ozeanischen Temperaturen die an warme Temperaturen angepassten Taxa in höhere Breiten ausweichen konnten (sie waren an niedrigeren Sauerstoffgehalt und höhere Temperaturen bereits präadaptiert), während für die bereits an kühle Temperaturen in den höheren Breiten angepassten Taxa keine Möglichkeit zur Flucht in kühlere und sauerstoffreichere Gewässer mehr bestand.

Taxa bzw. Ökotypen, die vor der PT-Extinktion höhere Breiten besiedelten, hatten einen höheren Mindest-Sauerstoffbedarf (metabolischen Index) als Taxa in tropischen Regionen. Letztere kamen, gemäß der damaligen Verteilung der Taxa entlang der Breitengrade, auch mit niedrigeren Sauerstoffkonzentrationen zurecht (Wassertemperatur, ozeanische Zirkulation und das Ausmaß des aeroben Abbaus organischer Masse beeinflussen die zur Verfügung stehende Sauerstoffkonzentration im Ozeanwasser).

Daneben zeigt sich ein Aussterbegradient entlang der Wassersäule; im flachen Wasser/Schelfbereich lebende Taxa waren erheblich stärker betroffen als Bewohner des tiefen Ozeans.

Die finale Extinktionsursache im Meer war die Hypoxie, verursacht durch warme Temperaturen (warmes Wasser löst weniger Sauerstoff) und Deoxygenation. Sauerstoffisotope in marinen Fossilien sprechen für eine Temperaturerhöhung von 10 bis 15 Grad im Oberflächenwasser der Tropen. Die rasche Erwärmung der Meere führte zu einer Freisetzung von Sauerstoff aus dem Inneren des Ozeans, und diese anoxischen Zonen dehnten sich dann bis in den Schelf aus. Auch am Land dürften Hypoxie und hohe Temperaturen neben hoher UV-Einstrahlung die Extinktionen ausgelöst haben.

Im Vergleich zu heutigen Verhältnissen dürfte das Perm empfänglicher für rasche Klimawechsel und damit verbundene Klimaveränderungen und biotische Krisen gewesen sein, weil der den C-Zyklus stabilisierende Effekt von kalkigen Planktonalgen noch nicht etabliert war. Das aride Innere des Superkontinents Pangäa und die zu jener Zeit recht lahme Tektonik führten ebenfalls zu niedrigeren Schwellen für einen abrupten Klimawechsel. (Sci. 362: 1113 + 1130)

Tetrapoden:

Aus dem Karoo-Becken in Südafrika ist bekannt, daß die Tetrapodendiversität im Laufe des O-Perm abnahm und dann an der PTG einen drastischen Einbruch erlitt, der mit zunehmender Aridität zeitlich korreliert. Wegen der hohen CO₂-Toleranz von Tetrapoden dürfte dieser Aussterbeeffekt vorwiegend mit klimatischen Änderungen (Treibhauseffekt) korrelieren; nur die

Cynodontia nahmen um die PTG herum an Diversität zu; sie waren die einzige Gruppe, die mit ihren neuen Errungenschaften (sekundärer Gaumen, Zwerchfell etc.) eine effektivere Atmung realisierte. **Somit trug das PTG-Ereignis auch indirekt zur Entstehung der Säugetiere bei, indem es jene Therapsidengruppe selektiv bevorzugte, die dann in der Trias zu den Säugetieren führte.**

Stratifizierte Untersuchungen der Reptilien- und Therapsidenfauna des Karoo-Beckens in Südafrika ergaben eine relative faunale Stabilität über mindestens 10 MA bis kurz vor der PTG; in den letzten 50 Metern der permischen Sedimentation (die in 1 MA, aber auch nur in 10000 Jahren abgelagert worden sein könnten, da es sich um Schlamm- und Sandablagerungen mäandrierender Flüsse handelt!) ließ sich dann eine beschleunigte Extinktion nachweisen, gefolgt von einer plötzlichen Extinktion an der PTG. Dies ähnelt dem marinen Extinktionsverlauf z.B. von Meishan (China) und spricht für eine nicht-katastrophische Ursache zumindest für jene Extinktionen, die schon vor der PTG erfolgten (Sci. 307, 335 + 709).

Im Karoo-Becken ließen sich im obersten Perm 13 Landvertebratentaxa nachweisen, 4 von ihnen persistierten bis ins untere Griesbachian. 12 Taxa waren im Griesbachian nachweisbar. 6 von den 13 oberpermischen Taxa fanden sich zum letzten Mal in den letzten 10 m des Perm, entweder kurz vor oder synchron mit der ausgeprägten negativen C-Exkursion am allerobersten Ende des Perm.

Vor der „Hauptextinktionsgrenze“ (HEG; 13-C-Exkursion) sind erloschen: *Pristerodon sp.* (- 50 m), *Aelurognathus sp.* (- 30 m), *Diictodon sp.* (- 10 m) (statistisch berechnete Wahrscheinlichkeit der tatsächlichen Extinktion der drei Taxa vor der HEG: 87,5 %, 50 %, 52 %).

Direkt an der HEG oder unmittelbar davor erloschen: *Theriognathus*, *Rubidgea*, *Dicynodon lacerticeps* (Leitfossil des obersten Perm), *Lystrosaurus sp. A*.

Kurz nach der HEG, also schon im untersten Griesbachian, erloschen *Lystrosaurus sp. B*, *Moschorhinus sp.*, *Owenetta sp.*
Ictidosauroides überlebte das gesamte Griesbachian und erlosch erst im Dienerian.

Nach der HEG erstmals nachweisbar sind: *Micropholis sp.* (0,08), *Galesaurus sp.* (0,2), *Proterosuchus sp.* (0,25), *Lydekkerina sp.* (0,21), *Lystrosaurus sp. C* (0,69), *Thrinaxodon sp.* (0,55), *Procolophon sp.* (0,54). Die Zahlen in Klammern (1 = 100 %) geben dabei jedoch die Konfidenz an, mit der es zutrifft, dass diese Taxa schon vor der PTG entstanden sein dürften. Auch wenn man über das einzelne Taxon keine sicheren Aussagen hinsichtlich des Erstauftretens machen kann, ergibt sich doch aus dem Gesamtdatensatz, dass einige Taxa schon vor der PTG entstanden sein sollten, andere unmittelbar danach. Jedenfalls sieht es nicht so aus, dass plötzlich neue Arten in vakanten Nischen entstanden oder in diese einwanderten, sondern einige triassische Taxa entstanden offenbar schon aufgrund von Ereignissen, die noch vor dem Ende des Perm eintraten.

Betrachtet man die 300 m dicke *Dicynodon*-Zone als ganzes, so erloschen 10 von 21 Taxa, die an der Basis dieser Zone noch nachweisbar sind, schon im unteren und mittleren Drittel; dies ist ein Indiz für eine gesteigerte Hintergrundextinktion schon über die gesamte Zone hinweg (und nicht erst am Ende!). Unterhalb der *Dicynodon*-Zone ist eine etwa konstante Hintergrundextinktion nachweisbar; gefolgt von einer deutlich verstärkten Hintergrundextinktion in der *Dicynodon*-Zone, kulminierend in einem starken Aussterbepuls an der oberen Grenze der *Dicynodon*-Zone (HEG), gefolgt von einer wieder reduzierten Extinktionsrate im unteren Griesbachian (*Lystrosaurus*-Zone).

Dieses dreistufige Szenario zeigt sich bei den Vertebraten sowohl auf dem Niveau der Arten wie der Gattungen, aber auch bei marinen Invertebraten in China.

Das Szenario unterscheidet sich damit massiv von der KTG; es spricht für eine langanhaltende Störung der terrestrischen Ökosysteme mit einem besonderen Puls von Extinktion und Artbildung ungefähr an der PTG. Eine einheitliche, unmittelbare Ursache könnte dieses mehrstufige Aussterbeszenario durchaus erklären: die Schädigung der Ökosysteme durch ein und dieselbe Ursache könnte irgendwann eine kritische Grenze erreichen, die dann zum ökologischen Kollaps und zum Massenaussterbeimpuls führt. Langsames und pulshaftes Massensterben könnten aber auch unterschiedliche Ursachen haben. Jedenfalls ließen sich im Karoo-Becken nirgends irgendwelche Hinweise auf ein Impaktereignis finden, was allerdings kein Gegenbeweis ist, da fluviatile terrestrische Ablagerungen auch Lücken aufweisen könnten.

Allerdings stellen die südliche Karoo-Formation und die Hell-Creek-Formation der KTG vergleichbare (fluviatile) Sedimentationsräume dar. In der Hell Creek Formation bleiben die Vertebraten durch die letzte Zone der Kreide hinweg unvermindert divers, gefolgt von einer katastrophischen Extinktion einhergehend mit einer massiven negativen 13-C-Exkursion und eindeutigen sedimentologischen und mineralogischen Beweisen eines Bolidenimpakts; die 13-C-Werte normalisieren sich danach kurzfristig.

In der Karoo-Formation sind die Verhältnisse völlig anders (beschleunigte Extinktion schon vor der PTG; mehrere triassische Taxa dürften aus statistischen Gründen, wenn auch nicht direkt nachweisbar, schon vor der PTG entstanden sein; langanhaltende 13-C-Exkursionen; keine Hinweise auf Bolidenimpakt); selbst wenn also tatsächlich auch an der PTG ein Impakt erfolgt wäre, hätte er jedenfalls auf die Karoo-Extinktionen keinen großen Einfluss gehabt. Die Indizien sprechen eher für einen allmählichen, protrahierten Ökosystem-Kollaps (Sci. 307, 709).

Nach der PTG zeigten die Tetrapodenfaunen – auch noch in der M-Trias – eine ausgeprägte Regionalität und eine starke biogeographische Fragmentierung. Archosaurier, deren Diversifizierung in der U-Trias begann, profitierten von den ökologischen Möglichkeiten nach der Masseneextinktion und wurden so zu den dominierenden Landtetrapoden des späteren Mesozoikums (PNAS 110: 8129).

Tetrapodenfauna der Antarktis (Transantarktische Berge):

Die Antarktis diente vermutlich als ein Refugium für manche Tetrapodenlinien, insbesondere Temnospondyli. Daneben findet sich *Lystrosaurus mccaigi*, ansonsten aus dem obersten Perm der Karoo-Formation Südafrikas bekannt, in der frühen Trias der Antarktis. Mit *Kombuisia* hat hier eine weitere Linie überlebt, deren nächste Verwandte (*Dicynodontoides*) kurz vor der PTG in Südafrika lebten. Insgesamt ähnelt die Tetrapodenfauna unmittelbar über der PTG in den Transantarktischen Bergen der *Lystrosaurus*-Zone A der untersten Trias in Südafrika; in den Transantarktischen Bergen finden sich temnospondyle Amphibien der Familien Lydekkerinidae, Mastodonsauridae, Rhytidosteidae, Brachyopidae, die Diapsiden *Prolacerta* und *Palacrodon*, Parareptil *Procolophon*; Cynodontier *Thrinaxodon*, Theriocephalia *Ericiolacerta*, *Pedaeosaurus*, *Rhigosaurus*, Dicynodontier *Lystrosaurus*, *Myosaurus*.

Das Klima in Antarctica war warm genug, dass Tetrapoden überleben konnten, aber kühler als im Karoo Becken weiter nördlich. Die globale Erwärmung könnte es sogar erst ermöglicht haben, dass erstmals terrestrische Tetrapoden Antarctica betreten konnten. Antarctica war damit nach der

PTG erträglicher als die Hitze in den nördlicheren Gebieten. Die starke Saisonalität sowie die veränderten Tag-Nacht-Zyklen in hohen Breiten setzten allerdings besondere Anpassungen voraus, entweder ausgedehnte Wanderungen oder aber Eingraben in Bauten, Winterschlaf usw.. Die kleine Größe der meisten überlebenden Taxa aus Antarctica spricht dabei gegen jahreszeitliche Wanderungen. Da sich in der U-Trias von Gondwana aber häufig Bauten von Tetrapoden finden (so auch in Antarctica), und für verschiedene überlebende Taxa ein grabender Lebensstil dokumentiert ist (*Thrinaxodon*, *Procolophon*, *Lystrosaurus*), ist anzunehmen, dass die Tetrapodenfauna der untersten Trias in Antarctica aus permanenten Bewohnern bestand, die sich in der kalten Jahreszeit eingruben und/oder Winterschlaf hielten.

Wie in der *Lystrosaurus*-A-Zone der Karoo-Formation finden sich auch in Antarctica anomale gestörte trophische Beziehungen: Amphibien verschiedener Größenklassen, aber keine großen oder sehr großen Herbivoren und Carnivoren (Natwiss. 97, 187).

Im **Karoo-Becken** fand der Faunenwechsel zwischen der *Daptocephalus*-Zone (früher: *Dicynodon*-Zone) zur *Lystrosaurus*-Zone schon 340 TA vor der PTG statt, die durch die marine Krise gekennzeichnet ist. Die terrestrische Extinktion und der Faunenwechsel in der Karoo-Region ging damit der PTG (= marinen Extinktion) um ca. 340 TA voraus. Diese Ergebnisse aus neuen präzisen Datierungen aus der Karoo-Region stehen auch in Einklang mit Daten aus Australien, wo im Sydney-Becken die *Glossopteris*-Flora schon 370 TA vor der PTG zusammenbrach, zeitgleich mit dem Beginn des ersten Pulses des Sibirian-Trap-Vulkanismus; dieses Datum von 370 TA unterscheidet sich nicht statistisch signifikant von den 340 TA aus der Karoo-Region. Auch in Karoo findet sich ein Florenwechsel (nachweisbar durch Pollen/Sporen); während *Glossopteris*-Blätter im Sydney-Becken allerdings nach 370 TA vor der PTG komplett verschwinden, bleiben sie im Karoo-Becken auch nach dem Wechsel der Palynoflora weiterhin im obersten Changhsingian nachweisbar. Dem Faunen- und Floren-Turnover auf dem Festland deutlich vor der PTG müssen daher andere Mechanismen zugrunde liegen als der marinen Extinktion direkt an der PTG (Nat. Comm 11: 1428).

Tetrapodenlücke am Äquator? (Proc. R. Soc. B. 2851: 20172331)

In Äquatornähe erreichte die Oberflächentemperatur des Ozeans um die 40 Grad, am Festland war es genauso heiß oder noch heißer. Die Tetrapodenpopulationen verschoben sich daher polwärts, es gab eine „Tetrapodenlücke“ in der Äquatorregion. Allerdings hielt diese nicht so lange an wie bisher angenommen. Die Integration der Funddaten von Skelettfossilien und der (viel häufigeren) Spurenfossilien von Tetrapoden aus der Zeit zwischen Guadalupian und M-Trias zeigte, dass sich diese Tetrapodenlücke auf das Induan beschränkt und nur etwa 0,7 MA dauerte. Die Tetrapoden wanderten 10 bis 15 Grad polwärts nach Norden (präzise Aussagen zur Wanderung polwärts nach Süden sind nicht zu treffen). Zu Beginn der Trias bestand ein sehr starker Temperaturgradient zwischen niedrigen und hohen Breiten.

Ab dem Olenekian (ebenso wie im Anis und Ladin) entsprach die Verteilung der Tetrapoden nach Breitengraden wieder der Zeit vor der PTG, abgesehen davon, dass sich die Tetrapodenfaunen stark verändert hatten (Aussterben der Gorgonopsia und Pareiasaurier; Rückgang der Dicynodontia und Therocephalia; aber auch Aufstieg der Temnospondyli, Cynodontia und Archosauromorpha); *Lystrosaurus* und *Procolophon* waren nach der PTG als „disaster taxa“ häufig und geographisch sehr weit verbreitet.

Klimatisch bedingte Wanderungsbewegungen und Populationsverschiebungen könnten dazu beigetragen haben, dass sich nach der PTG neu entstandene oder radiierende Gruppen (wie die Kronen-Archosaurier, auch Dinosaurier bzw. ihre unmittelbaren Vorläufer) rasch biogeographisch weit ausbreiten konnten. Instabiles Klima erleichtert die geographische Expansion von neu entstandenen Tetrapodengruppen. Als die Temperatur im Äquatorbereich wieder abnahm, kehrte ein Teil der Populationen wieder in die Tropen zurück, während andere in den gemäßigten Zonen verblieben – so nahm ihr Verbreitungsgebiet zu.

Ursachen der PT-Extinktion

a) Überblick

Als Ursachen wurde zunächst ein Zusammentreffen gradualistischer Faktoren angenommen; innerhalb der letzten MA des Perms fiel der Meeresspiegel um 150 m, verbunden mit Klimaänderungen (verstärkte Kontinentalität/Jahreszeitlichkeit), was gut zum selektiven Extinktionsmuster der Insektenwelt paßt. Der Verlust von Flachwasserbiotopen führte zum Aussterben zugehöriger Tiergruppen (z.B. Korallen). Auch Isotopenuntersuchungen an Zahnschmelz von Therapsiden belegen eine Abnahme der primären Bioproduktion und Zunahme der kontinentalen Aridität.

Nach der **Meteoritenhypothese** soll ein Asteroid von 9 - 19 km Durchmesser in der Nähe von Feuerland eingeschlagen sein (mutmaßlicher Einschlagskrater auf dem Falklandplateau im SW-Atlantik); auch Gestein in Südamerika, W-Antarktis, Südafrika zeigt (angeblich!) Spuren eines gewaltigen Aufpralls vor 250 MA, der den Gondwanakontinent zertrümmert haben soll, wobei Bruchstellen entstanden, die das spätere Auseinanderdriften Gondwanas ermöglicht haben sollen. Man verwarf dann jedoch zunächst diese Hypothese: es fehlten jegliche konkreten Hinweise auf einen Impakt; lokale Iridiumanreicherungen in der Grenzschicht, die andernorts (z.B. in den Dolomiten und Armenien) dagegen fehlten, wurden wegen ihrer regional beschränkten Vorkommen eher mit vulkanogenen Ursachen in Verbindung gebracht; mancherorts gab es auch Hinweise auf eine Ir-Akkumulation durch Algen. Schließlich führte die Regression zu vermehrter Erosion und könnte auf diese Weise einen Iridiumpeak erklären. Anoxische Bedingungen verursachen vermehrte Metallablagerungen im Wasser.

Die Neudatierung des Araguainha-Meteoritenkraters (40 km Durchmesser) in Zentralbrasilien ergab allerdings ein Alter von ca. 251 MA, also entweder direkt an der PTG oder kurz danach (eine der besterhaltenen Impaktstrukturen dieser Größe; Einschlag in flache Gewässer des Parana-Beckens). Auch hier gilt es aber als fraglich, ob dieser Impakt eine globale Katastrophe zur Folge hatte (Natw. Ru. 4/09, 192).

Demgegenüber ist – über die PTG hinweg - starker Vulkanismus mit Plateau-Basalt in Sibirien (**Sibirian-Traps-Vulkanismus**) unstrittig; das Maximum der Plateaubasalruption fällt zeitlich mit der PTG zusammen; Dauer der Bildung des Plateaubasalts ca. 0,8 MA. Die Eruptionen waren 1000x kräftiger als die aus historischer Zeit bekannten Eruptionen und könnten, da sie hundertfach in kurzen bis vieltausendjährigen Abständen folgten, graduell Ökosysteme geschädigt haben. Dennoch sind die weltweiten Auswirkungen kritisch zu werten, außerdem ist es nicht

nachvollziehbar, wieso verschiedene Ökosysteme - wie Korallenriffe - hierdurch über mehr als 5 MA hinweg massiv geschädigt wurden, da sich die Eruptionen nur über 0,8 MA erstreckten. Möglicherweise triggerte der Vulkanstaub eine kurze „Eiszeit“, Schwefelsäureregen könnte zu einer Azidität der Ozeane geführt haben, Kohlendioxid könnte einen Treibhauseffekt ausgelöst haben. Vor allem die strenge zeitliche Korrelation macht einen kausalen Zusammenhang wahrscheinlich:

- a) Sulfataerosolbildung führt zu globaler Abkühlung, später gefolgt von einem moderaten Treibhauseffekt (kurzer vulkanischer Winter, dann mehrere Jahrhunderttausende Treibhauseffekt);
- b) saurer Regen erklärt auch den vermehrten Sr-Eintrag in die Meere und den "Farn-Peak"; aber auch die rasche Regression erhöht den Sr-Eintrag durch vermehrte Verwitterung
- c) Schädigung der Ozonschicht
- d) die Abkühlung führt zu Vereisungen und damit zu einer Meeresregression; nach dem abrupten Ende des Vulkanismus führen Abschmelzen des Eises und Treibhauseffekt zu einer raschen Transgression
- e) die magmatische Mantelplume führt zu einem weiträumigen Herausheben größerer Landmassen von Pangäa, was ebenfalls Regression (bis 50 m) bedeutet, gefolgt von einem raschen Absinken nach Beendigung des Vulkanismus
- f) vor der Hauptphase des sibirischen Magmatismus an der PTG bestand eine Vorphase (Maimecha-Kotui-Provinz, 253,3 +/- 2,6 MA), was durchaus das biphasische Extinktionsszenario erklären könnte.

Die **extreme Regression** gilt unstrittig als wichtiger Faktor: am Ende des Perms nahmen die Schelfmeere nur noch 15 % ihres Ausmaßes vom Beginn des Perms ein; im Norden waren große Festlandbereiche Wüste, die südliche Hemisphäre war (vermeintlich; kontra: s.o.) zeitweise eisbedeckt. Die Regression war wahrscheinlich die stärkste des ganzen Phanerozoikums!

Weltweite sedimentologische Befunde in Flachwassersedimenten hoher und niedriger Paläobreiten belegen eine **marine Anoxie**. Danach kam es nach der 150-m-Regression zu einer plötzlichen Transgression mit Meeresspiegelanstieg um mehrere Zehnermeter innerhalb weniger Jahrtausende (global!) mit hypoxischem oder anoxischem Wasser. Durch Stagnation im Tiefseebereich soll sich anoxisches Wasser bilden können, das im Falle der Überflutung des Kontinentalschelfs auch jene Lebensformen aussterben läßt, die die Regression zunächst überlebt hatten.

In Japan korreliert das Aussterben der permischen Radiolarien und das Einsetzen der triassischen Formen exakt mit dem O₂-Gehalt des Tiefseewassers; die triassischen Arten erscheinen, nachdem die stärkste Anoxie beendet war. So erklärt sich auch die Extinktion im tiefen und flachen Wasser: die Anoxie führt zunächst zu Extinktionen in der Tiefsee; schließlich führt die Regression dazu, daß auch in flacheren Bereichen hypoxisches Wasser vorherrscht; nach der rapiden Transgression erreicht das anoxische Wasser dann sämtliche Flachwasserbereiche. Allerdings kann die Anoxie das Aussterben nicht allein erklären; schließlich verschwanden auch viele Muscheln, die mit dysaeroben Habitaten gut zurechtkamen; es gibt keinen Zusammenhang zwischen selektivem Überleben und Anoxie-Toleranz.

Meerestiere mit hoher Empfindlichkeit gegenüber hohen CO₂-Konz. waren dagegen stärker betroffen als weniger empfindliche Tiere.

Die **globale Tiefseeanoxie** dauerte ca. 20 MA (Wujiapingian bis untere M-Trias), die Superanoxie 10 MA (Changshingian bis ob. U-Trias), das Maximum der Superanoxie wurde vom oberen Chang. bis zum Ende des Griesbachians erreicht. Die **Flachwasseranoxie** begann kurz vor dem Ende des Perms (ob. Chang.) und hielt sich bis über die Mitte des Griesbachians. Die **Riffbildung** war über 10 MA lang zwischen dem ob. Chang. und der untersten M-Trias unterbrochen.

In Südchina beginnt die maximal anoxische Phase ca. 1 m unter der PTG im Sediment und hält fast das ganze Griesbachian an. Artenreiche permische Benthosfaunen reichen ebenfalls bis 1 m unter die PTG, danach nehmen Tiefe, Dichte und Größe der Ichnofossilien ab, es treten zunächst Pyritsteinkerne und dann freie Pyritkristalle auf; die anoxischen Bedingungen müssen sehr schnell eingetreten sein. In einem ganz dünnen Band an der Basis der Trias besteht vielerorts eine Mischfauna aus permischen Brachiopoden und triassischen Muscheln und Conodonten, die kurzfristig bessere Lebensbedingungen (dysoxisch, aber nicht anoxisch) belegt. Pyritsteinkerne (statt freiem Pyrit), eine gewisse (geringe) Diversität und kleinere Ichnofossilien belegen eine kurze Erholungsphase vor dem endgültigen Ersticken.

Eine Ursache für den raschen Turnover anoxischen Wassers könnte die starke Veränderung der Wasserzirkulation infolge einer starken Verringerung des Äquator-Pol-Temperaturgradienten (als Folge des CO₂-bedingten Treibhauseffektes infolge des sibirischen Vulkanismus) sein.

Neueste Befunde (analog zu präkambrischen Szenarien) gehen davon aus, daß der rapide Turnover anoxischen Tiefenwassers, wie er z.B. durch die kurzfristige Vereisung Sibiriens im O-Perm, aber auch durch andere Ursachen getriggert sein könnte, zu einer massiven Freisetzung von CO₂ führte, wobei die damals sehr enge Lage der Kontinente eine Grundvoraussetzung für den Turnover darstellt. Die massive Freisetzung von CO₂ wird auch durch Studien an Kalzium-Isotopen bestätigt, die für eine massive Übersäuerung der Meere sprechen (indirekt ein Indiz für die Sibirischen Traps als Ursache der ökologischen Störungen). Dies erklärt auch, warum stark kalzifizierte Meeresorganismen besonders stark vom Aussterben betroffen waren (PNAS 107, 8543).

Aus der massiven CO₂-Freisetzung resultieren Hyperkapnie (Zunahme der CO₂-Spannung im arteriellen Blut), evtl. auch verstärkte H₂S-Belastung (s.u.). Organismen mit Kalkskeletten sind besonders anfällig für Hyperkapnie, da die Biomineralisation eine präzise Kontrolle des Säurehaushaltes verlangt. Marine Tiere mit aktiver Blutzirkulation und Kiemen (wie die meisten Mollusken, Würmer und Arthropoden) kompensieren erhöhte CO₂-Werte besser als Tiere mit passivem Gasaustausch (wie Schwämme, Korallen, Brachiopoden und Seelilien). Tiere mit geschlossenen Kreislaufsystemen waren somit im Vorteil.

In der frühpaläozoischen Radiation waren die "ungepufferten" Tiere (ohne geschlossene Kreislaufsysteme) die Gewinner, stellten sie doch 2/3 aller Gattungen. Dieses Gleichgewicht zwischen - gegenüber dem Meerwasser - abgepufferten oder ungepufferten Tieren blieb so bis zur PTG bestehen, wo 90 % der ungepufferten, aber nur 50 % der gepufferten Gatt. erloschen. Nach der PTG übertrafen dann die gepufferten Tiere die ungepufferten. Auch an der KTG waren die Verluste der ungepufferten Meeresbewohner erneut höher, so daß nach der erneuten Regeneration der Faunen in beiden Gruppen ein Verhältnis von 2 : 1 gepuffert/ungepuffert - genau umgekehrt im Vergleich zum Paläozoikum - eintrat. Abgepufferte Tiere sind üblicherweise auch ökologisch und anatomisch plastischer und anpassungsfähiger, können somit neue ökologische Gelegenheiten besser nutzen.

Auf dem Land dürfte sich dagegen besonders der Treibhauseffekt negativ ausgewirkt haben, da Landtiere erhöhte CO₂-Werte selbst relativ gut tolerieren.

Dieses Modell ist auch mit paläontologischen Befunden gut kompatibel:

C-Isotop-Studien belegen einen weiteren raschen Faunenwechsel ("rapid turnover event") nahe der Capitanian-Wujiapingian-Grenze. Tiere mit Kalkbiomineralisation, oberflächlichem Gasaustausch und fehlender oder schwacher Zirkulation (Korallen, articulate Brachiopoden, Bryozoen und Echinodermen) verloren 65 % ihrer Gatt. während des Capitanian, 67 % der überlebenden und neuen Gatt. im Wujiapingian und schließlich 81 % der Überlebenden im Changshingian. Tiergruppen mit Kiemen und aktiver Zirkulation und oftmals hohem Energieumsatz (Muscheln, Arthropoden, Chordaten) hatten dagegen höhere Überlebenschancen; sie verloren 49 % der Gatt. im Capitanian und jeweils 38 % im Wujiapingian und Changshingian. Eingegrabene Muscheln, die an erhöhte CO₂-Konz. in ihren

Bauten adaptiert sind, überlebten in größerem Umfang als epifaunale Muscheln (21 % vs. 54 % Gattungsverlust im Capitanian und 15 % vs. 44 % im Changshingian).

Nautiliden überlebten doppelt so gut wie Ammonoidea: Nautiliden haben als aktive Räuber mit vier Kiemen fast keinen Bohreffekt, Ammonoidea gelten dagegen neuerdings in Analogie zu ihrer rez. Schwestergruppe, den Coleoidea, als eher mikrophage Drifter oder Benthostiere mit niedrigem Stoffwechsel und ausgeprägtem Bohreffekt.

Bei den Foraminiferen starben die Fusulinen mit ihren Kalkskeletten vollständig aus, während die Textularien mit agglutinierten Skeletten nur geringe Einbrüche erfuhren.

Conodontentiere kamen als metabolisch aktive Vertebraten ebenfalls gut über die PTG.

Bezüglich der Extinktion dürfte aber dem **Schwefel (z.B. im Schwefelwasserstoff)** eine besondere Rolle zukommen (Sci. 307, 706). Studien an verschiedenen Isotopen und Biomarkern sowohl im Perth-Becken Westaustraliens (Bohrung) wie auch in China belegen ein massives Wuchern von Chlorobiaceae im ausgehenden Changshingian und noch stärker zu Beginn des Griesbachian. Chlorobiaceae sind grüne Schwefelbakterien, deren Massenvorkommen damit erklärt wird, dass sich der Schwefelwasserstoff bis in die photische Zone ausdehnte, wo er als Elektronendonator für die anoxygene Photosynthese durch diese Schwefelbakterien diente; die Biomarker dieser Schwefelbakterien beweisen, dass die photische Zone des Tethys-Ozeans während und nach dem Extinktionsereignis zeitweilig euxinisch war. Der Nachweis von benthischen epifaunalen Macroinvertebraten wie *Claraia* und Spirorbiden (also von Tieren, die etwas Sauerstoff benötigten) beweist dabei, dass die euxinischen Verhältnisse nicht permanent, sondern periodisch bestanden. Die Verhältnisse ähnelten dem heutigen Schwarzen Meer oder dem pliozänen Mittelmeer.

Geht man neuerdings davon aus, dass die gesamte ozeanische Anoxie „nur“ 6 – 8 MA gedauert hat, war sie während ihrer ersten 1 – 3 MA am ausgeprägtesten. Das Zutagetreten sulfidischer Wässer an der Meeresoberfläche (u.a. auch im Rahmen der Transgression) und die Abgabe von Schwefelwasserstoff an die Atmosphäre könnten hierbei den entscheidenden Killermechanismus dargestellt haben, der sowohl das marine wie das terrestrische Massensterben erklärt.

Die Störung im C-Zyklus ging also einher mit einer Störung im S-Zyklus; der Beginn der euxinischen Verhältnisse korreliert zeitlich exakt mit einer raschen Transgression. Das Zusammenwirken aus Transgression, Anoxie, Schwefeltoxizität im Ozean und Austritt von Schwefelwasserstoff in die Atmosphäre dürften die Massensterben (mit) verursacht haben, und auch die verzögerte Erholung der Ökosysteme in der Trias erklären (Sci. 307, 706). Auch die Störungen im C-Zyklus mit starken Schwankungen des $\delta^{13}\text{C}$ -Anteils gingen weit in die Untertrias hinein, über das Griesbachian hinaus bis ins Smithian und Spathian.

Zwar nicht für die katastrophische Extinktion, wohl aber für die erhöhte Hintergrundextinktion im oberen Perm und der unteren Trias bzw. die verzögerte Erholung der Ökosysteme (auch der terrestrischen) in der Trias wird die **weltweite Hypoxie** verantwortlich gemacht, die im oberen Perm einsetzte (Sci. 308, 337 + 398), verbunden mit globaler Erwärmung (Treibhauseffekt) und Meeresspiegelanstieg:

Vor ca. 400 MA lag der O_2 -Gehalt der Atmosphäre bei 20 %, stieg dann bis zum Oberkarbon/Unterperm auf 30 %, um dann im oberen Perm auf etwa 16 % und der U-Trias auf 12 % zu fallen. Die Landtiere hatten daher nur einfache Atmungssysteme, die an den hohen Sauerstoffgehalt angepasst waren.

Der hohe Sauerstoffgehalt des Karbons kam zustande, weil große Mengen CO₂ sedimentiert wurden: Mikroorganismen und Tiere, die die von den Landpflanzen produzierte organische Substanz abbauen konnten, entwickelten sich erst nach und nach; deshalb konnten sich im Karbon so große Mengen Kohle (als unvollständig abgebaute organische Substanz) bilden; gleichzeitig sank aber der CO₂-Gehalt der Atmosphäre erstmals auf Werte von heutigem Niveau, was zu einer Abkühlung führte und die weitere Verbreitung der Pflanzen erschwerte. Zunehmend entwickelten sich Lebewesen, die sich von den neuen großen Pflanzen ernähren konnten, der CO₂-Gehalt stieg wieder an mit der Folge einer neuerlichen Erwärmung, während gleichzeitig der Sauerstoffgehalt auf Werte um 14 % herum absank.

Bei sinkendem Sauerstoffgehalt waren die einfachen Atmungssysteme nicht mehr effektiv genug. Außerdem nahm anlässlich der Erwärmung (Treibhauseffekt) der Sauerstoffbedarf der Tiere noch zu. Als es gegen Ende des Perms zu einem drastischen Temperaturanstieg kam, konnten die Lebewesen nicht – wie sonst üblich – ihre Verbreitungsgebiete in größere Höhen verschieben, da der Sauerstoffgehalt dort viel zu niedrig war.

Dadurch verkleinerten sich die Habitate drastisch: Tiere, die bei einem Sauerstoffgehalt von 30 % in Höhen bis 6000 m hätten leben können, konnten bei 16 % (End-Perm) nur noch Höhen bis 300 m besiedeln. Heutzutage entspricht ein O₂-Gehalt von 12 % einer Höhe von 5300 m. In der U-Trias war der O₂-Gehalt auf Meeresniveau so hoch wie in ca. 8000 m Höhe während des M-Perms, d.h. ein Tier, das rein theoretisch im M-Perm bis in diese Höhe hätte überleben können, könnte in der U-Trias nur noch auf Meeresniveau existieren, sofern nicht kompensatorische Adaptationen erfolgten.

Ein O₂-Gehalt von 16 % (End-Perm) entspricht dem rezenten in 2700 m Höhe. Um auf Meeresniveau zu überleben, mussten die Tiere Sauerstoff-Partialdrucke aushalten können, wie sie im M-Perm in einer Höhe von 6000 m anzutreffen waren (die aber aus klimatischen Gründen nicht besiedelt war; zu kalt): die Landtiere des M- und O-Perms hatten nämlich keine Gelegenheit gehabt, sich an niedrigere O₂-Gehalte in größeren Höhen anzupassen, da sie diese wegen des kühlen Klimas im Perm gar nicht besiedeln konnten; da also größere Höhen aus klimatischen Gründen nicht bewohnt werden konnten, bestand für das Landleben gar keine Möglichkeit, sich an niedrigere O₂-Gehalte anzupassen.

Da gleichzeitig durch den Treibhauseffekt der Meeresspiegel anstieg, verringerten sich die Habitate weiter. Lebensräume wurden fragmentiert, da Bergketten nicht mehr überwunden werden konnten. In den Habitaten auf Meeresspiegelniveau „drängten“ sich die verschiedenen Tiergruppen und traten miteinander in Konkurrenz. Diejenigen Taxa, die nicht direkt durch die Hypoxie erloschen, kamen durch drastische Verminderung der Habitate, Isolation und Konkurrenz und Überbesiedlung in den wenigen Flachlandhabitaten in große Schwierigkeiten. So erklärt sich auch, dass grabende Landwirbeltiere wie der hundgroße *Lystrosaurus** und andere Dicynodontia, die in Höhlen lebten und dadurch an niedrigere Sauerstoffgehalte gewöhnt waren (erkennbar auch an ihrem riesigen, tonnenförmigen Brustkorb, der ein tieferes Einatmen ermöglichte; ähnliche Adaptationen finden sich bei Menschen, die in großen Höhen leben), die PTG besser überstanden.

[*Anmerkung: die Annahme, dass die typischen *Scoyenia*-Bauten der *Lystrosaurus* Assemblage Zone Südafrikas tatsächlich auf *Lystrosaurus* zurückgehen, wurde kürzlich infrage gestellt, als in einem solchen Bau ein einzelnes partielles, disartikulierte juveniles *Lystrosaurus*-Skelett gefunden wurde. Möglicherweise gehen diese Bauten auf karnivore Tetrapoden zurück wie z.B. Theriodonten der Gattungen *Moschorhinus* und *Olivierosuchus*. Das *Lystrosaurus*-Skelett ist jedenfalls zu klein, als dass dieses Individuum der Urheber der Höhle sein könnte. Die Bauten

waren relativ gerade, fast horizontal, und nicht spiralförmig (typisch für Karnivoren, die sich gerade Bauten leisten können). Bei dem Skelettrest könnte es sich um den Rest der Beute eines solchen Karnivoren handeln] (Palaios 25, 274).

Mögliche Anpassungsoptionen waren: Ausweichen auf Landkorridoren in Meereshöhe in höhere Breiten, da dort niedrigere Temperaturen herrschten; ektotherme Tiere konnten so ihre Körpertemperatur und damit den Sauerstoffbedarf vermindern. Oder sie könnten sich an die relativ kühleren aquatischen Bedingungen adaptiert haben und zu einem Leben im Wasser übergegangen sein: Ichthyosaurier, Nothosaurier und Phytosaurier (krokodilähnliche Flussbewohner) entstanden in der frühen Trias.

Gleichzeitig ist die PTG der einzige Einbruch in der Geschichte der Insekten; auch diese diffusionsabhängigen Tiere waren von der Verminderung der Sauerstoffkonzentration besonders betroffen. Die ontogenetische Entwicklung der Insekten verlangsamt sich bei niedrigen Sauerstoffpartialdrücken und hohen Temperaturen. Die Riesenlibellen starben im O-Perm aus. Moderne große erwachsene Insekten sind erstaunlicherweise recht unempfindlich gegenüber Hypoxie; die aquatischen Larven der Rieseninsekten dürften dagegen hypoxieanfällig gewesen sein.

Konsequenzen:

- a) Landtiere, deren Atmungssystem an Hypoxie bereits adaptiert war (wie Höhlenbewohner), hatten höhere Überlebenschancen
- b) Hyperventilation als Folge der Hypoxie führt zu erhöhtem Wasserverlust; Nasenmuscheln, die den Wasserverlust reduzieren, lassen sich erstmals bei Therapsiden des O-Perm nachweisen; Nasenmuscheln sind daher keine sicheren Indikatoren für Endothermie, sondern könnten auch die Folge hoher Respirationsraten bei Hypoxie sein.
- c) Terrestrische Ektotherme dürften vor allem in hohen Paläobreiten überlebt haben
- d) Die Kompression der Habitate könnte die Endemismen des oberen Perm erklären, ebenso den Lazarus-Effekt, der so typisch für die PTG ist (Wiedererscheinen vorübergehend fossil nicht nachweisbarer Taxa).

Hierzu passt, dass nach neuesten Erkenntnissen die Landtetrapodenfauna des O-Perm nicht so kosmopolitisch war wie bisher angenommen (Nat. 434, 886). Aufgrund von Funden aus weniger äquatorialen, eher tropisch-temperierten Paläobreiten der Nord- und Südhalbkugel, so besonders der Karoo-Formation Südafrikas und karoo-ähnlichen Tetrapodenfaunen Brasiliens, Indiens, Ostafrikas sowie ähnlichen Faunen in China, Deutschland, Laos, Russland und Schottland (allerdings mit anderen Amphibiengruppen in Laurasien im Vergleich zu Gondwana) ging man bisher von einer kosmopolitischen Fauna aus, die von Therapsiden dominiert war, während die Gewässer auf dem Festland von fortschrittlichen Temnospondylen (in unterschiedlicher Zusammensetzung zwischen Laurasia und Gondwana) besiedelt waren. Jetzt wurden in der Westsahara (Nord-Nigeria), die im obersten Perm in der Nähe des Äquators lag (wüstenhaftes Klima), zwei basale Temnospondyli aus der OF Edopoidea (*Nigerpeton*; krokodilähnlicher, mind. 65 cm langer Schädel; zur Familie Cochleosauridae; sowie *Saharastega*; Stamm-Edopoide) nachgewiesen, ferner der riesige Captorhinide *Moradisaurus grandis* sowie der Pareiasaurier *Bunostegos*, während Therapsiden trotz intensiver Suche nicht nachweisbar waren. Die beiden erstgenannten Taxa sind Relikte karbonischer Linien, die 90 – 40 MA zuvor divergierten. Die beiden temnospondylen Taxa sind die primitivsten Temnospondylen, die je aus Gondwana bekannt wurden. Es handelt sich um Relikte basaler Gruppen, die andernorts längst ausgestorben waren. Anderswo in Pangäa wurden die Temnospondylen zu dieser Zeit durch fortschrittliche

Gruppen repräsentiert: Archegosauroiden, Dvinosaurier, Eryopoiden, Dissorophoiden in Russland und China, Rhinesuchiden und Archegosauroiden in Südafrika und Südamerika, fortgeschrittene Stereospondyle in Australien. Die Therapsidenfaunen Südafrikas und Russlands bestanden dagegen aus den gleichen oder nahe verwandten Arten, dominiert von Dicynodonten als Top-Herbivoren.

Die o.g. Fauna der Westsahara lebte kurz vor der PTG [Wujiapingian oder Changshingian, am ehesten höheres Wujiapingian]. (Nach der vorstehenden Theorie könnten diese aquatisch lebenden Tiere in Äquatornähe überlebt haben, weil sie sich im Wasser Abkühlung verschafften und daher einen niedrigeren O₂-Bedarf hatten, während die terrestrischen Therapsiden in diesen äquatornahen Gebieten kurz vor der PTG nicht mehr existieren konnten? [eigene Anmerkung]). Besonders bemerkenswert ist, dass trotz der zentralen Lage zwischen den ähnlichen Faunen Laurasiens und Gondwanas die Fauna der Westsahara keinerlei Überlappungen (auf Gattungsniveau) mit gleich alten Faunen in höheren Breiten im Norden und Süden zeigt. Die Häufigkeit von Captorhiniden und Pareiasauriern in der Westsahara deutet darauf, dass diese dort die Top-Pflanzenfresser waren und somit hier tatsächlich keinerlei Dicynodonten existierten. Die Autoren sehen die Ursache für diese faunale Differenzierung allerdings in klimatischen Aspekten (das moderate Klima im zentralen Pangäa des M-Perm wurde im O-Perm durch wüstenähnliche Verhältnisse ersetzt) und nicht in Veränderungen im Sauerstoffgehalt der Luft (Nat. 434, 886).

Folgende gradualistisch-semikatastrophisch-multikausale Faktoren ließen sich also bisher eruieren:

1. mittelfristig starke Regression: Klimaveränderungen, Jahreszeitlichkeit; Verlust von Flachwasserbiotopen
2. stärkste vulkanische Eruptionen der letzten 545 MA
3. plötzliche Transgression sauerstoffarmen Wassers (rascher Turnover anoxischen, CO₂-reichen ozeanischen Tiefenwassers), dadurch starke CO₂-Freisetzung:
 - Hyperkapnie bei Wassertieren
 - Treibhauseffekt, zunehmende Aridität
4. CO₂-reiches Tiefenwasser ist außerdem mit H₂S angereichert, was einen zusätzlichen Streß für marine Tiere und Algen bedeutet. Schließlich werden auch die obersten Wasserschichten O₂-arm und H₂S-reich; ein Teil des Schwefelwasserstoffs wird von grünen Schwefelbakterien verstoffwechselt, die unter diesen Bedingungen in der photischen Zone massenhaft gedeihen, der Rest des Schwefelwasserstoffs gelangt in die Atmosphäre und vergiftet diese

Der rasche ozeanische Turnover (bei verbundenen bzw. eng beieinander liegenden Kontinenten) könnte durch eine Vereisung, theoretisch aber auch durch einen Impakt oder veränderte Ozeanzirkulation aufgrund plattentektonischer Veränderungen ausgelöst worden sein; der starke Vulkanismus ist selbst ein Indikator für solche tektonischen Vorgänge und hat seinerseits für eine weitere CO₂-Zunahme gesorgt.

Daneben wird auch die Entstehung des Superkontinents Pangäa durch Zusammendrifen der Einzelkontinente mit diesen Veränderungen in Verbindung gebracht:

- a) Landfaunen verschiedener Kontinente vermischten sich, traten zueinander in Konkurrenz und verminderten die Diversität;
- b) im Meer verschwanden große Schelfbereiche durch Zusammenwachsen von

Kontinenten

- c) das Aneinanderstoßen der Kontinente dürfte das Driften des Meeresbodens vorübergehend unterbrochen haben, während die gewaltigen unterseeischen Gebirgrücken, die sich entlang der Bruchränder bildeten, absackten (Subduktion), was zu einem starken Absinken des Meeresspiegels um 100 m oder mehr geführt haben könnte und dabei die letzten Reste des Festlandssockels freilegte; gleichzeitig waren damit die Voraussetzungen für den raschen Turnover anoxischen Tiefenwassers geschaffen.
- d) verstärkte Erosion, verstärkter oxidativer Abbau organischen Materials, dadurch O₂-Entzug und CO₂-Zunahme in der Atmosphäre: Treibhauseffekt, schließlich feuchteres Klima (Farn-Peak).
- e) die Abnahme des atmosphär. O₂ führte auch zu einer Abnahme der O₂-Spannung im Wasser, so daß manche Meerestiere bei der folgenden Transgression erstickten.

Zusammengefaßt wurde 1994 ein Dreiphasenmodell der Extinktion als multikausales Ereignis als sehr plausibel angesehen (modif. 1996):

1. Phase: Regression, Verschwinden der Schelfmeerbiootope, Trockenfallen flacher Meeresbecken, zunehmende Kontinentalität des Klimas, erhöhte klimatische Instabilität; die Regression begann schon ca. 10 MA vor der PTG, nahm aber zur PTG hin deutlich zu (Vereisungseffekte?)
2. Phase: klimatische Instabilität führt zusammen mit den vulkanischen Eruptionen zu einer atmosphärischen CO₂-Zunahme (Treibhauseffekt) und ökolog. Kollaps; entscheidend ist weiterhin ein rascher Turnover ozeanischen anoxischen Tiefenwassers; er führt zu massiver CO₂- und H₂S-Freisetzung mit Hyperkapnie und Verstärkung des bestehenden Treibhauseffektes
3. Phase: dramatische, rapide Transgression mit O₂-armem Tiefenwasser direkt zu Beginn der Trias; dadurch Zerstörung der küstennahen Habitate mit der Folge der dramatischen Veränderung der Pollenspektren sowie großem Einfluß auch auf terrestrische Tiere (Tetrapoden, Insekten).

Chronologie der Ereignisse:

ca. 255 MA	Beginn der allmählichen Regression
ca. 253 MA	Beginn des Vulkanismus in Südchina
ca. 251-250 MA	starke Regression, Maximum der Regression
kurz vor PTG:	sibir. Vulkanismus (sibir. Traps), Beginn der Anoxie
ganz knapp vor PTG:	Anstieg Meeresspiegels
250 MA	PTG (Grenze zum Griesbachian)
Griesbachian:	Transgression, Ende des südchin. und sibir. Vulkanismus; Ende der Anoxie
M-Trias	Erholung der Riffe erst im Laufe der M-Trias abgeschlossen

b) Ursachen der PT-Extinktion: spezielle Aspekte

Rolle des Vulkanismus:

Neue Untersuchungen der Sibirischen Traps ergaben, dass der Vulkanismus (Flutbasalte) viel stärker war als bisher angenommen (2 300 000 Kubikkilometer!) und die Auswirkungen auf die Atmosphäre und das Klima dementsprechend umfassender: Aerosole, CO₂, SO₂, Fluorwasserstoffe, Salzsäure; SO₂ führt zu globaler Abkühlung und Säurezunahme, CO₂ zur globalen Erwärmung (die Kombination wohl zu starken Klimaschwankungen, wie sie für die Lebewelt besonders ungünstig sind), HF und HCl führen zu lokalen Vergiftungen. Die Rolle der Flutbasalte bei den Massenextinktionen sollte daher nicht unterschätzt werden (Natwiss. Rundsch. 11/02 S. 606). Die Flutbasalteruption der Sibirian Traps war die stärkste der Erdgeschichte; insgesamt gab es bisher ca. 10 große Flutbasalteruptionen, von denen nach modernsten Datierungsmethoden 8 oder 9 mit ausgeprägten Extinktionen verbunden sind!

Daten aus China (1999) ergaben, dass die letzte Phase der marinen Extinktionen deutlich weniger als 1 MA gedauert hat; die besonders kritische Phase hat demnach maximal 165000 und minimal 10000 Jahre angehalten. Durch ein katastrophisches Ereignis muss in dieser Zeit das Phytoplankton, das für ein „normales“ C-Isotop-Verhältnis zuständig ist, fast ausgestorben sein. Ein absinkender Meeresspiegel allein kann ein solches Phänomen nicht erklären, eher schon starker Vulkanismus (Sibirische Traps), der um die PTG herum begann und ca. 1 MA andauerte. Dieser könnte dann (z.B. via Dunkelheit infolge Sonnenlichtreflektion durch Schwefelverbindungen in der Luft, Treibhauseffekt infolge starker CO₂-Ausgasung) zur ozeanischen Anoxie (z.B. aufgrund des Absterbens vieler Organismen und deren Verwesung usw.) geführt haben; d.h. ozeanische Anoxie und katastrophische äußere Ursache (Impakt oder Vulkanismus) schließen sich nicht aus, sondern die Anoxie kann die Folge eines solchen äußeren Ereignisses sein. Während der Superanoxie kam es zu einer Blütezeit anaerober Taxa.

Der starke Vulkanismus (Sibirien) wird neuerdings mit der Physik des Erdkerns in Verbindung gebracht: die Eigenfrequenz des flüssigen Erdkerns verlief im Laufe der Erdgeschichte mehrfach im Gleichklang mit gezeitenwirksamen Kräften, was zu Resonanzeffekten führte; die verstärkten Schwingungen erhöhten die Reibung und damit die Temperaturen an der Mantel-/Kern-Grenze. So entstanden Mantelplumen, also riesige Magmakörper, die aufgrund ihrer erhöhten Temperatur (= verringerte Dichte) allmählich durch den Erdmantel zur Erdkruste aufstiegen. Derartige Resonanzen traten Berechnungen zufolge vor 3000, 1800 und 300 MA auf; der Zeitabstand zu den umfangreichen Deckenbasalten Südamerikas und Sibiriens von ca. 50 MA hängt nach dieser Theorie damit zusammen, dass die Bildung der Plumes und ihr Aufstieg zur Erdkruste eine entsprechend lange Zeit dauerte.

Die neueste Datierung der Zirkone aus der Zeit der Hauptextinktion (Sci. 305, 1760) ergab übereinstimmend für zwei Lokalitäten in China ein Alter von 252,6 ± 0,2 MA (die PTG erfolgte kurz danach, dies ist also nicht das Alter der PTG selbst). Dies ist etwas älter als bisherige Angaben, und hängt mit einer inzwischen erfolgten Korrektur der Kalibrierung der zugrundeliegenden radioaktiven Zerfallskurve zusammen. Die PTG wird durch das Auftreten einer bestimmten Conodontenart definiert. Die vorausgehende erste Extinktionsphase (am Ende des Guadalupian) wurde auf > 260 MA datiert.

Beide Extinktionsereignisse korrelieren nach der neuen Datierung mit starkem Flutbasaltvulkanismus; die End-Guadalupian-Extinktion (> 260 MA) passt zeitlich exakt zum Emeishan-Basalt und die endpermische Extinktion (252,6 MA) passt exakt zum Sibirischen

Flutbasalt, wobei die Synchronizität für die erst genannte Extinktion aber noch nicht so gut gesichert ist wie für die terminale Extinktion.

Die Neudatierung der PTG in 2008 (252,5 MA) ergab nun eine strenge Synchronizität mit dem Sibirian-Trap-Vulkanismus, was die Bedeutung des Vulkanismus als Trigger für das PT-Ereignis unterstreicht (Sci. 320, 434).

(Für das Massensterben vor 260 MA im mittleren Capitanian ließ sich – zumindest lokal in China in der Emeishan-Flutbasalt-Provinz – ein direkter zeitlicher Zusammenhang mit Vulkanismus belegen: der Beginn der vulkanischen Aktivität ging einher mit der marinen Massenextinktion von Foraminiferen und Kalkalgen, gefolgt von einer ausgeprägten negativen C-Exkursion. Ursachen dürften Abkühlung und saurer Regen gewesen sein, denn der Vulkanismus war in dieser Region stark pyroklastisch geprägt und dadurch lokal wesentlich zerstörerischer als die eher ruhigen Flutbasalt-Eruptionen. Sci. 324, 1179).

Impaktszenario?

Die PTG-Grenzsichten in Südchina enthalten Mikrosphaerulen in einer 100 – 1000-fachen Konzentration im Vergleich zu den benachbarten Schichten; sie erscheinen zwar weitgehend vulkanischer Genese, letztendlich ist ihr Ursprung aber unklar. Pyritplättchen in den Schichten der Hauptextinktion (251,4 MA) deuten ebenso wie die Abnahme der Spurenfossilien in diesen Schichten auf eine moderate Anoxie; das Szenario einer Transgression mit Anoxie kann jedoch die starke Extinktion bei 251,4 MA nicht erklären. Die zeitliche Korrelation zwischen dem Sibirian Trap Vulkanismus (251,2 +/- 0,3 MA) und der PTG kann auch nur bedingt eine Erklärung darstellen: hierdurch könnten große Mengen CO₂ und ggf. Sulfate freigesetzt worden sein, die zunächst einen kurzen globalen Winter, dann jedoch ein Treibhausklima initiierten. Allerdings korrelieren die Extinktionen stratigraphisch nicht mit den vulkanischen Aschen, so dass kein einfacher Zusammenhang zwischen Vulkanismus und Extinktion (z.B. stark saurer Regen) angenommen werden kann. Die Extinktion vor 251,4 MA korreliert mit einer raschen Veränderung der C-Isotop-Daten und der Mikrosphaerulen-Anomalie, so dass auch ein Bolidenimpakt als mögliche Ursache für den Extinktionsgipfel infrage kommt (Sci 289, 432).

Da nach neueren Untersuchung die Extinktion sehr kurzfristig erfolgte (< 500.000 bis ~8000 J. je nach Studie, evtl. sogar plötzlich), erschien ein Impaktereignis als passendste Ursache;

- eine signifikante Iridiumanomalie war aber bisher nicht nachweisbar
- Quarzkörner mit Deformationserscheinungen waren an zwei Grenzlokalitäten nachgewiesen, Schockmetamorphismus an den Quarzkörnern aber strittig.

Erst im Jahre 2001 wurden erstmals konkrete Hinweise auf ein Impaktereignis an der PTG publiziert. Wie an der KTG und im Zusammenhang mit einem 1850 MA alten Impakt (Onaping Formation, Sudbury-Krater) wurden auch direkt an der PTG (aber nicht in größerer Entfernung, z.B. wenigen Dezimetern) an verschiedenen Lokalitäten der PTG Fullerene (C₆₀ bis C₂₀₀) nachgewiesen (Meishan/China; Sasayama/Japan). Diese sind für sich alleingegenommen noch nicht diagnostisch für einen Impakt, können z.B. auch durch große Waldbrände, aber auch während des Vorganges der Massenspektrometrie, die ihrem Nachweis dient, selbst produziert werden. Aber die in den fußballartig aufgebauten Fullerenen eingeschlossenen Edelgase (He, Ar) sowie speziell deren Isotopzusammensetzung deuten darauf, dass diese Edelgase extraterrestrischer und nicht atmosphärischer Herkunft sind; so ähneln sie der Isotopzusammensetzung der Edelgase, die in Fullerenen aus Meteoriten (besonders C-reichen Chondriten) gefunden werden, z.B. Zunahme von

Helium-3 im Sediment an der PTG um das 50fache, He-3/He-4-Relation (in den Fullerenen) analog zu Meteoriten, Relation Argon-40/Argon-36 (innerhalb der Grenzschicht-Fullerene) deutlich unterhalb der erdatmosphärischen, nahe der meteoritischen. Letztendlich ist es diese anomale Isotopenzusammensetzung, die für eine extraterrestrische Herkunft der Fullerene spricht. (Allerdings sind die Ergebnisse bisher nicht in unabhängigen Labors bestätigt worden) (Sci. 291, 1469+1530). Auch die Fullerene der KTG und der Onaping Formation (s.o.) enthielten Edelgase mit einer Isotopenzusammensetzung, die an Meteoriten und interplanetare Staubpartikel erinnert. Auch im Murchison-Meteoriten wurden Fullerene (C60 bis C400) mit extraterrestrischer Zusammensetzung der He- und Ar-Isotopen nachgewiesen. Würden die Fullerene erst während des Bolidenimpaktes (auf der Erde oder im Weltraum) gebildet, könnten sie nicht so hohe Edelgaskonzentrationen und die vorgefundene spezifische Isotopenzusammensetzung aufweisen; der He-Gehalt deutet auf einen Partialdruck von 2-4 Atmosphären Helium hin, und derartig hohe He-Konzentrationen werden nur z.B. bei kollabierenden Gaswolken angetroffen. Die Fullerene müssen daher bereits sehr alt und im Weltall gebildet worden sein, und können nicht die Folge des Impaktes sein, sondern Mitbringsel des Asteroiden oder Kometen. Aus dem Gehalt an Helium-3 in den Grenzfullerenen der PTG – verglichen mit dem entsprechenden Gehalt im Murchison-Meteoriten – lässt sich abschätzen, dass der Bolide einen Durchmesser von 6 – 12 km hatte und damit dem KTG-Impaktor etwa entsprach. Der Impakt hätte ein Erdbeben der Stufe 12 auf der Richterskala ausgelöst, d.h. eine Million Mal stärker als das heftigste Erdbeben der letzten 100 Jahre.

Allerdings sind die Studien, die zum Nachweis von Edelgasen usw. in den Grenzschichten in China führten, bisher nicht erfolgreich von anderen Teams wiederholt worden (Nat. 431, 1027). Weder Fullerene noch extraterrestrisches Helium konnten bestätigt werden (vgl. Sci. 316, 1264; anno 2007).

Im Jahre 2003 verdichteten sich dann – vorübergehend ! - die Indizien für einen Bolidenimpakt weiter: in Ablagerungen der PTG am Graphite Peak in Antarctica wurden 40 Meteoritenfragmente (Größe: 0,05 bis 0,4 mm) gefunden, und zwar in erstaunlich guter Erhaltung (normalerweise zersetzen sich derartige kleine Meteoritenfragmente auf der Erde in kurzer Zeit zu Staub); in einer Probe 80 cm unterhalb der PTG fanden sich keine Fragmente. Außerdem ließen sich in Fullerenen eingeschlossene extraterrestrische Gase nachweisen, wie sie ja auch schon von der PTG in Meishan/China und Sasayama in Japan bekannt waren (von der KTG konnten Fullerene an fünf verschiedenen Lokalitäten nachgewiesen werden), außerdem in dem 250 km großen Sudbury Impakt Krater in Kanada. Allerdings konnten auch diese Ergebnisse in anderen Laboren bisher nicht bestätigt werden. Bemerkenswerterweise besteht keine ausgeprägte Ir-Anomalie an der PTG. Insgesamt zeigen die Proben von Graphite Peak folgende Merkmale:

- geschockte Quarzkörnchen
- Edelgase in Fullerenen
- Meteoritenfragmente eines chondritischen Meteoriten
- kleine Metallkörnchen, wie sie auch von Meishan berichtet wurden.

Bedout-Struktur als Impaktkrater ???

Im Jahr 2004 wurde dann von einer vermeintlichen (!) Impaktstruktur vor der Küste NW-Australiens (Bedout High), eine untermeerische Anhöhe, berichtet, die auf 250,1 +- 4,5 MA datiert wurde und damit zeitlich zur PTG passen würde (Sci. 304, 1469). Das Ausmaß der Impaktstruktur soll dem Chicxulub-Krater etwa entsprechen. Die Impaktstruktur passte plausibel zu anderen Impaktindizien an der PTG:

- Fullerene mit extraterrestrischem Helium und Argon;
- Meteoritenfragmente,
- Fe-Ne-Si-Körnchen wahrscheinlich meteoritischen Ursprungs,
- Fe-Ni-Metalle mit Impaktkügelchen,
- geschockte Quarzkörner
- Chromisotope

[Fundstellen: Graphite Peak (Antarctica), Frasier Park (Australien), Meishan (China) (Sci. 306, 609 ff.)].

Die weit südliche Lokalisation der Impaktstruktur erklärte dann auch plausibel, warum große (>0,2 mm) Impaktauswurffragmente bisher nur relativ nahe zur Bedout-Struktur gefunden wurden, u.a. Meteoritenfragmente am Graphite Peak in Antarctica (0,05 – 0,4 mm) und geschockte Quarzkörner von 0,15 bis 0,55 mm im Sydney Becken sowie Körnchen bis 0,25 mm am Graphite Peak. Von der KTG vermutet man, dass die geschockten Quarzkörnchen durch Stratosphärenwinde global verteilt wurden; bei einem Impakt im Bereich von Bedout würden auf diese Weise die Meteoritenfragmente und geschockten Quarzkörner aber weitgehend nur über die Südhalbkugel verteilt, weil die Stratosphärenwinde nicht in der Lage sind, diese Partikel in größerem Umfang in nördliche Breiten zu transportieren; anders als an der KTG bliebe also aufgrund der Paläobreite der Bedout-Struktur die Ausbreitung der größeren Partikel auf die Südhalbkugel beschränkt, zumal sich auch für die KTG nachweisen lässt, dass die Partikelgröße mit dem Abstand von der Impaktstruktur abnimmt, und die Korrelation zwischen Partikelgröße und Abstand von der Bedout Struktur trifft auch für Graphite Peak und das Sydney Becken (Frasier Park) zu; die entsprechenden Daten liegen auf der Regressionskurve, die sich für die KTG errechnete. So erklärt sich, weshalb größere Partikel nicht weiter nördlich der Impaktstruktur nachweisbar sind.

Kleinere Partikel (Fe-Ni-Si-Metall-Nuggets, Kügelchen zwischen 0,03 und 0,2 mm) ließen sich dagegen auch in China (Meishan) und Japan an der PTG nachweisen; sie wurden weiter verteilt als der klastische Debris (geschockte Quarzkörner). Dass in Nordamerika und Laurasia keine Impaktejecta nachweisbar sind, erklärt sich dann mit der weit südlichen Lage der Impaktstruktur. Eine Iridiumanomalie wurde dagegen nirgends an der PTG gefunden, was darauf deuten könnte, dass es sich um einen Asteroiden und nicht um einen Kometen gehalten hat. Weltweit wurde an keiner Stelle, an der Impaktspuren an der PTG nachgewiesen wurden, je eine Ir-Anomalie festgestellt.

Auch ein synergistischer Zusammenhang des Impaktes mit dem sibirischen Vulkanismus wird diskutiert. Sowohl bei der KTG wie bei der PTG (Bedout) liegen die (vermeintlichen) Impaktkrater auf der gegenüberliegenden Seite der Erde (bezogen auf die Lokalisation der Flutbasalte), aber nicht exakt antipodal. Als direkter Auslöser des Vulkanismus kommen die Impakte dennoch nicht infrage; so würde beispielsweise die Energie, die benötigt würde, die Deccan-Traps der KTG zu schaffen, doppelt so hoch sein, als die Energie, die durch den Chicxulub-Impakt (10 km Durchmesser bei 20 km/s) eingebracht wurde. Außerdem begann die Flutbasalteruption sowohl der Deccan- wie der Sibirischen Traps schon vor dem jeweiligen Impakt; somit kann der Impakt die Flutbasalteruption gar nicht ausgelöst haben. Es ist aber durchaus plausibel, dass die Energiefreisetzung durch den Impakt die katastrophische Eruption bereits präexistenter Mantelplumen getriggert oder verstärkt haben könnte (Sci. 304, 1469).

Allerdings werden die Indizien für die Bedout-Impaktstruktur noch nicht allseits anerkannt und weitere Beweise (z.B. Raman-Spektroskopie, präzisere Datierungen, Bohrungen usw.) gefordert (Nat. 304, 941). Gegen Auffassungen, es handele sich um eine vulkanisch bedingte Struktur, spricht allerdings ihre Größe; nirgends wurde je ein isolierter Vulkan mit den Maßen von Bedout (40 – 60 km Durchmesser, 3 – 4 km hoch) an einem passiven Kontinentalrand gefunden (Sci. 306, 609 ff.). Problematisch ist, dass in der näheren Umgebung von Bedout offenbar die Sedimente aus der Zeit der PTG fehlen (stellenweise bis zu 2 km Profildicke fehlend!) und der PTG-Übergang daher nicht aus Bohrungen aus der näheren Umgebung (z.B. 1000 km) der Bedout-Struktur erschlossen werden kann (Sci. 306, 609).

[Eine sehr hypothetische Wende in der Impakttheorie könnte allerdings eine kürzlich entdeckte Impaktstruktur in der Antarktis bringen (BDW 11/06): unter einer 1,6 km dicken Eisschicht der östlichen Antarktis liegt – Gravitationsmessungen zufolge – eine Impaktstruktur von 480 km Durchmesser. Erkennbar wurde sie in Form einer lokalen Massekonzentration aus dichterem Gestein, das aus dem

Erdmantel hochgestiegen ist. Man kennt derartige Massekonzentrationen unter der Mond- und Marsoberfläche, wobei sie stets unter Meteoritenkratern angetroffen werden. Da die Erdkruste in diesem Bereich der Antarktis dünn ist, ist ein Vulkankrater ausgeschlossen. Auf dem Mond gibt es über 20 Krater dieser Größe, daher ist es keinesfalls überraschend, auch auf der Erde einen Krater diesen Ausmaßes zu entdecken. Auf der Erde werden die Krater – im Gegensatz zum Mond – im Laufe der Zeit durch die Erosion zerstört, die Massekonzentrationen („Mascons“) durch aufgestiegenes Material aus dem Erdmantel gehen durch tektonische Prozesse verloren. So lassen sich bei dem über 2 MrA alten Vredrefort-Riesenkrater Südafrikas (300 km Durchmesser) keine „Mascons“ mehr nachweisen. Daraus ist zu schließen, dass die antarktische Impaktstruktur deutlich jünger sein muss. Ob diese allerdings auf die PTG entfällt, ist noch völlig unklar und auf absehbare Zeit wohl auch nicht zu klären (eine Bohrung durch das 1,6 km dicke Eis wäre zu teuer); evtl. ist aber Kratergestein durch Eisbewegungen an die Küste gelangt.

Vielleicht hat der Impakt aber auch die Erdkruste aufgebrochen und die Ablösung Australiens von Gondwana initiiert (vor ca. 100 MA), da sich das Rift-Valley – das Australien nach Norden abdriften lässt – durch den Indischen Ozean und direkt durch die Impaktstruktur zieht. Es gibt also bisher keinen speziellen Grund anzunehmen, dass diese mögliche Impaktstruktur in irgendeiner Beziehung konkret zur PTG steht!]

Selbst angesichts eines möglichen/hypothetischen Impakt-Szenarios wird aber weiterhin auch dem starken Vulkanismus eine wichtige Rolle an der größten Extinktion aller Zeiten zugesprochen; innerhalb von weniger als 1 MA wurden 1,6 (naA: 2,3) Millionen Kubikkilometer Lava (entspreche 30 bzw. 45 cm hoher Schicht auf der gesamten Erde) ausgestoßen (KTG: 8 Millionen Kubikkilometer). **„Vielleicht müssen ein Meteoriteneinschlag und Vulkanismus zusammenkommen, um ein extremes Massensterben auszulösen“**, und evtl. könnten Meteoriteneinschläge auch Vulkanausbrüche in ohnehin bereits aktiven Magmaprovinzen fördern. Bemerkenswert ist, dass jedenfalls an der KTG ein Bolidenimpakt von ca. 10 km in eine ca. 1 MA währende Phase extremen Vulkanismus fiel und diese Konstellation zum Massensterben führte.

Rolle des Methan ?

Relativ neu (2003) sind Theorien, die von einer entscheidenden Rolle des Methans (Freisetzung mariner Methandepots) ausgehen. Nach einer der beiden Theorien kam es z.B. infolge starken Vulkanismus zu einer globalen Erwärmung; als sich die Ozeane erwärmten, wurde viel Methan in die Atmosphäre freigesetzt, wo es sich in CO₂ verwandelte und eine > 10000 Jahre anhaltende ausgeprägte Treibhaussituation verursachte. Über 10.000 Gigatonnen Methan wären erforderlich, um die C-Isotop-Anomalie an der PTG zu erklären; ein Erdbeben oder submarine Vulkaneruptionen könnten zu Blasenbildungen im Meer geführt haben, die die Dichte und den Druck der Wassersäule vermindert hätten, mit der Folge, dass noch mehr Methan freigesetzt würde; innerhalb weniger Tage würden dann gewaltige Methanmengen in die Atmosphäre aufsteigen, die begleitet von starken Gewittern zu Waldbränden führten, die dann entweder eine globale Erwärmung oder einen „nuklearen“ Winter auslösten.

Stand der Diskussion 2003/2004 (Arte-Sendung):

Um ca. 95 % aller Arten zum Aussterben zu bringen, wäre ein Impakt erforderlich, der denjenigen der KTG weit übertrifft (ca. 15 km). Ein Impakt dieser Größe müsste Hinweise wie z.B. Iridium in weitaus größerem Maße hinterlassen wie der KTG-Impakt. Eine Iridium-Anomalie wurde aber nirgends gefunden.

Zwar ließen sich z.B. in der Antarktis einige wenige geschockte Quarzkörner nachweisen (unter vielen intakten Quarzkörnern), so dass wohl irgendwie ein Impakt stattgefunden haben muss, dieser war aber wohl von kleinerem Ausmaß und nicht in der Lage, das massive Artensterben zu erklären.

Auch der Sibirian-Trap-Vulkanismus allein reicht aber nicht aus, das große Artensterben zu erklären; damit 95 % der Arten aussterben, müsste die Temperatur plötzlich um ca. 10 Grad steigen; Berechnungen der CO₂-Ausgasungen und klimatischen Auswirkungen des Sibirian-Trap-Vulkanismus ergaben allerdings, dass sie nur (nach dem „nuklearen Winter“) eine Temperaturerhöhung von etwa 5 Grad bewirkt hätten, und diese hätte ebenfalls nicht ausgereicht, um 95 % der Arten zum Aussterben zu bringen.

Wesentliche Erkenntnisse brachten die PTG-Grenzschichten in Grönland, die aufgrund der günstigen Ablagerungsbedingungen ein sehr genaues Profil des Aussterbens ergaben. Danach verlief das Aussterben insgesamt nicht in so kurzer Zeit wie bisher angenommen (das trifft nur für das marine Aussterben zu), sondern über einen Zeitraum von über 80000 Jahren, und zwar in drei Phasen:

--- erste Phase: hier waren ganz überwiegend Landtiere und -pflanzen betroffen; diese Phase dauerte ca. 40000 Jahre (eher gradualistisch)

--- eine relativ kurze Phase von wenigen tausend Jahren, in der die massiven marinen Extinktionen erfolgten; in diesen Zeitraum fällt auch eine extreme C12-Anomalie.

--- eine weitere Phase von ca. 40000 Jahren mit massiven terrestrischen Extinktionen.

Die C12-Anomalie kann nur durch eine massive Freisetzung von Methanhydraten aus dem Meeresboden erklärt werden, wie sie infolge einer Temperaturerhöhung der bodennahen Wasserschichten um wenige Grad ausgelöst wird.

Damit ergibt sich folgendes Gesamtszenario: der Sibirian-Trap-Vulkanismus selbst konnte für sich allein nicht die für das massive Aussterben notwendige Temperaturerhöhung um 10 Grad bewirken, sondern nur um etwa 5 Grad (Treibhauseffekt des CO₂). In diese Phase fällt zunächst der erste Abschnitt der terrestrischen Extinktionen.

Diese 5 Grad Temperaturerhöhung reichten aber aus, dass sich auch allmählich das Tiefenwasser um diesen Betrag erwärmte, und es zur Freisetzung der Gashydrate kam. Da Methan ein sehr starkes Treibhausgas ist, stieg die Temperatur weiter an. Aus dem Ausmaß der C12-Anomalie lässt sich die Menge des freigesetzten Methans und die daraus resultierende Treibhauswirkung berechnen; sie erbrachte weitere 5 Grad Temperaturanstieg (über den CO₂-bedingten Anstieg von 5 Grad hinaus), so dass insgesamt 10 Grad Temperaturanstieg resultierten. Dieser reichte aus, um ein Artensterben von 95 % sowie die Verwandlung ehemals reich begrünter Areale in Halbwüsten und Wüsten zu erklären (WIGALL, Uni Leeds).

Es bestehen allerdings Zweifel, ob ausreichende Methanmengen überhaupt im permischen Ozean vorhanden waren; außerdem gibt es keinerlei Hinweise auf Feuersbrünste an der PTG. Andererseits sollen sich die Flutbasalte der Sibirian Traps durch sehr kohlehaltige Schichten gezwängt haben, wodurch viel Methan freigesetzt wurde.

Die zweite Methantheorie erfordert keine Feuersbrünste. Studien an Böden aus der PTG ließen in Südafrika keine Anzeichen auf einen drastischen Klimawechsel erkennen, der die Extinktionen erklären könnte, was wiederum ein Indiz dafür ist, dass ozeanische Gase eine Rolle spielen könnten. könnte aber im wesentlichen nur die marine Fauna schädigen (die Landfauna kommt auch mit hohen CO₂-Werten gut zurecht), Methan dagegen auch die Landtiere, indem es dafür sorgt, dass sich der relative Anteil von Sauerstoff in der Luft drastisch mindert, was dann zu

pulmonalen und cerebralen Ödemen führt; die Reptilien starben quasi an der Höhenkrankheit. Dafür spricht, dass viele Überlebende der PTG so gebaut waren, dass sie mit niedrigem Sauerstoffgehalt zurechtkamen, z.B. der hundgroße *Lystrosaurus*, der in Erdhöhlen wohnte und einen massiven Brustkorb und dicke Rippen für kräftiges Atmen hatte. Auch Amphibien, die ja die PTG recht gut überstanden, sind recht gut an unterschiedliche Sauerstoffgehalte angepasst, z.B. aufgrund der Fähigkeit zum Eingraben in Seeböden. Und auch die überlebenden Procolophoniden lebten in Bauen und Höhlen. Insgesamt ist also diese zweite Variante der Methantheorie plausibler als die erste (Sci. 3001, 1168).

c) komplexe moderne PT-Szenarien (aus jüngerer Zeit)

Zusammengefasster Kenntnisstand 2005 (Bild der Wiss. 8/2005 S. 42):

Im frühen Perm waren die Pole von ausgedehnten Eiskappen bedeckt. Nach dem Ende der Gebirgsbildung in Pangäa verwitterte wesentlich weniger Gestein, dadurch stieg der CO₂-Gehalt der Atmosphäre, es wurde wärmer (wenn dagegen ein Gebirge entsteht, nimmt die Verwitterung zu, CO₂ wird abgesenkt, es wird kühler, denn die Verwitterung entzieht der Luft viel CO₂).

Ohne aktive Gebirgsbildung entstand also allmählich ein Treibhausklima, gleichzeitig nahm der O₂-Gehalt der Luft ab, Küstengewässer wurden artenärmer; zahlreiche Lagunen mit sehr salzigem Wasser, in dem kein höheres Leben existieren konnte, säumten die Küsten. Insgesamt ging also im Laufe des Perm die Artenvielfalt zurück, allerdings war dies ein gradueller, kein drastischer Rückgang. Hiervon ist das PT-Ereignis streng zu trennen.

Das PT-Ereignis wird (als primär auslösende Ursache) auf den Sibirian-Trap-Vulkanismus zurückgeführt, der zu einem 1 – 2 km dicken Lavapanzer führte. CO₂ und SO₂ reicherten sich in der Atmosphäre als vulkanische Gase an (saurer Regen: Schwefelsäure Regen), die Temperaturen nahmen weltweit um ca. 6 Grad zu. Dies dürfte aber das Massensterben nicht direkt ausgelöst haben, aber eine Kettenreaktion in Gang gesetzt haben: weil es an den Polen fast genauso warm war wie in den Tropen, erloschen die Meeresströmungen; der Meeresspiegel stieg plötzlich, Küsten wurden überschwemmt; das warme salzige sauerstoffarme Lagunenwasser sank in die Tiefe; in der Tiefsee fehlte der Sauerstoff, deshalb florierten dort die anaeroben Mikroben und produzierten Schwefelwasserstoff aus Schwefelverbindungen; selbst in den obersten lichtdurchfluteten Wasserschichten gediehen grüne Schwefelbakterien, die nur in O₂-freiem Wasser überleben. Vielleicht lösten sich auch noch Methanhydrat-Reservoirs im Meeresboden auf und heizten das Klima weiter auf. Als der Vulkanismus am stärksten war, starben im Meer und an Land gleichzeitig viele Tiere und Pflanzen aus. Der Sauerstoffmangel im Meer kam zum einen dadurch zustande, dass wegen der Erwärmung der Pole (kein Temperaturgradient zwischen

Äquator und Polen) die Meeresströmungen erloschen, die Sauerstoff in die Tiefsee transportieren; andererseits löst sich in wärmerem Wasser ohnehin weniger Sauerstoff.

Offen ist, ob der ersten Welle des Massensterbens weitere folgten; in Südchina wurden die Blaualgen zweimal stark dezimiert, gleichzeitig mit marinen Invertebraten. Jeweils nach diesen Dezimierungen vermehrten sich die Blaualgen aber explosionsartig, wohl weil ihre Fressfeinde verschwunden waren.

Insgesamt starben 96 % aller Meerestierarten aus, darunter die Trilobiten; riffbildende Korallen, Kalkalgen und Kalkschwämme verschwanden vorläufig komplett (Lazarus-Phänomen).

Korallen sind besonders anfällig, da sie von zweierlei Nahrung leben: mit ihren Tentakeln angeln sie Plankton; außerdem enthalten sie Algen, die durch Photosynthese Nährstoffe produzieren; dadurch geraten Korallen in eine doppelte Abhängigkeit.

Der giftige Schwefelwasserstoff aus dem Meer ging in die Luft über; nach Computersimulationen könnte er dort eine Konzentration von 100 ppm erreicht haben; schon die Hälfte dieser Konzentration ist für die meisten Tiere über längere Zeit tödlich; auch Pflanzen, die mit hohen CO₂-Werten gut zurecht kämen, gingen ein; die Nadelwälder starben, das Holz verschimmelte. Das H₂S zerstörte wohl auch die Ozonschicht, denn fossile Pollen aus der Zeit der Katastrophe zeigen Schäden, die typisch für erhöhte UV-Einstrahlung sind. Die Tötungsmechanismen galten zu jener Zeit als so effektiv, dass es als irritierend galt, dass nicht alle Organismen starben (*Anmerkung: inzwischen sieht man dies etwas differenzierter*).

So florierte nach der PTG in Südafrika der nilpferdähnliche (aber nur hundsgröße) *Lystrosaurus*, wurde sehr häufig und breitete sich weltweit aus; er war möglicherweise der einzige Tetrapode Südafrikas, der die Katastrophe überlebte, und erlangte für 0,5 MA die Alleinherrschaft über die Fauna Südafrikas. Die Gründe seines Erfolgs sind nicht sicher bekannt; vermutet wird, dass er mit seinen kräftigen Kiefern in der Lage war, selbst zähste Pflanzenkost und Wurzeln zu fressen; er war in seinem Lebensraum nicht auf bestimmte Nahrung spezialisiert (Generalist). NaA überlebte er dagegen die PTG-Katastrophe, weil er als Erdhöhlenbewohner an hohe CO₂- und niedrige O₂-Gehalte angepasst war. Die *Lystrosaurus* der frühesten Trias sollen durchschnittlich kleiner gewesen sein als diejenigen des OP.

Die Meteoritentheorie für die PTG gilt dagegen 2005 nicht mehr als relevant: an der PTG in Kärnten ließen sich nur minimal erhöhte Iridiumwerte nachweisen, und auch andere seltene Elemente sprachen *nicht* für ein kosmogenes Ereignis. Und die angeblich „geschockten“ Quarzkristalle weisen Verformungen auf, die bei ganz normalen Prozessen im Erdinnern entstehen. Und die Bedout-Struktur vor Australien als vermeintlicher Einschlagkrater ist wahrscheinlich ein Vulkankrater; es lassen sich in der Nähe der Struktur keine Auswurfgesteine oder Tsunamiablagerungen nachweisen, auch die Altersdatierung ist fraglich. Auch die angeblich mit extraterrestrischem Gas gefüllten Fullere konnten von keiner anderen Forschergruppe bestätigt werden (s. Spektr. Wiss. 3/07 S. 30). „Das letzte Wort in Sachen Perm-Katastrophe ist noch nicht gesprochen.“

Grundsätzlich dieselben Mechanismen liegen der zusammenfassenden Arbeit von P. D. WARD (Spektr. Wiss. 3/07, S. 27 ff.) zugrunde:

Ausgangspunkt bilden neben den Fossilfunden auch C-Isotope, die Aussagen über die Photosyntheseaktivität sowohl des grünen marinen Planktons wie der Landpflanzen geben. Kam es an der KTG nur zu einer relativ kurzen Krise der Bioproduktivität (definiert über die Photosynthese) direkt mit dem Impaktereignis, gefolgt von einer allmählichen Erholung, zogen sich die Isotopanomalien an der PTG, aber auch an der TJG, über einen längeren Zeitraum von mehreren hunderttausend Jahren hin, was allein schon gegen die Impakthypothese spricht: es muss sich um eine lang anhaltende Serie schwerer Störungen der Biosphäre gehandelt haben, nicht um einen einzigen katastrophalen Impakteinschlag. Auch die Extinktionen an der PTG und TJG erwiesen sich als protrahiert (mit Kulmination an der stratigraphischen Grenze), aber nicht so plötzlich wie an der KTG. Um die PTG und TJG herum kam es also wiederholt zu Krisen der Landflora und des Phytoplanktons (ablesbar an Veränderungen im Verhältnis der Isotopen ^{13}C und ^{12}C), gefolgt von Erholungen bis zum nächsten Extinktionsereignis.

Neue Erkenntnisse lieferte die Analyse von Biomarkern in Sedimenten aus den kritischen Zeiträumen, u.a. Überreste von photosyntheseaktiven grünen Schwefelbakterien. Diese leben nur in anoxischem Wasser, also in der Tiefe stehender Seen oder im Schwarzen Meer (dort unterhalb 150 m Wassertiefe, da aufgrund seiner Isolation das Schwarze Meer ab einer Tiefe von 150 m anoxisch ist; die Grenze zwischen sauerstoffgesättigtem und anoxischem, H_2S -gesättigtem Wasser bezeichnet man als Chemokline). Die grünen Schwefelbakterien nutzen (anstelle von Wasser) Schwefelwassertoff als Elektronenspender für die Photosynthese, wobei u.a. Schwefel freigesetzt wird. Biomarker für grüne Schwefelbakterien finden sich (ebenso wie Schwefel) massenhaft in den Zeiten von Massenextinktionen wie der PTG und TJG. Ihr Vorkommen in Sedimenten aus Flachmeeren ist damit beweisend, dass das oberflächennahe Wasser gegen Ende des Perm anoxisch und H_2S -gesättigt war.

Moderne Meere enthalten eine ausreichende Sauerstoffkonzentration bis zum Meeresgrund; der Sauerstoff wird zwar vom Wasser an der Wasseroberfläche aufgenommen, aber durch Zirkulationsströmungen auch in die Tiefe befördert, so dass es in einem freien Ozean heute keine Chemokline gibt. H_2S -produzierende, anaerobe Tiefseeorganismen spielen daher nur eine sehr geringe Rolle, da für sie als Anaerobier Sauerstoff ein Gift darstellt; sie können daher nur in bestimmten Nischen existieren (z.B. hydrothermalen Quellen). Wenn aber der Sauerstoffgehalt im tiefen Meerwasser abnimmt (z.B. weil das Meerwasser wärmer wird und daher weniger Sauerstoff lösen kann, oder wenn es zu einer Stagnation der Wassersäule wie im Schwarzen Meer kommt und keine Zirkulationsströmung sauerstoffreiches Wasser in die Tiefe befördert), nimmt die H_2S -Bildung durch Anaerobier am Meeresgrund und in den tiefen Wasserschichten zu.

Photosyntheseaktive grüne Schwefelbakterien selbst können – mangels Sonnenlicht – nicht in der Tiefsee leben, sondern nur im oberen Abschnitt der Wassersäule. Sie können also nur florieren, wenn – andere – anaerobe Mikroben in den tiefen Wasserschichten genügend H_2S produzieren. Dieser steigt auf und erreicht die Zone, die vom Sonnenlicht erreicht wird und in der die grünen Schwefelbakterien gedeihen können, sofern der Sauerstoffgehalt hier niedrig ist, d.h. wenn die Chemokline hoch genug verläuft, dass sie bis in die photische Zone reicht, die noch vom Sonnenlicht erreicht wird.

An dem Prozess sind also zwei Typen von Bakterien beteiligt: (a) anaerobe Tiefseebakterien, die im wärmeren (und deshalb sauerstoffärmeren) Wasser besser gedeihen und mehr H_2S produzieren, das nach oben ansteigt, und (b) grüne (und auch purpurne) photosyntheseaktive Schwefelbakterien, die in der photischen Zone leben, wenn diese anoxisch bzw. sauerstoffarm ist, und florieren, wenn sie aus der Tiefe mit massenweise H_2S versorgt werden. Der H_2S , der nicht

von den grünen (und purpurnen) Schwefelbakterien im Rahmen der Photosynthese verstoffwechselt wird, gelangt in die Atmosphäre und entfaltet dort seine giftige Wirkung auf Landflora und -fauna, schädigt aber auch die Ozonschicht. Die im Meer auf Sauerstoff angewiesenen Organismen ersticken.

Die „Schuldigen“ sind also nicht die grünen Schwefelbakterien (ganz im Gegenteil, diese vermindern ja noch den Anteil des H_2S , das aus dem Wasser in die Atmosphäre abgegeben wird), sondern die Anaerobier der Tiefsee, die durch den verminderten Sauerstoffgehalt in der Tiefsee aktiviert werden und das H_2S als giftiges Gas produzieren. Die grünen Schwefelbakterien dienen (via Biomarker) nur als *Indikatoren* für eine Anoxie und einen hohen H_2S -Gehalt in der photischen Zone, also im oberen Abschnitt der Wassersäule, denn ohne Anoxie und hohen H_2S -Gehalt könnten sie im flachen Wasser nicht überleben. Sie selbst tragen aber zum Schaden nichts bei (sie produzieren ja kein H_2S), sondern verringern ihn sogar etwas, indem sie dem Wasser einen Teil des H_2S entziehen, bevor es in die Atmosphäre gelangen kann.

Ausgangspunkt der Extinktion an der PTG (und anderer Massenextinktionen) ist also ein Anstieg der CO_2 - und Methan-Konzentration der Atmosphäre, typischerweise (so auch an der PTG) durch starke vulkanische Aktivität. Die Atmosphäre erwärmt sich durch den Treibhauseffekt; in der Folge erwärmt sich aber auch das Meer. Das erwärmte Meer absorbiert weniger Sauerstoff; die Anaerobier der Tiefsee vermehren sich und produzieren massenweise H_2S , der in höhere Wasserschichten aufsteigt. Wegen des niedrigeren Sauerstoffgehalts und höheren H_2S -Gehalts können Schwefelbakterien – die normalerweise unterhalb der Chemokline leben - jetzt auch in höheren Wasserschichten existieren; die Chemokline (die das mit Sauerstoff gesättigte Wasser von dem mit Schwefelwasserstoff gesättigten Wasser trennt) verschiebt sich nach oben und damit in die lichtreicheren Zonen hinein, wo die grünen und purpurnen Schwefelbakterien ideal gedeihen können, da sie einerseits Schwefelwasserstoff aus der Tiefe und andererseits aber Sonnenlicht von oben benötigen.

Wenn die H_2S -Konzentration in tiefen Wasserschichten einen bestimmten Schwellenwert überschreitet, kommt es nach Modellrechnungen zu einer abrupten Verlagerung der Chemokline an die Wasseroberfläche: das Meer ist eine stinkende Kloake; es gast H_2S mit stinkbombenartigem Schwefelgestank aus und vergiftet die Atmosphäre (im „Kleinen“ passiert dies gelegentlich vor der Küste Namibias: Fische sterben, Hummer, vom Ersticken bedroht, fliehen auf die Strände). Berechnungen zufolge reichte die H_2S -Ausgasung an der PTG aus, um sowohl die marinen wie die terrestrischen Extinktionen zu erklären. So soll gegen Ende des Perms mehr als das 2000-Fache der Menge von H_2S in die Atmosphäre freigesetzt worden sein, wie sie heute von Vulkanen freigesetzt wird. Die Giftigkeit von H_2S nimmt außerdem mit steigender Temperatur zu. Außerdem schädigt H_2S die Ozonschicht; und es ließen sich tatsächlich UV-Schäden an Sporen aus der Zeit der PTG nachweisen.

Erst ersticken also die auf Sauerstoff angewiesenen Meeresorganismen, dann steigt der H_2S -Gehalt der Luft; wegen der Giftigkeit des H_2S sterben Landpflanzen und -tiere; und da schließlich die Ozonschicht geschädigt wird, werden überlebende Organismen durch die hohe UV-Strahlung bedroht.

Ein kritischer CO_2 -Gehalt der Atmosphäre für die Auslösung des o.g. Mechanismus scheint knapp unter 1000 ppm zu liegen; dies entspricht der Situation an der Paläozän-Eozän-Grenze. An der TJG lag er etwas über 1000 ppm, an der PTG um 3000 ppm. Den Extinktionen gegen Ende des Devons, des Perms, der Trias, des Toarc, der mittleren Kreide (Cenoman-Turon) und des späten

Paläozäns scheint jeweils kurz zuvor ein CO₂-Anstieg vorausgegangen zu sein (Spektr. Wiss. 3/07 S. 27 ff.).

In Einklang mit dem von WARD et al. beschriebenen Szenario gab N. LANE im Jahr 2007 einen Überblick über die Ursachen der PT-Extinktion (Nat. 448, 122):

Gegen die Annahme, dass allein hohe Temperaturen und Treibhauseffekt als solche zur Massensterben führten, spricht die starke Betroffenheit von Pflanzen sowie der Umstand, dass Tiere mit aktivem Metabolismus bessere Überlebenschancen hatten (obwohl sie selbst Wärme generieren), was gegen die Hypothese eines simplen Hitzetodes spricht.

Ein Kollaps der Ozonschicht dürfte dagegen durchaus eine gewisse Rolle gespielt haben, deuten doch aberrante (mutante) Sporen und Pollen in den Sedimenten zur Zeit der Massensterben auf eine erhöhte UV-Strahlung*. Vulkanische Eruptionen schießen große Mengen Salzsäure direkt in die Stratosphäre (wie man im Jahr 2000 bei der Hekla-Eruption in Island messen konnte). Hochrechnungen ergaben, dass der Sibirian-Trap-Vulkanismus auf diese Weise 70 % des Ozonschilds über der nördlichen Hemisphäre zerstört haben könnte. Auch wenn ein Kollaps der Ozonschicht also wahrscheinlich ist, ist dieser aber nicht geeignet, die Massensterben zu erklären; so bleiben die Extinktionen von Tieren, die nicht direkter Strahlung ausgesetzt sind (z.B. in der Tiefsee) dadurch unerklärt. Leben in größeren Meerestiefen bot keine höhere Chance, die PTG zu überleben, also kann die Schädigung der Ozonschicht nicht den entscheidenden oder gar alleinigen Grund für die Extinktion darstellen. (In größeren Meerestiefen spielte auf jeden Fall auch die Anoxie eine wegweisende Rolle).

(* Nach der PTG spielten krautige Lycopsiden eine wichtige Rolle bei der Pionierbesiedlung entwaldeter Flächen. Die Mikrosporen dieser Lycopsiden wurden pathologischweise regelmäßig in Form ungeteilter Tetraden entlassen; dies ist ein Hinweis auf eine Störung des üblichen Prozesses der Sporenbildung. Die Störung muss auf Mutationen beruhen, die durch erhöhte UV-Belastung entstanden sein könnten. Die exzessive Freisetzung hydrothermalen organischer Kohlenwasserstoffe im Rahmen des Sibirian-Trap-Vulkanismus könnte die Ozonbalance der Stratosphäre gestört haben) (PNAS 101, 12952).

Demgegenüber erhöhten effektivere Atmungsmechanismen, in der Regel verbunden mit höherer Stoffwechselrate, die Überlebenschancen, so im Meer bei Tieren mit Kiemen und aktivem inneren Kreislaufsystem (Fische, Krebse, Schnecken) im Vergleich zu stationären Filtrierern. An Land litten Tiere mit relativ schwachen Atmungssystemen wie z.B. die Riesenlibellen überproportional. Diese Indikatoren sprechen eher für vergiftete Luft statt UV-Strahlung als Ursache der Extinktion.

Ein Faktor ist dabei der weltweite Rückgang im Sauerstoffgehalt bis auf 13 % im späten Perm und der frühen Trias. Der Rückgang des Sauerstoffgehalts setzte aber schon deutlich vor der PTG ein. Es wird vermutet, dass vulkanische Aktivität in China am Ende des Capitanians, 8 MA vor dem Sibirian-Trap-Vulkanismus, zu einer Klimaerwärmung und trockenerem Klima führten; viele Kohlesümpfe trockneten aus (sie entzogen bisher organischen Kohlenstoff aus dem Kreislauf und sorgten damit für den hohen Sauerstoffgehalt), weniger Kohlenstoff wurde jetzt „vergraben“, mehr Kohlenstoff zu CO₂ veratmet, dadurch wurde Sauerstoff verbraucht, der Sauerstoffgehalt sank im Laufe von Jahrmillionen ab. Da die Atmungssysteme der Landtiere an hohe Sauerstoffgehalte adaptiert waren, wurden sie nun überfordert; die Verbreitungsgebiete der Tiere wurden verkleinert und fragmentiert; sie konnten nur noch in Meereshöhe überleben, schon kleinere Bergketten boten

unüberwindbare Hindernisse. Auch in den Ozeanen verschlechterte sich der Sauerstoffgehalt, zumal die Löslichkeit des Sauerstoffs im Wasser mit steigender Wassertemperatur abnimmt. Hierzu passen die Lazarus-Taxa, die um die PTG herum verschwinden und erst in der M-Trias, als der Sauerstoffgehalt allmählich wieder anstieg, wieder auftauchten, darunter viele Taxa von Schnecken (allerdings jetzt kleiner als ihrer Vorläufer des O-Perms). Sie müssen die Zwischenzeit – also die U-Trias und frühe M-Trias - in geringer Individuenzahl und geringer geographischer Verbreitung (Rückzugsgebiete?) überlebt haben, so dass sie wegen ihrer Seltenheit nicht fossilisierten bzw. bisher nicht fossil in der U-Trias gefunden wurden.

Wenn aber Sauerstoffmangel der entscheidende Grund der Massenextinktion gewesen wäre, müssten Tiere mit niedrigen Stoffwechselraten die besten Überlebensraten haben (also die stationären Filtrierer), aber genau das Gegenteil ist der Fall! Außerdem fiel der Sauerstoffgehalt langsam im Laufe von vielen MA, die PT-Extinktion erfolgte aber sehr schnell, wohl innerhalb weniger Jahrzehnttausende. Unstrittig hat der niedrige Sauerstoffgehalt das Leben an Land und im Meer in eine schwierige Situation gebracht, aber eine andere Ursache muss für die finale Katastrophe verantwortlich sein.

C-Isotop-Studien ergaben massive Störungen im C-Kreislauf, wobei die Veränderungen im Isotopenverhältnis ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$) so stark sind, dass sie nicht allein durch Veränderungen der Gesamtbiomasse erklärt werden können. Methan aus dem Meeresboden kommt als einzige Erklärung hierfür aber ebenfalls nicht infrage, denn es gibt zwischen dem oberen Perm und der frühen Trias insgesamt 5 separate Isotopanomalien. Methan aus dem Meeresboden könnte für eine (einzige) dieser 5 Anomalien verantwortlich sein, nicht aber für alle 5 Anomalien, da die Methanreservoirs im Meeresboden gar nicht so schnell wiederaufgefüllt werden können. Es muss also andere Methanquellen gegeben haben: sowohl beim ersten Vulkanismus (spätes Capitanian; 8 MA vor den Sibirian-Traps) wie bei den Sibirian-Traps drang Lava durch Kohleablagerungen und Karbonatgesteine. Wenn aber heiße Lava durch Kohlen fließt, werden die großen Kohlenwasserstoffmoleküle teilweise in Methan zerlegt. In der Atmosphäre wird dieses Methan dann zu CO und CO_2 oxidiert. In einer Situation, wo ohnehin der Sauerstoffgehalt schon kritisch niedrig war, könnten manche Landtiere so regelrecht erstickt sein. Auch Pflanzen waren betroffen; besonders schlecht erging es Sumpfpflanzen, die also in ohnehin sauerstoffarmem Boden lebten; ihre Wurzeln erstickten.

Hoher CO_2 -Gehalt beeinträchtigt auch die Sauerstoffbindung im Blut: einige Blutfarbstoffe funktionieren bei hohem CO_2 -Gehalt nicht mehr regelrecht. So hat *Nautilus* ein Blutpigment, das auch mit hohen CO_2 -Konzentrationen zurecht kommt. Die nächsten rezenten Verwandten der Ammonoidea (wie z.B. *Octopus*) haben dagegen ein anderes Blutpigment, das bei hohen CO_2 -Konzentrationen versagt. Dies könnte das unterschiedliche Schicksal von Ammonoidea und Nautiliden in der Evolution erklären. Daneben dürften Ammonoidea und andere oberflächennah im Meer lebende Schalentiere Probleme mit der hohen Azidität des oberflächennahen Meerwassers bekommen haben. Bei höherem Säuregrad verlieren die Tiere die Fähigkeit zur Schalenbildung. Dies erklärt auch, warum jene Tiergruppen mit der schlechtesten Pufferkapazität besonders stark von der PT-Extinktion betroffen waren, ebenso wie die Tiere, die Schalen benötigten, um Atemwasser über ihre Kiemen zu leiten.

Das Erstickungsszenario wird dadurch erhärtet, dass niedriger Sauerstoffgehalt und globale Erwärmung über den oben beschriebenen Mechanismus (s. WARD et al.) große Mengen Schwefelwasserstoff freisetzen. H_2S -verseuchtes Wasser stieg immer weiter in der Wassersäule auf, bis es die Atmosphäre erreichte und vergiftete, wie Biomarker grüner Schwefelbakterien (die von H_2S leben und keinen Sauerstoff tolerieren) in einigen Sedimenten am Ende des Perm

belegen: H₂S-reiches Wasser muss so weit zur Meeresoberfläche hin aufgestiegen sein, dass es die photische Zone erreichte.

Wahrscheinlich führte der dem Wasser entweichende Schwefelwasserstoff aber nur zu lokalen und nicht zu globalen Auswirkungen, und der H₂S-Gehalt dürfte auch nicht ausgereicht haben, um die Ozonschicht zu schädigen.

(Eine Studie aus dem Jahr 2018 kam zu dem Ergebnis, dass die Ozonschicht durch Chlor-, Brom- und Jodgase zerstört wurde, die im Rahmen des Vulkanismus aus der Erdkruste freigesetzt wurden. Die Auswirkungen von Eruptionen auf die Ozonschicht (und damit die Biosphäre) sollen vor allem davon abhängig sein, ob und in welchem Umfang Halogengase freigesetzt werden. Wie Gesteinsuntersuchungen zeigten, war die Lithosphäre der Sibirian Traps sehr halogenreich, und diese Halogene wurden im Rahmen der Eruptionen freigesetzt. Die Lithosphäre stellt die Schicht zwischen Erdmantel und Erdkruste dar. Die dort vorhandenen Halogene wurden von dem aufsteigenden Magma mitgerissen und freigesetzt. Nach den Eruptionen war die Lithosphäre in dieser Region an Halogenen verarmt. Die Gefährlichkeit von Flutbasalt-Eruptionen für die Ozonschicht hängt demnach auch davon ab, in welchem Ausmaß die lokale Lithosphäre halogenhaltig ist. Die könnte erklären, warum die sibirischen Flutbasalt-Eruptionen viel größeren Schaden für die Biosphäre anrichteten als andere Flutbasalt-Eruptionen ähnlichen Ausmaßes (*Nature Geoscience*, 2018; DOI: 10.1038/s41561-018-0215-4).

Nur in der Gesamtschau aller dieser Faktoren wird die PT-Extinktion also erklärbar:

Niedriger Sauerstoffgehalt fragmentierte und verkleinerte die Ökosysteme; das Meer war weitgehend unbewohnbar, auch die Tiefsee; Landpflanzen starben an Trockenheit im heißen Treibhausklima, Herbivore fanden kaum noch Nahrung. Diese Situation herrschte schon vor dem Sibirian-Trap-Vulkanismus!

In dieses kritische Szenario hinein erfolgte dann die größte vulkanische Eruption aller Zeiten: sie setzte riesige Mengen von CO₂ und Methan (vor allem aus Kohlen) frei, die globale Temperatur stieg um 6 Grad an, das anoxische, H₂S-reiche Ozeanwasser stieg bis zur Meeresoberfläche auf. Tiere, die sich in die Berge retteten, erstickten an Sauerstoffmangel; begaben sie sich aber an die Küsten, atmeten sie Schwefelwasserstoff. Hoher CO₂-Gehalt überforderte die Blutpigmente. Selbst wenn einzelne Individuen überlebten: sie hatten keine Kraft zur Fortpflanzung, Populationsgröße und Körpergröße nahmen ab.

In der Folge verschoben sich die marinen Ökosysteme; der Anteil von Systemen, die von sessilen Filtrieren dominiert waren (bis zur PTG 50 %), nahm ab; komplexere Systeme mit einer größeren Anzahl aktiv beweglicher Arten (vor der PTG ebenfalls ca. 50 %) nahmen zu.

Am Land erwiesen sich die Cynodontia als am widerstandsfähigsten; sie profitierten von den Nasenmuscheln, die ihnen eine aktivere Atmung ermöglichten (Reduktion der Austrocknung). Nasenmuscheln dürften auch verhindert haben, dass die (an der Grenze zur Erstickung) hyperventilierenden Tiere an der PTG und in der unteren Trias an Austrocknung eingingen.

Und der tonnenförmige Dicynodontia *Lystrorhynchus* mit seinem hocheffektiven Atmungssystem (knöcherner Gaumen zur Trennung von Mund und Nase; evtl. muskuläres Zwerchfell zur Unterstützung der Atmung) wurde zum Erfolgsmodell der Trias.

Die ebenfalls überlebenden und nach der PTG aufsteigenden Archosaurier profitierten von der Erleichterung der Atmung durch Luftsacksysteme.

Keine dieser Anpassungen der Atmungssysteme dürfte als *Reaktion* auf die kritischen Verhältnisse (Erstickung, Austrocknung) am Ende des Perm entstanden sein. Die besten Überlebenschancen hatten Tiere, die aus anderen Gründen schon gut an „schlechte“ Luft und kritische Verhältnisse adaptiert waren, sei es als grabende Höhlenbewohner an Land oder als Aasfresser in stagnierendem, faulem Ozeanwasser in Lagunen oder weitgehend abgetrennten Seen (wie heute das Schwarze Meer).

Im Zusammenhang mit der Publikation des neovenatoriden Allosauroiden *Aerosteon* (mit Luftsacksystem) aus dem Santon wurde auch die Hypothese formuliert, dass das Luftsacksystem möglicherweise nicht primär für Zwecke der Atmung entstand, sondern zunächst der Regulation der Körpertemperatur diene und erst in der weiteren Evolution dann für Zwecke der Atmung kooptiert wurde.

URBAN (Spektr. Wiss. 8/2011, 14) sieht zwei voneinander unabhängige Ursachen: die Ausbreitung der Wüsten und die Freisetzung großer Mengen von Kohlenstoff, indem sich die Sibirian-Trapp-Magma durch erdöl-/kohleführende Schichten den Weg bahnte.

Demnach sollen die Meere schon vor dem Beginn des sibirischen Vulkanismus in einem kritischen Zustand gewesen sein. Auf dem Großkontinent Pangäa breiteten sich die Wüsten aus; das Kohlendioxid aus der Luft wurde jetzt nicht mehr – wie früher – durch Niederschläge aus der Luft gewaschen und am Boden durch Verwitterungsprozesse gebunden, sondern sammelte sich in der Luft an – Treibhauseffekt. Durch vermehrte Lösung von CO₂ in den Meeren übersäuerten diese, Tiere mit Kalkgehäuse gingen zugrunde. Der Treibhauseffekt führte auch zum Abschmelzen der Eiskappen an den Polen – dadurch erlahmte die Umwälzpumpe der Ozeanzirkulation. Schon vor Beginn des Vulkanismus waren ozeanische Anoxien weit verbreitet. Mit den Vulkanausbrüchen gelangten dann aber (neben dem durch weitere CO₂-Ausgasung verstärkten Treibhauseffekt) auch verstärkt Eisen und andere Metalle in die Ozeane (aus Aschewolken), überdüngten die Meere, führten zu Algenblüten und explosiver Ausbreitung von Cyanobakterien. Als diese abstarben und verwesten, wurden die letzten Sauerstoffreste im Meer verbraucht. Das Meer wurde zu einer stinkenden Kloake. Zunächst waren die Tiefseehabitate betroffen, dann griff die Anoxie auch auf küstennahe Regionen über, die normalerweise die produktivsten Ökosysteme darstellen (s.o., Versagen der Umwälzpumpe). Standortgebundene Fauna (wie Korallen) ging komplett zugrunde, mobile Arten hatten gewisse Chancen in Gebiete mit für sie noch ausreichendem Sauerstoffgehalt auszuweichen. Selbst die photische Zone enthielt zeitweise keinen Sauerstoff, so dass sich grüne Schwefelbakterien (die üblicherweise im Sediment leben) in der photischen Zone ausbreiten konnten. In Kanada ließen sich mehrere anoxische Phasen schon vor der PTG nachweisen. Der Vulkanismus verstärkte dann über die o.g. Effekte die Auswirkungen.

Die C-Isotopanomalie an der PTG ist so stark ausgeprägt, dass selbst das Absterben aller damaligen Lebewesen in Kombination mit den vulkanischen Ausgasungen nicht ausreichen würde, die Anomalie zu erklären. Neben der Freisetzung von Methanhydraten kommt als Erklärung für dieses Phänomen die Freisetzung von fossilem C aus unterirdischen Lagerstätten infrage. Tatsächlich bahnte sich das Magma seinen Weg durch erdölreiche Schichten; die hohen Temperaturen trieben Gigatonnen flüchtiger Kohlenwasserstoffe aus den Ölschiefern. Mit dem Magma gelangten sie an die Erdoberfläche und verbrannten dort. Bei 275 Grad oder mehr

entstanden im Untergrund dabei auch riesige Mengen organischer Chlor- und Bromverbindungen, die in die Atmosphäre gelangten und die Ozonschicht zerstörten.

Die massenhafte Verbrennung fossiler Kohlenwasserstoffe lässt sich in Form winziger Flugaschepartikel nachweisen, die entstanden, als das heiße Magma in Kohleflöze eindrang und sie verschwelte. Teer, Kohlengrus und geschmolzene Schlacke wurden dann mit dem Magma kilometerhoch in die Atmosphäre geschleudert. Die gewaltigen Rauchwolken wurden durch Luftströmungen über die gesamte Hemisphäre verteilt und sind auch in 20000 km Entfernung im heutigen Nordkanada noch nachweisbar – ähnlich wie bei großen Stürmen in der Sahara feine Staubteilchen bis nach Nordamerika geweht werden. Die Flugasche ähnelt Verbrennungsrückständen moderner Kohlekraftwerke.

Eine genauere zeitliche Auflösung der Störungen im C-Zyklus erbrachte die Untersuchung der C-Isotop-Zusammensetzung in langkettigen n-Alkanen in den Wachsen von Landpflanzen (Profil des Rhät vom Kuhjoch [54 cm] sowie im Hochalplgraben [52 cm]). Die n-Alkane repräsentieren unmittelbar die C-Isotop-Zusammensetzung des atmosphärischen CO₂. Die extreme negative C-Exkursion fällt zeitlich mit der Extinktion zusammen, wobei die massive C-13-Depletion der Atmosphäre aber nur 10000 bis 20000 Jahre angehalten hat. Das Ausmaß und die zeitliche Kürze dieses Phänomens können nur erklärt werden durch die Freisetzung von mindestens 12000 Gigatonnen isotopisch depletierten Kohlenstoffs als Methan in die Atmosphäre, was dramatische Auswirkungen auf das Klima hatte.

Die bisher angenommene Vervierfachung der CO₂-Konzentration in der Atmosphäre als Folge vulkanischer Ausgasungen ist mit den Messwerten nicht kompatibel, denn der Sibirische Vulkanismus erstreckte sich über mindestens 0,6 MA - während der Extinktionsevent lediglich 20000 bis 40000 Jahre anhielt, die extreme C-Exkursion sogar nur 10000 bis 20000 Jahre. Eine so kurzfristige C-Exkursion kann daher nur durch die Freisetzung von mindestens 12000 Gigatonnen C (als Methan) aus Methanclathraten erklärt werden.

Daneben könnte auch die Freisetzung C13-depletierten Kohlenstoffs aus C-reichen Schichten, die durch das Magma aufgeschmolzen wurden, eine Rolle gespielt haben (bis zu 38000 Gigatonnen könnten so insgesamt freigesetzt worden sein, einschl. des Methans aus den Clathraten).

Wahrscheinlich haben alle drei Faktoren zur Störung des C-Zyklus an der PTG beigetragen; vulkanisches CO₂ sowie thermogenes Methan aus der Aufschmelzung C-reicher Sedimente könnten über einen positiven Feedback-Mechanismus (Erwärmung) zur Freisetzung von Methan aus Clathraten geführt haben, wobei die zeitliche Kürze der negativen C-Exkursion an der PTG für eine starke Beteiligung von Methan aus Clathraten spricht, während die zeitlich länger anhaltenden C-Exkursionen im frühen Jura eher auf primäre Ausgasung oder Methanfreisetzung aus C-reichen Schichten zurückzuführen sind.

Die Freisetzung von 12000 – 38000 Gigatonnen C hatte dramatische Auswirkungen auf das Klima: Erwärmung, Freisetzung toxischer Gase wie Schwefeldioxid veränderten terrestrische Ökosysteme; Übersäuerung der Ozeane, Behinderung der Karbonat-Ausfällung.

Dass die C-Exkursion relativ kurzfristig verlief, kann mit erhöhter Produktivität an der Ozeanoberfläche oder verstärktem C-Burial an den Kontinenträndern erklärt werden. Der niedrige Meeresspiegel erhöhte außerdem die Erosion. (Sci. 333, 430).

Inzwischen konkretisieren sich auch die Umstände, in welcher Weise der Sibirian-Traps-Vulkanismus* zur Massenextinktion führte (Nat. 477, 312; Natwiss. Ru 10/2011, 533): **gewaltige Gasausbrüche – ausgehend von aufgeschmolzener recycelter Ozeankruste im Kopf der Mantelplume – schickten große Mengen vor allem an CO₂ und HCl (Chlorwasserstoffgas) in die Atmosphäre.**

(*Ausdehnung der Traps: 70 Längen-, 18 Breitengrade; zwischen Swerdlowsk und Yakutsk in WE-Richtung, von der Taimyr-Halbinsel bis zum Baikalsee in NS-Richtung).

Da diese Gasausbrüche zu Beginn der vulkanischen Eruptionen erfolgten, fand das Massensterben statt, bevor der Vulkanismus selbst seinen eigentlichen Höhepunkt erreicht hatte. Die spezielle Zusammensetzung des Magmas (mit recycelter Ozeankruste im Kopf) sorgte dabei dafür, dass diese Ausgasungen zu Beginn der Ausbrüche erfolgten, wobei bei einem geschätzten Radius des aufsteigenden Magmas von ca. 400 km mehr als 170 Billionen Tonnen CO₂ freigesetzt wurden – weitaus mehr, als bisher geschätzt. Hinzu kamen 18 Billionen Tonnen giftigen Chlorwasserstoffes, das nicht nur giftig für die landlebenden Arten war, sondern auch eine tödliche Instabilität der Ozonschicht auslösen konnte. Allein die massive Ausgasung dieser beiden Gase reicht aus, die Massenextinktion (vor der Hauptphase des Vulkanismus!) zu erklären.

Die Zusammensetzung des magmatischen Gesteins Olivins sowie von Basalt aus Sibirien ergab Hinweise darauf, dass recycelte Ozeankruste 10 bis 20 % zum Gewicht der damaligen Magmaquelle beitrug. Recycelte Ozeankruste hat aber andere Eigenschaften als kontinentale Kruste. Sie wirkte wie ein Deckel auf dem Plume (= aufsteigenden Magmastrom). Der Anteil an Ozeankruste könnte erklären, warum die Plume die Erdoberfläche nicht dehnte oder anhub, wie dies eigentlich üblich wäre (ca. 2000 m Geländehebung wären eigentlich zu erwarten gewesen). Durch die Aufnahme der ozeanischen Kruste erhielt das Magma eine erhöhte Dichte, der Auftrieb war entsprechend geringer.

Stattdessen fraß sich die Plume im Verlauf von einigen hunderttausend Jahren durch die darüber liegende Kruste und setzt dabei diese extremen Mengen an Gasen frei. Die Lava trat nicht durch Spalten aus, sondern bahnte sich ihren Weg nach oben durch Aufschmelzen von Mantel- und Krustengestein. Kurz bevor das Magma dann die Erdoberfläche erreichte, kam es zu gewaltigen explosiven Gasausbrüchen; feiner Gesteinsstaub wurde in große Höhen geschleudert; die dadurch bedingte Verdunkelung führte zu jahrelanger Abkühlung. Nach Absinken und Auswaschen der Asche führten dann große Mengen CO₂ zu einem starken Treibhauseffekt; die CO₂-Massen stammen aus der Erhitzung und Verbrennung ausgedehnter Kohle- und Torflagerstätten und der thermischen Zersetzung von Karbonaten durch das aufsteigende Magma. Üblicherweise ist Magma arm an Gasen; erst durch die Inkorporation der ozeanischen Kruste, die infolge von Subduktion in den Erdmantel eingedrungen war, kam es zu dieser massiven Gasbildung innerhalb des Magma.

Die riesigen CO₂-Mengen versauerten den Ozean sehr stark, und zwar stärker, als gleich große CO₂-Mengen dies in späteren Zeiten getan hätten, da es damals noch nicht so viele puffernd wirkende Kalkschichten in den Meeren gab (Nat. 477, 312).

Bei der Intrusion der Flutbasalte in die Kohlelager wurden große Mengen Methan freigesetzt. Flugasche in Nordkanada weist darüber hinaus auf große Mengen verbrannter Kohle hin; dadurch

wurde ebenfalls viel Kohlenstoff freigesetzt. Die Indizien sprechen für explosive Eruptionen von brennender Kohle und Basalt als Ursache für die weltweite Extinktion (PNAS 109, 59).

Inzwischen ist auch klar, dass es - wohl ausgelöst durch den Treibhauseffekt aufgrund der o.g. vulkanischen Prozesse - zu einer massiven Temperaturerhöhung kam. Isotopen-Untersuchungen am Apatit von Conodonten belegen eine **extreme Erwärmung des Ozeans um 8 Grad** an der Basis der Hauptextinktion, wobei diese Temperaturerhöhung bis in die Trias anhielt und damit ggf. die langsame Erholung der Ökosysteme in der Trias erklärt. Direkt an der PTG stieg die Ozeantemperatur von 22 bis 27 auf 32 bis 35 Grad - daran schließen sich direkt die Horizonte mit den höchsten Aussterberaten an (Natwiss. Ru. 8/2012, 416).

Rolle der starken Verwitterung auf dem Festland

Die PTG ging auch mit starker Verwitterung am Festland einher (nachweisbar durch den Li-Eintrag durch Flüsse in Meerwassersedimente), verursacht durch die Eruption der Sibirischen Traps, starke globale Erwärmung und sauren Regen.

Die Li-Isotop-Anomalie begann schon mehr als 300.000 J vor der PTG und persistierte bis zur Hauptextinktionsphase. Die starke kontinentale Verwitterung überschwemmte den Ozean mit Nährstoffen, was zur Eutrophierung, ozeanischen Anoxie und Übersäuerung geführt oder beigetragen haben dürfte - und damit jene ökologische Katastrophe auslöste, die zur endpermischen Massenextinktion führte. Die starke Verwitterung auf den Kontinenten könnte also nicht nur eine Begleiterscheinung des Sibirian-Trap-Vulkanismus sein, sondern eine wichtige Rolle in der Kausalkette der Massenextinktion spielen (PNAS 115: 3782).

Neue Daten zur PTG und der Aussterbekinetik (2011) (Sci. 334, 1367):

Eine umfassende Studie mit zahlreichen Methoden und unter Einbeziehung vieler Lokalitäten Südchinas und Peri-Gondwanas zeichnete im Jahr 2011 folgendes Bild der PTG:

1. Die PTG ist definiert durch das erste Auftreten von *Hindeodus parvus* an der Basis der Schicht 27 c im Meishan-Profil, 14 cm über Schicht 25.

2. Das Alter der Schicht 25 beträgt 252,28 +/- 0,08 MA (Aschedatierung), das Alter der Schicht 28 (8 cm über der PTG) beträgt 252,10 +/- 0,06 MA. **Die PTG liegt also zwischen diesen beiden Schichten bei etwa 252,17 +/- 0,06 MA.**

Die Grenze zwischen Wuchiapingian und Changhsingian lag (interpoliert) bei 254,14 MA, d.h. das **Changhsingian dauerte nur etwa 2 MA.**

3. **Marine Extinktionen erfolgten gleichzeitig mit terrestrischen Extinktionen,** z.B. dem Erlöschen der küstennahen tropischen Regenwälder der *Gigantopteris*-Flora. Die *Gigantopteris*-Flora des

Lopingian Südchinas bestand aus 94 Gattungen und 261 Arten von hygro- und thermophilen Pflanzen wie Pecopteriden, Gigantopteriden, Lycopsidales und Equisetales. Die meisten Taxa reichen bis ins späteste Changhsingian. Die marinen Extinktionen finden sich gleichzeitig mit den letzten Kohlen, die diese Flora hinterließ. Die Regenwaldflora muss in kürzester Zeit zusammengebrochen sein. Sie erholte sich erst in der M-Trias wieder. Auch aus dem Karoo-Becken Südafrikas und aus Grönland wird ein katastrophaler Zusammenbruch der Vegetation und der Wirbeltierfaunen (dort aber in hohen Paläobreiten) berichtet.

4. **Das Aussterbeintervall betrug weniger als 200.000 Jahre.** Insgesamt ergab sich in Meishan (in weitgehender Übereinstimmung mit anderen Lokalitäten) folgender Verlauf: Beginn der negativen C-Exkursion ca. 90000 Jahre vor der Extinktionsphase; die eigentliche Anomalie dauerte nur 20000 +/- 10000 Jahre. Die Haupt-Extinktionsphase begann in Schicht 24e kurz vor 252,28 +/- 0,08 MA (= Alter von Schicht 25) und dauerte bis Schicht 28 (d.h. 200000 +/- 100000 Jahre, also 100000 – 300000 Jahre). Beschränkt man die Extinktion auf die Schichten 25 und 26, dauerte sie weniger als 100.000 Jahre.

5. **Weit verbreitete Waldbrände** nahe der PTG werden durch Holzkohle- und Rußablagerungen belegt – nicht nur in China, sondern auch in Westaustralien und der kanadischen Arktis.

6. Mehrere Arten von Ammonoidea, Muscheln, Kleinforminiferen und Brachiopoden überlebten die Hauptextinktion und starben kurz danach in der frühesten Trias aus. Die proportionale Aussterberate in der frühen Trias blieb daher hoch, auch wenn absolut gesehen nur noch wenige Arten ausstarben und einige neu auftretende Arten wie *Claraia wangi* und *Hypophiceras sp.* zu einem kurzen Diversitätsanstieg direkt nach der PTG führten.

7. **Ein mehrstufiges Aussterbeszenario ist mit einer Wahrscheinlichkeit von über 95 % auszuschließen** (frühere Hinweise darauf sind demnach die Folge des Signor-Lipps-Effektes); in Meishan liegt der Hauptimpuls der Aussterbewelle zwischen den Schichten 24 e und 28 und geht einher mit einer (auch über Schicht 28 hinaus anhaltenden) Expansion von Cyanobakterien in Verbindung mit anoxischen Bedingungen – wie man sie weltweit findet.

Daraus abzuleitende Ursachen der Extinktion:

Die C-Anomalie begann graduell an der Basis von Schicht 23 im Meishan-Profil – entweder als Folge des Kollaps der „biologischen Pumpe“, einer Zunahme der kontinentalen Verwitterung durch Absinken des Meeresspiegels oder starken Vulkanismus. Der graduelle C-Abfall dauerte maximal 90000 Jahre und endete in einer massiven (höchstens 20000 Jahre) anhaltenden negativen C-Anomalie, die mit dem scharfen Einbruch der Biodiversität zwischen dem obersten Teil der Schicht 24 und Schicht 25 einherging.

Die Isotop-Daten sprechen für massive Verwitterung auf den Kontinenten, Kollaps und Verbrennen der Landflora, Beendigung der Kohlebildung, Kollaps der terrestrischen Ökosysteme, Aufstieg mit Schwefelwasserstoff angereicherten Wassers in die photische Zone (Ansammlung von Pyrit in den Extinktionshorizonten), Expansion der Cyanobakterien.

Dysoxische und anoxische Zustände im tiefen Ozean existierten bereits vor und auch nach der Extinktion. Während des Extinktions-Pulses kam es aber zu einer Anoxie oder Euxinie auch im Flachwasserbereich, die darauf beruhen dürfte, dass große Mengen Kohlendioxid und/oder Methan ein Treibhausklima verursachten, das die Löslichkeit von Sauerstoff im Wasser verringerte und die Verwitterung auf dem Land verstärkte, wodurch vermehrt Nährstoffe in die Ozeane gespült wurden. Der Rückgang der Biodiversität erfolgte zu Beginn einer Periode schneller Erwärmung. Primäre Ursache dürften die Flutbasalt-Eruptionen in Sibirien gewesen sein, die zeitlich nach Argon-Datierungen exakt mit Meishan-Schicht 25 korrelieren. Basaltische Magma stieg in C-reiche, z.B. ölhaltige Schichten auf und führte so zur Freisetzung gewaltiger Mengen an Treibhausgasen vor 252 +/- 0,4 MA. Der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre ging zurück, sulfathaltige Aerosole breiteten sich aus. Die Aridität auf den Kontinenten nahm zu, zusammen mit der Klimaerwärmung entstanden so ausgedehnte Waldbrände. Die Zerstörung der Wälder beschleunigte weiterhin die Verwitterung auf den Kontinenten und führte zur katastrophalen Bodenerosion auf den Kontinenten zum Zeitpunkt der PTG (Sci. 334, 1367).

Untersuchungen der Relation bestimmter Uranisotope (die einen Indikator für die Redox-Verhältnisse darstellt) in Südchina zeigten, dass die Zunahme der ozeanischen Anoxie zeitlich mit dem Extinktions-Horizont (EH) zusammen fiel (oder diesem höchstens minimal vorausging) und 40000 bis 50000 Jahre über die Zeitspanne des EH hinaus anhielt. Für eine anhaltende Anoxie des weltweiten Ozeans schon vor der endpermischen Extinktion fanden sich keine Anhaltspunkte (PNAS 108, 17631).

Verzögerte Extinktionen in der Tiefsee

Untersuchungen des Quecksilbergehalts in marinen Sedimenten erlauben präzise Aussagen zum Timing der marinen Extinktionen in Relation zu den vulkanischen Ereignissen, da Quecksilber relativ schnell sedimentiert wird. Hg ermöglicht eine sehr feine zeitliche Auflösung, da es weniger als 2 Jahre in der Atmosphäre und weniger als 1000 Jahre in der Wassersäule verbleibt. Hg-Peaks sind ein guter Indikator für vulkanische Aktivität und finden sich auch im Zusammenhang mit dem Emeishan-Vulkanismus (Guadalupian), jenem der zentralatlantischen magmatischen Provinz (TJG) und den Deccan-Traps an der KTG. Der Hg-Peak der Sibirian Traps korreliert dabei wohl stärker mit der Aufschmelzung der C-reichen Sedimente durch aufsteigendes Magma in Sibirien als mit dem Beginn des Flutbasalt-Vulkanismus als solches. (Heutzutage werden jährlich 76 +/- 30 t Quecksilber durch Vulkane freigesetzt, das sind 20 – 40 % der natürlichen Hg-Emissionen).

So zeigte sich, dass die marinen Extinktionen im Flachwasserbereich (Schelf, Schelfabhäng) synchron mit der Phase maximaler Hg-Sedimentation und damit maximaler vulkanischer Aktivität an der PTG zusammenfielen. Im tieferen Meeresbereich erfolgten die Extinktionen dagegen verzögert mindestens 50 – 100 TA nach dem Hg-Peak (und an einer Fundstelle mit mittlerer Wassertiefe ca. 20 TA nach dem Hg-Peak). Dies spricht dafür, dass komplexere Mechanismen, die erst zeitverzögert einsetzten, die tiefmarinen Extinktionen auslösten.

Als schnell wirksame Folgen der Flutbasalt-Eruptionen gelten der Treibhauseffekt und die hohen Temperaturen in den oberen Wasserschichten sowie Hyperkapnie; diese Faktoren erklären das mit dem Vulkanismus synchrone Aussterben in den Flachmeerzonen. Als verspätete Ursachen gelten solche, die mit Sauerstoff-Stress (Anoxie) zusammenhängen, denn dieser kann sich über längere Zeiträume entwickeln, abhängig von komplexen Feedback-Mechanismen z.B. des Nährstoffeintrags und P-Kreislaufs. Außerdem bedarf es im Tiefseebereich höheren Eintrags von Stoffen wie Phosphat oder Eisen, damit sich eine Anoxie entwickeln kann, im Vergleich zum

Flachmeer. Zudem sinkt die Löslichkeit des Sauerstoffs im Wasser bei höheren Temperaturen. Eine Verzögerung zwischen Hg-Peak und Extinktionsereignis gilt daher als Indiz für Sauerstoffmangel als Grund für die Extinktionen.

Daraus folgt, dass im Flachmeerbereich die Tiere parallel zu den vulkanischen Emissionen sehr schnell an zu hohen Temperaturen und/oder Hyperkapnie ausstarben, während die Extinktionen im tieferen Meer erst 50 – 100 TA später infolge von Anoxie/Sauerstoff-Stress erfolgten (Nat. Comm. 10: 1563).

Neue Datierungen (erste große Eruptionen vor 252,28 MA; Beginn der Extinktionen vor 251,941 MA, Ende der Extinktionen vor 251,880 MA) bestätigen den engen Zusammenhang zwischen dem Sibirischen Vulkanismus und den PT-Extinktionen. Dem Fossilnachweis in Südchina zufolge erfolgten die Extinktionen extrem schnell, eventuell binnen weniger Jahrtausende. Das Aussterbeintervall dauerte damit nur 60000 +/- 45000 Jahre. Die Störung des C-Zyklus begann unmittelbar vor der Extinktion; die Schwankungen des C-Zyklus hielten ca. 500.000 Jahre lang an. Die einzelnen Veränderungen sind jetzt mit einer Genauigkeit von 1000 bis 10000 Jahren auflösbar (PNAS 111: 3316).

Die Kürze des Aussterbeintervalls macht daher Aussterbemechanismen wahrscheinlich, die recht kurzfristig wirken, wie z.B. saurer Regen aufgrund der Schwefeldioxidemissionen. Modellrechnungen zufolge könnte der saure Regen über der Nordhemisphäre einen pH-Wert von 2 gehabt haben, was vor allem die Pflanzen und die von diesen abhängigen Tiere extrem gefährdete.

Das Brennen großer Kohlemassen könnte große Mengen toxischer Stoffe in die Atmosphäre entlassen haben; so fanden sich in Kanada mikroskopische C-reiche Partikel unmittelbar vor der PTG, die jener Asche ähneln, die kohleverbrennende Kraftwerke produzieren. Das unterirdische Inferno der brennenden Kohlemassen könnte metallhaltige Aschen bis in Stratosphäre geschickt haben; der toxische Debris legte sich dann über die Nordhemisphäre. Aschehaltige Lagen sind besonders quecksilberreich, und auch an der PTG selbst ist die Hg-Konzentration stark erhöht (Sci. 342, 1424).

Rolle des Nickels in einem neu entwickelten methanogenen Pathway bei Archaea

Auch Nickel, das durch die Eruptionen freigesetzt wurde, soll eine wichtige Rolle gespielt haben, indem es als Katalysator diente für einen neuen Stoffwechselweg methanogener Bakterien, marine organische Masse in Methan zu verwandeln.

Nach molekularen Uhren entstand dieser effiziente Pathway in *Methanosarcina*, einem Vertreter der methanogenen Archaea, zu jener Zeit. Die Nickelkonzentrationen in den Sedimenten nahmen zur Zeit der PT-Extinktion in Südchina scharf zu – als Indiz für eine massive Nickelfreisetzung durch den Vulkanismus.

Die Expansion dieser neuen methanogenen Bakterien war bisher durch Nickelmangel begrenzt; erst als genügend Nickel durch die Eruptionen zur Verfügung stand, konnte sich der neu entwickelte acetoklastische Stoffwechselweg der Methanproduktion durchsetzen. Offenbar führte die Kombination aus einer mikrobiellen Innovation innerhalb der methanogenen Archaea mit der plötzlich stark erhöhten Verfügbarkeit des Katalysators Nickels zu der massiven Störung des C-Zyklus an der PTG, indem massenweise organische Materie aus dem Meer in Methan umgewandelt wurde.

Dieser Mechanismus erklärt den überexponentiellen Verlauf der C-Anomalie an der PTG; würden die Treibhausgase nur direkt aus den Vulkanen ausgegast (bzw. aus den von den magmatischen Massen durchbrochenen C-reichen Schichten), oder ausschließlich auf die Freisetzung von Methan aus Methanhydraten zurückzuführen sein, wäre höchstens ein lineares oder sublineares Anwachsen der C-Anomalie zu erwarten, aber keine Beschleunigung.

Die Gene für den acetogenen Stoffwechselweg von *Methanosarcina* stammen aus horizontalem Gentransfer von Bakterien der Gattung *Clostridium*; dieser Gentransfer muss an oder kurz vor der PTG erfolgt sein. Geringe Sulfatkonzentrationen im Meerwasser – dadurch wenig Konkurrenz durch andere anaerobe Mikroorganismen – könnten die acetoklastische Methanbildung durch Archaea zusätzlich gefördert haben. Die nun zur acetoklastischen Methanbildung befähigten *Methanosarcina*-Arten dürften (neben *Methanosaeta*) massiv Methan freigesetzt haben; methanotrophe Bakterien verwandelten das Methan dann teilweise in Kohlendioxid. Nickel wäre allerdings ein limitierender Faktor gewesen, da verschiedene Enzyme der methanogenen Bakterien Nickel als Kofaktor benötigen. Während des Massensterbens stieg die Nickelkonzentration aber stark an – offenbar freigesetzt aus den sibirischen Eruptionen.

Das Massensterben ist demnach Folge des Zusammentreffens folgender Faktoren:

- Vulkanausbruch – dadurch stark erhöhte Verfügbarkeit von Nickel (Kofaktor für Enzyme der methanogenen Bakterien)
- Evolutive Innovation durch horizontalen Gentransfer in *Methanosarcina*
- Treibhauseffekt
- Übersäuerung der Ozeane, Freisetzung von Sulfiden

(PNAS 111: 5462; Natwiss. Ru. 6/2014: 308).

Galt es allerdings bisher als problematisch, wie Nickel im Rahmen der vulkanischen Eruptionen überhaupt in die Atmosphäre gelangte, konnte inzwischen gezeigt werden, dass dies im Zusammenhang mit sulfidreichen Tröpfchen, die sich an die Oberfläche von Gasblasen anhefteten, *tatsächlich* erfolgte, was die Nickelanomalie in den Sedimenten erklärt (PNAS 114: 2485).

Nicht überall finden sich Hinweise für eine marine Anoxie an der PTG; so konnte diese im Aras-Tal im Iran in einem ununterbrochenen Profil von vier Conodontenzonen des Wuchiapingians, des kompletten Changhsingians (10 Zonen) und der ersten drei Conodontenzonen des Griesbachians nicht nachgewiesen werden. Der Extinktionshorizont (EH) findet sich dort im Profil 2,55 m unter der PTG, die Grenze Wuchiapingian/Changhsingian ca. 14

m unter dem Extinktionshorizont und 16,5 m unter der PTG. Der EH geht mit einem Massenvorkommen von Demospongea einher. Nach dem EH gibt es Hinweise auf veränderte Meereswasserchemie, u.a. wahrscheinlich erhöhte Alkalität. Außerdem finden sich – wie in anderen Regionen – Mikrobialite. Häufige Ostracoden (Bairdiidae) deuten auf normale Salinität und Sauerstoff-Konzentration über den gesamten Zeitverlauf des Profils. Bei den Nautiloiden und Ammonoideen zeigt sich ein Übergang von nautiloiden-dominierten Flachwassergemeinschaften zu ammonoideen-dominierten Gemeinschaften des tieferen Wassers über dem EH. Keine der beiden Gruppen ist direkt nach der Extinktion nachweisbar, und nur wenige kleine und schlecht erhaltene Ammonoideen finden sich in der darauf folgenden Schicht. Die C-Isotope zeigen einen negativen Trend, der 2 m unter dem EH einsetzt und sich bis zur PTG verstärkt, wo dieser Trend sein Maximum erreicht, das aber mit nur minimaler Korrektur kurz nach der PTG über die nächsten drei Conodontenzonen (Griesbachian) anhält, d.h. die C-Anomalie persistiert nach der PTG über die ersten 6 m des Griesbachians (dann endet das Profil) in nahezu unveränderter Schwere (Foss. Rec. 23: 33).

Rolle von Nickel beim Florenwechsel in Süd-Gondwana (SO-Australien)

Eine Studie aus Australien (und zwar aus einer natürlicherweise nickelarmen Region) zeigte sehr hohe Nickelkonzentration in Schichten aus einer Zeit, als die lokale *Glossopteris*-Moor-Flora und Kohle-Bildung erlosch. Die nächsten Hinweise auf Kohlebildung in Ost-Australien finden sich erst 5 - 10 MA später in der M-Trias.

Eine bestimmte (frühe) Phase der Sibirischen Fluteruption ging offenbar mit massiver Nickelfreisetzung einher, wobei die nickelhaltigen Aerosole vor allem Süd-Pangäa erreichten. Der Kollaps der *Glossopteris*-Flora im Sydney-Becken erfolgte zwischen 252,6 und 252,3 MA, die marinen Extinktion (gemäß Meihan-Profil) in zwei Pulsen vor 251,94 und 251,88 MA. Die Hauptphase der marinen Extinktionen wird auf insgesamt 60 TA geschätzt, unmittelbar vor der PTG, gefolgt von einem weiteren Extinktionsimpuls im frühen Induan.

Der Zusammenbruch der *Glossopteris*-Flora im Sydney-Becken korreliert mit der ersten massiven extrusiven Phase der Sibirian Traps (eine zweite extrusive Phase erfolgt nach der PTG im Induan vor ca. 251,5 MA) und ging mit kurzzeitiger Zunahme terrestrischer Verwitterung einher. Allerdings starb *Glossopteris* nicht komplett während der Krise aus; vereinzelte Hinweise finden sich auch nach dem Erlöschen der *Glossopteris*-Moore (bis zur PTG). Kurz vor der PTG setzen isoetale Lycophyten ein, um die PTG Voltziales, Osmundales, eventuell Ginkgophyten und wenig später *Lepidopteris* (ad Peltaspermales), im mittleren Induan kommt *Dicroidium* (ad Corytospermales) hinzu. Die *Glossopteris*-Flora wurde also rasch durch eine neue Florengemeinschaft ersetzt.

Glossopteris-Makrofossilien sind oberhalb der PTG nicht nachweisbar; es finden sich zwar Pollen, die von *Glossopteriden* stammen könnten, aber solche Pollen werden auch von anderen Gymnospermen produziert. (An einer anderen Stelle des Sydney-Beckens überlebten eine einzige *Glossopteris*-Art und *Schizoneura gondwanensis* lediglich kurzfristig die PTG – sie erlöschen einige Meter über der PTG).

Der Zusammenbruch der *Glossopteris*-Moore erfolgte irgendwann zwischen 700 und 410 TA vor der PTG bzw. 370 TA vor den marinen Extinktionen (die mit Meishan Bed 25 korrelieren, d.h. 251,94 MA). Noch vor der PTG etablierte sich eine neue Flora, die wechselweise dominiert wurde

von Koniferen, Peltaspermales und Pleuromeiales; Corystospermales-dominierte Floren finden sich erst ab 3 MA nach der PTG.

Im weiteren Zeitverlauf nach der PTG nehmen zuerst die Koniferen und später die Corystospermales (wie *Dicroidium*) zu, später erlangen auch Pleuromeiales erhebliche Bedeutung. *Dicroidium* wird schließlich das dominierende Taxon in den Kohlesümpfen der mittleren und oberen Trias Ostaustraliens.

Der erste Nickel-Peak findet sich unmittelbar vor dem Erlöschen der *Glossopteris*-Moore und dem Auftreten neuer Pollentaxa. Nickel ist zwar in geringen Konzentrationen lebensnotwendig, in hohen Konzentrationen ist es aber toxisch für Pflanzen; es behindert die Photosynthese und das Pflanzenwachstum und beeinträchtigt massiv die Diversität von Floren. Der plötzliche Florenwechsel 370 TA vor den marinen Extinktionen lässt sich nach Rekonstruktion des Paläoklimas und der Ablagerungsbedingungen nicht mit Klimaveränderungen oder Veränderungen des Lebensraumes im Sydney-Becken erklären, da die Rahmenbedingungen im betrachteten Zeitintervall relativ konstant waren.

Der Ersatz der *Glossopteris*-Moore durch die „modernere“ Flora erfolgte in Gondwana sukzessive von Norden nach Süden; in der Antarktis finden sich *Glossopteris*-Blätter noch kurz vor der PTG; Antarctica stellte ein letztes Refugium für diese an recht kühles, feuchtes Klima angepasste Flora dar. Schon vom Wuchiapingian bis ins Olenekian bestand ein Gesamttrend zu wärmerem, trockenerem Klima. Zu hohe Temperaturen, mangelnde Niederschläge, Nickel- oder ozonzerstörende Halogene könnten die sich lokal erholenden Pflanzengesellschaften immer wieder zum Zusammenbruch bzw. in ihrer Weiterentwicklung limitiert haben und damit den raschen Wechsel in der Zusammensetzung aufeinanderfolgender Floren erklären (Nat. Comm. 10: 385).

Rolle der Übersäuerung der Meere bei den marinen PTG-Extinktionen (Sci. 348: 165 + 229)

Untersuchungen der Boron-Isotop-Relationen in marinen Karbonaten (als sehr sensible Anzeiger für den Säuregrad der Meere) zeigten, dass die zweite, starke Phase der marinen Extinktionen von einer Übersäuerung (Absenken des pH-Wertes um 0,6 bis 0,7) getragen wurde, was kalkbildende Organismen hemmte und erklärt, warum vor allem beschaltete Organismen von dieser zweiten, stärkeren Aussterbephase bevorzugt betroffen wurden.

Insgesamt dauerte die Aussterbephase der PTG in den Meeren 60.000 Jahre, wobei es nach dem ersten, schwächeren Aussterbepuls zu einer partiellen Erholung kam, die dann mit dem zweiten, viel stärkeren Aussterbeimpuls (10000 J) abrupt abgebrochen wurde.

Die erste Aussterbephase (oberes Changhsingian) ging mit einer ca. 50000 Jahre anhaltenden, aber offenbar nur moderaten CO₂-Freisetzung einher, die vom Meer noch abgepuffert werden konnte. Verschiedene Mechanismen (z.B. verstärkte Verwitterung von Silikaten an Land) sorgten sogar dafür, dass der pH-Wert um 0,4 – 0,5 Einheiten zunahm. Die pH-Werte blieben dann mit leichten Schwankungen um 0,1 bis 0,2 bis ins früheste Griesbachian recht stabil.

Erst mit der zweiten Aussterbewelle, die etwa 10000 Jahre anhielt und schon in die U-Trias (unteres Griesbachian) fällt, wurden so große CO₂-Mengen freigesetzt, dass die Pufferkapazitäten rasch erschöpft wurden und der pH-Wert in kurzer Zeit um 0,6 – 0,7 Einheiten sank. Dies führte dann zum zweiten und viel stärkeren Impuls der marinen Extinktionen, und diese Erkenntnisse

stehen auch in Einklang mit dem Fossilnachweis. Die starke Übersäuerung hielt nur kurze Zeit an und stabilisierte sich innerhalb von 10.000 Jahren wieder auf dem mehr alkalischen Niveau, wie es während der ersten Aussterbephase herrschte.

Die Alkalinisierung während der ersten Aussterbephase wird unter anderem mit verstärkter Silikatverwitterung, erhöhter Pyrit-Ablagerung und vermehrter Karbonatverwitterung erklärt, sowie einer Abnahme der flachmarinen Ablagerungsräume für Karbonate. Silikatverwitterung und Pyritablagerung führten zu einer starken Abnahme des CO₂-Partialdrucks. Kalkablagerung nahm aufgrund der Regression im späten Perm ab, und das Absenken des Meeresspiegels gab Karbonatflächen der Verwitterung frei, was nochmals die Alkalinität verstärkte.

Saurer Regen erhöhte die Verwitterung an Land, Boden ging verloren, und auch die Verwitterung des Trap-Basalts führte zur Zunahme der Alkalinität.

Die zweite Phase der Extinktion traf bevorzugt stark kalzifizierte, physiologisch ungepufferte sowie sessile Organismen. Die Karbonatproduktion nahm stark ab oder kam zum Stillstand. In kurzer Zeit müssen große Mengen Kohlenstoffverbindungen in die Atmosphäre gegast sein, einhergehend mit einer **Erwärmung um etwa 15 Grad Celsius**. Verstärkte Silikatverwitterung an Land sorgte dann aber rasch für eine Stabilisierung und Gegenbewegung, für CO₂-Rückgang und Rückkehr zu normalen bzw. alkalischen Verhältnissen.

Die Übersäuerung der Ozeane spielte also in der ersten Extinktionsphase keinerlei Rolle (die Ozeane waren eher alkalisch), sondern dominierte die zweite Phase als Ursache für die (jetzt viel stärker ausgeprägten) marinen Extinktionen im frühesten Griesbachian.

Refugien: Beim Überleben über die PTG hinweg spielen marine Refugien eine Rolle. Ein solches lag in den Küstenregionen des heutigen Kanadas, wo Spurenfossilien über die PTG hinweg belegen, dass das Bodenwasser des Ozeans in dieser Region gut oxygeniert blieb. Vermutlich gab es noch weitere Refugien, die dadurch charakterisiert waren, dass sie der globalen Anoxie teilweise entkamen; die Aussterberaten sind hier reduziert, die Erholung nach der Extinktion erfolgte rascher (Geology 36: 771).

Einfluß der PT-Extinktion auf die weitere Entwicklung von Flora und Fauna

Befunde von Meishan/China deuten aber darauf, dass die Erholung der marinen Faunen nach der PTG aber ebenso rasch verlief wie nach den anderen Massenextinktionen (ca. 1 MA) und nicht wesentlich länger dauerte wie bisher angenommen (5 MA). So findet sich eine neue Brachiopodengattung (*Meishanorhynchia*) im ob. Griesbachian (250,1 +- 0,3 MA) etwa 1,3 MA nach der Hauptextinktion der PTG (251,4 +- 0,3 MA); es handelt sich um die erste Radiation von neuen Brachiopoden (Palaeont. 2002/03).

Die taxonomische, taphonomische und Häufigkeitsverteilung von Spurenfossilien aus dem Griesbachian (= unt. Induan) Nordamerikas (sowohl eher paläozoische Formen wie *Cruziana*,

Diplichnites, *Monomorphichnus*, *Trichophycus*, wie modernere Formen wie *Rhizocorallium*, *Thalassinoides*, *Spongliomorpha*), die allesamt wahrscheinlich auf marine Arthropoden zurückgehen, deuten darauf, dass es in einem sehr schmalen Gürtel innerhalb der Flachmeerzonen mittlerer bis höherer Paläobreiten Refugien gab, in denen die Hersteller dieser Bauten die PT-Extinktion überlebten und später die Ozeane rekolonisierten (Palaios, 25, 368).

Allgemein trifft zu, daß eine Selektion von Formen erfolgte, die mit diversen Streßfaktoren besser fertig wurden: bei den Mollusken verschwanden Formen, die leicht Räubern zum Opfer fielen, sie wurden durch "bewaffnete" Schnecken und tief grabende Muscheln ersetzt; speziell die paläozoische Schneckenfauna wurde von tiefreichenden Veränderungen erfaßt und von den modernen Formen ersetzt. Die heutige Zusammensetzung der Meeresfauna ist noch immer ganz entscheidend von der PT-Extinktion geprägt! Freischwimmende Räuber wie Reptilien oder Cephalopoden wurden häufiger; das Eingraben von Meerestieren nahm stark zu.

Somit hatte die PTG dramatische, bis heute gültige Auswirkungen auf die marinen Ökosysteme (Sci. 314, 1254 + 1289): nach der PTG nahm der Anteil komplexer mariner Ökosysteme plötzlich zu. Die Komplexität mariner Ökosysteme korreliert mit der Häufigkeitsverteilung der einzelnen Arten an der jeweiligen Fundstelle. Einfach strukturierte Ökosysteme zeigen eine einfache Häufigkeitsverteilung mit einer sehr häufigen Art und einer dann recht gleichmäßig abfallenden Kurve „Häufigkeit versus Rank des Taxons“: die Ressourcen werden überwiegend von einer oder wenigen dominierenden Spezies genutzt; die vorhandenen Taxa weisen deutlich unterschiedliche Häufigkeiten auf.

In komplexen marinen Ökosystemen ergeben sich komplexere, ungleichmäßiger abfallende Häufigkeitsprofile; z.B. weil dominierende Taxa zusätzliche ökologische Nischen schaffen. Im Gegensatz zu einfach strukturierten Ökosystemen finden sich in den komplexen Systemen viel mehr Taxa mit ähnlicher Häufigkeit. Im Paläozoikum erweisen sich nur die Hälfte aller Gemeinschaften als komplex, nach der PTG werden komplexe Gemeinschaften plötzlich dominierend. Die Hauptursache für die plötzliche Zunahme der Komplexität besteht in dem selektiven Aussterbemuster an der PTG: es erloschen überwiegend Linien, die in ökologisch einfach strukturierten Gemeinschaften lebten wie Brachiopoden und Seelilien, also sessile Filtrierer (Suspensionsfresser), aber auch die Trilobiten, die mobil waren, aber sich ebenfalls von organischem Detritus ernährten. Muscheln, Schnecken und Seeigel erreichten nach der PTG dagegen rasch Dominanz in marinen Gemeinschaften; sie verfügen über sehr unterschiedliche Mechanismen der Ernährung, viele Taxa können sich tief eingraben. Insgesamt gesehen konnten diese Gruppen ein breites Spektrum an Nischen erobern. Möglicherweise spielte auch die (moderate) Zunahme der Beutegreifer zu Beginn des Mesozoikums dabei eine Rolle, denn Beutegreifer tragen dazu bei, die Komplexität von Nahrungsketten zu erhöhen, u.a. indem sie die „Monopolisierung“ von Gemeinschaften durch Einzelarten verhindern.

Der Übergang von der (numerischen) **Dominanz der Brachiopoden zur Dominanz der Muscheln** erfolgte allerdings schon während der anoxischen Oszillationen im höheren Perm und nicht erst direkt an der PTG (Basis: > 33000 Fossilien von 24 mittel- und oberpermischen Fundstellen). Die fluktuierenden anoxischen Phasen in den Tiefseebecken konnten von den Muscheln besser toleriert werden; die PTG-Grenze stellt in diesem Sinne nur den Höhepunkt einer protrahierten ökologischen Krise dar. Allerdings setzte sich der Prozess der zunehmenden Dominanz der Muscheln über Brachiopoden – der im höheren Perm einsetzte – auch nach der PTG fort; er war erst im Malm abgeschlossen (PNAS 104, 12971).

In Südchina (Guizhou) wurde die Flora und Fauna einer isolierten Karbonatplattform vor der PTG von Kalkschwämmen, Crinoiden, artikulierten Brachiopoden, Foraminiferen und Kalkalgen beherrscht. Nach der PTG dominierten Muscheln, im Spathian begann dann ein Anstieg der Crinoiden. In der M-Trias kehrten Kalkalgen und Kalkschwämme zurück, außerdem erschienen die Scleractinia. Dennoch dominierte weiterhin die schon in der U-Trias etablierte Mollusken-Crinoiden-*Tubiphytes*-Gemeinschaft bis zum Ende der M-Trias. Tiere mit Hartskeletten waren in der U-Trias vergleichsweise unbedeutend (Palaios 21, 63).

Insekten hatten eine größere Chance zu überleben, wenn sie ein Puppenstadium durchliefen oder auf andere Weise an harte Witterungsbedingungen angepaßt waren (Eingraben usw.). Damit hatte die PT-Extinktion den entscheidenden, richtungsweisenden Einfluß auf die Evolution der Insekten; ihr ist die hohe Diversität und der Siegeszug der Insekten im ganzen Tierreich zu verdanken. Insekten mit abstehenden Flügeln nahmen stark ab, solche mit faltbaren Flügeln deutlich zu. In der mittl. Trias beschleunigte sich die Radiation "moderner" Insekten deutlich. Die KTG hatte dagegen dann keinen Einfluß mehr auf die Insektenwelt.

Von den Insektenfamilien der U-Trias überlebten nur weniger als 10 % bis rezent; es handelt sich weitgehend noch um paläozoische Gruppen, die die PTG zunächst überlebt hatten und nun allmählich verschwanden. In der M-Trias beginnt dann eine gewaltige, bis in die Kreide anhaltende lineare Radiation der Insekten, wobei diese "modernen" Insekten nur halb so hohe Extinktionsraten aufweisen wie die paläozoischen Familien, woraus sich die hohe Diversität (auch auf Familien-Level) der heutigen Insekten erklärt (rez. 977 Fam., fossil nachgewiesen 1263 Fam). 84 % der vor 100 MA vorhandenen Fam. und 100 % der tertiären Fam. überlebten bis heute. Da die Radiation der modernen Insekten bereits in der M-Trias begann und linear verlief (ohne überproportionale Raten in der M-Kreide), kann die hohe rez. Insektendiversität nicht die Folge der Radiation der Angiospermen sein, andererseits kann die bereits vorhandene Diversität der Insekten jedoch einen positiven Einfluß auf die angiospermische Radiation gehabt haben.

Untersuchungen an der PTG-Grenze im Südural zeigten, dass die **Tetrapoden** auch 15 MA nach der PTG noch nicht alle ökologischen Nischen wieder besetzt hatten (Nat. 432, 97). Wohl infolge Gebirgsbildung, erhöhter Erosion aufgrund abnehmender Vegetation infolge sauren Regens aufgrund des Sibirian-Trap-Vulkanismus, veränderte sich die Landschaft an der PTG in dieser Region (ähnlich wie in der Karoo-Formation Südafrikas und in Australien), einhergehend mit globaler Erwärmung und Aridität.

Vor der PTG lebten in den Seen und Flüssen der Süduralregion jeweils 4 bis 7 Gattungen kleiner, mittlerer und großer „Amphibien“, die sich von den reichlich vorhandenen Schmelzschuppen, ferner Lungenfischen und Süßwasserhaien ernährten. Auf dem Land lebten 5 – 11 Gattungen von Reptilien und Synapsiden, von kleinen Insektenfressern über nashorngroße pflanzenfressende Pareiasaurier bis zu ihren Beutegreifern, den wolf- bis bärgroßen säbelzahnigen Gorgonopsia. Dieses Ökosystem existierte ca. 18 MA lang bis zur PTG, allerdings bei erheblichem Turnover an Familien und Gattungen, d.h. hoher taxonomischer Volatilität.

An der PTG starben dann 82 % der Familien aus (globale Datenbasis: 74 %); nur zwei Familien überlebten die PTG im Südural: die kleinen pflanzenfressenden Procolophonidae und die mittelgroßen herbivoren Dicynodontidae. In der basalen Trias fanden sich dann nur mittelgroße und große Fischfresser (Tupilakosauridae, Capitosauridae, Benthosauridae) und mittelgroße Insekten- und Tetrapodenfresser (Prolacertidae/ad Archosauromorpha; Proterosuchidae/ad basale Archosauria); Dicynodontia sind nicht nachgewiesen, müssen aber auch vorhanden gewesen sein. In der U- und M-Trias kamen dann allmählich weitere Taxa hinzu, die Diversität (aber auch der faunale Turnover) blieb aber im Vergleich zum O-Perm niedrig, die einzelnen Gattungen und Familien waren langlebiger. Selbst am Ende der M-Trias, 15 MA später, waren noch nicht alle Nischen wiederbesetzt: es gab noch keine kleinen Fischfresser, keine kleinen Insektenfresser,

keine großen Pflanzenfresser und keine Top-Karnivoren, die sich von großen Pflanzenfressern ernährten. Die Erholung der terrestrischen Ökosysteme war also ein langsamer Prozess, der auch nach 15 MA noch nicht abgeschlossen war.

ZUSAMMENFASSUNG PERM:

UP = Unterperm, MP = Mittelperm; OP = Oberperm, PTG = Perm-Trias-Grenze

Bakterien: aus primären Soleinkclusionen in 250 MA alten Salzkristallen New Mexikos ließen sich salztolerante, grampositive, sporenbildende Bakterien (*Bacillus sp.*) züchten; rezente Kontamination gilt als praktisch ausgeschlossen.

Landflora: Im UP rascher Rückgang und Erlöschen der karbontypischen Elemente, zuerst Lepidodendren, dann Sigillarien, Cordaiten (bis etwa PTG) und zuletzt Calamiten (im UP noch divers; erlöschen in der U-Trias); Sphenophyllen in Europa bis ins UP, in Gondwana bis U-Trias. Maximum der Marattiales-Baumfarne im UP.

Aufstieg der Nadelbäume (O Voltziales: O-Karbon bis M-Kreide) und Ginkgophyten. Gnetales fraglich. Ab MP dominieren Nacktsamer. Bei den Samenfarne Auftreten der weit abgeleiteten Peltaspermales (schon ab Stefan). Glossopterisflora persistiert durch das Perm hindurch.

Coelenterata: im M-Perm skleractinomorphe Korallen; verschwinden zunächst an der PTG, sind aber wohl die Vorfahren der im unt. Anis erscheinenden Scleractinia (Lazarus-Phänomen). Erlöschen der Rugosa (bis PTG) und Tabulata (bis Wujiapingian) (lt. Sepk. überlebte mind. 1 Gattung der Rugosa die PTG sogar kurzzeitig).

Brachiopoden: viele Ordnungen erlöschen an der PTG (ebenso wie auch die Bryozoen stark betroffen sind); im OP riesige Brachiopodenriffe (Oldhaminiden, Richthofenien), größer als das rez. Great Barrier Riff. Aussterben der **Hyalolithen** (Schwestergruppe der Brachiopoden) im Guadalupian oder Wuchiapingian, jedenfalls vor der PTG.

Mollusken: Aussterben der Rostroconchia im Capitanian. Auftreten der Phragmoteuthida („Urbelemniten“) im UP (bis ob. Malm, naA bis O-Kreide). Ceratitida erscheinen im untersten Perm und drängen im Laufe des Perm die Goniatiten zurück; relatives Maximum der Ammonoidea im M-Perm, danach Rückgang; nur 2 – 3 Gatt. aus 2 – 3 Fam. überleben die PTG, 2 sterben kurz danach aus, der Ceratid *Xenodiscus* wird somit zum Vorfahr aller posttriassischen Ammonoidea. Erste heteromorphe Ammonoidea im Perm.

Arthropoden: bei den Chelicerata erlöschen die Aglaspiden (ab unt. Atdabanian); im O-Perm (Wuchiapingian) erlöschen Eurypteriden, an der PTG die Trilobiten. Bei den Malacostraca erscheinen die Asseln (OP) und Scherenasseln (Perm).

Modernisierung der Insektenfauna: die meisten modernen Ordnungen/Überordnungen erscheinen im Laufe des Perm; Aussterben der Rieseninsekten.

Entstehung des Puppenstadiums zwischen Larven- und Adultstadium (ermöglicht, ungünstige Witterungsverhältnisse zu überstehen); derbe Flügeldecken; Fähigkeit, Flügel über dem Körper nach hinten zusammenzulegen (z.B. zum schnellen Verstecken). Durch den Nachweis eines

Käfers im oberen Westfal von Mazon Creek ist inzwischen klar, dass diese Innovationen schon im O-Karbon erfolgten, sie setzten sich aber erst im Perm allmählich und nach der PTG massiv durch. PTG als einziges einschneidendes Ereignis in der Evolution der Insekten, danach massive Radiation ab M-Trias.

Im Perm erscheinen: Wanzen (U- oder O-Perm), Echte Libellen (Odonata; ab UP), Eintagsfliegen (UP; naA O-Karbon), Netzflügler ieS. (UP), Schlammfliegen (OP), Kamelhalsfliegen (O-Karbon?, OP), Stein-/Uferfliegen (UP), Schnabel-/Skorpionsfliegen (U-/OP), Holz-/Staub-/Bücher-/Rindenläuse (ab UP), Köcher-/Frühlings-/Haarfliegen ab Perm, Blasenfüßler wahrscheinlich ab Perm, Diptera mit Fliegen ab OP, Fransenflügler ab Perm, Spinnfüßer (Webspinner) ab Perm. Von 27 Insektenordnungen im Gesamtperm verschwinden 8 im obersten Perm/PTG, 4 gingen stark zurück, erholten sich aber in der Trias, 3 erreichten die Trias, starben aber in der Trias aus.

Echinodermata: Aussterben Edrioasteroidea (bis ob. Rotliegendes, ? O-Perm), der Blastoidea und aller paläozoischen Seelilienordnungen im Capitanian (= ob. Guadalupian); keine einzige bekannte Gattung überschritt die PTG! Seeigel erlöschen nahezu komplett; nur 2 Arten von *Miocidarid* aus der im oberen Perm (Capitanian) erschienenen O Cidaroida überleben die PTG.

Acanthodii: Erlöschen der zuletzt aufs Süßwasser beschränkten Acanthodii im MP.

Chondrichthyes: Bei den Haien überleben die Ctenacanthida (inkl. Hybodontoida) die PTG, angeblich mit nur einer Art. Bei den Holocephali erlöschen die Bradyodonti; Chimaeriformes überleben.

Osteichthyes: Osteolepiformes (ab M-Devon) erlöschen im UP. Im OP starker Rückgang der Lungenfische (O Dipteri erlöscht) und Coelacanthen. Palaeoniscen weit verbreitet, im OP (unt. Tatarian) erscheinen die paraphyletischen „Holostei“ als Übergangsstadium zu den Teleostiern (ab M-Trias); ältester: *Acentrophorus* (ab unt. Tatarian; auch im Kupferschiefer). Amiodea ab O-Perm, naA Amiiiformes ab unterste Trias.

Amphibien: Rückgang vom oberkarbonischen Maximum zu einem Minimum an der PTG; im UP 60 % der Labyrinthontier terrestrisch, weitere 15 % semiterrestrisch; Höhepunkt der Landnahme durch die Amphibien; ab dem MP werden sie durch die Reptilien und vor allem Therapsiden wieder mehr in aquatische Habitate verdrängt. Aussterben der „Lepospondylen“-Gruppen Microsauria, Aistopoda, Lysorophia im UP, Nectridea im OP; bei den Temnospondylen erlöschen nur wenige Gruppen (z.B. Edopoidea im späten OP); Temnospondyle sind auch in der Trias erfolgreich. Auftreten der Plagiosauria im OP.

Gerobatrachus aus dem ob. U-Perm (ad Familie Amphibamidae) als Stamm-Batrachia in der Nähe der Dichotomie der Batrachia in Salientia und Caudata stehend. Moderne Amphibien (Lissamphibia) sind ggf. diphyletisch: Batrachia gehen auf die Amphibamidae unter den Temnospondyli zurück, Caecilia evtl. auf Lepospondyli, die ihrerseits in der Nähe der Reptilomorpha stehen (Diphylie der rezenten Amphibien umstritten!).

Reptilomorpha: Anthracosauria (ab Tournai) erlöschen im MP, Seymouriamorpha (ab UP) im OP; als letzte Gruppe der Reptilomorpha erscheinen die Chroniosuchia (bis Ladin = ob. M-Trias). Diadectomorpha (ab ob. O-Karbon) noch im UP vertreten (Fam. Limnoscelidae), sie gelten als Stammgruppen-Amnioten (letzte Vertreter im O-Perm Chinas vor 256 MA).

Reptilien: Auftreten der Parareptilien (Nachweis ab Moscovian/O-Westfal; zunächst Bolosauridae; Parareptilien bis Nor, darunter die Fam. Bolosauridae (oberstes Karbon bis OP) mit

Eudibamus, 290 MA alt, ca. 25 cm, erstes zweibeinig laufendes Reptil, fakultativ biped (ging bei höherer Geschwindigkeit zum zweibeinigen Lauf über), parasagittale Gangart ähnlich kleinen Theropoden; Archosaurier zeigten erst 60 MA später erste Ansätze zum zweibeinigen Lauf und perfektionierten diesen erst in der O-Trias. Erster Tetrapode mit einem Bauplan zum Erreichen hoher Laufgeschwindigkeit; trotzdem erloschen die Bolosauridae im OP. Blütezeit der Pareiasauria im OP (bis 3 m); Auftreten der Procolophoniden (OP bis Nor) als letzte Gruppe der Parareptilien. Pareiasauria und Millerettidae erlöschen an der PTG.

Mesosuchia als Anapsida inc. sed. auf das UP beschränkt, erste marin lebende Reptilien, wohl Schwestergruppe der Parareptilien; wohl Planktonfresser (Zähne zu schwach zum Beutefang).

Cotylosaurier (Captorhinomorpha) als kleine Insektenfresser noch im gesamten Perm vertreten, F Captorhinidae reicht vom obersten Karbon (Gzhelien) bis zur PTG, Protorothyrididae (ab ob. Westfal) erlöschen im Artinskian.

Araeoscelida (Westfal bis OP) als Stammgruppe der Eosuchia (weitere Gruppen der Eosuchia erscheinen im OP; Maximum der Eosuchia im OP; erlöschen in U-/M-Trias), darunter erste Gleitflieger (*Weigeltisaurus*, unterster Zechstein). Eosuchia als Stammgruppe der Lepidosauromorpha/Lepidosauria (Eolacertilia als erste Vertreter der Lepidosauria ab OP) und Archosauromorpha/Archosauria (Proterosuchia als Stammgruppe der „Thecodontia“ ab oberstem Perm).

Archosauromorpha: erste Vertreter sind Prolacertiformes (M-Perm bis O-Trias), und zwar die Protorosauria (O-Perm bis O-Trias) unter den Prolacertiformes (*Protorosaurus*). Im obersten Perm Proterosuchidae als erste Vertreter der Archosauriformes/Archosauria i.w.S., d.h. als erste Vertreter und vermeintliche Stammgruppe der paraphyletischen „Thecodontia“.

Claudiosaurier (OP, echsenähnlich, langer Hals; halb wasser-, halb landlebend) als basalste und älteste Sauropterygia leiten wahrscheinlich zu den Nothosauriern (Olenekian bis ob. Carn) über.

Synapsida: Maximum der Pelycosaurier im UP; Sphenacodontoidea des UP mit Übergang vom reptilen Kreuzgang zum Säugetiergang. Im höheren Rotliegenden *Tetraceratops* als ältester und basalster Therapside; schon im unt. OP erreichen Therapsiden hohe Diversität:

Dicynodontia: M/O-Perm bis O-Trias und Reliktform in der ob. U-Kreide; herdenlebende Pflanzenfresser, tonnenförmig, kurze Beine, typische Beutetiere; 2 Eckzähne, sonst zahnlos

Dinocephalia: M/O-Perm; sehr kompakt gebaute Pflanzenfresser

(Eo)Titanosuchia: M/O-Perm; Beutegreifer

Gorgonopsia: M/O-Perm; relativ schnelle Jäger, z.T. entfernt wolfsähnlich

Therocephalia: M-Perm (Wordian) bis M/O-Trias: Beutegreifer; ältester Nachweis eines oralen Giftapparates (Giftrinne am oberen Eckzahn) bei Tetrapoden (im OP)

Cynodontia: OP bis unt. U-Kreide; recht klein, säugerartig differenziertes Gebiss, Indizien für Schnurrhaare (und damit für Haarkleid an sich), meist Fleisch- bzw. Insektenfresser.

Wichtige Entwicklungstendenzen innerhalb der Therapsiden:

- sekundärer Gaumen mit Trennung Nahrungs-/Atemwege (Cynodontia, Therocephalia)
- Indizien für Zwerchfell (ab unterste Trias: *Thrinaxodon*)
- Verkleinerung der Cynodontia entgegen der Copeschen Regel spricht für Homiothermie, ebenso der Nachweis von Nasenmuscheln bei verschiedenen Cynodontia (Vermeidung der Austrocknung bei intensiver Atmung, da Endotherme 20 x mehr Sauerstoff benötigen)
- zunehmend heterodontes Gebiss; Reduktion der Zahnwechsel bei höheren Therapsiden,

Entstehung der Okklusion (dadurch Zerkauen der Nahrung, erhöhte Effektivität der Nahrungsaufnahme)

- Kräftigung des Unterkiefers, Entstehung des aufsteigenden Astes, bei höheren Therapsiden auch des Proc. coronoideus mit seinen Muskelansätzen für höhere Beißkraft
- Vergrößerung des zahntragenden Knochens (Dentale) zulasten der postdentalen Knochen, damit am Dentale größere, kräftigere Kaumuskeln ansetzen können (die kleinen postdentalen Knochen werden in der Trias zu Gehörknöchelchen umfunktioniert; dieser Prozess beginnt bei Therapsiden der Trias und ist erst nach ca. 100 MA abgeschlossen); schon bei Cynodontia übertrugen die postdentalen Knochen Schallwellen von einem am Kiefer befestigten rudimentären Trommelfell zur Gehörregion im Hirnschädel
- sekundäres Kiefergelenk bei Ictidosauria des Keuper (gleichberechtigt neben dem primären)
- Enzephalisation bleibt zunächst auf Reptilniveau; Vergrößerung setzt erst bei echten Säugern als Reaktion auf die Bedrohung durch Archosaurier ein; auch mütterliches Verhalten könnte bei der Evolution des Säugergehirns ein wichtiger Faktor gewesen sein
- auch das Säugen* könnte sich innerhalb der höheren Therapsiden als Reaktion auf die Bedrohung durch Archosauromorpha/Archosauria entwickelt haben (Elterntiere gingen nachts auf Futtersuche, am folgenden Tag konnten die Jungtiere im Versteck mit Milch gesäugt werden)
- osteologische Untersuchungen ergaben, dass einige (nicht: alle) Therapsiden bereits säugertypisch wuchsen (schnell und kurz anhaltend und nicht langsam-kontinuierlich wie Reptilien).

*Es gibt auch einige Spinnen, die ihren Nachwuchs säugen, so die Springspinne. Die Mutter sondert eine nährstoffreiche Flüssigkeit mit Zucker, Fett und viel Protein ab. Werden die Jungen nicht gesäugt, sterben sie nach ca. 10 Tagen. Im Alter ab 20 Tagen suchen die Jungen zwar schon selbst nach Futter, werden aber bis zum Alter von 40 Tagen auch weiter gesäugt.

PTG: Ursachendiskussion s.o.; betroffen sind besonders Filtrierer und Suspensionsfresser, besonders Lophophoraten (Brachiopoden, Bryozoen), Schwämme, Korallen (Rugosa+, Tabulata+); Blastoidea+; paläozoische Seelilien+, Seeigel (2 Arten überlebten), Foraminiferen (Totalextinktion der Fusulinen+), Schnecken (Muscheln weniger stark betroffen), Ammonoidea (nur eine Gattung überlebt dauerhaft; Nautiliden dagegen weniger betroffen), Trilobiten+, 8 Insektenordnungen, Haie (evtl. überlebte nur 1 Art), primitive Sarcopterygier; ca. 2/3 aller Familien jeweils der Amphibien, Reptilien und Therapsiden.

Die Anzahl mariner Arten verminderte sich um 94 – 96 %, die Anzahl der Arten in den Meeren ging von 250.000 auf < 10000 zurück. Folge ist ein wegweisender Faunenwechsel in den Meeren hin zur modernen Meeresfauna; statt passiver Filtrierer/Suspensionsfresser und einfach strukturierten Ökosysteme, die im Paläozoikum dominierten, nach der PTG mehr aktive Räuber und stärkere Tendenz zum Schutz vor Beutegreifern, z.B. durch Eingraben; marine Ökosysteme und Nahrungsketten werden komplexer strukturiert. Aktive Räuber (wie Conodonten, Nautiliden, bestimmte Muscheln) überlebten die PTG vergleichsweise gut.

Aktueller Kenntnisstand zur Extinktion anno 2011 (Nat. 471, 51):

Ende der Extinktion vor ca. 251 MA
Dauer: 160 TA bis 2,8 MA

Intensität: 56 % der Gattungen, 96 % der Arten

Ursachen: Sibirischer Vulkanismus; Ausbreitung anoxischen Ozeanwassers, erhöhte H₂S- und CO₂-Konzentrationen im Meer und auf dem Festland. Übersäuerung des Ozeans. Rolle eines Bolidenimpakts wird noch diskutiert.

tria-tria

TRIAS (253 - 201 MA)

GRADSTEIN et al. 2012: 252,17 – 201,46 MA

ICS 2012: 252,6 – 201,3 MA

Größenrekorde der Trias (PNAS 106, 24):

Protoctista: Foraminifere *Bathysiphon mackayi*: 7,50 cm lang, 3,0 cm breit und dick

Plantae: *Araucarioxylon arizonicum* bis 60 m hoch/60 cm Durchmesser; *Leptocycas gracilis* 1,5 m; *Pleuromeia* bis 2 m; *Equisetites arenaceus* bis 3,5 m

Chordata:

***Shonisaurus sikanniensis* (O-Trias): 15 m, 16 t (naA > 20 m lang !)**

Arthropoda:

***Protoclytiopsis antiqua* (Decapoda: Erymidae): 6,2 cm lang, 3,1 cm breit (nur Thorax)**

Mollusca:

***Wallowaconcha raylenae* (Muschel, O-Trias, Nordamerika): 90 cm lang, 25 cm breit, 40 cm dick**

Klima der Trias in Europa: Europa in Äquatornähe, sehr warm. Weltweit ausgeglichenes Klima, schwacher Temperaturgradient zwischen Polen und Äquator, Pole eisfrei, ebenfalls keine Inlandvereisungen. In der U-Trias niedriger Meeresspiegel; sehr heiß und trocken, im Keuper wurde es wieder kühler und feuchter.

In Deutschland in der U-Trias Halbwüste; lediglich schmale Grünstreifen entlang der wenigen Flüsse und Seen (U-Trias ähnlich rezenter Sahel-Zone). In der M-Trias stieg dann der Meeresspiegel an; da sich gleichzeitig in Südosteuropa die Erdkruste senkte, drang das Tethys-Meer über Böhmen nach Deutschland vor; nach einer Phase oszillierender Verhältnisse mit Salzablagerungen wurde Deutschland dann vor 239 MA von einem flachen Randmeer bedeckt (ähnlich wie heute der Persische Golf).

Im frühen Keuper zog sich das Meer wieder zurück; im Süden Deutschlands blieben riesige Brackwassersümpfe zurück; im Norden lagen Wüsten, von einigen Flüssen durchzogen, die nach Süden hin ein riesiges Delta bildeten (Verhältnisse/Klima ähnlich wie heute im Irak). Als sich das Meer im höheren Keuper noch weiter zurückzog, fehlte den großen Flüssen der Zugang zur Tethys; Sümpfe und Deltas trockneten aus oder wurden zu abflusslosen Binnenseen ähnlich dem heutigen Aralsee, umgeben von „steppenartigen“ Landschaften mit vereinzelt Nadelbäumen und Ginkgophyten (Klima ähnlich Zentralasien).

Entwicklung des Meeresspiegels im Meso- und Känozoikum ab der PTG:

PTG: Meeresspiegel etwa wie rezent, Anstieg auf überrezente Werte bis zum Nor, dann Rückgang auf rezente Werte bis zum Hettang, dann kontinuierlicher Anstieg auf > 100 m über rezent bis zum Kimmeridge, dann Rückgang auf etwa rezente Werte (2 x kurzzeitig) im Valangin, dann erneuter Anstieg bis zu einem Maximum von ca. 200 m über rezent zwischen Cenoman und Campan (Plateaubildung), dann Rückgang mit starken Oszillationen (kurzfristige Absenkung auf Werte immer noch über rezent im Paläozän und erneut im U-Eozän), die 100-m-Marke wird dauerhaft im O-Eozän unterschritten, Rückgang im U-Oligozän (Rupelian) auf rezente Werte, dann nochmals Anstieg auf ca.+100 m im unt./mittl. Miozän; ab O-Miozän starke Zunahme der Schwankungen mit einer Spanne von -100 bis + 100 m noch im O-Miozän (Sci. 305, 357).

Diversität im Meso- und Känozoikum ab der PTG:

Nachdem die Anzahl der Familien aller Organismen im Ordovizium 450 erreicht hatte (U-Kambr.: 290, O-Kambr.: 120) und dann gegen Ende des Paläozoikums allmählich auf 600 angestiegen war, fiel diese Anzahl von 600 - 650 im späten Perm auf 420 zu Beginn der Trias zurück, erhöhte sich dann aber kontinuierlich bis zum Ende der Kreide auf 1260 Familien (nach SEPKOWSKI).

Neueste Studien zur Diversität marinen (!) Lebens mit komplexeren Datensätzen (im Vergleich zu jenen von SEPKOWSKI) und Berücksichtigung potentieller Biasfaktoren (z.B. diverser sampling bias-Faktoren, z.B. sampling intensity) ergaben hingegen, dass die marine Diversität im Mesozoikum/Känozoikum nicht wesentlich höher ausfiel als im Paläozoikum.

Die Maxima der marinen paläozoischen Diversität liegen (auf Basis der Gattungszahlen) zwischen Oberordovizium und Unterkarbon (Peaks nach Sepkowski: O-Ordov. = absolutes paläozoisches Maximum, knapp 2000 Gattungen, dicht gefolgt von O-Gotl. und ob. U-Devon/unt. M-Devon mit ca. 1700 Gatt. und mittl. U-Karbon mit ca. 1500 Gatt.; Peaks nach der neuen Studie: je nach Ansatz absolutes Maximum entweder im Bereich O-Gotl./U-Devon, gefolgt von O-Ordov., O-Devon, untersten Karbon, oder aber Maximum im unt. O-Devon, gefolgt vom U-Karbon);

Maxima der mesozoisch-känozoischen Diversität (berücksichtigt wurden in der neuen Studie nur Zeiträume bis O-Oligozän, nicht jünger): nach SEPKOWSKI Maximum rezent (mit extremem Anstieg ab Jura-Kreide-Grenze, unterbrochen nur durch die KTG; mit 2300 Gatt. vor der KTG, 1500 nach der KTG

und 4000 rezent); nach den neuen Studien Maximum in der mittl. Kreide/unteren O-Kreide, wobei sowohl die Peaks (Kreide vs. Silur-Devon) wie die „Plateaus“ (O-Ordov. bis U-Karbon; Malm bis Alttertiär) etwa gleich hoch liegen (Sci 292, 1481). Schwankungen der Diversität müssen nicht unbedingt bedeutende evolutionäre Entwicklungsschübe zugrundeliegen; auch die Höhe des Meeresspiegels, die Verfügbarkeit von Schelfmeerarealen oder die Isolation/Zusammenführung von Lebensräumen durch Änderungen des Meeresspiegels oder Wanderung von Kontinenten spielen hierbei eine Rolle.

Es bestehen somit unterschiedliche Auffassungen, ob die Diversität der Meerestiere im Mesozoikum und Känozoikum viel stärker zunahm als im Paläozoikum. Auf jeden Fall stieg aber der Anteil räuberischer Tiere. Räuberische Tiere haben einen höheren Energiebedarf als Zooplankton.

Als Hauptursache gilt (neben einigen anderen Faktoren) die Zunahme des Nährstoffgehalts im Meer, dadurch erhöhten sich sowohl die Menge wie die Diversität des Phytoplanktons (photosyntheseaktive Mikroalgen), und die auf diese Weise photosynthetisch erzeugten organischen Nährstoffe dienten primär als Nahrungsquelle des Zooplanktons (das selbst keine Photosynthese betreibt), aber in der Nahrungskette dann – bis hin zu den Topbeutegreifern – weiter verwertet wird. Wichtige Nährstoffe, die für das Gedeihen des photosynthetischen Phytoplanktons erforderlich sind, sind N, Fe, P; sie „düngen“ das Phytoplankton.

Im Paläozoikum bestand das Phytoplankton überwiegend aus „grünen“ Algen, beim permischen Massensterben wurden die meisten Linien des grünen Phytoplanktons ausgelöscht, und die „roten“ Phytoplanktonformen nahmen stark zu (nicht zu verwechseln mit den Rotalgen; das rote Phytoplankton verwendet einen anderen Chlorophylltyp als die „grünen“ Mikroalgen, und diesen haben sie wohl von den Rotalgen aufgenommen). Zu Beginn des Mesozoikums wurden zunächst Coccolithophoriden (beschaltete Kalkalgen) häufig, bald danach Dinoflagellaten und schließlich – etwas später – Diatomeen. Die Kieselalgen wurden schließlich zum dominierenden Phytoplankton. Die „roten“ Mikroalgen sind nahrhafter und ermöglichten damit der Tierwelt eine raschere Evolution und Diversifikation.

Coccolithophoriden haben noch eine weitere wichtige Funktion: sie produzieren große Mengen Dimethylsulfid als Kristallisationskeime für die Wolkenbildung; da Wolken Sonnenstrahlen zurückwerfen, kühlen sie die Erde ab. Ohne Coccolithophoriden wäre es auf der Erde heißer.

Den Grund für den Übergang vom grünen zum roten Mikroplankton dürften Veränderungen beim Angebot von Mikronährstoffen stellen, die die Mikroalgen benötigen. Grüne Mikroalgen bedürfen mehr Eisen, Zink und Kupfer, rote Mikroalgen mehr Kobalt, Mangan, Cadmium.

Im Paläozoikum war der Sauerstoffgehalt im Ozean über weite Zeiten und Gebiete noch recht niedrig (Schwarzschiefer); Eisen und andere Spurenelemente, wie sie das grüne Phytoplankton benötigt, lösen sich aber bei niedrigem Sauerstoffgehalt im Wasser besser und waren daher in größerem Umfang verfügbar als nach der PTG, denn nach der PTG finden sich Schwarzschiefer nur noch sehr selten. Das Ozeanwasser war im Durchschnitt betrachtet im Meso- und Känozoikum sauerstoffhaltiger, und es enthält seither mehr von den Spurenelementen, die das rote Phytoplankton benötigt.

Die Veränderungen im Nährstoffgehalt der Meere, die zum Übergang vom grünen zum roten Plankton führten, wurden vor allem auf dem Land verursacht. Die Pflanzenbesiedlung und die ersten Wälder führten zu einer tiefgründigen Verwitterung, was den Eintrag von Nährstoffen ins Meer schon im späten Paläozoikum erhöhte. Mit der Ausbreitung der Blütenpflanzen stieg dieser

Eintrag dann nochmals an, weil die Blätter von Blütenpflanzen schneller vermodern als von Farnen und Nadelbäumen. Studien mit Isotopen (Strontium, Lithium) konnten diese Veränderungen bestätigen.

Der Übergang zum roten Phytoplankton dürfte außerdem durch das Absinken des Meeresspiegels im späten Paläozoikum (dadurch mehr Verwitterung) und die Vergletscherung der Südhalbkugel zu dieser Zeit gefördert worden sein (dadurch stärkere Umwälzung der Ozeane, Auftriebswasser enthielt viel Phosphor und sauerstoffempfindliche Spurenmetalle).

Offenbar war die Evolution der Meerestiere im frühen Paläozoikum durch die weniger Nährstoffe liefernden „grünen“ Mikroalgen beschränkt, und der gewaltige evolutionäre Aufschwung der Meerestiere begann erst mit dem Aufstieg des roten Phytoplanktons im Mesozoikum (Spektr. Wiss. 1/2014: 69).

utri-utri

UNTER-TRIAS (253 - 247 MA)

U-TRIAS: 252,6 MA bis 247,2 MA

**INDUAN: 252,6 MA bis 251,2 MA
(Griesbachian und Dienerian)**

**OLENEKIAN: 251,2 MA bis 247,2 MA
(Smithian und Spathian)**

German. Trias: Buntsandstein (su, sm, so 1 bis so 4)

Alpine Trias: Skyth (su bis so 3)

International: Induan (= unt. U-Trias) und Olenekian (ob. U-Trias)

Griesbachian und Dienerian waren etwa gleich lang, während das Smithian nur etwa 1/5 im Vergleich zum Spathian dauerte.

Auswirkungen der PTG halten bis in die M-Trias an (Sci. 305, 506): nach der initialen Störung der C-Isotop-Zusammensetzung an der PTG (negative Exkursion) kommt es im Laufe der folgenden 4,5 bis 6 MA bis in die mittl. Trias (Anis) hinein zu einem Wechsel recht symmetrischer positiver und negativer Exkursionen der C-Isotop-Zusammensetzung als Indiz für eine anhaltende Instabilität des C-Zyklus, wobei diese Exkursionen vielfach noch stärker ausfielen als die negative Exkursion direkt an der PTG. Erst im frühen Anis enden diese Fluktuationen abrupt; nach dem frühen Anis blieb die C-Isotop-Zusammensetzung bis ins Carn hinein stabil.

Biologisch war die U-Trias gekennzeichnet durch:

- anhaltende geringe Diversität
- Persistenz einer kosmopolitischen Fauna in den Ozeanen
- keine Riffe aus Metazoen, keine Kalkalgen, keine Kalkschwämme, keine Korallen
- Lazarus-Phänomen (in der U-Trias fehlen Taxa, die in O-Perm und M-Trias nachweisbar sind)
- reduzierte Größe der Invertebraten (besonders gut demonstriert an Schnecken)
- die für das Paläozoikum typischen großen *Cruziana*-Spuren finden sich nach der PTG erst wieder im Ladin (sie gehen dort wohl auf Stomatopoda oder Decapoda zurück) (Palaios 17, 435).
- unterbrochene Kohleproduktion an Land
- Ausbreitung von marinen Stromatolithen als „Katastrophentaxa“ (= Taxa, die nach einem Extinktionsereignis vorübergehend in leere Nischen eindringen und sich dort massiv ausbreiten, bis sie von spezialisierteren Taxa wieder zurückgedrängt werden)
- es dauerte 10 MA bis zur Ausbildung größerer Waldbestände (Gondwana Res. 25: 1308)

Die Erholung der marinen Biotope begann erst in frühen Abschnitten der M-Trias, also 4 – 8 MA nach der PTG-Extinktion, und war am stärksten im frühen Anis ausgeprägt. Die ersten kalzifizierten Grünalgen erschienen dann im frühen Anis, gleichzeitig mit der C-Isotop-Stabilisierung. Etwas später, im höheren Anis, erschienen die Skleraktinen Korallen (zunächst mit 20 Arten) und Kalkschwämme (zunächst mit 10 Arten), im Ladin sind dann 50 bzw. 20 und im Carn 90 bzw. 50 Arten (Korallen/Kalkschwämme) nachweisbar.

Die Ursachen der anhaltenden Instabilität im C-Haushalt während der U-Trias sind nicht bekannt; während die initiale negative Exkursion an der PTG auch theoretisch mit einem Bolidenimpakt erklärbar wäre, muss es für die anhaltende Störung andere Gründe geben: evtl. Sibirian-Trap-Vulkanismus (wobei es aber unbekannt ist, ob er überhaupt so lange in die Trias hinein angehalten hat!); Methanausgasung aus Gashydraten am Meeresboden (mag für die initiale negative Exkursion verantwortlich sein; der symmetrische Verlauf und die Kinetik der C-Exkursionen nach der PTG passen hierzu aber nicht – lange Dauer der Exkursionen –; außerdem müsste die fünffache Menge an Methan im Vergleich zum ob. Paläozän freigesetzt worden sein, um die stärkste der negativen Exkursionen zu erklären); oder das tropische Tethysbecken wechselte alternierend zwischen anoxischen und sauerstoffreichen Lebensbedingungen (dadurch große Unterschiede in der C-Ablagerung). Ähnliche anhaltende C-Exkursionen sind nur aus dem Bereich der Präkambrium-Kambrium-Grenze bekannt.

Isotopenstudien (Schwefel) fanden dann allerdings heraus, dass Episoden von Euxinie und Oszillationen zwischen sulfidischen und sauerstoffreichen Lebensbedingungen in der frühesten Trias für die verzögerte Erholung der marinen Ökosysteme verantwortlich waren – jedenfalls im Panthalassischen Ozean, der 85 – 90 % der globalen Ozeanfläche ausmachte. Das Aufsteigen schwefelwasserstoffreichen Ozeanwassers dürfte die endpermische Extinktion verursacht haben (PNAS 114: 1806).

Temperaturverlauf und biologische Konsequenzen/Extinktionen im Verlauf der Untertrias (Sci. 338, 366 + 336)

Conodontengattungen waren (auf Gattungsebene) von der PTG-Extinktion eher marginal betroffen. Dieser Umstand erlaubt eine durchgehende Analyse des Temperaturverlaufs im Ozean vom Ende des Perm bis in die M-Trias hinein auf der Basis der Sauerstoffisotopzusammensetzung der Conodonten. Die Untersuchungen fanden im Bereich des Paläoäquators statt.

Die Daten belegen eine starke Erwärmung des Ozeans, die vor der PTG begann, über die PTG hinweg anhielt und im späten Griesbachian ihr erstes Maximum fand. Im sich daran anschließenden Dienerian kühlten sich die Meere bis zur Grenze Dienerian/Smithian wieder etwas ab (wobei das Minimum immer noch über der Temperatur an der PTG und weit über der Temperatur aus der Zeit vor der PTG lag), gefolgt von einem Wiederanstieg im Smithian auf ein absolutes Maximum im späten Smithian. Daran schloss sich wieder ein Rückgang im frühen Spathian an (immer noch auf ein Niveau knapp über der PTG) und ein erneuter allmählicher Anstieg auf relativ lange anhaltende hohe Werte knapp unterhalb des Griesbachian-Maximums in der zweiten Hälfte des Spathians ("3. Maximum"). Im obersten Spathian kam es zu einem deutlichen Rückgang; an der Grenze zum Anis (M-Trias) wird dann etwa wieder das Temperaturniveau der PTG erreicht, das dann über den weiteren Verlauf des Anis konstant bleibt.

Die hohen Temperaturen in der U-Trias liefern eine Erklärung für die verzögerte Erholung (> 5 MA) von Flora und Fauna nach der PTG. Während des Temperaturmaximums im späten Smithian lag die Wassertemperatur im oberen Bereich der Wassersäule in Äquatornähe bei 38 Grad, die Oberflächenwassertemperatur überschritt wahrscheinlich 40 Grad (zum Vergleich: Temperatur der oberen Wassersäule vor der PTG ansteigend von 20 Grad auf 32 Grad an der PTG, 37 Grad im späten Griesbachian, 32 Grad an der Dienerian/Smithian-Grenze, 33 bis 37 Grad im Spathian, 31 bis 33 Grad im Anis). Heute liegt die Oberflächentemperatur des äquatorialen Ozeanwassers zwischen 25 und 30 Grad.

Bei C3-Pflanzen überwiegt bereits bei Temperaturen über 35 Grad die Photorespiration die Photosynthese. Nur wenige Pflanzen können anhaltende Temperaturen über 40 Grad überleben. Bei Tieren führen Temperaturen über 45 Grad zu Schäden an Proteinen; aufgrund des Schutzeffektes von Hitzeschockproteinen sind solche Temperaturen daher nur kurzzeitig tolerabel. Bei Meeresbewohnern liegen die verträglichen Temperaturen aber niedriger: einerseits steigt der Sauerstoffbedarf der Tiere mit steigenden Temperaturen, andererseits nimmt die Löslichkeit des Sauerstoffs im Wasser ab, der Sauerstoffgehalt im Ozean sinkt. Daher gilt 35 Grad als obere Temperaturgrenze für meerlebende Tiere, jedenfalls für aktive Tiere mit hohem Sauerstoffbedarf wie z.B. Cephalopoden.

Bei Temperaturen von um 40 Grad im Oberflächenwasser des Ozeans ist außerdem mit noch höheren, wenn auch stärker fluktuierenden Temperaturen an Land zu rechnen.

Biologische Konsequenzen:

a) Fische: aufgrund der weit verbreiteten anoxischen Bedingungen in der U-Trias sind die Fischfaunen der U-Trias besonders gut überliefert. Besonders im späten Griesbachian und im späten Smithian sind Fischvorkommen in äquatorialen Breiten sehr selten, während in höheren Breiten Fische auch zu jenen Zeiten weit verbreitet waren.

b) Invertebraten, vor allem sessile Mollusken, waren dagegen auch in niederen Breiten nicht beeinträchtigt, da ihr Metabolismus mit synergistischem Stress aus hohen Temperaturen und niedrigem Sauerstoffgehalt besser zurecht kommt.

c) Marine Reptilien (Ichthyosaurier) finden sich in äquatorialen Breiten erst ab dem mittleren bis späten Spathian, also 1 bis 2 MA später als in höheren Breiten (Ersterscheinen der Ichthyosaurier im Smithian). Auch sie hatten wie Fische eine geringere Temperaturtoleranz und einen hohen Sauerstoffbedarf.

d) cyanobakterielle Photosynthese zeigt eine deutlich höhere Temperaturtoleranz; demzufolge finden sich in der U-Trias in großem Umfang kalziumkrobielle Karbonate im Schelfbereich – auch die Stromatolithen erleben eine Renaissance.

e) von sehr wenigen Ausnahmen abgesehen lassen sich in der U-Trias zwischen dem 30. Grad nördlicher Breite und 40. Grad südlicher Breite keine terrestrischen Tetrapoden nachweisen (Ausnahmen sind *Parotosuchus* aus Utah sowie Funde aus Polen, die allerdings in die zweite Hälfte des Spathian datieren). Ab der M-Trias finden sich dann Tetrapoden überall (“äquatoriale Tetrapodenlücke der Untertrias” - und diese kann nicht durch Mangel an geeigneten Fundstellen aus der U-Trias erklärt werden, ist also real und kein Artefakt aus der fossilen Überlieferung, wie z.B. der Buntsandstein zeigt; im frühen Buntsandstein = Induan sind Tetrapoden extrem selten, im späteren Buntsandstein, d.h. obere U-Trias/beginnende M-Trias werden sie dann häufiger).

f) Unterbrechung der Torf- und damit auch der Kohlebildung global (!) vom späten Perm bis ins Anis hinein. Erst im Anis begann wieder die Bildung neuer Torfe, blieb aber auf hohe südliche Breiten beschränkt – obwohl sich Koniferenwälder schon ab dem frühen Spathian wieder ausgebreitet hatten, allerdings auch nur in hohen (nördlichen und südlichen) Paläobreiten. Im Äquatorbereich traten die ersten koniferendominierten Wälder erst im späten Spathian auf, die erste Kohlebildung findet sich dort erst im Carn – nach einer zeitlichen Lücke von 15 MA.

g) größere Tiere haben eine geringere Toleranz gegenüber hohen Temperaturen als kleinere; die Körpergröße nimmt ab, die Frühsterblichkeit zu. Dieser “Lilliput-Effekt” findet sich in marinen Faunen der U-Trias. Tatsächlich lassen sich während der Wärmemaxima des Griesbachian und Smithian im Äquatorbereich nur Kleinfraunen nachweisen (gilt auch für Spurenfossilien und Invertebraten).

h) Übersäuerung des Ozeans, unterdrückte Riffbildung, keine Korallen in der U-Trias; Flachwassergebiete mit nur geringer Diversität; vor allem kosmopolitische, kleine Taxa; reduzierte Bioturbation in Bezug auf Tiefe und Diversität der Infauna; Bryozoen blieben in der U-Trias auf hohe nördliche Breiten beschränkt

i) Zusammenhang zwischen Temperaturverlauf und Extinktionen: der starke Temperaturanstieg um die PTG herum führte zum Massenaussterben, obwohl die Temperaturen damals noch weit unter den später während der gesamten U-Trias üblichen Temperaturen blieben. Synergistische Faktoren wie die weit verbreiteten ozeanischen Anoxien dürften hierfür verantwortlich sein. Die Extinktionen von Überlebenden der PTG-Krise im Griesbachian (wie bestimmte Conodonten, Radiolarien, Brachiopoden) dürften dann allerdings allein auf letalen Temperaturen beruhen, gefolgt von vorübergehender Erholung und Radiation im Dienerian. Die ausgeprägteste Aussterbewelle der U-Trias findet sich im späten Smithian (bestimmte Muscheln, Conodonten, Ammonoidea: Xenodiscaceae); auch Landtetrapoden waren betroffen.

Die primären Ursachen für den anhaltenden Treibhauseffekt in der U-Trias sind nicht völlig klar; insbesondere weiß man nicht, ob das Temperaturmaximum im späten Smithian mit einem weiteren Impuls des Sibirian-Trap-Vulkanismus einherging. Die anhaltend hohen Temperaturen förderten auf jeden Fall aber die Aktivität von zersetzend wirkenden Organismen wie Pilzen und Bakterien ("Kompostierern"), wodurch große Mengen leichter (flüchtiger) Kohlenstoffverbindungen aus terrestrischen Settings in die Atmosphäre freigesetzt wurden, während die Böden humusarm blieben (wie in modernen Regenwäldern Amazoniens). Da zugleich weltweit keine Torfbildung erfolgte, fiel das "C-Burial" in der U-Trias extrem niedrig aus, was ebenfalls zur Persistenz der Treibhausbedingungen beitrug.

Die Daten belegen eine inverse Relation zwischen Temperaturen und Biodiversität sowie der Körpergröße mariner Organismen. Die hohen äquatorialen Temperaturen wurden auch nicht durch eine verstärkte Wärmeabgabe in die Polregionen abgemildert (was aufgrund abweichender Verteilung der Kontinente und Meeresströmungen allerdings nicht auf die heutige Situation übertragen werden kann).

Im Vergleich zur modernen Situation ist außerdem zu beachten, dass damals noch kein Plankton mit Kalkskeletten existierte; die Pufferkapazität karbonathaltiger Sedimente am Meeresboden (im Sinne des C-Burials) fiel daher noch geringer aus.

Bei steigenden äquatorialen Temperaturen werden als erstes marine Organismen mit hohem Sauerstoffbedarf wie Wirbeltiere betroffen: sie müssen entweder in polnähere Regionen auswandern oder sterben aus. Auch Pflanzen und Landtiere wandern ab. Der letale, die Biodiversität behindernde Effekt hoher Temperaturen kann über Jahrmillionen anhalten, während Übersäuerung des Ozeans, anoxische Phasen im Flachwasser oder Schwefelwasserstoffvergiftung immer nur über kurze Zeitintervalle wirksam sind. Das Fehlen der Korallen in der U-Trias wird dabei primär mit den hohen Temperaturen erklärt.

In den kühleren Phasen stieg die Biodiversität am stärksten an, extreme Warmphasen führten zu großen Veränderungen der marinen Fauna und starkem ökologischen Wandel der Flora, wobei die Warmphasen wiederum durch Vulkanausbrüche in Sibirien verursacht wurden.

Während der kühleren Phase in der Untertrias erholten sich zunächst die Conodonten- und Ammonoideen-Faunen sehr schnell, wobei sehr kurzlebige Arten entstanden. Kühlere Klimaphasen begünstigten die Diversifikation. Durch den Abbau großer Mengen organischer Materie, wie sie z.B. durch den Abbau des überschüssigen CO₂ durch Algen erfolgte, wurde ein Großteil des im Wasser vorhandenen Sauerstoffs verbraucht. Die resultierende ozeanische Anoxie führte erneut zu Massensterben (Nature Geoscience. DOI: 10.1038/NGEO1667)

Komplexe marine Fauna 1,3 MA nach der PTG (250,6 MA) (Sci. Adv. 3, e1602159)

Waren komplexe marinen Faunen nach der PTG bisher erst wieder ab der M-Trias (China; Luoping Biota, 242 MA) bekannt, wurde im Jahr 2017 eine reiche Fauna aus dem obersten Spathian (= mittleres Olenekian) aus Nordamerika (Paris Biota, Bear Lake Area, Idaho) beschrieben. Mindestens 7 Phyla und 20 Metazoen-Ordnungen sind vertreten; komplexe Nahrungsketten mit Primärproduzenten, Top-Beutegreifern und vermutlichen Aasfressern; Indiz für sehr rasche Erholung und Diversifizierung nach der PTG. Stratigraphische Einordnung durch Leitammoniten und Conodonten zuverlässig. Nektonisch-pelagische Gruppen wie Ammoniten und Conodonten erholten sich nach der PTG schnell, während man davon ausging, dass die Erholung benthischer Ökosysteme viel länger dauerte und erst in der M-Trias möglich wurde.

Die in den Paris Biota beobachtete rasche Reorganisation eines benthischen marinen Settings ist bemerkenswert, weil nicht nur die PTG, sondern auch die U-Trias durch massive Störungen der Ökosysteme gekennzeichnet waren, wie wiederholte Änderungen der Wassertemperatur, Fluktuationen im globalen Kohlenstoff-Zyklus, starken Schwankungen der ozeanischen Bioproduktion im Zusammenhang mit Übersäuerung, Anoxie und Euxinie. Dem frühen Spathian ging eine schwere Extinktion am Ende des Smithian unmittelbar voraus. Häufige Algenfossilien in den Paris Biota sprechen für gelegentliche Algenblüten. Besonders bemerkenswert ist auch, dass diese Fauna in Äquatornähe gedieh, welche zu jener Zeit als besonders ungünstig und anfällig galt.

Die Paris Biota umfassen – als Lazarus-Taxon – leptomitide Schwämme (Leptomitidae: Kambrium – Ordov.), von denen man annahm, dass sie schon 200 MA zuvor ausgestorben seien, aber auch schwertragende coleoide Cephalopoden (von denen man bisher annahm, dass sie erst im Jura auftraten), fortschrittliche Seelilien (Holocrinoida) und Schlangensterne (basale Ophiidermatiden), Knochen- und Knorpelfische, Muscheln, Brachiopoden, Thylacocephala, Decapoda, Ammoniten, orthocone Nautiloiden sowie zahlreiche Belemnoiden (als mittelgroße Räuber). Manche Gruppen zeigen fortschrittliche Merkmale, von denen man bisher ausging, dass sie erst am Übergang vom mittleren zum oberen Mesozoikum entstanden.

Die leptomitiden Schwämme sind mit kleinen epizoischen Brachiopoden bewachsen ähnlich jenen, die man schon von den leptomitiden Schwämmen des Altpaläozoikums kennt – so dass auch diese Schwamm-Brachiopoden-Assoziation über 200 MA unerkannt überlebt hat. (Auch aus der O-Trias kennt man einen Kalkschwamm, der ebenfalls als Lazarus-Taxon seit dem Kambrium nicht mehr nachgewiesen ist).

land-land utri

Flora allgemein: in U- und M-Trias insgesamt recht artenarm; kaum großblättrige, verstärkt sukkulente (wasserspeichernde) Formen. Auf der Nordhalbkugel setzen sich endgültig die Koniferen, Ginkgogewächse und Cycadeen durch, Samenfarne nehmen drastisch ab. Dominierend ist *Pleuromeia*, daneben *Equisetites* und *Schizoneura*, Farn *Anomopteris* (Wedel bis 2 m lang, 20 cm breit, Habitus ähnl. rez. Wurmfarn), *Neuropteridium* (kurzer Stamm, Wedel bis 0,5 m), zierliche *Pecopteris sulziana*, Cycadee *Otozamites vogesiacus*, Koniferen *Albertia* (ähnl. rez. *Agathis*), *Voltzia heterophylla*, *Yuccites vogesiacus* (bis 30 cm lange, parallelnervige Blätter). Insgesamt sind in der U-Trias die Koniferen stärker verzweigt und wachsen eher in dichter Buschform. Farne und Cycadophyten bevorzugten lederne Beschaffenheit und sehr xeromophen Bau.

In der U-Trias war die Landschaft in Deutschland wüstenähnlich, aber von Flussläufen durchzogen.

Flachlandvegetation war dominiert von *Pleuromeia* und Voltziales. Erst in der M-Trias nahm die Diversität wieder zu, darunter bisher nicht näher bekannte Gruppen von Samenpflanzen, mögliche erste Bennettiteen und viele moderne Familien von Farnen und Koniferen. Die biogeographische Differenzierung blieb bis in die O-Trias hinein vergleichsweise gering; Südafrika und Australien waren aber durch ihren Reichtum an Umkomasiales (*Dicroidium*) bei gleichzeitiger Abwesenheit von Cheirolepidiaceae gekennzeichnet.

Auf der Südhalbkugel besteht die Glossopterisflora zunächst noch weiter, tritt aber allmählich zurück; *Glossopteris* stirbt dort erst im Jura aus.

Weltweit keinerlei Kohlebildung in der U-Trias. Die Flora der U-Trias war dominiert von Sporenpflanzen; Samenpflanzen waren infolge der PTG stark zurückgedrängt. Erst ab der M-Trias begann eine neue Diversifikationswelle der Samenpflanzen.

An der PTG kam es zu einer Verminderung der Diversität der Landfloren um lokal bis 97 %. Direkt nach der PTG kam es zu einem Pilz- oder Algenpeak (*Reduviasporonites*), gefolgt von einem starken Maximum in der Häufigkeit von Bärlapp- und Farnsporen, wobei Pilzsporen auf den Abbau zerstörter Pflanzenreste deuten, während Bärlapp- und Farnsporen die Regeneration krautiger Pflanzen nach einer Katastrophe belegen (vgl. KTG). Danach entwickelte sich an der Basis der Trias zunächst eine Flora aus kosmopolitischen Bärlappen und Voltziales; daran schloß sich eine adaptive Radiation neuer Gruppen von Samenfarne an, die dann in der M-Trias zu regional differenzierten Floren führte. Diversität und regionale Differenzierung nahmen aber schon ab der mittl. U-Trias deutlich zu. Die Rückkehr der Nadelhölzer nach Europa erfolgte über Australien und Antarktis (damals in gemäßigten Klimazonen) und dauerte ca. 0,5 MA. Zum Vergleich: nach der KTG erholte sich die Flora schon nach 10.000 bis 100.000 Jahren.

Neue Untersuchungen aus Grönland (2016) zeigten dann aber, dass ein dauerhafter Wechsel der Floren erst 0,5 MA nach der PTG stattfand. Die PTG selbst führte nur zu einer kurzzeitigen Diversitätsabnahme der Gymnospermenflora (mit kurzfristigem Sporen-Peak von Farnen und Bärlappen mit einem Maximum bereits 300.000 J vor der aktuell stratigraphisch definierten PTG, d.h. schon im oberen Changhsingian). Danach erholte sich die Flora rasch innerhalb weniger Jahrzehntausende und wurde etwa ab der PTG wieder von Farnsamern und Koniferen dominiert.

Der Sporen-Peak an der PTG (strenggenommen schon kurz davor) war kurzlebig und ist in Art und Dauer vergleichbar mit dem an der TJG und KTG. Es handelt sich offenbar um eine einheitliche kurzfristig anhaltende Reaktion der Floren auf derartige Störungen, unabhängig davon, ob sie durch Vulkanismus oder einen Asteroideneinschlag ausgelöst wurden. Sporen-Peaks gehen auch immer mit vermehrter Feuchtigkeit einher.

Der entscheidende Unterschied ist aber, dass der Sporen-Peak an der PTG von verschiedenen Gruppen von Pteridophyten und Lycopsiden, derjenige an der TJG und KTG von Farnen dominiert wurde. Auch heute dominieren Farne in gestörten Habitaten z.B. mit saurem Wasser oder nährstoffarmen Bedingungen wie etwa nach Vulkanausbrüchen. Nach der Zerstörung primärer Wälder nutzen sie als Opportunisten diese Lebensräume und bahnen damit aber auch den Weg für eine spätere erneute Bewaldung.

Nach dem PTG-Event erholten sich die Koniferenwälder innerhalb weniger Jahrzehntausende, einige typische permische Florenelemente (wie *Vittatina*) gingen allerdings in dieser Erholungsphase graduell zurück, aber es kam nicht zum Aussterben größerer Pflanzengruppen. Es

zeigte sich sogar eine Zunahme der Diversität an Koniferen und Pteridophyten, d.h. die Diversität nach der PTG war sogar höher als zuvor, und in Pakistan finden sich neben persistierenden Glossopteriden jetzt auch mesozoische Florenelemente wie *Corystospermales* und *Dicroidium*. *Corystospermaceae* fanden sich auch im obersten Perm von Jordanien.

Der Sporenpeak im Zusammenhang mit der PTG kennzeichnet also kein Aussterbeereignis, sondern eine Verschiebung innerhalb der Floren zu einer kurzfristigen Dominanz von Sporenpflanzen; der Sporenpeak dauerte nur ein oder einige zehntausende Jahre, danach kehrte die Flora fast in ihren Ursprungszustand vor dem Sporenpeak (vermindert um wenige permische Arten) zurück.

Erst 0,5 MA später, an der Grenze Griesbachian/Dienerian (GDG), kam es zu einem langfristigen und nachhaltigen Einbruch der Flora und einer lang anhaltenden Dominanz von Sporen insbesondere von Lycopsiden (überwiegend von Isoetales), während Pollen von Samenfarne und Koniferen – nicht nur in Grönland – sehr selten wurden. Die Veränderung muss sehr schnell (innerhalb von wenigen Jahrtausenden) erfolgt sein, verbunden mit einer massiven kurzfristigen C-Isotop-Anomalie, die aber rasch zu Normalwerten zurückkehrte, während sich die Flora nach der zweiten Krise (im Gegensatz zur ersten an bzw. vor der PTG) nicht mehr erholte. Das Klima im Griesbachian war kühl und trocken, im Dienerian feucht und heiß.

Ein Sporentyp, der für Lycopsiden (wahrscheinlich Isoetales) typisch ist, war vor der GDG in Grönland mit 10 – 20 % vertreten, nach der GDG mit 60 % und gegen Ende des Griesbachian sogar mit 90 %. Sporen der *Cycadopites*-Gruppe stellen gegen Ende des Dienerian mit einem Anteil um 10 % wahrscheinlich die einzigen Gymnospermenpollen; sie werden Gruppen wie den Peltaspermales, Bennettiteen, Ginkgoales und Cycadales zugeordnet. Ein Pollentyp, der Pollen von Koniferen und bestimmten Pteridospermengruppen entspricht, ist selten im späten Griesbachian, verschwindet aber fast völlig im Dienerian. Ein pteridospermen-typischer Pollentyp ist dagegen im Griesbachian sehr häufig (bis 90 %), zu Beginn des Dienerian sinkt er innerhalb kurzer Zeit von 60 auf 20 %, und im weiteren Verlauf des Dienerian fällt er auf unter 5 % ab. Gnetalespollen machen im Griesbachian etwa 5 % der Pollen/Sporen aus, im Dienerian treten sie nur sporadisch auf. Sporentetraden, Pilzsporen und *Reduviasporonites* (früher für Pilzsporen gehalten, aber eher von Algen) zeigen keinen klaren Trend.

Auch aus Pakistan und Australien sind ähnliche Befunde bekannt, dass die bedeutendsten Veränderungen der Flora erst einige hunderttausend Jahre nach der PTG erfolgten, was zugunsten einer globalen Krise spricht. In Australien erloschen im Laufe des Induan die Glossopteriden, zeitlich parallel zu einem Rückgang der Pteridospermen und einer Zunahme der Lycopsiden. Anlass waren wohl starke Vulkanausbrüche in Sibirien.

Die Dominanz der Lycopsiden hielt das Dienerium lang an bis ins mittlere Smithian, also etwa für 1 MA. Im mittleren Smithian folgte nochmals eine kleinere C-Isotop-Anomalie, die wiederum von einer Zunahme der Sporenfloren begleitet wurde. Im späten Smithian setzte eine vorübergehende leichte Erholung der Gymnospermenfloren ein, die danach erneut durch eine Krise unterbrochen wurde, die die Gymnospermen wiederum fast komplett zurückdrängte. Erst ab der Grenze Smithian/Spathian kam es zu einem Rückgang der Lycopsiden und einer dauerhaften Erholung der Gymnospermenfloren (verbunden mit einem kühleren Klima) – knapp 2 MA nach der PTG – mit einer stabilen Entwicklung in Richtung auf die Floren der Mitteltrias.

Die PTG selbst war für die Landflora entgegen früherer Annahmen wohl kein katastrophisches Ereignis mit dauerhaften Folgen. Es gibt nur wenige Makrofloren aus der U-Trias, und allesamt

sind nicht genau datierbar, so dass man nur auf Pollen/Sporen zurückgreifen kann, um die Flora zu analysieren. Nach heutigem Kenntnisstand gibt es keine sicheren Belege für ein totales Aussterben oder eine massive Verwüstung der Landflora an der PTG, noch für Mutationen und Unfruchtbarkeit durch UV-Schäden aufgrund geschädigter Ozonschicht (das Vorkommen von Sporentetraden wurde so erklärt), noch für einen Pilz-Peak. Letzterer wurde mit *Reduviasporonites*-Sporen in Verbindung gebracht, die aber vermutlich von Algen stammen und – jedenfalls in Grönland – keinen speziellen Peak zeigen, sondern im Griesbachian und Dienerian ohne spezielle Trendsetzung ohne konkrete Häufung vertreten sind und niemals dominierend werden. Und in Sporenfloren, in denen sich Sporentetraden häufiger während der „Sporen-Peaks“ finden, kann dies einfach damit zusammenhängen, dass in dieser Zeit Pflanzen (wohl Lycopsiden), die solche Tetraden abwarfen, parallel mit anderen Sporenpflanzen auch häufiger wurden. In Grönland zeigten sich keine Assoziationen zwischen Sporentetraden und der DGD.

Die Griesbachian-Dienerian-Grenze (GDG) ging auch mit erheblichen Extinktionen von Radiolarien und Conodonten einher, die die PTG überlebt und sich nach ihr zunächst erholt hatten; mesozoische Conodonten und Radiolarien traten erst nach der GDG auf. An einigen Fundstellen fanden sich im Griesbachian unerwartet reiche benthische Faunen und Ichnofaunen. Zumindest regional waren die Lebensverhältnisse der benthische Biota im Griesbachian offenbar sehr gut.

Für bestimmte Gruppen oder Biota war die Griesbachian-Dienerian-Extinktion offenbar schwerer als die PTG-Extinktion selbst (möglicherweise weil die zweite Extinktion in die Erholungsphase einer bereits stark vorgeschwächten Flora und Fauna fiel?). (Scientific Rep. 6: 28372).

Das Waldsterben an der PTG führt dazu, dass in der gesamten Untertrias keinerlei Kohlebildung erfolgte. Im Anis finden sich dann erstmals wieder dünne Kohleflöze, zunächst in Australien und Neuseeland. Auch im Ladin (Lettenkohlenkeuper) wurden nur sporadische Kohlelinsen gebildet; erst im Carn finden sich wieder mächtige Kohlelager.

In den ersten 4 – 5 MA nach der PTG dominierten opportunistische Lycopsiden mit breiter Anpassungsfähigkeit wie *Isoetes* und *Pleuromeia* – sie stellten weltweit krautige Pionierpflanzen dar. Isoetales gelten als wenig spezialisierte und wenig erfolgreiche Gruppe, die als Generalisten die Gelegenheit der Radiation in die frei gewordenen Nischen nutzte. Erst nach der Grenze zur M-Trias traten wieder größere Bestände holzbildender Pflanzen auf. Die *Pleuromeia*-Vegetation wurde dabei durch *Voltzia* ersetzt. In diesen Kontext fällt auch die schnell wachsende krautige Konifere *Aethophyllum*.

Erst im Ladin (Lettenkeuper) bildet sich 18 MA nach der PTG wieder ein vielfältigeres Floren-Spektrum heraus. Hier mischen sich überlebende paläophytische Florenelemente, die teilweise bis zum Florenwechsel zwischen Westfal und Stefan zurückreichen, mit neu auftretenden des Mesophytikums, die entweder erstmals im obersten Buntsandstein (d.h. 7 MA zuvor) erschienen sind, oder im Lettenkeuper erstmals nachweisbar werden, so Matoniaceae (*Phlebopteris*) und Dipteridaceae (*Dictyophyllum*, *Clathropteris*); Erstnachweis der Konifere *Swedenborgia*. *Pterophyllum brevipenne* ist dagegen der älteste ganz sichere Nachweis von Bennettitales, wenn man einmal von den Funden aus dem obersten Perm von Jordanien absieht. Die Uferzonen von sich teilweise schnell verlagernden Gewässerläufer wurden von *Equisetites* und *Neocalamites* als Pioniergesellschaften gesäumt; als Erstsiedler auf diesen Standorten führten sie durch Konkurrenz zu Artenarmut. Da Blattreste von Pflanzen aus unmittelbarer Nähe zu Gewässern eine höhere

Fossilisierungschance haben, sind Farne, Samenfarne, Bennettitales, Koniferen und Ginkgophyten und Samenfarne seltener überliefert.

Die Floren des Ladin und frühen Carns waren dabei recht kosmopolitisch. Dies hängt auch damit zusammen, dass sich das subtropische Klima (in Form eines Mega-Monsun-Klimas mit ausgeprägten trockenen und niederschlagsreichen Phasen) weit in höhere Breiten ausbreitete und die starke Klima-Zonierung des Karbons und Perms aufgehoben wurde. Die warm-gemäßigte Zone reichte in der Trias bis zu den Polen, die gemäßigt-kalte und polare Zone entfielen völlig. Außerdem war die Trias vom Verschmelzen der Landmassen und damit verbundener Kontinentalität des Klimas gekennzeichnet. Die starke Florenzonierung des Karbons und Perms wurde dadurch aufgehoben (KELBER K.-P., 2015, Palaeodiversity Suppl.).

Im Jahr 2019 zeigte eine quantitative Analyse der zeitlichen Verbreitung von über 500 Taxa der Makroflora sowie der Sporen-/Pollen-Nachweise, dass die PTG keinen Massenextinktion für die Pflanzenwelt darstellte, sondern dass der vermeintliche Extinktionsevent auf einem Überlieferungsbias in der frühen Trias resultiert, u.a. durch Verlust der für die fossile Überlieferung gut geeigneten Feuchthabitate. Vor allem die großen Unterschiede in Makrofossilien und Pollen von Koniferen weisen auf das Vorliegen eines erheblichen taphonomischen Bias hin. Dies wird auch durch einen höheren Anteil von Lazarus-Taxa im Induan belegt (also Taxa, die sich vor und nach dem Induan finden, im Induan selbst aber nicht nachweisbar sind). Außerdem war das Induan mit 0,7 MA viel kürzer als die anderen Zeitphasen vom Wuchiapingian bis zum Ladin (zwischen 2,2 und 5,2 MA). Die Fluktuationen in der Makrofossil-Überlieferung scheinen überwiegend künstlich zu sein bzw. auf mehreren Bias-Faktoren zu beruhen.

Die höchsten Extinktionsraten sowohl der Sporomorphen wie Makrofossilien finden sich – weltweit betrachtet – erst im Induan. Rein rechnerisch starben nur 19 % der Makrofossil-Gattungen und 17 % der Sporomorph-Gattungen an der PTG aus. Auch für das späte Perm (vor der PTG) lässt sich keine Massenextinktion nachweisen. Hinzu treten zahlreiche Bias-Effekte, die dazu beitragen, dass die tatsächliche Diversität unterschätzt wird, z.B. dass Feuchthabitate fossil besser überliefert und „besammelt“ werden als Trockenhabitate, der PTG-Event aber Feuchthabitate relativ stärker traf.

Allgemein gilt im gesamten Phanerozoikum, dass keine einzige Massenextinktionen von Tieren von einer entsprechenden Massenextinktion von Pflanzen begleitet war. Gründe dafür sind bestimmte Vorteile, die Pflanzen gegenüber Tieren haben: resistente Ruhestadien (Sporen oder Samen können nach Jahrzehnten noch keimfähig sein), hohe Regenerationsfähigkeit oder unterirdische Strukturen, die ein Überleben ermöglichen. Ausnahmen bilden Pflanzen, die z.B. von der Bestäubung oder Samenverbreitung durch Tiere abhängig sind, wie dies heute für viele Angiospermen der Fall ist. In der endpermischen Extinktion könnte dies einige Koniferen und Samenfarne betroffen haben, sofern die bestäubenden Insekten ausstarben (neue Formen der Interaktionen zwischen Insekten und Pflanzen entwickelten sich dann im Mesozoikum). Zwar muss das Aussterben des tierischen Partners nicht zwangsläufig zur Extinktion der betreffenden Pflanzenart führen, erhöht aber das Risiko. Der Diversitätsverlust der Samenfarne an der PTG wird daher vor allem mit dem Aussterben paläozoischer Insektengruppen in Verbindung gebracht.

Die Geschichte der Landpflanzen kennt stabile Phasen und Phasen ununterbrochener Diversifikation. Allerdings veränderten sich die Dominanzstrukturen der Landflora an der PTG drastisch - sowohl kurz- wie langfristig. Auch verschwanden die torfbildenden Habitate – entweder aufgrund des Florenwechsels oder aufgrund veränderter Umweltbedingungen. Vermutlich durch hohe UV-Bestrahlung wurde die Sporenbildung an der PTG beeinträchtigt. Das Mikrofossil

Reduviasporonites, das an vielen Fundstellen in großen Mengen in der Nähe der PTG auftritt, stammt entweder von einem Pilz, der Pflanzen infiziert, oder Saprophyten, der abgestorbenes Pflanzenmaterial zersetzt. Die Extinktionsquoten der Landflora waren aber erst in der frühen Trias moderat erhöht, und der Verlust an Gesamtdiversität hielt sich, weltweit betrachtet, in Grenzen. Pflanzen könnten in kleinen Refugien überlebt haben, die fossil mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht belegt sind.

In der Nordhemisphäre dominierte rein quantitativ gesehen in der U-Trias *Pleuromeia*; an der Smithian-Spathian-Grenze im Olenekian erholten sich die Koniferen. Auf der Südhalbkugel wurde die Glossopteris-Flora durch *Dicroidium* ersetzt.

Verlauf der Diversität (makrofossil):

Bryophyta: kleines Maximum im Olenekian bei insgesamt geringer Diversität im gesamten Zeitverlauf (Max: Olenekian)

Lycophyten: Zunahme im Changh., Maximum im Olenekian, Rückgang im Anis, starker Rückgang im Ladin auf Werte unter Wuch.-Niveau (Max: Olenekian; Min: Ladin)

Sphenophyta: hohes Niveau im Wuch. und Changh., leichter Rückgang im Induan, starker Rückgang im Olenekian, leichte Erholung im Anis, die sich im Ladin nicht weiter fortsetzte (Max: Wuch und Changh, Min: Olenekian, gefolgt von Ladin)

Pteridophyta: Anstieg im Changh. im Vergleich zum Wuch., Induan und Olenekian dann wieder auf Wuch.-Niveau, Anstieg im Anis auf Changh.-Niveau, noch weiterer Anstieg im Ladin (Max: Ladin; Min.; Olenekian, gefolgt von Wuch.)

Pteridophylla inc. sed. (Sporen- oder Samenpflanzen): Rückgang auf Minimum im Anis, dann erneuter Anstieg

Pteridospermatophyta: Anstieg im Changh. im Vergleich zum Wuch., Rückgang im Induan auf ein Niveau unter dem Wuch., Anstieg im Olenekian auf Wuch.-Niveau, Rückgang im Anis und Ladin auf Induan-Niveau (Max.: Changh.; Min.; Induan, Anis, Ladin)

Ginkgophyta: Maximum im Wuch., danach leichter recht kontinuierlicher Rückgang bis zum Ladin, der nur durch einen vorübergehenden leichten Anstieg im Induan unterbrochen wurde (Max.; Wuch., Min: Ladin)

Cycadophyta: Zunahme im Changh., Rückgang im Induan auf das Niveau des Wuch., Anstieg im Olenekian und Anis auf Changh.-Niveau, starker Anstieg im Ladin (Min. Induan, dicht gefolgt von Wuch.; Max.: Ladin)

Coniferophyta: recht konstant zwischen Wuch. und Olenekian (nur kleiner Einbruch im Changh.), Anstieg im Anis, der sich im Ladin nicht weiter fortsetzte (Max: Anis; Min.: Changh.)

Gymnospermae inc. sed.: starker Rückgang im Changh., der sich im Induan leicht fortsetzte und ein Niveau erreichte, das dann konstant blieb (Max.: Wuch., Min.: Ladin)

Deutliche Diversitätseinbrüche an der PTG (erkennbar im Induan) fanden sich nur für Pteridophyten, Pteridospermatophyta und Cycadophyta; die Diversität der Koniferen und Ginkgophyten nahm sogar leicht zu.

Diversität auf Gattungs- und Familienniveau (ca.-Angaben, aus Graphiken geschätzt):

Wuch.: 170 / 32

Changh.: 190 / 42

Induan: 150 / 36

Olenekian: 160 / 37

Anis: 160 / 40

Ladin: 180 / 32

Berechnet man die Extinktionen und Neuentstehungen pro 1 MA, so ergibt sich auf Basis der Makrofossilien ein Maximum der Extinktionen im Induan, während die Neuentstehungsrate im Changh. am höchsten war und danach auf ein sehr niedriges Niveau im Olenekian und Anis abfiel.

Bei den Sporomorpha zeigen sich die mit Abstand höchsten Extinktions- und Neuentstehungsraten (pro 1 MA) im Induan; sehr niedrige Raten für Extinktion und Neuentstehung im Olenekian und Anis.

Auf Ebene der Arten fand sich die höchste Diversität im Wuchiapingian; im Changhsingian ging die Artenzahl zurück; mehr als die Hälfte der Arten starb an der PTG aus; ab dem Olenekian erholte sich die Artenzahl, wobei diese Erholung bis ins Ladin anhielt. Auf Gattungsebene lässt sich dieser drastische Verlust aber nicht reproduzieren; im Changhsingian bildeten sich sogar mehr neue Gattungen, als ausstarben. Nur im Induan erloschen mehr Gattungen, als neu entstanden (nur sehr wenige neue Gattungen).

Bei den Sporomorphen fanden sich dagegen keine gravierenden Unterschiede zwischen Wuchiapingian und Ladin, sowohl auf Art- wie auf Gattungsniveau. Es findet sich ein Anstieg zwischen Wuchiapingian und Changhsingian sowie ein Abfall zwischen Anis und Ladin. Auf Artniveau findet sich allerdings ein Rückgang an der PTG und in der Untertrias, der auf Gattungsniveau allerdings nicht darstellbar ist. In Changhsingian, Olenekian und Anis entstehen etwa ebenso viele Gattungen wie aussterben, während im Induan sogar mehr neue Gattungen entstehen als verloren gehen; aufgrund seiner kurzen Dauer sind die Raten pro 1 MA jedoch am höchsten. Die meisten Sporomorphe können keinen konkreten botanischen Gruppen zugeordnet werden, einmal abgesehen von der Grobeinteilung (a) Pollen von Gymnospermen; (b) Sporen von Moosen und non-gymnospermen Pflanzen; (c) Megasporen von heterosporen Lycophyten und Pteridophyten. Pollen und Sporen zeigten im Zeitverlauf ähnliche Diversitätstrends.

Aufgrund der extremen Anzahl sowie der weiten Verbreitungsfähigkeit z.B. durch Wind ist das Risiko eines taphonomischen Bias für Sporomorphe viel geringer als für Makrofossilien.

Wuch = Wuchiapingian; Changh = Changhsingian

kursiv: „Durchläufer“ (die vor dem Wuchiapingian schon existierten und noch nach dem Ladin nachweisbar sind)

Familien (bzw. Ordnungen, sofern keine Familien ausgewiesen) (komplett):

***Araucariaceae*: ab Prä-Wuch.**

Asterothecaceae: Prä-Wuch. – Post-Ladin (ad Marattiales)

Bennettitales: Prä-Wuch. – Post-Ladin (lt. Sci. 362:1414 aber erster sicherer Nachweis erst im Lopingian, wahrsch.-Changh.)

Calamitaceae: Prä-Wuch. – Post-Ladin

Calamopityales: Wuch. – Post-Ladin

Callistophytales: nur Chang.

Caytoniaceae: Anis – Post-Ladin

Cordaitales: Prä-Wuch. – Post-Ladin

Corystospermaceae: Prä-Wuch. – Post-Ladin (lt. Sci. 362:1414 aber erster sicherer Nachweis erst im Lopingian, wahrsch. Changh.)

Cupressaceae: ab Chang.

Cyatheacea: Chang. + Induan

Cycadales: ab Prä-Wuch.

Czekanowskiales: Olenekian – Post-Ladin

Dicksoniaceae: ab Changh.

Dictyopteridaceae: Prä-Wuch. – Olenekian (+)

Dipteridaceae: ab Anis

Dordrechtaceae: nur Anis (+)

Equisetacea: ab Wuchiapinguan

Gigantopteridales: Prä-Wuch. – Induan

Ginkgoaceae: ab Wuchiapingian

Gleicheniaceae: ab Wuchiapingian

Glossopteridaceae: Prä-Wuch. – Post-Ladin

Gnetales: ab Olenekian

Gondwanostachyaceae: Prä-Wuch. – Changh.

Hymenophyllaceae: nur Olenekian

Isoetaceae: ab Olenekian

Lepidocarpaceae: nur Changh.*

Lepidodendraceae: Prä-Wuch. – Post-Ladin

Lycopodiales: nur Olenekian*

Majonicaceae: Prä-Wuch. – Anis

***Marattiaceae*: Prä-Wuch. – Post-Ladin**

Matoniaceae: ab Anis

Medullosales: Prä-Wuch. – Ladin

Noeggerathiales: Prä-Wuch. – Ladin

***Osmundaceae*: Prä-Wuch. – Post-Ladin**

Ottokariaceae: nur Changh.

Palaeophyllales: Prä-Wuch. – Olenekian

Pecopteridaceae: Prä-Wuch. – Induan

Peltaspermaceae: Prä-Wuch. – Post-Ladin

Petriellaceae: nur Anis

Pinaceae: nus Anis*

Pinales: ab Induan

Pleuromeiaceae: Prä-Wuch. – Post-Ladin

Podocarpaceae: ab Changh.

Protopityales: nur Wuchiapingian*

Psaroniaceae: bis Anis

Schizaceae: nur Changh. und Induan*

Sigillariaceae: Prä-Wuch. – Changh.

Sphenophyllaceae: Prä-Wuch. – Olenekian
Sphenopteridaceae: Prä-Wuch. – Post-Ladin
Taenopteridaceae: Prä-Wuch. – Post-Ladin
Taxodiaceae: nur Anis*
Tchernoviaceae: nur Changh.*
Ullmaniaceae: Prä-Wuch. – Ladin
Utrechtiaceae: Prä-Wuch. – Anis
Voltziaceae: ab Wuchiapingian – Post-Ladin
Zygopteridales: nur Changh. und Induan*

*im betrachteten Zeitraum (Wuch. – Ladin), früheres oder späteres Vorkommen nicht ausschließend

Gattungen (kleine Auswahl aus 473 Makrofossil-Gattungen):

Koniferen/Cordaiten:

Abies: nur Ladin
Aethophyllum: Wuch – Anis
Agathoxylon: nur Induan
Araucarioxylon: Prä-Wuch – Post-Ladin
Araucarites: nur Changh.
Archaeopodocarpus: nur Wuch.
Artisia: nur Wuch.
Brachyphyllum: Olenekian – Ladin
Cordaianthus: nur Ladin
Cordaicarpus: Prä-Wuch – Post-Ladin
Cordaites: bis Ladin
Dadoxylon: Prä-Wuch – Post-Ladin
Dicranophyllum: nur Wuch.
Elatides: Changh + Induan (Cupressaceae s.l.)
Elatocladus: Changh – Post-Ladin
Ernestiodendron: bis Wuch. (+)
Geinitzia: nur Induan
Glyptolepis: Olenekian – Post-Ladin
Hermitia: bis Wuch. (+)
Lebachia: bis Anis (+)
Pagiophyllum: Changh – Post-Ladin
Palaeotaxodioxylon: nur Anis
Palissya: nur Anis
Parasciadopitys: nur Anis
Pinites: Anis – Post-Ladin
Poacordaites: bis Wuch. (+)
Podozamites: Induan – Post-Ladin
Protopitys: nur Wuch.
Pseudovoltzia: bis Changh. (+)
Quadrocladus: bis Induan (+)
Samaropsis: bis Ladin (+)
Swedenborgia: nur Ladin
Taxites: Wuch – Anis

Taxodites: nur Anis

Ullmannia: bis Ladin (+)

Voltzia: Wuchiapingian – Post-Ladin

Voltziopsis: Induan + Olenekian

Walchia: bis Induan (+)

Widdringtonites: Ladin – Post-Ladin

Ginkgophyten:

Baiera: Wuch – Post-Ladin

Ginkgo: ab Induan

Ginkgoites: Wuch – Post-Ladin

Ginkgophyllum: nur Wuch

Ginkgophytopsis: nur Wuch

Pseudotorellia: nur Induan

Psymphyllum: bis Olenekian

Sphenobaiera: Wuch – Post-Ladin

Sphenophyten:

Annularia: bis Induan (+)

Arthropitys: Changh. + Induan

Asterocalamites: nur Wuch.

Bowmanites: bis Wuch.(+) (zu Sphenophyllen)

Calamites: Prä-Wuch – Post-Ladin

Calamostachys: nur Ladin

Echinostachys: Olenekian – Ladin

Equisetites: ab Wuch.

Equisetum: nur Ladin

Lobatannularia: bis Olenekian (+)

Macrostachya: Wuch – Olenekian

Neocalamites: Wuch. – Post-Ladin

Neocalamostachys: nur Ladin

Palaeostachya: nur Wuch

Paracalamites: Prä-Wuch bis Olenekian

Paraschizoneura: nur Anis .

Phyllothea: Wuch – Post-Ladin

R(h)uelostachys: Olenekian - Ladin

Schizoneura: Wuch – Post-Ladin

Sphenophyllum: bis Induan (+)

Lycophyten:

Bothrodendron: nur Changh.

Cyclomeia: Induan – Olenekian

Isoetites: ab Olenekian
 Lepidodendrites: nur Anis
Lepidodendron: Prä-Wuch – Post-Ladin
 Lepidostrobophyllum: Wuch + Changh
 Lepidostrobus: Wuch - Anis
 Mesolepidodendron: nur Olenekian
 Pleuromeia: Changh – Ladin
 Selaginellites: Changh – Anis
Sigillaria: bis Chang. (+)
 Stigmaria: Wuch - Induan

Pteridophyten / Pteridospermatophyten / Cycadophyten / Taxa inc. sed.:

Adiantites: nur Wuch.
 Alethopteris: bis Changh (+)
 Androstrobus: nur Ladin
 Anomopteris: Induan bis Ladin
Asterotheca: Prä-Wuch – Post-Ladin
 Australoxylon: Prä-Wuch – Changh.
 Bjuvia: Anis + Ladin
 Botrychiopsis: Changh. + Induan
 Boweia: Changh. + Indian
 Callipteridium: nur Wuch.
 Callipteris: bis Wuch.
 Cardiocarpus: Wuch – Anis
 Carpolithe(u)s: bis Ladin
 Caulopteris: Wuch – Anis
 Cheiropteris: nur Ladin
 Chiropteris: Olenekian – Post-Ladin
Cladophlebis: Prä-Wuch – Post-Ladin
 Clathropteris: Ladin – Post-Ladin
 Coniopteris: Olenekian – Post-Ladin
 Conites: Changh. – Olenekian
 Ctenozamites: Olenekian – Post-Ladin
 Cyathocarpus: Prä-Wuch – Changh.
 Cycadites: Ladin – Post-Ladin
 Cycadocarpidium: Olenekian – Post-Ladin
 Cyclopteris: Ladin + Post-Ladin
 Danaeites: Wuch + Changh
 Danaeopsis: Wuch – Post-Ladin
 Desmiophyllum: Olenekian – Post-Ladin
 Dicroidium: Changh – Post-Ladin
 Dictyophyllum: Anis – Post-Ladin
 Dioonitocarpidium: Olenekian – Post-Ladin
 Furcula: nur Ladin
 Gangamopteris: Changh – Olenekian
 Gigantopteris: bis Induan
 Gleichenites: Olenekian – Post-Ladin
 Glossophyllum: Changh – Post-Ladin

Glossopteris: Prä-Wuch – Post-Ladin
 Hausmannia: Anis + Ladin
 Hymenophyllites: nur Olenekian
 Lepidopteris: Changh – Post-Ladin
 Lesleya: bis Wuch.
 Linopteris: bis Changh.
 Macrotaeniopteris: nur Ladin
 Marattiopsis: Anis + Ladin
Neuropteridium: Prä-Wuch – Post-Ladin
 Neuropteris: nur Ladin
 Nilssonia: ab Wuch. – Post-Ladin
 Noeggerathiopsis: bis Olenekian (+)
 Odontopteris: bis Ladin
 Osmunda: nur Ladin
 Osmundopsis: ab Changh. – Post-Ladin
 Otozamites: Olenekian – Ladin
 Pachypteris: Induan – Ladin
 Palaeosmunda: Wuch + Changh.
 Palaeovittaria: Prä-Wuch – Olenekian
Pecopteris: Prä-Wuch – Post-Ladin
 Peltaspermopsis: nur Wuch
 Peltaspermum: Wuch – Post-Ladin
 Phlebopteris: nur Ladin
 Plagiozamites: Wuch + Changh.
 Protoblechnum: nur Olenekian
 Psaronius: bis Anis
 Pseudoctenis: Anis – Post-Ladin
 Pterophyllum: Wuch – Post-Ladin
 Pterozamites: Olenekian – Post-Ladin
 Ptilophyllum: nur Ladin
 Ptilozamites: Olenekian – Ladin
Rhacophyllum: Prä-Wuch – Post-Ladin
 Rhizopteris: Changh + Wuch.
 Sagenopsis: Anis + Ladin
 Scoleopteris: Wuch – Ladin
Sphenopteris: Prä-Wuch – Post-Ladin
 Sturianthus: nur Ladin
Taeniopteris: Prä-Wuch – Post-Ladin
 Thaumatopteris: nur Ladin
 Thinnfeldia: Olenekian – Ladin
 Tingia: bis Ladin (ad Noeggerathiales)
 Todites: Wuch – Post-Ladin
 Trigonocarpus: nur Wuch.
 Umkomasia: Olenekian – Post-Ladin
 Vittaephyllum: Olenekian – Ladin (Peltaspermales)
 Weltrichia: Olenekian – Anis
 Williamsonia: Olenekian – Post-Ladin
 Willsiostrobos: Changh – Post-Ladin
 Zamiopteris: Wuch – Olenekian
 Zamites: Olenekian – Post-Ladin

(Die zugrunde liegende Arbeit hat keine taxonomische Revision der in der Literatur beschriebenen Fossilien/Fossilisten vorgenommen. Daher ist es fraglich, ob manche Gattungen bei einer Revision Bestand haben würden, z.B. *Abies* bereits im Ladin. Manche Taxa sind auch als Formtaxa zu verstehen. Letztendlich kam es in dieser Arbeit auch nicht darauf an, ob das konkrete Taxon möglicherweise revisionsbedürftig wäre; es ging um die quantitative Erfassung der Diversität und dabei spielt es dann keine Rolle, ob eine tannenähnliche Konifere nun „Abies“ heißt oder womöglich bei einer Revision einen anderen Gattungsnamen erhalten würde. Insofern sind diese Daten zurückhaltend zu betrachten, was die taxonomische Reichweite mancher Gattungen betrifft.

Weiterhin haben manche Taxa Nachweise (weit) vor dem Wuchiapingian oder (deutlich) nach dem Ladin, werden aber dennoch nicht als solche ausgewiesen, z.B. *Neuropteris*. Es erschließt sich nicht, warum mit Prä-Wuchiapingian- und Post-Ladin-Taxa so unterschiedlich umgegangen wird; in einigen Fällen, z.B. für *Ginkgo*, wurden daher oben Modifikationen vorgenommen).

(Nat. Comm. 10: 384).

LYCOPSIDA: baumförmige Bärlappe sterben aus, naA *lepidodendron-type* Fossilien noch im Carn Virginias. Erster Nachweis von *Pleuromeia* (2 m), die "typische" Pflanze des Buntsandsteins, salztolerant (Halophyt), nach älteren Vorstellungen in der Entwicklungslinie von *Sigillaria* über *Pleuromeia* und *Nothorstiana* (Neokom) sowie *Stylites andicola* (rez. Reliktform) zu den rez. *Isoetes* stehend (in modernen Kladogrammen der Bärlappe gilt die Linie zu *Isoetes* als eine basale, isolierte Linie innerhalb der rhizomorphen Lycopsiden).

EQUISETOPHYTA: Aussterben der baumförmigen Formen sowie der Sphenophyllen (jetzt auch in Gondwana, in Europa schon im U-Perm erloschen); *Schizoneura* (1,5 – 2 m) wandert dagegen in der U-Trias in Mittelasien und in der M-Trias auch in Europa ein. Hohe *Equisetites* (ab O-Karbon) als wahrsch. Vorläufer des rez. *Equisetum*.

FARNE: einige an Trockenheit angepasste Formen (*Neuropteridium*; *Anomopteris* mit 2 m langen und 0,3 m breiten Wedeln). Ab M-Trias (Anis) Marattiales in Norditalien (*Marattiopsis*, *Marantoidea*).

CYCADALES: noch relativ unbedeutend; *Otozamites* wird als Cycadee i.e.S. gedeutet.

KONIFEREN: neben den bisherigen **Voltziales** treten im Laufe der Trias (!) neue Gruppen (**Araucarien-, Zypressen-, Sumpfzypressengewächse**) auf; die Angaben über das Erstauftreten der einzelnen Familien variieren aber bis in den Lias hinein. *Yuccites vogesiacus* und *Albertia* erinnern jedenfalls an die rez. Araucariaceae *Agathis* aus Australien. Außerdem erscheint die Nadelholzfam. „**Protopinaceae**“ (?Zechstein, U-Trias bis Malm) als Vorfahren der Kiefern und Fichten (s. O-Perm; bei TAYLOR nicht mehr erwähnt). Nach TAYLOR et al. waren im Laufe der Trias schon alle modernen Familien der Koniferen (mit Ausnahme der Cephalotaxaceae – ab M-Jura) vertreten; Cheirolepidiaceae ab Keuper (bis Maastricht), Pinaceae mindestens ab O-Trias, Cupressaceae mit *Parasciadopitys* ab M-Trias, Podocarpaceae ab oberstem Perm, Taxaceae ab Rhät.

Araucariaceae könnten dagegen evtl. schon aufs Paläozoikum zurückgehen (nicht zweifelsfrei zuordnungsfähige Blatt- und Holzfossilien).

Aethophyllum stipulare als krautige Konifere in der U-Trias; ältestes bekanntes krautiges Nadelgehölz. Der bis 2 m hohe Stamm besteht überwiegend aus Markparenchym (nur Wurzel mit Sekundärholz). Einzige nicht-holzige Art der Nacktsamer. Eigene Familie (Aethophyllaceae) im Übergangsfeld zwischen Voltziaceen und modernen Koniferen.

tier-tier utri

BRYOZOA: die Erholung der Bryozoen nach der PTG verzögerte sich bis zur M-Trias. Bryozoenfaunen der U-Trias waren verarmt und geographisch begrenzt (dominiert von Trepostomida). Ab der M-Trias nahm die Diversität zu, Maximum im Carn. Danach hohe Extinktionsraten während der O-Trias; so erloschen mit Ausnahme der Cyclostomida alle Ordnungen der Stenolaemata bis zum Ende der Trias (J. Pal. 82, 362).

BRACHIOPODA: *Lingula* findet sich in einer kurzen Phase der untersten Trias (Griesbachian) sehr häufig. Als opportunistischer Generalist verhält sie sich als „Katastrophentaxon“, das sich – ebenso wie marine Stromatolithen – im durch die Massenextinktion leergefegten Öko-Space ausbreitete, bis es später durch das Wiederauftreten von Spezialisten in Randbereiche zurückgedrängt wird. *Lingula* verträgt auch dysoxische Lebensräume und findet sich im Griesbachian in unterschiedlichen Fazies (Palaios 16, 95).

moll-moll utri

MOLLUSCEN:

Schnecken: In der U-Trias dominieren kleine Schnecken (99 % < 1 cm). Kleinschnecken verhielten sich global als Opportunisten während der Wiederbesiedlung der offenen Schelfbereiche nach der PTG. Sie verbreiteten sich in frei gewordene Nischen. Neben den kleinen erwachsenen Schnecken finden sich auch zahlreiche juvenile Exemplare. Dies ist typisch für opportunistische Gruppen in physiologisch und/oder chemisch ungünstigen Lebensräumen. Die Kleinschneckenfauna der U-Trias belegt somit langanhaltenden Umweltstress nach der PTG – die gesamte U-Trias anhaltend (Palaios 19, 259). Aus Utah wurden allerdings bereits 1 MA nach der PTG große Schnecken (bis 7 cm) berichtet, die darauf deuten, dass der Lilliput-Effekt womöglich überschätzt wurde – zeitlich parallel zu einer explosiven Radiation der Ammonoidea zur gleichen Zeit.

Bei den **Schnecken** erscheinen im Laufe der Trias (nach Sepk.) folgende rezente Gattungen:

Anis: *Homalopoma*

Ladin: *Neritopsis*, *Emarginula*, *Tenagodus*, *Siliquarina*, *Ebala*

Nor: *Acmaea*,

(nach älteren Angaben ab der Trias auch „*Pleurotomaria*“, *Turbo*),

bei den **Muscheln** erscheint in der untersten Trias (Induan) die O Unionoida; im Laufe der Trias treten folgende rezente Gattungen auf (nach Sepk.):

unt. Induan: *Nuculana*, *Pteria*

unt. Anis: *Lima*

Anis: *Chlamys*, *Plicatula*, *Limatula* (M-Trias), *Panopea* (M-Trias)

Ladin: *Cuspidaria*

Carn: *Pholadomya*, *Isognomon*, *Propeamussium*

Nor: *Lopha*, *Barbatia*,

nach anderen (älteren) Angaben außerdem: *Arca* und *Astarte* (jeweils ?Perm, Trias); *Cucullaea*, *Chlamys*, *Cardium*, *Limopsis*, *Protocardia*, *Trigonia* (bis Kreide weltweit verbreitet, heute nur noch wenige Reliktarten in australischen Meeren), Fam. Ostreidae (sicher ab unterer germanischer Muschelkalk), Fam. Tellinidae, Fam. Panopidae (jeweils ab Trias), *Mytilus*, *Placunopsis* und Fam. Tancrediidae (jeweils ab U-Trias).

Nach Sci. 325, 736 in der U-Trias nur **Pectinidae** (250 MA) neu erschienen.

Nach der PTG übernahmen die Muscheln sehr rasch die durch das Aussterben vieler rhynchonelliformer Brachiopoden frei gewordenen Nischen. Schon in der alleruntersten Trias dominierten die Muscheln in benthischen marinen Ökosystemen, wobei dieser „Sieg“ über die Brachiopoden von drei Muschelgattungen getragen wurde, ohne dass diese Taxa besondere morphologische Innovationen aufwiesen, so dass eher das Aussterben rhynchonelliformer Brachiopoden und die damit verbundenen Vakanzen in den entsprechenden Nischen (anstelle besonderer evolutionärer Errungenschaften der Muscheln) für die nach der PTG einsetzende und bis heute anhaltende Dominanz der Muscheln (und Gastropoden) über die Brachiopoden verantwortlich sind. Dabei dürfte den Muscheln geholfen haben, dass sie stressresistenter als Brachiopoden waren (Paleobiol. 33, 397).

Cephalopoden: In der UKL Nautiloidea überlebten die O Nautilida (ab Gedinne) und die Orthocerida (Tremadoc bis ob. Apt) die PTG. Die Orthocerida sind noch mit 4 Gatt. in der Trias vertreten (Sepk.): *Michelinoceras*: ob. Arenig bis Nor; *Paratrematoceras*: Olenekian bis Anis; *Pseudotemperoceras*: nur Olenekian; *Trematoceras*: Olenekian bis O-Trias. Galten die Orthocerida bisher als in der O-Trias ausgestorben, wurde im Jahr 1994 mit *Zhuralevia* ein Relikttaxon aus dem ob. Apt des Kaukasus beschrieben (DOGUZHAJEVA LA, Palaeontology 37: 889).

Ammonoidea: nachdem am Ende des Perm die Ammonoidea bis auf 2 - 3 Arten ausgestorben waren, von denen offenbar eine einzige zur Stammutter aller späteren Ammonoidea wurde, erscheint nun die neue O **Phylloceratida** (unt. Olenekian bis ob. Maastricht) als Stammgruppe aller posttriassischen Ammonoidea; Abstammung von Meekoceratoidae innerhalb der Ceratitida.

Nach neuesten Erkenntnissen diversifizierte die Ammonoidea sehr rasch nach der PTG und erreichten schon nach ca. 1 MA jene Diversität, die sie vor der PTG gehabt hatten (Sci. 325, 1118), und 2 MA nach der PTG waren sie mit mehr als 100 Arten vertreten – d.h. mit einer größeren Artenfülle als im Perm. Sie konnten sich unter extremen Bedingungen schnell und erfolgreich erholen und wurden zu Gewinnern der PT-Extinktion.

Die PTG überlebten 1. die Medliocottiaceae (aus der O Prolecanitina) und 2. die Otocerataceae (ebenfalls Prolecanitina) nur sehr kurz bis ins untere Skythium; lediglich die (3.) Xenodiscaceae (O Prolecanitina, Abstammung von den im M-Perm erloschenen Prolecanitaceae, gelegentlich – so auch von Sepk. - zu den Ceratitina gestellt) überleben bis zum Ende des Skythiums und werden zur Stammgruppe der Noritaceae (U- und M-Trias; aus ihr gehen die Arcestaceae, Pinacocerataceae, Danubitaceae, Nathorstiaceae, Trachycerataceae, Clydonitaceae, Ceratitaceae und evtl. die Tropiaceae hervor), der Megaphyllitaceae (U-Trias bis TJG), Lobitaceae (M-Trias)

und Phylloceratina (U-Trias bis KTG). Die Sagecerataceae (U-, M-Trias) gehen allerdings möglicherweise auf die Otocerataceae (O-Perm, U-Skyth) zurück.

Insgesamt sind die Ammonoidea in der Trias repräsentiert durch die Ceratitida (M-Perm bis Rhät) und Phylloceratida (unt. Olenekian bis ob. Maastricht) sowie Relikte der Anarcestida (*Dillerites* als einzige mesozoische Gattung der Anarcestida; nur ob. Carn) und Prolecanitida (*Episageceras*: unt. Tatar bis ob. Induan; *Latisageceras*: mittl. U-Trias; *Protosageceras*: unt. Induan) (nach Sepk.).

arth-arth utri

ARTHROPODA:

Chelicerata: *Psammolimulus gottingensis* aus Bremke/GÖ (Mittl. U-Trias) dem rez. *Limulus* bereits sehr ähnlich; älteste Massenüberlieferung von Limuliden. Bei den Araneae erscheinen im Laufe der Trias die Opisthohelae mit den beiden Infraordnungen Mygalomorphae und Araneomorphae.

Crustacea/Malacostraca: nachdem von der O **Decapoda** (OO Eucarida) aus dem Paläozoikum nur drei Gattungen (ab ob. Famenne) bekannt sind, erfolgt ab der unteren Trias der Aufstieg dieser Ordnung; rezente Gattungen ab Dogger (s. dort). Seit der frühen Trias verfügten erste Decapoda über verschiedene Adaptationen, die sie in die Lage versetzten, hartschalige Mollusken zu jagen und knacken – und bis zur U-Kreide hatte sich diese Fähigkeit konvergent in verschiedenen Decapodenlinien durchgesetzt (Palaios 25, 167).

Bei den im ob. Perm erschienenen Asseln (O Isopoda) erscheint (nach Sepk.) die rez. Gattung *Palaega* (ab Olenekian, d.h. obere U-Trias).

Insekten: erste **Fangheuschrecken/Gottesanbeterinnen (UO Mantodea)**; ganz sicher aber erst seit Oligozän belegt. Stammgruppen-Mantodea aber bereits im U-Perm (J. Paleont. 84, 746). Außerdem erste **Gespent-/Stabheuschrecken (O Phasmatodea)** ab U-Trias (naA ganz sicher erst ab burmesischem Bernstein belegt: *Elasmophasma*, 99 MA), ebenso erste **Hautflügler (Hymenoptera)** (s. BRAUCKMANN 2007; s. O-Karbon).

echi-echi utri

ECHINODERMATA: bei den **Crinoidea** erscheint die einzige heute noch vertretene UKL **Articulata** sowie die zugehörige rez. Fam. Isocrinidae (U-Trias bis rez., O Isocrinida); die beiden anderen rez. Ordnungen der Articulata erscheinen im Lias.

Drei UO der Articulata treten noch in der (U-)Trias auf:

UO Isocrinida (bis rez.) mit Fam. Isocrinidae (*Isocrinus*: ab U-Trias, naA ab Ladin;

Balanocrinus: U-Trias bis Miozän) und Fam. Pentacrinidae (U-Trias bis Malm) mit *Pentacrinus* (U-Trias bis Malm)

UO Millericrinida (Trias bis Kreide, in der Kreide *Dadocrinus*)

UO Roveacrinida (Trias bis M-Miozän/14 MA, im Malm *Saccocoma*)

Nach dem Sepkowski-Datensatz erschienen ab der Trias folgende Seelilienordnungen:

Isocrinida: Olenekian (ob. U-Trias) bis rezent (*Isocrinus* ab Ladin, *Chladocrinus* ab Carn, *Cenocrinus* ab Pliensbachian, *Neocrinus* ab Neokom).

Millericrinida (+): Olenekian (ob. U-Trias) bis Alb

Encrinida (+): Anis (unt. M-Trias) bis unt. Apt

Roveacrinida (+): Anis (unt. M-Trias) bis mittl. Miozän (14 MA) (Natwiss. 98, 903).

Comatulida: ab Nor (*Paracomatula*); rez. Gattungen ab Eozän (frei beweglich: *Antedon*, *Comatula*) (wahrsch. Comatulida aber schon im Ladin: J. Pal. 82, 634)

Cyrtocrinida: ab Sinemur; rez. Gattung *Gymnocrinus* ab Oxfordium, *Cyathidium* ab Tithon (sessil)
Bourgueticrinida: Turon bis rezent (*Monachocrinus* ab ob. Santon, weitere rez. Gattungen ab Maastricht; sessil)
Uintacrinida (+; nur 2 Gatt.): nur ob. Santon
Außerdem von Hettang bis Oxfordium *Pentacrinites* als Nachzügler der paläozoischen Sagenocrinida (Ashgill bis oberstes Perm)?

Heute rez. ca. 600 Seelilienarten. Larven freischwimmender Formen sessil. Sekundär stiellose Crinoiden werden erstmals in der O-Trias nachweisbar. Unter den rezenten Crinoiden machen die Haarsterne (Comatulida), die sich mit Armen und Cirren frei fortbewegen, 85 % aller Arten aus; die sessilen Formen wurden von den Haarsternen in die Tiefsee abgedrängt. Comatulida rezent 530 Arten, 143 Gattungen, 18 Familien; einzige rezente Crinoiden in den oberen Meeresschichten; gestielte Crinoiden nur noch > 100 m Wassertiefe. Die Diversifikation der Comatulida erfolgte wohl erst im Tertiär; aus der Kreide sind nur 18 Gatt. aus 9 Familien bekannt (J. Pal. 81, 397).

Sessile Crinoiden sind heute nur noch durch maximal 25 artenarme Gattungen vertreten; sie unterscheiden sich nur wenig von ihren mesozoischen Verwandten und werden bis maximal 1,5 m lang, treten aber stellenweise häufig und bestandsbildend auf. Die mesozoischen Formen waren allerdings Flachwasserbewohner. Die fossile Gattung *Isocrinus* ist heute noch mit einer einzigen Art (*Isocrinus* syn. „*Pentacrinus*“ *blakei*) in Tiefen von 200 – 700 m in der Karibik vertreten. Das Vorkommen der gestielten Taxa heutzutage in der Tiefsee ist als Rückzugsgebiet gegenüber den erfolgreicheren freilebenden Haarsternen anzusehen.

Neue Beobachtungen und auch Laborexperimente ergaben, dass sich heutzutage cidaroider Seeigel von gestielten Seelilien ernähren und dabei zu typischen Bissmarken führen. Entsprechende Bissmarken an triassischen Seelilien aus Polen legen nun nahe, dass dieses Verhalten schon seit der Trias etabliert war. Nachdem sie an der PTG fast ausgestorben waren, durchliefen die Crinoiden in der M- und O-Trias eine starke Radiation, die besonders bewegliche Taxa (im Unterschied zu den überwiegend sessilen des Paläozoikums) hervorbrachte. Das Erscheinen und der evolutionäre Erfolg der beweglichen Seelilien hängen offenbar damit zusammen, dass die postpaläozoischen Seeigel einen kräftigeren, aktiveren Beißapparat entwickelt hatten und damit Crinoiden angreifen konnten. Die (von Beutegreifern initiierte) **Mesozoische Marine Revolution** begann deshalb bei den Echinodermen früher als in anderen Gruppen, möglicherweise schon kurz nach der PTG (PNAS 107, 5893).

Im Verlauf des Mesozoikums nahm die Häufigkeit von Bissmarken von Seeigeln an Seelilienstielgliedern zu – und zwar parallel zur Zunahme der Diversität der Seeigel. Parallel dazu stieg der Anteil mobiler Crinoiden an; eine Strategie, den Seeigeln zu entkommen. **Die Evolution der Diversität und Ökologie der Seelilien wurde während des Mesozoikums offenbar entscheidend von der Gefährdung durch Seeigel geprägt – mit Auswirkungen bis heute.** So erklärt sich auch die moderne Verteilung der Seelilien: mobile Crinoiden dominieren; die wenigen sessilen Formen sind auf Tiefwasser-Refugien beschränkt (PNAS 109, 7004).

Der evolutionäre Erfolg der modernen Comatulida wird auf die erhöhte Beweglichkeit (effektives Kriechen, sogar Schwimmen) nach Verlust des Crinoidenstiels zurückgeführt, wodurch sie auch Beutegreifern eher entgegen können. Allerdings wurde beobachtet, dass eine rezente (gestielte!) Isocrinidenart ebenfalls recht schnell mit ihren Armen kriechen kann, vielleicht um vor Beutegreifern zu flüchten. Die diesem Kriechen zugrunde liegenden Bewegungsmechanismen ähneln jenen der schwimmenden Comatuliden. Nach biomechanischen Modellen verhindert der Stiel (aufgrund seines Gewichtes) allerdings, dass eine gestielte Crinoide schwimmen könnte. Erst der Verlust des Stiels ermöglichte den Crinoiden das Schwimmen (als effektivere Fluchtmethode vor benthischen Prädatoren im

Vergleich zum Kriechen). Das Schwimmen der Comatuliden entwickelte sich offenbar aus schnellem Kriechen gestielter Crinoiden im Zusammenhang mit dem Verlust des Stiels (Palaios 25, 588).

Seesterne: aus der Gesamt-Trias sind nur vier Gattungen von Seesternen bekannt. Sie gehören – wie alle mesozoischen Seesterne – zur Kronengruppe der Asteroidea, während alle bekannten paläozoischen Seesterne Stammgruppentaxa sind (also außerhalb der Kronengruppe stehen), wobei es im Karbon und Perm aber Formen gibt, die sich morphologisch der Kronengruppe annähern (J. Palaeont. 78, 359). Schlangensterne waren dagegen schon in der U-Trias (vor allem im Olenekian, aber auch schon beginnend im Induan) in sauerstoffreichen Flachmeerbereichen durchaus häufig, stellenweise dominierendes Taxon im marinen Benthos (Palaios 20, 213).

Seeigel: Studien im unteren Abschnitt der U-Trias Kaliforniens zeigten, dass Seeigel nur in der Nähe der intertidalen Zone vorkamen. Offenbar hatten Seeigel nur in dieser Meereszone die PTG überleben können, blieben sie dort doch von den Stressoren im Schelfbereich (wie Flachwasser-Anoxie und Euxinie) verschont. Diese küstennah lebenden Seeigel wurden so zu Vorfahren aller späteren Seeigel. Die Seeigel, die später Schelf oder Tiefsee besiedelten, lassen sich tatsächlich allesamt auf die küstennah Überlebenden der unteren Trias zurückführen (Palaios 23, 514).

fisc-fisc utri

Fische als erste Top-Prädatoren nach der PTG:

Die marinen Nahrungsketten erholten sich nach der PTG schneller als bisher angenommen, wie der Fund eines 1,8 m langen großmäuligen Fisches (*Birgeria americana*) mit langen Kiefern und spitzen, bis 2 cm langen Zähnen aus Nevada zeigte, der bereits 1 MA nach der PTG (Smithian) lebte (Familie Birgeriidae, ad Chondrostei; Birgeriidae: Untertrias bis Lias; Birgeriidae gelten als Schwestergruppe der Acipenseriformes). *Birgeria* jagte ähnlich einem Weißen Hai. Bei dem Neufund handelt es sich um das älteste Exemplar einer großwüchsigen *Birgeria*-Art. Der Fund zeigt auch, dass es entgegen früherer Annahmen zu jener Zeit nicht in den äquatornahen Meeren zu heiß war, denn die Meerestemperatur kann maximal 36 Grad betragen haben (oberhalb 36 Grad können sich die Eier moderner Knochenfische nicht mehr entwickeln). (J Paleont. Doi: 10.1017/jpa.2017.36).

CHONDRICHTHYES:

Die basalen Euselachii-Gruppen Xenacanthiiformes und Ctenacanthiiformes überleben bis weit in die Trias (jeweils: U-Karbon bis O-Trias) hinein, die Hybodontiformes* (Außengruppe der Neoselachii; ebenfalls ab U-Karbon) bis zum U-Miozän. Alle vier Gruppen zusammen stellen offenbar ein Monophylum dar (naA werden Hybodontoida in die Ctenacanthida integriert; s.u).

„Höhere“ Euselachii sind durch (1) Hybodontoida* vertreten (**Hybodus:** U-Trias bis Wealden; nach Sepk.-Daten: Anis bis Maastricht; *Acrodus:* ?Perm, unterste U-Trias bis unteres Campan); (2) außerdem erscheinen in der U-Trias die ersten sicheren **Neoselachier**** (nach neueren Angaben Neoselachii: Galeomorphii: Synechodontiformes bereits im O-Perm: Natwiss. 95, 443 anno 2008). Dagegen ist es unklar, ob es schon zuvor im Paläozoikum Taxa mit Neoselachier-Affinitäten gab (vgl. *Mcmurdodus*, U- bis M-Devon). Einige paläozoische Taxa haben zwar Zähne, die denen der Neoselachier morphologisch ähneln; die Mikrostruktur der Zähne deutet aber auf Konvergenz. Nach BENTON entstanden die Neoselachii im „späten Paläozoikum“, was zu dem Nachweis der Synechodontiformes ab O-Perm (bis Paläozän oder Eozän) passt.

* Hybodontiformes: evtl. schon im Devon entstanden, Hauptradiation in der Trias; dominierende Haie des europäischen und nordamerikanischen Jura, überlebten neben den Neoselachiern bis zum U-Miozän (*Miosynechodus*). Schwanz heterozerk mit aufwärts gebogener Wirbelsäule. Typische Taxa waren wohl eher langsame Schwimmer, die bei Bedarf beschleunigen konnten. Sehr variable Zahnformen von hoch/spitz bis niedrig, was für ein breites Beutespektrum spricht. Darunter cladodonte Zähne mit 3 bis > 5 Hauptspitzen pro Zahn. Überwiegend marin, einige Arten im Süßwasser (BENTON).

** Neoselachii: rezent 42 Familien; starke Radiation in Jura und Kreide. Fossilgeschichte schwer auflösbar, da meistens nur Zähne gefunden werden. Abgeleitete Merkmale der Neoselachii: kalzifizierte Wirbelcentra; viele abgeleitete Merkmale hängen mit einem anpassungsfähigeren Ernährungssystem sowie der Fähigkeit des schnelleren Schwimmens (im Vergleich mit früheren Haigruppen) zusammen: Kiefer können sich weiter öffnen (beweglicher; Palatoquadratum und Hyomandibulare stark kinetisch); Schnauze überragt meistens den Unterkiefer; Mundspalte öffnet sich unterhalb des Kopfes. Gesägte Zähne zum Herausreißen von Fleisch aus großen Beutetieren (mit den cladodonten Zähnen der Hybodontiden konnte zwar Beute gefangen und festgehalten werden; zum Heraustrennen von Fleischstücken waren sie aber nicht geeignet). Neoselachier zeigen auch Verbesserungen der Sinnesleistungen: Gehirn größer (größer als Amphibien oder Reptilien gleicher Körpermasse), Geruchssinn gegenüber frühen Haien verbessert (gemessen an der Größe der Nasenkapseln). Schwimmtechnik deutlich verbessert. Chorda dorsalis umschlossen und verstärkt durch kalzifizierte Knochenwirbel (primitive Haie hatten nur eine einfache Chordascheide). Die Verstärkung der Wirbelsäule ist erforderlich, um den starken Druckkräften beim schnellen Schwimmen zu widerstehen. Starke Muskelaktionen durch verstärkte Gliedmaßengürtel. Basalelemente (Radialia) in den paarigen Flossen zurückgebildet; Flosse wird von biegsamen knorpligen Stäben (*Ceratotrichia*, *Actinotrichia*) gebildet (BENTON).

Dabei gibt es keine Hinweise, dass die modernen Haigruppen (Neoselachii) die älteren Gruppen (von denen die *Xenacanthiformes* und *Ctenacanthiformes* in der O-Trias ausstarben) durch Konkurrenz zum Aussterben brachten. Bemerkenswert ist, dass die Radiation der Neoselachii parallel zur Radiation anderer Meeresräuber (*Ichthyosaurier*, *Plesiosaurier*) erfolgte, mit denen sie um Beute konkurrierten. Daher wird vermutet, dass die Radiation der Neoselachii eine opportunistische Antwort auf die Radiation der *Actinopterygii* war (wie *Semionotiden* und andere basale *Neopterygia* in der O-Trias und *Teleostier* ab Lias); diese Fische lebten in großen Schwärmen und konnten schnell schwimmen. Neoselachii konnten ebenfalls schnell und wendig schwimmen; außerdem verfügten sie über ein verfeinertes Sinnessystem. Alle frühen Neoselachii jagten in Küstennähe. Die rasche Jagd außerhalb der Küstengewässer entstand erst in der M-Kreide, ggf. als Reaktion auf die Größenzunahme von *Teleostiern* und *Kalmaren*. *Ichthyosauria* und *Plesiosauria* waren wohl schnell genug, um mit den Haien zu konkurrieren, nicht aber die *Mosasauria* (BENTON).

Einer der frühesten echten Neoselachier ist *Mucrovenator* (neben „*Hybodus*“ *minor*) aus der Trias, der bereits posttriassischen *Synechodontiformes* ähnelt und evtl. zu ihnen zu stellen ist. Die *Synechodontiformes* selbst erschienen bereits im O-Perm (bis Eozän: *Natwiss.* 95, 443), und auch die Zahnmorphologie von triassischen Taxa wie *Grozonodon* (Nor/Rhät) und *Pseudocetorhinus* ähnelt *Synechodontiformen*. Alle präjurassischen Neoselachier sind nur durch Zähne bekannt; die phylogenetischen Zusammenhänge erschließen sich daher nur aus der Enameloid-Mikrostruktur der Zähne. Demnach sind die Neoselachier der Trias alle eng miteinander verwandt (nur *Reifia* aus dem unt. Nor steht außerhalb und belegt damit, dass im Rahmen der Kladogenese der Neoselachier in der U-Trias bereits mindestens eine weitere Ordnung neben den *Synechodontiformes* entstanden ist).

Die *Synechodontiformes* (O-Perm bis Eozän) sind paraphyletisch; zu ihnen gehören auch die *Palaeospinaciden* (Skyth bis Paläozän). Die Neoselachier blieben aber bis zum frühen Jura unbedeutend, dann setzte im ob. Lias eine erhebliche Diversifikation ein, die meisten der rezenten Linien waren schon in der M- bis O-Kreide vorhanden. Starke Zunahme der Diversität in Toarc,

Bathon und Alb. Die frühesten Neoselachier waren eher klein; moderat große Lamniformes finden sich im Apt.

Kladistische Erwägungen ergaben aber, dass die ältesten rezenten Gruppen der Neoselachier bereits auf eine Radiation in der Obertrias oder im untersten Lias zurückgehen.

Die Position der Batoidea (sicher nachweisbar ab ob. Lias, fraglich im Sinemur/Pliensbach) ist unklar; morphologische Studien sprachen bisher für eine Position hoch innerhalb der Squalea, molekulare Daten – im Einklang mit dem frühen Fossilnachweis – deuten aber darauf, dass es sich um die basalste rezente Linie der Neoselachier handelt, also als Abzweigung von den Stammneoselachiern vor der Dichotomie in Galea und Squalea, d.h. Origination in der oberen Trias oder im untersten Lias wohl aus der Gruppe der paraphyletischen triassischen Neoselachier.

Die Hexanchiformes (ab Sinemur) leiten sich wohl von den paraphyletischen Synechodontiformes ab; die Bezeichnung der Hexanchiformes ähnelt den Synechodontiformes (mit Übergangsformen: *Welcommia*, *Pseudonotidanus* als intermediäre Formen bezüglich der Bezeichnung). Unterschiede bestehen beim Wirbelbau: Synechodontiformes asterospondyl, Hexanchiformes cyclospondyl; aber: *Pseudonotidanus* hat asterospondyle Wirbel wie die Synechodontiformes, und einige mesozoische Hexanchiformes haben intermediäre Wirbel; die cyclospondylen Wirbel der (höheren) Hexanchiformes sind offenbar abgeleitet und sprechen damit nicht gegen die Abstammung der Hexanchiformes von den Synechodontiformes.

Die Hexanchiformes stehen nahe der Origination der Squalea; basale Familien sind – wohl paraphyletisch – die Hexanchidae s.l., Pseudonotidanidae, Chlamydoselachidae.

Die Größe der rezenten Haie reicht von 20 cm (*Squaliolus laticaudus*) bis zum Walhai (*Rhincodon typus*) mit max. 18 m Länge und 12 t Gewicht, gefolgt von *Cetorhinus maximus* (Riesenhai, bis 12 m); beide Taxa sind Planktonfresser.

Auftreten der rez. Haifamilien nach UNDERWOOD (nur mesozoische Familien; ausgestorbene Familien (+) blieben überwiegend unberücksichtigt, außer sehr frühe Familien):

Synechodontiformes (O-Perm bis Eozän lt. Natwiss. 95, 443, anno 2008):

(+) Palaeospinacidae: Skyth bis Paläozän (*Palaeospinax*: U-Trias bis unt. Toarc; Sepk.; *Synechodus* lt. Sepk. Apt bis Dan; *Paraorthacanthus*: Aalen bis Thanet; Sepk.)

(+) Orthacodontidae: Sinemur bis Paläozän

(+) Pseudonotidanidae (s. Natwiss. 95, 443) (Toarc bis Valangin, s.u.)

(+) Synechodontiformes inc. fam.: Nor bis Rhät

Sphenodus (Sinemur) wahrsch. eng verwandt mit *Synechodus*, wahrsch. von einem *Mucrovenator*-artigen Vorfahren, aber weit abgeleitet von frühen Hexanchiformes

SQUALEA:

Hexanchiformes: (Grauhaiartige: Kragenhaie, Kammzahnhaie, Grauhaie; überwiegend benthische Tiefseehaie, weltweit verbreitet; lebendgebärend. Eine einzelne Rückenflosse; 6-7 lange Kiemenspalten; alle anderen Haie haben zwei Rückenflossen und 5 Kiemenspalten).

(+) Pseudonotidanidae: Toarc bis Valangin (*Welcommia*: Toarc bis Valangin;

Pseudonotidanus: Toarc) (s.o.) (ad Synechodontiformes oder ad Hexanchiformes ?)

Hexanchidae s.l.: ab Sinemur (Grauhaie) (mehrere eng verwandte Familien)

Chlamydoselachidae: ? Cenoman, ab Campan (Kragen- oder Krausenhaie) (Details s. Lias)

(Tiefwasserbewohner, daher geringe fossile Überlieferung) (Cenoman: unbeschriebenes Exemplar)

(+) *Ostenoselachidae*: Sinemur (Ähnlichkeit mit *Chlamydoselachidae* und einigen triassischen *Synechodontiformes*) (*Ostenoselache*)

Protospinaciformes:

(+) Protospinacidae: Toarc bis Tithon, ? Cenoman (*Protospinax*: Toarc, unt. Tithon)

(Die Familien der Hexanchiformes und Protospinaciformes sind wohl paraphyletisch und stammen aus einer vermuteten Radiation früher Squalea in der obersten Trias oder im untersten Jura. *Chlamydoselachidae* und *Hexanchidae* stehen basal in den Squalea; die *Chlamydoselachidae* müssten in der Trias oder im untersten Lias entstanden sein. Möglicherweise ist *Protospinax* aber auch ein abgeleiteter Squalea).

Squatiniiformes: (Engelhaiartige)

Squatinae (Meerengel = Engelhaie): ab Kimmeridge (*Squatina* ab Kimm.); Angaben über Squatinae vor dem Kimmeridge beziehen sich wohl auf Orectolobiformes (die Squatinae müssten aber aus kladist. Gründen auch schon im Lias entstanden sein; sie haben sich seit dem Jura kaum verändert: abgeflachter Körper, an den Seiten hervorstehende breite Brustflossen; langer schlanker Schwanz)

Pristiophoriformes: (Sägehaiartige)

Pristiophoridae: ab Santon (sie müssten aber aus kladistischen Gründen ebenfalls schon im Lias entstanden sein) (Sägehaie)

Echinorhiniformes: (Alligatorhaiartige)

Echinorhinidae: ab Alb (*Echinorhinus* ab Alb) (Alligatorhaie)
(aus kladist. Gründen müssten sie ebenfalls wohl im Lias entstanden sein, aber als Tiefwasserbewohner nicht nachweisbar)

Squaliformes: fossil erst ab U-Kreide belegt; Entstehung nach kladistischen Daten fraglich im Lias; sie waren wohl zunächst auf boreale Gebiete beschränkt; wenn sie wirklich erst später entstanden, wären sie am weitesten abgeleitet, d.h. nach Squatiniiformes und Pristiophoriformes. Laut BENTON 3 Familien mit > 70 Arten. Überwiegend in tiefen kalten Gewässern. Stacheln vor den Rückenflossen wie bei frühen Haien.

Squalidae: ab Barreme (Dornhaie)

Centrophoridae: ab Turon

Dalatiiformes: ab Cenoman; mehrere Familien (unechte Dornhaie)

BATOIDEA/ Rajiformes (> 500 rez. Arten; auf Leben am Meeresgrund spezialisiert; abgeflachter Körper; breite flügelähnliche Brustflossen an den Seiten; peitschenförmiger Schwanz. Augen an Körperoberseite. Zähne meist abgeflacht und pflasterartig angeordnet zum Knacken harter Muschelschalen).

Fam. indet. im Pliensbach und Toarc, mehrere Taxa

(+) „Spathobatidae“: Toarc bis Apt oder Maastricht; diese Familie ist wohl paraphyletisch; von ihnen stammen wohl alle rez. Batoidea – evtl. mit Ausnahme der Torpedinoidea – ab. (Beispiel: *Belemobatis*: Toarc bis Apt)

Rhinobatidae s.l.: ab Tithon (Geigenrochen)

Rhynchobatidae: ? Santon, ab Maastricht (ebenfalls „Geigenrochen“)

(im Tithon Taxa mit kombin. Merkmalen von Rhinobatidae und Rhynchobatidae)

Rajidae: ab Cenoman (Echte Rochen)

Platyrrhinidae: ab Campan/Maastricht (Dornrückengitarrenrochen)

Dasyatidae: ab Hauterive (*Dasyatis* ab Hauterive) (Stachelrochen)
Gymnuridae: ab Cenoman (Schmetterlingsrochen)
Myliobatidae: ab Maastricht (Adlerrochen)
(+) einige auf die Oberkreide beschränkte Familien
(Pristidae und Torpedinoidea sind erst ab Tertiär nachweisbar, müssen aber aus
kladistischen Gründen schon in der Kreide existiert haben; P. = Sägefische; T. =
Zitterrochen)

GALEA (Galemorphi: rez. ca. 250 Arten; rezent in flachen tropischen und temperierten
Meeren)

inc. ord. :

Agalidae (*Agaleus*): unt. Sinemur bis Bathon

Heterodontiformes: (Hornhaiartige, syn. Stierkopfhaie, rez. 8 Arten)

Heterodontidae: ab Toarc (Doggenhaie)

Orectolobiformes: (Ammenhaiartige, syn. Teppichhaie, auch Walhai, rez. 30 Arten;
Walhai mit 17 m Länge größter rezenter Hai)

Parascylliidae: ? Toarc, ab Alb (ab Toarc, falls *Annea* zu dieser Familie gehört)
(Kragenteppichhaie)

Hemiscylliidae: ab Toarc (Bambus- oder Lippenhaie)

Ginglymostomidae: ab Alb (atlantische Ammenhaie)

? Orectolobidae: fraglich ab Bathon, fraglich ab Tithon (*Heterophorycnus*, *Phorycnus*),
sonst erst känozoisch (Ammenhaie)

Carcharhiniformes (Blauhaie, Glatthaie, Hammerhaie u.a., ca. 290 Arten)

Scyliorhinidae: ab Bathon (Bathon: *Palaeoscyllium*) (Katzenhaie)

Proscylliidae: ? Bathon (*Praeproscyllium*), sonst ab Neogen, evtl. ab O-Kreide
(Palaeont. 51, 509) (Falsche Katzenhaie)

Leptochariidae: ? Santon, ab Coniac/Campan (Palaeont. 51, 509) (Bärtige Hundshaie)

Triakidae: ? Hauterive, ab Turon (Glatt-, Marder-, Hundshaie)

Carcharhinidae: ? Santon (? *Loxodon*), ab Coniac/Campan (Palaeont. 51, 509) (Blauhaie;
nicht: Weißer Hai)

Lamniformes: (Heringshaiartige, syn. Makrelenhaiartige, incl. Weißer Hai*, rez. 15 Arten)

(+) Cretoxyrinidae: Valangin bis Eozän

Odontaspidae: ab Barreme (Sandhaie) (Barreme: ? *Carcharias*)

Mitsukurinidae: ab Apt (Koboldhaie)

(+) mehrere ausgestorbene Familien nur in der Oberkreide, von Apt bis Maastricht und von
Cenoman bis Pliozän

(da die Carcharhiniformes die Schwestergruppe der Lamniformes darstellen, müssen
letztere aber auch schon im Dogger existiert haben! Die Carcharhiniformes sind neben
Temperaturveränderungen für den Rückgang der Lamniformes besonders seit dem Eozän
verantwortlich. Ökologisch ähnliche Arten der Carcharhiniformes behinderten durch
Konkurrenz die Diversifikation mittelgroßer bis großer Lamniformes) (PNAS 116: 20584).

* *Carcharodon carcharias*, Fam. Lamnidae (Heringshaie), bis 8 m lang; nahe Vorläufer bereits im O-Miozän
des Südatlantiks (Geobios 45: 167).

(nach UNDERWOOD; Paleobiol., Spring 2006; ergänzt um Angaben aus BENTON)

OSTEICHTHYES:

Bei den **Fleischflossern** erreichen die Coelacanthiden im Laufe der Trias ihre höchste Diversität und Gattungszahl (sek. Maximum der Quastenflosser in der U-Trias nach Hauptmaximum in M-/O-Devon; im Keuper Drittmaximum); Quastenflosser sind nur noch durch Coelacanthiden vertreten (*Laugia*, U-Trias; *Coelacanthus*, Karbon bis U-Trias).

Lungenfische/Ceratodi: *Ceratodus* lt. MÜLLER U-Trias bis O-Kreide, rez. *Neoceratodus* (*Epiceratodus*) ist evtl. eine Untergattung; der austral. Lungenfisch *Epiceratodus* ab Kreide nachweisbar.

Strahlenflosser: Erstaufreten der **Teleostei**, wobei allerdings wegen des gleitenden Übergangs von den „Holostei“ die Angaben über die ersten Teleostier variieren. Die Amiiiformes (O Amioidea), die in der untersten Trias (naA ab ob. O-Perm) auftreten, werden als fortschrittliche „Holostei“, aber auch als Teleostei i.w.S. aufgefasst.

KUHN-SCHNEYDER nennt die Pholidophoriformes (M-Trias bis Kreide) als zentrale ursprüngliche Gruppe der Teleostier (während andere Autoren diese bei den „Holostei“ einordnen, s.u.). BENTON nennt Pachycormidae und Aspidorhynchidae aus Jura und Kreide als primitivste Teleostier.

Die explosive Ausbreitung der Teleostier erfolgte aber erst in der M-Kreide. MÜLLER nennt die UO Ospioidea als den Amioidea nahestehende Übergangsformen der U-Trias mit 7 Gatt., darunter *Paraseminotus*, *Ospia*, *Tungusichthys*; fraglich in der Trias, sicher ab Lias (bis U-Kreide) die UO Leptolepioidei.

Synapomorphien der Teleostier: bewegliches Praemaxillare; unpaare Zahnplatten, Uroneuralia = verlängerte Neuralbögen der Uralia vorhanden; Schwanzflosse symmetrisch = homozerk; Wirbelsäule nicht im oberen Schwanzflossenlappen; Veränderungen der Kiefermuskulatur

Kladogramm der Teleostier s. O-Gotlandium. Die Pholidophoriformes sind danach basale Teleostier, die Semionotiformes stehen außerhalb der Teleostier (TOLWP):

- Chondrostei (rezent: Störe, ggf. auch Flösselhechte, soweit bei den Chondrostei eingeordnet und nicht in eine separate UKL Brachiopterygii gestellt)
- Semionotiformes (führen zum rez. *Lepisosteus*) (ad „Holostei“)
- Amiiiformes (ad „Holostei“)
- ? Pycnodontiformes (Nor bis M-Eozän)
- ? Aspidorhynchiformes (mesozoisch)
- ? Pachycormiformes (mesozoisch) (Stamm-Teleostier)
- ab jetzt: TELEOSTI
 - Tselfatiformes (Kreide) + Pholidophoriformes (mesozoisch)
 - + Leptolepidiformes (mesozoisch) (nicht aufgelöst!)
 - Osteoglossomorpha (z.B. Knochenzüngler)
 - Elopomorpha (z.B. Aale)
 - Clupeomorpha (z.B. Heringe)
 - Ostariophysii (z.B. Karpfen, Piranhas, Zitteraale)

- ab jetzt: EUTELEOSTEI (rez. 17000 Arten, 375 Familien)
- Salmoniformes (Lachsartige) + Esociformes
- ab jetzt: NEOTELEOSTI (rez. ca. 15000 Arten)
 - (besonderer Muskel in der oberen Halsregion, der die pharyngealen Zahnplatten im Munddach kontrolliert; wichtig zur Bearbeitung der Beute)
 - Stenopterygii (z.B. Drachenfische)
 - Cyclosquamata
 - Scopelomorpha (Laternenfische)
 - Lampridiomorpha
 - ? Polymyxiomorpha
 - ab jetzt: ACANTHOMORPHA
 - (starke Flossenstacheln mit Abwehrfunktion, die durch Muskeln an der Flossenbasis bewegt werden können; Körper recht starr, Fortbewegung durch rasche Schläge der Schwanzflosse, dadurch werden hohe Schwimgeschwindigkeiten bis 70 km/h beim Thunfisch erreicht)
 - Paracanthopterygii (z.B. Anglerfische, Kabeljau, Schellfisch, Saugfisch)
 - + Acanthopterygii (z.B. Seepferdchen, Cichliden, Thunfische) (rez. 12000 Arten: Percomorpha + Atherinomorpha)

Moderne Gliederung rezenter Actinopterygii (nach Urania):

- Infraklasse Brachiopterygia: Flösselhechtartige (Cladistia)
 - O Polypteriformes
 - F Polypteridae
- Infraklasse Actinopterygia: Strahlenflosser i.e.S.
 - Gruppe Palaeopterygia: Altflosser (Chondrostei)
 - O Acipenseriformes: Störartige
 - F Acipenseridae: Störe
 - F Polyodontidae: Löffelstöre
 - Gruppe Neopterygia: Neuflosser
 - Untergruppe Rhomboganoidea
 - O Lepisosteiformes: Knochenhechtartige (Ginglymodi) (ad „Holostei“)
 - F Lepisosteidae
 - Untergruppe Teleostei i.w.S.
 - ÜO Cycloganoidea
 - O Amiiiformes (Kahlhechtartige) (ad „Holostei“)
 - F Amiidae (Kahlhechte oder Schlammfische)
 - ÜO Teleostei i.e.S.
 - alle weiteren Ordnungen, beginnend mit den Osteoglossiformes

Ordnungen der Teleostier nach Sepk.-Datei (nur marine Gattungen berücksichtigt):

- Osteoglossiformes (Knochenzüngler): ab Bathon (inc. sed.) (Knochenzüngler, Schmetterlingsfische, Messerfische)
- Clupeiformes (Heringsartige): ab Oxfordium (*Pachythrissops*: Oxford-Tithon; *Daitingichthys*: unt. Tithon); rezente Gattungen ab Eozän (Heringe, Süßwasserherige, Sardellen)
- Elopiformes (Tarpunartige): ab Oxfordium (*Antofastaichthys*, *Chongichthys*), rez. Gattungen (*Elops*) ab U-Eozän (Tarpune)

Gonorhynchiformes: ab Berrias, rez. Gattungen (*Chanos*) ab unt. Eozän (Milchfische)

Osmeriformes: ab Berrias, rez. Gattungen ab ob. Paläozän (Stinte)

Salmoniformes (Lachsartige): ab Neokom (*Casieroides*, *Chardonius*, *Pseudoleptolepis*), rez. Gatt. ab U-Miozän (Lachse) (Die Ordnung umfasst Stinte, Lachse und Forellen)

Anguilliformes (Aalartige): ab ob. Apt (*Brannerion*); rez. *Albula* ab Santon, rez. *Pterothrissus* ab Campan (Aale, Muränen, Sackmäuler, Großmäuler)

Alepisauriformes: ab Alb, rezente Gattungen ab Eozän (früher als Familie der Myctophiformes geführt)

Megalopiformes: ab ob. Alb, rezente Gattungen ab ob. Miozän (üblicherweise/früher mit den Elopiformes vereint, z.B. *Megalops* ab ob. Miozän)

Myctophiformes: ab unt. Cenoman, rezente Gattungen ab unt. Eozän (Laternenfische)

Aulopiformes: ab unt. Cenoman, rezente Gattungen ab Untereozän (früher als Familie der Myctophiformes geführt)

Polymixiiformes (Barbudos): ab unt. Cenoman (*Polymixia* ab ob. Eozän)

Stomiatiformes (Maulstachlerartige): ab unt. Cenoman (*Idrissa*, *Paravinciguerria*) (Borstentmäuler, Weichstrahlenfische)

Tetraodontiformes (Kugelfischartige): ab unt. Cenoman (*Plectocretacicus*), rez. Gattungen ab Thanet (O-Pal.) (Dreistachler, Drücker-, Kofferfische, Dreizähner, Kugel-, Igel-, Mondfische)

Zeiformes (Petersfischartige): ab Cenoman (*Microcapros*, *Palaeocyttus*), rez. Gattungen ab unt. Eozän

Beryciformes (Schleimkopffartige): ab Cenoman, rezente Gattungen ab Paläozän (Soldatenfische, Schleimköpfe, Tannenzapfenfische, Laternenträger)

Gadiformes (Dorschartige): ab Santon (*Rankinian*), rez. Gattungen ab O-Paläozän; nach neueren Angaben Gadiformes aber erst ab Paläozän (Natwiss. 95, 899). (Dorsche, Gebär-, Grenadierfische)

Gasterosteiformes (Stichlingsartige): ab Campan (*Gasterorhamphosus*), rez. Gattungen ab M-Eozän (Stichlinge, Pfeifen-, Schnepfenfische, Seenadeln)

Siluriformes (Welsartige): ab Campan (ältestes Taxon unbenannt), *Arius* ab unt. Maastricht (Echte Welse, Katzen-, Stachel-, Fiederbart-, Zitter-, Schmerlen-, Panzer-, Harnischwelse)

Ophidiiformes (Schlangenfischartige): ab Campan (inc. sed.), benannte Gattungen ab Dan; rez. Gatt. ab O-Paläozän (Nadelfische)

Perciformes (Barschartige): ab ob. Campan (*Sphenocephalus*), rez. Gattungen ab Dan (z.B. *Sarda* ab Dan) (Glas-, Zacken-, Echte Barsche, Tiger-, Sonnen-, Kardinalfische, Großaugen, Schiffshalter, Stachel-, Goldmakrelen, Goldköpfe, Schnapper, Dreischwanzbarsche, Umberfische, Meerbarben, Brassen, Flossenblätter, Schützen-, Fledermaus-, Argusfische, Borstenzähner, Nander-, Brandungs-, Korallen-, Buntbarsche, Pfeilhechte, Meeräschen, Federflosser, Lipp-, Papageien-, Drachen-, Kieferfische, Himmelsgucker, Eis-, Schleim-, Butterfische, Seewölfe, Sandaale, Schläfergrundeln, Grundeln, Schlammspringer*, Doktor-, Halfter-, Schwertfische, Makrelen, Labyrinthfische, Guramis, Hechtköpfe, Stachelaale) (syn. Percomorpha; lt. BENTON 2007 ab O-Kreide)

Beloniformes (Hornhechtartige): ab Maastricht, rez. Gattungen ab M-Eozän (Hornhechte)

Lampridiformes (Glanzfischartige): ab Dan, rezente Gattungen ab unt. Oligozän (Segelträger, Gotteslachse, Schopf-, Band-, Sensenfische, Fadenträger)

Batrachoidiformes (Froschfischartige): ab unteres Eozän (Froschfische)

Lophiiformes (Armflosserartige): ab unt. Eozän, rez. Gattungen ab unt. Eozän (Seeteufel, Fühlerfische, Tiefseeteufel)

Pleuronectiformes (Plattfischartige): ab unt. Eozän, rez. Gattungen ab unt. Eozän

(Schollen, Butte, Zungen)

Scorpaeniformes (Panzerwangenartige): ab unt. Eozän, rez. Gattungen ab unt. Eozän
(Drachenköpfe, Steinfische, Knurrhähne, Groppen, Scheibenbäuche, Lumpfische)

Atheriniformes (Ährenfischartige): ab mittl. Eozän (rez. *Atherina* ab M-Eozän)
(Halbschnäbler, Fliegende Fische, Zahnkarpfen, Ährenfische)
(Atherinomorpha; lt. BENTON ebenfalls ab Eozän)

Dactylopteriformes (Flutterfischartige): ab mittl. Eozän (rez. Gattungen ab unt. Miozän)
(Flutterfische = Flughähne)

* BENTON (2007) weist eine eigene Ordnung Esociformes (Hechte, Schlammpringer) ab der Oberkreide aus.

Evolution des Kieferapparates (BENTON 2007): Palaeonisciformes öffnen das Maul mit einem „breiten Grinsen“, ideal zum Schnappen großer Beutetiere. Bei den meisten Neopterygii werden die Kiefer bei der Mundöffnung nach vorn geschoben, die Mundöffnung ist eher rund (besonders ausgeprägt bei höheren Teleostiern, wobei das plötzliche Öffnen des Mauls einen starken Saugeffekt bedingt). Bei Neoteleostiern verliert schließlich das Maxillare seine Funktion als wichtigstes zahntragendes Element; diese Funktion geht auf das vergrößerte Praemaxillare über. Das Maxillare wirkt aber als Hebel, der das Praemaxillare bei der Mundöffnung nach vorn drückt.

Die Teleostier stellen mit ca. 25000 rezenten Arten die größte rezente Wirbeltiergruppe mit enormer Diversität in Morphologie und Adaptationen. Vergleiche in der Anzahl der „konservierten nichtcodierenden Elemente“ (CNEs) im Genom zwischen Mensch, einem Hai (*Callorhinchus*) und Teleostiern (Zebrafisch) ergaben, dass die Übereinstimmungen bei den CNEs zwischen Mensch und Hai wesentlich größer sind als zwischen Mensch und Zebrafisch, obwohl die Linie zu den Teleostiern erst vor 450 MA, die zu den Haien schon vor – in dieser Studie unterstellt – 530 MA (!; zitiert aus Nat. 392, 917 [1998]) divergierte. CNEs haben eine wichtige Rolle in der Regulation der Funktion der benachbart liegenden Gene. Dies bedeutet, dass die regulierenden Elemente des Genoms bei den Teleostiern schneller evolvierten, möglicherweise infolge einer Neuverteilung der regulatorischen Elemente zwischen duplizierten Genloci im Rahmen der Duplikation des gesamten Genoms, die sich in der Linie der Strahlenflosser ereignete (Sci. 314, 1892).

Schwimmbläse: bei der Schwimmbläse handelt es sich um eine modifizierte gasgefüllte „Lunge“ zur Feinregulierung des Auftriebs; um weiter in die Tiefe zu sinken, wird ein Teil des Gases aus der Schwimmbläse ins Blut absorbiert; die Schwimmbläse verkleinert sich. Um aufzusteigen, werden Gasmoleküle aus dem Blut in die Schwimmbläse entlassen, die sich auf diese Weise vergrößert. Alle Teleostier verfügen über eine Schwimmbläse (einige Bodenbewohner haben sie sekundär verloren). Bei einigen Teleostiern spielt die Schwimmbläse auch eine dominierende Funktion beim Hören, indem sie wie ein Trommelfell wirkt; bei einigen Arten reicht sie daher direkt bis ans Innenohr, während in anderen Arten das Innenohr durch eine Reihe kleiner Knochen (Webersche Knöchel) mit der Schwimmbläse verbunden ist. Die Schwimmbläse entwickelte sich aus einer primitiven Lunge; basale rezente Strahlenflosser wie Flösselhechte, Knochenhechte und Schlammfische nutzen die Schwimmbläse noch zum Atmen. Die Lunge der Landtiere ist also keine modifizierte Schwimmbläse; der Ausgangszustand war stattdessen eine primitive Lunge (mit Atemfunktion), die in der Linie zu den Landtieren ihre Funktion beibehielt und funktionell verbesserte, während die primitive Lunge in der Linie zu den Teleostiern zu einer Schwimmbläse umfunktioniert wurde mit primärer Funktion in der Feinregulation des Auftriebs und ggf. zum Hören (s. DAWKINS S. 278). Knorpelfische haben keine Schwimmbläse; viele Arten müssen daher ständig aktiv schwimmen, um ihre vertikale Position im Wasser zu halten; auch haben die Knorpelfische niemals auch nur ansatzweise versucht, an Land zu gehen. Harnstoff im Blut und die große, ölreiche Leber spielen außerdem eine Rolle bei der Regulation des Auftriebs (einige Knochenfische nutzen übrigens Öl statt Gas als Medium in der Schwimmbläse) (DAWKINS S. 293).

Chondrostei: die **Palaeoniscen** (U-Devon bis Wealden, nach Sepk. 1 Gattung im Campan) sind noch u.a. durch den 1 m langen hechtartigen Süßwasserfisch *Saurichthys* vertreten (der aber neuerdings in eine eigene Ordnung Saurichthyiformes, O-Perm bis Lias, gestellt wird).

Innerhalb der Chondrostei (Knorpelganoiden) erscheinen evtl. im Laufe der Trias (?Trias, U-Lias bis rez.; rez. 10 Gatt.) die **Störartigen**. Sepkowski nennt marine Acipenseriformes ab Tithon (*Peipiaosteus*), *Acipenser* ab Campan, *Huso* ab unt. Pliozän (Sepk.-Datei umfasst allerdings nur marine Taxa). Insgesamt sind die Chondrostei in der Trias noch stark vertreten, starker Rückgang im Jura; nach dem Lias unbedeutend. Peltopleuriformes (Ladin bis Sinemur), Perleidiformes (unterste Trias bis Rhät), Pholidopleuriformes (Ladin bis Carn), Ptycholepidiformes (Ladin bis Toarc).

Die **Holostei** (s.l. ab O-Perm), rez. durch *Lepisosteus* (Knochenhecht) und *Amia* (Kahlhecht) vertreten, nehmen in der Trias stark zu; Maximum im Malm und Unterkreide, z.B. O Semionotoidea (O-Perm bis U-Kreide, z.B. *Acentrophorus* O-Perm/U-Trias, *Semionotus* U-/O-Trias, *Lepidotus*, O-Trias bis U-Kreide, ?O-Kreide), O Pycnodontoidea (Nor bis M-Eozän, maximal in O-Kreide), O Amioidea (O-Perm[naA.: unterste Trias] bis rezent) und O Pholidophoroidea (M-Trias bis O-Kreide, maximal im Malm; *Pholidophorus*: M-Trias bis Malm; naA basale Teleostier).

Die Sepk.-Datei weist die Amiiiformes ab der untersten Trias (bis Turon) aus, d.h. nach dem Turon nicht mehr marin (*Amia* ist eine Süßwassergattung, daher nicht bei Sepk. gelistet); Semionotiformes (O-Perm bis rezent mit *Lepisosteus*: O-Kreide bis rezent), Pycnodontiformes (Nor bis ob. M-Eozän, Maximum in der O-Kreide).

Eine umfangreiche kladistische Analyse mit 90 Merkmalen aus 37 Taxa kam zu dem Ergebnis, dass sich die Ginglymodi in zwei große Gruppen aufteilen: die noch rezent vertretenen Lepisosteiformes und die ausgestorbenen Semionotiformes; *Pliodetes*, *Araripelepidotes*, *Lepidotes*, *Scheenstia*, *Isanichtys* erwiesen sich als Lepisosteiformes, die damit seit dem Lias nachweisbar sind (<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0039370>).

Position der Flösselhechte (*Polypterus*):

Gab es Auffassungen, dass es sich bei den Flösselhechten um eine sehr basale Linie der Strahlenflosser (unterhalb der „Palaeoniscen“) handelt, zeigten nähere Untersuchungen der Scanilepiformes aus der Trias, dass letztere die Schwestergruppe der Polypteriden sind. Dreidimensional erhaltene Schädel von *Fukangichthys* (M-Trias), die mittels Computer-Mikrotomographie untersucht wurden, erbrachten sehr detaillierte Kenntnisse zur Anatomie dieser bisher schlecht charakterisierten Gruppe. Daraus ergab sich dann, dass die paraphyletischen Palaeoniscen unterhalb der Polypteriden stehen und damit nicht zur Kronengruppe gehören:

- Palaeoniscen
 - Palaeoniscen
 - Palaeoniscen (paraphyletisch; Stammgruppen-Actinopterygii)
 - Ab jetzt: KRONEN-ACTINOPTERYGII
 - *Polypterus* + *Fukangichthys*
 - Chondrostei
 - Neopterygii

Polypteriden sind erst ab ca. 100 MA nachweisbar, die Scanilepiformes lebten in der Trias. Die Kronengruppe der Actinopterygii ist damit 20 – 40 MA jünger als bisher angenommen (als man sie unterhalb der Palaeoniscen einordnete). Die Kronengruppe der Strahlenflosser dürfte zwischen

spätem Givet und Vise erschienen sein. Die ältesten Fossilien von Kronen-Actinopterygii finden sich im U-Karbon *sensu* Mississippian (Nat. 549: 167 + 265).

Ticinolepis aus der alpinen Mitteltrias (Ladin) ermöglichte im Jahr 2018 eine **Neubewertung der Phylogenie der Neopterygii unter den Strahlenflossern**. Er ist der basalste, aber nicht älteste Vertreter der Ginglymodi (ab Anis, heute nur noch durch Knochenhechte vertreten). Die Ginglymodi aus dem Anis sind bereits weiter abgeleitet als *Ticinolepis*. Er zeigt eine Merkmalsmischung aus Ginglymodi und Halecomorphi, aber auch Merkmale, die man sonst nur in Teleostei findet.

Teleostei und Holostei erwiesen sich als jeweils monophyletisch; Ginglymodi (heute vertreten durch Knochenhechte) und Halecomorphi (heute vertreten durch Amiidae) sind ebenfalls monophyl (innerhalb der Holostei). Halecomorphi radiierten in der U- und M-Trias, Ginglymodi in der M-Trias und Pholidophoriformes (ad Teleostei) in der O-Trias. Die Position der Pholidophoridae blieb aber unklar (möglicherweise weiter kronenwärts als Aspidorhynchiformes und Pachycormiformes).

Eine wichtige Erkenntnis ist dabei, dass Holostei – in Einklang mit molekularen Daten und morphologischen Studien – ein Monophylum bilden.

Kronen-Halecomorphi reichen mit einer Geisterlinie weit ins Mesozoikum zurück, während Ginglymodi und Teleostier eine zweite Radiation im U-Jura durchliefen. Jedenfalls radiierten die Holostei stark in U- und M-Trias, gefolgt von einer ersten Radiation der Pholidophoriformes in der späten M- und O-Trias („triassische Actinopterygier-Revolution“). Der Rückgang verschiedener Linien der Knorpelfische könnte dazu beigetragen haben, ebenso wie einige neuere Errungenschaften bezüglich Ernährung, Bewegung und Fortpflanzung sowohl bei Holostei wie Teleostei. Was den Rückgang der einst artenreichen Halecomorphi betrifft, gibt es die Vermutung, dass die verknöcherten Schuppen (die zwar einen guten Schutz boten) durch Gewicht und Unflexibilität die Beweglichkeit und Geschwindigkeit dieser Fische einschränkten, so dass ihnen die Teleostei langfristig überlegen waren.

Eine weitere Radiation von Ginglymodi und Teleostei erfolgte im Lias. Da die Strahlenflosser von der TJ-Extinktion nicht in relevantem Umfang betroffen wurden, wird kein Zusammenhang zwischen der liassischen Radiation und der TJG gesehen, zumal es Hinweise gibt, dass diese Radiation schon vor der TJG begann.

In dieser Zeit trennten sich die Lepidotiden von den übrigen Ginglymodi und die Leptolepiden-Linie von den Teleostei. Alle drei Gruppen (Halecomorphi, Ginglymodi und Teleostei) radiierten erneut im Oberjura; zu dieser Zeit entstanden auch deren Kronengruppen.

Neopterygii (Holostei und Teleostei) sind zur Zeit durch ca. 32650 valide Arten vertreten, davon ca. 32640 Teleostei und 8 Holostei (7 Knochenhecht-Arten und 1 Art Amiiformes: *Amia calva*). In Trias und Jura gab es dagegen ebenso so viele oder sogar mehr Holostei als Teleostei-Arten.

Molekulare Daten sprechen zur Zeit für eine Divergenz der Neopterygii vor 394 – 290 MA, der Holostei vor 312 – 245 MA und der Teleostei vor 333 – 250 MA. Die ältesten fossilen Vertreter auf der Stammlinie zu den Kronen-Neopterygii stammen aus dem Perm (zu den dieser Linie gehören wohl auch Taxa, die als „Subholostei“ bezeichnet wurden und ebenfalls im frühesten Mesozoikum radiierten, z.B. Dictyopygidae), die ältesten Totalgruppen- und Kronengruppen-

Holostei stammen aus dem Induan, die ältesten Vertreter der Halecomorphi (also die Linie zu den Amiiiformes) ebenfalls aus dem Induan, die ältesten Ginglymodi (Linie zu den Knochenhechten) aus dem Anis, die ältesten Teleostei aus dem Carn.

Die älteste wichtige Radiation der Neopterygii erfolgte also in der Trias, vor der PTG waren Neopterygii unbedeutend.

(R. Soc. open sci. 5: 172337).

Kladogramm (vereinfacht, Linie zu den Knochenhechten):

- *Pteronisculus* (Induan) (Stamm-Neopterygii)
- *Australosomus* (Induan)
- *Boreosomus* (Induan)
- Ab jetzt: KRONEN-NEOPTERYGII
- *Plesiofuro* (Olenekian)
- **Teleostei*** (ab Carn)
- Ab jetzt: HOLOSTEI
- *Dapedium* (Lias) (könnte alternativ aber auch der basalste Ginglymodi sein)
- Halecomorphi (schließen die Linie zu den Amiiiformes ein) (ab Induan)
- Ab jetzt: GINGLYMODI (ab Anis)
- *Ticinolepis* (Ladin)
- *Sangiorgioichthys* (Anis – Ladin)
- *Kyphosichthys* (Anis)
- Ab jetzt: NEOGINGLYMODI
- Semionotiformes (=Semionotidae + [Callipurbeckiidae + Macrosemiidae]) (Carn bis Alb)
- Ab jetzt: LEPISOSTEIFORMES
- *Neosemionotus* (Alb) (könnte aber je nach Analysemethode auch der basalste Vertreter der Semionotiformes sein) – auf jeden Fall Hinweis auf eine bis in die Trias zurückreichende Geisterlinie der Neoginglymodi in Südamerika
- Lepidotidae (höherer Lias bis U-Kreide)
- Ab jetzt: LEPISOSTEOIDEI (inkl. *Atractosteus* und *Lepisosteus* als Schwestergruppen) (ab Tithon)

*TELEOSTEI:

- Pholidophoridae (mögliche Position)
- *Pachycormus* (Toarc) + *Aspidorhynchus* (OJ)
- *Catervariolus* (MJ) + *Ichthysokentema* (Berrias)
- Pholidophoridae (mögliche alternative Position)
- *Eurycormus* (Stamm-Teleocephala) (Malm)
- *Dorsetichthys* (Stamm-Teleocephala) (Sinemur)
- *Siemensichthys* (Stamm-Teleocephala) (Malm)
- *Thrissops* (Ichthyodectiformes) (Malm)
- Leptolepiden-Clade (mit *Leptolepis*, *Tharsis*) (ab höherem Lias)
- Ab jetzt: TELEOCEPHALA
- *Anaethalion* (Malm)
- *Elops* (rezent)
- *Hiodon* (rezent)

- *Ebertichthys* + *Orthogonikleithrus* (beide Malm)
- *Diplomystus* (O-Kreide bis Eozän)
- *Brycon* (rezent)
- *Salmo* (rezent)
- *Notelops* + *Rhacolepis* (beide Alb) (Crossognathiformes)

amph-amph utri

AMPHIBIEN: in der gesamten Trias noch 80 „Labyrinthodontier“-gattungen aus 15 Fam.; nach dem starken Rückgang im O-Perm kommt es in der U-Trias zu einer erneuten Ausbreitungsphase, die sich aber bereits in der M-Trias wieder umkehrt. Der Temnospondyle *Tupilakosaurus* aus der untersten Trias lt. Sepkowski-Datensatz einzige marine Amphibiengattung!

Aus dem Paläozoikum überlebte die „Labyrinthodontier“-Fam. Dissorophidae (O-Karbon bis U-Trias; eine Familie der Eryopsoidea; lt. BRI aber nur ob. Westfal bis mittl. O-Perm/Kazanian), neu erschienen die Plagiosauridae (Skyth bis Rhät) und Capitosauridae (Skyth bis Nor). Plagiosauria erloschen an der TJG, Capitosauridae noch fraglich im Lias und oberen Dogger.

Keine fossil überlieferten „Lepospondyle“ in der gesamten Trias!

Lt. MÜLLER in der U-Trias vertreten (Zeitangaben modifiziert):

OF Eryopsoidea (O-Karbon bis U-Trias) (mit F Dissorophidae, O-Karbon bis U-Trias, naA bis mittl. O-Perm)

OF Brachyopsoidea (?Perm, U-Trias bis ob. Malm, ? ob. U-Kreide) (F Brachyopidae: Kazanian bis Callov lt. BRI)

OF Micropholoidea (Stefan bis U-Trias): *Micropholis* (F Micropholidae: Skyth von Afrika und Australien)

OF Trematosauroida (U-Trias bis ob. Dogger) mit *Trematosaurus* (F Trematosauridae: Skyth bis Carn, kosmopolitisch)

OF Capitosauridae (U- bis O-Trias, ?Lias, naA Dogger; lt. BRI Skyth bis Nor).

Folgende Amphibienfamilien überlebten (lt. BRI) die PTG (monotypische Familien nicht berücksichtigt):

Brachyopidae: Kazanian bis Callov (kosmopolitisch, Süßwasser)

Uranocentrodontidae: Tatarian bis Skyth (Afrika, Süßwasser)

In der U-Trias erschienen:

Tupilakosauridae (Skyth; marin und Süßwasser), Wetlugosauridae, Benthosuchidae, Thoosuchidae, Lydekkerinidae, Micropholidae (allesamt Skyth, Süßwasser), Capitosauridae (Skyth bis Nor, Süßwasser), Heylerosauridae (Skyth bis Anis, Süßwasser), Mastodontosauridae (Skyth bis Carn, Süßwasser), Trematosauridae (Skyth bis Carn; Süßwasser und marin), Rhytidosteidae (Skyth; Süßwasser, marin, terrestrisch), **Chigutisauridae** (Skyth bis Alb, Süßwasser), Plagiosauridae (Skyth bis Rhät, Süßwasser).

In der höheren Trias erschienen dann nur noch die beiden Labyrinthodontier-Familien Metoposauridae (Ladin bis Nor, Süßwasser, kosmopolitisch) und Laticopidae (Carn bis Nor; Süßwasser; Nordamerika, Afrika).

Nach BENTON überlebten die PTG nur drei Linien der Temnospondyli:

- *Tupilakosaurus* (letzter Überlebender der 0,5 – 1 m langen Dvinosauria; Dvinosauria überwiegend aus Russland bekannt; Schädel mit radialer Skulpturierung und Rinnen des Seitenlinienorgans)
- Vorfahren der Capitosauria (nur Trias; großwüchsige Tiere mit flachen Schädeln, semiaquatatisch oder aquatisch; bis 4 m lang); dominierend in Seen, Teichen und Flüssen

- der Trias; sie starben aber noch vor der TJG aus (BENTON)
- Trematosauria: überwiegend aquatisch, u.a. Plagiosauridae. Chigutisauridae und Brachyopidae überlebten in Asien und Australien noch länger, möglicherweise in isolierten Becken, die noch nicht von Krokodilen besiedelt waren; posttriassische Nachweise:
Chigutisauridae: Lias Australiens; *Koolasuchus* aus der höheren U-Kreide Australiens
Brachyopidae: Dogger Chinas; Malm der Mongolei

Frösche (Anura): In der untersten U-Trias *Triadobatrachus* (10 cm) aus der O **Proanura** als ältester Frosch (Proanura = Schwestergruppe der Anura); noch in der Untertrias entwickeln sich aus den Proanura die Anura (= echte Frösche und Kröten); ältester Vertreter ist *Czatkobatrachus* (5 cm lang), ein Stammanure aus der Untertrias von Polen, 5 MA jünger als *Triadobatrachus*.

Abstammung der [Proanura + Anura] von Temnospondyli; genannt werden die Fam. Eryopidae (z.B. *Miobatrachus*, s. O-Karbon) und Fam. Dissorophidae. Neue Funde (*Gerobatrachus*, Leonardian) sprechen für die Abstammung der Batrachia (= Salientia + Caudata) von den Amphibamidae unter den Temnospondyli. Die Trennung in Salientia und Caudata dürfte etwa im M-Perm erfolgt sein (Nat. 453, 515).

Man nimmt aber an, daß *Triadobatrachus* von den echten Fröschen (Salientia) entwicklungsgeschichtlich isoliert steht und kein direkter Vorfahr ist; er zeigt nur geringe Anpassungen zum Springen. Der Bau des Beckengürtels deutet darauf, daß er durch rückwärts gerichtete Beinstöße schwamm, woraus sich später die springende Fortbewegung entwickelte. Schädel fortschrittlich mit breitem Trommelfell zum guten Hören. 14 Rückenwirbel (primitive Amphibien: 24, moderne Frösche: 4 - 9), kurzer, aber persistierender Schwanz mit 6 Wirbeln. (Kladogramm der Frösche s. Lias).

Bei modernen Fröschen sind aufgrund der springenden Fortbewegung die Hintergliedmaßen extrem verlängert; Becken kann abgewinkelt werden; Tarsalknochen verlängert; Hinterbein besteht aus fünf miteinander verbundenen Hebeln; Vordergliedmaßen und Schultergürtel als Stoßdämpfer bei der Landung; keine Rippen; Rumpfwirbelsäule steif, auf 4 – 9 Wirbel reduziert; Kopf kurz, abgeplattet; am Rand des Oberkiefers eine Reihe kleiner Zähne (BENTON)

Triadobatrachus besitzt bereits eine verringerte Anzahl von Wirbeln, zurückgebildete Rippen, verlängerte Iliä, einen froschähnlichen Schädel. *Vierella* aus dem Lias Südamerikas besaß verlängerte Hinterbeine, einen abgeflachten Schädel und ebenfalls eine reduzierte Wirbelzahl, aber noch mehr Wirbel als rezente Frösche, Reste von Rippen; Gliedmaßenknochen etwas schwerer gebaut. Bei *Prosalirus* aus dem Lias der USA sind die Hinterbeine noch stärker verlängert; er war wahrscheinlich der erste hüpfende Frosch (BENTON).

Ordnung Anura (Frösche, Kröten) rez. 24 Familien, 320 Gattungen, 3800 Arten (2017: ca. 6700 Arten = 88 % aller Amphibienarten!); weltweit verbreitet außer Antarktis, Grönland, nördliches Sibirien und nördliches Kanada; 10 mm bis 30 cm (Goliathfrosch; bis über 3 kg; Kopf-Rumpf-Länge bis 40 cm). Kleinster Frosch: Kubanischer Zwergfrosch (*Eleutherodactylus iberia*), 9,5 mm, im Jahr 2011 durch *Paedophryne dekoti* mit 8,5 – 9 mm (aus Papua-Neuguinea) unterboten.

Es gibt in SO-Asien sogar einen ca. 10 cm langen Flugfrosch (Wallace-Flugfrosch), der bis zu 20 m weit von Baum zu Baum gleiten kann, indem er Hände und Füße ausstreckt („Flughäute“

zwischen Fingern und Zehen) (*Rhacophorus*; inzwischen mehrere Arten bekannt, neuerdings – 2011 entdeckt - auch eine Art in Australien: Vampir-Flugfrosch; allesamt Gattung *Rhacophorus*; Familie Rhacophoridae = Ruderfrösche).

Sprungweite von Fröschen: relativ zur Körpergröße springt der Raketenfrosch *Litoria nasuta* (ad Hylide Baumfrösche; Australien) am weitesten (50 x Körperlänge); der größte rez. Frosch (Goliathfrosch Westafrikas) springt 3 m weit.

Die basalsten rezenten Frösche gehören zur UO Archaeobatracha (diese haben freie, also nicht mit den Wirbeln verwachsene Rippen) mit 2 Familien:

F Leiopelmatidae, 2 Gatt., 4 Arten, Nordamerika und Neuseeland (*Ascaphus* bzw. *Leiopelma*; vor dem Eintreffen des Menschen gab es in Neuseeland weitere, doppelt so große *Leiopelma*-Arten).

Fossilien aus dem Lias und Malm Argentiniens gehören vermutlich schon zur Familie Leiopelmatidae, in Nordamerika ab der obersten Kreide nachweisbar.

(Laut BRI Leiopelmatidae ab Tithon).

F Discoglossidae: 4 Gatt., 15 Arten, darunter *Bombina* = Unken und *Alytes* = Geburtshelferkröte, auch in Europa verbreitet. Discoglossidae ab oberem Jura. Rezent Nordkalbkugel nördlich der Tropen. (Laut BRI bereits ab Bathon!)

UO Pipoidea:

F Pipidae (*Pipa*, *Xenopus*) ab unterster Kreide (Israel), in der obersten Kreide auch in Afrika und Südamerika, im Cenoman in den Kem Kem Beds Marokkos. Rezent Südamerika, südsaharisches Afrika. 4 Gatt., 27 Arten. (Laut BRI ab Hauterive).

F Rhinophrynidae (Nasenkröte, rez. 1 Art) ab spätem Paläozän in Nordamerika, rezent südliche USA, Mittelamerika (BRI: ab Thanet).

UO Pelobatoidea:

F Pelobatidae ab Oberkreide (Asien, Nordamerika), rez. Gattungen *Scaphiopus* und *Pelobates* (Schaufelfußkröte) seit 35 bzw. 47 MA (Tertiär Nordamerikas, Europas); rezent 9 Gatt. mit 90 Arten; Asien, Amerika, Nordamerika, Südeuropa, Malayischer Archipel.

Laut BRI bereits ab Tithon!

F Pelodytidae ab M-Eozän in Europa, vorübergehend (vor 15 MA) auch in Nordamerika. 1 Gatt., 2 Arten, eine in Europa, die andere östlich des Kaukasus. (Laut BRI ab O-Eozän).

UO Neobatrachia: 96 % aller rezenten Froscharten, 18 Familien, > 3600 Arten:

F Leptodactylidae (mittl. Amerika, 800 Arten in 52 Gatt., u.a. *Eleutherodactylus*, 450 Arten), in Südamerika seit Paläozän dokumentiert, nur 5 Arten wanderten in die USA ein. Laut BRI ab Santon nachweisbar.

F Myobatrachidae (Australien, Neu-Guinea, 100 Arten, 20 Gatt.). In Australien seit 25 MA nachweisbar; laut BRI ab U-Miozän.

F Bufonidae (Kröten) (weit verbreitet, 360 Arten in 31 Gatt., > 180 Arten gehören dabei zu *Bufo*). Bufonidae seit ob. Paläozän (zunächst Südamerika), später in Nordamerika, Asien, Europa, Afrika. (BRI: ebenfalls ab Thanet).

F Hylidae (Baumfrösche) (überwiegend tropisch, aber auch in gemäßigten Bereichen von Spanien bis Japan; 680 Arten in 40 Gatt.). Nachweis im ob. Paläozän Südamerikas sowie mittl. und jüngeren Tertiär Nordamerikas, Europas, Australiens (BRI: ab Thanet)

F Ranidae („echte Frösche“; 650 Arten, davon 2/3 zu *Rana*); nahezu weltweit verbreitet, enthält den größten Frosch (Goliathfrosch *Conrana goliath*, 30 cm). Gattung *Rana* seit 37 MA nachweisbar. (Laut BRI F. Ranidae ebenfalls ab O-Eozän).

F Microhylidae (gattungsreichste Froschfamilie, 65 Gatt., > 300 Arten, tropische/subtropische Gebiete weltweit); fossil nachgewiesen ab dem frühen Miozän (24 MA) Floridas mit der

rez. *G. Gastrophryne* (BRI: ab U-Miozän)
F Rhacophoridae (rhacophoride Baumfrösche, baumlebende Verwandte der Ranidae; 200 Arten, 10 Gatt., gemäßigte bis trop. Gebiete Asiens und Afrikas), laut BRI erst ab Pleistozän nachweisbar)

Fossil nicht bekannte rezente Familien der Neobatrachia:

F Hyperoliidae (Riedfrösche; 200 Arten, 16 Gatt.; Afrika, Madagaskar, Seychellen)
F Centrolenidae (Glasfrösche; 75 Arten, überwiegend arboreal, Mittel- und Südamerika),
F Dendrobatidae (Baumsteigerfrösche; 130 Arten, 6 Gatt., klein und farbenprächtig; Mittel- und Südamerika),
F Arthroleptidae (Langfingerfrösche, 70 Arten, 8 Gatt., subsaharisches Afrika),
F Hemiotidae (Ferkelfrösche; 8 Arten, 1 Gatt., subsaharisches Afrika, evtl. UF der Ranidae)
F Allophrynidae, F Brachycephalidae, F Rhinodermatidae, F Pseudidae: kleine Familien, auf Südamerika beschränkt
F Heleophrynidae (Gespenst- und Seychellenfrösche; 1 Gatt., 4 Arten, Südafrika).
F Sooglossidae (Seyschellenfrösche)
(nach GOGGER und ZWEIFEL 1992, ergänzt)

rept-rept utri

REPTILIEN:

Grundsätzliche Entwicklungstendenzen der Reptilien in der Trias: Übergang zum Leben im Meer (Ichthyosaurier, Krokodile, Placodontia, Nothosaurier/Plesiosaurier, Schildkröten); Übergang zu aktivem Schlagflug (Flugsaurier) [Gleitflieger gab es schon im unteren O-Perm und erneut im ob. Keuper], Entwicklung intensiver Körperpanzerung (Krokodile, Schildkröten, Placodontia, viele Thecodontia).

Die Synapsida erlebten in der Trias eine zweite Blütezeit, mussten aber einige ihrer wichtigsten ökologischen Nischen an die Archosauria und Rhynchosauria abgeben. Die Dominanz der Synapsida im Perm wurde abgelöst von der Dominanz der Diapsida. In der U-Trias übernahmen die Archosauria (zunächst als „Thecodontia“ = basale Archosauria außerhalb der Kronengruppe) die Nischen, die im Perm von den karnivoren Gorgonopsia und Titanosuchidae besetzt waren, die an der PTG erloschen waren (BENTON).

Nach der PTG zeigte sich sowohl bei den Reptilien wie bei den Synapsiden eine starke Tendenz zu einer aufrechten Beinhaltung (Beine direkt unter dem Körper) im Unterschied zum Spreizgang der frühen Tetrapoden. Aus Spurenfossilien (die viel häufiger sind als informative Skelettfossilien) ließ sich erkennen, dass dieser Prozess sehr rasch erfolgte, innerhalb von nur 6 MA nach der PTG abgeschlossen war und sowohl mittelgroße/große Diapsiden wie Synapsiden betraf (Pal. 52, 1029), wobei diese Entwicklung aber schon im obersten Perm begonnen hat (s.o.).

1. Anapsida/Parareptilia: vom O-Perm (Kazanian) bis Nor lebten die **Procolophonidae** (z.B. *Owenetta*), früher als Schwestergruppe der Schildkröten angenommen (die neuerdings als pseudoanapside Diapside verstanden werden!).

Die Parareptilia-Gruppen Millerettidae, Pareiasauria sowie die Cotylosauria-Gruppe Captorhinida erloschen an der PTG; nur die Procolophoniden erreichen die Trias und persistieren bis zum Nor, aber starker Rückgang ab M-Trias.

Procolophonidae (Kazanian bis Nor): *Procolophon* (0,3 m) und evtl. *Sclerosaurus* (0,5 m), letzterer

als Bewohner von Wüsten/Halbwüsten. Stämmiger Körper, recht breite Schädel, spätere Formen besaßen mehrere hornartige Stacheln am Quadratojugulare, evtl. zur Verteidigung. Wenige stumpfe Backenzähne, die gegeneinander bissen, was auf faserreiche Pflanzennahrung deutet, evtl. aber auch Arthropoden mit kräftiger Cuticula. Breite, paddelartige Füße deuten auf Grabtätigkeit. Owenettidae gelten inzwischen als eigene Familie neben den Procolophonidae.

2. – 3: marine Reptilien der Trias (Placodontia, Pachypleurosauria, Nothosauria, Ichthyosauria, Thalattosaurier) :

Früher zu « Euryapsida » zusammengefasst (ein einzelnes, oben liegendes Temporalfenster). Alle Taxa wurden inzwischen als Neodiapsiden akzeptiert. Die **Sauropterygia (Placodontia, Pachypleurosauria, Nothosauria und Plesiosauria)** sollen dabei auf der Linie zu den Lepidosauromorpha liegen, die Stellung der Ichthyosaurier ist weniger klar; sie sind entweder auch Verwandte der Lepidosauromorpha oder stehen weiter basal vor der Dichotomie der Neodiapsiden in Lepidosauromorpha und Archosauromorpha. Innerhalb der Sauropterygia bilden die Pachypleurosauria und Nothosauria ein Monophylum (Nothosauroida) (BENTON 2007):

NEODIAPSIDA:

- Younginiformes (O-Perm bis U-Trias)
- Ichthyosauria (ab Olenekian)
ab jetzt: SAURIA (ergänzt)
- LEPIDOSAUROMORPHA =
Lepidosauriformes + [Placodontia + {(Pachypleurosauria + Nothosauria) + Plesiosauria}]*
- Ab jetzt: ARCHOSAUROMORPHA
- Trilophosauridae
- Rhynchosauria
- Prolacertiformes
- ARCHOSAURIA

* eckige Klammer: Sauropterygia; ohne Placodontia: Eusauropterygia

Die Vernichtung der marinen Ökosysteme an der PTG dürfte dazu geführt haben, dass in der U-Trias mehrere Linien neuer Gruppen meereslebender Reptilien auftraten (wie Ichthyosaurier und Sauropterygier) (Natw. Ru. 3/08, 118). **Die Invasion des Meeres erfolgte bereits innerhalb der ersten 4 bis 5 MA nach der PTG** (Sci. 330, 1164). So fanden sich in der frühen Trias von Majiashan/China ein früher, sehr kleiner Ichthyosaurier (*Chaohusaurus*), aber auch Skelettelemente eines < 1 m langen Sauropterygia als Vorfahr der Plesiosaurier (Sci. 330, 1164) (Thalattosauria sind dagegen erst ab unt. Ladin nachweisbar).

Schon sehr kurz nach der PTG fanden sich in den Meeren wieder große Räuber; die Körpergröße der Spitzenprädatoren stieg also keinesfalls, wie früher angenommen, im Laufe der Trias erst langsam an. Schon in der U-Trias gab es Großprädatoren, die Länge der Nahrungsketten war nach der PTG nicht verkürzt, und es zeigt sich auch kein stufenweiser Wiederaufbau von Nahrungspyramiden von der Basis bis zur Spitze.

Allerdings änderte sich das taxonomische Spektrum der Spitzenbeutegreifer: waren dies im Perm noch ausschließlich große Raubfische, kamen nach der PTG zunächst krokodilähnliche Amphibien hinzu. Und nach dem Aussterbeereignis am Ende des Smithian (2 MA nach der PTG)

setzten sich erstmals (neben Fischen) auch Reptilien (wie *Corosaurus*, später dann *Askeptosaurus*) an die Spitze der Nahrungsketten.

Fische im Griesbachian bis 80 cm, im Dienerian bis 90 cm, im Smithian bis 150 cm, im Spathian nur bis 20 cm, im Anis wieder bis 150 cm. Ichthyosaurier erreichen im Spathian ca. 11 m Länge, im Anis nur knapp 10 m. Weder bei den Fischen noch bei den marinen Reptilien ist damit eine Größenzunahme zwischen den Maxima der Untertrias und jenen des Anis festzustellen, schon in der Untertrias erreichten die Topprädatoren Ausmaße, die auch in der M-Trias dann nicht mehr übertroffen wurden (Plos One: DOI: 10.1371/journal.pone.0088987).

2. Ichthyosauria: Olenekian bis Cenoman; älteste: *Chaohusaurus* (70 cm; China);
Utatusaurus.

Der älteste Nachweis von Ichthyosauromorpha stammt aus der *Procolumbites*-Zone des frühen Spathian in China; in der etwas höher liegenden *Subcolumbites*-Zone (ob. Spathian) findet sich mit *Cartorhynchus* ein weiterer basaler Ichthyosauromorpha, zugleich basalstes Taxon der Ichthyosauriformes, zugleich die direkte Schwestergruppe der Ichthyopterygia. Nahe verwandt ist der etwa gleich alte *Sclerocormus* (1,6 m). Sie lebten gleichzeitig mit dem ältesten Ichthyopterygia, *Chaohusaurus*. Die Nasorostrata sind also nicht die Vorfahren der Ichthyosaurier, sondern ihre unmittelbare Schwestergruppe, und lebten zeitgleich mit den ersten echten Ichthyosauriern.

Ab jetzt: ICHTHYOSAUIROMORPHA

--- Hupehsuchia (Ob. Olenekian)

Ab jetzt: ICHTHYOSAURIFORMES

--- *Cartorhynchus* (oberes Spathian) + *Sclerocormus* (oberes Spathian) = NASOROSTRATA
(beide: breiter, kleiner Schädel; kurze, zahnlose Schnauze;
Sclerocormus mit 92 cm langem Schwanz, der 58 % der Körperlänge ausmacht)

Ab jetzt: ICHTHYOPTERYGIA

--- *Chaohusaurus* (oberes Spathian)

--- *Parvinator* + *Utatusaurus* + (*Grippia* + *Gulosaurus*)

Ab jetzt: ICHTHYOSAURIA

--- Cymbospondylidae

--- Mixosauridae

--- Shastasauria + Euichthyosauria

Basale Ichthyosauromorpha wie *Hupehsuchus*, *Cartorhynchus* und *Chaohusaurus* finden sich allesamt nur im Olenekian Südchinas, wo unter tropischen, warmen und feuchten Bedingungen offenbar die früheste Evolution der Ichthyosaurier erfolgt ist.

Cartorhynchus war geschätzt ca. 40 cm lang (erhaltene Länge 21,4 cm; kleinster Ichthyosauromorpha; nur 1 Exemplar bekannt);

· kurze Schnauze (noch nicht verlängert), aber schon eingeschnürt, ernährte sich wohl durch Einsaugen der Beute, wofür auch weitere Indizien sprechen. Prämaxilla und Nasale schon verlängert. Runde kegelförmige Zähne in drei parallelen Reihen; durophag – derartige

molariformen Zähne entwickelten sich in drei bis fünf Linien von Ichthyosauriformes in U- und M-Trias in Anpassung an die Ernährung von hartschaligen Invertebraten (Sci. Rep. 10: 7798).

- Körperstamm kurz (noch nicht verlängert); 31 präsakrale Wirbel; Ichthyosaurier haben 40 bis 80 präsakrale Wirbel (nur *Chaohusaurus* hat erst 36), Landreptilien mit Beinen 16 bis 36, meist 24. *Cartorhynchus* liegt damit noch im Spektrum der Landreptilien.
- Flossen groß, offenbar noch zu Landgängen tauglich (ähnlich Seehunden), auch die Stellung der Flossen spricht dafür (sie konnten so gestellt werden, dass sie nahe am Körper waren). Die Größe der Vorderflosse kam wohl durch Verzögerung der Verknöcherung durch Pädomorphose zustande, wie bei vielen basalen marinen Reptilien.
- Schwerer Körperbau, Pachyostosis, dicke Rippen; allerdings waren die Rippen nicht so schwer, dass sie eine Fortbewegung an Land behindert hätten. Pachyostosis ist ein typisches Merkmal für frühe Taxa in Linien von Landreptilien, die sekundär zum Wasserleben übergingen. Die dicken Rippen gingen bei den Ichthyopterygia verloren.
- Sehvermögen noch nicht so gut an ein Leben unter Wasser angepasst. Augen nicht größer als bei manchen terrestrischen Reptilien wie z.B. Araeoscelidia.

Die Indizien sprechen für eine amphibische Lebensweise (Körperform: kurzer Körper, kurze Schnauze, große Flossen); selbst *Chaohusaurus* als basalster Ichthyopterygia pflanzte sich wohl noch an Land fort (jedenfalls wäre seine Fortpflanzungsweise im Wasser zu riskant gewesen), was dafür spricht, dass die Vorfahren von *Chaohusaurus*, also die basalsten Ichthyosauromorpha, erst kurz vor *Chaohusaurus* das Wasser besiedelt hatten.

Cartorhynchus muss nahe an der Position stehen, an der terrestrische Diapsiden zum Wasserleben übergingen. Obwohl die darunter liegenden Schichten des Smithian und frühesten Spathian in der Fundregion intensiv beforscht und besammelt wurden und sehr fischreiche Fundschichten enthalten, wurde darin (entgegen älteren Angaben, die inzwischen revidiert sind) niemals ein Ichthyosauromorpha oder ein anderes marines Reptil entdeckt, was dafür spricht, dass es im Smithian tatsächlich noch keine Meeresreptilien gab. Weltweit finden sich die ältesten Meeresreptilien erst in der *Procolumbites*-Zone (frühes Spathian).

Sauropterygia traten – ebenfalls in Südchina – nur kurze Zeit nach den ersten Ichthyopterygia auf. Dies spricht dafür, dass es in dieser Region an Land einen Selektionsdruck auf terrestrische Diapsiden gab z.B. durch Beutegreifer oder Konkurrenz um Nahrung, die diese dazu veranlassten, ins angrenzende Wasser als neuen Lebensraum auszuweichen (Nat. 517: 485). Als Grund für die Entstehung dieser Gruppen in Südchina wird genannt, dass dies eine der wenigen Gegenden in jener Zeit war, wo eine reiche Landflora gedieh. Dies könnte zu einem erhöhten Nährstoffeintrag in die nahe gelegenen Meere geführt haben und daher eine reiche Fauna entlang der Küstenlinie ermöglicht haben (Nat. 543: 603).

Ichthyosaurier tauchten also plötzlich im Spathian auf – es gibt keine Übergangsfossilien von Taxa unterhalb der basalen Ichthyosauromorpha.

Die ersten echten Ichthyosaurier waren schon „perfekt“ – perfekte Wasserwesen, die sich aus eidechsenähnlichen Tieren entwickelt hatten.

Cartorhynchus und *Sclerocormus* waren noch „schwer“ gebaut, bewohnten flaches Wasser und waren langsame Schwimmer. Sie ernährten sich wahrscheinlich durch Einsaugen weicher, relativ kleiner Beutetiere am Boden des Meeres. Sie lebten 4 MA nach der PTG. Die Evolution der Ichthyosaurier durchlief also ein Stadium mit schwerem Körperbau (was für eine Lebensweise am Boden des Wassers spricht) – wie sie sich auch bei anderen Tiergruppen findet, die vom Land- zum Wasserleben

übergangen.

Chensaurus (1 m; Spathian von China) mit langem, dünnen, schlanken, aalartigen Körper und schmalem Schwanz; die spätere haiartige Körperform entwickelte sich erst allmählich. Ebenso alt, aber noch primitiver ist *Utatusaurus* (3 m; Spathian von Japan) mit residualen Merkmalen terrestrischer Tetrapoden im Schädel und postkranialen Skelett (z.B. Verbindung zwischen Beckengürtel und Wirbelsäule; zwei Sakralrippen; Vorder- und Hinterbeine noch etwa gleich groß; bei späteren Ichthyosauriern fehlen die Sakralrippen, der Beckengürtel wird völlig von der Wirbelsäule getrennt, die Vorderflossen werden größer als die Hinterflossen). Beide Gattungen hatten einen schlanken Körper und der Bau der Wirbelsäule spricht dafür, dass sie sich wie ein Aal mit schlängelnden Bewegungen (und nicht nach der Art von Thunfischen wie die späteren Ichthyosaurier) im Wasser fortbewegten.

Die Verbindung zwischen Beckengürtel und Wirbelsäule war aber bei *Utatusaurus* nicht stabil genug, um eine Bewegung an Land zu ermöglichen. Weitere Übergangsmerkmale sind die gleiche Länge von Humerus und Femur (bei allen späteren Ichthyosauriern und *Chensaurus* ist der Humerus länger, während bei terrestrischen Amnioten in der Regel der Femur länger ist). Die Hinterextremität war vermutlich noch länger als die Vorderextremität; es waren aber wohl schon typische Flossen ausgebildet. Im weiteren Verlauf der Evolution der Ichthyosaurier wurden außerdem die Schnauze länger, die Zähne spitzer, die Augenhöhlen noch größer; die Knochen an der Schädelhinterseite wurden noch stärker zusammengedrängt (BENTON).

Gattungen der oberen Untertrias: *Pessopteryx* (ob. U-Trias) und *Grippia* (Grenze U-/M-Trias).

Lt. Sepkowski-Datei erschienen die Ichthyosaurier im Olenekian (d.h. obere U-Trias); bereits 6 Gattungen im Olenekian: *Chaohusaurus*, *Chensaurus*, *Grippia*, *Cymbospondylus*, *Omphalosaurus*, *Utatusaurus*.

Die frühen Ichthyosaurier waren klein (< 1 m) und sahen aus wie schlanke Eidechsen mit Flossen. Die Evolution der Flossen verlief mosaikartig mit Zwischenformen; mal verschwanden Zehen, mal kamen neue Zehen hinzu oder Zehen teilten sich; frühe Ichthyosaurier besaßen noch einen Daumen, dessen Knochen in der späteren Entwicklung verloren gingen. Fossilien von juvenilen Liasichthyosauriern ergaben, dass nachträglich zu den schon ausgebildeten Fingern an beiden Seiten der Flosse weitere knöcherne „Finger“ erschienen, davon einige an der Stelle des früheren Daumens.

Die frühesten Ichthyosaurier lebten in Küstennähe und bewegten sich mit aalartigen Wellenbewegungen fort, schon bald aber entstanden Giganten, die die offenen Meere besiedelten, angetrieben von einer kräftigen Schwanzflosse. Sie konnten bis zu 20 min lang den Atem anhalten, und fußballgroße Augen deuten auf ein Sehen in großen Tiefen.

In der U-Trias stellte das heutige Südchina eine der wenigen Regionen weltweit, in denen Landpflanzen gut gediehen. Faulende Vegetation könnte Gewässer mit Nährstoffen angereichert haben, und an der Küste lebende Tiere könnten so von der Nahrung ins Meer gelockt worden sein. Die schweren Knochen von *Sclerocormus* und *Cartorhynchus* deuten darauf, dass sie am Boden der Gewässer lebten; erst später eroberten die Ichthyosaurier die offenen Meere (Spektr. Wiss. 8/17: 42).

Bereits 8 MA nach der PTG (untere M-Trias) fand sich in Nevada ein über 8,6 m langer Ichthyosaurier mit massivem Schädel und großen Zähnen mit zwei Schneidekanten, typisch für eine Lebensweise als Makroprädator (*Thalattoarchon saurophagis*) – 4 MA nach dem ersten Nachweis von Ichthyosauriern. **Dies zeigt, dass sich die marinen Ökosysteme nach der PTG rasch entwickelten und schnell eine Komplexität erreichten, wie man sie aus modernen marinen Ökosystemen kennt – die Erholung erfolgte im Meer viel schneller als an Land, wo die ersten Topbeutegreifer wohl erst im Carn erschienen** (PNAS 110: 1393). Allerdings starben im Verlauf der höheren Trias auch viele Arten und Linien im Meer und an Land im Rahmen von Massenextinktionen wieder aus.

Größenspektrum der Ichthyosaurier: 1 –> 20 m (*Shonisaurus*, 15 – 21 m, Nor);
ein Unterkieferfragment aus dem Rhät von Lilstock/Somerset/UK deutet
auf eine Gesamtlänge von 22 bis 26 m.

Gemeinsame Merkmale aller Taxa:

delphinähnliche Körperform, lange Schnauze, große Augen; Paddel durch Haut und Bindegewebe verlängert; Schwanzflosse ungefähr symmetrisch, Schwanzwirbelsäule nach unten gebogen. Hohe Rückenflosse aus Weichgewebe (nach Hautumrissen von Funden aus dem Lias). Vortrieb durch Seitwärtsschläge des Schwanzes; Paddel zur Richtungsänderung. Aus Vergleichen mit rezenten Fischen und Walen errechnete man für *Stenopterygius* eine Dauerschwimmgeschwindigkeit von 5,4 km/h.

Höchstwahrscheinlich warmblütig (ebenso wie Plesiosaurier), wobei die Körpertemperatur etwa auf 35 Grad konstant gehalten wurde. Lebendgebärend.

Ichthyosaurier brachten oft bis zu 5 kleine Jungtiere zur Welt, Plesiosaurier dagegen nur jeweils ein einzelnes großes Baby (Indiz für Kümmern um den Nachwuchs und Leben in Gruppen bei den Plesiosauriern).

Spätere Ichthyosaurier nutzten als Antrieb die halbmondförmige Schwanzflosse (wie bei Haien senkrecht stehend). Knochen in Leichtbauweise.

Gutes Sehvermögen (in Dunkelheit mindestens so gute Sicht wie Katzen).

Mit *Shonisaurus* stellten sie das größte Meeresreptil aller Zeiten.

Insgesamt waren 2017 etwa 110 Arten von Ichthyosauriern bekannt.

Kladistische Untersuchungen, insbesondere auch an den basalen Ichthyosauriern *Utatusaurus* und *Grippia* bestätigen, dass Ichthyosauria zu den Diapsida gehören, aber (im Gegensatz zu den Sauropterygia als Schwestergruppe der Lepidosauriformes) nicht in die Sauria eingeschlossen werden können. Sie sind wahrscheinlich in der Nähe der Dichotomie zwischen Lepidosauriern und Archosauriern abgezweigt. In der Nähe der Ichthyosaurier stehen die Younginidae (O-Perm bis U-Trias) und Tangasauridae (Tatarian bis Skyth Afrikas, Süßwasserbewohner). Auch BENTON (2007) geht davon aus, dass die Ichthyosaurier modifizierte Diapsida darstellen und noch vor der Dichotomie in Lepidosauromorpha und Archosauromorpha

abzweigten, während die Plesiosauria innerhalb der Lepidosauromorpha liegen und das untere Schläfenfenster konvergent zu der Linie zu den Ichthyosauriern verloren.

Kladistische Stellung der Ichthyosaurier (Nat. 393, 256; anno 1998):

- Seymouridae (Außengruppe)
- Diadectomorpha (Stammgruppen-Amnioten, ob. O-Karbon bis O-Perm, 256 MA)
ab jetzt: Reptilia
 - Synapsida
 - Anapsida
 - Captorhinidae
- ab jetzt: Diapsida
 - *Paleothyris*
 - Araeoscelida
 - *Claudiosaurus*
 - Younginiformes
 - **Ichthyosauria**
- ab jetzt: Sauria
 - Archosauromorpha
 - Lepidosauria + *Kuhneosaurus* + Sauropterygia

Kladogramm zur Stellung der Tangosauridae und Younginidae (Wikip.):

- Captorhinidae
- Araeoscelidia
- Ab jetzt: NEODIAPSIDA
 - *Orovenator* (U-Perm, Sakmarian)
 - *Lanthanolania* (M-Perm, Wordian)
 - Tangosauridae (*Tangasaurus*, *Acerosodontosaurus*, *Hovasaurus*) (OP-UTr)
 - Younginidae (*Thadeosaurus*, *Youngina*) (OP-UTr)
 - *Claudiosaurus* (OP, Lopingian)
- Ab jetzt: SAURIA
 - Lepidosauromorpha + Archosauromorpha

BRI gibt 5 Familien der Ichthyosaurier aus der Trias an:

- Omphalosauridae: Skyth bis Anis, Nordamerika
- Mixosauridae: Skyth bis Ladin, kosmopolitisch
- Shastasauridae: Skyth bis Rhät; unterer Lias? (ergänzt); Europa, Nordamerika
- Shonisauridae: Carn bis Rhät; Europa, Nordamerika
- Leptopterygiidae: Rhät bis Cenoman, kosmopolitisch

Die beiden anderen Familien folgen im Lias: Ichthyosauridae (Hettang bis Tithon), Stenopterygiidae (Toarc). *Grippia*, *Utatusaurus*, *Svalbardosaurus* gehören zu monotypischen Familien.

Geschlechtsdeterminierung bei vollmarinen Reptilien: normalerweise wird das Geschlecht bei Reptilien durch die Umgebungstemperatur festgelegt. Ichthyosaurier, aber auch Sauropterygia und Mosasaurier waren lebendgebärend. Vergleiche mit der Geschlechtsdeterminierung bei modernen Amnioten ergaben, dass in allen drei Linien unabhängig voneinander zunächst genotypische Geschlechtsdeterminierung etabliert worden sein muss, bevor sie lebendgebärend werden konnten. Aufgrund der relativ konstanten Temperaturen im offenen Ozean war die Etablierung der genotypischen Geschlechtsdeterminierung die Voraussetzung dafür, dass die betreffenden Gruppen überhaupt im pelagischen Raum radiieren konnten. Nach dem Wegfall der thermischen Geschlechtsdeterminierung mussten sie nicht mehr zur Eiablage ans

Land gehen und konnten sich daher in extremerer Weise der pelagischen Lebensweise anpassen, als dies bei Tieren möglich ist, die ihre Eier an Land ablegen müssen, z.B. Schwanzflosse, Rückenflossen, flügelartige Extremitäten bei Ichthyosauriern.

Alle voll pelagisch lebenden Amnioten (rezent: Seeschlangen, Sirenia und Cetacea) weisen genotypische Geschlechtsdeterminierung auf. Genotypische Geschlechtsdeterminierung und (in der Folge dessen) Lebendgeburt sind damit Grundvoraussetzung für marine adaptive Radiationen bei Amnioten. Reptilien sind nicht in der Lage, unter Wasser Eier abzulegen, da der Gasaustausch durch die Eischale unter Wasser zu langsam und schwach erfolgt (einige Schildkröten der Chelidae legen zwar Eier unter Wasser ab, die Eier entwickeln sich aber erst in der Trockenzeit [Diapause]). Ichthyosaurier (und evtl. Mosasaurier) gebaren die Jungen mit dem Schwanz voraus (wie bei Walen und Seekühen); dies verhindert ein Ertrinken unter der Geburt. Der pelagische Lebensstil brachte dann die verschiedenen Gruppen der marinen Reptilien in direkte Konkurrenz miteinander, so jagten beispielsweise Mosasaurier Plesiosaurier.

Heutzutage stellen die 60 Arten der Seeschlangen (Hydrophiinae) die einzigen obligat meereslebenden Reptilien dar (unfähig, am Land zu überleben). Dagegen sind ca. 20 % aller modernen Reptilien vivipar; Viviparie entwickelte sich mindestens 100 x allein in Echsen und Schlangen und ist dabei offenbar wichtig für das Überleben, ist sie doch vor allem bei Arten in kalten Klimazonen verbreitet. Die übrigen marinen Reptilien wie Meeresschildkröten und Salzwasserkrokodile (insgesamt weniger als 10 Arten) legen ihre Eier an Land; die Geschlechtsdeterminierung erfolgt bei ihnen temperaturabhängig. Ein Vergleich von 94 rezenten Amniotentaxa zeigte, dass genotypische Geschlechtsdeterminierung Grundvoraussetzung dafür darstellt, dass sich Viviparie einstellt – ohne genotypische Geschlechtsdeterminierung keine Viviparie. Beide Arten der Geschlechtsdeterminierung können dagegen mit Oviparie verbunden sein (Nat. 461, 389).

Körpertemperatur bei mesozoischen marinen Reptilien (Sci. 328, 1361 + 1379): Die O-Isotop-Zusammensetzung der Zähne ermöglicht Aussagen zur Körpertemperatur zum Zeitpunkt der Zahnbildung. Aus dem Vergleich der O-Isotop-Zusammensetzung in den Zähnen von marinen Reptilien (wie Ichthyosaurier, Plesiosaurier, Mosasaurier) mit den entsprechenden Werten in den Zähnen von Fischen aus den gleichen Schichten lassen sich daher Aussagen treffen, ob die marinen Reptilien ebenso wie die meisten Fische (Ausnahme: Thunfische) poikilotherm waren oder ihre Körpertemperatur über der Umgebungstemperatur halten konnten. Dabei unterscheidet man Homiothermie (Überbegriff) und Endothermie als Sonderform der Homiothermie, bei der der Körper selbst Wärme produziert, um die Temperatur hoch zu halten. Homiotherme sind in der Lage, die Körpertemperatur in unterschiedlichen thermischen Umgebungen konstant zu halten. Die Wärmebildung der Endothermen kann im Verdauungstrakt (Säuger, Vögel) oder aber in den Muskeln (endotherme Lamniformes unter den Haien) erfolgen. Partielle Endothermie findet sich in Haien, Thunfischen, sogar in einigen Insekten und Pflanzen. Unbekannt ist, wann die Endothermie erstmals aufgetreten ist, möglicherweise schon im Perm mit der Radiation der Synapsida. Innerhalb der Archosaurier wird Endothermie bei Dinosauriern und Flugsauriern sowie den Vorfahren der Krokodile (wegen des vierkammerigen Herzens) angenommen.

Die Daten sprechen dafür, dass Plesiosaurier und Ichthyosaurier homiotherm waren, Mosasaurier wohl gigantotherm und damit thermisch nicht so stabil wie die beiden anderen Gruppen. Das brauchten sie auch nicht zu sein, jagten sie doch eher aus dem Hinterhalt, während Plesiosaurier (als „Segler“ unter Wasser und „Cruiser“) und Ichthyosaurier als Verfolgungsjäger ihre Beute suchten bzw. verfolgten und daher ausdauernder sein mussten. Durch Homiothermie konnten sie die erforderliche Muskelaktivität langfristig aufrecht erhalten (was Lauerjäger wie Mosasaurier nicht benötigen). Mosasaurier waren daher thermisch nicht so stabil wie die beiden anderen Gruppen.

Ichthyosaurier entwickelten sich aus basalen neodiapsiden Reptilien, Plesiosaurier stellen (als Gruppe der Sauropterygia) die Schwestergruppe der Lepidosaurier, und Mosasaurier gehören als varanoide Anguimorpha in die Lepidosaurier. Alle drei waren Beutegreifer, sowohl nach Mageninhalt wie Zahnmorphologie. Die Anatomie spricht für hohe Schwimmgeschwindigkeit und einen Grundumsatz ähnlich dem moderner Thunfische. Jurassische Ichthyosaurier wuchsen rasch nach der Geburt – ebenfalls ein Indiz für Endothermie.

Basale Sauropterygia (ob. U-Trias bis TJG, aus denen die Plesiosaurier hervorgingen) und basale Ichthyosaurier (ob. U-Trias bis höherer Keuper) waren vermutlich poikilotherm. Der Übergang zur Homoiothermie dürfte in der O-Trias erfolgt sein. Der thunfischartige Körperbauplan der Ichthyosaurier, der sie zu ausdauernden Langstreckenschwimmern machte, korreliert mit dem Rückgang der Küstenhabitats in der M- und O-Trias; die meisten küstenbewohnenden Reptilien starben damals infolge Habitatverlust aus, während die Ichthyosaurier blühten.

Moderne homoiotherme Meeresvertebraten wie Thunfische und Lederschildkröten halten ihre Körpertemperatur bei 20 bis 25 Grad. Betrachtet man die drei fossilen Gruppen, hatten – im Fall einer Wassertemperatur von 10 Grad – alle drei eine Körpertemperatur von ca. 24 Grad. Stieg die Wassertemperatur auf 36 Grad an, erwärmten sich nur die Mosasaurier auf 36 Grad, die beiden anderen Gruppen hielten ihre Temperatur konstant. Entsprechend fanden sich Unterschiede zu der Körpertemperatur von Fischen aus der gleichen Fundschicht von 5 bis 20 Grad Differenz; Ausnahme bilden triassische Ichthyosaurier, die wohl noch poikilotherm waren. Unklar ist, ob einige Ichthyosaurier echte Endotherme waren (d.h. Generierung eigener Körperwärme). Ichthyosaurier und Plesiosaurier waren vielleicht regional endotherm wie Thunfische und Lamniformes.

Heutzutage gibt es kein endothermes Reptil (außer Vögeln). Die Lederschildkröten sind homoiotherm dank Gigantothermie, nicht endotherm, weisen aber manchmal eine Körpertemperatur von > 20 Grad über der Außentemperatur auf, ohne selbst Wärme zu produzieren. Die wärmsten marinen Reptilien waren demgemäß große Gigantotherme wie *Tylosaurus*; kleinere Mosasaurier waren bis zu 5 Grad kühler. Die Körpertemperatur der untersuchten Ichthyosaurier und Plesiosaurier (gemäß O-Isotopen im Zahnschmelz) konnte dagegen bis zu 36 bis 39 Grad erreichen. Wie moderne Wale waren letztere dadurch in der Lage, über große Distanzen mit hoher Geschwindigkeit zu schwimmen. Insofern wird für Plesiosaurier und Ichthyosaurier (ab Jura) Homoiothermie (evtl. sogar partielle Endothermie) und für Mosasaurier mindestens partielle Homoiothermie (im Sinne der Gigantothermie) angenommen.

Das Vorkommen von Plesiosauriern (aus drei Familien) und Ichthyosauriern in den kalten marinen Gewässern im Apt SW-Australiens (jahreszeitlich nahe der Gefriergrenze) spricht ebenfalls für Homoiothermie bzw. Endothermie; ektotherme Tiere wie Krokodile und Schildkröten könnten unter diesen Klimabedingungen nicht existieren.

Caisson-Krankheit (Knocheninfarkte) bei mesozoischen marinen Reptilien (Natwiss. 99, 443; Nat. Sci. 104: 56):

Vom ob. Lias bis zur O-Kreide finden sich nicht selten Knocheninfarkte (Caisson-Krankheit durch Stickstoffembolie) bei Mosasauriern, Sauropterygiern, Ichthyosauriern und Meeresschildkröten (so z.B. bei 15 % aller Ichthyosaurier zwischen spätem M-Jura und Kreide mit einem Maximum von 18 % in der U-Kreide). Im oberen Lias waren *Temnodontosaurus* (17 %) und *Ichthyosaurus* (20 %) betroffen, nicht aber *Stenopterygius* (0 % von 43 Individuen). Im Grenzbereich Trias/Jura war 1 von 31 *Leptonectes* betroffen, von 85 Ichthyosauridae des unteren Lias war kein einziger betroffen. In der Unterkreide waren 9 % von 11 *Platypterygius* befallen.

Von 47 Nothosauridae waren 2 betroffen, von 2002 *Keichousaurus* keiner, von 346 *Neusticosaurus* (ebenfalls ad Pachypleurosauridae) nur 3. Möglicherweise experimentierten die wenigen Exemplare mit Knocheninfarkten mit dem Tauchen in größere Tiefen. Nothosaurier besiedelten küstennahe, flache Meeresregionen.

Plesiosaurier waren je nach Taxon bis zu 50 % betroffen (wie *Megalneusaurus* aus dem Oberjura mit 50 % und Elasmosauridae der Oberkreide ebenfalls mit 50 %). Das Risiko war unabhängig von der Körperform der Plesiosaurier.

Dies deutet darauf, dass triassische Meeresreptilien keinen Anlass hatten, rasch aufzutauchen. Die Bedrohung durch Unterwasserjäger ist der Hauptgrund dafür, dass luftatmende Reptilien rasch ihre Position innerhalb der Wassersäule wechseln müssen. Das Leben der tauchenden Meeresreptilien war also bis zur Evolution großer Beutegreifer im Jura wenig bedroht.

Im Gegensatz zu modernen Walen entwickelten die Ichthyosaurier keinen physiologischen Schutzmechanismus zur Absicherung des tiefen Tauchens im Laufe ihrer Evolution. Ichthyosaurier waren ab dem Jura vor allem durch große, moderne Haie bedroht, die ihrerseits einen Selektionsdruck ausübten, der die Evolution der fortschrittlichen, thunfischartig gestalteten modernen Ichthyosaurier förderte. Ichthyosaurier könnten daher ab dem höheren Lias immer häufiger zum raschen Auftauchen genötigt worden sein, um den Haien zu entkommen. In der Trias fehlte eine solche Bedrohung noch.

Daneben könnte die Entwicklung schnell schwimmender, agiler Teleostier in O-Jura und Kreide die Ichthyosaurier einem erhöhten Risiko für Knocheninfarkte ausgesetzt haben: beim Verfolgen dieser Fische oder deren Schwärme könnten Ichthyosaurier ihre physiologischen Grenzen (was die Vermeidung von Knocheninfarkten betrifft) überschritten haben. Einige „moderne“ Ichthyosaurier zeigen starke Konvergenzen zum Thunfisch, einem typischen Teleostier-Jäger. Osteologischen Studien zufolge waren jurassische Ichthyosaurier möglicherweise sogar endotherm (im Gegensatz zu den triassischen, denen auch noch die Thunfisch-Form fehlte); partielle Endothermie findet sich auch heutzutage bei Haien und Thunfischen. Sauerstoffisotop-Studien deuten sogar auf eine Körpertemperatur von fast 39 Grad bei jurassischen Ichthyosauriern. Eine hohe Körpertemperatur (egal ob exotherm oder endotherm generiert) war auch erforderlich, um lang anhaltendes tiefes Tauchen zu ermöglichen. Ihre Körpertemperatur lag damit um 5 bis 20 Grad über der ihrer Beutfische.

Die veränderte Form der jurassischen Ichthyosaurier im Vergleich zu jenen der Trias wird aber auch damit erklärt, dass viele Küstenhabitate in der M- und O-Trias verschwanden; ab dem Jura mussten die Fischsaurier daher ihre Lebensweise ändern und in tieferes, dunkleres Wasser abtauchen. Daher sind auch die Sklerotikalringe (relativ zum Durchmesser des Augapfels gemessen) in der Trias noch kleiner als im Jura. Im Jura korreliert die Wahrscheinlichkeit von Knocheninfarkten mit der Augengröße.

Bei den Walen zeigt sich ein ähnliches Muster: früheste Wale wiesen noch keine Knocheninfarkte auf; sie tauchten noch nicht tief. Ökologische Veränderungen führten dann zu einer raschen Verbesserung des Schwimm- und Tauchvermögens – und damit wurden die Wale auch anfällig für Knocheninfarkte. In jüngeren Walen erfolgten jedoch physiologische Anpassungen (u.a. durch verbesserte Sauerstoffspeicherung / Myoglobin), die sie vor Knocheninfarkten schützten. Ichthyosaurier starben aus, bevor sie einen solchen Anpassungsmechanismus entwickelten. Vielleicht trugen die Knocheninfarkte sogar zum Aussterben der Ichthyosaurier bei, waren sie doch mit Schmerzen und dadurch auch mit Einschränkungen (z.B. geringere Effizienz der Nahrungsbeschaffung und abgeschwächte Vermeidungsstrategien, selbst zur Beute zu werden) verbunden. (Natwiss. 99, 443)

Bei Seehunden fanden sich niemals Knocheninfarkte, bei Walen nur vorübergehend in einer bestimmten Phase ihrer Evolution, und zwar sowohl in der Linie zu den Zahnwalen wie zu den Bartenwalen. Beide Linien entwickelten das Tauchen in große Tiefen konvergent, und offenbar waren die wenigen pathologischen Exemplare noch nicht voll an dieses tiefe Tauchen angepasst.

Bei modernen Walen finden sich normalerweise keine Knocheninfarkte, abgesehen von Situationen mit extrem schnellem Auftauchen wie manchen Massenstrandungen. Wale sind also sehr gut, aber nicht absolut vor dem Dekompressions-Syndrom geschützt.

Bei Menschen erleiden Personen mit offenem Foramen ovale (Rechts-Links-Shunt) unter gleichen Bedingungen fünfmal häufiger Knocheninfarkte als Personen ohne diesen Herzfehler. Da der Rechts-Links-Shunt der Situation des Reptilherzen entspricht, ist die starke Neigung der marinen Reptilien zu Knocheninfarkten offenbar ihrer Herzanatomie anzulasten, während Säugetiere ohne Herzfehler insoweit wesentlich resistenter sind, wenn auch nicht vollkommen geschützt, wie die wenigen fossilen Wale mit Knocheninfarkten zeigten.

Der wichtigste Mechanismus, der Seehunde und Wale vor Knocheninfarkten schützt, ist allerdings die Fähigkeit, die Lungenalveolen zu kollabieren und wieder zu öffnen. Während des Zusammenziehens der Lungenalveolen wird der Gasaustausch über die Alveolenoberfläche unterbrochen, damit wird auch eine weitere Aufnahme von Stickstoff vermieden. Seehunde atmen vor dem Tauchen aus, Wale haben vergleichsweise kleine Lungen. Auch Meeresschildkröten nutzen diesen Mechanismus, die Alveolen zu kollabieren, hinzu treten Anpassungen der Herzphysiologie.

Diese Anpassungen entwickelten sich wohl erst im Laufe der Zeit: Bei fossilen Meeresschildkröten ging die Wahrscheinlichkeit von Knocheninfarkten erst im Laufe des Tertiärs (Eozän, Oligozän) zurück; auch bei fossilen Exemplaren aus dem Holozän kommen aber noch solche Infarkte vor (0,1 – 5 %), wenn auch viel seltener als in der Kreide (25 – 67 %). Als nur inkomplett an das Meeresleben angepasste Tiere sind Meeresschildkröten auch heute noch sehr empfindlich; z.B. beim raschen Auftauchen als Beifang in Fischernetzen. Dennoch sind offenbar im Tertiär Anpassungen erfolgt, die das Risiko für Knocheninfarkte bei Meeresschildkröten unter *natürlichen* Lebensbedingungen stark reduzierten.

Für Mosasaurier ist charakteristisch, dass sich Knocheninfarkte entweder bei allen Exemplaren einer bestimmten Gattung finden, oder bei keinem einzigen (0 oder 100 %; 100 % bei *Mosasaurus*, *Prognatodon*, *Platecarpus*, *Plioplatecarpus*, *Hainosaurus*, *Tylosaurus*). (Sci. Nat. 104: 56).

Ichthyosaurier sind ein wichtiger Träger der mesozoischen marinen Revolution (MMR), die auf der Reorganisation der benthischen Ökosysteme beruht als Antwort auf erhöhten Druck durch Beutegreifer und den Aufstieg der modernen marinen Fauna. Zur MMR lieferten auch pelagische marine Reptilien einen wichtigen Beitrag, und Ichthyosaurier erwiesen sich eine der erfolgreichsten Gruppen, die mittlere bis obere Level der Nahrungskette von der U-Trias bis in die O-Kreide hinein besetzten (Sci. Rep. 10: 4206).

3. Sauropterygia/Sauropterygomorpha/Synaptosauria ("Meeresreptilien"):

Sauropterygia = Eusauropterygia + Placodontia

Eusauropterygia = Nothosaurier, Pachypleurosaurier, Plesiosaurier

Nach dem Kenntnisstand 2020 sind Eosauropterygia aus der U-Trias von Panthalassa- und Tethys-Provinzen bekannt, und umfassen pachypleurosaurier-artiger Formen wie *Majiashanosaurus* und *Hanosaurus*, den Nothosaurier *Lariosaurus* aus der oberen U-Trias von China sowie den vermeintlichen Pistosaurier *Corosaurus*, der sich jedoch als Schwestergruppe der Eosauropterygia darstellte und damit unterhalb der Pistosauroida steht. Ab der frühen M-Trias finden sich dann weitere Nothosaurier (*Germanosaurus*, *Nothosaurus*), und zwar dann auch in Mitteleuropa (Comm. Biol. 3: 63). Weitere Taxa von Eosauropterygia sind aus der U-Trias nicht bekannt.

Wie die Fundzusammenhänge und assoziierte Faunen Südchinas belegen, waren die marinen Nahrungsketten im chinesischen Schelfbereich der oberen U-Trias noch einfach strukturiert und verkürzt. Die marinen Ökosysteme der U-Trias waren noch nicht gereift, die biotische Erholung noch nicht abgeschlossen; die Erholung der Nahrungsketten erfolgte wider Erwarten einem Ansatz von oben nach unten (jedenfalls in Südchina); so finden sich nur unverhältnismäßig wenig Fische und Makroinvertebraten in den untertriassischen Faunen, die schon frühe Eosauropterygia hervorgebracht hatten (an der Fundstelle von *Lariosaurus* beispielsweise überhaupt keine Fische). Erst in der M-Trias normalisierten sich die Verhältnisse in der Region.

Hanosaurus dürfte sich als kleiner Eosauropterygia von kleinen weichen Wirbellosen ernährt haben ebenso wie der ca. 1 m lange *Chaohusaurus* als kleiner basaler Ichthyosaurier, für den Körperform und Heterodontie für eine Ernährung von kleinen Invertebraten sprechen. Der basale

Nothosaurier *Lariosaurus* war ca. 1,5 m lang und ernährte sich vermutlich von kleinen marinen Reptilien wie Hupehsuchia, die mit 5 Arten in der Fauna vertreten waren (immerhin fanden sich bei anderen Nothosauriern kleine marine Reptilien im Mageninhalt); die Bezahnung von *Lariosaurus* ist allerdings nicht erhalten, weshalb Aussagen zum Beutespektrum problematisch sind. Insgesamt fanden sich somit 8 marine Reptilien in dieser untertriassischen Fauna Südchinas. Hupehsuchia waren am häufigsten und endemisch in der Region, 40 bis 200 cm lang und wohl Filtrierer, wobei ihnen in (völliger) Abwesenheit von Fischen in der Fauna wohl kleine Crustaceen und Mikroorganismen als Nahrung gedient haben dürften (dadurch Abkürzung der Nahrungsketten). Taxonomische und ökologische Erholung waren nach der PTG offenbar entkoppelt: die taxonomische Erholung war zu Beginn der M-Trias beendet, während die ökologische Erholung bis zum Ende der Trias anhielt (Comm. Biol. 3: 63).

a) Erstnachweis der (U)O **Nothosauria** (Olenekian bis oberes Carn).

Länge: 1 bis 8 m. 1 Gatt. in der U-Trias, 21 in der M-Trias, 3 in der O-Trias. Seelöwenartige Lebensweise, Schwimmhäute an den Füßen, langer Hals und Schwanz. Langgestreckte Schädel, große Temporalfenster, ansonsten ähnlich Pachypleurosauria (s. M-Trias)

Nothosaurus: M- bis O-Trias, 3 m, ähnl. rezenten Robben lebend: fischte im Meer, erholte sich auf dem Land; 5 Zehen mit Schwimmhäuten. Körper, Hals und Schwanz lang und biegsam; Fortbewegung im Wasser durch schlängelnde Bewegungen und Antrieb des Schwanzes. In der M-Trias erreicht *Nothosaurus giganteus* (Deutschland, Schweiz) bis 8 m Länge. Da Jungtiere typische Insektenfresser-Zähne hatten, nimmt man an, dass Jungtiere im Uferbereich nach Insekten und anderen Arthropoden jagten, während die erwachsenen Tiere dann zu einer marinen, fischfressenden Lebensweise übergingen.
Lariosaurus (ob. U-Trias bis M-Trias)

Kladogramm:

- Araeoscelidia
 - Younginiiformes
 - Archosauromorpha
 - Placodontia
 - *Corosaurus* (U-Tri)
 - Ab jetzt: EOSAUROPTERYGIA
 - Pistosauroida (non-plesiosauria-Pistosaurier: Anis bis mittleres Carn (*Bobosaurus*); Plesiosaurier ab ob. Rhät)
 - *Majiashanosaurus* (U-Tri)
 - *Hanosaurus* (U-Tri)
 - Pachypleurosaurier (z.B. *Keichousaurus*) (Anis und Ladin, nur *Keichousaurus* erreicht die O-Trias, und zwar bis zum mittleren Carn; Schwerpunkt der Pachypleurosaurier ist aber Anis)
 - Ab jetzt: NOTHOSAUROIDEA (Anis bis Carn-Nor-Grenze; Schwerpunkt ist aber das Ladin; *Paranothosaurus* erreicht das mittlere Carn, *Simosaurus* das obere Carn)
 - basal: mehrere parahyletische Linien zu *Lariosaurus*-Arten (eine Art davon aus der U-Trias)
 - *Nothosaurus*, *Paranothosaurus*, *Simosaurus*, *Germanosaurus*, *Ceresiosaurus*
- (Comm. Biol. 3: 63).

- b) Auftreten der **Placodontia** (Muschelfresser mit Pflasterzähnen; oberste Untertrias = ob. Olenekian bis Rhät):

Meeresbewohner der seichten Küstengewässer, nicht hochseetüchtig; viele Arten trugen an Bauch und Rücken schildkrötenartige Panzer. In der U-Trias nur Fam. Placodontidae, Maximum im Keuper. Große Zahnplatten auf dem Gaumen und im hinteren Kieferbereich; lange Vorderzähne meißelartig zum Aufheben hartschaliger Muscheln vom Meeresboden (drei spatelförmige Schneidezähne in jedem Praemaxillare; vier kräftige Zähne im Maxillare; 3-4 auf jeder Gaumenseite und 3 auf jedem Dentale). Gaumenzähne breit, abgeflacht, mit dickem Schmelz bedeckt.

Placodontia wirken wie plumpe Landbewohner; Schwanz nicht lateral abgeflacht; Beine nicht zu Paddeln umgewandelt. Andererseits sind aber die Gliedmaßen-gürtel nicht so stabil an den Körperseiten befestigt, wie man es bei Landbewohnern erwarten würde. Schwerer Gürtel aus Bauchrippen. Weiter abgeleitete, spätere Formen (Cyamodontidae, Placochelyidae) mit einem schweren Knochenpanzer aus polygonalen Platten.

Drei Familien (BRI):

Placodontidae: Skyth bis Ladin; Europa, Asien (marin)

Cyamodontidae: Anis bis Ladin; Europa (marin)

Placochelyidae: Anis bis Rhät; Europa (marin)

(zzgl. die monotypischen Henodontidae im Keuper).

Placodus: 2 m, U/M-Trias, Pflasterzähne auf dem Gaumen, kräftige Kiefermuskeln, noch recht schwach ans Wasserleben angepaßt: gedrungener Körper, kurzer Hals, Extremitäten wie bei frühen Landreptilien; Körperunterseite mit Bauchrippen, Knochenhöcker auf der Rückenlinie. Fam. Placodontidae. *Placodus gigas* sogar bis 2,5 m lang. Die späteren Fam. Cyamodontidae und Placochelyidae entwickelten auf dem Rücken einen schildkrötenartigen Panzer (z.B. *Placochelys*, M-/O-Trias), verbunden mit schildkrötenartigem Aussehen und Verhalten.

Aus 246 MA alten Schichten der Niederlande (Winterswijk; unteres Anis) wurde 2013 der basalste Placodontia beschrieben (*Palatodonta bleekeri*; 2 cm großer Schädel eines Jungtieres). Placodontia entstanden demnach in Europa und besiedelten dort zunächst die flachen küstennahen Regionen der Tethys (*Palatodonta* ad Placodontiformes; Schwestergruppe der Placodontia ieS.).

Im Gegensatz zu allen anderen Placodontia (Oberkiefer: Gaumen und Kieferknochen mit plattenförmigen Zähnen, Unterkiefer mit einer einzigen Zahnreihe; ursprüngliche Placodontia weisen ebenfalls eine Doppelbezahnung im Oberkiefer auf, aber mit kugelförmigen Zähnen) besaß *Palatodonta* weder kugel- noch plattenförmige Zähne, sondern spitze, kegelförmige. Die spitzen Unterkieferzähne bissen in den Raum zwischen Gaumen- und Oberkieferknochenzähnen, d.h. die charakteristische Doppelbezahnung im Oberkiefer war bereits entwickelt. *Palatodonta* ernährte sich demnach noch von weichen Beutetieren, die es mit diesem Mechanismus gut festhalten konnte. Ein Muschelknackergebiss entwickelte sich erst später.

4. Diapsida ieS: primitive Diapsida

- a) Auftreten der **O Thalattosauria**: Anis bis Nor); 3 Fam.,
weitgehend marin, Eiablage an Land, z.B. *Askeptosaurus*, M-Trias (s. M-Trias), Schwestergruppe der krokodilähnlichen Choristodera (oberste Trias bis unteres Miozän). Werden neuerdings tendenziell in Richtung auf die Archosauromorpha positioniert.
F Askeptosauridae: Anis bis Nor (marin; Europa, Nordamerika)
F Thalattosauridae: Carn bis Nor (Nordamerika)
- b) **O Eosuchia** ist noch schwach vertreten (Aussterben in M-Trias) (*Prolacerta*, *Pricea* in der U-Trias) [*Prolacerta* neuerdings zu den Archosauromorpha gestellt; s.u.: Prolacertiformes]
- c) **Coelurosauravidae**: F Weigeltisauridae (Ufimian bis Skyth; Europa, Afrika, Nordamerika)

In der Fam. Nanchangosauridae (BRI: Anis Asiens; marin) innerhalb der Hupehsauria (ad Diapsida) lebte in der ob. U-Trias eine polydactyle Art mit Extrafingern vor dem ersten Finger von Hand und Fuß; die Form der Hände und Füße erinnert dabei an *Ichthyostega* und *Acanthostega*, es handelt sich aber um eine konvergente Entwicklung in Anpassung an das Wasserleben. Vorderbeine mit 7, Hinterbeine mit 6 Fingern. Fingerknochen in normaler Art und Weise angeordnet (im Gegensatz zur Polydactylie der Ichthyosaurier). Postaxiale Polydactylie (Zusatzfinger hinter dem 5. Finger) findet sich bei *Tulerpeton*, einigen Froschindividuen, auch (pathologisch) bei Menschen, präaxiale Polydactylie (wie bei diesem Diapsiden) an den Hinterbeinen von *Ichthyostega* und den Vorderbeinen von *Acanthostega*, bilaterale Polydactylie (vor Finger I und hinter Finger V) bei Ichthyosauriern und einigen polydactylen indischen heutigen Menschenfamilien, wahrscheinlich auch an den Hinterbeinen von *Acanthostega*. Der triassische Nanchangosauride ist aber der einzige bekannte Tetrapode mit präaxialer Polydactylie an Vorder- und Hinterextremitäten. Die Polydactylie entstand bei ihm als konvergente Entwicklung in Anpassung an die aquatische Lebensweise mit kurzen, aber breiten Händen und Füßen, die äußerlich an *Ichthyostega* und *Acanthostega* erinnern und auch eine ähnliche Funktion wie bei diesen erfüllt haben dürften (Nat. 426, 516).

5. Diapsida ieS: UKL Lepidosauria:

- a) Auftreten der rez. O **Rhynchocephalia (=Sphenodonta)** in der U-Trias.
im Mesozoikum weltweit verbreitet, ab Kreide selten, danach (THENIUS) bzw. (naA) nach dem Eozän fossil nicht mehr nachweisbar, heute durch 2 Arten vor Neuseeland vertreten (die 2. Art, *Sphenodon guntheri*, Population ca. 300 Tiere, wurde erst kürzlich als eigene Art identifiziert). Geringe Fortpflanzungsraten (späte Geschlechtsreife, lange Entwicklungsdauer; Lebenserwartung 250 Jahre).
Fossilien von *Sphenodon* reichen in Neuseeland nur bis 25000 J zurück; damals beide Hauptinseln besiedelt; aus paläogeographischen Gründen müssten die Brückenechsen Neuseeland aber schon vor 140 MA erreicht haben. Der Niedergang der Sphenodonta ab der Kreide wird mit dem Aufstieg der Eidechsen erklärt. Rez. Fam. Sphenodontidae ab Carn.

Zur Erhaltung der Restbestände läuft z.Zt. ein Zuchtprogramm mit hormonstimulierter Eiablage, künstl. Ausbrütung und Aufzucht in mehreren Zoos Australiens.

Im Röt der Eifel *Eifelosaurus triadicus*, weitgehend mit *Sphenodon* übereinstimmend. Neuere Studien ergaben allerdings, daß *Sphenodon* keinesfalls den mesozoischen Vorfahren völlig gleicht, sondern in vielerlei Hinsicht weiterentwickelt ist.

Weitere triassische Sphenodontia: *Brachyrhinodon*, *Clevosaurus* (Carn – Lias, weit verbreitet: Kanada, Brasilien, China), *Deltadectes*, *Penegephyrosaurus*, *Polysphenodon*

Nach bisheriger Auffassung wurden Sphenodonta und Squamata zu den Lepidosauria zusammengefasst, die beide von Eosuchia des Perm und der Trias (wie *Youngina*, *Hovasaurus*, *Kenyasaurus*) abgeleitet

werden. Eosuchia haben einen voll diapsiden Schädel mit zwei Paar Schläfenfenstern und ein Gebiss aus acrodonten, d.h. direkt am Kiefer befestigten Zähnen (ohne Zahnwurzeln in Alveolen). Die Squamata bildeten dann den unteren Schläfenbogen vollständig zurück, das Quadratum wurde beweglich, die Kiefermuskulatur wurde verändert und ein anderer Kieferöffnungsmechanismus entwickelt. Bei *Sphenodon* blieb dagegen der rein diapside Zustand mit unterem Schläfenbogen erhalten, das Quadratum blieb starr; starres Quadratum und unterer Schläfenbogen sind die Voraussetzung dafür, dass die Zähne des Ober- und Unterkiefers in sagittaler Richtung scheren und die Nahrung wie eine Säge zerschneiden können. Als weitere primitive Merkmale von *Sphenodon* gelten: Scheitelaug mit Spuren von Netzhaut und Linse (durchsichtige Schuppe, darunter ein augenähnliches Organ); Zahnreihen am Gaumen; Fehlen eines Kopulationsorgans.

Länge bis 70 cm. Langsamer Stoffwechsel, optimales Wohlfühlen bei 12 Grad Außentemperatur, langsames Wachstum, lange Lebensdauer (250 Jahre), langsame Ontogenese (Junge schlüpfen nach 13 – 15 Monaten) gelten als Spezialanpassungen an den Lebensraum und die nächtliche Lebensweise (deshalb die großen Augen, Schlitzpapille); einziges nachtaktives rezentes Reptil (THENIUS 2000).

(Klassische) Ableitung der Sphenodontia: Stammgruppe: Eosuchia (Perm bis Trias); aus basalen Eosuchia leiten sich die Eolacertilia (*Paliguana*, *Kuehneosaurus*) ab, die vom höheren Perm bis zur TJG existieren. Aus Eolacertilia leiten sich dann getrennt die Sphenodonta (früher: Rhynchocephalia) einerseits und die Squamata andererseits ab, die die Lacertilia, die ausgestorbenen Mosasaurier sowie die Ophidia (Schlangen) umfassen.

Moderne Kladogramme unterscheiden zwischen Rhynchocephalia und Sphenodontia. Danach sind die Rhynchocephalia etwas umfassender und enthalten neben den Sphenodontia noch *Gephyrosaurus* (Rhät bis Lias). Basalster Sphenodontia ist *Diphydontosaurus* (O-Trias), gefolgt von *Planocephalosaurus* (O-Trias).

6. Diapsida ieS: InfraKL Archosauromorpha (O-Perm bis Keuper) und Archosauria

Wichtige Rolle der Antarktis?

In der Antarktis findet sich kurz nach der PTG ein Nebeneinander von überlebenden Tiergruppen und neuen Gruppen; hier konnte die Natur offenbar besonders schnell aufgerissene ökologische Lücken füllen und neue Lebensformen entwickeln lassen. Die frühe Fauna der Antarktis unterschied sich deutlich von anderen Landmassen der Südhalbkugel (wie dem damals mit der Antarktis verbundenen Südafrika); darunter Archosauriformes wie *Antarctanax*. Das leguan große, eidechsenähnliche Tier lebte 2 MA nach der PTG wohl an Flussufern dichter Koniferenwälder (einer der frühesten Vertreter der Archosauriformes). *Prolacerta* findet sich zu jener Zeit dagegen sowohl in Antarctica wie in Südafrika. Amdere Taxa, die an der PTG in Südafrika ausgestorben waren, überlebten in Antarctica. Die Funde sprechen zusammen mit einem noch unbeschriebenen Archosaurier für eine rasche Diversifikation der Archosaurier in Antarctica unmittelbar nach der PTG.

Archosauromorpha:

a) **Protorosauria** (O-Perm bis O-Trias) mit den **Tanystropheidae** (Anis bis Nor;

- Europa, Nordamerika; terrestrisch und marin) (ad Prolacertiformes)
 (die monotypische Familie Protorosauridae ist aufs O-Perm beschränkt).
 b) **Prolacertidae** (Skyth bis Carn; kosmopolitisch) (ad Prolacertiformes;
 bis O-Trias; s. BENTON 2007).
 (a + b = Prolacertiformes, M-Perm [*Protorosaurus*] bis O-Trias)
 c) **Rhynchosauria**: Rhynchosauridae: Skyth (Induan) bis Nor (kosmopolitisch)

BENTON nennt als Archosauromorpha unterhalb der Archosauria:
 Trilophosauridae, Rhynchosauria, Prolacertiformes (Trilophosauridae basal,
 Prolacertiformes als nächste Außengruppe der Archosauria).

Archosauria/Archosauriaformes:

Synapomorphien: Anteorbitalfenster zwischen Nasenloch und Augenhöhle mit luftgefülltem
 Hohlraum; verknöchertes Laterosphenoid [medianer Knochen vor der Hirnkapsel]; laterales
 Mandibularfenster. Bereits bei *Proterosuchus* nachweisbar.

- a) „**Thecodontia**“ (je nach Definition ab oberstem Perm oder unterster Trias)
 entwickeln in der U-Trias eine große Formenvielfalt; Abstammung von
Proterosuchiern des obersten Perm (die manchmal schon zu den Theco-
 dontiern gezählt werden; Fam. Proterosuchidae: Tatarian bis Anis).
 (Thecodontia: paraphyletische Gruppe basaler Archosauria unterhalb
 der Kronengruppe)

UO Proterosuchia (O-Perm bis O-Trias, naA bis M-Trias):

Proterosuchidae (Tatarian bis Anis):

Chasmatosaurus (U-Trias, 2 m): krokodilähnliches Aussehen
 und Lebensweise; kräftige Gliedmaßen, waagerechter Rumpf, breiter, echsen-
 artiger Gang, vorwiegend flußlebend mit schlängelnden Bewegungen im Wasser;
 Fischfresser; Zähne in Alveolen, auch der Gaumen trug Zähne (Merkmal für
 primitive Thecodontia).

Proterosuchus (U-Trias, 1,5 m, Südafrika): schlank, jagte wahrscheinlich kleine bis
 mittelgroße Synapsiden und Procolophoniden. Kurze Gliedmaßen vom Körper
 abgespreizt (wie die meisten Synapsiden sowie alle Eidechsen und Urodelen)

Erythrosuchidae:

U- bis M-Trias; Topräuber, die sich von massigen Dicynodontia u.a.
 ernährten. Im Gegensatz zu den basaler stehenden Proterosuchidae treten
 bei ihnen als fortschrittlichere Archosauriermerkmale auf: dreistrahliges
 Becken mit verlängerter Pubis und Ischium; vorspringender Muskelansatz
 am Femur (= 4. Trochanter); drittes Metatarsale länger als viertes (BENTON).

Erythrosuchus (4,5 m; U-, M-Trias): größter Räuber auf dem Festland in U- und
 M-Trias; einige Arten erreichten 5 m. Von ihnen ging ein starker Selektions-
 druck auf die Evolution der anderen Festlandreptilien aus, da gleichzeitig neue
 Thecodontier-Typen mit gepanzerten Körpern auftraten (Phyto-, Aetosauria).
 Breiter, bis 1 m langer Kopf; viele scharfe Zähne. Gliedmaßen weiter unten an
 der Bauchseite befestigt. Osteologische Hinweise auf Pneumatisation der
 Wirbelkörper (s.u.). Familie Erythrosuchidae, Skyth bis Ladin, kosmopolitisch.
Vjushkovia: 5 m lang (Russland)

CRUTOTARSI:

[**UO Ornithosuchia** (im früheren Sinne: U- bis O-Trias):

die F Lagosuchidae (Ladin) umfaßt evtl. die Vorfahren der Dinosaurier, wird aber heute außerhalb der Ornithosuchia aufgestellt (in eine eigene Ordnung Lagosuchia). Galten die Ornithosuchia/Ornithosuchidae bis in die 90er Jahre hinein als Ornithodira (und damit auf der Linie zu den Dinosauriern), so ergaben neuere Analysen, dass sie zu den Crurotarsi, also der Linie zu den Crocodylomorpha, gehören. *Euparkeria* wird nicht mehr zu den Ornithosuchia gestellt, sondern steht kladistisch tiefer, unmittelbar vor der Aufzweigung in die Crurotarsi und Ornithodira, auch wenn ihn ältere Arbeiten aufgrund von Merkmalen des Fußgelenks in die Linie zu den Dinosauriern einordneten (BENTON 2007). Nach neuer Auffassung umfassen die Ornithosuchia nur eine einzige Familie, die Ornithosuchidae, die auf die O-Trias beschränkt ist].

UO Pseudosuchia: ab U-Trias; Schwestergruppe der Ornithosuchia; führt in der M-Trias zu den Sphenosuchia und damit zu den Krokodilen. „Scheinkrokodile“. Terrestrische Tiere, groß, krokodilähnliche Gestalt, lange Hinterbeine, kurze Vorderbeine, langer Schwanz, Schädel aber hoch und schmal (im Gegensatz zu Krokodilen: breit, flach, lange Schnauze). Im Keuper dann 5 bis 6 m lang, bis 1,5 m hoch (!), da sich die Beine wie bei späteren Dinosauriern schon mehr unter dem Körper befanden, daher Fortbewegung eher wie bei Säugern und Dinosauriern als bei Krokodilen. Zähne an Vorder- und Hinterkante wie Sägemesser geriffelt (Fleischfresser), häufig stark abgesplittert vom Beißen in Hartteile wie z.B. Stegocephalier.

Nach modernen Auffassungen (s. Sci. 317, 348) sind die Pseudosuchia die Schwestergruppe der Avemetatarsalia (=Aphanosauria + Ornithodira). Pseudosuchia in diesem Sinne sind nicht ausgestorben, sondern umfassen: Phytosauria, Aetosauria, „Rauisuchia“ und Crocodylomorpha. Kladogramm s. O-Trias.

Pseudosuchia ab oberem Olenekian, Avemetatarsalia ab Anis.

? „**Rauisuchia**“: *Collilongus* aus dem unteren Olenekian Polens fraglicher Rauisuchia; ansonsten M- bis O-Trias. (Rauisuchia gehören zu den Pseudosuchia)

ORNITHODIRA:

Dinosauiomorpha: Spuren früher Dinosauiomorpha bereits im frühen Olenekian Polens (249 – 251 MA alt, wenn man die PTG auf 252,3 MA datiert; *Prorotodactylus*). Details s. M-Trias. Körperfossilien ab M-Trias.

Kladogramm der basalen Archosauria (Naturwiss.88, 119): (PP = postcraniale Pneumatisation)

--- Rhynchosauria (PP strittig) (ad Archosauiomorpha, non Archosauria) (Rhynchosauridae: Skyth bis Carn)

ab jetzt: ARCHOSAURIA

- Proterosuchidae (PP strittig) (Tatarian bis Anis)
- *Erythrosuchus* (PP vorhanden) (Erythrosuchidae: Skyth bis Anis)
- *Euparkeria* (PP unbekannt) (Euparkeriidae: Skyth bis Anis)
- Proterochampsidae (PP unbekannt) (Ladin bis Carn; Südamerika; terrestr. + Süßwasser)
ab jetzt: KRONENGRUPPENARCHOSAURIA (letzter gemeinsamer Vorfahr
von Vögeln und Krokodilen)
- Dichotomie:
 1. Linie zu den Krokodilen: (dies sind die **Pseudosuchia!**)
 - Phytosauria (PP teils vorhanden, teils unbekannt) (Phytosauridae: Carn – Rhät)
davon abzweigend:
 - Linie zu den Krokodilen, mit folgenden Seitenlinien:
 - a) „*Mandasuchus*“ (ad Rausuchia; PP vorh.) + Aetosauria (PP unbek.)
 - b) *Batrachotomus* (PP vorhanden) (ad Rausuchia)
 - c) *Postosuchus* (PP vorhanden) (ad Rausuchia)
 - d) Sphenosuchia (teils PP vorhanden, teils unbekannt)
 - e) Crocodylia (PP fehlt)
 - 2. Linie zu den Ornithodira; diese Linie spaltet sich auf in die Dinosaurier und Pterosauria. Pterosauria: PP vorhanden; Dinosaurier: bei nonavianen Dinosauriern PP teils vorhanden, teils abwesend; bei Vögeln PP vorhanden.

Kladogramm basaler Archosauria nach BENTON (2007):

ab jetzt: ARCHOSAURIA

--- Proterosuchidae

--- Erythrosuchidae

--- *Euparkeria*

ab jetzt: AVESUCHIA

Dichotomie in: Crurotarsi* und Avemetatarsalia**

* ab jetzt: CRUROTARSI:

--- Phytosauridae

--- nicht aufgelöst: Stagonolepididae, Ornithosuchidae, „Rausuchia“, **Crocodylomorpha**

** ab jetzt: AVEMETATARSALIA

--- *Scleromochlus* (O-Trias)

ab jetzt: ORNITHODIRA

--- **Pterosauria**

ab jetzt: DINOSAUMORPHA

--- *Lagerpeton*

ab jetzt: DINOSAURIFORMES

--- *Marasuchus*

--- **Dinosauria**

Etwas strittig ist die Position von *Euparkeria*, der aufgrund von Merkmalen des Fußgelenks früher in die Dinosaurierlinie gestellt wurde, aber es fehlen ihm zahlreiche Merkmale abgeleiteter Archosaurier, daher die basalere Position. Ornithosuchidae (nur O-Trias) wurden früher aufgrund gemeinsamer Merkmale im Beinskelett mit den Ornithodiren in die Linie zu den Dinosauriern gestellt, neuere Studien stellen sie aber in die Crurotarsi.

Bestimmte Merkmale im Fußgelenk und Fußskelett sowie die digitigrade Zehenhaltung verbinden die Dinosauriomorpha mit den Flugsauriern (z.B. Fußknöchel zu einem Scharnier vereinfacht; mittlere drei Zehen langgestreckt und aufrecht gehalten).

Ging man früher davon aus, dass die Pneumatisation von Knochen eine spezifische Entwicklung innerhalb der Theropoden ist (alle Vögel weisen die PP auf, nicht jedoch Krokodile!), deuten neue Untersuchungen darauf hin, dass zumindest einige basale Archosaurier (z.B. *Erythrosuchus*) pneumatisierte Wirbelkörper hatten; viele andere basale Archosaurier sind auf das Vorhandensein einer solchen Pneumatisation noch nicht untersucht worden, so dass die postkraniale (vertebrale) Pneumatisation durchaus der „primitive“ Zustand der Archosaurier sein könnte, und die Pneumatisation wäre dann in einigen Linien der Dinosaurier sowie bei den Krokodilen sekundär verlorengegangen. Vorfahren der Krokodile (Phytosaurier, Mandasuchia, *Batrachotomus*, *Postosuchus*, zumindest einige Sphenosuchia) wiesen tatsächlich osteologische Anzeichen für eine Pneumatisierung der Wirbelkörper auf; der Verlust der PP bei den Crocodylia ist mit dem Übergang zur semiaquatischen Lebensweise erklärbar, um den Auftrieb zu reduzieren. Auch tauchend lebende rezente Vögel weisen eine stark reduzierte Pneumatisierung des postkranialen Skeletts auf. Auch der letzte gemeinsame Vorfahr von Krokodilen und Vögeln hätte demnach bereits PP aufgewiesen.

Allerdings scheint sich die Pneumatisation non-ornithodirer Archosaurier auf die Wirbel zu beschränken, während ornithodire Gruppen weitergehende Pneumatisierungen aufweisen können. Vertebrale Pneumatisation beweist lediglich das Vorhandensein eines Luftsacksystems im Wirbelskelett; hieraus kann nicht geschlossen werden, dass ein weitergehendes Luftsacksystem in Körperhöhlen (wie bei Vögeln) bestand, und es lässt daher auch keine näheren Aussagen zur Lungenfunktion zu. Die Entstehung der Pneumatisation bei Archosauriern muss jedenfalls der Entstehung des Flugvermögens weit vorausgegangen sein; die Erweiterung des Luftsacksystems bei den Vögeln, ausgehend von dieser postcranialen Skelettpneumatisation, mag dann mit dem Flugvermögen zusammenhängen. (Naturwiss. 88 [2001], 119 ff.).

Die Entstehung des Luftsacksystems bei Archosauriern der Trias wird mit dem niedrigen Sauerstoffgehalt zu jener Zeit in Verbindung gebracht, der die Entstehung effektiverer Atmungssysteme förderte (Sci. 316, 557). Nach anderer Auffassung (s. unter „*Aerosteon*“) entwickelte es sich primär für Zwecke der Thermoregulation und wurde dann sekundär für die Atmung kooptiert.

In der U-Trias ältestes fossil erhaltenes Amnioteneier (inc. sed.), obwohl Amniota seit mindestens 310 MA nachweisbar sind. Die frühesten Amnioteneier hatten wahrscheinlich eine flexible äußere Membran; eine mineralisierte, aber noch flexible äußere Membran ist eine Synapomorphie der Reptilien, aber erst die Archosaurier entwickelten eine stark mineralisierte, harte Schale, konvergent auch bei einigen Schildkröten und Squamata. Dies erklärt, weshalb fossile Eier erst ab der unteren Trias nachweisbar werden; zuvor waren die Fossilisierungschancen viel geringer.

Zusammenfassendes Kladogramm mesozoischer Reptilien unter besonderer Berücksichtigung der Linie zu den Krokodilen (BENTON, ohne Testudines):

EUREPTILIA:

ab jetzt: DIAPSIDA

--- Ichthyosauria

--- Lepidosauromorpha = --- Sauropterygia
ab jetzt: LEPIDOSAURIA

--- Sphenodonta

ab jetzt: SQUAMATA

--- Iguania

ab jetzt: SCLEROGLOSSA

--- Gekkota + [Amphisbaenia (+Serpentes?)]

--- Scincomorpha + [Anguimorpha (+Serpentes?)]

ab jetzt: ARCHOSAURIA

--- Pterosauria + Dinosauria = ORNITHODIRA

ab jetzt: CROCODYLOMORPHA

--- Saltoposuchidae

--- Sphenosuchidae

- ab jetzt: CROCODYLIA (ab Lias)
 - Protosuchidae
- ab jetzt: MESOEUCROCODYLIA
 - Thalattosuchia
- ab jetzt: METASUCHIA
 - Notosuchidae
 - Sebecidae
- ab jetzt: NEOSUCHIA
 - Goniopholididae + Dyrosauridae
 - *Bernissartia*
 - Eusuchia (ab U-Kreide)

syna-syna utri

SYNAPSIDA/Therapsida:

An der PTG hatten die Therapsiden starke Verluste erlitten, erholten sich aber in der U-Trias und in der unteren M-Trias. Danach gingen sie aber dann endgültig zurück, weil sie immer mehr der Konkurrenz der explosiv aufsteigenden Archosauria ausgesetzt waren. Nur drei Linien der Therapsida überlebten die PTG und erreichten die Trias; die kleinsten von ihnen, die Therocephalia, starben in der M-Trias aus, die Cynodontier überlebten bis in die unterste Kreide (Valangin oder Hauterive), die Dicynodontia erloschen zwar weltweit (außer in Australien) in der O-Trias, sind aber nach einer Nachweislücke von über 100 MA in der höheren U-Kreide Australiens noch einmal nachweisbar. Einige der Cynodontia der Trias waren dominierende Beutegreifer, andere Cynodontia lebten herbivor. Die Vorfahren der Säugetiere finden sich unter den karnivoren Cynodontiern, und zwar der Superfamilie Chiniquodontoidea, und zwar evtl. die Dromatheriiden unter den Chiniquodontoidea, die allerdings weitestgehend nur durch isolierte, sehr säugerähnliche Zähne bekannt sind. (Die triassischen Herbivoren unter den Cynodontiern werden als [wohl paraphyletische] „Gomphodonten“ bezeichnet).

Der Cynodontia *Trirachodon* (Cynognathus-Zone, U-Trias, Südafrika) lebte in selbst gegrabenen Bauten mit verzweigten Tunneln und terminalen Kammern, wobei mehrere Individuen denselben Bau nutzten (**Koloniebildung; ältester Nachweis eines solchen Verhaltens**). Körperfossilien von 20 Individuen in einem Höhlensystem. Tunnel gelegentlich rechtwinklig gekrümmt; Tunneldurchmesser nimmt zur Tiefe hin ab (abgesehen von den Endkammern). Auch die Form des Bodens der Tunnelgänge (bilobat: „zweispurig“) lässt auf das Leben in einer Kolonie schließen, wo Tiere die Gänge in unterschiedlichen Richtungen passieren. Ein derartiges koloniales Verhalten in komplexen Bauten war zuvor bei Tetrapoden nur von känozoischen Säugetieren bekannt (Palaios 16, 148).

Folgende Familien der Therapsiden überlebten die PTG (nach BRI, ohne monotypische Fam.):

- Emydopidae: Kazanian bis Skyth (Afrika, Antarctica)
- Kingoriidae: Tatarian bis Skyth (Afrika)
- Euchambersiidae: Tatarian bis Skyth (Europa, Afrika)
- Ictidosuchidae: Kazanian bis Skyth (Afrika)
- Scaloposauridae: Tatarian bis Skyth (Afrika, Antarctica)
- Galesauridae: Tatarian bis Skyth (Europa, Afrika, Asien)

In der U-Trias erschienen neu:

Lystrosauridae: Skyth (kosmopol.) (Dicynodontia)
 Kannemeyeriidae: Skyth bis Carn (Europa, Afrika, Südamerika) (Dicynodontia)
 Ericiolacertidae: Skyth (Afrika, Antarctica) (Therocephalia)
 Bauriidae: Skyth bis Anis (Afrika) (Therocephalia)
 Thrinacodontidae: Skyth (Afrika, Antarctica, naA auch Asien) (Cynodontia)
 Eucynodontia:
 Cynognathidae: Skyth bis Anis (Afrika, Südamerika, naA Asien, Antarctica)
 Diademodontidae: Skyth bis Anis (Afrika, Asien)
 Trirachodontidae: Skyth bis Anis (Afrika, Asien)
 Traversodontidae: Skyth bis Rhät (Afrika, Asien)
 (naA auch bereits Probainognathia ab der U-Trias; Afrika)

Im weiteren Verlauf der Trias erscheinen dann nur noch 4 Familien:

Chiniquodontidae: Anis bis Carn (kosmopolit.), herbivor
 Probainognathidae: ob. M-Trias (Ladin) (monotypische Familie)
 Tritylodontidae: Rhät bis Callov (kosmopolit.), herbivor
 Trithelodontidae: Rhät bis Sinemur (Nordamerika, Afrika, Südamerika), insektivor

- a) von den **Cynodontia** spaltet sich zu Beginn der Trias ein Unterzweig ab, der direkt zu den Säugern führt (s. Keuper); erste spitzmausähnliche Säuger sind zwar erst ab Keuper nachweisbar, müssen sich aber wegen der dann schon weltweiten Verbreitung bereits früher entwickelt haben. Die Cynodontia (O-Perm bis U-Kreide; Maximum in U- und M-Trias) gelten als höchstdifferenzierte und z.T. schon homoiotherme Therapsida.

Fam. Galesauridae (Tatarian bis Skyth), insectivor;

Cynosuchoides

Progalesaurus (U-Trias, Südafrika)

Fam. Thrinacodontidae (Skyth; carnivor):

Thrinaxodon (U-Trias, 50 cm): kleiner gedrungener Räuber, kräftige Hinterbeine, Rippen auf Brustwirbel beschränkt zum Schutz von Herz und Lunge, wahrsch. Zwerchfell. Sekundäres Munddach spricht für Warmblütigkeit; konnte gleichzeitig atmen und fressen. Veränderungen der Fußknochen (Bildung einer Ferse). Hundartiges Gebiss. 4 Schneidezähne je Oberkieferseite, 3 je Unterkieferseite. Sekundärer Gaumen fast vollständig. Volumenzunahme der Kaumuskulatur. Wirbel ebenfalls mit Säugermerkmalen, langer schmaler Schwanz katzenähnlich.

Sagittalkamm entlang der Mittellinie des Schädeldaches. Dentale macht den größten Teil des Unterkiefers aus und bildet einen hohen Coronoidfortsatz.

Veränderungen am Beckengürtel und den Hinterbeinen führten zu einer aufrechten Körperhaltung (ohne seitlich abgespreizte Beine). Die aufrechte Körperhaltung löste das Problem des Atmens während des Laufens; außerdem Vergrößerung der Schrittlänge.

Wahrscheinlich Fellträger. Lebte wohl in Erdhöhlen. Südafrika, Antarktis.

Knochenstudien an *Thrinaxodon* ergaben ein rasches Wachstum in der frühen Ontogenese (fibrolamellärer Knochen), langsames Wachstum im höheren Alter, wahrscheinlich ab Geschlechtsreife; im Gegensatz zu modernen Reptilien (ektotherm) kein Einfluss von Umweltfaktoren auf das Wachstum (Pal. 48, 385).

[Die fortschrittlichen Merkmale wie sekundärer Gaumen (gleichzeitig fressen und atmen) und Zwerchfell könnten möglicherweise erklären, wieso die Linie zum *Thrinaxodon* die PTG überlebt hat, sofern diese Eigenschaften schon vor der PTG entwickelt waren].

Nach modernen kladistischen Analysen (Palaeont. 47, 535) umfasst die Familie Galesauridae die Gatt. *Cynosaurus*, *Progalesaurus*, *Galesaurus*; *Procynosuchus* und *Dvinia* stehen tiefer, an der Basis der Cynodontia, während *Thrinaxodon* und *Platycraniellus* (U-Trias) höher, also über den Galesauridae stehen, aber noch außerhalb der Eucynodontia. In der Entwicklungslinie zu den Säugern stehen die Cynognathidae über *Thrinaxodon* und vor den Chiniquodontidae (BENTON).

Eucynodontia:

Fam. Cynognathidae (Skyth bis Anis, carnivor):

Cynognathus (U-Trias, naA unt. M-Trias; 1 m): wolfsgrößer, Kopf 0,3 m lang, Hinterbeine senkrecht unter dem Körper; Räuber. Zähne in Alveolen verankert.

Fast der gesamte Unterkiefer besteht aus einem einzigen Knochen (90 %). Rudeljagend. Keine reptile kriechende Fortbewegung mehr, sondern Säugergang. Südafrika, Südamerika, Antarktis, naA. fast weltweit verbreitet. Hundeähnliches Gebiss mit scharfen Schneidezähnen, Fangzähnen und sägeartig gespitzten Backenzähnen. Einige Funde von *Cynognathus* könnten bereits in das oberste Perm zu stellen sein.

Nach einer aktuellen kladistischen Analyse (Palaeont. 50, 591) stellt *Platycraniellus* aus der U-Trias Südafrikas ein Schwestertaxon der Eucynodontia. Die Eucynodontia spalten sich in zwei Linien:

- a) Cynognathia: *Ecteninion*, *Cynognathus*, gomphodonte Cynodontia (z.B. *Diademodon*);
Ecteninion (Keuper) stellt dabei den basalsten Cynognathia
- b) Probainognathia: *Lumkuia*, *Probainognathus*, *Chiniquodon*, Tritheledontidae, Tritylodontidae, Mammaliaformes;
Lumkuia (M-Trias) als basalster Probainognathia;
Tritylodontidae bilden ein Monophylum mit den Tritheledontiden (*Pachygenelus*);
Brasilitherium als Schwestergruppe der Mammaliaformes

Die Diademodontidae, Traversodontidae und Tritylodontidae gingen sekundär zur Herbivorie über; sie wurden wegen ihren verbreiterten Backenzähne, die eine präzise Okklusion aufweisen, zu den „Gomphotheria“ zusammengefasst, die aber wohl paraphyletisch sind (d.h. konvergente Entwicklung der breiten, gegeneinander arbeitenden Backenzähne). Alle drei Familien zeigen – wie die Säugetiere – eine echte **Okklusion** der Backenzähne mit exakt aufeinander passenden Schliiffacetten (die Okklusion ist Voraussetzung dafür, dass Nahrung richtig gekaut werden kann).

b) **Therocephalia** (M-Perm/Wordian bis M-Trias).

Erciolacerta (U-Trias, 20 cm): eidechsenähnlich, jagte Insekten und kleine Wirbellose, von MÜLLER mit *Scaloposaurus* (U-Trias) und *Bauria* (M-Trias) in eigene UO Bauriomorpha gestellt.

Familie Erciolacertidae; Skyth, Afrika, Antarctica, karnivor.

Familie Bauriidae: Skyth bis Anis; Afrika, herbivor

c) **Dicynodontia** (O-Perm bis O-Trias; Reliktform in ob. U-Kreide Australiens/105 MA).

Vier Linien der Dicynodontia überlebten die PTG: die Linie der Gattung *Kombuisia* (Induan bis mittl. Anis), die Linie zu *Myosaurus* (U-Trias), *Lystrosaurus* (ob. Changhsingian bis mittleres Olenekian) und die Linie zu *Kannemeyeria* (*K.* erscheint im unteren Anis; unt. bis mittl. Anis).

Kannemeyeria (M-Trias, M-/U-Anis; 3 m): Pflanzenfresser, Schulter- und Beckengürtel aus massiven Knochenplatten, flusspferdgrößer. Kriechender Gang. Nur 2 Fangzähne im Oberkiefer, Schnauze endete in knöchigem Schnabel. Südafrika, Asien, Antarktis, Südamerika. Fam. Kannemeyeriidae: Skyth bis Carn, herbivor.

Lystrosaurus (U-Trias, 1 m): plump, flusspferdartiges Aussehen und Lebensweise, Nasenlöcher an hervorstehender Position; wahrscheinlich Wasserpflanzen in stehenden flachen Gewässern abweidend. Zwei Stoßzähne im Oberkiefer, Schnauze endete in einem knöchigen Schnabel ähnlich einer Schildkröte, mit dem er Wasserpflanzen rupfte. Südafrika, Asien, Antarktis. Prädominanz fibrolamellären Knochens spricht für rasches Wachstum in der Ontogenese (spricht gegen Ektothermie, denn ektotherme Tiere zeigen

ein langsames initiales Wachstum). Familie Lystrosauridae, Skyth, kosmopol., herbivor

Zusammenfassung Reptilien und Therapsiden der Untertrias:

1. Anapsida:

1.1 Parareptilia (Moscovian/O-Westfal bis Nor):

1.1.1 Procolophoniden: O-Perm bis Nor

[?1.1.2 evtl. noch Pareiasauria in der untersten Trias (ab M-Perm); divergierende Angaben; eher wohl *nicht*]

2. Ichthyosaurier (Olenekian bis unt. O-Kreide) (syn. Ichthyopterygia)

3. Sauropterygomorpha/Euryapsida:

3.1 Placodontia (U-Trias bis O-Trias; Sepk.: ob. Olenekian bis Rhät)

3.2 Nothosauria (?O-Perm, U-Trias bis O-Trias; Sepk.: Olenekian bis ob. Carn)

4. primitive Diapsida:

[4.1 Thalattosauria (M-/O-Trias, Schwestergruppe der Choristodera); Anis bis Nor]

4.2 Coelurosauravidae / F. Weigeltisauridae: Ufimian (unt. O-Perm) bis Skyth

4.3 Eosuchia (Perm bis M-Trias)

5. höhere Diapsida: Lepidosauria

5.1 Eolacertilia (höheres Perm bis TJG)

5.2 Rhynchocephalia (= Sphenodontia; ab U-Trias)

6. höhere Diapsida: InfraKL Archosauromorpha (ab O-Perm)

6.1 Prolacertiformes (M-Perm bis O-Trias)

6.1.1 Protorosauria (O-Perm bis O-Trias)

6.1.2 Prolacertidae: Skyth bis Carn

6.2 Rhynchosauria: Skyth bis Carn

7. höhere Diapsida: InfraKL Archosauria/Archosauriformes:

7.1 O "Thecodontia" (oberstes Perm bis O-Trias) (Archosauriformes)

7.1.1 UO Proterosuchia (Tatarian bis O-Trias) (Proterosuchidae, Erythrosuchidae)

7.1.2 Crurotarsi / UO Pseudosuchia (U- bis O-Trias) (nach moderner Auffassung: bis rezent, Phytosauria, Aetosauria, „Rauisuchia“ und Crocodylomorpha umfassend)

8. SYNAPSIDA: Therapsida:

8.1 Cynodontia (M-Perm bis unt. U-Kreide)

8.2 Dicyodontia (O-Perm bis ob. U-Kreide)

8.3 Therocephalia (M-Perm/Wordian bis M-Trias)

Entwicklungsreihe zu den Säugetieren in der U-Trias:

In der UO **Cynodontia** (O-Perm bis unt. U-Kreide) entwickelt sich aus der Fam. **Procynosuchidae** (Tatarian, Stamm-Cynodontia, karnivor) im obersten Perm die Fam.

Galesauridae (Tatarian bis Skyth; insektivor); die *Thrinacodontidae* (Skyth, karnivor) leiten sich von den *Galesauridae* ab. Die Säugetiere sollen aus der Verwandtschaft von *Thrinaxodon* (U-Trias) stammen [nach neuen kladistischen Untersuchungen ist *Thrinaxodon* schon oberhalb der *Galesauridae* positioniert]. Erstmals werden Brust- und Lendengegend getrennt (Zwerchfell?); sekundäres Munddach; Dentale hat sich zulasten der kleinen Kieferknochen erweitert und trug alle Zähne: Trend zu einem einzigen Unterkieferknochen. Bei *Cynognathus* (*Cynognathidae*: Skyth bis Anis; karnivor) aus der U-Trias weist der Unterkiefer bereits einen *Processus coronoideus* als Ansatzfläche für Kaumuskeln auf: Erhöhung der Beißkraft. Die *Probainognathia* (basalster: *Lumkuia*, M-Trias) führen dann zu den Säugetieren.

Evolution der Endothermie

Volle Endothermie entwickelte sich mindestens zweimal bei den Amnioten: zwischen Therapsiden und Säugetieren und zwischen nonavianen Dinosauriern und Kronengruppen-Vögeln.

Nach einer Theorie könnte sich die Endothermie durch einen frühen Stopp des Wachstums in der Ontogenie etabliert haben. Gene, die in der frühen Entwicklung aktiv sind, mutierten und führten zu einem frühen Wachstumsstopp. Dies führte dann bei den Nachfahren zu schnelleren Wachstumsraten und höheren Stoffwechselraten im Vergleich zu gleich großen Vorfahren ohne diese Mutationen. Endotherme und ektotherme Tiere unterscheiden sich vor allem in Merkmalen, die Bezug zum Wachstum haben (Wachstum hört schneller auf, Geschlechtsreife tritt ein kurz bevor der Individuum ausgewachsen ist, oder kurz danach, auf jeden Fall früher als bei einem ektothermen Tier gleicher Körpermasse).

Endotherme Tiere haben auch kleinere Zellen als funktionell gleichartige Zellen ektothermer Tiere, so dass die Mitochondriendichte pro Volumeneinheit höher ausfällt. Aufgrund der kleineren Zellen bei gleicher Anzahl an Mitochondrien kann mehr Wärme produziert werden, relativ zur Körpergröße bezogen. Auch die Vaskularisierung wird bei kleineren Zellen dichter.

Die ersten Arten mit endothermen Merkmalen dürften noch nicht die Fitness heutiger Endothermer gehabt haben. Begleitende Errungenschaften auf dem Weg zur Endothermie waren Fell oder Federn, braunes Fettgewebe, Brutfürsorge.

(Sci. Nat. 104: 90)

mtri-mtri

MITTELTRIAS (247 - 235 MA)

ICS 2004/2007:

M-TRIAS: 245,0 +- 1,5 MA bis 228,0 +- 2,0 MA

ANIS: 245,0 +- 1,5 MA bis 237,0 +- 2,0 MA

LADIN: 237,0 +- 2,0 MA bis 228,0 +- 2,0 MA

ICS 2012:

M-TRIAS: 247,2 MA bis ca. 235 MA

ANIS: 247,2 MA bis ca. 242 MA

LADIN: ca. 242 MA bis ca. 235 MA

German. Trias: Muschelkalk (mu 1, mu 2, mm, mo 1 bis mo 3)

Alpine Trias: Anis (so 4 bis mm); Ladin (mm bis ku, d.h. bis unt.

Keuper); manchmal lässt man die M-Trias daher bis zum Ende des Ladin, d.h. bis zur Grenze Unter/Mittelkeuper durchlaufen, d.h. M-Trias = Anis + Ladin = so 4 bis ku/km-Grenze.

Situation in Deutschland:

Der obere Buntsandstein (Röt) entspricht dem unteren Anis, ist also schon M-Trias!

Unterer und mittlerer Muschelkalk umfassen etwa das mittlere Anis.

Der Trochitenkalk liegt im frühen oberen Anis.

Der obere Muschelkalk reicht vom frühen oberen Anis bis zum unteren Ladin.

Der Lettenkohlenkeuper (k1, Erfurt-Formation, an der Basis des Keuper) entspricht dem mittleren Ladin!

Die Ladin-Karn-Grenze liegt innerhalb des unteren Abschnitts des mittleren Keupers!

Flora allgemein: s. U-Trias, keine wesentlichen Veränderungen

Holzkohle im *Voltzia*-Sandstein im frühen Anis SW-Deutschlands stellt den ältesten bekannten makroskopischen Hinweis auf Busch-/Waldbrände nach der PTG dar. Im Untersuchungsgebiet stellt die Flora des *Voltzia*-Sandsteins die älteste moderat diverse Paläoflora nach der PTG dar (Palaios 25, 837). Der Sauerstoffgehalt dürfte daher bei mindestens 15 %, wahrscheinlich > 17 % gelegen haben, da bei niedrigeren Werten pflanzliche Biomasse nicht brennt (Details s. Vorwort zum Kambrium). In der O-Trias und im Lias finden sich dann zahlreiche Hinweise auf Buschbrände (z.B. Polen: Palaios 24, 785).

Eukaryontisches Phytoplankton: (Sci. 305, 354): Radiation neuer Gruppen des eukaryonten Phytoplanktons (7 der 8 relevanten rezenten Gruppen sind dabei Rotalgen); Beginn der Entwicklung der modernen Gesellschaft eukaryonten Phytoplanktons durch drei Gruppen von Rotalgen (Dinoflagellaten, Coccolithophoriden, Diatomeen), während die aus dem Paläozoikum herübergeretteten Prasinophyten (grün) seit der Trias zurückgingen, auch wenn sie heute noch in den Ozeanen mit 1 – 3 µm großen Zellen vertreten sind. Die Radiation der drei Rotalgengruppen ab der Trias ging einher mit einem langanhaltenden Anstieg des Meeresspiegels und Überflutung kontinentaler Schelfgebiete. Im modernen Ozean sind diese drei Gruppen zusammen weitgehend allein verantwortlich für den Flux organischer Masse in das Innere des Ozeans und die Sedimente. Dass sich nach der PTG „rote“ Algen als eukaryontisches Phytoplankton etablierten, wird damit erklärt, dass nach der PTG für mehrere MA sauerstoffarme Bedingungen in den Meeren herrschten; dies führte aber zur Denitrifikation, so dass ein wichtiger Nährstoff fehlte. Photoautotrophe Organismen sind unter diesen Bedingungen (Mangel an fixiertem anorganischen Stickstoff) physiologisch limitiert, und damit sind dann auch die Heterotrophen – am Ende der Nahrungskette – ebenfalls schwer beeinträchtigt. Die Aufnahme eines Plastiden (eine Rotalge) erlaubte den heterotrophen Organismen, fixen Stickstoff in der Zelle zu behalten, während sie gleichzeitig durch die Photosynthese organischen C erhalten. Dieser „duel-Fuel“-Mechanismus bot in dieser schwierigen Situation den symbiontischen Organismen einen Vorteil.

Während molekulare Marker schon für die Existenz von Dinoflagellaten vor dem Mesozoikum sprechen, sind eindeutige Dinoflagellatenfossilien erst ab dem Mesozoikum nachweisbar, mit massiver Radiation ab dem Lias. Nach neueren Angaben erste Dinoflagellaten in der U-Trias (240 MA: PNAS 108, 13624).

Coccolithophoriden erschienen in der O-Trias (ältester Nachweis: 203,6 MA). Die Herkunft der Diatomeen ist unklar, molekularkladistische Studien sprechen für eine Entstehung in der Nähe der PTG, fragliche (verlorene) Nachweise im Jura, sichere ab U-Kreide (125 MA), naA 133,9 MA (PNAS 108, 13624).

An der KTG kam es dann zu drastischen Einbrüchen im eukaryonten Phytoplankton; die Diversität der Dinoflagellaten und Coccolithophoriden erholte sich aber im frühen Eozän, danach begann aber ein langfristiger Rückgang bis rezent; die rezente Diversität an Dinoflagellaten liegt nur noch auf dem Niveau des frühen Dogger, Coccolithophoriden gingen zurück auf die Diversität des Malms. Dagegen nahm die Diversität der Diatomeen das Känozoikum über zu, und zwar in zwei Pulsen, einmal an der Eozän-Oligozän-Grenze und dann erneut im mittl. und oberen Miozän. Dies wird mit der vermehrten Verfügbarkeit von Silikaten erklärt, die mit der Ausbreitung der Gräser (die große Mengen Silikate freisetzen und auch als Phytolithe speichern) in Verbindung gebracht wird. Gräser beschleunigen die Verwitterung von Silikaten, und die Löslichkeit der Phytolithe in Wasser ist doppelt so hoch wie bei abiotischen Silikatmineralien. Die Kausalität wird dadurch unterstützt, dass Gräser bis zur Eozän-Oligozän-Grenze selten blieben und sich danach im Rahmen der globalen Abkühlung ausbreiteten. Es kam also zu einer **Koevolution von Gräsern und Diatomeen**. Die Expansion des eukaryontischen Phytoplanktons führte seinerseits über die Nahrungsketten dann wieder zu einer Zunahme der Diversität der Metazoen in den marinen Ökosystemen des Känozoikums.

ALGEN: Wirtelalgen (seit O-Kambr.) bauen die Substanz der Kalkalpen (Anis bis Ladin); heute nur noch an warmen Küsten vertreten. Im unt. Anis wieder kalzifizierende Grünalgen (Dasycladaceen) nachweisbar.

land-land mtri

BÄRLAPPGEWÄCHSE: im Anis noch kleine Bärlappbäume (*Lycopia dezanhai*; Fundstelle Kühkopfwiesen/Dolomiten), mindestens 1,5 m hoch (oder höher), Stämme im unteren Bereich bis 6 cm dick, Blätter bis 15 cm lang, Zapfen bis 15,5 cm lang. Systematische Stellung unklar, da keine in-situ-Sporen in den Strobili nachweisbar waren. Eventuell gigantische Lycopodien (Lycopodiales) mit möglicherweise sekundärem Dickenwachstum. Gewisse Ähnlichkeit mit *Pleuromeia*.

Offenbar überlebten mehrere Ordnungen von baumförmigen (subarboreszenten) Bärlappgewächsen die PTG oder entstanden kurz danach neu (Pal. 53: 595).

FARNE: in der M-Trias der Antarktis ältester Nachweis von Matoniaceae (ad Gleicheniales) (J. Palaeont. 78, 211).

HÖHERE „CYCADOPHYTA“: Nachweis der **Gnetales** (fraglich im Perm); zunächst noch unbedeutend, Radiation in Apt und Cenoman.

Sagenopteris und *Ptilozamites* werden neuerdings bereits aus dem Anis Norditaliens berichtet (Palaeont. 50, 1277).

Corystospermales (als abgeleitete, fortschrittliche Samenfarne) bildeten in der M-Trias der Südhalbkugel bis zu 31 m hohe Bäume (*Jeffersonioxylon*-Holzstämmen mit bis zu 61 cm Durchmesser vergesellschaftet mit *Dicroidium*-Farnwedeln, die den Corystospermales zugeordnet werden; wenn die Wedel zu den Stämmen gehören, wovon man ausgeht, ergeben sich hochgerechnet Bäume von bis zu 31 m Höhe; Fundgebiet: Transantarktische Berge). Erstauftreten der Corytospermales bereits im O-Perm Gondwanas (Indiens: *Umkomasia*), letzter Vertreter im U-Eozän Tasmaniens (*Komlopteris*).

Erstnachweis mesozoischer **Bennettitales** mit *Pterophyllum brevipenne* im Lettenkohlenkeuper, der zeitlich aber noch ins Ladin fällt (→ O-Trias). Die ältesten Bennettiteen sind allerdings aus dem obersten Perm (wohl Changhsingian) von Jordanien bekannt; sie waren offenbar zu Beginn ihrer Evolution auf äquatornahes Flachland beschränkt und überlebten die PTG.

KONIFEREN: ältester allgemein anerkannter Nachweis der Cupressaceae in der M-Trias (*Parasciadopitys*)

ANGIOSPERMEN ? : angiospermen-artige Pollen aus dem Anis der Nordschweiz (und ebenso 3000 km weiter nördlich in Bohrungen der Barent-See südlich von Spitzbergen), die den Pollen früher unstrittiger Angiospermen ähneln. Bestäubung wohl durch Käfer (Frontiers in Plant Science. doi: 10.3389/fpls.2013.00344)

Die ältesten Pollen, die von Angiospermen stammen könnten, stammen aus dem Mittleren Anis (247,2 MA) der Steinkobbe-Formation (norwegische Arktis); sie zeigen gewisse Merkmalskombinationen, die Pollen aus der Kreide ähneln.

Es besteht aber keine Gewissheit, dass die Pollen aus der M-Trias von Angiospermen stammen (vgl. New Phytol. 223: 83). Problematisch ist vor allem, dass die Nexinstruktur nicht erhalten ist.

tier-tier mtri

COELENTERATA: Auftreten der O **Hexacorallia (Scleractinia)** mit drei der fünf rez. UO (Astrocoeniina, Fungiina, Faviina) im unteren Anis (Anis = unt. M-Trias: 20 Arten, Ladin = ob. M-Trias: 50 Arten; Carn = unt. O-Trias: 90 Arten). rRNA-kladistische Untersuchungen belegen aber, daß die Aufteilung in die beiden großen Gruppen (robuste und komplexe) skleraktiner Korallen bereits im Paläozoikum (mind. vor 300 MA, bis 500 MA) erfolgt sein muß auf dem Niveau nicht-skelettbildender Vorfahren, so daß die Skelettbildung in den verschiedenen Linien unabhängig voneinander erfolgte. Die Scleractinia stammen offenbar also nicht von den Rugosa ab, sondern stellen selbst eine alte Linie dar, die über lange Zeit als fossil nicht dokumentierte unskelettierte Hohltiere existierte und evolvierte. Vgl. auch O-Perm (Scleractiniamorpha in mittelpermischen Schwammriffen Chinas).

Die Scleractinia erschienen vor 237 MA plötzlich – 14 MA nach der PTG, zunächst mit nicht-riffbildenden Formen. Schon in der Mitteltrias waren die Scleractinia aber mit 9 – 10 Familien aus mindestens 3 Subordnungen vertreten; diese anfänglich hohe Diversität deutet auf eine längere Vorgeschichte. In den ersten 14 MA nach der PTG war die Karbonatablagerung weltweit unterdrückt. Man vermutet daher, dass die Scleractinia bereits eine ältere Korallengruppe darstellen, die – womöglich seit dem Altpaläozoikum – als fossil nicht überlieferbare nicht-mineralisierte Korallen lebten und erst in der M-Trias die Mineralisierung aufnahmen und damit überlieferbar wurden. [Anm.: nach neuen Datierungen wird die Grenze U-/M-Trias schon auf ca. 247 MA gesetzt, die Scleractinia wären demnach vor ca. 243 MA und damit nur ca. 8 MA nach der PTG erschienen, vgl. Sci. 305, 508].

Für diese Sichtweise spricht, dass die an der PTG erloschenen Rugosa aus mehreren Gründen entgegen früherer Annahmen nicht ihre Vorfahren sein können (andere Symmetrie, anderes Wachstumsverhalten der radialen Skelettelemente; ihr Kalziumkarbonatskelett ist als Calcit ausgebildet, bei den Scleractinia dagegen aus Aragonit). Aus dem Paläozoikum sind einige aragonitische Korallen („Scleractiniamorpha“) bekannt, entweder als blind endende Entwicklungslinien oder als Vorfahren der späteren Scleractinia? (kalzifizierte Scleractiniamorpha aus O-Ordov., M-Perm, O-Perm). Molekulare Daten deuten darauf, dass zwei Linien rezenter Scleractinia sich vor 300 MA voneinander trennten und dass sich die Skelette der Scleractinia viermal unabhängig voneinander entwickelt haben.

Untersuchungen an modernen Scleractinia deuten darauf, dass die physikochemischen Eigenschaften des Meerwassers die Skelettbildung beeinflussen; bei vielen Korallen, die symbiontische Algen (Zooxanthellae) enthalten, nimmt die Kalzifikation mit abnehmender Kalziumcarbonatsättigung des Meerwassers ab. In der U-Trias war die Kalkablagerung gestört, in der M-Trias waren dagegen die Voraussetzungen für die Aragonitablagerung günstig. So könnten „weiche“ Vorfahren der Scleractinia in verschiedenen Linien damit begonnen haben, Aragonitskelette zu bilden. Offen ist noch, ob die zahlreichen Familien von Scleractinia, die in der M-Trias mit der Skelettbildung begannen, alle von einem Vorfahren abstammen (wie die meisten DNS-Daten andeuten) oder von mehreren (bestimmte Gensequenzen, morpholog. Daten). Allen Kladogrammen ist aber gemeinsam, dass sie einige oder alle Arten der Ordnung Corallimorpharia (die allesamt rezent skelettlos sind) entweder innerhalb der Scleractinia positionieren, oder zumindest als deren Schwestergruppe. Es bestehen erhebliche Ähnlichkeiten zwischen den Polypen von Corallimorpharia und Scleractinia, und es sieht derzeit (2001) so aus, dass es sinnvoll ist, die weichkörperigen Actiniaria und Corallimorpharia mit den Scleractinia zu vereinigen. Dies erklärt dann auch, weshalb einige „ausgestorbene“ Linien der Scleractinia als Seeanemonen persistieren. Offenbar haben verschiedene Linien von Korallen die Fähigkeit, Skelette zu bilden, wiederholt verloren und wiedererlangt, als Antwort auf Impulse aus der Umwelt. Der Aufstieg der Scleractinia im klassischen Sinne begann im

höheren Jura, die höchste Diversität wurde im Jungtertiär/Quartär erreicht, gefolgt von der Oberkreide (Sci. 291, 1913).

mtDNS-Studien (komplettes mitochondriales Genom) ergaben inzwischen, dass die Scleractinia nicht monophyl sind, sondern dass eine Linie der Scleractinia näher mit den Corallimorpharia verwandt ist als mit anderen Ordnungen der Scleractinia. Offenbar ist das Skelett der Scleractinia, das nach molekularen Daten vor 288 – 240 MA entstanden sein müsste, in der Linie zu den Corallimorpharia verloren gegangen. Nach den mtDNS-Daten entstanden die Corallimorpharia vor 132 bis 110 MA in einer Phase hoher CO₂-Gehalte im Ozean, die die Löslichkeit von Aragonit erhöhte. Viele Korallen mit Aragonitskeletten starben damals aus; die skelettlosen Corallimorpharia blieben dagegen unbeeinträchtigt (PNAS 103, 9096).

Experimente mit rezenten Korallen bestätigten, dass zumindest einige Korallenarten auch ohne ihre Skelette überleben können, indem sie andere Wuchsformen ausbilden (Natw. Ru. 8/07, 429). Im Skelett der Korallen liegt das Kalziumkarbonat in einer besonders empfindlichen Form des Aragonits vor. Der pH-Wert des Meerwassers liegt weltweit bei 8,1; schon bei einem pH-Wert zwischen 7,3 und 7,6 lösten sich die Skelette beider untersuchten Korallenarten binnen eines Monats vollständig auf, die Korallenpolypen überlebten aber ohne die schützenden und stützenden Kalkskelette. Die nackten Korallen wurden größer (dreifache Biomasse), ihre Körperform stark verlängert. Nur bei wenigen Exemplaren gingen die symbiontischen Algen verloren (Korallenbleiche), und selbst diese Korallen überlebten und erholten sich wieder. Als man nach einem Jahr den pH-Wert wieder normalisierte, bauten die nackten Polypen sofort wieder ein Kalkskelett auf. Die nackten Polypen sind somit als besondere Öko-Phänotypen zu interpretieren, die ihre basalen Lebensfunktionen auch ohne Kalkskelett aufrechterhalten. So könnten sich auch die fossil dokumentierten Riffklüften erklären, indem die Korallen unter ungeeigneten Bedingungen Skelettbildung und damit Riffwachstum (vorübergehend) einstellten.

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die Entdeckung einer scleractinen (caryophylliiden) Koralle mit primärem Calcitskelett (*Coelosmilia*, Maastricht Polens), während moderne Scleractinia stets aragonitische Skelette bilden (in Fossilien wird das Aragonit aber dann oftmals aufgelöst und durch Calcit ersetzt). Möglicherweise spielte die Meereswasserchemie eine Rolle (Mg/Ca-Verhältnis > 2 fördert in hyperkalzifizierenden Organismen die Ausbildung von Aragonitskeletten, bei einem Verhältnis < 2 wird die Calcitbildung favorisiert; rezent: 5,2). Im Maastricht lag die Mg/Ca-Relation tatsächlich unter 2, allerdings finden sich gleichzeitig auch Scleractinia mit Aragonitskelett.

Die Scleractinia tauchten 12-14 MA (naA 8 MA) nach der PTG auf. Erhöhte CO₂-Level dürften um die PTG die Azidität des Meerwasser erhöht haben, wodurch die Kalkskelette der Korallen aufgelöst wurden; die Rugosa starben damals aus; Vorfahren der Scleractinia müssten als „nackte“ Korallen überlebt haben; als die CO₂-Werte dann wieder fielen, konnten sie wieder Kalkskelette bilden. Auch der Umstand, dass die Scleractinia in der M-Trias von vornherein als taxonomisch diverse Gruppe erschienen, spricht für eine längere Vorgeschichte bis weit ins Paläozoikum. Bisher wurde eine Verbindung zwischen den Rugosa des Paläozoikums und einigen mesozoischen „Scleractiniamorpha“ (aberranten Scleractinia) u.a. deshalb abgelehnt, weil sich Rugosa und Scleractinia in ihrer Skelettmineralogie unterscheiden (kalzitisch vs. aragonitisch); das calcitische Skelett von *Coelosmilia* überbrückt nun diesen Unterschied und lässt eine Ableitung der Scleractinia (Steinkorallen) von den Rugosa zu. Einige Rugosa könnten der endpermischen Extinktion durch Rückbildung des Kalkskeletts entgangen sein (Sci. 318, 92; Natw. Ru. 2/08, 86).

Obwohl die Scleractinia bereits in der M-Trias erschienen, stiegen sie erst in der O-Trias zu den dominierenden Riffbildnern auf. Ging man bisher davon aus, dass diese Verzögerung darauf zurückzuführen sei, dass erst in der O-Trias die Symbiose mit Algen etabliert wurde, so zeigte nun das zyklische Wachstumsverhalten scleractiner Korallen aus der M-Trias Nevadas (vor allem *Cerriostella variabilis*), dass bereits diese frühen Scleractinia über Algen als Symbionten verfügt haben dürften. Die Photosymbiose gilt als wichtige Voraussetzung für den Erfolg der zooxanthellaten Korallen in den tropischen Flachwasserriffen, da sie dem erhöhten Stoffwechsel und dem beschleunigten Wachstum der Korallenskelette zugrunde liegt. Offenbar war die Photosymbiose bereits in den frühesten Scleractinia etabliert; andere Gründe müssen daher dafür

verantwortlich sein, warum diese sich erst verzögert zu effektiven Riffbildnern entwickelten (Palaios 25, 754).

Rezente Gattungen der Scleractinia sind erst ab Dogger nachweisbar: *Trochocyathus*, *Stephanocoena* ab Bathon; *Dungulia*, *Goniopora* ab Kimmeridge, *Caryophyllia* ab Malm, *Diploastrea* ab Neokom, *Dendrogyra* ab Barreme, *Cycloseris*, *Anomastrea* ab Apt (Sepk.-Datei).

moll-moll mtri

MOLLUSCA:

Ammonoidea sind jetzt wieder durch zahlreiche Familien vertreten: Ceratitaceae (M-Trias), Clydonitaceae (M-/O-Trias), Trachycerataceae (M-/O-Trias), Nathorstiaceae (M-Trias), Danubiutaceae (M-Trias), Noritaceae (U- und M-Trias, wichtige Stammgruppe der Ceratitina), Pinacocerataceae (M-Trias bis TJG), Arcestaceae (M-Trias bis TJG), Megaphyllitaceae (ob. U-Trias bis TJG), Lobitaceae (nur M-Trias), Sagecerataceae (ob. U-Trias bis M-Trias), Dinaritaceae (ob. U-, unt. M-Trias). In der ob. M-Trias (naA U-Trias) erscheinen die Phylloceratina, die bis zur KTG persistieren.

Die Ceratiten stellten die einzigen Vertreter der Ammoniten im germanischen Muschelkalk-Meer; über viele MA hinweg gelang weder eine erfolgreiche Zuwanderung anderer Ammoniten-Taxa aus dem Tethys-Meer, aber auch die Ceratiten schafften es nicht, sich über das germanische Muschelkalkmeer hinaus zu verbreiten (Natw. Ru. 6/07, 313).

Bei den **Nautiliden** nimmt nach dem Einbruch an der PTG die Diversität der Nautilida wieder zu, die Orthocerida sind nur noch schwach vertreten (s. U-Trias).

Bei den **Dibranchiata (= Coleoidea)** erscheint lt. Sepk.-Datei im ob. Ladin die **O Teuthida (Kalmare)** mit *Triadoteuthis* (ob. Ladin), gefolgt von *Loligosepa* im Rhät (bis Toarc). Rezente Gattung *Loligo* ab unt. Eozän, übrige Gattungen erst ab Pliozän. (Es gibt daneben aber die Auffassung, dass die Teuthida schon mit *Eoteuthis* aus dem Hunsrückschiefer auftraten; dann aber klafft eine Dokumentationslücke von fast 200 MA!)

Austernähnliche *Placunopsis ostracina* im Muschelkalk riffbildend. Muschelfamilie **Pteriidae** ab 244 MA, **Isognomonidae** ab 236 MA, **Ostreidae** ab 233 MA (Sci. 325, 736).

Rezente Scaphopodengattung *Laevidentalium* ab Ladin (*Dentalium* ab Maastricht, *Antalis* ab Devon).

arth-arth mtri

ARTHROPODA: Bei den **Chelicerata** erscheint die moderne Spinnen-ÜO Opisthothelae, zu der die meisten rez. Spinnen gehören (Spinndrüse sitzt am Ende des Abdomens); naA schon ab O-Perm.

Nach Sepkowski-Datenbank ab M-Trias die rez. Gattung *Limulus* innerhalb der Xiphosurida (*Tachypleus* ab Miozän). Familie Limulidae wahrscheinlich schon ab Tournai (350 MA).

Crustacea: *Protamphisopus wianamattensis* aus dem Anis Australiens (*Protamph.*: O-Perm bis Anis) als erster Süßwasservertreter der basalen **Isopoden**-Unterordnung Phreatoicida; die Palaeophreatoicidae des Perms finden sich dagegen in marinen oder mündungsnahen Fazies. Die Art steht in der Nähe der rez. Familie Amphispodidae und damit in der Kronengruppe der Phreatoicida (im Gegensatz zu den Palaeophreatoicidae, zu denen wohl auch *Protamphisopus reichelti* aus dem O-Perm gehört). Aus kladistischen Gründen muss der Übergang zum Süßwasser schon früher erfolgt sein. Heute sind die Phreatoicida mit knapp 50 Arten auf gondwanische

Gebiete beschränkt (Australien, Neuseeland, Tasmanien, Südafrika, Südindien; ausschl. Süßwasserbewohner, aber auch in Erdlöchern, austrocknenden Gewässern usw.), was für die Entstehung der verschiedenen Linien dieser Unterordnung schon im frühen Mesozoikum spricht (J. Palaeont. 77, 454).

Schimperella aus der M-Trias Chinas (UO Lophogastrida, O Mysidacea, ÜO Peracarida) sehr ähnlich rezenten Lophogastrida.

Insekten:

Bei den Insekten in der M-Trias Erstnachweis der Blattläuse (Aphidomorpha; *Dracaphis*); rezent ca. 4700 Arten, fossil insgesamt nur ca. 250 Arten bekannt, davon 4 aus der Trias (J. Pal. 83, 826).

Eosis triassica als ältester „**Schmetterling**“ (**O Lepidoptera**); früher in den Keuper gestellt, die Fundschicht wurde neuerdings in die M-Trias reklassifiziert. Für *Eosis* wurde eine eigene UO (Eoneura) aufgestellt; sie gilt als gemeinsame Stammform der UO Homo- und Heteroneura. Es handelte sich bei *Eosis* um ein mottenähnliches Insekt noch ohne die typisch dreieckige Flügelgestalt; Flügelgestalt eher lanzettlich.

Offenbar ist aber die Stellung von *Eosis* zu den Lepidoptera nicht allgemein akzeptiert. Nach späteren Angaben (Nat. 428, 479) sollen die Lepidoptera (= Motten + Schmetterlinge) erst vor ca. 140 MA erschienen sein, zunächst die Motten (mehrere paraphyletische Familien), dann (ab ca. 70 MA) die Schmetterlinge i.e.S.:

Ab jetzt: LEPIDOPTERA

--- Motten (ab ca. 130 – 140 MA) (Motten insgesamt: ca. 200.000 rez. Arten)

--- Motten

--- Motten

--- Motten

ab jetzt: SCHMETTERLINGE (nach molekul. Daten ca. 70 MA); ca. 20.000 rez. Arten

--- Hesperidae

--- Papilionidae (*Papilio* nach molekularen Daten seit 65 – 55 MA)

--- Pieridae

--- Nymphalidae

--- Lycaenidae + Riodinidae

Der älteste Lepidoptere, der in Assoziation mit einer Blütenpflanze gefunden wurde, ist 92 MA alt; das älteste Fossil eines Schmetterlings i.e.S. ist sogar nur 52 MA alt. Die Diversifizierung der Lepidoptera korreliert zeitlich eng mit der Radiation der Angiospermen, viele moderne Familien der Lepidoptera erscheinen im frühesten Tertiär, die Schmetterlinge selbst (ex Motten) sind sicherlich nicht wesentlich älter als 70 MA. Im Jahr 2018 wurde jedoch von unstrittigen Körper- und Flügelschuppen von echten Schmetterlingen (Lepidoptera: Glossata) aus dem Rhät und untersten Hettangium von Schanderlah berichtet.

Die Schmetterlinge haben mit den Köcherfliegen gemeinsame Stammformen. In mancher Hinsicht an Köcherfliegen erinnern auch die rezenten Zeugloptera mit der einzigen Familie Micropterygidae (Urmotten), die noch kauende Mundwerkzeuge (keinen Rüssel!) haben, d.h. die Umgestaltung der Kauwerkzeuge zum Rüssel ist noch nicht erfolgt. Die Urmotten sind Pollenfresser mit gleichartigen Vorder- und Hinterflügeln. Rez. 50 Arten, darunter *Micropteryx* (G seit Paläozän); ältester Nachweis der Familie in der Kreide (*Undopteryx*). Die Fossilfunde aus der Trias und dem Jura sind laut THENIUS (2000) „nicht mit Sicherheit“ Lepidopteren zuzuordnen.

Im Jahr 2019 ergab eine umfassende phylogenomische Untersuchung (Transkriptome von 186 Arten der Lepidoptera, d.h. Schmetterlinge im eigentlichen Sinne und Motten, aus 34 Superfamilien und zusätzlich 17 Arten von Außengruppen), dass die Lepidoptera (heute fast 160.000 Arten) bereits vor ca. 300 MA entstanden sein müssen (letzter gemeinsamer Vorfahr der Kronen-Lepidoptera: 299,5 MA; Spanne: 312 – 276 MA) und sich zunächst von nicht-vaskularisierten Landpflanzen (Moosen) ernährten. Den röhrenförmigen Rüssel entwickelten sie in der M-Trias vor ca. 240 MA; dies ermöglichte ihnen, Nektar von blühenden Pflanzen zu erreichen, was offenbar die Grundlage für ihre außergewöhnliche Diversifikation schaffte (Schmetterlinge stellen eine der vier Super-Radiationen unter den Insekten).

Die erste Abzweigung innerhalb der Lepidoptera stellen die Micropterigoidea, die Detritivoren darstellen oder sich von Bryophyten ernähren, gefolgt vor 281 (297 – 257) MA von den Agathiphagoidea. Die Motten gingen jetzt offenbar auf Gefäßpflanzen über. Weiter kronenwärts entstanden vor 258 MA (277 – 234,5) MA die Angiospermivora, deren Larven sich überwiegend von Angiospermen ernähren. Diese Gruppe setzt sich aus den kiefertragenden Heterobathmioidea (basale Linie der Angiospermivora) und den rüsseltragenden Lepidopteren zusammen. Beide Linien der Angiospermivora haben Larven, die Blätter minieren, was dafür spricht, dass Motten im oberen Perm vom inneren Pflanzengewebe lebten. Man geht davon aus, dass einige Linien der Stamm-Angiospermen schon vor über 300 MA lebten, in Einklang mit der lange zurückliegenden Divergenz von den Gymnospermen. Frühe Lepidoptera ernährten sich also vom Inneren der Pflanzen, bevor sie zu überwiegend externen Herbivoren wurden; letzteres dürfte auch die Größenzunahme in manchen rezenten Linien der modernen Motten und Schmetterlinge erklären. Die externe Herbivorie befreite sie von den Grenzen, die durch das Leben im Inneren von Pflanzen gesetzt waren. Das erlaubte ihnen einen besseren Zugang zu Nektarquellen und ermöglichte ihnen, über große Distanzen zu fliegen.

Ein Rüssel findet sich nur bei den Glossata, die > 99 % aller modernen Lepidoptera-Arten ausmachen. Adulte Heterobathmioidea (Schwestergruppe der Glossata) ernähren sich mit ihren Kiefern von *Nothofagus*-Pollen. Eriocranioidea (eine basale Linie innerhalb der Glossata) trinken mit ihrem Rüssel Wasser und Saft – möglicherweise als Vorläufer der Ernährung von Nektar. Der letzte gemeinsame Vorfahr der nektar-trinkenden Lepidoptera erschien in der M-Trias (241 MA; Spanne: 261 – 219) MA in Einklang mit Schätzungen zur Diversifikation der Kronengruppe der Angiospermen.

Die Ditrysia stellen mit über 150.000 Arten die taxonomisch und ökologisch diverseste Gruppe der Lepidoptera; sie dürften vor 155 (Spanne: 172 – 137,5) MA entstanden sein. Hierzu gehören sowohl Schmetterlinge als auch viele Mottenfamilien, die sich als Larven überwiegend von Angiospermen ernähren.

Die Schmetterlinge i.e.S. (Papilionoidea) entstanden vor 98 (Spanne: 110 – 87) MA und sind tagaktiv. Da Fledermäuse nach phylogenomischen Daten erst vor 65 – 55 MA auftraten und erst vor ca. 50 MA die Ultraschallortung entwickelten, kann die Tagaktivität der Papilionoidea nicht damit erklärt werden, dass sie damit den Fledermäusen entkommen wollten (auch einige andere Linien der Lepidoptera gingen zur Tagaktivität über). Wahrscheinlich spielte die bessere Verfügbarkeit von Nektar tagsüber eine Rolle. Bienen (Kronengruppe ab 125 – 100 MA) dürften für die Evolution der Blütenfarben verantwortlich sein; Schmetterlinge könnten dann tagsüber als Opportunisten diese Nektarquellen genutzt haben.

Der Vorfahr der Lepidoptera lebte wahrscheinlich nachts; über 75 % der Lepidoptera stellen nachtaktive Motten. Erst vor knapp 100 MA gingen Schmetterlinge zum Flug am Tag über.

Die Hörorgane der Motten (von denen man bisher annahm, sie seien als Reaktion auf die Verfolgung durch Fledermäuse entstanden) entwickelten sich mehrfach unabhängig voneinander, bevor sie sich unter der Bedrohung durch Fledermäuse vervollkommneten. Sie gehen auf die Oberkreide zurück und dienten dazu, ein breites Frequenzspektrum wahrzunehmen, bevor sie dafür kooptiert wurden, den Ultraschall der Fledermäuse zu entdecken. Mindestens 10 Familien weisen solche Hörorgane auf; sie befinden sich auf verschiedenen Körperregionen. Tagfliegende Lepidopteren und Motten, die endemisch auf Inseln leben, auf denen es keine Fledermäuse gibt, können die hohen Frequenzen schlechter hören, während niedrige Frequenzen im üblichen Umfang wahrgenommen werden, ähnlich wie bei nachtaktiven Motten. Hörorgane entwickelten sich offenbar zur allgemeinen Kontrolle der Umgebung (auch auf Vögel), bevor sie sich an den Ultraschall der Fledermäuse anpassten.

Als Kalibrierungspunkte innerhalb der Lepidoptera wurden folgende Fossilien genutzt: *Glossata indet.* (Schuppen) aus dem Lias alpha 1 von Deutschland, gefolgt von Stamm-Tineidae aus turonischem Bernstein der USA; alle anderen Lepidoptera-Kalibrierungspunkte datieren ins Tertiär. Bei den Trichoptera wurden Stamm-Philopotaminae aus dem M-Jura (Bajoc) Kirgisiens (Flügel) als ältester Kalibrierungspunkt genutzt. *Eosis* wird in der Arbeit nicht genannt. (PNAS 116: 22657).

fisc-fisc mtri

OSTEICHTHYES:

Strahlenflosser: *Pholidophorus* (M-Trias bis Malm) als einer der ältesten **Teleostier** (i.w.S.). (Details s. U-Trias)

Im Ladin Südchinas *Potanicthys* als ältester „fliegender Fisch“ (ad Thoracopteridae: Ladin bis Carn; im Carn von Österreich und Italien), ca. 15 cm lang, nicht mit den modernen fliegenden Fischen verwandt (ca. 50 rezente Arten). Brust- und Beckenflossen flügelähnlich, Schwanzflosse nach unten hin besonders lang ausgezogen. Die Brustflossen dienten wohl als Hauptflügel und die Beckenflossen als sekundäre Flügel – insgesamt gesehen war er ein Vierflügler.

Mit einem schnellen Schlag der Schwanzflosse wurde der Fisch aus dem Wasser katapultiert. Moderne fliegende Fische können bis zu 400 m weit über das Wasser gleiten und erreichen dabei Geschwindigkeiten bis 72 km/h. Da diese Fortbewegung sehr viel Energie kostet, diente sie *Potanicthys* wohl nur als Fluchtstrategie für Notfälle bei Verfolgung durch marine Reptilien und räuberische Fische.

Thoracopteridae gehören zu den Neopterygii, stehen aber noch unterhalb der Dichotomie Holostei (i.e.S.) / Teleostei (Wikip.):

Ab jetzt: NEOPTERYGII

- Pholidopleuriformes (+)
- Perleidiformes (+)
- Peltopleuriformes (+)
- **Thoracopteridae** (+)
- Luganoiiformes (+)
- Holostei + Teleostei

amph-amph mtri

AMPHIBIEN:

Batrachomorpha:

Die Labyrinthodontia sind noch durch Temnospondyli (und zwar die Fam. Capitosauridae: Skyth bis Nor; ? Lias, Dogger) sowie Plagiosauria (Skyth bis Rhät) vertreten. In der Trias waren die Labyrinthodontier noch sehr erfolgreich und von großer Diversität, ab höchster Trias massiver Rückgang infolge der Konkurrenz der aufsteigenden Krokodile.

Im Ladin *Mastodonsaurus giganteus*: Schädel 1,4 m, naA bis 1,75 m lang, Gesamtlänge geschätzt bis 5,5 m [naA nur 4 m] (Ladin Deutschlands); massig, sehr kurzer Schwanz, mächtiger flacher Schädel. Viele kleine scharfe Zähne (> 500), 6 Reißzähne, außerdem ragten aus dem Unterkiefer zwei kleine Stoßzähne durch Öffnungen im Oberkiefer. Größtes Amphib aller Zeiten. Riesiges Fangmaul. Schwimmhäute; da der kurze Schwanz zum Schwimmen nicht geeignet war, wird ein Rückenflossensaum unterstellt (seitliches Schlagen bewirkt dann einen gewissen Vortrieb). Jagte nicht nur Fische, sondern auch Plagiosauriden und terrestrische Archosaurier (Bissspuren, die aber z.T. wieder verheilten, die Tiere waren also den Bissen nicht erlegen). Gattung *Mastodonsaurus* vom obersten Muschelkalk bis Keuper. Europa, Afrika. Familie Mastodonsauridae: Skyth bis Carn Europas.

Eryosuchus (Schädel > 1 m lang, Gesamtlänge geschätzt 3,5 m) aus dem Ladin Kasachstans.

Cyclotosaurus bis 4,3 m lang, M- und O-Trias.

Parotosaurus (Schädel bis 1,4 m, Gesamtlänge geschätzt 4,3 m) aus der M-Trias Indiens.

MÜLLER nennt für die M-Trias als Temnospondyli die OF Brachyopoidea (*Brachyops*, *Batrachosuchus*), OF Trematosauroida und OF Capitosauroida (?*Capitosaurus*, *Cyclotosaurus*, *Mastodonsaurus*) sowie in der O Plagiosauria *Plagiosaurus*, ?*Plagiosuchus* und *Plagiosternum*.

rept-rept mtri

Von den **Reptilomorpha** hatten nur die im O-Perm erschienenen Chroniosuchia die PTG überlebt; mit ihnen erlöschten in der ob. M-Trias (Ladin) die letzten Reptilomorpha (Natwiss. 91, 589). Waren die Chroniosuchia im O-Perm und U-Trias auf Russland und China beschränkt, findet sich der letzte Vertreter im unteren Keuper (= ob. M-Trias) Deutschlands. Kladistisch basieren sie innerhalb der paraphyletischen Anthracosaurier, wahrscheinlich nahe mit den Embolomeri innerhalb der Anthracosauria verwandt; naA an der Basis der Embolomeri unterhalb von *Eoherpeton*. Diagnostisch sind schmetterlingsförmige, skulpturierte Osteoderme (Apomorphie). Aquatisch, fischfressend, in den Proportionen rezenter Waranen ähnelnd. Sie lebten in aquatischen Umgebungen, die üblicherweise von Temnospondyli dominiert wurden; möglicherweise nutzten die Chroniosuchia andere (Sub-)Habitate innerhalb dieses Gesamtlebensraumes. Der untere Keuper Deutschlands war gekennzeichnet durch Sümpfe und Deltas.

Zwei Familien: Chroniosuchidae (O-Perm von Russland), Bystrowianidae (O-Perm bis M-Trias von Russland; O-Perm von China, ob. M-Trias = Unterkeuper von Deutschland) (Natwiss. 95, 67).

REPTILIEN:

SOBRAL et al. (Sci. Rep. 10:2273) geben einen aktuellen Überblick (2020) über die Erstnachweise verschiedener Reptilgruppen:

Ab M-Trias: Squamata, Rhynchocephalia, Tanystropheidae, Drepanosauria

Ab U-Trias oder O-Perm, aber Zunahme von Häufigkeit und taxonomischer Diversität in der M-Trias: Ichthyosauromorpha, Sauropterygia, Schildkröten

1. „Anapsida“:

„echte Anapsida“

- a) **Parareptilien** nur noch durch **Procolophonidae** (bis Nor) vertreten, starker Rückgang der Diversität gegenüber der U-Trias. Letzte Gruppe „echter“ **Anapsida!** Owenettidae auch noch im Unterkeuper (= ob. Ladin, d.h. M-Trias!) Deutschlands.

„sekundär anapside Diapsida“

- b) **Schildkröten:** ab Ladin (unterster Keuper): *Pappochelys* (Details s. M-Trias). (Stammgruppen-Vertreter der lassen sich allerdings mit *Eumotosaurus* bis ins O-Perm/ 260 MA) zurückverfolgen.

2. Ichthyosauria (seit U-Trias): *Cymbospondylus* (14 -15 m lang!) als einer der größten Ichthyosaurier; *Mixosaurus* (M-Trias) als Mittelstellung zwischen primitiven (z.B. *Cymbosp.*) und modernen Ichthyosauriern. *Guanlingsaurus* (10 m) mit über 80 Präsakralwirbeln der langgestreckteste Ichthyosaurier aller Zeiten. Im Anis der Guanling-Formation Yunnans ein mixosaurider Ichthyosaurier, dessen Schädel (der in Bezug auf die Temporalregion primitivste Schädel eines Ichthyosauriers überhaupt) die Abstammung von Diapsida belegt (J. Paleont. 85, 32).

Bereits in der frühen Mitteltrias – 8 MA nach der PTG – stellten die Ichthyosaurier Top-Beutegreifer an der Spitze der Nahrungskette. Der älteste Spitzenräuber unter den marinen Reptilien ist der 244 MA alte *Thalattoarchon* (8,6 m lang); als Makroräuber konnte er Beute bis nahe der eigenen Größe ergreifen. *Cymbospondylus* wurde zwar noch länger, der Kopf von *Thalattoarchon* war aber etwa doppelt so groß wie der von *Cymbospondylus*.

Thalattoarchon war der einzige Ichthyosaurier mit großen, dünnen Zähnen mit zwei Schneidekanten (Reißzähne). Ökologisch ist er mit heutigen Killerwalen vergleichbar.

Auf dem Festland erreichten Reptilien erst im Carn wieder ihre Stellung als Spitzen-Prädatoren. Dies wird als Indiz gesehen, dass sich die marinen Ökosysteme nach der PTG schneller erholten als die terrestrischen. *Thalattoarchon* lebte nur 4 MA nach dem ersten Nachweis von Ichthyosauriern und war schon recht weit abgeleitet (Wikipedia):

Ab jetzt: ICHTHYOPTERYGIA

--- Parvinator (UTr)

--- Utatusaurus (UTr)

--- Grippia + Chaohusaurus (beide UTr)

ab jetzt: ICHTHYOSAURIA

--- Mixosaurus + Phalarodon

- "Cymbospondylus"
- Cymbospondylus
- Toretocnemus + Californosaurus
- Besanosaurus
- **Thalattoarchon**
- Shonisaurus + Shastasaurus
- Guizhouichthyosaurus
- Callawayia
- Hudsonelpidia
- Suevoleviathan
- Temnodontosaurus + (Leptonectes + [Eurhinosaurus + Excalibosaurus])
- Macgowania
- Stenopterygius
- Ichthyosaurus
- Brachyopterygius + Ophthalmosaurus

Fam. Shastasauridae (Skyth bis Rhät, ? unterer Lias): *Shastasaurus* (M-Trias)

Fam. Cymbospondylidae:

Cymbospondylus (M-Trias), am wenigsten fischähnlicher Ichthyosaurier: flossenlos, langer, länglicher Schwanz, aber schon Kiefer mit spitzen Zähnen. Kurze Gliedmaßen zur Steuerung. Hauptantrieb waren seitl. Schlängelbewegungen des Körpers. (Hinweis: nicht bei BRI gelistet!)

Blezingeria (M-Trias).

Fam. Mixosauridae: stabilisierende Rückenflosse als Schwimmhilfe wie bei späteren Ichthyosauriern, aber noch keine typisch-fischähnliche Schwanzflosse. *Mixosaurus* (1 m) wahrsch. mit kleiner Flosse am Schwanzende, Gliedmaßen als kurze Paddel mit 5 Zehen mit Hyperphalangie. Lange, schmale Kiefer. *Mixosaurus*, *Contectopalatus* in der M-Trias. Die Fam. Mixosauridae umfasst vier Gatt. (*Mixosaurus*, *Barracudasaurus*, *Phalarodon*, *Contectopalatus*), letzterer (aus der M-Trias Deutschlands) 4 – 5 mal so groß wie *Mixosaurus*. Mixosauridae sind die Schwestergruppe aller anderen Ichthyosaurier außer den Formen aus der U-Trias und der von ihrer Stellung her unklaren Fam. Omphalosauridae (Palaeont. 44, S. 1167). Mixosauridae: Skyth bis Ladin.

Phalarodon mit „Muschelknackergebiss“ (an das Knacken hartschaliger Organismen angepasste Zähne); späte U-Trias bis oberste M-Trias; bis > 3 m lang.

Fam. Omphalosauridae (ob. U-Trias bis Anis): *Pessopteryx* (ob. U-Trias), *Grippia* (U-/M-Trias-Grenze), *Omphalosaurus* (M-Trias). (Lt. BRI *Grippia* in eine eigene, monotypische Familie gestellt).

3. Sauropterygia/Euryapsida/Synaptosauria:

a) **Nothosauria** (ob. U-Trias = Olenekian bis ob. Carn): Maximum in M-Trias:

Nothosaurus s. U-Trias; in der M-Trias *N. giganteus* bis 6 m (naA 7 m, naA 8 m) lang!

Lariosaurus (ob. U-Trias und M-Trias, 0,6 m): kurzer Hals, kurze Zehen ohne Schwimmhäute, lebte wohl überwiegend im Küstenbereich (Strand, küstennahe Flachwässer)

Ceresiosaurus (M-Trias, 4 m): Füße zu paddelähnlichen Flossen umgebildet, Hyperphalangie (mehr Zehenglieder als üblich); Flossen waren Vorläufer derjenigen der Plesiosauria.

Simosaurus, *Anarosaurus*, *Paranothosaurus* (bis 4 m).

Im Germanischen Becken, das von England bis nach Polen reichte, stellen *Nothosaurus* und der inzwischen zu den Pachypleurosauriern gestellte *Anarosaurus* die mit Abstand häufigsten Reptilien, gefolgt mit großem Abstand von *Cymatosaurus* und Placodontiern (Statistik nach der reichhaltigsten Fundstelle mariner Reptilien des Germanischen Beckens, Winterswijk).

Familien: Nothosauridae: Skyth bis Carn, kosmopol.
Simosauridae: Ladin bis Carn; Europa

Kladogramm (vereinfacht, nach Wikip.):

- Archosauromorpha
 - Lepidosauromorpha (= Kuehneosauridae + Lepidosauria)
 - Testudines
 - Ab jetzt: Sauropterygia
 - Placodontia
 - Ab jetzt: Eusauropterygia
 - Pistosauroida (*Corosaurus*, *Cymatosaurus*, *Pistosaurus*)
 - Ab jetzt: NOTHOSAUROIDEA
 - Pachypleurosauria
 - Ab jetzt: NOTHOSAURIA
 - *Simosaurus*
 - Ab jetzt: NOTHOSAURIDAE
 - *Germanosaurus*
 - *Nothosaurus*
 - "*Lariosaurus*"
 - *Ceresiosaurus*
 - *Silvestrosaurus* + "*Lariosaurus*" *valceresii*

In der Cortexregion eines Nothosaurierknochens (Coracoid) aus der M-Trias Polens fanden sich mineralisierte Reste von Weichgewebe. Es handelt sich um von einer geringelten Wand umgebene Röhrchen. Es sind blutgefäß-artige Strukturen mit einem Durchmesser von 40 bis 60 Mikrometern. Die fossile Erhaltung wurde möglich durch rasche Fossilisation mit Eisenoxid-Hydroxyden. Es gibt in der gesamten rezenten und fossilen Zoologie kein Äquivalent hierzu! Massenspektrometrische Untersuchungen konnten zahlreiche Aminosäuren nachweisen (im Gegensatz zum umgebenden Gestein), aber keine Porphyrin-Fragmente, was die Möglichkeit ausschließt, dass die geringelten Strukturen „Stapel“ von Erythrozyten darstellen, wie sie sich gelegentlich bilden.

Sie werden als muskelverstärkte Blutgefäße interpretiert, wobei kontrahierbare Muskelschichten die Blutgefäße vor Schäden durch Unterschiede im Stickstoff-Partialdruck schützten und Knocheninfarkten entgegen wirken sollten. Es handelt sich offenbar um Muskelschichten, die beim raschen Aufstieg der Tiere Knochennekrosen verhinderten. Es gibt keinen anderen Grund, weshalb im Knochen gelegene Blutgefäße einer Verstärkung bedürfen könnten. Letztendlich hat sich dieser Mechanismus in der Evolution nicht durchgesetzt, bei Nothosauriern aber funktioniert, denn Hinweise auf Knocheninfarkte sind bei Nothosauriern sehr selten, was allgemein für triassischen Meeresreptilien zu gelten scheint. So wiesen die Humeri von Meeresreptilien in der Trias nur zu 4 % Anzeichen von Nekrosen auf – im Gegensatz zu 16 % bei Ichthyosauriern aus Jura und Kreide. Es war bisher unklar, ob triassische Meeresreptilien über einen besonderen Schutz vor solchen Knocheninfarkten verfügten, oder ob sie ein anderes Verhalten zeigten, so dass sie weniger oft schnell auftauchen mussten. Diese physiologische Adaptation an rasche Höhenwechsel innerhalb der Wassersäule beim Fischfang (oder dem Entkommen von Beutegreifern) könnte eine wichtige Rolle bei der Wiederbesiedlung der marinen Ökosysteme nach der PTG gespielt haben und zur beginnenden Mesozoischen Marinen Revolution beigetragen haben. Bisher sind solche Strukturen nur von Nothosauriern bekannt; die Seltenheit von Knochennekrosen bei anderen marinen Reptilien der Trias mag daher verhaltensbedingt sein (Sci. Nat. 104: 25).

b) **Pachypleurosauria** (Anis bis Ladin)

Keichousaurus (M-Trias): nur 30 cm lang (Deutschland, China)
Dactylosaurus, *Pachypleurosaurus* (bis 1 m)

Neuerdings werden die Pachypleurosauria (Anis bis Ladin; Europa, Asien) als eigene Gruppe den Nothosauria gegenübergestellt. Langgestreckt, kleine Köpfe, lange Hälse und Schwänze, paddelförmige Gliedmaßen; Gesamtlänge 0,2 – 1 m. Weitgehend aquatisch adaptiert; kräftige Seitwärtsbewegungen des langen Schwanzes zum Vortrieb beim Schwimmen. Hinterbeine wahrscheinlich zur Reduktion des Strömungswiderstands seitlich am Körper angelegt. Becken-, Schultergürtel stark zurückgebildet; zugehörige Gelenke sehr schwach ausgebildet. Die Beine waren nicht in der Lage, das Körpergewicht an Land zu tragen.

Schädel lang, leicht gebaut, sehr große Augenhöhlen und Nasenlöcher, kleines Temporalfenster. Zähne spitz, stiftförmig, mit weiten Zwischenräumen; Fischfressergebiss (BENTON).

Exemplare des Pachypleurosauriden *Keichousaurus hui* aus der M-Trias Chinas mit fossilisierten Foeten im Muttertier belegen Viviparie (die für Pachypleurosauria und Nothosauria nicht zwangsläufig zu unterstellen war, da sie ja anatomisch in der Lage gewesen wären, zum Brüten ans Land zu gehen, und – im Gegensatz zu den späteren Plesiosauriern – nur küstennahe Gewässer besiedelten). Dies ist der erste Nachweis von Viviparie bei Sauropterygia, verbunden mit einer besonderen Beweglichkeit des Beckens bei *Keichousaurus*. Es ist anzunehmen, dass alle Sauropterygia lebendgebärend waren, zumal die Plesiosaurier das offene Meer besiedelten (auch andere Hochseebewohner wie Ichthyosaurier und Mosasaurier waren lebendgebärend) (Nat. 432, 383). Für die generelle oder weitgehende Viviparie der Sauropterygia spricht auch, dass es sich bei *Keichousaurus* eher um ein basales, noch nicht allzu stark ans Meeresleben angepasstes Taxon handelt.

c) **Plesiosauria**: Nach neuen Angaben (s. O-Trias) ab Rhät; die Pistosaurier wie *Pistosaurus* (M/O-Trias) gelten als Vorläufer der Plesiosaurier (sie stehen zwischen Nothosauriern und Plesiosauriern), werden aber nicht mehr als Plesiosaurier gesehen, sondern als deren paraphyletische Schwestergruppe.

Während sich Nothosaurier noch auf dem Festland fortbewegen konnten, haben Plesiosauria diese Fähigkeit verloren, beherrschten dafür aber den "Unterwasserflug".

Die Sepk.-Datei weist bereits 4 Plesiosaurier-Gattungen aus der M- und O-Trias aus: *Pistosaurus* (ob. Anis), *Rhaeticonia* (mittl. Trias), *Eretmosaurus* (Rhät bis Lias), ***Plesiosaurus*** (Rhät bis Toarc). Hinzu kommt *Augustasaurus* aus der M-Trias von Nevada und *Chinchenia* aus dem Bereich Ladin/Carn-Grenze Chinas.

Nach der neuen Klassifizierung gab es in der M-Trias noch keine Plesiosaurier (nur basale Vertreter der Pistosauroida);

der älteste Plesiosaurier ist *Rhaeticosaurus* aus dem mittleren Rhät bei Warburg.

Die Plesiosaurier überleben bis zur KTG. Manche Arten mit Gastrolithen.

Fam. Pistosauridae: 1 G. (*Pistosaurus*): M-Trias, 3 m, nothosaurierähnlich, aber Schädel mit einigen Merkmalen der Plesiosauria; Gaumen wie Nothosauria, steife Wirbelsäule wie Plesiosauria. Plesiosauria bewegten sich durch paddelähnliche Bewegungen der Flossen, während Nothosauria schlängelnde Bewegungen und Schwanzantrieb zum Schwimmen nutzten. Scharfe zugespitzte Zähne bei Notho- und Plesiosauriern.

Als weitest ältester Plesiosaurier (oberhalb der Pistosaurier) gilt *Rhaeticosaurus mertensi* aus dem Rhät der Exter-Formation (ad Pliosauridae) (205 MA).

- d) **Placodontia** (oberste U-Trias bis Rhät): Auftreten der Fam. Cyamodontidae (Anis bis Ladin) mit schildkrötenartigem Panzer auf dem Rücken sowie schildkrötenartigem Aussehen und Verhalten, z.B. *Placochelys* (M-/O-Trias, 90 cm, Rückenpanzer aus Knochenplatten, Gliedmaßen zu langen Paddeln umgebaut, Pflasterzähne). Am Kiefervorderende lange Greifzähne, um hartschalige Beute zu ergreifen, die dann mit den Pflasterzähnen zerquetscht wurde. Dieser Quetsch-Kau-Vorgang weicht von den anderen Reptilien ab, die die Beute mit den Zähnen nur fassen und dann unzerkleinert verschlingen. Fam. Placochelyidae: Anis bis Rhät, Europa. In der M-Trias sind die Placodontia mit allen drei Familien (Zusammenstellung s. U-Trias) vertreten. Neuerdings auch im Carn Chinas nachgewiesen (sonst Mitteleuropa, Alpen, Mittelmeergebiet).

Systematische Stellung der Sauropterygomorpha noch unsicher: entweder sekundär euryapsid, Abstammung von echten Diapsiden, Schwestergruppe der Lepidosauromorpha; oder aber - alternativ - primitive Diapsida aus der frühen Reptilradiation, d.h. frühzeitige Abspaltung der Sauropterygomorpha von der frühen Diapsidenlinie noch vor der Aufteilung der Diapsiden in Archosauromorpha und Lepidosauromorpha.

- e) *Atopodentatus unicus*: Anis Chinas, wohl in einer Trichotomie mit EUuuropterygia und Placodontia stehend; Gesamtlänge 2,75 m, Schädelänge nur 12 cm, mit über 175 sehr dünnen pleurodonten, eine Art "Kamm" bildenden Zähnen ähnlich manchen Flugsauriern wie *Ctenochasma*; er filterte damit offenbar Mikroorganismen oder benthische Wirbellose aus dem Wasser – einmalig unter marinen Reptilien. Aquatisch lebend, aber zu Landgängen (z.B. im Watt) befähigt. Nähere kladistische Position unklar. Der relativ kleine Kopf auf einem relativ großen Körper mit kräftigen Beinen wirkt disproportioniert – ähnlich wie bei Sauropteren spricht dies dafür, dass er die meiste Zeit mit Nahrungssuche verbringen musste (Natwiss. 101: 251).

4. Diapsida ies., basale Diapsida

a) O **Eosuchia** erlöscht in der M-Trias

b) O **Thalattosauria** (Anis bis M-Nor):

weitgehend marin, Eiablage an Land, 3 Familien.

Askeptosaurus (M-Trias, 2 m): Hals und Rumpf lang und schlank, Schwanz riemenartig, die halbe Körperlänge umfassend; aalartige Bewegungsweise im Wasser. Füße mit breiten Schwimnhäuten. Lange Kiefer mit scharfen Zähnen; große Augen mit Sklerotikalring aus Knochenplatten (damit der Augapfel nicht durch hohen Wasserdruck geschädigt wird). Fam. Askeptosauridae: Anis bis Ladin von Europa, Nordamerika.

Anshunsaurus (ob. M-Trias Chinas)

Xinpusaurus (ob. M-Trias Chinas), nadelspitze Schnauze, heterodontes Gebiss

Die Thalattosauria (<1 bis 5 m lang) spalteten sich in die Thalattosauroida (Anis bis mittl. Nor) und Askeptosauroida (Anis bis mittl. Nor). *Gunakadeit* aus dem mittleren Nor Alaskas (75 – 90 cm lang), der jüngste Vertreter der Thalattosauroida, stellt auch das zugleich basalste Taxon der Thalattosauroida (20 MA Geistlinie); älteste Vertreter sind *Hescheleria* und *Clarazia* aus dem frühen Anis; *Thalattosaurus borealis* und *Paralonychtes* sind unsicher datiert und könnten vielleicht schon aus dem Spathian stammen (oder M-Trias). Die stärker aquatisch adaptierten Thalattosauroiden waren global verbreitet, die mehr plesiomorphen Askeptosauroiden auf die Tethys-Region beschränkt. *Gunakadeit* (Alaska) zeigt auch, dass aquatische Anpassungen von Thalattosauroiden (wie verkürzte Beine, verlängerte Dornfortsätze) den kranialen Anpassungen (z.B. Heterodontie) vorausgingen. *Gunakadeit* dürfte sich seiner Bezahnung (spitze, zurückgebogene Zähne) zufolge von weichen Cephalopoden und kleinen Fischen ernährt haben, eventuell hat er die Beute eingesaugt.

Auf der Seite der Askeptosauroida lebte ebenfalls ein basales Taxon (*Endennasaurus*) am längsten (mittl. Nor) (basaler Askeptosaurier ist allerdings *Askeptosaurus* aus dem oberen Anis). Allerdings hatte *Endennasaurus* noch gut ausgebildete Beine und war daher zu gelegentlichen Ausflügen an Land in der Lage, während *Gunakadeit* dazu kaum mehr in der Lage gewesen sein dürfte (z.B. schwach verknöchertes Carpus und Tarsus). Lebensraum waren die Küstenregionen; Thalattosauria waren nicht in der Lage, sich wie die Ichthyosaurier und Plesiosaurier in der O-Trias an einen hochgradig pelagischen Lebensstil anzupassen, und erloschen daher noch innerhalb der O-Trias. Die Diversität der Thalattosauria ging schon im Laufe der Obertrias zurück, wohl als Folge ihrer geringen ökologischen Breite. Wegen der Seltenheit von Fossilfunden lässt sich aber nicht sagen, wann sie genau ausgestorben sind; letzte Funde im mittleren Nor (Sci. Rep. 10: 1746).

5. Diapsida ieS., Lepidosauriomorpha/Lepidosauria:

5.1 **Eolacertilia** (höheres Perm bis TJG)

5.2 **Sphenodonta/Rhynchocephalia:** zur Stellung der Rhynchocephalia s. U-Trias; rez. Familie Sphenodontidae ab Carn.

5.3 **Squamata:** *Megachirella* aus der M-Trias der Dolomiten als ältestes Fossil der Stamm-Squamata (der nächste Nachweis der Squamata datiert auf 168 MA)

Micro-CT-Untersuchungen bestätigten *Megachirella* als ältesten Vertreter der Squamata; die nächstjüngeren artikulierten, gut erhaltenen Funde von Squamata sind 85 MA jünger (*Eichstaettisaurus*, *Ardeosaurus*) und datieren in den Oberjura. *Megachirella* weist noch Plesiomorphien auf (wie amphicoele Wirbel - auch noch heute in Geckos vorhanden; ein kleines Quadratojugale; Gastralia; entepicondylares Foramen am Humerus), die bei Kronen-Squamata nicht gefunden werden. Er steht eindeutig nach der Dichotomie der Rhynchocephalia, für die ebenfalls gilt, dass basale Taxa noch plesiomorphe Merkmale (wie pleurodonte Bezahnung) aufweisen, die später verloren gehen. Die modernen Merkmale der Squamata wurden in der Evolution der Diapsida schrittweise akquiriert.

In dem bisher umfangreichsten Datensatz sowohl rezenter wie fossiler Squamata und Außengruppen, einschl. molekularer Daten (13 Kernloci und 3 mtDNA-Loci), konnten viele strittige Fragen der Phylogenie der Squamata geklärt werden. Bestanden bisher Widersprüche zwischen morphologischen und molekularen Datensätzen, konnte jetzt Konkordanz zwischen morphologischen und molekularen Aspekten erzielt werden. Nicht Iguania, sondern Gekkota

stellen die basale Abzweigung der Kronen-Squamata dar (morphologische Indikatoren hatten bisher für eine basale Position der Iguania gesprochen, molekulare für eine basale Position der Geckos und Dibamidae).

Lepidosauria müssen vor ca. 269 MA entstanden sein, Totalgruppen-Squamata vor 257 MA und damit vor der PTG. Die PT-Extinktion dürfte dann Nischen freigeräumt haben, die den bereits im Perm entstandenen Gruppen wie Lepidosauria, darunter Squamata (und damit auch Rhynchocephalia), aber auch Archosauriformes und marinen Reptilien dann Entfaltungsmöglichkeiten in der Trias bot, in der sich dann (mit Ausnahme der Archosauriformes aus dem obersten Perm) die ältesten Fossilien finden.

Kronen-Squamata entstanden vor ca. 206 MA (in Einklang mit unabhängigen phylogenomischen Daten).

Kladogramm:

- *Protorothyris* + Captorhinidae
- Araeoscelidia
- Younginiformes
 - *Coelurosauravus* + Testudinata (nicht gegeneinander aufgelöst)
 - Choristodera + Protorosauria (nicht gegeneinander aufgelöst)
 - I Thalattosauria (nicht gegeneinander aufgelöst)
 - I *Hupehsuchus* + Ichthyopterygia
 - I Eosauropterygia + (Placodontia + Sauropterygia)
 - I *Paliguana* (uUT) (nicht gegeneinander aufgelöst)
 - I *Prolacerta* (UT) + Archosauriformes
 - I Rhynchosauria
 - *Palaeagama* (uUT) + *Sophineta* (uUT)
 - Rhynchocephalia (basal: *Gephyrosaurus*, oOT)
- Ab jetzt: Squamata
 - ***Megachirella***
 - *Marmoretta* (MJ)* + *Huehuecuetzpalli* (UK)
 - *Eichstaettisaurus* + (*Gobekko* + Kronen-Gekkota)
 - *Dibamus* (rez.)
 - I *Paramacellodus* (nicht gegeneinander aufgelöst)
 - I *Ardeosaurus*
 - I *Xantusia* (rez.) + (Scincidae + Cordyloidea)
 - --- (Lacertidae + Amphisbaenia)
 - mehrere Linien zu Taxa der U- und O-Kreide
 - Teiioidea
 - Anguimorpha + (Acrodonta + Iguania)
 - Mosasauria
 - *Najash* + *Pachyrhachis*
 - ***Dinilysia*** + Kronenserpentes

Marmoretta gilt als zweitältester Nachweis der Squamata (M-Jura), 70 MA nach *Megachirella*. Vermeintliche Squamata-Funde aus dem Lias werden in der Arbeit zu *Megachirella* nicht erwähnt.

Kuehneosauriden und *Saurosternon* erwiesen sich als außerhalb der Lepidosauromorpha stehend.

(Nat. 507: 705)

Vellbergia aus dem Ladin von Vellberg/Süddeutschland stellt einen Stamm-Lepidosauromorpha dar, der ein Mosaik von Merkmalen früher Squamata und Rhynchocephalia zeigt, darunter partielle Akrodonie. Zu jener Zeit lebten in der Inselwelt Mitteleuropa bereits die ersten Rhynchocephalia und Squamata. Die kleine Körpergröße (ca. 10 cm) von *Vellbergia*, aber auch der anderen Diapsiden der Vellberg-Fauna erinnert an Faunen der U-Trias und spricht für einen anhaltenden Lilliput-Effekt in der Region.

Heute verfügen die Lepidosauromorpha über ca. 10500 Arten und sind damit etwa mit den Vögeln vergleichbar. Die ältesten Stamm-Lepidosauromorpha stammen aus dem O-Perm, während sich Kronengruppen-Vertreter erst ab der M-Trias finden. *Vellbergia* erwies sich als unmittelbare Schwestergruppe der Kronen-Lepidosauromorpha = Lepidosauria. *Sophineta* aus dem späten Olenekian erwies sich als Stamm-Squamata (Sci. Rep. 10: 2273).

6. Diapsida ieS., Archosauromorpha und Archosauria

6.1 Archosauromorpha:

6.1.1 Prolacertiformes (M-Perm bis O-Trias):

a) Protorosauria (basale Archosauromorpha, ob. Perm bis O-Trias); z.B.

Tanystropheus (M-Trias): extrem langer Hals, länger als Rumpf und Schwanz zusammen, aus nur 10 (12) extrem langen, knochenförmigen Halswirbeln. Eigentlich müßte er im Wasser gelebt haben, um den schweren Hals überhaupt tragen zu können, es fehlen aber spezifische Anpassungen ans Wasserleben. Gesamtlänge bis 6 m bzw. sogar 7 m, Hals bis 3,5 m. Nach einer Auffassung jagten junge Exemplare an Land Insekten, ab einer Größe von 2 m gingen sie ins Wasser und jagten Tintenfische. Blutversorgung des Gehirns erforderte enorme Pumpleistung des Herzens (wie bei Krokodilen), die lange Luftröhre dürfte das Atmen erschwert haben. Hals nicht sehr biegsam, da er aus sehr langen Wirbeln bestand. Jeder Wirbel mit langen, dünnen Halsrippen, ggf. zum Ansatz starker Nackenmuskeln. Jungtiere hatten noch recht kurze Hälse; in der Ontogenese verlängerten sich die Hälse dann extrem schnell. Scharfe Zähne deuten auf Karnivorie; als Mageninhalt sind Reste von Fischen und Cephalopoden bekannt. Viele Exemplare stammen aus marinen Sedimenten.

Fam. Tanystropheidae: Anis bis Nor von Europa, Nordamerika.

Dinocephalosaurus (M-Trias, Anis, Südchina): im Gegensatz zu anderen Protorosauriern voll marin-aquatisch; Hals 1,7 m lang, Stamm 1 m lang; im Gegensatz zu *Tanystropheus*, der seinen langen Hals einer extremen Verlängerung seiner nur 12 Halswirbel verdankt, weist *Dinocephalosaurus* 25 elongierte Wirbel auf. *Dinocephalosaurus* ist mit *Tanystropheus* innerhalb der Protorosaurier nicht näher verwandt, der lange Hals entstand bei beiden Taxa konvergent; *Tanystropheus* verlängerte die Halswirbel sehr stark bei nur leicht erhöhter Anzahl von Wirbeln; *Dinocephalosaurus* steigerte die Anzahl der Halswirbel erheblich, bei nur moderater Verlängerung der einzelnen Wirbel (wie bei Plesiosauriern). Der lange Hals war erforderlich, um Luft zu holen; der Hals wurde fast horizontal gehalten, um den Kopf durch die Wasseroberfläche zu stoßen; wäre der Kopf vertikal hochgehoben worden, hätte der hydrostatische Druck die Entfaltung der Lungen behindert. Außerdem erkennen Beutetiere das Profil eines so gebauten Jägers nicht rechtzeitig, wenn der Kopf dem massiveren Körper weit vorseilt (Sci. 305, 1931). Umstritten ist, ob er seine Beutetiere einsog (Sci. 308, 1112). Daneben wird ein besonderer Mechanismus postuliert: sobald er den Kopf in Richtung auf Beute ausstreckte, spreizten sich die Halsrippen nach außen, die Speiseröhre wurde stark erweitert, es entstand ein Unterdruck. Durch diesen Unterdruck wurde die Druckwelle, die die Bewegung des Kopfes im Wasser auslöste, kompensiert; *Dinocephalosaurus* konnte sich so völlig unbemerkt (d.h. ohne Druckwellen zu verursachen) an die Beute heranpirschen (s. Dinosaurier-

web-news 2004).

Lebendgebärend (Fossil mit Fetus erhalten). **Einzigster Fall von Viviparie bei Archosauromorpha (keine Dinosaurier, Vögel, Krokodile waren je lebendgebärend!).** (Nat. 542, 395).

b) **Prolacertilia** (U- bis O-Trias) werden neuerdings zu den Archosauromorpha gestellt (*Macrocnemus*) (kleine landlebende Räuber). Die Prolacertifomes gelten als Schwestergruppe der Archosauriformes. Fam. Prolacertidae: Skyth bis Carn, kosmopolitisch.

(a + b = Prolacertifomes, M-Perm bis O-Trias)

6.1.2 Rhynchosauria (Induan bis Nor): schwer gebaute tonnenförmige Pflanzenfresser; Ernährung von Samenfrüchten. Ihre ökolog. Nische übernehmen später die Dinosaurier. Fam. Rhynchosauridae: Skyth bis Carn, kosmopolitisch. In mindestens 6 – 8 Linien der Archosauromorpha entwickelte sich Herbivorie unabhängig voneinander (z.B. Aetosaurier, Silesaurier, Rhynchosaurier, manche Krokodile, Trilophosauridae, Ornithischia). Maximum in M-Trias und Carn, im Nor ein Nachzügler (*Teyumbaita*)

6.2 Archosauria/Archosauriformes:

Bereits in der M-Trias erhebliche ökologische Diversifizierung der Archosauriformes, darunter gepanzerte, semiaquatische Formen wie der ca. 2 m lange *Litorosuchus* aus dem Ladin Chinas (Sci. Nat. 103: 95).

a) „Thecodontia“:

UO **Proterosuchia** (Tatarian bis O-Trias), z.B. *Erythrosuchus* (bis 4 m).

Fam. Proterosuchidae: Tatarian bis Anis

Fam. Erythrosuchidae: Skyth bis Ladin, kosmopolitisch.

Fam. Euparkeriidae: Skyth, Anis (u.a. Asien, Afrika, Südamerika)

Euparkeria: steht am Beginn einer wichtigen Radiation der Archosauria; wohl bereits fakultativ biped. Skelett mit Merkmalen (S-förmiger Femur; knöcherne Hautplatten entlang der Rückenmitte), die es nahe an die Dichotomie Crurotarsi/Ornithodira stellen (BENTON). Kladistisch oberhalb der Proterosuchidae und Erythrosuchidae, Schwestergruppe der Kronengruppen-Archosauria (= Avesuchia).

Euparkeria (U-Trias, 60 cm): kräftige Hinterbeine, langer Schwanz, Kamm aus leichten Knochenplatten, Hinterbeine 1/3 länger als Vorderbeine. Konnte sich aufrichten und auf den Hinterbeinen davonlaufen. Breiter Schädel, scharfe, leicht nach hinten gekrümmte Zähne für räuberische Lebensweise. Südamerika.

Dichotomie Crurotarsi / Avemetatarsalia

b) Avemetatarsalia:

Aphanosauria (als basalste Avemetatarsalia)

Die Aphanosauria (Anis bis ob. Ladin, auf MT beschränkt) stellen die basalste Abzweigung innerhalb der Avemetatarsalia dar, d.h. von der Linie zu den Dinosauriern/Vögeln nach Abzweigung der Pseudosuchia, die zu den Krokodilen führen:

--- Pseudosuchia (ab oberes Olenekian) – zu den Krokodilen führend
Ab jetzt: Avemetatarsalia
--- **Aphanosauria** = *Spondylosoma* (ob. Ladin) + (*Teleocrater* + *Dongusuchus* + *Yarasuchus*) (allesamt Anis) (vierbeinig laufend; Hinterbeinproportionen krokodilartig)
Ab jetzt: Ornithodira
--- Pterosauria (ab unt. Nor)
Ab jetzt: Dinosauromorpha
--- Lagerpetidae (Ladin-Carn-Grenze bis Nor) (zweibeinig laufend)
Ab jetzt: Dinosauriformes
--- Silesauridae (frühes Anis bis Nor) (vierbeinig laufend)
--- Dinosauria (ab ob. Carn) (frühe Formen zweibeinig laufend)

Der älteste Vertreter der Avemetatarsalia ist *Teleocrater* (Anis) aus Tansania, gefolgt von dem etwas jüngeren Silesauriden *Asilisaurus* (O-Anis) aus derselben Schichtenfolge.

Einige Merkmale, die bisher als spezifisch für Dinosaurier oder Dinosauriformes galten, entwickelten sich schon früh nach der Dichotomie zwischen Vögeln und Krokodilen. Andererseits hatten die frühesten Avemetatarsalia zunächst krokodilähnliche Knöchel sowie die Hinterbeinproportionen der Stamm-Archosauria und frühen Pseudosuchia (=Stamm-Krokodile).

Frühe Avemetatarsalia waren artenreicher, diverser und weiter verbreitet als bisher angenommen. Die morphologische Disparität nahm bei den Avemetatarsalia im gleichen Maße wie bei den Pseudosuchia vom Anis über das Carn bis zum frühen Nor zu, wo sich ein Plateau etablierte. Beide Gruppen wiesen in allen vier Zeiträumen eine ähnliche große Disparität auf.

Aphanosaurier hatten einen langen Hals, liefen auf allen Vieren und waren karnivor; sie ähneln damit Stamm-Archosauriern und frühen Pseudosuchiern stärker als späteren Avemetatarsalia. Die Knöchelmorphologie der Stamm-Archosaurier und Krokodile findet sich neben Aphanosauriern auch noch bei Silesauriden, *Marasaurus* und einigen frühen Dinosauriern. Da Pterosaurier, Lagerpetiden und die meisten frühen Dinosaurier bereits die abgeleitete, für Avemetatarsalia typische Knöchelmorphologie aufweisen, muss diese sich mehrfach entwickelt haben.

Fortschrittliche Merkmale, die bisher als dinosaurier-spezifisch galten, sind zum Beispiel die supratemporale Grube auf dem Stirnknochen. Die Hinterbeinproportionen sind dagegen ursprünglich (wie auch bei Silesauriden), während Pterosaurier, Lagerpetiden und die kleinen bis mittelgroßen Dinosaurier den Metatarsus relativ zu Femur und Tibia verlängerten – als eine Folge verbesserter Adaptationen an zweibeiniges Laufen.

Die Aphanosaurier waren ebenso wie die Pseudosuchier in der M-Trias in Pangäa weit verbreitet. Alle vier Gruppen (Aphanosaurier, Lagerpetidae, Silesauridae, Dinosaurier) erfuhren biogeographische Expansionen in der M- oder O-Trias.

Der Übergang vom vierbeinigen Laufen der Stamm-Archosaurier und Pseudosuchia zum zweibeinigen Laufen erfolgte also erst zwischen dem Abzweig der Aphanosaurier und der Pterosaurier, während die Silesauridae wieder zum vierbeinigen Laufen zurückkehrten. (Nat. 544: 484).

Als unmittelbare Außengruppe der Ornithodira galt *Scleromochlus* aus der O-Trias. Vogelähnliche Merkmale als Anpassungen an schnellen Lauf (Tibia länger als Femur; vier dicht gedrängte verlängerte Metatarsalia). Der verlängerte Hals, die reduzierte Fibula und das vereinfachte Fußgelenk der Ornithodira fehlen aber noch. 17 cm lang, amselgroß, biped, Vorderbeine deutlich kürzer als Hinterbeine, evtl. aber auch hüpfend (Proportionen ähnlich einer Wüstenspringmaus) oder aber auch kletternd und ggf. gleitflugfähig (BENTON) (s. auch O-Trias)

Ornithodira:

Ab oberes Anis. Ältester Vertreter ist *Asilisaurus* aus dem O-Anis von Tansania. Spurenfossilien von Dinosauromorpha bereits im frühen Olenekian Polens!

Dinosauromorpha (*Lagerpeton*, Ladin) (Dinosauromorpha: mittl. Ladin bis mittl. Nor).

Die ältesten Körperfossilien von Dinosauromorpha stammen aus dem ob. Anis (242-244 MA). Im Jahr 2010 wurden allerdings aus dem frühen Olenekian Polens Spurenfossilien kleiner vierfüßiger Tiere beschrieben, die den Dinosauromorpha zugeordnet werden. Die ältesten Spuren werden auf 249 – 251 MA datiert (bei einer PTG von 252,3 MA; *Protodactylus*). Die Tiere, von denen man nur die Spuren kennt, hatten einen langen Schwanz, große Beinmuskeln, zusätzliche Knochen an den Hüften, die das Bein mit dem Rumpf verbanden; dadurch waren sie schneller als andere Archosaurier. Sie waren etwa katzen groß, aber mit dünnen, langen Beinen (BdW 8/19: 30) Spuren aus dem frühen Anis (246 MA) zeigen dagegen bereits eine Größenzunahme und den Übergang zu bipeder Gangweise an, so wie auch die ersten Körperfossilien von Dinosauromorpha aus dem späten Anis von Zweibeinern stammen. Die Dinosauromorpha entstanden vermutlich schon in der Erholungsphase nach der PTG (Proc. Roy. Soc. B, 6.10.2010 online).

Dinosauriformes (*Marasuchus*, Ladin, sowie Silesauridae, ob. Anis bis mitt. Nor)

UO **Lagosuchia** (früher zu den Ornithosuchia gestellt werden): Lagosuchia in der M-Trias Südamerikas, fragmentarische Reste aber wohl auch in Europa. Die Lagosuchidae wurden aus den Ornithosuchia ausgegliedert; Ornithosuchia sind neuerdings auf eine Familie (Ornithosuchidae, O-Trias, Carn bis Rhät) beschränkt;

nach neuesten kladistischen Untersuchungen werden sie zu den Crurotarsi gestellt, während die Lagosuchia auf der ornithodiren Linie stehen.

„*Lagosuchus*“ (30 cm, Ladin) gilt mit seiner Fam. **Lagosuchidae** als direkter Dinosaurier-Vorfahre. Südamerika. (Fam. Lagosuchidae bei BRI nicht gelistet!). „*Lagosuchus*“ bereits dinosaurierähnlich, Unterschenkelknochen doppelt so lang wie Oberschenkelknochen zum schnellen Laufen. Nach neuen Erkenntnissen konnte er sowohl auf vier wie auf zwei Beinen laufen (BDW 4/07, 25). Der Bau des Beckens, der Fußgelenke und Hinterbeine sprechen für eine Abstammung der Dinosaurier von den Lagosuchidae; einige Wissenschaftler vermuten, daß auch die Flugsaurier auf Lagosuchidae zurückgehen.

BENTON erwähnt anstelle von *Lagosuchus* die beiden Gattungen *Lagerpeton* und *Marasuchus* aus der M-Trias Südamerikas; sie stehen den Dinosauriern bereits näher als den Flugsauriern. *Lagosuchus* wurde inzwischen eingezogen und zu *Marasuchus* gestellt. Details s. O-Trias.

Silesauridae: ob. Anis (*Asilisaurus*, Tansania, bis 1 m hoch und 3 m lang) bis mittl. Nor (*Eocoelophysis*), nahe verwandt mit den Dinosauriern. 8 Arten bekannt. Im Ladin *Lewisuchus/Pseudolagosuchus*. Details s. O-Trias. Der Nachweis der Silesauridae (ad Dinosauriformes) im oberen Anis beweist, **dass im oberen Anis auch die Linie zu den Dinosauriern bereits existiert haben muss, ebenso Pterosauroomorpha, Lagerpetidae und die Linie zu Marasuchus. Asilisaurus beweist außerdem, dass im Anis nicht nur die initiale Radiation der Crurotarsi, sondern eben auch der Ornithodira begann!** Dennoch dominierte anfangs die Crurotarsilinie mit den Pseudosuchia hinsichtlich Individuenzahl und morphologischer Diversität; die Ornithodira erlangten erst 35 MA später, im frühen Jura, die Oberhand (Nat. 464, 95).

An der Fundstelle von *Asilisaurus* im oberen Anis von Tansania (Manda beds) fand sich bereits eine große Diversität an Crurotarsi: „Rauisuchia“, ein *Erpetosuchus*-artiges Taxon und andere Pseudosuchia, insgesamt mindestens 6 Archosaurierlinien! Eine vergleichbare Diversität an Archosauriern war bisher zu dieser Zeit unbekannt; sie nimmt die spätere Diversität voraus, beweist aber auch, dass die Diversifikation der Archosaurier bereits in der frühen Mitteltrias begonnen hat (Nat. 464, 95).

Silesauridae waren offenbar im Superkontinent Pangäa weit verbreitet (Funde in Amerika, Europa und Afrika).

? DINOSAURIA

Nyasasaurus: ob. Anis von Tansania; nur sehr fragmentarisch bekannt, soll den Dinosauriern noch näher stehen als die Silesauridae; ältester Dinosaurier oder Schwestergruppe der Dinosaurier:

Ab jetzt: ARCHOSAURIA

--- Pseudosuchia

Ab jetzt: ORNITHODIRA

--- Flugsaurier

Ab jetzt: DINOSAURMORPHA

--- Lagerpetidae
 Ab jetzt: DINOSAURIFORMES
 --- *Marasuchus*
 --- Silesauridae
 Ab jetzt: DINOSAURIA ?
 --- *Nyasasaurus*
 --- ORNITHISCHIA + SAURISCHIA

Körperlänge 2 – 3 m. 10 – 15 MA älter als der älteste bisher bekannte Dinosaurier (*Eoraptor*) aus der Ischigualasto-Formation. *Nyasasaurus* besitzt bereits typische Dinosauriermerkmale wie den verlängerten Knochenkamm am oberen Ende des Oberarmknochens. Außerdem zeigte er im Gegensatz zu basaleren Dinosauriformes ein beschleunigtes Knochenwachstum: innere Knochenstruktur dinosauriertypisch, gut durchblutet, keine Wachstumsringe wie bei wechselwarmen Tieren. Indiz für hohe Stoffwechselraten. Aufgrund des sehr fragmentarischen Merkmals ist man sich aber unsicher, ob man ihn sicher als ersten Dinosaurier einordnen kann, oder als nächsten Verwandten (BdW 9/2014, 46).

Eine neue Analyse weist ihn sogar als recht weit entwickelten Sauropodomorpha aus, auf dem Niveau von Sauropodomorpha aus Obertrias und Unterjura. Bereits bei der Erstbeschreibung im Jahr 1967 wurde er als Prosauropode aufgefasst (Natwiss. Ru. 5/2017: 247).

c) Crurotarsi:

Synapomorphie: Fußgelenk, das eine Rotation zwischen Astragalus und Calcaneus erlaubt

Pseudosuchia (ab U-Trias, inkl. Krokodile bis rezent)

UO „**Rauisuchia**“ (?U-Trias, M- bis O-Trias): krokodilähnliche große räuberische Landbewohner (bis 8 m), Hinterbeine noch weiter unten am Körper befestigt als bei den Proterosuchia. Verbesserte Fußgelenke. *Collilongus* aus dem frühen Olenekian Polens fraglicher Rauisuchia.

Top-Prädatoren in terrestrischen Ökosystemen; überwiegend vierfüßig, daneben aber auch partiell und vollständig bipede „Rauisuchia“. Erhebliche morphologische Disparität, darunter Taxa mit Schnabel (*Effigia*) und sogar möglicherweise aquatische Formen (*Qianosuchus*) (Natwiss. 98, 389). Die beiden Gattungen gehören zu den Pposauroidea (ad Rauisuchia).

Fam. Rauisuchidae: Anis bis Rhät, kosmopolitisch; *Rauisuchus*.

Laut Sci. 321, 1486 „Rauisuchidae“ vom obersten Ladin bis zur TJG.

Fam. Prestosuchidae (nicht bei BRI gelistet):

Ticinosuchus (M-Trias, 3 m): Rücken mit doppelter Reihe kleiner Knochenplatten leicht gepanzert, langer Schwanz mit Panzerung. Beine direkt unter dem Körper ansitzend, spezielle Fußgelenke zum besseren Biegen der Beine, Entwicklung eines Fersenbeins. Fam. Prestosuchidae.

Weitere Prestosuchidae: *Yarasuchus* (Indien), *Prestosuchus*, *Saurosuchus*, *Mandasuchus*.

Crocodylomorpha (im modernen Sinne Untergruppe der Pseudosuchia) (**ad Crurotarsi**)

Aus der M-Trias (Anis) Chinas wurde ein „Thecodontia“ aus der Gruppe der Crurotarsi in Richtung auf die Crocodylomorpha (*Qianosuchus mixtus*; 3 m lang) mit aquatischen Anpassungen beschrieben (Natwiss. 93: 200) (ad Poposauroidea, ad Rauisuchia, ad Pseudosuchia), darunter extreme laterale Kompression des langen Schwanzes. Dorsale Osteoderme in Hals- und Stammregion klein, am Schwanz fehlend (Reduktion der Hautpanzerung ist typisch für marine Crocodyliforme; so fehlte den jurassischen Metriorhynchidae der Hautpanzer, beim rez. Salzwasserkrokodil sind die dorsalen Osteoderme in der Größe reduziert, die ventralen und postoccipitalen gingen verloren). In Einklang mit der Fundsituation ergibt sich eine Lebensweise konvergent zu marinen Crocodyliformes – die mindestens 40 MA später lebten – und dem modernen Salzwasserkrokodil. Entgegen bisherigen Kenntnissen gab es also schon in der Trias marin lebende Archosaurier, und die „Thecodontia“ waren nicht ausschließlich terrestrisch. Schädel 33 cm lang, Zähne dolchartig. Insgesamt zeigt *Q.* eine Mischung aus Anpassungen an terrestrisches und aquatisches Leben, wobei der komprimierte Schwanz die ausgeprägteste aquatische Anpassung darstellt; die laterale Undulation des Körpers ist ein Grundmechanismus für schwimmende Reptilien, und alle frühen marinen Reptilien (primitive Ichthyosaurier, Nothosaurier, Pachypleurosaurier, Thalattosaurier, Mosasaurier, einige marine Crocodyliforme) zeigen einen Körperbau typisch für einen Vortrieb durch Undulation hauptsächlich des Schwanzes; Schwanz dorsoventral expandiert durch lange Dornfortsätze; Beine in den meisten Fällen aber nur wenig modifiziert.

Q. lebte nicht obligatorisch aquatisch; Beckengürtel und Hinterbeine ähnlich rein terrestrischen Archosauriern; zweifellos zur Fortbewegung an Land fähig, evtl. aufrecht wie einige Rauisuchia. Er lebte offenbar in der Umgebung von Küsten und Inseln ähnlich dem modernen Salzwasserkrokodil. Mit seinen dolchartigen Zähnen und bei seiner Größe war er wahrscheinlich der Top-Prädator in diesem Ökosystem und jagte Nothosaurier, Protorosaurier, mixosauride Ichthyosaurier, Fische. Der lange Hals und die verlängerten Halsrippen stellen eine Adaptation an die Jagd nach Beute im Wasser dar. Nähere kladistische Position unklar, steht in Richtung auf die Crocodylomorpha. Erster Archosaurier, der marine Habitate nutzte. Crocodylomorpha selbst erscheinen erst in der O-Trias an der Carn-Nor-Grenze (Sci. 312, 1486).

UO Sphenosuchia (manche Autoren fassen die Saltoposuchidae und Sphenosuchidae zu den Sphenosuchia zusammen):

Die UO **Sphenosuchia** gilt als eigentliche Stammgruppe der Krokodile: (Ladin*, naA frühes Nor bis Callov, ?Malm), ähnlich Ornithosuchia, Landtiere; relativ klein (< 1,5 m), sehr grazil gebaut, zählen zu den grazilsten Tieren unter den nicht-fliegenden Archosauriern. Die Angaben über das Erstauftreten variieren zwischen M- und O-Trias, *Gracilisuchus* galt kladistisch der basalste. Sphenosuchia sind kein Monophylum, sondern paraphyletisch in Bezug zu den Crocodyliformes. Sie stellen die primitivsten Crocodylomorpha und führen als „Grad“ zu den Crocodyliformes. Kladogramm s. Dogger. Die Entwicklung zu den Crocodyliformes verlief somit auf dem Festland. Neuerdings scheint *Gracilisuchus* nicht mehr in die Sphenosuchia integriert zu werden, wodurch diese erst im frühen Nor einsetzen. Letztendlich besteht kein Konsens über die Stellung von *Gracilisuchus*.

Gracilisuchus (Ladin, 30 cm): leicht gebaut, übermäßig großer Kopf; konnte aufrecht auf Hinterbeinen laufen, der lange Schwanz hielt dabei das Gleichgewicht. Land-lebend, auf Rücken und Schwanzspitze doppelte Reihe von Knochenplatten. Der Bau des Schädels, der Halswirbel und Fußgelenke beweist, daß es sich eindeutig um ein Krokodil handelt.

[*Sphenosuchus* (Lias): 1,4 m, wahrscheinlich bereits vierfüßig, krokodilähnlicher Schädelbau]

* Crocodylomorpha erschienen erst in der O-Trias an der Carn-Nor-Grenze (Sci. 312, 1486).

Chronologie der Krokodile:

Nach SUES teilen sich die „Thecodontier“ in zwei Gruppen auf: eine „Sauria“-Linie, die zu den Dinosauriern/Vögeln führt, und eine „Suchia“-Linie, die zu den Krokodilen führt (modifiz.):

Ab jetzt: „THECODONTIA“

--- Avemetatarsalia (Linie zu den Dinosauriern, Pterosauriern; „umgekehrtes Krokodilier-Knöchelgelenk“; ermöglichte, zumindest zeitweilig auf den Hinterbeinen zu laufen); Funde mit diesem Gelenktyp finden sich erstmals in der M-Trias Argentiniens

ab jetzt: modifiziertes, krokodilähnliches Knöchelgelenk (obligat vierfüßiger Gang)

ab jetzt: PSEUDOSUCHIA: (im modernen Sinne verstanden, s. Sci. 317, 358)
(= CRUROTARSI)

--- Phytosaurier

--- Aetosaurier

--- „Rauisuchia“ (M- bis O-Trias) (fraglich paraphyl., inkl. Poposauroida)

ab jetzt: CROCODYLOMORPHA

--- Sphenosuchier (M-Trias/O-Trias bis ob. Dogger, ?Malm) (terrestrische, grazile, laufende, relativ kleine Tiere < 1,5 m) (paraphyletisch)

ab jetzt: CROCODYLIFORMES

--- Protosuchia + (alle anderen Krokodile) (Protosuchia: Rhät bis Toarc)

Die Modifikation des Knöchelgelenks scheint mit der Fortbewegung der Krokodile zusammenzuhängen, die auf zwei verschiedene Weisen erfolgen kann: dicht am Boden mit gespreizten Extremitäten wie bei Reptilien üblich (über kurze Distanzen), aber auch – schnell und über große Distanzen – hochbeinig wie bei Säugern: größere Schrittlänge, für schnelle Fortbewegung an Land. Die damit verbundenen gewaltigen Verwindungen im Fußgelenk erfordern eine spezielle Konstruktion des Knöchelgelenks, wie sie kladistisch basal zuerst bei den Phytosauriern angetroffen wurde. Diese waren vom Gesamthabitus und der Lebensweise krokodilähnlich (daher syn. Parasuchia); O-Trias Europas und Nordamerikas. Sie unterschieden sich von den Krokodilen durch weit zurückliegende Nasenlöcher auf der Schnauze, nahezu auf Höhe der Augenhöhlen; kein größeres knöchernes Gaumendach.

Die Rauisuchia, in M-/O-Trias dominierende Landraubtiere, bis 6 m lang, relativ große Schädel, dolchähnliche große Zähne, Doppelreihe horniger Schilde zum Schutz des Rückens (zwei Reihen kleiner Knochenplatten), standen den Krokodilen bereits etwas näher als die Phytosaurier.

Schwestergruppe der (Krokodile + Sphenosuchier) sind die Aetosaurier (O-Trias) [naA. aber die paraphyletischen Rauisuchia], wie ein „Gürteltier“ fast vollständig von einem knöchernen Panzer eingeschlossen; große viereckige Platten entlang des Rückens, an den Seiten, Schwanz, Bauch. Der Bezahlung nach aber wohl Pflanzenfresser (einfache, blattförmige Zahnkronen). Spitze der Schnauze zahnlos, möglicherweise von einem kleinen Schnabel bedeckt.

Die Sphenosuchier (Schwestergruppe der Krokodile) unterscheiden sich von letzteren nur aufgrund kleiner Unterschiede im Schädelbau. Zum Teil (*Terrestriusuchus*, Rhät, 0,5 m) mit

schlankem Skelett mit langen, schmalen Extremitätenknochen; schnelle Läufer. *Junggarsuchus* aus dem ob. Dogger Chinas ist der Sphenosuchia, der den Crocodyliformes am nächsten steht; er ist stärker als alle anderen Sphenosuchia an eine laufende Lebensweise an Land angepasst, nimmt aber schon Veränderungen am Schädel (in Richtung auf stärkere Beißkraft, kräftigere Muskulatur, Solidifizierung intrakranialer Gelenke) voraus.

Die primitivsten Krokodile waren die Protosuchia (Rhät bis Toarc); schwierig von den Sphenosuchia abzugrenzen. Sekundärer Gaumen erst im Anfangsstadium entwickelt (nur vom Oberkieferknochen gebildet). Klein, kaum länger als 1 m, echsenähnliche Erscheinung, Schnauze kurz, Extremitäten relativ lang; überwiegend terrestrische Räuber, einige (*Orthosuchus*) könnten teilweise aquatisch gelebt haben. Knochenpanzer gut entwickelt, 2 Plattenreihen entlang des Rückens und Schwanzes; Bauchschild. Urtyp des typischen Krokodilpanzers. Protosuchia waren auf dem Superkontinent Pangäa weit verbreitet.

Bei den Mesosuchia (ab Lias) wurde der sekundäre Gaumen weiterentwickelt (Einbezug der Palatina), innere Nasenöffnungen viel weiter hinten liegend als bei Protosuchia (bei den Eusuchia wurden auch die Pterygoide in den sekundären Gaumen eingeschlossen, Nasenöffnungen nahe dem hinteren Schädelende). Über den Übergang zwischen Protosuchia und Mesosuchia ist wenig bekannt, die frühesten gut bekannten Mesosuchia aus dem Lias waren bereits hoch spezialisiert, marin, ans Meeresleben angepasst, u.a. die Teleosauriden mit gavialähnlicher langer schmaler Schnauze und Fischfressergebiss; die Vorderbeine der Teleosauriden waren reduziert, sie konnten aber noch an Land gehen (vermutlich wenigstens zur Eiablage) und sie behielten auch ihren Panzer bis zu ihrem Erlöschen in der frühen Kreide bei. Die Metriorhynchidae, deren frühe Vertreter wie *Pelagosaurus* noch teleosauriden-ähnlich waren, passten sich dem Meeresleben noch stärker an; sie verloren ihren Panzer und wandelten die Gliedmaßen zu Paddeln um; an der Schwanzspitze bildeten sie eine kleine fleischige Rückenflosse aus (Vortrieb im Wasser durch seitliche Bewegungen der Schwanzflosse). Es ist nicht bekannt, ob die Metriorhynchidae zur Eiablage ans Land gingen (was ihnen sehr schwer gefallen wäre) oder wie andere Meeresreptilien lebendgebärend waren. Im Malm wurden die Metriorhynchidae sehr groß, in der frühen Kreide starben sie aus. Im Malm gab es unter den Mesosuchiern auch sehr fortschrittliche Typen (Goniopholididae, Malm und frühe Kreide) mit mäßig verlängerter Schnauze ähnlich heutigem Sumpf- und Nilkrokodil (naA. Goniopholididae ab Lias: Natwiss. 100: 835).

Fortsetzung der Chronologie der Krokodile: s. Malm

Frühe Familien der Krokodile nach BRI:

Sphenosuchidae: Carn bis Pliensbach; kosmopolitisch, terrestrisch

Protosuchidae: Rhät bis Toarc; kosmopolitisch, terrestrisch

Teleosauridae: Toarc bis Valangin; kosmopolitisch, marin

Metriorhynchidae: Bathon bis Hauterive, Europa, marin

Merkmale der Krokodile: lange Schnauze, Nasenöffnungen an der Spitze der Schnauze; sekundärer Gaumen aus Maxillare, Palatinum und bei abgeleiteten Formen auch aus Pterygoid; dadurch wird der Atemluftstrom von der Mundhöhle abgetrennt, das Krokodil kann dadurch mit offenem Maul beim Fressen unter Wasser atmen. Fortbewegung der rezenten Arten an Land durch Rutschen auf dem Bauch, langsames Kriechen mit seitlich abgespreizten Knien und Ellbogen, hoher Gang bei schneller Fortbewegung (Gliedmaßen stärker unter den Körper gezogen) und Galopp (Vorder- und Hintergliedmaßen paarweise in Aktion) (BENTON).

Rezent: Ordnung Crocodylia, drei Familien, 8 Gattungen, 23 Arten;

Kleinste Art: Brauen-Glattstirnkaïman *Paleosuchus palpebrosus*, Männchen 1,5 m, Weibchen 1,2 m; größte Art: Leistenkrokodil *Crocodylus porosus*, Männchen bis 7 m, Gewicht > 1000 kg.
Verbreitung: gesamtes Afrika außer Nordwesten; bis zur Südspitze Afrikas; Madagaskar; Südasiens, Südostasiens, Inseln zwischen SO-Asien und Australien; nördlichstes Australien; kleines isoliertes Gebiet in Ostchina; Südwesten der USA, Karibik, Mittelamerika, nördliches und nordwestliches Südamerika. In gemäßigten Zonen nur die Alligatoren Nordamerikas und Chinas.

Fam. Alligatoridae (BRI: ab Campan)

Alligator (2 Arten, SO der USA: Mississippi-Alligator, bis 6 m; China-Alligator, bis 2 m);

Kaimane (= „Alligatoren Süd-/Mittelamerikas“): *Melanosuchus niger* = Mohrenkaïman, bis 6 m, brasilianisches Amazonasbecken; *Caiman*: 2 Arten: Krokodil- und Breitschnauzenkaïman, Mittel-/Südamerika.

Glattstirnkaïman = *Paleosuchus* (2 Arten; Südamerika)

Fam. Crocodylidae (BRI: ab Turon)

Crocodylus mit 13 Arten, u.a. Leistenkrokodil *C. porosus*, von Indien über Nordaustralien bis zu den Salomonen-Inseln; Spitzkrokodil *C. acutus* von der Südspitze Floridas bis Kolumbien und Venezuela; Beulen-, Rauten-, Orinokokrokodil in Mittel- und/oder Südamerika; Nilkrokodil *C. niloticus* in fast ganz Afrika und Madagaskar, außerdem als zweite afrikanische Krokodilart Panzerkrokodil *C. cataphractus*, West- und Zentralafrika. Genetische Untersuchungen an 2000 Jahre alten Krokodilmumien aus Ägypten zeigten, dass diese nicht nahe mit dem heutigen Nilkrokodil verwandt sind. Das heutige *C. niloticus* ist wohl ein Nachkomme mehrerer Arten, die heute ausgestorben sind (Nat. 537: 596).

2019 wurde erkannt, dass es sich bei *C. novaeguinea* aus Neu-Guinea tatsächlich um zwei Arten handelt (neu: *C. halli*).

Osteolaemus tetraspis: Stumpfkrokodil, Westafrika, kleine Art; einziger Crocodylide außerhalb der G. *Crocodylus*

Fam. Gavialidae (BRI: ab O-Eozän)

Tomistoma schlegelii = Sunda-Gavial, > 4 m lang; malayische Halbinsel, Malaysien, Sumatra, Borneo, Java, ? Sulawesi (Celebes). Aufgrund biochemischer Merkmale zu den Gavialidae gestellt.

Gavialis gangeticus (Ganges-Gavial, bis 6,5 m; Pakistan, Indien, Nepal, Buthan, Burma, Bangladesch)

(nach COGGER und ZWEIFEL 1992).

Grundsätzliche Entwicklungstendenzen der Krokodile (nach Natw. Ru. 7/2006, 381):

Im Gegensatz zu den recht einheitlichen modernen Krokodilen mit einem nur leicht abweichenden Habitus beim Gavial waren die mesozoischen Krokodile und ihre Stammgruppenvertreter sehr vielgestaltig.

In der Trias dominierten grazile, teilweise wohl bipede oder fakultativ bipede Sphenosuchia wie *Saltoposuchus* (Saltoposuchidae: Nor bis Rhät), die mehr an kleine Raubsaurier erinnern. Im Jura erfolgte eine extreme Diversifizierung: (a) eidechsenähnliche Zwergkrokodile (*Theriosuchus*, *Atoposaurus*, beide Malm; *Theriosuchus* bis Maastricht); (b) frühe Formen mit typischem (modernem) Krokodilhabitus (*Goniopholis*), (c) vor allem aber mehr oder weniger stark dem Meeresleben angepasste Formen, die als Thalattosuchia zusammengefasst werden.

Gruppen von Thalattosuchia:

- a) gavialartige Teleosauridae, die Landtierextremitäten und einen Panzer aus Hautknochenplatten behalten haben (Toarc bis Valangin)
- b) ab Lias (naA ab Bathon) die Metriorhynchidae (Hochseekrokodile): Knochenplatten vollständig reduziert; Vorderextremitäten zu Flossenpaddeln umgebildet; Schwanzwirbelsäule im hinteren Abschnitt mit einem Knick wie bei Fischeosauriern, um die vertikale Schwanzflosse zu stützen. Graziiler Schädel mit großen Augenhöhlen wie Ichthyosaurier. Blütezeit der Metriorhynchidae im Dogger und Malm, erloschen in der U-Kreide (Hauterive). Meist recht klein (2-3 m), *Dakosaurus maximus* (Malm) maß aber ca. 8 m.

Die Anatomie von Herz und Kreislauf der modernen Krokodile deutet darauf, dass sie von endothermen Vorfahren abstammen (was dafür sprechen würde, dass auch die Dinosaurier endotherm gewesen sein könnten) und sekundär, nach dem Übergang zum Wasserleben im Jura, zur Ektothermie zurückgekehrt sind; die hochaktiven terrestrischen Krokodile der Trias sollen dagegen warmblütig gewesen sein. Dafür spricht der Mosaikcharakter des modernen Krokodilherzen: vier Kammern; ein von den übrigen Reptilien abweichendes Shuntsystem. Man vermutet daher, dass die warmblütigen Vorfahren ein vierkammeriges Herz benötigten, um den Blutdruck des Lungen- und Körperkreislaufs zu trennen; endotherme Tiere benötigen einen dreimal höheren Blutdruck im Körperkreislauf als ektotherme Tiere, müssen jedoch den Blutdruck im Lungenkreislauf reduzieren, damit keine Körperflüssigkeit in den Lungen austritt; daher müssen rechte und linke Herzhälfte anatomisch oder zumindest funktionell so getrennt werden, dass im Lungen- und Körperkreislauf ein unterschiedlich hoher Blutdruck aufgebaut werden kann. Sofern die frühen Krokodile endotherm waren, hatten sie hohe Stoffwechselraten und konnten Beutetiere ausdauernd verfolgen.

Als im Jura die Krokodile größer wurden und voll ans Wasserleben angepasst waren, entwickelten sie vermutlich dieselbe „Wartestrategie“ beim Beutefang wie die modernen Krokodile (während die terrestrischen Vorläufer aktive, ausdauernde Jäger und keine Lauerjäger waren). Da der Wärmeverlust im Wasser größer ist (und größere Tiere höhere Stoffwechselraten hatten), gab es einen erheblichen Selektionsdruck gegen (!) Endothermie beim Übergang zum Wasserleben. Dadurch entwickelte sich zwischen dem ursprünglich vollständig getrennten rechten und linken Herz ein neues Shuntsystem (konvergent zu dem ursprünglichen der anderen modernen Reptilien). Langstreckentaucher profitieren ohnehin von einem Shunt-System, das es ihnen ermöglicht, die relative Perfusion der Lungen zu erhöhen (Nat. 434, 833).

syna-syna mtri

SYNAPSIDA/Therapsida:

Viele „säugerähnliche Reptilien“ (s. U-Trias), weit verbreitet. Die Aufspaltung der Eucynodontia in Cynognathia und Probainognathia war bereits in der U-Trias erfolgt (Cynognathidae ab Skyth). *Probainognathus* aus der ob. M-Trias hat bereits ein doppeltes Kiefergelenk; damit wird die Grenzziehung zu den Säugetieren willkürlich (Mosaikentwicklung). Die Probainognathier (=Chiniquodontier) hatten scharfe, zugespitzte Zähne und waren Fleischfresser, während die Traversodontier mit breiten Backenzähnen pflanzenfressend waren; die Probainognathier stehen daher innerhalb der Cynodontier den Säugetieren wohl etwas näher als die Traversodontier.

Therocephalia erlöschen im Laufe der M-Trias, **Dicynodontia** und **Cynodontia** erreichen die O-Trias und in Reliktarealen sogar die U-Kreide (s. dort).

9 Familien der Therapsiden – davon 6, die noch aus dem Perm stammen und die PTG

überlebt hatten – sind im Skyth erloschen. In der M-Trias sind noch 7 polytypische Familien vertreten (zzgl. monotypische Probainognathidae); darunter ist nur eine Familie (Chiniquodontidae*, Anis bis Carn), die in der M-Trias neu erschien, 6 stammen noch aus der Untertrias. Im Rhät folgen die beiden letzten Familien der Therapsiden (Tritylodontidae, Trithelodontidae). Nur 3 Familien überleben die Grenze zur O-Trias: Kannemeyeriidae (Skyth bis Carn), Traversodontidae (Skyth bis Rhät), Chiniquodontidae (Anis bis Carn). Einschließlich der beiden neuen Familien, die im Rhät erscheinen, sind die Therapsiden in der O-Trias dann noch mit 5 Familien vertreten.

* (Anmerkung: nach Revision der Fam. Chiniquodontidae zählen zu dieser nur noch *Chiniquodon*, *Belesodon*, *Probelesodon*; *Probainognathus*, *Thrinaxodon*, *Aleodon*, *Cistecynodon* und *Cromptodon* – allesamt aus Afrika oder Südamerika – wurden ausgegliedert).

Entwicklungslinie zu den Säugern in der M-Trias (nach BENTON 2007):

(1. Stufe – *Thrinaxodon* [Skyth]– und 2. Stufe – Cynognathidae [Skyth bis Anis] – s. « U-Trias »).

ab jetzt : Probainognathia

3. Die Chiniquodontiden (M-/O-Trias, z.B. *Probelesodon*) zeigen – nach *Thrinaxodon* und den Cynognathidae – eine weitere Stufe der Evolution in Richtung auf die Säuger. Erstmals fehlt das Parietalforamen; der sekundäre Gaumen ist länger als bei allen früheren Formen. Weitere Volumenzunahme der Kiefern Muskulatur. Mittelgroße Fleischfresser, besonders häufig in der M-Trias. Große Köpfe, langer Rumpf, langer Schwanz; kurze Gliedmaßen an schnelle Fortbewegung angepasst, vergleichbar modernen Wieseln. Hintergliedmaßen von *Probelesodon* vollständig (und besser als bei *Thrinaxodon*) an die aufrechte säugertypische Beinhaltung angepasst; Femur konnte nur parallel zur Körpermittellinie (parasagittal) vor- und zurückschwingen.

4. Der (mit *Probelesodon*) gleich alte *Probainognathus* ist noch fortgeschrittener: niedriger Jochbogen, zusätzliche Schmelzhöcker auf den Backenzähnen; voll ausgebildetes zweites Kiefergelenk (doppeltes Kiefergelenk) [Tendenzen in Richtung auf das säugertypische Kiefergelenk finden sich schon ab *Thrinaxodon*].

5. Die Stellung der Traversodontidae (M- bis O-Trias, erfolgreichste Herbivoren unter den Cynodontia) in Bezug auf die Probainognathidae ist nicht aufgelöst, z.B. *Massetognathus**, *Scalenodon* (beide M-Trias Südamerikas). Veränderungen im Bereich des Unterkiefers, wo bestimmte Elemente ihre bisherige Funktion im Zusammenhang mit dem Kiefergelenk zugunsten verbesserter Hörfunktion aufgaben. *Massetognathus* mit aufrechten, säugertypischen Hinterbeinen, aber abgespreizten, reptilartigen Vorderbeinen wie *Probelesodon*. Lendenrippen wie bei Säugern zurückgebildet als indirektes Indiz für ein Zwerchfell.

* *Massetognathus* (Cynodontia; Ladin, 0,5 m): pflanzenfressend (!; 3 von 11 Fam. der Cynodontia sind Pflanzenfresser), Backenzähne stark vergrößert, Kronen mit einer Reihe von Leisten und Furchen, Oberkieferzähne an Unterkieferzähne angepaßt; zwischen Backenzähnen und Eckzähnen eine kleine Lücke wie bei Nagetieren. Klauenbewehrte Pfoten, hundeähnlicher Schwanz, evtl. felltragend, lange Cynodontierschnauze. Südamerika. Fam. Traversodontidae.

6./7.: Die Stufen 6 und 7 werden von den Tritylodontidae (O-Trias bis U-Kreide, herbivor) und Trithelodontidae = Ictidosauridae (O-Trias bis Lias) repräsentiert, deren Reihenfolge noch nicht ganz geklärt ist. Der Übergang zum Säuger-Kiefergelenk ist bei ihnen noch nicht ganz vollständig vollzogen (s. O-Trias).

Veränderungen der Kiefermechanik: frühe Synapsiden besaßen 3 Muskeln zum Kieferschluss (äußerer Adduktor, hinterer Adduktor, innerer Adduktor einschl. *M. pterygoideus*). Bei Cynodontia und Säugern wurden die inneren und hinteren Adduktoren stark zurückgebildet; die entscheidenden Kaumuskeln wurden der Temporalismuskel (entstand aus dem äußeren Adduktor der Reptilien) sowie der Massetermuskel, der in der Phylogenie der Säuger neu entstand. Schon bei höheren Cynodontia ist die Muskelmasse der Adduktoren vergrößert (Indiz: stark ausladender Jochbogen). In Kombination mit dem Wechsel des Kiefergelenks wurde es so den Säugern möglich, Nahrung zu kauen. Gleichzeitig wurden die Zahnwechsel wegen der Kompliziertheit der Backenzahnokklusion reduziert (BENTON 2007).

Der Übergang vom reptilen Kiefergelenk (zwischen Quadratum am Hinterende des Schädels und dem Articulare an der Hinterkante des Unterkiefers) zum Säugergelenk (zwischen Squamosum und Dentale) verlief stufenweise. Zwei der Unterkieferknochen der Reptilien wurden dazu ins Mittelohr verlagert. Am Hinterende des Dentale bildete sich ein neuer Fortsatz (Coronoidfortsatz), der mit dem Squamosum in Kontakt trat. Die Wanderung der kleinen Knochen vom Unterkiefer zum Mittelohr war möglicherweise die Folge der Größenzunahme des Gehirns, wodurch diese Knöchelchen aus der lateralen Position in eine dorsalere und kaudalere Position (weiter unter den Hirnschädel) verschoben wurden (BENTON 2007).

Eucynodontiafamilien der M-Trias:

„Theriohepetidae“ (SA), Traversodontidae (Af, SA, ?Russ), Trirachodontidae (Russ, Af), Chiniquodontidae (SA, Af ?), Diademodontidae (Af), Probainognathidae (monotypisch), Cynognathidae (Af, AS)

Therapsidenfamilien der M-Trias außerhalb der Eucynodontia:

Bauriormorpha (Therocephalia): Bauriidae (AF), z.B. *Bauria*

Dicynodontia: Kannemeyeriidae (Eu, Af, SA), z.B. *Kannemeyeria*

Zusammenfassung Reptilien und Synapsida der M-Trias:

1. Anapsida:

1.1 Parareptilia (nur Procolophonidae, bis Nor)

2. Ichthyosauria (Ichthyopterygia) (Olenekian bis Cenoman)

3. Sauropterygomorpha/Euryapsida:

3.1 Placodontia (ob. Olenekian bis Rhät)

3.2 Nothosauria (Olenekian bis ob. Carn)

3.3 Pachypleurosauria (Anis bis Ladin)

3.3 Plesiosauria (ob. Anis bis KTG)

4. primitive Diapsida:

4.1 Thalattosauria (U- bis O-Trias, naA unt. Ladin bis Carn, naA Anis bis Nor)

4.2 Eosuchia (sterben in M-Trias aus)

5. höhere Diapsida: Lepidosauria

5.1 Eolacertilia (M/O-Perm bis TJG)

5.2 Rhynchocephalia (ab U-Trias) (syn. Sphenodonta)

5.3 Squamata (Stammgruppenvertreter) ab M-Trias (*Megachirella*)

6. höhere Diapsida: Archosauromorpha

- 6.1 Protorosauria (O-Perm bis O-Trias) (ad Prolacertiformes)
- 6.2 Prolacertilia (U- bis O-Trias) (Schwestergruppe der Archosauriformes)
(ad Prolacertiformes)
- 6.3 Rhynchosauria (Skyth bis O-Trias)

7. höhere Diapsida: Archosauria/Archosauriformes

- 7.1 "Thecodontia" (ad Archosauriformes)
 - 7.1.1 Proterosuchia (oberstes Perm bis O-Trias)
 - 7.1.2 Crurotarsi
 - 7.1.2.1 "Rauisuchia" (M/O-Trias)
 - 7.1.2.2 "Pseudosuchia" (U-Trias bis O-Trias)
(im modernen Sinne umfassen sie die Phytosauria, Aetosauria, "Rauisuchia"
und Crocodylomorpha, s. Sci. 317, 358)
 - 7.1.2.3 Crocodylomorpha (ab M/O-Trias) (ad Archosauria)
 - 7.1.2.3.1 Sphenosuchia (M-Trias, naA O-Trias bis ob. Dogger, ? Malm)
 - 7.1.3 Avemetatarsalia
 - 7.1.3.1 Ornithodira (ab ob. Anis)
 - 7.1.3.1.1 Lagosuchia (*Lagerpeton*, *Marasuchus*: Ladin) (ad Dinosauromorpha,
mittl. Ladin bis mittl. Nor; Spuren im frühen Olenekian)

8. Therapsida

- 8.1 Therocephalia (M-Perm/Wordian bis M-Trias) (= Bauriamorpha)
- 8.2 Cynodontia (O-Perm bis unt. U-Kreide, incl. Ictidosauria)
- 8.3 Dicynodontia (O-Perm bis ob. U-Kreide)

otri-otri

OBERTRIAS/"KEUPER"* (235 - 201 MA)

ICS 2004/2007:

O-TRIAS:	228,0 +- 2,0 MA	bis	199,6 +- 0,6 MA
CARN:	228,0 +- 2,0 MA	bis	216,5 +- 2,0 MA
NOR:	216,5 +- 2,0 MA	bis	203,6 +- 1,5 MA
RHÄT:	203,6 +- 1,5 MA	bis	199,6 +- 0,6 MA

ICS 2012:

O-TRIAS:	ca. 235 MA	bis	201,3 +- 0,2 MA
CARN:	ca. 235 MA	bis	ca. 228 MA
NOR:	ca. 228 MA	bis	ca. 208,5 MA
RHÄT:	ca. 208,5 MA	bis	201,3 +- 0,2 MA

UNTERKEUPER (ku): ob. Ladin (noch Mitteltrias!)
MITTELKEUPER (km 1 – km 4): Carn, Nor
OBERKEUPER (ko): Rhät

* Als Obertrias werden manchmal nur noch die Stufen Karn, Nor und Rhät, also ab km 1 bezeichnet, mit der Folge, dass der untere Keuper (ku) dann noch der M-Trias zugeschlagen wird und dem ob. Ladin entspricht. Die Begriffe O-Trias/Keuper und M-Trias/Muschelkalk sind insofern dann nicht synonym. Das Klima wurde im Keuper feuchter, die Pflanzenwelt vielgestaltiger.

land-land otri

Flora allgemein: Zu Beginn des Keupers Lettenkohlenflora mit *Equisetites arenaceus* (bis 6 m), *Neocalamites* (2 m), Farnen, Cycadeen und Koniferen, vereinzelt Ginkgophyten.

Im weiteren Verlauf des Keupers erfolgte ein Florenwechsel zugunsten zahlreicher echter Farne (Marattiales, Osmundales, Matoniaceae, Dipteridaceae), Cycadeen, Nilssonien und Bennettiteen (ab oberstem Perm); im Rhätolias erste Caytoniales. Haupttypen der (höheren) Keuperflora sind Schachtelhalme, Farne, Cycadophyten und Koniferen.

Das Pollenspektrum verändert sich im Laufe des Keupers dramatisch: die Sporenformen tropischer Baumfarne sowie neuer Cycadophyta drängen die bisherige Koniferenflora (Veltziales)

weitgehend zurück; in den Vordergrund der Pollenfloren rücken neue Koniferenformen (Protopinaceae, Cheirolepidiaceae), abgeleitete Pteridospermensippen (Caytoniales); es beginnt die Zeit des Experimentierens mit pseudangiospermiden Organisationsformen.

In der mittleren O-Trias starben viele Pflanzenfamilien aus: 23 von 48 Pflanzenfamilien der Trias erloschen in der O-Trias! Betroffen waren vor allem Familien der Bennettiteen, Peltaspermales und vermeintlichen Gnetales, während Koniferen den Zeitraum recht unbeeinträchtigt überstanden, womit gleichzeitig die Grundlage für ihre Dominanz während des restlichen Mesozoikums gelegt wurde (CLEAL/THOMAS 2009).

LYCOPSIDA: Letzte *Pleuromeia* im M-Keuper; aber in der O-Trias und im Jura *Aratrisporites*-Pollen, die eine Weiterentwicklung der *Pleuromeia*-Sporen darstellen und schließlich in die Sporenform der rez. *Isoetes* münden (vermeintliche Entwicklungslinie *Archaeosigillaria* --- *Sigillaria* --- *Pleuromeia* --- *Aratrisporites*-Pollen --- *Nathorstiana*, Neokom --- *Stylites andicola*, rez. Reliktform --- *Isoetes* ab Tertiär; **kontra:** s. U-Trias). Im U-Keuper *Bedheimia*, *Pleuromeia*-*Nathorstiana*-ähnlich.

Die rez. Moosfarngattung *Selaginella* erscheint (*S. hallei*); ältere Formen werden als *Selaginellites* bezeichnet (s. O-Karbon).

*Lepidodendron*artige Reste ("lepidodendron type") im Carn Virginias (Nat 380, 617).

EQUISETOPHYTA: in der rez. UO/Fam. Equisetaceae (seit O-Karbon) bis 10 (naA 6) m hohe *Equisetites*, Vorläufer des rez. *Equisetums* (ab Pliozän nachweisbar, rez. in Südamerika 3-4 m hoch). *Neocalamites* (bis 2 m), *Schizoneura*.

FARNE: Erscheinen der rez. noch schwach vertretenen UO **Matoniaceae** (in der Antarktis bereits in der M-Trias nachweisbar!) und **Dipteridaceae** (im Keuper Baumfarne: *Clathropteris*); erstere sind rez. nur noch auf Malakka, Kalimanata und Sulawesi mit 2 Gatt. mit je 2 Arten vertreten (von M-Keuper bis O-Kreide wesentlich weiter verbreitet!), letztere (Dipteridaceae) kommen noch mit 5 Arten im indomalayischen Raum vor; im Keuper u.a. *Dictyophyllum*, rezent *Dipteris*.

Bei den Baumfarnen, die wieder vorherrschend wurden, kehrten die eusporangiaten **Marattiales** noch einmal ins europäische Florenbild zurück (*Asterotheca*). *Danaeopsis* als fossiler Vertreter der rez. *Danaea* (Vietnam); mit > 1 m langen gefiederten Wedeln größter Keuperfarn.

Bei den Gabelfarnen (Gleicheniales, ab Westfal) erscheint im M-Keuper oder (spätestens) im Jura die rez. *G. Gleichenia*.

SAMENFARNE: Auftreten der **Caytoniales** als abgeleitete, hoch entwickelte Samenfarne; durch Umhüllung der Samenanlage pseudoangiospermid. Keine Verwandtschaft mit Angiospermen oder Gnetales, letzte Gruppe der Samenfarne. Aussterben in der ob. Unterkreide oder unt. O-Kreide parallel mit der Ausbreitung der Angiospermen. Die Samenanlagen lagen z.Zt. der Befruchtung noch frei. Familien: Peltaspermaceae, Corystospermaceae, Caytoniaceae, werden z.T. auch als eigene Ordnungen fortgeschrittener Samenfarne aufgefasst (Peltaspermales, Stefan bis Rhätolias;

Corystospermales: oberstes Perm von Jordanien; Trias Gondwanas; bis U-Eozän – Relikttaxon in Tasmanien).

Im Keuper Arizonas (Chinle-Formation) fand sich mit *Chilbinia* ein archaischer Samenfarne mit Merkmalen von Samenfarne des Karboperms (einzelne Merkmale klingen an *Archaeopteris*, *Lonchopteris*, *Sphenopteris* an). Dies gilt als ein – weiteres – Indiz, dass zumindest im westlichen Teil des pantropischen Gürtels die Pflanzenextinktionen nach der PTG schrittweise erfolgten und auch mind. 20 – 25 MA nach der PTG noch paläozoische Gruppen existierten (Palaeont. 49, 237).

CYCADALES: vereinzelt echte Palmfarne, die aber im Keuper zunehmend an Bedeutung gewinnen.

„HÖHERE CYCADOPHYTEN“: Wiederauftreten der **Bennettiales** im Lettenkohlenkeuper/Ladin (bis O-Kreide) (Erstnachweis im obersten Perm von Jordanien); im M-Keuper noch vereinzelt, im O-Keuper starke Ausbreitung (*Ptilophyllum* - Rhät bis U-Kreide - bildete große Wälder!); sie erreichten mehrere Meter Höhe (***Williamsonia***: M-Keuper bis Wealden, naA bis Alb; Habitus ähnlich rez. *Cycas*). Der älteste mesozoische Nachweis von Bennettiteen ist *Pterophyllum brevipenne* im Lettenkohlenkeuper des Ladins (KELBER K.-P., 2015, Palaeodiversity Suppl.).

Die Bennettiteen waren die dominierende Pflanzengruppe des Mesozoikums mit geschätzt 30000 - 40000 Arten; nur wenige Nachzügler überschreiten die Grenze zur Oberkreide. Angaben über Persistenz bis zum Ende der Kreide (Maastricht) beruhen auf der Einbeziehung der Nilssonien (s.u.).

Übergangsmerkmale zu den Bedecktsamern; die weibl. Blüten erinnern an Magnolien und Hahnenfußgewächse; ggf. enge Verwandtschaft mit den Gnetales, wobei kürzlich bei der rez. *Ephedra* die doppelte Befruchtung nachgewiesen werden konnte, die bisher als angiospermenspezifisch galt (*Ephedra* rez. Mediterrangebiet bis an den Südrand der Alpen, im Spätglazial auch am Bodensee und in der Schwäbischen Alb sowie im dänischen Alleröd, rezent Restvorkommen bei Meran).

Frühe Bennettiteen (oder Prä-Bennettiteen) gelten als Vorfahren der rez. Gnetales, wobei die Beziehung zwischen *Welwitschia* und den Bennettiteen besonders eng ist; sie gilt als mögliche rez. Schwestergruppe der Bennettiteen ieS., so daß sich folgender Stammbaum (betrachtet wird die Linie zu den Bennettiteen ieS.) ergibt:

- 1. Ast: Abzweigung zu den Angiospermen
- 2. Ast: Abzweigung von *Gnetum* und *Ephedra*
- 3. Ast: Abzweigung von *Welwitschia* (steht von allen rez. Pflanzen den Bennettiteen ggf. am nächsten, ist womöglich die letzte Überlebende der Bennettiteen).
Sie hat als einzige Pflanze denselben Spaltöffnungsapparat wie Bennettiteen
- 4. Ast: Bennettiteen ieS (ausgestorben in der höheren Kreide).

Die Bennettiteen setzten den Erfolg der stark zurückgegangenen Farnsamer innerhalb der „Cycadophyten“ fort (dominierende „Cycadophyten“ s.l.: M/O-Devon bis Perm: Samenfarne; Keuper bis M-Kreide: Bennettiteen und Nilssonien; ab M-Kreide Angiospermen), wobei auffällig ist, daß bei den Cycadophytina die nächstfolgende Gruppe zwar an den Erfolg der vorausgehenden

anknüpft, letztere aber vollständig erlischt („Cycadophyten“ sind als künstliche Gruppe aufzufassen!).

Bennettiales besaßen als erste Pflanzen Zwitterblüten, die wahrsch. von Insekten bestäubt wurden (z.B. *Sturiantus* mit durchaus angiospermidem Charakter). Die Frucht *Bennetticarpus* beweist aber, daß zum Zeitpunkt der Bestäubung die Samenanlage unverschlossen war, das Pollenkorn freien Zutritt hatte (Nacktsamer!). Erst bei der Reifung verholzten die Interseminalschuppen und verwuchsen zu einem Panzer, der den Samen (sekundär und nicht primär wie bei Angiospermen) einschloß. Der Merkmalskomplex aus angiospermen Merkmalen (Zwitterblüten, Protandrie, dikotyler Keimling) und nacktsamigen (freier Zugang der Pollenkörner zum Samen zum Zeitpunkt der Bestäubung) wird als "pseudo-angiospermid" bezeichnet. Das Holz der Bennettiteen vereinigt Merkmale von Araucarien, Cordaiten und Medullosae und unterscheidet sich deutlich von Angiospermenholz.

Einteilung: 3 Familien

a) **Cycadeoideaceae = Bennettitaceae:** knollig-niedrige Stämme, kauliflor, Blüten zwischen den Blattbasen mit zahlreichen behaarten Hüllblättern, weibl. Teil kegelförmig in der Mitte, Staubblätter zu Synangien verwachsen, in 20 - 30 Reihen übereinander liegend; männl. Organe reifen vor den weiblichen (Protandrie). Äußerer Bau der Blätter, Morphologie und Holzanatomie der Stämme wie rez. Cycadeen.

b) **Wielandiellaceae** (*Wielandiella*, *Williamsoniella*): reduzierte Hauptachse trägt stets eine Blüte, ebenso Blüten an Nebenachsen. Bis 0,5 m hoch, getrenntgeschlechtlich, weibl. Blüten als 3 cm langer Zapfen. Insgesamt kleine, dichotom verzweigte Sträucher.

c) **Williamsoniaceae:** palmartig hohe Stämme (mehrere Meter), *Ptilophyllum*-Beblätterung im cycasähnlichen Blattschopf, in dem eingeschlechtliche Blüten stehen. *Williamsonia* lebte von M-Keuper bis Alb.

Bennettitenblätter unterscheiden sich grundsätzlich durch einen anderen Spaltöffnungsapparat von den Cycadeen; nur die rez. Gnetale *Welwitschia* hat heutzutage einen bennettiteen-typischen Spaltöffnungsapparat!

Nilssoniales: M-Keuper bis ob. Maastricht: eigene Fam. oder O in der Nähe der Bennettitaceen und Gnetales. Lange, ungleichmäßig gefiederte Blätter, im Jugendstadium farnartig eingerollt, Harzkanäle in der Nähe des Blattrandes, sehr harzreiche Pflanzen. Samen in zweisamigen Früchten, die lockere Zapfen aufbauen. Blütenbau: wie bei rez. Cycadeen sitzen an einem schildförmigen Megasporophyll zwei abwärts gerichtete Samenanlagen gegenüber; Samen mit knotigen Verdickungen durch harzhaltige Körperchen. Blätter glattrandig oder ungleichmäßig gelappt.

Eucommiidites: Keuper bis Turon, anthophytenähnlich, nur durch Pollen nachgewiesen, ähneln den tricolpaten Pollen der Eudicoten; gehören aber zu Gymnospermen im Umfeld der Gnetales (Erdtmanithecales)

GINKGOPHYTEN: weit verbreitet, Erscheinen von *Ginkgoites* (Keuper bis Pliozän), evtl. *Ginkgo* (div. Angaben: Keuper oder Jura). Nach neuen Angaben (s. Nat. 410, 287) *Ginkgo*

telemachus in 229 MA alten Schichten Südafrikas, naA beginnt die rez. Gattung mit *G. yimaensis* im Dogger (Nat. 423, 821).

Glossophyllum mit cordaitenähnlichen Blättern.

KONIFEREN:

Rückgang der **Voltziales**.

Ab höherem Keuper Kieferngewächse **Pinaceae** (nicht ganz sichere Reste im Zechstein), der die heutigen Kiefern, Fichten und Tannen angehören (abiетоide Tüpfelung). (Einige Autoren geben die Pinaceae erst ab U-Kreide an; wohl weil die G *Pinus* zu diesem Zeitpunkt erscheint; die Pinaceen-Fossilien der Trias und Jura sollen nicht ganz eindeutig, da nur zweidimensional erhalten sein; aus der U-Kreide sind erstmals eindeutige, dreidimensional erhaltene Zapfen bekannt; TAYLOR nennt Pinaceae aber aus der O-Trias).

Auftreten der **Cheirolepidiaceae** mit pseudoangiospermiden Pollen (Keuper bis M-Kreide, naA bis O-Kreide, mindestens aber bis Cenoman; fraglich im frühen Tertiär; spezifische Pollen bis Maastricht); Zapfen voltziaähnlich, Samenanlage weitgehend durch Deckschuppen umschlossen. Sprosse dicht mit derben schuppenförmigen Blättern besetzt.

Erste **Eibengewächse (O Taxales, Fam. Taxaceae)** im Rhät (*Palaeotaxus*; *Taxus* ab Dogger, *Torreya* = jap. Stinkeibe ab Dogger); naA Taxales und Taxaceae ab Lias (?Rhätolias). In einer anderen Arbeit werden als älteste Eibengewächse genannt: *Palaeotaxus redeviva* (Lias) und *Marskea thomasii* (Dogger); sehr fragliche eibenartige Sprosse (da die Fruktifikationen nicht sicher beurteilt werden können) aus dem Paläozoikums Gondwanas (*Searsolta oppositifolia*). TAYLOR nennt *Palaeotaxus* aus dem Lias.

Araucariaceae: wahrscheinlich erstmals G. *Araucaria* (sicher ab Lias). Auch *Podozamites* (früher als Cycadee eingestuft; Rhätolias) mit lanzettlichen, parallelnervigen Blättern wahrscheinlich Mitglied der Araucariaceae; nach TAYLOR aber Organgattung, die auch im Zusammenhang mit Cheirolepidiaceae (in der U-Kreide) und Voltziales der Trias auftreten kann.

Araucarites (fusionierte Komplexe aus Brakteen und Schuppen ähnlich rez. Araucarien). Fragliche Blatt- und Holzreste deuten an, dass Araucarien schon vor der Trias aufgetreten sein könnten.

Araucarioxylon arizonicum (Keuper) aus dem Petrified Forest Arizonas ohne große Ähnlichkeit mit den rezenten Araucarien: hoher monopodialer Baum mit einer ungeordneten Anordnung der Seitenäste; Durchmesser der Stämme bis 3 m, Höhe hochgerechnet 59 m. Massives Wurzelsystem aus einer massiven Pfahlwurzel und einem Ring von 4 – 6 lateralen Wurzeln. Viele Stämme des Petrified Forest weisen noch ihr Wurzelsystem auf; sie wuchsen auf weichem, alluvialen Boden in tropischem, frostfreiem Klima; die Bäume wurden durch Unterminierung der Flussufer gefällt und konserviert (Palaeont. 43, 15).

Podocarpites (Lettenkohle) als früher Vertreter der **Podocarpaceae** (lt. TAYLOR Podocarpaceae ab U-Trias, nach neuesten Funden aber schon im obersten Perm Jordaniens). *Podocarpus* ab U-Kreide, rez. in trop. und subtrop. Gebirgswäldern der Südhalbkugel (nach molekularen Daten entstand die Kronengruppe der Familie aber erst um die KTG herum); Podocarpaceen-Holz auf der Südhalbkugel bereits ab Perm nachweisbar, in Europa erst später. Älteste sichere Podocarpaceae: Funde aus dem obersten Perm von Jordanien; *Rissikia* aus der Trias von Afrika und Australien sowie ein Podocarpaceenholz aus der Trias der Antarktis. Im Gegensatz zu Araucarien blieben Podocarpaceen auch im Mesozoikum weitgehend auf die Südhalbkugel beschränkt.

Auftreten der **Palissyaceae** (Keuper bis Jura): hölzerne Büsche oder Bäume mit alternierend arrangierten vegetativen Ästen. 3 Gattungen, Ähnlichkeiten mit Cephalotaxaceae und der Podocarpaceae *Dacrydium*. *Palissya* wird aber auch gelegentlich zu den Cephalotaxaceae gestellt und begründet dann Angaben für ein früheres Auftreten dieser Familie.

Nach IVANOV rez. Gattung *Widdringtonia* ab O-Trias (weitere Funde in der Kreide, rez. noch 5 Arten in Südafrika); da diese Gattung zu den **Cupressaceae** gehört, wäre damit auch diese Familie schon in der O-Trias vertreten. Laut TAYLOR et al. Cupressaceae schon ab M-Trias.

Sieht man einmal von den Cephalotaxaceae (ab Dogger, evtl. schon ab Keuper) und Taxaceae (sicher ab Rhätolias) ab, sind alle modernen Familien der Koniferen bereits in der O-Trias vertreten!

Der erste Bernstein nach der PTG findet sich im U-Carn Australiens (ca. 230 MA) in Assoziation mit der *Dicroidium*-Flora. Urheber sind vermutlich Cheirolepidiaceae, zumal *Classopollis* etwa zur gleichen Zeit in der Region erscheint. Der älteste mesozoische Bernstein fällt mit dem Carnian Pluvial Event zusammen, einhergehend mit erhöhten Niederschlägen im späten U-Carn, gefolgt von verstärkter Trockenheit – ideale Bedingungen für vermehrte Harzausscheidung. Kleiner Bernstein (< 1,5 mm); Inkluden: Fragmente von Rinde, Pflanzenstücke, mikrobenartige Strukturen. Keine Insekten (Sci. Rep. 10: 5703).

? ANGIOSPERMEN: Stamm-Angiospermen möglicherweise schon im Keuper vertreten; hierfür sprechen kladistische Erwägungen, aber auch nicht eindeutig zuordnungsfähige Funde: Crinopollen; reproduktive Strukturen in Verbindung mit einem *Sanmiguelia*-ähnlichen Blatt; ein dikotyloides Blatt (allerdings in vergleichbaren Schichten Dipteridaceae mit entsprechender Blattäderung), angiospermenähnliche reproduktive Strukturen aus dem ob. Carn der östlichen USA (1993), *Pannaulika* (Carn Virginias) mit einer angiospermentypischen Blattäderung, die sich von der Dipteriden *Dictyophyllum* unterscheidet.

Crinopollis-Pollen aus der O-Trias Virginias zeigen potenzielle Synapomorphien mit Angiospermen und stellen entweder eine konvergente Bildung in Gymnospermen dar, oder könnten zu Verwandten der Angiospermenstammgruppe gehören. Die Einordnung ist stark von der offenen Frage abhängig, ob das Tectum der ursprünglichen Angiospermen-Pollen kontinuierlich oder netzartig ausgebildet war. Ähnliche monosulcate (reticulat-columellare) Pollen kennt man aus der M-Trias der Barent-See und der Schweiz. Auch für sie ist eine eindeutige Zuordnung nicht möglich, die Nexin-Struktur ist unbekannt (New Phytol. 223: 83).

Sanmiguelia (O-Trias Colorados): männliche Strobili eher ginkgophytenartig; Pollen glatt und monosulcat und damit sehr unspezifisch; weibliche Organe zu komprimiert um zu beurteilen, ob die Samen umschlossen waren. Blattmorphologie am ehesten zu Ginkgophyten, Koniferen oder Gnetophyten passend mit gleichmäßiger Anzahl paralleler Nerven (New Phytol. 223: 83).

1975 wurde im Keuper Nordpersiens die Urform einer Bedecktsamerblüte (*Irania hermaphroditica*) - leider ohne erhaltene Samenanlagen - entdeckt; mangels Samenanlagen kann nicht entschieden werden, ob es sich um eine nackt- oder bedecktsamige Blüte handelte.

Selbst wenn es aber wirklich präkretazische Angiospermen gegeben hätte, hätten diese nur einen ganz seltenen Bestandteil der Floren des Keuper und Jura gebildet, und ihr eindeutiger Nachweis

steht weiterhin aus. Eine kritische Revision aus dem Jahr 2019 kam zu dem Ergebnis, dass sichere Angiospermen-Pollen erst ab Ober-Valagin nachweisbar sind, und dass es aus phylogenomischen Überlegungen heraus (aber ohne Fossilnachweis bisher) gut möglich ist, dass im Oberjura bereits Kronen-Angiospermen (Amborellales, terrestrische Vertreter der Nymphaelales) existierten. Kronengruppen-Vertreter aus älteren Zeiten (vor Oberjura) gelten als sehr unwahrscheinlich (New Phytol. 223: 83).

Auf der Basis von 80 Plastidengen von 2881 Taxa wurde im Jahr 2019 eine Phylogenie publiziert (85 % aller Angiospermenfamilien umfassend), wonach (unter Berücksichtigung von 62 fossilen Kalibrierungspunkten) die Kronengruppe der Angiospermen in der Obertrias entstand, und größere Radiationen bereits im Jura und der Unterkreide erfolgten. Kontra: New Phytol. 223: 83.

tier-tier otri

PROTOZOA:

Bemerkenswerte Mikrofossilien in millimetergroßen Bernsteintropfen aus dem Keuper von Cortina d'Ampezzo in den Dolomiten (220 MA) (Nat. 444, 835) (naA 230 MA). Manche Fossilien lassen sich bereits rezenten Gattungen zuordnen. Bakterien, anamorphe Pilze (rez. *Ramularia*), Chlorophyten, älteste vegetative Zellen von Conjugatophyten (ähnlich rez. *Cosmarium*), Ciliata, u.a. der modernen Gattung *Coleps*, Amöben der rez. Familien Centropyxidae und Diffugiidae, erster Nachweis non-mariner Testacea (ad Amöben), morphologisch identisch mit der rez. Art *Centropyxis hirsuta*; **dies ist der älteste Nachweis einer Protozoenart, die bis heute überlebt hat!**

Alle Repräsentanten der unteren Level terrestrischer Ökosysteme sind vertreten: Bakterien und phototrophe Algen als Primärproduzenten, Protozoen als deren Konsumenten, Pilze als Kompostierer. Bakterien dienen als Nahrungsquelle der testaceen Amöben und einiger Wimpertierchen. Andere Wimpertierchen ernähren sich von Mikroalgen. Rezente *Coleps* ernähren sich von anderen Ciliaten, Flagellaten und kleinen Metazoen. Der Bernstein wurde in feuchten Küstenwäldern wahrscheinlich von Cheirolepidaceen gebildet. Da sich die kleinen Tröpfchen auf den Bäumen bildeten, müssen die Mikroorganismen auf den Bäumen gelebt haben (es wurden keine Bodenmikroben im Bernstein gefunden!). Conjugatophyten und aquatische Ciliaten lebten wahrscheinlich auf feuchter Rinde oder in wassergefüllten Löchern in den Stämmen. Die basalen Levels der Nahrungsketten waren also schon im Keuper auf modernem Niveau und haben sich bis heute nicht mehr verändert. Höhere Level waren dagegen dem Einfluss von Umweltveränderungen viel stärker ausgesetzt, z.B. der Massenextinktion an der KTG.

Später wurden in dem carnischen Bernstein von Ampezzo sogar zwei Gallmilben (*Triasacarus*, *Ampezzoa*) und ein nicht näher bestimmter Zweiflügler (Diptera: Nematocera) entdeckt – **die ältesten im Bernstein erhaltenen Arthropoden!** Gallmilben ernähren sich von Pflanzenmaterial und lösen dabei oft ein gallenartiges Wachstum an den Wirtspflanzen aus. Es handelt sich um eine sehr spezialisierte Milbengruppe; die keuperschen Gallmilben waren den modernen schon sehr ähnlich. Sie lebten damals offenbar auf Koniferen, während die modernen Gallmilben zu 97 % Angiospermen nutzen. Sie sind die ältesten Vertreter der Eriophyoidea (rezent mindestens 3500 Arten) – eine der am meisten spezialisierten pflanzenfressenden Arthropodengruppen (PNAS 109, 14796).

In 225 MA altem Bernstein ließen sich Protozoen nachweisen, die noch Zellkerne enthielten. Diese waren allerdings durch Harzkomponenten ersetzt worden und enthielten kein genetisches Material mehr (Sci. 307, 1852).

Aus der Wand eines Egel-Kokons (ad Annelida: Polychaeta: Clitellata) aus der O-Trias der Antarktis ließ sich ein Ciliat isolieren, entsprechend modernen *Vorticella*. Alle Details sind erhalten, so der helikal kontraktile Stiel, der Fressapparat und der C-förmige Makronucleus. Vorticelliden finden sich weltweit in aquatischen Ökosystemen, waren bisher aber fossil nicht nachgewiesen. Clitellaten-Kokons könnte damit eine ähnliche Rolle wie Bernstein zukommen, kleine weichgewebliche Organismen zu konservieren (PNAS 109: 20971).

CNIDARIA: Bei den **Scyphozoa** erlöschen die **Conularien** (ab ob. Ediacaran: *Conomedusites*); in der Trias noch vier Gattungen nachweisbar (Sepk.): *Paraconularia* (Famenne bis Rhät), *Flectoconularia* (Trias), *Gondaconularia* (mittl. Perm bis Carn), *Conulariopsis* (ob. U-Trias). Auch eine Arbeit aus dem Jahr 2012 (Geosciences 2: 1) bestätigt das Aussterben im Rhät; Angaben aus der Kreide beruhen auf Fehlbestimmung einer *Pinna*. Die höchste Diversität hatten die Conularien schon im Ordov. erreicht, gefolgt vom Devon. Im Rhät noch je eine Art von *Conularia* und *Paraconularia*. Man vermutet, dass durophage Beutegreifer, die im Rahmen der mesozoischen marinen Revolution in der O-Trias erschienen, zum Aussterben der Conularien führten, darunter durophage Schnecken. Die endtriassischen Conularien waren klein und dickwandig, wohl als Reaktion auf diese Beutegreifer. Auch wenn sich die mesozoische marine Revolution erst im mittleren/oberen Lias (Pliensb./Toarc) stark beschleunigte, hatte sie schon in der oberen Trias begonnen.

Scleractina bauen kurz nach dem Carnian Pluvial Event erstmals Riffe; wohl weil sie photosynthetische Algen als Symbionten und Nahrungslieferanten aufgenommen hatte (Nat. 576: 26).

BRACHIOPODEN: Im Laufe der Trias erscheint bei den Inarticulata die rez. G. *Discinsca* (Sepk.: Lias), bei den Articulata die rez. Fam. Rhynchonellidae (ab Trias), Dimerellidae (ab Trias) und Terebratulidae (ab Trias).

Die O Strophomenida (ab Tremadoc), die mit 5 Gattungen die PTG überlebt hat, erlöscht im Nor (letzte: *Thecospiropsis*, Carn; *Bittnerella*: Carn bis Nor). Die überlebenden Gattungen der PTG waren schon im unt. Induan verschwunden.

Im Carn erscheint die rez. O Thecideida/F Thecideidae (rez. Gattungen ab Maastricht: *Lacazella*).

moll-moll otri

MOLLUSCA:

Bei den **Schnecken i.e.S.** (Gastropoda) erlöscht die älteste Ordnung Bellerophonitida (oberstes M-Kambrium bis Rhät); nur 5 Gattungen in der Trias, nur 1 Gattung erreicht davon das Rhät.

Bei den **Muscheln** erscheinen nach diversen Angaben im Keuper die rez. G. *Anatina*, *Cardita*, *Isognomon* = *Perna*, *Lopha*, *Pteria*. Die neu auftretenden **Austern** (F. Ostreidae, ab 233 MA) werden im Keuper nur durch *Lopha* (Rhät bis rez.) repräsentiert. Sepkowski-Liste s. Untertrias.

Lt. Sci. 325, 736 erscheinen folgende Muschelfamilien: **Gryphaeidae**, **Plicatulidae** und **Hiatellidae** vor 227 MA, **Arcidae** vor 219 MA, **Cardiidae** vor 216 MA, **Laternulidae** vor 210 MA, **Thraciidae** und **Gastrochaenidae** vor 205 MA.

Cephalopoden:

Die Nautilida-OFam. Tainocerataceae (U-Devon bis Trias, mit *Germanonautilus*), Trigonocerataceae (Devon bis Trias) und Clydonautilaceae (?O-Devon, U-Karbon bis Nor) erlöschen, die rez. OFam. **Nautiliaceae** (umfaßt insgesamt 29 fossile Gatt.) erscheint. (G. *Nautilus* ab M- oder O-Eozän); außerdem erscheint im Keuper die G. *Cenoceras*, die lt. TUREK, MÜLLER, SEPKOWSKI u.a. als einzige Nautilidengattung die Trias-Jura-Grenze überlebt (*Cenoceras*: Carn bis Callov); aus ihr entwickeln sich alle nachfolgenden Nautiliden; *C. trechmanni* soll die Stammform aller posttriassischen Nautiliden sein!

Die Orthocerida sind in der O-Trias noch mit 2 Gattungen vertreten (*Michelinoceras*: ob. Arenig bis Nor; *Trematoceras*: Olenekian bis O-Trias). Im oberen Apt des Kaukasus dann noch ein Relikttaxon der Orthocerida (*Zhuralevia*).

Ammonoidea: Die **Anarcestida** erlöschen im ob. Carn mit einer Reliktgattung (*Dillerites*) (ad Bactritoidea); ansonsten waren die Anarcestida i.e.S. (abgesehen von den Bactriten, die bis Tatar nachweisbar sind) schon im M-Perm erloschen (Sepk.-Datei).

Im Rhät erlöschen weiterhin die **Ceratitida** (ab M-Perm), wobei aus der G *Ceratites* nur eine Art (*C. schmidti*) die untere O-Trias überhaupt erreichte; im Rhät sind nur noch wenige Gattungen der Ceratitida nachweisbar. Der Ceratitide *Pinacoceras metternichi* (O-Trias) erreicht einen Durchmesser von 1,5 m (naA bis 57 cm).

Nur die **Phylloceratida** (ab U-Trias/unt. Olenekian bis ob. Maastricht; Abstammung von frühen Ceratitida, wahrsch. *Meeokoceras*) überlebten die Trias-Jura-Grenze und wurden im Lias zur Stammgruppe der Ammonitida (Lias bis O-Kreide; älteste Superfamilie: Psilocerataceae) und Lytoceratida (Lias bis O-Kreide). Die Phylloceratiden lebten in größeren Tiefen (ca. 400 – 600 m) als Ammoniten üblicherweise; sie hatten daher wie die Nautiliden bessere Überlebenschancen bei Extinktionen, und wiesen auch langlebigere Gattungen auf (*Phylloceras*: Lias bis U-Kreide). Allerdings weist die Sepk.-Datei keine einzige Gattung der Phylloceratida (und der Ammonoidea insgesamt) aus, die die Trias-Jura-Grenze überschreitet (während bei den Nautiliden lediglich eine Gattung, *Cenoceras*, die TJG überlebte).

Nach neueren Vorstellungen ist jedoch der Ursprung der im untersten Lias auftretenden Lytoceratina und Psilocerataceae noch ungeklärt; unstrittig ist, dass die Phylloceratida die TJG überlebten. Im Keuper erloschen: noch vor der TJG die Tropitaceae, Clydonitaceae, Trachycerataceae, an oder kurz vor der TJG die Pinacocerataceae, Arcestaceae und Megaphyllitaceae.

Dibranchiata (Coleoidea): im Carn *Sinobelemnites* als (lt. Sepk.) zweitälteste Gattung der Belemniten (nach *Eobelemnites*, unt. Namur). Eine neue Arbeit nennt *Sinobelemnites* aus dem Carn als ältesten Vertreter der O Belemnitida. Wahrscheinlich handelt es sich um eine eigene Unterordnung; die Unterordnung Belemnitina erscheint erst im Hettang (PLoS One 9: e95632).

arth-arth otri

ARTHROPODA:

Crustacea:

Bei den **Decapoda** erste Flusskrebse (Astacoidea) (O-Trias von Utah) (bis dahin waren Decapoda auf marine Habitate beschränkt; ab Barreme sind auch Garnelen im Süßwasser nachweisbar, ab O-Campan Krabben).

Branchiopoda: Im M-Keuper Auftreten der rez. Notostracenart *Apus* (=Triops) *cancriformis minor* (Kiemenfuß; UKL Kiemenfüßer ab oberstem U-Kambrium, s. dort) sowie der rez. Kiemenfüßer-Gatt. *Lepidurus* (ab Trias; *L. apus* rezent in Mitteleuropa). Gattung *Triops* bereits im O-Karbon nachgewiesen (*T. ornatus*). Allerdings betrachtet man die fossilen Exemplare aus Deutschland (237 – 227 MA) als eine eigene Art (*T. minor*) und betrachtet sie nicht mehr als Unterart der rezenten Art *T. cancriformis* (etwas abweichende Körperproportionen und Entwicklungsstadien (Sci. Rep. 9: 19730).

Triops hat bis zu 70 Beinpaare (Maximum unter Krebsen!). Schwimmt wie alle Notostracen in der Rückenlage, Blattfüße dienen der Fortbewegung. Dauereier (Zysten mit Eiern) können jahrelange Trockenheit überdauern; schon 14 Tage nach dem Schlüpfen der Larven bei einer Gesamtlänge von 1 cm können sie selbst Eier bilden. Bei Bedarf Parthenogenese. Eier werden durch Wind und Vögel verfrachtet. Trotz kosmopolitischer Verbreitung mit z.T. disjunkten Arten ist die gestaltliche Variation gering, ggf. infolge der Verbreitung der Zysten durch (Zug-)Vögel. Die triassischen Funde werden gelegentlich als eigene Unterart (*T. cancriformis minor*) abgetrennt. Älteste lebende bekannte Metazoenart!

Terminologie: Kiemenfüßer (Anostraca; kein Rückenschild!) und Blattfußkrebse (Phyllopoda, mit Rückenschild) bilden zusammen die Branchiopoda („Kiemenfußkrebse“). Sie alle haben Blattfüße als Atmungsorgane und zur Fortbewegung. Die Phyllopoda (=Blattfußkrebse) teilen sich dabei in solche mit einheitlichem Rückenschild (Notostraca, wie *Triops*) und solche mit aus zwei Klappen bestehender Schale (Conchostraca) auf. Die beiden o.g. rezenten Gattungen (*Triops*, *Lepidurus*) sind die einzigen lebenden Vertreter der Notostraca! Jurassische Formen mit bizarren Rückenschildern (*Kazarcharthra*) haben dagegen nicht überlebt. Die Organisation der Notostraca (Rückenschild, große Zahl von Segmenten und Gliedmaßen, Lebensweise) ist dagegen nicht urtümlich. Es handelt sich also keinesfalls um primitive Taxa, sondern um Taxa, die dank ihrer Lebensweise so lange unverändert überleben konnten (THENIUS 2000).

Apterygota: sicherer Nachweis der **Zottenschwänze (O Thysanura**, rez. z.B. Silberfischchen); aus kladistischen Gründen müssen Zottenschwänze aber schon viel älter sein, die verwandten Collembola sind seit U-Devon nachweisbar, fragliche Thysanura im ob. U-Devon (s. U-Devon), lt. BRAUCKMANN (2007) ab O-Karbon.

Pterygota:

--- erste (sichere) **Thripse (O Thysanoptera):** *Triassothrips* (Carn Virginias), *Kazachothrips* (Carn bis Nor Kasachstans) (kladistisch die basalsten Thripse, zusammen mit *Cretothrips* aus turonischem Bernstein) (J. Palaeont. 78, 941). (lt. BRAUCKMANN 2007 Thysanoptera = Fransenflügler ab U-Perm)

--- ersten **Mücken (Nematocera)** innerhalb der Diptera (Fliegen ab O-Perm)

Die **Diptera** erreichen bereits eine hohe Diversität mit den Superfamilien Tipulidae (**Schnaken**), Grosaphidae, Procramptonomyiidae, Psychodidae (**Schmetterlingsmücken**) und Eoptychopteridae (alle von einem einzigen Fundort im Carn Virginias!), die vier rez. IO der Diptera repräsentieren (Bibionomorpha, Psychodomorpha, Tipulomorpha, Ptychopteromorpha).

Bei den **Käfern** (seit ob. Westfal) neben den altertümlichen Cupedoidea* (ab Perm, Max. in Perm und Trias, rez. 1 Familie) erstmals **Laufkäfer** (Fam. Staphylinidae, rez. > 30000 Arten; ab Carn). Bei den **Libellen** erscheint im Laufe der Trias die rez. UO Anisozygotera (naA Anisoptera = Pananisoptera).

* Die Cupedidae stellen eine der drei rezent verbliebenen Familien (Ommatidae, Cupedidae, Micromalthidae) der UO Archostemata, die die urtümlichen Käfer des späten Paläozoikums und frühen Mesozoikums darstellen. Die drei rez. Familien weisen jeweils nur wenige Arten (1 – 22) auf. Sie leben in verrottetem und verpilztem Holz; es wird vermutet, dass dies die ursprüngliche Lebensweise der Käfer ist.

Im "Petrified Forest" Arizonas sehr konkrete Hinweise auf zellige **Bienennester** (Alter 220 - 207 MA, fast identisch mit den Nestern moderner Bienen); danach wären Bienen älter als Blütenpflanzen selbst (Zusammenhang mit den pseudangiospermiden Organisationsformen, die ebenfalls im Keuper erschienen?). Fossilien von Bienen ab obere U-Kreide (s. dort).

Schmetterlinge: in Bohrkernen aus Schanderlah (Rhät bis Toarc umspannend) fanden sich Schmetterlingsschuppen (Körper- und Flügelschuppen) im oberen Rhät und im alleruntersten Hettangium. Besondere taphonomische Bedingungen in der Krisensituation an der TJG könnten die Erhaltung der grazen Schuppen gefördert haben.

Die TJG war an der Fundstelle mit einem erheblichen Florenwechsel verbunden (massive Zunahme von *Araucariacites australis* und *Classopollis spp.* an der TJG im Profil, völliges Erlöschen von drei anderen Gymnospermenpollen-Taxa im Profil, die u.a. Peltaspermales und Cycadeen zugeordnet werden).

Die Schmetterlinge müssen die TJG und den Florenwechsel unbeschadet überstanden haben. Schmetterlingsschuppen können mit dem Wind über weitere Distanzen (auch auf das offene Meer) transportiert und dann mit palnyologischen Methoden untersucht werden.

Es handelt sich dabei schon um Vertreter der Kronengruppen-Schmetterlinge, sowohl Non-Glossata (= mit Mundwerkzeugen) wie Glossata (= die meisten rezenten Schmetterlinge und Motten; mit Saugrüssel). Der Fossilnachweis der Glossata reicht damit 70 MA weiter zurück als bisher bekannt. Die Entstehung und Radiation der Glossata erfolgte somit schon weit vor der Radiation der Angiospermen. Der Rüssel entwickelte sich wohl zu dem Zweck, freie Flüssigkeiten aufzusaugen, um unter ariden Bedingungen genug Wasser aufnehmen zu können. Bestäubungstropfen, wie sie von manchen Gymnospermen sezerniert werden, könnten dabei eine zuckerhaltige Flüssigkeitsquelle von hohem Energiegehalt geboten haben.

Nach molekularen Daten trennten sich die Lepidoptera von den Trichoptera im Perm oder Trias. Als ältester Stammgruppen-Lepidoptere galt bisher *Archaeolepis mane* aus dem Sinemur (ca. 195 MA) von Dorset/UK, als ältester Kronengruppenvertreter *Parasabatinca aftimacrai* aus dem Barreme (ca. 129 MA) des Libanon (Bernstein).

Es fanden sich in Schanderlah vier verschiedene Morphogruppen von Schuppen. Manche Schuppen ähneln jenen der modernen „non-ditrysischen“ Schmetterlinge, eine paraphyletische Gruppe früh abzweigender Familien, die zusammen nur 1 - 2 % der modernen Schmetterlingsarten ausmachen; konkret den Micropterigidae und Heterobathmiidae. Es handelt sich um kleine Motten mit Kauwerkzeugen (d.h. ohne Rüssel); ähnlich aussehende Motten aus dem Jura wurden in die vier Familien Archaeolepidae, Eolepidopterygidae, Mesokristenseniidae und Ascololepidopterygidae gestellt. Die Funde aus Rhät und Hettang sprechen für die erfolgreiche Radiation kleiner Motten mit Kauwerkzeugen zu jener Zeit.

Andere Schuppen ähneln Coelolepida, vor allem Familien wie Acanthopteroctetoidae, Adelidae, Incurvariidae, Cecidosidae. Allerdings bleibt es unklar, ob es sich um Kronen- oder Stammvertreter der Coelolepida handelt. Coelolepida gehören zu den Glossata (= mit Saugrüsseln). Dies steht im Einklang mit molekularen Daten, dass sich die Glossata im Nor von den kiefertragenden Non-Glossata trennten, zu denen die zuvor genannten Schuppen gehören. Wie Funde aus dem Lias zeigen, wiesen schon die Schuppen der frühen Schmetterlinge jene schillernden Farbeffekte auf, wie man sie von modernen Schmetterlingen kennt (Sci. Adv. 2018: 4(4): e1700988).

Das Nor war verbunden mit großer Hitze und Trockenheit. Das Fliegen in trockener Luft dürfte zu einem erheblichen Verlust an Flüssigkeit geführt haben, so dass es Sinn machte, die Kauwerkzeuge durch einen Saugrüssel zu ersetzen, um die Wasserbalance der kleinen, kurzlebigen Motten zu sichern. Kurze und einfache Rüssel (wie heute bei Eriocraniidae und Mnesarchaeidae) dürften ausgereicht haben, um Wasser aus Wassertropfen oder verletzten Blättern zu saugen. Später wurden die Rüssel dann zur Gewinnung von Nektar aus den Blüten der Blütenpflanzen kooptiert.

Die frühe Radiation der non-ditrysischen Glossata erfolgte parallel zur zunehmenden Diversität der Gymnospermen. Auch viele Gymnospermen der Trias und Jura sezernierten Bestäubungstropfen, um Pollen aus der Luft einzufangen und ihre Keimung zu triggern. Die zuckerhaltigen Tropfen boten reiche Nahrung. Davon profitierten zunächst nur die Motten, nicht die Wirtspflanzen. Erst mit der Entstehung bisexualer Fortpflanzungsorgane konnten auch die Gymnospermen profitieren. Bisexuelle Organe sind zwar bei Bennettitales nachgewiesen, diese dürften aber auf Selbstbefruchtung beruhen (auch wenn sich gelegentlich Hinweise finden, dass sich Käfer von Pollen ernährten). Eine feste Assoziation zwischen Motten der Glossata und Bennettitales ist sehr unwahrscheinlich. Denkbar ist dies aber für Gnetales, die schon im M-Perm bisexuelle Zapfen aufwiesen (*Palaeognetaleana*, wohl ein Vertreter der Stammgruppe der Gnetales). *Ephedripites*-artige Pollen sind auch aus Jura und Trias bekannt. Auch heute besuchen Motten der Glossata die modernen Gnetales. Die an der TJG stark zunehmenden Araukarien und Cheirolepidaceae (*Classopolis*) dürften den Schmetterlingen dagegen keine Nahrungsgrundlage geboten haben (keine Bestäubungstropfen). Aber *Ephedripites*-Pollen weisen, wenn auch selten, auf die Persistenz von Gnetales über die TJG hinweg an der Fundstelle hin (Science Advances 2018; 4: e1701568).

echi-echi otri

ECHINODERMATA:

Nachdem die Seeigel an der PTG beinahe ausgestorben wären – nur die im O-Perm (Capitanian) erschienene rezente O/UKL Cidaroida überstand mit der Gattung *Miocidaris* (O-Perm bis Lias) die PTG –, trat im Rhät die **UKL Euechinoidea** auf, zunächst aber nur mit der O Hemicidaroida (Rhät bis Campan).

Die Hemicidaroida gehören zur rezenten ÜO der **Diademseeigel (Diadematacea)**. Diese umfassen reguläre, radialsymmetrische Formen (wie die Perischoechnoidea), aber mit dünnen Stacheln, z.B. *Hemicidaris* (Dogger bis O-Kreide) und *Salenia* (ab Malm).

Auch die Diversität der Cidaroida nahm ab Keuper stark zu.

Meso-känozoische Seeigelordnungen nach Sepk.-Datei (in der Reihenfolge ihres Auftretens):

Cidaroida: O-Perm (Capitanian) bis rezent (*Phyllacanthus* ab Kimmeridge, *Stereocidaris* ab Hauterive,

Poriocidaris ab Apt, *Phalacrocidaris*, *Prionocidaris*, *Tylocidaris* ab Alb).

Plesiocidaroida (+): Ladin (1 Gattung)

Hemicidaroida (+): Rhät bis Campan

Diadematoida: Hettang bis rezent (*Diadema* ab Cenoman, *Centrostephanus* ab unt. Santon)

Phymosomatoida : Hettang bis rezent (*Coelopleurus* ab Campan)

Pygastoida (+): Sinemur bis Cenoman

Disasteroida (+): Sinemur bis Alb

Pedinoida (+): Sinemur bis Miozän

Holactypoida: Pliensbach bis rezent (rez. Gatt. ab Oligozän)

Orthopsida (+): Pliensbach bis Maastricht

Cassiduloida: Toarc bis rezent (*Rhynchopygus* ab Cenoman)

Salenoida: Aalen bis rezent (*Salenia* ab ob. Oxfordium)

Echinothurioida: Bajocium bis rezent (rez. Gattungen ab Maastricht)

Spatangoida: Bathon bis rezent (*Hemiaster* ab unt. Apt, *Cyclaster* ab Campan)

Holasteroida: Berrias bis rezent (rez. Gattungen ab Miozän)

Echinoida: Valangin bis rezent (rez. Gattungen ab Tertiär)

Temnopleuroida: Hauterive bis rezent

Oligopygoida (+): Santon bis ob. Eozän

Clypeasteroida: Maastricht bis rezent (*Echinocyamus*: ab Maastricht)

Neolampadoida: ob. Eozän bis rezent (rez. Gatt. ab Miozän)

Maximum der morphologischen Disparität der postpaläozoischen **Seelilien** in der Trias als Hinweis auf eine rasche Diversifikation der PTG-Überlebenden (wahrsch. hatte nur eine Linie der Seelilien die PTG überstanden!). Vom Trias bis Eozän insgesamt 163 bekannte Seeliliengattungen. Im unteren Carn SW-Chinas *Traumatocrinus* mit bis > 11 m langen Stielen an Treibholz; älteste Crinoide mit einer pseudoplanktonischen Lebensweise (Palaeont. 51, 27).

fisc-fisc otri

CONODONTEN: Aussterben im Rhät; zahlreiche Gattungen erreichten noch die Trias, mehrere Gattungen die O-Trias, 3 Gattungen das Rhät (Sepk.-Daten). Zunächst rasche Erholung nach der PTG im Smithian; starker Rückgang dann aber ab der Smithian-Spathian-Grenze in der U-Trias (diese Grenze charakterisiert einen Extinktionsevent, verbunden mit einer letzten stärkeren Eruption der Sibirian Traps, Störung des C-Zyklus und Klimaveränderung) (Sci. 325, 1121).

Unsichere Conodonten-Reste aus der Kreide, die sich morphologisch an die triassischen Formen anschließen. Zwar kann theoretisch eine Umlagerung aus älteren Schichten nicht ausgeschlossen werden, allerdings wurden in der Nähe des Fundortes keine triassischen Sedimente gebildet (MÜLLER).

CHONDRICHTHYES: *Palaeobates* im M-Keuper (?Urroche; Rochen ieS. ab Malm). Aussterben der Xenacanthiden (Süßwasserhaie).

OSTEICHTHYES: weitere Zunahme der „Holostei“ (Maximum im Malm), neue Holostei-Ordnung Pycnodontoidea (Nor bis M-Eozän) neben den Pholidophoroidea (ab M-Trias bis O-Kreide), die als Übergangsguppe zu den Teleostiern ieS. betrachtet werden.

Riesige Lungenfische (*Ptychoceratodus serratus*, Keuper, 3 m); rezent größter Lungenfisch (*Neoceratodus forsteri*) nur etwas über 1 m (Australischer Lungenfisch).

amph-amph otri

AMPHIBIEN: weiter verstärkte Tendenz zum Wasserleben wegen der starken Bedrohung durch Landreptilien, besonders der jetzt hochentwickelten Therapsiden.

Starker Rückgang der „**Labyrinthodontia**“; drei Gruppen überlebten aber in den Jura:

Überlebende Familien:

- a) Superfamilie Brachyopoidea mit den Fam.
Chigutisauridae (Skyth bis Alb ca. 115 MA: *Koolasuchus*)
Brachyopidae bis ob. Malm (fraglich in der höheren U-Kreide) (BRI: Kazanian bis Callov)
- b) Superfamilie Trematosauroida (mit einem einzigen Fund aus dem ob. Dogger Chinas) (bis 2004 galten Trematosauroida als in der O-Trias erloschen!)
- c) Superfamilie Capitosauroida bis unt. Lias und in einem Reliktökosystem noch im Dogger

Im Keuper noch vertreten:

Capitosauridae: Skyth bis Nor, Süßwasser, kosmopolitisch; im Keuper: *Paracyclotosaurus*, *Capitosaurus*, *Cyclotosaurus* [- 4,3 m, M-/O-Trias], *Eupelor*.

Buettneria: 2,5 m lang, Schädel 50 cm.

Paracyclotosaurus (2,3 m; Australien, Indien, Südafrika): flacher salamanderähnlicher Körper, verbrachte vermutlich die meiste Zeit im Wasser.

Mastodonsauridae: Skyth bis Carn, Europa, Süßwasser: *Mastodonsaurus* (M/O-Trias, s. M-Trias)

Plagiosauridae: Skyth bis Rhät; Europa, Australien; Süßwasser, z.B. im Keuper: *Gerrothorax*, *Plagiosaurus*, *Plagiosuchus*, *Plagiosternum*.

Plagiosauridae allesamt kiementragend, neotenisch, behielten die äußeren Kiemen bei, ständig im Wasser lebend, mit kleinen verknöcherten Hautplatten bedeckt. Vermutlich auf Süßwasser beschränkt, da auch alle rezenten neotenischen Amphibien Süßwasserbewohner sind.

Gerrothorax (210 MA; Europa, Skandinavien; 1 m), wie riesige Kaulquappe mit abgeflachtem Körper aussehend, breiter Kopf, Augen dicht beieinander oberliegend. adult noch drei Kiemenpaare persistierend; auf dem Gewässerboden lebend, mit den nach oben gerichteten Augen auf Beute wartend.

Trematosauridae: Skyth bis Carn, kosmopolitisch, marin und Süßwasser

Laticopidae: Carn bis Nor; Nordamerika, Afrika; Süßwasser

Metoposauridae: Ladin bis Nor; kosmopolitisch; Süßwasser

Brachyopidae, Chigutisauridae:

Die Brachyopiden (Fam. Chigutisauridae, Brachyopidae) waren kurzschnauzige Tiere mit flachem Körper, breitem Schädel; Trematosauroida hatten dagegen verlängerte, krokodilartige Schädel mit langen Schnauzen. Dies erklärt, weshalb in derselben Region Chinas Vertreter beider Gruppen im ob. Dogger nachweisbar sind; sie besetzten offenbar verschiedene ökologische Nischen und machten sich keine Konkurrenz.

An der TJG-Grenze erloschen die Labyrinthodontierfamilien Capitosauridae (weitgehend), Plagiosauridae und Metoposauridae, im mittl. Keuper verschwanden die Gattungen *Mastodonsaurus*, *Buettneria*, *Almasaurus*. Die Capitosaurier fanden sich dann aber noch in einem

Reliktökosystem des Dogger (China; vergesellschaftet mit modernen Reptilien, aber triastypischer Fischfauna; s. Dogger).

Verbreitung stereospondyler Temnospondyli im Mesozoikum (Natwis. 91, 589):

Rhytidosteidea: erlöschen an der U-/M-Trias-Grenze

Trematosauroida: unt. U-Trias bis Carn; ob. Dogger

Metoposauroida: mittl. M-Trias bis ob. O-Trias

Capitosauroida: unt. U-Trias bis TJG, ?unt. Lias, sicher im Dogger

Chigutisauridae: Perm bis ob. Lias (*Siderops*, Australien), unt. Kreide (*Koolasuchus*)

Brachyopidae: Perm bis ob. M-Trias, Lias, ob. Dogger/unt. Malm, ob. Malm, ?ob. U-Kreide

Plagiosauridae: + TJG

Stammlinie zu den Blindwühlen (Schleichenlurche; Gymnophiona: Apoda): in der O-Trias von Colorado kleine Fossilien mit einer Merkmalsmischung von Stereospondyli (Perm, Trias) und Blindwühlen (fast modern wirkende Blindwühlen sind mit *Eocaecilia* im U-Jura nachgewiesen). Die Fossilien fanden sich im Zusammenhang mit Grabbauten. Erdwühlende Blindwühlen sind heutzutage Regenwurmjäger (bis 1,6 m lang; nur Tropen und Subtropen; nicht in Europa oder Vorderasien verbreitet).

Nach molekularen Daten sollen sich die Blindwühlen spätestens im frühen Perm von der Linie zu den Batrachia (Frösche, Salamander) abgezweigt haben, was zu einer Abstammung von den Stereospondyli passt.

Die Funde belegen, dass sich die typischen Merkmale der Schädel der Blindwühlen im Laufe der Trias schrittweise herausgebildet haben. Die Abstammung von den Stereospondyli hat zur Folge, dass ein erheblicher Teil der paläozoischen Lissamphibia (wie die höheren Temnospondyli, zu denen die Stereospondyli gehören) innerhalb der Lissamphibia-Kronengruppe aufzustellen ist – **die Kronengruppe der Lissamphibia muss daher vor spätestens 315 MA entstanden sein** (PNAS 114; E5389).

rept-rept otri

Die **reptilomorphen Chroniosuchia** erloschen dagegen schon in der oberen Mitteltrias (= unterster Keuper Deutschlands).

REPTILIEN:

Zum faunalen Turnover bei den Reptilien und dem Aufstieg der Dinosaurier s. „Trias-Jura-Grenze“. Auch starben viele Gruppen der in der Trias zu mariner Lebensweise übergegangenen Reptilien wieder aus (Meeresspiegel sank, Flachmeere verschwanden), während die Ichthyosaurier weiterhin erfolgreich blieben; auch die an ein Leben auf hoher See angepassten Plesiosaurier überlebten.

In verschiedenen Reptilienlinien entwickelten sich in der O-Trias erneut Gleitflieger (*Kuehneosaurus*, *Icarosaurus*, evtl. manche Drepanosauridae; nicht aber: *Longisquama*).

1. „Anapsida“:

„Echte Anapsida“

- a) Aussterben der **Parareptilien** (früher zu den Cotylosauriern gestellt) mit ihrer letzten Gruppe, den **Procolophoniden** (Kazanian bis Nor); einer der letzten: *Hypsognathus* (O-Keuper, 33 cm, Pflanzenfresser, breiter, flacher Körper; breite Backenzähne, 5 Stacheln je Schädelseite zur Verteidigung; Nordamerika. Die Stacheln waren knochige Dornen). *Leptopleuron* als reptilisches Analogon zu den Nagetieren mit breiten Mahlzähnen im hinteren Kieferbereich und meißelartigen Vorderzähnen. Letzter Nachweis der Procolophoniden 800.000J vor der TJG.

„sekundär anapside Diapsida“

- b) erste unstrittige **Schildkröten** seit Ladin (Ladin/unterster Keuper: *Pappochelys*), gefolgt von *Eorhynchochelys* (U-Carn Chinan, ca. 228 MA) und *Odontochelys semitestacea* (ca. 220 MA, 40 cm, China), danach *Proganochelys quenstedtii* (Nor, 206 – 204 MA, 1,5 m lang, Deutschland) und *Proterochersis* und *Palaeochersis* im M- und O-Keuper.

Die frühesten Schildkröten konnten ihren Kopf noch nicht unter den Panzer ziehen, sondern schützten sich durch stabile Stacheln im Nacken. Nach einer neuen Arbeit (anno 2008: Natwiss. 95, 803) ist *Proterochersis robusta* aus dem **frühen Nor** die älteste Schildkröte nach *Odontochelys*; Angaben über Schildkröten aus der M-Trias beruhen auf Verwechslungen mit Panzerresten von cyamodontoiden Placodontia.

Fam. Proganochelyidae: Nor bis Hettang; Europa, Asien; terrestrisch, Süßwasser *Proterochersis* (Stubensandstein = M-Keuper) mit hochgewölbtem Panzer gilt als zweit-älteste Schildkröte (s.u., neuerdings bereits zu den Pleurodira gestellt, da das Becken mit Carapax und Plastron verschmolzen ist). *Proganochelys*(=*Triassochelys*)* ist etwas jünger, flacher Panzer; beide Taxa terrestrisch. Die frühesten Schildkröten besaßen auf dem Gaumen noch kleine flache Zähne (Chagrin-Zähne), die Kieferzähne fehlen aber bereits und sind durch scharfe Hornscheiden an den Kieferrändern ersetzt. Die Proganochelyda haben noch Nachzügler im Lias von Afrika (*Australochelys*; Familie Australochelyidae: Keuper bis Lias; bereits höher entwickelt als Proganochelyidae, z.B. Verschmelzung Hirnschale/Gaumenbein, aber immer noch Gaumenzähne und relativ langer Schwanz).

* *Proganochelys*: 1 m, äußerlich große Ähnlichkeit mit rez. Landschildkröte, konnte aber Kopf, Beine und Schwanz noch nicht unter den Panzer zurückziehen. Kopf und Hals mit Knochendornen an den Außenseiten. Breiter gewölbter Rückenpanzer und flacher Bauchpanzer. Der Panzer bestand aus ca. 60 Knochenplatten, die fest mit darunterliegenden Wirbeln und Rippen verwachsen waren; Panzer insgesamt ähnlich rez. Schildkröten, aber mit einer zusätzlichen Reihe von Schilden am Panzerrand als relativer Schutz für die Beine. Hornförmiger Schnabel, nur am Gaumen noch Zähne (moderne Schildkröten sind zahnlos), ansonsten zahnloser Hornschnabel. Landbewohner. Bei Gefahr konnte der Schädel wegen den Knochendornen am Hals nicht unter den Panzer zurückgezogen werden.

Nach einer kladistischen Untersuchung unter besonderer Berücksichtigung der Schädelanatomie erwiesen sich Schildkröten als Schwestergruppe der Sauropterygomorpha und mit diesen gemeinsam eine Schwestergruppe der Lepidosauriamorpha. Und der primitive Bau des Vomers von Schildkröten passt nicht zu einer Ableitung von Pareiasauriern (sonst wäre eine Reversion anzunehmen).

Vollkommen überraschend ergaben schließlich (1999) molekularkladist. Untersuchungen (Kerngene bzw. Proteine und mtDNA) einen engen Zusammenhang zwischen Schildkröten und Krokodilen mit einer Dichotomie zwischen beiden Gruppen vor 207 +/- 10 MA, während Vögel von der Linie zu den (Schildkröten + Krokodilen) schon vor 228 +/- 10 MA abzweigten. Dieser Zusammenhang wurde auch durch Studien mit einem pankreatischen Polypeptid bestätigt. Selbst neuere morphologische Studien, die Affinitäten zwischen Schildkröten und Diapsiden aufdeckten, ergaben dagegen keine nahe Verwandtschaft mit Archosauriern.

Immerhin sind Krokodile und Schildkröten die einzigen lebenden Reptilien mit dorsalen und ventralen Hautknochenplatten. Rezente Krokodile haben große Köpfe mit langen gut bezahnten Schnauzen, aber einige triassische Archosaurier, die Aetosauria (Keuper), hatten kleine Köpfe mit schnabelartigen Kiefern und stark reduzierten Zähnen sowie gut entwickelter Körperpanzerung, bei einer Aetosaurierart ähnelt die Halswirbelsäule derjenigen einer frühen Schildkröte. So gesehen wäre ein Zusammenhang zwischen Schildkröten und Archosauriern in der Trias grundsätzlich konstruierbar.

Unabhängig voneinander belegen jeweils verschiedene molekularkladistische Ansätze diapside Affinitäten der Schildkröten. Das Fehlen der beiden diapsiden Schläfenöffnungen – auch schon bei der frühen Schildkröte *Proganochelys* -, das bisher der Grund zur Eingruppierung bei den Anapsida war, muß also sekundär entstanden sein; die Schildkröten hätten danach diapside Vorfahren. Hierzu passt, dass einige Merkmale der Schädelknochen von *Proganochelys* nicht den frühen anapsiden Reptilien entsprechen.

Kann inzwischen die Position der Schildkröten als Diapsida als nahezu gesichert gelten (1999), so ist ihre genaue Eingruppierung innerhalb der Diapsida noch unklar. Morphologische Aspekte sprechen für einen Schwestergruppenstatus zu den Sauropterygia, positioniert an der Basis der lepidosauromorphen Linie. Molekulare Daten stellen die Schildkröten dagegen auf die archosauromorphe Seite, wofür allerdings auch ein neuer morphologischer Datensatz der Sauropterygia spricht. Da die Schildkröten einige morphologische Merkmale mit Lepidosauromorpha, andere mit Archosauromorpha teilen, ist ihre Stellung innerhalb der Diapsida noch unentschieden. Dies entspricht auch noch dem Stand bei BENTON (2007); einerseits enthalten die morphologischen Datensätze einige Homoplasien und sekundäre Signale, die die Schildkröten in die Nähe der Lepidosauromorpha verschieben, andererseits führt die hohe Evolutionsrate der Squamata dazu, dass in molekularen Phylogenien die Schildkröten zu weit basal angesetzt werden, was sie unangemessen stark mit den Archosauria assoziiert. Die Frage der Abstammung der Schildkröten ist damit auch im Jahr 2007 weiterhin ungelöst, und auch eine Übersicht aus dem Jahr 2008 (Natwiss. 95, 803) lässt die Frage ungeklärt!

Moderne Kladogramme (s. Sci. 346: 1320 + 1335; Stand 2014) weisen die Schildkröten als Schwestergruppe der Krokodile aus; die Linie zu den Eidechsen steht außerhalb:

- Eidechsen/Schlangen
 - *Odontochelys* + Schildkröten
 - Krokodile
 - Vögel

Sowohl Krokodile wie Schildkröten weisen dabei eine sehr niedrige Evolutionsrate (Basen-Substitutions-Rate) auf.

Kladogramm der Schildkröten (rez. 341 Arten; maximale Diversität in der O-Kreide) (phylogeny.arizona.edu):

- *Proganochelys* (Keuper)
- Australochelyidae (Keuper, Lias) (ergänzt nach BENTON 2007 S. 248)

ab jetzt: CASICHELYDIA

--- **Pleurodira (Wendehals Schildkröten)** (3 der 13 rez. Familien); älteste: *Proterochersis*, Keuper
ab jetzt: CRYPTODIRA (10 der 13 rez. Familien; Hals kann voll in den Panzer zwischen die

Schultergürtel zurückgezogen werden)

--- *Kayentachelys* (Lias/Dogger Arizonas) (*K.* ist die älteste bekannte Cryptodire neben *Indachelys*
aus dem Lias Indiens; K. mit palatinalen Zähnen)

ab jetzt: SELMACRYPTODIRA

--- Paracryptodira = (Pleurosternidae + Baenidae) (überwiegend auf Kreide beschränkt;

Pleurosternidae: Nordamerika, Europa, ?Asien; Kreide;

Baenidae: Malm bis Eozän; EU, NA; beide Gruppen vor allem gegen Ende
der Kreide bedeutend, Baenidae überleben die KTG und erlöschen
im Eozän)

ab jetzt: EUCRYPTODIRA

--- Plesiochelyidae (häufig im Malm Europas und Asiens; Malm bis U-Kreide,
marine Radiation separat von den rezenten Meeresschildkröten)

ab jetzt: CENTROCRYPTODIRA:

[Meiolaniidae + **Polycryptodira**]

Meiolaniidae: unt. Eozän – Holozän,
horntragend; Südamerika, Australien
Polycryptodira: alle rez. Cryptodira
(10 rez. Familien)

fett = rezent noch vertreten

Hieraus ergibt sich, dass neben *Proganochelys* auch die Wendehals Schildkröten (Pleurodira) mit *Proterochersis* bereits im ob. Keuper vertreten waren und die Dichotomie Cryptodira/Pleurodira ebenfalls spätestens im Keuper erfolgt sein muss, auch wenn die ältesten Cryptodira erst im Lias nachweisbar sind. (Pleurodira = Halswender: Kopf wird durch seitliches Umlegen an den Körper angelegt und damit durch den Panzer geschützt; Cryptodira = Halsberger: Kopf wird durch S-förmiges Krümmen der Halswirbelsäule völlig zurückgezogen; rezent z.B. bei Land- und Weichschildkröten).

Proganochelyiden und Australochelyidae konnten bei Gefahr den Kopf noch nicht unter das Rückenschild ziehen. Die Casichelydia sind dazu in der Regel in der Lage. Pleurodira biegen hierzu den Hals seitlich ab, Cryptodira biegen den Hals nach unten. Die basalen Vertreter beider Gruppen konnten den Hals aber noch nicht zurückziehen. Die beiden Gruppen unterscheiden sich aber dennoch sicher aufgrund einer Reihe von Schädelmerkmalen.

Vergleiche mit rezenten Schildkröten belegen, dass die ersten Schildkröten terrestrisch lebten (Panzer sehr kompakt ohne Hohlräume; Hohlräume im Panzer sind charakteristisch für Wasserschildkröten) (BdW 10/07, 15; pro und kontra: s.u.).

Neue Erkenntnisse erbrachte der Fund der ältesten Schildkröte *Odontochelys semitestacea* aus China (220 MA, unt. Carn) (Nat. 456, 450 + 487). Die Art besaß noch Zähne in Maxilla, Praemaxilla und Dentale anstelle der schnabelartigen Kieferleisten moderner Schildkröten; freie Sakralrippen; langer Schwanz.

Außerdem besaß sie nur einen Bauchpanzer, keinen Rückenpanzer. Auf dem Rücken fanden sich nur stark verbreiterte Dorsalrippen und verknöcherte Platten entlang der Mittellinie. Der Rückenpanzer der späteren Schildkröten ist dann vermutlich aus den knöchernen Verlängerungen und Verbreiterungen des Rückgrats und der Rippen entstanden. Einen Hinweis darauf liefern die rückseitig stark verbreiterten Rippen als einer der ersten Schritte hin zu einem vollständigen Rückenpanzer. Der Panzer moderner Schildkröten wird während der Embryonalentwicklung im Ei

auf die gleiche Weise gebildet. Verknöcherte Hautplatten fanden sich bei den Fossilien dagegen nicht. Dies spreche gegen die Theorie, dass der Panzer durch eine Verschmelzung solcher Hautplatten mit den Rippen und dem Rückgrat entstanden sei. Die zweitälteste Schildkröte (*Proganochelys*) besaß dagegen bereits einen vollständigen Hautpanzer (allerdings noch mit freien Elementen), so dass die halbpanzerige *Odontochelys* eine Übergangsform darstellt. *Proganochelys* besaß ebenfalls noch Zähne im Munddach und hatte weitere primitive Merkmale im Schädel und Skelett. Ihre Osteologie sprach für eine Abstammung von Pareiasauriern, unter denen sich Arten mit massiver Hautpanzerung befinden, während *Odontochelys* als kladistisch basalste Schildkröte – im Einklang mit molekularen Daten – für **eine Position der Schildkröten innerhalb der diapsiden Reptilien spricht**.

Odontochelys lebte der Fundsituation nach in flachen Küstengewässern. Auch der vollständige Bauchpanzer deutet darauf, dass die Tiere im Wasser lebten, denn der Bauchpanzer schützte im Wasser vor Angriffen aus der Tiefe. Bei terrestrisch eng am Boden lebenden Tieren bietet ein Bauchpanzer dagegen keinen Nutzen. Dies spricht dafür, dass die frühesten Schildkröten Wasserbewohner waren und gegen Theorien, dass die Schildkröten zunächst Landlebewesen waren, die erst später auch den Lebensraum Wasser eroberten.

Der Panzer der Schildkröten wird aus Rippen, Teilen des Schultergürtels und speziellen Hautknochen gebildet. Dies behindert die typische Rippenatmung der Tetrapoden (die durch bewegliche Rippen die Ausdehnung und Kontraktion des Brustkorbs ermöglicht); dies kompensieren die Schildkröten durch Muskeln in den Beintaschen an den Rändern des Panzers, die die Atmung kontrollieren.

Allerdings lassen sich die Befunde auch anders interpretieren, im Sinne einer sekundären Reduktion des Rückenpanzers beim Übergang zum Wasserleben, wie er sich auch bei vielen heutzutage aquatisch lebenden Schildkröten findet. *Odontochelys* verfügte anstelle des Rückenpanzers nur über verbreiterte Dorsalrippen und Hautknochen in der Mittellinie („Neuralplatten“); keine Osteoderme (Hautpanzerplatten). Möglicherweise hatte *Odontochelys* also doch einen Rückenpanzer, aber einige der Hautkomponenten verblieben unverknöchert. Der Rückenpanzer bildet sich im Rahmen der Embryonalentwicklung, ausgehend von den dorsalen Rippen. Die ersten Schritte der Panzerbildung in der Embryonalentwicklung umfassen die Verbreiterung der Dorsalrippen sowie die Verknöcherung der Neuralplatten, also entsprechend der Situation bei *Odontochelys*. Entsprechend lange, verbreiterte Rippen, wie sie sich im Rückenpanzer aller Schildkröten finden, werden also auch bei *Odontochelys* angetroffen; die Entwicklungsprozesse, die die Bildung des Rückenpanzers steuern, waren also auch schon bei *Odontochelys* angelegt. Auch war der Bauchpanzer (Plastron) schon mit dem lateral expandierten (rudimentären) Rückenpanzer verbunden. Dies könnte also so interpretiert werden, dass bei *Odontochelys* der Rückenpanzer sekundär reduziert wurde durch das Ausbleiben der Verknöcherung einzelner Hautkomponenten im Sinne einer heterochronen Verkürzung (Abbruch) des Verknöcherungsprozesses, d.h. Paedomorphose. Viele moderne wasserlebende Schildkröten weisen ebenfalls eine Reduktion der Hautverknöcherung auf, z.B. Weichschildkröten, Meeresschildkröten, Schnappschildkröten. Damit bleibt letztendlich offen, ob *Odontochelys* die primitive Kondition der Schildkröten darstellt und diese in aquatischer Umgebung evolvierten, oder ob sie bereits eine Spezialisierung darstellt, ausgehend von terrestrischen Schildkröten, die marine Habitate bzw. Flussdeltahabitate besiedelten. Auch die Proportionen der Vorderextremitäten sprechen (bei Vergleich mit rezenten Taxa) für ein Leben in flachem, stagnierendem Wasser oder Tümpeln. *Proganochelys* und *Palaeochersis* lebten nach Beinproportionen und Knochenhistologie dagegen eher terrestrisch.

Kladogramm:

TESTUDINATA:

- *Odontochelys*
- *Proganochelys*
- *Proterochersis* / *Palaeochersis* (nicht aufgelöst)
- ab jetzt: TESTUDINES

Für eine sekundäre Reduktion des Rückenpanzers bei *Odontochelys* sprach zunächst ein kurz danach publizierter Fund aus dem Nor Neumexikos (Chinle-Formation: *Chinlechelys*): diese terrestrisch lebende Schildkröte verfügte sowohl im Bauch- wie im Rückenpanzer über sehr dünne Panzer-elemente, die als frühes Evolutionsstadium in der Entwicklung des Panzers betrachtet werden können. Daneben – wie *Proganochelys* – zahlreiche Osteoderme (Hautknochenplatten) im Nacken- und Schwanzbereich. Dies stützt die klassische Hypothese, dass sich der Panzer als ein Komposit aus Hautknochen, Wirbeln und Rippen entwickelte. Offenbar verfügten die Vorfahren der Schildkröten über einen Knochenpanzer aus Osteodermen, der dann bei *Odontochelys* in Anpassung ans Wasserleben reduziert wurde. Damit stelle *Odontochelys* wohl lediglich einen frühen und schließlich gescheiterten Versuch dar, das Meer zu erobern. Der Schildkrötenpanzer entwickelte sich demnach unter Beteiligung eines bereits präexistenten Hautknochenpanzers durch Einbeziehung von Wirbeln und Rippen (Natw. Ru. 4/09, 199).

Embryologische Untersuchungen an basalen rezenten Schildkröten bestätigten dann jedoch das Konzept, dass *Odontochelys* ein Durchgangsstadium in der Evolution des Schildkrötenpanzers (und keine sekundäre Reduktion infolge der Anpassung ans Wasserleben) repräsentiert (Sci. 325, 155).

Pappochelys

Im Jahr 2015 wurde mit *Pappochelys* (ca. 20 cm Gesamtlänge) aus dem Ladin (unterster Keuper; Erfurt-Formation) von Vellberg bei Schwäbisch Hall die basalste Schildkröte beschrieben; während bei *Odontochelys* (China) der Bauchpanzer bereits vollständig verknöchert war und der Rückenpanzer nur aus verbreiterten Rippen bestand, sind bei *Pappochelys* die Bauchrippen zwar verdickt und sehr robust, aber noch nicht zu einem Bauchpanzer (Plastron) verschmolzen. Das Plastron entstand dann später in der Evolution der Schildkröten durch serielle Fusion der Bauchrippen (Gastralia) (Nat. 523: 584).

Der Schädel ist eindeutig diapsid, die Kiefer sind noch bezahnt. Lebensraum waren kleine Süßwasserseen; die schwerer gebauten Rippen und Bauchrippen könnten andeuten, dass *Pappochelys* tiefer tauchen und/oder länger unter Wasser bleiben konnte. Möglicherweise entwickelte sich der Schildkrötenpanzer also im Wasser. Man fand *Pappochelys* an der Fundstelle in verschiedenen ontogenetischen Stadien – ein Indiz dafür, dass sie in der Nähe des Seeufers lebte und oft in das Wasser tauchte. Falls der Schildkrötenpanzer in aquatischer Umgebung entwickelt wurde, dürfte das Plastron zunächst als Schutz und Knochenballast gedient haben, um den Auftrieb zu steuern. Die dicken Rippen und Bauchrippen von *Pappochelys* stehen in Einklang mit aquatischer oder semiaquatischer Lebensweise. Auch *Odontochelys* lebte in Delta- oder Lagunenzonen; die ältesten voll bepanzerten Schildkröten waren dagegen wohl terrestrisch.

Spätere paläohistologische Untersuchungen ließen dann allerdings den Schluss zu, dass *Pappochelys* eher grabend und amphibisch lebte und dass die frühen Schritte der Evolution des

Schildkrötenpanzers (in Einklang mit *Eunotosaurus* als vermeintlichem Schildkrötenvorläufer) im terrestrischen Kontext erfolgten. Mehrere Merkmale sind typisch für grabende, terrestrische Tiere (wie auch bei *Eunotosaurus*). *Pappochelys* ernährte sich von terrestrischen Tetrapoden, wurde aber Opfer amphibischer oder aquatischer Beutegreifer (s. Sci. Rep. 9: 10430).

Entwicklungsstufen auf dem Weg zu den Schildkröten:

Ab jetzt: T-förmige Rippen

--- *Eunotosaurus*

Ab jetzt: zunehmend fusionierte Bauchrippen

--- *Pappochelys*

Ab jetzt: vollständiger Bauchpanzer, Schließen der Schädelfenster

--- *Odontochelys*

Ab jetzt: zahnlose Kiefer; vollständiger Rückenpanzer

--- *Proganochelys*

Ab jetzt: Verlust der Gaumenzähne u.a.

--- moderne Schildkröten

Pappochelys sah wie eine kräftig gebaute Echse aus mit einem langen Schwanz und recht kleinen Kopf; als schildkrötenartige Merkmale verfügte sie über verbreiterte Rippen, verschmolzene Bauchrippen und ein schlankes Schulterblatt, das innerhalb des Rippenkorbes lag.

Eunotosaurus (260 MA) – an der Basis der Schildkröten-Stammlinie – verfügte über verbreiterte, flache, sich streckenweise berührende Rippen, die aber noch kleinen vollständigen Rippenpanzer bildeten. Die Bauchrippen bestanden nur aus jeweils einem Element. Schädel diapsid.

Pappochelys zeigt bereits Ansätze für die Bildung eines Bauchpanzers; er besteht aus kräftigen, paarigen Gastralia, die im Vergleich zu *Eunotosaurus* aber schon Anzeichen einer zunehmenden Verknöcherung und einer beginnenden Fusion erkennen lassen. Die Rumpfwirbel (aus denen später der Rückenpanzer entsteht) haben einen T-förmigen Querschnitt infolge dorsaler Verbreiterung der Rippen. Schädel noch diapsid, Kiefer zahntragend. *Pappochelys* zeigt ein Zwischenstadium in der Entstehung des Schildkrötenpanzers aus Brust- und Bauchrippen. Der Bauchpanzer entwickelte sich offenbar vor dem Rückenpanzer.

Die 220 MA alte *Odontochelys* hatte dagegen bereits einen vollständig entwickelten Bauchpanzer, der Rückenpanzer war noch unvollständig. Bei *Proganochelys* waren die Zähne auf dem Kiefer reduziert, der Panzer war bereits voll entwickelt, einige andere Merkmale blieben aber noch primitiv (Natwiss. Ru. 8/2015: 405)..

Kladogramm (Nat. 523: 584):

--- Seymouriidae

--- Diadectomorpha

--- Synapsida: --- Caseidae

--- Ophiacodontidae

--- Edaphosauridae

--- Sphenacodontidae

- Cynodontia + Gorgonopsia
- Parareptilia: --- Millerettidae
 - Lanthanosuchidae + Acleistorhinus
 - *Macroleter*
 - *Owenetta* + *Procolophon*
 - *Bradysaurus*
 - *Anthodon* + *Scutosaurus*
- Ab jetzt: EUREPTILIA
 - Captorhinidae
 - *Paleothyris*
- Ab jetzt: DIAPSIDA
 - Araeoscelidia
 - *Claudiosaurus*
 - Younginiformes
 - Archosauromorpha (Krokodile, Dinosaurier, Vögel usw.):
 - Choristodera
 - *Prolacerta*
 - Archosauriformes
 - *Trilophosaurus* + Rhynchosauria
 - Lepidosauria (Schuppenechsen):
 - Kuehneosauridae
 - Squamata (ab M-Trias) + Rhynchocephalia
 - Sauropterygia (mesozoische Meeresreptilien):
 - Eosauopterygia
 - *Sinosaurosphargis*
 - *Cyamodus* + *Placodus*
 - Ab jetzt: PANTESTUDINES
 - *Eunotosaurus* (260 MA)
 - ***Pappochelys*** (240 MA)
 - *Odontochelys* (220 MA)
 - *Proganochelys* (215 MA)
 - TESTUDINATA (ab 156 MA)

Allerdings birgt dieses Kladogramm auch Unsicherheiten. Klar ist, dass Schildkröten nicht mehr von Parareptilien oder frühen Captorhinomorpha ableitbar sind; sie sind eindeutig diapsid. Die genaue Position innerhalb der Diapsida bleibt aber unsicher; so hat *Pappochelys* Gemeinsamkeiten mit Brückenechsen und basalen Lepidosauriern im Bereich der Schläfenregion, die aber auf ursprünglichen Merkmalen der Diapsiden beruhen könnten. Im Bereich des Beckens und der Hinterextremität ähneln sie eher den Archosauromorpha, was auch mit molekularen Studien sowie Genexpressionsstudien an Küken eher vereinbar wäre. Möglicherweise zweigten die Schildkröten aber auch ab, bevor sich Lepidosauria und Archosauromorpha trennten.

Vergleich *Pappochelys*/*Odontochelys* (nach BdW 10/18: 50):

Pappochelys: kein Panzer, aber verbreiterte Rippen, verdickte Bauchrippen, die der Bauchdecke Halt geben; stabförmiges Schulterblatt (aus ihm entsteht die Verbindung der beiden Panzerhälften bei den späteren Schildkröten, wobei der Fortsatz am Becken später Kontakt mit dem Bauchpanzer aufnimmt). Schädel noch diapsid! Langer Schwanz.

Odontochelys: Bauchpanzer schon voll entwickelt, Rücken noch nicht komplett eingerüstet; Rippen in der Form von Ruderblättern verbreitert (in der Embryonalentwicklung moderner Schildkröten dehnen sich erst die Rippen seitlich aus und wachsen dann zusammen). Nur noch ein Schläfenfenster.

Eorhynchochelys

Im Jahr 2018 wurde eine Stammschildkröte aus dem U-Carn Chinas (ca. 228 MA) beschrieben (*Eorhynchochelys sinensis*, ca. 7,5 m unterhalb von *Odontochelys* gefunden), die eine Mischung aus abgeleiteten und plesiomorphen Merkmalen zeigt. Älteste Schildkröte mit einem zahnlosen Schnabel und einer puboischidialen Platte. Das supratemporale Fenster ist geschlossen (wie bei *Odontochelys* und *Proganochelys*), die Anzahl der dorsalen Wirbel reduziert, die ansetzenden Rippen sind seitlich verbreitert. Einige Merkmale finden sich auch bei *Pappochelys*, *Odontochelys* und einigen weiter abgeleiteten Schildkröten. Länge fast 2,3 m.

Kladistisch stellen die Pantestudines die Schwestergruppe eines Diapsidenclades, der die Archosauromorpha, Lepidosauria, Kuehneosauridae und aquatische Diapsiden umfasst. Innerhalb der Pantestudines steht die Linie zu *Claudiosaurus* basal, gefolgt von *Eunotosaurus*; auch *Pappochelys* steht noch unter *Eorhynchochelys*.

Die 12 Dorsalrippen von *Eorhynchochelys* im Vergleich zu 9 bei *Eunotosaurus*, *Pappochelys* und *Odontochelys* stellen damit eine Rückentwicklung dieses Merkmals dar, ebenso wie die bezahnte Praemaxilla von *Odontochelys*.

Die Entwicklung verbreiteter Rippen bei Stamm-Schildkröten wird mit grabender Lebensweise in Verbindung gebracht. Eine Vielzahl von skelettalen Merkmalen, vor allem der Extremitäten, spricht ebenfalls für grabende Fähigkeiten bei *Eorhynchochelys*. Das Taxon lebte offenbar (auch) terrestrisch, so wie man auch annimmt, dass die ersten Schildkröten mit voll entwickeltem Panzer Landschildkröten waren. Andererseits sprechen der Nachweis eines fast kompletten und artikulierten Skeletts in marinen Sedimenten und die fehlende Fusion zwischen Astragalus und Calcaneus für aquatische Lebensweise. Man vermutet daher, dass *Eorhynchochelys* in Küstenbereichen lebte und sich teils im Wasser, teils auf dem Land aufhielt und nach Nahrung suchte, wobei er mit seinen kräftigen Beinen in der Schlammzone entlang der Küsten streifte und seine Beine möglicherweise so einsetzte wie heutige Schildkröten, die in Tümpeln leben.

Kladogramm:

- Seymouriadae
- Diadectomorpha
- Caseidae
- Parareptilia (basal: Millerettidae; abgeleitet: Procolophonidae)
- Ab jetzt: EUREPTILIA
- Captorhinidae
- *Paleothyris*
- Ab jetzt: DIAPSIDA
- Araeoscelidia
- *Hovasaurus*
- *Youngina*
- Ab jetzt: KRONEN-DIAPSIDEN

- Pantestudines*
- (Archosauriformes + *Prolacerta*) + (Rhynchosauria + *Trilophosaurus*)
- Rhynchocephalia + Squamata
- Kuehneosauridae
- Eosauropterygia + *Placodus*
- *Largocephalosaurus* + *Sinosaurosphargis*

*Pantestudines:

- *Acerosodontosaurus* + *Claudiosaurus*
- *Eunotosaurus*
- *Pappochelys*
- *Eorhynchochelys*
- *Odontochelys* + *Proganochelys*

(Nat. 560: 476)

Kladogramm der Schildkröten nach: Scientific Reports, 5, 16299, DOI 10.1038/srep16299 (auf der Basis morphologischer und genetischer Daten):

- *Odontochelys*
- *Proganochelys*
- *Palaeochersis*
- *Kayentachelys*
- *Condorchelys*
- *Eileanchelys*
- I *Heckerochelys*
 - I *Mongolochelys* + (*Meiolania* + *Niolamia*) (nicht aufgelöst)
- Pleurosternidae
- Baenidae
- Ab jetzt: TESTUDINES
- **Pleurodira** + (*Notoemys* + *Platychelys* + *Camhemys*)
- Ab jetzt: PAN-CRYPTODIRA
- *Plesiochelys*
- *Solnhofia*
- *Xinjiangchelys* + Sinemydidae
- Ab jetzt: CRYPTODIRA (Halsberger-Schildkröten; können Kopf und Hals senkrecht zum Panzer einziehen)
- (*Carrettochelyidae* + *Trionychidae*) + (*Siamochelys* + *Yehguia* Adocidae)
- Emydidae + Platysternidae + (Testudinidae + Geoemydidae)
- *Toxochelys* + (*Dermochelyidae* + *Cheloniidae*)
- Chelydridae
- *Emarginachelys*
- *Dermatemydidae* + *Kinosternidae*

Die Vorfahren der heutigen Meeresschildkröten lebten wahrscheinlich im Süßwasser. Der Übergang zu den Meeresschildkröten erforderte ein reduziertes Skelett und zu großen, steifen Paddeln erweiterte Flossen; er ist fossil noch weitgehend unklar und dürfte in der frühen Unterkreide vor ca. 140 – 130 MA erfolgt sein.

Entwicklung der Atmung der Schildkröten: durch den Panzer kann sich der Brustraum nicht ausdehnen; daher entwickelten Schildkröten eine eigene Atemtechnik, indem sie die Vorderbeine bewegen, was zu einem Pumpeffekt im Körperinneren führt. Damit stellt sich die Frage nach dem Sinn des Panzers, der nicht nur die Atmung behinderte, sondern die Tiere auch langsamer machte. Man vermutet, dass der Panzer zunächst half, kräftiger zu graben. So gibt es Hinweise, dass frühe Schildkröten Höhlen gruben. Wenn eine Höhle einstürzte, boten die verbreiterten Rippen Schutz und die Tiere konnten weiter atmen. Auch grabende Säugetiere (wie Gürteltiere) besitzen verbreiterte Rippen (BdW 10/18: 50).

Rezent: Ordnung Testudines, 2 Unterordnungen; 12 (oder 13) Familien; 87 Gattungen, 356 Arten (BENTON 2007: 295 Arten); Größe von 95 mm Panzerlänge/140 g (Gesägte Flachschildkröte *Homopus signatus*) bis 2,4 m Panzerlänge/860 kg (Lederschildkröte *Dermochelys*). Riesen(land)schildkröten bis 1,4 m/250 kg.

UO Cryptodira („Halsberger“): alle Meeresschildkröten (F. Cheloniidae, 7 Arten); Mehrzahl der landlebenden Arten; u.a. Schnapp-, Weich-, Land-, Sumpfschildkröten. Cryptodira kommen auf allen Kontinenten vor.

UO Pleurodira („Halswender“): nur Australien, Südamerika, Zentral- und Südafrika.

Alle rez. Schildkröten sind zahnlos (nur von den ältesten Testudinata sind Zähne bekannt); stattdessen sind die Kieferränder von Hornscheiden umgeben, die einen echten Hornschnabel bilden.

Erscheinen der rezenten Familien nach BRI (Verbreitung einschl. fossiler Taxa):

Pleurodira:

Pelomedusidae (Pelomedusen-Schildkröten): ab Apt; kosmopol.; Süßwasser, terrestrisch

Chelidae (Schlangenhals-Schildkröten): ab Alb (s. J. Palaeont. 77, 559); Südamerika, Australien; Süßwasser

Cryptodira (Meeres-, Weich-, Landschildkröten):

Chelydridae (Geier-, Schnappschildkröten): ab Turon; Europa, Nord-, Südamerika; Süßwasser

Cheloniidae (eigentl. Meeresschildkröten): ab Maastricht; kosmopol.; marin

Dermochelyidae (Lederschildkröten): ab U-Eozän; Nordamerika; marin

Trionychidae (Weichschildkröten): ab Apt; kosmopol., Süßwasser, terrestrisch*

Carettochelyidae (Neuguinea-Weichschildkröte): ab Alb; Asien; Süßwasser, terrestrisch

Dermatemydidae (Tabasko-Schildkröte): ab U-Eozän; Europa, Nordamerika, Asien; terrestrisch, Süßwasser

Kinosternidae (Klappbrust- und Moschusschildkröten): ab U-Eozän; Nord-, Südamerika, terrestrisch, Süßwasser

Emydidae (neuweltliche Sumpf- und Wasserschildkröten): ab U-Eozän; kosmopolitisch, terrestrisch, Süßwasser

Bataguridae (altweltliche Sumpfschildkröten): ab U-Eozän; terrestrisch, Süßwasser

Testudinidae (Landschildkröten): ab U-Eozän; kosmopol., terrestrisch, Süßwasser

*die größte rezente Art der Familie, die Jangtse-Riesenweichschildkröte *Rafetus swinhoei*, ist funktionell ausgestorben; im April 2019 starb das letzte Weibchen; es gibt seitdem nur noch ein Männchen im Zoo und zwei Individuen unbekanntes Geschlechts in der Wildnis

2. Ichthyosauria: absolutes Maximum der Gattungsvielfalt; *Shonisaurus* (bis 21 m*) als größter benannter Ichthyosaurier: bereits typische Fischform, Wirbelsäule endet im unteren Lappen der Schwanzflosse. Wahrscheinlich evolutionärer Seitenzweig mit einigen Eigentümlichkeiten: Kiefer verlängert, nur vorn Zähne; Gliedmaßen als ungewöhnlich lange, schmale Paddel. Nordamerika, in Schwärmen jagend; Fam. Shonisauridae: Carn bis Rhät.

Aus dem Rhät von Lillstock/Somerset/UK wurde ein Unterkieferfragment (Surangulare) eines Ichthyosauriers beschrieben, das auf eine Gesamtlänge von 22 bis 26 m deutet (je nachdem, mit welchem Shastasauriden man die Höhe des Surangulare-Fragments vergleicht) (PLoS ONE 13(4): e0194742).

Omphalosauridae und Mixosauridae sind in der M-Trias bereits wieder erloschen. In der O-Trias vertreten: Shastasauridae (Ladin bis Rhät, ? unterer Lias), Shonisauridae (Carn bis Rhät), lt. BRI im Rhät bereits Leptopterygiidae (Rhät bis Cenoman; naA erst ab Lias). Auf jeden Fall traten schon die modernen Ichthyosaurier (Parvipelvia) auf, und im Rhät überschritten sich die frühen Parvipelvia zeitlich mit den Shastasauridae.

Die Shonisauridae werden neuerdings zu den Shastasauridae gezogen.

Letztere stellen die größten Ichthyosaurier der O-Trias (Shastasauridae: 6 bis 21 m). Das ca. 22 bis 26 m lange Taxon aus dem Rhät von Lillstock dürfte auch zu den Shastasauridae gehören oder in ihrer Nähe stehen. Ein etwas älteres Fragment von Aust aus dem basalen Rhät deutet sogar auf ein noch größeres Individuum, die Situation ist aber weniger klar, da sich die anatomische Position des Aust-Fragmentes nicht ganz sicher bestimmen lässt.

Immerhin lebten auch im Unterjura Englands Ichthyosaurier bis 15 m Länge (unbenannt).

Fraglich ist ein Überleben der Shastasauridae in den untersten Lias. Die Annahme beruht auf einem Shastasauridae-ähnlichen Radius von Penarth, der dem untersten Hettang zugeordnet wurde. Es handelt sich aber um einen Strandfund, der stratigraphisch nicht ganz sicher zugeordnet werden kann.

Größter benannter Ichthyosaurier ist *Shonisaurus sikanniensis* (21 m) aus dem Nor (ad Shastasauridae) (PLoS ONE 13(4): e0194742).

Starker Turnover der Ichthyosaurierfauna im Rhät/TJG. Die walgroßen Shastasauridae verschwinden im Rhät (fraglicher shastasauridae-ähnlicher Ichthyosaurier im unteren Lias Englands), die Neoichthyosaurier entstanden wohl außerhalb Europas und wanderten um die TJG herum in Europa ein, wo sie im Lias massiv radiierten. Die Extinktion der Ichthyosaurier in der späten Trias oder an der der TJG war (abgesehen von dem endgültigen Aussterben an der Cenoman-Turon-Grenze) die schwerste in der

Geschichte der Ichthyosaurier; es gab dann noch ein kleineres Extinktionsereignis an der Jura-Kreide-Grenze. Unklar ist, ob das Extinktionsereignis punktuell auf die TJG beschränkt war oder sich über einen längeren Zeitraum vom Nor bis zum untersten Jura erstreckte. Auch der Morphospace der Ichthyosaurier verminderte sich massiv zwischen O-Trias und U-Jura. Offenbar überlebten nur die Parvipelvia des offenen Ozeans die TJG, die dann ab der TJG rasch radiierten (Neoichthyosaurier). Schon im untersten Jura Europas finden sich zahlreiche Linien. Die Schwestergruppe der Neoichthyosaurier lebte im Nor.

Die letzten Non-Parvipelvia stammen aus dem Rhät (mit Ausnahme des fraglichen Fundes aus dem untersten Jura von Wales), wie auch Placodontia und Thalattosaurier im Rhät erloschen; Plesiosaurier und Neoichthyosaurier radiierten unmittelbar danach. **Rhät und TJG bedingten somit einen massiven Turnover der marinen Reptilfaunen**, der aber bisher noch nicht zeitlich genau aufgelöst werden konnte (bei Wirbellosen und kleinen Vertebraten findet sich ein diffuser, nicht-katastrophischer faunaler Turnover in Form erhöhter Extinktionsraten während des gesamten Nor und Rhät) (Natwiss. 101: 1027).

3. Sauropterygia/Sauropterygomorpha/Euryapsida:

- a) Aussterben der **Nothosauria** (*Nothosaurus*: Olenekian bis Carn, naA bis Rhät; *Simosaurus*, ob. M-Trias, unt. Keuper);
[Nach BRI erloschen die **Pachypleurosauridae** bereits im Ladin (Anis – Ladin); sie werden neuerdings aus den Nothosauria ausgegliedert]. Simosauridae und Nothosauridae bis Carn.
- b) Aussterben der **Placodontia**; letzter: *Henodus*, O-Keuper: 1 m, schildkrötenähnliche Körperform; Rücken- und Bauchpanzer aus einem unregelmäßigen Mosaik vieleckiger Knochenplatten - viel zahlreicher als bei Schildkröten -, wie bei diesen hornbedeckt als Schutz vor Ichthyosauriern. Kopf viereckig; Hornkiefer (wie Schildkröten!), nur vier Zähne. Insgesamt sind die Placodontia im Keuper nur noch durch die UO Cyamodontoidea (M- bis O-Trias) vertreten: *Placochelys* (Keuper, ? unt. Lias, wahrsch. auf sekundärer Lagerstätte), *Psephoderma* (Rhät), *Henodus* (ob. Keuper).
Placodontidae (ab Skyth) und Cyamodontidae (ab Anis) waren bereits im Ladin erloschen; im Keuper noch Placochelyidae (Anis bis Rhät) und die monotypischen Henodontidae.
CT-Untersuchungen des Gleichgewichtsorgans zeigten, dass die Tiere den Kopf schräg nach unten hielten (Muschelsucher).
- c) **Plesiosauria** als Nachfahren der Nothosauria ab M-Rhät; im Rhät nur durch einen Vertreter der Pliosauridae (*Rhaeticosaurus*) vertreten, sowie durch einzelne Wirbel verschiedener Taxa in Bonebeds.
Plesiosaurier ernährten sich besonders von Muscheln, Schnecken, Kopffüßern, Seelilien: möglicherweise diente ihr langer Hals daher zum Abweiden des Meeresgrundes und nicht nur zum unbemerkten Heranpirschen an Fischschwärme. Langhalsige Plesiosaurier waren Langstreckenschwimmer, die wohl wie moderne Wale weit durch die Ozeane schwammen; Pliosaurier hatten dagegen relativ größere Flossen und konnten daher schneller beschleunigen, um Beute zu attackieren (BdW 12/2012, 63).

Als ältester Plesiosaurier (oberhalb der Pistosaurier) gilt *Rhaeticosaurus mertensi* (Rhät, Exter-Formation, 205 MA; ad Pliosauridae; 23 m unter der TJG in Bonenburg bei Warburg gefunden); mit 2,3 – 2,5 m Länge noch nicht ausgewachsen.

Kladogramm der Plesiosaurier (Sci. Adv. 3: e1701104):

Ab jetzt: EOSAUROPTERYGIA

--- *Neusticosaurus* ob. Ladin

--- *Nothosaurus* Anis

Ab jetzt: PISTOSAUROIDEA

--- *Yunguisaurus* Ladin + *Pistosaurus* ob. Anis + *Augustasaurus* ob. Anis

(nicht gegeneinander aufgelöst) +

{Linie zu *Bobosaurus* (unt. Carn) und **Plesiosauria**}

Linie zu *Bobosaurus* + Plesiosauria:

--- *Bobosaurus* (unt. Carn) Zeitlücke 30 MA zu *Rhaeticosaurus*!

Ab jetzt: PLESIOSAURIA

--- *Anningasaura* (Sin)

--- Linie zu *Stratesaurus* Hett + *Macroplata* Hett + Rhomaleosauridae ab Hett
(mit *Eurycleidus* Hett + *Rhomaleosaurus megacephalus* Hett als älteste Taxa)

Ab jetzt: NEOPLESIOSAURIA

--- *Attenborosaurus* Sin + Plesiosauroidea (ab Hett.; ältester: *Eoplesiosaurus*, Hett.)

Ab jetzt: PLIOSAURIDAE

--- *Thalassodracon* Hett

--- *Hauffiosaurus* Toarc

--- ***Rhaeticosaurus* mRhät**

--- abgeleitete Pliosaurier (z.B. *Peloneustes*)

Entwicklungsschritte auf der Linie zu den Plesiosauriern:

SAUROPTERYGIA

--- Placodontia (246 MA)

Ab jetzt: langer Hals; EOSAUROPTERYGIA

--- (Pachypleurosauria + Nothosauroidea)

Ab jetzt: über 30 Halswirbel

offener Gaumen

Mittelschnelle Wachstumsrate

Ab jetzt: PISTOSAUROIDEA (ab 242 MA)

--- (*Pistosaurus*, *Yunguisaurus*)

--- *Bobosaurus* (235 MA)

Ab jetzt: fibrolamellärer Knochen

Schnelle Wachstumsrate

Veränderungen der Halswirbel

proximale Extremitätenknochen in gleicher Größe und Form

Reduzierter steifer Schwanz

Kurzer steifer Körperstamm

Ab jetzt: PLESIOSAURIA (ältester, aber nicht basalster:
Rhaeticosaurus)

Während manche Autoren die „Pistosaurier“ der M-Trias und insbesondere *Bobosaurus* aus dem unt./mittl. Carn schon zu den Plesiosauriern zogen, spricht die Abgrenzung nach Apomorphien dafür, die Plesiosauria über ihre typischen Merkmale zu definieren und sie von ihren Vorfahren abzugrenzen. *Bobosaurus* ist demnach die nächste Außengruppe, und zwischen ihm (unt./mittl. Carn) und *Rhaeticosaurus* (M-Rhät) klafft eine Zeitlücke von 30 MA, wie sie für andere marine Reptiliengruppen nicht gefunden wird (allerdings gibt es in diesem Zeitraum auch nur sehr wenige Lokalitäten, an denen marine Reptilien vorkommen). Dies spricht dafür, die Plesiosauria über ihre typischen Apomorphien zu definieren und mit *Anningasaura* als basalstem Taxon beginnen zu lassen, unter Ausschluss der morphologisch noch sehr abweichend gebauten Stammgruppenvertreter wie die basalen Pistosauroida der M-Trias oder *Bobosaurus*. Plesiosauria werden somit über ihren weit abgeleiteten Körperbauplan definiert, der sich stark von *Bobosaurus* unterscheidet, so der steife Stamm, die zu vier Paddelflossen modifizierten Beine und die stark variable Halslänge. Den „Pistosauriern“ aus M-Trias und Carn fehlen diese typischen Merkmale noch.

Die letzten nicht-plesiosauriden Pistosauroida sind aus dem M-Carn bekannt (235 MA).

Außer einzelnen Wirbeln verschiedener Plesiosauriataxa aus Rhät-Bonebeds gab es bisher keine anderen Plesiosaurierfossilien aus der Trias (abgesehen von einem sehr unklaren und fragmentarischen Fund aus Russland, von dem lediglich sicher ist, dass es ein Sauropterygia ist). *Rhaeticosaurus* stellt nun klar, dass die Plesiosaurier (im restriktiven Sinne über ihre Apomorphien definiert) tatsächlich schon in der O-Trias entstanden und nicht erst nach der TJG, und nach dem obigen Kladogramm müssen mindestens sechs Linien der Plesiosauria die TJG überlebt haben. Dieses gute Überlebenspotenzial (ebenso wie die Parvipelvia unter den Ichthyosauriern) hing wohl damit zusammen, dass die Plesiosaurier die offenen Meere besiedelten, während Meeresreptilien, die in Küsten- oder karbonatischen Schelfbereichen lebten, ausstarben, weil ihre Nahrungsgrundlage an der TJG zusammenbrach (Placodontia, Nothosauroida, Pistosauroida außerhalb der Plesiosauria, Tanystropheidae). Von den offeneren Gruppen starben ebenfalls „Pistosaurier“ und Thalattosaurier aus, diese waren aber nicht so gut an eine pelagische Lebensweise adaptiert wie Plesiosaurier und die Parvipelvia unter den Ichthyosauriern. Die Fisch- und Cephalopodenfauna der offenen Meere war dagegen von dem TJG-Ereignis nicht so stark beeinträchtigt wie im Flachmeerbereich. Plesiosauria hatten sich schon vor der TJG an lange Streifzüge im offenen Meer angepasst, u.a. mit schnellem Wachstum, hoher Stoffwechselrate (fibrolamellärer Knochen!) und der Fähigkeit zum „Unterwasserflug“. Für diese Adaptationen standen zwischen *Bobosaurus* und *Rhaeticosaurus* 30 MA zur Verfügung, und diese Fähigkeiten dürften ihr Überleben an der TJG erleichtert haben. Sie waren nicht auf benthische Wirbellose und Rifforganismen als Futterquelle angewiesen, die an der TJG extrem dezimiert wurden, weil sie keine Kalkschalen mehr ausbilden konnten (Kalzifizierungs-Krise). Die Fischfauna und die Weichcephalopoden der offenen Meere waren von der TJG weniger beeinträchtigt, so dass die Plesiosaurier noch genügend Beute fanden (Sci. Adv. 3: e1701104).

Plesiosaurier endotherm: verschiedene Indizien (z.B. lebten in verschiedenen Klimazonen, auch in kalten Regionen Australiens während der Kreide; betrieben wahrscheinlich Brutpflege; schnelles Wachstum) sprachen schon immer indirekt für Endothermie. Im Jahr 2018 zeigten Untersuchungen der Knochenstruktur, dass sie aufgrund deren starken Vaskularisierung auf jeden Fall warmblütig gewesen sein müssen, wahrscheinlich auf dem Niveau heutiger Vögel und somit mit einer noch höheren Stoffwechselrate als beim Menschen. Warmblütigkeit könnte das

Überleben an der TJG gefördert haben. Schon Nothosaurier und Pistosaurier hatten einen erhöhten Stoffwechsel, und bereits frühe Plesiosaurier aus der Zeit um die TJG waren ausgeprägt endotherm, was sich dann in der weiteren Evolution der Plesiosaurier auch nicht mehr weiter steigerte (eher leichter Rückgang bei *Cryptocleidus* und Elasmosauridae). Die höchsten Stoffwechselraten mögen die Plesiosaurier um die TJG herum erreicht haben (*Rhaeticosaurus*, *Pistosaurus*). Bereits basale Eusauropterygia wie (*Anarosaurus* + *Neusticosaurus*) sowie – eine Stufe höher – *Nothosaurus* hatten Stoffwechsel- und Knochenwachstumsraten auf dem Niveau moderner Placentalia, *Pistosaurus* lag bereits darüber, mit weiterer Zunahme im Laufe der O-Trias zu den sehr hohen Werten bei frühen Plesiosauriern (DOI: 10.7717/peerj.4955).

Der Übergang von küstennahen Flachwassern (bei basalen Eosauropterygia) zum Leben im offenen Meer (Pistosauroida) ging mit einer erheblichen Vergrößerung der Erythrozyten einher. Dies lässt sich aus Schliffen von Knochen schließen, deren Gefäßsystem Aussagen zur Größe der Blutkörperchen zulässt. Größere Erythrozyten ermöglichten längere, wiederholt stattfindende Tauchvorgänge. Heutzutage haben Wale, Robben und Pinguine größere Erythrozyten als ihre an Land oder im Süßwasser lebenden engen Verwandten, wenn auch in wesentlich geringerem Umfang als die Pistosauroida (FLEISCHLE CV et al. Peer J 2019).

4. Diapsida ieS.; Lepidosauromorpha/Lepidosauria:

- a) **Eolacertilia** (O-Perm bis Trias-Jura-Grenze): Gleitflieger *Kuehneosaurus* (60 cm, langbeinig, Spannweite 30 cm; stark verlängerte Rippen als Rahmen für die hautüberzogenen Gleitflügel wie beim rez. Flugdrachen *Draco*). Familie **Kuehneosauridae**: Carn bis Rhät, Europa und Nordamerika. Ebenso *Icarosaurus*. Die Kuehneosauria gelten als basale Lepidosauromorpha. Ein durch die Rippen aufgespanntes Patagonium entwickelte sich mindestens dreimal konvergent: bei den Kuehneosauridae, bei *Xianglong* aus der U-Kreide (Yixian-Formation; ad Squamata: Acrodonta) und beim rezenten *Draco* (Squamata: Agamidae). Bei den meisten Gleitfliegern wird die Flughaut dagegen nicht über die Rippen gespannt, sondern zwischen Vorder- und Hinterextremität.

Flugversuche im Windkanal mit lebensgroßen Modellen der beiden Gattungen der Kuehneosauridae ergaben Unterschiede im Flugverhalten: *Kuehneosuchus* mit langen „Flügeln“ (tatsächlich: von verlängerten Rippen aufgespannte Flugmembran) war ein Gleitflieger, *Kuehneosaurus* mit seinen viel kürzeren „Flügeln“ ein „Fallschirmspringer“ (> 45 Grad Gleitwinkel; 10 bis 12 m/s). *Kuehneosuchus* konnte mit einem Winkel von 13 bis 16 Grad gleiten bei Geschwindigkeiten von 7 bis 9 m/s und war dabei wohl sehr manövrierfähig. Die Beziehungen zwischen den beiden Gattungen sind unklar (vielleicht stattdessen zwei Arten derselben Gattung oder sogar nur sexualdimorphe Art?) (Pal. 51 Nr. 4).

- b) **Rhynchocephalia** (ab U-Trias): *Clevosaurus* (20 cm) und *Planocephalosaurus* dem rez. *Sphenodon* sehr ähnlich. Sphenodontide Rhynchocephalia spielen eine große Rolle in der keuperschen Kleinvertebratenfauna hinsichtlich Individuen- und Artenzahl (bis zu 10 Arten an einem Fundort!) und sind hinsichtlich Erfolg und ökolog. Rolle mit den heutigen Eidechsen vergleichbar. Maximum der Diversität im Keuper.

Rez. Familie **Sphenodontidae** ab Carn.

Planocephalosaurus: 20 cm, sphenodon-ähnlich, Zähne aber noch nicht in Alveolen, sondern mit Kieferknochen verwachsen (primitives Merkmal), kräftige Zähne, breiter Kopf, lange Beine, echsenähnlich; wahrsch. Insektenfresser.

Fam. Sphenodontidae: *Brachyrhinodon*; *Polysphenodon* (20-25 cm, Keuper von Hannover).

Kladogramm (Wikip.):

RHYNCHOCEPHALIA

--- *Gephyrosaurus* (Rhät – Lias)

Ab jetzt: SPHENODONTIA

--- *Diphydontosaurus* (OTr)

--- *Planocephalosaurus* (OTr)

--- *Homeosaurus* + (*Brachyrhinodon* + *Clevosaurus*)

H. = OJ-UKr B = Trias C = OTr - UJ

--- Pleuroosauridae = *Pleurosaurus* + *Parapleurosaurus* (beide OJ)

--- *Kallimodon* + *Sapheosaurus* (beide OJ)

Ab jetzt: SPHENODONTIDAE

--- Sphenodontinae = *Sphenodon* + [*Oenosaurus* + (*Cynosphenodon* + *Zapatodon*)]

O = OJ C = MJ Z = UJ

Ab jetzt: OPISTODONTIA

--- *Opisthias* (OJ)

Ab jetzt: EILENODONTINI

--- *Toxolophosaurus* (UKr)

--- *Priosphenodon* (OKr) + *Eilenodon* (OJ)

5. Diapsida ieS: Archosauromorpha (O-Perm bis O-Trias, ex Choristodera)

Aussterben der Archosauromorpha (landlebend); Rhynchosauridae und viele Prolacertifomes erloschen schon am Ende des Carn, die restlichen Archosauromorpha an der TJG.

Trilophosauridae: basale Archosauromorpha, z.B. *Trilophosaurus* (O-Trias): massiger Schädel und breite abgeflachte Zähne; herbivor. Die untere Temporalöffnung ist bei ihnen verlorengegangen (sekundär geschlossen).
Trilophosauridae: Carn bis Rhät; Europa, Nordamerika; terrestrisch

UO Rhynchosauria (pflanzenfressend), Skyth (Induan: *Noteosuchus*) bis Nor: tonnenförmige, schwer gebaute Pflanzenfresser; häufigste Reptilien Südamerikas und Afrikas. Ernährung von Samenfarnen mit speziell angepaßtem Gebiß (Okklusion zwischen Zahnplatten mit Zahnreihen und Furchen), z.B. *Hyperodapedon* (2 m).

Im Carn waren Rhynchosaurier die am meisten verbreiteten Reptilien und dominierenden Herbivoren; sie machten 40 – 60 % der Individuen aus; sie gingen am Ende des Carn zurück und gaben damit Nischen für die Radiation der herbivoren Dinosaurier frei. Im Nor noch *Teyumbaita*.

***Hyperodapedon*:** Carn; bis 2 m lang; Schädel in der Aufsicht dreieckig; die breite Konstruktion schuf Platz für kräftige Kiefermuskulatur. Breite Zahnplatten im Gaumenbereich der Maxillaria; der Unterkiefer fügte sich präzise in eine Vertiefung der Maxillaria ein und wirkte wie die Klinge eines Taschenmessers beim Zurückklappen in den Griff:

so entstand ein präziser Schneideapparat ohne Vor- und Zurückgleiten des Unterkiefers, also scherenartig (BENTON). Starke Grabklauen an den Füßen zum Ausgraben von Knollen und Wurzeln.

Fam. Rhynchosauridae (Skyth bis Carn, kosmopol.): *Rhynchosaurus*, *Stenaulorhynchus*, *Cephalonia*

Prolacertiformes = Protorosauria + Prolacertia. Auftreten im M-Perm mit *Protorosaurus*, Radiation in der Trias; die meisten Taxa sahen wie große Eidechsen aus, aber mit langem Hals. Nach modernen kladistischen Untersuchungen sind die Prolacertiformes paraphyletisch in Bezug auf die Archosauria; Prolacertia (*Prolacerta*) stehen den Archosauria nahe, die übrigen Prolacertiformes stehen dagegen in der Nähe der Basis der Archosauromorpha. Gemeinsame Merkmale der Prolacertiformes und Archosauria: lange Schnauze, schmaler Schädel, lange Nasalia, nach hinten gebogene Zähne, lange und dünne Halsrippen (BENTON).
Longisquama gilt neuerdings als Prolacertiformer.

UO **Protorosauria** (M-/O-Perm bis O-Trias, basalste Archosauromorpha) erlischt mit den langhalsigen Tanystropheidae (bis sehr knapp vor der TJG) (Beschreibung der Tanystropheidae s. M-Trias; Anis bis Nor, Europa und Nordamerika).

UO **Prolacertilia** (U- bis O-Trias): landlebende kleine Räuber bis ca. 80 cm, z.B. *Macrocnemus* (M/O-Trias). Schwestergruppe der Archosauriformes. Fam. Prolacertidae von Skyth bis Carn, kosmopolitisch.

Sharovipteryx (O-Trias Asiens, genaues Alter unklar) mit Flughaut an den Hinterbeinen; flog aber nicht aktiv, sondern segelte in der Luft, wobei es unklar ist, ob er aufgrund seiner schwachen Vorderbeine überhaupt Baumstämme hochklettern konnte; evtl. führte er Sprünge aus, die er mit Hilfe der Flügel dann verlängern konnte. Zwei Flughäute: eine große zwischen den langen Hinterbeinen und dem Schwanz; eine kleine Membran zwischen den kurzen Armen und der Brust. Gesamtlänge nur ca. 25 cm. Neuerdings wird die Gattung aus dem Ladin-Carn Kirgistans zu den Prolacertiformes innerhalb der Archosauromorpha gestellt (2000).

? O **Choristodera**: ? oberste Trias; M-Jura bis U-Miozän (inc. sed.); nach Natwiss. 96, 233: Dogger bis Miozän (die Stellung von *Pachystropheus* zu den Choristodera ist sehr unsicher!). Neuere Arbeiten geben Choristodera erst ab M-Jura an mit dem eidechsenähnlichen *Cteniogenys* als ältesten Vertreter.

Pachystropheus, Rhät (monotyp. Familie Pachystropheidae).

In den Formenkreis gehört auch *Cteniogenys* (Bathon bis Kimmeridge) und die Familie Champsosauridae (Valangin bis U-Miozän) sowie Simoedosauridae (Alb bis U-Eozän; Europa, Nordamerika), allesamt Süßwasserbewohner.

Kladistische Position nicht ganz klar, wohl basale Diapsida, allenfalls basale Archosauromorpha. Details und Kladogramm s. Unterkreide

Weitere Familien aus dem Formenkreis der **Archosauromorpha**:

Claraziidae: Anis bis Ladin von Europa; marin

Drepanosauridae: Carn bis Rhät; mit *Megalancosaurus*: ob. Nor (s.u.),

Avicranium (ob. Nor – Rhät)

(basale Archosauromorpha oder den Prolacertiformes nahestehend)

Ab jetzt. SIMIOSAURIA

--- *Vallesaurus* (Nor)

--- *Hypuronector* (Carn oder Nor, Flughaut?)

Ab jetzt: DREPANOSAURIDAE

--- *Drepanosaurus* (O-Trias, u.a. Chinle-Formation, bis 50 cm)

--- *Dolabrosaurus* + *Megalancosaurus* (25 cm, Gleitflieger ?)

Radiation kleiner baumbewohnender Archosauromorpha (z.B. *Longisquama*: die gekielten Schuppen stellen nach Vergleichen mit den befiederten Theropoden der Kreide aber wohl eine von den Vogelfedern völlig unabhängige Entwicklung dar). In der Trias – jedenfalls im Keuper - erfolgte eine Radiation kleiner, baumbewohnender, vogelähnlicher Taxa aus dem Umfeld der Archosauromorpha mit typischen Merkmalen späterer Vögel.

Zusammenstellung aus verschiedenen (!) Vertretern dieser Radiation: federartige Schuppen, Furcula, vogelähnliche Scapula, schlanke Beine mit hakenförmigen Klauen, kleine isodonte Zähne in Alveolen, relativ großer Gehirnschädel mit großer Orbita, vogelähnliches Foramen magnum, vogelähnlicher Schnabel, z.B.:

--- *Longisquama* (Nor): mausgroß, mit 6 bis 8 paarigen, bis 12 cm langen federähnlichen Anhängen auf dem Rücken. Gesamtlänge 15 cm.

Im Jahr 2009 wurde auf der Basis bereits publizierten sowie neuen Materials eine detaillierte Analyse der Integumentstrukturen von *Longisquama* vorgestellt (Natwiss. 96, 81). Die Strukturen bestehen aus einem einfach verzweigten internen Gerüst, umgeben von einer geschlossenen äußeren Membran. Sie können daher weder als Schuppen noch als Federn bezeichnet werden, wurden aber in einem zweistufigen Prozess gebildet, der der Bildung der Feder ähnelt. Wie bei einer Feder dürfte eine zylinderförmige epidermale Einstülpung (Follikel) die Struktur gebildet haben. Die Struktur selbst kann zwar nicht als homolog zur Feder bezeichnet werden, geht aber offenbar auf einen ähnlichen Entstehungsprozess zurück. Die Form der Anhänge ist hockeyschlägerartig; sie sind umhüllt von einer durchgehenden äußeren Membran. Komplexe interne Organisation mit voluminösen Kammern. Proximaler Anteil röhrenförmig. Eine Flugtauglichkeit kann ausgeschlossen werden; *Longisquama* war sicher kein Gleitflieger; die Anhänge hätten - teilweise überlappend aufeinanderliegend - lediglich im hinteren Körperabschnitt eine Tragfläche gebildet; viel zu weit hinter dem Schwerpunkt des Körpers. Ein Gleitflug war damit unmöglich. Wahrscheinlich konnte das Tier die Anhänge fächerförmig ausbreiten, evtl. zur Balz oder zum Erschrecken von Feinden; ansonsten dürften sie sich überlappend in einer horizontalen Position befunden haben.

--- *Megalancosaurus* (ob. Nor): ein vogelähnliches präjurasisches Reptil; vogelartig expandierter Schädel; große, sehr vogelähnliche Orbita; schnabelartige Schnauze mit großem präorbitalem Fenster (die schnabelähnlichste Struktur aller nonavianen Archosauria); starke Reduktion der Dentition der Prämaxilla; alle übrigen Zähne sind auf die Maxilla beschränkt (der Verlust der Zähne bei den späteren Vögeln resultiert aus dem Verlust der Maxilla; bei den kretazischen Zahnvögeln war die Maxilla noch vorhanden und die Zähne auf die Maxilla beschränkt). Das Foramen magnum entspricht den Flugsauriern, *Archaeopteryx* und Vögeln und unterscheidet sich von dem aller anderen basalen Archosauria. Hochgradig beweglicher vogelartiger Hals aufgrund von 6 - 7 verlängerten Halswirbeln. Vorderextremität ähnlich Vögeln und *Archaeopteryx*, abweichend von Theropoden. Vorderfinger opponierbar infolge arborealer Lebensweise. Gesamtanatomie der Hand ähnelt stärker Vögeln als Pterosauriern; die Vorderextremität (ohne Hand) ist geringfügig länger als die Hinterextremität (ohne Fuß), was bei Theropoden niemals der Fall ist. Vogelähnliche Scapula wie bei *Archaeopteryx*; kommt in dieser Form bei keinem Theropoden vor. Eine gurtartige Scapula parallel zu den Wirbeln ist eine Grundvoraussetzung für Flugfähigkeit. Neuerdings wird aber eine arboreale, chamaeleonartige Lebensweise für *Megalancosaurus* angenommen; die Fähigkeit zum Gleitfliegen wird zwar nicht völlig ausgeschlossen, gilt aber als wenig wahrscheinlich.

Familie Drepanosauridae.

- *Hypuronector* (Carn oder Nor von New Jersey, nur 12 cm lang), verwandt mit dem arborealen *Megalancosaurus*. Lebensweise strittig, wohl ebenfalls arboreal, eventuell chamaeleonartig wie *Megalancosaurus*; andererseits wurde der paddelartige Schwanz auch als Indiz für aquatische Lebensweise angesehen. Familie Drepanosauridae
- *Avicranium* (O-Nor bis Rhät, Chinle-Formation). Sehr gutes Sehvermögen (binokular), vergleichsweise großes Gehirn; spricht für arboreale Lebensweise, die gute dreidimensionale Navigation erfordert, konvergent zu Flugsauriern und Vögeln. Eine arboreale Lebensweise wurde auch für andere Drepanosauridae schon angenommen.

Die taxonomische Position dieser Taxa ist nicht gesichert. *Longisquama* gilt als Prolacertiformer (Prolacertiformes = Schwestergruppe der Archosauriformes, d.h. Prolacertiformes sind fortgeschrittene Archosauromorpha), *Megalancosaurus* gilt (mit den nahe verwandten *Drepanosaurus* und *Dolabrosaurus*, allesamt Fam. Drepanosauridae) ebenfalls als Archosauromorpha, entweder als basaler Archosauromorpha oder aus der Nähe der Prolacertiformes. Beide Taxa weisen keine thecodonte Bezahnung auf, sind also nicht zu den „Thecodontia“ (= Archosauriformes ex Krokodile, Pterosauria, Dinosauria) zu stellen.

Kladistisch höher stehen *Scleromochlus* (Schwestergruppe der Ornithodira nach Trennung von den Crurotarsi) und *Protoavis texensis****, bei dem es sich möglicherweise sogar um einen Theropoden, vielleicht sogar den frühesten Coelurosaurier, handeln könnte. Kleine baumbewohnende bzw. vogelähnliche „Archosaurier“ (i.w.S.) entstanden also zu dieser Zeit in verschiedenen Linien, wobei eine Linie – evtl. über *Scleromochlus* - dann zu den Flugsauriern (s.u.) führte.

*** *Protoavis texensis* (O-Trias von Texas, 225 MA): Vogelnatur völlig unrealistisch, keinerlei Anzeichen einer Befiederung, nur Bonebed-Fund (zusammengeschwemmte Knochenstücke), die als Gabel- und Brustbeinfragmente beschriebenen Knochenstücke können daher auch anders interpretiert werden; Arme sehr primitiv, keinerlei Anzeichen für ein Flügelskelett. Andere, durchaus vogeltypische Merkmale werden auch bei Theropoden, Thecodontiern und Flugsauriern gefunden. Im Keuper befanden sich Archosauria im Stadium einer adaptiven Radiation, daher sind viele neue Formen zu erwarten. *Protoavis* ist vielleicht ein konvergent-vogelähnlicher Theropode oder steht vielleicht sogar der Gruppe vogelähnlicher Theropoden nah, aus denen dann später tatsächlich die Vögel hervorgingen. Möglicherweise ist er der erste Vertreter der Coelurosauria (ansonsten: Sinemur bis KTG), aus denen die Vögel hervorgingen, wahrscheinlich aber nur eine Zusammenschwemmung aus Knochen mehrerer verschiedener nonavialear Arten und insofern kein selbstständiges Taxon. Die neuesten Funde vogelähnlicher Dinosaurier aus der Unterkreide Chinas haben jedenfalls die Auffassung der Abstammung der Vögel von basalen Archosauriern ad absurdum geführt, lässt sich doch inzwischen eine nahezu lückenlose Entwicklungsreihe von maniraptoren Theropoden zu den Vögeln aufstellen. Allerdings könnte *Protoavis* einen frühen Coelurosauria repräsentieren und damit die zeitliche Verbreitung dieser Gruppe nach vorn verlegen (Natw. 91, 460). Auch im Jahr 2018 galt das Taxon noch als rätselhaft (Acta Pal. Pol. 63: 129).

6. Diapsida ieS: Archosauria/Archosauriformes:

6a) „Thecodontia“ (ad Archosauriformes):

Thecodontia erreichen im Keuper ihr absolutes Diversitätsmaximum, sterben aber noch im Keuper aus, wobei alle Untergruppen **Proterosuchia** (ab Tatarian), **Rauisuchia** (ab M-Trias) und **Ornithosuchia** (nur O-Trias)

sowie **Phyto-** und **Aetosauria** (nur O-Trias) noch im Keuper vertreten sind.

Nach moderner Auffassung gliedert man die Archosauria in zwei Großgruppen,
a) die Pseudosuchia = Aetosauria, Phytosauria, „Rauisuchia“,

Crocodylomorpha (Crurotarsi)

b) die Ornithodira = Flugsaurier, basale Dinosauromorpha (*Lagerpeton*,
Marasuchus), Dinosauria.

Zu Beginn des Jura lebten nur noch drei Archosauria-Gruppen: Crocodylo-
morpha, Dinosauria, Pterosauria.

Das „Thecodontia“-Konzept wurde aufgegeben. (s. Sci. 317, 358).

Pseudosuchia (Crurotarsi):

UO **Phytosauria** (nur O-Trias: unteres Carn bis TJG) als

Parallelentwicklung zu den Krokodilen (bis 5 m lang), Flußbewohner der
Nordhalbkugel, stark gepanzert. Letzter Nachweis

800.000 J vor der TJG. „Krokodilsaurier“, lebten in Flüssen und Seen mit einer
modernen Krokodilen ähnlichen Lebensweise. Kladistisch: basale Linie der
Crurotarsi.

Fam. Phytosauridae: Carn bis Rhät; kosmopol.; Süßwasser, terrestrisch.

Rutiodon: 3 m, gavialartige Schnauze und Kiefer (Fischfresser), Nasenlöcher auf einem
knöchernen Höcker an der Basis der Schnauze nahe den Augen, bei Krokodilen dage-
gen an der Schnauzenspitze.

Palaeorhinus, *Francosuchus*, *Angistorhinopsis*, *Brachysuchus*, *Machaeroprotopus*,
Phytosaurus, *Belodon*.

Nicrosaurus: Ähnlichkeit mit Krokodilen, Fleischfresser, krokodilartige Schnauze,
Nordamerika, Europa; 5 m lang, Schädel 80 cm lang

Mystriosuchus: Nor Deutschlands; gavialähnlicher Fischjäger

Parasuchus: 2,5 m lang, Indien, krokodilartige Anpassungen als Fischfresser; schmaler
Kiefer mit langen scharfen Zähnen; Nasenlöcher oben auf einem Knochenkamm vor den
Augen; wie Krokodile jagte er am Ufer kleine Tetrapoden.

UO **Rauisuchia**: M-Trias bis Rhät, krokodilähnlich (bis 6 m), große räuberische
Landbewohner mit weiter entwickelten Fußgelenken. Letzter Nachweis sind
Spurenfossilien 20.000 J vor der TJG, nachdem derartige Spuren
in Nordamerika 20 MA lang sehr häufig waren. Einige Taxa vierbeinig, andere
möglicherweise zweibeinig laufend. Evtl. paraphyletisch. 4 Familien:

Rauisuchidae: Anis bis Rhät, kosmopol., terrestrisch (z.B. *Saurosuchus*,
6 – 7 m lang; Hinterbeine stark an aufrechte Beinhaltung angepasst;
höheres Carn; Ischigualasto-Formation, Argentinien). Lt. Sci 312:
1486 oberstes Ladin bis TJG.

Prestosuchidae (Anis bis O-Carn; bis 7 m lang)

Poposauridae (z.B. *Postosuchus*, bis 5 m lang; Topräuber mit hohem Schädel,
starken Kiefern; lange, nach hinten gebogene Zähne; Schädel erinnert an
karnivore Theropoden); oberstes Olenekian bis TJG (für Poposauroida).

Chatterjeeidae (O-Trias)

UO **Aetosauria**: O-Trias; Pflanzenfresser, sehr stark gepanzert, kleine, blattförmige

Zähne, massiger Körper (langer Darm!), äußerlich wie kurzschnäuzige Krokodile. Erste herbivore Archosauria, in der O-Trias weltweit vertreten. Unteres Carn bis TJG.

Fam. Stagonolepididae: Carn bis Rhät, kosmopol., terrestrisch

Stagonolepis: 3 m, kleiner Kopf (25 cm), verkürzte Kiefer vorn zahnlos, hinten Pflanzenfresserzähne, flache, schweinerüsselähnliche Schnauze (Suche nach Wurzeln). Kräftiger gepanzerter Schwanz; kurze, stämmige Beine. Ausgedehnter Panzer aus schweren, in der Haut verankerten Knochenplatten (oberes Carn)

Desmotosuchus: 5 m, extrem gepanzt, große viereckige Platten auf Rücken, Schwanz und Bauch. 45 cm lange Dorne entspringen den Schultern. Kleiner Kopf, schweinerüsselartige Schnauze mit stumpfen Zähnen.

Aetosaurus, *Neoaetosauroides*, *Tyothorax*

UO Ornithosuchia: die UO wird neuerdings gelegentlich auf eine einzige Familie (Ornithosuchidae) reduziert und ist damit auf die O-Trias beschränkt.

Fam. Ornithosuchidae: Ladin-Carn-Grenze bis TJG; Europa, Südamerika; terrestrisch.

Ornithosuchus: 4 m (naA – 3 m), früher als primitiver Dinosaurier aufgefaßt; senkrecht unter dem Körper stehende Hinterbeine für theropodenartigen aufrechten Gang. Doppelte Reihe von Knochenplatten auf dem Rücken, kurzes, breites Becken mit nur 3 Wirbeln an der Wirbelsäule befestigt, 5 Zehen an den Hinterbeinen gelten als primitive Merkmale, Schädel schon fortschrittlich theropodenähnlich. Wahrscheinlich fakultativ biped. Crurotarsale Fußgelenkwurzel!

Erpetosuchus (Carn – Nor)

Möglicherweise zu den carnivoren Archosauriern (Stellung unsicher!) gehört das nur durch Zähne bekannte *Uatchitodon* (Carn bis unt. Nor Virginias) mit eindeutigen Hinweisen auf Giftzähne; man vermutet, daß Gift zunächst zum Zwecke der Ernährung (Immobilisation, Vorverdauung) entwickelt wurde und erst sekundär zur Verteidigung genutzt wurde. Anzeichen für Giftdrüsen im Oberkiefer aber bereits bei einem Therapsiden des O-Perm (s. dort). *Uatchitodon*, neuerdings als Archosauriformes inc. sed. klassifiziert, verfügte über zwei Giftkanäle an jedem seiner Zähne. Es sind zwei Arten bekannt; bei *U. kroehleri* handelte es sich um offene Kanäle (Rinnen) entlang der Zähne, bei *U. schneideri* waren die beiden Giftkanäle voll in die Zähne integriert – vergleichbar den Giftzähnen der Schlangen, aber eben mit zwei Kanälen. Es lässt sich eine kontinuierliche Entwicklungsreihe von zwei gegenüberliegenden flachen Rinnen (zunächst nur an der Basis des Zahnes, dann immer mehr zur Spitze sich verlängernd) über tiefe, aber nach außen noch offene Rinnen bis zu den beiden in den Zahn voll eingeschlossenen Kanälen erkennen. Ältester Nachweis eines Giftapparates bei Archosauriformes (Natwiss. 97, 1117).

Archosauria i.e.S.:

6b) Crocodylomorpha und Krokodile (im modernen Sinne zu Pseudosuchia zu stellen):

jetzt auch in Europa; sie gehören zur UO Protosuchia (ob. Keuper bis Lias) als Übergangsformen zwischen Sphenosuchiern und Mesosuchiern (Lias bis Eozän). Details s. M-Trias. Die TJG überleben die Sphenosuchidae und Protosuchidae. Sphenosuchia erschienen mit *Hesperosuchus* im frühen Nor.

Gliederung der Krokodile nach STEEL:

- [1. UO **Archaeosuchia** (M- bis O-Trias); in neuerer Literatur nicht mehr erwähnt.]
2. UO **Protosuchia**: O-Trias bis Lias (*Erythrochampsia*, *Protosuchus*). Nach modernsten

- Datierungen treten die Protosuchia ca. 800.000 J vor der TJG auf (Sci. 296, 1306).
3. UO Mesosuchia: Lias bis M-Eozän, incl. Sebecosuchia bis O-Miozän
 4. UO Eusuchia: Malm(?) bis rez., ganz sicher ab Wealden nachgewiesen
(lt. BENTON 2007 erst ab Oberkreide!)
 5. UO Thalattosuchia: Malm bis U-Kreide
 6. UO Sebecosuchia: O-Kreide bis O-Miozän (BRI: Sebecidae vom Thanet bis Pliozän!)
zusätzlich bei COX:
 7. UO **Sphenosuchia** (Nor bis O-Dogger); Landbewohner.
[*Gracilisuchus* (M-Trias), 30 cm, Südamerika; Stellung unklar]
Terrestrisuchus (Keuper): 50 cm, schlanke Beine, langer Schwanz, graziler Bau;
flink, insekten- und echsenjagender Landbewohner, fakultativ zweibeinig
laufend.
Terrestrisuchus wurde inzwischen in eine eigene, neue Familie (Saltoposuchidae)
gestellt, die mit den Sphenosuchidae zusammen in die ÜO Crocodylomorpha
gezogen wurden. Saltoposuchidae: Nor bis Rhät von Europa
Saltoposuchus (M-Keuper): ca. 1 m lang, schwache Panzerung in Form zweier
Reihen abgerundeter Knochenplatten auf dem Rücken. Ältester Nachweis von
Crocodylomorpha in Deutschland (Stubensandstein).

Gliederung der Krokodile nach PALMER (1999):

ÜO Crocodylomorpha (ab M-Trias)

Fam Sphenosuchidae (M-/naA O-Trias bis ob. Dogger, ?Malm) (*Gracilisuchus?*)
(BRI: Carn bis Pliensbach)

Fam Saltoposuchidae (Nor bis Rhät) (*Saltoposuchus, Terrestrisuchus*)

O Crocodylia (ab Lias):

Fam Protosuchidae (Rhät bis Toarc)

Abt. Mesoeucrocodylia (Lias bis Miozän; 70 Gattungen aus 16 Familien);

darunter 2 vollmarine Familien: Teleosauridae, Metriorhynchidae (zusammen:
Toarc bis Hauterive)

UO Eusuchia (ab Malm/unterste Kreide, rez. 21 Arten) (BENTON: ab O-Kreide)

CROCODYLMORPHA

--- *Terrestrisuchus* (OTri, 50 cm) + *Dibotrosuchus* (UJ) SPHENOSUCHIA

Ab jetzt: CROCODYLIFORMES

--- **Mesoeucrocodylia** (Sinemur bis rezent)

--- Gobiosuchidae (*Gobiosuchus, Zaraasuchus*) (U- bis O-Kreide)

--- *Orthosuchus* (Sinemur)

--- *Edentosuchus* (U-Kreide)

Ab jetzt: PROTOSUCHIDAE (O-Trias bis Kreide)

--- *Protosuchus* (UJ) + *Hemiprotosuchus* (Nor)

Avemetatarsalia:

Ornithodira:

6c) Pterosauria (Flugsaurier):

Erstaufreten im Keuper (unt. Nor). Im gesamten Mesozoikum nur 133 Arten (Stand 2010) aus > 50 Gatt. bekannt; da die Fossilien aber nur aus küstennahen Meeresablagerungen und Binnenseen stammen, kennt man nur ein minimales Spektrum der Gesamtfaina. Inzwischen kennt man > 150 Arten.

Erstmals aktiver Schlagflug bei Wirbeltieren (alle früheren fliegenden

Wirbeltiere waren nur Gleitflieger).

Entgegen früherer Annahmen leiten sich die Flugsaurier nicht von den Ornithosuchidae ab (die zu den Crurotarsi gehören), sondern stehen innerhalb der Ornithodira:

--- Außengruppe: Lepidosauromorpha

ab jetzt: ARCHOSAURIA

--- **Pseudosuchia: Linie zu den Krokodilen:**

--- *Rutiodon* (Keuper; ad Phytosauria)

--- (*Stagonolepis* + *Typothorax* + *Desmotosuchus*) (Keuper, ad Aetosaur.)

--- *Postosuchus* (ad Raurisuchia)

--- *Terrestriusuchus* (Keuper) (ad „Sphenosuchia“), F Saltoposuchidae

--- rez. Krokodile

ab jetzt: ORNITHODIRA

--- **Pterosauria:**

--- *Dimorphodon*

--- *Dorygnathus*

--- *Rhamphorhynchus*

--- *Pterodactylus*

--- *Pteranodon*

--- *Montanazhdarcho*

--- *Quetzalcoatlus*

ab jetzt: DINOSAURIA

(nach Nat. 412, 406, stark vereinfacht)

Kladogramm anach Sci. 331, 321:

--- *Preondactylus*

--- Dimorphodontidae

--- Anurognathidae

--- Campylognathoididae

--- Scaphognathinae + Rhamphorhynchinae

--- *Darwinopterus* (weibliches Tier mit Ei gefunden!) (ob. Dogger/unt. Malm)

--- Istiodactylidae + [Ornithocheiridae + (Nyctosauridae + Pteranodontidae)]

--- *Cycnorhamphus* + [*Pterodactylus* + (Gnathosaurinae + Ctenochasmatinae)]

--- *Germanodactylus* + Dsungaripteridae

--- Lonchodectidae

--- Tapejaridae

--- Chaoyangopteridae + Thalassodromidae + Azhdarchidae (nicht aufgelöst)

Fragliche Vorläufer der Flugsaurier:

Scleromochlus (hypothet. Stammform, 20 cm; Carn/Nor) war noch kein Flugsaurier, wies aber extremen Leichtbau auf und war wahrsch. Baumbewohner; verlängerte Arme und flügelartige Merkmale fehlten noch. *Sharovipteryx* aus der O-Trias Kirgisiens zeigt bei gleichen Proportionen wie *Scleromochlus* bereits eine Flughaut zwischen Hinterbeinen und Schwanz; er steht aber wohl viel basaler (Archosauromorpher, wohl Prolacertiformer). *Scleromochlus* gilt als basaler Ornithodire (s. Kladogramm in der U-Trias) bzw. unmittelbare Außengruppe der Ornithodira, aber bereits nach Abzweigung der Crurotarsi (eigene monotypische Familie Scleromochlidae)

Flugsaurier des Keuper:

Ältester: *Preondactylus*, unt. bis ob. Nor, Italien, ca. 215 MA; Gebiß

ähnlich *Dorygnathus* aus dem Lias (einspitzige Zähne), Knochen z.T. in Raubfischspeiballen (z.B. von *Saurichthys*) überliefert. Spannweite 45 cm. Kurze Flughäute, lange

Beine, langer Paddelschwanz. Nur amselgroß, spitze Kiefer mit scharfen Zähnen, wohl

Fischfresser. Neuerdings aus der Fam. Rhamphorhynchidae ausgegliedert, inc. sed.
Zweitälteste Flugsaurier:
Eudimorphodon (Zorzinokalke des mittl. Keupers Norditaliens, mittl. bis ob. Nor, ca. 210-215 MA.

70 cm lang, 1 m Spannweite, insgesamt 114 Zähne auf 6 cm Kieferlänge; differenziertes Gebiß mit vorderen Fangzähnen und hinteren 3 - 5spitzigen Zähnchen (Fischfressergebiß). Sehr spezialisiertes Gebiß, das bei keinem späteren Flugsaurier vorkam; *Eudimorphodon* steht somit bereits auf einem spezialisierten, in der Trias wieder erloschenen Seitenzweig der Flugsaurierentwicklung. Flug wahrsch. als Fischfresser in niedriger Höhe über dem Meer. Eigene Fam. Eudimorphodontidae, neuerdings aber mit *Campylognathoides* aus dem Lias in die Familie Campylognathoididae gestellt.

Peteinosaurus (Fam. Dimorphodontidae, zeitgleich mit *Eudimorphodon*): Nor; kleiner und ursprünglicher als *Eudimorphodon*; nur einspitzige Zähne, im Unterkiefer vorn zwei spitze Fangzähne, evtl. Insektenfresser. Relativ kurze Flügel (Spannweite 0,6 m), primitivster bekannter Flugsaurier. Evtl. direkter Vorfahr von *Dimorphodon* aus dem Lias.
Taubengroß; der daumenlange Schädel bestand fast ganz aus den beiden Kiefern.
Flughäute noch recht kurz. Im Vergleich zu allen anderen Flugsauriern besaß er die relativ kürzesten Flügel und die relativ längsten Beine.

Die Keuper-Pterosauria sind bereits voll entwickelt (nur 5 Gatt. aus 3 Fam. sind bekannt) und keine Bindeglieder mehr, weisen also bereits eine längere Stammesgeschichte auf. *Preondactylus* wird neuerdings in eine eigene monotypische Familie gestellt; *Eudimorphodon* vertritt ebenfalls eine eigene Familie Eudimorphodontidae. *Caviramus* aus der Kössen-Formation (Nor/Rhät) der nördlichen Kalkalpen der Schweiz zeigt gewisse Ähnlichkeiten mit *Eudimorphodon* (Palaeont. 49, 1081). Daneben noch *Austriadactylus* (1,2 m Spannweite) aus dem Nor Tirols.

Nur die dritte Familie, Dimorphodontidae (Nor bis Sinemur; Europa) überschreitet die TJG. Im Lias erscheinen dann die Rhamphorhynchidae (Toarc bis Tithon; Europa, Nordamerika, Asien), im Malm 9 weitere Familien. Die frühen Flugsaurier gehören zur:

UO Rhamphorhynchoidea: M-Keuper bis ob. Malm; neuerdings mit wenigen Taxa aber auch im Barreme der Yixian-Formation nachgewiesen; großer Kopf mit großen Schläfenöffnungen, daher leicht; langer Schwanz, kurzer Hals. Der stark verlängerte 4. Finger spannte die Flughaut auf, deren Hinterende am Oberschenkel festgewachsen war. Rautenförmiges Schwanzende als Ruder, aktiver Flügelschlag. Der Schwanz wirkte wie als knöcherner Stab und diente als Gegengewicht zum großen Kopf; er konnte auch während des Fluges nicht bewegt werden, da die Wirbel durch verknöcherte Sehnen zu einem starren Stab verbunden waren.

Nach neuen Untersuchungen gingen Flugsaurier (besonders die späteren pterodactylen Formen ohne langen stabilisierenden Ruderschwanz) gorillaartig auf allen vieren. Aus dem Verlauf der Bogengänge (der laterale verläuft immer waagrecht, parallel zum Untergrund!) im Gleichgewichtsorgan konnte aus CT-Untersuchungen geschlossen werden, dass basale Pterosaurier wie die Rhamphorhynchoidea flach gedrungen auf der Erde liefen und den Kopf waagrecht hielten (mit ihren relativ kurzen Oberarmen mussten sich die basalen Pterosaurier mit dem Körper und Kopf in einer nahezu horizontalen Position wie ihre Archosaurier-Vorfahren auf der Erde kriechend fortbewegen), während die späteren, abgeleiteten Formen (*Anhanguera*) den Kopf (mit Schnabel) in einem Winkel von etwa 30 Grad nach unten trugen, was ein indirektes Indiz für eine aufrechte Körperhaltung beim Sitzen oder Gehen ist, aufrecht auf dem vorderen Abschnitt der Vorderbeine (mit dem Ellenbogen abgestützt) und den Hinterbeinen stehend. Hierzu passen auch die langen Oberarme der späteren Formen (im Vergleich zu den kurzen Oberarmen der frühen, kriechenden Formen). Da aber auch die späteren Formen beim Gehen nach vorn schauen mussten, wurde der Kopf im Winkel von ca. 30 Grad nach unten gesenkt.

Die Gleichgewichtsorgane der Pterosaurier waren relativ sogar größer als bei Vögeln, ein Hinweis auf agilen Flug. Bei *Archaeopteryx* sind die Bogengänge dagegen wie bei den modernen Vögeln ausgebildet.

Während bisher nur bei einer Art aus der Kreide (*Sordes pilosus*) ein Haarkleid entdeckt wurde, das die meisten Körperzonen einschl. Schwanz und Flügel bedeckte, geht man davon aus, daß wahrsch. alle Flugsaurier in irgendeiner Weise behaart waren, da sie ansonsten über die Flügel rasch ausgekühlt wären; ihr für Reptilverhältnisse sehr großes Gehirn (Koordinationsvermögen beim Fliegen!) verlangte aber eine relativ konstante Körpertemperatur. Nach neuerer Kenntnis handelt es sich aber bei den meisten Haaren von *Sordes* wohl nur um Bruchstücke der Actinofibrillen (steife, parallele Fasern, die die Flügelmembran verstärkten); allerdings konnten tatsächlich Haare außerhalb der Flügelmembranen nachgewiesen werden (die Actinofibrillen spannten die Flugmembran auf und übertrugen Kräfte auf den 4. Finger) (BENTON).

Die CT-Untersuchungen ermöglichten auch nähere Aussagen zur Gehirnstruktur: Der Abschnitt des Gehirns, der für das Sehen vorgesehen ist, war ebenfalls viel größer als bei Vögeln, sie besaßen offenbar noch leistungsfähigere Augen als Adler (z.B. zum Beutefang, beim Fischen); wie bei Vögeln waren die für den Geruchssinn wichtigen Anteile des Gehirns dagegen reduziert. Der Flocculus, der Informationen aus den Gleichgewichtsorganen des Ohres empfängt, war ebenfalls größer als bei modernen Vögeln, was auf einen fein austarierten Gleichgewichtssinn deutet; der Flocculus könnte damit bei der Steuerung der Muskelfasern eine Rolle gespielt haben, die sich in den hautbedeckten Flügeln befanden, wodurch sie ihren Flug besser stabilisieren konnten. Neue Funde aus Deutschland und China belegen, dass die Flügelmembranen sehr komplex gebaut waren mit strukturgebenden Fasern, Blutgefäßen und einem feinen Netzwerk aus Muskeln; so konnten viele sensorische Informationen über die lokalen Bedingungen in der Membran gesammelt werden, die dann über den Flocculus verarbeitet wurden und schnelle Reaktionen der Muskelfasern in der Membran auf äußere Einflüsse ermöglichten. Der Flocculus verarbeitet neben Informationen aus dem Gleichgewichtsorgan des Kopfes auch sensorische Informationen von Haut und Muskeln und koordiniert die Informationen. Mit dieser Feinsteuerung der „smarten“ Flügel hatten die Pterosaurier eine exzellente Kontrolle über ihren Flug. Über die sensorischen Informationen und den Flocculus verfügten sie in jedem Moment über eine detaillierte Karte der Kräfte, die auf die Flügel einwirkten. Sie mögen eine bessere Kontrolle über ihren Flug gehabt haben als moderne Vögel und Fledermäuse.

Insgesamt gesehen waren die Gehirne der Flugsaurier aber kleiner als bei Vögeln (relativ zur Körpergröße), was damit zusammenhängen mag, dass die Vögel von relativ großhirnigen Theropoden abstammen, die Flugsaurier von relativ kleinhirnigen Archosauriern. (Sci. 302, 76; Nat. 425, 910).

Zusammenfassende Darstellung zu Flugsauriern, Stand 2004 (nach: Spektr. Wiss. 11/2004):

Inzwischen ca. 100 Arten bekannt, von Spatzengröße bis zu 12 m Spannweite (zweitgrößter: *Hatzegopteryx*, Schädelgröße über 2 m; oberste Kreide Rumäniens, noch etwas größer als *Quetzalcoatlus*; größter: „*Dracula*“, robuster gebaut, ca. 13 m Spannweite, evtl. sogar bis 20 m; alleroberste Kreide Rumäniens); sehr große Flugsaurier existierten schon ab der U-Kreide, o dass der Gigantismus nicht von vornherein in eine evolutionäre Sackgasse führte, sondern langfristig sehr erfolgreich war. Gegen Ende der Kreide lebten ausschließlich große Arten.

Flugsaurier waren die ersten und größten Wirbeltiere, die aus eigener Kraft fliegen konnten (nur Vögel und Fledermäuse haben das noch geschafft). Sie waren nicht nur Gleiter oder Segler, sondern zu aktivem Schlagflug fähig, wie die kräftige Flugmuskulatur beweist; aufgrund des dazu erforderlichen hohen Stoffwechsels mussten sie warmblütig gewesen sein. Schlüsselmerkmal ist ein stark vergrößerter vierter Handfinger, an dem sich eine Flughaut aufspannte.

Relativ zu ihrer Größe hatten auch die großen Flugsaurier ein geringes Gewicht; selbst die größten Arten wogen nur einige dutzend Kilogramm. Zur Gewichtsersparnis trugen leicht gebaute, hohle Knochen bei (Langknochen in Form langer Röhren mit noch dünneren Wänden als bei den Vögeln); die Stabilität wurde durch spezielle Verstrebungen in den Hohlknochen erzielt. Öffnungen in den Röhrenknochen deuten darauf, dass wie bei Vögeln ein Luftsacksystem (mit Verbindung zu den Lungen) bestand. Die größten Flugsaurier hatten außerdem besonders leicht konstruierte Schädel; so wirkt der Schädel von *Hatzegopteryx* äußerlich robust wie ein Dinosaurierschädel, die innere Struktur erinnert aber an Styropur (hohe Festigkeit bei extremer Leichtigkeit); die sehr dünnen äußeren Wände bestehen aus unzähligen papierdünnen Knochenlamellen.

Die Flughaut haftete bei manchen Arten nicht nur an der Oberextremität, sondern auch am Rumpf, teilweise sogar auch an den Hinterbeinen, bei den frühen langschwänzigen Arten erstreckte sich die Flughaut noch bis zu den Füßen, bei den moderneren Arten dann aber nur noch bis zu den Oberschenkeln; die frühen Formen setzten die Hinterbeine also noch nicht als Steuer ein (konnten daher vermutlich noch nicht wie die späteren Formen segeln). Die Flughaut selbst bestand aus mehreren Schichten, darunter eine Schicht mit einem dichten Netz aus Blutgefäßen, vermutlich um die beim Fliegen erzeugte Körperwärme abzuführen.

Viele Arten wiesen große und z.T. bizarre Kämmе auf dem Kopf auf, entweder aus Knochen oder aus Fasern (letztere sind fossil nicht direkt erhalten; viele Arten wurden daher fälschlich ohne einen solchen Kamm rekonstruiert). Der Aufsatz könnte geholfen haben, den großen Kopf mit den weit hervorragenden Kiefern auszubalancieren (Kiel für die Flugstabilität), erhöhte im Flug die seitliche Stabilität. Schmale „Helme“ traten schon in der Trias auf, im Jura nahm die Vielfalt der Kopfaufsätze zu, z.B. *Normannognathus* mit einem Kamm, der von der Seite gesehen lang und schmal über den Hals hinaus ragte. In der Kreide wurden zunehmend bizarre Formen ausgebildet, z.B. *Nyctosaurus* (Oberkreide), Knochenkamm höher als der Schädel, aus mehreren Ästen bestehend. Nicht alle Exemplare trugen aber ein solches „Geweih“; entweder wurde es erst später im Leben ausgebildet oder war den Männchen vorbehalten; vielleicht diente es auch der Arterkennung. Der Kiel dürfte außerdem das Fischen erleichtert haben, und das stark verzweigte Netz der Blutgefäße in den Kopfaufsätzen könnte der Abgabe überschüssiger Wärme, die beim Fliegen erzeugt wurde, gedient haben.

Die segelartige Membran auf dem Kopf von *Nyctosaurus* konnte so ausgerichtet werden, um Schub zu produzieren bzw. die Stärke des Schubs zu modifizieren; auch die Position des aerodynamischen Zentrums des Kopfsegels konnte relativ zum Schwerpunkt des Körpers verändert werden. Rekonstruktionen mit einer geweihartigen Struktur auf dem Kopf ohne Membran sind damit unzutreffend.

Für die Homiothermie der Flugsaurier sprechen neben grundsätzlichen energetischen Überlegungen (s.o.) u.a. das Haarkleid von *Sordes pilosus* (um bei kühlen Außentemperaturen Körperwärme zurückzuhalten) sowie Studien zum Knochenwachstum (junge Flugsaurier sind sehr schnell gewachsen, erreichten rasch ihre erwachsene Größe; ein so schnelles Wachstum ist nur bei Tieren mit hohem Stoffwechsel möglich).

Schädelausgüsse von Flugsauriern deuten auf eine Konvergenz mit den Vögeln auch bei der Gehirnentwicklung; Bereiche für das Sehvermögen und die Bewegungskoordination im Zusammenhang mit Seheindrücken sind besonders gut entwickelt; einige Gehirnstrukturen, die bei Vögeln mit dem Gleichgewichtssinn sowie der Koordination von visuellen Eindrücken und Bewegungen im schnellen Flug zusammenhängen, sind sogar noch ausgeprägter entwickelt als bei den Vögeln (u.a. Flocculus und Bogengänge im Innenohr).

Heutzutage geht man davon aus, dass die Flugsaurier ebenso gut wie Vögel den Schlagflug beherrschten (s. BENTON); Indizien sind pneumatisierte Knochen und stromlinienförmige Körper. Wahrscheinlich endotherm (Haarkleid). Die Flugmembran war entgegen früherer Annahmen nicht schlank, sondern breit; sie setzte an der Körperseite und entlang des Armes bis zum verlängerten 4. Finger an und reichte bis zum Femur. Biomechanik des Fliegens ähnlich Vögeln. Aufgrund der riesigen Flügel flogen die Flugsaurier recht langsam, waren aber sehr manövrierfähig, am ehesten vergleichbar modernen Meeresseglern wie Fregattvögeln, Albatrossen, aber auch Luftjägern wie Möwen und Falken. Der Start erfolgte wahrscheinlich von Bäumen, Klippen oder durch einen kurzen Spurt in die Luft. Die Startgeschwindigkeit war selbst bei großen Taxa niedrig (*Pteranodon*: 4 m/s). Die Landung großer Flugsaurier dürfte – ähnlich wie bei großen Vögeln – schwierig gewesen sein (BENTON).

Die Fortbewegung auf dem Boden erfolgte – wie man inzwischen aus jurassischen Fußspuren von Pterosauriern sicher weiß – tatsächlich vierfüßig. Jene Krallen am äußersten Flügelgelenk, die nicht die Flughaut spannten, wurden wohl zum Klettern benutzt. Beim Laufen auf dem Boden setzten sie den ganzen Hinterfuß auf; außerdem setzten sie die Hände mit auf, wobei sie den langen vierten Flugfinger nach hinten oben abknickten. Die Füße berührten den Boden weit auseinanderstehend, die Hände noch weiter außen seitlich vor dem Körper. Die Flügelspitzen ragten seitlich des Kopfes in die Höhe. Es resultierte ein ungelinker, schwankender Gang.

Ein Gehen allein auf den Hinterbeinen war ihnen nicht möglich; erstens hinderte sie dabei die an den Hinterbeinen angewachsene Flughaut, zweitens mochten sie aufgrund der Gelenkanatomie die Beine nicht so zu stellen, dass sie den Körper allein tragen konnten. In Frankreich fand man im Malm einen versteinerten Strand mit zahlreichen Flugsaurierfährten. Sie konnten im Vierfüßergang erstaunlich schnell laufen, evtl. sogar schnell genug, um abzuheben. Wie die Tiere losflogen, ist noch unbekannt. Aus den o.g. Spurenfossilien weiß man, dass die Flugsaurier Schwimmhäute an den Füßen trugen; aus den USA sind Spurenfossilien bekannt, denen zufolge die Flugsaurier im Flachwasser schwammen, entweder durch Ruderbewegungen oder durch passives Treiben; sie verhielten sich also im Wasser ähnlich Wasservögeln.

Die Eier der Flugsaurier waren teils von einer ledrig-weichen Schale bedeckt (bei einem 6,5 cm langen Ei aus der Yixian-Formation, Schale $\frac{1}{4}$ mm dick; 121 MA alt, wohl von *Haopterus*; ähnlich den Eiern von Sphenodontiden, Krokodilen, Schildkröten; s. Nat. 432, S. 572), teils hartschalig mit extrem dünner einschichtiger Kalzit-Schale von 30 Mikrometer Dicke und einer einzigen Kalzitlage ähnlich modernen Vögeln (*Pterodaustro*, Zentralargentinien, 100 MA, Nat. 432, S. 571). Studien an jungen *Pterodactylus kochi* ergaben, dass schon sehr junge Tiere mit 5 % der adulten Masse dieselben aerodynamischen Proportionen aufwiesen wie erwachsene Tiere; offenbar waren die Flugsaurier schon kurz nach dem Schlüpfen flugfähig – anders als Fledermäuse und Vögel, die erst fliegen können, wenn sie weitestgehend ausgewachsen sind. Hierzu passt auch, dass Flugsaurierembryonen schon im Ei über komplette Flugmembranen verfügen (Sci. 306, 1467). Damit bleibt offen, ob junge Flugsaurier elterlicher Fürsorge überhaupt bedurften.

Flugsaurier wuchsen – wie Krokodile – lebenslang.

Der Erfolg der Flugsaurier und die schließlich von ihnen erreichten extremen Größen hängen auch mit dem extremen Leichtbau zusammen. Anstelle der (schweren) Federn der Vögel hatten sie nur eine leichte Flugmembran. Die Knochen waren innen hohl; die eigentliche Knochenschicht war nur wenige Millimeter dick. Selbst die größten Flugsaurier blieben so leichter als ein Mensch.

Anatomie (nach BENTON):

- kurzer Körper
- zurückgebildete, verschmolzene Beckenknochen
- fünf lange Zehen (5. Zehe divergierend)
- großer Kopf, spitze Kiefer
- Hand mit drei kurzen Greiffingern mit starken Krallen sowie mit einem stark verlängerten 4. Finger, der die Flugmembran stützt
- Pteroid: kleiner spitzer Knochen vor dem Handgelenk, der eine kleine vordere Flugmembran stützt
- Becken stabil; kurze, stumpfe Pubes und Ischia; Präpubis als zusätzliches Element
- Schwanz durch verknöcherte Sehnen verstärkt (Steuer während des Fluges?)
- im Verlauf der Phylogenese innerhalb der Flugsaurier: Vorverlagerung des Kiefergelenks bis unter die Orbita; Verlängerung des Schädels; Verschmelzung der Nasenöffnungen mit den Anteorbitalfenstern; Reduktion der Nasalia
- leichter Kiel am Sternum als Ansatzstelle für die Flugmuskeln bei den Pterodactyloidea

Allerdings waren Brustkorb und Beckenregion der Flugsaurier viel weniger dehnbar als bei Vögeln. Daher atmeten sie wohl nicht wie Vögel, sondern eher wie Krokodile, bei denen Brust- und Bauchraum wegen der knöchernen Panzerung kaum dehnbar sind, weshalb die Lunge durch starke, am Becken ansetzende Muskeln nach hinten erweitert wurden. Ein Luftsacksystem im Brust- und Bauchraum war bei Flugsauriern wohl nicht vorhanden.

Untersuchungen im UV-Licht ließen Aussagen zum Bau der sechsschichtigen Flughaut zu (von oben nach unten):

- dünne Außenhaut
- lockeres Schaumgewebe unbekannter Funktion
- Faserschicht (Reißfestigkeit, Versteifung)
- Muskelschicht (Faltung, Verformung)
- Blutgefäßschicht
- dünne äußere Hautschicht

(d.h. völlig abweichender Bau im Vergleich zu Flügeln von Fledermäusen und Vögeln) (BdW 9/2011, 38).

Zu Federn bei Pterosauriern → Malm

Kenntnisstand zur Fortpflanzung und frühen Ontogenie von Flugsauriern anno 2011 (Sci. 331, 321):

Bisher sind 133 Arten von Flugsauriern beschrieben; von 3 Arten kennt man Eier und/oder Embryonen, von fünf Arten frisch geschlüpfte Jungtiere. Bis auf einen Fund aus der am weitesten abgeleiteten Familie Azhdarchidae stammen alle diese Funde aus den letzten Jahren. Dadurch haben sich die Vorstellungen zur Fortpflanzung/frühen Ontogenie wegweisend gewandelt, und anstelle von einem vogelähnlichen Verhalten geht man jetzt von einer Fortpflanzung wie bei Squamata aus: kleine Eier, keine Brutpflege, frisch geschlüpfte Tiere sind frühreif und sorgen von vornherein für sich selbst. Außerdem Geschlechtsdimorphismus.

Ein Fund eines *Darwinopterus* aus der Tiaojishan-Formation (ob. Dogger/unt. Malm) von Liaoning mit einem 2 cm großen reifen Ei (wahrscheinlich post mortem ausgetreten: akzidenteller Bruch des Vorderarms, Unfähigkeit zum Fliegen, Absturz ins Wasser, ertrunken; Ei wurde aus dem Körper gedrückt) ermöglicht eine Geschlechtszuordnung und belegt damit erstmals eindeutig,

dass der Kamm auf dem Kopf (wie er sich bei 40 % der 133 Flugsaurierarten findet) ein geschlechtsspezifisches Merkmal der Männchen ist. Außerdem ist das Becken der Weibchen relativ breiter (wie auch bei *Pteranodon* und Ornithocheiridae nachgewiesen).

Niedriges Verhältnis Eimasse / adulte Masse (wie auch bei den anderen Flugsauriern, von denen Eier bekannt sind); auf dem Niveau der Squamata, niedriger als bei Vögeln.

Die pergamentartige Eischale spricht für ein recht weiches Ei, das vergraben wurde und Wasser aus der Umgebung aufnehmen konnte (wie auch bei anderen Flugsauriern, soweit bekannt). Eimasse geschätzt 6,1 g (Masse des Weibchens: geschätzt 110 bis 220 g); moderne Vögel dieser Masse würden Eier mit einer Masse zwischen 10 und 18 g produzieren. Die Masserelation entspricht daher eher derjenigen der Squamata; auch für *Pterodaustro* wurde eine ähnliche Relation wie bei *Darwinopterus* kalkuliert; für weitere Flugsaurier liegen keine Daten vor. Hartschalige Eier sind schwerer, denn sie benötigen von vornherein alle Ressourcen, die für die Entwicklung des Embryos bis zum Schlüpfen erforderlich sind. Weiche Eier mit pergamentartiger Schale, die im Boden vergraben werden, können dagegen im Laufe der Zeit Wasser aufnehmen und ihre Masse vergrößern; sie können daher initial leichter sein. Flugsaurier vergruben demnach ihre Eier!

Kein Brüten (Brüten würde hartschalige Eier voraussetzen), kein komplexes Brutverhalten. Wie die Funde aus der Unterkreide Argentiniens und Chinas belegen, waren die frisch geschlüpften Tiere frühreif und bedurften keiner oder wenig elterlicher Fürsorge. Die postkraniale Morphologie der Schlüpflinge entsprach – bei wesentlich kleinerer Körpergröße – adulten Tieren; sie konnten sich gleich laufen und wohl auch schon sehr bald fliegen.

Die Befunde sprechen für nur geringe Investitionen der adulten Tiere in die Fortpflanzung. Einige Aspekte dieses Fortpflanzungsverhaltens (wie Vergraben der Eier; dadurch Entwicklung des Embryos bei Umgebungstemperaturen) **passen nicht zu Vorstellungen, dass Flugsaurier in einem vergleichbaren Umfang wie Vögel oder Fledermäuse homoiotherm-endotherm waren.** Der geringe Aufwand, den Flugsaurier mit der Fortpflanzung getrieben haben, muss nicht von Nachteil gewesen sein; er könnte große Vorteile in Hinblick auf ihre fliegende Lebensweise geboten haben und die Voraussetzung (oder das Ergebnis) einer starken Selektion hinsichtlich Reduktion der Körpermasse und Energieersparnis (Sci. 331, 321).

(Hinweis: eine eigene Abhandlung zur Evolution der Körpergröße von Flugsauriern findet sich als Anhang zur Obertrias, ansteuerbar über den Code: flug-...)

dino-dino otri

6d+e: Dinosauromorpha und Dinosauria (ad Ornithodira):

Dinosauromorpha:

In der Santa Maria Formation Brasiliens finden sich neben echten Dinosauriern (wie dem basalen Sauropodomorphen *Buriolestes*) auch noch basale Dinosauromorpha, die außerhalb der

Dinosaurier stehen, wie *Ixalerpeton* (Familie Lagerpetidae). Dieser sah äußerlich schon aus wie ein kleiner Theropode (mit Schwanz etwa 1 m lang) oder sein größerer Zeitgenosse *Buriolestes* unter den Dinosauriern, und war karnivor. Das Auftreten der Dinosaurier führte also nicht zum unmittelbaren Aussterben ihrer Vorfahren und nächsten Schwestergruppen.

Kladogramm:

ab jetzt: CROCOPODA

--- *Euparkeria* (Grenzbereich U-/M-Trias).

Ab jetzt: DINOSAUMORPHA

--- Lagerpetidae (= *Lagerpeton* + *Ixalerpeton* + *Dromomeron*) (O-Trias)

Ab jetzt: DINOSAURIFORMES

--- *Marasaurus*

--- I *Pseudolagosuchus* (Ladin)

I *Lewisuchus* (235 MA, Ladin)

I *Saltopus* (218 – 211 MA, Nor)

I **Dinosauria**

Dinosauria

Abgesehen von wahrscheinlich ins untere Carn datierenden (aber stratigraphisch nicht ganz sicheren) Prosauropodenresten aus Madagaskar (evtl. sogar oberes Ladin) stammen die ältesten Dinosaurierkörperfossilien aus der Ischigualasto-Formation Argentiniens (mittl./oberes Carn; Zeitspanne der dinosaurierhaltigen Fundschichten: 231,5 bis 229 M; die jüngeren Schichten der Ischigualasto-Formation enthalten dagegen keine Dinosaurierfossilien (Sci. 331, 206). Der untere Teil enthält *Pisanosaurus* als basalen Ornithischia, *Eoraptor* auf der Linie zu den Sauropodomorpha, *Eodromaeus* und *Herrerasaurus* als basale Theropoden. Manche Autoren betrachten die Herrerasauridae aus dem Carn Südamerikas allerdings als basale Saurischia oder gar basale Dinosaurier, also unterhalb der Theropoden. Als völlig unstrittige früheste Theropoden gelten dann die Coelophysoidea (5 – 6 Gatt., O-Trias bis Lias).

Etwas jünger ist der basale Theropode *Staurikosaurus* aus dem ob. Carn der Santa-Maria-Formation in Südbrasilien (ca. 225 MA) und der gleich alte und sehr ähnliche *Chindesaurus* aus der Chinle-Formation (Nor) in Arizona und Neumexiko (2,5 m lang, kleiner Fleischfresser mit langen Beinen; u.a. aus dem Petrified Forest Nationalpark).

Spurenfossilien von Theropoden sind allerdings älter: vermeintliche Spuren von Theropoden werden schon aus dem Anis bis Ladin berichtet. Der Nachweis von Spuren kann dem Nachweis von Körperfossilien vorausgehen, wie am Beispiel der Sauropoden gezeigt wurde (s.u.).

Alle vier o.g. Taxa sind klein und biped; *Pisanosaurus* gilt als herbivor, *Staurikosaurus* als karnivor, evtl. auch omnivor, *Eoraptor* wohl omnivor, *Eodromaeus*, *Herrerasaurus* als karnivor. Nach modernen Kladistiken steht *Staurikosaurus* schon oberhalb des Abzweigs der Prosauropoda/Sauropodomorpha und ist nicht mehr als früher Prosauropode anzusehen (Familie Staurikosauridae, Ordnung Herrerasauria).

Als unmittelbare Außengruppe der Dinosauria gelten die Lagosuchia *Lagerpeton* und *Marasuchus* aus dem Ladin Argentiniens (zu den Lagosuchia gehören auch *Lagosuchus*, *Pseudolagosuchus*, wobei aber *Lagosuchus* in *Marasuchus* umbenannt wurde, nachdem man

verstanden hatte, dass das ursprünglich beschriebene Exemplar aus Knochen unterschiedlicher Arten zusammengesetzt war). *Lagerpeton* 0,7 m lang, grazile Hinterbeine; *Marasuchus* bis 1,3 m. *Lagosuchia* finden sich in Südamerika; fragmentarische Reste deuten aber darauf, dass sie auch in Europa vorgekommen sein könnten.

Marasuchus steht als Dinosauriformer den Dinosauriern einen Schritt näher als der basale Dinosauriomorphen *Lagerpeton*. Dinosauriertypische Merkmale von *Marasuchus*: S-förmige Halswirbelsäule („Schwanenhals“), Vorderbeine nur halb so lang wie Hinterbeine; stark reduzierter Calcaneus, weitere Fußmerkmale. Leicht gebauter Fleischfresser, ca. 1,3 m lang. Verschiedene Merkmale an Becken und Gliedmaßenknochen sprechen für eine vollständig aufrechte Beinhaltung. Biped, langer Schwanz als Balanceorgan (BENTON).

Abstammung der Dinosaurier (2007; Sci. 317, 358; inkl. Zeitangaben):

--- *Euparkeria* (unt. Anis) (ad Archosauromorpha)

ab jetzt: **ARCHOSAURIA:**

--- **Pseudosuchia** (ab unt. Anis; umfassen: Aetosauria, Phytosauria, „Rauisuchia“, Crocodylomorpha) (CRUROTARSI)

--- *Scleromochlus* (O-Trias; ergänzt nach BENTON 2007)

ab jetzt: **ORNITHODIRA:**

--- Pterosauria (ab unt. Nor bis KTG)

ab jetzt: **DINOSAUROMORPHA**:**

--- *Lagerpeton* [Ladin, Südamerika] + *Dromomeron* [mittl. Nor, Neu Mexiko]

ab jetzt: **DINOSAURIFORMES:**

--- *Marasuchus* (Ladin, Südamerika)

--- *Silesaurus* [ob. Carn] + *Eucoelophysis* [mittl. Nor, Neu Mexiko]*
(Familie Silesauridae, ob. Anis bis mittl. Nor)

ab jetzt: **DINOSAURIA** (ab ob. Carn):

--- **Ornithischia** (ab ob. Carn bis KTG)

ab jetzt: **Saurischia**

--- *Herrerasaurus* [ob. Carn] + *Chindesaurus* [mittl. Nor, Neu Mexiko]

--- Sauropodomorpha [etwa Carn/Nor-Grenze bis KTG] +
Theropoda [ab etwa Carn/Nor-Grenze]

* *Eucoelophysis* steht im Gegensatz zu *Coelophysis* außerhalb der Dinosaurier; die *Coelophysoidea* sind „echte“ Theropoden.

** *Pseudolagosuchus* ist ein weiterer basaler Dinosauriomorpher aus dem Ladin Argentinien; Spuren von Dinosauriomorpha bereits im frühen Olenekian Polens

Kladogramm unter Berücksichtigung von *Eodromaeus* (Sci. 331, 206):

Ab jetzt: DINOSAUROMORPHA

--- Lagerpetidae

--- *Marasuchus*

--- Silesauridae

ab jetzt: DINOSAURIA

--- *Lesothosaurus* + (Heterodontosauridae + Genasauria) ORNITHISCHIA

ab jetzt: SAURISCHIA

--- (*Eoraptor*/*Panphagia*/*Saturnalia*; nicht aufgelöst) + Sauropodiformes

ab jetzt: THEROPODA

--- *Herrerasaurus* + *Staurikosaurus*

--- *Eodromaeus*

ab jetzt: NEOTHEROPODA

--- *Ceratosaurus*

ab jetzt: COELOPHYSOIDEA

--- *Tawa** + (*Dilophosaurus* + [*Syntarsus* + *Coelophysis*])

* Position nicht sehr robust; mit einem einzigen zusätzlichen Schritt würde er außerhalb der Coelophysoidea und Neotheropoda stehen

Die **unmittelbare Schwestergruppe der Dinosaurier** – noch näher als *Marasuchus* – stellen die **Silesauridae (ob. Anis bis mittl. Nor)**. Ältester Vertreter ist *Asilisaurus* (oberes Anis, Tansania, größte Individuen 2 – 3 m lang), gleichzeitig ältester Nachweis der Ornithodira überhaupt!), gefolgt von *Lewisuchus*/*Pseudolagosuchus* (Ladin), *Silesaurus* (ob. Carn/unt. Nor), *Sacisaurus* (ob. Carn/unt. Nor) und *Eocoelophysis* (mittl. Nor).

Silesauridae waren in der O-Trias weit verbreitet (in der M-Trias noch auf Gondwana beschränkt, in der O-Trias auch in Laurasia); neuer Bauplan innerhalb der Ornithodira mit blattförmigen Zähnen, schnabelartigem Unterkiefer, langen, grazilen Beinen, vierfüßiger Gang, langer Hals, lange Vorderbeine, robuster Fuß. Kieferform (mit schnabelförmiger Spitze) und Zähne sprechen für Omni- oder Herbivorie (außer bei *Lewisuchus*, *Panphagia*).

Bezahnung und Herbivorie entwickelten sich bei ihnen aber konvergent zu Ornithischia, Sauropodomorpha und einigen Coelurosauria, ausgehend von einer plesiomorphen karnivoren Form. Allerdings handelt es sich noch nicht um echte Dinosaurier, da den Silesauridae bestimmte osteologische Merkmale fehlten, z.B. am Acetabulum und Humerus. Basale Silesauridae wie *Asilisaurus*, *Lewisuchus*/*Pseudolagosuchus* verfügten auch noch nicht über die ornithischia-artige Bezahnung und theropodenartigen Knöchel, ein weiterer Beweis für die konvergente Entstehung dieser Merkmale.

Noch näher zu den Dinosauriern als die Silesauridae soll der nur sehr fragmentarisch bekannte *Nyasasaurus* aus dem oberen Anis von Tansania stehen (s. M-Trias). Nach neueren Auffassungen dürfte es sich sogar um einen echten Dinosaurier handeln, einen Prosauropoden bzw. recht weit fortgeschrittenen Sauropodomorpha (vgl. Natwiss. Ru. 5/2017: 247).

Kladogramm:

--- *Euparkeria* (Anis)

--- Pseudosuchia (ab unt. Anis)

ab jetzt: ORNITHODIRA

Trichotomie/nicht aufgelöst:

I--- Pterosauroomorpha (Nachweis ab unt. Nor)

- I--- Lagerpetidae (Ladin bis mittl. Nor)
- I--- Dinosauriformes* (ab ob. Anis) = Silesauridae + Dinosauria

Dinosauriformes:

- Dinosauria
 - ab jetzt: SILESAURIDAE
 - *Lewisuchus/Pseudolagosuchus* (Ladin)
 - ab jetzt: OMNI-/HERBIVORIE
 - *Asilisaurus* (ob. Anis)
 - *Eocoelophysis* (mittl. Nor)
 - *Silesaurus* + *Sacisaurus* (ob. Carn/unt. Nor)

(Nat. 464, 95).

Ging man früher davon aus, dass der Übergang von den Außengruppen der Dinosaurier zur Herrschaft der Dinosaurier sehr rasch erfolgte, sei es, dass die nahen Außengruppen aufgrund der Konkurrenz der Dinosaurier rasch zugrunde gingen, oder ein Aussterben der Außengruppen aus anderen Gründen den Dinosauriern die Übernahme ihrer Nischen und eine rasche Diversifizierung ermöglichte, so belegen neue Funde verschiedener Lokalitäten Neumexikos (Chinle Formation, Nor) sowie auch der etwas älteren Ischigualasto-Formation, dass eine längere Phase der Koexistenz zwischen Dinosauriern und ihren nahen Außengruppen (basalen Dinosauriormorpha wie *Dromomeron*, *Eucoelophysis*) bestand und es etwa 15 bis 20 MA dauerte, bis die Dinosaurier allein herrschten und die basalen Dinosauriormorpha als nahe Außengruppen erloschen waren (Sci. 317, 358). Der Übergang zur Herrschaft der Dinosaurier erfolgte also graduell; noch im mittleren Nor (Chinle-Formation) ließen sich basale Dinosauriormorpha nachweisen, die bisher nur aus der M-Trias und alleruntersten Carn bekannt waren, vor allem aus dem Ladin* der Chanares Formation Argentiniens, was zu der Vermutung Anlass gegeben hatte, dass die Dinosaurier sehr schnell die Vorherrschaft innerhalb der terrestrischen Archosauria (mit Ausnahme der Crocodylomorpha) erlangt hätten. Während einerseits basale Dinosauriormorpha bis ins Nor überlebten, zeichnet sich nun aber auch gleichzeitig ab, dass die Diversität der Dinosaurier in der Obertrias geringer war als angenommen (jedenfalls in Nordamerika), u.a. wegen Fehlinterpretation einiger vermeintlicher Ornithischia (Sci. 317, 358).

*Die Neudatierung der Chanares-Formation Argentiniens ergab jedoch frühes Carn. Damit ist diese dinosaurier-freie Fauna (nur frühe Dinosauriormorpha, aber noch keine Dinosaurier) 5 – 10 MA jünger als bisher angenommen und nur < 5 MA älter als die ersten dinosaurierhaltigen Faunen, was bedeutet, dass sich die Dinosaurier schneller entwickelten als bisher angenommen. Abgesehen von den wenigen neu erschienenen Dinosauriertaxa hat sich die Fauna vom frühen zum mittleren/späten Carn aber nicht wesentlich verändert, d.h. das Auftreten der Dinosaurier ging nicht mit massiven ökologischen Veränderungen einher. Auch wenn die Dinosaurier also schnell evolvierten und innerhalb eines Zeitintervalles von < 5 MA nach der Chanares-Formation auftraten, dauerte es noch lange, bis sie die terrestrischen Ökosysteme in höheren und mittleren Breiten dominierten (PNAS 113: 509).

In der die Ischigualasto-Formation NW-Argentiniens datiert der dinosaurierführende Abschnitt auf 231,5 – 229 MA, d.h. mittl. Carn/naA ob. Carn: *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Eodromaeus*. Die Dinosaurier erlangten ihre Vorherrschaft nicht durch Überlegenheit, indem sie ihre Konkurrenten zum Aussterben brachten, sondern ersetzten non-dinosauriforme Taxa graduell, nachdem ihre

Konkurrenten aus anderen Gründen ausgestorben waren; sie besetzten also frei gewordene Nischen. Schon vor 231 MA hatten die drei Hauptlinien der Dinosaurier (Ornithischia, Theropoda, Sauropodomorpha) ihre charakteristischen Ernährungsstrategien (Fleisch- bzw. Pflanzenfresser) und Fortbewegungsform (zwei- bzw. vierfüßig) entwickelt, auch wenn sie zu diesem Zeitpunkt nur 11 % aller Wirbeltier-Individuen in der Ischigualasto-Formation stellten. **Es dauerte dann noch 30 MA (!), bis sie die Faunen dominierten** – ein Indiz für das graduelle Auffüllen leer gewordener Nischen (**opportunistisches Replacement-Modell**) (Sci. 331, 206 + 134).

Ischigualasto-Formation:

Scaphonyx-Exaeretodon-Herrerasaurus-Biozone (231,5 – 229 MA, zur späten Hälfte des Carn gehörig); Dinosaurier stellen 11 % aller Vertebraten-Individuen; dominierend sind Herbivoren (Rhynchosaurier, traversodontide Cynodonten). Herrerasauridae und *Eodromaeus* stellen allerdings ca. 70 % aller nonaquatischen Karnivoren. Die Nische der kleinen (< 2 m und/oder < 15 kg) Herbivoren oder Omnivoren wird vollständig von Dinosauriern gefüllt (*Pisanosaurus*, *Eoraptor*, *Panphagia*, *Chromogisaurus*). Die Dinosaurier stellen 33 % aller Vertebratengattungen dieser Zone. Dies entspricht dem Anteil in der Los Colorados Formation (ob. Nor) derselben Region.

Vor ca. 229 MA, nahe der Carn-Nor-Grenze, nahm die Feuchtigkeit zu, die Fauna veränderte sich, der Rhynchosaurier *Scaphonyx*, die meisten Therapsiden und alle Dinosaurier verschwanden, in der verarmten Fauna dominierte jetzt der Traversodontide *Exaeretodon*. Das Extinktionsereignis dürfte das gesamte SW-Pangea betroffen haben. Im weiteren Verlauf verschwindet *Exaeretodon*; der Dicyodontia *Jachaleria* wird dominierend. Auch jetzt fehlen Dinosaurier.

Die hohe Diversität der Dinosaurier in der zweiten Hälfte des Carn spricht damit gegen frühere Theorien, dass erst ein Aussterbeereignis an der Carn-Nor-Grenze (Rhynchosaurier, Traversodontidae, Dicyodontia) und dann erneut an der Trias-Jura-Grenze (noncrocodyliforme Crurotarsia) die Nischen geschaffen hätten, die den Aufstieg der Dinosaurier ermöglichten. In Argentinien war die Diversität der Dinosaurier in der zweiten Hälfte des Carn schon ebenso groß wie im späten Nor. Das Aussterben der Rhynchosaurier und anderer großer Herbivoren erfolgte nicht synchron, sondern über einen Zeitraum von 4 – 5 MA verteilt, und es führte nicht zu einer Zunahme der Dinosaurier, sondern ging mit dem Verlust der Dinosaurier aus dieser Region einher. Als im späten Nor dann wieder Dinosaurier in diesem Gebiet vertreten waren, hatte ihre maximale Körpergröße inzwischen zugenommen, sowohl bei Karnivoren (*Zupaysaurus*) wie Herbivoren (*Lessemisaurus*), was gleichzeitig die Chancen fossiler Erhaltung erhöhte (Sci. 331, 206).

Die frühen Funde dinosauriernaher Taxa wie Silesauridae (Anis bis oberes Nor, 245 bis 210 MA) und *Nyasasaurus* (oberes Anis Ostafrikas) sprechen allerdings dafür, dass die Linie zu den Dinosauriern schon länger existierte und zunächst im Schatten der Krokodilverwandten (Crurotarsi) stand. Die Linie zu den Dinosauriern dürfte daher ähnlich den Krokodilverwandten auf die Radiation kurz nach der PTG zurückgehen.

Vor 245 MA traten die Silesauridae auf (bis 210 MA; insgesamt 8 Arten bisher bekannt; weit verbreitet: Amerika, Europa, Afrika). Noch älter sind 250 MA alte Fußspuren 4 cm langer Füße von Vierbeinern aus Polen, die der Stammgruppe der Dinosaurier zugeordnet werden (Heiligkreuzgebirge). Auch die Silesauridae waren Vierbeiner und lebten als Pflanzenfresser; Gliedmaßen lang und schlank, Unterkiefer endete in einem zahnlosen Schnabel. Sehr mobile Tiere, die sowohl auf vier wie auf zwei Beinen laufen konnten; die größten erreichten eine Länge von 2 – 3 m und eine Höhe von 1 m. Fußgelenk, Hinterbeine und Schädel entsprachen in ihrem Bau bereits den Dinosauriern, einige andere Dinosauriermerkmale fehlten ihnen aber noch.

Über die Lebensweise des nur sehr fragmentarisch bekannten *Nyasaosaurus* aus dem oberen Anis lässt sich noch nichts Näheres sagen; der älteste „sichere“ Dinosaurier, *Eoraptor*, ernährte sich nach neueren Untersuchungen aber wohl ebenfalls (wie die Silesauridae) überwiegend von Pflanzen; die Zähne waren spatelförmig und ähnelten damit jenen der Sauropoden, weshalb *Eoraptor* neuerdings in die Linie zu den Prosauropoden/Sauropoden gestellt wird.

Herrerasaurus und *Eodromaeus* waren dagegen wohl fleischfressend und werden den Theropoden zugeordnet. Die Position des nur 5 kg schweren zweibeinigen *Pisanosaurus*, konkret seine vermutete Assoziation mit den Ornithischia, ist angesichts des sehr fragmentarischen Materials immer noch unklar.

Von den 250 MA alten polnischen Fußspuren stammen nur 2 – 3 % aus der Linie zu den Dinosauriern, auch 20 MA später im oberen Carn sind nur 10 % der Reptilknochen aus den argentinischen und brasilianischen Fundstellen Dinosauriern zuzuordnen, und die ersten Dinosaurier waren im Vergleich zu den teilweise 5 m langen Crurotarsi eher unscheinbar.

Wie später die Säugetiere im Schatten der Dinosaurier, standen die Dinosaurier offenbar in den ersten 50 MA ihrer Entwicklung (einschl. der Stammgruppe gerechnet) im Schatten der krokodilverwandten Crurotarsi. Ein Klimawandel vor 225 MA machte das Klima in Pangäa deutlich trockener, wodurch zwei Gruppen plumper Pflanzenfresser dezimiert wurden; das gab zunächst den pflanzenfressenden Prosauropoden die Chance für einen Aufstieg. Gegen Ende der Trias wurden sie in Europa, Südamerika und Südafrika zu den dominierenden Reptilien.

Und als im Rahmen des Massensterbens an der TJG fast alle Crurotarsi verschwanden (Rauisuchia, Phytosauria, Aetosauria), war der Weg für die Dinosaurier in ihrer gesamten taxonomischen Breite frei. Die hohen Stoffwechselraten (erstmals bei *Nyasaosaurus* aus dem oberen Anis nachweisbar) und der zweibeinige Gang machten in ihrer Kombination ein Erfolgsmodell: sie waren schnell, konnten besser jagen und Feinden besser entkommen (BdW 9/2014: 46).

Regionale Aspekte: Die frühesten Dinosaurier finden sich im späten Carn von Süd-Pangäa (Argentinien, Brasilien). Der früheste Dinosaurier Nord-Pangäas (*Tawa*, westliches Nordamerika) datiert ins mittlere Nor (214 MA). Ob dies aber bedeutet, dass die drei Hauptlinien der Dinosaurier in Süd-Pangäa entstanden sind, ist mangels geeigneter Carn-Fundstellen aus Nord-Pangäa bisher nicht zu klären (Sci. 331, 206).

Sauropodomorpha und Ornithischia ließen sich – im Gegensatz zu hohen Paläobreiten von Europa und Gondwana – nirgendwo in der O-Trias Nordamerikas nachweisen. Offenbar bestanden zu dieser Zeit erhebliche faunale Unterschiede zwischen niederen Breiten im südlichen Nordamerika und hohen Breiten in Europa, Grönland, Südamerika, Südafrika; möglicherweise fand der Übergang von Faunen aus basalen Dinosauriomorpha + basalen Archosauria + typisch triassischen Tetrapoden zu echten Dinosauriern nicht in allen Regionen gleichzeitig statt (Sci, 317, 358). Nach neuen Erkenntnissen wechselten die Theropoden in der O-Trias zwischen Nord- und Südamerika hin und her, während die Sauropodomorpha erst im Jura (dann aber mit mehreren Linien) von Südamerika nach Nordamerika vordrangen.

In Argentinien stellten Dinosaurier schon in der O-Trias einen hohen Anteil an der Wirbeltierfauna (11 %) und waren bereits als Alles- und Pflanzenfresser (wie Sauropodomorpha und Heterodontosauridae) sowie als kleinere und größere Raubtiere (Theropoden) vertreten. Diese breite ökologische Vielfalt erreichten sie andernorts erst gegen Ende der O-Trias oder im Jura (Natwiss. Ru. 6/2011, 304).

Detaillierte Neudatierungen zeigten dann folgendes Bild: Die dinosaurierführende Los Colorados-Formation Argentiniens ist 227 bis 213 MA alt und fällt damit ins Nor; die unter ihr liegende Ischigualasto-Formation Argentiniens ist carnisch und enthält die weltweit ältesten Dinosaurierfossilien.

Die Chinle-Formation (Neu-Mexiko), die die ältesten Dinosaurierreste Nordamerikas umfasst, fällt dagegen ins Nor.

Die Dinosaurier entstanden demnach im Carn isoliert in Südamerika in einer gemäßigten, recht feuchten Zone. Im Nor nahmen – einhergehend mit absinkendem CO₂-Gehalt – die Unterschiede zwischen den Klimazonen ab, wodurch sich Barrieren für die Ausbreitung der Dinosaurier quer durch Pangäa reduzierten (PNAS 111: 7958).

In niedrigen (sub-/tropischen) Breiten blieben die Dinosaurier aber während der Obertrias noch unbedeutend (selten und artenarm). Dies gilt für die ersten 30 MA nach dem Auftreten der Dinosaurier, und sogar noch 10 – 15 MA lang, nachdem sie in höheren Breiten bereits häufig und artenreich geworden waren. Untersuchungen der ökologischen Verhältnisse in niedrigen Paläobreiten Nordamerikas während dieses Zeitraumes zeigten Hinweise auf hohe CO₂-Werte, Treibhausklima und häufige Feuer bei insgesamt stark fluktuierenden Klimaverhältnissen. Die Pseudosuchia unter den Archosauriern kamen damit zurecht; die großen, schnell wachsenden, tachymetabolen herbivoren Dinosaurier benötigten aber mehr Nahrung und waren nicht in der Lage, sich an die instabilen und von hohen CO₂-Werten dominierten Verhältnisse in diesen subtropischen Gebieten zu adaptieren (PNAS 112: 7909).

Einen Überblick über den „verzögerten Siegeszug“ der Dinosaurier gab S. BRUSATTE in 2019 (Spektr. Wiss. 8/19: 30). Demnach verdanken die Dinosaurier ihren Erfolg zwei großen Zufällen, und beinahe hätten die Pseudosuchia obsiegt. Heutzutage gibt es > 10.000 Dinosaurierarten, aber nur noch ca. 24 Arten aus der Pseudosuchia-Linie. In den ersten 30 MA ihrer Geschichte waren die Dinosaurier dagegen unbedeutend und standen im Schatten der Pseudosuchia.

Die ersten Entwicklungsschritte zu den Dinosauriern erfolgten direkt nach der PTG: so finden sich 1 - 2 MA nach der PTG in 250 MA alten Schichten Polens erste Spuren von nur katzen großen Dinosauriomorpha (*Prorotodactylus*); mit langem Schwanz, langen, schlanken Beinen, kräftigen Beinmuskeln und zusätzlichen Knochen an den Hüften (die Beine und Rumpf verbanden) waren sie schneller und konnten sich effizienter bewegen als andere Archosaurier. Sie machten aber nur 5 % der Fußspuren aus; dominierend waren kleine Reptilien, Amphibien und andere Archosaurier.

In den folgenden 10 bis 15 MA wurden die Fußspuren größer und diverser; einige Fährten zeigen keine Handabdrücke mehr, d.h. die Tiere liefen bereits biped. Der Übergang von den Dinosauriomorpha zu den Dinosauriern erfolgte irgendwann zwischen 240 und 230 MA graduell mit geringfügigen anatomischen Veränderungen, darunter ein langer Vorsprung am Oberarm zur

Verankerung größerer Muskeln, vorstehende Platten an den Halswirbeln zur Stützung stärkerer Bänder sowie ein fensterähnliches offenes Gelenk zwischen Oberschenkel und Becken, das die aufrechte Körperhaltung stabilisierte.

In der M-Trias waren die klimatischen Bedingungen ungünstig: von Pol zu Pol reichte der Superkontinent Pangäa, umgeben vom globalen Ozean Panthalassa. Im Äquatorraum war es im Sommer sehr heiß, die gegenüberliegende Seite der Erde kühlte im Winter stark ab. Diese Temperaturunterschiede verursachten Megamonsume, wodurch sich folgende Klimagliederung ergab: unerträglich heiße und feuchte Äquatorregion, daran anschließend nach Norden und Süden subtropische Wüsten, dann etwas kühlere und viel feuchtere Regionen in den mittleren Breiten.

In den mittleren Breiten finden sich daher auch die ersten Dinosaurier (Ischigualasto-Formation mit *Herrerasaurus*, *Eoraptor*); auch in Indien und Brasilien finden sich frühe Dinosaurier in mittleren Paläobreiten. In den Trockenregionen von Pangäa (heute Spanien, Marokko, nordamerikanische Ostküste) fanden sich dagegen zwischen 230 und 220 MA noch keine Dinosaurier, aber eine Fülle von Amphibien und Reptilien. Die Dinosaurier kamen offenbar mit der Hitze noch nicht zurecht und konnten die Wüsten nicht besiedeln.

In der weiteren Folge gingen die Rhynchosaurier als dominierende Pflanzenfresser in den feuchtwarmen Zonen zurück und verschwanden mancherorts ganz; auf jeden Fall wurden die Rhynchosaurier vor 220 MA aus unbekanntem Gründen bedeutungslos. Dies ermöglichte pflanzenfressenden Sauropodomorpha wie *Saturnalia* (hundegroß, aber verlängerter Hals), diese Nische zu besetzen; es folgte eine rasche Größenzunahme, und die Sauropodomorpha wurden zu den dominierenden Herbivoren der feuchten Regionen sowohl der Nord- wie der Südhalbkugel.

Vor 215 MA drängten die Dinosaurier dann auch langsam in die Wüsten der Nordhalbkugel vor. Durch Veränderungen der Monsunwinde und des CO₂-Gehalts hatten sich die Unterschiede zwischen den feuchten und trockenen Regionen abgeschwächt. Dennoch blieb ihre Diversität und ihr Anteil an den Faunen gering, z.B. in Hayden Quarry, New Mexiko: nur wenige Theropoden, kleine Pflanzenfresser (Pflanzen konnten unter den sehr instabilen Verhältnissen der Wüsten kaum stabile Lebensgemeinschaften bilden; Herbivoren hatten keine zuverlässige Nahrungsquelle).

Auch zu jener Zeit, 20 MA nach ihrer Entstehung, machten die Dinosaurier nur 10 bis 20 % der Faunenelemente aus; große Amphibien, andere Archosaurier (besonders Pseudosuchia) und Therapsiden dominierten nach wie vor. In der Ischigualasto-Formation stellte der Pseudosuchia *Saurosuchus* mit großen Kiefermuskeln und scharfen Zähnen den Topräuber. Zwar nahm sowohl bei den Dinosauriern wie bei den Pseudosuchia die Diversität und morphologische Disparität im Laufe der Trias zu, bei den Pseudosuchia aber stärker als bei den Dinosauriern. Die Pseudosuchia waren also zunächst viel erfolgreicher. An der TJG wurden die Pseudosuchia, nicht aber die Dinosaurier stark dezimiert. Es ist unklar, was den Dinosauriern an der TJG den entscheidenden Vorteil gegenüber den Pseudosuchia verschaffte, aber erst nach der weitestgehenden Befreiung von der Konkurrenz durch die Pseudosuchia begann die Blütezeit der Dinosaurier – 30 MA nach ihrer Entstehung (BdW 8/19: 30).

Anzahl der Dinosauriergattungen:

1993 waren insgesamt 468 Dinosauriergattungen erfasst (638 Gattungsnamen, davon aber 170 sichere oder wahrscheinliche Doppelnamen). Hochrechnungen ergaben zunächst ca. 1000 tatsächliche Gatt., von denen jeweils ca. 100 simultan lebten.

Im Jahr 2006 betrug die Zahl der bekannten Dinosauriergattungen bereits 527 (PNAS 103, 13601), in 2007 dann 547 (Nat. 450, 1011). Hochrechnungen ergaben im Jahr 2006 eine Gesamtzahl von 1850 Gattungen (als konservative Schätzung, also eher nahe der Untergrenze), von denen (2006) noch 71 % unbekannt waren. In den Modellrechnungen nahm die Anzahl der Dinosauriergattungen in den letzten 10 MA vor der KTG nicht ab. Die bisher bekannte Diversität korreliert mit der Verfügbarkeit geeigneter Aufschlüsse. 75 % der noch entdeckbaren Gattungen werden in den nächsten 60 – 100 Jahren, 90 % in den nächsten 100 – 140 Jahren entdeckt werden (PNAS 103, 13601).

Im Jahr 2011 waren fast 1000 Dinosaurierarten beschrieben, etwa alle zwei Wochen kommt eine neue Art hinzu (pro Monat durchschnittlich zwei Gattungen). BENTON stellte allerdings fest, dass 51,7 % aller Dinosaurierarten fehlklassifiziert sind. Außerdem dürfte die tatsächliche Artenzahl deshalb geringer sein, weil verschiedene ontogenetische Stadien gelegentlich als unterschiedliche Taxa interpretiert werden. Die Schädel junger Dinosaurier ähneln den weniger spezialisierten Schädeln ihrer primitiveren Vorfahren. So könnte es sich bei *Nanotyrannus* um junge *Tyrannosaurus rex*, bei *Triceratops* um junge *Torosaurus* handeln; *Dracorex* und *Stygimoloch* könnten zu *Pachycephalosaurus* gehören.

Saurischia stellen 55 % aller Dinosaurier; nur 7 % aller Dinosauria-Gatt. fallen in die Trias (weitestgehend Saurischia!), 28 % auf den Jura, 65 % auf die Kreide (1/4 Unterkreide, 3/4 Oberkreide; Grund: Faunenprovinzen durch Kontinentaldrift in der Oberkreide).

Im Jahr 2012 wurden die Anzahl der validen Sauropoda-Arten auf > 150 angegeben (Natwiss. 99, 83).

Nur 3 bis 5 % aller Dinosaurierfossilien gehen auf Theropoden zurück.

Neues Kladogramm basaler Dinosaurier (2017)

Die bisher umfassendste Analyse basaler Dinosauriertaxa unter besonderer Berücksichtigung früher Ornithischia und Außengruppen wie den Silesauridae (insgesamt 74 Taxa und 457 Merkmale) führte zu der Hypothese, dass der Stammbaum der Dinosaurier grundlegend umzugestalten wäre.

Das Monophylum aus Saurischia (= Theropoda + Sauropodomorpha) lässt sich nicht halten, stattdessen gruppieren die Theropoda mit den Ornithischia zusammen als Ornithoscelida, während die Sauropodomorpha mit den Herrerasauridae gruppieren, von denen man bisher annahm, dass sie eher auf der Theropodenlinie stehen.

Während die Gruppierung der Herrerasauridae als Schwestergruppe der Sauropodomorpha nicht sehr robust ist, werden die Ornithoscelida durch 21 unstrittige Synapomorphien unterstützt. Die neu zu definierenden Saurischia würden sich dann auf die Sauropodomorpha und Herrerasauridae beschränken. Die theropodenartigen Merkmale der Herrerasauridae haben sich demnach konvergent entwickelt, als Folge der ähnlichen Lebensweise (Hyperkarnivorie).

Das vogelartige Becken der Theropoden und Ornithischia entwickelte sich konvergent (unabhängig); in der Theropodenlinie entstand es erst relativ spät innerhalb der Coelurosaurier (auf der Linie zu den Vögeln).

Federn bzw. federartige Integumentstrukturen erweisen sich dagegen als Synapomorphie der Ornithoscelida, da sie noch niemals bei Saurischia (im Sinne von Sauropodomorpha + Herrerasauridae) gefunden wurden (Natwiss. Ru. 5/2017: 247).

Ornithischia sind in der Trias schlecht repräsentiert; bisher wurde das problematische und nur sehr unvollständig und schlecht erhaltene Taxon *Pisanosaurus* für einen Ornithischia gehalten, danach klafft aber eine Lücke von etwa 30 MA bis zum frühesten Jura. Wenn sich die Ornithischia aber von der Stammgruppe der Theropoden ableiten, passt ihr spätes Auftreten auch zeitlich. Ornithischia erscheinen auch recht außergewöhnlich und abgeleitet u.a. wegen ihrer Zähne (kleinere Schneidezähne, eng stehende gleichartige Backenzähne, die etwas an Molaren erinnern), Schnabelbildung; abweichende Organisation der Hüftknochen, Herbivorie.

Der letzte gemeinsame Vorfahr der Dinosaurier dürfte demnach klein gewesen sein, schnell und biped laufend, mit Greifhänden. Auch basale Sauropodomorpha und frühe Ornithoscelida waren so gebaut (z.B. *Heterodontosaurus*). Dieser Körperbauplan mag in der weiteren Evolution Vorteile gegenüber anderen Reptilgruppen, z.B. anderen Archosauriergruppen geboten haben.

Vieles spricht dafür, dass er omnivor vor (abgeleitete Silesauridae sind herbivor, basale Formen waren aber wohl eher karnivor). Dazu passen auch die heterodonten Zähne basaler Dinosaurier (z.B. basaler Sauropodomorpha wie *Pampadromaeus*, *Panphagia*, *Pantydraco* sowie basaler Ornithischia wie *Heterodontosaurus* und basaler Theropoda wie *Eoraptor*). Heterodontie scheint also der Ausgangszustand der Dinosaurier zu sein, passend zur angenommenen Omnivorie. Hyperkarnivorie entwickelte sich dann konvergent bei Theropoden und Herrerasauridae, wozu dann auch konvergente Ähnlichkeiten im Gebiss wie zurück gekrümmte, spitze Zähne mit zackigen Kanten passen. Herbivorie der Sauropodomorpha und Ornithischia entwickelte sich konvergent.

Die Entstehung der Dinosaurier dürfte demnach nicht in Gondwana, sondern in Laurasia erfolgt sein, etwa zur Zeit der Grenze Olenekian/Anis (247 MA); wichtige Dichotomiedaten innerhalb der Dinosaurier dürften in die M-Trias und die allerfrüheste O-Trias fallen. Eine Entstehung in Laurasia wird deshalb vermutet, weil die basalen Dinosaurier und ihre nächsten Außengruppen in Laurasia gefunden wurden: Dinosaurier stehen in einer Polytomie mit den Silesauridae und *Saltopus*. *Agnosphitys*, ein basaler Silesauride, stammt aus England. Silesauridae kennt man nur aus Europa und Nordamerika.

Das Kladogramm bestätigt auch die Monophylie der Dinosaurier, was nicht selbstverständlich ist, nachdem man über 100 Jahre lang angenommen hatte, sie hätten sich diphyletisch aus Thecodontiern entwickelt:

I--- *Euparkeria* MT

I--- *Postosuchus* (nicht gegeneinander aufgelöst) oOT

--- *Lagerpeton* uOT + *Dromomeron* oOT

--- *Marasuchus* uOT

--- I *Saltopus* uOT

I Silesauridae (MT – OT): *Agnosphitys*, *Lewisuchus*, *Pseudogalosuchus*,

basal; weiter abgeleitet: *Asilisaurus*, *Ignotosaurus*, *Sacisaurus*, *Diodorus*,

Eucoelophysis (Nor), *Silesaurus*, *Lutungutali*

Ab jetzt: DINOSAURIER

--- Herrerasauridae + Sauropodomorpha = SAURISCHIA**

--- Ornithischia*

Ab jetzt. THEROPODA

--- *Eoraptor* uOT

--- *Eodromaeus* uOT + *Tawa* oOT (nicht aufgelöst)

--- *Liliensternus* oOT

--- alle weiteren Theropoda

uOT = untere Obertrias, oOT = obere Obertrias, TJG = nahe der Trias-Jura-Grenze usw.

***Ornithischia:**

--- *Pisanosaurus* uOT

--- *Tianylong* MJ + (*Fruitadens* OJ + [*Mariodens* MJ + *Abictrosaurus* uUJ + *Heterodontosaurus* uUJ])

--- *Eocursor* oOT

--- alle weiteren Ornithischia

****Saurischia:**

--- *Staurikosaurus* uOT+ (*Herrerasaurus* uOT+ (*Chindesaurus* oOT+ *Sanjuansaurus* uOT) =
HERRERASAURIDAE

Ab jetzt: SAUROPODOMORPHA

--- I *Saturnalia* uOT

I *Pampadromaeus* uOT (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Guaibasaurus* uOT, *Panphagia* uOT, *Efraasia* oOT, *Pentydraco* oOT,
Thecodontosaurus TJG

(nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Plateosaurus* oOT+ *Unaysaurus* oOT

--- *Lufengosaurus* TJG

--- *Coloradisaurus* oOT

--- *Yunnanosaurus* uUJ

--- *Massospondylus* TJG

--- *Leyesaurus* TJG

--- *Riojasaurus* oOT

--- *Aardonyx* TJG

--- *Pulanesaura* TJG

--- *Antetonitrus* TJG / *Gongxianosaurus* oUJ (nicht aufgelöst)

--- *Tazoudasaurus* UJ + *Vulcanodon* TJG

(Nat. 543: 494 + 501)

Eine Revision von *Caseosaurus* aus der O-Trias der USA (nach Neufund eines Iliums) ordnete diese zu den Herrerasauriern (mit *Herrerasaurus*, *Chindesaurus*, *Staurikosaurus*, *Sanjuansaurus*, aber auch überraschenderweise *Saltopus* aus Europa), die sich jedoch als Außengruppe der Dinosaurier erwiesen, wenn man Dinosaurier als Monophylum aus Ornithoscelida (Ornithischia + Theropoda) und Sauropodomorpha definiert.

Die Herrerasauria wären dann Dinosauromorpha außerhalb der Dinosauria, aber deren nächste Schwestergruppe, bilden also nach wie vor ein Monophylum mit den Dinosauriern i.e.S. Dies würde bedeuten, dass auch Dinosauromorpha außerhalb der Dinosauria i.e.S. schon Karnivoren mit großer Körpergröße (und nicht nur omni-/herbivor) waren. Außerdem wären Herrerasauria dann auch in der O-Trias Europas verbreitet gewesen.

--- *Euparkeria*

--- *Postosuchus*

--- *Dimorphodon*

Ab jetzt: Dinosauromorpha:

--- *Lagerpeton* + *Dromomeron*

--- *Marasuchus*

--- Silesauridae: --- *Lewisuchus/Pseudolagosuchus*

--- *Asilisaurus*

--- (*Silesaurus* + *Lutunguali* + *Eucoelophysis* + *Diodorus* +

Sacisaurus + *Ignotosaurus*) (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Herrerasauria* (*Herrerasaurus*, *Chindesaurus*, *Staurikosaurus*, *Sanjuansaurus*, *Saltopus*) (nicht gegeneinander aufgelöst)

Ab jetzt: Dinosaurier:

--- Ornithoscelida = Theropoda (basalst: *Eoraptor*) + Ornithischia (basalst: *Pisanosaurus*, gefolgt von Heterodontosauriern)

--- Sauropodomorpha (basalst: *Buriolestes*, gefolgt von den Guaibasauridae mit *Panphagia* als basalstem Taxon dieser Familie, gefolgt von *Pampadromaeus*, *Pantydraco*, *Thecodontosaurus*, *Efraasia* und dann den Plateosauriern).

(Acta Pal. Polon. 63: 129)

Allerdings ergab eine spätere kritische Revision der Datensätze durch eine hochrangige Arbeitsgruppe, dass der klassische Stammbaum doch etwas plausibler als das neue Ornithoscelida-Szenario, allerdings erwies sich der Unterschied nicht als signifikant. Damit sind grundsätzlich beide Szenarien denkbar; das Problem besteht darin, dass sich die ersten Vertreter der drei großen Linien in ihrer Körpergröße und Anatomie sehr stark ähneln (BdW 8/19: 34).

6d) Saurischia: (im klassischen Sinne definiert):

Nachweis evtl. ab unterem Carn (Prosauropoda); ggf. schon in der ob. M-Trias (s.u.); die Abtrennung der Ornithischia muss vor dem unt. Carn bereits erfolgt sein.

Differenzierung Saurischia/Ornithischia: bei Saurischia weist das Schambein (Pubis) nach vorn-unten, bei Ornithischia nach rückwärts-unten.

Basale Kladistik der Dinosauria (nach Nat. 409, 506, ergänzt):

--- Ornithischia (mit *Pisanosaurus* als Schwestergruppe aller anderen Ornithischia; diese Abzweigung müsste schon in der M-Trias erfolgt sein)

Pisanosaurus: ob. Carn; (naA leiten sich die Ornithischia von den Anchisauridae unter den Prosauropoda ab).

ab jetzt: Saurischia

(--- mögliche Stellung von Herrerasauridae, s. BENTON 2007)

--- Sauropodomorpha: 1. Abzweig innerhalb der Saurischia, entweder noch in M-Trias oder unterster O-Trias; evtl. über *Staurikosaurus*

ab jetzt: Theropoda

--- *Eoraptor* (ob. Carn = unt. Keuper) (1 m)*

--- Herrerasauridae (ob. Carn = unt. Keuper) (3-6 m)

ab jetzt: Eutheropoda

--- Coelophysoidea (Carn – mittl. Lias)

--- Tetanurae (ab Sinemur) + Neoceratosauria (Malm bis KTG)

* neuerdings je nach Kladogramm gelegentlich auch auf die Linie zu den Sauropodomorpha gestellt

ther-ther otri

6d.1 Theropoden:

Moderne Gliederung der Theropoden:

Ceratosauria: Keuper bis O-Kreide

Coelophysoidea: Carn bis mittl. Lias

Ceratosauroida: ?Carn*, ? Rhät* bis KTG, z.B.

--- *Ceratosaurus*, *Elaphrosaurus* aus dem Malm

--- Abelisauridae der Kreide (Alb bis Maastricht)

Tetanurae:

Spinosauroidea (?ob. Lias, Dogger bis M-Santon)

(lt. BENTON incl. Megalosauridae: ?Rhät, Lias bis O-Kreide)*

Neotetanurae (unt. Lias bis KTG):

Allosauroida: ob. Lias bis unt. Maastricht (*Orkoraptor*)

Coelurosauroida (Dromaeosauriden, Ornithomimiden, Troodontiden, Tyrannosauriden, Vögel): Sinemur bis rezent

* Megalosauridae wurden früher zu den Ceratosauroida gestellt, worauf Angaben über ein früheres Auftreten der Ceratosauroida (ab Keuper) zurückgehen dürften, wobei es aber unklar ist, ob die Megalosauridae überhaupt noch im Keuper oder erst im Lias erschienen. NaA Megalosauroida erst ab Dogger.

In der O-Trias vertreten:

Basale Theropoden:

Herrerasaurus: 3 m lang, Argentinien, schneller Jäger; lange, schlanke Beine; langer schlanker Kopf mit starken Kiefern mit scharfen Zähnen; kurze Arme. Langer Schwanz für Gleichgewicht beim Laufen (Fam. Herrerasauridae, oberstes Carn Südamerikas). Kurzer Arm mit kräftiger Hand; Finger 4 und 5 zu kleinen Knochenstiften reduziert. Unterschiedliche Auffassungen, ob basaler Theropode oder „nur“ basaler Saurischia, in modernen Kladogrammen aber über *Eoraptor* gestellt (*Herrerasaurus* besaß schon den „flexiblen“ Unterkiefer der Theropoden, um hohe Kaukräfte aufzunehmen, der *Eoraptor* noch fehlte).

Sanjuansaurus: O-Trias Argentinien, ad Herrerasauridae

Eodromaeus murphi: 2 m lang, basaler Theropode, ebenfalls Ischigualasto-Formation Nordargentinien; promaxilläres Fenster im Schädel nahe der Schnauze als eindeutiges Merkmal, das ihn als Theropoden ausweist (fehlt *Eoraptor*). Sehr lange, beidseitige sehr fein gezähnte Zähne; 4 prämaxillär, 11 maxillär, separiert durch interdentale Platten. Zähne seitlich komprimiert, zurückgebogen. Lange Fingerknochen, um Beute zu greifen. Parasagittale Taschen für Luftsäcke im Halsbereich, evtl. reichten die Luftsäcke sogar bis in den Stamm hinein. Langer Schwanz.
Kladistisch etwas weiter abgeleitet als *Herrerasaurus*.
(Sci. 331, 206 + 134).

Beide Gattungen stammen aus der insgesamt 340 m mächtigen Ischigualasto Formation, die ins obere Carn datiert wird (s.u.). Die Altersstellung der o.g. beiden Gattungen ist dabei aber nicht ganz klar, sie werden meist mit 228 MA, neuerdings aber 231,5 bis 229 MA angegeben (mittl. Carn). Ein ähnlicher basaler Theropode ist *Chindesaurus* aus der Chinle-Formation Nordamerikas, die früher ins obere Carn gestellt wurde, neuerdings aber als in Nor. Auch *Staurikosaurus* aus dem Carn Südbrasilien (225 MA; minimal jünger als *Eoraptor* und *Herrerasaurus*), wird neuerdings zu den Herrerasauria gestellt; der *Chindesaurus* (Nor; Arizona, Neumexiko) steht ihm am nächsten.

Jünger ist der Theropode *Daemonosaurus* aus der spätesten O-Trias New Mexikos. Sehr kurzer Gesichtsschädel, sehr lange Zähne. Fortschrittlicher als Herrerasauridae, aber unterhalb der Coelophysoidea stehend – ebenso wie *Tawa* und *Eodromaeus*.

Staurikosaurus: monotypische Familie Staurikosauridae, ob.Carn, 2 m lang, 30 kg, 80 cm hoch, großer Kopf. Biped. Nach neuen Untersuchungen definitiver Theropode – kein Prosauropode -; steht hinter (!) der Abzweigung der Prosauropoda auf der Linie der Theropoda. Ordnung Herrerasauria.

Allerdings wurden (vermeintliche!) Spuren von Theropoden schon aus der M-Trias (Anis bis ?Ladin; 238 MA) berichtet (s.u.).

Eutheropoda:

Eutheropoden im Keuper nur durch die Coelophysoidea (O-Trias bis Lias) vertreten; die Ceratosauria erschienen im Lias (*Berberosaurus*; Afrika), die Tetanurae im Sinemur.

Coelophysoidea (Carn bis M-Lias, naA bis Dogger):

? *Tawa* (mittl. Nor, ca. 214 MA; Nordamerika; Chinle-Formation); ältester Dinosaurier aus Nord-Pangäa; wahrscheinlich ad Coelophysoidea, aber statistisch nicht sehr robust. Könnte auch außerhalb der Coelophysoidea und Neotheropoda stehen (also basaler Theropode). Auf jeden Fall aber fortgeschrittener als Herrerasauridae, *Eodromaeus* und *Staurikosaurus*. 2 m lang. Lange Schnauze mit breiten, sichelförmig gekrümmten Zähnen. Laut Natwiss, Ru. 6/2011, 304 in neueren Kladogrammen unterhalb der Coelophysoidea stehend (zwischen Herrerasauridae und Coelophysoidea, ebenso wie *Eodromaeus* und *Daemonosaurus*). (Weiteres zu *Tawa* s.u.)

Liliensternus (spätes Nor, auch in Deutschland) war ein aggressiver Jäger, dessen Nacken befiedert gewesen sein soll; bis 5 m lang (bis Schwanzspitze gemessen); nur bruchstückhaft bekannt, einer der größten Räuber seiner Zeit

Fam. **Dilophosauridae** (Nor oder Rhät bis Dogger):

Im Jahr 2003 wurde aus dem Nor oder Rhät Südamerikas der 4 m lange *Zupaysaurus* (1,5 m hoch, 50 – 200 kg schwer, 80 cm langer Schädel) beschrieben; evtl. zwei dünne halbmondförmige Knochenkämme auf dem Kopf wie der jurassische *Dilophosaurus*; das Vorhandensein der Knochenkämme ist aber strittig (verdrückungs-/verschiebungsbedingt?). Nur ein Exemplar bekannt, Stratigraphie unklar (Nor oder Rhät).

Ad Coelophysoidea : Dilophosauridae, verwandt mit *Segisaurus* und *Dilophosaurus*. Basalster Vertreter der Dilophosauridae.

Fam. **Podokesauridae** (Carn bis Pliensbach): lange Hinterbeine, schlanker Hals, lange Schwänze; evtl. rudeljagend; keilförmiger Kopf mit scharfen spitzen Zähnen; Vordergliedmaßen deutlich kürzer als hintere (zum Beutegreifen); älteste Fam. der Coelophysoidea. Nordamerika, Afrika, Europa:

Procompsognathus: 1,2 m, mittl. Nor, Europa. Wüstenbewohner, echsen- und insektenjagend; als primitives Merkmal noch fünffingrige Hände.

Saltopus (60 cm), Nor, Europa; einer der kleinsten und leichtesten Dinosaurier, 4. und 5. Finger waren bereits kleiner, Beckengürtel fortgeschrittener als bei *Procompsognathus*.

Coelophysis (-3,1 m, Nor bis Rhät, Nordamerika, gruppenlebend, einer der größten triassischen Coelophysoidea): sehr gefährlicher Räuber mit hohen Laufgeschwindigkeiten bei max. 23 kg Gewicht; lange Beine, langer Schwanz, messerscharfe Zähne. Vogelähnliche Laufbeine mit drei Zehen mit Klauen, Hände vierfingrig. Gestreckter, schmalschnauziger Schädel. Neuere Studien widerlegten die Annahme von Kannibalismus: beim Darminhalt handelt es sich um Reste früherer Crocodylomorpha (Biol. Lett. 2, 614).

IO **Tetanurae**: fraglich im Carn, sicher ab Lias (Sinemurium); umfassen alle Theropoden mit Ausnahme der Coelophysoidea und Ceratosauroida. Nach neuen Angaben (1999, 2002) Coelurosaurier erst ab unt. Lias!

Insgesamt gesehen sind Theropoden im Keuper (nach BRI) durch folgende Familien vertreten:

Herrerasauridae: Carn (Südamerika) (Coelophysoidea)

Podokesauridae: Carn bis Pliensbach (Nordamerika, Afrika) (Coelophysoidea)

Megalosauridae: Rhät bis Alb (kosmopol.) (lt. BENTON ad Carnosauria = basale Tetanurae)

Strittig ist, ob schon 20 MA vor der TJ-Grenze große Theropoden lebten: fossile Fußspuren aus Ost-Gondwana deuten zwar hierauf (danach hätte es Theropoden gegeben, die größer als *Allosaurus* waren!); allerdings ist es strittig, ob die Urheber der Fußspuren wirklich Theropoden waren, außerdem fehlen sämtliche skelettalen Hinweise auf große Theropoden vor dem Lias (Sci. 301). Anderenfalls hätten sich große Theropoden erst nach der TJ-Extinktion entwickelt.

Moderne Phylogenie der basalen Theropoden (Sci. 326, 1530):

Im Jahr 2009 wurde aus 215 bis 213 MA alten Schichten New Mexikos (Rio Arriba County; unterer Teil des Petrified Forest Member der Chinle Formation) ein durch zwei fast komplette Skelette belegter Theropode (*Tawa hallae*) beschrieben, der aufgrund seiner guten Erhaltung grundlegende neue Erkenntnisse zur Phylogenie der frühen Dinosaurier ermöglichte. Länge ca. 2,5 m, aber noch nicht adult. Im Gegensatz zu *Herrerasaurus*, *Saturnalia* postkraniale Pneumatisierung im Bereich der Halswirbel (wie bei *Chindesaurus*); postkraniale Pneumatisierung trat also schon unterhalb der Neotheropoden, möglicherweise schon an der Basis der Saurischia oder gar der Ornithodira auf; außerdem ausgedehnte Pneumatisierung im Bereich der Ohrregion.

An der Fundstelle wurden noch zwei weitere karnivore Theropoden gefunden (*Chindesaurus* sowie ein Theropode vom Coelophysoidea-Grad), aber kein Sauropodomorpha. Auch in der älteren Ischigualasto-Formation (wo Dinosaurierfossilien nur 6 % der gesamten Tetrapodenfauna ausmachten) fand sich bisher nur ein einziges Exemplar eines Sauropodomorphen. Die Taxa der Rio Arriba Fundstelle verteilen sich quer durch den Stamm der Theropodenphylogenie, sind nicht nahe miteinander verwandt. Dies spricht gegen eine endemische Radiation der Theropoden in Nordamerika; die Daten sprechen für einen Faunenaustausch im Carn/Nor. Am wahrscheinlichsten gilt, dass die Dinosaurier in Südamerika entstanden; die nordamerikanischen Theropoden sind dann entweder separat aus Südamerika eingewandert, oder entstammen einer weit verbreiteten, sowohl Süd- wie Nordamerika umfassenden Ausgangspopulation. Ähnliche Verhältnisse mit einem Entstehungszentrum in Südamerika finden sich in der O-Trias bei Aetosauriern, Crocodylomorpha, Shuvosauridae und „traversodontiden“ Cynodontiern. Die Fauna des nordamerikanischen Nor war offenbar nicht – wie bisher angenommen – geografisch isoliert. Das Fehlen von Sauropodomorpha im nordamerikanischen Nor kann daher nicht auf einer Ausbreitungsbarriere beruhen, sondern könnte auf Klimaunterschiede bei geringerer klimatischer Toleranz von Sauropodomorpha (im Vergleich zu Theropoda) zurückgehen. Aktuelle Klimamodelle deuten auf erhebliche klimatische Unterschiede zwischen hohen und niederen Paläobreiten in der O-Trias.

Kladistisch ist *Tawa* Schwestergruppe der Neotheropoda; *Herrerasaurus* und *Eoraptor** wurden als basale Theropoden bestätigt (*Herrerasaurus* ist also kein basaler Saurischia!). Herrerasauridae stellen mit *Chindesaurus* und *Staurikosaurus* ein Monophylum an der Basis der Theropoda dar (allerdings ist dieses Monophylum statistisch nicht sehr robust). *Eoraptor** und *Tawa* sind aufeinander folgende Schwestergruppen der Neotheropoda. **Die Coelophysoidea erwiesen sich als künstliche Gruppe**; *Tawa* besitzt sowohl Coelophysoidea-Merkmale wie Plesiomorphien der Neotheropoden, weshalb sich die Coelophysoidea nicht als Monophylum halten lassen.

- Silesauridae (ob. Anis bis mittl. Nor)
 - ab jetzt: DINOSAURIA
 - Ornithischia (ab Carn-Nor-Grenze)
 - Sauropodomorpha (ab oberstes Carn)
 - ab jetzt: THEROPODA

- *Staurikosaurus*/ob.Carn + (*Herrerasaurus*/ob. Carn + *Chindesaurus*/mittl. Nor)
- *Eoraptor* (ob. Carn)*
- **Tawa** (mittl. Nor)
- ab jetzt: NEOTHEROPODA
 - **Coelophysis** (unt. Rhät, Hettang; naA ob. Nor/Rhät)
 - **Liliensternus** (ob. Nor)
 - *Zupaysaurus* (mittl. Nor, naA Rhät) (ad Dilophosauridae)
 - *Crylophosaurus* (unt. Sinemur)
 - *Dilophosaurus* (unt. Sinemur) + höhere Theropoden

* neuerdings wird *Eoraptor* in manchen Kladogrammen auf die Linie zu den Sauropodomorpha gestellt

Vogeltypische Fußabdrücke (massenweise, bis 520 pro qm) im Keuper Argentinien (Santo Domingo Formation; Alter einer 80 m darüber liegenden Basaltschicht: 212,5 ± 7,0 MA, d.h. Nor-Rhät), 55 MA vor den ältesten Skelettresten von Vögeln. Die Fußspuren sind bipedal, drei- bis vierzehig (auch innerhalb derselben Spur), klein (ca. 3-4 cm groß), zzgl. eines in vogeltypischer Weise nach hinten gebogenen Hallux, und erfüllen auch sonst alle Kriterien, die ansonsten als vogelspezifisch gelten (Ähnlichkeit mit rez. Vogelfußabdrücken; Fußabdrücke breiter als lang, schlanke Zehenimpressionen, großer Winkel zwischen Zehen II und IV, etwa 60 Grad; posteriore Halluximpression; Zehen schlank, am Ende mit dünner Krallen); einzelne der genannten Merkmale werden zwar auch isoliert außerhalb der Vögel angetroffen, die Merkmalskombination galt aber bisher als vogelspezifisch. Die Art und Weise der Halluximpression deutet darauf, dass er zwar den Boden berührte, aber leicht angehoben war und offenbar nicht zum Aufsitzen auf Ästen wie bei manchen Vögeln geeignet. Keine Anzeichen für Schwimmhäute/Verbindungen zwischen den Zehen. Die Fußabdrücke stammen aus einer Landschaft mit flachen Seen. Die Theropodenfüße weisen üblicherweise eine zur Seite orientierte erste Zehe auf, nicht aber, wie hier, eine nach hinten gerichtete (opponierbare) Zehe. Nicht vogelartig ist jedoch, dass die Zehen die Eindrücke von Sohlenpolstern hinterlassen haben und dass die erste, rückwärtsgerichtete Zehe höher am Fuß ansetzte als bei heutigen Vögeln.

Vogelähnliche Fußabdrücke waren zwar bisher auch schon aus dem Lias bekannt, vermeintliche triassische aviforme Fußabdrücke weichen aber erheblich von den neu entdeckten argentinischen Formen ab und sind nur entfernt vogelähnlich (*Plesiornis*, *Trisauropodiscus*). Es ist nicht bekannt, wer diese Abdrücke hinterließ; es gibt bisher keinerlei Hinweise auf Theropoden der Obertrias, die einen nach hinten gerichteten Hallux aufwiesen. Die vogelähnlichen Fußabdrücke müssen somit von einer Gruppe kleiner Theropoden stammen, die noch völlig unbekannt ist, aber einige vogelähnliche Merkmale zeigt. Auch die Coelurosaurier, unter denen sich die Vorfahren der Vögel befinden, sind bisher erst ab dem Lias nachweisbar.

saur-saur otri

6d.2 Sauropodomorpha:

Fraglich: *Nyasasaurus* (ob. Anis von Tansania) als Sauropodomorpha? Nach anderer Auffassung Schwestergruppe der (Saurischia + Ornithischia bzw. Ornithoscelida), d.h. innerhalb der Dinosauria, aber außerhalb der o.g. Dichotomie stehend.

Buriolestes (Carn, Santa Maria Formation, ca. 230 MA, Brasilien): kladistisch basalster Sauropodomorpha, noch unterhalb von *Eoraptor* (sofern dieser auf der Linie der Sauropodomorpha steht), direkt nach Abzweig der Theropoda. Sieht äußerlich theropodenähnlich

aus, hat aber schon spezifische Merkmale der Sauropodomorpha. Karnivor, ernährte sich von Wirbellosen und kleinen Wirbeltieren. Der Ausgangszustand der Sauropodomorpha war also Karnivorie; Herbivorie ist abgeleitet.

Der Umstand, dass er zusammen mit dem (kleineren) Dinosauriormorphen *Ixalerpeton* lebte, zeigt, dass die Dinosaurier nicht mit ihrem Erscheinen ihre Vorgänger zum Erlöschen brachten, sondern mit ihnen eine Zeitlang koexistierten. *Ixalerpeton* war mit Schwanz knapp 1 m lang, *Buriolestes* etwa 2 m.

Kladogramm:

--- Ornithischia

Ab jetzt: SAURISCHIA

--- Herrerasauridae

--- *Daemonosaurus* (Rhät)

--- *Tawa* (215 MA, Nordamerika) + *Chindesaurus* (216 MA)

--- *Eodromaeus* (ca. 230 MA)

--- *Guaibasaurus* (217 MA)

--- **Theropoda**

Ab jetzt: Sauropodomorpha

--- ***Buriolestes*** (ca. 230 MA)

--- ***Eoraptor*** (ca. 231 MA)

--- *Pampadromaeus* (ca. 229 MA)

---- I *Pamphagia* (231 MA)

I *Saturnalia* (228 MA) + *Chromogisaurus* (230 MA)

I *Pantydraco* (Rhät Englands) + (*Efraasia* + *Plateosaurus*)

Eoraptor (ob. Carn, ca. 230 MA) wird neuerdings als basaler Vertreter der Sauropodomorpha (neben *Panphagia*, *Saturnalia*) interpretiert; diese 3 Taxa bilden die bisher nicht weiter aufgelöste Schwestergruppe der Sauropodiformes. *Eoraptor* fehlen die typischen Theropodenmerkmale; dafür zeigt er Merkmale basaler Sauropodomorpha wie vergrößerte Nasenöffnungen, bestimmte Merkmale am Squamosum, Position des ersten Unterkieferzahnes. Die Form der Zahnkronen (basale Einziehung, laterale Leiste, große Dentikel) deutet auf Omnivorie oder Herbivorie. Daneben Sauropodomorphen-Merkmale im postkranialen Skelett (mediale Rotation im Schaft der ersten Phalanx des Daumens; Form des Astragalus). Nahe Verwandtschaft mit *Panphagia* aus der Ischigualasto-Formation (Alter wird mit 231,4 MA angegeben). Die drei Hauptlinien der Dinosaurier gehen somit auf einen einheitlichen Körperbauplan (zweibeiniger Läufer, Tibia länger als Femur, Körpergröße unter 2 m) zurück. Falls die Heterodontosauridae die basalsten Ornithischia stellen (was möglich, aber nicht sicher ist), kämen proportional lange Vorderbeine (ca. 45 % der Hinterbeinlänge) und eine Hand mit scharfen Klauen als gemeinsame Grundform aller drei Linien der Dinosaurier hinzu (Sci. 331, 206).

Chromogisaurus (höheres Carn, Ischigualasto-Formation, 231-229 MA) ist ebenfalls ein ca. 2 m langer früher Sauropodomorpha; herbivor, fakultativ quadroped. Gehört mit *Guaibasaurus*, *Panphagia*, *Saturnalia* zur Familie Guaibasauridae (Carn bis Nor von Argentinien und Brasilien).

Panphagia (höheres Carn, Ischigualasto-Formation, 231-229 MA); Länge ca. 1,3 m. Außengruppe

von (*Saturnalia* + andere Sauropodomorpha), einer der basalen Sauropodomorpha überhaupt (unklar, ob *Eoraptor* noch basaler steht!). Allesfressergebiss (wie wohl auch *Eoraptor*).

Saturnalia (Carn, Brasilien): Länge ca. 1,5 m, Ähnlichkeiten mit Prosauropoda, sowie *Guaibasaurus* (Nor).

Guaibasauridae stellten kleine bis mittelgroße Dinosaurier von 1 – 2 m Körperlänge dar, die sich überwiegend zweibeinig fortbewegten, aber auch auf allen vier Beinen stehen konnten.

Pampadromaeus barberenai (oberes Carn, ca. 228 – 230 MA, Santa Maria Formation, Südbrasilien): Stamm-Sauropodomorph; Indiz für Mosaikentwicklung an der Basis der Dinosaurier. So fehlen ihm einige typische Merkmale der Sauropodomorpha (wie kleiner Kopf, lange Zahnkronen im vorderen Abschnitt der Zahnreihen), dafür sind sogar einige Theropodenmerkmale vorhanden wie auch Plesiomorphien der Dinosaurier, die sich bei frühen Archosauriern, vermeintlichen basalen Pseudosuchiern, einigen Pterosauriern sowie basalen Dinosauriomorphen wie *Lewisuchus* finden. *Pampadromaeus* steht zwar dennoch eindeutig auf der Linie der Sauropodomorpha, der Merkmalsmix aus fehlenden Sauropodomorpha-Merkmalen, Neotheropoden-Merkmalen und Plesiomorphien der Dinosaurier macht es jedoch insgesamt sehr schwierig, die basalen Dinosaurier richtig einzuordnen (vgl. Umgruppierung von *Eoraptor*) (Natwiss. 98: 1035).

6d.2.1 “Prosauropoda” (? U-Carn, oberstes Carn bis Bajoc, bis 9 m); Seitenzweig der Sauropoda;

Abstammung von basalen Theropoden; Kandidaten als Vorfahren: *Staurikosaurus* (2 m) und/oder *Herrerasaurus* (3 m); *Staurikosaurus* gilt ebenfalls neuerdings als früher Theropode, dabei soll er nahe der Dichotomie der Prosauropoda von frühen Theropoden stehen.

Beide Taxa waren zweibeinige, aktive Fleischfresser mit großem Kopf und langem Schwanz.

Prosauropoda sind nach neuesten Funden aus Madagaskar die ältesten bekannten Dinosaurier; die Funde stammen wahrsch. aus dem unt. Carn, möglicherweise sogar aus der obersten M-Trias (s.u.).

Fam. **Anchisauridae** (Keuper bis Lias): gestreckte, leicht gebaute Körper; max. 3 m, schlanke Gliedmaßen, kleiner Kopf, langer Hals und Schwanz. Arme nur geringfügig kürzer als Beine. Zähne zeigen erste Anpassungen an Pflanzennahrung (zylindrisch stumpf, Ränder feilenartig gezackt). Kräftig entwickelte Fußgelenke deuten an, daß die Tiere sich aber auf den Hinterbeinen aufrichten konnten, um an höhere Pflanzen zu kommen.

CT-Untersuchungen an den Bogengängen belegten kürzlich, dass *Anchisaurus* doch bipedal lief (Proportionen des vorderen Bogenganges lassen sicher zwischen Zwei- und Vierbeinern unterscheiden; Sci. 306, 1466).

Thecodontosaurus (2,5 m, Rhät, ?Lias; ab 210 MA; Europa): ähnlich *Anchisaurus* (s. Lias), aber kürzerer Hals, mehr Zähne, evtl. Höhlenbewohner. Weist zahlreiche Merkmale eines ursprünglichen Sauropodomorphen auf und wird daher neuerdings in eine eigene **Familie Thecodontosauridae** gestellt. Konnte sich auf zwei Beinen aufrichten; Hand mit 5 Fingern, Daumen mit großer hakenförmiger Klaue, aber keine

Klaue am 4. und 5. Finger. Lanzett- bzw. löffelförmige Backenzähne mit Sägekanten.
Thecodontosauridae: Carn bis Rhät von Europa und Afrika.
Efraasia (2,4 m, mittl. Nor, Europa): lange Finger und beweglicher Daumen zum Packen von Pflanzen; hochentwickeltes Handgelenk. Auch vierfüßige Fortbewegung möglich.

Fam. **Plateosauridae** (Nor bis Lias): groß, schwer, massig, Körperproportionen ähnlich den späteren Sauropoden; Europa und Nordamerika. Der Knochenstruktur nach könnten Plateosaurier am Übergang von wechselwarmem zu homoiothermem Stoffwechsel gestanden haben.

Plateosaurus (7 m, Nor): evtl. Herdenbewohner triassischer Halbwüsten; meist vierbeinig, fakultativ zweibeinig, um höhere Pflanzen (Palmfarne, Koniferen) abzuweiden. Langer Hals, birnenförmiger Körper, Hinterbeine doppelt so lang wie Vorderbeine, langer Schwanz. Kieselsteine als Gastrolithen, da die Nahrung mangels seitlicher Kieferbewegungen ungekaut heruntergeschluckt werden musste.
Europa; die meisten Funde aus dem mittleren Nor.

Coloradisaurus (4 m, Nor, SA) syn. *Coloradia*; neuerdings in die Massospondylidae gestellt.

Sellosaurus (2,4 m; Nor; Europa): ähnlich *Plateosaurus*, aber kleiner und älter, zwei- und vierfüßige Fortbewegung, Hände mit 5 Fingern; aus dem Stubensandstein (M-Keuper), ältester Plateosaurier, evtl. zu *Plateosaurus* zu ziehen

Gressylosaurus (Rhät Deutschlands), über 10 m lang!

Fam. **Melanorosauridae** (Nor bis Sinemur): recht große Prosauropoda, ausschl. vierbeinig; konnten sich im Gegensatz zu manchen Plateosauriden nicht auf die Hinterbeine stellen. Afrika, Asien, Südamerika.

Melanorosaurus (frühes Nor; 12,2 m; Südafrika), langer Schwanz, Füße mit fünf Zehen.

Riojasaurus (10-11 m, ob. Nor; Südamerika, ab 220 MA); einer der frühesten Prosauropoden; Knochen und Extremitätengürtel viel massiver als bei Plateosauridae, permanenter Vierbeiner. Dicke, kräftige Beine senkrecht unter dem Körper stehend. Becken verschmolz mit 3 Kreuzbeinwirbeln, damit die Beine ein festes Widerlager hatten. Die Wirbel hatten wie die der Sauropoden Hohlräume, um das Gewicht zu reduzieren; evtl. entwickelten sich daher die Sauropoden aus der Verwandtschaft von *Riojasaurus*.

Roccosaurus, *Thotobolosaurus* (beide Südafrika, ähnlich *Riojasaurus* aus Argentinien)

Camelotia (Rhät Europas)

Fam. **Lessemsauridae** (Nor bis Sinemur): früher zu den Melanorosauridae gestellt, inzwischen eigene Familie. Größte „Prosauropoda“: eine eigene Entwicklungslinie innerhalb der Sauropodiformes hin zu großer Körpergröße konvergent zu den Sauropoda, wobei die Lessemsauridae große Körpermassen trotz gebogener Beine entwickelten (im Gegensatz zu den säulenförmigen Beinen der Sauropoda). Die Linie nahm über die TJG hinweg an Größe zu und erreichte mit *Ledumahadi* im Hettang-Sinemur Südafrikas 12 t Gewicht – das größte Landtier, das bis dahin gelebt hatte.

Lessemsaurus (Nor Argentinien, ca. 9 m lang; wohl 7 t); ad Melanorosauridae, neuerdings ad eigene Familie Lessemsauridae.

Ingentia (ob. Nor oder Rhät Argentinien)

Insgesamt gibt es nach BRI 6 Familien der Prosauropoden, davon zwei monotypisch. Von den vier polytypischen Familien sind bereits drei im Keuper vertreten (älteste: Thecodontosauridae ab Carn bis Rhät; gefolgt von den Plateosauridae und Melanorosauridae vom Nor bis in den Lias). Die Massospondylidae folgen im Hettang (bis Pliensbach).

1999 wurden zwei Prosauropoden aus dem Keuper Madagaskars berichtet, wobei die Datierung mangels mariner Leitfossilien nicht ganz sicher ist. Die Begleitfauna (zwei Rhynchosaurier, mehrere Synapsiden, darunter eine Dicynodontier aus der Verwandtschaft von *Kannemeyeria* und mindestens 4 Eucynodontierarten) spricht für unteres Carn, während die argentinischen Dinosaurier aus dem mittl./höheren Carn stammen; sollten die Erwägungen stimmen, handelt es sich um die ältesten Dinosaurier (sonst ab O-Carn: s.u., Neueinstufung der Ischigualasto-Formation) und speziell die ältesten Prosauropoda (sonst ab oberem O-Carn nachgewiesen). Die Prosauropoden von Madagaskar zeigen Ähnlichkeiten mit *Azendohsaurus* aus dem obersten Carn Marokkos. Von der Begleitfauna ist bekannt, dass Rhynchosaurier und Dicynodonten weltweit aus keinen jüngeren Schichten als dem Carn bekannt sind, während Sphenodontiden erst *seit* dem Carn bekannt sind. Rhynchosaurier treten zwar mancherorts zusammen mit Dinosauriern auf, dies sind dann aber spätere Arten als der madagassische *Isalorhynchus*. Auch sind die Traversodontier unter den säugerähnlichen Reptilien in der madagassischen Fauna noch häufig; dagegen fehlen die Phyto- und Aetosaurier, die andernorts zusammen mit frühen Dinosauriern gefunden werden.

Kladistische Erwägungen innerhalb der gefundenen Eucynodontier (z.B. Ähnlichkeit mit *Massetognathus* aus dem Ladin [M-Trias] Südamerikas) sowie basaler Rhynchosaurier sprechen letztendlich dafür, dass die Fauna aus dem frühen Carn stammt oder sogar noch älter ist, möglicherweise späte Mitteltrias (Ladin).

Wachstumsverhalten von *Plateosaurus*: die Untersuchung der zahlreichen Exemplare von *Plateosaurus* von zwei Lokalitäten aus Deutschland und der Schweiz ergab, dass die Individuen ein und derselben Art sehr unterschiedliche Endgrößen erreichten (zwischen 4,8 und 10 m Gesamtlänge, dann 4 t Gewicht) und individuelle Wachstumsverläufe zeigten; manche Individuen erreichten die Phase des langsamen Wachstums (die erst kurz vor Erreichen der Endgröße erreicht wird) schon bei recht kleiner Körpergröße, d.h. sie waren dann schon bereits als recht kleine Individuen fast ausgewachsen. Manche Individuen waren nach 12 J. ausgewachsen, andere wuchsen mit 27 Jahren noch langsam.

Die Schweizer Exemplare waren durchschnittlich kleiner als die deutschen, zeigten aber dieselbe große Variabilität in Endgröße und Wachstumsraten. Grundsätzlich wuchs auch *Plateosaurus engelhardti* (Nor) zunächst schnell wie alle Dinosaurier (wobei fibrolamellärer Knochen gebildet wurde). Zum Wachstumsende hin, also in der Phase sehr langsamen Wachstums, wurde dann andersartiger Knochen ohne Blutgefäße (lamello-zonaler Knochen) gebildet (dies entspricht dem üblichen Wachstumsmuster bei Dinosauriern). Bemerkenswert ist aber die große Plastizität des individuellen Wachstumsverhaltens, abhängig offenbar von Ernährungssituation, Klima usw., wie man sie typisch bei rein ektothermen Tieren (heute bei allen modernen Reptilien, auch Krokodilen) findet, wie sie aber bisher nicht von Dinosauriern, Säugern und Vögeln bekannt war. Die zuvor untersuchten Dinosaurierarten zeigten kaum individuelle Unterschiede in Wachstumsraten und Endgröße, also ein artspezifisches, aber eben kaum individuenpezifisches Wachstumsmuster.

Der fibrolamelläre Knochen der Dinosaurier deutet auf schnelles Wachstum und kann daher nur unter Stoffwechselraten deutlich über denen rezenter Reptilien zustande gekommen sein. Somit deutet einerseits der fibrolamelläre Knochen bei *Plateosaurus* auf eine (wie auch immer geartete) Endothermie (wegen der

höheren Stoffwechselraten, die erforderlich sind, damit sich derartiger Knochen bilden kann), andererseits die ontogenetische Plastizität auf Ektothermie (fibrolamellärer Knochen ist von modernen Ektothermen in natürlichen Habitaten nicht bekannt). Vielleicht repräsentiert *Plateosaurus* ein frühes Stadium der Evolution der Endothermie in Dinosauriern, in dem die Endothermie von der ontogenetischen Plastizität entkoppelt war.

Die große ontogenetische Plastizität (was Größe und Wachstum betrifft) ist der ursprüngliche Zustand bei den Archosauriern und blieb auch bei den Krokodilen erhalten; die Ornithodira (Pterosaurier + Dinosauria) verloren diese Plastizität. Offen ist, ob sich der Verlust dieser Plastizität und das einheitliche Wachstumsmuster mehrfach innerhalb der Dinosaurier konvergent entwickelte (der gemeinsame Vorfahre also noch diese Plastizität hatte), oder ob (wahrscheinlicher) bei *Plateosaurus* eine Reversion vorliegt auf ein Prä-Dinosaurier-Niveau. Der nahe verwandte *Massospondylus* sowie der etwa gleich alte *Herrerasaurus* zeigen – soweit bekannt – jedenfalls keine Anzeichen für eine solche Plastizität (was eher für eine Reversion bei *Plateosaurus* spricht). *Massospondylus* zeigt dagegen eine andere Reversion (zur Vierfüßigkeit, s. unter *Massospondylus* im Lias). (Sci. 310, 1750 + 1800).

Nach modernen kladistischen Erwägungen handelt es sich bei den Prosauropoda nicht um ein Monophylum, sondern um eine paraphyletische Außengruppe der Sauropoda, in der Sauropodenmerkmale sukzessive in Richtung auf die Sauropoden akquiriert werden:

--- *Eoraptor*

--- *Panphagia* / (*Saturnalia* + *Chromogisaurus*) (nicht aufgelöst)

--- *Thecodontosaurus* + *Pantyraco*

--- *Efraasia*

--- Plateosauridae (*Unaysaurus*, *Plateosaurus*)

Ab jetzt: MASSOPODA

--- *Ruehleia* + *Plateosauravus*

--- Massospondylidae (*Leyesaurus*, *Adeopapposaurus*, *Massospondylus*, *Lufengosaurus*, *Glacialisaurus*, *Coloradisaurus*)

--- *Saraksaurus*

Ab jetzt: SAUROPODIFORMES

--- *Xingxiulong*

--- (*Yunnanosaurus* + [*Jingshanosaurus* + *Seitaad*]) +
(*Riojasaurus* + *Eucnemesaurus*)

--- *Anchisaurus*

--- *Mussasaurus*

--- *Yizhousaurus*

--- *Melanorosaurus* / *Blikanasaurus* / *Aardonyx* (nicht aufgelöst)

--- *Camelotia*

--- *Lessemsaurus* + *Antetonitrus*

--- *Leoneosaurus*

--- *Gongxianosaurus*

--- *Pulanesaura*

Ab jetzt: SAUROPODA (*Vulcanodon* / *Tazoudasaurus* /
Isanosaurus / Eusauropoda) (nicht aufgelöst)

(Sci. Rep. 8: 13464).

Eine andere Arbeit aus dem Jahr 2018 (über *Ledumahadi*, Hettang-Sinemur, Südafrika, mit 12 t der bis dahin schwerste Sauropodomorpha, adult, ca. 14 Jahre alt) gibt einen Überblick über die Entstehung von Quadrupedalität und Körpergröße der Sauropodomorpha (Curr. Biol. 28: 1).

Danach waren die basalen Sauropodomorpha zunächst biped, gingen dann zur Vierfüßigkeit über, wobei *Riojasaurus* aus dem mittleren Nor der älteste Vertreter der vierfüßigen Sauropodomorpha ist. In der weiteren Entwicklung kam es dann aber zu sekundären Reversionen, d.h. Linien, die wieder zweifüßig wurden (wie *Yunnanosaurus* und *Mussasaurus*), bevor sich die Vierfüßigkeit definitiv etablierte (mindestens eine Reversion, eventuell mehrere). Offenbar experimentierten frühe Sauropodiformes mit verschiedenen Fortbewegungsarten.

Ledumahadi (ad Lessemsauridae) steht noch außerhalb der Sauropoda und erreichte bereits im frühen Unterjura eine Länge von 14 m und ein Gewicht von 12 t. Zum Vergleich: die basalsten Sauropodomorpha der Trias wogen gerade einmal 10 kg! *Ledumahadi* entwickelte seine enorme Körpergröße konvergent zu den Sauropoden, und dies bei noch gebeugten (nicht-säulenförmigen) Beinen. Große Körpermasse setzte also nicht zwingend säulenförmige Beine voraus. Bereits in der Trias erreichten lessemsauride Sauropodomorpha ein Gewicht von mindestens 3,8 t und wahrscheinlich bis zu 7 t (*Lessemsaurus*, Nor). Die bipeden Sauropodomorpha erreichten nur 1,5 t Masse.

Anchisaurus (unterer Lias) war der kleinste quadrupede Sauropodomorphe (260 kg) und nicht viel schwerer als der kleinste bipede Sauropodomorphe nach dem Carn (*Sarhsaurus*: 170 kg).

Die TJG hatte offenbar keinen negativen Einfluss auf die Größenzunahme der Sauropodiformes, oder diese erholte sich rasch nach der TJG. Säulenförmige Beine entwickelten sich erst bei basalen Sauropoden. Viele frühe Sauropodomorpha waren vierfüßig, aber stets noch mit gebogenen (d.h. nicht säulen-förmigen) Beinen.

Die Vierfüßigkeit der Sauropodomorpha entwickelte sich schon bei relativ geringer Körpermasse, ermöglichte später aber die weitaus größeren Körpermassen der Sauropoda. Säulenförmige Beine finden sich erstmals im mittleren U-Jura (*Vulcanodon*, *Pulanesaura*). Auch große Säuger besitzen säulenförmige Beine; dabei besteht durchaus ein Kontinuum zwischen den gebogenen Beinen kleiner Säuger und den säulenförmigen der großen Taxa, alle Säuger > 300 kg weisen aber eindeutig säulenförmige Beine auf. Während auch alle Sauropoden säulenförmige Beine besitzen, gilt dies jedoch nicht für non-sauropode Sauropodomorpha, wie *Ledumahadi* mit seiner plesiomorphen Extremitätenanatomie zeigt (in Einklang mit anderen Lessemsauriden).

Die Linie der Lessemsauridae (inkl. *Ledumahadi*) trennte sich schon im Nor von der Linie zu den Sauropoda, der letzte gemeinsame Vorfahr von *Ledumahadi* und den Sauropoden hatte ein Gewicht von ca. 2,2 t. *Lessemsaurus* wog mindestens 2,1 t (geschätzt von dem am besten erhaltenen Exemplar; adulte Individuen waren aber wohl viel schwerer und vermutlich bis 7 t schwer), *Antetonitrus* (unterer Lias) 5,6 t. Die Lessemsauridae weisen also eine eigenständige Entwicklung hin zu großer Körpermasse auf, konvergent zu den Sauropoden.

Entgegen bisheriger Annahmen waren also extreme Körpergröße und –masse auf dem Niveau der Sauropodomorpha nicht zwingend an säulenförmige Beine gebunden. Ornithischia entwickelten Vierfüßigkeit in mehreren Linien, erreichten dabei aber niemals voll ausgeprägte säulenförmige Beine. Sie zeigen damit Parallelen zu den Sauropodomorpha, von denen auch nur eine einzige Linie säulenförmige Beine entwickelte, die dann allerdings überragend erfolgreich wurde (Sauropoda) und alle anderen Sauropodomorpha zur Extinktion führte.

Während es Reversionen von der Vierfüßigkeit mit gebogenen Beinen zur Bipedie bei Sauropodomorpha gab, kam es bei Sauropoden (mit ihren säulenförmigen Beinen) zu keiner Reversion mehr.

Ledumahadi war im unteren Jura das größte Landtier, und es gab auch zuvor niemals ein größeres Landtier. Er war zu jener Zeit der aktuelle und bisherige Rekordhalter und erreichte mit seinen 12 t fast die maximale Masse der größten (späteren) Ornithischia (12 – 17 t). Dies belegt, dass säulenförmige Beine weder bei Sauropodomorpha noch bei Ornithischia Voraussetzung für eine Körpermasse > 10 t waren. Zu keiner Zeit war die Disparität der Sauropodomorpha größer als im unteren Lias – sowohl was das Größenspektrum wie die Körperhaltung betraf (es gab noch bipede „Prosauropoda“). Allerdings gab es nur eine kurze Zeit der Koexistenz mit Sauropoden mit säulenförmigen Beinen, die ab dem Toarcium als einzigste Linie der Sauropodomorpha überlebten*. Möglicherweise spielte kompetitive Verdrängung eine Rolle, da die Körperhaltung der Sauropoden (definiert über die Form der Vorderbeine) und ihre Nahrungsaufnahme energiesparender waren im Vergleich zum plesiomorphen Bauplan der Lessemsauridae.

* Die Frage des Überlebens der „Prosauropoda“ in China (*Lufengosaurus* aus der Familie Massospondylidae noch im Bajocium Chinas?) wird in der Arbeit nicht diskutiert.

SAUROPODOMORPHA:

--- *Saturnalia* (bi) OT

--- *Plateosaurus* (bi) OT

--- *Plateosaurus* (bi) OT + *Ruehleia* (bi) OT

--- *Massospondylus* (bi) uUJ + *Lufengosaurus* (bi) uUJ

--- *Sarhsaurus* (bi) uUJ

Ab jetzt: VIERFÜSSIGKEIT

--- *Xingxiulong* (qu) uUJ + *Jingshanosaurus* (qu) uUJ

--- *Anchisaurus* (?qu) uUJ (Wahrscheinlichkeit für Vierfüßigkeit: 69 %)

--- *Riojasaurus* (qu) OT

Ab jetzt: SAUROPODIFORMES

--- *Yunnanosaurus* (bi) uUJ (Reversion)

--- *Mussasaurus* (bi) OT (“

--- NMQR3314 (qu) uUJ (“*Melanorosaurus*”)

--- *Camelotia* (?) oOT

Ab jetzt: > 2,1 t

--- *Lessemsaurus* (?) OT + (*Antetonitrus* qu. uUJ + *Ledumahadi** qu. uUJ)

* 12 t! = LESSEMSAURIDAE (Nor - Sinemur)

Ab jetzt: säulenförmige Beine

--- frühe Sauropoden (ca. 10 t) (UJ)

bi = biped, qu = quadruped; OT = O-Trias, oOT = oberste O-Trias, uUJ = frühe Unterjura

Mit Ausnahme von *Anchisaurus* lassen sich alle Taxa mit geeignetem Fossilmaterial der Extremitätenknochen eindeutig als biped oder quadruped zuordnen, was belegt, dass der Übergang zwischen Bipedie und Quadrupedie in der Evolution der Sauropodomorpha rasch erfolgte (ohne eindeutige Übergangsformen).

6d.2.2 Sauropoda (O-Trias bis Maastricht): ging man bisher davon aus, dass die Sauropoden erst im unt. Lias erschienen, wurde im Jahr 2000 ein 6,5 m langer Sauropode (offenbar aber noch nicht ganz ausgewachsen) aus dem späten Nor oder Rhät von

Thailand berichtet (*Isanosaurus attavipachi*), der sich deutlich von Prosauropoden unterscheidet und auf eine lange eigenständige Entwicklung der Sauropoden-Linie während der Trias deutet. Bisher waren nur Fußspuren (*Deuterosauropodopus*) aus der Trias von Lesotho bekannt, die – kontrovers – Sauropoden zugeordnet wurden; inzwischen aber als Spuren von Sauropodomorpha angesehen werden (Curr. Biol. 28: 1).

Als gesichert gelten dagegen Sauropodenspuren aus dem Hettangium von Polen und Italien, was belegt, dass zum Zeitpunkt der Trias-Jura-Grenze die Sauropoden schon geographisch weit verbreitet waren (Nat. 407, 72). Sauropodenspezifische Merkmale von *Isanosaurus*: Wirbelvorderfläche konvex, Hinterfläche konkav bei Halswirbeln; Fehlen jeglicher sigmoidaler Krümmung des Oberschenkelschaftes. Sauropodentypisch halbkugelige Oberschenkel-Gelenkkopf.

Eine umfassende Analyse von Körper- und Spurenfossilien (s. WILSON, Paleobiol., Sommer 2005) kam zu dem Ergebnis, dass die Sauropoden in der oberen Trias und im unteren Jura schon taxonomisch diverser und weiter verbreitet waren als bisher auf der Basis der (rare) Körperfossilien angenommen. Neben *Isanosaurus* aus dem ?Rhät von Thailand, der als unstrittiger Sauropode gilt, gibt es einige weitere Kandidaten, die eher zu den Sauropoden als zu den Prosauropoden zu stellen sind:

Blikanasaurus (Nor bis Rhät, AF): fraglich, ob Prosauropode oder basaler Sauropode; steht in manchen Merkmalen näher zu den Sauropoden als zu den Prosauropoden; in Proc. R. Soc. Lond. B (2002, S. 615) zu den Sauropoda gestellt

Antetonitrus (Nor Südafrikas): potentieller Sauropode

Melanorosaurus (frühes Nor Südafrikas): potentieller Sauropode, naA Prosauropode

Lt. obigem Kladogramm handelt es sich bei allen drei Gattungen um Sauropodiformes in der Nähe (aber außerhalb) der Sauropoda.

Die ältesten Dinosaurierkörperfossilien stammen aus der Ischigualasto-Formation Argentiniens (228 MA)*; sie enthalten *Pisanosaurus* als basalen Ornithischia und *Eodromaeus*, *Herrerasaurus* als basale Theropoden (der basale Theropode *Staurikosaurus* aus dem Carn der Santa-Maria-Formation in Südbrasilien ist etwas jünger, ca. 225 MA) sowie *Eoraptor*, der neuerdings auf die Linie zu den Sauropodomorpha gestellt wird. Fossilien von Sauropodomorpha (nicht aber von Sauropoda!) finden sich etwas später im Carn von Madagaskar, Nord- und Südamerika. Theropoden-Spuren aus dem Anis bis ?Ladin (238 MA) deuten allerdings auf eine frühere Divergenz zwischen Theropoden und Sauropodomorpha.

* Die Erkenntnis, dass zwei Aetosauriertaxa, die bisher zu anderen Gattungen gestellt wurden, zur Indexgattung *Stagonolepis* der Adamanian Landvertebratenfauna = oberstes Carn gehören, führt zur Neueinstufung der Ischigualasto-Formation und Santa Maria Formation in Südamerika als oberstes Carn anstelle von Unter- bis Mittelcarn. Die Grenze Ladin/Carn liegt bei 232 MA. Mit dieser Neueinstufung der Funde von *Herrerasaurus*, *Eoraptor* und *Pisanosaurus* ins oberste Carn verlieren diese ihre Position als älteste Dinosaurier; zwei Prosauropodentaxa von Madagaskar sind älter, entweder frühes Carn oder unter Umständen sogar Ladin. An der absoluten Datierung von *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Pisanosaurus* ändert diese Neubewertung der Ischigualasto-Formation aber nichts] (J. Palaeont. 76, 852).

In einer aktuellen Arbeit wird das Altersspektrum der Ischigualasto-Formation von 231,4 bis 225,9 MA angegeben; **Dinosaurier finden sich nur zwischen 231,5 und 229 MA**, wo sie 11 % der Wirbeltier-Individuen ausmachen. In den jüngeren Abschnitten der Formation dominieren Therapsiden mit einem kleinen Anteil von Archosauromorpha. Erst in der hangenden Los

Colorados Formation (Nor) kommen dann wieder Dinosaurier vor mit einem Anteil von 33,4 % (Sci. 331: 206)].

Vermutliche – aber nicht sichere – Sauropoden sind aus dem Carn bekannt: *Blikanasaurus* (s.o.) mit einigen Merkmalen von Sauropoden; auch Spuren aus dem Carn Westargentinens haben Sauropoden-Synapomorphien, aber die Zuordnung beider Taxa zu den Sauropoden ist nicht gesichert.

Die ältesten sicheren Sauropodenspuren sind *Tetrasauropus* aus der Chinle-Gruppe Nordamerikas (Nor bis Rhät), die ältesten sicheren Körperfossilien stammen von *Isanosaurus* aus dem ?Rhät von Thailand, der aber bereits weiter abgeleitet ist als *Tazoudasaurus* aus dem Toarc und evtl. auch als *Vulcanodon* aus dem Toarc (*Vulcanodon* gilt als basalster Sauropode). Im Hettang finden sich dann auch Sauropodenspuren in Italien und Polen, etwas später in Marokko. Der Körperfossilnachweis von Sauropoden ist dagegen im Lias sehr fragmentarisch; der älteste komplett erhaltene Sauropode ist *Shunosaurus* aus dem Dogger Chinas. Der älteste Eusauropode ist *Kunmingosaurus* (Sinemur – Pliensbach).

Ichnofossilien aus dem Bathon Europas sind der älteste Nachweis für Neosauropoden, konkret von Titanosauriformes, wahrscheinlich Saltosauridae. Die ältesten Körperfossilien von Neosauropoden stammen aus dem Callov von Kirgisien (*Ferganasaurus*).

Die Sauropoden des Keuper lebten – kombiniert man die Daten von Körper- und Spurenfossilien – vom westlichen Nordamerika bis nach Ostasien; im Lias zusätzlich in Afrika, Indien, Europa und evtl. Südamerika, im Dogger kamen Madagaskar und Australien hinzu (für Antarctica werden sie angenommen).

Die Vorfahren der Sauropoden waren biped: *Lagerpeton* und *Marasuchus* als nächste Außengruppen der Dinosaurier waren biped; der Sauropodomorphe *Saturnalia* (Carn Südamerikas) sowie *Thecodontosaurus* – entweder ein basale Prosauropode oder ein Taxon außerhalb der Sauropodomorpha – waren ebenfalls wohl noch biped. Dinosaurier und Saurischia waren also ursprünglich biped, Sauropodomorpha wahrscheinlich auch. Die Dichotomie zwischen den Theropoda und Prosauropoda muss zwischen 238 und 228 MA erfolgt sein.

Antenonitrus wäre – wenn er dann wirklich ein Sauropode ist – das älteste quadrupede Körperfossil eines Sauropoden; auch *Barapasaurus*, *Vulcanodon*, *Gongxianosaurus* (alle Lias) waren auf jeden Fall quadruped; *Isanosaurus* (?Rhät, Nor bis Rhät) ist zu fragmentarisch, um Aussagen hierzu zu treffen. Spurenfossilien von quadrupeden Sauropoden (*Tetrasauropus*) finden sich im Nor Nordamerikas (also zeitgleich mit *Antenonitrus*) und beweisen damit die Existenz quadrupeder Sauropoda im Nor, noch älter sind die quadrupeden Spuren aus dem Carn Westargentinens (5 – 10 MA vor *Antenonitrus*), allerdings könnten diese auch von einem fakultativ quadrupeden Taxon stammen. Die Spuren aus dem Keuper und frühen Lias könnten sogar bereits von Eusauropoden stammen (ältester körperfossiler Nachweis im Sinemur – Pliensbach), evtl. sogar von Neosauropoden (ältester körperfossiler Nachweis im Callov).

Die kladistische Analyse stellt *Blikanasaurus* (Carn bis Nor) und *Antenonitrus* (Nor) als basalste Taxa der Sauropoda auf (dabei wurde aber nicht geprüft, ob es sich auch um Prosauropoden handeln könnte); es folgen dann *Gongxianosaurus*, *Isanosaurus*, *Tazoudasaurus* und *Vulcanodon* als Außengruppen der Eusauropoda. Die beiden Spurenfossilien *Tetrasauropus* sowie die Spuren aus dem Carn Westargentinens sind nach der kladistischen Analyse nahe Außengruppen der Eusauropoda. Die Spuren belegen damit, dass relativ fortgeschrittene Sauropoden schon in der

Trias – kurz vor den Körperfossilien von *Antenonitrus* – gelebt haben. Insgesamt belegen die Spurenfossilien des Keuper (ab Carn) und unteren Lias, dass die Diversität der Sauropoden zu dieser Zeit schon weitaus größer war als nach Körperfossilien anzunehmen. Es gab diverse frühe Sauropodenfaunen – also mit körperfossil noch nicht dokumentierten „Geisterlinien“. Und die fortschrittliche (abgeleitete) quadrupede Fortbewegung (bei bipeden Vorgängern) belegt, dass wichtige fortbewegungsrelevante Anpassungen schon vor *Tetrasauropus* und *Isanosaurus* stattgefunden hatten.

orni-orni otri

6e) Ornithischia:

nur Pflanzenfresser, insgesamt 45 % aller Dinosauriergattungen, im Keuper aber noch recht unbedeutend; nur mit der UO Ornithopoda vertreten, der Stammgruppe aller anderen Ornithischia. Der Nachweis von Ornithischia im Keuper beschränkt sich möglicherweise auf *Pisanosaurus* aus dem ob. Carn, der kladistisch wohl noch unterhalb der Ornithopoda steht (s.u.). Andere vermeintliche Ornithischia aus der O-Trias erwiesen sich als Fehlinterpretation; weitere Ornithischia erst im Lias.

Einteilung der Ornithischia nach MÜLLER (modif.)

1. UO **Ornithopoda**: Keuper bis Maastricht (COX: ab Lias)
2. UO Stegosauria: Dogger bis M-Kreide
3. UO Ankylosauria: Lias (naA ob. Malm) bis O-Kreide
4. UO Ceratopsia: Oxfordium bis oberste Kreide.

? Ornithopoda:

F **Pisanosauridae** (ob. Carn Argentinien, nur fragmentarisch bekannt; monotypisch):

Pisanosaurus: 90 cm, einziger Ornithischia des Keuper, kladistisch an der Basis der Ornithopoda; Argentinien, oberes Carn. Nur unvollständig bekannt, spitze Zähne, wohl noch nicht heterodont. Nach modernen Kladogrammen handelt es sich bei *Pisanosaurus* noch nicht um einen Heterodontosauriden, sondern um den basalsten Ornithischier überhaupt. Gleiche Fundstelle und Fundschicht wie *Eoraptor* und *Herrerasaurus*, damit einer der drei ältesten Dinosaurier-Körperfossilien außerhalb Madagaskars.

Da die Backenzähne von *Pisanosaurus* zur Innenseite des Kiefers verlagert sind, so dass sie einen breiten Raum an der Außenseite frei lassen, wird vermutet, dass er bereits über Wangen (muskulöse Hauttaschen) verfügte; dieser Raum konnte während des Kauens noch ungekaute Pflanzennahrung aufnehmen (Wangen sind typisch für manche Ornithischia und einige andere Reptilien).

Laut BENTON (2007) besteht eine Fossilücke von 20 MA zwischen *Pisanosaurus* und den nächstjüngeren Ornithischia; *Pisanosaurus* wird als „wahrscheinlicher“ Ornithischia betrachtet.

Fragliche Reste von **Heterodontosauridae** in der O-Trias Südamerikas (Natwiss. 98, 369) (in Natwiss. Ru. 6/2011, 304 aber nicht mehr infrage gestellt, sondern als unstrittig dargestellt).

Grundprinzipien der Evolution der Dinosaurier

Die Dinosaurier entstanden nach älteren Auffassungen wohl in Südamerika (*neuerdings favorisiert man aber eher die Nordhalbkugel, weil dort ihre Schwestergruppen lebten*), das damals aber noch nicht isoliert war. Der Erfolg der Dinosaurier beruhte (1) auf ihrer aufrechten Körperhaltung (dadurch viel schnellere Läufer als alle ihre Zeitgenossen); (2) wurden durch den aufrechten Gang die Hände frei; sie konnten zum Zupacken und Festhalten verwendet werden (Finger mit Klauen). Die frühesten Dinosaurier waren wahrscheinlich Raubtiere oder omnivor (s.o.); Pflanzenfresser erschienen erst später.

Im ob. Keuper (Nor) müssen sich die Saurischia bereits in mind. 4 Linien aufgespalten haben, von denen drei fossil dokumentiert sind (Prosauropoda, Sauropoda, Ceratosaurier – mindestens mit der UO Coelophysoidea); nur Tetanurae sind noch nicht sicher im Keuper nachgewiesen.

An der Gesamtvertebratenfauna hatten Dinosaurier im Keuper aber nur einen sehr geringen Anteil; im oberen Carn (mittl. U-Keuper; 227,8 MA) und den folgenden 10 MA spielten sie nur eine sehr kleine Rolle in der Reptilfauna. Zwar war die Aufteilung in Sauropodomorpha, Ornithischia und Theropoda schon erfolgt, aber nur Theropoden hatten einen signifikanten Anteil unter den Carnivoren, während pflanzenfressende Dinosauria innerhalb der reptilen Herbivoren völlig unbedeutend waren.

Die Dinosaurier entwickelten sich in relativ kurzer Zeit auf einem noch relativ kleinen Körpergrößenniveau (Generationsdauer!) aus einem gemeinsamen thecodonten Vorfahren; bereits im oberen Carn sind beide Hauptlinien (karni- und herbivor) präsent. Auch das gleichzeitige Vorkommen von *Eoraptor* und dem schon höher entwickelten *Herrerasaurus* spricht für eine sehr rasche Entwicklung. *Eoraptor* (1 m, Schädel handgroß) ernährte sich wohl omnivor, darunter auch von kleinen Reptilien; er stellt den basalsten bekannten Dinosaurier dar; ihm fehlte noch die flexible Fuge am Unterkiefer, die sich bei *Herrerasaurus* (3 m, Schädel fußballgroß) und allen späteren Theropoden findet. Sie ermöglicht es, den Unterkiefer zu dehnen; letzteres ist die Voraussetzung dafür, lebende Beute zu ergreifen und mit den Kiefern festzuhalten. *Eoraptor* und *Herrerasaurus* verfügten bereits über den theropodentypisch schmalen Schädel mit den nach hinten gebogenen Zähnen; *Herrerasaurus* hatte kräftige Hinterbeine. Neuerdings wird *Eoraptor* aber bevorzugt in die Linie zu den Sauropodomorpha gestellt; *Eodromaeus* stellt einen basalen Theropoden dar.

Bei dem noch größeren *Zupaysaurus* – ebenfalls aus Argentinien; La Rioja – (Nor oder Rhät; bis 4,5, naA bis 5 m lang; Schädel 80 cm lang) – finden sich im Gegensatz zu *Herrerasaurus* zwecks Gewichtsinderung bereits Fenster im Schädel.

Die ältesten Theropoden-Skelette (*Eodromaeus*, *Herrerasaurus*) sind ca. 230 MA alt (231,5 – 229 MA, oberes Carn), Prosauropoden aber wohl noch älter (wahrsch. unteres Carn von Madagaskar, evtl. sogar oberes Ladin; s.o.); sie belegen, dass die fundamentalen Adaptationen für Herbivorie und Karnivorie bereits vollzogen waren. Bereits der 1 m lange *Pisanosaurus*, der älteste bekannte Ornithischia, wies voll entwickelte Abnutzungsfacetten zwischen oberen und unteren Zähnen auf als Ausdruck einer neuen Methode, Pflanzenmaterial zu zerkleinern. Verbundene Unterkiefer und eine überextendierbare Greifhand waren bei den gleichzeitig lebenden Beutegreifern *Eoraptor* und *Herrerasaurus* ausgebildet.

Die Radiation der Dinosaurier wird mit opportunistischem Ersatz diverser anderer terrestrischer Tetrapoden (Synapsida, basale Archosauria, Rhynchosauria) in Verbindung gebracht, deren

Rückgang mit globalen Klimaveränderungen (saisonale Aridität) und möglicherweise weiteren Ursachen erklärt wird. Voraussetzungen für den Aufstieg der Dinosaurier waren somit globale Veränderungen, die zu Einbrüchen in der bisherigen Landfauna geführt hatten. Weitere Angaben s. Trias-Jura-Grenze.

Die frühesten Dinosaurier waren kleine, zweibeinige Räuber ähnlich kleinen Theropoden; aus diesem Grundstock entwickelten sich kleine und große Fleischfresser; als vegetarischer Seitensproß der Theropodenlinie traten die ersten Pflanzenfresser (Sauropodomorpha) auf; aus primitiven Sauropodomorpha spalteten sich (evtl.; umstritten) die Ornithischia ab mit einer Reorganisation der Hüftknochen in dem Sinne, daß der (notwendigerweise vergrößerte) Pflanzenfresserbauch zwischen den Beinen hing und der Rumpf wirksamer in den Hüften ausbalanciert wurde; im Gegensatz zu den vierbeinigen Sauropoden avancierten die Ornithischia zu bipeden, kleinen bis mittelgroßen, aktiven Wesen.

I. **Ornithischia:**

Die Ornithischia entwickelten eine neue Methode, Pflanzennahrung zu zerkleinern; die Pflanzen wurden mit einem Hornschnabel abgerissen und anschließend zerteilt durch Zahnreihen aus überlappenden Kronen mit schräg geneigten Abnutzungsfacetten. Sie entwickelten auch Wangen (zur prolongierten Verweildauer von Pflanzenresten im Maul zwecks erhöhter Aufbereitung) und einen neuen Knochen (Prädentale) als stabile Plattform für den unteren Schnabel.

Ornithischia waren im Keuper noch extrem selten und sind weitgehend nur durch isolierte Zähne dokumentiert. *Pisanosaurus* (ob. Carn) und *Lesothosaurus* (Hettang, AF) sind aufeinanderfolgende Schwestergruppen zu allen übrigen Ornithischia; möglicherweise teilten sich schon vor der TJG die übrigen Ornithischia in armierte Thyreophora (Stegosauria, Ankylosauria) und unarmierte Neornithischia (Ornithopoda: Heterodontosauridae, Hypsilophodontidae, Iguanodontidae; Marginocephalia: Pachycephalosauria, Ceratopsia).

II. **Sauropodomorpha**

Die Dichotomie in die Prosauropoda und Sauropoda erfolgte schon im Keuper. Prosauropoda entwickelten sich rasch mit nur geringer skelettaler Variation und wurden zu den beherrschenden großen Herbivoren des Keuper und Lias, während Sauropoda (ab ob. Nor oder Rhät nachgewiesen) im Lias noch selten waren und erst im Dogger nach dem Aussterben der Prosauropoda diversifizierten. Im Dogger teilten sich auch die beiden wichtigsten Linien (Neosauropoda), die (a) Diplodociden und (b) Macronaria (Camarasauridae, Brachiosauridae, Titanosauridae), und die Neosauropoden wurden zu den herrschenden großen Pflanzenfressern des Dogger und Malm sowie (auf den südlichen Kontinenten) auch während der gesamten Kreide. Eine bedeutende Entwicklung der Sauropoda, die sich bereits bei den ältesten kompletten Schädeln aus dem Dogger Chinas nachweisen ließ, ist eine präzise Zahn-zu-Zahn-Okklusion, eine Besonderheit für Tiere mit regelmäßigem Zahnwechsel (bei Säugetieren geht sie einher mit nahezu vollständigem Verlust des Zahnwechsels).

III. **Theropoda**

Alle Theropoden sind obligate Bipede. Bestimmte Adaptationen ans Beutegreifen entstanden bereits in den frühesten Theropoden (*Eodromaeus*, *Herrerasaurus*) in Form eines flexiblen

Unterkiefers und entsprechenden Anpassungen in der Gelenkanatomie sowie einer verlängerten, aber auf drei funktionierende Finger reduzierten Hand zum Greifen und Kratzen. *Eoraptor* war als 1 m langer Zweibeiner dem letzten gemeinsamen Vorfahren aller Dinosaurier am ähnlichsten, die Kiefer und Hände zeigten aber bereits theropodentypische Modifikationen; dennoch wird er neuerdings auf die Linie zu den Sauropodomorpha gestellt (u.a. aufgrund des Fehlens des für die Theropoden typischen prämaxillären Fensters, über das der gleich alte *Eodromaeus* verfügt; auch einige Skelettmerkmale und vergrößerte Nüstern deuten auf die Sauropodenlinie).

Herrerasaurus war bereits größer als der basale Theropode *Eodromaeus* und zeigte zusätzliche Adaptationen im Bereich der Fortbewegung (balancierend wirkender Schwanz). Alle weiteren Theropoden werden als Neotheropoden bezeichnet, und diese spalteten sich noch vor der TJG in Ceratosauria und Tetanura. Im Keuper und Lias bestand die Mehrzahl der Theropoden aus Ceratosauriern; erst im Dogger hatten sich die Tetanuren auf allen Kontinenten verbreitet, aber schon im unt. Lias muss (wegen des Nachweises des ältesten Coelurosauriers) die Aufspaltung in Allosauroiden und Coelurosaurier erfolgt sein, woraus im Malm die Vögel hervorgingen.

Die Ceratosaurier s.l. spalteten sich noch im Keuper in die Ceratosauroiden (= Ceratosauria s. str.) und Coelophysoiden (nur letztere sind aber sicher im Keuper nachgewiesen). Die Ceratosauroiden (ab Lias) brachten im Malm die Gatt. *Elaphrosaurus* und *Ceratosaurus* hervor; sie persistierten bis in die Kreide Europas und der Südkontinente, wo kurzschnäuzige, gehörnte Formen in der Oberkreide auftauchten (*Indosuchus*, *Carnotaurus*, *Majungatholus*). Die Coelophysoiden umfassen kleinere (*Procompsognathus*, *Segisaurus*, *Syntarsus*, *Coelophysis*) und mittelgroße Beutegreifer (*Dilophosaurus*, *Liliensternus*). Letzterer soll Federn im Nacken getragen haben.

Hinweis: früher fasste man Ceratosauroiden und Coelophysoidea zu den Ceratosauria (hier als Ceratosauria s.l. bezeichnet) zusammen. Inzwischen ist klar, dass Coelophysoidea früher abzweigten und daher nicht mit den Ceratosauroiden (= Ceratosauria s.str.) zusammengefasst werden dürfen:

--- Coelophysoidea inkl. *Dilophosaurus*
ab jetzt: AVEROSTRA
--- Ceratosauria
--- Tetanurae: --- Spinosauroiden
--- Allosauroiden
--- Coelurosaurier

(s. Natwiss. 99, 369)

Die frühen Tetanuren waren allesamt groß mit großen Köpfen. (Früher wurden sie mit großköpfigen Ceratosauriern und Tyrannosauriden zu den „Carnosauriern“ zusammengefasst, die kein Monophylum darstellen!). Torvosauriden und die fischfressenden, krokodilschnäuzigen Spinosauroiden stellen einen frühen Seitenzweig der Tetanurae dar. Der älteste Tetanure ist *Cryolophosaurus* aus dem Lias der Antarktis. Die Allosauroiden erreichen in der Kreide die Körpergröße der größten Tyrannosauriden. Die Coelurosaurier blieben kleine bis mittelgroße Beutegreifer wie z.B. die straußähnlichen Ornithomimiden, Oviraptorosaurier und sichelzehigen Deinonychosaurier, daneben entwickelten sich aber auch innerhalb der Coelurosaurier die Therizinosauriden und die Tyrannosauroiden, letztere zu erheblicher Größe. Coelurosaurier sind

gekennzeichnet durch eine Zunahme der Anzahl der Lendenwirbel, eine Abnahme der Oberschenkelretraktion beim Laufen und eine zunehmende Versteifung der distalen Schwanzhälfte; diese Merkmale wurden bei den Vögeln noch weiter entwickelt.

Bemerkenswert ist, dass das heute für Vögel typische Luftsacksystem schon für basale Neotheropoden typisch ist; das Grundprinzip des Lungendesigns der Vögel (Flow-through-Ventilation; Dudelsackprinzip) und des Luftsacksystems findet sich somit schon früh in der Theropodenlinie (Kladogramm s.u.); rezent findet sich eine postkraniale Pneumatisation (Eindringen von pulmonalen Luftsäcken in den Knochen) nur bei Vögeln. Das Luftsacksystem der Theropoden entwickelte sich von kranial nach kaudal. Dieses Prinzip ermöglicht es, den Sauerstoffgehalt der Luft effektiver zu nutzen (als bei den Säugern); außerdem war der Hals dadurch leichter gebaut, konnte also besser manövriert werden. Über die Hohlräume des Luftsacksystems konnte außerdem überschüssige Wärme abgegeben werden; sie dienten also auch als „Klimaanlage“. So findet sich ein Luftsacksystem in verschiedenen Knochen des Allosauroiden *Aerosteon*, der zu einer Familie gehört (Neovenatoridae), die wohl auf die Radiation der Allosauroiden im Jura zurückgeht. **Das Luftsacksystem der Vögel könnte also in ihren Theropodenvorfahren zunächst für Zwecke der Regulation der Körpertemperatur entstanden sein und wurde dann erst sekundär für die Atmung kooptiert.**

So finden sich skelettale Voranpassungen im thorakalen Skelett der Neotheropoden für die für Vögel so typische Luftaspirationspumpe (flow-through ventilation), eindeutig nachweisbar schon beim basalen Neotheropoden *Majungatholus*. Die Basis für den vogeltypischen Bauplan des Lungensystems findet sich somit schon bei basalen Neotheropoden, und die Flow-through-Ventilation ist wahrscheinlich keine Eigenheit der Vögel, sondern ein generelles Theropodenmerkmal. Postkraniale Pneumatisierung findet sich auch bei Sauropoden und Pterosauriern; die Fähigkeit zur Pneumatisierung des Skeletts ist somit eine Synapomorphie der Ornithodira (Pterosauria + Dinosauria). Pneumatisierte Wirbelkörper finden sich aber auch schon bei basalen „Thecodontia“ wie Erythrosuchidae (Skyth bis Anis) sowie bei den Crurotarsi in der Linie zu den Krokodilen (gingen dann aber bei den Krokodilen wohl infolge der aquatischen Lebensweise verloren; bei Sphenosuchia noch nachweisbar!).

Zusammen mit anderen vogelartigen Merkmalen der Theropoden (z.B. Integumentstrukturen; rasche vogelartige Wachstumsraten, vogelartige Verhaltensweisen) deuten diese Erkenntnisse darauf, dass nonaviale Theropoden den Vögeln ähnlicher als rezenten Reptilien waren. Die vogelähnlichen Merkmale und Verhaltensweisen der Theropoden werden mit erhöhtem metabolischen Potential in Verbindung gebracht, ggf. vogelähnlichem Metabolismus. Dass schon basale Neotheropoden die anatomischen Voraussetzungen für die hocheffektive Flow-through-Ventilation des Lungensystems der Vögel hatten, deutet ebenfalls auf erhöhte und damit vogelähnliche Stoffwechselraten bei den Beutegreifern unter den Dinosauriern. Damit waren die entscheidenden Schritte in Richtung auf die Eigenschaften der modernen Vögel schon im Keuper eingeschlagen! (Nat. 436, 253):

--- Herrerasauridae: keine Luftsäcke

ab jetzt: kaudal (= sacral) positionierte Luftsäcke; NEOTHEROPODA

--- Coelophysoidea ? + Abelosauroida ja!

Ab jetzt: TETANURAE

--- Spinosauroida: ja!

--- Allosauroida: ja !

ab jetzt: MANIRAPTORIFORMES

--- Ornithomimidae: ja!

--- Tyrannosauroida: ja !

- ab jetzt: MANIRAPTORA
--- Oviraptorosauria: ja !
--- Dromaeosauridae (ja) + Troodontidae (?)
--- Avialae: ja !

(ja = sakrale Luftsäcke vorhanden; ?: unsicher)

Aber: Weichteilabdrücke an einem ca. 100 MA alten juvenilen *Scipionyx* (aus der Fam. Tyrannosauridae) belegen dagegen eine primitive Lungenstruktur in Verbindung mit einem Zwerchfell und damit einen krokodilähnlichen Atmungsapparat, anstelle der zumindest für die Theropoden angenommenen vogelartigen Lungen mit Luftsäcken. Auch ein so aktiver Dinosaurier wie *Scipionyx* kam also mit einem primitiven Mechanismus aus! Bei den heutigen, vergleichsweise trägen aquatischen Krokodilen könnte es sich bei diesem System um ein Überbleibsel von ihren hochaktiven, terrestrischen Vorfahren aus der Trias handeln. Die zwerchfellassistierte Lungenventilation deutet darauf, dass die Theropoden neben ektothermem Metabolismus als „Standardprogramm“ in der Lage waren, rasch große Mengen Sauerstoff aufzunehmen und damit Aktivitätsniveaus zu erreichen, die weit über denen rezenter Reptilien lagen.

Medullärer Knochen:

Eine Eigenschaft der Dinosaurier (und Vögel), die sich sehr früh, d.h. vor der Aufspaltung in Ornithischia und Saurischia, aber nach der Abspaltung der Krokodile entwickelt haben muss, ist der sog. medulläre Knochen. Ovulierende Weibchen bilden dieses mineralreiche Knochengewebe rasch in ihren Beinknochen und anderen Knochen als Reservoir für Kalzium zur Herstellung der Eierschalen. Medullärer Knochen fand sich bei *Tyrannosaurus*, aber auch bei *Allosaurus* aus dem Malm und dem Hadrosaurier *Tenontosaurus* aus der oberen U-Kreide (110 MA) (Sci. 314, 920). Der Nachweis medullären Knochens führte auch zu der Erkenntnis, dass sich Dinosaurier schon recht früh, weit vor dem Erreichen der Maximalgröße, fortpflanzten (im Unterschied zu heutigen Reptilien und Vögeln, sondern eher wie mittelgroße Säuger): *Tenontosaurus* war mit 8 Jahren geschlechtsreif, *Allosaurus* mit 10 Jahren und *Tyrannosaurus* mit 18 Jahren (PNAS 105, 582).

Dies war notwendig, weil nur wenige Dinosaurier so lange lebten, dass sie die Maximalgröße erreichten, bzw. das Erreichen der Maximalgröße nur kurze Zeit, vielleicht 3 – 4 Jahre, überlebten; deshalb sind Fossilien ausgewachsener Dinosaurier so selten. Die meisten Dinosauriertaxa dürften ein Höchstalter von nur 30 Jahren erreicht haben, riesige Sauropoden möglicherweise aber bis zu 60 Jahre. Bei ornithuren Vögeln stieg dann die Wachstumsrate extrem an, die Wachstumsdauer wurde gleichzeitig stark verkürzt; sie pflanzen sich daher erst im völlig ausgewachsenen Zustand fort.

Entwicklung der aufrechten Körperhaltung (nach BENTON): Frühe Archosauria wie *Proterosuchus* aus der U-Trias hatten noch die bei Reptilien übliche Spreiz-Beinstellung, bei der die Beine seitlich vom Körper abstehen und der Bauch nur leicht über den Boden gehoben wird. Spätere Archosauria wie *Euparkeria* (Euparkeriidae: Skyth bis Anis) entwickelten eine halbaufrechte Haltung; beim Laufen wurde der Körper deutlich über den Boden gehoben. Eine vollständig aufrechte Haltung (Beine unter den Körper geschwenkt; gesamte Beinlänge in der vertikalen Schrittebene trägt zur Schrittlänge bei) entstand in verschiedenen Linien der Archosauria in der Obertrias: Ornithosuchidae, Rauisuchia, frühe Crocodylomorpha, Pterosauria, Dinosauriomorpha; außerdem – völlig unabhängig – innerhalb der Cynodontia.

Der Wechsel der Beinstellung führte zu einer Vergrößerung der Schrittlänge; außerdem können Tiere, bei denen die Beine direkt unter den Körper geschwenkt sind, das Körpergewicht besser tragen (geringere Drehmomente in den Gelenken). Die Veränderung der Beinstellung ging einher

mit Veränderungen der Muskulatur (Aufteilung von Muskeln, Verlagerung/Verschiebung von Muskelansätzen).

Laufgeschwindigkeit: aus den Spuren der Dinosaurier lässt sich i.d.R. nur der Alltagstrott abschätzen, nicht die erreichbare Höchstgeschwindigkeit. Grundlage der Berechnungen ist eine empirische Formel, die an modernen Tieren ermittelt wurde. Sauropoden legten meist 1 bis 6 km/h zurück, in Ausnahmefällen maximale Geschwindigkeit von 11 km/h. Theropoden konnten durchaus 30 km/h erreichen; *Compsognathus* war wohl der schnellste Dinosaurier und erreichte 64 km/h (BdW 5/2011).

Die Dinosaurierspuren blieben erhalten, wenn Dinosaurier nicht durch Sand, sondern durch Matsch gingen. In den Abdrücken im Matsch sammelte sich Wasser, in dem sich Mikroben vermehrten, die Kalziumkarbonat ausfällten. Wenn dann das Sediment austrocknete, ließ das ausgefällte Kalziumkarbonat die Spur versteinern. Sie blieb erhalten, wenn sie später von einer neuen Sedimentschicht zugedeckt wurde (BdW 5/2011).

Eier, Gelege:

Nach einer vergleichenden Analyse der Ultrastruktur von Eierschalen von Dinosauriern und Vögeln kam man zu dem Ergebnis, dass die Eier der Dinosaurier in einer Umgebung abgelegt worden sein mussten, die mit Wasser gesättigt war; sie mussten dazu vollständig eingegraben sein wie die Eier moderner Reptilien (im Unterschied zu Vögeln). Zahlreiche Indizien sprechen hierfür, insbesondere die kumulierte Porenfläche, die Wasserdurchlässigkeit usw.. Außerdem sind die Schalen generell dicker als bei modernen Vögeln (Palaeont. 49, 171).

Viele Eier waren länglich in Form eines Ellipsoids; sie wurden aufrecht, mit dem spitzen Ende nach unten, in konzentrischen Kreisen abgelegt; das Jungtier verließ das Ei am oberen Ende; der untere Teil des Eies blieb daher unbeschädigt im Sediment (d.h. im Nest, das im Sand oder Boden ausgehoben und zur Bebrütung wie bei Krokodilen abgedeckt war). Unklar ist, ob Dinosaurier Nesthocker oder –flüchter waren. *Maiasaurus* (O-Kreide, s. dort) dient zwar als Indiz für Brutpflege und Nesthocker, der Skelettbau weist aber eher auf Nestflüchter-Verhalten (Becken- und Gliedmaßenknochen vollständig verknöchert; die Jungtiere konnten gleich nach dem Schlüpfen laufen und springen).

Jungtiere von Dinosauriern haben relativ große Köpfe, kurze Häuse, große Füße; die Proportionen veränderten sich im Verlauf der Ontogenese (BENTON).

Endothermie?/Gigantothermie:

BENTON (2007) fasst die bisher zugunsten der Endothermie vorgetragenen Gründe zusammen und kommt zu dem Ergebnis, dass hier eine differenzierte Sichtweise erforderlich ist. Viele kleine Taxa könnten tatsächlich endotherm gewesen sein (z.B. *Hypsilophodon* mit fibrolamellärem Knochen als Indikator für schnelles Wachstum). Auch die gefiederten Coelurosaurier müssen ein gewisses Maß an Endothermie besessen haben, wobei es unklar ist, ob sie ihre Körpertemperatur so hoch halten konnten wie Vögel oder (wahrscheinlich) etwas niedriger. Große Dinosaurier waren dagegen gigantotherm; allein aufgrund ihrer Größe konnten sie höhere Körpertemperaturen aufrecht erhalten (thermische Trägheit). Auch bei rezenten Reptilien > 30 kg entspricht die Wärmeverlustrate während des täglichen Temperaturganges im subtropischen Klima derjenigen der Säugetiere!

Argumente für Endothermie und deren Relevanz (BENTON):

- Polarsaurier: auch ektotherme Dinosaurier jeder Größe konnten bis zu einer geographischen Breite von 50-55 Grad ihre Körpertemperatur auch im Winter auf 30 Grad oder mehr halten; in polnäheren Breiten wäre dagegen ihre Körpertemperatur im Winter unter 30 Grad gesunken; möglicherweise unternahm man aber in Alaska und Australien weite Wanderungen, um der Kälte zu entkommen?
- Räuber-Beute-Verhältnis: die Relation der Biomasse endothermer Räuber zur Biomasse der (endothermen oder ektothermen) Pflanzenfresser beträgt 5 %. Bei ektothermen Räubern liegt dieses Verhältnis dagegen bei 30 – 50 % (bezogen auf die Biomasse der Pflanzenfresser). In den fossilen Populationen verschob sich dieses Verhältnis (Biomasse Räuber / Biomasse Pflanzenfresser) von 50-60 % im Unterperm auf 10 % im Oberperm und 2-3 % bei den Dinosauriern von Obertrias, Jura und Kreide. Dies wurde als Indiz für die Endothermie der Dinosaurier gewertet. Das Problem besteht aber darin, dass sich bei großen ektothermen Räubern die Werte an diejenigen der endothermen Räuber annähern. Das Räuber-Beute-Verhältnis scheint mehr von der Größe als von thermoregulatorischen Aspekten beeinflusst zu sein.
- aufrechte Beinhaltung, hohe Laufgeschwindigkeiten: da unter den rezenten Tieren nur Vögel und Säuger eine aufrechte Beinhaltung aufweisen, wurde auch für Dinosaurier Endothermie unterstellt, wobei aber kein plausibler Kausalzusammenhang zwischen Beinhaltung und Endothermie hergestellt werden kann. Auch besteht hinsichtlich der Laufgeschwindigkeit große Unsicherheit; große Dinosaurier beschränkten sich wohl auf Gehen oder langsames Traben (10-20 km/h), für kleinere bipede Dinosaurier gelten 40 km/h als realistisches Maximum.
- Hämodynamik: da bei langhalsigen Sauropoden die Blutversorgung des Gehirns kritisch gewesen sein dürfte, wird für diese ein kräftiges vierkammeriges Herz wie bei rezenten Vögeln und Säugern unterstellt, was dann seinerseits als Indiz für Endothermie interpretiert wurde; aber auch die ektothermen Krokodile haben ein solches vierkammeriges Herz!
- Knochenhistologie: fibrolamellärer Knochen (primärer, kompakter Knochen, der sehr schnell und ohne Wachstumsringe wächst) findet sich heutzutage bei großen, schnellwüchsigen Säugern wie z.B. Rindern und einigen Vögeln (z.B. Strauße); er deutet aber lediglich auf rasches Wachstum und nicht zwingend auf Endothermie. Dinosaurier mit diesem Knochentyp wuchsen schnell bis zur Geschlechtsreife.
Moderne Reptilien besitzen lamellar-zonalen Knochen, der langsam, ggf. mit Unterbrechungen wächst; Unterbrechungen (z.B. knappe Nahrung, ungünstige Jahreszeit) führen zu Wachstumsringen. Bei vielen Dinosauriern findet sich dieser Knochentyp, was zu dem Vorschlag eines gemischten thermoregulatorischen Systems mit einer Kombination von schnellem und zyklischem Wachstum führte.
- schnelles Wachstum: endotherme Wirbeltiere können sehr schnell wachsen; auch Dinosaurier wiesen sehr hohe Wachstumsraten auf, was als Indiz für Endothermie interpretiert wurde (aber Gigantothermie nicht ausschließt)
- Federn bei Coelurosauriern wohl zunächst zur thermischen Isolation entwickelt (Indiz für Endothermie)
- Temperaturunterschied zwischen Körperkern und Körperoberfläche (Sauerstoffisotopenverhältnis im Apatit des Knochens): Temperatur in den Knochen des Körperkerns 4 Kelvin höher (was als Indiz für Endothermie interpretiert wurde). Entsprechende Messungen am Zahnschmelz von Krokodil- und Theropodenzähnen von vier Lokalitäten der Oberkreide bestätigten für die Krokodile ein Isotopenverhältnis wie bei rezenten Ektothermen, bei Theropoden wie bei rezenten Endothermen.
- Nasen: Turbinalia in den Nasenhöhlen von Vögeln und Säugern dienen dazu, durch Wasserentzug aus der Ausatemluft den Wasserverlust zu reduzieren; bei rezenten Ektothermen und Dinosauriern finden sich keine Turbinalia (was eher gegen Endothermie spricht).

Isotopenuntersuchungen an Zähnen von großen Sauropoden des Oberjura von sechs verschiedenen Lokalitäten (u.a. Morrison Formation sowie Tansania) belegen Körpertemperaturen von 36 bis 38 Grad während der Zahnbildung. Dies ist deutlich mehr (+5 bis + 12 Grad) als bei ektothermen Tieren wie z.B. Krokodilen, aber weniger als bei vielen Vögeln (um 40 Grad) und 4 bis 7 Grad weniger als in Rechenmodellen, die die Körpertemperatur für gigantotherme riesige Sauropoden hochrechneten. Offenbar verfügten die großen Sauropoden über bestimmte Kühlungsmechanismen; dazu könnten das Luftsacksystem, aber auch der lange Hals und Schwanz (Vergrößerung der Körperoberfläche) beigetragen

haben. Ohne entsprechende Mechanismen hätten riesige endotherme Sauropoden ein großes Überhitzungsproblem gehabt, und selbst ektotherme, aber gigantotherme große Sauropoden hätten Temperaturen von über 40 Grad erreicht. Für kleinere Dinosaurier aus der Kreide mit Körpermassen zwischen 10 kg und 9 t hatte die Untersuchung von Isotopen im Zahnschmelz bereits Körpertemperaturen zwischen 33 und 38 Grad ergeben.

Die Körpertemperatur von Wirbeltieren wird beeinflusst von Stoffwechselraten, Umgebungstemperatur, Körpergröße und – in manchen Fällen – speziellen physiologischen Strategien zur Temperaturregulation. Die Isotopdaten der großen Sauropoden bestätigen das Modell, dass die Sauropoden in der frühen Ontogenie hohe Stoffwechselraten unterhielten, um rasch an Größe zuzunehmen (Druck durch Beutegreifer!); im ausgewachsenen Zustand sorgten dann aber entweder eine Verringerung der Stoffwechselrate und/oder bestimmte physiologische Adaptationen dafür, dass eine Überhitzung vermieden wurde. Dies löst aber nicht die Frage, ob diese Kompensationsmechanismen Überhitzung durch Endothermie oder durch Gigantothermie vermeiden mussten (Sci. 333, 443).

Ein Argument, das bisher immer eher zugunsten der Ektothermie von Dinosauriern genutzt wurde, ist ebenfalls zusammengebrochen: Wachstumslinien im Dinosaurierknochen wurden eher zugunsten eines reptilartigen Stoffwechsels interpretiert – mit Unterbrechung des Wachstums in Mangelzeiten wie z.B. ungünstigen Jahreszeiten. Nachdem inzwischen aber schon bei einigen großen fossilen Vögeln und Säugern ebenfalls solche Wachstumslinien beobachtet wurden, untersuchte man moderne Wiederkäuer (u.a. Antilopen, Giraffen, Hirsche) aus verschiedenen Lebensräumen zwischen den Tropen und Polen und stellte bei ihnen ebenfalls ein ungleichmäßiges, zyklisches Wachstum fest. Dies ist also durchaus auch ein Merkmal homoiothermer Endothermer; das Wachstum wird während ungünstiger jahreszeitlicher Bedingungen eingestellt, Körpertemperatur, Stoffwechselrate und ein knochenwachstum-vermittelnder Wachstumsfaktor im Plasma nehmen ab – eine Strategie zum Energiesparen. Wachstumslinien (als Indikatoren für einen Wachstumsstop) können daher nicht mehr als Indiz für Ektothermie interpretiert werden. Die ausgedehnte Vaskularisierung des fibromedullären Knochens in den meisten Dinosauriern, aber auch anderen ausgestorbenen Wirbeltieren, entwickelte sich im Jahresverlauf während der Maxima der endogenen Hitzeproduktion – also in Zeiten starker Blutzirkulation, intensiven Wachstums und demnach hoher Stoffwechselraten, weil ohne letztere weder eine starke Blutzirkulation noch intensives Wachstum denkbar sind (Nat. 487, 358 + 310).

Konzept der Mesothermie der Dinosaurier (Sci. 344; 1216 + 1268)

Die Korrelation zwischen Stoffwechselrate (in Ruhe), Wachstumsrate und Körpergröße von 381 rezenten und einigen ausgestorbenen Tieren (darunter 21 Dinosaurier: Theropoda, Sauropodomorpha, Ornithopoda, Ceratopsia) führte zum Konzept der Mesothermie der Dinosaurier, aber auch bei einigen modernen Tieren wie Ameisenigel, Thunfisch, Lederschildkröte und schnell schwimmenden Haien (Lamnidae). Mesotherme stehen zwischen Ekto- und Endothermen; sie nutzen ihre stoffwechselgenerierte Wärme, um die Körpertemperatur über die Außentemperatur hinaus anzuheben, halten sie aber nicht auf einem bestimmten Niveau konstant (wie Endotherme).

Endothermie ist bei sehr großen Tieren schon deshalb problematisch, weil sie gar nicht genug Nahrung aufnehmen können, um die Körpertemperatur zu halten. Korreliert man Wachstumsrate und Basisumsatz, finden sich getrennte Cluster für Ektotherme (langsam wachsend, niedrige Stoffwechselrate) und Endotherme (schnell wachsend; hohe Stoffwechselrate; 5 bis 10 x höhere Stoffwechselrate als Ektotherme). Mesotherme stehen zwischen diesen beiden Clustern.

Bei ausgestorbenen Tieren konnte man die Wachstumsrate anhand der jährlichen Wachstumsringe im Knochen ermitteln. Als Parameter gingen nur die adulte Körpergröße und die maximale jährliche Wachstumsrate in die Berechnungen ein.

Mesothermie ermöglichte den Dinosauriern, bei vergleichsweise niedrigem Energieaufwand schnell und groß zu wachsen. Im Verhältnis zur Größe und Umgebungstemperatur lagen die Stoffwechselraten der Dinosaurier zwischen denen der Ektothermen und Endothermen.

Da das Klima wärmer war, war es nicht unbedingt notwendig, voll endotherm zu sein. Auch endotherme Säuger des Mesozoikums hatten früheren Studien zufolge eine niedrigere Körpertemperatur, die sie allerdings konstant hielten. Ameisenigel sind aber auch heutzutage noch mesotherm (bei einer Körpertemperatur von ca. 31 Grad).

Frühe Vögel wie *Archaeopteryx* waren ebenfalls mesotherm. Weder Flügel noch Flugvermögen gingen somit mit Endothermie einher, und die moderne Knochenhistologie der Vögel findet sich erst seit der Oberkreide. Einige befiederte Dinosaurier könnten zwar endotherm gewesen sein, aber mit einem wesentlich geringeren Grundumsatz als moderne Vögel und Säuger.

Dank der Mesothermie waren die Dinosaurier anderen Reptilien (ektotherm) überlegen. Als schnell wachsende Tiere konnten sie die Nische der terrestrischen Großtiere besiedeln und verhinderten so, dass die kleinen, energiehungrigen endothermen Säuger selbst größer werden konnten. Moderne Beuteltiere sind wie Placentalia endotherm (Sci. 344; 1216 + 1268).

(Eigene Anmerkung: bei den auf die Körpermasse adjustierten Wachstumsraten steht *Apatosaurus* mit $16 \text{ g}^{1/4}$ pro Tag schon nahe an den Placentalia ($23 \text{ g}^{1/4}$ pro Tag); *Tyrannosaurus* (11), *Tenontosaurus* (5,8) und *Troodon* (4,8) stehen deutlich darunter – dies stellt die Frage nach der Rolle von Gigantothermie bzw. Interaktion zwischen Gigantothermie und Mesothermie. Das Konzept der Mesothermie stellt möglicherweise das der Gigantothermie nicht infrage, sondern beide Konzepte könnten sich vielleicht ergänzen?)

In der Linie zu den Vögeln steigen die massenadjustierten Wachstumsraten wieder: *Troodon* 4,8 – *Archaeopteryx* 9,6 – Palaeognathae 41 – der Maximalwert in dieser Studie.

Rezente Mesotherme: Thunfisch: 6,9; Ameisenigel: 5,7; Lederschildkröte: 13;

niedrigste Werte fanden sich bei manchen Fischen (1,6) und Krokodilen (1,9) sowie der grünen Meeresschildkröte (2,2) und Squamata (3,5) (ektotherm).

Tag-, Dämmerungs- oder Nachtaktivität von Dinosauriern, Flugsauriern und basalen Archosauriern (Sci. 332, 705).

Vergleiche der Größe und Anatomie von Orbita und Skleralring (Länge der Orbita, Durchmesser des Skleralrings) mit rezenten Taxa ergaben überraschend einen hohen Anteil von nachtaktiven bzw. tag- und nachtaktiven Dinosauriern, Flugsauriern und anderen Archosauriern. Schon im Mesozoikum wurden also die verschiedenen Nischen zu unterschiedlichen Zeiten von unterschiedlichen Tieren genutzt. Fliegende Tiere waren überwiegend tagaktiv, terrestrische Prädatoren zumindest teilweise nachtaktiv und große Herbivoren nutzten Tag und Nacht zur Nahrungsaufnahme. Sowohl bei fossilen wie bei rezenten Taxa korreliert das Aktivitätsverhalten viel stärker mit der ökologischen Rolle als mit der taxonomischen Zuordnung.

Heutzutage sind 58,5 % aller Amnioten nur tagaktiv, 27,1 % nur nachtaktiv und 14,4 % tag- und nachtaktiv. Bei aktiven Fliegern liegt der Anteil der nur Tagaktiven bei 77,5 % (11,8 %

nachtaktiv, 10,7 % nacht- und tagaktiv), bei nicht-fliegenden Amnioten liegt der Anteil der Nur-Nachtaktiven bei 41,6 % und der Nur-Tagaktiven bei 41,0 % (tag- und nachtaktiv: 17,4 %).

Mit Ausnahme des tagaktiven Ornithischiers *Agilisaurus* (dem kleinsten der analysierten Herbivoren) waren alle untersuchten fossilen Herbivoren tag- und nachtaktiv (*Lufengosaurus* und *Ornithomimus* ließen sich nicht sicher zuordnen, ob sie nur nachtaktiv oder tag- und nachtaktiv waren). Auch thermoregulatorische Gründe sprechen zugunsten einer zumindest teilweise nächtlichen Aktivität der großen Dinosaurier. Da der Nahrungsbedarf der großen Herbivoren mit der Körpermasse steigt, muss bei einer Masse von mehr als 423 kg davon ausgegangen werden, dass die Tiere mehr als 12 Stunden fressen mussten. Allerdings konnten die Sauropodomorpha möglicherweise schneller fressen (und brauchten dadurch relativ weniger Zeit für dieselbe Nahrungsmenge als andere Tiere), weil sie die Nahrung nicht kauten. Viele terrestrische Wirbeltiere vermeiden außerdem hohe Temperaturen der Tagesmitte und verteilen daher ihre Aktivitäten auf die Zeit davor und danach (um Überhitzung zu vermeiden – vor allem ein Problem großer Tiere).

Alle terrestrischen Prädatoren unter den untersuchten Archosauriern waren entweder nur in der Nacht oder tags und nachts aktiv – was auch den Verhältnissen bei rezenten karnivoren Säugern entspricht. Kleine Theropoden waren mindestens partiell nachtaktiv. *Velociraptor* war nachtaktiv (seine potentielle Beute, *Protoceratops*, war tag- und nachtaktiv). Daten für große Theropoden sind bisher nicht verfügbar.

Die bisherige Annahme, die Archosaurier des Mesozoikums wären tagaktiv gewesen und hätten die Säuger daher in nächtliche Nischen verdrängt, ist damit unzutreffend. Daten für mesozoische Säuger liegen noch nicht vor, viele mesozoische Archosaurier waren aber tag- und nachtaktiv. Dies gilt bereits für basale Archosaurier wie *Euparkeria* (nachtaktiv) und *Proterosuchus* (tag- und nachtaktiv). Die Vorfahren der Archosaurier verfügten offenbar bereits über Sehpigmente, die an schwaches Licht angepasst waren.

Flugsaurier und frühe Vögel waren überwiegend tagaktiv; Ausnahmen: *Ctenochasma* und *Rhamphorhynchus* als Fischfresser waren nachtaktiv, vergleichbar modernen nachtaktiven Procellariiformes. Der Filtrierer *Pterodaustro* dürfte ökologisch nachtaktiven filtrierenden Anseriformes entsprochen haben. Die Pterosaurier-Fauna Solnhofens bestand somit aus tagaktiven (ebenso *Archaeopteryx*) und nachtaktiven Taxa.

Basale Archosaurier:

Euparkeria – nachtaktiv

Proterosuchus – tag- und nachtaktiv

Flugsaurier:

Ctenochasma (2 Arten), *Pterodaustro*, *Rhamphorhynchus muensteri* - nachtaktiv

Pterodactylus, *Scaphognathus*, *Tupuxuara* – tagaktiv

Tapejara – tag- und nachtaktiv

Ornithischia:

Agilisaurus – tagaktiv

Corythosaurus, *Prosaurolophus*, *Protoceratops*, *Psittacosaurus*, *Saurolophus*: tag- und nachtaktiv

Basale Saurischia:

Herrerasaurus: tag- und nachtaktiv

Sauropodomorpha:

Diplodocus, Nemegtosaurus, Plateosaurus, Riojasaurus: tag- und nachtaktiv

Lufengosaurus: nachtaktiv oder nacht- und tagaktiv

Nonaviale Theropoden:

Juravenator, Meganosaurus, Microraptor, Velociraptor: nachtaktiv

Garudimimus, Sinornithosaurus: tag- und nachtaktiv

Ornithomimus: nachtaktiv oder tag- und nachtaktiv

Vögel:

Archaeopteryx, Confuciusornis, Sapeornis, Yixianornis: tagaktiv

Anzahl der bekannten Dinosaurier-Gattungen (SERENO 1999)

Carn	10 – 15	Berrias	< 10
Nor	15 – 20	Valangin	ca. 5
		Hauterive	ca. 5
Hettang	< 10	Barreme	ca. 5
Sinemur	ca. 10	Apt	ca. 12
Pliensbach.	< 10	Alb	ca. 20
Toarc	ca. 10		
		Cenoman	ca. 15
Aalenium	< 10	Turon	ca. 10
Bajoc	< 10	Santon	ca. 10
Bathon	< 10	Campan	ca. 55
Callov	ca. 10	Maastricht	ca. 70
Oxford	< 10		
Kimmeridge	ca. 20		
Tithon	ca. 15		

Kladogramm und zeitliche Verbreitung der Dinosaurier (nach SERENO 1999, Sci. 284, 2138, leicht modifiziert):

SAURISCHIA:

SAUROPODOMORPHA:

a) PROSAUROPODA (?? ob. Ladin, ? unt. Carn, unt. Nor bis Bajoc):

--- *Riojasaurus*

ab jetzt: **Plateosauria** :

---- Massospondylidae (*Massospondylus, Yuannanosaurus*)

---- *Lufengosaurus*

---- Plateosauridae (*Sellosaurus, Plateosaurus*)

b) **SAUROPODA**

--- *Vulcanodon* (unt. Lias)

ab jetzt: **Eusauropoda:**

---- *Shunosaurus* (mittl. Dogger)

---- *Barapasaurus* (ob. Lias) + (paraph.) *Omeisaurus* (unt. Malm)

ab jetzt: **Neosauropoda**

i) --- **Diplodocoidea** (?M-Dogger bis ?U-Malm, U-Malm bis U-Maastricht)

---- Dicraeosauridae

---- Diplodocidae

ii) --- **Macronaria**

---- *Haplocanthosaurus*

--- *Camarasaurus* (mittl. Malm)

ab jetzt : **Titanosauriformes**

1) --- Brachiosauridae

(O-Dogger -Cenoman)

2) --- **Somphospondyli**

--- *Euhelopus*

--- Titanosauria

(?O-Dog.- U-Malm;
U-Malm bis KTG)

THEROPODA:

--- *Eoraptor* (ob. Karn = mittl. U-Keuper)

--- Herrerasauridae (ob. Karn bis ob. Nor)

ab jetzt: **Eutheropoda:**

a) **CERATOSAURIA:**

aa) **Ceratosauroida** (*Elaphrosaurus*, *Ceratosaurus*,
Abelisauridae) (?Karn bis U-Malm; U-Malm bis KTG)

ab) **Coelophysoidea** (Karn bis mittl. Lias) :

---- *Dilophosaurus*

---- *Liliensternus*

---- Coelophysidae

b) **TETANURAE** (? Karn bis U-Lias, U-Lias bis KTG)

ba) **Spinosauroidea** (? O-Lias bis Dogger; Dogger bis M-Santon):

---- Torvosauridae

---- Spinosauridae

bb) **Neotetanurae:**

i) Allosauroida (ob. Lias bis unt. Maastricht)

ii) **Coelurosauria** (Sinemur bis KTG) :

--- *Ornitholestes* + Compsognathidae (paraph.)
(Malm)

ab jetzt: **Maniraptoriformes :**

1) **Ornithomimosauria :**

--- Therizinosauridae (Segnosauria)

--- **Ornithomimoidea:**

--- Alvarezsauridae

--- Ornithomimidae

2) **Tyrannoraptora :**

--- Tyrannosauroida

(Oxford – KTG)

ab jetzt: **Maniraptora :**

--- Oviraptorosauria

(?Malm – Apt; Apt – M-Maast.)
ab jetzt: **Paraves** :

a) **Deinonychosauria:**

--- Dromaeosauridae

(?ob. Malm, JKG b. M-Maast.)

--- Troodontidae

(U-Malm bis O-Maast.)

b) **Aves:**

--- *Archaeopteryx*

--- *Confuciusornis*

--- Enantiornithes

--- Euornithes

ORNITHISCHIA:

--- *Pisanosaurus* (ob. Karn)

--- *Lesothosaurus* (unt. Lias)

1) **THYREOPHORA:**

--- *Scutellosaurus* (unt. Lias)

--- *Emausaurus* (ob. Lias)

--- *Scelidosaurus* (unt. Lias)

ab jetzt: **Eurypoda** (?unt. Lias bis M-Dogger; Dogger bis KTG)

a) **Stegosauria** (mittl. Dogger bis Santon):

--- *Huayangosaurus*+*Dacentrurus*+Stegosaurinae

b) **Ankylosauria:**

ba) Nodosauridae (*Hylaeosaurus* + Nodosaurinae)

(ob. Dogger bis KTG)

bb) --- *Gargoyleosaurus*

--- Ankylosauridae (*Minmi*+Ankylosaurinae)

(ob. Dogger bis KTG)

2) **NEORNITHISCHIA:**

2a) **ORNITHOPODA:**

--- Heterodontosauridae (?O-Trias, U-Lias bis U-Kreide/Jehol-Biota)

ab jetzt: **Euornithopoda** (?U-Lias bis O-Dogger; O-Dogger bis KTG):

i) Hypsilophodontidae (ob. Dogger bis KTG)

ii) Iguanodontia:

--- *Muttabarasaurus* + *Tenontosaurus*(Apt) (paraphyl.)

--- Dryosauridae (unt. Malm bis Alb)

ab jetzt: **Ankylopollexia** (unt. Malm bis KTG):

--- Camptosauridae (unt. Malm bis JKG)

ab jetzt: **Styracosterna:**

--- *Probactrosaurus*

ab jetzt: **Hadrosauriformes:**

--- Iguanodontidae (Berrias bis Alb)

ab jetzt: Hadrosauroidea:

--- *Ouranosaurus* (Apt)

--- *Protohadros*

--- **Hadrosauridae** (Apt?,Alb?,

Cenoman bis KTG):

--- Hadrosaurinae

--- Lambeosaurinae

2b) **MARGINOCEPHALIA** (?U-Lias bis ?JKG, JKG bis KTG):

i) **Pachycephalosauria** (?U-Malm bis ?Barreme, Barreme bis KTG):

- *Stenopelix*
- *Goyocephale*
- *Homalocephale*
- *Stegoceras*
- ab jetzt: **Pachycephalosauridae:**
- *Prenocephale*
- ab jetzt: **Pachycephalosaurinae:**
- *Stygimoloch*
- *Pachycephalosaurus*

ii) Ceratopsia:

- *Psittacosaurus* (Berrias bis Alb)
- *Chaoyangosaurus* (Berrias)
- ab jetzt: **Neoceratopsia** (Valangin bis KTG):
- *Leptoceratops* (ob. Maastricht)
- ab jetzt: **Coronosauria:**
- Protoceratopsidae (ob. Santon bis unt. Maastricht)
- ab jetzt: **Ceratopsoidea:**
- *Montanoceratops* (u. Maastricht)
- *Turanoceratops*
- ab jetzt: **Ceratopsidae** (unt. Campan bis KTG)
- Centrosaurinae
- Ceratopsinae

? in den Zeitangaben bedeutet: Verbreitungszeiträume, die nur aufgrund fragmentarischer oder unbeschriebener Funde belegt bzw. vermutet sind. Unterstreichungen bedeutet: im Keuper präsent, halb unterstrichen bedeutet: im Keuper aufgrund fragmentarischer oder unbeschriebener Funde wahrscheinlich präsent.

Kladogramm der Dinosaurier nach BENTON (2007) (auf der Basis der bis zu diesem Zeitpunkt gründlichsten und modernsten Analysen; unterstrichen = in der O-Trias nachweisbar):

a) basale Dichotomie Saurischia/Ornithischia (unterhalb von *Herrerasaurus*!)

ORNITHISCHIA:

- *Pisanosaurus*
- Fabrosauridae
- ab jetzt: GENASAURIA
- Thyreophora = *Scelidosaurus* + (Stegosauria + Ankylosauria)
- ab jetzt: CERAPODA
- Pachycephalosauria + Ceratopsia (= Marginocephalia)
- ab jetzt: ORNITHOPODA
- Heterodontosauridae
- ab jetzt: EUORNITHOPODA
- Hypsilophodontidae
- *Iguanodon*, *Ouranosaurus* (nicht aufgelöst)
- Hadrosauridae

SAURISCHIA:

- Herrerasauridae
- DICHOTOMIE: Theropoda/Sauropodomorpha

SAUROPODOMORPHA:

- Thecodontosaurus
- Plateosaurus
- Riojasaurus
- Massospondylus
 - ab jetzt: SAUROPODA
 - Vulcanodontidae
 - Euhelopodidae
 - ab jetzt: NEOSAUROPODA
 - Cetiosauridae / Diplodocoidea (nicht aufgelöst)
 - ab jetzt: MACRONARIA
 - Camarasauridae
 - ab jetzt: TITANOSAURIFORMES
 - Brachiosauridae
 - Titanosauridae

THEROPODA:

- Coelophysoidea
- Dilophosaurus
- **Ceratosauria** = Ceratosauridae + Abelisauridae
 - ab jetzt: TETANURAE
 - **Carnosauria** = (Megalosauridae + Spinosauridae) + (Allosauridae + Carcharodontosauridae)
 - (M. + S. = Spinosauroida) (A. + C. = Allosauroida)
 - ab jetzt: COELUROSAURIA
 - Coeluridae
 - ab jetzt: MANIRAPTORIFORMES
 - Tyrannosauridae
 - Ornithomimidae
 - ab jetzt: MANIRAPTORA
 - Alvarezsauridae
 - Therizinosauridae
 - Deinonychosauridae = Troodontidae + Dromaeosauridae
 - Aves

Anmerkungen: Die Position der Herrerasauridae (basale Saurischia oder basale Theropoden?) ist kontrovers. Die Alvarezsauridae könnten auch im engen Zusammenhang mit den Ornithomimiden stehen. Prosauropoda werden als paraphyletisch dargestellt, möglicherweise stellen sie aber auch ein Monophylum dar (BENTON 2007).

Ursachen für den Aufstieg der Dinosaurier:

In der höheren Trias vollzog sich ein dramatischer Umbruch von den Therapsiden zu den Dinosauriern als beherrschenden Tieren, während die gleichzeitig entstandenen Säugetiere für 160 MA in Nischen (nachtaktive Tiere, insektenfressende Baumbewohner) abgedrängt wurden. (Ausnahme: Triconodontiden wie *Repenomamus* aus der U-Kreide Chinas, s. U-Kreide).

a) Dinosaurier hatten als erste die Beingeometrie optimiert (obwohl auch die Therapsiden mit der Beingeometrie experimentierten und in verschiedenen Gruppen unterständige Beine entwickelten).

Die Therapsiden wurden mit der Umwandlung der Geometrie der Gliedmaßen (obgleich schon auf dem rechten Weg!) nicht rechtzeitig fertig, um die Machtübernahme durch die (aufgrund ihrer Beingeometrie wendigeren) Archosaurier zu verhindern.

b) Der Rückgang der pflanzenfressenden Therapsiden (z.B. von Dicynodontia als klassische Beutetiere; evtl. durch carnivore Archosaurier veranlasst) eröffnete Freiräume für die Entwicklung pflanzenfressender Dinosaurier (Sauropodomorpha unter den Saurischia, alle Ornithischia). Dies mag auch erklären, warum unter den frühesten Dinosauriern die Fleischfresser dominierten und pflanzenfressende Dinosaurier erst etwas später Bedeutung erlangten. Möglicherweise konnten sich die Pflanzenfresser unter den Dinosauriern erst ausbreiten, nachdem die Theropoden die pflanzenfressenden Therapsiden – als wesentliche Konkurrenz unter den Pflanzenfressern – dezimiert hatten.

c) Es gibt zahlreiche indirekte Hinweise auf Endothermie bei Dinosauriern (*kritische Diskussion der Endothermie-Hypothese s. weiter oben*):

1. alle anderen Tiere mit „senkrechten“ Beinen sind ebenfalls endotherm; echte Zweibeinigkeit setzt hohe Koordinationsfähigkeit des Gehirns voraus, was wiederum Endothermie erfordert;
2. Verhältnis Raubdinosaurier / Beutetiere nach Skeletzzählungen sehr ungleich; exotherme Tiere haben geringen Energiebedarf, d.h. die vorgegebene Anzahl von Beutetieren hätte mehr Raubdinosaurier ermöglicht als es den Funden entspricht (Vergleiche mit rez. Tierfrequenzen, z.B. Raubkatzen);
3. Knochenstruktur (Blutgefäßversorgung) säugerähnlicher, Indiz für hohes Aktivitätsniveau;
4. komplexe Verhaltensmuster; Herdentiere, komplexes Sozialverhalten;
5. relativ große Gehirne, besonders bei manchen Theropoden;
6. riesige Batterien von Mahlzähnen bei diversen Pflanzenfressern, die auf großen Nahrungsbedarf (typisch für Endotherme) hinweisen;
7. physiologische Hinweise auf großes, vollkommen gekammertes, kräftiges, säugerähnliches Herz;
8. Endothermie der Vögel als nahe Verwandte;
9. Polarsaurier (s. Kreide).
10. Eine Befiederung kleinerer Dinosaurier (Wärmeisolierung) macht vor allem bei warmblütigen Tieren Sinn, die die Körpertemperatur (mit hohem Energieaufwand, d.h. auch Nahrungsbedarf) auf hohem Niveau halten müssen.
11. extrem schnelles Wachstum mit „explosiven“ Wachstumsschüben wie z.B. bei *Tyrannosaurus* ab dem 12. Lebensjahr

Daneben besteht eine Hypothese, daß Saurierbabies endotherm waren (Vergleich der Knochenstruktur von Saurierkindern mit rezenten Vogelkindern), rasch wuchsen und dann allmählich relativ exothermer wurden; die große Masse der Alttiere verlieh diesen eine gewisse Immunität gegen äußere Temperaturschwankungen (wie bei rez. Krokodilen); bei plötzlichen Kälteeinbrüchen wäre die schiere Masse schon ein Schutz und ermöglichte ihnen, aktiv zu bleiben. Die große Masse erhielt also die Körpertemperatur unter den Bedingungen eines recht konstanten, warmen Klimas konstant; gegen kurze Kälteperioden war der Körper dank der Masse gefeit. Die spezielle Größe (Länge) der Sauropoden mag dann eine Folge des Abweidens der Baumkronen gewesen sein (Giraffeneffekt); je länger der Hals, desto schwieriger war der Kopf zu balancieren, daher der vergleichsweise kleine Kopf der langhalsigen Sauropoden und die Übernahme von Gehirnfunktionen durch das Rückenmark. Diese Phänomene erklären:

- die Größe der Dinosaurier
- ihren langfristigen Erfolg während der konstanten Klimabedingungen des Mesozoikums
- die Schwierigkeiten bei den zunehmend instabileren Klimaverhältnissen zur KTG hin

d) Möglicherweise haben spezifische Klimabedingungen, die in der kritischen Phase der Entscheidung zwischen der Archosaurier/Dinosaurier- oder aber Therapsida/Mammalia-

Herrschaft herrschten, u.U. zufällig die reptile Seite bevorzugt, so daß es zum Triumph des reptilen über das therapsid-mammalische Konzept kam.

Die Radiation der Dinosaurier zeigt Ähnlichkeit mit dem Aufstieg der Placentalia: der älteste Vertreter war an der unteren Grenze des Größenspektrums (*Eoraptor*: 1 m lang!) und er lebte ca. 15 MA vor dem Beginn der Dominanz der Gruppe in Landhabitaten; noch vor Erreichen dieser Dominanz durchlief die Gruppe eine erhebliche taxonomische Diversifikation; und in beiden Fällen wurden freie ökologische Nischen nach einem Massensterben besetzt. Allerdings war die Radiation der Dinosaurier bei weitem nicht so explosiv wie die der Placentalia, sowohl was die Artenzahl wie die Zunahme der Körpergröße betrifft. Bei den Dinosauriern entwickelten sich in den ersten 50 MA höchstens 50 verschiedene Gattungen, die maximale Körpergröße wurde erst mehr als 50 MA nach Beginn der Radiation erreicht, und nur 8 – 10 adaptive Designs entstanden (im Vergleich zu ca. 25 bei den Säugetieren), die wenigsten davon innerhalb der ersten 15 MA (im Gegensatz zu den Säugetieren, die rasch in die verschiedenen Ordnungen diversifizierten). Bei den Dinosauriern entstanden auch keine Taxe, die speziell als Gleitflieger oder Bodengräber ausgerichtet waren, und es erfolgte auch keine Adaptation an Sumpf, Baumleben (Ausnahme: Dromaeosauriden, Linie zu den Vögeln), Süßwasser oder ozeanische Habitate. Ein wesentlicher Unterschied zu den Säugetieren besteht aber auch dadurch, dass die Landmassen zu Beginn der Radiation der Dinosaurier zu einem Superkontinent verbunden waren, der letzte gemeinsame Vorfahr biped war und die Körpermasse um eine Größenordnung größer als bei den Säugetieren. Dabei könnten der einheitliche Superkontinent und die größere Körpermasse eine so rasche Radiation wie bei den Säugetieren behindert haben.

e) Die Dinosaurier verfügten über eine verbesserte Atmung infolge des bei ihnen etablierten Luftsacksystems, das aber auch schon bei einigen Außengruppen der Dinosaurier (wie z.B. Erythrosuchidae, Skyth bis Anis) nachweisbar ist und keine Innovation *innerhalb* der Dinosaurier darstellt. Die Entstehung des Luftsacksystems geht wohl auf die Erfordernisse einer verbesserten Atmung in Zeiten niedrigen Sauerstoffgehalts der Atmosphäre zurück; seit dem obersten Perm und über die PTG hinweg war der Sauerstoffgehalt stark bis auf Werte um 15 % gefallen, blieb zunächst in der U- und M-Trias niedrig, stieg im Keuper zunächst wieder an (auf ca. 17 – 18 %), um zur TJG hin erneut abzufallen und im Lias ein Minimum mit Werten zwischen 12 und 14 % zu erreichen [andererseits spricht der Nachweis verkohlten Holzes aus dieser Zeit gegen so niedrige Sauerstoffwerte; s. U-Kambrium]; danach allmählich Anstieg auf knapp 20 % in der höheren Oberkreide. Das Luftsacksystem ermöglicht eine hoch effektive Atmung selbst in großen Höhen (also niedrigen Sauerstoffgehalten), wie die Flughöhe mancher rezenter Vögel beweist. Möglicherweise bot das Luftsacksystem und die damit verbundene effektivere Atmung einen entscheidenden Vorteil für die Dinosaurier in der Konkurrenzsituation mit anderen terrestrischen Tiergruppen (Sci. 316, 558). Auch die Synapsiden experimentierten zu dieser Zeit mit effektiverer Atmung (Zwerchfell), gleichzeitig aber auch mit effektiverer Energiegewinnung durch verbesserte Aufschließung der Nahrung (Evolution der Säugegebisses) und Reduktion der Energieverluste (durch Fell) (eigene Anmerkung). Letztendlich könnte aber das Luftsacksystem den Grund für den Triumph des reptilen (archosauriden) über das synapside Konzept im Keuper (s.o.) darstellen.

f) Iridiumanomalie und „Farnpeak“ deuten möglicherweise auf einen Meteoriteneinschlag an der TJG (s. TJG), der zum endgültigen Verschwinden von Konkurrenzgruppen der Dinosaurier (z.B. Phytosaurier, Procolophoniden) führte und ökologische Nischen für die Radiation der Dinosaurier geöffnet haben könnte. Details s. Trias-Jura-Grenze.

g) BENTON betrachtet die Radiation der Dinosaurier als Folge der Extinktion am Ende des Carns (u.a. Dicynodontia, Rhynchosauria und diademodonte Cynodontia als Herbivoren), die ökologische Nischen freiräumte, weshalb die Dinosaurier rasch die Vorherrschaft erlangten und keinen langanhaltenden Wettbewerb mit Vorgängergruppen führen mussten. Die Dinosaurier waren im Carn entstanden; nach der endcarnischen Extinktion breiteten sich zu Beginn des Nor zunächst vor allem die Sauropodomorpha aus; Theropoden und Ornithischia blieben zunächst unbedeutend. Mit dem Aussterben der carnivoren Phytosauria und „Rauisuchia“ an der TJG nimmt dann auch die Vielfalt der Theropoden zu, um die TJG herum erscheinen auch erstmals Theropodentaxa von größerer Körpergröße. Ornithischia radiieren erst im Jura.

Der Übergang zur Dominanz der Dinosaurier erfolgte also in zwei Stufen in Form schneller Radiationen jeweils nach einem Aussterbeereignis. Im Carn stellten Dinosaurier nur 1 – 3 % der Individuen in den Faunen. Nach dem Aussterben der o.g. Herbivoren am Ende des Carn radiierten die herbivoren Sauropodomorpha im frühen Nor und machten dann noch im Nor 50 – 90 % der Individuen aus. Die zweite Stufe der Radiation erfolgte dann nach dem Aussterben der basalen Archosauria und anderer Carnivoren an der TJG.

Während des Carn waren zwar alle drei Linien der Dinosaurier schon vertreten, radiierten aber zunächst nicht. Die Radiation der Sauropodomorpha und Theropoda erfolgte erst 5 – 10 MA nach ihrer Entstehung, die Radiation der Ornithischia sogar erst nach 20 – 25 MA im Lias. Dies ist ein Indiz, dass erst Nischen freigeräumt werden mussten, bevor die Dinosaurier radiieren konnten.

Dinosaurier hatten zunächst keine wirklich „überlegenen“ Anpassungen, denn viele Archosaurier der O-Trias gingen ebenfalls zum aufrechten Gang über, starben aber dennoch in der O-Trias aus (Aetosauria, Rauisuchia, Ornithosuchia, einige frühe Crocodylomorpha).

Das Ende des Carn ist auch durch weitere Extinktionen (z.B. *Dicroidium*-Flora der Südhalbkugel; Verschiebungen in marinen Lebensgemeinschaften, besonders Riffen) gekennzeichnet, die mit einem globalen Klimawandel in Verbindung gebracht werden (Übergang von einem regenreichen zu einem ariden Klima), wobei der Klimawechsel zum Aussterben der bisher dominierenden Herbivoren beigetragen haben könnte und somit die Nischen für die (zunächst überwiegend herbivoren) Dinosaurier freiräumte (BENTON).

f) „zufälliger“ „Sieg“ über die Crurotarsi an der TJG? (Sci. 312, 1485; u.a. BENTON):
Ausgehend von einer einzigen Linie diversifizierten die Dinosaurier zwischen O-Trias und Lias in viele dutzend Linien und unterschiedliche Öko- und Morphotypen. Dabei existieren zwei wesentliche Theorien zum Erfolg der Dinosaurier: nach einer Theorie stachen sie ihre Konkurrenten aufgrund ihrer aufrechten Körperposition (dadurch schnellere Fortbewegung und bessere Manövrierfähigkeit) und/oder infolge ihrer Endothermie aus (kompetitive adaptive Theorie), nach der anderen (opportunistischen) Theorie nutzten sie die Carn-Nor-Extinktion und den damit verbundenen Rückgang der Rhynchosauria, Dicynodontia und Chiniquodontiden für sich aus.

Nach neuen Untersuchungen erfolgte der Aufstieg der Dinosaurier in zwei Schritten: Diversifizierung der herbivoren Sauropodomorpha im Nor (nach der Carn-Nor-Extinktion), gefolgt von großen Theropoden und bewaffneten herbivoren Gruppen im Lias nach der Extinktion der Crurotarsi an (oder nahe) der TJG (Details s. oben unter „g“). Theropoden wurden nach der TJG größer und häufiger; noch gravierender ist die Zunahme bei den Ornithischia, die in der O-Trias noch sehr selten waren, nachdem sich viele vermeintliche keupersche Ornithischia als Archosauria außerhalb der Dinosauria erwiesen.

Das kritische Intervall für die frühe Evolution der Dinosaurier sind die 28 MA des Nor und Rhät, also zwischen Carn-Nor-Grenze und TJG. In dieser Zeit waren die Crurotarsi die Hauptkonkurrenten der Dinosaurier; sie besetzten einen wesentlich größeren Morphospace: langschnauzige fisch- und fleischfressende Phytosauria, gepanzerte herbivore Aetosauria, große bis gigantische karnivore „Rauisuchia“. Die Crurotarsi entwickelten konvergent auch dinosaurierartige Baupläne: große terrestrische Beutegreifer; kleine wendige Beutegreifer; mittelgroße Herbivoren, die sich von niedriger Vegetation ernährten; agile bipede Herbivoren. Es zeigt sich erhebliche Konvergenz zwischen Dinosauriern und Crurotarsi der O-Trias; manche Crurotarsi wurden daher zunächst als Dinosaurier fehlgedeutet. Die ausgeprägte Konvergenz belegt, dass Dinosaurier und Crurotarsi in der O-Trias ähnliche Ressourcen nutzten; in einigen Faunen des Nor waren Crurotarsi zahlreicher als Dinosaurier und besetzten ein größeres Spektrum an Körperbauplänen. Mit Ausnahme einiger Linien der Crocodylomorpha starben die Crurotarsi aber am Ende der Trias aus. Umfangreiche Analysen konnten keine Erklärung dafür liefern, weshalb die Crurotarsi (außer Crocodylomorpha) an der TJG erloschen, die Dinosaurier dagegen überlebten. So zeigten sich über die Trias hinweg keine signifikanten Unterschiede in den Evolutionsraten von Crurotarsi und Dinosauriern bzw. Ornithodira insgesamt, und es zeigte sich auch nicht (wie theoretisch zu erwarten) eine Abnahme der Rate bei den Crurotarsi bei gleichzeitiger Zunahme bei den Dinosauriern. Lediglich bei den Körperanhängen war die Evolutionsrate bei Dinosauriern erhöht, nicht im achsialen oder kranialen Skelett. Der von den Crurotarsi besetzte Morphospace war dagegen größer als bei Dinosauriern oder Ornithodira insgesamt; dies gilt auch noch für Carn und Nor!

Bemerkenswert ist eine Entkoppelung von der Entstehung neuer Eigenschaften einerseits und morphologischer Disparität (Morphospace) andererseits bei triassischen Archosauriern. Frühe Archosaurier zeigen eine hohe Rate der Evolution von neuen Eigenschaften, die morphologische Disparität blieb aber gering (kleiner Morphospace, d.h. die neuen Eigenschaften führten zunächst nicht zu neuen Körperbauplänen). Erst später in der Trias, als die Rate der Entstehung neuer Eigenschaften abnahm, erhöhte sich die morphologische Disparität. In diese Phase fällt das Erscheinen neuer Körperbaupläne wie Phytosauria, Aetosauria, Crocodylomorpha, Pterosauria, Dinosauria; allesamt erschienen in Carn oder Nor.

Diese Entwicklung spricht grundsätzlich gegen die Theorie von der primären Überlegenheit der Dinosaurier und lässt nicht erkennen, wieso gerade die Crurotarsi und nicht die Dinosaurier an der TJG ausstarben. Grundsätzlich wird bei Massenaussterben beobachtet, dass die Extinktionen eher zufällig verteilt (und weniger ökologisch selektiv) sind; der ökologische Erfolg zweier konkurrierender Gruppen kann sich daher bei einer Massnextinktion umkehren. Daraus ergeben sich zwei Hypothesen: entweder starben die Crurotarsi rein zufällig aus – trotz ihrer ökologischen Breite und des breiten, dinosaurierähnlichen Morphospace -, oder aber die Dinosaurier besaßen eine oder mehrere Schlüsseladaptationen, die ihnen an der TJG Vorteile verschafften. Letzteres ist aber eher unwahrscheinlich, da die Dinosaurier 30 MA lang Seite an Seite mit Crurotarsi gelebt hatten, wobei die Crurotarsi oftmals zahlreicher und morphologisch diverser als Dinosaurier waren. Letztendlich waren die Dinosaurier wohl die Profiteure von zwei Massnextinktionen und hatten dabei einfach viel Glück.

Neue Untersuchungen in der Ischigualasto-Formation Argentinens (ob. Carn) zeigten allerdings, dass schon damals 11 % aller Individuen Dinosaurier waren und dass die Dinosaurier schon damals artenreicher waren als bisher angenommen. Ihr Aufstieg erfolgte somit früher und schneller als bisher angenommen; sie „warteten nicht auf eine Katastrophe“, die ihnen Vorteile bot, sondern übernahmen nach und nach frei gewordene Nischen.

Es gibt auch eine Hypothese, nach der die **ungewöhnlich große intraspezifische Variabilität in den ontogenetischen Wachstumsraten** bei frühen Dinosauriern und ihren nächsten Verwandten Vorteile während der kritischen und sehr variablen Lebensverhältnisse gegen Ende der Trias und an der TJK geboten haben dürfte und damit zum Aufstieg der Dinosaurier am Ende der Trias beigetragen haben könnte.

Während Krokodile (im Gegensatz zu Vögeln) noch heutzutage eine hohe Variabilität der Wachstumsraten aufweisen, war diese bei frühen Dinosauriern (aus Obertrias und Unterjura) noch viel stärker ausgeprägt und ungewöhnlich. Eine basale Linie der Dinosaurier, die Ceratosaurier, behielt diese Variabilität bis zu ihrem Aussterben am Ende der Kreide bei. In den weiter abgeleiteten Theropoden (schon bei Allosauriden und Tyrannosauroiden) ging diese Variabilität aber verloren zugunsten eines sehr einheitlichen und schnellen Wachstums, wie man es auch heute ohne intraspezifische und interspezifische Varianz bei den Vögeln kennt (PNAS 113: 14757).

Rolle des Carnian Pluvial Event (<http://www.nature.com/articles/s41467-018-03996-1>; Nat. 576: 26)

Nirgendwo ist weltweit gesehen das Carn so gut dokumentiert und aufgeschlossen wie in den Dolomiten. Studien in den Dolomiten (unter Berücksichtigung von Fußabdrücken) und Vergleiche mit Argentinien und Brasilien zeigten, dass die Diversifizierung der Dinosaurier nach einer tiefgreifenden Krise erfolgte, die durch eine rasche globale Erwärmung ausgelöst worden war (Carnian Pluvial Event, CPE, ca. 234 - 232 MA). Es handelt sich dabei um ein „neues“, bisher in diesem Ausmaß nicht erkanntes Massensterben, das gleichzeitig aber auch mit einer raschen Diversifizierung neuer Tier- und Pflanzengruppen einherging und daher nicht so stark als Massensterben imponiert wie die PTG. Es kam eher zu einem „Turnover“ von Faunen und Floren.

Die Dinosaurier, die bis zu dieser Krise wenig oder weltweit gesehen nur gering verbreitet waren, breiteten sich nach der Krise rasch fast weltweit aus, von Südamerika über Europa bis nach Australien. Die Besonderheit der Fußabdrücke aus den Dolomiten besteht darin, dass sie mit größerer Genauigkeit datiert werden konnten als andernorts. Daher ist die globale Krise im Carn weltweit gesehen in den Dolomiten am besten dokumentiert. Die Diversifizierung der Dinosaurier erfolgte entgegen früherer Vermutungen nach dem CPE weltweit synchron.

Der Klimawandel des CPE vor 232 MA ging mit Treibhausgasen und einem Treibhauseffekt einher, gleichzeitig nahm vorübergehend die Feuchtigkeit in bis dahin trockenen Arealen zu (bedingt durch ausgeprägtes Monsun-Klima); für 1 bis 2 MA wurde es wesentlich feuchter, aus ariden Regionen wurden sumpfige Feuchtländer, und das fast weltweit. Die Erwärmung führte durch verstärkte Verdunstung zu mehr Regenfällen und höherer Feuchtigkeit. Aber vor allem die CO₂-Ausgasung in die Atmosphäre triggerte Regen.

Das Ereignis löste auch die Diversifizierung anderer terrestrischer Gruppen aus, wie Eidechsen, Krokodile, Schildkröten und Säugetiere. **Es handelt sich um ein Schlüsselereignis der Evolution der terrestrischen Vertebraten.**

In den Südalpen gibt es eine kontinuierliche Chronologie von Tetrapodenspuren zwischen Oberkarbon und Unterjura, nur unterbrochen im spätesten Perm, spätesten Anis und Ladin. Die Dolomiten bieten den Vorteil magnetostratigraphischer und radiometrischer Datierung sowie Korrelationen mit invertebraten Leitfossilien wie Ammoniten und Conodonten.

Spuren von Crurotarsi finden sich in den Dolomiten (mit Unterbrechungen) im gesamten untersuchten Zeitraum vom Anis bis Nor, Spuren von Dinosauriomorpha im oberen Anis und oberen Carn, Spuren von Dinosauriern ab dem mittleren Carn. Im unteren Carn (234 MA; Julian) betrug der Anteil der Spuren von Crurotarsi 100 %, im oberen Carn (230 MA; frühes Tuvalian) oberhalb des CPE 30 - 50 % Crurotarsi, 10 - 20 % Dinosauriomorpha, 40 - 50 % Dinosaurier, und im späten Tuvalian/frühen Nor (225 MA) 90 % Dinosaurier, 10 % Crurotarsi.

Im frühen Tuvalian (ob. Carn) finden sich bereits *Eubrontes*-Spuren mit einer Fußlänge von 26 – 27 cm, was auf eine Länge des Spurenverursachers von 5 m deutet. In gleich alten Schichten finden sich auch Spuren von Prosauropoden und kleinen Theropoden.

Der CPE war ein länger dauernder Event (ca. 1,7 MA Dauer zwischen 234 und 232 MA) mit mehreren humiden Phasen in der ansonsten eher ariden Region der heutigen Dolomiten; nach dem CPE wurde es wieder arid. Die Dolomitenregion lag damals zwischen dem 15. und 18. Grad nördlicher Breite und war durch einen komplexen Wechsel von Land und Meer, Transgression und Regression sowie variable Küstenlinien gekennzeichnet. Der CPE ist in den Alpen zeitlich durch die Heiligkreuz-Formation vertreten; Hinweise auf ähnliche Klimaveränderungen finden sich aber auch andernorts in West- und Mitteleuropa; in anderen Kontinenten wurde das Phänomen noch nicht so gut untersucht. Es ging mit einer C-Exkursion einher, die in England 1,09 MA dauerte. Man geht aber davon aus, dass es sich um eine globale Krise handelte, und zwar eine der stärksten Krisen in der Geschichte des Lebens.

Der CPE war verbunden mit globaler Erwärmung, Übersäuerung der Ozeane, verstärkten Niederschlägen und C-Exkursion und wird in Verbindung gebracht mit vulkanischen Ereignissen (Magmatische Provinz Wrangellia, westliches Nordamerika). In den Meeren kam es zu erhöhten Extinktionen von Seelilien, Ammonoideen, bestimmten Muscheln, Korallen und Conodonten. Die Bildung organischer Karbonate in Schelfbereichen wurde plötzlich unterbrochen. Auch Landpflanzen und Amphibien erfuhren Extinktionen.

Gleichzeitig traten erstmals in den Meeren in großem Umfang pelagische Kalzifizierer auf, sowie die Scleractinia unter den Korallen; riff-bildende Korallen und marines Plankton wurden „modern“. Es trat das kalkige Nano-Plankton auf: Einzeller, die sich mit harten Kalkschalen umgeben; es führt heute zu Algenblüten und spielt eine wichtige Rolle im C-Zyklus zwischen Atmosphäre und Ozean. Scleractinia waren zwar schon früher in der Trias entstanden, aber erst kurz nach dem CPE begannen sie, Riffe zu bilden; möglicherweise weil die photosynthetische Algen als Symbionten und Nahrungslieferanten aufgenommen hatten.

Selbst das Auftreten der ersten Mammaliaformes könnte vom CPE getriggert worden sein, stammen doch die ältesten Funde aus dem Carn: ein Zahn aus Indien und ein möglicher Säugerzahn aus dem Carn Deutschlands.

An Land begannen die modernen Koniferen zu radiieren. Archosaurier diversifizierte und ersetzten die bisher häufigen Dicynodontia und Rhynchosauria als ehemals führende Herbivoren, was wiederum mit dem Rückgang der Samenfarne vom *Dicrodium*-Typ und Aufstieg der Koniferen zu tun haben könnte. Für verschiedene Gruppen von Tieren und Pflanzen wurde der CPE zu einem Wendepunkt zwischen der „alten“ und der „neuen“ Welt.

In den Dolomiten ist der Zusammenhang zwischen CPE und DDE besonders deutlich: in Schichten kurz vor dem CPE (236 MA; Julian) finden sich keinerlei Dinosaurierspuren. Die ältesten Spuren finden sich in der Heiligkreuz-Formation entweder zeitgleich mit dem CPE oder

kurz danach (Spuren ab ca. 234 MA), und schon vor 230 MA waren die Dinosaurier in den Dolomiten dominierend. In Deutschland korreliert die CPE mit der Stuttgart-Formation (oberer Schilfsandstein) in Form des Ansbacher Sandsteins. Selbst in Südamerika findet sich zu jener Zeit ein Übergang zu feuchteren Verhältnissen (Los Rastros Formation Argentiniens, verbunden mit den ältesten Hinweisen auf Dinosaurier), gefolgt von der Ischigualasto-Formation (ab 231,4 ± 0,3 MA), wo die Dinosaurier bereits häufig waren.

In den Dolomiten dauerte es nur 3 – 4 MA, dass die Dinosaurier von einem Anteil von 0 % (Julian) über 40 % (frühes Tuvalian, Heiligkreuz-Formation) auf ca. 90 % (spätes Tuvalian/frühes Nor) anstiegen. Sampling Bias ist unwahrscheinlich; es gibt keine einzige Dinosaurierspur in den Südalpen vor dem CPE und nur noch wenige Crurotarsi-Spuren nach dem CPE. Weltweit gesehen nahm der Anteil der Körperfossilien von Dinosauriern von 5- 10 % vor dem DDE auf 70 – 90 % nach dem DDE zu (DDE = Dinosaurier Diversification Event).

Während man in anderen Regionen der Welt aufgrund der unzureichenden stratigraphischen Auflösung bzw. Datierung den DDE lediglich grob auf Carn und Nor eingrenzen konnte, erlauben es die Funde aus den Dolomiten, den DDE auf das Carn (frühes Tuvalian, etwa Übergang Unter-/Ober-Carn) zu datieren. Dies passt zu Datierungen aus den höheren Breiten Gondwanas, wo man den DDE auf einen Zeitraum von weniger als 5 MA zwischen U- und O-Carn einordnete, und Daten aus der Santa Maria Formation Brasiliens, wonach der DDE in den Zeitraum zwischen 233 und 225 gefallen sein muss. Dies spricht für einen weltweit synchronen DDE. Die ältesten Ichnofaunen mit einem hohen Dinosaurieranteil stellen die Heiligkreuz-Formation der Südalpen, der Ansbacher Sandstein in Deutschland und die Los Rastros Formation in Argentinien – alle drei Schichten werden in das späte Untercarn gestellt. Kurz darauf folgen die ersten Körperfossilien aus Pangäa. Im Nor dominierten dann die Dinosaurier sowohl in Gondwana wie in Pangäa.

Die Autoren gehen dabei von einer Entstehung der Dinosaurier in Gondwana aus. Die Stellung von *Nyasasaurus* aus dem Anis Tansanias ist zwar nicht gesichert; *Asilisaurus* aus dem mittleren Anis gehört aber zu den Silesauridae und damit zu der unmittelbaren Schwestergruppe der Dinosaurier – folglich muss die Linie der Dinosaurier zu jener Zeit auch schon existiert haben (ca. 245 MA). Der LUCA von Dinosauriern und Silesauridae muss also vor 245 MA oder früher gelebt haben. Dreizehige Fußspuren von Dinosauriomorpha finden sich außerdem im späten Olenekian und Anis von Polen.

Die ältesten Körperfossilien von unstrittigen Dinosauriern stammten nach lange herrschender Vorstellung aus der Basis der unteren Ischigualasto Formation Argentiniens, die zwischen 231,4 und 225,9 MA (maximale Spanne: 231,7 - 225,0 MA) abgelagert wurde. In den basalen Abschnitten dieser Formation finden sich *Herrerasaurus*, *Eoraptor*, *Panphagia*.

Die Santa Maria Formation Südbrasilien (mit *Saturnalia* und *Staurikosaurus*) wurde aber kürzlich auf 233,23 ± 0,73 MA neu datiert, womit diese beiden Taxa nun die ältesten sicheren Körperfossilien von Dinosauriern darstellen. Weniger gut datiert sind die Maleri Formation Indiens und die Pebbly Arkose Formation in Simbabwe, die ebenfalls frühe Dinosaurierfossilien enthalten und dem Carn zugeordnet werden. In den betreffenden Faunen aus Argentinien, Brasilien, Indien und Afrika hatten Dinosaurier aber nur einen geringen Anteil (< 5 %), und sie waren noch von moderater Körpergröße.

Die Chinle-Formation im Süden Nordamerikas wird neuerdings ins späte Nor bis Rhät gestellt und ist damit deutlich jünger als bisher angenommen. Sie enthält die ältesten Körperfossilien von Dinosauriern in Nordamerika. Allerdings finden sich Fußspuren von Dinosauriern bereits im oberen Carn Nordamerikas (*Brachychirotherium*, *Apatopus*); *Eubrontes* im Carn oder Nor.

Ältestes Körperfossil aus Nordamerika ist *Camposaurus arizonensis* aus dem unteren Teil der Chinle-Formation (ca. 220 MA). Außerdem finden sich in der Chinle-Formation häufig *Grallator*-Fußspuren, möglicherweise auch *Eubrontes*.

In Australien finden sich *Eubrontes*-Spuren bereits im späten Carn. In Südafrika finden sich zahlreiche Dinosauriertaxa in Schichten, die wahrscheinlich dem Nor zuzuordnen sind (Elliott Formation).

Bis zum mittleren Nor waren die Dinosaurier weltweit schon erheblich diversifiziert, und die Körpergröße hatte erheblich zugenommen (z.B. Prosauropode *Platysaurus* in Süddeutschland; Theropoden *Procompsognathus*, *Halticosaurus*, *Liliensternus*). *Thecodontosaurus* aus England wird aber neuerdings ins Rhät datiert (statt Carn). Fußspuren von Dinosauriern finden sich bereits im Carn Deutschlands (s.o.). Im Nor finden sich zahlreiche Fußspuren im Alpenraum. Große Fußspuren von Sauropoden (*Eosauropus*, evtl. *Evazoum*) sind aus Schichten in Grönland beschrieben, die dem Nor oder frühen Rhät zuzuordnen sind.

Die Fundlage sprach bisher dafür, dass Dinosaurier über etwa 10 MA hinweg nach ihrem ersten Auftreten (in Südamerika) in Nord- und Nordwest-Pangäa noch selten waren und erst ab dem Nor dort häufiger wurden. Die neuen Daten, vor allem unter Berücksichtigung der Ichnofauna, sprechen nun aber dafür, dass sie sich von vornherein synchron über Pangäa ausbreiteten und innerhalb von wenigen MA noch im späten Carn ökologische Dominanz in ihren Ökosystemen erlangten, d.h. dass der Übergang zu den Dinosauriern (DDE) sehr schnell erfolgt ist.

Crurotarsi-dominierte Faunen wurden offenbar vor dem CPE nur langsam und graduell durch Dinosaurier ersetzt – ein Prozess, der durch den CPE gewaltig beschleunigt wurde, offenbar ausgelöst von dem Aussterben bisheriger Schlüsselherbivoren wie Dicynodontia und Rhynchosauria, was wiederum mit dem Florenwechsel während des CPE zusammenhängen könnte.

Frühe Dinosaurier-Körperfossilien:

Anis Tansanias: ? *Nyasasaurus* (Stellung zu Dinosaurier fraglich)

Santa Maria Formation, Südbrasilien, Hyperodapedon-Zone: 233,23 +- 0,73 MA
Saturnalia, *Staurikosaurus*

Untere Ischigualasto-Formation (nahe der Basis), Argentinien (Basis: 231,4 +- 0,3 MA), oberes Carn:
Eoraptor, *Herrerasaurus*, *Panphagia*

Maleri-Formation, Indien, ? Carn

Pebbly Arkose Formation, Simbabwe, ? Carn

In einen übergeordneten Kontext eingeordnet wird erkennbar, dass der Übergang von den Floren und Faunen des Paläozoikums zu den Floren und Faunen von modernem Gepräge (bzw. deren mesozoischen Vorläufern) ein mehrschrittiger Prozess war, der sich im Wesentlichen in einem

Zeitraum von 60 MA zwischen spätem Mittelperm und Trias-Jura-Grenze abspielte und dabei von (mindestens) vier vulkanisch bedingten globalen Krisen ausgelöst wurde, verbunden mit Flutbasalteruptionen und länger anhaltender vulkanischer Aktivität nacheinander in unterschiedlichen magmatischen Provinzen:

- am Ende des Guadalupians (Emeishan-Flutbasalt, China), ca 8 MA vor der PTG
- Sibirian-Trap-Vulkanismus um die PTG herum (mehrphasig, auch noch in die U-Trias hineinreichend und daher die Ökosysteme mehrfach relativ kurzzeitig hintereinander störend)
- Carnian Pluvial Event (ca. 234 – 232 MA), magmatische Provinz Wrangellia (NW-Amerika)
- TJG: Zentralatlantische magmatische Provinz (Region der Azoren)

Nicht eine einzige Katastrophe oder globale Krise allein, sondern die Aneinanderreihung mehrerer globaler, stets vulkanisch/magmatisch ausgelöster Krisen (mit Treibhausklima) in unterschiedlich langen Zeitabständen führte im Ergebnis dazu, dass Flora und Fauna im Jura (und danach) im Meer und an Land eine taxonomisch völlig neue Zusammensetzung aufwiesen als noch 60 MA zuvor, und dass von den typisch paläozoischen Floren- und Faunenelementen fast überhaupt nichts mehr übrig blieb.

Kladogramm und Erstauftreten:

Dichotomie Ornithodira / Crurotarsi

a) Ornithodira:

- Flugsaurier (ab unt. Nor bis KTG)
- "Dinosauromorpha" (mittl. Ladin bis mittl. Nor)
- Ornithischia (ob. Carn bis KTG)
- Sauropodomorpha (ob. Carn bis KTG) + Theropoda (ab ob. Carn)

b) Crurotarsi:

- Phytosauria (unt. Carn bis TJG)
- Aetosauria (unt. Carn bis TJG) + Crocodylomorpha (ab Carn-Nor-Grenze)
- „Rauisuchidae“ (oberstes Ladin bis TJG)
- Poposaurioidea (oberstes Olenekian bis TJG)
- Ornithosuchidae (Ladin-Carn-Grenze bis TJG)

(Zeitangaben nach Sci. 321, 1486).

Gründe für den Riesenwuchs der Dinosaurier

Die Ursachen für den relativ schnell in der Phylogenese der Dinosaurier einsetzenden Gigantismus sind noch immer unklar; diskutiert werden: Raubtiere; verbesserte Temperaturregulierung, auch zwecks Anpassung an Klimaschwankungen. Unklar ist beispielsweise noch, ob die riesigen

Sauropoden überhaupt die Häse hochstrecken konnten, um in den Baumkronen zu fressen (Höhenunterschied zwischen Herz und Hirn – wurde ihnen „schwarz vor den Augen?“). Eine rezente Giraffe benötigt einen Blutdruck von 400 mmHg, ein Sauropode hätte mindestens 700 mm Hg benötigt. Dennoch wird vermutet, dass Sauropoden mit langen Vorderbeinen (z.B. *Brachiosaurus*) ihren Hals tatsächlich in die Höhe streckten, während solche mit relativ kurzen Vorderbeinen (Diplodociden) die Häse vermutlich flach hielten. Erstere müssten daher extrem starke Herzen gehabt haben. Die Gelenke an den Halswirbeln deuten auf eine große Beweglichkeit des Halses.

Ein 40 t schwerer *Brachiosaurus* hatte einen täglichen Nährstoffbedarf von 900000 Kilojoule (das 130-Fache des menschlichen Bedarfs); sein Herz dürfte 200 kg gewogen haben, das Blutvolumen 1900 l betragen haben.

Allerdings geht man neuerdings davon aus, dass die Sauropoden leichter waren als bisher angenommen; man vermutet vogelähnliche Lungen mit Luftsäcken bis weit in den Hals hinein. Damit würde sich auch die Muskelmasse anteilig reduzieren und die Masseschätzungen wären um 20 % nach unten zu korrigieren (Dinosaurier-web).

Eine umfangreiche Erklärung der Evolution des Gigantismus liefert Sci. 322, 200 (Stand anno 2008):

Akzeptiert sind Körperlängen von mehr als 40 m und Höhen von mehr als 17 m, und dies trotz recht ungünstiger physikochemischer Bedingungen im Mesozoikum (im Vergleich mit rezent): niedrigere Sauerstoffkonz.; auch die Veränderungen von Temperatur, Kohlendioxidgehalt usw. hatten keinen Einfluss auf den Gigantismus, so dass die Basis für diesen in der ungewöhnlichen Physiologie der Sauropoden (und nicht in externen Faktoren) zu suchen ist:

1. Sehr schwache Zähne; im Gegensatz zu Säugern und fortgeschrittenen Ornithischia wie Hadrosauria und Ceratopsia zerkleinerten die Sauropoden die Nahrung nicht mit den Zähnen, auch hatten sie keine effektive Magenmühle wie einige andere herbivore Dinosaurier. Da die Darmlänge mit der Körpergröße korreliert, garantierte die gigantische Darmkapazität entsprechend lange Verdauungszeiten, die nötig waren, um die unzerkaute Nahrung zu zerlegen.

2. Das Fehlen eines Kauapparates erlaubte es den Sauropoden, den Kopf sehr klein zu halten, und ermöglichte damit erst die langen Häse, durch die sie Pflanzennahrung erreichen konnten, die für alle anderen Tiere unerreichbar war, und dies ohne große Bewegungen des Körpers. Möglicherweise dienten die langen Häse auch der Balz und könnten bei der Partnerwahl eine Rolle gespielt haben. Bei herbivoren Säugern und fortgeschrittenen Ornithischia behinderte dagegen die Zunahme der Größe des Kopfes (und Kauapparates) rein mechanisch die Entstehung sehr langer Häse. Außerdem führen lange Häse zu einer erhöhten Verwundbarkeit des Tieres, es sei denn, es ist durch gigantische Körpergröße darüber erhaben.

3. Lange Häse in Kombination mit großer Körpergröße bedingen normalerweise physiologische Probleme. Bei endothermen Tieren behindert riesige Körpergröße die Abgabe überschüssiger Wärme. Der lange Hals erfordert eine lange Luftröhre und damit vergeht eine lange Zeit, bis beim Einatmen frische Luft die Lungen erreicht. Das Problem wurde bei Dinosauriern (auch Theropoden) aber durch das vogelartige Atmungssystem gelöst mit gegenläufigem Gasaustausch in der Lunge sowie dem Luftsacksystem z.B. in den Wirbeln des Halses und Stammes und großen Teilen der Körperhöhle. So wurde das Problem der langen Luftröhre umgangen, gleichzeitig half

dieses System, Überschusswärme auch im Körperinneren (über die Wände des Luftsacksystems) abzugeben.

4. Damit die Selektionsvorteile der großen Körpergröße genutzt werden konnten, musste diese sehr rasch in der Ontogenese erreicht werden. Sauropoden wuchsen über 5 Größenordnungen hinweg (von 10 kg als neu geschlüpftes Tier bis knapp 100 t); kein anderer Amniot zeigt ein derartiges Wachstum. Nach knochenhistologischen Untersuchungen entsprachen die Wachstumsraten denen großer terrestrischer Säuger, Geschlechtsreife wurde in der zweiten Dekade erreicht, die volle Körpergröße erst in der dritten Dekade. Derartige Wachstumsraten finden sich heutzutage nur bei Tieren mit hohen Stoffwechselraten wie Säuger und Vögel. Bei den großen Sauropoden nahm die Stoffwechselrate vermutlich im Laufe des Lebens ab: dies erlaubte hohe Wachstumsraten bei den Jungen, vermied aber die Nachteile hoher Stoffwechselraten bei riesiger Körpergröße (wie Überhitzung des Körpers, extremer Nahrungsbedarf).

5. Der Langzeiterfolg der großen Sauropoden dürfte auf den Vorteilen hoher Reproduktionsraten durch Eierlegen beruhen (während große Säugerherbivoren jeweils nur ein Junges gebären). Bei Säugern steigt mit der Körpergröße das Aussterberisiko, da sich die Populationsstärke unter ungünstigen Bedingungen rasch verkleinern kann und es lange dauert, bis sie sich nach einer Krise erholt: mit zunehmender Körpergröße werden weniger Nachkommen produziert, und die Generationsdauer verlängert sich. Bei den eierlegenden Sauropoden konnten sich die Populationen dagegen viel schneller erholen als bei großen Säugern. Die Populationsstruktur der Dinosaurier war daher von Jungtieren dominiert.

Der Gigantismus der Sauropoden wurde somit möglich aufgrund der Kombination primitiver Eigenschaften (Oviparie, schwacher und funktionsloser Kauapparat) mit evolutionären Innovationen (hohe Wachstumsraten, vogelartiges Atmungssystem, flexible Stoffwechselrate). Große Säuger sind dagegen aufgrund der notwendigen Zerkleinerung der Nahrung durch das Gebiss (vererbt von kleinen Insektivoren), Überhitzung durch inadäquate Kühlungsmechanismen und niedrige Reproduktionsraten gekennzeichnet; dies limitiert die Körpergröße herbivorer Säuger. Hohe Stoffwechselraten sind inkompatibel mit Gigantismus, da sich ohne das Luftsacksystem das Problem der Überhitzung nicht lösen lässt.

Auch die Theropoden wurden wesentlich größer als die Fleischfresser unter den Säugern, wohl im Zusammenhang mit dem Gigantismus der Sauropoden. Die kleinen Sauropodenjungen waren eine leichte Beute im Vergleich zu den gut behüteten einzelnen Jungen der Megaherbivoren bei Säugetieren; dies limitiert auch die Körpergröße der Fleischfresser unter den Säugern (Sci. 322, 200).

Lange Zeit ging man davon aus, dass Dinosaurier ein determiniertes Wachstum aufwiesen, während Krokodile lebenslang (wenn auch im Alter sehr langsam) weiterwachsen. Der Nachweis einer „abschließenden Knochenschicht“ (external fundamental system = EFS) nicht nur bei Dinosauriern, sondern auch bei rezenten Krokodilen und ihren triassischen Verwandten deutet nun darauf, dass alle Wirbeltiere ein limitiertes Wachstum aufweisen. Wenn bei langsam wachsenden Tieren kein EFS gefunden wird, dann liegt es einfach daran, dass sie gestorben sind, bevor sie ihre Endgröße erreicht haben, aber **offenbar ist eine definierte Endgröße ein Merkmal aller Wirbeltiere** (Nat. 487, 310).

In der Folgezeit beschäftigte 10 Jahre lang ein Team von Wissenschaftlern verschiedenster Disziplinen mit dem Riesenwuchs der Dinosaurier und kam dabei zu dem Ergebnis, dass vier Eigenschaften dafür verantwortlich sind (BdW 9/18: 10):

a) **Eier:** bei lebendgebärenden Tieren gilt (wie bei Säugetieren): je größer die Körpermasse, desto geringer die Reproduktionsrate (Elefanten können nur alle 2 Jahre kalben). Dinosaurier konnten Hunderte von Eiern legen und im Sand verscharren; dafür brauchten sie auch viel weniger Energie als z.B. eine Elefantenmutter. Die Eier der Dinosaurier waren relativ winzig, wogen maximal 5 kg und hätten gar nicht größer werden können, weil ein größeres Ei eine dickere Schale benötigt hätte, die das Jungtier nicht hätte öffnen können und die den Gasaustausch durch die Eischale behindert hätten. Die Größe der Eier war also noch oben limitiert. So konnten auch große Dinosaurier ohne großen Energieaufwand Hunderte von Eiern legen. Ein Ei kann theoretisch maximal 50 kg wiegen, unter realistischen Bedingungen aber eher nicht mehr als 10 kg. Busschesit

b) **Nahrung wurde nicht gekaut, sondern im Magen mikrobiell fermentiert** (die Zähne der Sauropoden dienten nur dem Abreißen der Pflanzen). Kauen macht die Futteraufnahme mühsam: ein Elefant benötigt pro Tag 17 Stunden, um 200 kg Gras und Blätter zu kauen. Er könnte daher kaum größer werden, da der Tag nicht lang genug wäre, um das benötigte Futter aufzunehmen. Bei Pferden nahm im Laufe der Evolution die Gesamtsumme aller Kauflächen zu, die Köpfe wurden größer und länglicher, aber auch dieses Prinzip (größere kumulierte Kaufläche) stößt an Grenzen, denn der Kalorienbedarf steigt mit dem Körpervolumen, die Kauflächensumme aber nur mit der zweiten Potenz. Der Kauapparat kann daher irgendwann mit der Größenzunahme nicht mehr mithalten.

Auch konnte der lange, schlanke Hals der Sauropoden einen großen Schädel mit kräftigem Kauapparat gar nicht tragen. Der lange Hals war aber aus energetischen Gründen notwendig, denn so konnten die Sauropoden an einer Stelle stehen und mussten nur den Hals bewegen, um ein großes Gebiet abzuweiden. Den ganzen Körper von einer Stelle zur anderen zu bewegen, wäre viel energieaufwendiger gewesen.

c) **Vogellunge** (der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre spielte dagegen keine direkte Rolle beim Riesenwuchs, zumal er im Zeitverlauf Schwankungen unterlag). Man geht aufgrund von Spurenvergleichen (mit Elefantenspuren) inzwischen davon aus, dass die Sauropoden leichter waren als bisher angenommen. Dazu trug die Vogellunge nach dem Prinzip eines Dudelsacks bei, wobei zahlreiche Lungsäcke als Zwischenspeicher für eingeatmete Luft dienten. Noch während des Ausatmens wurde so aus den Kammern Frischluft geliefert. Die Luftsäcke befanden sich in den Weichteilen und wohl auch in manchen Knochen (vor allem in Wirbeln, die deshalb als Fossilien oft zerdrückt gefunden werden), nicht aber in den massiven Beckenknochen, die aufgrund der großen Kräfte, die sie aufnehmen mussten, kaum als Röhrenknochen, sondern sehr massiv ausgebildet sein mussten.

Das Luftsacksystem war auch Voraussetzung für den langen Hals; bei einem zu langen Hals würde das Tier sonst ersticken, weil die Luft nur noch im Hals hin- und hergeschoben würde (darum können auch Schnorchel nicht beliebig lang ausfallen). Das Volumen der Luftröhre sollte 10 % des Lungenvolumens nicht übersteigen. Durch die Luftsäcke haben die Sauropoden den Luftspeicher extrem vergrößert und erstickten deshalb auch nicht am langen Hals.

d) **Warmblütigkeit:** Isotopenuntersuchungen im Zahnschmelz von Saurierzähnen ebenso wie Eierschalen deuten auf eine Körpertemperatur von 38 Grad sowohl bei den großen Theropoden wie bei den Sauropoden (die Häufigkeit von ^{13}C - ^{18}O -Verbindungen im Karbonat korreliert negativ mit der Körpertemperatur). Die großen fleisch- und pflanzenfressenden Dinosaurier hatten

damit eine ähnliche Körpertemperatur wie Säugetiere, waren aber etwas kühler als moderne Vögel (ca. 40 Grad). Die Gesamtschau der Indizien spricht dabei sogar dafür, dass die Dinosaurier die Körpertemperatur aktiv regulierten. Auch hätten die Jungtiere der Sauropoden nicht so schnell wachsen können, wenn sie wechselwarm gewesen wären.

Landlebende Säugetiere können maximal ein Gewicht von 10 bis 15 t erreichen (BdW 9/18: 10)

Die **Lebenserwartung** der Dinosaurier war recht gering: *Brachiosaurus* maximal 40 Jahre, *Plateosaurus* etwa 25 Jahre. Wäre *Brachiosaurus* wechselwarm gewesen, hätte er mehr als 100 Jahre benötigt, um seine Endgröße zu erreichen (BdW 9/18: 16).

Systematik der Dinosaurier nach LAMBERT (1993) (Zeitangaben teilweise aktualisiert/ präzisiert)
(* = abweichende Angaben anderer Autoren, u.a. COX und BRI)
(Achtung: die Gliederung entspricht in einigen Punkten nicht mehr aktuellen kladistischen Erkenntnissen)

I. SAURISCHIA

I.1 THEROPODA (Subordnung)

I.1.1 Primitive Theropoden

Eoraptor (ob. Carn) (SA)
Staurikosauridae (Keuper) (nicht bei BRI gelistet)
Herrerasauridae (ob. Carn bis Lias) (BRI: Carn) (SA)
Herrerasaurus (230 MA bzw. oberes Carn)

I.1.2 IO Ceratosauria

Eustreptospondylus (Callov bis Tithon) (EU, NA, AS)
[Megalosauridae (Malm bis U-Kreide) (naA Lias bis O-Kreide)
(BRI: Rhät bis Alb; kosmopol.) (lt. BENTON basale Tetanurae, ad Carnosauria)]
Halticosauridae (evtl. zu Tetanurae gehörig) (Keuper) (non BRI)
Coelophysidae (Keuper bis Lias) (non BRI)
* Podokesauridae (Carn bis Pliensbach) (evtl. zu Coelophysidae zu ziehen)
(NA, AF)

"Abelisauria"

Ceratosauridae (Sinemur bis Tithon; kosmopol.)
Velocisauridae (O-Kreide) (monotypisch)
Abelisauridae (Alb bis Maastricht; 9 Gatt.; EU, SA)
Noasauridae (ob. Barreme/unt. Apt bis KTG)

I.1.3 IO Tetanurae

I.1.3.1 "Carnosauria"

Baryonychidae (Barreme bis Cenoman, 1 Gatt., EU, AF)
Spinosauridae (M/O-Kreide) (non BRI)
[Megalosauridae, s.o.; lt. BENTON Schwestergruppe der Spinosauridae]
Aublysodontidae (O-Kreide) (non BRI)
Dryptosauridae (O-Kreide) (non BRI)
Itemeridae (O-Kreide) (non BRI)
Allosauridae (Callov bis Alb; kosmpol.)

I.1.3.2 "Coelurosauria" (ab unt. Lias)

Tyrannosauridae (U- bis O-Kreide aufgrund von Neufunden)
(BRI: Cenoman bis Maastricht; NA,AS);

I.1.3.2.1 "Ornithomimosauria"

Deinocheiridae (O-Kreide)
Ornithomimidae (Malm bis O-Kreide) (BRI: Cenoman bis Maastricht, kosm.)
(zusätzlich bei BRI: Harpymimidae; Garudimimidae; jeweils monotypisch)

I.1.3.2.2 "Maniraptora"

Compsognathidae (Malm, 1 Gatt.)
Coeluridae (Malm bis O-Kreide) (BRI: monotypisch)
Avimimidae (O-Kreide)

Maniraptora:

(naA umfassen die Maniraptora nur folgenden Taxa, vgl. Nat. 433, 858):

Alvarezsauroidea (Oxfordium bis ob. O-Kreide) (basale Maniraptoren)
Archaeopterygidae (Aves) (Malm)
Dromaeosauridae (gesamte Kreide) (BRI: Apt bis Maastricht; Nordamerika, Asien)
Troodontidae (Oxfordium bis Maastricht; Nordamerika, Asien)
Therizinosauridae (O-Kreide) (= Segnosaurier, ?Sinemur, U-Kreide bis O-Kreide) (BRI listet Segnosauridae getrennt; Cenoman bis Campan, (AS)
Archaeornithoididae (O-Kreide) (non BRI)
* Saurornithoididae (O-Kreide) (non BRI)
"Oviraptorosauria":
Elmisauridae (Campan bis Maastricht; NA, AS)
Caenagnathidae (Campan; NA)
Oviraptoridae (Santon bis Maastricht; AS)

I.2 SAUROPODOMORPHA (Subordnung)

1.2.1 Prosauropoda (IO) (Keuper bis Bajoc):

Thecodontosauridae (Carn bis Rhät; EU, AF)
Anchisauridae (Keuper bis Lias, BRI: monotypisch)
Massospondylidae (Hettang bis Bajoc; NA, AF)
Yunnanosauridae (Lias) (monotyp.)
Plateosauridae (Nor bis Toarc, > 6 Gatt., EU, NA)
Melanorosauridae (Nor bis Sinemur, AF, AS, SA, bis 12 m lang)
Blikanasauridae (Nor/Rhät) (non BRI) (naA Sauropoda !)

1.2.2 Sauropoda (IO) (Nor/Rhät bis oberste O-Kreide)

Barapasauridae (Lias, bis 18 m) (non BRI)
 Vulcanodontidae (Hettang bis Toarc, primitivste Sauropoda, bis 9 m ; EU, AF)
 Cetiosauridae (Lias bis M-Kreide, 15 Gatt., um 18 m lang ; BRI: nur Bajocium bis Tithon, kosmopol.)
 Brachiosauridae (Dogger bis O-Kreide, *bis U-Kreide, 12 Gatt.; BRI: Aalenium bis Alb; kosmopol.)
 Titanosauridae (Kimmeridge bis Maastricht, 19 Gatt., kosmopol.)
 Camarasauridae (Oxford bis Maastricht, 6 Gatt.; NA, AS)
 Euhelopodidae (Malm bis U-Kreide, ca. 6 Gatt.) (non BRI)
 Dicraeosauridae (Malm bis U-Kreide, 4-5 Gatt.) (non BRI)
 Diplodocidae (Malm bis U-Kreide bzw. *O-Kreide, 12 Gatt.; BRI: Bajocium bis Maastricht, kosmopol.)

II. ORNITHISCHIA

II.1 THYREOPHORA ("Schildträger") (Subordnung)

II.1.1 Scelidosauridae (Lias, lt. BRI Sinemur bis Tithon; EU, NA)

II.1.2 Stegosauria (IO)

Stegosauridae (Bathon bis Coniac, Maximum im höheren Jura, 15 Gatt., kosmopol.)

Huayangosauridae (Dogger, 1 Gatt.; BRI: Hettang bis Callov, polytyp., AS)

II.1.3 Ankylosauria (IO) (Dogger bis O-Kreide)

Nodosauridae (BRI: Callov bis Maastricht; EU, NA, AS)

Ankylosauridae (Apt bis Maastricht; NA, AS)

II.2 ORNITHOPODA (Sub-O)

II.2.1 Primitive Ornithopoda (früher "Fabrosauridae", *Lias bis U-Kreide,

neuerdings werden die Fabrosauriden als künstliche, heterogene Gruppe angesehen; BRI gibt Fabrosauridae als monotyp. Familie an)

[*Pisanosaurus*, ob. Carn, ältester Ornithischia, wird heute basaler, d.h. unterhalb der Ornithopoda eingeordnet; Südamerika]

Lesothosaurus (Hettang Südafrikas), noch kein echter Ornithopode

Heterodontosauridae (Hettang bis U-Kreide/Jehol-Gruppe; 7 Gatt., AS, AF, EU; evtl. schon in der O-Trias Südamerikas)

II.2.2 Euornithopoda (IO)

Hypsilophodontidae (Bathon bis Maastricht, kosmopol., 18 Gatt., 0,9-3,4 m)

Dryosauridae (Dogger bis Malm, 4 Gatt.) (BRI: Kimm. bis Apt., NA, AF)

Camptosauridae (Dogger und Malm, 4 Gatt.) (BRI: Kimm. bis Barreme; EU, NA)

Iguanodontidae (gesamte Kreide, 10 Gatt.; in der O-Kr. in Reliktarealen

Asiens; * Angaben ab Dogger beruhen auf der früher üblichen Integration der Camptosauridae) (BRI: Berrias bis Alb; EU, NA, AS)

Hadrosauridae (Cenoman bis Maastricht, kosmopol.):
Hadrosaurinae (O-Kreide, ca. 24 Gatt.)
Lambeosaurinae (O-Kreide, < 12 Gatt.)

II.3 MARGINOCEPHALIA (Sub-O)

II.3.1 Pachycephalosauria (IO) (Malm bis O-Kreide)

Chaoyangosauridae (Malm, 2 Gatt., China) (non BRI)
Homalocephalidae (BRI: Santon bis Maastr., 3 Gatt., 0,5 – 3 m, AS)
Pachycephalosauridae (O-Kreide, 8 Gatt., 0,9 - 4,6 m) (BRI: Barreme bis Maastricht; kosmopol.)

II.3.2 Ceratopsia (IO) (Oxfordium bis KTG)

Psittacosauridae (BRI: Berrias bis Alb, 1 Gatt. mit 7 Arten, 2 m; AS)
"Neoceratopsia" (*U-Kr. Australiens, sonst nur O-Kreide)
Protoceratopsidae (Santon bis Maastricht, 8 Gatt., 1-3 m; NA, AS)
Ceratopsidae (BRI: Campan bis Maastricht, 18 Gatt., bis 9 m, kosmopol.)
Centrosaurinae
Chasmosaurinae

Gliederung der Dinosaurier nach Wikipedia (Stand 1/2020):

(grün: Familien, die das Maastricht erreichten; violett: Familien, die auf die Trias beschränkt sind; blau: Familien, die die Kreide nicht erreichten, sofern nicht auf Trias beschränkt)

Herrerasauridae: Carn, ? Nor (*Herrerasaurus*, *Sanjuansaurus*, *Stauricosaurus*, jeweils Carn; fraglich; *Chindesaurus*, Nor)

Coelophysoidea: Nor bis Pliensbach (Coelophysoidea=Coelophysidae, zzgl. *Liliensternus* und *Zupaysaurus* außerhalb der Familie)

Ceratosauria: Sinemur bis Maastricht

Basale Taxa unterhalb der Abelisauroida: Sinemur (*Saltriovenator*) bis Cenoman (*Deltadromeus*)

● Abelisauroida: Aalenium bis Maastricht

Basale Abelisauroida unterhalb der nachfolgend genannten Familien: Pliensbach bis unteres Maastricht

●● Noasauridae: Alb bis frühes Maastricht (neuerdings: ob. Barreme/unt. Apt bis Maastricht)

●● Abelisauridae: Apt bis Maastricht

Spinosauroida (=Megalosauroida, Torvosauroida): Bathon bis Cenoman

Basale Taxa: Bathon bis Tithon

● Spinosauridae: Bathon bis Cenoman (Spinosaurinae, Baryonychidae)

● Megalosauridae: Bathon bis unteres Tithon (Megalosaurinae, Eustreptospondylinae)

Carnosauria: Sinemur bis Maastricht

- Allosauroidea: Oxford bis Santon

Basal: *Aerosteon*: Santon

- Sinraptoridae: Oxford bis Kimmeridge
- Allosauridae: Kimmeridge bis Tithon
- Carcharodontosauridae: Barreme bis Turon

Coelurosauria: Nor bis KTG

- Coeluridae: Kimmeridge bis Tithon

- Tyrannosauroida: Bathon bis KTG

Basale Taxa: ?Bathon, Kimmeridge bis frühes Maastricht

- Proceratosauridae: Bathon bis frühes Apt
- Tyrannosauridae: mittleres Campan bis KTG
- Compsognathidae: Kimmeridge bis Alb

Ab jetzt: MANIRAPTORIFORMES

- Ornithomimosauria: Hauterive bis Maastricht

Basale Taxon: Barreme bis Santon

- Ornithomimidae: Turon bis Maastricht

Ab jetzt: MANIRAPTORA

- basal: *Ornitholestes* (Kimmeridge bis Tithon)

- Therizinosauroida: Barreme bis Maastricht

Basale Taxa: Barreme bis Campan

- Therizinosauridae: Cenoman bis frühes Maastricht

- Alvarezsauridae: Oxford bis Maastricht

- Oviraptorosauria: Barreme bis Maastricht

Basale Taxa (*Incisivosaurus*, *Protarchaeopteryx*): Barreme bis frühes Apt

- Avimimidae (nur *Avimimus*): Santon bis frühes Campan

- Caudipteridae (*Caudipteryx*, *Similicaudipteryx*): ob. Barreme bis mittl. Alb

- Caenagnathidae: Turon bis Maastricht

- Oviraptoridae: Barreme bis Maastricht (Ingeniinae und Oviraptorinae)

Ab jetzt: PARAVES

- Deinonychosauria: Bathon bis Maastricht

- Troodontidae: Oxford bis Maastricht

- Dromaeosauridae: Bathon bis Maastricht

Sauropodomorpha: Carn bis KTG

Prosauropoda: Carn bis Toarcium

Basale Taxa: *Saturnalia*, *Efraasia* (Nor), *Thecodontosaurus* (Rhät), *Pantydraco*

- Anchisauria

- Anchisauridae: Pliensbach bis Toarcium

- Melanorosauridae: Nor bis Rhät

- Plateosauria

- Plateosauridae: mittleres Nor bis Rhät

- Riojasauridae (*Riojasaurus*: Nor)

- Massospondylidae (*Massospondylus*: Hettang bis Pliensbach)

Sauropoda: Nor bis KTG

- Diplodocoidea: Kimmeridge bis Coniac

- Rebbachisauridae: Apt bis Coniac

- Fragellicaudata:

- Dicraeosauridae: Tithon bis frühes Apt (*Dicraeosaurus*, *Amargasaurus*)

- Diplodocidae: Kimmeridge bis Tithon (= *Apatosaurus* + Diplodocinae)

- Macronaria: Bathon bis Maastricht
- **Camarasauridae**: Kimmeridge bis Tithon
- Brachiosauridae: Kimmeridge bis mittleres Alb
- Titanosauria: Tithon bis Maastricht
- **Titanosauridae**: Apt bis Maastricht (u.a. Aeolosaurini, Opisthocoelocaudiinae, Saltosaurinae; die beiden letztgenannten UF Santon bis Maastricht)

Ornithischia:

Heterodontosauridae: Nor bis Apt

Thyreophora:

- Ankylosauria: Callov bis Maastricht
- **Ankylosauridae**: Kimmeridge bis Maastricht
- **Nodosauridae**: Callov bis Maastricht
- evtl. eigene Familie Polacanthidae: Kimmeridge bis Apt
- Stegosauria: Bajoc bis Hauterive, naA Alb
- **Huayangosauridae**: Bajocium (nur *Huayangosaurus*, *Chungkingosaurus*)
- Stegosauridae: M-Jura bis Alb, ? oberes Maastricht (u.a.

Dacentrurinae, Stegosaurinae)

Ornithopoda: Hettang (naA Nor) bis Maastricht

- Heterodontosauridae: Nor bis Apt
- Euornithopoda:
- **Thescelosauridae** = Parksosauridae: ob.Barreme/Apt bis KTG (Orodrominae: Apt bis Campan; Thescelosaurinae: ob.Barreme/Apt bis KTG)
- **Hypsilophodontidae**: Bathon bis Maastricht
- Iguanodontia: Callov bis Maastricht
- Basale Taxa bis oberes Maastricht (*Zalmoxes*: ob. Maastricht)
- Dryosauridae: Oxford bis Apt
- Iguanodontoidea = Hadrosauriformes
- Basale Taxa: Valangin bis frühes Cenoman
- **Hadrosauridae**: Cenoman bis Maastricht

Pachycephalosaurier: M-Jura (*Ferganocephale*, schlecht erhalten) bis KTG

- **Pachycephalosauridae**: mittl. Campan bis ob. Maastricht

Ceratopsia: Oxford (*Yinlong*) bis Maastricht

- Chaoyangsauridae (Tithon: *Chaoyangsaurus*, *Xanhuaceratops*)
- Psittacosauridae: Hauterive bis Alb (*Psittacosaurus*, *Hongshanosaurus*)
- Neoceratopsia: Hauterive bis Maastricht

Basale Taxa bis Santon

- Protoceratopsidae: Santon bis Campan
- **Leptoceratopsidae**: Campan bis Maastricht
- **Ceratopsidae**: Campan bis Maastricht (Centrosaurinae: Campan bis unteres Maastricht; Chasmosaurinae: mittl. Campan bis Maastricht)

syna-syna otri

SYNAPSIDA/THERAPSIDA: nur noch durch Cynodontia und Dicyodontia vertreten:

Dicyodontia waren zwar in M-Trias und frühester O-Trias noch sehr erfolgreich als dominierende Herbivoren, galten aber bisher als im Carn erloschen (letzte: 215 MA, Südamerika). Im Jahr 2003 wurde aber von einem Relikt-Dicyodontia aus

Queensland/Australien aus der ob. U-Kreide (105 MA) berichtet (zeitgleich mit dem Temnospondylen *Koolasuchus*).

Im Jahr 2005 wurde ein riesiger Dicynodontia im ob. Nor oder untersten Rhät von Polen (ca. 210 - 205 MA) gefunden; mit 4,5 m Länge, 2,6 m Höhe und 9 t Gewicht zugleich der größte Dicynodontia (Stahleckeriidae: *Lisowicia*) und der jüngste abgesehen von dem Relikttaxon der Unterkreide Australiens. Es gibt die Vermutung, dass sich die Dicynodontia im Polen so lange halten konnten und dass sie so groß werden konnten, weil es dort zu jener Zeit noch keine Dinosaurier/Sauropodomorpha gab. *Lisowicia bojani* war 40 % größer (schwerer) als bisher bekannte Dicynodontia, etwa einem Elefanten vergleichbar, und der größte terrestrische Tetrapode der Trias außerhalb der Dinosauria. Schnelles Wachstum, vergleichbar Säugern und Dinosauriern.

Lisowicia gilt als jüngster unstrittiger Dicynodontia und belegt, dass Stammgruppen-Säuger Ausmaße erreichen konnten, die von den Säugern erst im spätesten Eozän wieder eingeholt und schließlich überboten wurden. Betrachtet man die Evolution der großen Synapsiden, dominierten im M-Perm die Dinocephalia als große Herbivoren, die bis zu 3 m lang wurden und 2 t wogen (*Tapinocephalus*). Im späten Perm übernahmen die rhachiocephaliden Dicynodontia und die Pareiasaurier die Rolle der größten Herbivoren. Im frühen Jura blieben Stammgruppen-Säuger dagegen unter 0,5 m Länge, während Dinosaurier 15 m / 10 t überschritten.

Dicynodontia zeigen zwei Phasen der Größenzunahme, die erste im O-Perm (*Rhachiocephalus*), die zweite in der M-/O-Trias; damals wurden placeriine Dicynodontia wie *Placerias* zu dominierenden Herbivoren. So traten um die Carn-Nor-Grenze noch mehrere Gattungen auf, die aber auf das untere Nor beschränkt blieben (*Placerias*, *Moghreberia*, *Ischigualastina*, *Eubrachiosaurus*); *Lisowicia* lebte im späten Nor oder frühen Rhät (auch in der Karoo-Region finden sich zu jener Zeit noch Dicynodontia). Abgesehen von *Lisowicia* erreichten die größten Dicynodontia aber nur Längen bis 3,5 m und ein Gewicht von 1 – 2 t, was den Maxima der Dinocephalia des M-Perms (wie *Tapinocephalus*, *Moschops*) entspricht. Dicynodontia waren in der späten Trias in Afrika, Asien und Amerika noch häufig, in Europa finden sie sich sehr selten.

Die nahezu aufrechte Position der Vorderbeine bei *Lisowicia* ähnelt Sauropodomorpha, Ceratopsia, Nashörnern und Nilpferden - und ist damit abweichend von allen anderen Stammgruppen-Säugern. Dies führt zu einer geringeren Belastung der Gelenke und weniger Energieaufwand bei der Fortbewegung. *Lisowicia* entsprach damit einem großen Afrikanischen Elefanten (größtes bekanntes Exemplar: 4 m Schulterhöhe, 10 t) und war der größte terrestrische Tetrapode der Trias außerhalb der Dinosaurier. Mindestens eine Linie der Synapsiden entwickelte somit Gigantismus parallel zu den Dinosauriern, entweder um großen Beutegreifern zu entgehen oder als metabolische Adaptation (energetische Gründe). Allerdings dauerte die Größenzunahme in dieser Linie mit 20 MA viel länger als bei den Dinosauriern oder den Säugern des mittleren Paläogens (Sci. 363: 78).

Die **Cynodontia** überlebten mit der Fam. Tritylodontidae in Sibirien und Japan bis in die unt. U-Kreide (Valangin oder Hauterive). Die Tritylodontidae (bis unt. Unterkreide, Valangin oder Hauterive) und Trithelodontidae (bis Sinemur) erschienen erst im Rhät als letzte Familien der Therapsiden.

Die **Tritylodontidae** stellten hoch entwickelte, sehr säugerähnliche, kleine bis mittelgroße Pflanzenfresser, Gebiss nagerähnlich. Sie ähneln in ihren Anpassungen des Kauapparates und des Gebisses den im Malm radiierenden Multituberculaten. Vermutlich erloschen die Tritylodontiden, als sich die Multituberculaten ausbreiteten und ihnen Konkurrenz machten. Hierzu passt, dass alle Tritylodontiden, die nach dem Dogger lebten, in Ost- und Zentralasien gefunden wurden, das vom Dogger bis zur untersten Kreide isoliert war und von den Multituberculaten daher erst in der U-Kreide besiedelt

wurde (Natw. Ru. 2/2004 S. 87).

Insgesamt ca. 12 Gattungen (O-Trias bis U-Kreide), Schädel­länge 4 – 22 cm, nager­artiger Schädel. Gegeneinander arbeitende breite Backenzähne mit Parallelreihen von Schmelzhöckern (ad „Gomphodonten“, paraphyl.). *Oligokyphus* (Lias) langgestreckt mit kurzen Beinen.

Kayentatherium: hoher Unterkiefer, hoher Jochbogen, hoher Sagittalkamm (Indiz für mächtige Kaumuskeln); verlängerte Schneidezähne, 6-8 massive Backenzähne in gerader Reihe.

Bei den Tritylodontidae traten erstmals Beutelknochen (Epipubis) auf, wie man sie auch bei mehreren mesozoischen Säugergruppen, Beuteltieren, Monotremata und basalen Placentalia findet. Ging man früher davon aus, dass sie zur Abstützung des Brutbeutels dienen, so zeigten Untersuchungen an Opossums, dass sie als kurze Hebelarme dienen, die den Bauch stützen, wenn beim Laufen ein Bein nach vorn und das gegenüberliegende nach hinten gerichtet ist (BENTON 2007).

Neben den Tritylodontidae überlebten auch die karnivoren Trithelodontidae (s.u.) in den Jura, starben aber recht schnell aus, vielleicht wegen der Konkurrenz der frühen Säug­tiere mit ihrer ähnlichen Lebensweise, während sich die herbivoren Tritylodonten bis in die unterste Kreide halten konnten (Sibirien, Japan).

Der Rückgang der Therapsiden im Keuper wird dagegen mit dem Aufstieg der Archosauria in Verbindung gebracht; nur die Säug­tiere überlebten, da sie als kleine homoiotherme Tiere ökologische Nischen besetzen konnten (z.B. als dämmerungs-, nachaktive Tiere, da sie nachts nicht von Reptilien bedroht waren), sowie die sehr säugerähnlichen Tritylodontiden (bis zur Ausbreitung der Multituberculata im höheren Jura) und in einem isolierten Reliktareal Gondwanas auch die Dicynodontia.

Die **Trithelodontidae (Ictidosauridae)** sind mit 3 Gatt. aus Keuper und Lias bekannt (Südafrika, Südamerika); klein; zahlreiche Säugermerkmale im Schädelbereich, u.a. Vergrößerung der Nasenhöhle; Entstehung des Cingulums an den oberen Backenzähnen; Verlust des postorbitalen Balkens zwischen Augenhöhle und Schläfenfenster; dünner Jochbogen. Kiefergelenk saß fast vollständig zwischen Squamosum und Dentale. Postdentale Knochen zu einem dünnen Stab reduziert; sie halfen bei der Schallleitung zum Mittelohr mit. Kiefer ließen starke Kaubewegungen zur Seite, nach vorn und zurück zu. Unterkiefer(hälften) nicht wie bei Reptilien fest an der Symphyse verschmolzen, sondern bei Trithelodontidae (und Säugern) getrennt und nur durch Bindegewebe miteinander verbunden; auf diese Weise besteht eine gewisse Beweglichkeit der beiden Unterkieferhälften gegeneinander. Postkraniales Skelett ebenfalls mit Säugermerkmalen; Halswirbel kurz und beweglich, Rückenwirbel deutlich von Lendenwirbeln unterscheidbar. Ilium als langgestreckte Platte (wie bei Säugern üblich); auch Schulter- und Beckengürtel waren an säugertypische Fortbewegung angepasst, d.h. an das säugertypische Auf- und Niederbiegen der Wirbelsäule, um die Schrittlänge zu vergrößern. Vermutlich war bei den Trithelodontidae auch schon (wie bei Säugern) die Atmung mit der Fortbewegung abgestimmt (Einatmen bei gerader Wirbelsäule; Ausatmen, wenn die Gliedmaßen unter dem Körper zusammenkommen und der Rücken nach vorn gewölbt ist; dieser Mechanismus erhöht die Sauerstoffaufnahme und ist daher für endotherme Tiere wichtig) (BENTON).

Therapsiden des Keuper:

Cynodontia: Fam. Chiniquodontidae (Anis bis Carn): *Belesodon* (unt. Keuper) (ad Probainognathia)
Fam. Gomphognathidae (M-Trias, unt. O-Trias): *Traversodon* (unt. Keuper)
(Traversodontidae)

UO Ictidosauria: ?U-Trias, O-Trias bis Dogger: *Diarthrognathus*, *Bienotherium*, *Tritylodon*,
Trithelodon, *Riograndia* (U-Nor Brasiliens), *Chalimonia*; ?*Oligokyphus* (?Rhät, Lias).
Die Ictidosaurier stammen evtl. von gomphodonten Cynodontiern ab (Palaeont. 44 Nr. 4).
Sie umfassen die Tritylodontidae (Rhät bis unt. U-Kreide) und Trithelodontidae (Rhät
bis Sinemur)

Eucynodontia-Familien der O-Trias:

Traversodontidae (SA, Af, NA, Eu, Asi), Trithelodontidae (Eu, SA, Af), Probainognathidae (SA,
Eu), «Therioherpetidae » (Eu, SA); Chiniquodontoidea (Asi, Eu), Dromatheriidae (Eu, NA, Asi)

Dicynodontia: *Stahleckeria* (unt. O-Trias);

Placerias: kurzer Schwanz, breiter großer Schädel, spitz zulaufender,
schnabelförmiger Kiefer mit Hornscheiden; Schädel ca. 60 cm lang, zwei
Stoßzähne im Oberkiefer, davor großer knochiger Schnabel. Grub mit den
Stoßzähnen wohl Pflanzen aus dem Boden. Flusspferdähnlich: massig,
Beine kurz; breite weiche Füße mit stumpfen Krallen, lebte in Herden
in Wassernähe. Nordamerika, 3,5 m lang, 1 t; 215 MA.

Dinetherium: klein, hörnchenartig, wohl nachtaktiver Insektenfresser, sehr
säugerähnlich

Die Dicynodontia erloschen vor ca. 210- 205 MA mit der Ausnahme einer Reliktform
in Australien vor 105 MA (s. U-Kreide).

Überblick über die Familien der Therapsiden des Keuper nach BRI (modif.):

Kannemeyeriidae (+): Skyth bis Carn (ad Dicynodontia)

Traversodontidae (+): Skyth bis Rhät (ad Cynodontia)*

Chiniquodontidae (+) Anis bis Carn (ad Cynodontia)

Tritylodontidae: Rhät bis unt. U-Kreide

Trithelodontidae: Rhät bis Sinemur

*Bei einem Vertreter der Traversodontidae, *Menadon* (Carn von Brasilien und Madagaskar),
findet sich **erstmalig Hypsodontie** – 70 MA vor dem nächsten Nachweis bei mit Mammalia nahe
verwandten Mammaliaformes und Mammalia (*Fruitafossor*, Malm, 150 MA; sudamericide
Gondwanatheria der obersten Kreide; Xenarthra und Taeniodonta ab Eozän; völlig andere Formen
von Dentinhypsodontie durch proximale Fusion der Zahnwurzeln finden sich bei 165 MA alten
eleutherodontiden Mammaliaformes und 130 MA alten Tritylodontiden).

Die postcaninen Zähne von *Menadon* sind lang und säulenförmig mit apikal offenen Wurzeln; sie
wurden bei erwachsenen Tieren nicht mehr ersetzt und behielten ihre Funktion auch nach der
völligen Abnutzung des Zahnschmelzes der Krone. Histologische Untersuchungen zeigten, dass
die Abnutzung durch permanentes Zahnwachstum kompensiert wurde, konvergent zu
hypsodonten Säugern. Die hypsodonten Kronen bestanden nach Abrasion des Schmelzes aus
Dentin; der Zustand ähnelt am meisten modernen Xenarthra.

Hypsodontie findet sich nicht außerhalb der Mammaliaformes. Traversodontidae gehören zu den
Gomphotheria. Normalerweise weisen Traversodontiden eine kontinuierliche sequenzielle
Zahnerneuerung der niedrig-kronigen Zähne auf, wodurch die Okklusion nicht durch den
vertikalen Ersatz der gomphodonten postcaninen Zähne gestört wird, verbunden mit Mesialdrift.
Neue Zähne brechen am Ende der Zahnreihe durch.

Die Hypsodontie von *Menadon* ist vor dem Hintergrund der heißen und trockenen Klimaverhältnisse der Trias zu sehen. Die okklusale Morphologie wurde nach Abnutzung des Schmelzes dadurch erhalten, dass das innere, intertubuläre Dentin weicher war als das äußere peritubuläre Dentin; Höcker und Leisten werden daher durch peritubuläres Dentin und Zement gebildet. Auch niedrigkronige Traversodontidae nutzten verschiedene differenzierte Abnutzungsmuster (teilweise auch nach kompletter Entfernung des Schmelzes) als eine Strategie für verbessertes Kauvermögen, und manche Arten besaßen selbst-schärfende Eck- und Schneidezähne. *Menadon* unterscheidet sich aber von allen anderen Traversodontiden durch die begrenzte Anzahl von Backenzähnen. Andere Traversodontiden bildeten am Ende der Zahnreihe unbegrenzt neue Backenzähne nach.

Auch andere Gomphotheria experimentierten in der M- und O-Trias mit neuen okklusalen Konzepten (verbesserte okklusale Interaktion zwischen postcaninen Zähnen, größere Kauflächen, blattförmige oder selbstschärfende Schneidezähne, optimierte Kaumuskeln), was im Zusammenhang mit der Ausbreitung der *Dicroidium*-Flora in Gondwana gesehen wird mit ihren steiferen und resistenteren Blättern in einem stark jahreszeitlich geprägten, megamonsunalen Klima, die sich deutlich von der weicheren *Glossopteris*-Flora unterschied. *Menadon* lebte unter ariden, staubreichen Verhältnissen (Nat. Comm. 10: 2841).

Zusammenfassung Reptilien und nonmammaliaforme Synapsiden der O-Trias:

1. Anapsida:

1.2 Parareptilia: nur noch Procolophoniden; erlöschen im Nor

2. Ichthyosauria (Ichthyopterygia) (ab Olenekian)

3. Sauropterygomorpha/Euryapsida:

3.1 Nothosauria (erlöschen; Olenekian bis ob. Carn [Sepk.], naA bis Rhät)

3.2 Plesiosauria (M-Trias bis KTG)

3.3 Placodontia (Olenekian bis Rhät) (sehr fraglich im U-Lias, wahrsch. sekundäre Lagerstätte)

4. Diapsida: Testudinata (nur Proganochelyda), naA schon Pleurodira (*Proterochersis*)
(Schildkröten ab Carn)

5. Diapsida: Lepidosauromorpha/Lepidosauria:

5.1 Rhynchocephalia (Sphenodontiden ab Carn)

5.2 Eolacertilia (z.B. Gleitflieger *Kuehneosaurus*; Kuehneosauridae: Carn bis Rhät; wohl basale Lepidosauromorpha)

6. Diapsida: Archosauromorpha (erlöschen, sofern ex Choristodera)

6.1 Prolacertiformes (M-Perm bis O-Trias)

6.1.1 Protorosauria (M-Perm bis O-Trias)

6.1.2 Prolacertilia (M- und O-Trias)

6.2 Rhynchosauria (Skyth bis Carn)

6.3 Trilophosauridae: Carn bis Rhät

[6.4 Choristodera: ?O-Trias, Dogger bis unt. Miozän; Stellung zu Archosauromorpha fraglich]

7. Diapsida: Archosauria/Archosauriformes:

7.1 “Thecodontia” (erlöschen) (ad Archosauriformes)

7.1.1 Proterosuchia (oberstes Perm bis O-Trias)

7.1.2 “Pseudosuchia” (Crurotarsi): U- bis O-Trias:

7.1.2.1 Rausuchia (M- bis O-Trias)

7.1.2.2 Phytosauria (nur O-Trias; naA U- bis O-Trias)

7.1.2.3 Aetosauria (nur O-Trias)

7.1.2.4 Ornithosuchia (O-Trias, nur Familie Ornithosuchidae; ad Crurotarsi!)

7.2 Crocodilia (ab M-Trias) (ad Archosauria/Crurotarsi)

7.2.1 Sphenosuchia (M-Trias [*Gracilisuchus*] bis ob. Dogger, ?Malm)

7.2.2 Protosuchia (O-Trias bis Toarc, naA erst 800.000 J vor TJG bis Lias)

7.3 Pterosauria (unt. Nor bis KTG) (ad Archosauria)

7.4 Saurischia (ad Archosauria)

7.4.1 Theropoda

7.4.1.1 IO Ceratosauria (Carn bis KTG) mit IO Coelophysoidea (Carn bis M-Lias) (IO Ceratosauroida im Keuper fraglich, sicher ab Lias, lt. BRI ab Rhät)

7.4.2 Sauropodomorpha

7.4.2.1 IO Prosauropoda (?? ob. Ladin, Carn – wahrsch. unt. Carn – bis Bajoc)

7.4.2.2 IO Sauropoda (ab ob. Nor oder Rhät bis KTG)

7.5 Ornithischia (ad Archosauria)

7.5.1 *Pisanosaurus* (ob. Carn), wohl noch unterhalb der Ornithopoda stehend

8. Therapsida:

8.1 Cynodontia (bis Valangin oder Hauterive): im Rhät erschienen die beiden letzten Familien Tritylodontidae (bis unt. U-Kreide) und Trithelodontidae (bis Sinemur)

8.2 Dicyodontia (erlöschen im ob. Nor/untersten Rhät außer in Australien, wo sie bis in die ob. U-Kreide/Alb reichen) (im Keuper noch Kannemeyeriidae, Stahleckeriidae)

säug-säug otri

MAMMALIAFORMES/SÄUGETIERE:

Rezent ca. 6399 Arten (2018); 4000 fossile Gattungen. Bereits aus dem Mesozoikum sind über 310 Gattungen von Mammaliaformes/Mammalia bekannt (davon 2/3 in den letzten 25 Jahren entdeckt) (zum Vergleich: 547 Dinosauriergattungen). Inzwischen sind mindestens 18 mesozoische Säuger durch fast komplette Skelette bekannt und etwa doppelt so viele durch gut erhaltene Schädfossilien (Nat. 450, 1011). Nach Nat. 574: 468 sind dagegen nur etwas mehr als 70 mesozoische Säugergattungen von der Nordhalbkugel bekannt und 5 von der Südhalbkugel.

Nach übereinstimmender Sicht aller Autoren erscheinen die ersten Säugetiere im mittl. Keuper (Carn); ältester Mammaliaformer: *Gondwanodon*, 225 MA, naA 228 MA, Carn Indiens (nur Zahnfund), gefolgt von *Adelobasileus** (Carn, etwas jünger als *Gondwanodon*) sowie einem Zahn

aus dem ob. Carn von Geissgurgelbach, der eine mögliche Verbindung zwischen dromatheriiden Cynodontia und Morganucodonten darstellt (J Vert Pal. 21: 397),

Säugetiere sind in der höheren O-Trias bereits mit mehreren „Ordnungen“ vertreten, deren systematische Gliederung und Stellung aber sehr umstritten ist; nur Mammaliaformes, keine Kronengruppensäuger!

* (nur Hirnschädel bekannt, aber mit zahlreichen typischen Säugermerkmalen im Hirnschädel)

Bei einer Grobteilung in UKL Allotheria und UKL Theria (= Pantotheria, Metatheria, Eutheria) gehören alle keuperschen Säuger zur **UKL Allotheria** (M-Keuper bis Eozän). *Kuehneotherium* aus dem obersten Keuper (das man früher als einen vermeintlichen Theria interpretierte) soll lebendgebärend sein, während die (übrigen) keuperschen Allotheria als eierlegend gelten. ROMER nennt bereits „Pantotheria“ (als erste „Theria“) im Rhät, wobei diese frühen „Pantotheria“ aber noch zwei Kiefergelenke haben (das primäre der Reptilien und das sekundäre der Säugetiere), während bei den Pantotheria des Malm nur noch das sekundäre Gelenk vorhanden ist. Das Konzept von „Pantotheria“ des Keuper ist aber inzwischen aufgegeben. Es ist inzwischen anerkannt, dass es im Keuper noch keine Theria gab (Nat. 450, 1011). Das Problem ist, dass viele Taxa nur durch fossile Zähne bekannt sind, bestimmte Übereinstimmungen in den Zahnformen zwischen keuperschen Mammaliaformes und späteren höheren Säugern auch konvergent entstanden sein können (z.B. Symmetrodonie) und daher kladistisch nicht sehr aussagekräftig sind.

Nach neueren Angaben (s. Sci. 294, 357) sind im Keuper nur basale Mammaliaformes vertreten wie *Adelobasileus* sowie die Morganucodontidae. Alle anderen Gruppen erscheinen erst später! Auch Dykes bestätigt in seinem Internet-Wegweiser, dass der Keuper nur (mehr oder weniger basale) Mammaliaformes kennt, jedenfalls keine Kronengruppensäuger!

Die klassische Einteilung in „Prototheria“ und „Theria“ kann nach neuen Erkenntnissen nicht aufrechterhalten werden.

Prototheria: Taxa mit Anordnung der Molarenhöcker in Reihen: Morganucodontidae, Docodonta, Triconodonta, Multituberculata, Monotremata

Theria: Taxa mit dreieckiger Anordnung der Molarenhöcker: *Kuehneotherium*, Symmetrodonia, Marsupialia, Placentalia

Inzwischen ist klar geworden, dass die lineare Anordnung der Molarenhöcker bei den „Prototheria“ ein primitives Merkmal darstellt, das nicht geeignet ist, zur Abklärung der Verwandtschaft der Monotremata herangezogen zu werden (BENTON).

Unklar ist die Definition des Punktes, an dem Cynodontia als Säugetiere (sensu Mammaliaformes oder Mammalia) zu klassifizieren sind. Der Punkt, an dem die Morganucodontiden abzweigen, wird durch ein entscheidendes Schlüsselmerkmal definiert, die Dominanz des säugertypischen Kiefergelenks, das vom Quadratum und Squamosum gebildet wird.

Die **Morganucodontidae** lebten in Wüstenregionen; sie waren klein, behaart, äußerlich spitzmausähnlich, aber mit vielen Therapsidenmerkmalen. Recht schnelle Läufer; gut entwickelte, spitze Schneidezähne, daher insektivor. Recht komplexe Kaubewegungen möglich einschl. beschränkter Seitwärtsbewegung. Nahrung konnte daher schnell verdaut werden. Vermutlich nachtaktiv. Keuper und Lias von Europa, Südafrika, Ostasien.

?? Multituberculata: pflanzenfressend, maus- bis biber groß, nagetierähnliches Aussehen und Gebiß (konvergent). Große Schneidezähne, Lücke vor den Backenzähnen (damit beide Zahntypen gleichzeitig verwendet werden können).

Vielhöckrige Backenzähne. Keine Seitwärtsbewegungen des Unterkiefers. Sicher zwischen Malm und O-Eozän, naA schon im Dogger. Ernährung von niedriger Vegetation, evtl. Palmfarnfrüchten. Einziger möglicher Kandidat für Multituberculata im Keuper ist *Mojo*, der aber auch ein Haramiyide sein könnte.

Nach früherer Auffassung wären die Multituberculata im Keuper ohnehin nur durch die Haramiyidae vertreten; nach neuesten Funden, die auch Kiefer und Skelettstücke umfassen (*Haramiyavia clemmenseni*, Ost-Grönland, Keuper, ?Nor-Rhät), werden allerdings die Haramiyidae als eigene Ordnung (**Haramiyida**) aufgefaßt. Die beiden aufgestellten Gatt. *Haramiya* und *Thomasia* repräsentieren obere und untere Zähne derselben Gattung, unterschiedliche Arten könnten in Wirklichkeit verschiedene Zähne derselben Dentition darstellen. Die neuen Funde konnten das Problem der systematischen Stellung der Haramiyidae zwar auch nicht definitiv lösen, sprechen aber eher für eine Nähe zu *Megazostrodon* (und damit zu den Triconodonta?) als zu den Multituberculata, wobei besonders das postcraniale Skelett für eine Nähe zu den Morganucodonta spricht. Insgesamt weisen Haramiyidae Merkmale der Kiefer und der postdentalen Region auf, die sie in eine basale Position innerhalb der Säugetiere verweisen, allerdings verbunden mit einer hoch spezialisierten Bezahnung (u.a. breite Backenzähne). Die erheblichen dentalen Unterschiede im Vergleich zu anderen keuperschen Säugetieren legen es nahe, daß die erste Diversifikation der Säugetiere schon früher - möglicherweise in der M-Trias - erfolgte. Die F. Haramiyidae erlosch im Dogger (naA Haramiyida bis Kimmeridge; s.u.). Neuere Arbeiten geben die Haramiyida bis in die Oberkreide an (Natwiss. 100: 515). Falls die Gondwanatheria zu den Haramiyida gehören, überlebten diese sogar bis ins Lutet (s. Nat. 558: 108).

Multituberculata sind sicher ab Bathon (oberes Bathon, Forest Marble Formation, England) nachgewiesen, fraglich im Lias Indiens (Natwiss. 100: 515). Funde von Haramiyiden aus dem Jura Chinas wurden dahingehend interpretiert, dass die Multituberculata auf die Haramiyida zurückgehen (Nat. 513: 173), was aber nicht allgemein anerkannt ist. Überwiegend werden Multituberculata als eine von den Haramiyida völlig unabhängige Entwicklungslinie (und als Kronen-Säugetiere) gesehen (s. auch Haramiyida der U-Kreide; vgl. Nat. 558: 108: Haramiyida als Mammaliaformes in einer nicht aufgelösten Position vor oder nach den Docodonta).

Diese Auffassung wird auch bestätigt durch neue CT-Untersuchungen (2015) des Typusexemplars von *Haramiyavia clemmenseni* aus dem Rhät Ost-Grönlands. Sie zeigten u.a. das Vorliegen einer Kondyle im säugerartigen Kiefergelenk und eine postdentale Mulde für die Mittelohrknochen – und damit ein Übergangsstadium auf dem Weg zu den Kronen-Säugetieren. Die Haramiyiden sind damit nicht die Vorläufer der Multituberculata, und die Haramiyiden stehen damit auch außerhalb der Mammalia (Mammalia im Sinne von Kronengruppen-Säuger). Auch die Kieferbewegungen unterscheiden sich grundlegend von jenen der Multituberculata.

Die Zahnmorphologie und funktionelle Aspekte des Kauapparates unterscheiden sich aber auch zwischen Haramiyiden und gleich alten Mammaliaformes, was dafür spricht, dass eine Diversifizierung der Ernährungsgewohnheiten in der frühen Evolution der Mammaliaformes eine wichtige Rolle spielte. Jedenfalls sind (1) Haramiyiden als Mammaliaformes, nicht aber als Mammalia zu klassifizieren, (2) sie sind nicht die Vorfahren der Multituberculata, und (3) Mammalia (als Kronengruppe verstanden) traten erst im Jura auf (PNAS 112: E7101).

Aktuelle Nomenklatur: als „**Mammalia**“ (i.e.S.) werden nur noch jene Säugetiere bezeichnet, die noch rezent vertreten sind (Monotremata, Theria), sowie deren gemeinsame Vorfahren, also bis einschl. des letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Taxa. Fossile Arten, die kladistisch außerhalb (d.h. unterhalb) des letzten gemeinsamen Vorfahren der rezenten Säugetiere stehen, werden als „**Mammaliaformes**“ bezeichnet. Die Mammalia setzen damit erst mit dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Monotremata und Theria ein. Kladogramm der Mammaliaformes s. Lias.

Merkmale, die Säugetiere von nonmammalischen Synapsiden unterscheiden:

- Unterkiefer aus einem Knochen (statt vieler Knochen wie bei Reptilien)
- Sekundäres Kiefergelenk (völlig andersartige Aufhängung des Unterkiefers am Schädel)

- nur ein Zahnwechsel
- die Entwicklung der perioralen Knochen neugeborener Säuger ist relativ weit fortgeschritten, damit sie saugen können
- Innenohr befindet sich in einem einzigen Knochen (Reptilien: vier Knochen)
- Langer Cochlear-Kanal, dadurch bessere Geräuschwahrnehmung und –verarbeitung
- Säuger erreichen relativ schnell ihre Endgröße und wachsen dann nicht mehr, während Reptilien lebenslang wachsen, wenn auch im Alter langsamer

Nach einer Theorie geht die Entwicklung des Säuger-Ohres auf die Bedrohung durch Dinosaurier zurück: es ermöglichte, Feinde früher zu hören und (zum Beispiel in den Bäumen) Schutz zu suchen.

Entwicklungsstand von *Morganucodon* (Keuper bis Lias, 10 cm, weite geographische Verbreitung):

- Unterkiefer zwar noch aus mehreren Knochen, die postdentalen Knochen waren aber winzig
- Zwei Kiefergelenke (primäres und sekundäres), das sekundäre Säuger-Kiefergelenk war aber bereits dominierend
- Sehr differenzierte Bezahnung, nur ein Zahnwechsel
- Neugeborene waren – der Knochenentwicklung im Gesichtsschädel nach zu schließen – in der Lage zu saugen
- Innenohr in einem einzigen Knochen, langer Cochlea-Kanal
- Kein lebenslanges Wachstum

Säugetiere entwickelten ein sehr gutes Gehör und ein sehr gutes Riechvermögen, während sie im Sehvermögen den Dinosauriern wohl unterlegen waren.

Außengruppen der Mammaliaformes: Es besteht kein Konsens, welches konkrete Taxon der Chiniquodontioidea nun der nächste Verwandte der Mammaliaformes ist. Manche Kladogramme nennen *Prozostrodon brasiliensis* aus der Santa-Maria-Formation (Carn) Brasiliens, ca. 7 cm langer Schädel, vergleichbar einer großen Ratte. Postcanine Dentition ähnlich Morganucodontiden und *Thrinaxodon*, andererseits aber auch Synapomorphien mit späten Eucynodontia. Das Taxon wurde zu den Ictidosauriern gestellt:

- Chiniquodontidae
- Therioherpetidae + ? Brasilodontidae
- *Riograndia* + Tritheledontidae (*Riograndia*: Carn oder unt. Nor; gilt aber auch als primitiver Ictidosaurier; Schädel 3,5 cm lang)
- *Prozostrodon*
- Mammaliaformes

In neuen Kladogrammen (s. Nature 444, 891; Nat. 450, 1011) werden die **Brasilodontidae** als nächste Außengruppe angegeben; die Familie wurde erst im Jahr 2005 für *Brasilodon* und *Brasilitherium* aufgestellt. Beide Taxa stammen aus dem Carn oder frühen Nor Brasiliens, kleine Insektenfresser (Schädellänge 2,2 und 2,4 cm). Die postcanine Bezahnung von *Brasilitherium* ähnelt im Unterkiefer derjenigen von *Morganucodon*, im Oberkiefer ähnelt sie *Brasilodon* und ist damit in beiden Taxa weiter abgeleitet als bei *Morganucodon* und eher wie bei *Kuehneotherium*. Keine Ähnlichkeit besteht zu Haramiyida oder Multituberculata. *Morganucodon* und *Kuehneotherium* sind miteinander näher verwandt als mit den Haramiyida. Die Brasilodontidae stehen offenbar *Morganucodon* und *Kuehneotherium* näher als den Tritylodontiden und Tritheledontiden. Umgekehrt bedeutet dies aber auch, dass *Morganucodon* und *Kuehneotherium*

eine postcanine Bezaehlung aufweisen, die sich noch auf dem Niveau nonmammalischer Cynodontia befindet: aufgrund anderer Merkmale koennen die Brasilodontidae naemlich selbst nicht in die Mammaliaformes gestellt werden, d.h. sie stehen kladistisch *unter* und nicht neben oder ueber *Morganucodon* und *Kuehneotherium* (nach Dykes).

***Brasilitherium* saugte offenbar schon seine Jungen, die dabei nicht – wie moderne Monotremen – Milch aus einem Milchfeld aufleckten, sondern an Zitzen saugten.** Voraussetzung fuer das Saugen an Zitzen (ebenso wie an Strohhalmen) sind verschiedene Muskeln, darunter der *Musculus tensor veli palatini*, der erforderlich ist, um die Druckunterschiede aufzubauen, die zum Saugen erforderlich sind. Knoecherne Narben im Bereich der Muskelansatze sprechen dafuer, dass *Brasilitherium* bereits ueber eine einfache Version dieses Muskels verfuegte, der modernen Reptilien, aber auch *Thrinaxodon* fehlt. Daneben gibt es weitere Indizien, dass *Brasilitherium* in der Lage war, eine Abdichtung zwischen Zunge und Gaumen zu schaffen, um den Druck in der Mundhoehle abzusenken, wie es fuer das Saugen erforderlich ist. Das Schnabeltier ist dazu nicht in der Lage und kann daher auch nicht saugen.

Das Saugen an Zitzen entwickelte sich demnach zwischen *Thrinaxodon* (250 MA) und *Brasilitherium* (220 MA) schon in nahen Auengruppen der Mammaliaformes. Bei Monotremen, die sich vor ca. 190 MA (oder frueher) abzweigten, ging es dann wieder verloren; stattdessen wird die Milch aus einem Milchfeld aufgesaugt. Die damit verbundenen hoeheren Infektionsrisiken werden offenbar durch antimikrobielle Substanzen in der Milch kompensiert. Der *Musculus tensor veli palatini* ging den Monotremen offenbar verloren, weil sich Mund und Kiefer dahingehend entwickelten, die harten Schalen von Crustaceen zu knacken (Sci. 361: 213).

Die Evolution der Laktation einschliesslich des Milchsaugens fiel damit in die „Dauerkrise“ der GMT, die bis zur TJG, in ihren Auslaefern sogar bis ins Toarc, anhielt, und ist offenbar im Kontext dieser Krisen zu sehen.

Gliederung der Saeugetiere nach COX und KUHN-SCHNEYDER, modifiz.:

I. Prototheria : Keuper bis rezent

I.1 O Triconodonta: ?Keuper, Dogger bis Campan, evtl. *Megazostrodon*, Keuper bis Lias; THENIUS und KUHN-SCHN. ordnen *Megazostrodon* bei den Morganucodonta ein und geben Triconodonta erst ab Dogger an. *Eozostrodon* (Rhätolias) koennte ein Vorlaeufer der Triconodonta ieS (d.h. ex Morganucodonta) sein (THENIUS).

1a) evtl. **Docodonta** als eigene Gruppe (dann Dogger bis U-Kreide, wahrsch. ob. O-Kreide Patagoniens)

1b) evtl. **Morganucodonta** als eigene Gruppe (dann auf Keuper, Rhätolias beschaenkt)

I.2 Multituberculata: ? Lias, oberes Bathon bis O-Eozaen.

Wahrscheinlich Schwestergruppe der archaischen Theria, waehrend die Haramiyiden in der Naehue der Morganucodonta stehen und nicht mit den Multituberculata in engerer Verbindung stehen.

Im Mesozoikum stellen die Multituberculata die einzigen Pflanzenfresser unter den Saeugetieren; starke Radiation in der O-Kreide, die mit der Radiation der

Angiospermen in Verbindung gebracht wird.

I.3 Monotremata: fossiler Nachweis ab U-Kreide
syn. **Prototheria** ieS. (nach KUHN-SCHNEYDER)

II. UKL Theria:

II.1 InfraKL „**Trituberculata**“ (manchmal in Pantotheria integriert): Keuper bis O-Kreide,
?Paläozän

O Kuehneotheria (ob. Nor bis Lias) (syn. “frühe Symmetrodonata”)

O “Symmetrodonata” (? Toarc, ?Dogger, Malm bis Campan, ? Paläozän)

II.2 InfraKL **Pantotheria:**

O Eupantotheria: Dogger bis U-Kreide (naA Lias bis U-Kreide, naA Rhät bis U-Kreide, wobei manche Autoren aber auch die Trituberculata und damit die rhätischen Kuehneotheria bereits zu den Pantotheria stellen, wodurch letztere bis in den Keuper reichen); Stammgruppe der Meta- und Eutheria.

II.3 InfraKL **Metatheria** (Beuteltiere iwS.) (ab Alb: *Kokopellia*, *Holoclemensia*;
opossum-artige Fußspuren ab Apt),
Marsupialia ab O-Kreide

II.4 InfraKL **Eutheria:** sicher ab Purbeck (ca. 145 MA, England; *Durlstodon*,
Durlstotherium); wahrscheinlich:
Juramaia, ob. Dogger oder Dogger-Malm-Grenzbereich. Abstammung von
einem gemeinsamen Vorfahren mit den Metatheria innerhalb der
Pantotheria. **Placentalia** erst ab O-Kreide.

Das Hauptproblem von Zeitangaben für frühe Säugetiere besteht darin, inwieweit die üblichen Ordnungen die vermeintlichen keuperschen Vor- oder Stammformen mit einschließen oder nicht; hieraus ergeben sich große Unterschiede bzgl. des Erstauftretens bestimmter Gruppen:

Docondonta incl. Morganucodonta: Keuper bis U-Kreide (bzw. O-Kreide)
excl. Morganucoonta: nur Dogger bis U-Kreide, in Patagonien bis ob. O-Kreide

Multituberculata incl. Haramiyiden: Keuper bis O-Eozän
excl. Haramiyiden: ? Lias (Indien), oberes Bathon bis O-Eozän
Haramiyida: Keuper bis Oberkreide (Deccan Beds Indiens), evtl. bis Lutet (falls
die Gondwanatheria zu den Haramiyida gehören)
(Haramiyida gelten neuerdings nicht mehr als Vorläufer der Multituberculata)

Symmetrodonata incl. Kuehneotheria: Keuper bis Campan, ?Paläozän
(aber: Meridiolestida: Cenoman bis U-Miozän)
excl. Kuehneotheria: ?Lias, ? Dogger, Malm bis Campan, ?Paläozän
(*Chronoperates*)

Pantotheria incl. Kuehneotheria: Keuper bis U-Kreide
excl. Kuehneotheria: Dogger (naA Lias) bis U-Kreide

Neuere Kladogramme:

a) Nat. 390, 141:

- Außengruppe: Tritylodontiden
- ab jetzt: Mammaliaformes
- Morganucodontiden
 - *Gobiconodon* (ad “Triconodonta”)
 - Monotremen
 - Multituberculaten
 - *Zhangheotherium* (Symmetrodont, Barreme/Apt)
 - *Henkelotherium* (Malm)
 - *Vincelestes* (U-Kreide)
 - Marsupialia + Placentalia

b) Sci. 307, 913:

- *Morganucodon*
- Docodonten
- Australosphenida + Monotremata
- Trichotomie: (nicht aufgelöst): I--- Triconodonta
- I--- Multituberculata
- I--- Trechnotheria:
 - Symmetrodonta
 - Dryolestida (ad Eupantotheria)
 - *Amphitherium* (Dogger)
 - Theria

c) Sci. 294, 357 (2001):

- Außengruppe: Tritylodontiden (Keuper bis Valangin oder Hauterive)
- *Adelobasileus* (Keuper) + *Sinoconodon* (Lias)
- Morganucodontidae: Keuper bis Dogger (z.B. *Morganucodon*, Keuper, Lias)
- Docodonta: Bathon bis ob. O-Kreide (z.B. *Haldanodon*, höherer Malm)
 - fraglich: evtl. jetzt Ablösung der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer
- *Hadrocodium* (tieferer Lias)
 - ab jetzt: MAMMALIA; spätestens jetzt Ablösung der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer;

Trichotomie:

- A Triconodontiden (Malm bis Campan; inneres Kladogramm der Triconodontiden:
 1. Abzweig: *Gobiconodon* + *Repenomamus* (ca. 125 MA)
 2. Abzweig: *Jeholodens* (ca. 125 MA)
 3. Fam. Triconodontidae, z.B. *Priacodon*, *Trioracodon*, beide Malm; Fam. Triconodontidae: Malm bis Campan
- B Multituberculata (Dogger bis O-Eozän) + Monotremata (ab U-Kreide)
- C Trechnotheria:
 - Spalacotherioidea (Dogger bis O-Kreide, z.B.

- Zhangheotherium*, ca. 125 MA)
- Dryolestida (Dogger bis O-Kreide, z.B. *Henkelotherium*, Malm; noch im Paläozän Südamerikas)
 - *Vincelestes* (tiefere U-Kreide)
 - Dichotomie:
 - A Eutheria (*Prokennalestes*, höhere U-Kreide)
 - B Metatheria: Marsupialia + Delthatheridia

d) BENTON (2007):

- *Adelobasileus*
- *Sinoconodon*
- Morganucodontidae
- ab jetzt: HOLOTHERIA
- *Kuehneotherium* (dreieckige Anordnung der Molarenhöcker!)
- Docodonta
- Australosphenida = (Ausktribosphenida + Monotremata)
- ab jetzt: THERIOMORPHA
- Triconodonta
- ab jetzt: THERIIFORMES
- Multituberculata
- ab jetzt: TRECHNOTHERIA
- Symmetrodonata
- ab jetzt: CLADOTHERIA
- Dryolestoidea
- ab jetzt: PROTOTRIBOSPHENIDA
- *Vincelestes*
- ab jetzt: BOREOSPHENIDA
- Deltatheroidea (!)
- ab jetzt: THERIA
- Marsupialia + Eutheria

LUO (Nat. 450, 1011) gab im Jahr 2007 einen umfassenden Überblick über die frühe Evolution der Säugetiere. Entgegen molekularkladistischen long-fuse-Szenarien ereignete sich die Entwicklung der Säugetiere in Form sukzessiver Diversifikationsepisoden, in denen sich jeweils relativ kurzlebige Clades rasch aufsplitteten, die weitgehend wieder komplett erloschen (d.h. mehrere Cluster kurzer Linien).

Vier Diversifikationsepisoden lassen sich dabei unterscheiden:

- a) Mammaliaformes außerhalb der Mammalia in Keuper und Lias
- b) Diversifikation von Docodonten, Theriiformes und Australosphenida im Dogger
- c) Diversifikation innerhalb der Theriiformes im Malm
- d) Divergenz der Linien zu Placentalia und Marsupialia in der Unterkreide; känozoische Marsupialia sind insgesamt innerhalb der Metatheria der Kreide positioniert; die känozoischen Ordnungen und Familien können aber nach den zur Zeit besten morphologischen Datensätzen nicht direkt mit bekannten Metatheria-Gattungen der

Kreide in Verbindung gebracht werden, und auch die neuesten Analysen der Eutheria kommen zu dem Ergebnis, dass alle **bekanntem Eutheria der Kreide außerhalb der känozoischen Placentalia stehen** (!) (s. auch O-Kreide).

Kladogramm:

- *Thrinaxodon* UTr
- Probainognathiden MTr/OTr
- Tritylodontiden OTr bis ob.UKr
- Tritheledontiden OTr bis uLias (*Pachygenelus*)
- Brasilodontiden (*Brasilitherium*) OTr
- ab jetzt: MAMMALIAFORMES
- (1. Diversifikation):
 - I --- Haramiyiden OTr bis ob. OKr (!) (evtl. bis Lutet)
 - I --- *Sinoconodon* uLias (nicht aufgelöst gegenüber Haramiyiden)
 - Morganucodontiden OTr bis Dogg
- (2. Diversifikation):
 - *Tikitherium* (OTr) + Docodonta (Dogg bis ob.UKr) (*Castorocauda*, *Haldanodon*)
 - Shuotheriiden (Dogg/Malm) + AUSTRALOSPHENIDA
 - Australosphenida:
 - Asfaltomyliiden Dogg
 - Ausktribospheniden ob.UKr
 - Stamm-Monotremen ob.UKr + Monotremen
- (3. Diversifikation):
 - *Fruitafossor* Malm
 - I --- *Amphilestes*/Dogg + Eutriconodonten (Malm bis ob. OKr)
 - I --- *Volaticotherium*/Dogg
 - I --- Multituberculata (?Lias, oberes Bathon bis Eozän)
 - I --- Tinodontiden (Malm bis ob.UKr)
 - I --- Spalacotheriiden (unt.UKr bis ob.OKr) (inkl. Zhangheotheriiden)
 - *Henkelotherium* (Malm)
 - Dryolestiden (Malm bis U-Paläozän)
 - *Amphitherium* (Dogger)
 - *Vincelestes* (UKr)
 - Stamm-Boreosphenida (UKr bis ob.OKr)
 - Eutheria + Metatheria

vereinfachte Darstellung:

- Haramiyiden
- Morganucodonten
- Docodonten
- Australosphenida/Monotremata
- Eutriconodonten
- Multituberculata
- Spalacotheriiden
- Stamm-Cladotheria
- Stamm-Boreosphenida
- Eutheria + Metatheria

Im Gegensatz zur früheren Annahme, dass im Mesozoikum nur kleine, generalistische Insektenfresser existierten und die genetisch-kladistische Differenzierung der morphologisch-ökologischen Differenzierung der Säuger vorausging (Entkoppelungs-Hypothese für den Widerspruch zwischen morphologischen und molekularen Daten), wurde in den letzten Jahren

deutlich, dass schon frühe Säuger des Jura und der frühen Unterkreide eine erhebliche ökologische Differenzierung durchliefen, die derjenigen der Placentalia des frühen bis mittleren Paläozäns in Nordamerika (außer Ungulata) oder der Beuteltiere des australischen Oligomiozäns vergleichbar ist:

Grabende Lebensweise (bereits bei einigen präammaliaformen Cynodontia!) weit verbreitet bei Multituberculata

Grabende sowie schwimmende Lebensweise im Süßwasser ähnlich Schnabeltier bei Docodonta (*Castorocauda*, *Haldanodon*) (Dogger bzw. Malm) (semiaquatische Carnivora und Omnivora, auch fischfressend; rezent: Otter, Biber)

scharrende Suche nach kolonialen Insekten: *Fruitafossor* (Malm), konvergent zu Erdferkeln und Ameisenbären

Gleitflieger: *Volaticotherium* (Dogger)

Kletternde Insektenfresser: *Henkelotherium* (Malm); *Juramaia* (Dogger-Malm-Grenzbereich), *Eomaia*, *Sinodelphys*; rezent: Scandentia

Terrestrische Jäger kleiner Vertebraten und Aasfresser: *Sinoconodon* (unt. Lias, 500 g); *Repenomamus* (10 kg)

terrestrisch-generalisierte Formen (Stereotypen): Morganucodonten; einige Triconodonten; Zhangheotheriiden; rezent: Opossums

Insgesamt zeigten die mesozoischen Säuger ähnliche Nischenspezialisierungen wie die modernen australischen Monotremen und Beuteltiere.

Dies ging einher mit zahlreichen Parallelentwicklungen / Homoplasien. So entwickelte sich eine mobilere Aufhängung des Incus zur Verbesserung des Hörvermögens (wichtig für nachtaktive Tiere) mehrfach unabhängig am Übergang nonmammaliaforme Cynodontia/basale Mammaliaformes.

Auch die Abtrennung der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer und das damit verbundene definitive Säuger-Mittelohr entstanden mehrfach parallel: So findet sich bei fossilen Monotremen noch eine Grube zur Aufnahme der postmandibulären Knochen, obwohl bei adulten rezenten Monotremen die Mittelohrknochen komplett von der Mandibula getrennt sind (durch Reabsorption des embryonalen Meckelschen Knorpels). Auch einige Gobiconodonten weisen verknöcherte Meckelsche Knorpel auf. Bei *Yanoconodon* verbindet dieser die Mandibula mit dem Ectotympanicum und dem Malleus (beide Knochen spannen das Trommelfell auf). Der ossifizierte Meckelsche Knorpel der Eutriconodonten ähnelt dabei dem Meckelschen Knorpel der Monotremen-Embryonen. Offenbar beruht dieses primitive Merkmal der Triconodonten auf Heterochronie, stellt also ein pädormorphes Merkmal dar. Die Reabsorption des Meckelschen Knorpels bei modernen Säugern ist die Voraussetzung dafür, dass die Ontogenese des Mittelohrs abgeschlossen werden kann; wenn der Meckelsche Knorpel dagegen vor seiner Reabsorption schon verknöcherte (wie bei Eutriconodonten), führte dies dazu, dass die Verbindung zwischen Unterkiefer und Mittelohr bestehen blieb. Die vermeintliche atavistische Reversion beruht also auf Heterochronie. Homoplasie in der Entwicklung von Säugerschlüsselmerkmalen kann also – wie in diesem Beispiel – ganz einfach auf ontogenetische Heterochronie zurückgeführt werden. Weitere Homoplasien bei mesozoischen Säugern betreffen beispielsweise Vorhandensein oder Fehlen von Lumbalrippen (HOX-gesteuert).

Auch der typische Säugermolar mit dem Protoconus/Talonid- Mörser/Pistill-Prinzip entwickelte sich mindestens viermal unabhängig voneinander; die protoconartige Struktur der oberen Molaren stellt dabei ein homoplastisches Merkmal dar.

Die pseudotribosphenische Situation (Pseudo-Talonid-Grube mesial des Höckertrigonids) findet sich bei Docodonten wie *Krusatodon* (Dogger) und – unabhängig davon entwickelt – bei Shuotheriiden des Dogger und Malm (*Shuotherium*, *Pseudotribos*). Die echt-tribosphenische Situation (Talonid-Grube distal des Höckertrigonids) findet sich bei Australosphenida und – unabhängig davon entwickelt – bei Boreosphenida (wie *Kielantherium*), die dann zu den Eutheria und Metatheria führen. Schon im Dogger experimentierten also drei Gruppen von Säugern mit (pseudo-)tribosphenischen Molaren (Docodonten, Shuotheriiden, Asfaltomyliiden unter den Australosphenida) und blieben dabei letztendlich erfolglos (!), lange bevor sich in der Linie zu den rezenten Theria die Tribosphenie durchsetzte (nach neueren molekularen Daten erfolgte die Dichotomie zwischen Metatheria und Eutheria vor 147 MA). Der Protoconus entwickelte sich also viermal unabhängig von Vorfahren *ohne* eine solche Struktur, wurde aber erst bei den Boreospheniden zum Erfolgsmodell. Die dentale Evolution der Säuger war im Mesozoikum also viel labiler als im Känozoikum (Nat. 450, 1011).

Die frühen Säuger experimentierten mit einem größeren Spektrum an Zahnformen; der dentale Morphospace war breiter als heutzutage, z.B. Multituberculata (vielhöckerige Backenzähne mit bis zu 15 Ausbuchtungen) und Docodonta (Backenzähne schräg zum Kiefer gelegen, Zähne wurden nach außen hin immer breiter). **Der entscheidende Vorteil der Säuger – auch schon der frühen Formen – gegenüber den Archosauriern waren ihre hoch entwickelten Zähne. Der Evolutionstrend ging dabei in Richtung auf die Perfektionierung der Quetschfunktion.**

Die Evolution in Richtung auf die modernen Säugetiere erfolgte aber immer auf der Basis wenig spezialisierter, kleiner, spitzmausartiger Tiere. Zwar erreichten die Säuger bereits im Jura eine hohe Diversität in Größe, Form und Lebensweise; die größeren und stärker spezialisierten Arten führten aber stets in evolutionäre Sackgassen und starben früher oder später wieder aus (BdW 4/08, 44).

Einteilung der Mammalia/Mammaliaformes nach DYKES Internet-Wegweiser: (leicht modifiziert)

Mammaliaformes:

Basale Mammaliaformes:

Adelobasileus (Carn), **Sinoconodontidae** (Carn bis Lias) (enthält *Adelobasileus*), *Gondwanodon* (Carn Indiens, ca. 225 MA, etwas älter als *Adelobasileus*, ältester Mammaliaformer, nur durch einen Zahn bekannt, evtl. zu den Morganucodontiden zu stellen). *Adelobasileus* wird in manchen Kladogrammen aber außerhalb der Mammaliaformes als deren direkte Schwestergruppe gestellt.

Morganucodontidae (?Carn, ob. Nor bis Bathon), evtl. Affinitäten zu den Triconodonta, aber in vieler Hinsicht trotz Ähnlichkeiten der Bezahnung primitiver gebaut. Indirekte Indizien sprechen für Laktation.

Megazostrodonidae (nur Lias): die Stellung dieser Gruppe ist umstritten; manche sehen sie in der Nähe der Docodonten, andere eher in der Nähe der Morganucodontidae

Hadrocodium (Sinemur) (weiter entwickelt als die Morganucodontidae, weitestentwickelter Mammaliaformer seiner Zeit): vollständige Trennung der Gehörköchelchen vom Unterkiefer, nahezu komplett modernes Innenohr; voll entwickeltes sekundäres Kiefergelenk; Expansion des Craniums. Kladistisch evtl. Schwestergruppe der Triconodonta oder aber auch vor der Dichotomie in die (Australosphenida + Monotremata) einerseits und die Linie zu den (Triconodonten, Multituberculata und Trechnotheria) andererseits stehend.

„**Symmetrodonten**“ sind eine künstliche Gruppe, die sich an der recht symmetrischen Zahnform (dreieckige Anordnung der Höcker: ein großer mittlerer Höcker, zwei kleinere seitlich) orientiert, aber nicht näher miteinander verwandte Gruppen vereint. Zu trennen ist vor allem zwischen „frühen Symmetrodonten“ wie den Kuehneotheriidae und späten (und viel weiter fortgeschrittenen) Symmetrodonten wie z.B. den Spalacotheriidae, die schon innerhalb der Theriiformes und archaischen Theria stehen (ad Trechnotheria). Die Zahnform der „Symmetrodonten“ ist kladistisch nicht sehr aussagekräftig, sondern primitiv für frühe Mammalia(formes), nicht sehr verschieden von *Morganucodon*. Daher besagt das symmetrodonte Zahnmerkmal auch eigentlich nicht viel. „Frühe Symmetrodonta“ (wie die Kuehneotheria) und die späteren „Symmetrodonten i.e.S.“ werden zu den „Trituberculata“ zusammengefasst, die damit die Symmetrodonten im weitesten Sinne umfassen, aber wohl ebenfalls kein Monophylum darstellen. Die „frühen Symmetrodonten“ wie die Kuehneotheria sind „nur“ Mammaliaformes, die späteren Symmetrodonten i.e.S. sind Kronengruppen-Säuger und Trechnotheria.

Kuehneotheria (ob. Nor bis Lias): **Kuehneotheriidae** (Rhät bis Lias) werden in diesem Sinne als „frühe“ oder „basale“ Symmetrodonten aufgefasst; primitiver Unterkieferbau; Keuper von Westeuropa, Lias von Indien und Wales. Eine weitere Gruppe solcher „früher“ Symmetrodonten stellen die „Amphiodontiden“ (Toarc bis Malm) dar, ebenfalls eine künstliche Gruppe unklarer Verwandtschaft, wahrscheinlich ist die ganze Gruppe nicht monophyl. Die **Woutersiidae** (ob. Nor – unt. Rhät) sind eine weitere Gruppe, die nur auf einige Zähne aus dem Keuper gegründet ist, unklarer Verwandtschaft; sie werden zu den Kuehneotheria gestellt, vermitteln aber evtl. zwischen den Morganucodonta und den Docodonta.

Die **Docodonten** (Dogger bis ob. U-Kreide, überwiegend aber im Malm, nur 3 Gatt. erreichen die U-Kreide; in Patagonien bis Campan oder Maastricht, das dortige *Reigitherium* ist aber nicht mehr als Docodonta anerkannt und wird neuerdings zu den Meridiolestida gestellt, die in Südamerika bis ins U-Miozän überlebten) sind eine weitere Gruppe von Mammaliaformes; neben Zahnfunden ist ein fast komplettes Skelett aus dem Malm von Portugal (*Haldanodon*) bekannt. Docodonten aus Asien lassen sich wohl einer einheitlichen Familie (Tegotheriidae) zuordnen. Stark abgeleitete Docodonten überlebten in Südamerika bis in die höhere O-Kreide (s.o). Abstammung evtl. über die Woutersiidae von den Morganucodonta. Nach LUO (2007; Nat. 450, 1011) im Keuper *Tikitherium* als Seitenlinie der Docodonta.

Haramiyida (Nor bis obere O-Kreide: Deccan Beds Indiens, evtl. bis Lutet, falls sie die Gondwanatheria inkludieren): über lange Zeit abgesehen von einem Kiefer und einigen weiteren Fragmenten nur durch Zähne bekannt; erst in jüngerer Zeit einige recht vollständige Funde aus dem höheren Jura Chinas. Es war lange nicht einmal klar, ob die Haramiyida mehr, weniger oder genauso stark abgeleitet sind wie basale Mammaliaformes. Spätere Formen (besonders aus Dogger und Malm) sollten eher als „haramiyiden-ähnlich“ bezeichnet werden. Überwiegend herbivor; zahlreiche Höcker auf den Zähnen (wie bei Multituberculata), dennoch sind die Haramiyida wahrscheinlich nicht die Vorfahren der Multituberculata, da letztere den Kiefer beim Kauen vor und zurück (aber nicht seitlich!), die Haramiyiden dagegen seitlich verschoben, was auf eine stark abweichende Kiefergelenksanatomie deutet. Wohl Pflanzenfresser.

Kronengruppen-Säuger (ab ?Lias, Dogger)

Triconodonta (?Lias, Bathon bis Campan): gegründet auf Zahnanatomie (dreihöckrig), wohl teilweise künstliche Gruppe; manchmal werden die Morganucodontidae zu den Triconodonta gezogen. Zum Teil recht groß (bis Katzen- und Hundegröße; *Repenomamus giganticus* aus der U-Kreide sogar ca. 1,05 m lang); *Jeholodens* ist nahezu komplett erhalten. Überwiegend in der Nordhemisphäre des Malm und der Unterkreide, in Nordamerika auch noch bis Campan. Man unterscheidet (a) „Triconodonten inc. sed.“, darunter die wohl ebenfalls nicht monophyletischen „Amphilestiden“ (ältester Vertreter im Lias oder Dogger Mexikos, Schichten nicht sicher datierbar; bis U-Kreide) und die monotypischen Austrotriconodontidae (Campan Patagoniens, Stellung zu Triconodonten nicht ganz sicher), (b) die recht großen Gobiconodontiden (?Valangin bis Apt/Alb), (c) Repenomamidae (Barreme, ebenfalls recht groß), (d) und die weitgehend monophyle Familie Triconodontidae (ältester – *Dyskritodon* im Lias oder Dogger Indiens, Schichten nicht sicher datierbar; bis Campan, in der O-Kreide nur noch eine Gattung in Nordamerika). Man geht heute davon aus, dass die meisten Triconodonten (einschl. der Amphilestiden) wahrscheinlich Kronengruppen-Säuger darstellen. Die Triconodontidae zeigen einige gemeinsame Merkmale mit den Monotremen, während andere Merkmale gegen eine enge Verbindung beider Gruppen sprechen.

Australosphenida und mögliche Vorläufer

Nach modernen Kladistiken wurden tribosphenische Zähne mindestens zweimal konvergent entwickelt (Australosphenida und Boreosphenida), wofür auch spricht, dass es gewisse Unterschiede im Zahnbau gibt. Die Australosphenida sind ab Bathon nachweisbar (*Ambondro*); ob sie aber zu den ab höherer U-Kreide nachweisbaren Monotremen führen, wird gelegentlich bezweifelt; so sollen auch frühe Monotremen niemals tribosphenische Molaren gehabt haben und deshalb nicht auf die Australosphenida zurückgehen.

Gliedert man die Monotremata aus den Australosphenida aus, lebten letztere mit 4 Gattungen vom Bathon bis zum unt. Apt (zuletzt nur Australasien)

Auch ist unklar, ob das *Shuotherium* (Fam. Shuotheriidae, Dogger, ?unt. Malm) als Vorläufer (Schwestergruppe) der Australosphenida zu werten ist, da sein Zahnbau „umgekehrt“ tribosphenisch ist (immerhin damit beweist, dass die tribosphenische Morphologie auf jeden Fall mehr als einmal entstanden ist); es gibt auch Auffassungen, die *Shuotherium* mit den Docodonta oder „frühen Symmetrodonten“ in Verbindung bringen (Kieferstruktur wie bei *Kuehneotherium*). Und von dem tribosphenischen *Tribactonodon* aus dem Dogger von Dorset lässt sich gar nicht sagen, ob es zur nördlichen, südlichen oder einer eigenen Linie gehört. Während *Shuotherium* nur sehr unvollständig bekannt ist (11 isolierte Zähne, ein kleines Kieferfragment), ist von dem Shuotheriiden *Pseudotribos* aus dem Dogger der Inneren Mongolei ein partielles Skelett überliefert, das die pseudotribosphenischen Molaren bestätigt und deutlich macht, dass die Shuotheriidae tatsächlich den Australosphenida näher stehen als den Theriimorpha und mit den (Australosphenida + Monotremata) einen eigenen Clade Yinotheria bilden (s. Dogger).

Monotremata: ab unt. Apt (*Teinolophus*), mittl. Apt (*Kollikodon*, 110 MA), gefolgt von *Steropodon* (mittl. Alb), alle Australien; im Paläozän auch in Südamerika (*Monotrematum*). Abstammung immer noch unklar. *Obdurodon* im Miozän Australiens bereits dem modernen Schnabeltier nahestehend (z.B. *Obdurodon dickinsoni*, 15 MA).

Theriiformes:

Multituberculata (? Lias Indiens, oberes Bathon bis O-Eozän), von DYKES noch in die Mammaliaformes gestellt, nach modernen Kladistiken aber innerhalb der Theriiformes oberhalb der Triconodonta; herbivor bis omnivor, zahlreiche Höcker auf den Zähnen, obere Schneidezähne ähneln Nagetieren, vermutlich ähnlicher Lebensstil (daher Verdrängung durch Nager im Palaeogen), von der KTG nicht in ihrer Diversität beeinträchtigt!

Maximum der Diversität vom Malm bis Paläozän. Zwei Subordnungen („Plagiaulacida“, wohl nicht monophyl, basal, Dogger bis U-Kreide; und die wohl monophyletischen Cimolodonta, U-Kreide bis O-Eozän). Die Abstammung der Multituberculata ist unklar, die Haramiyida gelten nicht (mehr) als wahrscheinliche Vorläufer, mit den Monotremen bestehen einige Ähnlichkeiten in der Schädelkapsel und beim Innenohr. Soweit man überhaupt Fossilien aus der Beckenregion von Multituberculata hat, ist erkennbar, dass diese sehr eng gebaut ist (zu eng, um damit Eier legen zu können); dies deutet darauf, dass sie lebendgebärend waren. Die Multituberculata waren weitgehend auf die Nordhemisphäre beschränkt; es gibt wenig Material aus Südamerika; ein Teil dieses Materials dürfte zu echten Multituberculata gehören, das andere zu den **Gondwanatheria**, die sich – nachdem erstmals im Jahr 2014 ein Schädel publiziert wurde – als Schwestergruppe der Multituberculata erwiesen (Campan bis Eozän; im Paläozän Südamerikas *Sudamerica*, letzte Gondwanatheria im Eozän der Antarktis und frühen Lutet Patagoniens). Allerdings könnten die Gondwanatheria auch zu den Haramiyida gehören; beide Möglichkeiten sind etwa gleich wahrscheinlich (vgl. Nat. 558: 108). Aber auch die Multituberculaten selbst dürften in der höheren O-Kreide Südamerika erreicht haben.

Theria i.w.S. (archaische Theria) = Trechnotheria (Symmetrodonata i.e.S., Pantotheria, Theria)

“Symmetrodonaten” i.e.S. (?Toarc, ?Dogger, Malm bis Campan, ?Paläozän; nur in Nordamerika überdauerten sie mindestens bis zum Campan):

Tinodontidae (Malm bis Apt/Alb von Nordamerika, Europa, ?Mongolei) und Spalacotheriidae (monophyl; Berrias bis Campan, in der O-Kreide nur noch in Nordamerika und eine Gattung in Asien; zu den Spalacotheriidae gehört auch das komplett erhaltene *Zhangheotherium* aus dem Barreme Chinas) sind zwei nicht näher verwandte symmetrodonate Familien; Unterkiefer viel moderner als bei den Kuehneotheriidae. Insektivor, spitzmausgroß; Beine noch etwas gespreizt. Möglicherweise sind auch die monotypischen Chronoperatidae aus dem Paläozän Kanadas bei den höheren Symmetrodonaten einzuordnen.

Die Tinodontidae stellen die basalen Symmetrodonaten (ex Kuehneotheria) dar; sie zeigen gewisse Ähnlichkeiten mit den Kuehneotheriidae, sind evtl. aber eine künstliche Gruppe. Fragliche Vertreter: *Trishulotherium* aus dem Toarc (könnte auch ein Kuehneotheriide sein) sowie ein Fund aus dem Bathon; sicherer Nachweis der Tinodontidae von Tithon bis Alb.

Die „Amphiodontidae“ sind eine künstliche Gruppe mit symmetrodonter Bezahnung vom Toarc bis Malm, evtl. in der Nähe der Spalacotheriidae, aber evtl. auch der Triconodonten.

Meridiolestia (die als Schwestergruppe der Spalacotheriiden gelten; ab Cenoman) überlebten in Südamerika bis ins frühe Miozän (zwei Arten von *Necrolestes*).

Cladotheria:

Eupantotheria (?Bathon, Malm bis Campan, in Südamerika bis ?Paläozän):

Die basalsten Eupantotheria werden von den „Dryolestida“ gestellt, weitgehend (aber nicht ausschließlich) auf die Nordkontinente beschränkte Insektenfresser. Hohe Zahnzahl (sieben bis neun Molaren je Quadrant!). Die Gruppe der Dryolestida umfasst (a) Dryolestida i.w.S. (?Bathon, Malm bis unt. Paläozän; im unt. Paläozän: *Pelagrotherium*, Südamerika [naA ad Meridiolestida, ad

Symmetrodonta]; ab der O-Kreide nur noch in Südamerika), (b) die Dryolestidae (Malm bis mind. Campan; bis 68 Zähne!; in der O-Kreide nur noch in Süd- und Nordamerika) sowie (c) die Paurodontidae (Malm; ?U-Kreide; *Henkelotherium* aus dem Malm Portugals als fast komplettes Fossil) sowie die Prototribosphenida (die zu den Boreosphenida führen). *Henkelotherium* lebte vermutlich in Bäumen.

Prototribosphenida (ab Bathon):

Dies sind fortgeschrittene Eupantotheria mit schon fast tribosphenischen Molaren. Strenggenommen müsste man sie als Proto-Boreosphenida bezeichnen. Es handelt sich dabei um die **Stamm-Zatheria**, die ab dem Dogger (Bathon bis Apt/Alb) bekannt sind (im Dogger vertreten durch die **Amphitheriidae**). Größte Diversität der Stamm-Zatheria in der U-Kreide, ein bekannter Vertreter ist *Vincelestes* aus dem Hauterive.

Die Stamm-Zatheria umfassen die Taxa nach dem Abzweig der Dryolestida, aber vor der Dichotomie in die Infralegionen Peramurida und Tribosphenida.

Die **Zatheria** (?Dogger, Malm bis U-Barreme) selbst gliedern sich (abgesehen von den Stamm-Zatheria) in die Infralegionen **Peramurida** (?Dogger [ein *peramus*-artiger Zahn], Kimmeridge bis U-Barreme; wohl nicht monophyl) und **Boreosphenida = Tribosphenida i.e.S.** (ab ?ob. Dogger oder Dogger-Malm-Grenzbereich in China, ansonsten ab etwa Berrias/Valangin, enthalten überwiegend die Theria und einige Vorläufer). Die Boreosphenida sind nicht ganz, aber weitgehend identisch mit den Tribosphenida. Die Tribosphenida gelten als der etwas umfassendere Begriff.

Boreosphenida:

Ab ob. Dogger oder Dogger-Malm-Grenzbereich (165 bis 160 MA, Datierungsspanne): *Juramaia* (Tiaojishan Formation), gleichzeitig der älteste Eutheria (strittig!), und damit fortgeschrittener als die bis zum Jahr 2011 bekannten (bis dahin) ältesten Boreosphenida der untersten U-Kreide, die noch außerhalb der Eutheria stehen (*Tribotherium africanum*, ?Berrias; *Aegialodon*, Valangin; ?*Tribactonodon*, Berrias; *Hypomylos*, ?Berrias). Sie entwickelten voll ausgeprägt tribosphenische Molaren. Die basalsten Boreosphenida leiten über zu den Theria, die sich nach Abzweigung basaler Formen in die Eutheria und Metatheria aufgliedern. Näher zu den Theria als die o.g. basalen Boreosphenida steht die nordamerikanische Familie Pappotheriidae (*Pappotherium*, *Slaughteria*, beide Alb).

Boreosphenida waren zunächst auf die Nordkontinente beschränkt; ab der obersten Kreide auch in Südamerika und Indien, ab Tertiär weltweit.

Theria i.e.S. (Metatheria, Eutheria und deren unmittelbare Vorläufer innerhalb der Boreosphenida):

Basale Theria, die aber noch außerhalb der Eutheria und Metatheria stehen, lassen sich bis mindestens zum Campan nachweisen.

Eutheria:

Basale Eutheria sind: *Juramaia* (165 – 160 MA; Datierungsspanne; China; oberer Dogger oder Dogger-Malm-Grenzbereich), *Eomaia* (Barreme, 125 MA), *Montanalestes* (ältester Eutheria Nordamerikas: Barreme-Apt-Grenze). *Eomaia* hatte noch Beutelknochen (die z.T. auch noch bei Eutheria der Oberkreide angetroffen wurden); sie dienten wohl primär zur Verankerung von Beinmuskeln bei Vorfahren der Säuger und wurden dann erst später als „Beutelknochen“ genutzt.

Eomaia hat ebenso wie einige basale mongolische Eutheria noch 5 Molaren je Quadrant, rezente Placentalia haben höchstens 4. Das Becken von *Eomaia* ist recht eng gebaut, was darauf deutet, dass sie lebend gebärte, aber nur sehr kleine, wenig entwickelte Junge analog modernen Beuteltieren. Offenbar benötigte *Eomaia* daher noch keine Placenta, ist daher auch noch kein Placentalia. Diese Fortpflanzungsart, die von den Beuteltieren ja beibehalten wurde, ist somit offenbar die ursprüngliche innerhalb der Theria. Die Placenta entstand später (konvergent, aber in anderer Weise, übrigens auch bei wenigen Marsupialia).

Die Stellung von *Juramaia* und *Eomaia* zu den Eutheria ist aber inzwischen strittig; älteste sichere Eutheria im Purbeck Englands (ca. 145 MA, knapp über JKG), nur durch obere Molaren nachgewiesen (*Durlstotherium*, *Durlstodon*).

Echte Placentalia sind aus der U-Kreide noch nicht sicher nachgewiesen; *Eozhelestes* (ad Ungulatomorpha) ist evtl. ein Placentalia, die Datierung (ob. Alb oder unt. Cenoman?) nicht sicher. Auch *Otlestes* (ebenfalls ob. Alb oder unt. Cenoman) ist hinsichtlich seiner Stellung (Lipotyphla oder Zalambdalestide?) nicht ganz sicher; Zalambdalestiden sind vielleicht Placentalia, dies ist aber nicht ganz gesichert, da es auch (zunehmend) Auffassungen gibt, es handle sich um basale Eutheria außerhalb der Kronengruppe (Placentalia).

Etwas höher stehen die basalen Epitheria (=alle Eutheria außer den basalsten Formen; basalste Epitheria im Campan bis Maastricht Asiens), die Asioryctidae bzw. Asioryctitheria (Barreme/Apt bis Campan Asiens, ältester: *Murtoilestes*, Barreme oder Apt). Asioryctidae sind fraglich verwandt mit den Zalambdalestiden(?). Die Asioryctitheria umfassen zwei Familien: Kennalestidae und Asioryctidae). Sie stehen wahrscheinlich noch außerhalb der Placentalia.

Fragliche Placentalia (Stammgruppen-Vertreter):

„**Ungulatomorpha**“ (basale Ungulatomorpha mit *Eozhelestes* ab ob. Alb oder unt. Cenoman, evtl. aber zu den Zhelestiden zu stellen; vermeintlich (!) sichere basale Ungulatomorpha mit *Sorlestes* ab ob. Cenoman). Basale Ungulatomorpha sind bis etwa zur KTG nachweisbar. Herbivor, z.T. evtl. aber wohl auch insectivor. Nach neueren Kladistiken ist es aber sehr zweifelhaft, dass Ungulatomorpha aus der tieferen oder mittleren Oberkreide schon Placentalia (im Sinne von Kronengruppen-Eutheria) darstellen (s. Oberkreide, Kladogramm unter Einbeziehung von *Gomphos*).

Die **Zhelestiden** (allesamt aus dem Turon Asiens; kleine Herbivoren) gehören vermutlich zu den Ungulatomorpha, haben evtl. aber auch nahe Beziehungen zu den Zalambdalestiden (und wären dann aber nicht zu den „Ungulatomorpha“ zu stellen). Stellung zu Kronengruppen-Eutheria neuerdings aber wieder sehr fraglich (s.o.).

Die **Zalambdalestidae** (kleine Insektenfresser; M-Turon bis Campan, gemeinsame Zahnmerkmale mit den Glires, evtl. aber auch konvergent) sind mit *Kulbeckia* (M-Turon bis Santon) und drei weiteren Gattungen in Asien vertreten; die Familie ist nicht monophyl, *Barunlestes* aus dem Campan ähnelt den Glires stärker als die übrigen Taxa; die Zalambdalestidae wurden früher gelegentlich mit den Glires zu den Glirimorpha vereinigt. Es ist aber keinesfalls sicher, ob sie wirklich die Schwestergruppe der Glires darstellen; man geht neuerdings zunehmend davon aus, dass sie nur basale Eutheria darstellen, die die lagomorpha-artigen Eigenschaften (vor allem die Vergrößerung der mittl. Schneidezähne) konvergent entwickelten (s.o.). Ältester Vertreter ist evtl. *Otlestes* aus dem ob. Alb oder unt. Cenoman Usbekistans; dessen Stellung ist aber unsicher, es könnte sich auch um einen Vertreter der Lipotyphla handeln. Inzwischen gilt

offenbar ein allgemeiner Konsens, dass die Zalambdalestiden außerhalb der Kronengruppe der Eutheria/Placentalia stehen.

Vermeintlich (!) sichere Placentalia:

Gypsonictopidae (Campan bis Maastricht; vermeintlich „sichere“ Placentalia [neuerdings fraglich, s. O-Kreide], kleine Insektenfresser; nach manchen Auffassungen frühe Repräsentanten der O Leptictida).

Echte Ungulata traten um die KTG herum auf; sicher ab untersten Paläozän Nordamerikas nachgewiesen, das Vorkommen im obersten Maastricht ist nicht ganz gesichert.

Die **Lipotyphla** sind ab der Oberkreide vertreten evtl. mit *Otlestes* (dann schon ab der Grenze U/O-Kreide), ansonsten fraglich durch *Paranyctoides* (M-Turon bis Coniac Usbekistans, im Campan auch in den USA) und *Batodon* (ob. Maastricht, USA). Alle genannten Vertreter stellen keine 100%ig gesicherten Lipotyphla, sondern nur wahrscheinliche Vertreter dar.

Die **Cimolestidae** (z.T. zu den Palaeoryctiden gestellt) galten früher als Vorfahren der Carnivora. Fraglich im Campan, sicher vom Maastricht bis M-Eozän; cimolestidenartige Zähne im Campan Frankreichs, Gattung *Cimolestes* ab Maastricht.

Vertreter moderner Ordnungen sind bei den Eutheria im Mesozoikum noch nicht nachweisbar, aber Vorläuferkandidaten für moderne Ordnungen wie

--- [??“Ungulatomorpha“ (extrem fraglich; s.o.)]

--- [??Zalambdalestiden (für Glires?; sehr fraglich, s.o.)]

--- [??*Paranyctoides* (bereits im M-Turon!) für „Insectivora“ (sehr fraglich)]

--- *Cimolestes* (?Campan, Maastricht) für die „Carnivora“ / Palaeoryctida

sowie

--- Gypsonictopidae als Vertreter der überwiegend alttertiären Ordnung Leptictida.

Nach neueren Angaben bestehen massive Zweifel, ob es sich bei den fossil überlieferten Eutheria aus der Zeit vor der KTG überhaupt schon um Kronengruppen-Placentalia handelt (s. O-Kreide)!

Metatheria:

Zu den Metatheria gehören die basalsten Formen (älteste Vertreter erst ab dem Alb Nordamerikas, nachdem *Sinodelphys* als Eutheria reklassifiziert wurde; Stamm-Metatheria vom Alb bis Campan; zunächst nur in Nordamerika), die Deltatheroidea (?Apt/Alb, ? Cenoman, Turon bis Campan; außer der fraglichen, ältesten Form aus dem Apt/Alb [*Atokatheridium* aus Nordamerika] auf Asien beschränkt), die Asiadelphia (Turon bis Campan Asiens) und schließlich die Marsupialia, die in der Kreide durch die beiden Linien der Stagodontidae+Pediomyidae sowie durch die basalen Didelphidae vertreten sind; die Didelphidae überlebten bis heute. Die Metatheria entstanden auf den Nordkontinenten (Asien, Nordamerika; ältester Vertreter in Nordamerika: *Kokopellia*, Alb; *Holoclemensia*, Alb). Die Deltatheroidea aus der O-Kreide der Mongolei stehen den Marsupialia schon näher (z.B. Zahnformel), andere Marsupialia-Merkmale fehlen aber noch, so dass auch die Deltatheroidea nur als basale Metatheria bezeichnet werden können.

Marsupialia:

Stagodontidae und Pediomysidae werden zu den **Archimetatheria** (?Cenoman, Santon bis Paläozän) zusammengefasst; es handelt sich bereits um echte, aber basale Marsupialia; überwiegend auf die höhere O-Kreide Nordamerikas beschränkt.

Die Stagodontidae (?Cenoman, Campan bis Maastricht, auf Nordamerika beschränkt; wenn *Pariodens* aus dem Cenoman tatsächlich ein Stagodontide ist, was wahrscheinlich, aber nicht sicher ist, wäre er der älteste Marsupialia) erloschen bis zur KTG (z.B. *Didelphodon*, einer der größten mesozoischen Säuger, dachsgroß). Die Pediomysiden (Santon bis Paläozän), nahe mit den Stagodontidae verwandt, erloschen ebenfalls in der obersten Kreide Nordamerikas, überlebten aber in Brasilien bis ins Paläozän (*Monodelphopsis*).

Die echten Marsupialia werden nach Abzweig der erloschenen Archimetatheria zunächst durch die **basalen Didelphomorpha** repräsentiert; auch sie entstanden in Nordamerika (ältester: *Adinodon*, Cenoman nahe der Grenze U-Kreide/O-Kreide); basale Didelphomorpha, die noch außerhalb der Familie Didelphidae stehen, sind bis ins U-Eozän von Baja California (Reliktform) nachweisbar.

Die rezente **Familie Didelphidae** ist in der O-Kreide in Nordamerika mit zahlreichen Gattungen nachweisbar (ab Cenoman: *Alphadon*); opossumartige Fußabdrücke aber bereits im Apt Nordamerikas. Die Didelphidae erloschen dort aber um die KTG herum, hatten sich aber wie die Pediomysiden zuvor noch nach Südamerika ausgebreitet. Aus den basalen Didelphidae (die in Südamerika und andernorts – z.B. auch Messel – bis ins Eozän persistierten) entstehen alle anderen Marsupialia.

Die Alphadontinae (Cenoman bis KTG, evtl. bis knapp ins Paläozän hinein) stellen eine etwas „höhere“ Unterfamilie der Didelphidae (über den „basalen“ Didelphidae).

Die **Paucituberculata** (rezente Ordnung der Opossumratten) sind nicht näher mit den Didelphomorpha verwandt und ab dem Maastricht nachweisbar (*Glasbius*, Nordamerika).

Zusammenfassung: wichtige Daten in der Geschichte der Säugetiere

Carn: vor 225 MA in Indien ältester Mammaliaformer (*Gondwanodon*), nur durch einen Zahn nachgewiesen (?Morganucodonta)

Carn?, ob. Nor (bis Bathon): Morganucodontidae mit indirekten Hinweisen auf Laktation, vielleicht Vorläufer der Triconodonta

Nor (bis obere Oberkreide): Haramiyida, von denen nicht klar ist, ob sie überhaupt weiter abgeleitet sind als basale Mammaliaformes. Noch in den Deccan Beds Indiens (falls auch die Gondwanatheria zu ihnen gehören, bis Lutet).

Sinemur: *Hadrocodium* als weitestentwickelter Mammaliaformer: Gehörknöchelchen vom Unterkiefer getrennt, nahezu modernes Innenohr, beginnende Gehirnvergrößerung, vollständiges sekundäres Kiefergelenk

Lias?, Bathon (bis Campan): Auftreten der Triconodonta als erste Kronengruppen-Säugetiere (die

Triconodonta gelten zwar nicht vollständig, aber weitgehend als Kronengruppen-Mammalia). Zunächst durch die Amphilestiden (?Lias, Dogger bis U-Kreide) vertreten. Evtl. im Toarc (sicher ab Malm) auch erste Symmetrodonta (zunächst nur Amphiodontidae), wobei es sich allerdings bei den Amphiodontidae wohl um eine künstliche Gruppe unsicherer taxonomischer Affinität handelt.

Bathon (bis Apt): Auftreten der Australosphenida mit konvergent tribosphenischen Molaren; mögliche Vorfahren der Monotremata (umstritten!)

Ob. Dogger oder Dogger-Malm-Grenzbereich: *Juramaia* als ältester Boreosphenida und gleichzeitig ältester Eutheria! Eutheria-Status inzwischen strittig, aber auf jeden Fall ältester Tribosphenide

Dogger (oberes Bathon; evtl. schon im Lias Indiens (bis O-Eozän): Multituberculata, konvergente Entwicklung zu lagomorpha-artigen Tieren, wohl lebendgebärend (Bau des Beckens). Schwestergruppe der Trechnotheria = archaische Theria (die mit den Symmetrodonta i.e.S. beginnen).

Bathon (bis Paläozän): Eupantotheria (als erste Cladotheria): zunächst Dryolestida i.w.S. (die die basalsten Eupantotheria darstellen), aber im Bathon erscheinen auch schon die Stamm-Zatheria (zunächst mit der Fam. Amphitheriidae), die fraglich im Dogger, sicher ab Kimmeridge zu den Zatheria führen. Die Zatheria gliedern sich in Peramurida (?Dogger, Kimmeridge bis U-Kreide) und Tribosphenida (ab ob. Dogger); letztere umfassen im wesentlichen die Boreosphenida (ab ob. Dogger) Diese führen nach einigen basalen Taxa und den Pappotheriidae (Alb) zu den Theria, sich nach einigen basalen Taxa (die bis mindestens zum Campan persistieren) bereits im Dogger in Eutheria und Metatheria diversifiziert haben müssen.

Berrias (Purbeck): *Durlstodon* und *Durlstotherium*, nur durch obere Molaren nachgewiesen, als älteste ganz sichere Eutheria (Südengland), bereits weit abgeleitet und den Molaren verschiedener Eutheria-Gruppen (außerhalb der Kronengruppe) der O-Kreide ähnelnd

Mittl. Barreme: drittälteste Eutheria (*Eomaia*, *Sinodelphys*, *Ambolestes*, *Acristatherum*)

Unt. Apt: ältester Monotremata (*Teinolophus*), gefolgt von *Kollikodon* (mittl. Apt) (alle aus Australien)

Alb: *Kokopellia*, *Holoclemensia* aus Nordamerika als älteste Metatheria, nachdem *Sinodelphys* aus dem Barreme Chinas als Eutheria aufgefasst wird. Opossum-artige Spuren aber bereits im Apt

Ob. Alb/unt. Cenoman: *Eozhelestes* und/oder *Otlestes* als vielleicht älteste Placentalia; für beide ist der Placentaliastatus aber extrem fraglich. Evtl. *Otlestes* als erster Vertreter der Lipotyphla? Weitere Lipotyphla-Kandidaten ab M-Turon. Nach neueren Erkenntnissen aber wohl keine Kronengruppen-Säuger in der Oberkreide!

Cenoman: evtl. erste Marsupialia aus der Gruppe der ausgestorbenen Archimetatheria (Stagodontidae/Pediomyidae), sicher ab Santon. Außerdem erste basale Didelphomorpha im Cenoman (typische Fußspuren schon im Apt). Auch die moderne Familie Didelphidae ist mit frühen Vertretern (Alphadontinae) schon im Cenoman vertreten.

9 = Stellung in die Kronengruppeneutheria stark umstritten, nachdem nach modernen Kladistiken letztere erst um die KTG herum diversifiziert sind

Anzahl der Gattungen (**historischer Stand ca. 2003/2004**):

Summe	Keuper	Lias	Dogg	Malm	U-Kr	O-Kr	Pal	Eoz
Mammaliaformes:								
Basale Mamm.,								
Sinoconodontidae (4)	2	2	-	-	-	-	-	-
Morganucodontidae (12)	5	6	1	-	-	-	-	-
<i>Hadrocodium</i>		1						
Megazostrodonidae (2)	-	2	-	-	-	-	-	-
Kuehneotheria (5)								
(=frühe "Symm."):								
Kuehneotheriidae	2	2	-	-	-	-	-	-
Woutersiidae	1	-	-	-	-	-	-	-
Docodonta (10)	-	-	5	4	1	-	-	-
Haramiyida (7)	5	0	1	1	?	+	-	-
<i>Dinnetherium</i>		1						
Summe Mammaliaformes	15	14	7	5	1	1?(SA)	-	-
Kronengruppen-Säuger:								
Triconodonta (20)	-	1?	2	3	12	2(NA,SA)	-	-
(incl. "Amphilestiden" und Austrotriconodontidae)								
Shuotheriidae (1)	-	-	1	?	-	-	-	-
Australosphenida (4)	-	-	2	0	2	-	-	-
Monotremata	-	-	-	-	3	0	1(SA)	0
Theriiformes:								
Multituberculata (66 mesoz., 95 ges.)	??	-	+	18	18	30	28	1-3
Gondwanatheria (3/4)	-	-	-	-	-	3	1(SA)	+
Trechnotheria (arch. Theria):								
"Symmetrodonta i.e.S." (15/14)-incl.: Tinodontidae, Spalacotherr., Amphiodontidae, Chronoperatidae		?1	?	3	6	5(NA)	1?(NA)	1
Cladotheria:								
Eupantotheria								
Dryolestida i.w.S. (42/41) incl. Paurodontidae	-	-	2	20	10	9	-	-
Prototribosphenida:								
Stamm-Zatheria (12) incl. Amphitheriidae, <i>Vincelestes</i>	-	-	3	1	8	-	-	-
Zatheria:								

darunter: Peramurida (4) -	-	?	1	3	-	-	-
Basale Tribosphenida/ Basale Boreosphenida (6) incl. Pappotheriidae	-	-	-	6	-	-	-
Theria:							
Basale Theria + Th. inc. sed. (11)	-	-	-	5	6	-	-
Metatheria							
Basale Metatheria (6) incl. Boreametatheria	-	-	-	3	3	-	-
Deltatheroidea (7)	-	-	-	1?	6	-	-
Asiadelphia (3)	-	-	-	-	3	-	-
Marsupialia							
Archimetatheria:							
Stagodontidae + Pediomyidae (7/6)	-	-	-	-	6	1(SA)	-
basale Didelphidae (14/10) incl. Alphadontidae, Peradectinae	-	-	-	?	10	3	1(SA)
Paucituberculata	-	-	-	-	1-2	+	+
Eutheria:							
Basale Euth., Euth. inc.sec. (12)	-	1	-	5	7	+	+
Asioryctitheria (5) (Kennalestidae, Asioryctidae)	-	-	-	1	4	-	-
Placentalia i.w.S. (max. 24)	-	-	-	?oAlb	<24	+	+
incl. Zhelestiden, Zalambdalestiden							
							(wahrsch. ab Turon, ganz sicher erst ab Maastricht!)
Summe	15	/	15	18	51	/	84
	Keup.		Lias	Dog.	Malm		Ukr. Okr.
Biogeographische Aspekte:							
Europa:							
Mammaliaformes: Im Keuper Morganucodontidae (bis Dogger), Haramiyida (i.e.S. in Europa nur im Keuper, i.w.S. bis Dogger, in Indien noch in der obersten Oberkreide), Kuehneotheria (incl. Woutersiidae). Docodonta im Dogger und Malm.							
Mammalia: Shuotheriidae im Dogger, Triconodonta und Symmetrodonta nur in der Unterkreide. Multituberculata fraglich im Dogger, Malm bis Paläogen.							
Dryolestida von Dogger bis Unterkreide, Stamm-Zatheria im Dogger (?Malm, ?Unterkreide), Peramurida in der Unterkreide. Basale Boreosphenida in der Unterkreide. Dann erst wieder Ungulatomorpha in der Oberkreide, Metatheria ab Paläozän (basale Didelphidae). Bei der Entstehung und frühen Radiation der Theria, Eu- und Metatheria hat Europa offenbar keine Rolle gespielt.							
Asien:							

Erstnachweis von Mammaliaformes im Carn (*Gondwanodon*), allerdings in Indien und damit noch außerhalb des damaligen Asiens. Weitere basale Mammaliaformes, Morganucodontidae, Haramiyida, Megazostrodonidae und Kuehneotheria sind in Asien auf den Lias beschränkt, dort also offenbar nicht entstanden. *Shuotherium* sowie der Haramiyide *Eleutherodon* finden sich gleichzeitig im ob. Dogger (Bathon) von England und China, was für einen faunalen Austausch zwischen beiden Gebieten spricht; zwar galt Zentralasien zu dieser Zeit als isoliert, dies traf aber vermutlich nur für größere Tiere zu, kleinere Säuger konnten als Inselhopper China offenbar erreichen (s. Natwiss. 1/05, S. 43).

Sieht man von Indien ab, gibt es keine Säugerfunde aus dem Keuper Asiens. Docodonta von Malm bis Unterkreide.

Kronengruppen-Mammalia:

Triconodonta fraglich im Lias (wiederum in Indien!), sonst Dogger bis Unterkreide. Shuotheriidae im Dogger. Multituberculata erreichten Asien erst in der Unterkreide (bis Eozän). Symmetrodonta von Malm bis Oberkreide. In Indien Multituberculata im Lias oder Dogger und Haramiyida in der obersten Kreide (Deccan Beds).

Basale Eupantotheria (Dryolestida) sind in Asien nicht nachweisbar, Stamm-Zatheria, Zatheria (Peramurida), basale Boreosphenida sowie basale Theria/Theria inc. sed. jeweils nur in der Unterkreide. Bei der Diversifikation der Theria hat dann Asien eine führende Rolle gespielt: der älteste Eutheria (*Juramaia*) findet sich im Dogger Asiens, nach neueren Erkenntnissen ganz sichere Eutheria im Purbeck Englands. Weitere basale Eutheria/Eutheria inc. sed., Asioryctitheria (Asioryctidae, Kennalestidae) in der Unter- und Oberkreide Asiens; sehr (!) fragliche Placentalia (Zalambdalestiden, Zhelestiden, basale Ungulatomorpha), vermeintliche Placentalia (vermutl. Lipotyphla) in der Oberkreide Asiens. Bei den Metatheria die außerhalb der Marsupialia stehenden Deltatheroidea und Asiadelphia in der Oberkreide, aber noch keine Marsupialia (keine Didelphomorpha) in der Oberkreide Asiens.

Afrika:

Mammaliaformes sind spärlich im Lias (Morganucodontidae, Megazostrodonidae) nachgewiesen, ein Haramiyiden-Ähnlicher im Malm (*Staffia*), evtl. Reliktform.

Mammalia: Triconodonta im Malm (und Unterkreide?), Australosphenida im Dogger Madagaskars. Haramiyida nur mit 2 Gattungen einer Familie (Hahnodontidae) in der Unterkreide, Gondwanatheria in der Oberkreide Madagaskars (überleben andernorts bis Lutet).

Dryolestida in Malm und Unterkreide, Stamm-Zatheria und Peramurida in der Unterkreide (Peramurida fraglich im Malm), basale Boreosphenida sowie Theria inc. sed. in der unteren Unterkreide Nordafrikas. Keine Nachweise von Eutheria und Metatheria in der Kreide.

Nordamerika:

Mammaliaformes: basaler Mammaliaformer *Adelobasileus* im Carn, Morganucodontidae von Keuper bis Lias, Haramiyida nur im Dogger („Haramiyiden-Ähnliche“) und der U-Kreide (*Cifelliodon*), Docodonta im Malm.

Mammalia: Triconodonta und Symmetrodonta von Malm bis Oberkreide, Symmetrodonta noch evtl. im Paläozän (*Chronoperates*), Multituberculata von Malm bis Paläogen.

Dryolestida im Malm; dann klafft kladistisch und zeitlich eine Lücke bis zur ob. U-Kreide, wo basale, aber schon sehr theria-nahe Boreosphenida (Pappotheriidae) und basale Theria sowie

Eutheria inc. sed. nachweisbar werden (*Montanalestes*, Barreme-Apt-Grenze). Zahlreiche strittige und sichere Placentaliagruppen in der Oberkreide: „Ungulatomorpha“, Ungulata (erst um die KTG herum), Cimolestidae, Gypsonictopidae, wahrscheinlich Lipotyphla.

Basale Metatheria sind in Unter- und Oberkreide nachweisbar, Marsupialia in der Oberkreide mit Archimetatheria, Didelphidae und Paucituberculata.

Nordamerika hat eine Reliktfunktion für Triconodonta (bis Campan), Symmetrodonata (Oberkreide, ?Paläozän).

Südamerika:

Mammaliaformes galten lediglich durch den vermeintlichen Docodonten *Reigitherium* aus der Oberkreide (Campan, ?Maastricht) nachgewiesen; dieser gilt aber neuerdings aber als Vertreter der Meridiolestida, die in Südamerika bis ins U-Miozän überlebten, und sich von den Symmetrodonaten (konkret: Spalacotherien) ableiteten, also auch bereits zu den Mammalia gehören. Damit gibt es keinen Nachweis von Mammaliaformes aus Südamerika – es sei denn, die Gondwanatheria gehen auf die Haramiyida zurück.

Mammalia: Ältester Nachweis von Mammalia in Südamerika erst im Dogger durch Australosphenida (1 Gattung), Triconodonta (*Argentoconodon*), *Henosferus*. Danach sind Säuger in Südamerika erst wieder ab der Kreide nachweisbar: Dryolestida (basale Pantotheria) mit einer Gattung in der Unterkreide, Stamm-Zatheria mit einer Gattung (*Vincelestes*) in der Unterkreide.

In der Oberkreide dann mehrere Meridiolestida (Radiation der Meridiolestida: Cenoman bis U-Paläozän Südamerikas; neuerdings wird auch der untermiozäne *Necrolestes* zu den Meridiolestida gestellt), wobei die Meridiolestida neuerdings als fortschrittliche Symmetrodonaten gelten und von den Spalacotheroidea abstammen sollen.

Eine Gattung Austrotriconodontidae (monotypische Gattung, vermutlich zu Triconodonta zu stellen, Campan), vermutlich Multituberculata (spärliche Reste, die z.T. als Gondwanatheria fehlgedeutet wurden), Gondwanatheria. Keine basalen Tribosphenida/Theria/Eutheria.

Im Paläozän eine Gattung Gondwanatheria, eine Gattung Dryolestida (letzter Eupantotheria, unt. Paläozän), eine Gattung Archimetatheria (primitive Marsupialia, Fam. PEDIOMYIDAE), ab Paläozän basale Didelphidae. Im frühen M-Eozän noch Gondwanatheria in Patagonien (*Greniodon*).

Südamerika ist daher weitgehend als Reliktareal zu bewerten, in dem bestimmte Gruppen von Säugern länger überlebten als anderswo: Docodontia; Triconodonta gemeinsam mit einer Gattung aus dem Campan Nordamerikas; Gondwanatheria, aber auch noch im Eozän der Antarktis; Eupantotheria mit den Dryolestoidea (Meridiolestida: Cenoman bis U-Paläozän; incl. *Necrolestes* bis U-Miozän).

Archimetatheria (PEDIOMYIDAE).

Zwischen Stamm-Zatheria wie *Vincelestes* und höheren Theria klafft eine große Lücke, so dass Südamerika bei der Entstehung der Eu- und Metatheria keine Rolle gespielt haben dürfte; Eutheria erreichen Südamerika erst im Paläozän, Metatheria zwar schon in der Oberkreide, Kronen-Marsupialia aber ebenfalls erst im Paläozän (wie die Didelphomorpha).

Australien:

nachweisbar sind nur Australosphenida mit 2 Gattungen in der oberen Unterkreide, ebenso drei Gattungen Monotremata in der oberen Unterkreide. Placentalia mit einer Gattung dann (gemeinsam mit altertümlichen Marsupialia) im Eozän. In der Unterkreide ein cimolodonter Multituberculata (*Corriebaatar*).

Systematisch:

Basale Mammaliaformes:

Gondwanodon aus dem Carn Indiens gondwanisch, *Adelobasileus* aus Nordamerika, *Hadrocodium*, *Sinoconodon* aus dem Lias Asiens.

Morganucodontidae im Keuper Europas (4) und Nordamerikas (1), im Lias in Europa (1), Nordamerika (1), Afrika (1) und Asien (4), im Dogger nur Europa (1; *Wareolestes*).

Haramiyida im Keuper Europas (3-4) und Nordamerikas (1), Haramiyiden-Ähnliche im Dogger Europas (1) und Malm Afrikas (1); fraglich in der Unterkreide Marokkos (Hahnodontidae). In der oberen O-Kreide der Deccan-Beds Indiens. Inzwischen zahlreiche Taxa aus dem Dogger/Malm Chinas nachgewiesen und ein Taxon aus der U-Kreide Nordamerikas (*Cifelliodon*). Falls die Gondwanatheria auch zu den Haramiyida gehören (was etwas plausibler ist als die Zugehörigkeit zu den Multituberculata), überleben diese in Gondwana bis ins Lutet

Megazostrodonidae im Lias Afrikas (1) und Asiens (1).

Kuehneotheria (incl. Woutersiidae) im Keuper Europas (3) und Nordamerikas (1) sowie im Lias Asiens (2).

Docodonta im Dogger Europas mit maximaler Diversität (5) vertreten, im Malm in Europa (2), Asien (1) und Nordamerika (2), in der Unterkreide in Asien (1).

Kronengruppen-Säuger:

Triconodonta: Gobiconodontidae (incl. Repenomamidae) in der U-Kreide Asiens (3) und Nordamerikas (1). Triconodontidae und Triconodonta inc. sed. fraglich im Lias oder Dogger Indiens (1), im Dogger Asiens (1-3), im Malm Nordamerikas (3) und Afrikas (1), in der Unterkreide Europas (2), Nordamerikas (4), Afrikas (bis 2) und Asiens (1); in der Oberkreide nur noch mit einer Gattung (zur Fam. Triconodontidae) in Nordamerika und einer weiteren (Fam. Austrotriconodontidae) in Südamerika. Neuerdings Triconodonta auch im Dogger Südamerikas nachweisbar.

Shuotheriidae: nur Dogger von Europa und Asien (eine Gattung insgesamt; 2007 kam eine weitere Gattung – *Pseudotribos* – aus der Inneren Mongolei hinzu). Pseudotribosphenische Molaren (im Gegensatz zu den „echt“ tribosphenischen der Australosphenida).

Australosphenida: Dogger von Südamerika und Madagaskar (je 1), in der ob. U-Kreide von Australasien (2).

Monotremata in der ob. U-Kreide Australasiens (3) sowie im Paläozän Südamerikas (1), dann erst wieder im Miozän Australiens nachweisbar.

Yinothéria = Shuotheriidae + (Australosphenida + Monotremata)

Multituberculata: maximale Diversität in Oberkreide (30) und Paläozän (28), gefolgt von Malm und Unterkreide (je 18). Sie nehmen wohl im Dogger, spätestens im Malm ihren Ausgang in Europa (13), im Malm auch in Nordamerika (5), ab Unterkreide auch in Asien (4); Europa 13, Afrika 2, (Nordamerika 0). In der Oberkreide in Europa (2), Nordamerika (16) und Asien (12). In Europa (6), Nordamerika (20) und Asien (4) auch im Paläogen. In Afrika insgesamt nur mit 2 Gattungen einer Familie (Hahnodontidae) in der Unterkreide. In Südamerika nur sehr geringe Funde aus der höheren Oberkreide. Weitere Angaben und neue Erkenntnisse s. Dogger.

Gondwanatheria in der Oberkreide Südamerikas (2) und Madagaskars (1) sowie im Paläozän Südamerikas (1) und Eozän der Antarktis und Patagoniens (unt. Lutet). Strittig, ob zu den Haramiyida oder Multituberculata gehörig.

Symmetrodontia ieS. (ex Kuehneotheria):

Chronoperatidae als mögliche Relikt-Symmetrodontier mit einer Gattung im Paläozän Kanadas. Spalacotheriidae in der Unterkreide Europas (ab Wealden/Berrias), Nordamerikas und Asiens (je 1), in der Oberkreide nur noch in Nordamerika (4) und Asien (1). Fragliche Symmetrodontia inc. sed. mit je 1 Gattung in Malm und Unterkreide Nordamerikas. Tinodontidae fraglich im Lias Asiens; im Malm Nordamerikas (1), in der Unterkreide Europas (1) und Asiens (1).

Mit den Meridiolestida (als Schwestergruppe der Spalacotheriiden) überlebten die Symmetrodonten in Südamerikas bis zum U-Miozän.

Cladotheria/Eupantotheria:

Dryolestida und basale Cladotheria inc. sed.: im Dogger Europas mit 2 Gattungen, im Malm sehr divers in Europa (7) und Nordamerika (13) sowie 1 Gattung in Afrika, in der Unterkreide weiterhin divers in Europa (7 Gatt.), 3 Gatt. in Afrika, und jetzt auch in Südamerika (1G, Fam. Brondoniidae), in der Oberkreide nur noch in Südamerika, aber mit bis zu 11 Gattungen (Dryolestidae, Mesungulatidae, Dryolestida inc. sed.), im unteren Paläozän Reliktform in Südamerika (*Peligrotherium*). Die südamerikanischen Dryolestoidea zwischen Cenoman (*Cronopio*) und Miozän (*Necrolestes*) werden aber neuerdings als Meridiolestida zusammengefasst, die aber neuerdings als Schwestergruppe der Spalacotheriidae und damit auf Symmetrodonten-Niveau gestellt werden, d.h. unterhalb Cladotheria/Eupantotheria (s. Natwiss. 100: 311). Dies gilt auch für *Peligrotherium*, *Reigitherium*, *Mesungulatum*.

Außerhalb Südamerikas sind also die basalen Eupantotheria schon in der Unterkreide erloschen.

Stamm-Zatheria mit 2 – 3 Gattungen im Dogger Europas (Amphitheriidae), einer fraglichen Gattung im Malm Europas, einer fraglichen Gattung in der Unterkreide Europas, sowie 1 Gattung (*Vincelestes*) in der U-Kreide Südamerikas, Asiens (2), Afrikas (2-4).

Zatheria:

Peramurida fraglich im Malm Afrikas (*Tendagurutherium*), in der U-Kreide in Europa (2), Afrika (1) und Asien (1).

Basale Tribosphenida (*Tribactrodon*)/Boreosphenida in der Unterkreide Europas (2), Nordafrikas (1) und Nordamerikas (2, Fam. Pappotheriidae, nahe den Theria stehend).

Basale Theria/Theria inc. sed. in der U-Kreide Nordamerikas (3), Nordafrikas (1) und Asiens (1), in der Oberkreide auf Nordamerika (6) beschränkt.

Eutheria unterhalb der Placentalia:

Basale vermeintliche Eutheria zunächst in Asien (ob. Dogger: *Juramaia*; Barreme: *Eomaia*), sichere Eutheria im Purbeck Englands (ca. 145 MA; direkt über JKG); bald auch in Nordamerika (*Montanalestes*, Barreme-Apt-Grenze), ansonsten in der U-Kreide aber auf Asien (4) beschränkt. Weitere zahlreiche basale Eutheria in der O-Kreide Asiens (6), selten in Nordamerika (1). Asioryctitheria in der ob. Unterkreide (1) und Oberkreide (4), auf Asien beschränkt.

Sehr fragliche Placentalia (höchstwahrscheinlich keine Placentalia!):

Zalambdalestiden (ad Glirimorpha? Stellung zu Placentalia nicht allgemein anerkannt, evtl. basale Eutheria) mit 3 Gattungen auf die mittl. Oberkreide Asiens beschränkt.

Zhelestinae (nahe zu Ungulatomorpha?) mit 3 Gatt. in der Oberkreide Asiens,

Ungulatomorpha (ad Placentalia? – sehr strittig!) in der Oberkreide Europas (2), Nordamerikas und Asiens (je 3)

Placentalia:

Vermeintliche Lipotyphla in der O-Kreide Nordamerikas (2) und Asiens (2).

Gypsonictopidae mit 1 Gattung in der Oberkreide Nordamerikas.

Ungulata mit 4 Gattungen im Bereich der KTG Nordamerikas (nur eine dieser Gattungen gilt als fast sicher für das obere Maastricht, die anderen drei sind erst im unteren Paläozän ganz sicher).

Cimolestiden in der höheren Oberkreide Nordamerikas (1-2), im Eozän dann auch in Europa und Asien.

Boreometatheria, basale Metatheria:

Erstnachweis im Alb Nordamerikas (*Holoclemensia*, *Kokopellia*), drei weitere in der Oberkreide Nordamerikas.

Deltatheroidea fraglich in der ob. U-Kreide Nordamerikas (*Atokatheridium*), in der Oberkreide auf Asien (6) beschränkt.

Asiadelphia auf die Oberkreide Asiens beschränkt (3).

Marsupialia:

Archimetatheria (Stagodontidae, Pedioymidae) nur in der Oberkreide Nordamerikas (6) und im Paläozän Südamerikas (1).

Didelphomorpha und basale Didelphida in der Oberkreide nur in Nordamerika (10), Fußspuren schon im Apt Nordamerikas, in der O-Kreide Nordamerikas u.a. die basalen Didelphiden-Unterfamilien Peradectinae und Alphadontinae. Im Paläozän basale Didelphidae auch in Europa (1), Südamerika (2), Nordamerika (1), im Eozän dann weitere Verbreitung.

Paucituberculata (Opossumratten) in der O-Kreide Nordamerikas (1) und im Paläozän (fraglich in der Oberkreide) Südamerikas (1).

Langzeit-Überlebende unter Synapsiden, Mammaliaformes und Mammalia:

Synapsida: Dicynodontia bis in die obere Unterkreide Australiens

Cynodontia: Trithelodontidae bis Valangin oder Hauterive

Mammaliaformes: Haramiyida bis oberste Oberkreide (Deccan-Traps Indiens), evtl. bis Lutet (falls Gondwanatheria zu den Haramiyida gehören)

Kronengruppen-Mammalia:

Triconodonta: bis Campan

Basaler Kronengruppensäuger, primitiver als Multituberculata und Trechnotheria, aber kein Triconodontia und kein Monotrema, im U- bis M-Miozän Neuseelands (19 – 16 MA)

Australosphenida: mit den Monotremata bis rezent (Ameisenigel, Schnabeltier)

Multituberculata: bis Ober-Eozän (34 MA), Gondwanatheria (Haramiyida? Multituberculata?, bis Lutet)

Symmetrodonta: Meridiolestida (Cenoman bis U-Miozän) in Südamerika bis ins U-Miozän (*Necrolestes*) (Abstammung von den Spalacotheriiden unter den „höheren“ Symmetrodonten)

Reigitherium (Campan Patagoniens) und *Peligrotherium* (unt. Paläozän Südamerikas) werden neuerdings auch als Meridiolestida und nicht mehr als Docodonta bzw. Pantotheria/Dryolestida betrachtet, womit die Docodonta bereits in der U-Kreide und die Dryolestida in der O-Kreide erlöschen.

Nonplacentale Eutheria: Taeniodonta (Stylinodontidae): Maastricht bis Lutet

Leptictida (Maastricht bis O-Oligozän) stehen wahrscheinlich knapp unterhalb der Kronengruppe der Placentalia, evtl. paraphyletisch; letzter: *Leptictis* (O-Eozän – O-Olig.)

Wichtige Evolutionsschritte auf dem Weg zu den Säugetieren (eigene Zusammenstellung):

Archaeothyris, ob. Westfal (Ophiacodontidae: ob. Westfal bis Artinskian):

Beginn der Differenzierung des Gebisses: Zähne zwar noch gleichförmig spitz, aber schon unterschiedlich groß

Sphenacodontidae (unt. Stefan bis unt. O-Perm/Ufimian):

Übergang vom reptilen Kreuzgang (seitliche Auslenkung der Wirbelsäule) zum Säugergang (Auf- und Abbewegung der Wirbelsäule) (Ophiacodontia noch mit reptilem Kreuzgang).

Heterodontes Gebiss (z.B. *Sphenacodon*): dolchige Incisivi, lange Eckzähne, schneidende Backenzähne.

Verstärkung des Dentale zulasten der kleinen postdentalen Knochen.

Therapsida: Reduktion der Gaumenbezahnung

„Therocephalia“ (M-Perm bis M-Trias, paraphyletisch in Bezug auf Cynodontia):

knöcherner gewölbter Gaumen aus Maxillare, Prämaxillare, Vomer und Palatinum

Cynodontia (O-Perm bis unt. U-Kreide):

knöcherner Vordergaumen (Atmen und Fressen gleichzeitig möglich);

kräftigere Kiefer; stärker differenziertes Gebiss; Zahl der Unterkieferknochen reduziert; Backenzahnkronen mit komplexeren Strukturen.

Die postdentalen Knochen übertrugen zusammen mit dem Quadratum des Schädels die Schallwellen von einem am Unterkiefer befestigten Trommelfell zur Gehörregion.

Cynodontia des O-Perm waren die ersten Synapsida, bei denen das Gehirn das Cranium voll ausfüllte.

Einige Cynodontia mit Nasenmuscheln (indirektes Indiz für Endothermie: Schutz vor

Austrocknung).

Procynosuchus (Tatarian; Procynosuchidae: Tatarian):

Knöcherner Gaumen überwiegend aus Maxillare und Palatinum gebildet;
Dentale macht 75 % des Unterkiefers aus. Ausladender Jochbogen zur Vergrößerung des Adduktormuskels (Erhöhung der Beißkraft). Vergrößerter Coronoidfortsatz (vergrößerte Muskelansatzfläche).
Die Vergrößerung des Dentale wurde notwendig, damit dort größere Kaumuskeln ansetzen konnten.

Thrinaxodon (U-Trias, Skyth): Verkürzung der Rippen, Rippen auf Brustbereich beschränkt; Trennung des Truncus in Brust- und Leibeshöhle, wahrscheinlich Zwerchfell (verbesserte Atmung in Zeiten niedrigen Sauerstoffgehalts!).

Sekundärer Gaumen fast vollständig. Hundartiges Gebiss, weitere Volumenzunahme der Kaumuskulatur, hoher Coronoidfortsatz. Dentale trug alle Zähne.

Reptiles Kiefergelenk (Quadratum-Articulare-Gelenk), Quadratum aber schon stark reduziert; Vorstufen zur Entwicklung des sekundären Kiefergelenks; letzteres war aber noch nicht vollständig entwickelt.

Rasches Wachstum in der frühen Ontogenese, langsames Wachstum im höheren Alter; Wachstum (im Gegensatz zu Reptilien) nicht von Umweltfaktoren abhängig.

Klein, wahrscheinlich Haarkleid. Aufrechte Körperhaltung.

Cynognathidae (Skyth bis Anis):

Hinterbeine senkrecht unter dem Körper.

Dentale macht 90 % des Unterkiefers aus. Zähne in Alveolen.

Herbivore Eucynodontia („Gomphodonta“: Traversodontidae: Skyth bis Rhät;

Tritylodontidae: Rhät bis unt. U-Kreide; Diademodontidae: Skyth bis Anis)

mit breiten gegeneinander arbeitenden Backenzähnen: echte Okklusion mit aufeinander passenden Schliiffacetten.

Chiniquodontidae (Anis bis Carn): Hintergliedmaßen (bei *Probelesodon*, M-Trias) noch besser an die aufrechte Beinhaltung angepasst als bei *Thrinaxodon*; Vorderbeine noch reptilartig abgespreizt.

Lendenrippen zurückgebildet (Indiz für Zwerchfell).

Probainognathus (M-Trias): doppeltes Kiefergelenk (voll ausgebildetes sekundäres Kiefergelenk als Walzengelenk); beide Kiefergelenke funktionieren zusammen (Tandemgelenk).

Zusätzliche Schmelzhöcker auf den Backenzähnen.

Tritylodontidae (Rhät bis unt. U-Kreide): erstmals Beutelknochen (zur Stützung des Bauches und Verankerung von Beinmuskeln beim Laufen)

Trithelodontidae (Rhät bis Lias): erstmals Cingulum an den oberen Backenzähnen.

Vergrößerte Nasenhöhlen.

Postdentale Knochen zu einem dünnen Stab reduziert; sie halfen bei der Schallleitung mit. Starke Kaubewegungen nach vorn, hinten und seitlich möglich.

Unterkieferhälften nicht mehr an der Symphyse verschmolzen, sondern getrennt und nur durch Bindegewebe miteinander verbunden.

Brasilitherium (frühes Nor): Saugen an Zitzen (nachweisbar durch Muskelansätze für den

Musculus tensor veli palatini); in der Linie zu den Monotremen ging diese Fähigkeit dann sekundär verloren (Auflecken der Milch in einem Milchfeld)

Sinoconodon (Lias): vollständig entwickeltes sekundäres Kiefergelenk; Promontorium zur Aufnahme der Cochlea voll entwickelt.

Backenzähne noch ohne präzise Okklusion; einige hintere Backenzähne wurden vermutlich mehrfach ersetzt, während der Schädel auch bei älteren Tieren noch langsam weiterwuchs.

Morganucodontidae (?Carn, ob. Nor bis Bathon); *Morganucodon* (Rhät, Lias):

Postdentale Knochen winzig;

doppeltes Kiefergelenk, aber das sekundäre Gelenk dominiert; reptilartiges Gelenk noch vorhanden, funktioniert aber hauptsächlich als Teil des Mittelohrs;

Innenohr in einem einzigen Knochen, langer Cochlear-Kanal;

nur ein Zahnwechsel (diphyodontes Gebiss);

erstmalige Aufteilung der Backenzähne in Molaren und Prämolaren; Milchmolaren werden von Prämolaren ersetzt, Molaren als Zuwachszähne;

Backenzähne arbeiteten gegeneinander; Hauptkaubewegungen im Dreieck;

Kieferbogen des Unterkiefers schmaler als Oberkiefer (Anisognathie; dadurch wird die Nahrung immer auf einer Seite gekaut).

Entwicklung perioraler Knochen bei Neugeborenen weit fortgeschritten, wohl um nach der Geburt saugen zu können (indirektes Indiz für Laktation); auch Milchgebiss und Verzögerung der bleibenden Dentition sind indirekte Indizien für Laktation (Milchdrüsen wohl als modifizierte Schweißdrüsen; alle behaarten Tiere haben Schweißdrüsen, um überschüssige Wärme abzugeben).

kein lebenslanges Wachstum; kurze Wachstumsphase;

Vorderbeine (bei *Megazostrodon*; *Morganucodon* postkranial nicht bekannt) noch gespreizt; Hinterbeine in aufrechter Stellung

Kuehneotherium: dreieckige Anordnung der Molarenhöcker (statt linear), aber konvergente (isolierte) Entwicklung in Bezug zu den Theriimorpha. Bei *Kuehneotherium* nur stumpfwinkliges Dreieck, bei Symmetrodonten dagegen spitzwinklig.

Hadrocodium (Sinemur): nahezu komplett modernes Innenohr;

vollständige Trennung der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer; keine postdentale Mulde (Rinne) mehr;

voll entwickeltes sekundäres Kiefergelenk;

Expansion des Craniums (relativ größtes Cranium des Jura); offenbar Korrelation zwischen der Größenzunahme des Craniums und der Trennung der Mittelohrknochen vom Unterkiefer:

Die Vergrößerung des Craniums führte zur Verlagerung des Kiefergelenks nach vorn sowie von Teilen der Schädelbasis sowie des Innenohrs nach hinten; der Abstand von Innenohr und Kiefergelenk nahm zu; dies dürfte die Loslösung der Mittelohrknochen vom Unterkiefer veranlasst haben.

EQ 0,5 im Spektrum moderner Säuger (basale Cynodontia: 0,16 – 0,23;

Morganucodon: 0,32).

Microdocodon (Docodonta; ob. Dogger): moderner Hyoid-Apparat

Castorocauda (Docodonta; Dogger): erster Mammaliaformer mit semiaquatischer, fischfressender und grabender Lebensweise, konvergent zu Seeottern und Schnabeltieren. Ältester fossiler Nachweis von Fell (als Impressionen der Deckhaare).

Größter Säuger des Jura; > 43 cm lang; 500 – 800 g (Schätzspanne).
Von der gleichen Fundstelle der pseudo-tribosphenische Shuotheriide *Pseudotribos* ebenfalls mit Anpassungen der Vorderextremitäten und des Schultergürtels an grabende Tätigkeit.

Ambondro (Bathon Madagaskars): erstmals tribosphenische Molaren (konvergente Entwicklung zu den Boreosphenida)

Triconodonta: Beine immer noch in etwas reptilartiger Position

Fruitafossor (höherer Malm; Morrison-Formation; kladistisch unterhalb der Triconodonten): grabende Lebensweise; konvergente Entwicklung zu Xenarthra und Röhrenzähnern, grub oder schabte vielleicht nach Insekten wie Ameisen oder Termiten

Peramus (Malm; Peramurida, ad Zatheria): erstmals "richtige" Okklusion der Backenzähne

Eomaia (Barreme):

Becken eng gebaut, lebendgebärend, aber nur sehr kleine Junge ähnlich Beuteltieren; offenbar noch keine Placenta

Im Rahmen der Evolution der Säuger (und ihrer Bezahnung) spielten Veränderungen in der Genaktivität des Genes *Fgf3* eine wichtige Rolle; dieses Gen ist mit entscheidend für die Entstehung von Höckern und Verbindungen zwischen den Höckern (Höckerleisten). Sowohl Mäuse wie auch Menschen mit Mutationen in dem Gen und dadurch reduzierter Genaktivität zeigen – mit abnehmender Dosis der Genaktivität – zunehmend altertümliche Zahnmorphologien, wie man sie von fossilen Nagetieren und Primaten kennt (PNAS 106, 22364).

Neues phylogenetisches Konzept basaler Trechnotheria und Cladotheria (2013; Natwiss 100: 311):

Im Jahr 2013 wurde eine neue Phylogenie der basalen Trechnotheria und Cladotheria unter besonderer Berücksichtigung der in Südamerika endemischen Meridiolestida (Cenoman bis U-Miozän) publiziert (Natwiss. 100: 311), die auch einen Gesamtüberblick über die mesozoischen Säugerfaunen gibt.

Die Säugerfaunen der Obertrias und des Lias wurden danach von Stamm-Mammalia, Allotheria (außerhalb der Multituberculata) und Kuehneotheriiden dominiert.

Im Dogger kam es dann zu einer zweiten großen Radiation der Säugetiere, in deren Rahmen die Multituberculata, Docodonten, Eutriconodonten und Trechnotheria entstanden. Diese Gruppen dominierten die Säugerfaunen bis zum Ende des Mesozoikums. Diese Radiation des Mitteljura fand Fossilbelegen zufolge wohl in Asien statt.

Neben den Trechnotheria entwickelten auch die „**Australosphenida**“ eine tribosphenische Bezahnung – und zwar unabhängig von den laurasischen Säugern. Im Jura sind sie aus Afrika und Südamerika bekannt, in der Unterkreide aus Australien. Möglicherweise gehen Australosphenida

auf zwei unterschiedliche Radiationen zurück: die südamerikanischen (und ggf. afrikanischen) Australosphenida stammen offenbar von basaleren Säugern ab, da bei ihnen die postdentale Knochenspitze noch nicht vom Dentale abgelöst ist (**Henospherida**), was bei den australischen Formen der Fall ist, so dass die australischen tribosphenischen Säuger auf weiter fortgeschrittene Säugetiere mit voll abgelösten Unterkieferknöchelchen zurückgehen. Diese Gruppe tribosphenischer Säuger wird als **Ausktribosphenida** bezeichnet. Die tribosphenischen Australosphenida sind demnach paraphyletisch bzw. diphyletisch mit den basaleren Henospherida und fortschrittlicheren Ausktribosphenida.

Die Henospherida überlebten in Südamerika nicht bis in die Kreide und wurden dann dort erstens durch Gondwanatheria und basale Dryolestoidea und drittens durch Abkömmlinge aus der laurasischen Radiation prätribosphenischer Säuger ersetzt, die jetzt als Meridiolestida (Schwestergruppe der Spalacotheriidae) aufgefasst werden (s.u.). Durch das Fehlen der Meckelschen Grube (die bei Dryolestoidea stark ausgeprägt ist) lassen sich die Meridiolestida von den Dryolestoidea abgrenzen. Die Meridiolestida Südamerikas gehen damit auf die Radiation der Symmetrodonten in Laurasien zurück, nicht auf Dryolestoidea, und sie stehen damit noch unterhalb der Cladotheria (s.u.). Sie überlebten bis ins U-Miozän (*Necrolestes*).

Linie zu den Trechnotheria

Die Schwestergruppe der Trechnotheria (aus der später auch die Tribosphenida und daraus die Theria hervorgehen) stellen die **Amphilestidae**, deren erster Nachweis auf den späten Lias Südamerikas datiert, amphilestiden-ähnliche Taxa finden sich aber auch schon im Pliensbachium (mittl. Lias) Nordamerikas. In Europa und Asien finden sich Amphilestidae erst ab Bathon. In Südamerika und Europa starben die Amphilestiden wieder bald aus, in Nordamerika überlebten sie bis in den Malm, in Asien bis in die Unterkreide. Trikonodonte Bezahnung, Unterkieferknöchelchen bereits abgelöst.

Die Trechnotheria selbst entstanden wohl aus amphilestiden-artigen Tieren in Asien.

Trechnotheria:

Als basalste Linie der Trechnotheria zweigt die Linie zu den Zhangheotheriidae ab; alle darüber stehenden Trechnotheria werden dann als Alethinotheria bezeichnet. Die Linie zu den Zhangheotheriidae bildet das Monophylum Zhangheotheria.

An der Basis der Zhangheotheria-Linie stehen Taxa, die früher als „Tinodontidae“ (paraphyletisch) bezeichnet wurden. Sie finden sich durch einen einzigen Molaren repräsentiert erstmals im Dogger Asiens und breiteten sich dann nach Europa und Nordamerika aus (*Tinodon* in der Morrison-Formation; symmetrodonte Bezahnung), blieben dort aber unbedeutend. In Asien durchliefen sie dagegen in der Unterkreide eine erhebliche Radiation; *Gobiotheriodon* aus der späten Unterkreide ist ein später Vertreter.

Alethinotheria:

Der zweite Ast, der von der Trechnotheria-Linie abspaltete, ist die Linie zu den ebenfalls symmetrodonten Spalacotheriidae, von der sich die für Südamerika endemischen Meridiolestida (Cenoman bis U-Miozän) abspalteten. Die Spalacotheriidae selbst erreichten ihre größte Diversität

in der Unterkreide Asiens, wo sie wohl auch entstanden waren. Sie zählen zu den „Symmetrodonten“, bei ihnen ist auf den Backenzähnen noch kein Talonid ausgebildet.

Von Asien aus breiteten sie sich in der Unterkreide nach Europa und Nordamerika aus. In Europa und Asien erloschen die Spalacotheriidae noch in der Unterkreide, in Nordamerika diversifizierten die Spalacotherinae und überlebten dort bis ins späte Santon (zu Beginn des Turon besiedelten sie von Nordamerika aus noch einmal kurzfristig die Küstenebenen Asiens).

In der mittleren Kreide, spätestens im Cenoman, wanderten Spalacotherinae von Nordamerika nach Südamerika ein; in der dortigen Isolation kam es zu einer adaptiven Radiation ihrer Abkömmlinge, der Meridiolestida (das in der gleichen Publikation gezeigte Kladogramm lässt dagegen die Abzweigung der Meridiolestida bereits basal erkennen). Basalster und ältester Vertreter der Meridiolestida ist *Cronopio* aus dem Cenoman; die Meridiolestida sind in Südamerika in der Oberkreide divers (*Leonardus*, *Mesungulatum*, *Coloniatherium*, *Reigitherium*) und überleben die KTG mit *Peligrotherium* (unteres Paläozän) und *Necrolestes* (U-Miozän).

Cladotheria:

In einem dritten Schritt, nach Abzweig der Spalacotheriidae (+ Meridiolestida), teilen sich die Trechnotheria in zwei große Gruppen auf: einerseits Zatheria (und Stammgruppen-Vertreter), andererseits Dryolestida.

Dryolestoidea finden sich erstmals im Dogger Europas und Asiens; sie waren wahrscheinlich in Asien entstanden, sind dort aber nach dem Dogger nicht mehr nachweisbar, weil sie in Asien wohl den weiter abgeleiteten prätribosphenischen und tribosphenischen Säugern unterlagen (die Dryolestoidea wiesen im Gegensatz zu den Symmetrodonta Anfänge einer Talonid-Bildung auf, die bei basalen Zatheria dann weiter entwickelt wurde). Im Oberjura wanderten die paraphyletischen „Paurodontidae“ (basale Dryolestida) wie auch Dryolestidae von Europa nach Nordamerika, wo die Dryolestidae bald die Säugerfaunen dominierten. Möglicherweise noch im Oberjura oder um die Jura-Kreide-Grenze erreichten einige basale Dryolestida Südamerika. Aus diesen Einwanderern entwickelte sich *Vincelestes*, das damit nicht mehr als prä-tribosphenischer Säuger interpretiert werden kann. Die Bezahnung ähnelt *Paurodon* und damit ist *Vincelestes* als basaler Dryolestida zu klassifizieren (und steht nicht auf der Linie zu den modernen Säugern). Außerdem sind prä-tribosphenische Säuger aus Nordamerika unbekannt; schon deshalb wäre es nicht erklärbar, wie *Vincelestes* Südamerika erreicht haben könnte, wäre es (wie früher angenommen) prä-tribosphenisch.

Basale Dryolestida überlebten in Südamerika bis in die Oberkreide; *Groebertherium* aus dem Campan Südamerikas ist ein basaler Dryolestoida (ad „Paurodontidae“) - unterhalb der Dryolestidae stehend.

Zatheria:

(linguales Cingulum oder Protocon an den oberen Molaren, Metacon und Paracon auf etwa gleichem Niveau, höckerähnlicher Metacon etwa gleich groß wie Paracon).

Als älteste **Stamm-Zatheria** (noch nicht prä-tribosphenisch) gelten die „Amphitheriidae“ aus dem Dogger Europas und Asiens; diese persistieren dort bis in die Unterkreide.

Prä-tribosphenische Zatheria sind durch die paraphyletischen „Peramuridae“ vertreten und finden sich in der Unterkreide Asiens und Europas. Allerdings müssen sie in Asien schon früher existiert haben, da sich dort tribosphenische (also fortschrittlichere) Säuger schon ab dem Dogger, spätestens aber ab dem Malm finden.

Weder Stammzatheria noch prä-tribosphenische Zatheria sind aus Nordamerika bekannt. In der späten Unterkreide wanderten dann echt-tribosphenische Säuger in Nordamerika ein.

Die Entstehung und die Radiation der Trechnotheria erfolgten demnach in Asien; von dort aus breiteten sie sich bevorzugt nach Westen aus. Verzögerungen in der Migration erlaubten im Malm eine moderate Diversifikation der Dryolestida in Europa und Nordamerika. Rechtzeitig vor der Isolation Südamerikas erreichten zwei Linien der Dryolestida Südamerika: die beiden „Paurodontidae“ *Vincelestes* und *Groebertherium*, wobei aber *Vincelestes* wesentlich basaler steht.

Damit gab es im Bereich der basalen Trechnotheria insgesamt drei Radiationen nach Südamerika: einmal ausgehend von den Spalacotheriidae, die zu den Meridiolestida (Cenoman bis Miozän) führte, und zweimal separat auf der Ebene basaler Dryolestida auf dem Niveau der „Paurodontidae“: *Vincelestes* (Unterkreide) und *Groebertherium* (spätes Santon).

Die Meridiolestida (Cenoman bis U-Miozän) gingen dann im Känozoikum durch die Konkurrenz der Metatheria und Eutheria zurück, die kurz vor der KTG Südamerika erreicht hatten. *Necrolestes* konnte als hoch spezialisierte Linie bis ins frühe Miozän überleben.

Eine Besonderheit der Meridiolestida stellt die Ohrschnecke dar, wobei die Drehung der Cochlea konvergent zu jener der Theria erfolgte (*Peligrotherium*: ca. 360 Grad Drehung; *Coloniatherium*: 540 Grad, *Reigitherium*: ca. 360 Grad.). Bei den Dryolestida *Vincelestes*, *Henkelotherium* und *Dryolestes* beträgt die Drehung nur bis 270 Grad.

Biogeographie:

Amphilestidae (als Schwestergruppe der Trechnotheria) entstanden wohl in Südamerika und starben dort im Dogger aus. Vorher waren sie nach Nordamerika, Europa und Asien eingewandert. In Europa erloschen sie auch im Dogger, in Nordamerika erloschen sie im Malm, in Asien erst in der Unterkreide.

Zhangheotheria entstanden im Dogger in Asien und breiteten sich im Malm nach Nordamerika und Europa aus. In Nordamerika erloschen sie im Malm, in Europa und Asien in der Unterkreide.

Spalacotheriidae entstanden in der Unterkreide Asiens und wanderten noch in der Unterkreide in Europa und Nordamerika ein. In Europa starben sie noch in der Unterkreide aus, in Asien und Nordamerika erst in der Oberkreide. Zuvor waren aus nordamerikanischen Spalacotheriidae die südamerikanischen Meridiolestida (Cenoman bis U-Miozän) hervorgegangen.

Basale Dryolestoidea entstanden im Dogger ebenfalls in Asien und breiteten sich noch im Dogger nach Europa aus. In Asien erloschen sie bereits im Dogger, in Europa erst in der Unterkreide. Im Malm gelangten basale Dryolestoidea auch nach Nordamerika (wo sie noch im Malm erloschen) und nach Südamerika, wo sie bis in die Unterkreide persistierten.

Die Dryolestidae entstanden im Malm in Europa und wanderten noch im Malm nach Nordamerika ein. In Europa erloschen sie in der Unterkreide, in Nordamerika erst in der Oberkreide.

Stamm-Zatheria entstanden im Dogger in Asien und wanderten noch im Dogger nach Europa ein. Sie blieben auf Eurasien beschränkt und starben in der Unterkreide in Europa und Asien aus. Primitive Zatheria sind in der Unterkreide von Eurasien vertreten und erloschen auch schon wieder in der Unterkreide. Tribosphenida entstanden in Asien und breiteten sich noch in der Unterkreide nach Nordamerika aus.

Damit ergibt sich folgende Verteilung der Trechnotheria + Amphilestidae (basalere Säugergruppen unterhalb des Amphilestidae-Niveaus unberücksichtigt):

Südamerika:

Dogger: Amphilestidae (Ursprung im Lias; +)

Malm: basale Dryolestida (aus Nordamerika kommend)

U-Kreide: basale Dryolestida (*Vincelestes*)

frühe O-Kreide: Meridiolestida (aus Nordamerika eingewanderte Spalacotheriidae); *Groebertherium* (basale Dryolestida)

Nordamerika:

Dogger: Amphilestidae

Malm: Amphilestidae +, basale Zhangheotheria +, basale Dryolestida +, Dryolestidae

Unterkreide: Dryolestidae, Spalacotheriidae, Tribosphenida

frühe Oberkreide: Spalacotheriidae +, Dryolestidae +, Tribosphenida

Europa:

Dogger: Amphilestidae +, basale Dryolestida, Stamm-Zatheria

Malm: Stamm-Zatheria +, Dryolestidae (Ursprung), basale Dryolestida, basale Zhangheotheria

Unterkreide: basale Zhangheotheria +, basale Dryolestida +, Dryolestidae +, Spalacotheriidae +, Stamm-Zatheria +, primitive Zatheria +, Tribosphenida

frühe Oberkreide: Tribosphenida

Asien:

Dogger: Amphilestidae, basale Zhangheotheria (Ursprung), basale Dryolestida (Ursprung und +), Stamm-Zatheria (Ursprung)

Malm: Amphilestidae, basale Zhangheotheria, Stamm-Zatheria, Tribosphenida (Ursprung)

Unterkreide: Amphilestidae +, basale Zhangheotheria +, Zhangheotheriidae +, Spalacotheriidae (Ursprung), Stamm-Zatheria (+), primitive Zatheria (Ursprung und +), Tribosphenida

frühe Oberkreide: Spalacotheriidae (+), Tribosphenida
(Natwiss. 100: 320)

Kladogramm:

--- *Phascolotherium* (MJ)

--- *Amphilestes* (MJ)

ab jetzt. **TRECHNOTHERIA**

--- **Zhangheotheria** (= :Linie zu den Zhangheotheriidae) (symmetrodont):

- *Tinodon* (OJ) „Tinodontidae“
- *Yermakia* (Barreme/Apt) „basale Zhangheotheria“
- *Kiyatherium* (Ukr) „
- *Gobiotheriodon* (obere Ukr) „

ab jetzt: Zhangheotheriidae

- *Zhangheotherium* (Barreme) + *Maotherium* (Barreme)

ab jetzt: **ALETHINOTHERIA**

--- Spalacotheriidae (symmetrodont) + Meridiolestida:

- *Spalacotherium* (unt. Ukr) + *Spalacolestes* (Alb-Cenoman)
(= Spalacotheriidae)

ab jetzt: **MERIDIOLESTIDA** SA

- *Cronopio* (Cenoman) SA
- *Necrolestes* (unt. Miozän) SA
- *Leonardus* (späte Oker) SA
- *Mesungulatum* (späte Oker) SA
- *Coloniatherium* (Campan-Maastricht) SA
- *Reigitherium* (Campan) SA
- *Peligrotherium* (unt. Paläozän) SA

ab jetzt: **CLADOTHERIA** (= **Dryolestoidea** + **Zatheria**)

--- Linie zu den Zatheria:

- *Amphitherium* (Bathon) (zunächst Stamm-Zatheria)
- *Palaeoxonodon* (Bathon) + *Nanolestes* (OJ/Berr) + *Arguimus*
(Ukr; nicht aufgelöst)
- *Amphibetulimus* (Bathon)
- *Mozomus* (Ukr)

ab jetzt: **ZATHERIA** (= **Peramura** + **Tribosphenida**)

- *Peramus* (OJ)
- *Kielantherium* + *Prokennalestes* (beide Apt/Alb)

ab jetzt: **DRYOLESTOIDEA**

ab jetzt: paraphyletische „**PAURODONTIDAE**“

--- *Vincelestes* (Haut/Barreme) SA

--- *Euthlastus* (OJ) + *Paurodon* (OJ) (nicht aufgelöst)

--- *Henkelotherium* (OJ) + *Drescheratherium* (OJ)

--- *Tathiodon* (OJ)

--- *Groebertherium* (Campan, SA)

(Ende der paraphyletischen „Paurodontidae“)

ab jetzt: **DRYOLESTIDAE**

--- *Crusafontia* (Barreme) + (*Achyrodon*+*Phascalolestes* – beide unt. Ukr)

--- *Amblotherium* (OJ)

--- *Laolestes* (OJ/Berrias) + *Krebsotherium* (OJ) (nicht aufgelöst)

--- *Dryolestes* (OJ) + *Guimarotodus* (OJ)

MJ = Mitteljura, OJ = Oberjura, Ukr = Unterkreide, Oker = Oberkreide, SA = Südamerika

Kenntnisstand 2016 zu den wichtigsten Entwicklungsstufen der Säuger (Spektr. Wiss. 10/16: 42):

Kladogramm:

- Cynodontia (Außengruppe)
 - Morganucodonten (O-Trias bis Dogger) (Knochen des späteren Mittelohrs saßen noch am Kieferknochen und gehörten zum alten Kiefergelenk).
 - Kuehneotheriiden (O-Trias bis Lias)
 - Haramiyiden (O-Trias bis KTG; ?Lutet)
 - Docodonta (wie *Castorocauda* und *Agilodocodon* aus dem Dogger und *Docofossor* aus dem Malm) (bis Unterkreide)
AB JETZT: MAMMALIA
 - Monotremata
 - *Fruitafossor* (Malm)
 - Triconodonten (z.B. *Volaticotherium*, *Repenomamus*) (bis KTG)
 - Multituberculaten (bis O-Eozän/34 MA) + Gondwanatheria (bis Lutet)
 - Symmetrodonten (bis KTG)
AB JETZT: Theria
 - Metatheria
 - Eutheria (= *Eomaia* + Placentalia)

Schon die frühen Mammaliaformes waren ökologisch diverser als früher angenommen; synchronotomographische Untersuchungen von Zähnen und Kieferknochen zeigten, dass die Morganucodonten harte Außenskelette von Insekten knacken konnten, während die Kuehneotheriiden weiche Kost (wie Würmer) nutzten. Die Haramiyiden hatten dagegen sehr bewegliche Kiefer und konnten damit von kleineren Pflanzen Stücke abschneiden und zermalmen.

Das größere Gehirn und der erhöhte Stoffwechsel sowie geschärfte Sinne (Riechsinn) und verbessertes motorisches Geschick ermöglichten es den frühen Mammaliaformes, auch im Dunkeln und kühlen Nächten aktiv zu sein. Dies könnte es ihnen erleichtert haben, die TJG zu überleben: Als die Mammaliaformes entstanden, bestand noch der Superkontinent Pangäa. Als dieser zerriss, brachen an der TJG mächtige Vulkane aus, Ökosysteme brachen zusammen. Die flexiblen Mammaliaformes überlebten diese Krise aber; im Dogger machten sie einen gewaltigen Evolutionsschub durch (stärker als jener der O-Trias). Es entstanden zahlreiche neue Formen, die verschiedenste ökologische Nischen nutzten – vom biberartigen *Castorocauda* als erstem schwimmenden Säuger, dem maulwurfartigen *Docofossor* (ähnlich afrikanischen Goldmullen), dem geschickten Baumkletterer *Agilodocodon* bis zum gleitfliegenden, gleithörnchen-artigen *Volaticotherium*, während *Fruitafossor* wahrscheinlich Termitenbauten aufgrub. Die Evolution verlief jetzt viel schneller als bei den Stamm-Mammaliaformen der Obertrias.

Am Übergang vom Jura zur Kreide waren die wichtigsten Merkmale der Kronensäuger bereits etabliert – neben großem Gehirn und schnellem Wachstum auch die tribosphenischen Backenzähne:

Frühe Mammalia wie Triconodonten besaßen triconodonte Backenzähne ähnlich denen der Cynodontia: drei Haupthöcker in einer Reihe, von denen der mittlere am größten/höchsten war. In der weiteren Entwicklung wanderten die kleinen (äußeren) Höcker dann im Unterkiefer zungenwärts, im Oberkiefer wangenwärts. Dadurch entstanden symmetrodonte Zähne. Bei den tribosphenischen Zähnen passt dagegen der große (gaumenseitige) Höcker der Oberkiefermolaren in eine Vertiefung der unteren Kaufläche, analog Mörser/Pistill, was ein neues und sehr breites Nahrungsspektrum eröffnete (schneiden und mahlen!).

Dennoch waren die hoch entwickelten Theria in der frühen U-Kreide noch selten und klein (selten größer als Rennmäuse). Die ersten 30 MA der Kreide waren noch durch die Dominanz der aus dem Jura stammenden Triconodonten und Symmetrodonten gekennzeichnet, wobei *Repenomamus* eine Länge von 1,05 m erreichte und junge Dinosaurier fraß.

Mit dem Auftreten und der raschen Radiation der Angiospermen änderte sich auch die Welt der Säugetiere, denn sie boten viele Futterquellen und sorgten für eine Fülle angelockter Insekten. Jetzt waren die Theria mit ihren tribosphenischen Backenzähnen gegenüber anderen Säugern im Vorteil, denn ihre Backenzähne konnten sowohl schneiden wie mahlen.

Allerdings gab es neben den Theria zwei weitere (primitivere) Säugergruppen, die ebenfalls komplexe Gebisse entwickelt hatten, um Pflanzen zu schneiden und zu zermahlen: die im Jura entstandenen nagetierartigen Multituberculaten mit vergleichbarer ökologischer Bedeutung; sie blühten nach Radiation der Angiospermen in der späten Kreide auf und überschwemmten die nördlichen Kontinente; sie (und nicht die Theria) waren die erfolgreichste Säugergruppe der Oberkreide. Ihre Backenzähne wurden immer komplexer; erst vor 34 MA starben sie aus.

Auf den Südkontinenten stellten dagegen die Gondwanatheria die Konkurrenz für die Theria; sie hatten hochkronige Backenzähne, die lebenslang weiter wuchsen und waren an harte Pflanzenkost adaptiert. Ein Schädel von Gondwanatheria wurde erst im Jahr 2014 auf Madagaskar entdeckt. Recht großes Tier, Kopf biberähnlich. Man vermutet, dass er sich von den zu jener Zeit bereits vorhandenen Gräsern ernährte.

Kurz vor der KTG waren die Säugerfaunen in den Nordkontinenten also von Multituberculaten, in den Südkontinenten von hypsodonten Gondwanatheria dominiert (beides Pflanzenfresser), daneben existierten die Theria, die sich schwerpunktmäßig auf Insektennahrung spezialisiert hatten. Die Multituberculata und Gondwanatheria waren dagegen darauf spezialisiert, die damals modernsten Pflanzen zu verwerten.

Die KTG betraf auch viele Säugertaxa, vor allem jene mit stark spezialisierter Ernährungsweise. Vor allem die Metatheria wären beinahe ausgestorben, die gerade erst aufzublühen begonnen hatten. Auch einige Eutheria-Linien überlebten; sie hatten den Vorteil, die Jungen in einem fortgeschrittenen Entwicklungsstand zu gebären.

Wie zeitlich eng aufgelöste Fossilien aus der Nacimiento-Formation in Neu-Mexiko nun zeigten, entfalteten sich die Placentalia direkt nach der KTG explosionsartig; innerhalb von 0,5 MA nach der KTG entstanden spitzmausgroße Insektenfresser, Fleischfresser mit Säbelzähnen und Pflanzenfresser in der Größe von Kühen. Und mit *Torrejonia* erschien vor 63 MA einer der ersten Primaten (welpengroß, grazil, schlanke Gliedmaßen, lange und dünne Finger und Zehen zum Leben in den Bäumen).

(Spektr. Wiss. 10/16: 42)

Zusammenfassung Säugetiere des Keuper (nach DYKES):

Nach moderner Auffassung nur Mammaliaformes wie *Adelobasileus* und Morganucodontidae.

Zusammenstellung der Mammaliaformes der O-Trias: Alle „Säuger“ der Trias gelten als Mammaliaformes, zu denen man insgesamt folgende Gruppen zusammenfasst: Morganucodontidae (?Carn, ob. Nor bis Bathon), Megazostrodonidae (alle Lias), *Hadrocodium* (Lias), Sinoconodontidae (Carn bis Lias), Haramiyida (Nor bis obere O-Kreide; ?Lutet), Docodontia (Bathon bis ob. O-Kreide); Kuehneotheria (Keuper bis Lias) als frühe „Symmetrodonten“.

Morganucodontidae (?Carn, ob. Nor bis Bathon): insektivor, spitzmausgroß, Affinitäten der Bezahnung zu den Triconodontia (zu denen sie daher manchmal gestellt werden), aber der Bau des Basicraniums ist viel primitiver als bei Eutriconodonta. Älteste Funde: *Erythrotherium*-ähnliche Reste aus dem Carn oder Nor Brasiliens.

Morganucodon (Eu), 10 cm lang, kompletter Schädel erhalten; kurze Wachstumsphase (kein lebenslanges Wachstum), nur ein Zahnwechsel (Milchzähne), indirekte Inzidien für Laktation. Rhät bis unt. Pliensbach. *Helvetiodon* (Eu), *Holwellconodon* (Eu), *Hallautherium* (Eu) allesamt aus dem Rhät, *Brachyzostrodon* (Eu, NA, ob. Nor bis unt. Rhät).

Woutersiidae (ob. Nor/unt. Rhät): *Woutersia* (Eu) (ad Superlegion Kuehneotheria, vermitteln evtl. zwischen Morganucodontiden und Docodonten), nur 2 Arten einer Gattung, ob. Nor bis unt. Rhät; kleine Insektenfresser

Haramiyida (Nor bis ob. O-Kreide, ?Lutet): wohl erste Pflanzenfresser unter den Mammaliaformes, Zähne multituberculatenähnlich; Europa, Afrika, Grönland, China. Untereinheiten: Theroteinida, Eleutherodontida; Gattungen: *Hypsiprymnodes* = *Hypnoprymnodes* (Eu), *Haramiya* = *Thomasia* (Eu), *Haramiyavia* (NA), *Theroteinus* (Eu), *Mojo* (Eu). (Anmerkung : in einer Datensammlung werden die Haramiyida als „as early as Nor“ angegeben; in der nachfolgenden Taxaliste finden sich konkrete Angaben erst ab Rhät, für einige Arten ist aber die genaue stratigraphische Position innerhalb der O-Trias nicht bekannt). Die Haramiyida sind inzwischen als eigene Ordnung erhoben. Nur der jüngste Fund (*Staffia*, Kimmeridge) stammt aus Gondwana (Ostafrika). Neuerdings aber Nachweise in der oberen Oberkreide Indiens (Deccan Beds) (Natwiss. 100: 515). Falls die Gondwanatheria zu den Haramiyida gehören, überlebten diese bis ins Lutet.

Kuehneotheriidae (Rhät bis Lias): mammaliaform, insektivor, Westeuropa, Grönland, Indien; *Kuehneotherium* (Eu, NA, gilt als basalster Holotheria), *Delsatia* (Eu, ob. Nor – unt. Rhät), *Kuehneon* (Rhät – Lias)

Sinoconodontidae und Verwandte (Carn bis Lias): vermutlich basale Säuger

Adelobasileus (Carn von Texas, intermediär zwischen Cynodontiern und Säugern, Ohrregion aber weiter abgeleitet als bei nonmammalischen Cynodontiern)

Gondwanodon (Carn Indiens, 225 MA; gilt als minimal älter als *Adelobasileus* und damit als ältester Mammaliaformer, 2001 entdeckt, 2 mm großer Molar, rattengroß, insektivor. Evtl. zu Morganucodontidae zu stellen).

Sinoconodontider Zahn aus dem ob. Nor oder unt. Rhät Frankreichs

?? Multituberculata: wahrsch. Dogger, sicher Kimmeridge bis O-Eozän, möglicher Kandidat aus der Trias ist *Mojo*.

Carn: Sinoconodontidae, ? Morganucodontidae

Nor: Sinoconodontidae, Morganucodontidae, Woutersiidae, Haramiyida

Rhät: wie Nor, zusätzlich Kuehneotheriidae

BRI gibt folgende polytypische mammaliaforme Familien im Keuper an:

Morganucodontidae: Rhät bis Bathon (EU, AS, AF)

Sinoconodontidae: Rhät bis Sinemur (AS)

Haramiyidae: Nor bis Bathon (EU)

Tinodontidae (!): Nor bis Campan (EU, AS)

Gehirnentwicklung: oberpermische Cynodontia waren die ersten Synapsiden, bei denen das Gehirn das Endocranium voll ausfüllte. Allmählich vergrößerten sich vor allem die frontalen Hirnabschnitte, wobei eine kontinuierliche Entwicklung über *Probainognathus* (M-Trias) und *Sinoconodon* und *Morganucodon* (unterster Jura bzw. Rhätolias) zu beobachten ist, die sich dann jedoch im Jura/Unterkreide bei den letzten gemeinsamen Vorfahren der heutigen Säugetiere beschleunigte; in jener Phase entstand auch der Neocortex. Letzterer wird mit nächtlicher arborealer Lebensweise (als Antwort auf die Dominanz der Dinosaurier) in Verbindung gebracht, die Vergrößerung des Kleinhirns mit der hohen Bedeutung sensorischer Informationen und adaptiver Koordination von Bewegungsabläufen in einer komplexen (arborealen) dreidimensionalen Umgebung.

Entwicklung des Mittelohrs (nach BENTON): *Thrinaxodon* verfügte noch über das reptilische Kiefergelenk zwischen Quadratum und Articulare, das Quadratum ist aber bereits stark reduziert. Das Surangulare (direkt hinter dem Processus coronoideus liegend) reicht sehr nahe an das Squamosum heran, der Stapes berührt (wie bei primitiveren Synapsida) das Quadratum.

Bei *Probainognathus* erreicht das Surangulare bereits das Squamosum und greift dabei in eine eingetiefte Gelenkfacette (=Glenoid), so dass ein Walzengelenk entsteht. Das Articulare bildet (einschl. weiterer reduzierter Knochen) nur noch einen dünnen Stab, der in einer Furche an der Innenseite des Dentales anliegt. In diesem Entwicklungsstadium sind also beide Gelenke (primäres Reptilgelenk und sekundäres Kiefergelenk) vorhanden; beide funktionieren nebeneinander als Tandemgelenk.

Bei *Morganucodon* erreicht das Dentale selbst das Squamosum, während das Surangulare seinen Kontakt zum Squamosum verliert und durch einen vergrößerten Gelenkfortsatz des Dentale ersetzt wird; dieser Gelenkfortsatz des Dentale greift in die Gelenkgrube (Glenoid) am Squamosum.

Gehörknöchelchen: Bei Reptilien und Vögeln ist das Trommelfell als kreisrunde Hautscheibe in der Einbuchtung hinter dem Quadratum aufgespannt; Schall wird als Vibration des Stapes an das Innenohr übertragen, wobei sich der Stapes als dünner Knochenstab vom Trommelfell zum Innenohr erstreckt. Bei Säugern wird das Trommelfell vom gebogenen Ectotympanicum aufgespannt, das direkt hinter dem sekundären Kiefergelenk (= Squamosum-Dentale-Gelenk) liegt. Der Stapes der Säuger entspricht demjenigen der Reptilien, während der Hammer (Malleus) auf das Articulare und Praearticulare sowie der Amboss (Incus) auf das Quadratum der Reptilien zurückgehen. Das Ectotympanicum der Säuger entstand aus dem Angulare. Das Reptilkiefergelenk befindet sich also im Mittelohr der modernen Säuger und erklärt, warum man die Kaubewegungen hören kann.

Es wird dabei angenommen, dass Angulare, Articulare und Quadratum bereits bei den Therapsiden in die Hörfunktion einbezogen waren. Bei ihnen war offenbar ein großes Trommelfell unter dem Dentale aufgespannt; Vibrationen des Trommelfells wurden über Articulare und Quadratum zum Stapes geleitet. Der Unterkiefer war demnach ein Schlüsselement im Hörapparat früherer Cynodontia. Bei frühen Säugern wurde das Trommelfell verkleinert und hinter das sekundäre Kiefergelenk verschoben. Das alte Kiefergelenk, also das Quadratum-Articulare-Hebelsystem, wurde verkleinert, vom restlichen Schädel und vom Unterkiefer isoliert und komplett in den Gehörapparat integriert (BENTON).

Diese Umbauprozesse im Kiefergelenk und Mittelohr konnten vermutlich nur stattfinden, weil die Vorfahren der Säuger und die frühen Säuger so klein waren (kleine Unterkiefer gingen mit einem reduzierten Stress für die Kiefergelenke einher). Diese Verkleinerung wird primär mit Thermoregulation, Nachtaktivität oder ökologischen Gründen in Verbindung gebracht, dürfte aber auch Grundvoraussetzung für den anatomischen Umbau in Kiefergelenk und Ohr gewesen sein (durch die damit verbundene direkte Minderung des Stresses für das Kiefergelenk).

Eine Reduktion der Belastung des Kiefergelenks aus funktionellen Gründen (abgesehen von relativen Schutzeffekten durch die kleine Größe) und/oder eine Zunahme der Beißkraft erfolgten dabei zunächst nicht. Auch eine Verschiebung in der Bedeutung der einzelnen Kiefermuskeln am Kauvorgang fand erst später statt. Zunahme der Beißkraft und Reduktion des Belastungsstress für das Kiefergelenk erfolgten erst, nachdem das neomorphe sekundäre Gelenk etabliert war, waren aber nicht Treiber seiner Entstehung. Ursprünglich gehörten zum Unterkiefer sieben Knochen – die Reduktion der postdentalen Knochen und ihre Lageveränderung diente vermutlich primär einem empfindlicheren Hören (Nat. 561: 533).

In der Phase des Umbaus vom primären Kiefergelenk zum sekundären Gelenk musste der Unterkiefer stabil genug bleiben, um den Kaubelastungen zu widerstehen. Das war nur durch Verringerung der Körpergröße möglich, da Modellationen ergaben, dass durch die Größenabnahme die Belastung der Kieferknochen überproportional absank. Auch die postdentalen Knochen mussten bei der Transformation (bei der sie vom primären Kiefergelenk in Richtung auf das Mittelohr verlagert wurden) stabil genug bleiben, um den Kaukräften, die noch auf sie einwirkten, zu widerstehen. Nur durch Verringerung der Körpergröße konnten diese unterschiedlichen Anforderungen miteinander in Einklang gebracht werden: die Verringerung der Kiefergröße um 50 % reduziert die auf ihn einwirkenden Zug- und Druckkräfte nur um 25 %. Die Beißkraft nimmt dabei proportional zur Kieferlänge um 50 % ab. Nur durch Miniaturisierung der Kieferknochen konnte sich das sekundäre Gelenk herausbilden und sich schließlich die postdentalen Knochen vom Kiefer lösen und in das Mittelohr integrieren. Vorteilhaft war, dass die frühen Säuger überwiegend Insekten fraßen, daher brauchten sie keine starken Kiefer – dieser Umstand mag die Entwicklung der Gehörknöchelchen erst ermöglicht haben. Wären die frühen Säuger karnivor gewesen, hätte sich möglicherweise dieser Prozess gar nicht vollziehen können (Natwiss. Ru. 10/18: 499).

Evolution der regionalisierten Wirbelsäule der Säugetiere

Die Säugetiere zeichnen sich durch eine funktionell differenzierte und regionalisierte Wirbelsäule aus, wie man sie sonst bei keinem anderen Wirbeltier findet. Studien an Schlangen zeigten allerdings, dass auch sie schon eine sehr subtile Regionalisierung der Wirbelsäule aufweisen, so dass diese schon früh in der Evolution der Amnioten angelegt worden sein muss. Man geht daher von einer kryptischen Regionalisierung bei frühen Amnioten aus, gesteuert durch Homeobox-Gene.

Die verschiedenen Abschnitte der Wirbelsäule können sich bei Säugern in unterschiedlicher Weise entwickeln, d.h. verschiedene Formen von Selektionsdruck können sich in den verschiedenen Abschnitten der Wirbelsäule unterschiedlich auswirken. Die Halswirbelsäule trägt den Kopf, die Brustwirbelsäule die Rippen und stabilisiert den Brustkorb. Bei Reptilien sind dagegen alle Wirbel ähnlich und haben ähnliche Funktionen; eine funktionale Differenzierung, die auf Selektionsdruck unterschiedlich reagieren kann, fehlt; die Regionalisierung ist nur kryptisch angelegt.

CT-Untersuchungen von 16 Synapsiden aus dem Zeitraum zwischen 300 und 200 MA („Pelycosaurier“, basale Therapsiden, Cynodontia) lieferten Kenntnisse zur schrittweisen Regionalisierung der Wirbelsäule. *Dimetrodon* hatte bereits drei Abschnitte (cervikal, anterior-dorsal und posterior-dorsal), bei den Therapsiden kam der thorakale Abschnitt hinzu. Der fünfte (lumbale) Abschnitt entstand erst, nachdem die frühen eierlegenden Säuger aufgetreten waren; er findet sich daher heute bei Placentalia und Beuteltieren, nicht aber bei Monotremata.

Der pektorale (thorakale) Abschnitt entwickelte sich bei den Therapsiden, als diese längere Vorderbeine ausbildeten, die unter dem Körper angeordnet waren (im Gegensatz zur reptilen Beinstellung). Die Veränderungen der Vorderextremität erforderten Anpassungen des Schultergürtels sowie der in diesem Bereich vorhandenen Wirbel, woraus sich ein funktionell eigenständiger Abschnitt der Wirbelsäule direkt unterhalb des Halses entwickelte. Dieselben Veränderungen führten auch dazu, dass sich einige Schultermuskeln zum Zwerchfell entwickeln konnten, was die Atmung effektiver machte und damit den Säugetieren höhere Stoffwechselraten ermöglichte (Pectoral-First-Hypothese).

Die verschiedenen Abschnitte der Wirbelsäule können somit unabhängig voneinander neue Formen und Funktionen annehmen und sich in unterschiedlicher Weise anpassen. Die lumbale Region, die gleichzeitig die höchste Variabilität zeigt, entstand dabei zuletzt; sie interagiert mit dem Becken und den Hinterbeinen. Als zuletzt entstandene Region ist sie auch am häufigsten von Problemen wie z.B. Schmerzen betroffen.

Die Katzenfamilie stellt ein gutes Beispiel, wie sich die Wirbelsäule an unterschiedliche Lebensweisen und Jagdtechniken anpasst. Zwar sieht die Wirbelsäule aller Felidae weitgehend gleich aus, die Lumbalregion ist aber diversifiziert und evolvierte bei den Katzenartigen unabhängig vom Rest der Wirbelsäule und des Skeletts; Form und Größe der Lumbalwirbel unterscheiden sich daher je nach Lebensweise. Vor allem die Diversifizierung der Lumbalregion ermöglichte die breite anatomische, funktionelle und ökologische Differenzierung der Säugetiere (Sci. 361: 1176 + 1249).

Rolle des atmosphärischen Sauerstoffs bei der Entwicklung der Säuger (Sci. 309, 2202):

Die Korrelation des (aus Isotopenuntersuchungen abgeleiteten) O₂-Gehalts der Atmosphäre mit der zeitlichen Entwicklung der Säugetiere ergab erstaunliche Zusammenhänge:

300 MA: Maximum: 30 %

200 MA: Minimum: 10 %, danach kontinuierlicher Anstieg bis zum Eozän mit relativ schnellem Anstieg im unteren Jura

65 MA: ca. 18 %

50 MA: lokales Maximum (23 %), danach leichter Abfall in den folgenden 10 MA
rezent: 21 % (Verdoppelung seit dem Lias)

Phasen besonders schnellen Anstiegs: Lias, unteres Eozän

Die Verdoppelung im Sauerstoffgehalt seit dem Lias wird mit der Öffnung des Atlantischen Ozeans in Verbindung gebracht; dadurch entstanden ausgedehnte passive Kontinentalränder um den Atlantik herum, die seit dem frühen Mesozoikum als ausgedehnte Lager für organische Materie dienen. Gleichzeitig wurde die Ablagerung organischer Materie seit der TJG durch die Evolution relativ großen, unbeweglichen Phytoplanktons gesteigert (besonders Coccolithophoriden und Diatomeen). (So beruhen auch die meisten Erdölvorkommen auf der Ablagerung von Biomasse eukaryontischen Phytoplanktons des Mesozoikums und frühen Känozoikums an Kontinentalrändern und in flachen Meeren). Die Zunahme des O₂-Gehalts im Eozän korreliert mit einer Radiation der Diatomeen zu dieser Zeit (die für einen großen Anteil des im Bereich der Kontinentalränder abgelagerten C verantwortlich sind). Die O₂-Zunahme der Atmosphäre durch Entzug organischen C durch Ablagerung an den Kontinentalrändern (in geringem Umfang auch an Land) hatte dabei einen erheblichen Einfluss auf die Evolution der Metazoen:

Die Abnahme des O₂-Gehaltes an der PTG dürfte bei den terrestrischen Extinktionen zu dieser Zeit einen erheblichen Einfluss gehabt haben; der Wiederanstieg in den folgenden 150 MA trug dann zur Evolution großer Landtiere bei: Landtiere mit relativ hohem Sauerstoffbedarf wie Theropoden und kleine Säuger entstanden gegen Ende der Trias (der Sauerstoffbedarf von Vögeln und Säugern liegt – pro Einheit Biomasse – beim 3- bis 5-Fachen der wechselwarmen Reptilien!).

Die Diversifikation der placentalen Säugetiere (oberhalb des Ordnungsniveaus) erfolgte irgendwann zwischen 100 und 65 MA in einer Phase relativ hoher und anhaltender O₂-Gehalte. Die Fortpflanzungsstrategie der Placentalia - die ihre geographische Expansion erleichterte – erfordert recht hohe O₂-Gehalte (damit beim Fetus genügend Sauerstoff über die Placenta „ankommt“; durch den Gasaustausch der Placenta muss der Fetus ohnehin mit recht geringem arteriellen Sauerstoffpartialdruck zurecht kommen!); nur wenige Säuger können sich in Höhen von 4500 m fortpflanzen (wo der O₂-Gehalt dem des frühen Jura entspricht).

Die O₂-Zunahme im Eozän (einhergehend mit der Radiation der Diatomeen) korreliert dann mit einer deutlichen Zunahme der Körpergröße der Säuger (große Säuger benötigen höhere O₂-Werte in der Atmosphäre, um die maximalen Stoffwechselraten halten zu können). Die Größenexpansion der Säuger Nordamerikas erfolgte in drei Stufen, zunächst bis zu einer mittleren Größe in den ersten MA nach der KTG, dann im frühen/mittleren Eozän (gleichzeitig mit einer starken Zunahme der morphologischen Disparität in Nordamerika; viele rezente Säugerordnungen entstanden im frühen Eozän; Paarhufer durchliefen eine massive Radiation im M-Eozän), gefolgt von einem weiteren, aber geringeren Anstieg im Miozän.

Die stufenweise Zunahme des O₂-Gehalts der Atmosphäre ab der Trias korreliert also mit drei physiologisch relevanten Innovationen: Endothermie (O-Trias), Plazentation (Kreide) und Größenzunahme (Eozän). Die stufenweise O₂-Zunahme korreliert dabei ihrerseits – neben der Entstehung des Atlantik durch das Auseinanderbrechen von Pangäa – mit der Expansion der Coccolithophoriden und – im Eozän – Diatomeen (als großwüchsiges eukaryontisches Phytoplankton). Die Entstehung der Placenta fiel dabei in eine Phase recht hoher und stabiler Sauerstoffgehalte in der Atmosphäre; erst mit weiter steigendem O₂-Gehalt konnte dann nach der KTG und besonders im Eozän die Körpergröße der Säuger weiter zunehmen.

(weitere Daten zu diesem Thema s. unter „Kambrium, Vorbemerkung 2“, dort auch etwas abweichende Angaben zur Entwicklung der O₂-Gehalte)

flug-flug

Anhang:

Evolution der Körpergröße von Flugsauriern

Frühe Flugsaurier (Keuper, Lias) waren im Vergleich mit späteren Taxa recht klein (Spannweite um 1 m), in der Oberkreide erreichten (mindestens) vier Gattungen Spannweiten um 12 m. WELLNHOFER (1993) beschreibt eine allgemeine Größenzunahme als typischer evolutiver Trend der zahnlosen Pterodactyloidea der Oberkreide.

Es stellt sich die Frage, ob die Größenzunahme der Flugsaurier gemäß der Copeschen Regel stetig verlief, oder ob sie erst später zu einem bestimmten Zeitpunkt der Erdgeschichte einsetzte. Aus dem zeitlichen Verlauf der Größenzunahme könnten dann möglicherweise *konkrete* Gründe für die Größenzunahme und den Gigantismus der späteren Flugsaurier hypothetisiert werden.

Methode

Als Kriterium für die Größe der Flugsaurier wurde die Flügelspannweite ausgewählt, da sich diese präziser kalkulieren lässt als das Gewicht; d.h. Angaben zur Spannweite in der Literatur sind als zuverlässiger zu bewerten als Angaben zum Gewicht. Die Länge der Tiere (Schnauzenspitze – Schwanz) ist dagegen wegen unterschiedlich langer Schnäbel, Hälse und Schwänze kein geeignetes Kriterium und führt zu einem Bias zwischen langschwänzigen Rhamphorhynchoidea und kurzschwänzigen Pterodactyloidea.

Datenbasis ist die Flugsaurierdatei von Dinosaurier-web.de/gallery, die für alle gelisteten Taxa die Spannweite (z.T. mit Fragezeichen versehen) und eine hinreichend genaue stratigraphische Position (Stufe) angibt. Allerdings wurde von jeder Gattung nur eine Art (bei Gattungen mit mehreren Arten also *eine* ausgewählte, repräsentative Art) gelistet. Es handelt sich also um ein Taxon Sampling auf Gattungsniveau, nicht auf Art-Niveau. *Normannognathus* blieb als vermutlich juveniles Exemplar unberücksichtigt. Bei Größenangaben „bis ... m“ wurde der maximale Wert zugrunde gelegt. Taxa, die sowohl im Dogger wie im Malm bzw. im Malm und im Berrias vorkamen, wurden in beiden Zeiträumen berücksichtigt. Die Berechnungen wurden einmal mit *allen* Taxa (einschl. Taxa mit fraglicher Spannweite, ausgewiesen durch ein Fragezeichen) und separat unter Ausschluss der Taxa mit fraglicher Spannweite durchgeführt (in Tab. 1 in runde Klammern gesetzt).

In einem zweiten Schritt wurde ein etwas erweitertes Taxon Sampling durchgeführt (s. Fußnote der Tabelle 1), wobei auch einige einzelne Arten polytypischer Gattungen Berücksichtigung fanden; zwei weitere Gattungen wurden ergänzt, für eine Gattung wurde anstelle der in Dinosaurier-web verzeichneten Angabe die Spannweite aus der Literatur (WELLNHOFER 1993) übernommen. Das erweiterte Taxon Sampling hatte keinen Einfluss auf die Spannweite (Minimum – Maximum) der Daten, so dass diese für das erweiterte Taxon Sampling nicht mehr separat in Tab. 1 ausgewiesen wurde. Der in Tab. 1 verzeichnete Medianwert bezieht sich nur auf das ursprüngliche (also *nicht* erweiterte) Taxon Sampling.

Tabelle 1	N	Flügelspannweite in Metern:		
		Spanne (range)	Mittelwert (in eckigen Klammern: erweitertes Taxon Sampling)	Median
Keuper	4	0,6 - 1,5	1,03	0,8 – 1,2
Lias	5	0,9 – 1,75	1,17	1,0
Dogger	4 (3)	0,9 – 1,7 (0,9 – 1,5)	1,33 (1,2)	1,2 – 1,5 (1,2)

Malm gesamt	23* (21)	0,5 – 3 (0,5 – 3)	1,38 [1,36/30] (1,42) [1,38/28]	1,2 (1,4)
Taxa, die ausschl. im Tithon vorkommen	9	0,5 – 3	1,41 [1,25/15]	1,2
Malm: Taxa des Malm, die im Tithon nicht mehr vertreten sind	6* (4)	0,6 – 1,3 (0,6 – 1,3)	1,0 (0,95)	1,0 (0,9 – 1,0)
Malm: Taxa, die im Tithon vertreten sind (ggf. auch vorher oder nachher)	17	0,5 – 3	1,52 [1,45/24]	1,4
untere U-Kreide (Berrias bis Hauterive)	5**	1,4 – 5	2,66	2,0
höhere U-Kreide (Barreme bis Alb)***	27 (25)	0,5 – 6 (0,5 – 6)	3,24 [3,32/28] (3,24) [3,33/26]	3,0 (3,0)
Unterkreide gesamt	32* (30)	0,5 – 6 (0,5 – 6)	3,15 [3,22/33] (3,15) [3,23/31]	2,5 – 3 (2,5 – 3)
frühe Oberkreide (prä-Campan)	5****	3 – 12	6,1 [6,58/6]	5,0
späte Oberkreide (Camp., Maastr.)	6	2,5 – 12	7,4	3 - 12
Oberkreide gesamt	11	2,5 – 12	6,82 [7,00/12]	5,0

* inkl. ein Taxon vom Callov bis Kimmeridge (0,9 m)

** inkl. ein Taxon von Tithon bis Berrias (1,4 m)

*** Taxa, deren Zeitangaben von der unteren bis zur höheren Unterkreide reichen, wurden nur bei der unteren Unterkreide berücksichtigt

**** inkl. ein Taxon von Santon bis Campan (7 m); dieses blieb dann in der späten Oberkreide unberücksichtigt [...]: erweitertes Taxon Sampling: zusätzlich *Comodactylus* (2,5 m) (nach WELLNHOFER §), *Utahdactylus* (1,2 m; Wikipedia, Stichwort Morrison-Formation); eine weitere *Germanodactylus*-Art (1,08 m), eine weitere *Santanadactylus*-Art (5,7 m), eine weitere *Pteranodon*-Art (9 m), jeweils nach WELLNHOFER; *Rhamphorhynchus*: 2 Arten mit 0,4 und 1,75 m (statt einer Art mit 2,0 m) und *Pterodactylus*: 4 Arten mit 0,36, 0,5, 1,45 und 2,5 m (statt einer Art mit 2,0 m), jeweils nach WELLNHOFER. *Harpactognathus* (monotypisch) wurde mit 2,5 statt 1,3 m angesetzt (nach Wikipedia, s.o.).

§ P. WELLNHOFER, Die große Enzyklopädie der Flugsaurier, Mosaik Verlag, München 1993

Ergebnisse

Die Daten zeigen einen sehr langsamen Anstieg der durchschnittlichen Flügelspannweite von 1,03 m im Keuper auf 1,2 – 1,33 m im Dogger und 1,36 – 1,42 m im Malm. Berücksichtigt man nur den Zeitraum bis zum mittleren Malm, indem man sich auf jene Taxa beschränkt, die im Tithon nicht mehr nachweisbar sind (0,95 – 1,0 m), ergibt sich sogar keinerlei Zunahme der durchschnittlichen Flügelspannweite zwischen Keuper und frühem (prae-Tithon-)Malm. Unabhängig davon blieb der Median der Spannweite auf jeden Fall fast konstant. Zwischen dem Malm und der unteren Unterkreide fand dagegen eine plötzliche Verdoppelung auf 2,66 m statt.

Es schloss sich ein moderater Anstieg bis zur oberen Unterkreide (3,24 – 3,33 m) an, gefolgt von einer Verdoppelung auf 6,82 – 7,00 m in der Oberkreide.

Als kritischer Zeitraum, in dem die Vergrößerung der Flugsaurier einsetzte, erweist sich also der Malm. Im Malm besteht allerdings durch die guten Erhaltungsbedingungen in der Solnhofner Lagune die Möglichkeit eines Sampling Bias in dem Sinne, dass im Tithon überdurchschnittlich häufig auch grazile *Taxa* (dank der Solnhofner Plattenkalke) überliefert worden sein könnten, die ohne diese besondere Fundsituation nicht dokumentiert worden wären. Wenn dies der Fall wäre, müssten *Taxa*, die ausschließlich für das Tithon dokumentiert sind (da solche *Taxa* überwiegend aus den Solnhofner Plattenkalken stammen), durchschnittlich kleiner ausfallen als *Taxa*, die geringfügiger älter (Oxford, Kimmeridge) oder jünger (untere Unterkreide) sind.

Dies ließ sich aber nicht bestätigen; die nur für das Tithon dokumentierten *Taxa* (darunter viele nur aus den Solnhofner Plattenkalken bekannte *Taxa*) erwiesen sich mit einer durchschnittlichen Spannweite von 1,25 – 1,41 m und medianen Spannweite von 1,2 m sogar als größer als jene *Taxa* des Malm, die im Tithon schon erloschen waren (Mittelwert: 0,95 bis 1,0 m; Median: 1,0 m). Daneben gibt es auch in der Unterkreide Lokalitäten mit günstigen Erhaltungsbedingungen auch für kleine *Taxa* (China, Brasilien). Es besteht somit zumindest kein stark ausgeprägter Sampling Bias zugunsten kleiner *Taxa* im Tithon, zumal alio loco nachgewiesene *Taxa* aus dem Malm zwar oft sehr fragmentarisch sind, aber auch aufgrund von Einzelknochen eine Hochrechnung der Spannweite vorgenommen werden kann (Beispiel: *Comodactylus* aus der Morrison-Formation, der im erweiterten Taxon Sampling berücksichtigt wurde).

Nachdem man also einen (gravierenden) Sampling Bias zugunsten kleiner *Taxa* im Tithon ausschließen kann, lässt sich der Beginn der Größenzunahme der Flugsaurier innerhalb des Malms lokalisieren. *Taxa* aus dem Oxford oder Kimmeridge, die (soweit bekannt) vor dem Tithon erloschen, hatten eine durchschnittliche Spannweite von 0,95 bis 1,0 m (Median: 0,9 – 1,0 m). Dieser Wert liegt auf dem Niveau des Keupers (1,03 m). Auch der Rahmen der Einzelwerte (0,6 – 1,3 m für Oxford und Kimmeridge, 0,6 – 1,5 m Keuper) und der Medianwert liegen auf dem Niveau des Keuper.

Bei *Taxa*, die (auch) im Tithon vorkommen (1,45 – 1,52 m) bzw. *Taxa*, die ausschließlich im Tithon vorkommen (1,25 – 1,41 m), liegt die durchschnittliche Spannweite und der Medianwert (1,4 und 1,2 m) um ca. 25 bis 50 % über den Werten der *Taxa*, die nur im unteren/mittleren Malm vertreten sind und (soweit bekannt) vor dem Tithon erloschen. In diesem Zeitraum (zwischen Oxford/Kimmeridge einerseits und Tithon bzw. Kimmeridge/Tithon andererseits) zeichnet sich also erstmals eine beginnende Größenzunahme ab.

Eine nähere zeitliche Auflösung insbesondere zwischen Kimmeridge und Tithon ist leider nicht möglich, da mehrere, insbesondere große *Taxa* (aus dem erweiterten Taxon Sampling) aus der Morrison-Formation stammen, die vom Kimmeridge (nach manchen Angaben sogar vom oberen Oxford) bis ins Tithon reicht. *Taxa*, die wie *Comodactylus* nur durch einen Einzelknochen nachgewiesen sind, können daher nicht sicher zu den Kategorien „Malm, im Tithon nicht mehr vertreten“, „ausschl. Tithon“ oder „auch im Tithon“ zugeordnet werden.

Diskussion

Der Beginn der Größenzunahme der Flugsaurier muss nach den vorliegenden Daten gemäß dem o.g. Taxon Sampling etwa für den mittleren Malm (Kimmeridge oder Kimmeridge/Tithon-

Übergang), auf jeden Fall *vor* dem Tithon, angenommen werden. Im Tithon war der Prozess der Vergrößerung bereits eingeleitet.

Nach einer Stase (was den Durchschnitt, den Median und das Größenspektrum der Spannweite betrifft) von ca. 70 Millionen Jahren (vom Keuper bis tieferen Malm) setzt um den mittleren Malm plötzlich eine kontinuierliche Vergrößerung der Flugsaurier ein, die in den nächsten 50 bis 70 Millionen Jahren etwa zu einer Verfünffachung der durchschnittlichen Spannweite (und ihres Median) führt. Ein solcher Übergang nach einer so langen Stase setzt ein konkretes *auslösendes* Ereignis voraus. Zwar findet sich ein ähnlicher Übergang bei Säugetieren nach der Kreide-Tertiär-Grenze, hier ist er aber durch das Aussterben der konkurrierenden und in den Nischen für mittlere und große Landtiere übermächtigen Dinosaurier sowie den Anstieg des Sauerstoffgehalts im Eozän (s. Sci. 309, 2202) erklärlich (außerdem zeigten sogar die Säugetiere zwischen dem Keuper und der höheren Unterkreide eine Zunahme der *maximalen* [nicht: durchschnittlichen] Körpergröße um den Faktor 5 bis 10, wenn man Taxa wie *Repenomamus* aus der höheren Unterkreide Chinas mit den frühesten Mammaliaformes des Keuper vergleicht; die Säuger starteten lediglich auf einem extrem niedrigen Größenniveau). Für die (damals unbesetzten) Nischen der „großen Flieger“ hätte es aber auch vom Keuper bis zum Malm keine Konkurrenz gegeben: Anders als bei den Säugetieren war die Größenentwicklung der Flugsaurier in den ersten 70 Millionen Jahren ihrer Geschichte nicht durch konkurrierende Tiergruppen beeinträchtigt.

Dann ist es aber bemerkenswert, dass die Vergrößerung der Flugsaurier exakt zu dem Zeitpunkt einsetzte, als die ersten Vögel und damit – aus kladistischen Gründen – auch kleine, mehr oder weniger baumlebende und zum Teil möglicherweise ebenfalls gleit- oder flugfähige non-aviale Maniraptoren auftraten. Demgegenüber besteht *keine* Korrelation mit den Vergrößerungstendenzen bei Sauropoden oder Theropoden, die schon deutlich früher – bei Sauropodomorpha schon im Keuper - einsetzten und bei den Sauropoden im mittleren Malm (z.B. der Morrison-Formation) ihr Maximum erreichten. Die Gründe, die als ursächlich für die gigantische Entwicklung bei den Dinosauriern diskutiert werden (und letztendlich immer noch nicht abschließend geklärt sind), können daher nicht dieselben sein, die die Größenzunahme der Flugsaurier - nach 70 MA der Stase - erklären. Unklarheiten bestehen allerdings noch hinsichtlich des Verlaufs des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre in Jura und Kreide; legt man die Daten aus Sci. 316, 557 (statt Sci. 309, 2202) zugrunde, finden sich durchaus Parallelen zur Größenzunahme der Pterosauria. Aber auch dies macht einen Zusammenhang mit dem Auftreten der Vögel und ggf. auch ihrer nächsten Außengruppen zumindest *möglich*, denn auch ein erhöhter Sauerstoffgehalt – als mögliche Grundvoraussetzung für eine Größenzunahme – führt ja nicht zwangsläufig zu einer Größenzunahme der Flugsaurier, sondern nur, wenn ein entsprechender Selektionsdruck besteht. Erhöhter Sauerstoffgehalt mag in diesem Sinne eine Voraussetzung dafür gewesen sein, dass die Flugsaurier auf die Konkurrenz der Vögel überhaupt mit Größenzunahme reagieren *konnten*.

Spätestens in der frühen Oberkreide waren die Flugsaurier so groß geworden, dass keine Überschneidungen mit dem Größenspektrum der flugfähigen (!) Vögel der Oberkreide bestanden. Große Kreidevögel wie Hesperornithiformes (bis 1,8 m) und *Gargantuavis* waren nicht flugfähig und stellten keine Konkurrenz für die Pterosauria dar. Als größter flugfähiger Vogel der Kreide gilt *Laornis edwardsianus* unklarer Affinität (Neognathae?) aus dem Maastricht der USA, für den eine Spannweite von 2 m geschätzt wird. Das Taxon ist nur von einem Beinknochen bekannt, vergleichende Angaben zur Größe reichen von einer „großen Gans“ bis zum „Schwan“; Angaben von 2 m für die Spannweite können daher nur auf groben Schätzungen beruhen. Demgegenüber hatten die kleinsten Flugsaurier der Oberkreide (gemäß o.g. Taxon Sampling) eine Spannweite von ca. 2,5 m.

Flugfähige Vögel und Flugsaurier entwickelten sich also in ihrem Größenspektrum im Laufe der Zeit vermutlich so weit auseinander, bis sich ihre Größenspektren nicht mehr überschneiden, bei ausgewachsenen Tieren in der Oberkreide möglicherweise nicht einmal mehr berührten. Dies spricht indirekt dafür, dass sich Vögel und Flugsaurier auch zunehmend ökologisch auseinander entwickelten und unterschieden, also offenbar völlig unterschiedliche Nischen besetzten und damit keine Konkurrenz mehr füreinander darstellten.

Das Verschwinden der kleineren Flugsaurier kann vor diesem Kontext aber auch so interpretiert werden, dass diese ihre Nischen an die Vögel abtreten mussten. Dieses spricht dann für eine grundsätzliche Überlegenheit der Vögel: in den Nischen, in die sie eindringen, verdrängten sie offenbar die Flugsaurier.

Die Funde aus der Unterkreide vor allem aus der Yixian- und Jiufotang-Formation Chinas haben in den letzten Jahren verdeutlicht, dass die Vögel rasch diversifizierten und in kurzer Zeit in der Lage waren, sehr unterschiedliche Lebensräume zu besiedeln und sehr unterschiedliche Nischen zu besetzen. Die Vögel könnten daher die Evolution der Flugsaurier wegweisend beeinflusst haben; letzteren blieb möglicherweise in dieser Situation nur ein Ausweichen in Nischen, die von den Vögeln (noch) nicht erreicht werden konnten bzw. in Nischen (z.B. als riesige fischfressende oder wasserfilternde Segelflieger in marinen oder küstennahen Regionen), in denen eine extreme Flügelspannweite von Nutzen war, die von den Vögeln (damals) noch nicht realisiert werden konnte.

Obwohl die Vögel also offenbar in den meisten Nischen gegenüber den Flugsauriern überlegen waren und die Flugsaurier daher noch in der Unterkreide das gesamte Nischenspektrum kleiner bis mittelgroßer Flieger aufgeben mussten, schienen die Vögel hinsichtlich der Entwicklung sehr großer flugfähiger Tiere und Spannweiten zunächst stärker limitiert als Flugsaurier. Nischen, die besonders große Flugtiere bzw. solche mit enormer Spannweite bevorzugten, blieben daher in der Kreide den Flugsauriern vorbehalten.

Im Gegensatz zu flugunfähigen Vögeln scheint es für flugfähige Vögel offenbar schwieriger zu sein (und ganz besondere Bedingungen vorauszusetzen), enorme Größen zu erreichen. Möglicherweise spielt hierbei auch die kleine Genomgröße der flugfähigen Vögel (mit dem kleinsten Genom aller Amnioten) und die damit verbundene kleine Größe der Zellen eine Rolle (sekundär flugunfähige Vögel haben relativ größere Genome). Die Verkleinerung des Genoms - abschätzbar über die Größe der Hohlräume, die Osteozyten in fossilen Knochen hinterließen - erfolgte plötzlich entweder an der Basis der Saurischia oder an der Basis der Theropoda, jedenfalls nach Abzweig der Ornithischia (Nature 446, S. 180 ff.). Die Genomgröße der Flugsaurier wurde bisher nicht mit der von ORGAN et al. beschriebenen Methode untersucht und ist daher noch unbekannt. Da die für die Vögel charakteristische Genomverkleinerung aber erst an der Basis der Saurischia oder Theropoda erfolgte, wären die Flugsaurier hiervon nicht betroffen. Falls sich bei ihnen das Genom nicht unabhängig (konvergent) verkleinert hat, ist für sie daher von einer Genomgröße in der für Reptilien - auch Krokodile - üblichen Größe auszugehen, was erhebliche Auswirkungen auf die Größe von Zellen, aber auch Stoffwechselfvorgänge wie die zelluläre Atmung hat. Wenn aber das Genom und damit die Zellen der Flugsaurier größer waren als bei Vögeln, war es für die Flugsaurier vielleicht auch „einfacher“ als für Vögel, extreme Größen zu erreichen. Auch bei sekundär flugunfähigen Vögeln ist die Genomgröße (relativ zu flugfähigen Vögeln) vergrößert, und sekundär flugunfähige Vögel sind typischerweise - in Relation zum Größenspektrum flugfähiger Vögel - überdurchschnittlich groß. Die Zusammenhänge könnten weiter geklärt werden, indem die von ORGAN et al. beschriebene Methodik auf fossile Knochen von Flugsauriern unterschiedlicher Größenklassen sowie von großen flugunfähigen Vögeln wie z.B. *Diatryma*, *Phorusrhacos* usw. angewandt würde.

Aber auch unabhängig von diesem fiktiven Erklärungsversuch besteht aufgrund der fossilen Dokumentation die Vermutung, dass das Erreichen großer Körpergrößen bzw. Flügelspannweiten für flugfähige Vögel schwieriger zu sein scheint als für Flugsaurier. Für den rezenten Kondor werden Spannweiten bis maximal 3,3 m angegeben, für den Wanderalbatros bis max. 3,65 m; fossile *Teratornis* (Pleistozän Kaliforniens) etwas über 3 m.

Eine der beiden bekannten Ausnahmen völlig außerhalb des üblichen Größenspektrums flugfähiger Vögel stellt *Argentavis magnificens* aus dem oberen Miozän Südamerikas mit einer Spannweite von ca. 7 bis 7,5 m, für den allerdings sehr spezielle, lokal begrenzte Lebensbedingungen angenommen werden, die die Evolution eines so riesigen flugfähigen Vogels zuließen und förderten: permanent wehende starke Winde, die ein Auffliegen und Segeln bei minimalem Energieaufwand ermöglichten.

Die zweite Ausnahme stellen die Scheinzahnvögel (Ordnung Odontopterygiformes, Familie Pelagornithidae) aus dem U-Paläozän (61 MA) bis Pliozän mit Spannweiten von 3 bis 6,5 m. Für sie wird eine Lebensweise ähnlich dem heutigen Wanderalbatros als Segelflieger oder ggf. auch als Gleitflieger nahe über der Wasseroberfläche angenommen, wie sie auch für viele piscivore Flugsaurier vermutet wird. Das Größenspektrum der Odontopterygiformes entspricht der unteren Hälfte des Spektrums der Flugsaurier der Oberkreide. Berücksichtigt man ihr Auftreten bereits im U-Paläozän (und ihr langfristiges Überleben bis ins Pliozän), so entsteht der Eindruck, als hätten die Odontopterygiformes nach der Kreide-Tertiär-Grenze jene Nischen übernommen, die die Flugsaurier in der gesamten Oberkreide bis zur Kreide-Tertiär-Grenze – damals noch konkurrenzlos – für sich in Anspruch genommen hatten. Der erste Vertreter (*Protodontopteryx*, 61 MA, Neuseeland) hatte nur die Größe einer mittleren Möwe und war noch nicht als Langstrecken-Segler gebaut.

Für die Oberkreide werden relativ hohe Windstärken angenommen; so sollen Untersuchungen von Lufteinschlüssen in 80 Millionen Jahre altem Bernstein eine um 50 % höhere O₂-Konzentration der Luft dokumentieren; der atmosphärische Druck wäre dann bis zu 10 x höher als rezent. Die dichtere Atmosphäre dürfte – wie schon im Karbon – mit höheren Windstärken als heutzutage verbunden gewesen sein. Sofern die Winde für die leicht gebauten Tiere nicht *zu stark* ausfielen, herrschten vermutlich günstige Verhältnisse für große Segelflieger, vergleichbar dem obermiozänen *Argentavis* in seiner speziellen, regional begrenzten Nische.

Allerdings gehen neuere Arbeiten davon aus, dass der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre in der Oberkreide zwar höher als in Jura und Unterkreide lag, aber unter 20 % und damit unter (!) dem rezenten Wert (Sci. 309, 2202; Sci. 316, 557).

Während also den Flugsauriern im Laufe der Unterkreide von den Vögeln offenbar alle Nischen für kleine bis mittelgroße Flieger abgenommen wurden, blieben die Flugsaurier in den Nischen der „großen Segler“ überlegen. Günstige Umweltbedingungen (z.B. höhere Luftdichte und/oder Windstärke) könnten ihnen dabei entgegen gekommen sein. Möglicherweise waren die Vögel der Kreide auch physiologisch noch nicht so weit entwickelt, dass sie so extreme Größen erreichen und den Flugsauriern in die Nischen der großen Segler folgen konnten. Die Nischen der großen Segler blieben daher in der Oberkreide (noch) den Flugsauriern vorbehalten. Erst nach Erlöschen der Flugsaurier wurden auch diese Nischen – und dann relativ rasch, innerhalb weniger Millionen Jahre – von den Vögeln (Odontopterygiformes) erobert. Auch wenn damit wenigstens die neornithinen Vögel bewiesen, dass sie ebenfalls große Segelflieger entwickeln können, so wurden die obersten 40 % des Größenspektrums der Flugsaurier (zwischen 7 und 12 m Spannweite), die immerhin nicht nur durch ein, sondern mehrere Taxa der Flugsaurier und über die gesamte

Oberkreide hinweg (vom Cenoman bis Maastricht) belegt sind, von den Vögeln *niemals* erreicht. Dies spricht indirekt schon dafür, dass die Flugsaurier möglicherweise in der Nische der großen Segelflieger gewisse physiologische Vorteile hatten oder aus anderen Gründen den Vögeln überlegen waren. Daher konnten die Vögel (in Form der Odontopterygiformes) diese Nische erst nach der Kreide-Tertiär-Grenze besetzen; sie vermochten es dagegen *nicht*, schon während des Verlaufs der Kreide die Flugsaurier aus den Nischen der „großen Segler“ zu verdrängen. Hätten sie es vermocht, hätte die Flugsaurier vermutlich schon im Verlauf der Oberkreide das Schicksal der Ichthyosaurier ereilt, die unter der Konkurrenz der Mosasaurier und modernen Haie schon weit vor der Kreide-Tertiär-Grenze erloschen.

Offenbar nahmen also die Vögel den Flugsauriern im Laufe der Zeit jene Nischen weg, die von kleineren und mittleren Flugsauriern besetzt worden waren, so dass letztlich eine Selektion zugunsten immer größerer Flugsaurier einsetzte, bis diese Größen erreichten und/oder Nischen besetzten (große Segelflieger), die von den Vögeln der Kreide *noch* nicht „eingeholt“ werden konnten. Danach stabilisierte sich dann die Größe der Flugsaurier auf hohem Niveau; zwischen früher und später Oberkreide ist keine wesentliche Steigerung mehr zu beobachten.

Im Umkehrschluss wäre anzunehmen, dass die Flugsaurier *ohne* die Vögel möglicherweise keine so massive Größenzunahme erfahren hätten, auf jeden Fall aber den unteren und mittleren Teil des Größenspektrums nicht im Verlauf der Unterkreide aufgegeben hätten. Sie hätten dann aber taxonomisch, ökologisch und von der Größenverteilung her breiter aufgestellt die Oberkreide und die Kreide-Tertiär-Grenze erreicht.

Die Vergrößerung der Flugsaurier wird dabei im Wesentlichen von den Pterodactyloidea getragen. Rhamphorhynchoidea erreichten bereits im Keuper eine Spannweite von 1,5 m, im Lias 1,75 m, die auch im Dogger nicht übertroffen wurde. Weniger gesichert ist die Maximalgröße der Rhamphorhynchoidea im Malm. Für *Rhamphorhynchus longiceps* aus dem Tithon wird eine Spannweite von 1,75 m angegeben. Aus der Morrison-Formation werden zwei noch größere Taxa angegeben, allerdings sind die Größenangaben problematisch. *Harpactognathus*, obgleich monotypisch, wird je nach Quelle mit 1,3 und mit 2,5 m Spannweite angegeben. *Comodactylus* ist lediglich durch einen einzigen Metacarpus belegt; auch für ihn wird daraus eine Flügelspanne von 2,5 m hochgerechnet. Die beiden Rhamphorhynchoidea aus der höheren Unterkreide Chinas sind dann aber wieder deutlich kleiner.

Tab. 2: Durchschnittliche Spannweite der Rhamphorhynchoidea und Pterodactyloidea:
(*Herbstosaurus* und *Laopteryx* inc. sed. unberücksichtigt):

	Rhamphorhynchoidea:		Pterodactyloidea:	
	Dinosaurier-web.	erw. Taxon Sampling§	Dinosaurier-web	erw. Taxon Sampl.
Keuper:	1,03 (3)#	1,03 (3)#		
Lias:	1,17 (5)	1,17 (5)		
Dogger:	1,20 (3)	1,20 (3)		
Malm:	1,03 (9)	1,20 (12)	1,66 (13)	1,50 (17)
	(1,01 / 8)*	(0,91 / 9)**		
unt. U-Kreide	-	-	2,66 (5)	2,66 (5)
ob. U-Kreide	0,7 (2)	0,7 (2)	3,44 (25)	3,52 (26)
			(3,46 / 23)***	3,55 (24)***
frühe O-Kreide			6,1 (5)	6,58 (6)

späte O-Kreide

7,4 (6)

7,4 (6)

* ohne *Cacibupteryx* (? 1,2 m) ** zusätzlich ohne *Harpactognathus* (1,3 oder 2,5 m?) und ohne *Comodactylus* (? 2,5 m).

*** ohne *Bennettazhia* (5 m ?) und *Puntanipterus* (1,5 m ?)

§ erweitertes Taxon Sampling (s. Anmerkung zu Tab. 1)

N (Anzahl berücksichtigter Taxa)

Unabhängig vom Modus des Taxon Sampling lässt sich keine Zunahme der Spannweite der Rhamphorhynchoidea erkennen. Auch der Einbezug von *Comodactylus* und die Kalkulation von *Harpactognathus* mit 2,5 (statt 1,3) m führt zu keiner anderen Bewertung. Die Rhamphorhynchoidea zeigen daher in ihrer ca. 100 MA dauernden Geschichte keine relevante Vergrößerungstendenz. Die Relikttaxa der Unterkreide waren *unterdurchschnittlich* groß.

Pterodactyloidea: lässt man *Herbstosaurus* wegen seiner nicht ganz gesicherten kladistischen Position und der ohnehin fraglichen Spannweite (? 1,7 m) außen vor, setzen Pterodactyloidea mit gesicherten Angaben zur Spannweite erst im Malm (Oxfordium) ein; dabei gibt es aber kein Taxon, für das im Rahmen des gewählten Taxon Samplings Daten zur Verfügung standen, das mit Sicherheit schon vor dem Tithon wieder erloschen war. Alle für den Malm berücksichtigten Taxa der Pterodactyloidea mit verfügbaren Angaben zur Spannweite kamen also *entweder sicher oder fraglich* (fraglich: z.B. Morrison-Taxa) noch im Tithon vor. (Hinweis: *Kryptodrakon* ist in dieser Auswertung noch nicht berücksichtigt).

Unabhängig vom Modus des Taxon Sampling waren die Pterodactyloidea bereits im Malm im Durchschnitt etwas größer als die Rhamphorhynchoidea. Bis zur frühen Unterkreide nahm die durchschnittliche Spannweite dann noch einmal um 1,0 bis 1,16 m zu. Zwischen der frühen und späten Unterkreide kamen weitere 0,8 m hinzu; schon in der oberen Unterkreide war die Spannweite mehr als doppelt so groß wie bei Pterodactyloidea des Malm (wobei die meisten pteryodactyloiden Taxa aus dem höheren Malm stammen). Innerhalb von ca. 30 – 40 Millionen Jahren hatte sich die durchschnittliche Spannweite von ca. 1,5 auf ca. 3,5 m erhöht. Bis zur Oberkreide verdoppelte sich die Spannweite dann erneut.

Die Vergrößerung der Flugsaurier wird also allein von den Pterodactyloidea getragen. Auch wenn die Rhamphorhynchoidea das Tithon und das Auftreten der ersten Vögel noch um mindestens 25 Millionen Jahre überlebten, nahmen sie am Prozess der Vergrößerung *nicht* teil. In der höheren U-Kreide ist für die beiden letzten Rhamphorhynchoidea eine durchschnittliche Spannweite von nur 0,7 m dokumentiert, während die Pterodactyloidea zu dieser Zeit schon 3,5 m Spannweite erreichten.

Daraus lässt sich die oben geäußerte Hypothese über den Zusammenhang zwischen dem Auftreten der Vögel und der Größenentwicklung der Flugsaurier weiter präzisieren. Offenbar reagierten nicht *alle* Flugsaurier auf die Konkurrenz mit den Vögeln mit einer massiven Größenzunahme, so dass sich schließlich die Größenspektren der flugfähigen Vögel und (pterodactyloiden) Flugsaurier nicht mehr überschneiden: Die Rhamphorhynchoidea machten keinen vergleichbaren Prozess durch. Möglicherweise waren die (im Vergleich zu den Pterodactyloidea ja „primitiveren“) Rhamphorhynchoidea hierzu aus physiologischen Gründen nicht in der Lage. Daraus lässt sich aber die Hypothese ableiten, dass das Aussterben der Rhamphorhynchoidea nicht (nur) durch den

Aufstieg der Pterodactyloidea, sondern (auch/vor allem) durch den Aufstieg der Vögel veranlasst war. Die Größenspektren von Rhamphorhynchoidea und Pterodactyloidea hatten sich schon bis zur höheren U-Kreide soweit auseinander entwickelt, dass sie unterschiedliche Nischen besetzten und einander keine ernste Konkurrenz dargestellt haben dürften. Während die Pterodactyloidea aber mit ihrer Größenzunahme den Nischen, in denen sie mit den Vögeln konkurrierten, entwuchsen und eigene Nischen besetzen konnten, in die ihnen die Flugvögel der Kreide (noch) nicht folgen konnten, schafften es die Rhamphorhynchoidea offenbar nicht, sich der Konkurrenz der Vögel zu entziehen; sie gingen seit dem Tithon drastisch zurück und starben im Verlauf der Unterkreide aus. Schon in der Unterkreide lebten Vögel mit einer Spannweite von 120 cm (*Sapeornis*); damit hatten die Vögel schon zu diesem Zeitpunkt jenes Größenspektrum okkupiert, das bisher für Rhamphorhynchoidea so charakteristisch war (je nach Taxon Sampling lag die durchschnittliche Spannweite der Rhamphorhynchoidea zwischen Keuper und Malm zwischen 91 um 120 cm). Und möglicherweise konnten sie in der Unterkreide überhaupt nur noch in Reliktarealen überleben.

Daraus lassen sich Spekulationen ableiten, wie das Schicksal der Flugsaurier verlaufen wäre, wenn es *nicht* zur Entstehung der Vögel gekommen wäre. Es ist zu vermuten, dass die Flugsaurier keine so starke Größenzunahme erfahren hätten. Ganz auszuschließen ist letzteres aber dennoch nicht, da sie auch ohne Konkurrenz der Vögel Nischen wie diejenige der späteren Odontopterygiformes oder *Argentavis* hätten erobern können. Sehr wahrscheinlich ist dagegen, dass die Flugsaurier *ohne* die Vögel die unteren und mittleren Abschnitte ihres Größenspektrums nicht aufgegeben hätten, und dann hätten auch die Rhamphorhynchoidea (länger) überleben können.

Demgegenüber ist es unwahrscheinlich, dass die Flugsaurier die Nischen der sehr kleinen Flugtiere (wie Passeriformes unter den Vögeln oder Fledermäuse unter den Säugetieren) besetzt hätten. Sie hätten dazu fast 100 Millionen Jahre, vom Keuper bis zur Übernahme dieser Nische durch Vögel im Laufe der Unterkreide, *konkurrenzlos* Gelegenheit gehabt. Dass die Flugsaurier über diesen langen Zeitraum hinweg diese freie, enormes Potential bietende Nische nicht nutzten, legt nahe, dass sie aus physiologischen Gründen hierzu nicht in der Lage waren. Möglicherweise spielten Fragen des Wärmehaushalts hierbei eine Rolle. Vielleicht wurden diese Nischen allenfalls von juvenilen Tieren genutzt, da schon kleine, relativ frisch geschlüpfte Flugsaurier vermutlich flugfähig waren. Dies beweist aber auch, dass Fragen des Wärmehaushalts (energetische Ungunst kleiner Tiere wegen hoher Wärmeverluste) nicht den alleinigen Grund darstellen können, weshalb Flugsaurier nicht das Größenspektrum passeriformer Vögel oder microchiropterer Fledermäuse explorierten.

Aber auch wenn erwachsene Flugsaurier den unteren Abschnitt des Größenspektrums der Vögel offenbar – aus welchen Gründen auch immer – nicht für sich in Anspruch nehmen konnten, ist doch davon auszugehen, dass sie in Abwesenheit der Vögel die Kreide-Tertiär-Grenze mit einer wesentlich größeren ökologischen und taxonomischen Diversität erreicht hätten. Die untere Grenze des Größenspektrums könnte dann durchaus den kleinsten Flugsauriern des Jura und der Unterkreide entsprochen haben; die obere Grenze könnte möglicherweise aber niedriger ausgefallen sein. Ökologisch, taxonomisch und auch hinsichtlich der Größenverteilung wesentlich breiter aufgestellt, hätten die Flugsaurier dann aber wesentlich bessere Chancen gehabt, die Kreide-Tertiär-Grenze zu überleben, wobei aber nur die Vertreter des unteren Abschnitts des Größenspektrums für ein Überleben infrage gekommen wären.

Die Vögel selbst haben die Kreide-Tertiär-Grenze nach dem Fossilbeleg mit deutlich mehr als 5 Linien überlebt (einschließlich derer, die später ausgestorben sind), nach molekularkladistischen Untersuchungen sogar mit über 20 rezenten Linien (zzgl. der inzwischen erloschenen Linien).

Dies bedeutet aber *nicht* zwangsläufig, dass die Flugsaurier – in Abwesenheit der Vögel – ebenso erfolgreich an der Kreide-Tertiär-Grenze gewesen wären. Von den verschiedenen Gruppen der Vögel der Kreide überlebten nur die modernsten, die Neornithes, die Kreide-Tertiär-Grenze. Dabei bleibt aber offen, ob die basaleren Gruppen ein Opfer der Kreide-Tertiär-Grenze geworden sind oder schon einige Millionen Jahre zuvor ausstarben, wie für die Enantiornithes vermutet wird. Die fossile Überlieferung der Kreidevögel ist zu lückenhaft, um diese Fragen mit Gewissheit klären zu können. Gleichwohl sind aus der höheren Oberkreide noch eine große Anzahl von Vögeln breiter taxonomischer Diversität unterhalb der Neornithes-Stufe dokumentiert, einschließlich sehr basaler Taxa wie der kleine, höchstwahrscheinlich flugfähige *Rahonavis*, von dem nicht einmal sicher bekannt ist, ob es sich um einen echten Vogel oder (wohl eher) eine sehr nahe Außengruppe (unenlagiiner Dromaeosauride) handelte. Dies lässt es jedenfalls unwahrscheinlich erscheinen, dass dieses breite Spektrum von Vogel-Taxa unterhalb des Neornithes-Niveaus schon *komplett* unterhalb der Kreide-Tertiär-Grenze erloschen ist. Damit deutet sich immerhin die Möglichkeit an, dass Taxa, die nicht so fortschrittlich entwickelt waren wie die Neornithes, die Kreide-Tertiär-Grenze nicht zu überstehen vermochten. Wenn aber unter den Vögeln nur die Neornithes in der Lage waren, die Kreide-Tertiär-Grenze zu überleben, so wäre diese auch für die Flugsaurier selbst dann ein äußerst kritisches Ereignis geworden, wenn diese – ohne Konkurrenz durch Vögel – ökologisch, taxonomisch und von der Größenverteilung her in der Oberkreide viel breiter aufgestellt gewesen wären. Limitierend könnten sich ausgewirkt haben: Stoffwechselaktivität/Wärmehaushalt, Kältetoleranz; Fortpflanzung/Brutverhalten/Modus der Geschlechtsdeterminierung bei Embryonen (Temperaturabhängigkeit?); Fähigkeit zum „Herunterfahren“ des Stoffwechsels („Winterschlaf“) oder andere Modi der „Überwinterung“; Möglichkeit zum Verstecken (z.B. Besiedlung von Höhlen, Höhlenbrüter usw).

Vor dem Hintergrund, dass selbst „empfindliche“ Taxa wie Frösche, Urodela und Squamata die Kreide-Tertiär-Grenze überlebten, offenbar sogar relativ unbeeinträchtigt, hätten die Flugsaurier in Abwesenheit der Vögel und bei entsprechend breiter ökologischer, taxonomischer Aufstellung und bei Beibehaltung der Untergrenze des Größenspektrums, wie sie im Jura und der Unterkreide dokumentiert wurde (bis unter 0,5 m Spannweite), aber wohl doch eine *realistische Chance* gehabt, die Kreide-Tertiär-Grenze zu überstehen, wenn auch sicherlich mit stark dezimierter taxonomischer Diversität und unter komplettem Verlust der mittleren und oberen Abschnitte des Größenspektrums.

Und während die „Shorebird“-Bottleneck-Hypothese für das Überleben der Vögel an der KTG vor dem Hintergrund der neueren molekularkladistischen Befunde, aber auch Fossilfunde nicht mehr als aktuell gilt (in dem Sinne, dass eben nicht *nur* Küstenvögel, sondern auch andere Linien überlebten), wären kleine „Shorebird“-Ökomorphe vielleicht jene Typen von Flugsauriern gewesen, die – in Abwesenheit der Vögel und bei breiter ökologischer, taxonomischer Diversität der Flugsaurier und bei wesentlich breiterem Größenspektrum - vielleicht die besten Überlebenschancen gehabt hätten, gehörten die Küstenregionen doch ohnehin mit zu den bevorzugten Lebensräumen der Flugsaurier. Für manche Flugsaurier wird ausdrücklich eine Lebensweise analog derjenigen von Wat- und Strandvögeln postuliert (z.B. *Pterodaustro*, *Pterodactylus*, evtl. sogar *Quetzalcoatlus*) (WELLNHOFER 1993). Und es sind gerade die „Shorebird“-Ökomorphe unter den Flugsauriern, die sich bis in die höhere Oberkreide halten konnten.

Shorebird-Ökomorphe wären nicht auf Wälder angewiesen gewesen, die an der KTG offenbar großflächig vernichtet wurden, auch nicht auf den Fischfang lebender Fische direkt unter der Wasseroberfläche (der angesichts des sauren Regens und der Azidität der oberen Meeresschichten wohl sehr erschwert oder gar unmöglich war), sondern hätten sich an den Küsten und Stränden von den massenhaft angetriebenen Opfern der KT-Katastrophe und der sich anschließenden

Biokrise ernähren können. So gesehen erscheint es recht wahrscheinlich, dass die Flugsaurier wohl nicht in ihrer taxonomischen und ökologischen Breite, wohl aber in bestimmten Nischen die KTG überleben könnten, wenn es keine Vögel gegeben hätte, die jene Nischen, die relativ gute Überlebenschancen an der KTG boten, schon im Verlauf der Kreide für sich erfolgreich und konkurrenzlos beansprucht hatten.

Andere Ökomorphe unter den Flugsauriern sind dagegen schon viel früher ausgestorben, z.B. die Flugsaurier, die Jagd auf Fluginsekten machten (wie für *Anurognathus*, *Batrachognathus*, ggf. juvenile *Eudimorphodon* angenommen) (s. WELLNHOFER 1993). Ihre Nische dürfte von den Vögeln übernommen worden sein. Auch wenn es eigentlich genug Insekten geben dürfte, sowohl Vögel wie Flugsaurier zu ernähren, findet sich auch heutzutage eine charakteristische Aufteilung der Nische für die Jäger von Fluginsekten: Vögel jagen bevorzugt tagsüber, Fledermäuse in der Dämmerung bzw. nachts. Da es keine Indizien für eine Nachtaktivität von Flugsauriern gibt (keine extrem vergrößerten Augen; kein Echolot-System), einmal abgesehen von ungeklärten Fragen des Wärmehaushalts, dürfte ein solches – zeitlich im Tag-Nacht-Rhythmus gestaffeltes – Nebeneinander von Vögeln und Flugsauriern in der Insektenfängernische (wie man es heute zwischen Vögeln und Fledermäuse findet) nicht möglich gewesen sein. Als Insektenjäger kommen naturgemäß nur recht kleine Arten infrage, einerseits wegen der erforderlichen Agilität, andererseits wegen der relativ kleinen Beutetiere. Flugsaurier, die eine solche Nische besetzt hatten, sind also gute Kandidaten für Flugsauriertaxa, die von den Vögeln aus ihren Nischen verdrängt wurden und ausstarben.

Da dagegen bisher nur ein fruchtfressender Flugsaurier (*Tapejara* aus der oberen Unterkreide) identifiziert wurde, lassen sich über das Schicksal dieser Nische keine Aussagen treffen. Vielleicht wurde diese Nische bis zur Oberkreide ebenfalls an die Vögel abgetreten, oder fruchtfressende Flugsaurier hatten aufgrund küstenfernerer Lebensräume eine geringere Chance fossiler Erhaltung, insbesondere wenn sie – wie *Tapejara* – zahnlos waren.

Offenbar gelang es dagegen den Flugsauriern, sich aus dem Lebensraum der Shorebird-Ökomorphe nicht völlig verdrängen zu lassen (z.B. *Pteranodon*). Im Habitat der Küsten-, Strandvögel, ggf. Watvögel und weit aufs Meer hinaus fliegenden (segelnden) Fischfresser konnten offenbar Vögel und Flugsaurier nebeneinander existieren. Wahrscheinlich spielte hierbei die Größendifferenzierung eine entscheidende Rolle: Flugsaurier und Vögel nutzten zwar denselben Lebensraum (Region), aber unterschiedliche Nischen dieses Lebensraumes, in denen sie sich gegenseitig keine Konkurrenz machten. Die Flugsaurier übernahmen dabei u.a. die Nische der „großen Segler“, evtl. aber auch die von „großen Flamingos“ (*Quetzalcoatlus?*). Auch heutzutage wird der „Shorebird-Lebensraum“ von Taxa sehr unterschiedlicher Größen – von Regenpfeifern bis Albatrossen – genutzt; er bietet also Nischen für sehr kleine bis sehr große Flieger. Die Nische der „großen Segler“ könnte also die letzte Nische gewesen sein, die die Vögel den Flugsauriern überließen oder in denen die besonders leicht gebauten riesigen Flugsaurier den Vögeln überlegen waren. Große Segler leben aber bevorzugt in Küstenregionen, da sie vor allem dort die notwendigen Voraussetzungen (Aufwind usw.) antreffen.

Zusammenfassung der wichtigsten Schlussfolgerungen (im Sinne von Arbeitshypothesen)

(1) Die Vögel nahmen von Anfang an (also ab dem Malm) einen erheblichen Einfluss auf die Evolution der Flugsaurier.

(2) Die Vögel waren den Flugsauriern in den meisten Nischen überlegen und verdrängten sie aus diesen Nischen. Dies führte u.a. zum Aussterben der (relativ kleinen) Rhamphorhynchoidea und z.B. von Flugsauriertaxa, die Fluginsekten jagten.

(3) Flugsaurier konnten möglicherweise leichter extreme Größe entwickeln als flugfähige Vögel, insbesondere Vögel unterhalb des Neornithes-Niveaus; Ursachen hierfür könnten sein: der besonders leichte Knochenbau der Flugsaurier; ihre besondere Eignung als Segelflieger; das kleinere Genom (und die kleinere Zellgröße) bei Vögeln.

(4) In der Nische der „großen Segelflieger“ blieben die Flugsaurier den Vögeln – ggf. aus den unter (3) genannten Gründen – überlegen. Dies erklärt die Zunahme der durchschnittlichen, minimalen, medianen und maximalen Größe im Laufe der Kreidezeit. So konnten die Flugsaurier Nischen besetzen, die von den frühen Vögeln nicht übernommen werden konnten. Aufgrund dieser speziellen Nischen und des sich nicht mit den Vögeln überschneidenden Größenspektrums konnten sie sich sogar denselben Lebensraum – wie die Küstenregionen – mit den Vögeln teilen, ohne sich gegenseitig (existenzgefährdende) Konkurrenz zu machen.

(5) Die Nische der großen Segelflieger konnte daher von den Vögeln erst nach der Kreide-Tertiär-Grenze übernommen werden. Dass dies dann relativ schnell geschah (Odontopterygiformes ab Oberpaläozän), spricht dafür, dass die Vögel diese Nische nicht *gegen* die Konkurrenz der Flugsaurier erobern konnten, sondern warten mussten, bis diese erloschen waren; erst jetzt konnten sie auch diese Nische besetzen. Dies ist vergleichbar mit der Übernahme der Nischen verschiedener terrestrischer Raubdinosaurier durch große Laufvögel (z.B. *Diatryma*; Phorusrhacoidea) im frühen Paläogen, bis im weiteren Verlauf diese Nischen dann von den großen flugunfähigen „Raubvögeln“ an große carnivore Säugetiere übergingen. Dies bestätigt nochmals die Überlegenheit der Flugsaurier in der Nische der großen Segler (im Vergleich mit den Vögeln).

(6) In der Nische der „großen Segler“ hatten die Flugsaurier aber keine Chancen, die Kreide-Tertiär-Grenze zu überleben, während kleine Küstenvögel im gleichen Lebensraum durchaus Nischen besetzten, die ihnen ein relativ gutes Überlebenspotential boten.

Einschränkungen, methodische Anmerkungen

Diese Schlussfolgerungen können allerdings zur Zeit nur im Sinne einer Arbeitshypothese formuliert werden. Für den Zeitraum Keuper bis Dogger und dann wieder in der Oberkreide konnte nur eine geringe Anzahl von Taxa berücksichtigt werden. Im Gegensatz zum Tithon (Solnhofen) und Unterkreide (Santana-Formation/Brasilien; Jehol-Biota, China) gibt es in der Oberkreide keine gleichwertigen Fundstätten mit vergleichsweise idealen Erhaltungsbedingungen auch für kleinere Taxa, so dass ein Sampling Bias zulasten kleinerer Taxa in der Oberkreide bestehen könnte. Die obere Grenze des Größenspektrums, die zwischen Unter- und Oberkreide von 6 auf 12 m zunahm, würde hiervon aber nicht berührt. Der – wenn auch oftmals nur sehr fragmentarische – Nachweis zahlreicher kleiner Vögel in der Oberkreide spricht aber eindeutig gegen einen solchen Sampling Bias. Wenn sich kleine Vögel fossil erhielten, dürften auch Flugsaurier derselben Größenklasse im gleichen Umfang erhalten worden sein, wenn es sie denn gegeben hätte. Außerdem wurden die Fundstellen der Oberkreide intensiv nach den kleinen Zähnen von Säugetieren abgesucht, handelt es sich doch um einen kritischen Zeitraum für die Frage der Diversifikation der modernen Placentalia und Marsupialia. Auch hierbei wären – quasi als „Nebenprodukt“ – Knochenreste von kleinen Flugsauriern entdeckt worden, wenn es sie denn in den entsprechenden Lebensräumen und Fundstellen gegeben hätte, die erfolgversprechend in

Hinblick auf das Vorkommen von Säugetieren waren. Alle diese Indizien sprechen somit *gegen* einen Sampling Bias zugunsten kleiner Flugsaurier in der Oberkreide. Und selbst wenn die graziilen Knochen kleiner Taxa möglicherweise nicht erhalten worden sein könnten, dürften die Erhaltungschancen der Zähne nicht geringer gewesen sein als für die Zähne der kleinen Säuger, sofern die kleineren Taxa der Flugsaurier (wie die in der Unterkreide erloschenen Rhamphorhynchoidea) ihre Zähne behalten hätten. (Bemerkenswert ist der konvergente Verlust der Zähne bei Flugsauriern und Vögeln im Laufe der Kreide).

Eine wesentlich ernstere Methodenkritik ist dagegen darin zu sehen, dass beim ursprünglichen Taxon Sampling (nach dinosaurier-web) aus jeder Gattung nur *eine* Art – eben jene Art, die für die o.g. Datenbank ausgewählt wurde – berücksichtigt werden konnte. Dadurch verringerte sich die Anzahl der verfügbaren Taxa, und bei der Auswahl der für die jeweilige Gattung repräsentativen Art für die o.g. Datenbank könnten die besser erhaltenen oder bekannteren (und dann u.U. eher größeren) oder wegen ihrer Größe spektakuläreren Arten derselben Gattung bevorzugt worden sein. Dadurch könnte sich insgesamt eine Verzerrung in Richtung auf größere Arten (bei polytypischen Gattungen) ergeben. Die Obergrenze des Größenspektrums würde hierdurch aber ebenfalls nicht beeinträchtigt. Biassensibel ist eher die Untergrenze des Größenspektrums.

Andererseits bietet dieser gattungsbezogene Ansatz auch den Vorteil, dass dadurch das Risiko ausgeschlossen wird, dass jüngere ontogenetische Stadien derselben Art möglicherweise als eigene (kleinere) Art beschrieben worden sein könnten. Studien an jungen *Pterodactylus kochi* ergaben, dass schon sehr junge Tiere mit 5 % der adulten Masse dieselben aerodynamischen Proportionen aufwiesen wie erwachsene Tiere; offenbar waren die Flugsaurier schon kurz nach dem Schlüpfen flugfähig – anders als Fledermäuse und Vögel, die erst fliegen können, wenn sie weitestgehend ausgewachsen sind. Hierzu passt auch, dass Flugsaurierembryonen schon im Ei über komplette Flugmembranen verfügten (Science 306, 1467). Vor dem Hintergrund der Flugfähigkeit juveniler Flugsaurier kann daher die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass juvenile Exemplare als eigene Art behandelt werden könnten, vor allem bei sehr fragmentarischen Funden.

Aber auch ein erweitertes Taxon Sampling, das – soweit Spannweiteangaben verfügbar waren (vorwiegend aus WELLNHOFER 1993) – auch einzelne Arten polytypischer Gattungen umfasste (s. Daten in eckigen Klammern in der Tabelle 1), ergab keine wesentlich abweichenden Ergebnisse. Im Malm führte das erweiterte Taxon Sampling zu leicht verminderten durchschnittlichen Spannweiten (trotz Einschluss von *Comodactylus* und erhöhter Spannweite bei *Harpactognathus*), in der ob. Unterkreide, der unteren Oberkreide sowie der Unter- und Oberkreide insgesamt zu leicht erhöhten Werten. Der Anstieg der durchschnittlichen Spannweite zwischen Malm und Unterkreide einerseits und zwischen Unterkreide und Oberkreide andererseits wird durch das erweiterte Taxon Sampling also sogar noch etwas verstärkt. An der Datierung, dass die Vergrößerungstendenz im Kimmeridge oder nahe der Kimmeridge/Tithon-Grenze einsetzte, änderte das erweiterte Taxon Sampling ebenfalls nichts. Auch der Maximalwert der Größenspanne ändert sich durch das erweiterte Taxon Sampling nicht (allerdings geringe Absenkung der unteren Grenze im Tithon von 0,5 auf 0,36 m).

Nach WELLNHOFER (1993) sind ca. 50 Gattungen und knapp 100 Arten von Flugsauriern bekannt. Das erweiterte Taxon Sampling in Tab. 1 umfasst insgesamt 86 Taxa, nach Ausschluss der Taxa mit unsicherer Flügelspannweite noch 81 Taxa. Auch wenn seit 1993 noch einige zusätzliche Arten hinzugekommen sind, wird von dem Taxon Sampling doch der überwiegende Teil der bekannten Flugsaurier erfasst. Auch neuere Arbeiten (vgl. Spektrum der Wissenschaft, Ausgabe 11/2004) gehen von ca. 100 (bekannten) Arten aus. Insofern ist zu vermuten, dass ein umfassenderes Taxon Sampling die Datenbasis nicht mehr wesentlich verbreitern kann.

Dennoch dürfen die oben dargestellten Zusammenhänge nur als Arbeitshypothese verstanden werden. Zur weiteren Überprüfung wären u.a. notwendig:

- (a) ein maximales, kritisches Taxon Sampling auf Artniveau, ggf. unter Anwendung statistischer Methoden
- (b) eine kritische Überprüfung der Angaben zur Spannweite der einzelnen Taxa
- (c) die Überprüfung kritischer (besonders kleiner) Taxa auf die Möglichkeit, dass es sich um frühe ontogenetische Stadien handelt, da junge Flugsaurier offenbar schon sehr früh flugfähig waren
- (d) soweit möglich, eine bessere stratigraphische Auflösung der einzelnen Taxa
- (e) die Berücksichtigung ökologischer Zusammenhänge der einzelnen Taxa (Lebensraum? Lebensweise? Ernährungsweise?), um u.a. zu prüfen, welche ökologischen Nischen von den Flugsauriern zu welchen Zeitpunkten besetzt bzw. aufgegeben wurden. Gab es im Laufe der Zeit Verschiebungen hinsichtlich der Lebensweise, Lebensräume und Ernährungsgewohnheiten?

Zusammenfassung/Abstract

Die statistische Auswertung einfach verfügbarer (aber nicht weiter überprüfter) Angaben zur Spannweite (als Indikator für die Größe) der Flugsaurier ergibt nach einer etwa 70 Millionen Jahre anhaltenden Stase (zwischen Keuper und unterem Malm) eine im Malm einsetzende, bis in die frühe Oberkreide hinein verlaufende stetige Zunahme, gefolgt von einer Stabilisierung in der Oberkreide auf einem Niveau, das sowohl beim Durchschnitts- wie Medianwert beim Fünffachen der Werte aus Keuper bis unterem Malm liegt. Die Größenzunahme scheint im Kimmeridge oder an der Kimmeridge/Tithon-Grenze einzusetzen, im Tithon ist der Prozess schon im Gange. Das Einsetzen einer stetigen Größenzunahme nach einer 70 Millionen Jahre anhaltenden Stase spricht für eine konkrete, den Prozess auslösende und permanent unterhaltende Ursache. Der zeitliche Zusammenhang spricht für das Auftreten der Vögel als möglichen Grund.

Nach der hier beschriebenen Hypothese nehmen die Vögel den Flugsauriern im Verlauf der Unterkreide offenbar die meisten Nischen weg; die Rhamphorhynchoidea erlöschen vermutlich eher aufgrund der Konkurrenz der Vögel als der Pterodactyloidea, da die Rhamphorhynchoidea im Gegensatz zu den Pterodactyloidea offenbar nicht in der Lage waren (vielleicht aufgrund ihrer langen evolutionären Stase oder aufgrund physiologischer Grenzen), sich in ein Größenspektrum hinein zu entwickeln, in dem die Flugsaurier gegenüber den Kreidevögeln (noch) konkurrenzlos sind.

Die Flugsaurier überleben in die Oberkreide nur in Form großer (Segel-)Flieger mit mindestens 2,5 m Spannweite, während es die flugfähigen Vögel in der höchsten Oberkreide auf höchstens 2,0 m Spannweite bringen. Im Gegensatz zur kleineren und mittleren Größenklasse sind die pterodactyloiden Flugsaurier den Vögeln in dieser höchsten Größenklasse (als „große Segler“) entweder überlegen, oder die Vögel der Kreide (weitgehend noch unterhalb des Neornithes-Niveaus) sind physiologisch noch gar nicht in der Lage, derartige Größen zu entwickeln. Dies könnte auch erklären, wieso im Küstenbereich oder in marinen Regionen Vögel und Flugsaurier – auch in der Oberkreide – offenbar erfolgreich nebeneinander existieren konnten, da sie allein schon aufgrund ihrer Größenunterschiede unterschiedliche Lebensweisen hatten und unterschiedliche Nischen nutzten; außerdem gab es hier – nach dem Aufstieg der Teleostier – nahezu unerschöpfliche Nahrungsvorräte.

Erst nach der Kreide-Tertiär-Grenze übernimmt binnen weniger Millionen Jahre eine Linie der Neornithes, die Odontopterygiformes, die an der Kreide-Tertiär-Grenze frei gewordene Nische der großen Segler; die Spannweite der größten Flugsaurier wird aber auch von ihnen nur zu ca. 50 - 60 % erreicht. Die Entwicklung sehr großer Spannweiten scheint also bei Vögeln aus genetischen, physiologischen, gewichtsbezogenen oder aerodynamischen Gründen schwieriger und stärker limitiert zu sein als bei Flugsauriern.

ENDE ANHANG – FLUGSAURIER

Nachträglicher Hinweis:

Im Jahr 2016 wurde ein azhdarchoider Flugsaurier (nicht benannt) aus der Oberkreide Kanadas (Alter: zwischen 80 und 72 MA) beschrieben, der ausgewachsen nur 1,5 m Flügelspannweite aufwies. Da auch juvenile Flugsaurier aus dieser Zeit kaum überliefert sind, gab dies Anlass zu der Hypothese, dass kleine Flugsaurier in der höheren Kreide in der Fossilüberlieferung unterrepräsentiert sein könnten. Die kleinsten bisher aus der Oberkreide bekannten Flugsaurier hatten eine Flügelspannweite von 2,5 – 3 m (R. Soc. Open Sci. 3: 160333).

tjgr-tjgr

Keupersche Extinktionen (Carn-Nor-Grenze und Trias-Jura-Grenze)

(Trias-Jura-Grenze nach ICS 2012: 201,3 +/- 0,2 MA)

An bzw. vor der TJG kommt es erneut zu einer Massenextinktion; sie gehört zu einer der fünf gravierendsten MEd 5 Massensterben des Phanerozoikums. 20 % der (marinen) Tierfamilien und 50 % der Arten (nach neueren Angaben [2001]: 80 % der Arten!)* sollen ausgestorben sein, naA 30 % der marinen Gattungen und 50 % der Tetrapodenarten sowie > 95 % der Megaflora-Arten. Die TJG wurde auf 199,6 +/- 0,3 MA datiert. Es ist noch nicht klar, ob die Extinktionen an Land evtl. den marinen Extinktionen vorausgingen (naA 201,4 MA: PNAS 107, 6721; Nat. 479, 287).

*Insgesamt starben 75 – 80 % aller Arten aus (1. PTG 96 %, 2. Ordovizium: 80 – 85%; 3, TJG: 75 – 80 %; 4. Devon/FFG: 60 – 80 %, 5. KTG: 70 %).

Eine Reanalyse der SEPKOWSKI-Daten zur Lebensdauer aller marinen Genera relativierte allerdings die T-J-Extinktion: die gesamte Trias war mit erhöhten Aussterberaten verbunden. Wie im Oberdevon gingen in der Obertrias mehr (marine) Gattungen „verloren“ durch zu geringe Neubildung neuer Gattungen, als durch direkte Extinktion. Die relativ hohe, aber nicht katastrophisch extreme Extinktionrate einerseits, die fehlende Gattungsneubildung auf der anderen Seite führten zu einer „Massendepletion“ (statt „Massenextinktion“) (s. Sci. 294, 2072).

Es verschwanden:

--- viele Korallengattungen

- fast alle Ammonoidea, gesamte O Prolecanitida und Ceratitida; nur ein oder höchstens zwei Stammlinien überleben die TJG, evtl. entgehen die Ammonoida mit nur einer Gattung dem Aussterben
- wahrsch. überlebte nur eine Nautilidenart (*Cenoceras trechmanni*) die TJG und wird damit zur Stammform aller posttriassischen Nautiliden
- viele Muschelfamilien; 92 % aller nordwesteuropäischen Muschelarten
- viele Gastropodenfamilien
- Conodontentiere (nach MÜLLER schon kurz vor der TJG, fragliche Funde aus der Kreide Westafrikas, evtl. auf sekundärer Lagerstätte); lt. Nat. 479, 287 direkt an der TJG
- temnospondyle Labyrinthodontier sind nach neueren Ergebnissen nicht so stark betroffen wie früher angenommen
- Reptilordnungen Placodontia und Nothosauria; Ichthyosaurier-Fam. Shastasauridae und Mixosauridae (naA Mixosauridae bereits in der M-Trias erloschen)
Therapsiden-UO Dicynodontia (außer in Australien, wo sie in die ob. U-Kreide überlebten) „Thecodontia“
die beiden dominierenden keuperschen Reptilfamilien Procolophonidae und die thecodonten Phytosauridae (letzter Nachweis 0,8 MA vor der TJG).
- insgesamt 20 % der marinen Tierfamilien

Die Dinosaurier profitierten vom Tod der Konkurrenten (Therapsiden, „Thecodontia“, große Amphibien) und blühten im Jura auf.

Folgen der Extinktion:

Die oberkeupersche Extinktion führte zu einem dramatischen Wechsel in der Landtetrapodenfauna: altmodische Tetrapodengruppen (Palaeotetrapoden: Therapsida, „Thecodontia“, temnospondyle Amphibien, Rhynchosauria, Prolacertiforme und Procolophonide) wurden durch Neotetrapoden ersetzt (Schildkröten, Krokodile, Pterosauria, Lepidosauria, Säugetiere).

Während des Carn dominierten überall noch Palaeotetrapoden, besonders Therapsiden, Rhynchosauria und basale Archosauria; Dinosaurier stellten nur 1 bis 6 % der Individuen in den Tetrapodenfaunen. Während des Carn erschienen dann Repräsentanten aller drei Hauptlinien der Dinosauria. Nach der Carn-Nor-Grenze (die als eine Extinktionsgrenze im Rahmen eines mehrphasigen Extinktionsszenarios gilt) waren die Verhältnisse umgekehrt: Dinosaurier sind jetzt häufig, die übrigen drei o.g. Gruppen, die noch im Carn dominierten, sind ausgestorben oder nur noch schwach vertreten. An der Carn-Nor-Grenze beginnt die Diversifikation der Dinosauria, im unt. Nor gibt es die ersten Massenfundplätze. *Plateosaurus* erreicht erstmals Längen von bis 8 m. Im Nor machen Dinosaurier bereits 25 bis 60 % aller Landreptilien aus.

Der Carn-Nor-Extinktionseffekt war jedoch nicht nur auf Landfaunen beschränkt; auch Foraminiferen, Ammonoidea, Muscheln, Bryozoen, Korallenriffe, Seeigel, Seelilien und Conodonten erfuhren weltweite Extinktionen entweder während des Carn oder an der Carn-Nor-Grenze. Grundsätzlich ist daher von zwei Extinktionswellen, einer an der Carn-Nor-Grenze und einer zweiten an der TJG auszugehen, wobei – erstaunlicherweise - der Rhätolias in vielen Faunen und besonders Floren als Einheit gesehen wird.

Leider gibt es nur wenige fossilreiche Fundstellen, die den Faunenübergang an der TJG *ohne* Fazieswechsel dokumentieren. Eine Ausnahme bildet eine muschel-dominierte Bodenfauna aus

Südtibet. Sich eingrabende Suspensionsfresser sowie Taxa mit komplett aragonitischen Schalen waren bevorzugt von Extinktionen betroffen; es erloschen aber keine größeren Clades oder ökologischen Gruppen. Im Gegensatz zu anderen Massenextinktionen war die erste Fauna direkt nach dem TJ-Ereignis vergleichsweise divers, heterogen, ohne Dominanz einzelner Opportunisten-Taxa, und hoch spezialisierte, morphologisch komplexe Taxa blieben häufig und erreichten normale Größen (keine Miniaturisierung wie nach der PTG!). Die Extinktion triassischer Taxa erfolgte plötzlich und nicht protrahiert direkt unter der TJG. Die Befunde werden als Indiz für eine **relativ kurzfristige Störung der Umweltbedingungen** interpretiert und auf vulkanische Aktivität der Zentralatlantischen Magmaprovinz zurückgeführt. Sie führte zwar zur Extinktion verschiedener Taxa, nicht aber zu anhaltendem Stress für die überlebende Fauna. Allerdings steht die sehr schnelle Erholung der Bodenfauna im Kontrast zur verzögerten Erholung der Riff-Faunen (s. aber: Lias, Coelenterata) (Palaios 23, 711).

Diskussion der Extinktionsursachen:

An der TJG wurde anhand von C-Isotopen ein plötzlicher Kollaps der Bioproduktivität nachgewiesen (wenn auch in geringerem Ausmaß als an der PTG und KTG), verbunden mit plötzlichen Extinktionen im marinen Plankton (Radiolarien). Die negative C-Exkursion betrifft die obersten Meter des Rhät und die TJG selbst. Grobe Schätzungen (ausgehend von einer Gesamtdauer des Rhät von 6 MA) deuten darauf, dass die C-Exkursion etwa 0,5 MA anhielt, die Extinktion aber nur 50000 J. oder weniger. Die Ähnlichkeiten der C-Exkursion mit jenen der PTG und KTG sowie die Kürze des eigentlichen Aussterbeevents deuten darauf, dass ein einzelnes kurzzeitiges Ereignis für diese Effekte verantwortlich ist (Sci. 292, 1149).

Einige Autoren vermuten einen Impakt als Ursache, andere bringen die Extinktion mit starkem Vulkanismus mit Plateaubasalt und Hot Spot im Bereich der Azoren (zentralatlantische magmatische Provinz) in Verbindung (Plateaubasalt 200 +/- 5 MA). Die Neudatierung der TJG in 2008 (auf 201,6 MA; s. Sci. 320, 434) unterstreicht nun diesen zeitlichen Zusammenhang.

Die Analyse der Stoßwellen in Quarzkörnern ergab strittige Hinweise für einen Impakt; ein potentieller Krater wurde bisher nicht gefunden, die Manicouagan-Impakt-Struktur in Quebec gilt als zu alt (214 +/- 5 MA), ansonsten werden nur kleinere Impaktstrukturen angegeben, die die TJG möglicherweise überlappen. Allerdings können geschockte Quarze auch vulkanisch bedingt sein.

In Italien wurden drei separate Schichten mit geschockten Quarzkörnern gefunden, wobei die letzte mit der TJG identisch und mit der Totalextinktion der lokalen Rhaetavacula-Fauna verbunden war, während die beiden tieferen Schichten mit geschockten Quarzkörnern offenbar nicht mit Extinktionen assoziiert waren (wegen geringen Fossilgehalts und -diversität dieser unteren Schichten aber nicht sicher beurteilbar). Zwischen oberster und unterster Schicht mit geschockten Quarzen sollen ca. 150000 J liegen.

Die Befunde werden als Hinweis auf drei Impakte innerhalb von ca. 150000 J interpretiert, von denen der letzte Impakt zumindest für das lokale Aussterben verantwortlich sein soll; in Ermangelung einer Ir-Anomalie und anderer Hinweise auf einen Impakt gilt diese Interpretation aber als noch sehr spekulativ. Hinweise auf eine Ir-Anomalie in Australien konnten in Nachuntersuchungen nicht bestätigt werden. Die italienischen Quarzkörner könnten daher auch vulkanisch bedingt sein.

Abgesehen von den geschockten Quarzkörnern in Italien wurde ansonsten lediglich als ein weiterer möglicher Impakthinweis eine kleine Iridiumanomalie im Newark Basin direkt an der TJG entdeckt; weitere Indizien für Impakte an der TJG bestanden – zunächst - nicht.

Demgegenüber gibt es in SW-England eine eindeutige bis 15 cm dicke (Durchschnitt: 2,5 cm) Impaktschicht mit geschockten Quarzkörnern und Impaktkügelchen, deren Impaktogenität unstrittig ist; Datierung 214 +/- 2,5 MA, etwa mittleres bis jüngeres Nor, aber eindeutig zu alt für die TJG (201 MA). Die Altersspanne korreliert mit den Altersspannen diverser obertriassischer Impaktkrater (weltweit sind bisher 5 bekannt), darunter dem 100 km im Durchmesser messenden Manicouagan-Krater in NE-Kanada (214 +/- 1 MA) und dem Rochechouart-Krater in Zentralfrankreich (214 +/- 8 MA). Paläogeographisch kommen beide Krater als mögliche Quellen des südbritischen Impaktlayers infrage, evtl. beide gleichzeitig (Multi-Impakt-Event?) (Sci. 298, 2185).

Neuere Befunde (Nat. 392, 173) differenzieren zwischen einer Extinktion an der Trias-Jura-Grenze, die mit (vermeintlich) impaktgenerierten geschockten Quarzkügelchen in Norditalien korreliert (s.o.), und einer früheren Extinktion im Bereich der Carn-Nor-Grenze, die vor allem Tetrapoden und Landpflanzen und einige marine Gruppen betraf. Diese Extinktion könnte zeitlich mit einem Multi-Impakt-Event vor ca. 214 MA zusammenfallen, zu dem insgesamt 5 Krater aus Frankreich, Kanada (Manicouagan und Saint Martin), USA (Red Wing) und der Ukraine gezählt werden. Unter Berücksichtigung der paläogeographischen Lokalisation der Krater liegen die drei größten Krater auf einer Linie ("Kraterkette" von ca. 4500 km Länge); die fünf Krater könnten somit in kürzesten Zeitabständen (innerhalb von Stunden, vgl. Shoemaker-Levy 9 auf Jupiter) entstanden sein. Andere Forscher halten die taggenaue Synchronizität für nicht beweisbar bzw. nicht datierbar.

Der Manicouagan-Krater in Kanada wird inzwischen auf 215,5 MA datiert und damit ins mittlere Nor. In Tiefseesedimenten aus Japan fanden sich zu jener Zeit (durch Mikrofossilien synchronisiert) Mikrosphaerulen, nickelreicher Magnetit und eine Iridiumanomalie. Das marine Plankton und die Radiolarien wurden durch das Ereignis aber in Japan nicht gestört (kein Faunenwechsel, keine Extinktionen) – anders als in Nordamerika, wo sich Veränderungen in marinen Faunen sowie Tetrapoden und Pflanzen an Land zu jener Zeit zeigten. Der Manicouagan-Impakt triggerte demnach zwar Extinktionen mariner und terrestrischer Organismen in der Umgebung des Impakts, hatte aber keinen Einfluss auf die globale marine Lebewelt (PNAS 109: 19134).

Eine Neudatierung des Rochechouart-Kraters ergab dagegen ein Alter von nur 203 bis 199 MA, was im Rahmen der TJG (201,4 MA) liegt. Der Krater (25 km im Durchmesser, kann ursprünglich aber 40 – 50 km breit gewesen sein) ist auf einen 2 km großen Impaktor zurückzuführen. Er könnte ein Erdbeben der Stärke 11,5 (100 x mal mehr als das stärkste Erdbeben in historischer Zeit) verursacht haben und kann damit die Tsunami-Ablagerungen und anderen geologischen Störungen im Bereich der TJG in England, Deutschland usw. erklären, reicht aber nicht aus, um eine weltweite Extinktion zu begründen. Vielleicht gab es ja eine Serie von Impakten? Oder – ähnlich der KTG – waren die Ökosysteme durch den starken Vulkanismus der zentralatlantischen magmatischen Provinz schon so geschwächt, dass ein relativ kleiner Impakt ausreichte, um eine solche Extinktion zu verursachen? Der Superkontinent Pangäa begann gerade, auseinander zu brechen, was die starken vulkanischen Eruptionen (mindestens 2 Millionen Kubikkilometer Basalt) förderte.

Zugunsten der Rolle eines oder mehrerer Impakte spricht immerhin die extrem kurze Zeitspanne, in der die Extinktionen erfolgten (belegt z.B. durch den typischen Farn-Peak) – während sich die

Vulkaneruptionen über viel längere Zeiträume hingen. Der Farn-Peak scheint dabei zeitlich vor den ersten größeren Basalteruptionen zu liegen (wobei allerdings noch Datierungsunsicherheiten zu berücksichtigen sind) (Nat. 479, 287).

Kohlendioxid-Befunde:

Paläobotanische Indizien (Untersuchungen von Stomata an fossilen Blättern, z.B. Dichte der Stomata in zwei Megafloraen aus Ostgrönland und Südschweden) sprechen für eine Vervierfachung im CO₂-Gehalt der Luft und eine Erwärmung um 3 – 4 Grad an der Trias-Jura-Grenze. Die Reduktion der Stomata (aufgrund der hohen CO₂-Konz.) führte zu einer Reduzierung der Abkühlung der Blätter mit der Folge letaler Blatttemperaturen, was zu den > 95 % Turnover der Megaflora (auf Speziesniveau berechnet) beigetragen haben dürfte. Die Stomatadichte nimmt bereits im mittl. Rhät ab, und das niedrige Niveau persistiert bis ins Hettangium. Der starke Anstieg des CO₂ um die TJG herum steht in Einklang mit geochemischen Befunden; als Ursache kommt der starke Vulkanismus (zentralatlantische Magmaprovinz, 7 x 10⁶ km² Basalt in ca. 2 MA) infrage. Der niedrige Stomataindex (Stomataindex = Poren im prozentualen Verhältnis zur Anzahl der Epidermiszellen) fossiler Blätter an der TJG (SI = 3-4) wurde bisher nur bei fossilen Achsen aus dem U-Devon (SI = 2-3) beobachtet; für das U-Devon werden CO₂-Konz. von 2400-3000 ppm angenommen; für die TJG wurde kalkuliert, dass die CO₂-Konz. von 600 ppm auf 2100 – 2400 ppm an der TJG zugenommen hat, wahrscheinlich infolge intensiver vulkanischer Aktivität im Zusammenhang mit dem Auseinanderbrechen von Pangäa*. Gleichzeitig stiegen infolge des Treibhauseffektes die globalen Durchschnittstemperaturen um 3 - 4 Grad. Diese Erwärmung könnte die Photosynthese in den Blättern beeinträchtigt und dadurch die CO₂-Aufnahme in die Blätter vermindert haben. Große Blätter, die voll dem Sonnenlicht ausgesetzt waren (wie *Ginkgo*) oder Pflanzen in offenen Habitaten erreichten somit mittags Temperaturen, die 10 Grad über der Lufttemperatur lagen; dies ist mehr als das rezente Wärmelimit für die CO₂-Aufnahme bei tropischen Taxa; außerdem dürfte die geringe Dichte an Stomata die Abkühlung der Blätter durch Transpiration behindert haben. Je größer die Blätter waren, desto mehr wurden sie hitzegeschädigt, so dass es zu einer Selektion von Arten mit kleinen bzw. stark zerteilten Blättern kam. Folglich dominierten um die TJG herum – in einer Flora aus insgesamt 200 Arten – nur 7 Arten, die allesamt durch stark zerschlitze (*Clathropteris meniscoides*, *Todites goeppertiana*) oder sehr schmale Blätter (*Equisetites muensteri*) gekennzeichnet sind. Einstmals dominierende Arten aus der oberen Blatttage mit großen Blättern und demzufolge größtem Hitzestress (wie *Ginkgoites obovatus*) wurden ersetzt durch Arten mit stärker zerschlitzen Blättern (*Ginkgoites fimbriatus*) zu Beginn des CO₂-Anstiegs; bei weiterem CO₂- und Temperaturanstieg wurden diese dann wiederum ersetzt durch Formen mit extrem zerschlitzen Blättern (*Czekanowskia*, *Baiera muensteriana*). Ähnliche Tendenzen sind bei Cycadophyten zu beobachten (*Anomozamites*, *Sagenopteris*, *Todites*, *Dictyophyllum*, *Pterophyllum*), wobei das Ausmaß der Blattverkleinerung (bei den nachfolgenden Arten) umso stärker ausgeprägt war, je größer die Blattgröße der Vorgängerarten ausfiel. So betrug die Reduktion 99 % bei initial > 5 cm breiten Blättern, 80 % bei 2-3 cm breiten Blättern und 60-10 % bei 1 – 0,5 cm breiten Blättern. Alle neu etablierten Arten hatten stark zerschlitze oder sehr schmale Blätter. Der Treibhauseffekt führte also zu seiner Selektion mit dem Ziel, letale Blatttemperaturen zu vermeiden (Sci. 285, 1386).

Studien an Paläoböden stehen den Blattbefunden dagegen entgegen: Annahmen, eine starke Ausgasung von CO₂ habe zu einem massiven Treibhauseffekt geführt, konnten in Studien an Paläoböden aus einem Zeitraum von 20 MA um die TJG herum jedoch nicht bestätigt werden; der Anstieg betrug lediglich ca. 250 ppm; dies entspricht dem CO₂-Eintrag des Deccanvulkanismus um die KTG herum (bei einem CO₂-Basiswert der Oberkreide von 600 ppm). Sofern also der starke Vulkanismus für die Extinktionen verantwortlich sein sollte, müssten andere damit

verbundene Folgeerscheinungen (Abkühlung? SO₂-Aerosole führten zur Übersäuerung der Atmosphäre und Ozeane; rasche Meeresspiegelschwankungen infolge der Aufwölbung und des anschließenden Kollapses von Magmaplumen) diskutiert werden; letzteres könnte die rasche Verknüpfung von Transgression/Regression um die TJG und die weitverbreiteten Hinweise auf marine Anoxie im frühen Jura erklären. Andererseits sollen Meeresspiegelveränderungen aber nicht den „Farn-Peak“ an der TJG erklären können. Eine zeitlich „passende“ Impaktstruktur ist ebenfalls nicht bekannt; der insofern gelegentlich genannte Manicouagan-Krater ist ca. 14 MA älter. (Nat. 411, 675). Allerdings steht die Aussagekraft von Befunden aus Paläoböden unter Vorbehalt (sekundäre Veränderungen der Parameter im Laufe der Zeit), während die Stomatadichte von Blattfossilien ein zuverlässiges Merkmal ist, das sich mit dem Alter der Fossilien nicht verändern kann.

* Auch das Auseinanderbrechen von Superkontinenten geht mit einer starken CO₂-Freisetzung einher, weil 99,999 % des Kohlenstoffs in der Erde gebunden ist; bei der Entstehung von Grabensystemen wird daher ebenfalls CO₂ freigesetzt. Das Auseinanderbrechen von Pangäa dürfte zu Grabensystemen (Rifts) in der Gesamtlänge von 40000 km geführt haben – während der ostafrikanische Grabenbruch nur 6000 km misst. Die stärksten Rift-Perioden waren aber erst vor 130 MA (also erst in der frühen Unterkreide) und dann wieder vor 50 MA. Vor allem während dieser Zeiten kam es zu erhöhten CO₂-Freisetzungen aus den Grabenbrüchen auf den Kontinenten in die Atmosphäre, weil dabei Erdplatten zerbrechen, was CO₂ freigibt. Die CO₂-Ausgang an der TJG ist daher im Zusammenhang mit Vulkanismus zu sehen, die TJG ging noch nicht mit einer ausgeprägten Rift-Periode einher (vgl. Nature Geoscience, DOI 10.1038/s41561-017-0003-6).

Florenbefunde aus Ostgrönland (Sci. 324, 1554):

Untersuchungen an 6 zeitlich aufeinander folgenden Floren aus dem Rhät Ostgrönlands (basierend auf der relativen Häufigkeitsverteilung der Pflanzentaxa) sprechen für eine plötzliche Störung der Ökologie und Diversität der Floren (im Verlauf von ca. 9 m im Sediment), auch wenn sich an der TJG keine Massenextinktion von Pflanzenfamilien nachweisen lässt. Die Hypothese eines graduellen Verlustes der Pflanzendiversität ließ sich klar zurückweisen. Die ökologischen Störungen, die zu Verschiebungen der relativen Häufigkeit der Pflanzen führten, begannen vor geschätzt 0,3 bis 0,5 MA vor der TJG, abhängig von den Annahmen zur Sedimentationsrate. Der abrupte Rückgang der Diversität ging einher mit einer C-Exkursion und einem deutlichen Absinken des Meeresspiegels in Europa, aber Temperaturanstieg an der Meeresoberfläche (von +2 auf +7 Grad über rezenten Werten). Der Rückgang der Diversität erfolgte in einer Phase des CO₂-Anstiegs von einem Minimum von 480 +- 160 ppmv auf ein Maximum von 1240 +- 400 ppmv. Der plötzliche, erste und stärkste Einbruch der Diversität – innerhalb von 4 m im Sediment – ging einher mit einem CO₂-Anstieg um 100 bis 350 ppmv; während des weiteren Anstiegs bis zum Maximum an der TJG verlangsamte sich dann aber der Diversitätsrückgang, so dass der CO₂-Anstieg nicht der einzige Grund für den plötzlichen Einbruch der Pflanzendiversität darstellen kann. Insgesamt betrug der Turnover der Flora in der betreffenden Region an der TJG 90 %, der Diversitätseinbruch begann aber bereits 0,5 bis 0,3 MA zuvor.

Der plötzliche Einbruch der Florendiversität innerhalb von 4 m im Sediment und zeitlich vor der TJG spricht gegen die Annahme, dass Temperatur- und CO₂-Anstieg durch CO₂-Ausgasung aus dem Erdmantel im Rahmen des Vulkanismus der Zentralatlantischen Magmatischen Provinz zu lediglich graduellen Umweltveränderungen führten. Es muss von einem eher katastrophischen Ereignis im Rhät (noch vor der TJG) ausgegangen werden, sei es ein Meteoritenimpakt, Methanfreisetzung entweder durch die Intrusion des Magma oder durch Auflösung von Gashydraten, Schwefeldioxaerosole durch Magmaeruptionen.

Bezieht man sich allerdings nicht auf Makrofossilien, sondern auf die Sporenflora, so fällt der Diversitätsrückgang sowohl in Ostgrönland wie auch in anderen Regionen Europas viel geringer aus (Ostgrönland: nur 10 bis 12 %) als die auf der Basis der Makrofossilien geschätzten 85 bis 90% (für Ostgrönland). Die Sporenflora änderte sich allerdings rasch an der TJG; insbesondere Pflanzen mit hoch spezialisierter Fortpflanzung wie Cycadeen, Bennettiteen und der Samenfarn *Lepidopteris* verschwanden aus der Sporenflora (PNAS 107, 15351).

Andere Untersuchungen zeigten, dass saurer Regen die Wälder auf der Nordhalbkugel vorübergehend kollabieren ließ, bedingt durch große Mengen Kohlendioxid aus Vulkanausbrüchen, die die Bildung des heutigen Atlantiks einleiteten (in gewisser Analogie zum heutigen Waldsterben). Der Umstand, dass die Wälder nur auf der Halbkugel verschwanden, ist mit der CO₂-Zunahme allein nicht erklärbar; erst der saure Regen zerstörte die Wälder. Sporen und Pollen aus Bohrkernen aus Deutschland und Schweden zeigten, dass es an der TJG nach dem Absterben der Wälder zu einem raschen Wachstum von Farnen, Schachtelhalmen und Moosen kam. Ihnen machten saure Böden nichts aus. Gleichzeitig führten Sulfat-Aerosole zu einer Verminderung des Sonnenlichteinfalls, was ebenfalls Farnen gegenüber anderen Pflanzen Vorteile bot.

Eine weitere Studie aus Grönland stellte die Rolle hoher SO₂-Konzentrationen heraus – ausgelöst durch Vulkanismus der Zentralatlantischen Magmatischen Provinz. Zentrales Phänomen war dabei die massive Ausgasung von CO₂ (bewiesen durch Stomatadichte an fossilen Blättern sowie Isotop-Studien); auch Methan könnte beim Treibhauseffekt eine Rolle gespielt haben.

Untersucht wurden Ginkgoales (*Ginkgoites*, *Baiera*, *Sphenobaiera*) und Bennettitales (*Pterophyllum*, *Anomozamites*) sowie 8 stratigraphische Einheiten mit weitgehend ähnlichen Ablagerungsbedingungen und identischen Erhaltungsbedingungen (Beds 1 – 8), wobei die TJG in Bed 5 fällt (1-4: Rhät; 6-8: Hettang). Bed 5 ging auch mit erhöhten Anzeichen für Feuer einher (Holzkohle). Die höchsten CO₂-Gehalte fanden sich in Bed 6. Zeitliche Korrelationen (Dauer in Jahren) erfolgten in der Arbeit nicht.

Insgesamt zeigte die Flora von Astartekloeft an der TJG einen Turnover von 85 %, wobei im Jura einige unbedeutende Taxa der Trias dominierend werden, während wichtige rhätische Taxa unbedeutend werden. Der Florenwechsel begann vor Ablagerung von Bed 3 und endete nach Bed 6. Bennettitales waren im Rhät häufig, gingen über die TJG stark zurück und starben lokal aus, bevor Bed 8 abgelagert wurde. Ginkgoales waren vor der TJG selten und wurden nach der TJG dominant. Der Fossilnachweis ist zuverlässig, da, sofern keine Makrofossilien in bestimmten Beds angetroffen wurden, immerhin Kutikelreste gefunden wurden. Der fehlende Nachweis von Kutikelresten ist daher mit lokaler Extinktion gleichzusetzen.

Insgesamt fanden sich im Zeitverlauf starke Zunahmen der SO₂-bedingten Schädigungen der Blatt-Cuticula, wie man sie auch experimentell an modernen Pflanzen erzeugen kann. Auch die „Rundheit“ der Blätter nahm zu, d.h. die Blätter veränderten ihre Form. Die Häufigkeit der einzelnen Taxa ging zurück, und manche starben lokal aus. SO₂ leistet zwar einen Beitrag zur Verdunkelung und Abkühlung und lindert damit CO₂-bedingte Temperatursteigerungen, schädigt aber die Blattkutikeln. Das Ausmaß der Schäden an Blattkutikeln eignet sich sogar als ein Proxy für die Abschätzung des SO₂-Gehalts. SO₂ schädigt die Vegetation sowohl direkt als auch in Form von saurem Nebel und Regen. Die Blattbildung wird reduziert, die Blattfläche fällt kleiner aus, Cuticula und Stomata werden geschädigt. SO₂ mag eine Rolle bei der zeitlichen Entkoppelung der Erholung mariner versus terrestrischer Ökosysteme spielen.

Makromorphologisch stellte man fest, dass vor der TJG die Blätter zunächst runder werden, dann werden die betreffenden Pflanzentaxa seltener oder verschwinden ganz, und nach dem Event erscheinen die Taxa dann wieder mit normaler (nicht-runder) Blattmorphologie, sofern sie nicht lokal ausgestorben sind. Dies alles ließ sich auch experimentell an den nächsten rezenten Verwandten der betreffenden Pflanzen nachvollziehen. Die CO₂-Steigerung über die TJG führte dabei zu einer Verdickung der Cuticula und erhöht damit ihre fossile Erhaltungschance.

Die Kutikelschäden begannen bei Ginkgoales in Bed 2 und nahmen an Häufigkeit zu; in Bed 4, 5 und 6 waren alle Kutikeln geschädigt, am ausgeprägtesten in Bed 6. In Bed 7 und 8 kehren die Kutikeln wieder zu ihrer normalen Morphologie zurück. Auch die Blätter waren wieder weniger rund.

Bei der Schädigung der Kutikeln durch SO₂ spielen Veränderungen des Kutikelwachses eine Rolle. Auch die Rundheit der Ginkgophyten-Blätter nahm bereits in Bed 2 zu; danach wurden Ginkgoales immer seltener. In Bed 7 tauchten sie dann wieder in großer Häufigkeit auf und wurden zur dominierenden Pflanze an der Lokalität.

Bennittitales reagierten später; erst ab Bed 4 wurden die Blätter erheblich runder mit weiterer Zunahme in Bed 4 - 6. Maximale Rundheit von Bennettitales und Koniferen (*Podozamites*, *Elatocladus*) in Bed 5. Danach wurden Bennettitales immer seltener bis zum Bed 7; in Bed 8 fehlen sie komplett. Erste leichte Kutikelschäden bei Bennettitales zwar ebenfalls schon in Bed 2, während Ginkgoales aber schon in Bed 2 das volle Spektrum an Schadenserscheinungen zeigten (einschl. Rundheit, die bei Bennettitales erst in Bed 4 einsetzt). Ginkgophyten reagierten also früher und schneller auf die SO₂-Belastung. Allerdings waren im Bed 4 die Schäden an den Bennettitales relativ stärker ausgeprägt, und nach Bed 4 gingen letztere sehr stark zurück (normale Morphologie der Bennettitales zwar wieder in Bed 7, aber anschließend lokal ausgestorben). (Palaeobio Palaeoenv. 98: 49).

Die paläobotanischen Befunde beweisen in ihrem Zeitverlauf, dass nur vulkanische Ausgasungen als Urheber infrage kommen. Ein Impaktereignis hätte niemals zu solchen graduellen, im Zeitverlauf ansteigenden Effekten führen können, die sich über 50 m Sedimentmächtigkeit (Bed 2 bis Bed 7) hinziehen. CO₂- und SO₂-assoziierte Phänomene hätten im Falle eines Impaktes plötzlich einsetzen müssen, mit maximaler Ausprägung gleich zu Beginn. Die Befunde schließen einen Impakt als Ursache der TJG-assoziierten Extinktion – jedenfalls der Extinktion direkt an der TJG – damit eindeutig aus. Falls sich Impaktmarker finden, könnte dies lediglich auf zufälligem zeitlichen Zusammentreffen beruhen.

Iridiumanomalie und faunaler Turnover der Reptilien, Aufstieg der Dinosaurier (Sci. 296, 1305):

Im Jahre 2002 verdichteten sich Hinweise auf einen Impakt an der TJG: Die Analyse der Fußspuren von Dinosauriern und anderen Reptilien von über 70 Lokalitäten in NO-Amerika ergab deutliche Hinweise auf eine terrestrische Massenextinktion; große Theropoden erschienen 10.000 J nach der TJG und weniger als 30.000 J nach dem Aussterben der letzten triassischen Taxa, wobei sich dieser Faunenübergang zeitlich mit einer Ir-Anomalie (maximal 285 ppm bei Backgroundlevel von ca. 50 ppm) und dem Farnsporenpeak deckt. Schon nach weniger als 100.000 J nach der TJG hatte sich ein stabiles Diversitätsmaximum der Dinosaurier eingestellt,

d.h. innerhalb von 100.000 Jahren war die 135 MA anhaltende Dominanz der Dinosaurier etabliert.

Unterhalb der TJG nahm die relative Häufigkeit von Dinosaurier-Ichnotaxa langsam zu, auch die maximale Größe der Spurenfossilien stieg schrittweise bis zur TJG an. Bis zum mittleren Rhät stellt der Ichnogenus *Atreipus* (von einem Ornithischia) den häufigsten dinosauriden Ichnogenus, verschwindet dann aber im M-Rhät. Im Nor findet sich außerdem noch „*Anchisauripus*“ (Auftreten im frühen Nor; von einem kleinen bis mittelgroßen Theropoden) und ein weiterer, aber seltener Ichnogenus. Die Ichnotaxa von nondinosauriden Reptilien nahmen in der oberen Trias an Diversität allgemein zu.

Oberhalb der TJG nahm dagegen die Diversität nondinosaurider Spurenfossilien ab, diejenige der Dinosaurier nahm bis zu einem Maximum zu; die Maximalgröße der Theropodenfußabdrücke vergrößerte sich mit dem Auftreten von *Eubrontes giganteus* um 20 %. Knochenfunde sind zwar viel seltener als Fußabdrücke, bestätigen aber diese Befunde. Phytosaurier und Procolophoniden wurden zum letzten Mal 800.000 Jahre vor der TJG nachgewiesen; an derselben Fundstelle treten auch die ersten Protosuchia auf. Im o.g. Untersuchungsgebiet der Spurenfossilien der TJG, das bei etwa 100.000 J vor der TJG beginnt, sind Phytosaurier und Procolophoniden nicht mehr nachweisbar. Oberhalb der TJG finden sich typische jurassische Fußspuren einschl. *Eubrontes*, triassische Ichnogenera fehlen. Die letzte typische triassische Fußspur (von einem Rausuchia; das Spurentaxon lässt sich 20 MA durch die Trias zurückverfolgen!) ist <20000 J. von der TJG entfernt; 40000 J vor der TJG sind diese Rausuchia-Spuren dagegen noch häufig vertreten, daneben *Anchisauripus* und „*Grallator*“ (von einem kleinen Theropoden). Die erste jurassische Spur (erster Nachweis von *Eubrontes giganteus*) entstand ca. 10.000 J nach der TJG. Der faunale Turnover muss somit in einem Zeitintervall von max. 50.000 J erfolgt sein, in das auch die Iridiumanomalie und der Farnpeak fallen.

Die Diversität der Spurenfossilien ist im frühesten Jura zunächst gering (*Rhynchosauroides* von Lepidosauromorpha; *Batrachopus* von Crocodylomorpha; *Eubrontes giganteus* von einem großen Theropoden; überlebend aus der Trias sind *Grallator* und *Anchisauripus* von kleineren Theropoden); herbivore Dinosaurier (Prosauropoden, Ornithischia) erscheinen innerhalb der ersten 100.000 J nach der TJG (Spuren- und Knochennachweise), wobei gleichzeitig die *Häufigkeit* von Prosauropodenspuren (*Otozoum*) zunimmt wie die *Größe* der Ornithischia-Spuren; ansonsten bleibt die Zusammensetzung der Spurenfaunen in NO-Amerika dagegen stabil. Der Anteil der Dinosaurierspuren nahm von 20 % vor der TJG auf über 50 % nach der TJG zu. Die Vergrößerung der Spurenfossilien nach der TJG spricht für eine Verdoppelung der Körpermasse der jeweils größten Theropoden.

Direkt nach der TJG nahm die Größe der Dinosaurier aber sprunghaft zu; *Eubrontus giganteus* (Ichnofossil) erreichte schon 50000 J nach der TJG eine Größe von sechs Metern (als Theropode!). Erstaunlicherweise schafften es die recht großen (bis 6, naA bis 8 m langen) Plateosauriden über die TJG in den Lias hinein.

Die sehr plötzliche Größenzunahme der Dinosaurier innerhalb weniger tausend Jahre kann eigentlich nur so erklärt werden, dass diejenigen Theropoden, die die Katastrophe überlebten (und während der Katastrophe noch recht klein gewesen sein könnten), auf die ökologische „Freisetzung“ aus ihren Nischen und Bedrohungen reagierten; ein Äquivalent hierzu findet sich bei modernen Reptilien, wenn diese auf Inseln gelangten, auf denen sie keinen Feinde hatten (z.B. Riesenschildkröten von Galapagos, Komodowarane usw.). In der Isolation auf Inseln (ohne Feinde) werden kleinere Tiere groß und sehr große Tiere kleiner (s. Pleistozän). Entscheidend hierfür ist einerseits das Fehlen von Feinden und dass sich bestimmte Veränderungen relativ

schnell durchsetzen können (wie das in einer isolierten Inselpopulation mit kleiner Individuenzahl der Fall ist). Aber auch eine durch eine Katastrophe stark dezimierte Population auf dem Festland dürfte in der Abwesenheit von Feinden dieselben Vergrößerungstendenzen zeigen.

Zugunsten eines Impakts sprechen sedimentologische Indizien für gewaltige Tsunamis an der TJK (z.B. in Deutschland als Pylonotenbank), die auf bis zu 100 m hohe Wellen deuten; nur ein Seebeben der Stärke 20 könnte solch gewaltige Tsunamis ausgelöst haben; derartig starke Seebeben sind auf der Erde aus endogenen Gründen nicht denkbar, so dass nur ein Meteoriteneinschlag ins Meer als Ursache infrage kommt. Die sedimentologischen Befunde werden mit einer riesigen Flutwelle erklärt, die das von ihr aufgewühlte Material vor sich hergetrieben und dann im Flachwasser abgelagert hat; in Deutschland erscheint diese Schicht als 20 – 30 cm dicke Pylonotenbank, in Südwestengland sind chaotische Schichten mit einem Durcheinander von Schlamm, Sand und organischem Material bis zu 2,5 m mächtig. Auch eine Iridiumanomalie und andere Indizien für einen Meteoriteneinschlag wurden in England gefunden; der Meteorit soll mehr als 600 km vor der Westküste des heutigen Großbritannien eingeschlagen sein und einen Tsunami ausgelöst haben, der bis nach Süddeutschland raste.

Das Ausmaß des Tsunami und des Meteoriten lässt sich aus der Dicke der Sedimentschichten abschätzen. Der Tsunami, der 1883 nach der Explosion des Vulkans Krakatau entstand, erreichte mit bis zu 30 m hohen Wellen die indonesische Küste; seine Ablagerungen sind durchschnittlich 7 cm dick, würden aber nach Jahrmillionen, nach Kompaktierung durch aufliegende Sedimente, auf 2 cm schrumpfen. Der Tsunami vom 26.12.2004 wird dagegen wohl keine auffälligen geologischen Spuren hinterlassen. Da in England die Tsunamiablagerungen auf einer Fläche fast so groß wie Deutschland eine Dicke von 2 bis 4 m erreichen, wird klar, dass weder ein Vulkanausbruch noch Erdbeben derartige Energien freisetzen können, so dass nur ein Impakt hierfür infrage kommt, bestätigt durch die Iridiumanomalie und andere impaktogene Partikel.

Der KT-Impakt (200 km Krater, 10 km Impaktor) führte zu Tsunamis, die noch in 2500 km Entfernung Tsunamite von 5 m Mächtigkeit ablagerten; der Manicouagan-Impakt (100 km Krater) vor 214 MA (NW-Kanada) hinterließ mehr als 10 m mächtige Tsunamite in 700 km Entfernung. Der TJ-Impakt vor England dürfte daher kleiner gewesen sein, da er lediglich Tsunamite von 2 – 4 m Mächtigkeit auslöste, die bisher nur bis Südwestdeutschland (dort 20 – 30 cm mächtig) nachweisbar sind. (Spektr. Wiss. 11/2004; Bild der Wiss. 5/2005).

Ganz unabhängig davon, ob es sich nun wirklich um einen Impakt handelte (der sehr starke Vulkanismus begann erst 20000 J nach der TJK; andererseits ist die Ir-Anomalie viel schwächer als an der KTG; das Maximum von 285 ppm beträgt nur 1/3 der niedrigsten Messwerte der KTG; daher können vulkanische oder andere geochemische Ursachen für die relativ schwache Ir-Anomalie nicht sicher ausgeschlossen werden; Impaktspezialisten blieben von der Ir-Anomalie bisher eher unbeeindruckt), muss auf jeden Fall irgendeine Katastrophe die Diversität der Nichtdinosaurier unter den Reptilien stark dezimiert haben; die damit verbundene starke Abnahme der Konkurrenz triggerte die Entwicklung und Ausbreitung der großen Theropoden, zusammen mit der Diversifizierung der überlebenden Prosauropoden und Ornithischia (Sci. 296, 1215+1305).

Untersuchungen an C-Isotopen zeigten andererseits, dass die endtriassische Extinktion vor 201,4 MA sowohl in marinen wie terrestrischen Umgebungen gleichzeitig mit den ersten Basaltbildungen in Marokko (und kurz vor den ersten Basaltbildungen in Nordamerika), einem CO₂-bedingten Super-Treibhaus und einer marinen Biomineralisierungskrise begann. Dieses

Zusammentreffen von Eruptionen der zentralatlantischen magmatischen Provinz, C-Anomalie und Massenextinktion spricht für eine vulkanische Ursache der endtriassischen Extinktion (PNAS 107, 6721).

Aktueller Kenntnisstand zur Extinktion anno 2011 (Nat. 471, 51):

Ende der Extinktion vor ca. 200 MA

Dauer: 0,6 bis 8,3 MA

Intensität: 47 % der Gattungen, 80 % der Arten

Ursachen: Aktivität der zentralatlantischen magmatischen Provinz, dadurch vermutlich erhöhter CO₂-Gehalt in der Atmosphäre, verbunden mit Treibhauseffekt und Übersäuerung der Meere

Die Basaltmenge der Zentralatlantischen Magma-Provinz wird auf 3 bis 11 Millionen Kubikkilometer geschätzt; die Hauptschübe erfolgten zwischen 201,566 und 200,916 MA. Das globale Aussterbeereignis korreliert mit einem Schub, der vor 201,564 MA in Marokko stattfand. In den folgenden 600.000 Jahren erfolgten weitere Basaltschübe, die aber nicht mehr mit Aussterbeereignissen korrelieren.

Das Massensterben vor 201,564 MA führte zu einer Ablagerung von fast fossileren Schichten für einen Zeitraum von ca. 100.000 Jahren; danach treten die ersten Ammoniten der Art *Psiloceras spelae* auf, die den Beginn des Jura definieren (erster Nachweis im Karwendelgebirge) – vor etwa 201,46 MA.

Der Hauptextinktionsevent erfolgte etwa 100 TA vor der TJG (+- 40 TA). Die Erholung von Flora und Fauna erfolgte somit in einem Zeitraum, in dem es zu weiteren Basaltschüben kam, die zu vorübergehenden hohen CO₂-Werten in der Atmosphäre 60 TA, 270 TA und 620TA nach dem Extinktionsevent führten. Insgesamt gab es also vier starke Basalruptionen der zentralatlantischen Magmaprovinz, von denen die erste mit den globalen Extinktionen verbunden war, ca. 100 TA vor der TJG. Insgesamt erstreckten sich die Eruptionen über ca. 600 TA, d.h. bis ins Hettang hinein.

Die genauen Mechanismen, wie die Magmaeruption zu der Extinktion führte, sind aber noch unklar. Hoher CO₂-Partialdruck, fast kompletter Kollaps der Korallenriffe und fehlende Karbonatablagerung führten zur Übersäuerung des Meerwassers; große Mengen isotopisch leichten Kohlenstoffs wurden in die Atmosphäre entlassen.

Innerhalb von 1,8 MA entwickelten sich aus *Psiloceras spelae* oder einer ähnlichen Art dann 30 neue Gattungen und letztendlich die gesamte Diversität der Ammoniten von Jura und Kreide (Natwiss. Ru. 5/2013: 233; Sci. 340: 941).

Der Nachweis von Molekülmarkern grüner Schwefelbakterien aus Sedimentproben küstennaher Gewässer im Hettang (Norddeutschland, Luxemburg) bestätigte dieses Szenario: massive Vulkanausbrüche setzten große Mengen CO₂ und SO₂ frei, es resultierten globale Erwärmung und Sauerstoffmangel in den Ozeanen. Im Rahmen dieser vulkanischen Aktivität brach auch der Urkontinent auseinander; der Atlantische Ozean entstand.

Die Vulkanausbrüche führten in der Nordhemisphäre zunächst zu einem Waldsterben; daraufhin breiteten sich Farne und andere Pionierpflanzen aus.

In den Meeren wucherten grüne Schwefelbakterien, außerdem vermehrten sich die grünen Algen zulasten der roten – ein Indikator für Anoxie. Grüne Schwefelbakterien belegen, dass die photische Zone über längere Zeiten große Konzentrationen von Schwefelwasserstoff enthielt. Die Zirkulation in den Randbereichen des Tethys-Ozeans war stark behindert – die flachen epikontinentalen Meeresregionen wurden dadurch vergiftet. Gerade sie waren aber die Hotspots der Biodiversität im Mesozoikum. Schwefelwasserstoff verlangsamte dann auch die Erholung der marinen Ökosysteme im Lias – so gab es für lange Zeit keine Korallenriffe mehr. (Nature Geoscience, online 12.8.2012).

Untersuchungen zum Quecksilbergehalt in Sedimenten aus der Zeit der endtriassischen Extinktion (ca. 201,5 MA) und der TJG sprechen für mehrere Pulse starker vulkanischer Aktivität (im Abstand von ca. 0,2 MA) der Zentralatlantischen Magmatischen Provinz, die zu Störungen des ozeanischen und atmosphärischen Systems geführt haben dürften. Die zentralatlantische magmatische Provinz repräsentiert sich heute durch mehrere basaltische Abschnitte zwischen den Sedimenten der obersten Trias und des untersten Jura. Extinktionshorizonte gehen mit erhöhtem Quecksilbergehalt einher (bei Vulkanausbrüchen wird Quecksilber freigesetzt) (PNAS 114: 7927).

gmtr-gmtr

Die Große Modernisierende Transformation (GMT)

Die TJG schließt (mit einem kleineren Nachhall im Toarc) eine 60 Millionen Jahre anhaltende Phase wiederholter globaler Krisen ab, die Flora und Fauna grundlegend veränderten und erneuerten/modernisierten.

In einen übergeordneten Kontext eingeordnet wird erkennbar, dass der Übergang von den Floren und Faunen des Paläozoikums zu den Floren und Faunen von modernem Gepräge (bzw. deren mesozoischen Vorläufern) ein mehrschrittiger Prozess war, der sich im Wesentlichen in einem Zeitraum von 60 MA zwischen spätem Mittelperm und allerunterstem Jura (nach der TJG) abspielte und dabei von (mindestens) vier vulkanisch bedingten globalen Krisen ausgelöst wurde, verbunden mit Flutbasalteruptionen und länger anhaltender vulkanischer Aktivität nacheinander in unterschiedlichen magmatischen Provinzen:

- gegen Ende des Guadalupians (Emeishan-Flutbasalt, China), ca. 8 MA vor der PTG (die terrestrischen Extinktionen erfolgten allerdings nicht direkt am Ende des Capitanians, sondern schon im Verlauf des Capitanians, und terrestrische Faunen am Ende des Capitanians stellen bereits eine Reaktion auf frei gewordene Nischen dar) (vgl. Sci. Rep. 9: 5063).
- Sibirian-Trap-Vulkanismus um die PTG herum (mehrphasig, auch noch in die U-Trias hineinreichend und daher die Ökosysteme mehrfach relativ kurzzeitig hintereinander störend)
- Carnian Pluvial Event (ca. 234 – 232 MA), magmatische Provinz Wrangellia (NW-Amerika)
- TJG: Zentralatlantische magmatische Provinz (Region der Azoren)

Die Trias-Jura-Grenze stellt insoweit die letzte stark einschneidende globale Krise in einer über 60 MA anhaltenden Serie von Krisen dar.

- Die Krise im Toarcium (183 MA; Toarcian Oceanic Anoxic Event an der Pliensbach-Toarc-Grenze) stellt noch einen letzten Nachhall dieser Effekte dar; auch sie war mit Vulkanismus, Treibhauseffekt, ozeanischer Anoxie und Extinktionen verbunden. Die globale marine Anoxie erfolgte in zwei Phasen und umspannte insgesamt mindestens 1 MA. Sie begann an der Grenze zwischen Pliensbachium und Toarcium, ausgelöst durch Vulkanismus einer magmatischen Provinz (Karoo-Ferrar-Provinz), und hielt bis ins mittlere Toarcium an (PNAS 115: 6596). Inkludiert man diese Krise in das Gesamtszenario, deckt es insgesamt einen Zeitraum von fast 80 MA ab – mit in unterschiedlichen Zeitabständen erfolgenden globalen Krisen durch Flutbasalteruptionen (zwischen ca. 260 und ca. 183 MA). Die Extinktion vor 183 MA wird vor allem mit der explosiven Radiation der Tetanurae in Verbindung gebracht (Megalosauroida, Allosauroida, Coelurosauria); nachdem offenbar Konkurrenten erloschen waren, radiierten basale Tetanurae im obersten U-Jura und M-Jura massiv und wurden zur erfolgreichsten Gruppe der Dinosaurier.

Nicht eine einzige Katastrophe oder globale Krise allein, sondern die Aneinanderreihung mehrerer globaler, stets vulkanisch/magmatisch ausgelöster Krisen (mit Treibhausklima) in unterschiedlich langen Zeitabständen führte im Ergebnis dazu, dass Flora und Fauna im Jura (und danach) im Meer und an Land eine taxonomisch völlig neue Zusammensetzung aufwiesen als noch 60 - 77 MA zuvor, und dass von den typisch paläozoischen Floren- und Faunenelementen fast überhaupt nichts mehr übrig blieb, weder an Land noch im Meer.

Man könnte die Konsequenzen der Serie der vulkanisch – wohl vor allem durch Flutbasalteruptionen – ausgelösten globalen Krisen für die Tier- und Pflanzenwelt als „Große Transformation“ oder „Große Modernisierung“ bezeichnen, an deren Ende von der paläozoischen Tier- und Pflanzenwelt fast gar nichts mehr übrig blieb und sich die wenigen Überlebenden auf hohem taxonomischen Niveau in einer veränderten ökologischen Rolle wiederfanden (z.B. die Isoetales als kleine krautige Überbleibsel der einst mächtigen Bärlappbäume oder die Equisetaceae im Vergleich zu den riesigen Calamiten).

Als Kombination aus „Große Transformation“ und „Große Modernisierung“ wird hier der Begriff „Große modernisierende Transformation“ vorgeschlagen – einfach aus Gründen der Praktikabilität, weil sich dieser Begriff mit GMT praktisch und sinngemäß abkürzen lässt (im Vergleich zu „GM“ oder „GT“).

Man hat den Eindruck, dass die sich erholende und weiter evolvierende Tier- und Pflanzenwelt in diesem Zeitraum von 60 MA zwischen spätem Guadalupian und der Basis des Jura bzw. 77 MA bis zum Toarc gerechnet in unterschiedlichen Zeitabständen immer wieder erneut „einen auf den Deckel bekommen“ hat. Die sich wiederholenden Krisen boten gleichzeitig Chancen für Innovationen und neue Taxa. Erstens dadurch, dass ökologische Nischen frei wurden, die jetzt schnell und leicht wiederbesetzt werden konnten; zweitens, indem bestimmte Innovationen, die bereits bestanden (Präadaptation), bisher aber keinen großen Nutzen brachten, jetzt von Vorteil werden konnten oder für bestimmte (neue) Zwecke kooptiert werden konnten, oder dass neu entstandene Innovationen unter den variablen Lebensbedingungen größere Chancen hatten, in einem bestimmten Moment und an einem bestimmten Orten auf Bedingungen zu treffen, wo sie einen großen Vorteil boten, was zu ihrer positiven Selektion und ihrem Durchbruch verhalf („zur richtigen Zeit am richtigen Ort“). Variierende Lebensverhältnisse (einschl. damit verbundener

Isolationsphänomene) bieten mehr Chancen als konstante Verhältnisse, dass ein „richtiger Zeitpunkt“ für den Durchbruch einer Innovation oder Kooptierung einer Präadaptation eintritt.

Isolation in Refugien könnte eine weitere wichtige Rolle für Evolutionsschübe gespielt haben, wirkt Isolation doch grundsätzlich evolutionsfördernd. Variable und kritische Lebensverhältnisse schaffen solche Refugien.

Offenbar waren die Auswirkungen der mindestens vier (inkl. Toarc mindestens fünf) vulkanischen Events (besser: Event-Phasen, denn es handelte sich jeweils um längere Zeiträume von mehreren hunderttausend Jahren oder sogar mehr als 1 MA, mit wahrscheinlich mehreren vulkanischen Pulsen) nicht gleichförmig. Gemeinsam war ihnen auf jeden Fall der Treibhauseffekt. Andere Folgen waren aber zumindest graduell unterschiedlich zu gewichten. Spielte an der PTG vor allem die ozeanische Anoxie bis ins Oberflächenwasser und damit in die Küstenbereiche hinein eine entscheidende Rolle, und damit wahrscheinlich eine „vergiftete“, jedenfalls dem Leben an Land nicht gerade förderliche Luft, war der CPE (Carnian Pluvial Event) von humiden Phasen und starken Monsunen geprägt, die ein weniger krisenhaft-toxisches Szenario darstellen, sondern eher eine Grundlage für einen nachhaltigen Wechsel der Floren und Faunen. Da der Wechsel von trocken zu feucht offenbar nicht graduell erfolgte (wie ein allmählicher Klimawandel z.B. durch Kontinentaldrift, wenn Kontinente zentimeterweise pro Jahr in andere Klimazonen wandern), sondern plötzlich, hatten die lokalen Faunen keine Zeit und Gelegenheit, sich allmählich anzupassen oder den für sie günstigeren Klimabedingungen „hinterherzuwandern“. Auf sich plötzlich verändernde Klima- und Lebensverhältnisse konnte also nicht durch Anpassung oder Habitatverschiebung / Wanderung reagiert werden, sondern für die besonders betroffenen Taxa nur durch Aussterben (z.B. bisher dominierender Herbivoren). Dies schaffte leere ökologische Nischen, in die überlebende oder an die neuen Verhältnisse (möglicherweise nur graduell) besser adaptierte Taxa rasch hinein radiieren konnten. Der CPE bot also ein deutlich anderes Szenario als an der PTG und könnte erklären, weshalb der CPE bisher als Massensterben übersehen wurde, weil die Gesamtdiversität – anders als an der PTG – nicht dramatisch zurückging, da die durch Extinktionen frei gewordenen Nischen sofort durch neu radiierende Taxa wiederbesetzt werden konnten. Anders als die PTG war der CPE zwar ebenfalls eine globale Katastrophe, aber nicht im Sinne pauschal vernichtender Lebensbedingungen oder direkt lebensbedrohender Zustände, sondern „nur“ als eine plötzliche drastische Veränderung der Lebensbedingungen, jedenfalls an Land, die zu Verlierern und Gewinnern führte, wobei Gewinner und Verlierer im Rahmen des CPE offenbar recht gleichmäßig verteilt waren, während die PTG fast nur Verlierer kennt, mit wenigen Ausnahmen von Krisengewinnern wie z.B. *Lystrosaurus*

Die Auswirkungen auf die Tier- und Pflanzenwelt wären vermutlich *andere* gewesen, wenn jede vulkanisch ausgelöste globale Krise gleichartig abgelaufen wäre und genau zu denselben Konsequenzen (eventuell nur modifiziert durch die Stärke der Ausprägung) geführt hätte. Dann hätten jedes Mal exakt dieselben Selektionsfaktoren und –drucke geherrscht. Die Unterschiedlichkeit der vulkanischen Events und ihrer Auswirkungen führte stattdessen dazu, dass in verschiedenen Zeiträumen unterschiedlicher, andersartiger Selektionsdruck ausgeübt wurde; Gewinner und Verlierer waren nicht immer vom gleichen Bauplan oder gleicher Ökologie. Über den Zeitraum von 60 bzw. 77 MA hinweg betrachtet dürften diese unterschiedlichen Selektionsdrucke gravierendere Auswirkungen für das Überleben der Altflora und –fauna gehabt haben als eine simple Wiederholung immer wieder derselben Selektionsfaktoren, umgekehrt aber auch viele neue zusätzliche Chancen geboten haben für Innovationen oder Kooptierung von Präadaptation und damit auch für taxonomisch neue Gruppen bzw. deren Radiation und Diversifizierung. Die Heterogenität der vulkanisch bedingten Krisen bzw. deren Auswirkungen dürfte also einen gewissen Anteil an der GMT gehabt, insbesondere insoweit, dass sie nicht nur Vorhandenes zerstörte, sondern auch die Gelegenheit für Neues gab. Wären alle Krisen gleichartig

abgelaufen, wäre das Endergebnis am Ende des 60-MA- bzw. 77-MA-Zeitraumes wahrscheinlich ein anderes gewesen, mit möglicherweise weniger starken Verlusten der Altflora und Altfauna (je nachdem, welches Krisenszenario dominiert hätte) und einer sehr gezielten, wiederholten Selektion genau jener Faunen- und Florenelemente, die mit dem konkreten, sich stets gleichförmig wiederholenden Krisenszenario am besten zurechtkamen.

So waren aber die ersten globalen Krisen im späten Perm und um die PTG eher durch Vernichtung von Taxa und Verarmung der taxonomischen Diversität (und damit auch der Freiräumung ökologischer Nischen) gekennzeichnet, während die Krisen im Laufe der Trias die Richtung der Evolution der regenerierenden bzw. neu entstandenen taxonomischen Gruppen beeinflussten und formten. Die Krisen im höheren Perm (ab späten Guadalupian) und um die PTG herum dienten also primär zur Beseitigung des „Alten“ und der Schaffung freier Nischen für „Neues“, die Krisen im Laufe der Trias bis zur TJG formten dann dieses „Neue“ aus, das sich dann nach Ende des krisenreichen Zeitraumes ab dem untersten Jura und vor allem ab dem mittleren Toarc in eher ruhigen, krisenarmen Bahnen kontinuierlich weiter entwickeln konnte, jedenfalls bis zur KTG als nächsten bedeutenden Krisen-Event.

Der Begriff der „Großen modernisierenden Transformation“ erscheint deshalb gerechtfertigt, weil in keinem 60-MA-Zeitraum (nach Etablierung der phanerozoischen Meeresfauna im Rahmen der kambrischen Explosion und der Eroberung des Festlands durch Tiere und Pflanzen im mittleren Paläozoikum) so große Veränderungen der Flora und Fauna auf hohem taxonomischen Niveau in einem so überschaubaren Zeitraum von 60 MA erfolgten.

Dies wird deutlich, wenn man z.B. mit dem Zeitraum zwischen 320 und 260 MA vergleicht, der eher durch graduelle Veränderungen bedingt durch die im Verlauf dieses Zeitraumes einsetzende Eiszeit und dadurch verursachte Klimaveränderungen gekennzeichnet ist, aber keine grundsätzliche Neuausrichtung von Flora und Fauna zeigt, abgesehen von einer gradualistischen Weiterentwicklung der Amniota auf der diapsiden und synapsiden Linie. Die Karbonflora zog sich aufgrund veränderter Lebensräume und zunehmender Trockenheit auf Refugien zum Beispiel in China zurück, erlosch aber nicht komplett.

Auch der erste 60-MA-Zeitraum nach der „Großen Modernisierenden Transformation“ ist durch eher graduelle Veränderungen im Sinne von Weiterentwicklung, Radiation und Diversifizierung geprägt. Im Zeitraum zwischen 200 und 140 MA bleibt die Flora vergleichsweise konstant. Die Blütenpflanzen, die nach molekularen Daten, aber auch neueren Fossilbelegen (Schmeissneriaceae als Blütenpflanzen oder nahe Verwandte) ebenfalls während der GMT entstanden, bleiben noch unbedeutend. Die während der GMT aufgetretenen Dinosaurier und Mammaliaformes entwickeln sich weiter und diversifizieren, eine Linie der Theropoden verkleinert sich zunehmend und entwickelt sich zu den Vögeln. Mammaliaformes besetzen viele Nischen; Kronengruppen-Säuger treten auf. Der Entwicklungstrend ist aber gleichförmig und kontinuierlich ohne auffällige Brüche.

Dies gilt auch für die nächsten 60 MA zwischen 140 und 80 MA. Hier verändert sich vor allem die Landflora. Die Blütenpflanzen, die während der GMT entstanden waren, erfahren in diesem Zeitraum einen Evolutionsschub mit gewaltiger Radiation und Diversifizierung. Die Gründe für die beschleunigte Evolution in der höheren Unterkreide und Mittelkreide werden zwar noch nicht voll verstanden (die Koevolution mit bestäubenden Insekt gilt als ein zu einfaches Modell), es handelt sich aber gleichwohl um einen gradualistischen Prozess, wenn auch möglicherweise eines beschleunigten Gradualismus, aber ohne ein zugrunde liegendes Katastrophen-Szenario im Sinne einer globalen Krise annehmen zu müssen.

In den Landfaunen entwickelten sich in diesem Zeitraum sowohl die Säugetiere wie die Vögel kontinuierlich, aber gradualistisch weiter. Die Veränderungen der Flora und die damit einhergehenden Veränderungen der Insektenwelt dürften neue Lebensräume und Optionen sowohl für Vögel wie für Säugetiere geschaffen haben. Neben den Kronengruppenvertretern der Vögel und Säugetiere blieben auch deren Stammlinien in diesem Zeitraum durchaus noch sehr erfolgreich und koexistierten mit den fortschrittlicheren Kronengruppen-Linien.

Erst die nächsten 60 MA zwischen 80 und 20 MA waren wieder von einem wegweisenden Wandel geprägt. Auch hierbei spielten wieder Flutbasalteruptionen über einen längeren Zeitraum eine wichtige Rolle, zumindest im Sinne eines Kofaktors. Man geht heute davon aus, dass der KT-Impakt nicht (ganz) so gravierende Auswirkungen gehabt hätte, wenn er nicht in eine globale Krise hinein erfolgt wäre und auf eine bereits geschwächte Flora und Fauna getroffen wäre, die schon seit einigen Jahrhunderttausenden unter dem Einfluss der Deccan-Eruptionen stand. Erst der Synergismus aus längerfristiger Belastung aus Vulkaneruptionen und KT-Impakt führte offenbar zu den verheerenden Folgen. Auf höherem taxonomischen Niveau betrachtet blieben die Folgen der KT-Krise dennoch überschaubar, vor allem auf dem Festland, wenn man sie mit dem Ausmaß der GMT vergleicht:

Die Landflora wurde von der KT-Krise kaum beeinflusst; der Siegeszug der Angiospermen mag lediglich etwas beschleunigt worden sein und einen letzten Schub erhalten haben. Bei den Dinosauriern erfolgte lediglich eine Verschiebung: während die nonaviale Dinosaurier und auch alle primitiven Vogellinien ausstarben, verhalf die KT-Krise den modernen Vögeln zu ihrem Siegeszug und einer gewaltigen Radiation. Die Dinosaurier erlangten auf diese Weise eine nie zuvor gekannte Diversität. Auch wenn die morphologische Disparität (der Morphospace) und der Ökospace der Dinosaurier drastisch reduziert wurden, dürfte der Erfolg der modernen Vögel nach der KTG die taxonomische Diversität der Dinosaurier weiter befördert haben.

Bei den Säugetieren führte die KT-Krise zu einer massiven Radiation und Diversifizierung der Eutheria, die aber ebenfalls schon vor der KT-Krise existierten und deren Radiation bereits im Gange war. Die KT-Krise räumte durch das Aussterben der nonaviale Dinosaurier viele Nischen leer und schaffte somit Raum für die rasche Diversifizierung der Placentalia, die nach und nach (nach kurzem Intermezzo der Vögel in manchen Nischen) die ökologischen Nischen der nonaviale Dinosaurier übernahmen und eine drastische Zunahme der maximalen Körpergröße, des Morpho- und Ökospace erfuhren. Sie konnten sich so aus dem Schatten der Dinosaurier befreien. Ohne KT-Krise wäre statt einer explosiven Radiation eher eine weitere gradualistische Weiterentwicklung der Säugetiere bei kleiner bis mittlerer Körpergröße zu erwarten gewesen, da die Nischen der großen Herbivoren und Beutegreifer durch Dinosaurier besetzt geblieben wären. Die KT-Krise scheint also Entwicklungen beschleunigt bzw. abgekürzt zu haben, die ohne diese Krise nicht in diesem Umfang und dieser Geschwindigkeit erfolgt wären. Die Herrschaft der nonaviale Dinosaurier war wohl nur durch eine globale Krise und nicht durch Konkurrenzausschluss durch die evolvierenden höheren Säugetiere zu brechen.

Gleichwohl ist die KT-Krise in ihren Auswirkungen nicht mit der GMT vergleichbar. Dazu war das Krisenszenario wohl viel zu kurzlebig, und insbesondere kam es nicht zu wiederholten Krisen in Abständen von einigen Millionen Jahren. Der Paläozän-Eozän-Event bot eher zusätzliche Chancen, indem er die Ausbreitung von Taxa über polnahe Landbrücken ermöglichte und daher neue Evolutionschancen bot, indem vorhandene Taxa neue Kontinente besiedeln und dort radiieren konnten, auch in neue Nischen. Trotz des Treibhauseffektes war der PE-Event also eher ein Ereignis, das *Chancen* bot, in gewisser Parallele zum CPE, der auch *Chancen* bot, wenn auch in anderer Art und Weise.

Die Dinosaurier blieben nach der KT-Krise in Form der Vögel weiterhin sehr erfolgreich, wenn auch bei eingeschränktem Morphospace und Ökospace, während die Säugetiere ihren Erfolg – den sie auch schon in der Kreide hatten – massiv ausbauen konnten, indem sie große Teile des Morpho- und Ökospace der ausgestorbenen nonavianen Dinosaurier übernehmen konnten. Es kam also eher zu Verschiebungen zwischen Säugern und Dinosauriern in der Verteilung des Morpho- und Ökospace. Nimmt man die taxonomische Diversität auf niedrigem Niveau (Gattungen, Arten) als Kriterium, profitierten sogar beide Gruppen von dem KT-Ereignis: Dinosaurier und Säugetiere. Die Dinosaurier gaben zwar weite Bereiche ihres Morpho- und Ökospace an die Säugetiere ab, wurden aber in dem ihnen verbleibenden Segment extremst erfolgreich mit einer Artenzahl, die heutzutage etwa dem Doppelten der Säugetierarten entspricht. Als Arten (und nicht als Biomasse) gezählt, sind die Dinosaurier damit heutzutage immer noch erfolgreicher als die Säugetiere.

Diese Schlussfolgerungen gelten auch, wenn man sich nicht auf die KTG fokussiert, sondern den gesamten 60-MA-Zeitraum zwischen 80 und 20 MA betrachtet. Letztendlich gaben die Dinosaurier einen großen Teil ihres Morphospace und Ökospace in dieser Zeit an die Säugetiere ab, blieben aber in einem Teilbereich von Morpho- und Ökospace, der von den Vögeln besetzt ist, weiterhin erfolgreich, bzw. ihr Erfolg nahm in diesem Segment sogar zu. Dies verdeutlicht, dass das KT-Ereignis zumindest im terrestrischen Kontext von den Auswirkungen her nicht mit der Großen Modernisierenden Transformation vergleichbar ist.

Was das Meer betrifft, etablierte sich offenbar erst im zeitlichen Rahmen der GMT eine stabile, hochgradig resiliente Oxygenierung des oberen Ozeans. Der Sauerstoffgehalt im modernen Ozean nimmt von oben nach unten ab; nur die obersten Zehnermeter enthalten gut gemischtes, sauerstoffreiches Oberflächenwasser. Der Sauerstoffgehalt in der Wassersäule wird dabei von drei Faktoren kontrolliert: (a) dem Sauerstoffpartialdruck in der Atmosphäre, (b) dem Ausmaß der Vermischung der oberen Wasserschichten und (c) der Oxidation organischer Materie in der Wassersäule, die Sauerstoff verbraucht.

Das Verhältnis von Jod und Kalzium in marinen Karbonaten gibt Auskunft über die Oxygenierung in den oberen Ozeanschichten. Danach nahm der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre zwar vor 400 MA stark zu; ein stabiler, gegenüber Umweltveränderungen relativ widerstandsfähiger hoher Sauerstoffgehalt in den oberen Ozeanschichten etwa auf modernem Niveau etablierte sich aber erst vor ca. 200 MA. Dies korreliert zeitlich mit der Proliferation eukaryontischen Zoo- und Phytoplanktons nach der PTG bzw. nach der GMT.

Eine wichtige Rolle spielte dabei ein reduzierter Sauerstoffverbrauch in der oberen Wassersäule (im Sinne des oben genannten Faktors c), weil die organische Materie jetzt schneller in tiefere Schichten und auf den Meeresboden sank, u.a. wegen größerer Primärproduzenten, Grasern (die Primärproduzenten fraßen), oder in Form von Kotpellets abgegeben wurde; hinzu kam das Auftreten mineralisierten Planktons. Alles dies führte dazu, dass organische Materie schneller sedimentierte bzw. aus den oberen Wasserschichten verschwand, wodurch der Sauerstoffverbrauch durch Oxidation dieser organischen Masse in den oberen Wasserschichten reduziert wurde: da die organische Materie schneller aus den oberen Wasserschichten verschwand, konnte sie nicht mehr dort in dem Umfang oxidiert werden wie in früheren Zeiten, der Sauerstoffverbrauch in den oberen Wasserschichten wurde geringer, dadurch konnte sich ein hoher Sauerstoffgehalt in diesen Wasserschichten dauerhaft etablieren.

Die Relation zwischen Jod und Kalzium korreliert auch mit dem maximalen Biovolumen wie der Maximalgröße mariner Tiere. Erst mit der PTG bzw. GMT entstand damit der moderne Ozean mit

seiner modernen Struktur und Sauerstoffverteilung mit all den sich daraus ergebenden Konsequenzen für Ökologie und Nahrungsketten (Sci. 361: 174).

Im marinen Kontext ist die GMT gekennzeichnet von einem Übergang von passiven Filtrierern (wie Brachiopoden) zu Tieren mit aktiverem Lebensstil und höheren Stoffwechselraten, also auch höherem Sauerstoffbedarf. Auch dies dürfte mit der besseren und vor allem stabileren Oxygenierung der verschiedenen Wasserschichten im Ozean zusammenhängen, die eine dauerhafte Verschiebung zu aktiveren Lebewesen erst ermöglichte.

Einige Beispiele für die Auswirkungen der GMT (ohne Anspruch auf Vollständigkeit):

Cnidaria

Totalexstinktion der Tabulata und Rugosa während der GMT (waren bereits zuvor rückläufig). Auftreten der Scleractinia während des GMT (Scleractiniamorpha aber bereits im Perm). Erlöschen der Conularia (ad Scyphozoa) im Rhät

Brachiopoden

Starker Rückgang. Viele paläozoische Linien erlöschen endgültig an der PTG oder in der Trias (Orthida, Strophomenida, Orhotetida). Spiriferida überleben aber bis zum Toarc. Das Häufigkeitsverhältnis Brachiopoden : Muscheln verschiebt sich zulasten der Brachiopoden. Dies steht in dem Gesamttrend, dass die GMT zu einer Schwächung passiver, filtrierender Tiergruppen und zu einer Stärkung aktiverer Tiergruppen führt.

Hyolithen (Stammgruppen-Brachiopoden)

Aussterben zu Beginn der GMT, entweder schon im späten Guadalupian oder vor/an der PTG

Schnecken

Erlöschen der albertümlichen Bellerophonitida im Rhät

Rostroconchia

Aussterben zu Beginn der GMT (oberes Capitanian)

Muscheln

Zahlreiche moderne Familien im Laufe der Trias, darunter die Austern

Ammonoidea

Kompletter Turnover der Ammonitenfauna während der GMT. Komplette-Extinktion der im Paläozoikum basierten Ammonoideen (Bactritoidea, Prolecanitida, Goniaticitida) einschließlich der kurz vor der GMT erschienenen Ceraticitida (+ Rhät). Anarcestida (+ O-Carn), Prolecanitida und Goniaticitida überleben die PTG knapp, erlöschen dann aber noch innerhalb der Trias. Neuaufreten der Neoammoniten direkt am Ende der GMT. Aus der Trias überlebten die Phylloceratida (ab Olenekian bis Maastricht). Die Neoammoniten überleben auch die nächsten beiden 60-MA-Zeiträume, ohne dass weitere Ammonitengruppen hinzutreten.

Belemnioidea

Aufstieg der Belemniten ab der späten GMT und direkt danach

Nautiloidea

Weitestgehendes Erlöschen der orthoconen Nautiloidea. Ein Relikttaxon im ob. Apt (Zhuralevia) im Kaukasus. Aussterben mehrerer Nautilida-Familien; eventuell hat nur eine Art der Nautilida die TJG überlebt (*Cenoceras trechmanni?*)

Seelilien und Seeigel

Massiver Turnover der Crinoiden- und Seeigel-Ordnungen. Paläozoische Ordnungen erlöschen, mesozoische bzw. meso-känozoische Ordnungen treten in der Trias und im frühen Lias auf (Isocrinida, Comatulida, Cyrtocrinida).

Totalexstinktion der Blastoidea bereits zu Beginn der GMT (Capitanian = oberes Guadalupian). Auch auf die Seelilien hat die Extinktion am Ende des Capitanians bereits einen gravierenden Einfluss. Edioasteroidea erloschen nach unbeschriebenem Material aus Russland auch erst im O-Perm.

Cidaroida erscheinen im Capitanian, Euechinoidea ab der Trias (Rhät).

Arthropoden

Totalexstinktion der Trilobiten und Eurypteriden (ohne Nachkommen). Beide Gruppen befanden sich allerdings schon vor der GMT auf dem Rückzug. Trilobiten erlebten auch im späten Guadalupian einen starken Einbruch, 7 Gattungen überlebten diese Krise, fünf erreichten die PTG. Eurypteriden erloschen im Wuchiapingian.

Insekten

27 Insektenordnungen sind aus dem Perm bekannt; 8 von ihnen verschwanden im obersten Perm, 4 gingen stark zurück, erholten sich aber in der Trias; drei erreichten stark reduziert die Trias, starben dann aber in der Trias aus.

Die PTG ist die einzige Zeitphase mit erheblichen Auswirkungen auf die Insektenwelt. In der Trias beginnt der Aufstieg der modernen Insekten, bedingt auch dadurch, dass aus dem Paläozoikum herüberreichende Insektenfamilien eine doppelt so hohe Aussterberate hatten als im Mesozoikum erschienene Familien. Radiation der bereits im Karbon erschienen holometabolen Insekten erst nach dem Aussterben vieler albertümlicher Insekten im späten O-Perm und an der PTG.

Agnatha

Totalexstinktion der Conodonten am Ende der GMT.

Neunaugen und Schleimfische überleben als Agnathengruppen, deren Entstehung auf die Zeit vor dem GMT zurückgeht, und gehören damit zu den wenigen Überlebenden aus der paläozoischen Vertebratenfauna.

Haie

Erlöschen albertümlicher Linien, Auftreten moderner Linien bzw. deren Stammgruppen ab Beginn der GMT. Die Synchodontiformes als basale Vertreter der modernen Haie erscheinen erst im O-Perm, also nach Beginn der GMT am Ende des Mittelperm, und überleben bis ins Eozän. Auf sie sollen die modernen Hailinien zurückgehen; die Hexanchiformes und Orectolobiformes erscheinen im frühen Lias, viele weitere Ordnungen im Laufe des Jura. Ausgeprägter Turnover der Hailinien beim Vergleich zwischen M-Perm und Lias. Starker Rückgang paläozoischer Linien bereits zwischen Capitanian und PTG, Xenacanthiformes erlöschen in der Trias.

Hybodontiformes (ab Devon oder U-Karbon) sowie deren Familie Hybodontidae überleben jedoch die GMT, werden im Jura sehr erfolgreich, gehen erst in der Kreide neben den aufstrebenden modernen Haien zurück und sterben erst im U-Miozän (Relikttaxon von Sri Lanka: *Miosynechodus*) aus.

Strahlenflosser

Aufstieg der kurz vor der GMT oder zu deren Beginn erschienenen „Holostei“, die auch nach der TJG noch für lange Zeit erfolgreich bleiben, bis sie weitestgehend von den Teleostiern ersetzt wurden. Auch die frühen Phasen der Evolution der Teleostier fallen aber noch in die GMT.

Fleischflosser

Bei den Lungenfischen Aussterben der Dipteri, Erscheinen der Ceratodi (in der Trias).

Die Coelacanthiformes sind zwar ab O-Siegen/U-Ems nachweisbar; die Latimeriidae erschienen aber erst in der M-Trias, ebenso ihre Schwestergruppe, die Mawsoniidae (Ladin bis Cenoman). Für die Coelacanthidae wird ein Erscheinen im Perm angegeben (ebenso Gattung *Coelacanthus*), Aussterben im Perm. Widersprüchliche Angaben, in welchem Zeitraum des Perm Familie und Gattung entstanden sind (ob U-Perm oder spätes Perm).

Amphibien

Erlöschen der meisten paläozoischen Familien im obersten Perm, an der PTG oder in der Trias, einschl. neu aufgetretener Gruppen (wie Plagiosauria), die die TJG nicht überstehen. Nur wenige Labyrinthodontierfamilien (Temnospondyli) überleben die TJG (Relikt bis ob. U-Kreide Australiens: *Koolasuchus*; ad Brachyopoidea: Chigutisauridae).

Die Temnospondyli-Gruppen, die nach der TJG noch zu finden, haben ihren Ursprung in der U-Trias und gehen daher nicht auf die Zeit vor dem späten Guadalupian zurück (Brachyopoidea ab U-Trias; Trematosauridae an Olenekian).

Aufstieg der Frösche (Stamm-Anuren ab U-Trias, Anura ab Lias) und Blindwühlen (Vorläufer ab O-Trias)

Reptilomorpha

Totalextinction der nonreptilen Reptilomorpha (Seymouriamorpha bereits im Laufe des O-Perm, Chroniosuchia in der oberen M-Trias). Keine der Reptilomorpha- und altertümlichen Reptilien-Linien überlebt die GMT.

Reptilien

Die Reptilgruppen, die im Perm entstanden und die PTG überlebten, starben an bzw. bis zur Trias-Jura-Grenze aus, während jene, die in der Trias neu erschienen, im Lias eine erhebliche Radiation erfuhren.

Insgesamt verschwanden im obersten Perm 21 von 27 Reptilfamilien.

Parareptilien

Totalextinktion ohne Nachkommen. Pareiasauria bis PTG, Procolophoniden bis Nor, naA bis 0,8 MA vor TJG.

Basale Eureptilien

Captorhinomorpha überleben bis ins O-Perm (über Guadalupian hinaus)

Schildkröten

Entstehung und frühe Evolution während des GMT. *Eunotosaurus* (Capitanian) als vermeintlicher Vorläufer, Schildkröten selbst ab 220 MA nachweisbar, Cryptodira ab Lias.

Meeresreptilien

Keine Meeresreptilien vor Beginn der GMT. Claudiosauridae als basale Sauropterygia im O-Perm. Nothosaurier entstehen und erlöschen während der GMT (Olenekian bis Carn).

Direkt nach dem GMT bereits hoch entwickelte diapside Meeresreptilien wie die Parvipelvia als fortschrittliche Ichthyosaurier (basaler stehende Linien bereits wieder ausgestorben) sowie

abgeleitete Plesiosaurier in Form fortschrittlicher Pistosauroida (basale Pistosaurier bereits wieder ausgestorben). Die Radiation der Plesiosaurier setzt kurz vor der TJG ein. Die Parvipelvia überleben noch einen weiteren kompletten 60-MA-Zeitraum (den zweiten schaffen sie nicht ganz), die Plesiosaurier zwei komplette 60-MA-Zeiträume.

Archosaurier

Entstehung der Archosauromorpha kurz vor oder zu Beginn der GMT (Protosauria). Archosauromorpha ab oberes Capitanian (ein Taxon), mehrere Taxa im Wuchiapingian. Aufstieg der Archosauromorpha und dann der Archosaurier während der GMT. Nach der GMT überleben Choristodera als Relikte der frühen Archosauromorpha weitere 2 volle 60-MA-Zeiträume. Krokodile sind mit zahlreichen Stammlinien (außerhalb der Kronengruppe) erfolgreich etabliert, Krokodile von modernem Habitus ab Lias.

Dinosaurier sind ebenfalls bereits mit den wichtigsten Großgruppen und breitem Öko- und Morphospace gegen Ende der GMT etabliert, Stammlinienvertreter außerhalb der Dinosauria erloschen spätestens an der TJG. Nonaviale Dinosaurier überleben die nächsten beiden 60-MA-Zeiträume.

Flugsaurier sind seit der späten GMT (Nor) etabliert und überleben ebenfalls die nächsten beiden 60-MA-Zeiträume.

Die GMT ist gekennzeichnet durch den Aufstieg und eine massive Diversifizierung der Archosauromorpha/Archosauria, aber nur die Choristodera unter den Archosauromorpha sowie die Krokodile, Flugsaurier und Dinosaurier unter den Archosauriern überleben die GMT (sensu JTG). Die frühesten Divergenzen der Archosauromorpha werden ins Wuchiapingian datiert, also nach dem Extinktionsevent am Ende des Capitanians. Archosaurier ab oberstem Olenekian.

Auch wenn die ältesten fossil nachweisbaren federartigen Integumentstrukturen bei Dinosauriern erst ab dem höheren Dogger nachweisbar sind, belegt der Nachweis befiederter anurognathider Flugsaurier (aus dem Dogger-Malm-Grenzbereich Chinas), dass die Ausgangsformen der Federn bereits ein gemeinsames Merkmal der Avemetatarsalia darstellen und damit auch schon in der U-T oder M-Trias (nach Abzweig der Linie zu den Krokodilen), jedenfalls während der GMT entstanden und damit etwa zu jener Zeit, als Therapsiden mit Haaren und Fell experimentierten.

Rhynchocephalia und Squamata

Auftreten während des GMT; keine bekannten Vertreter aus der Zeit vor der GMT. Vorläufer sind Eosuchia des O-Perm.

Lepidosauromorpha ab oberes Changhsingian, Rhynchocephalia ab Carn, Squamata/Lacertilia ab Lias

Synapsida

Pelycosaurier erloschen im unteren Capitanian (Pristerognathus-Zone; zuletzt nur noch Varanopidae), d.h. offenbar noch vor der GMT.

Weitgehendes Aussterben der nonmammaliaformen Therapsiden im Laufe der GMT.

Dinocephalia und Tapinocephalia erlöschen mit dem Extinktionseignis während des Capitanians, Biarmosuchia, Gorgonopsia sowie die Whaitsioidea unter Therocephalia erlöschen an der PTG; Therocephalia (ohne Whaitsioidea), Cynodontia, Anomodontia überleben die PTG (vgl. Sci. Rep. 9: 5063).

Wenige Gruppen der Therapsiden überleben als Relikttaxa über die TJG, und zwar Anomodontia bis in die höhere U-Kreide (und damit mehr als einen weiteren 60-MA-Zeitraum) (Dicynodontia), zuletzt nur gondwanisch; nonmammaliaforme Cynodontia bis in die untere U-Kreide. Cynodontia traten direkt zu Beginn der GMT auf.

Auftreten der Mammaliaformes gegen Ende der GMT; kurz nach der GMT (sensu TJG) bereits weit fortgeschrittene Mammaliaformes in der Nähe der Kronengruppe bzw. mit fortschrittlichen Merkmalen, die einen kleinen Teilbereich des Öko- und Morphospace der modernen Säugetiere erschlossen haben (z.B. *Hadrocodium*, Sinemur). Fragliche Eupantotheria im Lias. Kronensäuger ab Lias, evtl. schon im Rhät.

Pilze

Obwohl Basidiomycota (Ständerpilze) / Agaricomycetes (sie machen 98 % der Basidiomycota aus) bereits seit dem Paläozoikum existieren (Karbon oder älter), erscheinen die ersten Pilze mit typischen kappenförmigen (pilzförmigen) Fruchtkörpern erst im höheren Unterjura, also nach der TJG. Die zeitliche Auflösung nach molekularen Uhren reicht nicht aus, um festzulegen, ob sie schon kurz vor oder erst nach dem Extinktionsereignis im Toarcium auftraten. Auch die modernen Ordnungen der Agaricomycetes erschienen ab dieser Zeit (ab ca. 184 – 181 MA), kausal verlinkt mit humiden, warmen Koniferenwäldern.

Landpflanzen

Nur 9 von 22 Landpflanzenfamilien des Perm erreichen die Trias (CLEAL/THOMAS 2009) Florenwechsel im Laufe des Keupers, dramatische Verschiebung des Pollenspektrums; Beginn des Experimentierens mit pseudangiospermiden Organisationsformen. Großes Aussterben in der mittleren Obertrias: 23 von 48 triassischen Pflanzenfamilien erloschen zu diesem Zeitpunkt (vor allem Peltaspermales, auch Bennettiteen-Familien).

Lepidophyten

Totalexstinktion der baumförmigen Lycophyten während der GMT. Karbontypische Wälder in China noch bis zur PTG. Reste baumförmiger Lycophyten noch im Carn Virginias.

Lepidocarpaceae erloschen an der PTG. Keine Nachweise baumförmiger Lepidophyten nach der GMT (sensu TJG).

Selaginellales und Lycopodiales sowie krautige Isoetales überleben als Relikte der paläozoischen Flora; *Isoetites* wird aber erst ab O-Trias angegeben und ist damit kein Überlebender aus der Zeit vor der GMT

Filicales

Auftreten der Osmundaceae im späten O-Perm (zu Beginn der GMT) (CLEAL/THOMAS 2009); laut Nat. Comm. 10: 384 allerdings schon vor dem Wuchiapingian.

Moderne Farnfamilien bzw. heute noch vertretene Familien wie Polypodiaceae, Matoniaceae, Dipteridaceae ab Basis der O-Trias, Dicksoniaceae ab Rhät (CLEAL/THOMAS 2009).

Matoniaceae neuerdings ab M-Trias nachgewiesen (J. Palaeont. 78, 211).

Entgegen früherer Angaben, dass Gleicheniaceae und Schizaeaceae schon im Karbon erschienen, gehen diese Farnfamilien wohl auch auf das frühe Mesozoikum zurück (Schizaeaceae ab M-Trias oder Lias-Dogger-Grenze, Gleicheniaceae evtl. erst ab U-Kreide laut CLEAL/THOMAS 2009).

Auch wenn die Angaben zum Erstauftreten mehrerer Farnfamilien divergieren, verbleiben in der Gesamtschau nur die Marattiaceae (ab O-Karbon) als einzige Farnfamilie, die offenbar die GMT überlebte. Manche überlebende Farn-Ordnungen (wie Osmundales, Gleicheniales) sind aber wohl schon vor der GMT im Karbon oder im U-/M-Perm aufgetreten.

Sphenophyten

Totalexstinktion der Calamiten während der GMT.

Die krautigen Equisetaceae erscheinen während der GMT (nach der PTG) (lt. CLEAL/THOMAS 2009)

Pteridospermen, Bennettiteen, Nilssoniales, Caytoniales

Starker Rückgang der „Samenfarne“, aber keine Totalextinktion.

Alttertümliche Samenfarne vom karbo-permischen Typus erlöschen komplett während der GMT, weitestgehend schon bis bzw. an der PTG; spätestes Relikt ist ein Taxon (*Chilbinia*) aus dem Carn Arizonas.

Die fortschrittlicheren Peltaspermales s.l. erlöschen weitestgehend um die TJG, weisen noch ein Relikttaxon im U-Eozäns Tasmaniens auf: Peltaspermales i.e.S. erlöschen im Rhätolias, Corystospermales: Oberstes Perm (Lopingian, wahrsch. Changhsingian Jordaniens) bis U-Eozän Gigantopteridaceae erloschen an der PTG.

Erstauftreten der Bennettiteen (oberstes Perm – M-Kreide), Nilssoniales (M-Keuper bis Maastricht) und Caytoniales während der GMT. Alle drei Gruppen überleben die nächsten beiden 60-MA-Zeiträume. Caytoniales bis KTG (naA bis M-Kreide).

Ginkgophyten

Auftreten moderner Ginkgoaceae (einschl. Gattung *Ginkgo*) während der GMT. Ginkgoaceae lt. CLEAL/THOMAS ab U-Trias

Cycadales

Beginn ihres Aufstiegs während des GMT, vor allem in der O-Trias. Die rezenten Familien (wie Cycadaceae, Zamiaceae, Stangeriaceae) trennten sich nach molekularen Daten aber erst seit der Oberkreide.

Koniferen

Aussterben der Cordaiten während der GMT: Erlöschen in Euramerica um die PTG-herum, cordaitenähnliche Noeggerathopsis in Gondwana bis in die Trias. Keine Cordaiten(verwandte) nach der TJG.

Aussterben der paläozoischen Koniferenfamilien (Walchien) während der GMT.

Auftreten aller wichtigen modernen Koniferenfamilien bzw. derer Stammlinien während der GMT (vor der GMT offenbar keine moderne Familie). Ausgeprägte Modernisierung der Koniferenflora gegen Ende der GMT.

Pinaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae lt. CLEAL/THOMAS ab Grenze U-/M-Trias (laut Nat. Comm. 10:384 Araucariaceae allerdings schon vor dem Wuchiapingian, was aber wohl darauf beruht, dass auf Gattungsebene Araucarioxylon und damit ein Holztaxon schon vor dem Wuchiapingian nachweisbar sein soll; es werden keine auf anderen Organen wie z.B. Blättern oder fertilen Organen beruhende Gattungen angegeben, die zu Araucariaceae zu stellen sind und bereits vor dem Wuchiapingian nachweisbar sind).

Podocarpaceae nach neuesten Funden aber schon im obersten Perm (Jordanien; Lopingian, wahrsch. Changhsingian), Cupressaceae ab M-Trias, Taxaceae direkt nach der TJG

Angiospermen

Molekulare Phylogenien sprechen für eine Entstehung der Angiospermen während der GMT, auf jeden Fall aber vor der TJG. Einer Arbeit aus dem Jahr zufolge entstand die Kronengruppe der Angiospermen in der Obertrias (80 Plastidengene, 2881 Angiospermentaxa aus 85 % der Familien; 62 fossile Kalibrierungspunkte).

Angiospermentypische Pollen ab Anis sowohl in der Nordschweiz sowie in der norwegischen Arktis (Steinkobbe-Formation).

Schmeissneriaceae, die direkt nach der GMT (TJG) nachweisbar sind, werden neuerdings mit Angiospermen in Verbindung gebracht.

Nanjinganthus, eine vermeintliche Angiosperme aus China, stammt höchstwahrscheinlich aus dem mittleren oder oberen Unterjura (Pliensbach oder Toarc); sie ist nicht älter als 207 MA und nicht jünger als 174 MA, dürfte aber näher zu 174 MA stehen.

Eine kritische Revision der präkretazischen Angiospermen-Fossilien aus dem Jahr 2019 kam allerdings zu dem Ergebnis, dass sichere Kronen-Angiospermen erst ab Ober-Valangin nachweisbar sind und erste Kronen-Angiospermen aus phylogenetischen Gründen erst ab Oberjura zu erwarten sind (New Phytol. 223: 83). Die Kronen-Diversifikation der Angiospermen fällt dem Fossilnachweis zufolge offenbar nicht mehr in die GMT, aber die GMT könnte dennoch Einfluss auf die Entwicklung der Stammlinie gehabt haben.

Überlebende der GMT bei Vertebraten sowie Landflora (d.h. Taxa/Linien, die vor dem Guadalupian schon existierten und ab dem frühesten Jura bei enger Auslegung der GMT bzw. ab dem oberen Toarc bei weiter Auslegung der GMT immer noch nachweisbar sind) sind z.B.

- Neunaugen (Nachweis ab Famenne) und Schleimfische (Nachweis ab O-Karbon) – aber jeweils nur Stammgruppenvertreter. Die Kronengruppe der Neunaugen erschien im U- oder M-Jura, der Schleimfische im Jura oder Unterkreide (vgl. → *Tethymyxine*)
- (+) UO Hybodontidae bei den Haien: Devon, naA U-Karbon, bis U-Miozän (*Miosynechodus*); *Hybodus* wurde früher ab U-Perm angegeben, neuerdings aber nur noch ab O-Perm (naA ab Carn) bis Turon; *Lissodus*: divergierende Angaben zum Erstauftreten (ab U-Karbon), bis Kreide. *Asteracanthus* wird sogar von Devon bis Kreide angegeben. Auch wenn die Angaben zum Erstauftreten und zum Aussterben der UO Hybodontidae bzw. Fam. Hybodontidae sehr divergierend sind und im Maximum vom Devon bis ins Miozän reichen (und auch die Angaben auf Gattungsebene sehr variabel), bleibt insgesamt festzustellen, dass diese Familie bzw. UO die GMT überlebte und durch die GMT auch nicht auf Relikttaxa oder –vorkommen reduziert wurde, sondern sich noch recht lange neben den im Rahmen der GMT radiierenden modernen Haien behaupten konnte.
- (+) ? Coelacanthidae (*Coelacanthus*): Perm bis O-Jura
- (+) ? Dicotylodontia (erschieden im Capitanian; hier wäre exakt zu prüfen, ob sie schon vor oder nach der ersten Extinktionswelle des späten Guadalupians auftraten; selbst wenn sie schon zuvor erschienen, wären sie nur sehr bedingt Überlebende der GMT, denn sie starben gegen Ende der GMT fast komplett aus und überlebten nur in der Isolation Australiens bis vor ca. 110 MA)
- Laubmoose, darunter Torfmoose (fossil taxonomisch schwer zu fassen; *Sphagnum* aber erst ab O-Perm und damit nicht Prä-GMT, *Protosphagnum* im U-Perm; verschiedene Forntaxa von Laubmoosen aus der Prä-GMT-Zeit, die sich kaum von rezenten Laubmoosen unterscheiden, z.B. *Mnium*). Sinngemäß dasselbe gilt für Lebermoose (*Hepaticites* ähnlich *Hepaticum*)
- *Selaginellites/Selaginella*
- Lycopodiaceae/*Lycopodites*
- ? Osmundaceae: widersprüchliche Angaben (s.o.)
- Marattiaceae (ab höheres O-Karbon, vgl. CLEAL/THOMAS 2009); s.a. Nat. Comm. 10:384
- ? Araucariaceae: widersprüchliche Angaben (s.o.)

Dies spricht dafür, dass die GMT in ganz besonderem Umfang die Vertebraten und höheren Landpflanzen (oberhalb der Moose) betraf. Marine Invertebraten (wie Brachiopoden, Muscheln) und Insekten kamen graduell etwas besser durch die GMT, allerdings bei starkem Rückgang der

Diversität der Brachiopoden (ohne grundlegende Innovationen) und erheblicher Diversifizierung der Insekten. Die Muscheln könnten vom Rückgang und Diversitätsverlust der Brachiopoden profitiert haben.

Anhang: Magmatische Großprovinzen

COURTILLOT korrelierte im Phanerozoikum insgesamt 13 Massensterben mit 11 Trap-Formationen bzw. magmatischen Großereignissen.

WIGNALL fand 2011 folgende Korrelationen (geordnet nach dem Ausmaß der Extinktion auf Gattungsebene in %):

60 %: Siberian Traps / $1 \times 10^6 \text{ km}^3$ (Eruptionsvolumen)

45 %: Emeishan Basalt / knapp $2 \times 10^6 \text{ km}^3$

40 % Deccan Traps / $2 \times 10^6 \text{ km}^3$

25-30 %: Zentralatlantische magmatische Provinz / $4 \times 10^6 \text{ km}^3$

15-10 %:

Carribbean-Colombian-Provinz / $4 \times 10^6 \text{ km}^3$

Karoo-Traps / $2,5 \times 10^6 \text{ km}^3$

Ontong Java Plateau / $20 \times 10^6 \text{ km}^3$

Unter 10 % (8 – 3 %):

Parana-Etendeka-Traps / $1,2 \times 10^6 \text{ km}^3$

Columbian River Plateau / $0,2 \times 10^6 \text{ km}^3$ (16 MA)

Ethiopian Traps / $0,7 \times 10^6 \text{ km}^3$

Brito-Arctic Provinz / $4 \times 10^6 \text{ km}^3$ (Nordatlantisches Tertiär)

Dabei bestand keine Korrelation zwischen dem Ausmaß der Extinktion und der Menge des ausgeworfenen Flutbasalts. Diese war am höchsten bei Position 7 (Ontong Java Plateau) mit $20 \times 10^6 \text{ km}^3$. Nur bei den Siberian Traps wurden aber kohlehaltige Schichten von der Magma durchstoßen; Basalteruptionen im Bereich Ozeanischer Plateaus (Ontong Java und Carribbean-Colombian) haben im Vergleich zum ausgestoßenen Volumen vergleichsweise schwächere Auswirkungen in Bezug auf Massensterben. Das Ausmaß der Extinktion korreliert daher nicht eng mit dem Volumen der Eruption, sondern der Art des aufgeschmolzenen Gesteins.

Kontinentale Flutbasalte (u.a. Traps) und ozeanische Plateaus bilden zusammen die Gruppe der magmatischen Großprovinzen (LIP = large igneous provinces). Das kleinste Ereignis war vor 16 MA (Columbia River); fraglich ist ein Ereignis vor ca. 360 MA in Ostsibirien (End-Frasne).

Der Vulkanismus hält meistens um die 10 MA an, meist verbunden mit dem Auseinanderbrechen von Kontinenten; die Phase der starken Basalteruptionen beschränkt ist aber meist auf 1 MA oder weniger. Die zeitliche Verteilung der LIPs scheint weitgehend zufällig zu erfolgen; es gibt keinen robusten Langzeittrend über die letzten 260 MA hinweg (Compt. Rend.- Gecosc. 335: 113, anno 2003).

Zeitlicher Ablauf (Kenntnisstand 2003):

? 360 MA: Ende Frasne (Viluy, Sibirien)

260 MA: End-Guadalupian (Emeishan)

252 MA: End-Perm (Siberian Traps)

200 MA: End-Trias (zentralatlantische magmatische Provinz)

190 MA: End-Pliensbachian (Karoo und Farrar)

? endjurassische Extinktion (kein enges zeitliches Korrelat mit Flutbasalt)

?140 MA: End-Valangin (Parana und Etendeka)

?115 MA: Rajmahal, Kerguelen, Ontong Java Phase 1

? Ende Cenoman, ? Ende Turon: Madagaskar, Karibisches Plateau, Ontong Java Phase 2

66 MA: End-Kreide (Deccan Traps)

56 MA: End-Paläozän (nordatlantische vulkanische Provinz Phase 1)

? 30 MA: Ende frühes Oligozän: Äthiopien und Jemen

? 16 MA: Ende frühes Miozän (Columbia River)

(nach COURTILLOT und RENNE 2003)

Inzwischen werden auch die Extinktion im Botomian und im Katian (vor der Hirnantian-Vereisung) mit magmatischen Großprovinzen/LIPs in Verbindung gebracht (s. PNAS 116: 7207), ebenso der Carnian Pluvial Event (234 -232 MA) mit der magmatischen Provinz Wrangellia in NW-Amerika. Betrachtet man das gesamte Phanerozoikum, stellt sich schon die Frage, ob es nicht abweichend von COURTILLOT und RENNE 2013 doch zu einer Verdichtung der Ereignisse zwischen 260 und 190 MA kam (mit 5 Ereignissen in nur 70 MA - so viel wie zu keiner anderen Zeitphase), und diese Verdichtung der Ereignisse wäre dann der Anlass für die GMT, abgesehen von der einmaligen Besonderheit, dass nur bei den Siberian Traps kohlehaltige Schichten durchstoßen und aufgeschmolzen wurden, was diesen Flutbasalt vom Ausmaß her besonders gefährlich machte.

Die GMT würde sich demnach erklären aus der Kombination von

- einer zeitlich sehr dichten Folge von Flutbasaltereignissen (zwischen 260 und 190 MA), wie es sie vorher und nachher nicht mehr gegeben hat
- der einmaligen (!) Besonderheit, dass bei einem dieser Ereignisse in großem Umfang kohlehaltige Schichten aufgeschmolzen wurden, verbunden mit extremer Freisetzung von u.a. Kohlendioxid

jura-jura

JURA (201 - 145 MA)

GRADSTEIN et al. 2012: 201,46 – ca. 145,0 MA

Größenrekorde des Jura (PNAS 106, 24):

Protoctista: Foraminifere *Spiraloconulus giganteus*: 1 cm lang, 1 cm breit, 0,24 cm dick

**Plantae: *Araucarioxylon* 60 m; Ginkgoartige: max. 50 m*; *Nilssonia*: 1 m; *Equisetum columnare* 4,78 m/5 cm Durchmesser; Isoetales nur winzig (*Isoetites rolandii*)
(* gilt nicht konkret für den Jura, sondern seit dem Jura)**

Chordata:

***Leedsichthys problematicus*: früher mit 22 m, 43,3 t angegeben; jetzt auf 9 m korrigiert (Sci. 327, 990); naA wurden die 9 m im Alter von 20 Jahren erreicht, während sie bis zum Alter von 38 Jahren dann auf 16,5 m heranwuchsen (Wikip.)**

Arthropoda:

***Eryon arctiformis* (Decapoda): 12,7 cm lang, 6,35 cm breit (nur Thorax)**

Mollusca:

***Lytoceras sp.* (Oberbajocium, Schwäbische Alb): 150 cm lang, 43,7 cm dick**

ujur-ujur

UNTERJURA (LIAS) (201 - 174 MA)

ICS 2004/07:

LIAS: 199,6 +- 0,6 MA bis 175,6 +- 2,0 MA

HETTANG: 199,6 +- 0,6 MA bis 196,5 +- 1,0 MA

SINEMUR: 196,5 +- 1,0 MA bis 189,6 +- 1,5 MA
PLIENSBACH: 189,6 +- 1,5 MA bis 183,0 +- 1,5 MA
TOARC: 183,0 +- 1,5 MA bis 175,6 +- 2,0 MA

ICS 2012:

LIAS: 201,3 +- 0,2 MA bis 174,1 +- 1,0 MA

HETTANG: 201,3 +- 0,2 MA bis 199,3 +- 0,3 MA
SINEMUR: 199,3 +- 0,3 MA bis 190,8 +- 1,0 MA
PLIENSBACH: 190,8 +- 1,0 MA bis 182,7 +- 0,7 MA
TOARC: 182,7 +- 0,7 MA bis 174,1 +- 1,0 MA

Neudatierung der TJG in 2008: 201,6 MA (Sci. 320, 434)

Gliederung (von alt nach jung, also oben = älter, unten = jünger!):

Hettang = unt. Lias alpha	unt. Hettang = <i>Psiloceras planorbis</i> ob. Hettang = <i>Alsatites liasicus</i> <i>Schlotheimia angulata</i>
Sinemur = ob. Lias alpha + L. beta	unt. Sinemur (= ob. Lias alpha) = <i>Arietites bucklandi</i> <i>Arnioceras semicostatum</i> ob. Sinemur (= Lias beta) = <i>Caenisites turneri</i> <i>Asteroceras obtusum</i> <i>Oxynoticeras oxynotum</i> <i>Echioceras raricostatum</i>
Pliensbach = Lias gamma + delta	unt. Pliensbach (=Lias gamma) = <i>Uptonia jamesoni</i> <i>Tragophylloceras ibex</i> <i>Prodactylioceras davoei</i> ob. Pliensbach (= Lias delta) = <i>Amaltheus margaritatus</i> <i>Pleuroceras spinatum</i>
Toarc = Lias eps. + zeta	unt. Toarc (= Lias eps.) = <i>Dactylioceras tenuicostatum</i> <i>Harpoceras falcifer</i> <i>Hildoceras bifrons</i>

ob. Toarc (= Lias zeta) = *Haugia variabilis*
Grammoceras thouarsense
Dumortieria levesquei
Pleydellia aalensis

Aussterbeereignis in Europa (z.B. in Südwestdeutschland nachweisbar) zwischen oberstem Pliensbach und unterem Toarc; das unterste U-Toarc ist fast ammonitenleer. Als Ursache wird ozeanische Anoxie angenommen. Im weiteren Verlauf des U-Toarc nimmt die Diversität der Ammoniten dann wieder stark zu. Während der ausgedehnten Anoxie der Tiefsee gingen Belemniten, die bisher in kalten Tiefenwässern lebten, dazu über, die warmen, oberflächennahen Abschnitte der marinen Wassersäule zu besiedeln (PNAS 111: 10073).

Allgemein: Beginn des Zerfallsprozesses des Superkontinents Pangäa; dadurch entstehen seit dem Jura zunehmend Faunenprovinzen (besonders für Dinosaurier). Während die Tierwelt Europas, Afrikas und Nordamerikas, die im Jura noch aneinandergrenzten, uniform bleibt, entwickeln sich ab dem höheren Jura die Dinosaurier Chinas und Südamerikas auf eigenen Wegen; die Saurier des Keupers und Lias waren viel kosmopolitischer. Zwischen Grönland und Skandinavien entstand ein Meer (Ur-Atlantik). Deutschland wurde von Norden her überflutet; vom Süden her durchbrach die Tethys Landbarrieren. Mitteleuropa wurde zu einem flachen Meer mit einigen Inseln. Klima ähnlich der heutigen Karibik. In den unteren Abschnitten war das Flachmeer zeitweise anoxisch und H₂S-reich ähnlich dem heutigen Schwarzen Meer (Ölschiefer).

land-land ujur

Flora allgemein: weit verbreitet sind Cycadeen, Bennettiteen, Koniferen und zunehmend Ginkgophyten (Maximum in Malm und Unterkreide).

Untersuchungen der Flora an der TJG Ostgrönlands deuten auf eine Verminderung der Diversität auf Gattungsniveau, strukturelle Veränderungen in der Vegetation (möglicherweise mit Verlust des mittleren Stockwerks) und regionalen Turnover der ökologisch dominierenden Taxa bereits vor der TJG, was gegen ein katastrophische Ereignis als Ursache für diese Veränderungen spricht. Große Blätter, Seltenheit des Taxons und komplexe Fortpflanzungsbiologie erhöhten das Aussterberisiko. Nach der TJG erholte sich die Diversität auf Gattungsniveau rasch; auf dem Niveau einzelner Arten blieb die Turnoverrate jedoch im frühesten Jura im Vergleich zur Trias stark erhöht (Paleobiol. 33, 547).

Der **Toarcian Oceanic Anoxic Event** (183 MA) führte zu einer raschen globalen Erwärmung und ozeanischen Anoxie. Die Landflora veränderte sich an der Pliensbach-Toarc-Grenze rasch und nachhaltig; Pollenuntersuchungen belegen, dass im Pliensbachium eine Mischflora hoher Diversität von Koniferen, Samenfarne, feuchtigkeitsliebenden Farnen und Lycophyten gedieh, die zu Beginn des Toarciums durch eine Flora geringer Diversität ersetzt wurde, die von Cheirolepidaceae, Cycadeen und *Cerebropollenites*-Produzenten dominiert wurde, die in der Lage waren, im warmen, trockenen Klima zu überleben. Nach der Krise erholten sich die Floren zwar rasch; die Zusammensetzung der Floren unterschied sich aber weiterhin von derjenigen des Pliensbachiums.

In den Schelfregionen hielten die eutrophischen Verhältnisse längerfristig an (Dominanz der Algen, die zum Sauerstoffmangel beitrugen, bei Rückgang der Dinoflagellaten). Während die Landflora an der Pliensbach-Toarc-Grenze sehr rasch auf die Klimaveränderung reagierte, waren die Auswirkungen im Meer in dieser Phase vergleichsweise gering. Landflora scheint somit auf vulkanische Ereignisse und damit verbundene Klimaveränderungen stärker und schneller zu

reagieren als marine Ökosysteme (SLATER SM et al., Nat. Geosci. 2019). Eigene Anmerkung: marine Ökosysteme hatten sich möglicherweise in den vorausgehenden ähnlichen Krisen an derartige Verhältnisse besser adaptiert?

FARNE: Erstauftreten der **Tüpfelfarngewächse (Polypodiaceae)**, der wichtigsten rez. Farnfamilie (heute 7000 Arten); MÄGDEFRAU nennt sichere Polypodiaceae erst ab Wealden, ältere Funde seien systematisch fraglich.

Insgesamt Aufstieg und Vorherrschen der Leptosporangiate; Höhepunkt der Matoniaceae, Dipteridaceae und Osmundaceae, daneben Marattiaceae und Schizaeaceae (ab Jura). Die rez. G. *Gleichenia* (rez. 130 Arten) tritt entweder im Keuper oder im Jura auf, lt. CLEAL/THOMAS Gleicheniaceae sogar erst ab U-Kreide.

SAMENFARNE: **Caytoniales** (Keuper bis ob. U-Kreide oder unt. O-Kreide) als hochentwickelte Samenfarne (s. Keuper; eingeschlossener Samen, fächerige Blätter), im Lias z.B. *Thinnfeldia* und *Lepidopteris* aus der Fam. Peltaspermales (naA Peltaspermaceae ab Stefan mit *Autunia*). In Gondwana letzte Reste von *Glossopteris*. Auftreten der **Pentoxylales** als stark abgeleitete Samenfarne mit pseudoangiospermiden Eigenschaften, auf den Jura beschränkt, evtl. von Glossopteridales abstammend.

„HÖHERE CYCADOPHYTEN“: maximale Formenvielfalt der Nilssonien und Bennettiten im Laufe des Jura (s. Keuper). Cycadeensamen erreichen im Jura eine Länge von 6 cm und einen Durchmesser von 5 cm (*Cycadeocarpus columbianus*).

KONIFEREN:

- **Taxodiaceae (Sumpfyypressenartige)** (meist mit Cupressaceae vereinigt)
- **Cupressaceae:** noch im Jura erscheint die rez. Zypressengattung *Thuja* (meist als *Thuites* bezeichnet).
- **Araucariaceae** mit der rez. G. *Araucaria*; *Araucaria* wahrsch. schon ab Keuper, sicher ab Lias; rez. 18 *Araucaria*-Arten auf der Südhalbkugel (2 in Südamerika, übrige in der australischen Region; daneben 18 *Agathis*-Arten. *Araucaria heterophylla* bis 70 m, *A. araucana* bis 50 m hoch. In Südafrika keine Araucariaceae). Abstammung evtl. von permischen Ullmannien. Möglicherweise zu den Araucariaceae gehört *Podozamites* (Rhätolias) mit lanzettlichen, parallelnervigen Blättern ähnlich der rez. *Agathis*, früher als Cycadee fehlinterpretiert. *Agathis* ab Dogger (Australien), naA aber deutlich jünger; ältester Vertreter der Kronengruppe ist *A. vittata* aus dem U-Eozän. Bei *A. jurassica* aus dem M-Jura Australiens könnte es sich um *Podozamites* handeln, dies ist aber nicht gesichert.
- **Schirmtannen:** im Lias *Sciadopityes*-Blattreste, die wohl zur rez. G. *Sciadopitys* gehören, die im Tertiär weit verbreitet war (noch im O-Pliozän Frankfurts, rez. auf Gebirge des südlichen Japans beschränkt).
- **Podocarpaceae**, rez. auf Südhalbkugel beschränkt (*Podocarpites* bereits im Rhät). (ob oberstem Perm)

Bereits gut etabliert ist im Lias die Fam. **Pinaceae** (*Pinus* aber erst ab Neokom); im Lias erscheinen Vorfahren der Fichte.

O **Taxales** ab Keuper (*Palaeotaxus* im Rhät), *Taxus* ab Dogger, *Torreya* (Stinkeibe) ab Jura

Mit Ausnahme der Cephalotaxaceae sind im Lias alle rezenten Familien der Coniferales präsent.

Aus dem ob. Lias bis Dogger (Pliensbach – Bathon) Englands werden u.a. folgende Holzformen beschrieben: *Cupressinoxylon*, *Taxodioxylon*, *Cedroxylon*, *Araucarioxylon*. (Palaeont. 42).

Die Entwicklung der Nadelbäume zu größerer Mannigfaltigkeit im Jura wird evtl. mit Anpassung an die Fraßschäden durch Sauropodomorpha in Verbindung gebracht (z.B. Araucarien mit extrem harten Nadeln, Entwicklung chemischer Abwehrstoffe), worauf die Saurier ihrerseits mit Entgiftungsmethoden und Zahnstrukturen zum Knacken der harten Koniferennadeln reagierten. Im Lias erstmals in größerem Umfang Jahresringe (im Permokarbon noch selten), ein Hinweis auf Kälte- und Trockenperioden.

ANGIOSPERMEN: Vermeintliche Bedecktsamerpollen. 1955 wurde im Lias bei Bamberg ein angeblich "eindeutiges Dikotylenblatt" (*Sassendorfites*) gefunden, das leider verschollen ist.

Schmeissneria (Hettang bis Callov oder unterstes Oxfordium) wurde früher als Vertreter der Ginkgoales betrachtet; neue Untersuchungen von Funden aus der Jiulongshan Formation aus dem obersten Dogger Chinas weisen das Taxon aber als bedecktsamig aus, entweder ein früher Vertreter der Angiospermen oder eine Parallelentwicklung (BMC Evol. Biol. 7: 14). Eine kritische Revision aus dem Jahr 2019 bringt *Schmeissneria* allerdings wieder in Verbindung mit den Ginkgoophyten, speziell den Czekanowskiales (New Phytol. 223: 83).

Im Jahr 2018 wurde dann allerdings von *Nanjinganthus dendrostyla* aus der South Xiangshan Formation Chinas berichtet, nachgewiesen durch 198 Blüten, was eingehende, auch destruirende Untersuchungsmethoden erlaubte (bis auf zelluläre Ebene). Es handelt sich eindeutig um eine Angiosperme (allerdings nicht klar, ob Stamm- oder Kronengruppe). Das Alter liegt nach biostratigraphischen Gesichtspunkten bei mittlerem oder oberem Unterjura (Pliensbach oder Toarc), nach Isotopendaten auf jeden Fall jünger als 207 MA und älter als 174 MA. Wahrscheinlich spätester Unterjura (ob. Toarc) (eLife 7; e38827).

Voraussetzung für die Klassifikation als Angiosperme ist, dass die Ovulen (d.h. die Zellen, die zu Samen werden, falls sie befruchtet werden) vor der Befruchtung vollständig im Ovar eingeschlossen sind. Bei *Nanjinganthus dendrostyla* war das der Fall; das Ovar war geschlossen, verfügte über ein geschlossenes Dach ohne jegliche Öffnung. Sowohl die Ovulen wie die späteren Samen waren komplett im Ovar eingeschlossen; die 198 Blüten repräsentieren unterschiedliche ontogenetische Stadien.

Der Stempel – an der Oberseite des Ovariumdaches fixiert – war bäumchenförmig (dendroid). Becherförmiges Receptaculum. Staubgefäß vermutet, aber nicht sicher bekannt. Blüten- und Kelchblätter vorhanden. Kelchblätter basal fusioniert. Blüte radialsymmetrisch (aktinomorph). 4 - 5 rundliche Kelchblätter, 5 – 6 Blütenblätter, 1 bis 3 länglich-ovale Samen im Ovarium, an einem kleinen Funiculus an der Ovarienwand aufgehängt. Eine mikropylenartige Mulde findet sich auf einem der Samen (Samen ca. 1 mm groß).

Reife Blüten: 8,4 – 10,7 mm lang und 6,8 – 12,8 mm im Durchmesser. Kelchblätter 1,7 – 3,0 mm lang und 2,7 – 4,3 mm breit, Blütenblätter 3,1 – 6,6 mm lang und 1,9 – 5,4 mm breit.

Receptaculum 3 – 4,8 mm im Durchmesser und 2 – 4,5 mm hoch. Stempel 0,3 - 0,8 im Durchmesser; durch die astförmigen Verzweigungen erreicht er eine Breite von 3 - 6 mm. Verzweigte Stempel treten niemals bei Gymnospermen auf, finden sich aber unter modernen Angiospermen bei Euphorbiaceae, Poaceae und Passifloraceae. Dies erhöht die Chance, Pollenkörner einzufangen, was vor allem für windbestäubte Pflanzen von Vorteil ist. Dies ist ein indirektes Indiz, dass *Nanjinganthus* noch nicht mit Insekten kooperierte. Da sich die vielen Blüten von *Nanjinganthus* auf wenige Gesteinsoberflächen konzentrierten (keine weit verbreiteten Nachweise in den Schichten), spricht dies dafür, dass die Pflanze insgesamt selten war und sich auf eine spezielle (sehr wassernahe) Nische konzentrierte. An der Gesamtflora der Formation spielen Angiospermen nur eine sehr marginale Rolle.

Keinen Hinweis auf Fruchtblätter, wie man sie bei Magnoliales findet; das Fehlen von Fruchtblättern spricht aber nicht gegen die Annahme, dass es sich um eine Angiosperme handelt, da auch vielen modernen Angiospermen Fruchtblätter (Karpelle) fehlen. Auch bei einigen basalen Angiospermen (wie Nymphaeales) und abgeleiteten Angiospermen (wie Cactaceae) sind die Samen an der Ovarienwand befestigt.

Bau der Blüte von *Nanjinganthus* von oben nach unten:

- Baumförmiger Stempel
- Blütenblätter (Petale) (radial in Wirteln angeordnet)
- Staubgefäß (fraglich)
- Kelchblätter (Sepale) (radial in Wirteln angeordnet)
- Dach des Ovars, an dem alle o.g. Strukturen befestigt sind; entscheidend ist, dass das Dach des Ovars keine Öffnung aufwies (sonst wäre feines Sediment eingedrungen!)
- Ovar mit becherförmigem Receptaculum; Ovulen/Samen; außen haften Schuppen („scales“) am Receptaculum
- Brakteen (Hochblätter; modifizierte „normale“ Blätter)

Nanjinganthus erfüllt alle 13 verschiedenen Definitionen, die für Angiospermen aufgestellt wurden!

Bei den vermeintlichen Angiospermen, die auf dem M- und O-Jura Chinas beschrieben wurden (→ Dogger), fehlen die Becherform des Receptaculums, das Ovar liegt oben, und der Stempel ist nicht baumförmig - grundlegende Unterschiede zu *Nanjinganthus*, so dass nicht von naher Verwandtschaft ausgegangen werden kann.

Im Vergleich mit mesozoischen Gymnospermen (außer Ginkgoales und Coniferales) weisen ebenfalls die Bennettiteen eine radiale Symmetrie der Blüte auf (Caytoniales und Corystospermales bilateral-symmetrisch). Blattförmige Anhänge (wie Blütenblätter, Kelchblätter) sowie einen eingeschlossenen Samen hat nur *Nanjinganthus* (weder bei Bennettiteen, *Caytonia* oder Corystospermales). Eine Öffnung im weiblichen Organ fehlt dagegen bei *Nanjinganthus* – im Gegensatz zu den anderen Gruppen (z.B. Mikropylen-Röhren bei Bennettiteen). Gnetales entsprechen in den genannten Merkmalen den Bennettitales, so dass es sich bei *Nanjinganthus* auch nicht um Vertreter der Gnetales handeln kann. Pentoxylales weisen Zapfen ohne blattförmige Anhänge und mit zahlreichen nackten, helikal um die Achse des Zapfens angeordneten Samen auf.

Nanjinganthus unterscheidet sich aber in mehreren Merkmalen von theoretisch (auf der Basis von *Amborella* und *Magnolia*) modellierten Urangiospermen, demzufolge man Apokarpie (getrennt stehende, unverbundene Fruchtblätter), ein obenliegendes Ovar (statt unten wie bei *Nanjinganthus*) und das Fehlen eines offensichtlichen Stempels erwarten würde. Stattdessen besaß *Nanjinganthus*

keine Karpelle, ein unten liegendes Ovar und einen gut ausgebildeten, bäumchenförmigen Stempel. Aber auch vielen anderen sehr frühen Angiospermen (auch der Unterkreide) fehlen diese theoretisch modellierten Merkmale. Dies wirft die Frage auf, ob Angiospermen polyphyletisch sind, oder ob sie viel früher entstanden und der vom theoretisch modellierten Urangiospermen abweichende Zustand vieler Angiospermen zwischen Lias und Unterkreide bereits weit abgeleitet ist (was dann eine viel länger andauernde, unbekannte Vorgeschichte der Angiospermen voraussetzen würde, damit sich der Bauplan der fertilen Organe so grundlegend und vielfältig verändern konnte) (eLife 7; e38827).

Allerdings ist *Nanjinganthus* (U-Jura Chinas) keinesfalls allgemein als Angiosperme anerkannt; nach New Phytol. 223: 83 (anno 2019) erinnert sie an männliche Zapfen mancher Koniferen, könnte aber auch von degradierten weiblichen Zapfen stammen.

tier-tier ujur

COELENTERATA: Trotz der katastrophalen Auswirkungen der endtriassischen Massenextinktion auf die Riffbildner findet sich im unteren Hettangium Südfrankreichs ein voll entwickeltes Korallenriff – fast 10 MA vor den nächstjüngeren Nachweisen von Riffen. Mindestens 4 Gattungen und 6 Arten von Korallen; neben Überlebenden aus der Trias auch eine neu entstandene Gattung. Das Riff lag auf dem Kontinentalschelf in tieferem Wasser und belegt damit, dass das Überleben triassischer Rifftaxa nicht an Refugien um Ozeaninseln herum gebunden war (Palaios 24, 657).

WÜRMER: erster Nachweis der **Schnurwürmer** (Nemertea) und **Schlauchwürmer** (Nemathelminthes).

BRACHIOPODA: Aussterben der **Spiriferida** im ob. Lias (ob. Toarc); 12 Gattungen noch im Lias. Nach div. Angaben erlöschen auch die Strophomenida erst im Lias (lt. Sepk. im Nor). Mit dem Aussterben der Spiriferida sind die Brachiopoden nur noch mit den rez. Gruppen (Thecideaceae ab Carn, Rhynchonellida, Terebratulida sowie inartikulaten Gruppen) vertreten. Nach Sepk. erscheinen im Jura die ältesten rezenten Brachiopoden-Gattungen: *Discinisca* im Lias, *Craniscus*, *Terebratulina* im Oxfordium, *Discradisca* im Kimmeridge; *Terebratella* erst ab unt. Valangin (naA schon im Jura).

moll-moll ujur

MOLLUSCA:

Schnecken: Im Lias erscheinen (überwiegend nach MÜLLER) die rez. Gattungen *Trochus*, *Anchura*, *Emarginula*, *Bulla*, im Dogger *Valvata*, *Viviparus* und *Aporrhais*, im Malm *Bithymia*, *Crepidula* (vorwiegend Mesogastropoda).

Die Sepk.-Datei weist ab Lias aus: *Globularia*, *Bulla* (Pliensbach.) sowie die O Thecosomata (beschalte Flossenfüßer).

Muscheln: im Lias erscheinen lt. Sepkowski folgende rezente Gattungen: *Thracia*, *Cucullaea*, *Nucinella*, *Fimbria* im Hettang, *Musculus* im Sinemur, *Lithophaga* im Pliensbach [naA:

Pholadomya, Cyprina, Cyrena, Limatula, Gryphaea (nach IVANOV im Paläozän ausgestorben); die Familie Gryphaeidae existiert aber noch rezent!].

Lt. Sci. 325, 736 erscheinen folgende Familien: **Corbulidae** vor 199 MA und **Arcticidae** vor 193 MA sowie **Veneridae** vor 176 MA.

Ammonoidea: Auftreten der UO Lytoceratida und Ammonitida, aus der Trias überlebten die Phylloceratida (ab unt. Olenekian). Intensive Ausbreitung der Ammonitida im untersten Lias ausgehend von der Fam. Psilocerataceae. *Arietites* bis 103 cm Durchmesser. Im Lias sind folgende Ammonoidea-Gruppen vertreten: Phylloceratina, Lytoceratina, Ammonitina: Psilocerataceae (+), Eoderocerataceae, Hildocerataceae.

Regressionen des Meeresspiegels im Jura gingen mit erhöhten Extinktionsraten bei Ammoniten einher, während Transgressionen zu Neubildungen von Arten und Radiationen führten (Palaios 16, 311).

Die Aptychen der Ammoniten dienten primär als schaufelförmige, zweiteilige Unterkiefer; daneben vermutlich sekundäre Funktion als Gehäusedeckel.

Belemniten: Auftreten der Fam. **Eubelemnitidae** (= **Belemniten** ieS, lt. MÜLLER bis Dan), die den Belemnoteuthidae (=Phragmoteuthidae, Perm bis Dan; nach Sepk. aber M-Perm bis ob. Kimmeridge), Aulacocerida (?U-Devon, Karbon bis ob. Lias) und Neobelemnitidae (U-Eozän bis U-Oligozän) gegenübergestellt und mit diesen zu den Belemniten iwS. zusammengefaßt werden. Nach IVANOV stellen die eozänen Formen keine Belemniten im Sinne der O Belemnitida (O-Karbon bis KTG) dar. Sepkowski nennt Belemnitida ab unt. Namur (*Eobelemnites*), gefolgt von *Sinobelemnites* (Carn), alle weiteren Gattungen in Jura und Kreide; *Bayanoteuthis* aus dem ob. Eozän als einziger känozoischer Nachzügler der Belemnitida.

Eine neue Arbeit gibt die O Belemnitida vom Carn bis zur KTG an. Die Sinobelemnitidae des Carn bilden wohl eine eigene Unterordnung. Die UO Belemnitina (= keine Alveolarfurche, stattdessen apikale Furche) erscheint im Hettang (älteste: *Schwegleria*, nur 1 cm lang, Europa), in Japan gleichzeitig bereits große Belemnitina von völlig anderem Aussehen, was auf eine längere Vorgeschichte der Belemnitina in der Trias deutet. Belemnitina dominierten von U-Jura bis U-Kreide.

Die UO Belemnopseina erscheint im M-Jura (Alveolarfurche auf der ventralen Seite, bei den Duvaliidae auf der Doralseite – die Alveolarfurche diente wohl dem Ansatz von Weichgewebe) (PLoS One 9: e95632).

Aussterben der **Aulacocerida** (U-Devon, Karbon bis ob. Lias; 5 Gatt. noch im Lias vertreten; bis Toarc).

Nautiliden: Geringe Diversität der Nautiliden im Lias, im Dogger wieder ansteigend.

arth-arth ujur

ARTHROPODA:

Crustacea/Malacostraca: Starke Radiation der **Decapoda** (seit Famenne); es bilden sich im Lias viele der rez. Infraordnungen und OF heraus. Rezente Gattungen ab Dogger. Auftreten der OF **Einsiedlerkrebse** (Paguroidea) (rez. *Pagurus* ab unt. Alb); nach Funden aus der U-Kreide nutzten die frühen Einsiedlerkrebse zunächst Ammonitenschalen.

Bei den **Insekten** erscheinen:

----- **Ohrwürmer** ieS. (**O Dermaptera**); OO Dermapteroidea bereits ab U-Perm
(lt. BRAUCKMANN 2007 Dermaptera erst ab Malm)

- **Holz-, Blatt- und Halmwespen (O Symphyta)**
- **Blattflöhe** (innerhalb der Homoptera).
- **Termiten (?)****

evtl.:

- [---- **Köcher-, Haar- und Frühlingsfliegen (O Trichoptera):** ?Rhät, Lias
(naA ab O-Trias, lt. BRAUCKMANN 2007 schon ab U-Trias)
- **Hautflügler (Hymenoptera)** (ab Rhätolias, naA ab U-Trias)]

Libellen der F Liassogomphidae (ad UO Anisoptera) sind eng mit der rezenten Familie Aeshinidae verwandt. Alle rezenten Unterordnungen der Libellen* sind bereits vertreten:

- a) Anisoptera = Großlibellen: Flügelpaare von ungleicher Form; Flügel in Ruhestellung waagrecht ausgebreitet
- b) Zygoptera = Kleinlibellen: Vorder- und Hinterflügel von annähernd gleicher Größe, in Ruhelage sind die Flügel nach hinten oben zusammengeklappt (es gibt auch große Zygoptera, d.h. die Bezeichnung „Kleinlibellen“ ist irreführend)
- c) Anisozygoptera: teilen Merkmale der beiden vorstehenden Gruppen; heute nur noch durch zwei Arten einer Gattung (*Epiophlebia*) vertreten (eine Art in Japan, die andere im Himalaya). Im Mesozoikum war die Gruppe der Epiophleboidea arten- und formenreich.

*rezente Libellen: ca. 5500 Arten, davon 81 in Deutschland, 120 in Europa. Bis 50 km/h schnell. Doppelflügel erreichen eine Frequenz von 40 Schlägen/Sekunde; die durch die hohe Geschwindigkeit verursachten Luftwirbel bewirken Auftrieb und ermöglichen so den Standflug. Flügel machen nur 2 % des Gesamtgewichts aus. 30000 Facettenaugen für Rundumsicht (Maximum innerhalb der Insekten). Einige Arten können in Deutschland als Imago überwintern.

Bei den **Käfern** (ab Westfal) treten im Laufe des Jura zahlreiche neue, rez. Gruppen auf: Mist-, Pracht-, Blattkäfer u.v.a.; Laufkäfer ab Keuper. Erhebliche Radiation der Käfer. Mücken und Fliegen machen im Jura 87 % aller Insektenarten aus, viel mehr als rezent.

** Erste Indizien für **Termiten** (körperfossil ab U-Kreide nachgewiesen): in Gruppen auftretende vertikale Sandsteinsäulen (bis 3,3 m erhaltene Höhe) in äolischen Schichten der Clarens Formation (Lias) von Simbabwe und Südafrika. Elliptischer Querschnitt, Nord-Süd-Ausrichtung, im Inneren massive Bioturbation, u.a. mit einem Netzwerk aus verbundenen Röhren mit 0,3 bis 0,8 cm Durchmesser und weiteren Indizien, die typisch für Termitennester sind. Die (selteneren) Röhren mit kleinerem Durchmesser als 0,3 cm könnten von Ameisen stammen, die in die Termitennester eingedrungen sind. Eine strenge Nord-Süd-Orientierung der Nester findet sich heutzutage bei Termiten in Nordaustralien und dient dort der Kühlung. Offenbar waren schon im Lias Termiten zu **hoch entwickelter Staatenbildung** und Bau riesiger Nester befähigt (Palaios 19, 68).

Ältester Nachweis von Parasitoidismus (Raubparasitismus) bei Wespen aus dem Unterjura.

echi-echi ujur

ECHINODERMATA:

Crinozoa: Auftreten der beiden rez. Articulata-Ordnungen Comatulida (bereits ab Nor) und Cyrtocrinida (ab Sinemur); Isocrinida bereits ab U-Trias. Comatulida sind Abkömmlinge der Isocrinida. Isocrinida erreichten im Lias Größen bis 20 m (Kelche bis 1 m, Stiele bis 18 m) und sind damit die größten Wirbellosen aller Zeiten (außer Quallen).

Echinozoa: Enorme Radiation der **Euechinoidea** (ab Rhät) im unt. und mittl. Lias; in dieser Zeit bilden sich die drei anderen OO (neben Diadeemseeigel, ab Rhät, radialsymmetrisch) heraus, so daß bereits im mittl. Lias alle vier OO der Euechinoidea (Echinacea, Gnathostomata, Atelostomata, Diadematacea; alle auch rez.!) vertreten waren; die drei anderen Gruppen außer den Diadematacea sind bilateralsymmetrisch. *Loriolella* aus dem ob. Lias stellt eine Übergangsform zwischen diadematoïden Regularia und irregulären Seeigeln dar; erster Vertreter der mikrostomatiden Irregularia (Palaeont. 43, 303). Im Lias treten damit die ersten irregulären (also bilateralsymmetrischen) Seeigel auf.

Die meisten Irregularia sind grabende Seeigel, sie sind zu Strudlern geworden und haben im Gegensatz zu den „Regularia“ keinen Kieferapparat aus fünf ständig nachwachsenden Zähnen (Laterne des Aristoteles) zum Abweiden von Nahrung, besonders Algen, von Felsoberflächen. Bei Irregularia wird der Kieferapparat abgebaut; die Stacheln werden stark reduziert, da ihre Schutzfunktion im Sediment nicht mehr notwendig ist; viele Irregularia werden auch auf der Unterseite abgeflacht.

Die Irregularia wurden im Verlauf des Mesozoikums morphologisch viel diverser als die Regularia; Regularia zeigen niedrigere Raten intrinsischer morphologischer Evolution und weniger morphologische Innovation. Die Evolutionsrate der Seeigel war nach der PTG zunächst niedrig, und vor allem Innovationen im Bereich der Ernährungsstrategien führten im Laufe der Zeit zu Evolutions-/Diversifikationsschüben (PNAS 112: 3758).

Älteste rez. **Schlangensterngattungen** (*Ophiomusium*: ab Sinemur; *Ophiacantha*: ab Sinemur; *Ophiocrossata*, *Ophiocten*: beide ab Jura; *Ophiura* erst ab unt. Alb; allesamt O Ophiurida); bei den **Seesternen** erschienen vier neue Ordnungen, drei davon schon mit rezent noch vertretenen Gattungen:

O Valvatida (ab unt. Lias; *Solaster*: ab unt. Pliensbachium; *Odonaster*: ab Bathon; *Paragonaster*,
Pseudarchaster: ab Malm)

O Forcipulatida (ab Lias; *Asterias*: ab Lias)

O Paxillosida (ab Lias; *Tethyaster* ab Bajocium),

O Notomyotida (ab unt. Lias) (nach Sepkowski-Datei)

fisc-fisc ujur

CHONDRICHTHYES:

Innerhalb der Neoselachier (ab U-Trias) erscheinen die ältesten rezenten Hai-Ordnungen (Hexanchiformes/Grauhaiartige ab Sinemur; Heterodontiformes/Hornhaiartige ab Toarc; Orectolobiformes/Ammenhaiartige ab Toarc). *Hexanchus* (Grauhai, rez. bis 8 m) ab Sinemur (naA lediglich Familie Hexanchidae s.l. ab Sinemur), *Heterodontus* ab Toarc (beide bis rezent!). Die bis zum Lias allein herrschende Selachier-UO Hybodontoida erlischt im U-Miozän.

Squalea: Unter den rez. Haiarten (ca. 400 Arten) stehen der Kragenhai (*Chlamydoselachus anguineus*, *C. africana*) und die Grauhaie (Hexanchidae) isoliert und basal. Der Kragenhai (Krausenhai) wird wegen stark abweichender Merkmale von allen anderen rezenten Haien in eine eigene Fam. und auch in eine gesonderte UO innerhalb der O Hexanchiformes klassifiziert; er ist der altertümlichste rezente Hai: Mundöffnung endständig (!), cladodontes Gebiss (das an Cladoselachida erinnert), 7 Paar Kiemenöffnungen, aalartig verlängerter Rumpf, diphycker Schwanzflosse (also nicht die typische Haischwanzflosse!), Rückenflosse fehlt, große Augenöffnung, Darm als Spiraldarm, richtiges Gelenk zwischen Oberkiefer und Gehirnschädel fehlt; von übrigen Haien abweichendes einfaches männliches Begattungsorgan, Chorda dorsalis nahezu ungegliedert, Gebiss weicht von dem aller anderen rezenten Haie ab. Bodenlebender Tiefwasserfisch, der sich von Tintenfischen ernährt (Nordpazifik: Japan, Kalifornien; östlicher Atlantik, auch vor N- und W-Europa bis Südafrika).

Aalartig langgezogen, Mund fast endständig kurz unter der äußersten Spitze der Schnauze. Von allen anderen Haien abweichende Schwanzflosse: unterer Lappen fehlt, oberer Lappen zieht sich wie ein sich verjüngender Wimpel nach hinten. Rücken- und Afterflosse klein, weit nach hinten vor die Schwanzflosse gerückt. Ovovivipar; das Weibchen legt Eier, aus denen noch im Muttertier die Jungen schlüpfen; zwischen Befruchtung und Geburt vergehen 2 Jahre.

Die kladistische Position der Art ist unklar; fossil ist die Gattung mit *C. fiedleri* erst seit dem Eozän (Sepk.: *Chlamydoselache* ab Campan!) nachweisbar (im Alttertiär Österreichs mit *Thrinax* eine weitere Gattung Kragenhaie). Es wird für möglich gehalten, dass er der letzte Überlebende paläozoischer Haie ist (z.B. Xenacanthida, Cladoselachida); jedenfalls ist er für die im Mesozoikum auftretenden Hexanchoidea zu primitiv, denn das Gebiss weicht völlig von den (übrigen) Hexanchoidea ab, auch die endständige Mundöffnung, die halskrausenartigen Kiemenscheidewände und das Begattungsorgan. Somit bleibt offen, ob diese Art auf paläozoische Cladodontida (= „Protoselachii“) oder aber primitive Euselachii (wie Ctenacanthoidea und Hybodontoidea) zurückgeht. Die o.g. Merkmalskombination ist jedoch zu primitiv, um diese Art den Hexanchoidea zuzuordnen; sie spricht für ein viel niedrigeres Entwicklungsniveau. Die aalartige Körperform ist abgeleitet. Wegen des fehlenden Fossilnachweises bis zum Eozän bzw. Campan kann eine nähere Einordnung (Protoselachii = Cladodonta oder primitive Euselachii unterhalb des Hexanchoidea-Niveaus?) nicht vorgenommen werden. Jedenfalls ist er kein Angehöriger der Hexanchoidea, sondern ein früher Seitenzweig der Elasmobranchii (THENIUS 2000).

UNDERWOOD (Palaeobiol., Spring 2006) lässt ebenfalls die Position der Chlamydoselachidae offen (fraglich im Cenoman, sicher ab Campan); die unterschiedlichen Auffassungen reichen von der Schwestergruppe von *Notorynchus* innerhalb der Hexanchidae, der Schwestergruppe der Hexanchidae bis zur Schwestergruppe der Squala. (Eine Position außerhalb der Hexanchiformes oder Neoselachier wird aber im Gegensatz zu THENIUS nicht diskutiert). Die basale Position der Chlamydoselachidae und Hexanchidae wird auch molekular gestützt. Aus kladistischer Sicht müssen die Chlamydoselachidae im Keuper oder unt. Lias entstanden sein; der unzureichende Fossilnachweis ist typisch für Tiefwasserbewohner. *Ostenoselache* aus dem Sinemur zeigt gewisse Ähnlichkeiten im Zahnbau zu *Chlamydoselache*, aber auch zu den Synechodontiformes der Trias.

Kladistisch wohl schon höher als die Chlamydoselachidae stehen (als zweitbasalste rezente Haie) die Grauhaie (Hexanchidae) mit drei rez. Gattungen (*Hexanchus*, *Heptranchias*, *Notorynchus*) und zusammen 4 Arten, bis 5 m lang; Aussehen entspricht „modernen“ Haien, Abweichungen stellen die hohe Anzahl von 5 – 7 Kiemenspalten sowie die Zähne dar. Grauhaitypische Zähne (Sammelgattung *Notidanus*) sind seit dem Jura bekannt. Nach der Evolutionshöhe der Zähne ist dabei *Notorynchus* die altertümlichste Gattung (THENIUS 2000). Nach Sepk. *Hexanchus* ab Sinemur, *Notorynchus* ab Hauterive.

Galea: *Agaleus* (unt. Sinemur) gilt als ältester Vertreter der Galea; wenn *Agaleus* wirklich ein Galea ist, müssen die Batoidea schon vorher abgezweigt sein. Batoidenartige Zähne finden sich im Sinemur-Pliensbach, sichere **Batoidea (Rochen)** ab ob. Lias, zunächst mit der wohl paraphyletischen Familie „Spathobatidae“; moderne Familien – zunächst Geigenrochen, F. Rhinobatidae – folgen im Malm (rez. *Rhinobatis* seit Malm, naA seit Apt); älteste Roche: *Spathobatis*, ähnl. dem rez. Banjofisch.

Galea sind im Lias durch die Agaleidae (Schwestergruppe aller anderen Galea) repräsentiert; kladistisch steht *Agaleus* basal, gefolgt von den Heterodontiformes (Hornhaiartige), dann folgen alle anderen Galea.

Ab dem Jura erscheinen in chronologischer Reihenfolge die Ordnungen der modernen Neoselachier (nach Sepk.; abweichende Angaben nach UNDERWOOD, Paleobiol., Spring 2006):

Orectolobiformes: ab unt. Sinemur (*Brachaelurus* ab ob. Barreme, *Ginglymostoma* ab Alb:
Chiloscyllium ab Cenoman)

Hexanchiformes : Devon (*?), ab Sinemur (*Hexanchus* ab Sinemur; *Notorynchus* ab Hauterive)
**Mcmurdodus*, Eifel und Givet! (kontra: s. U-Trias und U-Devon)

Rajiformes : ab Toarc (*Rhinobatos* ab Apt)

Heterodontiformes (1 fossile Gatt.) : *Heterodontus*, ab ob. Toarc

Carcharhiniformes: ab Bathon (inc. sed.), benannte Gattungen ab ob. Alb (*Scyliorhinus* ab ob. Alb,
Carcharhinus und *Hemipristis* ab M-Eozän)

Squatiniiformes : ab Oxford (*Squatina* ab Oxford, einzige fossile Gattung) (UNDERWOOD: ab
Kimm.)

Lamniformes: ab Tithon (*Synodontaspis* ab Apt ; *Odontaspis* ab Campan) (UNDERW.: ab Barreme)

Squaliformes : ab Tithon (*Centrophorus* ab Turon ; *Squalus* ab Campan) (UNDERW. : ab U-Kreide)

Myliobatiformes : ab Cenoman (*Dasyatis*, *Gymnura* jeweils ab Cenoman) (UNDERW.: ab Hauterive)

Pristiophoriformes: ab Santon (*Pristiophorus* ab Santon)

Torpedinoidea : ab Dan

Laut UNDERWOOD (s. U-Trias) erschienen im Lias folgende rez. Familien der Neoselachier:

Squalea:

Hexanchidae (Dornhaie) ab Sinemur

Batoidea/Rajiformes:

ab mittl. oder ob. Lias; rez. Familien erst ab Tithon

Galea:

Heterodontidae: ab ob. Toarc (Doggenhaie)

Orectolobiformes mit Hemiscylliidae und evtl. Parascylliidae ab Toarc (Ammenhaie)

Im Pliensbachium sind nur Synchodontiformes, Hexanchiformes (inkl. Hexanchidae) und *Agaleus* nachweisbar. *Sphenodus* (Sinemur) gehört entweder zu den Hexanchiformes oder Synchodontiformes.

Im Toarc dann rasche Kladogenese; Erstnachweis von Orectolobiformes, Rajiformes, *Protospinax*, Heterodontiformes.

Die starke Zunahme der Neoselachier im Toarc muss nicht unbedingt das Ergebnis einer aktuellen Radiation sein, sondern könnte auch darauf beruhen, dass die Neoselachier in neue Lebensräume vordrangen. Die Neoselachier des Lias lebten im offenen Meer. Evtl. gingen im Toarc verstärkt Linien, die in Lagunen entstanden waren, in offenere Habitate über, evtl. aufgrund der Transgression im Toarc, und sind dadurch besser dokumentiert. Spätestens im Bathon differenzierten sich die Neoselachier in verschiedene Habitate (neritisch, Lagune, Flachmeer).

Pristiophoridae (ab Santon), Chlamydoselachidae (ab Campan, ?Cenoman) und Echinorhinidae (ab Alb) müssten aus kladistischen Gründen eigentlich schon spätestens im Dogger (Chl. schon im Lias) existiert haben, sind aber erst ab Kreide nachweisbar. Die letzten beiden Familien sind typische Tiefwasserbewohner, bei denen ein fossiler Nachweis sehr schwierig ist.

Bei den **Holocephali** erscheint die rez. O **Chimaerae** (*Squaloraja*, *Myriacanthus*, *Acanthorina* im Lias). Rezent ca. 35 Arten. Laut Sepkowski-Datenbank Chimaeriformes ab Vise, rez. *Chimaera*, *Callorhynchus* ab O-Kreide.

OSTEICHTHYES:

Chondrostei: bei den **Knorpelganoiden** erscheint spätestens im Lias die rez. O der **Störe** (?Trias, unt. Lias bis rez., z.B. *Chondrosteus*, unt. bis ob. Lias, bis 3 m lang, weitgehend nackthütig, also ohne Ganoidschuppen). Von den 17 Ordnungen der Chondrostei sterben im Lias die noch verbliebenen Ordnungen mit Ausnahme der Paläoniscen (Sepk.: Ludlow bis Campan; im Jura noch 11 Gattungen, in der Kreide nur noch 2), Störartigen und Flösselhechte aus. Es erlöschen u.a. die O Ptycholepiiformes (M-Trias bis Lias) und Saurichthyiformes (U-Trias bis ob. Lias).

„**Holostei**“ nach wie vor stark vertreten (5 von 6 Ordn.), u.a. durch die Semionotiformes (*Lepidotes*, *Dapedium*). *Lepidotes* konnte aufgrund veränderter Kieferaufhängung das Maul röhrenförmig vorstrecken und dadurch die Beutetiere aus einiger Entfernung einsaugen.

Erste **Teleostei** mit 100%ig verknöchelter Wirbelsäule; erste Vertreter sollen zu den **Barschähnlichen (iwS)** gehören. *Pholidophorus* (M-Trias bis Malm) äußerlich heringsähnlich, aber noch mit Ganoidschuppenüberzug (wie Palaeoniscen) und nur unvollständig verknöchelter Wirbelsäule. *Leptolepis* (O-Lias bis U-Kreide, UO Leptolepioidei ?Trias, O-Lias bis O-Kreide) war bereits höher entwickelt: vollständig verknöchert; dünne rundliche Schuppen ohne Schmelzüberzug (Gewichtsreduktion; verbesserte Stromlinienform), in Schwärmen (als Schutz) lebend. *Leptolepis* und *Thrissops* bereits im Posidonienschiefer vertreten. Nach Sepk. noch keine der rezenten Teleostierordnungen im Lias.

Sarcopterygii: Lungenfische (*Ceratodus*) und Coelacanthiden (*Holophagus*, unt. Lias bis ob. Malm; *Trachymetopon* in Holzmaden bis 2 m lang).

amph-amph ujur

AMPHIBIEN:

Einige **Labyrinthodontier**-Fam. haben die TJG überlebt, im Lias *Siderops* aus der Fam. Chigutisauridae (U-Trias bis Alb; im Alb *Koolasuchus*, mit 4 – 5 m Länge der größte Labyrinthodontier aller Zeiten; ad OF Brachyopoidea); *Siderops* 2,5 m bis 3 m lang, Schädel 50 cm lang, Australien, sowie *Austropelor* (ebenfalls Australien); im Dogger Chinas *Sinobrachyops* (Familie Brachyopidae bis Malm, kosmopol.; lt. BRI ab mittl. O-Perm). Die krokodilähnlichen Trematosauroidea sind nach der TJG noch durch einen einzigen Fund aus dem oberen Dogger Chinas vertreten.

Der massive Rückgang der Labyrinthodontier (Temnospondyli) seit der höheren Trias und im Jura wird mit dem Aufstieg der Krokodile in Verbindung gebracht, die eine unmittelbare Konkurrenz (und Beutegreifer) für die Labyrinthodontier darstellten und deren Nischen besetzten. Nur die Trematosauroidea (unt. U-Trias bis ob. Dogger) und Brachyopoidea (U-Trias bis M-Kreide) mit den beiden Familien Chigutisauridae (bis M-Kreide: *Keratobrachyops*, *Koolasuchus*, *Siderops*) und Brachyopidae (bis Malm, z.B. *Gobiops*, 1,5 m, Malm Chinas) haben die TJG überlebt. Die Brachyopoidea des Juras und der Kreide waren auf China und Australien beschränkt, die damals räumlich zusammenhingen, und konnten vermutlich aufgrund einer geographischen Isolation solange überleben.

Frösche: *Prosalirus* (Pliensbachium), *Vierella* (3 cm, Toarcium oder Aalen), *Neobatrachus* (Lias bis Pleistozän Australiens) als erste moderne Frösche (O **Salientia** = **Anura**, Lias bis rez.) nach dem Stammanuren *Czatkobatrachus* aus der Untertrias Polens. Froschtypische Beckenanatomie.

Triadobatrachus (U-Trias) hatte noch nicht die guten Sprungfähigkeiten der liasischen Anura und wird auch noch nicht zu den Anura gezählt; er repräsentiert ein frühes Stadium der Froschentwicklung. *Vierella* hatte bereits verlängerte Hinterbeine, aber noch Reste von Rippen und mehr Wirbel als moderne Frösche; bei *Prosalirus* waren die Hinterbeine bereits stärker verlängert; er war wohl der erste hüpfende Frosch (weitere Details s. U-Trias).

Im Dogger/naA Malm folgen weitere Frösche: *Notobatrachus*, 12 cm, Argentinien, zur F Leiopelmatidae; naA ab Tithon [BRI]). Im oberen Kimmeridge *Montsechobatrachus* als nächster Verwandter der drei rez. Urfroscharten der G. *Leiopelma* (Neuseeland). Rezent ca. 4000 Froscharten! (Zusammenstellung s. U-Trias).

Die Leiopelmatidae (Urfrosche; lt. BRI erst ab Tithon) – heute auf Neuseeland beschränkt – zeigen noch einige Primitivmerkmale: freie Rippen bei adulten Tieren, 9 Rumpfwirbel, kurzer knöcherner Schwanz mit einzelnen Wirbeln und mit Schwanzmuskeln, amphicoele (sanduhrförmige) Wirbel (finden sich sonst bei Knochenfischen und altertümlichen Schwanzlurchen), keine Schwimmhäute zwischen den Zehen, ursprüngliches Blutgefäßsystem. Die freien Schwanzwirbel erinnern an *Triadobatrachus* (wobei es allerdings nicht klar ist, ob es sich bei diesem Fund um ein adultes Tier handelt).

Eiablage an Land und Entwicklung zum fertigen Frosch im Ei (es schlüpfen winzige Jungfrösche) bei den rezenten Leiopelmatidae gelten dagegen als Anpassung an den aktuellen Lebensraum. Insgesamt 3 *Leiopelma*-Arten, fossiler Nachweis der Gattung erst ab dem Pleistozän Neuseelands. Dafür wird aus dem Malm (naA Dogger) Argentinien mit *Notobatrachus* ein früher Leiopelmatide beschrieben (THENIUS 2000).

Beim Springen landen die Leiopelmatidae (wie *Ascaphus*) auf dem Bauch („Bauchklatscher“), sind also nicht in der Lage, sich mit den Beinen bei der Landung abzustützen. Dies spricht für die Hypothese, dass das Springen der Frösche um Uferbereich entstand, um rasch ins Wasser zu flüchten und abzutauchen. Hierzu war ein Abfangen der Landung mit den Beinen noch nicht notwendig. Das primitive Landungsverhalten der Leiopelmatidae kann auch einige ihrer besonderen anatomischen Merkmale erklären. Der moderne Froschsprung entstand offenbar in zwei Schritten: zunächst das Abspringen durch symmetrische Extension der Hinterbeine, erst später (bei den Lalagobatrachia, das sind die Frösche „oberhalb“ der Leiopelmatidae) die Landung mit den Beinen. Für diesen zweiten Schritt war es erforderlich, dass die Beugebewegung der Hinterbeine zu einem früheren Zeitpunkt im Sprung (in der Mitte der „Flugbewegung“) einsetzen musste; wäre *Ascaphus* dazu in der Lage, würde auch er auf den Beinen landen. Diese Fähigkeit (Vorverlagerung des Zeitpunktes der Beugebewegung der Hinterbeine) war offenbar ein Schlüsselereignis in der Evolution der Frösche, das kontrollierte Landungen an Land und die rasche Wiederholung von Sprungbewegungen erst ermöglichte (Natwiss. 97, 935).

Kladogramm der basalen Frösche mit Discoglossidae und Pelobatoiden (Naturwiss. 87, 418):

- Außengruppe : Caudata
 - ab jetzt: Proanura
 - *Triadobatrachus* (U-Trias)
 - ab jetzt: Anura
 - *Prosalirus* (Lias) + *Notobatrachus* (Dogger, naA Malm)
 - *Vierella* (ob. Lias od. unt. Dogger)
 - *Ascaphus* + *Leiopelma* (beide zur rez. Fam. Leiopelmatidae; A. in Nordamerika, L. in Neuseeland; Leiopelmatidae ab Tithon [BRI])
 - Discoglossidae (ab ob. Berrias/unt. Valangin; lt. BRI ab Bathon!)
 - basal: *Callobatrachus* (Barreme, 124,6 MA, Liaoning-Provinz); gefolgt

von *Eodiscoglossus* (ob. Berrias od. unt. Valangin), gefolgt von *Bombina*,
gefolgt von *Alytes*, gefolgt von [*Discoglossus* + *Latonia*]
--- Pelodytidae (Schlammtaucher) (ab O-Eozän)
--- Globatinae
--- [*Eopelobates* + *Pelobates*] (Krötenfrösche) (Pelobatidae lt. BRI ab Tithon)

Erste **Blindwühlen (Apoda, Gymnophiona, Caecilia): *Eocaecilia micropodia*** noch mit kleinen, wohl noch funktionstüchtigen Beinchen (Arizona). Die nächstälteste Blindwühle ist *Rubricacaecilia* aus dem Berrias Marokkos (älteste gondwanische Blindwühle); fortgeschrittener als *Eocaecilia*, aber noch außerhalb der Kronengruppe (= Apoda). Terminologie: Gymnophiona = Stammgruppe + Apoda; Apoda = nur Kronengruppe (Palaeont. 44, 259). Vorläufer der Blindwühlen bereits in der O-Trias, Abstammung von den Stereospondyli; die Linie zu den Blindwühlen muss sich vor mindestens 315 MA abgespalten haben, und die Kronen-Lissamphibia sind somit mindestens 315 MA alt (PNAS 114: E5389; s. O-Trias).

Blindwühlen:

Rez. 6 Fam., 34 Gatt. mit 162 Arten, 10-15 cm lang, wurmförmig, verborgen lebend, grabend, nur in tropischen Gebieten, z.T. mit kleinen Augen. Die rezenten Familien Rhinatrematidae (nördl. Südamerika) und Ichthyophiidae (Indien, Südostasien) gelten als primitive Familien ähnlich den gemeinsamen Vorfahren aller Blindwühlen. Die hoch entwickelte rez. Familie Caeciliidae ist seit dem Paläozän nachgewiesen (BRI: ab Thanet).

Näheres zur Kladistik s. Malm. Die lange, schlanke Form der Blindwühlen wurde durch extreme Zunahme der Anzahl der Wirbel (und Rippen) im Stammbereich (bis 250; zum Vergleich: Frösche: 12) erreicht. Nach BENTON (2007) Schwestergruppe der (Urodela + Anura), nach Nat. 453, 515 Abstammung von den Stereospondyli unter den Temnospondyli.

rept-rept ujur

REPTILIEN:

Zum faunalen Turnover der Reptilfauna und dem Aufstieg der Dinosaurier s. Trias-Jura-Grenze. Anapsida i.e.S. / Parareptilien sind mit den Procolophoniden im Nor erloschen.

1. Testudinata (früher: Chelonia)

Proganochelyidae (Nor bis Hettang; Europa, Asien [BRI] überleben die TJG; auch *Australochelys* (Afrika) als Überlebende der keuperschen Urschildkröten.

Kayentachelys (Lias Arizonas) und *Indochelys* (Lias Indiens) als erste Vertreter der **Cryptodira** (die beiden Taxa ähneln *Dinochelys* aus dem Malm Nordamerikas).

Pleurodira bereits im Keuper (*Proterochersis*), nach älteren Angaben erst ab Malm. Insgesamt sind die Schildkröten im Lias nur schwach vertreten (gattungsrärmer als im Keuper), Radiation im Malm.

Aus dem Lias der Oberpfalz sind Schildkröten nachgewiesen, die vermutlich schon im Meer lebten.

2. Ichthyosauria: zahlreiche neue, hoch entwickelte Fam. erscheinen im U-Lias: Stenopterygiidae (bis 9 m; Toarc), Ichthyosauridae (Hettang bis Tithon), Leptopterygiidae

(Rhät bis Cenoman) [BRI]. Größte Diversität der Ichthyosaurier im Lias. Erhaltene Pigmentzellen (Holzmaden) weisen auf rötlichbraune Farbe von *Ichthyosaurus* hin, **große Einzelknochen auf bis 20 m lange Tiere.**

Obwohl die Ichthyosaurier wichtige Beutegreifer in den Meeren des Unterjura darstellten, waren die liassischen Ichthyosaurier im Vergleich zur Trias stark reduziert; Flaschenhals an oder in der Nähe der TJG. Nur 3 oder 4 Linien der Ichthyosaurier überlebten diesen Flaschenhals. Auch wenn sich die Diversität nach der TJG wieder moderat erholte, blieb die morphologische Disparität bei weniger als 10 % des vor der TJG erreichten Levels, und erholte sich nicht mehr. Die Ichthyosaurier verblieben in den folgenden 100 MA bis zu ihrem Aussterben bei niedriger Diversität und Disparität. **Damit hatte die TJG einen gewaltigen Einfluss auf die Evolution der Top-Beutegreifer der mesozoischen Meere** (PNAS 108, 8339).

Fam. Ichthyosauridae: stromlinienförmige Körper, stabilisierende Rückenflosse. Gliedmaßen als kurze breite Paddel mit bis zu 9 Fingern und Zehen. Unt. Lias bis M-Kreide, nach BRI nur bis Tithon!

Ichthyosaurus (Lias bis U-Kreide[?]): bis 2 m, hohe Rückenflosse, halbmondförmige Schwanzflosse mit scharf nach unten abgeknickter Wirbelsäule; kurze tragflügelartige Gliedmaßen mit überzähligen Finger- und Zehenknochen. Nasenlöcher in Augennähe. Ohrknochen massiv (Schwingungsübertragung zur Beuteortung). Große, wahrscheinlich sehr empfindliche Augen. Rötlichbraune Färbung.

Fam. Stenopterygiidae: lange schlanke Gliedmaßen mit 5 Zehen bzw. Fingern, meist jedoch zusätzlichen Fingergliedern. Unt. Lias bis U-Kreide, naA U- bis M-Jura

Stenopterygius (Lias, Dogger): 3 m, ähnlich *Ichthyosaurus*, aber kleinerer Kopf und etwas schmalere Gliedmaßen.

Fam. Leptopterygiidae: Lias bis unt. Oberkreide (enthält die letzten Fischeosaurier); schmale Gliedmaßen mit 5 Zehen/Fingern und zusätzlichen Knochen. (BRI: Rhät bis Cenoman)

Temnodontosaurus (syn. *Leptopterygius*)(Lias): 9 m bzw. naA 10 m, Kopf 1,5 m; größter Ichthyosaurier Deutschlands.

Eurhinosaurus (Lias, 2 m): schwertfischähnlich, Oberkiefer doppelt so lang wie Unterkiefer; an den Seiten des Sägeblattes standen Zähne. Funktion nicht sicher bekannt (zum Wühlen im Untergrund? für seitliche Schläge beim Durchschwimmen von Fischechwärmen, um Fische zu verletzen oder zu betäuben?)

Untersuchungen an dem besterhaltenen *Stenopterygius* aus Holzmaden – mit reliefartiger, dreidimensionaler Erhaltung der Faserstrukturen in den Flossen – zeigten eine komplexe Architektur der Kollagenfasern im Integument der Rücken- und Schwanzflosse, praktisch identisch mit derjenigen vom Weißen Hai. Steifheit und Zugfestigkeit dienen der Maximierung der hydrodynamischen Effizienz der sog. „thunfischartigen“ Schwimmer, zu denen Ichthyosaurier, Thunfische, Haie und Delphine gezählt werden; sie alle haben auch gleichartige Rücken- und Schwanzflossen. Die große, sehr steife Rückenflosse dient der Reduktion der Kräfte bei Rotation um die vertikale Achse ebenso wie bei der Rotation um die longitudinale Achse, während die hochgradig versteifte Schwanzflosse dem Vortrieb dient.

Die Steifheit der Flossen entsteht dabei auf unterschiedliche Weise: beim Thunfisch durch Knochenstrahlen; bei Delphinen stellen die Rücken- und Schwanzflosse de novo entstandene dermale Strukturen dar, die ausschließlich vom Bindegewebe getragen werden; bei Haien erfährt lediglich die Basis der Schwanzflosse eine Stützung durch knorpelige Radialia; der ventrale (untere) Lobus der Schwanzflosse wird dagegen nicht skelettal gestützt. Bei Ichthyosauriern wird lediglich der ventrale Lobus der Schwanzflosse von einer Verlängerung der Wirbelsäule skelettal gestützt; ansonsten übernimmt das Bindegewebe diese Funktion in Form der komplexen Architektur aus Kollagenfasern, wie sie sich auch bei Haien findet (Natw. 94, 65).

Bei *Stenopterygius* fanden sich auch organische Reste der ursprünglichen glatten Haut; sie war immer noch flexibel und bestand aus unterschiedlichen Schichten, darunter auch eine Speckschicht, wie sie sich auch

bei heutigen Meeressäugern findet: zur Isolation gegen Kälte, als Energiespeicher und zur Förderung des Auftriebs. Die Speckschicht beweist, dass die Ichthyosaurier Warmblüter waren. Der Nachweis von Melanin in der Haut belegt außerdem eine Tarnfärbung aus heller Unterseite und dunkler Oberseite. Die stark verzweigten Pigmentzellen ließen sich noch klar erkennen, ebenfalls das Melanin. Diese Farbverteilung schützt auch vor UV-Licht bei Aufenthalt an der Wasseroberfläche und unterstützt die Wärmeregulation. Daraus ergeben sich insgesamt gesehen erhebliche Konvergenzen zwischen Ichthyosauriern und modernen Zahnwalen.

Das immer noch flexible (!) Integument bestand aus einer glatten, schuppenlosen äußeren Oberfläche und einer dicken subkutanen Schicht aus fibro-adipösem Gewebe wie bei modernen Walen oder erwachsenen Lederschildkröten – eine auffällige Konvergenz in der Anatomie von Weichgeweben. Nicht nur das Skelett, auch das Weichgewebe von *Stenopterygius* zeigt ein Mosaik aus reptilen und für Wale typischen Merkmalen; so finden sich verzweigte Melanophoren (im Gegensatz zu den Melanozyten der Säugetiere). Diese Unterschiede beruhen wohl auf morphologischen und physiologischen Limitationen, denen alle pelagischen Tetrapoden beim Übergang zum Leben im Meer unterliegen. Walspeck diente zur Unterfütterung der Stromlinienform, als Fettreserve für nahrungsarme Zeiten bzw. erhöhten Energiebedarf, hatte eine Rolle beim Auftrieb und vor allem als isolierendes Gewebe zur Erhaltung hoher Körpertemperaturen. Ichthyosaurier waren demnach homoiotherm oder regional endotherm; dies erlaubte ihnen auch tief zu tauchen oder Gebiete mit kühlem Wasser zu besiedeln.

Die verzweigten Melanophoren ermöglichten es eventuell, die Farbe den Bedingungen anzupassen, z.B. zur Stabilisierung der Körpertemperatur, in kälteren Gewässern oder zur Tarnung. Es gibt auch Hinweise, dass sich die Farbverteilung von *Stenopterygius* wie bei modernen Meeresschildkröten in der Ontogenese verändert haben könnte (Nat. 564: 359).

3. Synaptosauria/Sauropterygomorpha/Euryapsida

Nur noch durch die Plesiosauria (ieS., d.h. ex Pistosauridae) – Rhät bis KTG - vertreten. Im Lias *Plesiosaurus* (2,3 m) und *Macrolata* (4,5 m), spätere Taxa bis >15 oder > 17 m lang. Im Laufe der weiteren Entwicklung Tendenz zu immer längeren Hälsen und paddelförmigen Gliedmaßen, Ernährung von Fischen und Kopffüßern. Sekundäres Gattungsmaximum im Lias (absol. Maximum in O-Kreide). Fortbewegung wohl als modifizierter Unterwasserflug (wie Seelöwen), wobei die Paddel eine halbmondförmige Schleifenbahn durchlaufen.

Familien der Plesiosaurier ab Lias:

Plesiosauridae: Lias bis Malm

Cimaliosauridae: Malm

Pliosauridae: Rhät bis Turon (Pliosauroida)

Elasmosauridae: Toarc bis Maastricht (Plesiosauroida)

extrem lange Hälse, bei einigen Formen aus der O-Kreide bis 76 Halswirbel!

Cryptocleididae: Callov bis Maastricht (Plesiosauroida)

Polycotylidae: Alb bis Maastricht (neuerdings als Plesiosauroida interpretiert, trotz der kurzen Hälse; s. BENTON)

Basale Pliosaurier sind mit Rhomaleosauridae (Lias bis Apt/Alb) vertreten; der basalste Rhomaleosauride findet sich aber mit *Umoonasaurus* als „lebendes“ Fossil der damaligen Zeit im Apt/Alb (115 MA) Südaustraliens: klein (2,5 m lang), noch kein großer Kopf, noch kein kurzer Hals (s. U-Kreide).

Lindwurmia (unt. Hettang Deutschlands.): 2 – 3 m, basaler Plesiosaurier (noch unterhalb der Rhomaleosauridae) oder basaler Rhomaleosauridae (Sci. Nat. 106: 5)

Plesiopteryx (unt. Toarc, Holzmaden, Schwestergruppe der Plesiosauroida): basalstes Taxon auf

der plesiosauroiden Linie; hohe Anzahl von Halswirbeln, kleiner Kopf; Schädel mit einem Mosaik aus Merkmalen von *Thalassiodracon* und Rhomaleosauriden (als basale Pliosaurier: *Thalassiodracon*, 3 m, aus dem Rhät bis Hettang Englands, und die Rhomaleosauridae - ca. 3,5 m – aus dem Toarc) einerseits und *Plesiosaurus* andererseits; Basicranium in mancherlei Hinsicht nothosaurierähnlich (J. Palaeont. 78, 973). Rhomaleosauridae überlebten in Isolation in kalten Inlandgewässern Südaustraliens bis in die ob. U-Kreide (*Umoonasaurus*, Apt/Alb, ca. 115 MA; basalster und jüngster Rhomaleosauride; s. U-Kreide).

ÜF Plesiosauroida (Lias bis O-Kreide):

Fam. Elasmosauridae: Toarc bis Maastricht:

Plesiosaurus (U-Jura): gewandter Schwimmer; langer Hals ermöglichte das Verfolgen schwimmender Beutetiere. 2,3 m, naA bis 5 m.

Microcleidus (Lias) (neben *Seeleyosaurus* der häufigste Pliosaurier in Holzmaden)
Occitanosaurus (ob. Lias Frankreichs, zur Fam. Elasmosauridae)

ÜF Pliosauroida (O-Trias bis O-Kreide): langer schwerer Schädel, relativ kurzer Hals, flache Schnauze, kräftige Kiefer, scharfe Zähne mit breiter Basis. Schädel wie ein Gitterwerk mit Trägerverstärkungen konstruiert, um sehr großen Biegekräften beim Zubeißen zu widerstehen. Trotz des kurzen Halses relativ hohe Anzahl von Halswirbeln.

Fam. Rhomaleosauridae (Lias bis Apt/Alb)

Fam. Pliosauridae: Hettang bis Turon (z.B. *Liopleurodon*, Malm)

Macroplata (Lias): früher Pliosaurier, krokodilähnlicher, schlanker Schädel; im Vergleich zu späteren Pliosauriern noch relativ langer Hals mit 29 nur leicht verkürzten Wirbeln. Im Laufe der Entwicklung der Pliosaurier Größenzunahme der paddelförmigen Extremitäten; im Gegensatz zu den Plesiosauroida waren jedoch die hinteren Gliedmaßen länger und kräftiger als die vorderen (Plesiosauroida: genau umgekehrt)

Thaumatosaurus (Lias)

Pliosaurier nach aktuellen Angaben (anno 2008) vom Hettang bis Turon. Die Untersuchung eines 88 cm langen, dreidimensional erhaltenen Schädels von *Rhomaleosaurus cramptoni* aus dem Toarc von Whitby/England ermöglichte die Aufklärung der kladistischen Zusammenhänge. Rhomaleosauridae (Lias bis früher Dogger; Relikttaxon im Apt/Alb Südaustraliens) stellen dabei eine früh abzweigende Linie innerhalb der Pliosaurier; sie nutzten die Nische der Top-Beutegreifer im offenen Ozean; im mittleren Jura wurde ihre Nische von den anderen (kurzhalsigen) Pliosauriergruppen übernommen, nur in der Isolation im kühlen Wasser Südaustraliens konnten sie bis in die obere U-Kreide (Apt/Alb) überleben. Rhomaleosaurier hatten im Vergleich mit anderen Pliosauriern lange Häuse sowie einen gigantischen Kopf (Natwiss. 95, 975):

I-- *Cymatosaurus*

I-- *Pistosaurus* (nicht gegen *Cymatosaurus* aufgelöst)

--- *Augustasaurus*

ab jetzt: PLESIOSAURIA

--- *Attenborosaurus*

--- PLESIOSAUROIDEA

ab jetzt: PLIOSAUROIDEA

--- mehrere Linien basaler, z.T. noch unbenannter Taxa, z.B. *Hauffiosaurus*

--- Rhomaleosauridae

--- (Leptocleididae + Polycotylidae) (kontra: Polycotylidae: s.o., ad Plesiosauroida!)

--- (Brachauchenidae + Pliosauridae)

4. Lepidosauria: Divergierende Angaben über das Erstauftreten von Eidechsen (ob. Lias bzw. Malm, evtl. sogar schon im Keuper).

a) **Rhynchocephalia:** ab Carn durch die Fam. Sphenodontidae vertreten, im Posidonien-schiefer *Palaeopleurosaurus* als mariner Sphenodontia (im Malm, naA im Berrias folgt dann *Pleurosaurus*, ebenfalls marin). Letztere werden in eine eigene F Pliosauridae (Toarc bis Berrias) gestellt; schlangenähnlich, zurückgebildete Gliedmaßen; bis 1,5 m lang; langer Schwanz als Antriebsorgan zum Schwimmen;

acrodonte Bezaehlung (wie andere Sphenodontia): Zähne mit dem Kieferknochen verschmolzen, fischfressend. Die Pleurosauridae stellen die einzigen marinen, fischfressenden Rhynchocephalia. *Palaeopleurosaurus* stellt dabei ein Übergangsstadium dar und war noch zu Landgängen (wohl zur Eiablage) fähig. Osteosklerose (Zunahme der Knochenmasse) als Anpassung an aquatische Lebensweise. Pleurosaurier hatten kurze Hälse, verlängerten Körper, reduzierte Beine und Beckengürtel und einen sehr langen, seitlich abgeplatteten Schwanz.

b) Squamata: Lacertilia/Squamata: Nach neueren Daten (Nat. 425, 611) **Squamata (Lacertilia)** in Gondwana schon im Lias (frühe Formen Gondwanas waren: acrodontide Iguania, paramacellodide Scincomorpha und basale Formen). Details zu Squamata s. Malm (Squamata = Lacertilia, Mosasauroida, Serpentes). *Megachirella* als ältester Stamm-Squamata bereits in der M-Trias. Die Publikation zu *Megachirella* gibt die nächsten Nachweise von Squamata aber erst ab M-Jura (168 MA) an.

5. Archosauria (Archosauromorpha sind im Keuper erloschen; evtl. außer Choristodera)

5.1 Krokodile: mit den Mesosuchiern treten erste Krokodile mit rezentem Aussehen auf (**Mesosuchia:** Lias bis Eozän oder Miozän). *Protosuchus* (1 m) Übergangsform zu den Mesosuchia. Die Mesosuchia werden zunächst durch die gavialähnlichen Meereskrokodile der Fam. Teleosauridae repräsentiert (Toarc bis Valangin, z.B. *Teleosaurus*, 3 m). Maximum der Mesosuchia in Malm und U-Kreide. Lt. Sepkowsi-Datei älteste marine Krokodile ab Sinemur (*Teleosaurus*).

Protosuchus und *Orthosuchus* (beide Lias) bereits eindeutig quadriped, die Hinterbeine sind aber noch länger als die Vorderbeine, was auf die Abstammung von bipeden Vorfahren deutet. *Protosuchus* mit ausgeprägter Körperpanzerung; Ernährung überwiegend von kleinen landbewohnenden Tieren (noch kein weitgehender Übergang zur aquatischen Lebensweise), aber *Protosuchus* besaß schon einen „Ohrdeckel“ (ein fleischiger Deckel, der während des Tauchens den Gehörgang verschließt; erkennbar an einem Grat am Squamosum, auf dem der Deckel ansetzte).

Protosuchus (Lias, 1 m): landbewohnend, Schädel krokodilähnlicher als Sphenosuchia. Vorn im Unterkiefer zwei Eckzähne, die wie bei rez. Krokodilen in eine Furche zu beiden Seiten des Oberkiefers paßten. Langbeinig. Breite Ansatzflächen für Kiefermuskeln; konnte Maul weit aufreißen.

Die meisten der 150 fossilen Gattungen der Krokodile werden zu den „Mesosuchia“ gestellt, die aber eine paraphyletische Gruppe großer Formenmannigfaltigkeit darstellen, überwiegend aquatisch; die abgeleiteten Merkmale der Eusuchia fehlen noch. Mit den Eusuchia zusammen bilden sie das Monophylum der Mesoeucrocodylia. Basale „Mesosuchia“ bzw. Mesoeucrocodylia sind die vollständig marin adaptierten Thalattosuchia, z.T. Teleosauridae (s.o.; langschnäuzig, marin und in Flussmündungen) und die im Dogger auftretenden Metriorhynchidae (Bathon bis Hauterive, noch stärker ans Wasserleben angepasst, konnten sich nur mit Schwierigkeiten an Land fortbewegen).

Mesosuchia:

Teleosaurus (Lias, 3 m): gehört zu einer von 4 Mesosuchia-Fam., die sich wieder voll dem Wasserleben anpaßten; gavialähnlich, Kiefer lang und schmal, viele scharfe Zähne, wobei beim Kieferschluß die Zähne des Ober- und Unterkiefers genau ineinandergriffen. Kräftige Rückenpanzerung. Vorderbeine halb so lang wie Hinterbeine, beim Schwimmen wahr-

scheinlich angelegt.
Mystriosaurus (ob. Lias, 4,8 m)
Pelagosaurus (ob. Lias, max. 1,6 m)
Steneosuchus (ob. Lias, 5 m)
Platysuchus (ob. Lias, 4 m)

Kladogramm der Crocodyliformes unter besonderer Berücksichtigung der Mesosuchia (Sci. 311, 72; Linie zu den Metriorhynchidae):

- *Gracilisuchus*
- Sphenosuchia (Sphenosuchidae: Carn bis Pliensbach)*
 ab jetzt: CROCODYLIFORMES
 - Protosuchidae (Rhät bis Toarc)*
 - Gobiosuchidae
 - *Zosuchus* OKR + (*Shantungasuchus* MALM + *Sichuanosuchus* MALM)
 - *Hsiosuchus* DOG (Hsiosuchidae: Kimm. – Campan)*
 - Notosuchia (Notosuchidae: Coniac)* (z.B. *Argentinosaurus*)
 - Peirosauridae (Coniac bis Maastr.)*
 - Atoposauridae (Kimm. bis Maastricht)*
- ab jetzt: NEOSUCHIA
 - Goniopholididae + (*Bernissartia* + Eusuchia) (G.= Bathon bis Maastricht; naA ab Lias; B. = Oxford bis Barreme)*
 - *Pholidosaurus* UKR + (Dyrosauridae OKR + [*Terminonaris* OKR + *Sarcosuchus* UKR]) (Pholidosauridae = Bathon bis Cenoman; Dyrosauridae = Maastricht bis O-Eozän)*
- ab jetzt : THALATTOSUCHIA
 - *Pelagosaurus* LIAS + *Steneosaurus* LIAS
- ab jetzt: METRIORHYNCHIDAE
 - *Metriorhynchus* DOG (Metriorhynchidae: Bathon bis Hauterive)*
 - *Geosaurus* MALM/untersteUKR
 - *Dakosaurus carpenteri* KIMM (England)
 - *Dakosaurus maximus* MALM EUROPAS +
D. andiniensis UKR SÜDAMERIKAS (s. U-Kreide)

*: nach BRI

Außerdem waren im Lias noch frühe Krokodile der UO Sphenosuchia (M-/O-Trias bis ob. Dogger) und UO Protosuchia (Keuper bis Lias, Max. im Lias; Erstnachweis 800.000 J vor der TJG) vertreten.

Schon bei Krokodilen aus dem Jura (einschl. Lias) sind entlang der Kiefer (parallel zu den Zahnreihen) eine oder mehrere Reihen von etwa bartartig (äußerlich, aber auch im Maul) angeordneten Foramina zu identifizieren, durch die die Nerven der „Dome pressure receptors“ liefern, das sind kleine pigmentierte Vorwölbungen, die Druckunterschiede an der Wasseroberfläche (Wellen) wahrnehmen, d.h. Druckwellen, die durch Störungen an der Wasser-Luft-Grenze entstehen. Auf diese Weise können Beutetiere auch im Dunkeln geortet werden. Diese speziellen Rezeptoren, die schon jurassische Krokodile aufwiesen (wie die entsprechenden Foraminareihen beweisen), belegen, dass schon damals das Problem der Kombination von Körperpanzerung einerseits und taktile Empfindlichkeit gelöst war, was für einen Beutegreifer im semiaquatischen Bereich von großer Bedeutung ist und den langfristigen Erfolg der Krokodile erklären mag. Bedeckt man die Rezeptoren, verliert das Tier sein Orientierungsverhalten. Nur fossile Krokodile mit semiaquatischer Lebensweise besitzen diese Rezeptoren; voll terrestrische Formen wie *Sebecus* besitzen keine Dome Pressure Rezeptoren, und bei dem ältesten untersuchten Krokodil (*Protosuchus*) fanden sich Foramina, deren Anordnung derjenigen der Eidechsen entspricht; auch Eidechsen verfügen über eine taktile Hautsensibilität mit entsprechenden Rezeptoren, allerdings in völlig anderer Anordnung (linear) und nicht vergleichbar mit dem System der Krokodile. Die Dome Pressure Rezeptoren haben sich offenbar in der Stammlinie der Krokodile im Laufe des Lias entwickelt. Alle modernen Krokodile weisen die Rezeptoren auf (Nat. 417, 241).
 Kladogramm:

- *Protosuchus* (Außengruppe) (noch keine Dome pressure Rezeptoren; echsenartiges taktil-sensibles System). (0,8 MA vor TJK bis Lias)
- Teleosauridae + Metriorhynchidae (Dome pressure Rezeptoren vorhanden)
- *Sebecus* (keine Rezeptoren: landlebend!)
- *Dyrosaurus* + *Eutetanosuchus* + *Goniopholis* (alle mit Rezeptoren)
- *Gavialis* + *Leidyosuchus* + Crocodylidae + Alligatoridae (alle mit Rezeptoren).

5.2 Pterosauria: weitere Ausbreitung der im Keuper erschienenen Rhamphorhynchoidea: weltweite Diversifikation und adaptive Radiation.

Fam. Dimorphodontidae (Nor bis Sinemur Europas, ?Malm)

Dimorphodon (unt. Lias, naA Dogger): großer Schädel (21,5 cm, ein Viertel der Körperlänge), papageitaucherähnliches Aussehen. Auf dem Boden aufrecht stehend, schneller Läufer, was innerhalb der Flugsaurier eher als Ausnahme gilt (bei den meisten traten die Oberschenkel seitlich aus dem Körper und erlaubten nur eine ungeschickte, fledermausartige Fortbewegung auf dem Land, so daß man von hängender Ruhestellung in Bäumen, an Felsen etc. ausgeht). Länge 1 m, Spannweite 1,4 m. Wegen der nur durch Knochenspangen getrennten Öffnungen war der große, hohe Schädel leicht gebaut. Spezialisierung des Gebisses deutet auf Fischfresser. Langer Schwanz aus 30 Wirbeln, nur im proximalen Teil gelenkig, distal versteift als Steuerorgan; kleines Hautsegel am Schwanzende. Relativ kurze Flügel als ursprüngliches Merkmal. Kräftige lange Hinterbeine.

Von *D. weintraubi* wurde ein dreidimensional erhaltener Fuß bekannt, der zum Greifen (und damit auch Klettern) geeignet war; auch die Proportionen der Finger basaler Flugsaurier entsprechen denen der Vögel mit Greiffüßen und unterscheiden sich von denen bodenlebender Vögel, bipeder Dinosaurier oder primitiver Dinosauriomorpher. Die frühen Pterosaurier lebten daher vermutlich kletternd bzw. arboreal.

Untersuchungen der Abrieb- und Kratzspuren an Zähnen von *Dimorphodon macronyx* mit neuesten Methoden zeigten dann allerdings überraschend, dass er sich offenbar nicht von Fischen, sondern von Insekten und Landvertebraten ernährte. *Rhamphorhynchus* ernährte sich dagegen wahrscheinlich tatsächlich von Fischen (er zeigt ein Abnutzungsprofil ähnlich modernen Krokodilen), *Pterodactylus* war wohl omnivor. (Nat. 553: 138).

Fam. Rhamphorhynchidae (Toarc bis Tithon; Europa, Nordamerika, Asien; Reliktform im Barreme der Yixian-Formation):

Campylognathoides (ob. Lias), Spannweite je nach Art 1 bis 1,75 m. Kurzer Schädel mit großer Augenöffnung. Spitze bezahnte Schnauze mit kegelförmigen kurzen Zähnen. Der Beckenbau spricht dafür, daß diese Flugsaurier wohl nicht in der Lage waren, auf zwei Beinen wie Vögel zu gehen. Region Holzmaden und Braunschweig. Neuerdings mit *Eudimorphodon* aus dem Keuper in eine eigene Familie Campylognathoididae gestellt.

Parapsicephalus (ob. Lias, England). Gehirnform als Steinkern erhalten, Spannweite 1 m

Dorygnathus (O-Lias; inc. sed.): Spannweite 1 m, langgestreckter Schädel. Fischfressergebiß, alternierend ineinandergreifende Fangzähne. Relativ kurze Flügel. Region Holzmaden.

Ramphinion (Fam. indet.), nur Fragmente bekannt, Datierung unsicher (Keuper oder unt. Lias; naA. Sinemur; Arizona) ; Spannweite 0,9 m

Saurischia: „Prosauropoda“ erlöschen im Lias; spätestens im Lias erste eindeutige Sauropoda i.e.S., z.B. *Barapasaurus* (Indien) mit 15 m Länge. Bei den Theropoden „Carnosauria“ bis 9 m Länge und 3 m Höhe (*Megalosaurus*).

Cryolophosaurus aus dem Pliensbachium der Antarktis ist der erste sichere Vertreter der Tetanurae; er ähnelt bereits den Allosauroiden des Malm.

ther-ther ujur

5.3.1 **Theropoda:**

Der Entwicklungsstand der Theropoden im Dogger spricht dafür, dass sich ein Großteil der Radiation der Theropoden bereits im Lias abgespielt haben müsste. Da sich die Dinosaurierfaunen des Lias (wie Sauropodomorpha und Coelophysoidea) wenig von jenen der O-Trias unterscheiden, scheint nicht die TJ-Grenze, sondern die Pliensbachium-Toarcium-Krise vor 182 MA für diese Veränderungen verantwortlich zu sein; die Dinosaurierfauna des Dogger (dominiert von Sauropoda, Megalosauroidea und Allosauroidea) unterscheidet sich deutlich von derjenigen aus O-Trias und Lias. Im Malm werden die bis dahin vorherrschenden Megalosauroidea dann durch Allosauroidea und Coelurosauria verdrängt (Natwiss. Ru. 10/16: 530).

Trotz häufiger Fußspuren, die auf eine rasche Diversifizierung der Theropoden nach der KTG deuten, sind Körperfossilien von Theropoden aus dem Lias selten; es gibt sehr fragmentarisches, nicht bestimmbares Theropodenmaterial bereits aus dem Hettangium mehrerer Länder Europas, daneben *Sarcosaurus* aus dem Hettangium Englands und *Dracoraptor* aus dem Hettangium von Wales. Aus dem Hettangium von Arizona kennt man *Dilophosaurus*, aus dem Hettang-Sinemur Chinas *Sinosaurus* („*Dilophosaurus*“) *sinensis*, *Coelophys* *rhodesiensis* aus dem Hettang-Pliensbach Afrikas, *Dracovenator* aus dem Hettang Südafrikas und *Cryolophosaurus* aus dem ?Sinemur-Pliensbach von Antarctica, *Podokesaurus* und *Segisaurus* aus dem Pliensbach-Toarc der USA, „*Syntarsus*“ aus dem Hettang von Arizona und *Berberosaurus* aus dem Toarc von Marokko sowie der problematische *Eshanosaurus* (fraglich Toarc) aus China (PeerJ 6: e5976).

Im Jahr 2018 wurde dann berichtet von einem 7,5 m langen und 1,3 - 1,6 t schweren basalen Ceratosaurier aus dem frühen Sinemur (199,3 - 197,5 MA) Norditaliens (*Saltriovenator*), zugleich ältester Vertreter der Ceratosaurier. Damit lebten so große und robuste Theropoden schon 25 MA früher als bisher angenommen (> 1 t ab Aalenium), was aber in Einklang mit Ichnofossilien steht. Die Größe früher Ceratosaurier dürfte auch eine Erklärung für die frühe und schnelle Größenzunahme der Sauropodomorpha nach der TJG liefern (PeerJ 6: e5976).

a) **Coelophysoidea** (Carn bis Lias):

Coelophysoidea (Carn bis mittl. Lias):

F Podokesauridae: Carn bis Pliensbach (Nordamerika, Afrika) (s. Keuper)

F Dilophosauridae:

Dilophosaurus (Sinemur, 6 m): leicht gebaut. Halbkreisförmige Knochenkämme zu beiden Seiten des Schädels, durch senkrechte knöcherne Verstrebungen verstärkt, am Hinterkopf zu einem Stachel auslaufend; Funktion unklar, evtl. auf männl. Tiere beschränkt. Dünne Zähne, fragile Kieferkämme: Aasfresser und/oder manueller Beutegreifer; ein kräftiger Tötungsbiß war jedenfalls nicht möglich. Einer der ersten großen

fleischfressenden Dinosaurier. Lange Klauen an den Zehen. Eigene Familie Dilophosauridae.

- b) **Ceratosauroidea**: Lias bis KTG; oftmals mit Kämmen und Hörnern, die ggf. bei Männchen stärker entwickelt waren. Schnauzenform variabel; die Abelisauridae (überw. O-Kreide Südamerikas) mit extrem kurzen Schnauzen. Älteste Vertreter: *Berberosaurus*, Lias Afrikas, sowie *Saltriovenator*, frühes Sinemur Norditaliens (7 – 8 m lang). Beide Gattungen sind zugleich die basalsten Vertreter der Ceratosaurier. Theropoden vergleichbarer Körpergröße wie *Saltriovenator* finden sich erst wieder ab dem Aalenium. *Saltriovenator* war erwachsen (ca. 24 Jahre alt) und mindestens 25 % größer als *Cryolophosaurus*, der bislang größte Theropode des Lias (ad Coelophysoidea). Das Gewicht wird auf 1,3 - 1,6 t geschätzt. Schädellänge ca. 80 cm, Hüfthöhe ca. 220 cm.

Saltriovenator verfügte im Gegensatz zu weiter abgeleiteten Ceratosauriern noch über eine voll funktionstüchtige Hand (zum Kämpfen und Greifen); er belegt, dass die drei Finger der Vogelhand die medialsten drei Finger (I-III) der Tetrapodenhand darstellen und nicht die zentralen Finger (II-IV), wie aufgrund des weiter abgeleiteten Ceratosauriers *Limusaurus* (Oxfordium) vermutet wurde. In der weiteren Evolution der Ceratosaurier wurde die Hand kürzer und verlor ihre Funktion beim Beutegreifen. *Saltriovenator* zeigt ein Mosaik aus Merkmalen von Tetanurae und Ceratosauriern.

Kladogramm:

- *Eodromaeus*
- *Buriolestes*
- *Dracoraptor*
- Ab jetzt: NEOTHEROPODA
- *Liliensternus* + Gruppe um *Coelophysis* (*Coelophysis*, *Zupaysaurus*, *Syntarsus*, *Segisaurus*, *Lophostropheus*)
- *Sarcosaurus* + *Dilophosaurus* + *Cryolophosaurus*
- „*Cryolophosaurus*“ *sinensis*
- Ab jetzt: AVEROSTRA
- **Linie der CERATOSAURIA***
- Ab jetzt: TETANURAE
- *Szechuanosaurus*
- *Xuanhanosaurus*
- (*Guanlong* + [*Tyrannosaurus* + *Megaraptor*]) + (*Sinosauroptryx* + (*Chilesaurus* + {*Ornitholestes* + *Zuolong*}))
- Linie zu *Allosaurus*:
 - *Monolophosaurus*
 - *Sinraptor*
 - *Allosaurus*
 - *Neovenator*
 - *Acrocanthosaurus*
 - *Mapusaurus* + *Giganotosaurus*
- Ab jetzt: LINIE ZU SPINOSAURIERN/MEGALOSAURIERN
- *Condorraptor* + (*Piatnitzkysaurus* + *Marshosaurus*)
- *Ichyovenator*, *Baryonyx*, *Spinosaurus*, *Irritator*
- *Duriavenator*

--- *Torvosaurus* + *Megalosaurus*
--- *Dubreuillosaurus*
--- *Magnosaurus* + *Eustreptospondylus*

***Ceratosauria:**

--- *Berberosaurus* + *Saltriovenator*
--- *Geniodectes* + *Ceratosaurus***
--- *Eoabelisaurus*
--- *Elaphrosaurus*
--- *Austrocheirus*
--- cf. *Spinotropheus* + *Limusaurus*
--- *Masiakasaurus* + *Noasaurus*
--- *Acrovenator*
--- *Majungasaurus*
--- *Viavenator* + *Scorpiovenator*

(PeerJ 6: 5976).

** (Fam. Ceratosauridae: Sinemur bis Tithon, kosmopolitisch)

Kladogramm der Tetanurae (Natwiss. 99, 397):

--- Ceratosauria (ex Coelophysoidea!) (unt. Sinemur bis KTG)
ab jetzt: TETANURAE
--- Spinosauridae (Tithon bis Campan)
--- Carcharodontosauria (Hauterive/Barreme-Grenze bis KTG)
--- Tyrannosauroida (Bajocium bis KTG)
--- Deinonychosauria (Callov bis KTG)
--- Avialae

Der Nachweis eines eindeutigen Fragmentes eines Ceratosauriers (wahrscheinlich Abelisauridae) aus dem Apt Australiens belegt, dass die Diversität der Theropoden in der M-Kreide Australiens recht kosmopolitisch war; so finden sich in Australien sowohl Gruppen, die man früher als typisch „gondwanisch“ oder „laurasisch“ klassifiziert hatte:

- Ceratosauria (Verbreitung überwiegend gondwanisch, aber auch einige Nachweise in Laurasia)
- Spinosauridae (gondwanisch und laurasisch)
- Carcharodontosauria (gondwanisch und laurasisch)
- Tyrannosauroida (nur Laurasia + Mittelkreide Australiens)
- Deinonychosauria (überwiegend laurasisch, aber ab O-Kreide auch in Gondwana)
- Avialae (zunächst laurasisch, ab höherer U-Kreide auch gondwanisch und Australien)

Aus biogeographischen Gründen lässt sich diese Diversität der Theropoden der mittleren Kreide Australiens nur dadurch erklären, dass die Theropoden schon recht früh diversifizierten und dann in der unteren Kreide eine nahezu globale Verbreitung erreichten. Ceratosaurier (s.str., d.h. ex Coelophysoidea) sind ab Lias nachweisbar und waren schon im Malm weit verbreitet (Nordamerika, Europa, Ostafrika, Ostasien); in der Unterkreide (Alt/Alb) kamen Südamerika, Nordamerika, Afrika und Australien dazu. Die Divergenz zwischen Ceratosauria und Tetanurae muss daher spätestens im Lias erfolgt sein, d.h. vor dem Auseinanderbrechen der Kontinente. Ceratosauria dürften dann schon früh in ihrer Geschichte eine weltweite Verbreitung erlangt haben. Abelisauroiden (ad Ceratosauria) sind spätestens ab Malm nachweisbar (Natwiss. 99, 397).

c) **Tetanurae:**

(Merkmale: Maxillarfenster als große Öffnung im Maxillare; Zahnreihe reicht nicht bis hinter das Anteorbitalfenster; Rückenwirbel pleurocoel, d.h. seitlich ausgehöhlt. Markanter Kiel auf der Unterseite der Wirbelkörper der vorderen Brustwirbel) (BENTON)

[IO **Allosauroidea:** ein früher Tetanurae (*Cryolophosaurus* aus dem Pliensbach der Antarktis) weist bereits Ähnlichkeiten mit den Allosauroiden auf; F. Allosauridae vom Callov bis Alb, kosmopolitisch]. NaA Allosauroidea ebenso wie Megalosauroidea ab Dogger (Natwiss. 97, 71). Lt. Sci. Rep. 9: 18826 ältester Nachweis der Allosauroidea zwischen Toarc und Bajoc.

IO **Coelurosauria:**

(Merkmale: Maxillarfenster vergrößert; keine gesägten Schneidekanten auf den Praemaxillarzähnen)

Ältester Vertreter der Coelurosaurier ist *Eshanosaurus* aus dem unt. Lias (Sinemur) Chinas. Die nächstjüngeren Nachweise von Coelurosauriern stammen aus dem Malm (*Ornitholestes*, *Coelurus*, *Compsognathus*), frühestens Kimmeridge, fragliche Zähne von Dromaeosauriden aus dem Dogger. Möglicherweise gehört auch *Protoavis texensis* aus dem Keuper zu den Coelurosauriern. Aus den C. gehen die Vögel hervor. Der Nachweis eines sehr primitiven Therizinosauroiden aus dem Barreme der USA führt allerdings die frühere Annahme, bei *Eshanosaurus* aus dem U-Lias könne es sich um einen Therizinosauroiden handeln (der darüber hinaus noch weiter abgeleitet wäre als *Falcarius* aus dem Barreme Utahs), ad absurdum (Nat. 435, 84). Allerdings könnte es sich bei *Eshanosaurus*, von dem nur ein Unterkiefer aus dem Lias von Yunnan bekannt ist, um einen recht fortgeschrittenen Maniraptoren handeln (Nat. 439, 666). Eine aktuelle Studie (anno 2009) kam aber erneut zu dem Ergebnis, dass *Eshanosaurus* ein Therizinosauroider sein könnte, was zur Folge hätte, dass ein erheblicher Abschnitt der frühen Evolution der Coelurosaurier noch unbekannt wäre und die frühe Entwicklung der Theropoden schneller und frühzeitiger verlaufen wäre als bisher angenommen (Pal. 52, 681).

Tyrannosauroiden sind ab dem Oxfordium nachgewiesen, Compsognathiden und sichere Maniraptoren aus dem höheren Malm, Zähne von Dromaeosauriden aber schon aus dem Bathon. Auch der vogelähnliche befiederte *Pedopenna* – ebenfalls ein Maniraptor – lebte möglicherweise schon im Callov. Die Diversifizierung der Coelurosaurier erfolgte früher als bisher angenommen.

Die Coeluridae gelten als basale Familie der Coelurosaurier.

Mehrere Linien der Coelurosaurier gingen zur Herbivorie über (so Ornithomimosauria, Oviraptorosauria). Das Vorhandensein von Schnäbeln stellt neben anderen Kriterien ein Indiz für Herbivorie dar. Hyperkarnivorie war dagegen bei Coelurosauriern nur selten anzutreffen (PNAS 108, 232).

Kladogramm der Coelurosaurier (vereinfacht nach Nat. 439, 666 + 717):

- Coelophysoidea
- Ceratosauria
- Carnosauria (naA. nicht monophyl !)
- ab jetzt: COELUROSAURIA
 - Compsognathidae
 - Tyrannosauroida
 - Ornithomimosauria
 - Therizinosauroida + Oviraptorosauria
 - Avialae
 - Troodontidae + Dromaeosauridae

Bereits in fast 200 MA alten Ablagerungen in Utah fanden sich Spurenfossilien eines bipeden Dinosauriers unklarer Zuordnung, die belegen, dass die Hände nach innen orientiert waren, wie es für das Falten der Flügel bei Vögeln erforderlich war. Der Theropode hatte offenbar bereits eine vogelähnliche Anatomie und Ruheposition. (PloS ONE 4, e4591)

Aus nicht sicher datierten Schichten aus Nigeria (höherer Lias, unterer oder mittlerer Dogger) stammen ebenfalls Raptorensuren – die am besten erhaltene Dromaeosaurierfährte der Welt, – wohl zeitgleich mit dem Sauropoden *Spinophorosaurus* (Natw. R. 1/10, 12)

Im Jahr 2019 wurde mit *Asfaltovenator vialidadi* der wahrscheinlich älteste Vertreter der Allosauroida beschrieben; Alter zwischen Toarc und Bajocium; Argentinien; vollständigstes Dinosaurierskelett aus dem frühen Unterjura; Gesamtlänge ca. 8 m.

Die Tetanurae stellen die erfolgreichste Linie der Theropoden und spalteten sich in Megalosauroidea, Coelurosauria und Allosauroida; die ältesten Tetanurae sind aus dem frühen M-Jura bekannt. *Asfaltovenator* stellt den ältesten Tetanurae und gehört wahrscheinlich bereits zu den Allosauroida. Allosauroida und Megalosauroidea bilden zusammen die monophyletischen Carnosauria. Kladistische Untersuchungen sprechen für einen Evolutionsschub der Tetanurae im Zusammenhang mit der Extinktion im späten Pliensbach/frühen Toarc und eine explosive Radiation im späten U-Jura und M-Jura. Konvergenzen und Parallelentwicklungen waren bei frühen Tetanurae weit verbreitet und erschweren die Aufklärung der phylogenetischen Verhältnisse. Die Parallelentwicklungen werden als Experimente der Evolution im Zusammenhang mit der raschen Ausbreitung der Tetanuren nach dem Aussterben von Konkurrenten durch die Extinktion, in gewisser Parallele zu Radiationen nach der PTG oder KTG (Sci. Rep. 9: 18826).

Kladogramm:

- Eoraptor
- Herrerasaurus
- Coelophysus
- Dilophosaurus
- Cryolophosaurus
- Sinosaurus
- Ab jetzt: AVEROSTRA
- CERATOSAURIA: --- Ceratosaurus (Ceratosauria: ob. Toarc bis KTG)
- Eoabelisaurus

- Majungasaurus (bis KTG)
- Masiakasaurus (bis KTG)
- Elaphrosaurus

Ab jetzt: TETANURAE

- Chuandongocoelurus
- COELUROSAURIA: --- Zuolong
 - Proceratosaurus + Guanlong
 - Ornitholestes + Compsognathus

Ab jetzt: CARNOSAURIA

- Monolophosaurus
- SPINOSAURIDAE --- Spinosaurus + (Irritator + Angaturama)
 - Ichthyovenator
 - Suchomimus
 - Baryonyx
- MEGALOSAURIDAE: --- Streptospondylus
 - Eustreptospondylus
 - Dubreuillosaurus + Afrovenator
 - Torvosaurus + Wiehenvenator + Megalosaurus

Ab jetzt: ALLOSAUROIDEA

- Xuanhanosaurus
- PIATNITZKYSAUURIDAE: --- Marshosaurus
 - Piatnitzkysaurus + Condorraptor
- **Asfaltovenator**
- METRIACANTHOSAURIDAE (Shidaisaurus, Yangchuanosaurus, Sinraptor, Siamotyrannus)
- Allosaurus

Ab jetzt: CARCHARODONTOSAURIA

- Neovenator + Chilantaisaurus (nicht aufgelöst)
- (Fukuiraptor + Australovenator) + (Megaraptor + Aerosteon)
- Eocarcharia + Concavenator + Acrocanthosaurus (nicht aufgelöst)
- Shaochilong
- Tyrannotitan + Mapusaurus + Giganotosaurus + Carcharodontosaurus (nicht aufgelöst)

Eoabelisaurus, *Piatnitzkysaurus* und *Condorraptor* sind gleich alt wie *Asfaltovenator* (irgendwo zwischen ob. Toarc und Bajocium), *Shidaisaurus* (Aalenium oder Bajoc) Etwas jünger, gefolgt von *Afrovenator* (Bajoc bis Malm). Im höheren M-Jura dann weitere Gattungen.

saur-saur ujur

5.3.2 Sauropodomorpha

- d) IO „**Prosauropoda**“ (ab Keuper): Aussterben im Toarc; Bajocium Chinas? (Laut Curr. Biol. 28:1 überlebten im Toarc nur die Sauropoden, d.h. alle non-sauropoden Sauropodomorpha waren bis dahin ausgestorben, wohl durch kompetitive Verdrängung durch die Sauropoda mit ihren säulenförmigen Beinen, die energetisch günstiger waren als die Quadrupedie mit gebeugten Beinen wie bei non-sauropoden Sauropodomorpha).

Fam. Anchisauridae (Lias):

Anchisaurus (Toarc, 2,4 m, NA): kleiner Kopf, langer Hals, schlanker Rumpf, Arme 1/3 kürzer

als Beine. 5 Finger, Daumen mit langen Krallen zum Ausgraben von Pflanzen und/oder Verteidigung. Unklar, ob zwei- oder überwiegend schon vierbeinig gehend. Konnte sich wahrscheinlich auf den Hinterbeinen aufrichten. Daumenklaue zum Heranführen von Ästen. Löffelförmige Backenzähne. Nordamerika und Afrika.

Ammosaurus (Toarc Nordamerikas)

Fam. Massospondylidae: Hettang bis Sinemur von Europa, Asien und Nordamerika; Bajoc Chinas?

Massospondylus (4 m, naA 5 m; Hettang bis Pliensbach; Afrika, Nordamerika); neuerdings separate Familie Massospondylidae. Winziger Kopf; langer beweglicher Hals; große 5-fingrige Hände, Daumen mit großer gekrümmter Kralle. Hände sowohl zum Gehen (vierbeinig) wie zum Sammeln von Pflanzen geeignet. Gastrolithen. Langgestreckter Körperbau, aber nur ca. 1 m hoch. Nimmt das Aussehen der malmischen Sauropoden vorweg, aber kleiner. Kegelförmige Vorderzähne zum Abstreifen von Laub. Konnte sich wohl auf die Hinterbeine stellen, vermutlich Herdentier.

Lufengosaurus (Lias Asiens, bis Bajoc! [China]; 6 m). Lange Finger, große Daumenklaue. Ähnlich *Plateosaurus*. Noch im Bajocium Chinas nachweisbar und damit der jüngste „Prosauropode“. Ad Massospondylidae.

Plateosauria inc. sed.:

Seitaard ruessi, Utah, Pliensbachium oder jünger, nur ca. 70 – 90 kg, Hüfthöhe ca. 1 m, Länge 3 – 4,5 m, konnte zwei- oder vierbeinig laufen

Gyposaurus (Lias Asiens), inc. sed.

Fam. Melanorosauridae: Nor bis Sinemur (Afrika, Asien, Südamerika; s. Keuper)

Riojasaurus (Keuper bis Lias, bis 10 m, naA Nor) (s. Keuper)

Fam. Lessemsauridae: Nor bis unterer Lias

Ledumahadi (Hettang oder Sinemur, Südafrika): mit 12 t das schwerste Landtier zu jener Zeit; er erreichte diese Größe, obwohl er noch nicht die säulenförmigen Beine der Sauropoden hatte.

Antetonitrus (unterer Lias Südafrikas, 8 – 10 m, 5,6 t)

Mussasaurus (3-5 m, U-Jura Südamerikas): Frisch geschlüpfte Nestlinge (bis 20cm) mit großem Kopf, großen Augen und kurzem Hals. Eier mit 2,5 cm kleiner als Hühnerei. Einer der ältesten pflanzenfressenden Dinosaurier Südamerikas. Lebte in wüsenartigen Lebensräumen. Ad Plateosauridae.

Später entdeckte man weitere Funde in verschiedenen ontogenetischen Stadien und konnte daraus modellieren, dass er am Anfang sehr schnell wuchs (von 60 g beim Schlüpfen auf 7 kg im Alter vom einem Jahr auf > 1000 kg im Erwachsenenalter (8 Jahre oder älter). Im Laufe des Wachstums verschob sich der Körperschwerpunkt aus dem mittleren Thoraxbereich in eine kaudalere Position in der Nähe des Beckens. Der Übergang von der Vierfüßigkeit zur Zweifüßigkeit dürfte daher früh in der Ontogenese erfolgt sein (Sci. Rep. 9: 7614).

Bemerkenswert sind Prosauropodenembryonen aus 6 cm langen (länglichen) Eiern von *Massospondylus* (die ältesten bisher bekannten Dinosauriereier). Während adulte *Massospondylus* – wie viele andere Sauropoden – wenigstens fakultativ bipedal waren, waren die frisch geschlüpfte Tiere mit Sicherheit ausschließlich quadruped, belegt durch den großen schweren Kopf, langen horizontalen Hals, kurzen Schwanz und die etwa gleiche Länge der Vorder- und Hinterbeine. Erwachsene *Massospondylus* waren bis 5 m groß. Im Laufe der Ontogenese gingen die *Massospondylus* dann allmählich von Quadrupedie zu mindestens fakultativer Bipedie über – ein bisher bei Vertebraten unbekanntes Phänomen. Dies geschah durch positive und negative Allometrie einzelner Körperteile: der Hals (Halswirbelsäule) wuchs überproportional schnell, Vorderbeine (Humerus, Ulna) und Schädel wuchsen unterdurchschnittlich schnell, Tibia und dorsale Wirbel wuchsen dagegen isometrisch mit dem Femur. Erwachsene Tiere weisen einen kleinen Kopf, kurze Vorderbeine, robuste kaudale Wirbel mit langen Querfortsätzen auf.

Daraus ergeben sich auch Konsequenzen für die Quadrupedie der Sauropoden: ging man bisher davon aus, dass sie sich von kleinen bipeden Vorfahren entwickelten und quadruped wurden, als sie zu groß für bipeden Gang geworden sind, muss man nun annehmen, dass schon frühe, kleine Sauropoden bzw. Stamm-Sauropodomorpha vierfüßig gingen und nicht erst die spätere riesige Größe der Sauropoden diese auf alle vier Füße zwang. Falls also auch die Sauropodenschlüpflinge vierbeinig gingen, resultierte die Quadrupedie adulter Sauropoden einfach aus der Persistenz des juvenilen Status (Paedomorphose). Auch der Knorpelreichtum der Beingelenke spricht in diese Richtung (Persistenz eines juvenilen Merkmals).

Aufgrund der Morphologie (keine Zähne oder nur vereinzelte rudimentäre Reste funktionsloser Zähne; übergroßer Kopf; schwaches Becken) ist anzunehmen, dass frisch geschlüpfte *Massospondylus* von ihren Eltern versorgt werden mussten; sie dürften sich kaum effektiv nahrungssuchend bewegt haben können. **Die Entwicklung vom Vier- zum Zweibeiner im Laufe der Ontogenese findet sich ansonsten nur noch beim Menschen und sonst nirgends im Tierreich!** (Sci. 309, 679 + 781).

In Südafrika fand sich ein Nistplatz von *Massospondylus*; wie über 100 MA später z.B. bei Hadrosauriern der Oberkreide gab es schon im Lias koloniale Nistplätze. **Ältester direkter fossiler Nachweis für koloniales Nisten bei einem terrestrischen Wirbeltier!** (PNAS 109, 2428).

Aus dem Sinemur von Lufeng (Yunnan) in China wurde ein Bonebed mit zusammenschwemmten embryonalen Knochen unterschiedlicher Entwicklungsstadien und Eischalenresten von Sauropodomorpha (wahrscheinlich *Lufengosaurus*) gefunden. Offenbar war ein Nistplatz mit Nestern in unterschiedlichen Entwicklungsstadien überschwemmt worden; weiter Transport ist aber auszuschließen, da unter 0,1 mm dicke Eischalenfragmente erhalten blieben. Keine intakten Eier, keine artikulierten Skelette. Älteste erhaltene Eierschalen eines Landvertebraten.

Die Untersuchung der embryonalen Knochen deutet auf sehr schnelles Wachstum (schneller als bei modernen Vögeln und anderen Dinosauriern) bereits als Embryo und damit indirekt auf kurze Brutzeiten. Daneben gibt es osteologische Indizien, dass sich - wie bei modernen Wirbeltieren - die Embryonen vor dem Schlüpfen schon im Ei durch Muskelkontraktionen heftig bewegten - eine wichtige funktionelle Vorbereitung des Skeletts auf die Anforderungen nach dem Schlüpfen. Mit spektroskopischen Verfahren ließen sich in bestimmten Regionen der wachsenden Knochen Amide und Apatit nachweisen. Die Amide dürften aus der Degradation von Proteinen stammen, sind somit also Reste von Biomolekülen. Die differenzierte räumliche Verteilung (Bindung an bestimmte innenliegende Knochenabschnitte: schnell wachsendes embryonalen Knochengewebe und Ränder vaskularisierter Räume) schließt eine Herkunft der Amide z.B. aus nachträglicher Besiedlung durch Bakterien aus, da diese inneren Strukturen für Bakterien nicht zugänglich gewesen sein dürften.

Etwa gleich alt sind Embryonen von *Massospondylus* aus Südafrika; die nächst jüngeren Embryonen stammen von einem Theropoden aus dem Malm Portugals, die meisten embryonalen Dinosaurierreste aber aus der Oberkreide (Nat. 496: 210).

Die ältesten bekannten Eierschalen von Dinosauriern (und Amnioten überhaupt!) stammen aus dem Sinemur (*Lufengosaurus*, *Massospondylus*, *Mussasaurus*). Die Eier hatten bereits eine dicke Eimembran, aber noch eine dünne kalkige Eischale (< 0,1 mm), die aber bereits starr gewesen sein dürfte. Sie waren kugelförmig und sehr zerbrechlich. Zur Vermeidung von Dehydratation dürften die Eier vergraben oder in irgendeiner Weise bedeckt gewesen sein.

Dicke Eischalen (> 0,15 mm) entwickelten sich erst ab dem M-Jura und konvergent bei Sauropoden, Theropoden und Ornithischia, aber auch bei Archosauromorpha und Schildkröten; dies korreliert nicht zwangsläufig mit einer Zunahme der Körper- oder Eigröße. Anlass dürfte ein globaler Trend im Wiederanstieg des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre gewesen sein, der dickere Eischalen erlaubte. Der Sauerstoffgehalt hatte nach Rückgang seit dem O-Karbon im Hettang ein Minimum erreicht und stieg ab dem Sinemur wieder an. Aus dem Zeitraum zwischen 315 und 195 MA sind bisher keinerlei Eischalen von Amnioten überliefert, auch nicht von dem sehr häufigen *Plateosaurus*. Die Schalen basaler Archosauromorpha dürften sehr schwach mineralisiert gewesen sein. Dickere Schalen wie bei späteren Dinosauriern könnten einen gewissen Schutz vor manchen Fressfeinden geboten haben (Sci. Rep. 9: 4424).

Die Untersuchung der Zahnentwicklung in mehreren Embryonen von *Lufengosaurus* zeigte, dass die Ausbildung von Zähnen schon früh in der Ontogenie erfolgte, in mehreren Zyklen und ohne Wurzelresorption, abweichend von der Zahnentwicklung adulter Tiere. Dies entspricht aber dem Mechanismus bei erwachsenen angeleiteten Sauropoden wie Diplodocoiden oder Titanosauriern. Der abgeleitete Zustand mit ihren stiftartigen Zähnen entstand offenbar durch Paedomorphose aus dem embryonalen Zustand von basalen Taxa wie *Lufengosaurus*, was erklärt, wieso sich kleine und strukturell einfache Zähne konvergent sowohl bei riesigen Diplodocoiden wie bei Titanosauriern entwickelten (Nat. Comm. 11: 2240).

- e) IO **Sauropoda** (Keuper bis KTG): kleiner Kopf, extrem langer Hals, großer voluminöser Körper zur Aufnahme des großen Pflanzenfresserdarms, dicke säulenartige Beine, dicker, langer Schwanz mit spitzem Ende. Zur Gewichtsverminderung zunehmende Tendenz zu großen Hohlräumen in den Wirbeln. Knochenverstrebenungen kranartig nur noch längs der Hauptbelastungsrichtungen. Beckengürtel mit vier, später mit 5 Kreuzbeinwirbeln verwachsen. Im Lias und Dogger noch schwach vertreten, große Vielfalt von Malm bis Oberkreide. Erst im Dogger erreichten die Sauropoden eine nahezu weltweite Verbreitung. Erste Eusauropoda im frühen Lias, z.B. von Marokko.

Ältester Sauropode: *Isanosaurus*, ob. Nor oder Rhät Thailand, aber quadrupede Sauropodenspuren schon im Carn Westargentinens und im Nor der Chinle-Formation Nordamerikas. Kladistisch stellen diese Spuren bereits nahe Außengruppen der Eusauropoden dar. Im Hettang Spuren von Sauropoden in Polen und Italien, im unt. Lias Südafrikas *Vulcanodon*, im Lias Chinas *Zizhongosaurus* und *Gongxianosaurus*, im Lias Indiens *Barapasaurus* (Sinemur – Pliensbach) und *Kotasaurus*. Ältester Eusauropode ist *Kunmingosaurus* (Sinemur – Pliensbach). Zu den ersten Eusauropoden gehören auch die Cetiosauridae: langer Hals, langer Schwanz, schwerer Körper; die meisten Arten noch mit massiven Wirbelsäulen als Merkmal primitiver und früher Sauropoda.

Spinophorosaurus (13 m) aus dem ob. Lias oder unt./mittl. Dogger von Niger (Datierungsunsicherheit) im Übergangsbereich von basalen Sauropoden zu den Eusauropoden. Zähne mit deutlichen Dentikeln an den Schneidekanten; durch Wirbelfortsätze versteifter Schwanz mit

Stacheln, wohl am Schwanzende gelegen (Natw. R. 1/10, 10)

Sarhsaurus aurifontanalis aus dem Lias Arizonas steht bereits den Sauropoden des Dogger und Malm nahe, weist aber noch den Prosauropoden-Habitus auf (Natwiss. Ru. 6/2011, 304).

Fam. Vulcanodontidae: Hettang bis Toarc; Europa, Afrika (*Vulcanodon*, unt. Lias, Hettang)
Tazoudasaurus naimi, Marokko, Toarc, 9 m lang, ad „Vulcanodontidae“

Barapasaurus (Toarc von Indien, 15 m, naA 18 m, 48 t): Nur Hals- und einige Rückenwirbel ausgehöhlt. Schlanke Beine. Löffelförmige Zähne mit Sägekanten. Vermutlich Herdentier. NaA. Sinemur bis Pliensbach; steht kladistisch unterhalb von *Vulcanodon*; entgegen früherer Annahmen kein (!) Vertreter der Eusauropoda (Palaeont. 53, 533)

Fam. Cetiosauridae: älteste Familie der Eusauropoden (Lias bis Kreide, nach BRI aber nur Bajocium bis Tithon). Wirbel nur teilweise ausgehöhlt.

Rhoetosaurus (Lias, naA Dogger): bis 12 – 15 m, Australien. Eusauropode inc. sed.

Kladogramm der Sauropoda nach Sci. 314, 1926:

--- Neotheropoda + Prosauropoda (nicht aufgelöste Trichotomie)

ab jetzt: SAUROPODA:

--- *Barapasaurus* (ergänzt, Position verändert) (Palaeont. 53, 533)

--- *Vulcanodon*

--- *Kotasaurus*

ab jetzt: EUSAUROPODA (ab unterem Lias, vgl. Acta Pal Pol. 63: 147):

--- *Shunosaurus*

--- *Jobaria*

--- *Atlassaurus*

--- *Cetiosaurus* + *Patagosaurus* + *Omeisaurus* + *Euhelopus* +
Mamenchisaurus

--- Turiasauria = *Galveosaurus* + *Losillasaurus* + *Turiasaurus*

ab jetzt : NEOSAUROPODA:

--- Diplodocoidea = --- *Limaysaurus*

--- *Amargasaurus* + *Dicraeosaurus*

--- *Apatosaurus*

--- *Barosaurus* + *Diplodocus*

ab jetzt: MACRONARIA:

--- *Haplocanthosaurus*

ab jetzt: CAMAROSAURIFORMES:

--- nicht aufgelöste Trichotomie: *Bellusaurus* / *Camarasaurus* / *Lourinhasaurus*

ab jetzt: TITANOSAURIFORMES:

--- *Brachiosaurus* + *Cedarosaurus*

ab jetzt: TITANOSAURIA:

--- *Phuwiangosaurus* (Hauterive Asiens)

ab jetzt: LITHOSTROTIA:

--- *Austrosaurus* (Apt)

--- *Malawisaurus* (Apt)

--- *Isisaurus*

--- *Alamosaurus* (Maastricht) + *Pellegrinisaurus*

ab jetzt: SALTASAURIDAE:

--- *Ophistocoelicaudia* (Campan) + *Saltasaurus* (Campan)

Kladogramm basaler Sauropoda aus Natw. R. 1/10, 5:

- *Vulcanodon* (Toarc, Südafrika)
- *Cetiosaurus* (mitt. Dogger, Laurasia)
- *Tazoudasaurus* (höherer Lias, Nordafrika)
- *Spinophorosaurus* (höherer Lias oder unt. Dogger) (Niger; Stacheln am Schwanz)
- ab jetzt: EUSAUROPODA
- *Shunosaurus* (Bathon; Schwanzkeule, Laurasia)
- *Patagosaurus* (Callov; Süd-Gondwana)
- *Omeisaurus* (ob. Dogger, Laurasia) + *Mamenchisaurus* (ob. Dogger/unt. Malm, Laurasia)
- *Jobaria* (ob. Dogger/unt. Malm, Niger)
- globale Neosauropodenradiation

Evolution von Schädel und Bezaahnung bei Sauropoda: im Gegensatz zu Ornithischia behielten Sauropoden über ihre gesamte Lebensspanne ihr relativ einfaches, statisches Schädeldesign; keine komplexen Adaptationen des Kauapparates wie bei Ornithischia (z.B. Hornschnäbel, Wangen, Kinne, Heterodontie), keine Strukturen am Schädel zur Schaustellung (wie Leisten, Hörner, Musterung) – bemerkenswert angesichts des großen Erfolges der Sauropoden (insgesamt sind bisher 120 Arten bekannt). Ursache hierfür könnten die sehr früh in der Evolution entwickelten Körperproportionen sein, die über das gesamte Mesozoikum hinweg weitgehend unverändert blieben, besonders der extrem kleine Kopf. Selbst bei *Brachiosaurus brancai*, einem vergleichsweise großköpfigen Sauropoden, machte der Kopf nur 0,4 % des Körpervolumens aus, bei anderen Taxa noch weniger. Bei Prosauropoda wie *Plateosaurus* betrug die Quote noch 0,8 – 0,9 %, bei Ornithischia wie *Edmontosaurus* dagegen 3,2 %.

Komplexe Strukturen zur intraoralen Nahrungsaufbereitung wie bei Ornithischia wie auch Strukturen am Schädel zur Schaustellung waren bei vergleichsweise großköpfigen, kurzhalsigen Ornithischia effektiv, dürften aber den Sauropoden keine Vorteile geboten haben. Letztere entwickelten schon sehr früh in ihrer Evolution eine andere Strategie: Maximierung der Nahrungsaufnahme bei minimaler intraoraler Verarbeitung bei Vergrößerung des erreichbaren Nahrungsspektrums durch Veränderung von Länge, Beweglichkeit und Ruheposition des Halses. Bei Prosauropoda wurden dagegen Schnäbel und Wangen angetroffen; die Sauropoden verloren einige dieser mastikatorischen Adaptationen wieder in ihrer frühen Entwicklung.

Die Zahnkronen der Sauropoden waren zunächst (im Lias) breit; ab dem Malm entwickelten sich in mehreren Linien (konvergent) schmale, stiftförmige Zahnkronen. Spektrum an Kronenbreiten im Malm am größten. Brachiosauridae verschmälerten ihre Zähne während der Kreide. Breitkronige Sauropoden erloschen noch vor der KTG. Weitere Zahnmerkmale der Sauropoden: gleiche Anzahl von Zähnen im Ober- und Unterkiefer; präzise Okklusion (Natwiss. 97, 379).

Evolution der Körpergröße der Sauropoda (Nat. 475, 159):

Die frühen Vorfahren der Sauropoda waren klein und liefen aufrecht auf zwei Beinen. Nach und nach erwarben schon die frühen Sauropodomorpha und Kern-Prosauropoda diejenigen Adaptationen (der Ernährungsweise, Atmung und Fortbewegung), die es ihnen später ermöglichten, riesige Ausmaße zu erreichen, z.B. die Fähigkeit, dank der langen Häuse von einer Stelle aus – ohne sich unter großem Energieaufwand fortbewegen zu müssen - große Mengen von

Blättern und Ästen zu erreichen; leichte Köpfe; leichte, ausgehöhlte Wirbel; schnelles Körperwachstum. Alle diese Anpassungen sind nicht die Sekundärfolge der enormen Körpergröße, sondern Präadaptationen, die schon frühzeitig entstanden (in relativ kleinen Vorfahren) und damit überhaupt erst die Voraussetzungen für den späteren Gigantismus schafften.

Schon vor ca. 230 MA findet sich mit *Panphagia* ein basaler Sauropodomorpha mit grob gezähnten Schneidekanten – ein Indiz für die Nutzung zähen, faserreichen Pflanzenmaterials (fein gezähnte Schneidekanten finden sich dagegen bei Fleischfressern). Trotz großen Schädels (wie bei karnivoren Dinosauriern) deuten seine Zähne auf Omnivorie. Truthahngroß, nur 1,6 m lang (inkl. langem Schwanz), 7-8 kg schwer. Den ersten Impuls zu einer Zunahme der Körpergröße lieferte dann der Umstand, dass sich die Tiere stärker pflanzlich (als karnivor) ernährten – dies bot einen Vorteil, weil Pflanzen leichter verfügbar waren (riesige Sauropoden hätten als Fleischfresser niemals genügend Nahrung finden können).

Die grasende Ernährungsweise ist durch die damit verbundenen Ortswechsel aber ebenfalls mit einem erheblichen Energieverbrauch verbunden. Für große Sauropoden war es daher energetisch günstiger, an ihrem Standort starr zu verbleiben und mit ihrem langen Hals wie mit einem langen Greifarm ringsum die Blätter abzufressen. Voraussetzung für die bis zu 15 m langen Hälse waren aber aus Gründen der Gewichtsreduktion (1) ausgehöhlte Wirbel (dadurch 65 % Gewichtsersparnis) und (2) kleine Köpfe. Kleine Köpfe setzten ihrerseits die Reduktion der Kiefermuskulatur voraus. Die Sauropoden gaben daher das Kauen auf (dann brauchten sie auch keine starken Kiefermuskeln mehr), rissen die Blätter und Zweige ab, verschluckten sie und nutzten die Magenmühle als Ersatz für das Kauen im Maul. Der Verzicht auf den Kauvorgang ersparte auch Zeit (eigene Anmerkung).

Das Luftsacksystem verbesserte die Effektivität der Atmung – ohne das mit den Luftsäcken verbundene Zusatzvolumen an Luft wäre es unmöglich gewesen, die verbrauchte Luft auszuatmen; ihre Lungen allein wären hierfür zu klein. Schon kleine, frühe Sauropodomorpha (*Pantyraco*, Rhät) wiesen pneumatisierte Halswirbel auf. Als kleine Tiere brauchten sie diese aber noch nicht zur Gewichtsersparnis – sie halfen wohl der Verbesserung des Gasaustausches in den Zeiten niedrigen Sauerstoffgehaltes und gingen damit evolutionär wohl schon auf die Zeiten besonders knappen Sauerstoffkonzentrationen zwischen 260 und 240 MA zurück.

Die frühen, kleinen Sauropodomorpha waren als flinke zweibeinige Läufer schnell genug, ihren Beutegreifern entkommen zu können.

In der zweiten Entwicklungsstufe („Kern-Prosauropoda“) nahm die Größe zu (auf 2 bis 10 m), die Hälse und Torsos wurden länger, die Beine relativ kürzer. Sie konnten jetzt nicht mehr so gut fliehen, ihre Größe bot ihnen aber einen gewissen Schutz. Spätere große, adulte Sauropoden waren wohl wegen ihrer Körpermasse (eine Zehnerpotenz größer als die größten Beutegreifer) vor Angriffen von Beutegreifern weitestgehend geschützt.

Damit aber die Jungtiere nicht über Jahrzehnte hinweg durch Beutegreifer gefährdet waren, mussten die Sauropoden rasch wachsen. Dies wurde möglich durch den fibrolamellären Knochen, bei dem sich rasch neues Knochengerüst bildet (bis zu 0,1 mm/Tag), das dann nach und nach mit dichterem Knochen gefüllt wird. So konnten die Sauropoden jedes Jahr um mehrere Tonnen wachsen. Hinweise auf fibrolamellären Knochen finden sich schon in den bis zu 10 m langen *Plateosaurus* aus der Obertrias Deutschlands – sie waren schon im Alter von 12 Jahren ausgewachsen. Schnelles Wachstum setzt aber höhere Körpertemperaturen voraus, und tatsächlich ließ sich inzwischen nachweisen, dass *Brachiosaurus* und *Camarasaurus* über eine um 5 bis 12 Grad höhere Körpertemperatur verfügten als heutige Alligatoren. Daneben wies *Plateosaurus*

bereits drei Sakralwirbel auf (statt 2 bei basalen Sauropodomorpha), um Becken und Wirbelsäule strammer zu verbinden und auf diese Weise das Skelett zu stabilisieren. Diese und andere evolutionäre Entwicklungen führten dazu, dass die Körpermasse innerhalb von 25 MA von 7 kg (*Panphagia*) auf 4000 kg (*Plateosaurus*) anstieg – die schnellste Zunahme der Körpergröße (in diesem Ausmaß) in der Geschichte des Lebens.

Die dritte Entwicklungsstufe stellen nahe Außengruppen der Sauropoden („Fast-Sauropoden“). In dieser Phase erfolgte der Übergang zu obligater Vierfüßigkeit. *Aardonyx* (Lias Südafrikas) lief noch bipedal, aber zeigte schon Präadaptationen an den vierfüßigen Gang: Oberschenkelknochen länger als Unterschenkel (im Gegensatz zu den früheren Sauropodomorpha; bei ihnen waren die Knochen gleich lang). Der Skelettbau war nicht mehr auf Schnelligkeit, sondern auf das Tragen von Gewicht ausgerichtet. Auch die Vorderextremitäten zeigen bereits eine Entwicklung in Richtung auf eine stabile, gewichttragende Bauweise. Die Hände konnten aber noch greifen. Daneben verfügte *Aardonyx* nicht mehr über fleischige Wangen, die die Mundöffnung einschränkten. Er fraß nicht mehr – wie seine Vorfahren – kleine Bissen und zerkaute sie, sondern öffnete das Maul weit, nahm große Pflanzenmengen auf und schluckte sie im Ganzen. Damit war der Weg frei für die Entwicklung langer Hälse, denn sie brauchten nun keine großen Kaumuskeln und auch keine großen Köpfe mehr. Die Voraussetzung für die langen Hälse war also das Aufgeben des Kauens.

Auch *Leoneosaurus* (Lias) ging noch auf zwei Beinen (Gesamtlänge: nur 2,5 m), hatte aber sogar schon vier Sakralwirbel. Seine Zähne standen schon protrudiert, um die Vegetation regelrecht abzureißen in der für spätere Sauropoden typischen Weise.

Tazoudasaurus (ob. Lias) war (im Gegensatz zu den fakultativ quadrupeden Außengruppen) bereits obligat quadruped und könnte als ältester „echter“ Sauropode angesehen werden. Während die Vorgänger noch Greifhände hatten, waren seine Hände kurz, keine Greifhände mehr, sondern ausschließlich zum Tragen des Körpergewichts des 9 m langen Tieres geeignet (ad „Gravisauria“).

Die maximale Körpergröße der Sauropoden wurde dann zwar erst vor 90 MA erreicht, die relative Gewichtszunahme zwischen Lias und Mittelkreide war dann aber vergleichsweise schwach gemessen an den Entwicklung innerhalb der O-Trias. Die Sauropoden bieten ein gutes Beispiel über die Bedeutung von Präadaptationen, die zunächst von neutraler oder andersartiger Bedeutung sind und dann später für ganz neue Zwecke kooptiert werden (Nat. 475, 159).

orni-orni ujur

5.4 Ornithischia: im Lias kleine **Ornithopoden** bis 1 m Größe. Scelidosauridae (im Sinemur *Scelidosaurus*, 4 m) evtl. als Vorfahren der Stego- und/oder Ankylosaurier bzw. primitiver **Ankylosaurier**; von derartigen Formen sollen aber auch die Stegosauria abstammen. Lt. BENTON ist aus der O-Trias nur *ein* wahrscheinlicher Ornithischia (*Pisanosaurus*, höheres Carn) bekannt, zu den nächsten Ornithischia klafft eine Fossilücke von 20 MA.

Im Hettang Venezuelas *Laquintasaura* als früher, nur 25 cm hoher, aber 1 m langer früher Ornithischia – abgesehen vom langen Schwanz in der Größe eines Huhnes. Wohl in Gruppen/Herden lebend und vorwiegend herbivor. Bemerkenswert ist sein Vorkommen in den Paläotropen, von denen man bisher annahm, sie seien zu dieser

Zeit noch nicht von Dinosauriern besiedelt gewesen (PRSB DOI: 10.1098/rspb.2014.1147).

a) basale Ornithischia

Fam. Fabrosauridae: klein, echsenähnlich, liefen auf kleinen, schlanken Hinterbeinen, äußerlich an kleine Coelurosaurier erinnernd. Es treten bei ihnen erstmals neue (!) Knochen auf, die für Ornithischia typisch sind (unpaares Praedentale im Unterkiefer als Gegenstück zum Praemaxillare im Oberkiefer; Palpebrale als neuer Knochen an der Augenhöhle). Zähne ornithischiatypisch (Verdickung unterhalb der Krone, abgerundete Dentikel an den Kanten), im Gegensatz zu *Pisanosaurus*. Schliiffacetten deuten auf eine reine Auf- und Ab-Bewegung der Kiefer ohne Möglichkeit von Vor-, Rück- und Seitwärtsbewegungen (BENTON). BENTON stellt die Fabrosauridae außerhalb der Ornithopoda!

Lesothosaurus (1 m, Afrika, Hettang): schnellfüßig; flacher leguanartiger Schädel. Eingerollte Funde mit abgeworfenen abgenutzten Zähnen in der Umgebung, aber kompletten nicht abgenutzten neuen Dentitionen sprechen dafür, daß die Tiere die heißeste Jahreszeit schlafend unter der Erde verbrachten und dabei die Zähne wechselten (wie viele rez. Wüstentiere). Lange Hinterbeine, schneller Läufer, Halbwüstenbewohner. Hundsgroß. Dreieckiger Schädel mit großen Augen. Scharfe, spitze Schneidezähne und zahlreiche Backenzähne. Kurze Arme, konnten gut greifen und halten. Nach modernen Kladistiken basaler Ornithischier (direkt nach *Pisanosaurus* aus dem ob. Carn). Ordnet man ihn bei den Fabrosauriden ein, so wären diese paraphyletisch und kein echtes Monophylum, sondern die basale Stammgruppe der Ornithischia.

Scutellosaurus (Hettang, 1,2 m, Nordamerika): einziger gepanzerter Fabrosaurier; Hautpanzerung. Sehr langer Schwanz (1/2 Gesamtlänge). Längere Vordergliedmaßen als bei anderen Fabrosauriern, wahrsch. grasende Ernährung auf allen vieren.

b) IO **Ornithopoda**: erfolgreichste Gruppe der Ornithischia, > 100 Arten insgesamt bekannt, besonders in der Kreide weit verbreitet; vier Hauptgruppen: Heterodontosauridae, Hypsilophodontidae, „Iguanodontidae“, Hadrosauridae.

Ornithopoden haben innerhalb der Reptilien eine Sonderstellung, weil sie ihre Nahrung regelrecht kauen können, konvergent zu den Säugern. *Heterodontosaurus* war zu leichten Seitwärtsbewegungen fähig, indem er den Unterkiefer beim Kieferschluß um die Längsachse rotieren konnte. Dadurch entstand beim Kieferschluß eine Schneidewirkung der Backenzähne wie bei einer Schere. Die späteren Ornithopoden entwickelten dagegen ein Maxillare, das um die Längsachse rotierte: bei diesen drei Familien ist der Unterkiefer daher nahezu unbeweglich und kann nur auf und ab geschwenkt werden. Die Knochen der Schädelinnenseite (Maxillare, Lacrimale, Jugale, Quadratojugale, Quadratum) und die damit verbundenen Gaumenelemente können zur Seite heraus und zurück geschwenkt werden (= pleurokinetisches Gelenk); es resultiert ebenso eine seitliche Scherwirkung wie bei der Unterkieferrotation der Heterodontosauridae. Diese Fähigkeit könnte den großen Erfolg der Ornithopoden in der Kreide erklären. Meistens einfache Zahnreihe auf der Kieferkante; permanenter Zahnwechsel. Hadrosaurier besaßen dagegen Zahnbatterien, bei denen 5 – 6 Zahnlinien unterhalb der Kieferkammlinie ebenfalls in Gebrauch waren (BENTON).

Heterodontosauridae (? O-Trias Südamerikas; Hettang bis Unterkreide/Jehol-Biota; überwiegend Afrika, fragl. Nachweise in Europa; letzter Vertreter – *Tianyulong* – in der Jehol-Gruppe Chinas):

klein, aufrecht auf langen Hinterbeinen laufend, coelurosaurierähnlich. Als einzige Reptilien entwickelte diese Familie Wangen,

um Nahrung zurückzuhalten. Drei verschiedene Zahntypen für unterschiedliche Funktionen: hinter dem Knochenschnabel saßen zunächst meißelförmige Schneidezähne, dann folgten Reißzähne (evtl. nur bei Männchen) ähnlich den Fangzähnen von Hunden; im hinteren Maul mit Leisten versehene Mahlzähne zum Kauen. Gebiss eher säugerähnlich; Zahnwechsel wohl nur in der frühen Wachstumsphase, danach (zumindest bei *Heterodontosaurus*) keinerlei Zahnwechsel mehr; feste Zahn-zu-Zahn-Beziehungen wie bei Säugern.

Die Heterodontosauridae stehen auf der Stufe des Übergangs von rein karnivoren oder omnivoren gemeinsamen Vorfahren aller Dinosaurier zur Herbivorie der Ornithischia. *Heterodontosaurus* war wahrscheinlich noch omnivor oder ernährte sich zumindest zeitweise von Fleisch. Röntgenuntersuchungen sowohl juveniler wie adulter Schädel ließen keine Hinweise auf Zahnkeime und Zahnwechsel erkennen (daher Zahnwechsel wohl auf früheste Jugend beschränkt).

Der jüngste Vertreter (*Tianyulong*) verfügte über einfache, starre, ungeteilte Integumentstrukturen, wie man sie sonst nur in ähnlicher Weise vom Schwanz von *Psittacosaurus* und einigen Theropoden kannte (s. U-Kreide). Heterodontosauridae gelten nach modernen Kladistiken als basalste Radiation der Ornithischia (nach *Pisanosaurus*):

- *Euparkeria*
- *Marasuchus*
- *Herrerasaurus*
- ab jetzt: ORNITHISCHIA
- *Pisanosaurus*
- Heterodontosauridae (nicht aufgelöst: *Abriostosaurus*, *Echinodon*, *Tianyulong*, *Lycorhinus*, *Heterodontosaurus*)
- Linie zu Stego- und Ankylosauriern:
 - *Lesothosaurus*
 - *Scutellosaurus*
 - *Emausaurus*
 - *Scelidosaurus*
 - Stegosauria + Ankylosauria
- *Stormbergia*
- *Agilisaurus*
- *Hexinlusaurus*
- Linie zu den Hypsilophodonten, Iguanodonten, Hadrosauriern sowie (Pachycephalosaurier + Ceratopsia) (insgesamt schlecht aufgelöst)

(Nat. 458, 336).

Die Adaptation an Herbivorie, wie man sie bei *Heterodontosaurus* findet, entwickelte sich stufenweise. *Manidens condorensis* aus dem unt. Dogger (naA ob. Lias) Patagoniens verfügte zwar schon über hochkronige hintere Zähne, es fehlten aber noch die typischen Abnutzungsfacetten, die bei *Heterodontosaurus* auf eine Okklusion schließen lassen. Letzterer verfügte über dicht gepackte Zähne, hohe Kronen, ausgeprägte Abnutzungsfacetten an Ober- und Unterkieferzähnen.

Basale Heterodontosauridae wie *Fruitadens* (Malm) und *Tianyulong* (U-Kreide) zeigten noch keine Adaptationen an Herbivorie; die Kronen sind kurz, die Zähne stehen weniger dicht, keine

Abnutzungsfacetten. *Manidens* steht zwischen ihnen und *Heterodontosaurus*. Bei Iguanodonten und Ceratopsiern ging die Entstehung von Abnutzungsfacetten dagegen der Hochkronigkeit voraus – wie auch bei känozoischen Säugern. Heterodontosauridae stellen insofern eine Ausnahme innerhalb der Amnioten dar, dass erst die Zähne höher wurden, danach die Okklusion entstand.

Übliche Anpassungen der Ornithischia an Herbivorie umfassten einen Hornschnabel, die Zunahme der Zahnzahl, die Abnahme der Zahngröße, die Integration der einzelnen Zähne in Zahnbatterien, die ventrale Verlagerung der Kieferartikulation sowie die Zunahme der Kiefer-Adduktoren und Beißkraft. Heterodontosaurier stellen die erste Radiation innerhalb der Ornithischia. Basale Heterodontosaurier hatten niedrige, dreieckige, gezähnte, in deutlichen Abständen stehende Zahnkronen, während die abgeleiteten Formen dann schlanke, diamantförmige, dicht gepackte Zähne mit schrägen Abnutzungsfacetten aufweisen. *Manidens* steht zwischen den basalen und abgeleiteten Formen, entwickelte aber ein eigenes Okklusionskonzept als Adaptation an Herbivorie und zur Erhöhung der Kauleistung (Sci. Nat. 105: 41).

Die beiden basalsten Heterodontosauridae, *Fruitadens* und *Tianyulong*, stammen aus dem Malm bzw. der U-Kreide der Nordhemisphäre. Im Jura Gondwanas finden sich Ornithischia (insgesamt gesehen!) nur im Lias der oberen Elliot Formation in Südafrika, im Oberjura der Tendaguru Formation Tansanias und – mit *Manidens* – nun im oberen Lias und Mitteljura Patagoniens. Allerdings könnte auch die Kleinheit der basalen Heterodontosauridae die Seltenheit ihrer fossilen Überlieferung erklären. Zweifellos kam es zu einer Radiation der Heterodontosauridae im frühen Jura und wahrscheinlich schon in der O-Trias (fragmentarisches Material aus Patagonien); mehrere Linien mussten bereits im frühen Jura existiert haben, darunter die beiden Linien zu den beiden Taxa des Malm und der Unterkreide. Vermutlich waren die Heterodontosauridae im Lias bereits über Pangäa verbreitet. In Gondwana sind sie bis zum unteren Dogger nachweisbar.

Neue Funde von *Manidens* belegten eine ausgeprägte Heterodontie und eine in dieser Form einmalige „doppelte“ Okklusion, durch die sich die Kauleistung gemessen an den Anzahl der Zähne nahezu verdoppelte. Durch minimale Modifikationen der Zahnanatomie entwickelten sie eine doppelte Reihe von Schneidekanten und benötigten daher weniger Energie für Zahnbildung und Kauen, während weiter abgeleitete Heterodontosauridae und andere Ornithischia stattdessen Zahnbatterien entwickelten und dafür den rostralen Anteil des Schädels verlängern und vergrößern mussten, während gleichzeitig die Komplexität der Kaubewegungen zunahm (Sci. Nat. 105: 41).

Wie alle basalen Heterodontosauridae war auch *Manidens* sehr klein (geschätzte Gesamtlänge: 60 – 75 cm). Die Heterodontosauridae stellen die kleinsten bekannten Ornithischia (wie *Fruitadens* und *Manidens*; ersterer wurde auf eine Körperlänge von 65 bis 75 cm und ein Gewicht < 1 kg geschätzt). Andere basale Ornithischia wie *Eocursor*, *Lesothosaurus*, *Scutellosaurus* waren etwas größer. Basale Heterodontosauridae erfuhren also eine Verkleinerung; zusammen mit anderen „juvenilen“ Merkmalen dieser basalen Heterodontosauridae wie große Orbitae, kurze Schnauze, geringere Zahnzahl deutet dies auf Heterochronie. Diese findet sich auch in anderen Fällen der Miniaturisierung von Reptilien wie Lepidosauriern und wohl auch bei maniraptoren Theropoden (kleine Formen verfügten ebenfalls über relativ große Augenhöhlen) (Natwiss. 98, 369):

--- *Herrerasaurus*

ab jetzt: ORNITHISCHIA

I--- *Pisanosaurus* (O-Trias Südamerikas)

I--- *Echinodon* (Berrias Englands)

I--- **Heterodontosauridae:**

--- *Tianyulong* (U-Kreide Chinas, Jehol-Biota)

--- *Fruitadens* (Malm Nordamerikas)

--- *Manidens* (ob. Lias, unt. Dogger Südamerikas)

--- *Abrictosaurus* + *Heterodontosaurus* + *Lycorhinus* (alle: Lias Südafrikas)

I--- *Eocursor* (O-Trias Afrikas)

Ab jetzt: GENASAURIA

--- Thyreophora: --- *Scutellosaurus* (Lias)

- *Emausaurus* (ob. Lias)
- *Scelidosaurus* (Lias)
- **Stegosauria + Ankylosauria**
- *Lesothosaurus* (Lias)
- *Stormbergia* (Lias)
- *Agilisaurus* (unt. Dogger)
- *Hexinlusaurus* (unt. Dogger)
- *Orodromaeus*
- **Cerapoda** (Natwiss. 98, 369)

Heterodontosauridae: ? O-Trias, Hettang bis U-Kreide (Jehol-Biota)

Heterodontosauridae äußerlich wie Fabrosauridae, aber andere Zähne (3 Zahntypen, einzige Dinosaurier mit Wangen zum Zurückhalten von Nahrung).

Starke Arme mit kräftigen Klauen, die auch zum Graben geeignet erscheinen (Ausgraben von Wurzeln und Knollen?), evtl. omnivor.

Kiefergelenk unter das Niveau der Zahnreihen abgesenkt, wodurch die Bißkraft erhöht wurde (ein Merkmal, das sie mit den späteren Ornithopoden teilen).

Seitenzahnreihen passen exakt aufeinander; Heterodontosauridae waren im Gegensatz zu den Fabrosauridae auch zu leichten Seitwärtsbewegungen befähigt.

Heterodontosaurus (Hettang, 90 cm, naA 1,2 m; Südafrika): kurze Arme, lange schlanke Beine; zweifüßig, säugerähnliches (konvergent entstandenes) Gebiß: vorn einige kleine zugespitzte schneidezahnähnliche Zähne, dann zwei Paar Eckzähne, dahinter große meißelartige Zähne mit schneidenden Kanten. Der Unterkiefer trug im vorderen Bereich keine Zähne, sondern eine Hornleiste (=Prädentale, ornithischiaspezifischer Knochen!). Funktion der Eckzähne ist unklar, einige Schädel sind eckzahn- und eckzahnalveolenlos, was zu der Hypothese führt, daß nur Männchen (für Revierkämpfe?) über Eckzähne verfügten. Der untere lange Eckzahn passt in eine tiefe Rinne im Oberkiefer. Truthahngroß.

Abriotosaurus (Lias; Südafrika, 1,2 m): nur unvollständig bekannt, ohne Fangzähne, evtl. weibl. Exemplar eines *Heterodontosaurus*

Lycorhinus (Lias, Südafrika, ca. 1,2 m lang): nur Zähne bekannt; große, leicht gekrümmte, spitze Fangzähne im Ober- und Unterkiefer ähnlich kleinen Stoßzähnen, evtl. für Balz oder Rankämpfe.

Lanasaurus (Lias, Südafrika, ca. 1,2 m lang): nur durch Zähne bekannt, evtl. identisch mit *Lycorhinus*

Thyreophora:

(breiter, transversal verlaufender Postorbitalfortsatz am Jugale; parallele Reihen kielförmiger Schuppen an der Körperrückseite)

- c) ? **IO Ankylosauria:** (?) unt. Lias, Callov bis oberste Kreide: massiv gebaut, vierbeinig, Hals, Rücken, Schwanz und Flanken gänzlich mit einem Mosaik flacher Knochenplatten bedeckt. Die Knochenplatten waren in die ledrige, dicke Haut eingebettet und ihrerseits mit Horn überzogen. Die Platten trugen Dornen und Höcker. Im Lias nur durch die Fam. Scelidosauridae vertreten, deren Stellung aber nicht ganz sicher ist, evtl. handelt es sich auch um primitive Stegosauria. Scelidosauridae: ob. Hettang oder Sinemur bis Tithon; Europa, Nordamerika.

Scelidosaurus (Sinemur, 4 m, Europa): kleiner Kopf (20 cm), zahnloser Schnabel, schwache Kiefer mit kleinen blattförmigen, schwachen Zähnen. Starke Panzerung, Rücken mit Knochenplatten, die vom Hals bis zur Schwanzspitze parallele Dornenreihen trugen. Die Anordnung der Knochenplatten deutet darauf, daß es sich um einen primitiven Ankylosaurier handelt. Die vielen Knochenplatten auf der Haut waren noch

klein und niedrig, z.T. gefurcht oder konisch. Schwanz länger als bei Stegosauriern. *Scelidosaurus* findet sich bereits im ob. Hettang oder Sinemur. Von einem Fundstück mit partieller Weichteilerhaltung ist bekannt, dass die Osteoderme mit einer Hornschicht überzogen waren (Palaeont. 43, 549).

Emausaurus (Toarc Europas, ähnlich *Scelidosaurus*)

- d) ? **IO Stegosauria**: ? Lias, Dogger bis Coniac/Santon; Details s. Dogger. Laut BRI trat die Familie Huayangosauridae bereits im unteren Lias auf (Hettang bis Callov Asiens).

Nach BENTON (2007) handelt es sich bei *Scelidosaurus* aus dem Sinemur von England, Nordamerika und China sowie *Scutellosaurus* um basale Thyreophora. *Scutellosaurus* mittelgroß, biped, Skelett ähnlich *Lesothosaurus*, aber zahlreiche Reihen kielförmiger Schuppen auf dem Rücken und – ebenfalls in Reihen – auf den Flanken. Ankylosauria und Stegosauria erschienen dann erst im Dogger.

Evolution der Vierfüßigkeit bei Ornithischia

Mindestens drei Linien der Ornithischia gingen vom zwei- zum vierbeinigen Gang über (1. der gemeinsame Vorfahr von *Scelidosaurus* + Stegosaurier + Ankylosaurier; 2. die Stammlinie zu den Ceratopsiden; 3. mindestens einmal innerhalb der Ornithopoda bei den Hadrosauridae, evtl. auch bei nicht-hadrosauriden Iguanodontia). Der Übergang vom zwei- zum vierbeinigen Gang findet sich extrem selten bei Tetrapoden (ansonsten lediglich bei Sauropodomorpha und Silesauridae).

Als Gründe werden die Entwicklung des schweren Hautskeletts, die Zunahme der Kopfgröße sowie die Entstehung schwerer Kopfanhängsel (Nackenschild, Hörner) angenommen. Da sich der Körperschwerpunkt in den verschiedenen Gruppen in unterschiedlicher Weise verschob, entstand die Vierfüßigkeit konvergent aufgrund unterschiedlicher Ursachen. Bei Ceratopsia verlagerte sich der Schwerpunkt wegen des schweren Kopfes nach vorn, bei Thyreophora aufgrund der schweren Körperpanzerung infolge hypertrophierter Osteoderme dagegen nach hinten (Natwiss. 101: 989).

Aus Deutschland sind Dinosaurier im Lias bisher lediglich als kleines Fragment des Sauropoden *Ohmdenosaurus liascus* nachgewiesen (Stand 1986)!

„**Polarsaurier**“: Sauropoden aus niedrigen Paläobreiten der Südhalbkugel von Talooa Station, Queensland, Australien sowie Prosauropoda, Carnosaurier, kleine Theropoden/kl. „Carnosaurier“, Flugsaurier und Tritylodontiden aus dem Jura (unspezifiziert) von Beardmore Glacier, Antarctica.

syna-syna ujur

THERAPSIDA: Im Lias der 50 cm große wieselähnliche *Oligokyphus*; wurde früher schon gelegentlich als Säuger gedeutet; kleine Knochen hinter dem Unterkiefer belegen aber eine Stellung außerhalb der Mammaliaformes (zur letzten **Cynodontia**-Fam. Tritylodontidae, Rhät bis unt. U-Kreide); drei in Längsrichtung angeordnete Höckerleisten auf den Backenzähnen. 9 cm

langer Schädel mit schmaler Schnauze. Gliedmaßen direkt unter dem Körper; typische Körperhaltung der Säuger. Keine Eckzähne, dafür hatte sich das vordere Schneidezahnpaar biberartig vergrößert.

Ein weiterer Ictidosaurier (ad Cynodontia) des Lias ist *Pachygenelus* aus dem Lias von Südafrika, Kanada und Grönland.

Die karnivoren Trithelodontidae (ad Cynodontia) erloschen zu Beginn des Jura (Rhät bis Sinemur; Afrika, Nordamerika, Asien).

Im Jahr 2018 wurde von einem Gelege mit mindestens (!) 38 Jungtieren (entweder gerade geschlüpft oder kurz vor dem Schlüpfen) des Tritylodontiden *Kayentatherium* aus der Kayenta-Formation (Sinemur - Pliensbachium, NW-Arizona) berichtet, zusammen mit einem partiellen vermeintlich mütterlichen Skelett direkt über den Jungtieren liegend. Die Gelegegröße steht weit außerhalb der bei heutigen Säugern üblichen Gelege-/Wurfgröße und liegt auf dem Niveau von Krokodilen und einigen Squamata und zeigt, dass eine Reduktion der Nachkommenzahl bei Tritylodontiden noch nicht eingetreten war.

Keine Reste oder Hinweise auf Eierschalen (deren Erhaltung aber auch nicht zu erwarten gewesen wäre, wenn sie ledrig wie bei Monotremen waren). Die Jungen waren entweder frisch geschlüpft oder noch Embryos. Schädelgröße 1/20 der adulten Schädelgröße.

Die Schädelform der Jungtiere ähnelt derjenigen adulter Tiere, d.h. ohne allometrische Verlängerung des Gesichts in der Ontogenie. *Kayentatherium* steht noch unterhalb der Gehirnexpansion an der Basis der Mammaliaformes.

Die Kombination aus großer Gelegegröße und isometrischem Wachstum des Schädels spricht dafür, dass erst die (spätere) Gehirnvergrößerung zu Veränderungen der Fortpflanzung führte.

Ein etwa isometrisches Wachstum des Schädels findet sich auch bei Lepidosauriern (d.h. die relative Gesichtslänge bleibt in der Ontogenie konstant); dies ist der ursprüngliche Zustand bei Amnioten. Bei Säugern muss der frühe Schädel ein viel größeres Gehirn beherbergen, so dass Embryos proportional größere Gehirnkapseln und kurze Gesichter aufweisen. Erst in der weiteren Ontogenese führen die Expansion der Ethmoidalregion, des Riechskeletts, des sekundären Gaumens und der Bezahnung zu einer deutlichen (allometrischen) Verlängerung des Gesichts.

Kayentatherium zeigt insoweit noch den plesiomorphen (ursprünglichen) Zustand, die relative Gesichtslänge blieb in der Ontogenese konstant. Die Gehirnform adulter *Kayentatherium* ähnelt eher den röhrenförmigen Gehirnen basalerer Cynodontia als den großen, eher halbkugelförmigen Gehirnen der Säuger.

Die Zahnentwicklung der Jungtiere war relativ weit fortgeschritten, was für einen frühen Zahndurchbruch spricht. Dies deutet an, dass die Jungtiere selbst für sich sorgen mussten und noch nicht gesäugt wurden (wofür auch die große Gelegegröße spricht).

Das Verhältnis zwischen peri- und endochondraler Ossifikation ähnelte dagegen bereits demjenigen der Säuger, was wohl damit einherging, dass auch das erwachsene Skelett von *Kayentatherium* den Säugern schon stärker ähnelte als dies bei basalen Cynodontia der Fall war, was diesbezügliche Veränderungen in der Ontogenese (z.B. bei den Ossifikationsmechanismen) voraussetzte.

Bei den Mammaliaformes erfolgte dann eine Zunahme des Hirnvolumens um 50 %; bei ihnen trat erstmals der Neocortex auf. Bei den Kronensäugern vergrößerte sich das Gehirn weiter, während die Gelege-/Wurfgröße abnahm (Nat. 561: 104).

Zusammenfassung Reptilien und Therapsiden des Lias:

1. Testudinata: Auftreten der Cryptodira

(sofern *Proterochersis* bereits zu den Pleurodira zählt, sind letztere ab Keuper nachweisbar)

2. Ichthyosauria (Ichthyopterygia) (Olenekian bis Cenoman)

3. Sauropterygia: nur noch Plesiosauria (Ladin bis KTG)

4. Diapsida: Lepidosauria

4.1 Rhynchocephalia

4.2 Squamata: Lacertilia bereits im Lias Gondwanas (Stammgruppen-Squamata ab M-Trias)

5. Diapsida: Archosauria (Archosauromorpha sind an der TJG erloschen, evtl. Choristodera als bis ins Miozän überlebende Archosauromorpha; „Thecodontia“ ebenfalls erloschen):

5.1 Crocodylia

5.1.1 Sphenosuchia (M/OTrias bis ob. Dogger, ?Malm)

5.1.2 Protosuchia (oberster Keuper [0,8 MA vor TJG] bis Lias)

5.1.3 Mesosuchia (Lias bis Eozän bzw. Miozän/15 MA)

5.2 Pterosauria (nur Rhamphorhynchoidea)

5.3 Saurischia

5.3.1 Theropoda

5.3.1.1 IO Coelurosauria (ab Sinemur bis rez.) (ad Tetanurae)

5.3.1.2 IO Allosauroida (ob. Lias bis unt. Maastricht) (ad Tetanurae)

5.3.1.3 IO Coelophysoidea (Carn bis M-Lias)

5.3.2 Sauropodomorpha

5.3.2.1 IO Prosauropoda (ab Keuper, erlöschen im Bajoc)

5.3.2.2 IO Sauropoda (ab Nor oder Rhät)

5.4 Ornithischia

5.4.1 „Fabrosauridae“

5.4.2 Ornithopoda (ab unterster Lias; *Pisanosaurus* {Carn} steht noch außerhalb der Ornithopoda)

F Heterodontosauridae: Hettang bis U-Kreide

5.4.3 Scelidosauridae (Lias bis Tithon) wohl als gemeinsame Vorfahren der Stegosauria und Ankylosauria

5.4.4 Stegosauria (?unt. Lias, Dogger bis Santon): nach BRI im Lias schon mit der Fam. Huayangosauridae (Hettang bis Callov) vertreten

6. Therapsida

6.1 Cynodontia (Ictidosauria) (bis Valangin oder Hauterive) (vertreten mit der Familie Tritylodontidae, Keuper bis U-Kreide, und Trithelodontidae, Rhät bis Sinemur)

7.2 Dicynodontia, aber ohne Nachweis im Jura (bis ob. U-Kreide)

Kladogramm und zeitliche Verbreitung der Dinosaurier (nach SERENO 1999, Sci. 284, 2138):

SAURISCHIA:

SAUROPODOMORPHA:

a) PROSAUROPODA (? Carn, unt. Nor bis Bajoc) :

--- Riojasaurus

ab jetzt: **Plateosauria** :

---- Massospondylidae (*Massospondylus*, *Yuannanosaurus*)

---- Lufengosaurus

---- Plateosauridae (*Sellosaurus*, *Plateosaurus*)

b) SAUROPODA

--- Vulcanodon (unt. Lias)

ab jetzt: **Eusauropoda**:

---- Shunosaurus (mittl. Dogger)

---- Barapasaurus (ob. Lias) + (paraph.) *Omeisaurus* (unt. Malm)

ab jetzt: **Neosauropoda**

i) --- **Diplodocoidea** (?M-Dogger bis ?U-Malm, U-Malm bis U-Maastricht)

---- Dicraeosauridae

---- Diplodocidae

ii) --- **Macronaria**

---- Haplocanthosaurus

--- Camarasaurus (mittl. Malm)

ab jetzt : **Titanosauriformes**

1) --- Brachiosauridae

(O-Dogger -Cenoman)

2) --- **Somphospondyli**

--- Euhelopus

--- Titanosauria

(?O-Dog.- U-Malm;

U-Malm bis KTG)

THEROPODA:

--- Eoraptor (ob. Karn = mittl. U-Keuper)

--- Herrerasauridae (ob. Karn bis ob. Nor)

ab jetzt: **Eutheropoda**:

a) CERATOSAURIA:

aa) Ceratosauroidea (*Elaphrosaurus*, *Ceratosaurus*,
Abelisauridae) (?Karn bis U-Malm; U-Malm bis KTG)

ab) Coelophysoidea (Karn bis mittl. Lias) :

- Dilophosaurus
- Liliensternus
- Coelophysidae
- b) **TETANURAE** (? Karn bis U-Lias, U-Lias bis KTG)
 - ba) **Spinosauroidea** (? O-Lias bis Dogger; Dogger bis M-Santon):
 - Torvosauridae
 - Spinosauridae
 - bb) **Neotetanurae**:
 - i) Allosauroidea (ob. Lias bis unt. Maastricht)
 - ii) **Coelurosauria** (Sinemur bis KTG) :
 - Ornitholestes + Compsognathidae (paraph.) (Malm)
 - ab jetzt: **Maniraptoriformes** :
 - 1) **Ornithomimosauria** :
 - Therizinosauridae (Segnosauria)
 - **Ornithomimoidea**:
 - Alvarezsauridae
 - Ornithomimidae
 - 2) **Tyrannoraptora** :
 - Tyrannosauroidae (Oxford – KTG)
 - ab jetzt: **Maniraptora** :
 - Oviraptorosauria (?Malm – Apt; Apt – M-Maast.)
 - ab jetzt: **Paraves** :
 - a) **Deinonychosauria**:
 - Dromaeosauridae (?ob. Malm, JKG b. M-Maast.)
 - Troodontidae (U-Malm bis O-Maast.)
 - b) **Aves**:
 - Archaeopteryx
 - Confuciusornis
 - Enantiornithes
 - Euornithes

ORNITHISCHIA:

- Pisanosaurus (ob. Karn)
- Lesothosaurus (unt. Lias)
- 1) **THYREOPHORA:**
 - Scutellosaurus (unt. Lias)
 - Emausaurus (ob. Lias)
 - Scelidosaurus (unt. Lias: Sinemur)
 - ab jetzt: **Eurypoda** (?unt. Lias bis M-Dogger; Dogger bis KTG)
 - a) **Stegosauria** (mittl. Dogger bis Santon):
 - Huayangosaurus + Dacentrurus + Stegosaurinae
 - b) **Ankylosauria**:
 - ba) Nodosauridae (Hylaeosaurus + Nodosaurinae) (ob. Dogger bis KTG)
 - bb) --- Gargoyleosaurus
 - Ankylosauridae (Minmi + Ankylosaurinae) (ob. Dogger bis KTG)

2) **NEORNITHISCHIA:**

2a) **ORNITHOPODA:**

--- Heterodontosauridae (U- Lias bis U-Kreide/Jehol)

ab jetzt: **Euornithopoda** (?U-Lias bis O-Dogger; O-Dogger bis KTG):

i) Hypsilophodontidae (ob. Dogger bis KTG)

ii) Iguanodontia:

--- *Muttabarasaurus* + *Tenontosaurus*(Apt) (paraphyl.)

--- Dryosauridae (unt. Malm bis Alb)

ab jetzt: **Ankylopollexia** (unt. Malm bis KTG):

--- Camptosauridae (unt. Malm bis JKG)

ab jetzt: **Styracosterna:**

--- *Probactrosaurus*

ab jetzt: **Hadrosauriformes:**

--- Iguanodontidae (Berrias bis Alb)

ab jetzt: Hadrosauroidea:

--- *Ouranosaurus* (Apt)

--- *Protohadros*

--- **Hadrosauridae** (Apt?, Alb?,
Cenoman bis KTG):

--- Hadrosaurinae

--- Lambeosaurinae

2b) **MARGINOCEPHALIA** (?U-Lias bis ?JKG, JKG bis KTG):

i) **Pachycephalosauria** (?U-Malm bis ?Barreme, Barreme bis KTG):

--- *Stenopelix*

--- *Goyocephale*

--- *Homalocephale*

--- *Stegoceras*

ab jetzt: **Pachycephalosauridae:**

--- *Prenocephale*

ab jetzt: **Pachycephalosaurinae:**

--- *Stygimoloch*

--- *Pachycephalosaurus*

ii) **Ceratopsia:**

--- *Psittacosaurus* (Berrias bis Alb)

--- *Chaoyangosaurus* (Berrias, naA Malm)

ab jetzt: **Neoceratopsia** (Valangin bis KTG):

--- *Leptoceratops* (ob. Maastricht)

ab jetzt: **Coronosauria:**

--- Protoceratopsidae (ob. Santon bis unt. Maastricht)

ab jetzt: **Ceratopsioidea:**

--- *Montanoceratops* (u. Maastricht)

--- *Turanoceratops*

ab jetzt: **Ceratopsidae** (unt. Campan bis KTG)

--- Centrosaurinae

--- Ceratopsinae

? in den Zeitangaben bedeutet: Verbreitungszeiträume, die nur aufgrund fragmentarischer oder unbeschriebener Funde belegt bzw. vermutet sind. Unterstreichung bedeutet: im Lias präsent, halb unterstrichen bedeutet: im Lias aufgrund fragmentarischer oder unbeschriebener Funde wahrscheinlich präsent.

[?VÖGEL: Fußabdrücke aus dem obersten Keuper/untersten Jura Südafrikas sowie diverser Fundorte aus dem Lias Nordafrikas und Nordamerikas wurden ernsthaft als Vogelfußabdrücke diskutiert, eine sichere Zuordnung ist aber nicht möglich.]

säug-säug ujur

SÄUGETIERE:

Aus Trias/Jura sind i.d.R. nur Zähne oder Kieferfragmente von Säugern bekannt; die besten Funde aus der Zeit vor der Kreide sind mit Stand 2006: (Natw. Ru. 7/2006, 381):

Morganucodon: Einzelknochen des gesamten Skeletts, ein ganzer Schädel (Keuper bis Lias)

Megazostrodon: ein ganzes Skelett (Lias Südafrikas)

Haldanodon (Docodont): gute Skelettreste, Malm von Portugal

Henkelotherium (Dryolestide): gute Skelettreste, Malm von Portugal

Fruitafossor (Morrison-Formation, ob. Malm, USA): Skelett zu 40 % erhalten

Castorocauda (Docodont): Dogger Chinas; Fell als Impressionen der Deckhaare überliefert;
> 43 cm lang; größter Säuger des Jura

Pseudotribos (Shuotheriidae; pseudotribosphenisch; Dogger Chinas): Teilskelett mit umfangreichem kranialen und postkranialen Material

Volaticotherium (Volaticotheria, wohl in der Nähe der Triconodonta; wohl Kronengruppen-Mammalia; Dogger Chinas); Flughaut nachgewiesen (Gleitflieger)

Seither kamen jedoch einige neue Funde aus dem oberen Dogger bis unteren Malm China zu, z.B. die Euharamiyiden *Arboroharamyia* (ein Gleitflieger) und *Megaconus* sowie der Docodonta *Microdocodon*.

Basale Mammaliaformes:

Sinoconodon (Lias, China) gehört wie *Adelobasileus* (Carn, Texas) zu den basalsten Säugetieren. Vollständig entwickeltes Kiefergelenk zwischen Dentale und Squamosum. Promontorium zur Aufnahme der Cochlea vollständig entwickelt (beides klassische Säugermerkmale). Hinterer Schädelteil vergrößert. Backenzähne ohne präzise Okklusion, **einige hintere Backenzähne wurden vermutlich mehrfach ersetzt, während der Schädel auch bei älteren Tieren noch langsam weiterwuchs!** (als primitives Merkmal: unbegrenztes Körperwachstum der Cynodontia) (BENTON).

Morganucodontidae (überwiegend Lias, ein Überlebender im Dogger Englands) sind noch etwas weiter abgeleitet als *Sinoconodon*; aber noch reptilartige Kieferknochen; reptilisches Quadratum-Articulare-Gelenk noch vorhanden; diese Teile funktionieren aber hauptsächlich als Teil des Mittelohrs. Das Squamosum-Dentale-Gelenk stellte bereits das eigentliche Kiefergelenk dar. Unterkiefer fast ausschließlich aus Dentale, hintere Knochen aber noch vorhanden. Zähne bereits recht fortgeschritten im Vergleich zu höheren Cynodontia und *Sinoconodon*; **erstmalig Aufteilung der Backenzähne in Molaren und Prämolaren; wahrscheinlich nur ein Zahnwechsel** (diphyodontes Gebiss: Milchgebiss und permanente Zähne) im Gegensatz zum reptilischen mehrfachen Zahnwechsel bei *Sinoconodon*. **Bereits bei den Morganucodontidae werden die Milchmolaren von permanenten Prämolaren ersetzt; echte Molaren nur als Zuwachszähne im permanenten Gebiss. Backenzähne arbeiteten gegeneinander.** Hauptkaubewegung im

Dreieck (statt auf und ab wie bei abgeleiteten Cynodontia). Kieferbogen des Unterkiefers schmaler als im Oberkiefer (Anisognathie). Anisognathie ist typisch für die meisten Säuger; dadurch wird die Nahrung immer nur auf einer Seite des Mundraumes gekaut (BENTON).

Postkraniales Skelett von *Morganucodon* (= *Eozostrodon*) dagegen kaum bekannt; *Megazostrodon* (Südafrika) als naher Verwandter mit langem, niedrigem Körper, Vorderbeine noch mit gespreizter Stellung wie bei Cynodontia; Becken und Hinterbeine säugerartig mit aufrechter Beinstellung und allen dafür erforderlichen anatomischen Anpassungen. Beide Taxa waren flinke Insektenjäger, längerdauerndes Laufen war aber evtl. schwierig. Gut entwickelte spitze Schneidezähne (Indiz für Insektivorie). Geringe Variationsbreite der Körpergröße als Indiz für zeitlich begrenztes Wachstum. Großes Gehirn, besonders die Zentren des Gehör- und Gesichtssinns sind stark entwickelt; Indiz für nächtliche Lebensweise (keine Konkurrenz mit Echsen, Vermeidung von Hitzestress). Das Vorhandensein eines Milchgebisses und die Verzögerung der bleibenden Dentition sind indirekte Indizien für Laktation (Milchdrüsen sind wahrscheinlich modifizierte Schweißdrüsen; behaarte Tiere haben grundsätzlich Schweißdrüsen, um überschüssige Wärme abzuleiten) (BENTON).

Holotheria:

Weiter abgeleitet als Morganucodontidae; basalste Holotheria sind die **Kuehneotheriidae** (*Kuehneotherium*, Lias, Südwales); weitgehend nur durch einzelne Zähne und Kieferfragmente bekannt. Bei *Kuehneotherium* sind die drei Schmelzhöcker in einem flachen Dreieck angeordnet, was früher als Vorläufer der tribosphenischen Molaren interpretiert wurde. Obere und untere Molaren mit einem spitzen Haupthöcker in der Mitte; tief unten auf den Schultern des Haupthöckers sitzen zusätzliche kleinere Höcker. Die dreieckige Anordnung der Molarenhöcker findet sich auch bei Symmetrodonta und Theria, während die Höcker bei Morganucodontidae, Docodontia, Triconodontia, Multituberculata und Monotremata in einer Reihe angeordnet sind. Die dreieckige Anordnung bei Kuehneotheriidae muss sich daher unabhängig von den tribosphenischen Molaren der höheren Säuger entwickelt haben (BENTON).

Im Lias erschienen:

- a) ? **Triconodontia:** möglicherweise erschienen bereits im Lias die Triconodontia; aber nur ein Fund aus Indien (*Dyskritodon*) aus der Fam. Triconodontidae, wobei das Alter der Fundschichten nicht gesichert ist (Lias oder Dogger?). Außerdem ein Amphilestide aus dem Lias oder Dogger von Mexiko.
Amphilestidae: Sinemur bis Campan (Europa, Nordamerika; Asien). Sichere Triconodonten sind ab dem Bathon nachweisbar (bis Campan), Fam. Triconodontidae lt. BRI aber Kimmeridge bis Campan (Europa, Nordamerika).

IKL „Trituberculata“:

- b) ? **basale Symmetrodonta** (Raubtiere): ? Lias, ? Dogger, Malm - Campan, sofern man die Kuehneotheria nicht dazu stellt.
Die Familie „Tinodontidae“ gilt als basale Symmetrodonten, weniger weit abgeleitet als die Spalacotheriida; sie haben gewisse Ähnlichkeiten mit den

Kuehneotheriidae. Die Tinodontidae stellen aber nur eine künstliche Gruppe basaler Symmetrodonten dar. Erster Vertreter ist *Trishulotherium* aus dem Toarc; es gibt aber auch Auffassungen, dass dies ein Kuehneotheriide ist; nach fraglichem Fund aus dem Bathon Englands sind sichere Symmetrodonten (auch aus der Familie „Tinodontidae“) ab Malm nachweisbar (Tinodontidae: ?Toarc, ? Bathon, Tithon bis Alb).

- c) **?(Eu)Pantotheria:** Lias oder Dogger bis Kreide; meist ab Dogger, seltener ab Lias angegeben; Angaben ab Lias beruhen wohl auf dem früheren Einbezug der Kuehneotheriidae (Rhät bis Lias).

Hadrocodium:

Aus dem unt. Lias (Sinemur) Chinas (Lufeng, Yunnan-Provinz) (*195 MA) wurde 2001 mit *Hadrocodium* das zu diesem Zeitpunkt am weitesten fortentwickelte Säugetier (strenggenommen: Mammaliaformes) beschrieben (Sci. 292, 1535). Kladistisch steht es nach dem Abzweig von *Morganucodon*, aber vor der Abzweigung der Triconodonten und rezenten Mammalia (Definition s. Keuper); gleichzeitig ist *Hadrocodium* aber das den Mammalia am nächsten stehende bisher bekannte Tier innerhalb der Mammaliaformes. Winzig klein (ca. 2 g trotz eindeutig adulter Merkmale wie abgenutzter Backenzähne, Diastema zwischen Eck- und Backenzähnen, das sich im Mesozoikum niemals bei Jungtieren findet); Schädelhöhe ca. 12 mm, Gesamtlänge ca. 10 cm; kleinstes bekanntes Säugetier des Mesozoikums [kleinster rezenter Insektenfresser: 2,5 g; kleinste rezente Fledermaus: 2,0 g; kleinster känozoischer fossiler Insektenfresser: 1,3 – 2,04 g, Kalkulationsspanne; alle übrigen kretazischen und känozoischen fossilen Säugetiere: mindestens ca. 3 g];

fortschrittliche Merkmale: 3 Mittelohrknochen, vom Unterkiefer getrennt; ein einziger Unterkieferknochen, d.h. definitives Säuger-Mittelohr (DMME); fortschrittliche Anatomie des sekundären Gaumens; modernes (nach kranial und ventral verschobenes) craniomandibuläres Kiefergelenk; relativ großes Cranium im Verhältnis zur Schädelbreite [Berechnungen und Vergleiche ergaben, dass dies nicht eine simple Konsequenz der Kleinheit des Tieres ist; die **craniale Expansion ist weiter fortgeschritten als bei allen bisher im Jura bekannten Säugetieren!**]. Offenbar besteht eine Korrelation zwischen der Zunahme des Cranium-Volumens und der Trennung der Mittelohrknochen vom Unterkiefer, was mit der spezifischen Wachstumskinetik in der Ontogenie zusammenhängt; relativ große Crania und vom Unterkiefer separierte Mittelohrknochen waren bislang erst seit ca. 150 MA bekannt! Es ist damit erstmals klar, dass mammalische Schlüsselmerkmale (wie Innenohr, Kiefergelenk, Craniumvolumen und –form) schon lange vor der Differenzierung der rezenten Säugetiere innerhalb der Entwicklung der Mammaliaformes entstanden. In der gleichen lokalen Fauna wurden andere, wesentlich größere Mammaliaformes mit auf Insectivorie deutenden triconodonten-ähnlichen Zähnen angetroffen; offenbar gab es innerhalb der insectivoren Mammaliaformes eine erhebliche trophische Differenzierung, wie die unterschiedliche Körpergröße vermuten lässt (analog zu rezenten Insektenfressern der O Lipotyphla).

Kladistisch ist *Hadrocodium wui* die Schwestergruppe der Triconodonten und rez. Mammalia (auf Basis von 90 cranialen und dentalen Merkmalen); es steht modernen Mammalia näher als *Adelobasileus*, *Sinoconodon*, *Haldanodon* und *Morganucodontiden*. *Sinoconodon*, *Morganucodon* und *Haldanodon* weisen sowohl kleinere Hirnvolumina wie eine Mulde hinter dem Unterkieferknochen auf (wo die kleinen Knochen gesessen haben, die dann zu Mittelohrknochen umfunktioniert wurden), während *Hadrocodium* das kladistisch basalste Tier ist, das sowohl eine Hirnexpansion wie den Verlust der postmandibulären Mulde (Integration der postmandibulären Knochen in die Ohrregion) besitzt. Die typischen cranio-dentalen Merkmale der rezenten

Säugetiere entwickelten sich insgesamt aber schrittweise: Die Transformation vom doppelten Kiefergelenk (noch bei *Sinoconodon*, *Morganucodon*, *Haldanodon*) zum einen temporomandibulären Gelenk (*Hadrocodium*, Triconodonten, rezente Säugetiere) begann auf Knoten (1) des untenstehenden Kladogramms und endete auf Stufe 3; das Promontorium der Pars cochlearis petrosae begann sich zu entwickeln auf Stufe 2 und war voll entwickelt auf Stufe 4. Eine säugetiertypische Aufhängung des Incus (Hammer) erschien auf Stufe 4; die komplette Trennung des Mittelohrs vom Unterkiefer erfolgte aber erst auf Stufe 6; *Hadrocodium* ist das früheste Tier, dem die (primitive) Verbindung der Mittelohrknochen zum Unterkiefer fehlt.

Die Expansion der Schädelwölbung (evtl. im Zusammenhang mit der Entstehung des Neocortex) erscheint auf Stufe 6. Die Transformation von nonmammaliformen Cynodontiern zu modernen Mammalia erfolgte also schrittweise durch allmähliche Akquisition säugerspezifischer Merkmale (anstelle früher gelegentlich vermuteter rascher, plötzlicher Evolution vieler moderner Merkmale). Die nächstältesten Säuger mit vergleichbaren modernen Säugermerkmalen nach *Hadrocodium* sind die ca. 45 MA jüngeren Triconodontidae wie *Triconodon* im Malm. Zusammengefasst sind die wichtigsten Merkmale von *Hadrocodium*, die mit diesem Fund erstmals in der Erdgeschichte auftreten:

- enorm vergrößertes Gehirn (weit über das Niveau der Zeitgenossen unter den Säugetieren, an rezente Säuger angenähert); das vergrößerte Gehirn führt auch zur Angleichung der Form des Hinterhaupts an das höherer Säugetiere wie zur Vorwärtsverlagerung des Kiefergelenks
- vollständig entwickeltes sekundäres Kiefergelenk, ausschl. vom Os squamosum und zahntragenden Os dentale gebildet; Zeitgenossen wie *Sinoconodon*, *Morganucodon*, *Haldanodon* besitzen dagegen noch das primäre Kiefergelenk der Reptilien, das mit dem sekundären Gelenk auf einer Achse liegt, so dass beide Gelenke parallel funktionstüchtig sind
- nahezu komplette Entwicklung des säugertypischen Mittelohrs: mit der Herausbildung des sekundären Kiefergelenks ist die Loslösung der hinter dem Os dentale sitzenden Unterkieferknochen verbunden (die hierfür typische Rinne am Hinterrand des Os dentale der damaligen Säuger fehlt bei *Hadrocodium*); die Loslösung dieser Knochen und der Einbau ins Mittelohr war somit offenbar schon vollzogen, so dass *Hadrocodium* wohl wie moderne Säuger über drei Gehörknöchelchen verfügte und nicht nur über einen (Steigbügel) wie alle anderen Tetrapoden.
- die Vergrößerung des Gehirns gilt als Ursache für die Ablösung der Mittelohrelemente vom Unterkiefer: ein vergrößertes Gehirn bedingte die Verlagerung des Kiefergelenks nach vorn und eine Verschiebung von Teilen der Schädelbasis einschl. Innenohr nach hinten, so dass sich der Abstand zwischen dem Innenohr und dem sekundären Kiefergelenk vergrößert, was die Loslösung der Mittelohrknochen vom Unterkiefer erzwingt (analog der Embryonalentwicklung rezenter Mammalia).

Dass entgegen der ansonsten eher schrittweisen Akquisition moderner Merkmale die Vergrößerung des Craniums und die Ablösung der Mittelohrknochen vom Unterkiefer parallel verlaufen, wird mit einer Assoziation beider Merkmale im Rahmen ontogenetischer Wachstumsprozesse erklärt. Die Kette der Mittelohrknochen beendet ihr Wachstum und die Ossifikation früher als Schädelknochen, Basicranium und Gehirn, d.h. es entsteht eine negative Allometrie für die in ihrer Größe mittels Ossifikation bereits fixierten Mittelohrknochen. Zusammen mit dem ektotympanischen Ring, der ebenfalls früh zu wachsen aufhört und ossifiziert, werden die Strukturen vom Unterkiefer weg zum Schädel gezogen.

Kladogramm (Sci. 292, 1535 ff.):

- *Probainognathus* + Tritylodontidae (evtl. + Tritheledontidae)
- (?) --- Tritheledontidae (falls nicht auf einem Ast mit o.g. Taxa) (1)
[Beginn der Transformation vom doppelten Kiefergelenk zum ausschl. temporomandibulären Gelenk]

- ab jetzt: MAMMALIAFORMES
- *Adelobasileus* (evtl. + *Sinoconodon*) (2)
 - [Beginn der Entwicklung des Promontorium partis cochlearis petrosae]
 - (?) --- *Sinoconodon* (falls nicht auf einem Ast mit *Adelobasileus*) (3)
 - [Umwandlung des Doppelgelenks zum sek. Kiefergelenk beendet]
 - *Morganucodon* (4) [Promontorium voll entwickelt; säugertypische Incus-Aufhängung]
 - *Haldanodon* (5) (Malm; Docodonta)
 - *Hadrocodium* (6) (Sinemur, ca. 195 MA)
 - [komplette Trennung des Mittelohrs vom Unterkiefer; Expansion des Craniums]
- ab jetzt: MAMMALIA (?)
- Triconodonten (evtl. + Monotremata + Multituberculata) (7)=Triconodontidae (Tric. ab Malm)
- oder ab jetzt MAMMALIA:
- (?) --- Monotremata + Multituberculata (wenn nicht auf einem Ast mit Triconodont.) (8)
 - *Zhangheotherium* (9) (Barreme)
 - *Vincelestes* (10) (Hauterive)
 - (*Deltatheridium* + Metatheria) (D. = ob. O-Kreide)
 - + (*Ukhaatherium* + Eutheria) (11) (U. = ob. O-Kreide)

Evolution des Säugergehirns (Sci. 332, 955 + 926):

Moderne Säuger verfügen über die relativ größten Gehirne im Tierreich; nur sie haben einen Neocortex. Bisher war wenig über die frühe Evolution des Säugergehirns bekannt, zumal die frühesten Säuger nur durch kleine Fragmente von Kiefern und Zähnen belegt sind. Mikro-CT-Studien an den komplett erhaltenen Schädeln von *Morganucodon oehleri* und *Megazostrodon wui* aus dem Lias Chinas ermöglichen jedoch erste Erkenntnisse zur frühen Evolution des Säugergehirns.

Basale Synapsiden: die Gehirnkapsel war nicht komplett knöchern entwickelt; dementsprechend sind kaum Aussagen zur Form des Gehirns möglich, ebenso lässt sich die Enzephalisation nicht berechnen.

Basale Cynodontia (ab O-Perm): das Gehirn ist jetzt stärker von Knochen eingekapselt; EQ bei basalen Cynodontia zwischen 0,16 und 0,23. Riechkolben klein, keine ossifizierte Nasenmuschel vorhanden. Vorderhirn klein und ohne besondere Merkmale, Mittelhirn liegt dorsal frei, Pinealauge vorhanden. Kleinhirn breiter als Vorderhirn. Rückenmark dünn. Mittelohrknöchelchen massiv, am Unterkiefer befestigt. Cochlea klein, auf einen flachen Knochenbereich beschränkt.

Konsequenz: gering auflösendes Riechvermögen, schlechtes Sehvermögen, wenig empfindliches Hörvermögen, grobe taktile Empfindlichkeit, niedrig entwickelte motorische Koordination

Basalste Mammaliaformes: *Morganucodon*:

Zunahme des EQ auf ca. 0,32 um ca. 50 % gegenüber basalen Cynodontia; die größte Expansion erfuhren die Riechkolben und der mit dem Riechen verbundene (pyriforme) Cortex; durch eine kreisförmige Fissur wird der Riechkolben deutlich vom Cortex abgesetzt. Cortex verbreitert, breiter als das Kleinhirn; der Cortex überdeckt jetzt das Mittelhirn. Kleinhirn ebenfalls vergrößert (Expansion der Basalkerne, Thalamus, Medulla); Rückenmark dicker. Gehirnform und -proportionen ähneln bereits stärker den modernen Säugern als den basalen Cynodontia.

Daneben dürfte die Entfaltung des Neocortex ebenfalls zur Zunahme der Enzephalisation bei basalen Mammaliaformes beigetragen haben. Der Neocortex von *Morganucodon* wird von einem einzelnen somatosensorischen Feld dominiert, das Empfindungen der Mechanorezeptoren von Haut, Haarfollikeln, Muskelspindeln und den damit verbundenen Rezeptoren kartiert (Abbild

eines „Animunculus“). Dies ermöglicht taktile Wahrnehmungen sowie ein Monitoring der Körperoberfläche. Zwar ist von *Morganucodon* nicht direkt bekannt, ob es über ein Fell verfügte, der nahe verwandte basale Mammaliaforme *Castorocauda* (ein Docodont aus dem Dogger) verfügte aber über ein komplettes Fell (mit Unterfell). Körperhaare entwickeln sich aus Neuralleistenzellen; in der Ontogenie haben Haare zunächst eine sensorische Funktion und dienen erst später der thermischen Isolation, wenn sich das Unterfell verdickt und die Thermoregulation allmählich ausreift. Die taktilen Signale der Haare werden zum primären somatosensorischen Feld des Neocortex geleitet. Dies war die primäre Funktion des Neocortex, und die Kombination aus dem voll entwickelten Fell von *Castorocauda* sowie der Form des Gehirns von *Morganucodon* sprechen dafür, dass sich der Neocortex schon früh in der Evolution der Mammaliaformes differenzierte.

Mittelohrknöchelchen stark reduziert, aber noch in Verbindung mit dem Unterkiefer; Cochlea verlängert als kurze, gekrümmte Röhre.

Konsequenz: erhöhte Empfindlichkeit des Riechvermögens; verbesserte taktile Auflösung und motorische Koordination; verbessertes Hören hoher Frequenzen. Ggf. verbesserte Sicht (Vergrößerung des Sichtfeldes)

Naher Verwandter der Kronen-Säuger (*Hadrocodium*):

Zweiter Schub der Enzephalisation (EQ ca. 0,5, damit in der Spanne moderner Säuger), weitgehend bedingt durch Vergrößerung der Riechkolben sowie des olfaktorischen Cortex-Abschnittes. Mittelohrknöchelchen vom Unterkiefer abgelöst und am Cranium aufgehängt (wie bei Kronensäugern); die Situation entspricht dem rezenten *Monodelphis*, wo das Wachstum des olfaktorischen Cortex dazu führt, dass die primäre (embryonal zunächst vorhandene) Verbindung der Gehörknöchelchen mit dem Unterkiefer verloren geht. Da sich jedoch Größe und Komplexität der Cochlea bei *Hadrocodium* nicht sehr von *Morganucodon* unterscheidet, muss davon ausgegangen werden, dass die Ablösung der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer keine wesentliche Verbesserung des Hörvermögens mit sich brachte. Das Kleinhirn buchtet sich nach rückwärts aus, das Rückenmark ist jetzt dick; verbessertes motorisch-sensorisches Zusammenspiel.

Kronensäuger:

Dritter Schub der Weiterentwicklung des Riechsystems: Ossifizierung des ethmoidalen Komplexes, die Aktivierung von Genen für Riechrezeptoren induziert das Wachstum des Riechepithels und dieses seinerseits das Wachstum der Nasenmuscheln und deren Ossifizierung. Dadurch nimmt die Oberfläche des Riechepithels um mehr als das 10-Fache zu; hieraus resultierte dann das hochauflösende Riechvermögen der modernen Säugetiere. Auch die Oberfläche des Atemepithels vergrößert sich um das Siebenfache und mehr; es dient der Wasserbalance.

Insgesamt gesehen war der erste Schub der Enzephalisation bei basalen Mammaliaformes die Folge eines verbesserten Riechvermögens sowie verbesserter taktiler Empfindlichkeit und neuromuskulärer Koordination. Die basalen Mammaliaformes waren (wie ihr Fell anzeigt) vermutlich endotherm; die Ontogenie der Thermoregulation setzte elterliche Fürsorge voraus. Die Endothermie mag die Folge der Enzephalisation sein, da ein großes Gehirn eine hohe Stoffwechselrate voraussetzt.

Der zweite Schub der Enzephalisation (*Hadrocodium*), also knapp an der Basis der Kronensäuger, wurde wohl weitgehend von einem verbesserten Riechvermögen getragen. Dies gilt auch für den dritten Schub bei den basalen Kronensäugern, denn erst der ossifizierte Ethmoid-Komplex erlaubte die volle Expression des umfangreichen Genoms für Riechrezeptoren (Anzahl der Gene etwa eine Größenordnung mehr als bei anderen Wirbeltieren). Erst viel später verbesserten sich Seh- und Hörvermögen. Die frühe Evolution des Säugergehirns – ausgehend von den basalen

Mammaliaformes bis hin zu frühen Kronensäugern – war also ganz entscheidend von der Verbesserung des Riechvermögens dominiert, und dies trug ganz überwiegend zur Enzephalisation bei. (Sci. 332, 955 + 926).

Ökologische Spezialisierung basaler Mammaliaformes

Während ab dem mittleren/höheren Dogger und Malm die frühen Säuger schon zahlreiche Nischen besetzten und ökologisch breit diversifiziert waren (schwimmen, graben, Bauten anlegend, Gleitflieger), gelten die frühen Mammaliaformes pauschal als Insektenfresser. Synchronomografische Untersuchungen der Bezahnung von *Morganucodon* und *Kuehneotherium* aus dem frühen Lias (Hettang bis frühes Sinemur) zeigten allerdings, dass bereits diese sehr urtümlichen Säuger unterschiedliche Nischen besetzt hatten: *Morganucodon* besaß kräftigere Kiefer, konnte kraftvoller zubeißen und hatte eher das Gebiss eines Käferfressers, *Kuehneotherium* war eher auf gemischte und weichere Kosten ausgerichtet, etwa vergleichbar modernen Tieren, die Schmetterlinge jagen. Als Vergleichsgruppe wurden Gebiss und Nahrungsspektrum von modernen Fledermäusen herangezogen. *Kuehneotherium* besaß schon fortschrittlichere Molaren mit Höckern in dreieckiger Anordnung.

Schon in der frühesten Phase der Radiation der Mammaliaformes kam es somit zu einer Differenzierung der Ernährungsweisen und Nischenbesetzung, was mit ökomorphologischen Adaptationen von Schädel, Kiefern und Zähnen gekoppelt gewesen sein dürfte (Nat. 512: 303)

Zusammenfassung Säugetiere des Lias:

Sicher nachgewiesen sind nur Mammaliaformes. Neben basalen Mammaliaformes wie *Sinoconodon* und Morganucodontidae jetzt *Hadrocodium* als modernster Mammaliaformer und Schwestergruppe der echten Mammalia. Triconodonten, Multituberculaten und höhere Säuger (Trechtheria: Symmetrodonten und höher stehende Gruppen wie Pantotheria usw.) sind noch nicht sicher nachweisbar (s. Sci. 294, 357).

Mammaliaformes:

Sinoconodontidae (?Carn, ob. Nor bis Lias, erlöschend): *Sinoconodon*, wuchs lebenslang, ersetzte Zähne mehrfach; 4 komplette Schädel gefunden. NaA (BRI) nur vom Rhät bis Sinemur (Asien, Afrika)

Haramiyida (durchlaufend; Nor bis Bathon Europas; oberste Kreide Indiens): *Thomasia*

Morganucodontidae (?Carn, ob. Nor bis Bathon): *Morganucodon* (Rhät bis unt. Pliensbach), *Erythrotherium*, *Indotherium*, *Eozostrodon*, *Paikasigudodon* (Lias oder Dogger).

Megazostrodonidae (nur Lias): Affinitäten zu den Morganucodontidae oder Docodonta:

Megazostrodon (Hettang/Sinemur; manche datieren die Fundschicht aber auch in die Obertrias), *Indozostrodon* (Lias, ?Toarc), Stellung fraglich: *Dinnetherium*, evtl. eigene Familie, evtl. Morganucodontide oder Triconodont.

Hadrocodium (Sinemur Chinas): relativ großes Gehirn, säugerähnlichster Mammaliaformer, Details s.o.; Schädel 1,2 cm lang und 0,8 cm breit, Gesamtgewicht des Tieres ca. 2 g, heutzutage gibt es nur eine Fledermausart, die noch kleiner ist!

Mammalia?

Kuehneotheriidae (Rhät – Lias, erlöschend): *Kuehneon* (Rhät – Lias), *Kuehneotherium* (Rhät –

Lias, evtl. Vorläufer der Symmetrodonen), evtl. *Rotatherium* (Toarc, Indien), sofern es sich dabei nicht um einen Symmetrodonen handelt

Mammalia:

?Triconodonta: aus Schichten, von denen man nicht sicher weiß, ob sie zum Lias oder zum Dogger gehören, stammen Triconodontenreste aus Mexiko und Indien (letztere: *Dyskritodon*, ad Familie Triconodontidae). Eindeutig datierte Triconodonten ab Bathon bis Campan.

Amphilestidae: Sinemur bis Campan (Europa, Nordamerika, Asien) [BRI]

? Multituberculata, falls *Indobataar* aus der Kota-Formation in den Lias zu stellen ist. Die stratigraphische Position der Kota-Formation ist unklar (Lias, Dogger oder sogar Dogger bis Malm) mit einer minimalen Präferenz zugunsten des Lias (Natwiss. 100: 515). Siehe Dogger.

?Symmetrodonen:

„Tinodontidae“ (künstliche Familie): *Trishulotherium* (Toarc; manche stellen das Taxon aber zu den Kuehneotheriidae)

?„Amphiodontidae“: vermutlich artifizielle Gruppe (nomen dubium) der Symmetrodonen, evtl. in der Nähe der Spalacotheriidae oder Triconodonten. Lias bis Malm, nach BRI aber Kimmeridge bis Alb (Nordamerika, Asien)
Nakunodon (Toarc, Stellung: Holotheria inc. sed.)

Mammalia werden neuerdings ab 178 MA angegeben (Nat. 574: 468). Sollten allerdings auch die Haramiyiden zu den Mammalia (statt Mammaliaformes)gehören – was 2019 immer noch strittig war -, würden diese bereits vor 208 MA einsetzen.

Extinktionsereignis (unt. Toarcium, *183 MA): Im unt. Toarcium (*Harpoceras-falciferum-Zone*) kam es zu einem weltweiten Extinktionsereignis, das mit der Ablagerung ca. 2 m dicker schwarzer Schiefer und verstärkter Ablagerung organischer Kohlenstoffe verbunden war; unmittelbare Ursache war wohl ein Mangel an Sauerstoff in den tieferen Wasserschichten; es handelt sich um eine der drei größten ozeanischen Anoxien der letzten 200 MA. Dies korreliert zeitlich mit dem Karoo-Ferrar-Vulkanismus (183 +/- 2 MA) in Südafrika und der Antarktis. Die C-Isotop-Zusammensetzung in fossilem Holz aus küstennahen marinen Sedimenten aus dieser Zeit spricht dafür, dass während einer Zeit von ca. 5000 J. große Mengen von Methan in die Atmosphäre freigesetzt wurden; die C-Isotop-Anomalie kann wegen der spezifischen Isotopenzusammensetzung der marinen Gashydrate nur durch eine solche massive Methanfreisetzung erklärt werden (analog zur Paläozän-Eozän-Grenze, Cenoman-Turon-Grenze und Apt). Ursächlich für die Methanfreisetzung war offenbar der starke Vulkanismus, der – bei ohnehin schon warmem „Grundklima“ im Mesozoikum – zu einem weiteren Treibhauseffekt führte. Die Erwärmung destabilisiert die Methanhydrate unter dem Meeresboden; das Methan wird freigesetzt und oxidiert zu CO₂, was den Treibhauseffekt verstärkt und so in einen Teufelskreis führt. Diese globale Hitze führt zu Veränderungen der ozeanischen Zirkulation und Bioproduktion und kann so in die ozeanische Anoxie übergehen (für die Paläozän-Eozän-Grenze wurde dagegen keine Anoxie nachgewiesen, für das Apt Methan, Anoxie und Vulkanismus, aber kein Extinktionsereignis; an der Trias-Jura-Grenze finden sich C-isotopische Hinweise auf eine Methanfreisetzung).

Eine detaillierte Untersuchung an einem 12 m dicken, sehr gut aufgelösten Profil des unteren Toarc in Yorkshire verdeutlichte, dass die negative C-Isotop-Exkursion in drei Phasen im Abstand von ca. 21000 J (= 81 cm Sediment) erfolgte, also dreimal hintereinander im Abstand von ca. 21000 J Methan freigesetzt wurde. Die Zyklizität der Methanfreisetzung spricht für eine astronomische Schrittmacherfunktion (über die sog. Präzession). Die primäre Ursache der Methanfreisetzung war zunächst eine allgemeine Erwärmung, ausgelöst durch den Treibhauseffekt durch CO₂-Ausgasung im Rahmen des Karoo-Ferrar-Vulkanismus.

In Yorkshire erloschen an der ersten C-Anomalie 67 %, an der zweiten 50 % der marinen Invertebraten (benthisch und planktonisch), d.h. die Extinktionen des Toarc korrelieren direkt zeitlich mit den astronomisch forcierten Methanfreisetzungen. Es kam dabei zu einer größeren Krise der Primärproduzenten, wie das vorübergehende Verschwinden und das selektive Aussterben zahlreicher Arten des marinen Phytoplanktons belegt. Auch auf dem Land erloschen im unteren Toarc zahlreiche Organismen, wohl als Folge der Störung des C-Zyklus nach der plötzlichen Freisetzung von Methan und dessen Oxidation zu CO₂. Sauerstoffisotopenanalysen an Yorkshire-Belemniten deuten auf eine plötzliche Erwärmung des Meereswassers um 7 bis 13 Grad während der ersten Phase der Methanfreisetzung infolge des damit verbundenen Treibhauseffektes.

Insgesamt zeichnet sich folgende Kausalitätskette ab: der im späten Pliensbachian einsetzende Karoo-Ferrar-Vulkanismus führte zu einer langfristigen globalen Erwärmung; in astronomisch bedingten Phasen maximaler Sonneneinstrahlung (infolge der Präzession) wurde eine klimatische Schwelle überschritten, jenseits derer die Freisetzung der submarinen Methanvorräte auf den Kontinentalschelfen getriggert wurde, z.B. durch Erwärmung der bodennahen Wasserschichten, evtl. durch Veränderungen der thermohalinen Zirkulation und Verlagerung der Entstehung der bodennahen Wasserschichten von hohen in niedrigere (wärmere) Breiten. Die Methanfreisetzung selbst dürfte deutlich weniger als die aus den Sedimentproben errechneten 2000 Jahre gedauert haben (denn diese Zeit reflektiert auch den Zeitraum, den die Ozeane benötigten, damit sich das Wasser komplett mischte und sich Konzentrationsgradienten ausglich).

Der Zeitablauf mit drei Pulsen entsprechend der astronomischen Präzession findet sich auch an der Paläozän-Eozän-Grenze; allerdings war die Menge freigesetzten Methans im unteren Toarc mit ca. 5000 Gigatonnen wesentlich stärker als an der PEG (1100 – 2100 Gigatonnen), wobei die 5000 Gigatonnen im Toarc den wirklichen Betrag noch unterschätzen könnten (wegen der Erholung zwischen der 2. und 3. C-Exkursion).

Insgesamt ist hier bemerkenswert die Kombination aus erdbedingten Prozessen (Vulkanismus) und astronomischen Prozessen (Präzession; astronomische Zyklen), um abrupte Klimaänderungen mit Extinktionen auszulösen, *sofern empfindliche Klimabedingungen mit Schwellencharakter vorliegen.*

Die Krise des unteren Toarc ist gekennzeichnet durch: negative C-Exkursion, sowohl in marinem organischen Material, marinen Karbonaten, terrestrischem Pflanzenmaterial; global erhöhte Ablagerung organischen Kohlenstoffs; plötzliche Zunahme der Ozeantemperaturen, Zunahme der globalen Verwitterung um 400 bis 800 %; Massenextinktion marin und terrestrisch. (Nat. 437, 396).

Anmerkung: die C12/C13-Relation wird dadurch bestimmt, dass Lebewesen bevorzugt das leichte Isotop C12 einbauen; wenn also viel organischer C sedimentiert wird (und damit C12 dem Kreislauf entzogen wird), reichert sich C13 im Ozeanwasser an (positive C-Isotop-Anomalie); dies ist der Fall bei warmem Treibhausklima, einhergehend

mit Krisen der Biokalkifikation von Riffen und Krisen im kalkschaligen Plankton, also z.B. bei hohen atmosphärischen CO₂-Werten.

Negative C-Isotop-Anomalien (viel C12 im Ozeanwasser) treten bei unnatürlich geringer Sedimentation organischer Verbindungen (d.h. schwachem Entzug aus dem C-Kreislauf) auf, so bei einem Kollaps des marinen Ökosystems oder nach Katastrophen wie der KTG. Auch Methan enthält überdurchschnittlich viel C12; wird das Ozeantiefenwasser stark erwärmt und/oder findet eine plötzliche Druckentlastung in der Meerestiefe statt (das Methan ist in Methanhydratkristallen unter dem Meeresboden gebunden), werden diese Kristalle instabil und geben Methan ab, das an der Luft zum Treibhausgas CO₂ oxidiert, damit den Treibhauseffekt verstärkt und eine Kettenreaktion auslöst: weitere Temperaturerhöhung, Freisetzung noch größerer Methanmengen. Mit dem Methan gelangt überdurchschnittlich viel C12 in die Atmosphäre, so dass Pflanzen verstärkt C12 anreichern. Daher ist im fossilen Holz des unt. Toarcium zunächst eine starke negative C-Anomalie nachweisbar (überproportional viel C12 aus der Methanfreisetzung), die einem Zeitraum von wenigen zehntausend Jahren entspricht, gefolgt von einer länger anhaltenden, vom Ausmaß her aber schwächeren positiven C-Anomalie infolge der anschließenden ozeanischen Anoxie, wo in großem Umfang organische Materie sedimentiert und aus dem Kreislauf entzogen wurde. Die negative Anomalie korreliert mit starker vulkanischer Aktivität, die aber nicht per se die Anomalie erklären kann (dazu reichen die vulkanisch freigesetzten CO₂-Mengen nicht aus), sondern nur über den Weg, dass das vulkanogen freigesetzte CO₂ einen Treibhauseffekt bewirkte, der seinerseits dann zur Destabilisierung der Gashydrate führte und sich auf diese Weise selbst verstärkte. Die freigesetzte Methanmenge muss mind. 14 – 24 % des rezenten Methanhydratreservoirs (und noch wesentlich mehr, wenn man die verstärkte Sedimentation organischer Materie berücksichtigt, die ja wieder C 12 entzieht und damit entgegengesetzt auf das Isotopenverhältnis wirkt) entsprochen haben und damit fast doppelt so groß gewesen sein wie an der Paläozän-Eozän-Grenze (14 – 19 %). Höhere Paläotemperaturen wurden für diesen Zeitraum ebenfalls nachgewiesen, ebenso ein Anstieg des Meeresspiegels um 30 bis 90 m innerhalb von 1,5 MA als Ausdruck einer Zunahme der globalen Temperaturen. Da der hydrostatische Druck (und damit die Hydratstabilität) dadurch aber zunahm, kann die Destabilisierung der Hydratkristalle nur durch erhöhte Temperaturen am Ozeanboden erfolgt sein, z.B. infolge veränderter Tiefenozanströmungen (Veränderungen der globalen thermohalinen Zirkulation). In Nordwesteuropa erfolgten die Abnahme der Salinität, der Beginn der Ablagerung der schwarzen Sedimente sowie der Beginn der negativen C-Isotop-Anomalie gleichzeitig. Durch die veränderten Strömungen gelangte kühleres, nährstoffreicheres Wasser aus dem Norden nach NW-Europa, was die verstärkte Ablagerung C-reicher Verbindungen erklärt. Die Anoxie entstand, weil die Oxidation des Methans den ozeanischen O₂-Gehalt vermindert, wodurch (wegen des Absterbens von Organismen) gleichzeitig vermehrt organische Materie sedimentiert wurde. Ein vergleichbares Ereignis wurde noch (als „Selli-Event“) für das Apt dokumentiert. Offenbar erfolgten im Toarcium und im Apt die beiden stärksten Methanfreisetzungen der letzten 200 MA, gefolgt vom obersten Paläozän (s. dort) (Nat. 406, 356+392).

Ein Bohrkern von der kalifornischen Küste ergab, dass in den letzten 60000 Jahren (vor heute) nur vier kurze Perioden nachgewiesen werden konnten, in denen Methan in größeren Mengen entwich. In den kalten Perioden der Eiszeiten war der Methangehalt der Atmosphäre nur halb so hoch wie rezent, direkt nach der Eiszeit deutlich höher als rezent, auch in den Interstadialen. Allerdings wird Methan schon in bodennahen Wasserschichten oxidiert und hat (in den Interstadialen) den Meeresspiegel wahrscheinlich gar nicht erreicht.

Das Methan im Meeresboden entsteht durch biologischen Abbau abgestorbener Biomasse unter anaeroben Bedingungen (so auch in Sümpfen und Mooren und in tiefen Bodenschichten, aber eben auch in Meeressedimenten) mittels methanogener (methanproduzierender) streng anaerober Mikroorganismen; in den darüber liegenden, auch O₂-haltigen Schichten leben dann meist methanotrophe Bakterien, die sich von dem aus der Tiefe kommenden Methan ernähren und dies oxidieren (und damit „unschädlich“ machen), so dass nur ein geringer Teil des in der Tiefe produzierten Methans in die Atmosphäre gelangt. Große Mengen Methan sind dabei im Meeresboden in Clathraten (=Gashydraten) eingeschlossen, in denen das Kristallgitter aus Eiskristallen einen molekularen „Käfig“ für das Gas bildet; sie entstehen bei hohem Druck und tiefen Temperaturen und zerfallen, wenn die Temperatur zunimmt, der Druck abnimmt oder wenn die über ihnen liegenden Sedimente abrutschen oder abgetragen werden.

An der Grenze vom Lias zum Dogger kam es zu einer drastischen Abkühlung der Wassertemperatur im Bereich des heutigen Europas um fast 10 Grad, ausgehend von fast tropischen Verhältnissen, wodurch viele Tierarten wie Belemniten, Fische, Krokodile und Fischeauriergruppen ausstarben oder nach Süden auswichen. Ursache war eine tektonische Hebung im Bereich der heutigen Nordsee, die eine schmale Meeresstraße (Viking-Korridor) schloss, die warmes Meereswasser zuvor nach Norden befördert hatte (Nat. Comm. 6: 10015).

mjur-mjur

MITTELJURA (DOGGER) (174 - 164 MA)

ICS 2004/2007:

MITTELJURA	175,6 +- 2,0 MA	bis	161,2 +- 4,0 MA
AALEN:	175,6 +- 2,0 MA	bis	171,6 +- 3,0 MA
BAJOCIUM:	171,6 +- 3,0 MA	bis	167,7 +- 3,5 MA
BATHON:	167,7 +- 3,5 MA	bis	164,7 +- 4,0 MA
CALLOV:	164,7 +- 4,0 MA	bis	161,2 +- 4,0 MA

ICS 2012:

MITTELJURA	174,1 +- 1,0 MA	bis	163,5 +- 1,0 MA
AALEN:	174,1 +- 1,0 MA	bis	170,3 +- 1,4 MA
BAJOCIUM:	170,3 +- 1,4 MA	bis	168,3 +- 1,3 MA
BATHON:	168,3 +- 1,3 MA	bis	166,1 +- 1,2 MA
CALLOV:	166,1 +- 1,2 MA	bis	163,5 +- 1,0 MA

Gliederung (von alt nach jung, also oben stehend = älter, unten = jünger):

Aalen = Dogger alpha + beta

unt. Aalen (= Dogger alpha) = Leioceras opalinum
ob. Aalen (= Dogger beta): Leioceras comptum

	Ludwigia munchisonae
	Graphoceras concavum
Bajoc = Dogger gamma + delta	unt. Bajoc (= Dogger gamma): Hyperlioceras discites Sonninia ovalis/Witchellia laeviuscula Otoites sauzei
	mitt. Bajoc (= unt. Dogger delta): Stephanoceras humphresianum/Teloceras blagdeni
	ob. Bajoc (= ob. Dogger delta): Strenoceras subfucatum Garantiana garantiana Parkinsonia parkinsoni
Bathon = Dogger epsilon	unt. Bathon: Zigzagiceras zigzag
	mittl. Bathon: Procerites progracilis Tulites contractus (Cornbrash) Morrisiceras morrissi (Cornbrash)
	ob. Bathon: Prohecticoceras retrocostatum (Cornbrash) Oxycerites aspidoides Clydoniceras discus
Callov = Dogger zeta	unt. Callov : Macrocephalites macrocephalus (Portasandst.) Sigaloceras calloviense (Portasandstein) Kosmoceras jason (Ornatenton) Erymnoceras coronatum / Reineckeia anceps (Ornatenton) Peltoceras athleta (Ornatenton) Quenstedtoceras lamberti

Flora allgemein: s. Lias.

land-land mjur

GINKGOPHYTEN: während manche Autoren *Ginkgo* schon in der Trias beginnen lassen, gilt nach anderen (Nat. 423, 821) *Ginkgo yimaensis* aus dem Dogger als älteste Art der rezenten Gattung, die über *G. n.sp.* aus dem Barreme der Yixian-Form. (121 MA) und *G. adiantoides* (56 MA) zum rez. *G. biloba* führt. Bei *G. yimaensis* sind die Blätter noch tief zerschlitzt, Früchte zu dritt oder viert an langen Stielen; bei der unterkretazischen Form sind die Blätter etwas weniger zerschlitzt, die Fortpflanzungsorgane ähneln aber schon stärker dem rezenten *Ginkgo biloba* als *G. yimaensis*. *G. biloba* und *G. adiantoides* haben nur noch schwach zerschlitzte Blätter, die weiblichen Organe haben jeweils nur noch eine entwickelte Ovule (und eine abortive, die an einem gemeinsamen Stiel sitzt); zwei bis drei Ovulen an individuellen Stielen können aber noch an juvenilen oder aberranten Organen von *G. biloba* vorkommen, werden meist aber schon in frühen Stadien abgeworfen.

KONIFEREN: Auftreten von *Sequoia** im Dogger, *Sequoiadendron* innerhalb des Jura und *Taxus* (rez. 8 Arten, älteste rezente Baumgattung Mitteleuropas) im Dogger. Bei kritischer Betrachtungsweise gilt aber *Austrohamia minuta* aus dem M- bis O-Jura Argentiniens als ältester Vertreter der Cupressaceae, während die Kronengruppe der Cupressaceae nach molekularen Daten

irgendwann zwischen Mittelkreide und Mittel-Tertiär entstand. *Sequoia* und *Sequoiadendron* müssen daher erheblich jünger sein.

Abietine Baumstümpfe eines dichten Waldes aus dem Dogger Neuseelands wurden im Jahr 1998 beschrieben.

* höchstes rezentes Exemplar: 112 m im Redwood National Park, Kalif., Alter ca. 3000 J.; aber: in Südastralien gibt es eine Eukalyptusart, wobei der größte Baum, der im 19. Jhd. gefällt wurde, 130 m bzw. naA 155 m Höhe erreichte! Nach theoretischen Berechnungen können Bäume nicht höher als 150 m werden, da das Höhenwachstum begrenzt wird durch die Fähigkeit, Mineralstoffe und Wasser in bestimmte Höhen transportieren zu können.

Im Dogger oder Malm *Araucaria* > 100 m hoch. Rez. 20 Arten, auf Südhalbkugel beschränkt, größte: *A. heterophylla = excelsa*, 70 m. Der Zellaufbau des Holzes entspricht dem 200 - 300 MA alter Nadelbäume. In der Jugend haben Araucarien andere Nadelformen als im Alter (Indiz für hohes Alter der Araucarienlinie). Im Jura und der untersten Kreide weltweit verbreitet, vor 125 MA erloschen sie in Europa, Asien und Afrika (naA noch im Eozän Mitteleuropas).

Im Dogger tritt mit *Agathis jurassica* (Australien) auch die zweite rezente Araukariengattung erstmals auf. Allerdings vermutet man heute, dass das Taxon zu *Podozamites* zu stellen ist. Kronengruppenvertreter von *Agathis* erst ab U-Eozän.

(3. rez. Gattung: *Wollemia*, fossil als diese Gattung nicht nachweisbar, jedoch cf. *Wollemia* aus dem Apt Brasiliens, s. U-Kreide).

Aus ca. 168 MA (Bathon) altem *Protopodocarpoxyton*-Holz ließen sich spezielle Biomarker (spezielle Diterpenoide) extrahieren, die spezifisch für Cupressaceae s.l., Podocarpaceae und Araucariaceae sind. Rasche Sedimentation unter anaeroben Bedingungen und/oder antimikrobielle Phenole in den Baumharzen dürften im vorliegenden Fall die außergewöhnlich lange Erhaltung dieser recht empfindlichen Biomarker gefördert haben (an der gleichen Lokalität fanden sich auch *Agathoxyton*, *Protaxodioxylon*, *Xenoxylon phyllocladoides*). Der Gehalt an Biomarkern korrelierte invers mit dem Erhaltungszustand des fossilen Holzes. Spezifische Biomarker könnten dazu genutzt werden, unklare taxonomische Affinitäten fossiler Pflanzen zu klären (Naturwiss. 94, 228).

Erstnachweis der Cephalotaxaceae im M-Jura (TAYLOR et al.).

HÖHERE CYCADOPHYTEN: Maximum der **Nilssonien** (> 30 Arten im Dogger).

ANGIOSPERMEN: Fragliche Funde angiospermenartiger Pollen, die aber auch auf pseudangiospermiden Organisationskonzepten beruhen könnten. Strittige angebl. magnolienähnliche Holzreste im Dogger. Nektarsaugende Insekten (ab oberstem Dogger: anthophile orthorraphe Brachycera, starke Radiation im Malm) sowie paläogeographische Aspekte sprechen indirekt für eine Entstehung der Angiospermen im Dogger (Details s. unter: „Insekten“).

In neuester Zeit werden Körperfossilien von Angiospermen aus dem Callov berichtet (sowie Blüten aus dem höheren Lias von China: *Nanjinganthus*). Zuvor halten Körperfossilien aus dem Barreme als die ältesten sicheren Nachweise von Angiospermen, wobei die hohe Diversität im Barreme aber schon auf eine längere Vorgeschichte deutet (Histor. Biol. 2016; 28: 707). Nach molekularen Daten sollen Angiospermen zwischen 202 und 235 MA entstanden sein, Monokoten vor 145 – 161 MA (BEAST-Analyse, vgl. Histor. Biol. 29: 431). Hierzu passen auch Fossilien von blüten-besuchenden Insekten (Tenebrionoidea) aus derselben Formation.

Euanthus, *Juraherba*, *Yuhania* aus der Jiulongshan Formation (früher: Daohugou-Formation) gelten aber noch nicht genügend untersucht. Auch das Alter der Formation ist nicht ganz gesichert (wahrscheinlich M-Jura; meist wird Callov angegeben, manchmal auch Callov – Oxfordium). Für *Juraherba* wird sogar angenommen, dass sie in die rez. Familie Hydatellaceae zu stellen ist (PNAS 115: E2277). Auch *Schmeissneria* aus denselben Schichten (167 – 161,8 MA), die man früher eher mit den Ginkgoales in Verbindung brachte, wird nach kritischer Revision der Funde und Literatur als Angiosperme angesehen, ebenso *Xingxueanthus*. Da Fossilien, die zu *Schmeissneria* gestellt werden, schon aus dem Unterjura bekannt sind (*Schmeissneria*: Hettang bis M-Jura), würde sie die Geschichte der Angiospermen sogar noch weiter zurückverlagern (Histor. Biol. 2016; 28: 707), wozu auch *Nanjinganthus* aus dem (höheren) Unterjura von China passt.

Juraherba bodae ist eine krautige Pflanze, deren Alter mit mehr als 164 MA angegeben wird, mit eingeschlossenen Ovulen und Samen. Die Pflanze ist klein und komplett überliefert mit haarigen Wurzeln, Stamm, Blättern und Früchten. Ältester Nachweis einer krautigen Samenpflanze. Krautiges Wachstum ohne Sekundärwachstum kennt man bei Samenpflanzen nur von Angiospermen, nicht von Gymnospermen (Acta Geol Sinica 90:19).

Yuhania aus gleich alten Schichten wird ebenfalls als Angiosperme interpretiert, allerdings ohne Assoziation mit modernen Gruppen. Auch eine Assoziation mit Monokoten gilt als möglich, aber fraglich (Histor. Biol. 2017; 29: 431). Die Pflanze ist mit Stiel (gebogen, behaart, längsgestreift), Blättern, 2 Blüten und 6 Fruchtbländen (mit Früchten und in den Einzelfrüchten enthaltenen Samen) erhalten. Blätter bis 7 cm lang, bis 4 mm breit, gebogen oder fast gerade, spitz endend, spiralig am Stiel angeordnet, länglich-ganzrandig mit 5-6 parallelen Adern (nur an der Basis des Blattes sich teilend). Viele Merkmale der Blätter sind typisch für Monokoten.

Pflanze unisexuell (weiblich). Der enge besetzte, gestielte Fruchstand besteht aus > 20 kleinen, helikal angeordneten Karpellen/Früchtchen mit jeweils einem eingeschlossenen Samen. Es finden sich Fortpflanzungsorgane in verschiedenen Reifestadien an demselben fossilen Exemplar. Gesamtlänge des Fossils 12 cm; Durchmesser des gebogenen Stiels 2,5 mm. Einzelblüte bis 1,46 mm breit und bis 1,39 mm lang, zugehöriges Stielchen bis 1 mm breit und 0,7 mm lang. Blütenstand bis 4,5 mm lang und bis 3,1 mm breit. Jedes Früchtchen ist von einem Fruchtblatt bedeckt. Reife Früchtchen bis 0,9 mm breit und 1,1 mm lang. Ein runder Same mit glatter Oberfläche ist nur sichtbar, wenn die Wand des Früchtchens ausgebrochen ist. Die Arbeit diskutiert die Rolle von „Angio-Ovulie“ und Angiospermie und kommt zu dem Ergebnis, dass nur Angio-Ovulie vor der Befruchtung, nicht aber Angiospermie ein diagnostisches Kriterium für Angiospermen ist. So findet sich Angiospermie auch bei *Caytonia* – es fanden sich später aber Pollenkörner innerhalb der Cupula, was den Gymnospermen-Status beweist. Angiospermie oder doppelte Befruchtung reichen daher zum Nachweis des Angiospermen-Status nicht aus.

Außergewöhnlich ist die abaxiale Position der Ovule (relativ zur Wand des Ovars). Dies findet sich sonst niemals bei Angiospermen, sondern nur bei *Corystospermales* (*Umkomasia*). Aus diesem Grund ist es auch nicht angemessen, trotz der absolut passenden „Blattmerkmale“, *Yuhania* zu den Monokoten zu stellen, obwohl die Blattmerkmale vier Synapomorphien der Monokoten zeigen. Es könnte sich auch um eine konvergente Entwicklung von Angio-Ovulie/Angiospermie handeln, außerhalb der Linie zu den Angiospermen.

Habitus krautig, kein oder sehr wenig Sekundärwachstum. *Yuhania* lebte in feuchten, schattigen Habitaten.

Solaranthus aus denselben Schichten ähnelt einem Vertreter der Peltaspermales, aber mit eingeschlossenen Ovulen. Das Taxon weist auf die Möglichkeit hin, dass frühe Angiospermen mit Gymnospermen verwechselt werden könnten (Acta Geol. Sinica 84: 895).

Euanthus panii stammt ebenfalls aus der Jiulongshan Formation und repräsentiert eine perfekte Angiospermenblüte wie bei modernen Angiospermen (Histor. Biol. 2016; 28: 707). Die Arbeit geht davon aus, dass die Jiulongshan Formation vom Aalenium bis zur Mitte bis Ende des Callov reicht, während die hangende Tiaojishan Formation irgendwann zwischen höherem Callov und Callov-Oxford-Grenze einsetzt und bis knapp über die Grenze zwischen Oxford und Kimmeridge reicht. Die fossilführende Schicht liegt dabei 1 – 2 m unter der Tiaojishan Formation, also im obersten Abschnitt der Jiulongshan Formation.

Größe der Blüte 12 – 13 mm. Moderner Blütenbau mit Sepalen (Kelchblätter), Petalen (Blütenblättern), Androecium aus tetrasporangiaten dithecatischen Staubbeuteln und Gynoecium mit voll eingeschlossenen Ovulen (bedecktsamig). Die Autoren verglichen die Blüte mit 13 verschiedenen Definitionen von Angiospermen – in allen Fällen erfüllte sie diese Definitionen. Der Griffel (oberer Abschnitt des Stempels, der die Narbe trägt) behaart, wohl zum besseren Einfangen von Pollenkörnern (ein Merkmal, das sich niemals bei Gymnospermen findet), ähnlich Poales und Asterales. Daneben gibt es Hinweise auf sekretorische Strukturen am Griffel.

Kelchblätter knapp 4 mm lang und breit, Blütenblätter bis knapp 6 mm lang und etwa 4 mm breit. Griffel 8,5 mm lang, 1,4 mm breit. Ovar 2,2 mm im Durchmesser. Es ist nur ein Exemplar (Positiv und Negativ) bekannt. Der Blütenboden (Blütenachse, Receptaculum) ist pentagonal und entspricht damit der Situation bei den Eudicoten. Bemerkenswert ist ein voll entwickeltes Perianth (= Blütenhülle; alle sterilen Teile der Blüte: Kelchblätter und Blütenblätter), während ein solches bei *Archaeofructus* komplett fehlt und bei *Callianthus* aus der Unterkreide nur gering differenziert ist. Möglicherweise handelt es sich bei den kretazischen Taxa um sekundäre Reduktionen, oder das Perianth hat sich in der Evolution der Angiospermen mehrfach entwickelt.

Auffällig ist, dass die Angiospermen der Jiulongshan Formation sehr unterschiedlich sind. Es scheinen kaum phylogenetischen Beziehungen oder Ähnlichkeiten zwischen ihnen zu bestehen. Wenn Angiospermen monophyletisch sind, muss ihre Diversifikation also schon viel früher eingesetzt haben. Sie könnten aber auch polyphyletisch sein, und die Angio-Ovulie könnte sich konvergent in mehreren Linien entwickelt haben, also eine Entwicklungsstufe darstellen, die von verschiedenen, voneinander unabhängigen Linien erreicht wurde. Die Diversifikation der Angiospermen in der mittleren und höheren Unterkreide könnte dann auf überlebende Relikte jurassischer Angiospermen zurückgehen, von denen die meisten wieder ausgestorben waren und deren überlebende Linie(n) zunächst im Verborgenen evolvierte, bis sich in der Unterkreide dann für sie passende Habitate fanden, die dann zur Radiation führten. So bleibt offen, ob z.B. *Yuhania* ein Vorläufer einiger noch unbekannter Linien von späteren, inzwischen wieder ausgestorbenen Angiospermen ist. Angio-Ovulie könnte auch einen Entwicklungsgrad darstellen, der von verschiedenen Gruppen von Pflanzen unabhängig voneinander und zu verschiedenen Zeitpunkten schon vor der Kreide erreicht wurde (Histor. Biol. 29: 431).

Eine kritische Revision aus dem Jahr 2019 (New Phytol. 223: 83) stellt allerdings alle diese Zuordnungen zu den Angiospermen infrage:

Solaranthus/Aegianthus (M-Jura Chinas): wohl Pollenorgan der Gymnospermen, am ehesten von Peltaspermales

Euanthus (M-Jura Chinas): Sepale und Petale wirken sehr hölzern und dadurch eher wie Zapfenschuppen einer Konifere denn als Teile eines Angiospermen-Perianths. Beim vermeintlichen Griffel könnte es sich um eine Zapfenachse handeln, von der Schuppen abgefallen sind. Beim vermeintlichen pentameren Receptaculum scheint es sich um die basale Ansicht der gebrochenen Zapfenachse zu handeln. Insgesamt dürfte es sich eher um einen fragmentarischen Koniferenzapfen als um eine Angiospermenblüte handeln.

Xingxueanthus (M-Jura Chinas): stark komprimiert, schwer interpretierbar, hölzerne Erscheinung der vermeintlichen „Placenta“, wohl weibliches Fortpflanzungsorgan einer Coniferophyte

Juraherba (M-Jura Chinas; krautig) und *Yuhania* (M-Jura, krautig) sind rätselhafte Pflanzen ohne ausreichende Detailerhaltung zur robusten systematischen Einordnung

Die vermeintlichen jurassischen Blüten wie *Solaranthus*, *Euanthus*, *Nanjinganthus*, *Xingxueanthus* finden sich in Kompressionsflore, die von typischen jurassischen Farnen, Ginkgophyten, Cycadophyten und Koniferen dominiert werden und keinerlei Blätter mit typischen Angiospermen-Apomorphen enthalten (z.B. mehrere Ordnungen netzförmiger Äderung). Diejenigen Taxa, die als mehr oder weniger komplette Pflanzen bekannt sind (*Schmeissneria*, *Juraherba*, *Yuhania*), haben Blätter ohne Angiospermen-Merkmale. In Kompressionsflore aus Kreide und Känozoikum finden sich dagegen Blüten viel seltener als Blätter derselben Taxa. Vielleicht handelt es sich bei den genannten Taxa teilweise tatsächlich um Stamm-Angiospermen, was dann aber keine Auswirkungen auf molekulare Datierungen hätte. Außerdem sollten jurassische Angiospermen einander ähnlicher sein als jene der Kreide; aber genau das Gegenteil ist der Fall; die vermeintlichen Angiospermen des Jura unterscheiden sich sehr stark und ergeben kein kohärentes Bild der frühen Angiospermen.

pilz-pilz mjur

PILZE:

Im Jura kam es zu einer massiven Radiation der Agaricomyceten (der heute erfolgreichsten Pilzgruppe); sie spalteten sich im Jura in mehrere Ordnungen auf und erst jetzt entwickelten sie die typischen „pilzförmigen“ Fruchtkörper mit Kappe und Stiel.

Die Agaricomyceten bilden eine sehr erfolgreiche Klasse innerhalb der Basidiomycota (Ständerpilze) und machen 98 % ihrer beschriebenen Arten aus.

Bis dahin hatten die Basidiomycota/Agaricomyceten einfachere, vor allem krustenartige Fruchtkörper (resupinat: flächig ausgebreitet auf dem Wirt/Substrat liegend). Frühe Agaricomycetes (Silur bis früher Jura) hatten entweder gar keinen Fruchtkörper oder nur einen resupinaten; „pilzförmige“ traten erst im Jura erstmals auf und ihre Anteil an den Fruchtkörpern stieg dann kontinuierlich auf ca. 90 % im Neogen und geht seit wenigen MA leicht zurück (jetzt ca. 80 %) zugunsten eines leichten Anstiegs der resupinaten. Gasteroide (ab Kreide) machen nur wenige Prozente aus („Bauchpilze“: Sporen werden im Inneren des Fruchtkörpers gebildet).

Die Agaricomyceten sind nach molekularen Daten 317 MA alt (letzter gemeinsamer Vorfahr aller Agaricomyceten), der letzte gemeinsame Vorfahr der (Agaricomyceten + Dacrymyceten) vor 385 MA; in den Graphiken der Arbeit werden sie aber ab Silur angegeben. Aber erst im späten unteren und mittleren Jura kam es nach molekularen Daten zu einer massiven Radiation der

Agaricomyceten und Aufspaltung in die modernen Ordnungen (ab ca. 185 MA), die einherging mit der Ausbildung der pilztypischen Fruchtkörper. Die Diversifikationsrate explodierte plötzlich vor ca. 180 MA zeitlich parallel in den meisten Ordnungen.

Ursache war vermutlich die Ausbreitung der (sub)tropischen Koniferenwälder in einem warmen, feuchten Klima; später passten sie sich auch an Angiospermen an. Der letzte gemeinsame Vorfahr der meisten Ordnungen lebte wahrscheinlich mit Gymnospermen zusammen. Die klassische pilzförmige Form der Fruchtkörper entstand konvergent in verschiedenen Linien der Agaricomyceten ausgehend von resupinaten oder korallenartigen Fruchtkörpern. Die neuen Fruchtkörper stellen eine Schlüsselinnovation dar, die Anlass zu erhöhten Diversifikationen jener Linien ergab, die diese Fruchtkörper auszubilden begannen. Diese kappenartigen Fruchtkörper haben eine wichtige Schutzfunktion für sich entwickelnde Sporen und erhöhen die Effizienz ihrer Verbreitung. Heute dominieren diese kappenförmigen Fruchtkörper bei den > 21000 Arten der Agaricomyceten. Die Wahrscheinlichkeit, dass eine Linie dazu übergeht, kappenförmige Fruchtkörper auszubilden, ist 7 bis 50 mal höher, als dass dieser Fruchtkörpertyp wieder verloren geht. Linien mit diesem Fruchtkörpertyp hatten auch eine signifikant höhere Diversifikationsrate. Klade-spezifische Adaptationen können erklären, warum manche Gattungen nur eine Art, andere Gattungen über 1000 Arten umfassen.

Die höchste Diversität der Agaricomyceten findet sich in den gemäßigten Zonen, abweichend von den Pflanzen mit ihrem Pol-Tropen-Gradienten.

An der Kreide-Jura-Grenze kam es erstaunlicherweise zu einer Massenextinktion der Agaricomyceten, die verschiedene Linien betraf (obwohl die Pflanzenwelt zu dieser Zeit recht stabil blieb), während die KTG nicht mit Signalen für nennenswerte Einbrüche verbunden ist (sogar mit einem „Peak“ an Pilzsporen). Kreide und Känozoikum sind durch einen weiteren starken Anstieg der Speziations- und Diversifikationsrate der Agaricomyceten gekennzeichnet, wobei sich der Anstieg der beiden Raten im Neogen aber verlangsamte. Körperfossilien von Agaricomyceten kennt man aus dem Bernstein von Myanmar. (VARGA T. et al., Nat Ecol Evol. 2019).

Fazit: obwohl es Pilze seit dem Neoproterozoikum gibt und sie eine wegweisende Rolle bei der Besiedlung des Festlands durch Pflanzen spielten, traten die typischen „pilzförmigen“ Fruchtkörper erst im Jura (nach molekularen Daten ab höherem Unterjura, ca. 185 MA) erstmals auf und breiteten sich dann stark aus; diese Fruchtkörper waren die Driver der massiven Radiation der Agaricomyceten ab dem Jura, die (nach einem Einbruch an der Jura-Kreide-Grenze) bis heute anhält, wenn auch seit dem Neogen verlangsamt.

tier-tier mjur

PROTOZOA: Die Analyse des Mikrofossilgehaltes von 73 Tiefsee-Bohrproben aus dem Atlantischen Ozean, die den Zeitraum vom mittleren Jura bis rezent umfassen, zeigte am Beispiel planktonischer Foraminiferen, dass Extinktionsereignisse direkt mit Störungen in der Umwelt (z.B. physikalischer und chemischer Eigenschaften von Ozean oder Atmosphäre) assoziiert sind – ganz im Gegensatz zur Neubildung von Arten (Speziation), die primär unter der Kontrolle von Interaktionen zwischen Organismen erfolgt. Dies mag erklären, weshalb Artbildungen im Vergleich zu Extinktionen verzögert erfolgen (Nat. 493, 308 – 398).

Extinktion: Störung von außen (primär abiotische Ursache)

Speziation: Interaktionen zwischen Organismen (primär biotische Ursache)

Dieses Prinzip soll Allgemeingültigkeit haben, wurde lediglich am Beispiel der Foraminiferen exemplarisch evaluiert.

moll-moll mjur

MOLLUSCEN:

Bei den **Muscheln** erscheinen lt. Sepk. die rezenten Gattungen *Eonavicula* (Aalen), *Spondylus*, *Particola* (ab Bajocium), *Gastrochaena* (ab Bathon), *Atrina* (ab Dogger), naA auch *Trapezium* (fraglich schon in der Trias), bei den Schnecken lt. Sepk. *Angaria* (ab Aalen), *Neritina*, *Mathilda*, *Cossmanna*, *Diaphana* ab Bajoc, *Retusa* ab Bathon, *Akera* ab Callov; die Architaenoglossa (ab Ashgill) erlöschen, die Anaspidea (ad Hinterkiemer) erscheinen.

Megateuthis mit einer Gesamtlänge (inkl. Weichteile) bis 3 m als größter **Belemnit**. (Anmerkung: *Megateuthis gigantea* ist umbenannt in *M. suevica*).

Ammonoidea vertreten durch Phylloceratina, Lytoceratina, Ammonitina: Spirocerataceae (+), Hildocerataceae (ab Lias, +), Stephanocerataceae, Perisphinctaceae (Perisphinctoidea: M-Jura bis U-Kreide), Haplocerataceae.

Lytoceraten sollen im Dogger einen Durchmesser bis 1,50 m erreicht haben (im Subfurcatenoolith von Bispingen, wurde aber wegen schlechter Erhaltung nicht geborgen).

Auftreten heteromorpher Ammoniten: criocon (Bajocium – Bathon, später noch einmal von Hauterive bis Coniac); ancylocon (Callovium bis Alb), evtl. toxocon (wie ein stärker gebogener Grabfüßer; fraglich im Bajocium; Valendis, Barreme, Santon, Campan).

Auftreten der O **Octopida (Kraken)** (*Proteroctopus* im Callov; s. Natw. Ru. 1/88, 31 sowie Sepk.-Datei). Neuerdings octopodenartige Fossilien aus dem O-Karbon nachweisbar (Mazon Creek; s. O-Karbon).

arth-arth mjur

ARTHROPODA:

Chelicerata: bei den Opiliones (Weberknechte) erscheint die rez. Familie Sclerosomatidae; ausgeprägte morphologische Stase der Weberknechte im allgemeinen (seit dem U-Devon/Siegen) (Natwiss. 96, 955). Im höheren Mitteljura von Daohugou erster Nachweis der modernen Familie Plectreuridae, heute auf SW-USA, Mexiko und die angrenzende Karibik beschränkt (2 Gattungen, 30 Arten), ebenfalls sehr konservativ (Natwiss. 97, 449). Ältester Nachweis der IO Haplogynae.

Crustacea: Bei den **Rankenfüßern = Cirripedia** erscheint die rez. Gattung *Rogerella*; *Clantica*, *Ilba*, *Scillaelepas* folgen im Malm (Sepk.-Datei). Bei den **Malacostraca** rez. Decapodengattungen *Galathea*, *Neoglyphea* ab Dogger (beide Fam. Glyphaeidae) (nach Sepk. *Galathea* aber erst ab ob. Alb!). Nach Sepk.-Daten erscheinen im Dogger die rez. Gattungen *Astacus* und *Oplophorus* (Callov), im Malm (Tithon) *Etallonia* und *Urogebia*.

Insekten:

Im Jahr 2002 wurde eine neue rezente Insektenordnung (die 33.) bekannt (**Mantophasmatodea**, wegen der groben Ähnlichkeit mit Gottesanbeterinnen), die ansonsten nur durch ein 45 MA altes

Bernsteinfossil (*Raptophasma kerneggeri*), 2 in 1909 und 1950 gesammelte Museumsexemplare (bisher inc. sed.) und nun durch zwei rezente Arten aus Namibia [inzwischen auch aus Tansania, Südafrika] belegt ist (die zweitkleinste rezente Insekten-Ordnung hat dagegen etwas weniger als 20 Arten, die größte > 300.000; Summe der bekannten Insektenarten: 750.000, verteilt auf diese 33 Ordnungen) (Sci. 296, 445 + 1456). Kladistisch stehen die Mantophasmatodea evtl. (umstritten) in der Nähe der Grylloblattodea (rez. 26 Arten; Grillenschaben) und/oder Phasmatodea (Gespenst-, Stabschrecken). Im Jahr 2008 wurde dann mit *Juramantophasma* ein Vertreter der Mantophasmatoidea aus dem Dogger von Daohugou/Innere Mongolei beschrieben, zur rez. F. Mantophasmatidae gehörig; ad ausgestorbene UF Raptophasmatinae (zu der auch das Taxon aus dem Bernstein gehört) (Natwiss. 95, 947).

Laubheuschrecken (Tettigoniidae; ad Orthoptera): dank exzellenter Erhaltung des Stridulationsapparates von *Archaboilus musicus* aus der Daohugou-Formation (165 MA) ließ sich sogar das Geräusch, das diese Art verursachte (ein Ton, 6,4 kHz Frequenz) rekonstruieren; moderne Tettigoniiden nutzen ein breiteres Spektrum an Tönen. Das Geräusch von *Archaboilus* war mit seiner niedrigen Frequenz gut an die Bedingungen im mitteljurassischen Lebensraum (Wälder aus Koniferen und großen Farnen) angepasst; allerdings dürften auch die Insektenfresser unter den Amphibien, Reptilien und Säugetieren diese Geräusche gehört haben (PNAS 109, 3868).

Erste Flöhe (Siphonoptera) im M-Jura Chinas (165 MA; Daohugou-Formation), weitere Nachweise in der Unterkreide (*Tarwinia*, Apt von Australien; *Saurophthirus*, Unterkreide von Transbaikal/Russland; sowie aus der Yixian-Formation). Die Taxa aus der Daohugou- und Yixian-Formation sind sehr groß (Länge: 14 – 20,6 mm bei Weibchen, 8 – 14,7 mm bei Männchen) und zeigen noch primitive Merkmale wie nicht zum Springen geeignete Hinterbeine. Sie besitzen aber schon lange, kräftige Saugrüssel, was eine Abstammung von bestäubenden langrüsseligen Skorpionsfliegen nahelegt. Sie stehen wohl in der Nähe mesozoischer nektarfressender berüsselter Mecoptera und gingen dann zum Blutsaugen über:

MECOPTERA:

- andere Mecoptera (ab Cisuralian)
- Diptera (ab unterste Trias) (nicht aufgelöst gegen Boreidae und Nannochoristidae)
- . --- Aneuretopsychidae (ab O-Jura)
- Siphonoptera: --- mesozoische Formen (165 – 110 MA)
- moderne Flöhe (ab Eozän nachgewiesen)

Ihre ersten Wirtstiere dürften einen Pelz oder Federn gehabt haben (Säuger, befiederte Dinosaurier); die Flöhe radiierten dann zusammen mit den Säugern und Vögeln in der späten Kreide und im Känozoikum. Fossilfunde von Flöhen sind sehr selten.

Fliegen sind demnach eine nahe Schwestergruppe der Flöhe. Die beiden Linien müssen sich schon im Perm getrennt haben, wobei die Diptera schon in der untersten Trias erschienen (naA schon im O-Perm); die Schwester-Linie teilte sich dann im Jura in die nektarsaugenden siphonaten (berüsselten) Mecoptera und die blutsaugenden Flöhe. Flöhe erschienen offenbar später als Fliegen und Mücken, möglicherweise weil sie Wirtstiere mit Fell oder Federn benötigten, die erstmals in der O-Trias auftraten. Eine Linie der Mecoptera ging dann vom Saugen von Pflanzensäften zum Saugen von Blut über – übrigens ist auch der umgekehrte Vorgang dokumentiert (die blutsaugenden Ceratopogonidae, eine Schwestergruppe der Chironomidae, waren zunächst blutsaugend und gingen in der Kreide zum Nektarkonsum über).

Die Larven moderner Flöhe leben als Detritivoren in den Nesten ihrer Wirtstiere; als adulte Flöhe leben sie dann als Ektoparasiten auf Säugern, einige Linien gingen auch zu Vögeln über. Die basalste Familie der rezenten Flöhe ernährt sich vom Blut von Faul- und Gürteltieren, andere basale Familien sind auf Beuteltiere und Rodentia spezialisiert. Diese Zusammenhänge sprechen für eine Diversifikation der Flöhe parallel zu den Theria. Allerdings waren die frühen Säuger klein, die frühen Flöhe dagegen überproportional groß; auch die Robustheit der Mundwerkzeuge passt nicht so recht zu kleinen Säugern. Die Klauen der Flöhe dienten der starren Verankerung in Haaren. Wirtstiere mussten also über einen richtigen Pelz oder Federn verfügt haben. Nackte oder schuppige Tiere kommen als Wirte nicht infrage. Frühe Flöhe könnten demnach auch auf befiederten Dinosauriern gelebt haben. *Saurophthirus* mit seinen sehr langen Beinen lebte wohl auf unterschiedlichen Tieren oder als Ektoparasit auf Flugsauriern (Nat. 483, 201).

Im obersten Dogger erster fossiler Nachweis mehrerer Familien (Vermileonidae [Schneppenfliegen, Ameisenlöwe], Bombyliidae [Trauer- und Wollschweber], Mythicomyiida) **anthophiler orthorrapher Brachycera**. Brachycera finden sich u.a. in der Daohugou-Formation Chinas (Callov – Oxford). Im Barreme der Yixian-Formation folgen dann: Pangoniinae (ad Tabanidae = Bremsen; ?Dogger), Nemestrinidae [Netzfliegen] (auch Malm Kasachstans), Apioceridae und Empididae [Tanzfliegen]; allesamt bis rezent. In Malm und Unterkreide durchliefen sie eine massive Radiation (bisher sind 46 Gatt. aus 18 Familien aus dem Malm und der Yixian-Formation bekannt). Das plötzliche Auftreten und die massive Radiation dieser Gruppe nektarsammelnder Insekten spricht indirekt dafür, daß zu dieser Zeit die ersten nektar-spendenden Angiospermen lebten, wobei aber nicht ausschließbar ist, daß diese Fliegen womöglich andere Anthophyten bestäubten. Spätestens in der Yixian-Formation waren aber mindestens zwei verschiedene Rüsseltypen entwickelt, für offene bzw. kurze Röhren und andererseits für längere Röhren.

Daher hat man vermutet, daß die Angiospermen schon im Dogger entstanden und sich im Malm ausbreiteten; oder aber (weniger wahrscheinlich), daß andere Anthophytengruppen eine Koevolution mit den orthorraphen Brachycera durchliefen (immerhin benötigen auch rezente Cycadeen und Gnetaceen Insekten zur Bestäubung; 7 von 10 rez. Cycadeengatt. werden von pollenfressenden Rüsselkäfern bestäubt, die erstmals im Malm oder der Unterkreide auftraten, Ephedrales wie *Gnetum* und *Ephedra* überwiegend von Nachtfaltern). Die geographische Verbreitung der fossilen anthophilen orthorraphen Brachycera des Malm und der Unterkreide, aber auch anderer Insekten (wie Skorpionsfliegen der Fam. Bittacidae) sprechen dafür, daß sich Zentralasien (China und Sibirien) nicht vor dem Dogger von Neopangäa (Pangäa ohne China und Sibirien) abgespalten hat. Sofern Angiospermen monophyletisch sind, müßten sie spätestens im Dogger entstanden sein, anderenfalls könnten sie sich nicht auf andere Kontinente verbreiten; noch heute kommen die primitivsten Angiospermen in der südwestl. Pazifikregion vor.

Gegen die Hypothese jurassischer Angiospermen spricht die Beobachtung, daß lange tubuläre Strukturen (zu denen bestimmte Rüsselformen jurassischer/unterkretazischer Brachycera passen) fossil erst bei fortgeschritteneren Angiospermen der höheren Kreide nachweisbar sind. Somit könnten sich die jurassischen Brachyceren auch von Cycadeen, Ephedrales, Bennettiteen, Corystospermen oder Caytoniales ernährt haben. Schon im Perm gab es Insekten mit verlängerten Mundwerkzeugen; diese starben aber an der PTG aus. Einige Samenfarne geben sogar Hinweise auf Insektenbestäubung: besonders große Pollenkörner; sekretorische Drüsen nahe den Pollenorganen. Die moderne Insektenbestäubung entstand aber erst im höheren Jura, während der älteste direkte Hinweis für die Bestäubung von Angiospermen durch Fliegen aus der mittl. Kreide stammt, wobei zunächst nur Fliegen mit kurzen, sammelnden Mundwerkzeugen infrage kamen; tiefere Blüten, die längere Rüssel erforderten, erschienen noch später in der Kreide. Die Indizien

sprechen also eher dafür, daß die Insektenbestäubung zunächst für Gymnospermen entwickelt wurde. Hinzu kommt, daß die meisten (aber nicht alle) Funde, die zunächst dem Malm zugeordnet wurden, aus den Jehol-Biota der U-Kreide stammen. Ähnliche rüsseltragende, nektarsaugende Insekten wurden allerdings auch aus dem Malm von Kasachstan berichtet (Datierung gilt aber ebenfalls als unsicher).

Mecoptera (Schnabel-/Skorpionsfliegen) (seit Perm): zwischen dem oberen Mitteljura (Bathon-Callov-Grenze) und frühem Alb finden sich (selten) in Eurasien mehrere (11) Arten von Skorpionsfliegen aus insgesamt drei ausgestorbenen Familien mit rüsselförmigen Mundwerkzeugen unterschiedlicher Länge, die nach Form und Oberflächengestaltung (z.B. feinste Härchen) zum Nektarsaugen und zur Bestäubung konstruiert waren, auch wenn sich an dem einzigen im (burmesischen) Bernstein erhaltenen Exemplar keine Pollenkörner nachweisen ließen. Verschiedene non-angiosperme Samenpflanzen verfügten über weibliche Blüten mit röhrenförmigen Strukturen, die für die ansonsten für mesozoische Samenpflanzen angenommene Windbestäubung ungeeignet waren und eigentlich nur durch Insekten bestäubt worden sein können (keine exponierten Flächen zum Einfangen mit dem Wind herangewehter Pollen): Caytoniaceae (*Caytonia*), eine Konifere (Cheirolepidiaceae: *Alvinia*), eine Ginkgoopside (Czekanowskiaceae: *Leptostrobus*), Pentoxylaceae (*Carnoconites*) und Gnetales (*Problematospermum* – 12 mm lange „Röhre“). (Angiospermen mit röhrenförmigen Blüten oder Hinweisen auf Nektarbildung erscheinen erst in der Oberkreide).

Ältere Hinweise auf Insektenbestäubung bis zurück ins Karbon sind nur indirekter Natur (Größe der Pollenkörner – zu groß für Windbestäubung [aber: stärkere Winde im Karbon; eigene Anmerkung]).

Die verschiedenen Mundwerkzeuge der Mecoptera aus der Zeit zwischen Dogger und Unterkreide ließen sich direkt mit röhrenförmigen Strukturen der weiblichen Organe verschiedener Samenpflanzen korrelieren. Offenbar produzierten die betreffenden Pflanzen nektarartige Flüssigkeiten; im Gegenzug wurden die weiblichen Organe von den Skorpionsfliegen bestäubt. Eine Koevolution zwischen Pflanzen und Insektenbestäubern wäre demnach nicht erst bei den Angiospermen, sondern zuvor auf dem Niveau verschiedener non-angiospermer Samenpflanzen etabliert worden. Die fossilen nektarsaugenden und bestäubenden Taxa entwickelten im Detail unterschiedliche Mundwerkzeuge, gehören zu drei verschiedenen Familien; die Ernährungsstrategie wurde also mehrfach konvergent entwickelt. Moderne Skorpionsfliegen sind weniger divers als ihre mesozoischen Vorfahren; sie besuchen nur selten Blüten. Es handelt sich auch um eine unabhängige Koevolution zu Fliegen, Schmetterlingen und Käfern, die Angiospermen bestäuben. Gegen Ende der Unterkreide starben die drei Familien bestäubender Skorpionsfliegen aus, zeitlich parallel zum Übergang von den Gymnospermen zu Angiospermen. Die Familien entstanden vermutlich im späten Perm (da damals mehrere nahe verwandte Linien auftraten).

Moderne Skorpionsfliegen stellen eine Reliktgruppe mit ca. 600 Arten, von denen nur die gondwanischen Nannochoristidae Mundwerkzeuge haben, die zum Aufsaugen von Nektar und anderen Pflanzenflüssigkeiten geeignet sind (wenn auch keine richtigen Rüssel wie die drei erloschenen Familien). Moderne Mecoptera leben überwiegend räuberisch oder von toten Organismen. Nannochoristidae sind seit Lias nachgewiesen; im Dogger Chinas Tausende von Exemplaren. Moderne Vertreter der Familie stellen eine morphologische Verbindung zwischen den fossilen Aneuretopsychina (zu denen die drei erloschenen o.g. Familien gehören) und modernen Mecoptera dar.

Skorpionsfliegen waren offenbar die ersten Insekten, die Nektar aus Gymnospermenblüten saugten und diese bestäubten; außerdem erschienen im höheren Jura rüsseltragende Diptera (s.o.) und Neuroptera. In der Unterkreide traten dann rüsseltragende Lepidoptera (Glossata) auf (*Hinweis*: nach neuen Funden aus Schanderlah bereits ab der TJG; s. O-Trias), die wahrscheinlich auf frühe Angiospermen spezialisiert waren. Zur gleichen Zeit gingen rüsseltragende Brachycera von Gymnospermen auf Angiospermen über, während die drei Linien nektarsaugender Skorpionsfliegen ausstarben (Sci. 326, 808 + 840).

Florfliegen (ad Neuroptera): zwei 165 MA (Daohugou) alte Arten der Gattung *Bellinympha* imitieren gefiederte Blätter (Blattmimese), wie sie bei Cycadales und Bennettiteen gefunden werden. Die Blattmimese geht damit der Entstehung der Angiospermen voraus und deutet auf Interaktionen zwischen diesen Insekten und den betreffenden Gymnospermengruppen, die inzwischen wieder verloren gegangen sind. Der Fossilüberlieferung zufolge starb diese Linie der Florfliegen in der Unterkreide aus – parallel zum Rückgang der Cycadales und Bennettitales (PNAS 107, 16212).

Bei Mückenhaften aus dem Dogger fand sich eine Blattmimese im Zusammenhang mit Ginkgophyten (*Juraimbrophlebia ginkgofolia* aus der ausgestorbenen Familie Cimbrophlebidae; Baum: *Yimia capituliformes*). Die Mückenhafte (ad Mecoptera = Schnabelfliegen) war mit einer Körperlänge von fast 4 cm relativ groß. Die etwa gleich großen Vorder- und Hinterflügelpaare erinnern in Größe und Form an die Blattlappen von *Yimia capituliformis*, und der Hinterleib des Insekts imitierte einen fünften Blattlappen. Außerdem hatten die Flügel eine leicht runzlige Oberfläche – wie die *Yimia*-Blätter – sowie helle Flecken, die ein gesprenkeltes Muster hinterlassen, das dem entspricht, das entsteht, wenn Sonnenlicht durch Blättergewirr scheint.

Juraimbrophlebia war allein schon wegen ihrer Größe einem erhöhten Risiko ausgesetzt, entdeckt zu werden, und wohl ein schlechter Läufer und Flieger, so dass sie der Tarnung durch Blattmimese bedurfte. Außerdem wiesen frühe Ginkgoales (im Gegensatz zum modernen Ginkgobaum, der nur ein Relikt darstellt) erhebliche Fraßschäden auf; die Bäume wurden also intensiv von Schädlingen befallen.

Die Blätter von *Yimia* boten den Mückenhaften nicht nur Tarnung, sondern gleichzeitig konnten die so getarnten Insekten Schädlinge von den Bäumen fressen. So finden sich auch bei weiteren Vertretern der ausgestorbenen Familie der Cimbrophlebidae Hinweise auf Blattmimese mit Ginkgoales – nicht dagegen bei ihrer Schwestergruppe, den Bittacidae. Dies könnte erklären, weshalb die Cimbrophlebidae im Eozän ausstarben, als sich die Ginkgoales stark zurückzogen, während die nicht mit Ginkgos assoziierten Bittacidae bis heute überlebten (Natwiss. Ru. 2/2013, 83).

Kalligramma (M- bis O-Jura, Daohugou-Formation, aber auch Solnhofner Plattenkalk), eine Riesenflorfliege, wies bereits Augenflecken zum Erschrecken von Beutegreifern auf. Daher stellt sich die Frage, wer ihnen nachstellte? Da es noch keine Vögel gab, könnten es andere Vertreter der Paraves gewesen sein. So vermutet man, dass schon damals einige Paraves flugfähig waren und aus dem Flug heraus Insekten erbeuteten (Spektr. Wiss. 2/18: 38).

Bei den Megaloptera (ab O-Perm) erscheint im Dogger (Daohugou) bereits die rezente UF Chauliodinae (Fischfliegen) innerhalb der Corydalidae (J. Paleont. 84, 774).

Rüsselkäfer: nach molekularen Daten unter Berücksichtigung aller Familien und Unterfamilien der Rüsselkäfer (OF Curculionoidea) begann deren Diversifikation in die modernen Familien vor ca. 166 MA, also noch auf Gymnospermen. In der frühen Kreide besiedelten sie frühe Kronengruppen-Angiospermen; dies war aber noch nicht mit einer massiven Radiation der Rüsselkäfer verbunden. Erst in der Mittelkreide (112 – 93,5 MA) kam es zu einer massiven Diversifikation der Rüsselkäfer, also zu einer Zeit, als die Angiospermen der dominierende Bestandteil der Floren wurden (PNAS 106, 7079).

Die Härte des Exoskeletts der Rüsselkäfer steht im Zusammenhang mit einem Endosymbionten aus der Gruppe der gamma-Proteobakterien (*Nordonella*), dessen Linie nach molekularen Daten > 100 MA alt sein dürfte. Das Genom dieses Endosymbionten ist extrem reduziert, und seine einzige Funktion besteht darin, Tyrosin zur Verfügung zu stellen, das für die Ausbildung und Härtung der Käfer-Cuticula benötigt wird. Neben den Grundfunktionen des bakteriellen Stoffwechsels (Replikation, Transkription, Translation) sind dem Bakterium alle Synthesewege mit Ausnahme der Tyrosinsynthese verloren gegangen. Der letzte Schritt der Tyrosinbildung wird dabei aber vom Wirt gesteuert. Wird der Tyrosin-Synthese-Weg durch Antibiotika oder RNA-Interferenz behindert, entstehen rötliche, weiche Rüsselkäfer (PNAS 114: E8382).

Tenebrionoidea (ad Coleoptera) ebenfalls ab Dogger.

fisc-fisc mjur

CHONDRICHTHYES: Bei den Seeratten *Ischyodus** (Dogger bis Malm bzw. naA bis Palaeogen), sehr ähnlich der rez. Seeratte *Chimaera monstrosa*.

*(*Ischyodus*: Schädel klein, Schädelelemente fest miteinander verschmolzen; Kiemen unter dem Hirnschädel; 2 Paar Zahnplatten im Oberkiefer, ein Paar im Unterkiefer. Schwanz lang und peitschenförmig, Brustflossen groß; langer Stachel vor der Rückenflosse evtl. mit Giftdrüse wie bei einigen rezenten Taxa).

Laut UNDERWOOD (s. U-Trias) erschienen im Dogger folgende rez. Familien der Neoselachier:

Galea:

- Carchariniformes: Scyliorhinidae (Katzenhaie) ab Bathon
- Proscylliidae: ? Bathon, sonst ab Neogen

OSTEICHTHYES: *Leedsichthys problematicus* (Dogger bis unterer Malm) als größter Fisch aller Zeiten; schuppenlos; ein neues Exemplar aus England wurde auf eine Länge von 22 m geschätzt, evtl. sogar so groß wie ein Blauwal (BENTON gibt allerdings nur 10 m an!). Im Jahr 2010 wurde die Längenschätzung aber auf nur noch 9 m korrigiert (Sci. 327, 990) (zum Vergleich: der moderne Riemenfisch, *Regalecus glesne*, Familie Riemenfische Regalecidae, Ordnung Lampridiformes, erreicht eine Länge von 11 m, naA 12 m, allerdings bei bandförmigem Körper, ohne Schuppen; vielleicht Grundlage der Legenden von riesigen Seeschlangen).

NaA wurden die 9 m Länge von *Leedsichthys* im Alter von 20 Jahren erreicht, während er bis zum Alter von 38 Jahren dann auf 16,5 m heranwuchs (Wikip.).

Leedsichthys hatte 3 m lange seitlich abstehende Brustflossen; ernährte sich von marinem Plankton und Invertebraten ähnlich Bartenwalen und Walhaien; einer der ersten großen Planktonfresser. Riesiger Kiemenkorb im Halsbereich bestehend aus verknöcherten Kiemenbögen, die dicht mit Kiemenstrahlen besetzt waren; jeder Kiemenstrahl trug Hunderte von Zähnen. Der Fisch schwamm mit offenem Maul, wobei Plankton und kleine Fische herausgefiltert wurden. Die riesigen Fische entstanden wohl während der Transgression planktonreichen Meereswassers in Europa im Dogger und starben im frühen Malm entweder infolge der Regression der planktonreichen Meere oder aber durch die aufstrebende Konkurrenz der Teleostier aus.

Leedsichthys gehört zu den Pachycormiformes (O-Trias bis O-Kreide), die die Schwestergruppe der Teleostier darstellen (lt. BENTON basalste Gruppe der Teleostier):

- Sarcopterygii
 - ab jetzt: Neopterygii
 - Ginglymodi
 - Amiiformes
 - Semionotiformes + Pycnodontiformes
(ab jetzt: Teleostei laut BENTON)
 - Pachycormiformes
 - Teleostei

Innerhalb der Pachycormiformes (eine Gruppe der Stamm-Teleostier) entwickelte sich in der Familie Pachycormidae neben pelagischen Beutegreifern (konvergent zu Thunfischen) **eine Linie großer zahloser Suspensionsfresser** wie z.B. *Leedsichthys* (**der größte Knochenfisch aller Zeiten**), konvergent z.B. mit Bartenwalen und Walhaien. Suspensionsfressende Pachycormidae traten im Bajocian auf und reichen mit *Bonnerichthys gladius* (bis 5 m lang) in Schichten, die das Coniac bis Maastricht umfassen; Vorkommen suspensionsfressender Pachycormiformes: Asien, Europa, Nordamerika. **Über 100 MA stellten sie die einzigen großen Suspensionsfresser der mesozoischen Meere.** Sie schwammen mit offenem Maul durch das Wasser, das beim Durchfließen der Kiemenbögen durchsiebt wurde. Erst nach ihrem Aussterben vor oder an der KTG übernahmen andere Gruppen opportunistisch die frei gewordene Nische großer Planktonivoren.

Die suspensionsfressenden Pachycormidae stellen die einzige Gruppe großer Planktonivoren in der Geschichte der Teleostier (kein rezentes Analogon innerhalb der Teleostier) und erreichten mit *Bonnerichthys* und *Leedsichthys* die Ausmaße rezenter suspensionsfressender Haie. Die meisten rezenten Suspensionsfresser unter den Teleostiern sind nur um 10 cm groß, und der größte rezente planktivore Strahlenflosser ist der Löffelstör *Polyodon* aus dem Süßwasser Nordamerikas, der trotz der stark verlängerten Schnauze selten 2 m Länge überschreitet. Die großen Ichthyodectiformes (z.B. Bulldoggenfische), die gegen Ende der Kreide erschienen, waren ausschließlich Beutegreifer an der Spitze der Nahrungskette (O Ichthyodectiformes ab Apt).

Die Nische der großen Suspensionsfresser wurde von Reptilien nie besiedelt. Ging man früher davon aus, dass sie möglicherweise aus anatomischen/physiologischen Gründen diese Nische nicht nutzen konnten (galt sie doch bis auf *Leedsichthys* bisher als im Mesozoikum unbesetzt!), so zeigen die neuen Erkenntnisse, dass diese Nische von den Pachycormiden bereits präokkupiert war. Letztere waren als Planktonivoren typische Opfer der KTG; so wie auf dem Land speziell diejenigen Nahrungsketten, die auf frischen Pflanzen basierten, zusammenbrachen, wurden im Meer die auf Phytoplankton gegründeten Nahrungsketten zerstört (während Organismen, die sich an Küsten oder im tiefen Meer vom Detritus ernährten, überleben konnten).

Die frei gewordene Nische der großen Planktonivoren wurde anschließend genutzt von:

- Mantarochen und Walhaien ab dem späten Paläozän
- Riesenhaien (wie *Cetorhinus*) ab dem M-Eozän
- planktonfressenden Walen etwa ab Eozän-Oligozän-Grenze

(Fraglich sind mögliche Reste [Zähne] des Haies *Megachasma* aus der Oberkreide, 75 MA vor dem nächsten Nachweis im späten Oligozän/frühen Miozän).
(Sci. 327, 990).

Als erste moderne Ordnung der **Teleostier** erscheinen im Bathon die **Osteoglossiformes (Osteoglossomorpha; Knochenzüngler)** mit einer noch unbenannten Gattung; im Malm folgt *Lycoptera*. Rezent leben Knochenzüngler als tropische Süßwasserfische (ursprünglich marin) mit *Osteoglossum*, *Arapaima* in Südamerika, *Heterotis* und Nilhecht *Mormyrus* (mit elefantenrüsselartiger Schnauze) in Afrika, *Scleopages* in Australien und im Indo-Malaiischen Archipel. *Arapaima* atmet Luft durch die Schwimmblase (primitives Merkmal; s. Zusammenstellung der Actinopterygii im O-Gotl.); eigener Zungenknochen (daher der Name); stark beschuppt; Kopf von Knochenplatten bedeckt. *Arapaima gigas* als einer der größten Süßwasserfische. Im Tertiär lebten Knochenzüngler noch in Nordamerika und Ostasien. Von den rez. 4 Gattungen ist fossil nur *Scleropages* (Alttertiär Südostasiens) bekannt. Rezent ca. 200 Arten Knochenzünglerartige.

amph-amph mjur

AMPHIBIEN:

Labyrinthodontier (Temnospondyli) des Dogger:

- *Sinobrachyops* aus der OF Brachyopoidea
- ein Trematosauroide in China. Letzter Nachweis der krokodilähnlichen Trematosauroidea im ob. Dogger Chinas (wobei seit dem Carn eine Überlieferungslücke klafft)
- Capitosauridae (Kirgisien, vergesellschaftet mit triassischer Fischfauna, aber modernen Reptilien, evtl. Reliktökosystem).
- *Ferganobatrachus* (Brachyopoidea) aus dem Bathon-Callov Kirgistans (Pal. 51, 471)

Abgesehen von dem australischen *Koolasuchus* (Chigutisauridae) der höheren U-Kreide und *Gobiops* (Fam. Brachyopidae) aus dem Malm Chinas handelt es sich hierbei um die jüngsten Labyrinthodontier.

Frösche: Weitere "moderne" **Froschgattungen** (z.B. *Notobatrachus*, Dogger, aus der UO Amphicoela, Lias, Dogger, ?Malm). Auftreten der rez. F. Discoglossidae im Bathon (lt.BRI; naA erst im ob. Berrias/unt. Valangin). Kladoogramm s. Lias.

Caudata (Urodela): Erstnachweis der **Salamander** im Dogger (z.B. *Marmorperpeton*, *Kokartus*; stehen noch außerhalb der Kronengruppe; Stamm-Caudaten); zunächst nur Cryptobranchoidea, die Ordnung der Salamandroidea ist ab Oxfordium nachweisbar.

(Weitere Angaben zu Salamandern s. auch Malm).

Im Jahr 2003 wurde dann der älteste Kronengruppen-Salamander (*Chunerpeton tianyiensis*, Fam. Cryptobranchidae; Cryptobranchoidea; Urodela; Caudata) aus den Bathon Chinas publiziert, gleichzeitig der älteste Kronengruppenurodele. Er gehört zur rez. Familie Cryptobranchidae (zu der auch *Andrias* und der nordamerik. *Cryptobranchus* gehören); Länge 18 cm. Da sich unter 200 gefundenen Exemplaren kein morphologisch adultes fand (unvollständige Ossifikation der Nasalia, kurze externe Kiemen), handelte es sich offenbar um eine neotenische Art wie die rezenten Verwandten. Die neuen Funde belegen die anatomische Stase der Salamander, so dass man die rezenten Cryptobranchidae zurecht als lebende Fossilien bezeichnen kann; die Diversifikation der Salamander war im Dogger schon voll im Gang. **Möglicherweise handelt es sich bei den Cryptobranchidae um die zweitälteste rezente Familien der Tetrapoden (nach den Sphenodontidae – ab Carn; die Froschfamilie Discoglossidae wird ja teils ab Bathon, teils erst ab**

unterster Kreide angegeben, daher könnten die Cryptobranchidae die zweite Position unter den ältesten rezenten Familien einnehmen [eigene Anmerkung]).

Unter den rez. Urodela sind die **Cryptobranchoidea** mit den Riesensalamandern (F Cryptobranchidae) und den Winkelzahnmolchen (F Hynobiidae; Asien) am altertümlichsten (äußere Befruchtung, Wirbel wie bei Knochenfischen amphicoel, d.h. sanduhrförmig hinten und vorn ausgehöhlt). Nach molekularen Studien dürften die Hynobiidae in der M-Kreide (ca. 110 MA) in Nordchina entstanden sein (PNAS 103, 7360).

Cryptobranchidae (Riesensalamander) rezent zwei Gattungen: *Andrias* (*Megalobatrachus*) *japonicus* (Gesamtlänge bis > 1,5 m) in Japan, *A. (M.) davidianus* in China, *Cryptobranchus alleganiensis* (Schlammeufel) mit zwei Unterarten in den USA. Sie sind allesamt Dauerlarven mit einer Teilumwandlung, bei der sich die Kiemen zurückbilden und die erwachsenen Tiere zu Lungenatmern werden. Im Tertiär waren Riesensalamander noch in ganz Eurasien und Nordamerika verbreitet; *Cryptobranchus* ab ältestem Tertiär (Nordamerika), *Andrias* im Oligozän und Miozän Europas. (THENIUS 2000).

Kladistisch stehen alle anderen bisher bekannten Salamander des Dogger (*Marmorperpeton*, *Kokartus*) außerhalb der Kronengruppe. Die Cryptobranchoidea bilden eine monophyletische basale Linie innerhalb der Urodela, die sich dann in die Cryptobranchidae und Hynobiidae aufspaltete; *Chunerpeton* gehört bereits zu den Cryptobranchidae, d.h. die Dichotomie zwischen den beiden Familien muss im Dogger schon erfolgt sein (kontra: s.o., PNAS 103, 7360). Bisher waren die ältesten Cryptobranchidae aus dem Paläozän (56 MA) Asiens und Nordamerikas und die Hynobiidae aus dem O-Miozän (5,2 MA) Europas bekannt. Die Cryptobranchoidea sind offenbar in Asien entstanden, wo sich auch die Stammkaudaten des Jura finden (*Karaurus*: Kimmeridge Kasachstans; *Kokartus*: Bathon) sowie andere Außengruppen der Cryptobranchoidea (*Laccotriton*, *Sinerpeton*, *Jeholotriton*); nur *Marmorperpeton* (40 cm) stammt aus dem Dogger (Bathon) Europas, Affinitäten unklar. Hynobiidae waren im Miozän und Pleistozän noch in Europa vertreten, im Holozän sind sie auf Asien beschränkt (Nat. 422, 425).

Die Basis der modernen Amphibien innerhalb der paläozoischen Formen ist unklar. Die Beinproportionen der primitiven rez. Salamander ähneln denen der meisten paläozoischen Amphibien, während letztere keine Anzeichen für springende Fortbewegung von Fröschen zeigen. Bereits in der Unterkreide sind hochgradig abgeleitete Kaulquappen von Fröschen nachweisbar (mit speziellem Filterapparat für das Abweiden mikroskopischen Pflanzenmaterials), während Salamander nur eine graduelle Metamorphose durchlaufen ohne eine Veränderung der Ernährungsgewohnheiten zwischen Larven- und Adultstadium.

Es bestehen gewisse Ähnlichkeiten zwischen den Körperproportionen und Kauapparat primitiver rezenter Salamander und den jungpaläozoischen Branchiosauridae, von denen viele Arten neotenisches mit externen Kiemen waren. Bei Fröschen ist Neotenie dagegen ausgeschlossen, weil sie sich nicht vor der Metamorphose fortpflanzen können. Es fehlten über lange Zeit allerdings Fossilfunde aus dem O-Perm und der Trias, die eine Ableitung der Salamander von paläozoischen Vorfahren ermöglichen könnten. (Nat. 410, 535+574). Erst 2008 wurde aus dem ob. U-Perm (Leonardian) von Texas ein Vertreter der Amphibamidae (*Gerobatrachus*) beschrieben, der Merkmale mit Salientia und Caudata teilt und als Stamm-Batrachia in der Nähe der Dichotomie der Batrachia in Salientia und Caudata interpretiert wird. Aufgrund der exzellenten Erhaltung des Fossils ist diese Bewertung solide. Die Aufteilung der Batrachia in die Linie zu den Fröschen und in die Linie zu den Schwanzlurchen dürfte etwa im M-Perm erfolgt sein. Die Blindwühlen leiten sich dagegen wohl (umstritten!) von den Lepospondyli ab (letzte Überlebende der Lepospondyli); der letzte gemeinsame Vorfahr von Caecilia und Batrachia müsste daher mindestens im U-Karbon zwischen 335 und 328 MA gelebt haben, ggf. noch früher (Nat. 453, 515).

Die Salamander stellen die kleinsten rezenten schwanztragenden Tetrapoden: *Thorius*-Arten aus Mexiko werden nur 13 mm groß, 3 mm großer Kopf, nur Platz für Gehirn, Auge, Mund, Sinnesorgane, die meisten Muskeln und Bindegewebe fehlen oder sind stark reduziert; Schädelknochen so klein wie Knochensplinter. Die meisten Arten, vor allem die kleinen, sind im Oberkiefer zahnlos, vier Arten (darunter drei größere) haben aber im Oberkiefer Zähne, wobei molekulare Kladistiken ergaben, dass es sich dabei um abgeleitete, nicht näher verwandte Arten handeln soll, d.h. die Zähne wären 4 x reaktiviert worden. Offenbar ist bei diesen Arten (jedenfalls 3 der 4) die Miniaturisierung und in diesem Zusammenhang auch der Zahnverlust wieder rückgängig gemacht worden. Dies ist bemerkenswert, da nach bisheriger Kenntnis ein Merkmal, das verloren gegangen ist, nur sehr selten erneut auftritt ("the reappearance of upper teeth in the 4 ... species offers an example of latent developmental potentialities that reside within living species but which may not be manifest or expressed until far into the future") (Sci. 305, 1397).

Salamander und Molche (Ordnung Caudata) rez. 9 Familien, 62 Gattungen, mind. 380 Arten (Nat. 413, 87: 535 Arten).

Länge 27 mm (*Thorius*, ohne Schwanz 14 mm, Südmexiko) bis 1,8 m/65 kg (*Andrias davidianus*, Chinesischer Riesensalamander).

Rezente Verbreitung der Caudata: Europa, nördlichstes Afrika, Asien, Nord-, Mittel-, nördliches Südamerika (nicht: Afrika außer äußerster Norden; mittl./südl. Südamerika, Australien, südwestliches Asien einschl. Indien, Inselwelt zwischen Asien und Australien).

Zwei Unterordnungen (Cryptobranchoidea, Salamandroidea); basal stehen die Cryptobranchoidea mit 2 Familien (Cryptobranchidae, Hynobiidae); zu den Cryptobranchidae gehören die größten Salamander: Chinesischer Riesensalamander *A. davidianus*, 180 cm; Japanischer Riesensalamander *A. japonicus*, 150 cm; Hellbender *Cryptobranchus alleganiensis*, 75 cm, zentrales und nordöstliches Nordamerika. Die größte rezente Familie der Salamander stellen die Lungenlosen Salamander (Plethodontidae) mit 30 Gattungen und 240 Arten bzw. nach neueren Angaben (Nat. 413, 87) fast 70 % der 535 Arten, also ca. 350 Arten.

Cryptobranchoidea ab Bathon nachgewiesen, Salamandroidea ab Oxfordium.

Hybridisierung verschiedener Salamanderlinien spielte in der jüngeren Evolution der Salamander eine große Rolle; hybridisierende Salamanderlinien weisen höhere Diversifikationsraten und niedrigere Extinktionsraten auf als nicht-hybridisierende (Sci. Rep. 10: 6566).

Die Familie der Lungenlosen Salamander ist fast ausschließlich (> 99%) auf Nord- und Mittelamerika beschränkt, außerdem im westl. Mittelmeergebiet (östlich nur bis Mittelitalien) und seit 2005 auch in Korea (als einzige asiatische Art der Familie!) nachgewiesen. Die disjunkte Verbreitung spricht für eine frühere holarktische Verbreitung. Auch zeigen 65 Blütenpflanzengenera eine derartig disjunkte Verbreitung, allerdings mit höherer taxonomischer Diversität in Asien. Phylogenetische Untersuchungen der Pflanzen deuten auf unterschiedliche Ereignisse und Zeitphasen der Separation, wobei die Disjunktionen allerdings stets spätestens im Miozän oder aber schon früher erfolgten, disjunkte Taxa sind nicht nahe verwandt. Dies gilt auch für den lungenlosen Salamander *Karsenia* aus Korea, den einzigen asiatischen lungenlosen Salamander, ohne nahe Verwandte in Nordamerika; die Disjunktion könnte möglicherweise schon vor dem Tertiär erfolgt sein. Plethodontiden gelten als sehr alt, die rezenten Gattungen *Plethodon* und *Aneides* sind schon im Oligozän (Arikareean) Montanas nachweisbar. Säugerfossilien deuten auf enge Verbindungen zwischen Ostasien und Nordamerika mindestens bis zum O-Miozän. Polare Meerestemperaturen von 15 Grad vor 70 MA und > 20 Grad vor 90 MA schufen günstige Lebensbedingungen für lungenlose Salamander und könnten ihre frühe Ausbreitung zwischen den Kontinenten gefördert haben (Nat. 435, 87).

Nach DNS-Untersuchungen muss der gemeinsame Vorfahr der Plethodontidae (Lungenlose Salamander) im Malm von der Schwestergruppe abgezweigt sein; die Familie entstand in Nordamerika und durchlief in der Oberkreide eine massive Radiation. Eurasien wurde nur in einem einzigen Event in der Oberkreide besiedelt; in Asien entstanden dann *Hydromantes* und *Karsenia*; ersterer breitete sich dann nach Europa und zurück nach Nordamerika aus. Insgesamt förderten Phasen größerer globaler Erwärmungen während der Oberkreide und des Wärmeoptimums um die PEG herum die Diversifizierung und inner- wie transkontinentale Ausbreitung von Salamandern in der Nordhemisphäre (PNAS 104, 19903).

Familien der Caudata nach BRI:

[*Marmorerpeton*: Bathon Europas]

(+) Karauridae: Bathon bis Kimm. (EU)

Sirenidae: ab Campan (NA) (Armmolche) ** (naA bereits im Cenoman der Kem Kem Beds Marokkos: J African Earth Sci. 57: 391 anno 2010).

Hynobiidae (lt. BRI kein foss. Nachweis; s.aber oben: ab O-Miozän) (Hynobiden) *

Cryptobranchidae (s.o., neuerdings ab Bathon; früher erst ab Thanet angegeben) *

Proetidae: ab Thanet (EU, NA) (Furchenmolche, Grottenolme) **

(+) Batrachosauroididae: Tithon bis Pliozän (EU, NA), naA U-Kreide bis Pliozän (Sci. Rep. 10: 2733) (z.B. *Palaeoproteus*, Paläozän bis O-Miozän). Phylogenetische Position der Familie völlig unklar; ebenso, ob sie die Schwestergruppe der (Proetidae + Sirenidae) darstellt oder völlig anders positioniert ist; in Nordamerika von der U-Kreide bis zum Pliozän, in Europa nur Paläozän bis O-Miozän mit 30-MA-Lücke zwischen Eozän und unt. O-Miozän)

Dicamptodontidae (lt. BRI kein foss. Nachweis) (Dicamptodontiden) **

(+) Scapherpetontidae: Alb bis U-Eozän (NA)

Amphiumidae: ab Maastricht (NA) (Aalmolche) **

Plethodontidae: ab U-Miozän (überw. NA; s.aber oben: schon ab Oligozän!) (Lungenlose Sal.) **

Ambystomatidae: ab U-Oligozän (NA) (Querzahnmolche) **

Salamandridae: ab Thanet (Salamandriden) **

* UO Cryptobranchoidea ** UO Salamandroidea

Auftreten der salamanderähnlichen **Albanerpetontiden** (Bajoc bis unt. Pliozän; manchmal als eigene Ordnung Allocaudata ausgewiesen), wahrsch. Schwestergruppe der Caudata+Salientia, z.B. *Albanerpeton* (Bathon, naA U-Kreide bis O-Pliozän; zuletzt im O-Pliozän Italiens; starb aus, als sich die typische mediterrane Vegetation entwickelte). Verbreitet in Laurasien und Nordafrika, naA. auch Nordamerika. Insgesamt nur 5 – 6 Gattungen, im Malm (und U-Kreide) *Celtodens*, sehr salamanderähnlich, 7 cm lang. Rippen kurz, Schwanz schnell ausdünnend, Gliedmaßen kräftig, nur 2 Halswirbel (Atlas, Axis), die direkt mit dem ersten Brustwirbel verschmolzen sind. Durch die fast vollständige Reduktion des Halses wurde das Genick versteift, ggf. infolge der unterirdischen Grabtätigkeit (BENTON).

rept-rept mjur

REPTILIEN: relative Abnahme der Gattungsvielfalt (nur noch vom Karbon "untertroffen").

1. Testudinata (Chelonia): (s. Lias).

Im Dogger Chinas gibt es eine Konzentratlagerstätte („Mesa Chelonia“) mit bis zu 36 Schildkröten pro qm (*Annemys sp.*, „Xinjiangchelyidae“). Die wasserlebenden

Schildkröten hatten sich wohl in einer Trockenzeit in ein Wasserloch in einem Flussbett zurückgezogen und waren gestorben, als das Wasserloch austrocknete. Ein katastrophaler Regenfall dürfte sie dann in einem kleinen, engen Bereich wie z.B. einem Kanal im zuvor ausgetrockneten Flussbett zusammengespült haben (Natwiss. 99: 925).

2. Ichthyosauria haben ihre Blütezeit (Trias, Lias) schon hinter sich; Beginn des Rückgangs. *Ichthyosaurus* (s. Lias), *Stenopterygius* (s. Lias).

3. Lepidosauria : Squamata : nach Erstnachweis in der M-Trias der Alpen (*Megachirella*) und Berichten über Squamata im Lias Gondwanas im Bathon auch Squamata in England (obwohl Squamata als Schwestergruppe der Rhynchocephalia schon seit der U-Trias existiert haben müssen). Details s. Malm. Im Bathon Englands wurden nachgewiesen:

- drei skinkomorphe Taxa (*Saurillodon*, *Balnealacerta*, *Bellairsia*)
- Paramacellodiden (+ ob. O-Kreide)
- eine anguimorphe Form, die wahrscheinlich zu den Varanoiden gehört
- ein Gekkote
- ein Squamata inc. sed. (*Oxiella*) (Palaeontograph. A 250, 123).

BENTON spricht von einer "dramatischen Radiation" der Lepidosauria im Dogger. Synapomorphien der Squamata: hochkinetischer Schädel (verschiedene Schädelpartien gegeneinander beweglich); unvollständige untere Schläfenbrücke.

Detaillierte Gliederung der Squamata/Lacertilia (Squamata = Lacertilia + Serpentes + Mosasauroida) s. Malm.

Älteste Schlange: *Eophis underwoodi* (167 MA, England; 25 cm lang). Die Nachuntersuchung von bisher als Eidechsenfossilien qualifizierten Wirbeln und Kieferresten ergab vier Schlangentaxa aus dem Zeitraum zwischen 167 und 143 MA aus den USA, England und Portugal. Typisch sind die nach hinten gebogenen Zähne. Allerdings sind die Fossilien zu fragmentarisch, als dass man die Schlangen daraus rekonstruieren konnte. Sie lebten wohl in Tümpeln, Teichen und Flüssen. Das älteste gut erhaltene Schlangenfossil (mit vier voll funktionalen Beinen) ist *Tetrapodophis* aus der Crato-Formation.

Etwas jünger (155 MA) als *Eophis* sind *Diabophis* aus Colorado und *Portugalophis* aus Portugal; letztere erreichte bereits eine Länge von 1,2 m. Die 144 MA alte *Parviraptor* lebte im Süßwasser. Danach klafft eine Überlieferungslücke bis zur vierbeinigen Schlange *Tetrapodophis* aus der Crato-Formation Brasiliens. Der charakteristische Schädel der Schlangen entwickelte sich lange bevor die Beine verloren gingen.

Aus der Daohugou-Formation der inneren Mongolei (Callov oder unt. Oxfordium) wurde die älteste Eidechse (inc. sed.; „lizard“) mit gut erhaltenen Hautabdrücken berichtet; es handelt sich um ein frisch geschlüpftes Tier, daher ist die taxonomische Zuordnung besonders unsicher (daneben ist eine partiell erhaltene Eidechse aus dem libanesischen Bernstein bekannt; Alter: Neokom bis Apt). (Natwiss. 94, 431).

4. Archosauria:

4.1 Krokodile: neben den Teleosauriern (Toarc – Valang.) erscheinen jetzt weitere

Mesosuchia-Familien, z.B. Metriorhynchidae (Bathon bis Hauterive):

Teleosauridae: *Teleosaurus* (Lias bis Malm), *Steneosaurus* (ob. Lias bis Malm)

Metriorhynchus (Dogger, Malm): 3 m, extreme Anpassung ans Wasserleben, Verzicht auf schweren Rückenpanzer, paddelartig umgebaute Gliedmaßen (Hinterbeine länger als Vorderbeine), Schwanz mit fischähnlicher Flosse, Wirbelsäulenverlauf wie bei Fischeosauriern.

Tyrannoneustes (Dogger, auch im Ornatenton des Wiehengebirges), bis 5 m lang, ad Fam.

Metriorhynchidae

Junggarsuchus (Bathon oder Callov) als letzter sicherer Vertreter der **Sphenosuchia** (ab M-/O-Trias); fragliche Vertreter im Malm. *Junggarsuchus* ist noch stärker als alle früheren Sphenosuchia an eine laufende Lebensweise an Land angepasst, zeigt aber gleichzeitig Veränderungen im Schädelbau, die auf eine höhere Beißkraft abzielen (Verstärkung intracranialer Gelenke, Zunahme der Kaumuskulatur) und damit schon auf die Crocodyliformes deuten; er ist damit die Schwestergruppe der Crocodyliformes, und die Sphenosuchia sind paraphyletisch in Bezug auf Crocodyliformes. Interessanterweise entwickelten sich also moderne kraniale Merkmale der Krokodile zu einem Zeitpunkt maximaler Adaptation an eine terrestrische Lebensweise. Insgesamt zählen die Sphenosuchia, die relativ klein (< 1,5 m) blieben, zu den grazilsten unter den nicht-fliegenden Archosauriern (Nat. 430, 1021; erweitert):

--- Phytosauria

--- Aetosauria

--- Rausuchia

ab jetzt: CROCODYLOMORPHA

ab jetzt: „Sphenosuchia“ (paraphyletisch): (basalste Crocodylomorpha)

--- *Gracilisuchus*

--- *Stagonolepis*

--- *Postosuchus* (5 m lang, Keuper)

--- *Erpetosuchus*

--- *Pseudoesperosuchus* + *Terrestrisuchus* + *Hesperosuchus* + *Saltoposuchus* + *Kayentasuchus*
+ *Dromicosuchus* + *Litargosuchus*

--- *Sphenosuchus*

--- *Dibothrosuchus*

--- *Junggarsuchus* (ob. Dogger)

ab jetzt: CROCODYLIFORMES

--- *Protosuchus* (ad Protosuchia)

--- *Gobiosuchus*

--- *Alligator*

Im Dogger Auftreten der **Neosuchia** (Dogger bis O-Eozän), zunächst die langschnäuzigen **Goniopholididae** (Dogger bis O-Kreide; Süßwasser- und Meeresbewohner), später auch Pholidosauridae (U-Kreide bis O-Eozän, z.B. *Sarcosuchus* aus der höheren U-Kreide). Nach neueren Angaben (Natwiss. 100: 835) Goniopholididae ab Lias.

4.2 Pterosauria: erster Nachweis der **Pterodactyloidea** im Callov oder Oxfordium

Chinas (ca. 163 MA alt, mindestens aber 161 MA) mit *Kryptodrakon progenitor*; 5 MA älter als der bis dahin älteste Pterodactyloide. Spannweite 1,47 m, recht kurze Flügel; Landbewohner, kein Küstenbewohner. Küstenbewohner haben längere Flügel. Indiz, dass die Pterodactyloidea von terrestrisch lebenden Flugsauriern abstammen. Kladistisch basalster Vertreter der Pterodactyloidea. Fragliche Pterodactyloidea auch schon im Bathon Englands (Acta Pal. Pol. 63).

Im Dogger der Provinz Liaoning wurde mit *Darwinopterus* ein Flugsaurier beschrieben, der in einem Mosaikmodus eine Übergangsform zwischen Rhamphorhynchoidea und Pterodactyloidea darstellt: Schädel und Halswirbelsäule waren schon „modern“, Achsenskelett, Extremitätengürtel und Gliedmaßen noch auf dem Niveau der Rhamphorhynchoidea (z.B. langer Wirtelschwanz). Keine intermediären Merkmale, sondern Mosaikmodus (Natw. Ru. 2/10, 86); Spannweite ca. 0,8 m. Männliche Tiere mit einem sagittalen knöchernen Kamm vom kaudalen Ende des Rostrums bis zum Hinterende des Craniums; weiblichen Tieren fehlt ein solcher Kamm (Details s. „O-Trias“; ein weibliches Tier mit Ei gefunden).

Datierung: oberer Dogger oder unterer Malm (Tiaojiang Formation) (Sci. 331, 321).

Fam. Rhamphorhynchidae (Toarc bis ob. Tithon; Reliktform im Barrem der Yixian-Form.):

Rhamphocephalus (Bathon): mehrere Arten, fragmentär, Spannweite ca. 0,9 bis 1,2 m; Flugfingerglieder zeigen dreieckigen Querschnitt wie bei Pterodactyloidea, so daß es sich um Übergangsformen zu den im Malm erscheinenden Kurzschwanzflugsauriern handeln könnte.

Rhamphorhynchus (Dogger, Malm von Europa, Afrika), Flügelspannweite 1,7 m

Angustinaripterus (mittl. Dogger, China): Spannweite ca. 1,6 m, Fischfressergebiß, ca. 18-20 Zähne je Kiefer, die alternierend ineinander greifen. Langer Kopf mit sehr schmaler Nasenöffnung.

Klobiodon (Bathon Englands) Die Diversität der Flugsaurier war im M-Jura größer als bisher angenommen

Rhamphorhynchoidea inc. sed.: *Pterorhynchus* (Callov bis Kimm.), Spannweite 0,9 m
Pterodactyloidea:

Kryptodrakon, Callov oder Oxford, China; Spannweite 1,5 m

dino-dino mjur

4.3 Saurischia:

ther-ther mju

- a) **Theropoda:** In 175-200 MA alten Schichten (Lias oder U-Dogger) wurden 1991 in der Antarktis Reste eines großen Carnivoren mit ca. 60 cm langem Schädel gefunden. Damit sind die großen Carnivoren mind. 20 MA älter als bisher angenommen (Sci. 262, 846; 1993).

Ab dem mittleren Jura stellen die basalen Tetanurae Allosauroida und Megalosauroidea für 85 MA fast alle riesigen Theropoden; erst in der höheren Kreide werden sie durch Tyrannosauridae und Abelisauridae abgelöst. Ging man früher davon aus, dass die letzten großen Allosauroida mit den Carcharodontosauridae in der untersten Oberkreide erloschen, ergaben neue Funde, dass die Allosauroida bis ins untere Maastricht überlebten, auch in der Oberkreide weitgehend kosmopolitisch verbreitet waren und in der Familie Neovenatoridae auch noch Riesenformen wie *Chilantaisaurus* (Turon, 2,5 – 4 t) hervorbrachten (Natwiss. 97, 71), wobei letzterer aber neuerdings zu den Spinosauridae gestellt wurde (Natwiss. 99, 369).

Ceratosauroida (Lias bis KTG).

Im Dogger unbedeutend.

Fam. Ceratosauridae: Sinemur bis Tithon, kosmopolitisch

Tetanurae: Auftreten der Megalosauroidea und Allosauroidea als basale Tetanurae im Dogger; sie entwickelten rasch Taxa von großer Körpergröße wie *Shidaisaurus* (5-6 m; Aalen bis Callov) und *Megalosaurus* und waren die ersten Theropoden, die die 2-t-Grenze überschritten (älteste Taxa > 2 Tonnen:

Torvosaurus – ad Megalosaurinae; mittl. – spätes Kimmeridge; 9 bis 11 m lang; Nordamerika
Saurophaganax – ad Allosauroidea; Morrison-Formation; bis zu 12 m lang).

Fam. Megalosauridae: Dogger und Malm; zwei UF: Megalosaurinae und Eustreptospondylinae

Megalosaurus (Bathon Englands): 9 m lang, 3 m hoch, 0,9 t schwer. Kräftige Finger mit starken Krallen. Schwerer Kopf, kurzer muskulöser Hals.

Wiehenvenator (Callov, Wiehengebirge, 9 m lang, >2t), von einer nahe gelegenen Insel in den Ornatenton eingeschwemmt; ad Megalosaurinae

Duriavenator (Bajocium Englands, Megalosaurinae)

Eustreptospondylinae (6 Gattungen aus dem frühen Mitteljura von England, Frankreich, Nordafrika)

Poekilopleuron bucklandii aus dem Bathon der Normandie wahrscheinlich ein Vertreter der Spinosauroida.

Allosauroidea: *Monolophosaurus* (Dogger Chinas; 5 m lang, ca. 800 kg) als basalster Vertreter der Allosauroidea.

IO **Coelurosauria**:

lediglich fragliche Zähne von Dromaeosauriden. Außerdem *Proceratosaurus* als erster Vertreter der **Tyrannosauroida** (s. Sci. 326, 418).

Proceratosaurus (Bathon Englands; 3, naA 5 m): nur als Schädel bekannt; kleines Horn auf der Schnauze.

[Die vogelnahe Maniraptoren aus den Daohugou Beds in China, die möglicherweise in den Dogger datieren, werden im Malm abgehandelt; lt. Nat. 455, 1105 zwischen 168 und 152 MA alt, also höherer Dogger oder Malm].

saur-saur mju

b) **Sauropodomorpha**:

b1) **Prosauropoda**:

Prosauropoda nach neueren Angaben schon bis zum Toarc erloschen (s. Lias). NaA noch *Lufengosaurus* (ad Massospondylidae) im Bajoc Chinas.

b2) **Sauropoda**:

Cetiosaurus (Bajoc – Bathon Europas) mit 18,3 m Länge und 9 t Gewicht größtes Reptil vor dem Malm. In Australien der 15 m lange, ca. 20 t schwere *Rhoetosaurus brownei*, ebenfalls einer der ältesten typischen Sauropoden. Möglicherweise entstanden die Sauropoden in Australien und breiteten sich von Gondwana aus nach Norden hin aus. **Shunosaurus** (Euhelopodidae; Bathon Chinas) ist der älteste Sauropode mit vollständig erhaltenem Skelett; alles ältere Sauropodenmaterial ist fragmentarisch. *Ferganasaurus* aus dem Callov Kirgisiens ist das älteste Körperfossil eines Neosauropoden; allerdings finden sich schon im Bathon Englands Spuren, die weiter abgeleiteten Neosauropoden, den Titanosauriformes, evtl. Saltosauridae, zugeordnet werden (s.u.).

Shunosaurus (mittl. Dogger) und *Omeisaurus* (Malm) aus China sind die ältesten Sauropoden mit nahezu komplett erhaltenem Schädel, wobei die spatelförmigen Zahnkronen ein regelmäßiges Muster aus V-förmigen Abnutzungsfacetten zeigen, wie es typisch für frühe Sauropoden ist. Regelmäßige Abnutzungsfacetten sind aber die Folge einer präzisen Zahn- zu Zahn-Okklusion, was eine bemerkenswerte Adaptation bei Tieren darstellt, die regelmäßig ihre Zähne ersetzen. Zwar entwickelten die Säugetiere zu dieser Zeit ebenfalls eine präzise Zahn-zu-Zahn-Okklusion, aber unter weitgehendem Verlust des Zahnwechsels. *Shunosaurus* mit Knochenkeule am Schwanz.

Auftreten der **Diplodocidae** (BRI: Bajocium bis Maastricht) sowie – als erste Titanosauriformes – der **Brachiosauridae** (ob. Dogger bis Cenoman, lt. BRI: Aalen bis Alb). *Lapparentosaurus* ist ein Titanosauriformer aus dem Bathon Madagaskars.

Beispiele für Sauropoden des Dogger:

Fam. Cetiosauridae (Lias bis Malm; Wirbel nur teilweise ausgehöhlt, daher noch hohes Körpergewicht; Beckengürtel nur mit vier Kreuzbeinwirbeln verschmolzen). Primitivste und älteste Familie der Sauropoden. (Lt. BRI nur Bajocium bis Tithon)

Cetiosaurus (Dogger, Malm; 18,3 m; 9 t; Europa, Afrika): Hals und Schwanz kürzer als bei übrigen Sauropoden; steifer Hals. NaA Bajoc – Bathon.

“*Bothriospondylus*” (mittl. Dogger, Malm; maximal 20 m); die Gattung wurde früher in die Nähe der Brachiosauridae gestellt. Inzwischen aber invalid; non-neosauropoder Eusauropode inc. sed. (Palaeont. 53, 277)

Shunosaurus (Bathon - Callov, 10 m), mit Dornen besetztes Schwanzende aus miteinander verwachsenen Knochen als „Keule“ gegen Angreifer. Einziger Sauropode mit einer solchen Waffe an der Schwanzspitze, die an Ankylosaurier erinnert. Kladistisch basalster Eusauropode.

Titanosauriformes:

Lapparentosaurus (Bathon Madagaskars): basaler Titanosauriformer; ältestes gefundenes Exemplar hatte ein Alter von 43 Jahren erreicht

Fam. Brachiosauridae (Dogger bis Cenoman):

Volkheimeria (Dogger Patagoniens)

Aus einer Höhle in Frankreich (Castelbouc Cave) wurden 1,25 m lange Fußspuren (*Occitanopodus*) aus dem Bathon beschrieben, ca. 166-168 MA, wahrscheinlich von Titanosauriformes.

Titanosauria:

In Ardley (GB) bis 180 m lange Dinosaurierspuren, die nach der Anatomie (fehlende

Handklaue) und der Spurbreite der Trittsuren (Abstand zwischen rechten und linken Trittsiegeln ist bei Titanosauriern größer, weil die Beine weiter entfernt von der Mittellinie des Körpers angeordnet sind) von Titanosauriern stammen müssen (mittl. Bathon, 163 MA; evtl. von Saltosauridae innerhalb der Titanosauriformes). [älteste Körperfossilien von Titanosauria (Schwestergruppe der Brachiosaurier) im Kimmeridge Tansanias (*Janenschia*)]. Bemerkenswert ist, dass die Fußspuren von einer Sauropodenherde stammen, die offenbar mehr als 1 Art umfasste (wie bei rez. Säugern als Verteidigungsstrategie oder als Nebenprodukt übereinstimmender Wanderungsrouten) (Sci. 296, 1659).

orni-orni mjur

4.4 Ornithischia:

- a) **Ornithopoda** (Hettang bis KTG): Auftreten der **Hypsilophodontidae** (Bathon bis KTG) und ihrer Schwestergruppe Iguanodontia (bis KTG); ältester Iguanodontia: *Callovosaurus* (3,5 m, ad Dryosauridae).

Heterodontosauridae: *Manidens* aus dem unt. Dogger Patagoniens der letzte Heterodontosauride Gondwanas (in China überleben die Heterodontosauridae bis in die Jehol-Biota); Länge ca. 60-75 cm; einer der kleinsten Ornithischia. Details s. Lias; hohe Kronen, aber noch keine Abnutzungsfacetten. Übergang zur Herbivorie.

Iguanodontia: im Gegensatz zu ihren „Vorfahren“, den Hypsilophodontidae (ebenfalls ab ob. Dogger nachweisbar) keine raschen Läufer und Sprinter, sondern massig, schwerknochig, Oberschenkel länger als Unterschenkel, schwere hufartige Krallen an Vorder- und Hinterbeinen. Liefen überwiegend auf allen vieren. Schnabelartige Kiefer, hochkronige, reihige Backenzähne. Konnten sich aber auch auf die Hinterbeine stellen. Ältester: *Callovosaurus* (Dogger; zur Familie Dryosauridae).

Hypsilophodontidae (ab Bathon bis KTG; erfuhren in ihrer Lebensspanne keine wesentlichen Veränderungen). Beschreibung s. Malm.

Agilisaurus (Dogger; China, 1,2 m): Stellung zu Hypsilophodontiden aber nicht sicher (inc. sed.), evtl. andere Familie. Kiefer mit hohen, blattförmigen Mahlzähnen und größeren spitzen Zähnen im vorderen Bereich. Große Augen, kurzer Hals, kurze Arme, lange Beine, langer Schwanz.

- b) Auftreten der **Stegosauria** (Bathon bis Coniac, naA Santon; evtl. schon im Lias), z.B. *Omosaurus* (mittl. Dogger, ähnlich *Stegosaurus*), *Huayangosaurus* (China) (s. Lias). Maximum der Stegosauria im Malm. Bei Reduktion der lateralen Osteodermreihen wurde paramedian ein Paar aufrechter Knochenplatten vom Hals bis zum Schwanz etabliert. Schädel niedrig, fast zylindrisch. Hinterbeine deutlich länger als Vorderbeine (Indiz für Abstammung von bipeden Vorfahren). Die Knochenplatten auf dem Rücken waren in einer Doppelreihe angeordnet, wobei die Platten (nach einem optimal erhaltenen Fund inzwischen sicher zu beurteilen) alternierend (also nicht parallel) angeordnet waren. Oberfläche der Platten von verzweigten Rinnen durchzogen (Blutgefäßimpressionen). Die Anordnung der Platten spricht für eine Funktion bei der Temperaturregulation (wie bei Pelycosauria); durch Anpassung des Blutstroms in den Platten sowie durch Ausrichtung der Platten im Luftstrom konnte das Tier schneller abkühlen (z.B. indem es große Blutmengen in die Platten pumpte oder sich mit der Breitseite in den Wind stellte) (BENTON).

Fam. Stegosauridae (Bathon bis Santon, naA Coniac) und Fam. Huayangosauridae (Hettang bis Callov lt. BRI)

Huayangosaurus (Bathon, Asien, 4,5 m): einer der ersten Stegosaurier mit primitiven Merkmalen, die später verloren gingen, z.B. Zähne im Vordermaul, lange Vorderbeine (später dann kürzer), Knochenplatten schmal und dick (bei späteren Formen breit und dünn). Doppelreihe aus ca. 15 Knochenplatten, über den Hüften am höchsten und größten; dort zusätzlich ein Paar Dornen; Schwanz mit zwei Dornenpaaren.

Lexovisaurus (Callov, Europa, 5 - 6 m): zwei Reihen dünner Knochenplatten auf dem Rücken; 2 oder 3 Dornenpaare auf der Schwanzspitze. Schräg nach außen unten zeigende Schulterdorne (1 Paar), 1 m lang, an der Basis 27 cm breit, wirken wie abstehende Arme.

Kladogramm der Stegosauria (Natwiss. 94, 367):

- *Lesothosaurus*
- *Huayangosaurus*
- *Dacentrurus*
- *Chialingosaurus* + *Tuojiangosaurus* (nicht aufgelöst)
- *Kentrosaurus*
- *Chungkingosaurus*
- *Hesperosaurus* + *Wuerhosaurus*
- *Lexovisaurus*
- *Stegosaurus* (2-3 Arten)

- c) **Ankylosauria** [ggf. sind die **Ankylosauria** bzw. deren unmittelbare Vorfahren schon im Lias vertreten, s.dort]. Die fraglich zu den Ankylosauriern gestellte *Scelidosauridae* lebte vom Sinemur bis Tithon, die *Nodosauridae* (lt. BRI) vom Callov bis zur KTG. *Ankylosauridae* lt. BRI ab Apt. BENTON nennt *Ankylosauria* ab Dogger. *Sarcosaurus* als basaler Vertreter der *Nodosauridae* im Callov Europas.

***Kulindadromeus* – ein befiederter basaler Neornithischia als Indiz für die Entwicklung der Befiederung der Dinosaurier vor der Dichtomie in Saurischia/Ornithischia (Sci. 345: 451; Natwiss. Ru. 3/2016: 140)**

Während die borstige Schwanzquaste von *Psittacosaurus* und filamentöse Strukturen bei *Tianyulong* noch als eigenständige Entwicklung (Novation) vergleichbar den borstenartigen Strukturen bei Flugsauriern oder Haaren bei Säugern interpretiert werden könnten, weist *Kulindadromeus*, ein basaler Neornithischia aus dem M- oder O-Jura Sibiriens, auch komplexere Filamentstrukturen (in seinem über den gesamten Körper verteilten Integument) auf, die in der Gesamtschau als homolog zu den Federn in der Theropodenlinie zu bewerten sind. Insgesamt fanden sich – neben drei verschiedenen Schuppentypen – drei verschiedene Integumentstrukturen:

- einzelne haarartige Filamente, wie man sie auch von basalen Coelurosauriern kennt (Morphotyp 1) (Monofilamente: an Kopf, Thorax, Rücken); je nach Lokalisation zwischen 10 - 15 und 20 – 30 mm lang und 0,15 bzw. 0,2 – 0,3 mm dick – und damit viel dünner und kürzer als

die borstenartigen Strukturen am Schwanz von *Psittacosaurus* und die filamentartigen Strukturen bei *Tianyulong*.

--- büschelförmige Filamentstrukturen entlang des Humerus und Femur aus etwa 5 bis 7 Filamenten, die proximal konvergieren und von der Mitte einer basalen Platte ausgehen; Morphotyp 3 ähnelnd, an die Daunenfedern von Küken erinnernd. Keine Barbulen, kein Schaft. 10 bis 15 mm lang. **Damit wurden erstmals verzweigte filamentöse Strukturen außerhalb der Theropoden gefunden!**

--- ein bisher gänzlich unbekannter komplexer Integumenttyp im proximalen Abschnitt der Tibia, wo sich 6 bis 7 bandartige Elemente proximal bündeln; jedes bandartige Element selbst besteht aus etwa 10 dünnen (0,05 – 0,1 mm) parallel verlaufenden Filamenten.

Kulindadromeus war ein ca. 1,5 m langer bipeder Pflanzenfresser mit kurzem Schädel, Pflanzenfressergebiss, verlängerten Hinterbeinen, kurzen Vorderbeinen und verlängertem Schwanz; kladistisch ein basaler Vertreter der Neornithischia, d.h. auf der Linie zu den Hadrosauriern kurz nach dem Abzweig zu (Ankylosauriern + Stegosauriern) stehend.

Der gemeinsame Vorfahr der Ornithischia und Saurischia war also nicht nur in der Lage, einfache Monofilamente zu bilden, sondern wohl auch schon komplexere Strukturen. Möglicherweise entstand dies schon innerhalb der Archosauromorpha (worauf die Integumentstrukturen von *Longisquama* und Flugsauriern hinweisen).

Die distalen Beinabschnitte waren bei *Kulindadromeus* – ebenso wie bei vielen Ornithuromorpha – nicht befiedert, sondern beschuppt. Dies könnte dem basalen Zustand bei Dinosauriern entsprechen, allerdings sollen sich die Schuppen an den Füßen der Ornithuromorpha sekundär aus Federn entwickelt haben; in der Evolution der Vögel wurden die Fuß-/Beinfedern graduell von distal nach proximal reduziert.

Die Bildung der Schuppen an Füßen und Beinen der Ornithuromorpha verlangt die aktive Unterdrückung der Ausbildung von Federn durch Hemmung epidermaler Auswüchse (über *sonic hedgehog* reguliert); bei Züchtungen (z.B. Hühnern) mit partiell befiederten Beinen ist diese Hemmung teilweise aufgehoben. Damit bleibt offen, ob die starke Beschuppung der distalen Hinterbeine bei *Kulindadromeus* tatsächlich den Ausgangszustand der Dinosaurier darstellt oder auf einer (sekundären) Hemmung der Ausbildung federartiger Strukturen beruht, d.h. befiederte Hinterbeine/Füße den Ursprungszustand bei Dinosauriern darstellen und *Kulindadromeus* konvergent zu den meisten Ornithuromorpha stattdessen Schuppen ausbildete? (Sci. 345: 451).

Isaberrysaura (U-Bajocium, Argentinien) war ein ca. 5 – 6 m langer Ornithischia, der Merkmale von basalen Ornithopoden und Stegosauriern (Schädelmerkmale) vereinigt und bisher nicht sicher zuordnungsfähig ist. Bemerkenswert ist der Mageninhalt, der von Cycadeensamen dominiert wurde. Die Samen wurden wohl unzerkaut geschluckt, da die Zähne nicht zum Zermahlen der harten Samenschalen geeignet waren. Einige Samen dürften unverdaut wieder ausgeschieden worden sein, so dass diese Dinosaurier eine wichtige Rolle bei der Verbreitung der Samen gespielt haben dürften (Natwiss. Ru. 8/2017: 409).

Kladogramm und zeitliche Verbreitung der Dinosaurier (nach SERENO 1999, Sci. 284, 2138):

SAURISCHIA:

SAUROPODOMORPHA:

a) **PROSAUROPODA** (? Carn, unt. Nor bis Bajoc) :

--- *Riojasaurus*

ab jetzt: **Plateosauria** :

---- Massospondylidae (*Massospondylus*, *Yuannanosaurus*)

---- *Lufengosaurus*

---- Plateosauridae (*Sellosaurus*, *Plateosaurus*)

b) **SAUROPODA**

--- *Vulcanodon* (unt. Lias)

ab jetzt: **Eusauropoda:**

---- *Shunosaurus* (mittl. Dogger)

---- *Barapasaurus* (ob. Lias) + (paraph.) *Omeisaurus* (unt. Malm)

ab jetzt: **Neosauropoda**

i) --- **Diplodocoidea** (?M-Dogger bis ?U-Malm, U-Malm bis U-Maastricht)

---- Dicraeosauridae

---- Diplodocidae (lt. BRI ab Bajocium)

ii) --- **Macronaria**

---- *Haplocanthosaurus*

--- *Camarasaurus* (mittl. Malm)

ab jetzt : **Titanosauriformes**

1) --- **Brachiosauridae**

(O-Dogger -Cenoman)

2) --- **Somphospondyli**

--- *Euhelopus*

--- Titanosauria

(?O-Dog.- U-Malm;
U-Malm bis KTG)

THEROPODA:

--- *Eoraptor* (ob. Karn = mittl. U-Keuper)

--- Herrerasauridae (ob. Karn bis ob. Nor)

ab jetzt: **Eutheropoda:**

a) **CERATOSAURIA:**

aa) **Ceratosauroida** (*Elaphrosaurus*, *Ceratosaurus*,
Abelisauridae) (?Karn bis U-Malm; U-Malm bis KTG)

ab) **Coelophysoidea** (Karn bis mittl. Lias) :

---- *Dilophosaurus*

---- *Liliensternus*

---- Coelophysidae

b) **TETANURAE** (? Karn bis U-Lias, U-Lias bis KTG)

ba) **Spinosauroida** (? O-Lias bis Dogger; Dogger bis M-Santon):

---- Torvosauridae

---- Spinosauridae

bb) **Neotetanurae:**

i) **Allosauroida** (ob. Lias bis unt. Maastricht)

- ii) **Coelurosauria** (Sinemur bis KTG) :
- *Ornitholestes* + Compsognathidae (paraph.) (Malm)
 - ab jetzt: **Maniraptoriformes** :
 - 1) **Ornithomimosauria** :
 - Therizinosauridae (Segnosauria)
 - **Ornithomimoidea**:
 - Alvarezsauridae
 - Ornithomimidae
 - 2) **Tyrannoraptora** :
 - Tyrannosauroidae (Oxford – KTG)
 - ab jetzt: **Maniraptora** :
 - Oviraptorosauria (?Malm – Apt; Apt – M-Maast.)
 - ab jetzt: **Paraves** :
 - a) **Deinonychosauria**:
 - Dromaeosauridae (?ob. Malm, JKG b. M-Maast.)
 - Troodontidae (U-Malm bis O-Maast.)
 - b) **Aves**:
 - *Archaeopteryx*
 - *Confuciusornis*
 - Enantiornithes
 - Euornithes

ORNITHISCHIA:

--- *Pisanosaurus* (ob. Karn)

--- *Lesothosaurus* (unt. Lias)

1) **THYREOPHORA:**

--- *Scutellosaurus* (unt. Lias)

--- *Emausaurus* (ob. Lias)

--- *Scelidosaurus* (unt. Lias)

ab jetzt: **Eurypoda** (?unt. Lias bis M-Dogger; Dogger bis KTG)

a) **Stegosauria** (mittl. Dogger bis Santon):

--- *Huayangosaurus* + *Dacentrurus* + Stegosaurinae

b) **Ankylosauria:**

ba) **Nodosauridae** (*Hylaeosaurus* + Nodosaurinae) (ob. Dogger bis KTG)

bb) --- *Gargoyleosaurus*

--- **Ankylosauridae** (*Minmi* + Ankylosaurinae) (ob. Dogger bis KTG)

2) **NEORNITHISCHIA:**

2a) **ORNITHOPODA:**

--- **Heterodontosauridae** (U- Lias bis U-Kreide/Jehol)

ab jetzt: **Euornithopoda** (?U-Lias bis O-Dogger; O-Dogger bis KTG):

i) **Hypsilophodontidae** (ob. Dogger bis KTG)

ii) **Iguanodontia:**

--- *Muttabarosaurus* + *Tenontosaurus* (Apt) (paraphyl.)

--- Dryosauridae (Dogger, naA unt. Malm bis Alb)

ab jetzt: **Ankylopollexia** (unt. Malm bis KTG):

- Camptosauridae (unt. Malm bis JKG)
 - ab jetzt: **Styracosterna:**
 - *Probactrosaurus*
 - ab jetzt: **Hadrosauriformes:**
 - Iguanodontidae (Berrias bis Alb)
 - ab jetzt: Hadrosauroidea:
 - *Ouranosaurus* (Apt)
 - *Protohadros*
 - **Hadrosauridae** (Apt?, Alb?,
Cenoman bis KTG):
 - Hadrosaurinae
 - Lambeosaurinae
- 2b) **MARGINOCEPHALIA** (?U-Lias bis ?JKG, JKG bis KTG):
- i) **Pachycephalosauria** (?U-Malm bis ?Barreme, Barreme bis KTG):
 - *Stenopelix*
 - *Goyocephale*
 - *Homalocephale*
 - *Stegoceras*
 - ab jetzt: **Pachycephalosauridae:**
 - *Prenocephale*
 - ab jetzt: **Pachycephalosaurinae:**
 - *Stygimoloch*
 - *Pachycephalosaurus*
- ii) **Ceratopsia:**
 - *Psittacosaurus* (Berrias bis Alb)
 - *Chaoyangosaurus* (Berrias)
 - ab jetzt: **Neoceratopsia** (Valangin bis KTG):
 - *Leptoceratops* (ob. Maastricht)
 - ab jetzt: **Coronosauria:**
 - Protoceratopsidae (ob. Santon bis unt. Maastricht)
 - ab jetzt: **Ceratopsoidea:**
 - *Montanoceratops* (u. Maastricht)
 - *Turanoceratops*
 - ab jetzt: **Ceratopsidae** (unt. Campan bis KTG)
 - Centrosaurinae
 - Ceratopsinae

„?“ in den Zeitangaben bedeutet: Verbreitungszeiträume, die nur aufgrund fragmentarischer oder unbeschriebener Funde belegt bzw. vermutet sind.

Unterstreichung bedeutet: im Dogger präsent; Halbunterstreichung bedeutet: im Dogger aufgrund fragmentarischer oder unbeschriebener Funde vermutet.

syna-syna mjur

THERAPSIDA: Bisher galt *Bienotheroides* (Cynodontier-Familie Tritylodontidae) aus dem oberen Dogger als letzter Therapside; neuerdings werden aber Tritylodonten aus dem Malm Chinas sowie der unteren Unterkreide (Valangin und/oder Hauterive) Japans und Sibiriens berichtet sowie von einem Dicynodontia aus der ob. U-Kreide Australiens.

säug-säug mjur

SÄUGETIERE:

Abgesehen von vereinzelt Auffassungen, das *Kuehneotherium* aus der obersten Trias bereits zu den Theria zu stellen (s. Keuper), erscheint spätestens im Dogger (naA schon im Lias) die UKL **Theria** mit der O (**Eu**)**Pantotheria** als unmittelbare Vorfahren der modernen Säugetiere. Erster Vertreter dieser O ist das entfernt eichhörchenähnliche *Amphitherium* (M-Dogger). Die Eupantotheria lebten bis zur U-Kreide.

Ab dem Bathon sind erstmals Säuger mit tribosphenischer Bezahnung dokumentiert; es handelt sich dabei um die Australosphenida, deren Tribosphenie sich konvergent entwickelte. Aber schon im oberen Dogger bzw. um die Dogger-Malm-Grenze herum (zwischen 165 und 160 MA) ist mit *Juramaia* der älteste mögliche Eutheria nachweisbar – und damit der älteste Vertreter der Boreosphenida, auf jeden Fall aber der älteste Tribosphenide.

Eine breite ökologische Diversität der Säuger und Mammaliaformes war bereits im M-Jura etabliert: Gleitflieger wie *Volaticotherium* sowie die Haramiyiden *Vilevolodon* und *Maiopatagium*; *Agilodocodon* kletterte auf Bäumen und nagte an der Rinde, um an Pflanzensäfte zu gelangen; *Castorocauda* von der Größe eines Schnabeltieres lebte in Flüssen, hatte Schwimmfüße und einen Biberschwanz, und *Docofossor* besaß Grabklauen und ähnelte einem modernen Maulwurf. Und der Docodonta *Microdocodon* (165 MA) ist der älteste Mammaliaforme, von dem aus der Form des Zungenbeins eindeutig abzuleiten ist, dass er schon Milch wie ein modernes Säugetiere säugte. Es sieht inzwischen so aus, dass die Säuger moderne Merkmale recht rasch entwickelten, in einer kurzen Phase ökologischer Experimentierfreudigkeit (Nat. 574: 468).

Mammaliaformes:

Docodonta:

Von den basalen Säugergruppen erschienen im Dogger (Bathon) die **Docodonta**, die sich evtl. über Formen wie *Woutersia* (ob. Nor bis unt. Rhät) von den Morganucodontiden ableiten könnten. Die mammaliaformen Docodonta stehen den Kronengruppensäugetern näher als *Sinoconodon* und die Morganucodontidae. Hauptverbreitung im Dogger (ab Bathon) und Malm, drei Gattungen noch in der U-Kreide. *Reigitherium* aus dem Campan-Maastricht Patagoniens wird neuerdings als Vertreter der Meridiolestida (ad Symmetrodonta) und nicht mehr als Docodonta betrachtet, womit die Docodonta schon in der Unterkreide erloschen.

Im Jahr 2006 wurde ein Docodonta aus dem Dogger (164 MA) Chinas beschrieben (*Castorocauda*), der mit einer Länge von > 43 cm nicht nur das größte bekannte Säugetier (ca. 800 g) des Jura darstellt, sondern auch erstaunliche Adaptationen an eine semiaquatische, grabende und fischfressende Lebensweise zeigt, konvergent zu den heutigen Seeottern und Schnabeltieren, mit biberartigem Schwanz (Sci. 311, 1110 + 1123). Ältester direkter fossiler Nachweis von Fell in der Säugerlinie; erhalten u.a. als Impressionen der Deckhaare. Damit ist nachgewiesen, dass Mammaliaformes außerhalb der Kronengruppe schon Fell besaßen. Schwanz: dorsoventral abgeflacht, das proximale Viertel ist mit Deckhaaren bedeckt, die beiden mittleren Viertel mit Hornschuppen und mäßig viel Haaren, das letzte Viertel mit Schuppen und wenigen Deckhaaren;

Schwanz breit, platt, schuppig, biberartig. Postkraniale Merkmale (Wirbelsäule, Schwanz) ähnlich modernen Ottern und Bibern; konkrete Anzeichen für Schwimmhäute zwischen den Zehen der Hinterbeine. Zähne ähnlich Robben und Walen; Ernährung wohl von kleinen Fischen und Wirbellosen.

Die Vorderbeine zeigen dagegen große Ähnlichkeiten zu denen des rezenten Schnabeltieres in Bezug auf Adaptationen an eine schwimmende und grabende Lebensweise – wie auch bei dem Docodonten *Haldanodon* aus dem Malm, von dem man auch bereits eine semiaquatische Lebensweise annahm, ähnlich modernen russischen Desmanen. Da beide Taxa innerhalb der Docodonta nicht nahe verwandt waren (s.u.), zeichnet sich ab, dass Docodonta grabende Tiere mit einer gespreizten Beinhaltung waren; sie könnten die Vorderbeine aber auch zum Rudern während des Schwimmens genutzt haben (wie das Schnabeltier).

Erhaltene Schädellänge > 6 cm, Körpermasse mindestens 500 g, max. 800 g; erhaltene Körperlänge bis zum Schwanz 42,5 cm, die tatsächliche Länge war aber größer (zum Vergleich: weibliche Schnabeltiere werden 39 – 55 cm lang und 700 – 2400 g schwer). Das zweitgrößte Säugetier des Jura ist *Sinoconodon* (größte Exemplare erreichten 500 g).

Zahnformel 4-1-5-6 (UK). Vordere Molaren konvergent zu Mesonychiden und eozänen Walen mit zurückgebogenen Höckerspitzen; Adaptation an Ernährung von Fischen und aquatischen Wirbellosen; funktionelle Analogie zu den Zähnen von modernen Robben. Insgesamt interpretiert man *Castorocauda* als semiaquatisch ähnlich modernen Flussottern. Basale Säuger besetzten also auch weitere Nischen neben den kleinen insektivoren oder omnivoren Taxa. Die nächstjüngeren Säuger, für die eine aquatische Lebensweise und Ernährung von Fisch postuliert wurde, sind Triconodonta aus der U-Kreide Marokkos, wobei diese Annahme aber bisher nur auf isolierten Zähnen beruht.

Kladogramm: am nächsten verwandt mit den Docodonten *Krusatodon* und *Simpsonodon* aus dem Dogger Englands (Faunenaustausch zwischen eurasischen Landmassen im Mitteljura):

- *Morganucodon*
- *Megazostrodon*
- *Woutersia / Delsatia* (nicht aufgelöst)
- *Tikitherium*
- ab jetzt: DOCODONTA
 - *Togotherium* + *Sibirotherium*
 - *Borealestes* + (*Docodon* + *Haldanodon*)
 - *Dsungarodon*
 - *Castorocauda* (Dogger)
 - *Krusatodon* + *Simpsonodon* (Dogger)

Im oberen Dogger und unteren Malm besetzten die Docodonta zahlreiche Nischen und waren ökologisch extrem anpassungsfähig (**terrestrisch; grabend; schwimmend-fischfressend; maulwurfsartig-unterirdisch; baumlebend – baumsäftekonsumierend**).

Das 165 MA alte *Agilodocodon scansorius* kletterte auf Bäume und lebte – der Bezahnung zufolge – von Baumsäften, während der 160 MA alte *Docofossor brachydactylus* über Hände mit kurzen, breiten Fingern verfügte, mit denen er wie ein Maulwurf im Boden grub.

Docofossor zeigt alle typischen Merkmale eines grabenden, im Boden lebenden Säugetiers (Hand- und Fußanatomie, Verschiebung der Lumbalrippen, bestimmte Lendenwirbel ohne Rippen), wobei offenbar dieselben inzwischen bekannten genetischen Mechanismen (Hox9, Myf5) zugrunde lagen wie bei modernen Säugern mit konvergenten Eigenschaften (z.B. Goldmulle, einige Tenreks). ("Evolution is the control of development by ecology").

Schädellänge 22 mm, Gewicht 13 – 17 Gramm. Reduktion der Phalangenzahl an Händen und Füßen, schaufelförmige distale Phalangen (Brachydaktylie) und viele andere Merkmale belegen einen grabenden, unterirdischen Lebensstil (Sci. 347: 760).

Das etwas ältere *Agilodocodon* zeigt eine Fülle arborealer Adaptationen; es kletterte auf Bäume oder lebte möglicherweise überwiegend auf Bäumen. Die spezielle Form der Schneidezähne, die sich auch bei einigen Primaten mit entsprechender Lebensweise findet, deutet darauf, dass es sich auch von Baumsäften (z.B. Milchsäften von Bäumen) ernährte. Neuweltaffen mit solchen Schneidezähnen beißen damit in die Baumrinde, um an Pflanzensäfte zu gelangen. Die Molaren deuten dagegen auf eine omnivore Ernährung (Insekten, kleine Tiere, Früchte, Baumsäfte) und zeigen Parallelen zu Lemuren.

Insgesamt omnivor, aber mit stärker herbivorer Komponente als andere Docodonta.

Schädellänge 27 mm, Gesamtlänge ca. 14 cm, Gewicht ca. 27 g (möglicherweise aber bis 40 g). Typisches diphyodontes Säugegebiss. Schneidezähne mit sich teilenden Wurzeln. Erster Docodonta, für den eine arboreale Lebensweise nachweisbar ist, und einziger Mammaliaformer des Jura, der sich auch von Pflanzensäften ernährte (Sci. 347: 764).

Microdocodon

Während sich ein modernes Mittelohr mit vollständiger Abtrennung der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer dreimal konvergent recht spät in der Evolution der Mammaliaformes entwickelte, bildete sich der moderne Hyoid-Apparat der Säugetiere nur einmal und zwar sehr früh in der Evolution der Säugetiere noch innerhalb der Stammgruppe (Mammaliaformes).

Bei einem sehr gut erhaltenen *Microdocodon* (5 g – 9 g, kleiner als die anderen Docodonta seiner Fauna, Schwanz sehr lang und ca. 120 % der Länge Schnauzenspitze – Schwanzansatz; wohl bodenlebend) aus dem oberen Dogger Chinas (Daohugou-Formation) (ad Docodonta: Tegotheriidae, zugleich ältester Vertreter der Tegotheriidae) sind die Derivate der drei ersten Kiemenbögen fossil überliefert. Incus und Malleus waren noch am Unterkiefer fixiert und halfen bei den Kieferbewegungen mit. Wie bei Reptilien war das Mittelohr noch mit dem Unterkiefer verbunden (Malleus und Incus gehen auf den ersten Kiemenbogen zurück, der Stapes auf den zweiten. Der Hyoid-Apparat geht auf den zweiten und dritten Kiemenbogen zurück). Das Zungenbein war dagegen bereits komplex und gelenkig gebaut wie bei modernen Säugern. Es spielt eine wichtige Rolle bei Zungenbewegungen und beim Einsaugen und Verschlucken zerkauter Nahrung und Flüssigkeiten; daher ist das Zungenbein bei Säugern komplex gebaut mit mehreren mobilen Gelenken und großen Ansatzstellen für die Zunge und Rachenmuskeln.

Das Hyoid der Säuger zeigte neomorphe Merkmale, die sich bei Reptilien noch nicht finden. Bei Reptilien ist das Zungenbein einfach gebaut, da es nur dazu dient, unzerkaute Nahrung durch einen relativ muskelarmen Rachen zu drücken. Die Umwandlung des zweiten und dritten Kiemenbogens in den säugertypischen Hyoid-Apparat erfolgte früh in der Evolution der

Mammaliaformes (non-mammaliforme Cynodontia verfügten aber noch über das einfache, stabförmige, unsegmentierte Zungenbein ohne die Flexibilität des vorderen Zungenbeinhorns der Säuger; auch war der Rachen noch muskelarm wie bei Reptilien), einhergehend mit einer komplexeren Nahrungsaufnahme, komplexerer Bezahnung und einer erhöhten Beweglichkeit der Zunge, und der Hyoid-Apparat evolvierte wohl parallel mit der Bezahnung.

Das gelenkig verbundene vordere Zungenbeinhorn spielt eine wichtige Rolle bei kreisenden Bewegungen der Zunge und des Kehlkopfes beim Zerkauen der Nahrung, danach aber auch beim Schlucken. Die säugerähnliche Hyoid-Konfiguration entwickelte sich demnach zusammen mit der komplexen Mastikation bei frühen Mammaliaformes (der basalere *Morganucodon* hatte noch eine einfachere Bezahnung). Auch von dem Euharamiyiden *Vilevolodon* ist ein moderner Hyoid-Apparat bekannt.

Auch die höher stehenden Eutriconodonten und Spalacotherioida besaßen ein modernes Hyoid, während ihr Mittelohr noch über ein verknöchertes Meckelsches Element mit dem Unterkiefer in Verbindung stand.

Auch in der Ontogenese reproduziert sich, dass sich die Kiemenbögen zeitlich entkoppelt weiter entwickeln: der 2. und 3. schneller als der 1. Bei Beuteltieren und Monotremen ist das Hyoid nach der Geburt direkt voll funktionstüchtig und wird zum Saugen benötigt, während die Abtrennung des Mittelohrs vom Unterkiefer viel später (> Tag 20) erfolgt; bei Mäusen ist ebenfalls das Hyoid bei der Geburt schon voll in Funktion, die Ablösung des Mittelohrs erfolgt dagegen an Tag 2. (Sci. 365: 222 + 276).

Haramiyida (inc. sed., Mammaliaformes oder Mammalia?):

(Nat 500: 160 + 163 + 199)

Pro Mammaliaformes (non Kronengruppen-Säuger): Nat. 558: 108 (*Cifelliodon*)

Aus den gleichen Schichten Chinas (Tiaojishan Formation, Dogger bis unterer Malm, ungefähr Oxfordium entsprechend) wurden im Jahr 2013 gleichzeitig zwei Haramiyida beschrieben, aus der neu aufgestellten Familie Arboroharamiyidae (Nat. 500: 199) und (minimal älter) *Megaconus* aus der Familie Eleutherodontidae (Nat. 500: 163). Während Haramiyida (Nor/Rhät bis Oberkreide) typischerweise nur durch einzelne Zähne überliefert sind, ermöglichten beide Teilskelette umfassendere kladistische Analysen zur Position der Haramiyida.

Haramiyida zeigen einige nagetierähnliche Spezialisierungen der Bezahnung und ähneln damit den Multituberculata. Die Beziehungen zu den Multituberculata (Schwestergruppe? Konvergente Entwicklung?) waren bisher aber unklar. Das Kladogramm für *Arboroharamiya* spricht für die Schwestergruppenbeziehung. Das hätte zur Folge, dass (Haramiyida + Multituberculata) kronenwärts der Linie zu den Monotremata abzweigen – und damit die Haramiyida Kronengruppensäuger wären. Dies hätte wiederum die Konsequenz, dass Kronensäuger bereits in der Trias und nicht erst im Jura erschienen wären, und die Linie zu den Monotremata auch schon in der Trias abgezweigt sein müsste.

Das Kladogramm für *Megaconus* zeigt dagegen keinen Zusammenhang zwischen Haramiyida und Multituberculata (also Konvergenz). Die Haramiyida zweigen danach vor den Monotremata

ab, die Multituberculata später, und die Haramiyida stehen damit außerhalb der Säuger-Kronengruppe.

Während *Arboroharamiya*, der mit ca. 354 g bisher größte Haramiyida, nach skelettalen Merkmalen (z.B. verlängerte Finger) grazil war, in den Bäumen lebte und sich von Körnern oder omnivor ernährte, war *Megaconus* an ein Leben auf dem Erdboden (Tibia und Fibula proximal und distal fusioniert wie bei Gürteltieren) und an pflanzliche Nahrung angepasst; ebenfalls grazil und ca. 250 g schwer, 20 cm lang.

Megaconus zeigt recht primitive Merkmale wie Mittelohrknöchelchen, die mit dem Unterkiefer in Verbindung stehen; auch die Fußknöchel erinnern an Säugervorläufer. Multituberculata besitzen dagegen schon ein modernes Mittelohr (Knöchelchen vollständig vom Unterkiefer abgelöst), und *Megaconus* fehlen auch alle abgeleiteten Merkmale der Multituberculata hinsichtlich des Gelenks zwischen Astragalus und Tibia. Und trotz oberflächlich konvergenter Ähnlichkeiten bei den Molaren von *Megaconus* und Multituberculata gibt es zahlreiche fundamentale Unterschiede in der Bezahnung. Haramiyida dürften im hinteren Kieferbereich wesentlich weniger Kaukräfte aufgebracht haben als Multituberculata.

Auch im Bau der Wirbelsäule und des Calcaneus zeigen sich grundlegende, multiple Unterschiede. Wie moderne Monotremen und manche Docodonta verfügte *Megaconus* über einen gifthaltigen Fersensporn aus knöcherner Basis und horniger Spitze. *Megaconus* ist mit Fell überliefert, das aber im Bauchbereich weitgehend fehlte (dort weitgehend nackte Haut mit kleinen Bauchfalten). Immerhin belegt dieser Fund nun auch fossil die schon aus theoretischen, z.B. thermodynamischen Gründen geforderte Annahme, dass das Säugerfell schon unterhalb der Kronengruppe etabliert war.

Ein kritischer Vergleich beider konträrer phylogenetischer Konzepte kommt zu dem Ergebnis, dass *Megaconus* vollständiger erhalten ist als *Arboroharamiya* (41 % vs. 23 % der relevanten für die kladistische Analyse benötigten Merkmale) und auch die kladistische Analyse für *Megaconus* umfassender, d.h. einschließlich einer größeren Anzahl von Haramiyida- und Multituberculata-Taxa. Damit gab es in der Gesamtschau keinen Anlass, den Beginn der Säuger-Kronengruppe mit hoher Zuverlässigkeit in die Trias vorzuverlegen. Wenn Haramiyida Kronensäuger wären, müsste beispielsweise das komplexe Mittelohr der Säuger dreimal unabhängig voneinander entstanden sein (bei Haramiyida-Multituberculata, in Monotremen und in den Theria).

Das Konzept, das dem Kladogramm für *Megaconus* zugrunde liegt, erfordert dagegen Konvergenzen bei der Entwicklung von Zahnmerkmalen (zwischen Haramiyida und Multituberculata), die mit Herbivorie in Verbindung gebracht werden und sich auch bei Nagern finden und damit nicht *wirklich* unwahrscheinlich sind. Herbivorie hat sich damit nicht erst innerhalb der Kronensäuger, sondern schon innerhalb der Mammaliaformes entwickelt. So verfügte *Megaconus* über einen vergrößerten, vorstehenden I1 im Unterkiefer. Zahnformel: Oberkiefer I2-C0-P2-M3; Unterkiefer: I1-C0-P2-M3.
(Nat. 500, 160).

Ein nahezu vollständiges Skelett von *Arboroharamiya allinhopsoni* (Tiaojishan Formation, entspricht etwa Oxfordium, 164 – 159 MA) ermöglichte später aber eine detaillierte Analyse dieses Taxons, die zu dem Ergebnis kam, dass die Haramiyida doch Kronengruppensäuger darstellen sollen und in der Nähe der Multituberculata stehen, entweder als deren unmittelbare Vorfahren oder nahe Stammlinienvertreter (Nat. 551: 451) (kontra: s. U-Kreide, *Cifelliodon*).

- *Thrinacodon* + *Massetognathus* (nicht aufgelöst)
- *Probainognathus*
- Tritylodontidae
- *Pachygenelus*
- AB JETZT: MAMMALIAFORMES
- *Adelobasileus* + *Sinoconodon* (nicht aufgelöst)
- *Morganucodon* + *Megazostrodon*
- *Castorocauda* + *Haldanodon*
- *Hadrocodium*
- AB JETZT: MAMMALIA
- Monotremata
- *Fruitafossor*
- *Volaticotherium* (Gleitflieger)
- Eutriconodonta
- Allotheria*
- *Vintana* (oberste O-Kreide) + *Tinodon*
- Symmetrodonta
- *Dryolestes*
- Theria (= Eutheria + Metatheria)

*ALLOTHERIA:

- *Haramiyavia* (oberes Nor)
- *Thomasia* (um TJG)
- Linie zu der Trichotomie in:
 - i. *Eleutherodon*** + (*Sineleutherus*** + *Xianshou***)
 - ii. *Shenshou***
 - iii. *Arboroharamiya*** (Gleitflieger)
- *Rugosodon*** + *Kuehneodon***
- Ab jetzt: Multituberculata
- Plagiaulacida
- *Sinobaatar* + Cimolodonten

** = auf M- und/oder O-Jura beschränkt

Es handelte sich bei dieser Art um einen Gleitflieger. Die Haare auf der Flugmembran ähneln sehr stark denen moderner Gleiter. Der Gehörapparat besteht aus fünf Knochen (Stapes, Incus, Malleus, Ectotympanicum und Surungulare) und repräsentiert aufgrund der vollständigen Ablösung vom Unterkiefer das älteste definitive Säuger-Mittelohr. Die letzten Entwicklungsschritte zu einem Säuger-Mittelohr erfolgten in dieser Linie aber wohl konvergent.

Die Entwicklung des definitiven Säuger-Mittelohrs bei den Euharamiyida steht im Zusammenhang mit dem säugertypischen Kiefergelenk, das eine nach hinten gerichtete Kaubewegung ermöglichte. Das Mittelohr der Euharamiyida hat sich unabhängig von demjenigen der Monotremen und Theria entwickelt.

Zwar ist nur von diesem einen Euharamiyiden bekannt, dass es sich um einen Gleitflieger handelte. Die arboreale Lebensweise und die Grazilität der Knochen anderer Euharamiyida

sprechen aber dafür, dass Gleiten für Euharamiyida typisch war und eine größere adaptische Radiation der Säuger im Mitteljura mit Gleitflug verbunden war.

Heutzutage gibt es mindestens 64 Gleitflieger-Arten unter den Säugern (Beuteltiere, Nagetiere, Dermoptera), daneben sind über 80 fossile Arten bekannt. Aus dem Mesozoikum kannte man bisher aber nur drei Taxa, allesamt aus dem gleichen Lebens- und Zeitraum wie *Arboroharamiya* (etwa Oxfordium). Es handelt sich um *Volaticotherium*, *Maiopatagium* und *Vilecolodon*. Dabei bestehen in Details wichtige anatomische Unterschiede; *Vilecolodon* hatte eine größere Flughaut mit feineren Haaren als die Euharamiyida; auch Fuß und Hand zeigen unterschiedliche Proportionen.

Da sich die Skelette der Euharamiyiden-Taxa ähneln, ist anzunehmen, dass auch andere Euharamiyida in den Bäumen lebten und Gleitflieger waren. Selbst das grazile Skelett von *Haramiyavia* aus der O-Trias mit relativ langem Radius und langem Unterschenkel (im Vergleich zu *Morganucodon*) lässt die Vermutung aufkommen, dass schon dieser in den Bäumen gelebt haben dürfte und ein Gleitflieger gewesen sein könnte.

Es ist davon auszugehen, dass Euharamiyida – wie alle frühen Säuger – nachtaktiv waren. Auch alle rezenten Gleitflieger unter den Säugern sind nachtaktiv. Der recht schwache Fossilnachweis von Haramiyida mag mit ihren grazilen Skeletten und dem arborealen Lebensstil in Zusammenhang stehen, wodurch die Chancen der fossilen Überlieferung gering waren. Das Aussterben der Euharamiyida könnte mit dem Wechsel von gymnospermen-dominierten Wäldern zu angiospermen-dominierten Ökosystemen in Zusammenhang stehen.

Kladistisch stehen *Haramiyavia* und *Thomasia* unterhalb der Linie, die zu Euharamiyida und Multituberculata führt; je nach Analyseverfahren könnten diese beiden Taxa aber auch Schwestergruppen der Haramiyida alleine sein. Haramiyida gehören demnach zur Stammlinie der Multituberculata, entweder als direkte Vorfahren oder früherer Seitenzweig. Der gemeinsame Vorfahr dürfte *Thomasia* und *Haramiyavia* geähnelt haben. Euharamiyida passten sich dann an ein Leben in den Bäumen an, Multituberculata an ein Leben auf dem Erdboden. *Haramiyavia* besaß noch kein definitives Säuger-Mittelohr (postdentale Mulde noch vorhanden) und unterstützt damit die Annahme einer konvergenten Entwicklung des Säuger-Mittelohrs bei den Euharamiyida.

(Nat. 551: 451).

Mammalia:

?? Haramiyida (s.o.) (Stellung zu Mammalia fraglich; nach dem Fund von *Cifelliodon* aus der U-Kreide Nordamerikas werden sie nur noch als Mammaliaformes betrachtet, nicht gegen die Docodonta aufgelöst, und ohne Assoziation zu den Multituberculata. Die Position ist aber strittig; nach anderen Auffassungen stammen von ihnen die Multituberculata ab, und sie wären demnach Kronengruppensäuger (Mammalia) (vgl. *Arboroharamiya*).

Multituberculata:

Spätestens im oberen Bathon erschienen die Multituberculata; die Stellung von *Mojo* aus der Obertrias (unt. Rhät) von Belgien zu den Multituberculata (? Paulchoffatidae) bleibt strittig.

Unsicher ist die zeitliche Stellung des Multituberculaten *Indobaatar* aus der Kato-Formation Indiens; diese könnte zum Lias, aber auch zum Dogger gehören, mit leichter Präferenz für den Lias. Möglicherweise ist *Indobaatar* der älteste Multituberculata Gondwanas, gleichzeitig der einzige Multituberculata Indiens (und dies, obwohl die oberkretazischen Deccan Beds intensiv besammelt wurden). Nur durch einen Prämolaren nachgewiesen; ähnlich Eobaatarinae aus der Unterkreide Eurasiens; ad Plagiaulacoida.

Häufig wurden die Multituberculata erst ab dem Malm (Portugal, USA); in der Unterkreide sind sie in Iberia, Mongolei, USA, China, Japan, Marokko und Australien nachweisbar, in der Oberkreide in Mongolei, Nordamerika, Europa und Argentinien; im Paläogen nur noch in Nordamerika und Europa.

Insgesamt waren die Multituberculata während ihrer Lebensspanne (bis O-Eozän) aber überwiegend auf der Nordhemisphäre verbreitet. Aus Gondwana kennt man nur

- *Indobaatar* (Lias oder Dogger Indiens)
- *Corriebaatar* (Unterkreide Australiens, ad Cimolodonta, Apt bis Eozän) (Migration von Laurasia zwischen Valangin und Alb?)
- zwei Gattungen (*Hahnodon*, *Denisodon*) in der Unterkreide Marokkos – wobei aber auch die Möglichkeit in Erwägung gezogen wird, dass es sich hierbei um Haramiyida handeln könnte
- zwei Multituberculata aus der Oberkreide Argentinien (*Argentodites* sowie inc. sed.)
- evtl. ein Zahnfragment aus der Oberkreide Madagaskars

Die enge Verwandtschaft zwischen *Indobaatar* und den Eobaatariden der Unterkreide Europas und Asiens deutet darauf, dass sowohl in Laurasia wie Gondwana zunächst nahe miteinander verwandte Formen existierten. Später lassen sich in Indien keine Multituberculata mehr nachweisen (Natwiss. 100: 515).

Yinotheria (= Shuotheriidae + [Australosphenida + Monotremata]):

Australosphenida:

Von großer Bedeutung ist, dass (nach einem 1999 publizierten Fund aus dem Bathon von Madagaskar: *Ambondro*; Alter: 167 +/- 2 MA) Säugetiere mit tribosphenischen Molaren bereits im Dogger vorhanden waren. Zunächst wurde der Fund zu den **Tribospheniden** i.e.S. gestellt, die damit bereits für den Dogger angenommen wurden (Tribospheniden = Marsupialia, Placentalia und ihre ausgestorbenen Verwandten).

Kladistisch gesehen sind die Tribospheniden i.e.S. die Schwestergruppe von Eupantotheria wie *Peramus* (unterste Kreide), *Palaeoxonodon* (ob. Dogger) und *Arguimus* (ob. U-Kreide: Apt/Alb). Vor *Juramaia* waren echte Tribospheniden erst ab der tieferen U-Kreide (*Aegialodon*, etwa Valangin; Eutheria: *Durlstodon*, *Durlstotherium*, Purbeck Englands) bekannt, *Ambondro* hätte als vermeintlicher echter Tribosphenider den Beginn dieser Gruppe in den Dogger vorverlegt.

Gleichzeitig hätte dieser Fund die bisherige Theorie, dass die Tribospheniden in den nördlichen Kontinenten entstanden, infrage gestellt. Man geht nämlich davon aus, dass die Tribospheniden in Laurasien entstanden und bis zur obersten Kreide oder dem unteren Paläozän nicht auf die südlichen Kontinenten vordrangen, da zuvor niemals mesozoische Tribosphenide in Gondwana gefunden wurden; neueste Funde aus Marokko und Australien schienen dann jedoch zu belegen, dass Tribosphenide in Gondwana zumindest ab der untersten Kreide vorhanden waren

Nach neuen Kladogrammen (s. U-Kreide; Luo et al.; Nat. 409, 53 ff.) steht jedoch *Ambondro* nicht auf der Linie zu den Placentalia+Marsupialia, sondern ist enger mit *Ausktribosphenos* und den Monotremen verwandt; alle diese Gruppen sind zwar tribosphenisch, unterscheiden sich aber in bestimmten Zahnmerkmalen, so dass die tribosphenische Bezahnung zweimal unabhängig voneinander entstanden ist: einmal auf den Südkontinenten mit *Ambondro*, den Ausktribosphenida und den Monotremen (zusammen: Infraklasse Australosphenida), nachweisbar ab Dogger, und separat davon auf den Nordkontinenten (Tribosphenida sensu McKENNA; die Linie, die zu Placentalia + Marsupialia führt), ab oberstem Dogger nachweisbar (*Juramaia*) (= Infraklasse Boreosphenida). Die echten Tribospheniden (= Boreospheniden) stellen also eine unabhängige, konvergente Entwicklung mit tribosphenischen Molaren dar. Details s. U-Kreide.

Im Jahre 2002 wurde mit *Asfaltomylos patagonicus* aus dem obersten Dogger oder untersten Malm Patagoniens (Callov bis Oxfordium) ein weiterer Australosphenide bekannt, gleichzeitig der älteste Säugetierfund aus Südamerika. Dies deutet darauf, dass die Australospheniden im höheren Jura in Gondwanaland schon weit verbreitet waren. Die Bezahnung ähnelt sehr *Ambondro* aus Madagaskar. Der Fund bestätigt das Konzept der Australosphenida. *Asfaltomylos* ist komplett tribosphenisch. Allerdings deutet die Form der Mulde hinter dem Unterkieferknochen noch auf das Vorhandensein postdentaler Knochen: dies wäre dann ein sehr primitives Merkmal, das für eine basale phylogenetische Position der Australosphenida innerhalb der Holotheria spricht, trotz der stark abgeleiteten Molarenmorphologie (Nat. 416, 165).

Damit bestätigt sich, dass es bereits im Dogger zu einer Radiation von Holotheriern mit tribosphenischen Molaren (aber keine echten Tribospheniden im kladistischen Sinne!) in Gondwana kam (Australosphenida). Kladistisch ist *Asfaltomylos patagonicus* der basalste Australosphenide (Kladogramm s. U-Kreide).

Teilkladogramm (Linie zu den Monotremen) (Nat. 416, 165):

Außengruppe: *Kuehneotherium* (Rhät-Lias)

--- Abzweigung der Linie zu den Triconodonten, Multituberculata und den Theria

--- *Shuotherium* (Dogger)

ab jetzt: AUSTRALOSPHENIDA

--- *Asfaltomylos* (oberster Dogger oder unterer Malm)

--- *Ambondro* (Bathon)

--- *Ausktribosphenos* (U-Kreide)

--- *Steropodon* (U-Kreide)

--- *Obdurodon* + *Ornithorhynchus*

Damit bestand schon im Jura eine Differenzierung der Säugetierfaunen zwischen Gondwana und Laurasia:

Die laurasischen Faunen waren im mittl./ob. Jura dominiert von: Multituberculata, Symmetrodonta, Docodonta, Dryolestiden sowie Stammformen der modernen Theria (z.B. Peramuriden), während die gondwanischen Faunen aus endemischen und stark abgeleiteten

Gruppen bestanden wie Australospheniden und sehr wahrscheinlich auch schon Gondwanatheria, daneben die archaischen Haramiyida i.e.S., die um die Jura-Kreide-Grenze herum eine fast weltweite Verbreitung fanden (laurasisch und gondwanisch).

Auf beiden Landmassen vertreten sind dagegen im höheren Jura (Dogger und/oder Malm): Triconodonten, Dryolestiden und Peramuriden, d.h. ein gewisser faunaler Austausch muss bis zum Ende des Jura zwischen den beiden Superkontinenten erfolgt sein (Nat. 416, 165).

Shuotheriidae (pseudo-tribosphenisch)

Waren bisher von *Shuotherium* aus dem Dogger nur insgesamt 11 Zähne sowie ein unvollständiger Unterkiefer bekannt, wurde im Jahr 2007 ein Teilskelett mit umfangreichem kranialen und postkranialen Material einschl. Kiefer und Zähnen von *Pseudotribos robustus* aus dem Dogger (gleiche Fundstelle wie *Castorocauda*) der Inneren Mongolei beschrieben (evtl. Callov) (Nat. 450, 93). Es bestätigte die pseudo-tribosphenische Kondition* in den Shuotheriidae (Okklusion in situ erhalten!).

Trotz der weit abgeleiteten Bezahnung sind die übrigen Merkmale des Unterkiefers (Mulde für postdentale Knochen) und postkranialen Skeletts primitiv (z.B. bewegliche Lumbalrippen); der sehr robuste Schultergürtel und Beine (vor allem Vorderextremität mit ausgeprägt gespreizter Stellung wie bei grabenden Monotremen) mit Adaptationen an grabende Lebensweise. Bezahnung diphyodont (wie in den meisten Mammaliaformes). *Pseudotribos* weist Hypothesen, die die Shuotheriidae in die Nähe von Symmetrodonten, Docodonten oder Peramuriden stellen, eindeutig zurück; die nächsten Verwandten sind die Australosphenida.

Kladogramm:

- *Probelesodon* (M-Trias; ad Chiniquodontidae)
- *Bienotheroides* (ob. Dogger; ad Tritylodontidae)
- ab jetzt: Mammaliaformes
- *Sinoconodon* (Lias)
- Theriimorpha (Eutriconodonta, Multituberculata, Spalacotheroidea, Theria)
- ab jetzt: YINOTHERIA
- *Pseudotribos* (Dogger)
- Monotremata

*(Terminologie: Protoconus = neu entstandener Höcker des oberen tribosphenischen Molaren; er sitzt im vergrößerten medialen Bereich des Zahnes und greift in das Talonidbecken in der hinteren Hälfte des unteren Molaren. Begrenzende Höcker des Dreiecks im Oberkiefermolaren: Paraconus = mesiobukkal; Metaconus: distobukkal; Protoconus: lingual.

Pseudo-tribosphenisch: umgekehrt-tribosphenischer unterer Molar in dem Sinne, dass sich die Mulde, in die der obere palatinale Höcker (Pseudo-Protoconus) greift, nicht – wie beim tribosphenischen Molaren – distal des Höckerdreiecks (Trigonid) liegt, sondern mesial des Höckerdreiecks. Daher wird diese Mulde nicht als Talonid, sondern als Pseudo-Talonid bezeichnet. Der Protoconus – also der palatinale Höcker des Oberkiefermolaren – greift also in eine mesial gelegene Mulde (= Pseudotalonid) des unteren Molaren; bei echt-tribosphenischen Molaren (Australosphenida und Boreosphenida) greift dagegen der palatinale Höcker des Oberkiefermolaren in eine distal (distal des Höckerdreiecks = Trigonid) gelegene Mulde (Talonid) der unteren Molaren. Der palatinale Höcker der Shuotheriidae wird daher als Pseudo-Protoconus bezeichnet, auch wenn er an der gleichen Position (palatinaler Höcker) sitzt wie der Protoconus „echter“ „Tribosphenida“. Das Trigonid der oberen Molaren ist bei Pseudo- und echten Tribospheniden

gekennzeichnet durch zwei bukkale und einen palatinalen Höcker, im Unterkiefer dagegen ein bukkaler Höcker, zwei linguale Höcker. Fazit: beim pseudotribosphenischen Typus trifft der palatinal Höcker des Oberkiefermolaren mesial des Trigonids des korrespondierenden Unterkiefermolaren auf (distal der mesialen Randleiste), beim tribosphenischen Typus distal des Trigonids (also mesial der distalen Randleiste).

Der Protoconus der oberen Molaren entstand also mindestens zweimal in der Geschichte der Säuger (Australosphenida+Shuotheriidae und Boreosphenida) (wenn nicht sogar als Pseudo-Protoconus separat bei den Shuotheriidae). Auch das Talonidbecken der unteren Molaren dürfte mehr als einmal entstanden sein; Australosphenida fehlen die typischen Abnutzungsfacetten der Boreospheniden, was für eine konvergente Entwicklung des Talonidbeckens bei Australosphenida spricht. Bei *Pseudotribos* muss es sich um eine konvergente Entwicklung der Mulde im unteren Molaren handeln, evtl. auch um konvergente Entwicklung des Protoconus im Oberkiefer. Das große morphologische Spektrum der Bezahnung mesozoischer Säuger spricht dafür, dass die dentale Evolution damals noch labiler war als im Känozoikum (Nat. 450, 93).

Volaticotheria (monotypisch): anno 2006 wurde mit *Volaticotherium antiquum* aus Daohugou/Innere Mongolei einer der ältesten Gleitflieger unter den Säugern beschrieben (Nat. 444, 889). Stratigraphie nach Originalpublikation unklar, ?Dogger, ?Malm, auf jeden Fall älter als Jehol-Fauna, also > 125 MA. In 2007 (s. Nat. 450, 93) in den Dogger gestellt! Länge ca. 14 cm. Allerdings sind inzwischen auch mehrere Euharamiyida aus dem Bereich der Dogger-Malm-Grenze oder dem Oxfordium als Gleitflieger anerkannt (z.B. *Arboroharamiya*), und die grazialen Knochen von Haramiyida aus der O-Trias könnten möglicherweise schon auf Gleitflug deuten.

Kladistisch in der Zahn Anatomie gewisse Anklänge an die Triconodontia, besonders an *Ichthyocynodon* (littorale Sedimente aus der U-Kreide Marokkos), das mit Unsicherheiten zu den Eutriconodonten gestellt wurde. Da aber auch zu diesem Taxon definitive Abweichungen bestehen, wurde eine eigene O Volaticotheria aufgestellt, die die Schwestergruppe der (Eutriconodonten + Multituberculata + Trechnotheria) darstellt, also kronenwärts des Abzweigs der Ausktribosphenida. Wahrscheinlich gemeinsame Vorfahren mit den Triconodonten bzw. Abstammung aus einer Gruppe mit triconodontenartiger Bezahnung.

Damit dürfte die neue Ordnung zur Kronengruppe der Mammalia gehören. Bezahnung hochgradig spezialisiert auf Insektivorie; differenzierter als bei Triconodonten.

Ausgedehnte Flughaut (Patagonium) zwischen Armen und Beinen (größer als bei der oberoligozänen *Eomys* von Enspel/Westerwald); Arme und Beine gegenüber boden- oder baumlebenden Säugern deutlich verlängert; wahrscheinlich waren auch Hand und Fuß mit in die Flughaut einbezogen, höchstwahrscheinlich (aufgrund von Merkmalen der proximalen Schwanzwirbel) auch der proximale Anteil des Schwanzes. Die Verlängerung der Extremitäten ist typisch für gleitfliegende Säuger; mesozoische Säuger – terrestrische und arboreale – hatten relativ kurze Beine; Arme und Beine von *Volaticotherium* sind proportional in gleichem Umfang (relativ zu mesozoischen Säugern) verlängert wie bei modernen gleitenden versus nicht-gleitenden Säugern. Flughaut mit dichtem, glatten Fell bedeckt. Schwanz verlängert, relativ steif als Steuerorgan beim Flug. Hand und Fuß relativ groß und lang (zwecks Abfangen bei der Landung wie bei einigen modernen Gleitfliegern). Skelettanatomie typisch für arboreale Lebensweise, mit zusätzlichen Adaptationen an den Gleitflug (wie verlängerte Arme und Beine); extreme Adaptation an arboreale Lebensweise wie bei einigen modernen Gleitfliegern. Geschätzte Gesamtlänge (ohne Schwanz): 12 – 14 cm, Schädellänge ca. 3,5 cm, Gewicht ca. 70 g (Spanne moderner gleitender Säuger: 10 g – 1,5 kg); ähnlich dem rez. Gleithörnchen *Glaucomys volans*. Wahrscheinlich nächtliche Lebensweise (vermutet aufgrund der nächtlichen Lebensweise der überwiegenden Anzahl der rezenten gleitfliegenden Säuger). Aufgrund der Relation große

Flughaut/kleine Körpermasse muss er ein agiler Gleiter gewesen sein; aber wohl nicht in der Lage, im Flug Insekten zu fangen (nicht manövrierfähig genug).

Innerhalb der Säugetiere entstand Gleitflug in bis zu 7 verschiedenen Linien in 3 rezenten Gruppen (Marsupialia, Dermoptera, Rodentia), außerdem gilt Gleitflug als Durchgangsstadium bei der Entstehung der Fledermäuse. Ältester Nachweis der Fledermäuse: unt. Eozän, 51 MA; ältester Nachweis von gleitfliegenden Placentalia mit Patagonium: *Eomys*.

Kladogramm (nach Nat. 444, 891, vereinfacht):

- *Procynosuchus* + *Thrinaxodon* (nicht aufgelöst)
- *Chiniquodon*
- Tritylodontidae + *Pachygenelus* (nicht aufgelöst)
- *Brasilodon* + *Brasilitherium*
- ab jetzt: MAMMALIA
- *Sinoconodon*
- nicht aufgelöste Gruppe aus:
 - + *Shuotherium*
 - + *Morganucodon*
 - + *Megazostrodon*
 - + *Dinnetherium*
 - + *Haldanodon*
 - + *Kuehneotherium*
 - + *Hadrocodium*
 - + Ausktribosphenida incl. Monotremata
- *Volaticotherium*
- Triconodonta
- Haramiyida + Cimolodonta
- nicht aufgelöste Gruppe aus:
 - + *Tinodon*
 - + *Zhangheotherium*
 - + *Spalacotherium* + *Heishanlestes*
- *Vincelestes*, *Dryolestes*, *Henkelotherium*, *Peramus* u.a.
(weitgehend nicht aufgelöste Taxa)

Theriimorpha (ab Eutriconodonta):

Triconodonta:

Im Dogger diversifizierten die **Eutriconodonta** (z.B. *Triconodon mordax*, 4,5 cm; Dogger; *Amphilestes*, *Phascalotherium* im mittl. Dogger), die im Campan nachkommenlos ausstarben. Die Triconodonta lebten im Jura in bewaldeten Gebieten mit dichter Bodenvegetation. Säugertypisches Gebiß, hintere Molaren mit drei Höckern ("Triconodonta"); Kieferschluß war mit Seitwärtsbewegung verbunden, so daß die Nahrung zwischen Ober- und Unterkieferzähnen wie mit einer Schere abgeschnitten wurde. Räuberisch lebend (Insekten, kleine Reptilien). Fortpflanzung wahrsch. wie rez. Monotremata. Fraglich im Lias, sicher von Bathon bis Campan. Sie waren maus- bis katzen groß, insektivor bzw. carnivor, in der Unterkreide recht große Formen (bis 1,05 m Gesamtlänge). Maximum vom höheren Dogger bis etwa zur Grenze zwischen Unter- und Oberkreide, im Campan ein Nachzügler in Alberta.

Die Triconodonta verfügten über einen typischen Säuger-Unterkiefer, 3 Knochen im Mittelohr (Incus, Malleus, Stapes); Beine und Becken waren aber noch in einer stärker reptilartigen Position als bei rezenten Säugern. Die Gehirnstruktur, die sich aus Innenabgüssen von Schädeln eruieren ließ, zeigt deutliche Parallelen mit Multituberculata (z.B. keine Kleinhirnhemisphären und mehrere andere Merkmale, die eindeutig *nicht* bei Theria gefunden werden), was auch belegt, dass es sich bei Triconodonta nicht um Theria handeln kann. Auch die Fußstruktur zeigt Ähnlichkeit mit den Multituberculata, es fehlen aber jegliche dentalen Hinweise auf eine enge Assoziation zwischen Triconodonta und Multituberculata. *Triconodon* mit spitzen, schneidenden Backenzähnen mit drei Haupthöckern, die in einer Linie stehen.

In der Vergangenheit wurden manchmal die Familien Morganucodontidae, Megazostrodonidae und Sinoconodontidae bei den Triconodonta eingeordnet; darauf gehen dann die Angaben zurück, die Triconodonta seien schon im Keuper präsent gewesen. Heute gelten die drei o.g. Familien aber nicht mehr als Triconodonten. Es gibt vier bis fünf Familien:

a) Triconodonten *inc. sedis* werden meist in die wohl künstliche Familie „Amphilestidae“ (Sinemur bis Unterkreide, lt. BRI bis Campan) gestellt, daneben noch die monotypische Familie Austrotriconodontidae für den Fund aus dem Campan Patagoniens, dessen Zugehörigkeit zu den Triconodonten aber nicht ganz gesichert ist.

b) Klameliidae: *Ferganodon*, *Klamelia*: ob. Dogger Zentralasiens, dort wohl endemisch; Ähnlichkeiten mit Gobiconodontidae (Natw. 94, 43). Zahnstruktur und Bezahnung ähnelt konvergent den Stagodontidae unter den Marsupialia der Oberkreide, wohl aufgrund ähnlicher Ernährungsweise (Zerknacken beschalter Wirbelloser).

c) Gobiconodontidae: nur U-Kreide, ?Valangin bis Apt oder Alb, relativ große Tiere; weit verbreitet (pan-laurasische Radiation).

d) Repenomamidae (Barreme), monotypisch, z.T. mit der Familie Gobiconodontidae vereinigt, bis 1,05 m lang!

e) Triconodontidae, überwiegend monophyle Familie; ältester Fund (*Dyskritodon*) aus Indien nicht sicher datierbar, Lias oder Dogger; ansonsten von Malm bis Campan, maximale Diversität von Berrias bis zur Grenze Alb/Cenoman. In der Oberkreide noch eine Gattung aus dem Campan von Alberta (*Alticonodon*).

Neuerdings werden auch Triconodonten aus dem Dogger Patagoniens berichtet: *Argentoconodon* ähnelt Triconodonten Nordamerikas und Marokkos; Gebiss ähnelt demjenigen fischfressender Säuger.

Pantotheria (Cladotheria):

Gliederung der Pantotheria bzw. (neuerdings) Cladotheria:

1. Dryolestoidea (?Dogger, Malm bis O-Kreide)

Dryolestidae (Malm bis O-Kreide) (BRI: Bathon bis Maastricht; EU, NA, AS)

Paurodontidae (Malm, ? U-Kreide) (BRI: nur Kimmeridge; NA)

Sonstige Dryolestoidea (?Dogger, Malm)

- (Meridiolestida werden nicht mehr zu den Dryolestoidea gezogen!)
2. Stamm-Zatheria und Zatheria
Stamm-Zatheria: Amphitheriidae (Bathon)
Zatheria: Infralegion Peramura (mit Peramuridae): ?Dogger, Kimmeridge bis U-Barreme
(BRI: Bathon bis Alb; EU, AS)
Infralegion Tribosphenida (diese enthalten weitgehend bereits Theria), ab tiefe
Unterkreide (etwa ab Valangin), *Juramaia* (ad Eutheria?) bereits im obersten
Dogger oder an der Dogger-Malm-Grenze; auf jeden Fall der älteste
Tribosphenide; Eutheria-Status umstritten

Während die Dryolestoidea nur durch einen fraglichen Fund aus dem Dogger Englands dokumentiert sind, sind die Stammzatheria bereits eindeutig im Dogger vertreten. Kladistisch steht die Stammlinie der Zatheria zwischen dem Abzweig der Dryolestoidea (Außengruppe) und dem gemeinsamen Vorfahr von *Peramus* und den Tribosphenida. Die Taxa, die zwischen dem Abzweig der Dryolestoidea und dem o.g. Dichotomiepunkt abzweigen, heißen Stamm-Zatheria. Zatheria selbst gliedern sich in die beiden Infralegionen Peramura (mit Fam. Peramuridae) und in die Tribosphenida i.e.S., die weitestgehend dann echte Theria umfassen.

Von den Stamm-Zatheria (Bathon bis U-Kreide) sind im Dogger die Amphitheriidae (*Amphitherium*, *Kennetheridium*, *Palaeoxonodon*), alle aus dem Bathon, vertreten. Die höheren Zatheria (= Peramura + Tribosphenida) sind vermutlich durch einen *Peramus*-artigen Zahn aus dem Dogger Englands nachgewiesen, ansonsten Peramura ab Kimmeridge. *Juramaia* als fraglicher Eutheria bereits in der Nähe der Dogger-Malm-Grenze.

Tribosphenida:

Boreosphenida:

Eutheria (?):

Juramaia sinensis, Tiaojishan Formation, China, oberer Dogger oder Dogger-Malm-Grenzbereich, zwischen 165 und 160 MA, 35 MA älter als *Eomaia*. Kleiner Insektenfresser, 15-17 g, wohl kletternd/arboreal lebend (Proportionen der Phalangen; Greiffunktion der Hand). Die frühesten Eutheria (*Juramaia*, *Eomaia*, *Sinodelphys*) kletterten somit in den Bäumen und unterschieden sich insofern von den meisten mesozoischen Säugern, die weitgehend auf dem Boden lebten. Die phylogenetische Aufspaltung in Eutheria und Metatheria und deren frühe Entwicklung ging offenbar einher mit einer ökomorphologischen Diversifikation (besonders Klettern), was den Theria ermöglichte, neue Nischen (in den Bäumen) zu erobern. Sie unterschieden damit von den anderen mesozoischen Säugern, die überwiegend am Boden lebten (z.B. auch die Multituberculata). Von den frühesten Metatheria aus dem Alb Nordamerikas sind leider nur Zähne und Kieferfragmente bekannt, so dass man zu ihrem Extremitätenbau und zu ihrer Lebensweise keine Aussagen treffen kann (Nat. 558: 390).

Die Zahnformel entspricht *Eomaia* (5 Prämolaren, 3 Molaren wie bei den Eutheria der Kreide). Molaren eindeutig tribosphenisch mit abgeleiteten Merkmalen in der Höcker-Mulden-Anatomie, die charakteristisch für Eutheria sind. Daneben bestehen weitere eutheria-spezifische Merkmale im postkranialen Skelett.

Kladistisch eindeutig innerhalb der basalsten Eutheria positioniert, aber kronenwärts des 123 MA alten (drittältesten) Eutheria *Acristatherium*. Die kladistische Analyse bestätigte auch die Position der Australosphenida als separate Linie außerhalb der Theriiformes, die zu den Monotremen führt. Die Linien zu Eutheria und Metatheria müssen sich damit schon vor mehr als 160-165 MA getrennt haben, was zu neueren molekularkladistischen Daten (143 – 178 MA bzw. 193 – 186 MA) passt. Wenn aber die Boreosphenida schon im Dogger existierten, müssen auch die Cladotheria in den Dogger zurückreichen (Nat. 476, 442).

Kladogramm:

```

--- Australosphenida / Monotremataformes
  ab jetzt: THERIAMORPHA
    THERIIFORMES
      TRECHNOTHERIA
        --- Dryolestes (Malm)
          ab jetzt: CLADOTHERIA
            --- Peramus (Berrias)
              ab jetzt: BOREOSPHENIDA
                --- Kielantherium (Alb)
                  ab jetzt: KRONEN-THERIA
                    --- Metatheria (ab Alb)
                      ab jetzt: EUTHERIA
                        I--- Juramaia
                        I--- Montanolestes (Alb)
                        I--- Eomaia (Barreme) + Murtoilestes (Barreme-
                          Apt-Grenze) + Prokennalestes (Alb)
  
```

Kontra: s. U-Kreide. Danach wird der Eutheria-Status von *Juramaia* und *Eomaia* bestritten; älteste sichere Eutheria sind zwei nur durch obere Molaren nachgewiesene Taxa aus dem Purbeck von Dorset/Südengland (*Durlstodon*, *Durlstotherium*).

Zusammenfassung über die Kronengruppen-Mammalia des Dogger:

a) Shuotheriidae

Shuotheriidae sind durch eine Gattung *Shuotherium* mit 3 – 4 Arten aus dem Dogger (od. unt. Malm?) Chinas sowie aus dem Bathon Englands bekannt; eine weitere Gattung wurde aus der inneren Mongolei berichtet (*Pseudotribos*). Details zur Zahnstruktur von *Shuotherium* s. U-Kreide (im Zusammenhang mit der Diskussion der Australosphenida/Ausktribosphenida), da den pseudotribosphenischen Shuotheriidae eine Schwestergruppenbeziehung zu den Australosphenida zugeordnet wird, die durch den Fund von *Pseudotribos* insoweit bestätigt wurde, als dass die Shuotheriidae näher mit den Australosphenida als mit den Theriimorpha verwandt sind.

b) Australosphenida (s.o.):

Umstrittene Kladistiken gehen davon aus, dass es einen gemeinsamen Vorfahren von Shuotheriidae und Australosphenida gab, der vor dem Bathon lebte. Australosphenida: tribosphenisch, eierlegend, auf Südkontinente beschränkt. Umstritten ist noch, ob sie wirklich zu

den Monotremata führen, oder diese außerhalb der Australosphenida stehen. Details s. U-Kreide. Vier Gattungen von Australosphenida sind bisher bekannt:

Im Dogger *Ambondro* (Bathon Madagaskars), *Asfaltomylos* (Dogger oder Malm Argentinens); in der U-Kreide *Ausktribosphenos* und *Bishops* aus dem unt. Apt Australiens.

c) **Pantotheria (Cladotheria)** einschl. **Dryolestoidea**, **Stamm-Zatheria**, ggf. **Zatheria (Peramurida)**: s.o.

d) **Boreosphenida: (?) Eutheria: *Juramaia*** – auf jeden Fall ältester Tribosphenide

Zusammenfassung Säugetiere des Dogger:

Neu:

Docodonta (Bathon bis U-Kreide, Mammaliaformes, keine Mammalia!):

Boreolestes, *Cyrtlatherium*, *Krusatodon*, *Peraiocynodon*, *Simpsonodon*.
(F. Docodontidae lt. BRI vom Bathon bis Kimmeridge; EU, NA)

Multituberculata: spätestens ab oberen Bathon, evtl. schon im Lias Indiens (*Indobataar*; zeitliche Stellung der Kato-Formation unsicher); zunächst nur mit Subordnung Plagiaulacida (Dogger bis U-Kreide). Ganz evtl. *Mojo* aus der O-Trias. Früheste Familie: Paulchoffatiidae (Dogger bis U-Kreide; keine Angabe bei BRI). Die zweite Subordnung (Cimolodonta), die im Gegensatz zu den Plagiaulacida wohl monophyletisch ist, erschien erst in der U-Kreide.

Shuotheriidae (nur Dogger, unt. Malm), ?Schwestergruppe der Australosphenida, dann wären sie Kronengruppensäuger

Australosphenida (ab Bathon; im Bathon Madagaskars und Callov/Oxford Patagoniens), Kronengruppensäuger; *Ambondro*, *Asfaltomylos*. Im Bathon erster Nachweis von „Tribospheniden“ im Sinne der Australospheniden (die heute noch durch Monotremen vertreten sein *sollen* [strittig]); sie entwickelten die Tribosphenie unabhängig von der Linie, die zu den modernen Säugetieren führte.

Eutriconodonta in der IKL „Eotheria“ (Lias, Bathon bis Campan), und zwar:

„Amphilestidae“ (lt. BRI: Sinemur bis Campan; sicher bis U-Kreide): *Amphilestes*, *Phascolotherium* (beide Bathon);

? *Liaotherium* (? Callov);

Triconodontidae: *Dyskritodon* (Indien, Lias oder Dogger)

Klameliidae (ob. Dogger, wohl endemisch in Zentralasien: *Klamelia*, *Ferganodon*), nahe mit den Gobiconodontidae verwandt, aber deutlich älter.

Pantotheria (Dogger bis U-Kreide)

darunter:

? Dryolestoidea (Kronengruppensäuger): Reste, die vermutlich zu den oder in die Nähe der Dryolestida gestellt werden, im Dogger Englands. Sichere Dryolestida vom Malm (mindestens Kimmeridge) bis O-Kreide.

(BRI: Dryolestidae vom Bathon bis Maastricht)

Stamm-Zatheria: Amphitheriidae (nur Bathon Englands): *Amphitherium*, *Kennetheridium* sowie *Palaeoxonodon* (ebenfalls Bathon). Stamm-Zatheria lebten vom Bathon bis zur O-Kreide.

? Zatheria (höhere Pantotheria, Stellung s. Malm): ein Zahn mit deutlicher Ähnlichkeit zu *Peramus* aus dem Dogger Englands (die Peramura sind eine Infralegion der Zatheria; die Zatheria sind eine Sublegion der Cladotheria). Peramuridae lebten

ansonsten vom Malm bis U-Barreme (BRI: Bathon bis Alb; EU, AS). Insectivor.
Boreosphenida: ? Eutheria: *Juramaia* (35 MA vor *Eomaia*!)

Durchlaufend:

Haramiyida (Nor bis U-Kreide, ob. O-Kreide Indiens; Lutet?; mammaliaform):

Eleutherodon (England, China); lt. Natwiss. 100:515 noch in den Deccan Beds

Indiens! (*Avashishta*, Maastricht Indiens)

Symmetrodonten, und zwar die Familie

„Tinodontidae“ (evtl. künstliche Familie), sofern diese im Lias bereits erschienen

ist (s. Lias); im Bathon fragliche Tinodontidenfunde aus England, eindeutige

Tinodontidae vom Tithon bis Alb, lt. BRI vom Nor bis Campan (EU, NA).

Erlöschend:

Morganucodontidae (mammaliaform, ?Carn, ob. Nor bis Bathon): *Wareolestes* sowie

morganucodontider Femur aus dem Bathon aus der Nähe Moskaus

Nach Sci. 294, 357:

Die Trichotomie der echten Mammalia in die drei großen Gruppen (1) Triconodonten; (2) Multituberculata + Monotremata (!?) sowie (3) Trechnotheria (Symmetrodonta + Pantotheria + Theria) ist spätestens im Dogger erfolgt. Im oberen Dogger waren bereits die Linien zu den Eutheria und Metatheria getrennt.

Concestor 15 nach DAWKINS:

Der letzte gemeinsame Vorfahr der Theria und Monotremata lebte vor 180 MA bzw. 120 Mio. Generationen im späten Lias oder im frühen Dogger. Die Säugung der Jungen erfolgte vermutlich über ein ventral gelegenes Milchfeld; die Jungen leckten die Milch auf (wie bei heutigen Monotremen).

Nach einer Hypothese könnte die Produktion von Flüssigkeit im späteren Milchfeld zunächst dazu gedient haben, weichschalige Eier feuchtzuhalten. Durch Zufügung von Zuckern, Fetten und Milchproteinen wurde daraus dann später die Säugermilch (Natw. R. 9/08, 473).

ojur-ojur

OBERJURA (MALM*) (164 - 145 MA)

ICS 2004/2005:

OBERJURA	161,2 +- 4,0 MA	bis	145,5 +- 4,0 MA
OXFORD:	161,2 +- 4,0 MA	bis	155,7 +- 4,0 MA
KIMMERIDGE:	155,7 +- 4,0 MA	bis	150,8 +- 4,0 MA
TITHON:	150,8 +- 4,0 MA	bis	145,5 +- 4,0 MA

ICS 2004/2005:

OBERJURA	163,5 +- 1,0 MA	bis	145,0 +- 0,8 MA
OXFORD:	163,5 +- 1,0 MA	bis	157,3 +- 1,0 MA
KIMMERIDGE:	157,3 +- 1,0 MA	bis	152,1 +- 0,9 MA
TITHON:	152,1 +- 0,9 MA	bis	145,0 +- 0,8 MA

* Malm und Oberjura sind nicht synonym. In Deutschland reicht der Malm/Weiße Jura noch ungefähr 2 MA in die unterste Kreide (unt. Berrias nach internationaler Stratigraphie) hinein. Auch der Dogger reicht bis ins unterste Oxfordium.

Gliederung (von alt nach jung; oben = älter, unten = jünger):

Oxford (Malm alpha + beta)	unt. Oxford (=Malm alpha): <i>Quenstedtoceras mariae</i> (Heersumer Schichten) <i>Cardioceras cordatum</i> (Heersumer Schichten) <i>Perisphinctes plicatilis</i> <i>Divisosphinctes bifurcatus</i> (Korallenoolith) <i>Epipeltoceras bimammatum</i> (Korallenoolith)
	ob. Oxford (= Malm beta): <i>Idoceras planula</i> (Korall.) <i>Sutneria galar</i> (Korallenoolith)
Kimmeridge (Malm gamma – eps.)	unt. Kimm. (= Malm gamma): <i>Sutneria platynota</i> <i>Ataxioceras hypselocyclum</i> <i>Katroliceras divisum</i>
	mittl. Kimm. (= Malm delta): <i>Aulacostephanus mutabilis</i> (Treuchtlinger Marmor) <i>Aulacostephanus eudoxus</i> (Treuchtlinger Marm.)
	ob. Kimm. (= Malm eps.): <i>Sutneria pedinopleura</i> <i>Sutneria subeumela</i> <i>Virgataxioceras setatum</i>

Tithon (Malm zeta)

unt. Tithon: *Hybonotoceras hybonotum* (Solnhofen-Form.)
Neochetoceras mucronatum
Franconites vimineus
Danubisphinctes palatinum
mittl. Tithon: Semif. semiforme / Pseusoliss. bavar.
ob. Tithon: *Virgatosphinctes transitorius* (= Portlandian)
Berriasella jacobi (= Portlandian; unt. Purbeck)

Solnhofner Plattenkalke: ca. 750 Tier- und Pflanzenarten beschrieben!

Die Trennung Gondwanas von Laurasia war im Malm bereits vollzogen und wird auf den späten Dogger datiert.

Vor 160 MA entstand höchstwahrscheinlich (> 90 %) der KT-Impaktor durch die nahezu frontale Kollision zweier Asteroiden von 170 und 60 km Durchmesser (mit 11000 km/h) im Asteroidengürtel, zusammen mit dem Kleinplaneten Baptistina (40 km Durchmesser) als größtem der vielen bei der Kollision entstandenen Fragmente. Unter dem Einfluss der Schwerkraft von Jupiter und Mars wurde der KT-Impaktor von seiner ursprünglichen Umlaufbahn abgelenkt und schlug nach 95 MA auf der Erde ein.

VIREN: bei einem *Dysalotosaurus* (ein Dryosauride aus dem Kimmeridge, ad Iguanodontia) erster Hinweis auf Viren: Knochendformationen im Sinne der Paget-Krankheit, wie sie durch ein dem Masernerreger ähnliches Paramyxo-Virus ausgelöst werden (bisher war diese Erkrankung nur von Primaten bekannt). **Ältester indirekter Hinweis für die Existenz von Viren in der Erdgeschichte** (BdW 12/2011, 10).

Allerdings zeigten phylogenetische Untersuchungen der Papilloma-Viren, dass schon vor 330 MA die Stammlinie der Amnioten mit Vorläufern von Papilloma-Viren infiziert gewesen sein muss. Während der Diversifizierung der Säuger entstanden dann mehrere Linien der Papilloma-Viren infolge von Duplikationen, wobei das Auftreten der Säugerhaut und der dort vorhandenen unterschiedlichen Zelltypen die Diversifikation der Papilloma-Viren gefördert haben könnte. Die Radiation der modernen Säuger, die vor ca. 100 MA begann, triggerte dann eine weitere Diversifikation (HPV-Kongress Berlin 2011, Abstract).

ALGEN: aus rosafarbenen Fossilien der vermeintlichen Kalkkrotalge *Solenopora jurassica* (150 MA alt) ließ sich in geringen Mengen ein organisches Pigment (Borolithochrom) isolieren, das dem kürzlich entdeckten Antibiotikum Clostrubin (von *Clostridium* gebildet) sehr ähnelt. Das fossile Pigment war in seiner chemischen Struktur unverändert erhalten geblieben und wahrscheinlich auch von Bakterien gebildet worden (J. Am. Chem. Soc. 2015, 137: 13460).

SAMENFARNE: *Lomatopteris* (Solnhofner Plattenkalke), morphologisch wie ein kleiner *Callipteris* wirkend, pecopteriforme Beblätterung.

GINKGOPHYTEN: beginnendes Maximum (Malm 9, U-Kreide 11 Gattungen), sowohl mit ursprünglichen (*Sphenobaiera*, U-Perm bis U-Kreide; *Baiera*, O-Perm bis U-Kreide) wie fortschrittlichen Gattungen (*Ginkgoites*, höhere Trias bis Pliozän; *Ginkgo* ab Keuper).

„Ginkgo-Taiga“ in mittleren Paläobreiten der Nordhemisphäre (heute Sibirien, Kanada), dominiert von Ginkgophyten und Leptostrobales; relativ warm und feucht; intensive Kohlebildung. In der U-Kreide zog sich die „Ginkgo-Taiga“ des Jura dann zurück.

KONIFEREN: wahrsch. erste Arten der U-Fam. **Abietineae (Tannen)** (abietine Baumstümpfe aber bereits im Dogger Neuseelands).

Im Junggar-Becken Chinas Araukarienwald; erhaltene Baumstämme bis 25 m lang; 65 Baumstümpfe insgesamt; Stammdurchmesser bis 2,9 m, maximale Höhe 45 m, durchschnittl. 27 m. Lichter Wald an einem mäandrierenden Flusssystem mit stark saisonalem Klima, wohl von Mamenchisauriern bewohnt (Fossilfunde), die sich evtl. vom Kronendach der Araukarien ernährten. Untersuchungen an rez. Araukarien ergaben, dass sich Araukarienblätter wegen ihres hohen Nährstoffgehalts als Futter gut eigneten (dinosaurier-web).

tier-tier ojur

SCHWÄMME: im Malm gab es sehr ausgedehnte Kieselschwammriffe, die Riffzone war insgesamt 7000 km lang, es handelt sich um das größte Organismengebilde aller Zeiten (hierzu gehören u.a. auch die Schwammriffe der Fränkischen und Schwäbischen Alb). Die letzten Tiefwasser-Kieselschwammriffe sind fossil aus dem Eozän (40 MA) bekannt und galten seither als erloschen. Jetzt (2003) wurden vor der Küste Westkanadas in Tiefen von 160 – 250 m bis 21 m hohe Kieselschwammriffe auf einer Fläche von 700 km² entdeckt und unter Schutz gestellt (www.palaeo.de). Ansonsten sind Kieselschwämme heute nicht mehr Bestandteil von Flachwasser-Korallenriffen (dort finden sich Kalk- und Hornschwämme), sondern haben sich in die Tiefsee zurückgezogen.

Eospongilla aus der Morrison-Formation (?Oxf., Kimmeridge bis Tithon) als ältester Süßwasserschwamm (Demospongiae: Spongillidae [bis rezent]). (J. Palaeont. 73, 389).

moll-moll ojur

MOLLUSCEN:

Schnecken: nach MÜLLER u.a. starke Ausbreitung der bereits seit dem Karboperm mit einigen Arten vertretenen **Lungenschnecken (Pulmonata)**, rez. Pulmonaten-G. *Ellobium*, *Lymnaea*, *Physa*, *Galla*, *Planorbis* ab Purbeck nachweisbar. Zunächst noch Süßwasserbewohner, erste sichere Landschnecken ab O-Kreide (größte rezente Landschnecken: Afrikanische Riesenschnecken mit einer Gehäuselänge von bis zu 20 cm).

Die Sepk.-Datei weist folgende rez. marine Schnecken-Gattungen ab Malm aus: *Acteocina* (ab unt. Oxford), *Crepidula* (ab ob. Oxford), *Teinostoma* (ab Kimm.), *Vanikoro* ab Tithon, *Rissoina* ab Malm.

Muscheln: Lt. Sepk. erscheinen folgende rez. Gattungen: *Batista*, *Arctica* im Oxfordium (die rez. Art *Arctica islandica* kann 507 Jahre alt werden), *Epilucina*, *Acesta*, *Ctenoides* ab Malm. NaA. im Laufe des Jura auch *Panopea* (Sepk.: M-Trias), *Pholas*, *Linga*, *Teredo*, *Venus*, *Lucina*, *Anomia*, *Pecten* ieS, *Unio* (Malm, ?Trias).

Lt. Sci. 325, 736 erscheinen im Malm: **Teredinidae** und **Pholadidae** ab 153 MA, **Psammobiidae** und **Pharidae** ab 148 MA.

Die im Malm auftretenden **Hippuritiden** und **Rudisten** sterben vor der KTG aus; Lt. Sepk. überlebt eine Gattung (*Paramonopleura*) bis ins ob. Paläozän.

Im Malm erlangten die Muscheln endgültig die (numerische) Dominanz über die Brachiopoden; der Prozess, der zur Dominanz der Muscheln führte, hatte im oberen Perm während der fluktuierenden anoxischen Bedingungen (die von Muscheln besser toleriert wurden) begonnen (PNAS 104, 12971).

Cephalopoda: nach divergierenden Angaben erste **Sepioidea** (Sepk.-Datei: erst ab ob. Apt!). Aussterben der **Phragmoteuthida** im oberen Kimmeridge (ab M-Perm; nach neuen Erkenntnissen *nicht* nahe mit dem Belemniten und Aulacocerida verwandt). Laut Comm. Biol. 2:280 (2019) älteste unstrittige Coleoidea ab spätem Kimmeridge.

Ammonoidea vertreten durch Phylloceratina; Lytoceratina; Ammonitina: Stephanocerataceae (ab Dogger, +), Perisphinctaceae (Dogger bis U-Kreide), Haplocerataceae (Dogger bis mittl. O-Kreide). Heteromorphe Ammoniten: ancylocon (Bathon bis Alb), ab ob. Portland (bis Maastricht) auch hamiticon (gerade, aber am Ende hakenartig umgebogen).

Zunahme der Diversität der **Nautiliden**. *Paracenoceras giganteum* mit > 50 cm Durchmesser.

arth-arth ojur

ARTHROPODA:

Insekten: Erste **Schlupfwespen**. Heuschrecke *Pcynophlebia* (Eichstätt) mit bis 15 cm langen Flügeln. Florfliege *Kaligramma* mit 25 cm (naA 22 cm) Flügelspannweite größtes Insekt des Oberjura. Libellen (*Aeschnogomphus*) mit 15 cm Länge und 21 cm Spannweite. Rez. Libellengattung *Petalia* ab Malm. (Heute erreichen tropische Netzflügler bis 16 cm Spannweite, Schmetterlinge bis zu 30 cm: Natwiss. Ru. 12/2012, 647).

Ältester Wasserläufer (Fam. Mesoveliidae): *Gallomesovelia* im Malm Frankreichs

Nektarsaugende Insekten s. Dogger (ab höherem Dogger nachweisbar). Rüssel wurden gefunden bei Nemonychiidae unter den Rüsselkäfern (wahrsch. für Ernährung auf Cycadeen und Bennettiteen), Schmetterlingen (Saugrüssel) und orthorrhaphen Brachyceren (z.B. Nemestrinidae [Netzfliegen] aus Kasachstan). Die vermeintliche massive Radiation der letzteren mit vielen rez. Familien im Laufe des Malm kann allerdings auch auf der früheren (Fehl-)Datierung der Yixian-Formation Chinas beruhen, aus der viele (aber nicht alle) der vermeintlich malmischen orthorrhaphen Brachycera stammen. Auch die Funde aus Kasachstan sind zeitlich unsicher!

Maximale Größe der Insekten: in den ersten 150 MA der Evolution der Insekten war die erreichbare Maximalgröße streng mit dem Sauerstoffgehalt der Atmosphäre korreliert. In Experimenten werden auch heute noch Fruchtfliegen bei höherem Sauerstoffgehalt größer, bei niedrigem Sauerstoffgehalt über mehrere Generationen hinweg kleiner. Die Änderungen der Körpergröße unter Hyperoxie sind sogar erblich und nicht allein die Folge genetischer Plastizität.

Ab dem Oberjura wurde die weitere Evolution der (maximalen) Körpergröße dagegen vom Sauerstoffgehalt entkoppelt. So ging eine Phase hohen Sauerstoffgehalts in der Unterkreide nicht mehr mit einer Vergrößerung der Insekten einher; die maximale Flügellänge ging im Laufe der Kreide sogar weiter zurück und erreichte im Känozoikum das moderne Niveau. Als Gründe für die Entkoppelung kommen Vögel, andere fliegende Wirbeltiere (kleine Flugsaurier des Jura waren vermutlich auch Insektenfresser, z.B. *Anurognathus*, *Batrachognathus*), aber auch Säugetiere infrage. Im Tertiär kamen noch Fledermäuse und schließlich Passeriformes als Insektenjäger zu, die allesamt einen Evolutionsdruck in Richtung auf kleine Insekten ausgeübt haben dürften. Große Insekten können auch schlechter manövrieren und haben daher geringere Chancen, ihren Fressfeinden zu entkommen.

Auch die Evolution der Blütenpflanzen könnte Einfluss genommen haben (Rieseninsekten eignen sich nicht als Bestäuber?). Schon frühe Blütenpflanzen wie *Archaeofructus* besiedelten die Gewässer, in denen sich die Larven von Libellen und Eintagsfliegen entwickeln. Die Zersetzung der Pflanzenreste und die Auswirkungen z.B. auf den Sauerstoffgehalt des Wassers veränderten auch die Ökologie jener Gewässer, in denen die Larven riesiger Libellen jahrelang leben, bis sie zu fliegenden adulten Libellen metamorphosieren.

Das Aussterben der riesigen Raubinsekten ist daher multikausal zu sehen und – jedenfalls seit dem O-Jura – nicht allein an sinkenden Sauerstoff-Gehalt gebunden. Flugsaurier dürften weniger direkt als Jäger der riesigen Raubinsekten infrage gekommen sein (nur wenige und eher kleine Flugsaurier waren auf Insekten spezialisiert), sondern eher als Konkurrenz um Beute. Frühe Vögel und deren Vorläufer waren überwiegend Insektenjäger und damit sowohl direkte Konkurrenten um Nahrung (Konkurrenzausschluss) als auch evtl. direkte Fressfeinde der großen Raubinsekten. (Natwiss. Ru. 12/2012, 646; Arte-Sendung: wer hat die dicken Brummer umgebracht).

echi-echi ojur

ECHINODERMATA: Durchmesser von *Rhabdocidaris* (mit Stacheln): 50 cm. Rez. Seeigelgattung *Salenia* ab Oxfordium (älteste rez. Seeigelgattung!) (Sepk.).

fisc-fisc ojur

CHONDRICHTHYES: Bei den **Haien** treten folgende rez. Gatt. auf: *Galeus*, *Orectolobus*, *Squatina* (=Meerengel), einziger Vertreter der rochenähnlichen monotypischen Haiordnung Squatiniformes. Lt. Sepkowski-Datenbank ab Malm: Lamniformes, Squaliformes, Squatiniformes; Carchariniformes schon ab Bathon.

Laut UNDERWOOD (s. U-Trias) erschienen im Malm folgende rez. Familien der Neoselachier:

Squalea:

Squatiniformes/F. Squatinidae (Engelhaie, Meerengel): ab Kimmeridge

Batoidea/Rajiiiformes:

Rhinobatidae s.l.: ab Tithon (Geigenrochen)

OSTEICHTHYES: *Lepidotes maximus* (2,5 m, Solnhofner Plattenkalke) als größter Schmelzschupper (ad **Semionotiformes**, Holostei). Große Diversität und ökologische Breite der Semionotiformes in Malm und Unterkreide. Riesenfisch *Leedsichthys* s. Dogger.

In den Solnhofner Plattenkalken erster fleischreißender Strahlenflosser, konvergente Entwicklung zu Piranhas (*Piranhamesodon*, ad **Pycnodontiformes**): Zahnmuster und –form sowie Kieferform und –mechanik ähneln stark Piranhas und deuten darauf, dass der äußerlich unauffällige Fisch („aggressive Mimikry“) andere Fische angriff und in Fleisch und Flossen schnitt und Stücke herausbiss. Normalerweise hatten Pycnodontiformes pfasterartige Knackzähne und keine langen, spitzen Zähne wie *Piranhamesodon*. Damalige Fleischfresser unter den Fischen knackten schalentragende Wirbellose oder schluckten andere Fische am Stück.

Ältester Knochenfisch, der Stücke aus anderen Fischen herausbeißen konnte (marin; Piranhas leben dagegen nur im Süßwasser). Es fanden sich in den gleichen Schichten auch seine Opfer, Fische mit angebissenen Flossen. Auch Piranhas ernähren sich überwiegend von den Flossen anderer Fische, denn diese wachsen nach und sind damit eine erneuerbare Nahrungsquelle, die man später erneut anbeißen kann (<https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.013>).

Zunahme der **Teleostier** (z.B. *Leptolepis* mit vollständig verknöchertes Wirbelsäule, O-Lias bis U-Kreide). Osteoglossomorpha (ab Bathon) durch *Lycoptera* vertreten.

Auftreten der **Elopomorpha (=Elopiformes; Tarpunartige und Frauenfische)** mit *Antofastaichthys* und *Chongichthys* im Oxfordium, naA. *Anaethalion* im Malm; alttümliche Teleostier, die heute nur noch durch die beiden Gattungen *Elops* (Frauenfisch) und *Megalops* (Tarpun, bis 2,5 m) vertreten sind (tropisch, subtropisch). Die Elopomorpha haben sich seit dem Malm kaum verändert. (Nach Sepk. werden Megalopiformes als eigene Ordnung ab ob. Alb ausgewiesen). BENTON (2007) gibt Elopomorpha ab U-Kreide an (rez. 800 Arten der Aale, Tarpune und Grätenfische)

Ebenfalls ab Oxfordium **Clupeiformes (syn. Clupeoformes; Heringsartige; Pachythrissops**: Oxford-Tithon; *Daitingichthys*: unt. Tithon); rezente Gattungen ab Eozän (Heringe, Süßwasserherige, Sardellen). BENTON gibt Clupeoformes ab U-Kreide an (älteste Familie: Ellimmichthyiformes, U-Kreide bis U-Oligozän), rez. 350 Arten, z.B. Hering, Sardelle. Das spezialisierte clupeomorphe Luftsacksystem hat sich aus der Schwimmblase entwickelt, dehnt sich bis in den Hirnschädel aus und steht im Zusammenhang mit dem Hörvorgang.

amph-amph ojur

AMPHIBIEN: Zunahme der Diversität im Malm. Von den **Labyrinthodontiern** stirbt mit den Brachyopidae die vorletzte Familie aus (z.B. *Gobiops*, Malm Chinas, 1,5 m) (aber: fraglicher Nachweis in der höheren U-Kreide, s. Natwiss. 91, 589); nur eine Labyrinthodontierfamilie (Chigutisauridae) überlebt mit *Koolasuchus*, dem einzigen Taxon der Labyrinthodontier in der Kreide, bis in die ob. U-Kreide. Das Überleben der Temnospondyli in China und Australien wird mit der relativen Isolation dieser Gebiete erklärt; Ost- und Zentralasien war vom Dogger bis in die U-Kreide weitgehend isoliert, ohne feste Landverbindung zu den anderen großen Landmassen der Erde (s. Natw. R. 2/04 S. 87). Australien war von Gondwana relativ isoliert (Details für Australien s. unter „Therapsida, Unterkreide“).

Caudata (Urodela): *Karaurus* als einer der ersten sicheren Vertreter der Schwanzlurche (Caudata) aus dem Malm Kasachstans (Karauridae: Bathon bis Kimmeridge, Europa), Kronengruppencaudaten sind durch die UO **Winkelzahnmolche (UO Cryptobranchoidea;** ab Bathon; fraglich: *Comonecturoides*, Malm) vertreten. Erste Salamander ab Dogger (Details s. Dogger; sehr fragliche Urodela s. U-Perm).

Aus dem (M?)-Tithon Chinas wurden zwei primitive Salamander (Amphibia; Lissamphibia = moderne Amphibien; Caudata; Urodela = Salamander) bekannt, eine neotenische Art (*Sinerpeton*) mit externen Kiemen (rezent: > 40 neotenische Salamanderarten in 9 der 10 rezenten Familien) und eine Art mit einer Metamorphose wie bei rezenten Salamandern (*Laccotriton*): aquatische Larven mit externen Kiemen. Die nächsten Verwandten dieser beiden Arten finden sich in den primitivsten rezenten Familien (Hynobiidae und Cryptobranchidae, zusammen Superfamilie Cryptobranchoidea); so weisen sie noch bestimmte Knochen auf, die in den „höheren“ Familien verlorengingen. Die fossilen chinesischen Arten weisen allerdings noch einige weitere osteologische Merkmale auf, die moderne Cryptobranchoidea nicht mehr zeigen. Insgesamt deuten die Funde und kombinierte (morphologisch-molekulare) Kladistiken darauf, dass die initiale Radiation der Salamander in Asien erfolgte, bevor sie sich nach Europa und Nordamerika ausbreiteten. Hynobiidae sind auf Asien beschränkt, Cryptobranchidae (ab Bathon nachweisbar!) rezent auf Asien und Nordamerika (fossil auch in Europa); in Europa sind Salamander ab der Unterkreide nachweisbar (Details s. Dogger).

Kombinierte Kladistiken (morphologisch und ggf. molekular) der rezenten Amphibien ergeben, dass die Blindwühlen (Gymnophiona; Nachweis ab Lias: *Eocaecilia micropodia*; schlangenähnlich, beinlos, auf Tropen beschränkt) die basalste Linie darstellen, gefolgt von den Fröschen (*Triadobatrachus* als vermutliche Seitenlinie in der U-Trias; erster echter Frosch: *Prosalirus bitis* im Lias von Arizona) und *Karaurus* als basaler Caudate (Malm Kasachstans). Es folgen dann im Stammbaum die Salamander (Urodela): zunächst zweigen aus einer Basis ab: *Laccotriton*, *Sinerpeton*, Hynobiidae und Cryptobranchidae, darüber die (bisher schlecht auflösbare) Spitzengruppe (Plethodontidae; Salamandridae + Ambystomidae + Dicamptodontidae; Rhyacotritonidae; Amphiumidae + Proteidae + Sirenidae; *Valdotriton* aus der Unterkreide Spaniens). Die rezenten Familien der Salamander entwickeln sich somit schon zumindest seit der Unterkreide voneinander getrennt und haben mehrfach unabhängig voneinander neotenische Formen gebildet.

Kladogramm der Caudata nach TOLWP (Zeitangaben nach BRI, außer mit * gekennzeichnet)

- Sirenidae (ab Campan) (naA bereits im Cenoman der Kem Kem Beds
Marokkos: J African Earth Sci. 57: 391 anno 2010).
- Cryptobranchidae (ab Bathon*) + Hynobiidae (ab O-Miozän*)
- Amphiumidae (ab Maastricht) + Plethodontidae (ab Oligozän*)
- Rhyacotritonidae (non BRI)
- Proteidae (ab Thanet)
- Salamandridae (ab Thanet)
- Dicamptodontidae (nur rez.) + Ambystomatidae (ab U-Oligozän)

Inc. sed. sind dabei die vier fossilen Familien Batrachosauroididae (Tithon, naA U-Kreide bis Pliozän), Karauridae (Bathon bis Kimmeridge), Prosirenidae (Alb), Scapherpetonidae (Alb bis U-Eozän).

UO Salamandroidea: Erstnachweis im Oxfordium West-Liaonings (*Beiyanerpeton*; neotenisch). Alter 157 +- 3 MA (Datierung vulkanischer Aschen), etwas jünger als die Daohugou-Schichten (164 +- 4 MA). Vor allem bei dentalen Merkmalen finden sich noch Unterschiede zu modernen Salamandern (PNAS 109, 5767).

Frösche: im Malm Argentinens (naA Dogger) *Notobatrachus* als erster Vertreter der primitiven, noch schwanztragenden Froschfamilie Leiopelmatidae, rezent in Neuseeland mit *Leiopelma* (3 Arten) vertreten. Letztgenannte Gattung erst ab Pleistozän nachweisbar. Leiopelmatidae lt. BRI ab Tithon (nach anderen Angaben schon im Lias?). Auch die Pelobatidae erscheinen schon im Tithon (BRI).

rept-rept ojur

REPTILIEN:

Insgesamt im Malm starke Zunahme der Gattungsdiversität (etwa wie Keuper und Unterkreide), aber niedrigere Diversität als im O-Perm (inkl. Therapsiden) und der O-Kreide.

1. Testudinata (Schildkröten): Auftreten der UO **Pleurodira** (Wendehalschildkröten), z.B.

Platychelys, *Notoemys*. Nach neueren Angaben Pleurodira aber auch schon im Keuper (*Proterochersis*). Platychelyidae: Oxford bis Tithon. *Caribemys* aus dem mittl. bis ob. Oxfordium von Westkuba ist die älteste marine Pleurodire, wohl Schwestergruppe von (*Notoemys* + Eupleurodira) (J. Palaeont. 75, 860).

Insgesamt starke Zunahme der Gattungsdiversität der Schildkröten. Auch nach der Sepk.-Datei tauchen im Malm die ersten Meeresschildkröten auf (*Plesiochelys*, Kimmeridge; *Portlandemys*, ob. Tithon). Die Plesiochelyidae (Kimmeridge bis Tithon) gehören zu den ältesten Meeresschildkröten, im Malm weit verbreitet; nicht näher mit den rezenten Meeresschildkröten verwandt.

Innerhalb der UO **Cryptodira** (ab Lias) erscheinen die echten Weichschildkröten (F. Trionychidae [lt. BRI: aber erst ab Apt]) sowie die ausgestorbene F. Thalassemididae (Malm bis Oberkreide, z.B. *Eurysternum* und *Thalassemys* im Malm; *Solnhofia*; *Eurysternum* und *Solnhofia* neuerdings eigene Familie Eurysternidae).

THENIUS (2000) nennt *Sinaspideretes* aus dem Malm als älteste Weichschildkröte, die rez. Gattungen *Aspideretes*, *Trionyx* ab Kreide.

Im Tertiär waren Trionychidae weltweit verbreitet, vorübergehend sogar nördlich des Polarkreises. Heute ist unter den Weichschildkröten *Trionyx* mit 15 Arten am weitesten verbreitet (Nordamerika, Asien, Afrika); Panzer randlich völlig zurückgebildet, die Rippen bilden im Skelett eine Art Verlängerung des Rückenpanzers; auch Bauchpanzer weitgehend rückgebildet.

Als altertümlichste Gruppe der Trionychoidea unter den rez. Schildkröten gilt die monotypische F. Carettochelyidae (Papuaschildkröte: *Carettochelys insculpta*). Die Gattung ist seit dem Miozän bekannt, fossile Carettochelyidae mit *Anosteira* auch aus dem Tertiär Nordamerikas (Familie Carettochelyidae lt. BRI ab Alb). Trotz der nur recht jungen Fossildokumentation muss es sich um eine alte Gruppe handeln, denn die Papuaschildkröte ist die altertümlichste Schildkröte der Trionychoidea und zeigt eine Merkmalskombination, die Hinweise für den Übergang von Land- zu echten Weichschildkröten liefert: häutige Körperbedeckung und Fehlen der Hornschilder wie bei eigentlichen Weichschildkröten. Altertümliche Merkmale: fest schließender Knochenpanzer, äußerlich sichtbare Hornscheiden der Kiefer (beides wie bei normalen Landschildkröten), bei frisch geschlüpften Jungen sind noch Umrisse einstiger Hornschilder erkennbar (THENIUS 2000).

Sichuanchelys palatodentata aus dem frühen Malm Chinas verfügte noch über Zähne am Gaumen (eigene Familie Sichuanchelyidae, basal innerhalb der Testudinata stehend; Schwestergruppe der Testudines. Zu dieser Familie gehört auch *Mongolochelys* aus dem Maastricht und *Laurasicheris* aus dem Thanet Frankreichs. Sehr basale Linie innerhalb der Schildkröten, noch unterhalb der Aufspaltung in Pleurodira und Cryptodira stehend).

Die Aufspaltung der Schildkröten in die heutigen Gruppen folgte dem Auseinanderbrechen des Superkontinents Pangäa in Jura und Kreide; so entwickelte jeder Kontinent seine eigene Schildkrötenfauna. Para-Cryptodira gehen auf den M-Jura Euramericas zurück, Pan-Pleurodira auf Gondwana und Pan-Cryptodira auf Asien (jeweils M-Jura). Innerhalb Gondwanas bildeten sich dann in der Kreide aus den Pleurodira die Pan-Pelomedusoides im Norden und die Pan-Chelidae im Süden heraus, getrennt durch eine große Wüstenzone. Aufgrund der Affinität zu Süßwasserhabitaten waren die Schildkröten nicht sehr mobil; ihre Diversifizierung war daher eng an die Aufspaltung der Kontinente gebunden. Neben den Kronengruppen-Schildkröten überlebten basale Schildkrötenlinien bis gegen Ende des Mesozoikums (Helocheilydridae in Euramerica, Meiolaniformes in Gondwana, Sichuancheilydidae in Asien). Meiolaniformes bis subrezent (3000, naA 2000 BP in Neu-Kaledonien).

BRI nennt für den Malm folgende Schildkrötenfamilien:

Platycheilydidae: Oxford bis Tithon (EU) (*Platycheilyd*)

Plesiocheilydidae: Kimmeridge bis Tithon (EU, AS) (*Plesiocheilyd*, Malm;
Hylaeocheilyd, Malm bis Unterkreide; Meeresschildkröten)

Pleurosternidae: Kimmeridge bis Dan (EU, AS) (*Pleurosternon*; Malm bis Wealden)

Sinemylidae: Kimmeridge bis Thanet (NA, AS)

„Mobbi“ aus dem Weitendorfer Plattenkalk (154 MA, nur 14 cm dick) bei Bamberg mit 1,40 m Gesamtlänge das größte komplett erhaltene Schildkrötenfossil des Jura weltweit (Lebensraum: Lagune, Abdrücke von Schwimmhäuten erhalten).

2. Ichthyosauria: Hauptmaximum in M-Trias, sekundäres Maximum im Malm.

Fam. Ichthyosauridae (Hettang bis Tithon):

Ichthyosaurus (Rhät, naA Hettang bis Pliensbachium)

Fam. Ophthalmosauridae:

Macropterygius (unt. Malm bis Apt, naA nur Kimmeridge)

Ophthalmosaurus (Malm): 3,5 m, sehr stromlinienförmig, Körper wie ein Wassertropfen geformt; hinten schmal auslaufend mit mächtiger halbmondförmiger Schwanzflosse.

Vordergliedmaßen viel stärker ausgeprägt als Hintergliedmaßen. Augendurchmesser 10 cm, sehr kräftiger Sklerotikalring aus Knochenplatten, um die großen Augen gegen den Wasserdruck zu stabilisieren (mit Sklerotikalring bis 22 cm Durchmesser).

Offenbar nächtlicher Beutefänger. Vergleiche mit rez. Vögeln und Säugern ergaben, dass er bei 950 kg Masse mindestens 20 min tauchen konnte und dabei Tiefen von 600 m und mehr (?1500 m) erreichen konnte, um dort Cephalopoden zu jagen –wie rezente Pottwale.*

Aegirosaurus, Ophthalmosaurier aus den Plattenkalken Bayerns

Nannopterygius (Callov – Tithon)

* Tief tauchende Ichthyosaurier hatten sehr große Augäpfel, relativ größer als non-aviale Dinosaurier, Wale oder *Architeuthis*, wobei aber *Ophthalmosaurus* auch innerhalb der Ichthyosaurier derjenige mit den relativ größten Augäpfeln war (Blauwal: 15 cm, größte Augen unter allen rez. Vertebraten, in Bezug zur Körpergröße aber sehr klein; größter Sklerotikalring bei einem Ichthyosaurier: 23,5 cm bei 9 m Körperlänge: *Temnodontosaurus*; da ein nicht näher bekannter Verwandter von *T.* 15 m lang war, könnte dieser bis 30 cm große Augen gehabt haben; größter Augapfel bei einem rezenter Tier: *Architeuthis*: 25 cm). *Ophthalmosaurus* hatte mit 22 cm relativ zu seiner Körperlänge (4 m) die größten Augen aller Ichthyosaurier. Er tauchte vermutlich in Tiefen von 600 m und mehr. Dies wird auch dadurch gestützt, dass Extremitätenknochen von Ichthyosauriern häufig Knocheninfarkte (Caisson-Krankheit) aufweisen (Knochennekrosen infolge von Gasembolien in den Endgefäßen, rezent auch von Meeresschildkröten bekannt). Gerade bei *Ophthalmosaurus* werden häufig derartige Knochenverdichtungen angetroffen, als Indiz für einen Tieftaucher wie schon aufgrund der relativen Augengröße vermutet (große Augen haben mehr Photorezeptoren und können mehr Licht aufnehmen, z.B. punktförmige Lichtquellen von Leuchtorganen der Beutetiere, wie sie heutzutage in der meso-pelagischen Schicht des Ozeans [200 – 1000 m Wassertiefe] vorkommen).

In England wurden Belemnitenrostren (in Haufen) mit gastrointestinalen Säuremarken gefunden, die belegen, dass sie wie die Gewölle der Eulen von den Ichthyosauriern wieder ausgewürgt wurden

(die Rostren hätten sonst den Darm schädigen können); bestimmte Wale würgen heutzutage die harten Kiefer der Tintenfische aus.

3. Plesiosauria: weit verbreitet; der Pliosauride *Liopleurodon* (kurzhalsig)

erreicht 12 m Länge. Im Kimmeridge Mexikos fand sich ein Pliosaurier, dessen Gesamtlänge (er ist noch nicht vollständig geborgen; Stand 2006) auf 15 – 18 m geschätzt wird („Monster von Aramberri“); er weist (todesursächliche) Bissmarken eines 20 bis 30 m großen Räubers auf und übertrifft *Kronosaurus* aus der U-Kreide Australiens (12,8 m). Das Taxon von Aramberri wurde bisher unterhalb der Familienebene nicht sicher identifiziert, aber auf ein Gewicht von 50 t geschätzt.

Auch aus dem Malm Spitzbergens wurde ein 15 m (naA fast 17 m) langer Pliosaurier (mit 3 m langen Flossen) und einem 3 m langen Schädel (doppelt so lang wie bei *Tyrannosaurus*) berichtet, 30 cm lange Zähne (Durchmesser 6 cm), 45 t Gesamtgewicht.

Ein besonders gut erhaltener *Pliosaurus kevani* (Kimmeridge) ermöglichte Aussagen, wie Pliosaurier ihre Beute fanden. CT-Scans zeigten ein stark verzweigtes System von Nerv- und Gefäßkanälen, die zu den Zähnen, aber auch den Foramina an der dorsalen und lateralen Oberfläche der Schnauze zogen; offenbar verfügte die Schnauze über ein sensorisches System ähnlich den Druckrezeptoren der Krokodile oder Elektrorezeptoren der Haie. Foramina und Grübchen finden sich auch an der Oberfläche der Rostra anderer Pliosauriertaxa (Natwiss. 101: 453).

Üfam. Plesiosauroidea:

F Cryptocleididae: Callov bis Maastricht

Cryptocleidus (Malm): 4 m, relativ kurzer Hals, Seihapparat aus zahlreichen scharfen, gekrümmten Zähnen (filtrierende Lebensweise, z.B. winzige Fische und Garnelen). Gliedmaßen als lange, flexible Paddel.

F Elasmosauridae: Toarc bis Maastricht:

Muraenosaurus (Malm): 6 m. Elasmosauridae hatten die längsten Häuse unter den Plesiosauriern. Bei *Muraenosaurus* umfaßte der Hals die halbe Körperlänge, Kopf 1/16. Kurzer steifer, recht unbeweglicher Rumpf als gutes Widerlager für die kräftigen Flossen.

Üfam. Pliosauroida:

F Pliosauridae: Hettang bis Turon:

Peloneustes (Malm): 3 m, Kopf so lang wie Hals, stromlinienförmiger Körper, rascher Schwimmer, Hauptnahrung Tintenfische (Mageninhalt überliefert)

Liopleurodon (Malm): 12 m, typischer Körperbau der Pliosaurier, stromlinienförmiger Körper, dicker Kopf, schwerer Hals. Große Beweglichkeit, konnte in allen Tiefen schwimmen. Vorderflossen wurden auf und ab bewegt (wie bei allen Plesiosauriern), kräftiger Rückstoß durch die Hinterflossen. Maul 2 m lang. Jagdstrategie ähnlich Seelöwen.

Pliosaurus (Malm)

4. Diapsida ieS., Lepidosauria:

- a) **Squamata (ieS):** in Gondwana ab Lias nachweisbar, in Laurasien ab Bathon; nach älteren Angaben spätestens im Malm erste **echte Eidechsen (Lacertilia)**, und zwar gleich mit allen Gruppen: **Geckos, Leguane (Iguana), Skinks (Scincomorpha), Warane (Varanidae)**; nur die Schleichen folgen erst in der O-Kreide, Schlangen ab Dogger. Nach neuer Erkenntnis im Lias Gondwanas bereits acrodontide Iguania, paramacellodide Scincomorpha (neben basalen Formen), im Bathon Englands neben Scincomorpha, Paramacellodidae auch Anguimorpha (Varanoidea?) und Gekkota.

Auch wenn Squamata erst ab Lias nachweisbar sind, findet sich ein Stamm-Squamata (*Megachirella*) bereits in der M-Trias.

Vertreter rezenter Familien sind ab der späteren Kreide nachweisbar, Vertreter rezenter Arten nach einer auf Frankreich beschränkten Untersuchung seit ca. 20 MA (übrigens gilt dies auch für rezente Amphibienarten).

Im Malm bereits 1,2 m lange Schlange (*Portugalophis*, 155 MA alt).

Terminologie:

Squamata (Schuppenechsen) = Serpentes + Lacertilia

Lacertilia (Echsen) = Iguania, Gekkota, Amphisbaenia, Scincomorpha,

Anguimorpha (Lacertilia = Sauria)

(Lacertilia sind sicher paraphyletisch, weil sie die Schlangen ausschließen)

Die echten Eidechsen (Lacertilia) entwickelten sich aus den Eolacertilia, die bereits im O-Perm Südafrikas auftreten; die Abgrenzung Eolacertilia/Lacertilia ist umstritten; daher werden auch Lacertilia gelegentlich schon ab O-Perm genannt.

BRI gibt folgende (polytypische) Familien der Squamata für den Malm an:

[Euposauridae : Kimmeridge (EU) : zurückgezogen, s. unten unter „Iguania“]

Ardeosauridae : Tithon (EU, AS)

Bavarisauridae : Tithon (EU)

Paramacellodidae : Oxford bis ob. O-Kreide (EU, NA, AF, AS, SA) (Comm. Biol. 3: 201)

Dorsetisauridae : Oxford bis Tithon (EU, NA)

Aigialosauridae: Tithon bis Turon (EU)

Es gibt 5 rezent relevante Gruppen der O Squamata, UO Sauria = Lacertilia:

a) Iguania: nach älteren Angaben ab Malm, neuerdings acrodontide Iguania im Lias Gondwanas (s. Lias); die Iguania umfassen rezent die Leguane, Agamen und Chamäleons. Nach BENTON ältester ganz sicherer Nachweis in der U-Kreide Mexikos (*Huehuecuetzpalli*). *Euposaurus* aus dem Malm Frankreichs wurde dagegen zurückgezogen, seit sich das Taxon als eine Mischung unterschiedlicher Arten (darunter Sphenodontia) herausstellte.

b) Gekkota (früher ab Tithon angegeben, neuerdings ab Bathon; s. Dogger)

Ardeosaurus (Malm) galt als erster **Gekko** (Fam. Ardeosauridae; Tithon). Flacher Kopf, große Augen, wahrsch. schon gekkotypische Lebensweise. Unbekannt, ob bereits Haftscheiben an den Füßen. Daneben *Yabeinosaurus* (oberster Malm oder unterste Kreide). Nach neueren kladistischen Untersuchungen dürfte es sich aber bei *Ardeosaurus* um ein Taxon außerhalb der Kronengruppe der Squamata handeln.

1998 wurde aus dem Bathon Englands ein Gekkote berichtet. Die rez. F Gekkonidae ist aber erst ab Apt nachweisbar (BRI).

c) Scincomorpha (früher ab Oxfordium angegeben; neuerdings paramacellodide Scincomorpha im Lias Gondwanas und weitere Scincomorpha im Bathon Englands)

IO **Scincomorpha** ab Lias (s.dort), im Malm vertreten mit den Ofam. Xantusioidea

(?Malm, rezent; rez. 3 Gattungen; im Malm evtl. *Eichstaettisaurus*) und Ofam Lacertoidea

(?Malm, ab O-Kreide). Im Berrias-Valangin von Montsec/Spanien *Meyasaurus* als sicherer Scincomorpha; große Ähnlichkeit mit *Eichstaettisaurus* aus Solnhofen. 1998 wurden drei scincomorphe Taxa aus dem Bathon Englands berichtet.

Die Scincomorpha umfassen die Lacertoidea (Lacertidae, Teiidae, Gymnophthalmidae), die Scincoidea (Cordylidae, Gerrhosauridae, Scincidae), die Xantusiidae und die Paramacellodidae. Details zu den Scincoidea s. O-Kreide.

d) Anguimorpha (früher ab Oxfordium angegeben; neuerdings im Bathon Englands wahrscheinlich bereits ein Varanoider; rezent umfassen sie Warane, Blindschleichen, Gilamonster)

IO **Anguimorpha** (= **Diploglossa**): Malm bis rezent; 1998 wurde ein anguimorphes Taxon (wahrsch. Varanoider) aus dem Bathon Englands berichtet;

Anguimorpha gliedern sich in die Clades:

Carusoidea (*Carusia*, *Xenosaurus*, *Shinisaurus*)

Anguidae

Platynota = Varanidae + Monsterosauria (letztere enthalten die Krustenechsen Helodermatidae); ab Malm bzw. Alb/Cenoman

Parviraptor aus dem Tithon Nordamerikas, schon räuberisch lebend, ist wahrscheinlich die Schwestergruppe der Platynota (ab Alb/Cenoman).

Mosasauroida erschienen mit der F Aigialosauridae bereits im Tithon (bis Turon) (*Proaigialosaurus*, unt. Tithon). Insgesamt passten sich drei Familien dem Leben im Meer an: Mosasauridae, Aigialosauridae, Dolichosauridae (s. U-Kreide).

Mosasauridae ab Cenoman (naA ab Turon).

[**e) Amphisbaenia** = Doppelschleichen (Nachweis ab Dan), mit Lacertidae verwandt]

Kladogramm der Squamata (nach BENTON): Verhältnisse weitgehend ungeklärt; Iguania stehen basal zu den fünf anderen Gruppen (inkl. Serpentes), die ihrerseits dann als Scleroglossa zusammengefasst werden. Die Scleroglossa sind u.a. durch eine verhornte Zunge gekennzeichnet:

Kladogramm nach morphologischen Daten:

--- Iguania

ab jetzt: SCLEROGLOSSA

--- Gekkota

--- Amphisbaenia *

--- Anguimorpha * + Scincomorpha (= Autarchoglossa)

(* mögliche Position der Schlangen nach morphologischen Daten).

Molekulare Daten spalten die Scincomorpha in drei Untergruppen, die über den gesamten Stammbaum verteilt sind. Auch die Position der Schlangen ist problematisch (s. U-Kreide); nach molekularen Daten scheinen die Schlangen sogar die Schwestergruppe der (Iguania + Anguimorpha) zu sein (BENTON).

Neue Kladistiken (1999) ergaben aber, dass frühe Taxa wie *Hoyalacerta* (Barreme, Las Hoyas, Spanien), *Scandensia* (Barreme), *Bavarisaurus*, *Ardeosaurus* allesamt Schwestergruppentaxa der Kronensquamata (= Iguania + Scleroglossa) darstellen; deren Schwestergruppe sind die Rhynchocephalia. Dagegen gehört der Scincomorphe *Meyasaurus* aus dem Berrias-Valangin bereits zur Kronengruppe. Da die Rhynchocephalia als Schwestergruppe der Squamata ab M-Trias nachweisbar sind, müssen auch Stamm-Squamata (außerhalb der Kronengruppe) seit dieser Zeit

existiert haben, auch wenn sie fossil erst seit dem Lias dokumentiert sind, was mit den Ablagerungsbedingungen zu tun haben dürfte, denn die kleinen Formen früher Squamata mit ihren zarten Skeletten kennt man im Mesozoikum bisher nur aus feinschichtigen Kalksteinen (die in der Trias selten sind!).

Rezent: Ordnung Squamata (Schuppenechsen): Zeitangaben nach BRI; ausgestorbene Familien nach BRI (Anzahl der Arten und Gattungen nach COGGER und ZWEIFEL 1992 und insofern „historisch“)

UO Sauria = Lacertilia, 17 Familien, 407 Gattungen, 3865 Arten.

Kleinste Art: Monito-Kugelfingergecko (*Sphaerodactylus parthenoption*), Gesamtlänge 34 mm, ohne Schwanz 17 mm, 12 g; größter: Komodo-Waran, bis 310 cm Gesamtlänge, bis 165 kg Gewicht.

Iguania:

Fam. Agamidae (Agamen; 40 Gattungen, 325 Arten; wärmere Gebiete der alten Welt incl. Australien, z.B. Kragenechse). Ab Campan.

Fam. Chamaeleonidae (6 Gattungen, 128 Arten; Afrika, im Osten bis Indien, im Norden bis Spanien; bis 55 cm lang); 2/3 der Arten auf Madagaskar, evtl. dort entstanden. Ab Thanet. Im Bernstein von Myanmar möglicherweise ein Stamm-Chamäleon; Kronengruppen-Vertreter erst ab U-Miozän; nach molekularen Daten müssten die Chamäleons aber in der Kreide entstanden sein (Sci. Nat. 103: 94; Sci. Rep. 10: 109). Ausbreitung von Afrika nach Madagaskar (und nicht umgekehrt, wie bisher angenommen)

Fam. Iguanidae (Leguane; 54 Gattungen, > 550 Arten; Südkanada bis Südspitze Südamerikas; Madagaskar, Ozeanien). Entstanden wohl in Südamerika, wanderten während der Landbrücke in der obersten Kreide in Nordamerika ein und drangen dann auf dem Landweg bis Europa vor (*Geiseltaliellus* im M-Eozän Deutschlands). Ab Maastricht.

(+) Euposauridae: Kimmeridge Europas

Gekkota:

Fam. Gekkonidae (Geckos; 90 Gattungen, > 900 Arten; Subtropen und Tropen aller Kontinente, aber auch bis Norditalien und Südneuseeland); bis 40 cm lang; eine subfossile Art, der neuseeländische Riesengecko, war bis 60 cm lang. Ab Apt.

Fam. Pygopodidae (Flossenfüße; eng mit Gekkonidae verwandt und mit ihnen zu den Gekkota vereinigt; 36 Arten; Australien und Neuguinea, Abstammung wohl von den Diplodactylinen unter den Gekkonidae [Australien, SW-Pazifik]) (nur rezent)

? (+) Ardeosauridae: Tithon (EU, AS)

? (+) Bavarisauridae: Tithon (EU)

Autarchoglossa (2 Untergruppen, 12 Familien, leben meist auf dem Boden oder unterirdisch, viele Arten mit Osteodermen = Knochenplatten in der Haut).

a) Anguimorpha (5 Familien):

Fam. Anguillidae (Schleichen; ca. 90 Arten; weit verbreitet mit Schwerpunkt auf der nördlichen Hemisphäre, z.B. Blindschleiche). Ab Campan.

Fam. Helodermatidae (Krustenechsen, 2 Arten, SW-USA bis Guatemala, bis 1 m, u.a. Gila-Krustenechse); im untersten Paläozän bereits mit *Paraderma bogerti* vertreten, ebenfalls schon mit oralem Giftapparat. Ab Maastricht (fossil auch in Europa). Zähne mit Giftkanälen in dieser Familie wohl schon seit mehr als 70 MA (s. Natwiss. 97, 1117).

Fam. Lanthanotidae (Taubwaran, 1 Art; Borneo, eng mit Waranen und Krustenechsen verwandt).

Ab O-Kreide.

Fam. Varanidae (Warane, 1 Gattung mit 34 Arten; Afrika, Asien, Australien; größte Artenvielfalt in Australien, das als Evolutionszentrum gilt). Ab Santon.

(Platynota = Varanidae + Helodermatidae)

Fam. Xenosauridae (Höckerechsen; 2 Gattungen mit vier Arten; Mittelamerika und Südchina).

Ab Maastricht.

(+) Carolinidae: Campan (AS)

(+) Dorestisauridae: Oxford bis Tithon (EU, NA)

(+) Necrosauridae: Maastricht bis O-Oligozän (EU, NA, AS)

(+) Dolichosauridae: Cenoman bis Turon (EU)

(+) Mosasauridae: Cenoman bis Maastricht (kosm.) (naA Turon bis Maastricht)

b) Scincomorpha (7 Familien):

Fam. Cordylidae (Gürtelschweife; 8 Gatt., 60 Arten, Afrika und Madagaskar, im Eozän auch in Europa). Ab U-Eozän (Ypres), naA bereits ab Maastricht

Fam. Gerrhosauridae (Schildechsen): ab Miozän nachweisbar

Fam. Dibamidae (2 Gatt., 11 Arten; reduzierte Gliedmaßen, grabende Lebensweise; Südostasien und angrenzende Inselregionen; Mexiko) (non BRI)

Fam. Lacertidae („echte Eidechsen“, > 200 Arten, überwiegend Mittelmeerraum, auf alte Welt beschränkt, vom Polarkreis bis zur Südspitze Afrikas, im Osten bis nach Japan); größte Art: Kanaren-Eidechse, bis 75 cm; eine ausgestorbene Art der gleichen Gattung auf den Kanaren wurde > 1 m lang (*Gallotia*); nur wenige tropische Arten. Ab Thanet.

Fam. Scincidae (Skinke; 85 Gatt., > 1300 Arten; weltweit verbreitet, in Europa, Nordasien und Amerika aber nur wenige Arten; ursprünglichste UF sind die Scincinae). (non BRI)
Sicher ab Campan, fraglich in der U-Kreide (s. O-Kreide).

Fam. Teiidae (9 Gattungen, 100 Arten; neuweltlich, Gegenstück zu den altweltlichen Lacertidae, denen sie sehr ähneln; Bänder- und Krokodilteju 1,3 m lang. Syn. Macroteiiden).

Ab Campan. (Schienenechsen, herbivor, breite Backenzähne; in der O-Kreide *Polyglyphanodon*). Teiidae i.e.S. erst nach der KTG; Schwestergruppe der Gymnophthalmidae, mit der sie zu den Teioidea vereinigt werden, die nach kladistischen Erwägungen in der U-Kreide entstanden sein sollen (J. Paleont. 81). Nach neuen Angaben älteste Teiidae im U-Eozän Südamerikas; im O-Eozän aber auch in Europa (Sci. Nat. 105: 61).

Fam. Gymnophthalmidae (syn. Mikroteiiden; 30 Gatt., 130 Arten, Mittel- und Südamerika)
(nur rezent)

Fam. Xantusiidae (Nachtechsen, 3 Gatt. mit 19 Arten; südl. USA und Mittelamerika). Ab Thanet.

(+) Paramacellodidae: Oxford bis ob. O-Kreide (EU; AF, SA, NA, AS)

(UO) Amphisbaenia (Doppelschleichen; neuerdings aber zu den Lacertilia = Sauria gestellt):
4 Familien, 18 Gattungen, 143 Arten. Von 9-12 cm Länge (bei 2-3 mm Durchmesser) bis 72 cm (Durchmesser 3 cm, Rote Doppelschleiche); unterirdisch lebende, selbst grabende Reptilien. Stellung innerhalb der Squamata umstritten. Afrika, südliches Spanien, Madagaskar, Südamerika, Karibik, Florida. Familien: Trogonophidae (rez.), Bipedidae (rez.), Rhineuridae (ab Dan), Amphisbaenidae (ab Priabonian = ob. O-Eozän). (Erlöschen: Hyporhinidae, U- bis O-Oligozän). Angeblicher Erstnachweis der Amphisbaenia im frühen Campan der Mongolei konnte nicht bestätigt werden; es handelte sich um einen Scincomorphen (s. BENTON); damit sind Amphisbaenia erst ab Dan dokumentiert. Amphisbaenia sind mit den Lacertidae verwandt.

UO Serpentes: 10 Familien, 420 Gattungen, ca. 2500 Arten ; 15 cm (Blindschlangen, Schlankblindschlangen) bis 10 m (Anakonda; bis 250 kg; Netzpython). Weltweit außer nördliches Nordamerika und nördliches Sibirien. Ab Dogger (s. Dogger).

Squamata Australiens: erst seit 30 MA fossil nachweisbar; die ältesten fossilen Vertreter gehören zu typisch gondwanischen Gruppen, z.B. Waranen.

(nach COGGER und ZWEIFEL 1992, ergänzt)

b) Rhynchocephalia:

Fam. Sphenodontidae: *Opisthias* (ob. Malm, ad UF Sphenodontinae) (Fam. Sphenodontidae ab Carn); *Oenosaurus* (Tithon, zur rezenten UF Sphenodontinae gestellt! sehr nahe mit *Sphenodon* verwandt) *Oenosaurus* besaß Zahnplatten, die lebenslang wuchsen, wie man sie sonst nur von manchen Fischen (wie Lungenfischen) kennt, eine Spezialisierung zum Knacken hartschaliger Nahrung. Üblicherweise ist die Bezahnung der Rhynchocephalia an das Zerschneiden von Nahrung angepasst, was bisher als limitierender Faktor bei der Evolution der Rhynchocephalia angesehen wurde. Dies zeigt eine breite ökologische Vielfalt der Rhynchocephalia kurz vor ihrem Verschwinden aus Europa und spricht gegen die Hypothese, dass sie den aufkommenden Säugetieren unterlegen waren; evtl. spielten Klimaveränderungen und das Auseinanderbrechen von Pangäa eine Rolle.

Fam. Homoeosauridae (mittl. bis ob. Malm; non BRI):

Homeosaurus (ob. Malm, 15 cm) und *Sapheosaurus* (mittl. Malm, 60 cm)

Fam. Pleuroosauridae (Toarc bis Berrias):

Pleurosaurus (Malm, U-Kreide): 0,6 m, wasserbewohnend (Pleuroosauridae kehrten im Lias ins Wasser zurück); einzige Anpassung ans Wasserleben ist die starke Verlängerung des Körpers. Beine kürzer als bei landbewohnenden Rhynchocephalia; Bewegung wohl durch Schlängeln ohne Beteiligung der Beine. Nasenlöcher weit zurückversetzt in der Nähe der Augen. Manche Pleuroosauridae hatten bis zu 57 Wirbel. Eine Art (*P. goldfussi*) erreichte 1,5 m Länge, langgestreckt-schlangenförmig.

Kladogramm (<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0046839>):

--- *Younginia*

--- Squamata

Ab jetzt: RHYNCHOCEPHALIA

--- *Gephyrosaurus*

--- *Diphydontosaurus*

--- *Planocephalosaurus*

--- *Homeosaurus* + (*Brachyrhinodon* + *Clevosaurus*)

--- *Palaeopleurosaurus* + *Pleurosaurus* (= Pleuroosauridae)

Ab jetzt: SPHENODONTIDAE

--- *Kallimodon* + *Sapheosaurus*

Ab jetzt: SPHENODONTINAE

--- *Sphenodon* + (*Oenosaurus* + ((*Cynosphenodon* + *Zapatodon*)))

--- *Opisthias*

--- *Toxolophosaurus*

--- *Eilenodon* + *Priosphenodon*

Die drei Linien zu *Sphenodon*, *Oenosaurus* und (*Cynosphenodon* + *Zapatodon*) trennten sich wahrscheinlich schon im Lias.

5. Archosaurier ieS.:

5.1 Krokodile: Erstes Auftreten der modernen Krokodile (**UO Eusuchia**), ganz sicher aber erst ab unt. Wealden, BENTON (2007) gibt Eusuchia sogar erst ab O-Kreide an. Unterscheiden sich von basaleren Crocodylia durch einen voll ausgebildeten sekundären Gaumen und einige weitere Schädelmerkmale. *Bernissartia* und *Hylaeochampsia* aus der U-Kreide sind den Eusuchia aber schon sehr ähnlich, u.a. neugebildete postorbitale Brücke, bikonvexer erster Schwanzwirbel, Osteoderme (Hautknochenplatten) in mehr als nur zwei Längsreihen angeordnet.

Abstammung von Mesosuchiern, evtl. Fam. Goniopholididae (BRI: Bathon bis Maastricht; Natwiss. 100: 835: schon im Lias). Maximum der Eusuchia in Oberkreide, Eo- und Pliozän. Neuerdings werden die ausgestorbenen Familien der Eusuchia der Kreidezeit als Neosuchia von den Eusuchia (s. str.) abgetrennt.

Als Kandidat für den Übergang von den Mesosuchia zu den Eusuchia (s. l.) galt *Theriosuchus pusillus* aus dem Malm aus der Nähe der Atoposauridae (Kimm. – Maastricht) mit Wirbeln, die zwischen Meso- und Eusuchia vermitteln (amphicoel vs. procoel); *Theriosuchus*-Arten der U-Kreide wiesen dann vollständig procoele Wirbel auf. Eine neue umfassende kladistische Analyse sieht die Atoposauridae mit *Theriosuchus* (Malm bis Maastricht; kleine terrestrische Krokodile) aber als relativ basale Mesoeucrocodylia : Neosuchia, deutlich unterhalb der Eusuchia (Natwiss. 97, 845). Die Atoposauridae entwickelten ihre terrestrische Lebensweise konvergent zu den Notosuchia, mit denen sie nicht nahe verwandt sind.

Zu den Atoposauridae gehört auch *Knoetschkesuchus langenbergensis* (Goslar), ca. 50 cm lang, kurze Schnauze; er dürfte vorwiegend Insekten gefressen haben, während *Theriosuchus* drei Morphotypen von Zähnen hatte und wohl auch pflanzliche Kost und Früchte nutzte. Die neuen Funde bestätigen die Nähe der Atoposauridae zu den modernen Krokodilen.

Allerdings wies auch *Bernissartia* aus der U-Kreide (F Bernissartiidae: Oxford bis Barreme) semiprocoele Wirbel, einen fortschrittlichen Gaumen und eine fortschrittliche Rückenpanzerung auf (wie bei Eusuchia: mehrere Längsreihen von Platten anstelle der beiden Reihen, die normalerweise bei Mesosuchia vorkommen). Offenbar näherten sich ab dem obersten Jura und in der unteren Kreide verschiedene Gruppen von Mesosuchia hinsichtlich Wirbelstruktur, Gaumenbau und Panzerung konvergent einem eusuchiaartigen Zustand. Ab der mittleren Kreide sind Eusuchia mit ihren procoelen Wirbeln dann zwar spärlich, aber weit verbreitet (Afrika, Australien, Europa) belegt; sie entstanden wahrscheinlich in Laurasia. *Stomatosuchus* aus dem Cenoman Ägyptens mit flachem, etwa entenschnabelartigen Schädel, war bereits ein Eusuchia (procoele Wirbel); da es sich schon um eine erheblich abgeleitete Form handelt, muss in der untersten Kreide bzw. um die Jura-Kreide-Grenze eine

Radiation der Eusuchia stattgefunden haben, auch wenn diese bisher fossil noch nicht detailliert belegt ist. Im Laufe der Evolution der Krokodile verlagerten sich die hinteren Öffnungen des knöchernen Nasenrachenganges (Choanen) durch das Wachstum des sekundären Gaumens allmählich nach hinten; dies ermöglicht ein Fressen auch unter Wasser (völlige Trennung von Luftröhre und Nahrungsweg); bei den landbewohnenden Protosuchia lagen die Choanen noch weit vorn in der Mundhöhle, bei den Mesosuchia beginnt der Prozess der Dorsalverlagerung der Choanen (durch Wachstum des sekundären Gaumens), bei den Eusuchia verstärkt sich diese Tendenz.

Im Jahr 2013 wurde mit *Batrachomimus* (Oxfordium oder Kimmeridge, Gesamtlänge ca. 1 m, Brasilien) der älteste Vertreter der Paralligatoridae (Malm bis Oberkreide) beschrieben, die die nächste Außengruppe der Eusuchia darstellen. Demnach muss die Linie zu den Eusuchia auch schon im Malm existiert haben (Natwiss. 100: 835). Paralligatoridae waren bisher nur aus der Kreide Asiens bekannt; sie stehen den Eusuchia bereits sehr nahe.

Ab jetzt: MESOEUCROCODYLIA

--- Thalattosuchia (Lias bis mittl. U-Kreide)

--- Notosuchia (unt. U-Kreide bis Neogen)

Ab jetzt: NEOSUCHIA (ab Lias)

--- Khoratosuchus (ob. U-Kreide) + (Dyrosauridae + Pholidosauridae)
(Malm bis Eozän)

--- *Theriosuchus* (Malm bis O-Kreide)

--- Goniopholididae (Lias bis M-Kreide)

--- *Bernissartia* (unt. U-Kreide)

--- Paralligatoridae (Oxf./Kimm. bis ob. O-Kreide):

Batrachomimus (Malm), *Shamosuchus* (höhere U-Kreide, O-Kreide), *Rugosuchus* (höhere U-Kreide, frühe O-Kreide)

Ab jetzt: EUSUCHIA

Trichotomie:

--- *Susisuchus* (U-Kreide) + *Hylaeochampsia* (mittl. U-Kreide)

--- *Allodaposuchus* (ob. O-Kreide), *Pietraroiiasuchus* (ob. U-Kr.),
Iharkutosuchus (mittl. O-Kreide)

--- *Isisfordia* (ob. U-Kreide) + Crocodylia (ab O-Kreide)

Insgesamt im Malm starke Zunahme der Gattungsdiversität der **Mesosuchia**.

Im Malm große Formenfülle der Metriorhynchidae (Bathon bis Hauterive). Dabei ist unbekannt, ob sie lebendgebärend waren oder ob sie – unter wohl sehr großen Mühen – zur Eiablage ans Land gingen. Metriorhynchidae verloren im Laufe ihrer Entwicklung ihren Panzer, die Gliedmaßen wandelten sich zu Paddeln um, an der Schwanzspitze bildete sich eine kleine fleischige Rückenflosse. Vortrieb im Wasser durch seitliche Bewegungen der Schwanzspitze, die Beinpaddel dienten der Steuerung und Balance.

Im Malm erschienen auch fortgeschrittene Mesosuchier (F Goniopholididae), recht groß, mäßig verlängerte Schnauze, mit Ähnlichkeiten mit dem heutigen Nilkrokodil (Goniopholididae: Malm bis O-Kreide, BRI: Bathon bis Maastricht; in Laurasia weit verbreitet). Die mit ihnen eng verwandten, aber gavialähnlichen

Pholidosauridae (Bathon bis Cenoman) waren dagegen nicht auf Laurasia beschränkt (*Sarcosuchus*, s. U-Kreide, Afrika und Südamerika, Schädellänge 2 m, Gesamtlänge ca. 11 m).

Beide Familien erloschen in der Oberkreide, wobei sich in der O-Kreide einige Pholidosauridae ans Meer anpassten (*Teleorhinus*, O-Kreide).

Goniopholididae und Pholidosauridae werden mit den Eusuchia zu den Neosuchia vereinigt.

Daneben gab es im Malm und der U-Kreide kleine Mesosuchia der Fam. Atoposauridae (Kimm. bis Maastricht; s.o.); kurze Schnauze, recht lange Beine, überwiegend landlebend, auf Nordkontinente beschränkt (in den Südkontinenten übernahmen andere Gruppen kleiner landlebender Krokodilier ähnliche ökolog. Funktion). In Rumänien überlebten die Atoposauridae mit einer *Theriosaurus*-Art (*Th.*: Malm bis Maastricht) bis ins Maastricht, wobei der Archipel-Status Europas in der Kreide sicherlich eine Rolle spielte, dass verschiedene altertümliche Linien regional weit in die O-Kreide überlebten (Natwiss. 97, 845)

Krokodilfamilien des Malm:

Teleosauridae (Toarc bis Valangin):

Teleosaurus (Dogger, Malm), *Steneosaurus* (Dogger, Malm), *Machimosaurus* (ob. Malm) bis 9,5 m lang!

Metriorhynchidae (Bathon bis Hauterive)*:

Metriorhynchus (Dogger, Malm; 3 m): s. Dogger

Geosaurus (Malm, U-Kreide): wie *Metriorhynchus*, aber noch stromlinienförmiger; Hinterbeine erheblich länger als Vorderbeine, große Schwanzflosse, starker Knick der Wirbelsäule nach unten innerhalb der Schwanzflosse.

Atoposauridae: Kimmeridge bis Apt sowie im Maastricht Rumäniens

Hsisosuchidae: Kimmeridge bis Campan (EU, AS)

Goniopholididae: Bathon bis Maastricht:

Goniopholis (mittl. Malm bis unt. Kreide)

Bernissartiidae: Oxford bis Barreme (kosmpol.)

Es gab im Jura aber auch zahlreiche sehr kleine Krokodile: *Atoposaurus* (Schädel 2,7 cm, geschätzte Gesamtlänge 16 cm, Tithon Deutschlands), *Entradosuchus* (18 cm, Callov der USA), *Hoplosuchus* (20 cm, Malm der USA), *Karatausuchus* (16 cm, Malm Kasachstans), *Platysuchus* (28 cm, Lias Deutschlands), *Shantungosuchus* (33 cm, Malm Chinas). Daneben aber auch Riesenformen wie *Machimosaurus* (Schädel 1,5 m, Gesamtlänge 9,5 m, Malm und Unterkreide Europas), *Kansajsuchus* (? 8 m) aus dem Malm Tschirikistans.

Evtl. (nicht sicher!) letzte Sphenosuchia (ab M/O-Trias bis O-Dogger) im Malm (terrestrisch, sehr grazil, an laufende Lebensweise an Land angepasst, Details s. M-Trias und Dogger)

*An Metriorhynchiden (*Geosaurus araucanensis*) aus dem Tithon Argentinien ließen sich hypertrophierte Salzdrüsen (als Beweis für vollmarine Lebensweise) in Form von natürlichen Ausgüssen nachweisen. Dies bestätigt Hypothesen, dass sich die Entwicklung der Osmoregulation bei den Meereskrokodilen in vier Phasen vollzog:

1. Stufe: Osmoregulation durch Verhalten: Meidung von nicht tolerierbarer Salinität
2. Stufe: Populationen der Süßwasserarten dringen in Küsten- oder Mündungsgebiete ein; sie mögen morphologisch noch den Süßwasserarten gleichen, entwickeln aber physiologische Anpassungen in Hinblick auf Gesamtsalzaufnahme, Wasserverlust, zufälliges Trinken von Meerwasser beim Schwimmen
3. Stufe: Auftreten erster Salzdrüsen mit noch geringem Sekretionsvermögen (in Hinblick auf Volumen und Salzkonzentration im Sekret). Diese Drüsen reichen aber aus, wenn

normalerweise nur Süßwasser getrunken wird (z.B. *Crocodylus porosus*). Fossil wird diese dritte Stufe von den Teleosauridae wie *Pelagosaurus*, *Steneosaurus* repräsentiert. Sie lebten im Mündungsbereich (noch nicht vollmarin) und waren – auch nach histologischen Knochenstudien – keinesfalls besser an eine marine Lebensweise angepasst als die meisten modernen Krokodile

4. Stufe: vollmarine Reptilien mit hypertrophierten Salzdrüsen; die Osmolarität bleibt selbst dann konstant, wenn nur Salzwater getrunken und Salzwaterbeutetiere gefressen werden (nicht bei Teleosauridae, aber Metriorhynchidae). Dieses Stadium muss in der Linie zu den Meereskrokodilen spätestens im frühen Dogger erreicht worden sein. Auch juvenile *Geosaurus* hatten schon hypertrophierte Salzdrüsen und lebten vollmarin.

--- Protosuchidae (terrestrisch)

--- (?) *Pholidosaurus* (Süßwasser/Küsten)

--- *Pelagosaurus* + *Steneosaurus* (Ästuar/marin)

--- Metriorhynchidae (vollmarin/pelagisch)

Die Salzdrüsen entwickelten sich in den verschiedenen Linien der marinen Sauropsiden konvergent: nasal bei Vögeln und Lacertilia, sublingual und prämaxillär bei Schlangen, aus Tränendrüsen bei Schildkröten, lingual bei modernen Krokodilen, in der Schnauze vor den Augenhöhlen bei *Geosaurus* (Natwiss. 95, 79).

5.2 Pterosauria: Rückgang der **Rhamphorhynchoidea**; kein Nachweis außerhalb Chinas nach dem Malm (in der Yixian-Formation dagegen noch mit wenigen Taxa im Barreme vertreten, s. U-Kreide); im ob. Dogger, evtl. aber schon im Bathon, erscheinen die **Pterodactyloidea**, zunächst noch recht klein (*Pterodactylus*, 1 m), in der O-Kreide bis 12 m Spannweite.

Letztere sind durch kürzere Schwänze, aber längere Hälse und Köpfe charakterisiert. Viele Arten mit Kopfkämmen, die nach neuesten Untersuchungen erst in der Pubertät wuchsen und daher eine Funktion im Rahmen der Partnerwahl/Fortpflanzung gehabt haben dürften.

In den Solnhofner Plattenkalken 17 Flugsaurierarten aus 8 Gatt., 0,3 bis 2,5 m Spannweite; erste Pterodactylen, daneben noch Rhamphorhynchoidea. An einem konkreten Fund (*Plesiotheuthis* mit dem abgebrochenen Zahn eines ca. 1 m langen *Rhamphorhynchus*, der eindeutig im Mantel steckte) konnte gezeigt werden, dass diese Flugsaurier Tintenfische jagten.

Federn bei Pterosauriern:

Die Integumentstrukturen der Pterosaurier werden als Pycnofasern bezeichnet und unterscheiden sich von Haaren und Fell der Säugetiere. Eine Pycnofaser galt bisher als ein kurzes, einfaches Filament mit einem Kanal im Zentrum, weniger fest in der Haut befestigt wie die Haare der Säugetiere. Solche Fasern fanden sich bisher an Kopf, Beinen und Körpern mehrerer Arten von Pterosauriern. An zwei kleinen anurognathiden Pterosauriern aus China (160 – 165 MA alt; Yanliao Biota oberster M-Jura/unterer Malm) konnte nun aber gezeigt werden, dass Pycnofasern keinesfalls immer einfache Monofilamente darstellen, sondern verzweigt oder büschelartig wie die Federn von Vögeln und nonavianen Theropoden ausfallen können, was dafür spricht, dass die Strukturen der Flugsaurier und Dinosaurier auf eine gemeinsame evolutionäre Ausgangsstruktur zurückgehen, die schon der letzte gemeinsame Vorfahr von Dinosauriern und Flugsauriern in U- oder M-Trias.

Die beiden sehr kleinen Flugsaurier („spatzgroß“) hatten vier Typen von Filamenten: neben einfachen Filamenten solche mit pinselähnlich gebündelten Filamenten am Ende, solche mit büschelartigen Filamenten in der Mitte der Faser, und solche, bei denen mehrere Fasern aus einer gemeinsamen Wurzel herausmäandrierten (daunenähnlich verzweigte Federn). Alle vier Typen finden sich in ähnlicher Weise bei verschiedenen Dinosauriern; detaillierte Untersuchungen konnten keinerlei Unterschiede zu den Integumentstrukturen/Protofedern der Dinosaurier ausmachen. Manche dieser Formen finden sich sonst nur bei Maniraptoren. Die Pycnofasern sind daher tatsächlich als Federn anzusprechen. Die Vorformen der Vogelfedern müssen demnach schon vor 250 MA entstanden sein. Monofilamente, büschel- und pinselförmige Filamente müssten somit sowohl schon beim gemeinsamen Vorfahren der Avemetatarsalia wie beim letzten gemeinsamen Vorfahren der Dinosaurier vorhanden gewesen sein, beim letzten gemeinsamen Vorfahren der Theropoden bereits alle Federtypen.

Dass fast alle Filament-/Federtypen, von einfachen Monofilamenten, büschel- und pinselförmigen Strukturen bis hin zu geschlossenen pennazösen Federn (mit sekundärer Verzweigung) nahezu gleichzeitig im obersten Dogger/untersten Malm erstmals nachweisbar werden, dürfte eine Frage der fossilen Erhaltung sein, also ein taphonomischer Bias (lediglich offene pennazöse Federn finden erst erstmals im Barreme). *Kulindadromeus* aus dem Dogger gilt zusammen mit den Scansoriopterygidae als ältester Nachweis von Federn (nach neuen Erkenntnissen sollen die Scansoriopterygidae aber für membranöse Flügel verfügt haben; Anm.), die befiederten anurognathiden Pterosaurier gelten nur als minimal jünger. Bei Sauropodomorpha, der Linie zu Stegosauriern/Ankylosauriern (ab *Scelidosaurus*), Hadrosauriern und abgeleiteten Ceratopsia (oberhalb *Psittacosaurus*) fehlen aber bisher alle Hinweise auf federartige Strukturen. Bei ihnen wurde die Ausbildung von Federn offenbar unterdrückt (zumindest im Adultstadium), so wie die Haarbildung bei großen Säugern wie Walen, Elefanten und Flusspferden unterdrückt wird.

Die Verteilung der vier Fasertypen auf der Körperoberfläche der anurognathiden Flugsaurier war ungleichmäßig: einfache Filamente finden sich entlang des Körpers, pinselähnlich gebündelte Filamente am Nacken, an den Flügelenden und am Schwanz, die dritte Form (Strukturen, die etwa auf halber Höhe ein Büschel abzweigender Haare trugen) nur am Kopf, und die daunenartig verzweigten Pycnofasern auf den Flughäuten. Die verschiedenen Filamenttypen hatten demnach unterschiedliche Funktionen. Typ 1 und 2 könnten der thermischen Isolation gedient haben und zu einer aerodynamischen Körperform beigetragen haben (Reduktion des Luftwiderstands) (ähnlich dem Fell der Fledermäuse oder den Körperfedern der Vögel). Typ 3 (am Kopf) könnte sensorische Funktionen gehabt haben, analog den Sinnesborsten mancher Vögel. Der 4. Typ könnte dafür gesorgt haben, die Flügel warm zu halten; Daunenfedern sind besser in der Lage, warme Luft festzuhalten, als das Fell der Säugetiere. Außerdem trugen die Fasern Melanosomen und sorgten wie die Federn der Vögel für eine bräunliche Färbung der Pterosaurier (Nat. 564: 301; Nat. Ecol. Evol. 3: 24).

Systematik der Flugsaurier des Malm:

1. Rhamphorhynchoidea

Fam. Rhamphorhynchidae (Toarc bis Tithon; EU, NA, AS; Reliktform im Barreme/Yixian-Form.)

Rhamphorhynchus (div. Arten): großer Schädel, langgestreckt, spitz zulaufend;

Fischfressergebiß. Kleinste Solnhofner Art: Schädellänge 3 cm, Spannweite 0,4 m;

größte Art: Schädellänge 19 cm, Spannweite 1,75 m, naA bis 2 m.

Odontorhynchus (Solnhofen)

Cacibupteryx (Oxfordium Kasachstans), Spannweite ? 1,2 m

Pterorhynchus (Callov bis Kimmeridge), Spannweite 0,9 m

inc. sed. in der Nähe der Anurognathidae:

Scaphognathus (Solnhofen): Spannweite bis 90 cm; kürzerer, gedrungenerer Schädel als *Rhamphorhynchus*; Kieferenden vorn stumpf zulaufend, senkrecht im Kiefer stehende Zähne. Juvenile Fossilien deuten darauf, dass sie sehr schnell wuchsen und schnell ihre endgültige Größe erreichten. Relativ großes Gehirn. Neueste Untersuchungen bestätigten, dass *Scaphognathus* über einen fellähnlichen Wärmeschutz aus einem Flaum haarartiger Fasern verfügte.

Harpactognathes (Morrison-Form., Kimmeridge-Tithon, ad F Scaphognathidae), Spannweite 1,3 m, naA. aber 2,5 m

Sordes pilosus (Kimmeridge, Kasachstan): bedeckt mit langen, dicken, ziemlich dichten Haaren; auf der Flughaut, interdigital und an den Fingern kürzere, weniger dichte Behaarung. Hinterbeine in die Flughaut integriert; auch zwischen den Hinterbeinen bestand eine Flughaut. Der lange, nackte Schwanz blieb zur Steuerung frei beweglich. Schädel ähnlich *Scaphognathus*; wenige, aufrecht und in weitem Abstand in den Kiefern sitzende Zähne. Schädelhöhe bis 8 cm, Spannweite bis 63 cm. Nach neueren Untersuchungen soll es sich aber bei den als Haare interpretierten Fasern nur um Bündel von Fasern handeln, die die Flügel stabilisierten; gerade, dicht gepackte Fasern in der äußeren Hälfte des Flügels; kürzere, loser gepackte Fasern in Körperrnähe; damit wurde eine erhöhte Elastizität der Flügel in Körperrnähe bei größerer Steifigkeit im äußeren Flügelbereich erzielt; die Strukturen ähneln (oder sind) Kollagenfasern. Ihre Funktion war also eine insgesamt steifere Flügeloberfläche während des Fluges (Natwiss. 90, 428).

Fam. Anurognathidae (Tithon; EU, AS; Reliktformen im Barreme Chinas – Yixian-Form.)

Anurognathus (Solnhofen): kleiner graziler Rhamphorhynchoide mit zurückgebildetem kurzen Schwanz (Pygostyl wie bei Vögeln). Kurzer Hals, hoher kurzer Schädel. Kleine stiftförmige Zähne. Wahrscheinlich Insektenfresser, breites Maul. Offenbar sehr geschickter Flieger. Rumpflänge 5 cm, Spannweite 50 cm, d.h. extrem lange Flügel.

Batrachognathus (Tithon, Kasachstan): hoher, kurzer Schädel, ca. 5 cm lang, mit breitem froschähnlichen Maul, wahrsch. Insektenfresser. Proportionen ähnlich *Anurognathus* (Schwanz unbekannt). Spannweite ca. 0,5 m, naA 0,8 m. Sehr agiler Flieger mit gutem Sehvermögen.

Fam. indet.:

Nesodactylus (Kuba) (Oxford bis Tithon); evtl. ad Dimorphodontidae? (sonst Keuper bis Dogger), Spannweite 1 m (naA F Rhamphorhynchidae)

Comodactylus (USA): mit > 2,5 m Spannweite einer der größten Flugsaurier des Jura

Utahdactylus (Morrison-Form., Kimm./Tithon): Spannweite 1,2 m

2. Pterodactyloidea: älteste sichere Pterodactyloidea im Grenzbereich Dogger/Malm (*Kryptodarakon*), fraglich auch schon im Bathon Englands, wohl von terrestrischen Vorfahren abstammend (kurze Flügel). Kurzer, aus nur wenigen Wirbeln bestehender Schwanz. Um die Flugfähigkeit zu erhalten, vollzog sich eine Gesamtänderung der Proportionen: Schnabel noch langgezogener, Hals länger, veränderte Kopfhaltung durch Verlagerung des Hinterhauptgelenks; der Kopf wurde auf dem Hals balanciert (Rhamphorhynchoidea wiesen gestreckte Kopfhaltung auf). Die Kämme der Pterodactylen könnten u.a. (s.o.) der Balance und Steuerung gedient haben und damit die langen Paddelschwänze der Rhamphorhynchoiden in dieser Funktion abgelöst haben.

Pterodactyloidea inc. sed.:

Kepodactylus: Malm Nordamerikas (Morrison-Form., Kimmeridge/Tithon): Spannweite 2,5 m

Fam. Pterodactylidae (Oxford bis Tithon; EU, NA, außerdem im Barreme der Yixian-Formation):

Pterodactylus (zahlr. Arten, Tithon): Schädelöffnungen nicht mehr vollständig durch Knochenbrücken getrennt. Kleine, kegelförmige Zähne. Lange Mittelhandknochen. Spannweite je nach Art zwischen 36 cm und 2,5 m (*Pterodactylus grandis*).

Fam. Gallodactylidae (Oxford bis Tithon; EU):

Gallodactylus: kurzer Kamm am Hinterkopf; wenige, auf die vorderen Kieferabschnitte beschränkte Zähne, langgestreckter Schnabel. Schädelhöhe 15 cm, Spannweite 1,4 m, naA 1 m. Wohl Fischfresser (vorn im Schnabel schlanke, spitze, nach vorn gerichtete Fangzähne, hinten zahnlos). Europa.

Fam. Germanodactylidae (Kimmeridge bis Tithon; Europa):

Germanodactylus (Solnhofen): niedriger Knochenkamm mitten auf dem Schädel; Schädelhöhe (je nach Art) bis 21 cm, Spannweite bis ca. 1 m (naA 1,35 m).

Funde aus Südengland, die etwas älter als die Solnhofener Plattenkalke sind, stellen den

ältesten ganz sicheren Nachweis von Pterodactyloidea dar. Vorderschnabel zahnlos, weiter hinten einige kurze kräftige kegelförmige Zähne.

Tendagurudactylus (Kimmeridge bis Tithon), Spannweite 1 m

Fam. Ctenochasmatidae (Tithon bis Apt; EU, AS):

Ctenochasma (mehrere Arten, u.a. Solnhofen): ungewöhnliches Gebiß mit sehr vielen langen dünnen, einwärts gebogenen, kammartig stehenden Zähnen, die einen Seihapparat zum Herausfiltern von Nahrung aus dem Wasser bilden (Reusengebiß mit bis zu 360 Zähnen). Schädelänge bis 20 cm, Spannweite bis mind. 1,2 m. Kleiner Knochenkamm auf dem Schädel. Koprolithen von Ctenochasmatiden aus dem Oberjura von Polen enthielten tatsächlich unzählige Reste von Kleinlebewesen (Foraminiferen, kleine Schalen mariner Invertebraten, evtl. Polychaeten), die nur durch Filtrierung (ähnlich modernen Chinesischen Flamingos) aufgenommen werden konnten.

Gnathosaurus (Solnhofen): ebenfalls Reusengebiß, aber kräftigere und weniger (nur 130) Zähne; längste Zähne am vorderen löffelförmigen Kieferende. Niedriger Knochenkamm auf dem Schädel. Schädelänge bis 28 cm, Spannweite 1,7 m.

Huanhepterus (China): sehr lange, schlanke, spitze Zähne (wie *Gnathosaurus*), insgesamt ca. 100 Zähne. Dünner niedriger Knochenkamm auf dem Schädel, sehr lange Schnauze mit Reusengebiß, sehr langer Hals mit verlängerten Halswirbeln; Spannweite ca. 2,5 m.

Plataleorhynchus: ? Malm Europas, naA Tithon bis Berrias; Spannweite 1,4 m

Fam. Dsungaripteridae (Kimmeridge bis Alb; EU, AS):

Dsungaripterus: Malm bis U-Kreide, Asien, Afrika; Spannweite 3,5 m

Fam. Azhdarchidae: Tithon bis Maastricht (kosmopol.)

Diopecephalus (Tithon Europas); Spannweite 1,4 m; naA Pterodactyloidea inc. sed.

? *Doratorhynchus*: Malm bis U-Kreide, Europa

(sichere Azhdarchidae erst in der Kreide!)

Fam. indet:

Dermodactylus (USA, Spannweite ca. 1 m, Kimmeridge bis Tithon).

Mesadactylus (USA): Kreuzbein aus 7 verwachsenen Wirbeln, Spannweite 3 m (Tithon)

Cynorhamphus: Malm Europas (Oxf. bis Tithon), Spannweite 1,4 m, neuerdings in eine eigene F Cynorhamphidae gestellt

dino-dino ojur

5.3 Saurischia (Echsenbecken-Dinosaurier):

ther-ther ojur

5.3.1 Theropoda: die „Carnosaurier“ erreichten im Malm ihre erste Blütezeit:

Allosauridae bis 12 m (Höhe bis 4,6 m), Aasfresser oder rudeljagend.

Während die meisten großwüchsigen Theropoden wie Allosaurier und Torvosaurier des Jura, Spinosaurier, Carcharodontosaurier und Abelisaurier der Kreide zu den ursprünglichen Carnosauriern gehören, treten im Malm innerhalb der Coelurosaurier die Tyrannosauroiden auf, blieben aber zunächst noch klein (s.u.).

IO Ceratosauria:

Ceratosauroida (Lias bis KTG; überwiegend Kreide der Südhemisphäre):

Fam. Ceratosauridae (kleines Horn auf der Schnauze) (BRI: Sinemur bis Tithon)

Ceratosaurus (Kimmeridge, 6 m, Nordamerika): Horn oder Knochenkamm auf der Schnauze, Knochenwülste über den Augen. Horn evtl. zur Brautwerbung (für Verteidigung zu klein). Schmale Reihe von Knochenplatten auf Rücken und Schwanz. Fußabdrücke sprechen für Leben in Gruppen und gemeinsame Jagd.

Elaphrosaurus (3,5 m, Kimmeridge; Nordamerika, Afrika), manchmal schon zu den Noosauridae gestellt (als UF Elaphrosaurinae), die damit schon im M-/O-Jura und nicht erst im Apt beginnen würden (bis

Maastricht) (sofern man in den Noosauridae die Elaphrosaurinae und Noosaurinae zusammen zieht).

Limusaurus (Ceratosauria inc. sed.), Oxfordium Chinas; basaler Ceratosaurier, recht klein, einziger eindeutiger Ceratosaurier Asiens. **Einziger jurassischer Tetrapode, der einen Schnabel hatte und herbivor war**; Gastrolithen. Stark reduzierter erster Handfinger; Anatomie der Hand (Handformel) intermediär zwischen basalen Theropoden und der „Vogelhand“ der Tetanurae (Ceratosauria sind eng mit Tetanurae verwandt; Außengruppe sind die Coelophysoidea).

Limusaurus stellt mit seinem kleinen Kopf, großen Augen, zahnlosem Ober- und Unterkiefer, langem Hals und verlängerten Hinterbeinen sowie Herbivorie und Gastrolithen eine konvergente Entwicklung zu den Ornithomimosauria dar. (Auch *Elaphrosaurus* wurde ursprünglich als Ornithomimosauria fehlgedeutet) (Nat. 459, 940).

Tetanurae:

Chilesaurus (Tithon, Südchile), kladistisch an der Basis der Tetanurae stehend:

Recht kleiner Theropode (verschiedene ontogenetische Stadien, bis 3,2 m lang), kleiner/mittelgroßer Herbivore, dominierendes Taxon an der Fundstelle.

Während innerhalb der Coelurosaurier mehrere Linien zur Herbivorie übergegangen sind, handelt es sich neben dem zahnlosen Ceratosaurier *Limusaurus* um den einzigen Nicht-Coelurosaurier, der herbivor war.

Zahlreiche plesiomorphe Merkmale an den Hinterbeinen (besonders Knöchel, Fuß), die basalen Sauropodomorpha ähneln, offenbar als sekundäre Reversion aufgrund des nicht-räuberischen Lebensstils (kein schneller Läufer). Ähnlichkeiten bezüglich Kiefer und Zähnen mit Therizinosauriern und Sauropodomorpha werden auf Konvergenzen infolge der Herbivorie zurückgeführt. Extremster Fall von Mosaikentwicklung: achsiales Skelett eines Ceratosauriers, Vorderbeine und Schultergürtel wie bei basalen Tetanurae, Becken wie bei Coelurosauriern und Hinterbeine wie Tetanurae.

Es ist sehr außergewöhnlich, dass ein Theropode die paläoökologische Rolle kleiner bis mittelgroßer Herbivoren in einem jurassischen Ökosystem einnahm; andernorts wurde diese Rolle typischerweise von Ornithischia übernommen. Die Linie des *Chilesaurus* war offenbar auf Südamerika beschränkt – ein ungewöhnlicher Endemismus angesichts der recht kosmopolitisch verbreiteten Dinosaurierfaunen des Jura (Nat. 552: 331).

Kladogramm:

--- **Ornithischia**

--- **Sauropodomorpha**

Ab jetzt: THEROPODA

--- Herrerasauridae (Carn – Nor)

Ab jetzt: NEOTHERAPODA

--- Coelophysoidea (Nor – Lias-Dogger-Grenze)

Ab jetzt: AVEROSTRA

--- Ceratosauria (Pliensbachium – KTG)

Ab jetzt: TETANURAE

--- **Chilesaurus** (Tithon)

--- Megalosauroida (oberster Lias – Cenoman)

AB jetzt: NEOTETANURAE

- Allosauroida (Lias-Dogger-Grenze – KTG)
Ab jetzt: COELUROSAURIA
- Tyrannosauroida (Lias-Dogger-Grenze – KTG)
- **Ornithomimosauria** (unterste Kreide – KTG)
Ab jetzt: MANIRAPTORA
- **Therizinosauria** (Barreme – KTG)
- Alvarezsauroida (Dogger – KTG)
- **Oviraptorosauria** (untere U-Kreide – KTG)
- Paraves

Fett/unterstrichen: herbivor

IO Megalosauroida: Dogger bis mindestens Alb, naA bis O-Kreide (Cenoman)

Megalosauridae (M- bis O-Jura):

Torvosaurus (Kimmeridge, ad Megalosaurinae)

Sciurumimus (ad Megalosauroida):

Im Kimmeridge der Grube Rygol von Painten ein juveniles Exemplar (72 cm lang, Schädel 8 cm lang, frisch geschlüpft; adult dürfte das Tier mehr als 5 m Länge erreicht haben, sofern keine Inselverzweigung vorlag). Keine weiteren Fossilien der Gattung bekannt. Weltweit eines der besterhaltenen Dinosaurierfossilien, 98 % des Skeletts erhalten!

Kladistisch basalster Vertreter der Megalosauroida:

--- *Sciurumimus*

--- *Eustreptospondylus* + *Streptospondylus* + *Magnosaurus* + *Duriavenator*

--- *Afrovenator* + *Dubreuillosaurus*

--- *Megalosaurus* + *Torvosaurus*

Bemerkenswert sind **Typ-I-Filamente** an der Schwanzbasis und von anderen Abschnitten des Körpers, die einen dichten Flaum bildeten. Sie entsprechen jenen Strukturen, die man von einigen Ornithischern, dem basalen Tyrannosaurier *Dilong*, dem basalen Therizinosaurier *Beipiaosaurus* und dem vermutlichen basalen Coelurosaurier *Sinosauropteryx* kennt. *Sciurumimus* besaß somit wenigstens als Jungtier ebenfalls einen fellartigen Federflaum aus einfachen Protofedern. Dies ist der erste Nachweis von Integumentstrukturen bei **Theropoden außerhalb der Coelurosaurier** und zeigt damit an, dass diese Strukturen offenbar nicht auf Coelurosaurier und (ggf. konvergent) Ornithischia beschränkt waren, sondern bei Theropoden weiter verbreitet waren, was dann auch die große kladistische Spanne zu den Integumentstrukturen bei Ornithischia verkleinert und zugunsten der Homologie (und gegen Konvergenz) spricht. Die haarähnlichen Monofilamente von *Sciurumimus* waren besonders am Schwanz buschig und erinnern damit an ein Eichhörnchen.

Da sich ähnliche Strukturen auch bei Flugsauriern finden, könnte es sich bei diesen Integumentstrukturen sogar um eine Synapomorphie der Ornithodira handeln (PNAS 109, 11746). Die Filamente, die sich bei einigen Pterosauriern finden, heißen Pycnofibern. Falls diese Filamente denselben evolutionären Ausgangspunkt haben wie die Filamente, die bei den Dinosauriern gefunden werden und schließlich zu den Federn führten, hätte die Evolution dieser Integumentstrukturen von den einfachen Anfängen bis zu federförmigen Strukturen mit Rhachis und Barben über 100 MA gedauert (Sci. 340, 690). Von Sauropoden sind noch keine Filamentstrukturen bekannt, evtl. als Folge sekundärer Reduktion.

Der älteste *fossile* Nachweis von Integumentstrukturen (sowohl bei Dinosauriern wie bei Pterosauriern) datiert in den Oberjura (wenn man mal von den Daohugou Beds absieht; eigene Anmerkung), auch wenn der Ursprung dieser Strukturen deutlich weiter zurückliegen muss (Sci. 340, 690).

Bemerkenswert sind schlanke Prämaxillärzähne ohne Sägekanten, stark zurückgebogene Maxillärzähne mit nur rückwärts gesägten Kanten (ähnlich einigen Coelurosauriern); adulte Megalosaurier hatten dagegen breite, einheitliche Zähne mit beidseitigen Sägekanten. Zahnform und Ernährung änderten sich wohl im Laufe der Ontogenese stark. Kladistisch deutet sich an, dass Allosaurier und Megalosaurier nun doch ein Monophylum Carnosaurier neben den Coelurosauriern bilden könnten – wie man früher schon mal angenommen hatte. Das Carnosaurier-Konzept war in den letzten Jahrzehnten zurückgewiesen worden.

***Sciurumimus* gibt nun Anlass zu der Hypothese, dass Jungtiere von Dinosauriern sowie die adulten Tiere kleinerer Dinosaurierarten grundsätzlich in irgendeiner Weise „behaart“ bzw. „befiedert“ waren, sei es nun in Form einer flauschigen Körperbedeckung, wie sie nur bei Theropoden bekannt ist, oder borstenartigen Monofilamenten, wie man sie bei zwei kleineren Ornithischiern (*Psittacosaurus*, *Tianyulong*) fand.**

IO Spinosauroida: Malm bis Campan

Fam. Spinosauridae: Erstnachweis ist eine Phalanx aus dem Malm (Kimm./Tithon) Colorados.
NaA Erstnachweis durch Zähne aus dem oberen Malm von Tendaguru (*Ostafrikasaurus*)
Details s. U-Kreide. Die Familie lebte vom Malm bis M-Santon.

IO Allosauroida: ob. Lias bis unt. Maastricht

Fam. Allosauridae (Callov bis Alb):

Yangchuanosaurus (ob. Oxfordium, 10 m, China): großer Schädel; Zähne einwärts gebogen und an den Schneiden gekerbt wie Steakmesser; kurzer, dicker Hals; Schwanz lang (halbe Körperlänge), beim Gehen zur Wahrung des Gleichgewichts ausgestreckt. Große, säulenartige Beine.
Höhere Anzahl von Zähnen als andere Allosauriden. Knochenhöcker auf der Schnauze.

Allosaurus (Kimmeridge bis Tithon, naA auch U-Kreide; 12 m): Gesamthöhe 4,6 m; Gewicht 1-2 t; größter Räuber des Jura. Äußerlich wie vergrößerter *Megalosaurus*, aber zwei knöcherne Höcker über den Augen; schmaler, knöcherner Grat auf der Mittellinie der Schnauze. Großer Schädel in Leichtbauweise; Schädelknochen nur lose miteinander verbunden. Jagte - wahrsch. in Rudeln - riesige Sauropoden, u.a. wurden *Apatosaurus*-Knochen mit Zahnabdrücken von *Allosaurus* sowie in Zusammenhang mit *Apatosaurus*-Knochen abgebrochene *Allosaurus*-Zähne gefunden. Im Malm auch in Europa vertreten, evtl. über eine Landbrücke aus Nordamerika eingewandert (da sich Nordamerika und Europa schon 20 MA zuvor getrennt hatten). Computermodellanalysen des Schädels von *Allosaurus* ergaben, dass die Beißkraft nur etwa derjenigen von Wölfen und Leoparden entsprochen haben kann und nur etwa 1/6 derjenigen von *Tyrannosaurus rex*; die Ernährungsstrategie von *Allosaurus* muss daher eher derjenigen von Komodowaranen entsprochen haben (Bisse ins Weichgewebe, um ein Verbluten des Opfers zu erreichen), während *Tyrannosaurus* auch Knochen knacken und damit unmittelbar letale Bisse zufügen konnte (Nat. 409, 987). Klauen an den Händen 15 cm lang, gekrümmt. Zähne bis 10 cm lang, nach hinten gebogen, mit Sägekanten. Größter Fleischfresser des Jura und der frühen Kreidezeit.

IO Coelurosauria:

Fam. Coeluridae (Malm):

Coelurus (2,4 m, Kimmeridge): kleiner, flacher Kopf (20 cm lang), vogelartige Knochen; Wald- und Sumpfbewohner, 3 klauenbewehrte Finger.

Ornitholestes (Kimmeridge, Nordamerika, 2 m): agiler waldbewohender Fleischfresser.

Kleiner Schädel, scharfe Zähne; kleiner Knochenkamm auf der Schnauze. Früher gelegentlich in die Ornithomimosaurier gestellt; in neuen Kladistiken nicht bestätigt. Manchmal schon zu den Maniraptora gestellt.

Fam. Compsognathidae (nur 4 Gatt.):

Compsognathus (Malm): 0,6 m, 3,6 kg, Europa, haushuhnhoch:

hohle Knochen wie bei typischen Coelurosauriern, langer Hals, langer Schwanz zur Wahrung des Gleichgewichts. Vordergliedmaßen: zwei bekrallte Finger, Hintergliedmaßen: drei bekrallte Zehen nach vorn und eine sehr kleine nach hinten. Hohe Laufgeschwindigkeit, flinker kleiner Räuber. Viele kleine, weit auseinander stehende, scharfe, gebogene Zähne.

Juravenator (Nat. 440,329+287; Natw. Ru. 8/2006 S. 435): komplettestes, besterhaltenstes Theropodenfossil Europas (Schamhaupten, oberster Kimmeridge, Malm epsilon 2, 151-152 MA, d.h. 1 - 3 MA älter als *Archaeopteryx* und *Compsognathus*). Bis auf das letzte Schwanzdrittel komplett erhalten, geschätzte Gesamtlänge 75-80 cm, nicht ganz ausgewachsen. Ungewöhnlich langer Schwanz, mind. 64 Schwanzwirbel; 8 Oberkiefer- und 11 Unterkieferzähne. Zähne lang, dolchförmig, Spitzen nach hinten gebogen, z.T. gekerbte hintere Kanten, Indiz für Fleischfresser. Vorderarme kurz, drei bekrallte Finger, Vorderarme nur halb so lang wie Hinterbeine, daher bipeder Läufer. Nach kladistischer Analyse ad Compsognathidae (zusammen mit *Compsognathus*, *Sinosauropteryx*, *Huaxiagnathus*); da es sich um ein juveniles Exemplar handelt, könnte er aber auch „scheinbar“ im Stammbaum höher gerutscht sein und in Wirklichkeit kladistisch basaler stehen, also ein Coelurosaurier unterhalb der Compsognathidae. Keinerlei Anzeichen für federartige oder filamentöse Integumentstrukturen; unter UV-Licht sind Reste der Weichteile entlang der Unterschenkel und zwischen dem 8. und 22. Schwanzwirbel sichtbar; Hautoberfläche bestand in diesen Abschnitten aus einheitlich geformten kleinen glatten Höckern und Tuberkeln ähnlich der Körperbedeckung vieler anderer Dinosaurier. Bei befiederten Dinosauriern – auch befiederten Compsognathiden, konkret *Sinosauropteryx* – sind diese Körperabschnitte typischerweise federtragend. Offenbar war *Juravenator* tatsächlich also nicht befiedert; dies ermöglicht verschiedene Interpretationen: (a) Compsognathiden sind die basalsten Coelurosaurier, von denen bisher Filamente nachgewiesen wurden (*Sinosauropteryx*); *Juravenator* steht kladistisch basaler; (b) Befiederung ist weiterhin ein Merkmal, das schon basale Coelurosaurier charakterisiert, und *Juravenator* hat die Befiederung sekundär verloren, (c) bei der Befiederung handelt es sich um ein Mosaikmerkmal, das sich bei den basalen Coelurosauriern mehrfach unabhängig entwickelte und ggf. auch wieder in einzelnen Linien verloren ging, so wie sich viele evolutionäre Neuerungen mosaikhafte entwickelten.

Jedenfalls ist die Hypothese, dass alle Coelurosauria – vielleicht mit Ausnahme gigantischer Taxa wie *Tyrannosaurus* – befiedert waren, infrage zu stellen; Nachweis der Befiederung bisher bei Tyrannosauroida (*Dilong*), Compsognathidae, Therizinosauroida, Oviraptorosauria, Alvarezsauridae, Dromaeosauridae. Das Ausmaß der Befiederung ist zwar nur von wenigen Taxa bekannt, komplette Exemplare von *Caudipteryx* (Oviraptorosauria), *Sinosauropteryx* und mehreren Dromaeosauriden sprechen aber dafür, dass die Befiederung zumindest den größten Teil des Körpers umfasste, so dass es äußerst unwahrscheinlich ist, dass *Juravenator* an anderen Körperabschnitten befiedert gewesen sein könnte, wenn typischerweise bei befiederten Coelurosauriern federtragende Körperabschnitte bei ihm schuppig (und auch ohne Hautfollikel) waren! Letztlich könnte *J.* aber auch befiedert gewesen sein, und in dem harten verkieselten Kalkstein von Schamhaupten war die Fossilisation so filigraner Strukturen wie z.B. Filamenten nicht möglich (Natw. Ru. 8/06 S. 435)?

Nach klassischer Vorstellung entstanden einfache filamentöse Federn in den frühesten Coelurosauriern; komplexere Federn mit zentralem Schaft und symmetrischen, steifen Fahnen entstanden mit den Maniraptoren, und Federn mit aerodynamischen Eigenschaften wie gekrümmten Schäften und asymmetrischen Fahnen innerhalb der Maniraptoren, aber noch unterhalb der Vögel. Vögel haben heutzutage nur noch in den unteren Beinabschnitten Schuppen, wie sie bei *Juravenator* an Hinterbeinen und Schwanz nachweisbar waren.

Kladogramm (Nat. 440, 288):

- Ornithischia
- Sauropodomorpha
- Ceratosauria
- Carnosauria
- ab jetzt: COELUROSAURIA
- ? *Juravenator*
- ? *Juravenator* + andere Compsognathidae (einfache Filamente)*
- Tyrannosauroida*
- Alvarezsauridae* + Ornithomimosauria (fadenförmige federartige Strukturen bei dem Alvarezsauriden *Shuvuuia* aus der Mongolei)
- Therizinosauroida* + Oviraptorosauria*
- Troodontidae* + Dromaeosauridae* + Aves*

(* = federförmige Strukturen, mindestens fadenförmige Filamente)

Maniraptoriformes:

Ornithomimosaurier (Malm bis Maastricht): straußengroß, straußenartige Proportionen, gesellige Lebensweise in offenen Landschaften; zahnlos; horniger, vogelähnlicher Schnabel. Große Augen, umfangreiches Gehirn. Erfolgreiche intelligente Jäger (Insekten, kleine Wirbeltiere). Maximum in M-/O-Kreide. Erste Nachweise bereits im Malm Afrikas, in Europa erst im oberen Hauterive. NaA ab Jura-Kreide-Grenze (*Nqwebasaurus* im Berrias Afrikas) (s. Nat. 515: 257). Die Basis der Ornithomimosaurier dürfte aber im Malm liegen. In der höheren Oberkreide entwickelte eine Linie (Deinocheiridae) Riesenformen (11 m; 6,4 t; zweibeiniger Tetrapode mit den längsten Armen). Siehe U-Kreide und O-Kreide.

Tyrannoraptora:

Erste **Tyrannosauroiden**: im Kimmeridge Portugals *Aviatyrannis jurassica*, zusammen mit *Stokesosaurus* (Morrison-Form.) die zweitältesten Tyrannosauroiden, so dass sich diese im Dogger oder Malm Europas/Nordamerikas entwickelt haben müssen; ältester Tyrannosauroid ist *Guanlong* (Oxfordium). Die ersten Tyrannosauroiden waren recht klein, was zu ihrer Abstammung von kleinen Coelurosauriern passt. Andererseits wird neuerdings auch *Proceratosaurus* aus dem Dogger zu den Tyrannosauroiden gestellt (Sci. 421, 418), womit diese dann bis in den Dogger zurückreichen! Frühe Tyrannosauroiden waren kleine, agile Beutegreifer.

Guanlong: ältester Tyrannosauroid, im Jahr 2006 beschrieben (Nat. 439, 715 + 665), 3 m lang, Oxfordium Chinas, im Beckenbereich noch sehr primitive Merkmale, daneben auch Synapomorphien mit der Linie zu den Maniraptoren + Therizinosauroidea; pneumatisierter, dünner, sehr empfindlicher Knochenkamm in der Medianebene auf der Nase, wohl zur Schaustellung oder Partnerwahl (auch in anderen Dinosauriergruppen finden sich im Jura derartige Merkmale), aber größer und spezialisierter als bei jedem anderen nonavianen Theropoden. Der für Tyrannosaurier typische D-förmige Querschnitt der Zähne sowie deren relativ gerade Anordnung waren schon entwickelt. Arme 60 % der Länge der Hinterbeine, Humerus etwas mehr als 60 % der Femurlänge, d.h. noch keine Verkürzung der Arme relativ zu den Beinen. Weitere ursprüngliche Merkmale: dreifingrige Hand (wie auch noch bei *Dilong*, *Eotyrannus*), relativ großes Unterkieferfenster; dies wird bei höheren Tyrannosauriern zurückgebildet, ist aber auch bei *Dilong* schon reduziert. Kladistisch ist *Guanlong* der bisher basalste Tyrannosauroid, aber bereits spezialisierte Linie. Erst in den letzten 20 MA vor der KTG wurden die Tyrannosauroiden die dominierenden Beutegreifer in Zentral- und Ostasien und Nordamerika mit ihrem charakteristischen Aussehen (große Schädel, enorm große und robuste Zähne, stark reduzierte Arme, Hände nur mit zwei Fingern; verlängerte Hinterbeine). Die Größe nahm erst allmählich zu, *Eotyrannus* (4,5 m) aus der U-Kreide hatte beispielsweise noch lange Arme und die typische dreifingrige Greifhand der Coelurosaurier, *Dilong* aus dem Barrem war nur 1,5 m lang und mit Protofedern bedeckt. Die frühen, kleineren Taxa wie *Guanlong*, *Dilong*, *Eotyrannus* waren vermutlich sekundäre Prädatoren in Ökosystemen, die von größeren Beutegreifern (im Fall von *Guanlong*: der primitive Carnosaurier *Monolophosaurus*) beherrscht waren. Alle Tyrannosauroiden haben irgendeine Form von Kopfschmuck entlang der Nasenknochen, z.B. eine Reihe kleiner Hörnchen bei *Appalachisaurus*, *Alioramus*, aber kein anderer Tyrannosauroid hat einen so großen, dünnen, pneumatisierten Knochenkamm auf der Nase wie *Guanlong*, obgleich derartige mediane Nasenkämme typisch für Theropoden des Dogger und Malm waren, z.B. *Ceratosaurus*, *Proceratosaurus*, *Monolophosaurus*. Die grazile Struktur bei *Guanlong* muss der Arterkennung oder Partnerwahl gedient haben; das kleinere, mit 6 J. noch nicht ausgewachsene Exemplar von *Guanlong* wies eine wesentlich kleinere Struktur auf, offenbar korreliert die Struktur mit der Geschlechtsreife. *Guanlong* war mit ca. 7 Jahren ausgewachsen. Der Knochenkamm in der Mittellinie des Schädeldachs bestand aus einer großen, extrem dünnen und stark pneumatisierten Knochenplatte von der Nasenöffnung bis zu den Augen. Knochenkämme sind ansonsten von Tyrannosauriern nicht bekannt, finden sich aber schon bei dem basalen Ceratosaurier *Dilophosaurus* aus dem Lias sowie den o.g. Taxa und in extremer Ausprägung bei Hadrosauriern (Natw. Ru. 2/08, 84).

Kladogramm:

--- Carnosauria
--- ab jetzt: COELUROSAURIA
--- Compsognathidae

- Ornithomimosauria + Maniraptora
- ab jetzt: TYRANNOSAUROIDEA
- *Guanlong* (3 m, Oxfordium)
- *Dilong* (1,5 m, Barreme)
- *Eotyrannus* (4,5 m, U-Kreide)
- *Appalachiasaurus* (6,5 m, O-Kreide)
- Tyrannosauridae (9 - 13 m, O-Kreide)

Kladogramm nach Sci. 326, 418 (anno 2009, vereinfacht):

- andere Coelurosaurier
- ab jetzt: TYRANNOSAUROIDEA
- *Guanlong* (Oxford)
- (*Stokesosaurus*, *Eotyrannus*, *Xiongguanlong*, *Dilong*)
(zwischen Malm und Barreme)
- ab jetzt: typische Tyrannosauridenmerkmale wie z.B.
großer Schädel, schwache Arme
- *Raptorex* (Hauterive/Barreme)
- ab jetzt: Größenzunahme
- Tyrannosauridae (ob. O-Kreide)

Maniraptora:

Maniraptora: *Archaeopteryx* beweist, dass aus kladistischen Gründen auch schon die Linie zu den Deinonychosauriern sowie die Linie zu den Oviraptorosauriern + Therizinosauroida im Malm als eigenständige Linien präsent gewesen sein müssen. Des Weiteren sind primitive Maniraptora aus dem Malm Nordamerikas bekannt (Natwiss. 92, 176). Auch *Pedopenna* aus den Daohugou Beds in China, der nach einer kladistischen Analyse (Natwiss. 92, 172) den Vögeln noch näher stehen soll als die Dromaeosauriden (Details s. U-Kreide), könnte aus dem höheren Dogger stammen. Die Schichten waren zunächst radiometrisch nicht datierbar; stratigraphische Korrelation spricht für U-Kreide, faunistische Aspekte für Malm oder Dogger. Die spektakulären Säugerfunde aus dieser Formation (*Castorocauda*, *Pseudotribos*) wurden in den Jahren 2006 und 2007 aber mit Dogger (wohl Callov) angegeben (s.o.). Die Datierung zweier vulkanischer Horizonte mit der U-Pb-Methode ergab ein Alter von 164 bzw. 158 MA (Callov bzw. Oxfordium).

Abgesehen davon werden allerdings neuerdings auch Reste von Dromaeosauriern ab dem Bathon berichtet, allerdings beschränken sich die Reste aus dem Jura weitgehend auf Zähne (Wikip.); allerdings gibt es in Nigeria eine sehr gut erhaltene Dromaeosaurierfährte (die beste weltweit), die stratigraphisch wahrscheinlich in den Zeitraum zwischen ob. Lias und mittl. Dogger fällt (Natw. Ru. 1/10, 12).

Der älteste eindeutige und vollständiger erhaltene Dromaeosauride ist *Graciliraptor* aus der unt. Yixian-Formation (Hauterive). Anno 2009 wurde dann ein stark befiederter (aber nicht flugfähiger) Troodontide (*Anchiornis*) aus dem Oxfordium von Liaoning beschrieben, krähengroß, mit großen Ähnlichkeiten zu basalen Dromaeosauriern wie *Microraptor* und basalen Avialae. Ältester Nachweis der Troodontidae (Oxford bis Maastricht). Wie *Microraptor* vierflügelig!

Im Jahr 2010 folgte die Beschreibung des ältesten und primitivsten Alvarezsauroiden (*Haplocheirus*) aus dem frühen Oxfordium (158,7 – 161,2 MA radiometrisch datiert, obere Shishugou Formation), 63 MA älter als der nächste Nachweis von Alvarezsauroiden. Zusammen mit weiteren Maniraptoren aus dem Bathon bis Kimmeridge von China (s.o.) ist damit das *Archaeopteryx*-Paradox gelöst; die Maniraptora sind definitiv älter als *Archaeopteryx* selbst.

Kladogramm der Maniraptora s. Unterkreide. Sie umfassen die Alvarezsauridae, Therizinosauridae, Troodontidae, Dromaeosauridae, Oviraptoren und Vögel.

Haplocheirus sollers, basaler Alvarezsauroid, Oxfordium, ca. 160 MA, Shishugou Formation, Junggar-Becken, China (radiometrisch datiert): dreidimensional erhalten, fast komplett, Gesamtlänge einschl. Schwanz 190 bis 230 cm (erhaltene Länge: 140 cm), damit größer als alle späteren Alvarezsauridae. Alvarezsauroiden kamen später in Nord- und Südamerika, Asien und Europa vor, entstanden aber offenbar in Asien. Plesiomorphe Merkmale von *Haplocheirus* bestätigen die **basale Position der Alvarezsauroiden innerhalb der Maniraptora; die sehr vogelähnlichen Merkmale weiter abgeleiteter Alvarezsauridae stellen ausgeprägte Konvergenzen zu den Vögeln dar** (z.B. gekieltes Brustbein, verschmolzene Handwurzel, nach rückwärts orientiertes Schambein). Keine enge Beziehung zu Aviales oder Ornithomimosauriern.

Offenbar kam es parallel zu den Paraves auch bei den Alvarezsauroiden zu einer Verkleinerung der Körpergröße im Laufe der Evolution. Auch die Bezahnung änderte sich: von der ausgeprägten Heterodontie in Ober- und Unterkiefer bei *Haplocheirus* zu einer vereinfachten, gleichmäßigen Bezahnung bei abgeleiteten Alvarezsauridae, vergleichbar einigen rezenten insektenfressenden Säugern. *Haplocheirus* hatte noch nach hinten gebogene, sägekantige Zähne; offenbar waren basale Alvarezsauroiden karnivor. Auch die Hand war noch funktionstüchtig mit gewissen Greiffähigkeiten, während die Funktion der Hände später bei *Mononykus* und *Shuvuuia* stark reduziert wurde. Alvarezsauroiden entstanden vermutlich in Asien. Einer der wenigen bekannten Maniraptora, der vor *Archaeopteryx* lebte.

Kladogramm:

- *Ornitholestes* (Malm)
- Compsognathidae (Malm bis Apt)
- ab jetzt: MANIRAPTORA
 - Alvarezsauroiden = ***Haplocheirus*** + Alvarezsauridae (Coniac bis Maastricht)
 - nicht aufgelöst: Therizinosauridae
 - Oviraptorosauria
 - Paraves = Avialae + Dromaeosauridae + Troodontidae

(Sci. 327, 571 + 508)

Später wurden zwei weitere, aber kleinere Alvarezsauria in der Shishugou Formation entdeckt (*Shishugounykus*, ca. 7 kg; *Aorun*, ca. 4 kg), die noch basaler stehen als der etwa gleich alte *Haplocheirus* (ca. 19 kg). Alvarezsauria der Unterkreide erreichen 15 bis 24 kg, der Oberkreide 0,25 bis 50 kg (aber weitgehend < 2 kg). Wahrscheinlich insektivor, *Haplocheirus* evtl. omnivor.

Langsames Wachstum. Erhebliche morphologische Variationsbreite zwischen diesen drei frühen Taxa (Sci. Rep. 9: 11727).

***Anchiornis huxleyi*, befiederter Troodontidae aus der Tiaojishan Formation Liaonings (unt. Oxfordium) (Nat. 461, 601 + 640):**

Ältester Nachweis der Troodontidae. Kladistisch basalster Troodontide. Fundschicht wurde früher in den Dogger gestellt, neuere Datierung aber 161 bis 151 MA, wahrscheinlich unteres Oxfordium; sicher älter (5 – 10 MA) als *Archaeopteryx*.

Krähengroß. Lange Konturfedern an Unterarm (10), Hand (11), Hinterbein (12-13), Metatarsus (10-11). Die längsten Schwingen (nahe distalem Ende des Unterarms und proximalem Ende der Hand) sind 1,5 mal länger als der Humerus. Große Konturfedern entlang fast der gesamten Länge des Unterschenkels; kürzere Konturfedern an den Fußphalangen (einziger Nachweis von Konturfedern an den Fußphalangen in der Fossilgeschichte überhaupt). Daneben filamentöse Dunenfedern (Filamentbündel sowie Filamente, die reihenweise seitlich von einer dünnen zentralen Rhachis abzweigen).

Vorderarme von *Anchiornis* relativ länger als bei jedem anderen Troodontiden, aber ähnlich basalen Avialae und Dromaeosauriden (sogar länger als bei *Microraptor*). Trotz der langen Vorderarme (die eigentlich als Indiz für Flugfähigkeit gelten) sind die Schwingen von *Anchiornis* offenbar nicht an Flugvermögen adaptiert (im Unterschied zu *Microraptor*). Die starke Verlängerung der Unterschenkel deutet auf gute, agile Laufeigenschaften (die extreme Befiederung der unteren Extremität ist aber für einen Läufer ungewöhnlich; laufende Vögel und Säuger sind eher durch Reduktion oder kompletten Verlust von Federn und Haaren gekennzeichnet).

Die Verteilung der großen Konturfedern (phylogenetisch und anatomisch) belegt, dass diese im Verlauf der Evolution der Maniraptoren zunächst in den distalen Anteilen der Vorderarme und im distalen Abschnitt des Schwanzes auftraten und sich dann im Verlauf der weiteren Entwicklung nach proximal ausbreiteten („first-distal pattern“). Dieses Prinzip gilt offenbar auch für die Entstehung und Ausbreitung der Konturfedern an den Hinterbeinen der Paraves. Große Konturfedern finden sich am Unterschenkel und Metatarsus von jeweils mindestens einem basalen Mitglied der drei größeren Paraves-Gruppen: bei basalen Troodontidae in *Anchiornis*, bei basalen Dromaeosauridae bei *Microraptor* und bei basalen Aviales bei *Pedopenna*. Auch viele basale Aves haben noch proportional große Konturfedern an den Unterschenkeln.

Die „first-distal“-Entwicklung der Konturfedern (sowohl an Hinterbeinen, Vorderbeinen und Schwanz) führte dann zwangsläufig zu einer vierflügeligen Gestalt an der Basis der Paraves! Basale Vertreter der drei großen Gruppen der Paraves ähnelten sich offenbar sehr stark; auch der gemeinsame Vorfahr der Paraves hatte vermutlich befiederte Füße.

Während sich die großen Federn an der Vorderextremität dann in der weiteren Entwicklung der Aves fortentwickelten, wurden die großen Konturfedern an den Hinterbeinen reduziert oder gingen verloren. Die starke Befiederung des Fußes stellte offenbar ein kritisches Durchgangsstadium beim Übergang zu den Vögeln dar. Die Schuppen an den Füßen rezenter Vögel könnten abgeleitete Strukturen sein (wie einige Entwicklungsstudien andeuten). Zwar findet sich auch bei einigen modernen Vögeln eine intensive Befiederung der Füße (zum Schutz

oder zur thermischen Isolation); diese Federn sind aber nicht in einer einheitlichen Ebene organisiert wie bei *Anchiornis*, *Microraptor*, *Pedopenna*. Anders als bei modernen Vögeln hatten die Fußfedern bei den vorgenannten Taxa offenbar irgendeine aerodynamische Funktion, wenn sie auch bei *Anchiornis* aerodynamisch weniger effektiv als bei *Microraptor* waren. Die Ergebnisse sprechen für die Hypothese, dass das Vier-Flügel-Stadium tatsächlich auf dem Weg zu den Vögeln durchlaufen wurde.

Kein ossifiziertes Sternum nachweisbar (ebenso wie beim basalen Vogel *Sapeornis*; bei *Archaeopteryx* wurde bisher ein knorpeliges Sternum vermutet). Möglicherweise ging in allen drei Taxa das Sternum komplett verloren (PNAS 111: 13900).

Der Nachweis eines Troodontiden im unt. Malm belegt weiterhin, dass alle abgeleiteten Theropodengruppen zu dieser Zeit schon existierten. Die größeren Gruppen der Tetanurae (einschl. Aves) müssen daher im mittleren Jura oder im frühesten oberen Jura entstanden sein. Kalibriert man die Theropodenphylogenie unter Einbezug fragmentarischer Reste, so haben die Tetanurae sogar eine noch deutlich längere Geschichte, und es bestehen gute Aussichten, Fossilien abgeleiteter Theropoden sogar in der Trias zu entdecken.

Kladogramm (mit Zeitraum des Fossilnachweises):

- Coelophysoidea (Carn bis Toarc)
- Ceratosauroida (Pliensbach bis KTG)
 - basale Tetanurae (unt. Dogger bis Cenoman)
 - Tyrannosauroida (Oxford bis KTG, naA Dogger bis KTG)
 - Compsognathidae (Kimmeridge bis Barreme)
 - Ornithomimosauria (Barreme bis KTG)*
 - *Ornitholestes* (Oxford/Kimmeridge-Grenze)
 - Therizinosauridae (ob. Hauterive bis Maastricht, aber nicht KTG)*
 - Alvarezsauridae (Coniac bis O-Campan) (Alvarezsauridae schon im Oxford!)
 - Oviraptorosauria (ob. Hauterive bis Maastricht, aber nicht KTG)*

ab jetzt: PARAVES*

Dichotomie:

- a) --- *Microraptor* + (andere Dromaeosauridae)

ab jetzt: Troodontidae

- *Sinovenator* (Barreme)
- *Anchiornis* (Oxfordium)
- *Mei long* (Barreme)
- andere Troodontidae

- b) ab jetzt: AVIALAE

- Scansoriopterygidae / *Pedopenna*
- *Archaeopteryx*
- andere Vögel

* auch diese Linien müssen daher schon im Laufe des Dogger oder früher abgezweigt sein, auch wenn sie erst später nachweisbar sind!

Durch SEM-Untersuchung der Form, Größe, Dichte und Verteilung der Melanosomen (lang, dünn: schwarz, grau; kurz, breit: fuchsrot, braun) in einem sehr gut erhaltenen Exemplar (beide Platten vorhanden!) gelang es die Färbung des *Anchiornis* zu rekonstruieren (Sci. 327, 1369). Sie zeigt gewisse Ähnlichkeiten mit einem Buntspecht: die Silhouette des Tieres war dunkel (schwarz/dunkelgrau), aber mit weißen (melanosomenarmen) Abschnitten an den großen Konturfedern an den Körperseite, aber auch entlang der Hinterextremität, sowie fuchsrotbraunen Bereichen im Kopfbereich. Kopf grau mit rotbraunen und schwarzen Flecken. Federkamm auf dem Kopf rotbraun; von grauen Federn gesäumt. Schwanzfarbe unbekannt. Schwarze Streifen sowie Flecke in den großen Konturfedern (Wechsel der Farbe innerhalb derselben Feder!). Die Spitzen der im Mittelteil weißen Konturfedern, aber auch der ebenfalls im Mittelteil weißen Federn an den Füßen, waren dann wieder schwarz gefärbt. Dieser Effekt findet sich auch bei modernen Federn (z.B. Laridae): die Ansammlung von Melanosomen erhöht die Festigkeit und verringert das Risiko der Abnutzung der terminalen Federabschnitte. Fußfedern schwarz. Grob beschrieben also ein überwiegend graues Tier mit weißen langen Federn an Armen und Beinen mit schwarzen Enden.

Bei *Sinosauroptryx* (U-Kreide), der als Compsognathidae noch unterhalb der Maniraptora steht, waren die Integumentstrukturen des Schwanzes einfarbig; das streifige Muster des Schwanzes entstand durch unterschiedlich gefärbte Gruppen von Protofedern, nicht durch Farbwechsel innerhalb derselben Feder selbst. Bei ihm gab es noch keine Farbunterschiede innerhalb der einzelnen Federn. Melaninbasierte Farbmuster innerhalb der Federn entstanden wohl zusammen mit der Verlängerung der Konturfedern im letzten gemeinsamen Vorfahr der Maniraptora, aber noch vor Entwicklung des Flugvermögens, spätestens im letzten gemeinsamen Vorfahren der (Troodontidae + Vögel), jedenfalls nach den Compsognathidae. Erst jetzt konnten Federn gestreift, gesprenkelt usw. werden.

Trotz unterschiedlicher Größe unterschieden sich die Federn von *Anchiornis* in der Länge-Breite-Relation kaum, unabhängig von ihrer Lokalisation und Funktion. Der ontogenetische Mechanismus, der zu einer großen Variabilität der Federformen führte, existierte also offenbar noch nicht. Die Evolution der Farbvariabilität der Befiederung ging sowohl der Zunahme der Variabilität der Federformen wie auch der Entstehung des Fluges voraus – ein **wichtiges Indiz für die große Bedeutung der Signalfunktion in der frühen Evolution der Federn und ein möglicher Hinweis, dass Federn zunächst zu Zwecken der Signalgebung (Kommunikation, Werbung, Abschreckung usw.) entwickelt worden sein könnten.**

Es gibt auch die Auffassung, dass es sich bei *Anchiornis* um einen Vertreter der **Archaeopterygidae** handeln soll! (Nat. 475, 465).

Insgesamt setzt sich immer mehr die Auffassung durch, dass gefiederte Federn nicht primär für Zwecke des Fliegens entwickelt wurden, sondern eine Rolle bei der Partnerwahl spielten, so z.B. weiß-schwarz fleckige Färbung an den Federn von Vorder- und Hinterbeinen bei *Anchiornis*, glänzende oder leicht iridisierende Federn beim vierflügeligen *Microraptor* oder lange Schwanzfedern, die sich bei vielen Arten finden, die im Übergangsbereich zu den Vögeln stehen. Bei *Confuciusornis* konnte nachgewiesen werden, dass fortpflanzungsaktive Weibchen (erkennbar an der Knochenstruktur) jedenfalls nur kurze Schwanzfedern hatten und die langen Schwanzfedern offenbar ein sexualdimorphes Merkmal darstellen. Dies alles sind Indizien, dass gefiederte Federn zunächst irgendeine Funktion im Rahmen der Partnerwahl u.ä. hatten und erst sekundär für Flugzwecke kooptiert wurden (Sci. 340, 690).

Im Jahr 2017 stellte sich heraus, dass das 1855 gefundene Exemplar von „*Archaeopteryx*“, das ursprünglich als Flugsaurier beschrieben worden war (*Pterodactylus crassipes*) und als Haarlemer

Exemplar bezeichnet wurde, keine Urvogel ist, sondern ein naher Verwandter von *Anchiornis*; der erste Vertreter vogelähnlicher Dinosaurier außerhalb Chinas. Es wurde als *Ostromia crassipes* bezeichnet und mit *Anchiornis* in eine eigene Familie Anchiornithidae gestellt. Offenbar radiierten die vogelähnlichen Maniraptoren im Mitteljura Chinas und breiteten sich dann im Oberjura über China hinaus aus.

Kladogramm (nach BMC Evolut Biol. 2017; 17: 236)

Ab jetzt: COELUROSAURIER

--- *Tanycolagreus* (NA, uTithon) + *Coelurus* (NA, uTithon) (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Guanlong* (AS, Oxf)

--- *Proceratosaurus* (EU, oBathon)

--- Compsognathidae (AS, uTithon bis Kreide)

Ab jetzt: MANIRAPTORIFORMES

--- Ornithomimosauria (AS, UKreide – OKreide)

Ab jetzt: MANIRAPTORA

--- *Ornitholestes* (NA, uTithon)

--- Alvarezsauroidea (AS, Oxf – Kreide)

--- Therizinosauroida (AS, NA; Kreide)

Ab jetzt: PENNARAPTORA

--- Oviraptorosauria (AS, NA; Kreide)

Ab jetzt: PARAVES

--- Dromaeosauridae (AS, NA; Kreide)

--- Troodontidae (AS; Kreide)

Ab jetzt: AVIALAE

--- *Archaeopteryx* + (*Epidexipteryx* uOxf + *Pygostylia* ab Kreide)

--- *Xiaotingia* (AS; Oxf)

--- *Pedopenna* (AS; uOxf) + *Eosinopteryx* (AS, oOxf) +
Anchiornis (AS; oOxf) + *Ostromia* (EU, uTithon)
(nicht gegeneinander aufgelöst)

Bemerkenswert an diesem Kladogramm ist, dass der Scansoriopterygide *Epidexipteryx* näher zu modernen Vögeln steht als *Archaeopteryx*! Zusammen mit *Pedopenna* aus den gleichen Schichten repräsentiert er die ältesten Vertreter der Avialae.

Von den pennazösen Federn am Vorderarm eines *Anchiornis* konnten Keratine analysiert werden. Diese haben bei modernen Vögeln einen entscheidenden Einfluss auf die biomechanischen Eigenschaften (Härte, Widerstandsfähigkeit, Plastizität) der Federn. Die reifen Federn moderner Vögel bestehen überwiegend aus beta-Keratin, besonders in den Barben und Barbullen der Federfahne. Es gibt also molekulare Voraussetzungen, um jene biomechanischen Eigenschaften der Federn hervorzurufen, die zum Fliegen erforderlich sind. Die pennazösen Federn von *Anchiornis* wiesen zwar auch alpha- und beta-Keratin auf, bei ihnen dominierte aber alpha-Keratin. Damit fehlten *Anchiornis* noch einige der ultrastrukturellen und molekularen Voraussetzungen, die für kräftigen, aktiven Flug notwendig sind. Die molekulare Evolution der Flugfeder war somit noch nicht abgeschlossen (PNAS 116: 3018).

Befiederte Maniraptoren aus den Daohugou Beds (höherer Dogger oder Malm, nach neueren Angaben zwischen 168 und 152 MA):

Pedopenna daohugouensis: der 2005 (Natw. 92, 173) beschriebene befiederte Maniraptor stammt aus den Daohugou Beds, Ningcheng, Nei Mongol, China; die Fundstelle lieferte auch den ältesten bekannten Kronengruppensalamander, aber auch rhamphorhynchoide Pterosaurier mit sehr gut erhaltenen Integumentstrukturen. Auf der Basis stratigraphischer Korrelation wurden die Daohugou Beds zunächst in die untere Kreide gestellt, die Fauna spricht aber für oberen oder gar mittleren Jura. Präzise radiometrische Daten waren zunächst nicht verfügbar. Die neueren Publikationen zu den Säugetieren aus diesen Schichten (*Castorocauda*, *Pseudotribos*) aus den Jahren 2006/2007 datieren sie dagegen in den Dogger. Lt. Nat. 455, 1105 (anno 2008) nach isotopischen Daten zwischen 168 und 152 MA (Dogger oder Malm), inzwischen liegen zwei U-Pb-Datierungen vulkanischer Lagen aus diesen Schichten mit 164 und 158 MA (Callov und Oxfordium) vor.

Pedopenna unter 1 m lang; eumaniraptore Merkmale; Integumentstrukturen sind nur entlang der Tibia und des Metatarsus erhalten; die Integumentstrukturen entlang der Tibia sind eindeutig verzweigt und zeigen Rhachis und Barben. Die Strukturen am Metatarsus sind pennazöse Federn mit steifer Rhachis und flachen Fahnen, bis 45 mm lang, distal etwas länger als proximal (bis 55 mm), Fahnen ganz oder nahezu symmetrisch.

Kladogramm:

```

--- Allosaurus
  --- Tyrannosauridae
    --- Ornithomimosauria
      ab jetzt: MANIRAPTORA
        --- Ornitholestes
          --- Alvarezsauridae
            --- Therizinosauroida + Oviraptorosauria
              ab jetzt: EUMANIRAPTORA
                --- Troodontidae* + Dromaeosauridae**
                  --- Pedopenna
                    ab jetzt: AVES (nicht aufgelöst):
                      I--- Archaeopteryx
                      I--- Epidendrosaurus ningchensis
                      I--- Confuciusornis + Rahonavis*** + Jeholornis
  
```

* *Sinovenator* + alle anderen Troodontiden

** alle anderen Dromaeosauriden + (*Sinornithosaurus* + *Microraptor* + *Graciliraptor*)

*** wird neuerdings in die UF Unenlagiinae der F Dromaeosauridae gestellt

Pedopenna ist demnach näher mit den Vögeln verwandt als alle anderen non-avianen Theropoden, also auch als *Microraptor*. Wenn *Pedopenna* wirklich aus dem Jura stammt, hat dies auch erhebliche biogeographische Implikationen; frühe primitive Maniraptora sind aus dem Malm und der Unterkreide Nordamerikas bekannt, *Archaeopteryx* aus dem Malm und primitive maniraptoriforme Theropoden aus der Unterkreide Europas. Die ältesten bekannten und kladistisch basalsten Repräsentanten der Troodontiden, Dromaeosauriden und Oviraptorosauria stammen aus Ostasien, ebenso wie *Pedopenna* als nächster Verwandter der Vögel. Dies deutet auf eine Entstehung der Vögel in Laurasien, wahrscheinlich Asien.

Die pennazösen Federn entlang der vollen Länge des Metatarsus sind proportional kürzer als bei basalen Dromaeosauriden; auch *Archaeopteryx* verfügte über lange Fußfedern. Vermutlich waren

lange Beinfedern, besonders am Metatarsus, eine übliche Adaptation bei basalen Eumaniraptoren; die pennazösen Beinfedern entwickelten sich offenbar in non-avianen Theropoden und wurden in der Linie zu den Vögeln dann allmählich abgebaut.

Die Beinfedern basaler Dromaeosauriden weisen Merkmale auf, die auf funktionstüchtige Hinterflügel deuten; die Metatarsus-Federn von *Pedopenna* zeigen dagegen kaum aerodynamische Eigenschaften: proportional kürzer; distale Federn nur wenig länger als proximale; Fahnen fast symmetrisch; zahlreicher und weniger starr als in basalen Dromaeosauriden. Falls die Beinfedern also in *Pedopenna* überhaupt eine aerodynamische Funktion hatten, war sie wesentlich schwächer ausgeprägt als bei basalen Dromaeosauriden. Bei modernen Vögeln finden sich Federn an den Füßen von Raubvögeln; diese sind aber viel kürzer, weicher, weiter proximal angebracht und weniger flügelartig organisiert als bei *Pedopenna* und dienen wohl dazu, das Bein vor der Beute zu schützen oder es warm zu halten. Lange metatarsale Federn können aber auch dem Schmuck dienen wie bei *Confuciusornis*.

Damit ergibt sich folgendes Szenario: wahrscheinlich sind lange Metatarsus-Federn mit asymmetrischen Fahnen ein primitives Merkmal von Eumaniraptora und sie dienten funktionell dem Fliegen oder Gleiten; Proto-Vögel entwickelten dann kräftigere Vorderflügel und konnten dabei die Hinterflügel reduzieren (dies könnte das Stadium von *Pedopenna* darstellen: reduzierte Metatarsus-Federn, aber noch in gewisser Hinsicht wie bei Hinterflügelorganismen organisiert). Dieses Szenario spricht auch gegen die Bodenläuferhypothese der Vogelentwicklung; die Füße von Theropoden zeigen eine graduelle adaptive Entwicklung in Richtung auf eine arboreale Lebensweise:

Normalerweise setzt der 1. Fußfinger in nonavianen Theropoden hoch an, die Phalangen sind robust, die vorletzten Phalangen kurz. Bei einigen Maniraptoren wird der Fuß in Hinblick auf eine arboreale Lebensweise modifiziert: die Zehen werden länger und setzen tiefer an, Phalangen schlanker, vorletzte Phalangen länger. Bei den Enantiornithinen ist der Fuß dann komplett an eine baumaufsitze Lebensweise angepasst: Hallux, längere vorletzte Phalangen. Die Entwicklung zu den arborealen Fähigkeiten der Vögel beginnt offenbar schon bei primitiven Eumaniraptoren, d.h. nach Abzweig der Therizinosauroida und Oviraptorosauria (Natw. 92, 173).

Da *Pedopenna* nur unvollständig bekannt ist (Beinskelett), lassen sich zum Armskelett keine Aussagen treffen. Ebenfalls finden sich keine Aussagen zum Flug- bzw. Gleitvermögen. Die Federn an den Beinen waren allerdings viel weniger asymmetrisch und steif als bei *Microraptor*; daher ist fraglich, ob ihnen überhaupt eine aerodynamische Funktion zukam, und falls dies der Fall war, dann in geringerem Umfang als bei basalen Deinonychosauriern und Vögeln. Die Federn dienten wohl eher als Schmuck oder waren rudimentär. Vielleicht waren aber auch Hinterflügel im gemeinsamen Vorfahren der Deinonychosaurier und Vögel vorhanden, die dann in der Entwicklungslinie zu den Vögeln verloren gingen, und *Pedopenna* könnte ein Übergangsstadium repräsentieren beim Übergang (Reduktion) des Hinterflügels von einer ursprünglich zum Gleitflug geeigneten Struktur hin zu einer reinen Schau-/Schmuck- oder Isolationsfunktion (Wikipedia). Komplettere Fossilien sind dringend vonnöten, um *Pedopenna* besser einordnen zu können.

AVIALAE:

Scansoriopterygidae:

4 Arten/Gattungen bekannt. Zähne kleiner und in geringerer Anzahl als bei anderen Theropoden, lange Hände, 3. Finger stark verlängert; länger als 2. Finger (und besonders lang bei *Yi qi*). Stark modifiziertes Becken.

Obwohl sie zu den Pennaraptora gehören (die normalerweise Konturfedern aufweisen), fehlen den Scansoriopterygidae Konturfedern, aber ihre filamentösen Federn weisen – analog den Konturfedern – verschiedenenförmige Melanosomen auf (wohl sekundär vereinfacht aus Konturfedern entstanden). Die Scansoriopterygidae scheinen eine extreme morphologische Divergenz nahe der Basis der Vögel darzustellen, wobei nicht nur das Skelett stark modifiziert wurde, sondern auch die Konturfedern stark vereinfacht und zu filamentösen Federn abgebaut wurden (Nat. 521: 70).

***Epidendrosaurus* (wahrscheinlich syn. *Scansoriopteryx*):** F. Scansoriopterygidae, aus den Daohugou-Schichten NE-Chinas; die Datierung ist unklar; frühe Angaben reichen von 169 bis 122 MA, neuerdings geht man von Callov bis Oxfordium aus (Datierung zweier vulkanischer Lagen auf 164 und 158 MA; s.o.)

Eindeutige Adaptation an arboreale oder semiarboreale Lebensweise; nur 1 Exemplar (juvenil) bekannt, sperlingsgroß. Stark verlängerter dritter Finger, gewisse Ähnlichkeit mit dem verlängerten Finger des Aye-Aye (normalerweise ist bei Theropoden der 2. Finger am längsten); er diente wohl zum Klettern in den Ästen. Auch iguanide Lacertilia mit verlängertem dritten Finger klettern in den Bäumen.

Dies könnte ein frühes Stadium der Evolution der Vogelflügel darstellen; die Kletterfunktion im Geäst ginge dann der Funktion als Flügel voraus. Die langen Greifhände sind eher zum Klettern als zum Fliegen geeignet; die meisten flugfähigen Vögel haben kurze Hände. Der Fuß weist keinen zurückgewandten Hallux wie bei modernen baumaufsitzen Vögeln auf, ähnelt aber primitiven aufsitzenden Vögeln wie *Cathayornis* und *Longipteryx*.

Auch *Scansoriopteryx* ist nur von einem einzigen juvenilen Exemplar bekannt, ebenfalls mit aye-aye-artig verlängertem 3. Finger. Schwanz evtl. kürzer als bei *Epidendrosaurus* (oder nicht in voller Länge erhalten), könnte aber auch als Stützorgan wie bei modernen Spechten gedient haben. Daunenartige Befiederung, besonders an Hand und Arm. Hallux wurde als zurückgewandt interpretiert. Vorderbeine länger als Hinterbeine (bei Jungtieren moderner Vögel ist diese Relation stets umgekehrt!). Da es sich um ein juveniles Exemplar handelt, **bleibt offen, ob ausgewachsene Scansoriopterygidae über ausgewachsene Flügel verfügten und in irgendeiner Weise flugfähig waren.**

Das Fehlen eines dinosaurierspezifischen Schlüsselmerkmals (vollständig perforiertes Acetabulum) und einige andere primitive Merkmale gaben einigen Autoren sogar Anlass zu der (gewagten) Hypothese, dass *Scansoriopteryx* der primitivste bekannte Dinosaurier überhaupt sei, mit der Folge, dass im Sinne der „Birds-came-first“-Hypothese (von OLSHEVSKY 1992) die Vorfahren aller Theropoden kleine, baumbewohnende, *Scansoriopteryx*-ähnliche Tiere wären; alle echten Theropoden wären demnach sekundär flügellos bzw. sekundär flugunfähig und aus kleinen, baumkletternden Formen hervorgegangen. Entgegen den üblichen Phylogenien wären die Maniraptoren dann eine von den anderen Theropoden getrennte Linie, die sich schon sehr früh in der Evolution der Theropoden abgetrennt hat (Wikipedia).

Epidexipteryx, ebenso wie *Epidendrosaurus* aus den Daohugou-Schichten, ebenfalls Familie Scansoriopterygidae. Die Familie stellt nach Nat. 455, 1105 die basalste Linie der Avialae und ist die Schwestergruppe der Aves:

- *Allosaurus*
- *Sinraptor*
- Tyrannosauridae
- Compsognathidae
- Ornithomimosauria
- *Ornitholestes*
- ab jetzt: MANIRAPTORA
- Therizinosauroida
- Alvarezsauridae und Oviraptorosauria (nicht gegeneinander aufgelöst)
- Troodontidae + Dromaeosauridae
- ab jetzt: AVIALAE
- *Epidendrosaurus* + *Epidexipteryx* (=Scansoriopterygidae)
- ab jetzt: AVES
- *Archaeopteryx* + *Wellnhoferia*
- *Jeholornis*
- *Sapeornis*
- *Confuciusornis*
- *Protopteryx* + *Yanornis*

Epidexipteryx war **gewiss nicht (!) flugfähig**, da trotz sehr guter Erhaltung keine flugtauglichen Federn vorhanden waren. Dafür zwei Paare sehr lange bandartige Schwanzfedern (70 % der Stammlänge; bei dem viel kleineren, nur spatzengroßen *Epidendrosaurus* sogar 300 %). Die Schwanzfedern spielten also schon vor der Entstehung der Vögel eine wichtige Rolle; heutzutage haben in verschiedenen Vogelarten Männchen mit längeren Schwanzfedern größere Chancen sich fortzupflanzen als Artgenossen mit kürzeren Schwanzfedern. Entsprechendes Verhalten/Partnerwahl war also möglicherweise schon im Dogger (!) entwickelt und ging den ersten echten Vögeln voraus. Die Originalpublikation datiert den Fund in Dogger oder Malm (nach isotopischen Daten zwischen 168 und 152 MA).

Die vier Schwanzfedern waren fest an den letzten 10 Kaudalwirbeln befestigt. Zentrale Rhachis, unverzweigte Fahne, d.h. zentraler Schaft mit beiderseits ungegliederter, glatter Fahne (wie bei *Confuciusornis*). Es handelte sich damit um dünne Keratinbänder mit einer mittleren, verstärkenden Längsachse.

Keine pennazösen Federn (daher kein Flieger), was insofern ungewöhnlich ist, dass andere vogelnahe Maniraptoren bereits derartige Federn aufweisen. Falls *Epidexipteryx* nicht sekundär das Flugvermögen verloren hat, könnte es sogar sein, dass Federn zur Schau- und Brautwerbung/Balz vor flugtauglichen Federn entstanden sind. Ältester Theropode mit federartigen Strukturen zu Schau- und Imponierzwecken.

Konturfedern im distalen Teil mit parallelen filamentösen Barben, wie man sie auch von anderen befiederten Dinosauriern und Vögeln kennt. Die freien Äste gehen allerdings von einer Membranstruktur aus (was bisher einmalig ist).

Taubengroß. Eigenartige Kombination von Merkmalen verschiedener Theropodengruppen, besonders Oviraptorosauria (kurze und hohe Schädelform); große protrudierte Frontzähne, wie

man sie bei Theropoden sonst nur bei dem Ceratosauria *Masiakasaurus* findet. Frontzähne länger als hintere Zähne wie in basalen Oviraptorosauria, basalen Therizinosauria und wahrscheinlich *Epidendrosaurus*. Keine Konturfedern an den Beinen. Pygostylähnliche Struktur durch 10 unfusionierte Kaudalwirbel am Ende des Schwanzes (aber kein echtes Pygostyl, da nicht fusioniert). Sternum ähnlich *Jeholornis*. Krümmung der Handklauen auf dem Niveau der Krümmung der Zehenklauen, wie man sie von bodenlebenden Vögeln kennt. Femur und Humerus gleich lang (wie bei Vögeln).

Es gibt auch Auffassungen, dass *Epidexipteryx* sogar näher auf der Linie zu den Vögeln steht als *Archaeopteryx*, mit *Archaeopteryx* als Schwestergruppe von (*Epidexipteryx* + Pygostylia) (s. O-Jura, Kladogramm als BMC Evolut Biol. 17: 236).

Yi qi (Tiaojishan-Formation, Callov bis Oxfordium):

Nur ein Exemplar bekannt, nur partiell erhalten, 3. Gattung der Scansoriopterygidae, ebenfalls keine Flugfedern an den disproportionell sehr langen Vorderarmen (ebenso wie die beiden anderen Taxa). Schädellänge 4,45 cm; Gewicht ca. 380 g ähnlich einer Zwergente.

Dritter Finger außergewöhnlich lang; aus dem Handgelenk kommt ein „Styliformes (stabförmiges) Element“, mindestens 13 cm lang, entweder ein hypertrophierter Knochen des Handgelenks oder ein Neomorph. Dieses Element ist länger als alle Finger dieses Tieres und an beiden Enden gebogen. Wahrscheinlich kein echter (4.) Finger, wie er sich bei Flugsauriern findet. Das Element hat keine Gelenke und geht direkt von den Karpalknochen aus (ohne Metakarpal), was gegen die Annahme eines Fingers spricht. Unklar, ob er aus Knochen oder kalzifiziertem Knorpel besteht.

Befiederung mit starren filamentösen Federn (bis 6 cm lang), sowohl am Oberarm wie am Metatarsus länger als am Schädel und Hals. Manche der Federn zeigen einfache Verzweigungen. Das Federkleid ist eher als buschig zu bezeichnen, bzw. es ähnelt einem Fell. Die Filamente enthalten allerdings verschiedene Typen von Melanosomen, wie man dies sonst nur von Konturfedern kennt (während sich im Bereich der Membran nur einheitliche kleine Phäomelanosomen nachweisen lassen). Dies spricht dafür, dass diese Federn durch Vereinfachung aus Konturfedern hervorgegangen sein könnten. Es ließen sich keinerlei Federn mit Federfahne nachweisen.

Große Flugfedern und Halsflughäute finden sich in basalen Oviraptorosauriern (*Caudipteryx*) und basalen Deinonychosauriern (*Anchiornis*, *Microraptor*), eine Halsflughaut (Propatagium) außerdem bei *Epidendrosaurus*. Befiederte Flügel stellen damit ein primitives Merkmal innerhalb der Pennaraptora dar, selbst wenn die basalen Taxa der Pennaraptora nicht flugfähig waren. Während *Yi* im Bau des Schultergürtels und Unterarms grundsätzlich anderen Paraviales ähnelte, wurden offenbar die großen Flugfedern der Pennaraptora zumindest teilweise durch Flughäute ersetzt, die zwischen den Fingern und dem styliformen Element aufgespannt sind. Weder dieses styliforme Element noch eine Flugmembran finden sich bei anderen beflügelten Theropoden.

Alle Amnioten, die über ein solches stabförmiges Element verfügen, besitzen eine Flughaut, die entweder zum Gleiten oder aktiven Flug genutzt wird, so auch Flugsaurier oder Flughörnchen, allerdings ist dieses Element bei *Yi* noch wesentlich größer ausgebildet.

Da die Flughaut nicht komplett überliefert ist, lässt sich der Flugapparat von *Yi* nicht komplett rekonstruieren. Das Fehlen ausgedehnter Muskelansätze an den Unterarmknochen spricht

allerdings ebenso gegen einen aktiven Flatter-/Schlagflug wie der Umstand, dass das styliforme Element rasche Rotationen des distalen Teils des Unterarmes behindert hätte, wie sie für aktiven Schlagflug erforderlich wären.

Yi qi könnte mit einer solchen membranösen Flughaut ein Gleitflieger gewesen sein, der von Ast zu Ast glitt. Hinweise auf eine solche Membran sind an dem Fossil überliefert.

Dieser Maniraptor verfolgte offenbar einen ganz anderen Weg als die Microraptorinae und die Vögel, um sich in der Luft fortzubewegen. Es ist eine unerwartete Kuriosität, dass ein befiederter kleiner Dinosaurier nicht seine Federn nutzte, sondern eine Flughaut entwickelte, um zu gleiten oder in irgendeiner begrenzten Weise zu fliegen.

Leider ist das Fossil kaudal nur bis zum Brustkorb erhalten, außerdem Beinreste; das Becken ist nicht vorhanden (Nat. 520: 586; Nat. 521: 40 + 70: Natwiss. Ru. 11/2015: 624).

Das bizarre Aussehen der Scansoriopterygidae belegt, dass die morphologische Disparität der vogelnahen Maniraptoren größer war als bisher angenommen (Nat. 455, 1105; Natwiss. Ru. 2/2009, 84).

Kladogramm (Nat. 521: 70; vereinfacht; bemerkenswert ist die Stellung von *Archaeopteryx*):

--- andere Coelurosaurier

Ab jetzt: PARAVES

--- Scansoriopterygidae (*Epidendrosaurus*, *Epidexipteryx*, *Yi*)

--- Aviales: --- *Jeholornis*

--- *Sapeornis*

--- *Confuciusornis*

--- *Protopteryx* + *Yanornis*

Ab jetzt: DEINONYCHOSAURIA

--- *Archaeopteryx* + *Wellnhoferia*

--- *Anchiornis* + *Xiaotingia*

--- *Sinovenator*, *Mei*, *Byronosaurus*, *Sinornithoides*, *Troodon*,
Saurornithoides, *Zanabazar*

--- *Buitreraptor* + (*Unenlagia* + *Rahonavis*)

--- *Sinornithosaurus* + *Microraptor*

--- *Bambiraptor*

--- *Adasaurus*

--- *Velociraptor*, *Sinornitholestes* (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Deinonychus*

--- *Achillobator*, *Atrociraptor* (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Dromaeosaurus* + *Utahraptor*

Ambopteryx (Oxfordium)

Ein weiterer Scansoriopterygide, *Ambopteryx longibrachium* aus dem Oxfordium Chinas, bestätigte das schon von *Yi qi* bekannte Vorliegen einer Flugmembran. Flugmembranen fanden sich zuvor niemals bei Theropoden, kommen aber bei Fledermäusen und Pterosauriern vor. Wie bei *Yi* fand sich auch ein neomorphes stabförmiges styliformes Element an der Hand (extrem

verlängerter 3. Finger), von der Flugmembran umgeben (und daher nicht zur Nahrungssuche wie beim Aye-Aye geeignet, wie man früher für *Yi* annahm). Paraves und Scansoriopterygidae schlugen somit grundsätzlich andere Wege ein, um fliegen zu können. Die Membranflügel mit der extrem verlängerten Hand der Scansoriopterygidae scheinen allerdings nur ein kurzzeitiges Experimentieren mit dem Flugvermögen darzustellen; letztlich obsiegte das Konzept der anderen Paraves mit ihren befiederten (statt membranösen) Flügeln.

Kladistisch stellt *Ambopteryx* die Schwestergruppe von *Yi*. Er verfügte über ein fusioniertes Pygostyl, einen verkürzten Schwanz und verlängerte Vorderarme (parallel zu der Entwicklung bei den Aves); dies dürfte die Stabilität beim Fliegen erhöht haben, indem auf diese Weise der Schwerpunkt des Körpers mehr nach vorn und daher näher an das Zentrum des Auftriebs verlagert wurde.

Styliforme Elemente finden sich sonst nicht bei Dinosauriern, aber bei einigen Tetrapoden als Adaptation ans Flugvermögen, wobei sie die Flughaut stützen und damit dazu beitragen, die aerodynamisch wirksame Fläche zu vergrößern. Da sich auch bei *Ambopteryx* und *Yi* um das styliforme Element herum Flughaut findet, ist von einer entsprechenden Funktion auszugehen. Allerdings ist der genaue Verlauf der Flughaut bei *Ambopteryx* und *Yi* nicht bekannt (nicht erhalten). Man vermutet daher eine Gleitfunktion, kann andere Funktionen (Schaustellung, Schmuck, Förderung flügel-unterstützten Laufens) aber nicht ausschließen. Die eingeschränkte Beweglichkeit des extrem verlängerten 3. Fingers durch die umgebende Flugmembran schließt eine primäre Funktion dieses Fingers bei der Nahrungssuche (wie beim Aye-Aye) aber aus.

Der Körperbauplan der Scansoriopterygiden ist einmalig unter den Theropoden; in der morphometrischen Analyse beanspruchen sie einen separaten Morphospace sowohl getrennt von Coelurosauriern wie von mesozoischen Vögeln. Die erheblichen Veränderungen in den Beinproportionen entwickelten sich offenbar, nachdem sich die Scansoriopterygidae von den übrigen Paraves getrennt hatten. Die Vorderextremität erfuhr eine erhebliche Verlängerung (wie sie sonst nur bei Aves gefunden wird). Dabei hatten sie aber ungewöhnlich kurze Metacarpalia; die Verlängerung der Vorderextremität wurde überwiegend durch Verlängerung von Humerus und Ulna erreicht. Bei den nonscansoriopterygiden Pennaraptora (einschl. Vögeln) wird die Verlängerung dagegen überwiegend durch die Verlängerung der Metacarpalia erzielt. Der extrem verlängerte 3. Finger und das styliforme Element kompensieren offenbar die recht kurzen Metacarpalia, indem sie den membranösen Flügel stützen. Dagegen dürfte die Selektion für lange Metacarpalia in den meisten anderen Paraves dadurch veranlasst worden sein, dass sie eine größere Fläche für die Befestigung der primären Schwungfedern benötigten. Scansoriopterygidae und Vögel schlugen damit sehr unterschiedliche Wege ein: Scansoriopterygidae mit kurzen Metacarpalia (aber langem Humerus/Ulna), styliformem Element und Flugmembranen, Vögel mit langen Metacarpalia und befiederten Flügeln. Gemeinsam sind bei beiden die (auf unterschiedliche Weise) verlängerte Vorderextremität und der verkürzte Schwanz. Die Evolution der befiederten Flügel ging dann einher mit zahlreichen muskulo-skelettalen Modifikationen und führte schließlich zum Erfolg der Vögel als die diverseste Gruppe der Tetrapoden.

Omnivor, Gastrolithen (reichten aber nicht für ausschließlich pflanzliche Nahrung), 32 cm lang, ca. 300 g schwer, für einen nonaviaalen Theropoden daher sehr klein.
(Nat. 256: 569; Natwiss. Ru. 7/19: 369).

Kladogramm:

--- andere Coelurosaurier
--- Therizinosaurier

Ab jetzt: PENNARAPTORA

--- Oviraptorosaurier

Ab jetzt: PARAVES

--- Scansoriopterygidae: *Epidendrosaurus*, *Epidexypteryx*, (*Yi* + *Ambopteryx*)

Ab jetzt: AVIALAE

--- *Jeholornis* + andere Avialae

--- *Archaeopteryx*

--- Dromaeosauridae + Troodontidae

Serikornis (Tiaojishan-Formation, Oxfordium):

Im Jahr 2017 wurde mit *Serikornis* ein befiederter Theropode aus dem Oxfordium der Tiaojishan Formation von Liaoning beschrieben (komplettes artikuliertes Skelett mit assoziierten Integumentstrukturen).

In der Originalpublikation wurde er als basaler Paravis außerhalb der Eumaniraptora eingeordnet; kladistisch wurde er zwischen die Scansoriopterygidae und *Anchiornis* gestellt, auf einen Zweig zusammen mit *Aurornis*, *Pedopenna* und *Eosinopteryx*, und damit unterhalb der Eumaniraptora (= Avialae + Deinonychosauria). Eine spätere Arbeit stellte *Serikornis* in die Familie Anchiornithidae (BMC Evolutionary Biology. **17**: 236).

Der Skelettbau spricht für ein Leben auf dem Boden, ohne Adaptationen an Flugvermögen. Allerdings sprechen die Finger der Hand (verlängert, schlank, gekrümmt) dafür, dass er wie *Archaeopteryx* an Bäumen hochklettern konnte; es ist daher nicht ganz sicher auszuschließen, dass er vielleicht doch von Bäumen herabgleiten konnte.

Der Schwanz war proximal von Filamenten und distal mit schlanken Steuerfedern bedeckt. Die Vorderarme wiesen symmetrische Schwungfedern ohne Barbulen auf; die Hinterbeine waren mit langen Federn bis zu den Zehen befiedert. Das lässt vermuten, dass die Schwungfedern an den Hinterbeinen zunächst in bodenlebenden Maniraptoren entstanden, bevor sie später für einen arborealen Lebensstil und das Fliegen kooptiert wurden.

Die Befunde sprechen damit für ein Vierflüglerstadium als Ausgangssituation der Eumaniraptora (zu denen *Serikornis* selbst noch nicht gehört). Der Schlagflug der modernen Vögel hätte sich demnach aus einem Vierflügel-Gleiten entwickelt. Voll entwickelte Hinterbein-Flügel (verlängerte Schwungfedern an Tibia und Metatarsus) finden sich bei *Microraptor*, *Pedopenna*, *Anchiornis*, *Changyuraptor* und *Sapeornis*. Die Situation bei *Eosinopteryx* ist unklar: bei ihm wurden keine Hinterbeinflügel gefunden, was aber auch taphonomisch bedingt sein könnte.

Die Federn an den Hinterflügeln von *Serikornis*, *Anchiornis* und *Pedopenna* sind symmetrisch und daher aerodynamisch weniger effektiv als die weiter abgeleiteter Paraves. Erstere nutzten daher die Hinterbeinflügel für andere Zwecke (z.B. Schaustellung, Balz). Da Hinterbeinfedern für schnelle Bewegungen beim Entkommen vor Beutegreifern eher hinderlich sind, dürften sie sich eher durch sexuelle Selektion entwickelt haben.

Verlängerte Schwungfedern finden sich im distalen Abschnitt des Schwanzes von Oviraptorosauriern und *Microraptor*, fehlen aber wohl bei *Serikornis*, *Aurornis* und *Eosinopteryx*, was dafür spricht, dass der Schwanz bei letztgenannten Taxa keine aerodynamische Funktion hatte

(bei *Anchiornis* und *Archaeopteryx* war dagegen der gesamte lange Schwanz von Schwungfedern bedeckt).

Obwohl Arme und Hände basaler Paraves aus dem M- und O-Jura wie *Anchiornis*, *Eosinopteryx* und *Serikornis* intensiv mit Federn bedeckt waren, handelte es sich um unspezialisierte und undifferenzierte Federn. Eine Differenzierung in verlängerte Schwungfedern und kurze Deckfedern war noch nicht erfolgt (anders als bei *Archaeopteryx* und *Microraptor*). Alle diese Federn waren noch ziemlich kurz, schlank, symmetrisch, und jedenfalls in *Serikornis* und *Eosinopteryx* mit Gewissheit ohne Barbullen. Dies spricht eindeutig gegen eine Adaptation an aktiven Flug (Gleitfliegen lässt sich nicht ausschließen). Bei den drei genannten Gattungen sind auch die Unterarme proportional kürzer und graziler als bei *Anchiornis* und *Archaeopteryx*. Die Femurlänge spricht für ein Leben als Bodenläufer. Lediglich die Finger von *Serikornis* stellen Indizien für ein Klettern auf Bäume. Die Hinterbeine waren weniger als die Vorderbeine fürs Greifen adaptiert.

Die frühe Adaptation an einen arborealen und gleitenden Lebensstil war nicht obligatorisch an eine Befiederung mit aerodynamischen Flügeloberflächen gebunden, wie der Nachweis einer Flugmembran bei dem Scansoriopterygiden *Yi* zeigte. Trotz des vierflügeligen Bauplans von *Serikornis* sieht es daher – in Einklang mit der Flugmembran bei *Yi* – danach aus, dass die Befiederung und der „Vierflügel-Status“ in basalen Paraves anderen Zwecken als der Aerodynamik diente (Sci. Nat. 104: 74).

Kladogramm (Sci. Nat. 104: 74; vereinfacht)

--- Ornithomimosauria

--- Oviraptorosauria

Ab jetzt: PARAVES

--- (*Xiaotingia** + *Yixianosaurus*) + (*Epidexipteryx* + *Epidendrosaurus* + *Yi*)

--- (*Aurornis* + *Pedopenna*) + (*Serikornis* + *Eosinopteryx*)

--- *Anchiornis*

Ab jetzt: EUMANIRAPTORA

----- Troodontidae

--- *Mahakala*

--- Unenlagiinae

--- Microraptorinae

--- Veloraptorinae + Dromaeosaurinae

Ab jetzt: AVIALAE

--- *Archaeopteryx*

--- *Rahonavis*

--- *Balaur*

--- Jeholornithidae

--- *Sapeornis*

--- *Confuciusornis*

--- Ornithothoraces

* *Xiaotingia* gilt hier als basales Mitglied der Scansoriopterygidae, seine Position ist aber sehr instabil

5.3.2 Sauropoda: Maximum der Größenentwicklung, starke Zunahme der Gattungsdiversität. Neuere Funde (USA, Mexiko) wiesen auf Längen von 40 - 42, evtl. sogar 50 m hin (provisorische Namen: *Super-*, *Seismosaurus*). 1993 lagen neue Befunde aus Neumexiko vor: der wahrsch. zu den Diplodocidae gehörende *Seismosaurus* war nach ersten Schätzungen 50 m lang (Morrison-Form., 145 - 150 MA). Später wurde die Längenschätzung aber auf 34 m reduziert. In der Morrison-Formation wurden Knochen eines 1 m breiten Dinosaurierfußes gefunden, der taxonomisch in der Nähe der Brachiosaurier stehen soll („Bigfoot“). Größter je gefundener Dinosaurierfuß.

Verschollen (zerfallen?) sind die fragmentarischen und sehr fragilen Funde von *Amphicoelias fragillimus* aus der Morrison-Formation Colorados (von COPE im 19. Jhd. beschrieben; damals standen keine geeigneten Konservierungstechniken zur Verfügung). Geschätzte Länge 56 – 62 m, Gewicht 120 t, wegen der sehr fragmentarischen Natur der Funde vorsichtig zu bewerten. Alle Bemühungen um weitere Funde an der Lokalität gescheitert.

Sauropodenfunde in Steppenregionen weisen auf Herdentiere, die saisonale Wanderungen (aufgrund saisonaler Unterschiede in der Flora) unternahmen. Die riesige Größenentwicklung der Dinosaurier wird mit dem erhöhten CO₂-Gehalt der Atmosphäre (bis zum 10-Fachen des rezenten[?]) und dadurch bedingter üppiger Vegetation in Verbindung gebracht; außerdem ermöglichte die Größe den Tieren evtl. passive Warmblüter zu werden (Gigantothermie). Die größten Fleischfresser sind dabei immer knapp 1 Größenordnung kleiner als die größten Pflanzenfresser; dies findet sich auch in rezenten und pleistozänen Populationen. Daneben korreliert die Größe auch mit dem verfügbaren Lebensraum (z.B. große, ökologisch einheitliche Festlandbereiche im Mesozoikum vs. Inselhabitate) (Natw. Ru. 55, 378).

Größte Fußabdrücke von Dinosauriern (1,35 m lang, 1,18 m breit) im Malm Asturiens, 70 m lange Spur (*Gigantosauropus asturiensis*).

Erste Körperfossilien von Titanosauriern (*Janenschia*, Kimmeridge Tansanias); vermeintliche Spurenfossilien schon im mittl. Bathon (s. Dogger).

Gegen Ende des Malm erloschen die großen Sauropoden in Nordamerika, Europa, Nordasien, wohl durch eine Katastrophe. In Südamerika entwickelten sich dagegen die Titanosaurier in der Kreide zu gigantischem Ausmaß (s. *Argentinosaurus*, mittl. Kreide). In Ostasien fehlten die großen Sauropoden noch im Jura; ihr Boom in Asien begann erst in der Unterkreide. Die Gründe (geographische Barriere?) sind unklar (Sci. 324, 169).

Physiologie der Sauropoden:

Jahresringe in der Mikrostruktur der Knochen deuten darauf, daß das Wachstum ungleichmäßig erfolgte und in kühleren Perioden winterschlafähnliche Ruhephasen eingelegt wurden. Evtl. waren die Sauropoden als Jugendliche warmblütig und regulierten später die Körpertemperatur

weniger stark bzw. schalteten auf einen langsameren Stoffwechsel um (wohl durch Übergang zur Gigantothermie).

Mikroskopische Untersuchungen von *Apatosaurus*-Knochen ergaben Ähnlichkeiten mit den schnell wachsenden Knochen von Reptilien und Vögeln; vermeintlich im jährlichen Rhythmus sich verändernde Dichtegrade von Knochenkanälchen, in denen sich vermutlich Blutgefäße befanden, sprechen dafür, daß Tiere mit halber Körpergröße 4 - 5 Jahre alt waren und die Tiere mit 8 - 11 J. ausgewachsen waren. Der tägliche Knochenzuwachs betrug danach 10 Mikrometer/Tag und entspricht damit demjenigen wachsender Enten. Das schnelle Wachstum der Sauropoden war notwendig sowohl wegen der Bedrohung durch Beutegreifer wie auch unter Berücksichtigung der Risiken für Junge angesichts eines hohen Gewichtes der erwachsenen Tiere in den Herden. Bei langsamem Wachstum würden die Tiere Krankheiten und Beutegreifern noch vor Erreichen der Geschlechtsreife zum Opfer fallen.

In neuerer Zeit zeichnet sich ein völlig anderes Bild der Sauropoden ab. Man wunderte sich schon lange, wie die Sauropoden genug Energie aufnehmen konnten. Viele heutige große Herbivoren ernähren sich von energiereichen Gräsern, die sich aber erst in der höheren Kreide ausbreiteten. Sauropoden waren wahre Fressmaschinen, die große Mengen von Pflanzennahrung unzerkaut herunterschluckten (kein Zeitverlust durch Kauen), und an einer Stelle stehend mit ihren langen beweglichen Hälsen einen weiteren Bereich abgrasen konnten. Sie sparten dabei Energie, indem sie sich dazu nicht fortbewegen mussten. Ging man aber bisher davon aus, dass ihre Nahrung aus Farnen, Cycadeen und Koniferen energiearm war, zeigten Untersuchungen zur Fermentierung moderner Schachtelhalme, dass diese extrem energie- und eiweißreich sind. Die große Energiemenge wird freigesetzt, wenn man sie drei Tage lang fermentiert, was den Verhältnissen bei der Passage des Verdauungstraktes der Sauropoden ähneln dürfte. Man maß dabei das Volumen des produzierten Gases, das mit dem Energiegehalt korreliert. Schachtelhalme setzten mehr Energie frei als alle anderen Pflanzengruppen, darunter auch 16 Grasarten. Schachtelhalmbestände entlang der Ränder von Flüssen und Seen könnten den Sauropoden (vor allem Jungtieren) eine große Menge leicht erreichbarer und sehr energie- und proteinreicher Nahrung geliefert haben.

Außerdem zeichnet sich ab, dass die Zähne der Sauropoden fester verankert waren als bisher angenommen. Sie wurden nicht zum Kauen, aber zum Abreißen der Pflanzen benötigt. So erwiesen sich die Zähne nur über die obere Hälfte ihrer Kronenlänge (gemessen bis zum Knochenansatz) abgenutzt. Sie waren offenbar tief in eine sie stützende Struktur oberhalb des Knochens eingebettet, die offenbar mit kleinen Blutgefäßen versorgt wurde, mit gewissen Parallelen zu den Schnäbeln bei *Ceratopsia*, *Stegosauria* und *Hadrosauriern* (Sci. 366: 291).

Systematik, Beispiele für Sauropoden im Malm:

Basale Sauropoden:

Fam. **Cetiosauridae** (Bajocium bis Tithon, kosmopol.):

Cetiosaurus (Dogger, Malm): bis 18,3 m, bis 9 t, nA aber bis 27 t (s. M-Jura)

Turiasauria:

Im Jahr 2006 wurde ein neuer Clade basaler Eusauropoda (unterhalb der Neosauropoda) aufgestellt, *Turiasauria*, mit mind. 3 Gattungen (*Turiasaurus*, *Galveosaurus*, *Losillasaurus*), die die größten Sauropoden Europas stellten (Sci. 314, 1925). Besonders gigantisch: *Turiasaurus riodevensis* aus den Tithon-Berrias-Grenzsichten von Riodeva/Spanien; Humeruslänge 179 cm, geschätztes Gesamtgewicht 40 – 48 t. Die Gesamtlänge ist nicht bekannt. Der Humerus wird nur knapp von *Argentinosaurus* (181 cm) übertroffen (*Paralititan*: 169 cm). Lediglich bei

Brachiosauriden werden noch längere Humeri (> 2 m) angetroffen, bei ihnen sind aber die Vorderbeine verlängert, so dass die Humeruslänge hier nicht direkt vergleichbar ist. Elemente der Hinterextremität sind jedenfalls bei *Turiasaurus* länger als beim größten *Brachiosaurus*.

Alle bisher bekannten riesigen Sauropoden waren Neosauropoden aus Amerika (*Seismosaurus*, *Sauroposeidon* in Nordamerika, *Argentinosaurus*, *Puertasaurus* in Südamerika) oder Afrika (*Paralititan*, *Brachiosaurus*). Gigantische Sauropoden unterhalb des Neosauropoden-Levels sowie aus Eurasien waren bislang nicht nachweisbar. (Die größten Sauropodenreste aus Europa waren bisher ein isolierter Halswirbel eines Brachiosauriden aus der U-Kreide Englands und ein isolierter Lendenwirbel von einer anderen Fundstelle in Rio de Janeiro). Und alle Sauropoden > 30 m Länge und 40 t Gewicht waren bisher Neosauropoden (Diplodociden oder Titanosauriformes). Kladogramm s. Lias.

Die geographische und zeitliche Verbreitung der Turiasauria ist noch nicht näher bekannt; sie entstanden vermutlich in Europa vor dem Tithon. Aufgrund isolierter Zahnfunde, die denen der Turiasauria entsprechen („*Neosodon*“, *Cardiodon*), lebten die Turiasauria im Malm auch andernorts in Europa.

Neosauropoda:

(weit nach hinten zurückverlegte Nasenöffnungen und Nasalia, verkürztes Schädeldach, unteres Schläfenfenster unterhalb des Auges; Bezahnung auf den vorderen Kieferbereich beschränkt und schräg nach vorn gerichtet)

Diplodocoidea: drei Familien: Diplodocidae, Dicraeosauridae, Rebbachisauridae; die beiden letztgenannten Familien finden sich nur in den westlichen Südkontinenten (Südamerika, Afrika, evtl. Südeuropa). Bei den Diplodocidae lebte die UF Apatosaurinae nur in Nordamerika, die Diplodocinae dagegen in Afrika, Südamerika, Europa und Nordamerika, was auf einen älteren Ursprung und dadurch verstärkte Ausbreitungsmöglichkeiten deutet.

Fam. **Diplodocidae** (Malm bis O-Kreide; BRI: Bajoc bis Maastricht, zuletzt auf Ostasien beschränkt);

Zwei Unterfamilien: Diplodocinae, Apatosaurinae

Lange, schlanke löffelförmige Zähne, Bezahnung nur in den vorderen Kieferabschnitten; waren Zähne abgenutzt, wuchsen neue Zähne nach. Besonders lange Hälse und Schwänze.

Schnauze breit, lang; vorstehende stiftförmige Zähne wirkten wie eine Pinzette beim Ergreifen und Abreißen von Pflanzennahrung.

Weite Verbreitung in Nordamerika und Ostasien. NaA ob. Dogger bis Malm, nur in China bis in die höhere U-Kreide reichend (ein Relikttaxon aus der Qingshan Formation, 119 bzw. NaA 117 bis 98 MA).

Diplodocus (Kimmeridge, Durchschnitt 26 m, max. 30 m, Nordamerika): Schwanz 14 m, Hals 7,4 m, Rumpf 4 m, Kopf 60 cm, "nur" 10 t. Amboßähnliche Knochen, die an der Unterseite jedes Schwanzwirbels entspringen, wahrsch. zum Schutz der Blutgefäße, wenn der Schwanz über rauhen Untergrund gezogen wurde. Hinterbeine länger als Vorderbeine; wahrsch. erhob sich *Diplodocus* gelegentlich auf den Hinterbeinen und stützte sich mit dem Schwanz ab. Schwanz als wichtige Verteidigungswaffe. 50 bis 60 kegelförmige Vorderzähne, keine Backenzähne. Neuere experimentelle Studien mit Modellen der Wirbelsäule von *Diplodocus* ergaben dagegen nur eine max. Fraßhöhe von 4 m (Giraffen: 6 m); er war kaum in der Lage, den Kopf über mehr als Rückenhöhe anzuheben. In maximaler lateraler Flexion konnte der Kopf sogar nur bis 2 m über Bodenhöhe angehoben werden, die maximale seitl. Auslenkung des Kopfes betrug 4 m. Hätte er sich auf die Hinterbeine erhoben und mit dem Schwanz abgestützt, hätte er zwischen 6,3 und 11,6 m Höhe fressen können, was als unwahrscheinlich gilt, weil in dieser Höhe keine geeigneten Nahrungspflanzen (nur Koniferen und Ginkgophyten) zur Verfügung standen. Es sieht daher so aus, dass sie sich von weicheren Pflanzen in Form von Farnen, Cycadeoiden, Samenfarne, Schachtelhalmen und Algen im Uferbereich von Seen und Flüssen ernährten. Die Körperhaltung der Diplodociden dürfte daher eher derjenigen riesiger langhalsiger Rinder als Giraffen oder Schwänen entsprochen haben. Im Gegensatz zu den quadratischen Kiefern (mit schlanken Frontzähnen) der größeren Tiere hatten junge *Diplodocus* offenbar rundlichere Kiefer und eine abweichende Bezahnung; was für eine selektivere Nahrungsauswahl (gezieltes „Abpicken“ bestimmter Pflanzenteile) spricht, während die Kiefer der größeren Tiere eher dafür ausgerichtet waren, so schnell wie möglich soviel wie möglich Pflanzennahrung zu vertilgen, die sie für ihre großen Körper benötigten (Sci. 322, 671).

Apatosaurus (Brontosaurus); Kimmeridge, 21,3 m; Nordamerika): 30 t, Kopf 55 cm. Nach früheren Annahmen in der Lage, sich auf die Hinterbeine zu stellen; längerer Schwanz als *Diplodocus* (82 gelenkig verbundene Wirbel; *Diplodocus*: 73). Unterseite der Schwanzwirbel

mit Fortsätzen wie bei *Diplodocus*. Vorderbeine mit stumpfen Zehen, Hinterbeine mit Klauen; Fußabdrücke bis 1 m Durchmesser. Nach neuen Vorstellungen handelt es sich wohl nicht um einen Wasserbewohner.

Experimentelle Studien mit Wirbelsäulenmodellen ergaben eine max. Fraßhöhe von 6 m, der Hals war deutlich flexibler als bei *Diplodocus* und konnte dabei fast in die Form einer hohen S-Kurve gebracht werden, in der A. häufig rekonstruiert wird. Die laterale Flexion betrug > 4 m, und selbst in dieser Position konnte er noch vom Grund bis in eine Höhe von 3 m fressen. Grundsätzlich gelten aber dieselben Schlussfolgerungen für die Lebensweise (weiche terrestrische Pflanzen sowie Ufer-/Wasserpflanzen) wie für *Diplodocus*.

Nach neuesten Erkenntnissen ist ***Brontosaurus*** nicht synonym mit *Apatosaurus*, sondern hat als eigene Gattung innerhalb der Diplodocidae Bestand (Sci. 348: 168).

[***Seismosaurus*** (Malm, Nordamerika): Wirbel bis 1,5 m lang, Schulterblatt 2,4 m. Gesamtlänge über 40 m. Extrem langer Hals mit winzigem Kopf; kegelförmige Zähne. Es wurden in einem Exemplar 250 Gastrolithen zu jeweils ca. 5 cm gefunden. Nach neueren Erkenntnissen aber nur 34 m lang (Dinosaurier-web), 80 t. Morrison-Formation. Inzwischen aber keine eigene Gattung mehr, sondern zu *Diplodocus* (*D. hallorum*, ? *D. longus*) gezogen.]

Barosaurus (Kimmeridge, Nordamerika, Afrika, 27 m). Kurze Vorderbeine, kräftiger Schwanz (?als Stütze zum Aufrichten). Hals machte 1/3 der Gesamtlänge aus. Diplodocinae.

Supersaurus (Kimmeridge, Nordamerika, 42-43 m), Höhe 16,5 m; Hals 12 m lang, Gewicht 50 t. Füße mit breiten fleischigen Fersenpolstern wie bei heutigen Elefanten (als Stoßdämpfer beim Auftreten). Nach anderen Angaben nur 33 bis 34 m lang, 30 bis 40 t schwer! *Ultrasaurus* musste eingezogen werden, es handelt sich nur um einen Wirbel von *Supersaurus*.

Dinheirosaurus syn. *Supersaurus*. Indem man *Dinheirosaurus* aus Portugal zu *Supersaurus* zog, ist *Supersaurus* sowohl in Europa wie Nordamerika verbreitet.

Australodocus: Tithon Tansanias; einer von nur zwei Diplodocidentaxa Gondwanas (Palaeont. 50, 653)

Kaatedocus: Morrison-Formation; mit 13 m kleinster Diplodocoide

Tornieria*, *Galeomopus (alle UF Diplodocinae)

Fam. **Dicraeosauridae** (non BRI, da gelegentlich in die Diplodocidae intergriert):

Dicraeosaurus (Kimmeridge; 12, naA 14 m; Afrika): kürzerer Hals, größerer Kopf, kein geißelförmiger Schwanzfortsatz; manchmal zu den Diplodocidae gestellt. Relativ klein, dafür größerer Kopf und Rückenwulst vom Hals bis zum Schwanz (dieses Merkmal findet sich nur bei einem einzigen weiteren Diplodociden, ***Amargasaurus*** aus der U-Kreide Südamerikas. Der Rückenwulst rührt von Y-förmigen Wirbelfortsätzen her, an denen Muskeln befestigt waren)

Brachyrachelopan mesai (Tithon Patagoniens): recht kleiner, ca. 10 m langer Dicraeosauride mit extrem kurzem Hals (im Vergleich mit anderen Sauropoden); wahrscheinlich ebenfalls 12 Halswirbel wie andere Dicraeosauriden, aber die Halswirbelsäule hatte nur 75 % der Länge der Rückenwirbelsäule (123 % in *Dicraeosaurus*, 136 % in *Amargasaurus*, bis 400 % in Extremfällen bei anderen Sauropoden)*

*Offenbar gab es zwei gegenläufige ökologische Entwicklungen: die meisten Linien der Sauropoden (basale Formen, Diplodociden, Titanosaurier, Brachiosauriden) verlängerten im Laufe ihrer Evolution den Hals, um den Radius für die Nahrungsaufnahme zu vergrößern; entweder durch Erhöhung der Zahl der Wirbel, Verlängerung der Wirbel, oder Kombination aus beiden, bis hin zu einer Länge von 400 % (Halswirbelsäule relativ zur Länge der Rückenwirbelsäule).

Dicraeosauriden gingen den umgekehrten Weg und verkürzten den Hals, wobei *Brachyrachelopan* am besten Pflanzen in der Höhe von 1 – 2 m abweiden konnte. Der relativ längste Hals der Dicraeosauriden wird daher bei dem kladistisch basalsten Dicraeosauriden *Amargasaurus* (U-Kreide) angetroffen, so dass im Laufe der Phylogenie der Dicraeosauriden eine Tendenz zur Verkürzung des Halses bestand.

Dicraeosauriden hatten offenbar eine vom üblichen Trend der Sauropoden abweichende Lebensweise und besetzten andere Nischen; das Abgrasen niederer Pflanzen war schon früher für *Dicraeosaurus* und *Amargasaurus* angenommen worden. Diese stärkere Spezialisierung auf niedrige Pflanzen beschränkte offenbar auch die Größenentwicklung der Dicraeosauriden, die sich allesamt am unteren Ende des Größenspektrums der Sauropoden befinden. *Brachyrachelopan* hatte somit offenbar in Gondwana dieselbe ökologische Rolle wie die großen, niedrigäsenden Iguanodontiden im Malm der Nordhemisphäre (ähnliche Größe und Körperproportionen), die bisher im Malm der Südkontinente nicht nachweisbar waren.

Während sich die Dicraeosauriden in die kurzhalsige Richtung entwickelten, schlug ihre Schwestergruppe, die Diplodociden, genau die gegensätzliche Entwicklung ein, durch Verlängerung des Halses und Vergrößerung der Reichweite des Kopfes.

Im obersten Malm kam es zu einer erheblichen Radiation der Dicraeosauriden auf der Südhemisphäre (nach Separation Gondwanas von Laurasia im späten Dogger). Dicraeosaurier finden sich auch im höheren Malm von Tendaguru (Afrika), während sie im Malm der Nordhemisphäre vollkommen fehlen (während die übrige Sauropodenfauna Tendagurus noch enge Beziehungen zur Morrison Formation Nordamerikas zeigt). Dicraeosauridae gehen somit offenbar auf eine frühe gondwanische Radiation, kurz nach der Separation von Laurasia, zurück (Nat. 435, 670).

Kladogramm der Sauropoden (Nat. 435, 672) (Linie zu den Diplodocidae):

```
--- Shunosaurus (lt. BENTON ad Euhelopodidae)
--- Mamenchisaurus + Losillasaurus + (Omeisaurus + Cetiosauriscus)
--- Haplocanthosaurus
--- Jobania
----- Camarasaurus +
          --- { Amazonsaurus + Brachiosaurus + Tehueichesaurus + (Euhelops
                + [Malawisaurus + höhere Titanosaurier])}
--- Amphicoelias
--- Limaysaurus + Nigersaurus + Rebbachisaurus
--- Amargasaurus + (Brachyrachelopan + Dicraeosaurus) =Dicraeosauridae
ab jetzt : DIPLODOCIDAE
--- Suuwassea
--- Apatosaurus
--- Barosaurus + Dinheirosaurus + Diplodocus + Tornieria
```

Macronaria (= Camarasauridae, Brachiosauridae, Titanosauridae):

inc. sed.:

Fam. Haplocanthosauridae (unklar, ob Cetiosauridae, Diplodocoidea oder primitiver Macronaria):

Haplocanthosaurus (naA ad Cetiosauridae) (Kimmeridge Nordamerikas, 15, naA 22 m): langer Hals; primitivster Sauropode, der bisher in Nordamerika gefunden wurde; noch mit massiven Wirbelknochen.

Fam. Camarasauridae (Oxford bis Maastricht): kleinere Sauropoden, Hälse und Schwänze kürzer, Schädel höher, Schnauzen flacher; Zähne lang, spatelförmig nach vorn gerichtet. Unterscheidungsmerkmal von den anderen Sauropoden sind die nach vorn gerichteten Zähne, die bei einigen Arten den ganzen Kiefer füllten. Große Augen- und Nüsternhöhlen, Nase auf der Oberseite des Schädels; gutes Seh- und Riechvermögen, Zähne bis 4 cm breit.

Camarasaurus (Kimmeridge, 18 m, Nordamerika): Herdentier, wahrsch. von Farnen und Schachtelhalmen fressend. Sehr große Nasenöffnungen (Hinweis auf Rüssel? Kühlvorrichtung für das Gehirn?). Gastrolithen, die, wenn sie abgeschliffen waren, ausgewürgt wurden. Wanderte wahrsch. in Herden auf der Suche nach reichen Futterstellen. Relativ kurzer Hals, breite spatelförmige Zähne. Stumpfe Schnauze.

Janenschia (Malm, 155 MA, Afrika, 24 m) (früher zu den Titanosauriden gestellt), nur fragmentarisch bekannt

Europasaurus (Kimmeridge von Norddeutschland; weiter abgeleitet als *Camarasaurus*). Inselverzweigung. Details s. unten.

Fam. Mamenchisauridae:

Mamenchisaurus (Oxford bis Tithon; 22, naA 25m; China): längster Hals aller Dinosaurier (19 Wirbel), fast die halbe Körperlänge umfassend (14 m). Beim Gehen mußte das Tier seinen steifen Hals fast waagrecht vom Körper wegstrecken; alle Bewegungen fanden nur in dem Gelenk zwischen Kopf und Hals statt, daneben noch schwingende Bewegungen von den Schultern her.

Stellte sich das Tier auf die Hinterbeine, ermöglichte der lange Hals das Erreichen zarter Triebe, die für andere Sauropoden unerreichbar waren. (Früher in die Diplodocidae gestellt). Gesamtzahl der Halswirbel bei Sauropoden: 12 bis 19.

Titanosauriformes:

Fam. Brachiosauridae (Aalen bis Alb): im Gegensatz zu allen anderen Sauropoden Vorderbeine länger als Hinterbeine (wie Giraffe), langhalsig. Schwestergruppe der Titanosauridae, die in der Kreide weltweit verbreitet waren, aber besonders in der O-Kreide Südamerikas dominierten.

Brachiosaurus (Malm; 23 m; Nordamerika, Afrika, Europa): Höhe 12 m, Schulterhöhe 6,4 m, Oberarmknochen 2,1 m lang; 80 t (=12 Elefanten), nach neuer Methode aber nur noch maximal 36 t. Sehr langer Hals, winziges Gehirn. Vorderbeine länger als Hinterbeine, Rückenlinie fiel nach hinten ab. 52 meißelförmige Zähne (zugespitzt, zapfenartig). Große Hohlräume an den Seiten der Wirbel, so daß die Wirbel am Ende aus dünnen Knochenblättern u. -verstrebenungen bestanden. Halswirbel zur Gewichtsreduktion ausgehöhlt, Rückenwirbel mit stark verlängerten Neuralfortsätzen. Leichtgewichtige Bauweise, starke und doch sehr biegsame Wirbelsäule. Kopf mit breiter, flacher Schnauze. Große Nasenöffnungen (? zur Wärmeregulation); Halswirbel dreimal länger als Rückenwirbel. „Giraffe“ unter den Dinosauriern: besonders gut an das Erreichen hoher Bäume angepasst.

[Fam. Titanosauridae: *Janenschia*, Kimmeridge Tansanias, als erster Vertreter der Titanosaurier, von dem Körperfossilien bekannt sind; vermeintliche Spuren im M-Bathon. Schwestergruppe der Brachiosauridae. Die „Spurweite“ der Titanosaurier ist größer als bei anderen Sauropoden, weil die Beine weiter von der Körpermitte entfernt angeordnet sind. NaA wird *Janenschia* aber zu den Camarasauridae gestellt (s.o.). BRI gibt Titanosauridae vom Kimmeridge bis Maastricht an, bezieht also *Janenschia* mit ein]. Neuere Arbeiten (wie PLOS One 0211412) geben sichere Titanosaurier erst ab der frühen U-Kreide an.

Zur Rolle der Gastrolithen in Sauropoden: sie dürften nicht als Magenmühle gedient haben, denn dazu reichte ihre Menge nicht aus; für eine effiziente Magenmühle hätte ein großer Sauropode 0,5 t Magensteine benötigt (tatsächlich wurden max. 15 kg gefunden); dies wäre aber ein viel zu hohes Gewicht gewesen, das er dann mit sich hätte herumtragen müssen. Da sie außerdem bei den großen Sauropoden eher ausnahmsweise und nicht regelhaft gefunden werden, ist zu vermuten, dass sie eher zufällig mit der Nahrung aufgenommen wurden. Bei rez. Straußen machen die Magensteine ca. 1 % des Körpergewichts aus, bei Sauropoden der Fundlage nach max. 0,03 %. Die Magensteine der Strauße sind nach kurzer Zeit an der Oberfläche aufgeraut, bei Sauropoden waren sie dagegen extrem glatt. Ihre Funktion bleibt also unklar, sie könnten evtl. eine Rolle im Mineralstoffwechsel gespielt haben. Andererseits dürften aber auch die – recht schwachen - Zähne der Sauropoden nicht zu einer wesentlichen Zerkleinerung der Nahrung beigetragen haben. Dagegen dürften vogelähnliche Theropoden (z.B. *Caudipteryx*) die Magensteine tatsächlich zur Nahrungsaufbereitung eingesetzt haben; sie hatten vergleichbar ebenso viele Steine im Magen wie gleich große rezente Vögel. (Dinosaurier-web.de).

Man geht daher davon aus, dass die Nahrung der großen Sauropoden wie bei Wiederkäuern von Bakterien aufgeschlossen wurde. Versuche mit symbiontischen Mikroben in Fermentationskammern ergaben, dass vor allem Schachtelhalme wegen ihres hohen Nährstoffgehalts, aber auch Araucarien sehr nahrhaft waren; allerdings benötigten die Araucarienäste hierzu mindestens zwei Tage im Fermenter. Daher konnten nur große Tiere mit langsamer Verdauung die Araucarien als Futterquelle nutzen (BDW 4/07, 38).

Pneumatisierung bei Sauropoden: im Laufe der Evolution nahm die Pneumatisierung der Wirbelsäule zu; bei frühen Taxa waren praesacrale Wirbel stark pneumatisiert (bei Prosauropoden auch das Kreuzbein). Bei Diplodocoidea und Titanosauridae wurden die vorderen Schwanzwirbel pneumatisiert. Die Luftsäcke waren vermutlich mit den Lungen verbunden und lagen – wie bei Vögeln – in verschiedenen Teilen des Körpers (Gewichtsreduktion, Erhöhung der Effizienz der Atmung).

Beweglichkeit der Häuse: vergleichende Untersuchungen mit den langen Hälsen mancher rezenter Vögel (wie Strauße, Höckerschwan) weisen darauf hin, dass die langen Häuse der Sauropoden womöglich viel steifer waren als bisher

angenommen, da mit wachsender Muskelmasse, Knorpelgewebe und Sehnen die Beweglichkeit zunehmend eingeschränkt wird. Dies bedeutete dann auch einen höheren Energieaufwand, um eine tägliche Menge von 400 kg Pflanzenmasse konsumieren zu können (Fossilien 3/2005: 6).

Insolverzweigung: Mindestens drei Linien der Sauropoden entwickelten Riesenformen; Arten mit adultem Gewicht von unter 5 t sind extrem selten. Aus dem Steinbruch am Langenberg bei Oker/Harz (mittl. Kimmeridge) wurden 11 exzellent erhaltene Individuen von Sauropoden (*Europasaurus holgeri*) mit nur 1,7 – 6,2 m Körperlänge bekannt; histologische Untersuchungen der Knochen belegen, dass das 6,2 m lange Exemplar ausgewachsen war (vergleichbare ausgewachsene Brachiosauridae: 23 m). Die kleine Körpergröße erklärt sich durch Insolverzweigung, da die großen Inseln am Südrand des Niedersächsischen Beckens (mit < 200.000 qkm Inselfläche) großen Sauropoden keinen Lebensraum bieten konnten; nach Isolation der Inseln trat daher Verzweigung ein, und zwar durch Verringerung der Wachstumsrate in der Phase des üblicherweise schnellen Wachstums (das Wachstum wurde also nicht verkürzt, sondern die Wachstumsrate verringert), was die Umkehrung des Prozesses darstellt, der zum Riesenwuchs der Dinosaurier führte. Kladistisch basaler Macronaria, aber weiter abgeleitet als *Camarasaurus*; Schwestergruppe der Brachiosauridae + übrigen Titanosauromorpha (Nat. 441, 739).

Auch aus Rumänien und Argentinien gibt es aber neuerdings Hinweise auf Insolverzweigungen bei Titanosauriern (Sci. 306, 963). Dinosaurier wuchsen als Jungtiere sehr schnell (vergleichbar Säugern), verlangsamten und stoppten dann das Wachstum (ein 25 m langer *Apatosaurus* erreichte seine volle Länge in 8 – 11 Jahren); Vögel wachsen aber noch schneller, andere Reptilien wie Krokodile wachsen dagegen viel langsamer, aber anhaltender. Die Kleinheit der Vögel war eine Voraussetzung für die Entwicklung des Flugvermögens (s.u.).

orni-orni ojur

5.4 Ornithischia (Vogelbecken-Dinosaurier): im Malm beginnt allmählich der Aufstieg der Ornithischia, deutliche Zunahme der Diversität aber erst in der Kreide. Erste fortgeschrittene Ankylosaurier nach Vorläufern im ob. Dogger.

- a) **Ornithopoda:** Zunahme der **Hypsilophodontidae** ("Gazellen unter Dinosauriern"); Bathon bis KTG); auf sie gehen wahrsch. die Iguanodonts und Hadrosaurier (Entenschnabels.) zurück. Brutpflegeverhalten nachgewiesen. Maximale Größe 3 m.

Fam. indet. (evtl. Heterodontosauridae):

Echinodon (Malm, Berrias; 0,6 m), ähnlich *Lesothosaurus* (s. Lias), aber mit heterodontosauridae-artigen Zähnen, daher manchmal auch zu den Heterodontosauriern gestellt. Die zwischen den Knochen gefundenen Knochenschuppen sprechen für eine Einordnung bei den Fabrosauridae, die kleinen spitzen Fangzähne im Ober- und Unterkiefer sind dagegen typisch für Heterodontosaurier. In Nordamerika in der Morrison-Formation (höherer Malm), in Europa erst im Berrias nachweisbar. In Asien erst in der U-Kreide (Jehol) belegt. Die Funde aus dem Malm werden neuerdings als *Fruitadens* bezeichnet.

Fam. **Heterodontosauridae** (? ob. Trias Patagoniens; Lias bis U-Kreide); *Fruitadens* aus der Morrison-Formation mit 65 bis 75 cm Länge und < 1 kg Gewicht einer der kleinsten Ornithischia. Basaler Heterodontosauride, noch keine hohen Backenzähne und keine Okklusion.

Fam. **Hypsilophodontidae:** Bathon bis KTG, "Gazellen unter den Dinosauriern", vermutlich „wie Hirsche extrem achtsam und scheu“, Leichtbau, hohe Laufgeschwindigkeit, sehr grazil.

Lange Laufbeine. Abstammung wahrsch. von Fabrosauriden, die ausstarben, als der Aufstieg der Hypsilophodontidae begann. Entwicklung von Wangen, damit beim Kauen die Nahrung nicht aus dem Maul fiel. Zähne in regelmäßigen Reihen und nicht mehr auf Lücke wie bei Fabrosauriern, Verbesserung der Kauflächen. Veränderter Beckengürtel zum schnelleren Laufen. Anordnung der Eier spricht (im Gegensatz zu Sauropodengelegen) für Brutpflege. Maximal 4 m lang. Auf allen Kontinenten vertreten (auch Australien, Antarktis). Im vorderen Maulabschnitt keine Zähne; sie zupften mit dem knöchigen Schnabel Pflanzenmaterial, das von der kräftigen Zunge in die Bäckentaschen befördert und dort gelagert wurde, bis die langen Mahlzähne mit den hohen Leisten die Pflanzenstücke zerkleinerten.

Othnielia (Malm, 1,4 m, Nordamerika): Zähne vollständig mit Schmelz überzogen (verwandte Taxa trugen Schmelz nur auf den Kauflächen), langer Schwanz, lange Beine, kurze Arme; Wangen. Knochiger Schnabel mit selbstschärfenden Backenzähnen. Klauenbewehrte Finger und Zehen, steifer Schwanz zur Balance.

Iguanodontia: Callov bis Oberkreide:

Fam. Dryosauridae: Kimmeridge bis Apt (NA, AF), naA schon Dogger (*Callovosaurus*):

Dryosaurus (Malm, 3 m, naA 4 m; N-Amerika, Afrika): relativ groß; lange, schlanke Beine; Oberkiefer vorn zahnlos; der Hornschabel vorn am Unterkiefer traf auf ein zähes, zahnloses Kissen vorn am Oberkiefer (ideal zum Abweiden von Pflanzen). Unterschenkel viel länger als Oberschenkel (schneller Sprinter). Fünf Finger an jeder Hand. U.a. im Malm von Tendaguru sowie Morrison-Formation Nordamerikas.

Fam. Iguanodontidae iwS. (ab Dogger bis Oberkreide; ieS. Berrias bis Alb [BRI]: (divergierende Angaben, ob *Iguanodon* schon im oberen Malm auftrat)

Fam. Camptosauridae: Kimmeridge bis Barreme (EU, NA):

Camptosaurus (Malm, U-Kreide, bis 8 m): primitiver Iguanodontide, langer, niedriger, breiter, schwerer Schädel, Schädelfenster zwischen den Knochen geschlossen, Schnauze stark verlängert, Kiefer bildeten an der Schnauzenspitze einen zahnlosen Schnabel. Sekundäres Munddach wie viele andere Pflanzenfresser, um gleichzeitig atmen und kauen zu können. Beine lang und kräftig, Vorderbeine kürzer, aber ebenfalls bekrallt und zum Laufen geeignet. Europa und Nordamerika; in Nordamerika im Malm (Morrison-Form.), in Europa erst im Berrias. Konnte wohl Laufgeschwindigkeiten bis 25 km/h erreichen.

b) **Ankylosauria**: nach älteren Angaben sicher ab ob. Malm, nach neueren Angaben (z.B. BRI) ab Dogger (Callov), während COX bereits die Scelidosauridae (Sinemur bis Tithon) zu den Ankylosauriern stellt.

Fam. Nodosauridae: Callov bis KTG (EU, NA, AS):

schmale Schädel, länger als breit; Körper vom Hals bis Schwanz mit Knochenplatten bedeckt, Körperseiten durch lange Dornen geschützt. Abgesehen von den Scelidosauridae die ältere Ankylosaurier-Familie.

1998 wurde der ca. 3 m lange *Gargoyleosaurus* aus dem ob. Malm (Kimm.-Tithon) Nordamerikas beschrieben, der vermutlich auf der Linie zu den Ankylosauridae steht, aber eine Kombination von Merkmalen beider Familien aufweist, was darauf deutet, dass beide Familien von einem gemeinsamen Vorfahren (wohl aus dem Dogger) abstammen. Ein weiterer Ankylosaurier aus dem ob. Malm ist *Mymoorapelta* (Kimm. bis Tithon). Die Blütezeit der Ankylosauria war erst in der O-Kreide. (F. Ankylosauridae lt. BRI: Apt bis Maastricht; NA, AS).

Gargoyleosaurus (Kimmeridge, Nordamerika, 3 m): dreieckiger Schädel wie bei Ankylosauriden, das Fehlen einer Schwanzkeule entspricht aber den Nodosauriden; Verbindungs-glied zwischen den beiden Familien.

c) **Stegosauria**: Maximum der Diversität; *Stegosaurus* bis 9 m lang. In der U-Kreide folgte der Niedergang, einige isolierte Populationen dürften aber bis zum Ende der Kreidezeit überlebt haben (Fam. Stegosauridae: lt. BRI Bathon bis Coniac).

Ansonsten zwischen 170 und 90 MA, Maximum vor 150 MA. Afrika, Asien, Europa, Nordamerika. Kleiner Kopf; Maul mit kleinem Hornschnabel zum Rupfen niedriger Vegetation; zahlreiche kleine Backenzähne. Untersuchungen an den Knochenplatten auf dem Rücken ergaben, dass es keine Anzeichen für eine thermoregulatorische Funktion gibt, auch keine Hinweise auf Blutgefäße; sie dienten vielleicht nur der Arterkennung und entstanden durch Expansion des Schuppenkiels.

Fam. Huayangosauridae (Hettang bis Callov; nur Asien) ist bereits erloschen.

Fam. Stegosauridae (Bathon bis Coniac lt. BRI)

Stegosaurus (Kimmeridge, 9 m, Nordamerika): doppelte Reihe breiter Knochenplatten, in die Rückenhaut eingebettet und wie Pfeilspitzen geformt; direkt hinter Kopf beginnend, Höhe bis 60 cm.

Schwanzspitze mit 4 - 8 (je nach Art) bis 1 m langen Dornen besetzt. Hinterbeine doppelt so lang wie Vorderbeine und sehr massiv; starke Rückenmuskeln deuten darauf, daß sich *Stegosaurus* auch auf den Hinterbeinen aufrichten konnte, um Bäume abzuweiden (lange Wirbelfortsätze in der Beckengegend; nicht bei *Kentro-* und *Tuojiangosaurus!*). Schädel 40 cm, flach und schmal, Gehirn winzig (walnussgroß). Schwaches Gebiß, vorn zahlos, hinten kleine, schwache Zähne. Wahrscheinlich Gastrolithenträger. Durchschnittl. Länge 6 m; 2 t. Feinde waren z.B. *Allosaurus*.

Nachdem *Stegosaurus* bisher nur aus Nordamerika bekannt war, wurde im Jahr 2007 erstmals eine *Stegosaurus*-Art (*St. cf. unguatus*) aus Portugal beschrieben, vermutlich konspezifisch mit einem nordamerikanischen Taxon, was – zusammen mit anderen, auch geologischen Indizien – für eine vorübergehende Landverbindung zwischen Neufundland und der iberischen Landmasse im ob. Kimmeridge/unt. Tithon spricht. In derselben portugiesischen Fauna fand sich auch *Avityrannis* und der Ankylosaurier *Dracopelta* sowie der Stegosaurier *Dacentrurus* (Natwiss. 94, 367).

Kentrosaurus (Kimmeridge, 5 m, Tansania): doppelte Reihe dreieckiger Knochenplatten, auf Hals, Schultern und vorderer Rückenhälfte paarweise angeordnet (7 Paar); weiter dorsal statt Rückenplatten paarige scharfe Dornen (bis 60 cm; von hinterer Rückenhälfte bis Schwanzspitze). Zusätzlich ragte in der Hüftgegend ein weiteres Hornpaar heraus. Schnabel zahlos, nur die hinteren Kiefer trugen kleine schwache Zähne. Guter Geruchssinn.

Chialingosaurus (unt. Malm, China, 4 m): schlank, Hals- und Rückenplatten hoch und und spitz, ähnlich *Kentrosaurus*

Dacentrurus (Oxfordium, Europa, 5 m): zwei Reihen Dornenpaare auf Hals, Schwanz und Rücken (keine Platten, sondern richtige spitze Hörner!), sehr ähnlich dem afrikanischen *Kentrosaurus*. Früheres Synonym: *Omosaurus*.

Tuojiangosaurus (Malm, 7 m; China): ähnlich *Stegosaurus*; 15 Paar Knochenplatten auf dem Rücken (dreieckig, mit der Spitze aufrecht nach oben, viel länger als breit), die in der Hüftgegend länger und dornenähnlicher wurden. 4 Dornen an der Schwanzspitze. Konnte sich wahrsch. ebensowenig wie *Kentrosaurus* auf die Hinterbeine stellen (keine langen Wirbelfortsätze im Beckenbereich). Recht niedrig, nur 2 m Hüfthöhe.

„*Yinghanosaurus*“ (ob. Malm, China, 5 m): vorläufiger Name; Schultern mit breiten, platten- bzw. flügelartigen Dornen, die ebenso flach waren wie die zwei Reihen Platten auf dem Rücken.

d) Marginocephalia

Ceratopsia: Ältester Nachweis mit *Yinlong* im Oxfordium Chinas. Länge 1,2 m (aber wohl nicht ganz ausgewachsen). Einige gemeinsame Merkmale mit Pachycephalosauriern.

Yinlong: Hinterbeine kräftig, Vorderbeine erreichen nur 40 % der Länge der Hinterbeine; Indiz für bipeden Gang. Rostralknochen an der Spitze des Oberkiefers als eindeutiger Nachweis der Zugehörigkeit zu den Ceratopsia. Schmalere Nackenschilde. Praemaxillare, Maxillare und Unterkiefer bezahnt. Relativ große Gastrolithen (1 – 1,5 cm) – ähnlich Psittacosauriern. Relativ kleiner Kopf. 20 MA älter als die bisher ältesten Nachweise von Ceratopsia. Kladistisch basalster Ceratopsia; Schwestergruppe sind die Pachycephalosaurier.

Umstritten ist noch die Frage, ob die Marginocephalia ihrerseits die Schwestergruppe der

Heterodontosauridae darstellen, wie Ähnlichkeiten zwischen *Yinlong* und den Heterodontosauridae andeuten. Dann wären die Heterodontosauridae mit den Marginocephalia zu den Heterodontosauriformes zu vereinigen; letztere wären dann innerhalb der Ornithopoda positioniert. Die Ornithopoda müssten dann entweder die Marginocephalia inkludieren, oder wären anderenfalls paraphyletisch.
Xuanhuaceratops: höherer Malm (Tithon); ad Chaoyangsauridae

„**Polarsaurier**“: aus dem Malm bis Unterkreide Sibiriens (kleine Theropoden/Carnosaurier, Sauropoden, Stegosauridae). Details s. Kreide.

Zusammenfassung Reptilien und Therapsiden des Dogger und Malm:

1. Testudinata (neuerdings zu Diapsida gestellt), durch Pleurodira und Cryptodira vertreten

2. Ichthyosauria: sekundäres Maximum im Malm

3. Sauropterygomorpha: nur noch Plesiosauria (beide ÜF vorhanden)

4. Diapsida: Lepidosauria

4.1 Rhynchocephalia (= Sphenodontia)

4.2 Lacertilia: im Lias Auftreten der Squamata, ab Lias Iguania und Scincomorpha, ab Bathon Anguimorpha (Varanoidea?) und Gekkota.

5. Diapsida: Archosauria

5.1 Crocodylia

5.1.1 Sphenosuchia (M/O-Trias bis ob. Dogger, ? Malm)

5.1.2 Mesosuchia (Lias bis Eozän bzw. Miozän)

5.1.3 evtl. im obersten Malm erste Eusuchia, sicher ab U-Kreide
(lt. BENTON erst ab O-Kreide)

5.2 Pterosauria:

5.2.1 Rhamphorhynchoidea (Nor bis U-Kreide)

5.2.2 Pterodactyloidea: Bathon?, ab Callov oder Oxford (*Kryptodrakon*)

5.3 Saurischia

5.3.1 Theropoda

5.3.1.1 IO Ceratosauroida (? Keuper, Lias bis KTG)

5.3.1.2 IO Spinosauroida (ad Tetanurae) (?ob. Lias, Dogger bis M-Santon)
(inkl. Megalosauridae evtl. ab ob. Lias)

5.3.1.3 Neotetanurae (Allosauroida + Coelurosauria) (ab Sinemur)
innerhalb der Coelurosauria ab Oxfordium die Tyrannosauroida;
Ornithomimoida (ad Maniraptoriformes) ab Malm (naA ob. Dogger);
Maniraptora ab Bathon (Dromaeosaurier)

5.3.2 Sauropodomorpha

5.3.2.1 IO Sauropoda

5.4 Ornithischia

5.4.1 Ornithopoda (Lias bis oberste Kreide)

5.4.2 Ankylosauria (sicher ab Callov, wahrsch. [Vorläufer] ab Lias)

5.4.3 Stegosauria (ab Dogger bis Coniac, naA Santon, inkl. Huayangosauridae ab Lias).

5.4.4 Ceratopsia (Oxfordium bis KTG)

6. Therapsida: im ob. Dogger, Malm und unt. U-Kreide noch Cynodontia (Tritylodontidae) nachgewiesen, in der ob. U-Kreide (105 MA) von Queensland noch ein Dicynodontia

Kladogramm und zeitliche Verbreitung der Dinosaurier (nach SERENO 1999, Sci. 284, 2138, leicht modif.):

SAURISCHIA:

SAUROPODOMORPHA:

a) **PROSAUROPODA** (? Carn, unt. Nor bis Bajoc) :

--- *Riojasaurus*

ab jetzt: **Plateosauria** :

---- Massospondylidae (*Massospondylus*, *Yuannanosaurus*)

---- *Lufengosaurus*

---- Plateosauridae (*Sellosaurus*, *Plateosaurus*)

b) **SAUROPODA**

--- *Vulcanodon* (unt. Lias)

ab jetzt: **Eusauropoda:**

---- *Shunosaurus* (mittl. Dogger)

---- *Barapasaurus* (ob. Lias) + (paraph.) *Omeisaurus* (unt. Malm)

ab jetzt: **Neosauropoda**

i) --- **Diplodocoidea** (?M-Dogger bis ?U-Malm, U-Malm bis U-Maastricht)

---- Dicraeosauridae

---- Diplodocidae (lt. BRI ab Bajocium)

ii) --- **Macronaria**

---- *Haplocanthosaurus* (Malm)

--- *Camarasaurus* (mittl. Malm)

ab jetzt : **Titanosauriformes**

1) --- Brachiosauridae

(O-Dogger -Cenoman)

2) --- **Somphospondyli**

--- *Euhelopus*

--- Titanosauria

(?O-Dog.- U-Malm;

U-Malm bis KTG)

THEROPODA:

--- *Eoraptor* (ob. Karn = mittl. U-Keuper)

--- Herrerasauridae (ob. Karn bis ob. Nor)

ab jetzt: **Eutheropoda:**

a) **CERATOSAURIA:**

aa) **Ceratosauroidea** (*Elaphrosaurus*, *Ceratopsaurus*,

- Abelisauridae) (?Karn bis U-Malm; U-Malm bis KTG)
- ab) **Coelophysoidea** (Karn bis mittl. Lias) :
- *Dilophosaurus*
 - *Liliensternus*
 - Coelophysidae
- b) **TETANURAE** (? Karn bis U-Lias, U-Lias bis KTG)
- ba) **Spinosauroidea** (? O-Lias bis Dogger; Dogger bis M-Santon):
- Torvosauridae
 - Spinosauridae (Malm bis M-Santon)
- bb) **Neotetanurae:**
- i) Allosauroidea (ob. Lias bis unt. Maastricht)
 - ii) **Coelurosauria** (Sinemur bis KTG) :
 - Ornitholestes + Compsognathidae (paraph.) (Malm)
 - ab jetzt: **Maniraptoriformes** :
 - 1) **Ornithomimosauria** :
 - Therizinosauridae (Segnosauria)
 - **Ornithomimoidea:**
 - (?O-Dog. – Val.; Val. – KTG)
 - Alvarezsauridae
 - Ornithomimidae
 - 2) **Tyrannoraptora** :
 - Tyrannosauroidea (Oxford – KTG)
 - ab jetzt: **Maniraptora** :
 - Oviraptorosauria (?Malm – Apt; Apt – M-Maast.)
 - ab jetzt: **Paraves** :
 - a) **Deinonychosauria:**
 - Dromaeosauridae (Bathon bis M-Maast.)
 - Troodontidae (U-Malm bis O-Maast.)
 - b) **Aves:**
 - Archaeopteryx
 - Confuciusornis
 - Enantiornithes
 - Euornithes

ORNITHISCHIA:

--- *Pisanosaurus* (ob. Karn)

--- *Lesothosaurus* (unt. Lias)

1) **THYREOPHORA:**

--- *Scutellosaurus* (unt. Lias)

--- *Emausaurus* (ob. Lias)

--- *Scelidosaurus* (unt. Lias)

ab jetzt: **Eurypoda** (?unt. Lias bis M-Dogger; Dogger bis KTG)

a) **Stegosauria** (mittl. Dogger bis Santon):

--- *Huayangosaurus* + Dacentrurus + Stegosaurinae

b) **Ankylosauria:**

ba) Nodosauridae (*Hylaeosaurus* + Nodosaurinae)
(ob. Dogger bis KTG)

- bb) --- Gargoyleosaurus (Malm)
 --- Ankylosauridae (Minmi+Ankylosaurinae)
 (ob. Dogger bis KTG)

2) **NEORNITHISCHIA:**

2a) **ORNITHOPODA:**

- Heterodontosauridae (U- Lias bis U-Kreide/Jehol)
 ab jetzt: **Fuornithopoda** (?U-Lias bis O-Dogger; O-Dogger bis KTG):
 i) Hypsilophodontidae (ob. Dogger bis KTG)
 ii) Iguanodontia: (Callov bis O-Kreide)
 --- Muttabarosaurus + Tenontosaurus(Apt) (paraphyl.)
 --- Dryosauridae (unt. Malm bis Alb)
 ab jetzt: **Ankylopollexia** (unt. Malm bis KTG):
 --- Camptosauridae (U-Malm bis JKG) (BRI: Kimm.-Apt)
 ab jetzt: **Styracosterna:**
 --- Probactrosaurus
 ab jetzt: **Hadrosauriformes:**
 --- Iguanodontidae (Berrias bis Alb)
 ab jetzt: Hadrosauroidea:
 --- Ouranosaurus (Apt)
 --- Protohadros
 --- **Hadrosauridae** (Apt?,Alb?,
 Cenoman bis KTG):
 --- Hadrosaurinae
 --- Lambeosaurinae

2b) **MARGINOCEPHALIA** (?U-Lias bis ?JKG, JKG bis KTG):

i) **Pachycephalosauria** (?U-Malm bis ?Barreme, Barreme bis KTG):

- Stenopelix
 --- Goyocephale
 --- Homalocephale
 --- Stegoceras
 ab jetzt: **Pachycephalosauridae:**
 --- Prenocephale
 ab jetzt: **Pachycephalosaurinae:**
 --- Stygmoloch
 --- Pachycephalosaurus

ii) **Ceratopsia:**

- Psittacosaurus (Berrias bis Alb)
 --- Chaoyangosaurus (Berrias, naA Malm)
 ab jetzt: **Neoceratopsia** (Valangin bis KTG):
 --- Leptoceratops (ob. Maastricht)
 ab jetzt: **Coronosauria:**
 --- Protoceratopsidae (ob. Santon bis unt. Maastricht)
 ab jetzt: **Ceratopsoidea:**
 --- Montanoceratops (u. Maastricht)
 --- Turanoceratops
 ab jetzt: **Ceratopsidae** (unt. Campan bis KTG)
 --- Centrosaurinae
 --- Ceratopsinae

„?“ in den Zeitangaben bedeutet: Verbreitungszeiträume, die nur aufgrund fragmentarischer oder unbeschriebener Funde belegt bzw. vermutet werden. Voll unterstrichen: im Malm nachgewiesen; halb unterstrichen: im Malm aufgrund fragmentar. oder unbeschriebener Funde vermutet.

syna-syna ojur

THERAPSIDA: eines der besterhaltenen Tritylodontidenskelette (Trit.: Rhät bis unt. U-Kreide) stammt aus dem Malm der Shishuguo-Formation, Xinjiang-Region, Chinas (eine andere Art der bereits aus dem ob. Dogger dieser Region bekannten Gattung *Bienotheroides*). Letzte Tritylodontiden (ad Cynodontia) in der unt. U-Kreide Sibiriens und Japans (s. dort).

vöge-vöge ojur

VÖGEL:

Man geht inzwischen davon aus, dass sich die Evolution der Vögel bzw. ihrer Vorfahren in den ausgedehnten Koniferenwäldern in China unter einem gemäßigten Klima (mit recht kalten Wintern) vollzogen hat – also unter Bedingungen, unter denen Theropoden aller Größenklassen auf ein dichtes Federkleid zur thermischen Isolation angewiesen waren.

Archaeopteryx (unt. Tithon, 150 MA; neuerdings ab etwa Kimmeridge/Tithon-Grenze); Abstammung von den Maniraptoren unter den coelurosauriden Theropoden, insbesondere den Dromaeosauridae unter den Maniraptora. Rezent leben ca. 10600 bekannte Vogelarten in 160 rezenten Familien; aus 134 der 160 Familien sind fossile Vorfahren bekannt; weitere 77 Familien sind erloschen. Insgesamt (rezent + fossil) sind somit 237 Vogelfamilien bekannt.

Die *Archaeopteryx*-Funde werden gelegentlich in zwei Gattungen (*Arch.*, *Wellnhoferia*) der F. Archaeopterygidae aufgeteilt. *Wellnhoferia grandis* unterscheidet sich in einigen Merkmalen von *Archaeopteryx*, u.a. kürzerer Schwanz. Auch die Gattung *Arch.* umfasst nach Untersuchungen von WELLNHOFER zwei Arten; das 7. Exemplar (*A. bavarica*) ist insgesamt kleiner, weist aber eine längere Tibia und insgesamt längere Beine auf als *A. lithographica*. *Wellnhoferia* wurde für das 6. Exemplar aufgestellt, das eine größere Körpergröße (mind. 50 cm lang) aufweist bei relativ kurzem Schwanz und Abweichungen bei Anzahl und Proportionen von Elementen im Hand- und Fußskelett. Es ist aber nach BENTON (2007) weiterhin unklar, ob diese drei separaten Taxa zukünftig akzeptiert werden. Die Arbeiten aus der Arbeitsgruppe von RAUHUT aus den Jahren 2017/2018 sehen *Archaeopteryx* als eine einheitliche Gattung mit erheblicher Variabilität und vergleichen dies mit einer Radiation auf einem Inselarchipel ähnlich den Galapagosfinken.

Im Jahr 2012 wurde vom 11. Fund eines *Archaeopteryx* berichtet (Flügel und Schädel fehlen, Federn besonders gut erhalten). Schon im Jahr 2010 wurde das sogenannte 12. Exemplar gefunden, zugleich das älteste (oberster Kimmeridge, Malm epsilon 2, Schamhaupten/Köschinger Forst, in der Originalarbeit dann aber ins unterste Tithon bzw. den Übergangsbereich Kimmeridge/Tithon datiert, aber auf jeden Fall das älteste Exemplar). Im November 2017 wurde dann in den Mörsheimer Schichten im Besuchersteinbruch Mühlheim ein „neues“ 12. Exemplar gefunden. Es handelt sich zwar nur um einen Flügel, das Fossil ist aber bedeutsam, weil es jünger ist als alle anderen 11 Exemplare und 10 bis 15 % größer als das bisher größte Exemplar.

Die Art *Archaeopteryx lithographica* war bisher auf der 1861 beschriebenen isolierten Feder (als Holotyp) aufgebaut. Da sich die Feder aber weder einer bestimmten Art noch Gattung zuordnen lässt, wird sie ab 2011 nur noch als „Feder eines namenlosen Vogels“ bezeichnet und verliert den Status des Holotypus; stattdessen wird das Londoner Exemplar des *Archaeopteryx* zum Neotypus

des *A. lithographica*. Ansonsten bleibt die taxonomische Zuordnung der anderen Exemplare unklar; bisher waren folgende Namen schon für jeweils andere Holotypen vergeben worden: *Archaeornis siemensii*, *Jurapteryx recurva*, *Wellnhoferia grandis*, *Archaeopteryx bavaria*. Bei den neueren Exemplaren hat man sich daher mit der Frage der Artzugehörigkeit schon zurückgehalten (Natwiss. Ru. 2/2012, 85).

Die Feder aus dem Jahr 1861 wurde inzwischen mit einer neuen Methode (LSF = laser-stimulierte Fluoreszenz) nachuntersucht, wobei ein geochemisches Signal den Verlauf des nach der Erstbeschreibung verloren gegangenen Federkiels nachzeichnet; nach dessen Länge und Verlauf kann ausgeschlossen werden, dass es sich um eine Handschwinge, Armschwinge oder Schwanzfeder von *Archaeopteryx* handelt; sie könnte aber eine Deck- oder Konturfeder sein (da solcher Federn von *A.* noch unbekannt sind, ist kein Vergleich möglich), oder sie stammt von einem anderen befiederten Theropoden (Sci Rep 9: 1182).

Die Beschreibung des 12. Exemplars (<https://peerj.com/articles/4191/>) beschäftigt sich auch mit der Taxonomie und Variabilität. Exemplar 9 (Flügel) kann nicht zu *Archaeopteryx* gestellt werden (1855 in Jachenburg gefunden; „Haarlemer Exemplar“; unteres Tithon) und wurde als *Ostromia crassipes* beschrieben; es handelt sich um das geographisch am weitesten entfernt gefundene Exemplar und dürfte sich um einen Anchiornithiden handeln (das einzige Exemplar außerhalb Chinas). Damit gibt es nur 11 *Archaeopteryx*-Exemplare, die insgesamt einen Zeitraum von ca. 1 MA umspannen.

Ansonsten zeigen auch die unstrittig zu *Archaeopteryx* gestellten Exemplare eine enorme Variabilität z.B. in Bezug auf Morphometrie der Beinknochen und Bezahnung (Zahnzahl, Abstände zwischen den Zähnen, Zahnform und -orientierung), wobei sich keine zwei Exemplare exakt gleichen. Unklar ist, ob es sich um intraspezifische Variation handelt (z.B. ontogenetisch oder sexualdimorph), oder um verschiedene Arten, evtl. in Zusammenhang mit einer Speziation auf den verschiedenen Inseln, nachdem sich die Gattung in den Solnhofener Archipel ausgebreitet hatte, in gewisser Analogie zu den Darwinfinken auf Galapagos. Die Einwanderung erfolgte vermutlich im späten Kimmeridge, von Osten kommend.

Die Erkenntnis, dass es sich bei dem Haarlemer Exemplar nicht um einen Urvogel handelt, schärft auch das Bild der Faunenverteilung im Plattenkalkgebiet: im Osten, der von Korallenriffen geprägt war, fanden sich bisher nur non-aviale Theropoden (*Compsognathus*, *Sciurumimus*, *Ostromia*, *Juravenator*, aber kein *Archaeopteryx*). Im Westen, wo Schwammriffe dominierten, fanden sich alle *Archaeopteryx*-Exemplare, aber keine non-avianen Theropoden. Allerdings gelten die östlichen Fundgebiete auch einige Hunderttausend Jahre älter (Natwiss. Ru. 1/18: 33).

Inzwischen gibt es Auffassungen, dass es sich beim 8. Exemplar (1990 in Daiting gefunden und 400.000 Jahre jünger als andere Exemplar) um eine andere Art handeln könnte; spezielle CT-Untersuchungen (Synchron-Mikrotomographie) sprechen für ein besseres Flugvermögen (dünnere, luftgefüllte Knochen; Fusion und Pneumatisation der Schädelknochen; größere Flächen zum Ansatz von Flugmuskeln; bessere Vaskularisierung von Schultergürtel und Flügelementen; Ossifikationsgrad von der Carpalia und Metacarpalia); außerdem weniger Zähne. Schädel und postkraniales Skelett waren dadurch leichter als bei den übrigen Exemplaren dieser Gattung.

Es handelt sich um das einzige Exemplar aus der Mörsheim Formation – Malm zeta 3 (alle anderen Funde entstammen der Solnhofener Formation) und wurde als eigene Art (*A. albersdoeferi*) neben *A. lithographica* aufgestellt. Die verbesserten Anpassungen ans Flugvermögen dieser jüngeren Art sollen sich innerhalb der Archaeopterygidae und damit konvergent zu den weiter krongenwärts stehenden Vögeln entwickelt haben. Es handelt sich zwar um ein Jugendexemplar,

hatte dabei aber schon einen höheren Grad an Skelettreife entwickelt als vergleichbare juvenile Exemplare der Solnhofen-Formation. Offenbar war diese Art in ihrer Ontogenese schon früher flugfähig als die *Archaeopteryx* der Solnhofen-Formation.

Die CT-Untersuchung bestätigte eindeutig, dass es sich um einen basalen Vogel handelt und nicht um einen nonavianen Theropoden, der konvergent vogelähnliche Merkmale entwickelt hatte. Die Arbeit klärt nicht, ob er ein Gleitflieger war oder zu aktivem Schlagflug befähigt (KUNDRAT M et al., *Histor. Biol.* 31, Vol. 1).

Aus **minimal älteren Schichten (151 – 154 MA;** Kohle von Guimarota/Portugal) wurden über 100 Einzelzähne berichtet, die aufgrund spezieller Übereinstimmungen den **Archaeopterygidae** zugeordnet werden (Natw. R. 3/2006 S. 159).

Aus Schichten des obersten Kimmeridge (Plattenkalke von Nusplingen), etwa 0,5 MA älter als *Archaeopteryx* (= unteres Untertithon), wurde eine 8,2 mm lange Feder berichtet, die der Erhaltung nach als asymmetrisch zu beurteilen ist (sich aber wegen ihrer Kleinheit nicht als Schwungfeder eignete), wobei die Federäste (Rami) wie bei der *Archaeopteryx*-Einzelfeder mit Federstrahlen (Radii) verbunden zu sein scheinen. Allerdings lässt sich nicht feststellen, ob die Feder von einem Vogel oder befiederten nonavianen Dinosaurier stammt (Natwiss. Ru. 3/2010, 138). Aus dem obersten Kimmeridge stammt aber auch das 12. Exemplar von *Archaeopteryx*.

Taxonomie: Es gilt nach dem Stand von 2018 als gerechtfertigt, 10 der 12 Funde in einer Gattung *Archaeopteryx* zusammenzufassen. Zwei weitere Funde (das Maxberg-Exemplar Nr. 4 und der Einzelflügel Nr. 9) sind zu unvollständig, als dass man sie sicher zuordnen kann; sie werden daher provisorisch zu *Archaeopteryx* gestellt (Natwiss. Ru. 7/18: 363).

Archaeopteryx:

Merkmale: bereits verknöchertes Brustbein (bei dem neuesten Exemplar vom 3.8.1992; entscheidender Hinweis für volle Flugtauglichkeit); die älteren Funde hatten stattdessen Bauchrippen, evtl. juvenil. Aufgrund diverser abweichender Größenrelationen handelt es sich bei dem neuesten Exemplar wahrsch. um eine zweite, kleinere Art.

Furcula nachweisbar (radiologisch); kleinere Exemplare hatten noch keine Furcula (wahrsch. wurde die Furcula im Verlauf der Ontogenese zunächst knorpelig angelegt und ist daher bei jüngeren Tieren nicht erhalten). Die Furcula kommt allerdings auch bei einigen Theropoden vor, u.a. bei den Maniraptoren-Gruppen Dromaeosauridae (die als nächste Verwandte der Vögel gelten; und zwar bei *Velociraptor*) sowie den Oviraptoridae. Die Furcula von *Velociraptor* hat dieselbe Position wie bei Vögeln und Oviraptoridae. Oftmals ist sie aber fossil nicht mehr vorhanden bzw. nicht als solche zu identifizieren. Die weite Verbreitung der Furcula bei flugunfähigen Verwandten der Vögel belegt, daß ihre Entstehung nicht mit der Entwicklung des Fluges verbunden ist, sondern die bereits vorhandene Furcula sekundär für den Vogelflug kooptiert wurde. Die Furcula selbst entstand durch Fusion von Schlüsselbeinen.

Schultergürtel leicht gebaut; langes, schmales Schulterblatt; Coracoid kurz, nahezu rechteckig
Becken sehr theropodenähnlich, Pubis eher senkrecht orientiert wie bei Theropoden
Hinterfuß bei neuestem Exemplar (3.8.1992) in Greifhaltung überliefert; Beweis für arboreale Fähigkeiten, wie auch Vergleiche diverser *Archaeopteryx*-Exemplare mit 500 rez. baumlebenden Vogelarten ergaben. Außenzehe (5. Zehe) fehlt. Innenzehe (Zehe Nr. 1) mit vogeltypisch gekrümmtem Hallux, der an der Innenseite des Mittelfußknochens

ansetzte. Fuß zum Erklettern von Baumstämmen geeignet; Hintergliedmaßen und Becken sind aber an das Laufen am Boden angepasst.

Krallenglieder der Hände und Füße mit Hornscheiden aus Keratin, was die Krallen deutlich verlängerte

Hinterbeinproportionen theropodenähnlich: Femur kurz, schwach gebogen, Tibia gerade, Fibula sehr dünn, Astragalus und Calcaneus fest an den Enden von Tibia und Fibula verankert

Zähne nach hinten gebogen, wahrsch. Fischfresser. Zähne ohne gesägte Ränder (die bei Theropoden, nicht aber bei bezahnten Vögeln vorkommen); Einschnürung zwischen Zahnwurzel und Krone; außerdem Interdentalplatten (plattenförmige knöcherne Vorsprünge an der Innenkante des Kiefers, die zwischen den Zähnen aufragen; nur beim 7. Exemplar - *A. bavarica* – erkennbar. Diese finden sich auch bei Theropoden und basaleren Archosauriern, fehlen aber bei allen späteren Vögeln).

Bau der Federn entspricht völlig den rez. Vögeln; Flügel modern mit 11 oder 12 Handschwingen und mind. 12 Armschwingen. An der Kielbasis der Schwungfedern lagen wie bei rezenten Vögeln drei Reihen Deckfedern.

Keine Federmarken an der Elle; Schwungfedern waren daher noch nicht so fest verankert wie bei rez. Vögeln.

Sauriertypische Architektur des Schultergürtels und Beckenraumes (konnte nur kleine reptilartige Eier legen), Becken saurierartig, gute Laufeigenschaften.

Keine Pneumatisierung der Hohlknochen, aber der Wirbelkörper (entsprechende Foramina wurden 1998 nachgewiesen und entsprechen denen von *Allosaurus*, *Compsognathus*); pneumatisierte postkraniale Knochen sind aber auch von fortgeschrittenen Pterosauriern, Sauropoden und nicht-avianen Theropoden bekannt; vermutlich handelt es sich bei den Pterosauriern und Sauropoden aber um parallele Entwicklungen, während die Pneumatisierung der Vögel auf diejenige der Theropoden zurückgeht. Die Pneumatisierung von Wirbeln bei Theropoden spricht für die Abstammung der Vögel von Theropoden. Die Knochenpneumatisation ist also keine sekundäre Adaptation ans Fliegen. Hieraus folgt aber auch, daß Teile des Luftsacksystems der Vögel (zumindest die cervikalen Luftsäcke) schon bei Theropoden ausgebildet waren (Divertikel dieser Luftsäcke führen in das postkraniale Skelett hinein).

Nach BENTON Hohlräume in Hals- und Brustwirbeln sowie im Pubis, so dass mindestens 2 der 5 Luftsäcke, die sich bei modernen Vögeln finden, schon bei *Arch.* ausgebildet waren.

Lokalisation pneumatisierender Foramina:

Archaeopteryx, *Compsognathus*, *Allosaurus*, *Ornithomimus*: cervikale und vordere thorakale Wirbel

Dromaeosauriden, Tyrannosauriden, *Rahonavis*: alle prä-sacrale Wirbel außer Atlas

Oviraptoren: alle Wirbel außer denen am Schwanzende.

Bei dem abelisauriden Raubdinosaurier *Majungatholus* aus der Kreide Madagaskars wurden pneumatische Foramina an Wirbeln und Rippen – auch in Rückenwirbeln und der Kreuzbeinregion - beobachtet, die in gleicher Ausbildung und gleicher Position auch bei modernen Vögeln vorkommen; bei letzteren treten Ausstülpungen der Luftsäcke in die Hohlknochen ein, sog. Divertikel. Damit hatte *Majungatholus* nicht nur cervikale Luftsäcke (wie viele Theropoden auch), sondern auch abdominale Luftsäcke. Da auch viele andere Neotheropoden in gleicher Weise positionierte Foramina für Divertikel aufweisen, muss die Evolution in Richtung auf die Vogellunge und das Luftsacksystem schon recht früh eingesetzt haben (Natw. R. 1/06 S. 31).

Schwanz aus 23 Wirbeln; die vorderen gelenkig verbunden, die hinteren versteift (wie bei einigen Theropoden und Flugsauriern); langer, gerader Schwanz. Ab dem 6.

Schwanzwirbel trägt jeder Wirbel eines von 16 – 17 Paar Schwanzfedern.

Keine Anzeichen für eine Fusion des Handskeletts; Mittelfußknochen beginnen zu verwachsen (wie bei einigen Theropoden; nicht bei kleinen, jungen Exemplaren von *Arch.*)

Das allometrische Wachstum läßt darauf schließen, daß *Arch.* Warmblüter war; das

vorschnelle Wachstum der Extremitäten in der Jugend erlaubte das vorzeitige Erlangen guter Lauf- und Flugeigenschaften.

Größe (je nach Taxon): 30 – 50 cm lang (Schnauze bis Schwanzspitze), Körperhöhe einer Elster
Schädel: leicht konstruiert, möglicherweise kinetisch mit beweglichem Quadratum (ein Charakteristikum der Vögel, konvergent zu Eidechsen); allerdings ist nicht bekannt, ob der Schädel von *Arch.* schon so ausgeprägt kinetisch war wie bei modernen Vögeln, die ihre Schnäbel relativ zum Schädel auf und ab bewegen können (BENTON 2007).

Große Augen, vogelartiges Gehirn mit großen optischen Lappen

Keine Anzeichen für einen Hornschnabel (Aufstellung ergänzt nach BENTON 2007)

Untersuchungen des Innenohrs lassen darauf schließen, dass das Hörvermögen (Frequenzspektrum usw.) am ehesten dem eines Emus entsprach (was dann aber auch auf ähnliche Rufe wie die des Emus deutet) (Nat. 457, 360).

Elektronenmikroskopisch ließen sich bei *Archaeopteryx* Melanosomen nachweisen. Der Vergleich der Form der Melanosomen mit rezenten Vögeln führte zu der Erkenntnis, dass die betreffende Feder (oder Federabschnitte) schwarz gefärbt waren. Das Melanin bewirkt dabei nicht nur die schwarze Färbung, sondern wirkt auch stabilisierend; die Feder wird dadurch kräftiger und härter, was einen Vorteil bei der frühen Evolution des Fluges geboten haben dürfte (Nat. 482, 135).

Metallspuren deuten darauf, dass *Archaeopteryx* über ein gemustertes Federkleid verfügte; helle Farben in der Federmitte, dunklere an den Kanten und Spitzen. Die genaue Farbe ist allerdings nicht bekannt.

Vogeltypische Merkmale, die sich schon bei den Theropoden entwickelt hatten (nach PADIAN und CHIAPPE 1998):

- aufgerichteter Zweifüßer mit freier Hand fürs Greifen
- Hand bei Theropodenvorfahren fünffingrig, bei höheren Theropoden dreifingrig, 2. Finger am längsten
- Rückbildung des 4. und 5. Handfingers bei den ersten Dinosauriern; im Laufe der weiteren Entwicklung völliger Verlust des 5. Fingers, Verkümmern des 4. Fingers. Bei den Tetanurae-Theropoden Verlust des Rudiments des 4. Fingers. Bei höheren Vögeln verschmolzen die drei verbleibenden Finger.
- scharnierartige Fußanatomie mit verlängerten Mittelfußknochen (schon bei Dinosauriervorfahren), Verlust des reptilen Spreizganges (dadurch Schrittlänge und Laufgeschwindigkeit erhöht)
- Röhrenknochen und Hohlräume im Schädel skelett (schon bei den frühesten Tetrapoden)
- langer Hals, waagerechtes Rückgrat (Theropoden)
- vogelartige Hinterbeine schon bei den ersten Theropoden: Längenzunahme, Schienbein übertraf Oberschenkel, Wadenbein bildete sich zurück (heute zahnstocherartiger Knochen am Unterschenkel der Vögel als Rudiment des Wadenbeins).
- Dinosaurier liefen auf drei mittleren Zehen; die fünfte, die kürzer und dünner wurde, hatte kein Gelenk mehr, während die erste, zu der ein verkürzter Mittelfußknochen mit einem kleinen Gelenk zum Zehenglied und eine Krallen gehörten, seitlich von der zweiten abstand. Die erste Zehe setzte außerdem höher an und hatte keine erkennbare Funktion mehr, wurde aber bei den Vögeln nützlich: bei *Arch.* war sie nach hinten rotiert, bei späteren Vögeln rückte sie nach unten, wo sie - in Opposition zu den anderen Zehen stehend - ein wichtiges Element des Klammerfußes wurde.
- Verlängerung der Arme in der maniraptoren Linie der Tetanurae (vgl. *Bambiraptor*, O-Kreide)
- Umgestaltung des Handgelenks: primitivste Theropoden wiesen noch einen flachen Handwurzelknochen (=distales Carpale) auf, der die Gelenkflächen des 1. und 2. Mittelhandknochens überdeckte. Bei den Maniraptoren wurde der Handwurzelknochen halbmondförmig und ermöglichte damit den Tieren, das Handgelenk auch nach der Seite abzuknicken und die lange Hand fast schon so zusammenzufalten wie heutige Vögel (zum Beutegreifen konnte sie wieder gedreht und plötzlich nach vorn geschneit werden).
- Schulterblatt: bei frühen Theropoden lang und schmal; zwei getrennte S-förmige Schlüsselbeine verbanden beide Schultern mit dem Brustbein. Im Laufe der Theropodenentwicklung wurde das Schulterblatt länger und schmäler, das Rabenbein schlanker und stabförmiger und stellte dann eine Verbindung mit dem Brustbein her. Die Schlüsselbeine verwuchsen in der Mitte und verbreiterten sich zu einem bumerangförmigen Gabelbein (Furcula). Bei den Tetanurae verkalkte das ursprünglich knorpelige

- Brustbein zu zwei verschmolzenen Knochenplatten. Insgesamt stärkten diese Veränderungen das Skelett und gaben später dem Flugapparat Festigkeit und den Flugmuskeln Halt.
- Beckenbereich: Richtungsänderung des Schambeins; bei frühen Theropoden schräg abwärts nach vorn gerichtet, bei Maniraptoren begann es aber, weiter nach unten und hinten zu rotieren, bei höheren Vögeln parallel zum Sitzbein.
 - Schwanz im Laufe der Theropodenentwicklung kürzer und steifer: zunehmend als Balanceorgan beim schnellen Laufen, gleichzeitig wurde zunehmend das Becken (anstelle des Schwanzes) zum Anker für die Hinterbeinmuskulatur; bei den Maniraptoren kontrollierte der Muskel, der einst das Bein zurückzog, vorwiegend den Schwanz; *Arch.* nutzte ihn, um mit dem befiederten Schwanz den Flug zu steuern.
 - Verhalten: Theropodennistplätze, vogelartige Eiablage (kein großes Gelege auf einmal, sondern sukzessive Auffüllung des Nestes, indem ein oder zwei Eier gleichzeitig gelegt wurden); potentielles Brutverhalten bei *Oviraptor* (Männchen!)
 - Eierschalen von *Oviraptor* mit feinstrukturellen Besonderheiten (zweischichtige Schale: prismatisch-kristallin und schwammig-porös), die vogeltypisch sind
 - federähnliche Strukturen bei verschiedenen Linien der Coelurosaurier (Details s. U-Kreide)
 - Umorientierung des Schultergelenks (mehr zur Seite als nach abwärts und hinten: Umwandlung der Beutegreifbewegung der Arme zu einer Flügelschlagbewegung) bei *Arch.*, aber auch z.B. bei *Unenlagia*.
 - CT-Untersuchungen des Schädels des Londoner Exemplars ergaben, dass Gehirn und Innenohr bereits sehr stark an moderne Vögel erinnern (konvergent auch an Flugsaurier), woraus auf guten Flugeigenschaften und gutes Sehvermögen geschlossen werden kann; größeres Gehirn als bei Reptilien vergleichbarer Größe; vogeltypisch, Areale für Bewegungsabläufe und Sehlappen deutlich vergrößert; auch Innenohrkanäle vogeltypisch (Agilität, Koordination von Kopf- und Augenbewegungen verbessert). Ganz entsprechende Befunde (Größe, Hirnexpansion, Innenohrkanäle) wurden bei CT-Untersuchungen an Flugsauriern gefunden. Allerdings zeigen auch einige nonaviale Maniraptoren schon Hirnmerkmale, wie sie bei *Arch.* angetroffen wurden; auch Maniraptoren zeigten einen Trend in Richtung auf Hirnvergrößerung und separate laterale Sehlappen; die Remodellierung des Gehirns zum „Vogelgehirn“ muss also schon vor > 147 MA begonnen haben (Nat. 430, 666 + 619). *Archaeopteryx* hatte alle neurologischen Anpassungen für ein aktives Fliegen. Zwar sind die Gehirne moderner Vögel um 30 bis 500 % größer (bei gleichem Körpergewicht), aber das *Archaeopteryx*-Gehirn ist immerhin 3 x größer als das eines gleich großen rezenten Reptils. Vorderhirn verbreitert, aber nicht so stark wie bei modernen Vögeln; Innenohrbau stimmt aber nahezu oder vollständig mit modernen Vögeln überein (Natw. Ru. 11/2004, 621).

Gehirnevolution:

CT-Untersuchungen zeigten, dass Hirnvolumen und die Hirnproportionen bei *Archaeopteryx* (erwartungsgemäß) intermediär zwischen Reptilien und Vögeln stehen. Manche höhere nonaviale Theropoden hatten aber zum Teil schon relativ größere Vorderhirne (in Relation zum Gesamthirnvolumen); auch in der Entwicklung des optischen Lappens und dem für die Bewegung im Raum wichtigen Kleinhirn waren manche Gehirne nonaviale Theropoden denen moderner Vögel ähnlicher als *Archaeopteryx*. Vor allem Oviraptorosaurier und Deinonychosaurier (besonders Troodontiden) hatten relativ größere Gehirn und stärker betonte Vorderhirne als *Archaeopteryx*. Optischer Lappen und Cerebellum erreichten bei den Troodontiden *Zanabazar* und *Tsaagan* sogar das Niveau rezenter Vögel. Und auch große Raubdinosaurier (*Alioramus*, *Acrocanthosaurus*, *Tyrannosaurus*) kommen den Vögeln hinsichtlich der Gehirnausbildung bereits recht nahe; ihr Encephalisationsquotient erreicht jenen der Paraves wie Deinonychosaurier u.a..

Schon frühe Theropoden besaßen somit leistungsfähige Gehirne und waren damit für die mit dem späteren Flug verbundenen Anforderungen präadaptiert. Innerhalb der höheren Theropoden verglichen, ist das Gehirn von *Archaeopteryx* eher „gewöhnlich“.

Aber selbst das im Vergleich mit anderen nonaviale Theropoden noch relativ primitive Gehirn von *Archaeopteryx* verfügte über die für eine gute visuelle Verarbeitung erforderlichen

vergrößerten Gehirnbereiche und auch ein an die Anforderungen des Fliegens angepasstes räumliches Gleichgewichtssystem (Bau des Labyrinths).

Die Ergebnisse deuten darauf, dass es bei Dinosauriern mehrfach konvergent zur Vergrößerung und Differenzierung des Gehirns und damit verbundener Leistungssteigerung kam (Nat. 501: 93; Natwiss. Ru. 12/2013: 648).

Lebensweise: bis zu dem Neufund von 1992 ging man eher davon aus, daß *Arch.* zwar über gute Laufeigenschaften, aber nur begrenzte Flugfähigkeit verfügte (vermeintliches Fehlen eines knöchernen Brustbeins, daher geringe Ansatzflächen für die Flügelmuskulatur; geringe Knochenpneumatisierung: nur obere Abschnitte der Wirbelsäule pneumatisiert). Man vermutete daher, daß *Arch.* auf der Erde lief, an Baumstämmen hochkletterte (exakt für dieses Klettern ausgerichtetes Handskelett) und im Gleitflug auf die Erde zurück flog; Befähigung zum Schlagflug, aber nicht zum ausgedehnten Streckenflug. Gegen diese Annahme sprachen allerdings bereits die Zähne, die auf Fischfang ausgerichtet scheinen.

Seit dem 1992er Neufund (verknöchertes Brustbein, Hinterfuß in Greifhaltung) sind die Flugeigenschaften günstiger zu bewerten; eine arboreale Lebensweise gerät zunehmend in den Vordergrund, ungeachtet der guten Laufeigenschaften. Man nimmt nun an, daß *Arch.* auch auf Bäume hinauffliegen und dort Zweige mit seinen Zehen umklammern konnte. Ein intensiver Stammkletterer konnte er dagegen nicht sein (und brauchte dies wegen der guten Flugfähigkeit auch gar nicht), denn dazu waren die Fingerkrallen zu dünn und zart gebaut und ohne Abnutzungsspuren; sie dienten wohl eher zum Festhalten in den Zweigen. Grundsätzlich war *Arch.* aber befähigt, gelegentlich an Stämmen hochzuklettern, sowie in einem gewissen Grade zu einem aktiven Schlagflug, die Federn hatten aber noch nicht ganz das Ausmaß der Asymmetrie rezenter Flugvögel erreicht.

Die Federn der Hinterbeine des Berliner Exemplars ähneln Flugfedern: Asymmetrie, gekrümmte Schäfte, selbst-stabilisierender Überlappungsmechanismus; dies sind typische Merkmale, die bei Vögeln dazu dienen, den Auftrieb von Flügeln und Schwänzen zu verbessern. Offenbar trugen bei *Archaeopteryx* auch die Federn an den Hinterbeinen zum Auftrieb bei; sie machten 12 % der gesamten Flügelfläche aus. Dies erinnert an den vierflügeligen Bauplan basaler Dromaeosaurier (wie *Microraptor*) und spricht dafür, dass der gemeinsame Vorfahr von *Archaeopteryx* und basalen Dromaeosauriern alle vier Extremitäten dazu nutzte, um Auftrieb zu erzeugen; demnach entwickelte sich das Flugvermögen im Rahmen der arborealen Hypothese aus dem „Springen“ (fallschirmartig) und Gleiten von Bäumen (Paleobiol. 32, 417).

Hypothetische Entwicklungsphasen vor *Archaeopteryx*:

Wegen des hohen Standes der Federevolution bei *Arch.* müssen sich Federn bereits vor der Erlangung der Flugfähigkeit (als Neomorph) entwickelt haben, z.B. als Kälteschutz, Hitzeschild bei Sonneneinstrahlung, zum Imponieren oder Insektenfang. Man geht daher davon aus, daß in einer Gruppe der maniraptoren Theropoden zunächst Daunenfedern als Isolation auftraten. Die unmittelbaren Vorfahren von *Arch.* könnten kleine Theropoden gewesen sein, die die ökolog. Nische "Baum" besetzten (Stadien der Federevolution s. U-Kreide).

Traditionelle Theorie:

Die zunächst aus anderen Gründen entwickelten Federn sowie das mit dem Baumleben verbundene verbesserte räumliche Sehen der hypothetischen *Arch.*-Vorläufer ermöglichten dann den Gleitschlagflug zunächst vom Baum auf den Boden (und noch nicht innerhalb des Geästes). Der Weg von Baum zu Baum wurde also in einer Kombination

von Gleitschlagflug, zweibeinigem Lauf und Klettern absolviert. *Arch.* selbst war bereits zum Schlagflug fähig und hatte gute Flugeigenschaften im Kurzstreckenbereich, war aber sicher noch kein perfekter Flieger und kein Ausdauerflieger (mangels entsprechender Muskulatur und Pneumatisierung der Knochen). Die Ökologie im Umfeld der Solnhofner Lagune spricht zwar eher gegen eine überwiegend arboreale Lebensweise, was aber nicht ausschließt, daß sich die Flugfähigkeit bei den Vorfahren von *Arch.* in der geschilderten Weise entwickelt haben kann.

Argumente gegen arboreale Hypothese der Flügentstehung: Maniraptoren zeigen keine offensichtlichen Anpassungen ans Baumleben; keine voll ausgebildeten Klammerfüße. Keine Merkmale eines Gleitfliegers bei *Arch.* (Fehlen einer breiten Hautmembran zwischen Vorder- und Hinterbeinen). Mit dem Fund eines kleinen baumlebenden Maniraptors (s. *Microraptor*, U-Kreide [Barreme]) haben sich diese Gegenargumente aber relativiert.

Auch wurde die Hypothese, wonach die ersten kleinen Flügel der *Arch.*-Vorgänger zunächst zur Insektenjagd sowie der Verbesserung der Stabilität und Manövrierfähigkeit beim schnellen Laufen dienten (um Sprünge beim Laufen zu verlängern; später wurden dann nach Abstoßen mit den kräftigen Hinterbeinen zunehmend weitere Strecken flatternd zurückgelegt), nach Untersuchungen des Fußskeletts weitgehend zurückgenommen, da das Fußskelett einschl. der Krümmung der Krallen typisch für Baumbewohner ist und Krallen auch dem Laufen auf dem Boden hinderlich wären. Allerdings steht ein Vergleich mit dem Fußskelett und den Krallen bodenlebender Theropoden noch aus.

[Bodenläufer-Hypothese: kleine, zweibeinig laufende Maniraptoren streckten die Arme zur Balance aus, wenn sie auf der Jagd nach Beuteinsekten in die Höhe sprangen; erste rudimentäre Federn an den Vorderarmen könnten die Fläche vergrößert und einen leichten Auftrieb bewirkt haben; mit Vergrößerung der Federn wurde der Auftrieb verstärkt, bis schließlich ein stetiger Flug möglich wurde.

Die Bodenläuferhypothese litt bisher unter der Diskrepanz zwischen der maximalen Laufgeschwindigkeit von *Arch.* (2 m/sec) und der minimal angenommenen Fluggeschwindigkeit (ca. 8 m/sec). Anatomische Hinweise (geringes Volumen der Pectoralmuskulatur, relativ geringe Amplitude des Flügelschlages) deuten darauf, dass *Arch.* laufen musste, bevor er von der Erde abheben konnte, ähnlich großen rezenten Vögeln. Das Flattern erhöhte dabei die Laufgeschwindigkeit; durch Schub konnte *Arch.* beim flatternden Laufen nach ca. 3 Sekunden die erforderliche Laufgeschwindigkeit (ca. 8 m/sec) erreichen; auch ein kaltblütiges Reptil ist, wie einige rez. Eidechsenarten belegen, in der Lage derartige Laufgeschwindigkeiten zu erreichen und sogar über viel längere Zeiten (als die 3 sec) durchzuhalten. Nach diesen Berechnungen wirkten die Flügel von *Arch.* beim Flatterlauf als effektiver Schubgenerator. Um den Nutzen dieses Schubes muss es auch schon den übrigen (nicht-fliegenden) Maniraptoren mit Federn an der Vorderarmen gegangen sein, konnte doch auf diese Weise eine höhere Laufgeschwindigkeit und größere Sprunghöhe erreicht werden. Am Anfang der Entwicklung des Vogelfluges stand demnach also die Verbesserung des Schubes durch Flatterbewegungen befiederter Vorderextremitäten mit dem Ziel, höhere Laufgeschwindigkeiten zu erreichen. Erst als dann bei einer bestimmten Laufgeschwindigkeit (*Arch.* 7,8 m/sec) der Auftrieb größer wurde als das Gewicht des Vogels, konnte *Arch.* abheben.]

[Eine neuere Theorie (1997) ging davon aus, daß die Radiation und erhöhte Verfügbarkeit von Insekten dazu führte, daß die Vogelvorfahren vermehrt zu einer Insektennahrung übergangen mit der Folge einer hohen Schwefelaufnahme (eiweißreiche und fettreiche Insektennahrung mit hohem S-Anteil im Insekteneiweiß); der überschüssige Schwefel sei dann als Keratin (das aus besonders S-haltigen Aminosäuren besteht; S-Gehalt in Vogelfedern: 3 %) in Form größerer Schuppen, die u.U. von Zeit zu Zeit abgestoßen wurden, deponiert worden. So mausern sich auch heutzutage Vögel mit stark eiweißreicher Nahrung (z.B. Eiderenten: eiweißreiche Muscheln) häufiger als solche mit eiweißarmer Nahrung (z.B. Papageien). Bei der Mauser werden nicht nur beschädigte Federn ersetzt (das kann jederzeit erfolgen), sondern auch intakte Federn; eine äußere Notwendigkeit für die Mauser ist daher nicht ersichtlich. Selbst die größeren Federn der Männchen könnten darauf beruhen, daß diese nicht wie Weibchen einen Teil des überschüssigen Eiweißes in die großen, eiweißreichen Eier deponieren können. Viele Vogelarten mausern sich auch gerade in Zeiten hohen Nahrungsumsatzes.

Die so vergrößerten Schuppen hätten dann sekundär zur Wärmeisolation (als Voraussetzung für Homoiothermie, die durch die fettreiche, energiereiche Insektennahrung gefördert wurde) sowie (nach der cursorialen oder arborealen Theorie) zum Fliegen genutzt werden können (cursoriale Theorie: Schlagflug vom Boden, aus schnellem Lauf heraus entstanden, arboreale Theorie: Gleitflug von Bäumen). Eigene Anmerkung: Allerdings betrachtet man die Federn eindeutig als Neomorph und nicht mehr als vergrößerte Schuppen; Details s. U-Kreide].

Neuerdings spricht aber der gleitflugfähige oder sogar aktiv flugfähige basale Dromaeosauride (mit Flugfedern an Hinter- und Vorderfüßen) *Microraptor gui* (124-128 MA; Liaoning) eindeutig **gegen die Bodenläuferhypothese** und eindeutig für die arboreale Hypothese, dass sich der Vogelflug aus dem Gleitflug von Bäumen herab entwickelte (s. U-Kreide).

Und in Flugsimulationsmodellen bestätigte sich, dass für *Archaeopteryx* das Abfliegen von einem Ast erheblich effizienter und energiesparender war als das Abheben vom Grund. *Archaeopteryx* konnte danach sowohl von einem Baum zur Erde (im Gleit- oder auch im Flatterflug) wie auch von Baum zu Baum fliegen. Ihm fehlten aber kräftige Flügelmuskeln und komplexe Flügelbewegungen, die erforderlich sind, wenn man vom Grund abheben möchte. So fehlte ihm die Supracoracoidal-Rolle (die für das Anheben der Flügel primär verantwortlich ist), daher konnte der Humerus nicht in dem Umfang gedreht werden, wie es für einen Abflug vom Boden erforderlich ist (Natwiss. 90, 27).

Nach BENTON (2007) gilt inzwischen als akzeptiert, dass sich der Schlagflug von *Arch.* aus einem Übergangsstadium mit Gleitflug entwickelt hat. Die Entwicklung des Schlagflugs aus Gleitflug ist auch viel wahrscheinlicher als die direkte Entwicklung des Schlagflugs im Rahmen der Bodenläuferhypothese. Möglicherweise spielte auch das Fluchtverhalten (Flucht vor Raubtieren) eine entscheidende Rolle; nach dieser Hypothese hätten die Vogelvorläufer die Nahrung auf dem Boden gesucht; wurden sie von einem Raubtier verfolgt, kletterten sie schnell in die Höhe (z.B. auf einen erhöhten Zweig). Wenn die Gefahr vorbei war, konnten sie mit ausgebreiteten Flügeln zurück auf den Boden gleiten; aus diesem Gleitflug wurde dann allmählich der Schlagflug.

BENTON (2007) gibt einen zusammenfassenden Überblick über das Flugvermögen von *Archaeopteryx*. Moderne Vögel besitzen einen tiefen Kiel am Brustbein, um ausreichend Platz für den Ursprung (Ansatz) des *M. pectoralis* (Flügelabschwung) und *M. supracoracoideus* (Flügelauftschwung) zu geben, die zum Humerus ziehen. Das Brustbein wird durch ein langes, strebenartiges Coracoid abgestützt (*Arch.* hatte noch ein kurzes, rechteckiges Coracoid).

Da *Arch.* ein kielförmiges Brustbein zum Ansatz der beiden o.g. Muskeln fehlte, wurde früher nur ein sehr eingeschränktes Flugvermögen angenommen, trotz der Flügel und asymmetrischen Schwungfedern. Neuere Untersuchungen belegen jedoch, dass er ein recht guter Flieger war. Die Federn konnten sich aufgrund von Asymmetrie und Krümmung in jeder Phase des Flügelschlags aerodynamisch anpassen. Rekonstruktionen der Flügelmuskulatur zeigten, dass *Arch.* (demnach doch!) genügend Kraft für ein Abheben vom Boden und auch für einen anhaltenden Schlagflug besaß, auch wenn die Masse des *M. pectoralis* geringer war als bei modernen Vögeln. *Arch.* konnte daher im Vergleich mit modernen Vögeln zwar nicht besonders langsam fliegen und war auch kein wendiger Flieger, konnte aber schnell und auch über lange Strecken fliegen (rasches Fliegen und Langstreckenflug verlangen weniger Kraft von den Pectoralismuskeln als Langsamflug: Energieverbrauch geringer und Geometrie des Flügelschlags einfacher). Problematisch im Vergleich zu modernen Vögeln dürften dagegen Start und Landung gewesen sein, da beides die Techniken des Langsamfluges voraussetzt.

[Neue Erkenntnisse zum Flugvermögen? (Sci. 328, 887): Obwohl die befiederten Flügel von *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* denen moderner Vögel ähneln, erwies sich die Rhachis (Kiel) der primären Federn beider Taxa als wesentlich dünner und schwächer als bei modernen Vögeln bzw. Federn vergleichbarer Größe. Die Länge der primären Federn beider Taxa entspricht durchaus derjenigen moderner Vögel vergleichbarer Körpergröße; bei einer Federlänge von durchschnittlich 20,7 cm bei *Confuciusornis* beträgt der durchschnittliche Rhachis-Durchmesser nur 1,06 mm (*Archaeopteryx*: 12,9 cm;

0,75 mm). Eine vergleichbare moderne Feder wie diejenigen von *Confuciusornis* hätte bei modernen Vögeln einen Kiel-Durchmesser von 4,8 mm. Ein größerer (breiterer) Zylinder kann bei gleicher Wandstärke größere Drehmomente aushalten, bevor er sich zu krümmen beginnt als ein kleinerer (schmalerer). Selbst wenn man annimmt, dass die Rhachis nicht, wie bei modernen Vögeln, hohl, sondern solide gewesen wäre (kreuzweise Anordnung von Keratin), wäre das kritische Drehmoment (das zur Krümmung führt) noch eine Größenordnung niedriger als bei modernen Federn (bei hohler Rhachis sogar zwei Größenordnungen bei *Confuciusornis*). Immerhin wäre bei solidem Rhachisquerschnitt ein Flatterflug möglich gewesen, wenn auch weniger kraftvoll als heutzutage.

Bei hohler Rhachis aber konnten beide Taxa nur gleitfliegen (mit nach hinten gehaltenen Flügeln), obwohl die Flügelmorphologie an sich eigentlich schon für einen Flatterflug spricht und nicht auf Gleitflug ausgerichtet ist. Ein kraftvoller Flatterflug sei aber auf jeden Fall auszuschließen. Auch Muskulatur, Schulteranatomie, Federfahnenanatomie und die Krümmung der Federschäfte sprechen bei *Archaeopteryx* eher für eingeschränktes Flugvermögen. Bei *Confuciusornis* stellt die vergrößerte und ausgehöhlte deltopektorale Leiste ein Indiz für reduziertes Flugvermögen dar. Falls sich die Federn als solche also nicht grundlegend strukturell von den modernen Federn unterschieden, mussten in der weiteren Evolution verschiedene Verbesserungen eintreten, um einen kraftvollen Flügelschlag zu ermöglichen. Kraftvoller Flügelschlag sei demnach phylogenetisch erst nach *Confuciusornis* entstanden, es sei denn, die Federn der frühen Vögel hätten fundamentale strukturelle Unterschiede zu modernen Federn aufgewiesen, so dass ein Vergleich auf der Basis des Kioldurchmessers gar nicht statthaft wäre. Anderenfalls (also bei moderner Federstruktur und hohler Rhachis) konnten *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* nur gleiten.

Diese Interpretation wird allerdings von WELLNHOFER kritisiert: von jeder der beiden Gattungen wurde nur jeweils ein Exemplar untersucht; von *Archaeopteryx* nur das Münchner Exemplar, nicht das Berliner Exemplar mit wesentlich besser erhaltenen Federabdrücken. Keines der *Archaeopteryx*-Individuen war voll ausgewachsen (nur juvenil oder subadult), daher ist ein Vergleich mit Federn rezenter ausgewachsener Vögel problematisch. Flügelgeometrie blieb unberücksichtigt (*Archaeopteryx* hatte kurze breite Flügel und dadurch eine geringere Flächenbelastung). Wie bei heutigen Vögeln auch bei beiden fossilen Taxa die Kiele der Schwungfedern eine ventrale Furche, die die Knickfestigkeit erhöht; dies blieb aber unberücksichtigt, bei den Berechnungen ging man von einem einfachen zylindrischen Schaft aus.

Später wurde außerdem berichtet, dass *Confuciusornis*-Exemplare mit wesentlich dickeren Schäften gefunden wurden, was die Argumentation mit dem zu dünnen Rhachis-Durchmesser weiter schwächt].

Die Gehirnstrukturen von *Archaeopteryx* deuten jedenfalls auf das Vorhandensein der neuronalen Voraussetzungen für einen **aktiven Ruderflug**. Merkmale von Skelett und Muskulatur legen nahe, dass *Arch.* auch aus dem Lauf bei gleichzeitigem Flügelschlagen vom Boden abheben konnte. Allerdings war er **kein ausdauernder Streckenflieger; Voraussetzungen für komplizierte Flugmanöver waren nicht gegeben**.

Bei *Confuciusornis* geht man dagegen von langen, schmalen Flügeln aus. Vogelartig entwickelte Skelettstrukturen, großes Sternum mit angedeutetem Brustbeinkamm, vogelartiger Schultergürtel und zum Pygostyl verkürzte Schwanzwirbelsäule sprechen auch bei ihm für einen **aktiven Flieger**. (Natwiss. Ru. 63, 422).

Mit neuen phasenkontrast-synchrotron-mikrotomographischen Methoden konnte man die Geometrie der Flügelknochen von drei Exemplaren von *Archaeopteryx* genauer untersuchen. Dabei fand sich eine Merkmalskombination, die für Vögel typisch ist, die gelegentlich über kurze Distanzen flattern. *Archaeopteryx* war also zum aktiven Flügelflattern befähigt, und er nutzte dies, um abzuheben und in die Luft zu gelangen. **Damit verfügte er über aktiven Schlagflug, und er konnte aus eigener Kraft abheben** (Nat. Comm. 9: 923).

Eine neue Theorie zur **Entstehung der Flügel** basiert auf neuen Erkenntnissen zur möglichen Funktion der Sichelklaue bei Deinonychosauriern (Natwiss. Ru. 3/2012, 138):

Die Rolle der großen Sichelklaue an der zweiten Zehe am Fuß der Deinonychosaurier ist umstritten. Nach klassischer Vorstellung diente die hoch bewegliche, um 180 Grad drehbare Klaue zum Zuschlagen und zum Aufschlitzen von Beutetieren, aber auch als Enterhaken zum Erklettern des Rückens großer Beutetiere. Diese Auffassung wird immerhin auch durch fossile Belege gestützt (im Kampf verlorene *Deinonychus*-Zähne im Zusammenhang mit zerlegten *Tenontosaurus*-Skeletten an insgesamt 14 Fundstellen (!) in Montana und Wyoming).

Allerdings war diese Klaue nicht scharf, wie eigentlich zu erwarten wäre; sie bildet daher keine Schneide, aber mit den anderen Zehen zusammen **funktionsmorphologisch einen Greifapparat, wie er sich heute am ehesten bei Habichten findet und dort zum Festhalten lebender Beute am Boden genutzt wird.** Das ergriffene Objekt wird so von drei Seiten aus fixiert. Habichte nutzen die Klauen zum Ergreifen und Festhalten der Beute (Immobilisation) – das Zerteilen der Beute erfolgt dagegen mit dem scharfen Schnabel. Deinonychosaurier verfügten über einen relativ grazilen Schädel und ein graziles Gebiss; der Kopf konnte daher nur geringen Kräften ausgesetzt werden, war also zum Fangen, Festhalten und Töten der Beute gar nicht geeignet, allenfalls zum Zerteilen.

Das Flügelschlagen dient den Habichten als Mittel, um flatternd die Oberhand gegen die sich wehrende Beute und das Gleichgewicht zu behalten. Die Flügelform von *Archaeopteryx* ähnelt derjenigen des Habichts. Nutzten die Urvögel und die anderen Deinonychosaurier also ihre Flügel primär zu diesem **„Stabilitätsflattern“ auf dem Boden** und damit gar nicht zum Flug – jedenfalls die größeren Deinonychosaurier, die ohnehin nicht flugfähig waren? Auch der zur Balancierstange versteifte Schwanz von *Archaeopteryx* passt zu der Annahme der Stabilisierung (Gleichgewicht) beim Kampf mit der mit dem Greifapparat der Füße festgehaltenen Beute. **Erklärt dieses „Stabilitätsflattern“ nach dem Ergreifen der Beute (wie Reptilien oder kleinen Säugern) die Entstehung des Vogelfluges und bietet eine Erklärung für die Nutzung von nicht voll zum Flug tauglichen Flügeln** (Natwiss. Ru. 3/2012, 138)?

Eigene Anmerkung: die ersten Deinonychosaurier traten zu einer Zeit auf, als kleine Beutetiere wie Lacertilia und Mammaliaformes/frühe Mammalia radiierten. Da machte ein habichtartiges Jagdverhalten (Festhalten der sich wehrenden Beute mit dem Greifapparat der Füße; Stabilitätsflattern) durchaus Sinn. **So gesehen könnte vor allem die Radiation der Lacertilia und Mammaliaformes zur Entstehung der Flügel beigetragen haben, die somit eine Präadaptation an den späteren Vogelflug darstellten und dann später für Zwecke des Fliegens kooptiert und optimiert wurden.**

Auch im Jahr 2012 war allerdings noch nicht zwischen der Gleitflieger- und Bodenläufer-Hypothese entschieden. Ein drittes Modell geht davon aus, dass bodenlaufende Vogelvorläufer ihre befiederten Vorderarme nutzten, um etwas Auftrieb zu bekommen, wenn sie auf der Flucht vor Beutegreifern an Bäumen (oder anderen aufwärts gerichteten Oberflächen) hochkletterten. Viele Tiere verstecken sich an, in oder auf Bäumen, um Beutegreifern zu entkommen. So wäre ein Selektionsvorteil zugunsten der Entwicklung von Flügeln entstanden (Sci. 338, 591).

Völlig neue Aspekte lieferte der Nachweis von Federn bei drei *Ornithomimosaurus* aus der Oberkreide von Alberta (Sci. 338, 510). Jungtiere waren mit Filamenten bedeckt, adulte Tiere wiesen neben der filamentösen Körperbedeckung zusätzlich lange geschäftete Federn an den

Vorderarmen auf (dicht besetzt, erkennbar an den vielen Federmarken an beiden Unterarmknochen). Da diese geschäfteten Federn bei Jungtieren fehlen, können diese Protoflügel (**Pennibranchia**) keine Funktionen gehabt haben, die auch für Jungtiere von Relevanz gewesen wären, folglich muss es sich um ein **sekundäres Geschlechtsmerkmal** gehandelt haben, das mit der Fortpflanzung in Verbindung stand (Balz? Zurschaustellung? Brüten) – ähnlich wie bei modernen Laufvögeln wie Straußen.

Ornithomimosauria sind keine Maniraptoren, sie lebten auf dem Grund und waren herbivor, also nicht beutegreifend. Dies schließt sicher aus, dass Flügel primär für Zwecke des Beutegreifens oder Fliegens entwickelt wurden. Bei Vögeln, bei denen die Flügel ja entweder zum Fliegen und/oder zur Fortbewegung am Boden gebraucht werden, entwickeln sich die Flügel früh in der Ontogenese, während ca. 1 Jahre alte *Ornithomimus* noch nicht über Pennibranchia verfügten. Damit ist auch ein primärer Zusammenhang mit der Fortbewegung am Boden auszuschließen. Somit bleibt nur die Interpretation als sekundäres Geschlechtsmerkmal übrig (was nicht ausschließt, dass die Pennibranchia zusätzlich bei der Fortbewegung genutzt wurden wie z.B. bei Straußen). **Die ursprüngliche Funktion, die zu den Pennibranchia führte, wäre demnach die Rolle bei der Fortpflanzung im Sinne eines sekundären Geschlechtsmerkmals. Daraus entwickelten sich dann die Flügel, die zu anderen Zwecken kooptiert wurden.**

Ornithomimosaurier sind die kladistisch basalsten Dinosaurier mit geschäfteten Federn sowie mit Protoflügeln (sensu Pennibranchia = flügelartige Struktur aus verlängerten geschäfteten Federn) (Filamente finden sich schon in basaleren Theropodengruppen wie Megalosauridae und auch bei Ornithischia).

Bemerkenswert ist, dass sich die Federabdrücke trotz der relativ grobkörnigen Flusssedimente so gut erhalten hatten (bisher einmalig!).

Manche andere Dinosaurier mit Filamenten sind nur als Jungtiere bekannt. Damit stellt sich die Frage, ob adulte Individuen dieser Taxa möglicherweise auch über geschäftete Federn an den Armen und Pennibranchia verfügten?

Kladogramm:

- Sauropodomorpha (Haut)
- ab jetzt: THEROPODA
 - Carcharodontosauria
 - Megalosauridae (Filamente)
 - Tyrannosauroida (Filamente)
 - Compsognathidae (Filamente)
 - **Ornithomimosauria (Filamente, geschäftete Federn, Pennibranchia)**
 - Alvarezsauridae (Filamente)
 - Therizinosauroida (Filamente) + Oviraptorosauria (Filamente, geschäftete Federn, Pennibranchia)
 - Troodontidae (Fil., geschäftete Federn, echte Flügel*) + Dromaeosauridae (Fil., geschäftete Federn, echte Flügel*)
 - Avialae (Fil., geschäftete Federn, echte Flügel)

* mindestens für Gleitflug

UV-Untersuchungen des Berliner Exemplars zeigten dann im Jahr 2019, dass die Wirbelsäule viel weitgehender pneumatisiert war als bisher angenommen und dass *Archaeopteryx* damit zu aktiver Lebensweise und einem aktiven Schlagflug fähig war – also nicht nur ein Gleitflieger oder passiver Segler. Er war wesentlich leichter gebaut als bisher vermutet und verfügte über ein vogelartiges Luftsacksystem, einen vogelartigen Pneumatisierungsgrad und damit auch über eine hohe Stoffwechselrate. Die Dornfortsätze der präsakralen Wirbel 16 bis 22 sind mit interspinalen Ossifikationen überbrückt, ähnlich der Situation bei modernen Vögeln, zwecks Verstärkung/Stabilisierung der Wirbelsäule. Die Befunde sprechen auch zugunsten von Endothermie (Sci. Rep. 9: 6518).

8. Exemplar (Daiting, Mörsheimer Schichten, jünger als die anderen Funde):

Das achte Exemplar (Daiting) wurde inzwischen als eigene Art beschrieben (*A. albersdoerferi*), weil es sich von anderen Exemplaren unterscheidet: weniger eruptierte Zähne in beiden Kiefern (8 – 9 statt 9 – 12), aber auch fortgeschrittenere Merkmale wie die Verwachsung der Nasalia, Frontalia und einiger Unterkieferknochen (die bei den anderen Exemplaren paarig getrennt vorliegen). Handwurzel- und Mittelhandknochen zeigen ebenfalls bereits eine teilweise Verwachsung, was an den Carpometacarpus moderner Vögel erinnert; die Fusion ist aber anders ausgestaltet. Die Pneumatisierung der Schädel- und Armknochen ist stärker ausgeprägt, ein weiterer Fortschritt für Atmung und Flugvermögen. Die Zähne haben eine andere Form (im Querschnitt abgeplattet statt rundlich oder elliptisch) und sind nicht rückwärts geknickt wie bei *A. lithographica* und *A. bavarica*. Insgesamt erscheint das Daitinger Exemplar damit eindeutig fortschrittlicher (Nat. Ru 6/19: 309).

10. Archaeopteryx-Exemplar

Im Jahr 2005 wurde ein neues (10.) *Archaeopteryx*-Exemplar beschrieben, das etwa dem bisher besten (Berliner) Exemplar gleichwertig ist bzw. als bestes Exemplar überhaupt gilt (s. Sci. 310, 1418) und neue Erkenntnisse lieferte, zumal der Fuß besser erhalten ist als bei jedem anderen Exemplar (es wurde von einem privaten Dinosauriermuseum in Wyoming – Thermopolis angekauft).

Mit einer neuen Methode (synchrotron rapid scanning X-ray fluorescence - SRS-XRF) konnte sogar gezeigt werden, dass es sich bei den Federn des Thermopolis-Exemplars nicht um einfache Abdrücke handelt; es ließen sich chemische Spuren der fossilen Strukturen nachweisen; die elementare Zusammensetzung wich deutlich von der umgebenden Matrix ab (PNAS 107, 9060).

Es bestätigte erstmals unzweifelhaft eine hyperextendierbare zweite Zehe (wie bei Dromaeosauriern und Troodontiden); die erste Zehe war nicht voll zurückgebogen, sondern nur zur Mitte hin abgespreizt und noch nicht permanent nach hinten gedreht. Der Mittelfußknochen (Metatarsale) war noch nicht zur Fußsohle hin gerichtet, sondern saß wie bei nonavianen Theropoden dem Metatarsale der 2. Zehe seitlich auf. Der Gaumenknochen hat einen plesiomorphen Status. Das Fehlen einer voll zurückgebogenen ersten Zehe belegt, dass *Arch.* entgegen mancher bisheriger Annahmen nicht richtig auf Zweigen aufsitzen konnte; er war höchstens fakultativ arboreal. Die 2. Zehe war ebenfalls ursprünglich: sie war nach oben überdehnbar und trug (verglichen mit den anderen Zehen) eine größere, wohl zum Beutegreifen

geeignete Krallen, aber nicht so kräftig sichelförmig und zum Aufschlitzen geeignet wie bei *Deinonychus*, *Troodon*, *Velociraptor*, *Rahonavis*. Eine hyperextendierbare zweite Zehe findet sich sonst nur bei Deinonychosauriern (Dromaeosauriern, Troodontiden) und *Rahonavis*; die späteren Vögel verloren dieses Merkmal dann wieder. Eine kladistische Analyse unter Einbezug des neuen Exemplars von *Arch.* ergab nun erstaunlicherweise, dass die Avialae nicht monophyletisch sind (Sci. 310, 1483): als erstes zweigen die Archaeopterygidae + *Rahonavis* ab, dann folgen die Troodontidae, dann die Linie zu den modernen Vögeln (einschl. *Confuciusornis*) + *Microraptor*, und dann die (übrigen) Dromaeosauridae (*Microraptor* gilt als basaler Dromaeosaurier). Die Monophylie der Aves wird dadurch erschüttert, dass *Arch.* mit der hyperextendierbaren zweiten Zehe ein Schlüsselmerkmal der Deinonychosaurier hat, gleichzeitig ihm aber zwei Schlüsselmerkmale der Aves (triradiater Gaumenknochen, voll zurückgebogene erste Zehe) fehlen. Es gibt keine abgeleiteten Merkmale, die *Arch.* mit fortschrittlicheren Vögeln wie z.B. *Confuciusornis* teilt und die bei basalen Dromaeosauriern wie *Microraptor* fehlen. *Microraptor* hat sogar einige abgeleitete Merkmale gemeinsam mit *Confuciusornis*, die *Arch.* fehlen:

- Allosaurus
- Sinraptor
- Tyrannosaurus + Albertosaurus TYRANNOSAURIDAE
- Ornithomimosauria
 - Alvarezsauridae (--- Alvarezsaurus
 - Patagonykus
 - Mononykus + Shuvuuya)
- Therizinosauroida + Oviraptorosauria
- ab jetzt: PARAVES
 - *Archaeopteryx* + *Rahonavis*
 - ab jetzt: DEINONYCHOSAURIA
 - Troodontidae (--- Sinovenator
 - Byronosaurus
 - Sinornithoides
 - Troodon + Saurornithoides)
 - [*Confuciusornis* + **moderne Vögel**] + *Microraptor*
 - Sinornithosaurus
 - Dromaeosauridae (nicht aufgelöst)

Eine anschließende Diskussion (s. Sci. 313, 1238) ergab allerdings, dass das oben dargestellte biphyletische Konzept statistisch nicht robuster ist als das monophyletische Konzept; beide Konzepte stehen etwa gleichwertig nebeneinander.

11. Archaeopteryx-Exemplar

Weitreichende neue Erkenntnisse zur Befiederung sowie ihrer Evolution innerhalb der Theropoda lieferte das 11. Exemplar von *Archaeopteryx* (Nat. 511: 79; Spektr. Wiss. 4/2015: 28). An diesem Exemplar, obgleich unvollständig (Schädel unvollständig und vom Hals getrennt; linker Flügel fehlt) ist die Befiederung so gut erhalten wie bei keinem früheren Exemplar, nicht nur an Schwanz und Flügel, sondern auch am Körper und an den Beinen.

Danach war der gesamte Körper mit bilateral symmetrischen pennazösen Federn (Konturfedern) bedeckt (mit langer, dünner, leicht gebogener Rhachis und regelmäßig orientierten Barben, wodurch schmale Federfahnen gebildet wurden). Dies trifft auch für den Hals zu.

Die Beine trugen schmale, lange symmetrische Federn entlang des Tibiotarsus (40 – 45 mm lang), die senkrecht vom Schenkel abstanden; zum distalen Ende des Tibiotarsus hin werden sie kürzer (29 mm); und viel kürzeren Federn am Tarsometatarsus, ebenfalls als schmale symmetrische Fahnen.

Der disartikulierte Flügel weist 12 primäre Schwungfedern (Hand- und Armschwingen) auf; die Deckfedern sind wie bei modernen Vögeln etwa halb so lang wie die Schwungfedern. Die Befiederung der Flügel entspricht damit derjenigen moderner Vögel; die Rhachis erwies sich als ebenso robust wie bei modernen Vögeln – ein Indiz für aktives Flugvermögen.

Dies weist die Annahme zurück, *Archaeopteryx* und andere basale Vögel hätten aufgrund dünner Rhachis der Schwungfedern nur ein eingeschränktes Flugvermögen gehabt. Diese Annahme beruhte offenbar auf einer Fehlinterpretation der Ausbildung der Rhachis (Rhachis-Durchmesser) aufgrund schlechter Erhaltung.

Dies ist das erste Exemplar von *Archaeopteryx*, bei dem das distale Ende des Schwanzes komplett erhalten ist. Die terminalen Schwanzfedern sind symmetrisch und sehr lang (10 bis 11,4 cm), Rhachis wie bei Flügelfedern ausgebildet. Das distale Ende des Schwanzes ist gegabelt, was aber auch taphonomisch oder durch Mauserung bedingt sein kann. Die seitlichen Schwanzfedern sind etwas kürzer und eindeutig asymmetrisch, was darauf deutet, dass sie beim Flug eine aerodynamische Rolle gespielt haben dürften und den Auftrieb erhöhten; der flächige Schwanz könnte Flugmanöver unterstützt haben und als Bremse beim Landeanflug gedient haben.

Die neuen Befunde sprechen dafür, dass sich *Archaeopteryx* in einer semiariden Buschlandschaft überwiegend am Boden aufgehalten hat und rennend, mit den Flügeln schlagend, vom Boden aus startete. Da der Schulterbau noch weitgehend demjenigen flugunfähiger Theropoden entsprach, konnte er wohl noch keine weiten Strecken fliegen.

Im Kladogramm steht *Archaeopteryx* an der Basis der Avialae; Schwestergruppe innerhalb der Avialae sind eine Linie, die zu (*Pedopenna* + *Eosinopteryx* + *Anchiornis* + *Xiaotingia*) führt. Troodontidae stellen die Schwestergruppe der Avialae, Deinonychosauria wären demnach paraphyletisch:

--- Therizinosauroida

Ab jetzt: **PENNARAPTORA**

Ab jetzt: Konturfedern; Schwungfedern möglich

--- Oviraptorosauria = *Protarchaeopteryx* + (*Similicaudipteryx* + *Caudipteryx*)

Ab jetzt: **PARAVES**

--- *Yixianosaurus*

--- *Jinfengopteryx*

Ab jetzt: **EUMANIRAPTORA**

Ab jetzt: Federhosen entlang der Tibia aus verlängerten Federn

--- Dromaeosauridae (*Microraptor*, *Sinornithosaurus*)

(*Microraptor*: Daunenfittich; aerodynamische Federhosen mit asymmetrischen Konturfedern!)

--- Troodontidae

Ab jetzt: AVIALAE

Ab jetzt: verlängerte Schwanzfedern entlang des gesamten Schwanzes
(konvergent auch bei *Similicaudipteryx* und *Jinfengopteryx*)

--- *Xiaotingia* + (*Pedopenna* + *Eosinopteryx* + *Anchiornis*)

(Anchiornithiden hatten lange Federn am Mittelfuß!)
Ab jetzt: asymmetrische Schwungfedern

- *Archaeopteryx*
- *Epidexipteryx*
- *Sapeornis*
- *Jeholornis*

Ab jetzt: **PYGOSTYLIA**

- *Confuciusornis*

Ab jetzt: Alula (Ornithothoraces)

- Enantiornithes

Ab jetzt: **ORNITHUROMORPHA**

- *Hongshanornis*
- *Yanornis*
- *Yixianornis*
- **Neornithes**

Das Vorkommen pennazöser Federn (Konturfedern) ist hochgradig variabel und setzt schon weit vor dem Beginn des Flugvermögens ein; symmetrische Konturfedern finden sich schon bei basalen den Pennaraptora (= Oviraptorosauria + Paraves). Da basale Coelurosaurier schlecht erhalten sind und kaum Aussagen zur Qualität ihrer Federn ermöglichen, lässt sich nicht ausschließen, dass Konturfedern auch schon viel basaler (unterhalb der Pennaraptora) entstanden sein könnten.

Symmetrische Fahnenfedern finden sich erstmals in Stammarten der Pennaraptora (wie Oviraptorosauria, *Yixianosaurus*); an den Armen werden sie als Schwungfedern, am Körper als Konturfedern bezeichnet. Sie haben noch nichts mit Flugvermögen zu tun. Der Dromaeosaurier *Sinornithosaurus* besaß ebenso wie *Anchiornis* nur symmetrische Handschwingen an den Armen und war damit nicht flugfähig. Die Konturfedern dienten damit zunächst anderen Zwecken als dem Fliegen (Signalfunktion).

Asymmetrisch geformte Schwungfedern entwickelten sich konvergent bei *Microraptor* und in der Stammlinie, die zu *Archaeopteryx* und den Pygostylia führt. Auch die Alula entwickelte sich konvergent einmal bei *Microraptor* und einmal bei den Ornithothoraces; sie dient der verbesserten Manövrierfähigkeit beim Langsamflug.

Verlängerte Konturfedern finden sich entlang der Tibia von *Microraptor*, *Sinornithosaurus* sowie basaler Avialae; sie müssen daher schon im gemeinsamen Vorfahr der Eumaniraptora vertreten gewesen sein. Verlängerte Konturfedern am Metatarsus kennt man dagegen nur von *Microraptor*, *Anchiornis*, *Xiaotingia*, *Pedopenna* und *Sapeornis*; sie müssen in drei Linien unabhängig voneinander entstanden sein.

Einzig *Microraptor* besaß Federhosen mit asymmetrischen Konturfedern und echten aerodynamischen Eigenschaften (im Sinne des Vierflügler-Prinzips). Demnach war das Vierflügler-Stadium kein Durchgangsstadium auf dem Weg zum Vogelflug, sondern eine konvergente Entwicklung.

Konturfedern am Schwanz finden sich ab den Pennaraptora; bei *Protarchaeopteryx*, *Caudipteryx* und *Microraptor* beschränken sie sich auf die distale Hälfte des Schwanzes, bei *Jeholornis* findet sich ein proximaler und eine distaler Federfächer, während der Schwanz von *Similicaudipteryx*, *Jinfengopteryx*, *Anchiornis* und *Archaeopteryx* vollständig mit solchen Federn befiedert ist; *Eosinopteryx* hat überhaupt keine pennazösen Schwanzfedern.

Bei Vögeln mit kurzen Schwänzen fehlen verlängerte Schwanzfedern bei einigen Enantiornithes, *Yanornis* und vielen Exemplaren von *Confuciusornis*, andere Exemplare weisen ebenso wie *Epidexipteryx* und einige Enantiornithes extrem verlängerte Schwanzfedern auf. Fächerartige Schwänze wie bei modernen Vögeln entwickelten sich auch konvergent bei *Sapeornis* und manchen Ornithuromorpha.

Wenn man davon ausgeht, dass sich Konturfedern nur einmal innerhalb der Theropoda entwickelten, so muss dies spätestens im letzten gemeinsamen Vorfahren der Pennaraptora erfolgt sein; die Konturfedern differenzierten dann rasch in verschiedene Subtypen in verschiedenen Körperregionen und wurden zur Grundlage der großen Diversität der Befiederung der Pennaraptora – im Vergleich zur einfachen Befiederung von basaler stehenden Theropoden. Die Entstehung und Evolution der Konturfedern ging damit der Entstehung des Flugvermögens weit voraus und muss anderen Zwecken gedient haben, so der thermischen Isolation des Körpers (wie schon die filamentöse Befiederung basalerer Theropoden), zur Schaustellung / Schmuck / Balz, verlängerte Schwungfedern an den Armen auch zur Balance bei der Fortbewegung und zum Brüten.

Auch die Federhosen an den Beinen dürften nicht primär für aerodynamische Zwecke entwickelt worden sein; dieses Merkmal variiert innerhalb der Paraves stark; meist sind die Federn symmetrisch und auf die Tibia beschränkt. Auch die Federhosen dürften daher Taxa wie *Anchiornis* oder *Xiaotingia* für Zwecke der Schaustellung oder des Brütens gedient haben; für ersteres sprechen auch komplexe iridisierende Farbmuster auf den Hinterbeinfedern. *Archaeopteryx* könnte dann – wie moderne Greifvögel – diese Hinterbeinfedern beim Landevorgang genutzt haben, um eine vertikale Ebene zu schaffen. Lediglich für *Microraptor* werden spezielle aerodynamische Funktionen der Federhosen angenommen, auch aufgrund der asymmetrischen Form der Federn und dreieckigen Form der Federhose bei ihm.

Der moderne Schlagflug entwickelte sich demnach nicht über ein vierflügeliges Gleitflieger-Stadium; die Flugfähigkeit von Avialae und *Microraptor* entwickelten sich konvergent und funktionell unterschiedlich! Auch das Beingefieder (Federhosen) hat mit der Entwicklung des Fluges offenbar nichts zu tun.

Die große Diversität der Schwanzfedern innerhalb der Pennaraptora spricht dafür, dass diese – ebenso wie die Konturfedern am Körper - zunächst zu Schauzwecken entwickelt wurden; die asymmetrische Form der lateralen Schwanzfedern bei *Archaeopteryx* und einigen höheren (ornithurinen) Vögeln spricht zugunsten einer sekundären Übernahme aerodynamischer Funktionen.

In der Gesamtschau sprechen die Befunde dafür, dass die Konturfedern primär für Zwecke der Schaustellung entwickelt wurden (für Körperisolation hätten filamentöse Strukturen wie in basaleren Theropoden gereicht), und dass die Konturfedern auch zu diesem Zweck rasch in verschiedene Subtypen/Körperregionen differenzierten. Die Konturfedern stellten eine Präadaptation dar, die dann mehrfach konvergent für aerodynamische Zwecke des Fliegens genutzt wurde. Die Evolution des Fliegens war damit komplexer als bisher angenommen und basierte auf der Nutzung verschiedener Strukturen, die sich in ganz anderen funktionellen Zusammenhängen entwickelt hatten (Nat. 511: 79).

Urvogel Nr. 13 (*Alcmonavis poeschli*), Mörnsheim-Formation (wie Exemplar 8) und damit jünger als die übrigen Urvögel

Nur Teile des rechten Flügels; Humerus mit 90 mm länger als beim bisher größten Exemplar („*Wellnhoferia grandis*“: 83 mm). Abweichende Proportionen zwischen Ulna, Metacarpale und Fingergliedern sowie unterschiedlich ausgeprägte Muskelansätze und Gelenkflächen führten zur Aufstellung einer neuen Gattung. Im Vergleich zu *Archaeopteryx* verfügte *Alcmonavis* über einen etwas verbesserten aktiven Flügelschlag, u.a. erkennbar an dem kräftigeren zweiten Finger, ausgeprägter proximaler Gelenkfläche an der Ulna, ausgeprägter Ansatz für den Brustmuskel am Humerus, kräftiger Ansatz des Biceps am Radius – allesamt Merkmale jüngerer Vögel, die bei *Archaeopteryx* geringer ausfallen. Die Analyse von 136 Arten und 565 Merkmalen zeigte, dass es sich bei *Alcmonavis* um den modernsten Vogel des Jura handelte.

Zusammenstellung aller Urvogel-Exemplar Stand 2019:

- 0 Feder von *A. lithographica* (kein skelettales Exemplar, daher als „0“ bezeichnet)
- 1 *A. lithographica*, Londoner Exemplar
- 2 *A. siemensii*, Berliner Exemplar
- 3 *A. lithographica*, Maxberg
- (4 *Ostromia crassipes*, Haarlemer Exemplar - kein Urvogel, sondern Vertreter der Anchiornithidae)
- 5 *Jurapteryx recurva*, Eichstätter Exemplar
- 6 *Wellnhoferia grandis*, Solnhofen
- 7 *A. bavarica*, Münchner Exemplar
- 8 *A. albersdoerferi*, Daitinger Exemplar (Mörnsheim-Formation, jünger)
- 9 *A. lithographica* (Flügel, Ottmann und Steil Exemplar)
- 10 *A. siemensii*, Thermopolis Exemplar
- 11 *A. sp.*, Altmühl-Exemplar
- 12 *A. sp.*, Schamhauptener Exemplar
- 13 *Alcmonavis poeschli*, Mühlheimer Exemplar (Mörnsheim-Formation, jünger)

(nach M. MOSER in: Natwiss. Ru. 6/19: 309).

***Xiaotingia*, *Anchiornis* und *Archaeopteryx* = *Archaeopterygidae* als *Deinonychosauria* außerhalb der *Aviales*? (Nat. 475, 445 + 465):**

Im Jahr 2011 wurde ein ca. 0,8 kg schwerer, huhngroßer Theropode aus China beschrieben, der von den Erstbeschreibern zusammen mit *Archaeopteryx* und *Anchiornis* in die Familie *Archaeopterygidae* gestellt wurde, die sich in der kladistischen Analyse – wenn auch statistisch wenig robust – als Außengruppe der *Aviales* (konkret: ein basaler Zweig der *Deinonychosaurier*) erwies:

- Oviraptorosauria + *Similicaudipteryx* (nicht gegeneinander aufgelöst) (herbivore Schädel)
ab jetzt: PARAVES
- DEINONYCHOSAURIA: (karnivore Schädel)
 - *Archaeopteryx* + (*Anchiornis* + *Xiaotingia*)
 - Troodontidae

- Unenlagiinae + (*Microraptor* + andere Dromaeosauria)
- AVIALES: (herbivore Schädel)
 - *Epidexipteryx* (**Scansoriopterygidae**)
 - *Jeholornis*
 - *Sapeornis*
 - *Confuciusornis* + andere Aviales

Nicht *Archaeopteryx*, sondern *Epidexipteryx* (Daohugou-Formation, Alter umstritten, höherer Dogger oder irgendwann zwischen Dogger und Yixian-Formation) wäre demnach der basalste Vogel, gefolgt von *Jeholornis*. Die Archaeopterygidae stellen dagegen eine basale Linie der Deinonychosauria, vor der Aufspaltung in Troodontidae und Dromaeosauridae. Wenn man allerdings bei der kladistischen Analyse *Xiaotingia* ignoriert, bleibt *Archaeopteryx* als basalster Avialer bestehen. **Die statistische Robustheit des o.g. Kladogramms ist gering.**

Immerhin passt zu diesem neuen Kladogramm die Annahme, dass basale Vögel herbivor waren und Deinonychosaurier wieder sekundär karnivor wurden. Die Archaeopterygidae mit ihren karnivor gebauten Schädeln würden daher gut zu den Deinonychosauriern passen, während die basalen Vögel ähnliche Schädel wie die herbivoren Oviraptorosauria aufweisen. Die Archaeopterygidae haben leichter gebaute Schädel als die ersten unstrittigen Vögel, kürzere Schnauzen, expandierte Regionen hinter den Augen. Unterkiefer länger und schlanker als die robusten Unterkiefer der basalen Vögel.

Synapomorphien der Archaeopterygidae betreffen Größenrelationen der Handphalanx sowie die Form (Querschnitt) der Furcula. Abgeleitete Merkmale von *Archaeopteryx* und anderen Deinonychosauriern: großes promaxilläres Fenster; T-förmiges Lacrimale mit langem Fortsatz nach vorn; Grube, die sich hinter dem Unterkieferknochen erweitert; Größenproportionen der Handphalanx.

Der Schädel von *Archaeopteryx* ähnelt demjenigen von *Anchiornis*, *Xiaotingia* und anderen Deinonychosauriern durch sein fast dreieckiges seitliches Profil, das durch die flache Schnauze und expandierte postorbitale Region entsteht (Kombination aus langem Gesichtsschädel, großen Augenhöhlen und ausgedehnter Hinterhauptsregion). Basale Vögel weisen dagegen eher einen kurzen Schädel mit tiefer, kurzer Schnauze auf – ähnlich Oviraptorosauriern (Gesichtsschädel und Hinterhauptsregion verringert, daher wird der Schädel relativ gesehen deutlich höher).

Die Orbita der Archaeopterygidae und Deinonychosaurier ist proportional größer und das postorbitale Fenster viel schmaler als bei basalen Vögeln. Auch in der Position der externen Nasenöffnungen unterscheiden sich Archaeopterygidae/Deinonychosauria einerseits und Oviraptorosauria/basales Avialae andererseits. Weitere Unterschiede zwischen beiden Gruppen bestehen bezüglich der Prämaxilla, der antorbitalen Fossa, des promaxillären Fensters (fehlt bei Oviraptorosauriern und basalen Vögeln), der Form und Robustheit des Unterkiefers; Rückenwirbel bei *Archaeopteryx*, *Anchiornis* und basalen Deinonychosauriern ohne pneumatische Foramina (im Gegensatz zu Oviraptorosauriern und basalen Vögeln). Archaeopterygidae, basale Troodontidae und basale Dromaeosauridae verfügen über 5 Lendenwirbel, basale Avialae haben mehr Lendenwirbel.

Rückenwirbel von *Xiaotingia* ohne pneumatische Foramina, kein verknöchertes Brustbein, keine Federmarken an der Elle – alle diese Merkmale finden sich dagegen schon bei den Avialae und selbst bei Oviraptorosauriern.

Viele weitere Merkmale des postkranialen Skeletts verbinden die Archaeopterygidae mit den Deinonychosauriern und stehen im Gegensatz zu Oviraptorosauriern und basalen Avialae. Viele Merkmale, die man früher für spezifisch für Avialae hielt, erweisen sich nun als weiter verbreitet, also in der umfassenderen Gruppe der Paraves (= Avialae + Deinonychosauria). Die Oviraptorosauria stellen die Schwestergruppe der Paraves, die Therizinosaurier stehen noch eine Position weiter außen. Viele oviraptorosaurier-artige Merkmale sind plesiomorph für die Avialae, darunter die robuste, hohe Form des Craniums im Vergleich zum schmäleren, grazileren Cranium der Deinonychosaurier. Man geht heutzutage davon aus, dass die Maniraptoriformes herbivor waren – und diese Eigenschaft blieb in basalen Vögeln erhalten, während die Deinonychosaurier (abweichend von der Grundkondition der Maniraptoriformes) wieder zu karnivorer Ernährung übergingen und grazilere Schädel entwickelten.

Dazu gehören auch proportional lange und robuste Vorderextremitäten – sie stellen ein primitives Merkmal der Paraves dar. Die drastische Verlängerung und Verdickung der Vorderextremität weist auf eine gravierende Änderung der Funktion der Vorderextremität an der Basis der Paraves hin – eventuell im Zusammenhang mit aerodynamischen Funktionen. Dazu passt der Nachweis von Flugfedern mit asymmetrischen Fahnen sowohl in basalen Avialae wie in basalen Deinonychosauriern.

Xiaotingia weist lange Oberschenkel-Beinfedern auf, was als Beleg dafür angesehen wird, dass es sich um einen „Vierflügler“ handelte. Eine solche „Federhose“ wurde allerdings auch bei *Archaeopteryx* gefunden. Lebendgewicht ca. 820 g (*Archaeopteryx*: ca. 250 g).

Das Alter von *Xiaotingia* ist unklar; Fundstelle unbekannt, Provinz Liaoning, wahrscheinlich Tiaojishan Formation (früher Oberjura, ca. 155 MA; naA 160 MA); nicht ganz auszuschließen ist aber auch ein jüngeres Alter (Yixian-Formation, 125 MA) (Nat. 475, 465). Das Stück wurde von einem Händler bezogen; eine Herkunft aus der unteren Yixian-Formation ist nicht sicher auszuschließen (Natwiss. R. 11/2011, 587). *Xiaotingia* wird neuerdings als Vertreter der Anchiornithidae klassifiziert.

Eine Reanalyse der zugrunde liegenden Datensätze mit anderen Methoden, wie sie üblicherweise für genetische Studien zum Einsatz kommen, bestätigte dagegen wieder die klassische Position von *Archaeopteryx* als direkte Schwestergruppe der Vögel (Nat. 479, 8).

Aurornis xui

Der im Jahr 2013 publizierte *Aurornis* gilt als basalster Vertreter der Avialae, kladistisch noch knapp unterhalb von *Archaeopteryx* (Nat. 498, 359). Wenn die Altersangaben stimmen, ist er ca. 10 MA älter als *Archaeopteryx*, repräsentiert aber einen vergleichbaren Entwicklungsstand (z.B. in Bezug auf Beine, Klauen, Schwanz) und schwächt damit die Position von *Archaeopteryx* als ältestem Vogel (vgl. Nat. 516: 18).

Problematisch sind zwei Aspekte: das Fossil stammt von einem Fossilhändler. Die Position des Fossils ist ungewöhnlich gut und eigentlich „unnatürlich perfekt“; aber es gibt bisher keine

konkreten Indizien für eine Fälschung oder Montage, allerdings werden eingehendere CT-Untersuchungen zur Verifizierung gefordert. Röntgen- und CT-Untersuchungen hatten bisher jedenfalls keine Hinweise auf Manipulationen geliefert.

Das zweite Problem betrifft das Alter. Laut dem Händler soll es aus der 160 MA alten Tiaojishan Formation (Mittel- bis Oberjura) stammen; die Autoren können aber nicht sicher ausschließen, dass es aus der 125 MA alten Yixian-Formation stammen könnte. Botanische und mineralogische Untersuchungen der Matrix sollen diese Frage demnächst klären (Sci. 340, 1153).

51 cm Gesamtlänge, Spuren von Daunenfedern sind erkennbar; pennazöse Federn sind nicht erhalten. Eine umfangreiche kladistische Analyse (die bisher umfangreichste Analyse basaler Paraves) weist *Aurornis* und *Anchiornis* (ebenfalls aus der Tiaojishan Formation) als basalste Aviales aus, gefolgt von *Archaeopteryx*, der damit als Avialer bestätigt würde.

Die Troodontidae stellen die Schwestergruppe der Avialae. *Epidendrosaurus*, *Epidexipteryx* und *Eosinopteryx* aus etwa gleich alten Schichten (ebenfalls M- bis O-Jura) aus einer anderen Region Chinas erwiesen sich als basale Paraves noch außerhalb der Eumaniraptora.

Die Phylogenie passt zu der Hypothese, dass basale Eumaniraptora vier-flügelig waren mit langen Schwanzfedern, und bestätigt die einmalige Entstehung des Vogelfluges (wäre *Archaeopteryx* ein Deinonychosaurier, müsste der Flug zweimal entstanden sein).

Unabhängig von der Altersstellung von *Aurornis* bestätigt diese Phylogenie, dass basale Aviales (*Aurornis*, *Anchiornis*, *Xiaotingia*) bereits im Bereich Mittel-/Oberjura in Nordchina diversifiziert waren, und spätestens im späten Jura in Eurasien verbreitet. Dromaeosauridae und Troodontidae fehlen dagegen im Jura Asiens; aus Europa wurden nur einige wenige Zähne aus dem Oberjura berichtet, von denen man annimmt, dass sie von Dromaeosauridae stammen könnten. Aus dem Mitteljura Englands wurden dagegen Zähne beschrieben, die zu Paraves gehören könnten.

In den Jehol-Biota Nordostchinas finden sich dagegen Dromaeosauridae (4 beschriebene Taxa, weitere bedürfen noch der Beschreibung), Troodontidae (4 beschriebene Taxa) und mehr als 30 Gattungen von Aviales – allerdings mit Problemen der Nomenklatur (Nat. 498, 359).

Kladogramm:

AB JETZT: PARAVES (ab Mitteljura ? – England?)

--- *Epidendrosaurus* + *Epidexipteryx* (beide etwa Oxfordium)

--- *Eosinopteryx* (etwa Oxfordium)

AB JETZT: EUMANIRAPTORA

---Dromaeosauridae (Barreme bis KTG)

--- Troodontidae: -- *Jinfengopteryx* (Barreme)

-- *Mei* (Barreme)

-- *Sinovenator* (Barreme)

-- *Sinuso nasus* (Hauterive)

-- *Byronosaurus* (Campan)

-- *Sinornithoides* (Apt)

- *Saurornithoides* (Campan) + *Troodon*

(Campan + Maa.) + *Zanabazar* (Maa.)

AB JETZT AVIALAE

--- *Aurornis* (Oxfordium?)

--- *Anchiornis* (etwa Oxfordium)

- *Archaeopteryx* (Tithon)
- *Xiaotingia* (etwa Oxfordium)
- *Rahonavis* (Maa.)* + *Shenzouraptor* (Apt) (syn. *Jeholornis*)
- *Balaur* (wohl U-Maastricht Rumänien, naA Campan)**
- *Sapeornis* (Apt)
- *Confuciusornis* (Barreme)
- Enantiornithes + Euornithes (ab Hauterive/Barreme)

*wird meist als unenlagiiner Dromaeosaurier aufgefasst

**früher als Dromaeosauridae klassifiziert, gilt er jetzt als Avialae unterhalb der Pygostylia; nicht flugfähig, langschwänzig

Zusammenfassende Darstellung zur Abstammung der Vögel Stand 2004 (nach Z. ZHOU, Natwiss. 91, 455):

Kladogramm:

- *Archaeopteryx*
- *Rahonavis* (?Campan Madagaskars) (naA unenlagiiner Dromaeosauride!)
 - ab jetzt: Pygostyl
- *Jeholornis* (125 MA)
- *Sapeornis* (120 MA)
- *Confuciusornis* + *Changchengornis* (beide ca. 125 – 120 MA)
 - ab jetzt: Ornithothoraces
 - Enantiornithes (U-Kreide bis O-Kreide)
 - ab jetzt: Ornithurae (ab U-Kreide)
 - *Yanornis*
 - *Patagopteryx*
 - *Hesperornis*
 - *Apsaravis* (O-Kreide Mongolei)
 - *Ichthyornis*
 - *Limenavis* (O-Kreide Patagoniens)
 - moderne Vögel

Bzgl. *Mononykus* (O-Kreide, Mongolei) und den mit ihm eng verwandten Alvarezsauridae (*Patagonykus*, *Shuvuuia*) insgesamt besteht inzwischen Übereinstimmung, dass es sich nicht um Vögel handelt; unklar ist, ob die Alvarezsauridae die Schwestergruppe der Aves sind oder „nur“ die Schwestergruppe der Ornithomimiden.

Mesozoische Vogelgruppen:

a) basale Vögel (intermediär zwischen *Archaeopteryx* und der Dichotomie Enantiornithes / Ornithurae):

[??*Rahonavis*: Oberkreide (!) Madagaskars, langer Wirtelschwanz; mehrere weitere Merkmale erinnern an nonaviale Theropoden, einige Merkmale sind sogar primitiver als in *Archaeopteryx*.

NaA. unenlagiiner Dromaeosauride!]

Jeholornis: herbivor (Samen im Magen), kompletter, langer knöcherner Wirbelschwanz wie bei *Archaeopteryx*, *Rahonavis* und Dromaeosauriern; wahrscheinlich nur minimal weiter abgeleitet als *Archaeopteryx*; fortschrittliche Merkmale sind der fusionierte Carpometacarpus, ein besser entwickeltes Sternum und ein stärker verlängertes Rabenbein; er hatte also bereits sehr gute (kräftige) Flugfähigkeiten; Schwanz aber aus 27 Wirbeln (*Archaeopteryx*: 23), und bestimmte Merkmale der Wirbelsäule ähneln Dromaeosauriern.

Sapeornis (Jiufotang-Form., 120 MA): extrem lange Vorderextremität, relativ groß, größter Vogel der U-Kreide, etwas größer als *Archaeopteryx*. Schädel ähnlich *Archaeopteryx* und den meisten Enantiornithes, keine Zähne im Unterkiefer. Kombination primitiver und fortschrittlicher Merkmale (letztere sind: Pygostyl, reduzierte Handfinger, fusionierter Carpometacarpus) als Indiz für die Mosaikentwicklung der frühen Vögel. Gastrolithen als Hinweis für Herbivorie.

Confuciusornis: ältester Vogel mit einem Hornschnabel; Yixian-Form. (125 MA) und jüngere Jiufotang-Formation (120 MA), mehrere Arten. Diapsider Schädel als primitives Merkmal (wie *Archaeopteryx*), Zehen und Klauen sprechen für arboreale, aufsitzende Lebensweise. Der gleich alte *Changchengornis* gehört zur selben Familie, ist aber kleiner.

b) Enantiornithines: erfolgreichste und artenreichste Vogelgruppe der Kreide; in der U-Kreide relativ klein; nahezu weltweit verbreitet (bisher nicht aus Südamerika bekannt), breite ökologische Diversifikation. Bisher keine tertiären Taxa bekannt. Synapomorphien im Bereich der Metacarpale sowie V-förmige Furcula. Alle bekannten Enantiornithinen waren offenbar in der Lage, auf Zweigen aufzusitzen und damit an ein Leben in den Bäumen adaptiert.

Beispiele:

--- aus der Yixian- oder Jiufotang-Formation Chinas, Alter ca. 125 – 120 MA (Y, J):

Sinornis (J)

Cathayornis (J)

Boluochia (J)

Eoenantiornis (Y, Alula)

Eocathayornis (J)

Liaoxiornis

Longipteryx (J) (von Bäumen aus fischend)

Longirostravis (Y) (stocherte im Schlamm)

Protopteryx (Alula)

Eoalulavis (Alula)

--- aus Spanien (U-Kreide) :

Concornis

Iberomesornis

Neuquenornis

--- aus der Mongolei (O-Kreide): *Gobipteryx* (syn. *Nanantius*?)

--- aus Nordamerika (O-Kreide)

--- aus Madagaskar (O-Kreide): *Vorona*

Als primitivster Enantiornithine gilt *Protopteryx* (China, Dabeigou-Formation, gleich alt oder etwas älter als Yixian-Formation); die fossil erhaltene Alula am Alularfinger beweist, dass selbst *Protopteryx* schon über fortgeschrittene Flugfähigkeiten verfügte im Gegensatz zu den basaleren

Vögeln; da auch andere Enantiornithine (wie *Eoalulavis*, *Eoenantiornis*) über einen Daumenfittich verfügten, erschien dieses Merkmal wohl schon an der Basis der Enantiornithinen.

Longipteryx ernährte sich vermutlich von Fischen (verlängerter Schnabel, sehr dicht stehende Zähne), war gleichzeitig aber auch in der Lage, auf Ästen zu sitzen. Wahrscheinlich beobachtete er von den Ästen aus das Wasser (ähnlich rez. Königfischern); er hatte kräftige Flügel, relativ kurze Hinterbeine und war gut befähigt, auf Zweigen zu sitzen.

Longirostravis hatten einen extrem schlanken und spitzen Schnabel und stocherte damit vermutlich im Schlamm.

c) Ornithurae: Synapomorphien: verlängertes Sternum mit einem Kiel über die gesamte Länge; Rabenbein mit gut entwickeltem procoracoidalen Fortsatz.

Ambiortius (Mongolei; Barreme)

Gansus (China; Apt/Alb)

Chaoyangia (China, U-Kreide)

Songlingornis (China, U-Kreide)

Yixianornis (China, U-Kreide, Y)

Yanornis (China, U-Kreide)

Fast komplette Skelette von unterkreidischen Ornithurae wurden erst kürzlich gefunden (*Yixianornis*; *Yanornis*); sie beweisen Flugfähigkeiten, die sich effektiv nicht mehr von modernen Vögeln unterscheiden (längs verlängertes Sternum mit langem, tiefen Kiel; Rabenbein mit langem procoracoidalen Fortsatz; komplett fusionierter Carpometacarpus, kurzes Pygostyl: alles Eigenschaften auch der modernen Vögel!). Die dicht gepackten Zähne in den Kiefern sprechen dafür, dass sie Fischfresser waren (Fischreste wurden in einem *Yanornis* gefunden, aber auch Gastrolithen in einem anderen Exemplar, was auf Herbivorie und damit auf ein breites, ggf. saisonal variierendes Nahrungsspektrum deutet). Die Zehen beider Taxa sind recht lang mit nur moderat gekrümmten Klauen, die Zehproportionen sprechen dafür, dass sie ans Waten an der Küste adaptiert waren (im Gegensatz zur typisch arborealen Lebensweise der Enantiornithes und anderen basalen Vögel). *Gansus* hatte noch stärker an ein Leben im Wasser oder in Wassernähe angepasste Füße.

Apsaravis aus dem mittl. Campan der Mongolei (kladistisch unterhalb von *Ichthyornis* stehend) ist der basalste Vogel mit einem Extensor-Fortsatz an der Hand und damit noch weiter verbesserten Flugeigenschaften im Vergleich mit basaleren Ornithuren. *Limenavis* aus der O-Kreide Patagoniens ist dagegen weiter entwickelt als *Ichthyornis* und liegt unmittelbar außerhalb der Kronengruppe.

Kronengruppen-Vögel sind fossil erst ab Maastricht nachweisbar: *Teviornis* und *Vegavis* aus dem Maastricht gelten als Anseriformes, *Vegavis* sogar als Schwestergruppe der Anatidae. Dies sind die ältesten bekannten Kronengruppenvögel (s. O-Kreide). Das Material, das angeblich einen Papagei belegen soll, gilt als inadäquat; ein kretazischer Seetaucher wurde kürzlich (2002) aus der Antarktis berichtet, aber ebenfalls noch nicht allgemein anerkannt. Nach molekularkladistischen Studien erschienen die modernen Vogelgruppen allerdings fast 50 MA früher als es die fossile Überlieferung bisher erkennen lässt (ZHOU 2004).

Für die Abstammung der Vögel von den Maniraptoren sprechen u.a. folgende Merkmale, die schon unterhalb der Aves entstanden sind:

- Gabelbein (Oviraptorosauriden, Dromaeosauriden)
- retrovertiertes Schambein (Dromaeosauriden, Troodontiden)
- bestimmte Fortsätze an den Rippen (Dromaeosauriden, Oviraptorosauriden)
- Scapula mit lateral exponierter Glenoid-Facette (Dromaeosauriden)
- Pygostyl (Oviraptorosauriden)
- Kiel am Brustbein (Alvarezsauriden)
- 3. Handfinger aus zwei kleinen Phalangen (Oviraptorosauriden)
- verzweigte Federn (Oviraptorosauriden, Dromaeosauriden, andere Coelurosaurier)
- asymmetrische Federn (Dromaeosauriden)
- Alula (Dromaeosauriden)
- Nistverhalten (Oviraptorosauriden)

Seit 1996 (bis 2004) wurden 8 Arten gefiederter Dinosaurier aus Liaoning berichtet, wobei sich die Integumentstrukturen in zwei Gruppen einteilen lassen: unverzweigte faserartige (*Sinosauropteryx*, *Beipiaosaurus*) einerseits und echte Federstrukturen andererseits (*Protarchaeopteryx*, *Caudipteryx*, *Microraptor gui*, *Sinornithosaurus*). Nicht ganz klar ist die Zuordnung bei *Microraptor zhaoianus*.

Sicher ist, dass mindestens zwei Gruppen von Coelurosauriden, nämlich Oviraptorosauriden (*Caudipteryx*, *Protarchaeopteryx*) und Dromaeosauriden (*Microraptor*, *Sinornithosaurus*), über echte Federn mit Schäften und Barben verfügten. Viele Merkmale, die als spezifisch für Vögel galten, traten somit schon innerhalb der Maniraptora auf (Stand anno 2004).

Die zeitliche Lücke zwischen *Archaeopteryx* und den vogelähnlichen Theropoden Chinas (ab ca. 125 MA) verkleinert sich durch ein nonaviales Maniraptorenfossil aus der Morrison-Formation der USA sowie Dromaeosauriern aus dem Jura Europas. Und aus Nordost-China wurden kürzlich baumlebende maniraptore Dinosaurier wie *Pedopenna* und *Epidendrosaurus* (Avialae: Scansoriopterygidae) beschrieben, zwar von unsicherem Alter (zwischen Dogger und U-Kreide), die Begleitfauna ist aber primitiver als die der Jehol-Biota, was für ein höheres Alter als die Funde aus der Liaoning-Provinz spricht. Inzwischen geht man von oberstem Dogger (Callov) oder Oxfordium aus.

Baumlebende vogelähnliche nonaviale Theropoden lebten also schon vor mehr als 125 MA (Details s. U-Kreide).

Über lange Zeit ungeklärt war allerdings das Paradoxon der Homologie der Hände von Vögeln und Dinosauriern; die Finger in den Händen von Vögeln und Maniraptora sind nach paläontologischen Befunden die Nr. I – III, nach embryologischen Befunden aber II – IV. Letztendlich war diese fehlende Homologisierung aber kein Argument gegen die Abstammung der Vögel von maniraptoren Theropoden, denn die Hände von *Archaeopteryx* und Maniraptora wie *Microraptor* gleichen sich bis ins kleinste Detail; eine evtl. Verschiebung der Fingeranlagen in der Ontogenese fand also nicht bei der Entstehung der Vögel statt, sondern basaler.

Das Argument, Vögel könnten aufgrund abweichender Handformel (2-3-4) nicht von den Dinosauriern (1-2-3; 4 und 5 evtl. rudimentär) abstammen, konnte aufgrund entwicklungs-genetischer Untersuchungen entkräftet werden. Untersuchungen an Hühnerembryonen bestätigten, dass nur die Finger 2-4 ausgebildet werden. Man nennt dies „Homologieverschiebung“ durch homoeotische Mutation, bei der gleichartige, in Serie vorliegende Merkmale an einen anderen Bildungsort verschoben werden (s. Nat. R. 9/09, 482)

Ein Ceratosaurier (*Limusaurus*) aus dem Oxfordium Chinas repräsentiert einen Übergangszustand: starke Rückbildung des 1. Fingers, 5. Finger fehlt völlig – also bilaterale Reduktion und damit eine evolutionäre Tendenz auf das Persistieren der Finger 2 – 4 (Nat 459, 940). Der Fund weiter basaler stehender Ceratosaurier (*Saltriovenator*, Sinemur) zeigte dann allerdings später, dass die Hand der basalen Ceratosaurier (und damit auch ihrer Schwestergruppe, den Tetanurae) doch die Finger 1 – 3 umfasst und die weitere Entwicklung innerhalb der Ceratosaurier eine Spezialentwicklung darstellt.

Die Handfinger der Vögel entsprechen somit den Fingern 1-2-3 der Säuger (und damit der Tetrapoden insgesamt). Für die Entwicklung der Finger sind die Gene Hoxd12 und Hoxd13 verantwortlich; bei Mäusen wird die Entstehung des 1. Fingers allein durch Hoxd13 gesteuert, an den Fingern 2-5 sind dagegen beide Gene beteiligt. Bei Hühnern wird die Entwicklung des Flugfingers, der bisher mit dem 2. Finger homologisiert wurde, ebenfalls nur durch Hoxd13 gesteuert, so dass es sich entwicklungsbiologisch offenbar um den 1. Finger handelt. Offenbar stimmt die Phalangenformel der Vögel doch mit derjenigen der Dinosaurier (1-2-3) überein (Sci. 307, 194). Die Verschiebungshypothese wurde inzwischen durch Experimente an Vogelembryonen bestätigt; es gibt in der Entwicklung keine feste Zuordnung zwischen der Nummer der knorpeligen Anlagen und der Nummer der verknöcherten Finger. Die Finger erhalten ihre charakteristischen Merkmale (die für ihre Nummer ausschlaggebend sind) erst im Laufe des Verknöcherungsprozesses durch Proteingradienten, die die Morphogenese der Knochen beeinflussen. In der Phylogenese der Theropoden wurde zunächst (zwischen *Herrerasaurus* und *Coelophysis*) der 5. Finger reduziert, dann der 4. Finger (zwischen *Coelophysis* und *Allosaurus*). Embryologisch bedeutete dies eine seitliche Verschiebung während der Entwicklung; die knorpeligen Vorgänger der Finger 1-4 wurden dabei so verschoben, dass der knorpelige Vorgänger von Finger 1 und der knöcherne (definitive) Finger 4 gleichzeitig verloren gingen; die knorpeligen Vorgänger 1-3 verknöcherten zu definitiven Fingern vom Morphotyp der Finger 2 – 4 (BENTON 2007).

Inzwischen konnten Transplantationsexperimente an Hühnerembryonen zeigen, dass die Handfinger der Vögel die Finger 1 – 3 darstellen (in Einklang mit paläontologischen Befunden, während embryologische Daten bisher für die Finger 2 – 4 sprachen). Ursache ist eine Entkoppelung der Fingeranlagen von den molekularen Mechanismen, die diese strukturieren, wodurch den Anlagen der Finger 2 – 4 infolge dieser molekularen Mechanismen die Struktur der Finger 1 – 3 aufgezwungen wird (Sci. 331, 753).

Gab es seit ewigen Zeiten zwei unterschiedliche Theorien zur Entstehung des Vogelflugs (cursorial vs. arboreal), so ist der Nachweis arboreal lebender vogelähnlicher Dinosaurier ein starkes Indiz zugunsten der arborealen Hypothese. Arboreale Dinosaurier sind die Dromaeosauriden *Microraptor zhaoianus* und *M. gui* sowie der vermutlich noch ältere *Epidendrosaurus* (Avialae: Scansoriopterygidae, Schwestergruppe der Aves), wobei letzterer noch besser auf Zweigen aufsitzen konnte als *Archaeopteryx*. Seine Fußanatomie ist modernen aufsitzen Vögeln schon sehr ähnlich.

Auch der vierflügelige *Microraptor gui* weist große, gekrümmte Klauen und Zehproportionen auf, die perfekt an ein Leben in den Bäumen angepasst sind.

Und auch die basalsten Vögel lebten offenbar in den Bäumen bzw. waren in der Lage, auf Zweigen aufzusitzen, so *Archaeopteryx*, *Jeholornis*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*, wobei stark zurückgebogene Klauen allerdings auch bei einigen kleinen, eindeutig bodenlebenden Theropoden nachweisbar sind. Aber auch wenn die Existenz zurückgebogener Klauen nicht für eine arboreale Lebensweise beweisend sein sollte, so sind es doch bestimmte Phalangenproportionen, die streng mit aufsitzender Lebensweise auf Ästen verknüpft sind; danach besaß *Archaeopteryx* keine für eine solche Lebensweise spezialisierten Phalangenproportionen, aber er zeigt auch nicht die für bodenlebende Vögel typischen Proportionen, sondern nimmt eine Mittelstellung ein, d.h. dass er weder in Hinblick auf ein Boden- noch auf ein Baumleben spezialisiert war. Die basalen Vögel hatten stattdessen allerdings extrem spezialisierte Greifhände (ähnlich Hoatzin-Jungen), die ihnen ein Leben in den Bäumen ermöglichten (statt spezialisierter Füße). Der Fuß von *Confuciusornis* ist dagegen schon besser an ein Aufsitzen auf Ästen angepasst. Auch diese Gattung sowie *Jeholornis* verfügten aber noch über funktionstüchtige Greifhände. Es erfolgte also eine Entwicklung von der Kombination „unspezialisierter Fuß + Kletterhand“ zum „typischen aufsitzen Fuß + reduzierter

Hand“; der typische Fuß aufsitzender Vögel entwickelte sich also graduell, und *Archaeopteryx* nimmt dabei eine Mittelstellung ein, da der Fuß weder in die eine noch in die andere Richtung spezialisiert ist. Auch der lange Wirtelschwanz von *Archaeopteryx* und *Jeholornis* spricht für eine arboreale Lebensweise.

Auch die verlängerten Phalangen an der Hand von vielen Theropoden wie z.B. *Deinonychus* könnten dem Klettern gedient haben; kleine Dromaeosauriden wie *Bambirator* (O-Kreide) hätten damit durchaus effektiv klettern können, auch wenn ihr Fuß weniger arboreale Adaptationen aufweist als bei *Microraptor*, *Epidendrosaurus*. (Man könnte daher evtl. vermuten, dass sich folgende Reihe ergibt: Kletterhände + „bodenlaufender“ Fuß in weniger vogelähnlichen Dromaeosauriden --- Kletterhände + intermediärer Fuß bei vogelähnlichen Dromaeosauriden und basalsten Vögeln --- reduzierte Hand + typisch aufsitzender Fuß bei fortgeschrittenen Vögeln als Reihenfolge einer zunehmend optimierten arborealen Adaptation; eigene Anmerkung).

Nur der zurückgewandte Hallux stellt ein vogelspezifisches Merkmal dar, das bisher nicht bei nonavianen Theropoden angetroffen wurde (neben einigen weiteren Merkmalen). Es gibt keine Hinweise, dass dieses Merkmal aus anderen Gründen als einer arborealen Lebensweise entwickelt worden sein könnte.

Ob – wie *Microraptor gui* impliziert – die Entwicklung des Vogelfluges wirklich ein Vier-Flügel-Stadium durchlief, bleibt offen (*kontra: s.o.*), da unklar ist, ob Federn an den Hinterbeinen bei Theropoden üblich waren, oder nur eine individuelle Spezialisierung in *Microraptor gui*.

Auch wenn die arboreale Hypothese für die Entstehung des Vogelflugs heute eigentlich nicht mehr ernsthaft bezweifelt werden kann, ist eine Kombination mit der Bodenläuferhypothese jedenfalls insofern denkbar, dass es dank flügelunterstützten Laufens (wie es auch einige heutige Vögel machen, z.B. Jungvögel am Boden) den Vogelvorfahren möglich gewesen sein könnte, erhöhte Refugien wie Bäume, Hügel usw. zu erreichen (an denen sie dann mit den Kletterhänden hätten hochklettern können, z.B. bei Verfolgung durch Beutegreifer).

Microraptor gui verfügte nicht nur über asymmetrische Federn an Vorder- und Hinterbeinen, sondern auch über einen Daumenfittich (Alula); alle diese Merkmale sind bisher nur von flugfähigen Vögeln bekannt.

Entwicklung der Körpergröße

Im Jahr 2007 wurde aus dem Campan der Mongolei (Djadokhta Formation) *Mahakala omnogovae* beschrieben, der basalste Vertreter der Dromaeosauridae; nur ca. 70 cm lang (einschl. langem Wirtelschwanz wie *Archaeopteryx* und *Jeholornis*), obgleich ein fast adultes oder jungadultes Exemplar; damit in der Größe von *Archaeopteryx*, aber auch ähnlich der Größe des Oviraptorosauriers *Caudipteryx* und des basalen Troodontiden *Mei long*.

Der stummelflügelige *Mahakala* weist einige Merkmale auf, die sich auch bei frühen Troodontiden und Aviales finden, aber in weiter abgeleiteten Dromaeosauriern fehlen, was ihn in die basalste Position innerhalb der Dromaeosauridae (trotz seines „späten“ Vorkommens im Campan) verweist. Die kladistische Analyse bestätigte die Monophylie der Deinonychosaurier. Innerhalb der weiter abgeleiteten Dromaeosauriden erwiesen sich die Microraptorinen Chinas (*Microraptor*, *Graciliraptor*, *Sinornithosaurus*) als Schwestergruppe der Velociraptorinen Laurasiens.

Der Befund belegt, dass diese – für Dinosaurier extreme – Kleinheit der ursprüngliche Zustand in den Paraves (= Avialae, Troodontidae, Dromaeosauridae) ist, die Größenreduktion also schon vor der Entstehung des Flugvermögens (gewissermaßen als Präadaptation) erfolgte. Der gemeinsame Vorfahr aller Paraves dürfte um 600 bis 700 g gewogen haben und ca. 65 cm lang gewesen sein (dies entspricht dem größten Exemplar von *Archaeopteryx* sowie *Sapeornis*). Während die Aviales dann die Kreide hindurch klein blieben (und sich sogar noch verkleinerten), entwickelte sich in drei Linien der Dromaeosauridae (*Deinonychus*, *Unenlagia*, [*Achillobator* + *Utahraptor*]) und in den weiter abgeleiteten Troodontidae unabhängig voneinander im Laufe der Kreide insgesamt 4 x Gigantismus (Größenzunahme um 2 bis fast 3 Größenordnungen) (Sci. 317, 1378).

Kladogramm (Sci. 317, 1380):

ab jetzt: PARAVES (klein!)

- Linie zu den Vögeln; intern: --- (*Archaeopteryx* + *Jeholornis*) J: Apt
- *Sapeornis* Apt
- *Confuciusornis* Haut/Barr.
- *Yixianornis* (Apt) + *Apsaravis* (Campan)

ab jetzt: DEINONYCHOSAURIA

- Troodontiden; intern: --- *Mei* + *Sinovenator* (Haut)
- *Jinfengopteryx* (Haut)
- *Sinornithoides* (Barr)
- ab jetzt : **starke Größenzunahme**
- ***Byronosaurus* (Camp)**
- ***Troodon* (Camp)**
- ***Saurornithoides* (Camp/Maas)**

ab jetzt : DROMAEOSAURIDAE

- *Mahakalia* (Camp)
- (***Deinonychus*** + *Velociraptor* + *Saurornitholestes* + *Tsaagan*)
- Apt** Camp Sant/Camp. Camp.
- + (*Adasaurus* + *Dromaeosaurus* + ***Achillobator*** + ***Utahraptor***)
- Camp Camp **Con/San** **Barr**
- *Shanag* + *Buitreraptor* + (***Unenlagia*** + *Rahonavis*)
- Haut Cenom **Turon** Camp/Maa
- ab jetzt : MICRORAPTORINAE
- *Sinornithosaurus* (Haut)
- *Graciliraptor* (Haut) + *Microraptor* (Barreme, Apt; 2 Arten)

fett = Gigantismus

Wachstum bei Dinosauriern und Vögeln (nach Spektr. Wiss. 5/2006 S. 26ff):

Langsames Wachstum (z.B. Krokodil): Wachstumslinien eng beieinander, Knochen sehr kompakt, stark durchmineralisiert, wenig Blutgefäße; wenig durchblutet; Knochenmatrix bildet sich aus ziemlich regelmäßig angeordneten Kollagenfasern (lamellärzonaler Knochen)

Schnelles Wachstum (z.B. Dinosaurier, große Vögel, große Säugetiere): Wachstumslinien weit auseinander, viele Kanäle für Blutversorgung, locker gewebt wirkende Struktur; Knochensubstanz bildet sich in Phasen schnellen Wachstums in einem Gewirr ungeordneter Kollagenfasern (fibrolamellärer Knochen)

Phase des schnellen Wachstums von Dinosauriern:

Tyrannosaurus rex: 15 – 18 J., dann 6 m hoch, 11 m lang; wuchs schneller als der Afrikanische Elefant, der vergleichbare 5 – 6,5 t Gewicht erst in 25 – 35 Jahren erreicht

Massospondylus (2-3 m langer Pflanzenfresser): 15 Jahre

Psittacosaurus: 13 – 15 Jahre

Maiasaurus (Hadrosaurier): 7 – 8 Jahre, dann mit 7 m erwachsene Größe erreicht

Janenschia (afrikan. Titanosaurier), 24 m lang / 33 t: mit ca. 11 Jahren geschlechtsreif, wuchs danach aber auch noch länger weiter

Lapparentosaurus (ca. 15 m lang, Madagaskar): < 20 Jahre

Apatosaurus (18 m lang, 40 t, 14 m hoch): mit 8 – 10 J. geschlechtsreif, Gewichtszunahme fast 5,5 t p.a.

Dinosaurier wuchsen also eher wie Elefanten als wie Riesenkrokodile; zum Vergleich: Riesenkrokodil *Deinosuchus* benötigte für 10 – 11 m Länge 50 Jahre!

Die meisten Reptilien – auch Krokodile – wechseln recht früh und lange vor der Reife vom fibrolamellären zum lamellärzonalen Knochenbau, während die Dinosaurier solange fibrolamelläre Knochenschichten anbauten, bis sie Erwachsenengröße erreichten. Alle untersuchten Dinosaurier wuchsen schneller als moderne Reptilien, viele etwa so schnell wie moderne Beuteltiere. Die Dinosaurier steigerten die Wachstumsraten im Vergleich zu ihren Vorfahren um das Mehrfache, ebenso die Flugsaurier. Der gemeinsame Vorfahre der Krokodile und (Dinosaurier + Flugsaurier) wuchs noch langsam, nach Abtrennung der Krokodile beschleunigte dann die Linie zu den Dinosauriern und Flugsauriern das Wachstum in der Jugend – ganz abweichend von dem üblichen Wachstumsmuster bei Reptilien. Dies könnte ein Grund für den Erfolg der Dinosaurier sein, denn an der TJG erloschen viele archaische Reptilgruppen mit altem Wachstumsmuster, darunter auch viele Krokodilverwandte. Voraussetzung für schnelles Wachstum ist ein hoher Grundumsatz.

In der Linie zu den Vögeln wurde das Wachstum also erst beschleunigt (Dinosaurier), dann verzögert (frühe Vögel), danach wieder beschleunigt. Die Entwicklung begann mit dem typischen langsam-anhaltenden, lebenslangen Wachstum der Reptilien wie bei den Krokodilen (lamellärzonal, wenig durchbluteter Knochen). Dinosaurier beschleunigten dann das Wachstum in der Jugend: in den ersten Jahren wuchsen sie sehr schnell (fibrolamellär), danach fast gar nicht mehr. Je nach Größe waren sie nach 10 – 20 Jahren ausgewachsen, trotz Riesengröße. Auch der relativ kleine *Troodon* wuchs die ganze Jugend hindurch noch schnell, während frühe Vögel wie *Confuciusornis* nach einem sehr kurzen initialen Wachstumsschub das Wachstum verlangsamten (nur die innersten Knochenzonen sind fibrolamellär). In der Phase, in der nonaviale Dinosaurier besonders schnell wuchsen, reduzierte *Confuciusornis* sein Wachstum. Dies bietet Vorteile beim Fliegen, ein kleines Tier kann schneller mit den Flügeln schlagen, die Traglast ist geringer. In der weiteren Evolution der Vögel, ab den Ornithurae mit *Hesperornis*, steigerten die Vögel das Wachstumstempo wieder, es blieb aber auf eine kurze frühe Lebensphase von wenigen Wochen bis Monaten beschränkt, selbst Strauße sind nach einem halben Jahr ausgewachsen. Auch *Patagopteryx* (basaler als *Hesperornis*) und *Ichthyornis* (moderner als *Hesperornis*) wuchsen schon schneller als ihre frühen Vogelvorfahren, aber noch langsamer als die nonavianen Theropoden. Wahrscheinlich erst im frühen Tertiär erreichten die modernen Vögel Wachstumsraten, die diejenige der nonavianen Dinosaurier des Mesozoikums übertrafen.

Evolution des Vogelgehirns:

Archaeopteryx: reduzierte Riechkolben, große cerebrale Hemisphären, die in Kontakt mit einem expandierten Kleinhirn stehen, nach lateral verlagerte Mittelhirnklappen – allesamt Merkmale

moderner Vögel. Relative Gehirngröße intermediär zwischen modernen Reptilien und modernen Vögeln.

Der Oviraptoride *Conchoraptor* wies dieselben Gehirnmerkmale wie *Archaeopteryx* und moderne Vögel auf; auch die relative Gehirngröße ähnelte *Archaeopteryx*. Entweder handelt es sich dabei um eine parallele Entwicklung zur Vogellinie, oder aber diese Merkmale waren bei den weiter fortgeschrittenen Theropoden allgemein vorhanden. Vogeltypische Gehirnmerkmale könnten also schon bei Coelurosauriern bestanden haben und wurden erst später für Zwecke des Flugvermögens kooptiert (Sci. 332, 926).

Pädo- und Peramorphose bei der Evolution der Vögel (Nat. 487, 223):

Die Schädel der Vögel stellen einen pädomorphen Zustand (= Nachkommen ähneln Jungtieren der Vorfahren) im Vergleich zu jenen der Archosaurier dar – so wie Heterochronie in der Evolution der Wirbeltiere insgesamt eine große Rolle spielte.

Der Vogelschädel weist zwei Besonderheiten auf: zum einen das hoch entwickelte visuelle und neuromuskuläre Koordinationssystem u.a. zur Flugkoordination, und zweitens den Schnabel mit seiner großen Formenvielfalt, die eine Grundvoraussetzung für die vielen verschiedenen Lebensstile der Vögel darstellt. Morphometrische Analysen zeigten nun, dass basale Eumaniraptoren und Aviales in ihrer Schädelmorphologie Gemeinsamkeiten mit den Embryonen von Archosauriern aufweisen:

Schädel von Krokodilen und frühen Dinosauriern durchliefen noch erhebliche Veränderungen im Laufe ihrer Ontogenese. Jungtiere hatten (wie für junge Amnioten üblich) ein kurzes Gesicht (anteorbitale Region kurz) sowie große Augen und (relativ) große Gehirne. Basale Eumaniraptora und Aviales (wie auch *Archaeopteryx*) zeigen dagegen keine wesentliche ontogenetische Veränderung der Schädelanatomie mehr, ebenso rezente Vögel. Die Pädomorphose beruht in diesem Fall auf Progenese, d.h. früher somatischer Reifung, also “abgeschnittener” (verkürzter) Ontogenie.

Insgesamt ließen sich vier pädomorphe Episoden in der Evolution der Vögel nachweisen; lediglich der Schnabel zeigt (neben einigen postkranialen Merkmalen) Peramorphose (=Entwicklung über den erwachsenen Zustand der Vorfahren hinaus). Aber auch die Gehirne der Vögel selbst sind peramorph: sie sind über den Zustand der Archosaurier-Vorfahren hinaus entwickelt. Die Gehirngröße als solche ist zwar pädomorph; die Komplexität des Nervengewebes (besonders der optischen Region) geht aber aufgrund komplexer heteromorpher Veränderungen weit über den Zustand der Vorfahren hinaus.

Die pädomorphe Vergrößerung der Augen und der mit ihnen verbundenen Hirnregionen stellt eine Parallele dar zur Vergrößerung der Nasenhöhle und olfaktorischen Gehirnteile bei den Säugetieren. Das Gehirn nimmt einen wesentlichen Einfluss auf die Schädelanatomie, stellt es doch ein wichtiges Signalzentrum während der frühen Entwicklung des Gesichtes dar; die posteroventrale Rotation des Gehirns in der Linie zu den Vögeln könnte den Anlass für die Verkürzung der Gesichtsregion (= anteorbitale Region) liefern.

Die Reduktion der Körpergröße ging der Entwicklung des aktiven Fluges voraus. Der aktive Flug entstand in mehreren Schritten, wobei es unklar ist, wann wirklich Gleiten bzw. aktiver Flug etabliert waren. Die peramorphe Vergrößerung der Prämaxilla (also die Entwicklung des

Schnabels) ging dann einher mit einem zunehmenden Verlust der Greiffunktion der Finger, die immer mehr in die Flügel einbezogen wurden. Der Präzisions-Schnabel entwickelte sich somit als ein Ersatz für die Greifhand der Maniraptora.

Eumaniraptora und Vögel entstanden also aus basalen Dinosauriern sowohl durch pädomorphe wie peramorphe heterochrone Veränderungen, die angetrieben wurden durch eine enorme Weiterentwicklung der mit dem Sehen verbundenen Gehirnanteile, während der Schnabel als Präzisionsgreifwerkzeug die Hände ersetzte, die für die Zwecke des Fliegens kooptiert wurden (Nat. 487, 223).

Entstehung des Schnabels: Schnäbel gehen auf heterochrone Entwicklungsprozesse zurück, bei denen die Zahnbildung immer frühzeitiger abgebrochen wurde. *Limusaurus*, ein Neoceratosaurier mit einem im Erwachsenenalter zahnlosen Schnabel aus dem Oxfordium, wurde erst im Laufe seiner Ontogenese zahnlos. Bei höheren nonavianen Theropoden mit Schnäbeln (wie Oviraptorosauriern der Unterkreide) und dem frühen Vogel *Sapeornis* findet sich ein Abbruch der Zahnentwicklung schon früher als bei *Limusaurus*, in der postnatalen Ontogenie.

Zahnreduktion und Schnabelevolution sind miteinander gekoppelt. Auch bei Fischen, Amphibien und Säugern, die als erwachsene Tiere zahnlos sind, findet sich eine frühe Beendigung der Zahnentwicklung in der postnatalen Ontogenese.

Im weiteren Verlauf der Evolution der Vögel wurde die Zahnentwicklung immer früher, erst postnatal, später dann sogar schon embryonal, abgebrochen, während die Bildung von Keratin verstärkt wurde. Auf die anfängliche apomorphe Expansion der verhornenden (keratin-bildenden) Epithelien des Schnabels bei perinatal noch bezahnten Theropoden folgte eine Hemmung der postnatalen Zahnbildung. Diese Zeitabfolge verschob sich im Verlauf der Evolution immer mehr nach vorn, so dass schließlich zum Zeitpunkt des Schlüpfens keine Zähne mehr ausgebildet wurden. Die Zahnbildung wurde infolge der Ausbildung des Schnabels bereits im Ei unterdrückt (PNAS 114: 10930).

Kontinuierliche Abnahme der Körpergröße in der Linie zu den Vögeln über 50 MA hinweg (Miniaturisierung) (Sci. 534: 508 + 562)

Eine sehr umfassende kladistische Untersuchung (120 Arten), korreliert mit stratigraphischem Alter und Körpergröße (mit Femurlänge als Proxy für das Körpergewicht bei den Theropoden bis einschließlich Avialae) zeigte, dass die Entwicklungslinie zu den Vögeln schon ca. 50 MA vor *Archaeopteryx* eine kontinuierliche, sich in der logarithmischen Darstellung beschleunigende Verkleinerungstendenz aufwies, während dieser Effekt für die Theropoden in ihrer Gesamtheit nicht beobachtet werden kann. Die Evolutionsraten der Verkleinerungstendenz waren bis zu 150 mal schneller als üblich. Die Verkleinerung ging aus von 163 kg bei basalen Tetanurae und erreichte – kontinuierlich über 12 Abzweigungen fortschreitend – bei *Archaeopteryx* 0,8 kg:

Basale Tetanurae (198 MA): 163 kg
Basale Neotetanurae (174 MA): 46 kg
Basale Coelurosaurier (173 MA): 27 kg
Basale Maniraptora (170 MA): 10 kg
Basale Paraves (167,5 MA): 3 kg

Basale Vögel (163 MA): 0,8 kg

Der älteste Megalosauride (*Afrovenator*) und Allosauride (*Sinraptor*) wogen noch 900 bis 1600 kg; nach deren Abzweigung beginnt die Verkleinerung. Der älteste Tyrannosauroiden (*Guanlong*) und Ornithomimosaurier (*Harpymimus*) wogen etwa 100 kg, der älteste Alvarezsauroiden (*Haplocheirus*) etwa 17 kg, der älteste Oviraptorosaurier (*Caudipteryx*) 5 kg, der älteste Troodontidae (*Jinfengopteryx*) ebenso wie andere Taxa nahe der Basis der Vögel um 0,5 kg.

Dazu passt, dass auch Federn bereits mindestens 50 MA vor *Archaeopteryx* und möglicherweise noch früher entstanden sein müssen – und damit zunächst für Zwecke der Körperisolierung und/oder Schaustellung (vgl. *Kulindadromaeus*).

(Eigene Anmerkung: Da kleine Dinosaurier keinen gigantothermen Stoffwechsel betreiben konnten, ist eine Assoziation zwischen Verkleinerung und Befiederung zu Isolationszwecken hochplausibel; man könnte sogar schließen, dass eine isolierende Befiederung die Grundvoraussetzung für den Verkleinerungsprozess legte, der wiederum zu einer Intensivierung der Befiederung im Sinne einer positiven Rückkoppelung führte; und dass der Verkleinerungsprozess dann Merkmale ermöglichte, die schließlich das Experimentieren mit unterschiedlichen Formen des Gleit- und Flugvermögens bei den Paraves - wie z.B. Gleitflug, Springen von Baum zu Baum usw. – erlaubten.

Also eine Kausalkette: erste Federn/Integumentstrukturen --- Verkleinerung --- positive Rückkoppelung zwischen Verkleinerung und Befiederung --- in Zusammenhang mit arborealer Lebensweise können die kleinen, befiederten Theropoden nun mit verschiedenen Formen des Fliegens experimentieren --- Herausbildung der Vögel aus den Paraves)

Die Verkleinerung ging mit vielen anatomischen Veränderungen einher, insbesondere durch Abkürzung der ontogenetischen Entwicklung; so entsprechen die Köpfe der Vögel juvenilen Dinosaurierköpfen (Pädomorphyse) mit kurzen Schnauzen, langen und größeren Gehirnen und großen Augen, kleineren Zähnen mit reduzierten Sägekanten. Kleine Körpergröße erleichterte es auch, Federn zu Zwecken der Isolation zu kooptieren, oder *vice versa* (s.o.).

Hatten basale Coelurosaurier noch einfache haarartige Integumentstrukturen (wie man sie auch bei Ornithischia findet, vgl. *Kulindadromeus*), finden sich bei Ornithomimosauriern und Maniraptoren viel komplexere Federstrukturen.

Schließlich verschoben sich Körpermasse und –balance, der Femur konnte sich mehr horizontal orientieren, Hinter- und Vorderbeine konnten voneinander funktionell entkoppelt werden, wodurch die Vorderbeine neue Funktionen (Flug) übernehmen konnten. Diese Entkoppelung ist für Tetrapoden sehr ungewöhnlich. Der Schwanz wurde starrer, Agilität und Laufvermögen nahmen zu.

Als die treibende Kraft, die hinter diesen Tendenzen steht, wird ein Übergang zum Leben in den Bäumen angesehen, entweder um neue Nahrungsquellen zu nutzen oder sich vor Beutegreifern zu retten. Das Leben in den Bäumen erforderte gutes räumliches Sehen (große Augen), größere Gehirne; thermische Isolation durch Federn erlaubte nachtaktives Leben (viele Insekten sind nachtaktiv). Die funktionell entkoppelten, verlängerten Arme ermöglichten in Kombination mit Federn immer größere Sprünge von einem Baum auf den anderen – was deutliche Parallelen zur Evolution der Primaten aufweist, die ebenfalls dadurch getrieben wurde, dass Primaten in den Bäumen lebten.

Skelettale Adaptationen entwickelten sich in der Theropodenlinie zu den Vögeln 4 x schneller als bei anderen Dinosauriern; am höchsten fallen die Evolutionsraten im mittleren Teil der Vogelstammlinie aus, d.h. zwischen den letzten gemeinsamen Vorfahren der Neotetanurae und den Paraves, wozu auch das zeitlich sehr enge, fast gleichzeitige Auftreten zahlreicher neuer Linien passt (Allosauroidea, Tyrannosauroida, Compsognathidae, Alvarezsauroidea, Paraves).

Mosaikentwicklung des Flugvermögens der Maniraptora

Die Entwicklung des Fluges erfolgte mosaikweise und chaotisch, die Theropoden experimentierten mit verschiedenen Formen von Tragflächen. Die anatomischen Merkmale des modernen Vogelfluges entwickelten sich schrittweise über viele MA für Anlässe, die zunächst nichts mit dem Fliegen zu tun hatten. Haarartige Filamente, die sich dann zu Federn weiterentwickelten, dürften zunächst zu Zwecken der thermischen Isolation, aber auch zu Schauzwecken (Balz usw.) entstanden sein, wie die intensiven Farbmuster belegen, die man mittels Melanosomen nachweisen kann. Zu diesem Zweck scheinen auch die Flügel entstanden sein, die zuerst in viel primitiveren Theropoden von Schafs- bis Pferdegröße auftraten, die sicherlich zu groß waren, um fliegen zu können. So gibt es die Hypothese, dass die Flügel zunächst zu Zwecken der Schaustellung entstanden, und dann erst später als Tragflächen kooptiert wurden.

Biomechanischen Studien zufolge waren die meisten beflügelten Dinosaurier (mit Ausnahme weniger Paraves) nicht flugfähig. Im Laufe der Evolution der Flügel kam es auch zunächst nicht (!) zu einer Optimierung in Hinblick auf die Tragflächenfunktion, was ebenfalls dafür spricht, dass Flügel zunächst für andere Gründe (Schaustellung, Brutpflege usw.) entwickelt wurden. Erst viel später entstand die richtige Kombination aus kleiner Körpergröße und anderen Merkmalen, die es den Paraves ermöglichte zu fliegen, und erst ab jetzt unterlagen die Flügel der Selektion für verbessertes Flugvermögen.

Der letzte gemeinsame Vorfahr von Vögeln und Paraves war offenbar nicht in der Lage zu fliegen, und das Flugvermögen scheint sich mehrfach innerhalb der Paraves konvergent entwickelt zu haben, bis hin zu der Extremsituation bei *Yi qi* mit einer fledermausartigen, offenbar federlosen Flugmembran, mit der das Tier gleiten konnte. Die Flugmembran scheint für einen aktiven Schlagflug nicht flexibel genug gewesen zu sein.

--- *Psittacosaurus* (Protofedern als Schwanzquaste)

Ab jetzt: THEROPODA

--- *Dilong* (Protofedern an der Schwanzspitze)

Ab jetzt: MANIRAPTORIFORMES (Flügel!)

--- *Ornithomimus* (Flügel, konnte aber nicht fliegen)

Ab jetzt: PENNARAPTORA (Flügel, evtl. einfacher Flug)

--- *Caudipteryx* (nicht fliegend) + *Yi* (Gleiter)

Ab jetzt: PARAVES (möglicherweise einfacher Flug)

I--- *Microraptor* (Gleiten, evtl. einfacher Schlagflug) +

Zhenyuanlong (konnte wahrsch. nicht fliegen)*

I--- *Anchiornis* (Gleiten, evtl. einfacher Schlagflug)**

Ab jetzt: AVIALES

- *Archaeopteryx* (einfacher oder schon fortgeschrittener Schlagflug)
- moderne Vögel (Schlagflug)

(Sci. 355: 792)

* *Zhenyuanlong*: erhaltene Länge 122 cm; mit den langen Schwanzfedern dürfte er 2 m Länge erreicht haben. Leichte, hohle Knochen; lange dünne Beine wie ein Reiher; verschiedene Federarten; Arme mit kleinen Flügeln aus übereinander angeordneten großen gekielten Federn. Flugfähigkeit ist allein schon aufgrund der Größe unplausibel. Größter non-aviales Dinosaurier mit komplexen Flügeln.

Alter: Apt, 125 MA.

** von *Anchiornis* nimmt man inzwischen aber an, dass er nicht flugfähig war. Lange Unterschenkel als Hinweis auf laufende Lebensweise

Präadaptationen auf dem Entwicklungsweg zu den Vögeln (Spektr. Wiss. 9/17: 30):

Viele Merkmale der Vögel entstanden schon lange Zeit vor dem Auftreten der ersten Vögel, z.B.

- lange, gerade Beine bei den frühesten Dinosauriern oder ihren unmittelbaren Vorläufern
- luftgefüllte Hohlknochen in Verbindung mit großen Luftsäcken; leichte Knochen sparen Gewicht, das Luftsacksystem ermöglicht enormen Energieumsatz. Die Durchfluss-Lungen der Vögel nehmen Sauerstoff auch beim Ausatmen auf
- auch die Tendenz zu einem schnelleren Wachstum begann früh, ausgehend von Stoffwechsel- und Wachstumsraten zwischen kaltblütigen Reptilien und warmblütigen modernen Vögeln
- die Größenabnahme setzte bereits bei frühen Maniraptora ein und setzte sich über 50 MA fort (was die Nutzung neuer Nischen erlaubte)
- Größenzunahme des Gehirns bereits bei Maniraptoren, vor allem im Vorderhirnbereich. Dies ist von zentraler Bedeutung für die neuronale Koordination komplizierter Flugmanöver und das Zurechtfinden im dreidimensionalen Luftraum.

Der Übergang von den nonavianen Theropoden zu den Vögeln erfolgte mosaikartig. Im Morphospace der nonavianen Theropoden finden sich die frühen Vögel nicht geklustert, sondern bunt verstreut. Dies spricht für eine langsame Entwicklung, so dass der Übergang von nonavianen Theropoden zu Vögeln verschwamm. Die frühen Vögel selbst entwickelten dann aber ein sehr hohes Evolutionstempo z.B. der Skelettmerkmale, weitaus schneller als ihre nonavianen Vorfahren, und dank dieses riesigen evolutionären Potenzials dürften sie auch die KTG überstanden haben.

Zahnlosigkeit moderner Vögel:

Sechs Gene sind bei Wirbeltieren für die korrekte Bildung von Dentin (DSPP) und Schmelz (AMTN, AMBN, ENAM, AMELX, MMP20) erforderlich. Alle zahnlosen Vertebraten weisen inaktivierende Mutationen in diesen Genen auf, während in schmelzlosen Säugetieren (Xenarthra) DSPP funktionsfähig blieb. Alle 6 Gene sind funktionstüchtig in Alligatoren und Säugern mit schmelzbedeckten Zähnen. Moderne Vögel weisen dagegen dieselben (!) inaktivierenden Mutationen sowohl in dem dentin- wie in den schmelzbezogenen Genen auf. Dies spricht dafür, dass der genetische Apparat für die Zahnbildung nicht mehrfach, sondern einmalig im gemeinsamen Vorfahr der modernen Vögel verloren ging. Nach molekularen Uhren dürfte die Fähigkeit zur Schmelzbildung in der Stammlinie der modernen Vögel vor 116 MA aufgegeben

worden sein. Dabei dürfte sich der Verlust der Zähne in zwei Schritten abgespielt haben: zunächst am vorderen Ende des Ober- und Unterkiefers, verbunden mit partieller Schnabelbildung, in einem zweiten Schritt verschoben sich Zahnverlust und Ausbildung eines Hornschnabels immer mehr nach hinten. Schließlich entstand ein kompletter Hornschnabel, der die Bezahnung völlig überflüssig machte und zur Diversifizierung der modernen Vögel beitrug (Sci. 346: 1320).

Genomgröße (Nat. 446, 180; Sci. 315, 1358): Moderne Vögel verfügen über ein im Vergleich zu heutigen Reptilien und Säugetieren relativ kleines Genom (das kleinste Genom aller rezenten Amnioten; durchschnittliche haploide Genomgröße 1,45 pg DNS, d.h. rund 1,45 Milliarden Basen), u.a. bedingt durch einen verminderten Gehalt eingestreuter repetitiver Elemente und nicht-kodierender DNS. Da die Genomgröße mit der Zellgröße korreliert ist (bei rezenten Taxa bestimmt die Größe von Osteozyten 32 bis 59 % der Varianz der Genomgröße), vermutete man, dass das kleine Genom einen Vorteil bei dem (oder eine Voraussetzung für den) Vogelflug darstellt; tatsächlich haben flugunfähige Vögel ein größeres Genom (Emu: 1,6 Mrd. BP; zum Vergleich: Krähe: 1,2 Mrd. BP), während Fledermäuse ein kleineres Genom haben als ihre nicht-fliegenden Schwestergruppen. Kleine Genome bedingen kleine Zellgrößen und verringern somit den metabolischen Bedarf, der mit großen Genomen/großen Zellen verbunden ist, z.B. bei der Zellatmung. Die Genomgröße hat damit auch direkten Einfluss auf Mitoseraten und Transkriptionsprozesse. Diese metabolischen Anforderungen könnten der Genomgröße bei endothermen Vertebraten Grenzen gesetzt haben, da anderenfalls die Erythrozyten zu groß würden (wodurch ein ungünstiges Oberflächen/Volumen-Verhältnis entsteht und der Gasaustausch begrenzt würde). Säugetiere umgingen dieses Problem, indem ihre Erythrozyten kernlos wurden; dadurch wurden die Erythrozyten kleiner, das Verhältnis Oberfläche/Volumen wurde günstiger, der Gastransport und -austausch erhöht; so konnten auch größere Genome und Zellen - trotz Endothermie - toleriert werden.

Bei fossilen Taxa lässt sich (aufgrund der o.g. Korrelation) die Genomgröße aus der Zellgröße abschätzen, die sich aus den Hohlräumen, die die Osteozyten in fossilen Knochen hinterlassen haben, ergibt. Dabei stellte sich heraus, dass die Genomgröße der Ornithischia (*Triceratops*: 3,2 Mrd. BP) etwa derjenigen moderner Reptilien einschl. Krokodile (Leguan: 2,8 Mrd. BP; Krokodil: 3,1 Mrd. BP) entspricht, während die Genomgröße der modernen Vögel auf dem niedrigen Niveau der Theropoden liegt. Die Genomverkleinerung muss sehr plötzlich schon im Verlauf der Trias erfolgt sein, je nach kladistischer Position von *Herrerasaurus* (basaler Saurischia oder basaler Theropode?) an der Basis der Saurischia oder an der Basis der Theropoda, auf jeden Fall nach Abzweig der Ornithischia, gefolgt von einer langen Stase, die bis zu den rezenten Vögeln reicht (*Apatosaurus*: 2,15 Mrd. BP; *Tyrannosaurus*: 1,9 Mrd. BP; *Deinonychus*: 1,58 Mrd. BP).

Seit 230 MA hat sich die Größe und „Dichte“ des Genoms in der Theropodenlinie nicht verändert. Der spätere Anstieg der Genomgröße bei flugunfähigen Vögeln weist auf einen funktionellen (physiologischen) Zusammenhang zwischen Genomgröße und Flugvermögen hin, auch wenn die Verkleinerung des Genoms in der Evolution nicht erst in der unmittelbaren Linie zu den Vögeln, sondern schon lange Zeit vorher (und zwar sehr plötzlich und nicht allmählich) erfolgt ist.

Insgesamt gesehen ist die Genomgröße im Tier- und Pflanzenreich extrem variabel (Faktor 3000). Das Genom der Fruchtfliege (180 Mill. BP) ist viel kleiner als das menschliche (3,5 Mrd. BP), das Genom des Lungenfisches *Protopterus* mit 130 Mrd. BP 37 x größer. Und sogar manche Protozoen haben ein größeres Genom als Menschen (*Gonyolax polyhedra*: x 28). Die großen Unterschiede beruhen vor allem auf nicht-kodierender DNS (die beim Menschen 98,5 % des gesamten Genoms ausmacht). Aufgrund virusartiger mobiler Elemente, die sich selbst kopieren und deren Kopien sich dann an anderen Stellen des Genoms einbauen, lassen sich in der Evolution Genome relativ schnell vergrößern (das Genom der Baumwollpflanze verdreifachte sich auf diese Weise in den letzten 5 bis 10 MA), aber auch verkleinern, z.B. weil aufgrund von Kopierfehlern zufällig große Abschnitte nicht-kodierender DNS herausgeschnitten werden (was ja funktionell ohne Auswirkungen bleibt und damit *nicht* negativer Auslese unterliegt).

Die Genomgröße korreliert u.a. mit der Größe der Erythrozyten, aber auch vieler anderer Zelltypen (aber nicht *aller* Zelltypen!) in Vertebraten, aber auch bei Protozoen und Pflanzen bestehen entsprechende Relationen. Außerdem besteht eine Korrelation mit der Aktivität des Metabolismus bei Vertebraten: kleine Genome führen zu kleineren Erythrozyten, damit einer günstigeren Oberflächen-Volumen-Relation der Erythrozyten und damit schnellerem Sauerstofftransport durch die Membranen. Bei metabolisch aktiveren Tieren favorisiert die Selektion daher kleinere Genome; das Ausschneiden großer Abschnitte nicht-kodierender DNS durch Kopierfehler unterliegt also bei ihnen einer positiven Selektion. Kleine Genome und kleine Zellen sind damit Indizien für eine höhere Stoffwechselrate.

Offenbar besteht also ein Zusammenhang zwischen Genomgröße und endothermem Metabolismus; demnach hätte sich das Genom plötzlich verkleinert, als basale Saurischia oder basale Theropoden endotherm bzw. relativ endothermer wurden; Ornithischia wären dann *nicht* oder „weniger“ ausgeprägt endotherm als Theropoden und ggf. Sauropodomorpha (je nach Position von *Herrerasaurus*). Sauropodomorpha könnten eine funktionelle Endothermie auch primär (oder sekundär) durch Gigantothermie erreicht haben. (Leider wurde in der Studie nicht die Osteozytengröße von Flugsauriern ermittelt).

Bei Pflanzen dürfte die Korrelation zwischen Genom- und Zellgröße möglicherweise die Fähigkeit, Sonnenlicht aufzufangen, und/oder den Transport von Flüssigkeit in der Pflanze beeinflussen, da auch bei Pflanzen große Unterschiede bestehen (*Arabidopsis*: 160 Mill. BP; *Lilium*: 34 Mrd. BP).

säug-säug ojur

SÄUGETIERE:

Innerhalb der UKL Allotheria traten im Dogger die Docodonta auf, die bis in die U-Kreide reichen. Gelegentlich werden die Morganucodonta des Rhätolias den Docodonta zugeordnet. Docodonta sind durch zwei Kiefern gelenke gekennzeichnet!

Die ersten tribosphenischen Holotheria waren bereits im Dogger (Bathon) erschienen (Australosphenida); sie führen evtl. zu den Monotremata (neuerdings aber auch wieder infrage gestellt, weil die Monotremen niemals über tribosphenische Molaren verfügten).

Innerhalb der Theriomorpha im Malm relativ viele Gattungen der „Trituberculata“ und Pantotheria. Bei den „Trituberculata“ Auftreten der Symmetrodonia i.e.S., die in der Unterkreide weitgehend wieder ausstarben (evtl. aber mit den Chronoperatidae bis zum Paläozän!). Nur die Meridiolestida (Schwestergruppe der Spalacotheriida) überleben in Südamerika bis ins U-Miozän (*Necrolestes*). Sie traten im Cenoman auf und umfassen auch Gattungen wie *Peligrotherium*, *Reikitherium* und *Mesungulatum* aus der Zeit um die KTG herum, die früher teilweise als Reliktformen anderer Gruppen klassifiziert wurden.

Gegen Ende des Malm erscheinen innerhalb der Eupantotheria die Peramuriden als Stammgruppe der Boreosphenida (allerdings bereits ein *peramus*-artiger Zahn aus dem Bathon Englands); bei *Peramus* (Malm) und *Aegialodon* (U-Kreide) entwickelt sich erstmals (zusätzlich zur ursprünglichen alternierenden und scheren Funktion der Molaren) eine „richtige“ Okklusion!

Insgesamt sind im Malm folgende Säugergruppen vertreten (modif. nach Sci. 294, 357):

I. PROTOTHERIA = NONTHERIA

Mammaliaformes:

1) Haramiyida:

In der Familie Eleutherodontidae im unteren Malm der Tiaojishan Formation (ca. 158,5 – 160 MA) zwei baumlebende, gleitfliegende Taxa:

Vilevolodon diplomylos und *Maiopatagium furculiferum*.

Es handelt sich um die kladistisch basalsten Mammaliaformes, die zum Gleitfliegen übergingen. Die Eleutherodontidae waren baumlebend und den Zähnen zufolge überwiegend herbivor. Die neuen Fossilien belegen eindeutig, dass es sich bei den Haramiyida um Stamm-Mammaliaformes handelt, ohne Bezug zu den Multituberculata.

Vilevolodon's Mittelohr zeigt eine bisher unbekannte Merkmalskombination. Innerhalb der Haramiyida nahm die Größe des Mittelohrs ab, konvergent mit entsprechenden Größenreduktionen in verschiedenen Linien der Kronensäuger.

Die Milchschnidezähne werden erst durch bleibende Zähne ersetzt, wenn alle Molaren schon durchgebrochen sind (ein Merkmal, das sich ausschließlich bei Mammaliaformes findet). Die Molaren verfügten über eine besondere Okklusion im Sinne einer doppelten Mörser-Pistill-Okklusion der sich gegenüber stehenden oberen und unteren Molaren, wodurch die Nahrung in zwei Reihen nebeneinander zerdrückt werden konnte. Entweder trafen die hinteren Backenzähne aufeinander, oder die vorderen, ohne dass sich dabei die Schneidezähne berührten. Sie ernährten sich offenbar von hartschaligen Samen, Früchten und Insekten, die enorm verlängerten Unterkieferschneidezähne deuten auf nagende Ernährungsweise (Nat. 548: 326; Natwiss. Ru. 9/17: 458).

Maiopatagium zeigt Handmerkmale, die auf eine Ruhe-/Schlafposition wie bei Dermoptera und Fledermäusen deuten (hängend) (erkennbar an einer besonderen Rinne an den Zehenendgliedern zur Aufnahme einer Sehne). Die Flugmembran beginnt im Bereich der Wangen und reicht über die Arme bis zu den Beinen; sie ähnelt von Form und Ausdehnung am ehesten derjenigen der Flughörnchen, Riesengleiter und Gleitbeutel (Protopatagium zwischen Kopf und Arm; Plagiopatagium zwischen Armen, Körper und Beinen sowie Uropatagium zwischen Beinen und Schwanz). Allerdings bestehen grundlegende anatomische Unterschiede. Die Verbindung zwischen Interclavicula und Clavicula ist Y-förmig und starr, konvergent der Furcula der Vögel. Der Schultergürtel ist primitiv und zeigt Plesiomorphien der Mammaliaformes und Monotremen. Die Beweglichkeit der Arme, die für das Gleiten erforderlich ist, wird auf anatomisch andere Weise sichergestellt als bei den Gleitern unter den Beutel- und Placentatieren. Trotz des primitiven Schultergürtels wurde eine gute Beweglichkeit von Schulter- und Vordergliedmaßen erreicht.

Gebiss ähnlich Hörnchen und Flughunden mit kräftigen Schneidezähnen, gefolgt von einer langen Zahnlucke und vier Backenzähnen mit parallel verlaufenden Außengraten ähnlich mancher Flughunde, die sich von Früchten, jungen Trieben und weichem Blattwerk ernähren.

Nicht alle Eleutherodontidae waren an den Gleitflug so gut angepasst; die meisten Arten waren eher Kletterer (Nat. 548: 326; Natwiss. Ru. 9/17: 458).

Kladistisch stehen die Haramiyida oberhalb von *Sinoconodon* und *Morganucodon*, aber unterhalb der Docodonta. Nicht nur die Docodonta, sondern auch die Haramiyida entwickelten eine breite ökologische Diversität und nutzten Nischen, die für andere Wirbeltiere nicht erreichbar waren. Gleitende Säugetiere sind typischerweise herbivor oder omnivor mit Schwerpunkt pflanzlicher Nahrung. Es handelt sich um eines von vielen Beispielen, wie sich aus baumlebenden Vorfahren schließlich gleitflugtaugliche Tiere entwickelten (Nat. 544: 291),

2) Docodonta (Dogger – U-Kreide), werden fraglich von den Morganucodontidae des Keuper abgeleitet. Z.B. *Haldanodon*, ob. Malm. Evtl. semiaquatisch (vgl. *Castorocauda*, Dogger, dort weitere Angaben). Docodontidae: Bathon bis Kimm. (BRI)

Haldanodon: Guimarota/Portugal (Kimmeridge); Oberarmknochen extrem breit, was für einen Höhlengräber spricht; Ernährung evtl. von Bodenbewohnern wie Würmer und Larven; die stark abgenutzten Zähne älterer Tiere sprechen dafür, dass die Nahrung mit Sandkörnern verklebt war. Skelett ähnlich dem modernen russischen Desman (in Uferzonen lebende Maulwurfsart) (BdW 4/08, 49).

Mammalia:

3) Australosphenida (Nachweis im Bathon, Callov/Oxford und der Unterkreide bis unt. Apt) (Details s. Dogger)

4) *Fruitafossor*

Im Jahr 2005 (Sci 308, 103; Natw. Ru. 6/2006 S. 321) wurde das älteste grabende Säugetier (*Fruitafossor windscheffeli*) publiziert (höherer Malm, Morrison-Formation, USA; vgl. aber auch den Docodonten *Castorocauda* aus dem Dogger Chinas mit Adaptationen an semiaquatische Lebensweise, aber ebenfalls grabenden Vorderextremitäten ähnlich Schnabeltieren).

Das Skelett ist zu 40 % vollständig, einer der komplettesten Säugerfunde der Trias/Jura überhaupt (von Fossiliensammlern entdeckt). Ca. 15 cm lang, 20 – 50 g.

Kladistisch steht es innerhalb der Mammalia oberhalb der Australosphenida (ist damit ein Kronengruppensäuger, sofern die Monotremen auf die Australosphenida zurückgehen), aber unterhalb der Triconodonta. Es stellt eine bisher eigenständige Linie zwischen dem Abzweig der Australosphenida und dem Abzweig der Triconodonten dar. Die Zähne sind stark spezialisiert und ähneln konvergent denen der Tubulidentata und Xenarthra (völlig abweichend von der insektivoren oder omnivoren Bezahnung der anderen jurassischen Säuger): wurzellose, röhrenförmige Dentinzähne ohne Schmelz; Wurzeln offen als Hinweis auf permanentes Nachwachsen der Zähne. Lendenwirbelsäule stabilisiert durch zusätzliche Gelenkfacetten (Xenarthrie); beides sind Adaptationen an das Ausgraben und Fressen von kolonial lebenden Insekten wie z.B. Termiten (Sci. 311, 1110).

Viele Merkmale der Vorderextremität (mit vier Zehen) deuten auf eine grabende Lebensweise, ebenso bestimmte Merkmale der Wirbelsäule. Die dentalen und vertebralen Merkmale stellen Konvergenzen zu modernen Xenarthra dar. Es handelt sich um einen völlig neuen Ökomorphtyp bei frühen Säugetieren. Im Malm wurde die Säugerfauna Laurasiens von insektenfressenden Eutriconodonten, Symmetrodonten und Dryolestoiden sowie omnivoren Multituberculaten dominiert, die zu dieser Zeit mehrere primitivere mammaliaforme Linien ersetzten. Abgesehen von den Docodonten waren die meisten durch Skelettreste (und nicht nur Zähne/Kiefer)

dokumentierten Säuger des Jura und der Unterkreide bodenlebend. Für den Dryolestiden *Henkelotherium* aus dem Malm Portugals wird eine arboreale Lebensweise angenommen. Einige Konvergenzen zu den Maulwürfen deuten darauf, dass der Docodont *Haldanodon* von der gleichen Fundstelle graben konnte.

Die dentalen Spezialisierungen (stiftförmige Molaren mit einer einzelnen, nach apikal offenen Wurzel; ständig nachwachsend, Kronen ohne Schmelz als Indiz für weiche Kost) von *Fruitafossor* werden in der Geschichte der Säugetiere erst wieder im frühen Tertiär bei den Palaeodonten (aus der Verwandtschaft der rez. Schuppentiere) sowie bei den rezenten Xenarthra (besonders Gürteltieren) und Tubulidentata angetroffen. Auch Ameisenbären und Gürteltiere verfügen über ähnliche stiftförmige Zähne.

Hinzu kommen zahlreiche Merkmale der Vorderextremität (Hand, terminale Phalanx), die auf eine grabend-schabende Lebensweise deuten. Die Zähne ähneln insbesondere denen rezenter Gürteltiere, die sich von Insekten und kleinen Wirbellosen, aber auch von Pflanzen ernähren, was auf eine ähnliche Ernährungsweise bei dem fossilen Säuger hindeutet. Die „Nebengelenke“ der Rumpfwirbel, Vorderbeine, scharfen Klauen und Schultergürtel (wie bei Maulwürfen) deuten auf Anpassung an grabende Lebensweise. Vierfingrige Hand mit kräftigen abgeflachten Klauen; Fingerglieder und Handwurzelknochen und Mittelhandknochen kurz und robust, Oberarm und Elle mit extrem kräftigen Muskelansätzen; insgesamt Ähnlichkeit mit modernen grabenden Säugern, besonders Maulwürfen. Die Nebengelenke an den Seiten der Wirbelkörper verhindern eine Torsion der Wirbelsäule, wie sie sonst beim Graben auftreten würde; dies findet sich sonst nur bei Xenarthra (deshalb „Nebengelenktiere“).

Gürteltiere fressen Insekten und kleine Wirbellose, Erdferkel Ameisen und Termiten. Da in der Morrison-Formation fossile Nestbauten nachweisbar sind, kämen Ameisen und Termiten als Nahrung für *Fruitafossor* tatsächlich infrage (Termiten sind zwar als Körperfossilien erst ab der U-Kreide nachgewiesen, vermeintliche bis 3,3 m hohe Termitenhügel aber bereits im Lias Afrikas: Palaios 19, 68).

Insgesamt gesehen zeigt *Fruitafossor* eine Mischung aus Plesiomorphien präammalischer Mammaliaformes (Humerus ähnlich Tritylodonten, Trithelodontiden und Morganucodontiden; Calcaneus ähnlich Tritylodontiden und *Morganucodon*; die Vorderextremität ist primitiver als bei allen Trechnotheria; Mittelohrknochen waren noch mit dem Unterkiefer verbunden [erkennbar an breiter Meckel-Grube], also neben dem Dentale noch zusätzliche Unterkieferknochen; wahrscheinlich noch primäres Kiefergelenk; Lendenwirbel mit freien beweglichen Rippen wie bei säugerähnlichen Reptilien und Monotremen) sowie eine große Anzahl von Merkmalen von Eutriconodonten und Monotremen (typisch für basale Kronengruppensäuger), aber auch einige abgeleitete Merkmale, die sich konvergent zu Xenarthra und Tubulidentata entwickelten (röhrenförmige Molaren; xenarthrose intervertebrale Gelenke wie bei Xenarthra, die die Wirbelsäule vor Torsionen beim Graben schützen).

Kladogramm (Sci. 308, 106):

- *Thrinaxodon*
- *Massetognathus* + *Probainognathus* (nicht aufgelöst)
- Tritylodontiden
- *Pachygenelus*
- *Adelobasileus* + *Sinoconodon* (nicht aufgelöst)
- *Morganucodon* + *Megazostrodon*
- *Haldanodon*

- *Hadrocodium*
 - ab jetzt: (KRONENGRUPPEN-) MAMMALIA
 - Australosphenida: --- *Shuotherium*
 - *Asfaltomylos*
 - *Ambondro*
 - *Ausktribosphenos* + *Bishops* (nicht aufgel.)
 - *Steropodon*
 - *Teinolophos*
 - *Tachyglossus*
 - *Obdurodon* + *Ornithorhynchus*
 - ***Fruitafossor*** (Malm, Morrison-Form.)
 - ab jetzt: THERIIMORPHA:
 - Triconodonta
 - ab jetzt: THERIIFORMES
 - Multituberculata
 - ab jetzt: TRECHNOTHERIA
 - *Zhangheotherium* (Barreme, Symmetrodont, Spalacoth.)
 - *Henkelotherium* (Malm, Dryolestoide, Paurodontide)
 - *Dryolestes* (Malm; Dryolestide)
 - *Amphitherium* (Bathon; Stamm-Zatheria)
 - *Vincelestes*
 - *Nanolestes*
 - *Peramus*
 - *Kielantherium*
 - ab jetzt: THERIA
- Dichotomie Eutheria/Metatheria

Eutheria (Linie zu den Xenarthra):

1. ----- *Daulestes*
 - *Montanalestes*
 - *Prokennalestes* + *Murtoilestes* + *Eomaia*
 2. ----- *Ukhaatherium*
 - *Kennalestes*
 - *Asioryctes*
 3. --- *Cimolestes* + *Gypsonictops*
 4. --- *Zalambdalestes*
 5. --- *Leptictis* (O-Eozän bis O-Oligozän)
 6. --- *Protungulatum* + (*Aspanlestes* + *Eoungulatum*)
- ab jetzt : PLACENTALIA
- *Erinaceus*
 - *Oryctolagus* + *Rattus*
 - *Canis* + *Felis*
- ab jetzt : XENARTHRA
- *Tamandua* + *Bradypus* (nicht aufgelöst)
 - *Glyptotherium*
 - *Dasypus*
 - *Chaetophractus* + *Euphractus*

Metatheria:

- *Holoclemensia* + *Sinodelphys* (S. inzwischen als Eutheria klassifiziert!)
- *Deltatheridium* + *Atokatheridium* (nicht aufgelöst)
- *Sulestes*
- *Marsasia*
- nicht aufgelöst: *Kokopellia*, *Asiatherium*, *Anchistodelphys*, *Albertatherium*, *Didelphodon*, *Pedionmys*, *Turgidodon*, *Mayulestes*, *Pucadelphys*, *Andinodelphys*

Ab jetzt: MARSUPIALIA

--- *Didelphys* + *Marmosa* (nicht aufgelöst)

--- *Caenolestes*

--- *Dasyurus* + *Perameles* (nicht aufgelöst)

--- *Dromiciops*

--- *Thylacomyidae*

--- *Acrobates*

--- *Petauroides* + *Pseudocheirus* + *Phalanger* (nicht aufgelöst)

--- *Macropus*

--- *Phascolarctos* + *Vombatus*

Theriomorpha:

5) Triconodonta (Lias?, Bathon bis Campan). Ad Mammalia, Details s. Dogger.

Im Malm vertreten mit der künstl. Familie „Amphilestidae“ (?Lias, Bathon bis Campan):

Aploconodon, *Conodon*, *Tendagurodon*, *Triconolestes*; sowie der Familie

Triconodontidae (?Lias, Dogger bis Campan; BRI: Kimm. bis Campan)

mit *Priacodon*, *Trioracodon*.

Theriiformes:

6) Multituberculata (?Lias, ob. Bathon bis O-Eozän), möglicherweise schon im Lias Indiens (*Indobataar*; unklar, ob Lias oder Dogger).

BRI nennt Plagiaulacidae vom Oxford bis Alb; NA, EU.

Im Malm nur durch UO Plagiaulacoidea (Dogger bis U-Kreide) vertreten; die beiden anderen UO (Ptilodontoidea und Taeniolaboidea) erscheinen erst in der Oberkreide. Starke Diversifizierung ab höherem Malm, Maximum in Kreide und Paläozän, Aussterben im ob. Eozän. Klein, herbivor, z.T. omnivor, nagerähnliche Lebensweise. Der Bau des Beckens bei einigen Arten (von den meisten Arten kennt man nur Zähne) spricht dafür, dass mindestens einige Multituberculata lebendgebärend waren.

Bezahnung: Schneidezähne lang und nagerartig, Eckzähne fehlen grundsätzlich; große Lücke vor den Backenzähnen wie bei Nagern.

Neuerdings teilt man die Multituberculata in zwei Subordnungen:

a) Plagiaulacida (paraphyl.): Dogger bis U-Kreide, älteste Familie: Paulchoffatiidae (Dogger bis U-Kreide).

b) Cimolodonta (wohl monophyl): U-Kreide bis O-Eozän

Im unteren Malm Chinas (Tiaojishan Formation, ca. 160 MA) *Rugosodon* als ältester Nachweis der Familie Paulchoffatiidae; einziges fast vollständig erhaltenes Skelett dieser Familie (einzige prostkraniale Reste), die ansonsten nur durch Schädel-, Kieferfragmente und Zähne aus dem Malm Portugals und einem Zahn aus der Kreide Nordamerikas bekannt ist.

Rugosodon lebte eher terrestrisch als arboreal; 65 – 80 g Körpergewicht. Omnivore Ernährung. Insgesamt zeigt sich eine Tendenz innerhalb der Multituberculata, dass Taxa des Jura und der Unterkreide zwar omnivor, aber präferenziell karnivor waren, während Taxa der Oberkreide stärker zu pflanzlicher Nahrung übergingen.

Paulchoffatiidae ernährten sich aus einem Mix von Pflanzen und Wirbellosen. Sie stellen die kladistisch basalste Familie der Multituberculata und erlauben damit auch Aussagen zum gemeinsamen Vorfahren. Bereits dieses basale Taxon verfügte über sehr mobile Fußknöchel; diese Morphologie der Knöchel blieb in der weiteren Diversifikation der Multituberculata erhalten und erlaubte unterschiedliche funktionelle Anpassungen und damit die Eroberung verschiedener Lebensräume und neue Verhaltensweisen (z.B. graben, springen, arboreales Leben). Somit waren schon im Jura die Voraussetzungen für die spätere große Diversifikation der Multituberculata (Oberkreide, Paläogen) und damit für ihren späteren Erfolg angelegt (Sci. 341, 779).

Multituberculata als Linie, die sich aus „Haramiyida“ entwickelte (sehr umstritten!):

Neue Funde aus dem Oxfordium (Tiaojishan Formation) Chinas (*Shenshou*, *Xianshou*) bestätigten angeblich/vermeintlich die Abstammung der Multituberculata von den Haramiyida. Die Multituberculata wären demnach innerhalb der „Haramiyida“ positioniert, wobei zunächst die basalen Haramiyiden *Haramiyavia* und *Thomasia* abzweigen und dann eine grundlegende Dichotomie in die Euharamiyida (*Shenshou*, *Eleutherodon*, *Xianshou* u.a.) einerseits und die Multituberculata andererseits erfolgt. Diese Kladogenese muss schon spätestens in der Obertrias stattgefunden haben:

- *Thrinaxodon* (M-Trias)
- *Massetognathus* (M-Trias)
- *Probainognathus* (O-Trias)
- Tritylodontiden (oberste O-Trias, U-Jura)
- *Pachygenelus* (Lias)
- Ab jetzt: MAMMALIAFORMES
 - *Adelobasileus* (O-Trias) + *Sinoconodon* (Lias) (nicht aufgelöst)
 - *Morganucodon* + *Megazostrodon* (oberste Trias/Lias)
 - *Castorocauda* (Dogger) + *Haldanodon* (Malm)
 - *Hadrocodium* (Lias)
 - Ab jetzt: KRONEN-MAMMALIA
 - Linie zu den Monotremata
 - Eutriconodonta (ab M-Jura bis Kreide)
 - Trechnotheria (= „Symmetrodonta“ + Cladotheria)
 - *Tinodon* (unterste Kreide)
 - Ab jetzt: ALLOTHERIA/„Haramiyida“:
 - *Haramiyavia* (obere O-Trias)
 - *Thomasia* (oberste Trias bis Lias)
 - Multituberculata:
 - Plagiaulaciden (M-Jura bis U-Kreide)
 - *Rugosodon* (M-Jura) + *Kuehneodon* (Malm)
 - Cimolodonta (U-Kreide bis Eozän) + *Sinobataar* (U-/M-Kreide)
 - Euharamiyida (Dogger und Malm)

Die **Allotheria** („Haramiyida“ + **Multituberculata**) entstanden offenbar vor spätestens 208 MA ausgehend von einem Vorfahren, der *Haramiyavia* ähnelte; sie diversifizierten danach in die

Euharamiyida und Multituberculata, die sich weltweit ausbreiteten. Bestimmte craniodentale und postcraniale Merkmale in beiden Gruppen (wie reduzierte Zahnzahl, Vergrößerung der unteren Schneidezähne, jeweils nur 2 Molaren, Fehlen einer postdentalen Mulde und Meckelschen Grube = Indiz, dass sich die Mittelohrknöchelchen schon vom Unterkiefer abgelöst hatten) sind demnach homolog und nicht (wie bisher angenommen) konvergent. In der Gesamtschau ergibt sich daraus, dass die Mammalia in der O-Trias von Laurasia entstanden.

Sofern *Haramiyavia* noch – wie man annimmt – über eine Meckelsche Grube verfügte, würde dies bedeuten, dass der gemeinsame Vorfahr von Eutriconodonta, Allotheria und Trechnotheria ein Zwischenstadium in der Evolution des Säuger-Mittelohres einnahm. *Hadrocodium* verfügte nach neueren Untersuchungen wohl (doch) noch über postdentale Knochen, was dann bedeuten würde, dass die Ablösung dieser Knochen vom Unterkiefer zweimal unabhängig erfolgte: einmal in der Linie zu den Monotremata und einmal in der Linie zu (Eutriconodonta + Allotheria + Trechnotheria).

Die Annahme, dass die Mammalia bereits in der O-Trias entstanden, wird auch dadurch gestützt, dass in der O-Trias schon „Symmetrodon“ wie *Kuehneotherium* und *Woutersia* lebten, die heutzutage als Trechnotheria (und damit Kronen-Mammalia) aufgefasst werden.

„Haramiyida“ gliedern sich damit in Stamm-Allotheria (wie *Haramiyavia*, *Thomasia*) und die weiter abgeleiteten Euharamiyida. Die Kauflächen der basalen Allotheria entwickelten sich offenbar ausgehend von einer triconodonten-ähnlichen Bezahnung. Euharamiyida entwickelten einen kletternden oder arborealen Lebensstil (daher fossil selten überliefert) (Nat. 514: 579).

Die Auffassung, die Multituberculata von den Haramiyida abzuleiten, ist aber keineswegs allgemein anerkannt, und in den meisten modernen Kladogrammen sind die Multituberculata der Kronengruppe der Säugetiere zugeordnet, die Haramiyida stehen viel basaler außerhalb der Kronengruppe (s. auch U-Kreide: *Cifelliodon*, und Nat. 558: 108).

II. THERIA (Trechnotheria):

7) **Symmetrodon** i.e.S. (Dogger bzw. Malm bis Alb, in Südamerika bis in die höhere Kreide, ? Paläozän Nordamerikas; die Meriodiolestida überleben bis zum U-Miozän).

Abstammung nach früherer Auffassung evtl. von den Kuehneotheriidae des Rhätolias. Im Malm z.B. *Peralestes* und *Spalacotherium*, Spalacotherioidea werden von Dogger bis O-Kreide angegeben, die Fam. Spalacotheriidae vom Kimmeridge bis Campan (EU, NA). Amphiodontidae von Kimmeridge bis Alb (BRI; NA, AS).

In der wohl künstl. Familie „Tinodontidae“ (?Toarc, ?Bathon, Tithon bis Alb; BRI: Nor bis Campan, aber bei BRI inc. sed.) jetzt *Tinodon*.

Symmetrodon zeigen eine Tendenz in Richtung auf Tribosphenie in dem Sinne, dass die drei Haupthöcker der oberen und unteren Molaren nicht mehr auf einer Linie stehen, sondern ein Dreieck bilden. Der mittlere Höcker ist deutlich aus der Verbindungslinie der beiden äußeren Höcker heraus verlagert. Ähnliche Backenzähne finden sich z.B. bei den Dryolestidae und Peramuridae unter den „Pantotheria“ (s.u.).

Cladotheria:

8) Pantotheria: die Abstammung ist unklar; sie werden mal (wie die Symmetrodonta) auf die Kuehneotheriidae des Rhätolias zurückgeführt, mal auf eine noch unbekannte Stammgruppe. Die Eupantotheria lebten vom Lias oder Dogger bis zur Oberkreide.

Innerhalb der Pantotheria werden mehrere Gruppen unterschieden:

--- **Dryolestoidea** (Dogger bis O-Kreide), z.B. *Henkelotherium* (Malm)*.

Insektivor, weitgehend nur durch Zähne bekannt.

Die Dryolestiden werden mit den Amphitheriidae und den Zatheria zu den Cladotheria zusammengefasst; Amphitheriidae sind basale Cladotheria mit 5 Prämolaren, auch ein primitiver Zatheria hatte 5 Prämolaren.

Dryolestidae (Bathon bis Maastricht lt. BRI) gelten als basale Cladotheria, sie haben aber nur vier Prämolaren.

Zu den Dryolestida i.w.S. zählen drei Gruppen:

- a) Dryolestiden i.w.S. (Dogger?, Berrias bis O-Kreide), d.h. Dryolestida, die nicht den beiden anderen Familien zugeordnet werden können
- b) Paurodontidae (Malm, ?U-Kreide), insectivor (BRI: nur Kimm.; NA)
- c) Dryolestidae (Malm, mindestens Kimmeridge bis O-Kreide, mind. Campan). Vollständige Bezahnung umfasste 68 Zähne! (BRI: Bathon – Maastricht; NA, AS, EU)

Bei *Dryolestes leiriensis* war die Cochlea noch nicht schneckenförmig, sondern nur gebogen, aber schon an die Hörnerven angeschlossen.

--- **Zatheria**, die sich wiederum aufgliedern in:

- a) Stamm-Zatheria: das ist die Stammlinie der Zatheria; sie liegt zwischen dem Abzweig der Dryolestoidea und dem gemeinsamen Vorfahr von [*Peramus* und den Tribosphenida] (Stamm-Zatheria: Dogger bis U-Kreide). Im Malm: *Nanolestes* (Kimmeridge Portugals)
Auch die eichhörnchenähnlichen Amphitheriidae des Dogger (Bathon) werden schon als Stamm-Zatheria interpretiert; sie stellen gleichzeitig die ältesten sicheren Eupantotheria/Cladotheria.
- b) Zatheria: gliedern sich in die Infralegionen:
Peramura (? Bathon Englands, Kimmeridge bis U-Barreme)
(im Malm: *Tendagurutherium*, Kimmeridge/Tithon Tansanias)
(BRI: Fam. Peramuridae: Bathon bis Alb; EU, AS).
Tribosphenida sensu Boreosphenida ab U-Kreide (Valangin/Berrias)
(aber: mögliche Eutheria *Juramaia* bereits im obersten Dogger oder Grenzbereich Dogger/Malm).

*Aus dem Kimmeridge von Portugal (Guimarota**) wurden spitzmausähnliche, baumkletternde, insektenfressende Pantotheria mit Beutelknochen beschrieben. Der sehr lange Schwanz war aus extrem langen Wirbeln aufgebaut (außer am Ansatz), dadurch war der hintere Schwanzabschnitt wenig biegsam. Dies ist typisch für Tiere, die von Baum zu Baum springen und dabei den Schwanz wie ein Eichhörnchen zum Steuern benutzen.

** insgesamt sind aus Guimarota 10000 Säuger-Einzelzähne, 1000 Kiefer, 20 Schädel und 2 fast komplette Skelette (darunter *Henkelotherium*) bekannt

[9] Tribosphenida: Boreosphenida: Eutheria (?): Dokumentationslücke zwischen 165/160 MA (*Juramaia*) und 125 MA (*Eomaia*), inzwischen durch zwei 145 MA alte Taxa aus dem Purbeck Südenglands gefüllt (*Durlstodon*, *Durlstotherium*)

Zusammenfassung Säugetiere des Malm:

neu:

Multituberculata (ieS.) in der UKL Prototheria (iwS.) (Oxford bis ob. Eozän, naA schon im Dogger, fraglich im Lias); im Jura nur Plagiaulacida; Cimolodonta erst ab höherer U-Kreide (bis Eozän)

Symmetrodonta ieS. in der „IKL Trituberculata“ (zur UKL Theria) (Malm bis U-Kreide, in Südamerika bis U-Miozän; wahrscheinlich schon im Toarcium vertreten, sofern *Trishulotherium* nicht zu den Kuehneotheriidae zu stellen ist); weitere fragliche Funde im Bathon, ganz sicher ab Malm. (*Tinodon*). Spalacotheriidae lt. BRI Kimmeridge bis Campan, Amphiodontidae: Kimmeridge bis Alb.

Cladotheria (Eupantotheria):

Dryolestoidea (ad Pantotheria): ?Dogger, Malm bis O-Kreide, mit den Gruppen:

Paurodontidae (Malm, ?U-Kreide): *Archaeodon*, *Archaeotrigon*, *Brancatherium*, *Comotherium*, *Dreschatherium*, *Euthlastus*, *Foxraptor*, *Henkelotherium* (Kimmer.), *Paurodon*, *Pelicoptis*, *Tathiodon* (Paurodontidae lt. BRI nur Kimmeridge)

Dryolestidae (Malm, mind. Kimm. bis mind. Campan, zuletzt nur noch in Nordamerika): *Amblotherium*, *Dryolestes* (68 Zähne, igelgroß, Kimmeridge), *Guimarotodus*, *Krebsotherium*, *Laolestes*, *Miccylyotyranus*, *Portopinheirodon*. (Dryolestidae lt. BRI: Bathon bis Maastricht)

Stamm-Zatheria (zwischen Abzweig der Dryolestoidea und Dichotomie Peramura/Tribosphenida; Bathon bis U-Kreide): einschl. der Amphitheriidae bereits im Dogger (Bathon); im Malm: *Nanolestes*

Zatheria: gliedern sich in Peramura und Tribosphenida, im Malm nur Peramura (*Tendagurutherium*); Peramura wohl nicht monophyl, ?Dogger, Malm bis U-Barreme. (Peramuridae lt. BRI: Bathon bis Alb).

durchlaufend: Triconodonta (Dogger bis Campan) (Liste s. o.)

Australosphenida (ab Bathon, ggf. zu den Monotremen führend)

Docodontia (Bathon bis U-Kreide)

(*Docodon*, *Haldanodon*, *Peraiocynodon*, *Tegotherium*).

(Docodontidae lt. BRI: Bathon bis Kimmeridge).

erlöschend:

„Amphiodontidae“ (Toarc – Malm), wohl artifizielle Gruppe innerhalb oder in der Nähe der Symmetrodonta (speziell Spalacotheriidae) oder Triconodonta; im Malm *Amphiodon* und *Manchurodon* (was aber stratigr. sehr unsicher ist, Angaben

reichen von Dogger bis U-Kreide). Nach BRI Amphiodontidae von Kimmeridge bis Alb!

Insgesamt handelte es sich bei den Säugetieren des Malm nicht mehr nur um versteckt lebende Erdhöhlenbewohner und Dämmerungstiere, sondern auch um tagaktive, pflanzenfressende Nager und insektenfressende Räuber; daneben gab es im Malm und teilweise auch schon im Dogger arboreale, semiquatische, grabende und ameisenfressende Adaptationen/Ökomorphe.

Von den „echten“ Mammalia sind im Malm vertreten: erstens die Triconodonten (ab Dogger bzw. Malm bis O-Kreide), zweitens die Multituberculaten (ab Dogger bzw. Malm bis O-Eozän) und drittens von der zu den Theria führenden Linie (=Trechnotheria) einerseits die Symmetrodonter ieS. als primitivste Trechnotheria (Dogger bzw. Malm bis O-Kreide; Meridiolestida bis U-Miozän), zweitens die Eupantotheria (Cladotheria), hierunter die Dryolestiden (*Henkelotherium*), Stamm-Zatheria und die Zatheria mit den Peramura. Eutheria existierten womöglich auch schon (*Juramaia*), sind aber zwischen oberem Dogger bzw. Dogger-Malm-Grenze und Purbeck nicht überliefert.

Zur Biogeographie der Säuger im höheren Jura s. Dogger:

Laurasia: Multituberculata, Symmetrodonata, Docodonta, Dryolestiden, Peramuriden, Triconodonten

Gondwana: Australospheniden, archaische Haramiyida, Triconodontata, Dryolestiden, Peramuriden, sehr wahrscheinlich Gondwanatheria (s. Nat. 416, 165).

Extinktionsereignis (Tithon):

Im Malm kam es zu einer Massenextinktion (Tithon, 137 +/- 7 MA); Anhänger der Vulkantherorie bringen sie mit Plateaubasalt in Parana (130 +/- 5 MA) oder Namibia (135 +/- 5 MA) in Verbindung; zugehöriger Hot Spot: Tristan da Cunha. Der Basalt von Parana wurde aber nach neueren Messungen zu spät abgelagert, um die Extinktion im Malm zu erklären. Die Extinktion war auch deutlich schwächer als z.B. im Keuper. Es erloschen u.a. die Phragmoteuthida.

Die Kinetik des Aussterbens spricht weniger für ein katastrophales Ereignis, sondern eher für die Ablösung durch andere bzw. höher entwickelte Tiergruppen (z.B. bei Säugetieren, Flugsauriern und dibranchiaten Cephalopoden).

krei-krei

KREIDE (145 - 66,0 MA)

GRADSTEIN et al. 2012: ca. 145,0 MA – 66,04 MA

Größenrekorde des Kreide (PNAS 106, 24):

Protoctista: Foraminifere *Loftusia elongata*: 11,8 cm lang, 3,3 cm breit

Plantae: Magnoliophyta 50 m; *Araucarioxylon* 60 m; Ginkgoartige: max. 50 m*; *Equisetites pusillus* (Apt): 16,4 cm; *Nathorstiana*: 30 cm; Cycadophyta Patagoniens (*Canchucycas vel Sanchucycas gigantea*): 10 m hoch/1,5 m Durchmesser (* gilt nicht konkret für die Kreide, sondern seit dem Jura)

Chordata:

***Argentinosaurus* sp.: 26 m, 80 t**

(korrigiert in 2014: *Argentinosaurus* wurde inzwischen auf 30 m/70 t korrigiert; in Patagonien wurden aber im Jahr 2014 gut erhaltene Knochen mehrerer ca. 95 MA alter Titanosaurier gefunden, die aufgrund des kompletten Erhaltungszustandes präzise Größenschätzungen zulassen: ca. 40 m lang; mit erhobenem Hals 20 m hoch, Gewicht 80 t).

Arthropoda:

***Megaxantho zoque* (Decapoda: Brachyura; O-Kreide, Mexiko): 10,9 cm lang, 12,7 cm breit (nur Thorax)**

Mollusca:

***Parapuzosia seppenradensis*: 255 cm lang, 55 cm breit (Ammonit)**

ukre-ukre

UNTERKREIDE (145 - 101 MA)

ICS 2004/2005:

Unterkreide: 145,5 +- 4,0 MA bis 99,6 +- 0,9 MA

BERRIAS: 145,5 +- 4,0 MA bis 140,2 +- 3,0 MA

VALANGIN: 140,2 +- 3,0 MA bis 136,4 +- 2,0 MA

HAUTERIVE: 136,4 +- 2,0 MA bis 130,0 +- 1,5 MA

BARREME: 130,0 +- 1,5 MA bis 125,0 +- 1,0 MA

APT: 125,0 +- 1,0 MA bis 112,0 +- 1,0 MA

ALB: 112,0 +- 1,0 MA bis 99,6 +- 0,9 MA

ICS 2012:

Unterkreide: 145,0 +- 0,8 MA bis 100,5 MA

BERRIAS: ca. 145,0 MA bis ca. 139,8 MA

VALANGIN: ca. 139,8 MA bis ca. 132,9 MA

HAUTERIVE: ca. 132,9 MA bis ca. 129,4 MA

BARREME: ca. 129,4 MA bis ca. 125 MA

APT: ca. 125 MA bis ca. 113 MA

ALB: ca. 113 MA bis 100,5 MA

Hinweis: Es gibt auch Auffassungen, dass die brasilianische Santana-Formation (üblicherweise als Alb oder ob.Apt/unt.Alb datiert) ins Cenoman gehören könnte (J African Earth Sci. 57: 391 anno 2010).

Datierung der Yixian-Formation:

Die unt. Yixian-Formation im NE Chinas (Liaoning-Provinz) ist die bedeutendste Fundstelle der Unterkreide überhaupt. Außergewöhnlich gute Erhaltung von vielen Weichgewebsmerkmalen wie Integumentstrukturen (von Pterosauriern, Dinosauriern, Vögeln, Säugern); Hautabdrücke, Knorpelgewebe, Hornschnäbel; Mageninhalt; Flügelmembranen, Haare und Farbmuster von Insekten und anderen Wirbellosen. Die neueste Datierung von Tuffen direkt aus dem fossilhaltigen Horizont datiert sie jedoch in die mittl. U-Kreide (*124-125 MA, etwa mittl. Barreme).

Da viele in der unt. Yixian-Form. gefundenen Fossilien ihre nächsten Verwandten bzw. Schwestergruppen schon im Malm haben (so die Spalacotheriidae als Schwestergruppe von *Zhangheotherium* innerhalb der Symmetrodonta; die Triconodontidae als Schwestergruppe von *Jeholodens* innerhalb der Triconodonta, *Compsognathus* als Schwestergruppe von *Sinosauropteryx* innerhalb der Coelurosaurier, *Caudipteryx* als Schwestergruppe von (*Archaeopteryx* + Aves) innerhalb der Maniraptora; *Eosipterus* als Schwestergruppe von *Pterodactylus* innerhalb der Flugsaurier), ist die Liaoning-Region als Refugium und Reliktareal für landbewohnende Linien aus dem oberen Jura zu verstehen. Dazu passt der Befund, dass nichttheropode Faunen Zentral- und Ostasiens während des Malms und der frühesten Unterkreide vom Rest der Welt isoliert waren. Ostasien war vom Dogger bis in die U-Kreide hinein wahrscheinlich vom Rest von Laurasia getrennt, durch den Mongol-Okhotsk-See zwischen Ostasien und Sibirien und den epikontinentalen Turgai-See zwischen Europa und Zentralasien. Hierfür spricht auch das Überleben eines

Tritylodonten (die anderswo im Dogger erloschen) in der U-Kreide Japans, ebenso endemische Pflanzen und Vertebraten Ostasiens (wie Psittacosaurier, testudinoide Schildkröten, sinamiide und peipiaosteide Süßwasserfische).

Neben diesen Reliktformen werden aber auch frühe Repräsentanten späterer Gruppen angetroffen, die erst in der Oberkreide ihre volle Entfaltung erleben: Tyrannosauroiden, Therizinosauroiden, Oviraptorosauria, Ceratopsia. Und schließlich gibt es in Ostasien Gruppen, die zu diesem Zeitpunkt schon eine kosmopolitischere Verbreitung gefunden hatten (Iguanodontiden, Titanosaurier, Nodosaurier, Dromaeosaurier, discoglosside Frösche, paramacellodide Eidechsen, ctenochasmatide Pterosaurier, Enantiornithines, eobaataride Multituberculata), in der Flora die Gnetales (die sehr stark gleich alten Formen Brasiliens und Russlands ähneln).

Die meisten paläogeographischen Modelle gehen davon aus, dass die Isolation Ostasiens im Apt oder Alb endete; paläontologisch spricht aber das Auftreten von Titanosauriern, Iguanodontiden und Dromaeosauriern in der Jehol-Gruppe und anderen ostasiatischen Faunen der Berrias und des Barreme Chinas, Japans, Koreas und Thailands dafür, dass die Isolation schon in der frühen Unterkreide, vielleicht in der Berrias, beendet wurde. Die zeitliche Nähe der Jehol-Fauna zum Ende der ostasiatischen Isolation könnte dann die Kombination aus Relikten, Endemismen (bzw. frühen Vertretern neuer Gruppen) und Kosmopoliten erklären, die wegen der Regression des Turgai-See einwandern konnten. Die Relikte und Endemiten hängen dagegen mit der Isolation zwischen Dogger und (wahrscheinlich) Berrias zusammen (Nat. 421. 807).

Funde aus etwas älteren Schichten (Valangin oder Hauterive) Japans schwächen ebenfalls die (ursprüngliche) isolierte Relikthypothese für die Liaoning-Provinz als solche und sprechen für Ostasien als ein Refugium insgesamt: in Japan wurden Hunderte von Zähnen von tritylodonten Synapsiden (!) gefunden (von denen man bisher annahm, dass sie im Dogger oder unt. Malm mit *Bienotheroides* [ob. Dogger] ausgestorben waren). Andererseits wurde dort ein Theropode aus dem Monophylum [Oviraptorosauria + Therizinosauroida] gefunden, das bisher erst ab den ca. 125 MA alten Schichten von Liaoning bekannt war (Liaoning: *Beipiaosaurus* für die Therizinosauroida, *Caudipteryx* für die Oviraptorosauria). Aus gleich alten Schichten Japans (Valangin/Hauterive) wurden Zähne eines Tyrannosauriden geborgen. Verschiedene Dinosauriergruppen (wie Psittacosauridae und Tyrannosauridae) scheinen sich daher in Ostasien entwickelt zu haben, während Tritylodonten und Compsognathiden hier länger überlebten als anderswo. Hypsilophodontiden und Iguanodontiden in der japanischen Unterkreide deuten aber auch auf faunale Beziehungen zu Westasien und Europa, während in der Unterkreide Europas wiederum Gattungen gefunden werden (*Camptosaurus*, *Echinodon* im Berrias), die in Nordamerika aus dem Malm (Morrison Formation) bekannt sind.

Die Jehol-Gruppe setzt sich zusammen aus der Yixian- und der Jiufotang-Formation; die Basis der Yixian-Formation wurde mit 128,4 +/- 0,2 MA ins Hauterive datiert, die Jiufotang-Formation zieht sich bis ins frühe Apt hinein; die Jehol-Gruppe umfasst somit ca. 18 MA. Nach neuesten Angaben Natwiss. 94, 431) reicht die Jehol-Gruppe sogar vom Valangin (untere Grenze der Yixian-Formation; Lujitan Beds) bis zum Apt (Jiufotang Formation).

110,6 MA = obere Grenze der Jiufotang-Formation

Jiufotang-Formation: Psittacosaurus, Caudipteryx, Microraptor, Sinornithosaurus, Sauropoda indet., Pterosauria ind., Vögel: Sinornis, Boluochia, Yixianornis, Yanornis, Sapeornis, Longipteryx, Choayangia, Songlingornis, Jeholornis

Obere Yixian-Formation: Yabeinosaurus (ad Kronengruppen-Squamata); Pterosauria indet.; Confuciusornis

Datierterter Tuff im unteren Bereich der oberen Yixian-Formation: 121,6 MA

Mittlere Yixian-Formation: Monjurosuchus, Hyphalosaurus, Yabeinosaurus, Haopterus, Jinzhousaurus, Sinosauropteryx, Sinobaatar; Vögel: Liaoxiornis, Jibeinia, Confuciusornis

Datierung im unteren Bereich der mittl. Yixian-Formation: 122,5 MA

Untere Yixian-Formation: Monjurosuchus, Yabeinosuchus, Eosipterus, Dendrorhynchoides, Psittacosaurus, Sinosauropteryx, Protarchaeopteryx, Caudipteryx, Jeholodens, Sinovenator, Beipiaosaurus, Sinornithosaurus, Zhangheotherium; Vögel: 4 Arten der Gattung Confuciusornis; Changchengornis, Liaoningornis, Eoenantiornis, Protopteryx

Datierung im unteren Bereich der unteren Yixian-Formation: 125,0 MA

Unterste Yixian-Formation (zwischen 128,2 und 125,0 MA): Psittacosaurus, Jeholosaurus, Liaceratops, Sinovenator, Incisivosaurus; Repenomamus.

Wichtige Elemente der Yixian-Fauna und –Flora:

- Brachycere Fliegen mit langen röhrenförmigen Mundwerkzeugen, was auf nektarproduzierende Angiospermen in der Jehol-Flora deutet.
 - Anura (Discoglossiden), Urodelen
 - Squamata: *Yabeinosaurus*, *Jeholacerta*
 - Schildkröten (Sinemydiden)
 - Choristodera (*Hyphalosaurus* = *Sinohydrosaurus*, adult ca. 1 m, Choristodera inc. sed.)

 - Pterosaurier (Anurognathiden, Pterodactyliden, Ctenochasmatiden)
 - **Eosipterus* (nahe verwandt mit *Pterodactylus* aus dem Malm)
 - *Haopterus*
 - ein 53 mm x 41 mm langes Ei mit einem perfekt erhaltenen Embryo kurz vor dem Schlüpfen wohl aus der Fam. Ornithocheiridae, am ähnlichsten *Haopterus*, aber wegen des allometrischen Wachstums der Flugsaurierembryonen ist keine sichere Zuordnung möglich; Flügelspanne 27 cm (das ist mehr als bei dem voll flugtüchtigen *Pterodactylus* aus Solnhofen mit nur 18 cm Spannweite) (Nat. 429, 621). Damit ist belegt, dass die Flugsaurier Eier legten und nicht (wie manchmal angenommen) lebendgebärend waren.

 - Dinosaurier: Sauropoda, Ornithopoda, Ceratopsia, ein Ankylosaurier
 - * *Jeholosaurus* (primitiver Ornithischier, > 128 MA)
 - *Psittacosaurus* (Vorfahr der Ceratopsia) (> 128 MA, schon in der untersten Yixian-Formation)
 - **Sinosauropteryx* (primitivster Coelurosaurier mit „Protofedern“, Schwestergr. von *Compsognathus*), Compsognathide
 - **Protarchaeopteryx*, *Caudipteryx*: basale Maniraptora mit „echten“ Federn; *Caudipteryx* als Oviraptorosaurier; inzwischen sind beide als primär flugunfähige non-aviale Theropoden identifiziert
 - *Microraptor* (kleinster nonaviales Dinosaurier, basaler Dromaeosauride, wohl baumlebend), befiedert
 - *Sinornithosaurus* (ebenfalls Dromaeosauride)
 - **Beipiaosaurus* als basaler Segnosaurier bzw. Therizinosaurier; nach neuerer Kladistik sind die Therizinosaurier die Schwestergruppe von *Archaeopteryx* und sie gehören damit zu den Aviales, s. WELLNHOFER 2002 in Natw. Rundsch. 155, 474).
 - *Sinovenator changii* und *Mei long* als frühe Troodontiden (>128 MA; älteste Yixian-Formation) (der älteste Troodontide ist aber *Anchiornis* aus dem Oxfordium)

 - *Jeholornis*, *Sapeornis* als primitive Vögel, die zwischen *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* stehen
 - *Confuciusornis* und *Changchengornis*: Vögel mit Schnabel und kräftigem Flug, verwandt (aber nicht zugehörig) zu den Enantiornithines
 - *Yanornis*, *Yixianornis* als Ornithurae
 - Enantiornithines (*Sinornis*, *Enantiornis*, *Protopteryx*, *Longipteryx*, *Liaoningornis*) (weitere Vögel s.u.)
- lt. BENTON (2007) insgesamt etwa 15 Gattungen fossiler Vögel, davon 7 Enantiornithes!
- 8 Säugetierarten;
2 mit Adaptation an kletternde Lebensweise (*Eomaia*, *Sinodelphys*), die sechs anderen bodenlebend
- *Eomaia* (125 MA, mittl. Barreme): zweitältester bekannter Eutheria, 25-40 g
 - *Sinodelphys* (kletternd/baumlebend; 125 MA, mittl. Barreme), 25-40 g
 - *Repenomamus robustus* (primitiver Säuger, Gobiconodontide; > 128 MA; Schädellänge 11 cm, einer der größten mesozoischen Säuger); eine zweite Art, *R. giganteus*, war sogar 1 m groß und 12 bis 14 kg schwer;
 - *Gobiconodon*, 200 – 3000 g
 - **Jeholodens* (naher Verwandter der Triconodontidae innerhalb der Triconodonta; Eutriconodont; Mosaik aus Theria- und Nontheria-Merkmalen), 20-25 g
 - **Zhangheotherium* (Symmetrodont, Schwestergruppe der Spalacotheriidae; basaler Theria), 45-70 g

--- *Sinobaatar* (Multituberculata), 20-25 g

Flora:

--- koniferendominiert (typische mesozoische Formen, aber auch Äquivalente zu modernen Gattungen:

Podocarpites, Araucarites); *Cephalotaxopsis*

--- Sphenopsida: *Equisetites* mit starker Ähnlichkeit zum rezenten *Equisetum*

--- Bryophyten, Lycopside, Farne

--- Bennettitales

--- Czekanowskiales

--- Ginkgoales

--- Gnetales (*Ephedrites, Gurvanella*)

--- **Archaeofructus* mit typischer Angiospermenfruktifikation (Karpelle = Fruchtblätter), aber ohne Kronblätter („pre-flower angiosperm“), inzwischen 3 Arten (eine unbenannt).

Insgesamt ist die Jehol-Flora gekennzeichnet durch eine chronologische und evolutionäre Verbindung zwischen mesozoischen Pflanzen und ihren heutigen Verwandten.

(* = als lebende Fossilien der damaligen Zeit zu interpretieren)

Klima der Jehol-Biota:

Isotopenuntersuchungen in Apatitphosphaten verschiedener Reptilien aus China, Thailand und Japan deuten auf ein kühles Klima zumindest in dieser Region Asiens während des Barreme, Apt und frühen Alb. In mittleren Breiten (etwa 42. Breitengrad) lag die mittlere Lufttemperatur bei 10 +/- 4 Grad C, was einem modernen kühl-temperierten Klima entspricht. Die Daten passen zu kühlen Meerestemperaturen aus diesem Zeitraum sowie der weiten Verbreitung des Holzgenus *Xenoxylon* (typisch für gemäßigte Zonen) und dem Fehlen thermophiler Reptilien (wie Krokodile) in der höheren U-Kreide NO-Chinas. Die Besonderheiten der Jehol-Biota sind daher nicht nur vor dem Hintergrund ihrer evolutionären und biogeographischen Geschichte zu sehen, sondern auch den klimatischen Bedingungen, die teils durch die damaligen Lage (Paläobreite) NO-Chinas, teils durch das globale Kühlhaus-Klima in dieser Phase der Unterkreide bedingt sind (PNAS 108, 5179).

Die **Daohugou-Formation** der Inneren Mongolei, die u.a. die befiederten Theropoden *Epidendrosaurus*, *Epidexipteryx*, *Pedopenna* sowie die Flugsaurier *Pterorhynchus* (ein Rhamphorhynchide) und *Jeholopterus* (Anurognathidae) lieferte, ist älter als die Yixian-Formation. Wenn die Basis der Yixian-Formation (nach isotopbasierten Datierungen) ins Valangin fällt, gehört die Daohugou-Formation in die unterste Kreide oder gar in den Jura. Typische Jehol-Taxa wie *Lycoptera* und *Ephemeropsis* finden sich noch nicht, der Salamander *Liaoxitriton* findet sich aber in beiden Formationen. Die Diskussion über das Alter der Daohugou-Formation und damit von *Epidendrosaurus*, *Epidexipteryx* und *Pedopenna* war auch im Jahr 2008 noch nicht abgeschlossen; als Konsens gilt aber ein Alter jünger als Dogger und älter als die Yixian-Formation (Natwiss. 94, 431; Nat. 455, 1105). Neue Säugerfunde aus dieser Formation (*Castorocauda*, *Pseudotribos*) wurden aber in den Primärpublikationen in den Dogger gestellt (s. Dogger).

Unterkreide, systematischer Teil:

Archaea: Archaea stellen z.Zt. ca. 20 % der marinen Picoplanktonbiomasse; während Euryarchaeota unter zahlreichen eher normalen Lebensbedingungen vorkommen, ziehen Crenarchaeota eher hypertherme Bedingungen (> 80 Grad, Rekordhalter: 113 Grad C) vor. Der Ursprung der Crenarchaeota liegt sicher in hyperthermen Ökosystemen, sie müssen sich aber später auch in nonthermophile Habitate ausgebreitet haben. Mit crenarchaeota-spezifischen Biomarkern (spezifische Membranlipide) ließ sich nachweisen, dass die Expansion der ursprünglich extrem hyperthermophilen Crenarchaeota in das normotherme Pikoplankton bereits vor spätestens 112 MA erfolgt war. Ursächlich war vermutlich eine Ozeananoxie, die das aerobe Plankton stark dezimierte und damit Raum für die Ausbreitung der Crenarchaeota schaffte. Ursächlich soll starker Vulkanismus gewesen sein, gefolgt von einer Temperaturerhöhung, die zu einer reduzierten Mischung oberflächlichen und tieferen Ozeanwassers führte (d.h. die Stratifikation des Ozeanwassers verstärkte), wobei der geringere Wasseraustausch zwischen höheren und tieferen Schichten dann dazu führte, dass das Wasser in größeren Tiefen stagnierte und sauerstoffarm wurde (deshalb wurde ein ca. 45 cm dicker schwarzer Schiefer abgelagert); die anoxischen Bedingungen im Alb 1 b sollen ca. 30000 J. angehalten haben. Die C-Isotop-Zusammensetzung der Biomarker der Crenarchaeota belegt, dass sich diese chemoautotroph und *nicht* photoautotroph ernährten (während Photoautotrophe C-13 meiden, sind Chemoautotrophe weniger ausgeprägt isotopselektierend). Allerdings ist es unklar, ob die Expansion der Crenarchaeota tatsächlich während des anoxischen Events vor 112 MA erfolgte oder ggf. schon früher (Sci. 293, 56).

ALGEN: ältester sicherer Nachweis der **Diatomeen (Kieselalgen)**, wahrscheinlich aber schon im Keuper vertreten (s. dort).

land-land ukre

Flora allgemein: in der unteren U-Kreide (140 bis 116 MA) Neokom-(Wealden-)Flora, die noch der jurassischen Flora gleicht: Koniferen, Ginkgos, Bennettiteen; Matoniaceen, Dipteridaceen (*Dictyophyllum*, *Hausmannia*), Osmundaceen (*Todites*), Gleicheniaceen, Schizaeaceen. Nilssonien noch häufig, aber kleiner als im Jura. Nach dem Wealden (ab 116 MA) treten Baumfarne, Cycadeen (im Wealden *Pseudocycas*) und Bennettiteen zunehmend in den Hintergrund; viele Arten sterben aus.

Plötzliches Auftreten der **Angiospermen** im Hauterive/Barreme, starke Ausbreitung im Alb. Im Alb kommen neben den jetzt stark zunehmenden verholzenden Angiospermen auch noch Bennettiteen vor. Parallel mit den Angiospermen breiten sich auch die modernen Koniferen (*Pinus*, *Metasequoia* u.a.) aus.

Die Mesophyten mit pseudangiospermiden Eigenschaften sterben parallel zur Ausbreitung der Angiospermen vollkommen und rasch aus; Cycadeen und Ginkgos gehen bis auf Reste zurück. Die Cheirolepidiaceae sind zu Beginn der Unterkreide noch häufig und werden als Pseudangiosperme ebenfalls rasch zurückgedrängt, die Pinaceae steigen zusammen mit den Angiospermen auf.

BÄRLAPPE: sicherer Nachweis der **Brachsenkräuter (Isoetales)** mit *Nathorstiana* (Hauterive, Barreme; 10-20 cm hoch). 1959 wurde ein ähnliches Gewächs in den Anden von Peru entdeckt

(*Stylites andicola*, Reliktform auf dem Niveau von *Nathorstiana*). Vorläufer des rez. Brachsenkrautes *Isoetes lacustris*.

FARNE: Auftreten der O Wasserfarne = **Salviniales**, ebenso der rez. *G. Azolla*.

Maximale Verbreitung der Gleicheniaceae (Gleicheniales seit ?Westfal, Perm), rez. durch *Gleichenia* vertreten. Bei den Matoniaceae (seit M-Trias) erscheint *Matonidium*, der vermeintlich direkte Vorfahr der rez. *Matonia* (Malakka, Kalimanata, Sulawesi).

Onychiopsis (Wealden, sehr häufig) als eine der ersten ganz sicheren Polypodiaceae (naA ab Lias, lt. MÄGDEFRAU unsicher im Jura), dem rez. *Onychium* sehr ähnlich. Die Hauptausbreitung der Tüpfelfarngewächse erfolgte erst im Tertiär; heute stellen sie die mit Abstand artenreichste Farngruppe.

KONIFEREN: steiler Aufstieg der modernen Koniferen (Fam. **Pinaceae**) in der höheren U-Kreide (besonders im Alb); es erscheinen jetzt Fichten (*Picea*), Lärchen (*Larix*) und Zedern (*Cedrus*) (naA *Picea* erst ab Paläozän, zunächst in Nordamerika, s. Wikip.).

Podocarpus ab U-Kreide, rezent auf der Südhalbkugel in tropischen/subtropischen Gebirgswäldern. Nach molekularen Daten dürfte die Podocarpaceen-Kronengruppe aber erst um die KTG herum radiert sein, das älteste Fossil eines Kronengruppenvertreters (zur Gattung *Prumnopitys*) findet sich an der KTG.

Daneben weiterhin „Protopinaceae“.

Im Alb starke Zunahme von *Sciadopitys* (*Protosciadopityoxylon* im Barreme/Apt von Liaoning/China), *Pinus* und *Metasequoia* bei Persistenz alter Koniferenformen (*Araucaria*, *Geinitzia*). In der Crato-Formation Brasiliens (Apt) Bernstein in Assoziation mit Blättern, Pollen und Zapfen von Araucariaceen wie *Brachyphyllum*, cf. *Wollemia sp.*, cf. *Agathis sp.* (Pal. 48, 1399).

Starker Rückgang der **Cheirolepidiaceae** (pseudoangiospermid), die zu Beginn der Unterkreide noch häufig waren, Erlöschen makrofossil in der M-Kreide (Cenoman), spezifische Pollen aber bis Maastricht.

Aufstieg der Pinaceae:

- *Pinus* ab U-Kreide; rez. 100 Arten; maximale Artenzahl in Europa im Oligozän und Miozän, älteste: *Pinus nathorsti* aus dem Neokom Südschwedens
- *Picea* (Fichte) ab U-Kreide, rez. ca. 50 Arten, Vorläufer im Lias
- Tannen (Ufam. Abietinae) wahrsch. ab Dogger, rez. ca. 50 Arten. Im Wealden *Abietites* ähnl. rez. *Abies*, könnte aber auch eine Podocarpaceae sein
- *Larix* (Lärche) ab U-Kreide
- *Cedrus* ab U-Kreide

Die Fam. Taxodiaceae ist mit rezenten Gatt. (*Sequoia*, *Sequoiadendron*) und ausgestorbenen Formen (*Cunninghamites*, *Sphenolepis*, *Geinitzia*) präsent. *Metasequoia* ab U- bzw. M-Kreide, in Oberkreide und Tertiär vorwiegend im nordpazifischen Küstensaum, in Europa fehlen fossile Nachweise. Nach molekularen Daten entwickelte sich die Kronengruppe der Cupressaceae aber frühestens in der Mittelkreide, wenn nicht noch später (Spanne: M-Kreide bis M-Tertiär).

Die klimatischen Bedingungen im hohen Norden (Svalbard, 70 Grad nördlicher Paläobreite) waren so günstig, dass trotz variablem und jahreszeitlich gegliedertem Klima die meisten Koniferen (*Piceoxylon*, *Juniperoxylon*) immergrün waren (Kongressabstract).

Bernstein: aus der Sierra de Cantabria (Spanien) wurde Bernstein aus dem ob. Apt bis mittl. Alb mit Inkluden (Amphipoda, Isopoda, Milben, Spinnen, 12 Insektenordnungen, mehrere Vogelfedern) berichtet. Chemische Analysen sprechen ebenso wie Pollen für Araucarien als Quelle des Bernsteins. Es handelte sich um einen Koniferenwald mit Unterholz aus Gefäßkryptogamen (J. Palaeont. 74, 158).

Aus 120 MA altem israelischen Bernstein konnten nicht-sporenbildende Cocci isoliert werden; nach molekularen, biochemischen und ultrastrukturellen Merkmalen handelt es sich um *Micrococcus luteus*. Die Art kommt auch noch rezent vor (u.a. Hautkeim) und gehört zu den Actinomycetales. Das Langzeitüberleben wird damit erklärt, dass das Bakterium anfangs von Bernsteinsäure lebt (3 – 8 % des Bernsteins); wenn das Harz dann polymerisiert ist und einen soliden Block bildet, ist das Bakterium offenbar in der Lage, in eine Ruhephase zu fallen und so lange zu überleben, bis verbesserte Umweltbedingungen ein erneutes Wachstum ermöglichen (Natwiss. 96, 551). Details s. Miozän.

Im Bernstein des obersten Alb von SW-Frankreich fanden sich Säugerhaare (inc. sed.), in ihrem Aufbau identisch mit modernen Haaren. Herkunft unklar, in der Region fanden sich im Berrias Eutriconodontia, Spalacotheroidea, Dryolestoidea und Multituberculata, im frühesten Cenoman – den direkt überliegenden Schichten – Marsupialiformes (*Arcantiodelphys*). (Natwiss. 97, 683).

SAMENFARNE: mit den **Caytoniales** erlöschen die letzten Samenfarne in der mittl. Kreide, z.B. Organgattung *Sagenopteris* (Rhät bis Wealden; neuerdings aber bereits im Anis Norditaliens [Palaeont. 50, 1277]). *Taeniopteris*- und *Macrotaeniopteris*-Blätter sind zwar bis in die Oberkreide nachweisbar, ihre systematische Zuordnung ist aber unsicher (sie könnten auch zu höheren Cycadophyten gehören).

„HÖHERE CYCADOPHYTA“: Die **Bennettiteen** erlöschen im Alb, naA. im Cenoman (*Cycadeoidea*: Malm bis Alb oder -lt. TUREK - Cenoman, Maximum im Neokom; *Williamsonia* M-Keuper bis Alb), während die **Nilssonien** (ab M-Keuper) noch bis in die O-Kreide (Maastricht) persistieren, im Wealden noch artenreich. Angaben über das Aussterben der Bennettiteen im Maastricht (z.B. CRANE) beruhen wohl auf Einbeziehung der Nilssonien.

Auffällige Radiation der **Gnetales** (?ab Perm, sicher ab M-Trias) im Apt und Cenoman zeitgleich mit der Hauptphase der Angiospermen-Radiation. In der unt. Yixian-Formation (Barreme) gemeinsam mit der Angiospermenfruktifikation *Archaeofructus* mehrere Gnetales (*Chaoyangia* und der morphologisch „grasähnliche“ *Emigrosites*, letzterer mit Brakteen an den Samenorganen, die an *Ephedra* und *Welwitschia* erinnern). *Ephedrites* (mit drei Arten vertreten) ist eng mit der rez. *Ephedra* verwandt. Die reproduktiven Strukturen von *Gurvanella* ähneln der rez. *Welwitschia*, die vegetativen Anteile ähneln dagegen *Ephedra*. Offenbar sind *Ephedra* und *Welwitschia* näher verwandt als bisher angenommen; die beiden Familien müssen sich vor dem Barreme separiert haben. Die vegetative Morphologie von *Gurvanella* ist typisch für Gnetales und weicht extrem von *Welwitschia* ab, was dafür spricht, dass *Welwitschia* aufgrund ihrer Anpassung an sehr extreme Lebensbedingungen weit abgeleitet ist.

Cratonia cotyledon aus der höheren U-Kreide wird zu den Welwitschioiden gestellt und belegt damit, dass sich die Linien zu *Welwitschia* und *Gnetum* schon vor mehr als 110 MA getrennt

hatten. *Welwitschiostrobus*, *Welwitschiophyllum* und *Priscowelwitschia* (= *Welwitschiella*) als Organgattungen aus der Crato-Formation Brasiliens mit großer Ähnlichkeit zu *Welwitschia*.

Pollen und Samen von *Ephedra* sind ebenfalls bereits in der U-Kreide nachweisbar (PNAS 101, 16571) (z.B. Samen von *E. portugallica* aus der U-Kreide Portugals, Samen von *E. drewriensis* aus der U-Kreide Nordamerikas).

ANGIOSPERMEN:

Ca. 460 rezente Familien, geschätzt 350000 – 400000 Arten (s. Nat. 446, 269+312).

Die fossile Dokumentation ergibt folgende sichere Angiospermenreste:

älteste sichere Funde: ?Valangin; ob. Valangin oder unt. Hauterive Israels

Pollenkörner: wahrscheinliche Magnoliidenpollen im Valangin

sichere Pollenkörner im Hauterive und Barreme; im Barreme *Clavatipollenitis*,
wahrsch. von Chloranthaceen; rezente Magnolien besitzen ähnliche Pollen.

Die ersten unzweifelhaften Angiospermenpollen (Hauterive/Barreme) sind spezifisch für Magnoliiden und Monokotylen; die komplexeren Pollen der anderen vier (d.h. höheren) Angiospermenklassen erscheinen erst nahe der Barreme-Apt-Grenze, werden aber schnell häufig und dominierend. Die Pollenbefunde sprechen daher für eine sehr rasche Radiation der Angiospermen und gegen RNA-kladistische Untersuchungen, die einen viel früheren Ursprung nahelegen.

Entwicklung der Pollen: monosulcat (Barreme) --- tricolpat (Apt) --- tricolporoidat (Alb) --- triporat (Cenoman) --- pantoporat.

Laut PNAS 108, 13624:

Älteste Angiospermenpollen: 133,9 MA

Älteste Dicoten-Pollen: 125 MA

Blätter: älteste Funde aus Sibirien; sicher ab Barreme (kleine fiedernervige ganzrandige Blätter im Neokom Sibiriens)

- Barreme/Apt der Ost-USA: 6 Dikotylen-, 2 Monokotylenformen (*Fico*-, *Protaea*-, *Vito*-, *Celastrophyllum*); Anteil an Gesamtflora 2 % (Potomac-Zone I).

- Alb der Ost-USA: handförmig gelappte und birkenartige Blätter (*Araliaephyllum*, *Betulites*, *Populites*, *Sapindopsis*), Evolution von ganzrandigen fiedrigen Kleinblättern zu großen gelappten Formen; Anteil der Angiospermen an Gesamtflora: 25 %, in der Oberkreide 70 - 90 %. NaA. im Alb der Potomac-Flora bereits Mondsamengewächse (*Menispermities*, Fam. Menispermaceae), Kasuariengewächse (*Casuarina*) [rez. trop. Strandpflanzen], Magnolie (*Magnolia auricaulata*), Sapotegewächse (Sapotaceae: *Sapotacites*) [rez. Tropen und Subtropen], Lauraceae (*Sassafras progenitor*), Salicaceae (*Populus potomaciensis*), *Sagittaria* und *Dewalquea* von unsicherer system. Zuordnung.

Merkmalsprogression der Blätter: rund --- länglich --- gelappt --- fingerförmig --- fiedrig zusammengesetzt

Blüten: eine Blüte aus dem Apt Australiens (1990 entdeckt) soll aus der Verwandtschaft der rez. Chloranthaceen stammen. 1996 wurde die 130 MA alte Blüte einer 25 cm großen Pflanze entdeckt, die auch farnähnliche Merkmale hatte und wahrsch. im Wasser lebte (*Bevhalstia*; ob. Hauterive von Jixi, China). 2001 wurde eine

125 – 115 MA alte Blüte einer Nymphaealen aus Portugal beschrieben (Barreme oder Apt; Schwestergruppe der rezenten Nymphaeaceae; Größe nur ca. 1 cm).

Früchte: *Onoana* aus dem Barreme Kaliforniens, *Nyssidium* aus dem Barreme Rußlands. Wegen *Archaeofructus* s. u.

(weitgehend) **komplett bekannte Pflanzen:** ab Barreme (*Archaeofructus*, *Montsechia*)

Holz: sehr umstritten im Apt; auf keinen Fall ältere Reste.

Nektar-sezernierendes Blütengewebe: Santon-Campan Schwedens

Während die Gnetales heute nur durch ca. 69 Arten vertreten sind, umfassen Angiospermen ca. 234000 beschriebene Arten. Basale Angiospermen zeichnen sich dabei aber durch geringe Speziesdiversität gegenüber dem Rest der Angiospermen aus (Ceratophyllaceae 6 Arten, Nymphaeaceae und Chloranthaceae 70 Arten, Magnoliaceae 2847 Arten), was dafür spricht, daß im Laufe der weiteren Entwicklung der Angiospermen die Artbildungsrate aus unbekanntem Gründen anstieg. Aus dem Barreme und Apt Portugals sind 140-150 Angiospermentaxa bekannt, überwiegend Magnoliide, ohne Zuordnungsmöglichkeit zu rezenten Magnoliiden-Familien, was dafür spricht, dass von den basalen Magnoliiden inzwischen wieder viele Taxa erloschen sind.

Kladistik der Angiospermen:

aus einer gemeinsamen Wurzel sollen sich nach älteren Vorstellungen triphyletisch entwickelt haben (alle drei Gruppen werden als **Anthophyten** zusammengefaßt wegen der blütenartigen Fortpflanzungsorgane):

1. **Gnetales** mit *Ephedra* (ca. 40 Arten), *Welwitschia* (1 Art) und *Gnetum* (30 Arten als Lianen und kleine Bäume in Regenwäldern)
2. **Bennettiteen**
3. **Angiospermen**, zunächst primitive dikotyle Magnoliiden, z.B. Nymphaeales; aus den basalen Magnoliiden entwickelten sich dann einerseits die Einkeimblättrigen, andererseits die Eudicoten und die höheren Magnoliiden. Insgesamt lassen sich vier Gruppen unterscheiden:
 - Unterklasse **Archaeomagnoliidae** (*Archaeofructus*)
 - **Magnoliide** = basale Dicotyle; Pollen ab Valangin; umfassen:
 - Magnoliales:** Nachweis ab Barreme/Apt
 - Chloranthoiden:** Nachweis ab Hauterive/Barreme
 - Laurales:** Nachweis ab Apt/Alb
 - **Monokotylen:** Nachweis ab Barreme (system. indet.),
 - Palmen** ab Campan, **Gräser** ab höhere O-Kreide
 - **Eudikotylen:** Nachweis ab Barreme/Apt (system. indet.), starke Zunahme ab mittl. Alb. Primitive **Weidengewächse** (Salicaceae) und Hamamelididae ab Apt/Alb, **Rosidae** ab O-Alb. Stamm-Ranunculaceae ab ob. Barreme/unt. Apt (Yixian-Formation).

Gegen die Theorie von den Angiospermen als Schwestergruppe der Bennettiteen und Gnetales spricht jedoch neuerdings der *Archaeofructus*-Fruchtstand (s.u.), der eine viel größere Nähe zu den Samenfarne als zu Bennettiteen und Gnetales aufweist. Danach gehen die Angiospermen direkt auf moderne Samenfarne zurück, und Bennettiteen und Gnetales sind völlig getrennte Entwicklungslinien aus Samenfarne, wobei molekularkladistische Untersuchungen in jüngerer

Zeit (im Unterschied zu früheren rRNA-Studien) auf eine erhebliche Distanz zwischen Angiospermen und Gnetales hinweisen:

letzter gemeinsamer Vorfahr

1. Linie: Angiospermen
2. Linie: --- 1. Abzweig: Cycadeen + Ginkgo
--- 2. Abzweig: Koniferen
--- 3. Abzweig: Gnetales

(Stammbaum nach cpITS-Sequenzen, s. Sci. 282, 1653, anno 1998).

1998 wurde aus dem unteren Abschnitt der Yixian-Formation NE-Chinas (Liaoning-Provinz) ein langer Angiospermenfruchtstand (*Archaeofructus liaoningensis*) (Länge 85 mm, 2 fertile Achsen mit knapp 60 Karpellen und 2 Blättern) berichtet, der allerdings erstaunlicherweise keine enge morphologische Nähe zu Gnetales und Bennettiteen zeigt, sondern eher zu Samenfarne (!), sich aber auch deutlich von Blüten und Früchten vermeintlicher basaler Angiospermen und auch in einigen wichtigen Merkmalen von Chloranthaceen unterscheidet, andererseits aber bestimmte Merkmale mit Magnoliales, sogar der Fam. Magnoliaceae, teilt. Auffällig ist die Kombination streng magnolientypischer Merkmale mit einem nichtmagnolischen (fehlendes Perianth, wie bei einigen Arten der Chloranthaceae und Piperaceae). Da eine derartige Merkmalskombination (angiospermentypische Karpelle = Fruchtblätter, keine Petale = Kronblätter: „pre-flower angiosperm“) in keiner rezenten Gruppe der Angiospermen auftritt, wird *Archaeofructus* in eine eigene Subklasse gestellt (Subklasse Archaeomagnoliidae, Klasse Magnoliopsida).

Kladistisch steht *Archaeofructus* zwischen den Samenfarne und Magnoliopsida ex *Archaeofructus*, nicht jedoch in unmittelbarer Nähe der Gnetales und Bennettiales. Dies spricht dafür, dass sich die Angiospermen direkt von „modernen“ mesozoischen Samenfarne ableiten. Weiterhin deutet die erhebliche Größe des Fruchtstandes darauf, dass sich die kleinen Blüten und Früchte der frühen Angiospermen sekundär aus Vorfahren mit großen Blüten entwickelten, also die allerprimitivsten Angiospermen nicht so kleinblütig waren wie bisher angenommen.

Im Jahre 2002 wurde dann eine weitere *Archaeofructus*-Art (*A. sinensis*) publiziert, von der fast die komplette Pflanze in exzellenter Erhaltung (einschl. Wurzeln, Blätter, Fortpflanzungsorganen) gefunden wurde (Sci. 296, 821+899) Alter: mindestens 124,6 MA, evtl. älter (lt. Originalpublikation möglicherweise oberster Jura: „at least 124.6 million years old and may be as old as uppermost Upper Jurassic“). Nach kladistischen Analysen (s.u.) stellen die Archaeofructaceae die Schwestergruppe aller modernen (Kronengruppen-)Angiospermen dar. Die „Blüte“ ist in dieser Form einmalig: sie steht terminal (weiter unten sitzen stark geschlitzte normale Blätter); im unteren Abschnitt der terminalen Blüte, deren Form etwa mit der eines sehr lose gebauten Zapfens verglichen werden könne, sitzen jeweils paarig auf kurzen Stielchen ansitzenden Staubblätter (Stamina), im oberen Teil ebenfalls kurzgestielte Fruchtblätter in helikaler oder pseudowirteliger Anordnung. Die Staubblätter fallen ab, bevor die Fruchtblätter (Karpelle) reifen (Indiz für Protandrie). Erst wenn der Pollen verteilt ist, reifen somit die Fruchtblätter, die am Sprossende sitzen. Die unreifen Karpelle (Fruchtblätter) sitzen zapfenförmig eng aneinander; während sie reifen, verlängert sich der Spross und die einzelnen Karpelle treten weiter auseinander (weitgehend helikal angeordnet). Jedes Fruchtblatt sitzt auf einem kurzen Stielchen; die genaue Zelle-für-Zelle-Untersuchung ergab, dass es keine Anzeichen für Ansätze (Narben usw.) für Brakteen, Kelch- oder Kronblätter gab (Kronblätter = Petale; Kelchblätter = Septale, Fruchtblätter = Karpelle, Staubblätter = Stamina). Dies trifft ebenso für die Stielchen zu, auf denen die paarigen Staubblätter saßen. Die Anordnung der Stamina ist helikal. Wenn die

Fruchtblätter reifen und die Staubblätter abfallen, bleiben die kurzen Stielchen der Stamina an der Achse sitzen. Die Stamina bestehen aus kurzen schlanken Filamenten und langen Staubgefäßen aus zwei parallelen Thecae, von denen jede vermutlich zwei längliche Pollensäcke enthält. Der Bau der Stamina entspricht somit demjenigen der modernen Angiospermen. Viele Staubgefäße zeigen oftmals apikale Erweiterungen, die vielleicht zum Anlocken von Bestäubern gedient haben könnten; bei diesen Staubblättern weicht die Differenzierung in Filament und Staubgefäßen von den anderen Stamina ab, was darauf deutet, dass Karpelle und Stamina nicht homolog sind. Es besteht keine Klarheit darüber, wieso die Stamina paarweise auf den Stielchen sitzen; vielleicht sind sie die letzten dichotomen phylogenetischen Überbleibsel eines größeren Verzweigungssystems mit männlichen Blüten oder isolierten terminalen Staubblättern (jedes Staubblattpaar wäre danach der Rest einer individuellen, stark reduzierten männlichen Blüte im Sinne eines seitlichen Verzweigungssystems). Pollen wurde in situ gefunden (monosulcat). Die Fruchtblätter weisen relativ lange Stielchen auf und verlängern sich im Laufe ihrer Reifung (apikale Extension); durch diese Verlängerung werden sie besser dem Wind oder Bestäubern ausgesetzt; während der Reifung vergrößert sich auch der Neigungswinkel der Karpelle relativ zur Sprossachse. Protandrie kann vermutet werden, ist aber nicht beweisbar (zur Vermeidung von Selbstbefruchtung und Inzucht). Unreife Karpelle und Ovulen sind so klein, dass alles darauf deutet, dass sie sich ohne Bestäubung und Befruchtung nicht in reife Früchte und Samen entwickelt hätten. Bei den frühen Angiospermen war die Entwicklung von Früchten offenbar von einer erfolgreichen Bestäubung zwingend abhängig; auf diese Weise verschwendeten die Pflanzen keine Energie für die Produktion steriler Samen und Früchte. Bemerkenswert ist das Fehlen jeglicher Brakteen, Kron- und Kelchblätter. Die Frucht- und Staubblätter saßen am Ende (zuoberst die Fruchtblätter, darunter die Staubblätter) von terminalen Achsen, die weiter unten mehrfach gelappte (multipinnate) Blätter trugen. Die Gesamtmorphologie der Pflanze (krautig, dünne Stiele, fein dissezierte [=zerschlitzte] zusammengesetzte Blättchen; basale Blätter haben lange Petiolen und sind größer als die distaleren Blätter; basale Blätter stärker disseziert; alle Blätter mit geschwollener Petiolenbasis als vermeintliche „Schwimmblaste“, wobei die Schwellung um so stärker ausgeprägt ist, je weiter die Blätter distal und je näher sie zu den „Blüten“ sitzen; Wurzel nur schwach entwickelt) deutet auf ein aquatisches Habitat, zusammen mit der begleitenden individuenreichen Süßwasserfischfauna. Die „Schwimmblasten“ sollten vermutlich der Pflanze einen besseren Auftrieb verschaffen und dazu beitragen, dass die terminalen „Blüten“ über die Wasseroberfläche gehalten wurden zum Zwecke der Bestäubung und evtl. auch der Samenverbreitung. Krautige und wasserlebende Pflanzen hätten in der frühen Evolution der Angiospermen Vorteile gehabt: Kräuter wachsen schneller, vermehren sich schneller (höhere Evolutionsgeschwindigkeit); im Wasser wären sie frei von der Konkurrenz anderer Samenpflanzen gewesen.

Die reproduktiven Strukturen erinnern zwar grob an gleich alte oder ältere Caytoniales und andere Samenfarne, im Detail ergeben sich aber Unterschiede: die weiblichen Strukturen sind eindeutig angiosperme Karpelle, Stamina sind angiospermentypisch mit bilateraler Symmetrie, Pollen ist nonsaccat und multisulcat. Die äußere samenumschließende Struktur der Caytoniales stellt dagegen das äußere Samenintegument dar. Die Staubgefäße der Caytoniales sind radialsymmetrisch, der Pollen ist bisaccat wie bei vielen modernen Koniferen. Somit stehen die Caytoniales (und anderen Samenfarne) außerhalb des Stammbaumes, der von *Archaeofructus* und den rezenten Angiospermen gebildet wird. Außerdem sind die männlichen und weiblichen Organe bei *Caytonia* nicht miteinander räumlich assoziiert und standen wahrscheinlich auf unterschiedlichen Achsen (im Gegensatz zu den typisch angiospermen Achsen von *Archaeofructus*, die bisexuell sind mit den weiblichen Organen oberhalb der männlichen).

Sofern es sich bei *Archaeofructus* nicht schon um eine weit abgeleitete Form handelt, erlaubt sie Mutmaßungen über das Aussehen der basalsten Angiospermen: es könnten Kron- und

Kelchblätter gefehlt haben (frühere Phylogenien ohne Berücksichtigung von *Archaeofructus* sprachen dagegen für das Vorliegen eines Perianth = Blütenhülle = Summe aller Kron- und Kelchblätter), und es könnte sich um aquatische Pflanzen (ähnlich einigen Nymphaeales) gehandelt haben. Eigene Bewertung: es ist allerdings sehr hypothetisch, von *A.* auf die primitivsten Angiospermen zu schließen, da bei einem Alter von 125 MA seit dem Auftreten der ersten Angiospermen genug Zeit vergangen wäre, dass sich auch weiter abgeleitete Formen bilden konnten, z.B. mit sekundärem Verlust des Perianth oder sekundärem Übergang zum Wasserleben.

Unklar ist auch, was hier eigentlich als Blüte zu definieren ist. Sind die paarigen Staubblätter jeweils ein normales Androeceum (=Summe der Stamina), oder der Rest eines ehemaligen komplexen lateralen Verzweigungssystems, also einer ganzen männlichen Blüte? Oder stellt der ganze Satz aus Fruchtblättern und darunter ansetzenden Staubblattpaaren als Ganzes eine Blüte dar? Vielleicht stellt *Archaeofructus* ein Stadium der Angiospermenentwicklung dar, in dem die Fortpflanzung selbst angiosperm verlief (Ovulen in Karpellen eingeschlossen), während die Organisation der Blüteneinheit noch nicht klar festgelegt war. Dass die Staubblätter unterhalb der Fruchtblätter entspringen, ist ein Merkmale für eine Blüte; da zwischen den Staubblättern und Fruchtblättern keine Narben von Hochblättern oder anderen Organen gefunden wurden, repräsentiert jeder Spross eine Blüte und nicht einen Blütenstand.

In diesem Sinne spricht *A.* auch **für die Pseudanthium-Theorie** (d.h. die Vorfahren der Angiospermen hatten getrennte Verzweigungssysteme für männliche und weibliche Organe, die dann in einer Weise fusionierten, dass sie dichter wurden und an einem Spross die terminalen Karpelle dann über den Staubblättern saßen; Kron- und Kelchblätter entstanden dann aus den weiter unten ansitzenden modifizierten vegetativen Blättern; potentielle Vorfahren mit männlichen und weiblichen Organen auf separaten Ästen finden sich unter den mesozoischen Samenfarne). Die bisexualen Blüten entstanden dadurch, dass die separat entweder mit männlichen oder mit weiblichen Organen besetzten Sprosse kürzer wurden und die Fortpflanzungsorgane dadurch zueinander rückten (wie in den modernen Blüten).

A. spricht dagegen **gegen die Euanthium-Theorie**, wonach die Angiospermenblüten aus einem bisexualen Blütenzapfen (Strobilus) mit zahlreichen helikal angeordneten Ovulen und pollentragenden Organen (wie bei *Cycadeoidea* und anderen Bennettiteen) hervorgegangen sind; die Fortpflanzungsorgane waren bei ihnen schon mit einem Perianth verbunden, um Insekten anzulocken. Im Sinne der Pseudanthium-Theorie stellten dagegen die Stielchen, die die paarigen Staubblätter bei *A.* tragen, die Reste eines früheren komplexen Verzweigungssystems (männlicher Blüten) dar; Kron- und Kelchblätter wären bei *A.* dagegen noch nicht aus den unterhalb der männlichen Organe ansitzenden Blättern entwickelt gewesen. (Diese Interpretation gilt aber nur, wenn *A.* nicht schon zu weit abgeleitet ist und die Kelch- und Kronblätter sekundär verloren gingen) (Sci. 296, 899).

Allerdings gibt es auch eine kritische Sicht zu *Archaeofructus* (Nat. 421, 811): sie hat einige Ähnlichkeiten mit anderen mesozoischen Samenpflanzen wie den Caytoniales. Karpell-artige Strukturen sind auch von anderen in vermeintlicher Nähe zu den Angiospermen stehenden Samenpflanzen wie Caytoniales bekannt. Offen ist, ob die die Eizelle umschließende Struktur von *Arch.* wirklich ein echtes Fruchtblatt (Karpell) oder karpell-ähnlich ist. Somit bleibt strenggenommen offen, ob es sich wirklich um eine Angiosperme handelt (als Schwestergruppe der Kronengruppen-Angiospermen), oder um eine bisher unbekannte Gruppe von Samenpflanzen außerhalb der Angiospermen.

Im Jahr 2007 wurde eine weitere Angiosperme aus der Yixian-Formation beschrieben (*Hyracantha* = „*Sinocarpus*“). Auch hiervon ist inzwischen die gesamte Pflanze bekannt (Wurzeln, Achsen,

Zweige, terminale Früchte); möglicherweise aquatisch, evtl. in der Nähe der Eudicoten stehend (PNAS 104, 9370). Die Gattung *Hyrkantha* war bereits im Jahr 1983 aus dem Mittleren Alb Kasachstans beschrieben worden; die rispenförmige Blüte wurde damals in der Verwandtschaft der Ranunculaceae und Paeoniaceae gestellt (Rev. Palaeobot. Paly. 40, 91). Sie wird aber auch als Mitglied der Stammlinie der Ranunculaceae diskutiert (Nat. 471, 625).

Kladogramm (Sci. 296, 900):

LCA aller Samenpflanzen: I--- *Ginkgo* (I = nicht aufgelöst)
 I--- *Ephedra* + *Pinus*
 I--- *Cycas* + *Bowenia* + *Zamia*
 I - ----- ***Archaeofructus***
 --- *Amborella*
 --- Nymphaeales (z.B. *Brasenia*) + Hydatellaceae**
 --- *Austrobaileya* + (*Illicium** + *Schisandra*)
 --- *Ceratophyllum* + Tricolpate (=Eudicoten)
 --- Magnoliales iwS. + (*Acorus* + Monokotyle)
 + --- *Hedyosmum* + (*Chloranthus* + *Sarcandra*).

* Sternanis; ein Baum in China und Vietnam; von ihm stammt das Gewürz Sternanis, das z.B. bei Weihnachtsgebäck verwendet wird

** früher fälschlicherweise zu den Gräsern gestellt; 2 Gattungen (*Hydatella*, *Trithuria*), ca. 10 Arten, kleine wasserbewohnende Pflänzchen in Australasien und Indien (Nat. 446, 269 + 312).

Im Jahr 2011 wurde mit *Leeffructus* eine basale Eudicote aus der Yixian-Formation beschrieben, gleichalt mit *Hyrkantha decussata* und *Archaeofructus sinensis* (*A. liaoningensis* und *A. eoflora* sind ca. 2 MA älter); Altersspanne 122,6 – 125,8 MA (Grenzbereich O-Barreme/U-Apt). Die Pflanze verfügt über tief eingeschnittene, trilobierte Blätter mit lobierten Rändern – sehr ähnlich dem heutigen Rittersporn; drei bis vier Blätter setzen auf gleicher Höhe an der Achse an. An einem längeren Stiel (5 cm) sitzt terminal eine Frucht (6 mm lang, 5 mm breit) mit fünf langen Fruchtblättern. Der gesamte Spross ist 16 cm lang. Die Pflanze ähnelt insgesamt gesehen mehreren modernen Gattungen der Ranunculaceae und wird als ausgestorbenes Taxon entlang der Stammlinie der rezenten Familie interpretiert.

Eudicoten waren bisher durch die definierenden (tricolpaten) Pollen aus Sedimenten der Barreme-Apt-Grenze von der Küste Gabuns und aus dem frühen Alb der Potomac-Formation bekannt. *Leeffructus* stellt nun den ersten sicheren makrofossilen Nachweis aus dem Bereich der Barreme-Apt-Grenze (Nat. 471, 625) dar.

Phylogenie der Angiospermen:

1999 wurde schließlich in einem großen Projekt (Deep Green), an dem 200 Wissenschaftler aus 12 Staaten beteiligt waren, das Rätsel der Kladistik der frühen Angiospermen in einem molekularkladistischen Ansatz, der alle drei Erbsysteme (Chloroplasten-DNS, mtDNA, nukleäre DNS, z.B. 18S rDNA) berücksichtigt, intensiv bearbeitet. Insgesamt wurden fünf Gene (8733 Basenpaare) untersucht (bei 105 Arten aus 103 Gattungen, 63 Familien der Angiospermen und Gymnospermen). Wesentliche Ergebnisse:

a) Die Gnetales sind nicht die Schwestergruppe der Angiospermen, sondern sind weit abgeleitete Koniferen (!) Dies bedeutet auch, dass die Dichotomie zwischen rez. Gymnospermen und der Linie zu den Angiospermen bis ins Karbon (und nicht, wie bisher angenommen, ins Perm oder in die Trias) zurückreicht.

b) Die rezenten Gymnospermen insgesamt sind die Außengruppe der Angiospermen; die rez. Gymnospermen sind monophyletisch. Die Cycadeen sind die Schwestergruppe von (Ginkgoales + Koniferen + Gnetales), die Ginkgoales sind die Schwestergruppe der (Koniferen + Gnetales). Innerhalb der „Koniferen“ zweigt zunächst die Linie zu (*Metasequoia* + *Podocarpus*) ab, als Schwestergruppe von den (Kiefern + Gnetales). Danach zweigt *Pinus* ab, und die Gnetales bilden die am weitesten abgeleitete Gruppe der rezenten Gymnospermen und wären aus kladistischer Sicht in die Koniferen zu integrieren! (*was aber keinesfalls allgemeiner Konsens ist!*)

c) Damit entfällt die Anthophyten-Hypothese, und die Ähnlichkeiten zwischen Gnetales und Angiospermen (z.B. doppelte Befruchtung bei *Ephedra*) beruhen auf Konvergenz als pseudangiosperme Eigenschaften.

Innerhalb der Angiospermen ergibt sich weiterhin die rez. *Amborella* als basalstes rezentes Taxon, gefolgt von den Nymphaeales als zweiter Linie und den (Illiciales + Trimeniaceae + *Austrobaileya*) als dritter Linie. Die vierte Linie stellen dann die Monokotylen dar, wobei sich *Ceratophyllum* als erster Seitenzweig innerhalb der Monokotylen darstellt. Es folgen dann in der dicotylen Linie zunächst die Chloranthaceae. Anschließend spalten sich die Angiospermen in die Linie zu den Eudicoten einerseits und den höheren Magnoliiden andererseits auf. Letztere bestehen einerseits aus den Piperales + Winterales, andererseits aus den Magnoliales + Laurales:

--- Außengruppe; alle rezenten Gymnospermen (monophyletisch)

Ab jetzt: Angiospermen (streng monophyletisch; ca. 350 Familien)

1. Abzweig: *Amborellaceae* (1 Art, Neu-Kaledonien, Südpazifik; winziges Pflänzchen mit creme-farbenen Blüten und roten Früchten); auch in anderen, unabhängigen Studien als basalste Position innerhalb der Angiospermen bestätigt
2. Abzweig: Nymphaeales (*Nymphaea*, *Nuphar*, *Brasenia*, *Cabomba*) (Nachweis ab Barremer/Apt) + Hydatellaceae (*Hydatella*, *Trithuria*)
3. Abzweig: *Austrobaileya* + *Trimenia* + *Illicium* + *Schisandra* + *Katsura* (Illiciales, Trimeniaceae und *Austrobaileya*) (Familien: *Austrobaileyaceae* und *Trimeniaceae* aus Australasien und *Illiciaceae* und *Schisandraceae* aus Ostasien/östl. Nordamerika) („ANITA-Konzept“)

Ab jetzt: Euangiospermen

4. Abzweig: Monokotyle

4.1 Seitenzweig: *Ceratophyllum*; alternativ – in einer anderen Multigenstudie – ist *Ceratophyllum* die Schwestergruppe der Eudikoten.

4.2 Die Kladistik innerhalb der Monokotylen ist mit großen Unsicherheiten belegt, je nach ausgewählten Genen bei einer Multigenanalyse. Insgesamt 65000 monokotyle Arten rezent.

5. Abzweig: Chloranthaceae (fossil schon in der Unterkreide nachgewiesen)

6. Dichotomie in höhere Magnoliide und Eudikotyle

- 6.1 Höhere Magnoliidae (ca. 3 % aller Angiospermen):

6.1.1 Winterales + Piperales

6.1.2 Magnoliales + Laurales

(Die Subklasse Magnoliidae umfasst Chloranthaceae, Winterales, Piperales, Laurales und Magnoliales)

- 6.2 Eudikotyle; dabei zweigen der Reihenfolge nach ab:

6.2.1 Ranunculales

6.2.2 Proteales

6.2.3 Trochodendrales

6.2.4 Gunneraceae + Myrothamnaceae

6.2.5 Eudikoten-Radiation (die Mehrzahl der Angiospermen, z.B. Saxifragales, Rosales, Caryophyllales, Asteriden [Cornales, Ericales, Euasteriden I und II]). Die bekannten Subklassen der Eudikoten entsprechen nicht den genkladistischen

Befunden, z.B. Dilleniidae und Hamamelidae.
Allerdings sind die kladistischen Ergebnisse innerhalb der höheren
Eudikoten statistisch nicht sehr sicher.

Neben den Sequenzanalysen wird die basale Position der Abzweige 1 – 3 durch Insertionen und Deletionen bewiesen. Auch viele fossile Reste aus der Unterkreide zeigen Ähnlichkeiten mit diesen drei Gruppen.

Die basalen Angiospermengruppen sind sehr artenarm, was dafür spricht, dass die Tendenz zu einer hohen Diversifikationsrate erst später in der Angiospermenevolution entstand, möglicherweise dadurch, dass die frühen Angiospermen zunehmend krautige Habitate besiedelten.

Das ANITA-Konzept wurde inzwischen durch eine winzige fossile Seerosenblüte aus der Fam. Nymphaeaceae (120 MA, Vale de Agua, Portugal) bestärkt; es handelt sich um das älteste Fossil der fünf ANITA-Familien (Amborellaceae, Nymphaeaceae, Illiciaceae, Trimeniaceae, Australobaileyaceae) – also der basalsten rezenten Angiospermenfamilien - aus der U-Kreide. Die Blüte war nur 3 mm lang und zählte 2 mm im Durchmesser (mit Blütenblättern aber ca. 10 mm). Lediglich die Morphologie eines zwischen den Resten der Staubblätter entdeckten Pollenkornes weicht von den rezenten Nymphaeaceae ab, findet sich aber bei anderen ANITA-Familien; die netzförmige Skulptur deutet auf Insektenbestäubung. Im Jahr 2007 musste das ANITA-Konzept um die kleine wasserlebende Familie Hydatellaceae (2 Gatt., ca. 10 Arten; Indien und Australasien) erweitert werden, die sich als Schwestergruppe der Nymphaeales im Monophylum (Hydatellaceae + Nymphaeales) erwies (Nat. 446, 312).

Oleanane (als Biomarker für Angiospermen; TAYLOR et al., Paleobiology Spring 2006): Oleanane gelten als angiospermenspezifische Biomarker; parallel zur Diversifikation der Angiospermen in der Kreide nimmt der Oleanan-Gehalt in den Sedimenten stark zu. Tausende von Angiospermentaxa enthalten Oleanane, aber keinesfalls alle Arten; in den basalen Angiospermengruppen liegt der Anteil bei 4-6 %, in den höheren Gruppen bei über 20 % (max. 43 %). Die basalsten rezenten Taxa (im Sinne des ANITA-Konzepts) wurden noch nicht untersucht, man geht aber davon aus, dass die Oleanansynthese schon vor den Kronengruppenangiospermen entwickelt wurde. Vor der Kreide sind Oleanane bisher nur aus einer Kohle des O-Karbons (Westfal D) aus Illinois sowie zwei jurassischen Ablagerungen (Kohle von Schottland; Meeressediment, Russland) nachgewiesen. Außerhalb von Angiospermen wurden Oleanane bisher nur einmal bei Flechten nachgewiesen (allerdings vor langer Zeit und mit veralteter Methode, daher unbrauchbar) und bei sehr wenigen modernen Farntaxa (wohl auf einem anderen Syntheseweg), wobei die Farnlinien, die diese (wenigen) Taxa enthalten, erst in der M-Kreide diversifizierten. Keine Oleanane fanden sich in Medullosa und Cordaiten des Karbons sowie Koniferen der Kreide. TAYLOR et al. konnten dann in 2006 nachweisen, dass sich Oleanane *nicht* in rezenten Gnetophyten finden, aber in drei Arten von Bennettiteen (*Dioonites*, *Cycadeoidea*) aus dem Apt, aber auch in *Gigantopteris* aus dem O-Perm von Guizhou/China (gleichzeitig der zweitälteste Nachweis von Oleananen überhaupt).

Die Befunde bestätigen, dass die Gnetophyten offenbar den Angiospermen nicht nahe stehen. Sie sprechen aber auch gegen eine Positionierung der Gnetophyten innerhalb der Koniferen, denn den Gnetophyten fehlen die Diterpene, die sich im Harz aller Koniferenfamilien finden. Eine kladistische Analyse unter Einschluss der Gigantopteriden (mit der Einschränkung, dass von diesen keine reproduktiven Strukturen bekannt sind, so dass Gigantopteriden nur unter Vorbehalt berücksichtigt werden konnten) ergab einen monophyletischen Clade von Anthophyten innerhalb der (monophylen) Samenpflanzen (mit Medullosa, mesozoischen Samenfarne, Cycadeen und Koniferen als Außengruppen), wobei dieser Anthophytenclade die Pentoxylales, Bennettiteen, Angiospermen, Gigantopteriden und Gnetophyten umfasst:

ANTHOPHYTEN:

- Pentoxylales
- Bennettitales
- Angiospermen
- Gigantopteriden + Gnetophyten

Die Inklusion der Gigantopteriden in die Anthophyten als solche erweist sich dabei als stabil, die genaue Position in Bezug zu den Gnetophyten und Pentoxylales allerdings nicht. Unter Berücksichtigung der Oleanan-Daten könnten Gigantopteriden und Bennettiteen zur Angiospermen-Stammlinie gehören (Oleanan-Daten von Glossopteridales, Caytoniales, Crystospermales liegen noch nicht vor), vorausgesetzt, dass die Oleanane einmalig innerhalb der Samenpflanzen entstanden. Die Linie zu den Angiospermen hätte sich demnach noch im späten Paläozoikum separat von den übrigen Samenpflanzen entwickelt.

Doppelte Befruchtung der Angiospermen: Die Reduktionsteilung führt zu acht haploiden Kernen; drei der Kerne wandern zum Mikropyle-Ende und bilden den Eiapparat (1 Eizelle und 2 Synergiden), drei Kerne bilden die Antipodenzellen, die beiden übrigen wandern zur Mitte, verschmelzen und bilden den diploiden sekundären Embryosackkern. Bei der Befruchtung dringt der Pollenschlauch in eine der beiden Synergiden und entlässt zwei Spermazellen: eine befruchtet die Eizelle, die andere verschmilzt mit dem (diploiden) sekundären Embryosackkern und initiiert damit die Bildung des sekundären Endosperms, das ist das Nährgewebe für den Embryo. Dieser Mechanismus der doppelten Befruchtung gilt als Autapomorphie der Angiospermen. Auch basale Angiospermen (*Amborella*; Austrobaileyales: nur 2 Arten, NO-Australien; Nymphaeales) zeigen grundsätzlich diesen Mechanismus der doppelten Befruchtung, aber mit Abweichungen z.B. bei der Embryosack-Entwicklung, was auf eine Phase struktureller und ontogenetischer Labilität bei frühen Angiospermen deutet (Natw. Ru. 12/2006 S. 676).

Ökologie der frühen Angiospermen: Die allerersten Angiospermen waren vermutlich keine großblütigen, verholzenden Magnoliiden (wie früher angenommen), sondern kleine einfach gebaute krautige Gewächse, die Eigenschaften von Chloranthaceen, Piperales und Ranunculidae miteinander verbinden. Hierfür spricht der Blütenfund einer Chloranthacee aus dem Apt, aber auch der Befund, daß die ältesten Holzreste ebenfalls frühestens aus dem Apt bekannt sind und krautige Magnoliidae und ursprüngliche Monokotyle große Gestaltähnlichkeit aufweisen. Die neuesten kladistischen Befunde (Deep Green) sprechen sogar dafür, dass den frühesten Angiospermen möglicherweise sogar effektive wasserleitende Systeme oder geschlossene Karpelle fehlten. Die Karpelle der frühesten Angiospermen wurden anscheinend durch Sekrete versiegelt. Unsicherheit besteht auch darüber, ob die ersten Angiospermen, wie bisher angenommen, tatsächlich selbstkompatible (selbst-befruchtende) Pflanzen waren; so basale Pflanzen wie *Illicium* und *Austrobaileya* sind selbst-inkompatibel. Xylemgefäße entwickelten sich erst nach Abzweigung von *Amborella*, da diese gefäßlos ist.

Alle Indizien sprechen also dafür, dass die frühen Angiospermen kleinblütig und krautig sowie wasserbewohnend waren; aus diesem Grund hatten reproduktive Strukturen gute, Blätter und Stiele schlechte Erhaltungschancen, was die Diskrepanz in der Relation der fossilen Funde (reproduktive Strukturen relativ viel häufiger als Blattfossilien) erklärt. In der Crato-Formation Brasiliens (Apt/Alb) dominieren krautige Wasserpflanzen innerhalb der gesamten Angiospermenpopulation. *Archaeofructus* deutet dagegen darauf, dass die primitivsten Angiospermen große Fruchtstände aufwiesen.

Aus Untersuchungen an den basalsten rezenten Angiospermen im Rahmen des ANITA-Konzeptes (*Amborella*, Nymphaeales, Austrobaileyales) versucht man auf die Ökologie und Physiologie der frühesten Angiospermen zu schließen. Die meisten dieser basalen rezenten Taxa weisen Merkmale auf, die auf schattige, feuchte und störungsanfällige Habitats weisen (niedrige und schon bei geringen Lichtdichten abgesättigte Photosyntheseraten; Blattanatomie adaptiert an das Einfangen von Licht im Unterholz, kleine Samen, Fortpflanzung durch Ableger). Eine Ausnahme bilden die Chloranthaceen mit ihren höheren Photosyntheseraten und Sämlingen, die auch in sonnigen, störungsanfälligen Habitats gedeihen; dies mag erklären, weshalb diese Familie schon in der Kreide unterschiedliche Lebensräume besiedeln konnte. Nymphaeales stellen eine frühe Radiation in sonnige, aquatische Habitats dar. Es wird daher vermutet, dass die frühesten Angiospermen (holzige?) Pflanzen waren, die in dämmerigen, störungsanfälligen Unterholzhabitats und/oder schattigen Ufergegenden lebten. Diese ökologischen Verhältnisse könnten die Diversität der Angiospermen vor dem Apt und auch die Diversität der basalsten rezenten Linien beschränkt haben. Die vegetative Flexibilität, die sich unter diesen schwierigen Bedingungen entwickelte, könnte dann aber ein Schlüsselfaktor für die Diversifikation in andere Lebensräume gewesen sein. Die Indizien aus der Untersuchung der rezenten Taxa korrelieren gut mit den fossilen Befunden (Paleobiol. Winter 2004).

Am Ende der Unterkreide waren dann bereits folgende Bäume vertreten: **Magnolie, Pappel, Weide, Anona, Sassafras, Zimtbaum, Aralien, Platanophyllum, Eiche, Eukalyptus, Myrica (Myrtengewächse)**. Platanoid Fossilien spielen in der mittl. Kreide eine große Rolle, die Fam. Platanaceae ist schon im Apt vertreten.

Folgende krautige Bedecktsamer sind bereits in der U-Kreide nachweisbar: **Sumpffilien-, Froschlöffel-, Lilien-, Schraubenbaumgewächse, Pfeilkraut (*Sagittaria*) und Rohrkolben** (Schraubenbaumgewächse, Pandanales), Nymphaeales, wahrscheinlich Ranunculaceae.

(s. auch Liste im Anhang „Paläobotanik“ unter „Angiospermen“)

Die Zuordnung der kretazischen Angiospermen zu modernen Gattungen muss allerdings mit großer Vorsicht betrachtet werden! Viele Zuordnungen erwiesen sich inzwischen als unzutreffend! (CLEAL/THOMAS 2009).

Bei den Monokotylen ist mit dem Pollentaxon *Mayoa portugallica* aus dem Barreme/Apt bereits der rez. Tribus Spathiphyllae (rezent: *Spathiphyllum*) aus der UF Monsteroideae der **F Araceae = Aronstabgewächse** nachgewiesen. Dies passt zu der basalen Position der Araceae und anderer Alismatales als Schwestergruppe aller anderen Monocoten abgesehen von der noch tiefer positionierten *Acorus* (Kalmus) (PNAS 101, 16565). Nach molekularen Daten sollen am Ende der Unterkreide bereits 14 Linien der rezenten Monocoten existiert haben (PNAS 97, 4707).

Somit sind mindestens vier der (rez.) 11 Unterklassen der Angiospermen am Ende der Unterkreide vorhanden: **Magnoliidae, Hamamelididae, Rosidae, Liliatae**.

Nymphaeales: ab Barreme/Apt (z.B. *Monetianthus mirus*, Alb Portugals)

Poaceae: mindestens ab Alb (Phytolithe und Epidermisreste von Poaceae im Gebiss eines basalen Hadrosauroiden aus dem Alb Chinas; aus biogeographischen Gründen müssen

sich die Poaceae schon im Barreme in Laurasia und Gondwana ausgebreitet haben

Lauraceae: wahrsch. im Alb, sicher im untersten Cenoman (s. auch Pal. 52, 323).

Platanaceae: ab Apt bzw. naA sicher ab Alb

Hamamelididae (basale): ab Alb

Magnoliales ieS.: ab Barreme

Winteraceae: aufgrund von winteraceen-spezifischen Pollen ab ob. Barreme/unt. Apt (*Walkeripollis*), rez. nur 65 Arten; rein gondwanisch, in Afrika bis ins untere Miozän persistierend, rez. 1 Art (*Takhtajania*) in Madagaskar, ansonsten rez. nur in Australien und malayischen Raum; "lebende Fossilien". NaA. Winteraceen-Holz (keine Tracheen!) bereits in der U-Kreide Israels.

Piperales: evtl. ab Apt, sicher ab Alb

Ranunculidea: evtl. ab Alb

Calycanthaceae: wahrsch. ab Alb.

Mit der aquatischen *Montsechia* war im Barreme (zeitgleich mit *Archaeofructus*) auch schon die Schwestergruppe von *Ceratophyllum* vertreten. Da *Ceratophyllum* wahrscheinlich die Schwestergruppe der Eudikoten darstellt, müssen die Angiospermen im Barreme schon weiter entwickelt gewesen sein als bisher angenommen (PNAS; doi: 10.1073/pnas.1509241112).

Herkunft der Angiospermen: Die Analyse der Verbreitungsgebiete rezenter primitiver Angiospermen läßt auf eine Entstehung in tropisch-montanen Bedingungen im Gebiet zwischen Indien und Polynesien in Südostasien schließen. Die Entstehung unter montanen tropischen Bedingungen erklärt einerseits das Fehlen sicherer präkretazischer Fossilien, andererseits die hohe Evolutionsgeschwindigkeit unter den Bedingungen der Isolation sowie die neotenen Eigenschaften.

Dynamik der Ausbreitung: Nach seltenen Funden aus dem Neokom beginnt im Alb die dramatische Ausbreitung der Angiospermen auch dort, wo aus dem Apt noch keine Angiospermen bekannt sind; allerdings sind im Alb Cycadeen, Bennettiteen, Ginkgophyten, Koniferen und Farne noch immer dominierend; nur an wenigen Orten (Portugal, Aspen, Dakota) erlangten die Angiospermen schon im Alb die Vorherrschaft. Auch der Anteil der Angiospermenpollen nimmt mit dem Alb deutlich zu; bis dahin waren sie zumindest in höheren Breiten noch ohne Bedeutung. Waren die Angiospermen im Neokom und Apt noch kleinblättrig, traten im Alb auch großblättrige Formen hinzu; die Kleinblättrigkeit präalpbischer Angiospermen wird damit erklärt, daß es sich um die ersten Vorposten einer sich nach Norden vorschiebenden Migrationswelle handelte, die dabei auf noch recht ungünstige Entwicklungsbedingungen traf.

Als Grund für den dramatischen Umbruch der Floren am Ende des Alb innerhalb weniger MA werden klimatische Veränderungen (die Angiosp. hatten sich ja möglicherweise in Gebirgen unter schwierigsten Bedingungen neotenenisch entwickelt!) vermutet, die mit den Gebirgsbildungen, marinen Transgressionen und Regressionen dieser Zeit verbunden waren. Die an die Montanregionen angepaßten Angiospermen hatten in dieser kritischen Phase eine höhere evolutionäre Plastizität und Anpassungsfähigkeit, wobei auch die komplexen Beziehungen zu Insekten eine entscheidende Rolle spielten und die Evolution der Angiospermen parallel zur Evolution saugender Insekten verlief. Blütenstetigkeit führte zur Isolation und einer Steigerung der Evolutionsgeschwindigkeit. Die Radiation der Insekten war allerdings schon in Trias und Jura vor der Radiation der Angiospermen erfolgt; im Dogger waren bereits 65 - 88 % aller Typen von Mundwerkzeugen bei Insekten präsent (s. Dogger; möglicherweise enthalten diese Daten auch „zu

alt“ datierte Insekten der Jehol-Gruppe). Aber auch die Blüten der Bennettiteen waren offenbar von Insekten bestäubt worden, mittelkretazische Gnetalespollen sprechen nach Größe und Form ebenfalls für Insektenbestäubung, selbst bei einigen mesozoischen Samenfarne wurde sie nachgewiesen: frühe Angiospermen konnten also bereits auf bestäubende Insekten zurückgreifen. Die fossilen Angiospermenblüten der U- und M-Kreide weisen eindeutig auf Insektenbestäubung hin, zunächst durch pollen-sammelnde und -fressende Insekten; Blüten für nektarsammelnde Schmetterlinge und Hymenoptera erschienen erst später.

Die Früchte und Samen der kretazischen Angiospermen sind klein und mit einer Ausnahme (eine Frucht mit hakigen Stacheln aus dem Valangis/Hauterive Portugals) ohne spezielle Hinweise auf eine Verbreitung durch Vögel oder Säugetiere; die Entstehung fleischiger Früchte steht im Zusammenhang mit der Evolution der Vögel und Säuger und erfolgte frühestens in der höheren Kreide.

Nachdem in der U-Kreide auf Früchte und Samen spezialisierte Flugsaurier entdeckt wurden, wird spekuliert, daß diese eine erhebliche Bedeutung bei der Ausbreitung der Angiospermen hatten und ggf. für die sprunghafte Ausbreitung innerhalb weniger Jahrmillionen verantwortlich sein könnten.

Kinetik des Florenwechsels: Untersuchungen können sich nur auf fossilfähige Areale (Fluß-, Lagunenablagerungen des Flachlands) beziehen; Gebirgsregionen, Wüsten usw., in denen sich Angiospermen aufgrund ihrer Physiologie viel besser behaupten konnten als damalige Konkurrenzpflanzen, sind fossil nicht faßbar; somit könnte die plötzliche Ausbreitung der Angiospermen ein Artefakt sein und nur für Flachlandregionen zutreffen.

Für Flachlandareale ist gesichert, daß die Radiation der Angiospermen auf Kosten der Pteridophyten und Cycadophyten erfolgte; die Koniferen blieben weitgehend unbeeinträchtigt; deren Artenzahl ging kaum zurück, allerdings erfolgte eine Veränderung in der Zusammensetzung der Koniferenpopulationen (Abnahme der Cheirolepidiaceae). Im Zeitraum zwischen 115 und 90 MA steigt der Anteil der Angiospermen im Flachland von nahezu 0 auf ca. 70 %; in der höheren Oberkreide gibt es nur selten Floren mit einem Angiospermenanteil unter 30 %.

Nach maximaler Artenvielfalt der Cycadophyten im Neokom und der Pteridophyten im Barreme/Apt setzte ein rascher Niedergang ein, besonders bei den Cycadophyten, wo bereits im Barreme/Apt eine Halbierung gegenüber dem Neokom erfolgte; der drastischste Einbruch geschah aber im Alb. Im Cenoman sind sie auf weit weniger als 10% der neokomischen Vielfalt zusammengebrochen. Die Abnahme der Diversität der Cycadophyten beginnt allerdings schon kurz vor der Radiation der Angiospermen; ob hier ein kausaler Zusammenhang zu den Ursachen der Angiospermenradiation (?Klimaveränderungen, ?biogeographische Effekte) besteht oder nur ein "sampling artefact" vorliegt, ist noch offen.

Bei den Pteridophyten erfolgte der Rückgang langsamer; der Haupteinbruch fiel auch hier ins Alb, danach stabilisierte sich aber die Artenvielfalt auf einem Niveau, das etwa 1/3 des barremisch-aptischen Maximums entspricht, aber noch auf dem des Malms liegt. Am Ende der Kreidezeit machten Pteridophyten und Cycadophyten zusammen jedenfalls nur selten mehr als 30% der Arten aus.

Die Artenvielfalt der Angiospermen stabilisierte sich dann im Laufe der Oberkreide; erst im Alttertiär erfolgte - ausgehend von diesem langfristigen Plateau - eine weitere Diversifikation. Auch in der Oberkreide gibt es noch Floren (z.B. Wyoming, 72 MA) in subtropisch-feuchtem Klima mit einem Angiospermenanteil von nur 25 % (meist Fächerpalmen), dominiert von Farnen (50 %), gefolgt von Koniferen und Cycadeen.

In Portugal fanden sich an einer Lokalität (Torres Vedras), die wahrscheinlich dem späten Barreme bis frühen Apt zuzuordnen ist, bereits ca. 50 verschiedene Angiospermen-Taxa (als Mesofossilien!). Eine andere Lokalität (Famalicao), die dem späten Apt bis frühen Alb zugeordnet wird, lieferte über 100 verschiedene reproduktive Strukturen in der Mesoflora. An beiden Lokalitäten dominieren aber Taxa, die monoaperturate Pollen produzierten (wie z.B. Chloranthaceae, Nymphaeales), sowie basale Linien der Monokotylen (Alismatales). Eudikoten finden sich in diesen frühen Mesofloren noch selten. Im späten Cenoman wird die Flora Portugals dagegen bereits von verschiedenen Gruppen der Eudikoten („Core eudicots“) dominiert, ebenso im Campan und Maastricht (Rev. Pal. Paly. 162, 341). Im mittleren bis frühesten späten Alb NE-Spaniens dominierten in einer Ebene mit Brack- und Süßwassersümpfen Taxa mit monosulcaten Pollen; daneben einige tricolpate Pollentaxa. Geringere Diversität der Angiospermen als in der Oberkreide (Rev. Pal. Paly. 162, 362).

Im späten Apt bis frühen Alb des Araripe-Becken Brasiliens fanden sich in 17 Proben aus einem 150 m dicken Schichtpaket 70 verschiedene Angiospermen-Pollentaxa; Angiospermen machten durchschnittlich 7 % (max. 18 %) der Pollen aus. Es dominierten monocolpate Pollen von „Magnoliiden“ sowie Pollen von Monokotylen, aber auch Pollen, die von Eudikoten stammen dürften wie die triaperturaten Formen *Rousea*, *Tricolpites*, *Striatopollis*. Die Häufigkeit von Angiospermenpollen korrelierte dabei eng mit der Häufigkeit der Pollen des hygrophilen Farns *Afropollis*. Dies spricht zugunsten der Hypothese, dass die frühen Angiospermen in feuchten, schattigen und störungsanfälligen Habitaten in niederen Paläobreiten evolvierten und diversifizierten (Rev. Pal. Paly. 161, 105).

Problem der präkretazischen Angiospermenfunde:

Während aus kladistischen Gründen die Angiospermenlinie bereits im Keuper (und als von den rezenten Gymnospermen isolierte Linie bereits im Karbon!) existiert haben müsste, kann kein einziger der behaupteten präkretazischen Angiospermenfunde tatsächlich Angiospermen sicher zugeordnet werden: Die vermeintlichen Angiospermenfunde hängen vielfach mit den pseudoangiospermiden Eigenschaften vieler mesophytischer Pflanzen (ab Keuper nachweisbar) zusammen:

- Caytoniales: Pollenkörner in Samenanlagen, also nacktsamig
- *Sanmiguelia* (O-Trias Colorados): palmenähnliche Blätter, aber ohne Mittelrippe, daher eher Cycadophyte
- *Furcula* (Rhät Grönlands): Gabelblatt, aber mit Spaltöffnungen vom Bennettiteen-Gnetatae-Typ
- *Sahnioxylon-Homoxylon*-Holz (Jura Indiens): Bennettiteen-Holz
- Pollenkörner (Eucommidites, *Classopolis*): Gymnospermenpollen

Das Fehlen triaperturater Pollen in den vielen reichen Pollenfloren von Jura und Trias belegt, daß zumindest die Eudikotylen offenbar tatsächlich erst im Barreme erschienen. Allerdings wurden aus der M-Trias Norwegens Pollen berichtet, die monosulcaten und ggf. auch triaperturaten Angiospermenpollen der Unterkreide stark ähneln. Dies sind die ältesten Pollen mit Angiospermenmerkmalen, im Carn folgen weitere Taxa von anderen Fundstellen. Details s. unter Paläobotanik. Sichere Angiospermenpollen sind aber erst aus dem Hauterive bekannt (TAYLOR et al. 886).

Zusammenfassender Kenntnisstand zur frühen Evolution der Angiospermen anno 2006/07

(www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/orders/amborellalesweb2.htm)

Bei der Frage nach dem Ursprung der Angiospermen ist zu unterscheiden zwischen (a) dem Abzweig der Linie, die heute nur noch durch Angiospermen repräsentiert wird, deren frühe Vertreter aber zunächst noch nacktsamig waren (Stamm-Angiospermen), (b) dem Auftreten von Pflanzen mit Karpellen, Tepalen und heterosporangiaten Strobili (Angiospermen i.w.S.) und (c) Kronengruppenangiospermen.

Stammangiospermen (sensu a) entstanden offenbar schon im U-Karbon (zwischen 350 +/- 35 MA und 275 +/- 35 MA), sofern die Angiospermen die Schwestergruppe aller rezenten Gymnospermen oder zumindest der Pinales darstellen, spätestens aber im Perm. Über lange Zeit hatten diese Stammangiospermen weder Blüten noch Fruchtblätter und entsprachen mit ihren nackten Samen eher modernen Gymnospermen. Möglicherweise hatte *Schmeissneria* aus dem Lias (die bisher als Ginkgoale interpretiert worden war) geschlossene Fruchtblätter; dies ist allerdings aufgrund der Fossilhaltung nicht gesichert. Evtl. könnten auch Beziehungen zwischen Angiospermen und triassischen Crinipollen bestehen. *Schmeissneria* aus der Jiulongshan Formation (Callov oder Callov-Oxfordium) wird neuerdings als Angiosperme interpretiert (→ M-Jura).

Die Entstehung der Kronengruppenangiospermen (sensu c) wird auf 140 – 180 MA geschätzt; die ältesten sicheren Angiospermenfossilien sind aber Pollen aus dem Valangin bis Hauterive (132-121 MA). Im Barreme Chinas finden sich mehr oder weniger aquatische Angiospermen, die als gesamte Pflanze rekonstruierbar sind (*Archaeofructus*, *Hyracantha*). Gleichaltrige Schichten lieferten Fossilien, die den Sarraceniaceae (Sarraceniengewächse; rez. 3 Gatt./15 Arten in Nordamerika und nördl. Südamerika; insektenfressend) zugeordnet wurden. Nelumbonaceae (Lotosblumengewächse; fossil: *Nelumbites*) wurden aus dem mittleren bis oberen Apt berichtet.

Auch wenn vor 137 MA die Diversifikation der Angiospermen schon am Laufen war, verzögerte sich die Diversifizierung der Kronengruppe um mindestens 30 MA; es kam also keinesfalls zu einer raschen Zunahme der Artenzahl und auch nicht zu einer schnellen ökologischen Dominanz. Aus der höheren U-Kreide sind allerdings schon zahlreiche Taxa bekannt, allein 140 – 150 Taxa aus dem Barreme bis Apt (ca. 125 MA) von Portugal; die allermeisten von ihnen konnten aber keinen rezenten Familien zugeordnet werden. Pollenfossilien ähnlichen Alters (120 – 110 MA) konnten allerdings mit recht hoher Sicherheit zu den Araceae – Pothoideae (eine UF der Araceae = Aronstabgewächse) gestellt werden (s. PNAS 101, 16565). 85 % der Pflanzen aus Barreme und Apt stehen auf dem Niveau der Magnoliiden oder stellen Monocoten dar. Überwiegend handelt es sich dabei um kleine Pflanzen mit kleinen Blüten und (im Vergleich mit Gymnospermen) kleinen Samen; allerdings finden sich auch schon früh abgeleitete Merkmale. Viele der Pflanzen der Unterkreide zeigen Merkmalskombinationen, die keiner rezenten Familie entsprechen, auch wenn sie grundsätzlich rezenten Familien schon ähneln. Die Diversifizierung der Hauptgruppen der Monocoten, Asteriden und Rosiden dürfte aber wahrscheinlich bereits im Laufe der Unterkreide eingesetzt haben.

Neben diesen kleinen Pflanzen dürften die frühen Angiospermen auch kleine tropische Bäume umfasst haben, die gut mit Schatten und störanfälligen Habitaten zurecht kamen. Die Angiospermen breiteten sich nur langsam von ihrer tropischen Ursprungsregion in höhere Breiten aus; dieser Prozess dauerte 49 MA. Größere Diversifikationen der Angiospermen, verbunden mit einem Zurückdrängen nicht-angiospermer Pflanzen (außer Koniferen), erfolgten in Nordamerika zwischen Alb und Turon, etwas später in höheren Breiten. Angiospermentaxa, die rezenten Familien zugeordnet werden können, erschienen im östlichen Nordamerika vor 115 – 90 MA; vor

85 MA hatte ihre Diversität dann drastisch zugenommen. Insektenbestäubung ist seit 90 MA (Turon) fossil nachweisbar (aber wohl der ursprüngliche Zustand; s.o.; Anm.).

Trotzdem blieb die Dominanz der Angiospermen während der Kreidezeit weitgehend auf flussnahe oder empfindliche, störanfällige Ökosysteme beschränkt, trotz der stellenweise sehr hohen taxonomischen Diversität gegen Ende der Kreide. Die Diversität der Gymnospermen, jedenfalls der Koniferen, blieb dabei relativ unbeeinträchtigt; allerdings wurden die Areale, in denen letztere dominierten, allmählich zurückgedrängt, da sie z.B. durch langsames Wachstum der Sämlinge gegenüber den Angiospermen benachteiligt waren. Angiospermen zeigen im Vergleich zu Gymnospermen Verschiebungen im Lebenszyklus: die Zeit zwischen Befruchtung und Samenverbreitung ist bei modernen Angiospermen kürzer. Die Embryonen von *Amborella* sind aber noch klein, wenn die Frucht reif ist. Insgesamt werden Angiospermen früher geschlechtsreif als Gymnospermen, was ihre Ausbreitung erleichtert haben dürfte.

Anteil der Angiospermen an der rezenten Flora:

Gefäßpflanzen insgesamt: ca. 260.000 Arten

davon:

Angiospermen:	250.000 Arten
Gymnospermen	700 Arten (Koniferen, 1 Ginkgo-Art, Cycadeen, Gnetopsida)
Pteridophyten	9.300 Arten (ganz überwiegend Farne; wenige Bärlappe; Schachtelhalme: 52 Arten einer Gattung)

Bei der geringen Anzahl der Gymnospermenarten ist aber zu berücksichtigen, daß diese zu keiner Zeit (von einigen relativ kleinen rez. Palmfarnen abgesehen) krautige Formen hervorgebracht haben.

„Rekorde rezenter Gefäßpflanzen“:

- Nördlichste rez. „Blume“ ist eine Mohnart auf 83 Grad nördl. Breite.
- Längstes Blatt: Raffinpalme, tropisches Afrika, Blatt bis 20 m lang, Blattstiel 4 m.
- Schnellstes Wachstum: Riesenbambus aus Burma (46 cm/Tag), in einem Gewächshaus erreichte aber eine Bambusart 81 cm/Tag.

Dioon (Cycadee; Mexiko) wächst nur 0,76 mm/Jahr.

- Größte Blüte: *Rafflesia**, 1 m Durchmesser (in 2020 wurde von einer Blüte mit 1,17 m Durchmesser berichtet und per Video dokumentiert).
- höchste Blüte: Titanwurz *Amorphophallus*: 306 cm als Höhenweltrekord im Jahr 2003 im Botanischen Garten Bonn.
- Größter Blütenstand: Puya, Bolivien, 8000 Blüten, Blütenstand 10,7 m hoch. Höchster
- aktueller Baum (*Sequoia*): 112 m; zum Vergleich: Riesenalgen (Kelb) können aber auch bis 100 m Höhe erreichen.

* *Rafflesia*/Rafflesiaceae sind nach molekularkladistischen Untersuchungen innerhalb der Euphorbiaceae positioniert. Der Gigantismus der Blüten entstand dabei schon in der Stammlinie der Rafflesiaceae, wobei die durchschnittliche Blütengröße innerhalb der Stammlinie um den Faktor 79 zunahm, und zwar von 2,4 auf 190 mm innerhalb eines Zeitraumes von 46 MA. In der Kronengruppe erfolgte dann nur noch eine relativ langsame weitere Größenzunahme mit für Euphorbiaceae typischen Raten; insgesamt (Stammlinie + Kronengruppe) resultiert ein Faktor 91. Rafflesiaceae sind blatt-, stamm- und wurzellose, nicht photosyntheseaktive Parasiten an Wirtspflanzen; Blüten bis 7 kg schwer (Sci. 315, 1812).

Eine andere Studie kommt aber zu einem völlig anderen Ergebnis: Blütengröße der modernen Arten zwischen 11 cm und 1 m Durchmesser, dabei drei Arten zwischen 95 und 100 cm. Die Rafflesiaceae bestehen aus drei Gattungen; die

Familie ist nach molekularen Daten vor ca. 46 MA entstanden, die Gattung *Rafflesia* vor ca. 12 MA. Die Diversifizierung in Arten des gleichen Gebietes erfolgte erst vor 1 – 2 MA. Über lange Zeit hatten die Blüten mittlere Durchmesser von 30 bis 40 cm, erst in den letzten 1 – 2 MA kam es zur Entstehung der Riesenblüten. Während sich die Zunahme der Körpergröße der Säuger mit zunehmender Größe verlangsamte, beschleunigte sich die Größenzunahme bei den riesenblütigen Rafflesiaceen, bei einer Art betrug die Zunahme sogar 90 cm/1 Mio. Jahre. Die Größenzunahme geht vermutlich auf Konkurrenz um bestäubende Insekten zurück: auch andere Familien, die von Aasinsekten bestäubt werden, haben große Schauapparate entwickelt (bei *Aristolochia*, *Stapelia* die Blüten, bei einigen Aronstabgewächsen die Blütenstände, so *Amorphophallus titanum* mit dem größten Blütenstand). Wenn nahe verwandte Arten der Rafflesiaceen deutlich unterschiedlich große Blüten besitzen, imitieren sie unterschiedliches Aas: die Kontrastbetonung führt zu einer Verminderung des Gametenverlustes infolge Fehlbestäubung (Natwiss. Ru. 2/09, 86).

pilz-pilz ukre

PILZE: seit dem Wealden sind die höheren Pilze weit verbreitet.

Im oberen Apt Brasiliens (Crato-Formation) *Gondwanagaricites* aus der Ordnung der Champignonartigen (Agaricales) als ältester fossiler Fruchtkörper, wobei die Besonderheit darin besteht, dass er in Plattenkalken (überwiegend als Goethit erhalten) und nicht (wie sonst für Fruchtkörper üblich) in Bernstein gefunden wurde. Einziges mineralisiert erhaltenes Fruchtkörperfossil.

Hut 10 mm im Durchmesser und 7,5 mm hoch, champignon-artig. Eine Familienzuordnung ist nicht möglich (O Agaricales).

Zwischen Mittelkreide und U-Miozän kennt man nur 10 fossile Fruchtkörper von Agaricales, davon 9 im Bernstein; der älteste unter diesen ist *Palaeoagaricites antiquus* aus burmesischem Bernstein (99 MA), gefolgt von *Archaeomarasmius* aus 90 – 94 MA altem Bernstein aus New Jersey. Weitere Agaricales finden sich im baltischen Bernstein und dominikanischen Bernstein des Miozäns (16 – 18 MA). Hyphen von Basidiomycota sind seit 330 MA (unt. Vise) nachweisbar. Nach molekularen Daten müssen Basidiomycota zwischen 1,2 MrA und 500 MA entstanden sein. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178327>).

tier-tier ukre

PROTOZOA:

Diverse Protozoenfauna im Bernstein von Penacerrada (Spanien; ca. 120 MA, Alb): nackte Amöben, darunter *Amoeba*, Geißeltierchen (*Euglena*, *Phacus* u.a.), Wimpertierchen = Ciliata (*Paramecium*). Gesamtüberblick über Mikrofossilien in kretazischem Bernstein s. Oberkreide.

BRACHIOPODA: Auftreten der rez. *Terebratella* im unt. Valangin.

moll-moll ukre

MOLLUSCEN:

Bei den **Schnecken** nach älteren Angaben (MÜLLER u.a.) erste Porzellanschnecken (Üfam. Cypraeacea); neue Gatt. *Melanopsis*, *Sipho*, *Terebralia* (Alb), *Acteon*, *Aporrhais* (naA Malm), *Natica* (M-Kreide), im Verlauf der Gesamtkreide: *Haliotis* (ad Archaeogastropoda), *Turritella*, *Tympanotomus* (ab O-Kreide; in der O-Kreide weltweit, rez. an der Westküste Afrikas), *Strombus* (ab O-Kreide), *Neverita*, *Cerithium*, *Campanile*, *Rimella* (ab O-Kreide), *Volutispina* (allesamt ad Mesogastropoda).

Lt. Sepk.-Datei erscheinen im Valangin die **Neogastropoda** mit *Buccinum*; sie sind in der U-Kreide nur von geringer Diversität (rez. Gatt.: *Buccinum*; *Volutopsius* ab Alb, *Tudicla* ab U-Kreide), auch in der O-Kreide steigt die Diversität nur langsam an; erst nach der KTG massive Entfaltung der Neogastropoden.

Weitere rez. Schneckengattungen, die (nach Sepk.) in der U-Kreide erstmals auftreten: *Agathodonta* (ab Neokom), *Solariella*, *Calliostoma* (ab Barreme), *Astele*, *Monodonta* (ab Alb, allesamt Archaeogastropoda); *Patella*, *Patelloida* (ab Alb, Patellogastropoda, ad Archaeogastropoda i.w.S.); *Haustator*, *Torquesia* ab Valangin, *Claviscala*, *Arrhoges* ab Neocom, *Cerithiella*, *Protocypraea* ab Barreme, *Acirsa*, *Euspira*, *Lunatia*, *Pyzarus*, *Turritella* ab Apt, *Hipponix*, *Mesalia*, *Terebralia* ab Alb (allesamt Mesogastropoda: Neotaenioglossa); *Ringicula* ab Alb (Cephalaspida, ad Hinterkiemer).

Bei den **Muscheln** erscheinen laut Sepk. folgende rezente Gattungen:

Berrias: *Nucula*, *Parvamussium*, *Ostrea*, *Glycimeris*, *Pratulium*

Valangin: *Malletia*

Hauterive: *Leionucula*, *Pycnodonte*

Neokom indiff.: *Crassostrea*, *Tridonta*

Apt: *Truncacila*, *Poromya*, *Periploma*, *Anomia*, *Noetia*, *Crenella*, *Pharus*, *Nemocardium*, *Callucina*

Alb: *Jupitera*, *Verticordia*, *Limaria*, *Limopsis*, *Striarca*, *Lepton*, *Venericardia*, *Thyasira*

Erlöschen der **Orthocerida**: im ob. Apt des Kaukasus *Zhuralevia* als letzter Orthoceride abgesehen von dieser einen Gattung sind die Orthoceriden schon in der O-Trias erloschen, die noch von 2 Gattungen erreicht wurde.

Bei den **Ammonoidea** sind vertreten: Phylloceratina; Lytoceratina; Ancyloceratina: Ancylocerataceae (+), Deshayesitaceae (+), Douvilleicerataceae (+), Turrilitaceae; Scaphitaceae; Ammonitina: Perisphinctaceae (+), Haplocerataceae, Desmocerataceae, Hoplitaceae, Acanthocerataceae.

Turrilitaceae, Hoplitaceae und Acanthocerataceae erscheinen erst gegen Ende der Unterkreide als letzte Oberfamilien der Ammoniten überhaupt.

Heteromorphe Ammoniten der Kreide: criocon (mittl. Dogger, dann wieder Hauterive bis Coniac); pediocon (Hauterive bis unt. Cenoman), scaphiticon (ob. Alb bis Maastricht), ancylocon (ob. Dogger bis Alb), toxocon (wie stark gebogener Scaphopode; ? Bajoc, Valendis, Barreme, Santon bis Campan), hamulicon (ob. Portland bis Maastricht), hamiticon (Alb bis Maastricht), baculicon (Alb bis Maastricht), turriliticon (Apt bis Maastricht), torticon (Coniac bis Campan). Mit Ausnahme der torticonen Gehäuse waren also alle heteromorphen Ammonitentypen in der Unterkreide vertreten; in der Oberkreide finden sich alle Formen mit Ausnahme der ancyloconen.

Dibranchiata (Coleoidea): Lt. Sepk.-Datei Auftreten der **O Sepiida** im ob. Apt (*Naefia*: ob. Apt bis ob. Maastricht); rezente Gattungen ab Miozän. (NaA. erschienen Sepioidea/Sepiida schon im Malm).

arth-arth ukre

ARTHROPODA:

Myriapoda: Skolopender (Scolopendridae) im Apt Brasiliens (J. Palaeont. 77, 73).

Chelicerata: Ältester fossiler Nachweis von **Spinnennetzen** (ÜF Araneoidea = Kreuzspinnenartige und ÜF Deinopoidea = Kescherspinnenartige) vor 138 MA (Ober-Berriasian/U-Valangin), was die Existenz von Spinnfäden zu viel früheren Zeiten jedoch nicht ausschließt (s. M-Devon). Die ältesten Spinnfäden mit kleinen Klebstofftröpfchen sind im libanesischen Bernstein (Hauterive, ca. 127-132 MA) nachgewiesen; der libanesische Bernstein ist der älteste Bernstein mit Insekteninkluden; klebrige Spinnfäden definieren die Spinnen-Superfamilie Araneoidea. Das Erstauftreten dieser Superfamilie ist nicht exakt bekannt; aus dem Lias oder Dogger wurde eine fossile Spinne beschrieben, die auf der Basis anderer Merkmale (als der klebstoffproduzierenden Drüsen) zu den Araneoidea gestellt wurde; sichere Araneoiden sind aus der U-Kreide bekannt (Nat. 424, 636).

In 110 MA altem Bernstein aus Spanien wurden die ältesten Reste von Spinnennetzen von Araneoidea mit eingefangenen Insekten (Milbe, Mücke, ein Bein einer Wespe) gefunden; vermutlich handelt es sich um Reste eines kreisförmigen Netzes, dies ist aber nicht ganz sicher. Seide von großer Elastizität (Sci. 312, 1761). Aus 115 MA altem Bernstein von einer anderen Fundstelle in Spanien stammt das älteste sichere Körperfossil einer araneoiden Spinne (das sind Spinnen, die echte kreisförmige Netze spinnen) (*Mesozygiella*), sehr ähnlich modernen Spinnen (Sci. 312, 1730). Die kladistische Einordnung des Fundes zeigt, dass zu diesem Zeitpunkt bereits die drei wichtigsten Spinnenfamilien, die kreisförmige Netze weben (Araneidae, Tetragnathidae, Uloboridae), vorhanden waren. Die gemeinsamen Vorfahren dürften im Jura oder früher gelebt haben, denn das stereotype Verhaltensmuster, das für das Weben derartiger Netze erforderlich ist, ist so komplex, dass es nur einmal entstanden sein dürfte (Biol. Lett. 2, 447).

Die große Diversität der Araneoidea (im Vergleich zu den Deinopoidea, etwa 10 : 1) wird damit erklärt, dass die Araneoidea effektivere Netze bilden konnten: dem primitiven Fangfaden der Deinopoidea steht der visköse, adhäsive Faden der Araneoidea gegenüber; die Orientierung der Netze ist bei den Deinopoidea horizontal, bei den Araneoidea dagegen vertikal, wodurch die Chancen, fliegende Insekten zu fangen, deutlich steigen. Die Radiation der Spinnen wird dabei auch mit der Radiation der Insekten (und damit der Blütenpflanzen) in Verbindung gebracht. Die häufigsten Beutetiere moderner araneider Spinnen sind: 1. kleine Diptera (1-2 mm), 2. Hymenoptera, 3. Coleoptera. Spinnennetze könnten einen erheblichen Selektionsdruck auf die Insekten der Kreidezeit ausgeübt haben (Sci. 312, 1761). Die unterschiedlichen Insektenfangmethoden der Spinnen – einschl. komplexer kreisförmiger Netze – waren also schon vorhanden, als in der Kreide die Angiospermen und die sie bestäubenden Insekten eine explosive Radiation durchliefen; die Spinnen konnten daher mit ihren Beutetieren gleichzeitig radiieren, weil alle fortschrittlichen und rezent relevanten Fangmethoden bereits vorhanden waren und nicht erst (zeitraubend) entwickelt werden mussten (Biol. Lett. 2, 447).

Rezente Spinnen-F. Dipluridae ebenfalls ab der Crato-Formation nachweisbar.

Älteste Hinweise für Parasiten auf Vogelfedern: Kleine Eier, wahrsch. von Milben (Acari), als Ektoparasiten auf einer 120 MA alten Vogelfeder aus Brasilien („Federmilben“; Crato Formation).

Skorpione: aus der Crato-Form. wurden mit *Protoischnurus* (F. Ischnuridae = Hemiscorpiidae) und *Araripescorpius* (Chactidae) die ältesten Vertreter dieser beiden rezenten Familien nachgewiesen (Palaeont. 50, 185). Ischnuridae rezent gondwanisch verbreitet, Chactidae mit Ausnahme Australiens und des südsaharischen Afrikas weltweit verbreitet, rez. 140 Arten,

darunter *Euscorpius* in den Mittelmeerländern, im Norden bis Krems an der Donau und Dijon und Nevers in Mittelfrankreich; in den Alpen bis 2000 m Höhe.

Crustacea: Bei den **Rankenfüßern** = **Cirripedia** erscheint im unt. Apt die rez. Gattung *Arcoscalpellum*; *Euscalpellum*, *Pollicipes* (Santon), *Verruca* (Cenoman), *Ulophysema* (Turon), *Mesoscalpellum* (Campan) folgen in der O-Kreide (Sepk.-Datei).

Decapoda: Auftreten der rez. Gattungen *Callianassa* und *Linuparus* im Apt, *Pagurus* (Einsiedlerkrebse ab Lias!), *Galathea*, *Homarus*, *Scyllarella*, *Scyllarides* im Alb (Sepk.). Im Hauterive wurde ein pagurider Einsiedlerkrebse in einem Ammoniten gefunden. Im Verlauf der Kreide wechselten die Einsiedlerkrebse von Ammoniten zu den Schnecken über, was einherging mit einer Umgestaltung jener Schere, die zum Verschließen der als Gehäuse dienenden Klappe benutzt wurde (Palaeont. 2003). Im Jahr 2007 wurde aus 110 MA alten Schichten Mexikos die älteste Languste der Welt (*Palinurus palacios*) bekannt.

Insekten:

Insekten sind bereits mit rezenten Gattungen vertreten (z.B. Laufkäfer *Anotylus* sowie *Hydroscapha* aus der Yixian-Formation) (J Pal. 86: 508 + 116).

Wichtige inklusenhaltige Bernsteinvorkommen der Kreide:

Libanon, 135 – 130 MA

El Soplao (Nordspanien): 110 MA, u.a. Wespen, Fliegen, Schaben, Spinnen

Burma, 105 – 97 MA

Kanada, 79 – 77 MA (Nat. 451, 1053).

Die Analyse der Bernsteinfaunen lässt vermuten, dass erhebliche Interaktionen zwischen Insekten und Dinosauriern bestanden, z.B. Insekten als Vektoren für Krankheiten; blutsaugende Insekten (blutgefüllte Därme bei Sandfliegen aus dem Bernstein); Käfer, die vom Dung der Dinosaurier lebten und dort Gänge gruben u.a.

Nach neuesten Kenntnissen (Sci. 309, 880) gibt es bisher keine sicheren Anzeichen für „soziale Insekten“ (Staatenbildung) vor der Kreide. (Im Jahr 2004 wurden aber vermeintliche bis 3,3 m hohe Termitennester aus dem Lias Afrikas beschrieben; s. Palaios 19, 68).

In spanischem Bernstein (110 MA) fand sich eine Florfliegenlarve (Chrysopoidea), die sich mit einem „Paket“ aus Trichomen von Gleicheniaceen tarnte, das an eigens dafür vorgesehenen Fortsätzen der Larvencuticula verankert war. Die Larve war auf dem Rücken mit diesem dichten Trichom-Paket bedeckt und damit perfekt getarnt. Auch moderne Florfliegenlarven tarnen sich auf vergleichbare Weise – eine bemerkenswerte Stase für eine Verhaltensweise (PNAS 109: 21414).

Santana-/Crato-Formation Brasiliens (120 MA): 300 Insektenarten aus ca. 100 Familien (insgesamt sind 1200 fossil vertretene Insektenfamilien bekannt), darunter:

--- älteste **Biene** (Flügelspannweite 12 mm) (s.u.)

--- primitiver Kleinschmetterling, wahrscheinlich Blütenbesucher und Bestäuber

--- einziger Nachweis von Kamelhalsfliegen (Raphidioptera) in Südamerika (ad Netzflügler; heute auf der gesamten Nordhalbkugel verbreitet, fehlen aber rezent in Südamerika)

--- ausgestorbene Riesenwasserläufer (*Propygodlampis*) (bisher nur aus dem Mesozoikum der alten Welt bekannt)

- ausgestorbene Riesenzikaden (Palaeontinoidea) (bisher nur aus dem Mesozoikum der alten Welt bekannt)
- eine Libelle (*Parahemiphlebia*) mit erhaltener grünmetallischer Färbung!
- Ameisenlöwe *Baisopardus* (F Palaeolontidae) aus dem ob. Apt der Crato Formation mit erhaltenem Farbmuster (Muster, nicht Farbe selbst!) auf den Flügeln (Pal. 48, 1409).
- erster Nachweis der rez. Familie Proscopiidae (= Falsche Stabschrecken; ad Orthoptera) mit *Eoproscopia* (Pal. 51, 471)

Erste **Termiten**: *Valditermites brenanae* aus dem Neokom (130 MA); Abstammung von Schabenartigen. *Valditermites* gilt heute als Mastotermite, eine primitive (zu den Schaben vermittelnde) Termitengruppe, die nur noch durch eine australische Art (*Mastotermes darwiniensis*) vertreten ist (vermeintliche DNA aus einer *M.*-Art aus dem O-Oli/U-Mio-Bernstein der Dominikanischen Republik wurde einst zur Aufklärung der phylogenetischen Zusammenhänge herangezogen; s. aber unter „Miozän“). Vermeintliche Termitennester als bis 3,3 m hohe Säulen bereits im Lias.

Termiten sind heutzutage in tropischen Savannen und Wäldern sehr erfolgreich, Besiedlungsdichte bis 10.000/qm, Biomasse je Flächeneinheit doppelt so groß wie bei den großen Wildtierherden z.B. der Serengeti. Termiten konsumieren etwa ein Drittel der gesamten jährlichen Produktion an totem Holz, Blättern und Gras. Ihr Erfolg beruht einerseits auf ihrer sozialen Lebensweise, aber auch auf ihrer ungewöhnlichen Fähigkeit, Holz zu verdauen (wie einige Schaben, nahe Verwandte der Termiten; Holz ist zwar nährstoffreich, aber aufgrund des hohen Gehalts an Lignin und Zellulose unverdaulich). Fortschrittliche Termiten verfügen über körpereigene Cellulasen (was Säugetieren niemals gelang); basale Termiten (wie *Mastotermes*) besitzen stattdessen eine reiche Darmflora aus Bakterien und eukaryontischen Protozoen, die bis zu 1/3 des Gewichts der Termiten ausmachen kann und die enzymatische Verdauung der von den Termiten kleingekauten Holzfragmente bewerkstelligt (s. DAWKINS S. 439 f).

Molekularkladistische Untersuchungen an rezenten Dictyoptera (= Termiten, Schaben, Fangschrecken) ergaben, dass die Termiten innerhalb der Blattodea positioniert sind und eine eigene Ordnung (Isoptera) für sie daher nicht aufrechterhalten werden kann. Von allen („klassischen“) Schaben steht *Cryptocercus* den Termiten am nächsten. Das Fressen von Holz scheint eine Schlüsselinnovation im Zusammenhang mit der Staatenbildung der Termiten zu sein (Nat. 446, 705).

Älteste fossil überlieferte **Ameise**: *Cariridris bipetiolata* (Apt Brasiliens), zur rez. Ufam. **Myrmeciinae** (rezent nur *Myrmecia*, Australien und benachbarte Inseln). Gemeinsame Vorfahren mit Wespen. Molekularkladist. Untersuchungen an rez. Ameisen (mit Wespen als Außengruppe) datieren den letzten gemeinsamen Vorfahren aller Ameisen auf 185 +/- 36 MA (95%-Konfidenzintervall) und damit in die frühe Radiation der Hymenoptera.

Offenbar ist dieser Fund aber nicht allgemein anerkannt. Nach einer aktuellen Übersicht über die kretazischen Ameisen (Natwiss. 95, 85; anno 2008) stammen die ältesten Ameisen aus dem ob. Alb Frankreichs und Burmas (jeweils Bernsteininkluden); alle Insektenfundstellen der älteren Unterkreide bis Apt (einschl. Santana-Formation) und Apt/Alb-Grenze (Alava, Spanien) haben bisher zwar Hautflügler (Hymenoptera) geliefert, darunter aber *keine* Ameisen; dies gilt auch für Fundstellen mit reichen Insektenfunden, so dass in den betreffenden Ökosystemen offenbar tatsächlich (noch) keine Ameisen existierten. Die albischen Ameisen gehören zur ausgestorbenen, auf die Kreide beschränkten UF Sphecomyrminae oder sind nicht klassifizierbar, stehen aber in der rezenten Familie Formicidae (oberalbische Gattungen: *Gerontoformica*; *Haidomyrmodes*; *Burmomyrma*; *Myanmyrma*; *Haidomyrmex*; *Sphecomyrmodes*; *Sphecomyrma*). Im Alb bis Turon kam es dann zu einer starken Radiation, wobei mehrere Unterfamilien entstanden. In 92 MA altem

Bernstein aus dem Turon New Jerseys lassen sich dann auch moderne Unterfamilien (Ponerinae, Formicinae) nachweisen.

Aus biogeographischen Gründen müssen die Sphecomyrminae aber dennoch bereits spätestens im frühen Apt existiert haben, weil ihre geographische Verteilung ab dem Alb sonst nicht erklärbar wäre. (Selbst heutzutage zeigen viele Linien der Ameisen kontinentalen Endemismus). In Gondwana sind Ameisen erst ab dem Turon nachgewiesen. Bereits die Ameisen des Alb zeigen Indizien für Staatenbildung (Arbeiterinnen, Königin).

Der französische Bernstein, der mehrere Taxa früher Ameisen geliefert hat (wenn auch nur wenige Individuen), wurde in einem tropischen, feuchten, von Koniferen dominierten Wald (Araucarien oder Cheirolepidiaceae als Harzbildner) in Küstennähe gebildet, aber mit eingestreuten Angiospermen. Da auch die anderen eusozialen Insektengruppen (Wespen, Termiten) in der Unterkreide erschienen, wird die Staatenbildung mit der Ausbreitung der Angiospermen in Verbindung gebracht. Diese führten erstmals zu ausgedehnter Laubstreu in den Wäldern, die neue Ökosysteme schaffte, in denen offenbar die initiale Radiation der Ameisen erfolgte und in dem Insekten von Staatenbildung profitieren konnten. Die Besonderheit des französischen Bernsteins besteht dabei darin, dass in diesem nicht nur baumbewohnende, sondern auch laubstrebewohnende Taxa eingeschlossen wurden. Gleichzeitig findet sich der älteste Vertreter der rezenten Spinnenfamilie Zodariidae in diesem Bernstein; heutzutage ernähren sich diese Spinnen aussch. von Ameisen, und die fossilen Zodariidae zeigen Merkmale, die darauf hinweisen, dass auch sie schon Ameisen fraßen; offenbar waren Ameisen – trotz ihrer Seltenheit im Bernstein – damals schon auf dem Waldboden häufig.

Die Ameisen wurden - neben den konkurrierenden, aber holzfressenden Termiten - mit rez. ca. 14.000 Arten die erfolgreichste Tiergruppe: auf jeden Menschen kommen 1 Mio. Ameisen, das Gewicht aller Ameisen entspricht dem aller Menschen!

Phylogenie der Ameisen (Sci. 312, 101): insgesamt 60 rezent noch existente fossil dokumentierte Gattungen und 100 ausgestorbene fossile Gattungen; insgesamt 288 rezente Gattungen (228 fossil nicht dokumentiert). Verlässlich datierte Fossilien sind ca. 100 MA alt (französ. und burmesischer Bernstein der ob. U-Kreide), darunter *Gerontofornica* und *Burmomyrma* (Aneuretinae; naA aber UF unsicher; Natwiss. 95, 85) mit Merkmalen moderner „Kronengruppen“-Ameisen, aber auch Sphecomyrminae mit Merkmalen typischer basaler „Stammgruppenameisen“. Das gleichzeitige Vorkommen von basalen und weiter abgeleiteten Taxa spricht für einen älteren Ursprung der Fam. Formicidae. Strittig ist, ob die Amaniinae/Amaniidae Stammgruppen-Ameisen darstellen.

Eine molekularkladistische Studie mit 4500 BP aus 6 Genregionen von 139 der 288 beschriebenen rezenten Ameisengattungen aus 19 der insgesamt 20 Subfamilien (die Ameisen stellen eine einzige Familie Formicidae mit ca. 11800 rez. Arten!) ergab, dass 17 der Subfamilien monophyletisch sind und dass die modernen Subfamilien der Ameisen wesentlich älter sind, als es der Fossilnachweis andeutet. Da die Datierung wichtiger fossiler Ameisen, die für die Kalibrierung des Stammbaums benötigt werden, nicht ganz sicher ist, wurde bei den betreffenden Fossilien das Minimal- und Maximal-Alter zugrunde gelegt; danach lebte der letzte gemeinsame Vorfahr der Kronengruppen-Ameisen vor mindestens 140 +/- 8 MA und vor höchstens 168 +/- 7,6 MA [eine andere Studie kommt dagegen auf einen Zeitraum von 140 bis 115 MA für das Auftreten der Kronengruppenameisen; s. Natwiss. 95, 87; eine weitere Studie auf 135 bis 115 MA: PNAS 103, 18172]. 11 bis 13 Linien bzw. Unterfamilien der Ameisen diversifizierten schon vor mehr als 100 MA, die Vorfahren der großen Subfamilien lebten insgesamt vor 125 – 75 MA. Dennoch sind Ameisen nur selten aus der Kreide überliefert; ihre ökologische Dominanz

erreichten sie erst ab dem Eozän; sie sind mit mehr als 90 Arten aus ca. 45 Gattungen – darunter vielen rezenten – im baltischen Bernstein vertreten. Vermutlich gab die Entstehung angiospermendominierter Wälder den Anstoß für die Diversifikation der Ameisen vor 100 bis 60 MA, ähnlich wie für den Aufstieg der herbivoren Insekten wie Käfer und Hemiptera. Das Laub auf dem Boden in Angiospermenwäldern ist diverser, bietet mehr Habitate (auch heutzutage findet sich die höchste Diversität an Ameisen in den Angiospermenwäldern besonders der Tropen). Die Expansion der herbivoren Insekten in den Angiospermenwäldern bot eine direkte Nahrungsquelle für jagende Ameisen und eine indirekte für Ameisen, die sich von den Sekreten z.B. der Hemiptera ernähren. Das soziale Verhalten der Ameisen könnte sich dann entwickelt haben, um diese Nahrungsressourcen zu erschließen und zu verteidigen. Im Eozän erschienen erstmals auch moderne Gattungen, die sehr große Kolonien (> 10000 Individuen) bilden.

Im Jahr 2008 wurde im Amazonas-Regenwald eine neue rezente Ameisenart (*Martialis heureka*) entdeckt, für die eine eigene UF (Martialinae) aufgestellt wurde. 3 mm groß, blind, gewaltige schaufelförmige Mundwerkzeuge. Nach DNS-Kladistik steht sie basal innerhalb der Ameisen und ähnelt 120 MA alten Urameisen (lebendes Fossil). Blinde, unterirdisch lebende Raubameisen standen wohl am Anfang der Ameisenevolution (PNAS 105, 14913).

Bienen (rez. 16000 Arten):

Das Auftreten der Honigbienen dürfte eng mit der Angiospermenradiation verknüpft sein. Die allerersten Bienen sind aus der 120 MA alten Santana-Formation Brasiliens bekannt. Im Jahr 2006 wurde die älteste in Bernstein erhaltene Biene beschrieben, *Melittosphex* aus dem ob. Alb/unt. Cenoman (ca.100 MA) Burmas (Sci. 314, 614). Sie wurde in eine eigene Familie (Melittosphecidae) der rezent vertretenen Oberfamilie Apoidea (Bienen, syn. Blumenwespen) gestellt. Die feinen, verzweigten Härchen an Thorax, Abdomen, Kopf und Beinen sind typische Indikatoren dafür, dass diese Biene schon Pollen sammelte, und es fanden sich zwischen den Härchen auch einzelne Pollenkörner. Kladistisch handelt es sich um eine ausgestorbene Linie der pollensammelnden Apoidea. Viele Merkmale moderner Bienen waren also schon vor 100 MA entwickelt. Die kleine Größe (3 mm) passt zur geringen Größe einiger unterkretazischer Blüten. Insgesamt weist das Fossil ein Mosaik aus bienenspezifischen Merkmalen und Merkmalen aus dem Grundbauplan apoider Wespen auf; es überbrückt damit die Kluft zwischen rezenten Bienen und crabroniden Wespen. Die Honigbienen entwickelten sich also aus räuberisch lebenden Wespen und erlangten eine Schlüsselrolle bei der Befruchtung von Angiospermenblüten. Es handelt sich um das älteste Körperfossil einer pollen-sammelnden Biene (Apoidea) – ca. 20 MA nach dem Auftreten der Eudicoten, die in großem Umfang auf die Bestäubung durch Bienen angewiesen sind (J Pal. 85: 882).

Bis zum Jahr 2006 galt *Cretotrigona prisca* aus 70 – 65 MA altem Bernstein (oberes Maastricht) als älteste Honigbiene (ad Familie Apidae, in der Nähe der rezenten UF Meliponini stehend). (Der Fund war ursprünglich auf 80 MA datiert, neuere Arbeiten gehen aber von Maastricht aus).

Trigona rez. noch in Südamerika, nicht aber in Afrika, was dafür spricht, daß die Besiedlung Südamerikas mit *Trigona* erst nach der vollständigen Trennung von Afrika vor 75 MA (Campan) erfolgt ist. Bei dem fossilen Exemplar handelte es sich um eine Arbeiterin, was beweist, dass bereits damals Staatenbildung und Arbeitsteilung erfolgten. Langer Rüssel zum Nektarsaugen, Pollentaschen an den Beinen.

Honigbienen gehören zur O Hymenoptera (u.a. Wespen, Ameisen). Alle Hymenoptera zeigen haplodiploide Geschlechtsbestimmung: Männchen aus unbefruchteten haploiden Eiern, Weibchen aus befruchteten Eiern; keine Geschlechtschromosomen. Molekularkladistisch trennten sich die Hymenoptera vor ca. 300 MA von der Linie zu den Diptera und Lepidoptera. Die Hymenoptera stellen also eine frühe Abspaltung von den Holometabola dar, noch vor dem Abzweig der Käfer (die ab Westfal nachgewiesen sind). Auch die Apidae (Honigbienen) selbst zweigten nach genetischen Untersuchungen früher ab als

bisher angenommen, wobei die Apidae die älteste Linie echt sozial lebender Bienen darstellen; andere eusoziale Linien wie Halictidae (Furchenbienen) und Allodapini entstanden später. Die Gattung *Apis* (rez. 10 Arten, davon 9 in Asien; im M-Miozän *A. nearctica* in den USA – erste fossile Honigbiene in der Neuen Welt) entwickelte sich im tropischen Eurasien oder Afrika, breitete sich dann nach Norden und Westen aus und erreichte Europa erst vor ca. 10000 J BP.; die rezenten Unterarten der Honigbiene *A. mellifera* sollen dabei aus Afrika stammen (dort besteht für diese Art die größte genetische Diversität, wobei sich die Unterarten zwischen 0,7 und 1,3 MA aufgespalten haben) und auf zwei Wegen nach Europa eingewandert sein: einmal über die iberische Halbinsel (von dort aus nach Mitteleuropa und Russland), einmal (oder mehrfach) südlich der Alpen und dann nach Asien und Osteuropa.

Melittidae s.l., Megachilidae und Apidae erwiesen sich in molekularkladistischen Studien als frühe Zweige der Phylogenie der Bienen; sie finden sich schon häufig im Bernstein aus der Oberkreide von New Jersey sowie im baltischen Bernstein; Halictidae (im Eozän noch selten), Colletidae und Stenotritidae (beide ab Miozän nachweisbar) sind jüngere Familien (PNAS 103, 15118).

Kladogramm:

```
--- Chelicerata
  ab jetzt: PANCRUSTACEA
    --- Crustacea
      ab jetzt: INSECTA
        --- Exopterygota: Phthiraptera + Hemiptera
          ab jetzt: HOLOMETABOLA
            --- Hymenoptera
              --- Coleoptera
                --- Lepidoptera
                  --- Diptera
```

(Nat. 443, 931)

Im Jahr 2020 wurde dann von einer Biene im burmesischen Bernstein berichtet, die typische Merkmale von Biene und Wespen vereint; Pollenkörner an ihrem Körper belegen, dass schon diese primitiven Bienen Blüten besuchten (ihre Vorfahren waren als karnivore Wespen Fleischfresser ähnlich heutigen Grabwespen, die auch ihre Larven mit Fleisch von toten oder erbeuteten Tieren füttern). Sie verfügte bereits über die Körperhärchen, an denen die Pollen hängen bleiben; auch das Halsschild (Pronotum) ähnelt bereits modernen Bienen, während tief sitzender Antennenansatz und Merkmale der Flügelstruktur den Wespen ähneln. Für diese Biene wurde eine eigene Familie, Gattung und Art aufgestellt (*Discoscapa apicla*), die eine Stammlinie der Bienen darstellt. Gleichzeitig ältester Beweis, dass bereits so primitive Bienen Pollen sammelten. Die Biene wurde außerdem bereits von Käferlarven parasitiert (diese Triungulinen sammeln sich in Blüten und heften sich dann an blütenbesuchende Bienen an), was einen weiteren Beweis darstellt, dass die Biene tatsächlich Blüten besucht hat. Die Käferlarven gelangen so ins Bienennest und können sich dort von Bienenlarven und deren Futter ernähren (BioOne Complete 2020; doi: 10.18476/pale.v13.a1).

Tierläuse (Phthiraptera): Tierläuse sind ausgeprägt wirtsspezifisch und verfügen über Klammerbeine, um sich im Federkleid oder Fell zu verankern; ohne Wirt sind die flügellosen Tiere nur wenige Tage lebensfähig; auch das Laufvermögen ist eingeschränkt, so dass die Übertragung meist direkt von Wirt zu Wirt erfolgt. Die Evolution der Tierläuse ist damit eng an die Artaufspaltung der Wirtstiere gebunden. Kladistische Untersuchungen von 69 Arten aus allen vier Großgruppen der Tierläuse (Kieferläuse: Amblycera und Ischnocera; beide Gruppen umfassen sowohl Federlinge und Haarlinge; Rhynchophthirina = Elefantenläuse; Anoplura = Läuse), zeitlich kalibriert mit der Hilfe von 8 Fossilien, zeigten, dass der Ursprung der vier

Großgruppen bereits 130 bis 115 MA zurück datiert; 15 bis 18 Linien, die in der Kreide entstanden waren, überstanden die KTG. Von den heutigen Kieferläusen sind ca. 3000 Arten auf Vögel spezialisiert und kommen bei 90 % der Vogelfamilien vor; nur wenige Taxa parasitieren Säugetiere. Dies lässt vermuten, dass die ersten Tierläuse auf gefiederten Wirbeltieren – also gefiederten theropoden Dinosauriern – lebten. Erst später (aber noch in der Kreide) passten sich blutsaugende Läuse auch an Säugetiere an und machten deren Radiation mit, befallen aber nur 20 % der Säugerarten. Kieferläuse (Haarlinge) gingen erst später auf Säugetiere über.

Eine neuere phylogenomische Analyse kam dagegen zu dem Ergebnis, dass die Radiation der Tierläuse (Phthiraptera) erst vor ca. 53 MA (Spanne: 67 – 46 MA) erfolgte und damit nach dem Auftreten der Säuger und Vögel; sie hätten sich demnach nicht auf gefiederten Theropoden entwickelt (Sci. 346: 763). Phylogenomische Untersuchungen zeigten später, dass Federläuse (Philopteridae; > 3000 rezente Arten) im gemeinsamen Vorfahren von Anseriformes und Galliformes entstanden; aber erst einige Zeit nach der KTG diversifizierten sie massiv und breiteten sich durch mehrfache Wirtswechsel auf andere Vogellinien (wie Palaeognathae und Neoaves) aus, z.B. durch Lausfliegen (Hippoboscidae, nach molekularen Daten ab ca. 52 MA), an die sich die Läuse anheften, aber auch über nacheinander genutzte Nester oder Staubbaden. Die Arbeit geht nach molekularen Uhren davon aus, dass zwar die Stammlinie der Galloanserae kurz vor der KTG entstand (ebenso wie die Palaeognathae und Neoaves), aber erst im untersten Eozän in Anseriformes und Galliformes diversifizierte. Irgendwann vor dem U-Eozän müssen daher die Federläuse in der Stammlinie der Galloanserae entstanden sein. Frühe Palaeognathae und Neoaves verfügten nicht über Federläuse, jedenfalls nicht aus den rezenten Linien, sondern erhielten diese dann später von den Galloanserae, die Palaeognathae teilweise über den „Umweg“ über Neoaves (Comm. Biol. 2: 445).

[**Käfer:** DNA (18SrRNA und 16SrRNA, 315- und 226-basenpaarig) eines Rüsselkäfers der rez. Fam. Nemonychidae aus 120-135 MA altem Bernstein (Neokom bis Apt) wurde angeblich erfolgreich PCR-sequenziert (Nat. 363, 536; 1994). Nemonychiden sind die primitivsten Rüsselkäfer und repräsentieren eine alte Gruppe koniferenfressender Käfer, weshalb auch heute noch die größte Artenvielfalt auf *Araucaria*- und *Agathis*-Arten angetroffen wird (der betreffende Bernstein wurde wahrsch. von Araukarien gebildet). Die PCR-Analyse konnte aber in keinem anderen Labor erfolgreich wiederholt werden, so dass die Relevanz des Ergebnisses fraglich bleibt. Anno 2000 lag die Zeitgrenze für nachweislich gelungene PCR-Sequenzierungen bei 0,1 MA, im Jahr 2013 bei 0,7 MA – ein komplettes nukleäres Genom eines Pferdes aus kanadischem Permafrost. Inzwischen geht man von moderner Kontamination in dem Fall der Rüsselkäfer-DNS aus (s. Sci. 323, 866; BdW 7/2014:24).]

echi-echi ukre

ECHINODERMATA:

Moderne Tiefsee-Echinodermenfauna bereits vor 114 MA:

Aus den Sedimenten des Nordatlantik vor Florida wurde im Rahmen des Ocean Drilling Project eine 114 MA alte Tiefsee-Echinodermenfauna (damalige Tiefe: 1000 bis 1500 m; Alter: mittl./spätes Apt bis frühes Alb) geborgen, die eine große Ähnlichkeit mit modernen Tiefseefaunen aufweist.

Manche der angetroffenen Taxa fanden sich zu keiner Zeit in Schelf-Lebensräumen; dies schließt die Möglichkeit aus, dass nach Extinktionsereignissen in der Tiefsee eine Rekolonisierung aus Schelfbereichen erfolgte: vier der Echinodermengruppen besiedelten in den letzten 114 MA niemals Flachwassergebiete – müssen also die gesamte Zeit in der Tiefsee überlebt haben.

Nicht nur die Faunen an den heißen hydrothermalen Quellen, sondern die Tiefseefauna insgesamt scheint daher relativ extinktionsresistent zu sein. Die weite geographische Verbreitung der

Tiefwasserfaunen und die guten Ausbreitungsmöglichkeiten (keine Isolationseffekte) dürften zu dieser Extinktionsresistenz beitragen. Kommt es lokal oder auch ausgedehnt zu einer Anoxie, kann die Fauna in Tiefseearealen, die nicht oder kaum von der Anoxie betroffen sind, überleben, und nach Rückbildung der Anoxie in die durch die Anoxie „leer geräumten“ Gebiete zurückkehren. Flachwasserfaunen sind gegenüber ozeanischen Extinktionsereignissen (welcher Ursache auch immer) viel anfälliger.

Teile der modernen Tiefseefauna sind also deutlich älter als angenommen. Auch die ausgeprägten Ozeananoxien der mittleren Kreide oder die Abkühlung des Tiefenwassers im Känozoikum muss die Fauna in der Tiefsee überstanden haben, da – wie bereits dargelegt – eine Wiederbesiedlung aus dem Schelfbereich zumindest für manche Taxa auszuschließen ist.

Echinodermen stellen auch in modernen Tiefseefaunen den Hauptteil des Megabenthos, besonders Schlangensterne und Seegurken, oft Hunderte oder Tausende von Exemplaren pro qm. In der Bohrung („Black Nose“) fanden sich zahlreiche moderne Schlangensterne-Gattungen, und die quantitative Verteilung der gefundenen Skelettelemente aus drei Familien von Schlangensternen wich kaum von der rezenten ab. Auch das dominierende Seestern-Taxon gehört einer rezenten Familie an, die Seegurken drei rezenten Familien. Die Seeigelreste in der Bohrprobe reichten für eine detaillierte Analyse zwar nicht aus, aber auch die Seeigelfauna zeigt große Ähnlichkeit mit modernen Tiefsee-Seeigelfaunen, und die Echinothurioiden und Histocidariden sind hier erstmals nachweisbar – zeitlich vor dem ersten Nachweis im Flachwasser. Offenbar entstanden diese Gruppen in der Tiefsee. Seelilienreste ließen sich den Gattungen *Balanocrinus* (bis Miozän; Isocrinidae) und der rezenten Gattung *Bathycrinus* (Bourgueticrinidae) zuordnen – die am „tiefsten“ lebende Familie der modernen Seelilien.

Zeitlich liegt die Fauna nach dem 124 MA alten anoxischen Event des frühen Apt, aber vor dem kleineren anoxischen Event im Alb (112 – 100 MA) und der schweren Ozeananoxie vor 93 MA im späten Cenoman, als die Anoxie im Atlantik sogar die photische Zone betraf.

Unbekannt ist, wann sich die moderne Echinodermenfauna der Tiefsee (die vor 114 MA schon etabliert war) entwickelt hatte. Da die anoxischen Phasen im Toarc und frühen Apt diejenige des späten Cenoman im Schweregrad nicht übertroffen haben dürften, ist davon auszugehen, dass auch diese älteren anoxischen Ereignisse die Tiefsee-Echinodermenfaunen ebenso wenig nachhaltig zu beeinträchtigen vermochten wie die Anoxie des späten Cenoman.

Es wird daher spekuliert, dass die schweren Extinktionen an der PTG und – in geringerem Umfang – in der späten Trias/TJG die letzte größere Reorganisation der Tiefseefauna (jedenfalls was Echinodermen betrifft) triggerten und in erheblichem Umfang zum Ursprung der modernen Tiefseefauna beitrugen.

(THUY B et al., PloS ONE 7(10): e46913. doi :10.1371/journal.pone.0046913).

Unter der starken Bedrohung durch die sich explosiv ausbreitenden Beutegreifer wie Fische und Krebse entwickelten manche See- und Schlangensterne seit ca. 136 MA konvergent (!) Mikrolinsen aus Kalzitkristallen, die lichtempfindlich sind (Nat. 508: 10; Nat. 543: 290).

AGNATHA: nach *Priscomyzon* (Famenne), *Hardistiella* und *Mayomyzon* (und möglicherweise *Pipiscus*) aus dem mittl. Karbon der USA nun in der Yixian-Formation *Mesomyzon* als vierte fossile Gattung und Art der Neunaugen, zur rez. F. **Petromyzontidae** (Nat. 441, 972). Kleine Fische, ca. 8 cm. Im Gegensatz zu den oberkarbonischen Taxa Süßwasserbewohner, die Rachenbezahnung (die sich zwischen Süß- und Salzwasserbewohnern unterscheidet) entspricht aber noch eher den marinen Taxa. Der Übergang zum Süßwasserleben muss schon früher erfolgt sein, da die Fundregion seit der Trias vom Weltozean isoliert war. Lange Schnauze, gut entwickelter Saugapparat (orale Saugscheibe), relativ langer Kiemenapparat, sieben Kiementaschen, über 80 Myomere (ungewöhnlich viel), deutlich schlanker als die oberkarbonischen Taxa, insgesamt modernen Neunaugen sehr ähnlich (evolutionäre Stase seit mind. 125 MA), einige Merkmale aber auch noch intermediär zwischen den karbonischen und rezenten Formen. Von *Mesomyzon* aus der Unterkreide Mongoliens wurden die ältesten bekannten Larven und Transformationsstadien von Neunaugen beschrieben, die bereits jenen der modernen Neunaugen entsprechen (Neunaugen haben einen dreizyklischen Lebenslauf mit einem langen Larvenstadium, einem speziellen Transformationsstadium und einem relativ kurzen Erwachsenenstadium mit stark abweichender Anatomie). Aus Oberdevon und Karbon sind bisher keine Larven bekannt (PNAS 111: 15486).

CHONDRICHTHYES: Erscheinen der rez. Knorpelfischgattungen *Isurus* (= *Lamna*, *Oxyrhina*) [IVANOV: ab O-Paläozän], *Odontaspis* (Sepk.: Campan), *Synodontaspis* (Apt), *Scapanorhynchus*, *Scyliorhinus* (ob. Alb), *Notorynchus* (ob. Hauterive), *Ginglymostoma* (Alb), *Brachaelurus* (ob. Barreme).

Nach UNDERWOOD (s. U-Trias) erschienen in der U-Kreide folgende rez. Familien der Neoselachier:
Squalea:

Echinorhinidae ab Alb (*Echinorhinus* ab Alb) (Alligatorhaie)

Squaliformes mit der F Squalidae (ab Barreme, Dornhaie)

Batoidea/Rajiformes:

Dasyatidae: ab Hauterive (*Dasyatis* ab Hauterive) (Stachelrochen)

Galea:

Parascylliidae (?Toarc, ab Alb) und Ginglymostomidae (ab Alb) (Ammenhaie)

Triakidae: ? Hauterive, ab Turon (Marder-, Hundshaie)

Lamniformes (ab Valangin) mit Odontaspidae (Sandhaie; ab Barreme) und

Mitsukurinidae (ab Apt). Ausgestorbene F. Cretoxyrhinidae von Valangin bis Eozän.

Palaeoscyllium (Barreme Englands; Familie Scyliorhinidae = Katzenhaie) ist der älteste Neoselachier, der in Süßwasserablagerungen gefunden wurde, und gleichzeitig der einzige nonmarine Katzenhai (Palaeont. 49, 457).

OSTEICHTHYES: Bei den Knorpelganoiden (**Chondrostei**) sind die Palaeonisciformes nur noch durch 1 Gattung in der U-Kreide vertreten (*Coccolepis*: Sinemur bis Berrias); nach Sepk. noch eine Gattung im Campan (*Asarotus*). Nur die Störartigen (?Trias, unt. Lias bis rez.) überleben als einzige Gruppe der Chondrostei bis rezent (sofern man die Polypteriformes als eigene UKL Brachiopterygii auffasst und nicht den Chondrostei zuordnet; s.u.).

Als urtümliche Strahlenflosser mit Ganoidschuppen erscheinen im Lias die **Lepisosteiformes** (**Knochenhechte**, ad „Holostei“, syn. Ginglymodi) und im unt. Cenoman die **Polypteriformes** (**Flösselhechte**, syn. Cladistia) in Gondwana (heute: *Polypterus* nur in Afrika), beides ausschließliche Süßwasserbewohner; die Polypteriformes erschienen mit einer explosiven Radiation, die Lepisosteiformes eher gradualistisch (Palaeont. 45, 361). Bereits im unt. Cenoman der unt. Bahariya Formation Westägyptens sind Ganoidschuppen von Polypteriformes häufig.

Teleostei: Die Sepk.-Datei weist folgende Ordnungen ab Unterkreide aus (wobei nur marine Genera Berücksichtigung finden):

Gonorhynchiformes: ab Berrias, rez. Gattungen (*Chanos*) ab unt. Eozän (Milchfische)

Osmeriformes: ab Berrias, rez. Gattungen ab ob. Paläozän (Stinte)

Salmoniformes (Lachsartige): ab Neokom (*Casieroides*, *Chardonius*, *Pseudoleptolepis*), rez. Gattungen ab U-Miozän (Lachse)

Alepisauriformes: ab Alb, rezente Gattungen ab Eozän (früher als Familie der Myctophiformes geführt)

Megalopiformes: ab ob. Alb, rezente Gattungen ab ob. Miozän (üblicherweise/früher mit den Elopiformes vereint; Tarpune; s. Malm)

Anguilliformes (Aalartige): ab ob. Apt (*Brannerion*); rez. *Albula* ab Santon, rez. *Pterothrissus* ab Campan (Aale, Muränen, Sackmäuler, Großmäuler)

Im Jahr 2011 wurde mit *Protoanguilla palau*, für den eine eigene Familie Protoanguillidae aufgestellt wurde, im pazifischen Palau-Archipel in einer Unterwasserhöhle ein lebendes Fossil entdeckt, das einen basalen Vertreter der Aalartigen darstellt (verhältnismäßig großer Kopf, altertümliche Knochenstrukturen am Kopf wie bei frühen Aalfossilien aus der Kreide, kragenartige Auswüchse um die Kiemen, Form der Schwanzflosse). Kladistisch Schwestergruppe aller anderen rezenten Aalartigen, ähnelt kretazischen Aalartigen; seine Linie soll sich nach molekularkladistischen Untersuchungen schon um die Trias-Jura-Grenze herum von der Linie zu den übrigen rezenten Aalartigen abgetrennt haben (BdW 11/2011, 14; Wikipedia).

Nach THENIUS (2000) erscheint in der U-Kreide die Gattung *Chanos* (Milchfisch) aus der heute monotypischen Familie Chanidae, die zugleich als Stammgruppe der Ostariophysi (= Fische mit dem Weberschen Apparat zur Gehörverstärkung) gilt; eine der ältesten rezenten Teleostiergattungen. In der Kreide weit verbreitet (u.a. *Dastilbe elongatus* aus der Santana-Formation). Zu den Ostariophysi gehören die Karpfen, Goldfische, Elritzen, Welse und die meisten anderen Süßwasserfische.

Sarcopterygii: Bei den **Lungenfischen** tritt vor ca. 100 MA die rez. Art *Neoceratodus* (syn. *Epiceratodus forsteri* auf (austral. Lungenfisch) - **die älteste rezente Wirbeltierart!** Sie ist die ursprünglichste der drei rezenten Lungenfischgattungen; die beiden anderen sind stark abgeleitet mit Spezialanpassungen (wie Trockenschlaf im Schleimkokon, Nestbau, Entwicklung mit Larvenstadium, aalförmig verlängerter Rumpf, zu fadenartigen biegsamen Stäben umgewandelte paarige Flossen, weitgehende Rückbildung der Flossen; Umgestaltung des Gebisses von Zahnplatten zu einfachen Zahnelementen), während *Neoceratodus* altertümliche Merkmale wie große massive Rundschuppen, paarige Flossen als Quastenflossen, große Zahnplatten bewahrt hat, auch wenn sich die Zahl der Schädelknochen vermindert hat (THENIUS 2000; Details s. U-Devon).

Bei den **Coelacanthiformes** *Mawsonia* (3,5 m lang!) in der M-Kreide Nordafrikas und Brasiliens. Insgesamt noch ca. 10 Arten Coelacanthiformes in der Gesamtkreide (damals allesamt Flachwasserbewohner), ab der O-Kreide fehlt der Fossilnachweis (Trias: 30 Arten; Jura: ca. 15 Arten).

AMPHIBIEN: Bei den **Urodela** (Caudata; ??U-Perm; Dogger bis rez.) erscheinen (nach MÜLLER) im Wealden die UO Proteida (zu der der rez. Grottenolm gehört) sowie die UO Meantes (Wealden bis rez.) mit *Prosiren* (Alb).

Labyrinthodontia: in Australien lebte im Alb vor ca. 115 MA (naA 105 MA) noch ein Labyrinthodontier: der Fund (*Koolasuchus*) wird in die Fam. Chigutisauridae (U-Trias bis Alb; ad **Brachyopoidea**) gestellt, die aus der europ. Trias bekannt ist. Mächtiger Schädel, überwiegend wasserlebend. Länge ca. 5 m, naA 4 – 5 m, Höhe ca. 30 cm, Schädel an der breitesten Stelle 50 cm breit, Gewicht ca. 0,5 t. Das Überleben in der polnahen Region wird auf das Fehlen des Konkurrenzdrucks der Krokodile (denen es dort zu kalt wäre!) zurückgeführt. Andernorts sind die Labyrinthodontia spätestens im Malm erloschen. *Koolasuchus* ernährte sich vorwiegend von Lungenfischen, evtl. kleinen Dinosauriern. Insgesamt sind 3 Taxa von Labyrinthodontiern (Temnospondyli) nach Ende der Trias aus Australien bekannt: *Austropelor* (Lias), *Siderops* (Lias), *Koolasuchus*. Vor 110 MA waren die Labyrinthodontier in Australien erloschen, da es etwas wärmer wurde und dann offenbar die Krokodile eine zu starke Konkurrenz für die letzten Labyrinthodontier darstellten. Weltweit wird der Rückgang und das Aussterben der Labyrinthodontier mit dem Aufstieg der Krokodile ab der höheren Trias in Verbindung gebracht. Vor 110 MA ließen sich auch in Australien Krokodile nachweisen, während es ihnen zur Zeit von *Koolasuchus* dort zu kalt war. (Gründe für das lange Überleben der Temnospondyli in Australien s. unter „Therapsida“)

Nach Natwiss. 91, 589 (anno 2004) gibt es möglicherweise noch einen weiteren Nachweis von Labyrinthodontiern in der U-Kreide, und zwar einen fraglichen Fund eines Brachyopiden aus der ob. U-Kreide.

Frösche: Bei den Fröschen erscheint mit *Eodiscoglossus* im ob.Berrias oder unt.Valangin die rezente primitive Anurenfamilie Discoglossidae (naA ab Bathon), die zusammen mit den Leiopelmatidae (ab Tithon) als primitivste rezente Frösche gelten; kladistisch ist aber der Discoglosside *Callobatrachus* aus dem Barreme von Liaoning noch basaler als *Eodiscoglossus*; wahrscheinlich wanderten die Discoglossidae in Asien vor der Separation Asiens von Europa im Malm ein, was für einen Ursprung der Familie im Jura spricht (Kladogramm s. Lias).

Im Berrias erscheinen außerdem die Palaeobatrachidae (Berrias bis Pliozän; Europa), im Hauterive die Pipidae.

Insgesamt gesehen muss es im höheren Jura und der unteren Kreide zu einer erheblichen Radiation der Frösche gekommen sein. Rezent gehören 96 % der ca. 6700 Froscharten (die zu 29 Familien gehören, davon 5 Archaeobatrachia und 24 Neobatrachia) zu den Neobatrachia.

Im Jahr 2003 wurde in Bergwäldern Indiens eine neue rezente Froschart entdeckt (*Nasikabatrachus sahyadrensis*) mit typischen Adaptationen für eine grabende Lebensweise (z.B. langgezogene Schnauze), für die eine eigene Familie Nasikabatrachidae aufgestellt wurde (die vorletzte neue Froschfamilie wurde 1926 aufgestellt!).

Diese neue Familie ist die Schwestergruppe der Sooglossidae (BRI: nur rezent) von den Seychellen (Nähe Madagaskar, heute 3000 km von Südindien entfernt). Kladistisch stellen beide Familien, die untereinander Schwestergruppen sind, die basalste Abzweigung der Neobatrachia dar. Die Linie, die zu den beiden Familien führt, soll nach molekularkladistischen Untersuchungen vor 178 MA (95 % Konfidenz: 233 – 131 MA) entstanden sein, die Dichotomie zwischen den beiden Familien erfolgte vor 131 MA (93 – 177 MA, 95 % Konfidenz). Die höher stehenden

Gruppen der Neobatrachia sind etwas später entstanden, und zwar die Linie zu Ranoidea + Hyloidea i.e.S. vor 152 (108 – 202) MA, die Linie zu Heleophrynidae (BRI: nur rez.) und Myobatrachidae (BRI: ab U-Miozän) vor 150 MA (109 – 198 MA).

Außerhalb der Neobatrachia, also „niedriger“ als die neu entdeckte Familie und die Sooglossidae, stehen die Archaeobatrachia.

Kladogramm:

--- Archaeobatrachia: inneres Kladogramm:--- Pelobatidae [ab Tithon] + Pelodytidae [ab Eozän]
--- Pipidae [ab Hauterive]
--- Bombinatoridae [non BRI]
--- Discoglossidae [ab Bathon]

ab jetzt: NEOBATRACHIA

--- Nasikabatrachidae + Sooglossidae (letztere auf zwei Granitinseln der Seychellen rezent beschränkt!)
--- Heleophrynidae + Myobatrachidae
--- Dichotomie in die Hyloidea (ieS.) und Ranoidea

Die basalen Neobatrachia der Familien Nasikabatrachidae und Sooglossidae (nur rez.) waren offenbar in der Kreide von Indo-Madagaskar viel diverser, heute handelt es sich um fünf Reliktarten (vier auf den Seychellen, die neue Art in Indien). Die Unterschiede zwischen der neuen Art und den Sooglossidae beruhen im wesentlichen auf der grabenden Lebensweise der ersteren, ferner der größeren Ausmaße und dem Fehlen von Haftscheiben an den Zehen.

Die obigen molekularkladistischen Berechnungen lassen darauf schließen, dass die Hauptlinien der Neobatrachia zwischen Dogger und Unterkreide entstanden, also zu einer Zeit, als Gondwana auseinander brach; dadurch wurde die Stammlinie der Nasikabatrachidae/Sooglossidae auf dem indo-madagassischen Fragment Ostgondwanas isoliert. Die beiden Familien trennten sich vor der Trennung von Indien von den Seychellen an der KTG. Das Zerbrechen Gondwanas begann vor 160 MA, zunächst trennten sich Südamerika + Afrika zusammen als Westkontinent von einem Ostkontinent aus Indien, Madagaskar, Seychellen, Antarctica, Australien. Vom Ostkontinent trennten sich dann vor 130 MA Antarctica + Australien ab, vor 90 MA Madagaskar und vor 65 MA die Seychellen, während Indien weiter nordwärts driftete (mit Geschwindigkeiten von bis zu 20 cm/a!) und vor 55 MA mit Asien kollidierte, wodurch sich der Himalaya auffaltete (Nat. 425, 669 + 711).

rept-rept ukre

REPTILIEN:

1. Testudinata:

UO **Pleurodira** (Wendehalsschildkröten): Auftreten der rez. Fam. Pelomedusidae (ab Apt) und Chelidae (Schlangenhalschildkröten) (s. J. Palaeont. 77, 559).

UO **Cryptodira**: Auftreten der rez. OF **Chelonioida (Meeresschildkröten)** mit *Desmatochelys* (oberes Barreme oder unteres Apt Kolumbiens, fast 2 m lang) und *Santanachelys* (20 cm, ob. Apt oder unt. Alb Brasiliens) als älteste Gattungen. Letztere mit Beinen in Form eines primitiven Paddels, die noch bewegliche Finger und Zehen wie bei Süßwasserschildkröten aufwiesen, während bereits sehr große Tränendrüsen zur Salzausscheidung entwickelt waren. Fundort beider Taxa in vollmarinen Sedimenten; ad Familie Protostegidae.

Aus kladistischen Gründen muß die Aufspaltung in die drei Familien Protostegidae (ob. Barreme bis Maastr.), Dermochelyidae (ab U-Eozän; Lederschildkröten) und Cheloniidae (ab Maastr.; eigentliche Meeresschildkröten) (Daten modifiziert nach BRI) schon vor *Desmatochelys* aus dem ob. Barreme oder unteren Apt erfolgt sein. Die Komplettierung der Paddelbildung erfolgte dann offenbar in allen drei Familien konvergent. Die nächstjüngeren Meeresschildkröten

sind *Rhinochelys* und *Notochelone*. Abstammung der Meeresschildkröten (neben anderen Gruppen und über mehrere Zwischenstufen) von den Plesiochelyiden des Jura, bei denen bereits die Vergrößerung der Tränendrüsen einsetzte. *Ctenochelys* und *Toxochelys* (beide O-Kreide Nordamerikas) erwiesen sich in neuen kladistischen Untersuchungen als Übergangsformen zwischen landlebenden Testudines und den pelagischen Chelonioidea (Biol. Lett. 2, 116). Meeresschildkröten erreichten in der O-Kreide riesige Ausmaße.

Auch vor *Desmatochelys* lebten schon Schildkröten im Meer (z.B. Solnhofen), allerdings in küstennahen Regionen und nicht voll-marin wie die Chelonioidea. *Desmatochelys padillai* (ad Protostegidae) aus dem ob. Barreme/unt. Apt Kolumbiens gilt als älteste voll-marin lebende Meeresschildkröte.

Daneben Fam. Trionychidae (mittl. Malm bis rez., rez. 20 Arten; lt. BRI ab Apt) und Fam. Thalassemididae (Malm bis O-Kreide, im Wealden *Desmemys*).

Schildkrötenfamilien der U-Kreide nach BRI:

Pleurodira:

Pelomedusidae: ab Apt (Pelomedusen-Schildkröten)

(+) Pleurosternidae (Kimm. bis Dan; lt. MÜLLER Rhät bis O-Kreide) mit *Pleurosternon* (ob. Malm, Wealden; EU, AS), Süßwasserbewohner

(+) Baenidae (Alb bis O-Eozän; NA)

(+) Plesiochelydidae (Malm; U-Kreide) mit *Hylaeochelys* (Malm, U-Kreide)

(+) Sinemyidae: Kimmeridge bis Thanet (NA, AS)

Cryptodira:

(+) Desmatochelyidae (Alb bis Maastr.; AU, NA)

Trionychidae: ab Apt (Weichschildkröten)

Carettochelyidae: ab Alb (Neuguinea-Weichschildkröten)

2. Ichthyosauria: allmählicher Rückgang der Diversität; nur die Fam. Leptopterygiidae überlebt bis zum Beginn der O-Kreide (Cenoman). Aussterben der Ichthyosaurier im Cenoman (naA vor 94 MA).

Lt. Sepkowski-Datei nur noch *Macropterygius* [U-Kreide] und *Simbirshiasaurus* [Hauterive] sowie *Platypterygius* im unt. Cenoman. Im Jahr 2006 wurde eine neue Gattung *Maiaspondylus* aus dem Alb Westkanadas (ad Ophthalmosauria) hinzugefügt (Palaeont. 49, 1043). Inzwischen zeigte sich allerdings, dass die Diversität der Ichthyosaurier in der U-Kreide viel größer war als bisher angenommen (s.u.).

Nach BRI nur noch eine Familie (Leptopterygiidae: Rhät bis Cenoman) in der U-Kreide (Ichthyosauridae bereits im Tithon erloschen).

Als die Ichthyosaurier ausstarben, tauchten die ersten modernen Haie auf; ob hierzwischen aber eine Beziehung besteht, ist unbekannt.

Im Hauterive oder Barreme des Irak mit *Malawania anachronus* noch ein ursprünglicher Vertreter der Thunnosauria, Schwestergruppe von *Ichthyosaurus* und noch unterhalb von *Stenopterygius* und den Ophthalmosauriern stehend. Bisher ging man davon aus, dass diese Linie, die in einer größeren Radiation während der O-Trias entstanden war, bereits im Lias wieder ausstarb. Archaisch wirkender Bau der Flossen. Damit überlebten zwei sehr entfernt verwandte Linien der Ichthyosaurier/Thunnosaurier in die Kreide –eine basale Linie der Thunnosaurier aus der Verwandtschaft von *Ichthyosaurus*, die auf die Obertrias zurückgeht, und die Leptopterygiidae, deren kretazische Vertreter einen gemeinsamen Vorfahren im

Malm gehabt haben dürften (s. Biol. Letters 10.1098/rsbl.2013.0021). *Malawania* war ein lebendes Fossil zu seiner Zeit und erhöht die morphologische Disparität der Ichthyosaurier der Kreide.

Aus der frühen U-Kreide (Valangin, Hauterive) von Chile wurden aber noch 4 – 5 Arten von Ichthyosauriern von der gleichen Fundstelle (als Zeichen für Koexistenz und gutes Nahrungsangebot) beschrieben (0,5 - 4 m lang), darunter *Platypterygius* und *Sveltonectes*, ggf. auch *Myobradypterygius*. Die taphonomische Situation deutet darauf, dass sich die Tiere in Gruppen (als Familienverband?) zur Jagd organisierten (Natwiss. Ru. 10/2014: 529).

Neubearbeitungen von Museumssammlungen ergaben, dass die Diversität der Ichthyosaurier in der U-Kreide größer war als bisher angenommen und zeitweise noch einmal auf ein Niveau anstieg, das die Ichthyosaurier im Jura hielten, und dass auch die Diversität der Körperbautypen und Ernährungsweisen in der Unterkreide größer war als bisher vermutet. Die Parvipelvia (die einzige Gruppe der Ichthyosaurier, die von der Trias bis zur Kreide überlebten) erreichten in der mittl. U-Kreide die größte morphologische Disparität in ihrer Geschichte (Nat. 543: 603).

3. Plesiosauria: *Kronosaurus* (12,8 m; Schädel 2,7 m) als riesiger kurzhalsiger Pliosaurier (Australien); Schädel größer und kräftiger als bei *Tyrannosaurus*! Plesiosauroid *Leptocleidus* (unt. U-Kreide) wahrsch. Süßwasserbewohner. Insgesamt sind Plesiosaurier in der U-Kreide gattungärmer als im Lias, Malm oder O-Kreide. Bemerkenswert ist, dass die australischen Pliosaurier der Unterkreide wie *Kronosaurus* und *Leptocleidus* in einem eiskalten, zumindest zeitweise eisführenden Binnenmeer in Australien lebten (die Eisführung war so stark, dass sogar große Gesteinsblöcke über 500 km weit transportiert wurden). Diese Pliosaurier müssten also einen aktiveren Stoffwechsel gehabt haben als bei Reptilien üblich.

Mehrere Gattungen von Plesiosauroiden und Pliosauroiden, aber auch ein Ichthyosaurier (Ophthalmosauridae) lebten in Palaeobreiten zwischen 60 und 70 Grad; saisonal kühl, evtl. Frost im Winter. Haie, Dipnoi, Dinosaurier dagegen selten, Meeresschildkröten fehlen ganz. Die betreffenden Taxa müssen über Adaptationen an kühle Temperaturen verfügt haben (Datierung: unt. Apt bis unt. Alb). In der O-Kreide finden sich ebenfalls Plesiosaurier (und Mosasaurier) in kühlen Gegenden (Südamerika, Antarctica, Neuseeland) (Palaeont. 49, 837).

Im Jahr 2006 wurde ein kleiner Pliosaurier (*Umoonasaurus*, ca. 2,5 m lang) aus dem Apt-Alb (115 MA) Südaustraliens berichtet; er ist der primitivste (!) und gleichzeitig letzte (!) Rhomaleosauride; ihm fehlen die „pliosauromorphen“ Merkmale der weiter abgeleiteten jurassischen Rhomaleosauridae (Gigantismus, großer Kopf, kurzer Hals). Auch er lebte auf ca. 70 Grad südl. Paläobreite nahe der Frostgrenze (während der kältesten Jahreszeit) zusammen mit anderen Plesiosauriern (s.o.). *Umoonasaurus* reiht sich in die lange überlebenden, altertümlichen, endemischen Linien unter den Vertebraten der australischen Kreide ein. Die Isolation in hohen Breiten bei niedrigen Temperaturen dürfte für das lange Überleben verschiedener Vertebratentaxa entscheidend gewesen sein (Biol. Lett. 2, 615).

Elasmosauriden (langhalsig) der oberen Unterkreide ernährten sich (wie Funde

von Mageninhalt an zwei Exemplaren aus dem Apt/Alb belegen) nicht nur von Cephalopoden, sondern in erheblichem Umfang auch von bodenbewohnenden (epibenthischen) Muscheln und Schnecken (z.B. 92 % Muscheln/Schnecken; 8 % Belemniten); zahlreiche Gastrolithen zum Aufbrechen der Schalen (Sci. 310, 75). Der lange Hals dürfte zum Einsammeln der Muscheln und Schnecken gedient haben.

4. Basale Diapsiden: Zunahme der O **Choristodera** (?oberste Trias, Dogger bis Untermiozän), syn. Champsosauria; u.a. *Shokawa*, Valangin Japans. Generell amphibisch lebend. Vorwiegend Laurasia, fragliches Material aus Gondwana (Nordafrika). 12 Gattungen mit 25 Arten sind bisher bekannt; abgeleitete Neochoristodera finden sich bereits in der Unterkreide Asiens (*Ikechosaurus*, *Tchoiria*). 2020 war von 14 Gattungen die Rede. Die krokodilähnlichen Neochoristodera umfassen die Simoedosauridae und die Champsosauridae (*Champsosaurus*, *Eotomistoma*).

Schwestergruppe der triassischen Thalattosauria, kladistisch evtl. zwischen den Araeosceliden (als primitivsten Diapsiden) und Eosuchia stehend; nach anderer Auffassung kladistisch höher stehend, wohl Archosauromorpha außerhalb der Archosauriformes:

?--- Thalattosauriformes
--- Lepidosauromorpha: --- Lepidosauriformes (rezente Gruppen)
--- ? Testudinata
--- Sauropterygia
--- Archosauromorpha: --- Trilophosauria + Rhynchosauria
--- Archosauriformes
--- Protorosauria (= Prolacertiformes)
--- ? Choristodera (Dogger bis U-Miozän)

Gavialähnliches Aussehen und Lebensweise (Fischfresser in Flüssen und Sümpfen). Mindestens 11 Gattungen bekannt, z.B. im Barreme *Sinohydrosaurus* = *Hyphalosaurus*. Bemerkenswert ist, dass sie konvergent eine Reihe von Morphotypen hervorbrachten, die sich mit denen anderer Gruppen aquatischer Reptilien überlappen, *Hyphalosaurus* besetzte beispielsweise die Nische der Schlangen, *Shokowa* diejenige der Pachypleurosaurier der Trias.

Bis vor kurzer Zeit wurden Choristodera nur aus dem Zeitraum Valangin bis Eozän angegeben, nach einer neuen Arbeit (Natwiss. 93, 46) reichte ihre Lebensspanne aber von der obersten Trias bis ins U-Miozän; im Jura waren sie bereits über Laurasien verbreitet. Die Stellung von *Pachystropheus* aus der O-Trias zu den Choristodera ist aber sehr fraglich, da sie auf Merkmalen beruht, die nicht spezifisch für Choristodera sind. Gesichert ist das Auftreten im Dogger (Natwiss. 96, 233).

Choristodera blieben immer auf Laurasien beschränkt; kurz- und langhalsige Formen, überwiegend aquatisch lebend. Radiation in der U-Kreide Asiens.

Morphologisch drei Gruppen: krokodilähnliche Neochoristodera (wie *Champsosaurus*, *Tchoiria*, *Simoedosaurus*, *Ikechosaurus*, allesamt Kreide; relativ groß, *Simoedosaurus* bis 5 m), kleine langhalsige Formen (*Hyphalosaurus*, *Shokawa*, beide U-Kreide; *Hyphalosaurus* adult ca. 1 m: langer Hals, kleiner Kopf, peitschenförmiger Schwanz als Antrieb; große kielförmige Schuppen an den Flanken) und kurzhalsige Formen (*Lazarussaurus*, Miozän Europas), außerdem *Monjurosaurus* (kurzhalsig, U-Kreide), *Philydrosaurus* (U-Kreide), *Cteniogenys* (basal, Mittel- bis Oberjura), *Khurendukhosaurus* (?Barreme, Apt – Alb, in der Nähe der langhalsigen Hyphalosauridae, langhalsig, 1 m lang, Schwestergruppe von *Hyphalosaurus* + *Shokawa* und damit einer der längsten langhalsigen Choristodera). Alle Choristodera hatten einen mehr oder weniger ausgeprägt aquatischen Lebensstil. Aufgrund der unterschiedlichen Typologie konnten am gleichen Ort und zur gleichen Zeit mehrere Taxa von Choristodera vorkommen. *Hyphalosaurus* erinnerte an winzige Plesiosaurier oder Nothosaurier, während die Neochoristodera sehr stark Krokodilen ähnelten und sich damit deutlich von den basaleren Linien unterschieden.

Im Jahr 2009 war die kladistische Position immer noch ungeklärt: (a) Sauropterygia, und zwar Schwestergruppe der (Nothosaurier + Pachypleurosaurier; s. Kladogramm unten), (b) Verwandte der Sauropterygia, (c) Neodiapsiden-Stammgruppe, (d) basale Archosauromorpha oder (e) Schwestergruppe der Archosauromorpha?

Kladogramm:

- *Youngina*
- *Petrolacosaurus*
- *Mesosuchus* (Rhynchosaurier)
- *Pachypleurosaurus* + *Nothosaurus*
- ab jetzt: CHORISTODERA
- *Lazarussaurus* (U-Miozän Europas, eidechsenähnlich, mit 25 cm kleinster Choristodere)
- *Cteniogenys* (M-/O-Jura) (ältester sicherer Vertreter, eichsenähnlich)
- asiatischer Clade (nicht aufgelöst):
 - .*Philhydrosaurus*
 - .*Monjurosuchus*
 - .*Khurendukhosaurus* + (*Shokowa* + *Hyphalosaurus*)
- ab jetzt: NEOCHORISTODERA (groß, krokodilähnlich):
 - *Champsosaurus*
 - *Tchoiria*
 - *Simoedosaurus* + *Ikechosaurus* (Natwiss. 96, 233).

Im Jahr 2010 stellte sich heraus, dass zumindest *Hyphalosaurus* lebendgebärend war (Fossil mit 18 paarweise angeordneten Embryonen). Viviparie ersparte *Hyphalosaurus* den Landgang zur Eiablage und somit die Konkurrenz mit terrestrischen Karnivoren wie Dinosauriern, Säugern, Echsen, Vögeln. **Erste Reptilgruppe, die Viviparie innerhalb eines Süßwasser-Ökosystems entwickelte!** Ichthyosaurier, Mosasaurier, Pachypleurosaurier lebten im Salzwasser; demgegenüber lebten wohl alle Choristodera, auch die großen, krokodilähnlichen *Champsosaurus*, im Süßwasser. Im Gegensatz zu diesen war *Hyphalosaurus* aber wohl völlig aquatisch und nicht mehr in der Lage, sich an Land fortzubewegen, denn er verfügte über ein kinetisches Becken (die drei Sakralrippen sind strukturell einfach, nur lose mit den Lendenwirbeln mesial und dem Ilium lateral verbunden – Indizien die gegen einen Landgang sprechen). Er lebte im Flachwasser und könnte die Beine genutzt haben, um auf untergetauchten Oberflächen zu laufen, denn dass er grundsätzlich gehen konnte, lässt sich an den gut ossifizierten Carpalia und Tarsalia erkennen. (Natwiss. 97, 423). Da man von ihm sehr viele Jungtiere, aber kaum erwachsene Tiere von bis zu 1,1 m Länge findet, spricht dies dafür, dass nur wenige Jungtiere (1 – 2 %) adult wurden. *Hyphalosaurus* stellt auch das einzige Reptil, von dem man fossil ein Baby mit zwei Halsen und zwei Köpfen fand.

Letztendlich waren die Choristodera eine erfolgreiche Gruppe von amphibischen Süßwasserreptilien, die von 168 bis 20 MA lebte (naA ab Nor); allesamt Süßwasserbewohner, Nahrung weitgehend Fisch. Es gibt Hinweise, dass manche Choristodera auch Brutpflege betrieben haben, z.B. bei *Philhydrosaurus* (ein adultes Tier mit sechs mehrere Tage alten Jungtieren) - dann wäre Brutpflege der ursprüngliche Zustand bei Eureptilien und bei Schildkröten und Eidechsen sekundär verloren gegangen.

Die Choristodera wie *Champsosaurus* überlebten die KTG unbeeinträchtigt, offenbar weil sie nicht anspruchsvoll waren und sich auch von Aas und verwesenden Fischen ernährten. Zähne labyrinthodont. Erst im Rahmen des eozänen Klimaoptimums vor 50 MA erloschen sie weitestgehend, jedenfalls die krokodilähnlichen Formen wie *Champsosaurus*, wahrscheinlich weil sich aufgrund der Wärme die Krokodile weiter ausbreiten konnten und ihnen nun auch in den kühleren Regionen Konkurrenz machten. Choristodera waren ziemlich kälteresistent und lebten bis zum nördlichen Polarkreis; dieser Vorteil im Vergleich zu den Krokodilen nutzte ihnen aber in Zeiten des eozänen Wärmemaximums nichts mehr; Krokodile kamen womöglich mit der Wärme auch besser zurecht.

Die basalste Linie der Choristodera (noch weit außerhalb der krokodilähnlichen Neochoristodera) muss aber in einem Reliktgebiet überlebt haben (*Lazarussaurus*, U-Miozän), mit 25 cm zugleich

der kleinste Choristodere. Die krokodilähnlichen Neochoristodera lebten dagegen nur von 122 bis 50 MA (Spektr. Wiss. 2/20: 36).

5. Lepidosauria:

- a) **Rhynchocephalia:** Beginn des Niedergangs; in der U-Kreide noch der wasserbewohnende *Pleurosaurus* (Malm bis U-Kreide; Fam. Pleurosauridae: Toarc – Berrias [BRI]). Außerhalb Gondwanas erloschen Rhynchocephalia im Laufe der U-Kreide, wohl aufgrund ökologischer Konkurrenz der seit dem Jura stark aufsteigenden Eidechsen. In Gondwana, speziell Südamerika, wo die Konkurrenz durch Eidechsen bis zum Ende der Kreidezeit schwach war oder völlig ausblieb, waren die Rhynchocephalia dagegen auch noch in der Oberkreide sehr erfolgreich (s. O-Kreide). In der hohen U-Kreide noch *Ankylosphenodon* als recht plump gebauter aquatisch lebender Sphenodontia im Alb Mexikos, neben *Pamzinisaurus* von der gleichen Fundstelle. Dies sind die letzten fossilen Sphenodontia außerhalb Südamerikas (J Palaeont 74, 133).
- b) **Squamata:** nachdem im Malm bereits die meisten rezenten Gruppen der Squamata erschienen sind, treten um die mittl. Kreide herum noch die letzten ausstehenden Gruppen auf (Schleichen; Kronengruppen-Schlangen). Mit den Gekkonidae erscheint im Apt die älteste rezente Familie der Squamata.

Im Apt/frühen Alb Südkoreas Spuren von auf den Hinterbeinen laufenden Squamata. Da in den gleichen Schichten Spuren von Pterosauriern vorkommen, ist es möglich, dass die Echsen bei der Flucht vor Pterosauriern aufrecht liefen. Unter biogeographischen Gesichtspunkten dürften Stammgruppenvertreter oder Vertreter einer ausgestorbenen Familie der Iguania die Urheber der Spuren sein. (Sci. Rep. 8: 2617).

Iguania (ab U-Kreide, nach neueren Angaben ab Lias Gondwanas):

Xianglong zhaoi aus der Yixian-Formation als gleitfliegender Acrodonter; 15 cm lang, wahrscheinlich juvenil. Die Flughaut – als eine mit Fasern verstärkte Membran – war über 8 verlängerte Dorsalrippen gespannt. Üblicherweise besitzen Gleitflieger eine zwischen Vorder- und Hinterbeinen aufgespannte Flughaut, um von Bäumen zu gleiten. Eine über verlängerte Rippen aufgespannte Flughaut hat sich innerhalb der Lepidosauromorpha dreimal konvergent entwickelt: bei basalen Lepidosauromorpha des Keupers (Kuehneosauria: *Icarosaurus*), dem Acrodonten *Xianglong* (Yixian-F.) und dem zu den Agamidae zählenden rezenten Flugdrachen *Draco* aus SO-Asien. *Xianglong* hatte recht lange Flügel, die teilweise den Flügeln aktiver Flieger ähneln mit relativ günstiger Aerodynamik; vermutlich konnte er damit weiter fliegen als moderne Flugdrachen. Mit seinen Klauen konnte er die Bäume hochklettern. Details in Form und Feinstruktur der Flughaut machen ihn einzigartig unter allen Gleitfliegern (PNAS 104, 5507).

Huehuecuetzpalli aus der U-Kreide Mexikos (30 cm lange „Eidechse“) als ältester sicherer Vertreter der Iguania (BENTON; naA bereits im Lias Gondwanas acrodonte Iguania, s. Lias)

Scincomorpha (ab Lias Gondwanas, ab Bathon in Europa):

- (+) Paramacellodidae: nachgewiesen in der U-Kreide Spaniens; kladistisch Schwestergruppe der Scincoidea, laut BRI Oxford bis Tithon, neuerdings auch im Lias von Gondwana und bis in die obere O-Kreide reichend (Comm. Biol. 3: 201)
Evtl. erste **Skinke** (OF Scincoidea: fraglich ab mittl. Kreide lt. MÜLLER, rez. 700 Arten in 32 Gattungen). Scincomorpha mindestens seit Berrias-Valangin (*Meyasaurus*, Montsec/Spanien), große Ähnlichkeit mit *Eichstaettisaurus* aus dem ob. Malm, naA. Scincomorpha bereits im Bathon Englands.

Gekkota: lt. BENTON ganz sicher ab U-Kreide; *Ardeosaurus* aus dem Tithon wird nicht mehr als Gekkote angesehen. NaA Gekkota schon im Bathon Englands.

Yabeinosaurus (Yixian-Formation): lebendgebärend; ältester Nachweis lebendgebärender Squamata; heute sind 20 % der Squamata lebendgebärend; Viviparie entwickelte sich > 100 x konvergent innerhalb der Squamata. Gleichzeitig ältester Nachweis der Viviparie bei einem weitestgehend terrestrisch lebenden Reptil (Natwiss. 98, 739).

Anguimorpha (ab Bathon):

Erste **Schleichen** i.e.S. vor 100 MA gegen Ende der U-Kreide (lt. BRI F. Anguidae ab Campan)

Varanoidea (ad Anguimorpha; wahrscheinlich ab Bathon):

Bei den **Waranen** in der Kreide **Mosasauroidea** (Aigialosaurier - schon im Malm vertreten-, Coniasaurier, Mosasaurier, letztere auf die O-Kreide beschränkt). Eine kladistische Analyse von *Adriosaurus* (langgestreckte marine Echse des Cenoman – Turon), *Dolichosaurus*, Mosasauriern und Schlangen (J. Palaeont. 74, 915) ergab folgendes Ergebnis:

SCLEROGLOSSA

ANGUIMORPHA

VARANOIDEA

PYTHONOMORPHA

--- Dolichosauridae (*Dolichosaurus*, Cenoman, 1 m, marin)

--- *Aphanizocnemus*

--- *Adriosaurus* (Cenoman – Turon)

ab jetzt: OPHIDIA

--- *Pachyrhachis* + *Pachyophis* (beide Cenoman)

--- Serpentes

Adriosaurus microbrachis (Slowenien, 95 MA) hatte sehr stark reduzierte Vorderbeine, reduzierte Schulter- und Beckengürtel und einen verlängerten Hals. Die Hinterbeine waren deutlich stärker entwickelt als die Vorderbeine.

In einer anderen Studie (J Vert Pal. 20, 720) ergab sich für die Schwestergruppenbeziehung zwischen *Coniasaurus*, *Dolichosaurus*, Aigialosauridae und Mosasauridae wegen unvollständiger Fossilbelege nur eine Polytomie mit einer Tendenz zu einer basalen Position von *Dolichosaurus*. *Coniasaurus* (Cenoman Englands) bildet einen basalen Clade innerhalb des größeren Komplexes der Aigialosauridae und Mosasauridae.

Familien der Mosasauroiden nach BRI:

Aigialosauridae: Tithon bis Turon (EU, marin, fischfressend)

Dolichosauridae: Cenoman bis Turon (EU, marin, fischfressend)

Mosasauridae : Cenoman bis Maastricht (kosm., marin, fischfressend)

Im Cenoman-Turon erfolgte eine Radiation mariner Squamata mit langen Körpern und reduzierten Beinen wie Dolichosaurier, Adriosaurier, Coniasaurier sowie Schlangen (mit Beinen). Bisher datierte aber keine dieser Formen mit langen Körpern und reduzierten Beinen in die Unterkreide; alle waren marin. Im Jahr 2006 wurde ein kleiner, graziler Mosasauroider mit langgestrecktem Körper aus Sümpfen der Unterkreide Japans berichtet. Die Radiation dieses Morphotyps begann also schon vor dem Cenoman und war nicht auf marine Habitate beschränkt (Palaeont. 49, 1143).

UO Serpentes: ab Dogger

Bis vor wenigen Jahren galt *Lapparentophis* aus dem Alb-Cenoman Algeriens als älteste Schlange; etwas jünger, aber primitiver ist *Pachyrhachis* (1 m, Wasserbewohner, unt. Cenoman) sowie *Pachyophis* (0,4 m, Cenoman). *Coniophis* ist eine primitive Schlange aus dem ob. Alb oder unteren Cenoman Utahs; danach dürften die Alethinophidia und ihre Schwestergruppe Scolecophidia bereits vor der Oberkreide entstanden sein (andere Arten dieser Gattung reichen bis ins Tertiär). Und eine *Coniophis*-Art aus dem oberen Maastricht – damals bereits ein „lebendes Fossil“ – erwies sich als kladistisch basalste Schlange (s.u.). Rezent ca. 5000 Schlangenarten, erfolgreichste rezente Reptilgruppe.

Abstammung wohl von Waranen (Platynota, ab Malm, naA Alb/Cenom., *Parviraptor* als Schwestergruppe im Malm), wobei u.a. auch die Mosasauroiden (nicht die auf die O-Kreide beschränkten Mosasaurier [Erstnachweis im Turon!] - selbst) als Vorfahren diskutiert werden, andererseits könnten Gemeinsamkeiten zwischen *Pachyrhachis* und Mosasauroiden auch konvergent entstanden sein.

Kladistische Untersuchungen sprachen in den 90er Jahren verstärkt dafür, daß die Mosasauroiden die nächsten Verwandten der Schlangen darstellen (19 Synapomorphien, d.h. exklusive Merkmale als evolutionäre Neuheiten eines nur ihnen gemeinsamen Vorfahren, u.a. schmaler, leicht gebauter Schädel, rückwärts gebogene Zähne auf kleinen Knochensockeln, lockere Gelenkverbindung zwischen Munddachknochen, hohe Beweglichkeit zwischen den beiden ersten Oberkieferknochen; langgestreckter Körper mit > 140 präkloakalen Wirbeln). Für die Abstammung von den Mosasauroiden sprach außerdem, dass zwei proximale Elemente der Fußwurzel getrennt sind, was sich innerhalb der Squamata nur bei Mosasauroiden findet. Andererseits wurde im Jahr 2006 auch von einer sehr primitiven, eindeutig terrestrischen Schlange aus der unteren Oberkreide Argentiniens berichtet, die kladistisch noch unter den o.g. Taxa steht und auf eine Abstammung von terrestrischen Varanoiden (ohne den „Umweg“ über die marinen Mosasauroiden) hinweist (*Najash*, s.u.).

Pachyrhachis (unt. Cenoman): langer Körper einer Schlange kombiniert mit dem breiten Kopf eines Warans; der Schultergürtel ist schon verschwunden, Beckengürtel aber noch gut entwickelt. Breite Rippen wie bei Wasserbewohnern üblich; schlängelnde Fortbewegung. Marine Lebensweise. Sehr kleine, aber vollständig ausgebildete Hinterbeine noch vorhanden. Neuerdings ins allerunterste Cenoman mariner Ablagerungen gestellt (Israel).

Auch Studien bzgl. der Kieferöffnung und –mobilität ergaben, dass die Mosasauroiden intermediär zwischen den relativ starren Kiefern der Eidechsen und dem oralen Verschlingmechanismus der Schlangen stehen; so hatten Mosasauroiden schlangenartige Gaumenzähne zum Festhalten der Nahrung. Der starre Oberkiefer entsprach noch dem der Eidechsen, der Unterkiefer war aber schon extrem flexibel und schlangenartig. Der mobile Oberkiefer entwickelte sich dann erst später in den Schlangen, um die Nahrung in die Speiseröhre zu befördern. Können Eidechsen den Gaumen kaum bewegen, können Schlangen beide Maxillarseiten und den Gaumenbogen getrennt voneinander bewegen (mit Ausnahme bestimmter Blindschlangen (Scoledophidia), denen jegliche Oberkieferbeweglichkeit fehlt). Die meso- und metakinetischen Gelenke der Mosasauroiden sind intermediär zwischen jenen der Eidechsen und Schlangen und entsprechen denen primitiver Schlangen wie *Cylindrophis*.

Die Vorfahren der Schlangen wären danach unter marinen mosasaurierartigen Tieren zu suchen und nicht unter erdgrabenden Eidechsen. Die Mosasauroiden standen an der Spitze der marinen Nahrungskette und ernährten sich von großen Beutetieren wie Meeresschildkröten und anderen großen Reptilien, und Makrophagie wurde auch bei *Pachyrhachis* nachgewiesen (mit Resten großer Fische im Darm!) und fast allen Schlangen (Ausnahme: Scoledophidia = Blindschlangen). Der letzte gemeinsame Vorfahr von Mosasauriern und Schlangen wäre somit makrophag und entwickelte eine erhöhte Mobilität im intramandibulären Gelenk als Anpassung an eine Ernährung von großen Beutetieren.

Als primitivste Schlangen galten *Pachyrhachis* (Cenoman) und *Dinilyisia* (Coniac) sowie die Scoledophidia (Blindschlangen) und Anilioidea (Rollschlangen u.a.).

Haasiophis (mittl. Cenoman Israels) hat eine recht gut ausgebildete Hinterextremität, wahrscheinlich eine Entwicklung aus Rudimenten; solche Rudimente kann man heute bei Pythons beobachten. Eine kladistische Analyse (Sci. 287, 2010) stellte *Pachyrhachis* und *Haasiophis* in die Macrostromata, und zwar als basale Gruppe neben Pythons, Boas und Colubriden. Colubriden ab Cenoman. Auffällig ist die Kombination aus einem recht fortschrittlichen (macrostromaten) Schädel bei voll entwickelten Hinterbeinen.

Kladogramm (Nat. 402, 419):

Außengruppe: Warane

1. Abzweig: (+) Pachyophiidae (*Pachyrhachis*, *Pachyophis*) (marin) (U-Cenoman)

2. Abzweig: (+) Madtsoiidae* + (+) *Dinilyisia* (Coniac)

Beide Gruppen: terrestrisch und/oder semiaquatisch, nonmarin

Ab jetzt: moderne Schlangen

3. Abzweig: Scoledophidia (Leptotyphlopidae, Typhlopidae, Anomalepididae) (klein, wurmähnlich)

4. Abzweig: Anilioidea (*Anilius*, *Cylindrophis*, *Anomochilus*, Uropeltidae) (ab Cenoman)

5. Abzweig: Xenopeltidae (*Xenopeltis*, *Loxocemus*) (BRI: nur rez.)

Ab jetzt: Macrostromata

---? Fragliche alternative Position von *Pachyrhachis* + *Haasiophis* (beide unt. Cenoman Israels)

6. Abzweig: Booidea

7. Abzweig: Tropidophiinae

8. Abzweig: Ungaliophiinae

9. Abzweig: Bolyeriidae

10. Colubroidea (*Acrochordus* + Colubroidae) (ab Cenoman)

* Madtsoiidae: M-Kreide bis Jungpleistozän, s. *Wonambi*, Pleist., enthalten u.a. plioleistozäne Riesenschlangen Australiens; früher waren Madtsoiidae auch in Europa, Madagaskar, Afrika, Südamerika verbreitet, Lebensspanne der Familie ca. 90 MA

Allerdings blieb die Stellung von *Pachyrhachis* und *Haasiophis* (gleicher Fundort, ebenfalls unt. Cenoman) strittig: die Entdecker von *Haasiophis* hielten diese beiden

Schlangen bereits für fortgeschrittene Formen als Schwestergruppe der Booiden (s.o.: fragliche alternative Position), d.h. basale Macrostromata. Die gut ausgebildeten Hinterextremitäten der beiden Gattungen müssten dann jedoch eine Neuentwicklung sein; gleichzeitig würden die beiden Gatt. dann nicht die Abstammung von marinen Mosasauroiden belegen, sondern die marine Lebensweise sekundär angenommen haben, bei Abstammung von terrestrischen Vorfahren. Die gut entwickelten Hinterbeine müssten sich dann aus Rudimenten, wie sie bei basaleren Schlangen, aber auch *Python* angetroffen werden, entwickelt haben; sie wären dann nicht streng homolog, zeigen aber Knochen, die Femur, Tibia, Fibula und den Handgelenk- und Fingerknochen ähneln und somit „latente Homologe“ in entwicklungsbiologischer Hinsicht darstellen (indem Entwicklungsgene, die die Beinbildung regulieren, bei den beinlosen Vorfahren persistierten und daher später wieder eine morphologisch homologe Beinbildung auslösen konnten als anatomisches, aber nicht genetisches Neomorph). Ein multipler Verlust der Beine in vielen separaten Linien der Schlangen ist dagegen noch weniger plausibel (Sci 287, 2011). Einige Pythonischlangen und Verwandte verfügen auch heute über winzige, klauenartige Hinterextremitäten, die z.B. für Rivalenkämpfe benötigt werden. Aber in keiner der mehr als 50 Linien beinreduzierter Amphibien und Reptilien ist es je zu einer Neuevolution von Beinen gekommen, so dass das o.a. Szenario äußerst unwahrscheinlich ist, allerdings aufgrund der modernen Erkenntnisse der Entwicklungsbiologie nicht unbedingt grundsätzlich unmöglich.

Entscheidend ist somit die Stellung der beiden untercenomanischen Gattungen: wären sie die Schwestergruppe der Macrostromata, so würden die Schlangen nicht auf Mosasauroiden, sondern terrestrische Echsen zurückgehen; Mosasauroiden und einzelne Schlangen wären dann unabhängig zum Wasserleben übergegangen und die Schlangen nicht im Wasser entstanden. Für diese Auffassung spricht, dass sich alle basalen rezenten Schlangen von kleiner Nahrung (wie Eidechsen, meist < 1 % des eigenen Körpergewichts) ernähren, Macrostromata dagegen von riesiger Beute, z.T. > 100 % des eigenen Körpergewichts. Erstere könnten daher Bindeglieder zwischen Waranen und Macrostromata sein. Ähnlichkeiten im Bau der Schädel und Zähne zwischen den beiden untercenomanen Schlangen und den Mosasauriern wären dann konvergent entstanden bei ähnlicher (mariner) Lebensweise; so wurde bei einer *Pachyrhachis* ein kompletter Fisch im Magen gefunden (wie bei Macrostromata). Die Frage, ob die Schlangen im Meer aus Mosasauroiden entstanden und sekundär terrestrisch wurden, oder von landlebenden, grabenden waranoiden Echsen abstammen und einige von ihnen dann (konvergent zu den Mosasauroiden) zu mariner Lebensweise übergangen, blieb somit noch immer unentschieden.

Studien an basalen fossilen Schlangen (*Pachyrhachis* U-Cenoman; *Dinilyisia* O-Kreide/Coniac, *Wonambi*, Pleistozän) ergaben, dass weder diese noch mit ihnen nahe verwandte Varanoide Hinweise auf eine grabende Lebensweise liefern; die subterrane Theorie zur Entstehung der Schlangen galt damit als widerlegt; Scoledophidia und Anilioidea erwarben ihre grabenden Adaptationen demnach erst sekundär nach Entstehung der Körperform der Schlangen. Dies bestärkte Auffassungen, dass sich die Schlangen aus großen, aalartig schwimmenden oder durch dichte Vegetation gleitenden Vorfahren herleiten, also von großen marinen oder oberflächenaktiven terrestrischen Räubern (Nat. 403, 416). Während *Pachyophis* und *Pachyrhachis* (beide Cenoman) aquatische Räuber waren, hatte *Dinilyisia* (Coniac) einen relativ großen Schädel und langen zylindrischen Körper und war offenbar ein terrestrischer Räuber. *Pachyrhachis* lebte im Stillwasserbereich als langsamer Schwimmer.

Die basale Stellung der Madtsoiidae wurde im Jahr 2006 bestätigt, nachdem im Grenzbereich des Oligozäns/Miozäns in Australien zwei recht komplette Exemplare der Madtsoiiden *Yurlunggur* gefunden wurden (Nat. 439, 839), die bisher komplettesten Madtsoiiden überhaupt; erst jetzt ergab sich Klarheit über die Position der Madtsoiidae (*Wonambi* war nur sehr unvollständig überliefert). Madtsoiidae waren weit verbreitet in Gondwana vom Cenoman bis zum Eozän und überlebten in Australien bis ins Neogen; australische Formen wurden 0,5 – 6,5 m lang (*Yurlunggur* bis 5,7 m), außerhalb Australiens wurden Madtsoiidae bis über 9 m lang. Die neue kladistische Analyse bestätigte, dass die Madtsoiidae basale Ophidia außerhalb der Kronengruppe stellen und nicht (!) in die Macrostromata einzuschließen sind; ihre macrostromata-artigen Merkmalen (wie die langen Kiefer) sind damit eine Retention basaler, varanoider bzw. mosasaurierartiger Merkmale und haben nichts mit der ähnlichen Morphologie der Macrostromata zu tun:

Ab jetzt: OPHIDIA

- *Pachyrhachis* [Cenoman]
- *Haasiophis* [Cenoman]
- *Wonambi* [Neogen] + *Yurlunggur* [Tertiär] (neogene Madtsoiidae Australiens)
- *Dinilysia* [Coniac]
- ab jetzt: SERPENTES
 - Leptotyphlopidae + (Typhlopidae + Anomalepididae)
 - ab jetzt: ALETHINOPHIDIA
 - *Anilius* + (*Cylindrophis* + [*Anomochilus* + Uropeltidae])
 - ab jetzt: MACROSTOMATA
 - *Xenopeltis* + *Loxocemus*
 - Erycinae + (Pythoninae + Boinae)
 - Ungaliophiidae
 - Tropidophiidae
 - Bolyeriidae
 - Acrochordidae
 - Colubroidea

Studien an Außengruppen: eine kladistische Analyse von *Adriosaurus* und anderen Außengruppen der Schlangen (J. Palaeont. 74, 915) ergab folgende Relationen:

- Mosasauroiden
 - *Aphanizocnemus* (O-Kreide Libanons)
 - Dolichosauridae
 - *Adriosaurus* (ob. Cenoman bis unt. Turon)
 - ab jetzt: SCHLANGEN
 - *Pachyophis*

Dolichosauriden und Adriosauriden erwiesen sich als die nächsten Schwestergruppen der Schlangen, wozu ihre langen Körper und reduzierten Beine passen, die intermediär zwischen typischen marinen Squamata wie Mosasauriern und primitiven marinen Schlangen (Pachyophiiden) stehen. Da alle fünf aufeinanderfolgenden Außengruppen der rezenten Schlangen marin waren, ist von einem marinen oder mindestens semi-aquatischen Ursprung der Schlangen auszugehen. Die Phylogenie erwies sich bei verschiedenen methodischen Modifikationen als robust. Die Annahme aus anderen Arbeiten, dass *Pachyrhachis* Synapomorphien mit Macrostomata zeige, erwies sich als statistisch nur schwach unterstützt (J. Palaeont. 74, 915).

Völlig andersartige Einblicke in die Evolution der Schlangen lieferte dann jedoch im Jahr 2006 die terrestrische *Najash rionegrina* aus der unt. O-Kreide (obere Candeleros Formation, Cenoman – Turon) der Rio Negro Provinz, Argentinien (Nat. 440, 1037). Wie *Haasiophis*, *Pachyrhachis* und *Eupodophis* (drei marine Schlangen von den Tethys-Küsten Nordgondwanas) besaß *Najash* robuste, funktionstüchtige Hinterbeine (dies sind die einzigen bisher bekannten Schlangentaxa mit funktionstüchtigen Hinterbeinen), im Gegensatz zu den drei vorgenannten Taxa aber auch noch ein Sakrum, an dem das Becken aufgehängt ist; bei den anderen drei Taxa fehlt – wie bei modernen Schlangen – das Sakrum; das Becken ist nicht mehr am achsialen Skelett aufgehängt, sondern liegt innerhalb des Rippenkastens. In der weiteren Entwicklung kam es dann zu weiteren Reduktionen bis hin zum kompletten Verlust des Beckens. Ohne Beckengürtel dürften die Beine von *Haasiophis* und *Pachyrhachis* kaum zum Schwimmen getaucht haben.

Damit war *Najash* im Jahr 2006 die basalste bekannte Schlange, die anderen drei beintragenden Schlangen stehen kladistisch schon höher und näher zu den Macrostomata (die die Boas, Pythons und Colubroiden umfassen). Mehrere kraniale und vertebrale Merkmale von *Najash* deuten auf eine unterirdische bzw. oberflächennahe Lebensweise wie sie sich auch bei primitiven rezenten Schlangengruppen findet, was auf eine Abstammung der Schlangen von terrestrischen Vorfahren (anstelle mariner Mosasauroidea) deutet. Vielleicht lebte *Najash* an der Erdoberfläche, nutzte aber manchmal unterirdische Tunnel, die andere Tiere angelegt hatten. Die Anatomie der Hinterbeine spricht dafür, dass diese zum Graben und/oder Kriechen verwendet wurden. Sie waren jedenfalls

zu grazil, um das Gewicht des Tieres zu tragen. Sie könnten auch als Klammerorgane bei der Paarung gedient haben. Eine Reduktion der Extremitäten und eine schlängelnde Fortbewegung erweisen sich bei grabenden oder in dichter Vegetation lebenden kleinen Tetrapoden als nützlich (Blindwühlen; Blindschleichen). Als basisnah angesehene Vertreter rezenter Schlangen leben überwiegend als Bodenwöhler, oder aber sie klettern auf Bäumen und Sträuchern, also in dichter Vegetation (Natw.Ru. 2/07, 89).

Die drei anderen beintragenden Taxa wären demnach weiter fortgeschritten, sekundär marin und treffen keine Aussagen zur Abstammung der Schlangen. *Najash* lebte dagegen vollterrestrisch. Marine Schlangen finden sich demnach erst innerhalb der Macrostromata. *Najash* besaß mehrere primitive Merkmale, die bisher in keiner lebenden oder fossilen Schlange gefunden wurden, u.a. ein bemerkenswert primitives Becken. Kladogramm:

- Varanoiden
 - ab jetzt: STAMMGRUPPEN-SERPENTES
 - *Najash* (Cenoman oder Turon)
 - ab jetzt: SERPENTES
 - Scolecophidia
 - *Dinilyisia* (Coniac)
 - ab jetzt: ALETHINOPHIDIA
 - Anilioidea
 - ab jetzt: MACROSTOMATA
 - *Xenopeltis* / *Loxocemus* / (*Haasiophis* + [*Pachyrhachis* + *Eupodophis*])
 - (nicht näher aufgelöst)
 - Erycinae / Pythonidae / Ungaliophiidae / *Wonambi* + Boinae /
 - Linie zu den Colubroidea (nicht näher aufgelöst)
- Linie zu den Colubroidea:
- Bolyeriidae
 - Tropidophiidae
 - Acrochordidae + Colubroidea

Danach gehören alle anderen Schlangen der mittl. Kreide (außer *Najash*) in die Kronengruppe, die terrestrische *Dinilyisia* ist die Schwestergruppe der Alethinophidia. Die marinen Taxa der mittleren Kreide sind innerhalb der schlecht aufgelösten Macrostromata positioniert.

Für grabende Schlangen dürfte die Reduktion der Gliedmaßen von Vorteil sein; heutige grabende Schlangen und Echsen schieben den Kopf durch die weiche Erde – Beine würden sie nur stören. Die Fossilien von Schlangen aus Jura und Unterkreide sind so fragmentarisch, dass sie keine Aussagen zur Lebensweise erlauben (*Tetrapodophis* ist als Schlange umstritten). Während *Najash* ein Gräber gewesen sein könnte, ist *Dinilyisia* aus dem Coniac (85 MA) die älteste bekannte Schlange völlig ohne Beine, war aber deutlich größer als heutige grabende Schlangen. Merkmale des Innenohrs erlauben eine Unterscheidung zwischen grabenden Schlangen und im Meer lebenden Arten. Während Seeschlangen kein oder nur ein minimales Vestibulum haben, weisen grabende Arten (vor allem wenn sie eigene Höhlen bauen) ein zum Ballon aufgeblähtes Vestibulum auf, um Schwingungen besser hören zu können. Dieses gilt nach Untersuchungen an modernen Schlangen und Echsen unabhängig von Körpergröße und Gliedmaßenbau. Demnach lebte *Dinilyisia* terrestrisch und war eng mit den Vorfahren der heutigen Schlangen verwandt, kronenwärts von *Najash*. *Dinilyisia* stützt damit die These, dass die Schlangen die Beine verloren als Anpassung an ein Leben im Erdboden; sie wühlte vermutlich im Boden (Spektr. Wiss. 6/18: 38).

BENTON (2007) gab einen zusammenfassenden Überblick über die Abstammung der Schlangen mit dem Ergebnis, dass das Grundproblem noch immer nicht gelöst ist: Abstammung von (a)

Amphisbaenia, also landlebenden, grabenden Tieren, oder aber (b) Zugehörigkeit zu den Anguimorpha mit Ableitung von Mosasauroiden (Mosasauria, Aigialosauridae), d.h. Abstammung von (ggf. schlängelnd schwimmenden) marinen Vorfahren?

Viele angebliche Homologien zwischen Schlangen und Mosasauroiden (besonders bzgl. Hirnschädel und Unterkiefer) sind strittig. Mit den Amphisbaenia teilen die Schlangen Verlust, Reduktion, Verschmelzung verschiedener Schädelelemente; den geschlossenen Hirnschädel; die dorsale Verlagerung der Kieferadduktoren; Reduktion der Extremitätengürtel und Extremitäten; Einheitlichkeit der Wirbelsäule.

Ein großes Problem ist auch die Gewichtung der einzelnen Merkmale; wird das intramandibuläre Gelenk stark gewichtet, resultiert eine enge Affinität mit den Mosasauroiden; werden Reduktion/Verlust von Schädelelementen stark gewichtet, ergibt sich eine größere Nähe zu den Amphisbaenia.

Molekularkladistische Studien sprechen gegen beide Interpretationen und ordnen die Schlangen als Schwestergruppe der (Anguimorpha + Iguania) ein; demnach müssten sich die Schlangen schon früher als eigenständige Linie abgetrennt haben. Nach dem Fund von *Cryptolacerta* im Eozän Messels (Schwestergruppe der Amphisbaenia) steht fest, dass die Amphisbaenia mit den Lacertidae verwandt sind und nicht zu den Schlangen führen (Nat. 473, 364).

Im Jahr 2012 wurde die kladistisch basalste Schlange (*Coniophis precedens*) beschrieben (oberes Maastricht, Lance-Formation) (Nat. 488, 205). Bisher nur durch uninformative Einzelwirbel bekannt und den Aniloidea zugeordnet, ermöglichten neue Funde (Maxilla, Unterkiefer) eine Neubewertung. Für eine Abstammung der Schlangen von terrestrisch lebenden, grabenden Echsen (anstelle mariner Mosasauriervorfahren) sprechen dabei:

- das Vorkommen von *Coniophis* in kontinentalen Überschwemmungsgebieten
- Kleinheit (ca. 70 cm lang) sowie die verkürzten Dornfortsätze sprechen für eine grabende Lebensweise
- keine Adaptationen ans Schwimmen (wie Pachyostose)
- *Najash* (im Kladogramm eine Position höher) ist ebenfalls terrestrisch, aber ca. 2 m lang

Die Zähne weisen bereits die für Schlangen charakteristische (und nur bei ihnen vorhandene) Form auf sowie auch Merkmale, die an Mosasauroidea und Varanoidea erinnern. Auch der Unterkiefer ist bereits schlangenartig geformt; das vergrößerte Foramen mentale stellt eine Autapomorphie der Schlangen dar.

Die Anatomie des Schädels steht zwischen Eidechsen und Schlangen. Die Zähne und ein intramandibuläres Gelenk sprechen dafür, dass sich *Coniophis* von kleinen Wirbeltieren ernährte. Das intramandibuläre Gelenk erlaubte dabei eine erweiterte Öffnung des Mauls.

Die Maxilla ist aber noch fest mit dem Schädel verbunden (akinetisches Rostrum). Sie ähnelt derjenigen der Echsen und überlappt – im Gegensatz zu allen Schlangen – die Prämaxilla. Zwischen Maxilla einerseits und Prämaxilla, Jugale, Präfrontale und den Nasalia besteht ein fester suturaler Kontakt.

Insgesamt stellt *Coniophis* eine Kombination aus einem schlangenartigen Körper und eidechsenartigen Kopf dar. Karnivorie war bereits etabliert, aber erst später in der Evolution der Schlangen entwickelte sich der hoch spezialisierte, kinetische Schädel, der dann die Grundlage für eine massive adaptive Radiation noch in der Unterkreide bildete. **Offenbar war also der kinetische**

Schädel die entscheidende Innovation, die die Schlangen (mit heute fast 3000, naA 5000 Arten) zu einer der erfolgreichsten Wirbeltiergruppen werden ließ. Die Körperform der Schlangen (verlängert, beinlos) entstand also als Anpassung an eine grabende Lebensweise und nicht ans Schwimmen!

Kladogramm:

- *Coniophis* (ob. Maastricht/Paläozän) (terrestrisch, wohl grabend, ca. 70 cm)
- *Najash* (ob. Cenoman oder frühes Turon) (terrestrisch, grabend, ca. 2 m)
- ab jetzt: KRONENGRUPPENSCHLANGEN
 - *Scolecophidia* (ab Paläozän nachgewiesen) (insektivor)
 - *Dinilysia* (Coniac/Santon bis Maastricht)
 - Madtsoiidae (ab Cenoman nachgewiesen)
 - Anilioidea (ab U-Miozän nachgewiesen)
 - *Pachyrhachis*, *Hassiophis* (marin) (Cenoman)
- ab jetzt: MACROSTOMATA (starke Radiation um die KTG herum)

Die Abzweigungen der Linien, die außerhalb der Macrostromata stehen, müssen daher schon allesamt innerhalb der Unterkreide erfolgt sein. Auch die (sekundär!) marine Lebensweise entwickelte sich schon in der Unterkreide. Nach der Entstehung des kinetischen Schädels schon in der Unterkreide (vgl. *Pachyrhachis* und Verwandte aus dem oberen Alb bis Cenoman) **erfolgte somit schon in der Unterkreide eine adaptive Radiation der Schlangen, in deren Rahmen dann auch die Macrostromata entstanden.** Die umfangreichsten Veränderungen in Richtung auf einen hochflexiblen, kinetischen Schädel erfolgten dabei zwischen *Najash* und dem Abzweig der *Scolecophidia*.

Schon im Cenoman finden sich unterschiedliche Lebensstile: grabende Schlangen (ähnlich *Coniophis*), Süßwasserbewohner (*Nigerophiidae*), Meeresbewohner (*Simoliophiidae*, z.B. *Hassiophis*, *Pachyrhachis*) sowie die großen, karnivoren Madtsoiidae. *Coniophis* selbst war bereits im Maastricht ein „lebendes Fossil“ (Nat. 488, 205).

Im Jahr 2013 lieferten vergleichende Untersuchungen zum Bau des Labyrinthapparates von rezenten wasserlebenden und terrestrischen Schlangen und Echsen, im Vergleich mit der fossilen *Dinilysia*, ebenfalls Hinweise darauf, dass Schlangen von terrestrischen, grabenden Echsen abstammen; allerdings wäre die Einbeziehung weiterer basaler Taxa wie *Najash* in diese Studien wünschenswert. Genetische Untersuchungen zeigten jedenfalls, dass Schlangen nicht nahe mit Waranen (und damit Mosasauroiden) verwandt sind (Sci. 342, 683).

Im Jahr 2015 wurde mit *Tetrapodophis amplexus* aus der Crato-Formation die älteste vollständig erhaltene (*vermeintliche*) Schlange beschrieben; sie hatte noch vier kurze, voll funktionsfähige Beine, die aber wohl nicht der Fortbewegung dienten, sondern zum Ergreifen von Beutetieren und möglicherweise um den Partner bei der Kopulation festzuhalten. Es ist ein Missing Link zwischen Echsen und Schlangen; typischer schlangenförmiger Körper, aber mit richtigen Vorder- und Hinterbeinen!

(Die Schlangenreste aus dem Zeitraum Dogger bis Unterkreide sind zu fragmentarisch, um den Bau dieser Schlangen näher beschreiben zu können. Es handelt sich um Kieferreste und Wirbel, die man bisher als Eidechsenreste interpretiert hatte und deren Nachuntersuchung nun zeigte, dass sie von Schlangen stammen).

Tetrapodophis hatte keine Anpassungen an einen aquatischen Lebensstil, während Schädel und Körperproportionen zu einer grabenden Lebensweise passen. Offenbar entstanden Schlangen aus terrestrischen Vorfahren. Das Tier verfügte über 272 Wirbel (160 präkaudal). Das stellt auch das Paradigma in Frage, dass eine Verlängerung des Körpers zwangsläufig zum Verlust der Beine führt; Körperstammverlängerung und Beinverlust können auch entkoppelt werden.

Kurze, aber voll entwickelte Beine mit fünf Fingern. Einzige bisher bekannte Schlange mit vier Beinen. Typischer schlangenförmiger Körper mit verlängertem Stamm, kurzem Schwanz, großen ventralen Schuppen – was auf eine typische schlangenartige Fortbewegung deutet. Schädel- und Körperproportionen sowie die reduzierten Dornfortsätze weisen auf eine terrestrische Lebensweise; die rückwärts gebogenen Zähne sowie die Vertebratenreste im Darm auf eine carnivore (und nicht insektivore) Ernährung. (Die recht basal stehenden modernen Schlangenfamilien Typhlopidae und Anomalepididae sind insektivor, was zu der Annahme führte, die basalen Schlangen seien insektivor gewesen).

Der Übergang von der Insektivorie zur Karnivorie muss als schon unterhalb von *Tetrapodophis* erfolgt sein.

Innerhalb der Squamata hat sich die Körperform der Schlangen mindestens 26 mal unabhängig voneinander entwickelt, wobei die Verlängerung des Körpers mit dem Verlust der Beine einherging; meistens gehen erst die Vorderbeine, später die Hinterbeine verloren (Ausnahmen: *Bipes*, *Bachia*). Mit der Verlängerung des Körpers wird die Koordination der Beinbewegungen immer schwieriger, und schlangenförmige Tiere bewegen sich typischerweise durch seitliche Undulationen, bei denen Beine eher hinderlich sind. Ab einer bestimmten Körperlänge werden Beine daher abgebaut; kein lebender Squamate mit mehr als 80 präkaudalen Wirbeln verfügt über vier komplette Beine – *Tetrapodophis* mit 160 präkaudalen (+ 112 kaudalen) Wirbeln ist insofern außergewöhnlich. Die Verlängerung des Schlangenkörpers erfolgte im Körperstamm und nicht im Halsbereich. Und die massive Verlängerung des Körpers ging dem Verlust der Vorderbeine wider Erwarten voraus.

Die marinen Schlangen aus der mittleren Kreide (Mittlerer Osten, Nordafrika, Südeuropa) hatten 140 bis 155 Wirbel und kurze Schwänze; sie zeigen keine Vorderbeine und Schultergürtel mehr, hatten aber kleine Hinterbeine (nur *Haasiophis* mit Zehen). Die Position dieser marinen Schlangen der Mittelkreide ist nicht ganz klar, sie stehen aber wahrscheinlich in einer basalen Position der Kronengruppe. Das spricht dafür, dass die Hinterbeine in der Evolution der Schlangen mehrfach unabhängig voneinander reduziert wurden. Auch die 95 MA alte *Najash* ähnelt den marinen Schlangen, indem sie über kleine Hinterbeine verfügte (Zehen sind nicht erhalten); sie ist aber primitiver.

Tetrapodophis lebte in einem Lebensraum, in dem Süßwasser- und landlebende Arten vorkamen; sie steht unterhalb von *Najash* und ähnelt stärker der nordamerikanischen *Coniophis*. Ihr fehlen aber alle Adaptationen an eine aquatische Lebensweise, stattdessen gibt es Merkmale zugunsten einer grabenden Lebensweise wie kurzes Rostrum, Verlängerung des postorbitalen Schädels, langer Stamm, kurzer Schwanz, kurze Dornfortsätze, stark reduzierte Beine. Dies spricht dafür, dass Schlangen von grabenden und nicht von marinen Vorfahren abstammen. Dennoch gelten die Mosasaurier auch weiterhin als Schwestergruppe.

Die aquatischen Schlangen der Kreide (Simoliophiidae) sind aber innerhalb der Kronengruppe der Schlangen positioniert, d.h. ihre aquatische Lebensweise ist abgeleitet.

Tetrapodophis steht modernen Schlangen bereits näher als die Stamm-Ophidia *Parviraptor* (Tithon), *Diablophis*, *Portugalophis* und *Eophis*, und sie könnte die Schwestergruppe zu *Coniophis* darstellen.

Tetrapodophis war eindeutig karnivor, mit nach hinten gebogenen klauenartigen Zähnen und einem intramandibulären Gelenk, das es ermöglichte, große Beute zu schlucken; im Darm fanden sich Reste von Wirbeltieren. Auch die Wirbelsäule spricht für Karnivorie; die 160 präkaudalen Wirbel ermöglichten eine extreme Flexibilität der Wirbelsäule, so dass der gesamte Körper in Schlingen gelegt werden konnte. Manche anderen Squamata mit langem Körper verfügen nicht über diese Fähigkeit, was dafür spricht, dass sie nichts mit der Fortbewegung zu tun hat. Die Zunahme der Anzahl der Wirbel im Stammbereich könnte entstanden sein, um den Schlangen zu erlauben, Beute zu umschlingen und zu erdrosseln. Der Körperbau von *Tetrapodophis* spricht dafür, dass sie dazu bereits in der Lage war.

Auch die Beine sprechen für eine Funktion beim Beutefang, denn für die Fortbewegung dürften sie nicht nützlich gewesen sein. Es fehlen auch Adaptationen der Beine ans Graben; d.h. *Tetrapodophis* dürfte die Beine nicht zum Graben benutzt haben. Dies spricht dafür, dass die Beine dazu dienten, Beute zu ergreifen, oder bei der Kopulation eine Rolle spielten. Jedenfalls wurden die Beine für andere Zwecke genutzt, als sie für die Fortbewegung nicht mehr gebraucht wurden.

Serpentes, Iguania und Anguimorpha bilden zusammen die **Toxicofera**. Die ältesten Iguania und Anguimorpha stammen aus Laurasia, was dafür spricht, dass die Toxicofera – und damit auch die Schlangen – in Laurasia entstanden, wozu auch Reste von Stamm-Ophidia aus Laurasia passen. Die basalsten Divergenzen innerhalb der Kronengruppe der Schlangen sind aber endemisch in Gondwana, bzw. ereigneten sich in Gondwana. In der Mittelkreide lebte in Gondwana eine diverse Fauna basaler Kronengruppen-Schlangen (Coniophiidae, Russellophiidae, Madtsoiidae, Simoliophiidae im Cenoman Afrikas, *Najash* im Cenoman-Turon Südamerikas, *Tetrapodophis* im Apt Südamerikas). In der Kreide Laurasiens waren Schlangen dagegen viel seltener; eine einzelne Linie erschien dort im Cenoman Nordamerikas, Alethinophidia ab Maastricht (Nordamerika, Europa). Auch wenn die Stammlinie der Schlangen in Laurasien entstanden ist, dürften sich die basalen Linien der Kronengruppe zunächst endemisch in Gondwana ausgebreitet haben, mit nur begrenzter Ausdehnung nach Laurasien. Die Schlangen scheinen daher einen Bestandteil einer hoch endemischen gondwanischen Herpetofauna darzustellen (neben Notosuchia und Rhynchocephalia), die an der KTG erlosch bzw. im Känozoikum stark reduziert wurde (Rhynchocephalia), während die Schlangen ab dem Paläogen zu einem Erfolgsmodell wurden und dabei möglicherweise von der KTG-Extinktion profitierten.

Kladogramm:

- Iguania (ab Campan)
- Anguimorpha (ab Cenoman/Turon)
 - Ab jetzt: PYTHONOMORPHA
 - Mosasauria
 - Ab jetzt: OPHIDIA
 - *Eophis* / *Diablophis* / *Portugalophis* / *Parviraptor* (nicht aufgelöst)
 - Ab jetzt: verlängerter Körper, reduzierte Beine, Schlingenbildung, intramandibuläres Gelenk
 - *Tetrapodophis* + *Coniophis* (C. = ± KTG)
 - Ab jetzt: Vorderbeine verloren
 - *Najash* (Cenoman-Turon)

- *Dinilysia* (Campan)
- Madtsoiidae (ab Alb)
- Ab jetzt: SERPENTES
- Scolecophidia (ab KTG)
- *Haasiophis* + (*Euopodophis* + *Pachyrhachis*) (alle Cenoman)
- Ab jetzt: ALETHINOPHIDIA
- Aniliidae (ab Eozän) + Tropidophiidae (ab KTG)
- alle übrigen Alethinophidia (Boinae und Erycinae ab Paläozän nachweisbar; viele Familien entstanden nach molekularen Daten im späten Eozän und Oligozän)

(Sci. 349: 374 + 416)

Eine andere Arbeitsgruppe untersuchte die Gegenplatte des einzigen Exemplars von *Tetrapodophis*. Diese umfasst im Wesentlichen den Abdruck; der Schädel ist dort aber besser erhalten. Sie halten das Tier (u.a. aufgrund von Schädelmerkmalen) nicht für eine Schlange, sondern für einen Dolichosaurier. Auf einem Meeting der Society of Vertebrate Paleontology (2016) zeigten zahlreiche Forscher Zweifel, dass *Tetrapodophis* eine Schlange darstellt. Da das Fossil für weitere Forschungen nicht mehr zugänglich ist (Privatbesitz), wird die Rolle von *Tetrapodophis* wohl dauerhaft ungeklärt bleiben (Sci. 354: 536).

Genetische Grundlagen der Schlangen (Spektr. Wiss. 6/18: 38)

Die Wirbelsäule der Schlangen besteht aus mehr als 300 Wirbeln (Mensch: 33; Echse: 65). Ein Gen *Lunatic Fringe* erhöht dabei die Anzahl der Wirbel. Es ist beteiligt an der Entstehung von Zellhaufen am Schwanzende des Embryos, aus denen sich die Ursomiten bilden: wenn sich eine bestimmte Anzahl von Zellen gebildet hat, formt sich daraus ein Somite und wandert wie eine Perle an einer Schnur den Körper hinauf. Je schneller und häufiger das Lunatic-Fringe-Gen an- und ausgeschaltet wird, umso mehr Ursegmente (Somiten) werden gebildet. Das Lunatic-Fringe-Gen wird bei Schlangen häufiger als bei anderen Wirbeltieren exprimiert, die Somitenbildung verläuft daher schneller, wodurch insgesamt mehr Somiten (und damit auch mehr Wirbel) gebildet werden.

Unterschiede bestehen auch bei den Rippen. Bei Säugern und Alligatoren tragen nur die Brustwirbel Rippen, während HOX10 die Rippenbildung zum Beispiel an den Hals- und Lendenwirbeln unterdrückt. Bei Schlangen tragen dagegen alle Wirbel Rippen, mit Ausnahme der ersten drei Wirbel hinter dem Kopf und der Schwanzwirbel.

Ursprüngliche Tetrapoden tragen aber auch an den meisten Wirbeln vom Becken an aufwärts Rippen, auch frühe Verwandte moderner Säuger und Alligatoren weisen dort noch Rippen auf. Die Reduktion der Rippen muss bei Alligatoren, Vögeln und Säugern daher konvergent erfolgt sein, und die Schlangen repräsentieren mit ihren vielen Rippen daher den ursprünglichen Zustand.

Die Entstehung von Beinen geht auf eine regulatorische Sequenz (ZRS) zurück. Die Sequenz ist daher so wichtig, dass sie bei den Tetrapoden konserviert wurde; schon *eine* Mutation in dieser Sequenz führt dazu, dass sich keine normalen Beine entwickeln. Verpflanzt man diesen Genschalter von der Schlange in Mausembryonen, entstehen Mäuse mit einem normalen Mauskörper, aber nur noch mit Beinstümpfen. Auch bei primitiven Schlangen wie Python und Boa ist die Sequenz noch funktionstüchtig, wenn auch verkürzt, so dass diese Taxa noch sporenartige, rudimentäre Hinterbeine ausbilden. Hoch entwickelte Schlangen haben diese Gensequenz komplett verloren.

Mit dem ZRS-Element lässt sich auch die Gliedmaßenbildung der fossilen Taxa erklären. Bei *Dinilysia* war der Verlust des ZRS-Elements dann komplett.

Najash (Beckengürtel, Oberschenkelknochen, verkürztes Schienbein, Wadenbein; aber keine Zehenknochen) und *Haasiophis* (kein Beckengürtel mehr, aber Oberschenkelknochen, Schien- und Wadenbein, Knöchel- und Fußknochen) dürften dagegen noch über ZRS-Elemente mit leichten bis moderaten Funktionsreduktionen verfügt haben.

(Spektr. Wiss. 6/18: 38).

Rezente Familien der Schlangen (Zeitangaben nach BRI):

Anomalepididae (Blindschlangen)

Typhlopidae (Eigentliche Blindschlangen): ab U-Eozän (EU, SA, AS, AF)

Leptotyphlopidae (Schlankblindschlangen) (non BRI) (darunter die kleinste rezente Schlange, *Leptotyphlops carlae*, Barbados/Karibik, 10 cm lang, spaghettidick; ernährt sich von Ameisen- und Termitenlarven)

Aniliidae (Rollschlangen): ab Campan (NA)

Uropeltidae (Schildschwänze): nur rezent

Xenopeltidae: nur rez.

Boidae (Boas, Pythons): ab Maastricht (kosm.)

Bolyeriidae: ab Holozän

Tropidophiidae: ab Thanet (SA)

Acrochordidae (Warzenschlangen): ab M-Miozän (EU, AS, AF, AU)

Colubridae (Nattern und Trugnattern): ab U-Olig. (EU, NA, AS, AF)

Elapidae (Kobras, Bungare, Korallen-, Seeschlangen): ab U-Miozän (EU, AS, AF)

Viperidae (Ottern und Vipern): ab U-Miozän (EU, AS, AF)

Ausgestorbene Familien:

Lapparentophiidae: Alb bis Cenoman (EU, AF)

Simoliophiidae: Cenoman (EU)

Dinilysiidae: Coniac

Madtsoiidae: Coniac bis Pleistozän (AF, AU)

Palaeophiidae: Maastricht bis O-Eozän (kosm.)

Nigerophiidae: Dan bis M-Eozän (EU, AS, AF)

Russellophiidae: U- bis O-Eozän (EU)

6. Archosauria: Krokodile

Aussterben der Fam. Teleosauridae (älteste Mesosuchia-Familie, Toarc bis Valangin, kosmopol.) und Metriorhynchidae.

Chimaerasuchus paradoxus (120 MA, Apt/Alb) als friedliches wasserpflanzenweidendes Flußkrokodil Chinas, kladistisch aber außerhalb der Eusuchia (zwischen Protosuchia und Eusuchia) stehend (ad Notosuchidae).

Spätestens in der untersten U-Kreide erste **Eusuchia** (BENTON: O-Kreide).

Knapp unterhalb der Eusuchia steht *Bernissartia* als kleiner Mesosuchia (0,6 m) in den Küstenregionen des Wealdenmeeres, teils land-, teils wasserlebend, mit vorderen spitzen Zähnen zum Fischfang und hinteren abgeflachten Zähnen zum Aufknacken von Schalentieren. Die kanadischen Kreidekrokodile *Borealosuchus griffithi* bzw. *Leidyosuchus canadensis* stellen die ältesten und ursprünglichsten Vertreter

der echten Krokodile bzw. Alligatoidea dar.

Krokodilfamilien der U-Kreide nach BRI:

Teleosauridae: Toarc bis Valangin

Metriorhynchidae: Bathon bis Hauterive

Libycosuchidae: Barreme bis Cenoman (AF)

Atoposauridae: Kimmeridge bis Maastricht (EU, NA, AS)

Trematochampsidae: Hauterive bis Lutet (EU, AF, SA)

Hsisosuchidae: Kimmeridge bis Campan (EU, AS)

Goniopholididae: Bathon bis Maastricht (kosm.)

Pholidosauridae: Bathon bis Cenoman (kosm.) (z.B. *Sarcosuchus*, s.u.)

Bernissartiidae: Oxford bis Barreme (EU)

Hylaeochampsidae (unt. U-Kreide) (monotypisch)

Eusuchia: in der U-Kreide noch gattungsarm, starke Zunahme in der O-Kreide: *Hylaeochampsia* (Wealden). Die rez. F Crocodylidae erschien lt. BRI erst im Turon!

MESOSUCHIA:

Mesosuchier waren in der U-Kreide noch weit verbreitet, bei deutlicher geographischer Differenzierung zwischen Nord- und Südkontinenten. In Südamerika und Afrika in der U-Kreide kleine terrestrische Mesosuchia der recht primitiven Familie Uruguaysuchidae, aus denen in der höheren Kreide Südamerikas dann die Notosuchidae (Coniac) und in Afrika die Libycosuchidae (extrem kurzschnauzig; Barreme bis Cenoman) hervorgingen. Die Trematochampsidae (Hauterive bis Lutet) sind eine weitere Gruppe südamerikanisch-afrikanischer Mesosuchier der U- und O-Kreide; frühe Formen entsprechen im Aussehen und Ökologie etwa den Goniopholididae (Bathon bis Maastricht) der Nordkontinente; spätere Formen der Trematochampsidae gingen mehr zu einem Leben im Trockenen über; aus ihnen gingen vermutlich die dinosaurier-bezahnten (ziphodonten) Krokodilier Südamerikas, Afrikas und Europas hervor, die ins frühe Tertiär reichen.

Man bezeichnet diese kleinen, terrestrischen Krokodile als Metasuchia; verschiedene Linien von ihnen nahmen in Afrika und Südamerika säugerähnliche Lebensweisen an, z.B. *Argentinosuchus* (ad Notosuchidae) mit einem heterodonten Gebiss mit spitzen Vorderzähnen zum Packen der Beute und flacheren Backenzähnen zum Zerschneiden des Fleisches. *Chimaerasuchus* (ad Notosuchidae; U-Kreide Chinas) wahrscheinlich herbivor. Die Sebecidae (Paläozän bis höheres Miozän; Südamerika) hatten große Schädel mit hoher Schnauze, Zähne stark abgeflacht; sie jagten wahrscheinlich Säugetiere, wurden aber schließlich von karnivoren Säugern Südamerikas abgelöst (BENTON; s.u.).

Thalattosuchia:

Dakosaurus: ein bemerkenswerter Thalattosuchia, Fam. Metriorhynchidae (Bathon bis Hauterive), ist *Dakosaurus andiniensis* aus der U-Kreide (Vaca Muerta Formation) des Neuquen-Beckens Westargentinens (laut Natwiss. Ru. 7/2006 S. 381 aber Tithon!).

Der Schädel und die Schnauze sind für Krokodile ungewöhnlich hoch, die Schnauze kurz, mit nur wenigen großen Zähnen (mit gezähnten Kanten). Schnauze und Unterkiefer extrem robust, kurz und hoch. Gezähnte Zahnkanten werden sonst nur bei einigen karnivoren terrestrischen Archosauriern beobachtet. Dies alles

widerspricht dem üblichen Muster der Thalattosuchia mit ihren langen, grazilen Schnauzen und vielen Zähnen (wie heutige Gaviale) als typische Fisch- und Molluskenfresser. Bei *D. andiniensis* muss es also zu einer Änderung der Nahrungsgewohnheiten gekommen sein, die sich schon bei *D. maximus* aus dem Malm Europas andeutete, wobei aber nicht bekannt ist, wovon sich *D. andiniensis* nun ernährte. *D. maximus*, von dem nur Zähne und ein mäßig erhaltener Schädel bekannt sind, maß ca. 8 m. Zähne seitlich abgeflacht, gesägte Kante. Größter Räuber der oberjurassischen Meere, jagte nach indirekten Indizien auch kleinere Meereskrokodile (während die kleineren Metriorhynchidae vor allem Fische und Tintenfische jagten). Schädel noch krokodilähnlich, aber höher und kürzer als bei typischen Metriorhynchidae, Anzahl der Zähne reduziert, Zähne vergrößert.

Bei *D. andinensis* hat sich dieser Trend erheblich verstärkt: Schädel ungewöhnlich hoch, relativ gesehen weitaus kürzer als bei allen anderen Thalattosuchia, erinnert lediglich an oberkretazische Sebecosuchia aus Südamerika (landlebende Krokodile). Zähne ähneln *D. maximus*; Zahngröße wie bei terrestrischen Raubsauriern wie *Tyrannosaurus*, *Dilophosaurus*. Allerdings finden sich innerhalb der Krokodile solche Zahnformen auch bei landlebenden Formen der O-Kreide und des Alttertiärs (ziphodont, wobei die Entwicklung zu einer ziphodonten Bezahnung bei *Dakosaurus* aber konvergent erfolgte). Lange Schnauzen bei Krokodilen korrelieren mit (semi)aquatischer Lebensweise, kurze, hohe, seitlich komprimierte Schnauzen finden sich dagegen außer *Dakosaurus* sonst nur bei terrestrischen Formen wie Sebecosuchia. Die langschnauzigen und stromlinienförmigen Schädel der meereslebenden Krokodile eigneten sich wie bei rez. Krokodilen zum seitlichen Beutehieb; außer bei Placodontia (langsame Schwimmer, Muschelknackergebiss) findet sich dieser Schnauzen- und Schädeltyp auch bei allen anderen im Meer lebenden, jagenden Reptilien (wie Thalassosuchia einschl. *D. maximus*, kurzhalsige Plesiosaurier = Pliosauria, Mosasauria); bei Ichthyosauriern war dagegen die seitliche Beweglichkeit des Kopfes eingeschränkt, daher diente ihnen die lange Schnauze als Präzisionsinstrument. Die gute Manövrierfähigkeit erlaubte ihnen trotzdem, flinke Beutetiere zu verfolgen und zu schnappen. *D. andiniensis* mit dem hohen, seitlich komprimierten Schädel konnte gewiss keinen effektiven seitlichen Beutehieb ausführen; zum Zermahlen und Zerreißen von Beutetieren dürfte für ihn die ruckartige Rückwärtsbewegung des Kopfes (wie beim Komodowaran) infrage gekommen sein, sehr ungewöhnlich für einen marinen Räuber (Natw. Ru. 7/2006, 381).

Schädel und Unterkiefer 80 cm lang (bis zum Gelenk gemessen); Schnauze 42 cm lang und ungewöhnliche 15,3 cm hoch! Oberkiefer 3 prämaxilläre, 10-11 große maxilläre Zähne (üblich bei Thalattosuchia: 25 – 40, aber auch bis 45 kleine konische Zähne; *D. maximus* mindestens 20 Oberkieferzähne); Zähne groß, robust, nur schwach gebogen, passen exakt zwischen die unteren Zähne; Kronen lateromedial komprimiert, gezähnte Ränder (wie man sie sonst nur bei *D. maximus* findet). *Dakosaurus* gehört zu den Metriorhynchidae, die die weitestgehenden marinen Adaptationen unter den Crocodyliformen zeigen (paddelartige Vorderbeine, hypocercaler Schwanz, „osteoporose-artige“ Knochen, hypertrophische nasale Salzdrüsen). Innerhalb dieser Familie repräsentiert *D. maximus* ein frühes Stadium der Entwicklung zu höheren Schnauzen und größeren, gezähnten Zähnen. Die Höhe des Schädels bei *D. andiniensis* kann die Folge des hohen Platzbedarfs aufgrund der Länge der Kronen und Wurzeln der großen Zähne sein. Ansonsten hatte *D.* aber auch typische Merkmale der Metriorhynchidae: große Augen, großer knöcherner Skleralring.

Kladistisch basal zu den beiden o.g. *Dakosaurus*-Arten steht *D. carpenteri* aus dem Kimmeridge von England. Seine Schnauze ist noch länger, die Zähne sind noch kleiner und zahlreicher als bei den anderen Arten, insgesamt zeigt er aber bereits den ökologischen Übergang der Metriorhynchidae von Fischfressern zur Jagd auf größere Beutetiere (Pal. 51, 1307).

Thalattosuchia sind die einzigen voll ans Meeresleben adaptierte Krokodile, typischerweise mit extrem langer, röhrenförmiger, vielzähliger Schnauze als Adaptation an kleine, agile Beute. Die Schädelform von *D. andiniensis* ist aerodynamisch ungünstig, nicht stromlinienförmig, und ermöglicht keine raschen lateralen Bewegungen im Wasser wie bei den schlanken, röhrenförmigen Schnauzen der übrigen Thalattosuchia oder Gavialen. Er war mit diesem Schädel nicht in der Lage, Beute zu greifen und festzuhalten, um sie dann im Wasser herumzuschleudern; der flache, breite Schädel der modernen Krokodile ist sehr verwindungssteif – auch durch den knöchernen sekundären Gaumen. Höhere Schädel sind nicht so verwindungssteif, die größere Vertikaldistanz ermöglichte aber höhere Muskelkräfte, daher

konnte eine größere Kraft zum Aufschlitzen der Beute als bei modernen Krokodilen mit stärker horizontal verlaufenden Kaumuskeln aufgebracht werden. Vergleichbar mit *D. andiniensis* ist der Komodowaran mit ähnlicher Kopfform und gezähnten Zähnen, mit denen er die Beute aufschlitzt (Sci. 311, 70+43).

Notosuchia:

Säugerähnliche Krokodile der mittleren Kreide Gondwanas (Nat. 466, 748; Natwiss. Ru. 11/2010, 587): verschiedene Notosuchia der mittleren Kreide Gondwanas zeigen konvergente Entwicklungen zu Säugetieren: recht klein, kurzer und breiter Schädel, robuster Unterkiefer, relativ wenige Zähne, ausgeprägte Heterodontie, überwiegend terrestrische Lebensweise.

Pakasuchus (Galula-Formation, M-Kreide, Tansania) trieb dieses Prinzip am weitesten und besaß sogar obere und untere molariforme Zähne, die beim Kieferschluss in komplexer Weise okkludierten und deren Kaufläche eine Komplexität zeigte, die man ansonsten nur bei Säugern und deren nächsten fossilen Verwandten findet. Extreme Heterodontie (10 Oberkieferzähne, 16 Unterkieferzähne), je Quadrant vorn ein vergrößerter eckzahnartiger Zahn (Fangzahn) (ob davor noch „Schneidezähne“ standen, wie man sie bei anderen Notosuchia fand, ist unbekannt), im Unterkiefer folgen dann prämolarenartige Zähne an den Positionen 2 bis 6, im Oberkiefer ein kleiner konischer Zahn an Position 2, zwei große Molariforme an den Positionen 3 und 4 und ein kleiner Molariformer an Position 5. Die Positionen 7 und 8 im Unterkiefer werden von zwei großen Molariformen eingenommen, die mit den Molariformen des Oberkiefers okkludieren – ein Merkmal, das sich sonst bei keinem Notosuchia findet. Die Kronen der oberen und unteren Molariformen haben zwei parallele mesiodental orientierten Leisten (Längsgrate), getrennt durch eine längliche Mulde. Diese Morphologie vergrößert die Kontaktfläche der Kronen beim Kieferschluss; so entstand eine „Brechschere“, wie man sie von manchen Säugern kennt. Micro-CTs beweisen, dass diese Kauflächengestaltung primär angelegt war (und nicht als Folge der Abnutzung unter Funktion entstand). Die verlängerte Form des primären Kiefergelenks deutet auch auf eine abweichende Funktion des Gelenks (nur Rotation und rostrakaudale Translation des Unterkiefers möglich, also Vor- und Rückbewegung). Das Kiefergelenk ermöglichte nicht nur ein Zuschnappen, sondern auch ein Zermahlen der Beute.

Stark reduzierte Osteoderme am Thorax (einzigartig unter Crocodyliformes!), nur eine Doppelreihe von Knochenplatten auf dem Rücken, aber krokodiltypische Osteodermbedeckung des Schwanzes. Schädelänge 7 cm, Gesamtlänge ohne Schwanz nur 30 cm. Lange, grazile Beine, relativ mobiler Thorax. Die nach vorn gerichteten Nasenöffnungen und die Beinanatomie sprechen für eine vorwiegend terrestrische Lebensweise. Die Reduktion der Körperarmierung reduzierte Gewicht und erhöhte die Beweglichkeit und erleichterte so die Nahrungssuche an Land.

Insgesamt gesehen zeigen viele Notosuchia – in Verbindung mit extrem kleiner Körpergröße – eine ausgeprägte Heterodontie z.B. mit Zähnen mit mehreren Höckern und/oder kompletter Molarisation der Backenzähne, konvergent zu Cynodontiern und Säugern. *Pakasuchus* geht aber noch weiter, indem die Zahnzahl der postcaniniformen Zähne stark reduziert ist und zwischen den Molariformen eine exakte Okklusion etabliert wurde.

Kladistisch steht *Pakasuchus* in der Nähe von *Mariliasuchus*, *Adamantinasuchus*, *Malawisuchus*, *Candidodon*; alle diese kleinen Notosuchia mit ihren konvergenten Merkmalen (in Bezug zu Säugern) lebten zwischen Apt und Turon und sind ausschließlich aus Südamerika und Afrika bekannt; beide Kontinente waren bis etwa zur Grenze Unter-/Oberkreide miteinander verbunden und bildeten eine einheitliche Landmasse. Die Häufigkeit säugerähnlicher Krokodile in dieser Zeitspanne geht einher mit der Seltenheit echter Säugertaxa in Südamerika und Afrika –

verglichen mit gleich alten Faunen Laurasiens. Gondwanische Säuger der Mittelkreide waren entweder Relikte ehemals kosmopolitischer archaischer Theria (wie Eutriconodonten) oder aber auf Gondwana beschränkte Gruppen mit weit abgeleiteter Morphologie (wie die extreme Hypsodontie der Gondwanatheria), während die diverseren laurasischen Säugerfaunen aus Multituberculaten, Metatheria und basalen Eutheria bestanden. Notosuchia, Gondwanatheria und „archaische“ Theria-Linien besiedelten offenbar in der Mittelkreide Gondwanas ähnliche Nischen (z.B. kleine terrestrische Faunivoren) wie die gleich alten modernen Säuger Laurasiens. Die craniale Morphologie von *Pakasuchus* konnte sich so in Abwesenheit konkurrierender Ökomorphe aus anderen Tetrapodengruppen herausbilden. Nach dem Mesozoikum starben dann verschiedene Linien der morphologisch einst diversen Crocodyliformen aus; der Bauplan der Überlebenden verengte sich auf den engen Morphospace der modernen Krokodile (Reduktion des Ökomorphospace durch Umweltveränderungen und/oder Konkurrenz neuer Gruppen wie Säuger).

NEOSUCHIA:

In 110 MA (Apt/Alb) alten Flusssedimenten der Tenere-Wüste/Niger – weit entfernt von der damaligen Meeresküste - wurden zahlreiche Reste eines ca. 12 m (Spanne: 11,15 – 12,15 m; Gewicht 8 t) langen Flusskrokodils (*Sarcosuchus imperator*, Fam. Pholidosauridae) aus der Verwandtschaft von Urkrokodilen wie dem (meeresküstenbewohnenden) *Pholidosaurus* (Europa; ältere U-Kreide; Pholidosauridae: Bathon bis Cenoman), *Terminonius* (Nordamerika, ebenfalls höhere U-Kreide; aber kleiner) und *Dyrosaurus* (Kreide und Alttertiär Afrikas; Dyrosauridae: Maastricht bis O-Eozän) entdeckt, das sich vermutlich neben Fischen auch von kleinen Dinosauriern ernährte (Lebensweise ähnlich Nil- und Leistenkrokodilen). Die riesige, lange und (z.B. im Vergleich zum Gavial) relativ breite Schnauze macht $\frac{3}{4}$ der Schädellänge aus; die Gesamtschädellänge beträgt 160 cm. Die Schnauzenform ist für Krokodile ungewöhnlich (Expansion im vorderen Abschnitt). Kurze Zähne. Ausgeprägter Überbiss (Verlängerung des Oberkiefers über den Unterkiefer hinaus, nach hinten zurückgekrümmte vordere Oberkieferzähne). Riesige Nasenöffnungen. Körper von dickem Knochenpanzer bedeckt. Jährliche Wachstumsringe des Knochenpanzers ergeben, dass *S.* erst nach 50 bis 60 J. seine volle Körperlänge erreichte. Wie bei *Deinosuchus* (s. O-Kreide) wurde die hohe Endgröße offenbar durch die Verlängerung der Phase des raschen Wachstums erreicht, nicht durch Beschleunigung der Knochenbildungsrate insgesamt. Gewicht ca. 8 t. *S. imperator* ist damit etwas größer als das miozäne Riesenkrokodil *Rhamphosuchus* und von etwa ähnlicher Größe wie *Deinosuchus* aus der Oberkreide, dessen Gesamtgröße aber bisher nicht so genau abgeschätzt werden kann. Kladistisch steht *S.* mit seinen nächsten Verwandten innerhalb der basalen Neosuchia, aber außerhalb der Crocodylia (=rezente Kronengruppe) und der Radiation, aus der alle rezenten Krokodile hervorgingen (Sci. 294, 1516). *Sarcosuchus* ist ein „terrestrischer“ (im Sinne von non-marin) Seitenast der weitgehend marinen Familie der Dyrosauridae (in der der Kreide und im Alttertiär weit verbreitete Familie; lt. BRI nur Maastricht bis O-Eozän). Dyrosauriden und Pholidosauriden waren in Küstennähe teilweise oder vollständig marin lebende fischfressende Räuber; die Dyrosauriden waren bis ins Tertiär hinein eine weit verbreitete und erfolgreiche Krokodilgruppe. Im Maastricht waren sie noch selten und auf Nordafrika beschränkt; nach dem Aussterben der konkurrierenden Mosasaurier breiteten sie sich im Paläozän aus, wobei dieselben Gattungen dann in mehreren Kontinenten vorkamen. Im Paläozän Marokkos extrem langschnauzige *Atlantosuchus* (Pal. 51, 281).

Ab jetzt: CROCODYLIFORMES
--- Abzweig der PROTOSUCHIA
ab jetzt: MESOEUCROCODYLIA

- Abzweig von *Hsisosuchus* (Hsisosuchidae: Kimmeridge bis Campan)
- Abzweig der THALATTOSUCHIA (Teleosauridae, Metriorhynchidae; bis Hauterive)
- ab jetzt: METASUCHIA
- Abzweig der NOTOSUCHIA (*Araripesuchus*, *Simosuchus*, *Baurusuchus* + *Sebecus*; *Malawisuchus* + *Notosuchus*) (Notosuchia: U-Kreide bis Pliozän)
- + (aus derselben Basis bzw. nicht aufgelöst):
- PEIROSAURIDAE (= *Stolokrosuchus* + *Peirosaurus*) (Coniac bis Maastricht, SA)
- + (aus derselben Basis bzw. nicht aufgelöst): ATOPOSAURIDAE (Kimm. bis Maastricht)
- ab jetzt: NEOSUCHIA
- Abzweig zu [*Sunosuchus* + *Goniopholis*] + [*Pholidosaurus* + {*Dyrosaurus* + (*Terminonaris* + *Sarcosuchus*)}] (G. = Bathon bis Maa.; Phol. = Bath. – Cen.; Dyros. = Maa. bis O-Eoz.)
- Abzweig zu *Bernissartia* (Oxford bis Barreme)
- ab jetzt: CROCODYLIA (Sci. 294, 1518)

Kladogramm der Krokodile anno 2010 (Natwiss. 97, 845):

- Sphenosuchia (bis Jura-Kreide-Grenze!)
- basale Protosuchia (bis Apt, evtl. Alb)
- Gobisuchidae (Campan)
- *Zosuchus*/Campan + [*Shantungosuchus*/Apt + *Sichuanosuchus*]
- ab jetzt: MESOEUCROCODYLIA
- *Hsisosuchus* (Oxfordium)
- ab jetzt: NEOSUCHIA
- NOTOSUCHIA (Apt bis Eozän, inkl. Sebecosuchia bis ob. Miozän, naA Pliozän)
- *Lomasuchus*/Santon + *Peirosaurus*/Maastricht
- Atoposauridae (Malm bis Maastricht, z.B. *Theriosuchus*, *Alligatorium*)
- Dyrosauridae (Alb bis Tertiär)
- *Sarcosuchus*/Apt + *Terminonaris*/Cen-Turon
- *Pholidosaurus*/Berrias
- Thalattosuchia (bis Barreme)
- Goniopholididae (bis KTG)
- *Bernissartia*/U-Kreide
- *Rugosuchus*/Santon + *Shamosuchus*/Campan
- ab jetzt: EUSUCHIA
- *Hylaeochampsia*/Barreme
- höhere Eusuchia: --- *Borealosuchus* (Tertiär)
- Alligatoidea (ab Campan)
- *Asiatosuchus* (Tertiär)
- Crocodyloidea (ab Tert. nachweisbar)
- Gavialoidea (ab ob. Campan/unt. Maastr.)

7. Pterosauria: deutliche Größenzunahme (Malm: maximal 2,5 m Spannweite; Apt: 6 m als Maximum für die U-Kreide; O-Kreide bis 12 m). Zum Vergleich: der kleinste Flugsaurier war *Pterodactylus micronyx* (Gewicht ca. 27g; Malm). Abgesehen von China finden sich ausschließlich Pterodactyloidea (ab Dogger); die Rhamphorhynchoidea waren (mit Ausnahme Chinas) schon vor der Jura-Kreide-Grenze erloschen. Bei dem für einen Rhamphorhynchoiden gehaltenen *Dendrorhynchoides* aus der unt. Yixian-Form. Chinas handelte es sich um eine Fälschung, bei der ein Kurzschwanzflugsaurier mit dem langen Wirtelschwanz eines Theropoden kombiniert wurde; s. Natwiss. Ru. 9/2000,

473]. Inzwischen wurden aber weitere Rhamphorhynchoide aus der Yixian-Formation (Barreme) bekannt: *Jeholopterus* (F. Anurognathide), *Pterorhynchus* (F. Rhamphorhynchidae). In neuerer Literatur wird auch *Dendrorhynchoides* wieder als Mitglied der Rhamphorhynchidae erwähnt (s.u.).

Der am besten und komplettesten erhaltene Flugsaurier aus der gesamten Kreide Deutschlands stammt aus dem Hauterive von Engelbostel (*Targayendracon wiedenrothi*, ad Pterodactyloidea).

Tapejara (oberste U-Kreide NO-Brasiliens, 112 MA, Santana-Schichten; 5 m Spannweite) als erster zahnloser Flugsaurier; schnabelförmiger, nach unten gebogener Kiefer, wahrscheinlich Fruchtefresser. Derartige Flugsaurier dürften als Samenverbreiter bei der Evolution der frühen Angiospermen eine Rolle gespielt haben. Aus diesen Schichten sind insgesamt 9 Gattungen mit 14 Arten von Flugsauriern beschrieben und weitere in Bearbeitung.

Im Jahr 2008 wurde ein sperlingsgroßer pterodactyloider Flugsaurier mit nur 25 cm Spannweite aus der Jiufotang-Formation beschrieben (PNAS 105, 1983); kein Jungtier, aber auch nicht voll ausgewachsen. Einer der kleinsten Flugsaurier (ein Exemplar mit 18 cm Spannweite aus Solnhofen ist ein sehr unreifes Jungtier). Langer, dolchartiger, zahnloser Schnabel. Vorletzte Fußzehe gekrümmt wie bei keinem anderen Flugsaurier, Indiz für aufsitzende Lebensweise in den Bäumen; er kletterte wohl in den Zweigen. Kladistisch Schwestergruppe der Ornithocheiroidea, die in der mittleren Kreide Spannweiten von über 6 m erreichten. Dem Schnabelbau zufolge insektivor (*Nemicolopterus crypticus*).

Rhamphorhynchoidea:

Fam. Rhamphorhynchidae: *Pterorhynchus* (Barreme, Yixian-Form.), ansonsten lebte die Familie vom Toarc bis Tithon

Fam. Anurognathidae:

Jeholopterus (Barreme, Yixian-Formation), Spannweite 0,9 m,

Dendrorhynchoides curvidentatus (Barreme, Yixian-Form.), Spannweite 0,5 m

Pterodactyloidea:

Archaeopterodactyloidea:

Feilongus (Barreme, Yixian-Formation, China): Flügelspanne 2,4 m, Schädelänge 40 cm, zwei sagittale Kämme, einer in der Mitte der Schnabels; längliche, gekrümmte nadelförmige Zähne im vorderen Drittel des Schnabels, insgesamt 76 Zähne. Größter bekannter Archaeopterodactyloide.

Fam. Azhdarchidae (?Tithon bis Maastricht; sicher nur in der Kreide), naA nur O-Kreide:

Doratorhynchus (Purbeck oder unterste Kreide); nur schlanker, 13 cm langer Halswirbel bekannt. Indiz für das Vorkommen langhalsiger Großflugsaurier (vom Typus des oberkreidischen *Quetzalcoatlus*) in der untersten Kreide.

Zhejiangopterus (Valangin bis Barreme, China), Spannweite 5 m

Bennettazhia (syn. „*Pteranodon oregonensis*“), Apt bis Alb, Spannweite ? 5 m

Azhdarchoidea indet:

Lacusovagus: Apt der Crato-Formation; größter Flugsaurier der Crato-Formation; Unterkiefer 67 bzw. 55 % länger als bei den größten bisher bekannten Azhdarchoiden und Ornithocheiriden der Crato-Formation. Flügelspannweite ca. 4,1 m (Pal. 51, 1289). Evtl. ad Chaoyangopteridae.

Fam. Dsungaripteridae (Kimmeridge bis Alb):

Dsungaripterus (ob. U-Kreide Chinas): Spannweite 3 - 3,5 m, Schädelänge 50 cm, zahnlose, spitze

Kieferenden, die leicht nach oben gebogen sind und wie eine Pinzette funktionierten; weiter hinten stumpfe Höcker auf den Kieferrändern wie Brechwerkzeuge (Knacken von Schalentieren durch Quetschung?). Langezogener Kamm in der Mittellinie über der Schnauze bis hinter die Augen, kurzer Knochenkamm am Hinterhaupt. Dsungaripteride Flugsaurier auch im Malm Ostafrikas und in der Unterkreide Südamerikas. NaA *Dsungaripterus* schon im Malm bzw. im Berrias.

Phobetor (Berrias/Valangin, Mongolei): Spannweite 1,5 m; ähnlich *Dsungaripterus* (Knochenkamm, zahnlose Kieferspitze), aber in den hinteren Kieferbereichen echte spitze Zähne.

Noriopterus (ob. U-Kreide Chinas, naA Valangin bis Hauterive), 1/3 kleiner als *Dsungaripterus*, Spannweite 2,1 m

Puntanipterus (Barreme Chiles), wahrsch. Fam. Dsungaripteridae, Spannweite ? 1,5 m

Fam. Istiodactylidae (oberster Malm bis U-Kreide)

Nurhachius (Apt, Jiufotang-Formation, China): Spannweite 2,5 m, Schädelänge 22 cm.

Istiodactylus (Unterkreide Europas), Spannweite 5 m, naA 4,2 m (Barreme bis Apt)

Fam. Ctenochasmatidae (Tithon bis Apt; EU, AS):

Eosipterus (124 MA, unt. Yixian-Form., Liaoning-Provinz), Spannweite 1,25 m; naA. aber Pterodactyloidea inc. sed. (fam. indet.)

Beipiaopterus (Barreme, Yixian-Form.), Spannweite 1,2 m

Cimoliopterus (Cenoman, evtl. auch Turon Englands): Schwestergruppe der Anhangueria

Anhangueria: Frühe Vertreter in Europa und Ostasien (Erstnachweis in Europa im ob. Berrias/Valangin), im Alb dann weltweit verbreitet. Bis Cenoman oder unteres Turon, fraglich länger. Sie lebten weitgehend in Lagunenregionen (fischfressend) und könnten Opfer der drastischen Umweltveränderungen im Cenoman/frühen Turon geworden sein (Erwärmung/Treibhauseffekt, CO₂-Zunahme, ozeanische Anoxie, Transgression). Fragliche Nachweise bis Coniac. Letztes sicheres Taxon der Anhangueria insgesamt sowie der Fam. Ornithocheiridae ist *Ferrodraco* aus Australien (Cenoman bis maximal unteres Turon) (Sci. Rep. 9: 13454).

Fam. Hamipteridae: *Iberodactylus* (Barreme, Spanien; Spannweite ca. 4 m) und *Hamipterus* (Barreme, China; Spannweite ca. 3,2 m) (Sci. Rep. 9: 4940).

Fam. Anhangueridae (ob. Berrias bis Cenoman; letzter Vertreter: *Siroccopteryx* aus dem Cenoman)

Anhanguera* (Apt/Alb Südamerikas): 50 cm langer schlanker Schädel, Knochenkamm auf der Schnauze zur Stabilisierung des Kopfes, wenn die Schnauzenspitze beim Fischfang in vollem Fluge durch das Wasser gezogen wurde. Voll bezahnt. Spannweite > 4 m, relativ disproportionierter Körperbau: Schädel fast doppelt so lang wie Truncus, Becken recht klein. Hinterbeine konnten beim Stehen nicht zu einer senkrechten Stellung unter den Körper gebracht werden, sondern mussten seitlich abgespreizt werden; vogelartige bipede Fortbewegung daher unmöglich.

*Liaoningopterus** (frühes Apt, Jiufotang-Formation), Spannweite 4 m

Siroccopteryx (U- bis O-Kreide Afrikas; bis Cenoman)

*Caulkicephalus** (Barreme, England)

Camposipterus (Alb, England)

*Guidraco** (Apt Chinas)

Arthurdactylus (Apt Südamerikas), Spannweite 4,5 m; naA. F Pterodactylidae

Coloborhynchus (ob. Berrias/Valangin), ältester Vertreter der Anhangueria (neuerdings ad Ornithocheiridae)

*Ludodactylus** (Südamerika, Crato Formation)

*Maaradactylus** (Südamerika, Crato-Formation)

Uktenadactylus (Nordamerika, Alb)

*Cearadactylus** (Apt/Alb Südamerikas): 57 cm langer Schädel, Spannweite ca. 5,5 m (naA 4 m).

Kräftiges Gebiß mit vorn langen Frontzähnen in löffelförmig verbreiterten Kiefern zwecks Greiffunktion wohl beim Erbeuten schlüpfriger Fische. Früher in eine eigene Familie gestellt, neuerdings ad Anhanguerinae.

*= Vertreter der UF Anhangueinae

Fam. Ornithocheiridae (Valangin bis ?Campan; EU, SA, AF; BRI: nur bis Cenoman; naA bis Cenoman oder unteres Turon); im Alb bis Cenoman kosmopolitisch, in Alb und Cenoman auch in

Australien). Schwestergruppe der Anhangueridae.

Ornithocheirus: Wealden bis Campan?, 36 Arten beschrieben, aber nur fragmentarisch bekannt; relativ groß; lange, schlanke Schädel. Wahrsch. Knochenkamm auf der Schnauzenspitze. Kräftige Bezahnung bis zur Schnauzenspitze. Spannweite bis mind. 3,7 m (je nach Art), afrikanische Arten der O-Kreide sogar 4 bis 5 m.

Araripesaurus (Familienzuordnung zu Ornith. unsicher), Apt/Alb Südamerikas, Spannweite ca. 2,2 m.

Santanadactylus (Familienzuordnung zu Ornith. unsicher), Apt/Alb Südamerikas, mehrere Arten mit Spannweiten von 2,9 bis 5,7 m; evtl. zusätzlich *Brasileodactylus* vom gleichen Fundort als eigene Gattung. NaA Pterodactyloidea inc. sed.

Brasileodactylus: Alb Südamerikas, Spannweite 2 m

Boreopterus: Apt, Spannweite 1,5 m

Coloborhynchus (Valangin Englands): Spannweite 6 m

Caulkicephalus (Barreme): Spannweite 5 m

Mythunga (Alb Australiens)

Tropeognathus (Apt/Alb Südamerikas): hoher abgerundeter Kamm am Vorderende der Schnauze, ähnlicher Kamm an der Unterseite des Unterkiefers, wahrsch. zu hydrodynamischen Zwecken beim Fischfang mit Durchpflügen der oberen Wasserschichten im Fluge; der lange Schädel wurde dabei durch die Knochenkämme, die funktionell einem Schiffskiel entsprechen, stabilisiert. 2 Arten, Schädellänge bis 67 cm, Spannweite bis 6,2 m, damit größter Flugsaurier der U-Kreide. Wegen des Knochenkammes am vorderen Schnauzenende (ähnlich *Criorhynchus*, Cenoman) evtl. zur Fam. Criorhynchidae zu stellen. NaA syn. *Criorhynchus*. Neuerdings wurde von einem *Criorhynchus* mit 12 m Spannweite aus der Santana-Formation berichtet (Fernsehsendung); weitere Recherchen dazu verliefen aber negativ. Neuerdings ad Ornithocheiridae.

Fam. Pterodactylidae (Oxford bis Tithon; EU, NA, außerdem im Barreme der Yixian-Formation):

? *Hjaopterus* (Barreme Asiens), Spannweite 1,35 m

Fam. Tapejaridae (3 Gatt. mit insgesamt 5 Arten; Barreme bis Alb):

Sinopterus (Barreme, Yixian-Formation), Spannweite 1,2 m (naA Apt)

Tupuxuara (Apt/Alb Südamerikas): spärliche Reste, aber eindeutig zahnlos, hoher Knochenkamm in Schädelmitte. 2 Arten. Spannweite 5,5 m.

Tapejara (Apt/Alb Südamerikas): zahnlos, hoher Knochenkamm in Schädelmitte, die spitzen Kieferenden sind vorn wie ein Vogelschnabel nach unten gerichtet; wahrsch. Fruchtfresser. Spannweite bis 5 m.

Thalassodromeus sethi (Alb Argentinien. Ob. Santana-Formation): Spannweite ca. 4,2 – 4,5 m; extrem langer, hoher Knochenkamm in Schädelmitte/Hinterkopf, nach hinten gerichtet, Gefäß-eindrücke im Knochenkamm deuten auf starke äußere Vaskularisierung und damit auf thermoregulatorische Funktion (Wärmeabgabe); abgesehen von *Tapejara imperator* proportional größter Knochenkamm aller lebenden und fossilen Vertebraten, im Gegensatz zu *T. imperator* vollständig ossifiziert und mit Hinweisen auf eine Knorpelbedeckung besonders an der Spitze und am Hinterende. Die Impressionen von Blutgefäßen sind von den Knochenkämmen anderer Flugsaurier bisher nicht bekannt. Neben der Thermoregulation könnte der große Kamm noch andere Funktion gehabt haben (Aerodynamik, Arterkennung, Sexualdimorphismus?). Die Morphologie des Schnabels deutete zunächst darauf, dass *Th.* wie die Scherenschnäbler unter den rez. Vögeln knapp über der Wasseroberfläche glitt und dann mit weit geöffnetem Schnabel Fische usw. aus den oberen Wasserschichten fischte (scherenartiger Schnabel, ähnlich rez. *Rhynchops*) (Sci. 297, 389).

Biomechanische Untersuchungen an Modellen ergaben dann allerdings später, dass der Unterkiefer, Schädel, Kiefergelenke, Kiefermuskulatur gar nicht stabil genug gebaut waren, als dass größere (> 2 kg) Flugsaurier wie *Thalassodromeus*, *Tupuxuara*, *Pteranodon* wie Scherenschnäbler mit geöffnetem Schnabel das Wasser durchpflügen konnten, da dabei extrem hohe Kräfte auf den flexiblen Hals einwirken (Hebelwirkung des Wasserdrucks); allenfalls für einen kleinen Solnhofner *Rhamphorhynchus* wäre eine solche Lebensweise biomechanisch vorstellbar. Bei ihm ist der Unterkiefer deutlich länger als der Oberkiefer und seitlich komprimiert (wie Scherenschnäbler). Diese Methode des Nahrungserwerbs ist sehr aufwendig (bei rezenten Scherenschnäblern 20 % der für das Fliegen aufgewandten Energie; daher findet sich diese Methode bei heutigen Vögeln so selten) (Natw. Ru. 2/08, 85).

Fam. Pterodaustriidae (monotypisch):

Pterodaustro (Alb Argentinien): Spannweite ca. 1,3 m, Schädellänge 23 cm. Einzigartiges

Gebiß: vordere Kieferabschnitte nach oben gebogen, im Unterkiefer sitzen in einer seitlichen Rinne eine große Anzahl langer, dicht stehender, reusenartiger, wahrsch. elastischer Zähne (24 Zähne pro cm, d.h. pro Kieferseite ca. 500 Zähne): effektiver Seihapparat zum Durchfiltern des Wassers. Im Oberkiefer kurze stumpfe Zähne zur Zerkleinerung. Eigene Fam. Pterodaustridae, da viel mehr Zähne als *Ctenochasma* aus dem Malm (ebenfalls Reusengebiß).

Fam. Pteranodontidae: Maximum in O-Kreide; nicht näher bestimmte Funde aus dem Alb, daneben "*Pteranodon oregonensis*" aus dem Alb Nordamerikas; Pteranodontidae lt. BRI: Apt bis Campan

Guidraco venator (Apt, Jiufotang-Formation Liaonings) als Pteranodontoidea ohne Familien-Zuordnung, nahe verwandt mit *Ludodactylus* aus der Crato-Formation Brasiliens; vorn lange, aus den Kiefern nach außen ragende Zähne, wohl Fischfresser, wofür auch anbei gefundene Koprolithen sprechen. Heterodont, hintere Zähne (ab Zahn 9 – 10) viel kleiner, dreieckige Form mit breiter Basis; vordere Zähne lang, dünn, gebogen, nach vorn gerichtet; Größenabnahme von vorn nach hinten; ab Zahn 9 bzw. 10 beginnt dann der zweite, dorsale Zahntyp. Gesamtlänge des Unterkiefers 33 cm (Natwiss. 99, 249).

Fam. Chaoyangopteridae (ob. Alb bis frühes Apt, evtl. bis frühes Alb), ad Azhdarchoidea, zahnlos
Chaoyangopterus (unt. Apt., Jiufotang-Formation, China), Spannweite 1,85 m

Fam. Nyctosauridae: s.o. (*Chaoyangopterus*)

Araripedactylus (Familie indet.), Apt/Alb Südamerikas, Spannweite mind. 4,8 m (nur einzelner Fingerknochen bekannt); Pterodactyloidea inc. sed.

Modernisierung der Pterosauria in der Unterkreide: Vom Tithon Solnhofens über das Barreme der Yixian-Formation und Apt der Jiufotang-Formation zur noch jüngeren Santana-Formation lässt sich eine erhebliche Modernisierung der Pterosauria beobachten (Nat. 437, 875; ergänzt nach Natwiss. 99, 249); allein aus West-Liaoning sind 39 Pterosaurierarten aus Jura und Kreide bekannt (Stand Anfang 2012):

Daohugou-Formation: dominierend sind Wukongopteridae (4 Arten), einige Anurognathidae und einige Scaphognathidae oder nahe Verwandte dieser Familie (Erstnachweis in Asien)

Solnhofen: primitive Pterosaurier (Anurognathidae, Rhamphorhynchidae) sowie Archaeopterodactyloidea (umspannen ca. 0,5 MA; frühes Tithon)

Jehol-Biota (ca. 5 MA umspannend):

Yixian-Formation (Barreme): eher archaische Fauna, aber einige abgeleitete Formen wie Tapejaridae; insgesamt 7 Flugsaurierarten, davon 6 primitiv, 1 fortschrittlicher (bis 2012 ist die Anzahl der Arten auf 14 gestiegen!):

Archaeopterodactyloidea: *Feilongus* (Fam. indet., aber den Gallodactylidae [Kimm. bis Tithon] nahestehend), Fam. Ctenochasmatidae [Tithon bis Apt] und Pterodactylidae [ansonsten: Oxford bis Tithon]; zu den beiden letztgenannten Familien gehören: *Eosipterus*, *Hjaopterus*, *Beipiaopterus*.

Anurognathidae: *Dendrorhynchoides curvidentatus*, *Jeholopterus* (ansonsten ist diese Familie auf das Tithon beschränkt)

Rhamphorhynchidae: *Pterorhynchus* (einziger langschwänziger Flugsaurier der Jehol Biota) (ansonsten: Toarc bis Tithon)

Tapejaridae: *Sinopterus* (einziger abgeleiteter Pterodactyloide!)
Boreopteridae

Jiufotang-Formation (frühes Apt): eher fortschrittliche Fauna, 6 Arten, allesamt abgeleitete Pterodactyloiden (bis 2012 ist die Anzahl der Arten auf 16 gestiegen!):

Stamm-Dsungaripteroidea (1 Art)

Tapejaridae: *Sinopterus* (2 Arten); insgesamt 4 Arten Tapejaridae

Anhangueridae: *Liaoningopterus* (insgesamt 1 Art)

Istiodactylidae: *Nurhachius* u.a. (insgesamt 5 Arten)

Chaoyangopteridae (4 Arten)

Pteranodontoidea: *Guidraco venator*

Santana-Formation: nur noch fortschrittliche Formen (Anhangueridae, Tapejaridae und nahe verwandte Arten). Dauer der Formation ca. 8 MA, Apt-Alb; im Detail:

Crato-Formation: 2 Tapejaridae, 1 vermutlicher Chaoyangteridae, zwei Pteranodontoidea (einschl. *Ludodactylus*)

Romualdo-Formation: diverser als Crato-Formation; Tapejaridae und Anhangueridae

Die Jiufotang-Formation zeigt faunale Verbindungen zur Crato-Formation. Leider gibt es kaum Pterosaurierfossilien aus Afrika, so dass die biogeographischen Bezüge schwierig aufzuklären sind. Die wichtigsten Linien der Pterodactyloidea wie Anhangueridae und Tapejaridae dürften in Asien entstanden sein.

Die Jehol-Gruppe erfasst somit den Zeitraum des Übergangs von archaischen Formen (wie Anurognathidae, Rhamphorhynchidae, frühe Archaeopterodactyloidea) zu stärker abgeleiteten Pterodactyloidea wie Anhangueridae und wahrscheinlich auch schon Pteranodontidae. Die nächsten Verwandten von *Feilongus* und *Nurhachius* lebten in Europa, insgesamt bestehen Anzeichen für einen intensiven Faunenaustausch zwischen Europa und Sibirien/Ostasien (z.B. Iguanodontia, Dromaeosauridae, Enantiornithines, discoglosside Frösche, paramacellodide Eidechsen, Crocodyliformes, gobiconodonte Säuger); andere Flugsauriertaxa haben ihre nächsten Verwandten in Brasilien.

Kladogramm der Flugsaurier (Nat. 437, 878)

- Anurognathidae (S, Y) (incl. *Batrachognathus*, *Dendrorhynchoides*,
Jeholopterus) [Tithon bis Barreme]
- *Sordes* [Malm]
- *Prenodactylus* + *Scaphognathus* (S) (NICHT AUFGELÖST)
- *Dorygnathus*
- *Dimorphodon* + *Peteinosaurus* + *Eudimorphodon* (NICHT AUFGELÖST) [Keuper
bis Sinemur]
- Campylognathoididae
- Rhamphorhynchidae (S, Y) [Toarc bis Barreme]
- Pterodactylidae (S, Y) + Ctenochasmatidae (S, Y) + *Feilongus* (Y)
+ Gallodactylidae (S)* [P.=Oxf. – Barr.; Ct. = Tit. – Apt.; G. = Kimm. – Tithon]
- Nyctosauridae [Turon bis KTG]
- Pteranodontidae (J) + Istiodactylidae (J) + Anhangueridae (San, J)**
[P. = Apt – Camp., I. = Apt.; A. = Apt, Alb]
- Dsungaripteroidea (incl. *Phobetor*, *Noriopterus*) [Kimm. bis Alb]

- Tapejaridae (Y, J, San) (incl. *Thalassmodromeus*, *Tupuxuara*) [Barr. bis Alb]
- Azhdarchidae (incl. *Quetzalcoatlus*, *Azhdarcho*, *Zhejiangopterus*)
[?Tithon bis Maastricht]

* Pterodactylen-Linie:

- *Pterodactylus* + *Germanodactylus*
- *Gnathosaurus*
- *Ctenochasma* + *Pterodaustro*
- *Feilongus*
- *Gallodactylus* + *Cynorhamphus*

** Pteranodonten-Linie:

- *Pteranodon*
- *Istiodactylus* + *Nurhachius*
- *Ornithocheirus*
- *Tropeognathus*
- *Anhanguera*

(Y = Yixian-Form., J. = Jiufotang-Form., S = Solnhofen, San = Santana-Formation)

Im Jahr 2008 wurde ein kompletter neuer azhdarchoider Flugsaurier (*Shenzhoupterus*) aus der Jiufotang-formation (frühes Apt) Chinas beschrieben; zahnlos, ca. 1,4 m Flügelspannweite, Schädel ca. 22,5 cm lang. Für dieses Taxon sowie die bereits bekannten Gattungen *Chaoyangopterus*, *Jidapterus*, *Eoazhdarcho*, *Eopteranodon* und ggf. unbeschriebenes Material aus der Crato-Formation Brasiliens wurde eine neue Familie (Chaoyangopteridae) innerhalb der zahnlosen Azhdarchoidea aufgestellt. Die Familie reicht von der Yixian-Formation (spätes Barreme) bis zur Jiufotang-Formation (frühes Apt) und evtl. in die Crato-Formation (spätes Apt/frühes Alb) (Natwiss. 95, 891). Der Fund führte zu einer Neubewertung der Evolution der Flugsaurier in der Kreide:

Demnach erreichten die Flugsaurier ihr Maximum an morphologischer und taxonomischer Diversität in der Unterkreide; neben bezahnten Formen (Anurognathidae*, Ctenochasmatidae, Ornithocheiroidea, Dsungaripteridae), die den Hauptanteil der Flugsaurier der U-Kreide stellen, treten ab der mittleren U-Kreide auch erstmals zahnlose Formen auf: in den Jehol-Biota Chinas und der Crato- und Santana-Formation Brasiliens (Crato-Formation: höheres Apt/unt. Alb; Santana-Formation: etwa mittleres Alb). Fast alle unterkretazischen Familien zahnloser Flugsaurier (evtl. mit Ausnahme der Tupuxuaridae) blieben auf die U-Kreide und früheste O-Kreide beschränkt; lediglich fragmentarische Funde der Tupuxuaridae deuten darauf, dass diese bis in die obere O-Kreide persistieren könnten. In der O-Kreide lebten dann fast nur noch zahnlose Flugsaurier.

*Rhamphorhynchoidea überlebten mit den Anurognathidae bis ins Barreme (Yixian-Formation).

Vereinfachtes Kladogramm der Pterodactyloidea der Kreide (Natwiss. 95, 891 ff.; Zeitangaben teilweise nachträglich modifiziert nach Sci. Rep. 9: 13454):

- Ornithocheiroidea: --- Istiodactylidae (oberster Malm bis unt. Apt)
ab jetzt: Euornithocheira:

- Ornithocheiridae (JKG bis ob. Cenoman oder unt. Turon)
 - ab jetzt: Pteranodontia
 - Nyctosauridae (Coniac bis KTG)
 - Pteranodontidae (ob. Coniac bis unt. Campan)
- Ctenochasmatoidea (Tithon bis ob. Alb)
 - unbenannter Clade:
 - a) Dsungaripteroidea (Kimmeridge bis Hauterive, evtl. bis Apt/Crato-Formation)
 - b) Azhdarchoidea (ab JKG bis KTG)
 - ba) Tapejaridae (Barreme/Apt-Grenze bis frühes Cenoman)
 - bb) Chaoyangopteridae (Barreme/Apt-Grenze bis mittl. Apt, ? ob. Apt/Crato-F.)
 - bc) Tupuxuaridae (Alb; evtl. bis KTG?)
 - bd) Azhdarchidae (?Cenoman; Turon bis KTG)

Die Alb-Cenoman-Grenze überlebten somit knapp: Ornithocheiridae, Tapejaridae, ? Tupuxuaridae;

neu erschienen in der O-Kreide: Nyctosauridae, Pteranodontidae, Azhdarchidae;

bis zur KTG überlebten: Nyctosauridae, Azhdarchidae, evtl. Tupuxuaridae

Quantitative Relation Flugsaurier vs. Vögel:

Aus der Yixian-Formation kennt man 40 Flugsaurierfossilien, aber Reste von > 1000 Vögeln, aus der Jiufotang-Formation ca. 100 Flugsaurierfossilien, aber ebenfalls > 1000 Vögel. Insgesamt sind in den Jehol Biota mindestens 26 Vogelarten dokumentiert (davon 21 beschrieben) sowie 16 Flugsaurierarten (13 beschrieben). Diese Relationen deuten darauf, dass Vögel in der Unterkreide (und wohl auch im ganzen Mesozoikum ab dem Malm) mehr auf terrestrische Inland-Regionen beschränkt waren, während Flugsaurier in den Küstengebieten dominierten (die Jehol-Biota dokumentieren Inland-Verhältnisse, daher die starke Verschiebung zu den Vögeln!).

Flugsaurier-Embryonen

Im Jahr 2017 wurde von umfangreichen Gelegen des Pteranodontoiden *Hamipterus* aus der U-Kreide von China (ca. 120 MA) berichtet. Es handelt sich um Hunderte von Eiern (mindestens 215, wohl > 300), davon 16 Eier mit Embryonen in unterschiedlichen Entwicklungsstadien, die aber nicht *in situ* (in ihrer originalen Nestposition) erhalten sind, sondern wohl durch einen Sturm zusammenschwemmt waren. Daneben auch Reste größerer Individuen. Die Fundsituation erlaubt daher keine Aussagen zur Gelegegröße.

Die hohe Anzahl der Eier und die verschiedenen Entwicklungsstadien weisen darauf, dass die Flugsaurier – wie viele Dinosaurier – ihre Nester in Gruppen bauten. Die fossilen Langknochen der Embryonen sind meist etwas dünner als 1 mm, maximal 1,4 mm dick.

Strittig ist, ob die Flugsaurier direkt nach dem Schlüpfen fliegen konnten. Von zwei anderen Flugsaurierarten ist bekannt, dass die Knochen beim Schlüpfen schon so robust waren und die Proportionen passend waren, dass sie flugtauglich gewesen sein dürften. Die Embryonen von *Hamipterus* sprechen eher für das Gegenteil: der Femur war schon gut entwickelt, die Vordergliedmaßen aber noch nicht. Man vermutet daher, dass die frisch geschlüpften Tiere auf dem Boden laufen, aber noch nicht fliegen konnten. Allerdings könnten die Vordergliedmaßen auch zunächst knorpelig angelegt gewesen sein (und wären dann nicht fossil erhalten). Da die Tiere zum Zeitpunkt des Schlüpfens nur wenige Gramm gewogen haben dürften, wären knorpelige Flügelknochen zunächst ausreichend gewesen, um das Fliegen zu ermöglichen. Vielleicht waren die bisher untersuchten Embryonen auch einfach noch nicht nahe genug am

Zeitpunkt des Schlüpfens und deshalb die Vordergliedmaßen nicht knöchern angelegt. Damit bleibt die Frage des Flugvermögens frisch geschlüpfter *Hamipterus* letztendlich noch offen.

Ein Knochen eines schon größeren Exemplars, der eingehend untersucht wurde, deutet darauf, dass das Tier mindestens 2 Jahre alt war, als es bei dem Ereignis verstarb, aber immer noch im Wachstum begriffen.

Die Eier von Flugsauriern waren weichschalig, ähnlich denen moderner Eidechsen. Auch die *Hamipterus*-Eier entsprechen diesen Annahmen, einschließlich ihrer taphonomischen Verformung. Weiche Eier müssen aber in feuchtem Substrat vergraben werden, um ein Absterben des Embryos durch Austrocknung zu vermeiden. Und da sie nur der Umgebungswärme des Bodens ausgesetzt sind, können sie sich nicht so schnell entwickeln wie bebrütete Eier. Ein Bebrüten der Eier durch Flugsaurier ist daher auszuschließen, und es muss recht lange gedauert haben, bis die Jungen schlüpften. Dies schließt nicht aus, dass die Elterntiere die eingegrabenen Eier bewacht haben könnten, wozu passt, dass im Zusammenhang mit den zahlreichen Eiern auch Knochen erwachsener Tiere gefunden wurden.

Eine lange Entwicklungszeit im Ei geht üblicherweise mit relativ weit fortgeschritten entwickelten, mobilen Schlüpflingen einher (wie bei modernen Reptilien). Keines der Embryonen wies Zähne auf; möglicherweise waren sie aber noch nicht weit genug entwickelt dafür, wie auch Krokodil-Embryonen erst in späteren Phasen ihrer Entwicklung im Ei Zähne tragen. Es bleibt daher offen, ob die Schlüpflinge von *Hamipterus* nach dem Schlüpfen gleich in der Lage waren, sich selbst zu ernähren, oder gefüttert werden mussten.

Allerdings wurde auch darauf hingewiesen, dass es durchaus auch weichschalige Eier moderner Echsen und Schlangen gibt, die in irgendeiner bebrütet werden, z.B. indem die Mutter ihren eigenen Körper als Nest oder partielles Nest nutzt. Die Art der Eier (weichschalig) lässt daher Brutverhalten nicht mit Gewissheit ausschließen, zumal Flugsaurier möglicherweise sogar endotherm waren (unklar) (Sci. 359: 1111).

Dreidimensional erhaltene Flugsauriereier waren ansonsten nur von Argentinien (1 Exemplar) bekannt, sowie fünf Eier von derselben Fundstelle in NW-China. (Nat. 552: 14; Sci. 358: 1124 + 1197).

dino-dino ukre

8,9: Dinosauria allgemein:

Zu Beginn der Kreide gravierende Umwälzung der pflanzenfressenden Dinosaurierpopulationen; die gigantischen Sauropodomorpha treten (außer vielleicht in Südamerika) in den Hintergrund und werden von Ornithischia, zunächst kleinen bis mittelgroßen Ornithopoden, in der Oberkreide zusätzlich von Ceratopsia, ersetzt; letztgenannte beide Gruppen konkurrieren in der Oberkreide um die Vorherrschaft unter den Pflanzenfressern.

Die Theropoden machen in der Kreide keinen so gravierenden Wechsel durch; die Artenvielfalt wird jedoch durch Faunenprovinzen und Isolation größer und erreicht in der Oberkreide mit dem Auftreten kleinerer agiler Raubdinosaurier (Troodontiden, Elmsauriden, Avimimidien) ein Maximum, neben Riesenformen wie *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus* und *Albertosaurus*: die

Formenfülle der oberkretazischen Theropoden kann das Resultat der enormen Beutevielfalt der Ornithischia sein!

In Westaustralien (Dampier Halbinsel) wurden in der Unterkreide (Alter 127 – 140 MA) Spuren von 21 Taxa von Dinosauriern entdeckt – die größten hatten einen Durchmesser von 1,70 m. Von keiner anderen Fundstelle ist eine so hohe Diversität von Spurentaxa bekannt. Mindestens sechs Taxa stammen von Sauropoden, vier Taxa von Ornithopoden, sechs Taxa von armierten Ornithischia, fünf Taxa von Theropoden. Außerdem einziger Nachweis von Stegosauriern in Australien.

Demgegenüber stehen die weltweit kleinsten Spuren von nonavianen Dinosauriern, die im Jahr 2018 aus 110 MA alten Schichten (Apt) in Südkorea berichtet wurden. Sie sind nur 1 cm lang und stammen von Raptoren, die etwa so groß wie Spatzen waren (*Dromaeosauriformipes rarus*); allerdings ist unklar, ob es sich um Spuren von Raptorenküken oder adulten Tieren handelt. Die Spuren von Raptoren sind daran erkennbar, dass sie nur zwei Zehen auf dem Boden platzierten (3. Zehe zurückgezogen). Außerdem fand man Spuren von Vögeln, Flugsauriern, Echsen, Schildkröten, Säugetieren und Fröschen. An einer anderen Stelle in Südkorea fand man ebenfalls ca. 1 – 2,5 cm lange Theropodenspuren (*Minisauripus*) (Sci Rep. 8: 16908), sogar Spuren mit unverzerrten Abdrücken der Haut der Unterseite der Füße (aus kleinen Polygonen < 0,5 mm), wobei diese Hautstruktur derjenigen von Fußabdrücken von Vögeln der Unterkreide entspricht (Sci. Rep. 9: 2039).

8. Saurischia:

saur-saur ukre

8.1 Sauropoda befinden sich bereits auf dem Rückzug und werden zunehmend von den aufsteigenden Ornithischia verdrängt; in der Oberkreide wurden sie dann mit Ausnahme von Südamerika eher selten. Der gleitende Übergang von den Sauropoden zu den Ornithischia bei den Pflanzenfressern beginnt schon im Jura.

Im Hauterive/Barreme Westafrikas Reliktfauna mit mittelljurassischen Sauropodenformen, die im oberen Jura in Nordamerika ausstarben; Einwanderung über Landbrücke via Europa im Malm. Diese letzten kosmopolitischen Sauropoden (vor dem Zerschneiden Pangäas) überlebten regional (wie in Westafrika) und bildeten dort neue Arten.

Anfang 2000 wurde von einem sensationellen Sauropodenfund aus Patagonien berichtet: *Argentinosaurus huinculensis*, Alb/Cenoman, naA Cenoman; ca. 30 m lang, aber das schwerste Landtier aller Zeiten (73, naA 80 – 100 t). Kleiner Kopf, langer Schwanz.

Er lag nahe der theoretischen Maximalgröße für landlebende Tetrapoden, oberhalb derer das Laufen aus biomechanischen Gründen unmöglich wird. Mit Zunahme der Körpergröße muss der Beinquerschnitt proportional anwachsen; ab einer Masse von 100 – 150 t würden die Beinquerschnitte so groß werden, dass sich die vier Beine zu einer einheitlichen Masse vereinigen müssten (BENTON). Seine Laufgeschwindigkeit wurde allerdings nur auf ca. 7 km/h modelliert (allerdings unter einigen Annahmen, die für diese Modellierung notwendig waren).

Inzwischen wurde die Gewichtsschätzung für *Argentinosaurus* auf 70 t korrigiert.

Die Knochenreste eines angeblich > 50 m langen Diplodocoiden (*Amphicoelias*) aus dem Tithon gingen verloren (verschollen; zerfallen?). Schätzungen für *Amphicoelias* laufen auf 56 bis 62 m und ein Gewicht von 120 t.

2017 wurde dann *Patagotitan mayorum* aus dem Alb Patagoniens als größter Dinosaurier (37 – 40 m Länge, 76 t Gewicht) beschrieben. Ältester Vertreter der Riesenformen unter den Titanosauriern. Mehrere Linien der Titanosaurier dürften konvergent Gigantismus entwickelt haben.

Während die großen Sauropoden außerhalb Südamerikas schon längst erloschen waren (in Nordamerika und Eurasien verschwanden riesige Sauropoden gegen Ende des Jura), entwickelten sich also in der mittl. Kreide in Südamerika die größten Sauropoden, die es je gab. Parallel hierzu entwickelten sich in Südamerika unter den Theropoden riesige Beutegreifer, ggf. minimal größer als der spätere *Tyrannosaurus rex*, und zwar ***Giganotosaurus*** (Cenoman) sowie ein weiterer, noch größerer Beutegreifer, etwa so groß wie *Tyrannosaurus* (12-13 m). Dieses Taxon wird inzwischen als *Mapusaurus rosae* bezeichnet; die Länge wird neuerdings aber „nur“ noch mit 12,5 m, max. 12,6 m angegeben, Höhe 4 m, Gewicht 6 t; immer noch minimal größer als *Giganotosaurus* (100 – 103 % der Größe von *Giganotosaurus*). Längstes Schienbein eines Theropoden. Lebte in Gruppen.

Für *Giganotosaurus* werden 12,2 – 13 m Länge / bis 10 t Gewicht angegeben, Schädel knapp 2 m lang; Augen aber seitlich am Schädel (kein räumliches Sehen wie bei *Tyrannosaurus*); stattdessen aber Zähne beidseitig sehr scharf und dünn, fast haiartig. Im Gegensatz zu den Zähnen von *Tyrannosaurus* eigneten sich die Zähne von *Giganotosaurus* nicht zum Knochenbrechen, sondern zum Zerteilen von Fleisch und Reißen von Fleischwunden. Wahrscheinlich ernährte er sich auch wie ein Hai; er riss tiefe Fleischwunden und wartete dann, bis das Opfer verblutete.

Zwar konnten diese Beutegreifer niemals allein als Einzelgänger einen *Argentinosaurus* bezwingen; es gibt jedoch entgegen früherer Annahmen neuerdings deutliche Anzeichen, dass auch die großen Theropoden in Rudeln jagten: so fanden sich an der Fundstelle des riesigsten Theropoden in Patagonien 6 Exemplare unterschiedlichster Größe, und in Kanada fanden sich an einer Fundstelle 12 Exemplare des Tyrannosauriden *Albertosaurus* in unterschiedlichen Altersstadien von 4 – 11 m Länge (es konnte ausgeschlossen werden, dass es sich um eine natürliche Falle handelte oder die Tiere von einem Fluss zusammengespült wurden). Die großen Fleischfresser waren also keinesfalls Einzelgänger, sondern jagten in Rudeln, und nur unter diesen Bedingungen konnten sie einzelne riesige Sauropoden bezwingen. Dazu passen Fußspuren von Sauropodengruppen, wo die großen Tiere außen gingen und die Jungen in der Mitte. Jedenfalls lebten in der mittleren Kreide Südamerikas – in der dortigen Isolation – gleichzeitig die größten Sauropoden aller Zeiten und die größten Fleischfresser, wobei die Rudelbildung bei den Fleischfressern darauf deutet, dass sie die großen Sauropoden jagten; nur so macht sowohl die parallele Größenzunahme und das Vorkommen der bisher für Einzelgänger gehaltenen großen Fleischfresser in Rudeln Sinn.

Sauropoden der U-Kreide:

Basale Sauropoden (außerhalb der Neosauropoda; Cetiosauridae im Malm erloschen):

Jabaria: Neokom von Niger; primitives „lebendes Fossil“, das nicht zu den Neosauropoden zählt, die alle anderen Sauropoden der Kreide umfassen. Es handelt sich um eine unbekannte Linie primitiver breitzähniger Sauropoden, die sich schon im Dogger abgespalten haben muss. Ca. 20 m lang.

Turiasauria: basale Eusauropoda unterhalb der Neosauropoda im Malm und in den Tithon-Berrias-Grenzsichten Europas (Details s. Malm)

Neosauropoden (=Diplodocoiden, Camarasauridae, Brachiosauridae und Titanosauridae):

Diplodocoidea:

Fam. Rebbachisauridae: primitive Diplodocoiden der Südkontinente (ab Apt/Alb bis Campan, z.B. *Rebbachisaurus* aus dem Cenoman Marokkos)

Nigersaurus: Apt/Alb von Niger; lebendes Fossil der damaligen Zeit; basaler Diplodocoider, mit 15 m maximaler Körperlänge einer der kleinsten bekannten Sauropoden.

Rayososaurus: Alb bis Cenoman Argentinens

Lovacatisaurus, *Comahuesaurus*, *Zapalasaurus* sind basale Rebbachisauridae aus dem Apt bis Alb Argentinens;

Fam. Diplodocidae (Malm bis O-Kreide, zuletzt nur Reliktorkommen in Ostasien; lt. BRI vom Bajocium bis Maastricht; Diplodocidae im engsten Sinne auf Malm bis U-Kreide beschränkt); neuerdings aber ein Nachweis fortgeschrittener Diplodocidae in der U-Kreide von China (erster Nachweis von Diplodocidae i.e.S. in Asien); die Diplodocidae s.str. sind also nicht, wie bisher angenommen, an der JKG erloschen (Pal. 52, 1195).

Die Qingshan-Formation, in der ein einzelner Wirbel eines fortgeschrittenen Diplodociden gefunden wurde, ist nach verschiedenen Datierungen 119 bzw. 117 – 98 MA alt; Diplodocidae überlebten also bis weit in die Unterkreide hinein.

Leinkupal: frühe Unterkreide Argentinens; einziger Diplodocide Südamerikas

Fam. Dicraeosauridae (manchmal mit den Diplodociden vereinigt), relativ klein, Malm bis unt. U-Kreide (etwa Hauterive, naA Cenoman)

Amargasaurus (Barreme / unt. Apt, Südamerika, ca. 10 m); Doppelreihe aus bis 65 cm langen Nackenstacheln; unklar, ob mit einem Hautkragen oder einer harten, hornartigen Scheide als Schutz gegen angreifende Beutegreifer. Nur 1 Exemplar bekannt (Argentinien); da der Schwanz fehlte, ist die Gesamtlänge unbekannt. Der Halskragen könnte der Thermoregulation, zur Abschreckung von Feinden oder der Balz gedient haben. Die Halsstacheln gehen auf eine Doppelreihe langer, spießartiger Dornfortsätze zurück, möglicherweise zur Verteidigung oder für Rivalenkämpfe (Natwiss. R. 10/10, 534).

Bajadasaurus (Berrias oder Valangin Argentinens): nach vorn gebogene Dornfortsätze als Halsstacheln in zwei Reihen an der Oberseite des Halses.

Die Orientierung nach vorn (permanent, unabhängig von der Stellung des Halses) spricht dafür, dass sie der Verteidigung dienten. Bei *Amargasaurus* sind die Stacheln dagegen nach hinten gerichtet, bei *Dicraeosaurus* und *Brachytrachelopan* sind sie zwar nach vorn gerichtet, aber nicht so lang wie bei *Bajadasaurus*. Bei *Amargasaurus* und *Bajadasaurus* waren die knöchernen Dornfortsätze noch durch Spitzen aus Hornmaterial verlängert, über deren Länge aber mangels Erhaltung keine Aussagen getroffen werden können. Unabhängig davon reichten die Dornen auf jeden Fall weiter nach vorn als der Kopf selbst und boten somit einen „Schutzzaun“: ein Dinosaurier mit einem Schutzzaun aus gebogenen Dornfortsätzen über dem Kopf. Im Falle eines Angriffes würden nur die Hornspitzen abbrechen; gesundheitsgefährdende Brüche im eigentlichen Knochen wären dann unwahrscheinlich.

Man vermutet, dass sich *Bajadasaurus* vor allem von Bodenpflanzen ernährte, wobei die weit oben am Schädel angebrachten Augen es ermöglichten, das Geschehen in der Umgebung zu beobachten und die Stacheln abschreckten und in dieser Kopfhaltung (bodenpflanzenfressend nach unten) weiter nach vorn gerichtet waren als die Position des nach unten geneigten Kopfes (Sci. Rep. 9: 1392).

Macronaria

Fam. Camarasauridae (Oxford bis Maastricht)

Camarasaurus (18 m, mittl. Malm bis Wealden, naA nur Kimmeridge NA)

? Titanosauriformes

Fam. Euhelopidae (lt. BENTON basale Sauropoden)

Euhelopus (Barreme bis Apt, 15 m, China): längerer Kopf, spitzere Schnauze als *Camarasaurus*, keine "Mopsnase". Schwere, spatelförmige Zähne, große Nasenöffnungen. Gesamte Kiefer mit Zähnen besetzt. Hals 5 m lang, 19 Wirbel (*Camarasaurus*: Hals 3 m lang, 12 Wirbel). NaA. Schwestergruppe der Titanosauriden innerhalb der Titanosauriformes.

Titanosauriformes

Fam. Brachiosauridae (Aalen bis Alb, naA bis unt. Cenoman); 2001 wurde erstmals

ein Brachiosauride (gen. indet.) vom asiatischen Kontinent beschrieben (Barreme/Apt Südkoreas), außerdem im Neokom des Libanons. Ansonsten sind Brachiosauridae aus Nordamerika (in der U-Kreide: *Cedarosaurus*, *Sauroposeidon*, *Astrodon*), Europa, Südamerika und Afrika bekannt; Aussterben im Alb, naA unt. Cenoman.

Astrodon (Apt bis Alb Nordamerikas, 15 bis 18 m)

Abydosaurus (unt. Alb, Nordamerika); einziger kompletter Dino-Schädel aus der Kreide Nordamerikas

Cedarosaurus (Barreme Nordamerikas)

Fam. Titanosauridae (Kimmeridge bis KTG, besonders auf den Südkontinenten): in der U-Kreide

nur fragmentarisch bekannt, ca. 12 - 15 m lang, kürzerer Hals und höherer Schädel als bei Diplodocidae. Massive, nicht ausgehöhlte Wirbel. Einige Arten mit Knochenpanzer auf dem Rücken. Maximum in der O-Kreide, häufig erst ab Cenoman. Titanosaurier und basale Titanosaurimorphe bereits im Barreme – Hauterive Japans; dies belegt, dass Ostasien von Laurasia nicht bis in die späte Unterkreide isoliert gewesen sein konnte, sondern die Isolation schon 20 MA früher als bisher angenommen durchbrochen wurde, denn die Titanosaurier sind in Ostasien eingewandert; endemisch waren in Ostasien dagegen die Euhelopodidae. Eine Besonderheit der Titanosauridae stellt die Bedeckung des Körpers mit etwa hexagonalen Knochenplättchen dar.

Malawisaurus (Apt Afrikas, 10 m): einer der ältesten und kleinsten Titanosaurier.

Patagotitan mayorum (101,6 MA, Alb, Patagonien): mit 37 (naA 40) m Länge und 76 t Gewicht ältester Vertreter der gigantischen Titanosaurier Südamerikas. Gilt als der schwerste Dinosaurier (nach *Amphicoelias* aus dem Malm).

Kladogramm:

Sauropoda

--- *Vulcanodon* (Sinemur)

Eusauropoda

--- *Shunosaurus* (ob. Dogger)

--- *Barapasaurus* (ob. Lias)

--- *Omeisaurus* (Malm)

--- *Jabaria* (Neokom Nigers)

Neosauropoda:

--- a) 1. Linie; Aufspaltung in:

a1) Diplodocidae (i.e.S. Malm) + Dicraeosauridae (Malm bis tieferes Neokom) (naA bis Cenoman)

a2) Rebbachisauridae (Apt/Alb – s. *Nigersaurus* – bis Campan)

b) 2. Linie: Macronaria

1. Abzweig: *Camarasaurus* (Malm)

2. Dichotomie in --- Brachiosauridae (höherer Dogger bis unt. Cenoman) +
--- Titanosauridae (unt. Malm bis KTG)

Kladogramm der Linie zu den Titanosauridae (Sci 292, 1705; Nat. 412, 532):

--- *Omeisaurus*
--- Diplodocidae: *Dicraeosaurus* + (*Diplodocus* + *Apatosaurus*)

ab jetzt: MACRONARIA:

--- *Camarasaurus* (höherer Malm Nordamerikas)

TITANOSAURIFORMES:

--- *Brachiosaurus brancai* (Malm Afrikas)

SOMPHOSPONDYLII:

--- *Euhelopus* (Malm, unt. U-Kreide ; China)

TITANOSAURIA

--- *Andesaurus* (Alb Südamerikas)

TITANOSAURIDAE (nicht aufgelöst):

Malawisaurus (Apt Afrikas);

Paralititan (Cenoman Ägyptens)

Epachthosaurus (unt. O-Kreide Südamerikas)

Saltasaurus (Campan Südamerikas)

Alamosaurus (Maastricht Nordamerikas)

Alternativ (Titanosauridae aufgelöst) (s. Nat. 412, 532):

TITANOSAURIA:

--- *Antarctosaurus* + *Malawisaurus* + (*Nemegtosaurus* +

Rapetosaurus + *Quaesitosaurus*) (R.: Maastricht

Madagaskars; N. und Q.: Maastricht der Mongolei)

SALTASAURINAE:

--- *Alamosaurus* + *Titanosaurus*

--- *Neuquensaurus* + *Saltasaurus*

--- *Ophistocoelicaudia* (O.: Maastricht der Mongolei)

Titanosaurier entwickelten sich in der Kreide zur artenreichsten Gruppe der Dinosaurier mit globaler Verbreitung. Andere größere Sauropodengruppen wie Rebecchisauridae, Dicraeosauriden, Euhelopodiden und Brachiosauriden überlebten neben den frühen Titanosauriern in der Unterkreide; in der frühen Oberkreide starben aber alle anderen Sauropodengruppen außer den Titanosauriern aus (Plos One 0211412). Das dort präsentierte Kladogramm stellt 49 Gattungen von Titanosauriern dar, beginnend vor ca. 125 MA (*Karongasaurus*, *Tastavinsaurus*). Höchste Diversität vor 70 MA (17 Gattungen) und 75 MA (15 Gattungen). Rückgang im Maastricht; bis in die Nähe der KTG reichen nur 7 Gattungen (*Isisaurus*, *Rapetosaurus*, *Trigonosaurus*, *Argyrosaurus*, *Dreadnoughtus*, *Alamosaurus*, *Baurutitan*).

Insgesamt sind 71 Gattungen sicher und 7 Gattungen – darunter *Janenschia* aus dem Malm – fraglich den Titanosauriern zugeordnet (Wikip., „Titanosauria“, Stand 2/2019).

ther-ther ukre

8.2 Theropoden:

Mit *Raptorex* erscheint in den frühen Jehol-Biota (Hauterive/Barreme, ca. 130 MA) erstmals ein Tyrannosauroid (ab Dogger: *Proceratosaurus*) mit typischem Körperbauplan der späteren riesigen Tyrannosauridae, aber viel kleiner (≤ 3 m, ca. 65 kg), Zeitgenosse von basalen Tyrannosauroiden ohne diesen abgeleiteten Körperbauplan (Dogger bis Barreme). Familie Tyrannosauridae selbst erst im Campan und Maastricht. Die Tyrannosauridae entstanden vermutlich in Asien und breiteten sich dann nach Nordamerika aus zu einer Zeit, als in Nordamerika noch die

Allosauridae und Spinosaurier als große Theropoden herrschten (z.B. Spinosaurier *Acrocanthosaurus*, 13 m). Im Jahre 2001 wurde ein noch älterer Vorläufer von *Tyrannosaurus*, *Eotyrannus* (5 m) aus 132 MA alten Schichten Sünglands berichtet (Sci 292, 1278). Der Fund bestätigt die „Tyrannoraptor-Theorie“, wonach die Tyrannosauriden von kleinen Maniraptoriformes mit noch (relativ) längeren Armen und Greifhänden abstammen.

Größter Fleischfresser der M-Kreide war *Giganotosaurus carolinii* mit 9 t Gewicht aus Argentinien, Zähne bis 20 cm lang; Schädel 2 m lang; inzwischen wurde in Patagonien aber ein noch größerer Fleischfresser (*Mapusaurus*) gefunden, der zeitlich mit dem riesigen Sauropoden *Argentinosaurus* lebte und in Rudeln jagte; seine Gesamtlänge: max. 12,6 m (*Tyrannosaurus*: 12 – 13 m). Nähere Angaben s. *Argentinosaurus*; das Vorkommen der riesigen Fleischfresser in Rudeln spricht dafür, dass sie die riesigen Titanosaurier jagten (auch von dem oberkreidischen Tyrannosauriden *Albertosaurus* wurde ein fossiles Rudel gefunden, was auch für diesen eine Jagd in Rudeln nahe legt).

Deinonychus (3-4 m) mit 13 cm langer scharfer Krallen. *Utahraptor* als 8 m langer Verwandter von *Deinonychus*. *Microraptor* (Liaoning-Provinz), krähengroß, kleinster bekannter Dinosaurier, kleiner als *Archaeopteryx* (s.u.).

Mit *Incisivosaurus* (> 128 MA; Liaoning-Provinz) erscheinen die ersten sicheren Oviraptorosaurier; nagetierartiges prämaxilläres Zahnpaar; Theropode mit der am stärksten ausgeprägten Heterodontie; erster Theropode, der aufgrund dentaler Merkmale (Zahn-zu-Zahn-Okklusion im Seitenzahnbereich) eindeutig herbivor war; spätere Oviraptoren sind dagegen völlig zahnlos.

Spinosaurus als einziger schwimmender Dinosaurier, angetrieben von einem kräftigen, langen, hohen, krokodilähnlichem Schwanz.

Theropoden der Unterkreide:

Ceratosauria (s. str.) (Lias bis O-Kreide) persistieren bis in die O-Kreide:

Abelisauroidea (Malm bis O-Kreide), Details s. O-Kreide

Noosauridae (ob. Apt/unt. Barreme bis KTG, gondwanisch, klein):

in Niger ein 110 MA alter kleiner Noosauride in der Größe eines Vielfraßes mit kurzen, aber kräftigen Armen und flachen Klauen, der offenbar Beutetiere aus ihren Bauten grub in einer Art und Weise, wie es Vielfraße heutzutage tun. In der weiteren Entwicklung der Abelisauroiden nahm die Körpergröße zu, die Tiere gingen zur aktiven Jagd über. Sie behielten die primitiven Vordergliedmaßen, verloren aber die Fähigkeit zum Graben (Sci. 330, 583). Auch in Australien vertreten (vom Apt bis Cenoman), daneben Südamerika, Madagaskar, Indien.

Vespersaurus (Noosaurinae, Apt-Alb Brasiliens, 1 m lang): einziger Dinosaurier (neben Lacertilia, Schildkröten und Flugsauriern) der äolischen Caiua Group. Metatarsale II und IV sind lateromedial komprimiert, was beim Vergleich mit verschiedenen Ungulaten zu der Annahme führt, dass *Vespersaurus* funktionell monodaktyl war mit einer zentralen, gewichttragenden Zehe (III). Eine solche Konstellation war bisher bei Archosauriern unbekannt; dazu passende Fußspuren sind in den Schichten nachweisbar (Schrittlänge 80 cm). Die Botucatu-Wüste war in der frühesten Kreide eine der größten Wüsten der Erdgeschichte; hier finden sich ähnliche Fußabdrücke. Auch in der späten Unterkreide herrschten wieder wüstenartige Verhältnisse in der Region. Auch im Jura Südamerikas sind solche monodaktylen Fußabdrücke bekannt, was dazu passt, dass man davon ausgeht,

dass Noosauridae im M-/O-Jura entstanden, da sich ihre Schwestergruppe, die Elaphrosaurinae, im M- und O-Jura finden (Sci. Rep. 9: 9379).

Tetanurae:

Fam. Megalosauridae: (?Keuper, O-Lias bis O-Kreide; BRI: Rhät bis Alb, kosmopolitisch; lt. BENTON aber basale Tetanurae!)

Spinosauroida (ad „Carnosauria“) (Abstammung evtl. von Megalosauriern):

Fam. Torvosauridae (Dogger bis ob. U-Kreide)

Fam. Spinosauridae (oberer Malm bis mittleres Santon; Erstnachweis durch Zähne von *Ostafrikasaurus* im oberen Malm von Tendaguru, letzter Nachweis durch Zähne im mittleren Santon von China).

Rückenwirbel verlängert, daß sich auf der Mittellinie des Rückens ein segelähnlicher Kamm bildete (?Regulation der Körpertemperatur). Kladistisch Schwestergruppe der Torvosauridae; die Spinosauroida (Torvosauridae + Spinosauridae) sind die Schwestergruppe der Neotetanurae. Schädel mit schmaler, verlängerter, krokodilähnlicher Schnauze mit „terminaler Rosette“ mit den größten Zähnen des gesamten Gebisses. Sekundärer Gaumen durch mediale Extensionen der Maxillae. Die Schädelveränderungen (verlängerte Schnauze, sekundärer Gaumen, konische Zähne, nach hinten verlagerte innere Nasenöffnungen) entsprechen jenen der Krokodile beim Übergang vom Land- zum Wasserleben, als Adaptation an die Erfordernisse des Fischfangs.

Allgemeine Merkmale der Spinosaurier: Hautsegel auf dem Rücken; krokodilähnliche Kiefer; Ernährung von Fisch; lange sichelförmige Klauen an den Fingern.

Neuerdings auch in der U-Kreide Australiens nachgewiesen und somit nicht auf Laurasia beschränkt – viele Gruppen der Dinosaurier hatten offenbar eine nahezu globale Verbreitung, bevor in der Kreide die Kontinente auseinander brachen (Nat. 474, 544).

Auch aus der U-Kreide Asiens sind Spinosauridae bekannt (*Ichthyovenator*);

Aus dem Malm kennt man lediglich eine Phalanx eines Spinosauridae (Nordamerika), naA Zähne aus dem oberen Malm von Tendaguru (*Ostafrikasaurus*).

Man geht davon aus, dass die Spinosauridae von Megalosauriern abstammen, wobei aber keine Details bekannt sind zum Übergang zwischen dem eher typischen Habitus großer basaler Tetanurae (wie Megalosauriern) zu der speziellen, an Fischfang angepassten Morphologie der Spinosaurier. Viele Indizien einschl. Mageninhalt, Isotopstudien, biomechanischer Daten sprechen zugunsten von Fischfang, sie fraßen aber auch andere Dinosaurier wie z.B. Ornithopoden.

Verbreitung: vor allem Unterkreide Europas und Mittelkreide Gondwanas, auch in der Mittelkreide Australiens vertreten, aber auch U-Kreide Asiens.

Der Erstnachweis im Malm Nordamerikas spricht für eine Verbreitung über ganz Pangäa (Natwiss. 99, 369).

Acrocanthosaurus (13 m, Nordamerika, Apt), im Vergleich zu anderen

Spinosauriern vergleichsweise niedriger Rückenamm. Vom Hals bis zum Schwanz bis 43 cm lange Dornfortsätze; Schädel 1,4 m lang, 68 Sägezähne. Kräftige Hände mit drei gebogenen Klauen.

Altispinax (U-Kreide Westeuropas): Wirbelfortsätze zur Stabilisierung des Kammes viermal länger als die Wirbel selbst.

Spinosaurus: unt. Alb bis Cenoman Nordafrikas (bis 18 m; 9 t); Dorsalfortsätze der Wirbelkörper bis 1,69 m lang; Fischfresser. Segel als Lockmittel zur Paarungszeit oder zur Regulierung der Körpertemperatur ähnlich *Dimetrodon*? Langer, schlanker Unterkiefer mit konischen Zähnen (im Gegensatz zu den meisten Theropoden mit ihren typischen spitzen, klingenartigen Zähnen). Ufam. Spinosaurinae. Details s. O-Kreide. Neue Funde sprechen dafür, dass es sich um den einzigen schwimmenden Dinosaurier handelte, als Beutegreifer angetrieben von einem

kräftigen, flossenartigen Schwanz (wie neue Funde aus der Sahara zeigten). Der Schwanz war fast so lang wie der Rest des Körpers und die Schwanzwirbel hatten lange Dornfortsätze (bis 53 cm lang) und dadurch einen hohen, sehr kräftigen Schwanz, der ihn wie ein Propeller antrieb, wenn er in seinem Lebensraum, einem Flusssystem oder Deltabereich, jagte. Er unterscheidet sich damit fundamental von anderen Theropoden mit langen, dünnen Schwänzen. Das einzige bisher bekannte Skelett von *Spinosaurus* war im 2. Weltkrieg zerstört worden, der Schwanz war bisher unbekannt. Kurze Hinterbeine (ungeeignet zum schnellen Laufen), auftriebsfördernder Knochenbau und krokodilartiges Gebiss hatten schon immer auf einen Wasserräuber gedeutet. Auch der Schwanz ist krokodilähnlich. Möglicherweise jagte er Haie (Süßwasserhaie oder Haie, die aus dem Meer ins Delta oder Flusssystem vordrangen). Nasenöffnungen obenliegend. Beine für horizontales Schwimmen geeignet.

Irritator: Apt/Alb Brasiliens (100 MA; 8 m): Ufam. Spinosaurinae. Nur durch einen Schädel bekannt, krokodilähnlicher Kiefer.

Angaturama (Apt/Alb Brasiliens), evtl. synonym mit *Irritator*

Ichthyovenator (höhere O-Kreide von Laos, wohl Apt), ad Baryonychinae

Fam. Baryonychidae (Barreme bis Cenoman; manchmal als eine Unterfamilie der Spinosauridae aufgefasst: Baryonychinae):

Baryonyx (Hauterive bis unt. Barreme, 125 MA; 6 bzw. naA 10 m): 35 cm lange Krallen, vermutlich zum Vorderfuß gehörig (disloziert gefunden), für Theropoden ungewöhnlich kräftige Vordergliedmaßen. Langer, schmaler krokodilähnlicher Schädel mit der doppelten Zahnzahl (96) kleiner spitzer Zähne als bei Theropoden üblich. Wenig flexibler, gerader Hals. Lebensweise unbekannt, Fischreste neben dem Fossil weisen daraufhin, daß er evtl. wie Bären an Flußufern nach Fischen jagte. Neuerdings (1998) zu den Spinosauridae gezogen. (Barreme von Europa, Apt von Afrika). Entgegen früherer Annahmen nicht fakultativ quadruped.

Suchomimus tenerensis (Apt Nigers, 11 m): verlängerte krokodilähnliche Schnauze, niedriges Rückensegel über den Hüften. Schädeladaptation als Fischfresser. Zur UF Baryonychinae gestellt. Schnauze 1,2 m lang mit 100 rasiermesserscharfen Zähnen. Klauen bis 30 cm lang.

Spinosauroiden ernährten sich – trotz ihres entsprechend ausgebildeten Gebisses – nicht ausschließlich von Fischen. In der Santana-Formation Brasiliens wurden drei artikulierte Flugsaurierwirbel gefunden, in denen ein abgebrochener Zahn eines Spinosauriers (*Irritator* oder *Angaturama*) steckte, wie man auch im Wealden Englands einen *Baryonyx* mit Knochen eines jungen *Iguanodon*s fand. Man vermutet aber, dass es sich eher um Aasfresser und weniger um aktive Jäger handelte, d.h. dass der Spinosaurier von einem Flugsaurier fraß, der tot an die Küsten einer Lagune angespült wurde. Nur ein weiteres Mal hat man einen abgebrochenen Theropoden Zahn in Knochen eines Flugsauriers entdeckt, und zwar den Zahn eines Troodontiden in der Tibia eines Azhdarchiden aus der Oberkreide Albertas (Nat. 430, 33).

Kladogramm:

Ab jetzt: SPINOSAUROIDEA

--- Megalosauridae

Ab jetzt: SPINOSAURIDAE

--- Spinosaurinae (*Spinosaurus*, *Irritator* = *Angaturama*, *Oxalaia*, *Siamosaurus*)

Ab jetzt: BARYONYCHINAE

--- *Ichthyovenator*

--- *Baryonyx* + *Suchomimus*

Neotetanurae:

? *Siamotyrannus*, 6,5 m lang, älter als Apt; Thailand; früher für einen Tyrannosauroiden gehalten, handelt es sich wohl um einen primitiven Carnosaurier, evtl. ein Allosauride oder Sinraptoride (nicht verwechseln mit *Sinotyrannus*!)

Allosauroidea (bis unt. Maastricht):

Fam. Allosauridae (Callov bis Alb):

Allosaurus (Kimmeridge bis Tithon, naA bis U-Kreide; auch als 2 m großer Polarsaurier der australischen U-Kreide); Beschreibung s. Malm; bis 12 m; größter Fleischfresser des Malm und ggf. der frühen Unterkreide. Nordamerika.

Carcharodontosauria (Barreme bis unt. Maastricht):

Fam. Neovenatoridae (Barreme bis unt. Maastricht, fast kosmopolitisch)

Neovenator (Barreme, 125 MA, Europa, 8 m): leichter gebaut als *Allosaurus* aus Nordamerika, 13 cm lange Klauen; Zähne 5 cm.

Fukuiraptor (Alb, Japan)

Australovenator (ob. Alb Australiens)

Fam. Carcharodontosauridae (Barreme bis Turon): älteste Funde im Barreme Europas

(*Neovenator*, Isle of Wight, Barreme; *Concavenator*, Las Hoyas, Spanien, oberes Barreme).

Ältester gondwanischer Nachweis ist *Tyrannotitan* im unt. Apt Patagoniens.

Aussterben im Cenoman/Turon; drei weitere Gattungen im Cenoman (*Giganotosaurus*, *Mapusaurus* in Südamerika; *Carcharodontosaurus*, Nordafrika). *Giganotosaurus* als riesiger Beutegreifer, größer als der jüngere *Tyrannosaurus rex*. Carcharodontosauridae lebten kosmopolitisch; sie spielten in Gondwana zusammen mit den Spinosauridae die Rolle der Top-Beutegreifer.

Inzwischen auch in Nordamerika, Europa und Asien nachgewiesen.

Angaben über Carcharodontosauridae nach dem Cenoman sind unsicher, da sie nur auf Zahnfunden beruhen, wobei aber Abelisauridae Südamerikas ebensolche Zähne aufweisen (Natwiss. 96, 409).

Im Jahr 2009 waren 7 Gattungen der Carcharodontosauridae bekannt, davon drei aus dem Apt (*Tyrannotitan*, *Acrocanthosaurus*, *Eocarcharia*, letzterer Apt-Alb-Grenze). Drei weitere Gattungen im Cenoman, eine im Turon. Anno 2010 kamen *Concavenator* (Barreme) hinzu, *Neovenator* wird ebenfalls jetzt als Carcharodontosaurier interpretiert (Nat. 467, 203). *Mapusaurus* ist Schwestergruppe von *Giganotosaurus*.

Im Jahr 2010 wurde das fast komplette Skelett des 6 m langen Carcharodontosauriers

Concavenator corcovatus aus Las Hoyas/Spanien (O-Barreme) beschrieben.

Besterhaltenes Skelett eines Carcharodontosauriers. Kladistisch basaler Carcharodontosauride.

Zwei Besonderheiten:

- a) Neurapophysen des 11. und 12. Sakralwirbels etwa um das 5-Fache verlängert; Indiz für einen in Längsrichtung sehr hohen, spitzen Höcker im hinteren Rückenbereich; in dieser Form einzigartig, von keinem anderen Dinosaurier in dieser Weise bekannt. Verlängerte Neurapophysen finden sich zwar auch bei Spinosauriern, anderen Carcharodontosauridae und einigen anderen Tetanurae, betreffen bei ihnen aber mehr Wirbel und unterstützen damit eine wesentlich längere Höckerstruktur, deren Funktion im Zusammenhang mit Thermoregulation, Energievorräten oder aber Schaustellung (z.B. Balz) gesehen wird.
- b) An der Ulna finden sich entlang des posterolateralen Knochengrates kleine Höcker (ulnare Papillen), wie sie für viele Vögel an gleicher Stelle typisch sind, wo die Armschwingen verankert sind (Federmarken). Entsprechende Strukturen finden sich auch bei abgeleiteten Maniraptoren wie *Velociraptor*. Indiz für die Insertion von federartigen Integumentstrukturen. An anderen Körperstellen finden sich dagegen Hinweise auf unterschiedliche Schuppentypen, wobei die Diversität der Schuppen durchaus derjenigen bei modernen Neornithes entspricht.

Bei Vögeln und Maniraptoren stehen die Papillen entlang der Ulna im Zusammenhang mit den folliculären Ligamenten, die die Wurzeln der Schwungfedern am Knochen verankern. Da Schuppen keine Follikel aufweisen, deuten die Knöpfchen entlang der Ulna von

Concavenator auf das Vorliegen von eigenständigen (nicht aus Schuppen abgeleiteten) Hautanhängen in ähnlicher Position wie die Armschwingen der Vögel. Bisher waren derartige Federmarken nur von Maniraptoren bekannt!

Filamentöse röhrenförmige Integumentstrukturen wurden außerhalb der Theropoden bei dem Heterodontosauriden *Tianyulong* und dem Ceratopsia *Psittacosaurus* berichtet, wobei es allerdings unklar ist, ob diese Strukturen homolog mit Vogelfedern sind. Trifft letzteres zu, wären sie eine evolutionäre Neuheit, die schon im gemeinsamen Vorfahr der Sauropoda und Ornithischia vorhanden gewesen sein müsste; ihr Vorkommen bei non-maniraptoren Dinosauriern wie *Concavenator* wäre insoweit keine Besonderheit. Falls die Strukturen bei den beiden o.g. Ornithischia aber nicht mit Vogelfedern homolog sind, verlegt der Nachweis homologer Strukturen bei *Concavenator* deren Entstehung an die Basis der Neotetanurae. Dabei ist allerdings völlig unklar, um was für Integumentstrukturen es sich bei *Concavenator* handelte; das Spektrum der Möglichkeiten reicht von kurzen, steifen Filamenten bis hin zu komplexeren Strukturen mit Barben.

Fazit: Integumentstrukturen homolog zu Vogelfedern traten möglicherweise schon beim letzten gemeinsamen Vorfahren der Dinosaurier auf, spätestens aber beim letzten gemeinsamen Vorfahren der Neotetanurae (Nat. 467, 203).

Kladogramm (synthetisiert aus Natwiss. 92, 226, Natwiss. 96, 1051, Natwiss. 97, 75; Nat. 467, 203):

THEROPODA:

- Ceratosauria: --- *Ceratosaurus*
 - *Carnotaurus*
 - *Abelisaurus*
 - *Majungatholus*

NEOTETANURAE:

- Coelurosauria: *Tyrannosaurus* + (Dromaeosauridae + Oviraptoridae)

CARNOSAURIA:

- *Monolophosaurus* (naA basalster Allosauroida : Natwiss. 99, 369)

ALLOSAUROIDEA:

- *Sinraptor* (Callov/Oxford; Asien)
 - *Allosaurus* (Kimmeridge/Tithon; NA, EU)
- ab jetzt: CARCHARODONTOSAURIA

Dichotomie:

1. CARCHARODONTOSAURIDAE (kosmopolitisch)
 - *Eocarcharia* (Apt/Alb-Grenze, AF)
 - ***Concavenator* (Barreme, EU)**
 - *Acrocanthosaurus* (Apt/unt. Alb; NA)
 - *Shaochilong* (Turon; China; jüngster Carcharodontosauridae)
 - *Tyrannotitan* (Apt, Südamerika)
 - *Carcharodontosaurus* (Alb, Cenoman; AF) +
Giganotosaurus + *Mapusaurus* (beide: Alb, Cenoman; Südamerika)
2. NEOVENATORIDAE
 - *Neovenator* (Barreme, England)
 - [--- *Chilantaisaurus* (12 m, Turon, China)**]
 - ab jetzt: MEGARAPTORA
 - *Fukuiraptor* (Alb) + *Australovenator* (ob. Alb, AU)
 - *Megaraptor* (Turon/Coniac) + *Aerosteon* (Santon)
 - außerdem (inc. sed.) *Orkoraptor* (unt. Maastricht)

** neuerdings ad Spinosauridae (Natwiss. 99, 369).

IO **Coelurosauria** (ab Sinemur) :

Fam. Compsognathidae (Malm bis Apt):

Sinosauropteryx (Apt Chinas) mit federähnlichen Strukturen, vom Körperbau her ähnlich *Compsognathus*, aber kleiner (0,7 bzw. ca. 1 m). Wahrscheinlich paarige Ovulation (mit Zeitabständen zwischen den paarigen Ovulationen) wie bei *Troodon*, *Oviraptor* und anderen Theropoden. Integumentstrukturen (ähnlich dem Theropoden *Pelecanimimus* aus der U-Kreide Spaniens), die den kleinen Federn moderner Vögel mit kurzen Schäften und langen, filamentösen Fiedern ähneln. Allerdings reicht die Qualität der Funde nicht aus, um zu bestätigen, daß es sich um echte Federn handelt. Wegen der relativ entfernten kladistischen Position der Compsognathiden zu den Vögeln können die Integumentstrukturen ohnehin nicht als unmittelbare direkte Federvorläufer gewertet werden. Sie bedecken immerhin die Oberseite der hinteren Hälfte des Kopfes, den Hals, Rücken, Hüften und sowohl die Ober- wie Unterseite des Schwanzes; kleinere Ansammlungen wurden seitlich am Schädel, hinter dem Humerus und vor der Ulna gesehen; wahrscheinlich, aber fossil nicht direkt beweisbar ist eine Bedeckung auch der Körperseiten. Sie wirken wie ein Haarflaum auf vielen kurzen Fädchen, wie ein Mantel aus borstigen Federn.

Die federähnlichen Strukturen lassen keine aerodynamischen Eigenschaften erkennen; sie sind recht einfach gebaut, aber geeignet, in komplexere, flugtaugliche Strukturen modifiziert zu werden und könnten daher repräsentativ für die Strukturen sein, aus denen sich bei den unmittelbaren Vorläufern der Vögel die Flugfedern entwickelten. Ob die Federn der Zur-Schau-Stellung (z.B. Balz, Abschreckung) dienten, ist wegen der Kürze eher unwahrscheinlich (beide bisher gefundenen Exemplare könnten aber auch weiblich sein), aber es kann nicht ausgeschlossen werden, daß ihre Färbung eine solche Rolle spielen konnte. Die Funktion der federähnlichen Strukturen könnte darin bestehen haben, die Wärmeabgabe zu reduzieren, vorausgesetzt daß *Sinos.* endotherm war; die hohe Dichte der "Federn" spricht zugunsten der Endothermie und ihrer Funktion zur Isolation gegen Wärmeverluste. (Dabei ist anzumerken, daß wenigstens einige frühe Vögel nicht wirklich endotherm waren [histolog. Untersuchungen], sondern wohl eine Zwischenstellung zwischen poikilothermen Ektothermen und homoiothermen Endothermen einnahmen). Die Strukturen könnten also isolierende Protofedern sein, die allerdings noch nicht die Komplexität von Daunenfedern oder haarähnlichen Federn sekundär flugunfähiger Vögel erreicht haben. Offenbar entwickelten sich die Vogelfedern aus einfachen, verzweigten Strukturen, die schon von Theropoden zum Zwecke der Isolation gegen Wärmeverluste entwickelt worden waren.

Sinosauropteryx muss sich außer von Fisch auch von terrestrischen Tieren ernährt haben, wie magensäuregeätzte Reste eines jungen *Iguanodon* in der Bauchhöhle eines Fossils (neben Fischresten) belegen. Außerdem wurden Eier im Körperinneren entdeckt; die Verteilung der fossilen Eier deutet auf typisch reptilartig paarige Eileiter, nicht auf einen einzelnen Eileiter wie bei den Vögeln (s.o.).

Neuere Untersuchungen bestätigen die extrem nahe Verwandtschaft mit *Compsognathus*; kaum voneinander unterscheidbar. Relativ längste Schwanzwirbelsäule aller Dinosaurier; Hand hoch spezialisiert mit enorm vergrößertem Finger, der dicker ist als die Knochen des Unterarms.

Sinocalliopteryx (Yixian-Formation): mit fast 2,5 m Länge größter Compsognathide; kurze Arme, aber sehr lange Hände mit kräftigen Klauen. Aktiver Jäger. Bis auf wenige Körperstellen wie z.B. Enden der Extremitäten komplett befiedert. Nach angeätzten Knochen im Magen dürfte er auf Tiere bis mindestens einem Drittel der eigenen Körpergröße Jagd gemacht haben.

Maniraptoriformes:

Ornithomimosauria:

Fam. Ornithomimidae (U-Kreide bis Maastricht; bereits im Malm Afrikas); s. Malm;
in der Unterkreide *Pelecanimimus* (2 m) mit über 200 winzigen Zähnen (Hauterive Europas)
Neuerdings werden nur die Ornithomimosaurier nach Abspaltung der Deinocheiridae als
Ornithomimidae bezeichnet (U-Campan bis KTG), so dass die Ornithomimidae auf die
höhere Oberkreide beschränkt bleiben.

In der Unterkreide finden sich damit nur Stammlinientaxa der Ornithomimosaurier wie
Nqwebasaurus (Berrias/Valangin Afrikas), *Pelecanimimus* (Barreme/Hauterive Europas),
Shenzhousaurus (Hauterive/Barreme Asiens) und *Harpymimus* (Alb Asiens) sowie mit
Beishanlong (Alb Asiens) der älteste Vertreter der Deinocheiridae (Nat. 515: 257).

Therizinosauroida = Segnosaurier (s.u.) (Unterkreide bis Oberkreide; Asien und Nordamerika,
fragliches Material aus Europa und Afrika sowie ein fraglicher Vertreter aus dem U-Jura
von China) (Sci. Rep. 9: 5026). Basalster Vertreter ist *Falcarius* (Barreme, Utah, s.u.)

Beipiaosaurus (2,2 m lang; M-Barreme, Yixian-Form., 124 MA): s.o., nach WELLNHOFER anno
2002 sogar als Schwestergruppe von *Archaeopteryx*, innerhalb der Aviales positioniert.
(Diese Auffassung dürfte aber nicht mehr aktuell sein, s.u.). Federkleid vor allem an Armen und
Beinen. Hände mit sichelförmigen Klauen. Wohl Pflanzenfresser.

Lingyuanosaurus (Yixian- oder Jiufotang-Formation, China); kladistisch oberhalb der basal
abzweigenden Therizinosaurier wie *Falcarius*, *Jianchangosaurus*, *Beipiaosaurus*, aber unterhalb
von *Alxasaurus* und *Therizinosaurus*

Alxasaurus (U-Kreide der Inneren Mongolei)

Jianchangosaurus (Yixian-Formation)

„Problem“ der Segnosaurier (Therizinosauroida):

Relativ große Tiere, 4 – 5 m lang, kräftiges Becken, kurzer Schwanz; Arme lang, Hände und
Krallen extrem verlängert. Hals kräftig, Schädel klein; Zähne nur klein und schwach; vorderer
Kieferbereich zahnlos und schnabelartig ausgebildet. Wahrscheinlich Blattfresser ähnlich
Riesenfaultieren und Chalicotherien; vielleicht richteten sie sich in ähnlicher Weise auf, um mit
den langen Krallen Zweige und Blätter zum Maul zu führen (BENTON).

Aufgrund eines neuen Fundes aus der Yixian-Formation (*Beipiaosaurus*) sind die
Therizinosauroida (=Segnosaurier) als eine Gruppe innerhalb der Coelurosauria innerhalb der
Theropoda aufzufassen. Sauropodenartige Merkmale (z.B. an den Füßen) sind offenbar sekundäre
Entwicklungen. *Beipiaosaurus* weist Integumentstrukturen entsprechend den „Protofedern“ von
Sinosauropteryx auf, die allerdings länger als bei *S.* ausfallen. Es handelt sich damit um einen
weiteren Theropoden mit solchen Strukturen; diese scheinen daher unter nonavianen Theropoden
weiter verbreitet gewesen zu sein als bisher angenommen; sie sind wohl die Vorläufer der
fortgeschrittenen Federstadien, wie sie bei Maniraptoren wie *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx*
angetroffen werden; der ansonsten fehlende fossile Nachweis derartiger Strukturen hängt wohl mit
der schwierigen fossilen Überlieferung zusammen; nur unter den besonderen Fundumständen der
Yixian-Formation blieben sie erhalten. Bereits der älteste Coelurosaurier (aus dem Sinemur
Chinas) zeigt Affinitäten zu den Segnosauriern (*Eshanosaurus*, s. Lias).

Insgesamt weisen die Segnosaurier (Therizinosauroida) einige theropodenuntypische Merkmale auf wie z.B. sehr
schmaler Kopf, sauropodenartiges Ilium, kurze und breite vierzehige Füße mit rudimentärem Metatarsale V.
Segnosaurier sind wahrsch. bereits ab dem Lias nachweisbar, der Fund aus dem Lias ist aber sehr unvollständig
(*Eshanosaurus*). Kladistisch handelt es sich bei *Beipiaosaurus* um ein basales Taxon innerhalb der Segnosaurier und
mit primitiven Theropodenmerkmalen. Nach osteologischen Untersuchungen gehören die Therizinosaurier dagegen
zu den Coelurosauriern, und eine kladistische Untersuchung wies sie sogar als basalsten Vertreter der Aviales als
Schwestergruppe der Aves aus (s. unter Vögel; s. WELLNHÖFER 2002, Natw. Ru.. 155, 474).

Linie zu den Segnosauriern:

- 1. Abzweigung: *Coelophysis*
- 2. Ornithomimidae
- 3. Dromaeosauridae
- 4. Troodontidae
- 5. Oviraptorosauria
 ab jetzt: Therizinosauoidea = Segnosaurier
- 6. *Beipiaosaurus*
- 7. *Alxasaurus*
- 8. Therizinosauridae

Im Jahr 2005 wurde ein primitiver Therizinosauoider (*Falcarius*) aus der U-Kreide, wohl Barreme, Utahs beschrieben. Es handelt sich um den kladistisch basalsten Segnosaurier, kurz nach dem Abzweig der Oviraptorosauria. Abgeleitete Segnosaurier sind gekennzeichnet durch verlängerte Hälse, lateral expandierte Becken (zur Aufnahme eines langen Pflanzenfresserdarms), kleine, blattförmige Zähne, zahnlose Rostra, wahrscheinlich Hornschnabel. Über 12 Taxa Therizinosauoidea sind inzwischen bekannt. *Falcarius* (Hüfthöhe ca. 1 m, 4 m lang) dokumentiert ein Übergangsstadium von Karnivorie zur Herbivorie, und ist gleichzeitig der erste Nachweis von Segnosauriern in der U-Kreide Nordamerikas. Diese Verschiebung zur Herbivorie ging neben den o.g. Zahnmerkmalen einher mit einem zahnlosen Schnabel, posteriorer Verlagerung des Schambeins und lateraler Verbreiterung des Beckens (Pflanzenfresserdarm), Verkürzung der Tibia relativ zum Femur und Vergrößerung der Anzahl gewichttragender Fußzehen (die beiden letztgenannten Merkmale machen Adaptationen ans schnelle Laufen rückgängig). Bei *Falcarius* waren noch nicht alle Merkmale der Segnosaurier voll entwickelt; zunächst passten sich die Zähne und das Becken an. Ähnlichkeiten in der Dentition von *Falcarius* und dem basalen Oviraptorosaurier *Incisivosaurus* (= *Protarchaeopteryx*?) deuten die Möglichkeit an, dass der gemeinsame Vorfahre der Therizinosauoidea + Oviraptorosauoidea bereits die ersten Schritte des Übergangs zur Herbivorie gegangen ist, jedenfalls hinsichtlich der Bezahnung (Nat. 413, 84).

Kladogramm (Nat. 413, 86):

- I---Allosaurus (nicht aufgelöst)
 - I---Sinraptor (nicht aufgelöst)
 - Tyrannosaurus + Albertosaurus
 - Ornithomimosaurier:
 - Pelecanimimus (Hauterive, EU)
 - Shenzhousaurus
 - Harpymimus (Apt, AS)
 - Garudimimus (Coniac, AS)
 - Archaeornithomimus (Ukr, AS)
 - Anserimimus + Ornithomimus (O. = Maastricht, NA)
 - Gallimimus + Struthiomimus (G. = Campan, AS)
 - Ornitholestes
- Trichotomie:
- I. Huaxiagnathus + (Sinosauopteryx + Compsognathus)
 - II. Oviraptorosauria + Therizinosauoidea
 - III. Eumaniraptora

Zu II.: --- Oviraptorosauria

Ab jetzt: THERIZINOSAURIER

--- *Falcarius*

--- übrige Segnosauria (*Segnosaurus*, *Nothronychus*, *Erlikosaurus*, ***Alxasaurus***, *Beipiaosaurus*)

Zu III: nicht aufgelöste Linien:

a) *Alvarezsaurus* + (*Patagonykus* + [*Shuuvia* + *Mononykus*])

b) *Dromaeosauria* (*Dromaeosaurus*, *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Unenlagia*, *Utahraptor*, *Saurornitholestes*, *Achillobator*, *Adasaurus*) (nicht aufgelöst)

- c) Troodontiden: --- Sinovenator
 - Sinornithoides + Byronosaurus (nicht aufgelöst)
 - Troodon + Saurornithoides
- d) Sinornithosaurus
- e) Microraptor
- f) Rahonavis + (Archaeopteryx + Confuciusornis)

Tyrannoraptora (enthält auch die Vögel!)

Tyrannosauroida:

Im Jahr 2012 wurde ein riesiger befiederter Tyrannosauroid aus der Yixian-Formation Chinas beschrieben (*Yutyrannus huali*); drei fast komplette Skelette sind bekannt; das größte Exemplar dürfte bei einer Länge von 9 m ein Gewicht von 1,4 t gehabt haben. Der Femur ist 85 cm lang (zum Vergleich: *Dryptosaurus*: 77 cm, *Appalachiosaurus*: 79 cm). Der Schädel war zwar graziler als bei den großen Tyrannosauridae der Oberkreide, die Gesamtkörperlänge wird in der Publikation (Nat. 484, 92) nicht angegeben, liegt aber Graphiken zufolge zwischen *Dryptosaurus* und *Tyrannosaurus*.

Die vier bereits zuvor bekannten Tyrannosauroiden aus der Unterkreide Chinas erreichten Körperlängen zwischen 1,4 und 10 m. Einige ähneln schon den abgeleiteten Tyrannosauridae, andere entsprechen noch eher dem Grundbauplan der Coelurosaurier. *Yutyrannus* ist ein basaler Tyrannosauroid, der aber schon recht nahe zu den Tyrannosauridae steht. Einschließlich des ebenfalls recht großen *Sinotyrannus* (10 m) lässt sich feststellen, dass die Tyrannosauroiden die dominierenden großen Beutegreifer in der mittleren Unterkreide NE-Chinas stellten. **Zumindest in manchen Regionen erlangten die Tyrannosauroiden ihre ökologische Dominanz also schon sehr früh.**

Kladogramm:

- I--- *Guanlong* (Grenzbereich M-/O-Jura) (klein)
- I--- *Dulong* (sehr klein, Yixian-Formation) (I = nicht gegeneinander aufgelöst)
- I--- *Yutyrannus* (groß, Yixian)
 - *Eotyrannus* (klein/mittelgroß) (Yixian)
 - *Xionguanlong* (mittelgroß) (ca. 105 MA)
 - *Dryptosaurus* (groß, ob. O-Kreide) + Tyrannosauridae (groß; ob. O-Kreide)

Eine Besonderheit stellt der stark pneumatisierte Knochenkamm in der Mittellinie des Schädels dar – ähnlich *Guanlong* und *Concavenator* (ein Carcharodontosaurier).

Die filamentösen Integumentstrukturen sind nur stellenweise erhalten und bis über 20 cm lang. Die Reste sind aber an allen drei Exemplaren ungleichmäßig verteilt, was die Vermutung aufkommen lässt, dass das Tier komplett befiedert war (wirklich sicher ist dies aber nicht) – immerhin findet sich eine solche Situation auch bei Vögeln in denselben Fundschichten, von

denen sicher bekannt ist, dass sie komplett befiedert waren – was auch für *Dilong* angenommen wird.

Der Erhaltungszustand der sehr dicht stehenden Integumentstrukturen erlaubt auch keine Aussage darüber, ob es sich um verlängerte breite Filamente wie beim Therizinosauroiden *Beipiaosaurus* handelt, um schlanke Einzelfilamente oder zusammengesetzte filamentöse Strukturen. Am Schwanz liegen sie zueinander parallel in einem Winkel von 30 Grad gegenüber der Schwanzachse und sind mindestens 15 cm lang, am Hals über 20 cm lang, am Humerus mindestens 16 cm.

Der größte bisher bekannte non-aviale Dinosaurier mit Befiederung (*Beipiaosaurus*) erreichte lediglich 1/40 der Körpermasse des größten (adulten) *Yutyranus*.

Üblicherweise ging man davon aus, dass die Befiederung primär eine Rolle bei der thermischen Isolation spielt (Wärmeverluste vermeiden), die bei großen Tieren aufgrund des veränderten Volumen-Oberflächenverhältnisses dann eher überflüssig wird - wie z.B. bei einigen großen Säugetieren. Hautabdrücke kleiner Hautareale von großen Tyrannosauroiden sprachen dann auch bisher stets für eine schuppige Haut. Es gibt keinerlei Hinweise auf Federn bei den riesigen Tyrannosauroiden der Oberkreide. *Yutyranus* belegt nun, dass riesige Körpergröße nicht zwangsläufig zum Verlust der Befiederung führt – jedenfalls bei Tyrannosauroiden.

Möglicherweise stellen die langen Integumentstrukturen aber auch eine Anpassung von *Yutyranus* an das kalte Klima in dieser Region dar (durchschnittl. Jahrestemperatur im Barrreme und frühen Apt in NE-China: 10 Grad; in der Oberkreide wurden in ähnlichen geographischen Breiten 18 Grad erreicht!). Es handelte sich in der Yixian-Zeit um eine besonders kühle Phase der Kreidezeit. Die meisten (d.h. späteren) gigantischen Tyrannosauroiden lebten also in einem wesentlich wärmeren Klima. Möglicherweise veränderte sich das Ausmaß der Befiederung im Verlauf der Evolution der Tyrannosauroiden in Abhängigkeit vom Klima, wie man es auch von einigen Säugern kennt. Allerdings lässt sich aus den o.g. Gründen nicht völlig sicher beweisen (es ist aber sehr plausibel), dass *Yutyranus* komplett befiedert war, da kein Exemplar eine vollständige Bedeckung mit Integumentstrukturen überlieferte (Nat. 484, 92)..

Proceratosauridae (Bathon bis Alb) (basalste Linie der Tyrannosauroiden, weitgehend auf Jura beschränkt; *Sinotyrannus* im Alb.

Sinotyrannus (Alb, Jehol-Biota): ca. 10 m, größtes Taxon der Jehol-Biota vor dem Fund von *Yutyranus*.

Außengruppen der Tyrannosauridae:

Dilong paradoxus: kleiner, ca. 1,6 m langer basaler Tyrannosauroider aus der unteren Yixian-Formation, mind. 128 MA, mit relativ langen Armen, Hände mit drei Fingern; Beine im Vergleich zu späteren Tyrannosauroiden noch relativ kurz. Ältester ganz eindeutiger Tyrannosauroid, ältere Funde (bis in den Malm zurückreichend) bestehen aus eher sehr fragmentarischem Material, jedenfalls ist *Dilong* der älteste Tyrannosauroid, der durch mehrere, fast komplett erhaltene Exemplare nachgewiesen ist.

Während die kranialen Merkmale schon sehr fortgeschritten tyrannosauriertypisch sind, ist das postkraniale Skelett noch recht ursprünglich wie bei basalen Coelurosauriern: 80 % der diagnostischen kranialen Merkmale von Tyrannosauroiden sind schon vorhanden, aber nur 25% der postkranialen Synapomorphien der Tyrannosauroiden (Mosaikentwicklung).

Schnauze und Unterkiefer wie bei anderen früheren Tyrannosauroiden noch lang und flach, schwächere Pneumatisierung als spätere Tyrannosaurier. Möglicherweise attackierte *Dilong* seine Opfer noch mit den Händen, während spätere Taxa hierzu den Kopf benutzten (was sicherer ist als die Hände).

Bemerkenswert sind Reste bis zu 2 cm langer, sich verzweigender Integumentstrukturen sowohl am Schwanz (in einem Winkel von 30 – 45 Grad relativ zu den Schwanzwirbeln) wie auch neben dem Unterkiefer. Vermutlich handelt es sich um Filamentreihen, die an ihrer Basis zu einem zentralen Filament verbunden sind, entsprechend wie bei *Sinornithosaurus*. Von den späteren, großen Tyrannosauriern weiß man aber, dass sie schuppige Haut hatten. Das schließt aber nicht aus, dass sie vielleicht in anderen Körperregionen ebenfalls über Protofedern verfügten (auch moderne Vögel haben verschiedene Körperbedeckungen in verschiedenen Körperregionen), oder aber große Tyrannosaurier benötigten aufgrund ihrer Gigantothermie keine Integumentstrukturen mehr, vergleichbar Elefanten, die – wenn sie erwachsen werden – ebenfalls einen großen Teil ihrer Behaarung verlieren. Dies lässt vermuten, dass die Protofedern primär der Thermoregulation dienten; kleinere Tyrannosauroiden benötigten die Protofedern, um Wärme besser zu speichern. (Sci. 306, 211; Nat. 431, 681). Vergleiche mit rezenten Krokodilen ergaben, dass ein 10 t schwerer Dinosaurier in einer kühlen Nacht nur um 0,1 Grad abkühlte, ein „australischer Winter“ der Kreide hätte ihn im gesamten Zeitraum nur um etwa 5 Grad abgekühlt, so dass er lediglich gegen Ende des Winters allmählich träger geworden wäre. Damit erübrigte sich ein Federkleid für große Dinosaurier, auch wenn sie zu Clades gehörten, von denen kleinere Taxa befiedert waren. Es gibt aber auch Berichte, dass man sogar bei *T. rex* Reste von Federabdrücken gefunden hat (BDW 4/07 S. 35 f.).

Eotyrannus (132 MA, Südengland): s.o., 5 m lang

Raptorex kriegsteini (untere Jehol-Biota, Hauterive/Barreme, ca. 130 MA): Schwestergruppe der Tyrannosauridae, nimmt bei kleiner Körpergröße (<= 3 m lang, ca. 65 kg) viele Merkmale der Tyrannosauridae voraus, die die basalen Tyrannosauroiden des Malm und Barreme noch nicht hatten: großer Schädel, schneidezahnartige prämaxilläre Zähne, Zunahme der Kieferschluss-Muskeln, kleine Vordergliedmaßen, Hintergliedmaßen ans Laufen angepasst. Damit wies *Raptorex* bereits die typische Morphologie der hyperkarnivoren großen Tyrannosauridae der höheren Oberkreide auf – deren Körpermasse fast das 100-Fache von *Raptorex* betrug.

Die basalen Tyrannosauroiden wie *Proceratosaurus* (Dogger), *Guanlong* (Oxford), *Stokesosaurus* (Kimmeridge), *Aviatyrannis* (Kimmeridge), *Dilong* (Barreme), *Eotyrannus* (132 MA) waren 2 – 5 m lang, hatten noch recht kleine Schädel und lange Arme. Allenfalls *Xionguanlong* (Barreme) könnte ebenfalls einen großen Kopf und kurze Arme gehabt haben, das Skelett ist aber zu unvollständig, um dies sicher beurteilen zu können. Die hyperkarnivore Morphologie der Tyrannosauridae ging damit der drastischen Größenzunahme voraus und entstand schon in der frühen Unterkreide oder früher. Die Herkunft des Fundes gilt allerdings als umstritten.

Yutyrannus (s.o.), Yixian-Formation, befiedert (bis über 20 cm lange Filamente), Gewicht ca. 1,4 t; erreichte die Größe oberkretazischer Tyrannosauridae (etwas kleiner als *Tyrannosaurus*). **Größter befiederter nonaviales Theropode.**

Damit gliedert sich die Evolution der Tyrannosauroiden in drei Phasen:

- (1) basale Formen (Dogger bis Barreme), trans-laurasisch, klein bis mittelgroß; Verstärkung der Schnauze, vorderste Oberzähne als Schneidezähne gestaltet; beginnende Vergrößerung der Muskelansatzfläche der Kieferschlussmuskulatur; keine (!) typischen Skelettmerkmale der späteren Tyrannosauridae. Ältester Vertreter: *Proceratosaurus* (Dogger).
- (2) Entwicklung der typischen hyperkarnivoren Morphologie der Tyrannosauridae (s.o.): *Raptorex*, 40 MA vor den ältesten Tyrannosauridae!
- (3) starke Zunahme der Körpergröße; 6 – 12 m, 2500 – 6000 kg, d.h. das 40 – 90-Fache im Vergleich zu *Raptorex* (Sci. 326, 373 + 418).

NMVP186069, ein kleiner Tyrannosauroider aus dem untersten Alb Australiens, steht oberhalb von *Raptorex*, Schwestergruppe der Tyrannosauridae. Erster Nachweis von Tyrannosauroiden in Australien. Kleine fortschrittliche Tyrannosauroiden mit kurzen

Armen und kräftigen Kiefern erlangten im Laufe der Unterkreide also weltweite Verbreitung (Sci. 327, 1613).

Maniraptora:

Oviraptorosauria (ad Maniraptora): ab > 128 MA (unt. Yixian-Formation) mit *Incisivosaurus*.

Incisivosaurus ist der kladistisch basalste und gleichzeitig der älteste unzweifelhafte Oviraptorosaurier (*Caudipteryx* ist geringfügig jünger); er verbindet die Oviraptorosaurier mit basaleren Coelurosauriern und ist eindeutig ein nonaviales Theropode; die vogelähnlichen Merkmale höherer Oviraptorosaurier entstanden (wie vermutlich auch bei Alvarezsauriden) durch Konvergenz. Basale Maniraptoren, die nicht in unmittelbarer Nähe der Vögel stehen, wurden somit im Laufe ihrer Entwicklung durch Konvergenz immer vogelähnlicher; bei höheren, stärker abgeleiteten Maniraptoren, die unmittelbarer in der Nähe der Vögel stehen (wie Dromaeosauridae und Troodontidae), waren basale Formen vogelähnlicher und wurden in ihrer weiteren Entwicklung immer vogelunähnlicher durch sekundären Verlust zahlreicher primitiverer Maniraptorenmerkmale (Nat. 419, 291).

Oviraptorosaurier zeigen üblicherweise hochgradig abgeleitete Schädelmerkmale, und jüngere Untersuchungen deuteten zunächst darauf, dass die Oviraptorosaurier engste Verwandte der Vögel oder sogar sekundär flugunfähige echte Vögel sein könnten (zahnlose Kiefer, kurze Nasenknochen, zahlreiche Schädel- und Kiefermerkmale). Die Annahme des Vogelstatus oder nächster Vogelverwandtschaft wurde jedoch durch den Fund von *Incisivosaurus* widerlegt, da diesem basalsten Oviraptorosaurier die betreffenden vogelartigen Merkmale fehlen (s.o.). *Incisivosaurus* zeigt eher als andere Oviraptoren typische Theropodenmerkmale (niedriger Schädel, bezahnte Kiefer) und verkleinert die Kluft zwischen den Oviraptoren und anderen Coelurosauriern erheblich. Er weist das am stärksten heterodonte Gebiss aller Theropoden auf, mit einem Paar nagetierartiger prämaxillärer Zähne (die wohl zum „Knabbern“ dienten) und kleinen, lanzenförmigen Backenzähnen mit großen Abnutzungsfacetten als Beleg für Zahn-zu-Zahn-Okklusion; auch der Unterkiefer war bezahnt. Schädelhöhe (an der Basis) ca. 10 cm, die Schnauzenlänge beträgt ca. 50 % der Schädelhöhe. Das vordere Ende des Unterkiefers ist zahnlos und bildet einen kurzen Schnabel. Unterkieferseitenzähne engstehend, klein, ähnlich Oberkieferseitenzähnen. Diese Seitenzähne ähneln denen der Therizinosauroiden. (Auch der Oviraptorosaurier *Caudipteryx* hat ein Paar langer prämaxillärer Zähne, allerdings nicht nagetierartig, sondern schlank und gekrümmt).

Incisivosaurus ist der einzige Theropode, dessen dentale Merkmale eindeutig für Herbivorie sprechen; daneben wurde allerdings für einige weitere nonaviale Theropoden eine pflanzliche Ernährung angenommen aufgrund des Nachweises von Gastrolithen (z.B. bei Ornithomimiden) und einiger strittiger morphologischer Merkmale.

Spätere Oviraptoren besitzen im Gegensatz zu den basalen Formen kurze Schädel und sind völlig zahnlos. Außer dem barremischen *Incisivosaurus* und *Caudipteryx* sowie einer australischen Form aus dem Apt sind alle übrigen Oviraptoren auf die Oberkreide beschränkt. Beschreibung *Caudipteryx* s. unten unter „vogelähnliche Dinosaurier“.

Kladogramm der Oviraptorosaurier (Nat. 419, 293):

```
--- Allosaurus
--- Tyrannosauridae
--- Ornithomimidae
    --- Ornitholestes hermanni
    --- Alvarezsauridae
        --- Avialae + (Troodontidae + Dromaeosauridae)
            ab jetzt: OVIRAPTOROSAURIA
                --- Incisivosaurus (> 128 MA)
                --- Caudipteryx (ca. 125 MA)
                    --- Avimimus + Microvenator + Chirostenotes + Oviraptor + Ingenia
                        + Conchoraptor
```

Caudipteridae: *Caudipteryx* (125 MA), *Similicaudipteryx*, *Xingtianosaurus* (ca. 122 MA) (alle Yixian-Formation). Die Oviraptorosaurier teilen sich basal in die Caudipteridae und die Caenognathoidea:

OVIRAPTOROSAURIA

--- Caudipteridae (= *Xingtianosaurus*, *Similicaudipteryx*, *Caudipteryx*)

Ab jetzt: CAENOGNATHOIDEA

--- *Avimimus*

--- Caenognathidae (basal: *Microvenator*, gefolgt von *Gigantoraptor* + mind. 8 Gattungen)

Ab jetzt: OVIRAPTODIDAE

--- *Nankangia* (basal)

alle weiteren Oviraptoridae (mind. 17 Gattungen) (nach Sci. Rep. 9: 6431).

Similicaudipteryx (Yixian-Formation): von diesem basalen Oviraptorosaurier sind u.a. ein jung-juveniles und ein spät-juveniles Exemplar bekannt. Obwohl beide über lange, große Handschwingen und Schwanzfedern (am hinteren Abschnitt des Schwanzes) verfügten [der Rest des Körpers war mit flaumartigen Federn bedeckt, die bei dem älteren Exemplar nahe Schädel und Becken aber bis 5 cm Länge erreichten], bestehen erhebliche ontogenetische Unterschiede: bei dem jungen Exemplar sind die proximalen 2/3 der Handschwingen und Schwanzfedern bandartig (was typisch für eine frühe Phase der Federevolution ist und heute nicht mehr vorkommt); nur das letzte Drittel ist als symmetrische Fahne (pennazös) ausgebildet, wodurch die Federn ein kochlöffelartiges Aussehen erhielten. Bei dem älteren Exemplar sind diese Federn dagegen über ihre gesamte Länge komplett mit kräftiger Rhachis mit symmetrischer Fahne ausgebildet; mehr als 12 Paar Schwanzfedern sowie mind. 10 primäre und 12 sekundäre Handschwingen (Schwungfedern). Bei dem jüngeren Exemplar waren keine Armschwingen nachweisbar; falls sie tatsächlich nicht existierten, bedeutet dies, dass sich die Armschwingen ontogenetisch erst nach den (primären) Handschwingen ausbildeten (im Unterschied zu modernen Vögeln; Hühnerküken haben schon beim Schlüpfen Armschwingen). Außerdem sind die Handschwingen bei dem jüngeren Exemplar deutlich kürzer als die Schwanzfedern, bei dem älteren Exemplar ist der Unterschied viel geringer. Vermutlich nahm die funktionelle Bedeutung der Handschwingen mit dem Erwachsenwerden zu.

Proximal bandartig gestaltete, ansonsten pennazöse Federn sind sonst von Confuciusornithiden und anderen basalen Vögeln bekannt, bandartige Schwanzfedern bei dem Enantiornithinen *Protopteryx* sowie dem non-avianen Maniraptor *Epidexipteryx*, wobei allerdings bei beiden Taxa nur der proximale Teil der Federn erhalten ist (also ungeklärt bleibt, ob das Ende ggf. doch pennazös war).

Die proximal bandartigen pennazösen Federn könnten (ebenso wie die verlängerten, breiten, filamentösen Federn in basaleren Taxa wie *Beipiaosaurus*) auf einem Entwicklungsprogramm beruhen, in dem die Expression der barben-spezifisierenden und interbarben-apoptoseauslösenden Gene reduziert oder verspätet war bzw. ganz fehlte. Insgesamt gesehen waren die Federn der nonavianen Dinosaurier vielfältiger als bei modernen Vögeln und folgten in der Ontogenese einem flexibleren Entwicklungsschema. Der proximal-bandförmige Federtyp ging in der Evolution hin zu den heutigen Vögeln dann verloren (Nat. 464, 1338; Natwiss. Ru. 9/2010, 479).

Es gab u.a. aufgrund des sehr vogelähnlichen Skelettbaus wiederholt Auffassungen, dass die Oviraptorosauria innerhalb der Aviales zu positionieren seien und letztendlich sekundär flugunfähige Vögel darstellen. Auch die Untersuchungen eines virtuellen (CT-generierten) Gehirnmodells eines kompletten adulten Endoneurocraniums eines Oviraptorosauriers (der bisher einzige komplette Endocast eines nonavianen Maniraptors) aus der mongolischen Oberkreide (Campan: *Conchoraptor gracilis*; Natwiss. 94, 499) brachte in dieser Frage nicht die erhoffte Klarstellung. In einigen endokraniellen Merkmalen steht *Conchoraptor* den modernen Vögeln näher als *Archaeopteryx* (verkürzter Riechtrakt –

wohl als Folge der stark verkürzten Schnauze; stark expandiertes Cerebellum mit Kontakt zu den cerebralen Hemisphären; Enzephalisation auf dem Niveau der modernen Vögel), während fünf andere wichtige endoneurokraniale Schlüsselmerkmale bei *Conchoraptor* weniger vogelähnlich ausfallen als bei *Archaeopteryx*.

Die cerebralen Hemisphären sind bei *Conchoraptor* von hinten gesehen oval, bei *Archaeopteryx* und anderen Vögeln dagegen birnenförmig. Der Anteil der cerebralen Hemisphären am Gesamtvolumen der Endoneurokranialhöhle beträgt 43,2 % bei *Conchoraptor*, 44,6 % bei *Archaeopteryx*, aber nur 24 % bei *Carcharodontosaurus* (Theropode außerhalb der Coelurosaurier) und 37,6 % bei *Tyrannosaurus*. Die Sehlappen von *Conchoraptor*, aber auch vom rezenten Strauß sind kleiner (d.h. weniger stark nach lateral extendiert) als bei *Archaeopteryx*, was aber auf konvergenter Evolution zwischen *Conchoraptor* und *Struthio* beruhen könnte.

Bei modernen Vögeln (auch *Struthio*, obgleich sekundär flugunfähig), aber auch *Archaeopteryx* und *Enaliornis* sind die Sehlappen nach vorn in Richtung auf die Augen verschoben (dadurch Verkürzung der Nervenleitungszeit). *Conchoraptor* ähnelt in diesem Merkmal *Archaeopteryx*. Dies könnte darauf hinweisen, dass *Conchoraptor* von flugfähigen Vorfahren abstammt; dagegen sprechen aber zahlreiche andere endoneurokraniale Merkmale von *Conchoraptor*, die weniger vogelartig ausgeprägt sind als bei *Archaeopteryx* (s.o.). Möglicherweise handelt es sich bei diesen Merkmalen um eine Rückbildung und Rückkehr zum Ausgangszustand nach Verlust eines hypothetischen Flugvermögens basaler Oviraptorosaurier (sehr fraglich!), oder die wenigen Merkmale, in denen *Conchoraptor* den modernen Vögeln näher steht als *Archaeopteryx*, beruhen auf paralleler Evolution zwischen fliegenden Theropoden einerseits und den nicht flugfähigen, aber ebenfalls sehr agilen Oviraptorosauriern andererseits. Unstrittig weisen die endoneurokranialen Merkmale auf hochentwickeltes Sehvermögen, Gleichgewichtssinn und Koordinationsvermögen von *Conchoraptor* (Natwiss. 94, 499).

Untersuchungen der kranialen Pneumatisation und des Mittelohrs von *Conchoraptor* deuten auf eine spezielle Anpassung an das Hören niederfrequenter Töne sowie sehr gutes Richtungshören, was dafür spricht, dass *Conchoraptor* seine Nahrung im Dunkeln oder bei schwacher Beleuchtung suchte. Die voluminöse Mittelohrhöhle sowie die Verbindungssysteme zwischen beiden Ohren entsprechen jenen Vogeltaxa mit dem besten Hörvermögen. Vergleichbar große Mittelohrhöhlen wurden außerdem bei Troodontiden gefunden. Vergleichbar stark pneumatisierte neurokraniale Knochen finden sich auch bei anderen Oviraptoren, Therizinosauroiden, Troodontiden und Ornithomimosauriern; sie sprechen für verbessertes Hörvermögen im Niederfrequenzbereich und finden sich in ähnlichem Ausmaß bei palaeognathen Vögeln wie Strauß, Kasuar und Nandu (wo sie mit den niederfrequenten Rufen der Vögel in Zusammenhang stehen dürften), so dass auch für *Conchoraptor* eine entsprechende innerartliche Kommunikation zu unterstellen ist.

Bei modernen Vögeln vergrößern die Federn am Kopf die akustisch effektive Größe des Kopfes relativ zur Schädelgröße. Das Vorhandensein von Federn bei Oviraptorosauriern und das Vorkommen von luftgefüllten „Brücken“ zwischen beiden Ohren sowohl bei non-avianen Theropoden wie bei frühen und späteren Vögeln deuten außerdem auf verbessertes Richtungshören; so konnte die Geräuschquelle sehr präzise lokalisiert werden. Zusammen mit den (im Verhältnis zum Cranium) recht großen Augen und Sehlappen deutet dies auf eine nächtliche Lebensweise (Natwiss. 94, 769).

Gemeinsame Merkmale von Vögeln und Oviraptorosauriern (BENTON 2007): verschmolzene Praemaxillaria, bewegliches Quadratum-Quadratojugulare-Gelenk, 13 Halswirbel, > 8 Sakralwirbel, dorsal eng zusammenstehende Iliä, Pygostyl. BENTON (2007) lässt die Frage der Position der Oviraptorosauria (innerhalb oder außerhalb der Vögel? wenn innerhalb der Vögel, dann wohl zwischen Confuciusornithidae und Enantiornithes) offen, bespricht die Oviraptorosauria aber im Kapitel über Vögel (!).

Paraves:

IO *Deinonychosauria* (ad Maniraptora):

Fam. Dromaeosauridae: Hauterive bis Maastricht, nach neuen Angaben dromaeosaurier-typische Zähne schon im Bathon. Nordamerika, Europa. Nordafrika, Japan, China, Mongolei, Madagaskar, Argentinien. Ein 112 MA alter Zahn auch aus Nordrhein-Westfalen (Balve), der von einem 3 – 4 m langen Dromaeosaurier stammt.

Einteilung in Unterfamilien s.u.

Äußerlich Mittelstellung zwischen den leichtgebauten Coelurosauriern und den schwerköpfigen „Carnosauriern“. Große sichelförmige Krallen an der zweiten Zehe, zusätzlich Greifhände mit Krallen. Großes Gehirn, rudeljagend. Einer der ältesten besser bekannten Dromaeosauridae (abgesehen von den Zahnfunden):

Sinornithosaurus, unt. Yixian-Formation (s.u.), daunenbefiedert. Intelligente Tiere, die miteinander kommunizierten und zusammenarbeiteten. Zweite Zehe offenbar in einer zurückgezogenen Position (mit Sichelkrallen), die 3. und 4. Zehe trugen beim Gehen das Gewicht. Langer Schwanz mit flexibler Basis; der Schwanz war über den größten Teil seiner Länge mit knöchernen Sehnen versteift und diente wohl der Stabilisierung. Indizien für gemeinsame Jagd bei *Deinonychus* (Fundsituation gemeinsam mit einem Beutetier).

Spurenfossilien von Dromaeosauriden aus dem Barreme-Apt Chinas bestätigten bisherige Vermutungen, dass die zweite Zehe zurückgezogen war und die Dromaeosaurier funktionell zweizehig liefen, d.h. nur zwei Zehen trugen das Gewicht (gilt ebenso für Troodontiden). Der parallele und äquidistante Verlauf von 6 Spuren eines großen Dromaeosauriden (Fußlänge bis 28,5 cm) spricht für ein Leben in Herden (*Dromaeopodus*). Gemeinsame Jagd ist damit zwar nicht beweisbar; indirekte Indizien für gemeinsame Jagd bei Dromaeosauriern sind (a) ein *Tenontosaurus*-Skelett, in dem mehr *Deinonychus*-Zähne stecken, als zu erwarten wären, wenn sich ein einzelnes Individuum von diesem ernährt hätte; (b) vier *Deinonychus*-Skelette neben einem *Tenontosaurus*-Skelett.

Bemerkenswert ist die Größe der Fußspuren, die auf ein Tier mit den Ausmaßen des *Achillobator* aus der O-Kreide der Mongolei deuten. Schon relativ früh müssen die Dromaeosauriden also erhebliche Ausmaße erreicht haben (während die Troodontiden erst im Campan und Maastricht größer wurden). Auch in Amerika fanden sich in der höheren U-Kreide bereits große Dromaeosauriden (*Utahraptor*). Die Dromaeosauriden aus dem Barreme bis Maastricht Laurasiens nahmen offenbar ihren Ursprung in Asien; von hier aus breiteten sich dann große (*Utahraptor*) und mittelgroße (*Deinonychus*) Dromaeosauriden im Barreme oder kurz zuvor nach Nordamerika aus (Natw. 95, 185).

Graciliraptor: Lujiatun Beds der Yixian-Formation (Hauterive), einer der ältesten eindeutiger Dromaeosaurier (Hinweis: in diesen älteren Yixian-Schichten wurden keine Integumentstrukturen erhalten)

Deinonychus (Apt/Alb, Nordamerika, 3-4 m lang, 1,8 m hoch, 68 kg, 110 MA). Drei Greiffinger mit langen, stark gekrümmten Krallen. Fußzehen: erste Zehe rudimentär, 3. + 4. Zehe trugen das gesamte Körpergewicht, 2. Zehe als 13 cm lange sichelförmige Klaue; beim schnellen Laufen konnte die Krallen soweit zurückgezogen werden, daß sie den Boden nicht berührt. Gleichgewicht durch langen Schwanz, der ausgestreckt und versteift war durch ein Bündel Knochenstäbe, die den Wirbeln entsprangen; der versteifte Schwanz hielt das Gleichgewicht, wenn das Tier auf einem Bein stehend ein Beutetier angriff. Arme lang mit kräftigen Händen mit großen gekrümmten Klauen; große Augen. Sichelklaue am Fuß konnte nach vorn und unten geklappt werden. Zähne 8 cm lang mit Sägekanten. Wohl rudeljagend.

Die Hand machte fast die halbe Länge des Armes aus (ähnlich Vögeln!); Handwurzelgelenke ungewöhnlich beweglich; die Hände konnten nach innen geschwenkt werden. Hinterbeine mit schlanken vogelähnlichen Proportionen. Kleine nach hinten gerichtete 1. Zehe (2. Zehe dagegen mit der langen Klaue, die lt. BENTON beim Laufen nach oben geklappt getragen wurde).

Deinonychus war wohl in der Lage, auf Beutetiere zu springen; es ist strittig, ob er in Gruppen jagte und dabei wesentlich größere Dinosaurier bezwang. Auf jeden Fall konnte er aber auf den Rücken oder die Flanken der Beutetiere springen und sich dort mit den

langen Sichelkrallen festhalten; wie moderne Agamen dürfte er beim Sprung den Schwanz aufrecht gebogen gehalten haben (Nat. 481, 148).

Utahraptor (Nordamerika; Barreme, 125 MA; 6,5 m lang): größter Dromaeosauride; vier Zehen an jedem Fuß; der zweite Zeh trug eine gekrümmte Klaue, die bis 38 cm lang werden konnte. Finger mit kleineren Klauen. NaA sogar 8 m lang, Gewicht knapp 1 t. (Cedar Mountain Formation).

Sinornithosaurus (unt. Yixian-Formation, s. vogelähnliche Dinosaurier)

Microraptor (Yixian-Form., s. vogelähnliche Dinosaurier)

Zhenyuanlong (Apt; s.o.; 122 cm erhaltene Länge; mit den langen Schwanzfedern ca. 2 m lang; größter nonaviales Dinosaurier mit komplexen Flügeln; dürfte aber allein schon aufgrund seiner Größe nicht flugfähig gewesen sein).

Scipionyx (Alb, 113 MA, Süditalien): Maniraptor aus der Nähe der Dromaeosauridae

und Troodontiden, klein, lange Hinterbeine, kurze Vordergliedmaßen mit dreifingerigen, krallentragenden Greifhänden, Zähne mit gekerbten Kanten; außergewöhnliche Erhaltung der Weichteilstrukturen an einem 24 cm langen sehr juvenilen Skelett mit erkennbarem Dickdarm, Trachea, Muskelfasern und vermeintlicher Leber.

Bei dem < 3 Wochen alten Schlüpfling lässt sich sogar die Reihenfolge der Mahlzeiten feststellen; eine gefressene Eidechse muss etwa halb so groß gewesen sein wie der Schlüpfling und dürfte daher wohl nicht selbst erbeutet worden sein. Entweder hat er also Aas gefressen oder wurde von einem erwachsenen Tier gefüttert. Da er auch noch nicht kauen konnte, deuten die Knochenbruchstücke der Beutetiere aber tatsächlich darauf dass er mit vorgekaueter Nahrung gefüttert wurde (Natwiss. Ru. 11/2012, 586).

Fam. Troodontidae (ad Maniraptora): Oxford bis Maastricht; langer schmaler Schädel; Augenhöhlen etwas nach vorn gerichtet, ggf. zum binokulären Sehen befähigt. Hirnschädel relativ groß. Fußkonstruktion (3. Zehe am größten) vogelähnlich; Indiz für gute Läufer.

Bei dem Troodontiden *Jinfengopteryx* – zuerst als Vogel fehlinterpretiert – wurden Federn nachgewiesen.

Spuren eines 1,3 m großen Troodontiden finden sich auch im Wealdensandstein von Obernkirchen/Bückeberge.

Sinovenator: früher Vertreter der Troodontiden ist *Sinovenator changii* (> 128 MA, unterste Yixian-Formation); in diesen ältesten Yixian-Schichten erfolgte keine Weichteilerhaltung. Zweitprimitivster Troodontide, Größe knapp 1 m. Die kleine Körpergröße scheint ein primitives Merkmal der Paraves sein, das sich dann später bei den Vögeln fortsetzte, während dann bei späteren Troodontiden und Dromaeosauriern wieder eine Größenzunahme erfolgte. Merkmale des Skeletts und Schädels zeigen, dass die Troodontiden zusammen mit den Dromaeosauriern die Schwestergruppe der Vögel sind; die Troodontiden und Dromaeosaurier werden zu den Deinonychosauriern zusammengefasst; diese bilden zusammen mit den Vögeln die Paraves. Die Deinonychosauria (und nicht die Dromaeosaurier *allein!*) sind die Schwestergruppe der Vögel.

Sinornithoides youngi: Troodontide aus der U-Kreide des Ordos-Beckens der inneren Mongolei; 105 MA; 1,1 m lang; besterhaltenstes Skelett eines Troodontiden; es beweist, dass die Troodontiden bereits in der Unterkreide eine lange Entwicklung hinter sich haben; es handelt sich um eine weit abgeleitete Dinosauriergruppe. Truthahngröße; große Schädelhöhle deutet auf überdurchschnittliche Intelligenz. Der lange Schwanz machte die halbe Körperlänge aus.

Mei long (unt. Yixian-Form., > 128 MA alt): nur 53 cm lang, damit etwa so groß wie *Microraptor*, vogelähnliche Gesamtmorphologie mit relativ kleinem Schädel, kurzem Stamm und langen Beinen; diese Proportionen korrelieren mit einer vogelartigen (kniebasierten) Laufweise (ebenfalls bei den basalen Troodontiden *Sinovenator*, *Sinornithoides*, dem basalen Dromaeosauriden *Microraptor* und dem basalen Oviraptorosaurier *Caudipteryx*). Die zweite Fußzehe trägt eine hypertrophierte Klaue wie bei anderen Deinonychosauriern, allerdings nicht so stark ausgeprägt wie bei abgeleiteten Dromaeosauriern. Kladistisch stellt *Mei long* die Schwestergruppe von *Sinovenator* dar; beide stellen die Basis der Troodontiden innerhalb der monophylen Deinonychosaurier (die ihrerseits die Schwestergruppe der Avialae sind). Das Fossil soll von einem erst halb erwachsenen Tier stammen. Besonders bemerkenswert ist, dass der Holotyp in einer vogeltypischen Schlaf- bzw. Ruheposition fossilisiert ist, wie man sie bei vielen modernen Vögeln findet: der Körper gefaltet auf symmetrisch zusammengelegten Hinterbeinen; Arme symmetrisch an

beiden Seiten wie Vogelflügel zum Körper hin zusammengefaltet; Hals nach hinten gebeugt, ein Teil des Kopfes liegt medial des linken Ellbogens an der Seite des Körperstamms, so wie viele moderne Vögel den Kopf beim Schlafen zwischen ihren Federn verstecken. Dadurch reduzieren sie die Körperoberfläche und den Wärmeverlust (über den Kopf verlieren die Vögel viel Wärme, was auf diese Weise reduziert wird!). Es kann daher vermutet werden, dass auch die nonavianen Verwandten der Vögel wie die Troodontiden ebenso homoiotherm waren wie die heutigen Vögel; hierfür spricht nicht nur die Befiederung, sondern auch eine wärmeschonende Schlafposition, wie sie nun erstmals bei einem nonavianen Dinosaurier nachgewiesen wurde (Nat. 413, 838).

Jianianhuanlong (Apt, ca. 124 MA): ad Troodontidae; ca. 1,12 m lang; Besonderheit sind asymmetrische Schwanzfedern (erster Nachweis von asymmetrischen Federn bei Troodontidae), allerdings ist nicht klar, ob er fliegen oder gleiten konnte, da die Flügel nicht erhalten sind. Asymmetrische Federn erschienen damit in den Paraves kladistisch basaler als bisher angenommen (also nicht erst bei Dromaeosauridae) und dürften wohl zuerst am Schwanz entstanden sein (evtl. für Zwecke der Fortbewegung am Boden), bevor sie sich zu den Extremitäten ausbreiteten. Jedenfalls hatten *Anchiornis*, *Xiaotingia*, *Eosinopteryx*, *Jinfengopteryx* symmetrische Armschwingen. Von *Jianianhuanlong* sind die Armschwingen leider nicht erhalten. Das Taxon stellt ein Übergangsstadium zwischen lang- und kurzarmigen Troodontiden dar – eine Mischung aus plesiomorphen und apomorphen Merkmalen ähnlich *Sinosunasis* (Nat. Commun. 8: 14972).

Kladogramm der Maniraptora (Nat. 433, 858):

MANIRAPTORA

Trichotomie (nicht aufgelöst):

- a)--- Linie zu: --- *Alvarezsaurus* (unt. Campan, naA Coniac) (Südamerika)
 --- *Patagonykus* (Coniac) (Südamerika)
 --- *Mononykus* (Maastricht) + *Shuuvia* (U-Campan)
- b)--- Linie zu Oviraptorosauria + Therizinosauroidea
- c)--- Paraves:
 - c1)--- Linie zu den Vögeln:
 - ab jetzt: AVES
 - *Rahonavis* (Maastricht)
 - *Archaeopteryx* (Tithon) + *Confuciusornis* (Barreme)
 - c2)--- Deinonychosauria:
 - Dichotomie in Troodontidae und Dromaeosauridae (bis KTG)

Troodontidae:

Sinovenator, *Mei long*, *Sinornithoides* aus dem Barreme
Byronosaurus: unt. Campan
Saurornithoides: M-Campan
Troodon: Campan-Maastricht-Grenze

Dromaeosauridae:

Sinornithosaurus, *Microraptor*, *Utahraptor*: Barreme
Deinonychus: Apt/Alb-Grenze
Neuquenraptor, *Unenlagia*: Coniac Südamerikas
Velociraptor und eine unbenannte Art aus dem U-Campan
Dromaeosaurus, *Achillobator*, *Adasaurus* aus dem M-Campan

Die Deinonychosauria sind nach diesem Kladogramm die Schwestergruppe der Vögel, *Rahonavis* aus dem Maastricht der basalste Vogel, noch unterhalb von *Archaeopteryx*. Die Deinonychosaurier selbst sind nachgewiesen in Nordamerika, Asien, Nordafrika (nur fragmentarisch; Cenoman) und Südamerika (*Unenlagia*, *Neuquenraptor*, beides Dromaeosaurier); in Europa Spurenfossilien. Diese geographische Verteilung deutet darauf, dass die Deinonychosauria zumindest zu Beginn der Kreide weltweit verbreitet waren. Die beiden o.g. südamerikanischen Taxa der Deinonychosauria stehen in einer basalen Position der Dromaeosauridae, also außerhalb der weiter abgeleiteten Dromaeosauriergruppe wie *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Dromaeosaurus*, *Adasaurus*, *Utahraptor*, die auf Laurasien beschränkt ist. Die Trennung zwischen den basalen, südamerikanischen Dromaeosauriden und den weiter entwickelten, laurasischen Formen muss spätestens im Barreme erfolgt sein.

Auch andere Maniraptorengruppen waren in Gondwana vertreten (Oviraptorosaurier, Alvarezsauridae), so dass die Maniraptoren nicht nur in den Nordkontinenten, sondern auch in Gondwana eine erhebliche adaptive Radiation durchliefen. Die Diversifikation der Maniraptoren muss bereits spätestens im Malm erfolgt sein, wie *Archaeopteryx* (als frühester unstrittiger Vertreter der Maniraptoren) beweist. Die südamerikanischen Dromaeosauriden der Oberkreide (*Unenlagia*, *Neuquenraptor*) waren Überlebende der basalen Dromaeosauriden, die offenbar im Malm oder der untersten Kreide weltweit verbreitet waren. Abgeleitete Dromaeosauriden (wie Velociraptorinen und Dromaeosaurinen) diversifizierten dagegen erst im Laufe der Kreide und blieben auf Laurasien beschränkt.

Die Unterschiede der Dinosaurierfaunen zwischen den Nord- und Südkontinenten waren in der Kreide also nicht durchgängig so groß wie bisher angenommen; zwar bestanden erhebliche biogeographische Unterschiede bei den großen Theropoden (wie Abelisauriden, Carcharodontosauriden, Spinosauriden, Tyrannosauriden), aber weniger ausgeprägte Unterschiede bei den kleinen Theropoden (Deinonychosaurier, Alvarezsauridae, Oviraptorosaurier, basale Aviales). Deinonychosaurier gehören zu den am weitesten verbreiteten Gruppen kretazischer Dinosaurier (Nat. 433, 858).

Befiederte Dinosaurier Chinas (nach WELLNHOFER 1998; danach mehrfach ergänzt und erweitert); bis 2012 waren fast 30 Arten befiederter Dinosaurier bekannt, fast alle aus China, aber auch aus Alberta (Sci. 338, 591).

Die meisten Funde befiederter Dinosaurier entstammen (gemeinsam mit dem frühen Vogel [Sauriurae] *Confuciusornis* sowie der Angiospermenfruktifikation *Archaeofructus*) der unt. Yixian-Formation der Provinz Liaoning; die Y-Form. wird neuerdings auf ca. 124 MA datiert bei übereinstimmenden Werten für vulkanische Gesteine und Fossilschichten. Frühere Datierungen hatten 137 MA (K-Argon) und 142,5 MA (Rubidium-Strontium) ergeben. Muscheln und Conchostraken, die sich allerdings ebenso wenig wie Fische (*Lycoptera*) oder das Säugetier *Zhangheotherium* als Leitfossilien eignen, sprechen für Malm, Pollen und Sporen für Unterkreide. Der 1998 nachgewiesene *Psittacosaurus* ist ebenfalls bisher nur aus der Unterkreide bekannt. Und schließlich deutet die Skelettanalyse des in Hunderten von Exemplaren vorliegenden *Confuciusornis* darauf, dass dieser jünger sein muss als *Archaeopteryx*.

COMPSOGNATHIDAE:

Sinosauropteryx: compsognathusähnlicher 65 cm langer Raubdinosaurier; zwei lange Hinterbeine, kurze Arme mit drei krallentragenden Fingern, sehr langer Wirtelschwanz. Zähne an ihrer hinteren Kante fein gekerbt wie bei *Compsognathus*. Einzigartiger Besatz aus bis 2 cm langen feinen, vermutl. elastischen Fasern oder Borsten in dichter, paralleler Anordnung von der Oberseite des Kopfes über den Rücken bis zum Schwanzende sowie an der Körperunterseite und an den Körperseiten, z.T. parallel zur Wirbelsäule, z.T. büschelartig angeordnet, z.T. ausgefrant wie Borsten einer alten Zahnbürste. Keine echten Federn, keine Haare, keine Schuppen; mögliche Vorläufer von einfachsten, fadenartigen „Federn“. Einzelfasern wohl hohl; relativ grob; dicker als Haare von Säugern vergleichbarer Körpergröße. Wahrscheinlich war der ganze Körper mit diesen Strukturen bedeckt. Kaum aerodynamische Wirksamkeit (kein Nutzen beim Sprung oder Gleitflug), evtl. als Wärmeschutz (was eine gewisse Warmblütigkeit des kleinen Raubsauriers voraussetzen würde, aber es wird auch bestritten, dass diese Form von „Federn“ überhaupt der

Wärmeisolation dienen konnte; möglicherweise zwecks Balz, Imponiergehabe, Arterkennung usw.). Im Verdauungstrakt eines Exemplars der Kieferrest eines kleinen Symmetrodonten, in einem anderen einer kleinen Eidechse (wie bei dem Solnhofner *Compsognathus*-Exemplar). Kladistische Stellung: Coelurosaurier, Schwestergruppe von *Compsognathus*, noch kein Maniraptor!

Weichteilabdrücke (u.a. eine vermeintliche Lungensilhouette) deuten darauf, dass *Sinosauropteryx* über einen krokodilähnlichen Atemmechanismus mit Diaphragma (was die Brusthöhle mit Lunge, Herz und Leber von der Bauchhöhle komplett trennt) und Blasebalgfunktion (wenn sich das Diaphragma kontrahiert, zieht es die Leber nach unten und erzeugt somit einen Unterdruck im Thorax, der Luft ansaugt) verfügte ohne vogeltypische Luftsäcke (Vögel haben kein Diaphragma, bei ihnen wird die Dynamik des Luftstromes durch Expansion und Kontraktion der Luftsäcke geregelt) und somit mit einer viel kleineren Gasaustauschoberfläche, so dass *S.* wie andere Reptilien nicht über lange Zeit ein hohes Aktivitätsniveau durchhalten konnte. Dies spräche entschieden gegen die Warmblütigkeit.

THERIZINOSAURIA:

Beipiaosaurus: Yixian-Formation; osteologische Untersuchungen ergaben, dass *B.* zu den Coelurosauriern zu stellen ist. Bei *B.* finden sich in enger Verbindung mit den Unterarmen, den Hinterbeinen und dem Brustbein faserförmige Strukturen ähnlich wie bei *Sinosauropteryx*, allerdings abweichend von letzterem in rechtwinkligem Kontakt zur Elle, sie sind also angeordnet wie Armschwingen der Vögel, 5 – 7 cm lang, mit flachen, mittleren Furchen (was auf einen zentralen Hohlraum deutet), an ihrem Ende zweigen sie sich auf.

OVIRAPTOROSAURIA:

Caudipteryx: ca. 124 MA alt, 70 cm langer Maniraptor, vom Körperbau her ähnlich einem kleinen *Velociraptor*. Zahnlos außer 4 Oberkieferzähnen, länger und schärfer als bei *Archaeopteryx*, schnabelähnliche Kiefer. Arme nicht lang genug zum Fliegen; Federn symmetrisch (daher keine Flugfedern); Handskelett relativ kurz. Lange Beine. Kurzer Schädel mit Zähnen im vorderen Oberkiefer. Wirbelschwanz kürzer als bei vorgenannten Gattungen, entspricht in der Länge etwa *Archaeopteryx*. Echte kurze Flügelfedern mit Häkchen (Barben und Barbulen) am Mittelhandknochen und Finger wie bei Vögeln, aber symmetrisch gebaut. Zu beiden Seiten des Wirbelschwanzes waren je 11 bis 20 cm lange Federn angeheftet, die sich – anders als bei *Archaeopteryx* – auf das Schwanzende beschränken (Schwanzfächer). Der übrige Körper scheint von kleinen Kontur- und Daunenfedern bedeckt gewesen zu sein. Gegen ein Flugvermögen sprechen die zu kurzen Arme (60 % der Beinlänge) und kurzen Fingerfedern; die langen Beine und das kräftige Fußskelett von *Caudipteryx* deuten wie bei *Protarchaeopteryx* auf einen Bodenläufer und schnellen Sprinter. Gastrolithen bis 4,5 mm Durchmesser im Magen. Arme kürzer als bei den meisten anderen Maniraptoren; lange Beine, hoher Hallux, typische Bodenläuferanatomie. Proportion der Fußknochen und Form und Orientierung von Beckenknochen und weiteren Knochen der Beckenregion aber dinosaurier- und nicht vogeltypisch.

Von Bedeutung ist eine Reduktion des 3. Fingers der Hand, die gegenüber der ursprünglichen Theropodenhand mit drei Fingergliedern + einer Krallen nur noch 2 Fingerglieder und keine (!) Krallen mehr trägt. Da auch bei den modernen Vögeln der 3. Finger stark reduziert ist, ist zu schließen, dass die drei Finger der Vögel den drei Fingern der Theropoden homolog sind.

Kladistische Stellung: Maniraptor, aber nach anfänglichen Auffassungen (inzwischen revidiert, s.u.) näher als *Protarchaeopteryx* zu den Vögeln. Schwestergruppe der Avialae. SERENO (1999) hält ihn dagegen für einen basalen Oviraptorosaurier (siehe auch Nat. 403, 155). Es gibt auch die Auffassung, dass es sich um einen sekundär flugunfähigen Laufvogel handeln könnte, wofür der vogelartige Schädel mit Hornschnabel und weitere Skelettmerkmale sprechen (s. Spektr. Wissensch. 9/2000 S. 13). Neuerdings aber wieder als Oviraptorosaurier interpretiert (s. Nat. 416, 36). WELLNHÖFER (Natw. Ru. 155, 470) ordnet ihn ebenfalls bei den Oviraptorosauriern ein, stellt diese aber zu den Vögeln.

Der im Jahr 2002 publizierte Fund von *Incisivosaurus* aus > 128 MA alten Schichten der untersten Yixian-Formation widerlegt jedoch die Vogeltheorie für Oviraptorosauria (s.o.). Damit relativiert sich auch die Auffassung, *Caudipteryx* könnte den Vögeln näher stehen als *Protarchaeopteryx*.

Protarchaeopteryx: truthahn großer Maniraptor. Zähne mit gekerbten Kanten (primitives, coelurosauriertypisches Merkmal), langer Wirbelschwanz, halbmondförmiger Handwurzelknochen, U-förmiges Gabelbein (letztere drei

Merkmale wie bei *Archaeopteryx* und *Confuciusornis*). Vorderarme relativ länger als sonst bei Maniraptoren, aber kürzer als Flügel von *Archaeopteryx*. Skelettanatomie ohne typisch vogelartige Merkmale! Vorderextremität mit drei krallentragenden Fingern (wie *Arch.*), aber nur halb so lang wie die Hinterextremität (bei *Arch.* sind Vorder- und Hinterextremität etwa gleich lang), daher sicher nicht flugfähig. Mittelfußknochen nicht verwachsen, kurze 1. Zehe saß hoch am Mittelfuß. Konstruktion der Hinterbeine typisch für einen biped rennenden Theropoden.

Federn sind aus der Brustregion, den Oberschenkeln und beiden Seiten des Wirbelschwanzes erhalten, Arme/Handskelett aber offensichtlich nicht befiedert. Federbau vogelartig mit zentralem Schaft (Rhachis), von dem Federstrahlen abzweigen, allerdings sind die Federn symmetrisch gebaut (bei *Archaeopteryx* schon wie bei modernen Flugvögeln asymmetrisch), vermutlich aber mit Barben vernetzt, da sie sehr plan sind. Die Federn von *Protarchaeopteryx* dokumentieren womöglich ein Vorläuferstadium der modernen Vogelfeder. Daneben sind auch Daunenfedern vorhanden (Körper, Schwanz). In der Nähe des langen Wirbelschwanzes, aber nicht ihm zugeordnet, lagen fächerartig einige Federn, die als Schwanzfedern interpretiert wurden. Im Gegensatz zu den filamentösen Federn von *Sinosauropteryx* hätte *Protarchaeopteryx* damit bereits vogelartige Federn analog *Confuciusornis* (von der gleichen Fundstelle) gehabt. Möglicherweise aber stammen diese hoch entwickelten Schwanzfedern gar nicht von *Protarchaeopteryx*, sondern es könnte sich auch um isoliert eingebettete Federn von *Confuciusornis* handeln (WELLNHÖFER, Natw. Ru. 155, 469).

Kladistische Stellung: Maniraptor; wohl basaler Oviraptorosaurier; früher als basale Dromaeosauride aufgefasst, neuerdings aber mit den Oviraptorosauriern in Verbindung gebracht

DROMAEOSAURIDAE:

Microraptor zhaoianus (Jiufotang-Formation, direkt über der Yixian-Formation, Liaoning-Provinz): krähengroß, Stamm nur 47 mm lang, kleinster Dinosaurier, kleiner als *Archaeopteryx*, Fußanatomie (stark gekrümmte Klauen) deutet auf arboreale Lebensweise. Kladistisch wahrscheinlich basaler Dromaeosaurier (könnte aber nach anderer Auffassung auch zu den Troodontiden gehören). Der Körper war von federartigen Strukturen umgeben (stellenweise bis 30 mm lang und von typischer Federkontur); im Gegensatz zu *Sinornithosaurus* (s.u.) lassen sich aber zusätzlich rhachis-ähnliche zentrale Schaftstrukturen nachweisen; das Vorliegen einer Rhachis definiert echte Federn, so dass *Microraptor* möglicherweise mit echten Federn befiedert war; die Strukturen entsprechen exakt in ihrer Erhaltung jenen, die man von echten Vögeln aus denselben Schichten kennt. Das fossil gefundene Exemplar ist unstrittig ausgewachsen; die kleine Größe stellt eine Präadaptation für das Flugvermögen dar. Neben den stark gebogenen Klauen der Füße ist die erste Zehe weiter nach distal (unten) gerichtet als bei anderen Dromaeosauriern, was für ein Leben in den Bäumen sprechen könnte und die Hypothese stützt, dass sich das Flugvermögen als Konsequenz arborealer und nicht bodenbezogener Lebensweise entwickelte. Zähne heterodont, eher vogelähnlich, mit Übergangsmerkmalen vom non-avianen Theropoden Zahn zum typischen Vogelzahn [die Reduktion der gezähnten Kanten beginnt an den vorderen Zähnen und mit den vorderen Kanten der Zähne]; Ischium ähnlich *Rahonavis*, kleinere Anzahl kaudaler Wirbel als sonst bei Dromaeosauriern; diese drei Merkmale unterscheiden *M.* von den übrigen Dromaeosauriern und begründen seine basale Position innerhalb der Dromaeosaurier.

Integumentstrukturen: federähnliche Strukturen nahe des Oberschenkels erhalten, 25-30 mm lang, schmal, federähnlicher Umriss. Einige Abdrücke zeigen eine Struktur, die als Federschaft interpretiert werden kann.

Kladistisch verringert *M.* die morphologische Lücke zwischen Vögeln und Dromaeosauriern: vogelähnlichere Zähne, *Rahonavis*-artiges Ischium, vergrößerte Sakralwirbel, weniger Kaudalwirbel; Körpergröße (im Vergleich zu allen anderen Dromaeosauriern). Diese vogelartigen Merkmale waren offenbar weiter verbreitet und blieben (ausgehend vom letzten gemeinsamen Vorfahren der Dromaeosaurier und Vögel) in der Linie zu den Vögeln erhalten, ebenso beim basalen Dromaeosaurier *Microraptor*, gingen dann aber bei den weiter abgeleiteten Dromaeosauriern (Velociraptorinae, *Dromaeosaurus*, *Sinornithosaurus*) wieder verloren, die – wie Tyrannosauridae, Therizinosauriden und Oviraptorosauria – auch in ihrer Körpergröße wieder zunahmten.

Ob *Microraptor* tatsächlich in den Bäumen lebte, ist unbekannt; die Position der 1. Zehe entspricht (mit ihrer distalen Lage) jener in *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* und rezenten arborealen Vögeln; bei den meisten non-avianen Theropoden sowie bodenlebenden Vögeln ist die 1. Zehe dagegen weiter proximal positioniert. Alle Zehen sind schlank und sehr stark gekrümmt wie bei keinem anderen non-avianen Theropoden, nur vergleichbar mit denen von stammkletternden Vögeln. Die Verlängerung der distalen Fußphalangen gilt als Indikator für arboreale Lebensweise. Vermutlich war *Microraptor* also in der Lage, Bäume zu erklettern. Dies ist der erste Hinweis, dass non-avianale Theropoden in den Bäumen lebten, und könnte die „tree-down“-Hypothese für die Entstehung des Vogelfluges stützen. Die unmittelbaren Vorfahren der Vögel könnten also eine arboreale Phase durchlaufen sein. Die Dromaeosauriden entwickelten sich dann aber weiter (gewissermaßen „zurück“) zu größeren, bodenlebenden Beutegreifern (Nat. 408, 705). Der Selektionsvorteil von immer länger werdenden, flächigen Federn an den Gliedmaßen beim Fall oder Sprung auf den Boden ist naheliegend.

Die Federn, sowohl Daunenfedern sowie längere Federn analog den Flugfedern der Vögel (aber noch symmetrisch), müssen also von den kleinen Theropoden zu anderen Zwecken als dem Fliegen (Wärmeschutz? Balz? Balance? Revierverhalten?) entwickelt worden sein. Auch andere, bisher als vogelspezifisch angenommene Merkmale wie Daunenfederkleid, breites Sternum, ossifizierte Sternalrippen und eine deutliche Vergrößerung des Vorderhirns finden sich schon bei nonavialem Theropoden. Die Verbesserung der Flugeigenschaften und Manövrierbarkeit, die Entwicklung einer voll opponierbaren Zehe (um auf Ästen zu sitzen) erfolgten dann rasch nach der Erlangung des Flugvermögens, und die Körpergröße nahm rasch (innerhalb von 10 MA nach *Arch.*?) bis auf Spatzengröße ab.

***Microraptor gui*:** Im Jahr 2003 wurde eine zweite *Microraptor*-Art beschrieben (124-128 MA alt, Gesamtlänge 77 cm einschl. langer Schwanz, Körperstamm nur ca. 15 cm lang), die nicht nur an den Vorder-, sondern auch an den Hinterbeinen lange Federn hat, wobei die Federfahne bei den distal positionierten Federn (die auch länger wie die proximalen sind) asymmetrisch ist, sowohl an der Vorder- wie an der Hinterextremität. Asymmetrische Federn machen aber nur Sinn, wenn sie aerodynamischen Funktionen dienen (die proximalen Federn an den Extremitäten sind symmetrisch gebaut), so dass dieser basale Dromaeosauride in irgendeiner Weise geflogen sein muss. Die Federn an den Armen und Beinen sind völlig modern gebaut. Sie sind ein absolutes Indiz für Fliegen oder Gleiten; die Asymmetrie nimmt nach distal hin zu (wie die primären und sekundären Federn moderner Flugvögel). Die längsten Beinfedern sind ca. 2 x so lang wie der Femur und sitzen nahe dem distalen Ende des Metatarsus. Die Federn entlang der gesamten Länge des Metatarsus haben asymmetrische Fahnen, jene an Tibia und Femur symmetrische Fahnen. Die Beinfedern sind in typischer Weise so arrangiert wie die Flügelfedern moderner Vögel. Am Schwanzende (ab ca. 18. der 26 Schwanzwirbel) ein terminaler Federschopf, wie er von anderen basalen Dromaeosauriern (und dem Oviraptorosaurier *Caudipteryx*) bekannt ist; die längsten Schwanzfedern sind > 12 cm lang. Diese Federfahne diente vielleicht der aerodynamischen Stabilisierung oder als Ruder. Flaches Brustbein, vogelartige Hakenfortsätze. Langes, dreifingeriges Handskelett wie *Archaeopteryx*, 1. Finger aber relativ kürzer, trägt eigene kleine Federn, die vielleicht der Alula der rez. Vögel entsprechen (Beziehung zur Flugkontrolle?). Schienbein (Tibia) auffällig gebogen, nicht gerade wie bei *Arch.* und den meisten Theropoden, Zehenkrallen schlank, stark gekrümmt, typisch arboricoles Merkmal.

Die Rekonstruktion sieht grob gesehen so aus wie ein *Archaeopteryx* mit Flügeln an den Hinterbeinen. Auch der ganze Körper war befiedert, aber nur mit plumulazösen Federn (Konturfedern) von 25 – 30 mm Länge, am Schädeldach bis 40 mm (deutlich strukturiert, offenbar Schmuck- oder Imponierfedern); einige der Kopffedern weisen Federfahnen auf und dienten wohl der Zurschaustellung wie bei einigen modernen Vögeln. Relativ kleine Federn am 1. Finger der Hand könnten eine Vorstufe der späteren Alula darstellen (Daumenfittich). Schwungfedern (engl.: remiges) an den Vordergliedmaßen nach vogelähnlichem Muster angeordnet, 12 lange Handschwingen, 18 deutlich kürzere Armschwingen. Asymmetrie nimmt wie bei rezenten Vögeln zum Körper hin ab. Deckfedern (wahrscheinlich von der Flügelunterseite) nachweisbar. An den hinteren Gliedmaßen Beinfedern ebenfalls nach einem vogelartigen Muster wie bei den Armflügeln angeordnet, mind. 14 lange, schmale Schwungfedern senkrecht am Metatarsus (Mittelfuß); äußere Federn am längsten und am asymmetrischsten geformt; innere Metatarsalfedern deutlich kürzer, symmetrisch. Kürzere Federn an Femur und Tibia, das gesamte Hinterbein war bis auf die Füße befiedert. Längste Beinschwungfeder 19,4 cm, längste Handschwinge 22,2 cm. Schwanzbefiederung beginnt relativ weit hinten ab dem 15. – 18. Schwanzwirbel, endständige Schwanzfedern bis 12 cm lang.

Es wird allerdings vermutet, dass er nur ein Gleitflieger war, wobei die Befiederung der Vorder- und Hinterextremität eine Tragfläche bot.

Im Jahr 2007 wurden umfassende Studien zum Flugverhalten von *Microraptor* publiziert (PNAS 104, 1576). Demnach war er ein guter Gleitflieger, der nicht nur vom Baum zur Erde, sondern auch von Baum zu Baum fliegen konnte, auch über horizontale Entfernungen von mehr als 40 m. Energetisch war dies sehr effektiv; der lange befiederte Schwanz diente dabei der Stabilisierung; seine horizontal ausgerichtete Befiederung erbrachte zusätzlichen Auftrieb. Während des Fluges dürfte *Microraptor* einem Doppeldecker geähnelt haben; die Armschwingen bildeten die rückenseitigen Flügel, die metatarsalen Flügel bildeten die untere, bauchseitige Flügelsebene. Die Konturfedern der Tibia waren dabei nach hinten gerichtet. Aus anatomischen Gründen war es *Microraptor* aber nicht möglich, vom Boden aus dem Stand oder im Laufen abzuheben; er benötigte einen erhöhten Ansitz wie einen Ast.

Offenbar hatten die letzten gemeinsamen Vorfahren der Vögel und Dromaeosaurier Federn an den Vor- und Hinterbeinen, um eine Tragfläche beim Gleiten von Bäumen zu bilden; in dem Maße, wie die Vorderextremität zu einem aktiven Schlagflug befähigt wurde, konnte dann die Befiederung der Hinterextremität abgebaut werden. Ebenso gingen dann diese Eigenschaften bei den größeren, bodenlebenden Dromaeosauriden wieder verloren. Ausgehend von dem gemeinsamen Vorfahren einer „vierflügeligen“ Kreatur, die in Bäumen lebte und von oder zwischen diesen gleitete, wurden also zwei verschiedene Entwicklungen eingeschlagen: einmal zu den Vögeln, andererseits zu den

größeren, bodenlebenden Dromaeosauriden. Allerdings ist auch noch nicht klar, ob wirklich der letzte gemeinsame Vorfahr von Vögeln und Dromaeosauriern vier Flügel (Vorder- und Hinterflügel) hatte, oder ob sich Hinterflügel innerhalb der basalen Dromaeosaurier isoliert entwickelten.

Heutzutage gibt es kein einziges Wirbeltier, bei dem – wie bei *M. gui* - die Hinterbeine als funktionell unabhängige, vollwertige Flügel funktionieren, also auch keinen Modellorganismus für das Flugverhalten von *Microraptor gui*. Im Jahr 2010 wurden daher Versuche mit Flugmodellen präsentiert, denen verschiedene Konzepte (seitlich ausgestreckte Hinterbeine versus Doppeldeckerprinzip) zugrunde lagen. Das Doppeldeckermodell glitt zwar fast ebenso gut wie die anderen Modelle, erforderte aber eine unwahrscheinliche Gewichtsverteilung (sehr schwerer Kopf!) für stabilen Gleitflug. Dies spricht für ein Gleiten mit seitlich ausgestreckten Hinterbeinen, womit eine Gleitgeschwindigkeit von etwa 38 km/h erreicht werden konnte. Die befiederten Hinterbeine behinderten erheblich die Fortbewegung auf dem Boden (PNAS 107, 2972).

Spätere Experimente brachten die Vierflügler-Theorie aber zum Wanken: dreidimensionale Modelle und Computersimulationen zeigten, dass er viel besser fliegen konnte, wenn die Hinterbeine unter dem Körper zusammengezogen waren; so konnten sie als Ruder benutzt werden, wenn das Tier Kurven flog oder drehte; er konnte damit zweimal schneller wenden als ein Vierflügler. Der lange Schwanz hatte eine Schlüsselrolle bei der Stabilisierung des Fluges und ermöglichte so ein Manövrieren selbst zwischen eng stehenden Bäumen (Sci. 338, 591).

Ganz abgesehen von *Microraptor gui* war ein Jahr zuvor schon eine Tibia mit 13 cm langen, modernen Federn von einem größeren, unbenannten Dromaeosaurier gefunden worden; das Material reichte aber nicht, um die gesamte Struktur im Detail zu beschreiben. Die Befiederung der Beine mit flug- oder gleitflugtauglichen Federn war also offenbar nicht auf eine einzige Art von Dromaeosauriern beschränkt.

Microraptor gui ist damit ein wichtiges Indiz für die arboreale Theorie (dass sich der aktive Vogelflug aus dem Gleitflug von Bäumen herab entwickelte) und gegen die „kursoriale“ Theorie, dass das Fliegen beim schnellen Laufen auf dem Boden z.B. bei der Insektenjagd entwickelt wurde. Die bis tief am Bein hinab reichende Befiederung wäre einem schnellen Laufen am Boden hinderlich, erst recht, wenn sich die den Boden berührenden Federn mit Schmutz vollsetzen oder verkleben; dann wären sie aber auch aerodynamisch kontraproduktiv. Letztendlich wird durch diesen Fund die Differenz zwischen nonavialem Theropoden und Vögeln extrem verwischt, es bleiben keine speziellen Merkmale, die nur auf Vögel beschränkt sind, vielleicht abgesehen vom kräftigen, aktiven Schlagflug. Schon vor der Entdeckung von *Microraptor gui* war bekannt, dass basale Dromaeosauriden dem *Archaeopteryx* hinsichtlich des Flugapparates stark ähneln, also präadaptiert für das Fliegen waren. Vorder- und Hinterbeine der basalen Dromaeosaurier bildeten offenbar eine ideale Tragfläche, analog dem Patagium von Fledermäusen. Auch osteologische Studien sprachen schon dafür, dass non-aviale Theropoden und basale Vögel arboreale Fähigkeiten entwickelten, die dann bei den späteren Vögeln perfektioniert wurden. Offenbar waren basale Dromaeosaurier baumlebende Tiere (Nat. 421, 323 + 335). Allerdings steht das nicht komplett im Widerspruch zur „kursorialen“ Theorie; die ferneren Vorfahren waren vermutlich kursorial, und aus ihnen gingen dann die unmittelbaren arborealen Vorfahren der Vögel hervor; kursoriale und arboreale Theorie sind also keine Gegensätze, sondern ergänzen sich aufeinanderfolgend (Sci. 299, 491). Vielleicht war *Microraptor gui* aber auch nur eine Sonderentwicklung auf einem Seitenzweig der Dromaeosaurier; bisher bekannte Dinosaurierhüften erlauben es jedenfalls nicht, die Hinterbeine so weit zu spreizen, dass sie als zusätzliche „Flügel“ dienen könnten (Sci. 299, 491).

Kladogramm:

- Ornithomimosaurier
- Tyrannosaurier
- Oviraptorosaurier
 - Troodontiden + Dromaeosaurier
 - innerhalb der Dromaeosaurier :
 1. Abzweig: *Microraptor gui*
 2. terminal: Velociraptorinae + *Dromaeosaurus* + *Sinornithosaurus*
- Linie zu *Rahonavis* + *Archaeopteryx* + andere Vögel

(nach Nat. 421, 323).

Letztendlich ist es unklar, ob (a) die Entwicklung des Vogelfluges ein *microraptor*-ähnliches „Doppeldecker“-Stadium durchlaufen hat, bei dem dann später die Hinterbeine von der Gleitfunktion entkoppelt wurden und das ventrale Flügelpaar verloren ging, oder (b) ob das Doppeldeckerprinzip nur ein vorübergehendes und letztlich gescheitertes Experiment darstellte in einer Linie der Deinonychosaurier, die mit Gleitflug experimentierte. Beide Szenarien sind möglich, die Indizien sprechen aber zugunsten des ersteren. Auf breiter phylogenetischer Basis ist ein gradueller Übergang von der Dominanz der Hinterbeine zur Dominanz der Arme während der Entwicklung des Vogelfluges erkennbar. Mehrere Maniraptoren wie *Caudipteryx*, *Sinornithosaurus*, *Cryptovolans* weisen Konturfedern an den Hinterbeinen auf; Federn an die Tibia dienten wohl aerodynamischen Zwecken. **Auch der ältere *Pedopenna* (wohl aus dem Callov) zeigt lange metatarsale Federn und könnte daher evtl. ein Gleitflieger vom Doppeldecker-Prinzip gewesen sein – mangels Funden aus dem Bereich des Armskeletts sind Aussagen zum Flug- oder Gleitvermögen von *Pedopenna* bisher nicht möglich bzw. rein spekulativ (s. M-Jura).** *Archaeopteryx* hatte lange Konturfedern an den Hinterbeinen, besonders an der Tibia, aber wohl keine metatarsale Federn, wobei das Fehlen metatarsaler Federn durch den größeren Vorderflügel und die langen asymmetrischen Schwanzfedern, die für zusätzlichen Auftrieb sorgten, kompensiert wurde. Lange Konturfedern an der Tibia finden sich auch an einem (noch unbenannten) Enantiornithinen aus der U-Kreide Chinas, aber – wie *Archaeopteryx* – hatte dieser offenbar keine metatarsalen Federn mehr. Auch moderne Greifvögel verfügen über symmetrische Konturfedern an Femur und Tibia; sie dienen bei ihnen zur aerodynamischen Verbesserung der Beinform während ihrer beutegreifenden Attacken aus der Luft (PNAS 104, 1576).

Im Jahr 2012 wurde ein *Microraptor gui* berichtet, in dessen Abdomen sich Reste eines erwachsenen enantiornithinen Vogels fanden. Die Indizien sprechen dafür, dass es sich dabei nicht um Aas handelte, sondern dass *Microraptor* den Vogel erbeutet hatte. Da die Enantiornithines der Jehol-Biota in den Bäumen lebten (im Gegensatz zu den Ornithurinen, die auf dem Boden liefen), spricht dieser Fund für die Annahme, dass *Microraptor* in den Bäume jagte und somit selbst in den Bäumen lebte – ein weiteres **Indiz dafür, dass die basalen Dromaeosauriden arboreal lebten** (PNAS 108, 19662).

Farbliche Rekonstruktion einer weiteren *Microraptor*-Art:

Unterschiedliche lichtbrechende Materialien (Keratin, Melanin, Luft) können irideszierende (glänzende) Farben bei Vogelfedern hervorrufen. Einer der Mechanismen, der zu glänzenden Federn führt, sind besonders lange und flache, in bestimmter Weise (End-zu-End) flächig angeordnete Melanosomen. Der älteste Nachweis einer irideszierenden Vogelfeder (mit ebensolcher Form und Anordnung der Melanosomen) stammt aus Messel (isolierte Feder, daher taxonomisch indet.).

Die Untersuchung der Form, Größe und Anordnung der von den Melanosomen hinterlassenen Abdrücke in einem komplett erhaltenen Exemplar einer neuen *Microraptor*-Art konnte nun mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit (je nach untersuchter Stelle im Gefieder zwischen 58 und 100 %) nachweisen, **dass dieser *Microraptor* ein durchgehend schwarzes, leicht verschiedenfarbig glänzendes Gefieder* hatte,** ähnlich schwarzen Krähen. Dies widerspricht Annahmen (auf der Basis des Skleralrings, d.h. der Augengröße), dass *Microraptor* nachtaktiv war, denn nachtaktive (rezente) Vögel haben kein glänzendes Gefieder. Die Funktion des glänzenden Gefieders ist unbekannt; von modernen Vögeln ist bekannt, dass Weibchen Partner mit stärker glänzendem Gefieder bevorzugen, so dass die Partnerwahl eine Rolle beim Selektionsdruck auf ein glänzendes Gefieder hin gespielt haben könnte. Auch die beiden langen mittleren Schwanzfedern (länger als die weiter seitlich angeordneten Schwanzfedern) – wie sie sich auch bei anderen nonavianen Theropoden, aber auch frühen Vögeln wie *Confusiusornis* und allen bisher bekannten Enantiornithinen finden – dürften eine Rolle bei Balz, Zur-Schau-Stellung, Signalfunktion, Arterkennung und Ähnlichem gespielt haben.

Jedenfalls belegt dieses Fundstück, dass Federglanz schon bei nonavianen Theropoden vorhanden war; er kann sich aber relativ leicht entwickeln und dürfte oftmals unabhängig voneinander entstanden sein (auch bei rezenten Vögeln gibt es viele parallele Entwicklungen von Glanzerscheinungen an den Federn) (Sci. 335, 1215).

*Auch bei *Bohaiornis*, einem Vertreter der Enantiornithes, fanden sich zwei lange Schwanzfedern, die dunkel waren, aber in allen Regenbogenfarben schimmerten.

Changyuraptor: Apt Chinas, ad Microraptorinae, ca. 1,32 m lang (inkl. Schwanz), 4 kg schwer, Femurlänge 15,3 cm. Größter bisher bekannter Dromaeosauridae mit „Vierflügler-Prinzip“; Schwanzfedern 30 cm lang und damit länger als bei jedem anderen bisher bekannten nonavianen Theropoden. Auch Fahnenfedern am Unterschenkel und Mittelfuß (Federhose) länger als bei allen anderen Microraptorinae. Die Erhaltung der Federn erlaubt allerdings keine Aussagen zu deren Symmetrie. Modellrechnungen ergaben, dass die langen Schwanzfedern lediglich eine unterstützende Steuerfunktion bei der kontrollierten Landung (sanfte Landung) hatten und keine Funktion als Tragfläche während des Fluges (also Funktion als Steuerruder). Sie dienten offenbar der Drosselung der Geschwindigkeit beim Landeanflug. Wahrscheinlich Gleitflieger.

Arme noch relativ (zu den Hinterbeinen) länger als bei anderen Dromaeosauriden einschließlich *Microraptor*. Einziger sicherer „Vierflügler“ neben *Microraptor*. Die Fähigkeit zum Gleiten/Fliegen bei Dromaeosauriden war offenbar nicht in dem Umfang an eine Verminderung der Körpergröße gebunden wie bisher angenommen (Natwiss. Ru. 8/2014: 416; Wikipedia).

Sinornithosaurus millenii (Datierung: ob. Barreme/unt. Apt): 1999 wurde aus der Yixian-Formation ein mit daunenartigen Strukturen befiederter, nur 40 cm (naA 1 m) großer vogelähnlicher Dinosaurier (*Sinornithosaurus*) aus der Familie Dromaeosauridae und der engen Verwandtschaft des (jüngeren) *Velociraptor* beschrieben. Die Befiederung diente wohl der Isolation. Der Fund macht es wahrscheinlich, dass auch *Velociraptor* selbst daunenartig befiedert war. Schädel 13 cm lang, ebenfalls daunenbedeckt. Arme erreichen 80 % der Länge der Beine. Schultergürtel (wie auch bei anderen Dromaeosauriern) vogelähnlich modifiziert. Filamente 40 mm lang, postkranial länger als am Schädel; um die Tibia herum weniger Filamente. Weit *Arch.*-ähnlicher als spätere Vertreter der Familie Dromaeosauridae. Befiederung: einerseits Filamente, die büschelförmig aus einer gemeinsamen Basis hervorgehen, andererseits Filamente, die entlang eines größeren, zentralen Strahles in Serie abzweigen, ähnlich den Körperfedern von *Confuciusornis*, bei dem (wie bei anderen gleich alten Vögeln) im Gegensatz zu den Schwungfedern die Körperfedern als diffus angeordnete Filamente ohne zentralen Schaft und ohne seitliche Federfahnen ausgebildet sind. Bei *Sinornithosaurus* haben die büschelförmigen, z.T. aus verzweigten Einzelfasern bestehenden Strukturen eine Länge von 30 bis 40 mm und eine Breite von 1 – 3 mm; sie konvergieren meist in einer gemeinsamen Basis und sind damit strukturidentisch mit den heutigen Jungvogel-daunen. Die längsten Filamente sind ähnlich Armschwingen von Vögeln senkrecht zum Unterarm in regelmäßigen Abständen von 0,5 mm angeordnet; sie verzweigen sich sekundär entlang eines stärkeren zentralen Strahles und könnten damit typische „Protofedern“ darstellen. Bei einem Schädel von *Sinornithosaurus* handelt es sich um einen der besterhaltensten Dromaeosauridenschädel; er belegt, dass die Ähnlichkeit zu *Archaeopteryx* noch größer ist als bisher angenommen.

Sinornithosaurus haoiana, ca. 60 cm lang, fast vollständig erhaltenes Skelett, Yixian- oder Jiufotang-Form. (WELLNHÖFER 2002: Natw. Rundsch. 155, 472):

Im Jahr 2000 wurde ein weiterer kleiner Dromaeosauride aus Liaoning beschrieben (Nat 410, 1084), wahrscheinlich subadult, mit nahezu vollständiger, aber heterogener Befiederung (außer distale Beine): einzelne Fasern; daunenfederartige Gebilde – von einem zentralen Punkt ausgehend - ähnlich *Protarchaeopteryx*; Fasern um eine zentrale Achse in Fischgrätenmuster, ähnlich den Schwanzfedern von *Caudipteryx*. Der Kopf war offenbar mit unverzweigten einzelnen, aber dicht stehenden Filamenten bedeckt (Stadium I nach dem Modell der Evolution der Feder); Länge 2 – 3,2 cm (im Nacken 3,2 cm). Um eine zentrale Achse organisierte Integumentbüschel bedeckten Schulter und Torso; die Fasern sind extrem dünn, aber bis über 5 cm lang (z.B. an den Hinterbeinen) und bilden dichte Matten über den Schultern (Stadium II). An den Armen werden dagegen Filamente gefunden, die von einer zentralen Rhachis abgehen (Fasern bis 5,2 cm lang). Das präzise Fischgrätenmuster deutet auf ein spezielles Ordnungsmuster analog den Barbulen (Federhäkchen) moderner Vögel. Gerichtete Filamente finden sich auch am Schwanz mit einem Winkel von 45 Grad von der Schwanzachse abstehend, nach distal länger werdend. Die Strukturen belegen, dass (komplexe) Federn nicht primär zum Zwecke des Fliegens entwickelt wurden, sondern zunächst flugunfähigen non-avianen Theropoden zu anderen Zwecken gedient haben müssen, z.B. thermische Isolation, Balz usw., also Funktionen, die auch bei modernen Vögeln noch angetroffen werden (Nat. 410, 1036).

In der fast vollständigen, sehr dichten Körperbedeckung lassen sich 3 Typen von Integumentstrukturen erkennen: Einzelfasern, lange Faserbüschel und Fasern, die um eine zentrale Achse in fischgrätartigem Muster angeordnet sind; Filamente meist rechtwinklig zu Skelettknochen. Über dem Schädel Fasern mit Mindestlänge von 2 cm, an der Oberseite des Halses sind sie über 3 cm lang und bogenförmig nach hinten gerichtet; Faserbüschel um eine zentrale Achse bedecken Schulter und übrigen Körper, an Armen und Hinterbeinen > 5 cm lang, an den Armen um einen zentralen Schaft fischgrätartig angeordnet und damit ähnlich einer Vogelfeder mit Kiel und daran in Serie ansitzenden Ästen; die Befiederung erscheint in diesem Bereich flächenhaft und regelmäßig. Die dichte, parallel regelmäßige Anordnung der einzelnen Fasern lässt auf Federstrahlen schließen, die durch Häkchen zusammengehalten werden. Auch entlang des Schwanzes sind orientierte Faserstrukturen vorhanden, die in einem Winkel von 45 Grad schräg nach hinten gerichtet sind; gegen das Schwanzende werden die Fasern länger und verleihen dem Schwanz einen rautenförmigen Umriss.

Sinornithosaurus verfügte vermutlich über **Giftdrüsen**: an einem Schädel fanden sich zwei Vertiefungen an den Schädelseiten, die über eine Rille mit den langen, eingekerbten Reißzähnen im Oberkiefer verbunden waren (ähnlich wie bei Schlangen). Alle Zähne im Oberkiefer waren – trotz ihrer unterschiedlichen Länge – an ihrer Außenseite mit einer Furche versehen. Auch an den Unterkieferzähnen fanden sich entsprechende Furchen. Gleichartige Merkmale finden sich bei Eidechsen mit Giftdrüsen. Das Opfer wurde offenbar durch das Gift bewegungsunfähig und konnte dann aufgeschlitzt werden. Als Beutetiere kamen kleine Saurier und vor allem auch Vögel infrage; die Reißzähne waren möglicherweise so lang, um das Gefieder durchdringen zu können. Die zahlreichen Vögel in den Jehol-Wäldern boten eine reiche Nahrungsgrundlage (Spektr. Wiss. 3/10, 13; PNAS 107, 766). Allerdings lassen sich die Merkmale, die für das Vorhandensein von Giftdrüsen bei *Sinornithosaurus* sprechen, auch auf andere Weise erklären (Natwiss. 97, 1117).

Cryptovolans pauli (BPM I 3-13), Jiufotang-Formation, ca. 95 cm lang, eindeutig ein kleiner Dromaeosauridae, mit modernen Federn mit Rhachis und Barben (wie sonst bisher nur bei dem Oviraptorosaurier *Caudipteryx* in dieser fortgeschrittenen Form nachgewiesen), u.a. an allen vier Extremitäten (dort bis 13,5 cm lang) und am Schwanzende (dort bis 19 cm lang). Die Federn sind strukturell mit denen der Vögel völlig identisch (Nat. 416, 36). Integumentfasern sind über den ganzen Körper verteilt; Federn weitgehend ähnlich *Sinornithosaurus*, einige (entlang der Hinterseite der Vorderarme und der Hinterbeine) haben einen zentralen Schaft und symmetrische Federäste. Federbesatz an den Beinen bis an das Unterende des Schienbeins, dort bis 13,5 cm lang. Am Schwanz sitzt eine Gruppe von Federn mit > 19 cm Länge.

Damit sind insgesamt 10 in irgendeiner Weise befiederte kleine Dinosaurier aus der Yixian-Formation bzw. den Jehol-Biota bekannt, von fibrösen daunenartigen Strukturen bis hin zu unzweifelhaften Federn wie bei Vögeln.

Da die Federn in verschiedenen Linien der Theropoden auftreten, nicht nur in unmittelbarer Nähe der Vögel, sondern schon bei Compsognathiden, ist es sogar wahrscheinlich, dass sogar die Ornithomimiden und die Tyrannosauriden in irgendeiner Weise befiedert waren, wenn auch vielleicht nur als Jungtiere, da große, schwere Tiere kaum eine Befiederung zu Zwecken der thermischen Isolation benötigten und eine Befiederung eher bei kleineren Theropoden nützlich war. Erwachsene *T. rex* dürften daher ihre Befiederung ganz oder weitgehend verloren haben.

Kladogramm der „befiederten Dinosaurier“:

- Abzweigung zu Torvosauridae + Spinosauridae
- Abzweigung der Allosauroida
 - ab jetzt: UNVERZWEIGTE FEDERN; COELUROSAURIER: COELUROSAURIA
 - Abzweigung zu *Ornitholestes* + Compsognathidae (davon *Sinosauropteryx* befiedert)
 - Abzweigung zu Therizinosauridae (davon *Beipiaosaurus* befiedert) + [Alvarezsauridae + Ornithomimidae]
 - Abzweigung der **Tyrannosauroida**
 - (Integumentstrukturen beim basalen, kleinen Tyrannosauroiden)

Dilong aus der unt. Yixian-Formation)

Ab jetzt: hakenförmige Fortsätze auf den Rippen; echte verzweigte Federn; ab jetzt: M E T O R N I T H

E S

- Abzweigung der Oviraptorosauria (davon **Caudipteryx** befiedert)
(Oviraptorosauria = *Caudipteryx* + Oviraptoridae); alternativ:
erst Abzweigung von *Oviraptor*, anschließend (getrennt) von **Caudipteryx***:
- ?--- Abzweigung (separat) von **Caudipteryx***
 - aus der gleichen Basis oder eine Stufe höher separat: Abzweigung zu **Protarchaeopteryx***
ab jetzt: PARAVES; retrovertiertes Schambein P A R A V E S
 - Abzweigung der [Troodontidae + Dromaeosauridae], von letzteren **Sinornithosaurus**
+ **Microraptor***, **Cryptovolans*** befiedert
Troodontidae + Dromaeosauridae = Deinonychosauria

- [alternativ: --- erst Abzweigung der Troodontidae (= *Mei* + [*Troodon* + *Sinovenator*])
 - danach Dromaeosauridae als separater Zweig;
innerhalb der Dromaeosauridae erst Abzweig von **Microraptor**,
danach Größenzunahme und abgeleitete Formen wie
Velociraptorinae, *Dromaeosaurus*, **Sinornithosaurus**, **Cryptovolans***

- Abzweigung zu *Rahonavis* und (getrennt, aus derselben Basis) *Unenlagia* (?)
ab jetzt: nach hinten gewandter Hallux, asymmetrische Flugfedern; ab jetzt: A V E S
- Abzweigung zu **Archaeopteryx** (aus derselben Basis wie *Rahonavis*, *Unenlagia*?)
- Abzweigung von **Jeholornis**
ab jetzt: Pygostyl
- Abzweigung von **Sapeornis**
ab jetzt: Hornschnabel
- Abzweigung zu den **Confuciusornithidae**
ab jetzt: Alula
- Dichotomie **Enantiornithes** + **Euornithes**, genauer aufgelöst:

- **Protopteryx** + (**Enantiornis** + **Sinornis**) (= **Enantiornithes**)
ab jetzt : großes, gekieltes Sternum; ab jetzt: ORNITHURAE
- **Liaoningornis** (basalster Ornithurae!)**
- **Yixianornis**
- **Ichthyornis**
--- moderne Vögel

(Sci. 285, 2052; Nat. 401,265; Nat. 408, 705 ; Nat. 421, 810 ; Fettdruck = Protofedern oder echte Federn). Position von *Unenlagia* sehr problematisch, neuerdings eher zu den Dromaeosauriern gestellt

* = nonaviale Theropoden mit voll entwickelten Federn mit Rhachis und Barben, strukturell den entsprechenden Federn der Vögel völlig identisch

** = inzwischen aber zu den Enantiornithes gestellt

Vereinfachte Darstellung (Nat. 408, 705, Nat. 421, 810):

- *Allosaurus*
- *Compsognathus* + *Sinosauropteryx* COMPSOGNATHIDAE
- Ornithomimidae
- Oviraptoridae (+ *Caudipteryx*) OVIRAPTOROSAURIA
(--- *Caudipteryx*)
- *Protarchaeopteryx*
- Troodontidae (oder: Troodontidae + Dromaeosauridae)
- *Microraptor* + (Velociraptorinae, *Dromaeosaurus*, *Sinornithosaurus*) (=Dromaeosauridae)
- *Rahonavis*
- *Archaeopteryx*
- *Jeholornis*
- *Sapeornis*

- *Confuciusornis*
- *Protopteryx* (ad *Enantiornithes*) + *Enantiornis* + *Sinornis*
- Ornithurae (ab *Yixianornis*)
- moderne Vögel

Kladogramm nach Integration des frühesten Troodontiden *Sinovenator* (Nat. 415, 780) und *Mei long* (Nat. 413, 838):

- *Allosaurus*
- *Tyrannosaurus* + *Albertosaurus*
- Ornithomimiden (*Pelecanimimus* + *Harpymimus* + *Garudimimus* + *Struthiomimus* + *Gallimimus*)
- ab jetzt: MANIRAPTORA
- *Ornitholestes*
- ab jetzt: METORNITHES
- *Alvarezsaurus* + (*Patagonykus* + [*Mononykus* + *Shuuvia*])
- Linie zu
 - a) --- *Segnosaurus* + *Erlisosaurus* + *Alxasaurus* (Therizinosauroida)
 - b) --- *Caudipteryx* + *Chirostenotes* + *Microvenator* + *Avimimus* + (*Oviraptor* + ***Ingenia*** + *Conchiraptor*) (Oviraptorosauria)
- ab jetzt: PARAVES (zunächst zunehmende Verkleinerung!!!)
- Linie zu *Rahonavis* + *Archaeopteryx* + *Confuciusornis* + moderne Vögel
- ab jetzt: DEINONYCHOSAURIA
- Troodontiden, und zwar:
 - *Mei long* (53 cm, vogelartige Schlaf-/Ruheposition!)
 - *Sinovenator* (wie *Mei long* > 128 MA alt)
 - *Sinornithoides*
 - *Byronosaurus*
 - *Troodon*
 - *Saurornithoides*
- ab jetzt: DROMAEOSAURIA
- *Sinornithosaurus*
- abgeleitet (nicht aufgelöst): *Dromaeosaurus*, *Utahraptor*, *Achillobator*, *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Adasaurus*, *Saurornitholestes*.

Größenverhältnis: zunächst Verkleinerung bei den Paraves, die sich bei den Vögeln fortsetzt, während die Troodontiden und Dromaeosaurier im Laufe ihrer weiteren Entwicklung wieder größer werden.

Dromaeosaurier als Vögel?

Details s. Malm. Die kladistische Position von *Archaeopteryx* ist nach Einbezug des neuesten Exemplars (2005 publiziert) in Bezug auf Dromaeosaurier nicht eindeutig festzulegen; eine Schwestergruppenbeziehung ist ebenso plausibel wie die Möglichkeit, dass die Dromaeosaurier als Vögel zu qualifizieren sind (wenn man *Archaeopteryx* den Vogelstatus nicht absprechen möchte). Dromaeosaurier wie *Microraptor*, *Cryptovolans* und *Sinornithosaurus* zeigen moderne Federtypen einschließlich voll entwickelter Schwungfedern und könnten daher zu aktivem Flug befähigt gewesen sein; auch nahe Verwandte der Dromaeosaurier wie *Jinfengopteryx* (ein Troodontide), *Pedopenna* und – natürlich – *Archaeopteryx* trugen Federn. Es ist daher extrem wahrscheinlich, dass alle kleinen Dromaeosaurier befiedert waren; größere Taxa mögen die Federn vielleicht später teilweise oder ganz verloren haben. Einige Forscher halten die Dromaeosauriden für weiter abgeleitet als *Archaeopteryx*. Indizien sind die Möglichkeit eines Flugvermögens in den basalsten Dromaeosauriern (*Microraptorinae*, *Rahonavis*) sowie ein an Flattern angepasster Schultergürtel (z.B. bei *Unenlagia*). So wird neuerdings diskutiert, dass die

(weiter abgeleiteten) späteren und größeren Dromaeosaurier sekundär flugunfähige Vögel darstellen, die sich von fliegenden oder gleitenden Vorfahren ableiten. Hauptindiz für diese Annahme ist das neueste, fast vollständige Exemplar von *Archaeopteryx* mit Merkmalen, die sich bisher nur bei Dromaeosauriden und Troodontiden fanden. Nach dieser Theorie stammen sowohl Deinonychosaurier, *Archaeopteryx* und die modernen Vögel von einem gemeinsamen flugfähigen Vorfahren. Die Problematik der Zuordnung der Dromaeosauriden erklärt dann auch, wieso verschiedene Taxa, die neuerdings – fraglich - den Dromaeosauriden zugeordnet werden, früher als Vögel interpretiert wurden (*Rahonavis*, *Unenlagia* aus der O-Kreide).

Einteilung der Dromaeosauridae:

Unenlagiinae: *Buitreraptor*, *Neuquenraptor*, *Rahonavis*, *Unenlagia* (allesamt O-Kreide)

die Stellung der einzelnen Taxa zu den Dromaeosauriden ist nicht gesichert. Die größeren, bodenlebenden Taxa wie *Buitreraptor* und *Unenlagia* zeigen deutliche Adaptationen an ein Flugvermögen, waren aber wohl zu schwer zum Fliegen. *Rahonavis* ist dagegen viel kleiner; hier finden sich auch Ansatzstellen für Flugfedern; er konnte höchstwahrscheinlich fliegen.

Microraptorinae: *Hesperonychus* (höhere O-Kreide, 75 MA), *?Bambiraptor* (O-Kreide); *Cryptovolans*, *Graciliraptor*, *Microraptor*, *Sinornithosaurus* (U-Kreide)

Kleine Dromaeosaurier mit Adaptationen für ein Leben in den Bäumen. Intensive Federbedeckung, gut entwickelte Flügel. Einige Arten könnten zu aktivem Flug befähigt gewesen sein, wenigstens aber Gleitflieger.

Velociraptorinae: *?Saurornitholestes*, *Deinonychus*, *Tsaagan*, *Velociraptor* (Apt bis ob. O-Kreide)

Aus dem Barreme Englands wurde ein unbenannter „Velociraptoriner“ beschrieben.

Velociraptor mongolensis (Campan; 1,5 m) mit Armschwingen an der Ulna.

Dromaeosaurinae: *Achillobator*, *Adasaurus*, *Atrociraptor*, *Dromaeosaurus*,

Dromaeosauroides, *Pyroraptor*, *Utahraptor*, *Variraptor* (Barreme bis ob. O-Kreide)

Mittelgroße bis große Taxa mit eher kastenförmigen Schädeln.

Entwicklung der Feder:

Ging man früher von einer Entstehung der Feder aus Reptilschuppen aus, gilt dieses heute als widerlegt. Schuppen entstehen aus laminaren oder planaren Hautfalten, Federn sind dagegen zylindrische, hohle, epidermale Anhänge, die sich aus einem Follikel entwickeln. Die flächige Form (die die Homologie mit den Schuppen nahe legte) entsteht bei der Feder erst, wenn sie sich aus einem tubulären Federkeim entfaltet hat. Die Schuppentheorie kann auch nicht die Entstehung des Follikels erklären. Auch biochemische Befunde sprechen gegen eine Homologie (Vogelfedern bestehen aus einer anderen Keratinart als Vogelschuppen). Alle diese Befunde sprechen dafür, dass es sich bei der Vogelfeder um eine evolutionäre Neubildung (Neomorph) handelt (Natw. Rundsch. 166, 466).

Vogelfedern sind charakterisiert als komplexe verzweigte Strukturen keratinhaltiger Filamente, die von einem zylindrischen Federfollikel aus wachsen. Die Federn entstanden offenbar mit der Evolution der ersten zylindrischen Federfollikel und entwickelten sich weiter durch eine Reihe von Neuerungen in den Entwicklungsmechanismen innerhalb des Follikels. Das primitivste Stadium wird in diesem Modell von den kurzen, unverzweigten Integumentfortsätzen von *Sinosauropteryx* (basaler Comsognathide) repräsentiert (unverzweigtes, hohles Filament), gefolgt von einer basalen Verzweigung (Filamente basal fusioniert zu einem Calamus: Daunenfedern heutiger Vögel; *Sinornithosaurus*), schließlich einer zentralen Rhachis mit seitlicher Verzweigung (ebenfalls bei *Sinornithosaurus*) – analog Rhachis + Barben – und schließlich (bei nonavianen Theropoden bisher nicht nachgewiesen) – Barbulen sowie im Endstadium unter der Wirkung der Barbulen die geschlossene Federfahne als Voraussetzung für die Flugfeder (Nat. 410, 202).

Die nähere Analyse der filamentösen Integumentstrukturen des basalen Dromaeosauriers *Sinornithosaurus millenii* ergab, dass es sich hierbei um zusammengesetzte Strukturen (und nicht einzelne Filamente) aus multiplen Filamenten handelt mit zwei verschiedenen Verzweigungsstrukturen, die bisher als spezifisch für Vogelfedern galten: (a) Verbindung der Filamente in einem zentralen, erhabenen Schopf als zentraler Punkt (analog den Daunenfedern der Vögel, wo viele filamentöse Barben basal zu einem einzigen Calamus

fusioniert sind), und (b) Filamente, die mit ihrer Basis seitlich von einem zentralen Schaftfilament abzweigen (an einer gekrümmt erhaltenen Integumentstruktur erkennbar). Da die Filamente kürzer sind als die gesamte filamentöse Struktur, die über die gesamte Länge hinweg ihre Breite erhält, ist davon auszugehen, dass von einer zentralen schaftartigen Struktur immer wieder kürzere Filamente abzweigen; an einigen Integumentstrukturen lässt sich eine dickere, zentrale Schaftstruktur vermuten, an einer Stelle ließ sich ein kleines Filament erkennen, das in einem spitzen Winkel auf diese zentrale Schaftstruktur trifft analog den Barben einer Vogelfeder, die auf die Rhachis treffen (seriale Abzweigung von Filamenten von einem zentralen Schaft, bisher ebenfalls nur von Vogelfedern bekannt).

Länge der filamentösen Anhänge: 30 – 34 mm, Breite 1-3 mm. Keine Flugfedern mit prominenter Rhachis. Die filamentösen Integumentstrukturen von *Sinornithosaurus*, *Microraptor* und *Beipiaosaurus* sind in der fossilen Erhaltung nicht zu unterscheiden von den Konturfedern von Vögeln aus denselben Ablagerungen (*Confuciusornis*, *Eoenantiornis*, *Changchengornis*). Die Integumentstrukturen von *Sinornithosaurus* unterscheiden sich aber von den meisten modernen Vogelfedern durch das Fehlen von Barbulen; sie konnten daher keine geschlossene Federfahne bilden wie z.B. die Flugfedern der Vögel.

Hypothese zur Federentstehung: die Feder entstand nicht durch Modifikation von Schuppen, sondern aus einer Neuentwicklung als zylindrische fadenförmige Epidermisausstülpung zusammen mit dem ersten Follikel (Stadium I; *Beipiaosaurus*); es folgen Stadien mit einer Serie entwicklungsbiologischer Neubildungen innerhalb des Follikels: ein Büschel von Federstrahlen, die an ihrer Basis mit einem Kalamus verbunden sind (Stadium II), sodann Federn mit einem zentralen Schaft (Rhachis) und seriell angeordneten Ästen (Rami) (Stadium IIIa) und Häkchenstrahlen (Radii, Stadium IIIb). Schließlich entwickelte sich die symmetrische Feder mit flächig geschlossener Federfahne (Stadium IV) und dann die morphologisch differenzierten Funktionsfedern (z.B. Flugfedern mit asymmetrischen Federfahnen: Stadium V). *Sinornithosaurus* repräsentiert die Stadien II und IIIa. Nur in der Linie zu *Archaeopteryx* entwickelten sich diese – zu anderen Zwecken entstandenen – Federn aber weiter zu Gebilden, die schließlich die Flugtauglichkeit ermöglichten; die Stammlinie, die zu den bodenlebenden Dromaeosauriern führt, hat die altertümlichen Federformen dagegen zum Zwecke der Wärmeisolation konservativ bewahrt. Hinsichtlich der Entstehung des Vogelfluges hat der Nachweis des kleinen *Microraptor* mit eindeutiger arborealer Adaptation des Fußskelettes zu einer Renaissance der arborealen Theorie des Vogelflugs geführt: die unmittelbaren Vorfahren von *Archaeopteryx* könnten nach dieser neuen Auffassung durchaus kleine, ans Leben in den Bäumen angepasste Theropoden gewesen sein, wobei immer länger und flächiger werdende Federn an den Gliedmaßen einen Selektionsvorteil beim Fallen/Gleiten auf den Boden oder beim Sprung von Ast zu Ast darstellten (Natwiss. Rundschau 7/2001 S. 366). (Detaillierte Darstellung der Hypothese s.u.).

(Wegen haarähnlichen Integumentstrukturen bei Ornithischiern: s. Psittacosaurier).

Die frühe Vogelevolution war wohl durch eine Fülle von Integumentstrukturen gekennzeichnet, die schon im Malm oder Dogger existiert haben müssen; die ursprünglichsten Federn könnten den Dunen heutiger Vogelschlüpflinge ähnlich gewesen sein; die Voraussetzung, kompliziertere Strukturen zu produzieren, wurde mit dem ersten Follikel geschaffen; die Feder produzierenden Follikel zeigen eine hohe morphologische Plastizität. Dieser Abwandlungsprozess, strukturell verschiedene Federtypen hervorbringen zu können, könnte relativ schnell in der evolutionären Vorgeschichte entscheidend gewesen sein.

Offen ist auch die Frage nach der ursprünglichen Funktion der Federn. Nach einer Theorie wird in das Keratin ein großer Anteil S-haltiger Aminosäuren eingebaut, die mit der eiweißreichen Insektennahrung aufgenommen wurden; die Ausscheidung dieser Aminosäuren ist problematisch, da dies nicht in Form von Schwefelwasserstoff erfolgen kann, da dieser ein Stoffwechselfgift ist, das sich im Körper nicht anreichern darf; bei einer S-reichen Nahrung wird aber über die Keratinbildung die Giftwirkung des H₂S aufgehoben; der S-Überschuss wurde über die Federn entsorgt, die ja im Rahmen der Mauser dann abgestoßen werden. Die Federbildung beruht nach dieser Theorie also auf physiologischen Entgiftungszwängen und nicht auf äußeren Selektionsfaktoren. Gegen dieses Modell spricht, dass ihm die inzwischen widerlegte Homologie mit Reptilschuppen zugrunde liegt und der Entsorgungseffekt über die Abstoßung kurzer, dünner Keratinfasern kaum sehr groß gewesen sein dürfte.

Plausibler ist die Annahme, dass die Filament- oder Federbeckung der Regulierung der Körpertemperatur gedient habe (Verhinderung starker Abkühlung); erst nach Differenzierung, Verlängerung und Verästelung der Federstrukturen zu flächigen Gebilden (vor allem an Händen und Schwanz) dienten sie auch als Schauapparat (Imponieren, Abschrecken). Die meisten Bewegungsabläufe der Vorderextremitäten, die für den Vogelflügelschlag notwendig sind, wurden bei nicht-fliegenden Theropoden selektiert, um besser zu jagen (beidhändiger Greifschlag); lange flächige Federn an Händen und Schwanz verbesserten auch die Manövrierfähigkeit beim schnellen Laufen und beim Bremsen, eine Gleichgewichtskontrolle beim Springen und auch den Antrieb beim Rennen, wenn die befiederten Arme gleichzeitig in der Art eines Flügelschlages bewegt wurden. So wurde bereits bei erdbewohnenden, laufenden Theropoden eine aerodynamische Ausbildung der einzelnen Schwungfedern (vor allem auch ihre Asymmetrie) favorisiert. (Natw. Rundsch. 155, 476).

Zusammenfassung der aktuellen Theorie der Federentwicklung (Spektr. Wiss. 10/2003 S. 33 ff.):

- Ceratosaurier
- Allosaurier
- *Compsognathus*

ab jetzt STADIUM 1: erste Feder nur als hohler, oben geschlossener Zylinder; evolutionäre Neuerung ist die Entstehung des Epidermalkragens. Dieses Frühstadium entspricht also einem kurzen, konischen, innen hohlen haarartigen, aber kegelförmig nach oben zusammenlaufenden Gebilde.

- *Sinosauroptryx*

ab jetzt STADIUM 2: Differenzierung des Epidermalkragens, dadurch entsteht ein Büschel unverzweigter Äste an einer Spule

- (*Alvarezsauridae* + *Shuvuuia*) + (Ornithomimiden + Therizinosaurier)

ab jetzt fraglich STADIUM 3a und 3b:

STADIUM 3a: Anlage des Federschaftes; Entstehung des spiraligen Wachstums der Äste und des Schafts; es resultiert die flächige Feder, deren Äste zu einem zentralen Schaft verschmolzen sind und noch keine Strahlen tragen

STADIUM 3b: Entstehung der Strahlen; Feder mit Ästen, die voller Strahlen sitzen und an einer Spule haften

- Tyrannosaurier
- *Caudipteryx* + Oviraptorosaurier

ab jetzt STADIUM 4: Konturfeder mit geschlossener Fahne, also mit ineinander verzahnten Strahlen, aber noch komplett symmetrisch

- Troodontiden + (*Sinornithosaurus* + *Microraptor* + andere Dromaeosaurier)

ab jetzt STADIUM 5: geschlossene asymmetrische Fahne wie bei modernen Flugfedern; ungleichmäßige Anzahl von Astanlagen am Epidermalkragen beidseits des zukünftigen Schafts (*Microraptor gui*)

Inzwischen sind alle 5 Stadien der Federentwicklung fossil nachgewiesen (PNAS 106, 832):

Während sich Reptilschuppen aus Hautfalten bilden, erhebt sich die Feder aus einer röhrenförmigen Hauteinsenkung; zunächst wächst daraus ein runder, oben geschlossener Hohlstab, der sich zu den

verschiedenen Federtypen ausdifferenziert; die Federn bestehen (wie Haare, Nägel, Schuppen) aus dem Keratin abgestorbener spezialisierter Zellen der Oberhaut. Neue Federn wachsen bei der Mauser stets aus demselben Federbalg (Follikel) nach. Deck-, Schwung-, Schwanzfedern (also Konturfedern) haben einen relativ kräftigen, langen Schaft mit einer flachen, glatten Fahne, deren Strahlen sich ineinander verzahnen. Die weichen, wärmenden Flaumfedern (Daunen) haben einen kurzen, dünnen Schaft; die Äste der Daunenfahne tragen besonders lange Strahlen, die sich nicht miteinander verketteten, sondern locker ineinander verweben (Konturfedern tragen an der Basis oft Daunenäste).

Evolution der Konturfeder: Im Stadium 1 bestand nur eine unverzweigte Röhre (wie bei *Sinosauroptryx*). Auch beim basalen Therizinosaurier *Beipiaosaurus* wurden Stadium-1-Federn nachgewiesen; jede einzelne Feder besteht aus einem einzigen breiten Filament.

Im Stadium 2 differenzierte sich der Kragen des Federbalgs in eine innere Schicht (deren Zellen sich so ordneten, dass Säulen, die späteren Federäste, herauswuchsen) und eine Außenschicht, die zur schützenden Scheide der wachsenden Feder wurde. Die Federn des Stadiums 2 sahen wie Büschel aus (derartige Büschel wurden ebenfalls bei *Sinosauroptryx* gefunden, außerdem bei *Sinornithosaurus* und ein paar anderen Theropoden außerhalb der Vögel). Im Stadium 3 hat die Feder bereits eine breite, flache Fahne; von dem langen, kräftigen Schaft gehen nach zwei Seiten dicht nacheinander viele Äste ab, die ihrerseits zu den Nachbarn hin feine Strahlen absenden; die Federstrahlen verzahnen sich aber noch nicht miteinander.

Im Stadium 4 entstand die Verzahnung der kleinen Strahlen; der Federbalg brachte hierzu entsprechend kompliziert strukturierte Säulen hervor; die Fahne bot auf diese Weise der Luft wesentlich mehr Widerstand. Die beiden Seiten der Fahne waren aber noch symmetrisch. Diese Federn finden sich bei mehreren vogelnahen Theropoden aus dem Umfeld der Dromaeosaurier.

Hieraus entwickelten sich dann die vielfältigen Formen des Stadiums 5 einschl. der Schwungfedern mit asymmetrischer Fahne. Bei rezenten Vögeln finden sich Federn in allen 5 postulierten Stadien, dabei kann es sich aber auch um nachträglich vereinfachte Formen handeln, da schon *Archaeopteryx* Federn des Stadiums 5 aufwies. Bis zum Stadium 3 wird das Modell auch durch molekulargenetische Befunde (Entwicklungsgene) an jungen Federn gestützt. Bei nonavianen Theropoden ist das Stadium 5 von *Microraptor gui* bekannt (asymmetrische Federn).

Schwanzfedern sind ebenfalls schon bei Theropoden nachweisbar, so bei *Caudipteryx* und Dromaeosauriern. Und möglicherweise trugen auch andere Dinosaurier wie *Velociraptor* und vielleicht sogar (junge) *Tyrannosaurus* ein Federkleid.

Die Federn evolvierten und diversifizierten also bereits in nonavianen Theropoden vor dem Auftreten der Vögel und vor der Evolution des Flugvermögens.

Auch BENTON (2007) gibt einen zusammenfassenden Überblick über die Entstehung der Federn. Aus kladistischen Gründen müssten die Coelurosaurier bereits im Dogger befiedert gewesen sein (Abzweig der Linie zu *Sinosauroptryx*, wobei BENTON diesen in die Linie der Coeluridae stellt). *Sinosauroptryx* besaß lediglich Büschel einfacher fadenförmiger Federn, auf dem Rücken bis 13 mm lang, etwa 10 Stück je qmm. Zum Schwanzende hin werden die Federn bis 40 mm lang. Bei *Beipiaosaurus* (ad Therizinosaurier) finden sich ähnliche Federn an Armen und Beinen und erreichen bis 70 mm Länge. Die Federn beider Taxa haben keine rezenten Äquivalente, da keine Verzweigung stattfindet, d.h. weder Daunen (Verzweigung an der Basis) noch Borstenfedern. Nach geochemischen Untersuchungen sind sie aber wie moderne Vogelfedern aus beta-Keratin aufgebaut (Haare, Krallen der Säuger bestehen dagegen aus alpha-Keratin).

Weiter abgeleitete Maniraptora wie *Protarchaeopteryx* und *Caudipteryx* zeigen bereits Weiterentwicklungen; *Protarchaeopteryx* mit 2 Federtypen:

a) bis 16 cm lange Konturfedern am Schwanz mit einem Schaft und zwei asymmetrischen Fahnen, die aus vielen seitlichen Radii gebildet werden

b) flaumige Federn auf dem ganzen Körper und an den Oberschenkeln; diese Federn bestehen aus 3 cm langen Fäden, die an der Basis miteinander verbunden sind.

Auch *Caudipteryx* verfügt über diese beiden Federtypen, zusätzlich aber auch ca. 14 Konturfedern entlang des zweiten Fingers.

Offen ist, ob die einfachen Federn (wie bei *Sinosauropteryx*, *Beipiaosaurus*) zunächst nur die Mittellinie des Rückens und Schwanzes bedeckten oder bereits den gesamten Körper (thermische Isolation? Signalwirkung?). Konturfedern erschienen dann zunächst entlang der Hinterseite des Schwanzes und erst später an der Hinterkante der Arme.

Aus der U-Kreide Thailands (Sao Khua Formation, keine näheren stratigraphischen Angaben) wurden fossile Eier mit (extrem grazen, nicht präparierbaren) Embryonen berichtet, die der Größe von Finken- und Meiseneiern entsprechen (Länge 18 mm, größter Durchmesser 11 mm), längsoval wie moderne Hühnereier. Es ist nicht klar, ob sie von nonavianen Theropoden aus der Nähe der Vögel oder schon von „echten“ Vögeln stammen. Die vogeltypische Form sowie bestimmte Merkmale im Bau der Eischale (prismatische Struktur mit drei Schichten; Schicht 1 erheblich dicker als Schicht 2) belegen, dass die Eier weiter abgeleitet sind als die der Oviraptoren und Troodontiden, aber nicht so weit abgeleitet wie die der Ornithomimiden unter den Vögeln. Die Struktur der Eischale mit ihren drei Schichten findet sich bei den Ornithomimiden, die deutliche knotige oberflächliche Musterung der Schale ist dagegen typisch für non-aviale Saurischia und wurde noch nie bei Eiern von Ornithomimiden beobachtet. Die Größe der Eier deutet darauf, dass sie von einem kleinen Tier in der Größe eines Finken gelegt wurden (wenn die Fortpflanzungsorgane schon denen moderner Vögel entsprachen), bzw. von einem etwas größeren Theropoden, wenn dieser noch (als primitives Merkmal) über zwei funktionstüchtige Eierstöcke verfügte (die Relation Eivolumen/Körpergröße ist in diesen Fällen niedriger). Ein kleiner vermeintlicher Compsognathide, der in diesen Schichten gefunden wurde, wäre als Urheber der Eier bereits zu groß; die etwa gleich alten *Microraptor zhaoianus* und *Epidendrosaurus* aus China würden aber größtmäßig „passen“, wobei *Epidendrosaurus* aber inzwischen als deutlich älter gilt (→ Dogger) (Gewicht moderner Vogeleier: 0,86 – 1500 g). Da die phylogenetische Position des Urhebers der Eier nicht bekannt ist (non-avianer Theropode? Vogel?), bleibt offen, ob non-aviale Coelurosaurier schon einige oologische Merkmale der Vögel im Rahmen der Mosaikevolution vorwegnahmen, oder aber ob die Eier von einem Vogel gelegt wurden, aber einige primitive non-aviale Merkmale der Eischale behalten hatten? Immerhin belegen die Eier eine kleine Körpergröße im Bereich des phylogenetischen Übergangs zu den Vögeln (Natwiss. 92, 477).

Als **nächste Verwandte der Vögel** gelten damit die Dromaeosaurier, kleine Beutegreifer mit einer massiven Klaue an den Füßen und Schultergelenken, die den Vorderextremitäten ein weites Spektrum an Bewegungen ermöglichten (als Voraussetzung für die Entwicklung des Schlagfluges). Dromaeosauriden wie *Sinornithosaurus* haben mehr vogelähnliche postkraniale Merkmale als jeder andere befiederte Dinosaurier (starke Mobilität der Schultern, Beinproportionen). Im Gegensatz zu allen anderen fleischfressenden Dinosauriern waren die Vorderextremitäten bei *Sinornithosaurus* fast so lang wie die Hinterextremitäten, wohl zum Beutegreifen, so dass es kein weiter Weg zur Transformation zu Flügeln war. Allerdings fehlen *Sinornithosaurus* die komplexen Federn, wie man sie von dem (kladistisch wohl basaler stehenden) *Caudipteryx* kennt, möglicherweise wurden die komplexeren Federn aber bei *Sinornithosaurus* nur nicht erhalten (z.B. vom Wind fortgetragen).

Eine Analyse von 106 Merkmalen von 14 Taxa ergab, dass *Sinornithosaurus* ein basaler Dromaeosauride ist sowie dass Dromaeosauridae und Vögel näher miteinander verwandt sind als

die Troodontidae (strittig; naA Deinonychosaurier als Schwestergruppe der Vögel!) und dass *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx* wiederum noch weiter von den Vögeln entfernt stehen als die Troodontidae. *Protarchaeopteryx* gilt inzwischen als einer der basalsten Oviraptorosaurier und ist eventuell synonym mit *Incisivosaurus*.

Einer der vogelähnlichsten Dinosaurier überhaupt ist weiterhin der 80 MA alte Dromaeosauride *Bambiraptor* aus Montana: Details s. O-Kreide.

Grundsätzlich gilt, dass keiner der beflügelten nonavianen Dinosaurier die erforderlich kraftvollen Brustmuskeln besaß, die für einen kraftvollen Flügelschlag notwendig wären. Nur wenige Arten verfügten über asymmetrische Konfurfedern (Außenfahne schmaler und steifer als die Innenfahne als Voraussetzung für die Eignung zu einer aktiven Flugmembran). Nur wenige der beflügelten Taxa dürften daher in irgendeiner Weise (gleit-)flugfähig gewesen sein.

Da aber die Federn der geflügelten nonavianen Dinosaurier voller Pigmente steckten, die Muster und zum Teil sogar schillernde Farben hervorbrachten (auch iridisierend), spricht vieles dafür, dass die Flügel zunächst der Signalgebung dienten – wie große Werbeflächen. Auch der Schwanz mit langen Schwanzfedern diente diesem Zweck. Diese Strukturen wurden dann – ggf. mehrfach konvergent – zu einfachen Formen des Fliegens kooptiert. Mit der Zeit wurde eine dieser Linien dann kleiner, die Arme wurden viel länger, die Brustmuskeln wurden stärker, später ging auch der knöcherne Schwanz verloren ... die Vögel entstanden (Spektr. Wiss. 9/17: 30).

Histologische Untersuchungen fossiler Saurierknochen und rezenten Vergleichsmaterials deuten darauf, dass die Feinstruktur des Knochens bei verschiedenen Dinosauriergruppen unterschiedlich organisiert ist. Bei Ornithomimiden ähneln die Organisation der Canaliculi und Kollagenbündel mehr den Vögeln (und deuten auf eine schnelle Knochenbildung), bei Ornithischiern mehr den Säugetieren (und Amphibien und Eidechsen), wobei die Knochenstruktur hier auf eine langsamere Knochenbildung deutet; letzteres scheint der primitive Zustand bei Tetrapoden zu sein. Insgesamt ist der Lamellenbau der Ornithomimiden und Vögel irregulärer infolge schnelleren Knochenwachstums.

Pigmentierung bei vogelähnlichen Dinosauriern und Vögeln:

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Fossilien der Jehol-Group (131 – 120 MA) wie *Sinornithosaurus*, *Sinosauropteryx* und *Confuciusornis* offenbarten melaninhaltige Organellen (Melanosomen) mit Eumelanin (schwarz, grau) und Phaeomelanin (rotbraun, haselnussfarben, braun bis gelb); beide Melanosomentypen unterscheiden sich wie bei modernen Vögeln in ihrer Form und Größe. Melanosomen sind gegenüber physikalisch-chemischen Abbauprozessen resistenter als Keratin von Federn und Haaren.

Eumelanosomen kommen nur in den dunklen Bändern von gebänderten Federn vor, nicht in hellen Bändern. Die Melanosomen beweisen, dass es sich bei den Integumentstrukturen von *Sinosauropteryx* tatsächlich um Epidermisstrukturen wie Federn und deren Vorläufer (und nicht um Kollagen-Fasern, die als innere Verstärkung in die Weichteile eingelagert sind) handelt.

Allerdings weist die Farberhaltung auf den Schuppen von *Psittacosaurus* SMF R 4970 darauf hin, dass die Melanosomen in den Integumentstrukturen von *Sinosauropteryx* auch dadurch erklärt werden könnten, dass sie aus der darüber liegenden, sich zersetzenden Haut absorbiert wurden. Sie wären dann doch kein Beweis, dass es sich bei

den melanosomenhaltigen Integumentstrukturen tatsächlich um epidermale Strukturen wie z.B. Federvorläufer handeln muss (Natwiss. 97, 479).

So ließ sich sogar die Farbe des Schwanzes von *Sinosauropteryx* ermitteln: aufgrund der Melanosomen in den Protofedern lässt sich aussagen, dass er abwechselnd weiß und orange/rötlich-braun geringelt war (dunkle Streifen). Möglicherweise war auch der Borstenkamm entlang des Rückens rötlich-braun. Weitergehende Untersuchungen zeigten dann, dass *Sinosauropteryx* – wie *Psittacosaurus* und der Ankylosaurier *Borealopelta* – über eine Tarnfärbung verfügte (dunkler auf der Körperoberseite, heller auf der Unterseite) und demnach in offenen Habitaten lebte. Außerdem verfügte er wie Waschbären über eine „Banditenmaske“ am Kopf – vermutlich, um auf diese Weise Blendungseffekte zu reduzieren (Nat. 551: 17).

Bei *Confuciusornis* zeigt ein Wechsel im relativen Anteil der beiden Melanosomentypen innerhalb derselben Federn, dass die einzelnen Federn selbst in ihrem Verlauf in der Farbe variierten. Offen bleibt weiterhin, ob die Federn zunächst zum Zweck der Farbgebung entstanden und dann erst sekundär z.B. zur Isolierung und zum Fliegen kooptiert wurden, oder ob sie zunächst aus Gründen der Thermoisolation entwickelt wurden.

Melanosomen sind mit Lysosomen verwandte Organellen in pigmentierten Zellen, die das Melanin beinhalten. Sie sind an der Farbgebung der Federn bei modernen Vögeln beteiligt und in den Fossilien – morphologisch identisch mit modernen Melanosomen – in der Position erhalten, in der sie sich auch beim lebenden Tier befanden. Sie sind gegenüber chemischem oder physikalischem Abbau unter vielen Bedingungen sogar resistenter als beispielsweise das Keratin der Federn oder Haare (Sci. 327, 508; Nat. 463, 1075).

Insgesamt zeigten eingehende Untersuchungen fossiler Federn, Säuger und Amphibien, dass die Weichkörperumrisse von Wirbeltieren an Fossilfundstätten mit außergewöhnlich guter Erhaltung generell durch Melanin bedingt sind (dessen chemische Struktur durch hohe Temperaturen oder hohen Druck verändert sein kann). Kugelförmige oder längliche Strukturen, die man bisher als Reste fossilisierter Bakterien interpretierte, stellen in Wirklichkeit Melanin bzw. Reste von Melanosomen dar (PNAS 112: 12592).

Man vermutet heute sogar, dass die Farbe eine wichtige Rolle spielte, dass sich aus Filamenten oder Borsten flächige Federn entwickelten: Dinosaurier konnten (wie andere Reptilien und Vögel) sehr gut sehen; sie haben vier Zapfentypen (statt drei beim Menschen). Daher dürften Aussehen und Farbe auch bei der Partnerwahl eine große Rolle gespielt haben. Bei den Vögeln sind Strukturfarben (durch Beugung, Streuung, Interferenz) von herausragender Bedeutung; sie entstehen, wenn Sonnenlicht auf eine strukturierte Oberfläche scheint. Strukturfarben setzen aber zwingend einen flächigen Untergrund voraus; Borsten können keine schillernden Leuchteffekte entfalten. Außerdem ermöglichen flächige Federn eine bessere thermische Isolation als Borsten.

Die Generierung von schillernden Farbeffekten z.B. bei der Balz könnte daher den primären Anlass für die Entstehung flächiger Federn aus filamentösen Strukturen geboten haben. Kratzspuren von großen Theropoden (ca. 100 MA alt) aus Colorado deuten auf ein vogelartiges Balzverhalten (BdW 9/18: 16).

Studien an einem Flugsaurier (*Tupandactylus imperator*) lassen allerdings Zweifel aufkommen, ob aus der Form der Melanosomen immer korrekt auf den darin enthaltenen Melanin-Typ (Eumelanin versus Phaeomelanin) und damit die Färbung des Tieres geschlossen werden kann. So

ließ sich aus dem Kopfkamm des Flugsauriers eindeutig (chemisch definiert) Eumelanin isolieren, die zugehörigen Melanosomen unterschieden sich in ihrer Form aber nicht von jenen, die bei modernen Wirbeltieren Phaeomelanin enthalten. Farbrekonstruktionen von *Sinosauropteryx*, *Anchiornis*, *Yi qi* und *Psittacosaurus* beruhen ausschließlich auf der Form von Melanosomen-Abdrücken (indem deren Form suggeriert, sie enthielten Phaeomelanin) und nicht auf der chemischen Charakterisierung des Melanins, was insoweit Zweifel über die Korrektheit der Farbrekonstruktionen aufkommen lässt. Nur selten finden sich dreidimensional erhaltene Phaeomelanosomen; Phaeomelanin selbst ist ebenfalls nur sehr selten erhalten. Dies spricht dafür, dass es nicht so robust ist wie Eumelanin; es wandelt sich vermutlich schneller in andere Substanzen um (Sci. Rep. 9: 15947).

orni-orni ukre

9. Archosauria: Ornithischia

Integumentstrukturen: im Jahr 2009 wurde ein Heterodontosauride (der letzte Vertreter der Familie und der einzige Nachweis der Familie in Asien) aus der Jehol-Gruppe beschrieben (*Tianyulong*), der an drei Stellen am Körperstamm (in der Nähe der Wirbelsäule) Reste von einfachen filamentösen Integumentstrukturen (recht starr, unverzweigt, 0,4 mm Durchmesser) aufwies, entlang des Schwanzes bis 6 cm lang. Dass es sich nicht um Kollagenfasern handelt, die in der Haut lagen (dermal im Sinne in der Haut gelegener Versteifungsstrukturen), sondern um externe (=epidermale) Integumentstrukturen, wird einerseits durch die Länge (am Schwanz bis 6 cm lang) untermauert, andererseits gibt es Indizien, dass die Filamente hohl waren (Kollagenfasern sind nicht hohl). Außerdem sind die Filamente im Schwanzbereich extrem lang und dürften nicht der inneren Verfestigung des Schwanzes gedient haben, zumal die Schwanzwirbelsäule sowieso durch verknöcherte Sehnen versteift war.

Der Fund ist besonders deshalb so bemerkenswert, weil Heterodontosauridae (nach *Pisanosaurus*) die basalsten Ornithischia darstellen. Entweder waren entsprechende Integumentstrukturen („Protofedern“) schon im gemeinsamen Vorfahren der Saurischia und Ornithischia vorhanden und gingen in der weiteren Evolution der Dinosaurier in mehreren Linien verloren (viele Dinosaurier hatten bekannterweise Schuppen), oder die Integumentstrukturen entstanden mehrfach konvergent. In der Theropodenlinie finden sich Protofedern erst in weit abgeleiteten Formen, nicht an der Basis der Theropoda (spricht eher für Konvergenz). Stegosaurier, Hadrosaurier, Sauropodomorpha und basale Theropoden waren beschuppt, wie man von Hautabdrücken weiß.

Die Strukturen ähneln grundsätzlich denen von *Psittacosaurus*; bei letzterem sind sie aber auf den Schwanz beschränkt, noch starrer und weiter auseinander stehend. Ähnlichkeit besteht auch mit den einfachen unverzweigten Integumentstrukturen von *Sinosauropteryx* (ein basaler Coelurosaurier); allerdings sind letztere kürzer und dünner. In anderen Theropoden sind die unverzweigten Filamente dagegen mehr oder weniger gebündelt oder die Filamente sind sogar verzweigt; insgesamt gesehen sind die Integumentstrukturen der Theropoden weniger starr (Nat. 458, 333 + 293, Natwiss. R. 6/09, 311).

- a) **Ornithopoda:** Fam. Iguanodontidae (iwS. ab Dogger, ieS. ab Berrias bis Alb) mit *Iguanodon* (9 m lang, 5 m hoch, 4,5 t; überwiegend vierfüßig). In der U-Kreide Übergangsformen zwischen *Iguanodon* und Hadrosauriern (*Ouranosaurus*, *Probactrosaurus*). Iguanodonten lebten wie andere pflanzenfressende Saurier in großen Herden (Schutz).

Fam. Heterodontosauridae (? O-Trias, Hettang bis U-Kreide): in der U-Kreide in China mit einer Art (*Tianyulong*) nachgewiesen; einziger Nachweis der Familie in Asien. Einfache Integumentstrukturen (s.o.). Basaler Heterodontosauridae (obwohl letzter Nachweis!), keine speziellen Adaptationen an Herbivorie, wie sie sich schon im Lias bei *Heterodontosaurus* finden (z.B. hochkronige Zähne; Abnutzungsfacetten als Nachweis für eine Okklusion).

Fam. indet., evtl. in der Nähe der Heterodontosauridae: *Echinodon* (?Malm, Berrias, 0,6 m)

Fam. Hypsilophodontidae (Bathon bis Maastricht):

Hypsilophodon (Wealden Nordamerikas und Europas, 1,5, naA 2,4 m): z.T. primitivere Merkmale als Hypsilophodontidae des Malm: im Oberkiefer "Schneidezähne" (beim Kieferschluss bildeten sie mit dem zahnlosen Hornschnabel des Unterkiefers ein wirksames Instrument zum Abweiden), Füße vierzehig. Evtl. Panzerung in Form zweier Reihen dünner Knochenschuppen beidseits der Rückenlinie (umstritten). Schneller Läufer. Kleiner Schädel, große Augen, knochiger Schnabel, Backentaschen, Kiefer mit ca. 30 meißelförmigen Zähnen. Ausfallende Zähne wurden durch neue Zähne ersetzt. (NaA. Hauterive bis Barreme).

Fulgurotherium (Alb, Australien, 1 – 1,5 m, naA2 m). Stellung zu Hypsilophodontidae fraglich.

Tenontosaurus (Apt/Alb Nordamerikas, 7,3 m, 115 MA): ungewöhnlich großer Hypsilophodontide, iguanodontenähnlich (besonders Schädel), nur die Zähne sprechen zugunsten der Fam. Hypsilophodontidae. Überwiegend vierfüßig, dicker, schwerer Schwanz > ½ Körperlänge. Arme länger und kräftiger als bei anderen Hypsilophodontidae. Gewicht ca. 900 kg.

Fam. Camptosauridae: Kimmeridge bis Barreme (Europa) (s. Malm)

Camptosaurus: Malm bis U-Kreide (s. O-Jura)

Fam. Iguanodontidae (Dogger bzw. Berrias bis O-Kreide, nach BRI Berrias bis Alb); Maximum der Diversität und Verbreitung in der ob. U-Kreide; Niedergang ab M-Kreide.

Laut □□□□□□□□paraphyletische Gruppe mit zunehmendem Erwerb der abgeleiteten Merkmale der Hadrosaurier.

Iguanodon (Europa, Nordamerika, Asien, Afrika; 9 m lang, 5 m hoch, 4,5 t), überwiegend vierfüßig, konnte sich aber auch aufrichten und zweibeinig gehen; Gleichgewicht dann durch den langen, kräftigen Schwanz gesichert. Vorgezogene Schnauze mit mächtigen schnabelähnlichen Kiefern. Beine säulenartig; die fünf Finger der Vordergliedmaßen konnten weit abgespreizt werden, 3 Finger mit hufartigen Nägeln, kleiner Finger extrem beweglich, Daumen dornartig abstehend. Fast gesamte Unterkreide hindurch, lt. MÜLLER Purbeck bis Alb, naA sogar Kimmeridge bis Cenoman. Dreizehige Hufe, aber vierzehige Hand mit zusätzlichem Daumendorn (5. Finger). Stumpfer, zahnloser Schnabel; Mahlzähne 5 cm lang. Daumendorn vermutlich zur Verteidigung. Schädel pferdeähnlich.

Vectisaurus (Europa, 4 m, Wealden/130 MA): sehr ähnlich wie *Iguanodon*, Zeitgenosse, evtl. gleiche Gattung, aber lange nach oben gerichtete Wirbelfortsätze, daher evtl. Vorläufer von Ornithischia mit Rückensegel wie z.B. *Ouranosaurus*.

Muttaborrasaurus (Australien, Alb, 7,3 m, naA 9 m) sehr ähnlich *Iguanodon*, aber Knochenhöcker auf der Schnauze. Sehr große Nasenöffnungen.

Hadrosauroidea:

Ouranosaurus (Afrika, 7 m, Apt/Alb): hohes Rückensegel (?)* (wirbelfortsatzgestützt) von der Schulter bis zur Schwanzmitte, evtl. zur Wärmeregulation (Wärmeabgabe zur Vermeidung von Überhitzung in Afrika, da auch der gleichzeitig am

gleichen Ort lebende *Spinosaurus* ein derartiges Rückensegel - konvergent - trug). Körper und Schwanz waren wegen der langen Wirbelfortsätze relativ steif, stattdessen sehr flexibler Hals. Schädel lang und flach mit breiter, flacher Schnauze sowie Knochenhöcker auf dem Schädel als Merkmale, die an Entenschnabelsaurier erinnern, Hinterbeine, Hals, und Handanatomie ähnlich *Iguanodon*. Überwiegend vierfüßig.

* Messungen und Vergleiche mit Pelycosauriern und Bisons und anderen rezenten Fetthöckerträgern ergaben, dass *Ouranosaurus* anstelle des bisher angenommenen pelycosaurierähnlichen Segels einen großen, dornfortsatz-gestützten Fetthöcker als Energiereserve (für lange Wanderungen?) und evtl. als Hitzeschild trug (s. *Spinosaurus*).

Altirhinus (Barreme bis Alb Asiens, 8 m). Ad Hadrosauroidea.

Probactrosaurus (China, Barreme bis Apt, 6 m): Bezahnung steht zwischen Iguanodontidae und Hadrosauridae. Erinnert mit dem langen, abgeflachten Schädel bereits an Hadrosaurier. Schmale Schnauze, langer Unterkiefer, flache Backenmahlzähne.

b) **Thyreophora**

Leaellynasaura (Alb, 105 MA; Australien, 1 m): große Augen, „Polarsaurier“, schneller Läufer, Waldbewohner, evtl. Winterschläfer. Mahlzähne mit hohen Leisten. Inc. sed.; wird neuerdings nicht mehr bei den Hypsilophodontidae eingeordnet, sondern eher ein basaler Thyreophora oder in der Nähe der Thyreophora. Kombination primitiver Merkmale. Insgesamt gesehen primitiver Ornithischia (Genasauria).

b1) **Stegosauria**: Rückgang nach Maximum im Malm

Fam. Stegosauridae (Dogger bis O-Kreide; BRI: Bathon bis Coniac):

Wuerhosaurus (Valangin Chinas, 6 m, naA 8 m, fragmentarisch bekannt), einer der wenigen Stegosaurier, die bis in die U-Kreide überlebten (drastischer Einbruch gegenüber dem Malm). Allerdings fand sich im Coniac Indiens noch ein äußerst strittiger Stegosaurier (*Dravidosaurus*), evtl. aufgrund der Isolation Indiens. *Wuerhosaurus* besaß statt der sonst bei Stegosauriern üblichen langen, spitz oder dreieckig endenden Rückenplatten langgestreckte, leicht abgerundete Platten in zwei Reihen; mit breiter Basis ansitzend, aber nur sehr niedrig.

b2) starker Anstieg der **Ankylosauria** (i.e.S. ab Callov, naA ab Malm). Schädel als schwere, kastenförmige Konstruktion; Schädelknochen massiv von Hautknochenplatten überwachsen, die auch das obere Temporalfenster (und meistens auch das untere) bedecken; nur eine kleine Augenhöhle und die Nasenöffnung bleiben etwas offen (zum Teil aber ebenfalls überwachsen). Im Laufe der Evolution Tendenz zur Zunahme der Panzerung: frühe Nodosauridae wie *Polacanthus* mit stacheligen Platten an den Flanken und massivem Panzer aus verschmolzenen kleinen Platten an den Hüften; spätere Formen wie *Ankylosaurus*, *Euoplocephalus* mit breiten gepanzerten Schädeln und einem Körperpanzer aus Platten am Hals, Rumpf und Schwanz. Die knöcherne Keule am Schwanzende entsteht dabei durch Verschmelzung der letzten Schwanzwirbel mit den Hautknochenplatten (BENTON).

Minmi (Apt Australiens, 3 m): ältester Ankylosaurier der Südhalbkugel; recht klein, Haut mit unterschiedlich geformten Knochenplatten besetzt. Relativ lange Beine. Auch der Bauch war gepanzert. Der Urform der Ankylosaurier nahestehend, noch nicht

bestachelt; spätere Ankylosaurier wurden größer und entwickelten Stacheln. Von *Minmi* wurden sogar versteinerte Sehnen erhalten. *Minmi* könnte darauf deuten, dass Australien eine wichtige Rolle bei der Evolution der Ankylosaurier gespielt hat (ebenso wie *Muttabarasaurus* bei den Ornithopoden). Kladistisch basal stehend, vor der Dichotomie in die Familien Ankylosauridae und Nodosauridae.

Fam. Nodosauridae (Callov bis Maastricht). Die Nodosauridae erschienen im Fossilnachweis vor den Ankylosauridae. Benannt nach den knotigen Knochenwülsten in ihrer Haut.

Unterschiede zu den Ankylosauridae (BRI: Apt bis Maastricht; naA ab Callov): Nodosauridae hatten schlankere, längere Beine und keine Schwanzkeule.

Sauropelta (Apt Nordamerikas, 7,6 m, ca. 3 t): massig, rundherum mit gekielten, mit Horn bedeckten Platten geschützt. Starker, aber sehr beweglicher Panzer über dem Rücken. Seitliche Angriffe wurden mit den zahlreichen scharfen Dornen abgewehrt, die seitlich herausragten. Langsamer Pflanzenfresser.

Pawpawsaurus (Alb Nordamerikas, 4,5 m)

Silvisaurus (Apt Nordamerikas, 3,4 m): nodosauridae-typischer schwerer Knochenpanzer, kräftige seitliche Dornen. Im vorderen Oberkiefer im Gegensatz zu späteren Nodosauridae noch bezahnt, daher primitives Merkmal und evtl. Ausgangsform der Nodosauridae. Schädel (wie bei vielen Ankylosauriern) in Leichtbauweise mit vielen Höhlungen und Luftkanälen; letztere dienten evtl. auch der Lauterzeugung.

Gastonia (Barreme, Nordamerika, 5 – 6 m, 1.9 t): viele flache Knochendornen auf Nacken, Flanken, auch Schwanz. Am längsten waren die Dorne im Schulterbereich (30 cm); dreieckige Knochenplatten in Reihen auf dem Rücken. Einer der am schwersten gebauten Nodosauriden, ähnlich *Polacanthus*. Keine Schwanzkeule, dafür mehrere Reihen scharfer Schwanzdorne (Cedar Mountain Formation).

Borealopelta (Alb Kanadas), dreidimensionale, artikulierte Erhaltung mit Weichgewebe und Melanosomen, einer der besterhaltenen Dinosaurier überhaupt (2011 gefunden); besondere Erhaltung durch sehr schnelle Sedimentbedeckung; kaum verdrückt oder abgeplattet, in „fast lebendiger“ Form erhalten. Tarnfärbung. Länge 5,5 m / 1,3 t.

Fam. Ankylosauridae:

Hylaeosaurus (spätes Valangin Europas, 6 m): schmaler Kopf, gepanzerter Körper und Schwanz, auf den Flanken nach außen ragende Dornen.

Polacanthus (Wealden bis Barreme Europas, 5 m), Zeitgenosse von *Hylaeosaurus*, evtl. gleiche Gattung. Zwei Reihen kleiner senkrechter Dornen auf voller Schwanzlänge. Stachelige Platten entlang der Flanken. Körperpanzer aus verschmolzenen kleinen Platten über den Hüften

Osteologische Untersuchungen an den „Knochenplatten“ von Ankylosauriern ergaben, dass sie aus Bündeln von strukturbildenden Fasern aufgebaut sind, die in einer ganz bestimmten Weise parallel, quer und senkrecht zur Oberfläche der Platten angeordnet sind: ein leichtes, sehr widerstandsfähiges Design, das Krafteinwirkungen aus allen Richtungen in idealer Weise abfedert und die Penetration scharfer Objekte effektiv verhindert (Sci. 306, 965; s. auch O-Kreide).

c) **Marginocephalia**

- c1) **Pachycephalosauria: Fam. Pachycephalosauridae:** 1 Gatt. in der U-Kreide (*Yaverlandia*, Barreme Englands), ansonsten O-Kreide (Barreme bis Maastricht; kosmopol.): Dickkopfechsen mit kuppelförmigem Schädel mit Schädelkalotten aus enorm verdickten Knochen; einige Arten trugen hinten am Kopf und an den Seiten, sogar auf der Schnauze, knöcherne Halskrausen, Knubbel oder spitze Auswüchse.

Lebensweise evtl. analog rez. Dickhornschafen (Rangordnungskämpfe in Herden).
NaA. steht *Stenopelix* aus dem Berrias Europas an der Basis der Pachycephalosaurier
(umstritten). Auch zu Zuordnung von *Yaverlandia* zu den Pachycephalosauriern ist nicht
allgemein anerkannt.

Osteologische Untersuchungen ergaben allerdings neuerdings, dass es keine
Anzeichen dafür gibt, dass die dicken Schädelknochen besondere Kräfte aufnehmen
und abfedern mussten bzw. dass sie fürs Kopfstoßen zum Einsatz kamen; sie
enthalten viele Bündel von Fasern, die typischerweise Bänder verankern; vielleicht
haben sie ja einen kräftigen Kamm auf dem Kopf verankert, z.B. zur Schaustellung
(Sci. 306, 962).

- c2) **Ceratopsia:** ältester Ceratopsia ist *Yinlong* aus dem Oxfordium Chinas, der ebenso die
Chaoyangsaurus aus dem Tithon noch vor der Dichotomie Psittacosaurier/
Neoceratopsia steht. Dessen Datierung war unsicher; jedenfalls unterhalb der
untersten Yixian-Formation und damit > 128 MA, evtl. oberster Jura.

Die Ceratopsia sind von einer UO auf eine Infraordnung reduziert worden. Die UO
Ceratopsia umfasst dann die Infra-Ordnungen Ceratopsia, Ornithomimida und
Pachycephalosauria.

Gemeinsame Merkmale der Ceratopsia: schnabelartiges (papageienähnliches)
Maul; Größe zwischen Truthahn und Elefant; einige Arten trugen Hörner und
Knochenschilder, andere nicht.

Psittacosauria in der mittl./späten U-Kreide als Schwestergruppe der gleichzeitig
(ebenfalls in der untersten Yixian-Formation) auftretenden **Neoceratopsia**,
die aber erst in der Oberkreide (ab ca. 85 MA) bedeutend werden. Nachweis
der Brutpflege bei *Psittacosaurus*: in Liaoning wurde ein adultes Skelett
dreidimensional über 34 etwa gleich großen Juvenilen auf einer Platte von
ca 0,5 qm gefunden, die wahrscheinlich durch ein katastrophisches Ereignis
lebend begraben wurden; der räumliche Zusammenhang spricht für eine
Betreuung der Jungen durch ein Elterntier, wobei die Jungen schon relativ
groß, also nicht ganz frisch geschlüpft waren. Die Befunde deuten darauf, dass
die Brutfürsorge nach dem Schlüpfen eine allgemeine Eigenschaft der Archo-
sauria ist und nicht bei Vögeln und Krokodilen konvergent entstanden ist, sondern
schon in gemeinsamen Vorfahren vorhanden gewesen sein könnte. Die Schädel
waren im Gegensatz zu anderen Skelettelementen nicht überlagert, was darauf
deutet, dass die Jungen bis zuletzt dicht zusammengedrängt waren. Insgesamt
Indiz für eine intensive und länger anhaltende Brutpflege (Natw. Ru. 1/05, 29).

An anderer Stelle wird von einer Herde von 6 juvenilen *Psittacosaurus* berichtet,
die aufgrund ihrer Altersstruktur aus zwei verschiedenen Altersgruppen
zusammengesetzt ist. Ceratopsia lebten also schon früher als bisher angenommen
in Herden, d.h. auch vor der Evolution ausgefelter Hörner (Palaeont. 50, 1023).

Psittacosauria nur in der mittl. (Yixian-Formation) und der höheren U-Kreide (ab
124 MA) Ostasiens; der noch recht grazile Körperbau deutet auf eine Abstammung
von den Hypsilophodontiden.

Wie letztere konnten die Psittacosauria sich noch aufrichten und auf der
Flucht auf zwei Beinen laufen. *Archaeoceratops* (Alb), ein früher Neoceratopside,
war bereits durch einen relativ großen Schädel gekennzeichnet und

vermutlich obligat quadrupedal.

Fam. Psittacosauridae (höhere U-Kreide, mind. Barreme und Apt; BRI: Berrias bis Alb); mind.

9 valide Arten:

Psittacosaurus (ob. Barreme bis Alb Ostasiens, 2, naA 2,5 m): viereckiger Schädel, vorn zahnloser Hornkiefer, dicker Knochenkamm quer über dem Schädel als Muskelansatz, später entwickelte sich hieraus das knöcherne Nackenschild der Ceratopsia. Wangen mit einem Paar horn-ähnlicher Fortsätze; hieraus entwickelten sich später die Dornen an den Seiten der knöchernen Nackenschilder. Gastrolithen. Erster Dinosaurier mit einem Schnabel zum Rupfen von Pflanzen. Zweibeiniger Gang. Wangenknochen bereits stark ausgeprägt – hier entwickelten sich dann bei späteren Formen die Hörner. Insgesamt gesehen noch ornithopodenartiger Körperbau, aber schon ceratopsierartige Schädel. (*Protoceratops* aus der unteren Oberkreide Chinas war dagegen schon vierfüßig).

Ein *Psittacosaurus* aus der Yixian-Formation Chinas weist ca. 100 lange (ca. 16 cm) büsten-ähnliche Integumentstrukturen auf einem 24 cm langen Abschnitt der Mittellinie (nicht lateral!) des proximalen Drittels des Schwanzes auf, die tief in der Haut verankert sind und bis zu den Schwanzwirbeln reichen; an der Basis ca. 1 mm breit, evtl. keratinisiert (gleiche Fluoreszenz-Phänomene wie bei den Hautschuppen), nach hinten (distal) ausgerichtet; unverzweigt; die Strukturen waren zylindrisch oder sogar tubulär, innen vermutlich hohl. Funktion unbekannt, sicherlich nicht aus thermoregulatorischen Gründen, eher im Sinne einer Signalfunktion z.B. bei Partnerwahl oder Rivalenkämpfen. Die fortgeschritteneren Ceratopsia verfügten zu diesem Zweck dann später über Hörner usw., denen man auch eine Rolle im Artverhalten unterstellt (als Indiz für komplexes Sozialverhalten). Die Strukturen sind auf die oben beschriebene Lokalisation am Körper beschränkt; Hautabdrücke aus den übrigen Körperregionen zeigen keinerlei Integumentstrukturen, sondern reptiltypische Schuppen (unregelmäßige Reihen langer, runder, plattenartiger Schuppen; dazwischen zahlreiche kleine, polygonale und tuberkelreiche Schuppen; an Bein und Schwanz ausschließlich tuberkelartige Schuppen).

Dies war der erste Nachweis von Integumentstrukturen bei einem Ornithischia und belegt, dass Integumentstrukturen bei Dinosauriern viel weiter verbreitet waren als bisher angenommen. Allerdings unterscheiden sich diese Integumentstrukturen sehr von den Protodermis bzw. Dermis der Theropoden; erstere sind viel länger, rigider und dicker, (Natwiss. 89, 361-365). Später wurden dann noch bei dem etwa gleich alten Heterodontosaurier *Tianyulong* Integumentstrukturen nachgewiesen – als zweitem Ornithischia.

Aufgrund desselben Exemplars (Senckenberg SMF R 4970, präpariert von Olaf Vogel) konnten konkrete Aussagen zum Aussehen (einschl. Färbung) von *Psittacosaurus* getroffen werden:

In den meisten Fällen, in denen die Hautstruktur von Dinosauriern erhalten ist, handelt es sich lediglich um Hautabdrücke. Bei SMF R 4970 wurden dagegen die Schuppen *tatsächlich* erhalten. Die Schuppen wurden offenbar noch nicht durch Minerale ersetzt.

Die Schuppen weisen – über das ganze Skelett hinweg – pigmentierte Impressionen auf, die allerdings bei den direkt auf Knochen liegenden Schuppen besonders kräftig erhalten sind. Insgesamt liegen drei Typen von Schuppen vor: große schildförmige Schuppen (bis maximal 10 mm Durchmesser); kleine polygonale Schuppen oder Tuberkel; runde kieselartige Schuppen. Die schildförmigen Schuppen waren dunkel gefärbt, die sie umgebenden Tuberkel (0,75 – 1,5 mm Durchmesser) variierten in der Farbe zwischen hell- und dunkelbraun. Über den Knochen ist die Farbe insgesamt intensiver erhalten – ein tieferes Schwarz bzw. ein helleres Bernsteinfarben/Braun, was der ursprünglichen Situation in vivo wohl am nächsten kommt. Insgesamt gesehen entstand so eine effektive Tarnfarbe (schwarze schildförmige Schuppen zwischen bräunlichen Tuberkeln). Unter den rezenten Tieren kommt die Agame *Agama atricollis* diesem Färbungsmuster am nächsten (große dunkle dornige Schuppen umgeben von kleineren und helleren Tuberkeln). **Der Gesamteindruck von *Psittacosaurus* ist damit dunkelbraun, aber Rücken fast schwarz, Bauchseite hell graubraun (Tarnfärbung: Konterschattierung).**

Somit war das Tier auf der Rückenseite dunkler, auf der Bauchseite heller, wie es sich ebenfalls bei vielen modernen Tieren findet. Schon bei Hadrosauriern hatte man festgestellt, dass größere Tuberkel dort

häufiger werden oder dominieren, wo der Körper der Sonne ausgesetzt ist, vor allem auf dem Rücken (Natwiss. 97, 479). Simulationen mit Modellen ergaben, dass diese Tarnung besonders in Wäldern hoch effektiv war; in offenen, lichtdurchfluteten Landschaften nutzte sie weniger. Daher vermutet man, dass *Psittacosaurus* im diffusen Licht geschlossener Wäldern lebt (Sci 353: 1190).

Des Weiteren zeigte die nähere Untersuchung der Schwanzborsten mit laser-stimulierter Fluoreszenz, dass diese tatsächlich evolutionäre Vorgänger der modernen Federn sind, vergleichbar dem borstenartigen Bart an der Brust heutiger Truthähne oder dem Stirnhorn der Wehrvögel. Sie traten in Bündeln von 3 bis 6 Borsten auf. Da der Schwanz nur teilweise mit ihnen bedeckt war, dürften sie nicht der Wärmeisolation gedient haben, sondern zu Zwecken der Kommunikation, z.B. Balz.

Neoceratopsia (Schwestergruppe der Psittacosaurier) sind ebenfalls bereits in der U-Kreide Australiens in polnahen Regionen sowie in China (*Liaceratops* in mind. 128 MA alten Schichten der untersten Yixian-Formation als ältester Neoceratopsia; *Archaeoceratops* im Alb; Kladogramm s. unten) und Korea (*Koreaceratops*, Alb) vertreten.

Liaoceratops ist der älteste und primitivste Neoceratopsia und spricht für eine basale Dichotomie zwischen Psittacosauriern und Neoceratopsiern; nur ein ganz kleines, schwach angedeutetes Horn am Os jugale; Körpergröße ähnlich *Psittacosaurus* und *Chaoyangsaurus*. Einige osteologische Merkmale intermediär zwischen Psittacosauriern und höheren Neoceratopsiern (Nat. 416, 314). Barreme. Sehr klein, Schädelänge des Holotyps nur 15 cm.

Kladogramm der Ceratopsia (Natwiss. 98: 39):

```

I--- Hypsilophodon
I--- Stegoceras (nicht gegeneinander aufgelöst)
    ab jetzt: CERATOPSIA
    --- Chaoyangsaurus (älter als unterste Yixian-Formation, evtl. oberster Jura; Tuchengzi-Formation, wohl Tithon)
        + Xuanhuaceratops (Tithon)
    --- Psittacosaurus mongoliensis + P. sinensis (ab unt. Yixian-Form.)
        ab jetzt: NEOCERATOPSIA
        --- Liaoceratops (unterste Yixian-Form., > 128 MA)
            --- Yamaceratops
            --- Archaeoceratops (Alb)
            --- Koreaceratops (ob. Alb)
            --- Cerasinops + (Montanoceratops + Leptoceratops + Udanoceratops + Prenoceratops)
            --- Graciliceratops
                ab jetzt: CORONOSAURIA - obligate Quadrupede!
                --- Bagaceratops (Campan) + Protoceratops
                --- Zuniceratops
                    ab jetzt: Ceratopsidae
                    --- Centrosaurus + Triceratops
    
```

Entwicklungstendenzen innerhalb der Ceratopsia: basale Ceratopsia wie *Yinlong* (Oxfordium Chinas) oder Psittacosauridae waren biped. Neoceratopsia gingen graduell – über ein Stadium fakultativen Quadrupedalismus – zum obligaten Vierfußgang über, wobei dieses Stadium erst bei den Coronosauria erreicht wurde. *Koreaceratops* und *Cerasinops* (Campan) waren wohl noch biped, *Graciliceratops*, *Leptoceratops* und *Protoceratops* waren mindestens fakultativ quadruped, evtl. obligat quadruped. Die großen Schädel dürften einen der Gründe dafür darstellen, dass abgeleitete Ceratopsia zum Vierfußgang übergehen mussten. Größe und Gewicht nahmen in der Evolution der Ceratopsia zu, proportional dazu verkürzten sich Schwanz und Beine; die zunächst

grazilen Füße wurden robuster; Metatarsalia wurden relativ kürzer und breiter, Phalangen kürzer und dicker, Schädelgröße und Länge des Stammes nahmen zu.

Verschiedene Auffassungen bestehen darüber, in welchem Umfang Ceratopsia schwimmfähig waren. Die langen kaudalen Dornfortsätze von *Protoceratops* wurden als Adaptation ans Schwimmen aufgefasst (ebenso wie die großen Füße und die Form des lateral abgeflachten Schwanzes); er könnte amphibisch gelebt haben, und fand sich im Zusammenhang mit Teichen und Seen, aber auch äolischen Sedimenten. *Bagaceratops* soll ebenfalls mit stark aquatischer Komponente gelebt haben, *Leptoceratops* am wenigsten aquatisch, auch wenn gerade dieser wie auch *Montanoceratops* auch aus Flusssedimenten bekannt ist. Auch *Koreaceratops* könnte nach der Form der Dornfortsätze ein guter Schwimmer gewesen sein, dies ist aber keinesfalls gesichert. Psittacosauriern fehlt eine aufs Schwimmen hindeutende Morphologie des Schwanzes, dennoch finden sie sich aber häufig im Kontext aquatischer (lakustriner) Ablagerungen (Natwiss. 98: 39).

Ceratopsia entstanden in Asien mit *Yinlong* aus dem Oxfordium Chinas als basalstem Taxon. Die basalsten Neoceratopsia beschränkten sich ebenfalls auf den oberen Jura und die U-Kreide von China, einige Psittacosaurier kamen aber auch in Westsibirien, der Mongolei und ggf. Thailand vor. In der Oberkreide lebten basale Neoceratopsia auch in Nordamerika. Ceratopsidae finden sich im Santon bis Maastricht Nordamerikas, aber auch in China (*Sinoceratops*) und Usbekistan (*Turanoceratops*, Stellung nicht ganz sicher) (Natwiss. 98: 39).

"Polarsaurier": 1989 wurden Dinosaurier entdeckt, die vor 115 bis 105 MA (neuere Angaben!) in der Nähe des damaligen Südpols lebten:

Bewaldet; Durchschnittstemperatur 5 Grad, konnte aber bis - 6 Grad absinken; mittl. Jahrestemp. zwischen 0 und 8 Grad, maximal 10 Grad [verschiedene Methoden und Studien, daher divergierende Angaben; jährliche Durchschnittstemp. nach anderen Methoden: - 6 bis + 3 Grad bzw. naA. - 7 bis + 3 Grad; gegen derartig niedrige Werte sprechen die hohe Diversität der Flora und dass einige Bäume viel größer wurden als in vergleichbarem Klima heutzutage; bis heute konnte der Widerspruch zwischen den Temperaturdaten und dem komplexen Ökosystem nicht gelöst werden]; im Winter dreimonatige Dunkelheit, Sommer kühl und naß; geologischer Nachweis von Permafrost, Eiskeilen und Eishügeln.

Gefunden wurden 3 pflanzen-, 3 fleischfressende Dinosaurierarten, dazu Flugsaurier und Schildkrötenähnliche und Labyrinthodontia (*Koolasuchus*). Größe (Höhe) der Dinosaurier max. 2 m, also deutlich kleiner als in wärmeren Regionen. In derselben Fauna persistierte auch der sonst auf den Malm beschränkte *Allosaurus* (Isolation!), erreichte aber nur Mannshöhe (alio loco 5 m hoch). 4 Gattungen von Hysilophodontidae (z.B. *Qantassasaurus*, 115 MA; *Leaellynasaura*, 110 MA – letzterer neuerdings basaler positioniert) mit großen Augen bzw. großen Sehlappen im Gehirn (erkennbar an Ausgüssen der Schädelkalotte); histologischer Nachweis permanent wachsenden Knochens, was darauf deutet, dass die Tiere das ganze Jahr über aktiv waren (kein Winterschlaf, somit gute Adaptation an die polaren Lebensbedingungen); ein Ausweichen in nördliche Gebiete war für so kleine Dinosaurier unwahrscheinlich, zumal sie auch durch Meeresstraßen von nördlicheren Landgebieten abgeschlossen waren. SE-Australien war zu dieser Zeit zugleich ein Refugium für altertümliche Landvertebraten, aber auch einer der Orte für den frühen Nachweis neuer Gruppen wie Protoceratopsia, Dromaeosauriden, Ornithomimiden und Oviraptorosauria. Das Überleben der Labyrinthodontia wird mit der größeren Toleranz von Amphibien gegenüber kälterem Wasser im Vergleich mit Krokodilen erklärt; als die Temperaturen

gegen Ende der U-Kreide in SE-Australien anstiegen, wurden die Labyrinthodontier offenbar endgültig von den Krokodilen verdrängt.

Fundspektrum:

- kleiner *Allosaurus* (Reliktform, längster Überlebender der Gattung; Länge ca. 6 m, aufgerichtet ca. 2,2 m hoch, Kopf ca. 60 cm lang; $\frac{1}{2}$ t; Alter 112 – 104 MA; anderswo waren die Allosauriden schon seit 30 MA erloschen)
- Ornithomimosaurier (frühester Fund allerdings im Malm Afrikas; weltweite Verbreitung in der Oberkreide)
- **Oviraptorartige** (ältester Fund außerhalb Chinas; weite Verbreitung in der O-Kreide) (älter sind *Incisivosaurus* aus der unteren Yixian-Formation sowie der etwas jüngere *Caudipteryx*)
- älteste Funde von **Neoceratopsiden** außerhalb Chinas
- Hypsilophodonten (Dogger bis O-Kreide)
- *Leaellynasaura* (2 m lang, aufgerichtet 1,3 m hoch, 10 kg. Alter ca. 112 – 104 MA)
- Flugsaurier
- Plesiosaurier (bewohnten Binnengewässer!)
- Ankylosauria.
Sauropoda fehlen im Fundmaterial der Polarsaurier, wurden aber weiter nördlich in niederen Breiten Australiens nachgewiesen

Insgesamt gab es also einen Trend zur Kleinheit: *Allosaurus* mannsgroß, kein Hypsilophodontide war größer als ein Mensch, Ankylosaurier und Ceratopsia schafsgroß. Es wurde allerdings eine Klaue einer unbekannt Form gefunden, die evtl. dem europ. *Baryonyx* geähnelt haben könnte und bis 8 m lang gewesen sein könnte. Der Südosten Australiens war damals eine Halbinsel, auf der die Tiere gefangen waren: hätten sie in nördl. Breiten wandern wollen, hätten sie zunächst Hunderte von Kilometern westwärts wandern müssen; das hätte sich energetisch nicht gelohnt, da der zusätzliche Energieaufwand in keinem Verhältnis zu dem Energiegewinn durch das wärmere Klima im Norden gestanden hätte. Die oberkreidischen Polarsaurier der Nordhalbkugel waren dagegen deutlich größer: sie hätten im Winter nach Süden ausweichen können (obwohl es umstritten ist, ob sie dies wirklich taten). Allerdings wird für die Oberkreide im Nordpolgebiet neuerdings ein wärmeres Klima angenommen als bisher (s. O-Kreide, Klima).

Als Nahrungsangebot der australischen Population kamen Araukarienwälder infrage; innerhalb des Polarkreises wuchsen Nadelbäume, Ginkgos, Farne, Cycadeen, Laub- und Lebermoose; nur wenige Pollenfunde von Angiospermen. Die Pflanzen waren synchron laubabwerfend; der Reichtum an Farnen und Moosen spricht für hohe Feuchtigkeit das ganze Jahr über. Dauer der Polarnacht je nach palaeogeogr. Breite 6 Wochen bis 4 $\frac{1}{2}$ Monate. Als Reaktion auf die reduzierten Lichtverhältnisse hatten die Hypsilophodontiden große Augen und ein großes Gehirn mit gut entwickeltem Sehlappen; auch dies spricht dafür, daß die Tiere in den dunklen Jahreszeiten an Ort und Stelle blieben und keine Wanderungen nach Norden vornahmen; ebenso wie Jungtierfossilien (aber keine Eierschalenreste!).

Es gibt Anzeichen, daß verschiedene Sauriergruppen sich in Gondwana (also der Region der Polarsaurier) entwickelten und sich von hier aus nordwärts ausbreiteten; so stammen die ältesten Funde der Ornithomimosaurier aus dem Malm Ostafrikas. Möglicherweise lag im südlichen Gondwana ein Zentrum für die Entstehung vieler Sauriergruppen, die sich dann in der mittl. Kreide weltweit ausbreiteten und die Saurierfauna der Oberkreide dann weltweit bestimmten.

Umgekehrt fächerten sich dort in der U-Kreide erst Formen allmählich auf, die zur gleichen Zeit andernorts schon ihre Blüte erlebten, z.B. die nur huhngroßen Hypsilophodonten in Gestalt und ökolog. Rolle der kleinen Känguruhs (Hypsilophodontidae = Bathon bis Maastricht). Daneben gilt aber auch Asien wegen relativer Isolation in der Unterkreide als ein weiteres Zentrum der

Entstehung neuer Dinosauriergruppen, z.B. Tyrannosauridae. Auch diese breiteten sich in der späteren Unterkreide u.a. nach Nordamerika aus.

Fundstellen von Polarsauriern der U-Kreide:

Victoria, Australien: Ankylosaurier, Plesiosaurier, Labyrinthodontia, Ornithomimiden, Carnosaurier, Dromaeosauridae, Crocodilia, Monotremata, 4 Gattungen Hypsilophodontidae, *Leaellynasaura*, Flugsaurier, Oviraptorosauridae, Testudinata, Protoceratopsia, *Allosaurus* (andernorts schon vor 30 MA erloschen!). Das reliktsche Überleben der großen Labyrinthodontier wird mit ihrer größeren Toleranz gegenüber kaltem Wasser im Gegensatz zu Krokodilen erklärt.

Sibirien: s. Malm: Stegosauridae, Sauropoda, kleine Carnosaurier

Im Jahr 2019 wurden perfekt erhaltene Federn aus Vögeln und kleinen fleischfressenden Dinosauriern aus sehr feinen Seesedimenten Australiens berichtet, von einfachen haar-ähnlichen Protofedern über Daunenfedern bis hin zu Federn flugfähiger Vögel (118 MA alt); leider keine Biomoleküle erhalten. Die Region lag damals südlich des südlichen Polarkreises und war durch monatliche Dunkelheit gekennzeichnet. Das dunkle Gefieder (große Mengen eumelanin-haltiger Melanosomen) könnten dazu gedient haben, Wärme zu absorbieren.

Ebenfalls in 2019 wurden Reste perinataler non-iguanodontider Ornithopoden aus dem Apt-Alb sowie Cenoman aus polaren Regionen des damaligen Australiens berichtet. Die kleine Körpergröße (< 1 kg im ersten Lebensjahr, ca. 20 kg erwachsen) schließt aus, dass die Tiere über lange Distanzen wandern konnten; die Ornithopoden brüteten demnach in hohen geographischen Paläobreiten (Sci. Rep. 9: 19600).

Insgesamt besiedelten die Polarsaurier der Jura und Kreide Gebiete bis 85 Grad N und 78 Grad S Paläobreite. Viele Fragen der Polarsaurier sind noch ungeklärt. In Nordamerika, wo in der Oberkreide Polarsaurier gefunden wurden, sind mittl. Jahrestemp. von 2 – 8 Grad, maximal aber 13 Grad anzunehmen (heute: Calgary/Alberta 4 Grad; Portland/Oregon 12 Grad); die Fauna der Oberkreide-Polarsaurier Nordamerikas bestand aus Ceratopsia, Tyrannosauriern, kleinen Raubsauriern (Troodontiden, Dromaeosauriern) und kleinen Pflanzenfressern (Hypsilophodontiden); sie alle zeigten große Ähnlichkeit mit den gleichzeitig weiter südlich lebenden Dinosauriern (Alberta, Wyoming, Montana); dagegen fehlen im Norden eindeutig wechselwarme Reptilien wie Krokodile und Eidechsen, die weiter südlich einen Großteil des Wirbeltierspektrums ausmachen. Man vermutet daher, dass die nordamerikanischen Polarsaurier der Oberkreide im Winter nach Süden auswanderten, während solche Wanderungen in wärmere Gebiete für die australischen Polarsaurier der Unterkreide ausgeschlossen werden können, weil die Route nach Norden durch unüberwindliche Meeresbereiche blockiert war. In Australien fanden sich einerseits Befunde für Permafrostböden (Eiskeile), die Temperatur für den Zeitraum zwischen 115 und 105 MA wird für diese Gegend auf –6 bis +3 Grad geschätzt, was auch durch Messungen des Sauerstoffisotopenverhältnisses (-2 bis +5 Grad) etwa bestätigt wird, während die Wuchshöhe mancher Bäume und die Pflanzenfunde insgesamt gegen ein so kaltes Klima sprechen. Krokodile fehlen hier ebenfalls (wie in Polarsaurierfaunen Nordamerikas). In keiner Polarsaurierfauna wurden je Wirbeltiergruppen gefunden, die ausschließlich auf diese hohen Breiten beschränkt waren. Die große Frage ist aber, wieso Dinosaurier – zumindest in Australien – in Polarregionen überwintern konnten, den „nuklearen Winter“ nach dem KTG-Ereignis aber nicht überstanden, trotz vermeintlicher Präadaptation an vergleichbare Verhältnisse (Natw. Rundsch. 6/2002 S. 321).

Kladogramm und zeitliche Verbreitung der Dinosaurier (nach SERENO 1999, Sci. 284, 2138):

SAURISCHIA:

SAUROPODOMORPHA:

a) **PROSAUROPODA** (? Carn, unt. Nor bis Bajoc):

--- *Riojasaurus*

ab jetzt: **Plateosauria** :

---- Massospondylidae (*Massospondylus*, *Yuannanosaurus*)

---- *Lufengosaurus*

---- Plateosauridae (*Sellosaurus*, *Plateosaurus*)

b) **SAUROPODA**

--- *Vulcanodon* (unt. Lias)

ab jetzt: **Eusauropoda:**

---- *Shunosaurus* (mittl. Dogger)

---- *Barapasaurus* (ob. Lias) + (paraph.) *Omeisaurus* (unt. Malm)

ab jetzt: **Neosauropoda**

i) --- **Diplodocoidea** (?M-Dogger bis ?U-Malm, U-Malm bis U-Maastricht)

---- Dicraeosauridae

---- Diplodocidae (lt. BRI ab Bajocium)

ii) --- **Macronaria**

---- *Haplocanthosaurus* (Malm)

--- *Camarasaurus* (mittl. Malm)

ab jetzt : **Titanosauriformes**

1) --- Brachiosauridae

(O-Dogger -Cenoman)

2) --- **Somphospondyli**

--- Euhelopus

--- Titanosauria

(?O-Dog.- U-Malm;

U-Malm bis KTG)

THEROPODA:

--- *Eoraptor* (ob. Karn = mittl. U-Keuper)

--- Herrerasauridae (ob. Karn bis ob. Nor)

ab jetzt: **Eutheropoda:**

a) **CERATOSAURIA:**

aa) **Ceratosauroida** (*Elaphrosaurus*, *Ceratosaurus*,
Abelisauridae) (?Karn bis U-Malm; U-Malm bis KTG)

ab) **Coelophysoidea** (Karn bis mittl. Lias) :

---- *Dilophosaurus*

---- *Liliensternus*

---- Coelophysidae

b) **TETANURAE** (? Karn bis U-Lias, U-Lias bis KTG)

ba) **Spinosauroidea** (? O-Lias bis Dogger; Dogger bis M-Santon):

---- Torvosauridae

---- Spinosauridae (Malm bis M-Santon)

bb) **Neotetanurae:**

i) Allosauroida (ob. Lias bis unt. Maastricht)

ii) **Coelurosauria** (Sinemur bis KTG) :

- *Ornitholestes* + Compsognathidae (paraph.)
 ab jetzt: **Maniraptoriformes** :
- 1) **Ornithomimosauria** :
 - Therizinosauridae (Segnosauria)
 - **Ornithomimoidea**:
 - (?O-Dog. – Val.; Val. – KTG)
 - Alvarezsauridae
 - Ornithomimidae
 - 2) **Tyrannoraptora** :
 - Tyrannosauroida
 - (Oxford – KTG)
 - ab jetzt: **Maniraptora** :
 - Oviraptorosauria
 - (?Malm – Barr.; Barr. - M-Maast.)
 - ab jetzt: **Paraves** :
 - a) **Deinonychosauria**:
 - Dromaeosauridae
 - (?ob. Malm, JKG b. M-Maast.)
 - Troodontidae
 - (O-Malm bis O-Maast.)
 - b) **Aves**:
 - Archaeopteryx
 - Confuciusornis
 - Enantiornithes
 - Euornithes

ORNITHISCHIA:

- *Pisanosaurus* (ob. Karn)
- *Lesothosaurus* (unt. Lias)
- 1) **THYREOPHORA:**
 - *Scutellosaurus* (unt. Lias)
 - *Emausaurus* (ob. Lias)
 - *Scelidosaurus* (unt. Lias)
 - ab jetzt: **Eurypoda** (?unt. Lias bis M-Dogger; Dogger bis KTG)
 - a) **Stegosauria** (mittl. Dogger bis Santon):
 - b) **Ankylosauria:**
 - ba) Nodosauridae (*Hylaeosaurus* + Nodosaurinae)
 - (ob. Dogger bis KTG)
 - bb) --- *Gargoyleosaurus* (Malm)
 - Ankylosauridae (*Minmi*+Ankylosaurinae)
 - (ob. Dogger bis KTG)
- 2) **NEORNITHISCHIA:**
 - 2a) **ORNITHOPODA:**
 - Heterodontosauridae (U- Lias bis Unterkreide: *Tianyulong*)
 - ab jetzt: **Euornithopoda** (?U-Lias bis O-Dogger; O-Dogger bis KTG):
 - i) Hypsilophodontidae (ob. Dogger bis KTG)
 - ii) Iguanodontia: (Callov bis O-Kreide)
 - *Muttabarasaurus* + *Tenontosaurus* (Apt) (paraphyl.)
 - Dryosauridae (unt. Malm bis Alb)
 - ab jetzt: **Ankylopollexia** (unt. Malm bis KTG):
 - Camptosauridae (U-Malm bis JKG) (BRI: Kimm.-Apt)
 - ab jetzt: **Styracosterna:**

--- *Probactrosaurus*

ab jetzt: **Hadrosauriformes:**

--- *Iguanodontidae* (Berrias bis Alb)

ab jetzt: **Hadrosauroidea:**

--- *Ouranosaurus* (Apt)

--- *Protohadros*

--- **Hadrosauridae** (Apt?, Alb?,
Cenoman bis KTG):

--- Hadrosaurinae

--- Lambeosaurinae

2b) **MARGINOCEPHALIA** (?U-Lias bis ?JKG, JKG bis KTG):

i) **Pachycephalosauria** (?U-Malm bis ?Barreme, Barreme bis KTG):

--- *Stenopelix* (2 m, Berrias von Bückeburg!)

--- *Goyocephale*

--- *Homalocephale*

--- *Stegoceras*

ab jetzt: **Pachycephalosauridae:**

--- *Prenocephale*

ab jetzt: **Pachycephalosaurinae:**

--- *Stygmoloch*

--- *Pachycephalosaurius*

ii) **Ceratopsia:**

--- *Psittacosaurus* (Berrias bis Alb)

--- *Chaoyangsaurus* (Berrias)

ab jetzt: **Neoceratopsia** (Valangin bis KTG):

--- *Leptoceratops* (ob. Maastricht)

ab jetzt: **Coronosauria:**

--- Protoceratopsidae (ob. Santon bis unt. Maastricht)

ab jetzt: **Ceratopsioidea:**

--- *Montanoceratops* (u. Maastricht)

--- *Turanoceratops*

ab jetzt: **Ceratopsidae** (unt. Campan bis KTG)

--- Centrosaurinae

--- Ceratopsinae

? in den Zeitangaben bedeutet: Verbreitungszeiträume, die nur aufgrund fragmentarischer oder unbeschriebener Funde belegt bzw. vermutet werden. Voll unterstrichen: in der U-Kreide nachgewiesen; halb unterstrichen: aufgrund fragmentarischer oder unbeschriebener Funde in der U-Kreide vermutet.

syna-syna ukre

THERAPSIDA:

In der Unterkreide Japans (Valangin und/oder Hauterive) wurden Hunderte von Zähnen eines tritylodonten Synapsiden gefunden (Nat. 404, 953). Bisher nahm man an, dass Tritylodonten (und damit die Therapsiden) im ob. Dogger oder im unt. Malm erloschen waren; *Bienotheroides* aus dem ob. Dogger galt als letzter Tritylodontide, eine weitere Art dieser Gattung wurde dann aber im Malm Chinas gefunden (s. Malm). Außerdem Tritylodontidenzähne aus der U-Kreide der Region Kemorov in Westsibirien (*Xenocretosuchus sibiricus*), allerdings ohne genaue Datierung. Die japanischen Funde sind gut datierbar und etwa 135 – 140 MA alt. Die russischen und japanischen Funde sind ausschließlich durch Zähne belegt.

Das Aussterben der Tritylodontidae wird mit dem Aufstieg der ökologisch ähnlichen Multituberculaten ab dem Malm (ebenfalls nagerähnliches Gebiss!) in Verbindung gebracht; da aber Ost- und Zentralasien vom Dogger bis in die U-Kreide isoliert war, radierten die Multituberculata zunächst überwiegend in Nordamerika und Europa und erreichten Ost- und Zentralasien erst im Laufe der U-Kreide, weshalb sich die Tritylodontiden hier bis in die U-Kreide halten konnten.

In 105 MA alten, gut datierbaren Ablagerungen von Queensland wurde sogar noch ein Dicynodontia entdeckt, zwar sehr fragmentarisch, aber stratigraphisch und systematisch eindeutig. Dies ist dann der letzte Therapside. Dicynodontia (ab O-Perm) galten bisher vor 215 MA (letzter in Südamerika; Carn) erloschen. In Australien überlebten sie somit weitere 110 MA und brachten es auf eine Gesamtlebensdauer von etwa 160 MA. Auch in der Trias lebten in Australien schon Dicynodontia. Das Überleben dieser Reliktform (zusammen mit dem Temnospondyli *Koolasuchus* gleichen Alters und gleicher Verbreitung) wird damit erklärt, dass Australien seit Beginn des Mesozoikums am äußersten südöstlichen Ende von Gondwana lag; schon in der Trias zeigten sich faunistische Unterschiede zu anderen Regionen aufgrund dieser Abgeschiedenheit. Die Fundstelle des Dicynodontiers lag in der späten U-Kreide stark isoliert (Queensland war damals eine Halbinsel, die weitgehend durch Meeresstraßen vom australischen Festland abgeschnitten war). Zu den übrigen Südkontinenten hatte Australien seit der Trias wohl nur sporadische Verbindungen über die Antarktis (Natw. Ru. 2/04 S. 87).

vöge-vöge ukre

VÖGEL:

Ab unt. Tithon (*Archaeopteryx*). Minimal älter (ca. 1 – 4 MA älter) sind isolierte Einzelzähne aus Guimarota/Portugal, die Archaeopterygidae zugeordnet werden.

Nach den neuesten Funden aus der U-Kreide Chinas war die Diversität der Vögel in der höheren Unterkreide bereits viel größer als bisher angenommen, auch in ökologischer Hinsicht (z.B. Ernährungsweise, Größe, Morphologie, Ökologie). So gibt es Arten, die sich von Krebsen ernährten (Spanien), von Fischen (Nordamerika) und Samen (*Jeholornis*, China). In der U-Kreide Chinas erhebliche Größen- und ökologische Differenzierung der Vögel. Bereits im Hauterive (vor 130,7 MA) fanden sich erste Ornithuromorpha (*Archaeornithura*).

In der Yixian-Formation fand sich sogar ein enantiornithiner Vogel (*Sulcavis georum*) mit länglichen Grübchen auf seinen 1 bis 3 mm langen, nach hinten gekrümmten Zähnen (feine Längsrillen an der Hinterseite der Zähne) – eine Spezialisierung des Zahnschmelzes, die bisher für Vögel gänzlich unbekannt war; wahrscheinlich zum Zerbeißen von Exoskeletten z.B. von Insekten. An den Flügeln eine einzelne Krallen (J. Vertebr. Paleont. 33: 1).

Nach neuesten Erkenntnissen (Natwiss. 94, 657) existierte in der höheren U-Kreide (Apt-Alb, 120-110 MA; China) bereits ein recht großer Vogel, der auf dem Boden laufend wohl wie der heutige Rennkuckuck (*Geococcyx*) lebte, relativ groß war (Fußlänge 8,5 cm; Schrittlänge 41-46 cm, Schreitlänge 86-88 cm) und eine Laufgeschwindigkeit von ca. 8 km/h erreichte. Das Taxon ist nur durch ein Spur mit 5 Fußabdrücken überliefert (*Shandongornipes muxiai*), die systematische Zuordnung unbekannt (höchstwahrscheinlich nicht neornithin).

Die zygodactyle Fußform findet sich bei Körperfossilien verschiedener moderner Vogelgruppen seit dem Paläozän (u.a. in Pagageien, Spechten und Eulen), zygodactyle fossile Fußspuren waren bisher aber überhaupt nicht bekannt. Es dürfte sich bei *Shandongornipes* um eine konvergente Entwicklung zu den jüngeren bzw. modernen (durchgängig neornithinen) zygodactylen Vogelgruppen handeln, wie auch

innerhalb der Neornithes die Zygodactylie mehrfach konvergent entstanden ist. Während die meisten rezenten zygodactylen Vögel Baumbewohner sind, kommt eine solche Lebensweise für den Urheber der Fußspuren wegen der großen Schrittlänge nicht infrage; er kann eigentlich nur wie der Rennkuckuck gelebt haben.

Kreidevögel (sofern Fußanatomie überliefert ist) sind entweder anisodactyl (Zehe 1 nach hinten gerichtet in Relation zu den Zehen 2 – 4, also revertiert) oder pamprodactyl (Zehe 1 nicht revertiert), ggf. totipalmat (alle Zehen durch Schwimmhäute miteinander verbunden). Heterodactylie ist erst ab dem U-Eozän nachgewiesen (auf Trogoniformes beschränkt). *Archaeopteryx* war noch nicht anisodactyl, einige Nonpygostylia wie *Jeholornis*, *Dalianraptor* sowie alle basalen Pygostylia und alle Enantiornithes sind (soweit Fußskelett erhalten ist) anisodactyl und mit auf Bäumen aufsitzender Lebensweise; sie nutzten dieselben Nischen wie heutige Passeriformes oder Coraciiformes. Innerhalb der Ornithuromorpha der Unterkreide lebten die vermeintlich basalsten Taxa ebenfalls aufsitzend in den Bäumen, weiter fortgeschrittene Taxa gingen zu aquatischer oder amphibischer Lebensweise über; in der Oberkreide wurden einige Ornithuromorpha auch zu Bodenbewohnern. Dementsprechend dominieren Fußspuren von Küsten-/Waldvögeln; Spuren bodenbewohnender Vögel sind selten. *Shandongornipes* ist die einzige fossile zygodactyle Fußspur (zygodactyl: kranial gerichtete Zehen 2 und 3, kaudal gerichtete Zehen 1 und 4). Die Zehen trugen Krallen, die zunächst nach oben und erst zur Spitze hin nach unten gebogen waren. Die relative Länge und Form der Fußimpressionen (zum Vergleich: Rennkuckuck: 7-9 cm) und Schrittlänge (Rennkuckuck: 37 cm) ähnelt dabei dem großen Rennkuckuck (ad Cuculidae). Die zygodactylen Spuren sind vergesellschaftet mit zahlreichen Spuren bipeder non-avianer Theropoden mit 6 – 30 cm Fußlänge, darunter seltene Spuren von Deinonychosauriern; der zygodactyle Vogel teilte also seine Nische mit kleinen bis mittelgroßen karnivoren bipeden Dinosauriern (Natw. 94, 657).

Systematik der Unterkreide-Vögel

Basale Sauriurae:

Fukuipteryx prima: Apt von Japan, taubengroß (aber subadult), noch viele basale Merkmale, steht oberhalb von *Archaeopteryx* und unterhalb von *Jeholornis*, gehört zu den Außengruppen der Pygostylia; subadultes Exemplar in dreidimensionaler Erhaltung. Er besitzt bereits ein Pygostyl, das den höher stehenden Jeholornithiformes noch fehlt. Das Pygostyl ist ohnehin ein recht variables Merkmal, kommt es doch auch bei einigen non-avianen Theropoden vor. Erst im weiteren Verlauf der Vogelentwicklung wurde dieses Merkmal endgültig fixiert. Das gilt selbst für basale Pygostylia; für *Chongmingia* wird angenommen, dass ihm ein Pygostyl fehlte. Das Pygostyl wird nicht mehr als Schlüsseladaptation der frühen Vögel an das Flugvermögen gesehen, sondern eher als Nebenprodukt der Reduktion des Schwanzes.

Fukuipteryx: Robustes Pygostyl, robuste U-förmige Furcula mit einem interclaviculären Winkel auf dem Niveau basaler Vögel, strebenförmiges Coracoid (nicht mit Scapula fusioniert), Form des Humerus vogeltypisch, Ulna und Radius länger als Femur. Viele Merkmale verbinden *Fukuipteryx* aber noch mit *Archaeopteryx*.

Vögel außerhalb der Ornithothoraces waren (abgesehen von *Archaeopteryx*) bisher nur aus China (Jehol-Biota) und gleich alten Schichten von Korea bekannt; *Fukuipteryx* stellt den ersten Vertreter basaler Vögel außerhalb von China und Korea dar und belegt, dass diese Vögel nicht nur auf recht kühle Hochland-Regionen im Nordosten Chinas beschränkt waren; er lebte in gemäßigten Flachlandregionen.

Alle weiteren Vogelgruppen oberhalb der Jeholornithiformes besitzen dann ein Pygostyl:

--- *Archaeopteryx*

--- *Fukuipteryx*

--- *Jeholornis*

ab jetzt: PYGOSTYLIA

--- Confuciusornithidae

--- Jinguofortithidae (inkl. *Chongmingia* – Pygostyl fraglich)

--- Sapeornithidae

ab jetzt: ORNITHOTHORACES

--- Ornithuromorpha + Enantiornithes

Dies spricht dafür, dass *Fukuipteryx* das Pygostyl sekundär entwickelt hat, wie ohnehin frühe Vogellinien eine Mosaikentwicklung zeigen und unabhängig voneinander mit morphologischen Merkmalen experimentierten, das Flugvermögen zu verbessern. Schon die Jeholornithiformes besitzen Strukturen im Brustbereich, die für einen kräftigen Flug sprechen. Die Confuciusornithidae stellen die basalsten Pygostylia mit einem verknöcherten Sternum für den Ansatz großer Brustmuskeln, besitzen aber gleichzeitig noch ein Scapulocoracoid wie non-aviale Theropoden. Dasselbe gilt für die Jinguofortithidae, während deren Handmorphologie schon recht weit abgeleitet ist. Bei den Sapeornithidae sind Scapula und Coracoid dann getrennt, die Vorderarme sind besonders stark verlängert, aber ihnen fehlt wiederum ein ossifiziertes Sternum. Erst bei den Ornithuromorpha und Enantiornithes ist dann der Brustgürtel weiterentwickelt mit verknöchertem gekielten Sternum und einem strebenförmigen Coracoid und U- oder V-förmiger Furcula, außerdem fortgeschrittene Fusion der Knochen von Becken, Vor- und Hinterarmen (Comm. Biol. 2: 399).

Jeholornis prima: Jiufotang-Formation von West-Liaoning, ca. 120 – 125 MA, wohl Apt (etwas älter als Santana-Formation Südamerikas, die dem Alb zugeordnet wird). Kladistisch sehr basal stehender Vogel, zusammen mit *Rahonavis* [der allerdings manchmal auch als unenlagiiner Dromaeosauride aufgefasst wird, aber mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit flugfähig war] direkt über *Archaeopteryx* stehend, noch unterhalb von *Sapeornis* und *Confuciusornis*. Kombination aus primitiven Merkmalen wie einem langen Schwanz (42 cm!) mit bis 27 unverwachsenen, verlängerten, durch lange Fortsätze gegenseitig versteiften Wirbeln (wie *Archaeopteryx*, aber relativ zur Länge der Hinterbeine noch länger). Schwanz länger als die Hinterbeine (im Gegensatz zum größten Exemplar von *Archaeopteryx*); mit starker Ähnlichkeit zu den Schwänzen der Dromaeosaurier. Vergleichbar gebaute Dinosaurierschwänze sind bei Vögeln bisher nur von *Arch.* und dem „lebenden Fossil“ der Oberkreide, *Rahonavis*, bekannt, der in manchen Kladogrammen *Jeholornis* am nächsten steht, neuerdings aber als unenlagiiner Dromaeosauride betrachtet wird.

Die Vögel modernisierten also zunächst ihre Vorderextremität und passten sie den Anforderungen des Fliegens an (moderneres Handskelett als *Archaeopteryx*), erst später wurde der Schwanz für die Zwecke des Fliegens genutzt. Auch Vögel mit Reptilschwanz konnten schon gut fliegen. Auch das Becken von *Jeholornis* ist noch primitiv gebaut mit langem, nach unten orientierten Schambein (Pubis).

Andererseits gibt es auch fortschrittliche Merkmale wie den Bau des Schultergürtels (strebenartiges Coracoid), Brustbeins, Handgelenks und der karpalen Trochlea des Carpometacarpus, die darauf deuten, dass *Jeholornis* kraftvoll fliegen konnte. Zahlreiche 8 – 10 mm große, unzerstörte (ungekaute) Samen unbekannter systematischer Herkunft (*Carpolithus*) im

Magen deuten darauf, dass sich *J.* von Samen ernährte und (wegen der großen Anzahl von Samen) einen großen Kropf besaß. Dies ist der älteste Hinweis auf Herbivorie bei Vögeln. Offen ist, ob er die Samen von den Bäumen pflückte oder von der Erde aufsamelte; sie wurden unzerkaut geschluckt. Auch die kräftig gebauten Kiefer könnten ein Indiz für einen Samenfresser sein. Unterkiefer mit wenigen kleinen konischen Zähnen, Oberkiefer (Maxilla und Prämaxilla) zahnlos. Ober- und Unterkiefer sind kürzer, tiefer und robuster als bei *Arch.*, als Adaptationen an die Ernährung von Samen.

Die Füße deuten aber darauf, dass er grundsätzlich befähigt war, auf Bäumen zu sitzen. Erste Zehe nach hinten gerichtet, die drei Finger der Hand haben große, gekrümmte Krallen. Mit Truthahngröße handelt es sich um den zweitgrößten bisher aus der U-Kreide bekannten Vogel (nur der gleich alte *Sapeornis* ist noch größer). Der robuste Unterkiefer mit fusionierter Unterkiefersymphyse, die gut entwickelten Zungenbeine (Hyoid) und die reduzierte Bezahnung sind weitere Hinweise auf einen Samenfresser (Nat. 418, 405; Sci. 297, 495).

Im direkten Vergleich mit *Archaeopteryx* primitiverer Schwanz (27 statt 23 Wirbeln wie bei *Arch.*), Schwanzfedern eher wie bei Dromaeosauriern (*Caudipteryx*, *Microraptor*) als *Arch.*; Schwanz robuster und solider als bei *Arch.* (ebenfalls ein Dromaeosaurier-Merkmal), relativ länger als bei *Arch.* (bei *Arch.* ist der Schwanz kürzer als die Vorder- und Hinterextremität, bei *Jeholornis* 25 % länger als die Vorder- und 58 % länger als die Hinterextremität); dies deutet darauf, dass die gemeinsamen Vorfahren von *Arch.* und *Jeholornis* ebenfalls einen primitiveren, also längeren, stärker versteiften und mind. 27 Wirbel umfassenden Schwanz hatten und dass es sich bei *Arch.* um eine Seitenlinie handelt. Nur *Rahonavis* aus der O-Kreide Madagaskars weist noch einen langen Wirbelschwanz auf, aufgrund unvollständiger Erhaltung ist die genaue Anzahl der Schwanzwirbel aber nicht bekannt.

Das Synsacrum von *Jeholornis* besteht aus sechs Sakralwirbeln und steht intermediär zwischen *Arch.* (5 unfusionierte Sakralwirbel) und fortgeschritteneren Vögeln (7-9 in anderen Unterkreidevögeln). Das Ischium ist weiter entwickelt als bei *Arch.* und ähnelt Enantiornithes sowie *Confuciusornis*, *Sapeornis*.

Der Flugapparat ist dagegen deutlich weiter entwickelt als bei *Arch.* (s.o.); bei *Arch.* sind Vorder- und Hinterextremität etwa gleich lang, bei *Jeholornis* ist die Vorderextremität dagegen 26 % länger als die Hinterextremität; Manus relativ kürzer und robuster. Vereinfacht kann gesagt werden, dass die kaudalen Körperabschnitte von *Jeholornis* sehr primitiv sind, z.T. primitiver als bei *Arch.* (betrifft Becken, Hinterbeine, Schwanzwirbel), während die kraniale Körperhälfte erstaunlich fortgeschritten ist (Scapula, Coracoid, Sternum, Carpometacarpus, Metacarpale III, robuster 2. Finger zum Ansatz der primären Federn). Pneumatisiert waren bei *Arch.* Schädel, Hals- und Brustwirbel, Becken, bei *Jeholornis* zusätzlich das Sternum (Natwiss. 5/03, 220).

Jeholornis besaß quasi einen doppelten Schwanz: einen Federfächer über den proximalen Schwanzwirbeln (ähnlich manchen Männchen von neornithinen Vögeln) und weiter distal einen farnwedelartig gestalteten Schwanz, wie man ihn von gefiederten Dinosauriern wie *Caudipteryx* und *Microraptor* kennt. Die proximalen Federn dürften aerodynamischen Funktionen gedient haben, um den Körper stromlinienförmiger zu machen und den Widerstand zu verringern, während der distale palmbblattähnliche Schwanz eher zu Schmuckzwecken (Kommunikation, Balz) gebraucht wurde. Die Verlängerung des knöchernen Schwanzes von *Jeholornis* im Vergleich zu *Archaeopteryx* dürfte aber funktionelle (aerodynamische) Gründe gehabt haben. Der „Doppelschwanz“ dürfte somit sowohl unter aerodynamischem Selektionsdruck (Flug, Balance) wie sexuellem Selektionsdruck wie Schaustellung/Balz/Partnerwahl usw. gestanden haben (PNAS 110, 17404).

Im Jahr 2008 wurde eine **neue basale Linie früher Kreidevögel** aus China berichtet, die zwischen den primitiven Vögeln mit ihren langen knöchernen Schwänzen und den fortschrittlicheren Vögeln mit ihrem kurzen Schwanz (der in einem Pygostyl endet) steht. Schwestergruppe der Pygostylia. Anzahl der Kaudalwirbel reduziert, aber kein Pygostyl. Die Verkürzung der relativen Länge und Anzahl der Kaudalwirbel ging offenbar der Fusion der distalen Caudalia zum Pygostyl voraus (Pal. 51 Nr. 4).

Pygostylia

Confuciusornithiformes:

Confuciusornis (archaeopteryx-ähnlich, aber bereits den Enantiornithes nahestehend; vogeltypischer, zahnloser Schnabel) in ca. 124 MA alten Schichten (unt. Yixian-Form.) Chinas.

Eigenschaften von *Confuciusornis sanctus*: Schädel relativ kurz (5 cm lang), im Profil dreieckig, große Augenöffnungen, wahrsch. mit hornigem Schnabel (zahlreiche Grübchen und Poren im vorderen Abschnitt der zahnlosen Kiefer weisen hierauf hin); damit wäre *Confuciusornis* der erste schnabeltragende Vogel. Das postcraniale Skelett ist dagegen viel primitiver und noch auf dem Evolutionsniveau von *Archaeopteryx*. Robustes Flügelskelett, Hand dreifingrig mit starken, gekrümmten Krallen und nicht verwachsenen Mittelhandknochen. Handwurzel mit halbmondförmigem Carpale, das in dieser Ausbildung ein Schlüsselmerkmal (=Synapomorphie) für coeluride Dinosaurier und primitive Vögel ist. Beinskelett urtümlich, archaeopteryxähnlich. Fuß funktionell dreizehiger Lauffuß, erste Zehe kurz und nach hinten orientiert (opponiert), die drei mittleren Mittelfußknochen sind am Oberende verwachsen, der fünfte zu einem Splint reduziert wie bei *Arch.* und vielen Theropoden. Zehenkrallen kräftig und gekrümmt. Einziger Vogel außer *Arch.* mit großen "Kletterhänden" (mit drei deutlich abgesetzten, bekrallten Fingern) und bumerangförmiger Furcula. Schädel mit primitiver diapsider Gestaltung noch ursprünglicher als bei *Archaeopteryx*, der das diapside Konzept schon weiter modifizierte. Wahrscheinlich sind *Arch.* und *Conf.* die beiden einzigen bekannten Vögel mit Bauchrippen sowie (gemeinsam mit dem Enantiornithinen *Voronoa* aus dem unt. Maastricht) mit Erhalt von Metatarsale V. Becken mit dreistrahligem Theropodenbauplan wie bei *Archaeopteryx*. Brustbein mit kleinem Brustbeinkamm als Muskelansatz; breite Ansatzflächen für eine kräftige Flügelmuskulatur an den Oberarmknochen. Pygostyl aus 10 fusionierten Wirbeln. Insgesamt weniger (Schwanz-)Wirbel als *Arch.* Zusammengefaßt ist *Confuciusornis* eine Mosaikform mit fortschrittlichem Schädelbau und primitivem postcranialen Skelett; er steht unterhalb von Unterkreidevögeln wie *Sinornis* und *Iberomesornis*.

Vergleichsweise fortschrittliche Merkmale sind der kurze knöcherne Schwanz mit Pygostyl sowie der Verlust der Zähne und die Entwicklung eines Hornschnabels, wie er erst wieder bei *Gobipteryx* aus dem Campan angetroffen wird. Der Vorderteil des Schädels ist fortschrittlicher als bei *Arch.* und *Cathayornis*, der hintere Teil primitiver. Schultergürtel und Hand ähneln *Arch.*, Pygostyl und Pleurocoelia auf den Wirbeln sind dagegen in Richtung auf die Enantiornithines entwickelt (*Conf.* als frühe Seitenlinie der Enantiornithines?).

Bemerkenswert ist das Massenvorkommen von *Confuciusornis*, was für komplexes Sozialverhalten (geselliges Zusammenleben: Vogelschwärme etc.) spricht. Männchen mit zwei langen Schwanzfedern; sie machen nur 5 - 10 % der Exemplare aus (Haremsbildung?).

Lebensweise: hervorragender Flieger, nicht aktiv baumkletternd. Lange Schwungfedern sprechen für Bevorzugung des Gleitfluges. Der dritte Finger der bekrallten Hand war besonders gelenkig; evtl. übernahm er konvergent die Funktion der Daumenfittiche, die beim Landeanflug abgespreizt werden und sonst für zusätzlichen Auftrieb sorgen; unklar ist aber, ob dieser Mittelfinger befiedert war. Mit den stattlichen Krallen an den Flügeln konnte *C.* kräftig zupacken, vergleichbar nur mit rezenten Hoatzin-Jungen. Die langen Schwungfedern sprechen aber dagegen, dass sich *C.* in analoger Weise damit durchs Geäst gehangelt hat. Selbst die Fußanatomie war wenig tauglich für ein Leben in Baumkronen. Über die Schwimmfähigkeit können keine Angaben gemacht werden.

Im Jahr 2006 (Natwiss. 93, 444) wurde aus der Jiufotang-Formation (Apt; 5 MA jünger als alle bisher bekannten Exemplare dieser Art und als jüngster Confuciusornithide überhaupt) ein Exemplar von *C. sanctus* (das ist die Art, die ansonsten von mehreren hundert Exemplaren aus der barremischen Yixian-Formation bekannt ist) mit einem 6 mm großen Knäuel von Fischresten im unteren Halsbereich (Kropf?) beschrieben. Ging man bisher aufgrund des kräftigen zahnlosen Schnabels (der Samen aufknacken konnte) davon aus, dass sich *C.* ausschließlich vegetarisch (von Samen, Körnern usw.) ernährte, beweist dieser Fund, dass er zumindest teilweise pisci- bzw. omnivor war. Trotz der zahlreichen kompletten Exemplare von *C.* wurden bisher sonst niemals Hinweise auf die Ernährung gefunden, auch niemals Magensteine (Magensteine sprechen für pflanzliche Nahrung; sie wurden bei anderen Jehol-Vögeln gefunden wie *Sapeornis*, *Yanornis*). Auch bei *Yanornis* waren aber Fischreste in der Bauchregion gefunden worden.

1999 wurde eine zweite, kleinere, grazilere Art von *Confuciusornis* (*C. dui*) beschrieben, die aber immer noch die fünftgrößte frühe Vogelart (nach *Sapeornis*, *Jeholornis*, *Archaeopteryx* und *Confuciusornis sanctus*) darstellt (frühe Enantiornithine und Ornithurae waren deutlich kleiner).

Die Qualität des Holotyps ermöglicht erstmals eine genaue anatomische Untersuchung des zahnlosen Hornschnabels und Schädelaufbaus mit dem Ergebnis einer typisch diapsiden Wangenregion mit zwei Öffnungen (wahrsch. lag Prokinese vor: Beweglichkeit des Oberkiefers gegen die Hirnkapsel und Augenregion; wie bei den meisten modernen Vögeln) bei noch primitiver, archosaurierhafter Temporalregion. Es besteht insofern eine Kombination aus modernem Schnabel und moderner Schnabelfunktion in Verbindung mit einem primitiven, typisch diapsid-reptilen mittleren und hinteren Schädel, z.B. ist das Postorbitale noch vorhanden (wahrsch. auch in *Archaeopteryx* – indirekte Hinweise, Fossilqualität lässt keine direkte Aussage zu), bei dem Enantiornithinen *Cathayornis* fehlt es dagegen schon. Insgesamt ist bei *C.* das Frontale vergrößert, das Parietale reduziert, das Frontale macht den größten Anteil des vorderen Schädelbogens aus (bei Reptilien ist das Parietale weiter nach vorn extendiert), das Temporale ist dagegen archosaurierartig. *C.* lebte wahrsch. in großen Schwärmen an den Ufern eines Binnensees. Der Mageninhalt gibt keine Hinweise auf Pflanzennahrung. Insgesamt zeigt *C.* ein Mosaik aus modernen und primitiven Merkmalen; die frühe Geschichte der Vögel war wohl ein komplizierter Busch mit vielen ausgestorbenen Linien, wobei die ausgestorbenen Linien zu bestimmten Zeiten in einigen Merkmalen fortschrittlicher gewesen sein könnten als die letztlich erfolgreichen Linien (Mosaikentwicklung der Vogelevolution).

Die Kartierung von chemischen Residuen der Melaninpigmente (verschiedene Spurenmetalle wie z.B. Kupfer, Kobalt, Zink u.a.) und anderer organometallischer Biomarker erlaubt Aussagen über die Färbung der Federn selbst dann, wenn Melanosomen zersetzt sind und sich visuell keine Reste von Federn mehr erkennen lassen. Neben den Melanosomen sind allerdings auch andere Komponenten an der Farbgebung beteiligt (z.B. Carotenoide), die mit dieser Methode nicht erfasst werden können.

Analyse mit Hilfe von Synchrotron-X-Ray-Techniken. Die Verteilung der Spurenmetalle ermöglicht ein chemisches Bild der Melaninverteilung, wie Untersuchungen an rezenten Vögeln gezeigt hatten. Bei *C. sanctus* fand sich ein hoher Gehalt an Metallen in den Daunenfedern. In den proximalen Flugfedern war der Metallgehalt reduziert; in der Nähe der Federspitzen fanden sich dann aber wieder Flecken mit höherer Metallkonzentration, so dass die proximalen Flugfedern hell-dunkel gebändert waren. Die distalen Flugfedern (also die Flugfedern, die am äußeren Ende des Flügels sitzen) waren melaninarm und damit entweder weitgehend weiß oder in anderer Weise (z.B. durch Carotenoide, mit dieser Methode nicht nachweisbar!) gefärbt (Sci. 333, 1590 + 1622).

Etwas älter als *Confuciusornis* ist *Eoconfuciusornis zhengi* (Hauterive, ca. 131 MA). Etwas kleiner als *Confuciusornis*, sonst aber sehr ähnlich, längere Beine, ebenfalls zahnloser spitzer Schnabel. Die mit den Federn assoziierten kugelförmigen Körperchen konnten eindeutig als Melanosomen identifiziert werden, die umgebende Matrix ultrastrukturell sowie mittels Antikörpern als beta-Keratin; die Keratinmoleküle blieben demnach als solche fossil erhalten (PNAS 113: E7900).

Jinguofortisidae: *Jinguofortis* (ca. 127 MA, China, taubengroß) und *Chongmingia* (Apt)

Zwischen Confuciusornithiformes und Sapeornithiformes als zweite Linie der Pygostylia stehend.

Jinguofortis stammt (wie *Eoconfuciusornis*) aus der Dabeigou-Formation und ist 127 +/- 1,1 MA alt. Er zeigt ein Mosaik aus plesiomorphen Merkmalen nonavialear Theropoden (wie fusioniertes Scapulocoracoid, konvergent zu *Confuciusornithiformes*) und weiter abgeleiteten Merkmalen, die mit dem Fliegen in Zusammenhang stehen. Die Fusion des Scapula und Coracoid bei einigen basalen Vogellinien dürfte auf beschleunigter Verknöcherung beruhen; durch heterochrone Prozesse behielten diese Taxa (quasi atavistisch) das Scapulocoracoid der non-avianen Theropoden, ein Ausdruck ontogenetischer Plastizität. Die Trennung von Scapula und Coracoid bei modernen Vögeln erlaubt eine größere Flexibilität der Schulter und damit einen kräftigeren Flügelschlag. *Jinguofortis* dürfte sich daher im Flugstil von modernen Vögeln unterscheiden haben. Flügelspannweite ca. 70 cm.

Gastrolithen sprechen für Herbivorie; kleine Zähne wie bei den nonavianen Vorfahren. Frühester Hinweis auf Reduktion der Handfinger bei Vögeln.

Die Form der Flügel spricht dafür, dass *Jinguofortis* an ein Leben in dichten Wäldern angepasst war (gute Manövrierfähigkeit). Pygostylia waren offenbar ökomorphologisch diverser als bisher angenommen. (PNAS 115: 10708).

Kladogramm:

- Archaeopteryx (152 MA)*
- Jeholornithiformes (125 MA)* (UKR)
- Ab jetzt: PYGOSTYLIA
- Confuciusornithiformes (131 MA)* (UKR)
- Jinguofortisidae (127 MA)* (UKR)
- Sapeornithiformes (125 MA)* (UKR)
- Ab jetzt: ORNITHOTHORACES
- Enantiornithes (131 MA)* (bis KTG)
- basale Ornithuromorpha (131 MA; bis KTG)* + Linie zu den Neornithes

Angabe in MA (*): jeweils ältester Nachweis

UKR = auf Unterkreide beschränkte Linien

Sapeornithiformes

Aus der Liaoning-Provinz stammt *Sapeornis chaoyangensis*, der größte Vogel der Unterkreide (doppelt so groß wie der basale Dromaeosaurier *Microraptor*; in bestimmten Knochenmaßen auch größer als *Sinornithosaurus*; deutlich größer als *Archaeopteryx*; Hinterbeine zwar genauso lang, Vorderextremität aber 67 % länger als beim größten Exemplar von *Arch.*); diese extrem lange Vorderextremität deutet darauf, dass es sich um einen segelnden Vogel gehandelt haben könnte. Trotz seiner kladistisch basalen Stellung wies *Sapeornis* aber bereits sehr gute Flugeigenschaften auf: Hinterbeine relativ kurz, sehr lange Vorderextremität mit verschmolzenen Mittelhandknochen; deltaförmiger Knochenkamm auf dem Oberarmknochen, an dem offenbar die Flugmuskulatur ansetzte; Pygostyl zum Ansatz der Steuermuskeln des Schwanzes. Bemerkenswert ist die Kombination aus basaler kladistischer Stellung und sehr guter Anpassung an das Flugvermögen, was dafür spricht, dass die Diversifikation der Vögel in der Unterkreide schon weiter fortgeschritten war als bisher angenommen. *Sapeornis* verfügte bereits über einen Kropf; er muss sich konvergent zum Kropf der ornithurinen Vögel entwickelt haben und ist typisch für samenfressende Vögel.

Primitivster Vogel nach *Archaeopteryx* und *Jeholornis*; fortschrittlicher als bei *Arch.* ist das kurze Pygostyl (das bei *Arch.* noch fehlt), heterocoel Halswirbel, fusionierter Carpometacarpus, Ulna länger als Humerus; ansonsten ist *Sapeornis* aber primitiver als alle bisher bekannten Vögel der Unterkreide (5. Metatarsale vorhanden, langer erster Handfinger, kurzes Rabenbein, Fibula erreicht das distale Ende des Tarsalgelenks, freier Tarsus: diese primitiven Merkmale finden sich auch bei *Arch.* und Dromaeosauriern). In bestimmten Merkmalen ist *Sapeornis* auch primitiver als *Confuciusornis*, *Sinornis*, *Cathayornis*, *Yanornis* (alle U-Kreide Chinas), so z.B. die gut entwickelte Fibula, relativ kurzes Rabenbein. In einigen Merkmalen ist *Sapeornis* aber auch stärker abgeleitet als *Confuciusornis*, was insgesamt auf eine Mosaikentwicklung deutet.

Die Längenrelation zwischen Vorder- und Hinterextremität ist 1,55 (*Arch.*: 0,9; *Confuciusornis*: 1,0; *Longipteryx*: 1,36). Lange Flügel sind eher typisch für Vögel, die im offenen Gelände und an Küsten leben, kurze Flügel für Waldbewohner. *Sapeornis* und *Longipteryx* nutzten ihre langen Flügel offenbar zum Segeln.

BASALE ORNITHOTHORACES:

In der **unteren Kreide** (oberes Hauterive oder unteres Barreme) Nordspaniens (Montsec) *Noguerornis*: finkengroß, erheblich verbesserte Flugfähigkeit gegenüber *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* (Verlängerung der distalen Flügelanteile, Vergrößerung der Flügeloberfläche). Iberomesornithide (=basaler Ornithothoracer) oder nächste Außengruppe der Iberomesornithidae (und damit der Ornithothoraces).

Im **Barreme** (U-Barreme, naA O-Barreme; Las Hoyas, Spanien; ca. 25 MA nach *Arch.*) lebte *Iberomesornis roemeralis*: ähnlich *Sinornis*, ebenfalls noch reptilähnliches Becken; erster Vertreter mit typischer Fußanatomie für arboreale Lebensweise und Sitzen auf Ästen in den Bäumen. Familie Iberomesornithidae (Aus Las Hoyas – ca 120 MA – wurde außerdem ein Speiballen mit Resten von vier verschiedenen Vogelarten berichtet; der Speiballen dürfte von einem Fischsaurier oder vogelähnlichen Theropoden stammen).

Iberomesornis galt als Schwestergruppe der Ornithurae, neuerdings aber nur noch als basaler Ornithothoracer. Da der Flugapparat schon sehr hoch entwickelt ist, während nicht für das Fliegen relevante Körperteile (Becken, Beine, Steißbein) noch primitiv sind, nimmt man an, daß die Anpassungen und Entwicklungen der Vögel zu Beginn ihrer Radiation primär auf die Optimierung der Flugeigenschaften ausgerichtet waren.

1994 und 1996 wurden vom gleichen Fundort in Spanien zwei weitere Arten, *Concornis lacustris* und *Eoalulavis hoyasi* beschrieben; *Iberomesornis* ist der basalste Ornithothorace, während *Concornis* und *Eoalulavis* Enantiornithine sind und somit auf einer höheren Entwicklungsstufe stehen. *Eoalulavis* (**O-Barreme**) zeigt anatomisch Adaptationen an langsames Fliegen und hohe Manövrierfähigkeit (u.a. erster Nachweis der Alula = Daumenfittich, für den Langsamflug bedeutsam!); der Schädel ist dagegen noch dinosauriertypisch, d.h. die Anpassung ans Fliegen ging den übrigen Änderungen voraus. Als kleiner Vorflügel verhindert die Alula beim Langsamflug und bei hohen Anstellwinkeln einen Strömungsabriss.

Enantiornithines (auch: Enantiornithes) (kladistisch eine basale Gruppe der Ornithothoraces):

Wie oben dargestellt, ergibt sich eine hohe Diversität der Lebensweisen der Vögel schon vor 125 MA; mindestens 40 Arten von Enantiornithes sind aus der Kreide bekannt. Fast alle **Enantiornithinen** der U-Kreide waren aufsitzende Vögel (*Cathayornis*, *Sinornis*, *Protopteryx*, *Enantiornis*; *Otogornis*, *Boluochia*); *Protopteryx* mit ungewöhnlichen schuppenartigen Schwanzfedern. Größenspektrum: sperlingsgroß bis 1 m Spannweite (*Enantiornis*). Üblicherweise bezahnt (*Gobipteryx* aus der O-Kreide war aber zahlos). Kurze Rücken, weniger als 13 Brustwirbel; Coracoid stützt den Flügelapparat strebenförmig gegen den Körper ab. Erster Handfinger als Alula ausgebildet (erstmal bei *Eoalulavis* aus dem Barreme).

Concornis, *Eoalulavis* (O-Barreme Spaniens) s.o.; BENTON (2007) ordnet auch *Iberomesornis* bei den Enantiornithes ein (alle drei Taxa von Las Hoyas, Barreme).

Im Jahre 2000 wurde aus der Yixian-Formation der bisher primitivste Enantiornithine (*Protopteryx fengningensis*) berichtet; er weist zahlreiche skelettale Übergangsmerkmale zwischen *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* einerseits und den höheren Vögeln (einschl. Enantiornithinen) andererseits auf. Nur starengroß, bezahnt; 7-8 Halswirbel, 12 Rückenwirbel. Pygostyl stark fusioniert, 11,3 mm lang. Der Procoracoid-Fortsatz (typisch für moderne Vögel) ist im Unterschied zu allen anderen bekannten Enantiornithinen vorhanden. Klauen lang, gebogen. Insgesamt Mosaik aus primitiven, archaeopteryx-artigen Skelettmerkmalen (lange Hand, Alularfinger, unfusioniertes Fußskelett), modernen Merkmalen (Procoracoid-Fortsatz, seitlicher Fortsatz des Coracoid) und enantiornithinen Merkmalen (Detailform von Furcula, Sternum, Carpometacarpus); für die basalste Stellung innerhalb der bekannten Enantiornithinen sprechen der unverkürzte Alularfinger sowie das nicht fusionierte Fußskelett. Das Procoracoid korreliert bei modernen Vögeln mit einer guten Flugfähigkeit; das Vorhandensein eines solchen Fortsatzes spricht dafür, dass *Protopteryx* eine Flugmuskulatur entwickelt hat, die eng an diejenige der modernen Vögel anknüpft. Der Alularfinger ist bei *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* nicht reduziert; bei *Protopteryx* ist dieser Finger ebenfalls noch nicht reduziert, aber die Klaue relativ klein; *Eoalulavis* (Spanien) und *Eoenantiornis* (U-Kreide Chinas) weisen eine Alula bei reduziertem Alularfinger auf; moderne Vögel besitzen eine Alula zum Fliegen mit niedriger Geschwindigkeit sowie zwecks verbesserter Manövrierfähigkeit.

3 verschiedene Federtypen: (a) Flugfedern (einschl. Alula), bis 94 mm lang, asymmetrisch (b) Daunenfedern mit Barben, aber ohne erkennbare Barbulen, (c) zentrale schuppenartige *Schwanzfedern*. Die beiden zentralen Schwanzfedern sind schuppenartig und unverzweigt, ohne Barben und Barbulen, so als seien sie ein „Übergangsstadium“ zwischen Reptilschuppen und Vogelfedern (was aber auszuschließen sind, denn Vogelfedern stellen ein Neomorph dar!). Auch einige Exemplare von *Confuciusornis* weisen Federn auf, bei denen im distalen Abschnitt eine ungeteilte, undifferenzierte Fahnenregion zwischen der zentralen Rhachis und den äußeren verzweigten Barben besteht (z.B. bei den langen Schwanzfedern von *Confuciusornis* sowie bei vier Enantiornithinen-Arten). Rezent werden ungeteilte, barben-/barbullenlose Federn bzw. Federabschnitte bei den zentralen Schwanzfedern des roten Paradiesvogels (*Paradisaea rubra*) angetroffen, wo die zentralen Schwanzfedern wie Plastikstreifen wirken. Offen ist, ob die primitiven Federn von *Protopteryx* eine sekundäre Spezialisierung, ausgehend von normalen Federn (wie beim roten Paradiesvogel?) darstellen (Sci 290, 1955).

Kladogramm nach den chinesischen Funden: zwei Hauptlinien: Sauriurae (mit *Archaeopteryx*, *Confuciusornis* und den Enantiornithes) und Ornithurae (alle anderen Vögel):

1. gemeinsamer Vorfahr
Dichotomie in die Linien (2) und (3)
2. Linie zu den Sauriurae:
 - 2a *Archaeopteryx*
 - 2b *Jeholornis* (Apt) + *Rahonavis* (O-Kreide, ?Campan, Madagaskar)*
 - 2c *Sapeornis* (Liaoning)
 - 2d *Confuciusornis* (unt. Yixian-Form. = M-Barreme)
 - 2e *Protopteryx* (Yixian-F.) + alle anderen Enantiornithes (z.B. *Cathayornis* [Apt], *Gobipteryx*)
3. Linie zu den Ornithurae:
 - 3a *Liaoningornis* (ornithurin) (Yixian-F.) (neuerdings aber zu den Enantiornithes gestellt)
 - 3b *Chaoyangia* (ornithurin) (jünger als Yixian-F.)
(ab jetzt Ornithurae im strengen Sinne):
 - 3c *Hesperornis* (ab Apt)
 - 3d *Ichthyornis*
 - 3e moderne Vögel

(Anmerkung: Ornithurae im engeren Sinne werden ab einschl. der Hesperornithiformes definiert, d.h. ab dem letzten gemeinsamen Vorfahren von Hesperornithiformes und allen moderneren Vögeln)

**Rahonavis* gilt inzwischen aber als Dromaeosauride der UF Unenlagiinae. Es ist nach wie vor unklar, ob er tatsächlich fliegen konnte.

Neueste Datierungen der chinesischen Vögel:

Sauriurae: *Confuciusornis* (unt. Yixian-Form.); Yixian-Form.: 124 - 125 MA (M-Barreme), aber auch in der Jiufotang-Formation (Apt)

Liaoningornis: ebenso (evtl. minimal jünger als *Confuciusornis*); Stellung unklar (basaler Sauriurae oder basaler Ornithurae?), neuerdings zu den Enantiornithes gestellt

Enantiornithes *Sinornis*, *Otogornis*, *Boluochia* und *Cathayornis* (Jiufotang-Form.): etwas jünger, da diese Formation die Yixian-Form. überlagert (< 124 MA, d.h. Apt); *Protopteryx* (Yixian-Form.)

Ornithurae *Gansus*, *Chaoyangia*: ebenfalls etwas jünger als Yixian-Formation. *Gansus* mit Anpassungen ans Tauchen und Schwimmen.

Schon in der Yixian-Form. waren damit die drei Hauptlinien Sauriurae, Enantiornithes und Ornithurae vertreten. Alle Strukturen, die zur Effizienzsteigerung des Fluges dienten, waren bereits weit fortgeschritten (Verstärkung und Festigung des Flügel- und Brust-Schulter-Apparates, Vergrößerung des knöchernen Brustbeins für den Ansatz starker Flügelmuskeln, Umbildung des langen echsenartigen Wirbelschwanzes zu einem fächerartig befiederten Steuerschwanz), während alle Strukturen, die nicht unmittelbar die Flugleistungen verbesserten, in der Entwicklung zurückblieben (Zähne, Krallen an den drei Handfingern, Bauchrippen = Gastralia, Saurierbecken). Dies gilt auch für die spanischen Funde aus der U-Kreide.

Longipteryx (ca. 120 MA, zeitlich etwa obere Yixian-Form.) ist unter diesen Enantiornithinen einzigartig, indem er an ein Leben in Wassernähe angepasst war. Er besaß viel längere Flügel als alle anderen Enantiornithinen und einen verlängerten Schnabel, aber mit größeren und robusteren Zähnen als *Longirostravis* (s.u.). *Longipteryx* war dem Schnabelbau und der Bezahnung nach offenbar ein Fischjäger.

Der Euenantiornithine *Longirostravis* aus der mittl. bis oberen Yixian-Form. (Jehol-Formation; minimal älter als *Longipteryx*) besaß dagegen einen sehr langen, spitz zulaufenden, leicht nach unten gekrümmten Schnabel von ca. 35 mm Länge, der nur am vordersten Ende sowohl oben (Prämaxilla) wie unten sehr kleine, kegelförmige Zähne trug. Dies spricht dafür, dass er ähnlich wie moderne Charadriiformes (Regenpfeiferartige) im Schlamm nach Würmern, kleinen Krebsen, Mollusken usw. stocherte. Die kleinen Zähne in der Schnabelspitze dürften dazu gedient haben, die Beute festzuhalten. Eine solche Spezialisierung war bisher von Enantiornithinen nicht bekannt.

Damit sind bei den Vögeln der U-Kreide folgende Formen des Nahrungserwerbs dokumentiert: aufgrund von Mageninhalt: Arthropoden; Samen; Fische; aufgrund der Schnabelmorphologie und Bezahnung: evtl. Saftsauger (beim einzigen gondwanischen Vogel der U-Kreide), Fischjagd (wohl *Longipteryx*), Stochern mit dem Schnabel im Schlamm nach Regenpfeiferart (*Longirostravis*). (Natwiss. 91, 22).

Im Jahr 2004 (Nat. 431, 925) wurde dann ein enantiornithiner Vogel aus 124 MA alten Schichten derselben Region mit sogar vier „Flügeln“ (in gewisser Analogie zu *Microraptor*) berichtet; an den Beinen des Vogels saßen lange Federn; diese hatten zwar schlechte aerodynamische Eigenschaften, unterstützten aber den Flug durch Steuerung. Während moderne Vögel sich mit dem Schwanz ausbalancieren, konnten Enantiornithes vermutlich mit Hilfe von Beinfedern manövrieren. Die Schwanzfedern dieses Exemplars waren nämlich im Vergleich zu denen

moderner Vögel sehr kurz; unklar ist, ob dies nur auf einer Mauser beruht, oder ob sich der aerodynamisch geformte Schwanz erst später entwickelte und zunächst die (noch befiederten) Hinterbeine dessen spätere Funktion (Steuerung, Ausbalancieren) übernahmen.

Die langen Federn saßen an der Außenseite des Oberschenkels (Tibiotarsus), etwa halb so lang wie dieser. Aufgrund der Erhaltung lässt sich eine deutliche Asymmetrie nicht sicher feststellen, sie sind aber nach außen gekrümmt, was immerhin auf eine gewisse residuale aerodynamische Funktion deutet. Vielleicht sind sie Relikte von früheren, größeren, aerodynamischen Beinfedern, entsprechend der Hypothese, dass sich die Vögel während der Evolution des Fluges durch ein vierflügeliges Stadium hindurch entwickelten; die Steuerfunktion wurde dann später vom Schwanz übernommen. Beim „vierflügeligen“ basalen Dromaeosaurier *Microraptor* sind die langen Beinfedern (ebenfalls an der Außenseite des Oberschenkels) eindeutig asymmetrisch veniert und gebogen und erfüllten damit eindeutig aerodynamische Funktion. Auch *Archaeopteryx* hatte – wie inzwischen nachgewiesen ist – Beinfedern, aber es ist unbekannt, ob ihnen irgendeine aerodynamische Funktion zukam (sie werden eher als „Federhosen“ wie bei modernen Raubvögeln interpretiert; sie dürften wegen ihrer geringen Länge wohl keine Funktion während des Fluges gehabt haben). Relativ zur Länge des Tibiotarsus sind die Beinfedern bei dem neuen Enantiornithinen aus Liaoning jedenfalls länger als bei *Archaeopteryx*, und sie sind vermutlich auch (relativ) aerodynamischer als bei *Archaeopteryx*, wenn auch nicht so aerodynamisch wie bei *Microraptor*. Sie könnten daher durchaus eine Rolle beim Flug, besonders während der Landung, gespielt haben, zumal der kurze Federschwanz wohl kaum zu Flugmanövern eingesetzt werden konnte, denn die Schwanzfedern waren (wie bei vielen mesozoischen Vögeln, z.B. *Confuciusornis*, *Protopteryx*, *Changchengornis*, *Yixianornis*) kurz (auch wenn viele Exemplare ein einzelnes Paar langer Schwanzfedern haben, die aber kaum Steuerfunktion gehabt haben dürften). Man nimmt an, dass diese kurzen Schwanzfedern ein primitives Merkmal darstellen; die Steuerfunktion wurde offenbar bei den frühen Vögeln von den langen Federn an den Beinen übernommen. Der Hinterbeinflügel von *Microraptor* war vermutlich die Ausgangsform, die dann später reduziert wurde; die Beinfedern von *Archaeopteryx* und dem neuen enantiornithinen Vogel sind vermutlich Rudimente dieser wichtigen Übergangsstufe aus der Entwicklung des Vogelflugs (Nat. 431, 925).

Zum Vergleich:

Microraptor gui: extrem lange, gebogene Beinfedern mit asymmetrischen Fahnen; offensichtlich mit Funktion beim Gleitflug.

Neuer unbenannter enantiornithiner Vogel: lange Schwungfedern der Flügel, sehr kurze Schwanzfedern, Federn an den beiden Hinterbeinen entlang des Tibiotarsus, halbe Tibiotarsuslänge, besonders an der Außenseite sitzend, leicht gebogen; Asymmetrie nicht beurteilbar, Biegung könnte aber auf eine gewisse aerodynamische Funktion deuten. Unklar, ob sie eine Rolle beim Flug (besonders Landung) gespielt haben.

Archaeopteryx: kurze Beinfedern, sicherlich keine Funktion während des Fluges, vergleichbar den Federhosen von rezenten Raubvögeln (Natw. Ru. 3/2005, 143).

In ca. 135 MA alten Schichten Nordspaniens (El Montsec, ca. 10 MA nach *Archaeopteryx*) Nestling eines Enantiornithinen mit einem Mosaik moderner und *archaeopteryx*typischer Merkmale; Schädel noch dinosaurierartig und diapsid, 8 Zähne im Kiefer. Hinter dem Auge liegen einige kleine, aber in Rückbildung befindliche Knochen, die für kleine Theropoden, nicht aber für moderne Vögel charakteristisch sind. Der Reifeprozess des Nestlings (Ossifikationsmuster) entspricht modernen Vögeln, ebenso der Flügelbau. Die Vervollkommnung der Flugeigenschaften ging somit den anderen skelettalen Anpassungen, insbesondere im Schädelbereich, voraus.

Des Weiteren wurde im Jahr 2004 ein enantiornithiner Vogelembryo berichtet, der zum Zeitpunkt der Fossilisation kurz vorm Schlüpfen stand (Sci. 306, 653; Natw. Ru. 3/2005, 145). Entwicklungsstand der Federn und die Gehirngröße deuten darauf, dass der Vogel nach dem Schlüpfen sich selbst versorgen konnte (analog modernen Nestflüchtern); dieses Verhalten gilt als

das ursprüngliche (Nesthocken ist abgeleitet); alle ausschließlich nestflüchtenden rez. Vogelordnungen gehören phylogenetisch zusammen zur Infraklasse Eoaves und stellen den ersten Knoten des Kladogramms der Kronengruppenvögel. Auch Dinosaurier wie *Troodon* und Oviraptoren waren vermutlich Nestflüchter. Ein Eizahn war bei dem fossilen Vogelembryo nicht vorhanden (dürfte also erst später in der Vogelevolution entstanden sein); gut entwickelte Flügel- und Schwanzfedern waren noch von Federscheiden umhüllt. Gekrümmte Zehenkrallen. Spätere Untersuchungen bestätigten Enantiornithes als Nestflüchter (Sci. Rep. 9: 5006).

Im Apt (121 MA; früher für Valangin gehalten!) *Sinornis santensis* (Nähe Peking): sperlingsgroß, Flugapparat schon optimal entwickelt, Sternum (fehlte *Archaeopteryx* noch) und Furcula (Gabelbein; auch schon bei *Arch.*) sind vorhanden; Schwanz kurz und mit Pygostyl (aus verwachsenen Schwanzwirbeln gebildeter Federansatz); Krallen nur noch an zwei statt an drei Fingern; Brust- und Schulterblatt modern ausgebildet (daher wesentlich besserer Flieger als *Arch.*), Rumpfwirbelsäule 2 Wirbel kürzer als *Arch.*, aber: Mittelhandknochen sind noch getrennt; bezahnter Kiefer, Becken- und Bauchrippen reptilähnlich. In den gleichen Fundschichten der ebenfalls sperlingsgroße *Cathayornis*. *Sinornis* und *Cathayornis* sind zweifellos Enantiornithes. Allerdings hat *Cathayornis* noch einen archaeopteryxartigen Schädel, aber ein vergrößertes Hirnvolumen, einen weiter entwickelten Schultergürtel und verbessertes Flugvermögen (d.h. typisch enantiornithisches postkraniales Skelett).

Im Apt Chinas *Avimaia schweitzeri*, der einzige fossile Vogel mit einem ungelegten Ei; wahrscheinlich ein Fall von unphysiologischer Eiretention aufgrund mehrschichtiger Eischale; Eiretention führt auch bei modernen Vögeln zum Tod (Nat. Comm. 10: 1275)..

ORNITHUROMORPHA:

Ornithuromorpha (nach anderer Nomenklatur basale Ornithurae i.w.S.) der Unterkreide waren etwas größer als Enantiornithes; in China sind sie mit zahlreichen Gattungen, aber wenigen Exemplaren vertreten; Taxa aus den Jehol-Biota sind *Yixianornis* und *Yanornis*. Die verlängerten Zehen und die relative Kürze der distalen Phalangen der frühen Ornithurae deuten darauf, dass sie im Küstenbereich lebten; der hühnergroße *Yanornis* besaß darüber hinaus einen dicht mit Zähnen besetzten, verlängerten Schnabel und könnte daher ein Fischfresser gewesen sein (Fischreste im Magen nachgewiesen!) und einen fortgeschrittenen, modernen Flugapparat, gekieltes Sternum/Knochenkamm am Brustbein, modernes Rabenbein, beides Indizien für sehr kräftiges Flugvermögen; Fuß mit verlängerten Zehen und kurzen Krallen. Alle diese Merkmale deuten auf ein Leben als fischfressender Küstenvogel. *Liaoningornis* wurde früher auch als möglicher Vertreter der Ornithuromorpha angesprochen; nach Reanalyse der Funde handelt es sich aber um einen Enantiornithinen ähnlich *Eoalulavis*.

Inzwischen wurden fünf Exemplare von *Yanornis* gefunden; einer enthielt Reste einer Fischmahlzeit, einer enthielt zahlreiche kleine Gastrolithen (bis 2,7 mm groß) als Indiz für Herbivorie, die übrigen drei lassen keine Hinweise auf die Ernährung zu. Zwar werden Gastrolithen bei manchen Tiergruppen auch zur Regulation von Auftrieb und Balance beim Tauchen gefunden (z.B. Krokodile, Pinnipedia), bei aufs Tauchen spezialisierten Vögeln wie Pinguinen und Kormoranen aber nur in geringer Anzahl, nicht in der großen Anzahl wie bei *Yanornis* und herbivoren Vögeln; außerdem gibt es keinerlei anatomische Hinweise darauf, dass *Yanornis* ein Taucher gewesen sein könnte. Er lebte eher in Ufergegend ähnlich modernen

Charadriiformes. Die Kombination aus Fischfresseranatomie (langer Schnabel mit vielen Zähnen), Fischresten im Magen eines Exemplars und Gastrolithen im Magen eines anderen deutet eher darauf, dass schon *Yanornis* zwischen verschiedenen Ernährungsweisen (hier: Fisch vs. Herbivorie) wechseln konnte wie verschiedene moderne Vögel (u.a. bestimmte Singvögel, aber auch Regenpfeiferartige, z.B. *Calidris alba*, der sich im Brutgebiet weitgehend pflanzlich, im Überwinterungsgebiet tierisch, u.a. von Fisch ernährt), und damit eine entsprechende Anpassungsfähigkeit und Plastizität des Muskelmagens aufwies, evtl. jahreszeitabhängig (es gibt Indizien für eine Saisonalität in Nordchina zu dieser Zeit). Auch bei einem Exemplar von *Sapeornis* wurden einige Gastrolithen gefunden. Die funktionale Plastizität des Muskelmagens und die Anpassungsfähigkeit an verschiedene Ernährungsweisen muss sich also schon in den gemeinsamen Vorfahren der Kronengruppenvögel entwickelt haben. Zwar weisen auch Krokodile gelegentlich Gastrolithen auf (s.o.), aber ohne Bezug zur Nahrungsverdauung, und ihre Mägen haben auch keine vergleichbare funktionale Plastizität (Natwiss. 91, 571).

Der älteste bisher bekannte Vertreter der Ornithuromorpha ist *Archaeornithura meemannae*; ein Watvogel aus China (Hauterive, 130,7 MA alt), der mit seinen langen Beinen bereits ans Leben im/am Wasser angepasst war. Nahezu modern aussehend, schnell wachsend (im Gegensatz zu den Enantiornithes), fächerartiger Schwanz, hochgradige fusionierte Knochen am Ende der Flügel, U-förmige Furcula, Daumenfittich, sehr gutes Flugvermögen. Lebensweise dürfte modernen Regenpfeifern geähnelt haben.

Man vermutet, dass sich die weniger fluggewandten Enantiornithes zum Schutz eher in den Bäumen aufhielten, während die in ihrem Flugvermögen weiter entwickelten Ornithuromorpha auch verschiedene Lebensräume in Verbindung mit Wasser besiedeln konnten, was ihnen zusätzliche (proteinreiche) Nahrungsquellen erschloss. Dies ermöglichte ihnen Vorteile wie z.B. schnelles Wachstum oder weiter verbessertes Flugvermögen, wodurch sie noch besser Beutegreifern entgehen konnten. Dies dürfte einigen Linien der Ornithurae dann an der KTG das Überleben gesichert haben, während die Enantiornithes komplett, die Ornithuromorpha aber nur partiell ausstarben. Außerdem wuchsen Enantiornithes langsamer. Schnelleres Wachstum bedeutet auch weniger Zeit, die sich die Eltern um die Jungvögel kümmern müssen, und bietet in kritischen Phasen ebenfalls einen großen Vorteil (Sci. 348: 617).

Archaeorhynchus spatula aus der Jiufotang-Formation gilt als basalster Ornithuromorpha; von ihm wurde ein Exemplar mit umfangreicher Weichgewebserhaltung gefunden wurde. Dieses Exemplar zeigt eine Schwanzbefiederung, die man zwar von modernen Vögeln kennt, bisher aber noch nie bei mesozoischen Vögeln angetroffen wurde. Außerdem blieben Teile der paarigen Lungen erhalten. Die Mikrostruktur der ist schon sehr modern und ähnelt derjenigen rezenter Vögel, was für erhebliche Sauerstoffaufnahme-Kapazität für einen kräftigen Flug spricht. Dabei war das Brustskelett noch primitiv, d.h. die weichgewebliche (physiologische) Anpassung der Lunge an die Anforderungen des kräftigen Schlagflugs ging den skelettalen Anpassungen an eine effektivere Atmung voraus. Demnach waren diese Vögel der Unterkreide schon „moderner“ und physiologisch fortschrittlicher, was z.B. Verdauungs- oder Atmungssystem betrifft, als man üblicherweise aus den skelettalen Überresten herauslesen lässt, weil sich das Skelett erst mit der Verzögerung der modernen Physiologie anpasste (PNAS 115: 11555).

ORNITHURAE (i.e.S):

Der Ornithurae *Gansus* (s.u.) wies ebenfalls verlängerte Zehen auf und lebte offenbar ebenfalls im Küstenbereich. Insgesamt waren somit in der Unterkreide Chinas sowohl auf Bäumen aufsitzende

Vögel (die meisten Enantiornithinen), watende Küstenbewohner (Ornithuromorpha) und segelnde Vögel (wie der basale *Sapeornis* und der Enantiornithine *Longipteryx*) vertreten. Schon zu dieser Zeit besetzten die Vögel also zahlreiche ökologische Nischen (Natwiss. 89, 34).

Gansus: war *Gansus* bisher nur sehr fragmentarisch bekannt, konnte durch umfangreiches neues Material aus der Xiagou Formation aus NW-China (?Apt - Alb, ca. 115 – 105 MA; 5 Exemplare, die insgesamt gesehen ein weitgehend komplettes Skelett ergeben, allerdings ohne Schädel und Unterkiefer und die obersten Wirbel) die kladistische Position näher aufgeklärt werden (Sci. 312, 1640). Er ist der fortschrittlichste Vogel der Unterkreide und weist Merkmale auf, die ansonsten nur von Ornithurae der O-Kreide und des Känozoikums bekannt sind. Ältester Nachweis der Ornithurae. Dominierende Vogelart an der Fundstelle. Amphibische Lebensweise; einerseits anatomische Indizien für kräftigen Flug, andererseits auf Tauchen (angetrieben mit den Füßen wie bei Hesperornithiformes, Gaviidae und Podicipedidae). Aussehen und Lebensweise wie Taucher, Seetaucher oder tauchende Enten; Schwimmhaut (erkennbar aufgrund des Abdruckes einer derben Haut um die langen Zehen herum).

In fluviolakustrinen Ablagerungen der Unterkreide Südkoreas (**Apt oder Alb**) wurden die ältesten Vogelspuren mit **Schwimmhäuten** nachgewiesen (neben viel häufigeren ohne Schwimmhäute: *Koreanaornis*); sie sind größer (Länge bis 5 cm, Breite bis 6,1 cm) als die ohne Schwimmhäute (Länge bis 3,1 cm, Breite bis 4,3 cm), aber kleiner als die nächstjüngeren Vogelspuren mit Schwimmhäuten aus der Oberkreide (Indiz für die Größenzunahme in der frühen Vogelevolution). Ein relativ langer, zurückgebogener Hallux deutet bei den unterkretazischen Spuren noch auf die Abstammung der Küstenvögel von baumbewohnenden Vorfahren. Die Schwimmhäute verbinden nur die proximalen Anteile der drei vorwärtsgerichteten Zehen, während bei vielen modernen Vögeln mit Schwimmhäuten diese bis fast zum distalen Zehende reichen; frühkänozoische (z.B. *Presbyornis*, Eozän) Schwimmhautspuren entsprechen den rezenten, oberkretazische eher jenen aus dem Apt/Alb Südkoreas hinsichtlich der Ausdehnung der Schwimmhäute an den Zehen. Heute finden sich Schwimmhäute zwischen den Zehen bei: Procellariiformes, Anseriformes, Sphenisciformes, Pelecaniformes, Phoenicopteriformes, Gaviiformes, Charadriiformes.

Es ist nicht bekannt, welcher Vogel diese ältesten Schwimmhautspuren hinterließ; er watete wahrscheinlich durch Schlamm und weichen Sand oder flaches Wasser auf der Suche nach Futter. *Enaliornis* als bestbekannter mariner Vogel der Unterkreide (Alb – Cenoman; ein Hesperornithiformer) scheidet wegen seiner lobierten Füße aus; *Gansus* aus der U-Kreide NW-Chinas gilt als ältester Küstenvogel; sein Skelett läßt es für möglich erscheinen, dass er Schwimmhäute trug (wegen eines punktförmigen Fortsatzes an der Basis der Klauen) und einer ähnlichen Fußform wie bei den Schwimmhautspuren, aber *Gansus* trägt im Gegensatz zum Urheber dieser Spuren einen relativ langen vierten Finger. Fraglich auf Schwimmhäute deuten auch Vogelspuren aus dem Cenoman von Colorado (*Ignotornis mcconnelli*).

Die Ornithurae werden gebildet von den Neornithurae sowie den Hesperornithiformes und *Ichthyornis*. Die Ornithuromorpha umfassen dagegen zusätzlich einige wenige weitere kretazische Taxa. Kladistisch steht *Gansus* voll innerhalb der Ornithurae, bereits oberhalb der Hesperornithiformes, die mit *Enaliornis* ab der Alb-Cenoman-Grenze nachweisbar sind. Basalere Taxa (Ornithuromorpha unterhalb der Ornithurae wie *Apsaravis*, *Patagopteryx*) lebten voll terrestrisch, basale Ornithurae wie Hesperornithiformes, *Gansus*, *Ichthyornis* lebten amphibisch; da dies nahe Außengruppen der Neornithes sind, stützt diese Kladistik die Hypothese, dass die

Neornithes im aquatischen Habitat entstanden. Vor dem Ende der Kreide gingen dann einige nicht-ornithure Ornithuromorpha wieder zu terrestrischer Lebensweise über. Da in der obersten Kreide schon basale neornithische Linien (Anseriformes, evtl. Gaviiformes) nachweisbar sind, müssen in der Kreide schon Repräsentanten der Galliformes und der basaleren Palaeognathae existiert haben; alle fossilen und rezenten Taxa dieser Gruppen sind terrestrisch. Auch wenn also die Neornithes in aquatischer Umgebung entstanden, gingen einige basale Linien der Neornithes schon vor der KTG (!) zu terrestrischer Lebensweise über. Damit relativiert sich die „Küstenvogelhypothese“ für das Überleben an der KTG; die Adaptation an aquatische Habitate kann somit keine Voraussetzung für das Überleben der Vögel an der KTG gewesen sein.

Damit ergibt sich insgesamt folgendes Szenario: die basalen Ornithuromorpha sind in einem terrestrisch-arborealen Milieu entstanden (Beispiel: *Patagopteryx*), wechselten dann recht schnell in ein aquatisches Milieu, wie *Hongshanornis* (Barreme/Apt, wohl ein Watvogel) belegt; zahnlos, echter Vogelschnabel, gutes Flugvermögen, Kropf.

Im aquatischen Milieu entstanden die Ornithurae, die primär aquatisch waren (Hesperornithiformes, *Gansus* sowie – als basale Carinatae – die Ichthyornithiformes). Noch vor der KTG sind dann aber einige Ornithurae:Carinatae wieder zu terrestrischer Lebensweise zurückgekehrt. Die Neornithes dürften in einem aquatischen Lebensraum entstanden sein, der Nachweis von Gänsevögeln aus der obersten Kreide belegt aber, dass aus kladistischen Gründen auch schon terrestrische Linien der Neornithes (wie Hühnervögel und Palaeognathae) in der Kreide gelebt haben (Natw. Ru. 1/07, 34).

Kladogramm (Sci. 312, 1643):

Außengruppe: Dromaeosauridae

AVES:

--- *Archaeopteryx* (unt. Tithon)

--- *Liaoningornis* (Barreme-Apt-Grenzbereich) (naA ein Enantiornithes)

ab jetzt: PYGOSTYLIA

--- *Confuciusornis* (ob. Barreme, unt. Apt)

ab jetzt: ORNITHOTHORACES

--- *Vorona* (unt. Maastricht) + Enantiornithes (nicht aufgelöst)

(ad Enantiornithes: *Neuquenornis*/Santon; *Cathayornis*/unt. Apt;

Concornis/Barreme; *Gobipteryx*/mittl. Campan)

ab jetzt: ORNITHUROMORPHA (primär terrestr., arboreale Formen, sek. aquatisch)

--- *Patagopteryx* (Santon)

--- *Hongshanornis* (Barreme-Apt-Grenze)

--- *Ambiortus* (Barreme)

--- *Yanornis* + *Yixianornis* (beide unt. Apt)

--- *Apsaravis* (mittl. Campan)

ab jetzt: ORNITHURAE (primär aquatisch/lakustrisch; terrestrische Formen bereits vor der KTG)

--- Hesperornithiformes (*Enaliornis*: Alb-Cenoman-Grenze;

Baptornis + *Hesperornis*: Coniac) (Hesp. bis KTG!)

--- *Gansus* (Apt/Alb)

ab jetzt : CARINATAE

--- *Ichthyornis* (Coniac) (Ichthyornithiformes) (noch bezahnt!)

ab jetzt: NEORNITHES

--- *Lithornis* (Tertiär) + *Crypturellus* (rez.)

--- (*Crax* + *Gallus*) + (*Chauna* + *Anas*) (rez.)

Kladogramm nach Sci. Rep. 8: 3969:

--- Dromaeosauridae

Ab jetzt: AVIALAE

--- *Archaeopteryx*

--- *Jeholornis*

--- *Sapeornis*

--- *Confuciusornis*

--- Entinornithes:

--- *Protopteryx*

--- *Shanqiornis*, *Bohaiornis*, *Pengornis*, *Eoenantiornis*,

(*Longipteryx* + *Longirostravis*), (*Cathayornis* + *Concornis*)

+ [*Neuquenornis* + *Gobipteryx*])

--- *Archaeorhynchus* (Yixian; 125-120 MA)

--- *Vorona* (wahrscheinlich Campan)

--- *Jianchangornis* (ob. U-Kreide Chinas)

--- *Patagopteryx* (Santon)

Ab jetzt: ORNITHURAE

--- *Hongshanornis* + *Longicrusavis* (Barreme-Apt-Grenze und Barreme)

--- *Yanornis* + (*Yixianornis* + *Songlingornis*) (alle: unt. Apt)

--- *Changzuiornis* (Apt)

--- *Iteravis* + ***Gansus zheni* + AGB5841** (125 MA)

--- *Gansus yumensis* (Apt, ca. 120 MA)

--- *Baptornis* + ***Hesperornis*** (ca. 85 MA) (Coniac – KTG)

--- ***Ichthyornis*** (ca. 85 MA) (Coniac)

--- *Apsaravis* (Campan, ca. 78 MA)

--- *Iaceornis* (83,5 MA)

--- *Lithornis* + *Crypturellus*

--- *Crax* + *Gallus*

--- *Chauna* + *Anas*

Fett und unterstrichen: Vögel mit Drüsen zur Salzausscheidung

AGB5841 aus dem Apt der Jiufotang-Formation, nahe verwandt mit *Gansus zheni* und *Iteravis huchzermeyeri* (die beide möglicherweise als ein Taxon zusammenzuziehen sind, *Iteravis huchzermeyeri*), weist Drüsen zur Salzausscheidung über der Orbita auf. Solche Drüsen sind sonst nur bei marinen oder wüstenbewohnenden Vögeln bekannt, die sehr viel Salz aufnehmen, z.B. über Fischnahrung. Bei kladistisch niedriger stehenden Vögeln oder nonavialen Dinosauriern wurden solche Drüsen nie gefunden; sie schieden überschüssiges Salz wohl über die Nieren aus. Bemerkenswert ist, dass AGB5841 nicht im marinen Kontext lebte. Vögel aus süßwasserdominierten Lebensräumen brauchen eine solche Drüse eigentlich nicht. Möglicherweise stammt er von marinen Taxa ab, oder der Salzgehalt in dem von Süßwasserseen gekennzeichneten Lebensraum schwankte stark (z.B. jahreszeitlich im Rahmen von Verdunstungszyklen), so dass der Vogel diese Drüsen benötigte. Oder er fischte gelegentlich auch Nahrung aus Salzwasser. Es handelt sich sowohl um den ältesten wie kladistisch basalsten Nachweis dieser Drüse; auch bei basaleren Taxa, die sich von marinen Quellen ernährten oder Wüsten besiedelten, sind solche Drüsen bisher nicht bekannt. Erst nach der Miniaturisierung im

Zusammenhang mit der Entwicklung des Fluges wurde es offenbar notwendig, neben der Niere ein zusätzliches Organ für die Salzausscheidung zu entwickeln, wobei diese Drüse dann so groß wurde, dass sie sich in Knochenfossilien durchprägte. Die Ökologie dieser ornithurinen Vögel ist diverser als die von weiter stammwärts stehenden Vögeln; bei ihnen könnte es daher jahreszeitlich stärker ausgeprägte Unterschiede der Nahrungsbeschaffung gegeben haben, einschließlich Nahrungsquellen mit höherem Salzgehalt (Sci. Rep. 8: 3969).

Insgesamt sind die Vögel der unt. Kreide durch folgende Gemeinsamkeiten gekennzeichnet:

- sperlingsgroß, kleiner als *Archaeopteryx* und *Confuciusornis* (Ausnahme: *Sapeornis*)
- deutlich verbesserte Flugeigenschaften
- Anpassung an sitzende, arboreale Lebensweise in einigen Linien.

Diese frühen Vögel dürften zwar den größten Teil ihres Lebens auf den Bäumen verbracht haben (Zehen konnten Zweige umklammern), es fehlen aber jegliche Hinweise auf ein Nisten in den Bäumen. Jungvögel waren beim Flüggewerden noch nicht ausgewachsen und wuchsen auch noch nicht so schnell wie heutige Vögel. Die meisten Vögel waren noch bezahnt und mit krallenbewehrten Fingern. Das Flugvermögen verbesserte sich jedoch deutlich:

- viele Knochen von Hand und Becken verschmolzen, um dem Skelett mehr Stabilität beim Fliegen zu geben
- Verbreiterung des Brustbeins; Umwandlung der Mittellinie zum Kiel zur Verankerung von Flugmuskeln
- Verlängerung des Unterarms
- Schädelknochen und Wirbel leichter, Hohlräume größer
- Reduktion der Schwanzknochen zu einer kurzen Folge freier Segmente mit einem verwachsenen Stumpf am Ende; mit diesem Pygostyl werden die dort ansetzenden Schwanzfedern gesteuert
- Daumenfittich für Langsamflug
- lange erste Zehe für Greif- und Klammerfunktion des Fußes
- wahrscheinlich noch nicht voll warmblütig, Federn dienten aber der Isolierung.

Gegen Ende der Unterkreide und in der gesamten O-Kreide variieren die Vögel dann erheblich in Größe und Lebensweise.

In der Unterkreide entwickelten sich die Vögel in zwei verschiedenen Richtungen: die Sauriurae (*Archaeopteryx*, *Confuciusornis*) und die Enantiornithes dominierten in arborealen und terrestrischen Nischen, während die fortschrittlichen Ornithurae offenbar die Gewässerränder besiedelten; die Gegebenheiten und Nahrungsquellen dort waren besonders vorteilhaft für Vögel, die rasch große, offene Areale durchfliegen konnten. So kam es zu einer raschen Modernisierung des Flugapparates bei den Ornithuromorpha (wie *Chaoyangia* aus dem Apt) zu einer Zeit, als die Enantiornithinen in vielerlei Hinsicht noch primitiv waren. Die Vogelspuren aus fluviolakustrinen Ablagerungen Südkoreas belegen nun, dass schon zu dieser Zeit eine Radiation und Diversifikation von Küstenvögeln stattgefunden hatte, und verschiedene Typen von Küstenvögeln nebeneinander persistierten (mit und ohne Schwimmhäute) (Natwiss. 87, 256).

Die Entwicklung der Linie zu den Vögeln stellt auch den einzigen Fall der sukzessiven Verkleinerung innerhalb der Dinosaurier dar: der früheste Neotetanurae war wahrscheinlich ein Beutegreifer in der Größe von *Allosaurus* mit 3 – 5 t Gewicht; basale Maniraptoren waren schon erheblich kleiner (20 – 100 kg), basale Vögel (*Archaeopteryx*, *Confuciusornis*) waren kleiner als

der kleinste nonaviale Dinosaurier (außer einige Microraptorine), und die spaten- bis stargroßen Ornithothoracinen markieren das Ende dieses Trends, der eine Schlüsselrolle bei der Entwicklung aufsitzen Lebensweise sowie kräftigen Fluges gespielt hat.

Histologische Untersuchungen an fossilen Knochen von Dinosauriern und frühen Vögeln ergaben, dass die Dinosaurier (schon kladistisch basale keupersche Formen, auch die großen Sauropoden) und Flugsaurier ähnlich rezenten Vögeln und Säugern (und ganz im Gegensatz zu den Krokodilen) rasch wuchsen und relativ schnell (anstelle eines kontinuierlichen Wachstums) ihre Endgröße erreichten. Da aber bereits *Herrerasaurus* (2,5 m) und *Coelophysus* (1,5 m) sehr rasch wuchsen, müssen sich die Wachstumsraten der späteren kleineren Dinosaurier (z.B. *Scutellosaurus*, *Orodromeus*) sekundär vermindert haben. Die nahen Verwandten der Vögel unter den Dinosauriern waren (mit Ausnahme von *Microraptor*) 1,1 – 3,0 m lang. Die Knochen früher Vögel (z.B. Enantiornithines) wuchsen aber deutlich langsamer als die Knochen rezenter Vögel; *Confuciusornis* war erst nach ca. 6 Monaten ausgewachsen; rezente Vögel dieser Größe erreichen ihre Endgröße schon in 4 – 8 Wochen. Die Knochenhistologie dieser frühen Vögel deutet darauf, dass sie die dinosauriertypische frühe Phase raschen Wachstums verkürzten, woran sich dann eine längere „erwachsene“ Phase langsamen Wachstums anschloss; so erklärt sich auch das Größenspektrum der Fossilien von *Archaeopteryx*. In der weiteren Entwicklung der Neornithes entwickelte sich dann allmählich das typische Knochen- und Wachstumsmuster rezenter Vögel: die Knochenvascularisierung nahm zu; so wurde schneller die adulte Endgröße erreicht, schneller als bei basalen Vögeln und bei non-avianen Theropoden. Große Laufvögel (z.B. Ratites) entwickelten konvergent wieder Körpergrößen kretazischer non-avianer Theropoden, indem die erste rasche Wachstumsphase verlängert wurde und dadurch rasch eine große Körpergröße erreicht wurde. Somit lassen sich folgende Entwicklungsstufen erkennen:

- a) Krokodile: langsames kontinuierliches Wachstum; die Wachstumsraten nehmen zwar im Erwachsenenalter allmählich ab, aber auch die erwachsenen Krokodile wachsen noch langsam weiter
- b) Dinosaurier: rasches initiales Wachstum, danach nur noch schwaches oder gar kein Wachstum; starke Knochenvascularisierung. Große Dinosaurier verhielten sich in ihrem Wachstum eher wie heutige große Vögel und Säugetiere, nicht wie heutige große Reptilien; die adulte Größe wurde schnell erreicht. Kleinere Dinosaurier wuchsen ähnlich heutigen Beuteltieren, große Arten erreichten Wachstumsraten wie moderne Säuger, die großen Sauropoden erreichten Wachstumsraten ähnlich heutigen Walen von vergleichbarer Masse.
- c) Maniraptora: moderate Verkleinerung der Körpergröße durch Reduktion von Wachstumsrate und/oder -dauer
- d) Aves (*Archaeopteryx*): erhebliche Verkleinerung der Körpergröße
- e) Ornithothoraces: reduzierte Wachstumsrate, noch kleinere Körpergröße.
- f) Ornithurae: wieder Zunahme der Wachstumsraten

Die niedrigsten Wachstumsraten wurden ab den Enantiornithes, *Patagopteryx*, *Hesperornis* bis *Ichthyornis* angetroffen; zuvor (bis *Confuciusornis*) und danach (ab *Dinornis*) waren die Wachstumsraten (wieder) höher. (Nat. 412, 405). Frühe primitive Vögel reduzierten ihre Endgröße, indem sie die frühe Phase des schnellen Wachstums abkürzten und die langsame Phase zeitlich ausdehnten; deshalb waren auch frühe Vögel wie *Archaeopteryx*, *Confuciusornis* deutlich kleiner als ihre Vorfahren, z.B. Dromaeosauriden. Die Knochenstruktur der modernen kleinen Vögel zeigt dagegen eine Rückkehr zum raschen Wachstum und schnellen Erreichen von Endgröße und Geschlechtsreife. Kreidevögel wie *Patagopteryx*, *Gobipteryx*, aber auch der unenlagiine Dromaeosaurier *Rahonavis* (s.o.) wiesen nach dem Schlüpfen dagegen ein Stadium verlangsamten Wachstums auf, die Flugfähigkeit wurde dabei schon vor dem Erreichen der adulten Endgröße erreicht (Nat. 412, 412).

Der Umbau der funktionellen Anatomie des Schultergelenks erfolgte allmählich im Laufe der frühen Unterkreide. Die Funktion der Schulter beruht auf einem Kräftegleichgewicht zwischen Muskeln, Ligamenten und Gelenkknorpel einerseits und den Krafteinwirkungen seitens der Flügel andererseits. Bei Archosauriern, rezenten Krokodilen, non-avianen Theropoden wie Dromaeosauriern, aber auch *Archaeopteryx* beruht diese Kräftebalance überwiegend auf einem muskulären Mechanismus, bei modernen Vögeln spielt dagegen ein Bändermechanismus, das acrocoracohumerale Ligament, eine entscheidende Rolle. Hierzu musste die Ausrichtung dieses Ligaments verändert werden (bei Archosauriern wie Krokodilen wird dieses Ligament als coracohumerales Ligament bezeichnet). *Confuciusornis*, *Jeholornis*, *Sapeornis* zeigen einen intermediären Status; zwischen *Archaeopteryx* und *Jeholornis* muss das Ligament begonnen haben, eine stabilisierende Funktion zu übernehmen. Der gemeinsame Vorfahr der Enantiornithes und modernen Aves muss dagegen bereits über die moderne Morphologie verfügt haben (wie die Form des Coracoids belegt) (Nat. 445, 307).

Kladogramm der Vögel (1995: Nature 378, 350; 1996: Nature 382, 444; modif. und erweitert; kosmos 11/98 S. 44 [Wellnhöfer]), modif. nach Naturwiss. 89 S. 34 ff. (*Sapeornis*), Nat. 418, 405 (*Jeholornis*), WELLNHÖFER 2002 (Natwiss. Ru. 155, 475), Sci. 312, 1643; BENTON 2007 (S. 288):

Dinosauria

--- Abzweig der Ornithischia

Saurischia

--- Abzweigung der Sauropoda

Theropoda: drei funktionale Zehen, hohle Knochen

--- Abzweigung der Ceratosauria s.l., z.B. *Coelophysis*

Tetanurae: dreifingrige Hand, Furcula

--- Abzweigung der Carnosauria, z.B. der Allosauroidea

Coelurosauria: dunenartige, filamentöse Knochenbedeckung

--- Abzweigung der Compsognathidae mit *Compsognathus* und *Sinosauropteryx* (unt. Yixian-Formation) mit primitiven „Protofedern“

--- Abzweigung der Ornithomimiden (+ Therizinosauridae??? + Alvarezsauridae)

(WELLNHÖFER 2002 gliedert die Therizinosauria an dieser Stelle aber aus)

--- Abzweigung der Tyrannosauroida

Maniraptora: halbmondförmiger Handwurzelknochen (lange Greifarme, seitlich schwenkbares Handgelenk; Vorderarm-Schlag zum Beutegreifen, federartige Körperbedeckung)

--- Abzweigung der Oviraptorosauria mit *Caudipteryx* (unt. Yixian-Form.) und Oviraptoridae

--- Abzweigung der **Deinonychosauria** =

Fam. Troodontidae + Fam. **Dromaeosauridae** (Nachweis vom Hauterive bis Maastricht; nA ?Bathon, ? ob. Malm, Jura-Kreide-Grenze bis mittl. Maastricht). Basalster: *Graciliraptor* (Hauterive Chinas), gefolgt von *Microraptor* (wohl flugfähig!) sowie dem kladistisch höher stehenden *Sinornithosaurus* (befiedert, unt. Yixian-Formation); *S.* ist Schwestergruppe von [*Dromaeosaurus* + Velociraptorinae]

ab jetzt: **Avialae: weniger als 30 Schwanzwirbel**

[--- Abzweigung der Therizinosauria mit *Beipiaosaurus* (befiedert) (nach WELLNHÖFER 2002)]

ab jetzt: **Aves (nach hinten gerichtete Zehe; Flugfedern):**

1. Abzweig: *Archaeopteryx* (Flutter-/Schlagflug, Federn, längere Arme, kürzerer Schwanz; kein Gleitflieger)
2. Abzweig: *Jeholornis prima* (Apt, Liaoning) + *Rahonavis* (?Campan): beide Arten noch mit theropoden-typischem Reptilschwanz mit unverwachsenen Wirbeln, dromaeosauriartypisch; aber schon verbesserte Flugfähigkeit, z.B. durch Weiterentwicklung des Schultergürtels (*Rahonavis* ist nach anderer Auffassung ein Dromaeosauride, evtl. aus der UF Unenlagiinae; aber möglicherweise flugfähig!) (BENTON ordnet sowohl *Jeholornis* wie *Rahonavis* eine Stufe oberhalb von *Archaeopteryx*, wobei die Reihenfolge zwischen den beiden Taxa ungeklärt bleibt)

? 3. Abzweig : ? *Yandangornis* (Santon, China)

ab jetzt : Brevicauda (mit Pygostyl)

3. Abzweig: *Sapeornis* (Pygostyl; größer als *Arch.* und größer als kleine Dromaeosaurier) (Liaoning); größter Vogel der Unterkreide

ab jetzt: **Pygostylia** (Pygostyl sowie nach hinten gerichteter Pubis)

4. Abzweig: *Confuciusornis* (guter, kräftiger Flieger; zahnloser Hornschnabel, moderner Vorderschädel bei primitivem Temporale und Persistenz des Postorbitale) (Liaoning, M-Barreme) + *Changchengornis* (beide Gattungen bilden die F Confuciusornithidae)

(1. – 4. werden zu den „**Sauriurae**“ zusammengefasst; Sauriurae sind paraphyletisch und kein Monophylum)

(BENTON 2007 ordnet zwischen den Confuciusornithidae und den Enantiornithes noch die Oviraptorosauria ein!)

5. Abweig: *Noguerornis* (ob. Hauterive/unt. Barreme Spaniens; ?Schwestergruppe der Ornithothoraces; spatzen groß)

ab jetzt: **Ornithothoraces**

6. Abweig: *Iberomesornis* (O-Barreme; **Pygostyl**, reduzierte Fußkrallen, arboreale Lebensweise; **stabförmige Knochen, welche die Schultern gegen die Brust abstützen; Klammerfuß; kräftigerer Flügelschlag, Baumleben; spatzen groß**) als primitivster Ornithothoracer

Dichotomie: Enantiornithes / Ornithuromorpha

7. Abweig: *Vorona* (unt. Maastricht) + Enantiornithes (Valangin?; bis Maastricht; erfolgreichste Vögel der Kreide, z.B. *Sinornis* und *Cathayornis* aus dem Apt, *Eoalulavis* und *Concornis* aus dem O-Barreme; *Gobipteryx*, *Neuquenornis*, *Nanantius*):

weitere Skelettfusionen, tieferes Sternum, kürzerer knöcherner Schwanz, Alula bei *Eoalulavis* aus dem O-Barreme, dadurch erheblich verbesserte Flugeigenschaften: langsamer Flug, deutlich verbesserte Manövrierfähigkeit (*Eoalulavis* gelang der Durchbruch zu optimalen Flugeigenschaften). Histologische Untersuchungen an Enantiornithes der Oberkreide deuten an, daß sie nicht einmal endotherm waren! Verkleinerung bis auf Spatzengröße (*Sinornis*, *Concornis*). Die Bezeichnung Enantiornithes bezieht sich auf die Art des Wachstums der Fußknochen.

Verbesserte Manövrierfähigkeit im Flug, weitere Sklettverwachsungen, Daumenfittich.

ab jetzt: **Ornithuromorpha**

8. Abweig: *Patagopteryx* (Santon; Schwestergruppe der Ornithurae)

9a? ?*Liaoningornis* mit deutlichen Ornithurae-Eigenschaften; Yixian-Formation Chinas, möglicherweise der älteste ornithurine Vogel (naA. aber nur basaler Sauriurae unterhalb *Confuciusornis*!) evtl. + *Yixianornis* + *Yanornis*. Nach neuen Untersuchungen aber Enantiornithiner ähnlich *Eoalulavis*

9-11? *Hongshanornis* (Barreme-Apt-Grenze) / ? *Chaoyangia* / ? *Songlingornis* (paraphyletisch, Reihenfolge nicht aufgelöst)

12. *Ambiortus* (Barreme, Mongolei) als ältester Ornithurae? (Position innerhalb der O. ist umstritten; verwachsene Mittelhandknochen)

13. *Liaoningornis* (kontra: s.u.) + *Yanornis* + *Yixianornis* (Barreme bzw. unteres Apt)

14. *Gargantuavis* (flugunfähiger Riesenvogel aus dem ob. Campan/unt. Maastricht Frankreichs)

15. *Apsaravis* (mittl. Campan; Position nach Sci. 312, 1643) (außerdem ein *Apsaravis*-ähnlicher Vogel unmittelbar vor der KTG) (PNAS 108, 15253)

ab jetzt: **Ornithurae** im engeren Sinne (s. Nat. 414, 507 f.; Sci. 312, 1643)

16. Abweig: Hesperornithiformes (Apt bis KTG)

(Evtl. handelt es sich bei *Enaliornis* aus der britischen Unterkreide um einen primitiven Hesperornithiformen, der Schädel erinnert aber mehr an moderne Vögel als an Hespero.) Schon die Hesperornithiformen des Apt waren gut an ein fußpropellergesteuertes Tauchen angepasst und stellen weit abgeleitete Ornithurae dar, so dass sie sich schon deutlich früher von den übrigen Ornithurae abgespalten haben müssen.

?17. Abweig: *Apsaravis* (s. O-Kreide; ?Campan, naA. mittleres Campan) (nach Nat. 414, 507)

18. *Gansus* (Apt/Alb)

ab jetzt: **Carinatae**

19. Abweig: **Ichthyornithiformes** (Turon bis KTG) (**eindeutig moderne Flugeigenschaften, kürzerer**

Rücken und Schwanz, stark gekieltes Sternum, kompakteres Rückgrat und Becken)

ab jetzt: **Aves = Neornithes** (u.a.: zumeist Nisten auf Bäumen, Wanderzüge)

20. Abzweig: Palaeognathae (= Ratitae + Crypturi/Steißhühner)

21. Neognathae

Im Campan und Maastricht konkrete Hinweise auf die Existenz moderner Linien wie Anseriformes, Gaviiformes (Seetaucherartige), Charadriiformes (Regenpfeiferartige) und Procellariiformes (Sturmvogelartige); kladistische Überlegungen führen dazu, daß sich andere Linien, z.B. Palaeognathae (Ratitidae) schon früher differenziert haben müssten (kontra: s. Oberkreide).

Als früheste Neornithes wurden früher *Gansus* (zu Charadriiformes) und *Palaeocursornis* (zu Ratitidae) aus der U-Kreide angesehen, aufgrund fragmentarischer Funde ist diese Auffassung aber bisher nicht schlüssig. Nach neuen Erkenntnissen stehen sie aber außerhalb der Kronengruppe der rezenten Vögel.

[Auch ältere Angaben, dass in der U-Kreide schon Flamingoartige (*Gallornis*, Neokom) und Seetaucher = Gaviiformes (*Enaliornis*) vorkamen, müssen als überholt angesehen werden. *Enaliornis* [Alb, Cenoman] wird neuerdings zu den Hesperornithiformes gestellt. Für *Gallornis* aus dem Berrias oder Hauterive Frankreichs wird aber für möglich gehalten, dass er zu den Galloanseræ gehört. Er ist ein Neornithes, aber unsicher, ob Palaeognath oder Neognath].

Damit ergeben sich folgende Nachweise:

- **Ornithothoraces** ab Barreme nachgewiesen; *Noguerornis* aus der untersten U-Kreide (Berriasian) könnte aber Schwestergruppe sein, wobei dann die O. ebenso alt sein müßten. Ältester sicherer: *Iberomesornis* (Barreme).
- **Enantiornithes**: ?Valangin bis Maastricht (KTG)
- **Ornithuromorpha**: ab Barreme (*Ambiortus*)
- **Ornithurae**: sicher ab Apt (*Gansus*)
- **Carinatae**: sicher ab Turon (mit Ichthyornithiformes, letztere bis KTG)
- **Neornithes**: sicher ab Campan. Zumindest die frühen Verwandten der Strandvögel, Seevögel, Seetaucher und Entenvögel sollen schon vor der KTG erschienen sein.
Aber: *Gallornis* aus dem Berrias – Hauterive gilt als Vertreter der Neornithes!

Zusammenstellung der Vogelfamilien der U-Kreide nach BRI:

Archaeopterygidae: Tithon bis Berrias

Iberomesornithidae (monotypisch)

Ambiortidae: Barreme bis Apt (AS)

Enaliornithidae: Alb bis Cenoman (EU, NA, marin)

Verzeichnis der Vögel der Unterkreide nach Dinosaurier-web:

(WIK: Ergänzungen nach wikipedia/Fossil_birds):

Basale Vögel:

Jeholornis prima, Apt, Liaoning, 80 cm lang, 25 cm hoch, 300 g?, 35 cm langer Wirtelschwanz

Shenzhouraptor sinensis, Apt/Alb, Liaoning, 70 cm lang, 15 cm hoch, 20 g?, sehr lange Schwanzfedern;

keine Zähne; langer Wirtelschwanz und U-förmiges Brustbein. Im Gegensatz zu *Archaeopteryx* noch

keine nach innen gebogenen Fußkrallen. Könnte kladistisch unterhalb von *Archaeopteryx* stehen; nach neuerer Auffassung synonym zu *Jeholornis prima*, O ? Jeholornithiformes, Fam. ? Jeholornithidae.

Dalianraptor cuhe, Barreme-Apt, Liaoning, 30 cm lang, 200 g?, nahe mit *Jeholornis* verwandt
Jixiangornis orientalis, Barreme, Liaoning, 30 cm lang?, 100 g?, Waldbewohner; langer Wirtelschwanz, aber zahnloser Schnabel; da fortgeschrittenere Vögel mit kurzen Schwänzen noch bezahnt waren, könnte sich der zahnlose Schnabel von *Jixiangornis* evtl. konvergent zu den zahnlosen Schnäbeln der „höheren“ Vögel entwickelt haben. Kladistisch sehr basaler Vogel, aber oberhalb von *Archaeopteryx* und wohl auch knapp oberhalb von *Jeholornis*
Sapeornis chaoyangensis, Berrias, Liaoning, 60 cm lang, 120 cm Spannweite, 200 g?, Pygostyl [wird bei Wikipedia zu den Omnivoroptyerygiformes, Fam. Omnivoroptyerygidae gestellt]

Confuciusornithidae:

Confuciusornis (2 Sp.), Barreme, Liaoning, 30 cm lang, 150 g?, amselgroß
Changchengornis hengdaoziensis, Barreme, Liaoning-Prov., 22 cm/200 g
Proornis coreae, Barreme, Nordkorea, 30 cm lang?, 150 g?, nur sehr fragmentarisch bekannt, Ähnlichkeiten mit *Confuciusornis*; nomen dubium; Stratigraphie wohl nicht gesichert, nach WIK Malm oder O-Kreide
Jinzhounis: U-Kreide, Liaoning, evtl. Synonym für *Confuciusornis* [WIK]

Basale Ornithothoraces:

Iberomesornithiformes, F. Iberomesornithidae:

Iberomesornis roemeri, Barreme, Spanien, 17 cm lang, 20 cm Spannweite, 50 g, etwas größer als ein Fink, Krallen an den Flügeln
Noguerornis gonzalezi, ob. Hauterive oder unt. Barreme, Spanien, ad Iberomesornithidae (naA ad Enantiornithes)

„Cathayornithiformes“:

F. „Cathayornithidae“: umfassen *Sinornis/Cathayornis* und *Eocathayornis* (s. unter Enantiornithes)

Enantiornithes s.l.:

Boluochia zhengi, Barreme, Liaoning-Prov., 17 cm lang, 50 g?, kleiner Raubvogel mit Hakenschnabel und mächtigen Krallen (fraglich aber Cathayornithidae [WIK])
Cathayornis yandica, Apt, Liaoning-Prov., 9 cm lang, 20 g, sperlingsgroß
Concornis lacustris, Barreme, Spanien, 10 cm lang, 50 g?, sperlingsgroß
Cuspirostrisornis houi, Apt, Liaoning, 10 cm lang, 50 g?, ad F Avisauridae
Eoalulavis hoyasi, Barreme, Spanien, 5 cm hoch, 17 cm Spannweite, 30 g?, finkengroß, geschickter Flieger
Eocathayornis walkeri, Apt, Liaoning, 4 cm hoch, 12 cm Spannweite, 50 g?, spatzen groß
Eoenantiornis buhleri, Barreme, Liaoning, 14 cm lang, 30 g?, recht pummelig, teilweise auch bodenlebend
Horezmavis eocretacea, Alb, Usbekistan, 60 cm hoch?, 20 cm lang?, 2 kg?
? *Jibeinia luahera*, Barreme, China, 12 cm lang, 50 g?, spatzen groß (Saurornithes? Enantiornithes?), nomen dubium
Largirostrornis sexdentoris, Barreme, Liaoning, 12 cm lang, 20 g ?; basaler Enantiornithen
? *Liaoxiornis delicatus*, Barreme, Liaoning, 8 cm lang, 4 cm hoch, 20 g ?, sehr klein; kleinster Vogel der gesamten Kreide; eigene Ordnung (Liaoxiornithiformes) und Familie (Liaoxiornithidae), mal zu den Saurornithes, mal zu den Enantiornithes inc. sed. gestellt. **Kleinster Vogel der Kreide!**
Longchengornis sanyanensis, Barreme, Liaoning, 10 cm lang, 20 g ?
Longipteryx chaoyangensis, Barreme, Liaoning, 20 cm lang, 50 g ?, große Flügel, großer Schnabel [WIK: basaler Pygostylia; fraglicher Enantiornithiner]
Longirostravis hani, Barreme, Liaoning, 20 cm lang, 300 g ?, langer Schnabel mit kleinen kegelförmigen Zähnen an der Spitze; suchte wohl Nahrung im Uferschlamm
Nanantius eos, Alb, Australien, 15 cm hoch, 70 cm Spannweite, 2 kg, rabengroß, wohl Aasfresser, verwandt mit *Gobipteryx* (Campan, Mongolei), lt. WIK fragl. Enantiornithiner

Otogornis genghisi, Apt/Alb, Mongolei, 25 cm lang, 150 g?, lt. WIK fragl. Enantiornithiner
Protopteryx deferrariisi, Barreme, Liaoning, 30 cm lang, 100 g?, starengroß, zwei lange Schwanzfedern, lt. WIK fragl. Enantiornithiner
Rapaxavis pani, ob. U-Kreide, Jiufotang-Formation, China; Euenantiornithiner
Shanweiniao cooperorum, mittl. Yixian-Formation, Liaoning; langer Schnabel; einziger Enantiornithiner mit einer Schwanzoberfläche, die – wie bei modernen Vögeln – in der Lage ist, Auftrieb zu erzeugen (findet sich bei mesozoischen Vögeln ansonsten nur noch bei dem basalen Ornithurinen *Yixianornis*). Familie Longypterygidae.
Sinornis santensis, Apt, Liaoning, 14 cm lang, 20 g, spatzengroß, sehr guter Flieger, bekrallte Finger an den Flügeln
Vescornis hebeiensis, Barreme/Apt, China, 10 cm lang, 20 g?, finkengroß, sehr guter Flieger
Liaoningornis longidigitrus, Barreme, Liaoning, 30 cm lang, 150 g?, Brustbein gut entwickelt, weiter und verstärkter Brustkorb deuten auf ein Atmungssystem wie bei rezenten Vögeln. (umgruppiert von Ornithuromorpha nach Enantiornithes)
 Weitere Enantiornithes der U-Kreide nach WIK:
 Basale/nicht näher zugeordnungsfähige Formen: *Aberratiodontus*, *Dapingfangornis*, *Hebeiornis* (China, nomen dubium)

Ornithuromorpha/nahe Außengruppe der Ornithurae/naA. basale Ornithurae [WIK]:
 (im wesentlichen moderne Vögel, die aber noch einige primitive Merkmale wie Zähne oder Flügelkrallen aufweisen):

Hongshanornis longicresta, Barreme, Liaoning, 8 cm hoch, Spannweite 20 cm, 100 g ?, einer der frühesten Vögel mit einem zahnlosen Schnabel, lange Beine, kurze Flügel; suchte evtl. seine Nahrung in Uferzonen und Sümpfen (PNAS 102, 18998); nachgewiesen durch ein fast komplettes Skelett mit Befiederung. **Ältester schnabeltragender Ornithurine**. Sehr gute Flugfähigkeit. Prädentaler Knochen (wie bei Ornithischia unter Dinosauriern!). Kropf.
Chaoyangia beishanensis, Apt, Liaoning-Prov., 16 cm lang, 20 cm hoch, 300 g, wohl Watvogel in Ufergebieten (evtl. ad Yanornithiformes)
Archaeorhynchus (Liaoning)
 **Yixianornis grabaui*, Barreme, Liaoning, 25 cm lang, 100 g?, eichelhähergroß, ad Chaoyangiformes
 **Songlingornis linghensis*, Barreme/Apt, Liaoning, 8 cm lang, 5 cm hoch, 50 g?, spatzengroß, ad Chaoyangiformes, F Songlingornithidae
 **Yanornis martini*, Barreme Chinas, 30 cm lang, 200 g?, krähengroß, Fischfresser, F. Yanornithidae

(* Diese drei Taxa werden auch in die O Yanornithiformes, F Songlingornithidae zusammengefasst [WIK])

Ambiortidae:

Ambiortus dementjevi, Hauterive (naA Barreme), Liaoning-Provinz, China; 30 cm lang, 300g?, krähenähnlich

Ornithurae:

Jianchangornis microdonta, Alb, Jiufotang-Formation, China; basaler Ornithurae

Hesperornithiformes:

Enaliornis barreti, Alb, England, 70 cm hoch, 140 cm lang, 3 kg? (F. Enaliornithidae)

Höhere Ornithurae (nahe Außengruppen der Carinatae):

Gansus yumenensis: Apt/Alb, Provinz Gansu/China, 15 cm lang, 200 g? (s.o.)

inc. sed.:

Eurolimnornis corneti, Barreme-Apt, Rumänien, 30 cm lang, 400 g?, sehr fragmentarisch bekannt, nur distales Fragment des Humerus; 1986 beschrieben, zu den Neognathae in eine eigene O Eurolimnorniformes gestellt, sogar mit den Podicipedidae (Lappentaucher) in

Verbindung gebracht. Aufgrund des fragmentarischen Materials ist aber nicht einmal klar, ob er überhaupt ein Vogel ist; auch als non-avialer Theropode, Pterosauria oder „nur“ ornithuromorpher Vogel interpretiert.

Omnivoropteryx sinousaorum, Barreme/Apt, Liaoning, caudipteryx-artiger Schädel mit schnabelartiger Struktur wie frühe Oviraptorosauria; aber lange Vordergliedmaßen deuten auf Flugvermögen. Eigene Ordnung Omnivoropterygiformes. Kurze Beine zum Aufsitzen auf Bäumen, lange Flügel, opportunistischer Omnivorer. Fraglich, ob überhaupt ein Vogel.

Wyleyia valdensis, Barreme, England, 17 cm lang, 100 g, nur unvollständiger Oberarmknochen bekannt; inc. sed.; Nomen dubium, Avialae indet.; lt. WIK fragl. Enantiornithiner oder neoornithiner Palaeognath?

Holbotia, U-Kreide – zeitlich nicht näher eingrenzbar, Mongolei; basaler Pygostylia? [WIK]

Doppeldeckerprinzip (aerodynamische Funktion von langen Federn an den Hinterbeinen, reduziertes Vierflügler-Prinzip) bei allen frühen Vögeln unterhalb der Ornithuromorpha?

(Sci. 339, 1261 + 1309)

Vogelfossilien aus den Jehol-Biota (insgesamt 11 Individuen) deuten darauf, dass bei frühen Vögeln (unterhalb der Ornithuromorpha) die Hinterbeine in erheblichem Umfang befiedert waren und dieser Befiederung auch irgendeine aerodynamische Funktion zukam, auch wenn die genaue Rolle der Befiederung der Hinterbeine bisher nicht geklärt ist (was nur durch Modellsimulationen ginge, wobei allerdings nicht klar ist, ob der senkrechte Winkel, in dem die Federn relativ zum Knochen fossil überliefert sind, exakt demjenigen entspricht, den sie im Leben hatten, was aber für derartige Simulationen eine erhebliche Rolle spielen würde). Immerhin finden sich aber nicht nur Daunenfedern, sondern voll entwickelte Federn mit versteifter Fahne und Rhachis, die mit ihrer vermeintlichen Position (senkrecht zum Bein) genügend Oberfläche bieten würden, um aerodynamische Funktionen zu übernehmen.

Letztendlich muss aber offen bleiben, ob die Hinterbeine wirklich als vollwertiges zweites Flügelpaar dienten. Frühe Vögel zeigen somit Parallelen zu vermutlich flugfähigen basalen Dromoeosauriern wie *Microraptor*. Und auch einige Exemplare von *Archaeopteryx* zeigen Befiedern.

Die an den Beinen befiederten Jehol-Vögel stammen aus mindestens vier Gruppen:

Sapeornis (basale Aviales)

fünf Exemplare aus der Verwandtschaft von *Confuciusornis*

zwei Arten der Enantiornithes (Hinweise auf einen reduzierten Hinterflügel)

Yanornis (basaler Ornithuromorpha) – Befiederung schon reduziert

Dies deutet darauf, dass der Vierflügler-Bauplan die ursprüngliche Situation der frühen Vögel und ihrer nächsten Verwandten darstellte. Federn entlang der gesamten Beinlänge entstanden offenbar bereits bei nonavialen Coelurosauriern, persistierten bei den frühesten Vögeln und bildeten sich dann graduell – entlang der Länge des Beines von distal nach proximal – zurück. Erst in einem frühen Stadium der Entwicklung der Ornithuromorpha bildeten sich die Schuppen an den Vogelfüßen und -beinen aus.

Yanornis verfügte dann nur noch über weiche Daunenfedern entlang des Femur, wobei die Befiederung aber nicht mehr bis zum distalen Ende des Tibiotarsus reichte – im Gegensatz zu basalen Deinonychosauriern wie *Anchiornis*, dem basalen Avialen *Epidexipteryx*, *Sapeornis*,

Confuciusornithidae und Enantiornithes mit kräftigen, pennazösen Federn mit meist gebogener Rhachis, die nahezu senkrecht vom Bein nach hinten zeigten und so eine flache Ebene bildeten, die einem reduzierten Hinterflügel entsprochen haben könnte.

Große metatarsale Federn finden sich auch bei basalen Dromaeosauriden (*Microraptor*, *Sinornithosaurus*), *Pedopenna* (inc.sed.), basalen Deinonychosauriern wie *Anchiornis* und *Xiaotingia*. Allerdings gibt es auch deutliche Unterschiede. Bei *Microraptor* sind die metatarsalen Federn proportional groß mit stark asymmetrischer Fahne, bei *Pedopenna*, *Anchiornis* und *Sapeornis* dagegen proportional kleiner und mit fast symmetrischen Fahnen. Die Anordnung (senkrecht zum Bein nach hinten zu eine flache Ebene bildend), die Steifigkeit der Federn und die Krümmung der Rhachis findet sich aber in allen Taxa.

Einfachere metatarsale Federn (z.B. filamentöse Formen) ohne Potential der Ausbildung einer kleinen oder größeren Tragfläche finden sich auch bei anderen Coelurosauriern wie dem Compsognathiden *Sinocalliopteryx* und dem Tyrannosauroiden *Yutyrannus*. Andere Coelurosaurier verfügten nur weiter proximal über Federn (z.B. entlang des Femur), während der Metatarsus unbefiedert war. Hierzu gehören *Beipiaosaurus* und Oviraptorosaurier wie *Caudipteryx* und *Protachaeopteryx*.

Im Gegensatz zu all diesen Taxa verfügte *Yanornis* bereits über große Schuppen an der Vorderseite der Zehen. Dieses Merkmal findet sich bei keinem einzigen Coelurosaurier unterhalb der Ornithuromorpha. Offenbar stellten befiederte Füße den Ausgangszustand der Coelurosaurier dar, der erst bei den Ornithuromorpha aufgegeben wurde.

Die senkrechte Anordnung der steifen, großen Federn relativ zum Bein bei Taxa zwischen basalen Deinonychosaurier (wie *Anchiornis*) bis zu den Vögeln unterhalb der Ornithuromorpha-Linie spricht für das Vorliegen einer flachen Flügelebene (Tragfläche), die zum Auftrieb beitrug und die Manövrierfähigkeit erleichterte. Man vermutet auch, dass das Doppeldeckerdesign eine größere Stabilität beim Gleitflug ermöglicht hätte und dann später zugunsten des Zweiflügler-Design aufgegeben wurde, weil dieses mehr Manövrierbarkeit bot. Viel hängt von der Frage ab, in welcher Position die Federn beim lebenden Tier standen und ob die vermeintliche flache Ebene (Tragfläche) ein Artefakt der fossilen Überlieferung ist. Unter Umständen könnten die Federn nämlich auch den Luftwiderstand erhöht und das Fliegen damit sogar erschwert haben. Dann hätten die Federn an den Beinen eher der Schaustellung (z.B. Balz) gedient und überhaupt nicht dem Fliegen.

Bei modernen Vögeln sind die Beinfedern wesentlich geringer entwickelt (klein, kurz, flaumig) als die Armfedern, ganz besonders in den distalen Beinabschnitten, und entsprechen damit etwa der Situation bei *Yanornis*. Die Füße sind meist nicht befiedert (Ausnahmen: manche Greifvögel); Fußfedern bei modernen Vögeln dienen dem Schutz und/oder thermischer Isolation.

Eine kurze, filamentöse Befiederung der Füße war bereits früh in der Evolution der Coelurosaurier entstanden; stark befiederte Füße sind charakteristisch entweder für alle Coelurosaurier oder zumindest alle Coelurosaurier oberhalb basalster Taxa. Große Federn an Oberschenkel, Unterschenkel und Füßen stellen den Ausgangszustand der Paraves dar. Die großen Federn an den Füßen gingen dann schon früh in der Evolution der Aviales verloren (zugunsten kurzer, flaumiger Federn), während die großen Federn in den proximalen und mittleren Beinabschnitten in den basalen Vogellinien unterhalb der Ornithuromorpha persistierten und eine reduzierte flache Ebene (reduzierter Hinterflügel?) bildeten. Erst an der Basis der Ornithuromorpha verschwanden die Federn an den Füßen, die nun Schuppen trugen, und die Federn entlang der proximaleren Abschnitte des Beines wurden deutlich kleiner. Die Reduzierung der Beinbefiederung erfolgte von

distal nach proximal. Offen ist, ob die Schuppen an den Füßen der Ornithuromorpha eine Reversion auf einen Zustand unterhalb der Coelurosaurier darstellen, oder ob es sich um evolutionär neue Strukturen handelt, die den Reptilschuppen nicht direkt homolog sind. Für letzteres spricht, dass bei modernen Vögeln die Schuppenbildung dadurch erfolgt, dass die Bildung von Federn unterdrückt wird. Das Expressionsmuster eines oder mehrerer Gene entscheidet darüber, ob Schuppen oder Federn gebildet werden.

Es gibt Hinweise, dass bei den Ornithuromorpha die nicht-fliegende Fortbewegung (Laufen) wieder eine größere Rolle spielte (eigene Anmerkung: vielleicht weil sie die arboreale Nische verließen?). Reduktion und Verlust der distalen Beinfedern sprechen für eine Entkoppelung der Vorder- und Hinterbeine bei der Fortbewegung ornithuromorpher Vögel – die Arme wurden auf den Flug spezialisiert, die Beine auf die Fortbewegung am Boden. (Anm: Es wäre interessant, diese Frage unter dem Aspekt der genutzten Nischen zu untersuchen und in wieweit Nischenwechsel diese Entwicklung ausgelöst haben könnten).
(Sci. 339, 1261 + 1309)

Entstehung des Kropfes: da sich ein Kropf sowohl beim basalen Vogel *Sapeornis* wie auch beim basalen Ornithurinen *Hongshanornis* findet, nicht dagegen bei vielen kladistisch dazwischen stehenden Formen, dürfte sich der Kropf in beiden Linien unabhängig voneinander als Folge der Ernährungsweise (Samenfresser) entwickelt haben. Heutzutage findet sich ein Kropf typischerweise bei samenfressenden Vögeln. Fossile Vögel mit samengefüllten Kröpfen zeigen außerdem eine Reduktion oder den Verlust der Zähne. Das Fressen von Samen war möglicherweise einer der Gründe, der dazu führte, dass die frühen Vögel die Bezahnung reduzierten oder aufgaben (PNAS 108, 15904).

Evolution des vogeltypischen Brutpflegeverhaltens:

Bei mehr als 90 % der rezenten Vogelarten, aber bei weniger als 5 % der Säugerarten und bei einem noch geringeren Anteil der nonavialen Reptilien kümmern sich (auch) die Väter um die Jungen. Bei Krokodilen kümmern sich überwiegend die Mütter um die Jungen, bei basalen rezenten Vögeln (Palaeognathae) dagegen ausschließlich die Väter (und zwar sowohl Nestbau, Brüten wie Aufzucht der Jungen); dies betrifft allerdings weniger als 100 Arten. Weibchen paaren sich bei diesen Arten mit mehreren Männchen und legen Eier in mehrere verschiedene Nester ab (Gemeinschaftsnester).

Bei Neognathae kümmern sich – wenn auch ggf. in unterschiedlichem Ausmaß – typischerweise beide Eltern um das Brüten und die Aufzucht der Jungen. Bei einigen Arten kümmern sich auch nur die Mütter um die Brutpflege.

Die Brutpflege allein durch die Väter scheint der ursprüngliche Zustand der Vögel zu sein, der auch schon bei ihren nahen Verwandten innerhalb der nonavialen Theropoden anzutreffen ist. Dass sich beide Eltern um die Jungen kümmern, wäre dann der abgeleitete Zustand.

Zwei unabhängige Indizien sprechen hierfür: zum einen besteht bei rezenten Archosauriern einschl. Vögeln eine enge Korrelation zwischen dem Gelegevolumen (Eierzahl, Eiergröße) versus Körpergröße und elterlicher Sorge; bei (relativ zur Körpergröße) großem Gelegevolumen kümmert sich der Vater allein um die Brutpflege, bei mittleren Gelegevolumen die Mutter, bei

kleinem relativem Gelegevolumen beide Eltern. Diese Korrelation findet sich jedenfalls bei modernen Archosauriern wie Krokodilen und Vögeln. Vogelnahe Theropoden wie *Troodon*, *Citipati*, *Oviraptor* hatten ein relativ zur Körpergröße großes Gelegevolumen (bei *Troodon* und *Oviraptoriden* mit 22 bis 30 recht großen Eiern). Bei modernen Archosauriern kümmert sich bei einer derartigen Relation der Vater um die Jungen, daher ist es naheliegend, dies auch für vogelnahe Dinosaurier anzunehmen. Wenn sich die Mutter nicht um die Brutpflege kümmern muss, kann sie ein größeres Gelegevolumen produzieren, da sie ihren Energiebedarf auf die Produktion der Eier konzentrieren kann. Ein Gelege kann in diesem Fall auch aus den Eiern mehrerer Weibchen bestehen (Gemeinschaftsnester). Während das Männchen auf dem ersten Gelege sitzt, kann sich das Weibchen Nahrung beschaffen und so weitere Gelege produzieren.

Die Eier von *Troodon* usw. hatten eine mehrschichtige Schale (wie Vogeleier) und mussten bebrütet werden; sie mussten daher in Bodennester gelegt werden und konnten nicht wie Krokodileier einfach im Boden vergraben werden. Die Eier von *Troodon*, *Oviraptor*, *Citipati* waren auch ungewöhnlich groß, was einen hohen Energiebedarf des Weibchens impliziert.

Zweitens erwiesen sich alle adulten Individuen der drei o.g. Taxa, die in unmittelbarem Zusammenhang zum Nest, z.T. sogar in Brutstellung gefunden wurden, als offenbar männliche Tiere, wie knochenhistologische Untersuchungen ergaben (Fehlen medullären Knochens in den Langknochen, der bei Theropoden – so auch vogelfernerer Taxa wie *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*, aber auch bei den meisten Vögeln - ein Indiz für Weibchen im fortpflanzungsfähigen Alter ist) (die wenigen Vögel, die über keinen medullären Knochen verfügen, decken den Mineralbedarf, den sie für die Produktion der Eierschalen benötigen, über die Nahrung; dies ist aber angesichts der proportional großen Eier der vogelnahe Theropoden auszuschließen. Bei Krokodilen und basalen Theropoden wie *Syntarsus* finden sich dagegen bei fortpflanzungsaktiven Weibchen ausgedehnte Resorptionskammern im Cortex der Langknochen).

Letztendlich weisen die vogelnahe Theropoden auch weitere vogeltypische Reproduktionsmerkmale auf, so legte *Troodon* immer zwei Eier gleichzeitig, und die Eiablage verteilte sich – vogeltypisch – über mehrere Tage. Im Jahr 2005 fand man ein Oviraptorfossil mit zwei beschalteten Eiern im Becken. Weitere vogeltypische Merkmale bei Troodontiden und Oviraptoriden: mehrschichtige Eischalen, asymmetrische Eier. Die Nester von *Troodon* waren offenbar Gemeinschaftsnester.

Bei weiter von den Vögeln entfernt stehenden Theropoden wie Allosauroiden ist das Gelegevolumen im Verhältnis zur Körpermasse kleiner als bei vogelnahe Theropoden und palaeognathen Vögeln. Sie hatten kleinere Eier, die gleichzeitig gelegt wurden. Dies spricht gegen Brutpflege durch Väter. Zwei Gründe führten bei den vogelnahe Theropoden offenbar zur väterlichen Brutpflege: (a) die größeren, zeitlich verteilt abgelegten Eier erforderten einen höheren Energieaufwand der Weibchen; diese mussten sich daher strikt auf Nahrungsaufnahme und Eierlegen beschränken und hatten keine energetischen Kapazitäten für die Brutpflege mehr frei, (b) größere thermische Anforderungen des Embryos, die ein Bebrüten erforderlich machten. Der Ausgangszustand bei frühen Dinosauriern und basalen Theropoden ist dabei unklar, da bei Krokodilen sowohl Brutpflege nur durch Mütter wie auch durch beide Eltern vertreten ist. (Sci. 322, 1799 + 1826).

Ovulation und Gelegegröße bei frühen Vögeln

Von drei Vogel-Individuen mit erhaltenen reifen Follikeln im Eierstock (*Jeholornis* sowie zwei verschiedene Enantiornithes-Arten) aus den Jehol-Biota ist bekannt, dass sie im Gegensatz zu ihren Vorfahren (repräsentiert z.B. durch moderne Krokodile) nur noch einen funktionstüchtigen Eierstock hatten (Reduktion der Eierstöcke bei Vögeln zur Gewichtsreduktion oder zur Minderung des Calcium-Bedarfs während der Ovulation?), in anderer Hinsicht aber als Folge ihrer niedrigeren Stoffwechselrate (im Vergleich mit modernen Vögeln) primitivere reproduktive Merkmale aufwiesen. Dazu gehört eine gering ausgeprägte zeitliche Hierarchie der Follikelreifung im Ovar und der Umstand, dass die Geschlechtsreife (wie bei Krokodilen und Paraves) vor der Skelettreife eintrat (weil die Skelettreife verzögert war, z.B. benötigten die Enantiornithes noch über ein Jahr, bis sie ausgewachsen waren).

Bei modernen Vögeln ermöglichen die hohen Stoffwechselraten eine schnellere Dotterbildung, dadurch zeigen die nacheinander reifenden Follikel große Unterschiede in ihrem Reifegrad. Sowohl Paraves wie basale Vögel hatten niedrigere Stoffwechselraten im Vergleich zu Neornithes. Die Morphologie der Follikel war bei den Enantiornithes schon graduell moderner als bei dem basaleren *Jeholornis*.

Nonaviale Maniraptoren hatten (wie Krokodile) noch zwei funktionale Eileiter, relativ kleinere Eier, frühreife Junge, und drehten die Eier noch nicht in der Weise, wie dies moderne Vögel tun. Asymmetrische Eier, elterliche Sorge und tägliche Eiablage (1 Ei je Eileiter), eine komplexe Mikrostruktur der Eischale sowie eine relative Größenzunahme (in Bezug zur Körpergröße) waren bei ihnen dagegen schon etabliert. Die Gelege basaler Vögel waren noch recht groß, die Jungen schlüpften frühreif. Innerhalb der Aves wurden die Gelege dann kleiner, die Eier größer. Bei modernen Vögeln wird ein zweiter Eierstock und Eileiter nur embryonal angelegt.

Krokodile legen ihre Eier (meist 12 bis 48; selten bis 60) auf einmal ab, Vögel in täglichen Abständen (Ausnahme: Palaegnatha ein Ei alle 2 – 6 Tage). Der Verlust des funktionalen zweiten Eierstocks erfolgte in der Nähe des Übergangs von den non-avianen Maniraptoren zu den Aves, aber auch bei manchen Krokodilen ist der linke Eierstock bereits kleiner, leichter und bildet weniger Eier als der rechte. Der Verlust des zweiten Eierstocks steht bei den Vögeln wohl im Zusammenhang mit dem Fliegen (Gewichtsreduktion, Ca-Bedarf). *Jeholornis* besaß zahlreiche Follikel in einem etwa gleichen Reifestadium (geringe zeitliche Hierarchie) ähnlich wie bei Krokodilen; allerdings waren die Follikel zu groß, um reife Eier im Eierstock zu speichern, so dass die Eier abweichend von den Krokodilen in zeitlichen Abständen abgelegt wurden; das Gelege war noch groß (wie auch bei den beiden Enantiornithes).

Die reifen Follikel ermöglichten auch eine Geschlechtszuordnung der Individuen. Leider sind nur bei einem der drei Exemplare Federn am Pygostyl überliefert. Paarige verlängerte Schwanzfedern fehlen, was als Indiz gewertet werden kann, dass dies ein geschlechtsdimorphes Merkmal war, das den Männchen vorbehalten war (Nat. 495: 507).

säug-säug ukre

SÄUGETIERE:

Mammaliaformes:

1a) Docodonta (seit Bathon) noch mit drei Gattungen (*Docodon*, *Peraiocynodon*, *Sibirotherium*) in der U-Kreide vertreten.

1b) Haramiyida (O-Trias bis U-Kreide, ?O-Kreide, falls Gondwanatheria zu den Haramiyida gehören bis Eozän – mindestens Lutet).

Cifelliodon (Cedar Mountain Formation, Utah, 139 – 124 MA)

Gefunden wurde ein dreidimensional erhaltener Schädel, der den bisher wenig bekannten Haramiyida zugeordnet wurde. Diese waren bis vor wenigen Jahren nur durch Zähne und Kieferbruchstücke aus O-Trias und Lias bekannt, danach wurden aber komplette Skelette aus dem M-/O-Jura-Übergang in China beschrieben (ad Haramiyida: Eleutherodontidae); diese konnten aber die Kontroverse um die Stellung der Haramiyida (Kronensäuger oder Mammaliaformes?) nicht lösen.

Cifelliodon extendiert den Lebenszeitraum der Haramiyida bis mindestens in die Unterkreide. Nach der kladistischen Analyse könnte auch der Gondwanatheria *Vintana* aus der obersten Kreide von Madagaskar den Haramiyida zuordnet werden; falls dies zutrifft, hätten die Haramiyida sogar die KTG überlebt (Gondwanatheria bis Eozän, mindestens bis Lutet).

Entgegen der Analyse chinesischer Haramiyiden aus dem Jura stellt die kladistische Analyse von *Cifelliodon* die Haramiyida außerhalb der Kronengruppensäuger:

--- *Thrinaxodon* + *Massetognathus* (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Probainognathus*

Ab jetzt: MAMMALIAMORPHA

--- Tritylodontidae

--- *Pachygenelus*

--- *Adelobasileus*

--- *Sinoconodon*

--- *Brasilotherium* + *Brasilodon*

Ab jetzt: MAMMALIAFORMES

--- *Morganucodon* + *Megazostrodon*

--- I Docodonta (nicht gegen Haramiyida aufgelöst)

I HARAMIYIDA:

--- *Haramiyavia* (OTr) + europ. Haramiyida (OTr/UJ) wie *Thomasia* (OTr)

Ab jetzt: ELEUTHERODONTA

--- *Megaconus* (MJ/OJ)

--- chinesische Haramiyidae (MJ/OJ) (Eleutherodontidae)*

?? --- *Vintana* (oOKr) (ad **Gondwanatheria**)**

Ab jetzt: Hahnodontidae

--- *Hahnodon* (uUKr, N-Afrika) + *Cifelliodon* (mUKr)

--- *Hadrocodium* (UJ)

Ab jetzt: KRONENSÄUGER

--- Linie zu *Fruitafossor* (OJ) + Australosphenida/Monotremata**

--- *Yanoconodon* + *Jeholodens* (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Triaracodon* + *Priaracodon*

--- *Amphilestes* (MJ) + (*Spinolestes* + *Gobiconodon* + *Repenomamus*)

Ab jetzt: THERIIFORMES

--- Multituberculata (basal: Cimolodontida) (!)

--- *Tinodon*

--- (*Akidolestes* + *Spalacotherium*) + (*Zhangheotherium* + *Maotherium*)

--- *Henkelotherium* + *Dryolestes* (nicht gegeneinander aufgelöst) (MJ/OJ)

--- *Amphitherium* (MJ)

--- *Vincelestes*

--- *Peramura*

--- *Nanolestes*

--- *Kielantherium*

--- *Aegialodon*

Ab jetzt: THERIA

--- Metatheria + Eutheria

* in der Reihenfolge ihrer Abzweigung: *Maiopatagium*, *Shenshou*, *Millsodon*, (*Eleutherodon* + *Sineleutherus*), *Xianshou*, (*Arboroharamiya* + *Vilevolodon*)

**--- *Fruitafossor*

--- *Shuotherium* + *Pseudotribos*

--- *Asfaltomylos*

--- *Ambondro*

--- (*Ausktribosphenos* + *Bishops*)

--- *Steropodon*

--- *Teinolophos*

--- moderne Monotremen

*** Gondwanatheria könnten aber auch die Schwestergruppe der Multituberculata darstellen. Die Schwestergruppenbeziehung zu den Hahnodontidae bzw. Polytomie von *Vintana* mit *Hahnodon* und *Cifelliodon* ist nur minimal wahrscheinlicher als die Stellung von *Vintana*/Gondwanatheria als Schwestertaxon der Multituberculata.

Haramiyida waren demnach weiter verbreitet als bisher angenommen (Nordamerika, Europa, Grönland, Afrika, Asien), besonders am Jura-Kreide-Übergang. Die nordatlantische Landbrücke (zwischen oberstem Malm und früher U-Kreide) zwischen Nordamerika, Grönland und Europa könnte dabei eine Rolle gespielt haben.

Hahnodontidae werden daher nicht mehr als Multituberculata gesehen, sondern zu den Haramiyida gezogen. *Cifelliodon* wurde zu den Hahnodontidae gestellt. *Hahnodon* ist nur durch Einzelzähne aus Marokko bekannt und wurde bisher unsicher zu den Multituberculata gestellt.

Falls *Vintana* zutreffend eingeordnet ist, stellen die Gondwanatheria die Schwestergruppe der Hahnodontidae innerhalb der Haramiyida, oder stehen in einer Polytomie innerhalb der Hahnodontidae.

Falls die Gondwanatheria dagegen (doch) nicht zu den Haramiyida gehören, wäre *Cifelliodon* deren letzter sicherer Nachweis. Es gibt aber einen Molaren aus der Oberkreide Indiens

(*Avashishta*), der fraglich als Haramiyida bewertet wurde (außerdem einen gondwanischen Fund aus dem Jura Tansanias: *Allostaffia*). Alle anderen Nachweise von Haramiyida (ex Gondwanatheria) sind laurasisch.

Insgesamt sind aus der Kreide Nordamerikas bisher mehr als 150 Säugerarten bekannt, meist aber nur durch isolierte Zähne. In der Mittelkreide kam es zu einem drastischen Einbruch der Säuger- bzw. Mammaliaformes-Faunen der Nordhemisphäre; so verschwanden dort die Tritylodonten, Docodonten, Haramiyida, plagiulaciden Multituberculata; Triconodonten und „Symmetrodonten“ wurden reduziert; andere Multituberculaten und tribosphenische Säuger profitierten von diesem Bottleneck und glichen die Verluste aus.

Eine 3D-Schädel-Erhaltung ist extrem außergewöhnlich. Mit 7 cm Schädelgröße entspricht *Cifelliodon* der Größe eines Hasen; es ist der zweitgrößte Säuger der Unterkreide Nordamerikas nach dem karnivoren *Gobiconodon ostromi*.

Lange flache Schnauze (ungewöhnlich für frühe Mammaliaformes), kleines Gehirn (EQ 0,25 – 0,30; zum Vergleich: *Hadrocodium* 0,50; *Vincelestes* 0,37) mit großen olfaktorischen Bulben und großem piriformen Cortex (typisch für frühe Mammaliaformes). Die Encephalisation wurde wie bei anderen frühen Mammaliaformes vom Riechsinn dominiert. Der Neocortex war noch kaum expandiert – im Gegensatz zu frühen Theria und anderen Kronensäugern, die zur gleichen Zeit lebten. Die Hirnanatomie spricht dafür, dass es sich bei *Cifelliodon* um einen frühen Mammaliaformen und nicht um einen Kronensäuger handelt.

Knochen an der Rückseite des Schädels nicht miteinander fusioniert (im Gegensatz zu modernen Säugern; unfusionierte Knochen finden sich aber auch bei anderen Mammaliaformes, sofern dies fossil überhaupt erkennbar ist). Der Schädel zeigt eine Kombination von Plesiomorphien der Mammaliaformes und auch schon einige Apomorphien der Kronensäuger (z.B. im Bereich der Praemaxilla).

(Nat. 558: 32 + 108)

(Kronengruppen-) Mammalia?:

(Die Triconodonta werden in den meisten Kladistiken als Kronengruppen-Mammalia, d.h. nach Abzweig der Monotremata bzw. Australosphenida inkl. Monotremata geführt).

Eotheria:

2a) Triconodonta: Maximale Diversität der O **Triconodonta** (?Lias, Dogger bis Campan); jetzt mit allen drei Familien vertreten. Neu erscheint innerhalb dieser Ordnung die Familie Gobiconodontidae (auf U-Kreide beschränkt), die die größten Säuger des Mesozoikums (bis Katzensgröße) hervorbringt.

Details über Triconodonta s. Dogger. In Nord- und Südamerika überleben die Triconodonta bis ins Campan, ansonsten starben sie um die Alb-Cenoman-Grenze herum aus. Maus- bis katzen groß, carnivor oder insectivor. Wachstum determiniert (nicht kontinuierlich wie bei Reptilien) (untersucht an *Repenomamus*).

In der U-Kreide drei bis vier Familien: „Amphilestidae“ (wohl künstlich; BRI: Sinemur bis Campan), Triconodontidae (wohl weitgehend monophyl, ?Lias, Dogger bis Campan, zahlreiche Gattungen von Berrias bis zur Alb-Cenoman-Grenze); Familie Gobiconodontidae (nur U-Kreide, ?Valangin bis Apt oder Alb; neuerdings auch im Barreme Sünglands und der untersten Kreide Nordafrikas nachgewiesen) mit den beiden großen Formen *Gobiconodon* (mehrere Arten, ?Valangin bis Apt/Alb; eine Art war 40 cm lang ohne Schwanz, eine andere mit ca. 12 cm Schädelänge) und *Repenomamus robustus* (Barreme, Schädelänge 11 cm, Unterkiefer 8 cm lang) sowie *Repenomamus giganticus* (gleiche Fundstelle, gleiches Alter; Schädel 16 cm, Stamm 52,2 cm, Schwanz – soweit erhalten – 36,4 cm; Gesamtlänge > 1 m lang, 12-14 kg schwer, von der Größe eines Kojoten oder eines großen Tasmanischen Teufels, größter bekannter mesozoischer Säuger, Kopf-Rumpf-Länge 60 % über *R. robustus*). Von den Theria unterscheidet sich *Repenomamus* aber durch einen relativ längeren Körperstamm im Verhältnis zur Beinlänge, bei kurzen robusten Beinen. Äußerlich dachsähnlich; langsam, kräftig, scharfe und spitze Schneidezähne, kräftige Kiefermuskulatur.

Datierung der beiden Arten von *Repenomamus*: basalste Jehol-Biota der Yixian-Formation, mindestens 128 (und max. 139) MA alt (radiometrische Daten).

Ein Exemplar von *Repenomamus robustus* (4-6 kg) hatte einen frisch geschlüpften, 14 cm (Kopf-Rumpf-Länge; ca. 1/3 der KRL von *R. robustus*) langen *Psittacosaurus* im Magen. Da dieser schon abgenutzte Zähne aufwies, kann es sich nicht um einen Embryo gehandelt haben. Dies ist der erste Hinweis, dass einige Triconodonten fleischfressend waren und sich von kleinen Wirbeltieren, einschließlich jungen Dinosauriern, ernährten. Der kleine Dinosaurier war in großen Stücken heruntergewürgt und nicht zerkaut.

Die großen, zugespitzten Schneide-, Eckzähne und Prämolarformen und die kräftigen Kiefer und Kiefermuskulatur von *Repenomamus* deuten darauf, dass es sich um einen aktiven Jäger handelte. Die o.g. Zahngruppen eigneten sich dazu, Beute zu greifen, festzuhalten und zu reißen. Die kleinen Molarformen im hinteren Kieferabschnitt waren dagegen stumpf und dürften nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben. Insgesamt deuten sowohl die Zahnmorphologie (keine Zähne, die zum Kauen geeignet waren) wie das in großen Stücken heruntergewürgte *Psittacosaurier*baby darauf, dass das Kauen ein abgeleitetes Merkmal der Säugetiere darstellt, das bei *Repenomamus* noch nicht entwickelt war.

Allerdings lässt sich aufgrund der Gebissmerkmale nicht ausschließen, dass es sich auch um einen Aasfresser handeln könnte. Allerdings gibt es unter den heutigen 270 Arten von Carnivora lediglich 2 (!), die üblicherweise Aasfresser sind (zwei Hyänenarten), und auch dies nicht ausschließlich. Dies macht es schon insofern unwahrscheinlich, dass *Repenomamus* ein (reiner) Aasfresser war, abgesehen davon, dass auch die großen Schneidezähne und kräftigen Kiefermuskeln auf einen aktiven Jäger hinweisen. Bemerkenswert ist, dass *Repenomamus* größer war als mehrere Dinosaurierarten (besonders Dromaeosauriden) derselben Lokalität; wahrscheinlich konkurrierten diese großen mesozoischen Säuger mit Dinosauriern um Futter und Lebensraum.

Vergleiche mit heutigen Säuger-Carnivoren lassen abschätzen, wie groß die Beute von *Repenomamus* maximal ausfallen könnte: moderne Karnivoren mit einem Gewicht von unter 21,5 kg ernähren sich weitgehend von Tieren, die weniger als die Hälfte wiegen als sie selbst (*R. giganticus* könnte daher Dinosaurier von bis zu 7 kg gefressen haben), aber auch in relativ großem Umfang von Wirbellosen und sogar von Pflanzen.

Es ist bisher nicht bekannt, ob noch größere Säuger als *R. giganticus* in der Kreide existierten; relativ groß waren immerhin *Kollikodon* (U-Kreide Australiens) sowie *Schowalteria* (ad Cimolesta: Taeniodonta: Stylinodontidae; Maastricht) und *Bubodens* aus der O-Kreide Nordamerikas; deren genaue Größe ist aber nicht kalkulierbar, denn *Schowalteria* ist nur von einem kleinen Schädelrest, *Kollikodon* von einem partiellen Unterkiefer mit drei Zähnen und *Bubodens* sogar nur von einem einzigen Zahn bekannt. Alle drei Taxa waren mindestens so groß wie *R. robustus*, aber es ist nicht abschätzbar, ob sie auch *R. giganticus* erreichten oder überboten.

Die großen, dinosaurierfressenden Triconodonten Chinas haben erhebliche evolutionäre Implikationen: Die Hypothese, mesozoische Säuger waren klein aufgrund des massiven Verfolgungsdrucks durch die Dinosaurier und der Besetzung aller ökologischer Nischen für größere Tiere durch Reptilien, lässt im Umkehrschluss die Frage zu, ob die chinesischen Säuger deshalb groß waren, weil die Dinosaurier hier klein waren bzw. hier keine großen Raubsaurier existierten? (neuerdings wurden aber aus dem Barreme-Apt Chinas Spuren großer Dromaeosaurier berichtet, s. unter „Dromaeosaurier“).

Und man kann auch umgekehrt fragen, wie die Säuger die Evolution der Dinosaurier beeinflussten (eine Frage, die zuvor angesichts der Übermacht der Dinosaurier niemand zu stellen wagte)? Die kleinen chinesischen Dinosaurier waren vermutlich Beutetiere von großen Säugern. *Sinovenator changii* (kleiner als *R. giganticus*) aus derselben Fauna ist nahe verwandt mit der Linie zu den Vögeln. Während die Linie zu den Vögeln weiterhin einen evolutionären Trend zur Verkleinerung durchlief, wurden die mit ihnen nahe verwandten nonavianen Dinosaurier, also die nonavianen Nachfolger von *Sinovenator*, wieder größer. Vielleicht wurden diese kleinen vogelnahen nonavianen Dinosaurier (z.B. Dromaeosauriden) wieder größer, um so der Verfolgung durch die Säugetiere zu entgehen, und vielleicht war auch die Entwicklung des Vogelfluges eine Reaktion auf diese Bedrohung? Sowohl die Entwicklung des Vogelfluges einerseits wie die Größenzunahme in der anderen, non-avianen Linie der Dromaeosaurier könnten also durch das Auftreten von recht großen Säugern ausgelöst worden sein, die die kleinen Maniraptoren jagten (Nat. 433, 116; Sci. 307, 192; Nat. 433, 149).

Bei *Repenomamus* sowie *Gobiconodon* (kladistisch Schwestergruppe von *Jeholodens* + Fam. Triconodontidae) wurden erstmals ossifizierte Meckel-Knorpel gefunden. Dies deutet darauf, dass bei diesen Tieren (und damit bei den Triconodonten insgesamt) das „definitive Säuger-Mittelohr“ bereits ausgebildet war und damit die Gehörknöchelchen als solche entwickelt waren. Offen bleibt, ob das „definitive Säuger-Mittelohr“ eine Synapomorphie der Säuger ist und damit spätestens im M-Jura erschien (erste Kronen-Mammalia spätestens im M-Jura), oder schon bei *Hadrocodium* (Schwestergruppe der Mammalia im modernen Sinne) vorhanden war und damit bereits im frühen Lias angelegt war? Man nahm bisher an, dass die Gehirnvergrößerung in der frühen Evolution der Mammaliaformes die Distanz zwischen Mittelohr und Unterkiefer während der Ontogenie und Evolution vergrößerte und auf diese Weise die Gehörknöchelchen vom Unterkiefer weg in Richtung auf das Mittelohr gezogen wurden. Da aber die o.g. beiden Triconodontiden (Fam. Gobiconodontidae) nur kleine Hirnschädel aufweisen, ist zu folgern, dass die Ablösung der Gehörknöchelchen nicht notwendigerweise mit der Gehirnexpansion verbunden ist. Alternative Hypothese: im Verlauf der Evolution der Synapsiden wurden die postmandibulären Knochen verkleinert und in ihrer Verbindung zum Unterkiefer und untereinander gelockert, um hochfrequenten Luftschall besser zu hören, während die Mandibula vergrößert wurde, um zum Zwecke verbesserter Beißleistung effektivere und mehr Kiefermuskeln zu befestigen. *Repenomamus* deutet darauf, dass sich bei den letzten gemeinsamen Vorfahren der Säugetiere der Meckelsche Knorpel offenbar vom Unterkiefer bis zur Mittelohrregion ausdehnte; mit der Verkleinerung der postmandibulären Knochen verminderte sich dann gleichzeitig ihre

enge Verbindung zum Unterkieferknochen. Auch der Ablösungsmechanismus der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer in der Ontogenie der Beuteltiere spricht für einen solchen Mechanismus. Folglich führte nicht erst die (spätere) Gehirnexpansion, sondern Modifikationen im Gehör- und Kauapparat zur Entkoppelung der postmandibulären Knochen von der Mandibula (Sci. 294, 357).

Jeholodens, ein bodenlebender, nahezu vollständig (auch postcranial) erhaltener Eutriconodontier aus der Yixian-Formation Chinas (jünger als *Repenomamus*) ermöglichte 1999 eine Neubewertung der phylogenetischen Position der „Triconodontia“ (=Eutriconodontia + Morganucodontiden); Triconodontia sind danach nicht monophyletisch, selbst die Eutriconodontia wohl eine heterogene Gruppe. *Jeholodens* ist viel stärker abgeleitet als Morganucodontiden und zeigt ein Mosaik aus abgeleiteten theria-typischen Merkmalen (Schultergürtel: moderne mobile Gelenkung zwischen Schulterblatt und Schlüsselbein; Humerus) und primitiven Merkmalen (Wirbelsäule, Beckengürtel, Füße, Hinterbeine; Vorhandensein einer Epipubis; Fersenbein mit Merkmalen primitiver Säugervorfahren; Hinterbeine noch wie bei Reptilien seitlich abgespreizt, während die Vorderbeine wie bei modernen Säugern unter den Körper gestellt waren), wobei die fortschrittlichen Merkmale vermutlich konvergent zu den Theria entstanden (z.B. die mobile Clavicula und Scapula als Konvergenz zu der Multituberculata-Theria-Linie). *Jeholodens* wurde in die Nähe der Fam. Triconodontidae gestellt. Kladistisch wurden die Triconodontidae aber in der betreffenden Publikation noch außerhalb der Monotremen + Multituberculata + Metatheria/Eutheria aufgestellt, sie wären demnach also noch vor der Dichotomie Monotremata/Theria abgezweigt. Da Eutriconodontia wie *Jeholodens* bodenlebende Sohlengänger waren, gingen offenbar erst die höheren Säugetiere zu arborealer Lebensweise über (kontra: vgl. Haramiyida). Ernährung von *Jeholodens* aufgrund dentaler Merkmale wohl insektivor. *Jeholodens* soll nach dieser Arbeit kladistisch in der Nähe des letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Säuger (Monotremata + Theria) stehen und weist eine Mischung aus Theria- und Non-Theria-Merkmalen auf (neuere Kladistiken stellen *Jeholodens* und die Triconodontidae aber bevorzugt in die Kronengruppensäuger hinein).

Der modern ausgebildete Schultergürtel müsste aus kladistischer Sicht dann schon bei den gemeinsamen Vorfahren von *Jeholodens*, Monotremen und Theria ausgebildet worden sein. Die reptilartige Hinterextremität bei modernem Schultergürtel läßt sich entwicklungsbiologisch erklären: bei Säugerembryonen werden zunächst die vorderen, danach die hinteren Gliedmaßen differenziert. Offen ist, ob die aufrechten (säugerartigen) Vorderbeine ein einziges Mal entstanden und dann den Monotremen wieder verloren gingen (die eine spreizende Beinstellung haben wie Reptilien!), oder aber die moderne Vorderbeinanatomie entwickelte sich separat (konvergent) innerhalb der Triconodonta.

Kladistische Position (zum Zeitpunkt der Publikation von *Jeholodens*):

- Tritylodontiden
- Morganucodontiden
- *Jeholodens* (zur Fam. Triconodontidae)
- *Gobiconodon*
- Monotremata
- Multituberculata
- *Zhangheotherium* (Symmetrodont)
- *Henkelotherium* (oder *Vincelestes*) (beides Eupantotheria, H. aus dem Malm, V. aus dem Hauterive)
- *Vincelestes* (oder *Henkelotherium*)
- Marsupialia + Placentalia

Gattungen der Triconodonta der Unterkreide:

Triconodonta inc. sed. bzw. "Amphilestidae": "*Hakusanodon*", *Jeholodens* (Barreme)

Gobiconodontidae (incl. Repenomamidae): *Gobiconodon* (?Valangin bis Apt oder Alb), *Hangjinia*, *Repenomamus* (Barreme)

Triconodontidae: *Arundelcodon* (Apt), *Astrocodon*, *Corvicodon* (Apt – Alb/Cenoman-Grenze), *Jungulator* (Alb bis Cenoman), *Triconodon*, *Trioracodon* (beide unt. Berrias), *Dyskritodon* (?Lias, ?Dogger, Berrias), *Ichthyocodon* (Berrias).

Yanoconodon allini (Yixian-Form., Alter ca. 125 – 122 MA, ad F. Jeholodontidae; s. Nat. 446, 288) ist ein kleiner Eutriconodonta (knapp 20 cm lang). Bemerkenswert sind (wie bei *Repenomamus*) 26 Brust- und Lendenwirbel (zusammen) statt 22 bei *Jeholodens* und 19 – 20 bei den meisten modernen Säugern (normalerweise: 13 oder 14 Brustwirbel, 5 oder 6 Lendenwirbel ohne Lendenrippen). *Jeholodens* hat 15 Brustwirbel und 7 Lendenwirbel. Zusammen mit dem Vorhandensein von Lendenrippen bei *Yanoconodon* (im Gegensatz zu *Jeholodens*!) werden diese Abweichungen vom üblichen Bauplan der Mammalia mit Mutationen im Bereich der Hox-Gen-Cluster erklärt (bei Funktionsverlust bestimmter Hox10-paraloger Gene bilden sogar Mäuse Lendenrippen aus; auch beim Symmetrodonten *Akidolestes* finden sich – im Gegensatz zu allen anderen Symmetrodonten und Theria überhaupt – Lendenrippen; offenbar als Atavismus, vermutlich ebenfalls unter Funktionsverlust der Hox10-Paraloge).

Bemerkenswert sind bei *Yanoconodon* außerdem der erhaltene, ossifizierte Meckelsche Knorpel und die Mittelohrknochen (Ectotympanicum, Malleus, Incus). Form und Proportionen der drei vorgenannten Knochen ähneln adulten Schnabeltieren. Das Mittelohr von *Yanoconodon* ist nach vorn hin aber noch mit dem verknöcherten Meckelschen Knorpel verbunden, der seinerseits mit dem Unterkiefer verbunden ist. Dieser Zustand ähnelt in paedomorpher Weise dem embryonalen Zustand von Schnabeltieren und Placentalia (etwas abweichend in Marsupialia). Die paedomorphe Verbindung des Mittelohrs mit dem Unterkiefer lässt sich dabei allein mit frühzeitiger Verknöcherung des Meckelschen Knorpels und dessen Fusion mit dem Ectotympanicum erklären.

Damit ein voll entwickeltes Säugermittelohr bei modernen Monotremen und Placentalia entstehen kann, sind zwei bestimmte ontogenetische Schritte notwendig: (a) die mediolaterale Trennung der Mittelohrknochen vom Unterkiefer (dies geschieht schon sehr früh in der Embryonalentwicklung) und (b) die Auflösung der anterioren Verbindung der Mittelohrknochen zum Unterkiefer (via Meckelschen Knorpel) infolge der Reabsorption des Knorpels. Bei Eutriconodonten wie *Yanoconodon* und Gobiconodontiden ist Schritt (a) bereits erfolgt, nicht jedoch die Reabsorption des Meckelschen Knorpels, folglich blieb die Verbindung der Mittelohrknochen mit dem Unterkiefer über den (verknöcherten) Meckelschen Knorpel bestehen.

Bemerkenswert ist der Umstand, dass sowohl moderne Monotremen wie Placentalia ein voll entwickeltes Säugermittelohr haben, die kladistisch intermediär stehenden Eutriconodonten (mangels Schritt b) aber *nicht*, auch wenn deren Mittelohr schon über den Zustand der Mammaliaformes hinaus entwickelt ist. Entweder war also ein modernes Säugermittelohr schon beim gemeinsamen Vorfahren aller drei Linien ausgebildet, und die Eutriconodonten entwickelten sekundär erneut eine Verbindung der Mittelohrknochen zum Unterkiefer (unwahrscheinlich), oder aber der gemeinsame Vorfahr der drei Linien hatte noch kein modernes Säugermittelohr (Schritt b entstand dann unabhängig voneinander in der Linie zu den modernen Monotremata und Placentalia). Die Konservierung des Ausgangszustandes des gemeinsamen Vorfahren bei Eutriconodonten beruht dann auf Paedomorphose (Retention von fetalen oder juvenilen Merkmalen der Vorfahren durch Heterochronie in der Ontogenese); die heterochrone (frühzeitige) Ossifikation des Meckelschen Knorpels stellt dann die unmittelbare Ursache für die paedomorphe Verbindung zwischen Mittelohrknochen und Unterkiefer dar, wie sie sich auch schon bei Mammaliaformes (*Hadrocodium*) findet. Bei Eutriconodonten und Mammaliaformes fehlen den Langknochen außerdem die Epiphysen, die das Skelettwachstum begrenzen (Nat. 446, 288).

Liaconodon hui (Jiufotang-Formation, Apt): Eutriconodont, Kopf-Rumpf-Länge 19,5 cm; Gesamtlänge mit Schwanz 36 cm; fast komplettes Skelett erhalten.

Besonderheit: TMME (transitional mammalian middle ear), das ein Zwischenstadium zwischen dem an den Unterkiefer gebundenen Mittelohr („mandibular middle ear“) der basalen Mammaliaformes und dem definitiven Säugermittelohr (DMME) darstellt. Ectotympanicum und Malleus haben ihren direkten Kontakt mit der Mandibula verloren, sind aber noch mit dem ossifizierten Meckelschen Knorpel verbunden. Letzterer diente offenbar als ein Stabilisierungsmechanismus und Brücke zwischen Mandibula und den abgelösten Gehörknöchelchen.

Im Mittelohr nicht-mammalischen Amnioten findet sich nur ein einziges Gehörknöchelchen (Stapes = Columella auris), bei Säugern dagegen mehrere, darunter Malleus, Incus, Stapes und Ectotympanicum; an ihm ist das Trommelfell aufgehängt. Das Gelenk zwischen Malleus und Incus ist homolog zum Kiefergelenk der Reptilien.

Bei basalen Mammaliaformes wie *Morganucodon* sind die postdentalen Knochen zwar schon stark verkleinert, aber immer noch mit dem Unterkiefer verbunden; sie hatten damit eine duale Funktion – sowohl zum Hören wie bei der Nahrungsaufnahme.

Eutriconodonten (und Spalacotheroiden) verfügen – im Gegensatz zu anderen Wirbeltieren – über einen ossifizierten Meckelschen Knorpel (bei rezenten Säugern stellt der Meckelsche Knorpel einen kleinen Stab dar, der sich während der frühen Ontogenese verdichtet und dann von einem dermalen Knochen ummantelt wird, der zur Mandibula wird. Der Meckelsche Knorpel selbst wird dabei resorbiert abgesehen von seinem hinteren Ende, das verknöchert und zum Malleus wird). Bei Eutriconodonten degeneriert der Meckelsche Knorpel dagegen nicht. Auch bei ihnen wird der hintere Teil des Knorpels zu einem Teil des Malleus, der Rest trennt sich aber vom Malleus ab, wird zu einem eigenen Knochen und persistiert bei erwachsenen Tieren. Dieser Knochen steht dann mit den Gehörknöchelchen in Kontakt.

Bei *Liaconodon* lässt sich sogar eine Suture zwischen dem vorderen und hinteren Teil des Malleus erkennen; der vordere Teil (Fortsatz) geht nicht auf den Meckelschen Knorpel zurück, sondern stammt von einem Hautknochen des Unterkiefers. Das hintere Ende des Meckelschen Knorpels trennt sich vom Rest des Knorpels, nimmt die Form des Malleus-Körpers an und verbindet sich mit dem dermalen Goniale (Praearticulare), um den Malleus zu bilden. Der vordere Fortsatz des Malleus weist einen breiten Kontakt mit dem ossifizierten Meckelschen Knorpel auf und umschlingt ihn teilweise. Das Ectotympanicum hat seinerseits großflächig Kontakt mit dem Malleus. Der persistierende und ossifizierte Meckelsche Knorpel fusioniert mit keinem der Gehörknöchelchen. Der Zustand beim adulten *Liaconodon* ähnelt damit sehr stark einem bestimmten Entwicklungsstadium beim Fetus rezenter Säuger. In der weiteren Entwicklung der Säuger wurde der Meckelsche Knorpel durch das sphenomandibuläre Ligament ersetzt, das eine stabilisierende Funktion für die abgelösten Gehörknöchelchen übernahm. Diese Stabilisierungsfunktion wurde in einem Übergangsstadium der Entwicklung zum Säuger-Mittelohr – wie bei *Liaconodon* – offenbar von dem ossifizierten Meckelschen Knorpel übernommen, denn die Gehörknöchelchen waren in diesem Übergangsstadium zwar schon völlig vom Unterkiefer abgelöst, aber noch nicht mit kranialen Strukturen verbunden. Die Stabilisierungsfunktion des Meckelschen Knorpels auf die Gehörknöchelchen wurde dann bei fortgeschrittenen Säugetieren überflüssig, als das Ectotympanicum das Trommelfell vollständig verankerte und die Gehörknöchelchen mit dem Schädel vertaut wurden.

Man vermutet, dass der persistierende und ossifizierte Meckelsche Knorpel das Hörvermögen verbesserte (besser als bei basalen Mammaliaformes, aber schlechter als beim definitiven Säuger-Mittelohr). Bei modernen Säugern beschreibt das Ectotympanicum einen Bogen von ca. 270 Grad oder mehr, ist am Schädel befestigt und hält fast das gesamte Trommelfell. Bei *Liaconodon* war das Ectotympanicum nicht mit dem Schädel verbunden, beschrieb einen Viertelkreis und hielt nur den vorderen Teil des Trommelfells. Um dem Trommelfell die notwendige konstante Spannung zu geben, müsste der hintere Abschnitt des Trommelfells bei *Liaconodon* am Schädel befestigt gewesen sein; gleichzeitig musste das Ectotympanicum, das das Trommelfell ja am Vorderrand verankerte, eine Stabilisierung benötigt haben – und zwar durch den Malleus und den ossifizierten Meckelschen Knorpel. Unter funktionellen Aspekten wäre der Meckelsche Knorpel daher eher ein Teil des Hörsystems als des Unterkiefers, obwohl er noch mit dem Unterkiefer verbunden war.

Damit stellt sich die Frage, in wie vielen Linien der Säuger eine komplette Abtrennung der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer erfolgte: (a) einmal im gemeinsamen Vorfahren aller Säuger (und Reversion bei Eutriconodonten sowie Spalacotheroiden, wobei eine Reversion durch verändertes Timing von Entwicklungsvorgängen recht leicht zustande kommen könnte) oder (b) mehrfach?

In diesem Fall (b) hätte der letzte gemeinsame Vorfahr aller Säuger als adultes Tier den Meckelschen Knorpel (oder sogar ein noch primitiveres Mittelohr) behalten, und das voll vom Unterkiefer separierte Mittelohr entwickelte sich in drei Linien unabhängig voneinander: in der Linie zu den Monotremen, bei den Multituberculaten und bei der Linie zu den Theria. Eutriconodonten erreichten dabei nur ein Zwischenstadium, nicht das definitive Säuger-Mittelohr. Für dieses Szenario spricht, dass sich eine Grube (für den Meckelschen Knorpel) bei vielen frühen Säugern findet, während sich ein ossifizierter oder persistierender Meckelscher Knorpel direkt fossil erhalten nur bei wenigen Eutriconodonten und Symmetrodonten fand – aufgrund der losen Verbindung zum Unterkiefer ist die Chance einer fossilen Überlieferung gering. War der Knorpel nicht ossifiziert, hinterließ er in der fossilen Überlieferung ohnehin nur eine Kontakt-Grube an der Mandibula, konnte selbst aber nicht fossilisieren. Außerdem stehen Monotremata und Multituberculata in Stammbaum nahe zu Säugergruppen, bei denen sich die Gehörknöchelchen noch nicht voll vom Unterkiefer abgelöst hatten.

Der Ursprung des Trommelfells der Säugetiere ist noch unklar, da man nicht weiß, an welcher Stelle sich das Trommelfell bei prä-mammalischen Synapsiden befand. 4 Möglichkeiten sind dabei denkbar: hinter dem Quadratum; hinter dem Unterkieferknochen; separat an beiden vorgenannten Lokalisationen; oder aber ein durchgehendes Trommelfell zwischen den beiden erstgenannten Positionen. *Liaconodon* spricht zugunsten der letztgenannten Hypothese, denn das Ectotympanicum ist bei ihm noch nicht in der Lage, das gesamte Trommelfell zu befestigen; es ist daher zusätzlich im Kontakt mit dem Malleus und weiter hinten an einer Struktur des Schädels verankert. Außerdem passen das nur teilweise entwickelte Ectotympanicum und das Fehlen des Manubriums des Malleus bei *Liaconodon* zu entwicklungsbiologischen Studien, nach denen sich die phylogenetisch älteren Anteile der Gehörknöchelchen früher entwickeln als die, die erst in der jüngeren Evolution entstanden sind.

Fazit: das „Übergangs-Mittelohr“ der Säugetiere, wie es sich bei *Liaconodon* findet, weist folgende Merkmale auf: Articulare, Prae-Articulare und Angulare verloren ihren direkten Kontakt zum Unterkiefer (werden jetzt als Malleus und Ectotympanicum bezeichnet); von vorn werden sie von einem persistierenden Meckelschen Knorpel gehalten; mit kranialen Strukturen sind sie aber noch nicht verbunden. Die Verbindung zwischen Malleus und Incus ist scharniergelenkartig, verlor ihre primäre Funktion für die Aufhängung des Unterkiefers (ehemaliges reptiles Kiefergelenk). Alle Gehörknöchelchen dienen primär dem Hören, sind aber noch nicht ganz von

ihrer Funktion bei der Nahrungsaufnahme befreit. Das Trommelfell ist noch nicht komplett vom Ectotympanicum aufgehängt, das Manubrium des Malleus ist noch nicht entwickelt.

Das Übergangs-Mittelohr (TMME) ermöglichte ein besseres Hörvermögen an Land als das mit dem Unterkiefer assoziierte Mittelohr der frühen Mammaliaformes, denn die Gehörknöchelchen sind beim TMME proportional kleiner und der Incus hat mehr Bewegungsfreiheit. Die nur noch lose Verbindung des ossifizierten Meckelschen Knorpels und dessen vermeintliche Flexibilität verbesserten zusätzlich das Hören, da dieses nun vom Fressen entkoppelt war. Allerdings war das Hörvermögen noch nicht so effektiv wie beim definitiven Säugermittelohr; Gründe sind das Gelenk zwischen Malleus und Incus sowie das Fehlen des Manubriums des Malleus als Hebelarm in der Gehörknöchelkette ebenso wie die unvollständige Aufhängung des Trommelfells. (Nat. 479, 174 + 181).

Spinolestes (125 – 127 MA, oberstes Barreme, Las Hoyas, Spanien): Eutriconodont (Fam. Gobiconodontidae; Schwestergruppe von *Gobiconodon* + *Repenomamus*); rattengroß, sehr gute Erhaltung, sogar Detailanalysen des Felles sind möglich. Eventuell litt das Tier an einer Pilzinfektion der Haare. Außerdem sind die Rückenhaare zu kleinen Stacheln verschmolzen, die Igelstacheln ähneln, aber kleiner sind. Erster Nachweis von Stacheln bei einem mesozoischen Säuger. Rückenhaut stellenweise mit kleinen hornigen Platten bedeckt, konvergent wie bei modernen Stachelmäusen. Dort dienen sie dem Zweck, dass sich die Stacheln von der Haut ablösen, wenn ein Angreifer sie am Rücken packt (der Angreifer hat dann nur Stacheln im Maul).

Die Überlieferung weichgeweblicher Strukturen (Lunge, Leber) deutet auf ein Zwerchfell aus Muskelgewebe.

Die Wirbel sind über Fortsätze besonders verschränkt, was die Wirbelsäule und den Rücken außergewöhnlich belastbar macht (konvergent zu Gürteltieren, Ameisenbären und afrikanischen Panzerspitzmäusen *Scutisorex*). Möglicherweise war das Tier befähigt zu graben, kräftige Arme und Hände (Nat. 526: 380).

Sichere Kronengruppen-Mammalia:

3. Multituberculata:

(? Lias, oberes Bathon bis O-Eozän): durchlaufend; die erste UO Plagiaulacoidea stirbt aus. Die Multituberculata überleben als einzige Gruppe der frühen Säuger bis ins O-Eozän, wo sie wahrsch. von modernen Nagern verdrängt wurden. Bemerkenswert ist ein Nachweis aus der Unterkreide Australiens (der Cimolodonta *Corriebaatar*; Einwanderung wohl zwischen Valangin und Alb). Auch aus der Unterkreide Marokkos sind zwei Multituberculata bekannt (*Hahnodon*, *Denisodon*), bei denen es sich aber evtl. auch um Haramiyida handeln könnte (Natwiss. 100: 515).

Plagiaulacidae: Oxford bis Alb (EU, NA)

Eobaataridae: Valangin bis Alb (EU, AS) (BRI)

Jeholbaatar (120 MA, China, ad Eobaataridae) wies ein voll entwickeltes Säuger-Mittelohr (sog. DMME = definitives mammalisches Mittelohr) auf; die postdentalen Knochen sind sehr gut erhalten und eindeutig vom Unterkiefer getrennt. Das Surangulare entwickelte sich bei den Säugern von einem unabhängigen Unterkieferknochen zu einem Teil des Malleus entwickelt; bei *Jeholbaatar* lag es allerdings noch separat neben dem Malleus.

Die Entstehung des DMME in Multituberculata erfolgte unabhängig von jenem der Theria und Monotremen und offenbar eine Anpassung an die spezielle Art der Kieferbewegungen der Multituberculata (palinal: longitudinal und rückwärts). Die Entwicklung des DMME in der Multituberculata-Linie war demnach eine funktionelle Folge dieses speziellen Kaumechanismus. Der Erfolg der Multituberculata (160 – 34 MA) wird damit erklärt, dass sie in anderer Weise kauten als alle anderen Säuger. Anstelle durch eine vertikale Beißbewegung die Nahrung in Stücke zu schneiden oder die Nahrung durch Horizontal- und Seitwärtsbewegungen zu zermahlen wie Wiederkäuer, zerschnitten die Multituberculaten die Nahrung, indem sie den Unterkiefer horizontal zurückzogen (palinale Bewegung), was Anpassungen von Zähnen, Kiefergelenk und Muskulatur erforderte. Dies erklärt den lang anhaltenden Erfolg der Multituberculaten, denn dies ermöglichte ihnen, Pflanzen zu fressen, als andere Säuger überwiegend von Insekten und kleinen Wirbeltieren abhängig waren.

Der Malleus der Säugetiere entstand durch Fusion des Articulare und des Praearticulare. Fossile Säuger deuten darauf, dass zumindest in einigen Linien das Surangulare mit dem Angulare verschmolz. Bei *Jeholbaatar* befindet sich das Surangulare als separater Knochen seitlich des Malleus. Der Incus liegt flach auf dem Malleus, abweichend von Menschen und Beuteltieren, wo er sich hinter dem Malleus befindet. Die Kontaktzone zwischen Incus und Malleus in *Jeholbaatar* liegt horizontal, und zwar parallel zur Kauebene. Daraus folgt, dass das palinale Kauen evolvierte, bevor sich das Mittelohr vom Unterkiefer trennte. Solange der Malleus mit dem Unterkiefer verbunden war, gab die palinale Bewegung des Unterkiefers die Ebene vor, in der Malleus und Incus Kontakt miteinander hatten. Hätte sich der Incus in der Position wie bei modernen Säugern üblich befunden, hätte er die Rückwärtsbewegung des Unterkiefers behindert. Sobald palinales Kauen erstmal etabliert war, erhöhte die Zunahme des Ausmaßes der Rückziehbarkeit des Unterkiefers (sensu Distanz zwischen anteriorer und posteriorer Position) die Effizienz des Kauens. Der Selektionsdruck auf eine völlige Trennung von Unterkiefer und Mittelohr war daher stark, daher dürfte die vollständige Trennung nach Etablierung des palinalen Kauens schnell erfolgt sein.

Es gibt nur eine zweite Art, bei der sich das Surangulare im Ohr befindet, der Euharamiyidae *Arboroharamiya*. Auch dieser nutzte palinale Kaubewegungen, und sein Incus lag ebenfalls über dem Malleus. Es ist immer noch unklar, ob Euharamiyiden und Multituberculata nahe verwandt sind, oder ob Euharamiyiden vor dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Kronensäuger abzweigten (dann hätte sich das DMME viermal entwickelt: in Euharamiyiden, Multituberculaten, Monotremen und Theria). Bei den rezenten Monotremen liegt der Incus ebenfalls über dem Malleus, aber sie nutzen keine palinale Kaubewegung, und dies war auch bei ihren Vorfahren nicht der Fall. Ihnen fehlt auch ein erkennbares (d.h. separates) Surangulare. Das separate, unfusionierte Surangulare in *Jeholbaatar* und *Arboroharamiya* könnte darauf beruhen, dass beide Linien aufgrund der palinalen Kaubewegung sehr schnell das Mittelohr vom Unterkiefer lösten (aufgrund der damit verbundenen wesentlich effektiveren Nahrungsverarbeitung), so dass die Trennung der Knochen vom Unterkiefer viel schneller erfolgte als die Fusion des Surangulare mit dem Malleus.

4. Australosphenida:

Anno 2000 wurde eine Studie publiziert (Nat. 409, 53), wonach Unterschiede in der okklusalen Anatomie der tribosphenischen Molaren zwischen den Gruppen Australosphenida (*Ambondro*, Dogger, 167 MA; *Ausktribosphenos*, unt. Apt, 120 MA, Südostaustralien; Monotremata – sekundär zahnlos -, aber fossil zahntragend, z.B. *Steropodon*) einerseits und Boreosphenida (ab Berrias; Tribosphenida ieS. einschl. Placentalia + Marsupialia) andererseits darauf deuten, dass die tribosphenischen Molaren zweimal konvergent entstanden sind und die „Tribosphenida iwS.“ damit diphyletisch sind; die Australosphenida wären dabei in Gondwana entstanden, die Boreosphenida in den Nordkontinenten.

Die Zahnmerkmale von dem unstrittig tribosphenischen *Ausktribosphenos* aus der U-Kreide Australiens sprechen für eine engere Verwandtschaft mit *Ambondro* (Madagaskar) und *Steropodon* (113 – 97,5 MA, Datierungsspanne; Australien, ad Monotremata).

Ausktribosphenos zeigt noch einige Kiefermerkmale von Stammsäugetern, ebenso wahrscheinlich *Steropodon*, während die frühen Boreosphenida (tribosphenische Säugetiere der Unterkreide der Nordkontinente) sich in einigen Zahnmerkmalen deutlich und einheitlich von den Australosphenida unterscheiden, außerdem ist bei Boreospheniden und ihren nächsten Verwandten (z.B. *Henkelotherium*) der Unterkieferwinkel viel weiter nach hinten verlagert als bei Australospheniden, *Kuehneotherium*, Morganucodontiden und *Sinoconodon*.

Neben Details der tribosphenischen Molaren gibt es bestimmte Merkmale der Prämolaren, die bei fossilen (noch bezahnten) Ornithorhynchiden (*Steropodon*; *Obdurodon* aus dem Miozän), *Ambondro* und *Ausktribosphenos* angetroffen werden, niemals jedoch bei frühen Eutheriern, Metatheriern oder Stammtaxa der frühen nördlichen Tribospheniden, ebenso nicht bei non-tribospheniden Eupantotheriern wie *Peramus* und *Henkelotherium*. Schließlich ist beachtenswert, dass mit *Ambondro* bereits im Dogger tribosphenische Molaren auf der Südhemisphäre präsent waren.

Ging man früher davon aus, dass Monotremen nicht tribosphenisch sind, wies *Steropodon* überraschend relativ fortgeschrittene, an tribosphenische Molaren erinnernde Zähne auf. Offenbar bildeten sich die tribosphenischen Eigenschaften der Molaren der Monotremen im Laufe der Zeit wieder zurück (und schließlich die Zähne selbst).

Die tribosphenischen Molaren ermöglichen aufgrund des Mörser-Pistill-Prinzips sowohl ein Abschneiden und Abscheren wie auch ein Zermahlen der Nahrung, während die primitiveren Säugetiere, z.B. Symmetrodonten nur einfache, keilförmige Trigonide aufweisen, die sich nur zum Zerschneiden eignen. Das tribosphenische Prinzip besteht darin, dass der obere Molar einen Höcker (= Protocon) aufweist, der wie ein Pistill in eine Mulde des antagonistischen unteren Molaren passt (Mahlfunktion). Anders als die Molaren früher mesozoischer Säuger ermöglichen tribosphenische Molaren, die obere und untere Zahnreihe fest zu schließen, bedingt durch eine fersenartige Ausbuchtung am Hinterrand der Unterkiefermolaren (Talonid*), wodurch der Haupthöcker (Protoconus*) des oberen Molaren wie ein Stößel in einem Mörser wirken kann (Mahl- und Quetschfunktion).

*(Terminologie: Protoconus = neu entstandener Höcker des oberen tribosphenischen Molaren; er sitzt im vergrößerten medialen Bereich des Zahnes und greift in das Talonidbecken in der hinteren Hälfte des unteren Molaren. Begrenzende Höcker des Dreiecks im Oberkiefermolaren: Paraconus = mesiobukkal; Metaconus: distobukkal; Protoconus: lingual).

Dieses Mörser-Pistill-Prinzip wurde sogar noch ein weiteres Mal bei frühen Säugern entwickelt, und zwar bei den Shuotheriiden *Shuotherium* und *Pseudotribos* (Dogger), wo sich ein Pseudo-Talonid (als Mörser) vor dem Trigonid bildete, also an umgekehrter Stelle als bei den Tribospheniden („pseudo-tribosphenid“). Funktionell handelt es sich aber ebenso um ein Mörser-Pistill-Prinzip wie bei den Tribospheniden. Somit hat sich das Mörser-Pistill-Prinzip auf jeden Fall mindestens dreimal unabhängig voneinander innerhalb der Holotheria entwickelt. Die Monotremen verloren dann sekundär die Mörser-Pistill-Okklusion auf ihren Taloniden (*Steropodon*, *Obdurodon*) und wurden schließlich zahnlos.

Die diphyletische Theorie der Tribospheniden stimmt mit den biogeographischen Verhältnissen überein; die ältesten Eutheria sind aus Asien und evtl. Nordamerika bekannt, ebenso die ältesten Metatheria. Die Boreospheniden wären danach weitestgehend oder ganz während des Mesozoikums auf die Nordkontinente beschränkt gewesen, bis sie schließlich in der obersten Kreide in Südamerika und andere Südkontinente einwanderten. Es wird so erklärbar, wieso tribosphenische Säuger im Dogger Madagaskars auftreten konnten, obwohl Gondwana durch ein weltumspannendes Mittelmeer (Tethys) von den Nordkontinenten (Laurasia) getrennt war.

Eine konvergente, mehrfache Entstehung der Mörser-Pistill-Okklusion (3x) bzw. der tribosphenischen Molaren (2x) ist keinesfalls so unwahrscheinlich, wenn man berücksichtigt, welcher erhebliche Selektionsvorteil damit verbunden war: die frühen Säuger waren klein, endotherm, mit hohen (ungünstigen) Oberflächen-Volumen-Relationen, daher hohem Energie- und Nahrungsbedarf, vergleichbar rezenten Insektenfressern. Eine gute Nahrungsverwertung – die die tribosphenischen Molaren aufgrund der Mahlfunktion erlaubten – bot somit einen erheblichen Selektionsvorteil.

Verbreitung:

Australosphenida: Bathon bis Apt, inkl. Monotremata bis rezent; Dogger von Madagaskar; Callov oder Oxford Südamerikas, U-Kreide bis rezent im australischen Raum; Paläozän Südamerikas. Immer auf Gondwana beschränkt geblieben.

Bisher bekannte fossile Australospheniden:

--- *Ambondro* (Bathon Madagaskars; 167 MA); Erstnachweis tribosphenischer Molaren!

--- *Asfaltomylos* (Callov oder Oxfordium Argentinien) (kladistisch basalste Form)

--- *Ausktribosphenos* (unt. Apt Australiens, 120 MA)

--- *Teinolophos* (unt. Apt Australiens) (wohl bereits ein echtes Schnabeltier: s. Sci. 318, 1237)

--- *Bishops* (unt. Apt Australiens)

--- *Steropodon* (mittl. Alb Australiens)

--- *Kollikodon* (mittl. Alb Australiens)

--- *Monotrematum* (unt. Paläozän Südamerikas)

--- *Obdurodon* (Tertiär Australiens: Miozän, naA ob. Oligozän bis M-Miozän)

--- *Ornithorhynchus*, *Tachyglossus* (rezent, Australien, Neuguinea).

Zum Vergleich:

Boreosphenida: ab Purbeck; in der U-Kreide und unt. O-Kreide auf Nordkontinente beschränkt; ab der obersten Kreide auch in Südamerika und Indien; ab Tertiär weltweit. Neuerdings wird allerdings *Juramaia* als vermutlicher Eutheria ebenfalls hier eingeordnet.

Auch die frühesten Metatheria stammen aus Laurasia (ab Alb); zunächst Radiation in Nordamerika. Gondwana erreichten sie vor 64 – 84 MA (Datierungsspanne).

Gegen diese Hypothese von der zweimaligen, konvergenten Entstehung der Tribosphenie sprachen allerdings: (a) bei keinem Monotremen – weder bei Zahnrudimenten rezenter Taxa noch bei fossilen Formen wie *Steropodon*, *Obdurodon* - wurde je ein für die Okklusion funktionstüchtiges Talonid entdeckt – im Gegensatz zu *Ambondro* und *Ausktribosphenos*; (b) wenn die Monotremen ebenfalls eine so hoch entwickelte Bezahnung aufwiesen, wieso wurden sie nicht ebenso erfolgreich wie die Theria, und warum gaben sie schon in der Unterkreide (*Steropodon*) diesen Vorteil wieder auf?

Die Position der Monotremata innerhalb der Australosphenida gilt aber auch weiterhin als umstritten.

Kladogramm (Nat. 409, ergänzt nach Nat. 416, 165 und Sci. 302, 1938):

--- *Thrinaxodon*

- *Massetognathus*
- *Probainognathus*
- Tritylodontiden
- *Pachygenelus*
- *Adelobasileus* (Keuper)

ab jetzt: MAMMALIAFORMES

- *Sinoconodon* (unt. Lias)
- *Morganucodon* (ob. Keuper) + *Megazostrodon*
- *Dinnetherium*
- *Kuehneotherium*

jetzt: DICHOTOMIE in die Linien zu den Theria und Monotremata

a) Linie zu den Monotremata:

- *Shuotherium* (Dogger)
- ab jetzt: Australophenida:
- *Asfaltomylos*
 - *Ambondro*
 - *Ausktribosphenos*
 - *Steropodon*
 - *Obdurodon* + *Ornithorhynchus*

b) Linie zu den Theria:

- *Gobiconodon* + [*Trioracodon* + *Jeholodens*]
 - Multituberculata
 - *Zhangheotherium* (Spalacotheriida) (Barreme-Apt-Grenze)
 - *Henkelotherium* (Malm, ad Dryolestoidea, Pantotheria)
 - *Vincelestes* (Hauterive Argentinien; Stamm-Zatheria)
 - *Peramus* (Purbeck/Berrias, Peramurida, ad Zatheria)
- ab jetzt: Boreosphenida
- *Kielantherium* (basaler Boreosphenide, Apt/Alb)**
 - Dichotomie in Metatheria (*Deltatheridium*, *Didelphis*) und Eutheria (*Prokennalestes*, *Asioryctes*, *Erinaceus*)

** neue dentale Funde bestätigen den Umstand, dass *Kielantherium* und die Aegialodontiden noch unterhalb der Dichotomie in Metatheria und Eutheria stehen (Sci. 313, 1092). Kladistisch zeigen die Aegialodontiden das früheste Stadium der Entstehung der boreospheniden Tribosphenie.

Andere moderne Kladogramme (weitere Beispiele s. O-Trias):

a) Nature 390, 141:

- Außengruppe und Tritylodontiden
- ab jetzt: Mammalia oder Mammaliaformes
- Morganucodontiden
 - *Gobiconodon*
 - Monotremen
 - Multituberculaten
 - *Zhangheotherium* (Symmetrodon, Barreme/Apt)
 - *Henkelotherium* (Malm)
 - *Vincelestes* (Hauterive)
 - Marsupialia + Placentalia

b) Sci. 302, S. 1938: (Linie zu den Marsupialia; 380 Merkmale):

--- *Thrinaxodon*

--- *Massetognathus*

--- *Probainognathus*

--- Tritylodontiden

--- *Pachygenelus*

--- *Adelobasileus*

ab jetzt: MAMMALIAFORMES

--- *Sinoconodon* (unt. Lias)

--- *Morganucodon* (ob. Keuper) + *Megazostrodon*

--- *Haldanodon* (Dogger-Malm-Grenze)

--- *Hadrocodium* (unt. Lias)

ab jetzt: MAMMALIA

--- AUSTRALOSPHENIDA (incl. Monotremata)

--- Radiation aus einer Wurzel (nicht aufgelöst):

a) Gobiconodontiden (unt. Kreide)

b) *Amphilestes* (Dogger)

c) *Jeholodens* (Barreme)

d) *Priacodon* + *Trioracodon* (unt. Malm)

e) Multituberculata (= Plagiaulaciden + Cimolodonten) ab Dogger/Malm-Grenze

f) *Tinodon* (Malm)

g) LINIE zu den Theria:

--- *Zhangheotherium* (Barreme/Apt-Grenzbereich)

--- *Dryolestes* (Dogger/Malm-Gr.) + *Henkelotherium* (dto.) + *Amphitherium* (Dogger)

--- *Vincelestes* (Hauterive, Stamm-Zatheria)

--- *Nanolestes* (Dogger-Malm-Gr.) + *Peramus* (Purbeck/Berrias) (Zatheria)

ab jetzt: BOREOSPHENIDA

--- *Kielantherium* (ob. Apt) + *Aegialodon* (Berrias)

--- Linie zu den EUTHERIA

ab jetzt: METATHERIA

--- *Holoclemensia* (Apt/Alb)

(--- *Sinodelphys* (Barreme, 125 MA) (*S.* gilt inzwischen als Eutheria!)

--- *Atokatheridium* (Apt/Alb-Gr.) + *Deltatheridium* (Campan)

--- *Sulestes* (Campan)

--- *Marsasia* (Campan)

--- *Kokopellia* (Alb-Cenoman-Grenze)

--- *Asiatherium* (U-Campan) + *Anchistodelphys* (Turon)

+ *Albertatherium* (Maas.) + *Didelphodon* (Maastr.)

+ *Pedionomys* + *Turgidodon* (beide U-Campan bis

Maas.) + *Mayulestes* + *Pucadelphys* + *Andinodelphys* (alle drei unt. Paläozän)

ab jetzt: MARSUPIALIA

--- *Didelphis* + *Marmosa* (Beutelratten)
(M. = Zwergbeutelratte)

--- Caenolestidae (Opossumratten)

--- *Dasyurus* (Raubbeutler)

--- Peramelidae (Beuteldachse)

--- *Dromiciops*

--- Thylacomyidae

--- *Acrobates* (Flugbeutler)

--- *Phalanger* (Kuskus) +

Pseudocheirus + Petauroides
--- *Macropus* (Känguruhs)
--- *Phascolarctos* (Koalabär) +
Vombatus (Wombats)

5. Monotremata (ad Prototheria i.w.S.; wahrscheinlich ad Australosphenida; s.o.; die Monotremata werden hier separat behandelt, weil ihre Inklusion in die Australosphenida noch nicht allgemein anerkannt ist):

Auftreten der **Monotremata** vor ca. 115 MA: im frühen Apt Australiens *Teinolophos trusleri* (bezahnt!), im mittl. Alb Australiens folgen dann *Steropodon galmani* und *Kollikodon ritcheri*, zu 2 verschiedenen Familien gehörig, was nahelegt, daß die Monotremen schon eine weitaus ältere Ordnung darstellen. Beide Arten gehören zu den größten Säugetieren der Kreide (relativ kaltes Klima in Australien). *Kollikodon* hatte wahrsch. ein elektrosensorisches Organ.

Im Jahr 2007 wurde in CT-Scans bei drei Unterkiefern von *Teinolophos* ein breiter Nervkanal entlang der gesamten Länge des Unterkiefers gefunden, wie er sonst nur vom modernen Schnabeltier bekannt ist; dort enthält er die Nervenfasern aus den ca. 40000 elektrosensorischen Drüsen am Schnabel (der ameisenfressende Ameisenigel hat nur ca. 100 solcher Organe). Kein anderer Säuger hat einen so riesigen Nervkanal wie *Teinolophos* und *Ornithorhynchus*. Offenbar besaß *Teinolophos* schon ebenfalls ein umfangreiches elektrosensorisches System und war ein echtes Schnabeltier. Demnach liegt die Dichotomie zwischen Schnabeltier und Ameisenigel schon viel länger zurück, als es molekulare Studien andeuten (um die KTG herum; Spanne 80 – 17 MA je nach Studie) (Sci. 318, 1237; PNAS 105, 1238). *Teinolophos* wird zwischen 121 und 112,5 MA datiert. Der Morphologie zufolge, wie sie aus CT-Untersuchungen deutlich wurde, handelte es sich sowohl phylogenetisch wie ökologisch um ein basales Schnabeltier und einen Kronenmonotremen *nach* der Dichotomie von den Ameisenigeln (PNAS 105, 1238).

Eine neuere Studie (PNAS 106, 17089), basierend auf morphologischen Daten, kam allerdings zu dem Ergebnis, dass der breite Mandibularkanal bei den Ameisenigeln sekundär zurückgebildet wurde, die Dichotomie zwischen Schnabeltieren und Ameisenigeln also nicht vor > 112,5 MA erfolgte, sondern viel später. Ein breiter Mandibularkanal ist ein gemeinsames Merkmal der Monotremen; bei Ameisenigeln verkleinerte sich der Unterkiefer insgesamt und auch der Mandibularkanal. Nach neuen molekularen Daten trennten sich die Linien zu Schnabeltier und Ameisenigel erst vor 19 bis 48 MA; schnabeltierähnliche Monotreme wie *Monotrematum* lebten zeitlich und kladistisch vor (!) dieser Divergenz und belegen, dass der Ameisenigel semiaquatische bzw. im Wasser jagende Vorfahren hatte, die dann in terrestrische Ökosysteme zurückkehrten, was das Spektrum der von den Monotremen insgesamt besiedelten Nischen verbreiterte, trotz der Konkurrenz mit Beuteltieren.

Monotremen könnten die Invasion der Beuteltiere in Australasien überlebt haben, indem sie Nischen nutzten, die von Beuteltieren aufgrund reproduktionsbiologischer Einschränkungen nicht genutzt wurden. Fazit: *Teinolophos*, *Steropodon* sind basale

Monotremen und keine nahen Verwandten der Schnabeltiere; moderne Monotremen entstanden in einer relativ jungen (tertiären) Radiation (PNAS 106, 17089).

Teinolophos ist von großer kladistischer Bedeutung, da er an der Innenseite im hinteren Bereich des Unterkieferknochens noch eine Grube besitzt, in der die kleinen Unterkieferknochen befestigt waren; die Trennung der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer war also bei ihm noch nicht vollständig vollzogen. Dies hat dann aber die Konsequenz, dass sich die moderne Ohranatomie bei Monotremata und Theria (und 3. bei *Hadrocodium*) separat voneinander, also konvergent entwickelt hat (Homoplasie). (Sci. 307, 861 + 910):

Position der Monotremata nach Sci. 307, 910 + 861 (2005):

*** = mandibuläre Grube vorhanden, kleine Unterkieferknochen noch nicht vollständig ins Mittelohr integriert:

MAMMALIAFORMES

--- *Sinoconodon****

--- *Morganucodon****

--- Docodontidae***

MAMMALIA:

--- ?*Asfaltomylos**** + [*Teinolophos**** + (Ornithorhynchidae + Tachyglossidae)]

THERIMORPHA:

I --- Triconodonta *1)

I --- Multituberculata (Reihenfolge mit Triconodonta nicht aufgelöst, daher Trichotomie)

TRECHNOTHERIA

--- Symmetrodonta

CLADOTHERIA:

--- Dryolestoidea

--- *Amphitherium*

--- Theria

bzw. auf Gattungsebene (S. 861):

--- *Sinoconodon* ***

--- *Morganucodon* ***

--- *Haldanodon* ***

--- *Hadrocodium*

-----AUSTRALOSPHEENIDA:--- *Asfaltomylos**** (ad Australosphenida)

--- *Teinolophos* *** (frühes Apt!)

--- Kronengruppenmonotremata

--- *Repenomamus* *1)

--- Theria

*1) Bei Triconodonten wie *Repenomamus* sind die Mittelohrknochen nicht mehr in der Unterkiefergrube untergebracht, aber immer noch durch den Meckelschen Knorpel mit dem Unterkiefer verbunden.

Folglich ist es mindestens dreimal unabhängig voneinander zur völligen Ablösung der Mittelohrknochen vom Unterkiefer gekommen; frühe Säuger weisen eine Unterkiefergrube zur Unterbringung und Befestigung der Mittelohrknochen auf; *Hadrocodium* (unt. Lias), die höheren Monotremata und die

Theriomorpha verloren diese Grube; bei ihnen lösten sich die Mittelohrknochen komplett vom Unterkiefer. Der Triconodonte *Repenomamus* zeigt ein Übergangsstadium (s.o.)

Auch *Teinolophos* zeigt insofern ein Übergangsstadium, als dass der hintere Teil der Verbindungsstrukturen zu den Mittelohrknochen nach medial verlagert war, also weiter von der unmittelbaren Nähe zur Mandibula weg mehr hin in Richtung auf die Mittelohrhöhle. Dieses Stadium repräsentiert die beginnende Ablösung der Mittelohrknochen vom Unterkiefer.

Bei Triconodonten, Multituberculaten, Symmetrodonten, Dryolestiden und *Amphitherium* fehlt die Unterkiefergrube zur Unterbringung der Gehörknöchelchen völlig. Die Gehörknöchelchen und der ektotympanische Knochen waren bei ihnen nicht mehr durch den Meckelschen Knorpel mit dem Unterkiefer verbunden (von Multituberculata sind sogar definitive Gehörknöchelchen fossil dokumentiert); bei gobiconodonten Triconodonten ist allerdings der mittlere Abschnitt des Meckelschen Knorpels wohl noch mit dem Malleus verbunden.

Tympanischer Ring (=Ectotympanicum), Malleus und Incus sind homolog mit Unterkieferknochen und Knochen des primären Kiefergelenks der Synapsiden (Os tympani/Angulare; Malleus/Articulare; Incus/Quadratum); letztere wurden von nonmammalen Vertebraten noch zur Kaufunktion benötigt, bei den Cynodontiern und näheren Verwandten dienten sie aber wohl schon zum Hören, obwohl diese kleinen Knochen bei ihnen noch am Unterkiefer und Kiefergelenk befestigt waren. Bei Cynodontiern, aber auch primitiven Mammaliaformes befanden sich die Knöchelchen in einer Grube an der Innenseite der Mandibula, wo sie mit Bändern befestigt waren; bei einigen Triconodonten waren die Knöchelchen zwar nicht mehr in der Grube untergebracht, aber immer noch über den ossifizierten Meckelschen Knorpel mit dem Unterkiefer verbunden. Aber schon bei dem basal stehenden Mammaliaformen *Hadrocodium* aus dem Lias fehlt die Unterkiefergrube, und die Gehörknöchelchen sind bei ihm völlig vom Unterkiefer abgelöst; andere, kladistisch höher stehende Taxa wie z.B. die Australosphenida (*Asfaltomylos*) und der basale Monotreme *Teinolophos* hatten dagegen wieder eine solche Grube; folglich muss die vollständige Ablösung der Gehörknöchelchen vom Unterkiefer bei *Hadrocodium* eine eigenständige Entwicklung darstellen.

Dass sich die vollständige Ablösung der Mittelohrknochen dreimal unabhängig voneinander (homoplastisch) vollzog, ist trotz der Komplexität des Vorgangs keinesfalls überraschend, sofern die postdentalen Knochen schon bei Cynodontiern und basalen Mammaliaformes zum Hören dienten; dann ist es naheliegend, dass sich die funktionale Trennung des Mittelohrsystems vom Kauapparat in allen späteren Säugerlinien im Laufe der Zeit endgültig und unabhängig voneinander vollendete.

Aufgrund von großen Ähnlichkeiten in der Anatomie der Unterkiefergrube wird auch eine enge Assoziation von Australosphenida (Australien, Südamerika, Madagaskar; Dogger bis Unterkreide) und Monotremata angenommen. Betrachtet man die Monotremata als eine Subgruppe der Australosphenida, so vollzogen die Australosphenida eigenständig sowohl die Entwicklung tribosphenischer Molaren wie auch (erst auf der Ebene der Monotremata) die vollständige Ablösung der Mittelohrknochen vom Unterkiefer.

Die Entstehung der Mittelohrknochen aus den hinteren kleinen Unterkieferknochen ist auch embryologisch nachweisbar; der Articulare-Knochen der Reptilien und der größere Teil des Säuger-Malleus entstehen durch Verknöcherung des hinteren Teils des Meckelschen Knorpels. Bei Kontakt des Unterkieferknochens mit dem Squamosum des Schädels in der Embryonalentwicklung atrophiert der mittlere Teil des Meckelschen Knorpels, wobei der Incus (= reptile Quadratum), Malleus (reptile Articulare und Präarticulare) und Ectotympanicum (= reptile Angulare) mit der Ohrregion des Schädels verbunden bleiben. Die Atrophie des Mittelteils des Meckelschen Knorpels erfolgt kurz nach dem Schlüpfen aus dem Ei bei Monotremen, nach der Geburt bei Marsupialia und in späten Fetalstadien bei Placentalia (Anmerkung: die Unterkiefergrube, in der bei primitiven Säugern die Mittelohrknochen untergebracht waren, ist nicht identisch mit der Meckelschen Grube; die Meckelsche Grube ist eine flache längliche Grube an der medialen Oberfläche des Unterkieferknochens unterhalb der Zahnreihen, die den vorderen Teil des Meckelschen Knorpels enthielt; die Meckelsche Grube ist daher sehr länglich und liegt weiter anterior der Unterkiefergrube zur Unterbringung und ligamentären Anheftung der Mittelohrknöchelchen!).

Entstehung des Säugerohres (nach Natwiss. Ru. 8/2005 S. 434):

Im Vergleich zum Reptilohr (mit nur einem Mittelohrknochen) ermöglicht das moderne Säugerohr eine deutlich verbesserte Schallleitung; schwache Schallwellen werden verstärkt, das Säugerohr ist empfindlicher. Durch die Abkoppelung vom Unterkiefer ist es außerdem flexibler und kann sich leichter auf unterschiedliche Frequenzbereiche einstellen. Beides bedingte erhebliche Vorteile für die zunächst wohl nachtaktiven Säuger (BdW 4/08, 50).

Amphibien, Reptilien und Vögel besitzen nur einen Gehörknöchel (Stapes). Hammer (Malleus) und Amboss (Incus) bilden bei den Therapsiden und basalen Säugern das Gelenk zwischen Schädel und Unterkiefer; in der weiteren Entwicklung wurden diese Knochen immer kleiner und lösten sich schließlich vom Unterkiefer und Oberschädel ab; ihre Funktion wurde vom Dentale (einzig verbleibender Unterkieferknochen) und Squamosum des Schädels übernommen, die das sekundäre Kiefergelenk bilden. Die freigewordenen Knochen des primären Kiefergelenks wanderten ins Mittelohr; das Angulare (ein weiterer Unterkieferknochen), der bei den Therapsiden das Trommelfell aufspannte, machte diese Wanderung ebenfalls mit und wurde der Gehörkapsel des Schädels angegliedert. Die drei Gehörknöchelchen verbinden als schallleitender Apparat das Trommelfell mit dem ovalen Fenster des Innenohrs.

Bei *Teinolophos* findet sich wie bei primitiven mesozoischen Säugern an der Innenfläche des Dentale eine tiefe Rinne, die bei den besser bekannten basalen Säugern ein stabförmiges Aggregat von verschiedenen Unterkieferknochen enthielt: das Spleniale, das Coronoid und das Angulare; das Coronoid scheint dabei wie bei basalen Säugern suturlos mit dem Dentale verwachsen zu sein.

Coronoid und Spleniale wurden in der frühen Evolution der Säuger vollständig reduziert und kommen bei rezenten Säugern nicht mal mehr in frühen Ontogenesestadien vor. Das Angulare blieb dagegen erhalten; es umfasste schon bei den Therapsiden das Trommelfell; bei rezenten Säugern löst sich das Angulare während der Embryogenese vom Unterkiefer ab und wandert mit dem Trommelfell zusammen zum Schädel, mit dem es fest verwächst; es wird so zu einem Schädelknochen, der eigentlich ein Unterkieferelement ist (und heißt Ectotympanicum).

Vergleiche mit basalen Säugern und Docodonten legen nahe, dass die Rinne an der Innenseite des Dentale von *Teinolophos* neben den o.g. drei Knochen noch weitere Unterkieferknochen enthielt: das Surangulare, ein dermales (hautknöchernes) Element, das bei modernen Säugern ebenso vollständig verschwand, sowie das dermale Praearticulare und das knorpelig vorgebildete Articulare, wobei die beiden letzteren bei den modernen Säugern zum Hammer (Malleus) verwachsen. Das Articulare entsteht dabei in der Ontogenese als Verknöcherung des hintersten Abschnitts des Unterkieferknorpels (Meckelscher Knorpel) und stellt bei den übrigen Tetrapoden ein Element des primären Kiefergelenks (Gelenk Articulare/Quadratum). Bei den modernen Säugetieren atrophiert der mittlere Teil des Meckelschen Knorpels früh in der Ontogenese; auf diese Weise werden das hinten liegende Articulare und das eng mit diesem verbundene Praearticulare frei und können als Malleus ins Innenohr wandern.

Bei *Teinolophos* scheint wie bei basalen Säugern der Meckelsche Knorpel zeitlebens persistiert zu haben; Articulare und Praearticulare blieben daher fest mit dem Unterkiefer verbunden, und das Quadratum des Oberschädels war vermutlich noch ligamentös mit den Squamosum verbunden. Der schallleitende Apparat von *Teinolophos* befand sich damit noch auf dem Niveau der höchstentwickelten Therapsiden bzw. sehr primitiven Säuger wie *Morganucodon*: das Trommelfell war durch das Angulare am Unterkiefer aufgespannt; Vibrationen wurden über die Kette Articulare-Quadratum auf das einzige Gehörknöchelchen (Stapes) und damit auf das Innenohr übertragen.

Die Entwicklung des Säugerinnenohrs ist damit neben den tribosphenischen Molaren ein weiterer Merkmalskomplex, der sich nicht mehr als einmalige Schlüsselinnovation herausstellt, sondern mehrfach in der Evolution der Säuger auftrat. Dass dies (Ablösung des Articulare, Präarticulare und Quadratum vom Unterkiefer und Schädel und ihre Wanderung ins Innenohrs) aber mehrfach passieren konnte, beruht darauf, dass eine funktionstüchtige Vorkonstruktion des schallleitenden Apparates schon bei den

Therapsiden bestand, in der frühesten Form sogar schon bei den Pelycosauriern, deren fortschrittlichere Arten vermutlich schon ein Trommelfell aufwiesen.

Schon bei den Therapsiden ist in vielen Gruppen eine Tendenz erkennbar, den Anteil der hinter dem Dentale gelegenen Knochen am Aufbau des Unterkiefers zu verringern; das Quadratum wird zunehmend kleiner, bei fortschrittlichen Cynodontiern (*Cynognathus*, M-Trias; *Diarthrognathus*, *Tritylodon*, Lias) ist es nur noch locker mit dem Rest des Schädels verbunden; diese Tiere besaßen bereits ein sekundäres Kiefergelenk (Squamosum versus Dentale oder aber Surangulare), so dass Articulare und Quadratum auch bei diesen Tieren schon in erster Linie schalleitende Funktionen hatten. Bei *Morganucodon* finden sich beide Kiefergelenke nebeneinander in Funktion, vermutlich ebenso bei *Teinolophos*.

Aufgrund dieser Voraussetzungen war es dann nur noch ein kleiner Schritt, das primäre Kiefergelenk völlig aufzugeben und die daran beteiligten Knochen in das Mittelohr einzubauen; das Angulare mit dem Trommelfell wurde dabei gewissermaßen „mitgeschleppt“. Die übrigen Unterkieferknochen, die weder für die Bildung des sekundären Kiefergelenks noch für die Schalleitung Bedeutung hatten (also Coronoid, Spleniale, Surangulare), wurden vollständig reduziert.

Ordnung Monotremata rezent:

2 Familien, 3 Gattungen, 5 Arten*:

Fam. Tachyglossidae (Ameisenigel, 4 Arten*): Brutbeutel bei den Weibchen (!), keine Zähne, nur Hornleisten am Gaumen zum Zerquetschen der Nahrung; „Schnabel“ ist eine röhrenförmige Schnauze mit langer klebriger wurmförmiger Zunge; Zitzen und richtige Ohrmuscheln fehlen; die Jungen lecken die abtropfende Milch auf. Syn. Schnabeligel.

Tachyglossus (Kurzschnabel-Ameisenigel): Neu-Guinea, Australien; 1 Art

Zaglossus (Langschnabel-Ameisenigel): rezent nur Neu-Guinea; im späten Pleistozän aber auch in Australien und Tasmanien; 3 Arten*

Fam. Ornithorhynchidae (Schnabeltier, 1 Art):

Ornithorhynchus: nur in den östlichen Staaten Australiens

Sondermerkmale: Hornschnabel mit Hornplatten statt Zähnen, Zähne nur bei Jungtieren ausgebildet; Giftdrüse an einem Sporn am Hinterfußgelenk der Männchen; Elektrorezeptoren im Schnabelbereich. Keine Zitzen, die Jungen lecken die aus den Milchdrüsen austretende Milch auf. Brutbeutel im Gegensatz zum Schnabeligel nicht vorhanden (Wasserbewohner!).

Eier nur 4 mm im Durchmesser; die Jungen schlüpfen sehr früh.

Wegen ihrer Sonderanpassungen (Termitophagie bei den Ameisenigeln, Wasserbewohner bei den Schnabeltieren) sind sie keine „lebenden Fossilien“ und keine Modelle altertümlicher Säugetiere! Das Schnabeltier verfügt über 40000 Elektrosensoren, angeordnet in länglichen Streifen entlang des Schnabels (elektrische Felder werden erzeugt durch die Muskelbewegungen von Beutetieren, z.B. Süßwasserkrebschen) und zusätzlich 60000 mechanische Sensoren auf der Schnabeloberfläche. Die Elektrosensoren entwickelten sich aus kleinen Schleimdrüsen.

Männchen der rezenten Monotremen haben eine Giftdrüse, die über einen Sporn an der Hinterextremität ausmündet.

Die rezenten Monotremata konnten nur wegen dieser Sonderanpassungen überleben (THENIUS 2000). Reptilienartige Merkmale, die Theria nicht aufweisen, sind z.B. die Interclavicula; Innenohr eher reptil- und vogelähnlich (Cochlea relativ gerade und nicht schneckenförmig); Beine stärker gespreizt als bei Theria, aber nicht so stark wie bei Reptilien.

Die Milchabgabe erfolgt durch Poren in einem größeren Milchfeld, die Säuglinge lecken sie auf, während sie sich im Fell der Mutter festkrallen.

* lt. DAWKINS S. 194 zwei Arten mehr als üblicherweise angegeben

Genausstattung des rezenten Schnabeltieres (Nat. 453, 138+175; Natw. Ru. 9/08, 473): Mosaik aus Säuger-, Reptil- und Vogelmerkmalen:

- insgesamt 18530 proteinkodierende Gene, damit auf dem Niveau von Opossums und Menschen
- Caseingene bereits vorhanden (noch keine Brustwarzen, aber echte Milchproduktion, die aus modifizierten Schweißdrüsen der Bauchhaut sezerniert und dort von den Jungen abgeleckt wird); die genetischen Innovationen, die zur Entwicklung der Säugermilch führten, müssen also vor > 166 MA erfolgt sein. Die Gene für Casein-Milchproteine liegen – wie in anderen Säugern – direkt neben den Genen für den Zahnschmelz (Enamelin und Ameloblastin, zwei Proteine für den Zahnschmelz); aus letzteren sollen sich die Casein-Gene entwickelt haben.
- Zona-pellucida-Proteingene des Schnabeltieres kommen teils auch beim Menschen vor, andere dagegen sonst nur bei Amphibien, Fischen und Vögeln
- bestimmte Gene im Zusammenhang mit der Dotterbildung fehlen den Theria, sind aber bei den übrigen Wirbeltieren und dem Schnabeltier vorhanden
- das Gift in den Giftdrüsen an den Hinterbeinen der männlichen Schnabeltiere stellt trotz der prinzipiellen Ähnlichkeit mit den Giften von Reptilien (Mischung aus verschiedenen Peptiden) eine konvergente Entwicklung dar (das Gift der Schnabeltiere kann einen Hund töten). Wie bei den Reptilien entwickelten sich die Gifte auf der Basis antimikrobieller Gene (Defensine). Das Gift ist eine Mischung aus 19 verschiedenen Substanzen; sie entstanden auf der Basis von Duplikationen von Genen mit anderen Funktionen
- Geschlecht wird durch 10 Chromosomen festgelegt; diese verbinden sich bei der Meiose zu einer Kette; die X-Chromosomen ähneln den Z-Chromosomen der Vögel. Die Geschlechtschromosomen der modernen Säuger stellen bei den Schnabeltieren dagegen normale Autosomen dar. Die modernen Geschlechtschromosomen und das geschlechtsdeterminierende Gen Sry (auf Y) entwickelten sich somit nach der Abtrennung der Schnabeltiere. Eines der X-Chromosomen des Schnabeltieres ist dem Z-Chromosom der Vögel analog und trägt das Gen DMTR1, das bei Vögeln für die Festlegung des männlichen Geschlechts relevant ist
- bei der microRNA finden sich Sequenzen, die das Schnabeltier mit Hühnern (aber nicht modernen Säugern) gemein hat und andere, die es mit modernen Säugern, aber nicht mit Hühnern teilt
- das Immunsystem weist Unterschiede zu den Theria auf; 214 Natural-Killer-Rezeptor-Gene (bei Placentalia maximal 45). Hohe Anzahl antimikrobieller Peptide. Beides könnte mit dem sehr frühen Entwicklungsstadium zusammenhängen, in dem die Embryonen aus dem Ei schlüpfen.

Kladogramm innerhalb der Monotremata:

Abstammung strittig; wahrscheinlich innerhalb der Australosphenida:

1. *Teinolophos* (Apt)
2. Kollikodontidae als Schwestergruppe aller anderen Monotremen (M-Alb)
3. Steropodontidae als Schwestergruppe von 4+5 (M-Alb)
4. Ornithorhynchidae (*Monotrematum sudamericanum*, U-Paläozän Südamerikas;
Obdurodon O-Oligozän/U-Miozän Australiens; rez. Schnabeltier *Ornithorhynchus*, ab U-Pliozän)
5. Tachyglossidae (*Megalibgwilia* im O-Miozän Australiens; rezent *Tachyglossus* und *Zaglossus* [Ameisenigel])

In Australien folgen die nächsten Schnabeltierfunde (nach jenen im mittl. Alb) erst im ob. Oligozän bis mittl. Miozän (*Obdurodon*) und dann mit dem rez. *Ornithorhynchus* ab dem frühen Pliozän; Ameisenigel sind erst ab dem O-Miozän nachweisbar (*Megalibgwilia*; rez. 2 Gattungen). Nach molekularkladistischen Befunden müssen sich aber die Ameisenigel bereits in der O-Kreide oder im Alttertiär von den Schnabeltierartigen getrennt haben.

Ansonsten gibt es noch einen Schnabeltierfund aus dem ob. U-Paläozän (62-63 MA) Patagoniens (*Monotrematum sudamericanum*). Es handelt sich nur um einen einzelnen Zahn, der den Zähnen juveniler rezenter Schnabeltiere (bevor diese ihre Zähne verlieren) ähnelt.

Aus der Nordhemisphäre sind keine Funde von Monotremen bekannt.

Da Südamerika von der U-Kreide bis zum U-Paläozän und dann wieder vom höheren Paläozän bis zum Pliozän isoliert war, ist anzunehmen, daß Monotremata (ebenso wie Gondwanatheria, sofern es sich dabei um Multituberculata oder Haramiyida handelt) bereits zur Zeit der ersten Isolation in der U-Kreide dort existierten und die gesamte Zeit der ersten Isolation (bis U-Paläozän) dort überlebten, d.h. bis zum Paläozän bestand die Säugerfauna des Südkontinents nur aus den Formen, die auch schon in der U-Kreide dort gelebt hatten wie Monotremen und Gondwanatheria; beide Gruppen überlebten mindestens bis zum Ende der ersten Isolation im Paläozän. Die Monotremata entstanden wahrsch. im australischen Sektor von Gondwana, wobei sich die (rez.) Familie der Schnabeltiere dann im frühen Paläozän nach Südamerika ausbreitete.

Im Paläozän wanderten dann Eutheria und Beuteltiere in Südamerika ein, worauf die zweite Isolation einsetzte, im Verlauf derer die Monotremen in Südamerika ausstarben, während sich die Beuteltiere in Südamerika und Australien weiter entwickelten und eine erhebliche Radiation durchliefen. Vor 38 bis 45 MA trennte sich dann Australien vollständig von Südamerika, wodurch die Faunen dann unterschiedliche Entwicklungen erlebten:

In Südamerika blieb die Beuteltierfauna relativ primitiv, da die konstante Lage keine großen Anpassungsleistungen erforderte; die primitiven Placentalia entwickelten sich mit großer Diversität aus den frühen Huftieren, die im Paläozän den Südkontinent erreicht hatten. Als dann im Pliozän die Landbrücke nach Nordamerika entstand und moderne Placentalia von Norden her einwanderten, erlosch die primitive Placentaliafauna (allesamt Abkömmlinge der Urhuftiere) vollständig, die Beuteltierfauna weitgehend.

Australien bewegte sich dagegen nordwärts mit einem kontinuierlichen Wandel der Klima- und Vegetationszonen, verbunden mit hoher Anpassungsleistung und Weiterentwicklung der Beuteltierfauna. Die primitive Huftierfauna, die im unt. Eozän Australiens nachgewiesen wurde, starb aus, so daß Placentalia nur durch Fledermäuse und später (O-Miozän/U-Pliozän) eintreffende kleine Nagetiere (Ratten, Mäuse) repräsentiert waren.

Hieraus ist aber auch zu folgern, daß in der Unterkreide zum Zeitpunkt der Isolation des Südkontinents Placentalia und Beuteltiere noch nicht entwickelt waren (also tatsächlich erst im Verlauf der U-Kreide auftraten), während Monotremen schon damals existierten und wohl jurassischen Ursprungs sind, es sei denn, daß sie sich von vornherein auf dem Südkontinent entwickelten, ggf. auch erst nach seiner Isolation.

Kladistisch gesehen stellen die Monotremata die basalste Linie der Kronen-Mammalia. Weder Viviparie noch Zitzen sind bei ihnen entwickelt. Die Untersuchungen der rezenten Monotremata ermöglichen Aussagen über die Eigenschaften des letzten gemeinsamen Vorfahren aller Kronengruppen-Mammalia (letzter gemeinsamer Vorfahr der Monotremata + Theria):

--- relativ kleine, rundliche, dotterhaltige Eier, die sich diskoidal furchten (Keimscheibe) und sich bereits intrauterin zu einem Embryo mit Neuralanlage, Augenblasen und Ursegmenten entwickelten

--- die Eier wurden bei einer Bruttemperatur um 32 Grad etwa 10 Tage lang vom Muttertier bebrütet, vermutlich noch nicht in einer eigens gebildeten Bauchtasche wie beim Schnabeligel (die eine separate Bildung ist, nicht homolog zum Brutbeutel der Beuteltiere)

--- die Jungtiere schlüpfen mit Hilfe eines spitzen Eizahns auf einem eigenen unpaaren Eizahnknochen zwischen den Ästen der Zwischenkiefer; zum Schlüpfzeitpunkt nackt, mit geschlossenen Augen und Ohren, aber gut entwickeltem Geruchssinn

--- die Vorderbeine der schlüpfenden Jungtiere eilten der Entwicklung voraus und waren schon kräftig ausgebildet, zwecks Greifen nach Haaren und der Fortbewegung durch das Fell zum Milchdrüsenfeld

- es gab noch keine Zitzen; die im Milchdrüsenfeld austretende Milch wurde aufgesaugt (daher Begriff „Säugetiere“ auch ohne Zitzen gerechtfertigt)
- Aufzucht und wohl auch die Brut der wenigen Jungen erfolgte im Schutz von Höhlen (so wird auch das Vorkommen spezieller Flöhe bei Monotrematen erklärlich) (Nesthocker)
- keine Anleitung zur Nahrungssuche (keine Tradierung seitens des Muttertieres), nur individuelles Lernen
- Warmblütigkeit, Haare (Körpertemperatur bei rez. Schnabeligel n aber nur 31-33 Grad; Temperaturen über 35 Grad werden nicht ertragen; kein Schwitzen, kein Hecheln möglich; zur Energieersparnis kann zu beliebiger Zeit im Jahr die Temperatur auf 4 Grad abgesenkt werden)
- sekundäres Kiefergelenk
- drei Gehörknöchelchen

Zitzen und Viviparie entwickelten sich erst nach dem Abzweig der Monotremen auf der gemeinsamen Linie zu Beuteltieren und Placentatieren (Nat. Ru: 3/02: 134). Da die Monotremen nach modernen kladistischen Analysen die Kronengruppe der Australosphenida sind/sein sollen/sein können, die bereits im Bathon Madagaskars nachgewiesen sind, muss der letzte gemeinsame Vorfahr aller Kronengruppensäugetiere, der also die o.g. Merkmale besaß, spätestens im frühen Dogger gelebt haben.

Monotremata der U-Kreide:

Kollikodon, mittl. Apt, Australien, recht groß, Molar 4-6 mm breit

Steropodon, mittl. Alb, Australien, ca. 40 – 50 cm lang

Teinolophos, Apt, Australien, 10 cm lang

Die nächsten Monotremen sind dann erst wieder aus dem Paläozän bekannt (*Monotrematum*, unt. Paläozän Argentiniens, sowie ein Monotremenfemur aus dem Paläozän Patagoniens). Danach folgt das australische *Oburodon* aus dem Miozän, naA O-Oligozän bis M-Miozän.

Theria s.l.:

6. Trituberculata:

In der U-Kreide weiterhin Amphiodontidae (Kimmeridge bis Alb lt. BRI); in der wohl künstlichen basalen Symmetrodontenfamilie „Tinodontidae“ (BRI: Nor [?!] bis Campan): *Gobiotheriodon* (Apt/Alb), *Tinodon* (Tithon bis U-Kreide).

Neu erscheint die im Vergleich zu den Tinodontidae weiter abgeleitete Fam. Spalacotheriidae (klein, insecti-/carnivor, überwiegend Nordhemisphäre, mit dem berühmten, weitgehend vollständig erhaltenen *Zhangheotherium*, das aber gelegentlich in eine eigene Familie Zhangheotheriidae gestellt wird).

Unterkreide bis Campan, lt. BRI aber Kimmeridge bis Campan.

Maotherium (Barreme), *Spalacotherium*, *Spalacotherioides*, *Zhangheotherium*. Spalacotheroide sind gekennzeichnet durch spitze Triangulationen der oberen Molarenhöcker als Vorläufersituation der späteren tribosphenischen Molaren

Zhangheotherium (Liaoning, China, wahrsch. Barreme/Apt-Grenzbereich) als besterhaltener Symmetrodont mit komplettem postcranialen Skelett. Dieser Symmetrodont (Fam. Spalacotheriidae) belegt:

- a) Symmetrodonten stammen aus der frühen Radiation der Theria vor der Diversifikation in Marsupialia und Placentalia
- b) Multituberculata sind näher mit den Theria verwandt als mit anderen Säugergruppen
- c) archaische Theria (wie Symmetrodonten) wiesen als primitives Merkmal noch ein fingerförmiges Promontorium auf (was auf eine gerade Cochlea deutet; wie bei non-therischen Säugetieren). Die vollständig eingerollte Cochlea entwickelte sich erst später in höheren Theria; sie ist daher konvergent zu der teilweise eingerollten Cochlea der Monotremen.
- d) *Zhangheotherium* selbst ist ein primitiverer Theria als z.B. *Henkelotherium* (Malm) oder *Vincelestes* (Hauterive).

Zhangheotherium weist im Gegensatz zu diesen beiden anderen basalen Theria noch eine Interclavicula sowie eine primitivere Bezahnung auf. Eine große, reptilartige Interclavicula wird heute nur noch bei Monotremen angetroffen. Bei rez. Beuteltieren wird sie embryonal angelegt als separate Ossifikation, wird später aber in das sternale Manubrium integriert. *Zhangheotherium*, *Vincelestes*, moderne Theria und Multituberculata haben ein mobiles Gelenk zwischen Clavicula und Sternum. Die Mobilität der Clavicula und Scapula entwickelte sich vor der weiter parasagittalen Positionierung der Vordergliedmaßen; die Mobilität der Clavicula entstand vor der Divergenz zwischen Theria und Multituberculata, während die parasagittale Stellung der Vorderbeine bei den genannten drei basalen Theria noch nicht vorhanden war und sich erst in der späteren Evolution der Theria entwickelt haben muß. *Zhangheotherium* besaß einen Knochensporn an den Hinterbeinen, evtl. als Gift-Sporn wie bei modernen Schnabeltieren.

Stammbaum unter Berücksichtigung von *Zhangheotherium*:

- Außengruppe und Tritylodonten
- ab jetzt: **Mammalia** oder **Mammaliaformes**; gerade Cochlea
 - 1. Abzweigung der Morganucodontiden
 - 2. Abzweigung von *Gobiconodon*
 - 3. Abzweigung der Monotrematen (Ornithorhynchidae)
- ab jetzt: bewegliche Clavicula; **Theriiformes**
 - 4. Abzweigung der Multituberculaten
- ab jetzt: **Theria** incl. archaische Theria
 - 5. Abzweigung von *Zhangheotherium* (Symmetrodont der Fam. Spalacotheriidae), wahrsch. Barreme/Apt
 - 6. Abzweigung von *Henkelotherium* (Malm)
- ab jetzt: eingerollte Cochlea; **Tribosphenida**
 - 7. Abzweigung von *Vincelestes* (Hauterive Patagoniens)

[5. - 7. = archaische Theria]
- ab jetzt: parasagittale Vordergliedmaßen:
 - 8. Dichotomie Eutheria/Metatheria

Der anno 2006 beschriebene Spalacotheriide (Fam. Spalacotheriidae) *Akidolestes* aus dem Barreme der Yixian-Formation (der komplett mit Weichteil-/Felluriss erhalten wurde; ca. 10 cm mit Schwanz; 1/3 der Gesamtlänge ist Schwanz) weist neben typisch spalacotheroiden Merkmalen* auch einige konvergente Entwicklungen zu den Monotremen auf, die die Lendenwirbel, das Becken und die Hinterbeine betreffen und auf eine monotremenartig gespreizte Beinstellung der Hinterbeine deuten (während die Beinstellung des nahe verwandten *Zhangheotherium* eher an *Didelphis* erinnert). Es gibt aber keine Hinweise auf grabende oder

semiaquatische Adaptationen; *Akidolestes* war wohl ein bodenlebendes Tier. Es jagte mit den Vorderläufen wohl ähnlich wie ein Eichhörnchen, sah spitzmausähnlich aus; jagte Insekten und legte wahrscheinlich Eier.

Die Lendenwirbel weisen noch freie, nicht mit den Wirbelkörpern verwachsene Rippen (= freie Lendenrippen) auf, was sich sonst nur bei Cynodontia, Docodonta, Monotremen und einigen Triconodonten (*Repenomamus*, *Gobiconodon*, *Yanoconocon*) sowie *Fruitafossor* findet (Nat. 439, 195; Natwiss. Ru. 1/08, 38), während Lendenrippen bereits bei den primitivsten Mammaliaformes wie Morganucodonten fehlten; rezent nur bei Monotremen. Bei *Akidolestes*, aber auch den drei o.g. Triconodonten (dem basalen Triconodonten *Jeholodens* fehlen sie!) und *Fruitafossor* handelt es daher um eine atavistische Reversion, d.h. Lendenrippen stellen ein homoplastisches (= zu konvergenter Ausprägung neigendes) Merkmal der basalen Säuger dar; die genetische Prädisposition zur lumbalen Rippenbildung blieb wohl noch lange Zeit erhalten. Bei modernen Monotremen dienen die hinteren Brustrippen und vorderen Lendenrippen der Verankerung zahlreicher Muskeln mit Funktionen in Fortbewegung und Atmung (auch als Ansatz für einen Teil des Zwerchfells!).

Akidolestes dürfte sich wie moderne Monotremen bewegt haben, worauf auch zahlreiche andere Merkmale im hinteren Skelettabschnitt deuten (z.B. Verknöcherungen vor und unterhalb der Schambeine = Epipubes, rezent nur noch bei Monotremen). Reptilartige Speizstellung der Hinterextremitäten, wobei der Oberschenkel nahezu horizontal gehalten wurde (wie heute beim Schnabeltier). Auch dieser Spreizgang ist – wie bei den Monotremen – sekundär entstanden, also eine konvergente Entwicklung zum reptilen Spreizgang.

* typische symmetrodonte Merkmale von *Akidolestes*: 4 Schneidezähne, 1 Eckzahn, 5 dreispitzige Prämolaren je Kieferseite; im Oberkiefer wohl 5, im Unterkiefer 6 Molaren; Höcker mit typischem Dreiecksmuster. Lange, zugespitzte Schnauze. Abweichungen zu den typischen Symmetrodonten bestehen dagegen im dorsalen postkranialen Skelett.

- *Thrinaxodon* Lumbalrippen
- *Massetognathus* Lumbalrippen
- *Probainognathus* Lumbalrippen
- Tritylodontiden Lumbalrippen
- *Megazostrodon* NEIN
- Docodonta Lumbalrippen
- Monotremata Lumbalrippen
- *Fruitafossor* Lumbalrippen
- *Jeholodens* NEIN + (*Gobiconodon* JA + *Repenomamus* JA)
- Multituberculata NEIN
- *Akidolestes* JA + (*Zhangheotherium* NEIN + *Maotherium* NEIN)
- *Henkelotherium* NEIN
- *Vincelestes* NEIN
- Metatheria + Eutheria NEIN

Kladogramm der Spalacotheroidea (Nat. 439, 197):

Außengruppe:

- *Morganucodon*
- *Kuehneotherium*
- *Gobiotheriodon* (Apt-Alb-Grenze)
- *Tinodon* (Malm)
- ab jetzt: SPALACOTHERIOIDEA

- *Maotherium* (Barreme)
- *Zhangheotherium* (Barreme)
- ab jetzt: SPALACOTHERIIDAE
- *Spalacotherium* (Berrias und Valangin)
- *Symmetrolestes* (Barreme)
- *Akidolestes* (Barreme)
- *Heishanlestes* (unt. Alb)
- *Spalacotheroides* (Apt-Alb-Grenze)
- *Spalacotheridium* (Alb-Cenoman-Grenze)
- *Spalacolestes* (Alb-Cenoman-Grenze)
- *Symmetrodontoides* (Campan – Campan/Maastricht-Grenze)

Die Spalacotheroiden entstanden in Eurasien und breiteten sich erst in der Kreide – wie Multituberculata, Eutriconodonta, Eutheria – nach Amerika aus; spalacotheroide Taxa der unteren und mittleren U-Kreide (Berrias bis Barreme) waren auf Eurasien beschränkt, jüngere und weiter abgeleitete Taxa finden sich dann in Nordamerika. Alle Säugergruppen, die die nordamerikanische Säugerfauna der Oberkreide dominierten, waren also zunächst in Eurasien entstanden (Nat, 439, 195).

Maotherium (Barreme; 15 cm lang, ca. 80 g schwer, typischer Ökomorphotyp terrestrischer mesozoischer Säugetiere wie *Zhangheotherium*) verfügte – obwohl Spalacotheroide und damit Kronensäuger! – nicht über ein voll entwickeltes Säugerrohr (definiert als Resorption des embryonal angelegten Meckelschen Knorpels und Abtrennung des Mittelohrs vom Unterkiefer). Wie das nahe verwandte *Zhangheotherium* und die gleich alten, aber kladistisch basaler stehenden Eutriconodonten *Repenomamus* und *Yanocodon* besaß *Maotherium* auch adult noch einen verknöcherten Meckelschen Knorpel, der die Mittelohrknochen mit dem Unterkiefer verband. Da der letzte gemeinsame Vorfahr der Kronensäuger aber bereits ein modernes Mittelohr besaß, muss es sich bei der Situation bei den beiden basalen Spalacotheroiden sowie den Eutriconodonten um Reversionen handeln, die sich mit Pädonomie / Heterochronie in der frühen Embryonalentwicklung erklären. Spätere Spalacotheroiden (aus der Oberkreide) verfügten dann wieder über das voll entwickelte Mittelohr der Kronensäuger, da sich bei ihnen keine Grube für den Meckelschen Knorpel nachweisen lässt.

Die partielle Resorption des Meckelschen Knorpels und die Abtrennung der Mittelohrknöchelchen vom Unterkiefer wird durch ein komplexes genetisches Netzwerk kontrolliert: zunächst kommt es zuerst (1) zu einer mediolateralen Abtrennung der Mittelohranlagen von der Mandibula im Embryonalstadium, gefolgt (2) von der Auflösung der Verbindung zum Unterkiefer durch Reabsorption des Meckelschen Knorpels im Fetalstadium. Der erste Schritt (1) erfolgte auch bei *Maotherium* und den Eutriconodonten, der Meckelsche Knorpel wurde aber frühzeitig verknöchert und blieb zeitlebens als Verbindung zum Mittelohr bestehen, bevor er reabsorbiert werden konnte.

Der Meckelsche Knorpel entstammt Zellen der Neuralleiste und dient als Schablone für die Entwicklung der Mittelohr- und Unterkieferelemente. Änderungen in dem zugrunde liegenden genetischen Netzwerk (Strukturgene, Homeobox Gene, Wachstumsfaktoren) beeinflussen den Zeitpunkt von Resorption und Verknöcherung. Bei Mäusen mit entsprechenden Mutationen resultiert eine bleibende Verbindung der Mittelohrknöchelchen und Mandibula ähnlich *Maotherium* (auch beim Menschen als pathologische Situation möglich). Eine vorzeitige Ossifikation des Meckelschen Knorpels während der Embryonalentwicklung von *Maotherium* führte dann dazu, dass der evolutionär primitive Zustand (unterhalb Kronensäuger-Niveau) fixiert wurde. Nach der Evolution des modernen Säugermittelohres gab es offenbar noch eine lange labile Phase, in der solche evolutionären Reversionen durch Heterochronie möglich waren. Die

labile Phase endete offenbar erst mit der Evolution der schneckenförmigen Cochlea im Innenohr bei fortgeschritteneren Theria (Sci. 326, 243 + 278).

Origolestes (ad spalacotheroide Symmetrodonta):

Das Taxon (123 MA China) gibt wichtige Hinweise auf die Entwicklung des Säuger-Mittelohrs. Nur Säugetiere können kauen – kein anderes Wirbeltier kann differenzierte wiederholte Kieferbewegungen zur Zerkleinerung der Nahrung vor dem Schlucken vornehmen. Kauen reduziert die Größe der geschluckten Nahrungsbrocken und erleichtert die Gewinnung von Nährstoffen im Darm; je kleiner die Partikel, desto größer ihre Gesamtoberfläche, an der Darmmikroben ansetzen können. In diesem Kontext ist auch der tribosphenische Molar zu sehen, der zum Ausgangspunkt der vielfältigen Zahnformen der modernen Säuger wurde. Der entscheidende Schritt in der Evolution der Säugetiere war die funktionelle Trennung von Gehör und Mastikation, wodurch beide Funktionen wegweisend verbessert wurden und beide Funktionen auch einer erhöhten Variabilität und Evolvierbarkeit ausgesetzt wurden. Das von Limitationen durch den Hörapparat befreite Kausystem konnte sich weiterentwickeln (Unterkiefer, Zähne, differenzierte Kieferbewegungen), während der Hörapparat in die Lage versetzt wurde, höhere Frequenzen wahrzunehmen.

Bei nonmammalischen Cynodonten, bei denen der Unterkiefer noch aus mehreren Knochen (Angulare, Quadratum, Articulare) bestand, wurde der Schall nur durch Knochenleitung an das sogenannte „Unterkieferohr“ geleitet, während Quadratum und Articulare das primäre Kiefergelenk ausbildeten. Übergangsformen wie *Morganucodon* besaßen ein doppeltes Kiefergelenk; die Mittelohrknochen waren noch am Unterkiefer befestigt und befanden sich in einem Trog hinter der Mandibula, was ihre Beweglichkeit einschränkte. Durch diese enge funktionelle Nähe behinderten sich Kauen und Hören gegenseitig. Seitwärts- oder Rollbewegungen des Unterkiefers waren eingeschränkt, weil die Beweglichkeit durch die postdentalen Knochen limitiert war. Erst nachdem in der weiteren Evolution die Mittelohrknochen weiter nach hinten wanderten und das sekundäre Kiefergelenk dominierend wurde, waren kräftigere Kieferbewegungen möglich.

Origolestes ist das erste Fossil, das den Moment der Ablösung der Mittelohrknochen vom Meckelschen Knorpel zeigt. Es steht daher an genau der Stelle, an der es zur Entkoppelung für bessere Mastikation und besseres Hören kam, indem sich die bisher zusammenhängenden Module in ein Kaumodul (Unterkiefer, Coronoid, Spleniale) und ein Hörmodul (Stapes, Incus = Quadratum, Malleus = Articulare + Präarticulare, Ectotympanicum = Articulare, ? Surangulare, Stapedius, Tensor tympani) trennten. Bei nonmammaliaformen Cynodonta wie *Thrinaxodon* hatte selbst der Stapes eine Rolle beim Kauen; Kauen und Hören waren funktionell integriert, und noch heutzutage wirken dieselben Gene, die bei Säugern die Entwicklung der Mittelohrknochen regulieren, bei anderen Wirbeltieren bei der Entwicklung des (primären) Kiefergelenks mit.

Bei den etwas älteren *Maotherium* und *Yanoconodon* sind die Mittelohrknochen zwar ebenfalls schon vom Unterkiefer getrennt, zeigen aber noch eine dünne knöcherne Verbindung zum verknöcherten Meckelschen Knorpel. Bei *Origolestes* ist diese Verbindung zum Meckelschen Knorpel aufgehoben, die Mittelohrknochen (einschl. Surangulare) liegen separat, ohne Knochenkontakt zum Unterkiefer, wahrscheinlich durch weichgewebliche Verbindungen wie Bänder/Sehnen am Cranium fixiert. Dies stellt einen wichtigen Schritt für die Entkoppelung von Kauen und Hören dar. Die Abtrennung und Verkleinerung der Mittelohrknochen ermöglichte eine bessere Schallübertragung, und die Inkorporation der kleinen Knochen in die Mittelohrhöhle erhöhte die Hörempfindlichkeit besonders im Hochfrequenz-Bereich, wodurch vor allem Insekten als Nahrung besser lokalisiert werden konnten (hochfrequent singende Insekten waren bereits im M-Jura vertreten: Grillen mit Stridulationsorganen). Der Prozess der Ablösung der Mittelohrknochen vollzog sich mindestens dreimal in verschiedenen Säuger-Linien (Multituberculata, Monotremata, Theria), und in allen drei Fällen wurden die Mittelohrknöchelchen kleiner und bewegten sich in Richtung auf das Basicranium. Aber nur bei Theria führte dieser Prozess dazu, dass verstärkte Seitwärtsbewegungen beim Kauen möglich wurden und sich diese Kaubewegungen in verschiedenen Linien der Theria diversifizieren konnten und – zusammen mit Modifikationen der

Bezahnung, z.B. Hypsodontie – komplexe Anpassungen an verschiedene Ernährungsstrategien und Nischen erlaubten (Sci. 367, 244 + 305).

7. Eupantotheria/Cladotheria (seit Lias oder Dogger) erlöschen mit Ausnahme von Südamerika, wo sie noch in der O-Kreide und im Alttertiär nachweisbar sind. Außerhalb Südamerikas ist *Arguimus* (Apt/Alb) einer der letzten Pantotheria (ad Stamm-Zatheria). Die Peramuriden (*Peramus*: Berrias; *Palaeoxonodon*: ob. Dogger; *Arguimus*: Apt/Alb) sind schon in der Unterkreide gewissermaßen „lebende Fossilien“.

Dryolestoidea (ad Cladotheria; ad Pantotheria): ?Dogger, Malm bis unt. Paläozän. Details s. Malm. Gelten als basale Cladotheria; 4 Prämolaren, insgesamt 68 Zähne. In der U-Kreide mit drei Gruppen vertreten:

- a) Dryolestida oder nahestehende Formen außerhalb der beiden nachstehenden Familien: *Atlasodon*, *Donodon*, *Therenodon* (alle Berrias von Marokko, letzterer außerdem Berrias von England)
- b) ?Paurodontidae: wahrscheinlich auf Malm beschränkt, *Dorsetodon* ist nicht sicher datierbar, Malm oder U-Kreide (BRI: Kimmeridge)
- c) Dryolestidae (Malm bis O-Kreide): *Crusafontia*, *Kurtodon*, ? *Peraspalex*, *Phascolestes* (BRI: Dryolestidae vom Bathon bis Maastricht; naA. aber mindestens bis Campan)

In der Unterkreide bereits rückläufig. Dryolestide *Crusafontia* (Portugal, 10 cm), eichhörnchenähnlich mit langem Greifschwanz, arboreal, Knochen des Beckengürtels deuten auf Beutelträger hin. Das postcraniale Skelett entspricht bereits dem der modernen Säugetiere, während der Unterkiefer noch Reptilmerkmale aufweist (mehrere Knochen). Das etwa mausgroße, insektenjagende Tier lebte auf Bäumen. Man geht daher von aus, daß die modernen Säugetiere von arborealen, insektivoren Pantotheria abstammen. Das vollständige Skelett gilt als wertvoller als *Archaeopteryx*.

Stamm-Zatheria (=Stammlinie der Zatheria zwischen dem Abzweig der Dryolestoidea und der Dichotomie Peramura/Tribosphenida): Dogger (Amphitheriidae) bis ob. U-Kreide: *Abelodon* (Apt/Alb Afrikas), *Afriquiamus* (U-Kreide Marokkos), *Microderson*, *Minimus* (beide ?Berrias, Marokko), *Vincelestes* (Hauterive, Patagonien), *Maguimus* (U-Kreide Englands), *Arguimus*, *Arguitherium* (beide Apt/Alb, Mongolei). Die Stamm-Zatheria erlöschen damit im Apt oder Alb. *Vincelestes* weist keine (!) tribosphenischen Molaren auf, aber eine langgezogene und bis 360 Grad aufgerollte Cochlea, während die frühesten Säuger, Morganucodontidae, Eutriconodonta und Multituberculata eine gerade gestreckte Cochlea hatten (bei Monotremata eine halbe Windung).

Zatheria (?Dogger, sicher ab Malm) gliedern sich in die beiden Infralegionen Peramura (?Dogger, Malm bis U-Barreme) und Tribosphenida (s.u.). Peramura nicht monophyl. Peramuridae der U-Kreide: *Kiyatherium* (U-Kreide Russlands), *Peramus* (Purbeck Englands, Berrias Marokkos), *Pocamus* (U-Barreme Spaniens). Die Peramura erlöschen somit im Barreme, während sich die andere Infralegion der Zatheria, die Tribosphenida, weiter in Richtung auf die Theria entwickelten (s. dort).

8. Tribosphenida: *Tribotherium africanum* (untere Kreide, ?Berrias Marokkos) als primitives tribosphenisches Säugetier ohne spezifische Merkmale von Placentaliern und Marsupialiern. (**Tribosphenide** = Placentalia, Marsupialia, Deltatheroidea, Tribotherida; definiert durch untere Molaren mit trikuspidaler Kante und einer Mulde).

Die ältesten echten Tribosphenida sind somit aus dem Berrias bekannt (*Tribotherium*), es folgen dann: *Aegialodon* (Valangin; Fam. Aegialodontidae: Valangin bis Campan; Europa, Nordamerika), *Kermackia* (Fam. Kermackiidae, Alb) und *Slaughteria* (Alb), in der mittl. O-Kreide *Potamolestes* (s. Oberkreide). Aus den Tribospheniden gehen (in einer zunächst noch gemeinsamen Linie) die Metatheria und Eutheria hervor.

Tribosphenida sind im Apt/Alb auch in Nordamerika nachweisbar (*Montanalestes*, ca. 110 MA). Das ungewöhnlich vollständig erhaltene Exemplar lebte zur Zeit der ersten Eutheria Asiens. Dentale Merkmale sprechen dafür, dass es sich bei *M.* um einen Eutheria handeln könnte (molarisierter letzter Prämolare, Reduktion auf 3 Molaren), was dann für eine wesentlich weitere Verbreitung der Eutheria in der mittl. Kreide sprechen würde. Die Molaren sind fortgeschritten im Vergleich zu primitiven Tribospheniden und ähneln denen von Pappotheriiden und einigen frühen Eutheria. Eine Verbindung von *Montanalestes* zu den Marsupialia kann sicher ausgeschlossen werden. Beim Vergleich mit *Prokennalestes* und anderen primitiven Eutheria zeigt *M.* eine Kombination aus fortgeschrittenen und primitiven dentalen Merkmalen.

Die Kronengruppen-Zatheria teilten sich auf in die Peramurida und in die Tribosphenida. Die wichtigste Gruppe innerhalb der Tribosphenida sind die **Boreosphenida**; aus frühen Boreosphenida entwickelten sich die Theria i.e.S., die ihrerseits zu den Eutheria und Metatheria führen. Boreosphenida umfassen also die Theria sowie deren unmittelbare Vorfahren.

Die frühen Boreosphenida (außerhalb der Kronengruppen Eutheria und Metatheria) sind durch vier Gattungen nur in der U-Kreide vertreten:

Basale Boreosphenida:

- Aegialodon* (Fam. Aegialodontidae), Wealden Englands, ältester Säuger mit einem echten Protocon
- Hypomylos* (?Berrias, Marokko)
- Kielantherium* (Fam. Aegialodontidae, Apt/Alb der Mongolei)
- ? *Tribactrodon* (Berrias Englands, Stellung nicht ganz sicher).

Innerhalb der Boreosphenida noch etwas näher zu den Theria steht die Fam. Pappotheriidae (Alb von Nordamerika, Asien); sie sind den Theria bereits sehr nahe, werden z.T. auch als Theria, Meta- oder Eutheria angesprochen. Die Pappotheriidae sind auf die höhere U-Kreide beschränkt:

- Pappotherium* (Alb der USA; manchmal als Eutheria interpretiert)
- Slaughteria* (Alb von Texas/USA).

Daneben gab es in der höheren U-Kreide und O-Kreide eine ganze Reihe „basaler“ Theria, die man nicht mit Sicherheit bei den Eutheria oder Metatheria einordnen kann. In der Unterkreide sind dies:

- Endotherium*, Fam. Endotheriidae, Apt oder älter, China, evtl. früher Eutheria in der Nähe der Zalambdalestiden
- Tribotherium africanum*, ? Berrias, Marokko, weiter fortgeschritten als *Aegialodon*, obwohl *Tribotherium* älter ist
- Comanchea*, Fam. Picopsidae, Alb der USA

Kermackia und *Trinititherium*, Fam. Kermackiidae, Alb der USA

Basale Theria, die vermutlich noch außerhalb der Metatheria und Eutheria stehen, lassen sich bis ins Campan nachweisen; darüberhinaus gibt es sehr strittige jüngere Reste (s. O-Kreide).

Beinstellung: während sich die Hinterbeine schon bei den abgeleiteten Cynodontia aufrichteten, behielten die frühen Säugetiere noch abgespreizte Vorderbeine. Eine voll entwickelte, den Hinterbeinen entsprechende aufrechte Stellung der Vorderbeine wurde erst in der Oberkreide erreicht, z.B. bei den Zalambdalestiden (BENTON).

9. Metatheria und Eutheria: Erstdnachweis der Metatheria im Apt/Alb (*Atokatheridium*, ad Deltatheroidea) und Alb (*Holoclemensia*) (beide Nordamerika); der Eutheria möglicherweise im oberen Dogger (*Juramaia*), ganz sicher bereits fortschrittlichere Eutheria im Purbeck direkt über der Jura-Kreide-Grenze (*Durlstodon*, *Durlsotheridium*) (Südengland).

Entwicklungslinie: aus frühen Pantotheria (Amphitheriidae des Dogger) entwickeln sich im Malm die Peramuriden (Malm bis ob. U-Kreide; BRI: Bathon bis Alb) als Schwestergruppe der Tribospheniden. Aus basalen boreospheniden Tribospheniden entwickelte sich dann eine Entwicklungslinie, die zu *Homoclemensia*, *Pappotherium* (beide Alb) sowie den Meta- und Eutheria führte. Vor einigen Jahren ordnete man *Homoclemensia* noch direkt den Beuteltieren und - unsicherer - *Pappotherium* den Placentariern zu, neuere kladistische Studien ergaben dagegen, dass es sich bei beiden Gattungen um paraphyletische Schwestergruppen der Linie handelt, die sich *anschließend* in Beuteltiere und Placentariere aufspaltet. Bei den Jungtieren der Beuteltiere ist auch heute noch das primäre Kiefergelenk der Reptilien ausgebildet!

a) **Eutheria (?)**: ab ob. Dogger/Dogger-Malm-Grenzbereich (*Juramaia*, 165-160 MA, Datierungsspanne; ganz sicher: *Durlstodon*, *Durlsotherium* (Purbeck Englands), gefolgt von *Eomaia* und *Ambolestes* (Barremes Chinas, 125 MA), gefolgt von *Acristatherium* (123 MA) und *Murtoilestes* (Barremes); allesamt in Form kleiner Insektenfresser nachweisbar. Mit Sicherheit in Asien, fraglich (s. *Montanolestes* unter „Tribosphenide“) auch im Apt/Alb Nordamerikas. Als kleine, dämmerungs- und nachtaktive Tiere waren sie keine Konkurrenz für Reptilien. Placentalia (im Sinne von Kronengruppen-Eutheria) sind in der U-Kreide nach aktueller Kenntnis noch nicht vertreten.

b) **Beuteltiere (Metatheria, Marsupialia)** ab oberer Unterkreide, zunächst nur in Form der **Rattenbeutel** (UO **Didelphoidea**, rez. *Opossum*), wobei *Holoclemensia* aus Texas als frühester Vertreter galt. Abstammung von Peramuriden der Jura-Kreide-Wende innerhalb der Pantotheria. Dentale Merkmale sprechen allerdings neuerdings dafür, *Homoclemensia* in die Nähe der Eutheria zu stellen bzw. noch in die gemeinsame Linie vor der Dichotomie Eutheria/Metatheria. Andere Kladistiken weisen ihn weiterhin als basalen Metatheria aus. Älteste akzeptierte Metatheria stammen aus dem Alb Nordamerikas.

Deltatheridium (O-Kreide) sollte nach älteren Auffassungen in der Nähe der Dichotomie Beutel-/Placentariere stehen; neuerdings werden die Deltatheroidea als Schwestergruppe der Marsupialia aufgefaßt und mit letzteren zu den Metatheria vereinigt.

Unterschiede in der Bezahnung:

Marsupialia: 3 Prämolaren, 4 Molaren; obere Backenzähne schmaler als bei Placentalia; Zahnwechsel: im vorderen Gebissbereich nur eine Zahngeneration aufgrund der langen Stillzeit; es wird nur der letzte Prämolare gewechselt. Diese Merkmale lassen sich bis in die Oberkreide (*Alphadon*, *Deltatheridium*) zurückverfolgen (BENTON).
Placentalia: 4-5 Prämolaren, 3 Molaren

9a. Metatheria:

Metatheria umfassen die Beuteltiere (Marsupialia) und alle fossilen Taxa, die näher mit den Marsupialia verwandt sind als mit den Placentalia. Heute nur noch in Australien und umgebenden Inseln, Südamerika (20 Arten allein in Argentinien) und mit einer Art (Virginia-Opossum), ein Einwanderer aus Mittelamerika, auch in Nordamerika (bis Kanada) vertreten. Fossil auch in Nordamerika (wo aber nach dem Paläozän bis zur plioleistozyänen Einwanderung eine Fossilücke besteht!), Antarktis (Seymour Islands, Eozän), Europa, Asien und Afrika vertreten. Älteste Metatheria stammen aus dem Alb Nordamerikas.

In der Unterkreide sind noch keine Marsupialia vorhanden, sondern nur basale Metatheria, und zwar aus folgenden Gruppen:

a) **„basale Metatheria“** (Stamm-Metatheria):

[*Sinodelphys szalayi* (Barrem, China; Details s.u., fast komplettes Skelett, ca. 15 cm, 30 g, galt als „eindeutiger“ Metatheria, aber basaler als Deltatheroidea) --- neuerdings als Eutheria reinterpretiert (s.u.; Nat. 558: 390)]

Holoclemensia (Alb, Texas; früher zu den Pappotheriidae gestellt, die zu den Boreosphenida gehören, vermutlich aber außerhalb der Theria i.e.S. stehen; in modernen Kladistiken wie Sci. 302, 1938 wieder in die Metatheria gestellt)

Kokopellia (Alb oder evtl. auch untere O-Kreide der USA)

Die Stamm-Metatheria sind somit vom Barrem bis zum Campan bekannt, alle Funde stammen aus den USA.

b) **Deltatheroidea** (noch keine Marsupialia, aber näher zu diesen als die unter a) genannten Gattungen):

Atokatheridium (Apt/Alb der USA; Stellung zu Deltatheroidea nicht ganz sicher).

Ansonsten sind Deltatheroidea nur aus der O-Kreide (?ob. Alb, ?unt. Cenoman, Turon bis Campan) bekannt, s. O-Kreide.

Sowohl die frühen Eutheria wie Metatheria lebten in Laurasien (Asien bzw. Nordamerika). Nach molekularen Daten liegt die Dichotomie noch weiter zurück (Lactalbumin: 186 – 163 MA; Multigen: 173 +/- 12,3 MA; BRCA1 + IGF 2: 190 – 182 MA). Eutheria dominierten in der Kreide in Laurasien, erschienen aber erst recht spät in der Oberkreide in Nordamerika (Ausnahme: *Montanalestes*, Apt/Alb) und erreichten dort erst ca. 10 MA vor der KTG eine größere Diversität. Metatheria scheinen ebenfalls in Laurasien entstanden sein und breiteten sich dann zunächst in Nordamerika aus und von dort aus dann über Südamerika nach Australien. Die frühesten

Repräsentanten sowohl der Eutheria wie der Metatheria waren ökologisch ähnlich: klein, insektivor, wahrscheinlich nachtlegend, z.T. kletternd (*Sinodelphys*, *Eomaia*). Dies passt zu der schon alten Hypothese, dass die ersten Beuteltiere in Bäumen lebten.

Abstammung:

Kladistisch beginnen die Boreospheniden mit einer basalen, bald wieder erlöschenden Linie, die zu *Aegialodon* (Berrias) und *Kielantherium* (Apt/Alb-Grenze) führt; diese beiden stehen noch außerhalb der Eutheria und Metatheria. Darauf erfolgte die Dichotomie in die Eutheria und Metatheria; erster Vertreter der Eutheria ist *Eomaia*, als erster Vertreter der Metatheria galt über lange Zeit *Sinodelphys* (inzwischen als Eutheria interpretiert, s. Nat. 558: 390), beide gleichalt (Barreme, 125 MA) aus der Yixian-Formation. Der nächstjüngere Eutheria ist *Murtoilestes* von der Barreme-Apt-Grenze (Russland), der nächstjüngere Metatheria *Holoclemensia* (? , s.o.) und *Atokatheridium* (ad Deltatherioidea?) von der Apt-Alb-Grenze.

Die Evolution der basalen Metatheria spielte sich wohl zunächst in Nordamerika ab, in der späten Unterkreide entwickelten sich dann deltatheroidenartige Taxa sowohl in Asien wie Nordamerika, bevor dann in der Oberkreide eine größere Radiation von Metatheria in Nordamerika erfolgte; im Paläozän entwickelten sich dann daraus die Kronenmarsupialia in Südamerika. Bis zur Entdeckung von *Sinodelphys* (125 MA) als vermeintlicher Metatheria galt *Kokopellia* (100 MA; USA) als ältester unstrittiger Metatheria, etwas fraglicher *Homoclemensia* und *Atokatheridium* (110 – 105 MA); die ältesten skelettalen Reste (jenseits der üblichen dentalen Reste) waren vom 75 MA alten *Asiatherium* bekannt (aufgrund der exzellenten Erhaltung von *Sinodelphys* übernahm dann dessen Fund diese Position des ersten Nachweises skelettaler Metatherienfossilien, bis *Sinodelphys* als Eutheria reklassifiziert wurde). (Sci. 302, 1899 + 1934).

9b. Eutheria:

Bis zum Nachweis von *Juramaia* (ob. Dogger oder Dogger-Malm-Grenzbereich, Tiaojishan Formation, zwischen 165 und 160 MA) galt *Eomaia* (Barreme, 125 MA) ältester „sicherer“ Eutheria. *Pappotherium* gilt dagegen nur noch als Schwestergruppe der Linie, die sich in Beutel- und Placentatiere aufspaltet. Sowohl *Eomaia* wie *Juramaia* waren geschickte Kletterer in den Bäumen und insektivor.

Allerdings gilt es inzwischen als sehr strittig, ob *Juramaia* aus dem Oxfordium Chinas und *Eomaia* und *Acristatherium* (beide aus dem Barreme) tatsächlich schon Eutheria darstellen.

Aus dem Berrias (Purbeck, ca. 145 MA) von Südengland (Dorset) war bisher nur ein Stamm-Tribosphenida (Aegialodontidae: *Tribactonodon*) bekannt. Im Jahr 2017 wurden auf der Basis von Einzelzähnen zwei weitere Säuger aus derselben Schicht beschrieben (*Durlstotherium* und *Durlstodon*), die bereits weit abgeleitete oberen Molaren vom Eutheria-Typ haben und für ein Auftreten der Eutheria vor Beginn der Kreide sprechen (Acta Pal. Polonica 62: 657).

Es handelt sich lediglich um einzelne Zähne (obere Molaren). Die Purbeck-Gruppe gilt heute als Berrias, allerdings direkt oberhalb der JKG, bzw. die JKG ist nicht genau definiert. Alter der Fossilien ca. 145 MA. Das Klima war damals mediterran. Mindestens 20 MA älter als die nächsten eutherischen Zähne aus dem Apt-Alb Asiens und Nordamerikas. Direkte Vergleiche mit *Juramaia* (da M3 plesiomorph) sind nicht möglich, bei *Eomaia* ist M3 nicht erhalten. Die Molaren

aus dem Purbeck Englands ähneln Molaren von sicheren Eutheria der O-Kreide. Die beiden Taxa sind nicht zu Familien oder Ordnungen zuzuordnen (aber unstrittig Eutheria).

Juramaia ist zwar unstrittig der älteste Tribosphenida, aber ob es sich um einen Eutheria handelt, ist unklar. Nach molekularen Daten sollen die Eutheria zwischen 148 und 130 MA von einem Vorfahren innerhalb der Theria abgezweigt sein. Morphologische Studien aus dem Jahr 2015 sahen *Juramaia* und *Eomaia* außerhalb der Eutheria. In Nordamerika sind Tribosphenida ab Apt-Alb bekannt; diese wurden teilweise zu Eutheria gestellt, was aber ebenfalls bestritten wird. Bestimmte Zahnmerkmale der oberen Molaren sprechen jedenfalls dafür, sowohl *Juramaia* wie *Acristatherium* aus den Eutheria auszuschließen. **Die beiden Taxa aus dem Purbeck Sünglands wären demnach die ältesten (sicheren) Eutheria.**

Ähnlichkeiten mit den Zähnen von Asioryctitheria, Cimolestida und Gypsonictopsiden bzw. (bei der anderen Gattung) mit Zhelestiden sprechen dafür, dass sich die Eutheria schon früh in verschiedene Linien aufspalteten und dass weiter abgeleitete Linien der Eutheria, die erst in der Oberkreide nachweisbar sind, möglicherweise schon um die Jura-Kreide-Grenze entstanden waren (Acta Pal. Polonica 62: 657).

Moderner Kenntnisstand zu den frühesten Eutheria/Placentalia (2002) (Nat. 416, 798+816):

Definition: Eutheria = Placentalia und alle ausgestorbenen Säugetiere, die mit den Placentalia näher verwandt sind als mit den Metatheria, d.h. alle Säuger nach Abzweig der Metatheria
Placentalia = Kronengruppen-Eutheria: alle rezenten Eutheria und alle ausgestorbenen Formen, die mit den rezenten Placentalia näher verwandt sind als mit den erloschenen Eutheria-Linien.

So gesehen ist *Eomaia scansoria* aus dem M-Barreme (125 MA) der Yixian-Formation der am vollständigsten erhaltene, aber nicht älteste frühe Eutheria, während die ältesten Kronengruppeneutheria (=Placentalia im strengen Sinne) erst ab Coniac belegt sind (ggf. sogar noch später; s. O-Kreide).

Zeitliche und räumliche Verbreitung der ältesten Eutheria:

Jura:

(?) *Juramaia* (ob. Dogger oder Dogger-Malm-Grenzbereich; zwischen 165 und 160 MA)

U-Kreide:

Durlstodon, *Durlstotherium*: Purbeck, direkt über Jura-Kreide-Grenze, 145 MA (England)

(recht fortgeschrittene Bezahnung

(?) *Eomaia* (M-Barreme, 125 MA, Asien)

Ambolestes (M-Barreme, 125 MA; Asien)

(?) *Acristatherium* (frühes Apt, China, naA 123 MA)

Murtoilestes (Barreme-Apt-Grenze, Russland; ad Kennalestoidea)

Prokennalestes (Apt-Alb-Grenze, Mongolei, 2 Arten)
Montanalestes (Apt-Alb-Grenze, Nordamerika); kladistisch eigene Linie oberhalb
der drei erstgenannten

? U-Kreide:

Eozhelestes (ob. Alb oder unt. Cenoman, s. O-Kreide)

Bobolestes (ob. Alb oder Cenoman, s. O-Kreide)

O-Kreide (nur einige Beispiele; weitere Taxa s. O-Kreide):

Daulestes (Coniac Asiens, Schwestergruppe von *Gypsonictops* + *Cimolestes*)

Zhelestiden (*Aspanlestes*, *Eoungulatum*: Coniac Asiens, basalste Gruppe der
Ungulatomorpha) (?)

Asioryctitheria (einschl. Zalambdalestiden) aus dem Campan Asiens (*Ukhaatherium*, *Asioryctes*,
Kennalestes, *Zalambdalestes*, alle Campan)

Palaeoryctidae: *Cimolestes* (Maastricht Nordamerikas), Schwestergruppe der Leptictiden

Leptictiden: *Gypsonictops* (Maastricht Nordamerikas)

Protungulatum (unterstes Paläozän; noch nicht im Maastricht)

Kladogramm (Nat. 416, 820), ergänzt nach Nat. 439, 197 (für basale Taxa)

--- *Thrinaxodon*

--- *Massetognathus*

--- *Probainognathus*

--- Tritylodontiden

--- *Pachygenelus*

ab jetzt: MAMMALIAFORMES

--- *Sinoconodon* + *Adelobasileus* (nicht aufgelöst)

--- *Morganucodon* + *Megazostrodon*

--- *Haldanodon*

--- *Hadrocodium*

ab jetzt: MAMMALIA

--- AUSTRALOSPHENIDA:

--- *Shuotherium*

--- *Ambondro*

--- *Ausktribosphenos* + *Bishops*

--- *Steropodon* + *Ornithorhynchus*

--- *Repenomamus* + (nicht aufgelöst) *Amphilestes* + (nicht aufgelöst)

[*Jeholodens* + (*Priacodon* + *Trioracodon*)]

ab jetzt: THERIIFORMES

--- Plagiaulacidae + Cimolodontidae

ab jetzt: TRECHNOTHERIA

--- *Zhangheotherium* (ad Symmetrodonta; Spalacotheriidea)

--- *Henkelotherium* (Dryolestide)

--- *Vincelestes* (Stamm-Zatheria)

--- *Peramus* (Zatheria: Peramurida)

ab jetzt: BOREOSPHENIDA

--- *Kielantherium* (Apt-Alb-Grenze)

--- METATHERIA: --- *Deltatheridium*

--- *Kokopellia*

--- *Asiatherium*

--- *Pucadelphys*

--- *Didelphis*

ab jetzt: EUTHERIA

--- *Eomaia* (M-Barreme) + *Murtoilestes* (Barr.-Apt-Grenze) + *Prokennalestes*
(Apt-Alb-Grenze) (Stammeutheria, alle Asien)

--- *Montanalestes* (Apt-Alb-Grenze, Stammetheria, Nordamerika)

--- Asioryctitheria (einschl. Zalambdalestiden): Campan Asiens

umfassen: *Ukhaatherium*+*Asioryctes* + *Kennalestes* + *Zalambdalestes*

- *Daulestes* (Coniac Asiens)
- Palaeoryctidae (*Cimolestes*, Maastricht Nordamerikas)+ Leptictidae (*Gypsonictops*; Maastricht Nordamerikas)
- ab jetzt: UNGULATOMORPHA
- *Aspanlestes* (Coniac Asiens) („Zhelestiden“)
- *Eoungulatum* (Coniac Asiens) („Zhelestiden“)
- *Protungulatum* (uPal Nordamerikas) + *Erinaceus*

Hieraus ist zu schließen, dass die Dichotomie zwischen den typischen Oberkreidegruppen Asioryctitheria-Zalambdalestiden einerseits und Zhelestiden-Ungulatomorpha andererseits spätestens im Apt-Alb erfolgt sein muss, evtl. schon im Barreme. Beide Linien entwickelten unterschiedliche Fortbewegungsstrategien, die die Besiedlung unterschiedlicher ökologischer Nischen erleichterten. *Eomaia* lebte kletternd in einer Seeuferregion, die meisten Asiorycteriden waren bodenlebend in einem Sanddünenlebensraum, die meisten Ungulatomorpha (einschl. Zhelestiden), Palaeorycteriden und Leptictiden lebten in der Umgebung von Flüssen, Zalambdalestiden (mit springender Fortbewegung) daneben auch in Dünenlandschaften.

Eomaia: M-Barreme, 125 MA, komplett erhaltenes Skelett einschl. Haarkleid (die nächstältesten mehr oder weniger kompletten Eutheriaskelette sind 85 MA alt und stammen aus der Mongolei!); primitiver Meckelsulcus in der Mandibula (daher primitiver als *Montanalestes*); typische eutheride Zahnformel (5.1.5.3/4.1.5.3 OK/UK) im Gegensatz zu den Metatheria, daher über der Dichotomie der Eutheria von den Metatheria stehend; neben der Zahnformel gibt es weitere eindeutige Synapomorphien mit den Eutheria z.B. im Extremitätenskelett. Größe ähnlich einer großen Maus, geschätztes Gewicht 20 – 25 g. Auch das Handskelett belegt, dass es sich nicht um einen Metatheria handeln kann; im Knie findet sich eine Patella (verknöcherte Kniescheibe), die basalen Metatheriern fehlt. Auch das Fußskelett zeigt typische Merkmale von Eutheria. Phalangenanatomie spricht eindeutig für eine kletternde bzw. arboreale Lebensweise (Proportionen ähnlich rezenten Didelphiden, arborealen Primaten sowie *Cynocephalus*): *Eomaia* war ein agiles Tier mit Skelettadaptationen zum Klettern, Greifen und Entlanglaufen auf Ästen, und konnte sowohl auf dem Grund wie auf Bäumen und Sträuchern leben (ähnlich Opossum, *Tupaia*, *Glis*) (*Eomaia*: Finger- und Zehenknochen relativ verlängert zum Greifen von Zweigen; Klauen stark gebogen und seitlich komprimiert). Allerdings ist nicht klar, ob *Eomaia* vollständig arboreal lebte oder aber kletternd in verschiedenen Etagen (Grund, Sträucher, Bäume). Da auch die meisten basalen Metatheria kletternd lebten, scheint die Kletterfähigkeit der basalen Eutheria ein primitives Merkmal zu sein, das sie mit den gemeinsamen Vorfahren mit den Metatheria teilen. Die Außengruppe der Kronengruppentheria (=Metatheria + Eutheria) lebte dagegen teils kletternd (*Henkelotherium*), teils auf dem Boden (*Vincelestes*, *Zhangtheotherium*). Kladistisch gehört *Eomaia* zusammen mit *Murtoilestes* und *Prokennalestes* zu den basalen Stammeutheria; alle drei Gattungen ähneln einander. Alle drei lebten in Asien, ein etwas höher abzweigender Stammeutheria (*Montanalestes*, Apt-Alb-Grenze) dagegen in Nordamerika; von den asiatischen Taxa muss sich diese Linie daher vor dem Apt/Alb abgetrennt haben. Die Bezahnung deutet auf karnivore/insektivore Lebensweise.

Obwohl *Eomaia* als basaler Eutheria in der Linie zu den Placentalia steht, erfolgte die Fortpflanzung wohl eher wie bei heutigen Beuteltieren: wie andere frühe Säuger verfügte *Eomaia* über epipubische Knochen (Beutelknochen) und eine kleine Beckenöffnung als Indiz für eine kurze Schwangerschaft, so dass die Jungen schon frühzeitig die Gebärmutter verließen; er trug die Jungen vermutlich in einem Beutel.

Die phylogenetische Analyse auf der Basis von 266 Merkmalen ergab eindeutig die Zugehörigkeit zu den Eutheria --- als zweitältester Eutheria! Zusammen mit den etwas jüngeren *Prokennalestes* (Wüste Gobi; Apt/Alb) und *Murtoilestes* (Russland; Barreme/Apt) steht *Eomaia* an der Basis der Eutheria.

Das Alter von *Eomaia* passt sehr gut zu molekularen Daten; die Oberordnungen der Placentalia trennten sich danach vor 64 bis 104 MA (mit 104 MA +/- 6 MA für die älteste Dichotomie: Xenarthra vs. Cetartiodactyla); nach neuesten revidierten Daten ergab sich für die erste Dichotomie ein Alter von 112 +/- 7 MA*. *Eomaia* und andere Stammeutheria sind älter, was den anatomisch-kladistischen Befunden entspricht, dass sich vor der Radiation der rezenten placentalen Linien zunächst mehrere Linien von

ausgestorbenen Stammeutheria abtrennten. Die Dichotomie zwischen Metatheria und Eutheria liegt nach molekularen Daten ca. 170 MA zurück, wozu auch der Fund von *Juramaia* passt.

*Molekularkladistisch sollen sich die Edentata (nach etwas älteren Studien) bereits vor 129 +/- 19 MA, die Sciurognathi vor 112 +/- 3,5 MA, die Hystricognathi vor 109 +/- 3 MA und die Paenungulata vor 105 +/- 7 MA als separate Linien herausgebildet haben bei einer Dichotomie Placentalia/Marsupialia vor 173 +/- 12 MA. Nach einer neuen Revision soll die früheste Divergenz zwischen verschiedenen übergeordneten rezenten Linien der Placentalia aber erst vor 112 +/- 7 MA erfolgt sein.

In der Yixian-Formation lebte somit bereits vor ca. 125 MA eine recht diverse Säugetierfauna; Eutheria waren nur eine von mehreren Säugerlinien, und es war damals keinesfalls klar, welche Linie überleben würde. Alle Yixian-Säuger waren carni- bzw. insektivor, besiedelten aber unterschiedliche ökologische Nischen. Der Gobiconodontide *Repenomamus robustus* war mit einer Schädellänge von 11 cm ein sehr großer mesozoischer Säuger, *Repenomamus giganticus* mit 1 m Länge der größte mesozoische Säuger; der Eutriconodont *Jeholodens* war in mancherlei Hinsicht dem *Repenomamus* ähnlich, aber nur mausgroß und etwas kleiner als *Eomaia* und gilt als bodenbewohnend. Der Symmetrodont *Zhangheotherium* war größer als *Eomaia*, die Lebensweise ist mangels ausreichender Extremitätenfossilien nicht ganz klar, dürfte aber weniger als *Eomaia* in Bäumen und Büschen geklettert haben. Somit hatte also *Eomaia* die Möglichkeit, Nahrung dort zu suchen, wohin andere Säuger nicht kamen, und/oder konnte – von Beutegreifern verfolgt – in die Bäume flüchten. Möglicherweise gab also die Fähigkeit zum Klettern den Eutheriern (ebenso wie den Metatheriern, deren früheste Vertreter ebenfalls Kletterer waren) die Oberhand über die anderen Säugergruppen. So könnte sich der Erfolg der Kronengruppentheria gegenüber den basaleren Säugern, mit denen sie in der Unterkreide zusammen lebten, erklären.

Eutheria (noch nicht Placentalia!) der Unterkreide (Zusammenfassung, Stand 2003):

Der älteste Eutheria ist *Juramaia* (zwischen 165 und 160 MA), gefolgt von *Durlstodon/Durlstotherium* (Purbeck, 145 MA, Südengland), *Eomaia/Ambolestes* (125 MA, Barreme, China), *Acristatherium* (123 MA) und *Murtoilestes* (Barreme-Apt-Grenze); die ältesten Eutheria lebten also in Asien, ab *Montanalestes* (Apt-Alb) sind sie auch in Nordamerika nachweisbar.

Die frühen Eutheria teilten sich noch im Laufe der Unterkreide in mehrere Linien auf: *Eomaia*, *Prokennalestes*, *Murtoilestes*, *Montanalestes*, *Asioryctitheria/Zalambdalestiden*, *Zhelestiden/Ungulatomorpha*.

Ein sehr umfassendes Kladogramm der frühen Säugetiere findet sich in Nat. 446, S. 288 ff. (anlässlich der Beschreibung von *Yanoconodon*; anno 2007):

- *Thrinaxodon*
- *Massetognathus*
- *Probainognathus*
- Tritylodontiden
- *Pachygenelus*
- ab jetzt: MAMMALIAFORMES
 - *Adelobasileus* + *Sinoconodon*
 - *Morganucodon* + *Megazostrodon*
 - *Haldanodon* + *Castorocauda* (Docodonten)
 - *Hadrocodium*

ab jetzt: MAMMALIA

- AUSTRALOSPHENIDA: --- *Shuotherium*
 - *Asfaltomylos*
 - *Ambondro*
 - *Ausktribosphenos* + *Bishops* (nicht aufgelöst)
 - *Steropodon*
 - *Teinolophos*
 - *Tachyglossus* (rez. Ameisenigel)
 - *Obdurodon* + *Ornithorhynchus*
- *Fruitafossor*
- nicht aufgelöste Tetratomie:
 - a) *Tinodon*
 - b) *Haramiyavia* + (Plagiaulacidae + Cimolodontidae)
 - c) Linie der Triconodonten: --- *Amphilestes*
 - *Repenomamus* + *Gobiconodon*
 - *Yanoconodon* + *Jeholodens*
 - *Priacodon* + *Trioracodon*
 - d) ab jetzt: TRECHNOTHERIA
 - (*Akidolestes* + *Spalacotherium*) + (*Zhangheotherium* + *Maotherium*) (Symmetrodonta)
 - *Henkelotherium* + *Dryolestes* (nicht aufgelöst) (Dryolestide)
 - *Amphitherium* + *Vincelestes* (Stamm-Zatheria) (nicht aufgelöst)
 - *Nanolestes*
 - *Peramus* (Zatheria: Peramurida)
- ab jetzt: BOREOSPHENIDA
 - *Kielantherium* (Apt-Alb-Grenze)
 - *Aegialodon*
- ab jetzt: KRONEN-THERIA
 - Eutheria* + Metatheria*

* Fortsetzung dieses Kladogramms im Kapitel Oberkreide, getrennt nach Eutheria und Metatheria

***Sinodelphys* ein Eutheria? – neue Erkenntnisse zur frühen Phylogenie der Eutheria**

Im Jahr 2018 wurde mit *Ambolestes zhoui* (Yixian-Formation, 126 MA) ein sehr gut und fast komplett erhaltener Eutheria aus den Jehol-Biota publiziert, bei dem Strukturen (wie Ectotympanicum und Hyoid-Apparat als wichtiger Muskelansatz u.a. für Zungen- und Rachenmuskulatur) erhalten sind, die man von gleich alten Säugern noch nicht kannte. Der Hyoid-Apparat ist wegen seiner Grauzilität normalerweise gar nicht oder nur sehr fragmentarisch erhalten; bei *Ambolestes* ist er komplett und besteht aus sieben Elementen und ähnelt dem der heutigen Hörnchen. Er stellt allerdings ein Mosaik aus eutheria- und metatheria-typischen Merkmalen dar.

Gewicht 34 – 44 g (*Juramaia*: 15 – 17 g). *Eomaia* war baumlebend, *Sinodelphys* kletterte. *Ambolestes* ähnelt im Bau der Hände eher *Eomaia* als *Sinodelphys*, aber letztendlich bleibt es offen, ob er arboreal oder kletternd lebte; jedenfalls spielte das Baumleben in der frühen Diversifizierung der Eutheria eine wichtige Rolle.

Die kladistische Reanalyse unter Berücksichtigung dieses neuen Taxon ergab nun, dass es sich bei *Sinodelphys* um einen Eutheria handeln soll. Die ältesten Nachweise von Metatheria datieren demnach auf 110 MA (Deltatheroidea und Marsupialiformes aus dem Alb) und stammen aus dem westlichen Nordamerika. Metatheria aus Asien sind mindestens 20 MA jünger.

Dies bedeutet eine 50 MA lang anhaltende Geisterlinie für die Metatheria, wenn man von *Juramaia* (160 MA) als ältestem Eutheria ausgeht. Insgesamt sind jetzt vier Eutheria aus den Jehol Biota bekannt (*Eomaia*, *Sinodelphys*, *Ambolestes*, *Acristatherium*).

Da nach molekularen Daten die Divergenz zwischen Eutheria und Metatheria irgendwann zwischen 215 und 140 MA erfolgt sein muss, gibt es nur drei Taxa, die in diesen Zeitrahmen fallen (zwischen 160 und 145 MA alt), und diese sind allesamt Eutheria.

Die postkranialen Unterschiede zwischen *Eomaia* und *Sinodelphys*, die ursprünglich zu der Annahme geführt hatten, dass Eutheria und Metatheria die Nische der Baumkletterer unabhängig voneinander besiedelten, stellten sich als Variationen innerhalb der frühen Mitglieder der Eutheria heraus. Es handelt sich also nicht wie angenommen um Unterschiede aus der Kladogenese der Eutheria und Metatheria. *Ambolestes* steht in wichtigen postkranialen Merkmalen, die bisher Anlass zu der o.g. Differenzierung gaben, mosaikmäßig zwischen den beiden anderen Taxa. Da die frühesten Mitglieder der Deltatheroidea und Marsupialiformes nur durch einzelne Zähne und Kieferfragmente bekannt sind, lassen sich keine Aussagen zu deren Fortbewegung und Extremitätenskelett treffen.

Die Bezeichnung von *Eomaia* ähnelt *Juramaia*; *Durlstotherium* und *Durlstodon* ähneln diesen ebenfalls, sie weisen aber im Oberkiefer schon eine vergleichsweise fortschrittliche Bezeichnung auf, die sich sonst erst in jüngeren Taxa der frühen O-Kreide findet - etwa 50 MA später. (Nat. 558: 390).

Kladogramm:

- *Zhangheotherium* (130 MA)
- (*Dryolestes* + *Henkelotherium*) + Meridiolestida
 - 150 MA 150 MA 100 – 20 MA
- *Vincelestes* (130 MA)
- *Peramus* 140 MA + (*Palaeoxonodon* 170 MA + *Nanolestes* 150 MA)
- *Kielantherium* (110 MA)
- *Aegialodon* (140 MA)
- Deltatheroidea (110 – 70 MA) + **Marsupialiformes** (100 MA – rezent)
- Ab jetzt: **EUTHERIA**
- *Montanalestes* 110 MA + (*Acristatherium* 125 MA + [*Ambolestes* 125 MA + *Sinodelphys* 125 MA])
- *Juramaia* 160 MA + *Eomaia* 125 MA
- *Prokennalestes* 105 MA + *Murtoilestes* 110 MA
- *Bobolestes* (100 MA)
- (*Maelestes* 80 MA + *Batodon* CAMP/MAAS) + (Zhelestidae 90 – 70 MA + [*Eozhelestes* 100 MA + *Paranyctoides* TUR-CAMP])
- Asioryctitheria (110 – 66 MA)
- Cimolestidae (65 MA) (Cimolesta: oOKr bis Eozän)
- Zalambdalestidae (90 – 65 MA; naA Turon – Campan)
- *Gypsonictops* 66 MA + *Leptictis* 40 MA
- **Eutheria-Kronengruppe**

(grobe Zeitangaben in MA aus Kladogramm interpoliert, sofern nicht anders angegeben)

Regionale Unterschiede der Säugerfauna in der (Gesamt-)Kreide:

Nordamerika: vorwiegend Tribosphenide (= Eutheria, Metatheria und deren unmittel-

bare Vorfahren) und Multituberculata.

Unzweifelhafte Eutheria sind in Nordamerika erst ab dem frühen Campan (ca. 80 MA) nachweisbar, Beuteltiere und Verwandte dagegen ab Apt-Alb. Sofern allerdings *Montanalestes* bereits zu den Eutheria zählt (s. Tribosphenide), wären die Eutheria in Nordamerika mit 110 MA fast ebenso alt wie in Asien.

Abgesehen von den Ungulaten aus dem Zeitraum der KTG stellen die Eutheria der späten Kreide Asiens und Nordamerikas verschiedene Linien dar, deren Beziehungen zueinander als problematisch gelten. Falls *Montanalestes* ein Eutherier ist, wäre dieses Phänomen besser erklärbar, d.h. Eutheria hätten schon in der ob. U-Kreide eine weitere Verbreitung erfahren und daher eine längere getrennte Entwicklung in Asien und Nordamerika, was die Unterschiede in den Eutheriafaunen der obersten Kreide erklären könnte: einige der nordamerik. Taxa der höheren Kreide könnten sich daher lokal entwickelt haben und würden nicht von asiatischen Einwanderern der Oberkreide abstammen.

Asien: wie Nordamerika, aber mehr Eutheria. Früheste Eutheria.

Südamerika: keinerlei Tribosphenide, nur eine von der Hauptlinie der Multituberculata entfernt stehende Gruppe (Gondwanatheria), die inzwischen als Schwestergruppe der Multituberculata erkannt wurde (auf Gondwana beschränkt) (alternativ: Abkömmlinge der Haramiyida);
dafür aber zahlreiche Gruppen aus der ersten Säugerradiation, die im Norden bereits wieder verschwunden sind:

- Triconodonta
- Symmetrodonta
- Cladotheria-Gruppen Dryolestiden, Amphitheriiden (als Stamm-Zatheria)

Dryolestiden waren dominierend, daneben einige Triconodonten, Gondwanatherien; die Australospheniden waren in der Kreide Südamerikas offenbar schon weitgehend zurückgedrängt (aber im Paläozän *Monotrematum*).

Viele Gruppen sind in anderen Kontinenten nie gefunden worden und zeigen konvergente Entwicklungen zu den Placentaliern, z.B. der Dryolestide *Mesungulatum*, das zunächst für ein frühes Huftier gehalten wurde, bis Zahnfunde den Pantotheriastatus bewiesen. Das *Gondwanatherium* war das einzige hochkronige (hypsodonte) mesozoische Säugetier. Zwischen Unterkreide und höherer O-Kreide traten keine wesentlichen Änderungen der Säugerfauna ein. Ein Mitglied der O Gondwanatheria (*Sudamerica*) überlebte bis ins späte Paläozän (Sudamericidae: Campan bis Thanet). Im frühen Paläozän wanderten dann die Urhuftiere und die Beuteltiere von Norden aus ein. Gondwanatheria sind auch aus dem frühen Lutet Patagoniens (*Greniodon*) und dem Eozän der Antarktis bekannt.

Gondwanatheria finden sich auch in der Kreide Madagaskars (*Lavanify*, *Vintana*) und Indiens.

Südamerikanische Taxa: *Ferugliotherium*, *Gondwanatherium*, *Sudamerica*, *Greniodon*. Aufgrund ihrer hypsodonten Zähne könnte es sich um die ersten Gräser unter den Säugetieren gehandelt haben (s. O-Kreide, Gräser).

Die Stellung der Gondwanatheria war lange Zeit unklar, da man nur Zähne und kleine Kieferfragmente kannte. Im Jahr 2014 wurde erstmals ein Schädel aus dem Maastricht Madagaskars beschrieben (*Vintana sertichi*), der zeigte, dass die Gondwanatheria die direkte Schwestergruppe der Multituberculata innerhalb der Allotheria

darstellen und damit auf einen gemeinsamen Vorfahren mit „Haramiyiden“-artigen Tieren zurückgehen (Nat. 515: 495 + 512).

Nach neueren Untersuchungen stellen die Haramiyiden aber nicht die Vorfahren der Multituberculata; die Haramiyiden sind Mammaliaformes, die Multituberculata sind wesentlich weiter entwickelte Mammalia. Sie sind zusammen mit den Gondwanatheria die Schwestergruppe der (Symmetrodonten + Theria), ihre Schwestergruppe sind die Triconodonta. Mit anderen Worten: Multituberculata stehen zwischen Triconodonten und (Symmetrodonten+Theria).

Die Gondwanatheria stellen entweder einen frühen Abzweig von der Multituberculata-Linie (Spekt. Wiss. 10/16: 42) oder stehen in der Nähe der Hahnodontidae innerhalb der Haramiyida (Nat. 558: 108); beides ist etwa gleich plausibel.

Concestor 14 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Placentalia und Marsupialia; er lebte nach DAWKINS vor 140 MA bzw. 80 Mio. Generationen an der Basis der Kreide. Nach molekularen Daten soll die Dichotomie Eutheria/Metatheria dagegen bereits vor 170 MA erfolgt sein; mit dem Fund von *Juramaia* muss die Dichotomie in Einklang mit den molekularen Daten auf die Zeit vor mehr als 160-165 MA zurückverlegt werden.

Katastrophen: Im Apt vor 120 MA Selli-Event (starke negative C-Isotop-Anomalie, < 0,4 MA), die von ihrem Ausmaß her nur mit einer Freisetzung großer submariner Methanvorräte erklärt werden kann, ausgelöst durch eine Erderwärmung infolge starker vulkanischer Aktivität. Auch eine ozeanische Anoxie ist nachweisbar, Extinktionen konnten mit diesem Ereignis aber noch nicht korreliert werden. Zusammen mit einem entsprechenden Ereignis aus dem Toarcium handelt es sich um eine der beiden stärksten Methanfreisetzungen der letzten 200 MA, gefolgt von einem ähnlichen Ereignis (ohne Anoxienachweis) an der Paläozän-Eozän-Grenze. Details s. Lias.

In der Mittelkreide (speziell um die Alb-Cenoman-Grenze herum) sehr warmes Klima mit Ozeanoberflächentemperaturen 3 – 5 Grad über rezent; zwischen 120 und 80 MA ungewöhnlich hohe polare Temperaturen (im späten Alb ca. 15 Grad in der Antarktis), verbunden mit mehreren anoxischen Ozeankrisen und damit verbundenen C-Isotop-Anomalien. Als Ursache für die warmen Temperaturen werden Treibhausgase angenommen (Nat. 412, 425). Details s. O-Kreide.

okre-okre

OBERKREIDE (101 – 66 MA)

ICS 2004/2007:

| | | | |
|--------------------|-----------------------|------------|-----------------------|
| Oberkreide: | 99,6 +- 0,9 MA | bis | 65,5 +- 0,3 MA |
| CENOMAN: | 99,6 +- 0,9 MA | bis | 93,5 +- 0,8 MA |
| TURON: | 93,5 +- 0,8 MA | bis | 89,3 +- 1,0 MA |
| CONIAC: | 89,3 +- 1,0 MA | bis | 85,8 +- 0,7 MA |
| SANTON: | 85,8 +- 0,7 MA | bis | 83,5 +- 0,7 MA |
| CAMPAN: | 83,5 +- 0,7 MA | bis | 70,6 +- 0,6 MA |
| MAASTRICHT: | 70,6 +- 0,6 MA | bis | 65,5 +- 0,3 MA |

ICS 2012:

| | | | |
|--------------------|-----------------------|------------|-----------------------|
| Oberkreide: | 100,5 MA | bis | 66,0 MA |
| CENOMAN: | 100,5 MA | bis | 93,9 MA |
| TURON: | 93,9 MA | bis | 89,8 +- 0,3 MA |
| CONIAC: | 89,8 +- 0,3 MA | bis | 86,3 +- 0,5 MA |
| SANTON: | 86,3 +- 0,5 MA | bis | 83,6 +- 0,2 MA |
| CAMPAN: | 83,6 +- 0,2 MA | bis | 72,1 +- 0,2 MA |
| MAASTRICHT: | 72,1 +- 0,2 MA | bis | 66,0 MA |

Allgemein: während zu Beginn der Trias nur ca. 420 Organismenfamilien (O-Perm: 600 - 650) existierten, stieg diese Anzahl bis zum Ende der Kreide auf 1260 - 1350; die KTG stellt dann nur einen kleinen Einbruch dar (Verlust von ca. 100 - 200 Familien), im Alttertiär steigt die Zahl der Familien rasch auf > 2000 an; erst im Jungtertiär flacht der Anstieg ab und erreicht im Pleistozän und Holozän ein Maximum mit 2150 - 2400 Familien (Schätzungsspanne, Minimum und Maximum).

Zu Beginn der Oberkreide (Cenoman bis Santon) kam es zur Ausbreitung terrestrischer Vertebraten einerseits von Nordamerika nach Europa (basale Hadrosauromorpha, basale Marsupialiformes), andererseits vom Nordrand Gondwanas//Nordafrika nach Europa über die Tethys hinweg, darunter neobatrache Anuren, bothremydide Schildkröten, madtsoiide Schlangen und Notosuchia unter den Crocodyliformes (Nat. Sci. 105: 61).

Klima: in Mitteleuropa mit 15 - 23 C kühler als im Jura; feucht. In der Mitte der Kreide dürfte die weltweite Durchschnittstemperatur allerdings der rezenten entsprochen haben, die Temperaturverteilung war allerdings anders: im Äquatorbereich kühler, bei 40 - 50 Grad geogr. Breite entsprach sie etwa der heutigen, noch polnäher war es dagegen deutlich wärmer; die Dauer des Sonnenlichts (und nicht die Temp.!) war der wachstumslimitierende Faktor in den polnahen Regionen!

In der Oberkreide war 85 % der Erdoberfläche von Wasser bedeckt!

Die U-Kreide war evtl. etwas kühler als die M-Kreide; rasche Änderungen des Meeresspiegels um ca. 50-100 m die gesamte Kreide hindurch sprechen neben direkten sedimentologischen Befunden für polare Vereisungen (Meeresspiegelschwankungen von ca. 100 m in < 1 MA lassen sich nur mit Vereisungen und nicht tektonisch erklären). Zu Beginn der Oberkreide herrschte dann ein global warmes Klima (äquatoriale Temp. wie rezent, aber niedrigerer Äquator-Pol-Gradient, Polregionen deutlich wärmer, aber wohl nicht ganz eisfrei). Der arktische Ozean war relativ warm (> 0 C auch in den Wintermonaten). In der höheren Oberkreide erfolgte dann eine langfristige globale Abkühlung, die in den letzten 0,5 MA vor der KTG von einer Erwärmung unterbrochen wurde.

Nach neuen Erkenntnissen war das Klima in der jüngeren Kreide aber durchaus noch so warm, dass Pflanzen und Dinosaurier auch in den Polarregionen leben konnten; die Grenze zwischen subtropischen und warm-temperierten Floren lag 15 Grad näher an den Polen als rezent. Treibhausgase (wie Kohlendioxid, Wasserdampf) oder verstärkt polwärts gerichtete Ozeanströmungen können die höheren Poltemperaturen allein nicht vollständig erklären. Eine deutlich erhöhte Feuchtigkeitsmenge, die in den Tropen entstand, könnte die Wärme polwärts transportiert haben; Isotopendaten deuten auf verstärkte Regenfälle in den Polarregionen. In der jüngeren Kreide war es in Breiten unter 40 Grad deutlich trockener, in höheren Breiten deutlich feuchter, dadurch könnte ein 2- bis 3-fach höherer Wärmetransport zu den Polen erfolgt sein (Natw. Ru. 5/2005 S. 285). Man nimmt an, dass die Oberflächentemperatur der Meere in Polnähe vor 70 MA etwa 15 Grad und vor 90 MA sogar mehr als 20 Grad betrug (Nat. 435, 90).

Der Nachweis von Fossilien von Schildkröten und Champsosauriern (von mind. 2,4 m Länge) in 86-92 MA alten Schichten (Turon bis Coniac) Nordkanadas (Axel Heiberg Insel, Paläobreite 72 +- 4 Grad) ermöglicht bessere Aussagen zum Paläoklima als z.B. Funde terrestrischer Dinosaurier, für die jährliche Wanderungen (d.h. ein Verlassen arktischer Gebiete im Winter) nicht ausgeschlossen werden können.

Die Champsosaurier stehen kladistisch zwischen Lepidosauromorpha und Krokodilen, aber als früherer Zweig der Archosauromorpha näher bei den Krokodilen [Hinweis: die kladistische Position ist aber keinesfalls gesichert, es könnte sich auch um noch basalere Diapsiden handeln, s. Keuper]. Hinzu treten eine ähnliche Lebensweise wie Krokodile (semiaquatisch, Süßwasserfischfresser) und eine ähnliche Morphologie. Voraussetzung für lebensfähige Populationen rez. Krokodile ist eine Durchschnittstemp. des kältesten Monats von ca. 5,5 Grad, die von Krokodilen bevorzugte Temp. beträgt aber 25 bis 35 Grad; diese Temperaturspanne wird in ausreichender Dauer nur in Gebieten erreicht, wo die durchschnittl. Jahrestemp. über 14 Grad beträgt. Rezente Lepidosauromorpha mit einer vergleichbaren Größe wie die Champsosaurier (d.h. z.B. Warane, große Leguane) stellen noch höhere Temperaturanforderungen als Krokodile. Aus diesen Gründen muss die durchschnittl. Jahrestemp. in diesem Gebiet

im Turon/Coniac mindestens 14 Grad betragen haben. Dies ist mehr, als bisher von fossilen Floren aus dem Turon Kamschatkas (70 Grad Paläobreite: Jahresdurchschnittstemp. mind. 7 Grad, Durchschnittstemp. der kalten Monate: - 4 Grad) und der russ. Arktis (Paläobreite: 78 Grad: Jahresdurchschnitt 9 Grad, Durchschnitt der kalten Monate: 0 Grad) berechnet wurde. Es kann jedoch ausgeschlossen werden, dass große, aktive ektotherme Reptilien (wie Champsosaurier) unter derartigen Bedingungen mit längeren Frostperioden überleben konnten. Die Unterschiede zwischen diesen niedrigeren Temperaturen im Vergleich zu den für Nordkanada postulierten 14 Grad könnten auf dem Einfluss von Meeresströmungen, aber auch unterschiedlichem Alter der Floren einerseits und der Vertebratenfauna Nordkanadas andererseits (in der Größenordnung von 1 – 2 MA) beruhen. Der Treibhauseffekt in der betreffenden Zeitspanne wird nämlich zumindest teilweise mit fünf vulkanischen Großereignissen zwischen 86 und 95 MA in Verbindung gebracht, so dass entsprechend dem Ausmaß und der Abfolge dieser Ereignisse auch innerhalb kurzer Zeit erhebliche Temperaturveränderungen eingetreten sein könnten. Immerhin beweisen schon blattabwerfende Bäume (82 Grad N) der mittl. Kreide, dass es damals in dieser Breite keinen Permafrost gab; der plötzliche Abbruch des Zellwachstums in ihren Baumringen belegt, dass die winterliche Dunkelheit (und nicht Kälte) der wachstumslimitierende Faktor war (Kälte hätte zu einer allmählichen Abnahme der Wachstumsraten im Wachstumszyklus entsprechend der allmählichen Temperaturabnahme im Herbst geführt, nicht zu einem so plötzlichen Stillstand). Eine weitere auf Blattmorphologien basierte Studie kommt zu dem Ergebnis, daß der wärmste Sommermonat in der Arktis im Turon und Coniac eine Durchschnittstemp. von 18 – 20 Grad erreichte, der kälteste Wintermonat minus 4 bis 0 Grad im Turon und 0 bis plus 4 Grad im Coniac.

Studien an Sauerstoffisotopen in den Kalkschalen von Foraminiferen aus der periantarktischen Region ergaben, dass sich die gesamte Wassersäule plötzlich im frühen Turon deutlich erwärmte (1000 m Wassertiefe: 18 Grad, Oberflächenwasser: > 30 Grad C bei 59 Grad Paläobreite Süd; rezent ist Tiefenwasser in der gleichen Breite 18 Grad kälter!). Der Ozean blieb dann relativ warm bis zum frühen Campan, wobei die Oberflächenwassertemperaturen zwischen 20 und 27 Grad variierten (1000 m Tiefe: 14 – 16 Grad), gefolgt von einer langfristigen Abkühlung das Maastricht hindurch (mit den für die Kreide niedrigsten Temperaturen überhaupt). Die größte Abkühlung erfolgte dabei im Laufe des Campan, mit hohen Temperaturen im unt. Campan (ähnlich Coniac-Turon) und niedrigen im obersten Campan (etwa auf dem Niveau des Maastricht).

Ursachen für das warme Klima in der Kreide sind u.a. die von der rezenten stark differente Land-Meer-Verteilung (höchster Meeresspiegel der vergangenen 250 MA in der M-Kreide!): geringere Saisonalität, geringere Oberflächenalbedo, größere thermische Kapazität des Wassers. Seewege, die die Arktis, Westantarktis und Ostantarktis durchquerten, ermöglichten einen Wärmetransport zu beiden Polen das gesamte Jahr über; warme Oberflächenströmungen aus den Tropen reichten weiter polwärts als heutzutage. Noch gravierender waren aber Treibhauseffekte: der Partialdruck des CO₂ soll das 4 – 8-Fache der präindustriellen Werte betragen haben, und zeitweise (Turon/Coniac) noch erheblich weiter angestiegen sein, wobei für letztgenannten Effekt vulkanische Ursachen eine Rolle gespielt haben könnten (starker multiregionaler Vulkanismus zwischen 86 und 95 MA).

Insgesamt kam es in der mittleren Kreide zu drei ozeanischen Anoxien, die zur Ablagerung von pyritreichen Schwarzschiefern führten; die feine Laminierung belegt, dass auf dem Ozeanboden keine Organismen lebten, die die oberflächlichen Sedimentschichten durchwühlten. Untermeerische Vulkane führten zwischen 125 und 80 MA, also zwischen Apt und Untercampan, einerseits zu riesigen submarinen Basaltplateaus, außerdem wurde extrem viel CO₂ in den Ozean gepumpt, von dem ein Teil in die Luft gelangte; der Gehalt der Atmosphäre an dem Treibhausgas stieg auf das Vier- bis 12-Fache des rezenten Wertes, und auf dem Höhepunkt der Entwicklung an der Cenoman-Turon-Grenze vor 94 MA lagen die durchschnittl. Lufttemperaturen um 7,5 bis 8,5 Grad über rezent; die Oberflächentemperatur des Ozeans betrug am Äquator 34 Grad, in mittleren Breiten über 25 Grad, in den polnahen Regionen im Jahresverlauf zwischen 0 und 18 Grad. Gleichzeitig lag der Meeresspiegel um ca. 250 m höher, einerseits wegen der Wasserverdrängung durch die großen submarinen Basaltplateaus, andererseits, weil kein Wasser im Eis gebunden war; die Landfläche war um 20 % kleiner als rezent. Es existierten weit ausgedehnte flache Randmeere über den Schelfgebieten sowie Wasserwege quer durch Nordamerika und Zentralafrika. Im feucht-heißen Klima gab es reiche Niederschläge, die die Verwitterung intensivierten und damit den Eintrag von Mineralstoffen ins Meer; auch die Lava pumpte große Mengen von Mineralstoffen und Nährstoffen in die Ozeane; es kam zu einer Eutrophierung, Algen und Plankton explodierten (heute findet man das nur in überdüngten Seen und Randmeeren wie der Ostsee, die keine richtige Verbindung zum Ozean haben). Die im obersten Wasserstockwerk massenhaft produzierte Biomasse sammelte sich nach dem Absterben nahezu unzersetzt auf dem Meeresboden, da der Sauerstoff in den warmen und langsam strömenden mittleren und tiefen Wasserschichten nicht ausreichte, das tote organische Material zu oxidieren.

Gleichzeitig entzog das wuchernde Plankton der Atmosphäre massiv CO₂ und deponierte es als organisches Material dauerhaft am Meeresboden; die CO₂-Konz. in der Luft fiel dadurch um 40 bis 80 % auf etwa das Doppelte des heutigen Niveaus, und zwar innerhalb von nur 60.000 Jahren, erst langsam, dann rascher; auf dem niedrigeren Niveau verharrte sie dann 340000 J., um dann wieder zum hohen Ausgangswert anzusteigen. Die durchschnittliche

Lufttemperatur sank um 2 bis 4 Grad; der Wiederanstieg nach dem Plateau von 340000 J wurde durch die weitere CO₂-Ausgasung im Rahmen der vulkanischen Aktivität bewirkt.

Datierung der drei anoxischen Ereignisse: 1. in vier Zyklen zwischen unt. Apt und ob. Alb; 2. Cenoman-Turon-Grenze (die stärkste und langanhaltendste Anoxie); 3. Coniac-Campan (Spektr. Wiss. 12/2003).

Studien mit Sauerstoffisotopen und Spurenelementen deuten sogar darauf, dass vor 90 MA das Wasser an der Ozeanoberfläche in tropischen Breiten Werte um 42 Grad (14 Grad über rezent und 5 Grad über bisherigen Kalkulationen) warm war. Studien an organischer Materie aus Tiefseebohrungen deuten weiterhin daraufhin, dass der CO₂-Gehalt 20 MA lang beim 2- bis 6-Fachen der rezenten Werte von 380 ppm lag; andererseits soll Methan sogar das Dreißigfache der rezenten Werte erreicht haben. Es gilt aber auch als fraglich, wie die Pflanzen der Kreide derartige Temperaturen verkraften konnten, ggf. hatten sie genug Zeit, sich an die steigenden Temperaturen anzupassen (Sci. 311, 1095).

Das **anoxische Ereignis (OEA 2) vor 93,5 MA** wird mit massivem Vulkanismus (Flutbasalterruptionen) in der Karibik korreliert (OEA 2), der für mehrere hunderttausend Jahre die Atmosphäre und Ozeane beeinflusste (vergleichbar der Paläozän-Eozän-Grenze). Insgesamt gab es im Zeitraum zwischen 120 und 80 MA sechs anoxische Episoden, die zu einer Schwarzfärbung der Ozeansedimente führten (Tiefsee sauerstofffrei) (Sci. 316, 527; Sci. 321, 327; Nat. 454, 285). Die erste dieser sechs Perioden vor 120 MA korreliert mit den Ontong Java Plateau im westlichen Pazifik. Sie führte aber nur zu Extinktionen im Plankton. Beide Flutbasalterruptionen (vor 120 MA und 93,5 MA) resultierten in einer Verlangsamung der Ozeanströmungen und des C- und O-Kreislaufs, Erwärmung/Treibhausklima und letztlich in toxischen und anoxischen Verhältnissen auf dem Meeresboden und in den tiefen Wasserschichten. Möglicherweise gelangten während der vulkanischen Eruptionen große Mengen metallreicher Flüssigkeiten in den Ozean; diese Mikronährstoffe wie Eisen könnten zu einer Explosion des Planktons geführt haben, das große Mengen organischer Masse produzierte; die Oxidation dieser organischen Masse könnte dann den Sauerstoff des Ozeans verbraucht haben, so dass der tiefe Ozean schließlich sauerstofffrei wurde. Der Effekt dürfte durch eine Stratifizierung des Ozeans verstärkt worden sein, **da das warme Treibhausklima (durch vulkanisches CO₂) die Durchmischung der Wasserschichten im Ozean abschwächte.**

Isotopenuntersuchungen zeigten allerdings, dass bei dem anoxischen Ereignis OEA 2 nur ca. 5 % des Meeresbodens von euxinischem Tiefenwasser überlagert war – im Vergleich zu 0,15 % im modernen Ozean. Von einer globalen Anoxie anlässlich des OEA 2 kann also keine Rede sein (PNAS 110: 18407).

Der OEA 2 vor 93,5 MA (kombiniert mit vulkanisch bedingtem massivem CO₂-Anstieg und Erwärmung) erfolgte nach Isotopenstudien in zwei Phasen, die von einer Erholung des globalen C-Zyklus, ReOxygenierung des Ozeans und Abkühlung unterbrochen waren (Plenus Cold Event) (PNAS 115: 2918). Die Flutbasalterruption in der Karibik vor 93,5 MA war eine der stärksten der Erdgeschichte (Nat. 454, 285).

Der enge zeitliche Zusammenhang zwischen Flutbasalterruption und OEA 2 konnte inzwischen durch Nachweis von Osmium (Anstieg auf das 30- bis 50-Fache über dem Üblichen) unmittelbar vor Beginn der Anoxie belegt werden (Zeitspanne zwischen Osmium-Anstieg und Beginn der Anoxie nur 10000 bis 20000 Jahre; Lava befördert Osmium aus dem Erdmantel an die Erdoberfläche). Damit ist grundsätzlich belegt, dass extreme Flutbasalterruptionen anoxische Krisen im Ozean verursachen können. Dies macht einen solchen Zusammenhang auch für die anoxische Krise an der PTG wahrscheinlich; allerdings bestehen an der PTG noch Datierungsprobleme hinsichtlich des zeitlichen Zusammenhangs von Sibirian-Traps-Eruption und Anoxie (Sci. 321, 327).

Inzwischen geht man – zumindest im Turon – von einem „Supertreibhaus“ aus mit äquatorialen Ozeantemperaturen von > 35 Grad, in hohen Paläobreiten immerhin > 20 Grad. Isotopenuntersuchungen an Foraminiferen ergaben aber überraschenderweise, dass es im Turon zu wiederholten Vereisungen in Antartica gekommen ist; dies erklärt auch die plötzlichen weltweiten Absenkungen des Meeresspiegels um bis zu 40 m, evtl. mehr. Das Eisvolumen könnte dabei um 50 % (bis max. 60 %) des rezenten antarktischen Eisvolumens betragen haben. Eine der Vereisungen (vor 91,2 MA) hat den Isotopdaten zufolge 200000 J angehalten (was mit kosmischen Zyklen erklärt wird), es gibt aber auch Indizien für weitere Vereisungen (so vor 95 MA), allerdings nicht mit der Regelmäßigkeit des Pleistozäns. Offenbar mussten angesichts des warmen Klimas im Turon mehrere Faktoren zusammentreffen (z.B. erhöhte Niederschläge im Südpolgebiet in Kombination mit bestimmten kosmischen Konstellationen), um – trotz des allgemeinen Supertreibhausklimas – eine Vereisung auszulösen (Sci. 319, 145 + 189; Natw. Ru. 6/2008, 299).

land-land okre

Flora allgemein: bereits zu Beginn der O-Kreide beherrschten Bedecktsamer das Pflanzenbild; Farnsamer, Nilssonien, Bennettiteen und Voltziales erlöschten; die modernen Koniferen hatten sich parallel zu den Angiospermen in der höheren U-Kreide ausgebreitet. Ab dem Cenoman nimmt die regionale Differenzierung der Angiospermenflora zu. Gegen Ende der Kreide und (verstärkt) im Alttertiär erfolgt dann eine schnelle Modernisierung des Gattungsbestandes; während die Fossilflora der Kreide noch viele Formengattungen unklarer taxonomischer Stellung umfasst, lassen sich die meisten Arten des Alttertiärs (bes. Eozäns) bereits rezenten Gattungen zuordnen, die Angiospermenflora des Oligozäns bestand fast ganz aus rezenten Gattungen, im Jungtertiär ähneln die Floren in ihrem Artenbestand bereits rezenten Floren, viele Arten des Mio- und Pliozäns sind von rezenten Arten nicht mehr sicher zu unterscheiden. Gleichzeitig nahm im Tertiär die regionale Zonierung zu. Die Angiospermenentwicklung verlief somit zweiphasig. Die Rolle des KT-Ereignisses in Hinblick auf die Modernisierung der Angiospermenflora ist noch unklar.

Die im Cenoman einsetzende Florendifferenzierung bedingt jedoch auch, dass es noch in der oberen O-Kreide (Mittel-Maastricht, ca. 71,7 MA) Gebiete gibt, in denen mesophytische Elemente dominieren (Big Cedar Ridge Flora, Wyoming: dikotyle Angiospermen stellen 61 % der Arten, aber nur 12 % der Individuen; die Flora wird von Farnen und eingestreuten Koniferen dominiert, dikotyle Angiospermen sind vorwiegend auf Kräuter und Kletterpflanzen beschränkt).

Bernstein aus dem obersten Campan (ca. 72,1 MA) von Tilin/Myanmar belegt, dass zu diesem Zeitpunkt die tropischen Regenwälder noch von Koniferen dominiert wurden (Nat. Comm. s41467-018-05650-2). Der Bernstein liefert die letzten Nachweise reicher Insektenfaunen vor der KTG; es klafft dann eine Lücke von 24 MA bis zum eozänen Bernstein. Der Kachin-Bernstein aus Myanmar ist dagegen 27 MA älter und datiert ins früheste Cenoman, eventuell sogar spätes Alb. Möglicherweise stammt er aus einem Zeitraum von mehr als 5 MA. Der Myanmar-Bernstein überliefert wahrscheinlich die höchste Biodiversität aus dem gesamten Mesozoikum; bis 2018 waren 1195 Arten beschrieben (allein in 2018 321 Arten). Inklusionsgehalt: 46 Organismen pro Kilogramm. (Sci. 364: 722).

Während der Kachin-Bernstein auf Araukarien oder Pinaceae zurückgeht, ist die Ausgangspflanze des Tilin-Bernstein zwar nicht so genau bestimmbar, auf jeden Fall aber geht auch der Tilin-Bernstein auf Koniferen zurück (Pyrolyse/Gaschromatographie), die Zusammensetzung der Wälder hatte sich aber schon geändert. Heute dominieren in den Wäldern der Region (SO-Asien) Dipterocarpaceae (ad Angiospermen), und deren Fossilien werden dort ab Eozän gefunden. Der Übergang von Gymnospermen- zu Dipterocarpaceae-dominierten Wäldern muss im Maastricht oder Paläozän erfolgt sein.

BÄRLAPPE: Auftreten des rez. *Lycopodium* (ältere Formen - ab O-Devon - heißen *Lycopodites*).

FARNE: Im Campan Österreichs (Gosauschichten) noch Marattiales, Cyatheaceae (moderne nicht-marattiale Baumfarne, stehen in keiner direkten Beziehung zu den karbonischen Baumfarnen; ab Jura) sowie rez. Farngattungen *Marattia* und *Danaea*. Matoniaceae in der O-Kreide noch häufig. *Weichselia reticulata* in mangrovenartigen Küstensümpfen im Cenoman Ägyptens.

Neueste kombinierte Studien unter Berücksichtigung fossiler wie molekularkladistischer Daten (Nat. 428, 480 + 553) ergaben erstaunlicherweise, dass die Diversifizierung der streng monophylen Polypoda (die >80 % der rezenten Farne ausmachen; rez. Farne insgesamt > 10000 Arten) erst im Laufe der Kreide erfolgte, und dabei zeitlich hinter der Radiation der Angiospermen

hinterherhinkte. Es ist also nicht so, dass die Radiation der Angiospermen die Farne zurückdrängte, sondern stattdessen eine massive Diversifizierung der Farne nach sich zog, die etwa in der mittleren Kreide begann, besonders vor 80 MA sehr intensiv erfolgte, mit einem deutlichen zeitlichen Abstand zur Diversifizierung der Angiospermen. Dies wird damit begründet, dass die Angiospermen neue ökologische Rahmenbedingungen (z.B. lichte Wälder) boten, in denen sich dann auch die modernen Farne ausbreiten konnten. Ein bestimmter Photorezeptor (Phytochrom 3), der sich nur bei den Polypoda findet, ermöglichte den modernen Farnen außerdem, mit weniger Licht im Unterholz auszukommen, was ihre Ausbreitung im Schatten der Angiospermenwälder (die ja lichter sind als Koniferenwälder) weiter gefördert haben dürfte. Viele modernen Farnengattungen sind dann ab frühestem Tertiär nachweisbar. Dass fossile Polypoda in der Kreide selten vertreten sind (viel seltener, als es die molekularen Daten vermuten lassen), dürfte verschiedene Gründe haben: geringe Erhaltungschancen bei epiphytischen Taxa, viele Polypoda sind aber epiphytisch; fossilisierte Farnsporen sind taxonomisch wenig aussagekräftig. Immerhin konnten kürzlich gut erhaltene Polypoden-Sporangien aus dem Neokom nachgewiesen werden (121 MA); die ältesten sicheren Angiospermenreste werden dagegen auf 132 MA datiert.

Nach molekularen Daten müssten die Polypoda im Dogger erschienen sein, die abgeleiteten Polypoda (nach Abzweig der basalen *Lonchitis*, *Saccoloma*) im Malm, die Eupolypoden im Alb. Die Hauptlinien der abgeleiteten Farne (Pteridoiden, Eupolypoden I und Eupolypoden II) diversifizierten dann in der Oberkreide zwischen 100 und 65 MA. Die Diversifizierung in die verschiedenen modernen Linien der Angiospermen erfolgte dagegen sehr rasch und war weitgehend schon in der oberen Unterkreide abgeschlossen, wenn nicht gar früher.

Älteste fossile Nachweise für Farngruppen (Nat. 428, 555):

Euphyllophyta 380 MA (Samenpflanzen 310 MA)

Monilophytes: 354 MA

Leptosporangiata: 270 MA

Wasserfarne: 137 MA

moderne Baumfarne: 159 MA

Polypoda: 121 MA

abgeleitete Polypoda: 93,5 MA

Zum Vergleich:

Älteste fossile Nachweise für Angiospermen (in kladistischer Reihenfolge von basal nach abgeleitet):

Angiospermen 132 MA

Nymphaeaceae 121 MA (Seerosengewächse)

Monocotyle 99 MA

Poales 65 MA (Grasartige) (naA > 65 MA)

aber: (*Programinis* im 99 MA alten Bernstein von Myanmar lt. Fossiliste von A.J. ROSS)

Laurales 105,5 MA (Lorbeerartige)

Aristolochiaceae 89 MA (Osterluzeigewächse)

Canellales 121 MA (Kaneelgewächse)

Magnoliales 96 MA (Magnolienartige)

Chloranthaceae 121 MA

Eudicotyle 121 MA

Santalales 49 MA (Sandelholzartige)

Caryophyllales 83,5 MA (Nelkenartige)

Ericales 89 MA (Heidekrautartige)

Apiales 37 MA (Doldenblütlerartige)

Solanales 52,2 MA (Nachtschattengewächse) (Sci. 355: 71)

Lamiales 33,7 MA (Lippenblütlerartige)

Gentianales 33,7 MA (Enzianartige)

Saxifragales 89 MA (Steinbrechartige)

Myrtales 85,8 MA (Myrtenartige)

Sapindales 65 MA (Seifenbaumartige)

Malvales 68 MA (Malvenartige)
Fagales 93,5 MA (Buchenartige)
Cucurbitales 54,8 MA (Kürbisartige)
Rosales 65 MA (Rosenartige)

GINKGOPHYTA: in der O-Kreide nur noch durch 3 Gatt. vertreten (*Ginkgo* seit Keuper, *Ginkgoites* seit Keuper, *Czekanowskia* Trias bis O-Kreide). Zahlreiche frühe Gatt. erlöschen in der höheren U-Kreide/M-Kreide (*Baiera*, *Sphenobaiera*, *Phoenicopsis*, *Pseudotorellia*, *Culgowexia*, *Arctobaiera*, *Stephanophyllum*, *Windwardia*).

KONIFEREN: Auftreten der Gatt. *Glyptostrobus* (rez. 1 Art in Südostchina, verschwand zu Beginn der Biber-Kaltzeit an der Plio-Pleistozän-Grenze aus Europa). Ab mittl. Kreide *Metasequoia* (s. U-Kreide, lt. DABER mindestens ab Alb) und *Pinus* (s. Unterkreide, erste Art im Neokom Südschwedens). Lärchen, Zedern und Fichten sind ebenfalls schon in der U-Kreide erschienen, Tannen wahrsch. im Dogger.

In der Fam. Taxodiaceae u.a. die sequoia-ähnliche *Geinitzia* (Jura bis O-Kreide) sowie *Cunninghamites* (rez. *Cunninghamia* in SE-Asien); *Taxodium* ab O-Kreide.

Chamaecyparis ab O-Kreide (Vancouver Island, British Columbia, Kanada; 1994 publiziert), zahlreiche Arten im Tertiär Nordamerikas, heute disjunkte Verbreitung Nordamerika/Asien. Auch *Thuja* soll in der O-Kreide (< 100 MA) erschienen sein; im tieferen Paläozän (60-65 MA) Nordamerikas *Mesocyparis* mit thuja-ähnlichen Schuppen und chamaecyparis-artigen Zapfen.

Aussterben der Cheirolepidiaceae (Makrofossilien bis Cenoman, Pollen bis Maastricht).

Der burmesische Bernstein geht auf Araucariaceae aus der Nähe von *Wollemia* zurück, während die Herkunft des baltischen Bernsteins noch immer nicht sicher geklärt ist (wahrscheinlich Pinaceae). Diese Unterschiede führen dazu, dass beispielsweise Aminosäuren aus Vogelfedern im mehr als doppelt so alten burmesischen Bernstein weniger stark razemisiert vorliegen als im baltischen Bernstein (auch in Experimenten beobachtet man, dass sich Fruchtfliegen im Harz von Kiefern viel schneller zersetzen als im Harz von *Wollemia*); allerdings finden sich Aminosäuren im Bernstein nur in sehr geringen Konzentrationen (im burmesischen niedriger als im baltischen); die Originalproteine sind demnach stark degradiert oder verloren. Nur in zwei von neun Bernsteinen mit Federn (mit einer Zeitspanne der Bernsteine zwischen 105 und 44 MA) ließen sich überhaupt Aminosäuren in Federn nachweisen. Die Chancen, Peptid- oder Proteinsequenzen aus so altem Bernstein zu isolieren, sind demnach extrem gering bis hoffnungslos. Aus dominikanischem Bernstein (ca. 15 MA) wurden allerdings Peptide in Pflanzeninklusionen berichtet, die offenbar auf Pilzbefall und Pilzproteine zurückgehen (Sci. Rep. 9: 6240).

In Südwestfrankreich fand sich Bernstein aus dem späten Alb/frühen Cenoman, der ungewöhnlicherweise sogar marine Mikrofossilien enthielt (marine Diatomeen, Radiolarien, Schwammnadeln, Foraminiferen, Reste von Echinodermenlarven). Der Bernstein wurde in koniferendominierten Küstenwäldern gebildet; die marinen Fossilien wurden offenbar durch Wind oder bei Überflutungen in die randlichen Wälder eingetragen. Einziger Nachweis mariner Fossilien im Bernstein (PNAS 105, 17426).

Aus dem NW Äthiopiens wurde 95 MA alter Bernstein mit zahlreichen Inkluden bekannt, der in tropischen Wäldern gebildet worden war.

In Kanada fanden sich im Bernstein des oberen Campans (aus einem Zypressenwald) Federn und Protofedern (insgesamt 11 Stück unter mehr als 4000 Inkluden; Grassy Lake Amber); die Inkluden enthalten sowohl Filamente des Stadiums I und II (Filamentbüschel) wie auch fortgeschrittene Vogelfedern der Stadien IV und V mit Pigmentierung

sowie Anpassungen ans Fliegen oder Tauchen. Eine direkte taxonomische Zuordnung ist nicht möglich, man muss aber davon ausgehen, dass Filamente des Stadiums I von Dinosauriern stammen, da derartige Strukturen bei Vögeln nie gefunden wurden. Stadium 1 findet sich beispielsweise bei Compsognathiden und Tyrannosauriden, Stadium 2 in verschiedenen Dinosauriern, besonders Dromaeosauriern. Daneben gibt es Federn, die bei modernen Vögeln typisch für Taucher sind. In älterem Bernstein aus der Oberkreide (90 – 94 MA) fand sich bisher keine so große Diversität an Federtypen. Insgesamt zeigt sich, dass die große Diversität der Federtypen, die bisher aus Kompressionsfossilien des Malms und der Unterkreide bekannt war, bis in die oberste Kreide persistierte (Sci. 333, 1590 + 1619).

HÖHERE CYCADOPHYTA: Starke Radiation der **Gnetales** (sicher ab M-Trias) im Apt und Cenoman. Aussterben der **Bennettiten** zu Beginn der Oberkreide, der **Nilssonien** in der höheren Oberkreide (wohl bis Maastricht). Die anthophytenähnlichen, nur durch Pollen nachgewiesenen **Eucommiidites** (ab Keuper) verschwinden im Turon; sie stehen wohl zwischen Gnetales und Bennettiten.

Die **Caytoniales** als letzte, stark abgeleitete **Samenfarne** erlöschen in der ob. U-Kreide oder unt. O-Kreide, *Komlopteris cenozoicus* (ad Corystospermaceae) im U-Eozän Tasmaniens, mindestens 13 MA nach der KTG, als Relikttaxon; *Komlopteris* war ansonsten aus O-Trias und Jura bekannt.

Taeniopteris- und *Macrotaeniopteris*blätter sind bis in die O-Kreide nachweisbar, ihre Zugehörigkeit (Organgattung!) ist jedoch unklar.

ANGIOSPERMEN der untersten O-Kreide weisen noch deutliche Anklänge an Magnoliales auf; im Cenoman beginnt dann eine deutliche Zunahme der Diversität und Florenprovinzialität, wobei die Florenprovinzen über die KTG hinweg bis ins O-Paläozän/U-Eozän persistieren. Auch an einigen Fundstellen Gondwanas (SW-Patagonien) dominierten Angiospermen bereits in der unteren O-Kreide (Cenoman bis Coniac) die Makroflora. In der Aguja-Formation von Texas (oberes Campan) erreichen dikotyle Bäume bereits einen Stamm-Durchmesser von 1,3 m und eine Höhe von 40 bis 50 m und stellten damit die höchsten Bäume des dortigen Ökosystems (Palaios 16, 102)

In der O-Kreide Auftreten der **Grasgewächse** mit Süß- und Sauergräsern, auch Bambusgewächse. *Programinis* als Vertreter der Poales bereits im 99 MA alten Bernstein von Myanmar.

Mit den Grasartigen entsteht erstmals die Wiese als neuer Lebensraum; zunächst Sumpfwiesen; Trockenwiesen und Steppen sind erst ab Miozän von Bedeutung. Erste Blumenwiesen.

Die älteste fossil erhaltene Blüte, die eindeutig Eudicoten zugeordnet werden konnte, stammt aus dem burmesischen Bernstein und wird mit einem Alter von 98,8 MA angegeben (*Lijinganthus*, ad Eudicotes: Pentapetalae, fam. inc. sed., evtl. ad Superrosiden/Malpighiales). Allerdings kennt man eine 94 MA alte Blüte von einem Eudicoten-Taxon (*Dakotanthus*), dessen Früchte bis ins Alb (105 MA) zurückreichen. Der Vergleich mit anderen Funden vor allem aus dem burmesischen Bernstein und anderen Lokalitäten lässt auf eine massive Radiation der Kern-Eudicoten zu Beginn der Oberkreide schließen. So finden sich um die Alb-Cenoman-Grenze herum bereits Vertreter der Linie zu (Brunelliaceae/Cunoniaceae + Rosiden + Saxifragales) (*Lachnoclona*), der Cunoniaceae selbst (*Tropidogyne*), der Cornaceae (*Eoepigynia*) und Quillajaceae (*Dakotanthus*). Die Quillajaceae stellen die basalste Familie in der Ordnung der Schmetterlingsblütler (Fabales); heute noch zwei Arten von *Quillaja* in Südamerika. *Lijinganthus* verfügte über Nektar und wurde offenbar von Insekten bestäubt (Sci. Rep. 8: 16765).

In der Oberkreide Auftreten von:

- **Sumpf-/ Wasserpflanzen** der Binnengewässer: erste **Seerosen**; Sumpflilien-, Froschlöffelgewächse und Laichkräuter wohl schon ab U-Kreide; aus dem Turon Blüten aus der rez. Familie Nymphaeaceae (ältester Nachweis von Blüten aus dieser Familie), nahe verwandt mit der rez. *Victoria* und *Euryale*; allerdings waren die Blüten noch wesentlich kleiner. Bestäubung dürfte durch Käfer erfolgt sein (PNAS 101, 8056).
- **Palmen** ab Cenoman, 97-91 MA, z.B. *Sabal*, *Flabellaria*; *Nypa* erschien vor knapp 100 MA als eine der ersten Palmen und war weit verbreitet (auch im Eozän Englands; rez. sehr isoliert in Ostasien).
- **Gräser** bereits seit Alb nachweisbar (Phyolithe im Gebiss eines basalen Hadrosauroiden), außerdem im Bernstein von Myanmar; des weiteren durch winzige Blüten seit 94 MA nachgewiesen (Sci. 324, 28).
- **Geißblattgewächse** incl. Gatt. *Viburnum* (Schneeball)
- **Bananen- und Ingwergewächse** seit 70 MA (älteste Samen von *Spirematospermum*; *Spir.* als älteste bananenähnliche Form starb in Europa erst vor 3 MA aus, lebt aber rez. in Thailand im eng verwandten *Cenolophon* weiter)
- **Laubbäume**: Ahorn, Buchsbäume, Ölbäume, Schraubenbäume, Birken, Buchen (ab M-Kreide), Eichen (älteste Blüte in 90-94 MA alten Bernstein New Jerseys), Ebenholzbäume, Seifenbäume, Muskatbäume, Lorbeerbäume, Zimt- und Kampferbäume, Feige, Kastanien, Kuchenbäume, Tulpenbaum, Weide, Ulme. Außerdem baumförmige Hahnenfußgewächse (ausgestorben). Die modernen Taxa der in der O-Kreide weit verbreiteten Juglandaceae, Ulmaceae, Betulaceae, Rosidae und Hamamelidae erscheinen aber erst im Alttertiär. Die Langlebigkeit (Lebenserwartung) vieler Eichenarten und ihr Erfolg wird damit erklärt, dass es vor 60 – 80 MA zu einer partiellen Genomduplikation gab, die u.a. Resistenzgene z.B. gegen Krankheitserreger betraf.
- parallel zur Entstehung der Laubwälder breitet sich reiche **Strauchvegetation** aus: erste Efeuartige (Araliaceae), Heidekrautgewächse (Ericaceae); holzige Sträucher wie Oleander-, Immergrün-, Erika-, Rhododendronartige, Rebengewächse; Pfeffersträucher, Gagelsträucher; Erdbeer-, Brombeer-, Himbeerartige, Lorbeer, Efeu, *Proteas*.
- **mehrjährige Stauden**: Wolfsmilch-, Wunderblumen-, Doldengewächse, Hülsenfrüchtler mit Schmetterlingsblütlern. Lilien. Nieswurz. Insgesamt dominieren aber innerhalb der Staudenpflanzen noch mesophytische Gruppen: Farne, Bärlappe, krautige Schachtelhalme, bei den Farnen besonders *Matonidium* und *Gleichenia*. Hahnenfußgewächse evtl. schon ab Alb.
- erste moderne Mangrovesümpfe (mit moderner Florenzzusammensetzung) in der O-Kreide, zunächst entlang der Tethysküsten (Sci. 292, 1706). Intertidale tropische Wälder analog modernen Mangrovesümpfen seit Karbon nachweisbar; setzen salztolerante Pflanzen voraus (rez. 27 Pflanzengatt. in modernen Mangrovenbiotopen).

Im Turon von New Jersey ältester Nachweis einer Monokotylen-Blüte aus der Nähe von *Petrosavia* und der Fam. Triuridaceae, vermutlich (wie die Triuridaceae) saprophytisch-achlorophyll. Ältester Nachweis eines saprophytischen Angiospermen. Rezent finden sich Triuridaceae als Saprophyten in tropischen Wäldern, z.T. auch in Termitenhügeln. Eigene Ordnung Triuridales, eigene UKL Triurididae; leiten sich aus der ursprünglichen Ordnung Helobiae ab (Froschlöffelartige u.a.).

Nach neueren Funden bereits vor 90 MA erstaunlich moderne Pflanzen, z.B. Vertreter der Fam. Clusiaceae und nahe Verwandte der Ericaceae (Sci. 282, 1653). Starke Ausbreitung der Einkeimblättrigen in Campan und Maastricht.

Rezente Gattungen, die sich schon in der Oberkreide finden:

*Acer** (Ahorn), *Alnus*, *Ampelopsis*, *Andromeda*, *Anona*, *Aralia* (Efeu), *Aranthe*, *Arundo*, *Asimia*, *Betula*, *Brasenia* (Campan), ? *Canna*, *Castanea* (Edelkastanie), *Cercidiphyllum* (Kuchenbaum), *Cinnamomum*, *Cornus*, *Colutea*, *Dalbergia*, *Davidia*, *Disopyros*, *Eucalyptus*, *Fagus*, *Ficus*, *Fraxinus* (Esche), *Hamamelis*, *Hedera*, *Juglans* (Walnuss), *Laurus*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Myrica*, *Nelumbo*, *Nelumbium*, *Nerium*, Nieswurz (*Helleborus*), *Nothofagus*, *Nypa*, *Pandanus*, *Persea*, *Phragmites*, *Piper*, *Pisonia*, *Platanus*, *Populus*, *Quercus* (Campan), *Sabal*, *Salix*, *Sassafras*, *Smilax*, *Sparganium*, *Sterculia*, *Typha*, *Viburnum*, *Vitis*.

* naA: fraglich in der O-Kreide, sicher ab Paläozän

Nothofagus in der obersten Kreide Australiens. Proteaceen (Proteusgewächse) bereits in der Kreide (fossil auch auf der Nordhalbkugel vertreten!). Pandanaceae („Schraubenpalmen“) mit *Pandanus* bereits in der Gosauformation (Campan) Österreichs; rez. 800 Arten. Seerosengattung *Euryale* in der obersten Kreide (70 MA).

TAYLOR et al. (2009) nennen folgende Monokoten-Familien, die sicher in der Kreide nachgewiesen sind: Pandanaceae, Areaceae = Palmae, Potamogetonaceae, Araceae (sowie mehrere fragliche Familien).

Die Zuordnung der kretazischen Angiospermen zu modernen Gattungen muss allerdings mit großer Vorsicht betrachtet werden! Viele Zuordnungen erwiesen sich inzwischen als unzutreffend! (CLEAL/THOMAS 2009).

Da die Pole nicht vereist waren, breiteten sich die Angiospermen weit zu den Polen aus (in Sibirien bis wenige Grad vom Nordpol entfernt); im Gegensatz zu den Angiospermen der mittleren Paläobreiten warfen sie im Herbst ihre Blätter ab. Allerdings überlebte auch die mesozoische Flora (Caytoniales, Bennettiteen, Leptostrobales) in höheren Paläobreiten länger (besonders in Sibirien).

Der **Abwurf des Laubes im Herbst** entwickelte sich wohl aus der Eigenschaft der Angiospermen, ihre älteren Blätter abzuwerfen, während sie weiter wuchsen. In Anpassung an periodische Trockenperioden könnten einzelne Angiospermentaxa schon früh dazu übergegangen sein, synchron alle ihre Blätter abzuwerfen und in eine Ruhephase einzutreten. Diese Fähigkeit erlaubte ihnen dann, Lebensräume zu besiedeln, die einen periodischen Trockenheits- oder Temperaturstress boten, der von Gymnospermen nicht toleriert werden konnte. Außerdem konnten sie sich so in niedrigere Paläobreiten ausbreiten, wo sie die kühlen und dunkleren Winter ebenfalls in einer Ruhephase überstanden. Viele Angiospermen wanderten in der Oberkreide nordwärts, wahrscheinlich entlang der Küstenebenen. Nördlich der geschlossenen Koniferenwälder breiteten sie sich dann von der Küste ins Landesinnere aus.

Weitere Vorteile der Angiospermen gegenüber Gymnospermen: bessere Regenerationsfähigkeit, wenn sie angefressen wurden (als Nahrung waren Angiospermen ja leichter verdaulich als Koniferenäste und –zapfen). Dadurch erheblicher Wettbewerbsvorteil, Fressfeinde konnten bei ihnen nicht so viel Schaden anrichten! Da manche Angiospermensamen die Darmassage unbeschadet überstehen, nutzten manche Angiospermen dann Tiere auch zur Verbreitung ihrer Samen.

Innerhalb von 25 MA nach ihrer Entstehung hatten auch die Herbivoren unter den Insekten die Angiospermen in großem Umfang als Nahrungsquelle erschlossen (die breiten, fleischigen Blätter sind viel attraktiver als die der Koniferen!). Die Angiospermen konnten diese Angriffe aber relativ gut überstehen, da sie ohnehin in der Lage waren, alte Blätter abzuwerfen und durch neue zu ersetzen.

Die Ausbreitung der Angiospermen in der Mittelkreide korreliert zeitlich mit dem Übergang von sauropodendominierten Faunen zu solchen, in denen grasende Ornithopoden vorherrschten. Die Angiospermen könnten diesen Faunenwechsel ermöglicht haben; herbivore, grasende Dinosaurier nahmen an Größe, Diversität und Individuenzahl zu. Der Gigantismus der fleischfressenden Dinosaurier (wie z.B. Tyrannosaurier) entwickelte sich dann als Folge des Aufstiegs der vielen relativ großen Ornithopoda – wäre im Endeffekt dann also auch eine Konsequenz der Angiospermen!

44 % aller rez. Angiospermenordnungen weisen Fossilien aus der Oberkreide auf.

31 rezente Familien von Angiospermen waren eindeutig (!) bereits in der Oberkreide vertreten (CLEAL/THOMAS 2009).

Gräser (Poaceae; rez. ca. 10000 Arten; fossiler Nachweis ab Alb):

Stammten die ältesten Pollennachweise von Poaceae (Gräser) aus dem Maastricht bis Paläozän Gondwanas (Pollen: *Monoporites*), die ältesten eindeutigen Makrofossilien von Kronen-Poaceae aus dem obersten Paläozän [nach molekularen Daten sollen die Kronen-Poaceae vor 83 MA entstanden sein, die beiden Hauptlinien BEP + PACCAD erst vor 55 MA getrennt worden sein], so ließen sich im Jahr 2005 Phytolithen von Kronengruppen-Poaceae verschiedener Linien in Koprolithen von Titanosauriern aus dem Maastricht (71 – 65 MA) Zentralindiens nachweisen. Geht man davon aus, dass Gräser – jedenfalls rezent – um Größenordnungen mehr Phytolithen enthalten als Koniferen und Dikotyle, so spricht ihre geringe Häufigkeit in den Koprolithen allerdings nur für einen recht geringen Anteil an Graskost; weiterhin waren am Nahrungsspektrum der Titanosauriden beteiligt: Koniferen, Dikotyle, Palmen (wenig). Bisher waren aus Koprolithen herbivorer Dinosaurier der Oberkreide Reste von Koniferen (überwiegend), daneben von Cycadeen und Angiospermen nachgewiesen worden.

Ging man bisher davon aus, dass es erst ab dem Oligo-Miozän zu einer Koevolution von Gräsern und Herbivoren kam (zu diesem Zeitpunkt traten zahlreiche hypsodont Säugetiere auf), so muss der

Beginn dieser Koevolution nun weiter zurückverlegt werden. Die hohe Zahl der Phytolithen in Gräsern (im Gegensatz zu Koniferen, Dikotylen usw.) scheint ein einfacher Schutzmechanismus gegen Fressfeinde zu sein; dieser war offenbar schon in der O-Kreide entwickelt. Der hohe Phytolithgehalt der modernen Gräser entstand also nicht erst im mittleren Tertiär, sondern ist das Ergebnis einer Koevolution mit Herbivoren der Oberkreide (wie Gondwanatheria, Insekten, ?Dinosauria). Es wurde früher schon vermutet, dass herbivore, herdenbildende Dinosaurier Einfluss auf die Evolution der Angiospermen genommen haben; der Nachweis diverser dikotyle und monokotyle Phytolithe in ihren Koprolithen spricht zugunsten dieser Hypothese, auch was die dikotylen Angiospermen anbetrifft. Die Phytolithe gelten als ein wirkungsvoller Schutzmechanismus gegen Herbivorie (sowohl durch Tetrapoden wie auch Insekten); offenbar war die Bedrohung durch Herbivore schon in der Oberkreide so groß, dass die Gräser den Phytolithgehalt (als hartes, abrasives Silikat) vervielfachten.

Da die Gräser in der O-Kreide nun – jedenfalls in Gondwana – schon wesentlich diverser waren als bisher angenommen, ist auch die Hypsodontie der sudamericiden Gondwanatheria (Gondwanatheria: O-Kreide bis Paläogen, auf Gondwana beschränkt: Südamerika, Madagaskar, Indien, Antarctica, ? Tansania; Fam. Sudamericiidae: Campan bis Thanet) zu überdenken: hatte man ihre hypsodonten Zähne bisher (in vermeintlicher Abwesenheit von Gräsern) mit semiaquatischer, grabender, biberartiger Lebensweise erklärt, so könnte es sich nun um die ersten echten Gräser handeln. Titanosaurier waren dagegen nicht hypsodont.

Kladogramm der Gräser (Sci. 310, 1127):

I-- *Flagellaria* (nicht aufgelöst)

I-- *Elegia* + *Baloskion* (nicht aufgelöst gegenüber *Flagellaria*)

--- *Joinvillea*

ab jetzt: POACEAE = GRAMINAE

--- Anomochloideae (= *Anomochloa* + *Streptochaeta*; rez. tropisches Amerika)

--- Pharoideae (= *Pharus*)

--- Puelioideae (= *Guaduella* + *Puelia*)

--- Pooideae + [Bambusoideae + Ehrhartoideae] („PBE“)

--- *Micraira* (ab hier als PACCAD zusammengefasst):

--- (Panicoideae + Centothecoideae)

--- *Eriachne*

--- (Danthonioideae + Aristidoideae)

--- Arundinoideae

--- Chloridoideae

In den Koprolithen wurden Phytolithen folgender Gruppen nachgewiesen: a) ein abgeleiteter Ehrhartoider; b) ein weiteres Gras aus dem Clade (Bambusoideae + Ehrhartoideae), c) ein Gras entweder aus letztgenanntem Clade oder alternativ aus den Puelioideae; d) ein Gras aus dem PACCAD-Clade oder mit Affinitäten zu den Pooideae, e) ein wahrscheinlicher Pooideae (oder PACCAD), f) ein Gras mit PACCAD-Affinitäten; weitere Gräser unklarer Zuordnung innerhalb der Poaceae. Die meisten angetroffenen Gräser sind somit weiter abgeleitet als die basalsten rezenten Gräser (*Anomochloa*, *Streptochaeta*, *Pharus*). Insbesondere der PBE-Clade muss sich bis zum Maastricht schon weit diversifiziert haben (früher als der Pollennachweis oder molekulare Daten, die bisher auf eine Entstehung vor 55 MA schließen ließen).

Berücksichtigt man die Seltenheit von Graspollen in den paläozänen und eozänen Floren der Nordhalbkugel (im Gegensatz zur Südhalbkugel), so scheinen sich die verschiedenen Clades der Poaceae seit der O-Kreide zunächst auf der Südhalbkugel ausgebreitet haben (das heißt nicht zwangsläufig, dass die Poaceae auch in Gondwana entstanden sein müssen), aber PBE- und PACCAD-Gräser müssen zumindest über Teile von Gondwana verbreitet gewesen sein, als Indien

die biogeographischen Verbindungen zu den Südkontinenten vor ca. 80 MA verlor. Bereits vor mehr als 80 MA müssen also Kronengruppentaxa der Poaceae in Gondwana existiert haben. (Sci. 310, 1177 + 1126).

Mit neuen Methoden (dreidimensionale Darstellung mittels Synchrotron) konnten inzwischen aber 94 MA alte Blüten von Gräsern identifiziert werden (Sci. 324, 28). Im Jahr 2018 wurden schließlich Phytolithen und Epidermisstrukturen von Poaceae aus dem Gebiss eines basalen Hadrosauroiden (*Equijubus*) aus dem Alb Chinas berichtet, woraus folgt, dass sich Gräser schon im Barrem in Laurasia und Gondwana ausgebreitet haben dürften (Nat. Sci. Rev.5: 721).

Zwischen Gräsern (auch *nicht* nahe miteinander verwandten Taxa) wurde ein lateraler Gentransfer großer DNA-Abschnitt mit funktionellen Genen beobachtet. Die damit verbundene Vergrößerung des genetischen Toolkits könnte zum Erfolg der Gräser und ihrer ökologischen Adaptation beigetragen haben. Lateraler Gentransfer scheint bei Gräsern weit verbreitet zu sein (PNAS 116: 4416).

Gräser entwickelten spezielle Stomata, die es ihnen erlauben, trockene Gebiete zu besiedeln, weil die Gräser dank dieser weiterentwickelten Stomata ihren Wasserhaushalt besser kontrollieren zu können. Diese verbesserten Stomata sind der Grund, weshalb Gräser die erfolgreichsten Pflanzen wurden. Dafür verfügen die Stomata über zwei zusätzliche Zellen, die dafür sorgen, dass sich die Stomata der Gräser schneller öffnen als die Stomata anderer Pflanzen, um den Gasaustausch zu vollziehen, aber auch wieder schneller schließen, um den Wasserverlust gering zu halten. Auf diese Weise kommen Gräser mit Trockenheit so gut zurecht (Sci. 355: 1110).

Korbblütler (Compositae/Asteraceae, rez. ca. 23000 Arten): ältester Nachweis von unstrittigen Pollenkörnern von Asteraceae in 66 – 76 MA alten Schichten der Antarktis (die auch Dinosaurier- und Ammonitenfossilien enthalten). Die Pollen gehören nach phylogenetischen Untersuchungen zu einer ausgestorbenen, früh abzweigenden Linie, die in Verbindung mit der UF Barnadesioideae steht. Der letzte gemeinsame Vorfahr der Asteraceae dürfte vor mindestens 80 MA in Gondwana gelebt haben (vor der biogeographischen Isolation von Antarctica). Die meisten früh abzweigenden Linien innerhalb der Asteraceae entstanden in einem kurzen Zeitintervall zwischen 60 und 50 MA in einer Phase deutlicher Klimaerwärmung im späten Paläozän und frühen Eozän. Korbblütler hatten ihrerseits dann einen erheblichen Einfluss auf die Evolution von Insekten (PNAS 112: 10989).

pilz-pilz

PILZE: in ca. 100 MA altem Bernstein (ob. Alb SW-Frankreichs) fanden sich karnivore Pilze, die sich von ca. 0,1 mm langen Nematoden ernährten. Ringförmige Hyphen fingen die Beute ein; an den Hyphen klebende kleine Partikelchen belegen, dass die Hyphen – wie bei rezenten karnivoren Pilzen – klebrige Sekrete produzierten, die den Beutefang erleichterten. Nachdem das Tier eingefangen worden war, drangen wahrscheinlich Hyphen in das Opfer ein und zersetzten dieses. Dieser Vorgang ist im Bernstein allerdings nicht dokumentiert.

Heute finden sich karnivore Pilze (> 200 Arten, die sich von Protozoen und/oder kleinen Metazoen ernähren) sowohl unter den Zygomyceten wie unter Ascomyceten und Basidiomyceten;

es handelt sich um Pilze, die im Boden leben; einige Taxa wurden sekundär aquatisch. Aufgrund des dimorphen Lebensstils (neben den Ringhyphen bildete der fossile Pilz auch Blastosporen) kann das Bernstein-Fossil aber keiner der drei rezenten Gruppen zugeordnet werden. Bisher waren karnivore Pilze erst aus dem oligomiozänen Bernstein Mexikos bekannt, allerdings war bei diesen Pilzen nicht klar, auf welche Weise sie die Beute einfingen (Sci. 318, 1743).

tier-tier okre

PROTOZOA: bei den Foraminiferen erste **Nummuliten** (bis rez., max. Durchmesser bis 16 cm); die Gattung *Nummulites* selbst ist nur vom Paläozän bis Oligozän nachweisbar; Maximum im M-Eozän. NaA *Nummulites* noch mit einer Art (*N. venosus*) als Tertiärrelikt im Westpazifik vertreten.

Im Bernstein des Ceromans (zunächst für oberen Keuper gehalten!) Wimpertierchen (Ciliata) mit großer Ähnlichkeit mit rez. *Paramaecium*, *Nassula* und *Cyrtolophosis* (gleiche Gattung?); außerdem Amöben ähnl. der rez. *Centropyxis* sowie "nackte" Amöben (*Triassamoeba*, ähnl. rez. *Trichamoeba* und *Thecamoeba*) [fossiler Nachweis der Amöben: unsicher ab U-Kambr., sicher ab Namur]. Wimpertierchen und nackte Amöben finden sich auch bereits im Bernstein von Penacerrada/Spanien (Alb).

Die *Trissamoeba* des Schliersees phagocytieren diatomeenartige Strukturen ähnlich der rez. *G. Tabellaria*. Der Bernstein wurde wahrsch. von Cycadophyten (*Pterophyllum*) gebildet.

Mikrofossilgehalt in kretazischem Bernstein (Natwiss. 96, 551):

Die häufigsten Bernsteinvorkommen finden sich in der Kreide, nur wenige von ihnen sind aber fossilreich. Die häufigsten eukaryontischen Mikrofossilien sind Schalen von Amöben sowie verschiedene Ruhestadien von Eukaryonten.

Nachweisen ließen sich:

- Eugleniden (Excavata: *Euglena*, *Phacus*) (Penacerrada, Spanien; Alb; ältester Nachweis freilebender Eugleniden), z.T. mit Chloroplasten im pyritisierten Cytoplasma; Eugleniden auch im Cenoman des Schliersees (Hinweis: die Pyritisierung im Bernstein von Penacerrada spricht für das Vorhandensein sulfatreduzierender Bakterien; zusammen mit Salzwasserinklusen spricht dies dafür, dass dieser Bernstein im Randbereich eines Meeres gebildet wurde, zusammen mit Kohlelagen und Pyritknollen).
- Coccaceane Mikroalgen oder photosyntheseaktive Flagellaten (Chlorophyta) an verschiedenen Fundorten; *Chlorella*, *Chlorocystis* vom Schliersee
- Thekamöben (auch schon in 220 MA altem Bernstein Norditaliens, s. O-Trias)
- nackte Amöben: ältester Nachweis im albischen Bernstein von Penacerrada (rez. Gattung *Hartmanella*), weitere Taxa im Cenoman des Schliersees (s.o.)
- Wimpertierchen (Ciliata), u.a. *Paramecium* (Penacerrada, Schliersee) (Ciliata auch in 220 MA altem Bernstein der Dolomiten)
- sich verzweigende filamentöse Strukturen stellen Pilzmyzelien dar, u.a. häufig im spanischen Bernstein; entsprechende Strukturen finden sich bei rezenten Basidiomyceten. Im Bernstein der U-Kreide Israels ließen sich Taxa ähnlich rez. *Geotrichum* sowie eine *Aspergillus*-Art auf Insektenoberflächen nachweisen, wohl Saprophyten, die schon auf den toten Insekten schon vor deren Einbettung im Bernstein lebten

- obligate Parasiten: Trypanosomatiden (ad Kinetoplastida) in einer blutgefüllten weiblichen Sandfliege im burmesischen Bernstein (ob. Alb), außerdem in Sandfliegenlarven
- vermeintliche Viren (mit Hülle: Virionen umgeben von einer kristallinen Proteinmatrix) (Reoviridae und Baculoviridae) als Polyhedra-Körperchen in Insektengewebe im burmesischen Bernstein (ob. Alb)

Aufs Tertiär beschränkte Nachweise:

- Bakterien, taxonomisch aber problematisch; Nachweise vor allem im Zusammenhang mit einer Termiten im miozänen Bernstein; Spirochäten und holzzeretzende Protisten im Intestinaltrakt eines Insekts
- seltene Nachweise von Schleimpilzen im baltischen Bernstein (darunter rez. Gattung *Arcyria*) und dominikanischen Bernstein; als Schleimpilze nur im fruktifizierenden Stadium erkennbar
- *Plasmodium domenicana* ähnlich rezentem Malariaerreger in dominikanischem Bernstein; Malaria war in Amerika offenbar schon in mittl. Tertiär vorhanden

Zu DNS-Nachweisen und Isolierung lebender Bakterien aus Bernstein s. Miozän (aus 120 MA altem israelischen Bernstein konnten nicht-sporenbildende Cocci, *Micrococcus luteus*, isoliert werden).

SCHWÄMME: Maximum an Verbreitung und Gattungsvielfalt. Rückgang der Kieselschwämme seit dem Jura, Abwanderung in die Tiefsee (wegen Konkurrenz durch die Kieselalgen, wodurch in den Flachmeergebieten das Angebot freier Kieselsäure stark absank). Im Verlauf der Kreide Auftreten der ersten Süßwasserschwämme, z.B. die rez. Gattung *Spongilla*.

BRACHIOPODA: bei den Rhynchonellida (*Basiliola* ab Turon, *Cryptopora* ab Maastricht) und Thecideida (*Lacazella* ab Maastricht) erste rezente Gattungen; Inarticulata und Terebratulida waren schon im Jura mit modernen Gattungen vertreten; bei den Terebratulida kommen in der O-Kreide hinzu: *Argyrotheca* (Cenoman), *Platidia* (ob. Santon), *Megathyris* (O-Kreide), *Waltonia* (Maastricht). Im Laufe des Tertiär folgen 5 rez. Gatt. der Rhynchonelliden, aber 41 der Terebratuliden (nach Sepk.).

BRYOZOA: Maximum an Verbreitung und Gattungsvielfalt

moll-moll okre

MOLLUSCEN: Maximum der **Muscheln**; Inoceramen bis 1 m Durchmesser (*I. lamarcki* im Turon bis 80 cm lang und 5 cm Schalendicke) und Hippuriten bis > 1 m Höhe. Rudisten bildeten qkm-große Flachwasserkolonien, häufig > 1 m lang und mit 0,6 m Durchmesser; *Titanosarcolites* (Karibik) war > 2 m lang. Untersuchungen der Spurenelemente in den täglichen Wachstumsschichten von Rudistenschalen aus dem Campan zeigten, dass das Jahr zu jener Zeit 372 Tage hatte – die Tage waren etwas kürzer als heute.

Bei den Inoceramen erreichte *Platyceramus* (mittl. Coniac bis unt. Campan) meistens eine (achsiale) Länge von über 1 m, gelegentlich 2 – 3 m. Sie lebte üblicherweise in dysoxischer Fazies in Tiefen von ca. 200 – 350 m, muss also mit Chemosymbionten zusammengelebt haben. In sauerstoffreicher Fazies findet sie sich seltener und ist dort auch kleiner (J. Palaeont. 81, 64). Im frühen Maastricht verschwanden die meisten typischen Inoceramen dann weltweit.

Schnecken: bei den Pulmonaten (bei den meisten Autoren ab Karboperm) nunmehr sichere Landbewohner (die Lungenschnecken des Purbeck waren noch Süßwasserbewohner; MÜLLER 1981). Sepk. gibt marin lebende Wasserlungenschnecken (Basommatophora) ab Barreme an, die rez. Gattung *Siphonaria* ab Campan.

Im burmesischen Bernstein enthaltene Landschnecken mit Weichteilerhaltung (mit erhaltenem Operculum und Periostracum aus Chitin, Weichteilen und Exkrementen) erlaubten es, die Diversifizierung der Superfamilie Cyclophoroidea (konkret die erste Abzweigung einer modernen Familie, nämlich der in den Cyclophoroidea basal stehenden Neocyclotidae) je nach Methode auf 131 (109 – 159) MA bzw. 152 (118 – 193) MA zu kalkulieren; das ist früher als die 91 (69 – 116) MA, die bisher nach molekularen Uhren ermittelt wurden. Die meisten modernen Familien entstanden aber in Kreide und Paläogen. Cyclophoroidea sind von extrem morphologischen Konservatismus über ~ 100 MA geprägt (Sci. Rep. 9: 15886).

Cephalopoda:

Nautiliden: noch 12 Gattungen in der Oberkreide (*Nautilus* erst ab M-/O-Eozän!)

Bei den **Ammonoidea** sind noch vertreten:

Phylloceratina bis KTG (1 Fam. bis KTG, wobei zwei Gattungen, *Neophylloceras* und *Phyllopachyceras* die KTG bzw. deren Nähe erreichen. Viele Gattungen bzw. Linien der Phylloceratoidea erlöschen am Ende des Cenomans).

Lytoceratina bis ins Maastricht hinein

Ancyloceratina: Turrilitaceae bis ins Maastricht hinein

Scaphitaceae: bis ins Maastricht hinein

Desmocerataceae: bis KTG (ca. 3-4 Fam. bis zur KTG)

Hoplitaceae bis etwa Campan/Maastricht-Grenze

Acanthocerataceae bis ins Maastricht hinein.

Nach diesen Daten erreichten nur 4-5 Ammonitenfamilien aus 2 Oberfamilien die KTG! In den Niederlanden und Dänemark überlebten *Hoploscaphites* und *Baculites* kurzzeitig (bis zu 0,2 MA) ins Dan (s. Paläozän).

Nach anderen Angaben (Wikipedia engl.) erreichten nur etwa 8 Arten aus zwei Familien die KTG, 6 weitere Familien überlebten zwar bis ins obere Maastricht, erloschen aber schon vor der KTG; d.h. 19 Familien existierten im Cenoman, 11 zu Beginn des Maastricht, 8 zu Beginn des Ober-Maastricht.

Die Gattungsdiversität der Ammoniten ging schon im Verlauf der Oberkreide zurück. Basierend auf ca. 1500 Ammonitengattungen (30000 – 40000) Arten zwischen Unterdevon und KTG lag die Gattungsanzahl im Unterjura bei 200, im Mittel- und Oberjura bei ca. 180, in der unteren Unterkreide nur bei knapp 100, in der oberen Unterkreide noch mal knapp bei 200 (also auf dem Niveau des Jura), und ging danach zurück: untere Oberkreide noch ca. 150, obere Oberkreide ca. 90 (Wikip.).

Parapuzosia seppenradensis (2,55 m einschl. nicht erhaltener Wohnkammer) größter Ammonit. Zunahme heteromorpher Ammoniten (*Baculites*, *Turrilites*, *Hyphantoceras*). Details s. U-Kreide. *Baculites* bis 2 m lang; gerade Schalen sekundär entwickelt; der manchmal erhaltene erste Teil der Schale besteht aus zwei kleinen, eingerollten Umgängen.

Kiefer der Ammoniten: Untersuchungen von *Baculites*-Kiefern mittels Synchrotron-X-Ray-Mikrotomographie ermöglichten die dreidimensionale Darstellung von Kiefern und Radula, identifizierten aber auch Reste von Beutetieren (Isopoden sowie larvale Schale einer bodenlebenden Schnecke) im Verdauungssystem. Moderne Isopoden leben als Zooplankton in der Wassersäule, was dafür spricht, dass *Baculites* ebenfalls in der Wassersäule lebte und dort von kleinem Zooplankton lebte.

Insgesamt kennt man bisher die Kieferapparate von 43 Ammonitengattungen, die Radula von 9 Gattungen. Die Radula von *Baculites* besteht aus vielen gleichartig gebauten hintereinander liegenden Reihen, wobei jeder Reihe aus 9 Elementen (7 Zähnen, 2 Randplatten) besteht – wie bei allen Angusteradulata (Ammoniten, Kraken, Kalmare, Sepien).

Die Oberkiefer aller Ammoniten ähneln sich (ein Paar plattenähnlicher Strukturen innen sowie eine kurze, reduzierte äußere Lamelle). Beim Unterkiefer bestehen dagegen große Unterschiede zwischen den Taxa hinsichtlich des äußeren Kieferelementes. Bei Lytoceraten und Phylloceraten ähnelt es modernen und fossilen Nautiliden (einschl. der dicken vorderen kalkigen Spitze mit Dentikeln), was als konvergente Adaptation an eine aasfressende und beutegreifende Lebensweise angesehen wird. Ammoniten mit Unterkiefern vom Aptychus-Typ ernährten sich dagegen von Plankton. Hierfür spricht, dass es nur drei rezente Cephalopodentaxa gibt, deren Kieferapparat demjenigen von *Baculites* ähnelt: Oktopoden der Familie Bolitaenidae (*Japetella*, *Bolitaena*) sowie *Argonauta argo*; sie alle ernähren sich von Plankton und Krill wie Heteropoden und Pteropoden, ebenso wie non-cephalopode Mollusken mit ähnlich gebauter Radula.

Der Kieferapparat und die Radula von *Baculites* und den anderen aptychenträgenden Ammoniten stellen demnach eine Anpassung an eine Ernährung von winzigen Organismen der Wassersäule dar. In den Eingeweiden der Ammoniten findet man gelegentlich Nahrungsreste von solchen Tieren wie winzigen Crustaceen oder Jungammoniten. Die in dem o.g. Fall gefundenen Isopoden waren zerbitzen. Auch heutzutage fressen moderne Cephalopoden (besonders Jungtiere mit noch nicht fertig ausgebildeten Kiefern) marine Isopoden.

Aptychenträgende Ammoniten waren in Jura und Kreide sehr divers (erheblicher Anteil an allen Ammonoidea) und dürften daher einen erheblichen Einfluss auf die marinen Nahrungsketten gehabt haben. Die Radiation neuer Gruppen von Plankton könnte die Radiation aptychenträgender Ammoniten im Lias und dann erneut in der Kreide gefördert haben.

Das Aussterben der letzteren an der KTG ist erklärbar durch den Zusammenbruch der marinen Nahrungsketten; abrupter Rückgang in verschiedenen Plankton-Gruppen. Rätselhaft ist dagegen, weshalb auch die nicht unmittelbar vom Plankton abhängigen Phylloceraten und Lytoceraten ausstarben, während die offenbar ähnlich lebenden Nautiliden überlebten. Mögliche Erklärung: alle neu geschlüpften mesozoischen Ammoniten hatten Schalengrößen von 0,5 bis 1,8 mm (also viel kleiner als frisch geschlüpfte moderne Nautiliden), was dafür spricht, dass die jungen Ammoniten auf kleines Plankton als Lebensgrundlage angewiesen waren. Der abrupte Zusammenbruch des verfügbaren Planktons dürfte damit den frisch geschlüpften Ammoniten aller Gruppen (also auch der Lytoceraten und Phylloceraten) sowie den planktonabhängigen adulten Ammoniten die Nahrungsgrundlage entzogen haben (Sci. 331, 37 + 70)

Palaeoctopus (im unteren Turon und Santon; Pal. 51, 1129) als früher Octopus-Fund (neuerdings werden Kraken aber ab Dogger angegeben: *Proteroctopus* im Callov). (Eine Art aus dem Turon Mexikos wurde zwar später als *Coelacanth* identifiziert, die Funde aus Libanon (*P. newboldi*) haben aber weiterhin Bestand!). Inzwischen wurden zwei weitere Gattungen (*Keuppia*, *Styletoctopus*) aus dem ob. Cenoman (95 MA) des Libanons beschrieben, sehr ähnlich modernen Octopoda.

Im Jahr 2000 wurde allerdings ein octopus-artiges Fossil aus dem Oberkarbon von Mazon Creek beschrieben (s. O-Karbon, Coleoidea). Nach aktuellen Angaben sollen Octopoda und Cirroctopoda aber zwischen Toarc und Unter-Turon entstanden sein (Pal. 51, 1129). Im Jahr 2009 wurden dann drei Taxa der Octopoda aus dem ob. Cenoman des Libanons beschrieben, darunter *Styletoctopus* aus der rezenten Familie Octopodidae. Den neuen Funden zufolge ist es möglich, dass sowohl Octopoda wie Cirroctopoda von loligosepiiden Vampyromorphida abstammen und dass die Linie der Octopoden viel früher abzweigte als bisher angenommen. Apomorphien der Octopoden wie der Verlust von Flossen und Cirren müssen vor dem Cenoman erschienen sein (Pal. 52, 65).

Aus dem Campan Japans wurde ein Coleoiden-Kiefer aus der ÜF Architeuthoidea/Subordnung Oegopsina beschrieben (*Yezoteuthis giganteus*); die Länge des Oberkiefers (9,7 cm) spricht für eine Körpergröße ähnlich dem rez. *Architeuthis* (J. Palaeont. 80, 138). Weitere Kiefer aus dem Santon/Campan von Kanada und Japan, die den Ordnungen Vampyromorphida und Cirroctopodida zugeordnet wurden; Kiefer wesentlich größer (äußere Lamellen bis 67 mm lang) als bei modernen Vampyromorphida und Cirroctopodida; daneben auch ein Kiefer, der zu den Octopodida gehören könnte (J. Pal. 82, 398).

1996 wurde eine Hypothese publiziert, wonach Kraken (Octopoda) von Ammoniten abstammen, die ihre Schale reduziert haben. Grundlage der Hypothese sind ab dem höheren Jura auftretende heteromorphe Ammoniten mit planspiralen, turmschneckenartigen oder unregelmäßigen Gehäusen, deren letzte Windung sich von der übrigen Schale löst und eine U-förmige Röhre bildet; die Wohnkammer öffnet sich in diesen Fällen meist nicht zum freien Wasser hin, sondern zum Gehäuse, was Ernährung und Fortbewegung erheblich erschwert haben muß. Bauchig erweiterte Wohnkammern, die den halben Gehäuseumfang einnehmen und zur Mündung hin einengen, wie sie bei einigen anderen Ammoniten gefunden wurden, schränken die Manövrierfähigkeit ein. In jedem Fall muß es sich um Altersstadien handeln, da ein weiteres Wachstum aus funktionellen Gründen nicht mehr möglich und auch nicht dokumentiert ist. Bei den Scaphitaceen weisen die (männl. Tieren zugeordneten) Mikrokonchen Gehäusefortsätze auf, die die Öffnung weitgehend verschließen, so daß es sich um ein geschlechtsspezifisches Merkmal handelt, das einen Zusammenhang mit der Fortpflanzung nahelegt.

Bei den Makrokonchen der Scaphitaceen sowie den anderen Formen mit aberranter Endkammer soll es sich dagegen um weibliche Tiere gehandelt haben, die Eier in die vergrößerte Wohnkammer ablegten und daraufhin starben. Die Schalen wären eine Zeitlang mit dem toten Muttertier gedriftet und hätten zur Ausbreitung beigetragen. Hierfür sprechen kleine Pyritgebilde (Durchmesser unter 1 mm) in den Endkammern, die als dotterarme Eier gedeutet werden. Diese Eigröße dürfte für die Entwicklung der Anfangskammer (Protoconch) gereicht haben, anschließend sollen sich die Jungtiere von den mütterlichen Resten ernährt haben.

Hier ergeben sich Parallelen mit der rez. Krakengattung *Argonauta*, deren Eier ebenfalls knapp 1 mm groß sind und in einer pelagisch treibenden Schale abgelegt werden (die Eier aller anderen Cephalopoden sind deutlich größer, bei *Nautilus* bis 45 mm, und werden einzeln oder in einem Eisack zu mehreren an Substraten abgelegt; viele Octopoden betreiben eine Brutpflege, indem sie die Eier in leere Schneckenhäuser ablegen und zum Teil bewachen). Das Gehäuse der Argonauten wird von den Weibchen als sekundäre, ungekammerte äußere Schale mit Hilfe von Armdrüsen gebildet und ist somit nicht mit der ursprünglichen Molluskenschale homolog; in ihm wachsen die Jungen zu Hunderttausenden heran und werden dann vom Weibchen nahe der Wasseroberfläche entlassen.

Man vermutet nun, daß die Vorfahren der Argonauten (*Argonauta* selbst erst ab Oligozän nachweisbar) leere Ammonitenschalen zur Eiablage benutzt haben und die Fähigkeit erlangt haben, diese durch Sekrete zu reparieren bzw. zu erweitern. Als nach der KTG keine Ammonitenschalen mehr verfügbar waren, wurde auf vollständige

Schalenbildung umgestellt. Demzufolge wäre die Argonautenschale nach der Hohlform eines Ammonitengehäuses entstanden, was die Ähnlichkeit erklären würde. (Bis hierhin besagt die Theorie also *nicht*, dass sich die Argonauten selbst von den Ammoniten ableiten).

Eine Erweiterung dieser Theorie (die bereits 1922 formuliert wurde) besteht nun darin, die Argonauten selbst aufgrund der kleinen Eier und Brutbiologie als Abkömmlinge spezialisierter Ammoniten aufzufassen. Da *Argonauta* hinsichtlich der Brutbiologie innerhalb der Octopoda eine Sonderrolle einnimmt, müßte dann *Argonauta* aus den Octopoda ausgegliedert werden, bzw. die Octopoda wären nicht monophyletisch. Möglicherweise war die gemeinsame Stammart ein achtarmiger, dibranchiater Ammonit.

Die vermutete Funktion der aberranten Wohnkammern als Brutraum könnte bereits auf die ersten aberranten Ammoniten, die aus dem Perm bekannt sind, zutreffen. Sie kam nur für jene Arten infrage, deren Ökologie eine einmalige Reproduktion zuließ bzw. erforderlich machte. Rezente Octopoden wachsen in 1 - 3 J. zur vollen Größe heran, um sich einmal fortzupflanzen, während *Nautilus* langsam und kontinuierlich wächst mit zahlreichen Reproduktionsphasen und damit die ältere Fortpflanzungsweise der Cephalopoden widerspiegelt.

Allerdings geht man neuerdings von einer Entstehung der Brutschalen unabhängig von den Ammoniten aus: sie entstanden wahrscheinlich im Paläogen, um die Probleme mit der Versorgung des Laichs zu lösen, als Octopi zu einer epipelagischen Lebensweise im offenen Ozean übergingen. Die Form und Skulptur der Bruschale resultiert aus hydrodynamischen Anforderungen und hat nichts mit einer Abstammung von Ammoniten – oder Kooptierung von Ammonitenschalen – zu tun. Die Schalen schützen die Eier vor ultraviolettem Licht; dies wurde erforderlich, weil das Habitat der Argonauten nahe unter der Wasseroberfläche liegt (J. Palaeont. 79, 520).

Am Ende der Kreide (plötzliches) **Aussterben** der Ammoniten, Belemniten i.e.S. (s. IVANOV: nach neuen Studien erlöscht die O der Belemniten an der KTG, die eozänen Formen sind anderen Gruppen der Coleoidea zuzuordnen), Belemniteuthidae (Schwestergruppe der Belemniten i.e.S., ab Perm; lt. Sepk. aber schon im ob. Kimmeridge erloschen), vieler Gastropodenfamilien, der Pachydonta-Muschelfamilie der Hippuriten und Rudisten (seit Malm, naA U-Kreide; lt. Sepk. überlebte aber eine Gattung [*Paramonopleura*] bis ins ob. Paläozän) sowie der älteren Kalmarfamilien Proto- und Mesoteuthoidea (seit Lias). Bei den Nautiliden (als Tiefseebewohner im Gegensatz zu den Ammoniten der Flachmeere) überleben 5 - 6 Gattungen: *Aturoidea* (Santon bis Eozän), *Cimomia* (Kimmeridge bis unt. Oligozän), *Cymatoceras* (Bathon bis ob. Oligozän), *Deltoidonautilus* (Alb bis unt. Oligozän), *Eutrephoceras* (Callov bis ob. Miozän), *Hercoglossa* (unt. O-Kreide bis Eozän, nach Sepk. aber nur Dan bis M-Eozän); *Aturia* erscheint im Paläozän (bis Miozän), *Nautilus* im M-Eozän.

Neuere Daten deuten darauf, dass die Ammoniten schon in den letzten Jahrhunderttausenden vor der KTG stark zurückgingen. Der Rückgang soll in den Tropen und Subtropen begonnen haben und sich dann in gemäßigtene Breiten ausgebreitet haben. In NO-Brasilien erreichten nur 2 Gattungen das obere Maastricht und erloschen innerhalb der letzten 0,3 MA vor der KTG. In Kolumbien und Mexiko erreichte nur *Sphenodiscus* das obere Maastricht und überlebte möglicherweise kurz ins Paläozän. In Chile fand ein gradueller Rückgang der Ammoniten innerhalb der letzten 10 m Sediment vor der KTG statt; Totalextinktion noch vor der KTG; keine Ammoniten in den letzten 5 m. In Brasilien finden sich *Pachydiscus* und *Diplomoceras* bis 0,8 – 1 m unterhalb der KTG und damit in die letzten 0,3 MA vor der KTG.

Allerdings könnten auch die starken Veränderungen des Meeresspiegels zu dieser Zeit eine Rolle gespielt haben, wenn sich der Ammonitennachweis im Profil ändert. Die Ammonitenhäufigkeit nimmt in den letzten Metern vor der KTG jedoch auch dort ab, wo die Erhaltungsbedingungen gleich geblieben sind. Insgesamt zeichnet sich ab, dass zumindest in den Tropen und Subtropen die Ammoniten schon einige Jahrhunderttausende vor der KTG zurückgingen und mit Ausnahme von *Sphenodiscus* schon vor der KTG erloschen. In gemäßigten Breiten (z.B. Biskaya: SW-Frankreich, N-Spanien) reichen die Ammoniten bei unveränderter Diversität bis nahe an die KTG. In (sub-)tropischen Gebieten konnten sich dagegen nur wenige Taxa ins obere Maastricht halten, so wie *Sphenodiscus*, der sich sehr gut an veränderte Umweltbedingungen anpassen konnte, und

kosmopolitische Taxa wie *Pachydiscus* und *Diplomoceras*, alle anderen starben schon vorher aus (Acta Pal. Polonica 57: 717).

Die Annahme, dass *Sphenodiscus* bis ins Paläozän überlebt haben konnte, beruht darauf, dass man sehr gut erhaltene *S. pleurisepta*-Fossilien in Amargos (Mexiko) innerhalb sphäruhlen-reicher siliklastischer Sedimente findet, die selbst Sphaeruliten in der Wohnkammer aufweisen. Die Ammoniten sind zu gut erhalten, als dass sie weit transportiert worden sein könnten. Die Sedimente nicht direkt zonierbare Ablagerungen aus Aufarbeitungshorizonten in Kanälen. Wie sich aus zahlreichen Indizien ergibt, müssen diese Sedimente nach der KTG abgelagert sein. Die Sphaeruliten müssen aus älteren Sedimenten stammen und durch Aufarbeitung umgelagert, d.h. aus küstennahen Ablagerungen dorthin verfrachtet. Sicher ist, dass die Sphaeruliten nicht auf direkten Fallout zurückgehen.

Darauf deuten auch Austern, die offenbar nach der KTG aus Zentralasien (das vermutlich weniger vom Impakt betroffen war) in die Golfregion eingewandert sind. Die lokalen Austern sind durch den Impakt ausgestorben (*Flemingostrea* u.a.); deren Nische wurde dann durch eine aus Asien einwandernde Austernart (*Gorizdrella gorizdroae*) aufgefüllt, die sich in diesen Sedimenten findet. *Gorizdrella* erscheint unmittelbar unterhalb der mit sphaerulitenhaltigen siliklastischen Sediment gefüllten Kanäle, und auch innerhalb dieses Sediments. Man vermutet, dass die Einwanderung erst nach dem Impakt erfolgte.

Die *Sphenodiscus*-Fossilien beweisen auf jeden Fall, dass diese Art in Mexiko die KTG – also das Impaktereignis – *mindestens* erreicht hat, und es ist zumindest möglich bis wahrscheinlich, dass sie auch kurzzeitig die KTG überlebt hat (GSA Bulletin 129: 331).

Bemerkenswert ist eine 12 mm große *Puzosia* (*Bhimaites*) in burmesischem Bernstein (33 x 29 x 9,5 mm). Von ihrem Erhaltungszustand her (mit grobem Sand im Innern und stellenweise abgeschmirgelter Außenschale) spricht einiges dafür, dass er einige Zeit als leere Schale am Strand gelegen hat, bevor er durch Wind und Wellen gegen einen nahen Baum geworfen wurde. In dem Bernstein fanden sich auch marine Schnecken. Da die Datierung des burmesischen Bernsteins immer noch unklar war, hilft dieser Ammonit, das Alter auf spätes Alb bis frühes Cenoman einzugrenzen. Der Bernstein enthält auch mindestens 40 Arthropoden sowohl terrestrischer wie mariner Herkunft (marin: Isopoda, terrestrisch: Acari, Araneae, Diplopoda, Blattodea, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera). Weder der Ammonit noch die marinen Schnecken weisen Weichgewebsreste auf, es fehlt ein Teil der Wohnkammer des Ammoniten. Es handelte sich offenbar bereits um tote Tiere und leere Schalen; wahrscheinlich fiel das Harz von küstennahen Bäumen (wahrscheinlich Araukarien) auf den Strand und fing sowohl terrestrische Arthropoden wie auch auf dem Strand liegende Schalen ein (PNAS 116: 11345).

Auch das Aussterben der **Belemniten** an der KTG ist keinesfalls gesichert: Sepk. weist mit *Bayanoteuthis* aus dem ob. Eozän einen einzigen Nachzügler der Belemnitida (lt. Sepk. ab unt. Namur, naA ab Carn) aus dem Tertiär aus. Gattungen wie *Belemnosella* (U-Eozän) und *Beloptera* (ob. Paläozän bis unt. Oligozän) wurden aber zu den Sepiida gestellt, Belopteridae neuerdings zu den Spirulida.

Untersuchungen an modernen Cephalopoden zeigten, dass Merkmale ihrer Schalen mit ihrer Physiologie und Stoffwechselaktivität korrelieren (Sci. Rep. 10: 2950). Als Kriterium wählte man die Bildung neuer Kammern (Kammervolumen) in Reaktion auf externe Stimuli wie veränderte Umweltbedingungen (Kammervolumen im Verlauf der Ontogenie bei Nautiliden, Coleoiden und

Ammonoideen). Abrupte Änderungen im Kammervolumen gelten als Hinweis auf niedrige Stoffwechselraten.

Bei modernen und fossilen Nautiliden nimmt das Kammervolumen in der Ontogenie konstant zu; abrupte Verminderungen des Kammervolumens erfolgen nur unter sehr extremen Bedingungen (z.B. bei Aufzucht im Aquarium); wild lebende Nautiliden zeigen keine unregelmäßigen Fluktuationen des Kammervolumens. Demgegenüber zeigen Ammonoidea sowie der moderne Coleoide *Spirula* abrupte Verminderungen des Kammervolumens auch unter natürlichen Lebensbedingungen. Kleine Kammervolumina bei Ammonoideen könnten auf verminderten Sauerstoffgehalt, verringerte Verfügbarkeit von Nahrung oder toxische Stoffe im Meerwasser zurückzuführen sein. Bei der rezenten *Sepia officinalis* nimmt der Abstand zwischen den Lamellen (der mit der Wachstumsrate korreliert) bei schlechter Verfügbarkeit von Nahrung ab; auch die Temperatur ist von Einfluss.

Hinsichtlich der Stoffwechselraten verfolgen viele Coleoiden die Strategie „live fast, die young“; viele Coleoiden weisen sehr hohe, allerdings auch sehr variable Stoffwechselraten auf, während *Nautilus* ca. 20 Jahre alt wird, einen geringen Energiebedarf und eine niedrige Stoffwechselrate hat. Abrupte Einbrüche des Kammervolumens werden daher als Indiz für höhere Stoffwechselraten gesehen (auch für *Spirula* gibt es isotopische Indizien für eine höhere Stoffwechselrate im Vergleich zu *Nautilus*). Der hohe Energiebedarf der Coleoiden (und offenbar auch der Ammoniten) machte sie anfällig für ungünstige Lebensbedingungen, und diese wirken sich dann auf das Schalenwachstum und das Kammervolumen aus. Die demzufolge höhere Stoffwechselrate der Ammoniden korreliert mit ihren vermeintlich guten Fortbewegungsfähigkeiten und der näheren phylogenetischen Nähe zu Coleoiden im Vergleich zu *Nautilus*.

Nach dem KT-Impakt dürfte die Übersäuerung des Ozeanwassers zu einem dramatischen Einbruch der Primärproduktion und der Verfügbarkeit planktonischer Tiere geführt haben und dadurch die Nahrungsversorgung der Ammoniten drastisch verschlechtert haben. Aufgrund höherer Stoffwechselraten im Vergleich zu den Nautiliden benötigten sie mehr Nahrung pro Zeiteinheit und waren anfälliger für ungünstige Lebensbedingungen. Darauf reagierten dann die Ammoniten mit verlangsamtem oder ausbleibendem Wachstum des Weichkörpers und reduzierter Größe der Körperkammer; die Schalensekretion verringerte sich, und damit auch die Abstände zwischen den Septen; die neu gebildeten Kammern des Phragmokons fielen dadurch kleiner aus. Die verringerte Verfügbarkeit von Nahrung betraf ganz besonders Schlüpflinge, da sie über geringere Energiereservoirs verfügten. Ammonoideen hatten nur kleine Schlüpflinge (< 2 mm); Nautiliden-Schlüpflinge (> 10 mm) konnten aufgrund ihres niedrigeren Stoffwechsels ihr Wachstum aufrechterhalten und damit längere Phasen von Nahrungsmangel überleben. Neben möglichen anderen Faktoren dürfte daher die Kombination aus hohen Stoffwechselraten und kleinen Schlüpflingen für das Aussterben der Ammoniten während der Krise der Primärproduktion verantwortlich sein. Nautiliden-Schlüpflinge hatten allein schon aufgrund ihres um eine Größenordnung größeren Durchmessers und einer demzufolge um drei Größenordnungen größeren Körpermasse wesentlich mehr Reserven. Allerdings überlebten auch einige Coleoiden mit vermeintlich hohen Stoffwechselraten die KTG; der genaue Grund für ihr Überleben ist nicht bekannt, aber Unterschiede in Fruchtbarkeit, Größe der Schlüpflinge, Bewegungsfähigkeit und makrophagische Ernährungsstrategie könnten sie vor dem Aussterben bewahrt haben. Belemniten mit ihren ebenfalls kleinen Schlüpflingen starben ebenfalls aus, Vampyromorpha (die Vorfahren moderner Octopodidae) mit ihren vermutlich größeren Schlüpflingen überlebten (Sci. Rep. 10: 2950).

arth-arth okre

ARTHROPODA:

Onychophora: Ein Nachweis in Bernstein aus Myanmar (99 MA) belegt, dass die Onychophoren nicht – wie bisher angenommen – von Afrika kommend über Indien, sondern über Europa Südostasien erreichten. Große Ähnlichkeit mit den modernen Onychophora Indiens, allerdings sind bei ihnen die Augen inzwischen verloren gegangen. Weltweit gibt es nur 3 Onychophorenfossilien im Bernstein.

Myriapoda: im burmesischen Bernstein finden sich 13 von 16 rezenten Ordnungen der Diplopoda, 4 der 5 rezenten Ordnungen der Hundertfüßer (Scutigermorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha und Geophilomorpha) sowie Nachweise für beide Familien der Symphyla (ScutigereLLidae und Scolopendrellidae). Älteste Nachweise von: Platydesmida, Polyxenida, Glomeridesmida, Glomerida, Siphonophorida, Polyzoniida, Siphoniulida, Spirostreptida, ScutigereLLidae und Scolopendrellidae (Check List 14: 1131).

Chelicerata:

Milben: ungewöhnlicher Parasitismus ohne rez. Analogon in 79 MA altem Bernstein: eine larvale Milbe (aus der rez. Fam. Erythraeidae) auf einer Mücke der rez. G *Metriocnemus*. Dies ist das erste Beispiel für einen fossilen Parasitismus ohne rez. Gegenstück.

Ältester Nachweis der Opilioacarida unter den Milben (Acariformes: ab Siegen) im burmesischen Bernstein (Cenoman), fraglich zur rezenten Gattung *Opilioacarus* gestellt (? *O. groehni*). Rezent weisen die Opilioacarida ein Reliktvorkommen (12 Gattungen, 39 Arten) in tropischen/subtropischen Gebieten mit wenigen Nachweisen in Südeuropa auf; früher weiter im Norden verbreitet (baltischer Bernstein: rez. Gattungen *Opilioacarus*, *Paracarus*). Opilioacarida stellen eine basale Linie der Milben dar und entstanden wohl schon vor dem Auseinanderbrechen von Pangäa (Natwiss. 101: 759).

Immensmaris (zur rezenten UO Parasitengona) aus dem burmesischen Bernstein ist mit 1 cm Körperlänge die größte fossil bekannte Milbe. Auch heute können Parasitengona mehrere Millimeter groß werden, rezent ist die Riesensamtmilbe (*Dinothrombium*) mit 14 mm KL die größte Milbe. Rezent ca. 50.000 Milbenarten.

Ältester Nachweis der **Palpigradi** im burmesischen Bernstein (Cenoman). Sehr kleine Arachnida (1 – 3 mm), nächster Nachweis im Pliozän und rezent.

Erstnachweis von Zecken im burmesischen Bernstein (99 MA), sowohl mit den rezenten Familien Ixodidae (vertreten durch *Cornupalpatum* auf einer Feder eines nonavianen Theropoden oder gar Vogels, wofür die Asymmetrie der Fahne spricht) und Argasidae (jeweils ältester Nachweis der Familien) wie der ausgestorbenen Familie Deinocrotonidae (*Deinocroton*). Die Deinocrotonidae sind die Schwestergruppe der rezenten Nuttalliellidae (monospezifisch) und starben offenbar aus, als die befiederten nonavianen Dinosaurier erloschen. Bei zwei Individuen dieser Gattung aus demselben Bernstein wurden anhängende 0,3 mm lange Abwehr-Pfeilhaare von Larven von Speckkäfern gefunden. Da diese Larven und deren Pfeilhaare häufig in Vogelnestern gefunden werden, vermutet man, dass die beiden Zecken aus einem von Speckkäfer-Larven befallenen Nest stammen. Bei einem anderen Exemplar dieser Art hatte das Volumen auf das 8,5-Fache zugenommen, was dafür spricht, dass es sich mit Blut vollgesogen hatte.

Drei der vier Zeckenfamilien (davon eine ausgestorben) sind im burmesischen Bernstein nachweisbar und ernährten sich offenbar vom Blut der befiederten Dinosaurier (Nature Comm. 8; Art. 1924). Auch die rezente Zeckengattung *Amblyomma* war schon vor 100 MA im burmesischen Bernstein vertreten. Auch heutige Arten der Gattung befallen überwiegend Reptilien (z.B. Warane) (Nat. Commun. 8: 1024; Natwiss. Ru. 2/2018: 82).

Orchestina (aus der F Oonopidae = Zwergsechsaugenspinnen, pantropisch) aus burmesischem Bernstein (Cenoman, evtl. sogar Alb) ist die älteste rez. Spinnengattung (Palaeont. 49, 229).

Krebse: In der UKL **Cirrepedia (Rankenfüßer**, lt. MÜLLER ab O-Gotl.) erscheint die UO **Balanomorpha = Operculata = Seepocken** (ein unsicherer Fund aus dem Devon: *Palaeocreusia*). Bei den **Decapoda** rez. Gattungen *Porcellana*, *Notostomus* ab Cenoman, *Chiiengphoherus* im Santon, weitere moderne Gattungen in der höheren O-Kreide.

Eine Studie an **Ostracoden** aus der Oberkreide (84 – 66 MA) Nordamerikas (dem Meer, das Nordamerika teilte) zeigte, dass stark geschlechtsdimorphe Arten mit höheren Extinktionsrisiken einhergingen. Männchen können bei Ostracoden (viel) größer, aber auch kleiner als Weibchen sein und haben eine andere Körperform (Weibchen benötigten zum Beispiel in ihrer Schale Platz für die Fortpflanzungsorgane). Taxa, bei denen die Männchen deutlich größer waren als die Weibchen und sich stark unterschieden, hatten ein bis zu zehnmal höheres Aussterberisiko. Selektion zugunsten männlichen Fortpflanzungserfolgs kann zu Eigenschaften führen, die für Weibchen ungünstig sind – Weibchen haben aber einen größeren Einfluss auf den Fortpflanzungserfolg einer Population. Beispielsweise benötigen größere Männchen mehr Nahrung – ggf. zulasten der Weibchen, was den Fortbestand der Art bei Nahrungskrisen stärker gefährdet als weniger sexualdimorphe Arten (Nat. 556: 315).

Erstnachweis von **Süßwasserkrabben** (Decapoda: Brachyura) im O-Campan Frankreichs (heute 1500 Arten; bisher waren nur Potamidae, Potamonautidae und Trichodactylidae fossil bekannt, der älteste Nachweis stammen aus dem M-Eozän, darunter Trichodactylidae, die eine eigene Linie von Süßwasserkrabben darstellen, die unabhängig von den anderen Krabben zum Landleben überging). Die Funde (*Dinocarcinus*), ad Portunoidea s.l., stammen aus einem Süßwasser- bzw. terrestrischen Kontext, auch wenn die Portunoidea heute im marinen Kontext leben. Es handelt sich bei *Dinocarcinus* um den ältesten Nachweis kontinentaler Brachyura. Es ist unklar, ob es sich um primäre oder sekundäre Süßwasserkrabben handelt (primär: kompletter Lebenszyklus außerhalb des Meeresbereichs); die Funde belegen aber, dass es mehrfach unabhängig verschiedenen Linien von Brachyura gelang, terrestrische Systeme (wie Süßwasser) zu besiedeln. Brachyura stellen die Mehrheit aller auf dem Festland (einschl. Süßwasser) lebenden Decapoda.

Neben den Brachyura gelang es aber auch mehreren anderen Gruppen von Decapoden, das Süßwasser zu besiedeln (Dendrobranchiata, Caridea, Aciidea, Astacidea, Anomura). Süßwasser-Garnelen sind ab Barreme bekannt, Flusskrebse (Astacoidea) ab der O-Trias (Sci. Rep. 9: 20220).

Insekten:

Besonders bedeutend ist der 99 MA alte Bernstein aus Myanmar. Etwa jeder 100. Bernstein enthält eine Inkluse!

- erste **Gallwespen** (ÜF Cynipoidea)
- **Stabheuschrecken**, die modernen Formen ähneln und sich durch das Imitieren der Form eines Ästchens tarnen, im burmesischen Bernstein (*Elasmophasma*, 99 MA)
- erster Nachweis einer **Insektenbestäubung** (93 MA): mit einer Blüte zusammen fossilisierte Schnake (*Helius botswanensis*), offenbar identisch mit rez. Arten der Gattung *Helius*. Die Länge des Rüssels paßt zur Blütentiefe.
- eine Spitzkopfizikade (O Fulgoromorpha) imitierte Baumrinde, um unentdeckt zu bleiben (*Mimaplax*) (Tarnfärbung) (Sci. Rep. 9: 13112)
- **Ameisen (Formicidae)**: ab Apt (s. U-Kreide), in der frühen O-Kreide weitere Taxa: *Sphecomyrma* und *Baikurus* (beide Turon, 92 MA und Santon) sowie zwei Vertreter der rezenten UF Ponerinae (Turon, 92 MA; *Brownimecia*, *Canapone*) und der UF Formicinae (bereits mit Acidopore, d.h. Fähigkeit, Ameisensäure zur Verteidigung zu versprühen; ebenfalls Turon, 92 MA); allesamt Bernsteininklusen (PNAS 97, 13678). Bei diesen Ameisen ist bereits Arbeitsteilung sowie die Metapleuraldrüse nachweisbar, die antibiotikaartige Substanzen produziert, die die Nester bzw. Brut vor Bakterien und Pilzen schützen. (Heute machen die Ameisen 25 % der tierischen Biomasse im amazonischen Regenwald aus). Die kladistische Analyse der aus dem turonischen Bernstein bekannten Ameisen spricht für eine Entstehung der Ameisen vor ca. 130 MA, was in Einklang mit der Verwandtschaft der Ameisen mit den Wespenfamilien Vespidae (Soziale Faltenwespen) und Scoliidae (Dolchwespen) steht. Cytochrom-b-molekularkladistische Studien, die für die Entstehung der Ameisen im Lias sprechen, erscheinen aufgrund der fossilen Überlieferung und Verwandtschaftsverhältnisse unrealistisch. Die Dominanz in den terrestrischen Ökosystemen erlangten die Ameisen aber erst im Tertiär. Primitivste rezente Ameisenart ist *Nothomyrmecia macrops* aus Australien, fossile Verwandte sind aus der O-Kreide Nordamerikas, dem Alttertiär Europas und Südamerikas bekannt.
In der O-Kreide Utahs fanden sich Nester von sozialen Insekten (*Socialites tumulus*), am ehesten von Ameisen (ähneln den Nestern von Ameisen stärker als den von Termiten) (Kaiparowits Formation; J. Palaeont. 80, 768).
- **Totengräber** (Käfer): rezente Gattung *Nicrophorus* ab M-Kreide (Bernstein aus Myanmar), Vorläufer der UF Nicrophorinae (ad Familie Silphidae = Aaskäfer) schon im M-/O-Jura (Daohugou). Die elterliche Sorge um den Nachwuchs, wie sie heute für die Totengräberkäfer typisch ist, findet sich (aufgrund bestimmter anatomischer Merkmale) erstmals bei Nicrophorinae der Jehol Biota (PNAS 111: 14170).
- **Stachelkäfer** (= Ufam. Hispinae aus der Familie Chrysomelidae; rez. umfasst diese Unterfam. 6000 Arten; Fam. **Blattkäfer** = Chrysomelidae: 38000 Arten), die typische und sehr spezifische Fressspuren auf eingerollten, jungen Blättern von Ingwergewächsen hinterlassen, sind als Körperfossilien zwar erst seit dem M-Eozän nachgewiesen, müssen aber aufgrund ihrer spezifischen Fressspuren, die auch auf Blättern aus Maastricht und Eozän gefunden wurden (*Zingiberopsis*, zur Fam. Zingiberaceae, von unt. O-Kreide bis U-Oligozän nachweisbar), schon in der Oberkreide existiert haben. Damals wie heute sind die Larven dieser Käfer auf die eingerollten, jungen Blätter ingwer- und helikonienartiger Gewächse der Ordnung Zingiberales spezialisiert, die im unteren Stockwerk tropischer Wälder der westlichen Hemisphäre gedeihen. Da es sich bei Zingiberales um die am weitesten abgeleiteten Monokotylen handelt, bei den Hispinae um die spezialisierteste Gruppe der Blattkäfer, dürfte das gemeinsame Auftreten dieser Pflanzengruppe und dieser Käfer auf eine Koevolution in der höheren Oberkreide schließen lassen. Die Schwestergruppe der Hispinae (Sagrinae, rez. 5000 Arten) ist seit dem Campan durch Körperfossilien nachweisbar. Wenn moderne Käfer in der höheren Oberkreide präsent waren, ist anzunehmen, dass auch

andere fossil bisher nicht belegte Käferfamilien damals existierten und gleichzeitig mit den Angiospermen evolvierten.

Offenbar wurden zunächst basale, phytochemisch einfache Zingiberales von basalen Hispinae kolonisiert (von denen sich die verschiedenen Hispinae-Gatt. ableiten, die heute Helikonien besiedeln; Helikonien stehen basal innerhalb der Zingiberales und besitzen keine Abwehrstoffe gegen Stachelkäferlarven), gefolgt von einer adaptiven Radiation spezialisierter Hispinae auf Zingiberaceae (am weitesten abgeleitete Gruppe der Zingiberales) spätestens ab Maastricht. Helikonien werden wegen ihrer geringen Anzahl phytochemischer Substanzen von zahlreichen Stachelkäferarten besucht, während sich nur wenige Arten an die höheren, phytochemisch komplexeren Zingiberaceae anpassen konnten (die Heliconiaceae stehen innerhalb der Zingiberales basal, die Zingiberaceae sind abgeleitet). Die Hispinae, die sich auf Monokotylen spezialisierten, sind ihrerseits eine abgeleitete Gruppe der Blattkäfer.

Diese Interaktionen blieben über mehr als 66 MA und über alle tertiären Klimaveränderungen hinweg stabil. Rezente Blattkäfer zeigen allgemein eine geringe ökologische Flexibilität; viele Arten ernähren sich nur von einer einzigen Futterpflanze. Die adaptive Radiation der Käfer (rez. > 100000 Arten) dürfte daher unmittelbar nach bzw. parallel zur Radiation der Angiospermen erfolgt sein.

Bereits 84 % der in der M-Kreide vor 100 MA lebenden Insekten gehören zu rez. Familien (Tertiär: 100%) - im Vergleich zu 20 % der Tetrapodenfamilien (Jura-Kreide-Grenze: 10%). Andererseits leben heute noch 50 % der Muschelfamilien der Trias, aber nur 10 % der triassischen Insektenfamilien. Die Extinktionsrate der Insekten nahm nach dem Jura stark ab, es erfolgte eine Verschiebung von den paläozoischen Familien mit hohen Extinktionsraten zu den mesoneozoischen mit nur halb so hohen Extinktionsraten. Das Auftreten der Angiospermen erhöhte die Insektendiversität nicht auf dem Level der Familien, aber die bereits zuvor erfolgte Insektenradiation könnte die Expansion der Angiospermen gefördert haben; die Radiation der modernen Insekten begann nämlich bereits in der M-Trias mit einem linearen Trend, der stetig bis zum Ende der Kreide anhielt. Selbst die KTG hatte im Gegensatz zur PTG keinen nachweisbaren Effekt auf die Insektenfauna. In der Kreide waren schon zahlreiche rez. Gatt. vertreten (Honigbiene *Trigona*; Schnake *Helius* vor 93 MA, Nachtfalter *Stigmella* vor 89 MA).

Bienenwolfwespen (solitär lebend) kultivieren antibiotika-produzierende *Streptomyces* nach molekularen Uhren bereits seit der obersten Kreide (mindestens seit 68 MA). Sie verteidigen auf diese Weise ihre Larven gegenüber bestimmten pathogenen Pilzen. Der gemeinsame Vorfahr der modernen Bienenwölfe erlangte diese Bakterien aus dem Mikrobiom des Erdbodens; seither werden die Symbionten von den Müttern auf ihren Nachwuchs über Brutzellen und Kokon-Oberflächen weitergegeben; es kommt gelegentlich auch zur Übergabe der Symbionten zwischen nicht verwandten Individuen (z.B. bei Benetzung anderer Nester) und selten auch zu einer neuen opportunistischen Aufnahme aus der Umgebung. Allerdings blockieren die Wespen die Weitergabe nicht-nativer Bakterien an ihren Nachwuchs – obwohl sich diese Bakterien in den Antennaldrüsen der infizierten Wespen ansiedeln, werden sie nicht an die nächste Generation weitergereicht. Es besteht also ein unbekannter Mechanismus, um einen spezifischen Symbionten über Millionen von Generationen stabil zu behalten und eine Verdrängung dieses Symbionten durch neu aus der Umgebung aufgenommene *Streptomyces*-Stämme zu unterbinden (PNAS 111: 6359).

Taumelflügler (Tarachoptera): Insektenordnung, die für 99 MA alte Fossilien aus dem burmesischen Bernstein aufgestellt wurde (Alter des burmesischen Bernsteins: 98 +/- 0,6 MA). Die Ordnung ist von keiner anderen Fundstelle bekannt.

Flügelschuppen wie bei Schmetterlingen, aber von diesen unabhängig entstanden (Köcherfliegen haben keine Flügelschuppen). Flügel nur etwa 3 – 4 mm lang, keine stechenden Mundwerkzeuge, Ernährung wahrscheinlich von Pilzsporen oder Pollen. Beschuppung der Vorder- und Hinterflügel wie bei Schmetterlingen, aber die Schuppen haben eine andere Form und Struktur. Die Tiere lebten wohl auf Bäumen in Rissen und Klüften der Borke und flogen nur selten. Ihre Larven kommen vielleicht als Blattunterminierer infrage; Blätter mit Blattminierungen finden sich ab dem Oberjura, bisher vermutete man Schmetterlingslarven als Urheber.

Die fehlende Kopplung zwischen Vorder- und Hinterflügel erlaubte nur einen taumelnden Flug. Da bei einer Art auf den Flügeln große Duftschuppen gefunden wurden, dürften sie bereits über Pheromone als Kommunikationsmittel genutzt haben, damit sich Weibchen und Männchen finden konnten. Die Anordnung der Duftschuppen spricht dafür, dass mehrere Männchen um ein Weibchen herumtanzten und untereinander konkurrierten.

Bisher sind 2 Gattungen mit 4 Arten bekannt. Die Abzweigung der Tarachoptera muss bereits vor der Dichotomie in Trichoptera (Köcherfliegen) und Lepidoptera erfolgt sein. Die Ordnung beruht bisher auf 14 Inkluden im burmesischen Bernstein. In diesem finden sich auch basale Schmetterlinge (Micropterigidae) sowie Motten aus der Gruppe der Glossata (die nicht rezenten Familien zugeordnet werden können) sowie fünf Familien von Köcherfliegen, die innerhalb der Köcherfliegen basal stehen. Während also Köcherfliegen und Schmetterlinge nur durch basale Taxa vertreten sind (beide Gruppen hatten eine Äderung der Flügel auf dem Niveau der Micropterigidae), sind die Taumelflügler schon weit abgeleitet sehr und spezialisiert, was auf eine längere Geschichte der Ordnung hinweist.

Kladogramm:

- Antliophora
 - Tarachoptera (+)
 - Trichoptera
 - Ab jetzt: SCHMETTERLINGE
 - Micropterigidae
 - Agathiphagidae
 - Heterobathmiidae + Glossata

In 5 kg Tilin-Bernstein (Myanmar) wurden 52 Arthropoden- und Pflanzenfossilien gefunden, wobei 34 Insekten mindestens auf Ordnungs-Ebene bestimmt werden konnten, dominiert von Hymenoptera und Diptera (zusammen 80 %), wie im Bernstein üblich (wobei auch Bias eine Rolle spielt, da diese Insekten eher im Bernstein eingefangen werden). Die Radiation der Kronenameisen war im Campan schon im Gange; sie erfolgte offenbar in den tropischen Regenwäldern der Oberkreide. Erster sicherer Nachweis der rezenten UF Ponerinae. Heute machen Ameisen 15 bis 20 % der tierischen Biomasse in tropischen Wäldern aus.

Die ältesten Nachweise von Ameisen stammen aus der Mittelkreide (Frankreich sowie Kachin-Bernstein/Myanmar des unteren Cenomans), die ältesten Kronenameisen aus dem Turon (Formicinae aus dem New Jersey Bernstein) und Dolichoderinae aus Bernstein des Campan von Kanada. Kompressionsfossilien aus dem Turon Botswanas werden fraglich zu den Ponerinae gestellt. Alle übrigen Ameisen aus der Zeit bis zum Campan gehören zu ausgestorbenen Subfamilien. Von diesen (wie Sphecomyrminae) wurden keine Exemplare im Tilin-Bernstein gefunden, was dafür spricht, dass nicht nur die Radiation der Kronengruppen-Ameisen schon voll im Gange war, sondern altertümliche Subfamilien vielleicht schon auf dem Rückzug. Die Ausbreitung der Angiospermen bot offenbar einen wichtigen Anlass für die Radiation der Kronen-

Ameisen (Ameisen machten im Tili-Bernstein 20 % der Insektenfossilien aus, in älteren Bernsteinafaunen nur um 2 %).
(Nat. Comm. s41467-018-05650-2).

Burmesischer Bernstein (Birmitt):

Bis Mai 2018 waren 37 Klassen, 99 Ordnungen, 510 Familien, 713 Gattungen und 916 Arten aus dem Bernstein bekannt; darunter 8 Klassen, 64 Ordnungen, 467 Familien, 656 Gattungen und 849 Arten von Arthropoden. Fossilliste:

https://www.nms.ac.uk/media/1157149/burmese-amber-taxa-v2018_1.pdf

Im burmesischen Bernstein finden sich Insekten, die sich von Federn nonavialear Dinosaurier (wahrscheinlich Coelurosaurier außerhalb der Pennaraptora) ernährten (*Mesophthirus*); da es sich nur um Nymphenstadien handelt, ist eine sichere taxonomische Zuordnung auf Ordnungsniveau (? Phthiraptera) nicht möglich. Das nächstjüngere Taxon, von dem man weiß, dass es sich von Tegumentstrukturen ernährte, ist die älteste fossil bekannte Laus, *Megamenopon rasnitsyni* aus dem Eozän Deutschlands (44 MA); sie ist bereits völlig modern und gehört zu den Amblycera. Blutsaugende Insekten sind dagegen bereits ab dem Jura bekannt (Nat. Comm. 10: 5424).

echi-echi okre

ECHINODERMATA: *Uintacrinus* mit bis 1 m langen Tentakeln (O Uintacrinida; aufs ob. Santon beschränkt). Die rez. O Bourgueticrinida erscheint im Turon (mit der rez. *Monachocrinus* ab ob. Santon).

Im Campan erlöschen die Hemicidaroida (Rhät bis Campan), die älteste Gruppe der Euechinoidea.

fisc-fisc okre

CYCLOSTOMATA: im Cenoman des Libanons *Tethymyxine*, der einzige fossile Vertreter der Kronengruppe der Schleimfische (Myxinoidea). Er steht bereits auf der Linie zu der rezenten Gattung *Rubicundus* und weist völlig moderne Merkmale auf (wie Schleimdrüsen usw.), die *Myxinikela* aus dem O-Karbon (Stammgruppen-Schleimfisch) noch fehlen. Weiteres s. U-Kambrium. Der Fund bestätigt die Monophylie der Cyclostomata und bringt damit die morphologischen Daten wieder in Einklang mit den molekularen (PNAS 116: 2146).

CHONDRICHTHYES: absolutes Maximum der Diversität. Auftreten der UO **Sägefische** (rez. *Pristis* ab Eozän, *Hemipristis* ab M-Eozän). Nach UNDERWOOD (s. U-Trias) erscheinen in der Oberkreide folgende rez. Familien der Neoselachier:

Squalea:

Chlamydoselachidae (?Cenoman; ab Campan; rez. *Chlamydoselache* ab Campan) (s.u.)*;
Tiefseebewohner; die Linie müsste in der oberen Trias oder im untersten Lias entstanden sein (Kragen- oder Krausenhai)

Pristiophoridae: ab Santon (Linie müsste im Lias entstanden sein) (Sägehaie)

Centrotidae (ad Squaliformes): ab Turon

Dalatiiformes: ab Cenoman (unechte Dornhaie)

Batoidea/Rajiformes:

Rhynchobatidae: ? Santon, ab Maastricht

Rajidae: ab Cenoman (echte Rochen) (*Raja*)

Platyrrhinidae: ab Campan/Maastricht
Gymnuridae: ab Cenoman (Schmetterlingsrochen)
Myliobatidae: ab Maastricht (Adlerrochen)

Galea:

Carcharhinidae: ? Santon, ab Paläozän (Blauhaie) (*Carcharias* im ob. Campan von Alberta: J. Palaeont. 73, 494)**; neuerdings auch Carcharhinidae im Coniac-Campan Englands (Palaeont. 51, 509).

Sphyrna (Hammerhai) ab O-Kreide***, *Squalus* (Dornhai) ab Eozän, naA (Sepk.) ab Campan, *Centrophorus* ab Turon. *Odontaspis* (ad Lamniformes) ab Campan, Pristiophoriformes (einschl. Gatt. *Pristiophorus*) ab Santon.

Cretoxyrhina war ein Superräuber der O-Kreide, der selbst Topräuber wie Mosasaurier und *Xiphactinus* jagte.

* Ab Campan ist der primitive Hai *Chlamydoselache* (Kragenhai = Krausenhai) nachweisbar, rez. 1 Art (*Ch. anguineus*, Tiefseebewohner, meist vor Japan, aber auch schon vor Norwegen, Schottland, Portugal, Südamerika angetroffen); bis 2 m, eigene Familie Chlamydoselachidae (?Cenoman, ab Campan) innerhalb der basalen Ordnung Hexanchiformes. Details s. Lias.

** Rez. Haigattung *Carcharodon* fraglich ab O-Kreide [im Miozän wurden sie bis 20 m lang, Zähne bis 16,8 cm hoch, neuerdings werden diese fossilen Riesenhaie aber als *Megaselachus* (früher *Carcharocles*) *megalodon* bezeichnet; *Carcharocles*: M-Eozän bis Pliozän (BENTON: Paläozän bis Pleistozän, maximal im Miozän/Pliozän)].

Carcharocles ist mit dem rezenten weißen Hai verwandt, aber nur durch Zähne bekannt, maximal 16,8 cm hoch (Kantenlänge bis 18,4 cm). Die Gesamtlänge wird neuerdings aber nur noch auf 10 – 20 m geschätzt (alte Angaben: 18 – 30 m), Weibchen deutlich größer als Männchen. Zähne ähneln sehr stark dem kleineren rezenten *Carcharodon*.

Die rez. Riesenhaigattung *Cetorhinus* erscheint im Eozän (rez. bis 15 m und 4 t Gewicht)].

*** Der rezente Schaufelnasen-Hammerhai (*Sphyrna tiburo*) ist der einzige rezente Hai, der sich auch von Pflanzen (Seegras) ernährt (Anteil der Seegras-Nahrung bis 60 %) und damit omnivor ist. Außerdem einziger Hai, für den Parthenogenese nachgewiesen ist (bei „Männermangel“).

Starker Rückgang der **Hybodontioidea**, die im Jura ihr Maximum erreicht hatten, im Maastricht. Zahlreiche Hybodontier-Gattungen erreichten noch die Kreide, drei sogar das Maastricht (*Asteracanthus* und *Hybodus*, beide Anis bis Maastricht; *Lissodus*, Vise bis Maastricht; nach neueren Angaben aber nur noch U-Trias bis Alb) *Acrodus* – ab unterste Trias – erlosch schon im Campan). Hybodontioidea sind primitive Euselachii und stellen eine UO der Ctenacanthida, die schon im ob. Gedinne auftrat. Im U-Miozän Sri Lankas noch *Miosynechodus* als letztes Taxon der Hybodontiformes/Hybodontidae.

Holocephali: Rez. Seekatzengattungen *Chimaera* und *Callorhynchus* ab O-Kreide.

OSTEICHTHYES:

Sarcopterygii: Bei den **Quastenflossern** *Macropoma* (ca. 80 MA) als letzter fossiler Vertreter, dem rez. *Latimeria* extrem ähnlich. *Latimeria chalumnae* (bis 1,6 m lang) wurde neuerdings auch aus Indonesien (vor Sulawesi) in einem den Komoren entsprechenden Lebensraum nachgewiesen.

Mawsonia gigas als 3,5 m langer Coelacanth in "Mangrovensümpfen" (=intertidale tropische Wälder) im Cenoman Ägyptens (Nat. 411, 1706). NaA 3,5 – 4,5 m lang, ein Einzelknochen (Os quadratum) spricht für noch größere Exemplare. Die Mawsoniidae (Ladin bis Cenoman) sind die Schwestergruppe der Latimeriidae (zusammen UO Latimeroidei). Lebensraum der Mawsoniidae waren Süßgewässer und Ästuarien. Kleinere Taxa der Familie Mawsoniidae ab 10 cm (*Diplurus*). Verbreitung Nord- und Südamerika, West- und Nordafrika.

Die Sepk.-Datei weist für die Kreide noch 4 marine Coelacanthiformes aus: *Undina* von Nor bis Berrias, *Holophagus* von Hettang bis Berrias, *Macropoma* vom Alb bis unt. Campan und *Macropomoides* im Cenoman.

In Europa fanden sich Coelacanthen in der Oberkreide lediglich noch im Turon (90 MA) Englands (im marinen Kontext) sowie - als jüngster Coelacanthide Europas (mit Affinitäten zu den Mawsoniidae) – in non-marinen Ablagerungen der Oberkreide Südfrankreichs (so noch im O-Campan Frankreichs vor 72 - 74 MA: *Axelrodichthys*; Sci. Rep. 9: 20220); die nächsten Verwandten des französischen Fundes fanden sich in kontinentalen Ablagerungen Gondwanas. Offenbar wanderten in der Oberkreide Süßwassertaxa aus Afrika in Europa ein (Biol. Lett. 1, 176).

Megalocoelacanthus dobiei (Obersanton bis Mittelcampan Nordamerikas; evtl. Obercampan oder Untermaastricht, evtl. ist das jüngste Fossil aber umgelagert) erreichte 3,5 m Länge und ist bereits Vertreter der rezenten Familie Latimeriidae:

ab jetzt: LATIMERIIDAE (Schwestergruppe sind die Mawsoniidae):

--- *Ticinepomis* (M-Trias)

--- *Megalocoelacanthus* (Oberkreide) + *Libys* (Oberjura)

--- *Holophagus* (Jura)

--- *Undina* (Oberjura)

--- *Macropoma* (Oberkreide)

--- *Latimeria* + *Swenzia* (Oberjura)

(<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0049911>)

Dipnoi der Oberkreide Westägyptens: *Ceratodus humei*, *Neoceratodus africanus*, *Protopterus crassidens* (Palaeont. 44, 305). (Rezent *N. forsteri* in Australien.)

Chondrostei: Auftreten der rez. Gattung *Acipenser* (Stör) im Campan, nachdem die Störartigen (Acipenseriformes) im Jura (Sepk.: Tithon: *Peipiaosteus*) erschienen waren; Details s. O-Gotlandium (Stichwort Actinopterygii). Die **Palaeonisciformes** (nach Sepk. ab unt. Ludlow; nach aktuellen Angaben aber erst ab U-Devon) erlöschen mit *Asarotus* im Campan; im Jura noch 11 Gattungen, in der Kreide nur noch zwei Gattungen (*Coccolepis*: Sinemur bis Berrias; *Asarotus*: Campan).

„**Holostei**“: Bei den Amiiiformes erscheint die rez. Gattung *Amia*, zunächst in Nordamerika, im Alttertiär auch in Europa, ab Jungtertiär auf Nordamerika beschränkt. Zu unterscheiden ist zwischen den Amiiiformes, die schon in der Trias weit verbreitet waren, und der rez. Fam. Amiidae, die im Jura Eurasiens erstmals auftrat und –wie die rez. Art – ab dem Jungtertiär auf Nordamerika beschränkt blieb (THENIUS 2000).

Bei den Lepisosteiformes Auftreten der rez. mit 7 Arten in Nord-/Mittelamerika vertretenen Knochenhechtgattungen *Lepisosteus* (4 Arten) und *Atractosteus* (3 Arten), letztere im U-Eozän auch in Messel.

Die Macrosemiiformes (Ladin bis Cenoman) sterben in der unteren O-Kreide aus, die Pachycormiformes (Ladin bis Maastricht) in der ob. O-Kreide. Von den Semionotiformes (ab O-Perm) erreichen vier Gattungen die O-Kreide (*Paralepisosteus*: Alb bis Campan; *Lepidotus*: Carn bis Maastricht); *Lepisosteus* erscheint in der O-Kreide. Die Pycnodontiformes (ab Nor; Maximum in der O-Kreide) erreichen mit 3 Gattungen das Tertiär und erlöschen im M-Eozän (naA oberes Ypres).

Macrosemiiformes, Lepisosteiformes sowie die „Semionotidae“ werden in jüngerer Zeit zu den Semionotiformes zusammengefasst, die nach div. Angaben im O-Perm oder der Trias erschienen und mit der Familie Lepisosteidae (*Lepisosteus*, *Atractosteus*) bis heute überlebt haben, rezent nur im Süßwasser Nord- und Mittelamerikas, eine Art (*A. tristoechus*) auch im Salzwasser. Die Lepisosteiformes erschienen im Lias, die Lepisosteidae in der mittleren Kreide (ältester: *Obaichthys*, Apt/Alb, z.B. Brasilien; *Oniichthys*, Cenoman) und gingen aus einer Radiation pflanzenfressender und detritivorer Semionotiformes der Unterkreide und frühen Oberkreide hervor. Die Lepisosteidae gingen dann sekundär zur Piscivorie über, wobei *Masillosteus* (Messel) bzgl. der Bezahlung evtl. intermediär steht; er stellt das kladistisch basalste Taxon innerhalb der Lepisosteidae dar (basaler als die Taxa der Mittelkreide).

Noch nicht ganz geklärt ist die Position der Semionotiformes (Macrosemiidae, „Semionotidae“, Lepisosteidae) als solche – Schwestergruppe aller Teleostei oder aber Schwestergruppe der Halecostomi (*Amia* + Teleostei) oder aber Schwestergruppe aller anderen Neopterygii? Die Linie zu den Knochenhechten muss damit so weit zurückreichen wie ihre potentiellen Schwestergruppen; dies sind Macrosemiidae und/oder „Semionotidae“ der O-Trias oder sogar *Watsonulus* – ein Parasemionotide – der U-Trias. (Nach einem Kladogramm aus dem Jahr 2012 und Umgruppierung verschiedener bisher als Semionotiformes aufgefasster Taxa zu den Lepisosteiformes ist inzwischen klar, dass die rezenten Lepisosteiformes bereits seit dem Lias nachweisbar sind).

Kladogramm:

- *Amia*
- *Leptolepis*
- ab jetzt: SEMIONOTIFORMES
- *Macrosemius* + *Notagogus* (beide Malm)
- *Sangiorgioichthys* (M-Trias)
- I *Seminotus* (div. Arten)
- I *Lepidotes* (div. Arten)
- I *Lepidotes* + *Paralepidotes* + *Isanichthys*
- I --- *Neosemionotus* (basalstes Taxon der Radiation von Süßwasserarten!)
- div. *Lepidotes*-Linien
- *Araripelepidotes* + *Pliodetes* (beide höhere Unterkreide)

- ab jetzt: LEPISOSTEIDAE
- Masillosteus (Eozän, Messel)
 - Obaichthys (Apt/Alb)
 - Oniichthys (unt. O-Kreide)
 - Lepisosteus

In der Evolution der Semionotiformes kam es immer wieder zu Adaptationen an Brack- oder Süßwasser, so in der O-Trias (*Semionotus kanabensis*) und im Lias (*S. elegans*) Nordamerikas, im Oberjura Afrikas (*Lepidotes tendaguruensis*) sowie im Wealden England (diverse *Lepidotes*-Arten). Eine weitere Radiation von Süßwassertaxa fand dann in der Unterkreide statt, so *Neosemionotus* aus Argentinien (als basalstes Taxon), *Lepidotes microrhis* aus dem Barreme Spaniens, *L. buddhabutrensis* aus Malm/U-Kreide von Thailand. Sie alle sind durch reduzierte Bezahnung (Indiz für Pflanzenfresser oder Detritivoren) gekennzeichnet. Die frühen Lepisosteidae und ihre nächsten süßwasser-bewohnenden Verwandten waren somit weit verbreitet, einschl. Südamerika, Europa, Asien (evtl. als Folge des Zerfalls von Pangäa). Auch im Paläogen waren Lepisosteidae noch weit verbreitet (Natwiss. 97; 1035).

Stamm-Teleostier: Aussterben der riesigen suspensionsfressenden Pachycormidae, die im Dogger Längen bis 9 m und in der Oberkreide mit *Bonnerichthys* (Coniac – Maastricht) noch 5 m erreicht hatten. Einzige große Suspensionsfresser in der Geschichte der Teleostier und des Mesozoikums überhaupt. Ihre Nische wurde nach der KTG von Mantarochen und Walhaien ab O-Paläozän, Riesenhaien ab M-Eozän und Walen ab etwa Eozän-Oligozän-Grenze übernommen.

Teleostier: explosive Entwicklung seit der mittl. Kreide, in der O-Kreide dominieren sie bereits - trotz des Maximums der Knorpelfische zu dieser Zeit. Von den 32 rez. Ordnungen der Teleostier sind seit Dogger 1, seit Malm 3 vertreten; in der U-Kreide waren nach Sepk. 6 weitere hinzugekommen.

In der O-Kreide weitere moderne Ordnungen, erste moderne Gattungen. Auch molekulare Daten sprechen dafür, dass die Diversifikation der Teleostier in die modernen Linien im Wesentlichen in der späten Kreide und im frühen Känozoikum erfolgte – ein „**Zweites Zeitalter der Fische**“. Elopomorpha erwiesen sich dabei als Schwestergruppe aller anderen Kronen-Teleostier (PNAS 109, 13698).

Einen sehr entscheidenden Einfluss hatte dabei die KTG: Wie das quantitative Verhältnis von Mikrozähnen von Teleostiern relativ zu Hautschuppen von Haien zeigt (letztere dominierten in der Oberkreide), nahmen die Teleostier direkt nach der KTG stark zu (nicht nur an Zahl der Individuen, sondern auch an Körpergröße). Die KTG hatte einen wegweisenden Einfluss auf den Erfolg der Teleostier und ermöglichte ihnen die Dominanz in pelagischen Ökosystemen (PNAS 112: 8537).

Auffällig ist eine erhebliche Zeitspanne zwischen der Genomduplikation der Teleostier und der Diversifikation ihrer Körperbautypen. Während Holostei (ohne Genomduplikation!) rasch diversifizierten und eine Fülle von Körperbauplänen und Größen entwickelten, blieben die Teleostier in den ersten 150 MA ihrer Evolution eher konservativ und auf wenige konventionelle Körperbautypen beschränkt. Ähnliche Phänomene kennt man von Blütenpflanzen, bei denen es auch zu Genomduplikationen kam, es aber bis zu 50 MA dauerte, bis die Diversifikation der betreffenden Linien einsetzte. Die klassische Annahme, dass eine Genomduplikation rasch zu einer Radiation und einem Diversifizierungsschub führt, kann also nicht länger aufrechterhalten

werden. Die Holostei waren zunächst viel erfolgreicher – und sind heute auf 8 Arten mit zwei Körperbautypen geschrumpft (Sci. 353: 1483).

Riesenformen (*Xiphactinus* 5 m, naA 6 m; BENTON nennt nur 4,2 m; heute ist der südamerik. *Arapaima* mit 4 m Länge einer der größten Süßwasserfische)*. *Xiphactinus* (Bulldoggenfisch) lebte vor 91 MA (ob. Cenoman des Münsterlands) bis etwa 70 MA (zwischen 85 und 70 MA im innernordamerikanischen Meer nachweisbar), riesige Mundöffnung (bulldoggenartig), aktiver, schneller Schwimmer und Räuber, verschlang auch große Fische im Ganzen; ein 1,6 m langer Fisch wurde in seinem Magen entdeckt. Öfters finden sich Fossilien mit großen verschlungenen, nicht disartikulierten Fischen im Inneren. *Xiphactinus* verschlang die Fische, indem er mit großer Geschwindigkeit mit offenem Maul auf sie zuschwamm und damit quasi einsaugte. Dann biss er mit seinen riesigen spitzen Zähnen zu. Wenn der Beutefisch aber aufgrund der großen Schnelligkeit des Fangvorganges intakt in den Magen gelangte, konnte er in der Speiseröhre oder im Magen möglicherweise noch Schaden anrichten, so dass der *Xiphactinus* binnen weniger Stunden verstarb. Dies könnte die Beobachtung erklären, dass häufig *Xiphactinus*-Exemplare direkt nach dem Fressen eines großen Fisches verstarben. Seine Strategie war es, große Fische im Ganzen zu fressen

Xiphactinus gehört zur ausgestorbenen Familie Ichthyodectidae (Jura, Kreide). Größter bekannter Teleostier, wenn man einmal von dem Pachycormiformen *Leedsichthys* aus dem Dogger und unteren Malm absieht (nach neuen Angaben nur noch 9 m und nicht [!] zwischen 10 und 22 m lang; riesiger Planktonfresser), wobei die Pachycormiformes mal als Schwestergruppe der Teleostier, mal als basale Linie innerhalb der Teleostier (BENTON) aufgefasst werden (s. Dogger).

* Überblick über die größten rezenten Süßwasserfische nach Sci. 316, 1684:

Psephurus gladius (ad Familie Polyodontidae = Löffelstöre): max. 700 cm, 500 kg; nur Yangtse; kritisch gefährdet

Himantura chaophraya (ein riesiger Süßwasserrochen): max. 500 cm, 600 kg; Mekong

Silurus glanis (Wels): max. 500 cm, 306 kg; weit verbreitet in Europa und Asien

Arapaima gigas (Arapaima): max. 450 cm, 200 kg; Amazonasgebiet

Silurus soldatovi (Soldatov-Wels), max. 400 cm, Amur

Brachyplatystoma filamentosum: max. 360 cm, 200 kg; Amazonas

Atractosteus (syn. *Lepisosteus*) *splatula* (Kaimanfisch): 305 cm, 137 kg; Mississippi;

außerdem 3 Süßwasserfischarten im Mekong mit bis 300 cm Länge und bis 300 kg Gewicht;

insgesamt also 10 rezente Süßwasserfischarten, die 3 m Länge erreichen oder überschreiten können, darunter ein Knorpelfisch!

Vor 70 MA erschienen die ersten **Hartstrahligen Fische (Acanthopterygii)**, die heute 40 % aller Fische ausmachen.

Lt. MÜLLER erschienen in der O-Kreide folgende rez. Gattungen, UO bzw O:

UO Heringsartige mit *Elops*

UO Wolfsheringe (Chirocentroidei)

UO Milchfische (Chanoidei)

UO Sandfische (Gonorhynchoidei)

UO Leuchtsardinen (Myctophoidei)

? UO Salmmler (Characoidei, sicher ab Eozän)

? UO Welse (sicher ab Paläozän)

UO Aalartige

UO Tiefsee-Dornaale (Notacanthiformes)

O Hornhechtartige (O Beloniformes)

O Schleimkopffische (Beryciformes)

O Goldmakrelenartige (Coryphaeniformes)

O und UO Barschartige (O Perciformes, UO Percoidei)
? G Fledermausfisch (*Platax*, sicher ab Eozän)
UO Makrelenartige (UO Scombroidei) mit G *Histiophorus*
UO Haarschwänze, Schlangemakrelen (Trichiuroidei)
? *Arius* (Kanduli-Wels, sicher ab U-Eozän).

Lt. Sepk.-Datei erschienen in der Oberkreide (nur marine Gattungen berücksichtigt):

- Myctophiformes: ab unt. Cenoman, rezente Gattungen ab unt. Eozän (Laternenfische)
Aulopiformes: ab unt. Cenoman, rezente Gattungen ab Untereozän (früher als Familie der Myctophiformes geführt)
Polymixiiformes (Barbudos): ab unt. Cenoman (*Polymixia* ab ob. Eozän)
Stomiatiformes (Maulstachlerartige): ab unt. Cenoman (*Idrissa*, *Paravinciguerria*) (Borstensäuler, Weichstrahlenfische)
Tetraodontiformes (Kugelfischartige): ab unt. Cenoman (*Plectocretacicus*), rez. Gattungen ab Thanet (O-Pal.) (Dreistachler, Drücker-, Kofferfische, Dreizähner, Kugel-, Igel-, Mondfische)
Zeiformes (Petersfischartige): ab Cenoman (*Microcapros*, *Palaeocyttus*), rez. Gattungen ab unt. Eozän
Beryciformes (Schleimkopffartige): ab Cenoman, rezente Gattungen ab Paläozän (Soldatenfische, Schleimköpfe, Tannenzapfenfische, Laternenträger)
Gadiformes (Dorschartige): ab Santon (*Rankinian*), rez. Gattungen ab O-Paläozän (Dorsche, Gebär-, Grenadierfische); nach neueren Angaben Gadiformes erst ab U-Paläozän (Dan); Entstehung in der obersten Kreide oder im frühen Paläozän; Gadoidei entstanden im frühen Paläozän im östlichen Nordatlantik oder in der Nordsee, Macrouroidei im späten U-Paläozän (*Selandium*) im Südlichen Ozean (bereits ein Vertreter der UF Macrourinae); sie wanderten später nordwärts (Natwiss. 95, 899).
Gasterosteiformes (Stichlingsartige): ab Campan (*Gasterorhamphosus*), rez. Gattungen ab M-Eozän (Stichlinge, Pfeifen-, Schnepfenfische, Seenadeln)
Siluriformes (Welsartige): ab Campan (ältestes Taxon unbenannt), *Arius* ab unt. Maastricht (Echte Welse, Katzen-, Stachel-, Fiederbart-, Zitter-, Schmerlen-, Panzer-, Harnischwelse)
Ophidiiformes (Schlangenfischartige): ab Campan (inc. sed.), benannte Gattungen ab Dan; rez. Gatt. ab O-Paläozän (Nadelfische)
Perciformes (Barschartige): ab ob. Campan (*Sphenocephalus*), rez. Gattungen ab Dan (z.B. *Sarda* ab Dan) (Glas-, Zacken-, Echte Barsche, Tiger-, Sonnen-, Kardinalfische, Großaugen, Schiffshalter, Stachel-, Goldmakrelen, Goldköpfe, Schnapper, Dreischwanzbarsche, Umberfische, Meerbarben, Brassens, Flossenblätter, Schützen-, Fledermaus-, Argusfische, Borstenzähner, Nander-, Brandungs-, Korallen-, Buntbarsche, Pfeilhechte, Meeräschen, Federflosser, Lipp-, Papageien-, Drachen-, Kieferfische, Himmelsgucker, Kiefer-, Eis-, Schleim-, Butterfische, Seewölfe, Sandaale, Schläfergrundeln, Grundeln, Schlammpringer, Doktor-, Halfter-, Schwertfische, Makrelen, Labyrinthfische, Guramis, Hechtköpfe, Stachelaale)
Beloniformes (Hornhechtartige): ab Maastricht, rez. Gattungen ab M-Eozän (Hornhechte)

amph-amph okre

AMPHIBIEN: starke Ausbreitung der ab Dogger nachgewiesenen Salamander und Molche.

Fam. Sirenidae (Armmolche) ab M-Campan (naA bereits im Cenoman der Kem Kem Beds Marokkos: J African. Earth Sci. 57: 391 anno 2010), zunächst mit *Habrosaurus* (M-Campan bis mittl. Paläozän Nordamerikas), rez. Gatt. *Siren* (Armmolch) und *Pseudobrachus* (Zwergarmmolch) ab Eozän (*Habrosaurus* ist Schwestergruppe der beiden letztgenannten) (Palaeont. 46 Nr. 4).
Rez. Krötengattung *Pelobates* ab Maastricht (Schaufelkröte).

Bei den Fröschen erscheint in der O-Kreide die rez. F Leptodactylidae (Santon), bei den Urodela die F Sirenidae (Campan, naA Cenoman) und Amphiumidae (Armmolche; ab Maastricht; NA) (BRI).

Auf Madagaskar große Frösche der rez. UF Ceratophryinae (Hornfrösche), die bisher als endemisch in Südamerika galt. Dies spricht dafür, dass offenbar noch bis in die Oberkreide hinein gewisse biologische Verbindungen zwischen Madagaskar, Indien und Südamerika persistierten (PNAS 105, 2951).

Insgesamt gesehen zeigt der Fossilnachweis der rezenten Amphibiengruppen keine Phasen stärkerer Extinktionen oder Radiationen; er spricht eher für eine graduelle Diversifizierung im Laufe des Mesozoikums und frühen Tertiärs. Umfassende molekularkladistische Datensätze belegen aber, dass neben der langfristigen graduellen Diversifikation auch Phasen mit beschleunigter Diversifizierung eintraten, besonders in der späten Kreide und im frühen Tertiär. Fluktuationen in der Diversifizierung der Amphibien fallen mit Phasen erhöhter Turnover-Raten der Amnioten und dem Aufstieg angiospermendominierter Wälder zusammen. 86 % der modernen Froscharten und über 81 % der Salamanderarten gehören zu fünf Linien, die im Rahmen größerer Radiationen der O-Kreide und des frühen Tertiärs entstanden. Trotz der langen Geschichte der Amphibien sind die meisten modernen Linien daher relativ jung (PNAS 104, 887).

rept-rept okre

REPTILIEN: Hauptmaximum der Gattungsvielfalt, 50 % aller Dinosauriergattungen (wegen der zunehmenden Faunenprovinzialität: Asiamerica und Euramerica), wobei die Herausbildung der Provinzen in die frühe O-Kreide fällt. Dominierende Sauriergruppen sind nunmehr Ornithischia, und zwar besonders die Ceratopsia, Ankylosauria und (bei den Ornithopoda) die Hadrosauria.

1. Testudinata: Auftreten der Landschildkrötenfam. Meiolaniidae und Testudinidae.

Meiolaniidae (ab Maastricht) erloschen im Holozän; letzte Vertreter wurden vor ca. 3000 J auf einer südpazifischen Insel (Vanuatu) geschlachtet, naA sogar noch vor 2000 Jahren in Neukaledonien und der Lord Howe Insel. (Die Zuordnung der Funde von Vanuatu zu den Meiolaniidae und Meiolaniformes gilt inzwischen als strittig, nicht aber die holozänen Funde von Neukaledonien).

In der oberen Kreide größte Diversität der Schildkröten; rez. 356 Arten. Große Diversität an Meeresschildkröten im Verlauf der Oberkreide; vor 100 MA existierten mindestens fünf verschiedene Linien. Meeresschildkröten erreichten erhebliche Ausmaße. Meeresschildkröte *Archelon* (ad Fam. Protostegidae: Alb bis Maastricht) bis 3,7 m groß (im unt. Campan). Eine Arbeit aus 2020, die sich auch mit den Maximalgrößen von Schildkröten befasst, berichtet aber nur von 2,20 m Panzerlänge – weit übertroffen von *Stupendemys geographicus* aus dem M- bis O-Miozän Südamerikas (2,86 m Panzerlänge). (Sci. Adv. 6: eaay4593). Allerdings müssen neben der Panzerlänge auch noch Kopf- und Schwanzlänge berücksichtigt werden. Für den Holotyp von *Archelon ischyros* wird eine Gesamtlänge (mit Kopf und Schwanz) von 3,52 m angegeben, dabei 60 cm Kopflänge und 72 cm Halslänge, 70 cm Schwanzlänge. Das größte Exemplar („Brigitta“) war vom Kopf bis Schwanz 460 cm lang und von Flossenspitze zu Flossenspitze 400 cm breit (Gewicht geschätzt 2200 kg).

Archelon: Panzer reduziert auf eine Reihe von Querverstrebungen, die den Rippen entsprangen

und wahrsch. nicht von Hornplatten, sondern einer Lederhaut ähnl. rezenten Lederschildkröten überzogen waren. Gliedmaßen als breite Paddel, wobei die Vordergliedmaßen am kräftigsten waren. Ernährung wahrsch. hauptsächlich von Quallen, da die Kiefer schwach und zahnlos waren.

Schildkröten der O-Kreide nach MÜLLER, ergänzt nach BRI:

[UO Amphichelydia (neuerdings zu Cryptodira gestellt):]

+ Fam. Pleurosternidae (Rhät bis O-Kreide) (neuerdings zu Cryptodira gestellt) (BRI: Kimm. bis Dan)

+ Fam. Baenidae (?Malm, O-Kreide bis M-Eozän) (neuerdings zu Cryptodira gestellt) (BRI: Alb bis O-Eozän)

+ Fam. Meiolaniidae (Maastricht bis Pleistozän) (BRI) (naA bis 3000 oder 2000 BP; s.o.) (nach neueren Kenntnissen: unteres Eozän bis Holozän)

UO Cryptodira: starke Zunahme in der O-Kreide, Maximum im Eozän

+ Fam. Sinemyidae (Kimmeridge bis Thanet) (BRI)

+ Fam. Thalassemididae (Malm bis O-Kreide)

Fam. Chelydridae (Geier- und Schnappschildkröten): ab Turon (BRI)

Fam. Testudinidae (Landschildkröten) ab O-Kreide (BRI: ab U-Eozän)

Fam. Dermatemyidae (?Malm) ab O-Kreide, z.B. *Adocus* und *Basilemys* aus der O-Kreide Nordamerikas; rez. nur noch in Mittelamerika (BRI: ab U-Eozän)

Fam. Chelonidae (Meeresschildkröten): *Allopleuron* (Maastricht, Europa), *Peritresius* (ob. O-Kreide Nordamerikas), *Lytoloma* (ob. Kreide bis Eozän von Nordamerika und Europa); *Caretta* (ab Oberkreide bis rezent; Nordafrika, Europa; lt. Sepk. ab Eozän); [*Chelonia* lt. Sepk.-Datei ab ob. Oligozän]. Chelonidae lt. BRI ab Maastricht.

+ Fam. Osteopygidae (Maastricht bis U-Eozän) (BRI)

+ Fam. Protostegidae (O-Kreide bis O-Eozän): *Protostega*, *Archelon*, *Chelosphargis* (jeweils O-Kreide Nordamerikas; *Archelon ischyros* > 4 m lang, Schädel 1 m lang; *Protosphargis* (oberste Kreide Europas). Protostegidae lt. BRI von Turon bis Maastricht.

+ Fam. Toxochelyidae (O-Kreide bis Eozän)

Fam. Carettochelyidae (O-Kreide bis rez., rez. 1 Art, *Carettochelys*, Neu-Guinea); lt. BRI ab Alb!

+ Fam. Nanhsiungchelyidae (Campan bis Maastricht, Asien)

+ Fam. Adocidae (Cenoman bis Dan, Asien)

Fam. Trionychidae (Malm bis rez., echte Weichschildkröten), z.B. *Plastomenus* (Oberkreide, Eozän Nordamerikas). Laut BRI ab Apt.

UO Pleurodira (Wendehalschildkröten) (in Gondwana entstanden)

Fam. Pelomedusidae (O-Kreide bis rez.), z.B. *Bothremys* und *Amblypeza* aus der O-Kreide Nordamerikas. Laut BRI Pelomedusidae ab Apt!

Bothremys wird inzwischen in eine eigene Familie (Bothremydidae) gestellt, die ab Apt/Alb-Grenze bis zum M-Eozän existierte. Wie die Pleurodira insgesamt entstanden auch die Bothremydidae in Gondwana; sie wanderten in der Oberkreide in Europa ein, wo sie bis zum Eozän überlebten. Auch Nordamerika wurde von ihnen besiedelt. Süßwasserschildkröten, sehr häufig im Campan und Maastricht Europas. Älteste Gruppe ist die UF Cearachelyini aus dem Apt/Alb bis Cenoman von Afrika und Südamerika. Als weitere eigene Familie werden die Podocnemididae ausgewiesen; sie erreichten Europa während des Wärmemaximums an der Paläozän-Eozän-Grenze und waren im Eozän Europas weit verbreitet (Sci. Nat 103: 50).

Fam. Chelyidae (Chelidae): ab U-Kreide bis rez. (Schlangenhals-Schildkröten)

2. Ichthyosauria: Aussterben im oberen Cenoman, wobei nur die Fam. Leptopterygiidae (ab Lias; BRI: Rhät bis Cenoman) mit der Gattung *Platypterygius* die O-Kreide erreichte. Auch in der Sepk.-Datei wird für die O-Kreide nur noch eine Gattung ausgewiesen (*Platypterygius*, unt. Cenoman). Auch neueste Angaben aus dem Jahr 2012 sprechen für ein Aussterben bereits vor 93 MA am Ende des Cenomans (naA vor 94 MA). Viele Arten starben vor 100 MA aus, wenige Überlebende dann 5 – 6 MA später. Dabei fand sich eine Korrelation mit Temperaturfluktuationen: je größer die Fluktuation in einem bestimmten Zeitraum, umso mehr Arten erloschen. Hohe Meeresspiegel und niedriger mariner Sauerstoffgehalt gingen mit Ichthyosaurier-Extinktionen einher, ebenso wie mit Aussterbephasen bei Ammoniten. Die ozeanischen Anoxien des

späten Cenomans könnten also eine wichtige Rolle gespielt haben; viele marine Wirbellose, vor allem auch Cephalopoden, gingen damals zugrunde, so dass die Nahrungsgrundlage schwand. Ein weiterer Anlass könnten die großen Raubfische der Ordnung Ichthyodectiformes (wie *Xiphactinus*) gewesen sein, die den Jungtieren gefährlich werden konnten (Ichthyosaurier bekamen nur wenige, recht weit entwickelte Jungtiere). Dass das Auftreten der Mosasaurier das Aussterben der Ichthyosaurier verursachte, ist dagegen unplausibel, weil diese erst große Formen entwickelten, als die Ichthyosaurier schon erloschen waren (es dürfte daher eher sein, dass das Aussterben der Ichthyosaurier die Evolution großer Mosasaurier erst ermöglichte). Frühe Mosasaurier waren viel kleiner als Ichthyosaurier.

Vor 94 MA erfolgte der (biphasische) Oceanic Anoxic Event 2. Möglicherweise spielte auch er eine Rolle beim Aussterben der Ichthyosaurier.

3. Sauropterygomorpha: Plesiosaurier überlebten bis zum Ende der Oberkreide. *Elasmosaurus* mit 14 m Länge und 8 m Halslänge (71 Halswirbel).

Die Plesiosaurier erreichten in der O-Kreide ihre mit Abstand höchste Gattungsdiversität. 4 Familien: Pliosauridae (Hettang bis Turon), Polycotylidae (Alb bis Maastr.), Elasmosauridae (Toarc bis Maastr.), Cryptocleididae (Callov bis Maastr.). Im Cenoman Japans ein primitiver Polycotylide mit Gastrolithen (Gastrolithen gelten als ungewöhnlich für Pliosauroida) (J. Palaeont. 74, 907) (Hinweis: BENTON ordnet die Polycotylidae zu den Plesiosauroida).

Im Jahr 2019 wurde von einem in der Antarktis gefundenen Plesiosaurier berichtet, der mit 15 t Gewicht der bisher schwerste Plesiosaurier ist (cf. *Aristonectes*, ad Elasmosauridae) und nur 2,3 m (oder weniger) unter der KTG lag (ca. 30000 Jahre oder weniger vor der KTG) und damit zeigt, dass die Plesiosaurier auch in hohen Breiten bis zur KTG überlebten. Es muss in der Region eine hohe Primärproduktion bis zur KTG gegeben haben, anderenfalls wären solche Körpermassen nicht denkbar. Fundort Seymour Island; Länge 12 m. *Aristonectes* ist nur von der Südhalbkugel bekannt und hat kürzere Häuse und größere Schädel als andere Elasmosauridae und zeigt, dass die Elasmosauriden auch noch kurz vor der KTG anpassungsfähig waren.

Elasmosauridae erreichten ihre maximale Körpergröße im Campan – Maastricht. (Hinweis: das „Monster von Aramberri“ – s. M-Jura – mit seinem vermuteten Gewicht von 50 t war dagegen ein Pliosaurier). Dass der größte Elasmosaurier unmittelbar vor der KTG lebte, beweist, dass es den Meeresökosystemen damals noch gut ging. (Cret. Res. 102: 37).

OF Pliosauroida: *Trinacromerum* (Nordamerika, 3 m), *Polycotylus* (Nordamerika); im Mageninhalt von Pliosauriern des Cenomans wurden große Mengen Ammonitenkiefer gefunden (BENTON ordnet die Polycotylidae zu den Plesiosauroida, trotz der kurzen Häuse!)

OF Plesiosauroida: *Thalassomedon* (Coniac, 11,8 m), *Elasmosaurus*, *Hydrotherosaurus* (>12 m, unt. Maastricht), *Morenosaurus* (unt. Maastricht), *Styxosaurus*, *Leurospondylus* (Süßwasserbewohner des ob. Maastricht von Kanada), letzter Vertreter der Plesiosaurier, ziemlich aberranter Bau. Fam Cryptocleididae mit *Kaivohekea* (6,5 m, Neuseeland, damals nahe dem Polarkreis), *Mortunreria* (Antarctica), *Aristonectes* (Südamerika)

Elasmosaurus (14 m, Asien, Nordamerika), längster Plesiosaurier, 71 Halswirbel (frühe Plesiosaurier besaßen nur 28 Wirbel). Mit dem langen Hals konnte er beidseitig fast einen Kreis, in der Senkrechten aber nur einen Halbkreis beschreiben. Wegen des starken Wasserwiderstandes vermutet man aber, die Tiere hätten an der Oberfläche geschwommen und die

Hälsa über die Wasseroberfläche gestreckt, um im geeigneten Augenblick wie ein Schlangenhalsvogel auf die Beute zuzustoßen. Nach anderer Auffassung jagten sie ihre Beute (kleinere Fische), indem sie unterhalb von Fischschwärmen schwammen und von unten aus den Hals in die Schwärme reckten. Da sich der Körperstamm selbst weit unterhalb des Fischschwarmes befand, wurde er von den Fischen nicht gesehen. Zum Vergleich: Giraffen haben nur sieben Halswirbel, Schwäne immerhin 25 (um damit größere Tiefen mit dem Hals zu erreichen als z.B. Enten). Der lange Hals machte die Elasmosaurier quasi „unsichtbar“. Gastrolithen.

Viviparie bei Plesiosauriern: Im Jahr 2011 wurde erstmals von einem Plesiosaurier (*Polycotylus*, Campan) mit in situ erhaltenem Fetus (allerdings stark disartikuliert) berichtet. Wegen der starken Disartikulation lässt sich die Länge des Fetus nur grob schätzen (ca. 1,5 m; Länge der Mutter: 4,7 m). Aufgrund des Ossifikationsgrades ist erkennbar, dass der Fetus noch recht unreif war; zum Zeitpunkt der Geburt dürfte er 35 % - 50 % der Körperlänge der Mutter erreicht haben. Die Größenrelation spricht dafür, dass die Plesiosaurier nur ein Junges gebären. Ökologisch lässt sich *Polycotylus* am ehesten mit Zahnwalen vergleichen; diese gebären auch nur ein Junges, betreiben Brutpflege und führen ein ausgeprägt geselliges Leben. Es wird daher vermutet, dass sich auch die Plesiosaurier um die Aufzucht der Jungen kümmerten und ein soziales Leben führten. Unter modernen Reptilien gibt es einen Skink (*Egernia*), der ebenfalls lebendgebärend ist und nur wenige, dafür aber sehr große Junge gebärt. Er führt eine säugerartige, soziale Lebensweise in Gruppenstrukturen und betreibt ebenfalls Brutpflege. Falls sich die Plesiosaurier ähnlich verhielten, unterscheiden sie sich insoweit von anderen marinen Reptilien. Insgesamt gingen über 80 Linien der rezenten Reptilien zur Viviparie über; bei mesozoischen aquatischen Reptilien war Viviparie bisher schon bei Ichthyosauriern, Mosasauroiden, Choristodera und Sauropterygiern auf der Entwicklungsstufe der Nothosaurier bekannt; außerdem in basalen, amphibisch lebenden Eosauropterygiern dokumentiert (Sci. 333, 870).

4. Basale Diapsiden: Ordnung **Choristodera**, evtl. Schwestergruppe der Thalattosaurier der Trias, ?oberste Trias, Dogger bis U-Miozän, krokodilähnliche Bewohner der Binnengewässer der Nordhalbkugel. Kladistische Position unklar, basale Diapsiden oder basale Archosauromorpha (s. Keuper)

Champsosaurus (O-Kreide bis Eozän, 1,5 m, Europa und Nordamerika): lange schmale Kiefer, kleine spitze Zähne, gavialähnlich (konvergente Entwicklung), Fluß- und Sumpfbewohner, Fortbewegung mit seitlichen Schängelbewegungen. Fischfresser, sehr kräftige Kiefer (s.a. „Klima Oberkreide“). Fam. Champsosauridae ab Apt bis Oligomiozän. Klimatoleranter als Krokodile (konnte auch in gemäßigttem Klima leben).

5. Lepidosauria:

a) **Rhynchocephalia:** nach älteren Vorstellungen bereits in der Oberkreide bedeutungslos; außerhalb Gondwanas erloschen die Rhynchocephalia aufgrund der Konkurrenz der Squamata, z.B. Eidechsen wohl schon in der Unterkreide.

Nach neuesten Funden aus der Oberkreide waren sie aber zumindest in Südamerika noch präsent und hatten dort einen erheblichen Anteil an der terrestrischen Wirbeltierfauna. Aus dem Cenoman-Turon Patagoniens wurde der größte Sphenodontier (*Priosphenodon avelasi* aus der UF Eilodontinae), der je bekannt wurde, beschrieben, etwas größer als 1 m (nur einige marine Pleurosauriden aus dem Malm waren noch größer; rez. *Sphenodon*: 60 cm), außerdem Sphenodontier im oberen Campan Nordwestpatagoniens. Damit verkleinert sich der bisher 120 MA betragende Abstand zwischen dem jüngsten fossilen Sphenodontier und der rezenten Brückenechse erheblich. Außer diesen südamerikanischen Taxa sind bisher keine Rhynchocephalia aus der Oberkreide bekannt. In der Nordhemisphäre erloschen sie zum Ende der Unterkreide, nachdem sie schon zuvor deutlich zurückgegangen waren. *Priosphenodon* war

vermutlich Pflanzenfresser mit scharfem, gekrümmten Schnabel, im Gegensatz zu allen anderen Brückenechsen aber abgeflachten, hufähnlichen Krallen. Keine enge Verwandtschaft mit rezenten Brückenechsen, da zur UF Eilodontinae gestellt.

Offenbar wurden die Sphenodontier in Südamerika später als andernorts durch die modernen Squamata ersetzt; weltweit wird der Rückgang der Rhynchocephalia mit dem Aufstieg der Squamata erklärt, die ihre ökologischen Nachfolger darstellen. Zwar traten Squamata (z.B. acrodonte Iguanide, paramacellodide Scincomorphe, vermeintliche Teioide und verschiedene basale Formen) schon ab dem Lias in Gondwana auf; moderne Gruppen der laurasischen Squamata erreichten Südamerika aber wohl erst gegen Ende des Campans und dominierten die Kleinreptilfauna erst ab dem Beginn des Tertiärs; im Tertiär ähnelten sich die Kleinreptilfaunen Nord- und Südamerikas

Kladogramm:

- Außengruppe: Squamata
- ab jetzt: SPHENODONTIA
 - *Diphydontosaurus*
 - *Homoeosaurus*
 - *Brachyrhinodon* + *Clevosaurus*
 - *Palaeopleurosaurus*
 - *Kallimodon* + *Sapheosaurus*
 - *Pamizinsaurus*
 - *Zapatodon* + (*Sphenodon* + *Cynosphenodon*) (=Sphenodontinae)
 - ab jetzt: OPHISTODONTIA (Malm bis O-Kreide, auf Südamerika beschränkt)
 - *Ophistias* (Malm)
 - ab jetzt: Eilodontinae:
 - *Toxolophosaurus*
 - *Eilodon* (Malm) + *Priosphenodon* (Cenoman/Turon)

Die Eilodontinae nahmen im Laufe ihrer Entwicklung an Größe zu. Primitive terrestrische Sphenodontier (einschl. basale Sphenodontinen) sind kleine, eidechsenähnliche Reptilien; Eilodontinen entwickelten sich zu größeren Formen. In Laurasia wurden die Sphenodontier in der Unterkreide von den rasch diversifizierenden Eidechsen schnell ersetzt (Nat. 425, 609).

b) Squamata:

Lacertilia:

Varanomorpha:

Auftreten der F **Varanidae** im Santon, bis heute kaum verändert (im Pleistozän bis 8 m groß; Komodowaran rez. 3 m; der 2009 auf den Philippinen entdeckte mit dem Komodowaran nahe verwandte *Varanus bitatawa* erreicht 2 m Länge; ernährt sich vegetarisch; Doppelpenis; kommt nur im Norden der Insel Luzon vor).

Die Varanidae bilden zusammen mit den Krustenechsen (Helodermatidae, ab Maastr.) und Taubwaranen (Lanthanotidae, ab O-Kreide) die rezenten Vertreter der Varanomorpha, die ihrerseits die Schwestergruppe der Schlangen sind. Fossile Varanomorpha sind die Mosasauroida, Aigialosauridae (Tithon bis Turon) und Dolichosauridae (Cenoman bis Turon).

Zu den Varanomorpha gehören die **Platynota** (= Varanidae + Monsterosauria); ältester Vertreter der Platynota und Monsterosauria ist *Primaderma* aus dem Alb-Cenoman von Utah; rezent sind die Monsterosauria durch die Helodermatidae (Krustenechsen) vertreten (*Heloderma*). *Parviraptor* aus dem Malm Nordamerikas ist wahrscheinlich Schwestergruppe der Platynota. *Primaderma* lebte wie die

späteren Helodermatidae räuberisch (J. Vert. Pal. 20, 285).

Lanthanotidae: ab höhere O-Kreide (*Cherminotus*), ~ Campan; rezent nur eine Art der Familie (Taubwaran *Lanthanotus borneensis*, Borneo). Langgestreckter Körper, Gliedmaßen kaum zur Fortbewegung benutzt, eher schlängelnde Fortbewegung. Wie bei Schlangen fehlen Ohröffnung, Trommelfell, Mittelohr. Dies führte zu der umstrittenen Hypothese, dass er der nächste überlebende Verwandte der Stammform der Schlangen ist oder zumindest ein Modell einer grabenden, unterirdisch lebenden Ausgangsform der Schlangen.

Innerhalb der Mosasauroiden (ab höherem Malm) entwickeln sich in der O-Kreide die **Mosasaurier** (bis 17 m lang! BdW 12/2012, 65).

Sie litten an Caisson-Krankheit (Nachweis von Knocheninfarkten), ohne dadurch beeinträchtigt zu sein.

Mosasauridae bewohnten küstennahe Gewässer, höher entwickelte Formen waren zum „Unterwasserflug“ befähigt. Erstauftreten im Turon (BRI: Cenoman); sehr schnelle evolutive Entwicklung; die starke Entfaltung in der ob. O-Kreide (sie nahmen im Maastricht noch zu!) wurde nur durch das Aussterben an der KTG beendet.

Nach aktuellen Daten (J African. Earth Sci. 57: 391 anno 2010) erfolgte die Diversifikation der basalen Mosasauroiden im späten Cenoman und frühen bis mittleren Turon an den Nordrändern der mediterranen Tethys; im Unterturon Marokkos *Tethysaurus*, *Thililua*.

Der Erfolg der Mosasaurier führte in der O-Kreide zu einem grundsätzlichen Wandel der Situation in den Meeren, der für das Aussterben der Ichthyosaurier und den Rückgang der Plesiosaurier (von 6 auf 2 Familien) verantwortlich sein könnte. Noch im Maastricht kladistisch basale Formen (*Halisaurus*: Santon bis ob. Maastricht). Insgesamt sind 38 Gattungen der Mosasauridae bekannt, Größenspektrum: 3 – 17 m.

Ein zusätzliches Gelenk erlaubte ihnen ein weites Aufreißen des Mauls. Die Evolution der Mosasaurier verlief rasch; innerhalb von 10 Millionen Jahren entwickelten sie einen stromlinienförmigen Körperbau und eine sichelförmige Schwanzflosse. Bei einem ungewöhnlich gut erhaltenen juvenilen Mosasaurier aus Jordanien waren noch die Umrisse der Schwanzflosse zu erkennen: oben kurz, unten lang – wie bei manchen Haien; mit der haiähnlichen Schwanzflosse konnte er schnell schwimmen und war bei der Jagd flexibler als bisher für Mosasaurier angenommen.

Im Santon Ungarns *Pannoniasaurus inexpectatus* als einziger bekannter Süßwasserbewohner unter den Mosasauriern (neben einem Exemplar von cf. *Plioplatecarpus* aus non-marinen Schichten Westkanadas). Möglicherweise Beine wie bei einer Landeichse; krokodilartiger Schädel, plesiomorphes Becken. Basales Taxon einer eigenen Mosasauroiden-Linie (mit *Tethysaurus*, [*Yaguarasaurus* + *Russellosaurus*]). Lebensraum und Ökologie dürften den modernen Flussdelphinen entsprochen haben. (PloS One 7/12): e51781).

Plotosaurus (Nordamerika, 10 m, Campan); hinterster Teil des Schwanzes zu einer Flosse verbreitert. Gliedmaßen zu kurzen Paddeln umgebaut, wobei die vorderen Paddel größer und hyperphalang (d.h. mehr Knochen) waren. Abdrücke unter den Knochen deuten auf schuppige Haut wie bei rez. Schlangen.

Platecarpus (Europa, Nordamerika; 4,3 m, Campan); Schwanz so lang wie der gesamte Körper, seitlich abgeplattet, beidseitiger Flossensaum. Kurze Beine mit breiten Füßen und Schwimmhäuten. Spitze Kiefer mit zahlreichen scharfen, konischen Zähnen zum Knacken von Ammoniten; zahlreiche Ammonitenschalen weisen passende Bissspuren auf, wobei die Mosasaurier versuchten, sie von verschiedenen Winkeln aus anzuknabbern.

Globidens (Nordamerika, Belgien, Marokko): bis 6 m lang, kugelförmige Zähne, Ernährung wohl von Muscheln und Ammoniten. UF Mosasaurinae.

Zusammenfassung der O Squamata, UO Sauria + UO Serpentes der O-Kreide: (angelehnt an MÜLLER, ergänzt nach BRI, z.T. weiter aktualisiert):

IO **Gekkota** ab Malm; F Gekkonidae ab Apt (BRI) (nach neuen Angaben ab Bathon)

IO **Iguana** (Leguane, Agamen) ab Malm (nach neuen Angaben ab Lias Gondwanas)
Iguanidae ab O-Kreide (BRI: ab Maastricht) (rez. auf Amerika beschränkt außer 2 Arten auf Madagaskar und 1 Art auf den Fidschi-Inseln)

Agamidae ab O-Kreide (BRI: ab Campan)

älteste: *Macrocephalosaurus* (11,5 cm langer Schädel) und *Conicondosaurus* aus der ob. O-Kreide der Mongolei.

IO **Rhoptoglossa (Chamäleons)** wahrsch. ab ob. O-Kreide, *Mimeosaurus* aus der ob. O-Kreide der Mongolei wahrsch. ältestes mit Sicherheit zu den Chamäleons zählendes Fossil. Nach neueren Angaben (Sci Nat. 103: 94) sprechen zwar molekulare Daten für eine Entstehung der Chamäleons in der Kreide, der älteste fossile Nachweis der Kronen-Chamaeleonidae findet sich aber erst im frühen Miozän. Im fast 100 MA alten Bernstein von Myanmar fand sich eine Echse, die ein Stamm-Chamäleon darstellen könnte. Zentrum der Radiation war Afrika; Einwanderung der Kronen-Chamäleons in Arabien/Asien vor ca. 13 MA (molek. Daten), Diversifikation vor 6 – 8 MA.

Heute über 200 Arten in Afrika, Madagaskar, verschiedenen Inseln des Indischen Ozeans, Zypern, Kreta, Samos-Insel (Griechenland), daneben eine kleine wahrscheinlich vom Menschen eingeführte Population nahe Pylos/Griechenland. In Mitteleuropa nur im U- und M-Miozän nachweisbar.

Calumma benovskyi (U-Miozän Kenias), bereits einer rezenten Gattung zugehörig (ältester Nachweis dieser Gattung überhaupt), spricht dafür, dass die Chamäleons von Afrika aus nach Madagaskar gelangten (vom Paläozän bis U-Miozän gab es dafür günstige ostwärts gerichtete Meeresströmungen). Heute ist *Calumma* endemisch in Madagaskar. Auch Lemuren (zwei verschiedene Linien), Tenreks, Carnivoren und nesomyine Nagetiere dürften in diesem Zeitfenster von Afrika nach Madagaskar gelangt sein; Waranen und Pythons gelang dies dagegen nicht. Baumstämme könnten als Flöße gedient haben. Die bisher angenommene Ausbreitung von *Calumma* von Madagaskar nach Afrika hätte eine Landbrücke erfordert, für die es auch faunal keine Hinweise gibt, weil dann auch große Säuger wie z.B. Rüsseltiere auf Madagaskar eingewandert wären. Chamäleons sind schlechte Schwimmer, so dass sie nur auf Driftgut wie schwimmenden Inseln/Bäumen den Ozean überqueren konnten. *Calumma* trennte sich nach molekularen Daten im Eozän von *Furcifer* (auch *F.* kommt heute nur noch auf Madagaskar und

den Komoren vor) (Sci. Rep. 10: 109).

IO Scincomorpha (ab Lias):

OF. Lacertoidea: ?Malm, O-Kreide bis rezent mit der rez. Fam. **Teiidae** (ab Campan), in der ob. O-Kreide *Chamops*, *Haptosphenus* und *Polyglyphanodon*. Die OF umfasst die rez. F. Lacertidae, Teiidae und Gymnophthalmidae. Lacertidae ab Thanet, Gymnophthalmidae nur rezent.

Innerhalb der Fam. Teiidae im Campan bis Maastricht Nordamerikas *Peneteius* mit Zähnen, die den tribosphenischen Molaren der Säuger gleichen; komplizierter als bei allen anderen Echsen; wie bei insektivoren Säugern Kaubewegung schneidend und mahlend; auch bei einigen Krokodilen haben sich zwar säugerähnliche Zähne gebildet, aber ohne mahlend-schneidende Kaubewegungen (J. Vert. Pal. 20, 628).

OF. Scincoidea mit den rez. F. Scincidae, Cordylidae, Gerrhosauridae.

Cordylidae bereits im Maastricht Madagaskars (*Konkosaurus*), fraglich in der O-Kreide Nordamerikas. Entstehung der Familie möglicherweise in Nordafrika, Einwanderung in Europa im Eozän und um die Oligo-Miozän-Grenze herum. (Gürtelschweife).

[Gerrhosauridae (Schildechsen) auf Afrika beschränkt, dort ab Miozän nachweisbar.]

Scincidae: kosmopolitisch, diversifizierteste Gruppe der rezenten Eidechsen, Entstehung in Europa oder Nordamerika, in Nordamerika ab Campan sicher nachweisbar; möglicher, aber zweifelhafter Scincide in der U-Kreide Spaniens. Ältester sicherer Scincide Europas ist *Axonoscincus* aus dem unt. Eozän Frankreichs. Noch außerhalb der Scincidae, aber innerhalb der Scincoidea steht *Scincoideus* aus dem M-Paläozän Belgiens; das Taxon weist Mosaikmerkmale nahe der Basis der rez. F. Cordylidae und Scincidae auf. Moderne Scincoide sind in Europa ab dem Eozän nachweisbar. Scincoide lebten somit schon im Paläozän und möglicherweise vor der KTG in Europa und wurden im Eozän dann durch moderne Scincoide wie Cordylidae und Scincidae ersetzt; in Messel sind sowohl basale Scincoide sowie auch echte Scincidae nachweisbar. Die Einwanderung der beiden modernen Familien in Europa ging offenbar zeitlich einher mit der Einwanderung moderner Säugergruppen in Europa (Natwiss. 92, 542).

Besonderheit: der Skink *Trachylepis atlantica* auf der Insel Fernando de Noronha (Brasilien) geht auf Vorfahren aus Afrika zurück, die während der letzten 9 MA durch Verdriftung von Afrika nach Brasilien gelangten (Sci. Rep. 10: 109).

IO Anguimorpha (Malm bis rez., nach neuen Angaben ab Bathon)

OF Anguioidea = Diploglossa (Malm bis rez.), z.B. *Peltosaurus* (O-Kreide bis Oligozän Nordamerikas)

Anguidae (Schleichen): Campan bis rezent (BRI)

Gerrhonotus (Krokodilschleiche, ad Anguidae) ist die einzige rezente Gattung der Lacertilia, die schon in der Oberkreide erschien; alle anderen rez. Gattungen frühestens ab Eozän (THENIUS 2000).

Xenosauridae (Höckerechsen): ab Maastricht (BRI; NA, AS)

(+) Carolinidae (Campan Asiens; BRI)

(+) Necrosauridae (Maastricht bis O-Oligozän; EU, NA, AS; BRI)

OF Varanoidea (U-Kreide bis rez., naA Malm bis rez.; fraglich im Bathon)

Varanidae ab O-Kreide (BRI: Santon), rez. nur Gatt. *Varanus* ab O-Eozän, in Ungarn und Italien bis ins Pleistozän nachweisbar; in der O-Kreide

Telmasaurus (Mongolei) und *Palaeosaniwa* (Nordamerika).
Varanus rez. in Afrika, SE-Asien und Indonesien; beginnt in
Polynesien vorzudringen; nicht auf Madagaskar. Ältester Nachweis von
Varanus im obersten Eozän/U-Oligozän von Fayum/Ägypten; die Gattung
entstand in Afrika und breitete sich noch vor dem M-Miozän nach
Australien und Eurasien aus; im frühen und mittl. Miozän bereits in
Eurasien und Australien nachweisbar (Palaeont. 53, 1099).

Helodermatidae (Krustenechsen) ab Maastricht (BRI)

Lanthanotidae (Taubwaran) ab O-Kreide

OF Mosasauroida:

- (+) Dolichosauridae (U/M-Cenoman bis Turon) (marine prädatorische
Squamata, weit verbreitet, ähnlich *Pachyrhachis*)
- (+) Aigialosauridae (Tithon bis Turon)
- (+) Mosasauridae (bis 12 m, nur O-Kreide, ca. 20 Gattungen), Cenoman
(naA Turon) bis Maastricht:
 - Mosasaurus*, Maastricht, 12 m, Europa, Nordafrika, Nordamerika;
 - Clidastes*, O-Turon bis O-Senon Nordamerikas
 - Kolposaurus* = *Plotosaurus*, Maastricht Nordamerikas
 - Platecarpus*, ob. Turon, 5 m, Nordamerika, Europa, Nordafrika
 - Dolosaurus*, Senon, GUS-Gebiet
 - Prognathosaurus*, Senon, Europa
 - Tylosaurus*, 8 m, Nordamerika, Afrika
 - Hainosaurus*, Europa
 - Globidens*, Nordamerika, Europa, Nordafrika, Timor.

UO Serpentes/Schlangen (ab Dogger):

- (+) Lapparentophiidae: Alb bis Cenoman
- (+) Simoliophiidae: Cenoman (EU)
- (+) Madtsoiidae: Cenoman bis Pleistozän (Details s. U-Kreide; AF, AU)
Bei den Madtsoiidae im höheren Maastricht von Indien *Sanajeh indicus*,
Schwestergruppe von *Wonambi*, ca. 3,5 m lang, die in Zusammenhang
mit einem Nest von Titanosauriern gefunden wurde und drei Seiten eines
aufgebrochenen Eies umschlang, aus dem kurz zuvor ein Nestling
geschlüpft sein dürfte. Die Schlange jagte wohl Nestlinge, konnte aber keine
Eier fressen, weil sie das Maul nicht weit genug öffnen konnte
(Durchmesser der Eier: 16 cm) und keine Anpassungen an Oophagie
hatte wie die rezente Indische Eierschlange.

OF Henophidia: ab O-Kreide

Boidae: ab O-Kreide, von der Oberkreide bis zum Oligozän die
beherrschende Gruppe der Schlangen (die Nattern, die heute
80 % aller Schlangen ausmachen, erscheinen erst im Oligozän).
Lt. BRI Boidae erst ab Maastricht.

Aniliidae ab Cenoman (z.B. *Goniophis*, ob. O-Kreide bis Eozän
von Nordamerika), nach BRI ab Campan (Rollschlangen)

- (+) Palaeophiidae: ? Cenoman (s.u.), lt. BRI Maastricht bis ob. Eozän,
kosmopolitisch. NaA erste **Seeschlangen** (*Palaeophis*) in der unt. O-
Kreide.

Aus dem ob. Alb oder unteren Cenoman Utahs stammt eine *Coniophis*-Art. Im
Cenoman-Turon Argentinens primitive Schlangen mit Beinen (Neuquen-Becken;
s. Nat. 437, 1007).

Als eine kladistisch noch sehr basale Schlange gilt eine *Coniophis* aus dem oberen

Maastricht (Lance-Formation). Details s. U-Kreide.

Die Entfaltung der Schlangen beginnt erst im Tertiär, ihre Entwicklung wird in enger Beziehung mit derjenigen der Säugetiere gesehen, die deren bevorzugte Beute sind. Giftschlangen erst ab U-Miozän (z.B. *Vipera*). Als ursprüngliche Schlangen gelten die Boidae (Riesenschlangen; noch Reste des Beckens und der Oberschenkel vorhanden, die eine Rolle bei der Kopulation beim Männchen spielen); weitere primitive Merkmale: zwei funktionstüchtige Lungen, keine Giftzähne; hakenförmige Zähne auf allen ursprünglich zahntragenden Knochen. Rezent durch Boinae (neue Welt) und Pythoninae (alte Welt) vertreten, im Alttertiär Boinae auch in Europa. Die Fähigkeit, ihre Kiefer auszuhängen, ermöglicht es den Schlangen, auch große Beute (im Extremfall erwachsene Menschen) zu verschlingen.

Nach allerneuesten Daten gehen die Schlangen aber doch schon auf den Jura zurück (ab Dogger, 167 MA), und im Cenoman des Sudan waren sie bereits sehr divers. Anhand zahlreicher ausgeschlammter Wirbel konnten folgende z.T. primitive, z.T. auch schon abgeleitete Schlangentaxa nachgewiesen werden (Palaeont. Africana 35, 85), für die meisten Taxa sind dies die ältesten Nachweise:

- Lapparentophiidae (auch aus dem Alb bis Cenoman Algeriens und Frankreichs)
- Madtsoiidae
- fragliche Palaeophiidae
- Aniliidae
- Acrochordoidea, Fam. Nigerophiidae
- Colubroidea, Fam. Russellophiidae

Auch die Entstehung der Alethinophidia und ihrer Schwestergruppe (Scoleco-phidia) muss schon vor der O-Kreide erfolgt sein (vgl. *Coniophis*, Alb-Cenoman, s. U-Kreide).

Entwicklung des Giftapparates bei Squamata (Nat. 439, 584): rezent verfügen nur fortgeschrittene Schlangen sowie die Helodermatidae unter den Echsen (Gilamonster, Bindenwaran) über einen Giftapparat, wobei die Entwicklung des Giftapparates als Grundlage für die massive Radiation der modernen Schlangen (2500 der 3000 Schlangenarten) galt. Neuerdings konnten aber auch bei zwei anderen Echsenlinien Toxine nachgewiesen werden (*Iguania* sowie bei *Varanus varanus*); die kladistische Untersuchung der Toxine ergab, dass alle Linien mit Giftdrüsen einen einheitlichen Clade bilden, d.h. das Giftsystem der Schlangen und Echsen ist nur einmal entstanden, offenbar schon in der Trias oder im frühen Jura, zeitlich vor der Differenzierung in Schlangen, *Iguania* und Anguimorpha (Nat. 439, 584):

- Sphenodontia
 - Dibamidae + Gekkonidae (nicht aufgelöst)
 - Xantusiidae + Cordyliidae + Scincidae
 - Teiioidea + (Amphisbaenia + Lacertidae)
- ab jetzt: GIFTAPPARAT
 - Serpentes
 - *Iguania*
 - Varanidae
 - Anguidae + Helodermatidae

Die Entstehung des Giftapparates könnte dabei die Radiation dieses „Giftclades“ gefördert haben; der Giftclade umfasst 4600 der 7900 rezenten Arten von Squamata (58 %). Fossile Hinweise auf Giftapparate gibt es für einige Anguimorpha und Schlangen ab der O-Kreide, der „Giftclade“ muss aber seinen Ursprung im Keuper oder Lias genommen haben.

Im Jahr 2018 wurde von einer 5 cm langen Jungschlange aus dem 99 MA alten Bernstein von Myanmar berichtet (*Xiaophis*). Im Gegensatz zu anderen Schlangen jener Zeit, die im Wasser lebten, handelt es sich um ein Taxon, das in Wäldern lebte, was dafür spricht, dass Schlangen früher als bisher angenommen vom Leben im Wasser oder in Küstenregionen in terrestrische Habitats übergingen. Außerdem fand man einen Häutungsrest einer viel größeren Schlange, der noch das Muster aus heller und dunkler Färbung zeigte.

6. **Archosauria: Krokodile:** In der Kreide Europas vollzieht sich der Übergang von der Dominanz der Non-Eusuchia unter den Mesoeucrocodylia zu den Eusuchia. Letztere dominieren die Süßwasser-Ökosysteme der Oberkreide, während Non-Eusuchia noch immer terrestrische Nischen besetzen, nicht nur in Gondwana, sondern auch in Europa (z.B. der Atoposauride *Theriosuchus* im Maastricht Rumäniens; fragliche Atoposauriden-Zähne im Maastricht Portugals; *Notosuchia Doratodon* aus der O-Kreide Spaniens als aktiver Beutegreifer; der semiaquatische basale Mesoeucrocodylia *Ischyrochampsia* aus dem Campan Frankreichs und Spaniens) (Natwiss. 97, 845).

Nach Fossilfunden geht man davon aus, dass der letzte gemeinsame Vorfahr der modernen Krokodile, also der Alligatoren + (Gaviale + Krokodile), vor 80 bis 100 MA lebte. Genetische Untersuchungen der modernen Taxa sprechen für genetische Flaschenhälse (geringe Heterozygotie), d.h. starke Reduzierung der Populationsstärke, während der Eiszeitzyklen im Pleistozän, besonders beim Amerikanischen Alligator (Sci. 346: 1335).

Mesoeucrocodylia:

- (+) Hsisosuchidae (Kimmeridge bis Campan; Europa, Asien; terrestrisch!)

Metasuchia:

- (+) Notosuchidae (O-Kreide Südamerikas, terrestrisch)
- (+) Baurusuchidae (Coniac bis Maastricht, EU, SA; terrestrisch)
- (+) Libycosuchidae (Barreme bis Cenoman Afrikas; terrestrisch)
- (+) Auftreten der isolierten UO **Sebecosuchia** (O-Kreide bis O-Miozän), die von einigen Autoren zu den Mesosuchiern gezählt werden und damit deren ansonsten nur bis zum M-Eozän reichende Lebensspanne verlängert; F Sebecidae lt. BRI Thanet bis Pliozän. Südamerika, Australien. Ebenfalls terrestrisch.

- (+) Peirosauridae: Coniac bis Maastricht, Südamerika, terrestrisch

(Die vorstehenden Gruppen werden zu den Mesosuchia zusammengefasst, die vom Lias bis zum M-Eozän, inkl. Sebecidae bis ins Pliozän reichen und in der O-Kreide ihr sekundäres Maximum – nach dem Hauptmaximum im Malm - erleben)

Neosuchia (Eusuchia): starke Zunahme in der O-Kreide, Auftreten der rezenten Crocodylia (s.u.)

- (+) Atoposauridae: Malm bis Maastricht; kleine terrestrische Krokodile; Europa, Asien, evtl. Nordamerika. Weitgehend im Apt erloschen, letzter Vertreter im Maastricht Rumäniens, fragliche Zähne im Maastricht Portugals
- (+) Dyrosauridae (Maastricht bis O-Eozän; Süßwasser und marin, kosmopol.)
- (+) Trematochampsidae (Hauterive bis M-Eozän; Süßwasser und terrestrisch, EU, AF, SA)
- (+) Goniopholididae (Bathon bis Maastricht, Süßwasser und terrestr., kosmopol.)
- (+) Pholidosauridae (Bathon bis Cenoman, Süßwasser und terrestr., kosmopol.)
- (+) Paralligatoridae (Cenoman bis Maastricht, terrestrisch, fischfressend, Asien)

(+) Stomatosuchidae (Cenoman Nordafrikas, Süßwasser)

Stomatosuchus mit 2 m langem Schädel und langer Schnauze, geschätzte Gesamtlänge 11 m. Er lebte in Küstenstreifen, die rezenten Mangrovenküsten ähnelten (Nat. 411, 1709; Cenoman Ägyptens).

Crocodylia: es erscheinen drei der vier rez. (Unter-)familien:

Crocodylidae (evtl. schon Gatt. *Crocodylus*, sicher ab Paläozän, naA Eozän; rez. 12 Arten). Lt. BRI ab Turon, lt. BENTON ab O-Kreide.
Nach modernen Angaben Crocodylinae ab U-Miozän, rezent 12 Arten; Nilkrokodil ab U-Pliozän.

Alligatoridae (Alligatoren und Kaimane) ab Campan (BRI). *Caiman* ("*Eocaiman*") ab U-Eozän; rez. 7 Arten. *Bradychampsia* (ob. O-Kreide Nordamerikas) und *Leidyosuchus* (O-Kr. bis Paläozän Nordamerikas) alligatorähnlich.
Nach THENIUS (2000) *Alligator* und *Caiman* erst ab Oligozän.

Im Campan von Texas in dieser Familie *Deinosuchus hatcheri*, 15,2 m lang (vom Schädel hochgerechnet, da nur der Schädel - 2 m lang - gefunden wurde; Höhe 2,15 m; 13,2, naA 9 t Gew.). [Im Pliozän Indiens eine Gavialart (*Rhamphosuchus*) von vergleichbarer Größe (15,4 m)]. Es ist noch unklar, ob sich *Deinosuchus* in den Sümpfen aufhielt und hier auf trinkende Dinosaurier wartete, oder überwiegend (mit längeren Beinen und kürzerem Rumpf) terrestrisch lebte. Beißkraft auf dem Niveau von *Tyrannosaurus rex*, das 13fache des rezenten Alligators. Topbeutegreifer in Küstengegenden (Sci. 322, 671). *Deinosuchus* wird nach neuen Funden als ursprünglicher Vertreter der Alligatoidea klassifiziert.

?**Thoracosauridae:** lt. BRI vom Cenoman bis Thanet, also ausgestorben. Nach anderer Auffassung noch mit einer rezenten Art der G. *Tomistoma* (seit Eozän, sehr ähnlich *Thoracosaurus* aus der O-Kreide). *Tomistoma schlegelii* = Schlegels Gavial oder falscher Gavial auf Bornea, Sumatra, Malakka; im Tertiär war diese U-Fam. weit verbreitet.
Nach modernen Angaben wird allerdings *Thoracosaurus* zu den Gavialidae gestellt, es folgt *Thoracosaurus* (Maastricht bis U-Eozän); erste moderne Gaviale mit *Eogavialis* im U-Eozän, rez. Gattung *Gavialis* ab Pliozän, früher auch in Südamerika, Afrika (z.B. vor 6 – 7 MA in der Gegend des Tschadsees). UF Tomistominae ab U-Eozän. Die Gavialoiden (in der O-Kreide *Thoracosaurus*, *Thecachampsoides*) waren zirkumatlantisch mit küstennaher Lebensweise verbreitet.

?**Gavialidae:** möglicherweise schon in der O-Kreide (s.o.), sicher ab U-Eozän: rez. 1 Art *Gavialis gangeticus* (vor 6-7 MA lebten Gaviale auch noch in Afrika {Tschad}), nach THENIUS (2000) *Gavialis* ab Miozän. BENTON: Gavialidae ab Eozän.

Moderne Gliederung der rezenten Krokodile:

1. Fam. Gavialidae: ab Turon (*Eotomistoma*, Mongolei); *Eogavialis* (U-Eozän, Oligozän), *Gavialis* (Pliozän bis rezent; früher auch Afrika, Südamerika), *Cryptosuchus* (Pliozän – Pleistozän Brasiliens), *Ramphosuchus* (Pliozän Indiens, 15 – 18 m), *Thoracosuchus* (Maastricht bis U-Eozän von Nordamerika, Nordafrika, Asien). Im Tertiär waren Gaviale auch in Afrika und Südamerika vertreten, *Eogavialis* im Alttertiär Nordamerikas, *Gryposuchus* im Jungtertiär Südamerikas. *Eotomistoma* (Turon) gilt aber neuerdings

als Champsosauride (ad Choristodera).

2. Fam. Alligatoridae: ab Campan, rez. 7 Arten (rez. und/oder fossil: *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus*, *Paleosuchus*), *Alligator*, *Caiman* ab Oligozän. Rez. bis auf eine Art aus dem Unterlauf des Yangtse auf die südöstliche USA, Mittel- und Südamerika (in Amerika insgesamt 6 Arten) beschränkt. Nach THENIUS (2000) *Caiman*, *Alligator* ab Oligozän, *Melanosuchus* ab Pliozän. Früher waren Alligatoren weiter in Nordamerika und auch in Eurasien verbreitet.

3. Fam. Crocodylidae:

UF Crocodylinae: ab U-Miozän, rezent 12 Arten (*Crocodylus*, *Euthecodon*, *Osteolaenus*; *Euthecodon* im Plio- und Pleistozän von Afrika); Nilkrokodil ab Pliozän. Die Fam. ist rezent weltweit in tropischen und subtropischen Gebieten verbreitet, war aber im Tertiär noch weiter verbreitet.

UF Tomistominae: ab Miozän; nur 2 Gatt. (*Gavialosuchus*, im O-Miozän/U-O-Pliozän 12 bis 14 m, auch im Miozän Mitteleuropas, z.B. Österreich), *Tomistoma* (1 rez. Art), naA ab M-Eozän, im Miozän bis 9 m, im O-Pliozän/Unt-Pleist. Japans noch eine Art von ca. 8 m. Nach anderer Auffassung werden die Tomistominae aber bei den Gavialoiden eingegliedert und ab U-Eozän angegeben!

Morphologisch steht *Gavialis* basal zu den modernen Krokodilen, molekularkladistisch dagegen als Schwestergruppe zu *Tomistoma*. *Thoracosaurus* steht zu *Gavialis* näher als zu jedem anderen Krokodil; falls *Thoracosaurus* tatsächlich näher mit *Gavialis* verwandt ist als *Tomistoma* zu *Gavialis*, müsste die Dichotomie zwischen *Gavialis* und *Tomistoma* schon in der O-Kreide erfolgt sein, während die molekularen Daten für eine enge Verwandtschaft zwischen *G.* und *Tomistoma* sprechen.

Tomistoma schlegelii ist nach morphologischen Kriterien kein Gavial, sondern ein langschnäuziges Krokodil, wird aber dennoch manchmal in eine eigene UF (Tomistominae = Thoracosaurinae) gestellt, weil er nach molekularen Befunden den Gavialen näher stehen soll als die echten Krokodile. Ältestmöglicher aller rezenter Krokodile, im Tertiär war diese Gattung *Tomistoma* auch in Afrika, Südeuropa, Ostasien verbreitet, im Pleistozän noch in Japan. Die verwandte (Unter-)Gattung *Gavialosuchus* kam im Tertiär in Europa und der östl. USA vor (besonders im Miozän). Der rezente Sunda-Gavial *Tomistoma* ist der einzige Überlebende der einst weltweit verbreiteten Thoracosaurinae; unter den rez. Eusuchia ist er die Schwestergruppe von (*Crocodylus* + *Osteolaemus*) (THENIUS 2000).

Fazit: es besteht zur Zeit noch keine definitive Klarheit hinsichtlich der Beziehungen von *Tomistoma* und den Thoracosauridae zu den Gavialidae bzw. Crocodylidae. Neuerdings wird *Thoracosaurus* zu den Gavialoidea gestellt; in einer basalen Position stehen dabei *Thoracosaurus* und *Eothoracosaurus*; *Eosuchus* aus dem Paläozän (z.B. Nordamerika, Europa) steht schon näher zu *Gavialis* (J. Palaeont. 80, 162). Tomistominae (ab U-Eozän, z.B. *Dollosuchus*, U-/M-Eozän von England; *Dollosuchoides*, M-Eozän von Belgien; „*Crocodylus*“ *spenceri* = ? *Kentisuchus* aus dem U-Eozän Englands, ein basaler Tomistomine) werden nach Palaeont. 50, 917 ebenfalls den Gavialoiden zugeordnet.

Außergewöhnliche Krokodile der Oberkreide:

***Deinosuchus*:** Nach neueren Angaben war *Deinosuchus* (Campan) nur bis 10 m lang, aber 2,5 – 5 t schwer und damit 3 bis 5 mal schwerer als die größten rez. Krokodile. Histologische Untersuchungen der Wachstumsringe des Osteoderms des Rückenpanzers (von Exemplaren, die ca. 50 J. alt geworden waren, ein Alter, das von rez. Krokodilen in der freien Natur nur selten erreicht wird und noch nie bei fossilen Verwandten der modernen Krokodile angetroffen wurde) ergaben Wachstumsraten in der Größenordnung der rez. Krokodile, d.h. die gigantischen Ausmaße von *Deinosuchus* wurden durch verlängertes Wachstum (und ggf. Lebenserwartung) erreicht, nicht dagegen durch beschleunigte Wachstumsraten wie bei Dinosauriern. *Deinosuchus* wuchs – wie kleinere rez. Krokodile – in den ersten 5 – 10 Lebensjahren ca. 0,3 m p.a., behielt diese juvenile Wachstumsrate aber für Jahrzehnte, während moderne Krokodile ab der 2. Dekade langsamer wachsen.

Dinosaurier in vergleichbarer Größe wie *Deinosuchus* (z.B. Hadrosaurier) benötigten dagegen nur 7 bis 8 J., um auszuwachsen, während *Deinosuchus* hierfür über 35 J. brauchte. Der Grund für diesen Unterschied dürfte die ektotherme Physiologie der Krokodile sein mit der Folge, dass sich lamelläres Knochengewebe nur langsam bilden konnte, während erhöhte metabolische Raten den Dinosauriern ermöglichten, rasch fibro-lamelläres Knochengewebe wachsen zu lassen.

***Simosuchus*:** Ein außergewöhnliches, kleines, stupsnasiges Krokodil (*Simosuchus clarki*) wurde im (oberen?) Maastricht Madagaskars entdeckt: kurze Schnauze; schlanker, runder Schädel (nur ca. 12,6 cm lang und 8,2 cm breit), nach vorn verlagertes Kiefergelenk; heterodonte, „nelkenartige“ (gezähnt wie die Blütenblätter von Nelken),

multikuspide Zähne mit allen Spitzen entlang einer Reihe; die vorderen Zähne mit einer großen zentralen Spitze, nach hinten nimmt die Anzahl der Spitzen zu, die sich zunehmend in der Größe angleichen; die Zähne erinnern an bestimmte Ornithischier (Stego-, Ankylosaurier) als Indiz für Herbivorie (auch wenn eine Ernährung von kleinen Wirbeltieren, Arthropoden usw. nicht ausgeschlossen werden kann); wahrsch. zur Familie Notosuchidae gehörig, nächste Verwandte: *Uruguaysuchus* (Senon Uruguays) (was für eine Verbindung zwischen Madagaskar und Südamerika – wohl via Antarktis – in der Oberkreide spricht, wie auch die Gondwanatheria, Abelisauridae unter den Theropoden und Peirosauridae unter den Crocodyliformes andeuten); *Comahuesuchus* (Oberkreide Argentiniens) mit ähnlicher Schnauzenform; Gelenkanatomie (geringe Beweglichkeit im Kiefergelenk außer Öffnungs- und Schließbewegungen) abweichend von *Notosuchus* (Coniac Argentiniens) und *Malawisuchus* (U-Kreide Malawis). Multikuspide Zähne wurden bei Krokodilen ansonsten bei *Candidodon* (U-Kreide Brasiliens), *Chimaerasuchus* (U-Kreide Chinas), *Malawisuchus*, *Uruguaysuchus* angetroffen, die größte Ähnlichkeit besteht dabei zwischen *Simosuchus* und *Uruguaysuchus*. Kladistisch ist *Simosuchus* am nächsten mit *Uruguaysuchus* verwandt, gefolgt von *Malawisuchus*. Mit *Notosuchus* und *Libycosuchus* bilden die fünf Gattungen eine gemeinsame Linie (Notosuchidae), die die Schwestergruppe der Linie (*Sebecus* + *Baurusuchus*) darstellt und damit in der Nähe der Sebecosuchier steht bzw. zu diesen gehört. Die Notosuchidae sind gekennzeichnet durch kurze Schnauzen, kleine Körper, gondwanische Verbreitung. Die Anordnung der Nasenöffnungen (anterolateral) und Orbita spricht gegen ein oberflächennahes Floaten im Wasser wie bei modernen Krokodilen (dort externe Nasenöffnung und Orbita dorsal positioniert); einige Merkmale von *Simosuchus* und *Malawisuchus* deuten darauf, dass sie mit dem Kopf in der Erde gruben (kurze, flache, schaufelartige Schnauze, posteroventral verlagerte occipitale Kondyle, wodurch das Cranium in eine vertikalere Position gestellt wird, kurzer Unterkiefer, sehr ausgedehnte Insertionsfelder für die Nackenmuskulatur). Die anteriore Position des Kiefergelenks und die relative Kürze des Unterkiefers sprechen dagegen, dass *Simosuchus* Beißkraft oder –geschwindigkeit wie moderne Krokodile aufwenden konnte; die Kiefergeometrie ähnelt eher der von Schildkröten. Konvergent zu Ankylosauriern sind nicht nur die Bezahnung, sondern auch die starke Körperpanzerung dorsal und ventral, kompakte Körperform; kurze breite Schnauze, knöcherner Schädelprotektion über den supratemporalen Fenstern und der Orbita. Die Konvergenz mit Ornithischiern mag dadurch zustande gekommen sein, dass Ornithischier in der Oberkreide Madagaskars anscheinend völlig fehlten, so dass die Krokodile deren ökologische Nische besetzten (Nat. 405, 941). Es sind bisher nur insgesamt zwei vegetarische Krokodilarten bekannt geworden!

Kladogramm:

```

--- Außengruppe: Pelagosaurus + (Teleosauridae + Metriorhynchidae)
--- Hsisosuchus
--- [Araripesuchus + (Trematochampsia + Peirosauridae + Mahajangasuchus)] +
    [(Alligatorium + Theriosuchus) + (Crocodylia + Bernissartia +
      Goniopholis + Eutreptauranosuchus)]
--- Comahuesuchus (O-Kreide Argentiniens)
--- Sebecus + Baurusuchus
    ab jetzt: Notosuchidae
    --- Libycosuchus + Notosuchus (O-Kreide, Argentinien)
    --- Malawisuchus (U-Kreide, Malawi)
    --- Uruguaysuchus (O-Kreide, Uruguay) + Simosuchus (Maastricht)

```

***Armadillosuchus*:** terrestrisch lebender Notosuchia aus der frühen O-Kreide Brasiliens (90 MA); gürteltierartige Körperbedeckung aus flexiblen Bändern und starren Schilden (statt der typischen Osteoderme der Krokodile); möglicherweise grabende Lebensweise (Familie Sphagesauridae).

***Yacarerani*:** Notosuchia aus dem Turon-Santon Boliviens, ca. 80 cm lang, ausgeprägte Heterodontie; zwei „Schneidezähne“ an der vorderen Spitze des Unterkiefers ähnlich den Schneidezähnen von Nagern nach vorn gerichtet; geschlossener Zahnbogen hinter den vorderen Zähnen. Evtl. herbivor.

***Isisfordia*:** im Jahr 2006 wurde aus 95 – 98 MA alten Schichten Australiens ein 1,1 m langes Krokodil (*Isisfordia duncani*) beschrieben, das dem gemeinsamen Vorfahren der rezenten Krokodile + Alligatoren nahe steht. Dem Extremitätenbau zufolge lebte es teils im Wasser, teils außerhalb. Diese Flexibilität könnte der Grund sein, weshalb die Crocodyliformes die KTG überstanden (Nat. 441, 910).

7. Archosauria: Pterosauria: *Quetzalcoatlus* (oberste Kreide) einer der größten Flieger, Spannweite 11-12 m. Zahnlos, kein Fischfresser, da 400 km von der damaligen Küstenlinie entfernt gefunden, vielleicht ernährte er sich von Kadavern (kontra: s.u.). Die Flugsaurier der Kreide lassen sich in kurz Halsige wie *Pteranodon* und lang Halsige wie *Quetzalcoatlus* einteilen. Für *Pteranodon* (7 m Spannweite) wurde eine Fluggeschwindigkeit von 50 km/h berechnet. Flugsaurier auch in der obersten Kreide (Campan oder Maastricht) Neuseelands, was einer paläogeographischen Breite von 60 Grad entspricht (kühles bis kalt-temperiertes Klima mit starken jahreszeitlichen Schwankungen; starkes Indiz für Warmblütigkeit). (Zum Vergleich: bei den rezenten Vögeln hat der Wander-Albatros mit 3,65 m die größte Spannweite). Der Umstand, dass sich *Quetzalcoatlus* auch von Aas am Festland ernährte, spricht gegen die Annahme, dass er ein reiner Gleitflieger (wie später die Pseudozahnvögel) war.

Im Jahre 2002 wurde aus dem oberen Maastricht von Rumänien ein weiterer riesiger Flugsaurier aus derselben Familie wie *Quetzalcoatlus* (Azhdarchidae) bekannt (*Hatzegopteryx thambema*), wobei die Reste darauf schließen lassen, dass seine Flügelspannweite mind. 12 m betrug und damit noch etwas größer als bei der größten *Quetzalcoatlus*-Art (es gab auch eine Art mit nur 5,5 m Spannweite) ausfiel. Der Schädel übertraf mit ca. 3 m Länge (und evtl. noch mehr) *Quetzalcoatlus* ebenfalls (Naturwiss. 89, 180). Details s. unten.

Arambourgiana (aus dem Maastricht Jordaniens, nur durch einen 60 cm langen Halswirbel nachgewiesen) wahrscheinlich noch etwas größer (geschätzte Spannweite 12 – 13 m).

Im Jahr 2018 wurde schließlich von einem noch größeren Flugsaurier (noch unbenannt, „Dracula“) aus der obersten Kreide (ca. 66 MA) Rumäniens (Sebes/Transsilvanien) berichtet; robuster gebaut als *Hatzegopteryx*, Flügelspannweite um 13 m, bis 20 m werden für möglich gehalten. Man fragt sich, ob er adult überhaupt fliegen konnte; möglicherweise flogen nur die Jungtiere. Auf dem Boden giraffenhoch; er lebte in einer tropischen Inselwelt. Zugunsten der Flugtauglichkeit spricht allerdings die extrem dünne Knochenwand der Wirbel (z.B. knapp 1 mm bei den Halswirbeln) und der ansonsten mit kleineren Flugsauriern übereinstimmende Bauplan.

Man geht davon aus, dass Flugsaurier aus dem Stand starteten, indem sie sich mit den kräftigen Vorderbeinen (!) abstießen und losflatterten (sie liefern und standen schließlich auf vier Beinen) (BdW 9/18: 23).

Untersuchungen von Luftporen in 80 MA altem Bernstein ergaben eine um 50 % höhere O₂-Konz. der Luft, der atmosphärische Druck war dann 10mal höher als rezent. Die dichte Atmosphäre könnte erklären, wieso sich die großen Flugsaurier entwickelten. Gut erhaltene Gewebe eines 100 MA alten *Santanadactylus* belegen eine große Ähnlichkeit mit dem Fledermausflügel bzgl. Muskelfasern und Blutgefäße, wobei die Blutgefäße darauf deuten, daß die Pterosauria aktiv flogen und daher eine Abkühlung benötigten (Segelflieger brauchen keine Abkühlung).

Fam. Ornithocheiridae (Valangin bis Cenoman/unteres Turon);
kosmopolitisch von Alb bis Cenoman

Ornithocheirus (Wealden bis Campan, ?Maastr., Sammelgatt.), z.B. im Gosau-Campan mit 1,5 - 1,75 m Spannweite, im Cenoman-Turon Afrikas 4 - 5 m

Ornithorhynchus (wohl teilweise syn. *Criorhynchus*): als *O. bunzeli* 12 m lang, allein der Schädel 3,5 m lang; Cenoman bis Turon

Ferrodraco (Cenoman bis unt. Turon Australiens); letzter sicherer Vertreter der Anhangueria Fam. Criorhynchidae (Wealden bis Cenoman):

Criorhynchus (Wealden bis Cenoman, angebl. bis 12 m Spannweite

bei einem fragmentar. Exemplar aus der Santana-Formation (Fernsehsendung, in weiteren Recherchen nicht zu verifizieren)

Fam. Azhdarchidae (Berrias [BRI: Tithon] bis ob. Maastricht), am größten in der höchsten Kreide, größte bekannte fliegende Kreaturen aller Zeiten! Im Maastricht weit verbreitet (Nordamerika, Westasien, Europa). Langschnäuzig.

Azhdarcho (Turon/Coniac Usbekistans): langer Hals, lange Halswirbel ähnlich

Quetzalcoatlus. Spannweite 5 m.

Bakonydracon (Santon): Spannweite 3,5 m

Montanazhdarcho: Campan Nordamerikas, Spannweite 2,5 m

Titanopteryx (Maastricht, Jordanien): ähnliche Größe wie *Quetzalcoatlus*, nur ein

60 cm langer Halswirbel bekannt, syn. *Arambourgiana philadelphiae* aus Jordanien mit 13 m (naA 12 m) Spannweite als größter Flugsaurier.

Quetzalcoatlus (ob. Maastricht Texas): mehrere Arten; eine Art mit „nur“ 5,5 m Spannweite;

Größte Art: *Qu. northropi*: Spannweite des größten Individuums 11-12 m; es gibt aber auch andere Schätzungen von 15 bis 20 m; i.d.R. werden aber 12 m genannt.

Zahnlos, scharfe, wahrsch. mit Hornschneiden überzogene Kieferränder; lange, schmale, spitz zulaufende Schädel mit niedrigem, dünnen Knochenkamm. Extrem lange Halswirbel. Langer Hals fast starr (kaum seitliche Beweglichkeit). Starke Biegebeanspruchung der Fingerglieder während des Fluges führte zum T-Profil.

Gewicht des Riesenexemplars auf 86 kg geschätzt (ultraleicht!). Fundort in mäandrierendem Flußsystem 400 km von der Küste entfernt. Evtl. geierartiger Aasfresser,

wogegen aber der recht unflexible Hals und der spitze, zahnlose Schnabel sprechen.

Funde nur wenige Meter unter der KTG; andere Funde, die auch zu *Qu.* gehören könnten, aber schon im Campan Kanadas. Nach neueren Vorstellungen (1997) geht man davon

aus, daß *Qu.* mit seinem langen, spitzen Schnabel und (doch!) biegsamen, bis 2,4 m langen Hals im Stil der Flamingos nach im Schlamm eingegrabenen Krustentieren gefischt

hat. Der dünne Schnabel sei für einen Aasfresser (zum Durchbohren dicker Dinosaurierhäute) ungeeignet.

Hatzegopteryx thambena (ob. Maastricht von Transsylvanien): Spannweite 12 m (konservative Hochrechnung) oder mehr; Schädelhöhe hochgerechnet mindestens 2,75 m, wahrscheinlich um 3 m oder mehr. Der Schädel ist bemerkenswert robust gebaut (z.B. am Gaumen, Hinterkopf), auch im Vergleich mit anderen Arten derselben Familie oder den Pteranodontidae. Man könnte vermuten, dass die Robustheit (Gewicht) des Schädels ihn beim Abheben zum Flug behindert hätte. Die formale Robustheit wird aber kompensiert durch eine besondere Knochenstruktur (über die pterosauriartige Knochenpneumatisierung hinaus): die äußere Schicht der Knochen (auch der Schädelknochen) ist ein extrem dünner Cortex (< 1 mm); im Inneren bestehen sowohl Schädel- wie Extremitätenknochen (Humerus) aus zahlreichen dicht gepackten Alveoli, die voneinander durch ein dichtes Netzwerk extrem dünner Knochenstrabekel getrennt sind. Auf diese Weise konnten sehr leichte, aber dennoch sehr robuste Knochen gebildet werden (Naturwiss. 89, 180).

Zhejiangopterus: Oberkreide Asiens, Spannweite 5 m

Fam. Pteranodontidae: Alb (BRI: Apt) bis Campan, überwiegend Santon bis Campan: sehr große Flugsaurier, erreichten aber nicht die Größe der Azhdarchiden; die größte Spannweite für einen Pteranodontiden wurde mit 7,25 m für einen *Pteranodon* angegeben.

Ornithostoma (Cenoman, Senon von England und Russland) (Pteranodontoidea inc. sed.)

Bogalubovia (ex *Ornithostoma*): Maastricht, Spannweite 3 m (falls die Angabe des Maastricht zutrifft, hätte die F Pteranodontidae länger überlebt als bisher angenommen)

Pteranodon (Alb?, Coniac bis Campan): recht groß (eine Art mit 9,2 m Spannweite; naA max.

7,25 m), zahnlos, Knochenkamm auf dem Hinterhaupt, dadurch Schädelhöhe bis 1,8 m,

wobei fast die Hälfte aber vom Knochenkamm eingenommen wird. Die Spannweite

der größten *Pteranodon*-Arten wird nur von den Azhdarchidae übertroffen. Relativ

kurzer Hals, regelmäßig Knochenkamm am Hinterhaupt, aber keine weiteren Kämme.

Langer spitzer Schnabel, Augenöffnung recht klein und relativ hoch liegend. Extremer

Leichtbau der Knochen und Wirbel mit kleinen Luftöffnungen, vielleicht für den Ein-

tritt von Luftsäcken, die wie bei modernen Vögeln mit der Lunge in Verbindung

standen? Ausdauernder Flieger und Segler, der aufs offene Meer hinausflog, um Fische

zu fangen, Fundstellen bis 160 km von der damaligen Küstenlinie entfernt. Berech-

nungen für eine 7 m Spannweite aufweisende Art gehen von 16,6 kg Gewicht und 50 km/h Flugeschwindigkeit aus.

Fam. Mimodactylidae (ad Istiodactyliformes): *Mimodactylus*, ob. Cenoman des Libanon

Fam. Nyctosauridae (Turon bis Maastricht), naA schon im Apt (*Chaoyangopterus*)

Nyctosaurus (Turon, naA höhere O-Kreide, Nord- und Südamerika: zahnlos, kein

Knochenkamm wie *Pteranodon*, Spannweite max. 3 bis 3,5 m, niedriger, langgestreckter Schädel. Hohes Segel auf dem Kopf mit aerodynamischer Funktion (s.o.).

KELLNER et al. (Sci Rep. 9: 17875) zeigen ein Kladogramm der Pterodactyloidea. Danach erreichen nur wenige der berücksichtigten Arten die Oberkreide. Die Archaeopterodactyloidea (Oxfordium bis Alb) erlöschen im Alb. Bei den Tapejaroidea diversifiziert die Familie Azhdarchidae in der Mittelkreide, mit *Azhdarcho* im oberen Cenoman/Turon Asiens, *Zhejiangopterus* im frühen Campan Asiens und *Quetzalcoatlus* unmittelbar vor der KTG in Amerika. Von den basalen Tapejaromorpha findet sich *Keresdrakon* in der unteren bis mittleren Oberkreide Südamerikas und von den weit abgeleiteten Tapejarini *Caiuajara* ebenfalls in der unteren bis mittleren Oberkreide Südamerikas. Die Pteranodontia mit den beiden Familien Pteranodontidae und Nyctosauridae diversifizieren erst im Cenoman. *Tethydraco* (Fam. Pteranodontidae) aus Afroarabien lebte unmittelbar vor der KTG. Bei den Istiodactyliformes findet sich *Mimodactylus* im oberen Cenoman Afroarabiens (Libanon). *Lonchodraco* als nahe Außengruppe der Ornithocheirae und *Cimoliopterus* als basale Linie der Ornithocheirae lebten jeweils im frühen Cenoman Europas und *Siroccoptyx* im frühen Cenoman Nordafrikas.

Die Pterodactyloidea gliedern sich in die Archaeopterodactyloidea (Oxford bis Alb) und Ornithocheiroidea. Betrachtet man die Ornithocheiroidea, so lebten von den im Kladogramm präsentierten Arten lediglich 13 in der Oberkreide, davon gerade einmal 2 in der hohen Oberkreide (M-Campan bis KTG), und diese beiden jeweils im höheren Maastricht bis an die KTG heran. Auf die Unterkreide entfallen 40 Arten (ab ob. Valangin/Hauterive), davon 32 auf Apt/Alb.

Aussterben: Die Flugsaurier erloschen direkt an der KTG; letzte Fossilien sind wenige Meter unter der KTG nachgewiesen worden (*Quetzalcoatlus*). Nach ihrer ersten Blütezeit im Malm erlebten die Flugsaurier in der mittl. Kreide ein zweites Diversitätsmaximum, nachdem die Vielfalt der Flugsaurier in der U-Kreide weiter angestiegen war. Ab der mittl. Kreide treten zunehmend zahnlose Formen auf, im Maastricht waren alle zahntragenden Formen ausgestorben. In der höchsten O-Kreide sind noch die 3 Fam. Pteranodontidae, Nyctosauridae und Azhdarchidae nachweisbar, zumindest die letztgenannte überlebte bis direkt an die KTG. Bereits im Verlauf der gesamten O-Kreide kam es also zu einem Verlust an Diversität, so daß drei Aussterbeperioden (Jura-Kreide-Grenze, Verlauf der O-Kreide und KTG) zu unterscheiden sind.

Da es gegen Ende der O-Kreide nur noch zahnlose, sehr große und somit stark spezialisierte Flugsaurier gab, konnten schon kleine Veränderungen z.B. klimatischer Art das Gleichgewicht stören. Schon eine Erhöhung der durchschnittl. Windgeschwindigkeit um 5 m/s, wie sie bei den ablaufenden klimatischen Veränderungen wahrscheinlich war, könnte den Riesenflugsauriern das Fliegen unmöglich gemacht haben; sie waren mit ihrem Leichtbau und Gigantismus an das Segeln bei leichtem Wind angepaßt. Abkühlung, Zunahme des Pol-Äquator-Gradienten, Zunahme der Jahreszeitlichkeit führen aber zum Anstieg der durchschnittl. Windgeschwindigkeit. Um zu überleben, hätten die Riesenflugsaurier wieder kleiner werden müssen, dickwandigere Knochen entwickeln, zum Schlag-

flug zurückkehren müssen, was biologischen Grundregeln widersprach. Eine Konkurrenz mit Vögeln ist dagegen unwahrscheinlich, da diese andere Lebensweisen hatten.

Das Aussterben der Flugsaurier ist also als gradualistisches Phänomen zu verstehen, wobei in der höchsten Kreide nur noch wenige Familien übriggeblieben waren, die als große, zahnlose Segelflieger in eine Sackgasse hinein spezialisiert waren, die ihnen zum Verhängnis wurde, als infolge der Klimaveränderungen (z.B. erhöhte Windgeschwindigkeit) ihre segelnde Lebensweise nicht mehr erfolgreich war, während eine Rückkehr zum Schlagflug aufgrund der hohen Spezialisierung nicht mehr möglich war. Das KT-Ereignis hat den Niedergang lediglich beschleunigt und besiegelt, nicht aber ausgelöst.

Im Jahr 2016 wurde allerdings von einem kleinen Flugsaurier (Alter zwischen 80 und 72 MA) aus Nordamerika berichtet (nicht benannt; O Azhdarchoidea, evtl. zur F Azhdarchidae) mit nur 1,5 m Flügelspannweite (ausgewachsen). Zusammen mit der Seltenheit juveniler Flugsaurier aus dieser Zeit gab das Anlass zu der Vermutung, dass kleine Flugsaurier in der höheren Kreide in der Fossilüberlieferung unterrepräsentiert sein könnten (R. Soc. Open Sci. 3: 160333).

Sowohl Azhdarchoidea (JKG bis KTG) wie auch die Nyctosauridae (ab Turon) unter den Pteranodontoidea erreichten die KTG, *Pteranodon* nur das Campan (Sci Rep. 9: 13454).

dino-dino okre

8. Archosauria: Saurischia

ther-ther okre

a) Theropoda erreichten Riesengröße: Carnosaurier *Tarbosaurus* 14 m, *Tyrannosaurus* bis 13 m, Zähne bis 15 cm. Die größten Tyrannosauridae lebten vor 80 - 66 MA (kleinere bereits in der ob. U-Kreide!). Im Jahr 2019 wurde der bisher größte (13 m, 8,8 t) und älteste (>30 Jahre alt) *Tyrannosaurus* beschrieben, zu 65 % komplett erhalten („Scotty“).

Vor 97 MA *Giganotosaurus carolinii* (Cenoman, Argentinien) ähnlich *Tyrannosaurus*, 12,5 m lang, 8 (naA 10 t) schwer (zur F Carcharodontosauridae). [In der oberen U-Kreide Südamerikas (110 MA) gibt es allerdings die Reste eines Theropoden, der bei etwas größeren Abmessungen des Kiefers und der Einzelknochen im Vergleich zu *Tyrannosaurus* und schwererer Bauweise noch einige Tonnen schwerer war: *Mapusaurus rosae* (*Mapusaurus*: ob. Cenoman bis frühes Turon).

Im Cenoman Marokkos *Carcharodontosaurus* mit 1,6 m Schädellänge (ebenso groß oder etwas größer als *Tyrannosaurus*; Alter: 93 MA)

Dinosauriereier aus der M-/O-Kreide Chinas erreichen eine Länge von bis zu 53,6 cm bei einem Durchmesser von bis zu 17,9 cm und einem Längen-Breiten-

Verhältnis von etwa 3 : 1 (*Macroelongatoolithus xixiaensis*); sie stammen eventuell von *Tarbosaurus* oder *Gigantoraptor*.

Berechnungen aufgrund der Bißmarken an *Triceratops*-Beckenknochen sprechen für eine Beißkraft von 6410-13400 N (*Tyrannosaurus rex*) (Labrador-Hund: 550 N, Mensch 749, Wolf 1412, Hai 1446, Orang 1712, Löwe 4168, Alligator 13300). An einem *Tyrannosaurus*-Knochen konnten gichtbedingte Läsionen nachgewiesen werden.

Untersuchungen an einem Saurierbaby (*Scipionyx samniticus*) aus der M-Kreide Italiens (s. U-Kreide) aus der Verwandtschaft von *Tyrannosaurus* ergaben Hinweise auf ein Zwechfell; dies verhalf zu plötzlichen Energiestößen; so konnten sich die Tiere sekundenschnell in reaktionsschnelle Raubtiere verwandeln. Sie waren fähig, die überwiegende Zeit über Kräfte zu sparen, um bei Bedarf "losrasen" zu können (wie bei rez. Krokodilen).

Scipionyx (ad Compsognathidae): Apt Italiens; Weichteilabdrücke an einem juvenilen Exemplar belegen die Existenz primitiver Reptillungen in Verbindung mit einem Zwerchfell wie bei Krokodilen; keine Vogellungen mit Luftsäcken. Der „hepatic-piston“-Mechanismus ermöglichte in Zeiten hoher Aktivität eine intensive Ventilation und Sauerstoffaufnahme und erklärt so, wie trotz ektothermen Stoffwechsels hohe Aktivitätslevel wie bei Raptoren erreichbar waren (→ Keuper). Der „hepatic-piston“-Mechanismus besteht darin, dass die Leber wie ein Kolben funktioniert, der mittels Muskeln und einer zwerchfellartigen Scheidewand die Lunge expandieren und kontrahieren lässt. Keine Anzeichen von Luftsäcken im hinteren Körperbereich wie bei Vögeln. Letztendlich ist es aber auch umstritten, ob bei *Scipionyx* wirklich Abdrücke der Leber vorliegen. Der Holotyp ist nur wenige cm lang; ausgewachsen dürfte *Scipionyx* eine Länge von ca. 2 m erreicht haben. Gilt zusammen mit *Orkoraptor* als erste (basale) Seitenlinie innerhalb der Compsognathidae.

Andererseits ergaben biomechanische Modelle, basierend auf dem Anteil der Beinmuskulatur am Gesamtkörpergewicht, dass die großen Theropoden wie *Tyrannosaurus* keinesfalls so schnell laufen konnten, wie oftmals angenommen; *Tyrannosaurus* konnte gar nicht so viel Muskelmasse in seine Beine packen, um seine 6 t Gewicht schnell zu bewegen; er erreichte höchstens 40 km/h, wenn überhaupt; diese Schätzung beruht schon auf optimistischen Annahmen. Dies schließt aber nicht aus, dass es sich trotzdem um gefährliche Jäger handelte, da die Beutetiere (wie *Triceratops*) aus den gleichen biomechanischen Gründen an schnellerer Flucht gehindert waren. Fußspuren von laufenden großen Theropoden sind bisher (im Gegensatz zu kleinen Theropoden) auch noch nicht bekannt geworden. Die „schnellsten“ Fußspuren kleiner Theropoden deuten auf geschätzte 11 m/s. Wenn *Tyrannosaurus* überhaupt lief (anstelle zu schreiten), dann langsam. Die Verkleinerung der Körpergröße (und damit verbundene relative Zunahme des Extensormuskels am Gesamtgewicht) verbesserte dagegen die Laufeigenschaften z.B. bei den Maniraptora und Vögeln (Nat. 415, 1018; Sci. 295, 1620). In Modellrechnungen ermittelte man für *Tyrannosaurus* eine Ganggeschwindigkeit von 18 km/h; ein schnell laufendes Huhn würde bspw. bei einem Gewicht von 6 t in jedem Bein eine Muskelmasse von 99 % seines Körpergewichts haben müssen. *T.* hatte zu wenig Muskelmasse an den Beinen, um kleine, schnellfüßige Beutetiere jagen zu können; allenfalls konnte er größere herbivore Dinosaurier (mit ähnlich begrenzten Laufleistungen) jagen, oder er war nur Aasfresser.

Dem stehen neue Funde gegenüber, dass Tyrannosauriden offenbar gar keine Einzelgänger waren, sondern in Rudeln in Form altersgemischter Gruppen lebten. Unter diesen Umständen konnten sie dann auch riesige Sauropoden usw. bezwingen. Indizien sind Funde aus der O-Kreide Kanadas (s. *Albertosaurus*) und M-Kreide Patagoniens (s. Unterkreide unter Suchstichwort *Argentinosaurus*). Auf jeden Fall besaß *Tyrannosaurus* eine sehr hohe Beweglichkeit des Schädels aus mehreren gegeneinander beweglichen Modulen, darunter ein oberes und ein unteres Schnauzenmodul, die gegeneinander bewegt werden konnten. Die hohe Flexibilität des zahntragenden Schnauzenteils ermöglichte ein kraftvolles Herausreißen von Nahrungsteilen. Hinzu treten zwei große Schläfenfenster als Ansatzflächen für kräftige Kiefermuskeln (Sci. Rep. 9: 1520).

(Weitere Angaben s. unter Tyrannosauridae).

Neben diesen Riesenformen kleine, straußenähnliche Ornithomimosaurier. Der nur 3,5 m große *Ornithomimus* erreichte Laufgeschwindigkeiten bis 50 km/h. *Stenonychosaurus* (2 m) hatte das größte Gehirn aller Dinosaurier, Intelligenz vermutlich wie primitive Säuger, z.B. Opossums.

Vogelartiges Brutverhalten von *Oviraptor*: in der Wüste Gobi wurde ein adultes *Oviraptor*-Skelett in typischer Bruthaltung über einem Nest mit *Oviraptor*-Eiern entdeckt; die Eier sind dabei - wie bei manchen Vogelarten - in einer ganz bestimmten Anordnung nach ihrer Ablage arrangiert worden. Da das Brüten aber auch der Hitzeprotektion gedient haben kann, ist es kein Beweis für Endothermie. Untersuchungen von Oviraptoren-Eiern zeigten außerdem, dass die Jungtiere nicht gleichzeitig (wie bei Reptilien üblich), sondern in zeitlichen Abständen wie bei Vögeln schlüpften.

Im Campan der vogelähnliche Troodontide *Troodon formosus* mit intermediärem Brutpflegeverhalten zwischen dem der Vögel und basaler Archosaurier: Eiablage nicht gleichzeitig, sondern in täglichem oder größeren Abstand jeweils 2 Eier. Bebrütung teilweise durch Erdwärme, teilweise durch Körperkontakt. Junge waren Nestflüchter, selbst ernährend. Als primitive Merkmale gelten: zwei funktionstüchtige Ovarien und Eileiter, relativ große Eier; nur ein Ei gleichzeitig je Eileiter; offene Nester, partielles Bebrüten. Das Nest selbst erinnert an die primitiven offenen Nester basaler rezenter Vogelgruppen (Palaeognatha, Galliformes, Anseriformes); auch diese Vögel sind Nestflüchter und ernähren sich von Anfang an selbst.

Balz von Raubdinosauriern? In Colorado fand man 100 MA alte Kratzspuren von großen Theropoden, die den Spuren heutiger Vögel ähneln, die sie beim Balzen hinterlassen. Dies deutet auf einen Balzplatz großer Theropoden und ein den Vögeln ähnelndes Balzverhalten (BdW 9/18: 20).

Ein 80 MA alter Nistplatz aus der Wüste Gobi belegt, dass auch non-aviale Theropoden gemeinsam nisteten und – am Bruterfolg, d.h. der Anzahl geschlüpfter Eier gemessen – die Gelege bewachten. Die Erfolgsrate entspricht derjenigen moderner Vögel und Krokodile, die ihre Nester bewachen. Eier 10 – 15 cm im Durchmesser, taxonomisch nicht genau einzuordnen. Eine dünne

rote Linie im Sediment, die wohl von einer einmaligen kurzen Überflutung stammt, beweist – im Gegensatz zu anderen Nistplätzen –, dass die Gelege wirklich alle gleichzeitig gelegt worden waren. Es fanden sich 15 Gelege auf 286 qm. (Nat. 571: 308).

Studien der O₂-Isotop-Zusammensetzung fossiler *Tyrannosaurus*-Knochen (peripherer vs. zentraler Knochen) sprechen zugunsten von Homoiothermie (die aber nicht unbedingt Endothermie bedeuten muß), ebenso die starke Durchblutung der Knochen. Ein starkes Indiz gegen Endothermie ist das Fehlen der Conchae (Nasenschalen), die für alle endothermen Tiere typisch sind. In der Säugerentwicklung lassen sie sich 250 MA zurückverfolgen, bei den Vögeln bis 70 MA; bei Reptilien fehlen sie durchgängig. Endotherme Tiere benötigen etwa 20 x mehr Sauerstoff als exotherme; starke Atmung trocknet aber die Tiere aus. Würde ein Reptil so stark atmen wie Säugetiere, würde es 17x mehr Wasser verlieren. Die Nasenschalen verringern diesen Wasserverlust. In der synapsiden Linie treten sie bei den Cynodontiern sowie einer etwas älteren Schwestergruppe auf, bei den Vögeln zuerst bei *Hesperornis*. Allerdings gibt es Anzeichen, daß einige Dinosaurier (Hadrosaurier) doch Nasenschalen hatten, so dass die Wärmeregulation bei verschiedenen Sauriern u.U. unterschiedlich erfolgte.

Untersuchungen an rez. Lederschildkröten (*Dermochelys*, 900 kg), deren Lebensraum vom tropischen bis kalten Seewasser reicht, ergaben, daß Körpergröße und Veränderungen der Blutzirkulation dazu benutzt werden, warme Körpertemperatur im Nordatlantik zu behalten, andererseits Überwärmung in den Tropen zu vermeiden. Diese "Gigantothermie" könnte auch den Dinosauriern das Überleben in polaren Regionen ermöglicht haben. Gigantothermie ist definiert als Aufrechterhaltung konstanter Körpertemperatur infolge großer Körpergröße, niedriger Stoffwechselraten und isolierender peripherer Körpergewebe. Nach dieser Theorie wären Dinosaurier gigantotherme (pseudohomoiotherme) Ektotherme.

Im Jahre 2000 wurde – als Indikator der Körpertemperatur – das O-Isotopenverhältnis (O-18/O-16) im Phosphat aus Zähnen von Theropoden aus verschiedenen Paläobreiten und Paläoklimata bestimmt und mit dem gleichaltrigen Krokodile (als Kontrollgruppe für ektotherme Tiere, da man davon ausgehen kann, dass auch die fossilen Krokodile ektotherm waren) verglichen; die Zähne stammen aus der O-Kreide Nordamerikas (Alaska bis Texas), Madagaskars und Indiens. Das Isotopenverhältnis änderte sich entsprechend der von niederen zu höheren Breiten abnehmenden Temperatur, allerdings bei Krokodilen und Theropoden in unterschiedlichem Ausmaß, was auf unterschiedliche Strategien der Thermoregulation deutet. Bei Krokodilen entspricht die Körpertemperatur etwa der Umgebungstemperatur. Das Isotopenverhältnis der Theropoden stimmt dagegen nahezu mit dem rezenter Vögel und Säugetiere überein, was für eine mehr oder weniger gut entwickelte Endothermie bei Theropoden spricht. Diese Aussage gilt bisher aber nur für Theropoden; für die herbivoren und besonders die sehr großen Formen von Dinosauriern ist dagegen eher von einer Gigantothermie auszugehen, bei der allein schon das große Körpervolumen größere Schwankungen der Körpertemperatur verhindern kann.

Theropoda der Oberkreide:

IO **Ceratosauroida:**

Abelisauroidea: gondwanische Theropoden; zwei Familien: Abelisauridae und Noasauridae. Malm bis Maastricht. Bereits im frühen Apt Libyens ein großer Abelisauroide (J. Paleont. 84, 927).

Abelisauroiden stellen eine (weitgehend? ganz?) auf Gondwana beschränkte Radiation kleiner (Noasauridae) und großer (Abelisauridae) Theropoden in der Oberkreide dar, parallel zu der gleichzeitigen nordamerikanischen Radiation von coelurosauriden Theropoden in kleine (Ornithomimiden, Troodontiden, Dromaeosauriden) und große (Tyrannosauridae) Formen.

Deltadromeus, 8 m, mittl. Cenoman Nordafrikas, basaler Ceratosaurier (evtl. ad Noasauridae)

Fam. Noasauridae: klein, ob. Barrem/unt. Apt bis KTG; Afrika, Argentinien, Australien, Madagaskar; inkl. Elaphrosaurinae: M-/O-Jura bis O-Kreide

Masiakasaurus knopfleri, 1,8 m, Maastricht Madagaskars; einziger bekannter Theropode mit fast waagrecht nach vorn stehenden (extrem protrudierten) vorderen Unterkieferzähnen (insgesamt 2 pro Kieferseite); wahrscheinlich standen auch die oberen vor-

dersten Zähne stark protrudiert nach vorn, diese wurden aber nicht gefunden (dies kann nur aus der Form der Alveolen geschlossen werden). Wie bei nur wenigen anderen Theropoden außerdem ausgeprägte Heterodontie: die ersten vier Zähne vorn sind verlängert und schwach gezähnt, weiter nach dorsal werden die Zähne zunehmend zurückgebogen mit nach hinten gerichteter, hakenförmiger Spitze, im Querschnitt komprimiert und damit zunehmend theropodentypisch; bei keinem anderen Theropoden ist aber die Heterodontie so stark ausgeprägt.

Moderne Säugetiere mit so stark protrudierten Frontzähnen sind oftmals insektenfressend (z.B. caenolestide Beuteltiere). Stellung zu Noasauridae fraglich; sicher aber zu den Abelisauroida (Nat. 409, 504).

Noasaurus, Velocisaurus (O-Kreide Südamerikas)

Fam. Abelisauridae (Alb bis Maastricht von Madagaskar, Indien, Argentinien; Nordafrika und Europa fraglich; naA auch Südafrika); relativ groß, wahrscheinlich auf Südkontinente beschränkt; Raubsaurier, z.T. mit hornartigen Auswüchsen am Schädel und verdickten Schädeldächern. Diverseste Gruppe von Raubsauriern in der Kreide Gondwanas, sehr erfolgreich. Die südamerikanischen Abelisauridae bilden ein Monophylum (Brachyrostra), was dafür spricht, dass Südamerika ab dem Cenoman bereits von dem übrigen Gondwana isoliert war (Natwiss. 96, 409)

Indosuchus, oberste Kreide (Maastricht) Indiens

Rayasaurus, Maastricht Indiens, 11 m lang.

Majungasaurus, Maastricht Madagaskars (großer Abelisauride, 6 – 7 m lang). Ernährte sich, wie spezifische Zahnabdrücke eindeutig belegen, nicht nur von Sauropoden, sondern auch von Angehörigen der eigenen Art. Einziger sicher dokumentierter Fall von Kannibalismus bei Dinosauriern (fraglich bei *Coelophysis* aus der O-Trias Nordamerikas); es ist aber unbekannt, ob er sich von toten Artangehörigen ernährte, oder diese aktiv jagte. Rezent kommt Kannibalismus bei 14 carnivoren Säugerarten, zahlreichen fleischfressenden Reptilien und Vögeln vor (Nat. 422, 515; Natw. Ru. 10/2003, 553). Eng verwandt mit *Indosaurus* (Indien und Madagaskar trennten sich erst vor ca. 88 MA). Synonym *Majungatholus*. Kurze kräftige Beine, kräftiger Nacken, riesiger Schädel.

Carnotaurus, Maastricht, naA Campan; 7-9 m, Südamerika; relativ kurzer Schädel mit zwei gebogenen Hörnern über den Augen. Sehr kurze Arme (relativ kürzeste der Theropoden); schwacher Unterkiefer mit kleinen stiftförmigen Zähnen; konnte nur kleine Beutetiere jagen. Hautabdrücke belegen flache Schuppen in Längsreihen auf Rücken und Flanken sowie runde Schuppen und napfförmige Knochenschuppen. Schuppen überlappen sich nicht. Hand mit vier Fingern (ursprüngliches Merkmal, die meisten anderen Theropoden hatten 2 oder 3 Finger).

Abelisaurus, Campan Argentinien, 9 m lang, ähnlich *Carnotaurus*

Skorpiovenator, ob. Cenoman/unt. Turon, Patagonien

Rugops, Cenoman, ca. 9 m lang, Afrika

Aucasaurus, Santon, Südamerika

Ekrixinatosaurus, Südamerika (Argentinien)

Ilokelesia, primitiver Abelisauride, frühe O-Kreide Südamerikas (Cenoman), ca. 5,3 m lang

Pycnonemosaurus, Maastricht Brasiliens

Chenanisaurus: oberster Maastricht (66 MA) von Marokko (Phosphatlagerstätten), 7 – 8 m lang, ad Abelisauridae, einer der letzten Nachweise von landlebenden Dinosauriern aus Afrika vor der KTG. Zusammen mit Titanosaurier-Resten aus dieser Zeit beweist dieser Fund, dass entgegen früherer Annahmen die Abelisauriden-Titanosaurier-Dinosaurier-Assoziation (Titanosaurier als Pflanzenfresser, Abelisauroida als Top-Prädatoren) bis zur KTG überlebte. Die Titanosaurierreste stammen aus denselben Schichten wie *Chenanisaurus*. Der Meeresspiegel lag damals sehr hoch und daher gibt es wenige Fossilien von Land-Dinosauriern aus Afrika aus jener Zeit; auch diese Funde stammen aus Einschwemmungen in marine Sedimente. Tyrannosaurier waren zu jener Zeit die Top-Prädatoren in Nordamerika und Asien, die Abelisauriden dagegen in Afrika, Südamerika, Europa und Indien. *Chenanisaurus* hatte im Gegensatz zu *Tyrannosaurus* nur Schuppen (*Tyrannosaurus* dürfte teilweise befiedert gewesen sein), ein kleineres Gehirn, das Gesicht war kürzer und tiefer.

Kladogramm (Natwiss. 96, 409):

- Coelophysoidea
- Spinosauroida + (*Allosaurus* + Carcharodontosauridae)
- ab jetzt: CERATOSAURIA
- *Ceratosaurus*
- ab jetzt: ABELISAUROIDEA
- *Ligabueino* + *Elaphrosaurus* + *Noasaurus* + *Masiakasaurus*
- ab jetzt: ABELISAURIDAE
- *Rugops*
- *Abelisaurus*
- ab jetzt: CARNOTAURINAE
- *Majungasaurus*
- ab jetzt: BRACHYROSTRA (südamerikanisch)
- *Carnotaurus* + *Aucasaurus*
- *Ilokelesia*
- *Skorpiovenator* + *Ekrixinatosaurus*

Tetanurae:

„Carnosauria“

Spinosauroida:

Fam. Spinosauridae (Barreme bis jünger als Turon, naA bis Campan, naA Malm – Einzelzähne ab 155 MA - bis M-Santon)

Spinosaurus (Afrika, Alb bis frühes Cenoman; Gesamtlänge: 12 m, naA. bis 15 oder sogar 18 m; 9 t; Vorkommen: Ägypten, Marokko, 1 sichere Art: *S. aegypticus*, fraglich *S. maroccanus*, weitere *Spinosaurus* sp.); üppiges Segel auf dem Rücken, gestützt von breiten keulenförmigen Fortsätzen bis 2 m Länge, die den Rückenwirbeln entsprangen. Funktion unbekannt; entweder zur Temperaturregulation (raschere Erwärmung am Morgen, dadurch Vorteile beim Beutefang) oder - bei intensiver Färbung des Segels - zwecks Partnerwahl, Rangordnungsfragen etc. Gewicht 20 t, Vordergliedmaßen massiver gebaut als bei Theropoden üblich, evtl. zeitweise vierbeinig laufend. Zähne gerade anstatt (üblicherweise) gekrümmt.

Messungen und Vergleiche der Länge der Dornfortsätze mit der Thoraxtiefe und Höhe der Wirbelscheiben deuten allerdings darauf, dass die langen Dornfortsätze kein Segel wie bei permischen Synapsiden stützten, sondern riesige Fetthöcker wie bei Bisons, ausgestorbenen Riesenkamelen usw., wobei das Rücken Fett als Energiereserve (bei Futtermangel) und als Hitzeschutz gedient haben könnte und das Tier zu weiten Wanderungen befähigte. Dasselbe gilt auch für den Ornithischier *Ouranosaurus*, für den man auch bisher ein Rückensegel wie bei Pelycosauriern annahm. (Sci 279, 1139). *Spinosaurus* war gewiss einer der längsten Theropoden; es gibt Schätzungen von bis zu 17 m, die meisten liegen aber bei 12 m. Mit 17 m wäre er der längste Theropode gewesen; andere Angaben reichen sogar bis 18 m (BdW 9/18: 10). Allerdings waren *Tyrannosaurus* und die Carcharodontosaurier wie *Giganotosaurus* (Cenoman) schwerer und somit „größer“, so dass *Spinosaurus* nicht den Anspruch hat, der größte Theropode zu sein. Er war leichter gebaut als die Tyrannosauridae und Carcharodontosaurier.

Ein neuer Fund aus Marokko spricht dafür, dass *Spinosaurus* semiaquatisch lebte und wohl auch schwimmen konnte: kleine Nasenöffnungen weit hinten liegend; relativ lange Vorderbeine; große flache Füße, die sowohl als Paddel wie zum Laufen auf weichem Untergrund genutzt werden konnten; sehr schwere Knochen, die es dem Tier erlaubten, auch unterzutauchen. Die Knochendichte erinnert an frühe Wale und moderne Flusspferde. Das Rückensegel dürfte aber keine Funktion beim Schwimmen gehabt haben (Schaustellungsfunktion). Es ähnelt sehr stark demjenigen

des rezenten Chamäleons *Trioceras cristatus* und dürfte von entsprechender Funktion gewesen sein. Es war offenbar hautbedeckt und vermutlich in irgendeiner Weise auffällig gefärbt.

Die semiaquatische Lebensweise von *Spinosaurus* könnte erklären, wieso es möglich war, dass verschiedene karnivore Dinosauriergruppen koexistieren konnten, da *Spinosaurus* als Fischfresser in Seen und Flüssen ganz andere Nischen nutzte. Die langen Knochen enthielten keine Markhöhle (im Gegensatz zu frühen Spinosauridae, von denen man allerdings auch schon annimmt, dass die Fische jagten); die Knochendichte der Langknochen ist 30 – 40 % höher als bei anderen Theropoden. Schon die frühen Spinosauridae hatten schmale Schädel und kräftige Vorderbeine und gelten als überwiegend fischfressend (Spinosauridae: Malm bis M-Santon). Ihre Fortbewegung war dagegen noch konservativ, während sich *Spinosaurus* durch einen reduzierten Beckengürtel, kurze Hinterbeine, kurzen Femur und veränderte Fußanatomie von frühen Spinosauridae abhebt. Die Anatomie passt perfekt dazu, dass er mit den Füßen paddelte; vermutlich besaß er auch Schwimmfüße (was man aber nur vermuten kann).

Der extrem flexible Schwanz und die Form der Dornfortsätze sprechen dafür, dass das Schwimmen vom Schwanz unterstützt wurde und dass er durch seitliches S-förmiges Auslenken des Schwanzes schwamm, wie moderne und ausgestorbene Reptilien und abweichend von den vertikalen Schwanzschlägen semiaquatischer Säuger.

Auch Untersuchungen der Sauerstoffisotope von nahen Verwandten von *Spinosaurus* sprechen für eine Assoziation mit Wasser.

Die Analyse des Körperschwerpunkts ergab, dass die Vorderbeine für die Fortbewegung an Land zwingend erforderlich waren (im Gegensatz zu allen anderen Theropoden, einschließlich *Baryonyx*, von dem man nach neuen Funden nicht mehr annimmt, dass er fakultativ vierfüßig ging). Die Vorverlagerung des Schwerpunkts könnte es *Spinosaurus* erleichtert haben, das Gleichgewicht beim Paddeln im Wasser zu halten. Er dürfte Haie, Quastenflosser, Lungenfische und Strahlenflosser im Flusssystem von Kem Kem/Marokko gejagt haben.

***Spinosaurus* ist damit der erste Dinosaurier, von dem man annimmt, dass er schwimmen konnte!** (Sci. 345: 1232). Später wurde mit *Halszkaraptor* ein weiterer, eher gänseähnlicher basaler Dromaeosauride als schwimmfähig und fischjagend erkannt, was aber später wiederum infrage gestellt wurde (Sci. Rep. 9: 16455).

Neotetanurae:

Allosauroida (Lias bis unt. Maastricht) (basalster Vertreter: *Monolophosaurus*)

Fam. Carcharodontosauridae (Barreme bis Turon, kosmopolitisch): bisher sieben Gattungen:

Giganotosaurus carolinii (südl. Südamerika), Alb/Cenoman, 2 m langer Schädel; s.o.

Carcharodontosaurus saharicus: Alb/Cenoman Nordafrikas, 12 m lang (naA Apt)

Mapusaurus: ob. Cenoman bis unteres Turon Südamerikas, 12,2 m lang, > 3 t

Tyrannotitan chubutensis: Apt Patagoniens, 12,2 m

Shaochilong: Turon Chinas (92 MA; letzter Carcharodontosaurier), ca. 6 m

Acrocanthosaurus: Apt / unt. Alb Nordamerikas, 12 m / 6 t

Eocarcharia: ob. Apt/unt. Alb Afrikas (Sahara)

Concavenator: ob. Barreme Spaniens (6 m)

Carcharodontosaurier stellen die letzte Linie innerhalb der Carnosaurier und umfassen die größten bisher bekannten Beutegreifer unter den Dinosauriern. Sie radiierten in Gondwana, teilen sich mit den Spinosauriern die Rolle als Top-Beutegreifer und erloschen im Cenoman/Turon.

In Nordamerika werden die Allosaurier/Megaraptora durch die sich in der Oberkreide stark diversifizierenden Tyrannosaurier verdrängt; sie erlöschen in Nordamerika im Turon (Tyrannosauroida in Nordamerika ab Cenoman: *Moros intrepidus*).

Fam. Neovenatoridae (Barreme bis unt. Maastricht): im Barreme 1 Gattung (*Neovenator*), im Apt 3, in der Oberkreide 4; global verbreitet. Letzte Familie der Allosauroida.

Im Cenoman *Siats meekerorum* (Nordamerika), mindestens 10 m lang, im Vergleich zu den riesigen späteren Tyrannosauriden aber schlanker gebaut und drei statt zwei Finger.

Im Turon /Coniac Argentiniens *Megaraptor* (bis 9 m lang; 3,5 – 4,5 m hoch) mit einer 35 cm langen, von einer Hornscheide umgebenen Klaue an der Hand. Im Gegensatz zu Dromaeosauriern saß die Klaue aber am 1. Handfinger.

Im Turon Chinas *Chilantaisaurus* als letzter großer Allosauroide (2,5 t).

Im Santon Argentiniens *Aerosteon* (9 m) (s.u.).

Im unteren Maastricht Argentiniens *Orkoraptor* als letzter Vertreter der Allosauroida.

Ging man bisher davon aus, dass Carcharodontosauridae auf Gondwana beschränkt blieben, zeigten in jüngerer Zeit Funde aus Nordamerika, Europa und China eine kosmopolitische Verbreitung. Die Carcharodontosauridae waren in der unteren und mittleren Kreide die dominierenden großen Theropoden; erst ab der Santon-Campan-Grenze übernahmen die Tyrannosauroiden die Nische der riesigen Theropoden. Der letzte Nachweis der Carcharodontosauridae datiert ins Turon Chinas; möglicherweise bestand danach eine Lücke, die von den großen Tyrannosauriden gefüllt wurde. Große Tyrannosauridae traten vor 83,5 MA im Campan gleichzeitig in Asien und Nordamerika auf. Auch die Neovenatoridae entwickelten noch Riesenformen wie der 2,5 t schwere *Chilantaisaurus* aus dem Turon Chinas – vergleichbar in der Größe den größten Allosauriden (*Saurophaganax*, Kimmeridge), einigen Carcharodontosauriden (*Mapusaurus*) und Tyrannosauriden.

Daneben entwickelten die Neovenatoridae aber auch kleine raptorenartige Beutegreifer (Megaraptora, kladistisch nach dem Abzweig von *Chilantaisaurus*), die konvergent viele Merkmale der Theropoden aus der Vogellinie entwickelten (z.B. *Fukuiraptor*, 175 kg) und deren fragmentarische Reste daher bisher auch teilweise fehlklassifiziert wurden, bis man z.B. feststellte, dass die typische Raptorenklaue an einem anderen Finger saß. Die Megaraptora stellen einen Clade innerhalb der Neovenatoridae mit langen Greifarmen (wie Raptoren), typischen Laufbeinen, kleiner Körpergröße und ausgeprägter Pneumatisierung – konvergente Entwicklungen zu den Theropoden der Vogellinie. (Übrigens gab es auch kleine Carcharodontosauriden: *Shaochilong*, s.u.). Größenunterschied zwischen den kleinsten und größten Neovenatoridae: Faktor 14 (*Chilantaisaurus* vs. *Fukuiraptor*).

Der chinesische *Shaochilong* (Turon) belegt, dass die Dinosaurierfauna Asiens in der mittleren Kreide nicht mehr endemisch war. Die Carnivoren Asiens aus dem Dogger und Malm gehörten dagegen zu endemischen Tetanurenlinien. Abgesehen von den kleinen Coelurosauriern der Jehol Biota sind aus der Unterkreide Asiens nur isolierte Zähne und andere Fragmente von großen Theropoden bekannt, die nicht näher zugeordnet werden können. Daneben *Siamotyrannus* und *Fukuiraptor* aus der U-Kreide Asiens (beides Allosauroida). Auch Spinosauridae wurden kürzlich in Asien nachgewiesen.

Der Endemismus Asiens war offenbar in der Mittelkreide aufgehoben, wie auch Sauropoden und Ornithopoden belegen (während die kleinen Theropoden der Unterkreide eine Reliktfauna darstellen, wo im Jura weitverbreitete Linien persistierten).

Fazit: Auch in der mittleren Kreide stellten die basalen Tetanurae, vor allem die Carcharodontosauridae, noch die **dominierenden Riesen-Beutegreifer Laurasiens. Der Aufstieg der Tyrannosauridae in diese Nische erfolgte erst recht spät und plötzlich 15 – 20 MA vor der KTG**, obgleich die Tyrannosauroida schon im Malm entstanden waren und kleinere Taxa in der Unterkreide Asiens vertreten waren (Natwiss. 96, 1051).

Somit hatten die meisten Linien der Allosauroida (wie Carcharodontosauridae, Neovenatoridae) eine fast kosmopolitische Verbreitung, zumindest vor dem Campan/Maastricht, und in Südamerika überlebten die Allosauroida bis ins untere Maastricht. Neovenatoridae besetzten verschiedene Ökotypen, von kleinen langbeinigen raptorartigen Läufern wie *Australovenator* (ob. Alb), *Megaraptor* (Turon) bis riesigen

Carnivoren (*Chilantaisaurus*). Die letzten Neovenatoridae kennt man bisher nur aus Südamerika, wo sie gemeinsam mit den Abelisauridae vertreten waren. In den gut bekannten Tyrannosaurier-dominierten Faunen Nordamerikas und Ostasiens fehlen sie; aufgrund der intensiven Fossildokumentation in diesen Regionen ist davon auszugehen, dass sie dort tatsächlich erloschen waren. Wenig weiß man bisher allerdings über die großen Prädatorenfaunen des Campan und Maastricht von Europa, Australien, Afrika, dem südlichen Nordamerika und südlichen China, so dass sich nicht ausschließen lässt, dass Allosauroiden – konkret Neovenatoridae – auch in diesen Gebieten überlebt haben könnten (Natwiss. 97, 71).

Aerosteon (Santon Argentinens; 9 - 10 m lang) mit einem System von Luftkanälen in verschiedenen Knochen (z.B. Gabelbein, Darmbein), wohl als „Klimaanlage“ zur Regulierung der Körpertemperatur, die dann später im Verlauf der Evolution für die Atmung kooptiert wurden. Die Neovenatoridae stellen offenbar eine lange überlebende Linie aus der Radiation der Allosauroiden im Jura dar – leicht gebaut, mit großen Handklauen ähnlich Spinosauriern.

Coelurosauria:

Maniraptoriformes:

Fam. Ornithomimidae (U-Kreide bis Maastricht; aber bereits im Malm Afrikas; Maximum in M-Kreide, starben wahrsch. noch vor der KTG aus; aber noch im ob. Maastricht der Hell Creek Formation. In Europa ab ob. Hauterive nachweisbar).

Ähnlich heutigen Straußen, Emus und Hühnervögeln. Lange Beine zum schnellen Laufen, schlanke Arme mit Greifhänden, zahnlose Schnäbel. Vermutlich Allesfresser (Mischkost), nach einer neueren Studie herbivor oder überwiegend herbivor, jedenfalls deutet alles auf Herbivorie, u.a. die keratinisierte Rhamphotheca (Palaeont. 48, 347). Primitive Ornithomimosaurier verfügten dagegen noch über einfache stiftförmige Zähne; bereits die recht basal stehenden Deinocheiridae waren aber zahnlos.

Vorkommen im westlichen Nordamerika und Ostasien. Frühe Funde in Australien und Afrika (s. U-Kreide und Malm), nach BRI kosmopolitisch.

Bei einer Ornithomimidenart aus der Oberkreide Chinas wurden Gastrolithenmassen gefunden, deren Umfang, Zusammensetzung und Größe in Relation zur Größe des gesamten Tieres dafür spricht, dass sich dieser Theropode herbivor (!) ernährte. Die zahnlosen Tiere hatten offenbar einen Muskelmagen und ernährten sich wie rezente herbivore Vögel. Keine Knochen- oder Insektenreste im Magen. Die vollterrestrische Lebensweise schließt auch die Möglichkeit aus, dass die Gastrolithen hydrostatischen Zwecken wie bei Plesiosauriern, Krokodilen und einem Tangasauriden dienen. Da alle Ornithomimiden zahnlos waren und schwache Kaumuskulatur aufwiesen (als Hinweis auf sehr beschränkte orale futterzerkleinernde Fähigkeiten), könnten diese sehr konkreten Hinweise auf Herbivorie auch auf andere Ornithomimiden zutreffen! Bisher waren Gastrolithen in non-avianen Theropoden nur von *Caudipteryx* (U-Kreide Chinas) bekannt, der jedoch in keiner engen Verwandtschaft zu den Ornithomimiden steht, so dass es sich um eine konvergente Entwicklung handeln muss und dass Theropoden mehrfach unabhängig voneinander zur Herbivorie übergangen (Nat 402, 480).

Während frühe Ornithomimiden bezahnt waren, waren die höher entwickelten Formen zahnlos. Weichteilabdrücke der „Schnabelregion“ von *Ornithomimus edmontonicus* (Campan) und *Gallimimus bullatus* (aus der Mongolei) deuten auf schnabelartigen Strukturen im Sinne eines Hornschnabels, bei *Gallimimus* mit lamellenartigen Strukturen (vertikale Rippen) ähnlich den Anseriformes (Filtrierer). Bei den Gänsevögeln dienen die Lamellen im Hornschnabel dazu, kleine Nahrungspartikel aus den Bodensedimenten flacher Gewässer herauszufiltern und Pflanzenmaterial beim Grasens zu zerschneiden; die Strukturen von *Gallimimus* ähneln besonders der Löffelente.

Zusammen mit der Verbreitung der Ornithomimiden in feuchteren Gebieten und auch anderen Skelettmerkmalen sprechen diese Befunde dafür, dass die Ornithomimiden nicht größere Beutetiere jagten, vielleicht auch gar keine Fleischfresser waren, sondern mit ihrem zahnlosen Schnabel

ähnlich den Anseriformes weiche Sedimente in flachen Gewässern nach Kleingetier absuchten (Nat. 412, 873). Insgesamt deutet alles auf eine Ernährungsweise, wie man sie von heutigen Gänsevögeln kennt (Natwiss. Ru. 1/2002, 34).

Dromiceiomimus (Nordamerika, 3,5 m, Campan, Maastr.): extrem lange Schienbeine, sehr schneller Läufer, relativ großes Gehirn (proportional größer als beim rez. Strauß), die Augen waren proportional größer als bei allen rez. landbewohnenden Wirbeltieren. Wahrsch. Dämmerungsjäger.

Ornithomimus (Nordamerika, Asien; 3,5 m; Campan bis ob. Maastricht): Schädel klein, dünnknochig, Gehirn relativ groß. Statt Zähnen schnabelartiger Kiefer. Überlanger, durch Bänder versteifter Schwanz als Gleichgewichtsruder beim schnellen Lauf. Hals S-förmig und lang, der hochoberhalbene Kopf ermöglichte einen weiten Blick in die Umgebung. Vordergliedmaßen nicht zur Fortbewegung, sondern zum Ergreifen der Beutetiere. Schätzungsweise Geschwindigkeiten bis 50 km/h, wahrsch. Allesfresser, auch Eierräuber. Drei Funde aus Alberta belegen, dass Jungtiere mit filamentösen Integumentstrukturen bedeckt waren und adulte Tiere zudem „Protoflügel“ mit geschäfteten Federn am Vorderarm aufwiesen. Dass Jungtiere diese noch nicht hatten, spricht dafür, dass diese als sekundäre Geschlechtsmerkmale dienten (Balz? Brüten?) – ähnlich wie etwa bei Straußen. Dies führt zu ganz neuen Theorien zur Entstehung der Flügel und schließlich des Fliegens: Kooptierung eines sekundären Geschlechtsmerkmals. Ornithomimosaurier sind die kladistisch basalsten Dinosaurier mit geschäfteten Federn und Protoflügeln (Pennibranchia: befiederte Arme) (Sci. 338, 510).

Struthiomimus (Nordamerika, 3,5 m, Campan): ähnlich *Ornithomimus*, aber längere Arme und stärkere, gekrümmte Krallen an den Fingern. Vermutlich herdenlebend, große Augen, vogelähnlicher Schnabel, kräftige lange Arme, Hände mit drei kräftigen Fingern. Laufgeschwindigkeit auf 36 bis 60 km/h geschätzt.

Gallimimus (Asien, 4 m, naA 6 m; Campan; größter Ornithomimide): lange Schnauze endete in einem breiten, flachen Schnabel. Vordergliedmaßen zum Packen von Beutetieren ungeeignet, evtl. grub er mit den schaufelförmigen Händen Eier aus dem Boden, die er mit dem Schnabel gut öffnen konnte. Straußenähnlich, langer biegsamer Hals.

Fam. Deinocheiridae (*Deinocheirus*, *Garudimimus*, *Beishanlong*); eine basale Familie der Ornithomimosaurier; Apt/Alb bis ob. Campan/unteres Maastricht.

Garudimimus (Asien; Cenoman bis Santon)

Beishanlong (China; Alb)

Deinocheirus (Gobi, 70 MA, Länge 11 m; 6,4 t); größter Vertreter der Ornithomimosaurier.

Gigantische Ausmaße, Arme maßen bis zur Spitze der bekrallten Finger 2,45 m, letzter Fingerknochen 25 cm. **Dies sind die längsten Theropodenarme und die längsten Arme eines biped laufenden Tieres überhaupt, die man kennt.**

Nemegt-Formation, oberes Campan oder unterstes Maastricht. Der Gigantismus entwickelte sich möglicherweise, um Beutegreifern wie *Tarbosaurus* zu entgehen. Zahnlos, Schnabel ähnlich Iguanodontia, offenbar megaomnivor. Sehr viele Gastrolithen (bis 8,7 cm) im Magen, außerdem Fischreste.

Massiver Unterkiefer, aber schwache Beißkräfte. Die Magensteine dienten offenbar der Zerkleinerung der Nahrung (Magenmühle).

Die langen Arme mit den riesigen Klauen könnten dazu gedient haben, im Uferbereich zu graben oder krautige Pflanzen loszureißen.

Dornfortsätze im Rückenbereich stark verlängert; Rückensegel ähnlich *Spinosaurus*.

Kurze und breite Füße wie basale Theropoden (keine schlanken Füße wie Ornithomimidae), Zehen endeten in quadratisch geformten Hufen (geringeres Einsinken in feuchtem Untergrund). Aufgrund des schweren Baues und der relativ kurzen Hinterbeine war er kein schneller Läufer, ebenso die beiden anderen Gattungen der Familie. Langsamer, schwerfälliger Gang.

Schädellänge 102 cm.

Besonderheiten sind Pygostyl und U-förmige Furcula, beides war bisher von Ornithomimosauriern nicht bekannt.

Kladistisch müssen sich die Linien der Deinocheiridae (Apt/Alb bis O-Campan/U-Maastricht) und Ornithomimidae (U-Campan bis KTG) bereits in der U-Kreide getrennt haben. Basale Ornithomimosaurier wie *Nqwebasaurus* (Berrias/Valangin Afrikas), *Pelecanimimus* (Barreme Europas), *Shenzhousaurus* (Hauterive/Barreme Asiens) und *Harpymimus* (Alb Asiens) sind daher als Stammlinientaxa der Ornithomimosaurier zu betrachten und stehen damit außerhalb der

Ornithomimidae, d.h. unterhalb der Dichotomie Deinocheiridae/Ornithomimidae.

Drei verschiedene Linien nicht-karnivorer Theropoden erreichten im Laufe der Oberkreide Riesengröße: Deinocheiridae mit *Deinocheirus*; Therizinosaurier und die kurzschnabelligen, vogelähnlichen Oviraptorosaurier.
(Nat. 515 : 203 + 257).

Fam. Alvarezsauridae: bisher nur 6 Gattungen, auf die Oberkreide beschränkt:

„Laufvogel“ *Mononykus olecranus* (75 MA) aus der Mongolei, 1,5 m lang. Kleiner vogelartiger Schädel, kurzer Körper, langer Schwanz. Arme extrem reduziert; lange schlanke Hinterbeine (Femur kürzer als Tibia) als Indiz für einen schnellen Läufer. In den winzigen Armen sind Humerus, Radius und Ulna sehr kurz ausgebildet, Handwurzel aber kräftig und stark verschmolzen; erster Finger kurz, aber kräftig, 2. und 3. Finger nur rudimentär ausgebildet. Funktion der kurzen Arme unklar (Aufbrechen von Termitenbauten? Abschaben und Heranziehen von Pflanzenmaterial) (BENTON).

Bestimmte Vogelmerkmale wie gekieltes Brustbein, verkürztes Wadenbein und vogeltypischer Beckenbau fanden sich noch nicht bei *Archaeopteryx*, so daß man zunächst annahm, daß die heutigen Vögel mit *Mononykus* näher verwandt sind als mit *Archaeopteryx*. Später dominierte die Auffassung, *Mononykus* sei ein wühlend lebender bipeder Dinosaurier mit konvergenten Entwicklungstendenzen, wie man sie bei Tieren mit wühlender Lebensweise öfters findet. Die Diskussion blieb zunächst noch offen, 1995 tendierte man aber dazu, *Mononykus* mit dem (früher für einen Theropoden gehaltenen) patagonischen *Alvarezsaurus* zu den Alvarezsauridae zusammenzufassen und als erste Seitenlinie der Metornithes zwischen *Archaeopteryx* und den Enantiornithes einzuordnen. Der Sinneswandel zugunsten der Auffassung von *Mononykus* als Vogel beruhte auf neuen Schädelfunden. Auch 1998 ordnete man *Mononykus* und die Alvarezsauridae bei den Metornithes innerhalb der Vögel ein und stellte ihm (in der Ufam. Mononykinae) eine weitere Art aus der Mongolei (?Campan), *Shuvuuia*, zur Seite.

Kladistische Untersuchungen ordnen die Alvarezsauridae in jüngerer Zeit aber bei den nonavianen Theropoden ein. Besonders ungewöhnlich ist die reduzierte Vorderextremität von *Mononykus* mit nur einem funktionstüchtigen Finger. Bewegungsmuster der Vorderextremität völlig abweichend von allen anderen Theropoden; die Hand konnte nicht benutzt werden, um Nahrung zu greifen oder Höhlen zu graben, aber für ein „kratzendes“ Greifen zum Öffnen von Insektennestern ähnlich wie Ameisenfresser und Schuppentiere (Pangoline). *Mononykus* besetzte wohl die Nische der Ameisenfresser, was für einen Dinosaurier völlig ungewöhnlich und bisher einmalig ist (Paleobiol., Summer 2005).

***Linhenykus monodactylus*:** frühes Campan der Inneren Mongolei; funktionell monodactyl. Reduktion der Finger findet sich in mehreren Linien der Theropoden (Tyrannosauriden: funktionell zweifingrige Hand; Vögel: an die Bedingungen des Fliegens angepasste Hand). Bei Alvarezsauridae blieb die Hand zwar grundsätzlich dreifingrig, aber dominiert vom Finger II (Verlängerung von Finger II, Verkleinerung der seitlichen Finger), was als Anpassung an eine grabende Lebensweise interpretiert wird. In den abgeleiteten Parvicursorinae sind die seitlichen Finger sehr klein, praktisch rudimentär. Bei *Linhenykus*, dem basalsten Taxon dieser Unterfamilie, blieb Finger II zwar primitiv (z.B. schlank), die seitlichen Finger waren aber so extrem reduziert, dass *Linhenykus* als einziger funktionell monodactyler nonavianer Dinosaurier gilt (PNAS 108, 2338).

Weitere Alvarezsauridae: *Patagonykus* (Turon bis Coniac), *Alvarezsaurus* (Santon, naA Coniac), *Shuvuuia* (? Campan).

Fam. Therizinosauridae:

Therizinosaurus (Campan, Asien, 12 m): nur sehr unvollständig bekannt; vielleicht (aufgrund von Verwandten aus der U-Kreide zu schließen) befiedert oder behaart; seine 2,5 m langen Arme endeten in drei langen Klauen, die längste 70 cm lang; Hochrechnungen aus unvollständig erhaltenen Klauen **deuten sogar auf eine Gesamtlänge von knapp 1 m – die längsten Klauen im Tierreich!**
Funktion der langen Klauen umstritten, evtl. zum Öffnen von Termitennestern.
Mit 7 t ebenso schwer wie *Tyrannosaurus*.

In Eiern von Therizinosauroiden (80 MA) aus der Prov. Henan wurden Embryonen entdeckt, wobei die Ossifikation der Knochen belegte, dass sie direkt nach dem Schlüpfen hätten laufen können. Bemerkenswert ist, dass sich während der Entwicklung im Ei die Zahnform veränderte: frühe Embryonen hatten theropoden-typische Fleischfresserzähne, bei den älteren Embryonen waren die Zähne dagegen jenen erwachsener Therizinosauroiden ähnlich, von denen man annimmt, dass sie herbivor waren; allerdings behielten die Zähne der späten Embryonen noch einige für Fleischfresser typische Merkmale, waren also intermediär, so dass die frisch geschlüpften Tiere vermutlich omnivor waren. Die Stadien der Zahnentwicklung im Ei zeichnen somit die Entwicklung der herbivoren Therizinosauroiden von karnivoren Vorfahren nach (Sci. 305, 1396).

Dreidimensional erhaltene Schädel des Therizinosauriers *Erlikosaurus andrewsi* aus dem Cenoman – Turon der Mongolei lieferten Erkenntnisse zur Entstehung des Hornschnabels (Rhamphotheca) bei Maniraptoren. Früher nahm man an, Schnäbel dienten der Gewichtersparnis beim Fliegen, dann aber fand man hornbedeckte Schnäbel (in Verbindung mit partieller oder kompletter Zahnlosigkeit) bei non-avianen Theropoden ab der Unterkreide. Digitale biomechanische Modelle von *Erlikosaurus*-Schädeln zeigten, dass Hornschnäbel die Stabilität des Schädels beim Fressen erhöhten, indem sie Kräfteinwirkungen und Belastungen für den Schädel verringerten; dadurch wurde der vordere, rostrale Anteil des Schädels weniger dem Risiko von Verbiegungen oder Verschiebungen ausgesetzt. Die Therizinosaurier weisen verschiedene Merkmale auf, die auf einen Übergang zur Herbivorie deuten (PNAS 110, 20657).

Im Jahr 2016 wurde von einem 3,5 cm langen befiederten Schwanzstück in 99 MA altem Bernstein aus Myanmar berichtet. Es dürfte sich um ein Mittel- oder Endstück eines langen dünnen Schwanzes eines jungen Coelurosauriers – möglicherweise Maniraptoren – handeln, der aber nach Anordnung der Federn nicht fliegen konnte. Knochenstück mit acht Wirbeln. Federn kastanienbraun mit hellerer Unterseite. Die Federn mit verzweigten Federästen und Federstrahlen (Merkmal der Maniraptora), aber keine Barbulen (die ein Merkmal der Pennaraptora wären), d.h. keine tragfähige Fahne und nicht zum Fliegen geeignet. Möglicherweise juvenile Befiederung, die von der adulten abweicht (Natwis. Ru. 2/2018: 82).

Tyrannoraptora:

Tyrannosauroida (ab Dogger, 165 MA; insgesamt > 30 anerkannte Arten Stand 2019):

Dryptosaurus (Maastricht), *Appalachiosaurus* (Campan) als Außengruppen der Tyrannosauridae. Proceratosauridae (ab Bathon) waren schon im Alb erloschen.

Moros: recht kleiner Tyrannosauroida (1,2 m Beinlänge; 78 kg) aus dem Cenoman (96 MA) Nordamerikas. Erster skelettaler Nachweis von Tyrannosauroiden in Nordamerika nach dem Jura (isolierte Zähne schon im Alb), dazwischen Besiedlungslücke.

Die Vorfahren von *Moros* lebten offenbar in Asien und waren im Rahmen eines Faunenaustausches zwischen Asien und Nordamerika in der Mittelkreide nach Nordamerika gelangt. Die ikonischen späteren Tyrannosaurier Nordamerikas gehen demnach auf eine mittelmittelkretazische Einwanderung von asiatischen Tyrannosauroida (Alb, U-Cenoman) zurück. Zwar hatte es schon im Malm (Kimmeridge, Tithon) einige sehr basale Tyrannosauroida in Nordamerika gegeben; diese starben aber wieder aus, ggf. durch die Übermacht der Allosaurier/Megaraptora. Erst die asiatischen, weiter abgeleiteten Tyrannosauroida, die in der M-Kreide in Nordamerika einwanderten, konnten sich erfolgreich neben den Allosaurier/Megaraptora etablieren, zunächst aber nur als kleinen Beutegreifer und nicht als Top-Prädatoren. Gegen die Allosaurier hatten sie keine Chance, die Rolle der Top-Prädatoren zu übernehmen.

• Ältester Nachweis der Wiederbesiedlung Nordamerikas durch Tyrannosauroiden sind Zähne kleiner Tyrannosaurier aus dem Alb, die neben riesigen Allosauriern lebten und ebenfalls asiatischen Tyrannosauriern der M-Kreide ähnelten. Obwohl also kleine Tyrannosauroiden,

die gute Läufer waren und über verbesserte Sinnesfähigkeiten verfügten, im Alb Nordamerika (via Beringia) erreicht hatten, konnten sie sich erst im Campan zu Top-Prädatoren entwickeln, nachdem die Allosaurier aus einer Kombination von Gründen (Temperaturmaximum im Turon, Klimaänderung, Änderung der Niederschläge, Transgression des inneramerikanischen Meeres usw.) zugrundegegangen waren.

Die Einwanderung in der M-Kreide war durch das Trockenfallen von Beringia erfolgt. Dieser Faunenaustausch betraf viele Tiergruppen einschl. Säuger, Coelurosaurier, Ornithischia, Squamata und Schildkröten.

Moros war ein kleiner, schneller Läufer, grazile Beine, ähnlich Ornithomimiden; er war aber noch kein Top-Prädator. Allosaurier waren die dominierenden Prädatoren Nordamerikas vom Malm bis zur frühen O-Kreide. *Moros* ähnelte Tyrannosauriern der M-Kreide Asiens (*Xionguanlong*, *Timurlengia*) sowie aus dem Turon/Coniac Asiens und Relikttaxa der späten Kreide auf der damaligen Insel Appalachia (*Appalachiosaurus*, *Dryptosaurus*). Die Wachstumsraten von *Moros* entsprachen noch jenen langsamen Raten von *Dilong*. Die Tyrannosauridae des Campan und Maastricht hatten im Alter von *Moros* (6-7 Jahre) schon die dreifache Masse erreicht. Die Beschleunigung der Wachstumsraten erfolgte also relativ spät in der Evolution der Tyrannosauoidea. In weniger als 16 MA verdoppelte sich die Femurlänge (zwischen Turon und Campan). Der nächste Nachweis von Tyrannosauriern in Nordamerika (nach *Moros*, 86 MA) datiert auf 81 MA. Erst im Campan entwickelten sich die Tyrannosauoidea Nordamerikas zu Top-Prädatoren und diversifizierte in viele Arten (Allosaurier waren inzwischen erloschen) (Comm. Biol. 2019; 2: 64).

Suskityrannus: Turon (92 MA) von Larimidia (=westliches Nordamerika). Recht klein, Zwischenstadium zwischen kleinen frühen Tyrannosauoidea und den fortgeschrittenen großen Formen, die neben Hadrosauriern und Ceratopsia die Dinosaurierfaunen Nordamerikas in den letzten 15 MA der Kreide dominierten. Das Taxon zeigt bereits fortschrittliche Merkmale der Fortbewegung und zeigt damit, dass sich die hervorragenden Laufeigenschaften der späteren Tyrannosaurier bei kleineren Vorfahren entwickelt haben. Bereits viele Schlüsselmerkmale des Bauplans der späteren Tyrannosaurier. Hüfthöhe < 1 m, Gewicht 20 – 41 kg (Unsicherheitsspanne), Schädellänge 25 – 32 cm. Im Turon lebte in der Region eine Übergangsauna, die Dinosauriergruppen enthielt, die im weiteren Verlauf der Kreide in Nordamerika selten wurden oder erloschen, aber auch kleine Vorläufer der drei Gruppen, die später sehr erfolgreich und groß wurden und die Dinosaurierfaunen Nordamerikas zwischen 80 und 66 MA dominierten. (NESBITT SJ et al., Nat Ecol Evol. 2019).

Fam. Tyrannosauridae s.l. (U-Kreide bis KTG, Details s. U-Kreide): massiv gebaut, großer Kopf, kurzer Rumpf, langer, starker Schwanz zur Balance. Säulenartige Beine mit drei gespreizten Zehen. Arme extrem klein, zweifingrig, reichten nicht bis zum Maul, dürften nicht zum Halten von Beutetieren geeignet gewesen sein. Schädelknochen starr miteinander verbunden, daher waren die Kiefer weit zu öffnen, aber nicht so beweglich wie bei den Allosauridae. Auf der Körperunterseite eine zweite Reihe voll entwickelter Rippen, die die Eingeweide schützten, wenn sich das Tier zum Ruhen auf den Bauch legte (Gewicht!).

Albertosaurus (Nordamerika, 9 m, Campan): recht klein, sonst typischer Tyrannosauride. Syn. *Dinodon*. Ebenfalls in der Mongolei nachgewiesen (MÜLLER). In Kanada fand man an einer Fundstelle 12 Exemplare unterschiedlichen Alters von 4 – 11 m Länge, die nicht zusammengespielt oder in eine Falle geraten waren; dies deutet darauf, dass sie in Rudeln jagten, wie man auch bei den riesigen mittelkreidischen Fleischfressern Patagoniens (s. U-Kreide) festgestellt hat. Zwei kleine Hörner auf der Schnauze. Geschätzt 30 km/h auf kurze Distanzen.

Daspletosaurus (Nordamerika, 8,5 m, Campan): kurzer Kiefer, massiger Körper, Zähne noch länger als bei *Tyrannosaurus*, dolchscharf, gekrümmt, mit gezackten Schneiden. Gewicht bis 3,6 t, Krallen an den Beinen. Beutetiere waren wohl Ceratopsia. Arme nur so groß wie beim Menschen. Zahnwurzel doppelt so lang wie Zahnkrone. Sehr schneller Läufer.

Bei einem partiellen Skelett eines *Daspletosaurus* aus dem Campan Montanas fand sich

Darminhalt: magensäuregeätzte Wirbel und Kieferfragmente von juvenilen Hadrosauriern. Weitere Untersuchungen deuten auf einen zweiteiligen Magen wie bei rezenten Archosauriern (Krokodilen, Vögeln): erst ein enzymproduzierender Vormagen, dann ein dickwandiger Muskelmagen. Der zweiteilige Magen stellt offenbar eine Synapomorphie der Archosaurier dar (J. Palaeont. 75, 401).

Tarbosaurus (Mongolei, 14 m, Maastricht): sehr ähnlich *Tyrannosaurus*, aber leichter gebaut, Schädel etwas länger. Sehr vollständige Skelette ermöglichen die Aussage, daß die Tiere den Schwanz fast waagrecht nach hinten streckten mit Drehpunkt in Höhe der Hüften. Langer beweglicher Hals, vogelähnliche Haltung. NaA nur 12 m.

Gorgosaurus (Campan, 9 m, Nordamerika)

Alioramus: *A. altai* aus dem Maastricht der Mongolei belegt, dass *Alioramus* abweichend von der üblichen Morphologie der Tyrannosauridae über eine kleine, grazile, lange Schnauze verfügte und sich damit auch ökologisch von den übrigen Tyrannosauridae unterschied. **Acht angedeutete Hörner auf dem Schädel!** Familie Tyrannosaurinae (mit *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus*); kleiner als die anderen Tyrannosaurinen (im Alter von 9 Jahren). (PNAS 106, 17261).

Bistahieversor (ob. Campan, Neumexiko)

Teratophoneus curriei (ob. Campan Nordamerikas); Endgröße nicht bekannt, da nur subadultes Individuum gefunden. Obwohl Mitglied der Tyrannosaurinen (Schwestergruppe von *Daspletosaurus* + *Tyrannosaurus*) vergleichsweise kurzer Schädel; reduzierte Zahnzahl; basalster Vertreter der nordamerikanischen Tyrannosaurinae. Indiz für regionale Endemie der Dinosaurierfaunen im O-Campan des westlichen Nordamerika sowie eine komplexe endemische Diversifikation der Tyrannosauroiden zu dieser Zeit in dieser Region, wobei diese Radiation der Tyrannosaurinen eine breite morphologische Diversität produzierte. Die Tyrannosaurinen (Asien und Nordamerika) produzierten ein breites Spektrum von Körperformen, von *Teratophoneus* mit kurzem Schädel (voll ausgewachsene Tiere dürften sogar einen relativ noch kürzeren Schädel gehabt haben als das vorliegende subadulte Exemplar) über *Alioramus* (mittelgroß, langschnauzig) bis hin zu *Tyrannosaurus rex* mit riesigem Schädel (Natwiss. 98; 241).

Tyrannosaurus (Maastricht Nordamerikas und Asiens, bis 13 m, 6 m hoch, bis 8,8 t schwer, Kopf 1,25 m, Zähne 15 cm. Stark beweglicher Hals, evtl. zum räumlichen Sehen befähigt; Gehirnregionen für Gesichts- und Geruchssinn stark entwickelt. Unklar, ob Aasfresser oder Räuber. Ein > 44 cm langer Koprolith (ca. 2,4 l), der aber ursprünglich noch größer und bereits teilweise verwittert war, enthielt viele stark zerkleinerte, fast pulverisierte Reste eines juvenilen Ornithischiers, was auf starke dentale Zerkleinerung vor dem Verschlucken (wie bei Krokodilen) deutet. Die Knochenreste machten 30-50 % des gesamten Koprolithen aus. Die Knochenreste waren unvollständig verdaut. Es gibt keine Hinweise auf den Gebrauch von Gastrolithen in nonavianen Theropoden (außer *Ornithomimus*, *Oviraptor*). Neben sehr gutem Geruchssinn waren aber auch Gehör und das Sehvermögen außergewöhnlich gut entwickelt (breites Sichtfeld für dreidimensionales Sehen). Der Kopf wurde um 5 – 10 Grad nach unten gehalten (erkennbar am Labyrinthsystem), dadurch konnte in Verbindung mit den weit auseinander stehenden Augen ein Winkel vom 55 Grad binokular (also dreidimensional) wahrgenommen werden; dies ist zwar weniger als bei Maniraptoren, aber doch mehr als bei anderen Tyrannosauriden (Sci. 310, 966). Eine weitere Besonderheit ist ein zusätzliches Gelenk im Unterkiefer zwischen dem Dentale und den dahinter liegenden Knochen, das es ermöglichte, beim Ergreifen der Beute das Maul noch weiter aufzureißen. Vordergliedmaßen so kurz, dass sie nicht an das Maul heran reichten.

Offene Fragen zu *Tyrannosaurus*: war er in irgendeiner Weise befiedert wie frühe Tyrannosauroida? Bisher wurden von *Tyrannosaurus* selbst noch keine Hautabdrücke gefunden, Hautimpressionen von nahen Verwandten zeigen aber eine schuppige Haut; möglicherweise ging also in der Evolution der Tyrannosauroida die initial vorhandene Befiederung wieder verloren? Es gibt keine Hinweise auf Federn bei Tyrannosauridae. Rolle der kurzen Arme: viele Tyrannosaurier zeigen verheilte Frakturen an ihren Armen; ein Indiz, dass voll funktionstüchtige Arme für ihr Überleben nicht erforderlich waren (sonst wären sie nach einem Armbruch verhungert); vielleicht dienten die Arme eher zur Schaustellung, z.B. Balz, was dann allerdings wahrscheinlicher machen würde, dass sie mit größeren Federn versehen waren (Nat. 502, 424).

Nanotyrannus: Zeitgenosse von *Tyrannosaurus*; bis 6 m; umstritten, ob eigene Art oder juvenile *Tyrannosaurus rex* (Nat. 502, 424).

Wachstum von Tyrannosauriden: während basaler stehende Tyrannosauriden ihren Hauptwachstumsschub, der 4 Jahre anhielt, im Alter von 12 Jahren begannen und dann 310 bis 480 g/Tag zunahm (*Albertosaurus*, *Gorgosaurus*), um mit 15 J. und einem Gewicht von ca. 1,1 t ausgewachsen zu sein, und der näher zu *Tyrannosaurus* stehende *Daspletosaurus* bei gleichem zeitlichen Ablauf stärker zunahm und mit ca. 15 Jahren dann ausgewachsen 1,8 t erreichte, begann bei *T. rex* die Hauptwachstumsphase (bis 2,1 kg/Tag für ca. 4 Jahre) erst mit 15 Jahren, hielt ebenfalls 4 Jahre an; die Tiere waren mit 18,5 Jahren ausgewachsen, wuchsen dann (im Gegensatz zu Krokodilen usw.) nicht mehr weiter. Die Lebenserwartung der untersuchten *T. rex* war recht kurz (live fast, die young), maximal 28 Jahre, aber auch potentiell noch ältere Individuen wären dann nicht mehr gewachsen. Der Gigantismus von *Tyrannosaurus* entstand also durch eine Beschleunigung der Wachstumsraten, nicht dagegen durch eine Verlängerung der Wachstumsphase (im Gegensatz zu Krokodilen und Echsen, die nicht die Wachstumsraten erhöhen, sondern die Phase des exponentiellen Wachstums verlängerten, die bei den Tyrannosauriden mit ca. 4 Jahren gleich geblieben ist). Soweit bekannt, hatten alle oder zumindest fast alle Dinosaurier ein limitiertes, determiniertes Wachstum, d.h. sie erreichten ein Stadium, in dem sie nicht mehr weiter wuchsen (der älteste untersuchte *T. rex* verbrachte ein Drittel seines Lebens bei maximaler Größe). Jährliche Zuwachsraten in der exponentiellen Wachstumsphase: *Tyrannosaurus*: 767 kg, *Daspletosaurus*: 180 kg, *Gorgosaurus*: 114 kg, *Albertosaurus*: 122 kg.

Nach biomechanischen Untersuchungen konnten Tyrannosauriden ab ca. 1000 kg nicht mehr schnell rennen (die Beinmuskulatur hätte sonst untragbare Proportionen annehmen müssen). Vermutlich waren nur kleine Tyrannosauriden wie *Alioramus* oder *Alectrosaurus*, die die 1000-kg-Grenze zeitlebens nicht überschritten, über ihre gesamte Lebensspanne hinweg rennende Raubtiere; bei den größeren Arten muss sich dagegen ab Überschreitung der 1000-kg-Grenze die Fortbewegung verändert haben, ein Leben als schnell laufender Jäger war dann nicht mehr möglich (Folge: Änderung des Beutespektrums, evtl. Übergang vom Raubtier zum Aasfresser). Bei *Tyrannosaurus* müsste dieser Übergang etwa im Alter von 13 Jahren erfolgt sein, kleinere Tyrannosauriden dürften bis fast zum voll ausgewachsenen Zustand dagegen in der Lage gewesen sein zu rennen (Nat. 430, 772; Natw.Ru. 1/05, 30).

Es gibt auch andere Auffassungen und biomechanische Erkenntnisse. Die Beißkraft betrug 4 t (das 8-fache von Löwen); *Tyrannosaurus* biss kräftig zu und riss dann durch Zurückziehen seines Kopfes mit den kräftigen Halsmuskeln ein großes Fleischstück aus dem Opfer heraus, vergleichbar dem Weißen Hai. Darauf deuten auch die länglichen, riefenartigen Beißmarken in Knochen z.B. von *Triceratops*. Nicht jeder Angriff war tödlich; es gibt auch verheilte Bissmarken (ein *Triceratops* mit einem zur Hälfte abgebissenen Horn und einer verheilten Bissmarke an der knöchernen Halskrause hat den Angriff überlebt). Die Laufgeschwindigkeit erwachsener *T.* war nicht besonders hoch, etwa knapp 40 km/h (Strauß: 70 km/h); um so schnell wie ein Strauß zu laufen, hätten die Beinmuskeln unrealistisch dick ausfallen müssen. *Triceratops* war langsamer (höchstens 25 km/h), aufgrund der günstigeren Gewichtsverteilung aber wendiger beim Hakenschlagen oder Zickzacklaufen (ein *Tyrannosaurus* käme dabei wegen der ungünstigen Gewichtsverteilung mit einem großen Gewichtsanteil vor und einem ebenso großen hinter dem Becken ins Trudeln). Die Augen von *Tyrannosaurus* waren wie bei einem modernen Jäger (z.B. Wolf) nach vorn gerichtet, so dass er nach vorn ein gutes dreidimensionales Gesichtsfeld hatte und die Beute frühzeitig erkennen konnte. Bei *Triceratops* lagen die Augen – wie bei Beutetieren typisch – an den Seiten, um eine gute Rundumsicht zu haben, es gab aber tote Winkel durch die Halskrause und oberhalb der Augen durch den Ansatz der Hörner. CT-Untersuchungen von Schädeln belegen, dass beide Tiere sehr primitive Gehirne hatten, bei *Tyrannosaurus* in der Art eines Krokodils, bei *Triceratops* als Pflanzenfresser noch kleineres Gehirn, nicht viel dicker als das Rückenmark. Sicher ist aber auch, dass *Triceratops* die Hörner für innerartliche Kämpfe verwendete (Ritzmarken an den knöchernen Halsschilden), entsprechend dürfte er sie auch zur Verteidigung gegen *T. rex* eingesetzt haben. Insgesamt deuten die Befunde – insbesondere die verheilte Bissmarke an der knöchernen Halskrause des *Triceratops* mit abgebissenem Horn – darauf, dass *T. rex* (auch) ein aktiver Jäger war und nicht nur ein Aasfresser. Die zuvor schon bekannten Bissspuren an *Triceratops*-Knochen wären auch damit kompatibel gewesen, dass *T. rex* nur ein Aasfresser war; die verheilte Bissmarke beweist aber, dass er auch lebende *Triceratops* angriff.

Es gibt aber auch andere Auffassungen (Jack Horner): nachdem man in der unteren Hell Creek Formation den ältesten *T. rex* gefunden hatte (Alter: ca. 68 MA), ca. 3 MA älter als die üblichen Funde von *T. rex*, fiel bei gleicher Gesamtlänge eine Veränderung der Beinproportionen auf, die darauf deuten, dass sich *T. rex* im Laufe seiner Evolution von einem schnellen Läufer hin zu einem Tier entwickelt hatte, das lange Fußmärsche auf der Suche nach Aas unternahm. Sein Riechzentrum ist im Vergleich zum Sehzentrum sehr groß – proportional vergleichbar mit Aasgeiern. An einem *Triceratops* fand man im Kreuzbereich an einer extrem schwer zugänglichen Stelle Bissspuren von *T. rex*; die Stelle ist nur zugänglich, wenn schon viel Fleisch entfernt war, kann also nicht vom Kampf mit einem lebenden *Triceratops* stammen. Offenbar hatte *T. rex* im Laufe seiner Evolution einen „bequemen“ Weg gewählt und war vom Beutegreifer zum Aasfresser – und zwar ein Aasfresser „der zweiten Reihe“ – geworden; nachdem andere Aasfresser die Kadaver schon erschlossen hatten und er sie weithin riechen konnte, kam *T. rex*, vertrieb die anderen Aasfresser und zermalmte u.a. die Knochen.

Ein aktueller Überblick aus dem Jahr 2007 (Natw. Ru. 12/07, 650) kam zu der Erkenntnis, dass *T. rex* offenbar beides war: ein aktiver Jäger und ein Aasfresser, also ein opportunistischer Top-Räuber. Das Riechhirn (Bulbi olfactorii; als

Indiz für einen Aasfresser) ist zwar relativ groß, aber nicht ganz so groß wie ursprünglich angenommen, außerdem besitzen auch andere Tiere, die nicht ausschließlich Aasfresser sind wie z.B. Canidae einen dominierenden Geruchssinn. Andererseits verfügte *T. rex* über ein sehr gutes Gehör (sehr große Cochlea) und ein ausgeprägtes stereoskopisches (dreidimensionales) Sehvermögen mit einem binokularen Gesichtsfeld ähnlich dem eines Habichts, was beides für einen aktiven Jäger spricht. Er war also offenbar primär ein aktiver Jäger, daneben aber auch ein fakultativer Aasfresser.

Geschlechtsspezifischer medullärer Knochen bei *Tyrannosaurus*: rezente Vogelweibchen lagern zwischen der Corticalis und dem Knochenmark der Hohlknochen eine spezielle Schicht medullären Knochens ab, der stark mineralisiert und extrem stark vaskularisiert ist; er dient als Ca-Depot für die Bildung der Eischale und wird während der Bildung der Eier aufgelöst; später beginnt die Bildung der medullären Knochenschicht dann - ausgelöst durch Gonadenhormone, die in Hinblick auf die Ovulation produziert werden – erneut; Östrogengabe führt auch bei männlichen Vögeln zur Bildung von medullärem Knochen. Die Menge und genaue Histologie des medullären Knochens ist abhängig von der Art, aber auch von der Ovulationsphase. Die große Oberfläche und starke Vaskularisation ermöglicht eine rasche Ca-Mobilisation. Die Schicht wird dünner, wenn die Schalenbildung fortschreitet und verschwindet ganz mit der Ablage des letzten Eies. Die Schicht schützt die Knochensubstanz vor einer zu starken Knochenresorption während der Eibildung und ist daher bei kleinen Vögeln mit hohen Reproduktionsraten (die relativ zum Körpergewicht größere Eier legen) entsprechend stärker ausgeprägt, bestehen hier doch besonders hohe Anforderungen an eine schnelle Mobilisierung von Calcium aus den Knochen.

Nun wurde auch bei einem recht kleinen und ca. 18 Jahre alten *Tyrannosaurus rex* aus der basalen Hell Creek Formation medullärer Knochen in ähnlicher Weise wie bei den modernen Vögeln nachgewiesen in Form einer dünnen Knochenschicht, die die markseitigen Oberflächen der Knochenfragmente überzog (Sci. 308, 1456). Medullärer Knochen ist auch bei rezenten Vögeln sehr fragil, seine fossile Erhaltung daher nur unter günstigen Umständen möglich. Der fossile medulläre Knochen ähnelt stärker dem der Ratiten (wie Emu und Strauß, kladistisch basale rezente Vögel) als dem der Neognathae. Da Theropoden relativ zu ihrer Körpergröße kleinere Eier produzierten als moderne Neognathae, hatten sie einen relativ geringeren Bedarf an Ca-Reserven; dies dürfte erklären, weshalb die Relation zwischen medullärem und cortikalem Knochen bei *Tyrannosaurus* niedriger ist als bei modernen Vögeln; außerdem starb das Weibchen wohl gegen Ende der Eiablagephase.

Da bei Krokodilen (abgesehen von anekdotischen Berichten) kein medullärer Knochen vorhanden ist und auch nicht durch Östrogengaben ausgelöst werden kann, entstand der medulläre Knochen wohl innerhalb früher, kleiner Theropoden mit hoher Reproduktionsrate. Krokodile resorbieren während der Eierschalenbildung den corticalen Knochen. Auch bei Tyrannosauriern war der corticale Knochen noch relativ dicker (und der medulläre entsprechend schwächer ausgeprägt) als bei modernen Vögeln (Sci. 308, 1456).

Zusammenfassender Kenntnisstand zu Tyrannosauroida anno 2010 und 2015 (Sci. 329, 1481; Spektr. Wiss. 11/2015: 20):

Auftreten im Dogger; blieben jedoch bis vor ca. 85 MA klein bis mittelgroß und ökologisch eher unbedeutend; sie standen über lange Zeit nicht an der Spitze der Nahrungskette, die zunächst von Allosauriern und Ceratosauriern beherrscht wurde. Bisher ca. 20 Gattungen bekannt. Die weite Verbreitung der Tyrannosauroiden erklärt sich daraus, dass es sie schob gab, bevor Pangäa vollständig auseinanderbrach; nur der Nachweis in Gondwana ist fraglich. Auf dem Niveau relativ kleiner Taxa spalteten sich dann immer wieder neue Linien ab.

Kladogramm (nach Sci. 329, 1481; ergänzt nach Spektr. Wiss. 11/2015: 20)

Ab jetzt: TYRANNOSAUROIDEA

I--- Proceratosauridae (Bathon bis Alb-Cenoman-Grenze)

(umfassen: *Kileskus*/Bathon Zentralsibiriens

Guanlong/Callov-Oxfordium – auffallender Scheitelkamm

Proceratosaurus/Bathon Englands

Sinotyrannus/Alb – bis 10 m lang !)

I--- *Yutyrannus* (Barreme, China, mit 8-9 m recht groß, dichtes haariges Federkleid)

Ab jetzt: Linie zu *Tyrannosaurus*

--- *Dilong*/Barreme; kleinster Tyrannosauroider, nur ca. ½ m hoch; konnte schnell laufen, lange Arme zum Greifen der Beute; eindeutig gefiedert

--- *Yuratyran*t/höherer Malm + *Eotyrannus*/Barreme

--- *Xiongguanlong*/Alb

--- *Dryptosaurus*/Maastricht bis KTG

((--- *Raptorex*/Barreme/Apt (2-3 m))) nicht in Spektr. Wiss. 11/2015

--- *Appalachiosaurus*/Campan

--- *Bistahieversor*/ob. Campan

ab jetzt: TYRANNOSAURIDAE

--- *Albertosaurus*/Campan + *Gorgosaurus*/Campan

ab jetzt: TYRANNOSAURINAE

--- *Alioramus*/Maastricht bis KTG + *Qianzhousaurus*/Maastricht Chinas (8-9 m, 1 t)
(beide Gattungen recht grazil mit langer, schmaler Schnauze, Schädel leicht gebaut)

--- *Teratophoneus*/ob. Campan (ergänzt nach Natwiss. 98; 241)

--- *Daspletosaurus*/Campan

--- *Nanuqsaurus*/Maastricht (Nordalaska, recht klein, wohl Anpassung an das arktische Nahrungsangebot; halb so groß wie *T. rex*),

--- *Tyrannosaurus* Maastricht bis KTG* + *Tarbosaurus*/Ob. Campan / unt. Maastricht

* *T. bataar* (Campan-Maastricht-Grenzbereich) und *T. rex* (ob. Maastricht)

Die großen Tyrannosaurier der obersten Kreide besiedelten Asien und Nordamerika, wohl aber nicht Europa und Gondwana – sie konnten diese Kontinente nach dem Auseinanderbrechen Pangäas nicht mehr erreichen. Dabei haben die riesigen Tyrannosaurier – mit riesigen Schädeln und kräftigen Stummelarmen – die kleineren Arten nicht aus ihrem Lebensraum verdrängt, sondern sich offenbar ökologisch in verschiedene Richtungen entwickelt.

Die Proceratosauridae als erste Linie der Tyrannosauroida waren weitgehend klein (bis menschengroß), *Sinotyrannus* (Alb) aber immerhin 10 m lang. Schon *Guanlong* verfügte aber über miteinander verwachsene Nasenknochen in der Schnauze, was einen kräftigen Biss ermöglichte.

Daran schließen sich zahlreiche Linien aus dem Oberjura, der Unterkreide und frühen Oberkreide aus Asien, Europa und Nordamerika an; ihr Größenspektrum reicht von 1,4 bis 9 m Länge, nur wenige von ihnen dürften an der Spitze der Nahrungsketten in ihren Ökosystemen gestanden haben. *Raptorex*, eine nahe Außengruppe der Tyrannosauridae, erreichte nur 2 – 3 m Länge. Tyrannosauroida Außengruppen der Tyrannosauridae umfassten also ein breites Größenspektrum, während die unmittelbaren Vorfahren der Tyrannosauridae eher klein waren. Maximale Größe wurde erst gegen Ende der Kreide erreicht (13 m, 5 bis 8 t); in den ersten 80 MA ihrer Geschichte lebten die Tyrannosauroiden als kleine bis mittelgroße Beutegreifer im Schatten anderer Giganten wie Allosauroiden oder Megalosauroiden; erst in den letzten 20 MA vor der KTG wurden aus ihnen die größten terrestrischen Karnivoren aller Zeiten.

Die Proceratosauridae als basalste Tyrannosauroiden fanden sich in Asien und Europa. *Stokesosaurus* als ein basaler Vertreter der Linie zu den Tyrannosauridae fand sich im Malm Europas und Nordamerikas. Alle weiter fortgeschrittenen Tyrannosauroiden (oberhalb *Eotyrannus*, *Stokesosaurus*) sind auf Asien und Nordamerika beschränkt. Daneben gibt es einige Hinweise dafür, dass Tyrannosauroiden während ihrer frühen Geschichte auch in den Südkontinenten vertreten gewesen sein könnten (so ein isoliertes Schambein aus der Unterkreide Australiens). Allerdings gibt es keinerlei Hinweise auf Tyrannosauroiden aus der M- und O-Kreide aus Afrika, Südamerika und Madagaskar. Vermutlich waren Tyrannosauroiden in der Unterkreide Gondwanas unbedeutend und erloschen dort weit vor Ende der Kreide. In der höheren Oberkreide Nordamerikas und Asiens setzten sie sich dagegen konkurrenzlos an die Spitze der

Nahrungskette, wobei sogar mehrere große Taxa in einer Fauna nebeneinander existieren konnten; im Maastricht des westlichen Nordamerikas herrschte *T. rex* allerdings allein.

Die typischen Merkmale der großen Tyrannosauriden (großer, hoher Schädel; kräftige Kaumuskeln; kurze Arme) finden sich erst in diesen späten Taxa. Basale Tyrannosauroiden, aber auch Jungtiere der späteren riesigen hyperkarnivoren Taxa, hatten proportional kleinere, niedrigere Schädel und längere Arme und ähnelten eher den grazilen vogelähnlichen Theropoden. Viele typische Merkmale der späten großen Tyrannosauridae finden sich aber auch schon bei dem relativ kleinen (2-3 m) *Raptorex* aus der U-Kreide. Andererseits ist der Tyrannosauride *Alioramus* aus dem Maastricht (wie auch *Qianzhousaurus*) nur halb so groß wie seine gleich alten Verwandten, aber grazil gebaut, langschnauzig, kein tiefer, muskulöser Schädel, kleine Zähne. Die typischen Merkmale von *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus* usw. sind also keinesfalls die unmittelbare Folge der enormen Körpergröße; sie entstanden wahrscheinlich schon in kleineren Vorläufern.

Der Enzephalisationsquotient der Tyrannosaurier lag mit 2,0 – 2,4 zwischen basalen Theropoden und Vögeln bzw. deren nächsten Verwandten. Gut ausgeprägter Geruchssinn sowie hohe Empfindlichkeit für Geräusche mit niedriger Frequenz.

Einfache, verzweigte Filamente als Integumentstrukturen bei *Dilong*; sie bedeckten wohl große Teile des Körpers – vom Schädel bis zum Schwanz. Größere Tyrannosauroiden waren offenbar mit längeren und breiteren Integumentstrukturen bedeckt, vermutlich zwecks Signalgebung/Schaustellung/Balz. Körperliche Reife wurde mit ca. 20 Jahren erreicht, nur wenige Individuen wurden älter als 25 Jahre. Die riesigen späten Tyrannosauriden erreichten ihre enorme Größe durch Beschleunigung der Wachstumsraten, wobei die Gewichtszunahme 2 kg/Tag erreichen konnte. Die Schädel der Jungtiere waren eher wie bei basalen Tyrannosauroiden geformt; im Laufe der Ontogenie wurden sie tiefer und höher, die pneumatisierten Knochen dehnten sich aus, die Oberflächen der Suturen wurden verstärkt, die Zähne länger und dicker, die Arme kürzer. Die Unterschiede zwischen Jung- und Alttieren sind so groß, dass man verschiedene Altersstadien als unterschiedliche Arten interpretierte. Offenbar veränderten sich mit der Größenzunahme auch Verhalten und Ernährung. Die Schädel der Jungtiere konnten noch keine hohen Beißkräfte produzieren, andererseits konnten Jungtiere vergleichsweise schneller laufen als die erwachsenen Tiere. Damit änderte sich auch das Beutespektrum. Alttiere griffen vermutlich größere, aber weniger wendige Beutetiere an als die Jungtiere, die sich an kleinere, aber schnellere Beutetiere heranwagen konnten. Ein solcher Wechsel im Beutespektrum findet sich heute noch bei Krokodilen (nicht aber bei Löwen usw.). Aufgrund der anatomischen Ähnlichkeiten zwischen den Jungtieren der großen späten Tyrannosauridae einerseits und den basalen Tyrannosauroiden andererseits ist zu vermuten, dass die frühen Tyrannosauroiden ähnlich lebten wie später die Jungtiere der großen Tyrannosaurier.

Große Tyrannosauriden konnten Laufgeschwindigkeiten zwischen 5 und 11 m/s erreichen (Rennpferd: 20 m/s). Hohe Beißkraft, bei *T. rex* bis 13400 N (in Modellexperimenten), tatsächlich wohl noch mehr. Die Schädel der großen Tyrannosauriden waren auf Maximierung der Beißkraft ausgelegt; die Suturen absorbierten die dabei auftretenden Kräfte, die verschmolzenen Nasalia verstärkten die Schnauzen. Beißmarken belegen, dass sich Artgenossen bei Streitigkeiten ins Gesicht bissen.

Strittig ist die Frage, ob die großen Tyrannosauroiden Beutegreifer oder Aasfresser waren. Es gibt Indizien für beides; verheilte Bissmarken von Tyrannosaurier-Zähnen an den Knochen von Ornithischia beweisen aber ebenso wie Reste kleiner Dinosaurier im Mageninhalt, dass Tyrannosaurier grundsätzlich in der Lage waren, selbst Beute zu schlagen. Wie die meisten modernen Karnivoren betätigten sie sich wohl sowohl als Beutegreifer wie als Aasfresser (Sci. 329, 1481). Bemerkenswert ist ein *T.-rex*-Zahn im Wirbelkörper eines Hadrosauriden aus der Hell Creek Formation, umgeben von verheiltem Knochengewebe. Der Hadrosaurier konnte also entweichen und überlebte – ein Beweis dafür, dass sich Tyrannosaurier auch als Beutegreifer betätigten (PNAS 110: 12560).

Die Beschreibung von *Lythronax argestes* (80 MA, mittl. Campan, Utah, 8 m lang, 2,5 t schwer) führte zu weiteren Erkenntnissen zur Evolution der Tyrannosauridae. Er lebte 10 – 12 MA vor *Tyrannosaurus*, hatte sehr kurze Arme, eine kurze, aber schmale Schnauze, Augen nach vorn gerichtet. Ältester Nachweis der Familie Tyrannosauridae (ieS.) und UF Tyrannosaurinae. Er lebte auf dem Inselkontinent Laramidia am

westlichen Rand Nordamerikas. Man geht davon aus, dass die Diversifizierung der Tyrannosauridae (ieS.) durch Meeresspiegelschwankungen und Isolationen beeinflusst wurde und dass die Familie in Laramidia entstand:

- *Alectrosaurus* (ob. Campan/unt. Maastricht) ASIEN
 - *Appalachiosaurus* (spätes mittl. Campan) APPALACHIA
 - *Alioramus* (unt./mittl. Maastricht) ASIEN
- Ab jetzt: TYRANNOSAURIDAE
- *Gorgosaurus* (ob. Campan) + *Albertosaurus* (unt./mittl. Maastricht) NORD-LARAMIDIA (Albertosaurinae)
 - Dinosaurier Park Taxon (spätes mittl. Campan) NORD-LARAMIDIA
 - *Daspletosaurus* (spätes mittl. Campan) NORD-LARAMIDIA
 - Two Medicine Taxon (ob. Campan) NORD-LARAMIDIA
 - *Teratophoneus* (spätes mittl. Campan) SÜD-LARAMIDIA
 - *Bistahieversor* (ob. Campan) SÜD-LARAMIDIA
 - *Lythronax* (frühes mittl. Campan) SÜD-LARAMIDIA
 - *Tyrannosaurus* (mittl./oberes Maastricht) NORD-und SÜD-LARAMIDIA
 - *Tarbosaurus* (unt./mittl. Maastricht) + *Zhuchengtyrannus* (ob. Campan) beide ASIEN (einzige Tyrannosauridae außerhalb Laramidias!)

Die Abspaltung der Linie der Tyrannosauridae von der Linie zu *Alioramus* dürfte vor etwa 95 MA erfolgt sein, die Außengruppen der Tyrannosauridae lebten dann später in Asien und Appalachia (= östliches Nordamerika).

Die Diversifizierung der Tyrannosauridae in die verschiedenen Linien (Abspaltung zu *Gorgosaurus* und *Albertosaurus*) dürfte vor etwa 88 MA begonnen haben (der älteste fossile Nachweis der Tyrannosauridae ist dagegen *Lythronax* aus dem frühen Mittelcampan, ca. 80 MA).

Ab ca. 90 MA (in Coniac, Santon und Untercampan) lag der Meeresspiegel hoch, nachdem es zuvor (im obersten Turon) zu einer kurzfristigen Absenkung des Meeresspiegels um 100 m gekommen war. Der erneute starke Meeresspiegelanstieg führte zur Isolation von Laramidia. Die Entstehung und frühe Evolution der Tyrannosauridae fand in Nord-Laramidia statt. Allmählich fiel der Meeresspiegel ab, jetzt wurde auch Süd-Laramidia von Tyrannosauriden besiedelt (ab *Teratophoneus*) und ein Zentrum ihrer Diversifikation. Bei weiter sinkendem Meeresspiegel konnte sich dann *Tyrannosaurus* in Nord- und Süd-Laramidia ausbreiten, und die Linie zum *Tarbosaurus* wanderte sogar in Ostasien ein. Die tyrannosaurus-typische Schädelmorphologie entstand also bereits vor mindestens 80 MA.

Vom Oberjura bis in die Mittelkreide waren die frühen Tyrannosauroiden noch weit in Laurasia verbreitet. Zunächst eher kleine, agile Beutegreifer, nahmen sie allmählich an Größe zu. So finden sich in der höheren Unterkreide Chinas der 4 m lange *Xionguanlong* und der 9 m lange *Yutyranus* (Nat. 502, 424). Sie konkurrierten bei dieser Größe mit den Allosauriern (z.B. *Shaochilong*, 90 MA, 5 – 6 m lang).

Steigende Meeresspiegel und andere kontinentale Veränderungen führten vor 100 bis 95 MA zu einer Isolation von Laramidia (West-Nordamerika) von Ost-Nordamerika (Appalachia) und Asien. Die Tyrannosauridae dürften nach der kompletten Isolation von Laramidia entstanden sein, und weitergehende Isolationen innerhalb von Laramidia (durch nicht-marine Becken) dürften die initiale Kladogenese innerhalb der Tyrannosauridae getriggert haben. Mit dem Abfallen des Meeresspiegels im späten Campan oder frühen Maastricht konnten sich Tyrannosauridae nach Asien ausbreiten, und mit dem Rückzug des inneramerikanischen Meeres konnte sich auch *Tyrannosaurus* innerhalb von Nordamerika weiter verbreiten.

Ähnliche Muster finden sich bei Ceratopsia, Hadrosauroidea, Krokodilen und baeniden Schildkröten: geographisch weit verbreitete basale Formen begannen vor > 90 MA eine Kladogenese und phylogenetische Separation mit Dominanz im Campan-Maastricht Laramidias, aber Ausbreitung von

Ceratopsia, Hadrosauridae u.a. nach Ostasien in der allerersten Kreide (*Charonosaurus*, *Olorotitan*, *Saurolophus*, *Sinoceratops*), während einzelne Arten im späten Maastricht in Laramidia weite Verbreitung fanden (*Edmontosaurus*, *Triceratops* u.a.). Von wegweisendem Einfluss auf die Kladogenese und Verbreitung terrestrischer Taxa in der Oberkreide Nordamerikas waren somit die Schwankungen des Meeresspiegels. (<http://www.plosone.org/article/info:doi/10.1371/journal.pone.0079420>).

Die Größenzunahme der Tyrannosauroiden muss erst relativ spät in ihrer Evolution erfolgt sein. So fand man im Turon Usbekistans (92 – 90 MA) einen Tyrannosauroiden mit fortschrittlichen Schädel- und Hirnmerkmalen, der aber nur die Größe eines Pferdes hatte. Zuvor war kein diagnostisches Material von Tyrannosauroiden aus einem mittelkreidezeitlichen Zeitfenster von > 20 MA Dauer bekannt – jenem Zeitfenster, in dem der Übergang von kleinen Räubern (seit Dogger) zu riesigen Prädatoren an der Spitze der Nahrungskette erfolgt sein muss. Die weit abgeleiteten Merkmale der Gehirn- und Innenohrmorphologie entsprachen bereits den Taxa der späten Oberkreide, es fehlten noch die ausgeprägte kraniale Pneumatisierung und die enorme Körpergröße. Für ihren Erfolg wichtige Merkmale der späten Tyrannosaurier hatten sich also schon auf dem Niveau ihrer kleineren Vorfahren entwickelt (PNAS 113: 3447).

Maniraptora:

Oviraptorosauria: (ab unt. Yixian-Formation [> 128 MA]: *Incisivosaurus*; bis O-Kreide; in der O-Kreide 3 Familien: Oviraptoridae, Ingeniidae (beide China, Mongolei) und Caenognathidae (Kanada) (*Caenognathus*: Nordamerika, Campan)

Fam. Avimimididae (monotypisch):

Avimimus (Asien, Campan; 1,5 m): sehr vogelähnlich, langbeinig, großes Gehirn, große Augen; die Arme konnte er wie Vogelflügel eng an den Körper anlegen (Mongolei)

Funde aus der Nemegt-Formation (spätes Campan/Maastricht) der Mongolei und der Iren Dabasu-Formation Nord-Chinas zeigten, dass die Avimimiden in Gruppen lebten und wie moderne Vögel rasch die adulte Größe erreichten (abweichend von anderen kleinen Theropoden). Es fanden sich altersgemischte Gruppen von adulten und juvenilen Tieren. Das schnelle Wachstum erleichterte wahrscheinlich das Leben in altersgemischten Gruppen (Sci. Rep. 9: 18816).

Fam. Oviraptoridae (Barreme bis O-Kreide Asiens): breite Köpfe mit kurzen hohen Schnäbeln (im Gegensatz zu Ornithomimiden, die schmale Köpfe mit zugespitzten Schnäbeln besaßen). Ältester Vertreter ist *Incisivosaurus* aus der unt. Yixian-Formation (> 128 MA; s. U-Kreide), gefolgt von *Caudipteryx* (124 MA) sowie einem Oviraptorosaurier unter den aptischen Polarsauriern Australiens. (NaA Fam. Oviraptoridae erst ab Senon, s. unten unter *Gigantoraptor*). Großer Artenreichtum in der Oberkreide Asiens (China, Mongolei) und Nordamerikas.

Oviraptor (Mongolei, 1,8 m, Campan): Oberkiefer mit hornartigem Aufsatz, Körperbau wie andere kleine Coelurosaurier. Finger mit ca. 8 cm langen gekrümmten Krallen. Lange, schlanke Beine, dreizehig mit Krallen. Langer Schwanz wegen Gleichgewicht. Große Augen. Hoher Knochenkamm über der Nase. Zahnlos. Bebrütete seine Gelege; schneller Läufer; sein Schnabel deutet darauf, dass er neben Fleisch auch Pflanzen gefressen haben könnte. Lebensraum Halbwüste. Das Nest baute er in einem zusammengeharkten Sandhügel und legte in eine Kuhle 15 – 20 Eier.

Conchoraptor (Mongolei, Campan, Nemegt-Formation, bis 2 m)

Gobiraptor (Mongolei, Campan, Nemegt-Formation)

Citipati (Mongolei, mittleres Campan, 3 m lang), auffälliger Schädelkamm; länglich-ovale Eier bis 18 cm lang (größte Eier von Oviraptoren); ein komplettes Gelege umfasste etwa 22 Eier, in drei Schichten konzentrisch angeordnet. Zwei Exemplare wurden brütend auf Nestern gefunden. Es handelte sich um Nesthügel, und die Gliedmaßen waren so ausgebreitet, dass sie alle Seiten des Nests bedeckten. Bruthaltung wie

bei modernen Vögeln.

“*Ingenia*” (Asien, Campan) (syn. *Ajancingenia*)

Heyuannia (Maastricht Chinas, ca. 1,5 m). Pigmenterhaltung in Eischalen deutet auf blaugrüne

Färbung der Eier wie bei manchen modernen Vögeln (z.B. Ratites).

Bei dem Oviraptorosauria *Nomingia gobiensis* aus der O-Kreide der Mongolei wurde ein Pygostyl wie bei Vögeln nachgewiesen; aus kladistischen Gründen muss es sich aber um eine konvergente Entwicklung handeln; die Kaudalwirbel 15- 24 sind dabei zu einem Pygostyl fusioniert, und die Anzahl der fusionierten Wirbel entspricht exakt derjenigen in Vögeln und *Caudipteryx*, wobei diese die Schwanzfedern tragen, was die Vermutung nahelegt, dass *Nomingia* ebenfalls einen Federfächer trug und somit ebenfalls befiedert war, ähnlich *Caudipteryx* (mit einem zahnlosen, schnabelförmigen Kiefer). Demnach steht das Pygostyl in einer funktionellen Assoziation mit langen Schwanzfedern.

(Pygostyl: Verwachsung der letzten Schwanzwirbel zu einem einzigen Knochen = Steißknochen = Pygostyl. Noch nicht bei *Archaeopteryx*: 21 verlängerte Schwanzwirbel, die auch am Schwanzende nicht miteinander verwachsen sind. In der weiteren Entwicklung der Vögel wurden zunehmend die vorderen Schwanzwirbel ins Kreuzbein inkorporiert, die letzten 5-6 Wirbel verknöcherten zum Pygostyl, das die Steuerfedern stützt; davor blieben aber 5-9 sehr verkürzte, freie Schwanzwirbel bei den Vögeln erhalten).

Bis zum Jahr 2013 waren insgesamt 20 Gattungen von Oviraptorosauriern aus Asien bekannt (Mongolei: *Avimimus*, *Citipati*, *Conchoraptor*, *Elmisaurus*, *Ingenia*, *Khaan*, *Nemegtomaia*, *Nomingia*, *Oviraptor*, *Rinchenia*; China: *Banji*, *Caudipteryx*, *Gigantoraptor*, *Heyuannia*, *Incisivosaurus*, *Luoyanggia*, *Machairasaurus*, *Shixinggia*, *Similicaudipteryx*, *Yulong*).

Kladistisch steht *Incisivosaurus* basal, gefolgt von *Caudipteryx*. Beide Gattungen haben noch Zähne, die in der weiteren Evolution der Oviraptorosaurier verloren gingen. Kladistisch gibt es die Unterfamilie Ingeniidae und die paraphyletischen Oviraptorinae. Juvenile Skelette von *Yulong* aus der Oberkreide der Henan-Provinz Chinas ermöglichten Aussagen zur Entwicklung der Proportionen von Oviraptorosauriern im Laufe der Ontogenese. Dabei zeigte sich, dass die Proportionen der Hinterbeine innerhalb der Oviraptoridae konstant sind, unabhängig vom ontogenetischen Stadium oder der Körpergröße der verschiedenen Taxa. Dieses Phänomen deutet auf Herbivorie und einen ortsständigen Lebensstil, bei dem es nicht darum ging, Beutetiere zu verfolgen. Zusammen mit dem Verlust der Bezahnung und der frühen Fusion der Nasalia im Vergleich zur Fusion anderer Schädelteile in der frühen Ontogenese (wichtig, um schon als Jungtier hohe Kaukräfte für harte pflanzliche Nahrung aufzubringen) sind dies Indizien zugunsten von Herbivorie (Natwiss. 100: 165).

Farbige Eierschalen: Schon Oviraptoren legten farbige Eier (u.a. mit grünem Biliverdin), was ein eindeutiges Indiz für Brutpflege ist. Ungetarnte Eier sind regelmäßig weiß (z.B. Schildkröten, Krokodile); auch die Eier der Sauropoden, die nur im Sand verscharrt wurden (eine Brutpflege war ihnen nicht möglich), waren weiß. Farbige Eier dienen der Tarnung und belegen, dass die Eier offen lagen. Offen liegende Eier mussten aber geschützt werden und sind damit ein Indiz für Brutpflege (nicht zwingend für Brüten). Kladistisch gesehen sind die Oviraptoren die basalste Gruppe der nonavianen Theropoden, die bekanntermaßen farbige Eier legten (*Heyuannia*, bereits mit beiden Pigmentstoffen: Biliverdin, Protoporphyrin), allerdings sind die Verhältnisse bei den Eiern weiter basaler stehender Theropoden nicht bekannt (Sauropoden hatten wie *Ornithischia* weiße Eier). Oviraptoren stellen auch die basalste Gruppe der Theropoden, von denen man weiß, dass sie offene Nester hatten. Offene Nester gelten innerhalb der Theropoden als eine neue Errungenschaft an der Basis der Eumaniraptoren.

Die Farbigkeit von Eiern (einschl. evtl. Flecken) entstand also nur einmal in der Evolution der Theropoden, kann sich aber auch zurückbilden (wie bei einem Troodontiden, aber auch z.B. bei Straußen). Eier, die starken Sonneneinstrahlung ausgesetzt sind (als Überhitzungsschutz) oder von Höhlenbrütern sind weiß. Flecken auf den Eiern deuten auf große Nistkolonien und dienen dem Wiedererkennen des eigenen Geleges; auch sie finden sich schon auf den ersten farbigen Eiern (wie *Heyuannia*) (Nat. 563: 555).

Gigantoraptor erlianensis: im Jahr 2007 wurde ein riesiger Oviraptorosauria:Oviraptoridae aus dem Senon der Inneren Mongolei beschrieben (Nat. 447, 844). Das adulte, aber mit ca. 11 Jahren noch recht junge Tier war ca. 8 m lang, 3,5 m Hüfthöhe, ca. 1400 kg (d.h. ca. 300 x schwerer als basale Oviraptorosauria wie *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx*). Aufgrund dieser enormen Größenunterschiede bleibt offen, ob *G.* eine ähnlich umfassende Befiederung aufwies; vergleichbar große Tiere benötigen kein Haar- oder Federkleid für Zwecke der Wärmeisolierung (nachgewiesen für Säuger, vermutet für Tyrannosaurier). Dies schließt aber nicht aus, dass *G.* beispielsweise die Armfedern von seinen kleineren Vorfahren übernommen haben könnte, da diese bzgl. der Wärmeisolation keine entscheidende Rolle spielen und ihre Entwicklung vermutlich auch nicht mit der Körpergröße korreliert ist.

Nach osteologischen Untersuchungen war das Tier mit 7 Jahren erwachsen, wäre aber auch noch jenseits des 11. Lebensjahres weitergewachsen; ein voll ausgewachsener *Gigantoraptor* wäre also noch deutlich schwerer als 1400 kg. Die Wachstumsrate in der Jugend des Tieres war noch höher als bei Tyrannosauriern wie *Albertosaurus* und *Gorgosaurus* und lag damit auf dem Niveau der größten Sauropoden.

Kladistisch steht *G.* zwischen den basalen Oviraptorosauriern und den hochspezialisierten Oviraptoridae; er steht an der Basis der Oviraptoridae. Er ist der älteste Oviraptide i.e.S. (alle anderen Oviraptoridae sind jünger; Oviraptoridae stellen die am weitesten abgeleitete Familie der Oviraptorosauria).

Auffällig sind die von allen anderen Oviraptorosauriern abweichenden pneumatischen Foramina in den kaudalen Wirbeln. Die hintersten Kaudalwirbel sind nicht pneumatisiert, weisen aber eine spongiöse innere Struktur ähnlich derjenigen der Titanosaurier auf (wohl zur Gewichtsreduktion). Daneben zeigt *G.* aber auch Merkmale, die sich sonst nicht bei Oviraptorosauriern, sondern nur bei weiter abgeleiteten Maniraptoren finden, u.a. die proportional ungewöhnlich lange Vorderextremität.

Die zahlreichen Autapomorphien von *G.* weisen ihn als eine hoch spezialisierte Linie innerhalb der Oviraptorosauria aus (so die Kaudalwirbel und die Proportionen des Humerus sowie die ungewöhnliche Beinallometrie); verglichen mit anderen Theropoden vergleichbarer Größe weist *G.* wesentlich schlankere Beine und längere Unterschenkel auf; **von allen Theropoden dieser Größenklasse dürfte er daher am besten an schnelles, agiles Laufen angepasst gewesen sein!** Bemerkenswert ist weiterhin, dass die meisten non-avianen Coelurosaurier, die sich im Laufe der Zeit vergrößerten, gleichzeitig eine Tendenz zur Rückentwicklung (in Bezug auf vogelähnliche Merkmale) zeigten, d.h. je größer sie wurden, desto mehr gingen vogelähnliche Merkmale (die sich in basaleren, kleineren Taxa fanden) wieder verloren (Beispiel: Dromaeosaurier). *Gigantoraptor* weicht von diesem Prinzip grundsätzlich ab: in vielen Merkmalen ist er vogelähnlicher als basale (kleinere) Oviraptorosauria, z.B. proportional längste Vorderextremität innerhalb der Oviraptorosauria; Hand ähnelt basalen Eumaniraptoren; vogelähnliche Hinterbeine usw.

Aus der Mongolei wurden drei zusammen fossilisierte jugendliche Oviraptoren (ca. 2 – 5 Jahre alt, je 45 kg) berichtet, die aneinander gekuschelt in Schlafhaltung fossilisierten. Erster Nachweis, dass Dinosaurier in einer Gruppe schliefen, wohl um die Körpertemperatur zu regulieren oder als Schutz vor Beutegreifern. Möglicherweise handelte es sich auch um Geschwister; zwei Tiere waren gleich groß, das dritte kann aufgrund seiner Erhaltungsqualität größenmäßig nicht exakt eingeordnet werden, passt aber grob in das Größenspektrum der beiden anderen. Schlafposition ähnlich Straußen und Emus im Tiefschlaf. Von Oviraptoren ist bekannt, dass sie in Gruppen lebten und nach Nahrung suchten und Nester bebrüteten (Nat. 548: 510).

Die Gelege der Oviraptorosauria waren donut-förmig angelegt. Die Eier waren recht dünnchalig und brüchig, während die erwachsenen Tiere zwischen 400 und 1600 kg wogen. Die Gelege hatten daher ein Loch in der Mitte, wo das Körpergewicht der brütenden Elterntiere auflegte, während die Eier randlich (donut-förmig) ohne Gewichtsbelastung lagen (DOI: 10.1098/rsbl.2018.0135).

Paraves (Eumaniraptora)

IO Deinonychosauria

Fam. Dromaeosauridae (Hauterive bis KTG; Zähne ab Bathon): große Greifhände mit langen scharfen Klauen, vermutlich waren einige Arten gefiedert. *Velociraptor mongolensis* aus dem Campan der Mongolei besaß – aufgrund ulnarer Papillae eindeutig zu belegen – Armschwingen, also voll entwickelte größere Federn mit Rhachis, obwohl das 1,5 m lange und 15 kg schwere Tier mit Sicherheit nicht flugfähig war*. In der O-Kreide von Mexiko fanden sich an einer Fundstelle Fußspuren eines riesigen Dromaeosauriers, der etwa 12 – 15 m lang gewesen sein muss (Hüfthöhe ca. 3 m, Fußlänge ca. 70 cm); die größten Dromaeosaurier, von denen Fossilien gefunden wurden, sind bisher etwa 10 m lang. Bei *Megaraptor* aus dem Turon/Coniac Argentiniens handelt es sich entgegen erster Annahmen dagegen nicht (!) um einen riesigen Dromaeosaurier (6-9 m lang; 3,5 bis 4,5 m hoch; 0,5 t schwer), sondern um einen Vertreter der Allosauroida. Er trug die 35 cm lange, von einer hornigen Scheide umgebende Klaue nicht – wie Dromaeosaurier – an den Zehen, sondern an der Hand. Globale Verbreitung der Dromaeosauridae in der Oberkreide. In Nordamerika ist *Deinonychus* aus der Unterkreide der älteste Nachweis, gefolgt von *Utahraptor* aus dem Apt und mehreren Taxa aus dem Campan. In der Hell Creek Formation finden sich artikulierte Skelette und Schädel nur von großen Dinosauriern; Skelette von Maniraptoren fehlen völlig, und nach dem geringen Fundmaterial (meist nur Einzelzähne) machten Dromaeosauridae dort nur weniger als 3 % der Gesamtdinosaurierfauna aus (Natwiss. 100: 1041).

Mahakala (Campan der Mongolei; nur 70 cm lang/ca. 700 g), kladistisch basalster Dromaeosauride, etwa so groß wie *Archaeopteryx*. (Details s. Malm, „Entwicklung der Körpergröße“ (Sci. 317, 1378). Ad Halszaptorinae (s.u.)

Halszaptorinae (basale Dromaeosaurier, 3 Gattungen, Campan der Mongolei (s.u.)

Dromaeosaurus (Nordamerika, 1,8 m, Campan, Maastricht: kleiner als *Deinonychus*, relativ behend, große Krallen an 2. Zehe. Mächtige Kiefer. Große Augen. Noch im ob. Maastricht (Hell Creek Formation)

Velociraptor (Asien, 1,8 m, Santon): langer, niedriger, flachschnäuziger Kopf; Sichelkrallen. Evtl. in Gruppen jagend. 1971 ein Fund, bei dem *Velociraptor* sich mit den Händen am Kopfschild eines *Protoceratops* festhielt und mit der Sichelkrallen den Bauch von *Protoceratops* aufschlitzte, während es *Protoc.* wahrsch. gelungen war, mit seinem Hornschnabel den Brustkorb von *Velociraptor* zu durchstoßen. Sägezähne. Beim Laufen drehte er die Klauen nach oben, um ihre Abnutzung zu vermeiden. Beim Angriff klappte er sie nach vorn, um die Beute aufzuschlitzen.

Dineobellator (ob. Maastricht Neumexikos), ad Velociraptorinae; Hinweis, dass die Dromaeosaurier auch noch im oberen Maastricht diversifizierten; allerdings ist nicht klar, ob er frühen oder späten Ober-Maastricht lebte (Sci. Rep. 10: 5105).

Pyroraptor (Südfrankreich; 1,8 m; 70 MA): evtl. identisch mit ***Variraptor*** aus der gleichen Region Frankreichs. Dromaeosauriden wurden in Europa nur selten gefunden. Ob. Campan/unt. Maastricht.

Saurornitholestes (Nordamerika, 1,8 m, ob. Campan): großes Gehirn, sehr geringe Funde, daher Stellung (Dromaeosauridae oder Saurornithoididae) unsicher.

Bambiraptor feinbergi (ob. Campan, Montana): sehr vogelähnlicher Dinosaurier; Länge etwas über 1 m, naA nur 0,7 m; Skelettproportionen mit relativ langen Armen und Fingern näher zu *Archaeopteryx* als alle anderen Theropoden; Gabelbein, großflächiges Brustbein, zur Seite orientiertes Schultergelenk und weitere für frühe Vögel typische Skelettmerkmale. Für Dromaeosauriden und frühe Vögel typisch ist dagegen der halbmondförmige Handwurzelknochen: ein so geformtes Carpale benötigten die dreifingrigen Dromaeosauriden für Rotationsbewegungen der Hand beim Ergreifen und Manipulieren der Beute, Vögel benötigen dieses Carpale für die vogeltypischen Drehungen beim Flügelschlag. Rein theropodenspezifisch ist dagegen die zweite Fußzehe mit der sehr beweglichen, sichelförmigen, scharfen Krallen (Killerklauen der Dromaeosauriden). Nach neuesten Erkenntnissen beherrschte *Bambiraptor* bereits den Pinzettengriff, wie er sonst erst wieder bei den Primaten entwickelt wurde!

Hesperonychus elizabethae (Nordamerika, Campan, 75 MA); zur UF Microraptorinae; kleinster Dinosaurier Nordamerikas (zweitkleinster: *Albertoykus*): **1,9 kg, 50 cm**; ähnelt einem Miniatur-Velociraptor; ebenfalls typische Sichelkrallen. Zunächst für ein Jungtier gehalten, bis man erkannte, dass die Beckenknochen fusioniert waren. **Nur katzen groß!** Jagte wohl Insekten, kleine Säuger. Jüngster Nachweis der Microraptorinae. Kleine

Dinosaurier waren in Nordamerika der Fundsituation zufolge wohl in der höheren Oberkreide sehr häufig (PNAS 106, 5002).

Adasaurus (Campan oder Maastricht, Nemegt-Formation, Mongolei, 2 m), mit *Deinonychus* verwandt

Acheroraptor (ob. Maastricht, Nordamerika), Bestandteil der *Tyrannosaurus-Triceratops-Edmontosaurus*-Fauna (Lance-Formation); letzter Nachweis eines Dromaeosauriden in Nordamerika, nahe verwandt mit asiatischen Velociraptorinae wie *Tsaagan* und *Velociraptor*. Im späten Campan kam es zu einem Austausch von Dromaeosauridae zwischen Asien und Nordamerika über die Bering-Brücke in beiden Richtungen. Velociraptorinae sind ansonsten nur aus Asien bekannt und dürften dort entstanden sein. Ging man bisher davon aus, dass Landvertebraten vor dem Campan überwiegend von Asien nach Nordamerika wanderten, zeigen nach neueren Erkenntnissen viele Dinosaurier-Gruppen im Campan auch eine Ausbreitung von Nordamerika nach Asien: Ceratopsia, Pachycephalosaurier, Tyrannosaurier, lambeosaurine und saurolophine Hadrosaurier (Natwiss. 100: 1041).

[? *Rahonavis*, Maastricht, sehr klein, wahrscheinlich flugfähig (unsicher), wird ebenfalls fraglich in die Dromaeosauridae – mit Vorbehalt in die UF Unenlagiinae – gestellt; s. Dromaeosaurier, U-Kreide] (Details s. Vögel). Es gibt aber auch Auffassungen, dass *Rahonavis* den Vögeln näher steht als die Dromaeosauridae]

* Die ulnaren Papillae von *Velociraptor* repräsentieren die Stellen, an denen die Federn durch follikuläre Ligamente am Knochen verankert sind; es handelt sich um kleine Knötchen, die in etwa gleichmäßigen Abständen in einer Reihe am unteren Rand der Ulna angeordnet sind. Sie finden sich häufig bei modernen Vögeln (aber nicht bei allen) sowie einigen basalen fossilen Vögeln wie *Ichthyornis*; wenn die Papillae fehlen, kann daher noch *nicht* geschlossen werden, dass das betreffende Tier *nicht* über Armschwingen verfügte (es besteht zwar bei modernen Vögeln eine enge Korrelation zwischen dem Fehlen der Papillen und dem Verlust oder der Reduktion des Flugvermögens; es gibt aber auch sehr gute Flieger *ohne* Papillen!). Wenn die Papillen aber vorhanden sind, sind sie ein direkter Beweis für moderne Federn mit Rhachis und Fahne. Insgesamt dürfte *Velociraptor* über etwa 14 große Federn (Armschwingen, Sekundärfedern) verfügt haben (zum Vergleich: *Archaeopteryx* mind. 12, *Microraptor* 18, *Rahonavis* 10). Die Variabilität ist nicht erstaunlich, zumal bei modernen Vögeln die Anzahl sogar individuell (innerhalb derselben Art) schwankt.

Während kleine, basale Dromaeosaurier mit Sicherheit befiedert waren (und zum Teil wohl auch fliegen bzw. gleiten konnten), wurde bislang angenommen, dass die größeren, weiter abgeleiteten Dromaeosaurier nicht oder nur juvenil befiedert waren. Zumindest für eine Linie der Dromaeosaurier (*Velociraptor*) trifft dies nicht zu (s.o.). Die Funktion dieser Federn bei *Velociraptor* bleibt unklar; thermoregulatorische Effekte dürften angesichts ihrer Position an der Ulna minimal gewesen sein; sie könnten aber zwecks Zurschaustellung (Partnerwerbung, Abschreckung), zur Beschattung des Nestes oder im Zusammenhang mit dem Laufen eingesetzt worden sein, d.h. Kooptierung für andere Zwecke als das Fliegen.

Dromaeosaurier als Höhlengräber? Ein adulter und zwei juvenile *Oryctodromaeus cubicularis* (adult nur 2,1 m lang) wurden in einem unterirdischen „Bau“ gefunden, der einer gewohnheitsmäßig gegrabenen Höhle entspricht. Die Höhle wurde vermutlich während einer Überflutung mit Schlamm verfüllt, wodurch die drei Tiere begraben wurden. Der Körperbau (breite Schnauze, kräftige Schultern) spricht ebenfalls für eine grabende Lebensweise. Dies **ist der erste Nachweis von Grabbauten bei Dinosauriern**. Außerdem spricht die Fundsituation dafür, dass sich die Elterntiere um die Jungen kümmerten (Nat. 446, 473).

Dromaeosaurier Südamerikas (Nat. 437, 1007): Maniraptoren sind in der fossilen Dokumentation im Malm und der U-Kreide auf die Nordkontinente beschränkt; gondwanische Nachweise von Maniraptoren beschränken sich auf die Oberkreide von Südamerika, Afrika und Madagaskar. Der älteste Dromaeosauridae Südamerikas stammt aus dem Cenoman-Turon der Rio Negro Provinz (Neuquen Becken) (*Buitreraptor*), Ufam. Unenlagiinae, F Dromaeosauridae. Etwas jünger (Turon – Coniac) sind *Unenlagia* und *Neuquenraptor* aus dem gleichen Gebiet, wahrscheinlich zu einer Gattung zusammenzuziehen. Kladistische Analysen stellen auch *Rahonavis* in die Unenlagiinae, da er bestimmte Merkmale des Beckens und der Hinterbeine mit *Buitreraptor* und *Unenlagia* verbindet; die verlängerten

Vorderextremitäten von *Rahonavis* wären demnach unabhängig von den Vögeln entstanden (auf ihnen beruht die Annahme der Flugfähigkeit). Offenbar stellen die Unenlagiinae mit *Rahonavis*, *Buitreraptor*, *Unenlagia* (= ? *Neuquenraptor*) eine auf Gondwana beschränkte Linie innerhalb der Dromaeosauriden, getrennt von der größeren laurasischen Diversität der Dromaeosauriden. Ein bisher nicht benannter Deinonychosaurier aus der obersten Kreide Argentiniens zeigt bei abgeleiteten dentalen Merkmalen Übereinstimmungen mit *Buitreraptor*, so dass es sich wohl auch um einen Unenlagiinen handelt; dann würde diese Unterfamilie nicht nur eine lange Zeitspanne (Cenoman – oberste O-Kreide) umspannen, sondern auch ein erhebliches Größenspektrum – wie übrigens auch die laurasischen Dromaeosauriden, gleichzeitig aber auch ein großes morphologisches Spektrum, vom langschnabeligen Schädel eines *Buitreraptor* bis zu den flügelartigen Vorderextremitäten eines *Rahonavis*, was die morphologische Breite der besser bekannten laurasischen Formen übertrifft.

Neben den unenlagiinen Dromaeosauriden findet sich in dieser Region auch der basale Alvarezsauridae *Patagonykus* (etwa Turon-Coniac) (*Alvarezsaurus* folgt im Santon); sowohl die Unenlagiinen wie *Patagonykus* stehen in den betreffenden maniraptoren Subclades basal. Offenbar waren die Linien der Maniraptoren nach der Aufteilung in Laurasien und Gondwana separiert (Unenlagiinae und Alvarezsauridae als endemische südliche Linien); auch die Begleitfauna von *Buitreraptor* (Dryolestoiden; eilenodontine Sphenodontia), alles Relikte aus einer weiteren Verbreitung im Jura, sprechen für ein solches biogeographisches Verteilungsmuster. Wenn die Unenlagiinae aber auf Gondwana beschränkt waren, muss diese Linie der Dromaeosauriden bereits im Dogger oder Malm entstanden sein; die Dromaeosauriden (und damit auch die Maniraptoren) müssen daher schon im Jura radiert sein, was das zeitliche Paradoxon von *Archaeopteryx* auflöst: die Dromaeosauriden waren vor dem Tithon bereits radiert, die Linie zu den Unenlagiinae schon separiert. (Nat. 437, 1007). Hierzu passen auch dromaeosaurier-spezifische Zähne aus dem Bathon.

Kladogramm (Nat. 437, 1010, *Unenlagia* und *Neuquenraptor* als eine Gattung)

```

--- Allosaurus + Sinraptor (Außengruppe)
  ab jetzt: COELUROSAURIA
    --- Tyrannosauroida
      ab jetzt: MANIRAPTORIFORMES
        --- Ornithomimosauria
          ab jetzt: MANIRAPTORA
            --- Ornitholestes
              --- Compsognathidae
                --- Alvarezsauridae (O-Kreide Südamerikas)
                  --- Oviraptorosauria + Therizinosauridae
                    ab jetzt: PARAVES
                      --- Aves
                        ab jetzt: DEINONYCHOSAURIA
                          --- (Sinovenator + Mei) + Troodontiden: ----- EK Troodontide (ein unbenannter Tro.)
                            --- Sinornithoides + Byronosaurus
                              --- Troodon + Sauornithoides

          ab jetzt: DROMAEOSAURIDAE
            --- Unenlagiinae = Buitreraptor + (Rahonavis + Unenlagia)
              --- (Utahraptor + Dromaeosaurus + Ascillobator + Sauornitholestes +
                Adasaurus)
                --- Deinonychus + Velociraptor
  
```

BENTON (2007) ordnet *Rahonavis* allerdings bei den Vögeln ein, insbesondere aufgrund des nach hinten gerichteten Hallux (1. Zehe) sowie der kleinen Erhebungen (Papillae) auf der Ulna, an der die Armschwinge ansetzt (solche Erhebungen finden sich aber auch bei einem 1,5 m langen, mit Gewissheit nicht flugfähigen *Velociraptor* aus dem Campan der Mongolei). Zweite Zehe mit Krallen wohl zum Aufschlitzen der Beute wie bei Dromaeosauriern und Troodontiden. In mindestens fünf Merkmalen weicht *Rahonavis* von *Archaeopteryx* ab, so dass er kein naher Verwandter und kein Mitglied der Archaeopterygidae sein kann. BENTON (2007) betrachtet

Rahonavis aber eindeutig als flugfähigen Vogel! Allerdings wurde erst später bekannt, dass auch *Velociraptor* ulnare Papillae hat, so dass eines der wichtigsten Argumente für die Vogelhypothese inzwischen unbrauchbar geworden ist.

***Halszkaraptor* (Campan der Mongolei), fischfressender amphibisch lebender basaler Dromaeosauride (Nat. 552: 395)**

Zur UF Halszkaraptorinae gehören noch *Hulsanpes* (ob. Campan, Mongolei) und *Mahakala* (Campan der Mongolei). Die UF stellt die basalste Abzweigung innerhalb der Dromaeosauridae. Ein einziges Fossil, subadult, ca. 1 Jahr alt.

Halszkaraptor erwies sich als ein basaler Dromaeosauride mit einer fast gänseartigen Statur mit langem Hals mit Fischfressergebiss, der sowohl im Wasser schwimmen konnte, wie auf dem Festland in einer sehr aufrechten, etwa vogelartigen Position (mit nach vorn verlagertem Schwerpunkt durch abweichende Hüftmorphologie, konvergent zu Vögeln) gehen.

Auffällig sind ein verlängerter Hals (durch verlängerte Halswirbel) von 50 % der Schnauzen-Sakrum-Länge, der höchste Wert für einen mesozoischen Vertreter der Paraves.

Vordergliedmaßen dürften ans Schwimmen adaptiert gewesen sein, Hintergliedmaßen an einen aufrechten, vogelartigen Gang, wobei eine Körperhaltung wie bei kurzschwänzigen Vögeln angenommen wurde.

Prämaxilla mit jeweils 11 Zähnen (höchste Anzahl bei Dinosauriern); Spinosauriden und *Pelecaniminus* hatten 6 – 7 prämaxilläre Zähne, die meisten Theropoden nur 4. Maxilläre und mandibuläre Dentition wie bei anderen Theropoden. Heterodontes Gebiss. Alle Zähne ohne gezähnte Kanten; scharf, zurückgebogen. Das Gebiss spricht für einen Fischfresser. Auch von anderen basalen Dromaeosauriden ist bekannt, dass sie sich auch von Fischen ernährten. Bei *Halszkaraptor* sprechen neben den vielen prämaxillären Zähnen weitere Schädel- und Zahnmerkmale (einschl. verzögerter Zahnwechsel im vorderen Kieferbereich) für einen aquatischen Räuber. Sensorische Neuronen an der Schnauze dürften ihm ermöglicht haben, Vibrationen im Wasser wahrzunehmen.

Auch die Halsverlängerung, die an manche Enten- und Gänsevögel erinnert, ist typisch für semiaquatische Tiere. Der Bau der Wirbelsäule ermöglichte Schwimmen mit undulierenden Bewegungen, wie es für Taxa mit achsial verlängerter Körperform charakteristisch ist. Die schlechte Erhaltung der Brustregion ermöglicht keine differenzierten Aussagen zu den Bewegungsabläufen der Vorderextremität, aber die Merkmale sprechen dafür, dass diese eine Rolle beim Schwimmen spielte. Hierzu gehören auch die Abflachung der Langknochen der Vorderextremität und ihr ellipsoider Querschnitt, wie man es häufig bei sekundär aquatischen Amnioten findet. Die Vorderbeine zeigen dabei eine Zwischenstufe zwischen jenen der Pinguine und anderen aquatischen Vögeln. Die asymmetrischen Fingerverlängerungen unterscheiden sich deutlich von denen der Scansoriopterygiden (die als Adaptation ans Gleiten aufgefasst werden) und ähneln stattdessen denen langhalsiger aquatischer Reptilien.

Der lange Hals führte zu einer Verlagerung des Schwerpunktes nach vorn, was günstig für das Schwimmen ist, während die übliche Körperhaltung der Theropoden einen Schwerpunkt nahe der Hüftgelenke erfordert. Vögel haben dieses Problem durch anatomische Anpassungen im Hüftbereich gelöst und konnten daher den Schwerpunkt weiter nach vorn verlagern; entsprechende Anpassungen finden sich auch bei *Halszkaraptor*. Dadurch hatte er eine aufrechtere Position an

Land als andere Theropoden, analog zu der Körperhaltung moderner Vögel mit langen Hälsen und kurzen Schwänzen.

Dies ist gleichzeitig der erste Nachweis eines nicht-avianen Dinosauriers, der neben aufrechtem Gang auch (unterstützt von den Vorderarmen) schwimmen konnte. Nur die Spinosauriden hatten unter den Dinosauriern noch eine semiaquatische Lebensweise.

Außengruppe: Troodontidae

Ab jetzt: DROMAEOSAURIDAE

--- Halszkaraptorinae = *Halszkaraptor* + (*Hulsanpes* + *Mahakala*)

--- Unenlagiinae (*Austro-*, *Neuquen-*, *Buitreraptor*; *Unenlagia*)

--- *Shanag*

--- *Zhanjuanlong*

--- Microraptorinae (*Microraptor*, *Sinornithosaurus*, *Cangyuraptor*, *Hesperonychus*, *Graciliraptor*)

Ab jetzt: EUDROMAEOSAURIA

--- *Bambiraptor*

--- *Tianyuraptor*

--- *Achillobator* + (*Dromaeosaurus* + *Utahraptor*)

--- *Adasaurus*

--- *Deinonychus* + *Saurornitholestes*

--- *Velociraptor*

--- *Linheraptor* + *Tsaagan*

(Nat. 552: 395).

Allerdings stellte eine spätere Untersuchung von *Halszkaraptor* mit vertieften Vergleichen mit anderen Maniraptoren und unter Berücksichtigung der Taphonomie die Erkenntnisse zur Lebensweise infrage. Die skelettalen Merkmale erwiesen sich als weit verbreitet innerhalb der Maniraptora und zum Teil intermediär zwischen Merkmalen der Dromaeosauridae und anderer Linien der Maniraptoren. Es fanden sich keine Hinweise auf eine semiaquatische Lebensweise. Die Halszkaraptorinae erwiesen sich als Schwestergruppe der Unenlagiinae. Verschiedene Merkmale der Unenlagiinae, die bisher für Fischfresser sprachen, könnten daher ebenfalls ein Mosaik aus plesiomorphen, abgeleiteten und intermediären Merkmalen darstellen. Jedenfalls zeigt *Halszkaraptor*, dass Dromaeosaurier noch über viele Merkmale basalerer Maniraptora und Coelurosaurier verfügten, darunter einige, die mit Herbivorie assoziiert sein könnten. *Halszkaraptor* wird daher als basaler Dromaeosauride mit zum Teil plesiomorphen Übergangs-Merkmalen interpretiert, nicht als semiaquatischer Fischfresser. Allerdings lässt sich nicht sicher ausschließen, dass er (wie manche Spinosaurier) sich partiell von Fischen ernährte, ihm fehlen aber alle typischen Adaptationen eines semiaquatischen Fischfressers (Sci. Rep. 9: 16455).

Kladogramm (nach Sci. Rep. 9: 16455, vereinfacht):

--- Alvarezsauria und (*Falcarius* + Therizinosauroidae) (nicht gegeneinander aufgelöst!)

--- Oviraptorosaurier

--- DROMAEOSAURIA --- abgeleitete Dromaeosaurier

--- Unenlagiinae

--- *Mahakala* + *Halszkaraptor*

--- Troodontiden (basal: Anchiorntidae)

--- Avialae

Fam. Troodontidae (Oxfordium – falls *Anchiornis* zu den Troodontidae zu stellen ist -, sonst Barreme bis Maastricht, Details s. U-Kreide; Asien und Nordamerika):

Troodon (Campan, Maastricht Nordamerikas, 2 m): leicht gebaut, lange Beine.

Ein nördlicher „Polarsaurier“, der sich dem Leben in Kälte und längerer Dunkelheit anpasste. Augen ca. 5 cm groß (gutes Sehvermögen), evtl. Nachtjäger. Lebte nahe am Polarkreis in Kanada und Russland. Er jagte wohl in Rudeln und gehörte zu den intelligentesten Dinosauriern.

Aufgrund der Korrelation zwischen Zahn- und Körpergröße deuten große *Troodon*-Zähne (doppelt so groß wie in anderen Regionen) aus Nordalaska (Campan, Maastricht) darauf, dass *Troodon* dort eine größere Körpermasse erreichte, z.B. wegen erhöhter Verfügbarkeit von Nahrung infolge geringerer Konkurrenz durch andere Beutegreifer, vor allem Tyrannosauriden, in diesem Ökosystem (Palaios 23, 322).

Stenonychosaurus (Nordamerika, 2 m): relativ größtes Gehirn aller Dinosaurier, ansonsten sehr ähnlich *Saurornithoides*, Krallenfinger länger und dünner, Körperbau leichter (geschätzt 27 bis 45 kg). Augen 5,2 cm Durchmesser, wohl nachtaktiv. Inzwischen komplett zu *Troodon* gezogen.

Gobivenator (Campan, Mongolei, ca. 2 m Gesamtlänge), sehr gut erhaltenes Skelett mit besonders gut erhaltener Gaumenregion; die Anatomie dieser Region ähnelt derjenigen von Dromaeosauridae und *Archaeopteryx*. Der Schädel war zwar noch akinetisch, wies aber bereits Merkmale auf, die Voraussetzungen für die spätere kraniale Kinematik des Vogelschädels darstellen. Auch *Archaeopteryx* hatte noch einen akinetischen Schädel.

Weitere Troodontidae der Oberkreide: *Borogovia*, *Byronosaurus*, *Linhevenator*, *Philovenator*, *Saurornithoides*, *Talos*, *Tochisaurus*, *Urbacodon*, *Xixiasaurus*, *Zanabazar*)

Kladogramm:

```
--- Avialae
--- Dromaeosauridae
  Ab jetzt: Troodontidae
    --- Sinovenator
    --- Anchiornis
    --- Talos und Mei (nicht aufgelöst)
    --- Byronosaurus
    --- Sinornithoides
    --- Philovenator + Linhevenator
    --- Gobivenator
    --- Saurornithoides + Zanabazar + Troodon (Natwiss. 101: 131).
```

Fam. Saurornithoididae (U-Kreide [naA Malm] bis KTG; naA auf Oberkreide beschränkt. Entweder als eigene Familie oder stattdessen mit den Troodontidae zusammenzuziehen; nach obigem Kladogramm zu den Troodontidae gehörig): wie Dromaeosauridae flinke, intelligente Räuber, aber kleiner und noch leichter gebaut, auf jedem Fuß eine Sichelkrallen. Schädelhöhle 7x relativ größer als bei Krokodilen. Große Augen für räumliches Sehen. Wahrscheinlich die effizientesten Räuber unter den Dinosauriern.

Saurornithoides (Mongolei, 2 m): Schädel vogelähnlich, leicht gebaut, großes Gehirn, intelligenzmäßig den meisten Dinosauriern der damaligen Zeit überlegen. Große Augen als Hinweis auf nachtaktive Lebensweise, Lokalisation der Augen spricht für räumliches Sehen. Höhere Oberkreide.

b) Sauropoda bis in die oberste Kreide noch weit verbreitet, aber nicht mehr so spektakulär groß. In der M-Kreide (100 MA) Argentiniens *Argentinosaurus* mit ca. 35 m Länge, Gewicht auf 70 t herunterkorrigiert (zum Vergleich: *Seismosaurus*: früher auf > 40 m geschätzt, jetzt aber auf 34 m korrigiert). Rückenwirbel 1,5 m hoch. Er erreichte die Höhe eines 8-stöckigen Gebäudes. Wie alle Titanosaurier Vorderbeine kürzer als Hinterbeine.

Neuerdings werden Knochen von einem 105 MA alten 48 bis 51 m langen Dinosaurier aus dem Süden Argentiniens berichtet. Im Jahr 2004 hieß es dann, *Argentinosaurus* sei nur 70 t schwer gewesen, es seien aber in Patagonien sehr gut erhaltene Knochen 95 MA alter Titanosaurier gefunden worden, die bei 40 m Länge und 80 t Gewicht die größten Dinosaurier darstellen würden, abgesehen von den Resten eines angeblich 50 m langen Diplodociden, die aber verschollen sind (*Amphicoelias fragillimus*, Colorado; sehr fragile Reste, möglicherweise zerfallen, da im 19. Jahrhundert keine geeigneten Konservierungstechniken zur Verfügung standen (Presseberichte Mai 2014). *Amphicoelias* wurde auf 56-62 m Länge und 120 t Gewicht geschätzt. Die Beschreibung der wenigen Reste von COPE gilt als glaubhaft. Alle Versuche, die Knochen wieder zu entdecken oder an der Lokalität mittels moderner Radar-Techniken weitere Knochen zu lokalisieren, sind gescheitert, da das Gestein für die Anwendung dieser Techniken nicht geeignet ist (Morrison-Formation, Malm).

Im Jahr 2017 wurde *Patagotitan mayorum* aus Patagonien (101,6 MA, Alb) als größter Dinosaurier aufgefasst – fast 40 m (naA 37 m) lang, bis zu 76 t schwer. Der Gigantismus wird mit wärmerem Klima und dem Aufstieg der Angiospermen erklärt (Nat. 548: 262). Im Vergleich mit den Daten zu *Argentinosaurus* ist aber keinesfalls gewiss, dass es sich wirklich um den größten Dinosaurier handelte. In jedem Fall ist *Patagotitan* aber der älteste Vertreter der Riesenformen unter den Titanosauriern.

Die Brachiosauridae (ab Aalen) erloschen im unteren Cenoman; die Diplodocidae, Camarasauridae und Titanosauridae erreichen das Maastricht (BRI). Laut Plos One 0211412 starben aber alle Nicht-Titanosaurier unter den Sauropoden in der frühen Oberkreide aus.

Riesige Sauropoden waren in der O-Kreide auf Südamerika beschränkt.

Die Fam. Titanosauridae überlebt bis zur KTG; *Alamosaurus* erreicht in der obersten Kreide noch 21 m Länge und findet sich noch direkt unter der KTG. Vor 70 MA in Asien ein 30 m großer Sauropode (als größter asiatischer Sauropode überhaupt). Im Jahr 2016 wurde von riesigen Fußabdrücken (106 cm lang, 77 cm breit) aus der Mongolei aus dieser Zeit berichtet, die wohl von Titanosauriern stammen.

Funde von Eierresten mit Embryonen und Hautabdrücken von Neosauropoden aus der Oberkreide Argentiniens (wahrsch. Titanosaurier) sprechen eindeutig gegen Annahmen, Sauropoden seien lebendgebärend gewesen. In der Mongolei lebte mit *Erketu ellisoni* ein Titanosauride mit dem relativ längsten Hals unter allen Dinosauriern: acht Meter langer Hals, fast 50 % der gesamten Körperlänge. Zur Gewichtsreduktion Lufteinschlüsse in den Halswirbeln; v-förmige Einschnitte in den Halswirbeln deuten auf einen verstärkten Bänderapparat zur Stabilisierung des Halses. Insgesamt 14-15 Halswirbel (Bild d. W.

6/06).

ERBEN berichtete von dem Sauropoden *Hypselosaurus*, der in Südfrankreich mind. 2 MA ins Tertiär hinein überlebt haben *soll*. Zum Überleben von Dinosauriern ins Tertiär s. unter „Paläozän“

Sauropoden der Kreide (Spektr. Wiss. 11/2012: 34)

Entgegen früherer Annahmen blieben die Sauropoden auch in der Kreide (und damit über mehr als 150 MA hinweg) erfolgreich – gerechnet von den ersten sauropodentypischen Fußspuren aus Argentinien und Nordamerika (die auf 225 MA datiert werden) und den etwas jüngeren Körperfossilien von *Isanosaurus* (spätes Nor oder Rhät), *Gongxianosaurus* und *Vulcanodon* (beide Lias).

Insgesamt sind jetzt 164 Sauropodengattungen bekannt; 60 neue Arten kamen innerhalb der letzten 10 Jahre (Stand 2012) hinzu. Eine Kombination aus Reptil- und Säugermerkmalen einschl. gewisser Parallelen zu den Vögeln begründen den Erfolg der Sauropoden – und auch der Aufstieg der Angiospermen führte entgegen früherer Annahmen nicht zu einem Einbruch, auch wenn die Geschichte der Sauropoden insgesamt durch Fluktuationen gekennzeichnet war. Nach einer ersten Blütezeit der Sauropoden im oberen Jura erlangten in der Kreide die Titanosaurier, aber auch die etwas kleineren (bis 20 m) Rebbachisauridae, letztere mit schaufelförmiger Schnauze, großen Erfolg.

Anzahl der Gattungen (jeweils bezogen auf die Mitte ihrer Lebensspanne):

Obertrias: 2
Unterjura: 10
Mitteljura: 20
Oberjura: 30
Unterkreide: 36
Oberkreide: 65

- Die Fortpflanzung blieb reptiltypisch mit Nestern mit 20 – 40 relativ kleinen Eiern (13 bis 15 cm), wie ein knapp 80 MA alter Titanosauriernistplatz in Argentinien belegt. Die Eier wurden in gegrabene flache Mulden gelegt. Die hohe Dichte der Nester spricht einerseits dafür, dass die Titanosaurier in großen Gruppen lebten, andererseits gegen Brutpflege; Eier und Junge wurden wohl sich selbst überlassen.

- Rasantes Wachstum (vergleichbar Säugern)

- Aufschließung der Nahrung durch Bakterien im Darm ähnlich Nashörnern; die Nahrung wurde mit den schwachen kleinen Zähnen kaum zerkleinert (sondern nur mit den Zähnen abgegrast/abgerissen). Gastrolithen spielten entgegen früherer Annahme offenbar keine Rolle bei der Aufschließung der Nahrung – die glatt polierten Steine, die als Gastrolithen gefunden wurden, verfügen nicht über die raue Oberfläche und unregelmäßige Form, wie das bei den Gastrolithen der Vögel der Fall ist, und sind aufgrund ihrer Glattheit und Form auch gar nicht zu dieser Funktion geeignet. Außerdem finden sie sich viel zu selten im Bauchraum der Sauropodenskelette. Das moderne Äquivalent zu den Sauropoden stellen die Nashörner dar, bei denen die Nahrung

ebenfalls durch bakterielle Gärung aufgeschlossen wird, oder auch – in komplexerer Weise – die Wiederkäuer.

- Große Unterschiede im Nahrungsspektrum und der Beweglichkeit und Haltung des Halses (einige konnten den Hals gut nach unten biegen, nur einige Arten konnten oben von den Bäumen fressen) ermöglichten es, dass verschiedene Sauropodenarten im gleichen Ökosystem nebeneinander leben konnten, ohne sich in größerem Umfang Konkurrenz zu machen
- Der Aufstieg der Blütenpflanzen führte zu zahlreichen Anpassungen an die neue Nahrungsquelle – so beispielsweise der 115 MA alte Rebbachisauride *Nigersaurus* mit seinem breiten, kastenförmigen Gebiss mit vorn quer zum Kiefer stehenden, sich monatlich erneuernden Zahnreihen. Mit immer frischen, scharfen Zähnen konnte er vom Boden Pflanzen abbeißen. Untersuchungen der Bogengänge ergaben, dass er den Kopf tatsächlich meistens nach unten richtete – während andere Sauropoden den Kopf überwiegend waagrecht hielten.
- Die Atmung zeigt dagegen eher Parallelen zu den Vögeln, wobei die inneren und äußeren Höhlungen in den Wirbeln, vor allem in jenen von Hals und oberem Rumpf, mit Luft gefüllt waren. Sie könnten sogar mit einem Luftsacksystem gefüllt gewesen sein. Manche Sauropoden weisen Hohlkörper auch in Hüft- und Schwanzwirbeln auf.
- Der hohe Nahrungsbedarf (ganz besonders während des Wachstums) machte Sauropoden anfällig für Krisen- und Mangelzeiten. Einige Titanosaurier entwickelten daher Knochenplatten (Osteoderme) in der Haut (ähnlich Krokodilen und Gürteltieren, aber auch Stegosauriern, Ankylosauriern usw.). Im Falle der Titanosaurier können diese aber weder der Wärmeregulation gedient haben (wie für Stegosaurier diskutiert) – dafür war das Oberflächen-Volumen-Verhältnis zu ungünstig und die Anzahl der Osteoderme zu klein –, aber auch nicht als Schutzschilde, denn sie wären bei einem starken Aufprall oder Biss zerbrochen. Untersuchungen des Titanosauriers *Rapetosaurus* aus Madagaskar zeigten, dass die Knochensubstanz im Inneren der Osteoderme mit steigendem Alter aufgelöst wurde und vermutlich dann durch Weichgewebe ersetzt wurde (mit 27 cm Dicke und 58 cm Länge verfügten adulte *Rapetosaurus* über die größten Osteoderme, die je bekannt wurden). Wahrscheinlich dienten die Titanosaurier-Osteoderme als Mineralspeicher für Mangelzeiten, um auch dann weiterwachsen zu können. Die Osteoderme waren stark durchblutet, Mineralstoffe daher rasch mobilisierbar. Ähnliches findet sich auch bei einigen modernen Tieren. In der Spätkreide Madagaskars kam es immer wieder zu gewaltigen Dürren, manche Tierarten starben aus, Raubdinosaurier wurden kannibalisch (*Majungatholus*). *Rapetosaurus* konnte in diesen Zeiten auf seine Mineralstoff-Vorräte in den Osteodermen zurückgreifen.

Titanosaurier wie *Rapetosaurus* wuchsen nach dem Schlüpfen aus dem Ei viel schneller als frühere Sauropoden wie *Diplodocus*; sie dürften daher nur wenig und kurzzeitig von elterlicher Pflege abhängig gewesen sein (Sci 350: 492).

Im Jahr 2016 wurde dann von einem kleinen *Rapetosaurus* aus der Oberkreide Madagaskar berichtet, der im Alter von wenigen Wochen aufgrund einer Trockenheitskrise verstorben war. Beim Schlüpfen dürfte er 3,4 kg gewogen haben, bei seinem Tod nach 39 bis 77 Tagen ca. 40 kg bei 35 cm Hüfthöhe. Der Körperbau (Proportionen) entsprach bereits dem adulten Tier, was (neben der permanenten Remodellierung der Knochen in diesem Alter) dafür spricht, dass die Schlüpflinge von vornherein laufen konnten und sich um sich selbst kümmern mussten (was bei der Größe der erwachsenen Tiere auch naheliegend, bisher aber nicht bewiesen war) – im Gegensatz zu den Hadrosaurierjungens, die im Nest blieben und von den Eltern versorgt wurden.

Troodon stand irgendwo in der Mitte zwischen diesen beiden Extremen; Wachstum und Knochenbau deuten hier auf ein gewisses Maß an elterlicher Sorge (Sci 352: 392 + 450).

Unklar ist, ob die Erkenntnisse von dem Titanosaurier *Rapetosaurus* auf alle Sauropoden übertragbar sind.

Sauropoden der Oberkreide:

Diplodocoidea:

Fam. Diplodocidae (Bajoc bis Maastricht). Diplodocidae bzw. Diplodocoidea werden meist nur bis Unterkreide angegeben; Zahnfunde aus dem Campan und Maastricht Brasiliens (Bauru-Gruppe) deuten aber auf ein Überleben bis weit in die Oberkreide.

Fam. Rebecchisauridae (insgesamt 9 Gattungen): Alb bis Coniac, naA Campan (früher zu den Titanosauriern gestellt). Europa, Südamerika, Afrika.

Macronaria:

Titanosauriformes:

Fam. Brachiosauridae: erlischt im untersten Cenoman (seit Aalen)

Fam. Titanosauridae (Kimmeridge bis KTG, ca. 100 MA Lebensdauer), 7 – 30 m lang; einige, vielleicht auch alle Arten verfügten über eine knochige Körperpanzerung (als einzige Sauropoden!). Nach div. Angaben erschienen sie nicht erst in der U-Kreide, sondern schon im Malm. Vorwiegend in der Oberkreide Südamerikas, aber insgesamt gesehen im Gesamtverlauf der Kreide weltweit verbreitet. Kurzer Schwanz, nur schwach spatelförmige oder zylindrische Zähne. Breite Pektoralregion, stämmige Beine, großer Beinabstand. Kladogramm s. Unterkreide. Es gibt Auffassungen, dass unter den großen Sauropoden nur die Titanosauridae die KTG direkt erreichten. *Magyarosaurus* aus dem Maastricht Rumäniens war mit einer Länge von 5,3 m einer der kleinsten Titanosaurier, wobei es sich aber um eine Inselverzweigung handeln dürfte (Insel Hateg in Westrumänien), zumal auch andere Dinosaurier in diesem Gebiet ungewöhnlich klein waren, so der Ankylosaurier *Struthiosaurus* mit nur 2 m. Knochenhistologische Untersuchungen an *Magyarosaurus* bestätigten schließlich die Inselverzweigung: extrem reduzierte Wachstumsraten bei gleichzeitig für Sauropoden üblichem (hohen) Grundumsatz. (PNAS 107, 9258).

Nach dem weitgehenden Erlöschen der Diplodociden im Cenoman-Turon blieben die Titanosaurier als dominierende kretazische Sauropoden übrig; sie evolvierten auf den Südkontinenten in eine Vielzahl von Formen und rekolonisierten später einige Gebiete Laurasiens, wobei abgeleitete Formen an Diplodociden erinnern (pferdeähnliche Schädel, zylindrische Zähne im vorderen Abschnitt der Schnauze, kammartige Dentition weiter hinten, Nasenöffnung nach hinten oben verlagert). Eiablage in offenen Nestern (Palaios 19, 89).

Einige Taxa werden inzwischen in eigene Familien gestellt (Saltosauridae, Nemegtosauridae).

Neuerdings wurden Titanosaurier auch aus der O-Kreide der Antarktis nachgewiesen (neben einem Ankylosaurier, Ornithopoden und Hadrosauriern). Damit hatten Titanosaurier - und darunter konkret die Lithostrotia, die in der Unterkreide entstanden - in der Oberkreide eine kosmopolitische Verbreitung (Nord- und Südamerika, Afrika, Europa, Asien, Afrika, Australien, Antarctica) (Natwiss. 99: 83).

Argentinosaurus (Cenoman Südamerikas): gilt nicht mehr als schwerstes Landtier aller Zeiten: ca. 70 t, aber „nur“ 30 m Länge, naA 30 – 35 m, es gibt auch Schätzungen von < 30 m (22 – 26 m; 73 t). Weitere Angaben s.o. Wirbelknochen bis 1,5 m groß. Hohle Rippen (ungewöhnlich für Pflanzenfresser). Möglicher Beutegreifer, der zur Koevolution dieser massiven Größe geführt haben könnte, war *Giganotosaurus* aus der gleichen Zeit in Argentinien.
In Gewicht und Länge von einem noch nicht benannten Titanosaurier aus Patagonien, über den 2014 berichtet wurde (40 m lang, 20 m hoch, 80 t), eindeutig übertraffen.

Saltasaurus (Argentinien, 12 m, Campan): wahrsch. mit einem Hautpanzer aus unzähligen Knochenplatten zwischen 5 mm und 110 mm, z.T. mit Hornfortsätzen. Die gepanzerten Sauropoden waren auf Südamerika beschränkt, das isoliert lag. Einer der kleinsten Titanosaurier. Inzwischen eigene Familie Saltosauridae.

Lirainosaurus (ob. Campan/unt. Maastricht, Spanien, wahrscheinlich – aber nicht sicher – ad Saltosaurinae); Länge nur 8 – 10 m, Gewicht ca. 1,5 t. Einziger bekannter Titanosaurier aus der Oberkreide der Iberischen Halbinsel und einer der kleinsten Sauropoden überhaupt, evtl. Inselverzweigung. Relativ rasches Wachstum in der frühen Ontogenie, danach Verlangsamung der Knochenapposition und intensiver Umbau der Knochen noch vor dem Erreichen der Maximalgröße (normalerweise erfolgte bei Sauropoden die sekundäre Remodellierung der Knochenstruktur erst bei Wachstumsende) (Natwiss. 98: 67).
Sichere Inselverzweigungen von Sauropoden in Europa: *Magyarosaurus*, *Europasaurus*
Opisthocoelicaudia (evtl. 12,2 m; Mongolei, Campan/Maastr.) verhältnismäßig kleiner und stromlinienförmiger, ansonsten typischer Camarasaurier. Einzigartige Schwanzwirbelanatomie unter den Sauropoden (inverse Gelenkung der Schwanzwirbel führte zu einer Kräftigung des Schwanzes, evtl. wurde der Schwanz als Stütze benötigt, wenn sie sich auf die Hinterbeine stellten).
Familie Saltosauridae; Schwestergruppe von *Alamosaurus*.

Alamosaurus (oberste O-Kreide direkt vor KTG, Nordamerika, 21 m), einziger Titanosaurier Nordamerikas (zu seiner Zeit gab es schon seit 35 MA keinen anderen Sauropoden mehr in Nordamerika). Wahrscheinlich ist er über den Isthmus von Panama aus Südamerika nach Nordamerika eingewandert, zumal in Südamerika die meisten Titanosaurier lebten.

Titanosaurus (Europa, Nordafrika, Südamerika, Indien, naA nur Afrika, Asien; Maastricht, 12 m, naA bis 20 m): Rücken mit kleinen Panzerplatten besetzt, Gesamtmorphologie ähnlich *Diplodocus*.

Paralititan stromeri (Cenoman Ägyptens, 95 MA; 25 m), drittgrößter Titanosauride (nach noch unbenannten neuen Funden aus Patagonien anno 2014 – 40m/80 t und *Argentinosaurus*; Humerus 1,69 m lang; die Länge des Humerus von *Argentinosaurus* ist aber nicht bekannt, hochgerechnet 1,81 m); damit ist der Humerus von *Paralititan* der längste aus der Kreide bekannte (*tatsächlich gefundene*) Sauropodenhumerus. Die Fundsituation spricht dafür, dass *P.* in mangrovenartigen intertidalen Küstenwäldern mit *Weichselia reticulata* lebte, offenbar zusammen mit carnivoren Dinosauriern von der gleichen Fundstelle (*Spinosaurus*, *Carcharodontosaurus*, *Bahariasaurus*). Erster Hinweis, dass derartige Lebensräume – die grundsätzlich seit dem Karbon nachweisbar sind – auch von Dinosauriern besiedelt wurden. Bei einem Fußdurchmesser von 1 m wäre dabei auch ein schwerer Dinosaurier nicht tief eingesunken (Sci. 292, 1704). Gewicht auf 50 – 80 t geschätzt, der Kopf wurde ca. 9 m über dem Boden getragen.

Aegyptosaurus (Cenoman Ägyptens, 95 MA, 15 m – 16 m), ähnlich *Saltasaurus*

Aeolosaurus (Campan Argentinien, 16 m, naA 14 m), ähnlich *Saltasaurus*

Antarctosaurus (Coniac, Campan; Südamerika, Indien; 18 m). Eier vermutlich melonengroß (Zuordnung der gefundenen Eier nicht ganz sicher); Seitenzahnbereiche unbezahnt, vermutlich wie bei *Bonitasaura* mit schneidenden Hornscheiden besetzt (die aber bisher fossil nicht belegt sind). Eine Art soll bis zu 60 t gewogen haben und damit nur minimal leichter gewesen sein als *Argentinosaurus* (73 t geschätzt)

Neuquensaurus (Maastricht, 70 MA, Südamerika, 15 m); Rücken mit ovalen Knochenplatten und Höckern gepanzert (Osteoderme; Knochen, der sich unter der Dinosaurierhaut bildete), evtl. identisch mit *Saltasaurus*. Familie Saltosauridae.

Rapetosaurus (Maastricht Madagaskars, 70 MA; 8 m) : einziger Titanosaurier, von dem ein komplettes Skelett bekannt ist; Schädel ähnlich *Brachiosaurus*; wie dieser mit

langem Hals und langem Schwanz. Familie Nemegtosauridae.

Futalognkosaurus dukei (Coniac, ca. 88 MA; Argentinien): mit 32-34 m Länge einer der größten Dinosaurier; Schwanz ca. 15 m, Hals ca. 17 m lang. Das gefundene Exemplar wurde offenbar von Raubsauriern gejagt und stürzte in einen Fluss.

Puertasaurus (unteres Maastricht Patagoniens); ca. 35 bis 40 m lang; Gewicht auf 80 bis 100 t geschätzt! Andere Schätzungen gehen nur von 27 m und 60 – 70 t Gewicht aus. Das Skelett ist nur zu 3 % bekannt.

Bonitasaura (Santon Patagoniens, 9 m); bemerkenswert ist, dass die hinteren Zähne beidseits durch eine scharfe Hornschneide ersetzt sind (ähnlich wie bei basalen Diplodociden), außerdem eine schnabelähnliche Schädelform; beides stellt eine konvergente Entwicklung zu laurasischen Ornithischiern (besonders Hadrosauriern) dar, die allerdings die scharfe Hornschneide (den „Schnabel“) vorn und nicht im Seitenzahnbereich entwickelten. In Südamerika lebten zu dieser Zeit nur wenige und nur kleine Ornithischia, so dass deren ökologische Rolle möglicherweise von Titanosauriern übernommen wurde; als im O-Campan eine Landbrücke nach Nordamerika entstand, wanderten in größerem Umfang Ornithischia in Südamerika ein. Schnabelartige Bildungen wurden zuvor niemals bei Sauropoden beobachtet, eine ähnliche Kombination aus Zähnen und „Schnäbeln“ könnte aber bei Prosauropoden vorgekommen sein, findet sich häufig bei Ornithischiern und gelegentlich bei Theropoden. Nemegtosauridae sind gekennzeichnet durch einen langen, schuhförmigen, rechteckig wirkenden, hadrosaurierartigen Kopf. Eine hornige Schneidestruktur ist aus der O-Kreide ansonsten lediglich von Ornithischiern (besonders Hadrosauriern) bekannt und könnte eine Adaptation an den Aufstieg der Blütenpflanzen sein. Auch die Rebbachisauridae (ad Diplodocoidea) zeigten ähnliche Tendenzen in Hinblick auf eine hadrosaurierartige schuhförmige Kopfform (Hornschneiden sind aber bei ihnen noch nicht nachgewiesen). (Natw. 91, 493). (In eine eigene **Familie Nemegtosauridae** gestellt).

Hypselosaurus (Maastricht; 8 m, naA 12 m; ad Titanosauridae): relativ dicke Beine; 30 cm große Eier (vermutlich von *Hypselosaurus*, Zuordnung nicht ganz sicher; galten früher als größte Eier von Dinosauriern; naA. nur max. Durchmesser 20 cm). Insgesamt gesehen sind die größten Dinosauriereier, die man je gefunden hat, etwa 30 cm lang und 25 cm breit; Inhalt 3 Liter (Internetangaben). NaA maximaler Durchmesser von Dinosauriereiern 25 cm; Inhalt 4 l. Noch größer waren nur die Eier vom Elefantenvogel *Aepyornis maximus* (Madagaskar): 31 cm lang, 9 l Volumen.

Dreadnoughtus (Campan/Maastricht Patagoniens); Gesamtlänge eines noch nicht ausgewachsenen Exemplars 26 m; Rekordhalter für den längsten Halswirbel (113 cm), das längste Schulterblatt (174 cm) und längste Darmbein (131 cm); der Oberschenkelknochen war mit 191 cm aber kürzer als derjenige von *Antarctosaurus giganteus* (231 cm) und das Wadenbein (103 cm) viel kürzer als von *Argentinosaurus* (155 cm) (Natwiss. Ru.5/2015: 252).

Patagotitan (101,6 MA, noch Unterkreide: Alb) als ältester Vertreter der riesigen Titanosaurier; Länge 37 m, naA 40 m; Gewicht bis 76 t.

Weitere Titanosaurier der Oberkreide:

Pellegrinisaurus (Campan Argentinien, 19 – 24 m);

Nemegtosaurus (Maastricht der Mongolei, 13 m; ad Nemegtosauridae);

Quaesitosaurus (ob. Santon bis Campan der Mongolei; 23 m; ad Nemegtosauridae);

Adamantisaurus (stratigraphisch unklar, irgendwo zwischen Turon und Maastricht, 13 m, Brasilien).

Mindestens 7 Gattungen der Titanosaurier erreichten die KTG oder bis nahe an die KTG: *Isisaurus*, *Rapetosaurus*, *Trigonosaurus*, *Argyrosaurus*, *Dreadnoughtus*, *Alamosaurus*, *Baurutitan*).

9. Archosauria: Ornithischia: diese übertreffen in der O-Kreide die Saurischia bzgl. der Artenfülle um ein Vielfaches. Dominierend sind Ceratopsia, Hadrosauria und Ankylosauria; letztere erreichen kurz vor der KTG Größen von bis zu 10 m.

Die Ornithischia werden in zwei Unterordnungen unterteilt:

- I. Thyreophora (Stegosauridea, Scelidosauridea, Ankylosauridea)
- II. Cerapoda (Ceratopsia, Ornithopoda, Pachycephalosauria)

a) Ornithopoda: Maximum in O-Kreide; wichtige Beutetiere der großen Theropoden. Die Häufigkeit der Ornithopoden mag die Ursache für die hohe Diversität der Theropoden und deren Riesenformen sein.

- **Hypsilophodontiden** (Bathon bis Maastricht) (letzter: *Parkosaurus*, 2,4 m, Maastricht)
- **Iguanodontiden:** starker Rückgang ab M-Kreide, wahrscheinlich wegen des Erfolgs der in der U-Kreide erschienenen Hadrosauria. Auf der Linie zu den Hadrosauriern stehen *Altirhinus* (Barreme bis Apt Asiens) und *Eolambia* (U-Cenoman Nordamerikas), gefolgt von *Protohadros* (O-Cenoman Nordamerikas), *Probactrosaurus* (Alb Asiens) und *Bactrosaurus* (Campan Asiens).
- **Hadrosauria:** in der U-Kreide aus Iguanodontiden hervorgegangen, massive Ausbreitung in der O-Kreide, dadurch am Rückgang der Iguanodontiden u. Sauropoden beteiligt. *Bactrosaurus* (4 m) ist einer der ältesten Hadrosauria, Abstammung von *Probactrosaurus* aus der ob. Unterkreide. *Lambeosaurus* (16 m), *Edmontosaurus* (13 m) und *Shantungosaurus* (13 m) als größte Hadrosaurier. *Maiasaurus* (9 m) mit geselligen Nistkolonien und Brutpflege. Von *Anatosaurus* (10 m) ist mumifizierte Haut erhalten.**

Die Hadrosaurier-UFam. Lambeosaurinae (z.B. *Parasaurolophus*) hatte Knochenkämme bis 1,8 m Länge, von Nasenknochen gebildet, von Nasengängen durchzogen, wahrsch. zur Lauterzeugung. Je nach Form des Knochenkammes ergaben sich artspezifische Laute. Zwei Gänge führten von den Nasenöffnungen nach oben, zwei weitere von dort wieder nach unten zur Rachenregion. Beim Ein- und Ausatmen musste die Luft dem komplexen Röhrensystem über die gesamte Länge folgen. Die Helmbildungen dienten wohl als visuelles Artkennzeichen, Signal für die Partnerfindung (Männchen und Weibchen derselben Art mit unterschiedlich geformten Helmen*; Jungtiere ohne Helm), außerdem als „Blasinstrument“ (kräftiges Schnauben erzeugte einen tiefen Resonanzton, der art-, geschlechts- und altersspezifisch ausfiel) (BENTON).

Im Jahr 2008 bestätigten CT-Untersuchungen von Schädeln von Lambeosauriern die Funktion der Knochenkämme bei der Lauterzeugung. Nur ein sehr kleiner Abschnitt der Nasenhöhle diente der Riechfunktion, und die olfaktorisch relevanten Gehirnabschnitte waren sehr klein (2 % des Gesamtgehirns; zum Vergleich: *Edmontosaurus* – ohne Knochenkamm - mindestens 4 %, beim räuberischen *Tarbosaurus* sogar 9 %). Das Innenohr war dagegen so strukturiert, dass es genau jene Frequenzen (400 Hz) gut wahrnehmen konnte, die mit den Knochenkämmen erzeugt wurden,

z.B. um die Gruppe zusammenzuhalten (Fußspuren deuten auf ein Leben in Herden), vor Feinden zu warnen oder Partner anzulocken. Auch andere Indizien der Hirnanatomie deuten darauf, dass Hadrosaurier sozial lebten: die cerebralen Hemisphären machen 43 % des gesamten Hirnvolumens aus; dieser Anteil wird bei den Dinosauriern nur noch von den kleinen vogelähnlichen Dromaeosauriern übertroffen, deren Verhalten als sehr komplex gilt (Sci. 322, 670).

Die Hadrosaurier sind in der M-Kreide aufgetreten und diversifizierten stark in der Oberkreide, vor allem kurz vor der KTG. Der Schnabel und die lange, schuhförmige Kopfform werden als Adaptation an die Angiospermen diskutiert. In Südamerika, wo die Ornithischia bis ins O-Campan (Landbrücke nach Nordamerika) klein und unbedeutend blieben, entwickelten einige Sauropoden konvergent hornige Schneidekanten in den (deshalb zahnlosen) Seitenzahnbereichen. Osteologische Untersuchungen an Hadrosaurierembryonen deuten darauf, dass frisch geschlüpfte Hadrosaurierjunge nicht gleich laufen konnten. Studien an den Bogengängen von *Edmontosaurus* (die Form der Bogengänge lässt zwischen zwei- und vierbeinigem Gang unterscheiden) deuten darauf, dass dieser vierfüßig (und nicht, wie klassischerweise dargestellt, zweifüßig) lief (Sci. 306, 1466).

- * Die Unterschiede in den Knochenkämmen, die bisher auf Geschlechtsdimorphismus (und sexuelle Selektion) zurückgeführt wurden, erwiesen sich bei Neudatierungen des ursprünglichen Materials als art- bzw. populations-, aber nicht als geschlechts-spezifisch; Tiere mit unterschiedlichen Kämmen repräsentieren verschiedene Linien (anagenetische Evolution); die unterschiedlichen Kämme könnten der Arterkennung gedient haben. **Damit verbleibt nur *Protoceratops* mit Indizien für Geschlechtsdimorphismus bei Dinosauriern** (Sci. 314, 921).

** Insgesamt kannte man im Jahr 2018 nur fünf Dinosauriermumien; dabei handelt es sich auch nicht um echte Mumien wie aus dem Permafrost; das Weichgewebe wurde durch mineralische Bestandteile ersetzt. Voraussetzung dieser Erhaltung war rasche Mumifizierung vor allem durch Trockenheit und anschließende schnelle Sediment-Bedeckung (BdW 9/18: 40).
--- Drei Mumien betreffen *Edmontosaurus annectens* (wobei sich zeigte, dass der Schwanz 2 m länger war, als die Wirbel reichten; auch Muskeln waren versteinert),
--- eine Mumie *Brachylophosaurus canadiensis* (77 MA) owie
--- einen Ankylosaurier (112 MA) aus einer Ölsandmine mit rötlich-brauner Färbung der hautüberzogenen Panzerplatten.
Brachylophosaurus war wohl kurz zuvor dem Angriff eines Raubdinosauriers entkommen und starb aus ungeklärter Ursache.

In selbst gegrabenen Höhlen lebende Dinosaurier:

Oryctodromeus, ein basaler Euornithopode aus dem Cenoman von Montana (ca. 2 m lang, davon mehr als Hälfte Schwanz; Gewicht 22 – 32 kg) wurde in einem Erdbau gefunden mit abfallendem, gewundenem Tunnel und einer erweiterten Kammer am Ende des Tunnels in ca. 2 m Tiefe. Durchmesser des Ganges ca. 30 cm entsprechend der Breite eines erwachsenen Tier. Man vermutet, dass die Tiere die Bauten als Versteck für ihre Junge gruben, wobei die relative Größe der gefundenen Jungtiere auf eine längere Dauer der Brutpflege hinweist. Wahrscheinlich herbivor, lange Hinterbeine (zweibeiniger Lauf), schneller Läufer. Vorderbeine, Beckenknochen

und Hinterbeinknochen sehr stark entwickelt, Kopf mit schaufelartiger Schnauze als Anpassungen an das Graben in der Erde.

Verwandt mit *Orodromeus* (mittl. – spätes Campan, 2,5 m) und *Zephyrosaurus* (Apt – Alb), von denen man aufgrund des Körperbaus auch annimmt, dass sie Erdbauten gruben (allerdings für diese Gattungen im Gegensatz zu *Oryctodromeus* nicht direkt fossil nachgewiesen). *Orodromeus* war nach 4 – 6 Jahren komplett ausgewachsen und wuchs im Gegensatz zu anderen Dinosauriern dann nicht mehr weiter.

Die Taxa werden mit *Albertodromeus* (Campan) inzwischen in eine eigene UF Orodrominae der Familie Thescelosauridae gestellt; Verbreitung in Nordamerika und Asien; Apt bis Campan. Die Orodrominae sollen die Schwestergruppe der Thescelosaurinae (*Parksosaurus*, *Thescelosaurus*, *Changchunsaurus*, *Jeholosaurus*, *Haya*) darstellen und mit diesen zusammen die Thescelosauridae (= Parksosauridae; Barreme bis Maastricht) bilden.

Fam. Hypsilophodontidae (Bathon bis KTG):

Parksosaurus (Nordamerika, 2,4 m; 65 MA): einer der letzten Vertreter unmittelbar vor der KTG; vom Körperbau typischer Hypsilophodontide. Stumpfe, kegelförmige Zähne. Versteifter Schwanz als Gegengewicht beim Laufen.

Thescelosaurus (Nordamerika, 3,5 – 4 m, Campan bis Maastricht): schwerer gebaut und kräftigere Knochen als andere Hypsilophodontidae; Sondermerkmale: Zähne im vorderen Oberkiefer, Füße fünf- statt 3/4zehig, Unterschenkelknochen so lang (und nicht länger) wie Oberschenkelknochen. Kein gazellenartiger Sprinter, sondern eher langsam. Knöcherne Höcker in der Haut als gewisser Schutz. Könnte auch als Vertreter der Fam. Iguanodontidae aufgefaßt werden. 1998 wurde ein vermeintliches versteinertes Herz von *Th.* entdeckt; diese Annahme wurde aber inzwischen endgültig zurückgewiesen (s. Natwiss. Rundsch. 5/2001 S. 265; Natwiss. 98; 203).

(Details hierzu s. weiter unten)

Bugenosaurus (Campan bis Maastricht Nordamerikas)

Parksosaurus und *Thescelosaurus* werden inzwischen in eine eigene Familie gestellt.

Fam. Iguanodontidae: Dogger bis O-Kreide, maximal in U-Kreide:

Iguanodon: Kimmeridge bis Apt, naA bis Cenoman (s. U-Kreide)

Ein weiterer Iguanodontide im Cenoman Nordafrikas, das zu diesem Zeitpunkt bereits eine isolierte Dinosaurierfauna aufwies.

Im Jahr 2005 wurde ein als cf. Iguanodontidae klassifizierter Dinosaurier aus Tschechien dem oberen Cenoman beschrieben, zugleich der erste Dinosaurier aus dem Cenoman Mitteleuropas (Acta Palaeont. Pol. 50: 295).

Fam. Rhabdodontidae:

Rhabdodon (Campan bis Maastricht, Europa, 4,7 m lang): Wachstumsringe an Beinknochen: Je älter er wurde, desto langsamer wuchs er; er benötigte 16 Jahre, um auszuwachsen. Stellung (Iguanodontia? Hypsilophodontidae?) nicht ganz sicher, wegen Relativ klein; wohl Inselverzweigung (lebte zusammen mit dem nur 2 m kleinen Ankylosaurier *Struthiosaurus* und dem nur 5,3 m langen Titanosaurier *Magyarosaurus* auf der damaligen Insel Hateg im heutigen West-Rumänien). Neuerdings in eine eigene Familie Rhabdodontidae gestellt, die als basale Euiguanodontia gelten.

Zalmoxes: Maastricht Rumäniens, ebenfalls zur Familie Rhabdodontidae.

Bei den Rhabdodontidae Europas handelt es sich um „lebende Fossilien“ der damaligen Zeit. Da Europa in der Kreide ein Archipel war, konnten Linien aus der frühen Kreide aufgrund von Isolation oder mangelnder Konkurrenz lange überleben, so die Rhabdodontidae unter den Iguanodontia, basale Nodosauridae wie *Struthiosaurus*, *Hungarosaurus*, Atoposauridae unter den Mesoeucrocodylia mit *Theriosuchus* (*Theriosuchus* ist ansonsten aus Kimmeridge bis Apt bekannt,

aber auch aus dem Maastricht Rumäniens – kleines terrestrisches Krokodil). Bei den Fröschen überlebten die Gattungen *Eodiscoglossus* und *Becklesius*, die ansonsten aus dem Jura und der frühen Kreide bekannt sind, in Rumänien bis ins Maastricht – alles Indizien für eine Reliktfauna. Der Reliktstatus gilt nicht nur für Rumänien, sondern die Vertebratenfauna der Oberkreide in Europa überhaupt (z.B. fragl. Zähne von Atoposauridae auch im Maastricht Portugals) (Natw. 97, 845).

Fam. Hadrosauridae (Cenoman bis KTG lt. BRI): auf der Nordhalbkugel weitestverbreitete, vielfältigste und bestangepaßte Ornithopodengruppe; Ursprung wahrsch. in Zentralasien, von dort Ausbreitung nach Nordamerika und Europa, nicht aber nach Afrika, Australien und Indien; einigen gelang aber das Vordringen nach Südamerika (*Secernosaurus*, primitiv, flachköpfig), wohl über Vulkaninseln aus Nordamerika eingewandert. Hadrosaurier tauchten vor etwa 100 MA auf und überlebten bis zur KTG. Mehrere Arten bildeten vermutlich gemischte Herden, wie man es heute bei nahe verwandten Antilopenarten findet. Typisches Merkmal aller Hadrosaurier war die entenartig verlängerte Schnauze, breit und abgeflacht, vorne zahnlos, hinten in beiden Kiefern Backenzähne, die nach Abnutzung von neuen Zähnen ersetzt wurden. Praemaxillare und Maxillare abgeflacht und seitlich verbreitert; Nasenöffnungen tief liegend. Vorderer Mundbereich zahnlos. Backenzähne in dicht gepackten Zahnbatterien angeordnet, wobei 5 – 6 Zahnreihen mit je bis zu 60 Zähne ausgebildet sein können. Stark ausgeprägte laterale Scherbewegungen aufgrund des pleurokinetischen Gelenks (= Bewegung der Oberkieferknochen; s. „Lias: Ornithopoden“). Lange Hinterbeine und kurze Vorderbeine mit hufartigen Nägeln. Weitgehend vierfüßig lebend, waren sie in der Lage, rasch auf den Hinterbeinen zu fliehen. Der Erfolg der Hadrosaurier könnte den Niedergang der übrigen Dinosaurier in der O-Kreide beschleunigt haben, vor allem der Iguanodonten und Sauropoden.

Zwei Unterfamilien:

Hadrosaurinae: flache Köpfe mit festen Knochenkämmen oder ganz ohne Knochenkämme; erfolgreichere der beiden Unterfam., größte geographische Verbreitung, überlebten bis zur KTG.

Lambeosaurinae: hohe gewölbte Köpfe mit hohlen Knochenkämmen; weitgehend auf Nordamerika beschränkt.

Gattungen (Auswahl):

Bactrosaurus (höhere O-Kreide, Asien, 4 m, naA 6 m): Langer flacher Kopf ohne Kamm, schmaler Schnabel (wie Hadrosaurinae), Körperbau wie Lambeosaurinae. Evtl. von *Probactrosaurus* (obere U-Kreide Chinas) abstammend. Stratigraphisch unklar, Iren Dabasu Formation wahrscheinlich ob. Campan – mittl. Maastricht.

Telmatosaurus (Coniac, naA Campan bis Maastricht Europas)

Secernosaurus (ob. Campan – frühes Maastricht Argentinien): s.o., flachköpfig, primitiv

Kritosaurus (Nordamerika, 9 m, 75 MA): typischer flachköpfiger Hadrosauriner; großer knöcherner Höcker auf der Schnauze vor den Augen, aber kein Kamm. Evtl. gleiche Gatt. wie *Hadrosaurus*.

Hadrosaurus (Nordamerika, 9 m, Campan): kein Knochenkamm, breiter knöcherner Höcker auf der Schnauze. Hunderte von kontinuierlich ersetzten Backenzähnen in den hinteren Kieferarealen. Problematische Gattung.

Maiasaurus (Nordamerika, 9 m, Campan, 75-80 MA): Nistkolonien; Nester aus Schlammhaufen, 3 m breit, 1,5 m hoch, Krater in der Mitte 2 m breit, 0,75 m tief, Abstand der Nester 7 m. Eier kreisförmig im Krater abgelegt, Schicht auf Schicht. Die Mutter bedeckte wahrscheinlich jede einzelne Schicht und zum Schluß das gesamte Gelege mit Sand. Knöcherner Höcker auf dem Kopf. Lebte in Herden mit bis zu 10.000 Tieren. Nestlinge nur 30 cm lang, mit 1,5 m verließen sie das Nest, nach einem Jahr waren die Jungen etwa 2,5 m lang. Eier grapefruitgroß, ca 25 Eier in Kreisformation, die einzelnen Eier berührten sich nicht. Die Eier wurden nicht bebrütet, sondern die Nester wurden mit Pflanzen abgedeckt, die beim Verrotten Wärme produzierten.

Shantungosaurus (China, 13 m, naA 14,7 - 16 m; 75 MA): massig, flachköpfig, überlanger Schwanz, der fast die halbe Körperlänge ausmachte, um das hohe Gewicht (4,5 t,

naA 7 t; bisher größter und schwerster bekannter Hadrosaurier) im Gleichgewicht zu halten. Schwanz hochrückig, seitlich abgeplattet, krokodil-ähnlich, ziemlich versteift, daher nicht als Paddel für eine (früher vermutete) überwiegend aquatische Lebensweise geeignet. Flacher Schädel ohne Kamm. Im hinteren Kieferbereich ca. 1500 winzige Mahlzähne. Einer der größten Hadrosaurier.

Anatosaurus (Nordamerika, 10, naA 12 m, aufgerichtet 4 m hoch, ca. 3,5 t): zahnloser Hornschnabel. Mumifizierte Funde mit Mageninhalt (Kiefernadeln, Zweige, Samen, Früchte). Hautabdrücke beweisen eine dicke, ledrige Haut. Zwischen den drei Fingern jeder Hand kleine "Schwimmhäute"; da die Tiere die Finger aber nicht weit abspreizen konnten, dienten sie eher als eine Art Fußballen (wie bei Kamelen). Für terrestrische Lebensweise (überwiegend vierfüßig) sprechen auch hufartige Nägel an den zwei Fingern der Vordergliedmaßen. Einer der letzten Hadrosaurier (65 MA, ob. Maastricht).

Edmontosaurus (Nordamerika, 13 m, Maastricht): flachköpfig, stets >1000 Backenzähne, äußere Schneide mit hartem Schmelz überzogen. Zähne sehr dicht stehend, daher feilenartige Wirkung bei seitlichen Kieferbewegungen (wie schon *Iguanodon* konnte *Edmontosaurus* bei geschlossenem Maul den Oberkiefer auf dem Unterkiefer hin- und herbewegen), daher konnten sehr zähe Pflanzenreste verwertet werden. Untersuchungen von Zahnabnutzung und Kiefermechanik deuten darauf, dass *Edmontosaurus* ein Gräser und kein Äser war. Große Augen. Breite, schnabelartige Schnauze, lange Kiefer, große Backentaschen. 1908 wurde ein mumifiziertes Exemplar mit fast komplett versteinertes Haut und Resten der Muskulatur gefunden. Noch im oberen Maastricht.

Prosaurolophus (Nordamerika, 8 m, ob. Campan): typischer Lambeosaurinae mit hohlem Knochenkamm auf dem Kopf aus Nasenknochen, der sich von der Spitze der breiten flachen Schnauze bis zum höchsten Punkt des Schädels erstreckte und dort in einem kleinen Knochenhöcker endete. Evtl. Vorfahr von *Saurolophus*. NaA bis 15 m lang, einer der größten Hadrosaurier; breites Maul mit vergleichsweise kleinem, kurzen Schnabel. Spitz zulaufender Kamm auf dem Schädel.

Saurolophus (Nordamerika, Asien, 9 m, naA 12 m; Maastr.): größerer Knochenkamm als *Prosaurolophus*; Größe des Kammes artspezifisch, bei asiatischen Arten größer (asiat. Arten wurden bis 12 m lang). Knochenkamm (mit Nasengängen) diente wahrsch. der Lautbildung (Entenschnabelsaurier lebten in Gruppen).

Tsintaosaurus (China, 10 m, Campan): einhornartiger Knochenzapfen zwischen den Augen, senkrecht nach oben vorn, Spitze verbreitert, Basis mit den Nasenlöchern verbunden. Funktion unbekannt (Befestigung für einen aufblasbaren Hautlappen zur Lauterzeugung? falsche Montage des Horns bei der Rekonstruktion?). Länge des Dornes bis zu einem Meter! Vielleicht spannte sich ein Hautlappen oder -sack von diesem Dorn zur Schnauze und diente der Lauterzeugung? Recht basaler Vertreter der Lambeosaurinae.

Corythosaurus (Nordamerika, 9 m, Campan): halbkreisförmiger Kamm als 30 cm hohe segelförmige Struktur. Massig (4,5 t). Kammgröße alters- und geschlechtsabhängig. Die Höhlen im Innern des Knochenkamms verliefen bis zur Nasenspitze und kehrten dann (wie bei allen Lambeosaurinen) zur Schnauzenspitze zurück. Funktion als Resonanzboden für die Lauterzeugung; nebelhornartige Töne, die die Kommunikation der Tiere, die in Gruppen vorwiegend in Wäldern lebten, ermöglichte. Evtl. zusätzlich Verbesserung des Geruchsinns sowie Abkühlung eingeatmeter Luft. Nur erwachsene Männchen hatten einen Kamm in voller Größe; Kämmen der Weibchen und Jungen viel kleiner. Lebten vielleicht in Wassernähe, evtl. semiaquatisch (schwimmend? watend?).

Hypacrosaurus (Nordamerika, 9 m, Campan, Maastricht): großer, halbkreisförmiger Kamm auf dem Kopf wie *Corythosaurus*, aber insgesamt kleiner und schmaler. Nachfahr von *Corythosaurus*? Lange Wirbelfortsätze bildeten auf dem Rücken bis zur Schwanzspitze einen hautbedeckten Kiel (Temperaturregulation?).

Lambeosaurus (Nordamerika, 12 m, Campan): 2 Knochenstrukturen auf dem Kopf: auf der Stirn großer, rechteckiger, hohler, nach vorn gerichteter Kamm; Hinterkopf mit festem, nach hinten gerichteten Knochenzapfen; es resultierte eine V-förmige Struktur auf dem Kopf. Biogsamer Hals, Fortbewegung – wie für Hadrosaurier typisch - vierfüßig. Eine nur sehr fragmentarisch belegte kalifornische

Art deutet auf eine Länge von 15 – 16 m, naA 16,5 m, wonach diese Art der größte Hadrosaurier wäre.

Parasaurolophus (Nordamerika, 10 m, Campan/Maastricht): recht kurze Schnauze; auf dem Kopf nach hinten gerichteter Knochenzapfen mit hohlen Röhren=Nasengängen, Länge des Knochenzapfens 1,8 m. Es fanden sich auch Schädel mit viel kürzeren Knochenkämmen. Auf dem Rücken eine Einkerbung hinter den Schultern, in die bei nach oben gerichtetem Kopf der Knochenkamm paßte. Vielleicht wurde der Knochenkamm auch beim Laufen in die Einkerbung gelegt und mit seiner Hilfe störende Äste/Blattwerk beiseite/nach oben geschoben (wie beim rez. austral. Kasuar)? Außergewöhnlich hochrückiger Schwanz (vielleicht auffällig gemustert?).

Brachylophosaurus canadensis, 77 MA, Campan, Kanada, 6,7 m lang, 80 % der Haut-Oberfläche als Abdrücke erhalten, daneben Mageninhalt. NaA 9 m lang.

Zahnloser Entenschnabel, aber Hunderte nachwachsender Backenzähne im hinteren Kiefer. Niedriger, flacher Knochenhöcker auf der vorderen Schnauze aus kompaktem Knochen, daher nicht hohl (also nicht zur Lauterzeugung).

Procheneosaurus (ob. O-Kreide Nordamerikas) zu *Corythosaurus* gezogen

Cheneosaurus (ob. O-Kreide Nordamerikas) zu *Hypacrosaurus* gezogen

Hadrosaurier verfügten (ähnlich wie *Ceratopsia*) über ständig nachwachsende Zahn batterien, die funktionell gesehen (obwohl aus vielen Einzelzähnen bestehend) wie ein einziger riesiger, wuchtiger Zahn funktionierten. Abgenutzte Zähne wurden alle 45 bis 80 Tage von der Zahn batterie abgeworfen (bis zu 1880 Zähne im Jahr).

Diese Bezahnung dürfte die Ursache sein, die die Hadrosaurier zu den dominierenden großen Herbivoren in den letzten 35 MA der Kreide in Europa, Asien und Nordamerika machte. Sie grasten Schachtelhalme, Farne und frühe Angiospermen vom Boden, fraßen aber auch von Koniferen. Während bei Sauropoden die Nahrung unzerkaut heruntergeschluckt und im Magen dann ähnlich wie bei Wiederkäuern unter bakterieller Hilfe zersetzt wurde, verfügten Hadrosaurier über Reihen aus Zähnen mit abgeflachten Mahlflächen ähnlich Pferden oder Bisons. So konnten sie Nahrungsquellen nutzen, die für ihre Vorfahren nicht zugänglich waren, was die massive Radiation der Hadrosaurier veranlasst haben dürfte. Ihre Zahn batterien bestanden aus sechs verschiedenen Zahngeweben – was von keinem anderen Reptil erreicht wird. Normalerweise bestehen Reptilzähne nur aus zwei Geweben (Orthodontin – ein weiches, knochenartiges Gewebe – und Schmelz), bei Säugetieren kommen Sekundärdentin (zum Schutz der Pulpenkavität im Bereich von Mulden der Kaufläche, um z.B. Abszessbildungen zu verhindern) und die Zementschicht, die bis in den Bereich der Zahnkrone reicht (koronaler Zement), hinzu. Bei Hadrosauriern finden sich neben diesen vier, für die Abrasionsresistenz der Zähne relevanten Komponenten, zwei weitere: große Röhren (mit Hartgewebe ausgefüllte röhrenförmige Ausläufer der Zahnpulpa) sowie eine dicke Schicht Manteldentin. Die Hadrosaurierzähne gehören damit zu den histologisch komplexesten Zähnen im Tierreich. Im Gegensatz zu Säugerzähnen variiert die Verteilung der verschiedenen Gewebe erheblich innerhalb eines einzelnen Zahnes; in dem Maße, wie der Zahn zur Kaufläche hochwandert und abgekaut wird, entstehen somit nach und nach unterschiedliche Konfigurationen. Die größte Härte wies der Schmelz auf, gefolgt von Manteldentin und den Röhren (dieses beides sind die für die Okklusion relevanten Zahngewebe), gefolgt von Orthodontin und schließlich Sekundärdentin und koronalem Zement.

Die länglichen Röhren und das Sekundärdentin entwickelten sich an der Basis der Ornithopoda – Sekundärdentin wohl um das Risiko für Zahnabzesse durch Pulpenperforation zu verhindern, nachdem sich die dentale Okklusion etabliert hatte. Schräge Röhren entwickelten sich in den Hadrosauroiden, um Pflanzennahrung in einem steileren Winkel zerschneiden zu können. Erst an der Basis der Hadrosauriden entstanden dann Manteldentin und der ausgedehnte Kronen-Zement; sie ermöglichten (als Innovationen) jetzt ein kombiniertes Zerschneiden und Zermahlen der Nahrung.

Modifikationen dieses Grundkonzeptes erlaubten dann Spezialisierungen in bestimmte Nischen hinein. So entwickelten einige Taxa grobkörnige Mahlpflaster über die ganze Kaufläche hinweg, um besonders zähe Pflanzennahrung nutzen zu können. Dazu wurden die quer verlaufenden Röhren abgebaut – wodurch die Kaufläche eingeebnet wurde; ein Zerschneiden durch schräg gestellte Flächen war jetzt nicht mehr

möglich. In anderen Taxa ging dagegen das Mahlvermögen völlig verloren, die Zähne ermöglichten ein Zerschneiden der Nahrung. Die Röhrrchen waren in diesen Fällen so angelegt, dass in allen Stadien der Zahnabnutzung überall schräge Schneideflächen vorhanden waren. Kein anderes Reptil verfügte je über histologisch und biomechanisch vergleichbar komplexe Zähne (Sci. 338, 98).

Tumorepidemiologie bei Dinosauriern: Über 10.000 fossile Dinosaurierwirbel wurden radiologisch auf Hinweise von Tumoren untersucht. Aber nur in der Fam. Hadrosauridae wurden Tumore nachgewiesen, sehr häufig (3 % aller Wirbel von *Edmontosaurus*) waren Hämangiome, die aber stets nur im kaudalen Abschnitt der Wirbelsäule lokalisiert waren, daneben ebenfalls gutartige desmoplastische Fibrome und Osteoblastome; nur in einem (d.h. 0,2 %) der Hadrosaurierwirbel fand sich eine Knochenmetastase. Osteome waren bisher schon von Mosasauriern bekannt. Hämangiome fanden sich in allen vier untersuchten Gattungen von Hadrosauriden, die übrigen Tumorentitäten einschl. der Metastase nur bei *Edmontosaurus* aus dieser Familie. In 7475 Wirbeln von Sauropoden, Ceratopsiern, Stegosauriern, Theropoden, Ornithomimoiden und Ankylosauriern wurde nicht ein einziger Tumor gefunden, auch kein Hämangiom, dagegen fanden sich Tumore in 1 % von 2837 Wirbeln von Hadrosauriern, davon selten in Lambeosaurinen, aber häufig in Hadrosaurinen (gezählt wurden die Wirbel; die Anzahl der untersuchten Individuen war entsprechend geringer). Als mögliche Ursache für die Tumorneigung bei Hadrosauriern wird deren Ernährung diskutiert; *Edmontosaurus* ernährte sich nachweislich (Mageninhalt der berühmten „Mumien“) auch von Koniferen wie wohl auch andere Hadrosaurier, aber keine anderen Dinosaurier. Andererseits könnte sich auch die Physiologie der Hadrosaurier von den anderen Dinosauriern unterschieden haben; ihre Knochenstruktur deutet auf einen endothermen Metabolismus (Natwiss. 90, 495).

b) Stegosauria: wohl erloschen; einziger: *Dravidosaurus* aus dem Coniac Indiens ist vermutlich ein Stegosaurier (Stegosauridae: Bathon bis Coniac lt. BRI); die Frage gilt aber noch nicht als abschließend geklärt. Ansonsten wäre *Wuerhosaurus* aus dem Valangin Asiens einer der letzten Stegosauridae. Es gab/gibt auch Annahmen, dass es sich bei *Dravidosaurus* um Reste eines Plesiosauriers handelt. Anderenfalls haben die Stegosauridae in der Isolation in Indiens länger überlebt als anderswo; *Dravidosaurus* war für einen Stegosauriden relativ klein und wäre der einzige bekannte Stegosaurier Indiens.

c) Ankylosauria: Maximum der Diversität, Größe zwischen 2 m (*Struthiosaurus*, Insel-Zwergform) bis > 10 m bei *Ankylosaurus*.

Fam. Nodosauridae (Callov bis Maastricht lt. BRI). Im Gegensatz zu Ankylosauridae lebten Nodosauridae auch in Küsten- oder Flussnähe; nur so lässt sich erklären, dass sich Reste von ihnen auch in marinen Sedimenten finden (niemals dagegen von Ankylosauridae) (Natwiss. 95, 1027). Mindestens 28 Gattungen zwischen Malm und Oberkreide, davon zwei im Malm, etwa 11 in der Unterkreide).

Nodosaurus (ob. Alb/Cenoman; Nordamerika, 5,5 m): Panzerung vom Hals bis Schwanz in Querreihen aus schmalen rechteckigen Platten über den Rippen, die mit breiten Platten abwechselten, die über den Zwischenräumen standen. Hunderte von Knochenhöckern standen auf den breiten Platten. Schädel klein, lang, schmal, schwache Zähne, Beine kräftig, breite Füße; Anpassung der Schulter- und Beckengürtel an das hohe Gewicht der Panzerung, der Beckengürtel zeigt daher nicht mehr den typischen Ornithischia-Bauplan.

Struthiosaurus (Campan/Maastricht, Europa, 2 m): kleinster Nodosauride und Ankylosaurier, evtl. Inselform auf einer Insel im europäischen Flachmeer vor (<) 80 MA. Knochenplatten um den Hals, kleine Knochenhöcker auf dem Rücken und Schwanz, eine Reihe Dornen auf den Körperflanken. Turon bis ob. Maastricht, naA Campan bis Maastricht. Basaler Nodosauride. Die basalen Nodosauriden wie *Struthiosaurus*, *Hungarosaurus* konnten wahrscheinlich lange in Europa überleben, weil Europa zu dieser Zeit ein Archipel war. *Hungarosaurus* (Ungarn, Santon, 4 m); basaler Nodosauride.

Panoplosaurus (Nordamerika, Campan; 4,4 m): massig gebaut, 3,5 t, stark gepanzert mit breiten, viereckigen, gekielten Platten, die auf Hals und Schulter in Querreihen angeordnet waren; der Rest des Rückens war mit Knochenhöckern bedeckt. Derbe, nach vorn und zur Seite gerichtete Dornen an den Körperflanken, besonders in der Schultergegend. Kopf ebenfalls mit fest verwachsenen Knochenplatten bedeckt, knöchernes Munddach trennte Nasengänge und Maul, so daß das Tier gleichzeitig fressen und atmen konnte. Schnauze schmal und keilförmig. Im Gegensatz zu anderen Ankylosauriern, die ganz auf ihre Panzerung vertrauten, vermochte *P.* wohl aktiv auf die Angreifer zuzugehen und ihnen mit den Dornen in der Schultergegend Verletzungen zuzufügen; Vorderbeine sehr kräftig, sehr starke Muskeln; Angriffsverhalten vielleicht mit Nashorn vergleichbar.

Edmontia (Campan, Maastricht Nordamerikas, 7 m): groß; lange Dorne an Flanken und Schultern. Potentieller Beutegreifer war *Albertosaurus*.

Acanthopholis (Apt bis Cenoman, England, nomen dubium; 5,5 m), ähnlich *Edmontia*

Antarctopelta (Campan der Antarktis, ca. 4 m), gilt kladistisch als basalster Nodosauride, noch basaler als *Mymoorapelta* aus dem Malm.

Fam. Ankylosauridae: Apt bis Maastricht [BRI]:

wurden erst gegen Ende der O-Kreide häufig, verdrängten in Nordamerika und Asien allmählich die Nodosauridae. Schwer gepanzert, dicke Knochenplatten und Dorne auf dem Rücken. Kopfpanzerung stärker ausgeprägt, Schwanzspitze (als spezifisches Merkmal der Ankylosauridae) mit einer Keule aus verwachsenen Knochen. Im Beckengürtel waren mind. 8 Wirbel miteinander verwachsen als äußerst starke Verankerung der hinteren Körperhälfte. Die Beckenknochen lassen nicht mehr die typische Ornithischia-Anatomie erkennen. Der Bauch war bei den Ankylosauriden aber ungeschützt. Die knöchernen Panzerplatten waren miteinander verbunden. Mit Ausnahme von Südamerika weltweit verbreitet; Auftreten der Familie Ankylosauridae in der unt. U-Kreide vor 130 MA; *Gargoyleosaurus* aus dem Malm Nordamerikas gilt als Nodosauride mit Übergangsmerkmalen zu den Ankylosauriden. Schädel der Ankylosauriden fast dreieckig; breite Schnäbel mit winzigen Zähnen. Schädel im hinteren Bereich mit kurzen, pyramidenförmigen Höckern. Bodennahe Ernährung, vermochten sich ebenso wie die Nodosauriden nicht aufzurichten.

Talarurus (Cenoman – Turon, Mongolei, 4 - 6 m): gepanzertes Schädel mit knöchernen Dornen am Hinterende (ohrähnliches Aussehen), spitze Fortsätze an den Wangen. Hornkiefer vorn zahnlos. Rumpf tonnenförmig, mit dicken Platten gepanzert, an den Seiten Dornen. Schwere Keule am Schwanzende, aufgrund kräftiger Sehnen, die verknöchert waren und die Schwanzwirbel miteinander verbunden, konnte der Schwanz beim Gehen von der Erde abgehoben werden. Bei der Verteidigung wurde die Aufprallkraft der Keule noch durch die stabartig-starre Struktur des Schwanzes erhöht. Vier Zehen an den Hinterfüßen (die meisten Ankylosauriden hatten nur 3 Zehen).

Euoiplocephalus (Nordamerika, 5,5 m, Campan, naA Maastricht): Panzerplatten auf dem Rücken mit mächtigen knöchernen Fortsätzen. Nacken mit schweren Platten. Breite dreieckige Dornen auf Schultern und Schwanzbasis. Schädel als massive Knochenkapsel, Hautknochen mit Schädelknochen verwachsen, von Kammern und Luftkanälen durchzogen. Auf jeder Gesichtseite ein Stachel. Augenlider visierartig gepanzert, wodurch die Augen geschützt wurden (knöcherne Augenlider zusätzlich zu den normalen Augenlidern). Zahnloser Hornkiefer. Über die ledrige Haut seines Rückens liefen gürteltierartig Querbänder aus Panzerplatten. Dornen auf dem Rücken, vier Hörner schützten den Hals. Riesige dreilappige Knochenkeule am Schwanzende.

Saichania (Mongolei, Campan, 7 m): schwer gepanzertes Kopf mit großen Knochenhöckern. Abstehende Dornen an den Körperseiten. Rücken mit reihig angeordneten Knochenplatten, die spitze Fortsätze trugen. Luftkanäle im Innern des Schädels noch komplexer als bei anderen Ankylosauriern; sie befeuchteten und kühlten die Atemluft. Sekundäres knöchernes Munddach ebenfalls stärker ausgebildet; Anpassung an zähes, sehr hartes Pflanzenmaterial. Anzeichen für salzausscheidende Drüse in der Nähe der Nasenlöcher. Offenbar in trocken-heißer Umwelt lebend. Am Schwanzende kleine Knochenkeule. Bauch ungeschützt.

Ankylosaurus (Nordamerika, Maastricht, bis 10 m): größter und jüngster Ankylosaurier; 3,5 t, Schädel 76 cm, Körperumfang 5 m. Rücken von der Schnauzen- bis zur Schwanzspitze mit reihig angeordneten dicken schweren Panzerplatten bedeckt. Große Keule am Schwanzende. Flexibler Panzer aus Hunderten ovaler, in die

ledrige Haut eingebetteter Platten. Stark untersetzt, doppelt so breit wie hoch. Oberseite gürteltierartig von Bändern dicker ovaler Knochenplatten bedeckt, die in die Haut eingebettet waren; auch Augenlider und Gesicht waren gepanzert. Dornenreihen auf dem Rücken. Schwanzkeule aus mehreren Panzerplatten. Noch im ob. Maastricht.

Scolosaurus (M-Campan, Nordamerika, 4 m), evtl. syn. *Euoplocephalus*

Pinacosaurus (Campan, China/Mongolei, 5 m): lebte in heißen Halbwüsten.

Schädel nur teilweise mit Platten gepanzert, einige Stellen ungeschützt

Tarchia (Campan bis Maastricht Asiens), ca. 8,5 m lang, einer der größten Ankylosauridae Asiens

Hierosaurus (U- bis M-Campan Nordamerikas, 5 m), nur sehr fragmentarisch bekannt

Die Panzerplatten der Ankylosaurier waren wie moderne Verbundwerkstoffe aufgebaut, vergleichbar schusssicheren Westen. Die Panzerung bestand aus Hunderttausenden knöcherner Panzerplatten mit Durchmessern zwischen einigen Millimetern und mehreren Dezimetern; in die Platten waren Matten aus Kollagen eingewebt; innerhalb jeder Matte verliefen die einzelnen Kollagenfasern parallel, waren aber gegenüber den benachbarten Matten um 45 Grad gedreht; dadurch wurde in jeder Raumrichtung eine enorme Stabilität erreicht (Natw. Ru. 5/2005 S. 285).

Den enormen Mineralbedarf für den Aufbau der Panzerplatten holten sie dabei aus ihren langen Skelettknochen, die einem massiven Umbau unterlagen, so dass die Ankylosaurier während der stärksten Wachstumsphase zeitweise an Osteoporose gelitten haben dürften. In den ersten Lebensjahren wurde das originäre Knochenmaterial der langen Skelettknochen durch Sekundärknochen ersetzt. Dieser massive Umbau des Knochens spricht auch indirekt für Warmblütigkeit. Sobald die Panzerung komplett war, wurden die Skelettknochen wieder verstärkt (PLOS ONE, DOI: 10.1371/journal.pone.0068590).

d) Marginocephalia:

d1) Pachycephalosaurier (Dickkopfechsen), Barreme bis Maastricht (130 MA bis KTG). Einzige Ornithischia, die auch bei einer Körpermasse von > 1 t obligate Bipede blieben. Max. 5 m groß. Asien, Europa, Nordamerika; bisher nicht auf der Südhälfte nachgewiesen.

Parietale und Frontale zu einer großen Kuppel verschmolzen; der Knochen erreicht eine Dicke von bis zu 22 cm (bei 62 cm Schädelhöhe). Einige Schädelknochen mit Reihen von knöchernen Höckern verziert. Männchen hatten vermutlich dickere Schädel als Weibchen. Außerdem ungewöhnlich breites und stark befestigtes Becken, was wohl mit der Kraftverteilung beim Kopfrücken zusammenhing (BENTON).

Histologische Untersuchungen an Schädeln sprechen aber gegen die klassische Hypothese von „Bockkämpfen“ wie bei Ziegen (Paleobiol., Spring 2004).

Fam. Pachycephalosauridae (Dickkopf-Echsen): Barreme bis Maastricht, kosmopol., in der U-Kreide nur 1 Gatt. Die Pachycephalosauridae sind im Gegensatz zu den Homalocéphalidae durch dicke, hochgewölbte Schädel gekennzeichnet.

Stegoceras (Nordamerika, 2 m; Campan). Schädeldach mit dicker Knochenkuppe, um das Gehirn bei Rammschlägen zu schützen. Der ganze Körperbau ist darauf ausgerichtet, den Rammschlägen mit dem Kopf maximale Wucht zu verleihen. Gewicht ca. 55 kg, lebte wahrscheinlich wie Schafe und Ziegen. Im Jugendalter war das Schädeldach eher abgeflacht; erst Erwachsene hatten einen hohen Knochendome auf dem Schädel. Langer Schwanz recht steif. Große Augen, gutes Sehvermögen. Zahlreiche kleine scharfe Zähne, einige mit Sägekanten; evtl. verzehrte er gelegentlich auch tierische Nahrung. Noch im oberen Maastricht.

Prenocephale (Mongolei, 2,4 m; Campan): runde Knochenkuppel auf dem Kopf; eine Reihe knöcherner Dornen und Knubbel umgab den Schädel. Recht große Augen, guter Geruchssinn. Lebensraum: Bergwälder. Spitze Zähne. Gastrolithen.

*Pachycephalosaurius** (Nordamerika, 4,6 m; Maastricht): Schädel 60 cm lang, Schädelkalotte sturzhelmartig, 25 cm dick! Größtes und zeitlich letztes Mitglied der Familie, bisher nur der Schädel bekannt. Knochenhöcker auf Schnauze und Hinterkopf. Viele winzige Zähne. Noch im oberen Maastricht.

*Stygomoloch** zusammen mit *Pachycephalosaurius* die größte Gattung der Pachycephalosaurier (Maastricht, Nordamerika, 3 m): als einziger Pachycephalosaurier trug er neben zahlreichen Höckern auch Dorne mit 10 – 15 cm Länge am Schädel. Noch im oberen Maastricht.

Wannanosaurus (Campan, China, 60 cm): einer der kleinsten bekannten Dinosaurier, herdenlebend; kleiner flacher Kopf mit dickem Schädeldach; Kiefer mit vielen spitzen Zähnen. Kurze Arme und starke Hinterbeine mit klauenbewehrten Fingern und Zehen. Schneller Läufer.

„*Microcephale*“ (ob. Campan Nordamerikas, 75 MA; ? 30 cm): sehr klein, noch nicht vollständig beschrieben (Kanada). Schädeldächer nur 5 cm Durchmesser.

Goyocephale (Maastricht, Asien, 2 m): abgeflachtes Schädeldach, was für asiatische Pachycephalosaurier (im Gegensatz zu den nordamerikanischen) typisch ist (nordamerikanische hatten gewölbte Schädeldächer). Kurze Fangzähne im Ober- und Unterkiefer.

Fam. Homalocephalidae: Santon bis Maastricht [BRI]:

Homalocephale (Mongolei, 3 m; Campan): keine runde Schädelkalotte, Kopf ziemlich flach und keilförmig, aber ebenfalls stark verdickte Schädelknochen. Außergewöhnlich breites Becken, vielleicht lebendgebärend. Für die Gattung wurde eine eigene, neue Familie (Homalocephalidae) aufgestellt: niedrige, gewölbte Schädel; wahrscheinlich wurden die Schädel eher schiebend als stoßend eingesetzt. Ober- und Hinterseite des Kopfes sowie Wangen mit knöchigen Höckern, kurzen Dornen und Wülsten. Große Augen, guter Geruchssinn.

* Nach Untersuchungen der Knochenstruktur von gleich alten *Pachycephalosaurius*, *Stygomoloch* sowie dem kleineren *Dracorex* (kein Knochendom) aus dem ob. Maastricht desselben Fundgebietes dürfte es sich um unterschiedliche ontogenetische Stadien desselben Taxons handeln. *Pachycephalosaurius* war demnach ausgewachsen, *Stygomoloch* (kleinerer Knochendom, aber beachtliche Stacheln am Schädel) noch im Wachstum begriffen, und der noch kleinere *Dracorex* (kein Knochendom, flacher Kopf, kleine Nasenhörner; von ihm liegen keine Knochenanalysen vor, weil er nur durch ein Exemplar bekannt ist, das nicht beschädigt werden soll) wäre dann noch jünger. Diese Entwicklungsreihe könnte auch Auswirkungen auf die Taxonomie anderer Pachycephalosaurier haben, so dass deren Artenzahl insgesamt etwa zu halbieren wäre. So erklärt sich dann auch der bisherige Widerspruch, weshalb die Artenzahl der übrigen Dinosaurier schon kurz vor der KTG zurückging, bei den Pachycephalosauriern aber – scheinbar – hoch blieb (Sci. 318, 1236).

d2) Ceratopsia: Abstammung von Psittacosauriern der Unterkreide. Früheste Vertreter bereits im Oxfordium Chinas (*Yinlong*). Frühe Formen sind nur 60 cm lang, späte bis 10 m (*Triceratops*), Schädellänge bis 2,8 m (*Torosaurus*; allerdings entfällt mehr als die halbe Schädellänge auf den knöchernen Nackenschild), neuerdings sogar 3,0 m (*Pentaceratops*), der größte Schädel eines terrestrischen Vertebraten (J. Pal. 72, 894). Die Ceratopsidae sind durch einen kurzen Schwanz gekennzeichnet, der nicht den Boden berührt. Insgesamt etwa 25 Gattungen.

Schädel von oben gesehen dreieckig; zusätzlicher schnabelförmiger Rostralknochen in der Mitte der Schnauzenspitze; hochgewölbte Schnauze; breite Parietalia an der Schädelrückseite. Der knöcherne Kragen (von Parietale und Squamosum gebildet), wie man ihn bereits bei *Protoceratops* findet, diente

wohl der Vergrößerung der Ansatzfläche für einen Teil der Kiefermuskulatur zwecks Erhöhung der Beißkraft. Bei *Torosaurus* ist der Kragen länger als der restliche Schädel. Spätere Neoceratopsia zeigen mehrere Anpassungen an galoppierenden Lauf (lange Beine, digitigrade Haltung, verknöcherte Sehnen über den Hüften u.a.).

Eine neue Untersuchung an 30 *Triceratops*-Schädeln der Hell Creek Formation (Maastricht) kam zu dem überraschenden Ergebnis, dass es sich bei den Gattungen *Triceratops*, *Nedoceratops* (= *Diceratops*) und *Torosaurus* um verschiedene ontogenetische Stadien desselben Taxons handeln soll. Im höheren Erwachsenenalter öffnen sich die Nackenschildfenster bei gleichzeitiger rascher Verlängerung des Nackenschildes. Die Öffnung der Fenster ist die Folge einer Knochenrückbildung, die sich bereits vorher durch Veränderungen der Knochenoberfläche andeutet. In relativ kurzer Zeit verwandelt sich so der kurze und fenster-

lose *Triceratops*-Schädel in den langgezogenen *Torosaurus*-Schädel mit seinen typischen großen Nackenschildfenstern (Natwiss. Ru. 1/11, 28).

Es wird vermutet, dass die Nackenschilder der Ceratopsidae – mit bunter Haut überzogen – lediglich bei der Partnerwahl eine Rolle spielten.

Ceratopsidae waren nicht wie früher angenommen auf Nordamerika beschränkt. Inzwischen auch in Europa und Ostasien (*Sinoceratops*; ad Centrosaurinae) nachgewiesen. In Nordamerika hatten die einzelnen Arten der Ceratopsidae (bei hoher Artenzahl) wohl nur eine provinzielle oder endemische Verbreitung (Natw. Ru. 1/11, 28).

Fam. Protoceratopsidae (Santon bis Maastricht [BRI]): frühe primitive Ceratopsia; nur einige Arten horntragend. Asien (wie Psittacosaurier der U-Kreide, ihre mutmaßlichen Vorfahren) und Nordamerika.

Überwiegend vierfüßig, vermochten sie sich wie die Psittacosaurier beim Laufen aufzurichten. Recht klein, Oberkiefer (im Gegensatz zu späteren Formen) noch bezahnt, Hörner - falls vorhanden - klein. Typisch ist jedoch für alle Protoceratopsiden die beginnende Entwicklung eines Nackenschildes.

Microceratus (Santon - Campan, Mongolei, 0,6 m): kleinster Ceratopsia, wahrsch. Seitenlinie, leicht gebaut, schneller Läufer auf den Hinterbeinen (Unterschenkel doppelt so lang wie Oberschenkel), in Ruhe aber vierfüßige Lebensweise. Früher als *Microceratops* bezeichnet (Name ungültig, da für eine Wespe vergeben). Nomen dubium, evtl. zu *Graciliceratops* zu ziehen.

Leptoceratops (Nordamerika, Mongolei; 2,1 m, Maastricht): wohl schneller Sprinter, zwei- und vierfüßiger Gang, Hinterbeine für schnellen Sprint geeignet. Fünf bekrallte Finger. Knochen am Hinterkopf zu einem großen Schädelkragen verlängert, der ein Übergangsstadium vom „Knochenkamm“ der Psittacosaurier zum Nackenschild der Ceratopsia darstellt. Einer der wenigen nordamerikanischen Protoceratopsidae. NaA auch in Australien (strittig!). Besaß noch keine Gesichtshörner, aber einen knöchigen Nackenschild. Leptoceratopside Zähne und Wirbel aus dem U-Campan Südschwedens stellen den bisher einzigen Nachweis von Ceratopsia in Europa dar! (Palaeont. 50, 929) (strittig!)

Bagaceratops (Mongolei, 1 m, Campan): Seitenzweig der Hauptlinie; schwerer Rumpf, langer Schwanz, kräftige Beine. Bereits einige Merkmale höherer Ceratopsia: Knochenkamm quer über dem Hinterschädel, blattähnliche Fortsätze auf den Wangen (wurden bei den höheren Ceratopsia ins Knochenschild integriert), kurzes Horn in der Mitte der Schnauze. Oberkiefer zahnlos.

Protoceratops (Mongolei, 2,7 m; Santon): großes Nackenschild am Hinterende des breiten Schädels. Am Schädel breite Ansatzflächen für die kräftige Muskulatur der zahntragenden Hornkiefer. Kleiner, hornähnlicher Knochenkamm auf der Schnauzenmitte,

bei älteren Männchen etwas größer. Überwiegend vierfüßig, kann zweifüßiges Laufen aber nicht sicher ausgeschlossen werden. Nester bis 18 Eier, max. 20 cm lang, wurstförmig, mit dünner, faltiger Schale. Sorgfältige Eiablage in dreischichtigen Spiralen. Das Nackenschild (knöcherner Kragen) wurde vom Parietale und Squamosum gebildet. Im Jahr 2011 wurde von einem Nest mit 15 Jungen berichtet; die Größe und fortgeschrittene Entwicklung der Jungen spricht dafür, dass diese nach dem Schlüpfen noch einige Zeit im Nest aufwuchsen (Nesthocker). Elterliche Sorge findet sich also schon in basalen Ceratopsia. Die betreffende Art (*P. andrewsi*) lebte in sandigen, äolischen Dünenfeldern Zentralasiens (J Pal. 85: 1035).

Montanaceratops (Nordamerika, 3 m, Maastr.): ähnlich *Protoceratops*, aber deutliches Horn auf der Schnauze. Erinnert bereits an Ceratopsidae, aber noch Oberkiefer bezahnt, an den Füßen Krallen statt Hufe. Schwanz sehr hochrückig, Schwanzwirbel mit nach oben ragenden Fortsätzen. Schwanz extrem beweglich, konnte schnell hin und her geschlagen werden.

Graciliceratops (Santon bis Campan der Mongolei, sehr unvollständig bekannt)

Fam. Ceratopsidae (Campan bis Maastr. [BRI]), stets vierfüßig, scharfe

Hörner, knöchernes Nackenschild, säulenartige Beine mit hufartigen Nägeln, dicke ledrige Haut, scharfe zahnlose Kiefer. Lebensraum: Waldgebiete in höheren Lagen. Zwei Unterfamilien: einerseits kurzes Nackenschild und lange Hörner auf der Schnauze, andererseits langes Nackenschild und große Stirnhöcker. Die Haut der Nackenschilde war vermutlich farbig, evtl. um Partner anzulocken. Die Hörner könnten evtl. auch zu Rangordnungskämpfen in Herden gedient haben.

Ging man bisher davon aus, dass Ceratopsidae auf Nordamerika beschränkt waren, belegt *Turanoceratops* aus dem Turan Usbekistans ihr Vorkommen auch in Asien. Damit erledigt sich das Paradoxon, dass basale Ceratopsia in Asien vorkamen, die fortschrittlichen Formen auf Nordamerika beschränkt schienen. Offenbar gab es in Asien wenig geeignete Lebensräume wie weite Küstenebenen, so dass die Ceratopsidae nur selten in Asien gefunden werden. Allerdings lässt es sich nicht ausschließen, dass die Ceratopsidae doch in Nordamerika diversifizierten und es sich bei *Turanoceratops* lediglich um einen Immigranten aus Nordamerika handelt. Kladistisch Schwestergruppe der Centrosaurinae innerhalb der Ceratopsidae (Natwiss. 96, 645), evtl. sogar zu den Centrosaurinae gehörig.

Centrosaurus (Nordamerika, 6 m; Campan): kurzes Nackenschild, auf der Schnauze langes, bei einigen Arten nach vorn gekümmtes Horn; zwei Stirnhöcker über den Augen. Nackenschild: am Rand Höcker und zwei große hautüberzogene Öffnungen zur Gewichtsreduktion. Großes Kugelgelenk zwischen Kopf und Hals weit vorn am Schädel (unter der Augenregion), um das schwere Nackenschild ausbalancieren zu können; durch diese Gelenkanatomie konnte der plumpe Kopf schnell bewegt werden; einige Halswirbel waren miteinander verschmolzen. Das Tier mußte sich bei Gefahr voll auf seine Kopfwaffen verlassen. Syn. *Monoclonius*. Gastrolithen. Lebte in sumpfigen Waldgebieten.

Albertaceratops (mittleres Campan, Nordamerika, 5,8 m), ad Centrosaurinae

Diabloceratops (Campan, Nordamerika, 5,5 m). Basalster Vertreter der Centrosaurinae

Pachyrhinosaurus (Nordamerika, 5,5 m; Maastricht): keine Hörner; über den Augen anstelle der Stirnhörner dicke Knochenpolster. Unklar, ob Hörner im Kampf abgebrochen (nur zwei Schädel bisher bekannt!) oder verdickte Schädelkalotte wie bei Pachycephalosauriern zur Stoßdämpfung bei Kämpfen rivalisierender Männchen. Nur der Rand des hoch aufgewölbten Nackenschildes war mit kleinen Hörnern besetzt. Großer knochiger Höcker oberhalb der Schnauze (vielleicht Rest eines abgeworfenen oder abgebrochenen Horns?).

Styracosaurus (Nordamerika, 5,2 m; Campan): auf der Schnauze gerades, leicht nach vorn gekrümmtes Horn (60 cm). Zwischen den Augen zwei kleinere Hörner. Nackenschild mit sechs strahlenförmig ausgezogenen Dornen sowie Fenstern zur Gewichtsreduktion. Gewicht 3 t. Geschätzte maximale Laufgeschwindigkeit 32 km/h.

Triceratops (Nordamerika, 10 m, Maastricht): größter und schwerster Ceratopsia, Schädel mit dem kurzen Nackenschild 2 m lang, ca. 10 t Gesamtgewicht. Letzte Ceratopsia mit kurzem Nackenschild. Drei Hörner: ein kurzes dickes Nasenhorn sowie zwei über 1 m lange Hörner über den Augen, die bei einigen Arten über die Schnauzenspitze hinausragten. Nackenschild aus solidem Knochen ohne Fenster (diente primär der Verteidigung und nicht dem Muskelansatz), bei einigen Arten am Rande zugespitzte Knochenhöcker. 15 Arten, z.T. aber nur verschiedene Geschlechter oder Wachstumsstadien. Schädel, Höcker oder Nackenschilder oftmals beschädigt (innerartliche Kämpfe?).

Neuere Rekonstruktionen ergaben, dass die Vorderbeine weder ganz senkrecht unter dem Körper standen, noch seitlich orientiert waren, sondern eine Zwischenlösung repräsentieren. Klassische Knochenmontagen wurden daraufhin umgebaut. Keine Vorderzähne, viele kleine Mahlzähne im hinteren Kiefer. Noch im oberen Maastricht. Ad Chasmosaurinae.

Torosaurus (Nordamerika, nur ob. Maastricht, 7,6 m): größter und letzter Vertreter der Ceratopsidae mit langem Halsschild. Schädel­länge 2,6 m, davon aber über die Hälfte aufgrund des langen, großes Nackenschildes. Paarige seitliche Knochenfenster, ungewöhnlicherweise glattrandiges Schild. 2 lange Hörner über den Augen, kürzeres Horn in der Nasengegend; alle drei Hörner nach vorn gerichtet. Gesamtgewicht ca. 8 t, wegen muskulöser Beine trotzdem recht schneller Läufer. Kurzer Schwanz, Hinterbeine länger als Vorderbeine. Noch im ob. Maastricht. Ad Chasmosaurinae. Nach neuen Erkenntnissen spätes ontogenetisches Stadium von *Triceratops* (s.o.).

Chasmosaurus (Nordamerika, 5,2 m, Campan): langes Nackenschild, schmaler Schädel, ein Paar schräg aufwärts gekrümmte Hörner auf der Stirn, kurzes Horn auf der Schnauze. Knöcherner Nackenschild erstreckte sich bis auf den Rücken, Rand mit knöchernen Dornen und Höckern. Durch die beidseitigen großen Fenster wurde das Schild aber auf einen Rahmen reduziert. Nackenschild diente dem Imponierverhalten (gegen Angreifer und/oder innerartlich). Einige Merkmale deuten darauf, daß *Chasmosaurus* und verwandte Ceratopsia relativ schnell laufen konnten. Das knöcherner Nackenschild sah solide aus, war aber recht dünn und zerbrechlich und diente nur der Abschreckung.

Mojoceratops (Nordamerika, oberes Campan, ad Chasmosaurinae)

Mercuriceratops (Nordamerika, Campan, 77 MA, ad Chasmosaurinae)

Arrhinoceratops (Nordamerika, 5,5 m, Maastr.): kleines Nasenhorn, große nach vorn gekrümmte, über die Schnauzenspitze hinwegreichende Stirnhörner, muschelförmiges Nackenschild mit kreisförmigen Öffnungen zur Gewichtsersparnis. Rand in Abständen mit knöchernen Höckern besetzt.

Anchiceratops (Nordamerika, Campan, 6 m): ähnlich *Chasmosaurus*, aber größer und stromlinienförmiger, längerer Rumpf, kürzerer Schwanz, schmaleres Nackenschild. Kurzes Nasenhorn, zwei lange schmale Hörner oberhalb der Augen, nach vorn gerichtet. Nackenschild von zentralem Kamm zweigeteilt, seitlich Öffnungen. Am oberen Rand ein Paar hornähnlicher, nach vorn gerichteter Fortsätze.

Pentaceratops (Nordamerika, 6 m, Campan): Nackenschild mit kleinen Dornen am Rand, bei einigen Arten bis zur Rückenmitte reichend, große Öffnungen zur Gewichtsreduktion. Kurzes gedrungenes Horn auf der Schnauze, zwei lange, nach vorn gerichtete Hörner über den Augen. Seitlich der Wangen jeweils ein hornförmiger Auswuchs des Wangenknochens (daher "fünfhörnig"). Ein *Pentaceratops sternbergi* ist der einzige Ceratopsidae, von dem neben dem Schädel auch der überwiegende Teil des postkranialen Skeletts erhalten ist. Allein der Schädel ist 3 m lang; größter Schädel eines Ceratopsia und eines terrestrischen Vertebraten überhaupt (J. Palaeont. 72, 894).

Agathaumas (ob. Maastricht, 6 t, Nordamerika), evtl. nahe mit *Triceratops* verwandt

Kosmoceratops (Campan, Nordamerika): kräftige Augenhörner, kammartig abgeflachtes Nasenhorn; Nackenschild mit hinten liegenden kleinen Fenstern, die durch den nach vorn umgebogenen, mit Dornen versehenen Hinterrand des Nackenschildes überdeckt wurden. Ad Chasmosaurinae (Natw. Ru. 1/11, 28)

Turanoceratops (mittl./ob. Turon Usbekistans): erster definitiver Ceratopside aus Asien; zwei Stirnhörner, aber wohl kein Nasenhorn. Belegt, dass die Ceratopsidae nicht nur aufs westliche Nordamerika beschränkt waren.

Ajkoceratops (Santon, Ungarn) als einziger sicherer Nachweis der Ceratopsia in Europa, ad Coronosauria (fortschrittliche Ceratopsia, schließen Leptoceratopsidae ein; Außengruppe: *Archaeoceratops* aus der oberen U-Kreide Asiens; Barreme, naA Apt bis Alb; nur 1 m lang; eigene Familie Archaeoceratopsidae). *Ajkoceratops* ähnelt in manchen Merkmalen den Bagaceratopsidae, die auf Asien beschränkt blieben.

Bisherige Ceratopsia-Fossilien aus Europa galten als unsicher (Zähne aus dem Campan von Schweden, wobei die Zuordnung zu Leptoceratopsiden aber nicht gesichert war, da Zähne der Ceratopsia stark homoplastisch sind und auch mit Hadrosauroiden verwechselt werden können;

vermeintliche Ceratopsia-Zähne aus Belgien – *Craspedodon* – könnten ebenfalls von Hadrosauriern stammen). Europa war zum Zeitpunkt der Oberkreide ein Archipel. Das Fundgebiet gehörte zum westlichen Tethys-Archipel, einer Inselkette zwischen Afrika und Europa.

Ceratopsia galten als beschränkt auf Mittel- und Ostasien und das westliche Nordamerika. Coronosaurier entstanden offenbar in Asien. Gondwanische Funde von Ceratopsia sind extrem strittig.

Die Reste von *Ajkoceratops* reichen nicht aus, um sicher zu sagen, dass es sich um adulte Individuen handelte. Da das größte Exemplar aber nur einen Meter lang war, wäre dies – sofern adult – ein Indiz für Inselverzweigung, wie sie in der Oberkreide bei mehreren Dinosauriertaxa des westlichen Tethys-Archipels nachgewiesen wurde. Gleichaltrige Ceratopsia wie *Protoceratops* waren größer.

Bisher ging man davon aus, dass Europa in der Unterkreide von der asiatisch-nordamerikanischen Fauna isoliert war. Die Dinosaurierfauna der Oberkreide habe sich aus endemischen europäischen „Relikttaxa“ (rhabdodontide Ornithopoden, basale Nodosauridae) sowie aus Taxa gondwanischer Abstammung (Titanosauria, Abelisauroida) zusammengesetzt, die durch die Nähe zu Afrika nach Europa gelangt seien. Nun belegt *Ajkoceratops*, dass doch eine Einwanderung aus Asien – wohl durch Insel-Hopping – erfolgt ist, vermutlich schon in der frühen Oberkreide. Sollte es sich bei den Zähnen aus Schweden tatsächlich um einen Leptoceratopsiden handeln – was aber nicht gesichert ist –, dürfte es sich sogar um zwei separate Einwanderungen von Ceratopsia in Europa handeln, einmal nach Nordeuropa, einmal über die Inselkette nach Südeuropa. Auch die in jüngster Zeit erfolgten Nachweise von Hadrosauriern in der Oberkreide Europas deuten auf bisher unbekannte faunale Beziehungen zwischen Europa und Asien/westliches Nordamerika (Nat. 465, 431 + 466).

Bei verschiedenen Gruppen von Dinosauriern, ganz besonders bei Ceratopsia, waren die Nasen extrem groß und sehr stark durchblutet (ein Kind könnte in die Nase von *Triceratops* krabbeln!). Es wird vermutet, dass die großen Nasen und deren starke Vaskularisierung dazu dienten, das Gehirn abzukühlen; alle großnasigen Dinosaurier hatten große Körper, die weniger Wärme abgeben konnten wegen der ungünstigen Relation Körperoberfläche/Volumen. Somit bestand die Gefahr gefährlicher Anstiege der Körpertemperatur, wobei das Gehirn besonders gefährdet und empfindlich ist. Analoge Befunde sind von rezenten Tieren heißer Klimazonen bekannt wie z.B. Gazellen, die Venen direkt unter ihrer Kopfhaut haben, wobei das abgekühlte Blut nicht direkt zum Herz geführt wird, sondern in Blutgefäße, die wiederum das Gehirn umgeben, wobei die Venen parallel zu Arterien verlaufen, die warmes Blut aus dem Körperinneren heranführen; die abgekühlten Venen absorbieren Wärme aus den Arterien und reduzieren damit die thermische Belastung des Gehirns. Ein entsprechender Mechanismus für die Abkühlung der großen Tiere wird bei den großnasigen Dinosauriern unterstellt (Sci 286, 1073).

***Thescelosaurus*-Herz:** Zunächst weitestgehend bestritten (s. Natwiss. Rundschau 5/2001 S. 265; Nat. 407, 275); es sollte sich nur um ein Pseudofossil handeln. Mit einem breiten Spektrum zum Teil inzwischen neu entwickelter Methoden wurde dann im Jahr 2011 endgültig dargelegt, dass es sich nicht um ein fossilisiertes Herz handeln kann. Die Struktur entstand durch die Einspülung von Sand in den Kadaver unter Beteiligung eisenreichen Wassers. Nicht auszuschließen ist zwar, dass einige Regionen isolierte Gewebefragmente darstellen (zellähnliche Mikrostrukturen in der Sandsteinmatrix); ihre Untersuchung ist noch nicht abgeschlossen (Natwiss. 98; 203).

Polarsaurier:

In der höheren O-Kreide lebten auch im Bereich der nördl. Halbkugel Dinosaurier in polnahen Gebieten (Alaska). Die Begleitflora weist eine mittl. Jahrestemp. von 2 - 8 Grad aus, ähnlich dem heutigen Klima von Anchorage; 3 Monate Dunkelheit; naA. Maximaltemperatur von 13 Grad und Minimaltemperatur von 2 bis 8 Grad (aufgrund der Blattform von Angiospermen).

Insgesamt konnten in Nordalaska (das in der ob. O-Kreide noch nördlicher lag als heute, allerdings bei wärmerem Klima) 8 Arten nachgewiesen werden, vier Herbivoren (*Edmontosaurus*, *Pachyrhinosaurus*, *Pachycephalosaurus*, *Thescelosaurus*) und vier Carnivoren (*Albertosaurus*, *Saurornitholestes*, *Troodon*, *Dromaeosaurus*), alle aus der Altersspanne zwischen 75 und 70 MA. Während sich die übrigen Taxa nicht wesentlich von den weiter südlicher lebenden Vertretern (z.B. aus Alberta, Wyoming, Montana) unterschieden, war das großäugige *Troodon* hier doppelt so groß (bis 3 m); wahrscheinlich war es durch seine großen Augen (die *Troodon* aber auch weiter im Süden hatte) an die Verhältnisse hier besonders präadaptiert (oder die südlichen Exemplare stammen von nördlichen Formen ab, die die großen Augen entwickelt hatten) und konnte daher hier größer werden, weil es dank seiner großen Augen in der Nahrungskette weiter aufsteigen konnte (so beobachtet man auch heute, dass die Kojoten mitunter dort größer werden, wo die Wölfe als ihre Konkurrenten erloschen sind).

Insgesamt lebten aber in Nordalaska weniger Arten als weiter im Süden. (Übrigens wurden auch in der Antarktis Reste von Dinosauriern der höheren Kreide gefunden, so von Theropoden, Hadrosauriern). Die meisten nordamerikanischen Dinosaurierfamilien der höheren Kreide haben Vorläufer in der Unterkreide Asiens. Vermutlich besiedelten sie Amerika über eine zeitweilig, insgesamt 3 x, erstmals vor 100 MA bestehende Landbrücke zwischen beiden Kontinenten (anstelle der heutigen Beringstraße). Von den Einwanderern aus Asien zogen einzelne Taxa in den Süden Nordamerikas, andere blieben im Norden.

Die Vegetation Nordalaskas bestand vor 75-70 MA aus Nadelmischwald mit sommergrünen Nadelhölzern und einem Unterwuchs aus Blütenpflanzen, Farnen, Palmfarnen [heutige Nadelwälder gedeihen in einem Temperaturspektrum zwischen 3 und 13 Grad mittl. Jahrestemperatur].

Vermutlich konnten die Dinosaurier im Winter ihren Stoffwechsel drosseln, benötigten dann weniger Nahrung (auch ohne echten Winterschlaf). Da einjährige Hadrosaurier nur etwa 11 % des adulten Gewichts und ca. 30 % der adulten Größe erreicht hatten, konnten sie keine langen Wanderungen nach Süden durchgeführt haben (Karibus wandern jedes Jahr nach Süden, ihre Jungen wachsen aber viel schneller!); die kleinen Jungen hätten nicht Schritt halten können. Vielleicht waren die nördlichen Hadrosaurier wie *Edmontosaurus* ähnlich genügsam wie heutige Dickhornschafe und verspeisten alles, was überhaupt fressbar war (südliche Dickhornschafe sind wählerischer) (Spektr. Wiss. 7/2005 S. 24).

Auch Zahnfunde sehr junger Hypsilophodonten sprechen dafür, dass die Saurier nicht nur den Sommer in dieser Region verbrachten (die kleinen Saurier hätten die langen Wanderungen von 2100 km nicht überstanden), sondern ganzjährig dort lebten. Neuerdings vermutet man aufgrund von Fossilfunden, dass Hypsilophodonten nicht in Herden lebten; wenn dies zutrifft, dürften sie ohnehin keine Wanderungen unternommen haben. Amphibien, Krokodile und lacertile Reptilien finden sich allerdings an den betreffenden Fundstellen in Alaska nicht; diese Tiere konnten sich

offenbar nicht an die Kälte adaptieren; weiter im Süden bildeten diese Gruppen dagegen einen erheblichen Anteil an der Gesamtfaua.

Fundstellen von Polarsauriern u.a. in der O-Kreide:

Seymour, Vega, James Ross Islands, Antarctica: Hadrosauridae, Ankylosauria, Hypsilophodontidae
Mangahouanga Stream, Neuseeland: Ankylosauria, Hypsilophodontidae, Carnosauria, Sauropoda, Mosasauria, Plesiosauria, Testudinata, Pterosauria
Kakanaut, Sibirien: Hadrosauridae, Troodontidae
Colville River, Alaska: Ceratopsidae, Hadrosauridae, Pachycephalosauria, Ornithomimosauridae, Dromaeosauridae, Hypsilophodontidae, kleine Carnosaurier; Marsupialia, Multituberculata, Placentalia; It.Sci. Rep. 9: 5384 (Prince Creek Formation, ob. Campan bis unt. Maastricht, Colville River Becken): Ceratopsia, Hadrosauridae (inkl. Lambeosaurinae), Dromaeosauridae, basale Ornithopoden, Pachycephalosauridae, Troodontidae, Tyrannosauridae. Paläobreite 74,5 +- 7,5 Grad.
Talkeetna Berge, Alaska: Ankylosauria, Hadrosauridae
Yukon Territory, Kanada: Hadrosauridae
Nordwestterritorium, Kanada: Aves, Hadrosauridae, Ceratopsidae
Bylot Insel, Kanada: Mosasauria, Plesiosauria, kleine Carnosaurier, Hadrosauridae, Aves (nach Sci. 295, 979).

Weitere allgemeine Angaben zu Polarsauriern – auch der Oberkreide – s. „Unterkreide“.

Im Jahr 2009 wurde eine diverse Dinosaurierfauna aus dem oberen Maastricht (68 – 65 MA) aus NW-Russland (Kakanaut; heute 62. Grad nördl. Breite, in der obersten Kreide 70. – 75. Grad nördl. Breite) berichtet; Zähne, kleine Knochenfragmente und Eischalenreste. Aufgrund der Fundsituation kann ausgeschlossen werden, dass exotherme Tiere wie Amphibien oder exotherme Reptilien dort lebten (die hätten dann auch nachweisbar sein müssen; sie fehlen auch im Campan/unt. Maastricht von Alaska; in der wärmeren Mittelkreide sowie vom Turon bis Coniac sind sie im arktischen Nordamerika noch nachweisbar, darunter Schildkröten und Krokodile). Die Eischalenfragmente belegen, dass sich die Dinosaurier in diesem Gebiet auch fortpflanzten. Die Begleitflora deutet auf ein gemäßigtes Klima mit mittlerer Jahrestemp. von 10 Grad C; kältester Monat im Mittel zwischen 0 und 6 Grad; Niederschlag 1500 bis 1700 mm/a, gleichmäßig über das Jahr verteilt. Für die o.g. exothermen Tetrapoden war das Klima wohl zu kalt.

Flora: über 50 Arten: *Ginkgo*; *Nilssonia*, *Encephalartos* – die beiden letztgenannten Arten stellenweise bestandbildend; Taxodiaceae, Cupressaceae, Pinaceae; 30 Angiospermentaxa, darunter Rosaceae (*Peculnea*), Lauraceae, Betulaceae (*Corylus*), Celastraceae, Platanaceae (*Platanus*), Cercidiphyllaceae, Fagaceae. Die Verfügbarkeit von Licht in der dunklen Jahreszeit stellte zwar einen wichtigen limitierenden Faktor dar (nur 4 der 10 Koniferentaxa waren immergrün), der hohe CO₂-Gehalt gegen Ende der Kreide erhöhte aber nach experimentellen Befunden die Produktivität immergrüner Pflanzen der Polarregionen.

Dinosaurier: dominierend Hadrosaurier (wie auch in Alaska und im oberen Maastricht SO-Russlands), Ankylosaurier indet.; Neoceratopsia indet. (erster Nachweis von Neoceratopsia außerhalb Nordamerikas im Maastricht); basale Ornithopoden indet. (ähnlich *Hypsilophodon*); Troodontiden; Dromaeosaurier (zwei Morphotypen, einer ähnlich *Dromaeosaurus*, der andere ähnlich *Saurornitholestes*), Tyrannosauriden; insgesamt 5 Morphotypen von Theropoden.

Im Vergleich zu nordamerikanischen Faunen fehlen nur die Pachycephalosaurier (nachweisbar im oberen Campan Alaskas). Da sie allerdings in den spätkretazischen Dinosaurierfaunen von untergeordneter Bedeutung waren, könnte es sein, dass sie in NW-Russland bisher noch nicht gefunden wurden (die Gesamtfaua beruht auf einer fossilreichen Linse von 6 m Ausdehnung!).

Die Theropodenfauna entspricht daher derjenigen Nordamerikas (O-Campan/U-Maastricht). Wichtiger ist aber noch, dass die Kakanaut-Fauna belegt, dass die Diversität der polaren Dinosaurierfauna gegen Ende der Kreide *nicht* zurückging. Und die Eischalenfragmente (von Hadrosauriern und nonavianen Theropoden) belegen, dass zumindest einige Dinosaurier wohl das ganze Jahr über im Norden lebten und auch an die Verhältnisse in der Polarnacht adaptiert waren; sie ernährten sich in dieser Zeit von immergrünen Koniferen und Angiospermen. Die Dinosaurierfauna ähnelt der etwa gleich alten Hell Creek Fauna im westlichen Nordamerika, die deutlich südlicher lag (dagegen bestehen Unterschiede zum späten Maastricht NO-Chinas und SO-Russlands, wo lambeosaurine Hadrosaurier dominierten, daneben auch Nodosauridae und Sauropoden vorkamen, während Ceratopsia offenbar komplett fehlten). **Diese starke Provinzialität der Faunen im späten Maastricht könnte der Anlass dafür sein, dass man bisher einen Rückgang der Diversität der Dinosaurier im Laufe des Maastricht vermutete und die tatsächliche Diversität unterschätzte, weil wegen der starken Regionalisierung nicht alle Dinosauriergruppen überall nachweisbar waren. Die Vermutungen einer graduellen Extinktion der Dinosaurier im späten Maastricht wären damit unzutreffend.**

Dies spricht dagegen, dass Kälte an sich (sei es vor der KTG oder infolge des Impaktes) zum Aussterben der Dinosaurier führte. Offenbar brach infolge der anhaltenden Dunkelheit nach dem Impakt die verfügbare Pflanzennahrung zusammen, so dass die herbivoren Dinosaurier verhungerten. Sie konnten zwar die winterliche Polarnacht überstehen, nicht aber die anhaltende Periode der Dunkelheit nach dem Impakt (Natw. Ru. 5/09, 495).

Nistverhalten von Dinosauriern:

Das Nistverhalten der Dinosaurier war vom Grad der geographischen Breite mit abhängig. Rezente Archosaurier, die geschlossene Nester bauen (wie Krokodile und Megapodidae unter den Vögeln) wählen spezifisches Sediment oder Material als Wärmequelle aus. Die Abwärme, die durch die bakterielle Zersetzung des organischen Materials entsteht, heizt das Nest auf. Auch Hadrosaurier und einige Sauropoden (Eier: Megaloolithidae) bauten Erdnester mit hohem Anteil organischen Materials. Zum Ausbrüten diente die Wärme aus dem Zerfall des organischen Materials.

Andere Sauropoden (Eier: Faveoololithidae) bauten mit Sand gefüllter Lochnester; hier diente die Wärme der Sonne oder möglicherweise auch geothermische Wärme als Wärmequelle.

Beide Nesttypen (Erdhügelnester und Lochnester) lieferten bis zu mittleren Breiten (ca. 47 Grad) ausreichende Inkubationswärme (dies sind 10 Grad weiter polwärts als heutzutage). Für ein Brüten über dem Polarkreis reichten derartige Nestkonstruktionen nicht aus; hier mussten die Eltern Hügelnester bauen und wahrscheinlich permanent die Gelege bebrüten. Diese Einschränkungen dürften die Ausbreitung der Dinosaurier in hohe Breiten beeinflusst und eingeschränkt haben: nur wer hierzu in der Lage war, konnte sich in hohen Breiten fortpflanzen. Hadrosaurier, Ceratopsia, Ankylosaurier, Troodontiden, Pachycephalosaurier, Tyrannosaurier, Dromaeosauriden) besiedelten Alaska und Sibirien und waren offenbar in der Lage, sich in der Oberkreide in hohen Breiten über die Landbrücke zwischen beiden Kontinenten auszubreiten. Dies setzte voraus, dass sie entweder Hügelnester mit viel organischem Material bauten, oder sogar selbst brüteten. Lochnester mit Wärmegewinnung durch Sonnenbestrahlung waren in diesen Paläobreiten nicht möglich.

--- Crocodylomorpha: Typ 2 oder 1

--- Ornithischia: Typ 1

--- Sauropodomorpha: Typ 2 oder 1

- *Lourinhanosaurus*: Typ 3 (ad Theropoda; Malm; genaue Stellung unklar)
- Therizinosauroida: Typ 3
- Oviraptorosauria: Typ 4
- Troodontidae: Typ 4
- Enantiornithes: Typ 4
- Ab jetzt: NEORNITHES
- Megapodidae: Typ 2 oder 1
- andere Neornithes: Typ 4

Typ 1: Gegrabene Nester (Sand) mit anorganischen Wärmequellen (Sonne, ?Geothermie)
(Lochnester)

Typ 2: Hügelnester, die Wärme durch mikrobiellen Abbau organischer Substanz nutzen

Typ 3: bedeckte Nester mit unklarer Neststruktur/Wärmequelle

Typ 4: zumindest teilweise offene Nester, ggf. mit Bebrütung

In hohen geographischen Paläobreiten (bis 76,7 Grad) finden sich nur Ootaxa der Familien Prismatoolithidae und Spheroolithidae, wobei beide auch in niederen Breiten angetroffen werden (Pr.: 19,95 – 76,7; Sp.: 22,45 – 76,7 Grad). Alle anderen Ootaxa erreichen nicht mal den 50. Breitengrad (Megaloolithidae: 18,30 - 44,85; Dendroolithidae: 26,7 – 48; Elongatoolithidae: 19,85 – 49,0; Faveoolithidae: 26,1 – 47,10 Grad).

(Sci. Rep. 8: 3170).

Weichgewebliche Strukturen, Biomoleküle, ? DNS:

In 68 MA alten Knochen von *Tyrannosaurus rex* aus der Basis der Hell Creek Formation konnten nach Dekalzifizierung feine transparente, hohle, noch flexible, parallel verlaufende, sich stellenweise gabelnde Blutgefäße isoliert werden; von den Endothelzellen sind noch die Zellkerne erkennbar, im Inneren der Blutgefäße befinden sich rötliche bis bräunliche korpuskuläre Elemente, zunächst als kernhaltige Erythrozyten interpretiert; diese lassen sich aus den Blutgefäßen in eine Lösung ausdrücken. Auch die fibröse dekalzifizierte Knochenmatrix zeigt Elastizität und Resilienz. Allerdings konnten gleichartige korpuskuläre Elemente auch in stark degradierten Knochen nachgewiesen werden, so dass sie nach neuer Auffassung ggf. doch keine Blutzellen darstellen könnten, sondern „Framboide“. Und auch die röhrenförmigen „Blutgefäße“ sind umstritten; sie könnten auf Biofilme zurückgehen, die Bakterien hinterließen, die in die Fossilien einwanderten; die Frage der flexiblen Röhren war daher (anno 2008) noch immer umstritten (Sci. 321, 623). Immerhin enthielten die vermeintlichen Erythrozyten viel Eisen, und die hohe Eisenkonzentration war auf diese winzigen Stellen, an denen sich diese erythrozytenartigen Strukturen fanden, begrenzt. Die chemische Zusammensetzung dieser Stellen unterschied sich von den anderen Knochenbereichen und vom umgebenden Sediment. Spektroskopische Untersuchungen sprachen für das Vorliegen von Häm (ein Hämoglobinmolekül enthält 4 Häms). Injizierte man Mäusen Extrakte der Dinosaurierknochen, bildeten die Mäuse Antikörper gegen das Hämoglobin von Truthühnern und Ratten – also hatten die Knochenextrakte eine hämoglobinartige Substanz enthalten, gegen die die Mäuse Antikörper entwickelten (Spektr. Wiss. 6/2011, 32).

Wenn man rezente Straußenknochen dekalzifiziert und in gleicher Weise behandelt, erhält man gleichartige Objekte. Isolierte Proteinfragmente aus den *Tyrannosaurus*-Knochen zeigten sogar

noch eine schwache Antigenizität. Daneben ließen sich Osteozyten mit vermutlichen Zellkernen und intakten Filipodien isolieren, die in ihrer ursprünglichen dreidimensionalen Form frei in der Lösung schwimmen (entsprechende Osteozyten waren – im Gegensatz zu Blutgefäßen – auch von Hadrosaurierknochen derselben Lokalität isolierbar). Bemerkenswert ist der Erhalt von Flexibilität, Dreidimensionalität, Resilienz und der originalen hohlen Natur der Blutgefäße. (Sci. 307, 1952). Es ließen sich sogar noch Reste vom Kollagen nachweisen, jedenfalls ähneln die Fasern dem Kollagen von Emus, und kurze Peptidsequenzen, die man isolieren konnte, sind kompatibel mit Kollagen. Mittels Gelelektrophorese wurden Hinweise auf Osteocalcin entdeckt; dies ist ein Protein, das bei der Knochenmineralisierung eine Rolle spielt. Antikörper gegen Osteocalcin reagierten mit der Knochenmatrix (wenn auch viel schwächer als mit rezentem Material). Allerdings gibt es auch kritische Stimmen: das Originalgewebe könnte durch Mikroben ersetzt worden sein; bei den vermeintlichen Osteozyten könnte es sich um Mikroben handeln, die in den Knochen eingedrungen sind, und nur durch eine C-14-Datierung des Materials könne eine rezente Kontamination durch Mikroorganismen ausgeschlossen werden (Sci. 314, 920; s.o.). Antikörper könnten sich auch unspezifisch binden und falsch-positive Ergebnisse liefern (Sci. 357: 1089).

Weitergehende Untersuchungen (u.a. unabhängige Bestätigung mittels Massenspektrometrie) erhärteten aber die Authentizität des Kollagens, und es konnten tatsächlich mittels Massenspektrometrie kurze Peptidsequenzen aus dem Kollagen gewonnen werden, die mit einem bestimmten Kollagentyp in Hühnerknochen korrelierbar sind; diese Untersuchungen wurden in mindestens drei Laboratorien und von zahlreichen Untersuchern wiederholt, so dass die Authentizität der kollagenähnlichen Proteinmoleküle in den Dinosaurierknochen gesichert ist (Sci. 316, 277 + 280). Über 90 % der Proteine in Knochen sind Kollagene; in der Evolution blieben die Kollagenproteine hochgradig konservativ; so beträgt die Übereinstimmung der Sequenz eines bestimmten Kollagens zwischen Krallenfrosch und Mensch 81 %, zwischen Rind und Mensch aber 97 %. Aufgrund der Peptidsequenzen des fossilen Kollagens konnte schließlich sogar ein Kladogramm erstellt werden, wobei das Kollagen von *T. rex* innerhalb der Archosaurier steht, näher zu den Vögeln (Huhn, Strauß) als zum Alligator. Damit war die Authentizität der Kollagenmoleküle endgültig und unwiderlegbar bewiesen; die Kollagenmoleküle hatten tatsächlich 68 MA „überlebt“ (Sci. 320, 499)! (Die Authentizität des Kollagens würde auch nicht infrage gestellt, wenn sich andere o.g. Strukturen als Framboide bzw. Reste von Biofilmen eingewanderter Bakterien herausstellen; s. Sci. 321, 623).

Im Gegensatz zu modernem Knochen ließ sich der Dinosaurierknochen auch durch überlange Inkubation in EDTA nicht komplett demineralisieren; beim verbleibenden Knochenmaterial handelt es sich um biogenes Hydroxylapatit, das offenbar über 68 MA unverändert erhalten blieb.

Der Proteinanteil in den Knochenextrakten lag bei durchschnittlich 0,62 % in kortikalem und 1,3 % im medullärem Knochen, allerdings bei erheblichen regionalen Unterschieden; aus manchen Knochenarealen ließen sich keinerlei Proteinreste gewinnen. Die Knochenextrakte reagierten mit Antikörpern gegen Hühnerkollagen (ELISA-Test), allerdings deutlich schwächer als moderne Knochenextrakte, aber mindestens 2 x so stark wie negative Kontrollen. Prinzipiell dasselbe gilt für Antikörper gegen Osteocalcin (s.o.). Behandelte man dagegen die Dinosaurier-Knochenextrakte zunächst mit Kollagenase, nahm die Reaktivität gegenüber den Kollagen-Antikörpern deutlich ab.

Das Überleben der originalen Proteinmoleküle über 68 MA wird mit folgenden Ursachen erklärt:
a) irreversible Vernetzung der Proteinmoleküle mit ähnlichen Molekülen, Mineralen oder exogenen organischen Komponenten. Die Verknüpfung der Moleküle könnte durch instabile Metallionen ausgelöst worden sein, die freie Radikale bildeten, die dann organische Moleküle zu

Polymeren verbunden. Die Metallionen können z.B. aus Hämoglobin und Myoglobin stammen. Nachdem die Proteine durch diese Reaktionen miteinander verknüpft waren, standen sie nicht mehr für zersetzende Reaktionsprozesse zur Verfügung

b) enge Verbindung zwischen Apatit und den organischen Molekülen im Knochen; dass biogener Apatit unverändert überlebte, setzt voraus, dass der Apatit von einer intakten organischen Phase geschützt wurde; Mineral (Apatit) und Kollagen stabilisierten sich also gegenseitig. Rezentere demineralisierter Knochen weist nach einigen Tagen bis Wochen keinerlei Kalzium auf; bei Dinosaurierknochen waren noch nach mehreren Monaten Demineralisationsbehandlung erkennbare Apatitkristalle vorhanden. Apatit wird außerdem in Gegenwart von Calcit (der hier im umgebenden Gestein vorhanden war) stabilisiert.

c) Knochen, die von Sandstein umgeben sind, haben größere Chancen, dass Gewebe oder Zellen erhalten bleiben, vermutlich weil die Porosität des Sandsteins dazu führt, dass zersetzende Enzyme und Flüssigkeiten abfließen können, während tote Organismen in nicht-poröser Umgebung oder im Ton länger diesen zersetzenden Einflüssen ausgesetzt werden. Die bei der Verwesung anfallenden aggressiven Flüssigkeiten können im Sandstein schnell versickern.

d) die Knochen waren frisch aus dem Gestein gewonnen und nicht konservierend behandelt; schon nach 1 ½ Jahren nahm die Menge sequenzierbaren Proteins ab.

Bei einem anderen *Tyrannosaurus rex* fand sich an einem Bruchstück des Oberschenkelknochens medulläres Knochengewebe (schnelle Knochenneubildung mit wirt verlaufenden Kollagenfasern; sehr faserhaltig, viele Blutkanälchen); dies findet sich nur bei eierbildenden Weibchen. Entmineralisierte man den kompakteren Bereich des Knochens, blieb Weichgewebe in Form von durchsichtigen, sich verzweigenden Röhren übrig, hohl und biegsam wie feine Blutgefäße; in einigen der Röhren teils kleine runde rote Gebilde, teils formlose Klumpen aus roter Substanz; außerdem Osteozyten (erkennbar an ihren bizarren Form) (Spektr. Wiss. 6/2011, 32).

Denselben Prozeduren wurden die Knochen eines 160000 bis 600000 J alten (Dat.spanne) Mastodons (*Mammuth americanum*) unterzogen; in ihnen fand sich deutlich mehr sequenzierbares Kollagenprotein (Sci. 316, 277 + 280).

Allerdings wurden einige der *T. rex*-Proteinsequenzen inzwischen als statistisch nicht signifikant zurückgenommen, was zu Zweifeln über die übrigen Ergebnisse geführt hat (Nat. 454, 1035). Andere Teams konnten die Ergebnisse nicht reproduzieren (Sci. 348: 1184; Sci. 357: 1089).

[Auch die angebliche PCR-Sequenzierung eines mitochondrialen Cytochrom-b-Genes aus 80 MA alten Dinosaurierknochen im Jahre 1994 beruht wahrscheinl. auf Kontamination (Sci. 268, 1191). Razemisierungsmessungen (die Razemisierung der L-Aminosäuren zur D-Form verläuft parallel zur DNA-Zersetzung; ab einem bestimmten Anteil von D-Aminosäuren kann man mit Sicherheit davon ausgehen, daß die DNA zersetzt ist und die gemessenen Sequenzen Kontaminanten sind) sprechen eindeutig gegen Dinosaurier-DNA. Nach Razemisierungsstudien ging man zunächst davon aus, dass DNA nur im Bernstein >50000/100000 J. erhaltungsfähig ist; im Jahr 2007 konnten allerdings aus Knochen extrahierte 0,8 MA alte DNS-Fragmente sequenziert werden].

Insgesamt wurden überhaupt die Befunde aus den *T. rex*-Knochen zunächst stark in Zweifel gezogen. Dies änderte sich, als von dem gleichen Team entsprechende Befunde aus einem 80 MA alten Hadrosaurierfemur (*Brachylophosaurus*) berichtet wurden, wobei das Material aber von unterschiedlichen Gruppen in verschiedenen Labors untersucht worden war. Der Knochen war mit sterilen Instrumenten geborgen worden. Nach der Demineralisation, die in zwei Labors mit im Detail etwas unterschiedlichen Methoden erfolgte, blieb ein Netzwerk übrig, das Strukturen enthielt, die folgendermaßen interpretiert werden bzw. so aussehen wie:

- weiche, transparente, flexible Gefäße (einige mit kugelförmigen Mikrostrukturen, andere gefüllt

- mit einer amorphen Masse, die degradierten Blutprodukten in Blutgefäßen aus modernem Knochen ähnelt),
- „Zellen“ mit langen Filipodia ähnlich Osteozyten in modernem Knochen (in heller Matrix); im Inneren Mikrostrukturen, bei denen es sich um Zellkerne handeln könnte; die Filipodien ließen Verbindungen zu anderen Knochenzellen erahnen
 - extrazelluläre, fibröse Matrix.

Die demineralisierte Matrix war nicht von demineralisierter Matrix frischer Straußenknochen zu unterscheiden.

Biochemische und immunologische Untersuchungen (mit Antikörpern) bestätigten in beiden Labors das Vorhandensein von Kollagen I, Elastin und Laminin (die beiden letztgenannten Proteine finden sich in Blutgefäßen). Antikörper gegen Straußen-Hämoglobin banden sich in situ an die Matrix, allerdings nicht an Extrakte aus den vermeintlichen Blutgefäßen.

Kladistische Untersuchungen der Kollagensequenz ergaben dann, dass dieses dem Kollagen von *T. rex* und Vögeln näher steht als anderen Reptilien und anderen Organismen. Mehrere Proteine, sowohl der Knochenmatrix wie der Blutgefäße, haben sich somit über 80 MA erhalten (Sci. 324, 578 + 626). Die Ergebnisse stießen jetzt – im Gegensatz zu den anfänglichen Berichten von *T. rex*-Knochen – nicht mehr auf Kritik und Zweifel, zumal die morphologischen Strukturen und organischen Moleküle bei *Brachylophosaurus* auch noch besser erhalten waren als bei *T. rex* (Spektr. Wiss. 6/2011, 32). Die Ergebnisse wurden in der Folgezeit nochmals sehr kritisch überprüft und sind inzwischen über jeden Zweifel erhaben (Sci. 355: 442).

Daneben konnte an den Zehen von *Rahonavis* in einer weißen, faserigen Substanz originäres alpha- und beta-Keratin nachgewiesen werden, und bei *Shuuvia deserti* fanden sich kleine weiße Fasern, bei denen es sich ebenfalls um Keratin und damit wohl um Federreste eines Daunenkleides handelte (Antikörpertests belegten das Vorhandensein reinen beta-Keratins) (Spektr. Wiss. 6/2011, 32). Insgesamt belegen damit die Studien, dass unter günstigen Umständen Biomoleküle bzw. deren Fragmente über viele Millionen Jahre überdauern können.

Neuere Untersuchungen an unspektakulären Dinosaurierknochen geben Hinweise darauf, dass Weichgewebserhaltung gar nicht so ungewöhnlich ist wie bisher angenommen: frisch aufgeschnittene nicht besonders gut erhaltene Dinosaurierknochen der Oberkreide zeigten unter dem Elektronenmikroskop völlig unerwartet Weichgewebe, das wie Kollagenfasern aussieht. Der tunnelmikroskopische Nachweis für 67nm-Bänderung ist diagnostisch für Kollagenfasern. Es fanden sich auch ovoide Strukturen (Erythrozyten) und (massenspektrometrisch) aminosäurentypische Elementverteilungen (Sci. 348: 1184; Natwiss. Ru. 2/2016: 83).

Es ist inzwischen unstrittig, dass alte Fragmente von Proteinsequenzen aus fossilen Knochen unter günstigen Erhaltungsbedingungen isoliert werden können, und inzwischen gelang es auch, Fragmente von Hämoglobin, Actin, Tubulin und Histonen aus Knochen von Dinosauriern und frühen Vögeln zu gewinnen (Sci. 355: 442; Sci. 357: 1089). So fanden sich Sequenzen von Fragmenten von acht verschiedenen Proteinen im Kontext von vermeintlichen Blutgefäßen, darunter Proteine wie Actin, Tubulin und Hämoglobin, die typischerweise mit solchen Gefäßen assoziiert sind (Sci. 357: 1089).

Methodisch etwas kritischer wird noch der Nachweis von Kollagensequenzen aus der Rippe eines 195 MA alten *Lufengosaurus* gesehen, weil die angewandte Nachweismethode nicht spezifisch

genug war; weitere Untersuchungen z.B. mit kollagenspezifischen Antikörpern sind geplant (Sci. 355: 442).

Inzwischen wurden auch die Mechanismen aufgeklärt, wie die Erhaltung von Proteinfragmenten und Weichgewebsstrukturen möglich ist: Durch chemische Reaktionen (die aber nur ablaufen, wenn Sauerstoff vorhanden ist) vernetzen sich die Proteine untereinander, bilden N-heterozyklische Polymere (AGEs und ALEs: Advanced Glycooxidation Endproducts und Advanced Lipoxidation Endproducts) und werden dadurch unangreifbar für Bakterien und enzymatische Abbauvorgänge. Selbst in 300 MA alten Knochen hat man inzwischen solche Reste gefunden. Sinngemäß dasselbe passiert, wenn man Knochen auf 45 bis 120 Grad erhitzt; Voraussetzung sind protein- und fettreiche Ausgangsstoffe und Sauerstoff. Bei Fossilien aus sauerstoffarmen (reduzierenden) Verhältnissen verschwindet dagegen das organische Material komplett. Günstige Rahmenbedingungen für die Bildung von AGEs und ALEs sind neben Wasserstoff, Sauerstoff auch Phosphate, leicht alkalische Bedingungen und Metallionen wie z.B. Eisenionen als Katalysatoren. Auf diese Weise ist die Erhaltung verschiedener weichgeweblicher Strukturen (z.B. Gefäßwände von Blutgefäßen) in terrestrischen, Süßwasser- und flachmarinen Ablagerungsräumen möglich. Die größten Chancen bestehen in braunem Hartgewebe von Wirbeltieren aus durch oxidative Prozesse (z.B. Eisenoxide) leicht gefärbten Sedimenten (Nat. Comm. 9: 4741).

Im Jahr 2019 wurde (basierend auf einem Knochen von *T. rex*) ein zweistufiger Mechanismus beschrieben, der für die Erhaltung der Biomoleküle und Gefäßstrukturen innerhalb dicht mineralisierter Skelettelemente (Knochen) verantwortlich ist und bereits kurz nach dem Tod des Tieres einsetzt. Dabei spielt zweiwertiges Eisen eine Schlüsselrolle, indem es rasch Arginin- und Lysinresiduen von Elastin und fibrillärem Kollagen (innerhalb der Blutgefäße und in ihrer unmittelbaren Umgebung) miteinander vernetzt. Der Prozess wird gefördert durch den oxidativen Stress, der durch die Freisetzung des eisenhaltigen Hämoglobins während der Hämolyse ausgelöst wird. Das Eisen bindet sich zunächst an eine metall-bindende Stelle des Kollagens (die normalerweise mit Calcium besetzt ist), wodurch Hydroxyl-Radikale entstehen, die sofort mit lokalen Amingruppen reagieren; es resultieren Aldol-Kondensation und die Vernetzung nahe beieinander liegender Proteinmoleküle. Außerdem könnten autoxydierte Kohlenhydrate mit terminalen Amingruppen von Lysin kondensieren, wodurch sich Ketoaldehyde bilden und ebenfalls Proteine vernetzt werden.

Auch in den Wänden moderner Blutgefäßgewebe bilden sich Eisenoxid-Hydroxyd-Präzipitate, wenn sie mit Hämoglobin inkubiert werden. In den fossilen Gefäßen finden sich große Mengen feinkristallinen Goethits ($\alpha\text{-FeO(OH)}$). Das Mineral bildete sich ausgehend von vielen winzigen Kristallisationskeimen (z.B. den Ca-bindenden Stellen). Unter sauren, hypoxischen postmortalen Bedingungen bildet sich viel mehr Goethit als Hämatit (pH 4: > 95 % Goethit; pH 5: > 80 % Goethit); bei neutralem pH ist die Löslichkeit von Goethit extrem gering. Feinkristallines Goethit bildet sich so entlang der Blutgefäße; später wird der pH-Wert im Fossil weitgehend vom Grundwasser und der starken Pufferkapazität der Knochenminerale bestimmt, wodurch ein nahezu neutraler pH-Wert gehalten und die Auflösung des Goethits vermieden wird. Außerdem könnte die Mikromobilisation von Apatitkristallen aus dem umgebenden Knochen zur Stabilisierung beigetragen haben.

Die Erhaltung der Proteine geht somit auf einen endogenen, von Eisen katalysierten Prozess und nicht auf einen exogenen, geologisch zu erklärenden Prozess zurück. Die Prozesse der Vernetzung der Proteine ließen sich an modernem Hühner-Kollagen experimentell nachvollziehen. Die starke

molekulare Vernetzung der Proteine erklärt die außergewöhnliche Widerstandsfähigkeit gegenüber mechanischer, biologischer und thermischer Degradation (Sci. Rep. 9: 15678).

Embryonalentwicklung von Dinosauriern

Die täglich angelegten Zuwachsstreifen der Zähne schlupfreifer Embryonen ermöglichen Aussagen zur Dauer der Embryonalentwicklung bis zum Schlupf. Vögel legen – im Vergleich zu anderen Sauropsiden – in Relation zu ihrer Körpergröße relativ große Eier. Diese gelten allgemein als ungünstig, weil sie mit verlängerter Embryonalentwicklung und entsprechenden Risiken einhergehen (Räuber, Umwelteinflüsse). Vögel kompensierten dies, indem sie die Entwicklung dadurch beschleunigten, indem sie für hohe, konstante Entwicklungstemperaturen sorgen, typischerweise durch Bebrüten. Die luftdurchlässige Eischale ermöglicht einen hohen Stoffwechsel und erhöht damit ebenfalls die Wachstumsrate der Embryonen.

Die Zahnbildung der Krokodile setzt nach 42 bis 52 % der gesamten Reifezeit im Ei ein. Unter Annahme der unteren Grenze von 42 % errechnete sich so eine Entwicklungszeit von 83 Tagen für *Protoceratops* (Eigröße 10 x 5,8 cm; die kleinsten bisher bekannten Eier eines non-avianen Dinosauriers; Volumen 178 ml, Eigewicht vorm Schlüpfen ca. 200 g) und von 171 Tagen für den Hadrosaurier *Hypacrosaurus* (Länge 9,1 m; Eier 18,5 x 20 cm, fast rund, Volumen 3900 ml, Embryonen 57 cm lang, Eigewicht vor dem Schlüpfen ca. 4,2 kg; Eivolumen beträgt 76 % des größten bisher bekannten Eivolumens bei Dinosauriern).

Dies ist wesentlich länger, als nach dem Entwicklungsmodus für Vögel rechnerisch zu erwarten wäre (40 Tage statt 83 Tage und 82 Tage statt 171 Tage) und liegt auf dem Niveau rezenter Reptilien (100 bzw. 154 Tage). Die Embryonalentwicklung der Ornithischia verlief damit ähnlich langsam wie bei modernen Reptilien. Unklar ist, wann sich die Entwicklung in der Vogellinie beschleunigt hat, möglicherweise erst bei den Neornithes. Die schnelle Embryonalentwicklung könnten den Vögeln im Vergleich zu den sich langsamer entwickelnden nonavianen Dinosauriern Vorteile in der Krisensituation der KTG verschafft haben. Lange Entwicklungszeiten wie bei Hadrosauriern schränkten auch die Auswahl der Brutgebiete ein, ermöglichten nur eine Brut pro Jahr und standen den für manche Gruppen angenommenen weiten jährlichen Wanderungen in die nahrungsreichen grünen arktischen Regionen im Wege (Natwiss. Ru. 4/2017: 195).

Biogeographische Aspekte in der Oberkreide:

Ging man bisher davon aus, daß sich Indo-Madagaskar vor 125 MA von Antarktika trennte, Südamerika vor 100 MA von Afrika und Madagaskar vor 85 - 90 MA von Indien sowie Südamerika von Antarktika im Oligozän, so sprechen paläogeographische Daten von Dinosauriern dafür, daß sich Afrika als erstes von Südamerika abtrennte, worauf die afrikanische Fauna im Verlauf der Kreide zunehmend endemisch wurde, während vorübergehende Verbindungen zwischen den anderen gondwanischen Landmassen eine relative Kosmopolitität der dortigen Faunen - vielleicht bis in die höchste Oberkreide - ermöglichten.

Der Superkontinent Pangäa teilte sich in der untersten Kreide zunächst in Gondwana und Laurasia. Gondwana splittete sich innerhalb kurzer Zeit in zwei Landmassen auf, nämlich (Südamerika + Afrika) und (Madagaskar/Indien + Antarktika/Australien). Die Aufteilung in

Südamerika und Afrika erfolgte in der mittleren Kreide, zwischen den beiden übrigen Paaren erst in der höheren Kreide.

Laurasia teilte sich in der M-Kreide in Asiamerika und Euramerica, und kurz danach vor ca. 100 MA dividierte sich Asiamerika in Asien und NW-Amerika und Euramerica in NE-Amerika und Europa.

Ceratosauroida und Allosauroida kamen im Jura und der U-Kreide in nördlichen und südlichen Kontinenten vor; in der Oberkreide wurden sie dann in Nordamerika und Asien durch große Coelurosaurier (die Tyrannosauroida) ersetzt. Titanosauride Sauropoden waren in der U-Kreide in Nord- und Südkontinenten verbreitet; in der O-Kreide wurden sie in Nordamerika und Asien fast vollständig durch die Hadrosaurier ersetzt. Die starke Vergrößerung der verschiedenen Dinosaurierformen in der Oberkreide Nordamerikas wird damit erklärt, dass sich der inneramerikanische Ozean zunehmend verkleinerte, Nordamerika wieder zu einem einheitlichen Kontinent wurde, das Klima dadurch kontinentaler wurde und dadurch größere (gigantotherme) Tiere einen Selektionsvorteil hatten. So entstanden Riesen wie *Tyrannosaurus* und *Triceratops*.

Faunenaustausch zwischen Kontinenten reduziert andererseits die faunale Differenzierung infolge der Isolation; ein solcher Faunenaustausch erfolgte in der Kreide besonders zwischen NW-Amerika und Asien über eine polnahe, bidirektionale Route. Spinosauriden und Hadrosaurier belegen einen Faunenaustausch über die Tethys.

Faunenwechsel der Dinosaurier in der Mittelkreide (etwa Cenoman-Turon-Grenze):

Vom Apt bis zum Cenoman wurde Gondwana von riesigen Theropoden wie den riesigen Carcharodontosauridae, Spinosauridae und dem bizarren Tetanuren *Bahariasaurus* besiedelt; ebenso lebten in der Mittelkreide Gondwanas riesige Sauropoden (große Titanosaurier wie *Argentinosaurus*, *Argyrosaurus*, *Paralititan*), basale Diplodocoiden (wie Dicraeosauriden und Rebbachisauriden, letztere Alb bis Cenoman Afrikas); in Nordafrika wurden Krokodile bis zu 12 m lang (*Stomatosuchus*, *Sarcosuchus*).

Gegen Ende des Cenoman erloschen die Carcharodontosauridae; Spinosauridae wurden selten, in Südamerika wurden sie durch die kleineren Abelisauroiden ersetzt; auch die großen pholidosauriden Krokodile, große basale Iguanodontier und Diplodocoiden fehlen in den Südkontinenten nach dem Turon. Nach dem völligen Erlöschen der Carcharodontosauriden und Fast-Erlöschen der Spinosauriden am Ende des Cenoman bestehen die Theropodengesellschaften Südamerikas, Madagaskars und Indiens aus vergleichsweise kleineren Abelisauroiden und diversen Tetanuren (wie Coelurosauriern). Die Diversifikation der Abelisauroiden begann zwar schon in der Unterkreide, wirklich häufig wurden sie aber erst in der Oberkreide (Abelisauridae: Alb bis Maastricht lt. BRI).

Die Veränderungen in der M-Kreide Südamerikas verliefen parallel zu entsprechenden Veränderungen in Nordamerika, wo die Carnosaurier (*Acrocanthosaurus* u.a.), die basalen Titanosauriformen und die großen basalen Iguanodontier des Apt während des Cenoman ersetzt wurden durch Hadrosaurier, Ceratopsia und Tyrannosauriden.

Man vermutet daher eine globale Krise, in deren Folge die vorbestehenden großen Theropoden und Sauropoden durch neue Gruppen mit zunächst kleinerer Körpergröße ersetzt wurden (Natwiss. 92, 226).

Überlebensverläufe/Sterblichkeit von Tyrannosauriden (Sci. 313, 158+213): Studien an zusammengeschwemmten Knochen und Skeletten zahlreicher (22) Individuen von *Albertosaurus sarcophagus* ließen Aussagen zum Überleben dieser Tyrannosauriden zu: die Sterblichkeit der frisch geschlüpften Tiere kann aus diesem Material nicht bestimmt werden, wird auf 50 bis 70 % geschätzt. Ab einem Alter von 2 Jahren (Länge dann 2 m) bis 13 Jahre (Länge dann 6 m oder 60 %) war die Sterblichkeit gering (3,5 % p.a.); die Tiere waren ab diesem Alter groß genug, dass ihnen kein anderer Beutegreifer nachstellen konnte. 70 % der 2-Jährigen erreichten das Alter von 13 Jahren. [Auch spätjuvenile und jungadulte große rezente Landsäuger weisen eine niedrige Sterblichkeit auf].

Zwischen 14 und 23 Jahren stieg die Mortalität dann auf 22,9 % p.a.; mit der sexuellen Reife traten sich neue Gefahren auf (Kämpfe der Männchen um Weibchen usw.). Auch dies findet sich auch bei modernen Tieren wie einigen Vögeln, großen Huftieren und marinen Säugern; Gründe sind physiologische Anforderungen der Eiablage und Brut, Fasten, Stress im Kampf mit Rivalen, erhöhtes Risiko, einem Beutegreifer zum Opfer zu fallen. Bisswunden an Schädeln von innerartlichen Kämpfen sind bei Tyrannosauriern weit verbreitet. Die sexuelle Reife dürfte bei *Albertosaurus* nach Knochenuntersuchungen zwischen 14 und 16 Jahren eingesetzt haben, da sich ab diesem Zeitpunkt die Wachstumsraten verlangsamen. Nur etwa 25 % der geschlüpften *Albertosaurus* erreichten somit die Geschlechtsreife und wegen der hohen Mortalität von 23 % p.a. dürften aber nur wenige Individuen die Geschlechtsreife mehrere Jahre überlebt haben.

Auch danach blieb die Sterblichkeit sehr hoch, es fand sich nur ein 28 Jahre alter *Albertosaurus* (10,1 m lang). Ähnliche Sterblichkeitsverläufe fanden sich bei den Tyrannosauriden *Tyrannosaurus*, *Gorgosaurus*, *Daspletosaurus*. Maximalalter waren: 28 J., 22 J und 26 J. für die drei Taxa. Der mit 28 J älteste *T. rex* zeigte deutliche Anzeichen von Seneszenz und altersbedingten Krankheiten. Nur etwa 2 % aller Individuen lebten lange genug, um die maximale Größe und das maximale Alter der jeweiligen Art zu repräsentieren, daher waren diese echten Giganten unter den Tyrannosauriden sehr selten.

Ähnliche Sterblichkeitsmuster finden sich heute bei langlebigen Vogelarten und Säugern. Krokodile zeigen dagegen eine hohe Sterblichkeit in jungen Jahren, weil sie noch relativ lange als Beutetiere infrage kommen. Bei *Albertosaurus* gibt es dagegen nur wenige Hinweise auf Kannibalismus. Langlebige, große Vogelarten und Säuger erreichen dagegen die Schwellengröße, ab der sie nicht mehr so sehr als Beutetiere dienen, schneller als Krokodile und exotherme Reptilien, daher ähneln sich die Sterblichkeitsmuster von großen Vögeln und großen Säugern und Tyrannosauriden. Kleine Vögel dienen zeitlebens als Beutetiere und zeigen daher über ihre gesamte Altersspanne eine hohe Sterblichkeit.

Dinosaurier im ob. Maastricht der Hell Creek Formation (65 – 67 MA):

Avisaurus archibaldi (Vogel, Enantiornithines)

Theropoden: *Aublysodon*, *Tyrannosaurus rex*, *Ricardoestesia*, *Ornithomimus*, Ornithomimidae indet.; ? *Chirostenotes* aus der nahen Verwandtschaft des asiatischen *Oviraptor*; *Troodon*; *Dromaeosaurus*, ? *Velociraptor*, Dromaeosauridae indet. (2 Arten); Mononykinae incertae sedis

Ornithischia: ? *Thescelosaurus*; Hadrosaurier: *Edmontosaurus regalis*, *E. annectens* (= *Trachodon* = *Anatosaurus annectens*); ***Anatotitan copei***; ? *Parasaurolophus walkeri*; Pachycephalosaurier: *Pachycephalosaurius*, *Stegoceras*, *Stygmoloch*, ? *Paronychodon* (Zahntaxon eines vermeintlichen Pachycephalosauriers); Ankylosaurier: *Ankylosaurus*, ? *Edmontonia*; Ankylosauridae indet.; Ceratopsia: *Triceratops horridus*, *Torosaurus latus*.

Geschätzter Anteil der Dinosaurier-Familien: Ceratopsidae 61 %; Hadrosauridae 23 %, Ornithomimidae 5 %; Tyrannosauridae 4 %; Hypsilophodontidae 3 %; Dromaeosauridae 2 % (nur Zähne), Pachycephalosauridae 1 %, Troodontidae 1 % (nur Zähne).

vöge-vöge okre

VÖGEL:

Nach Schätzungen könnten zu Beginn der Kreide 200 Vogelarten gelebt haben, gegen Ende bereits 2000. Die dominierenden Vögel der Kreide waren U-KL Enantiornithes (70 %) und U-KL Ornithurines (20 %) (Ornithuromorpha außerhalb der Kronengruppe); beide traten in der unteren Kreide auf, erfuhren in der Kreide eine erhebliche Radiation, erreichten aber nicht das Tertiär. Allerdings gibt es bisher auch keine Belege für ein Aussterben dieser Gruppen an der KTG bzw. dass die Vögel an der KTG einen "genetischen Flaschenhals aus neornithischen Übergangs-Küstenvögeln" durchliefen, wie manchmal behauptet wird. Die Enantiornithes und div. ornithurische Linien wie die Hesperornithiformes und Ichthyornithiformes starben wahrscheinlich schon vor der KTG aus, da diverse Linien schon im Maastricht nicht mehr nachweisbar sind. Berichte von Hesperornithiformes aus dem Eozän sollen auf Fehldeutungen beruhen. Mehrere moderne neornithische und neognathische Vogellinien (Neornithes = Palaeognathae + Neognathae) waren schon in der Oberkreide präsent. Alle diese Befunde sprechen gegen einen "Bottleneck" mit massiven Extinktionen an der KTG; nur kreidespezifische Vogelgruppen starben aus, und das wahrscheinlich schon vor der KTG!

Der hohe Norden war zu Beginn der Oberkreide nur von ornithurinen Vögeln (*Tingmiatornis arctica*, Turon, 90 MA; 71. Grad nördl. Paläobreite) besiedelt, was physiologische Gründe (z.B. schnelleres Wachstum) haben könnte. Allerdings lebte dieser in einer sehr warmen, eisfreien Phase (ca. 14 Grad Jahresdurchschnittstemperatur). Die Abkühlung des Klimas im Laufe der Oberkreide könnte die schneller wachsenden ornithurinen Vögel bevorzugt haben.

Aus der ob. O-Kreide (ob. Campan oder unt. Maastricht) Südfrankreichs stammen Fragmente des bisher größten Kreidevogels (*Gargantuavis*), der auf jeden Fall *Hesperornis* (1,8 m) übertrifft. Genaue Größe nicht ermittelbar, könnte der von Kasuaren oder Straußen entsprechen; ca. 140 kg, flugunfähig. **Erster Beleg für die Koexistenz von großen Laufvögeln und Dinosauriern.**

Im Myanmar-Bernstein fand sich ein Federtyp („rhachis-dominierte Feder“), den man auch schon aus Federabdrücken der Jehol-Biota vermutet hatte, aber erst die Erhaltung im Bernstein erlaubte eine nähere Analyse. Es handelt sich um einen Federtyp, den es heute nicht mehr gibt, und dem offenbar ein anderer Entwicklungsmechanismus zugrunde liegt als den modernen Federn (Sci. Rep. 9: 18018).

a) nahe Vogelverwandte sowie vogelähnliche non-aviale Theropoden der Oberkreide

(Taxa, die noch vor einigen Jahren und/oder manchmal auch noch heutzutage zu den Vögeln gestellt wurden/werden):

aa) Alvarezsauridae: Mononykinae, Patagonykus, Alvarezsaurus: s.o. unter „Alvarezsauridae“

ab) Unenlagiine Dromaeosauridae:

In 90 MA alten Schichten (Turon bis Coniac) Patagoniens wurde der Dromaeosauride *Unenlagia comahuensis* gefunden, der zwischen dromaeosauriden Coelurosauriern und *Archaeopteryx* steht.

Kladistisch gilt er als Relikt jener Linie, die abzweigte unmittelbar bevor die vollständig befederte und fliegende Linie entstand, die zu *Archaeopteryx* und den echten Vögeln führt. Der kleine Theropode verbindet eine Mischung primitiver coelurosaurider und abgeleiteter vogeltypischer Merkmale, u.a. ein knöcherner Fortsatz, der nur bei *Archaeopteryx* vorkommt. *Unenlagia* ist der vogelähnlichste Dromaeosauride der O-Kreide und könnte die Schwestergruppe aller Aviales sein. Die Anatomie der Vordergliedmaßen deutet darauf, daß die vogeltypische Art und Weise der Faltung der Vordergliedmaßen sowie die Fähigkeit, die Vordergliedmaßen stark anzuheben (wie für das Fliegen erforderlich) sowie bestimmte vogeltypische Exkursionen der Vordergliedmaßen, schon bei bodenlebenden, nicht fliegenden theropodischen Vorfahren vorhanden waren. Ob *Unenlagia* Federn trug oder gar in irgendeiner Weise fliegen konnte, ist unbekannt. Speziell der kräftige Hub der Vordergliedmaßen bedeutet aber eine Präadaptation für kräftigen Flatterflug; er spricht gegen die Annahme, daß bei der Entwicklung des Vogelfluges ein Stadium des Gleitfluges durchschritten werden mußte. Möglicherweise wurden die Arme der Vogelvorfahren nicht nur zum Beutefang, sondern zur Kontrolle der Gleichgewichtsbalance beim schnellen Laufen und Springen eingesetzt. Die Entstehung der Flugfähigkeit beruht dann mehr auf Änderungen der Körperproportionen (verlängerte Vorderbeine, Reduktion von Körpergröße und -masse) als auf einer Akquisition neuer spezifischer knöcherner oder muskulärer Merkmale. Die Vorfahren der Vögel wären – folgt man der Auffassung von *Unenlagia* als direkter Schwestergruppe - bipede, laufende, bodenlebende Theropoden, die ihre Arme nicht nur zum Beutefang, sondern auch zur Balance und Kontrolle der Körperposition beim Laufen und Springen benutzten. (Seit den Maniraptorenfunden aus China wie z.B. Microraptinen gilt die Bodenläuferhypothese aber als überholt).

Eine ältere kladistische Untersuchung stellte *Unenlagia* direkt neben *Archaeopteryx*, so daß er zu den Vögeln (Aves) zu stellen wäre (s.u.). Vogeltypisch sind u.a. die Orientierung der Schultergelenksfacette an der Scapula (bei Dinosauriern nach hinten und unten, bei *Arch.* zur Seite gerichtet; ermöglicht die Bewegung des Oberarms in einer für den Schlagflug benötigten Weise nach oben und unten: vogelartiges Schultergelenk, Präadaptation für späteren Schlagflug).

ac) *Rahonavis*

Aus der Oberkreide (? Campan) Madagaskars wurde 1998 ein sehr primitiver, *Archaeopteryx*-ähnlicher vermeintlicher „Vogel“ beschrieben (*Rahonavis*), der kladistisch zunächst direkt über *Archaeopteryx*, aber noch unterhalb von *Iberomesornis*, *Enantiornithes* und *Patagopteryx* aufgestellt wurde.

Rahonavis weist ein Mosaik aus Theropoden- und Vogelmerkmalen auf. Ein robuster, hyperextendierter zweiter Finger der Hinterfüße ist ansonsten nur für Troodontidae und Dromaeosauridae charakteristisch. Langer, knöcherner Schwanz wie *Archaeopteryx*. Sechs Sakralwirbel (einer mehr als bei *Arch.* und den meisten Theropoden), vogelähnliches Synsacrum, vogeltypische Vorderextremität; Beckenbau ähnlich *Arch.* und *Unenlagia*, proximodorsaler Fortsatz hinter dem Iliacalgelenk wie bei *Unenlagia*, *Arch.*, *Enantiornithes*, *Iberomesornis* und *Confuciusornis*; primitiver Fuß (ohne Fusion der Metatarsalia) mit hyperextendierter 2. Zehe und sichelähnlicher Klaue wie bei Dromaeosauridae und Troodontidae (Sichelkralle wie bei *Velociraptor*). Rückenwirbel mit akzessorischen Gelenken (spezifisches Merkmal von Theropoden und Sauropoden, ansonsten nur bei *Patagonykus*). Bau der pneumatischen Foramina in den Rückenwirbeln wie bei einigen Enantiornithinen. Rabengroß, extrem leichter Körperbau, räuberische Lebensweise, vermutlich guter Flieger (nicht ganz sicher). *Rahonavis* war ein lebendes Fossil der späten Oberkreide.

Eine neue kladistische Analyse stellt *Rahonavis* allerdings in eine gondwanische Unterfamilie der Dromaeosauriden, die UF Unenlagiinae, die ansonsten aus der Oberkreide Südamerikas (Cenoman bis oberste O-Kreide) belegt ist; *Rahonavis* stellt dabei die Schwestergruppe von

Unenlagia aus Argentinien (Nat. 437, 1007); die lange Vorderextremität von *Rahonavis* wäre somit eine isolierte, von den Vögeln getrennte Entwicklung innerhalb (!) der Unenlagiinae. Letztere sind eine auf Gondwana beschränkte, basale Linie innerhalb der Dromaeosauridae].

b) Basale Vögel der Oberkreide unterhalb der Ornithurae

Noch kurz vor der KTG lebten primitive Vögel aus der frühen Radiation der Avialae, die noch unterhalb der Pygostylia stehen, z.B. *Balaur* aus dem ~ U-Maastricht von Rumänien. Kladistisch oberhalb von *Archaeopteryx*, aber unterhalb der Pygostylia. Wurde ursprünglich als Dromaeosauridae klassifiziert. Flugunfähig, 2 m lang aufgrund des langen Schwanzes. Lebte auf einem Inselarchipel mit verzweigten Dinosauriern und jagte wahrscheinlich Beute, die größer war als er selbst. Zu der Art gehört das vollständigste Skelett eines Theropoden aus der europäischen Mittel- und Oberkreide.

ba) Enantiornithes

Die **Enantiornithes** begannen im Valangin mit kleinen sperlingsgroßen bezahnten Formen mit deutlich verbesserten Flugeigenschaften (s. U-Kreide); in der O-Kreide erreichten sie Größen mit über 1 m Flügelspannweite (*Enantiornis*; F. Enantiornithidae, Maastricht von NA, SA, AU); andere wurden zahnlos (*Gobipteryx*). Enantiornithes erloschen erst an der KTG (PNAS 108, 15253).

Aus dem Maastricht Transsylvaniens (Rumänien) wurde eine zerstörte, zusammengespülte Nistkolonie von enantiornithinen Vögeln berichtet (80 x 50 x 20 cm großer Gesteinsbrocken, zu 70 bis 80 % aus Schalenbruchstücken bestehend, daneben einige intakte Eier sowie Knochen juveniler und adulter Vögel). Die Kolonie der Bodenbrüter muss durch eine plötzliche Überflutung zerstört worden sein; die Reste wurden dann in einem kleinen Teich zusammengespült. Das Setting wie auch die Größe/Dichte der Kolonie sprechen für eine Nahrungssuche dieser Vögel im aquatischen Kontext. Auch bisher gab es schon Anzeichen dafür (z.B. Mageninhalt), dass jedenfalls einige Enantiornithes im Wasser nach Nahrung suchten. Das Leben in großen Nistkolonien impliziert auch gutes, kräftiges Flugvermögen, denn nur durch weite Flüge kann der hohe Nahrungsbedarf einer solchen Kolonie gedeckt werden. Für zumindest einige größere Enantiornithes (wie *Enantiornis*, *Martinavis*) wurde schon immer ein kraftvolles Flugvermögen angenommen.

(Bisher waren nur sehr wenige Eier von Kreidevögeln bekannt, über Nistgewohnheiten überhaupt nichts) (Natwiss. 99, 435).

In burmesischem Bernstein (Cenoman, 99 MA) fanden sich zwei exzellent erhaltene Flügel (mit Federn) von nestflüchtenden Schlüpflingen (wahrscheinlich) von **Enantiornithes**. Bau der Federn bereits modern. In einem anderen Bernstein derselben Fundgegend fand sich ein wenige Wochen altes Jungtier eines Enantiornithes. Erhalten sind der größte Teil des Kopfes, Hals, ein Flügel, ein Fuß mit Klauen, Teile des Schwanzes. Im Gegensatz zu modernen Vögeln hatte das Küken bereits den kompletten Satz Flugfedern auf den Flügeln. Es muss also – im Gegensatz zu modernen Vögeln – bereits kurz nach dem Schlüpfen flugfähig gewesen sein. Außerdem findet sich eine spärliche filamentöse Körperbedeckung, die an „Protofedern“ der Theropoden erinnert. Füße wie bei modernen Vögeln mit Schuppen bedeckt. Insgesamt gleicht die Befiederung der Enantiornithes den modernen Vögeln (Nat. 546: 332; Natwiss. Ru. 2/2018: 82). Im Jahr 2019 wurde ein befiederter Fuß eines Enantiornithes aus burmesischem Bernstein beschrieben (Nat. Comm. 9: 927).

Außerdem fand man im burmesischen Bernstein einen kompletten Fuß eines enantiornithinen Vogels mit einer extrem verlängerten mittleren Zehe (ähnlich dem Mittelfinger bei einem Aye-

Aye), für die es kein Äquivalent bei modernen oder fossilen Vögeln gibt, wohl als Greifwerkzeug, um Nahrung aus Baumstämmen zu pulen. Das Tier selbst, von dem sich auch noch eine Flügelspitze fand, war kleiner als ein Spatz (*Elektorornis*) (Spektr. Wiss. 9/19: 8).

Ein anderer Fuß mit verlängerten Klauen wie bei modernen Greifvögeln aus dem burmesischen Bernstein deutet auf einen enantiornithinen Vogel, der als kleiner „Greifvogel“ wohl in der Luft Insekten jagte. Dies widerspricht der klassischen Vorstellung, dass Enantiornithes weitgehend auf Bäumen lebten, Ornithuromorpha dagegen auf dem Boden (Sci. 9: 15513).

Interessanterweise waren alle taxonomisch zuordnungsfähigen Vogelreste im burmesischen Bernstein den Enantiornithes zuzuordnen, so dass vermutet, dass auch die nicht so seltenen Federn von Enantiornithes stammen (Sci. 9: 15513).

baa) *Oculudentavis* (Bernstein, Myanmar)

Kleinster fossiler Vogel; nur Schädel erhalten (7,1 mm lang). Gewicht geschätzt 2 g (wie der kleinste moderne Vogel, die Bienenelfe *Mellisuga helenae*); dies entspricht einem Sechstel des Gewichts des bisher kleinsten fossilen Vogels (Unterkreide). Die kleinsten nonavianen Dinosaurier wogen dagegen um 500 g (Oberkreide). Sehr kleine Vögel gab es somit schon viel früher als bisher angenommen.

Kladistische Position unklar, entweder Enantiornithine oder basaler stehend (zwischen *Archaeopteryx* und *Jeholornis*). Tagaktiv; Kiefer mit sehr vielen kleinen Zähnen (viel mehr Zähne als alle anderen Vögel jener Zeit; ca. 46 im Oberkiefer, ca. 60 im Unterkiefer), wobei die Zähne weit nach hinten reichen, bis unter das Auge. Zahnform und -größe recht variabel. Auch die Zunge ist erhalten. Wahrscheinlich Beutegreifer, der sich von Wirbellosen wie Insekten und Würmern ernährte (und nicht von Nektar wie die kleinsten modernen Vögel).

Oculudentavis unterscheidet sich von anderen Vögeln durch robustere Knochen und proportional vergrößerte Sinnesorgane, wobei es unklar ist, ob diese Merkmale auf Spezialisierung beruhen oder aufgrund von physiologischen Grenzen im Rahmen der Miniaturisierung. Beide Mechanismen könnten den verstärkten Schädel sowie die proportional großen Augen erklären. Daneben finden sich Merkmale, die sonst bei Dinosauriern und Vögeln nicht angetroffen werden, aber bei Eidechsen, so die Form der skleralen Knöchelchen (dadurch kleine Pupille: Hinweis auf Tagaktivität) und die Verankerung der Zähne (nicht in Alveolen, sondern seitlich am Kiefer befestigt). Der äußere Ring der Außenhöhle besteht aus 14 löffelartig geformten Knöchelchen (wie bei Eidechsen).

Da extreme Verkleinerung vor allem in isolierten Lebensräumen angetroffen wird, spricht dieser Fund dafür, dass der Bernstein von Myanmar auf Inseln gebildet wurde (Nat. 579: 199).

Ornithuromorpha:

bb) Patagopterygiformes

Für einen 80 MA (Santon) alten Laufvogel aus Argentinien (*Patagopteryx*: huhngroß, sekundär flugunfähig), dessen systematische Stellung sehr unsicher ist (lange geographische Isolation Südamerikas!), wurde eine eigene O Patagopterygiformes aufgestellt. Körperbau mit Anklängen

an Theropodenvorfahren. Kladistisch (evtl. ebenso wie *Vorona* aus der O-Kreide Madagaskars, der aber nur sehr unvollständig bekannt ist) weiter abgeleitet als die Enantiornithes, aber unterhalb der Ornithurae.

Patagopteryx: hühnergroß, flugunfähig, Beine sehr kräftig ausgebildet, Flügel zu klein zum Fliegen; bodenlebend, aber keine Anpassungen an schnellen Lauf oder Großwuchs

Alamitornis: Los Alamos Formation (Oberes Campan bis Maastricht), Argentinien

Osteologische Untersuchungen an *Patagopteryx* und Enantiornithes, die beide phylogenetisch noch unterhalb der Ornithurae stehen, weisen auf langsames Wachstum (nach einem Jahr noch nicht ausgewachsen!) sowie - aufgrund zyklischer Knochenbildung - noch nicht komplette, klassische Homoiothermie hin. Demnach wäre die klassische endotherme Homoiothermie erst zeitlich deutlich nach Akquisition der Federn und verbesserter Flugfähigkeit entstanden. **Das Wachstum der Enantiornithes dürfte 4 - 5 Jahre gedauert haben.**

bc) *Gargantuavis* (riesiger Laufvogel aus dem ob. Campan/unt. Maastricht Frankreichs, evtl. straubengroß, s.o.). Ad Ornithothoraces. Femur zeigt Ähnlichkeiten zu den Gastornithidae.

Nur durch wenige fragmentarische postkraniale Elemente bekannt; es gab sogar Annahmen, es könne sich um einen Flugsaurier handeln; histologische Untersuchungen des Knochens bestätigten aber die Vogelnatur. Phasenweises Wachstum; mindestens 70 % des Knochens wurden rasch gebildet (schnelle Wachstumsphase), die restlichen 30 % in jährlichen Zyklen; auch nach 10 Jahren war der Vogel noch nicht ganz ausgewachsen, wuchs aber wohl nur noch langsam. Ähnliches Wachstumsverhalten findet sich bei den ausgestorbenen Dinornithiformes wie Emeidae (*Eurapteryx*, *Anomalopteryx*) und *Megalapteryx* sowie dem rezenten Kiwi in Neuseeland. Auch Emeidae benötigten mindestens ein Jahrzehnt, bevor sie ausgewachsen waren. Man vermutet, dass dieses verzögerte, phasenweise Wachstum eine Anpassung an knappe Ressourcen auf Inseln ist; das Phänomen findet sich auch bei anderen Vertebraten auf Inseln, so dem ausgestorbenen Inselboviden *Myotragus balearicus* und dem flugunfähigen Inselvogel *Pezophaps solitaria* (Rodrigues). Auch *Gargantuavis* lebte auf einer Insel (der Ibero-Amerikanischen); zur gleichen Zeit herrschten dort semiaride und stark saisonale Klimaverhältnisse. Für Kiwis nimmt man an, dass das verzögerte Wachstum eine Antwort auf Temperaturschwankungen im Miozän ist (Natwiss. 101: 447).

c) Stamm-Ornithurae (außerhalb der Kronengruppe der rezenten Vögel)

c1) Die Hesperornithiformes (bezahnt, tauchend, sekundär flugunfähig, bis 1,8 m groß, langer Hals, kräftige Beine) erloschen an der KTG. Tauchende Lebensweise, Brustbein noch vorhanden, Kiel und Flügel zurückgebildet, bei *Hesperornis regale* (1,8 m, Nordamerika) fast vollständig. Er schwamm mit mächtigen Schlägen seiner breiten Schwimfüße. Langer Schnabel mit spitzen, scharfen Zähnen (Beute: Fische, Kopffüßer). *Baptornis*, *Hesperornis* waren die größten Hesperornithiformes.

Hesperornithiformes vom ob. Alb bis Maastricht (KTG) mit *Enaliornis* (ob. Alb bis Cenoman), *Parahesperornis* (Santon), *Hesperornis* (Santon bis unt. Campan), *Baptornis* (Santon-Maastricht) (nach Sepk.-Datei). Familien nach BRI: Enaliornithidae: Alb bis Cenoman (EU, NA), Baptornithidae: Santon bis Campan (NA, SA), Hesperornithidae: Santon bis Maastricht (NA, SA); alle marin, fischfressend.

c2) Im Jahr 2000 wurde aus ca. 80 MA alten Schichten der Mongolei (?Campan) ein dreidimensional erhaltener Ornithurae (*Apsaravis ukhaana*) beschrieben (s. Nat. 409, 181), der besterhaltene mesozoische Ornithurae (neben *Hesperornis* und *Ichthyornis*). Der Fundlage nach lebte er in einem rein kontinentalen Habitat, wies keinerlei Merkmale von Küstenbewohnern auf und steht damit der Hypothese entgegen, die Ornithurae wären zunächst auf Küstenhabitats beschränkt geblieben (ökologische Bottleneck-Hypothese). Kladistisch stellt *Apsaravis* die Schwestergruppe der (Aves + Ichthyornithiformes) dar und steht bereits über den Hesperornithiformes als basalste Ornithurae. Nach anderen Kladogrammen (Sci. 312, 1643; Nat. 433, 307) ist *Apsaravis* aber nur ein weit abgeleiteter Ornithuromorpha, der direkt unterhalb der Ornithurae (und der Hesperornithiformes, mit denen die Ornithurae i.e.S. beginnen) steht.

Bemerkenswert ist aber die Mosaikkombination aus fortschrittlichen Aves-Merkmalen (insgesamt 27 Ornithurae-Merkmale) und Plesiomorphien, die in Enantiornithinen und anderen basaleren Theropoden gefunden werden; 12 Merkmale galten bisher als enantiornithes-spezifisch. Da viele Enantiornithinen nur bruchstückhaft bekannt sind und die Einordnung bei den Enantiornithinen z.T. auf Merkmalen beruht, die mit *Apsaravis* nun auch bei Ornithurae nachgewiesen sind, könnte es sein, dass der Enantiornithinenstatus mancher Kreidevögelfragmente, die bisher bei den Enantiornithinen eingeordnet wurden, zu hinterfragen ist. Schließlich könnte die Dominanz der Küstenvögel unter den fossil erhaltenen Ornithurae eine Folge der verbesserten fossilen Erhaltungsmöglichkeiten in derartigen Habitaten sein. Jedenfalls deutet *Apsaravis* darauf, dass es sich bei den Ornithurae der Kreide keinesfalls nur um Bewohner von Küstenhabitats gehandelt hat; die Fundsituation dieses Ornithuren in rein kontinentalen Ablagerungen spricht auch gegen die ökologische Flaschenhalshypothese, dass die Ornithurae der Oberkreide auf küstennahe Strandbiotope beschränkt waren (und nur diese Übergangs-Strandvögel die KTG überlebten).

Nichtsdestotrotz reicht *Apsaravis* keinesfalls aus, um die Hypothese, dass es Küstenvögel waren, die die KTG überlebten und aus denen sich die meisten Ordnungen der rezenten Vögel entwickelten, definitiv zu widerlegen. *Apsaravis* ist nicht verwandt mit irgendeiner modernen Vogelordnung und macht damit auch keine Aussagen, welche Vogeltypen letztlich die KTG überlebten (außer den Charadriiformes – Regenpfeiferartigen – und neuerdings den Anseriformes kann keine rezente Vogelordnung sicher bis vor die KTG rückdatiert werden). Die Küstenvögel könnten also nach wie vor einen entscheidenden Flaschenhals bei den Morphotypen der Vögel dargestellt haben; bei den Vögeln des frühen Paläozäns dominiert jedenfalls der Morphotyp von Küstenvögeln (Nat. 414, 507). Andererseits sprechen phylogenetische Aspekte gegen die „Küstenvögel-Hypothese“ als Flaschenhals der Vogelentwicklung an der KTG, aus dem sich alle rezenten Vogelordnungen entwickelt haben sollen: in diesem Fall müsste die Küstenvogel-Morphologie die kladistisch basale Morphologie aller rezenten Vogelordnungen darstellen; alle molekularen und morphologischen Stammbäume stellen aber „Landvögel“ wie Ratites, Seriemas, Galliformes und Anseriformes an die Basis der rezenten Vögel (=Aves), und die Charadriiformes (auf die sich die Küstenvögel-Hypothese bezieht) stellen weiter abgeleitete Formen innerhalb der Aves dar. Wenn aber die Charadriiformes –was nicht mehr bestritten wird- schon in der Oberkreide vorhanden waren, so müssen auch die kladistisch basaleren Taxa wie Ratites, Galliformes und Anseriformes schon vor der KTG existiert und diese überlebt haben (Nat. 414, 508).

Apsaravis ist darüberhinaus der kladistisch basalste Vogel mit einem Extensorfortsatz (einem knöchernen Fortsatz mit Muskelansatz am Metacarpale I der Hand), an dem der bei den Aves größte Vorderarmmuskel ansetzt; beim Übergang von der Aufwärts- zur Abwärtsbewegung des Flügels streckt er automatisch die Hand und die anhängenden primären Flugfedern; die koordinierte, automatische Handextension ist ein Schlüsselmerkmal der modernen Vogelanatomie und ermöglicht erst den effektiven Schlagflug. *Apsaravis* ist der primitivste Vogel, der (erkennbar an dem betreffenden Knochenfortsatz) über einen kräftigen Extensor-carpi-radialis-Muskel und damit über die koordinierte Handextension verfügte; weder bei *Confuciusornis* noch bei den Enantiornithes gibt es Anzeichen für einen solchen Muskel und damit für eine automatische Streckung des Handskeletts.

Kladogramm (Nat. 409, 183):

- Dromaeosauridae (*Velociraptor*, *Deinonychus*)
 - ab jetzt: AVIALAE
 - *Archaeopteryx*
 - *Confuciusornis*
 - Enantiornithes (*Cathayornis*, *Concornis*, *Neuquenornis*, *Gobipteryx*)
 - *Patagopteryx*
 - ab jetzt : ORNITHURAE
 - Hesperornithiformes
 - *Apsaravis*
 - *Ichthyornis*
 - ab jetzt: AVES
 - Palaeognathae
 - Neognathae

Außerdem wurde ein *Apsaravis*-ähnlicher Vogel aus dem allerersten Maastricht (Zeitraum der letzten 300.000 Jahre vor der KTG) beschrieben (PNAS 108, 15253).

c3) *Cerebavis cenomanica*, M-Cenoman Russlands, ursprünglich als Enantiornithiner interpretiert, wird neuerdings nach CT-Rekonstruktion der Gehirnform als Ornithurae betrachtet. Hoch entwickeltes Gehirn, großes Cerebrum mit starken Anpassungen an ein gutes Riechvermögen.

Carinatae:

c4) Die O **Ichthyornithiformes** ("Kreidemöwen") ist auf die mittlere bis höhere O-Kreide beschränkt (bis KTG); früher zu den „Zahnvögeln“ gestellt. Äußerlich wie eine große Seeschwalbe aussehend, Kopf und Schnabel aber relativ größer. Bezahnt, kräftige Kiefer. Großes Brustbein deutet auf gute Flugfähigkeit. Schwanz stark zurückgebildet (kurzes Pygostyl). Turon bis Maastricht (***Ichthyornis***: Turon bis Campan; *Apatornis*: Coniac; *Palintropus*: Maastricht).

Neufunde von *Ichthyornis dispar* (Spannweite ca. 60 cm) aus dem M-Santon ermöglichten eine dreidimensionale CT-Rekonstruktion des Schädels, der eine Kombination aus modernen Merkmalen (teilweise den Neognathae näher stehend als den Palaeognathae, was für Autapomorphien bei Palaeognathae spricht) und altertümlichen Merkmalen, die noch auf Deinonychosaurier zurückgehen. Basalstes Taxon mit einem voll kinetischen Vogelschädel (d.h. kann Ober- und Unterkiefer unabhängig voneinander bewegen), was die pinzettenartige Funktion des Schnabels ermöglichte. Durch molekulare ontogenetische Prozesse könnten die Veränderungen, die zum kinetischen Schädel und damit verbundenen Anpassungen geführt haben, sehr schnell, d.h. sprunghaft, entstanden sein. *Ichthyornis* konnte mit seinem Schnabel Beute schon ebenso präzise greifen wie moderne Vögel. Auch bei der Pflege der Federn könnte der Schnabel und kinetische Schädel eine wichtige Rolle gespielt haben.

Auch das Gehirn ist schon sehr modern und korreliert mit dem sehr guten Flugvermögen. Vorderster Abschnitt der oberen Schnabelhälfte unbezahnt (wie bei *Hesperornis*). Adduktormuskeln aber noch stark ausgeprägt (als primitives Merkmal) – sie werden in der weiteren Evolution reduziert (außer sekundäre Verstärkung z.B. bei Pinguinen). Die große

knöchernen Kammer (Temporalfenster) für diese Muskeln ähnelt noch den Dinosaurier-Vorfahren. Die Kiefermuskeln waren noch sehr kräftig und ähnelten denen, die man bei einem *Velociraptor* vergleichbarer Größe erwarten würde.

Auch der Schnabel hatte noch nicht in allen Details den Entwicklungsstand der modernen Vögel erreicht. Schlüsselmerkmale des Gehirns und Gaumens entwickelten sich vor der Reduktion der Adduktormuskeln. Offenbar ist die Reduktion der Adduktormuskeln doch nicht, wie bisher angenommen, eine Folge der Gehirnvergrößerung (Nat. 557: 36 + 96; Sci. 360: 477).

In dem Kladogramm dieser Arbeit steht *Ichthyornis* unterhalb (!) der (Hesperornithiformes + Kronenvögel), *Gansus* und/oder *Iteravis* (nicht gegeneinander aufgelöst) stehen direkt unterhalb von *Ichthyornis*.

d) Kronengruppen-Ornithurae (moderne Vogelgruppen der O-Kreide)?

CHIAPPE (1995) gibt für die Oberkreide folgende rezente Vogelgruppen als fossil gesichert an:

1. Gaviiformes (Seetaucherartige)

2. Anseriformes (Gänseartige) (*Vegavis*, ob. Maastricht)

3. Charadriiformes (Regenpfeiferartige) ab Maastricht

(Spurenfossilien von „Strand-/Küstenvögeln“ deuten bereits auf eine Radiation in der Unter- und Mittelkreide 40 MA vor den ersten Körperfossilien früher Charadriiformes);

(*Anatalavis*, *Graculavus*, *Laornis*, *Palaeotringa*, *Telmatornis*, alle Maastricht)*

4. Procellariiformes (Sturmvogelartige) ab Maastricht (*Tyttostonyx*)*

* Gattungen nach Sepkowski-Datei; diese umfasst nur marine Genera und enthält keine Angaben zu Anseriformes und Gaviiformes.

MÜLLER, KUHN-SCHNEYDER u.a. geben dagegen für die Oberkreide bereits folgende Gruppen von Neornithes an:

O Gaviiformes (Seetaucher): *Lonchodytes* (Maastricht), Ordnung besteht angeblich seit Alb (!)

Anmerkung: *L. estesi* (Maastricht) ist immer noch nicht sicher klassifiziert; er könnte ein Vertreter der Gaviiformes sein, aber auch der Procellariiformes oder Pelecaniformes.

„*Lonchodytes*“ *pterygius* (müsste neu benannt werden) gehört dagegen wahrscheinlich zu den Charadriiformes. Auf jeden Fall handelt es sich bei beiden Arten aber um Neognathae.

[O Podicipediformes (Steißfüße; hier : speziell Lappentaucher): *Neogaeornis* (unt. Maastr.);

sehr fraglich; der Fund wird eher mit Stamm-Anseriformes – Familie Vegaviidae – oder auch Stamm-Seetauchern in Verbindung gebracht)

[O Pelecaniformes (Ruderfüßer, Pelikanartige): *Elopteryx* (Maastr.);

Anmerkung: *Elopteryx* wird inzwischen als non-avianer Maniraptora betrachtet, wahrscheinlich ad Troodontidae; stattdessen könnte aber *Torotix* aus dem O-Maastricht ein Vertreter der Pelecaniformes sein]

[O Ciconiiformes (Schreitvögel; hier: speziell Reiherartige): *Plegadornis*, mit Ibis verwandt (Campan) --- Anmerkung: wird inzwischen zu den Ichthyornithiformes gestellt]

O Ciconiiformes (Schreitvögel; hier: speziell Flamingoartige): *Parascaniornis* (Campan), *Torotix* (ob. Maastr.)

Anmerkung: *Parascaniornis* wurde inzwischen als synonym zu *Baptornis*, ad

Hesperornithiformes gestellt, während *Torotix* in seiner Position unklar ist, am wahrscheinlichsten ein Vertreter der Pelecaniformes, er kann aber auch zu den Charadriiformes oder Phoeniiformes (Flamingoartige) gehören

O Anseriformes (Entenartige) mit *Presbyornis* (O-Kreide bis Eozän, 1 m groß, entenförmiger Schädel und Hals, gänseartig; Beine deutlich länger als sonst bei Anseriformes üblich); außerdem: *Vegavis* (ob. Maastricht) ad Vegaviidae, Stamm-Anseriformes (Vegaviidae bis Eozän)

O Charadriiformes (Regenpfeiferartige) mit einer auf die O-Kr. beschränkten Familie sowie ab Maastricht mit der rez. Familie der Schnepfen (*Palaeotringa*, *Telmatornis* im Maastricht). Anmerkung:

Die Position von *Palaeotringa* ist weiterhin strittig (alternativ: Gruidae, Idiornithidae, Presbyornithidae), während die Stellung von *Telmatornis* (U-Maastricht) zu den Charadriiformes als solider gilt.

Wie weiter unten ausgeführt wird, sind diese Angaben aber mit großer Vorsicht zu betrachten, da die meisten Funde nur sehr fragmentarisch sind und allenfalls unter Vorbehalt rezenten Ordnungen zugeordnet werden können.

BENTON (2007) weist daraufhin, dass alle vermeintlichen Nachweise von Palaeognathae in der Kreide nicht glaubwürdig sind; bei den Neognathae gäbe es glaubhafte Stücke von Anseriformes, Gaviiformes (Seetaucher), Pelecaniformes; weniger sicher seien Galliformes, Procellariiformes (Röhrennasen) und Psittaciformes. Alle glaubhaften Neornithinen stammen aus den letzten 10 MA der Kreidezeit! Allerdings kommen mehrere molekularkladistische Studien, die sich sonst in vielen Ergebnissen erheblich unterscheiden, einheitlich zu dem Ergebnis, dass die Aufspaltung zwischen Neognathae und Palaeognathae schon vor 120 bis 110 MA (also in der höheren U-Kreide) erfolgt sein muss (während in diesen Studien die Dichotomie zwischen Anseriformes und Galliformes zwischen 68 und 90 MA datiert wurde).

Als am vollständigsten erhaltenen Neognathen der Oberkreide nennt BENTON *Polarornis* aus der obersten Kreide (direkt unter der KTG) der Antarktis, der zu den **Gaviiformes** und sogar in die rezente **Familie Gaviidae (Seetaucher)** gestellt wurde (anno 2002 beschrieben). Flügel unbekannt; zahnlos; Merkmale des Schädels, des Femurs und Tibiotarsus sprachen für diese Zuordnung. Neuerdings wird er aber stattdessen auch zusammen mit *Vegavia* und *Australornis* (Dan, Paläozän) als Vertreter der Stamm-Anseriformes gesehen und mit den beiden anderen Gattungen in eine Familie Vegaviidae gestellt. Andere verteidigen die Einordnung als Stammvertreter der Seetaucher; es scheint kein Konsens zu bestehen. Entsprechendes gilt für *Neogaeornis* aus dem uneren Maastricht Chiles, der auch als Stamm-Seetaucher oder als Stammvertreter der Anseriformes (Fam. Vegaviidae) gesehen wird, oder sogar das früher Vertreter der Podicipediformes.

1998 wurden als weitere Gruppe die **Psittaciformes (Papageienartige)** hinzugefügt, da im Maastricht Wyomings ein zahnloser Papageienunterkiefer, wahrsch. ein Lori (Fam. Loriidae) gefunden wurde. Allerdings ist die Zuordnung des Fundes umstritten (Nat. 399, 318, anno 1999), die ältesten gut erhaltenen, sicheren Papageien stammen aus dem unt.-mittl. Eozän Londons und dem ob. U-Eozän von Messel.

Die Zuordnung der unterkreidischen *Gansus* zu den Charadriiformes sowie *Palaeocursornis* zu den Ratitidae ist ebenso fraglich und umstritten; für *Gansus* konnte sie kürzlich sogar definitiv widerlegt werden (s. U-Kreide). Unabhängig davon sprechen aber kladistische Untersuchungen

dafür, dass neben den vier o.g. Ordnungen (nach CHIAPPE) auch die **Palaeognathae** (mit den **Ratitidae**) bereits in der O-Kreide existiert haben müssen (s.u.).

Die **Vegaviidae** (Maastricht bis Eozän) gelten als die einzige Gruppe moderner Vögel, von der man durch Fossilnachweis sicher ist, dass sie die KTG überlebte. Wenn es sich um Stamm-Anseriformes handelt, müssen auch die Galliformes schon vor der KTG existiert haben.

Kladogramm (Sci. Nat. 104: 87, vereinfacht):

- *Struthio*
- *Burhinus* + (*Grus* + *Porphyrio*)
- GALLIFORMES*
- Ab jetzt: ANSERIFORMES
- **Vegaviidae**
- *Chauna* + *Anhima*
- *Presbyornis pervetus*
- *Anseranas*
- *Dendrocygna*
- *Cereopsis*
- *Anser*
- *Tadorna* + *Malacorhynchus*

* GALLIFORMES:

- *Sylviornis*
- *Megavitiornis*
- (*Crax* + *Ortalis*) + (*Acryllium* + *Gallus* + *Phasianus* + *Coturnix*)
- *Talegalla* + (*Mwalau* + *Eulipoa* + *Macrocephalon*)
- *Alecthura*
- *Leipoa*
- *Megapodius*

Vegaviidae sind nur von der Südhalbkugel bekannt (*Neogaeornis*, Maastricht Chiles; *Polarornis* und *Vegavis* aus dem Maastricht der Antarktis, *Australornis* aus dem U-Paläozän von Neuseeland), außerdem Einzelknochen aus dem Paläozän und Eozän (Chile, Antarctica), die man früher anderen modernen Vogelordnungen zuordnete (z.B. Seetauchern, Regenpfeifern, Cariamiformes, Phaethontiformes, Hesperornithiformes), die aber wohl auch auf Vegaviidae zurückgehen. Alle Nachweise der vorstehend genannten Ordnungen aus der obersten Kreide oder dem frühen Paläogen aus der Südhemisphäre werden damit fraglich und könnten von Vegaviidae stammen. Ähnlichkeiten der Hinterbeine mit denen der Seetaucher beruhen auf Konvergenz.

Offenbar wurden die Vegaviidae in ihrer ökologischen Nische (tauchend, Antrieb mit den Füßen) nach dem Paläozän von den Pinguinen verdrängt. Der älteste Nachweis moderner tauchender Enten stammt aus dem Oligozän von Kasachstan. Vegaviidae stellten offenbar eine frühe Linie tauchender Anseriformes dar, die nach dem Aufstieg der Pinguine erlosch.

Sie stellen die erste Linie moderner Vögel, von der man definitiv durch Fossilnachweis dokumentiert (!) sicher ist, dass sie die KTG überschritten haben, und weisen auf die Bedeutung Gondwanas für die Evolution der Anseriformes und Neornithes hin.

Man vermutet aufgrund der Verteilung der Fossilfunde, dass abgeleitete Ornithurae (einschließlich Neornithes) in der Kreide Nischen in hohen Breiten im Norden und Süden besetzten, wozu Enantiornithes offenbar nicht in der Lage waren. Dazu passt, dass Neornithes wesentlich höhere Wachstumsraten aufweisen als Enantiornithes – was von Vorteil sein könnte für das stark jahreszeitlich geprägte Klima in hohen Breiten. Enantiornithes und andere basale Vögel wurden auch niemals in hohen Breiten der Südhemisphäre gefunden. Histologische Untersuchungen an *Vegavis* und *Polarornis* bestätigten schnelles und ununterbrochenes Wachstum wie bei den meisten modernen Vögeln. So konnten sie rasch die adulte Körpergröße erreichen. Dies ermöglichte nicht nur ein Besiedeln polnaher Regionen, sondern auch das Überleben an der KTG (Sci. Nat. 104: 87).

Allerdings ist durchaus strittig, ob Vegaviidae tatsächlich Stamm-Anseriformes (und damit Kronengruppen-Vögel) darstellen. Eine Arbeit aus dem Jahr 2017 über *Maaqwi cascadiensis* (O-Campan oder U-Maastricht) (ad Vegaviidae) sieht die Vegaviidae noch unterhalb der Kronengruppe, was aber auch mit methodischen Unterschieden erklärt wird. Letztendlich kann auch diese Arbeit die Stellung der Vegaviidae nicht endgültig lösen. Sie sind entweder Kronenvögel oder nahe Außengruppen.

--- Enantiornithes (bis KTG)

--- Palintropiformes = *Apsaravis* + *Palintropus* (bis KTG)

--- Hesperornithiformes (bis KTG)

--- Ichthyornithiformes (bis KTG)

--- *Iaceornis* (Santon)

--- *Maaqwi* + *Vegavis* (s.u.) (Vegaviidae)

--- *Cimolopteryx* (mehrere Arten) + unbeschriebene Ornithurae + *Ceramornis* (nicht aufgelöst, alle oberes Maastricht)*

--- Palaeognathae

--- Anseriformes + Galliformes

* *Cimolopteryx* und *Ceramornis* wurden bisher zu den Charadriiformes gestellt

Maaqwi war relativ groß (ca. 1,5 kg) und ans Tauchen angepasst (von den Füßen angetrieben), flog aber wohl auch über der Wasseroberfläche auf der Suche nach Nahrung, mit einem Flugvermögen ähnlich Enten oder Seetauchern. Kurze Flügel, ähnlich modernen Seetauchern. Die Vegaviidae scheinen neben den Ichthyornithes und Hesperornithes eine dritte Linie von Vögeln darzustellen, die in Oberkreide marine Habitate nutzten (PLoS One; <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189473>).

Molekularkladistische Untersuchungen mit unterschiedlichen Methoden sprachen gegen Ende des 20. Jhd. sogar dafür, daß die Differenzierung der modernen Vögel in die verschiedenen Ordnungen bereits in der Unterkreide erfolgt sein müsste, jedenfalls vor >100 MA. Hiernach liegt die Abzweigung der Hühnervögel und Straußenvögel (Ratites) tiefer in der U-Kreide, der Papageien nahe der Grenze U-Kreide/O-Kreide, der Pinguine, Passeriformes, Seetaucher und Sturmtaucher in der O-Kreide; mindestens 21 moderne Vogellinien wären schon vor der KTG präsent. Die Ergebnisse sprechen eindeutig gegen die Theorie von den Übergangs-Küstenvögeln als einzig Überlebende und Vorfahren aller Neornithes. Der 1998 publizierte (inzwischen aber strittige, s.u.) Papageienfund aus dem Maastricht bestätigte diese molekularen Daten; aus

kladistischen Gründen müssten dann auch noch andere, fossil noch nicht nachgewiesene Vogelgruppen in der Oberkreide gelebt und die KTG relativ unbeschadet überstanden haben.

Folgende rez. Ordnungen sollen nach dieser 12S-rRNA-Sequenz-Analyse bereits vor der KTG existiert haben: Ratites (mit den Linien zu *Rhea*, *Moa*, *Struthio*), Tinamiformes, Galliformes (2 Linien), Anseriformes, Psittaciformes (Papageienvögel, mit 3 Linien, und zwar u.a. zum Graupapagei und Kakadu), Pelecaniformes (mit der Linie zum Tropikvogel und derjenigen zum Fregattvogel), Charadriiformes, Passeriformes, Strigiformes (Eulenvögel), Falconiformes, Threskiorniformes (z.B. Ibis), Gruiformes, Gaviiformes (Seetaucher), Podicipediformes, Procellariiformes (mit der Linie zum Albatross und derjenigen zum Sturmtaucher), insgesamt 15 Ordnungen mit 22 Linien.

Eine neuere, noch umfassendere kladistische Studie (BROWN et al., *Biology Letters*, Nr. 3) geht sogar von mehr als 40 überlebenden Vogellinien aus. ERICSON et al. (*Biol. Lett.* 2, 543) datierten zwar nach molekularen Daten die Abtrennung der Galloanseres von den Neoaves in die mittlere Kreide; die Diversifikation der Neoaves erfolgte nach dieser Studie aber erst um die KTG herum (oder kurz danach); ihre molekularen Daten sind daher durchaus mit paläontologischen Daten kompatibel und sprechen *gegen* eine massive Radiation der Neoaves vor der KTG.

Eine weitere molekularkladistische Studie – basierend auf Charadriiformes – kam zu dem Ergebnis, dass mindestens 14 moderne Linien der Charadriiformes die KTG überlebten (also schon vor der KTG existierten); die drei Subordnungen Lari (Möwen, Alke usw.), Scolopaci (Schnepfen, Blatthühnchen u.a.) und Charadrii (Regenpfeifer, Austernfischer usw.) entstanden nach molekularen Daten vor 79 bis 102 MA (Lari als Schwestergruppe der Scolopaci + Charadrii) (*Biol. Lett.* 3, 205).

Für eine prätertiäre Entwicklung der rez. Vogellinien spricht auch die Beobachtung, daß - würden die modernen Vogellinien in den 5 - 10 MA nach der KTG entstanden sein - die dazu benötigten Evolutionsraten um Größenordnungen höher sein müssten als im Jungtertiär, z.B. bei der Besiedlung von Inseln wie Hawaii oder Galapagos, um mit den fossilen Befunden des Alttertiärs, besonders des Eozäns, in Einklang zu stehen. Bei der Entwicklung und Diversifikation der modernen Vögel soll dabei Gondwana (ähnlich wie bei der Pflanzenevolution) eine entscheidende Rolle gespielt haben, was die geringe Anzahl von frühen Vogelfossilien auf der Nordhemisphäre erklärt. Auch die geographische Verbreitung rezenter nahe verwandter Vogelarten basaler Taxa spricht für gemeinsame Vorfahren im ehemaligen Gondwanaland (Antarktis, Südamerika, Afrika, Australien, Indien), wobei die primitivsten rezenten Vertreter auch heute noch in der Südhemisphäre vorkommen (primitivste Anseriformes in Südamerika [Anhimidae, Wehrvögel], primitivste Ente in Australien [*Anseranas*, Spaltfußgans], primitivste Galliformes in Australien, primitivste truthahnähnliche Vögel im tropischen Amerika). Wahrscheinlich bestand eine Landbrücke zwischen der Antarktis und Indien bis vor ca. 80 MA (so konnten die flugunfähigen Riesenlaufvögel nach Madagaskar einwandern); vor 80 und 40 MA bestand eine Landbrücke zwischen Neuseeland und Neukaledonien; deshalb leben die nächsten Verwandten des ausgestorbenen Kagu Neukaledoniens in Neuseeland und ein anderer naher Verwandter in Südamerika (Südamerika war mit der Westantarktis bis ca. 35 MA verbunden). Auch dieses biogeographische Verteilungsmuster spricht insgesamt dafür, dass zumindest einige der rezenten Vogelordnungen vor der KTG entstanden und die KTG überlebten (*Sci* 289, 1133).

PALAEOGNATHAE (RATITES):

Die komplette Analyse des mitochondrialen Genoms von zwei 1300 bis 1500 J. alten subfossilen Knochen zweier neuseeländischer Moaarten (*Emeus crassus*, *Dinornis giganteus*; 0,3-0,5 Mill. Kopien mtDNA je Gramm Knochen; zum Vergleich: Neandertaler: 2500 – 3750; Ötzi: 8600) im Vergleich mit dem rezenten Emu und einem 1000-bp-Fragment eines ausgestorbenen Madagaskarstraußes („Elefantenvögel“) ergab folgenden Stammbaum der Laufvögel:

PALAEOGNATHAE:

- Steißhühner (Tinamus = Fam. Tinamidae; Südamerika) (flugfähig; rez. ca. 50 Arten; fossil nur aus Plio-Pleistozän Südamerikas bekannt; sie sind als Modelle für primitive Laufvögel zu bewerten)*
AB JETZT: „RATITAE“ (entstanden und verbreiteten sich in Gondwana)
- Nandus (Südamerika) (*Rhea*, rez. 2 Arten)
 - *Emeus* + *Dinornis* (zusammen: Moas: 2 Gattungen, ca. 11 Arten)
 - Strauße (1 rez. Art, *Struthio camelus*, Afrika, fossil auch Strauße in Eurasien)
 - Kiwi (*Apteryx*; 5 Arten in Neuseeland)** + Elefantenvögel (Madagaskar; 3 Arten)
 - Emu (1 Art, Australien: *Dromaius*) + Kasuar (3 Arten, Australien: *Casuaris*)

Biogeographisch folgt aus diesem Kladogramm, dass die Ratitae (mit den Steißhühnern* bilden sie zusammen die Palaeognathae wegen der primitiven, palaeognathen Gaumenstruktur) bereits in der Oberkreide diversifiziert sein müssen, gefolgt von der Ausbreitung des Kiwi nach Neuseeland. Fossilien von Ratitae werden auf allen Südkontinenten gefunden, die durch das Aufbrechen des Superkontinents Pangäa in der Kreide entstanden. Kleine flugfähige Palaeognathae (Lithornithidae: Thanet bis Lutet, Nordamerika, terrestrisch) sind außerdem aus dem frühen Tertiär der Nordhemisphäre bekannt. Moa und Kiwi sind nicht monophyletisch und repräsentieren unabhängige Ratiteninvasionen auf Neuseeland. Der Elefantenvogel (Madagaskarstrauß) ist kein junger Ableger des Straußes.

(* nach einer Studie mit 20 Kerngenen stehen die Tinamus aber innerhalb der Ratites; dies hätte zur Folge, dass das Flugvermögen innerhalb der Ratites mindestens 3 x unabhängig voneinander verloren gegangen ist und dass viele morphologische und verhaltensmäßige Ähnlichkeiten zwischen den flugunfähigen modernen Gruppen der Ratites auf Konvergenz beruhen) (PNAS 105, 13462).

(**nach neuen genetischen Untersuchungen 11 heute noch lebende Taxa, zzgl. 5 – 6, die nach Ankunft des Menschen erloschen sind. Starke Diversifikation mit M- und O-Pleistozän aufgrund der Fragmentation des Lebensraumes durch Gletscher – und dadurch bedingte vorübergehende Isolation in Refugien; PNAS 113: E5580).

Kalibrierung der molekularen Uhr: vor 25 MA (M- bis O-Oligozän) waren Fossilfunden zufolge die Linien zu Kasuaren und Emus schon getrennt, die Trennung erfolgte wahrsch. vor 30-35 MA. Neuseeland und (Antarktis+Australien) trennten sich bekanntermaßen vor 82-85 MA; zu diesem Zeitpunkt müssen sich die Moas von allen anderen Ratitae separiert haben. Die ältesten Ratitae-Fossilien stammen von Nandus und Straußen aus dem Alttertiär.

Die Dichotomie zwischen Moas (nach fossiler DNS) und Tinamus soll vor 60 MA erfolgt sein (Sci. 343: 385).

[Familien der Ratitae nach BRI:

- + Lithornithidae, Thanet bis Lutet (NA)
- + Eleutherornithidae, Lutet bis U-Oligozän (EU)
- + Palaeotididae: Lutet (EU)
- + Aepyornithidae: Pleistozän bis Holozän (Madagaskar)
- Casuariidae: ab Pliozän (AU)
- Dromaiidae: ab O-Oligozän (AU, Emus)
- + Dinornithidae: Pleistozän bis Holozän (AU) (Moas)
- + Anomalopterygidae: ab O-Miozän bis subrezent (2. Familie der Moas) (AU)
- Apterygidae: ab Pleistozän (AU, Kiwis)
- + Ophistodactylidae: Thanet bis U-Miozän (SA)

Rheidae: ab Pliozän (SA)]

Mit den beiden vorstehend genannten Kalibrierungspunkten ließ sich die Abtrennung der Nandus auf 89,1 (84,4-94,3) MA, der Moas auf 82 MA (vorgegebener Kalibrierungspunkt), der Strauße auf 75,5 (72,5 – 78,4) MA, des Kiwi auf 68,0 (64,5 – 71,6), Emu-Kasuar auf 35,4 MA (33,1 – 38,6 MA) und *Emeus-Dinornis* auf 13,2 (11,9 – 14,6) MA berechnen (mit 95 % Konfidenzintervall). Die Abzweigung des Straußes erfolgte eindeutig *nach* der Trennung von Südamerika und Afrika vor 90 MA; die ältesten Straußfossilien stammen aus dem frühen und mittl. Tertiär Europas, Indiens und der Mongolei; dies spricht dafür, dass der Strauß in Eurasien entstand und sekundär in Afrika einwanderte, und zwar wahrscheinlich erst im Miozän, nachdem eine Verbindung zwischen Afrika und Asien entstanden war.

Alternativ könnte auch eine Verbindung zwischen Australien+Antarktika einerseits und Indomadagaskar über das Kerguelen-Plateau vor ca. 80 MA bestanden haben; auf diese Weise könnten sowohl Strauße wie Elefantenvögel (Madagaskarstrauße) nach Indo-Madagaskar eingewandert sein, wobei der Strauß dann über Indien schließlich Eurasien erreicht haben könnte (und von dort dann nach Afrika einwanderte).

Indien dürfte auch auf viel breiterer taxonomischer Basis eine wichtige Rolle als „Shuttle“ für gondwanische Taxa nach Asien gespielt haben; es dockte zur „richtigen“ Zeit an Asien an, um Asien nach der KTG-Katastrophe mit Taxa gondwanischer Herkunft zu rekolonisieren. Indien-Madagaskar war bis vor 75 MA über eine Landbrücke mit Antarctica verbunden. Die damals noch warme Antarktis spielte aber eine zentrale Rolle beim Austausch der Fauna zwischen verschiedenen Regionen Gondwanas (nur Afrika hatte schon zuvor die Verbindung zur Antarktis verloren; ein Austausch zwischen Indien-Madagaskar einerseits und Südamerika und Australien andererseits war aber via Antarctica bis vor 75 MA immer noch möglich) (vgl. DAWKINS S. 241).

Die besondere Bedeutung dieser Datierung liegt darin, dass mittels dieser geologisch und paläontologisch solide kalibrierten Datierung auch die übrigen molekularkladistischen Berechnungen, die auf die Entstehung zahlreicher rezenter Vogelordnungen – ohne Fossilnachweis in der Kreide – in der Oberkreide deuten, wesentlich plausibler werden (Nat. 409, 704).

Die Sequenzierung nahezu kompletter mitochondrialer Genome von zwei madagassischen Elefantenvögeln (*Aepyornis* und *Mullerornis*) führte dann aber zu überraschenden Ergebnissen; sie bestätigte zwar die enge Assoziation der madagassischen Elefantenvögel mit den neuseeländischen Kiwis, stellte aber die Strauße an die Basis der rezenten Palaeognathae:

- Strauße (Abzweigung: 73 MA; Flugunfähigkeit ab mindestens 20 MA)
- Nandus (Abzweigung: 68 MA; Flugunfähigkeit ab mindestens 55 MA)
- Linie zu Moa und Tinamu (Abzweigung vor 65 MA);
 - Aufteilung in die Linie zu Moas und zu Tinamus vor 58 MA;
 - Moas ab mindestens 20 MA flugunfähig, Diversifizierung ab 8 MA;
 - Tinamus: Diversifizierung in moderne Linien seit 42 MA;
 - blieben flugfähig
- Linie zu Elefantenvögeln und Kiwis (Abzweigung vor 58 MA);
 - Aufteilung in die Linie zu den Elefantenvögeln und zu den Kiwis vor 50 MA;
 - Elefantenvögel: Aufteilung in *Aepyornis* und *Mullerornis* vor 17 MA;
 - Kiwis: Diversifizierung vor ca. 9 MA, flugunfähig ab mindestens 20 MA
- Linie zu Emu und Kasuar; Aufteilung in beide Gattungen vor 27 MA
(Australien, Neu-Guinea)

Tinamus sind damit innerhalb der Ratites zu stellen. Größte Taxa der Ratites waren die Moas Neuseelands (2-3 m hoch, bis 250 kg) und Elefantenvögel Madagaskars (2-3 m hoch, bis 275 kg).

Dieses Kladogramm ist nicht mit der Annahme vereinbar, dass die Aufspaltung der Ratites dem Zerfall Gondwanas folgte; dann müssten Strauße und Elefantenvögel basal stehen – was aber nur für den Strauß gilt. Außerdem waren Neuseeland und Madagaskar niemals direkt miteinander verbunden, und Kiwis und Elefantenvögel trennten sich nach molekularen Uhren erst nach dem Auseinanderbrechen Gondwanas.

Frühe Ratites (und auch der letzte gemeinsame Vorfahr von Kiwis und Elefantenvögeln) müssen flugfähig gewesen sein und sich auf diesem Wege über große Distanzen verbreitet haben; die Flugfähigkeit ging dann mindestens 6 x unabhängig voneinander verloren, Gigantismus entwickelte sich mindestens 5 x. Aus dem frühen Miozän Neuseelands ist ein kleiner, möglicherweise noch flugfähiger Kiwiverwandter bekannt. Dass frühe Palaeognathae tatsächlich flugfähig waren, ist belegt durch die sicher flugfähigen palaeognathen Lithornithidae Nordamerikas und Europas (*Palaeotis*, *Remiornis* aus Europa waren dagegen flugunfähig).

Dort, wo sich in Abwesenheit großer Säuger im frühen Tertiär schon eine Ratites-Linie zu großen, flugunfähigen Laufvögeln entwickelt hatte, waren später ankommende Ratites dann nicht mehr in der Lage, ebenfalls diese Nische zu besetzen, und blieben klein (wie Kiwis neben Moas in Neuseeland) oder sogar flugfähig (wie Tinamus neben den großen Nandus in Südamerika). Kiwis sind nur huhn groß und nachtaktive Omnivoren – und nutzten damit eine völlig andere Nische als die großen, herbivoren, tagaktiven Moas in Neuseeland.

Und in Südamerika waren frühe Vertreter der Nandu-Linie (*Diogenornis*) schon vor 55 MA groß und flugunfähig; den Tinamus war dadurch offenbar die Nische der großen Herbivoren versperrt, und sie blieben (wie die Kiwis in Neuseeland) klein – aber sogar flugfähig. Nur die Erstankömmlinge hatten offenbar Gelegenheit, zu großen, flugunfähigen Herbivoren zu werden.

Gigantismus und Flugunfähigkeit entwickelten sich somit konvergent durch Expansion in die Nische der großen, tagaktiven Herbivoren, nachdem die Dinosaurier ausgestorben waren und die Säuger diese Nische noch nicht für sich erobert hatten. Auch andere (d.h. neognathe) Vogellinien entwickelten während dieser Phase ökologischen Vakuums große flugunfähige Herbivoren, so die Gastornithiden in Nordamerika und Europa und die Dromornithiden in Australien sowie *Brontornis* in Südamerika. Später, nach dem Aufstieg der Säuger, war es weiteren Vogellinien dann verwehrt, sich noch in die Nische der großen, flugunfähigen Herbivoren entwickeln zu können (Sci. 344: 898).

Asteriornis (ob. Maastricht Belgiens)

Asteriornis (66,8 MA) steht in der Nähe des letzten gemeinsamen Vorfahren der Galloanserae und ist damit ein Vertreter der Kronengruppen-Vögel. Fast kompletter, dreidimensional erhaltener Schädel und postkraniale Elemente; erster mesozoischer Kronengruppen-Vogel mit gut erhaltenen kranialen Resten. Kombination aus galliformen und anseriformen Merkmalen.

An der gleichen Fundstelle fand sich auch ein *Ichthyornis*-artiges Taxon, was belegt, dass Kronenvögel und Stammgruppen-Vögel im gleichen Lebensraum lebten. Der Fund stellt auch die Hypothese infrage, dass Kronenvögel in Gondwana entstanden. *Asteriornis* war klein (ca. 400 g/30 cm) und lebte wohl littoral („Küstenvogel“); beide Eigenschaften könnten eine Rolle in der ökologischen Filterfunktion der KT-Extinktion gespielt haben (Nat. 579: 351 + 397). Der Fund spricht auch dafür, dass Kronenvögel entgegen vieler molekularer Uhren erst vor der KTG radiierten (aber auf jeden Fall schon in der Kreide), es sei denn, *Asteriornis* war schon zu seiner Zeit ein lebendes Fossil.

Vegavis

Weitergehende Erkenntnisse über die Diversifikation der modernen Vogelordnungen in der Oberkreide erbrachte der Fund von *Vegavis iiai* aus dem mittl. oder oberen Maastricht (68 – 66 MA) der Antarktis, bei dem es sich eindeutig um einen abgeleiteten Vogel der Ordnung Anseriformes handelt (Nat. 433, 305). *Vegavis* ist die Schwestergruppe der Familie Anatidae (Entenvögel); es handelt sich um den bisher (Stand 2004/2005) einzigen Vogel aus der Kreide, der mit absoluter Gewissheit in die Radiation der modernen, rezenten Vogelordnungen gestellt werden kann. Kladistisch bedeutet dies, dass damit zumindest die Palaeognathae (z.B. Steiþhühner, Nandus, Kiwis), die Hühnervögel und die Entenvögel vor der KTG bereits abgezweigt waren und mit Dinosauriern koexistierten; da somit die Galliformes + Anseriformes schon abgezweigt waren, müssen auch die Neoaves schon im Maastricht existiert haben; diesbezügliche Funde sind aber bisher strittig aufgrund fragmentarischen Materials und wurden auch noch keinen kladistischen Analysen unterzogen. Die Presbyornithidae (überwiegend Eozän; BRI: Campan bis U-Oligozän) stammen aus derselben Radiation, ihre an watende Lebensweise angepasste Morphologie ist von der üblichen Morphologie der Anseriformes abgeleitet (und nicht die ursprüngliche Morphologie der Anseriformes). Leider ist der Schädel von *Vegavis* unbekannt; daher kann nichts über eine filtrierende Lebensweise (wie bei modernen Enten) ausgesagt werden. Aus kladistischen Gründen müssen sich im höheren Maastricht die Anseriformes aber schon in die großen, terrestrisch lebenden Pflanzenfresser und gelegentlichen Omnivoren (wie Anhimidae, Spaltfußgänse) einerseits und die Linie zu den Enten und Gänsen andererseits aufgespalten haben.

Vegavis verfügte bereits über den modernen Stimmapparat der Vögel (Syrinx) ähnlich einer Orgelpfeife; er besteht aus schwingungsfähigen Membranen zwischen Luftröhre und Bronchien. Er dürfte damit Laute produziert haben, die denen moderner Enten und Gänse entsprachen. Ein *Vegavis*-Fossil aus der Antarktis (69 – 66 MA alt) enthielt mineralisierte Knorpelringe des Syrinx (Nat. 538: 468 + 502).

Etwas älter als *Vegavis* ist *Teviornis* aus dem Maastricht der Nemegt-Formation (70 MA alt), der zu den Presbiornithidae und damit den Anseriformes gestellt wurde (s. Spektr. Wiss. 1/11, 30), was allerdings auch aufgrund der fragmentarischen Erhaltung (kleiner Vorderflügel) nicht unumstritten blieb. Er wäre damit der älteste Vertreter der Neornithinen. Auch die Position der Vegaviidae ist umstritten; sie werden neuerdings entweder als Stamm-Anseriformes gesehen, die bis ins Eozän überlebten (Einzelknochen aus dem Eozän; aus dem unteren Paläozän (Dan) *Australornis*), oder stehen noch außerhalb der Kronengruppen der modernen Vögel, knapp unterhalb der Linie zu den Palaeognathae (s.o. unter „*Maaqwi*“).

Kladogramm a: Position innerhalb der Avialae (Nat. 433, 307):

- I--- Dromaeosauridae
- I--- Archaeopteryx lithographica (nicht aufgelöst gegenüber Dromaeosauridae)
 - Confuciusornis
 - Enantiornithes (Cathayornis, Concornis, Neuquenornis, Gobipteryx; nicht aufgelöst)
 - Vorona
 - Patagopteryx
 - Apsaravis
 - Hesperornis + Baptornis
 - Ichthyornis
 - Crypturellus + Lithornis (Cr. = Steiþhuhn, Tinamu; Lithornithidae* = Thanet bis Lutet)
 - Gallus + Crax (Crax = Hocko)
 - Chauna (Tschaja, Wehrvogel)

--- **Vegavis iiai** + Anas

* Lithornithidae waren flugfähige Verwandte der Ratites im Paläozän und Eozän Nordamerikas

Kladogramm b : Position innerhalb der Anseriformes

- Tinamiformes (Steißhühner usw.)
- Galliformes
- ab jetzt: Anseriformes
 - Anhima + Chauna (Wehrvogel + Tschaja)
 - ab jetzt: Anatoidea
 - Anseranas (Spaltfußgans)
 - Anatalavis (fossil)
 - Presbyornis (fossil) + Anatidae + **Vegavis** (fossil)

Kladogramm c: Aves

- Apsaravis
- Hesperornis
- Ichthyornis
- ab jetzt: AVES
 - Palaeognathae [Tinamidae + (Rheidae + Apterygidae)]
(T. = Steisshühner; R. = Nandus; A. = Kiwis)

= Struthioniformes + Tinamiformes

ab jetzt: NEOGNATHAE

- Galloanserae
 - Galliformes (Hühnervögel)
 - Anhimidae (Wehrvögel)
 - Anatidae + **Vegavis** (A. = Entenvögel)

ab jetzt: NEOAVES

----- mindestens bis hier vor der KTG vorhanden! -----

- Rallidae + (Psophiidae + Gruidae)
- Otididae (Trappen)
- Balaenicipitidae + (Eurypygidae + Ardeidae)
- Threskiornithidae + (Phoenicopteridae + Ciconiidae)
- Greif-/Eulenvögel:
 - Cathartidae (Neuweltgeier)
 - Sagittariidae (Sekretäre)
 - Strigiformes (Eulenvögel)
 - Accipitridae (Greife)
 - Falconidae (Falken)
- Recurvirostridae + Burhinidae
- (Procellariidae + [Spheniscidae + Podicipedidae + Gaviidae])
+ (Phaethontidae + [Fregatidae + Phalacrocoracidae])
- Trichotomie (bzw. nicht aufgelöst):
 - a) (Opisthocomidae + Cariamidae) + (Cuculidae + Musophagidae)
 - b) Pteroclididae + Columbidae
 - c) (Aegothelidae + [Steatornithidae + Trogonidae]) +
(Passeriformes + [Coraciidae + {Psittacidae + Coliidae}])

Aegothelidae = Zwergschwalme
 Anatidae = Entenvögel (echte Enten, Gänse, Schwäne)
 Ardeidae = Reiher
 Balaenicipitidae = Schuhschnäbel
 Burhinidae = Triele
 Cariamidae = Seriemas
 Chionidae = Scheidenschnäbler
 Ciconiidae = Störche und Marabus
 Coliidae = Mausvögel
 Columbidae = Tauben
 Coraciidae = Raken
 Cuculidae = Kuckucke
 Eurypygidae = Sonnenrallen
 Fregatidae = Fregattvögel
 Gaviidae = Seetaucher
 Gruidae = Kraniche
 Musophagidae = Turakos und Lärmvögel
 Opisthocomidae = Schopfhühner
 Passeriformes = Singvögel
 Phaethontidae = Tropikvögel
 Phalacrocoracidae = Kormorane
 Phoenicopteridae = Flamingos
 Podicipedidae = Lappentaucher
 Procellariidae = Wasserscherer + Sturmvoegel
 Psittacidae = Papageien
 Psophiidae = Trompetervögel
 Pteroclididae = Flughühner
 Rallidae = Rallen
 Recurvirostridae = Säbelschnäbler
 Spheniscidae = Pinguine
 Steatornithidae = Fettschwalme
 Threskiornithidae = Sichler + Löffler
 Trogonidae = Trogons

Der vorstehende Clade, „übersetzt“:

ab jetzt : AVES

--- Palaeognathae: Steißhühner + (Nandus + Kiwis)

ab jetzt: NEOGNATHAE

--- **Galloanserae**: --- Hühnervögel

--- Wehrvögel

--- **Entenvögel + Vegavis**

ab jetzt: NEOAVES

___ mindestens bis hier bis zur KTG vorhanden ___

--- Rallen + (Trompetervögel + Kraniche)

--- Trappen

--- Schuhschnäbel + (Sonnenrallen + Reiher)

--- Sichler/Löffler + (Flamingos + Störche/Marabus)

--- Greif-/Eulenvögel: --- Neuweltgeier

--- Sekretäre

--- Eulenvögel

--- Greife + Falken

- Säbelschnäbler + Triele
- (**Sturmvögel** + [Pinguine + Lappentaucher + **Sturmtaucher**]) + (Tropikvögel + [Fregattvögel + Kormorane])
- Trichotomie:
 - a) (Schopfhühner + Seriemas) + (Kuckucke + Turakos/Lärmvögel)
 - b) Flughühner + Tauben
 - c) (Zwergschwalme + [Fettschwalme + Trogons]) + (Singvögel + [Raken + {Papageien + Mausvögel}])

fett und unterstrichen: für die O-Kreide lt. CHIAPPE (1995) nachgewiesen, zzgl. *Vegavis*
nur unterstrichen: strittige Angaben über einen Nachweis in der O-Kreide (s.o.)

BENTON (2007) weist in seinem Kladogramm oberhalb der Galloanserae, an der Basis der Neoaves, ein Monophylum der „Wasservögel“ aus, das – mit Ausnahme der Anseriformes – die typischen Gruppen der aquatischen und semiaquatischen Vögel umfasst:

ab jetzt: NEOGNATHAE

--- Galloanserae (Anseriformes + Galliformes)

ab jetzt: NEOAVES

--- aus einem gemeinsamen Knotenpunkt gehen hervor:

- a) Wasservögel*
- b) Strigiformes
- c) Apodiformes + Caprimulgiformes
- d) Musophagiformes
- e) Columbiformes
- f) Psittaciformes
- g) Cuculiiformes
- h) Linie zu den Piciformes, Coliiformes, Trogoniformes, Bucerotiformes, Coraciiformes, Passeriformes

* Monophylum der „Wasservögel“:

--- Gruiformes + Ralliformes

--- Pelecaniformes + Ciconiiformes

--- Charadriiformes / Phoenicopteriformes + Podicepsiformes / Falconiformes
 (nicht aufgelöst)

--- Procellariiformes / Gaviiformes (nicht aufgelöst)

--- Sphenisciformes

Das Monophylum der „Wasservögel“ hat sich nach BENTON sowohl in molekularen wie morphologischen Phylogenien immer wieder bestätigt, wenn auch nur mit jeweils geringer statistischer Absicherung.

Im Jahr 2008 wurde dann schließlich eine sehr umfassende und robuste Molekularkladistik der Vögel publiziert, die viele offene Fragen löste und – mit Ausnahme einiger Unklarheiten auf höherem taxonomischen Niveau – als methodisch und statistisch robust gilt; mehrere „klassische“ Ordnungen erwiesen sich dabei als nicht monophyletisch (Sci. 320, 1763). Die Studie basiert auf

32 kb aus 19 nucleären Genloci (von 15 Chromosomen, bezogen auf das Haushuhn) einschl. Introns, kodierender Exons sowie nicht-translatierter Regionen; besonders aufschlussreich waren dabei die rasch evolvierenden Introns. Insgesamt 169 Arten aus allen größeren Vogelgruppen:

1. Abzweig: **Struthioniformes** (inkludieren Tinamiformes) PALAEOGNATHAE

intern:

--- *Struthio*/Strauss

--- *Rhea*/Nandu

--- Tinamiformes = (*Crypturellus* + *Tinamus*) + (*Eudromia* + *Nothoprocta*)

C., T. = Tinamus ; E. = Schopftinamu; N = Rebhuhntinamu

--- *Apteryx*/Kiwi

--- *Casuarius*/Kasuar + **Dromaius**/Emu

Hinweis: die Steißhühner (Tinamiformes) bilden also eine Gruppe innerhalb der Struthioniformes!

Ab jetzt: **NEOGNATHAE**

2. Abzweig: **Galloanserae**

Dichotomie in 2a = Anseriformes + 2b = Galliformes

2a. **Anseriformes** intern:

--- *Chauna*/Tschaja=Wehrvogel

--- *Anseranas*/Spaltfußgans

--- *Oxyura*/Ruderente

--- *Anser* + *Malacorhynchus*/Rotohrente

--- *Biziura*/Lappenente

--- *Aythya*/Tafelente + *Anas*

2b. **Galliformes** intern:

--- *Alectura*/Talegallahuhn + *Megapodius*/Großfußhuhn (= Megapodidae)

--- *Crax*/Hocko

--- *Numida*/Perlhuhn

--- *Colinus*/Wachtel

--- *Rollulus*/Straußwachtel

--- *Coturnix*/Wachtel + *Gallus*/Huhn

Ab jetzt: **NEOAVES**

Rasche Radiation an der Basis der Neoaves, rasche Aufeinanderfolge der Knotenpunkte!

3. Zweig: führt auf der einen Seite zu den Taubenvögeln, auf der anderen Seite zu den Apodiformes

3a: **Linie zu den Taubenvögeln**; intern:

--- Podicipediformes/*Podiceps*/Lappentaucher + Phoenicopteriformes/*Phoenicopus*/
Flamingo

--- Phaethontidae/*Phaethon*/Tropikvogel

- Pteroclididae = (*Pterocles* + *Syrrhaptes*) = Flughühner
- Mesitornithidae = (*Mesitornis* + *Monias*/Madagaskarralle)
- ab jetzt: COLUMBIFORMES:
 - **Columbina**/Täubchen + *Otidiphaps*
 - *Treron*/Fruchttaube
 - *Columba*/Taube + *Geotrygon*

3b: **Linie zu den Apodiformes**, intern:

- *Eurypyga*/Sonnenralle + *Rhynochetos*/Kagu (beide ad „Gruiformes“)
- ab jetzt: „CAPRIMULGIFORMES“:
 - *Steatornis*/Fettschwalm + *Nyctibius*/Riesenschwalm=Tagschläfer
 - *Podargus*/Eulenschwalm + *Batrachostomus*/Froschmaul
 - *Eurostopodus* + *Caprimulgus*/Ziegenmelker
 - *Aegotheles*/Höhlenschwalm
 - ab jetzt: APODIFORMES
 - *Colibri* + *Phaetornis* (2 Kolibrigattungen)
 - *Hemiprocne*/Baumsegler
 - *Aerodramus* + *Streptoprocne*/Ringelsegler

4. Zweig: **Linie zu „Gruiformes“ und „Pelecaniformes“:**

- basaler Abzweig: *Opisthocomus* (Hoatzin); allerdings ist diese Position keinesfalls sicher!
- dann Dichotomie in 4 a (Linie zu den „Gruiformes“) und 4 b (Linie zu den Pelecaniformes); 4 b ist ein statistisch robuster „WASSERVOGELCLADE“

4a: Linie zu den „Gruiformes“, intern:

- Otitidae = (*Eupodotis* + *Choriotis*) (Trappen gehören also nicht zu den Gruiformes!)
E. = Schwarzbauchtrappe, Ch. = Riesentrappe
- Cuculiformes; intern :
 - *Geococcyx*/Rennkuckuck + *Crotophaga*/Anis
 - *Centropus*/Spornkuckuck + *Caua*/Seidenkuckuck
 - *Cuculus*/Kuckuck
 - *Coccyzus*/Gelbschnabelkuckuck + *Phaenicophaeus*/u.a.
Buntschnabelkuckuck
- ab jetzt: „GRUIFORMES“:
 - *Psophia*/Trompetervogel + (*Grus*/Kranich + *Aramus*/Rallenkranich)
 - *Heliornis*/Binsenralle + *Sarothrura*
 - *Himantornis* + *Rallus*/Ralle (die Rallen stehen also nicht basal !)

4b: **Wasservogel-Clade: Linie zu den „Pelecaniformes“**, intern:

- Musophagiformes/Turakos = *Corythaeola* + *Tauraco* (2 Turako-Gattungen)
- Gaviiformes/*Gavia*/Seetaucher
- Sphenisciformes + Procellariiformes ; intern :
 - *Oceanites*/Sturmschwalbe
 - *Diomedea*/Albatros
 - *Oceanodroma*/Wellenläufer
 - *Pelecanoides*/Lummensturmvogel + *Puffinus*/Sturmtaucher
- *Ciconia*/Storch (ad « Ciconiiformes »)
- *Fregata* + (*Morus* + (*Phalacrocorax* + *Anhinga*)) (ad „Pelecaniformes“)
P. = Kormoran; F. = Fregattvogel; A. = Schlangenhalsvogel
- *Pelecanus* (!) + (*Scopus* + *Balaeniceps*) (S. + B. ad „Ciconiiformes“)
S. = Hammerkopf; B. = Schuhschnabel
- *Eudocimus*/Scharlachsichler (ad Cic.)
- *Cochlearius*/Kahnschnabel + *Ardea*/Reiher (ad Cic.)

5. Zweig: Charadriiformes und einige bisher nicht in diese Ordnung gestellte Taxa:
 („KÜSTENVOGEL-CLADE“)

intern:

- *Burhinus*/Triel + (*Haematopus*/Austernfischer + [*Charadrius*/Regenpfeifer + *Plegadis*])
- *Turnix**/Laufhühnchen + (*Dromas*/Reiherläufer + *Larus*/Möwe)
- *Arenaria*/Steinwälzer
- *Jacana*/Blatthühnchen + *Rostratula*/Goldschnepfe
- *Pedionomus**/Steppenläufer + *Thinocorus*/Höhenläufer

(*: bisher außerhalb der Charadriiformes positioniert)

Die relativ hohe Position der Charadriiformes spricht gegen die „shorebird-Hypothese“ als Stammgruppe der Neoaves und als einzige Überlebende der KTG! Entgegen früherer Annahmen stellen sie nicht die basale Linie der Neoaves!

Ab jetzt: „LANDVOGELCLADE“

6. Zweig: **Linie zu den „Coraciiformes“**; intern:

- Cathartidae + Accipitridae Cathartidae: *Cathartes* + *Sarcoramphus* (2 Gatt. Neuweltgeier)
- Accipitridae: --- *Sagittarius*/Sekretär
- *Pandion*/Fischadler
- *Gampsonyx* + *Buteo*/Bussard
- Coliiformes + Strigiformes Coliiformes: *Colius*/Mausvogel + *Urocolius*
- Strigiformes: (*Phodilus* + *Tyto*) + (*Speotyto* + *Strix*)
- P. = Maskeneule; T. = Schleiereule; Sp. = Kanincheneule;
- St. = Kauz
- *Leptosomus*/*Kurol*
- Trogoniformes = Trogon/*Trogon* + *Pharomachrus*/*Quezal*
- ab jetzt: „CORACIIFORMES“:
- (*Upupe* + *Phoeniculus*) + (*Tockus* + *Bucorvus*) (ad Cor.)
- U. = Hopf; P. = Baumhopf; T. = Toko; B. = Nashornvogel
- PICIFORMES ; intern : --- *Bucco*/Faulvogel + *Galbula*/Glanzvogel
- *Capito*/Bartvogel + *Megalaima*/Kupferschmied
- *Dryocopus*/Schwarzspecht + *Indicator*/Honiganzeiger
- ab jetzt „wieder“ Coraciiformes:
- *Merops*/Bienenfresser
- *Coracias*/Racke + *Brachyteracias*/Erdracke
- *Todus*/Todi
- *Momotus*/Sägeracke + *Alcedo*/Eisvogel

7. Zweig : **Cariamidae**/*Cariama*/Seriema

8. Zweig : **Falconidae** = (*Daptrius* + *Falco*) + (*Herpetotheres* + *Micrastur*)
 D. = Caracara ; H. = Lachfalke; M. = Kappenwaldfalke

9. Zweig : **Psittaciformes** ; intern:

- *Cacatua*/Kakadu
- *Psittacus*/Graupapagei

- *Platycercus* + *Chalcopsitta* (div. Sittiche)
- *Macropsitta*
- *Psittacula* + *Alisterus* (div. Sittiche)

10. Zweig: **PASSERIFORMES**; intern:

basal: *Acanthisitta*/Scheinkleiber

--- dann Dichotomie in 10 a = Suboscines und 10 b = Oscines

10 a = Suboscines, intern:

- *Sapayoa* + (*Smithornis*/Spatelbreitmaul + *Pitta*/Pitta)
- *Pipra*/Pipra + (*Tyrannus*/Tyrann + *Mionectes*)
- *Thamnophilus*/Ameisenwürger
- *Grallaria*/Rostameisenpitta
- *Scytolopus*/Buchschrüpfel + *Dendrocolaptes*/Baumsteiger

10 b = Oscines ; intern:

- *Menura*/Leierschwanz
- *Climacteris*/Baumrutscher
- *Malurus*/Staffelschwanz
- *Corvus*/Krähe
- *Picathartes*/Stelzenkrähe
- (*Vidua* + *Ploceus*) + (*Passer* + *Fringilla*)
V. = Witwe; P. = Weber; P. = Sperling; F. = Fink
- (*Turdus* + *Sylvia*) + (*Regulus* + *Bombycilla*)
T. = Drossel; S. = Grasmücke; R. = Goldhähnchen; B. = Seidenschwanz

Bemerkenswert ist die Einordnung der Tinamiformes bei den Struthioniformes, der Apodiformes bei den Caprimulgiformes und der Piciformes innerhalb der Coraciiformes!

„Gruiformes“ verteilen sich auf mindestens vier separate Linien!

Falconidae und Accipitridae stellen unterschiedliche Linien dar und bilden kein Monophylum Falconiformes!

Cariamidae (Seriemas) stehen außerhalb der Gruiformes; sie stehen in der Nähe anderer Raubvögel innerhalb eines großen terrestrischen Clades, der auch zu den Passeriformes führt.

Cathartidae (Neuweltgeier) stehen entgegen bisheriger Annahmen nicht in der Nähe der Störche, sondern stellen die Schwestergruppe der Accipitridae!

Ab Linie 4 findet sich eine Abfolge von Wasservogel- (4b), Küstenvogel- (5) und Landvogelclade (ab 6), allerdings finden sich auch zahlreiche aquatische Adaptationen außerhalb des Wasservogelclade, ebenso wie Landvögel außerhalb des Landvogelclades (z.B. Turacos, Tauben, Kuckucke). Auch Entwicklungen in spezielle Nischen (z.B. nächtliche Lebensweise; pelagisch; räuberisch) erfolgten mehrfach und konvergent. Die flugfähigen Tinamiformes entwickelten sich innerhalb der nicht flugfähigen Struthioniformes.

Die Grundprinzipien dieses Stammbaums wurden auch in einer umfassenden phylogenomischen Analyse aus dem Jahr 2014 (Sci. 346: 1320) bestätigt. Starke Diversifizierungen fanden dabei eng an der KTG bzw. um die KTG herum statt.

Die Aufspaltung in Palaeognathae und Neognathae dürfte vor 110 – 95 MA erfolgt sein. Die Aufspaltung der Palaeognathae in die Tinamiformes und Struthioniformes dürfte wahrscheinlich (aber nicht ganz sicher) in der Oberkreide erfolgt sein.

Bei den Neognathae zweigten die Galloanserae auf jeden Fall noch in der Oberkreide (am ehesten vor ca. 90 MA, Spanne bis 85 MA) ab. Die Aufspaltung der Galloanserae in die Galliformes und Anseriformes dürfte (bei breitem Konfidenzintervall) um die KTG herum erfolgt sein, möglicherweise aber auch erst im Paläozän oder frühesten Eozän.

Die ersten Aufspaltungen der Neoaves erfolgten dann dicht um die KTG herum, mit Konfidenzintervallen von Maastricht bis zum Paläozän. Erst im Paläozän spaltete sich die Linie ab, die zu den Seriemas + (Falken + ((Papageien + Passeriformes))) führt (Sci. 346: 1320).

Vor 50 MA existierten nach den phylogenomischen Daten bereits alle modernen Ordnungen mit Ausnahme der Coraciiformes und Piciformes. Selbst die Konfidenzintervalle für die Dichotomien zwischen den Ordnungen enden alle vor > 50 MA, mit der Ausnahme der Dichotomie zwischen Phoenicopteriformes und Podicipediformes (hier reicht das Konfidenzintervall von der KTG bis 40 MA) und der Dichotomie zwischen Coraciiformes und Piciformes mit einem Konfidenzintervall zwischen 50 und 30 MA (JARVIS et al., Sci. 346: 1320).

Noch viel weitergehend ist eine phylogenomische Analyse aus dem Jahr 2015, die 198 Vogelarten berücksichtigt – und damit mehr als die 48 Arten aus der vorstehend genannten Arbeit von JARVIS et al.. Bei vielen Übereinstimmungen ergeben sich auch einige grundlegende Abweichungen, die darauf zurückzuführen sein dürften, dass die größere Anzahl einbezogener Arten das Ausmaß der Long-branch Attraction deutlich reduzierte. Die Analyse aus dem Jahr 2015 (PRUM et al., Nat. 526: 569 + 516) gilt damit als die bisher solideste Phylogenie der Vögel.

Die Autoren gehen von einer massiven Radiation direkt nach der KTG aus, und die meisten Ordnungen wären demnach doch erst nach der KTG entstanden. Allerdings ist diese Aussage sehr abhängig von den fossilen Kalibrierungspunkten, und der sehr unzureichende Nachweis höherer Vögel in der Kreide macht solide zeitliche Kalibrierungen problematisch. Es ist also nicht auszuschließen, dass die Dichotomiezeiten weiter zurückzudatieren sind, als es die wenigen Kalibrierungspunkte bisher zulassen.

Die älteste Linie, die heute nur noch durch eine Art repräsentiert ist, wäre demnach die Linie zum Hoatzin, die nach der gewählten Kalibrierung etwa 64 MA alt wäre.

Die Abzweigung der Palaeognathae und Galloanserae wäre demnach kurz vor der KTG (etwa vor 70 MA) erfolgt, die Aufspaltung der Galloanserae in Galliformes und Anseriformes aber erst vor < 60 MA. Nach diesem Modell könnte es sein, dass nur drei Vogelarten überhaupt die KTG überlebt haben (Linie zu den Palaeognathae; Linie zu den Galloanserae; Vegaviidae, sofern diese außerhalb der Galloanserae stehen).

Kladogramm (stark vereinfacht):

--- PALAEOGNATHAE

*Lonchodytidae (+): Maastricht (NA; terrestrisch; neoornithin)

*Cimolopterygidae (+): Maastricht (NA; terrestrisch)

[*XXX Elopterygidae (+): Maastricht bis unt. O-Eozän (EU; marin, Süßwasser)

Diese Familie ist nicht aufrechtzuerhalten, nachdem *Elopteryx* als non-avialer Maniraptor erkannt wurde. Die paläogenen Taxa dieser Familie sind anderen Gruppen von Vögeln zuzuordnen]

Verzeichnis der Vögel der Oberkreide nach Dinosaurier-web (ergänzt nach wikipedia, fossil birds):

Basale Vögel:

Yandangornis longicaudus, Santon, China, 60 cm lang, 400 g, kladistisch nur knapp oberhalb der Archaeopterygidae; zwischen *Jeholodens* und *Sapeornis*

Ornithothoraces:

Kuszholia mengi, Coniac, Usbekistan, 50 cm lang, 7 kg?, nicht flugfähig (fragl. Enantiornith.)

Platanavis nana, Coniac, Usbekistan, 20 cm lang? 500 g?, ad Kuszholiidae, ad Ornithothoraces inc. sed, außerhalb der Enantiornithes

Patagopteryx deferrariisi, Santon-Campan, Argentinien, 75 cm lang, 3 kg?, Flügel sehr kurz, wohl sekundär flugunfähig (Pygostylia? Enantiornithes?)

Vorona berivotrensis, Maastricht, Madagaskar, 45 cm lang, 90 cm Spannweite, 500 g, krähengroß (basaler Enantiornithiner oder nahe Außengruppe der Enantiornithes)

Enantiornithes s.l.

Alexornis antecedens, Coniac, F Alexornithidae, Kalifornien, 12 cm lang, 100 g, ähnlich rez. Vögeln

Avisaurus archibaldi, Campan oder Maastricht (Hell Creek F.), Spannweite 120 cm, Länge 25 cm. (Enantiornithiformes)

Explornis nessovi, Coniac, Usbekistan, 16 cm lang, 30 g?, F Alexornithidae

Enantiornis leali, Campan/Maastricht Argentinien, 35 cm hoch, Spannweite 120 cm, 2,5 kg, Größe eines mittelgroßen Adlers, größter Enantiornithiner (Enantiornithiformes)

Gobipteryx minuta, Campan, Mongolei, 20 cm hoch, 1 m Spannweite, 500 g, rabengroß, wohl Aasfresser (fragl. Enantiornithiformer)

Halimornis thompsoni, Campan, Alabama, 30 cm lang, 900 g, taubengroß, aus Uferablagerungen

Incolornis silvae, Coniac, Usbekistan, 13,5 cm lang, 100 g?, F Alexornithidae [WIK: fragl. Enantiorn.]

Kizylkumavis cretacea, Coniac, Usbekistan, 40 cm lang?, 300 g?, taubengroß

Lectavis bretincola, Campan/Maastricht, Argentinien, 20 cm lang? 200 g ?, nur durch Beinknochen bekannt (fragl. Enantiornithiformer)

Lenesornis malshevskyi, Coniac, Usbekistan, 30 cm lang, 300 g?, marin, möwenähnliche Lebensweise

Neuquenornis volans, Santon, Argentinien, 30 cm lang, 200 g? (Enantiornithiformes)

Sazavis prisca, Coniac, Usbekistan, 20 cm lang ? 100 g ?

Soroavisaurus australis, Maastricht, Argentinien, 10 cm lang, 10 g ? (Enantiornithiformes)

Yungavolucris bretincola, Campan/Maastricht, Argentinien, 12 cm lang, 100 g (Enantiornithiformer, Avisauridae?)

Zhyraornis kashkarovi, Turon/Coniac, Usbekistan, 30 cm lang, 300 g, lebte am Meer, Fischfresser. (naA fragl. Enantiornithiner, evtl. Ornithurae)

Weitere Enantiornithes der O-Kreide nach WIK:

Basale/nicht näher zugeordnungsfähige Formen: *Elsornis*, *Gurilynia* (fragl. Enantiornithiformer)

Enantiornithiformes:

F. Enantiornithidae: *Enantiornis* (s.o.)

F. Avisauridae: *Avisaurus*, *Neuquenornis*, *Soroavisaurus* (s.o.)

Ornithurae:

- Apsaravis ukhaana*, Campan oder Maastricht, Mongolei, 18 cm lang, 40 g?, taubengroß, moderner Flugapparat, einer der besterhaltenen Kreidevögel (kladistisch entweder knapp unter oder sogar schon über den Hesperornithiformes stehend); fraglich ad Ambiortidae?
Gargantuavis philoinos, Maastricht, Frankreich, 1,8 m hoch?, 4 m lang?, 140 kg; flügellos, am ehesten mit dem rezenten Strauß vergleichbar; lt. WIK inc. sed. (Enant.?, basaler Ornithurae?)
Limenavis patagonica, Campan/Maastricht Argentinien, 30 cm lang?, 200 g?, Ähnlichkeiten mit *Ichthyornis*; nach WIK: fraglicher Neornithine, ?Palaeognath

Hesperornithiformes:

- Asiahesperornis bashanovi*, Maastricht, Kasachstan, 120 cm lang, 90 cm hoch, 3 kg?, flugunfähig (F. Hesperornithidae)
Baptornis advenus, Santon oder Campan, Kansas, 1 m lang, 7 kg (F. Baptornithidae)
Hesperornis regalis, Campan, Kansas, 130 cm lang, 90 cm hoch, 5 kg ? (F. Hesperornithidae)
Judinornis nogontsavensis, U-Maastricht, Mongolei, 70 cm hoch? 1 m lang ? (F. Baptornithidae)
Parahesperornis alexi, Campan/Maastricht, Kansas, 1 m lang, 5 kg? (F. Hesperornithidae)
Parascaniornis stensioi, O-Campan, Schweden, 30 cm hoch?, 20 cm lang?, 500 g?;
Nomen dubium, wohl zu *Baptornis* zu stellen (Palaeont. 48, 1321).
Pasquiaornis hardiei, Cenoman, Kanada, 1 m lang? 60 cm hoch? 3 kg?, ursprünglicher als *Baptornis*
Potamornis, ob. Maastricht (ad Hesperornithidae?)
Canadaga, mittl. Maastricht, Länge 1,5 m, Kanada (F. Hesperornithidae), größte Art der Familie
Coniornis (F. Hesperornithidae)

Ichthyornithiformes:

- Apatornis celer*, Maastricht, F. Apartornithidae, Kansas, 20 cm lang, 200 g ?, marin
Ichthyornis dispar, Turon-Campan, Kansas und Alabama, 20 cm lang, 300 g ?, möwenähnlich, gut entwickeltes gekieltes Brustbein und hoher Brustkorb. F. Ichthyornithidae.

Neognathae:

- Teviornis gobiensis*, Maastricht, Mongolei, 60 cm hoch? 1 kg?, gansgroß, lebte an Seen und Flüssen;
Position: ad Anseriformes : Anatoidea : Presbyornithidae (umstritten, da nur sehr fragmentarisch erhalten; Alter: 70 MA, etwas älter als *Vegavis*). Wenn *Teviornis* aus der Nemegt Formation tatsächlich zu den Presbyornithidae und damit zu den Anseriformes gehört, wäre er ein Vertreter der Kronengruppe der Vögel
Asteriornis maastrichtensis (oberstes Maastricht Belgiens; 66,8 MA); Stammgruppenvertreter der Galloanserae; Mischung aus galliformen und anseriformen Merkmalen

(+) Fam. "Graculavidae": paraphyletische "Übergangsküstenvögel":

Graculavus: Lance-Formation bis unt. Paläozän: Charadriiformes ?

Palaeotringa (s.u.) – ob. Maastricht oder U-Paläozän

Telmatornis (s.u.) – unt. Maastricht

Scaniornis (Phoenicopteriformes?, U-Paläozän), *Zhylgaia* (Presbyornithidae?; Alter unklar, O-Kreide oder Paläogen), *Dakotornis* (Paläozän)

Zuordnung neornithiner Taxa der Oberkreide bei Wikipedia (en.wikipedia.org/wiki/Fossil_birds):

Ordnungszugehörigkeit unsicher:

- Gallornis* Phoenicopteriformes oder Galliformes (U-Kreide von Yonne, Frankreich, O-Kreide von Belgien) (naA nur eine Art, *G. straenelini*, Berrias oder Hauterive von Frankreich; evtl. Assoziationen mit Galloanserae, aber es lässt sich nicht einmal entscheiden, ob Palaeognath oder Neognath). Er wird aber zu den Neornithes gestellt.
Apatornis: Anseriformes? (O-Kreide, Smoky Hill Chalk) (s.o.: naA Ichthyornithiformes)
Tytthostonyx: Procellariiformes? Pelecaniformes? (Hornerstown: Maastr./U-Pal.)
Graculavus: Charadriiformes? (Lance Form., Maastr.; Hornerstown: Maastr./U-Pal.)

Palaeotringa: Charadriiformes? (Hornerstown, O-Kreide? - unklar ob Maastricht oder U-Pal.)
Telmatornis: Charadriiformes? (Navesink Formation, unt. Maastricht)
Ceramornis: Charadriiformes? (Lance Creek)
 « *Cimolopteryx* »: Charadriiformes? (Lance Creek)
Lonchodytes: Gaviiformes? Procellariiformes? Pelecaniformes? (Lance Creek)
Palintropus: Charadriiformes oder Quercymegapodidae (Lance Creek)
Tevionis: Presbyornithidae ? (Nemegt Formation, unt./mittl. Maastricht)
Torotix: Pelecaniformes, Charadriiformes, Procellariiformes oder Phoenicopteriformes (Maastr.)
Neornithes inc. sed., Lance Creek., Phalacrocoracidae?
Neornithes inc. sed., Portezuelo, O-Kreide: Galliformes? (Argentinien)
Neornithes inc. sed., Hell Creek, Anseriformes?

Ordnungszugehörigkeit (offenbar) gesichert:

Anatalavis: basale Anseriformes oder Anseranatidae (O-Kreide/U-Pal. bis U-Eozän)
Vegavis: Anseriformes, Fam. Presbyornithidae (ob. Maastricht, 66 – 68 MA)
Austinornis: Galliformes inc. sed. (Austin Chalk, O-Kreide)
 Charadriiformes inc. sed., Lopez de Bertodano, Vega-Insel, Antarctica,
 O-Kreide, ? Burhinidae oder basale Charadriiformes

inc. sed.:

Rahonavis ostromi, Maastricht, Madagaskar, 40 cm lang, 100 g ?, krähengroß, erhabene Klaue auf der Innenseite, mit der er wahrscheinlich Bäume hochkletterte (non-avianer Dromaeosauridae? Unenlagiinae?)
Laornis edwardsianus, ? Neognathae, Maastricht, USA, 40 cm hoch, 2 m Spannweite, 15 kg, schwanengroß, nur ein Beinknochen bekannt. Datierung unsicher (zwischen 66 und 63 MA; evtl. also auch unt. Paläozän). Wahrscheinlich Watvogel; evtl. zu den Charadriiformes oder Gruiformes zu stellen; eigene Familie (Laornithidae), wahrscheinlich eine Linie in der Nähe der gemeinsamen Vorfahren von Gruiformes und Charadriiformes. Angesichts des sehr fragmentarischen Materials muss auch die Schätzung der Spannweite als gewagt angesehen werden; naA nur Größe einer (größeren) Gans.
Abavornis bonaparti, Coniac, Usbekistan, 18 cm lang, 50 g, ähnlich rezenten Vögeln; inc. sed., evtl. Enantiornithes [WIK: basaler Pygostylia; fraglicher Enantiornithiner]
Catenoleimus anachoretus, Coniac, Usbekistan, 12 cm, 50 g; inc. sed., evtl. Enantiornithes
Iaceornis, O-Kreide, 83,5 MA; Nordamerika, fortschrittlicher als Ichthyornithiformes (kronenwärts)
Horezmavis, Cenoman, Usbekistan, Enantiornithes (Gobiptyrigiformes?), basaler Ornithurae oder Gruiformes
Neogaeornis, O-Campan/U-Maastricht, Chile (neuerdings zu den Vegaviidae gestellt)
 ? *Piksi*, O-Campan, Montana (basaler Ornithurae, basaler Pygostylia oder Neornithes?) – nach anderer Auffassung hat er gar nichts mit Vögeln zu tun und ist ein non-avianer Theropode oder Flugsaurier

Auch nach dem Kenntnisstand von 2007 (s. Natwiss. 94, 657) sind aus der Oberkreide bisher noch keine sicheren (!) Neoaves (= alle Neornithes außer Galloanserae und Ratitae) nachgewiesen.

Und auch im Jahr 2016 galt *Vegavis* als der einzig völlig unstrittige moderne Vogel aus dem gesamten Mesozoikum (Nat. 538: 468 + 502).

Allerdings wird aus dem späten Maastricht der Vega-Insel (antarktische Halbinsel) ein Femur eines Laufvogels beschrieben, der von einem gemeinsamen Vorfahren der Cariamidae mit den Phorusrhacoidea oder einem basalen Vertreter der Cariamidae stammen dürfte (Natwiss. 98, 815).

Überleben/Aussterben von Vögeln an der KTG: In Flügelform und Flugvermögen waren die in der Kreidezeit so erfolgreichen Enantiornithinen den modernen Vögeln keinesfalls unterlegen. Zwar konnten sich die basalen Vögel, knapp oberhalb des Niveaus von *Archaeopteryx*, mit ihren Wirbelschwänzen in der Luft schlechter bewegen, zwischen Enantiornithinen und Ornithurae ist aber kein Unterschied in den Flugeigenschaften auszumachen. Das Überleben der letzteren und Aussterben der ersteren wird nach einer Theorie daher darauf zurückgeführt, dass die modernen Vögel (wie z.B. Anseriformes) in der obersten Kreide Wassernähe und feuchte Lebensräume bevorzugten (Seen, Küsten, Flussufer, Meer) und dabei – wie heutige Vögel in derartigen Lebensräumen – Generalisten mit breitem Nahrungsspektrum waren. Die Enantiornithinen hatten sich dagegen auf sehr unterschiedliche Lebensräume spezialisiert und waren daher vermutlich auch eher Nahrungsspezialisten in ihren Nischen. Offenbar erwies sich bei den modernen Vögeln die höhere Flexibilität und Anpassungsfähigkeit infolge geringerer Spezialisierung als Überlebensvorteil an der KTG (Spektr. Wiss. 1/11, 30).

Offen war aber immer noch die Frage, ob die archaischen Vogelgruppen im Laufe der Oberkreide gradualistisch ausstarben oder aber ob sie bis zur KTG divers blieben und an der KTG erloschen. Eine reiche Avifauna aus dem obersten Maastricht des westlichen Nordamerikas belegt aber inzwischen, dass **verschiedene Gruppen archaischer Vögel bis in den Zeitraum der letzten 300.000 Jahre vor der KTG überlebten.** 7 von 17 Arten dieser Avifauna entstammen archaischen Gruppen (**Enantiornithes, Ichthyornithes, Hesperornithes sowie ein *Apsaravis*-ähnlicher Vogel**). Keine dieser vier Gruppen wurde jemals nach der KTG nachgewiesen – ein Indiz dafür, dass die KT-Extinktion zum Erlöschen der archaischen Vögel führte.

Die übrigen Arten werden überwiegend von fortgeschrittenen Ornithurinen gestellt – ein Hinweis auf eine größere Radiation der Ornithurae kurz vor dem Ende der Kreide. Allerdings kein sicherer Nachweis von Neornithes. Keine andere Avifauna der Oberkreide ist so artenreich. Sie umfasst ein breites Größenspektrum von kleinen Vögeln bis hin zu einigen der größten flugfähigen Vögel der Kreide (PNAS 108, 15253).

Es wird auch diskutiert, dass die **kurze Brutzeit** bei Vögeln (rezent zwischen 11 und 85 Tagen) Überlebensvorteile an der KTG bot. Studien an embryonalen Zähnen von kleinen und großen Ornithischia ergeben lange Brutzeiten (*Protoceratops*: 2,8 Monate; *Hypacrosaurus*: 5,8 Monate), wie bei anderen Reptilien üblich. Die kurze Brutzeit der modernen Vögel ist demnach abgeleitet. Lange Brutzeiten erhöhen die Risiken für den Nachwuchs und ggf. auch für Elterntiere; sie könnten die Chancen nonavialear Dinosaurier an der KTG – auch in Konkurrenz mit Vögeln und Säugern – verringert haben (eigene Anmerkung: möglicherweise eine Erklärung für das Erlöschen basaler Vogelgruppen an der KTG?).

Die kurzen Brutzeiten sollen sich erst in der Linie zu den modernen Vögeln entwickelt haben, d.h. auch basale Vögel brüteten noch lange. Lange Brutzeiten und die damit verbundenen hohen Risiken könnten auch erklären, warum non-avialear Dinosaurier große Gelege mit vielen kleinen Eiern legten. Lange Brutzeiten und lange Generationsdauer erweisen sich angesichts knapper Ressourcen in Krisensituationen wie der KTG als Nachteil (PNAS 114: 540).

SÄUGETIERE:

Mammaliaformes (+):

Haramiyida sind noch aus der obersten Oberkreide Indiens (Deccan Beds) nachgewiesen; der vorletzte Nachweis stammt aus der U-Kreide (*Hahnodon*, *Cifelliodon*). Die Haramiyida aus den Deccan Beds wären damit die letzten Vertreter der Mammaliaformes. Falls allerdings die Gondwanatheria zu den Haramiyida gehören, wären diese bis ins Lutet fortzuführen.

Möglicherweise zu den **Docodonta (+)** gehört *Reigitherium* aus dem Campan-Maastricht Patagoniens; er wäre der letzte Vertreter der Docodonta, die ansonsten schon in der U-Kreide erloschen. Sie erschienen im Bathon, erreichten ihre Blütezeit im Malm, und leiten sich wahrscheinlich von den Morganucodontiden des Keuper und des Lias ab. Neuere Untersuchungen sprechen aber dafür, dass *Reigitherium* zu den Meridiolestida (Cenoman bis U-Miozän) gehört und damit zu den Symmetrodonta, also bereits ein Kronengruppen-Säuger ist.

Mammalia:

0. Australosphenida und [ggf. inkl.] Monotremata: s. U-Kreide; keinerlei Nachweis während der Oberkreide, Dokumentationslücke zwischen ob. U-Kreide und Paläozän

1. Triconodonta (+): Nach maximaler Diversität der im Lias oder Dogger erschienenen, maus- bis katzen großen, insecti-/carnivoren Triconodonta erloschen die meisten Formen an der Alb-Cenoman-Grenze; aus der Oberkreide sind nur zwei Taxa bekannt: *Alticonodon* aus der Fam. Triconodontidae (Kimmeridge bis Campan) aus dem Campan von Alberta und *Austrotriconodon* aus der monotypischen Familie Austrotriconodontidae aus dem Campan Patagoniens, wobei diese Gattung aber taxonomisch unsicher ist. Die Triconodonta erloschen somit mit *Alticonodon* aus dem Campan Albertas.

2. „Allotheria“: nur die **Multituberculata** überleben bis ins O-Eozän; alle anderen Ordnungen der „Allotheria“ erloschen bereits im Malm oder in der U-Kreide (u.U. mit Ausnahmen in Südamerika). Die Multituberculata - die einzigen Pflanzenfresser unter den mesozoischen Säugern - erlebten in der O-Kreide eine erhebliche Radiation, die mit der Ausbreitung der Angiospermen in Verbindung gebracht wird; so erschienen die beiden UO Ptilodontoidea und Taeniolaboidea in der O-Kreide und erloschen im Eozän, wohl von den Nagetieren verdrängt. In mongolischen Fundstätten der O-Kreide machen Multituberculata zwischen 50 und 90 % der Säugerfossilien aus (Rest: Theria), was aufgrund der nagetierartigen Lebensweise aber auch nicht überraschend ist (auch in modernen Kleinsäugergemeinschaften stellen Nagetiere 80% aller Fossilien/Individuen). Viele Familien der Multituberculata erschienen erst im Campan oder Maastricht: Neoplagiaulacidae (Campan bis O-Eozän; EU, NA, AS), Ptilodontidae (Maastricht bis Thanet; NA), Cimolodontidae (Campan bis Thanet; EU, NA), Cimolomyidae (Campan bis Thanet; EU, NA), Taeniolabididae (Campan bis U-Eozän; NA, AS), Eucosmodontidae (Campan bis U-Eozän; NA, AS). Neuerdings gibt es auch einen einzigen Multituberculata-Nachweis aus Südamerika (*Argentodites coloniensis*, fraglich ad Cimolodonta, Oberkreide Patagoniens). Die Gondwanatheria stellen dagegen die Schwestergruppe der Multituberculata.

Die Multituberculata durchliefen in den letzten 20 MA der Kreidezeit eine massive adaptive Radiation, erkennbar an einer deutlichen Zunahme der dentalen Komplexität (und damit des Nahrungsspektrums),

einhergehend mit dem Anstieg der Gattungsanzahl und Erweiterung des Größenspektrums nach oben (Nat. 483, 457).

Insgesamt zeigt sich ein Trend zu zunehmender Herbivorie, die mit dem Aufstieg der Angiospermen in Verbindung gebracht wird. Dies spricht gegen die Hypothese, die Dinosaurier hätten die Evolution und Radiation der Säuger behindert. Säugetiere waren also durchaus in der Lage, auch in der Kreidezeit neue ökologische Gelegenheiten zu nutzen. Auch viele basale Dichotomien der Eutheria fallen nach molekularen Uhren in genau den Zeitraum, in dem die Multituberculata eine adaptive Radiation vollzogen. Der Prozess blieb offenbar nicht auf die Multituberculata beschränkt, ist aber für die Eutheria nur auf der Basis molekularer Uhren nachweisbar, während er an der Bezeichnung der Multituberculata direkt getestet werden kann.

Multituberculata lebten vom Mitteljura bis späten Eozän (165 bis 35 MA); ihr Gebiss ist gekennzeichnet durch vorstehende Schneidezähne, klingenartige Prämolaren sowie Molaren mit zahlreichen Höckern, in zwei parallelen Reihen (bukkal und lingual) angeordnet. Kaubewegungen überwiegend nach hinten gerichtet.

Die Komplexität der Kronenoberflächen der unteren Backenzähne ist ein wichtiger Indikator für das Nahrungsspektrum. Die frühen, paraphyletischen "Plagiaulacida" hatten vier einfache klingenartige Prämolaren und zwei Molaren mit mehreren Höckern. Die geringe dentale Komplexität bis vor 100 MA spricht für Karnivorie bis allenfalls fleisch-dominierte Omnivorie (wie Insekten und Früchte). In der frühen Oberkreide (100 – 84 MA) lebten überwiegend basale Mitglieder der Subordnung Cimolodonta. Ihre dentale Komplexität war nur geringfügig höher als in den 60 MA zuvor, was ebenfalls für eine geringe morphologische Disparität spricht. Zwischen 84 und 66 MA stieg dagegen die dentale Komplexität massiv an (Maximum im Campan) und erreichte Werte, die heutzutage bei Herbivoren und Pflanzen bevorzugenden Omnivoren angetroffen werden. Auch im frühen Paläozän blieb die hohe Komplexität und morphologische Disparität der Zähne erhalten (*Taeniolabis* aus dem U-Paläozän erreichte die maximale Komplexität); im weiteren Verlauf nahm die dentale Komplexität und Disparität dann wieder ab.

Die Zunahme der dentalen Komplexität erfolgte in mehreren Linien der Cimolodonta; es nahmen sowohl die relative Größe der Molaren wie die Anzahl der Höcker zu. Dies ist ein grundlegender Unterschied zu Ungulaten, Primaten, Rodentia und Lagomorpha, die aufgrund der mechanischen Anforderungen zur Zerkleinerung pflanzlicher Nahrung einerseits komplexere Molaren entwickelten, andererseits aber zusätzlich molarenartige Prämolaren mit mehreren Höckern ausbildeten. Entwicklungsprozesse scheinen offenbar die Möglichkeit zu begrenzen, aus klingenartigen Prämolaren wieder höckrige Prämolaren zu entwickeln. Von mehreren Säugerlinien mit klingenartigen Prämolaren hat dies nur eine einzige Gruppe (sthenurine Marsupialia) geschafft.

Neben der dentalen Komplexität nahmen in den letzten 20 MA vor der KTG auch die Gattungszahl und das Größenspektrum der Multituberculata zu. Zwischen Malm und früher Oberkreide lebten gleichzeitig nur 4 bis 16 Gattungen; Körpermasse zwischen 9 und 105 Gramm. In den letzten 20 MA der Kreide lebten dagegen 16 bis 21 Gattungen, die durchschnittliche Körpermasse nahm von 64 auf 194 g zu; *Bubodens magnus* erreichte 5,25 kg. So wurden die Multituberculata die nach Artenzahl größte Gruppe der mesozoischen Säugetiere.

Die adaptive Radiation der Multituberculata (und, nach molekularen Uhren, ebenfalls der Eutheria) erfolgte zwar zeitlich nach dem Aufstieg der Angiospermen, fällt aber in eine Zeit, in der die ökologische Diversität der Angiospermen zunahm (Campan, Maastricht). Viele Angiospermen dieser Zeit waren krautig, hatten einen kurzen Lebenszyklus und noch keine so intensiven Schutzmechanismen gegenüber Herbivoren (im Vergleich zu schon länger etablierten Pflanzengruppen) entwickelt und boten damit eine attraktive, leicht zugängliche, proteinreiche Nahrungsquelle für Herbivoren. Die ökologische Radiation der Angiospermen hatte so neue Nischen geschaffen, die von den Multituberculata genutzt wurden, parallel diversifizierten in dieser Nische auch Farne, Insekten (als Bestäuber) und andere Herbivoren.

Auch die Bezeichnung der Multituberculata gegen Ende der Kreide spricht für pflanzendominierte Omnivorie und Herbivorie. So nahm die Zahl der Zahnhöcker pro Kieferseite stark zu (sie betrug nur etwas

mehr als 100 bei frühen fleischfressenden Säugern, erreicht bei Multituberculata aber bis knapp 350). Dieses pflanzliche Nahrungsspektrum wurde auch nach der KTG genutzt – trotz des erheblichen taxonomischen Turnovers der Multituberculata an der KTG. Die typischen Nahrungsquellen, an die sich die Multituberculata gegen Ende der Kreide adaptiert hatten, blieben ihnen also erhalten und erklären das relativ gute Abschneiden der Multituberculata in dieser Krise – gleichzeitig ein Beleg für die ökologische Selektivität von Extinktionsereignissen (Nat. 483, 457). Erst die spätere Konkurrenz mit den Nagetieren überlebten die Multituberculata nicht.

Inselverzweigung: in der obersten Kreide lebte in der rumänischen Inselwelt ein kogainoider Multituberculater (*Litovoi*) mit kuppelförmigem Schädel und (relativ zur Körpergröße) deutlich verkleinertem Gehirn. Er hatte einen der niedrigsten EQ aller Säuger und Mammaliaformes, sogar etwas niedriger als bei den basalsten Mammaliaformes, aber höher als bei nonmammaliaformen Cynodontia. Die Regionen für die Sinnesverarbeitung blieben dennoch vergrößert (große Riechkolben und Paraflocculi). Die Körpergröße selbst war nicht deutlich verzweigt. Die Verzweigung betraf also nur das Gehirn, ohne Beeinträchtigung der für die sensorischen Fähigkeiten erforderlichen Areale. EQ: 0,3; zum Vergleich: *Vintana* 0,4; andere abgeleitete Multituberculata: 0,5 – 0,6. Bei pleistozänen Inselverzweigungen von Elefanten oder Flusspferden nahm der EQ dagegen zu: hier verkleinerte sich vor allem die Körpergröße (stärker als das Gehirn).

EQ-Werte:

--- Cynodontia: 0,15 – 0,25

--- *Morganucodon*: 0,33

--- *Hadrocodium*: 0,5

--- *Tachyglossus* 0,78; *Obdurodon* 1,0; *Ornithorhynchus* 0,92

--- *Triconodon* 0,5

--- ALLOTHERIA: *Vintana* 0,4 + abgeleitete Multituberculata: 0,5 – 0,6 außer *Litovoi* 0,3

Ab jetzt: CLADOTHERIA

--- *Vincelestes* 0,38

--- *Pucadelphys* 0,34 + Marsupialia (0,4 – 1,65)

--- *Asioryctes* 0,57 + *Kennalestes* 0,38

--- *Zalambdalestes* 0,72

--- basale Eutheria: 0,22 – 1,21

Kronensäuger: ab 0,32; Afrotheria: 0,32 – 1,65; Ausnahme: *Palaeoloxodon falconeri*: 3,56

(im Vergleich zu *P. antiquus*: 0,8)

Pan troglodytes 2,52; frühe HE: 4,54

(aus Graphiken – Säulendiagramm – geschätzte Werte).

(PNAS 115: 4857)

Gondwanatheria:

Nach früherer Auffassung stark abgeleitete Multituberculata, nach neuen Erkenntnissen (nachdem erstmals ein Schädel gefunden wurde) Schwestergruppe der Multituberculata oder alternativ in einer Polytomie mit den Hahnodontidae innerhalb der Haramiyida stehend (Nat. 558: 108). Wichtige Hinweise lieferte der Schädel von *Vintana* aus dem Maastricht Madagaskars (Nat. 515:

493 + 512). Die Assoziation der Gondwanatheria mit den Multituberculata oder Haramiyida ist etwa gleich plausibel.

In der höheren Oberkreide bis Eozän waren Gondwanatheria kosmopolitisch im gondwanischen Bereich verbreitet, überwiegend aber in Südamerika; ältester Nachweis in der frühen Oberkreide Tansanias. Sie sind bekannt aus der oberen Kreide Südamerikas (*Gondwanatherium*, Campan, Fam. Sudamericidae; *Ferugliotherium*, Campan, Fam. Ferugliotheriidae), Madagaskars (*Lavanify*, Fam. Sudamericidae, ?Campan, sowie *Vintana*, Fam. Sudamericidae, Maastricht) und Indiens (gen. indet., Fam. Sudamericidae, ob. Maastricht) und dem Paläozän Südamerikas (*Sudamerica*, unt./mittl. Paläozän) und unt. Lutet Patagoniens (*Greniodon*; Affinitäten zu den Sudamericidae und Ferugliotheriidae).

Die jüngsten Reste stammen von Sudamericiden aus dem Eozän (Spanne: ob. U-Eozän bis O-Eozän) der Antarktis sowie unt. Lutet Patagoniens (F. Sudamericidae vom Campan bis Eozän). Daneben gibt es einen Bericht von einem „wahrscheinlichen sudamericiden Gondwanatherier“ aus dem Eozän Perus sowie über einen rätselhaften Zahn, der von einem Ferugliotheriiden stammen könnte, aus unsicher in den Grenzbereich Eozän/Oligozän datierten Schichten ebenfalls aus Peru (Natwiss. 99, 449). Die Gondwanatheria haben damit die KTG in Südamerika um mindestens 18 MA und vielleicht sogar um mehr als 25 MA überlebt.

Die schrittweise Abkühlung ab dem M-Eozän könnte dann zum Aussterben verschiedener mesozoischer Reliktfaunenelemente (so auch der Gondwanatheria) in Südamerika beigetragen haben – bedingt durch die Öffnung der Drake-Passage im M- und O-Eozän. Nahe benachbarte Regionen wie Patagonien dürften von den damit verbundenen Abkühlungen besonders betroffen gewesen sein – und die Gondwanatheria damit eines der ersten Opfer des sich abzeichnenden Endes des globalen Treibhausklimas (Natwiss. 99, 449).

Die Schwestergruppenbeziehung zwischen der madagassischen und indischen Form aus der Fam. Sudamericidae passt zu der Annahme, dass sich Madagaskar und Indien vor 88 MA trennten. [Für eine enge Beziehung zwischen Indien und Madagaskar sprechen auch die nahe verwandten Abelisauridae *Majungasaurus* und *Indosuchus*, die gemeinsam wiederum argentinischen Gattungen nahestehen.]

Bisher sind Gondwanatheria fast ausschl. durch isolierte Zähne definiert (abgesehen von zwei Kieferfragmenten). Die frühere Positionierung zu den Multituberculaten ergab sich daraus, dass einige Funde, die zu *Ferugliotherium* gestellt wurden, tatsächlich fehlgedeutet wurden und echte Multituberculaten darstellen (und daher aus den Gondwanatheria und der Gattung *Ferugliotherium* auszugliedern waren), was andererseits bedeutet, dass in der höheren O-Kreide auch „echte“ Multituberculaten Südamerika erreichten und dort lebten, sich aber dann dort wohl nicht halten konnten (Konkurrenz der Gondwanatheria), da außer diesen wenigen ehemals zu *Ferugliotherium* gestellten Taxa sonst keine weiteren Multituberculata in Südamerika gefunden wurden. Bei den Gondwanatheria könnte es sich – aufgrund ihrer hypsodonten Zähne, die man ansonsten niemals bei mesozoischen Säugern fand - um die ersten Gräser handeln, zumal Gräser – jedenfalls in Gondwana – in der höchsten Kreide schon viel diverser waren als bisher angenommen (s.o. unter „Angiospermen“).

Vorgeschlagene Beziehungen der Gondwanatheria (Natwiss. 99, 449):

- ad plagiulacoide Multituberculata
- basale Position innerhalb der Multituberculata (natürliche Gruppe mit „Plagiulaciden“ und Cimolodonten)

- eine Linie der Allotheria, die auf die Haramiyida zurückgeht (vgl. Nat. 558: 108; s. auch U-Kreide: *Cifelliodon*)

Die Gondwanatheria (unt. O-Kreide bis Eozän) blieben dann jedoch auf Gondwana beschränkt.

Kladogramm:

--- *Thrinaxodon*

--- *Probainognathus*

--- Tritylodontidae

--- *Sinoconodon*

--- *Adelobasileus*

--- *Hadrocodium*

Ab jetzt: MAMMALIAFORMES

--- Morganucodontidae

--- *Haldanodon*

--- *Pseudotribos*

Ab jetzt: MAMMALIA

--- Australosphenida (einschl. Monotremata)

--- Eutriconodonta

--- ALLOTHERIA (s.u.) = „Haramiyida“ + (Multituberculata
+ Gondwanatheria)

--- Spalacotherioidea

--- *Cronopio*

Ab jetzt: CLADOTHERIA

--- Dryolestidae

--- *Henosferus, Ambondro, Asfaltomylos*

--- *Vincelestes*

--- *Juramaia*

--- *Eomaia*

--- Metatheria + Eutheria

ALLOTHERIA: (kontra: Nat. 558: 108)

--- *Haramiyavia*

--- *Thomasia*

--- Multituberculata (primär laurasisch)

--- *Arboroharamiya* (unt. Malm Laurasiens)

Ab jetzt: GONDWANATHERIA (gondwanisch)

--- *Ferugliotherium* (ob. O-Kreide)

--- *Trapalcotherium* (ob. O-Kreide)

Ab jetzt: SUDAMERICIDAE (7 Gattungen, unt. O-Kreide bis Eozän)

(*Greniodon, Gondwanatherium, Sudamerica, Lavanidy, Bharattherium*
Vintana, tansanisches Taxon)

(Nat. 515: 512)

Nicht ganz auszuschließen ist allerdings, dass die (auf jeden Fall monophyletischen) Gondwanatheria innerhalb der Multituberculata basiert sind (je nach Analyseverfahren).

Insgesamt umspannen die Gondwanatheria den Zeitraum von ca. 110 MA bis 45 MA. *Vintana* (Madagaskar) war mit 12,4 cm Schädellänge und ca. 9 kg das größte mesozoische Säugetier Gondwanas und das zweitgrößte Säugetier weltweit (nach dem karnivoren *Repenomamus*). *Vintana* war herbivor (wahrscheinlich Wurzeln und Samen). Besonderheiten waren hochkronige Molariformes mit Schmelzinseln sowie weit abstehende Wangenknochen, die Platz für sehr kräftige Wangenmuskeln schafften, mit denen *Vintana* etwa doppelt so große Beißkräfte entwickeln konnte als moderne Nagetiere vergleichbarer Größe.

Große Augen, hoch entwickeltes Gleichgewichtssystem (CT der Bogengänge); Indizien für eine sehr agile und schnelle Lebensweise. Guter Geruchssinn, gutes Gehör für hohe Frequenzen. Einige Schädelmerkmale erinnern aber an frühe Verwandte und werden als Reversionen interpretiert, darunter Merkmale, die sich sonst nur bei Mammaliaomorpha finden und als plesiomorph für Mammaliaomorpha gelten.

Allerdings ist fraglich, in wieweit *Vintana* charakteristisch für alle Gondwanatheria ist. Das Taxon hat sich in der Isolation Madagaskars über 40 – 50 MA oder mehr separat entwickelt. So zeigen sich bei den Zähnen deutliche Unterschiede von anderen Gondwanatheria. *Vintana* ist wohl weit abgeleitet gegenüber anderen Gondwanatheria.

Vermutlich spielte die Aufspaltung von Pangäa eine wichtige Rolle bei der Diversifizierung der mesozoischen Säugetiere. Gondwanatheria breiteten sich über Gondwana aus, bevor Gondwana zerfiel; *Vintana* entwickelte dann seine weit abgeleitete Morphologie in 40 – 50 MA Isolation zunächst auf der indo-madagassischen Landmasse (ab 165 MA von Afrika getrennt) und dann isoliert in Madagaskar (ab 88 MA von Indien getrennt).

Multituberculata lebten dagegen fast ausschließlich auf der Nordhalbkugel, Gondwanatheria finden sich in Südamerika, Afrika, Indien (*Bharatherium*, oberes Maastricht), Madagaskar und Antarctica. Postkraniales Material ist von ihnen bisher überhaupt nicht bekannt.

Ihre Lebensweise ist weitgehend unbekannt, Ferugliotheriiden gelten als omnivor, Sudamericidae als herbivor mit sehr abrasiver Nahrung, *Vintana* hatte eine gemischte herbivore Nahrung aus Wurzeln, Samen und nussartigen Früchten.

Die lange Isolation Madagaskars führte in der obersten Kreide auch in anderen Tiergruppen zu ungewöhnlichen Formen, so massigen beutegreifenden Fröschen, herbivoren Crocodyliformes sowie verschiedenen stark spezialisierten Dinosauriern, die sich mindestens seit der M-Kreide (ca. 100 MA) isoliert entwickelt hatten (Nat. 515: 512).

Im Jahr 2020 wurde mit *Adalatherium hui* der bisher vollständigste Gondwanatheria beschrieben (Maastricht Madagaskars), ein artikuliertes und sehr gut erhaltenes Skelett; gleichzeitig das kompletteste Skelett eines mesozoischen Mammaliaformen aus Gondwana. Erstmals Nachweis postkranialen Materials und des aufsteigenden Unterkieferastes eines Gondwanatheria.

Opossum-/katzen groß, wohl auch grabend (eigenartig gespreizte Hinterbeine; Fortbewegungsmodus aber nicht ganz klar, Graben wird nur vermutet), bizarres Aussehen, dachsähnlich, kurzer Schwanz, Pflanzenfresser. Der primitive Septomaxilla-Knochen verschwand eigentlich schon 100 MA früher in den Vorfahren der Kronen-Säuger. Das Cranium hat mehr Foramina als üblich – ein Indiz für Schnurrhaare an der Schnauze und erhöhte Sensibilität im

Gesichtsbereich. Mit 3,1 kg (obwohl wohl noch nicht ganz ausgewachsen) und 52 cm Länge vergleichsweise groß.

Hinterbeine in einer eher reptilähnlich gespreizten Position, Vorderbeine aufrecht wie bei Säugern üblich; dadurch abweichende Fortbewegung von anderen Säugern; die Wirbelsäule muss sich wie bei Reptilien beim Gehen seitwärts verbogen haben. Langgestreckter Körper mit mehr Rückenwirbeln als bei allen anderen mesozoischen Säugern, kräftiger Rücken, lange Klauen, was dafür spricht, dass er Bauten grub. Nagerartige Frontzähne könnten beim Abknabbern von Wurzeln geholfen haben, während sich die Molaren völlig von anderen Säugern unterscheiden.

Die Gondwanatheria erwiesen sich als Schwestergruppe der Multituberculata mit einigen Merkmalen, die sich konvergent zu Theria entwickelten. Madagaskar war zu jener Zeit schon mehr als 20 MA lang isoliert.

3. Primitive Theria wie **Symmetrodonta** noch in der O-Kreide Nordamerikas; womöglich stellt der zunächst für einen Cynodontia gehaltene *Chronoperates* des ob. Paläozäns Kanadas einen aus Südamerika nach Nordamerika eingewanderten Symmetrodonten dar.

Die **Meridiolestida** (Schwestergruppe der Spalacotheriidae), kladistisch noch unterhalb der Cladotheria stehend, sind auf Südamerika beschränkt und überleben mit *Necrolestes* bis ins Miozän. Erstnachweis der Gruppe ist *Cronopio* aus dem Cenoman. Auch *Peligrotherium* (unt. Paläozän) wird in diese Gruppe gestellt. Weitere Vertreter aus der Oberkreide: *Leonardus*, *Mesungulatum* (Campan-Maastricht Patagoniens), *Coloniatherium*, *Reigitherium*. Die Meridiolestida dürften sich aber schon im frühen Jura von den Spalacotheriidae abgespalten haben (Natwiss. 100: 311).

Die Symmetrodonten sind in der O-Kreide außerdem noch mit der Familie **Spalacotheriidae** vertreten und zwar bis ins Campan, mit *Mictodon* (Campan), *Shalbaatar* (Turon), *Spalacolestes*, *Spalacotheridium*, *Spalacotheroides* (alle ob. Alb, unt. Cenoman), *Symmetrodontoides* (Turon bis unt. Campan). Die Spalacotheriiden der Oberkreide lebten alle in Nordamerika, nur *Shalbaatar* in Asien. (Die basalen, wohl künstlichen Tinodontidae sind schon im Apt/Alb erloschen; lt. BRI aber ebenfalls bis Campan!).

4. Eupantotheria/Cladotheria:

Die Dryolestoidea (basale Cladotheria, ?Dogger, Malm bis U-Paläozän) sind noch recht zahlreich in der O-Kreide vertreten, und zwar mit zwei Gruppen:

- a) Dryolestida außerhalb der Familien Dryolestidae und Paurodontidae: in der O-Kreide auf Südamerika beschränkt: *Barberenia*, *Bondesius*, *Brandonia*, *Casamiquelia* (alle Campan Patagoniens), *Quirogatherium* (O-Kreide Südamerikas)
- b) Dryolestidae: *Alamitherium*, *Leonardus*, *Paraungulatum*, *Rougietherium* (alle O-Kreide Argentinens), *Groebertherium* aus dem Campan Argentinens, aber *Dryolestes tenox* aus der O-Kreide aus der USA, einziger Dryolestide der Oberkreide außerhalb Südamerikas. Dryolestidae lt. BRI vom Bathon bis Maastricht.

Die kladistisch höher stehenden Stamm-Zatheria sowie die Zatheria-Gruppe Peramura sind bereits in der U-Kreide (Apt/Alb) erloschen (Peramuridae: Bathon bis Alb lt. BRI), während die zweite Zatheria-Infralegion Tribosphenida in der U-Kreide zum Ausgangspunkt der Theria wurde.

Meridolestida (Ex-Cladotheria, jetzt Symmetrodonta): früher als eine Ordnung der Superordnung Dryolestoidea (innerhalb der Cladotheria) aufgefasst, auf Südamerika beschränkt; Cenoman (*Cronopio*) bis U-Paläozän (*Peligrotherium*); umfasst auch die Gruppe um *Mesungulatum*. Neuerdings wird auch *Necrolestes* aus dem Miozän zu den Meridolestida gestellt (Natwiss 100: 311).

Endemische Gruppe, zunächst zu den Dryolestoidea gestellt, die in Südamerika in der Oberkreide eine deutliche Radiation durchlief. Erst komplettere craniale Funde des frühesten bekannten Meridolestes *Cronopio* (Cenoman, Neuquen Group) ermöglichten weitergehende Aussagen. Besonderheiten, die sich sonst bei keinen anderen mesozoischen Säugern finden, sind einwurzlige Molaren hinter zweiwurzligen Prämolaren und eine sehr lange Schnauze (bei *Cronopio*). Sehr lange Eckzähne, hochspezialisierte Kiefermuskulatur. Große Orbita, kleine Schläfenregion.

Insgesamt gesehen zeigt der Schädel daher eine Kombination aus primitiven Säugermerkmalen und hoch spezialisierten Eigenschaften. Beim Zusammenbeißen musste *Cronopio* den Unterkiefer rotieren – was zulasten der Beißkraft ging. Abgesehen von dem modernen Mittelohr, über das auch *Cronopio* schon verfügte, belegt *Cronopio*, dass die großen Veränderungen der Schädelmorphologie, die sich bei den gemeinsamen Vorfahren der Placentalia und Metatheria finden, bei den Dryolestoidea noch nicht etabliert waren. Dryolestoidea hatten keine tribosphenischen Zähne, eine primitive Ohrregion (aber modernes Mittelohr) und eine primitive Schädelkapsel.

Die Linie des *Cronopio* – Insektenfresser mit scharfen Zähnen – persistierte mit *Leonardus* bis in die oberste Kreide Südamerikas. Andere südamerikanischen Meridolestida wie *Mesungulatum* entwickelten eine völlig abweichende (bunodonte) Bezahnung, die für eine omni-/herbivore Ernährungsweise spricht. Ihre Linie überlebte sogar bis ins Paläozän und lebte dann noch in Faunen, die bereits von den frühen Südamerikanischen Huftieren dominiert waren.

Davon abweichend steht das *Groebertherium* außerhalb der Meridolestida; es steht auf der Linie der Dryolestoidea der Nordkontinente und spricht dafür, dass die Linie zu den Meridolestida bereits im Jura in Pangäa entstanden ist – was auf eine lange Geisterlinie deutet.

Die ebenfalls sehr spezialisierten Ferugliotheriiden und Gondwanatheria der Oberkreide und/oder des Paläozäns deuten auf einen ausgeprägten Endemismus aller südamerikanischen Säugergruppen der Oberkreide.

Neuere kladistische Analysen unter Einbezug von mehr Taxa und weiteren Funden sehen die Meridolestida allerdings nicht mehr als Dryolestoidea, sondern positionieren sie basaler als direkte Schwestergruppe der Spalacotheriidae und damit auf das Niveau der Symmetrodonten (Natwiss. 100: 311).

Im Zeitraum zwischen Dogger und Unterkreide sind aus Südamerika Prototribosphenida (*Vincelestes*, 130 MA), Australosphenida und Triconodonten nachgewiesen. Irgendwann zwischen Dogger und der frühen Unterkreide muss es mindestens einen größeren Faunenwechsel bei den Säugern Südamerikas gegeben haben.

In Afrika – das zu diesem Zeitpunkt noch mit Südamerika verbunden war – finden sich dagegen in der Unterkreide bereits frühe Theria. Daher wäre es nicht unplausibel, wenn frühe Theria (außerhalb der Kronengruppe) in der Unterkreide auch Südamerika besiedelt hätten – sie wurden bisher aber nicht gefunden (Nat. 479, 51 + 98).

Kladogramm (Nat. 479, 98):

- Morganucodontidae (Keuper bis Lias; NA, EURAS, AFRI)
- Docodontia (Malm bis unt. U-Kreide; NA, EURAS)
- Triconodontiden (Malm bis unt. U-Kreide; NA, SA, EURAS, AFRI)
- Gobiconodontiden (etwa komplette U-Kreide; NA, EURAS)
- ab jetzt: KRONENGRUPPENSÄUGER (MAMMALIA)
- Australosphenida (ab Dogger; SA, AFRI, EURAS, AUSTRAL)
- „Symmetrodonten“ (ob. Malm bis ob. U-Kreide; NA, EURAS)
- Dichotomie in die Linie zu den Dryolestoidea und Boreosphenida:

I: Dryolestoidea:

- I----- *Henkelotherium* (Malm, EURAS)
- *Dryolestes* (Malm, NA, EURAS)
- *Comotherium* (Malm, NA)
- *Amblotherium* (ob. Malm, unt. U-Kreide, NA, EURAS)
- *Laolestes* (ob. Malm, unt. U-Kreide; NA, EURAS)
- *Groebertherium* (höhere O-Kreide; SA)
- I--- *Foxraptor* Malm/NA + (*Paurodon* Malm/NA + *Drescheratherium* Dogg/EURAS)
- ab jetzt: MERIDIOLESTIDA (unt. O-Kreide bis Paläozän; nur SA!; incl. *Necrolestes* bis Miozän!)
- *Cronopio* (unt. O-Kreide) + *Leonardus* (ob. O-Kreide)
- *Reigitherium* (ob. O-Kreide)
- *Peligrotherium* (unt. Paläozän)
- *Mesungulatum* + *Coloniatherium* (ob. O-Kreide)

II. Linie zu den modernen Säugern:

- Stamm-Boreosphenida (ob. Dogger bis U-Kreide; EURAS/AFRI)
- Stamm-Theria (unt. bis obere U-Kreide; SA [*Vinceletes*], EURAS)
- Theria = Eutheria + Metatheria

5. Boreosphenida: basale Theria

Innerhalb der Cladotheria hatten sich nach Abzweig der Dryolestoidea über die Stamm-Zatheria die Zatheria entwickelt, die sich in die Peramurida und die Tribosphenida aufteilten. Die Tribosphenida entwickelten sich zu den Boreosphenida (mit denen sie weitgehend identisch sind). Innerhalb der Boreosphenida entwickelten sich die Theria, aus denen neben diversen Stamm-Theria dann die Metatheria und Eutheria hervorgingen.

Basale Theria, die sich nicht sicher den Metatheria oder Eutheria zuordnen lassen, sind aus der unt. U-Kreide (?Berrias: *Tribotherium africanum*) bis mindestens zum Campan bekannt. In der O-Kreide vertreten:

- Dakotadens* (Cenoman USA), 75 g, evtl. Marsupialia
- Falepetrus* (Campan der USA, ? Fam. Picopsidae)
- Paleomolops* (Campan, USA)

Potamotelses (Coniac der USA, Fam. Potamotelsidae)
Zygiocuspis (Campan der USA)
Picopsis (Campan der USA, Fam. Picopsidae).

Wahrscheinlich sind diese basalen Theria, die vermutlich noch außerhalb der Eu- und Metatheria stehen, dann in der ob. O-Kreide erloschen. Es gibt aber einige Berichte aus dem Känozoikum, die als fragliche basale Theria manchmal interpretiert werden, insgesamt aber wohl sehr zweifelhaft sind:

Aethomylos, Eozän der USA (Uintan, 47,5 – 44,5 MA)

Anizorhinus, U-Eozän Südamerikas

Kasserinotherium, U-Eozän Tunesiens (?Marsupialia)

Necrolestes, Miozän Argentiniens, wohl Marsupialia; nach neuer Auffassung aber ad Meridiolestida (Cenoman bis Miozän), Schwestergruppe der Spalacotheriidae; ad Symmetrodonta (unterhalb der Pantotheria/Cladotheria stehend!) (s. Natwiss. 100: 311)

Plicatodon, Pleistozän, Argentinien (Fam. Plicatodontidae).

Tribosphenida ohne nähere Zuordnung:

In Südamerika sind Funde von Tribosphenida in der Oberkreide selten, es gibt aber einen Zahn (*Brasilestes*) aus der Adamantina-Formation Brasiliens, der zwischen oberem Coniac und oberem Maastricht datiert (ad Tribosphenida; nähere Taxonomie und Datierung unklar) und auch einen fraglichen Eutheria aus derselben Formation. Daneben gibt es die Auffassung, dass die Xenarthra in Südamerika recht tief in die Oberkreide hinabreichen und mindestens 85 MA alt sind (DOI: 10.1098/rsos.180482).

Die ältesten sicheren Theria Südamerikas finden sich nach der KTG (Tiupampa, Bolivien; 64 MA) und zeigen dabei enge Beziehungen zu der Fauna Nordamerikas aus der Zeit der späten Kreide und des frühen Paläogens.

6. Metatheria: sicher ab Alb, evtl. Apt (s. U-Kreide), bis ins Alttertiär weltweit stark vertreten, nach anderen Theorien weitgehend auf Gondwana beschränkt und eher eine Parallelentwicklung zu den Placentalia. In der Oberkreide waren Beuteltiere und Multituberculata - zumindest in Nordamerika - noch häufiger als Placentalia. Die ersten Vertreter gehören zur UO **Didelphoidea** (**Beutelratten**, rez. noch in Amerika mit dem Opossum vertreten; die Beutelratten der Kreide sind den rezenten sehr ähnlich!) mit mehreren Familien (Stagodontidae, Peliomyidae, **Didelphidae**, letztere mit dem Opossum bis rez.); spitzmaus- bis terriergrößer. (Stagodontidae: Cenoman bis Maastricht; Peliomyidae: Campan bis Maastricht; Didelphidae: ab Campan [BRI]).

Kokopellia (Alb/Cenoman Nordamerikas) als Repräsentant der basalen Morphologie der Marsupialia; von ihm ausgehend Weiterentwicklung zum *Alphadon* und *Eodelphis* im Verlauf der Oberkreide in Nordamerika, dann Einwanderung in Südamerika.

Von Didelphiden der obersten Kreide wie *Alphadon* werden alle übrigen Beuteltiere abgeleitet (*Alphadon*: Nordamerika, 30 cm, arboreal lebend, Greifschwanz, Zehen opponierbar, daher wohl guter Kletterer, Allesfresser). Die Ausbreitung nach Australien erfolgte über die damals noch nicht vergletscherte Antarktis; alle australischen Beuteltiere stammen von südamerikanischen Formen ab und bilden ein Monophylum (Australidelphia; südlicher Ausbreitungsweg; allerdings steht die Chile-Beutelratte/Monito-del-monte einschl. der fossilen Microbiotheria den australischen Beuteltieren näher als den südamerikanischen). Die eurasischen Marsupialia des Tertiärs zeigen keine besonderen Beziehungen zu den australischen Taxa, was für eine Radiation in Europa mit

Ausbreitung nach Asien und Afrika spricht (nördlicher Ausbreitungsweg). Alle Vertreter des nördlichen Ausbreitungswegs erloschen spätestens im Miozän.

Es gibt Hinweise, daß neben Asien auch Nordamerika eine Urheimat der Beuteltiere darstellt, von wo aus die weitere Verbreitung erfolgte. **Die Beuteltiere erreichten Nordamerika in der mittl. Kreide (*Kokopellia*), Südamerika im Paläozän, Europa (Messel), Antarktis, Afrika und Australien im Eozän und Asien im Oligozän (jeweils spätestens, d.h. älteste fossile Belege). Im Miozän starben sie dann überall (mit Ausnahme von Südamerika und Australien) aus; die Opossumfamilie erlosch ebenfalls im Miozän Nordamerikas, drang aber im Pliozän erneut nach Nordamerika vor (via Mexiko).** Im Maastricht waren Beuteltiere auch in Madagaskar (damals bereits eine Insel!) vertreten, bisher aber nur durch einen Molar eines Marsupialiers (= non-deltatheroide Metatheria) nachgewiesen. Aus jüngerer Zeit sind aber keine Beuteltiere von Madagaskar bekannt (Nat. 412, 497). Insgesamt sind aus Gondwana Beuteltiere somit seit der höheren Oberkreide nachgewiesen:

Madagaskar: Maastricht

Südamerika: Paläozän bis rezent; fraglich in der Oberkreide (entweder Stratigraphie oder Identifikation der Fossilien unsicher)

Antarctica: oberes Eozän

Afrika: frühes Eozän bis Oligozän

Australien: seit U-Eozän

Somit stellt der Nachweis von Beuteltieren im Maastricht Madagaskars den ältesten wirklich gesicherten Nachweis von Marsupialia in Gondwana dar, was die Hypothese einer Entstehung in den Nordkontinenten und einer Einwanderung in Gondwana über die Route Nordamerika --- Südamerika stützt. Da Madagaskar im Maastricht bereits eine Insel war, müssten die Beuteltiere in der obersten Kreide in Gondwana schon weiter verbreitet gewesen sein; sie erreichten dabei Madagaskar wohl auf der Route Südamerika – Antarctica – Madagaskar. Dies bedeutet, dass die ökologische Verdrängung archaischer gondwanischer Säuger (Gondwanatherien, prätribosphenische Holotherier, Australosphenidier) durch Boreosphenidier bereits in der Oberkreide einsetzte. Madagaskar wurde von den modernen Säugern aber wohl erst im Tertiär erreicht (Nat. 412, 497).

Nomenklatur: Marsupialia = rezente Beuteltiere und ihre gemeinsamen Vorfahren;

Metatheria = Marsupialia und alle ausgestorbenen Taxa, deren Vorfahren näher zu den Marsupialia stehen als zu anderen Gruppen wie z.B. den Placentalia; d.h. also:

Metatheria = Marsupialia + Deltatheroidea + basale Formen unterhalb der beiden erstgenannten Gruppen.

Gliederung der Beuteltiere nach KUHN-SCHNEYDER:

1. **UO Didelphoidea:** Alb oder Cenoman bis rez. (Amerika, zwischenzeitlich auch in Europa) ("Rattenbeutler")
2. UO Borhyaenoidea: Paläozän bis Pliozän (Südamerika) ("Raubbeutler")
3. UO Caenolestoidea: Paläozän bis rezent (Südamerika, zwischenzeitlich auch in der Antarktis) ("Opossummäuse")
4. UO Dasyuroidea: seit Oligozän (Australien) (austral. Raubbeutler)
5. UO Perameloidea: seit Oligozän (Australien) (Nasenbeutler)
6. UO Phalangeroidea: seit Oligozän (Australien: Känguruhs, Whombats, Koalas, Flugbeutler u.v.a.)

Die **Deltatheroidea** (F Deltatheriidae: Turon bis Campan, naA bis Maastricht; überwiegend Asien) zeigen ein Mosaik aus placentalia-typischen Merkmalen (zahnanatomische Merkmale unterer Molaren) und marsupialia-typischen Merkmalen. Es handelt sich um eine Gruppe aus der tribosphenischen Radiation, die weder den Placentalia noch den Marsupialia zuzuordnen ist. Wahrscheinlich stellen sie die Schwestergruppe der Marsupialia dar, mit denen sie zu den Metatheria vereinigt werden. NaA. stehen sie der Dichotomie Placentalia/Marsupialia nahe. Verbreitung: Zentralasien, Nordamerika (?; dort aber nur das *Atokatheridium* aus dem Apt/Alb, dessen Stellung zu den Deltatheroidea nicht gesichert ist). In der obersten Kreide (70 MA) *Deltatherium trituberculare* mit Raubtiermerkmalen.

Neueste Funde (*Deltatherium pretrituberculare*), die insbesondere auch den Modus des Zahnwechsels erkennen lassen, bestätigen die Affinität der Deltatheroidea zu den Metatheria; wie bei Marsupialia wird auch bei *Deltatherium* postnatal nur der 3. Prämolare ersetzt, der 1. und 2. Milchmolar persistieren lebenslang (ebenso bei *Alphadon*). Die **Unterdrückung des antemolaren Zahnwechsels** stellt vermutlich eine Adaptation an die verlängerte Phase der Brustwarzenfixation bei Marsupialia dar. Auch das Muster der cranialen Vaskularisation entspricht demjenigen der Marsupialia.

Somit gelten die Deltatheroidea nunmehr als basale Metatheria, evtl. (abhängig von der Position von *Holoclemensia*) als basalste Gruppe der Metatheria überhaupt. 18 craniodentale Synapomorphien sprechen dafür, die Deltatheroidea zu den Metatheria zu stellen. Sie stellen aber wahrscheinlich nicht den gemeinsamen Vorfahren aller Metatheria. Marsupialia = non-deltatheroide Metatheria; Deltatheria = primitive Metatheria. Anzumerken ist aber, dass es auch Auffassungen gibt, die Deltatheroidea seien die Schwestergruppe der Theria, also die Schwestergruppe der (Marsupialia + Eutheria) (s. BENTON S. 321).

Marsupialiformes (ab Alb):

Die Metatheria, die kronenwärts der Abzweigung der Deltatheroidea stehen, bezeichnet man als Marsupialiformes. Sie finden sich in der M-Kreide Nordamerikas (*Dakotadens*), wurden neuerdings aber auch im unteren Cenoman SW-Frankreichs nachgewiesen: *Arcantiodelphys* als eines der basalsten Taxa der Marsupialiformes, ähnlich *Dakotadens*. Abstammung wohl von Stamm-Metatheria in Asien, entweder über Nordamerika nach Europa oder umgekehrt. Basale Marsupialiformes waren bisher aus der Mittelkreide Nordamerikas (ab Alb) bekannt; die Befunde sprechen für eine einheitliche Faunenprovinz Nordamerika/Europa in der M-Kreide oder kurz zuvor. Nicht nur Nordamerika, auch Europa war also von Stamm-Marsupialiformes besiedelt! (PNAS 106, 19910).

Stammbaum der Metatheria (Nat. 396, 462, 1998):

- *Peramus* (Purbeck, Berrias)
- *Vincelestes* (Hauterive) (in den meisten Kladogrammen steht *Peramus* über *Vincelestes*!)
- *Kielantherium* (ob. Apt)
- *Potamotelses* (Coniac)
- *Slaughteria* + *Pappotherium* (beide: Alb)

ab jetzt: Theria

Dichotomie:

- a) Eutheria: --- *Prokennalestes* (Apt/Alb-Grenze)
 --- *Otlestes* (?ob. Alb, Cenoman)
 --- *Asioryctitheres* (Campan)
 --- Placentalia
- b) Metatheria: b1) *Holoclemensia*
 b2) Deltatheroidea
 b3) übrige Metatheria („post-deltatheroide“ Metatheria)
 (Relation von a-c zueinander nicht aufgelöst)

(s. auch Säugerstammbaum im Kapitel Unterkreide).

Innerhalb der post-deltatheroiden Metatheria zeigt sich eine auffällige Dichotomie zwischen einem nordamerikan.-asiatischen Stamm (*Iqualadelphis*, *Asiatherium*, *Iugomortiferum*, Alphadontidae, *Glasbius*, *Pediomyx*, *Pariadens*, Stagodontidae) und einer südamerikan.-australischen Linie (Borhyaenidae, *Mayulestes*, *Oucadelphys*, *Andinodelphys*, lebende Marsupialia: Didelphidae und ihre Nachfolger, die rez. australischen Beuteltiere). Dies entspricht der biogeographischen Situation der Kreide und des frühen Tertiärs und deutet darauf, dass die rezenten Beuteltiere einen gemeinsamen Vorfahren in Südamerika hatten.

Kladogramm der frühen Säugetiere nach Nat. 446, S. 288 ff. (anlässlich der Beschreibung von *Yanoconodon*; anno 2007); hier: Metatheria (Fortsetzung aus der U-Kreide):

Außengruppe: Eutheria

- *Sinodelphys* + *Holoclemensia* (*Sinodelphys* wurde später als Eutheria klassifiziert, s.o.)
- *Deltatheridium* + *Atokatheridium* (nicht aufgelöst)
- *Sulestes*
- *Marsasia*
- *Kokopellia*
- nicht aufgelöste Taxa:
 - Asiatherium*
 - + *Anchistodelphis*
 - + *Albertatherium*
 - + *Didelphodon*
 - + *Pediomys*
 - + *Turgidodon*
 - + *Mayulestes*
- + --- *Pucadelphys* + *Andinodelphys* (nicht aufgelöst)
 - *Didelphis* + *Marmosa* (nicht aufgelöst)
 - *Caenolestes*
 - *Dasyurus* + *Perameles* (nicht aufgelöst)
 - *Dromiciops*
 - Thylacomyidae
 - *Acrobates*
 - *Phalanger* (nicht aufgelöst)
 - + *Pseudocheirus* (nicht aufgelöst)
 - + *Petauroides* (nicht aufgelöst)
 - + *Macropus* + (*Phascolarctos* + *Vombatus*)

Kladogramm der Metatheria nach PLoS One, e0181712:

Außengruppe: *Asioryctes* + *Ukhaatherium*

Ab jetzt: METATHERIA

--- *Asiatherium*

--- *Deltatheridium*

Ab jetzt: MARSUPIALIFORMES

--- *Mayulestes* + (*Pucadelphys* + *Andinodelphys*) (paläozäne Taxa)

--- *Anatoliadelphys* + Peradectidae (*Anatoliadelphys* im Lutet!)

--- *Didelphodon*

Ab jetzt: MARSUPIALIA

--- *Herpetotherium* + (*Palaeotheres* + *Caenolestes*) C.= rez.

--- (*Didelphis* + *Monodelphis*) + (*Caluromys* + *Glironia*) (rez.)

--- *Djarthia* (U-Eozän, Australien)

--- australische Beuteltiere

Verzeichnis der Metatheria der O-Kreide:

a) basale Metatheria (Stamm-Metatheria, Barreme bis Campan)

(basale Metatheria inc. sed. bzw. außerhalb der Deltatheroidea und Asiadelphia):

Aenigmadelphys (Campan, USA, "Marsupial inc. sed.")

Anchistodelphys (Turon der USA, 7 g, und U-Campan der USA, 4 g)

Iugomortiferum (U-Campan, USA, 20 g, relativ groß!)

b) Deltatheroidea (Seitenlinie der Metatheria außerhalb der Marsupialia, aber marsupialia-ähnlicher als die basalen Metatheria der U-Kreide) (Deltath.: ?Apt/Alb, ?ob. Alb?, ?unt. Cenoman, Turon bis Campan):

Deltatheridium (Campan Kasachstans, China, Mongolei, ca. 20 cm)

Deltatheroides (Campan Mongolei)

Deltatherus (Turon Kasachstans)

Sulestes (Turon Usbekistans)

Oxlestes (?ob. Alb, unt. Cenoman, Usbekistan, Stellung zu Deltath. nicht ganz sicher).

Alle völlig sicheren Deltatheroidea stammen also aus Asien; nur der älteste (*Atokatheridium*, Apt/Alb der USA) aus Nordamerika, dessen Stellung zu den Deltatheroidea aber nicht gesichert ist.

? Marsupialiformes:

c) Asiadelphia (wie die Deltatheroidea eine alte Metatherialinie außerhalb der Marsupialia, auf die O-Kreide Asiens beschränkt)

Asiatherium (Campan, Mongolei)
Marsasia und *Sailestes* (Turon, Usbekistan).

Marsupialiformes:

Basalste Marsupialiformes:

Arcantiodelphys, unt. Cenoman SW-Frankreichs
Dakotadens, M-Kreide Nordamerikas

d) Subordnung Archimetatheria: basale Marsupialia (also bereits „echte“ Beuteltiere), überwiegend auf die höhere Oberkreide Nordamerikas beschränkt; zwei Familien: Stagodontidae und Pedomyidae.

Stagodontidae (wahrsch. Cenoman, sonst Campan bis Maastricht)

Delphodon (Maastricht Nordamerikas)

Didelphodon (Campan bis Maastricht von USA und Kanada, katzen- bis dachsgroß, ca. 1-2 kg)

Eodelphis (Campan Nordamerikas)

Pariadens (Cenoman der USA, 70 g, nur Zähne bekannt, Stellung nicht ganz sicher, wenn es sich wirklich um einen Stagodonten handelte, wäre dies der älteste Marsupialia)

Pedomyidae (höhere Oberkreide Nordamerikas; wahrscheinlich in der Oberkreide in Südamerika eingewandert, dort im ob. Paläozän Brasiliens nachweisbar) (BRI: Campan bis Maastricht):

Aquiladelphis (Santon, Campan Nordamerikas, mausgroß, 100 g)

Pedomyis (Campan bis Maastricht Nordamerikas, viele Arten, 10 g – 500 g).

e) Didelphimorpha (umfassen die rez. Familie Didelphidae und verwandte Familien): Cenoman bis rezent. Mehrere Familien; neben den Didelphidae die Herpetotheriidae (eine weitere basale Familie der Didelphimorpha, die aber erst im Alttertiär erschien, in Asien, Europa und Nordamerika verbreitet war und im Oligozän erlosch). In der O-Kreide sind vertreten:

e1) basale Didelphimorpha:

Adinodon (Cenoman der USA, Nähe der Grenze U-Kreide/O-Kreide)

Ectocentrocristus (Campan der USA)

Camptomus (Maastricht USA)

Iqualadelphis (Campan USA)

Ein Nachzügler der basalen Didelphimorpha ist *Esteslestes* aus dem U-Eozän von Baja California/Mexiko (Isolation?).

e2) basale Didelphidae

Fußabdrücke, die als typisch für Opossums gelten, sind schon aus dem Apt von Nordamerika bekannt (*Duquetteichnus*). Echte Didelphidae sind aber erst ab der höheren O-Kreide nachweisbar und auf Amerika beschränkt (F Didelphidae: Campan bis rezent [BRI]).

Bistius (Maastricht, USA)

Peradectes (?O-Kreide, Peru), Paläozän (USA, ?Belgien), Eozän (Messel, Nordamerika)

Protalphadon, *Turgidodon* (Campan bis Maastricht Nordamerikas, letzterer mit mehreren Arten)

Thylacodon (Maastricht bis Paläozän), 50 g, Nordamerika

Varalphadon (Coniac, Campan Nordamerikas)

Weitere basale Didelphidae finden sich im Paläozän (*Jaskhadelphys*, Brasilien; *Peradectes*: USA, Belgien?; *Thylacodon*, Nordamerika) und Eozän (*Peradectes*, ob. U-/M-Eozän, Nordamerika und Messel; *Progarzonia*, U-Eozän Argentiniens, evtl. zu den Caenolestidae zu stellen).

e3) Alphadontinae (Unterfamilie der Didelphidae s.l.):

Albertatherium (Santon Kanadas)

Alphadon (Cenoman bis ob. Maastricht, evtl. bis knapp ins Paläozän hinein, Nordamerika; sehr viele Arten unterschiedlicher Größen von winzig bis zu mehreren 100 g; die meisten Arten stammen aus Campan und Maastricht, eine Art datiert ins Cenoman und ist damit ein weiterer sehr früher Vertreter der Didelphimorpha). Opossumähnlich.

Typisches Marsupialia-Gebiss (3 Prämolaren, 4 Molaren; Placentalia: 4-5 Prämolaren, 3 Molaren).

f) Paucituberculata: rezente Ordnung der Opossumratten (wie *Caenolestes*). Fossiler Nachweis ab dem Maastricht (s.u.), weitere Vertreter im Eozän der Antarktis. Nicht eng mit den Didelphimorpha verwandt. Rezente Familie Caenolestidae lt. BRI erst ab O-Oligozän (Südamerika).

Glasbius (Maastricht der USA, wahrscheinlich erster Fruchtfresser)

Chulpasia (Maastricht oder Paläozän von Peru; U-Eozän von Australien).

Marsupialia machten fast die Hälfte der Säugerfauna Nordamerikas in der Oberkreide aus, z.B. *Alphadon*. Möglicherweise wäre die Evolution der Säuger völlig anders verlaufen, wenn diese Marsupialia-Gruppen nicht an der KTG ausgelöscht worden wären (BENTON).

Ordnung Marsupialia rezent:

19 Familien, 77 Gattungen, ca. 260 Arten; ca. 10-12 cm (Pilbara Ningau, mäuseähnlich, Australien) bis 2,8 m (Rotes Riesenkänguruh *Macropus rufus*; Rumpflänge 165 cm, Schwanzlänge 107 cm, Gewicht 90 kg).

Nicht alle Arten mit echtem Beutel; z.B. Spitzmausbeutelratte (Südamerika) ganz ohne Beutel, Opossum nur mit Hautlappen um die Zitzen.

Davon in Amerika 75 Arten aus drei Familien (Südamerika, Mittelamerika, südöstliche USA, Westküste bis weit nordwärts von Kalifornien):

Fam. Didelphidae (Beutelratten = Opossums) (starben im Miozän in Nordamerika und Europa aus, *Didelphis* ist dann im Pliozän wieder in Nordamerika eingewandert und hat sich erst in den letzten Jahrzehnten über die Nordgrenze der USA auch nach Kanada ausgebreitet). Körpertemperatur niedriger als bei anderen Säugern und nicht so konstant, Gebiss: vollständiges Säugergebiss. Ab Campan [BRI].

Fam. Microbiotheriidae (Zwerg- =Bergopossums), 1 Art (Chile-Beutelratte *Dromiciops australis*) (mausähnlich, Monito-del-Monte, möglicherweise ein Rückwanderer von Australien nach Südamerika). Die Familie ist ansonsten nur aus dem Tertiär bekannt (*Microbiotherium*). Ab Dan [BRI], Südamerika.

Fam. Caenolestidae (Opossummäuse = Spitzmausopossums), 7 Arten (auf Anden beschränkt), im Tertiär arten- und formenreich; im Gebiss Mittelstellung zwischen den Beutelratten und den australischen Beuteltieren (Indiz für den Ursprung der Australischen Beuteltiere in Südamerika). Rez. Arten ohne Beutel. Aussehen spitzmausähnlich. Ab O-Oligozän [BRI]. Eigene O Paucituberculata (= Opossumratten)

In Australien ca. 200 Arten aus 16 Familien, die sich in vier Gruppen einteilen*:

a) fleischfressende Beuteltiere (Dasyuromorpha, ca. 60 Arten)

Fam. Dasyuridae (Raubbeutler), u.a. Tasmanischer Teufel; ab O-Oligozän [BRI].
(enthalten u.a. Beutelmäuse, Beutelmarder, Beutelteufel)

Fam. Thylacinidae (Beutelwölfe), 1 Art (erloschen); ab O-Miozän [BRI].

Fam. Myrmecobiidae (Ameisenbeutler), 1 Art

b) Beutelmulle (Notoryctemorphia, 2 Arten)

Fam. Notoryctidae (1 Art, Beutelmull) (konvergente Entwicklung zu den Goldmullen Afrikas)

c) Nasenbeutler (Peramelemorphia, ca. 20 Arten)

Fam. Peramelidae (Echte Nasenbeutler + Beuteldachse); ab U-Miozän [BRI].

Fam. Thylacomyidae (1 Art, Großer Kaninchen-Nasenbeutler = Bilby)

d) Diprotodontier (> 50 % aller Beuteltierarten), überwiegend Pflanzenfresser
(Diprotodontia, 117 Arten)

Fam. Vombatidae (Plumpbeutler = Whombats, 3 Arten), ab M-Miozän [BRI]; lt. J. Palaeont. 50,811 ist *Warendja encorensis* aus dem O-Miozän NW-Queensland der älteste Whombat, der eindeutig älter als Pleistozän ist.

Fam. Phascolarctidae (1 Art, Koala), ab U-Miozän [BRI; BENTON: ab M-Miozän]

Fam. Phalangeridae (Kuskusse+ Kusus syn. Kletterbeutler), ab O-Oligozän [BRI].

(zu dieser Familie gehörte wahrscheinlich auch der Beutellöwe *Thylacoleo*)

(der Graue Kuskus aus Neuguinea wurde vor ca. 23000 Jahren von Siedlern nach

Indonesien, auf die Salomonen und den Bismarck-Archipel eingeführt – als potenzielles Jagdwild)

Fam. Pseudocheiridae (Ringelschwanz-Kletterbeutler + Riesengleitbeutler)

(ab oberes Oligozän, zunächst die ausgestorbene Gattung *Marlu*; Pal. 52,441).

Fam. Petauridae (Gleit- und Kletterbeutler = Gleithörnchenbeutler;

darunter vier gleitende Arten), ab M-Miozän [BRI].
(konvergente Entwicklung wie beim Flughörnchen *Glaucomys* in Amerika und den Anomaluridae Afrikas).

Drei Linien von Beuteltieren entwickelten den Gleitflug in Australien unabhängig voneinander.

Fam. Burramyidae (Bilchbeutel; 5 Arten), ab O-Oligozän [BRI].

Fam. Acrobatidae (Federschwanzbeutel; 2 Arten: Zwerggleitbeutel *Acrobates*; Federschwanzbeutel *Distoechurus*), ab M-Miozän [BRI].

Fam. Tarsipedidae (Rüsselbeutel, 1 Art), ab Pleistozän [BRI].

Fam. Potoroidae (Rattenkänguruhs; primitivste Art ist das Moschusrattenkänguruh *Hypsiprymnodon* mit noch 5 Zehen am Hinterfuß – die übrigen Rattenkänguruhs und alle echten Känguruhs haben nur 4 Zehen; schneller Lauf eher hoppelnd als springend). Neuerdings wird die Familie Hypsiprymnodontidae als eigene Familie (mit einer rez. Art) ausgewiesen. Die Potoroidae verfügten über 10 rezente Arten, von denen 2 durch eingeschleppte Ratten usw. ausgestorben sind.

Fam. Macropodidae (Känguruhs und Wallabies, 11 Gatt., > 50 Arten; auch in Neuguinea). Bis 65 km/h, Sprünge bis 12 m weit. Ab U-Miozän [BRI]. Ökologisch entsprechen sie den Antilopen und Gazellen, allerdings ernähren sich einige rezente Känguruhs gelegentlich von Insekten und fossil sind sogar räuberisch lebende Känguruhs nachgewiesen. Der Springhase Afrikas (ein Rodentia) zeigt die stärkste konvergente Entwicklung in Richtung auf die Känguruhs.

*(alle australasiatischen Marsupialia mit Ausnahme der Dasyuroiden weisen Syndactylie auf: Zehen 2, 3 und 5 zurückgebildet und fest durch Bindegewebe verbunden)

Kladogramm der rez. Marsupialia nach DAWKINS S. 189:

--- Außengruppe: Placentalia

--- Didelphimorphia/Opossumartige

--- Paucituberculata (F Caenolestidae: Opossumratten, Südamerika)

--- Peramelemorphia/Nasenbeutelartige

--- Notoryctemorphia/Beutelmullartige + Dasyuromorphia/Raubbeutelartige

--- Microbiotheria (Monito-del-Monte, Südamerika, kladist. Position unsicher)

--- Diprotodontia

Ausgestorbene Beuteltierfamilien nach BRI:

Australisch:

Ilariidae (M-Miozän bis Pliozän)

Diprotodontidae (M-Miozän bis Holozän)

Ektopodontidae (U-Miozän bis Pliozän)

Pilkipildridae (M-Miozän)

Thylacoleonidae (M-Miozän bis Pleistozän)

Wynyardiidae (O-Oligozän bis M-Miozän)

Palorchestidae (O-Oligozän bis O-Pleistozän)

Südamerikanisch:

Sparassocynidae (O-Miozän bis Pliozän)

Polydolopidae (Thanet bis U-Oligozän; auch antarktisch)

Prepidolopidae (U-Eozän bis U-Oligozän)

Argyrolagidae (O-Oligozän bis Pliozän) (stehen außerhalb der Kronen-Marsupialia!)

Caroloameghiniidae (Dan bis U-Eozän)

Borhyaenidae (Thanet bis Pliozän)
Kollpaniidae (Dan bis Thanet)
Protodidelphinae (Thanet)

Annahmen, moderne Beuteltiere hätten generell eine geringe Gehirngröße als Placentalia, sind unzutreffend; lässt man die Primaten bei den Placentalia unberücksichtigt, verschwindet dieser Effekt. Bei Placentalia beeinflussen sowohl Merkmale der Lebenshistorie wie der Grundumsatz die relative Gehirngröße. Bei Beuteltieren fehlt dagegen die Korrelation zwischen Hirnvolumen und Grundumsatz. Dies widerspricht Hypothesen, wonach relativ größere Gehirne auch höhere Grundumsätze voraussetzen. Die positive Korrelation zwischen Grundumsatz und Hirngröße bei Placentalia wird mit dem engen physiologischen Kontakt zwischen Mutter und Nachkommen während der Schwangerschaft erklärt, während Beuteltiere vergleichbar große Gehirne (wie Placentalia) durch die längeren Stillzeiten erreichen (PNAS 107, 16216).

7. Eutheria und Placentalia: nach früherer Auffassung früheste vermeintliche **Insektenfresser (ÜO Insectivora)** schon ab oberster U-Kreide. In der O-Kreide seien dann die Insektenfresser durch zahlreiche spitzmausähnliche Gruppen vertreten; diese seien die Vorfahren aller anderen (ca. 25) Placentalia-Ordnungen. Nach moderner Auffassung handelt es sich bei den Eutheria der U-Kreide noch nicht um Placentalia (=Kronengruppeneutheria), sondern erloschene basale Eutheria-Linien. Kronengruppeneutheria (Placentalia) im strengen begrifflichen Sinn sind frühestens ab Coniac (< 85 MA), zunächst in Asien, ab Maastricht auch in Nordamerika, nachweisbar (Details s. U-Kreide).

Moderne Nomenklatur: Placentalia = rezente Eutheria und ihre gemeinsamen Vorfahren
Eutheria= Placentalia und alle ausgestorbenen Taxa, die einen jüngeren gemeinsamen Vorfahren mit Placentaliern als mit Metatheria (einschl. Marsupialia) haben.

Die ersten Eutheria (=alle Säugetiere nach dem Abzweig der Metatheria) traten im ob. Dogger vor ca. 165-160 MA auf (*Juramaia*), die ersten Kronengruppeneutheria (=Placentalia) im strengen kladistischen Sinne aber frühestens im Coniac. Details des aktuellen Kenntnisstandes (2002) s. Unterkreide, auch für die Oberkreideformen.

Zalambdalestes-Problem: Innerhalb der „Insektenfresser“ im Sinne der ÜO Insectivora traten nach früherer Auffassung in der obersten Kreide mit *Zalambdalestes* evtl. schon die Igel auf (*Zalamb.* wurde wie der rez. Igel zur Ofam. Erinaceoidea gestellt). Allerdings verlaufen die Halsschlagadern bei *Zalamb.* nicht wie gewöhnlich seitlich an den Schädel, sondern an der Mittelachse, was für eine sehr getrennte Sonderstellung von *Zalamb.* spricht und ihn von den Igeln trennt. Hierfür spricht auch die Präsenz von "Beutelknochen" in *cf. Zalambdalestes* (s.u.: Basale Placentalia). Später stellte man dann die *Zalambdalestiden* in einen Zusammenhang mit den Glires (Lagomorpha, Rodentia) (s.u.) und ordnete sie zu den Asioryctitheria. Neuerdings gibt es aber auch deutliche Indizien dafür, dass die *Zalambdalestiden* außerhalb der Kronengruppeneutheria stehen (s.u.). *Zalambdalestidae* lt. BRI vom Turon bis Campan, auf Asien beschränkt.

Zalamb. ähnelte rez. Rüsselspringern, Schnauze aufwärts gebogen, Beine trotz geringer Größe recht kräftig. Hinterbeine länger als Vorderbeine, beide aber mit verlängerten Fußknochen. Finger und Zehen nicht opponierbar, daher wahrsch. nicht baumlebend. Größe 20 cm. Gehirn ziemlich klein, Augen groß. Evtl. rüsselspringerähnliche Lebensweise: teils laufend, teils springend insektenjagend (hüpfend). Igelgroß, flink, Schädel mit langer Schnauze, schmaler Jochbogen. 4 Prämolaren, 3 Molaren; Molaren breit.

Daneben galt *Leptictidium* (Fam. Leptictidae, Dan bis O-Oligozän lt. BRI; naA aber schon im Maastricht Nordamerikas) als Ahnherr aller jüngeren Insektenfresser (75 cm lang, ähnlich rez. Rüsselspringern, auch im Eozän Messels vertreten); heute wertet man die O **Proteutheria**, zu der *Leptictidium* gehört, als Seitenzweig und nicht mehr als Wurzel moderner Gruppen; die Ordnung soll nach manchen Auffassungen auf das Alttertiär beschränkt sein, aber noch zahlreiche oberkreidetytische Merkmale aufweisen. Zu den Leptictiden gehört aber auch *Gypsonictops* aus dem Maastricht Nordamerikas. Kladistisch stellen die Leptictiden und die Palaeoryctiden (*Cimolestes*) Schwestergruppen dar. Sie sind als gemeinsame Linie wiederum die Schwestergruppe der Ungulatomorpha + *Daulestes* und müssen daher (zumindest als kombinierte Linie) spätestens im Coniac von der Linie zu den Ungulatomorpha getrennt gewesen sein.

Die Stellung der **Leptictida** (zu denen die Familien Gypsonictopidae, Leptictidae und Pseudorhyncocyonidae gestellt werden und die in dieser Zusammensetzung dann vom Maastricht bis O-Oligozän gelebt hat, mit *Leptictis* als letztem Vertreter vom O-Eozän bis O-Oligozän) ist aber immer noch unklar. Nach manchen Auffassungen sind auch die Pantolesta und Palaeanodonta Schwestergruppen der Leptictidae und gehören ebenfalls zu den Leptictida:

LEPTICTIDA

- Pseudorhyncocyonidae (*Phakodon*, *Fordonia*, *Pseudorhyncocyon*, *Leptictidium*, *Diaphyodectes*)
- Leptictidae
- Pantolesta + Palaeanodonta (Wikipedia: *Leptictidium*, engl.)

Leptictidium selbst gehört dabei zur Familie Pseudorhyncocyonidae.

Die Auffassungen über die Stellung der Leptictida reichen von

- Kronengruppen-Placentalia in der Nähe der Euarchontoglires bzw. Eulipotyphla
- Vertreter der Afrotheria
- eine Linie der basalen Eutheria
- Stammgruppen-Vertreter der Placentalia kurz vor der Kronengruppe der Placentalia
- paraphyletische Gruppe in der Stammgruppe der Placentalia

Die älteste gut dokumentierte, von Eutheria dominierte Fauna stammt aus Usbekistan (Dzharakuduk) und enthält u.a. den Zalambdalestiden *Kulbeckia*, mit einem Alter von 85 – 90 MA ca. 10 MA älter als alle bisher bekannten Zalambdalestiden (die Z. sind außerdem lediglich aus 75 MA alten Ablagerungen der Wüste Gobi bekannt). Die kladistische Analyse ergab damals, dass die Zalambdalestidae mit den Glires (Lagomorpha, Rodentia und ausgestorbene Verwandte) ein Monophylum bilden würden.

Vom gleichen Fundort wie *Kulbeckia* sind auch Zhelestidae (ad „Ungulatomorpha“) bekannt, die ein superordinales Monophylum mit den Ungulaten bilden (sollen). Damit wären in der unt. O-Kreide bereits superordinale Monophyla, die die Glires bzw. die Ungulaten einschließen, und damit Taxa der Placentalia, präsent (Nat. 414, 62).

Kladogramm (Nat. 414, 64, vereinfacht):

Ab jetzt: EUTHERIA

- *Prokennalestes* spp. (Apt-Alb-Grenze)
- *Murtoilestes abramovi* (Barreme-Apt-Grenze)
- *Daulestes nessowi* (Turon, Asien, ?ad Asioryctitheria)
- *Kennalestes gobiensis* (Campan, Mongolei, Asioryctitheria)

- *Cimolestes* spp. (?Campan, Maastricht – M-Eozän; Palaeoryctidae)
- *Asioryctes nemegtensis* (Campan, Mongolei)
- *Otlestes maiman* (?ob. Alb, Cenoman)
- *Batodon tenuis* (ob. Maastricht)

DICHOTOMIE:

1. --- *Gypsonictops* sp. (Maastr.; ad Leptictiden, bis O-Oligozän, z.B. Messel)
 ab jetzt: „Zalambdalestidae“ + Glires:
 - *Kulbeckia kulbecke* (ad Zal.) (M-Turon bis U-Santon)
 - *Zalambdalestes lechei* (ad Zal.) (Campan)
 - *Barunlestes budleri* (ad Zal.) (Campan)
 ab jetzt: Glires (Nachweis ab Tertiär):
 - *Mimotona* (ad Lagomorpha) +
Tribosphenomys (ad Rodentia)
2. “Zhelestidae“ + Ungulata:
 - *Avitotherium* + (*Alostera* + [*Protungulatum* + *Oxyprimus*])
 - *Paranyctoides* + *Gallolestes*
 - *Aspanlestes*
 - *Zhelestes*
 - *Parazhelestes* + *Eoungulatum*

Eine neue kladistische Analyse unter Berücksichtigung des basalen Lagomorphen *Gomphos* von der Paläozän-Eozän-Grenze ergab jedoch eine völlig andere Sichtweise, die insbesondere dadurch gekennzeichnet ist, dass sowohl die Zalambdalestiden wie Taxa wie *Ukhaatherium*, *Asioryctes*, *Kennalestes* außerhalb der Placentalia stehen. Die Zalambdalestiden sind damit nicht die Schwestergruppe der Glires, sondern stehen kladistisch unterhalb der Radiation der Kronengruppen-Placentalia, die nach diesen Daten erst um die KTG herum erfolgt ist (Sci. 307, 1091). Dabei wird die Position der o.g. Taxa außerhalb der Glires und Radiation der Kronengruppenplacentalia hochsignifikant bestätigt:

--- Marsupialia (Außengruppe)

- kretazische Eutheria: I--- *Ukhaatherium** (Campan, Mongolei, ad „Asioryctitheria“)
- I--- (*Asioryctes* + *Kennalestes*) (Campan, Mongolei, Asioryctitheria)
- I--- Zalambdalestiden* (*Barunlestes*, *Zalambdalestes*, *Kulbeckia*)
- I (erschieden vor 90 – 85 MA in Mittelasien)
- I--- Placentalia (4-fach-Polytomie, nicht aufgelöst)

* mit Beutelknochen!

Placentalia:

(Trichotomie, nicht aufgelöst) :

- I--- *Leptictis* (ob. Eozän bis ob. Oligozän)
- I--- Condylarthra + [Elefantenspitzmäuse + (*Pseudictops* + *Anagale* + *Anagalopsis*)]
Rhynchocyon ab U-Miozän O-Pal. U-Oligo U-Oligo
- I--- Linie zu Primaten, Lagomorpha, Rodentia:
 - *Tupaia* (ab U-Miozän)
 - Dermaptera (*Cynocephalus*)
 - *Plesiadapis* (O-Pal./U-Eozän) + Primaten
 - *Sinomylus* (O-Pal.) (ad “Eurymylyden”)
 ab jetzt: GLIRES
 - Simplicidentata (einschl. Rodentia)
 - ab jetzt: DUPLICIDENTATA (incl. Eurymylyden)
 - Eurymylyden: --- *Heomys* (U-Pal. – U-Eozän)

- *Eurymylus* (M/O-Pal – U-Eozän)
- *Matulina* + *Rhombomylus* (U-Eozän)
- **Gomphos** (Pal.-Eozän-Grenze)
- *Mimotona* (U- O-Pal.) + *Mimolagus* (U-Olig.) (nicht aufgelöst)
- *Palaeolagus* (O-Eoz. - O-Olig.)
- Kronengruppen-Lagomorpha:
 - *Ochotona* (ab O-Mioz.) + *Prolagus* (unterstes Miozän – Pliopleist.)
 - *Lepus* (ab Mio-/Plio-Grenze)
 - *Oryctolagus* (ab Mio/Plio-Gr.) + *Sylvilagus* (ab Pliopleist.)

Der Umstand, dass die Zalambdalestiden nach diesem Kladogramm mit hoher statistischer Signifikanz nicht die Schwestergruppe der Glires darstellen, hat erhebliche Konsequenzen für das Timing der Radiation der Kronengruppenplacentaler. Da die Zalambdalestiden vor 90 – 85 MA erschienen, hätten auch die Glires (als vermeintliche Schwestergruppe) und damit auch z.B. die Linie zu den Condylarthra schon zu diesem Zeitpunkt präsent sein müssen; die Stammlinie der Glires wäre dann > 20 MA älter als der älteste unstrittige Placentaler (=Kronengruppen-Eutheria).

Die Position der Eurymyliden (U-Pal. bis U-Eozän) ist statistisch nicht so gesichert; je nach Gewichtung morphologischer und molekularer Daten erscheinen sie mal in der Stammlinie der Rodentia, mal in die Stammlinie der Lagomorpha. Auch die Position von *Palaeolagus* ist nicht gesichert; er könnte auch schon in der Kronengruppe der Lagomorpha als Schwesertaxon der Leporiden stehen (nur 2 zusätzliche Schritte).

Die Trennung der Glires (Lagomorpha, Rodentia) von anderen Kronengruppensäugetern erfolgte somit binnen weniger MA nach der KTG; die Zalambdalestiden stehen außerhalb der Kronengruppe der Placentalia.

Eutheria/Placentalia der Oberkreide:

Asien:

- „**Insektenfresser**“ mit den **Leptictiden** und **Palaeoryctiden** (nur in der obersten Kreide)
- endemische **Zalambdalestiden** (*Kulbeckia* vor 90 – 85 MA; ansonsten Campan);
Beutelknochen sprechen als primitive Merkmale dafür, dass die Zalambdalestiden ganz außerhalb der modernen Linien der Placentalia stehen.
- **Zhelestiden** aus dem Coniac Asiens (ca. 85 MA), die früher als früheste Ungulatomorpha galten und zu den nordamerikanischen Ungulatomorpha der KTG (*Protungulatum*; nach aktuellen Angaben aber erst im unt. Paläozän) und des Tertiärs führen *sollen* (sehr umstritten!).
- im Maastricht Indiens *Kharmerungulatum vanvaleni* als ältester (und einziger) sicherer Vertreter der **Condylarthra** aus der Oberkreide (Sci. 318, 937); es könnte sich nach anderen Auffassungen aber auch um einen Zhelestiden handeln

Nordamerika:

- zahlreiche „**Insektenfresser**“: *Batodon*, *Gypsonictops*, *Procerberus*; besonders wichtig: *Cimolestes* (zu Palaeoryctiden) galt früher als Stammform der Condylarthra, *Gypsonictops* (zu Leptictida) als strittige Stammform der modernen Insektenfresser (kontra: s.u.). Die Taeniodonta (Maastricht bis Eozän) gehen auf die Cimolestida zurück und gelten nicht als Placentalia. Auch die Leptictida gelten nicht als Stammform der Insektenfresser, und es ist unklar, ob es sich

überhaupt bei ihnen um Kronengruppen-Placentalia handelt.

--- *Procerberus* als Vorläufer der Taeniodonta innerhalb der „Insektenfresser“ (?ob. Maas-
tricht, unt. Paläozän, in der O-Kreide also nicht sicher!) (s. Paläozän)

--- *Schowalteria* (Maastricht, Lance-Formation) als früher Vertreter der Taeniodonta
(ad Stylinodontidae)

?-- erste **Prä-Primaten** (*Purgatorius*, Schwestergruppe der Spitzhörnchen)?

(in der obersten Kreide nur durch einen Einzelzahn nachgewiesen, vermutlich
handelt es sich aber um eine „paläozäne“ Kontamination durch einen aus paläozänen
Schichten ausgewaschenen Einzelzahn!) (s.u.).

[--- Condylarthra:

Nach neueren Arbeiten (s. Sci. 318, 937) sind Condylarthra in Nord- und
Südamerika aber erst seit dem unteren Paläozän/Puercan nachweisbar; nur aus
Indien ist ein Taxon aus dem Maastricht bekannt, das aber auch strittig ist]

? Primatomorpha (Primatomorpha = Dermoptera + Primates):

Die spitzmausähnliche Familie Paromomyidae (Maastricht bis O-Eozän lt. BRI; EU, NA) wird
von einigen Autoren als Vorläufer der Primaten angesehen, von anderen als völlig unabhängig.
Purgatorius (10 cm) aus der O-Kreide und dem unt. Paläozän galt früher als ältester Primat im
weitesten Sinne. Aus der O-Kreide ist nur ein Backenzahn von ihm bekannt (der aber aus
paläozänen Schichten eingewaschen worden sein könnte!); Einzelheiten werden daher von einem
nahe verwandten Tier aus dem unt. Paläozän geschlossen. Die Paromomyidae (ad
Plesiadapiformes), zu denen *Purgatorius* gehört, stehen aber wohl den Dermoptera näher als den
Primaten. Nach anderer Auffassung gehören die Paromomyidae (mit *Purgatorius*) nicht zu den
Primaten i.e.S., aber zu den Primatomorpha (PALMER 1999). Neuere Arbeiten (s. J. Paleont. 84,
868) ordnen die Paromomyidae und Plesiadapiformes insgesamt aber wieder den Primaten zu.
Purgatorius erschien nach neuen Kenntnissen erst im frühen Puercan (J Pal. 85: 537).

Nach molekularen Daten sollen Primatomorpha (= Dermoptera + Euprimaten) schon vor 86,2 MA
(95%-Konfidenz: ca. 95 bis 70 MA) und Euprimaten schon vor 79,6 MA (95%-Konfidenz: ca. 90
– 68 MA) in der Oberkreide erschienen sein (Sci. 318, 792).

***Deccanolestes* als Kronen-Placentalia? (nein!)**

Aus dem Maastricht Indiens wurde 1994 der baumbewohnende *Deccanolestes hislopi*
beschrieben, ein Insektenfresser mit palaeoryctidartigen Zähnen, der wahrsch. auf der Linie zu den
alttertiären Euarchonta (Superordnung mit Primaten, Scandentia, Dermoptera) steht. Auch andere
Studien weisen darauf, daß zumindest die Primaten nicht auf die Leptictiden, sondern auf die
Palaeoryctiden unter den Insektenfressern zurückgehen. Die Archonta haben sich wahrsch. in
Asien aus Insektenfressern über Formen wie *Deccanolestes* entwickelt. Inzwischen haben sich die
Indizien verdichtet, dass *Deccanolestes* eine basale Form der spitzmausähnlichen
Adapisoriculidae darstellt, die wahrscheinlich an der Basis der Euarchonta stehen (Natwiss. 97,
417), aber auch als Plesiadapiformes interpretiert werden.

Lange Zeit stellte *Deccanolestes* den einzigen unumstrittenen gondwanischen Eutheria sowie
den einzigen kretazischen Kronen-Placentalia überhaupt; inzwischen wurden weitere

Eutheria-Arten in Indien entdeckt. Die Analyse der Daten bestätigte robust die Zugehörigkeit von *Deccanolestes* zu den ansonsten aus dem Paläozän bekannten **Adapisoriculidae** (Maastricht bis U-Eozän); allerdings handelt es sich bei letzteren (und damit auch bei *Deccanolestes*) **nicht um Placentalia**, sie stehen kladistisch deutlich basaler. Kletternde, arboreale Lebensweise war also bei frühen Eutheria (unterhalb des Placentalia-Status) weiter verbreitet als bisher angenommen (PNAS 108, 16333).

Demgegenüber galt das gleich alte *Kharmarungulatum* aus der gleichen Fundregion (oberes Maastricht, Indien; aus der Zeit des Deccan-Vulkanismus) weiterhin als Kronen-Placentalia und als erster und einziger Vertreter der Condylarthra der Kreide. Es wurde zusammen mit Dinosaurierfossilien (*Rajasaurus*, *Indosuchus*, *Indosaurus*, *Jainosaurus*) und Dinosaurier-Eiern gefunden, so dass es eindeutig der Kreide zuzuordnen ist. Neuerdings hält man es aber für einen Zhelestiden.

Der Faunenaustausch zwischen Indien, Afrika und Europa erfolgte in der obersten Kreide und im frühesten Paläozän und deutet auf 30 bis 45 MA lange „Geisterlinien“ für die hiervon betroffenen gondwanischen Eutheria. In der Oberkreide Indiens kam es somit zu einer Radiation basaler gondwanischer Eutheria (non: Placentalia!) (PNAS 108, 16333).

***Cimolestes*-Problem**

Nach älteren Vorstellungen gingen vor 66 MA aus palaeoryctiden Insektenfressern, konkret: ***Cimolestes***, die ersten echten Raubtiere (Carnivora) sowie die "echten" Urraubtiere (Hyaenodonta) hervor (BRI unterscheidet dagegen zwischen den Cimolestidae [Cenoman (!) bis O-Eozän; EU; NA, AS] und den Palaeoryctidae [Thanet bis Lutet; EU, NA; AF]).

„Klassische“ Theorie:

Cimolestes sah wie eine rez. Spitzmaus aus, lebte am Boden und kletterte in Bäumen, ernährte sich von Insekten, Eiern und kleinen Wirbeltieren. Er wurde früher als der Gründer der Dynastie aller Raubtiere (echte Raubtiere und Urraubtiere) angesehen: Erstmals bei *Cimolestes* war die für Raubtiere typische schneidende Schere zwischen Ober- und Unterkiefermolaren und -prämolaren entwickelt, wodurch sich eine scharfe Schnittkante ausbildete: die allerersten Reißzähne. Sie sind das Geheimnis des Erfolgs der *Cimolestes*-Nachfolger, bedeuten sie doch für Fleischfresser eine bessere Futtermittelverwertung. Aus *Cimolestes* entwickelten sich nach dieser Theorie dann zwei Linien: die **Miaciden** blieben klein und lebten weiter auf Bäumen, die **Creodonten** wurden größer und besiedelten auch den Boden. Nach neuen Erkenntnissen stellen die Cimolestidae aber die Schwestergruppe der Asioryctitheria und stehen damit weit unterhalb der Placentalia-Kronengruppe.

Beziehung Creodonta/Condylarthra/Hyaenodonta:

Die **Creodonta** gelten als frühe **Condylarthra**. Die frühen Formen sind die **Arctocyoniden**, speziell die Oxycloeninen um *Protungulatum* (U-Paläozän; früher fälschlicherweise ins oberste Maastricht datiert). Die Arctocyoniden gelten als Vorfahren der späteren Condylarthra, Paar- und

Unpaarhufer, frühen Huftierv Verwandten und südamerikanischen Huftiere. Somit stellen die Creodonten mit den Arctocyoniden eine wichtige Stammgruppe. Arctocyonidae lt. BRI vom Maastricht bis O-Eozän (EU, NA, AS).

Die Condylartha (Maastricht bis Miozän) umfassen die Creodonta (nach der Herausnahme der Hyaenodonta) sowie die **Mesonychiden (=Acroedi)**. Sie sind nach älteren Angaben bereits in der obersten Kreide Nordamerikas (*Protungulatum* aus der Ufam. Oxyclaeninae?) vertreten, in der höheren O-Kreide Westasiens (Coniac oder O-Campan/Maastricht; s.u.), angeblich auch in der O-Kreide Südamerikas (wegen der Isolation kritisch zu bewertende Aussage). Nach neueren Datierungen sind die Condylartha aber nur durch einen einzigen Molar aus dem Maastricht Indiens (*Kharmarungulatum*) nachgewiesen, die frühen Funde aus Nord- und Südamerika datieren alle ins U-Paläozän (Puercan), darunter auch *Protungulatum* und *Oxyprimus*. Allerdings gibt es neuerdings auch die Auffassung, dass es sich bei *Kharmarungulatum* um einen Zhelestiden handelt.

Das rez. Erdferkel *Orycteropus* galt als möglicher naher Verwandter der Urhuftiere, molekularkladistische Untersuchungen stellen es aber in einen gemeinsamen Stammbaum mit Paenungulaten (Rüsseltieren, Seekühen, Schliefer), Goldmullen und Rüsselspringern, der sich in der O-Kreide aus einem gemeinsamen Vorfahren unter den „Insektenfressern“ in Afrika entwickelt haben soll. Die Urhuftiere sind die Vorläufer der Paar- und Unpaarhufer und sterben im Miozän aus.

Mind. 85 MA alt sind Zähne von mind. 5 verschiedenen "**Zhelestidae**" aus Usbekistan, die bereits aufgrund ihrer Form eine Tendenz zur Herbivorie zeigen (während alle anderen mesozoischen Säuger mit Ausnahme der Multituberculata carni- oder insectivor sind). Sie sind noch keine Ungulata i.e.S., werden aber mit ihnen zu den Ungulatomorpha vereint. Einige Zähne haben große Ähnlichkeit mit Condylartha. Letztendlich war aber im Jahr 2007 immer noch strittig, ob die Zhelestiden zu den Ungulatomorpha gehören (s. Sci. 318, 937). In neueren Kladogrammen stehen sie jedenfalls unterhalb der Placentalia-Kronengruppe.

Die **Hyaenodonta**, die früher ebenfalls zu den Creodonten gestellt wurden, werden neuerdings als eigene Gruppe ausgegliedert (Familien: Hyaenodontidae, Oxyaenidae). Sie stellen die Schwestergruppe der Carnivora.

Die klassische Sichtweise von der zentralen Rolle von *Cimolestes* gilt nicht mehr als aktuell; nicht nur die Huftiere i.w.S., sondern auch die Carnivora gehen nach neueren Erkenntnissen auf Ungulatomorpha zurück (s.u.). Andererseits wird die Ableitung der Taeniodonta (Maastricht bis Lutet) von Cimolestiden auch weiterhin bestätigt (J. Palaeont. 73, 936).

"Basale Placentalia": Neben den o.g. fortschrittlicheren Linien der Stamm-Placentalia lebten in der Oberkreide auch noch Eutheria mit primitiven Merkmalen; hierzu zählt die O **Asioryctitheria** mit *Ukhaatherium* (ca. 80 MA), *Kennalestes* und *Asioryctes* aus der Oberkreide der Mongolei. *Ukhaatherium* verfügt noch über epipubische Knochen ("Beutelknochen", die vom Beckengürtel nach vorn in die Abdominalregion reichen), die ansonsten bei Beuteltieren (in allen Linien), Monotremen (aber nicht bei allen Arten), Tritylodonten, Multituberculaten, einem Symmetrodonten, Cladotheria, nicht aber bei rez. Placentalia gefunden werden. Diese Knochen werden mit dem Tragen des Beutels bzw. dem Gewicht des anhängenden, säugenden Wurfes in

Verbindung gebracht; der Verlust der epipubischen Knochen bei Placentalia wird daher mit verlängerter Schwangerschaft erklärt, die keine längere äußerliche Anheftung der Jungen mehr verlangt. Epipubische Knochen kommen auch bei männlichen Tieren vor, sind aber dann kürzer und schmaler, so daß auch ihre Funktion in Zusammenhang mit der Fortpflanzung stehen könnte. Die längere Schwangerschaft fortgeschrittener Placentalia würde durch epipubische Knochen dagegen beeinträchtigt, da diese die abdominelle Expansion stören würden. Andererseits ergaben Untersuchungen an rez. Beuteltieren, daß die Beutelknochen (auch) muskulo-skelettale Funktionen haben; jedenfalls ist die Rolle der Beutelknochen noch nicht voll erforscht (s. U-Kreide).

Beutelknochen wurden außer bei dem Asioryctitherier *Ukhaatherium* auch noch bei Zalambdalestiden (cf. *Zalambdalestes*) gefunden, die mit den Asioryctitheria evtl. näher verwandt sind. Da es sich um ein primitives Säugermerkmal handelt, spricht dies dafür, dass es sich bei den Asioryctitheria und Zalambdalestiden um Seitenlinien aus einer frühen Radiation primitiver Placentalia handelt. Diese frühen Placentalia hatten offenbar eine kurze Schwangerschaft, verbunden mit einer längeren Anheftung der Säuglinge am Körper der Mutter vor dem Abstillen; möglicherweise war sogar ein Beutel vorhanden. Auch die spitze Form des Beckens (Ischiasbogens) in diesen beiden Gruppen spricht für kleinen, wenig entwickelten Nachwuchs und frühzeitige Geburt.

Daneben zeichnen die Asioryctitheria noch weitere primitive Zahn- und Schädelmerkmale aus, z.B. fünf obere Schneidezähne, die sie in eine sehr basale Position innerhalb der Placentalia (unterhalb der Kronengruppe) stellen. Die Fortschritte im Fortpflanzungssystem der modernen Placentalia waren in diesen basalen Gruppen (mit kurzer Schwangerschaft und wenig weit entwickelten Jungen) noch nicht realisiert.

Die Asioryctitheria stehen nach heutigen Kenntnissen (vgl. Sci. 309, 2203) außerhalb der Kronengruppe der Eutheria, d.h. zwischen der Linie zu den Metatheria einerseits und den Kronengruppenplacentalia.

Im Zusammenhang mit der Beschreibung eines asiatischen Cimolestiden (*Maelestes gobiensis*) aus der Djadokhta Formation der Mongolei (Alter: 75 – 71 MA; sie lieferte auch Asioryctitheria wie *Kennalestes*, *Asiorcytes*, *Ukhaatherium* und Zalambdalestiden wie *Zalambdalestes* und *Barunlestes*) wurde im Jahr 2007 (Nat. 447, 918 + 1003; Natw. Ru. 1/08, 40) die bisher mit Abstand **umfangreichste morphokladistische Analyse kretazischer Eutheria** durchgeführt; insgesamt wurden 69 Taxa einbezogen: 3 Stamm-Theria, 3 Metatheria, 31 Eutheria der Kreide (d.h. alle kretazischen Eutheria außer besonders unvollständigen oder schlecht erhaltenen Taxa), 20 ausgestorbene tertiäre Placentalia, 11 rezente Placentalia (die 31 känozoischen Taxa wurden dabei so ausgewählt, dass sie die vier Hauptlinien der Placentalia, wie sie sich in DNS-Studien ergaben, abbilden: 3 Xenarthra, 5 Afrotheria, 10 Euarchontaglires, 13 Laurasiatheria):

EUTHERIA:

--- *Murtoilestes* + (*Prokennalestes* + *Eomaia*)

--- *Bobolestes*

--- *Montanalestes* (Nordamerika !)

--- **Zhelestidae**

--- *Euzhelestes* + *Paranyctoides*

--- **Asioryctitheria** + [(*Batodon* + *Maelestes*) + *Cimolestes*] [...] = **Cimolestidae**

--- *Deccanolestes* ### *** (Indien!) (ad Adapisoriculidae)

--- **Zalambdalestidae**

--- *Gypsonictops* (Maastricht) + *Leptictis* (O-Eozän bis O-Oligozän)

--- *Purgatorius* + (*Protungulatum* + *Oxyprimus*) (Pr. + Oxy. ad "Condylarthra")

ab jetzt: PLACENTALIA

--- "Laurasiatheria" I*

--- Euarchontoglires: Glires + (Primates + Scandentia)

--- Eulipotyphla + Tenrecidae ### Eulipotyphla = Laurasiatheria II

--- Xenarthra ###: Gürteltiere + (Faultiere + Ameisenbären)

ab jetzt: AFROTHERIA ###:

--- Erdferkel + Elefantenspitzmäuse

--- Schliefer + Rüsseltiere

* Laurasiatheria I:

--- Carnivora

--- Cetartiodactyla

--- *Hyopsodus* (ad Condylarthra)

--- *Phenacodus* + *Meniscotherium* (beide ad Condylarthra)

###: gondwanische Taxa (alle anderen primär laurasisch) (*Deccanolestes* ist innerhalb asiatischer Linien positioniert und ist offenbar in der obersten Kreide aus dem Norden nach Indien eingewandert)

*** nach Natwiss. 97, 417 basales Taxon der Euarchonta, also Stamm-Euarchonta!

1135 der 1229 rezenten Säugetiergattungen sind Placentalia; aus dem Känozoikum wurden weitere 4000 (!) ausgestorbene Säugergattungen benannt, die überwiegend rezenten Placentalialinien zugeordnet wurden. Dem stehen ca. 40 Eutheria-Gattungen aus der gesamten Kreide gegenüber, wobei es höchst umstritten ist, welche von diesen als Kronengruppenplacentalia zu bewerten sind; die Auffassungen reichen von Null bis drei Viertel.

Maelestes ist nahe mit den beiden etwas jüngeren nordamerikanischen Cimolestiden *Cimolestes* und *Batodon* (der kleinste Eutheria der Kreide!) verwandt, die überwiegend durch Kiefer sowie unvollständige Bezahnung bekannt sind und klassischerweise als Vorfahren der Carnivora galten. Die Bezahnung von *Maelestes* zeigt eine eigenartige Mischung aus Merkmalen, die an andere Eutheria der O-Kreide Asiens erinnern; die Prämolaren ähneln *Zhelestes*, die oberen Molaren aber dem Asioryctitheria *Kennalestes*, die unteren Molaren aber *Zalambdalestes*. Daneben besitzt *Maelestes* als einziger Eutheria der Kreide einen Hohlraum im Gaumenbereich, wie man ihn bei Beuteltieren, aber auch einigen rezenten Placentalia (wie einigen Igel und Elefantenspitzmäusen) findet. *Maelestes* ist der einzige bisher aus der Kreide bekannte Eutheria mit einer solchen beuteltierartigen Gaumenöffnung. Die postkranialen Reste von *Maelestes* ähneln konkret dem Asioryctitheria *Ukhaatherium*, im weiteren Sinne aber den Insectivora unter den Placentalia.

Die Ergebnisse der kladistischen Analyse sind insofern bemerkenswert, weil nicht nur Gruppen, deren Zugehörigkeit zu den Kronenplacentalia schon immer strittig war (*Zhelestidae*, *Zalambdalestidae*, *Asioryctitheria*), außerhalb der Kronenplacentalia stehen, sondern – entgegen den bisher gängigen Auffassungen – auch die *Cimolestidae*, die *Leptictiden*, der „Plesiadapiforme“ *Purgatorius* und einige frühe *Condylarthra* (aus dem untersten Paläozän; nicht dagegen die *Condylarthra* des oberen Paläozäns und Eozäns).

Weitergehende statistische Untersuchungen ergaben allerdings Unsicherheiten in Bezug auf *Purgatorius* (der auch zu den Primaten gehören könnte) sowie die Condylartha des oberen Paläozäns und Eozäns (die auch zu den Cetartiodactyla gehören könnten).

Die vier rezenten Superordnungen der Placentalia (mit jeweils 1 – 6 Ordnungen) werden zwar grundsätzlich bestätigt; Afrotheria und Xenarthra stehen aber nicht basal, sondern haben einen gemeinsamen Vorfahren mit den Eulipotyphla. Die „Laurasiatheria“ sind nicht monophyl: die Eulipotyphla stehen oberhalb der übrigen Laurasiatheria und Euarchontoglires. Die Tenreks stellen die Schwestergruppe der Eulipotyphla und stehen damit außerhalb der (Xenarthra + Afrotheria) = Atlantogenata.

Die Eutheria dürften in Asien entstanden sein, da die fünf basalsten Taxa der Eutheria (mit Ausnahme von *Montanalestes*) aus Asien stammen. Die meisten der oberkretazischen Eutheria lassen sich drei voneinander abgrenzbaren Linien zuordnen; von diesen stehen (1) die **Zhelestidae** am basalsten; sie sind auch zeitlich und geographisch am weitesten verbreitet (Usbekistan, westliches Nordamerika, Spanien). Die Form der oberen Molaren sprach bisher dafür, sie als eine paraphyletische Stammlinie der „Condylartha“ (sensu basale Ungulata) aufzufassen; die neue Analyse ergab nun aber, dass die Ähnlichkeiten in der Morphologie der oberen Molaren konvergent zu den Condylartha entstanden. Die frühpaläozänen „Condylartha“ *Protungulatum* und *Oxyprimus*, die bisher gelegentlich mit den Zhelestiden in Verbindung gebracht wurden, stehen eindeutig außerhalb (oberhalb) der Zhelestiden, kladistisch weit von ihnen entfernt, aber auch außerhalb der Condylartha des späten Paläozäns/frühen Eozäns (*Hyopsodus*, ***Phenacodus***, *Meniscotherium*), so dass die Condylartha im bisher verstandenen Sinn eine künstliche Gruppe darstellen, teilweise außerhalb, teilweise innerhalb der Kronenplacentalia. Erster vermeintlicher Nachweis der Condylartha im Maastricht Indiens (*Kharmerrungulatum*); naA aber Vertreter der Zhelestiden.

Die drei o.g. Taxa (*Hyopsodus*, *Phenacodus*, *Meniscotherium*) Taxa stellen in dieser Analyse die älteste huftierartige Linie innerhalb der Kronenplacentalia; sie sind gleichzeitig die Schwestergruppe des dichobuniden Cetartiodactylen *Gujaratia pakistanensis* aus dem U-Eozän. Ein (gelegentlich vermuteter) Zusammenhang zwischen den Condylartha Nordamerikas und den Afrotheria ließ sich nicht bestätigen (er würde 30 zusätzliche Schritte benötigen).

(2) Die **Zalambdalestiden** sind auf Asien beschränkt; sie weisen vergrößerte, permanent nachwachsende untere Schneidezähne auf (*Zalambdalestes*) wie die Glires und einige andere Säugetiere. Die Analyse bestätigt aber insoweit eine konvergente Entwicklung zwischen Zalambdalestiden und Glires (die Ableitung der Glires von den Zalambdalestiden würde 35 zusätzliche Schritte erfordern!).

(3) Die dritte größere kretazische Eutherialinie weist eine weniger spezialisierte Bezahnung als (1) und (2) auf und umfasst die **Asioryctitheria** (endemisch in Asien) und **Cimolestidae** (Nordamerika; *Maelestes* in Asien)

Nach dieser Analyse ist aus der gesamten Kreide bisher kein einziger (Kronengruppen-)Placentalia nachgewiesen, was nicht ausschließt, dass (wahrscheinlich) einige Kronenlinien der Placentalia als Geistlinien bis knapp in die oberste Kreide zurückreichen; insgesamt ergibt sich aber für die Evolution der Placentalia anstelle des „long-fuse“-Modells (der molekularen Daten) ein explosives Modell mit Radiation nahe der KTG. (Als ältester bisher bekannte

Kronengruppenplacentalia galt in dieser Arbeit aus dem Jahr 2007 die kaninchenähnliche *Mimotona* aus dem unteren Paläozän Asiens, 63 MA alt).

Die Entstehung der Placentalia in Laurasia (statt Gondwana) wurde aber in der Studie bestätigt. Bemerkenswert ist die „hohe“ Position der Afrotheria und Xenarthra (entgegen molekularkladistischen Studien, aber in Einklang mit mitogenomischen Analysen und kombiniert morphologisch-molekularen Studien). Offenbar entstanden also nicht nur die Eutheria, sondern auch die Kronenplacentalia in der Nordhemisphäre (was übrigens auch für den Fall angenommen wurde, dass Xenarthra und Afrotheria innerhalb der Kronenplacentalia basal stünden!).

Die Datierung der Entstehung der (Kronengruppen-)Placentalia um die KTG herum stimmt mit den Ergebnissen der morphokladistischen Analyse unter Einbeziehung von *Gomphos* (s.o.) überein, widerspricht aber allen molekularkladistischen Analysen, die auf die Entstehung der Kronenplacentalia zwischen 120 und 78 MA deuten (so z.B. 100 MA in dem u.g. Supertree rezenter Säuger aus dem Jahr 2007). Wenn das explosive Modell mit der Entstehung der Kronenplacentalia um die KTG herum aber zutrifft, dürfte das Aussterben der Dinosaurier an der KTG eine wegweisende Rolle für die Diversifizierung der Placentalia gespielt haben und den Weg für die Kronenplacentalia erst freigemacht haben! (Nat. 447, 918 + 1003).

Vollständiges Verzeichnis aller kretazischen „Placentalia“ (Stand 1997; Science 278, 1439) (einschl. Taxa außerhalb der Kronengruppe):

Kalifornien: *Gallolestes* (Campan)

Westliche innere USA: *Avitotherium*, *Batodon*, *Cimolestes*, *Gypsonictops*, *Paranyctoides*, *Telacodon* (Campan - Maastricht);

ob. Maastricht der Hell Creek Formation, 65-67 MA: *Gypsonictops* (2 Arten), *Cimolestes* (5 Arten), *Batodon tenuis*, *Purgatorius ceratops* ???

(Stratigraphie von *Purgatorius* nicht sicher: Nachweis nur durch einen Molaren, der auch aus der paläozänen Tullock Formation ausgewaschen worden sein könnte, wo P. sehr häufig vorkommt, während bisher nur ein Molar in der Oberkreide gefunden wurde; wahrscheinlich also paläozäne Kontamination!). *Gypsonictops* gehört zu den Leptictida (Maastricht bis O-Oligozän), *Cimolestes* zu den Palaeoryctiden.

Mississippi: Zahnfragment (Santon)

Mitteleuropa: Zahn aus dem Campan Frankreichs

Mittelasien (Kasachstan, Usbekistan, Tadschikistan): *Alymlestes*, *Aspanlestes*, *Beleutius*, *Bobolestes*, *Bulaklestes*, *Cretasorex?*, *Daulestes*, *Khuduklestes*, *Kumsuperus*, *Otlestes*, *Oxlestes*, *Sailestes*, *Sorlestes*, *Taslestes*, *?Zalambdalestes*, *Zhelestes* (ob. Alb bis Coniac)

Mongolei: [*Prokennalestes* (?ob. Apt, unt. Alb); neuerdings als Stamm-Eutheria interpretiert und damit kein Placentalia]

Asioryctes, *Barunlestes*, *Kennalestes*, *Zalambdalestes* (?Campan - ? Maastricht)

Indien: *Deccanolestes* (Maastricht), 2 Arten, wohl zu Adapisoriculidae (dann: Maastricht bis U-Eozän) gehörig, die als basale Euarchonta galten, neuerdings aber als basalere Eutheria (deutlich unterhalb der Placentalia) erkannt wurden: PNAS 108, 16333.

Kharmarungulatum (Maastricht; ältester und einziger kretazischer Condylarthra), es könnte sich nach anderer Auffassung aber auch um einen Zhelestiden handeln

Brasilien: vermeintliche Placentalia (?Cenoman- Campan).

Säugetiere aus dem oberen Maastricht der Hell Creek Formation: Eutheria s.o.; Multituberculata: *Mesodma*, ? *Neoplagiaulax*, ? Neoplagiaulacidae indet., *Cimolodon*, *Cimolomys*, *Meniscoessus*, *Essonodon*, *Cimexomys*, *Paracimexomys*; Metatheria (aber keine Kronen-Marsupialia!): *Alphadon* (4 Arten), *Glasbius*, *Pediomys* (5-6 Arten); *Didelphodon vorax* --- das größte Säugetier der Oberkreide!

Polytypische Familien der Eutheria der O-Kreide nach BRI:

Gypsonictopidae: Alb bis Thanet (NA, AS) (ad Leptictida;
(die Leptictidae werden erst ab Dan – bis Chat – angegeben, ebenfalls NA, AS; aber auch in Messel!))

Zalambdalestidae: Turon bis Campan (AS)

Cimolestidae: Cenoman bis unt. O-Eozän (EU, NA, AS)

Geolabididae: Maastricht bis unt. Miozän (NA; ad Lipotyphla)

[Paromomyidae: Maastricht* bis ob. O-Eozän (EU, NA; arboreal; ad Plesiadapiformes)]

Arctocyonidae: Maastricht* bis ob. O-Eozän (EU, NA, AS; frühe Condylarthra wie *Protungulatum**)

Periptychidae*: Maastricht bis U-Eozän (EU, NA, AS) (frühe Condylarthra, Größenspektrum von Eichhörnchen- und Schafsgröße; für das ob. Maastricht [Lance-Formation von Montana] wird *Mimatuta cf. morgoth* genannt)].

* Die Funde, die bisher dem Maastricht zugeordnet wurden, werden neuerdings ins unt. Puercan (unterste Paläozän) gestellt!

Zusammenstellung der Eutheria der Oberkreide (nach DYKES):

a) **basale Eutheria**, die nicht bestimmten Gruppen innerhalb der frühen Eutheria zugeordnet werden können, z.T. inc. sed.:

„*Beleutius*“ (Santon Kasachstans, evtl. Deltatheroidea oder Zalambdalestide?)

Bobolestes (?Ob. Alb oder unt. Cenoman Kasachstans)

Bulaklestes (Turon Usbekistans)

? *Cretasorex* (Coniac Usbekistans)

Daulestes (Turon Usbekistans, ?Asioryctitheria)

Telacodon (Maastricht der USA)

b) **Asioryctitheria**: stehen wahrscheinlich noch außerhalb der Kronen-Placentalia; Barreme/Apt bis Campan, umfassen zwei Familien: Asioryctidae und Kennalestidae.

Asioryctes (Campan der Mongolei, 15 cm)

Kennaletes (dto., 10 cm)

Ukhaatherium (dto., 12 cm ohne Schwanz).

Bei *Ukhaatherium* wurden ebenso wie bei einem *Zalambdalestes*-nahen Taxon Beutelknochen nachgewiesen, wie man sie auch z.B. bei Tritylodontiden (Eucynodontia!), Marsupialiern und Monotremen, nicht aber bei modernen Placentalia findet.

Placentalia?:

- c) ? **basale Epitheria inc.sed.** (Epitheria = alle Placentalia nach Ausschluss der Xenarthra).

Deccanolestes (Maastricht Indiens, ad Adapisoriculidae, Maastricht bis U-Eozän)
(naA ad Palaeoryctidae)

Hyotheridium (Campan der Mongolei, Eutheria inc. sed.)

Sahnitherium (Maastricht Indiens, Eutheria inc. sed.)

Strittige Kronengruppen-Placentalia (nach neueren Auffassungen unterhalb der Kronengruppe):

- d) **Gypsonictopidae** (Campan bis Maastricht, ? Paläozän): kleine „Insektenfresser“ (BRI gibt die Familie vom Alb bis Thanet an)

Gypsonictops (Campan, Maastricht der USA, wohl auch in Usbekistan; einige könnten bis ins Paläozän überlebt haben; nach manchen Auffassungen frühe Repräsentanten der O Leptictida; nach neuen Auffassungen unterhalb der Placentalia-Kronengruppe stehend!) (Maastricht bis O-Oligozän)

- e) **Basale Ungulatomorpha:** zu den paraphyletischen „Ungulatomorpha“ gehören die „Ungulata“ sowie „Proto-Ungulaten“ der Kreide. Basale Ungulatomorpha waren kleine Pflanzenfresser, auf Nordhemisphäre weitverbreitet, einige Arten waren evtl. auch insectivor:

Alostera (Campan Nordamerikas, 50 g)

Aspanlestes (Turon Usbekistans)

Avitotherium (Campan, USA)

Eozhelestes (ob. Alb?, unt. Cenoman Usbekistans, evtl. ad Zhelestidae, relativ groß)

Gallolestes (Campan, Maastricht Nordamerikas)

“*Kumsuperus*” (Turon Usbekistans, evtl. syn. *Eoungulatum*)

Labes (Campan, Maastricht Spaniens)

Lainodon (Maastricht Spaniens, innerhalb oder nahe der Familie Zhelestidae)

Sorlestes (Ober-Cenoman bis Turon Asiens, 3 Arten, in Asien weit verbreitet).

- f) **Zhelestinae:** kleine asiatische Herbivoren aus dem Turon Usbekistans, evtl. nahe mit den Zalambdalestiden, die zur gleichen Zeit im gleichen Biotop lebten, verwandt. Offen ist, ob die Zhelestinae zu den Ungulatomorpha gehören, oder gemeinsam mit den Zalambdalestiden außerhalb der Ungulatomorpha anzusiedeln sind. Eine Nähe der Zalambdalestidae zu den Ungulatomorpha ist nämlich eher wenig plausibel.

Eoungulatum, *Parzhelestes*, *Zhelestes*: alle mittl. – ob. Turon Usbekistans.

g) **Zalambdalestidae**: kleine Insektenfresser aus Zentralasien, die früher oftmals in die Nähe der Glires (Lagomorpha, Rodentia) gestellt wurden und damit in die Glirimorpha (= Zalambdalestidae + Glires). Familie wahrscheinlich nicht monophyl. Ältester ist *Kulbeckia* (M-Turon bis U-Santon); seine Schneidezähne haben noch nicht die für Glires sonst so typischen Hunter-Schregerschen Streifen. Die Schneidezähne der Zalambdalestiden sind noch nicht stark vergrößert und noch nicht selbst-schärfend. Neuerdings dominiert aber die Auffassung, dass die Zalambdalestiden nur basale Eutheria sind, die eine gewisse konvergente Entwicklung zu den Lagomorpha durchliefen, s. Sci. 307, 1091.

Alymlestes (U-Campan Kasachstans)

Barulestes (Campan der Mongolei, 20 cm)

Kulbeckia (M-Turon bis U-Santon, Usbekistan, Tatschikistan)

Zalambdalestes (Campan der Mongolei, 20 cm).

evtl. *Otlestes* (?ob. Alb, unt. Cenoman)

h) **Cimolestidae** (z.T. in die Palaeoryctidea integriert): ? Campan, Maastricht bis M-Eozän. Die Cimolestiden galten früher als Vorfahren der Carnivora. In der Oberkreide nur mit ein bis zwei Gattungen (*Cimolestes* aber mit zahlreichen Arten), im Paläozän dann sehr artenreich (dann auch in Nordafrika, Marokko), Rückgang im Eozän, Erlöschen mit M-Eozän (lt. BRI bis O-Eozän). Neuerdings als Schwestergruppe der Asioryctitheria interpretiert und damit weit unterhalb der Kronenplacentalia stehend.

Cimolestidenartige Zähne aus dem Campan Frankreichs

Cimolestes (Maastricht bis unt. Paläozän, zahlreiche Arten, von mausgroß bis ca. 1 kg, Nordamerika, im Paläozän auch in Marokko)

? *Procerberus* (auf jeden Fall im unt. Paläozän, Datierung nicht ganz sicher, evtl. auch im ob. Maastricht Nordamerikas) (werden auch als Vorfahren der Taeniodonta interpretiert)

ha) **Taeniodonta** (Maastricht bis Eozän): mit *Schowalteria* (Lance-Formation Kanadas) bereits in der O-Kreide nachgewiesen. Ad Familie Stylinodontidae. Ableitung von *Cimolestes*.

Sichere Kronengruppen-Placentalia:

i) **Ungulata (i.e.S.)**; Kronengruppenstatus sicher, Datierung unsicher)

Aus dem unteren Paläozän bzw. der unmittelbaren Nähe der KTG sind aus den USA vier Gattungen von Ungulaten bekannt:

Baiconodon, *Mimatuta*, *Oxyprimus*, *Protungulatum*.

Unklar ist dabei, ob diese Gattungen schon im obersten Maastricht vertreten waren. Die Holotypen stammen alle aus dem unt. Paläozän (Puercan). Eine Fossilliste weist diese Gattungen aber auch schon für eine Fundstelle des obersten Maastricht aus, weitere Belege für die O-Kreide existieren aber nicht. Lediglich für *Protungulatum* wird darüber hinaus angegeben, dass es vor 66

bis 63 MA gelebt haben soll, also auch schon vor der KTG. Nach Sci. 318, 937 stammen die frühesten Condylarthra Nord- und Südamerikas aus dem Puercan.

Der einzige angeblich „sichere“ Condylarthra der Oberkreide ist:

Kharmarungulatum (ob Maastricht Indiens); inzwischen gibt es aber auch für dieses Taxon die Annahme, dass es sich um einen Zhelestiden handelt.

j) **Lipotyphla**: als wahrscheinliche frühe Vertreter der Lipotyphla gelten:

Batodon (ob. Maastricht der USA, 5-6 cm, Fam. Geolabididae: lt. BRI Maastricht bis U-Miozän, NA)

Paranyctoides (M-Turon bis Coniac Usbekistans, später dann in Nordamerika eingewandert, Campan der USA mit mehreren Arten)

Dass in der Oberkreide schon Eulipotyphla existiert haben müssen, wird dadurch gestützt, dass die basalsten rezenten Eulipotyphla, die Solenodonten von Kuba und Hispaniola, schon vor 76 MA (95%-Konf.: 81 – 72 MA) von den übrigen Eulipotyphla abgezweigt sind; auch die Maulwürfe haben sich mit 95 % Wahrscheinlichkeit noch in der Oberkreide abgetrennt. NaA Abzweigung der Solenodonten vor 73,6 MA (Gigascience 7: giy025).

k) (?) **Euarchonta**

Deccanolestes, mit zwei Arten aus den Deccan-Traps Indiens bekannt, sicher ins Maastricht datiert, wird nach neuesten Funden als basaler Vertreter der Adapisoriculidae interpretiert (ansonsten ist diese Familie aus dem Paläozän Europas und Nordafrikas bekannt). Diese wiederum galten als eine Stamm-Euarchonta. Nach neuen Funden lebte *Deccanolestes* wie die Adapisoriculidae in den Bäumen. Alternativ könnte er etwas basaler stehen, also ein Stamm-Euarchonta unterhalb der Adapisoriculidae (s. Natwiss. 97, 365). Das Auftreten von Euarchonta noch vor der KTG steht im Einklang mit molekularen Kladistiken, die lange Geistlinien für Euprimaten, Dermoptera und Scandentia erforderten.

Adapisoriculidae waren kleine, spitzmausgroße Säuger mit insektenfresserartiger Bezahlung; Baumbewohner. Vier Gattungen: *Adapisoriculus* (Frankreich, O-Pal.), *Bustylus* (U-Pal., Belgien), *Remiculus*, *Afrodon* (Europa, Nordafrika). Am primitivsten ist *Afrodon*, am fortschrittlichsten *Adapisoriculus*. Die Familie erlosch im U-Eozän. Die Tarsalknochen zeigen Beziehungen zu den Plesiadapiformes, aber auch rezenten Dermoptera. *Deccanolestes* dürfte sowohl aufgrund von Merkmalen der Extremitätenknochen wie auch aufgrund von Zahnmerkmalen ein primitiver Vertreter dieser Familie sein, die damit die KTG überlebt hätte! Insbesondere die Tarsalknochen der Dermoptera ähneln sehr stark denen der Adapisoriculidae. Insgesamt verbinden die Tarsalknochen *Deccanolestes*, Adapisoriculidae, Dermoptera und Plesiadapiformes. Die Zähne verbinden *Deccanolestes* und Adapisoriculidae, ähneln in gewisser Hinsicht den Dermoptera, unterscheiden sich aber deutlich von Plesiadapiformes. Der Adapisoriculide *Remiculus* wurde sogar schon als Dermoptera interpretiert. Die oberen Zähne der Dermoptera ähneln besonders jenen von *Remiculus* sowie *Adapisoriculus*, dem fortschrittlichsten Adapisoriculiden. Insgesamt gesehen stehen die Adapisoriculidae daher den Dermoptera näher als den Plesiadapiformes.

Die paläogene Familie Nyctitheriidae steht dagegen den Scandentia näher als den Adapisoriculidae.

Dies bestätigt die Position der Adapisoriculidae als Stamm-Euarchonta (also nicht, wie früher angenommen, Lipotyphla !), aber wohl schon in Richtung auf die Dermoptera (definitive Dermoptera sind nur mit zwei Arten der Gattung *Dermotherium* aus dem O-Eozän und U-Oligozän Südostasiens bekannt). Die Dermoptera blieben immer auf Südostasien beschränkt. Sie entstanden entweder in Europa (von Adapisoriculidae) oder Indien. Die Familie Adapisoriculidae entstand möglicherweise in Indien (*Deccanolestes*, Maastricht, als möglicher früher Vertreter dieser Familie?) und breitete sich dann nach Europa und Afrika aus, wohl über Ostafrika oder das Tethys-Gebiet. Kein Nachweis in den zahlreichen Säugerfaunen im Paläozän Chinas. Verbunden mit einem Abfall des Meeresspiegels, kam es zwischen der obersten Kreide und dem frühen Paläozän zu einem intensiven Austausch der Säugerfaunen zwischen Afrika und Europa über die Tethys. Im frühen Paläogen folgte dann ein Austausch zwischen Südasien und Europa. Eurasien, Indien oder Afrika sind demnach die wahrscheinlichen Orte für die Entstehung der Euarchonta.

Rätselhaft ist noch das Problem der Isolation von Indien: zwischen 90 MA und bis zur Paläozän-Eozän-Grenze war Indien eine riesige, isolierte Insel, wobei am Ende der Kreide die Isolation maximal war – von einem riesigen Ozean umringt. So bleibt unklar, wie Euarchonta sowohl in der obersten Kreide Indiens wie im frühen Paläozän Nordamerikas, Europas, Afrika und Asiens vertreten sein konnten, wo sich Indien doch erst um die PEG an Asien anschloss. Dieses Paradoxon betrifft aber nicht nur die Euarchonta, denn es gibt auch andere Indizien für einen Faunenaustausch zwischen Indien und Eurasien in der obersten Kreide, so dass dieses paläogeographische Problem nicht der Zuordnung von *Deccanolestes* zu den Euarchonta im Wege steht. (Natwiss. 97, 365 + 417).

Allerdings weist eine neue Arbeit die Adapisoriculidae als basale Eutheria deutlich unterhalb des Placentalia-Status aus! (PNAS 108, 16333). Damit überbrückt sich auch der Widerspruch bezüglich *Deccanolestes*.

Bezug der Placentalia der Oberkreide zu rezenten Taxa?

Nach der KTG kam es sofort zu einer erheblichen Radiation, so stieg z.B. die Anzahl der Placentalia-Arten (s.l.) in Montana von 23 in der O-Kreide auf 70 Arten 2 MA nach der KTG. Dies spricht dafür, dass auch schon in der O-Kreide Vorfahren moderner Ordnungen existiert haben. Man geht heute davon aus, dass in der O-Kreide letztendlich zwar Vorfahren moderner Ordnungen existierten, aber keine Repräsentanten dieser Ordnungen selbst.

Molekulare Studien der Kronen-Placentalia

I.) Molekularkladistische Untersuchungen sprechen dafür, daß die basale Diversifikation der Stammbäume der Vögel und Placentalia vor ca. 100 MA erfolgte (z.B. Primaten/Artiodactyla 90 MA, Rodentia/Artiodactyla 113 MA, Primaten/Rodentia 95 MA, Paenungulata zu 13 anderen Säugerordnungen 91 MA, Vögel 97 MA), d.h. exakt zur Zeit kontinentaler Auseinanderbrüche.

Demnach wären die mit der Fragmentation erheblicher Landmassen verfügbaren Nischen (und nicht die KTG-Extinktion) die Ursache für die Diversifikation der Vogel- und Säugerordnungen; ausgehend von den bereits vorhandenen Bauplänen konnten dann nach der KTG die jetzt freien Nischen rasch besetzt werden.

Divergenzdaten: Placentalia/Marsupialia 173 MA

| | | | |
|--|----------------|-------|---|
| Edentata/HSS | 129 +- 19 MA | (3) | (in Klamm.: Anzahl der analysierten Gensequenzen) |
| Sciurognathi/HSS | 112 +- 3,5 MA | (120) | |
| Hystricognathi/HSS | 109 +- 3,2 MA | (52) | |
| Paenungulata/HSS | 105 +- 6,6 MA | (4) | |
| Ferungulata/HSS | 92 +- 1,3 MA | (333) | (=Carnivora, Cetartiodactyla und Perissodactyla) |
| Lagomorpha/HSS | 91 +- 2 MA | (119) | |
| Scandentia/HSS | 86 +- 11,5 MA | (3) | |
| Cetartiodactyla/Carnivora + Perissodactyla | 83 +- 4,0 MA | (56) | |
| Carnivora/Perissodactyla | 74,0 +- 5,7 MA | (11) | |
| Gerbillidae/Muridae | 66,2 +- 7,6 MA | (4) | |
| Muridae/Cricetidae | 65,8 +- 2,2 MA | (52) | |
| -----Suidae/Ruminantia | 64,7 +- 2,6 MA | (47) | ----- KTG |
| Platyrrhini/HSS | 47,6 +- 8,3 MA | (9) | |
| Feliformia / Caniformia | 46,2 +- 5,7 MA | (10) | |
| Maus / Ratte | 40,7 +- 0,9 MA | (343) | |
| Cercopithecidae / HSS | 23,3 +- 1,2 MA | (56) | |

Demnach sollen 20 verschiedene rezente Säugerlinien (molekularkladistisch) bereits vor der KTG gelebt haben: 3 Linien der Nagetiere, 2 Linien der Edentata, Hasenartige (Lagomorpha), 3 Linien der Insektenfresser, 1 Linie der Huftiere (Ungulata), 1 Linie Perissodactyla + Carnivora, 2 Linien Primaten, 1 Linie Elefanten+Klippschliefer, 1 Linie Erdferkel, 1 Linie Rüsselspringer (Elefantenspitzmäuse), 1 Linie Schuppentiere, 2 Linien Beuteltiere und 1 Linie Monotremata.

U.a. sprechen *molekularkladistische Befunde* auch dafür, daß ein breiter afrikanischer Stammbaum mit Divergenzzeiten vor ca. 80 MA in Afrika entstand, wobei der Vorfahr dieses Stammes offenbar schon vor der Isolation in Afrika lebte und nicht erst im frühen Alttertiär von Norden her einwanderte. Dieser Stammbaum umfaßt Paenungulata (d.h. Seekühe, Klippschliefer und Elefanten=Rüsseltiere), Erdferkel (O Röhrenzähler, Tubulidentata), Goldmulle (zu den „Insektenfressern“ s.l. gestellt) und Elefantenspitzmäuse (Rüsselspringer), d.h. 5 Ordnungen zzgl. der Goldmulle (Chrysochloridae, eine Fam. der Insektenfresser). Alle diese Gruppen sind offenbar in Afrika entstanden, die Elefantenspitzmäuse (Rüsselspringer, z.B. *Elephantulus*) und Goldmulle (*Amblysomus*) blieben auf Afrika beschränkt. Die Trennung dieses afrikanischen Stammbaums von 13 anderen Placentalia-Ordnungen erfolgte molekularkladistisch vor ca. 91 MA; die Dichotomie zwischen Paenungulata (Seekühe, Rüsseltiere und Schliefer) und Goldmullen, Erdferkeln und Elefantenspitzmäusen vor 67 - 80 MA, die Trennung in die verschiedenen Ordnungen der Paenungulata vor ca. 51 - 59 MA. Nach diesen Untersuchungen wären die Insectivora nicht monophyletisch. Offenbar erfolgte vor ca. 80 MA eine afrikanische Radiation ausgehend von einem einzelnen Vorfahren, der zu diesem Zeitpunkt bereits in Afrika lebte und frühen Insektenfressern zuzuordnen ist. Das Erdferkel steht dann in keiner Beziehung zu den Condylarthra und ist auch nicht deren letzter Überlebender.

Der Befund, daß aus den 5 MA vor der KTG nur 11, aus den 5 MA nach der KTG dagegen bereits 139 Placentalia-Gatt. (s.l.) bekannt sind und 15 der 18 rez. Ordnungen der Placentalia erst in den 16 MA nach der KTG erscheinen, mahnt jedoch zu einer vorsichtigen Bewertung der molekularkladistischen Befunde in Hinblick auf die zeitliche Kalibrierung der molekularen Uhr.

Mathematische Modelle ergaben nämlich, dass, falls die o.g. Divergenzdaten (ab 129 +- 19 MA) korrekt seien, die Erhaltungsraten der fossilen Überlieferung (preservation rates) für känozoische Säugetiere mindestens zwei Größenordnungen höher wären als für jene der Kreide, und selbst unter Berücksichtigung der Kleinheit kretazischer

Säugetiere wäre der Unterschied noch eine Größenordnung, und die Wahrscheinlichkeit einer kompletten Nichterhaltung einer Art wäre nur 2 %. Möglicherweise beschleunigten sich die molekularen Evolutionsraten in den Zeiten intensiver Radiation und täuschen somit bei Zugrundelegung linearer Raten ein früheres Divergenzdatum vor; dafür spricht, dass für andere vertebrierte Gruppen, die keine so intensive Radiation durchmachten, sondern sich graduell diversifizierten, sehr gute Übereinstimmungen zwischen den molekularen Daten und der fossilen Überlieferung erzielt wurden (z.B. Vögel/Säugetiere: 310 MA, Lissamphibia/Amniota 360 MA, Krokodile/Vögel 240 MA).

Die nach molekularkladistischen Untersuchungen (bisher) älteste rezente Eutheria-Linie stellen die Solenodons (Schlitzrüssler) der Karibik dar, das sind Insektenfresser, die nur noch durch zwei stark bedrohte Arten (*Solenodon paradoxus* auf Hispaniola, *S. cubanus* auf Kuba) vertreten sind, ca. 1 kg schwere, aktiv grabende Insektenfresser. Kombinierte kladistische Daten (16 Kerngene, 3 mtDNA-Gene, zusammen 13885 BP) ergaben eine Divergenzzeit von 76 MA (95 % Konfidenz: 72 – 81 MA) von den übrigen Eulipotyphla; die Solenodons sind damit die älteste Abspaltung der Kronengruppen-Eulipotyphla. Maulwürfe zweigten erst später ab (aber mit 95 % Konfidenz auch noch in der Oberkreide), die Dichotomie zwischen der Linie zu den Igel und den Spitzmäusen erfolgte etwa um die KTG herum. Die Abtrennung der Solenodons ist damit älter oder höchstens gleich alt wie andere interordinale Dichotomien (Pangoline/Schuppentiere vs. Carnivora; Seekühe vs. Elefanten), aber erheblich älter als die basalen Divergenzen innerhalb der meisten Säugerordnungen. Die Beschränkung der Solenodons auf die westindischen Inseln wird mit geographischer Isolation erklärt; vor 80 – 70 MA bestand zuletzt eine Landverbindung zwischen den Proto-Antillen und dem Festland Nordamerikas. Die beiden o.g. Arten trennten sich vor 25 MA (95 % Konfidenz: 16 – 38 MA), was zeitlich mit der Trennung zwischen Kuba und Hispaniola vor 27 bis 25 MA zusammenfällt. Die lange molekulargenetische Separation zwischen den beiden Arten entspricht einer Divergenz, wie man sie sonst zwischen verschiedenen Säugerfamilien findet, z.B. Hirsche vs. Boviden (23 MA), Delphine vs. Wale (30 MA), Menschen vs. Altweltaffen (23 MA), so dass die kubanische *Solenodon*-Art zu einer eigenen Gattung (*Atopogale*) erhoben werden sollte (Nat. 429, 649).

Kladogramm:

```
Ab jetzt: Eulipotyphla
  --- Solenodon paradoxus + S. cubanus
    --- Maulwürfe
      --- Igel + Spitzmäuse
```

II) Im Jahr 2000 wurde in zwei voneinander völlig unabhängigen Multigenanalysen (MURPHY et al., Nat. 409, 614; Basis: 15 nucleäre und 3 mitochondriale Gen-Segmente, zusammen 9779 Basenpaare; MADSEN et al., Nat. 409, 610: Basis: 3 nucleäre Gene + mitochondriale RNA-Gene; zusammen 5708 bp in einer Analyse und 2947 bp in einer weiteren Analyse) eine in den Grundzügen einheitliche Kladistik der Placentalia aufgestellt. Die Grobgliederung in vier große Monophyla (Clade I, basal: Afrotheria; Clade II, oberhalb von I abzweigend: Xenarthra; Spitzengruppen: Clade III: Euarchonta + Glires und Clade IV: alle übrigen Placentalia = Laurasiatheria) war in beiden Studien identisch, auch innerhalb der vier Clades bestanden große Übereinstimmungen.

Die folgende Darstellung bezieht sich auf Ergebnisse von MURPHY et al., deren Analyse unter Berücksichtigung der Anzahl der Basenpaare am umfassendsten war:

Nach der Abzweigung der Beuteltiere als Außengruppe zweigen als basalster Clade der rezenten Placentalia die (zunächst auf Afrika beschränkten, sekundär z.T. in Eurasien und Amerika eingewanderten) **Afrotheria = Clade I** ab. (Afrotheria = Paenungulata, Hyracoidea, Tubulidentata, Macroscelidae, Chrysochloridae [Goldmulle, Nacktmulle], Tenrecidae).

Innerhalb der Afrotheria stellen die Elefantenspitzenmäuse (=Rüsselspringer; Macroscelidae, z.B. *Elephantulus*, *Macroscelides*) die basalste Abzweigung dar, gefolgt von einer Linie, die zu den Tubulidentata (=Röhrenzähner: Erdferkel *Orycteropus*) und [Tenrecidae (*Echinops*, Tenrek)+Goldmulle] führt. Die Spitzengruppe der Afrotheria bilden die Paenungulata, die sich insofern als Monophylum bestätigten. Nach MURPHY et al. zweigen innerhalb der Paenungulata zunächst die Hyracoidea (Schliefer; z.B. *Procavia*) ab; Rüsseltiere und Sirenen bilden die Spitzengruppe (in der 5708-bp-Analyse von MADSEN et al. stehen dagegen die Elefanten innerhalb der Paenungulata basal, Sirenen und Schliefer bilden die Spitzengruppe der Paenungulata).

Clade I: Afrotheria

- 1. Abzweig: Elefantenspitzmäuse (Rüsselspringer) (Macroscelidae)
- 2. Abzweig: Röhrenzähler (Erdferkel) + [Tenreks + Chrysochloridae (Goldmulle)]
ab jetzt: PAENUNGULATA
- 3. Abzweig: Schliefer (Hyracoidea)
ab jetzt: TETHYTHERIA
Spitzengruppe: Sirenen (Sirenia) und Rüsseltiere (Proboscidea)
+ *Desmostylia* (+) + *Embrythopoda* (+)

(kursiv: nach TOLWP eingefügte erloschene Gruppen)

Allerdings sieht es so aus, dass die Afrotheria nicht in Afrika und auch nicht in Gondwana entstanden, sondern sich dort in Isolation weiterentwickelten; die Vorfahren der Rüsselspringer (Macroscelidia), die ja die basalste Linie der rezenten Afrotheria darstellen, lebten nämlich um die Paläozän-Eozän-Grenze herum in Nordamerika und Europa. Dies sind die Apheliscinen unter den „Condylartha“ (*Apheliscus chydaeus*, U-Eozän Wyomings; *Haplomytus*, Clarkforkian, d.h. etwa Paläozän-Eozän-Grenze Nordamerikas); Aussehen und Lebensweise (bodenlebend, springend, schnelllaufend) schon wie bei rezenten Rüsselspringern (Nat. 434, 497):

Rezent sind Rüsselspringer durch 15 Arten aus vier Gattungen in Afrika vertreten; 25 – 540 g, insektivor und omnivor. Postkraniale Fossilien von apheliscinen „hyopsodontiden“ (Fam. „Hyopsodontidae“) Condylartha aus dem ob. Paläozän/unt. Eozän Nordamerikas deuten auf eine enge Verbindung mit den Rüsselspringern, aber auch zu anderen huftierartigen Afrotheren wie Hyracoidea und Proboscidea, ohne aber die Monophylie der Afrotheria als Ganzes zu bestätigen. Der älteste Nachweis der „Afrotheria“ entfiel damit etwa auf den Bereich der Paläozän-Eozän-Grenze Nordamerikas. Erst ab dem mittleren Eozän waren dann die Rüsselspringer auf Afrika beschränkt; sie müssen im Paläozän und Eozän in Afrika eingewandert sein. Neben der holarktischen Verbreitung der paläozänen apheliscinen Condylartha (und dem zugehörigen *Paschatherium* aus Europa) gibt es noch weitere Hinweise, dass die Afrotheria nicht in Afrika

entstanden: die älteste Seekuh (Sirenia: *Prorastomus sirenoides*) stammt aus dem Westatlantik/Karibik-Region, ein frühes Rüsseltier (Proboscidea: Anthracobunidae) aus dem unteren Eozän Pakistans; fraglich sind noch außerafrikanische Hinweise auf frühe Röhrenzähler (Tubulidentata). Damit ist klargestellt, dass die Afrotheria nicht in Afrika (und damit auch nicht in Gondwana) entstanden. Auch eine andere Studie ergab Affinitäten der Paenungulata (Hyracoidea, Proboscidea, Sirenia) zu nordamerikanischen „Condylarthra“. Die Affinität der Rüsselspringer zu Ungulaten wird auch durch Verhaltensmerkmale angedeutet. Morphologen haben daher schon immer Paar- und Unpaarhufer, aber auch Paenungulata und möglicherweise die Röhrenzähler sowie die paraphyletischen „Condylarthra“ zu den Ungulata gestellt.

In Afrika sind Rüsselspringer ab dem späten U-Eozän nachweisbar. Besonders die Kombination bestimmter Merkmale in apheliscinen Condylarthra spricht für eine Schwestergruppenbeziehung zu den Rüsselspringern. Während die Apheliscinen in Nordamerika lebten, lebte *Paschatherium* (Fam. „Hyopsodontidae“, UF Lousininae) in Europa und ist die Schwestergruppe von Apheliscinen + Macroscelidia. Die Apheliscinen ihrerseits zeigen sowohl in ihrer Bezahnung wie in postkranialen Merkmalen Affinitäten zu den Ungulata, während Apheliscinen + Macroscelidia ihrerseits mit Hyracoidea, Proboscidea und Tubulidentata verwandt zu sein scheinen (bestimmte postkraniale Merkmale, besonders aber dentale Merkmale sowie die Anatomie des Tarsus).

Kladogramme aus Nat. 434, 497:

Position der Apheliscinen:

- *Asioryctes*
- *Kennalestes*
- Zalambdalestoidea
- *Leptictis* + Archonta (nicht aufgelöst)
- *Hyopsodus* + *Phenacodus* (beide ad Condylarthra)
- ***Apheliscus*** + (*Haplomylus* + rezente Rüsselspringer) (A., H.: ob.Pal/u.Eo. Nordamerikas)
- *Pseudictops* + (*Anagale* + *Amalaopsis*)
- Mimotonidae + Lagomorpha
- Eurymylidae
- *Sinomylis* + *Tribosphenomys* + Rodentia (nicht aufgelöst)

Basale Condylarthra:

- *Protungulatum*
- *Chriacus* + (*Claenodon* + [*Dissacus* + *Diacodexis*])
- *Mithrandir* + (*Molinodus* + *Hyopsodus*)
- *Tetraclaenodon* + (*Ectocion* + [*Hyracotherium* » + Hyracoidea])
- *Paschatherium* (Europa)
- ***Apheliscus*** (U-Eozän Nordamerikas)
- *Haplomylus* (Pal./Eo-Grenze Nordamerikas) + Macroscelidia

Afrotheria und mögliche ausgestorbene Verwandte:

- *Didelphis*
- *Ukhaatherium*
- *Amblysomus* + (*Echinops* + *Tenrec*) (Tenreks)
- *Leptictis*
- *Anagale*

- *Apheliscus* (U-Eozän Nordamerikas)
- *Haplomylus* (Pal-Eo-Grenze Nordamerikas)
- rez. *Macroscelidia* (Rüsselspringer)
- *Orycteropus* + *Plesiorycteropus* (Röhrenzähler)
- *Hyopsodus* (ad „Condylarthra“)
- *Meniscotherium*
- *Phenacodus* (ad „Condylarthra“)
- *Procavia* (Schliefer)
- *Palaeoparadoxia* (Desmostylia +)
- *Trichechus* (Sirenia)
- *Arsinoitherium*
- *Moeritherium*
- *Loxodonta* (Rüsseltiere)

(Nat. 434, 500).

Clade II:

Oberhalb der Afrotheria zweigt ein zweiter Clade (**Clade II = Xenarthra**) ab, der ein weiteres Monophylum bildet. In diesem Clade stehen die Gürteltiere (*Euphractus*, *Chaetophractus*) basal, die Spitzengruppe bilden die Ameisenbären (*Tamandua*, *Myrmecophaga*) und Faultiere (*Choloepus*); diese beiden letztgenannten (unter Ausschluss der Gürteltiere) werden als Pilosa zusammengefasst.

Nach Abzweigung dieser beiden basalen Clades I und II teilen sich die Placentalia in zwei große Monophyla auf: einerseits die [Euarchonta + Glires], andererseits alle übrigen Placentalia = Laurasiatheria.

Die Euarchonta unterscheiden sich von den inzwischen nicht mehr haltbaren Archonta darin, dass die Fledermäuse/Flughunde ausgegliedert sind. Als solche sind die Euarchonta dann monophyl.

Clade III:

Clade III [Euarchonta + Glires] dichotomiert von vornherein in die Euarchonta auf der einen und die Glires auf der anderen Seite.

Bei den **Euarchonta** stehen die Scandentia (Fahnenchwanzhörnchen: *Tupaia*) basal; den nächsten Abzweig stellen die [Tarsier + Lemuriformes] dar, dann folgen erst die Dermoptera (dies ist sicherlich fraglich, denn hiernach wären die Primaten kein Monophylum oder die Dermoptera wären Primaten!), und die Spitzengruppe stellen die Anthropoidea dar; zunächst zweigen dabei die Neuweltaffen ab, dann die Hundsaffen (z.B. Rhesus-Affen), und die Spitzengruppe bilden die Menschenaffen. Bemerkenswert ist, dass zwischen [Strepsirhini = Lemuren und Tarsiern] einerseits und Anthropoidea eine tiefe Divergenz klafft, was morphologischen Auffassungen entgegensteht, wonach die Tarsier näher mit den Anthropoidea verwandt sind als die Strepsirhini. Die Stellung der Dermoptera ist methodenabhängig; je nach Analyseverfahren der Daten sind die Primaten monophyl, während Scandentia + Dermoptera Schwestergruppen bilden, oder die

Dermoptera stehen zwischen [Strepsirhini + Tarsiern] einerseits und Anthroipoidea andererseits innerhalb der Primaten. Ersteres Szenario ist aus morphologischen Gründen aber plausibler.

Neuere umfassende molekulare Studien bestätigen dagegen die Dermoptera als Schwestergruppe der Euprimaten, mit denen sie die Primatomorpha bilden; die Scandentia stehen außerhalb der Primatomorpha:

- Glires (Rodentia + Lagomorpha)
- Scandentia
- ab jetzt: PRIMATOMORPHA
- Dermoptera
- Primaten (Sci. 318, 792).

Auf der anderen Seite der Dichotomie (**Glires**) zweigen zunächst die Lagomorpha (Hasenartigen) ab, alle übrigen Glires sind Nagetiere (Rodentia). Innerhalb der Rodentia zweigen zunächst [Hörnchenartige + Haselmäuse, z.B. *Muscardinus*] ab, anschließend erfolgt eine weitere Dichotomie in zwei terminale Linien. In der einen Linie aus dieser Dichotomie zweigen zunächst [Biber + Känguruhratten, z.B. *Dipodomys*] ab, dann *Pedetes* (Springhase, Süd- und Ostafrika), dann die Hamster (*Cricetus*) und schließlich – als Spitzengruppe dieser Linie – Ratte und Maus. Die andere Linie aus der o.g. Dichotomie umfasst die gesamten Hystricognathae (Stachelschweinverwandte). Die erste Abzweigung führt zu [Nacktmull *Heterocephalus* + Stachelschwein *Hystrix*], die verbliebenen Gruppen stellen ab jetzt die Caviomorpha dar; innerhalb dieser zweigen zunächst [Nutria *Myocastor* und Pakarana *Dinomys*] ab, dann Baumstachler *Erethizon*, dann das Agouti (*Agouti*), als Spitzengruppe dieser Linie verbleiben Meerschweinchen (*Cavia*) und Capybara (*Hydrochoerus*). Nagetiere sind eindeutig monophyl und gleichzeitig die Schwestergruppe der Hasenartigen.

In den auf weniger BP beruhenden Studien von MADSEN et al. stehen die Scandentia und Dermoptera innerhalb des III. Clade insgesamt basaler, einmal vor der großen Dichotomie in die Linie zu den Primaten und jene zu den Glires, im anderen Fall ganz an der Basis der Glires-Linie unmittelbar nach der Abzweigung der Linie zu den Primaten.

Clade III: Euarchonta + Glires

--- Dichotomie

A: Linie zu den Primaten

A.1 --- Abzweig der Scandentia (Fahnenchwanzhörnchen, *Tupaia*)

(neu: --- Abzweigung der Dermoptera!)

A.2 --- Abzweig zu [Tarsiern + Lemuriformes]

[A.3 --- Abzweig der Dermoptera ? (oder aber Schwestergruppe zu A.1)]

Ab jetzt: ANTHROPOIDEA

A.4 --- Abzweig der Neuweltaffen

A.5 --- Abzweig der Hundsaffen (Makaken, Rhesusaffen)

terminal: Menschenaffen

B: Linie zu den Glires

Ab jetzt: GLIRES

B.1 --- Abzweigung der Lagomorpha

Ab jetzt: RODENTIA

B.2 --- Abzweigung der [Hörnchenartigen + Haselmäuse]

Jetzt Dichotomie:

B.3 = Linie zu den Mausartigen

B.3.1 --- Abzweig zu [Bibern + Känguruhratten]

B.3.2 --- Abzweig zu *Pedetes*

B.3.3 --- Abzweig zu den Hamsterartigen

terminal: Maus + Ratte

B.4 = Linie der Hystricognathae

Ab jetzt: HYSTRICOGNATHAE

B.4.1 --- Abzweig zu [Stachelschwein + *Heterocephalus*]

Ab jetzt: CAVIOMORPHA

B.4.2 --- Abzweig zu [Pacarana + Nutria]

B.4.3 --- Abzweig zu *Erethizon*

B.4.4 --- Abzweig zum Agouti

terminal: Meerschweinchen + Capybara

Aus derselben Wurzel, aus der Clade III entstanden ist, geht auch der **Clade IV (=Laurasiatheria, alle übrigen Placentalia)** hervor. Als erster Seitenzweig trennten sich hier die Linie zu den [Maulwürfen + (Spitzmaus + Igel)] ab, also die Insektenfresser im engeren Sinne (=Eulipotyphla). Die zweite Abzweigung stellt die Linie zu den Fledermäusen und Flughunden dar (bei MURPHY et al. handelt es sich bei Fledermäusen und Flughunden um Schwestergruppen, bei MADSEN sind die Flughunde eine Linie innerhalb der Fledermäuse). Nach Abzweigung dieser beiden großen Linien (Insektenfresser, Fledermäuse + Flughunde) erfolgt dann eine fundamentale Dichotomie der Spitzengruppe; auf der einen Seite der Dichotomie stehen die Carnivora, auf der anderen Seite die Unpaar- und Paarhufer.

Auf der Linie der Carnivora zweigen zunächst die Pholidota (Schuppentiere) ab, danach (ab jetzt: Carnivora) die Linie zu [Bären und Hunden] (ab jetzt: Katzenartige), danach *Panthera*, und als Spitzengruppe dieser Linie verbleiben *Felis* und *Leopardus*.

Auf der Linie der Huftiere erfolgt eine fundamentale Dichotomie in Unpaar- und Paarhufer. Innerhalb der Unpaarhufer zweigen zunächst die Pferde ab; als Spitzengruppe bleiben [Nashörner und Tapire]. Auf der Seite der Paarhufer zweigen als erstes die Kamele ab, dann die Schweine, dann eine Linie zu den Giraffen und Ruminantia, d.h. [Okapi + *Tragelaphus*]; die Spitzengruppe stellen die [Flusspferde + Wale] dar.

Laut MURPHY konnte aber die Kladistik innerhalb des Clade IV nicht sicher aufgelöst werden; ursächlich ist wohl eine rasche Diversifikation; sehr plausibel ist aber eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Eulipotyphla (Insektenfresser i.e.S.) und Chiroptera an der Basis des Clade IV, Schuppentiere sind die Schwestergruppe der Carnivora (letzteres aber nicht statistisch sicher; sicher ist dagegen, dass die Schuppentiere innerhalb des Clade IV stehen und nicht zu den Xenarthra gehören).

MADSEN kommt bei insgesamt weniger Basenpaaren zu einigen Abweichungen; die Fledermäuse (von denen die Flughunde eine Untergruppe darstellen sollen und keine Schwestergruppe) zweigen hier nach der Dichotomie der Carnivora auf der Linie zu den Huftieren ab, aber noch vor der Dichotomie der Paar- und Unpaarhufer.

Clade IV = Laurasiatheria

- 1. Abzweig: Maulwürfe + [Igel + Spitzmäuse] (zusammen das Monophylum Eulipotyphla). (als basalste rezente Gruppe wären hier die Solenodons der Westantillen einzuordnen, die noch mit zwei Arten auf Kuba und Hispaniola vertreten sind und vor 76 MA – 95%; Konf.: 81-72 MA – von den übrigen Lipotyphla abzweigten)
- 2. Abzweig: [Fledermäuse + Flughunde] = Chiroptera (monophyl)
- 3.? Creodonta
 Dichotomie in die Linie zu den Carnivoren und Huftiere
 - A. Linie zu den Carnivoren
 - A.1 --- Abzweig der Pholidota = Schuppentiere
 --- ? Creodonta
 Ab jetzt: CARNIVORA
 - A.2 --- Abzweig der [Bären und Hunde]
 - A.3 --- Abzweig zu *Panthera*
 Spitzengruppe: *Felis* + *Leopardus*
 - B. Linie zu den Huftieren
 --- ? Condylarthra (ab Maastricht?)
 Dichotomie in Paar- und Unpaarhufer
 - B.1 Linie zu den Unpaarhufern
 - B.1.1 --- Abzweig der Pferde
 Spitzengruppe: [Nashörner + Tapire]
 - B.2 Linie zu den Paarhufern (Cetartiodactyla):
 - B.2.1 --- Abzweig der Schwielensohler (Kamele)
 - B.2.2 --- Abzweig der Schweineartigen
 - B.2.3 --- Abzweig zu [Giraffenartigen + Wiederkäuern]
 (Okapi, *Tragelaphus*)
 Spitzengruppe: [Flusspferde + Wale]

Offen bleibt die Wurzel der Placentalia: wahrscheinlich zwischen Afrotheria auf der einen Seite und den Clades II-IV auf der anderen Seite; möglicherweise aber auch innerhalb der Afrotheria (auf den Ästen, die zu Tenreks und Rüsselspringern führen). Statistisch sicher konnte auch nicht ausgeschlossen werden, dass Afrotheria und Xenarthra Schwestergruppen unter Ausschluss aller anderen Placentalia sind, oder dass die Xenarthra basal zu allen übrigen Placentalia stehen.

Die Insektenfresser iwS. sind nicht monophyl; auf der einen Seite bilden Igel-, Maulwurfsartige und Spitzmäuse ein Monophylum (Eulipotyphla) an der Basis der Laurasiatheria (Clade IV), während die Tenreks innerhalb der Afrotheria stehen.

Die Diversifikation in die vier Clades soll vor 84 +/- 20 MA erfolgt sein (MURPHY et al.), während MADSEN die Divergenz zwischen Afrotheria und Laurasiatheria auf ca. 111 – 118 MA datiert. Die ersten Divergenzen (Afrotheria und Xenarthra) müssen auf der Südhalbkugel erfolgt sein (konsistent mit dem ersten Erscheinen dieser Gruppen in der Fossilüberlieferung; Afrika für Afrotheria [kontra: s. o.] und Südamerika für Xenarthra), wahrscheinlich in Zusammenhang mit der Abtrennung von Gondwana, während sich die Clades III und IV zunächst in der Nordhemisphäre ausbreiteten. Die Beobachtung, dass primitive insektivore oder generalistische Gruppen wie Eulipotyphla (Igel, Maulwürfe, Spitzmäuse), Tenreks, Scandentia usw. jeweils relativ basal in den großen vier Clades stehen, passt zu der Auffassung, dass die frühen kladistischen Divergenzen der Placentalia den großen morphologischen Diversifikationen

vorausgingen. Offenbar spielte auch die geographische Isolation eine entscheidende Rolle bei dieser Diversifikation, ganz abgesehen von der Verfügbarkeit neuer ökologischer Nischen nach der KTG. Insektivoren-artige Formen (ähnlich den kretazischen Palaeoryctiden) waren der zentrale Stock, aus dem sich offenbar die vier großen Clades ableiten, wobei geographische Isolation eine wichtige Rolle spielte.

Diese Isolation erklärt auch die parallelen adaptiven Radiationen zwischen Afrotheria und Laurasiatheria. Bemerkenswert ist, dass morphologische Studien bisher nicht eine einzige Synapomorphie für die beiden Clades ergeben haben; möglicherweise wurden derartige Synapomorphien aus der Zeit unmittelbar nach der Divergenz jedoch in der weiteren Entwicklung überprägt oder verloren. Beispiele für Konvergenz (parallele adaptive Radiation) zwischen Afrotheria und Laurasiatheria:

| | Laurasiatheria | Afrotheria |
|---|---|---|
| Huftierähnliche Formen | Artiodactyla, Perissodactyla | Hyracoidea* |
| Ameisenfressend | Pholidota (Schuppentiere) | Erdferkel (Tubulidentata) |
| Voll aquatisch | Cetacea | Sirenia |
| Insektivor, grabend:
---, terrestrisch | Tapidae (echte Maulwürfe)
Soricidae (echte Spitzmäuse)
Igel (Erinaceidae) | Chrysochloridae (Goldmulle)
Tenreks (<i>Microgale</i>)
Madagaskarigel (<i>Echinops</i>)
(ebenfalls ein Tenrek) |
| Otterartig, semiaquatisch | Otter | <i>Potamogale</i> (Otterspitzmaus,
Westafrika) |
| Fliegende Säuger | Chiroptera | kein Äquivalent! |

* Hyracoiden (Schliefer) stellen heute nur noch einen minimalen Rest einer einst großen Diversität dar; ausgestorbene Formen zeigen Konvergenz betreffend der Körpergröße und Zahnmorphologie in Bezug auf Schweine, Tapire und Pferdeartige. Im Oligozän waren die Schliefer die dominierenden terrestrischen Herbivoren der kleinen bis mittleren Größenklasse in Afrika!

Damit sind drei zu Konvergenzen führende adaptive Radiationen innerhalb der Eutheria nachweisbar: einerseits zwischen Placentalia und Marsupialia, zweitens zwischen südamerikanischen Huftieren und den (übrigen) Laurasiatheria (morphokladistisch müssen die südamerikanischen Huftiere von Laurasiatheria abstammen, die über die paläozäne Landbrücke nach Südamerika eingewandert sind), und zwischen Laurasiatheria und Afrotheria.

Offen blieb in dieser Studie aber noch die Position der Basis des Stammbaums, d.h. des letzten gemeinsamen Vorfahren. Weitere und noch bessere Auflösung erbrachte im Jahre 2001 eine Multigenstudie mit einem 16.397-BP-Datensatz aus 19 Kern- und 3 Mitochondriengenomen von 42 Placentaliern, wobei der Datensatz von nucleären Exons dominiert war, die in Bezug auf die tiefe Phylogenie der Placentaliere aussagekräftiger sind als mitochondriale Gene (Sci. 294, 2348):

--- Außengruppe: Marsupialia
ab jetzt: Placentalia

--- Abzweig der AFROTHERIA: Dichotomie:

a) Elefanten + (Sirenia + Schliefer)

[naA: Schliefer + (Elefanten + Sirenia)]**

b) Erdferkel + (Macrosclidia = Elefantenspitzmäuse +
Afrosoricida = Tenreks, Goldmulle)

- [naA: Elefantenspitzmäuse + (Tenreks + Erdferkel)]**
- Abzweig der XENARTHRA: Cingulata* + (Ameisenfresser + Faultiere)
- ab jetzt: BOREOEUTHERIA
- Abzweig der EUARCHONTOGLIRES:
 - Dichotomie:
 - a) Primates + (Scandentia + Dermoptera)
 - b) Lagomorpha + Rodentia (=Glires)
 - innerhalb der Rodentia:
 - Sciuridae
 - Hystriciden + Caviomorpha
 - Spitzengr.: Maus, Ratte
- Ab jetzt: LAURASIATHERIA
- Abzweig der EULIPOTYPHILA: Maulwurf + (Igel + Spitzmaus)
 - Abzweig der Chiroptera
 - Condylarthra ?
 - Spitzengruppe:
 - Dichotomie:
 - a) Perissodactyla + (Schuppentiere + ? Creodonta + Carnivora)
 - b) Cetartiodactyla: -- Kamele
 - Schweine
 - Wiederkäuer
 - Flußferde
 - Spitzengruppe: Wale

* Cingulata = Gürteltiere und Glyptodonten

kursiv und unterstrichen: nach TOLWP integrierte fossile Gruppen

** BENTON 2007

Die Studie ergab, dass die basale Dichotomie zwischen Afrotheriern und allen übrigen Placentaliern liegt und diese Dichotomie etwa 103 MA zurück liegt. Ursächlich dürfte die Abtrennung Afrikas von Südamerika gewesen sein. Laurasiatheria und Euarchontoglires sind Schwestergruppen (als Boreoeutheria zusammengefasst), wobei die Boreoeutheria nach der Fossilüberlieferung in der Nordhemisphäre entstanden sein sollen. Die Boreoeutheria stellen ihrerseits wiederum die Schwestergruppe der Xenarthra dar, und die basale Dichotomie der Kronengruppenplacentalia liegt zwischen den Afrotheria und (Xenarthra + Boreoeutheria).

Innerhalb der Afrotheria konnte eine basale Dichotomie zwischen Paenungulaten und den übrigen Afrotheria bestätigt werden; Afrosoricida und Elefantenspitzmäuse sind Schwestergruppen. Innerhalb der Euarchontoglires konnte die Monophylie und innere Struktur der Euarchonta bestätigt werden. Innerhalb der Laurasiatheria konnten die Eulipotyphla als basale Position bestätigt werden; Schuppentiere und Carnivora bilden Schwestergruppen.

Biogeographische Konsequenzen: Afrotheria und Xenarthra seien zweifellos in Gondwana entstanden (kontra: s.o. unter „Clade I“), und manche Gruppen der Afrotheria haben Afrika niemals verlassen. Da die beiden Gruppen basal im Stammbaum der Kronengruppenplacentalia stehen, lässt sich vermuten, dass auch die Kronengruppenplacentalia als Ganzes in Gondwana entstanden sind. Die basale Dichotomie zwischen Afrotheria und (Xenarthra + Boreoeutheria) wurde auf 103 MA (101 bis 108 MA) datiert, was in die Zeitspanne der Abtrennung von Afrika und Südamerika (120 – 100 MA) fällt. Die Schwestergruppenbeziehung zwischen Xenarthra und Boreoeutheria deutet dann darauf (mit einem molekularen Dichotomiedatum zwischen 100 und 88 MA), dass die Abtrennung der Boreoeutheria zwischen Südamerika und Laurasia erfolgte; die basalen Dichotomien innerhalb der Boreoeutheria sollen zwischen 88 und 79 MA erfolgt sein. In

diesem Zeitraum muss es ein Zeitfenster gegeben haben, in dem eine Ausbreitung zwischen Südamerika nach Laurasia möglich war.

Die Indizien, dass die letzten gemeinsamen Vorfahren der Kronengruppeneutheria in Gondwana lebten, beweisen aber noch nicht, dass auch die Stammgruppeneutheria zwangsläufig gondwanischer Abstammung sind. Molekulare Daten deuten auf eine Dichotomie zwischen Placentalia und Marsupialia schon vor 173 bis 176 MA; also zu einem Zeitpunkt, wo Gondwana und Laurasia noch verbunden waren, so dass die Stammgruppeneutheria noch vor der Trennung von Gondwana und Laurasia (vor 170 bis 160 MA) erschienen sein könnten. Somit stellen Eutheria der Unterkreide aus der Nordhemisphäre wie *Prokennalestes* keinen Widerspruch zu der Annahme dar, dass die Kronengruppenplacentalia (=alle rezenten Ordnungen und ihr letzter gemeinsamer Vorfahr) zunächst in Gondwana lebten: *Prokennalestes* und verwandte Stammgruppeneutheria könnten Repräsentanten einer ausgestorbenen Radiation primitiver Eutheria in Laurasia sein, die dem Einzug der Boreoeutheria (vor ca. 100 MA oder etwas weniger) vorausging.

Nach molekularen Daten sollen sich die Primaten vor 90 MA abgespalten haben. Auch eine andere Analyse, die von der fossilen Überlieferung unter Berücksichtigung der fossilen Überlieferungswahrscheinlichkeit auf den letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten schloss, kam zu dem Ergebnis, dass der letzte gemeinsame Vorfahr der Haplorhini und Strepsirrhini vor 81,5 MA (95%-Konfidenz: 72-90) MA lebte, auch wenn die ältesten fossilen Primaten nur 55 - 54 MA alt sind. Die Überlieferungswahrscheinlichkeit für Säugetiere war in der Kreide nur etwa 1/10 so groß wie im Tertiär (kleine Tiere, geringe Populationsgrößen, eingeschränkte geographische Verbreitung). Diagnostische Merkmale von Primaten, die diese in der Fossilüberlieferung eindeutig als Primaten erkennen lassen, können dagegen später entstanden sein, d.h. nach der „molekularen“ Dichotomie, andererseits müssen die primatendefinierenden Merkmale aber schon vor der Dichotomie Haplorhini/Strepsirrhini entwickelt gewesen sein, und man nimmt (in Einklang mit den obigen Berechnungen) an, dass diese Dichotomie schon kurz nach der Abtrennung der Primaten von den anderen Säugern erfolgte. Die frühen eozänen Primaten sind weitgehend auf Nordamerika und Asien beschränkt, so dass der Fossilnachweis zunächst dafür spricht, dass die Primaten in den Nordkontinenten entstanden und dann später südwärts wanderten (analog dem Konzept der Boreoeutheria) (Nat. 416, 726).

Dass die basalen Clades der Afrotheria (Clade I) und Xenarthra (II) nicht im fossilen Stammbaum belegt sind, wäre damit erklärbar, dass beide Clades I und II in Gondwana entstanden sind, die obigen Fossilfunde aber alle aus Asien und Nordamerika stammen. Nach diesem Szenario kam es also zunächst zu einer Radiation primitiver Stammgruppeneutheria in der Unterkreide der Nordhemisphäre. Nach molekularen Daten erfolgte die Dichotomie zwischen Eutheria und Metatheria schon vor ca. 170 MA, also zu einem Zeitpunkt, wo Gondwana und Laurasia noch verbunden waren. Die Stammgruppeneutheria könnten dann zunächst sowohl in Gondwana wie in Laurasia radiert sein; die laurasischen Stammgruppeneutheria sind im M-Barreme und um die Apt-Alb-Grenze nachweisbar. Bei einer Entstehung der Stammgruppeneutheria vor der Trennung Gondwanas und Laurasias könnte eine unbekannte Stammeutheriagruppe auch nach Gondwana gelangt sein und sich dort dann zu den Kronengruppenplacentalia weiter entwickelt haben. Mit der Trennung Afrikas von Südamerika isolierten sich dann zunächst die Afrotheria (Clade I), die Kronengruppenplacentalia blieben aber zunächst weiterhin gondwanisch und dichotomisierten in die Xenarthra (Clade II) in Südamerika und die Boreoeutheria, die dann in Laurasien einwanderten und hier in die Clades III (Euarchontoglires) und IV (Laurasiatheria) differenzierten. Da die Nordhemisphäre intensiver „besammelt“ wurde, liegen bisher nur Fossilbelege aus der Kreide für die Clades III und IV und nicht für die gondwanischen Clades I und II vor.

Im Jahr 2009 ergab eine Studie auf der Basis von Retroposons, dass die Aufspaltung in die drei Linien Afrotheria, Xenarthra und Boreoeutheria nahezu simultan erfolgte; die Reihenfolge der Abspaltungen war nicht aufzulösen. Die Abtrennung der drei Kontinente Afrika, Südamerika und Laurasia muss daher auch nahezu gleichzeitig erfolgt sein; nach neuen geologischen Daten teilte sich Gondwana in Afrika und Südamerika/Antarctica/Australien vor 120 +/- 10 MA. Afrotheria, Xenarthra und Boreoeutheria dürften daher vor ca. 120 MA entstanden sein (PNAS 106, 5235).

Grundsätzlich war die Frage des Entwicklungsstandes der modernen Placentalia in der höheren Kreide und um die KTG herum aber auch in 2004 noch strittig (s. DAWKINS S. 146), wobei grundsätzlich drei Konzepte bestehen:

(a) nur eine oder sehr wenige Placentalia-Arten überlebten die KTG und diversifizierten in einem „Big Bang“ (vergleichbar zu klassischen Vorstellungen von der kambrischen Explosion) in kurzer Zeit in die verschiedenen Linien der modernen Placentaliaordnungen; die Knotenpunkte der Ordnungen, Überordnungen usw. liegen aber alle im (tieferen) Paläozän. (Big Bang Model)

(b) Delayed Explosion Model: es erfolgte zwar ebenfalls eine erhebliche Diversifikation und Radiation nach der KTG (nach der „Befreiung“ von den Dinosauriern), aber die sich diversifizierenden Linien existierten als separate Entwicklungslinien schon längere Zeit vor der KTG, d.h. die Knotenpunkte liegen vor der KTG; aufgrund des in der Kreide durch die Übermacht der Dinosaurier herrschenden Selektionsdrucks müssen sich die verschiedenen separaten Linien bis zur KTG nicht unbedingt morphologisch deutlich voneinander unterscheiden haben, sondern sie könnten ein recht einheitliches spitzmausähnliches Aussehen gehabt haben. Erst nach der KTG begannen sich dann die verschiedenen spitzmausähnlichen Linien in Gestalt und Lebensweise deutlich zu differenzieren, kladistisch sind diese Linien aber schon viel länger separiert.

(c) Non-explosive Model: hiernach stellt die KTG keine scharfe Zäsur in der Evolution der Säugerdiversität dar. Die Entwicklung verlief nicht explosiv, sondern die Verzweigung der Placentalia begann schon tiefer in der Kreide und schritt kontinuierlich über die KTG hinweg fort. Die Knotenpunkte der modernen Ordnungen liegen danach (zumindest teilweise) vor der KTG, aber auch die morphologische Disparität nahm schon vor der KTG kontinuierlich-allmählich zu (in den beiden anderen Modellen dagegen explosionsartig nach der KTG).

Die molekularen Daten sprechen für das Modell b) (Delayed Explosion Model), fossilbasierte Kladogramme (vgl. 307, 1091) dagegen teilweise eher für Big-Bang-Modell (a).

Gemeinsam ist allen Concestoren ein spitzmausähnliches Aussehen.

Weitgehende neue Erkenntnisse erbrachte der **Supertree aller Säugetiere von 2007** (Nat. 446, 501 + 507; BININDA-EMONDS et al.):

Erläuterung: ** = diese Linie war schon vor der KTG vorhanden

* = diese Linie ist in engem zeitlichen Zusammenhang zur KTG entstanden

** (** A + **B) = sowohl die gemeinsamen Vorfahren der Linie (A + B) wie auch die Linien A und B waren vor der KTG vorhanden

** (A + B) = die gemeinsamen Vorfahren der Linien (A + B) waren schon vor der KTG vorhanden, die Dichotomie in die beiden Linien A und B ist aber erst nach der KTG erfolgt:

--- ** (* Tachyglossidae + * Ornithorhynchidae)

--- ** MARSUPIALIA:

- ** Didelphidae (Didelphimorphia)
- ** Caenolestidae (Paucituberculata)
- * (“Peramuridae” + Peroryctidae)
- * nicht aufgelöste Trichotomie:
 - a) Notoryctidae + (Myrmecobiidae + Dasyuridae)
 - b) Microbiotheriidae
 - c) --- Vombatidae + Phascolarctidae
 - “Potoroidae” + Macropodidae
 - Phalangeridae + Burramyidae
 - Pseudocheiridae + Petauridae + (Tarsipedidae + Acrobatidae)

Ab jetzt: PLACENTALIA:

nicht aufgelöste Trichotomie:

- a) ** Xenarthra: ** Dasyopodidae + ** Myrmecophagidae + ** (Bradypodidae + Megalonychidae)
- b) ** Afrotheria:
 - nicht aufgelöste Trichotomie:
 - b1) --- ** Elephantidae
 - ** Procaviidae
 - ** (Trichechidae + Dugongidae)
 - b2) ** Orycteropodidae
 - b3) ** Macroscelididae + ** (** Tenrecidae + ** Chrysochloridae)
 - c) ** Euarchontoglires + ** Laurasiatheria

** LAURASIATHERIA:

- ** Lipotyphla: nicht aufgelöste Trichotomie:
 - a) ** Solenodontidae
 - b) ** (** Soricidae + ** Erinaceidae)
 - c) ** Talpidae
- ** Chiroptera: --- ** Pteropodidae
 - ** Emballonuridae
 - * übrige Familien, z.T. nicht aufgelöst, basale Dichotomien um die KTG herum
- ** Carnivora: --- ** Manidae
 - * [(Felidae + Hyaenidae) + (Herpestidae + Viverridae)]
 - ab jetzt: * Caniformia
 - Canidae
 - “Ursidae”
 - Phocidae + (Otariidae + Odobenidae)
 - “Ursidae”
 - Procyonidae + Mustellidae
- ** Perissodactyla: --- Equidae
 - Tapiridae + Rhinocerotidae
- ** Artiodactyla: --- ** Camelidae
 - ** (Tayassuidae + Suidae)
 - * [Tragulidae + (Bovidae + Cervidae + Moschidae + {Antilocapridae + Giraffidae})]
 - Hippopotamidae
 - Cetacea

Kladogramm der Cetacea:

- (Eschrichtiidae + Balaenopteridae) + (Neobalaenidae + Baleanidae)
- Physeteridae
- „Platanastidae“
- Ziphiidae
- „Platanastidae“
- Monodontidae + Delphinidae + Phocoenidae

(Aktualisierung des Clades der Laurasiatheria s.u.; nach Retroposon-Insertionen ergibt sich nämlich folgende Reihenfolge:

- Eulipotyphla
- Cetartiodactyla
- Chiroptera
- (Perissodactyla + Carnivora + Pholidota)

**** EUARCHONTOGLIRES:**

- ** (** Rodentia + ** Lagomorpha) (s.u.)
- ** Tupaiidae
- ** Cynocephalidae
- ** (Loridae + Galagonidae) + ** [Cheirogaleidae + (Megaladapidae + Lemuridae + {Daubentoniidae + Indridae})]
- ** Tarsiidae
- * Anthropeidea: --- „Cebidae“ + Callitrichidae
- Cercopithecidae
- Hylobatidae + Hominidae

Linie der Lagomorpha und Rodentia:

- ** (** Ochotonidae + ** Leporidae)
- nicht aufgelöste Trichotomie:
 - a) --- ** Myoxidae
 - ** (Sciuridae + Aplodontidae)
 - b) --- ** [** Castoridae + ** (Heteromyidae + Geomyidae)]
 - ** (** Muridae + ** Dipodidae)
 - ** (Pedetidae + Anomaluridae)
 - c) ---** nicht aufgelöst:
 - c1) „Octodontidae“
 - c2) Ctenodactylidae
 - c3) alle übrigen Hystricognatha (weitestgehend nicht aufgelöst)

Nachfolgend sind angegeben: (1) Anzahl der rezenten Arten; (2) Zeitraum der Entstehung der Linie; (3) Zeitraum der ersten basalen Dichotomie in rezent noch vorhandene Linien (Nat. 446, 509):

| | (1) | (2) | (3) |
|--------------|------|--------------|--------------|
| Mammalia: | 4510 | - | 166,2 |
| Monotremata: | 3 | 166,2 | 63,6 +- 11,4 |
| Placentalia | 4249 | 147,7 +- 5,5 | 101,3 +- 7,4 |

| | | | |
|------------------|------|--------------|--------------|
| Euarchontoglires | 2302 | 98,9 +- 2,7 | 94,5 +- 2,0 |
| Rodentia | 1969 | 91,8 +- 1,3 | 85,3 +- 3,0 |
| Lagomorpha | 79 | 91,8 +- 1,3 | 66,8 +- 5,1 |
| Primates | 233 | 91,3 +- 2,6 | 87,7 +- 2,7 |
| Dermoptera | 2 | 91,3 +- 2,6 | 13,0 +- 5,2 |
| Scandentia | 19 | 94,3 +- 2,3 | 32,7 +- 2,6 |
| Laurasiatheria | 1851 | 98,9 +- 2,7 | 91,8 +- 2,6 |
| Cetartiodactyla | 290 | 87,3 +- 1,5 | 74,1 +- 3,1 |
| Perissodactyla | 17 | 87,3 +- 1,5 | 58,2 +- 4,9 |
| Carnivora | 268 | 84,9 +- 3,6 | 67,1 +- 3,8 |
| Pholidota | 7 | 84,9 +- 3,6 | 19,9 +- 20,7 |
| Chiroptera | 915 | 88,7 +- 2,0 | 74,9 +- 3,3 |
| Eulipotyphla | 354 | 91,8 +- 2,6 | 84,2 +- 2,1 |
| Xenarthra | 29 | 101,1 +- 3,3 | 72,5 +- 5,1 |
| Afrotheria | 67 | 101,3 +- 7,4 | 93,4 +- 3,0 |
| Afrosoricida | 39 | 91,2 +- 2,6 | 85,2 +- 4,2 |
| Macroscelidea | 15 | 91,2 +- 2,6 | 50,7 +- 7,6 |
| Tubulidentata | 1 | 93,2 +- 3,0 | - |
| Sirenia | 4 | 75,9 +- 3,9 | 52,2 +- 14,4 |
| Hyracoidea | 6 | 75,9 +- 3,9 | 19,1 +- 0,8 |
| Proboscidea | 2 | 77,8 +- 3,6 | 19,5 +- 12,1 |
| Marsupialia | 258 | 147,7 +- 5,5 | 82,5 +- 11,1 |
| Diprotodontia | 109 | 63,6 +- 0,6 | 54,5 +- 1,7 |
| Microbiotheria | 1 | 63,6 +- 0,6 | - |
| Dasyuromorphia | 61 | 58,5 +- 8,0 | 32,8 +- 20,0 |
| Notorytemorphia | 2 | 58,5 +- 8,0 | 9,3 +- 0,9 |
| Peramelemorphia | 18 | 66,8 +- 5,2 | 36,2 +- 5,6 |
| Paucituberculata | 5 | 73,8 +- 2,7 | 33,3 +- 6,9 |
| Didelphimorphia | 62 | 82,5 +- 11,1 | 56,1 +- 10,9 |

Der Supertree basiert auf 4510 von 4554 rezenten Säugerarten (insgesamt gibt es 1229 rezente Säugergattungen, davon 1135 Placentalia), berücksichtigt 51000 Nucleotide aus 66 Genen und 30 kladistisch robuste fossilbasierte Kalibrierungspunkte. Damit stellt er (2007) den bisher umfassendsten kladistischen Ansatz für die Säugetiere. Es zeigte sich, dass die Entstehung der modernen Überordnungen und Ordnungen zwischen 100 und 85 MA erfolgte, moderne Familien aber erst ab dem frühen Eozän nachweisbar werden. Um die KTG herum fand *keine* beschleunigte Diversifikation statt. Die Diversifikationsrate war vor ca. 93 MA besonders hoch, fiel dann ab und beschleunigte sich erst wieder im Eozän und Oligozän. **Die KTG-Extinktion hatte demnach keinen größeren direkten Einfluss auf die Linien der modernen Säugetiere.**

Die Abzweigung der Monotremata wurde auf 166,2 MA festgelegt (fixiert!), die Dichotomie zwischen Placenta- und Beuteltieren auf 147,7 MA kalkuliert. Danach dauerte es fast 50 MA, bis erneut Dichotomien erfolgten, die zu rezenten Gruppen führten: nahezu gleichzeitig – in einer Zeitspanne von nur 2,4 MA (!) – vor ca. 100 MA die vier Superordnungen der Placentalia (Xenarthra, Afrotheria, Laurasiatheria, Euarchontoglires). Vor ca. 100 MA begann die Bildung der modernen Placentaliaordnungen, und fast alle rezenten Ordnungen hatten sich bis vor 85 MA gebildet; vor 75 MA existierten bereits alle (!) rezenten Ordnungen (Cetacea hier als UO der Cetartiodactyla aufgefasst, also keine eigene Ordnung). Die Phase der rapiden Radiation der Eutheria vor 100 bis 85 MA fällt zeitlich zusammen u.a. mit der Radiation der Angiospermen, dem weltweiten Rückgang der Temperaturen, der Ozeananoxie an der Cenoman-Turon-Grenze vor 93,5 MA; es ist aber nicht bekannt, ob zwischen diesen Ereignissen konkrete Zusammenhänge bestehen. Grob gesehen fällt dieser Zeitraum aber auch mit dem Rückgang und/oder Erlöschen archaischer Säugergruppen wie Triconodonten, Symmetrodonten und „archaischen“ Theria zusammen; in manchen Gegenden wie z.B. Usbekistan wurden diese durch Linien von Placentalia und Metatheria unklarer

Affinitäten ersetzt (Nat. 446, 502). Leider ist der Fossilnachweis im Zeitraum zwischen 95 und 80 MA sehr schwach und lückenhaft.

Nach dem obigen Kladogramm überlebten 43 Linien von Placentalia mit rezenten Abkömmlingen die KTG. Die Diversifizierung der Placentalia ging damit sogar den Marsupialia voraus; die ältesten Knotenpunkte der Marsupialia (Abzweigung der Didelphimorphia) datieren auf 82,5 MA, d.h. ca. 20 MA nach der Aufspaltung der Placentalia in die vier rezenten Superordnungen. Vier Linien der Marsupialia überlebten die KTG bis rezent. Die Radiation der Kronengruppen-Beuteltiere entspricht etwa dem (bisher irrtümlicherweise für die Placentalia angenommenen) explosiven Modell mit rascher Entstehung der rezenten Ordnungen kurz nach der KTG. Tatsächlich zeigen die meisten Placentalia-Gruppen aber das „short-fuse model“, einige rezent artenarme Gruppen wie Xenarthra aber das „long-fuse model“, was weitgehend damit zusammenhängt, dass die vom long-fuse model betroffenen Gruppen in der Vergangenheit diverser waren, so dass die rezente Kronengruppe nur einen kleinen Anteil an der evolutionären Geschichte der betreffenden Ordnung umspannt (z.B. Rüsseltiere, Unpaarhufer, Monotremata).

Die Diversifizierung der Monotremata in die beiden rezenten Linien erfolgte erst vor 63,6 MA, ein typisches Beispiel für das „long-fuse model“ (Long-fuse model: langes Zeitintervall zwischen der Entstehung der Gruppe in der Kreide und der ältesten Abzweigung von Kronengruppenlinien; short-fuse model: relativ rasche Aufspaltung in moderne Linien kurz nach der Entstehung der jeweiligen Gruppe noch innerhalb der Kreide).

Short-fuse model (Diversifizierung in Superordnungen und Ordnungen schon tief in der Kreide): alle Placentalia-Kronengruppen mit mindestens 29 rezenten Arten

Long-fuse model (Differenzierung in die Superordnungen schon tief in der Kreide, Diversifizierung in die modernen Ordnungen deutlich später): Monotremata, Xenarthra, Proboscidea, Perissodactyla

“explosive model” (Divergenz der meisten Superordnungen und Ordnungen nahe der KTG oder später): Marsupialia

Der Fossilnachweis deutet auf eine starke Diversifikation der Stammeutheria direkt nach der KTG, aber nur wenige paläozoische Taxa können mit Gewissheit in die Kronengruppen moderner Ordnung gestellt werden; erst ab dem U-Eozän (50 MA) --- nach einer größeren faunalen Reorganisation - nehmen Kronengruppentaxa deutlich zu. Tatsächlich liegt ein Maximum der Diversifikationsrate bei 93,1 MA an der Cenoman-Turon-Grenze, ab 85 MA fällt die Rate deutlich ab zu einem Minimum an der KTG; nach der KTG blieb die Diversifikationsrate auf sehr niedrigem Niveau bis ins späte Paläozän; seit dem späten Paläozän nahm sie recht kontinuierlich bis zum Miozän zu. Dieser Befund steht nur in scheinbarem Widerspruch zu den paläontologischen Hinweisen auf eine erhöhte Artbildungsrate direkt nach der KTG, denn letztere fand vor allem in Gruppen außerhalb der Kronengruppen der modernen Linien statt wie z.B. Multituberculata, Plesiadapiformes, archaische Ungulaten: Da diese Linien im Laufe des Tertiärs erloschen, finden sie sich nicht in den molekularen Phylogenien. Die Seltenheit von paläozänen Säugerfossilien aus Kronengruppen korreliert dagegen durchaus mit den molekularen Daten und passt auch zu der Hypothese, dass die Entwicklung der modernen Linien zunächst durch die Übermacht der „archaischen“ paläozänen Gruppen in gewissem Ausmaß gehemmt war und erstere sich erst zunehmend durchsetzen konnten, als letztere zurückgingen.

Der Impuls, der von der KTG und dem Erlöschen der nonavianen Dinosaurier auf die Diversifizierung der Säuger ausging, betraf also zunächst ausschließlich oder überwiegend Gruppen, die anschließend drastisch zurückgingen oder ganz ausstarben und damit kaum oder gar nicht zu den Linien beitrugen, die rezente Abkömmlinge – die molekularen Phylogenien zugänglich sind – aufweisen (Ausnahmen bilden nur einige Gruppen der Beuteltiere mit ihrem eher explosiven Szenario, s.o.). Die Diversifikationsrate moderner Gruppen zeigt Maxima im großen zeitlichen Abstand zur KTG: vor 93 MA (auf der Ebene von Überordnungen und Ordnungen) sowie ab dem frühen Eozän. Damit hat die KTG nur geringen Einfluss auf die evolutionäre Dynamik der rezenten Säugerlinien und es kann nicht länger argumentiert werden, dass die modernen Säugerordnungen von den Dinosauriern bis zur KTG „unterdrückt“ waren.

Noch unbekannt ist, welche Gründe dafür letztendlich verantwortlich sind, dass sich die Diversifizierung der modernen Linien so lange verzögerte (vgl. Long-fuse model); vermutlich spielten nicht nur kretazische Gruppen, sondern auch die dominierenden Gruppen der paläozänen Säuger hierbei eine Rolle. Auch nicht-biologische Faktoren wie das Wärmemaximum um die PEG und das Klimaoptimum im frühen Eozän vor 55 bis 50 MA könnten eine Rolle gespielt haben. Eine wesentliche Modernisierung der Säugerfaunen erfolgte dann im Grand Coupure vor 34 MA am Ende des Eozäns, jedenfalls in Europa, Asien und Nordamerika; zahlreiche moderne Familien entstanden um diese Zeit herum (Nat. 446, 501 + 507).

Neuere Erkenntnisse auf der Basis von Retroposon-Insertionen (PNAS 103, 9929) konnten die meisten Ergebnisse des Supertrees zwar bestätigen, so die Gültigkeit der Glires, Euarchontoglires, Laurasiatheria und Boreoeutheria, führten aber zu Änderungen innerhalb der Laurasiatheria, die – neben den Retroposon-Insertionen – auch durchaus mit DNS-Sequenzen vereinbar sind. Cetartiodactyla und Perissodactyla sind demnach keine Schwestergruppen. Unpaarhufer sind näher mit Carnivoren und Pholidota verwandt, die Chiroptera sind die Schwestergruppe des Clades aus (Perissodactyla + Carnivora + Pholidota); diese vier Gruppen bilden zusammen die Pegasoferae. Cetartiodactyla sind die Schwestergruppe der Pegasoferae:

Ab jetzt: LAURASIATHERIA

--- Eulipotyphla

ab jetzt: SCROTIFERA

--- Cetartiodactyla

ab jetzt: PEGASOFERAE

--- Chiroptera

--- (Perissodactyla + Carnivora + Pholidota)

Die Aufspaltung in die rezenten Ordnungen muss dabei sehr rasch erfolgt sein. Das Konzept der Euungulata (Cetartiodactyla + Perissodactyla) und Fereungulata (Carnivora + Pholidota + Euungulata) ist damit hinfällig (PNAS 103, 9929).

Im **Jahr 2011** wurde auf der Basis einer **molekularen Supermatrix** (35603 BP DNS sowie Proteinsequenzen mit 11010 Aminosäuren) von 164 Säugerarten ein Stammbaum von 97 – 99 % der rezenten Säugerfamilien publiziert (es gibt ca. 150 rezente bzw. kürzlich ausgestorbene Säugerfamilien*); die molekulare Uhr wurde mit Hilfe zahlreicher Fossilien kalibriert und soll daher früheren Kladogrammen auch in dieser Hinsicht überlegen sein. Die unterschiedlichen Raten der molekularen Evolution der Säuger – die Unterschiede betragen dabei mehr als eine Größenordnung! – wurden dabei berücksichtigt (Sci. 334, 521).

(* unberücksichtigt sind die kürzlich ausgestorbenen Thylacynidae sowie Nesophontidae = Karibische Spitzmäuse; erloschen wohl Mitte des 2. Jahrtausends, aber einige frische Überreste deuten darauf, dass einige Arten bis ins 19. oder Anfang des 20. Jhd. überlebt haben könnten).

Die Ergebnisse bestätigen das Long-fuse-Modell der Diversifikation der Säugetiere. Die in einer anderen Supertree-Analyse behauptete drastische Zunahme der Diversifikation zwischen 55 und 50 MA im Eozän konnte nicht bestätigt werden. Stattdessen stellen sich die „Cretaceous Terrestrial Revolution (CTR)“ – wohl veranlasst von der Radiation der Blütenpflanzen und Veränderung der Flora – sowie die KTG selbst als wichtige treibende Kräfte für die Säugerdiversifizierung heraus. Der vergrößerte Ökospace infolge der CTR förderte die

Diversifikation auf einer Ebene oberhalb der Ordnungen, die KTG auf der Ebene unterhalb der Ordnungen. **Konkret vergrößerte die CTR die Diversität des Ökospace, während die KTG - durch die mit ihr verbundenen Extinktionen - bisher von anderen Gruppen besetzte Anteile dieses Ökospace für Säuger verfügbar machte. Vergrößerung des Ökospace (CTR) und Freiräumung von Ökospace für Säuger (KTG) sind also zu unterscheiden – letzteres führte zum Auftreten von Kronengruppen-Ordnungen und ihren definitiven ordnungsspezifischen Merkmalen.**

29 bis 32 rezent noch vertretene Säugerlinien überlebten die KTG, gehen also bis auf Zeiten vor der KTG zurück. Die meisten von ihnen sind Stammlinien, die zu rezenten Ordnungen führen.

Für einige Ordnungen deutet der Punktschätzer darauf, dass die basale Diversifikation innerhalb (!) der Ordnung bereits vor der KTG erfolgt ist, aber nur für die Lipotyphla liegt das komplette Konfidenzintervall in der Oberkreide; bei allen anderen Ordnungen ist eine basale Diversifizierung erst nach der KTG nicht auszuschließen. Dies entspricht dem Long-fuse-Modell der Diversifikation der Säugetiere, wobei die Diversifizierung unterhalb der Ordnungs-Ebene aber weitgehend auf das Tertiär beschränkt blieb.

Die Diversifikationsrate der Säuger stieg vor entweder 100 und/oder 83 MA an, ging aber vor 78 MA wieder zurück. Die Zunahme der Diversifikationsrate vor 100 – 83 MA korreliert mit der Aufspaltung in die Linien oberhalb des Ordnungsniveaus. **Dies korreliert weiterhin mit der CTR (Cretaceous Terrestrial Revolution) zwischen 125 und 80 MA, während der der Anteil der Angiospermen in den Floren von 0 auf 80 % anstieg – was als Schlüsselereignis für die Diversifizierung der Säugetiere und Vögel angesehen wird!**

Dagegen finden sich keine Hinweise auf eine Zunahme der Diversifikationsrate an der KTG. Auch im Unter- und Miozän findet sich keine deutliche Zunahme der Diversifikationsrate.

Abgesehen von den Lipotyphla deuten die Daten darauf, dass die modernen Ordnungen entweder nach der KTG entstanden oder zumindest nach der KTG ihre ordnungstypischen Merkmale erhielten. Im Gegensatz zu manchen molekularen Phylogenien, nach denen die Aufspaltung in die rezenten Ordnungen bis in die Unterkreide zurück reicht, stehen die Daten in gutem Einklang mit dem Fossilnachweis und machen es beispielsweise unwahrscheinlich, dass Kronen-Rodentia oder Kronen-Primaten in Schichten gefunden werden, die älter als das unterste Maastricht (70,6 MA) sind.

Die wichtigsten Ergebnisse:

Marsupialia:

Die Caenolestidae stehen basal (Abzweigung schon vor knapp 100 MA), danach zweigt – immer noch in der Oberkreide – die Linie zu den (Didelphidae + Caluromyidae) ab, knapp vor der KTG noch die Microbiotheriidae.

Zwischen KTG und M-Eozän erfolgt dann die Diversifizierung in die übrigen Beuteltiergruppen:

--- Caenolestidae

--- Caluromyidae + Didelphidae

--- Microbiotheriidae

_____ KTG _____

--- Notoryctidae + [(Dasyuridae + Myrmecobiidae) + {Thylacomyidae +
(Peloryctidae + Peramelidae)}]

--- Vombatidae + Phascolarctidae

--- Phalangeridae + Burramyidae

--- Hypsiprymnodontidae + (Macropodidae + Potoroidae)

--- Acrobatidae

--- Tarsipedidae

--- Pseudocheiridae + Petauridae

Placentalia:

Basale Dichotomie vor knapp 100 MA in die (Afrotheria + Xenarthra) einerseits und die (Laurasiatheria + Euarchontoglires) andererseits.

Die Linie (Afrotheria + Xenarthra) teilte sich schon sehr kurze Zeit später (also auch vor knapp 100 MA) in die Afrotheria und Xenarthra auf.

Xenarthra:

Bei den Xenarthra zweigten knapp vor der KTG zunächst die Dasypodidae ab. Die verbleibende Linie spaltete sich erst um die Paläozän-Eozän-Grenze herum in die Faultiere und Ameisenfresser (rezent je 2 Familien).

Afrotheria:

Vor ca. 80 MA basale Dichotomie in die Linie zu den Paenungulata einerseits und den „afrikanischen Insektenfressern“ andererseits. Bei den Paenungulata spalten sich kurz nach der KTG die Seekühe ab, kurz danach trennen sich Rüsseltiere und Klippschliefer.

Bei der Linie zu den „afrikanischen Insektenfressern“ trennen sich vor ca. 75 MA zunächst die Erdferkel ab, kurz danach die Linie zu den Rüsselspringern. Die verbleibende Linie teilt sich knapp nach der KTG in Tenreks und Goldmulle.

Die Linie der (**Laurasiatheria + Euarchontoglires**) trennt sich vor ca. 85 MA in Laurasiatheria und Euarchontoglires auf.

Euarchontoglires:

Basale Dichotomie vor ca. 80 MA in die Linie zu (Cynocephalidae + Primaten) einerseits und der Linie zu den Glires andererseits.

Von der Primatenlinie zweigen schon kurz nach 80 MA die Cynocephalidae ab; die Aufspaltung in die Linie zu den Halbaffen (basal: Galagidae + Lorisidae, gefolgt von den Fingertieren und dann den drei Lemurenfamilien) und die „höheren“ Affen erfolgt vor ca. 75 MA. Von der Linie zu den höheren Affen zweigen noch knapp vor der KTG die Tarsiidae ab.

Von der Linie zu den Glires zweigen – noch vor 80 MA unmittelbar nach Entstehung dieser Linie – die Fahnenchwanzhörnchen ab (Tupaiaidae, Ptilocercidae), gefolgt vor ca. 75 MA von der Linie zu den Lagomorpha (Ochodontidae + Leporidae).

Die Linie zu den Nagetieren – als Schwestergruppe - existiert demnach auch schon seit ca. 75 MA. Kurz vor der KTG teilt sie sich in zwei Großgruppen auf, von denen die eine die Linien von den Bibern bis zu den Mäusen umfasst, die andere die Hörnchen, Schliefer und Stachelschweinverwandten (Hystricognatha, Caviomorpha).

Im Detail:

Mauslinie: In der Mauslinie trennt sich um die KTG herum zunächst die Linie zu den [Bibern + (Geomyidae + Heteromyidae)] ab, kurz danach die Linie zu (Pedetidae + Anomaluridae), erst im Eozän die Linie zu den Dipodidae, etwa im O-Eozän/U-Oligozän die Spalacidae, im O-Oligozän die Calomyscidae, im U-Miozän die Neomyidae, und kurz danach trennen sich Cricetidae und Muridae.

Caviomorpha-Linie: Kurz vor der KTG spaltet sich die Linie zu den [Gliridae + (Aplodontidae + Sciuridae)] ab, im Grenzbereich Paläozän-Eozän die Linie zu den (Ctenodactylidae + Diatomyidae). Es verbleibt die Linie zu den Stachelschweinverwandten; erst im oberen Eozän spalten die Hystricidae ab, bald danach die Linie zu [Bathyergidae + (Thryonomyidae + Petromuridae)], um die Eozän-Oligozän-Grenze beginnt dann die Diversifikation der Caviomorpha in Südamerika. Die Linie der Erethizontidae reicht fast so weit zurück; insgesamt gehen aus der Radiation der südamerikanischen Caviomorpha 13 rezente Familien hervor.

Laurasiatheria:

Als erstes spalten sich vor ca. 85 MA die Insektenfresser (Eulipotyphla). Innerhalb dieser spalten sich vor ca. 75 MA als erstes die Solenodontidae ab, vor ca. 70 MA die Igel (Erinaceidae), und die verbleibende Linie spaltet sich um die KTG herum in Talpidae und Soricidae.

Die nach Abzweig der Insektenfresser verbleibende Laurasiatheria-Linie spaltet sich vor 80 – 85 MA sehr schnell in drei Gruppen auf: zunächst die Linie zu den (Schuppentieren + Raubtieren) und auf der anderen Seite zu den (Fledermäusen + Huftieren), von denen letztere aber sofort die Linie zu den Fledermäusen abgibt und sich danach in Unpaarhufer und Cetartiodactyla teilt. Effektiv gesehen findet die Aufspaltung in Schuppentiere, Raubtiere, Fledermäuse, Unpaarhufer und Cetartiodactyla praktisch gleichzeitig statt.

Von der Raubtierlinie zweigen zunächst (vor ca. 75 – 80 MA) die Schuppentiere (Manidae) ab; die Aufteilung der Raubtierlinie in Feliformia und Caniformia erfolgt erst um die Paläozän-Eozän-Grenze herum.

Auf der Katzenlinie zweigen vor ca. 35 MA zunächst die Nandiniidae ab, erst vor ca. 30 – 25 MA kommt es dann zu einer Radiation, aus der relativ rasch alle anderen rezenten Katzenfamilien hervorgehen. Die Viverridae sind damit deutlich jünger als die Nandiniidae.

Auf der Hundelinie zweigen zunächst vor ca. 50 MA die Canidae ab; vor 35 MA zweigt eine Linie ab, die zu [Mephitidae + (Ailuridae + {Procyonidae + Mustelidae})] führt, kurz danach die Linie zu den Ursidae, die verbleibende Linie gibt vor ca. 25 MA die Phocidae ab und teilt sich dann vor weniger als 20 MA in Otariidae und Odobenidae.

Die Fledermäuse teilen sich an der KTG in zwei Großgruppen; von der einen Linie spalten sich kurz nach der KTG die Flughunde ab; ab dem Eozän spaltet sich die verbleibende Linie in die übrigen Familien der Rhinolophoidea. Die zweite Linie der Fledermäuse beginnt sich ebenfalls ab dem U-Eozän rasch in zahlreiche Familien zu diversifizieren.

Bei den Huftieren, die sich vor ca. 80 MA von den Fledermäusen getrennt haben, zweigen zunächst die Unpaarhufer ab. Hier spalten sich die Equidae etwa an der Paläozän-Eozän-Grenze ab; die verbleibende Linie spaltet sich bald nach in Rhinocerotidae und Tapiridae.

Bei den Paarhufern spaltet sich als basalste Linie an der KTG zunächst die Familie Camelidae ab; kurz nach der KTG spaltet die Linie der Schweineartigen (Tayassuidae + Suidae) ab, wobei sich die beiden Familien erst vor ca. 30 MA voneinander trennen.

Um die Paläozän-Eozän-Grenze spaltet sich die Linie zu den Rindern ab. Von dieser Rinderlinie zweigen dann vor ca. 50 MA die Tragulidae ab; die verbleibende Linie radiiert vor 25 - 20 MA sehr rasch in (Giraffidae + Antilocapridae) einerseits und [Cervidae + [Bovidae + Moschidae]] andererseits.

Aus der Schwesterlinie der Rinderlinie zweigen dann vor ca. 50 MA zunächst die Flußpferde ab; deren Schwesterlinie führt zu den Walen, die vor 35 - 30 MA in die modernen Familien radiieren. Zunächst wird vor ca. 35 MA die Linie zu den [Balaenidae + (Neobalaenidae + {Balaenopteridae + Eschrichtidae})] abgegeben, vor etwas mehr als 30 MA folgt die Linie zu den (Kogiidae + Physeteridae), kurz danach Platanistidae, dann Ziphiidae, vor knapp 25 MA bleibt dann noch eine Linie übrig, die sich später in fünf Familien aufteilt (Delphinidae, Phocoenidae und Monodontidae auf der einen Seite, Iniidae und Pontoporinidae auf der anderen Seite).

Dichotomiedaten:

Abzweigung der Monotremata: 218 MA (203 – 238 MA)

Aufspaltung der Theria in Marsupialia und Placentalia: 190 MA (167 – 215 MA)

Marsupialia (Abzweigung der Paucituberculata): 82 MA (68 – 97 MA)

Aufspaltung in die rezenten Familien:

Didelphimorphia: 31 (23 – 38) MA (Abzweig Caluromyidae)

Peramelemorphia: 28 (21 – 37) MA

Dasyuromorphia: 30 (22 – 42) MA

Diprotodontia: 53 (24 – 64) MA

Aufspaltung der Placentalia: 101 MA (92 – 117 MA) (in Xenarthra+Afrotheria und Boreoeutheria)

Aufspaltung der Xenarthra: 65,4 MA (58 – 72 MA)

Aufspaltung der Afrotheria: 81 MA (74 – 94 MA)

Aufspaltung in die rezenten Familien:

Afrosoricida: 68 MA (57 – 88 MA)

Paenungulata (Abzweig der Seekühe): 64 MA (56 – 74 MA)

Aufspaltung in die rezenten Familien:

Sirenia: 31 MA (25 – 34 MA) (Dichotomie Trichechidae / Dugongidae)

Boreoeutheria: 92 MA (83 – 108 MA) (Dichotomie Laurasiatheria/Euarchontoglires)

Aufspaltung der Laurasiatheria: 85 MA (78 – 93 MA) (Abzweig der Eulipotyphla)

Aufspaltung in die rezenten Familien:

Eulipotyphla: 77 MA (71 – 86 MA) – Abzweig Solenodontidae

Chiroptera: 66,5 MA (62 – 71 MA)

(Aufspaltung in Fledermäuse und Flughunde: 69 MA*)

Perissodactyla: 57 MA (55 – 61 MA) – Abzweig Equidae

(Entstehung/Abzweig der Perissodactyla: 88 MA*)

Carnivora: 55 MA (47 – 61 MA) – Aufteilung in Feliformia und Caniformia

(Entstehung/Abzweig der Carnivora: 92 MA*; Aufteilung in Feliformia und Caniformia: 59,4 MA*)

Cetartiodactyla: 65,4 MA (62 – 69 MA) – Abzweig Camelidae

(Entstehung/Abzweig der Cetartiodactyla: 87 MA*)

Euarchontoglires: 83 MA (74 – 98 MA) (Abzweig der Primatomorpha)

Primatomorpha: 82 MA (74 – 97 MA) (Abzweig der Dermoptera)

Weitere Aufspaltungen:

Primaten vs. Rodentia: 87 MA*

Primates: 72 MA (64 – 78 MA) (Abzweig der Halbaffen)

Scandentia: 56 MA (45 – 64 MA) (Dichotomie Tupaiidae / Ptilocercidae)

Glires: 80 MA (71 – 94 MA)

Rodentia: 69 MA (64 – 75 MA)

Lagomorpha: 50 MA (47 – 57 MA) (Dichotomie Ochotonidae / Leporidae)

(Sci. 334, 521).

* Weitere Dichotomiedaten nach Sci. 339, 456

MicroRNA-Stammbaum der Säuger?

MicroRNAs erwiesen sich als interessantes Werkzeug für Stammbäume: sie mutieren nicht, sind entweder da oder nicht da. Im Laufe der Evolution der Metazoen kamen einfach immer mehr hinzu – und sie gehen nur vergleichsweise selten verloren. Vorhandene microRNA ist in der Regel auch Funktionsträger. Sie steuert die Entwicklung bestimmter Organe und die Zunahme der Diversität der microRNA kann so die Entstehung morphologischer Neuerungen im Laufe der Evolution erklären. 778 microRNA-Familien sind bisher bekannt, die während der Evolution der Tiere entstanden sind – nur 48 gingen wieder verloren. Im Laufe der Evolution der Tierwelt akkumulierten somit die regulatorisch wirkenden microRNAs.

Stammbäume auf der Basis von microRNA weichen allerdings manchmal deutlich von konventionellen Stammbäumen ab, z.B. verbinden sie Schildkröten mit Eidechsen statt Archosauriern, während ultra-konservierte DNS-Elemente für eine Verbindung mit den Archosauriern sprechen. Besonders dramatisch unterscheidet sich der microRNA-Stammbaum der Placentalia, der bisher nur fragmentarisch bekannt ist:

- Maus + Ratte
- Meerschweinchen
- Kaninchen
- Primaten
- Rüsseltiere
- Raubtiere
- Paarhufer

Mäuse und Ratten würden also basal innerhalb der Placentalia stehen, der Ur-Placentalia wäre demnach ein nagetierartiges Wesen mit kontinuierlich nachwachsenden Schneidezähnen, und die Placentalia wären in der Nordhemisphäre entstanden (statt der Südhemisphäre wie im konventionellen Modell).

Es besteht in dieser Frage aber noch sehr großer Klärungsbedarf; möglicherweise gingen viele microRNAs bei den Säugern wieder verloren und verzerren somit den Stammbaum. Die Frage nach dem microRNA-Stammbaum ist also weiter offen (Nat. 486, 460).

Im **Jahr 2012** wurde ein mit weiter fortgeschrittenen Methoden generierter Stammbaum der Säugetiere (unter Berücksichtigung von 37 Taxa) mit hoch konsistenten Ergebnissen publiziert (PNAS 109, 14942). Er bestätigte die basale Dichotomie zwischen Atlantogenata (Xenarthra und Afrotheria) und Boreoeutheria sowie die Polyphylie der Huftiere. Die Scandentia erwiesen sich als Schwestergruppe der Primaten:

I Atlantogenata = Xenarthra + Afrotheria

I ab jetzt: BOREOEUTHERIA

Dichotomie in:

- a) Euarchontoglires: --- (Lagomorpha + Rodentia)**
 - Scandentia
 - Primaten
- b) Laurasiatheria: --- Eulipotyphla**

- Chiroptera
- Perissodactyla + Carnivora
- Cetartiodactyla

Die Divergenz zwischen Atlantogenata und Boreoeutheria spiegelt dabei die geographische Trennung von Laurasia und Gondwana wider.

Bemerkenswert und abweichend von früheren Kladogrammen ist die **Schwestergruppenbeziehung von Carnivora und Unpaarhufern**. Carnivora stellen also eine Linie innerhalb der paraphyletischen Huftiere („Ungulata“) dar! **Unpaarhufer sind somit näher mit den Raubtieren als mit den Paarhufern verwandt!**

Radiation der Kronengruppenplacentalia direkt nach der KTG (Sci. 339, 662):

Ein kombinierter kladistischer („phänomisch-molekularer“) Ansatz, sowohl unter Berücksichtigung zahlreicher (4541) morphologischer Merkmale wie molekularer Daten (27 Kerngene) (86 rezente Taxa aus allen Ordnungen sowie 40 fossile Taxa), kalibriert nach Fossilien, kam im Jahr 2013 zu der Erkenntnis, dass die Radiation der Placentalia (sensu Kronengruppen-Placentalia) erst unmittelbar **nach** der KTG erfolgte und kein einziger Kronengruppenplacentalia (sondern nur die Stammlinie, die zur Kronengruppe führte) die KTG überschritt. Die Radiation in viele moderne Ordnungen sei dann in den ersten Jahrhunderttausenden nach der KTG erfolgt (Sci. 339: 662).

Die Ergebnisse stehen damit im Widerspruch zu molekularen Daten, nach denen die ältesten Kronenplacentalia schon vor ca. 100 MA gelebt haben sollen; dass mindestens 29 Säugerlinien (darunter Stammlinien der Primaten und Nagetiere) schon in der Oberkreide entstanden und die KTG überlebt haben sollen. Allerdings hatte es schon immer an passenden Fossilien gemangelt – trotz der guten Überlieferung kleiner Wirbeltiere aus dieser Zeit, so dass morphologie-basierte Phylogenien schon immer darauf gedeutet hatten, dass die Aufspaltung der (Kronen-)Placentalia in Ordnungen erst nach der KTG erfolgt war.

Eomaia (125 MA) steht dabei **unterhalb der Theria** (!) (im hier verstandenen Sinne: Theria = Metatheria + Eutheria, also Theria verstanden als Kronengruppen-Theria), eine Stufe über (*Henkelotherium* + *Zhangheotherium*). Mit hoher statistischer Sicherheit wird *Eomaia* als Stamm-Theria (außerhalb Eutheria) ausgewiesen. Erst oberhalb von *Eomaia* kommt es dann zur Dichotomie in Eutheria und Metatheria.

Der älteste Nachweis der **Theria** liegt somit bei 127,5 MA (*für Sinodelphys*) – im Gegensatz zu 190 MA in manchen molekularen Studien.

Bei den **Eutheria** zweigt dann eine Linie ab, die zu *Maelestes* + (*Zalambdalestes* + *Ukhaatherium*) führt; dies sind basale Eutheria außerhalb der Placentalia. **Den ältesten Nachweis der Eutheria liefert *Maelestes* mit 91 MA.**

Zur Zeit der KTG existierte nur die Stammgruppe der Placentalia. Schon in den ersten 0,4 MA nach der KTG spaltete sich diese in mehrere moderne Ordnungen auf. Die Kronengruppe der Placentalia ist nach diesem kombinierten phänomisch-molekularen Ansatz somit 36 MA jünger, als es bisher molekulare Datensätze impliziert hatten.

***Protungulatum donnae* erwies sich als der älteste unstrittige Kronenplacentalia**; es lebte irgendwann in einem Zeitraum 0,2 bis 0,4 nach der KTG. Bis zu 10 Abspaltungen von Ordnungen könnten in den ersten 0,2 MA erfolgt sein; wenn man infraordinale Linien berücksichtigt, gehen etwa 20 Linien auf diesen Zeitraum zurück.

Innerhalb der Kronenplacentalia zweigten dann als erste die Xenarthra ab.

Im Wesentlichen wurden die bisher bekannten Clades bestätigt. Offen ist die Schwestergruppe der Primaten: Sundatheria (Dermoptera + Scandentia) nach rein morphologischen, aber auch nach kombinierten Daten; Dermoptera bei rein molekularen Datensätzen.

Bei den Fledermäusen sprechen morphologische Daten für eine basale Dichotomie in Microchiroptera (ultraschallortend) und Megachiroptera (ohne Ultraschall); molekulare Daten widersprechen dem massiv. Auch die Kombination der Datensätze bietet keine sichere Lösung (wobei die morphologischen Aspekte in der Ausprägung aber überwiegen).

Tethytheria werden durch morphologische und kombinierte Daten als Monophylum bestätigt; molekulare Daten sprechen dagegen. *Moeritherium* steht innerhalb der Tethytheria (= Proboscidea + Sirenia; ohne Schliefer!).

Die Palaeoanodonta (*Metacheiromys*) erwiesen sich als näher verwandt mit den Pholidota als mit den Xenarthra.

Älteste Kronengruppennachweise sowie Spanne des Alters der Kronengruppe (Sci. 339, 664):

Säugetiere: Dryolestida: 166,2 MA (167,7 – 164,7 MA)

Monotremata: *Obdurodon insignis* 20 MA (28,4 – 11,6 MA)

Theria: *Sinodelphys*: 127,5 MA (130 – 125 MA) (neuerdings als Eutheria klassifiziert!)

Marsupialia: *Peradectes minor*: zwischen 230 TA und 420 TA oberhalb der KTG

Placentalia: *Protungulatum donnae*: zwischen 230 TA und 420 TA oberhalb der KTG

Xenarthra: *Riostegotherium yanei*: 58,3 MA (57,5 – 59 MA)

Epitheria (Placentalia nach Abzweig der Xenarthra):

Protungulatum donnae: zwischen 230 TA und 420 TA oberhalb der KTG

Afrotheria: *Prodiacodon crustulum*: zwischen 230 TA und 420 TA oberhalb der KTG

Paenungulata: *Simpsonotus praecursor*: 61,8 MA (62,5 – 61 MA)
 Hyracoidea: *Prohyrax hendeyi*: 17,3 MA (23,0 – 11,6 MA)

Macroscelidea: *Miorhynchocyon sp.*: 21,2 MA (22,4 – 20,0 MA)

Tethytheria: *Eritherium azzouzoroum*: 58,7 MA

Proboscidea: *Primelephas gomphotherioides*: 14,2 MA (23,0 – 6,3 MA)

Sirenia: *Eotherioides aegyptiacum*: 44,5 MA (48,6 – 40,4 MA)

Boreoeutheria: *Protungulatum donnae*: zwischen 230 TA und 420 TA oberhalb der KTG

Laurasiatheria: *Protungulatum donnae*: zwischen 230 TA und 420 TA oberhalb der KTG

Lipotyphla: *Litolestes ignotus*: 58,3 MA (58,9 – 57,8 MA)

Chiroptera: *Archaeonycteris praecursor*: 55,5 MA

Perissodactyla: *Hyracotherium angustidens*: 52,9 MA (55,4 – 50,3 MA)

Pholidota: *Smutsia gigantea*: 5,0 MA (7,3 – 2,6 MA)

Carnivora: *Hesperocyon gregarius*: 43,3 MA (46,2 – 40,4 MA)

Artiodactyla: *Cainotherium sp.*: 44,9 MA (55,8 – 33,9 MA)

Euarchontoglires: *Purgatorius coracis*: zwischen 230 TA und 420 TA oberhalb der KTG

Euarchonta: dto.

Primates: *Teilhardina brandti*: 53,1 MA (55,8 – 50,3 MA)

Dermoptera: keine Kronengruppenfossilien

Scandentia: *Eodendrogale parvum*: 42,9 MA (48,6 – 37,2 MA)

Glires: *Mimotona wana*: 63,4 MA (65,0 – 61,7 MA)

Rodentia: *Sciuravus sp.* 56,8 MA

Lagomorpha: *Leporidae* 53 MA

Die **Rekonstruktion des Vorfahren der Kronenplacentalia** ergab folgende Merkmale:

- zwischen 6 und 245 Gramm
- insektivor
- kletternd
- Geburt nur jeweils eines einzelnen, haarlosen Nachkommen mit geschlossenen Augen

- Uterus mit zwei Hörnern
- trophoblastische Placenta
- Spermien mit flachem Kopf
- Hoden intraabdominal kaudal der Nieren
- Gehirn mit Corpus callosum
- Enzephalisationsquotient größer als 0,25
- zerebraler Cortex gyrencephal
- separate Riechkolben
- keine Beutelknochen
- unterer I4 fehlt, oberer I4 und I5 fehlt
- 7 Seitenzähne (4 Prämolaren, 3 Molaren) (P1, P2, P4, P5, M1, M2, M3)
 (zum Vergleich: Metatheria: 3 Prämolaren, 4 Molaren) (P1, P2, P4, dp5 = ein molaren-
 artiger Zahn, der homolog dem Milchzahn p5 der Eutheria ist; M1, M2, M3. Offenbar
 ging in der Evolution der Metatheria der Ersatz des Zahnes p5 durch einen Nachfolger
 verloren und Zahn p5 wurde so zu einem permanenten molariformen Zahn)

Der Ausgangszustand der Theria lag bei 4 Prämolaren und 3 Molaren, d.h. sowohl Metatheria wie Eutheria verloren den P3.

Wenn es zutrifft, dass die Kronenplacentalia erst nach der KTG auftraten und diversifizierten, werden alle biogeographischen Modelle, nach denen die Diversifikation der Placentalia mit dem Auseinanderbrechen von Gondwana korreliert, gegenstandslos. So werden die ältesten Afrotheria durch südamerikanische Huftiere und nordamerikanischen Leptictiden repräsentiert – Afrotheria entstanden demnach gar nicht in Afrika. *Prodiacodon*, ein Leptictide aus Nordamerika, der 200 bis 400 TA nach der KTG lebte, stellt den ältesten Nachweis der Afrotheria dar – damit reichen aber mehrere Linien der Afrotheria bis ins untere Paläozän. Da Südamerika während der Oberkreide und im Känozoikum weitgehend isoliert war, folgt daraus: die Afrotheria müssen sich entweder von Nord- nach Südamerika ausgebreitet haben, oder aber umgekehrt, und danach erst nach Afrika.

Die plötzliche Radiation der Kronenplacentalia direkt nach der KTG wird mit den starken Veränderungen erklärt, die die KTG für die Flora und damit auch für die Insektenwelt mit sich brachte – schließlich war der LCA der Placentalia insektivor.

!!!! = Dichotomien, die in den ersten 0,4 MA nach der KTG erfolgten
 (...) = Alter der Dichotomie

Kladogramm:

- *Morganucodon*
- *Haldanodon*
- Monotremata
- *Henkelotherium* + *Zhangheotherium*
- ***Eomaia***
 ab jetzt: THERIA (ab 127,5 MA)
- Marsupialia = !!!!(*Dromiciops*) +!!!! (*Didelphis* +!!!! *Pucadelphys*)
 ab jetzt: EUTHERIA (ab 91 MA)
- *Maelestes* + (*Zalambdalestes* + *Ukhaatherium*) (ab 91 MA nachgew.)

ab jetzt: PLACENTALIA (Kronengruppe)

--- !!!!Xenarthra = *Dasypus* + (60MA) *Tamandua*

ab jetzt: EPITHERIA

--- !!!!Afrotheria*

--- !!!!Euarchontoglires = !!!!Euarchonta** + !!!!Glires***

--- ab jetzt: LAURASIATHERIA:

--- !!!!Lipotyphla (ab ca. 64 MA; Diversifizierung in die verschiedenen rezenten Linien vor 64 bis 61 MA)

--- !!!! [Pholidota (63MA) + Carnivora]

--- !!!! {Megachiroptera + [(*Onychonycteris* + *Icaronycteris*) + Microchiroptera]}

--- !!!!*Protungulatum donnae*

--- !!!!Condylarthra

--- *Mesonyx*

--- *Rodhocetus*

ab jetzt: EUUNGULATA

--- Perissodactyla

ab jetzt: ARTIODACTYLA

--- Camelidae

--- Suidae

--- Bovidae

* Afrotheria:

--- !!!!(Macroscelidea + !!!!Leptictida) + !!!!Afrosoricida

---!!!!Tubulidentata

---!!!!Paenungulata:

---!!!!Hyracoidea

---Proboscidea +(58MA) Sirena

** Euarchonta:

--- !!!!(Scandentia +(45MA) Dermoptera)

--- !!!!(*Notharctus* +(58MA) Primaten)

*** Glires:

--- !!!!*Tribosphenomys* (60 MA, noch außerhalb Glires i.e.S)

--- !!!![(*Paramys* + *Cocomys*) +(57MA) Rodentia]

--- !!!!*Rhombomylus*

---!!!![*Gomphos* +(60MA) (*Dawsonolagus* + (56MA) Lagomorpha)]

(Sci. 339, 662).

Dichotomiedaten (molekular) auf der Linie zum Schaf (Sci. 344: 1168) (anno 2014):

--- Opossum (132,2 MA)

- (Mensch + Maus) 98,5 MA (zwischen Mensch und Maus: 90,8 MA)
- Hund (83,4 MA)
- Unpaarhufer (78,2 MA)
- KTG -----
- Kamel (61,0 MA; KI: 57,2 – 65,7 MA)
- Schwein (52,2 MA)
- Ab jetzt: RUMINANTIA
- (Yak + Hausrind) 19,9 MA (zwischen Yak und Hausrind: 2,0 MA; KI: 1,3 – 2,8 MA)
- Ziege (4,3 MA; KI: 3,2 – 5,7 MA)
- Schaf

Ein mit komplexen Methoden optimiertes Modell der molekularen Uhr der Placentalia auf der Basis von 4388 Genomloci von 90 Taxa sowie Transkriptomdaten von Dermoptera und Pholidota zeigte, dass die Placentalia über die KTG hinweg eine kontinuierliche Radiation durchliefen – ohne Unterbrechung durch das KT-Ereignis. Entsprechendes gilt für die Diversifikation der Multituberculata auf Gattungsniveau und die ökomorphologische Diversifizierung von Multituberculata und Theria. Die KT-Katastrophe spielte demzufolge eine untergeordnete Rolle bei der Diversifikation der Placentalia. Diese dürfte eher von der kurz zuvor erfolgten Radiation der Angiospermen getrieben worden sein (PNAS 114: E7282).

Kladogramm 2016 (TARVER et al., Genome Biology and Evolution. **8** (2): 330)

PLACENTALIA

- §Atlantogenata = §Xenarthra + §Afrotheria
- Afrotheria= §Tenreks + (Schliefer + Elefanten)

Ab jetzt: BOREOUTHERIA

- Archontoglires = §Glires* + §Euarchonta**

Ab jetzt: LAURASIATHERIA

- §Eulipotyphla

Ab jetzt: SCROTIFERA

- §Chiroptera

- §Ferae (= Pholidota + Carnivora)

Ab jetzt: EUUNGULATA

- §Perissodactyla (Unsicherheiten!)

Ab jetzt: CETARTIODACTYLA

- Kamele
- Schweine
- Wiederkäuer + Wale

* Glires:

- §Scandentia (Unsicherheiten!)
- §Lagomorpha
- Hörnchen
- Meerschweinchen
- Känguruhratte
- &Ratte + &Maus

** Euarchonta:

--- §? Lemuren + Buschbabys

--- Tarsier

--- Neuweltaffen

--- Hundsaffen

--- &Orang-Utan

--- &Gorilla

--- &Mensch + &Schimpanse

§ Entstehung der Linie in der Oberkreide

& Entstehung der Linie im Neogen

Ohne Angabe: Entstehung im Paläogen

(jeweils bezogen auf die Stammlinie, nicht die Kronengruppe!)

Die Arbeit kalibriert den Knotenpunkt „Mammalia“ auf 201,1 MA, basierend auf *Haramiyavia clemmensei* (201,3 ± 0,2 MA, Rhät) und interpretiert diese Art als Stamm-Mammalia (basaler als Kronen-Säuger), verweist aber auch auf Arbeiten, die Haramiyiden als Kronensäuger betrachten. Daher gelten die 201,1 MA als minimalstes Alter für „Mammalia“, (sicherheitshalber) aber nicht für Kronen-Mammalia (was aber auch möglich sein könnte).

Die Daten bestätigten das Atlantogenata-Konzept mit sehr starker Unterstützung.

Die Dichotomiezeiten für Kronen-Theria errechneten sich auf 164 MA (157 – 170 MA), für Kronen-Placentalia auf 93 MA (86 – 100 MA) und Kronen-Atlantogenata auf 90 MA (84 – 97 MA). Die Ordnungen der Placentalia diversifizierten zwischen 76 (Eulipotyphla: Abzweig der Solenodontiae/Schlitzrüssler) und 51 MA.

Die Ausbreitung der Placentalia erfolgte damit erst nach der Fragmentation von Pangäa und nach der Aufspaltung von Gondwana durch die Eröffnung des Atlantischen Ozeans. Nach neuen Daten geht man davon aus, dass die völlige Trennung von Afrika und Südamerika erst vor 100 MA erfolgt war – trotz des jüngeren Datums immer noch vor der Aufspaltung der Atlantogenata in Afrotheria und Xenarthra vor ca. 90 MA und auch außerhalb des Konfidenzintervalls (83,7 – 96,5 MA) für diesen Split. Daher müsste sich die Stamm-Gruppe der Xenarthra über den Atlantik von Afrika nach Südamerika ausgebreitet haben. Diese Barriere war in der Oberkreide geringer als die mehrfach von Säugern überwundene Ozeanbarriere zwischen Afrika und Madagaskar im Kanozoikum (Tenreks, Nager, Primaten, Carnivoren) und die Überwindung des Südatlantiks durch Primaten und Nager im Tertiär.

Während das Konzept der Atlantogenata als gesichert anzusehen ist, verursachen die Position der Scandentia und der Pferde/Unpaarhufer aber immer noch Probleme und die o.g. Darstellung ist insoweit keinesfalls gesichert.

Verlängerung der Schwangerschaft bei Eutheria (PNAS 114: E6566):

Transkriptom-Analysen und Implantations-Marker-Analysen von Opossums erlaubten nähere Erkenntnisse zur Evolution der verlängerten Schwangerschaft bei Eutheria im Vergleich zu Beuteltieren und basaleren Säugern. Die Implantation des frühen Embryos bei Eutheria entwickelte sich aus einer entzündlichen Reaktion auf die Anheftung des Embryos beim Vorfahren der Theria. Dies erklärt die paradoxe Rolle der Entzündung im Verlauf einer Schwangerschaft: eine Entzündung liegt beim Beginn der Schwangerschaft (Implantation) und am Ende (Geburt) vor, in der langen Zwischenzeit der Schwangerschaft wirkt Entzündung dagegen ungünstig und bedroht den Bestand der Schwangerschaft.

Die Entzündlichkeit zu Beginn der Schwangerschaft dürfte auf der Reaktion des Körpers auf den Embryo als Fremdkörper beruhen. Die Fähigkeit, von einer entzündlichen Anheftungsreaktion zu einer nicht-entzündlichen Schwangerschaftsphase überzugehen, dürfte eine Schlüsselinnovation der Eutheria darstellen, die die lange Phase der Placentation überhaupt erst ermöglichte – während bei Beuteltieren die Schwangerschaft sehr kurz ist und die Placenta nur für wenige Tage vor der Geburt besteht. Die entzündliche Reaktion bei der Implantation findet sich bei Opossums ebenso wie bei Mäusen und Menschen und korreliert beim Opossum zeitlich mit dem Verlust der Eischale. Beim Opossum führt die entzündliche Reaktion auf die Anheftung direkt zur Geburt. Bei den Theria schaltete sich dagegen eine entzündungsfreie Phase dazwischen und ermöglichte so die Verlängerung der Schwangerschaft.

Evolution von Zahngröße und Zahnzahl bei Kronengruppensäugetern (Nat. 449, 413):

Wenn sich in der Evolution der Säuger die Zahnzahl erniedrigt oder erhöht, geschieht dies nach einem regelmäßigen Muster: in den Gruppen der Schneidezähne und Molaren gehen typischerweise die hinteren Zähne verloren, bei den Prämolaren die vorderen. Außerdem nimmt in jeder der drei Zahngruppen die Zahngröße in einer der beiden Richtungen (bei Pflanzenfressern nach vorn, bei Fleischfressern nach hinten) ab. Nur sehr wenige Taxa entwickelten zusätzliche Molaren (d.h. mehr als vier bei Beuteltieren und mehr als drei bei Placentalia).

Die Ontogenese der Molaren beginnt mit Zahnknospen, die entlang der Dentallamina gebildet werden, wobei die ersten Knospen entsprechend dem Wachstum der Dentallamina vorne auftreten; indem die Zahnlamina weiter nach hinten wächst, werden dort weitere Knospen initiiert. Signalmoleküle aus Molarenkeimen hemmen dabei die Entwicklung weiterer (dorsaler liegender) Knospen; dabei entscheidet das Verhältnis zwischen (a) den von den bestehenden Molarenknospen gebildeten Inhibitoren und (b) den vom umgebenden Gewebe gebildeten Aktivatorsstoffen, ob eine weitere Molarenknospe ausgebildet wird oder nicht. Je höher das Aktivator-zu-Inhibitor-Verhältnis, um so schneller wird eine neue Molarenknospe angelegt; außerdem korreliert dieses Verhältnis positiv mit der relativen Größe der Molaren. Schneidet man *in vitro* die Dentallamina hinter der ersten Molarenknospe durch (so dass keine Inhibitoren mehr nach dorsal gelangen können), so bildet sich der zweite Molar schneller und erreicht eine höhere Endgröße.

Dieser Mechanismus, der an Mäusen entdeckt wurde, erklärte 75 % der Diversität der Molarenproportionen bei 29 murinen Rodentia, aber auch fast 70 % der Diversität bei 35 zusätzlichen Säugertaxa aus 13 Ordnungen, darunter Beuteltiere (typischerweise 4 Molaren), eine Fuchsart mit ungewöhnlichen vier Molaren, sechs fossile Taxa (bis hinab zur PEG) sowie Taxa, bei denen der erste Molar viel kleiner als der zweite Molar ausfällt; alle diese Taxa fielen in den von dem Modell aufgespannten Morphospace; nur Pferde [M2 kleiner als M1 und M3] lagen schwach und drei von vier Bärenarten deutlich außerhalb des Morphospace [M2 größer als M1 und M3 infolge vorzeitigen Arrestes der Entwicklung von M3], Waschbären nahe am Rand [bei

ihnen fehlt M3; M2 ist mehr als halb so groß wie M1, was untypisch für Taxa ist, die den M3 verloren haben; der M2 müsste nach dem Modell eigentlich kleiner ausfallen). Bei diesen Taxa könnten zusätzliche Mechanismen der Steuerung der Zahnentwicklung eine Rolle spielen.

Unterschiedliche dentale Phänotypen bei Säugern lassen sich also durch Variationen der Aktivator-/Inhibitor-Relation erklären, wobei diese ihrerseits mit der Ernährungsweise korreliert: Bei herbivoren Arten ist der Aktivatorlevel besonders hoch; die hinteren Molaren sind bei ihnen größer als die vorderen. Bei carnivoren Taxa ist der Inhibitorlevel besonders hoch, bei ihnen sind die vorderen Molaren größer. Die Ernährungsweise wirkt offenbar als Selektionsfaktor auf die Aktivator-Inhibitor-Relation, so dass im Laufe der Evolution die Bezahnung in Hinblick auf den jeweiligen Ernährungsmodus optimiert wird. Die Bezahnung passt sich somit evolutiv der Ernährung an.

Das Phänomen lässt sich auch auf die Zahngröße der primären Zähne im Seitenzahnbereich des Unterkiefers von Homininen übertragen (als primäre Dentition gelten Milchmolaren und bleibende Molaren, also jene Seitenzähne, denen kein Vorläufer vorausgeht). Bei *Homo sapiens* ist meistens der 1. Molar der größte der drei unteren Molaren, und der Weisheitszahn am kleinsten (in ca. 9 %, in manchen Populationen aber 11 – 19 % der Fälle, ist der 2. Molar am größten). Mit recht großer Sicherheit kann daher von der Größe eines der fünf Zähne auf die Größe der anderen vier Zähne geschlossen werden.

Bei *Ardipithecus*, *Australopithecus* und *Paranthropus* nahm die Molarengöße bis zum M2 oder M3 sogar noch zu. Bei *Homo* wird das Maximum in der Mehrzahl der Fälle dagegen bei M1 erreicht, und vor allem bei kleinen Gebissen ist die Tendenz der Größenabnahme in der Molarenreihe und besonders kleinem oder fehlendem M3 auffällig. Und während HN normalerweise große Molaren hatten, wiesen die mit den HN nahe verwandten 400 TA alten Atapuerca-Menschen eine kleine postkanine Bezahnung auf – mit extrem verkleinerten M3, was zu dem Modell passt, dass bei kleinen postkaninen Zähnen die M3 besonders stark reduziert werden, passend zu der postulierten Aktivator-Inhibitor-Kaskade. Das kleine Gebiss der Atapuerca-Menschen ging dabei nicht mit einer Reduktion der Gesichter und Kieferknochen einher. Die Levels der Aktivierung und Inhibition, die die Molarengöße bestimmen, sind artspezifisch, darüber hinaus aber auch individuenpezifisch; daher können sich die Zahnproportionen bei Individuen derselben Art voneinander unterscheiden.

Die Proportionsverhältnisse zwischen 1. Milchmolaren, 2. Milchmolaren und 1. Molaren sind dabei in allen Homininen, von *Ardipithecus* beginnend, gleich und unverändert (bei sehr unterschiedlichen Niveaus absoluter Größe); die Relation zwischen M1, M2 und M3 ändert sich dagegen in der Evolution der Homininen. War M2 und ggf. M3 bei Homininen unterhalb von *Homo* noch größer als M1, erfolgte bei *Homo*, von Ausnahmen abgesehen, eine Größenabnahme der M2 und besonders M3 relativ zu M1 (Nat. 530: 425 +477).

Situation des Südkontinents: Gondwana war seit der Unterkreide vom Nordkontinent isoliert; hier lebten (nach entsprechenden Funden im Paläozän) nur jene Säugergruppen, die schon zum Zeitpunkt der Isolation in der U-Kreide vorhanden waren: Monotremen und Allotheria (Gondwanatheria); Beuteltiere und Placentalia erscheinen erst über die paläozänen Landbrücken auf dem Südkontinent, Angaben über Condylartha in der O-Kreide Südamerikas sind daher in Zweifel zu ziehen. Die Besiedlung Australiens mit Beuteltieren via Antarctica erfolgte vermutlich in mehreren Schüben. Die Besiedlung Australiens mit (vermutlich insel-hüpfenden) Nagetieren erfolgte erst vor schätzungsweise 15 MA von Asien aus.

Afrika war von der späten Kreide (mind. 80 MA oder mehr; Trennung von Südamerika) bis zum frühen Tertiär isoliert, wo erstmals Verbindungen zu Europa entstanden. *Konventionelle Auffassung*: Condylarthra, Prosimia, creodonte Carnivoren erreichten Afrika von Norden aus nach dem Andocken an Europa. Innerhalb der Condylarthra entwickelten sich Proboscidea und Seekühe (Sirenen) wahrscheinlich in Afrika. Paar- und Unpaarhufer, Insektenfresser und moderne Carnivorenfamilien erreichten Afrika angeblich erst im Neogen nach Etablierung der arabischen Halbinsel.

Bemerkenswert ist der unterschiedliche Erfolg der Boreosphenida und Australosphenida: der große Erfolg der Eu- und Metatheria wird auf die Evolution der tribosphenischen Molaren und der damit verbundenen wesentlich effektiveren Nahrungsverwertung zurückgeführt. Aber auch die Australospheniden hatten (schon 25 MA vor den Boreospheniden) tribosphenische Molaren entwickelt; ihnen war aber nicht derselbe Erfolg vergönnt; sie befinden sich schon seit dem höheren Jura auf dem Rückzug, blieben auf Gondwana beschränkt, und reduzierten schließlich ihre Bezahnung völlig bzw. weitgehend (wie bei rezenten Monotremen) (Nat. 416, 165).

Wallace-Linie: trennt die australische von der asiatischen Fauna im indonesischen Archipel; sie verläuft erstaunlicherweise zwischen den beiden relativ nahe gelegenen Inseln Lombok und Bali, aber – weiter nordwärts - auch zwischen Sulawesi und Borneo. Daher wird Nordguinea noch von Beuteltieren dominiert.

Concestor 13 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Menschen bzw. (Primaten + Scandentia + Dermoptera + Glires + Laurasiatheria + Xenarthra) einerseits mit den Afrotheria (Rüsseltiere, Sirenen, Schliefer, Erdferkel, Rüsselspringer, wahrscheinlich auch Tenreks Madagaskars und Goldmulle Südafrikas) andererseits. Nach DAWKINS lebte dieser vor 105 MA bzw. 45 Mio. Generationen. Allerdings ist die Reihenfolge von Concestor 12 und 13 keinesfalls gesichert; es könnte sich auch eine umgekehrte Reihenfolge ergeben. Äußerlich sah Concestor 13 den Concestoren 12 und 11 ähnlich: spitzmausähnlich, vielleicht nachtaktiv.

Concestor 12 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Menschen bzw. (Primaten + Scandentia + Dermoptera + Glires + Laurasiatheria) einerseits mit den Xenarthra andererseits. Nach DAWKINS lebte dieser vor 95 MA bzw. 35 Mio. Generationen. Südamerika war damals eine große Insel, die sich aber bereits von Afrika getrennt hat, aber noch nicht sehr weit entfernt hatte. Allerdings ist die Reihenfolge von Concestor 12 und 13 (Afrotheria) keinesfalls gesichert; es könnte sich auch eine umgekehrte Reihenfolge ergeben.

Hinweis: Concestor 12 und 13 sind inzwischen durch einen Concestor mit den Atlantogenata (=Afrotheria + Xenarthra) zu ersetzen.

Concestor 11 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Menschen bzw. (Primaten + Scandentia + Dermoptera + Glires = Euarchontoglires) mit den Laurasiatheria. Nach DAWKINS lebte dieser vor 85 MA bzw. 25 Mio. Generationen, das Datum ist aber strittig und möglicherweise auch deutlich jünger (vgl. Sci. 307, 1091). Neuere molekulare Daten sprechen für die Entstehung der Euarchontoglires vor 88,8 MA (Sci. 318, 792).

Laurasiatheria umfassen heute 7 Ordnungen.

Kladogramm nach DAWKINS:

--- Außengruppe (Primaten + Scandentia + Dermoptera + Glires)

ab jetzt: LAURASIATHERIA

--- Insectivora (ohne Elefantenspitzmäuse = Rüsselspringer und Tenreks)

--- Megachiroptera + Microchiroptera

--- Cetartiodactyla (mit den Walen als Schwestergruppe der Flusspferde)

--- Perissodactyla

--- Carnivora + Pholidota (=Schuppentiere)

Concestor 10 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahr der Menschen bzw. (Primaten + Scandentia + Dermoptera) einerseits und der Glires (= Lagomorpha + Rodentia) andererseits. Nach DAWKINS lebte er vor 75 MA bzw. 15 Mio. Generationen, das Datum könnte aber auch bis zu 10 MA älter sein. Neueste molekulare Daten sprechen für die Entstehung der Euarchonta vor 87,9 MA (Sci. 318, 792).

Concestor 9 nach DAWKINS:

Dies ist der letzte gemeinsame Vorfahren der Menschen bzw. Primaten einerseits und den Dermoptera (Colugos, Riesengleiter) und Scandentia (Fahnenschwanzhörnchen) andererseits. DAWKINS datiert ihn auf 70 MA bzw. 10 Mio. Generationen. Andere Kladistiken datieren diesen Concestor dagegen eher ins frühe oder mittlere Paläozän (vgl. Sci. 307, 1091). Hochgradig strittig war dabei, ob Scandentia und Dermoptera die Schwestergruppe der Euprimaten darstellen. Umfangreiche molekularkladistische Studien mit zwei verschiedenen Methoden ergaben schließlich, dass die Dermoptera die Schwestergruppe der Euprimaten sind und mit diesen die Primatomorpha bilden; Außengruppe sind die Scandentia:

Ab jetzt: EUARCHONTOGLIRES (ab 88,8 MA)

--- Glires (Lagomorpha + Rodentia)

ab jetzt: EUARCHONTA (ab 87,9 MA)

--- Scandentia (= Tupaiidae + Ptilocoridae)

ab jetzt: PRIMATOMORPHA (ab 86,2 MA; 95%-Konfidenz: ca. 95 – 70 MA)

--- Dermoptera

--- Euprimates (ab 79,6 MA; 95%-Konfidenz ca. 90 – 68 MA) (Sci. 318, 792).

Morphologisch dürfte der Concestor 9 etwa einem Fahnenschwanzhörnchen geähnelt haben.

Nach den neuen molekularen Befunden handelt es sich aber um zwei verschiedene Concestoren: Der ältere (9b) ist der letzte gemeinsame Vorfahr von Primatomorpha und Scandentia, der jüngere (9a) der letzte gemeinsame Vorfahr von Euprimaten und Dermoptera.

Heute gibt es noch 18 Arten Scandentia und 2 Arten Dermoptera, allesamt in SO-Asien.

Marine Extinktionen im Verlauf der Oberkreide:

In der mittl. Kreide war der Meeresspiegel der höchste der letzten 250 MA, 25 % weniger Landmasse als rezent, verbunden mit der Fragmentation von Lebensräumen und geographischer Isolation. Parallel hierzu erfolgte auch eine Radiation mariner Lebewesen in der M-Kreide infolge neuer Lebensräume in epikontinentalen Meeren. Im Cenoman kam es zu einer erhöhten Extinktion mariner Organismen (stärker als im Apt, aber deutlich schwächer als an der KTG).

An der **Cenoman-Turon-Grenze** kam es vor ca. 90 MA zu einer Methanfreisetzung aus untermeerischen Methanhydratdepots, verbunden mit einer ozeanischen Anoxie und einer ozeanischen Extinktion 2. Grades, allerdings war die Methanfreisetzung vermutlich geringer als im Toarcium (s. Lias) und im Apt (Selli-Event, s. Unterkreide), wobei die aptische Methanfreisetzung aber bisher nicht mit Extinktionen korreliert werden konnte, wohl aber mit einer massiven submarinen Basalruption.

Allerdings fiel die Extinktion an der Cenoman-Turon-Grenze (94 MA) nach neuesten Studien entweder viel geringer aus als bisher angenommen, oder sie beruht sogar nur auf Fehlinterpretationen aufgrund von Auswirkungen von Meeresspiegelschwankungen auf die Fossildiversität. Mehrere kleinere Extinktionsszenarien korrelieren mit Phasen steigenden Meeresspiegels. Da die bisherigen Untersuchungen über Taxondiversität weitgehend auf Nordamerika und Westeuropa beschränkt waren, führte ein Meeresspiegelanstieg in diesen Gebieten dazu, dass (artenreiche) Flachwasserbiotope durch (artenärmere) tiefere Wasserzonen ersetzt wurden, was einen Extinktionseffekt vortäuschen kann. Dies trifft für mehrere kleinere angebliche Extinktionen zu (s. auch Frasn-Famenne-Grenze). Bezogen auf Seeigelgattungen stellte man fest, dass 29 Gattungen an der Cenoman-Turon-Grenze verschwanden (71 % Extinktionsrate), 15 davon erschienen aber in den folgenden 20 MA wieder, 7 wurden durch sehr nahestehende Gattungen ersetzt, die als unmittelbare Nachfahren der „ausgestorbenen“ (offenbar aber evolvierten) Gattungen gelten. Die verbleibende Extinktionsrate von 17 % kann eine schwache Extinktion repräsentieren, oder aber die normale Hintergrundextinktion. Die 15 später wieder erschienenen Gattungen („Lazarus Taxa“) haben also offenbar andernorts überlebt, während in den Untersuchungsgebieten der Meeresspiegel anstieg (Sci. 203, 1037).

ktgr-ktgr

KREIDE - TERTIÄR - GRENZE (66,0 MA)

GRADSTEIN et al. 2012: 66,04 MA

Die terrestrische KT-Grenzschrift wurde auf 66,043 MA datiert, der Impakt auf 66,038 MA. Die Differenz beträgt damit nur 5000 Jahre und liegt im Rahmen von Messungenauigkeiten (Natwiss. Ru. 5/2013, 233). Er hinterließ einen Krater von 180 km Durchmesser und 10 km Tiefe.

Die neuen Datierungen und geochemischen Untersuchungen zeigten außerdem, dass im terrestrischen Bereich die Umweltbedingungen innerhalb von ca. 5000 Jahren zur Normalität zurückkehrten. In Montana konnte sich die Säugerfauna daher recht schnell von den Impaktfolgen erholen, wies lediglich in den ersten 20.000 Jahren nach der KTG eine geringe Diversität auf (Natwiss. Ru. 5/2013, 233).

Der fast weltweit verbreitete (bis > 6000 km Abstand von Yucatan) etwa 3 mm dicke iridium-reiche Grenzton konnte sich so weit verbreiten, weil der Impakt-Debris mit der Atmosphäre eine dichte Staubwolke bildete, die sich mit einer Geschwindigkeit von mehreren km/s über die Erde ausbreitete. Das war schnell genug, um den iridium-reichen Debris um den ganzen Planeten zu verteilen.

Ausmaß:

66 – 68 % der marinen Tierarten

38 – 40 % der marinen Tiergattungen

(PNAS 113: E 6325).

I. Betroffen vom Extinktionsereignis waren:

- Plesio-, Dino- und Flugsaurier (sehr fraglich: Dinosaurier im untersten Paläozän?); Ichthyosaurier sind schon 25 MA vor der KTG erloschen (Konkurrenz durch Mosasaurier?)
 - Mosasaurier (auf O-Kreide beschränkt, von Waranen abstammend)
 - Vogel-UKL Enantiornithes und Ornithurines; es gibt aber keine fossilen Belege, dass sie erst an der KTG erloschen; viele der ausgestorbenen Gruppen sind bereits im Maastricht nicht mehr nachweisbar
 - Fische: nur 10 % der Familien der Knochenfische; allerdings starke Veränderung der Haifaunen auf Spezieslevel. 7 von 39 Familien (18 %) der Haie starben aus, aber 34 % der Gattungen und 45 % Arten. Bei den Rochen erloschen 97 % der Arten. Besonders betroffen waren Topräuber der offenen Meere und Muschelfresser in Flachmeeren. Bei den Knochenfischen erloschen viele basale Neopterygiengruppen. Insgesamt gesehen sind die Aussterberaten der Fische durchaus vergleichbar mit denen anderer Tiergruppen (BENTON 2007).
- Bei Teleostern war das Aussterberisiko positiv mit der Körpergröße korreliert; daneben spielte die Kiefermechanik eine Rolle (wenn das Zubeißen eher auf Schnelligkeit der Kieferbewegung als auf Beißkraft als solcher beruhte, war das Aussterberisiko

ebenfalls höher). Viele moderne Großfische wie z.B. Thunfisch erschienen im Paläozän, um die Nische der an der KTG erloschenen Großfische zu nutzen (PNAS 106, 5218).

- grob 75 % der Familien moderner Gruppen (z.B. Vögel, Beuteltiere)
- alle Ammoniten; von 22 Familien an der Basis der O-Kreide sind aber zu Beginn des Maastricht bereits 11 erloschen; in den letzten 18 MA vor der KTG sind keine neuen Ammonitenformen mehr entwickelt worden (in den Niederlanden und Dänemark überlebten *Hoploscaphites* und *Baculites* kurzzeitig - bis zu 0,2 MA – ins untere Dan; s. Paläozän).
- alle Belemniten ieS. (Eubelemnitidae; die von der system. Stellung her umstrittenen Neobelemniten reichen bis ins unt. Oligozän) und Belemnoteuthidae (seit Perm, Schwestergruppe der Belemniten ieS.) (naA. erloschen die Belemnoteuthida schon im Kimmeridge, *Bayanoteuthis* als Nachzügler der Eubelemniten im ob. Eozän)
- von den 12 Nautilidengattungen der Oberkreide überlebten dagegen mindestens fünf ins Tertiär
- 50 % der Muschelarten; Rudisten, Hippuriten, Inoceramen (aber schon kurz vor der KTG erloschen)
- zahlreiche Gastropodenfamilien
- zahlreiche Seeigelfamilien; 36 % der Seeigelgattungen (besonders stark betroffen: Holoctypoidea und Holasteroidea, am wenigsten Spatangoidea und Cidaroida direkt an der KTG; im Dan: Holasteroidea und Spatangoidea am meisten, Cassiduloidea und Holoctypoidea am wenigsten).
- zahlreiche Familien skleraktiner Korallen
- nur wenige Gattungen der Brachiopoden überleben der KTG*
- 53 % der Gatt. der Cyclostomata (die bereits die PTG überlebt hatten und deren Aufstieg vom unt. Lias mit 4 Gatt. auf 176 Gatt. im Maastricht führte) und 38 % der moderneren Cheilostomen, die erst im Dogger/Malm erschienen waren und im Maastricht bereits 178 Gatt. erreicht hatten.
- nahezu vollständiges Erlöschen der Coccolithophoriden an der KTG, danach aber wieder gute Erholung, heute massenhaft im Plankton vertreten (Coccolithen); nur wenige Maastricht-Gatt. überlebten ins Paläozän, erst im Eozän wurde die frühere Mannigfaltigkeit wieder erreicht. Ähnliche Verhältnisse bei Silicoflagellaten. 90 % der Globigerinen starben aus.
- kurzfristige enorme Dezimierung der planktonischen Foraminiferen und vieler Gatt. der benthonischen Foraminiferen und Radiolarien; besonders betroffen war Plankton mit Kalkskelett. Tiefsee-Foraminiferen waren dagegen kaum betroffen, wärmeliebende Großforaminiferen dagegen stark
- während die Pflanzen auf höheren taxonomischen Stufen kaum betroffen waren, starben ca. 50 % der Arten aus, so daß die KTG möglicherweise eine wichtige Rolle für die Entstehung der Tertiärflora spielte. Insgesamt hatten Landpflanzen aber bessere Überlebenschancen, weil sie als Samen oder Wurzeln überdauern konnten. In Nordamerika verschob sich nach der KTG die Angiospermen-Flora von immergrünen zu laubabwerfenden Arten hin. Weiter im Süden (Tropen) und Norden kam es dagegen kaum zu Florenverschiebungen; möglicherweise waren die Floren im Norden schon besser an Kälte und Jahreszeitlichkeit (laubabwerfend) angepasst.
- laut CLEAL/THOMAS (2009) die allerletzten Caytoniales und Bennettiten (die allerdings schon vor der KTG extrem reduziert waren

Ausnahme: Spinnen wurden von der KTG nicht beeinträchtigt (ebenso nicht von der Cenoman-Turon-Extinktion); ihre Diversität nahm über die gesamte Oberkreide und die KTG hinweg zu,

offenbar sind Spinnen aufgrund ihrer generalistischen Ernährung sehr extinktionsresistent (Kongressabstract).

* Eigene Auswertung der Sepkowski-Datei:

| | Anzahl der Brachiopodengattungen, die ... | | |
|----------------|--|----------------------|-----------------------------------|
| | im Maastricht/oberen
Maastricht erlöschen** | die KTG
überleben | die KTG bis
rezent überleben § |
| Acrotretida | 1 | 5 | 4 |
| Lingulida*** | - | - | - |
| Rhynchonellida | 7 | 3 | 2 |
| Terebratulida | 18 | 14 | 5 |
| Thecideida | 6 | 3 | 1 |
| Summe | 32 | 25 | 12 |

** Gattungen, die ausdrücklich im unt. Maastricht erloschen, blieben hier unberücksichtigt, nur Angabe „Maastricht“ oder „ob. Maastricht“ berücksichtigt

*** *Lingula* i.e.S. erschien erst im Eozän; es müssen als Lazarus-Taxa der Lingulida die KTG überlebt haben § in der Kategorie „die KTG überleben“ enthalten

Fazit: 44 % der Brachiopodengattungen des Maastricht (außer denen, die schon ausdrücklich im unt. Maastricht erloschen waren) überlebten die KTG; von diesen wiederum leben heute noch 48 %. Rhynchonellida und Thecideida waren überproportional von der Extinktion betroffen, Acrotretida relativ unbeeinträchtigt. Im Tertiär kamen bei den Rhynchonellida nur 5, bei den Terebratulida aber 41 rezent noch existierende Gattungen hinzu (Acrotretida: + 1; Lingulida: + 2; Thecideida: + 1; im Tertiär erschienene, aber wieder erloschene Gattungen nicht mitgezählt).

Grundprinzip: Auf dem Land brachen speziell jene Nahrungsketten zusammen, die auf frischen Pflanzen basierten. Im Meer wurden die auf Phytoplankton gegründeten Nahrungsketten zerstört (während Organismen, die sich an Küsten oder im tiefen Meer vom Detritus ernährten, überleben konnten).

Aussterben von Wirbeltierfamilien nach BENTON (2007):

1. Zahl: Anzahl Familien im Maastricht; 2. Zahl: ausgestorbene Familien; 3. Zahl: Aussterbequote:

Chondrichthyes: 44 - 8 - 18 %

Knochenfische: 50 - 6 - 12 %

Amphibien: 11 - 0

Reptilien gesamt: 71 - 36 - 51 %

Schildkröten: 15 - 4 - 27 %

Echsen, Schlangen: 16 - 1 - 6 %

Krokodile: 14 - 5 - 36 %

Flugsaurier: 2 - 2 - 100 %
Dinosaurier: 21 - 21 - 100 %
Plesiosaurier: 3 - 3 - 100 %
Vögel: 12 - 9 - 75 %
Säugetiere: 22 - 5 - 23 %
 Basale Gruppen: 11 - 1 - 9 %
 Marsupialia: 4 - 3 - 75 %
 Placentalia: 7 - 1 - 14 %

Alle Wirbeltiere: 210 - 64 - 30 %
Fische: 94 - 14 - 15 %
Tetrapoden: 116 - 50 - 43 %
Amnioten: 105 - 50 - 48 %

Die Verluste bei Fischen, Amphibien, Echsen/Schlangen, basalen Säugetieren und Placentalia lagen bei höchstens 15 % und damit auf dem Niveau der Hintergrund-Extinktion.

Die **Gesamtverlustquote** der KTG auf Gattungs- und Artniveau betrug $76 \pm 5 \%$ und ist damit niedriger als bei den Massenextinktionen im O-Ordov. mit $85 \pm 3 \%$, O-Devon mit $82 \pm 3 \%$ und O-Perm mit $96 \pm 2 \%$ (PTG aber neuerdings niedriger kalkuliert, d.h. etwa auf dem Niveau der Extinktion der O-Trias mit $76 \pm 5 \%$). Nach anderen Angaben sollen an der KTG 90 % der Gattungen der Einzeller und Algen und 60 - 75 % aller Arten ausgestorben sein.

Andererseits ergaben Studien an Seeigeln, daß identische Arten in unterschiedlichen Regionen der Welt z.T. unterschiedliche Artnamen haben, wodurch die Aussterbeprozentsätze zu hoch ausfallen; eine weltweite Revision der Seeigel aus der Zeit um die KTG herum ergab, daß die Quote der ausgestorbenen Gattungen von 70 % auf 36 % reduziert werden mußte, und selbst diese Quote könnte noch zu hoch angesetzt sein, da sie z.B. die "Hintergrundextinktion" im Maastricht mit einschließt (s.u.).

Kaum betroffen waren viele Typen von Landpflanzen, Süßwasservertebraten, Schlangen, Säugetieren, diverse marine Invertebraten, besonders Tiefsee-Benthosorganismen. Studien in Montana ergaben, dass 88 % der *voll* terrestrischen Arten, aber nur 10 % der Süßwasserarten/amphibischen Arten (Süßwasserfische, amphibische Tetrapoden wie Amphibien, Schildkröten, Krokodile) ausstarben. Der selektive Effekt wird darauf zurückgeführt, daß die Nahrungsketten auf dem Land zusammenbrachen, die Süßwassertiere sich dagegen weitgehend von Detritus ernähren, mit dem sie ja weiterhin gut versorgt wurden.

Bei den Meerestieren war die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens unabhängig von:

- Vorkommen in tropischen, gemäßigten oder beiden Breiten (weite geographische Verbreitung der Gattung; z.B. bei Muscheln) (Verteilung über mehrere Faunengebiete)
- Artenzahl (bei Gattungen; auch für Seeigel bestätigt).

Bessere Chancen zu überleben hatten:

- weit verbreitete, multikontinentale Gattungen (Ausnahme: Seeigel: keine Korrelation mit der geographischen Verbreitung)
- polnah lebende Arten, da es sich generell um resistente kosmopolitische Arten handelte;
- bei den Muscheln waren die Filtrierer stärker betroffen als die Arten, die sich von organischen Stoffen des Meeresgrundes ernährten. Schließt man die Rudisten aus,

so ist die Aussterbequoten in allen Regionen und geogr. Breiten gleich hoch (63 % der maastrichtischen Arten). Frühere Berichte über einen Gradienten in den Aussterbequoten beruhten ausschl. auf dem Einfluß der Rudisten.

Neuere Untersuchungen führten zu der Erkenntnis, dass die KTG zu ökologischen Verschiebungen der Muschelfaunen führte, mit Zunahme von Mobilität, Grabtätigkeit im Sediment, Aasfressern und aktiven Jägern (Karnivoren) (PNAS 112: 7202).

- die Häufigkeit des Vorkommens spielte dagegen (bei Untergattungen von Muscheln Nordamerikas) in Bezug auf das Aussterberisiko keine Rolle (im Gegensatz zu Hintergrundextinktionen!) (PNAS 100, 2478).
- für Bewohner des Meeresgrundes gilt allgemein, dass Filtrierer stärker betroffen waren (Korallen, Crinoiden, Bryozoen)
- oberflächennah im Meer schwimmende Taxa (Plankton, Ammoniten, Belemniten) waren besonders betroffen, vielleicht durch Verlust der Plankton-Nahrung
- bei den Seeigeln Korrelation mit Wassertiefe: Flachwasserbewohner waren etwas stärker betroffen
- bei den Seeigeln regionale Unterschiede der Aussterbequote: in Amerika am höchsten (Korrelation mit dem Meteoriteneinschlag?), in entfernteren Regionen niedriger (Indo-Pazifik).
- bei den Seeigeln abhängig vom Ernährungsmechanismus: Seeigel in nahrungsarmer Umwelt, die sich von organischem Detritus ohne Hilfe spezieller Nahrungsaufnahmestrukturen ernähren, waren am stärksten betroffen; generalistische Omnivoren am wenigsten.

Decapoden der Südhalbkugel waren von der KT-Extinktion kaum betroffen; die meisten Extinktionen erfolgten schon vor der KTG, und 85 % der kretazischen Decapoden-Familien überlebten auf der Südhalbkugel ins Paläogen (J. Palaeont. 80, 83).

Auf dem Land gilt generell, dass kleinere Tiere größere Überlebenschancen hatten: sie konnten sich besser verstecken, sind zahlreicher in der Stückzahl, vermehren sich schneller und benötigen weniger Nahrung. Die KTG hat wahrscheinlich kein Tier überlebt, das mehr als 25 kg wog! Krokodile überlebten wohl, weil sie als Generalisten „alles fressen, was vorbeikommt“, und weil sie über die Körpertemperatur das Geschlecht der Nachkommen beeinflussen und in Krisenzeiten mehr Weibchen hervorbringen. Säuger lebten damals meist von Insekten, die die KTG recht unbeschadet überstanden; außerdem konnten sie ihre Körpertemperatur konstant halten, was ihnen half, als nach dem Meteoriteneinschlag die Temperatur für 20 Jahre um 5 Grad absank. Mit ihren differenzierten Zähnen konnten sie unterschiedliche Nahrung zu sich nehmen, waren also flexibler. Vorteilhaft waren auch die Viviparie und das Säugen der Jungen (Bild der Wiss. 8/2005 S. 52).

In den Meeren gilt, daß Tiere mit geschlossenen Zirkulationssystemen, speziellen Gasaustauschorganen oder Kiemen (wie Mollusken, Würmer, Arthropoden) besser vor den Unwägbarkeiten der Meerwasserchemie geschützt waren als Tiere, deren Gewebe dem Meerwasser direkt ausgesetzt waren wie Schwämme, Seeigel, Korallen, Brachiopoden und Seelilien. Nach der anfänglich wesentlich rascheren Diversifikation der "ungepufferten" Tiere im Paläozoikum (im Vergleich zu den "gepufferten" Gruppen) erlitten beide Gruppen einen empfindlichen Einbruch an der PTG, wobei die ungepufferten aber bereits damals stärker betroffen waren. In der Erholungsphase holten die gepufferten Tiere im Vergleich zu den ungepufferten erheblich auf und erreichten das Ausmaß an Diversität, das die ungepufferten im Paläozoikum erlangt hatten. Auch an der KTG waren die ungepufferten stärker betroffen als die gepufferten Tiere; nach der KTG diversifizierten die gepufferten Tiere aber so rasch, daß sie schnell eine noch heutige gültige Dominanz von 2 : 1 über die Ungepufferten erlangten.

Bei den Seeigeln fällt auf, daß die Körpergröße der überlebenden Gatt. nach der KTG deutlich niedriger ausfällt: ein Indikator für eine verminderte primäre Bioproduktion. Zusammen mit den anderen Befunden (Aussterbewahrscheinlichkeit abhängig von der Ernährungsweise) sprechen diese Befunde dafür, daß das Aussterben von Seeigelgattungen weitgehend auf eine Nahrungsmangelkrise zurückzuführen ist, die die adulten Stadien stärker betraf als die larvalen Stadien (larvale Stadien leben in der oberen euphotischen Zone, wo die Bedingungen auch in der Krise noch günstiger waren als auf dem Meeresgrund, da weniger organischer Detritus am Meeresboden ankam). Interessanterweise war die Aussterbequote der Seeigelarten mit Larven, die sich ernähren müssen, nicht höher als derjenigen, deren Larven sich bis zur Metamorphose nicht ernähren.

Insgesamt zeigt sich – wenn man das Aussterbeverhalten vom Kambrium bis zum Neogen analysiert – bei marinen benthischen Invertebraten eine Tendenz, dass die geographische Verbreitung von Taxa zwar mit den Überlebenschancen korreliert ist, diese Korrelation aber bei Massenextinktionen nicht so eng ist wie bei der normalen Hintergrundextinktion, bei der weit verbreitete Taxa deutlich bessere Überlebenschancen haben. Insgesamt gesehen ist die geographische Reichweite von Taxa aber – über das gesamte Phanerozoikum hinweg betrachtet – ein signifikanter Indikator für das Extinktionsrisiko; dieser Zusammenhang wird bei Massenextinktionen und einigen Extinktionen zweiter Ordnung geschwächt, aber nicht vollständig entkoppelt (PNAS 104, 10506).

II. Kinetik des Aussterbens:

Dinosaurier: wegen Seltenheit der Fossilien schwer zu ermitteln. Die Befunde sprachen zunächst eher für ein gradualistisches Aussterben, das nach Studien in Montana, Wyoming und Alberta bereits 7 MA vor der KTG eingesetzt und sich in den letzten 0,3 MA beschleunigt haben soll, als – vermeintlich - ungulate Säugetiere (Condylarthra: *Protungulatum*, *Mimatuta* u.a.) sowie Multituberculata von Asien her einwanderten und einen Verdrängungswettbewerb auslösten. [Neuerdings werden diese Säugerfunde aber ins untere Puercan gestellt !]. In dieser Phase kam es zu einer raschen Abnahme der Artenzahl und Populationsdichte: 8 MA vor der KTG existierten in Montana, Wyoming und Alberta noch 30 Dinosauriergattungen, unmittelbar vor der KTG noch 12 Gatt., mindestens 7 von ihnen sollen (scheinbar) die KTG um 40000 J. überlebt haben und wurden zusammen mit Säugerzähnen und alttertiären Pollen gefunden; auch in Indien (im Bereich des Deccan-Vulkanismus; aufgrund der Begleitmikro- und -makroflora ins unt. Paläozän eingeordnet), den Pyrenäen, Peru und New Mexiko wurden angeblich noch im untersten Paläozän Dinosaurierreste entdeckt. ERBEN nimmt aufgrund seiner Studien in Südfrankreich an, daß dort Dinosaurier > 2 MA über die KTG hinweg überlebt haben.

Die rasche Reduktion auf 12 Gatt. kurz vor der KTG erfolgte in den Badlands exakt zu dem Zeitpunkt, als die neue Säugerfauna einwanderte. Am gleichen Fundort wurde auch eine graduelle Abnahme der Diversität der Sporen und Pollen gefunden: von 114 Arten einige MA vor der KTG auf 84 Arten knapp vor der KTG, 64 Arten an der Basis des frühen Paläozäns, wobei dann im Laufe der Zeit 19 neue Arten hinzukamen.

Eine neuere Studien in der Hell-Creek-Formation ergab aber keine paläozänen Dinosaurier: die letzten Knochen wurden 0,6 m unter der Grenzschicht gefunden, die Ergebnisse werden als

plötzliches Aussterben interpretiert, aus statistischen Gründen kann aber ein Gradualismus in den letzten 250000 J. vor der KTG nicht ausgeschlossen werden. In dem 3-Meter-Paket direkt unter der KTG fanden sich genauso viele Dinosaurierfossilien wie in tieferen 3-Meter-Paketen.

Das scheinbare Überleben um 40000 J. in der Hell-Creek-Formation in der früheren Studie könnte ein Artefakt aufgrund fluviatiler Umlagerung sein. Eine Revision der Befunde ergab, daß offenbar tatsächlich fluviatile Umlagerung erfolgt war und sämtliche Saurierfunde aus der Kreide stammen. Fußspuren von Hadrosauriern und Ceratopsiern sind bis 0,37 m unterhalb der KTG zu finden.

In Süd-Wyoming (Schichten vom Lancian bis Puercan) zeigten nonmammalische Vertebraten (einschl. non-aviale Dinosaurier) keine größeren Veränderungen in der taxonomischen Zusammensetzung bis zur KTG; die Diversität der Dinosaurier blieb bis in die höchsten Abschnitte der Lance-Schichten hoch (allerdings gibt es eine 8 m dicke Schicht im Bereich der KTG, die stratigraphisch unsicher ist). Primitive Condylarthra erschienen jedenfalls in diesem Gebiet erst nach (!) dem Verschwinden der Dinosaurier. Die Aufteilung verschiedener Nischen zwischen den Condylarthra erfolgte an der Grenze zwischen dem frühen und mittleren Puercan; zu diesem Zeitpunkt begann die erste große Diversifikation der Säuger im Känozoikum (J. Palaeont. 73, 691).

Fazit (BENTON 2007): jedenfalls in Montana und Wyoming überlebten viele Dinosaurierfamilien bis zur KTG: Tyrannosaurier, Ornithomimiden, Dromaeosaurier, Ankylosaurier, Hadrosaurier, Pachycephalosaurier, Protoceratopsia und Neoceratopsia. **Alle Indizien sprechen für ein abruptes Aussterben.** Dies wurde im Jahr 2008 in einer umfangreichen Revision der wissenschaftlichen Literatur – zumindest in Bezug auf Nordamerika – bestätigt; der Sachverhalt gilt als geklärt (Sci. 322, 671). Dabei wurden auch Knochenreste berücksichtigt, die sich nicht auf Art-, sondern nur auf Familien-Ebene bestimmen ließen – so konnte der Signor-Lipps-Effekt reduziert werden (Natwiss. Ru. 12/2011, 646).

Davon zu trennen ist die Beobachtung, dass alle drei Gruppen der Dinosaurier (Sauropoda, Theropoda, Ornithischia) – mit Ausnahme der Hadrosauriformes und Ceratopsidae – schon seit langer Zeit auf dem Rückzug waren. In allen drei Gruppen ging die Artbildungsrate seit langem zurück, und sie war schon viele MA vor der KTG niedriger als die Aussterberate; d.h. die Fähigkeit, ausgestorbene Arten durch neue Arten zu ersetzen, war reduziert (PNAS 113: 5036).

Schließlich wurde dann auch 13 cm unter der durch massenhaftes Auftreten von Farnsporen definierten KTG der obersten Hell Creek Formation ein 45 cm langes Horn von *Triceratops* gefunden, wobei die Fundlage gegen eine Aufarbeitung oder Umlagerung spricht, wobei allerdings anzumerken ist, dass ein einzelnes Horn stets für eine gewisse Umlagerung spricht (Natwiss. Ru. 12/2011, 646).

Eine umfassende Studie aus dem Jahr 2019 (Nat. Comm. 10: 1091) zeigte, dass der Rückgang der Dinosaurierdiversität in Nordamerika zwischen M-Campan (Maximum) und Maastricht auf Veränderungen der Ausdehnung geeigneter Habitate und der fossilen Überlieferungsmöglichkeiten sowie deren Aufschlüssen beruht und damit offenbar ein Erhaltungs- und Sampling Bias darstellt. Die rohe Diversität war im M-Campan am höchsten, ging dann stark zurück bis zum unteren Maastricht und erholte sich leicht im oberen Maastricht, wobei vor allem

Tyrannosauridae und Hadrosauridae von dieser leichten Erholung betroffen waren; der Rückgang der Ceratopsia war von vornherein geringer ausgeprägt; sie blieben im Maastricht von vornherein auf einem höheren Niveau.

Die Studie kombinierte fossile Nachweise von Dinosauriern mit Modellationen von Klima und Umweltbedingungen vom frühen Campan bis ins frühe Paläozän (Dan). In den Gebieten, in denen sich heute Fundstellen finden, nahmen die für Dinosaurier geeigneten Habitate vom Campan zum Maastricht ab; Ursache sind der Aufstieg der Vorläufer der Rocky Mountains; die Regression des Meeresspiegels reduzierte regionale Endemismen (also Isolation), was die Artbildungsrate reduzierte. Im Campan hatten Dinosaurier bessere Erhaltungschancen, weil ihre bevorzugten Habitate mit Regionen hoher Sedimentationsraten zusammenfielen. Die Habitatqualität selbst verschlechterte sich zwischen Campan und Maastricht nicht (abgesehen von gewissen regionalen Verschiebungen, die sich aber ausgleichen, wenn man Nordamerika als Ganzes betrachtet), wohl aber die taphonomischen Bedingungen. Im oberen Maastricht nahmen die für Dinosaurier geeigneten Habitate sogar zu, parallel zu einem leichten Anstieg der im Fossilnachweis erkennbaren Diversität und Disparität (eine solche Zunahme von Diversität und Disparität zwischen spätem Campan und Maastricht wurde auch für Europa und Asien berichtet).

Die tatsächliche Diversität der Dinosaurier Nordamerikas dürfte daher im Maastricht insgesamt gesehen unterrepräsentiert sein (verglichen mit dem M-/O-Campan); der scheinbare Rückgang beruht auf Sampling Bias und nicht auf klimatischen Verschlechterungen. Es gibt damit keinen Hinweis auf einen langfristigen Trend im Rückgang der Dinosaurier-Diversität in der späten Oberkreide (Campan/Maastricht) in Nordamerika (als Gesamtregion) im Rahmen der zeitlichen Auflösung der Studie (wohl aber regionale Verschiebungen innerhalb Nordamerikas). Die zeitliche Auflösung reichte allerdings nicht aus, um eventuelle klimatische Effekte in der Endphase des Maastricht (nach Beginn des Ausbruchs der Deccan Traps) aufzudecken; jedenfalls wurden solche nicht diskutiert (die Auflösung des Maastricht erfolgte nur in Unter- und Obermaastricht). Es geht eher um den Gesamttrend seit dem Campan, nicht um die feine Auflösung innerhalb der letzten Jahrhunderttausende unmittelbar vor der KTG.

Abgesehen von den mit dem KT-Impakt verbundenen Störungen sind die Habitatbedingungen über die KTG hinweg etwa konstant geblieben und es gibt keinerlei Anlass davon auszugehen, dass die Dinosaurier auch ohne KT-Impakt in Nordamerika allein aus klimatischen Gründen ausgestorben wären. Hätten sie die Krisenzeit nach dem KT-Impakt, deren Dauer sehr unterschiedlich (von < 10 bis > 10000 J, sogar bis 0,3 MA) angegeben wird, überlebt, hätten sie anschließend ausreichend Habitat und Gelegenheit zur Verfügung gehabt, um sich wieder zu erholen; dies gilt sowohl für Tyrannosauridae wie für Hadrosaurier und Ceratopsia. Dieses nun freie Habitat wurde dann von Säugern und neornithinen Vögeln gefüllt. **Ohne den KT-Impakt wären die Dinosaurier Nordamerikas somit nicht ausgestorben** (Nat. Comm. 10: 1091).

Landvertebraten: in Montana überlebten 16 von 19 Schildkröten-Arten die KTG. Studien in New Jersey und Alabama ergaben, daß nur 36 % des gesamten Artenbestandes verschwand. So überlebten 8 von 12 Amphibiengattungen, 16 von 18 Schildkrötengatt., 3 von 4 Krokodilgatt. und 16 von 24 Säugergatt. (westl. Nordamerika). Die Befunde sprechen für ein langsames, schrittweises Aussterben.

Ammoniten: viele Arten erloschen direkt an der iridiumreichen Tonschicht (deren Entstehungsdauer sehr unterschiedlich eingeschätzt wird: 50, 1000, evtl. 10000 J.), wohl infolge des

Zusammenbruchs mariner Nahrungsketten. Kurz vor der KTG soll die Diversität der Ammoniten sogar noch einmal zugenommen haben (wegen der Regression infolge von Isolationsphänomenen?). Auch für die Ammoniten Montanas wurde die plötzliche Extinktion an der KTG nachgewiesen. Dass in Nordspanien die letzten Ammoniten ca. 20 cm unter der KTG vorkamen, entpuppte sich als lokales Phänomen; heute ist unstrittig, dass die Ammoniten direkt an der KTG ausstarben.

Eine Studie in der Westthethys an 28 Ammonitenarten ergab:

- a) eine erhöhte Hintergrund-Extinktion von 6 Ammonitenarten in den letzten 2 MA des Maastricht
- b) eine Extinktion von 9 Arten kurz vor der KTG im zeitl. Zusammenhang mit einer Regression (ca. 10000 bis 20000 J. vor der KTG)
- c) 12 Arten verschwinden nach einer statistischen Analyse zur Elimination des Signor-Lipps-Effekts unmittelbar an der KTG (letzter Fossilfund < 10 cm unterhalb der KTG)
- d) weitere Arten verschwinden in einer Dokumentationslücke zwischen b) und c) (1,5 bis 3 m unter der KTG).

Das Verschwinden der Ammoniten wird mit dem Auslösen von Planktonorganismen erklärt; die Ammoniten produzierten massenhaft Eier mit winzigen planktonischen Schlüpflingen; letztere dürften dem allgemeinen Planktonsterben zum Opfer gefallen sein. *Nautilus* produziert dagegen nur recht wenige, aber große und sehr dotterreiche Eier, die allein schon aufgrund ihrer Größe nicht zum Schweben geeignet waren und daher vom Planktonsterben nicht erfasst wurden; Ammoniten sind demnach nicht durch Nahrungsmangel ausgestorben, sondern ihnen wurde die Fortpflanzung durch planktonische Eier zum Verhängnis (THENIUS 2000).

Rudisten erreichten ihr Diversitätsmaximum vor 75 MA und erfuhren ab etwa 70 MA einen kontinuierlichen Rückgang; die letzten Rudisten lebten 0,5 MA vor der KTG. Ursächlich für den Rückgang ist die Meeresregression der obersten Kreide, die dazu führte, daß die Flachmeerareale, die von den Rudisten besiedelt waren, trocken fielen. Auch das Aussterben der **Inoceramen** erfolgte graduell; Erlöschen 1,5 MA vor der KTG offenbar aufgrund der mittelmaastrichtischen Regression (Grenze U/O-Maastricht); nur eine Inoceramenart, *Tenuipteria argentea*, überlebt bis unmittelbar zur KTG. Befunde an Süßwasservernussmuscheln Montanas sprechen dagegen für eine plötzliche Extinktion an der KTG.

Seeigel: zahlreiche Linien der Seeigel gingen unabhängig voneinander im Laufe des Maastricht zu nonplanktotrophischer Entwicklung über, was dafür spricht, daß sich bereits im Maastricht die Überlebensbedingungen für planktonabhängige Larven verschlechterten. Hohe Aussterberaten setzten sich auch bis in das Danian fort, verbunden mit einer plötzlichen Größenabnahme der Überlebenden an der KTG: fast alle Seeigel des Dan sind erheblich kleiner als ihre Vorfahren aus dem Maastricht (und zwar bis in die zweite Hälfte des Dan hinein). Von 250 Seeigelarten aus 115 Gatt. des Maastricht sind 92 definitiv noch im obersten Maastricht nachweisbar; 36 % von ihnen sind nach der KTG nicht mehr dokumentiert. Von den 55 Gatt., die zu Beginn des Dan noch vorhanden sind, verschwinden weitere 26 % im Laufe des Dan.

Untersuchungen von **Pollenkörnern, planktonischen Algen und Foraminiferen** sprechen mal für eine schnelle Masseneextinktion, mal für ein schrittweises, mehrstufiges Aussterben. Schon vor der KTG erscheinen im tierischen Plankton zunehmend Vertreter abnormer Form und zwergenhafter Größe, besonders in den Schichten direkt unterhalb des Grenztons. Auch das Plankton befand sich also schon vor der KTG in einer Krise, planktonische Foraminiferen und Kalkalgen zeigen ein unterschiedliches Auf und Ab von Dezimierung und Erholung. Die erste

Phase des Massensterbens soll danach 0,3 MA vor der KTG einsetzen, ein weiteres Massensterben 50000 J. vor der KTG (Klimaänderung aufgrund eines katastrophalen Ereignisses?). Noch 0,5 MA nach der KTG war die Produktivität der marinen Mikroorganismen deutlich verringert.

Studien an tunesischen **Foraminiferen** (von vier Forschern unabhängig ohne Kenntnis der stratigraphischen Zuordnung bestimmt) ergaben jedoch, daß alle maastrichtschen Arten bis zur KTG überlebten und mindestens die Hälfte aller Arten dann an der KTG plötzlich verschwand. In New Jersey verschwanden bestimmte Mikrofossilgruppen direkt oberhalb der 6 cm dicken Impakt-Debris-Schicht, so daß der zeitliche Bezug zwischen Impakt und marinen planktonischen Extinktionen gesichert ist; tertiärtypische Arten setzen erst Jahrtausende über der Debris-Schicht ein.

Andererseits gibt es auch Studien, dass das Plankton bereits 4 MA vor der KTG von einer ganzen Reihe dramatischer Aussterbeereignisse betroffen war. Da Plankton in den oberen, sonnendurchfluteten Schichten der Meere lebt, reagiert die Planktonmenge sehr sensibel auf Umweltveränderungen. So erfolgte in einer anderen Studie aus Tunesien (El Kef) eine schrittweise Extinktion von Foraminiferen schon vor der iridiumreichen Schicht (=KTG), wobei die Prä-KTG-Extinktion evtl. mit vulkanischen Ursachen in Verbindung gebracht werden könnte.

Zusammenfassung:

Abhängig von Tier- und Pflanzengruppe und Fundort gibt es mal Anzeichen für eine graduelle Extinktion seit einigen MA vor der KTG (z.T. mit Erlöschen bereits vor der KTG), z.T. für ein plötzliches Aussterben an der KTG:

Dinosaurier, Badlands: plötzliche Totalextinktion ohne Überlebende.

Rudisten (kombinierte Ergebnisse weltweit): graduelle Abnahme seit 4 MA, Aussterben ca. 0,5 MA vor KTG

Inoceramen: wie Rudisten, Aussterben 2 MA vor der KTG, 1 Art überlebt bis KTG

Ammoniten: plötzliches Aussterben direkt an der KTG

Seeigel: verschlechterte Ernährungsbedingungen für Larven bereits während des Maastricht, daher Abkehr von planktotrophischer Larvalentwicklung schon im Maastricht. Hohe Aussterberaten und verminderte Körpergröße bis weit ins Dan hinein.

Süßwasservenusmuscheln Montanas: plötzliches Aussterben an der KTG

Foraminiferen: divergierende Ergebnisse, z.T. oszillierendes Verhalten bereits vor der KTG, z.T. Befunde einer plötzlichen Massenextinktion direkt an der KTG (u.a. New Jersey)

Nanoplankton, Dinoflagellaten: plötzliches Aussterben an der KTG (New Jersey)

Pflanzen (Nord Dakota): plötzliches Aussterben an der KTG

Pflanzen (Kanada): graduelle Abnahme ab 5 MA vor der KTG, beschleunigt ab 0,4 MA; betroffen waren besonders Angiospermen, die auf Insektenbestäubung angewiesen sind (Grundlage der Studie waren Farne, Nacktsamer und Angiospermen)

Sporen und Pollen (Badlands): graduelle Abnahme: 114 Arten einige MA vor der KTG, 84 unmittelbar vor der KTG, 64 unmittelbar nach der KTG.

Marine Vertebraten im nördlichen Golf von Mexiko (Alabama, ca. 500 km nördlich des Kraters; 89 Arten/71 Gattungen Knorpelfische, Knochenfische, Meeresreptilien: Mosasaurier, Plesiosaurier, Meeresschildkröten; 8275 Fossilien) über die letzten 20 MA der Kreide (86 – 66 MA; oberes Santon bis KTG): zwei Extinktionsereignisse; einer im Mittelcampan (77 MA) und

einer am Ende des Maastricht (66 MA). Mangels entsprechender weltweiter Datensätze kann nicht entschieden werden, ob es sich um ein lokales oder weltweites Phänomen handelt. Da die meisten kretazischen Wirbeltiere im Golf von Mexiko schon vor der KTG verschwunden waren, kann die KT-Extinktion nicht als das gravierendste Ereignis für diese konkrete Lebensgemeinschaft betrachtet werden. Ichthyodectiformes und Plesiosaurier erloschen in der Region schon im U-Maastricht, Mosasaurier gingen an der Campan-Maastricht-Grenze deutlich zurück, erreichten aber noch in geringer Diversität die KTG. Die Diversität der Lamniformes und Testudines nahm im M-Campan stark ab. Die KTG überlebten zwei Arten von *Enchodus* sowie *Cretalamna* (Dead Clade Walking), während die letzten Mosasaurierarten und Protostegidae an der KTG erloschen.

Insgesamt erloschen 88 von 90 Wirbeltierarten innerhalb des 20-MA-Zeitraumes (12 verschwanden im oberen Maastricht, wahrscheinlich an der KTG). Relativ gesehen waren die Knorpelfische von der KTG am stärksten betroffen, stärker als Knochenfische und Meeresreptilien. Im Mittelcampan waren dagegen die beiden Fischgruppen stärker betroffen als die Reptilien, ganz besonders die Knochenfische, während Meeresreptilien wie Mosasaurier, Plesiosaurier und Meeresschildkröten erst im O-Campan und U-Maastricht aus dem Golf weitgehend (Mosasaurier, Schildkröten) oder komplett (Plesiosauria) aus dem Golf von Mexiko verschwanden.

Eine mittelcampanische Krise wurde auch schon für Ammoniten, Gastropoden, Inoceramen und Rudisten berichtet. Bei der aktuellen Datenlage bleibt es aber unklar, ob die Mittelcampan-Krise die marinen Wirbeltiere weltweit oder nur lokal betraf. Ebenso unklar sind die Gründe für die Mittelcampan-Krise, z.B. weltweite Regression, Veränderungen im Plankton, marine Anoxie, Übersäuerung des Ozean?. Im nördlichen Golf von Mexiko kam es bekanntermaßen zu mehreren Regressionen. Außerdem erfolgte in Zentral-Alabama ein relativ großer Impakt, der auf das U- bis M-Campan datiert wird (Wetumpka Krater, 7,6 km Durchmesser) (Sci. Rep. 10: 4169).

Auswirkungen auf die aktuelle Fauna: Untersuchungen an **Flachwassermuscheln** (aus 73 Familien und 854 Gattungen/Untergattungen) ergaben, dass die Rate der Entstehung neuer Gattungen nach der KTG dauerhaft (bis heute) deutlich anstieg, besonders stark in den ersten 15 MA nach der KTG, aber auch danach –etwas abgeschwächt – anhaltend (0,029 Gattungen/1 MA und Linie im Känozoikum, 0,015/1 MA vor der KTG; in den ersten 15 MA nach der KTG sogar vierfach im Vergleich zur Zeit vor der KTG). Der Anstieg war im tropischen und subtropischen Bereich stärker ausgeprägt als in den polnahen Gebieten (wo er aber ebenfalls nachweisbar ist), was dazu passt, dass neue Gattungen typischerweise in warmen Meeren entstehen und dann polwärts wandern (während das Ausmaß der Extinktion an der KTG breitenunabhängig war). Von den 632 Gattungen finden sich 32 % ausschließlich in tropischen oder warm-gemäßigten Provinzen; in der Kreide (bei N = 73 Gattungen) lag diese Quote nur bei 14 %. Aber schon im Ordovizium ließ sich ein Breitengradient nachweisen.

Der Grund für die anhaltend erhöhte Neubildung von Gattungen nach der KTG ist unklar (Beseitigung von Konkurrenten oder Beutegreifern an der KTG? Oder die Diversifikation von Schalen anbohrenden Beutegreifern nach der KTG könnte die Entstehung neuer Arten und Gattungen bei ihren Beutetieren – den Muscheln - beschleunigt haben) (Sci. 323, 720 + 767)

III. Florenwechsel bei den Landpflanzen

Im westl. Nordamerika wurde die oberkreidetytische Angiospermenvegetation ganz abrupt abgelöst von einer vorwiegend aus Farnen bestehenden Flora, verbunden mit hohen Niederschlagsraten. Viele Angiospermen der Kreide verschwanden zunächst ganz, nur einige blieben erhalten. Es kam dann allmählich zur Restitution der Angiospermenvorherrschaft, allerdings mit verändertem Artenspektrum. Äquivalente Befunde liegen aus Japan vor. Unmittelbar über der Grenzschrift kommt es in Nordamerika und Japan zu einem "Farn-Peak"; an einer Stelle wurde der "Farn-Peak" dagegen unterhalb der Ir-Anomalie gefunden. Die doppelte Anomalie am Teapot Dome (s.u.) könnte dieses Phänomen erklären (2. Impakt?).

In Kanada begann aufgrund von Pollenanalysen von 300 Farnen, Nacktsamern und Blütenpflanzen das Massensterben bereits 5 MA vor der KTG und beschleunigte sich 0,4 MA vor der KTG, wobei insbesondere jene Blütenpflanzen betroffen waren, die auf Insektenbestäubung angewiesen waren. In Norddakota verschwanden unmittelbar an der KTG 30 % der Angiospermenpollenarten und 79 % der Arten der Megafloora, wobei zwei kleinere lokale Extinktionen jedoch bereits vor der KTG zu verzeichnen sind. Daneben gibt es Anzeichen, daß es vor der KTG zunächst noch zu einer Erwärmung kam, da in dieser Region thermophile Pflanzen von Süden her einwanderten. Es erfolgte dann in dieser Gegend ein drastischer, plötzlicher Übergang von der Megafloora des Maastricht zur typischen paläozänen Megafloora.

Eine Studie mit 22000 Fossilien aus 353 Arten von 161 Lokalitäten aus dem Williston Becken Norddakotas bestätigt eine plötzliche Extinktion an der KTG, aber mit niedrigeren Extinktionsraten als bisher angenommen. In der obersten Kreide veränderte sich die Flora allmählich-dynamisch; die KTG führte zu einem scharfen Bruch, im Paläozän blieb die Florenzusammensetzung dann fast konstant. Fast alle zuvor dominierenden Arten erloschen an der KTG, der Artenreichtum reduzierte sich. Nur 29 von 130 Arten aus der O-Kreide, die in mehr als einem einzigen stratigraphischen Niveau der O-Kreide vorkamen, überlebten die KTG, und nur 11 Arten (die in mehr als einem einzigen stratigraph. Niveau des Paläozäns vertreten sind) erschienen neu im Paläozän. Die paläozänen Floren wurden dominiert von Überlebenden aus der O-Kreide (wobei diese Taxa in der O-Kreide allerdings noch eine untergeordnete Rolle gespielt hatten). Als KTG-Opfer wurden nur jene Taxa gewertet, die noch in den letzten 5 m vor der KTG (5 m entspricht etwa 70.000 J) vorkamen; viele ausgestorbene Taxa fanden sich in den letzten 5 – 3 m unter der KTG zum letzten Mal. Die stratigraphische Auflösung der Megafossilnachweise reicht aber nicht aus, um festzulegen, welche Taxa direkt an der KTG erloschen sind und welche schon davor ausstarben; hierfür müssen palynologische Daten (Sporen, Pollen) herangezogen werden, die eine massive Extinktion direkt im Impakthorizont belegen. Auf der Basis der Megafossilien berechnet sich die Extinktionsrate an der KTG auf maximal 57 % (oder weniger; es wird dabei unterstellt, alle Taxa, die sich zum letzten Mal innerhalb der letzten 5 m unterhalb der KTG finden, seien an der KTG ausgestorben, was die KTG-Extinktion möglicherweise leicht überschätzt), auf der Basis der Sporen und Pollen (die eine bessere stratigraphische, aber gröbere taxonomische Auflösung bieten als die Megafloren) mindestens 30 %. Selbst der Maximalwert von 57 % liegt unter den bisher für Megafloren berichteten Extinktionsquoten (s.o.); frühere Studien umfassten aber ein längeres Zeitintervall hinab in die Kreide, das auch noch die Phase global wärmeren Klimas einschloss, und konnten den gradualistischen Turnover unterhalb der KTG weniger gut auflösen (Paleobiol., Sommer 2004).

Befunde des **Seerosenteiches Teapot Dome** (Wyoming): Der ca. 2 m tiefe Teich war bewachsen mit *Paranymphaea* (entspricht etwa der rez. *Nuphar*) und *Nelumbites* (rez. *Nelumbo*, Lotus). Die Pflanzen starben plötzlich ab, aufgrund des Stadiums der Blütenentwicklung im rezenten

Vergleich Anfang Juni, und weisen Frostspuren auf; unmittelbar über den gefrorenen Blättern wurden große Mikrotektite und geschockte Quarze abgelagert.

Stadien am Teapot Dome:

- 1) 19 Grad Durchschnitts-Temperatur, Vegetationsstadium Anfang Juni (*Paranymphaea* blühend und fruchtbildend, Lotus im Knospenstadium).
Erster Impakt, erste Ablagerung von Mikrotektiten.
- 2) Innerhalb weniger Tage fällt D-Temp. auf - 5 bis - 10 Grad; der Teich friert zu, die Wasserpflanzen sterben, ihre Blätter zeigen fossile Frosterscheinungen; einige Pflanzen fallen in die Winterruhe zurück. Da der Teich zugefroren ist, findet keine weitere Ablagerung statt; Impaktdebris lagert sich auf dem Eis ab.
- 3) Die D-Temp. steigt auf > 0 Grad, das Eis schmilzt; Regen. Auf dem Grund des Teiches lagert sich jetzt Falloutdebris ab, Bäche tragen weiteres Sediment - vorwiegend Debris - und Reste von Landpflanzen ein. Eine Farnart sproßt neu aus.
- 4) Die D-Temp. erreicht jetzt 20 Grad; weiterhin wird Fallout-Debris in den Teich gespült, eine Farnart erreicht das Stadium der Sporenbildung, einige Landpflanzen beenden die Winterruhe und beginnen zu blühen. Die D-Temp. steigt schließlich auf 25 - 30 Grad, Pollen und Sporen werden sedimentiert zusammen mit eingespültem Debris: sie lagern sich als dünne Schicht auf den *Nelumbites*-Blättern ab; die Schichten härten in der Sonne aus. Iridiumanreicherung in den Stufen 3 und 4.
- 5) Es treffen erneut Mikrotektite und stoßwellenmetamorphe Quarze ein (2. Impakt); weitere (bereits verweste) Blätter lagern sich ab. Weitere Pflanzen beginnen zu blühen.
- 6) Geringe Sedimentation, der organische Debris am Teichgrund wird verfestigt und bildet C-reiches Sediment
- 7) Feiner Debris des 2. Impakt fällt in den Teich bzw. wird eingewaschen. D-Temp. um 30 Grad. Pflanzenblüte hält weiter an.

Nach diesen Daten dauerte der Impaktwinter 1 - 2 Monate, der zweite Impakt erfolgte ca. 8 Wochen nach dem ersten. Dieses Szenario erklärt auch die unterschiedlichen Einflüsse des 1. Impaktes auf die verschiedenen Floren: in hohen Breiten der Südhalbkugel war der Einfluß gering, da sich die Floren bereits im Winter befanden. Im Raton Becken waren blattabwerfende Pflanzen selten, die Persistenz des Farn-Peaks über der Impaktschicht beweist hier eine langanhaltende Dominanz der Farne, da die immergrünen Angiospermen sich nur langsam erholten (und blattabwerfende Formen, die mit der Situation besser fertig würden, kaum vorhanden waren). In Alberta dagegen dominierten die blattabwerfenden Pflanzen in der Oberkreide, viele überlebten daher und dominierten dann gemeinsam mit den Farnen. Eventuell hatte der Treibhauseffekt viel größere Auswirkungen auf die Landpflanzen als der Impaktwinter (Nat. 352: 420). Allerdings gibt es auch Auffassungen, dass die vermeintlichen Frostspuren der Pflanzenkutikel künstlich im Rahmen des Präparationsprozesses entstanden sind.

Details über den Florenwechsel und den zeitlichen Verlauf (Neuseeland) s. Paläozän.

IV. Beweise für die Impakttheorie

Im Durchschnitt entsteht alle 100 MA ein Meteoritenkrater von 140 km Durchmesser, ca. einmal in 1 MA ein Krater von 25 km Durchmesser. Bis zur Entdeckung und näheren (auch zeitlichen) Korrelation der Yukatan-Impaktstruktur (Chicxulub-Krater) war die Impakttheorie umstritten, da

sich viele Befunde auch mit dem starken Vulkanismus in Indien (wenn auch mit gewissen Schwierigkeiten) prinzipiell erklären ließen. Erst weitere Untersuchungen im Kraterbereich ergaben erdrückende Beweise für einen Impakt; die Rolle des Deccan-Vulkanismus an der Extinktion tritt damit etwas in den Hintergrund:

1. Abnorm hohe Iridiumwerte weltweit an mind. 96 Orten an der KTG (marine, nicht-marine, Land-Ablagerungen, Bohrkerne aus Ozeanböden) nachgewiesen; aber: auch unter und über der KTG über insgesamt ca. 500000 J. kleinere Ir-Maxima; diese kleineren Peaks könnten mit kleineren Impakten oder erhöhtem Eintrag kosmischen Staubs erklärt werden, aber auch vulkanbedingt sein, da unstreitig ist, daß auch bei Vulkanausbrüchen (nachweisbar bis mind. 50 km Entfernung) Ir freigesetzt wird; strittig ist, inwieweit eine erdweite Verteilung vulkanogenen Iridiums möglich ist; immerhin wurde vulkanischer (rez.) Ir-Staub im antarktischen Inlandeis nachgewiesen. Das Vorkommen von Mikrotekiten in der KTG-Ir-Grenzschicht weist aber die Hauptanomalie eindeutig als impaktbedingt aus; zur Diskussion steht nur die Ursache für den allgemein erhöhten Ir-Eintrag schon vor der KTG. Iridium gehört zu den Metallen der Platingruppe; in Meteoriten beträgt sein Gehalt 6,3 ppb, in der Erdkruste nur 0,1 ppb. Dies beruht darauf, dass Iridium als siderophiles (eisenliebendes) Metall zusammen mit den anderen Platinmetallen in den Eisenkern der Erde migrierte, als die Erde in ihrer frühen Phase vollständig flüssig war. Iridium ist ein (einfach nachzuweisender) Indikator für Platinmetalle.
2. Auch andere seltene Metalle (z.B. Osmium) sind an der KTG erhöht; das relative Verhältnis dieser seltenen Metalle (z.B. Ir/Au) untereinander entspricht exakt dem bestimmter Meteoriten (Chondriten Typ 1) und unterscheidet sich von den Verhältnissen, wie man sie im Aerosol im Umkreis von Vulkanen (z.B. Hawaii) findet.
3. Aminosäuren: in den Schichten unmittelbar vor und nach der KTG, alio loco auch in der Grenzschicht, wurden ungewöhnliche Aminosäuren nachgewiesen, wie sie sonst nur aus Meteoriten bekannt und in kohligen Chondriten recht häufig sind. Dass Isovalin razemisch (rechts-, linksdrehend 1 : 1) vorliegt, ist ein sicherer Hinweis auf extraterrestrische Herkunft; Organismen bilden fast nur L-Aminosäuren. Das Mengenverhältnis zwischen Aminosäuren und Ir ist im Vergleich zu kohligen Chondriten zugunsten der Aminosäuren verschoben, so daß die Quelle der Substanzen eher ein Komet (statt Meteorit) sein dürfte, wobei die Aminosäuren mit Kometenstaub auf die Erde gelangt sein sollen; es ist erwiesen, daß Partikel, die kleiner als 0,1 mm sind und organisches Material enthalten, unbeschadet die Erde erreichen. Sie müssen nicht zwangsläufig schon im Kometen vorhanden gewesen sein, sondern könnten auch ggf. erst in der Erdatmosphäre erzeugt worden sein (wofür der große Mengeneintrag sprechen könnte). Vielleicht hat auch ein Kometenschwarm über längere Zeit die Erde mit organ. Substanzen (Aminosäuren oder deren Vorläufern) beimpft. Es könnte aber auch sein, daß die Verbreitung der Aminosäuren bis 1 m unter und über der KTG (Stevns Klint, Dänemark) auf Diffusion beruht: in Kanada sind sie direkt in der Grenzschicht vertreten. Vielleicht handelte es sich auch um einen einzelnen zerfallenden Kometen, aus dem eine Zeitlang Staub in die Erdatmosphäre abgegeben wurde, bis irgendwann ein größeres Stück einschlug und die KTG repräsentierte.

Jedenfalls favorisieren die Aminosäuren einen Kometen als Urheber der Katastrophe, der im Weltraum zerbrochen ist, wobei die einzelnen Bruchstücke in größeren zeitlichen Abständen auf die Erde stürzten (mit dem größten Stück an der KTG), oder aber einen Schauer von Kometen unterschiedlicher Größe, die aus der Oortschen

Wolke weit jenseits der Plutobahn stammen sollen und vielleicht durch einen vorbeiziehenden Stern ins Innere des Sonnensystems abgelenkt wurden (sehr hypothetisch).

Es wurde ein 32-MA-Zyklus postuliert, bei dem ein unbekannter Begleitstern der Sonne diese alle 32 MA einmal umkreise und dabei durch seine Gravitationswirkung die Kometenumlaufbahnen am äußeren Rand des Sonnensystems störe und 1 MA lang einen Kometensturm ins Innere des Sonnensystems auslöse.

Kontra: ein solcher Begleiter ist bisher nicht gefunden worden. Neuere Untersuchungen vermeintlicher Krater und Datierungen von Extinktionen ergaben außerdem, daß die postulierte Regelmäßigkeit offenbar doch nicht bestehe.

Andererseits wurde auch für den Vulkanismus zumindest der letzten 250 MA eine gewisse Repetitivität nachgewiesen, die mit bestimmten geothermischen Zyklen des Erdmantels zusammenhängen soll.

- 4) Die Mikrotektite, die exakt an der KTG nachgewiesen wurden, entstanden durch das Erkalten aufgeschmolzener Sedimente. Prinzipiell könnte zwar auch ein Vulkan derartige Mikrotektite produzieren; die bei Beloc*/Haiti gefundenen Tektite sind jedoch vollkommen frei von kleinen Kristallen, freiem Gas und Wasser; vulkanische Gläser sind stets gashaltig, da die Eruptionen durch Gasdruck ausgelöst werden. Die Zusammensetzung der Beloc-Tektite ist also ein ganz wichtiges Indiz für Impaktogenität.

*Profil von Beloc:

1. unterste Schicht: Mikrotektit-Lage (50 cm) mit zwei Bändern von Mikrotektiten; diese entstanden während des Impaktes aus geschmolzenem Gestein, das in die Atmosphäre geschleudert und über die gesamte Karibik verstreut wurde
2. mittlere Schicht: 20 cm dicke Tsunami-Lage aus Mergeln und Tonen mit großen Kalksteinklasten; da die Mikrotektite schneller durch die Luft flogen, als sich der Tsunami ausbreitete, erreichte der Tsunami die verschiedenen Gegenden später; er wühlte Kalk und andere Sedimente auf
3. obere Schicht: dünnes Tonbändchen mit Iridium und geschockten Quarzen; mehrere Stunden bis Tage nach dem Impakt fielen das Ir-haltige Material und feiner Staub aus der Atmosphäre auf den Boden, also zeitlich deutlich getrennt von den schwereren Mikrotektiten der Schicht 1
danach: Ablagerung von normalem Kalk wie vor dem Impakt

Die o.g. Dreiteilung findet sich in allen Grenzprofilen, die Tsunami-Ablagerungen entfallen allerdings außerhalb der Proto-Karibik (BENTON 2007).

- 5) Die Stoßwellenmetamorphose an Quarzkristallen wurde ebenfalls sowohl für die Impakt- wie für die Vulkanhypothese interpretiert; sie ist sonst nur in Meteoritenkratern, Atomtestgebieten und bei künstlich erzeugten Extremdrücken nachweisbar. (geschockte Quarzkristalle: Quarzkörnchen, die kreuz und quer von Linien durchzogen sind, die durch Schockwellen beim Impakt entstanden)
- 6) Außerhalb von Nordamerika werden häufig kleine Kügelchen mit feinen Kristallen gefunden: die Hälfte des durch den Impakt emporgeschleuderten Gesteins könnte in geschmolzener Form hochgewirbelt worden sein und dann bei Abkühlung diese Tektite gebildet haben: die Portion mit der höheren Energie hätte die Glaskügelchen mit kleinen Kristallen gebildet, die der Zusammensetzung nach auch einen erheblichen Anteil extraterrestrischen Materials aufweisen (Mikrokrystite - zu unterscheiden von den Tektiten - mit einem hohen Anteil siderophiler Elemente; ihre Verteilung erfolgte auch auf der kontralateralen Hemisphäre).
- 7) Einschlagskrater im Bereich der Yukatanhalbinsel (Golf von Mexiko); in Iowa unter

glazialen Geschieben ein vielleicht in diese Zeit fallender zusätzlicher Krater in quarzhaltigem Grundgestein (Stoßwellenmetamorphose!, 32 km Durchmesser; reicht für das Massensterben nicht aus, aber Hinweis auf Multi-Impakt-Theorie). Eine genaue Altersbestimmung des 176 km messenden Yukatankraters wurde 1992 möglich: Glaskügelchen, die in den Ir-reichen Schichten auf Haiti gefunden wurden, wurden mit modernsten Methoden auf $65,06 \pm 0,18$ MA bestimmt, der Krater auf $64,98 \pm 0,06$ MA. Der Asteroid, der einen Krater dieser Größe verursachte, muß einen Durchmesser von ca. 10 km gehabt haben. Der Einschlagskrater liegt heute zur Hälfte unter dem Festland und zur Hälfte unter dem Meer, wo er von einer > 1 km dicken Kalksteinschicht bedeckt ist.

- [8] Hoher Rußgehalt der KT-Grenzschicht (0,5 %): etwa die Hälfte des heutigen Waldbestandes müßte verbrennen, um diese Rußmengen zu erklären; im Rahmen des Impaktes wurde weit emporgeschleudertes Material (fremdes und irdisches) beim Wiedereintritt in die Atmosphäre bis zur Weißglut erhitzt und reichte aus, überall auf der Erde Feuersbrünste auszulösen. So vermutet man, dass die heißen Kügelchen, zu denen die verdampften Gesteine aus dem Einschlagsgebiet kondensierten, beim Herabfallen auf die Erde die Waldbrände auslösten (die Wälder fingen Feuer, als die heißen Kügelchen die Atmosphäre erhitzen); für die Entflammung sind Temperaturen von 600 bis 1000 Grad erforderlich. Allerdings wurde weltweit nirgends Holzkohle in der KT-Schicht gefunden; Holzkohle ist aber ein spezifischerer Nachweis für Waldbrände als Ruß. Insofern werden die angeblichen globalen Waldbrände mangels Holzkohlenachweis auch infrage gestellt. Auch neue Untersuchungen in Nordamerika (PNAS 106, 4112) belegen die Seltenheit von Holzkohle; die meisten Pflanzenreste sind unverkohlt. Detaillierte Untersuchungen der Kohlenwasserstoff-Chemofossilien der KTG belegen, dass diese von der Kompostierung von Kohlenwasserstoffen an der KTG, nicht aber unmittelbar von lebender Pflanzenmasse stammen. **Waldbrände spielten daher entgegen früherer Annahmen keine oder keine bedeutende Rolle**].
- 9) Lösungsmuster im Kalkstein unmittelbar nach dem Massensterben weisen auf saures Wasser hin; die üblicherweise oxidierenden Gewässer sollen kurzfristig in reduzierende umgewandelt worden sein, ggf. als Folge der massenhaften Verwesung von Meeresorganismen. Die Azidität der Weltmeere änderte sich um die KTG herum mehrfach (auch mit längerfristigem, unterbrochenem Vulkanismus erklärbar, der viel Schwefelsäure freisetzte).
- 10) Der Strontiumgehalt des Meerwassers (gemessen an Foraminiferenschalen) erhöhte sich bereits 2,3 bis 1,5 MA vor der KTG allmählich (zeitlich parallel zum Rückgang der Rudisten und Inoceramen: verstärkte Erosion und fluviatiler Sr-Eintrag infolge der Regression), erreichte bereits ca. 0,5 MA vor der KTG ein Plateau mit einem statistisch nicht gesicherten kleinen Anstieg direkt an der KTG. Der erhöhte Sr-Eintrag könnte aber auch vulkanogen bedingt sein (säurehaltiger Regen), die plötzliche, statistisch aber nicht gesicherte kleine Sr-Erhöhung direkt an der KTG das Resultat plötzlichen starken Vulkanismus oder aber des Impaktes (Salpetersäureregen). Insgesamt ist der Zeitverlauf des Sr-Eintrages aber in Konsens mit einem ca. 2 MA vor der KTG einsetzenden starken, intermittierenden Vulkanismus (die Deccan-Traps weisen Maxima um 400000 J, 200000 J vor der KTG und 50000 und 300000 J nach der KTG auf), kann aber auch auf klimatischen Veränderungen und Regressionen beruhen.
- 11) 3 mm großes, Ni- und Ir-reiches Meteoritenbruchstück in marinen Sedimenten des

Nordpazifiks unmittelbar an der Basis der 10 cm dicken Debris-Schicht. Die große Entfernung zum Impaktort ist damit erklärlich, daß (wie Untersuchungen von Asymmetrien im Einschlagskrater ergaben) der Impakt in einem flachen Winkel von ca. 30 Grad von SE kam. Die metallische Zusammensetzung spricht für einen Asteroiden und gegen einen Kometen; Asteroiden haben eine niedrigere Impaktgeschwindigkeit als Kometen. Es soll sich um einen kohligen Chondriten (C-reichen Planetoiden) handeln, was auch durch Chromisotopmessungen von Stevns Klint/Dänemark bestätigt wird.

Nach Studien von Planetologen soll der KT-Impaktor mit > 90 % Wahrscheinlichkeit zur Baptistina-Familie (benannt nach dem 40 km großen Asteroiden Baptistina) gehören, die vor 160 MA durch die nahezu frontale Kollision zweier Asteroiden von 170 und 60 km Durchmesser mit 11000 km/h im Asteroidengürtel entstanden ist, wobei ca. 140000 Fragmente von > 1 km Durchmesser resultierten (Baptistina ist mit 40 km das größte Fragment). Die Bruchstücke aus solchen Kollisionen im Asteroidengürtel können durch den kombinierten Einfluss der Schwerkraft von Mars und Jupiter auf einen Kollisionskurs mit der Erde gelangen. Berechnungen ergaben, dass der Transfer von der ursprünglichen Umlaufbahn des KT-Impaktors bis zur Kollision mit der Erde 95 MA benötigte. Etwa alle 100 MA soll auf diese Weise die Erde von einem Kleinplanetenfragment der 10-km-Klasse getroffen werden (allerdings ereigneten sich 30 MA nach der KTG noch zwei weitere große Impakte: Popigee/Sibirien und Chesapeake Bay/Ostküste der USA, 100 bzw. 85 km Krater-Durchmesser). Die Kollision im Asteroidengürtel vor 160 MA könnte die Zunahme der Impakthäufigkeit im inneren Sonnensystem in jüngerer Zeit erklären, z.B. auch auf dem Mond (Tycho-Krater, 87 km) oder auf dem Asteroiden Gaspra. Außerdem gehört Baptistina – wie der KT-Impaktor - zur seltenen Gruppe der kohligen Chondriten (Sci. 317, 1310; Natw. Ru. 12/07, 646).

V. Folgen des Impaktes:

Das aktuelle Szenario geht von einem 12 km großen Impakt (s. Nat. 404, 123) aus, der sich mit 30 km/s bzw. 90000 km/h der Erde von Südosten her näherte und beim Einschlag in das flache tropische Meer (heute Yukatan-Halbinsel) 50000 Kubikkilometer Sedimentgestein freisetzte, wovon ein erheblicher Anteil zu Schwefelsäure und CO₂ verbrannte. Die freigesetzte Energie entspricht 100 Millionen Megatonnen hochexplosiver Substanzen.

1. In die Atmosphäre geschleuderter Staub verdunkelt den Himmel; weltweite Nacht, Störung der Photosynthese, Zerbrecen der Nahrungsketten, Abkühlung. Der „Farnpeak“ nach der KTG könnte das Ergebnis der Vernichtung der Vegetation durch die anhaltende Dunkelheit sein. 100 Kubikkilometer Staub sollen in die obersten Schichten der Atmosphäre geschleudert worden sein.

Da der Einschlag vom Südosten kam, breitete sich in nordwestlicher Richtung – also Richtung USA – eine Schockwelle aus, die unter sich alles Leben sofort auslöschte. Den Norden Nordamerikas erreichte diese aber nicht mehr; es handelte sich um ein lokal begrenztes Phänomen, das nur einen Teil Nordamerikas betraf. Außerdem breiteten sich weltweit Tsunamis von bis zu mehreren hundert Meter Höhe aus. Somit waren Tiere im südöstlichen Nordamerika und in den angrenzenden Küstenregionen bereits Innerhalb der ersten Minuten nach dem Impakt direkt betroffen und ganz oder weitestgehend ausgelöscht; in allen anderen Regionen war die Fauna dagegen erst durch die

mittelbaren Impaktauswirkungen betroffen, konnte sich also noch relativ länger halten – über die ersten Minuten nach dem Impakt hinaus.

2. Weltweite Waldbrände (Rußgehalt der Tonschicht entspricht dem 100-bis 10000-Fachen des normalen Wertes und spricht für einen Rußeintrag von 100000 Megatonnen) aufgrund kurzfristiger starker Erhitzung der Atmosphäre. Wegen der Brände müßte die Atmosphäre das 15-Fache des rez. CO₂-Gehaltes aufgewiesen haben, das 4000-Fache an CO, das 30-Fache an Methan und 7-Fache an NO₂. 20 bis 80 % der Weltbiomasse gingen durch die Feuer verloren. Die Brände wurden (nach einer Hypothese) in den ersten Stunden nach dem Impakt durch eine 50-150fach verstärkte Sonneneinstrahlung ausgelöst. Weitere mögliche Brandursachen s.u. Allerdings werden die vermeintlichen Brände auch infrage gestellt, weil nirgends Holzkohle (als spezifischer Marker für Waldbrände) in der KT-Schicht nachweisbar ist (s. aber unten).
3. Stickstoffdioxidbildung aufgrund der großen Hitze in der Atmosphäre; NO₂ absorbiert Sonnenlicht, trägt zur Verfinsterung bei. Stickoxide greifen das Ozon an, erhöhen die UV-Einstrahlung, führten zur Bildung von Salpetersäure und saurem Regen (s. unten). Außerdem setzten evtl. Waldbrände große Mengen an toxischem Kohlenmonoxid frei (s.o.).
4. Salpeter- und Schwefelsäureregen. Der Salpeterregen hätte einen pH von 1 gehabt und die oberen 75 m der Meerwasserschichten so stark angesäuert, daß alle kalkhaltigen Organismen wie eine Brausetablette aufgelöst würden (bei starkem Vulkanismus steht dagegen Schwefelsäure im Vordergrund, während die Impakthitze Stickoxide entstehen läßt). In flachen, kalkhaltigen Gewässern sowie bei großer Tiefe war dagegen ein Überleben möglich, ebenso für Tiere, die ihre Eier unter der Erde ablegten oder unter der Erde Winterschlaf hielten. Diese Hypothese ist mit den paläontologischen Befunden vereinbar: Nautiliden als Tiefseebewohner überlebten, Ammoniten starben aus. Außerdem erklärt der saure Regen die Änderung des Sr-Eintrages infolge verstärkter Verwitterung der Gesteine auf dem Lande und dadurch einen vermehrten und in der üblichen Isotopenzusammensetzung veränderten Eintrag in die Meere.
Die Berechnungen für den pH-Wert des Regens für mehrere Jahre nach dem Impakt schwanken zwischen 0-1 und 4 (4 entspricht heutigem Regen in Industriegebieten; normal: 5,5).

Speziell im Bereich des Yukatan-Kraters sollen viele S-haltige Gesteine vorhanden gewesen sein mit der Folge eines auch stark schwefelsäurehaltigen Regens, wobei die S-Partikel in der Atmosphäre (im Gegensatz zu aufgewirbeltem Staub oder Ruß, der nur für wenige Wochen oder Tage das Sonnenlicht verdunkelte) über lange Zeit das Sonnenlicht abblockten, da Schwefelsäuretröpfchen viel länger in der Atmosphäre bleiben als Staub oder Ruß. Sie könnten die Erde sogar über Jahre, wahrsch. 10 bis 40 Jahre, in einen Kühlschranks verwandelt haben, Staub und Ruß wären dagegen schon nach einem halben Jahr weitestgehend abgesunken. Der hohe S-Gehalt der Tektite spricht dafür, daß durch den Impakt zwei Zehnerpotenzen mehr Schwefel in die Atmosphäre abgegeben wurden als bei dem Tambora-Vulkan-Ausbruch 1817.

Gegen eine große Bedeutung sauren Regens (der manchmal mit Batteriesäure verglichen wird) spricht allerdings der Umstand, dass die Amphibien, z.B. auch die Frösche, unbeeinträchtigt die KTG überlebten. Amphibien sind aber viel empfindlicher gegenüber

saurem Regen als andere Tiergruppen!

5. Die mittl. Jahrestemp. hätte sich zunächst um 3 bis 5 Grad erniedrigt, danach wäre sie aufgrund des Treibhauseffektes um 5 bis 10 Grad angestiegen, der genaue Temp.-Verlauf ist aber noch unklar. Allein die CO₂-Menge, die aus den Meeressedimenten im Bereich des Yukatan-Kraters freigesetzt wurde, könnte für einen erheblichen Treibhauseffekt ausreichen. Auch saures Meerwasser löst abgelagertes Karbonat auf und setzt daraus CO₂ frei.*

* Auf der Basis der Stomatadichte von Landpflanzen errechnete man einen Basisgehalt von 350 – 500 ppmv CO₂ um die KTG herum mit einem vorübergehenden Anstieg auf mind. 2300 ppmv während der ersten 10000 Jahre nach der KTG. Da eine so große Menge an CO₂ nicht von den Deccan Traps ausgegast worden sein kann, kommt nur die Freisetzung von großen Mengen Kohlenstoff aus Erde und Gestein als direkte Folge des Bolidenimpaktes infrage. Rein rechnerisch führte dieser CO₂-Anstieg zu einer Temperaturerhöhung um 7,5 Grad, allerdings dürften die schwefelhaltigen Aerosole diesen Effekt abgeschwächt haben (PNAS 99, 7836).

Eine andere Studie mit Pflanzenfossilien und paläoklimatischen Daten aus Foraminiferen fand dagegen keine Hinweise auf eine kurzfristige Erwärmung direkt nach der KTG. Vor 66,0 MA erfolgte in Nord Dakota zunächst eine Erwärmung, die ihr Maximum vor 65,8 – 65,6 MA erreichte, gefolgt von einer Abkühlung bei 65,6 MA. Während der Warmphase wanderte eine thermophile Flora ein, die Pflanzendiversität erreichte ihr Maximum, thermophile Foraminiferen breiteten sich nach Norden aus. Pflanzendaten deuten auf eine Persistenz relativ kühler Temperaturen über die KTG hinweg (PNAS 100, 599).

Neuere Studien gehen zunächst von einer kurzzeitigen Abkühlung und dann einer Erwärmung um 10 C für 0,5 - 1,0 MA aus, danach erfolgte ein leichter Temperaturabfall auf Werte, die immer noch über dem obersten Maastricht lagen. Die initiale Abkühlung begünstigte das Überleben von Pflanzen, die in Ruhephasen eintreten. In der Wärmephase war das Klima sehr feucht, initial aufgrund des hohen Wassergehalts der Atmosphäre infolge des Impaktes in den Ozean hinein, später dann aufgrund komplexer Feedbackmechanismen.

Vor allem die Temperaturerhöhung wird nach neueren Vorstellungen mit dem Aussterben der letzten Dinosaurier in Verbindung gebracht. Ob die weltweiten Waldbrände tatsächlich stattgefunden haben, ist fraglich (es fehlt am Nachweis von Holzkohle!), auch der saure Regen kann nicht so dramatisch ausgefallen sein (oder so dramatische Folgen gehabt haben), denn sonst hätten die Amphibien, speziell die empfindlichen Frösche, nicht überlebt; gleiches gilt für den vermeintlichen „nuklearen Winter“, dem auch eher die Amphibien als die Dinosaurier zum Opfer hätten fallen müssen*. Alle vorstehend genannten Aspekte sind somit nicht geeignet, das Aussterben der letzten Dinosaurier zu erklären. Eine dauerhafte Temperaturerhöhung um ca. 8 Grad führt dagegen zu so starken ökologischen Veränderungen (Vegetation, Klima usw.), dass eine rasche Anpassung an derartig dramatisch veränderte Verhältnisse von den Dinosauriern in der erforderlichen kurzen Zeit nicht geleistet werden konnte, und dass die Dinosaurier insofern eher allmählich (und nicht katastrophisch) ausstarben. Es gibt allerdings auch Auffassungen, die schon in den Jahrhunderttausenden vor der KTG von einer solchen Temperaturerhöhung als Folge der Treibhausgase aus dem Deccan-Vulkanismus ausgehen; wenn tatsächlich die Temperatur schon vor der KTG in diesem Ausmaß erhöht war, dann waren die Dinosaurierpopulationen schon bei Eintritt des Impaktes wesentlich stärker geschwächt und extinktionsgefährdet als bisher angenommen!

* einige Frösche können allerdings Temperaturen unter dem Gefrierpunkt des Wassers überleben, indem sie ein „Frostschutzmittel“ produzieren

Im Jahr 2017 wurde errechnet, dass die weltweite Jahresmitteltemperatur um mindestens

26 Grad infolge der Sulfat-Aerosole und aufgewirbelten Staubmengen absank, wobei sie 3 bis 16 Jahre lang unter dem Gefrierpunkt lag; nach mehr als 30 Jahren näherte sie sich dann wieder dem vorherigen Niveau an (Geophys. Res. Lett. 2017).

6. Einen weiteren Faktor bei der Erwärmung spielte die starke Abnahme des Planktons: Plankton produziert Dimethylsulfid (DMS), das Wolkenbildung auslöst; entsprechend des Absterbens von 80 bis 90 % des Planktons verminderte sich die Wolkenbildung, was allein eine Temp.-Steigerung um 6-10 Grad zur Folge hätte. Untersuchungen in Südspanien sprechen für eine Zunahme der Oberflächentemperatur des Meerwassers um 8 Grad (Spanne: 7 – 12 Grad). Dimethylsulfid dient als Kondensationskern für die Wolkenbildung.

Das Maximum der C-Isotop-Anomalie (als Maß für gestörte Bioproduktion) wurde 40000 bis 50000 J nach der KTG erreicht, die Ausgangswerte (wie vor der KTG) erst nach 300000 bis 400000 Jahren. Die Kalkproduktion nahm direkt nach der KTG aufgrund des Absterbens von kalkigem Nannoplankton und Foraminiferen ab und war je nach Untersuchungsort für 0,35 bzw. (naA) 1 MA deutlich reduziert. Gerade kalkschaliges Nannoplankton ist aber der Hauptproduzent von Dimethylsulfid. Die Meereserwärmung soll allerdings im äquatorialen Bereich viel niedriger ausgefallen sein (oder ganz fehlen), der Atlantik und Europa sollen stärker betroffen sein als der Pazifik. Der DMS-Mechanismus könnte in erheblichem Umfang für die Persistenz der reduzierten marinen Bioproduktion für mehrere Jahrhunderttausende (ca. 500000 J) verantwortlich sein. Lichtmangel und saurer Regen waren für die primäre Abtötung des Planktons ursächlich.

7. Eine globale Nickelvergiftung als Folge des Impaktes ist postuliert worden, hierfür fehlen aber jegliche Hinweise (Ni ist in Meteoriten sehr häufig; es ist hochtoxisch, verhindert u.a. die Chlorophyllbildung). Nickel konnte (im Gegensatz zu Ir) aber nicht nachgewiesen werden, noch waren alle Pflanzen und Landwirbeltiere von der Extinktion betroffen, was im Falle globaler Ni-Vergiftung zu unterstellen wäre.
8. Klimatologische Berechnungen ergaben, daß der Asteroidenimpakt zu Windgeschwindigkeiten von bis zu 300 m/s (Orkan der Stärke 12: 33 m/s) ("Hypercane") geführt haben könnte, wobei dieser Hypercane über Jahre angehalten haben könnte (weltweit).
9. Das vermehrte Auftreten von Spurenelementen in der Nahrungskette könnte zu einer Störung der Eibildung geführt haben (erklärt aber nicht die sich allmählich einstellenden Eibildungsstörungen bei Dinosauriern um bzw. oberhalb der KTG in Südfrankreich, die auf hormonale Störungen aufgrund von Stressoren zurückgeführt werden; s. Paläozän).
10. Aufgrund des starken Temperaturabfalls in der unteren Atmosphäre kühlte das Oberflächenwasser stark ab, sank in der Wassersäule nach unten und verdrängte leichteres, da wärmeres Tiefenwasser nach oben. Da dieses reich an Nährstoffen war, löste es extreme Algenblüten aus. Der damit verbundene Sauerstoffverbrauch führte dann zu einem Massensterben in den Ozeanen (z.B. Ammoniten). (Geophys. Res. Lett. 2017)

Neuerdings wird aber die Frage der Verdunkelung durch infolge des Impaktes aufgewirbelte Staubpartikel als unmittelbare Ursache des Aussterbens (durch Unterbindung der Photosynthese)

kontrovers diskutiert. Untersuchungen ergaben, dass die Häufigkeit größerer Debrispartikel mit zunehmender Entfernung vom Impaktort stark abnimmt, und falls der Impaktdebris eine ähnliche Verteilung der Partikelgröße hatte wie vulkanische Aschen, läge nur 1 % des Debris im Submikrometerbereich, und der weltweite Staubschleier wäre zwei bis drei Größenordnungen schwächer als bisher angenommen. Wenn Impaktstaub tatsächlich schwere Extinktionsereignisse triggern würde, müsste es mehrere solcher Ereignisse in den letzten paar hundert MA gegeben haben, da es in dieser Zeit mehrere Impakte vergleichbarer Größe gab. Statt der Staubwolke werden daher vermehrt die globalen Waldbrände als Ursache der Verdunkelung diskutiert. Sie entstehen durch Dampf, der in heißglühenden Tropfen kondensiert, die auf die Erde fallen; ein Impakt von > 10 km könnte genug Dampf produzieren, um die Wälder weltweit in Brand zu stecken, wie sich ja z.B. auch in Neuseeland und Australien und damit an der am weitesten vom Impakt entfernten Stelle Waldbrände an der KTG nachweisen lassen (Sci. 295, 1446) (kontra: Mangel an Holzkohle, s.o.).

Bohrungsdaten an der Impaktstruktur (von oben nach unten):

795 m mächtige postkretazische Sedimente; dann ca. 100 m dicke Lage aus geschmolzenem und dann zu Glas erstarrtem Gestein, durchsetzt mit nicht oder nur teilweise geschmolzenen Trümmern (Impaktit), entstanden aus der zentralen Glutwolke, die nach dem Einschlag in die Atmosphäre aufstieg und dann in sich zusammenbrach; unter dem Impaktit dann Kreidesedimente.

KRING und DURDA (Spektr. Wiss. 2/05, 48) beschreiben folgendes Szenario:

Beim Einschlag zerplatzte der Meteorit, verdampfte ein Stück der Erdkruste und erzeugte eine gigantische Trümmerwolke. Die Glutwolke stieg mit zunehmender Geschwindigkeit aus dem Krater auf und raste durch die Atmosphäre, schwoll auf einen Durchmesser von 100 bis 200 km an, bahnte sich ihren Weg in den Weltraum und expandierte, bis sie die gesamte Erde umhüllte. Einige Trümmerteile sollen dabei bis in halbe Mondentfernung hochgeschleudert worden sein; etwa 10 % oder weniger des Materials entkam dabei der Erdanziehung gänzlich und blieb im Weltraum; das übrige Material fiel dann mit fast der gleichen Energie, mit der es aus dem Krater aufgestiegen war, durch die Atmosphäre auf die Erde zurück, wobei Geschwindigkeiten zwischen 7000 und 40000 km/h erreicht wurden; wie Billionen Meteore erhellten die Partikel den Himmel und erhitzen beim Zurückfallen die Atmosphäre in vielen Gebieten auf mehrere hundert Grad. Dieser Glutregen, der sich über Stunden und Tage erstreckte, dürfte einen Großteil der Vegetation in Brand gesetzt haben, Tiere verendeten wegen der hohen Temperaturen. Damit Pflanzen austrocknen und in Brand geraten, müssen sie mindestens 20 Minuten lang mit 12500 Watt pro qm erhitzt werden; die Hitze dauerte so lange an, dass auch Feuchtpflanzen völlig austrockneten und dann brannten.

Diese Bedingungen wurden einerseits in Kraternähe erreicht, andererseits aber auch auf den Antipoden in Indien, da diese im Brennpunkt des Glutregens lagen. Besonders betroffen vom Glutregen und der Erhitzung der Atmosphäre waren somit das mittlere und südliche Nordamerika, Mittel- und nördliches Südamerika, Afrika, Indien, Südostasien; möglicherweise aber auch Australien, Antarktis, Europa.

Der Ruß und der aufgewirbelte Staub verdunkelten den Himmel, möglicherweise wie eine lichtlose Höhle (unterschiedliche Berechnungen); es dauerte Monate, bis der Schmutz (als „blauer“, aschenreicher Regen wie nach Vulkanausbrüchen) wieder ausgewaschen war. Da die Feuer 10 Billionen Tonnen CO₂, hundert Milliarden Tonnen CO und Methan freigesetzt hatten (dies entspricht der C-Freisetzung durch den Menschen bei heutigen Verbrauchsdaten innerhalb

von 3000 Jahren!), trat ein globaler Treibhauseffekt ein. Giftige Gase (Chlor, Pyrotoxine, Brom), die bei den Bränden freigesetzt wurden, schädigten außerdem die Ozonschicht.

Dass überhaupt viele Arten das Inferno überstehen konnten, hing mit der ungleichen Verteilung des Feuers zusammen; weniger stark betroffen waren der äußerste Norden Europas und Nordamerikas; so nahmen an der KTG im nördlichen Kanada zwar die Gymnospermenpollen drastisch ab, verschwanden aber nicht (wie andernorts) völlig; hier überlebte also ein Teil der Walddecke, auch boten dort Sümpfe oder deren Randgebiete den Tieren und Pflanzen etwas Schutz. Insgesamt erloschen in Nordamerika 51 % der Angiospermenarten, 36 % der Gymnospermen, 25 % der Farne. Farne waren auch die ersten Pflanzen, die die kahlen Flächen wieder besiedelten (wie heute nach Waldbränden), z.T. gemeinsam mit windbestäubenden Blütenpflanzen. Immergrüne Bäume hatten schlechtere Überlebenschancen als laubabwerfende Bäume; windbestäubende Bäume überlebten besser, da sie nicht auf bestäubende Tiere angewiesen waren, da auch die Insektenfauna drastisch dezimiert wurde (in Nord-Dakota lässt sich unmittelbar nach der KTG eine drastische Verminderung des Insektenfraßes an Blättern nachweisen).

An das „Survival-Ökosystem“ aus sehr wenigen Arten (Farnen und ggf. windbestäubenden Blütenpflanzen) schloss sich dann ein „opportunistisches Ökosystem“ an, das aus anderen Farnarten (*Laevigatosporites*) und verschiedenen Arten von Blütenpflanzen bestand, die gemeinsam einen krautigen Bodenbewuchs schufen. Unklar ist, wie lange es dauerte, bis in die entwaldeten Gebiete die Bäume zurück kamen; nach modernen Erfahrungen müsste es mindestens 100 Jahre gedauert haben, es werden aber auch 10000 J. diskutiert. Erst nach 130000 Jahren hatte sich der C-Kreislauf auf den Kontinenten normalisiert, im Meer dauerte dies sogar an die 3 MA.

Zeitlichkeit der Impaktfolgen:

Erhitzung der Atmosphäre durch Wiedereintritt der Trümmer: bis einige Tage

Verdunkelung durch Staub in der Stratosphäre: mehrere Monate

Schwefelsäurehaltiger Regen: Jahre oder Jahrzehnte

Klimamodelle zeigen, dass der aus den Waldbränden freigesetzte Ruß (15000 Megatonnen) zu für über ein Jahr zu (fast) kompletter Dunkelheit führte. Der Ruß wurde dabei durch Sonnenlicht erhitzt und in große Höhen getragen. Die Folgen waren der Zusammenbruch der Photosynthese, eine starke Abkühlung der Erdoberfläche (um 28 Grad) und der Ozeane (um 11 Grad), aber auch eine Überfeuchtung und Erwärmung der Stratosphäre, woraus eine extreme Ozon-Zerstörung resultierte: Die Absorption des Sonnenlichts an den Rußpartikeln erhitzte die obere Atmosphäre um Hunderte von Grad. Die hohen Temperaturen sowie der massive Eintrag von Wasser bzw. Wasserstoff führten zur Bildung von Radikalen, die den stratosphärischen Ozonschild zerstörten.

Mehr als ein Jahr lang erreichte kein oder fast kein Sonnenlicht die Erdoberfläche. Erst nach 5 Jahren dürfte sich die Rußverdunkelung komplett gelegt haben. Jetzt erreichte mehr als ein Jahr lang extreme UV-Strahlung (aufgrund des vernichteten Ozons) die Erde.

Trotz der starken Abkühlung blieben die Meerestemperaturen in den Ozeanen, an den Küsten und in Teilen der Tropen über dem Gefrierpunkt. Die Photosynthese war in den ersten 1 – 2 Jahren schwerst beeinträchtigt, die frostigen Temperaturen persistierten in den mittleren Breiten über 3 - 4 Jahre.

Die Klimaveränderungen endeten plötzlich, als sich die Stratosphäre wieder abkühlte und dadurch von Wasserdampf übersättigt wurde; starke Niederschläge als Folge dieser Übersättigung bauten dann den hohen Wassergehalt ab, und diese Niederschläge reinigten dann die Atmosphäre rasch vom restlichen Ruß (ca. 5 Jahre nach dem Impakt). Jetzt schloss sich die Phase der sehr hohen UV-Belastung an.

Diese kritischen Zustände über mehr als 5 Jahre hinweg führten zum Zusammenbruch von Nahrungsketten. Dies dürfte das Aussterben von Arten ausgelöst haben, die die unmittelbaren Auswirkungen des Asteroidenimpakts zunächst überlebt hatten (PNAS 114: E74159).

VI. Aussterben der Dinosaurier

Zunächst ist zu berücksichtigen, daß einige Gruppen von Dinosauriern bei niedrigen Temperaturen und längerfristiger Dunkelheit oberhalb des Polarkreises leben konnten (Antarktis, Alaska), wobei das gemeinsame Vorkommen sehr junger und adulter Tiere in Alaska darauf deutet, daß für eine so strukturierte Population Wanderungen zu den immergrünen Pflanzengürteln weiter südlich zu weit gewesen wären: sie müssen also in der Lage gewesen sein, tiefe Temperaturen, Nahrungsmangel und monatelange Dunkelheit zu ertragen. Die Funde aus der Antarktis (heute Australien) sind 55 MA älter; die Hysilophodontiden zeigen Anpassungen an die Dunkelheit in Form großer Augen, großer Gehirne mit stark ausgeprägten Sehlappen; auch sie wichen offenbar der Dunkelheit nicht durch Wanderungen nach Norden aus. Die zeitliche Differenz zwischen beiden Fundorten beweist, daß Dinosaurier mind. 55 MA lang unter extremen klimatischen Bedingungen leben konnten und auch entsprechende physiologische Anpassungen vornahmen.

Es gibt kombinierte Theorien, die ein multikausales komplexes Geschehen annehmen, bei dem nicht-katastrophische Veränderungen (Meeresregression, Klimaänderungen), Vulkanismus und multiple Impakte eine synergistische Rolle spielen. Auch ohne den Impakt wäre es danach zu einem - wenn auch modifizierten und stärker verzögerten - Extinktionsszenario gekommen.

Als gradualistische Faktoren werden genannt:

- starke Regression der Weltmeere (kausal verbunden mit den plattentektonischen Vorgängen, die auch zum starken Deccan-Vulkanismus führten), dadurch:
- verstärkt kontinentale Klimaverhältnisse mit größeren jahreszeitlichen Temperaturschwankungen
- globale Temperaturerniedrigung während der letzten 15 MA der Kreidezeit, verstärkt in den letzten 2 MA (aber möglicherweise starke Temperaturerhöhung vor der KTG aufgrund der Treibhausgase des Deccan-Vulkanismus)
- für den Einfluß klimatischer Faktoren spricht, dass südliche, wärmeliebende Arten verstärkt vom Aussterben betroffen waren
- Ausbreitung neuer (vorher endemischer) Säugetierspezies (weil durch die Regression Landbrücken entstanden).

Der Impakt wäre danach nur noch der letzte Schlag gewesen, der die Arten vernichtete, die es - wie die Ammoniten - noch bis zu diesem Zeitpunkt "geschafft" hatten.

Besondere Bedeutung wird dabei den plattentektonischen Vorgängen beigemessen: zunächst kam es aufgrund des Treibhausklimas zu großen Transgressionen, die zur Entstehung weiter Schelfgebiete geführt hatten. Die Transgressionen beruhen auf rascher Ozeanbodenspreizung durch Aufdringen von Magma im Bereich der mittelozeanischen Rücken; Poleiskappen fehlten (es gab damals keine Kontinente im Polbereich), es bestand ein ausgeglichenes Treibhausklima mit polwärts ausgedehnten gemäßigten Klimazonen. Gegen Ende der Kreide kam es dann aber zu zwei der stärksten Regressionen aller Zeiten mit Trockenlegung der ausgedehnten Schelfgebiete mit einer Absenkung des Meeresspiegels um 70 – 100 m (nach vereinzelt Angaben bis 200 m), was Flachwasserbewohner wie Ammoniten (nicht aber die Nautiliden!) stark traf. Die Regression resultierte aus dem Absenken des basaltischen Ozeanbodens um 2 – 4 km durch die langsame Abkühlung und damit Verdichtung der ozeanischen Kruste nach der Ozeanbodenspreizung (THENIUS 2000).

Im Jahr 2012 wurden erstmals Befunde publiziert, die eine Beteiligung des Deccan-Vulkanismus an den Extinktionsereignissen belegen und damit zeigen, dass der Impakt in eine bereits geschwächte Biosphäre traf bzw. dass tatsächlich ein Teil der Extinktionen bereits vor der KTG erfolgte: Im Bereich der Seymour-Insel vor der antarktischen Halbinsel wurden damals Sedimente so schnell abgelagert, dass dadurch der Fossilnachweis „gestreckt“ wurde, also besser auflösbar ist als andernorts. Änderungen des Erdmagnetfeldes dienen der zeitlichen Orientierung. Sauerstoff-Isotope in Karbonaten zeigen einen plötzlichen Anstieg der Temperatur des Tiefenwassers um 7 Grad; 40 % der bodenbewohnenden Muschel- und Schneckenarten starben aus. Zu jener Zeit, 200000 Jahre vor der KTG, erfolgten mehrere größere Deccan-Eruptionen – und das Tiefenwasser vor Antarctica erwärmte sich. Die Extinktionen der Muscheln und Schnecken erfolgten etwa 40000 Jahre später (Sci. 337, 1280).

Es wird sogar spekuliert, dass der „Pilz-Peak“ nach der KTG-Katastrophe zum Aussterben überlebender Dinosaurier beigetragen haben könnte (Fungal Genet. Biol. 42: 98). Endotherme Wirbeltiere sind gegenüber den meisten Pilzen viel resistenter (Pilzinfektionen bei Vögeln sind zwar nicht selten, werden aber nur von wenigen thermotoleranten Arten ausgelöst). Der Schutz vor Pilzinfektionen könnte sogar die Selektion auf Endothermie bei Vertebraten gefördert haben. Der Pilz-Peak an der KTG könnte daher den (resistenteren) Säugetieren Vorteile im Vergleich mit eventuell kurzzeitig überlebenden Dinosauriern geboten haben.

VII. Totalsynopse

Die plattentektonischen (evtl. zyklischen) Ereignisse der oberen Kreide führten zu Veränderungen des Meeresspiegels mit der Folge klimatischer Änderungen (Abnahme der Flachmeerbereiche durch Regression, Trockenfallen der Schelfgebiete, zunehmend kontinentales Klima mit stärkerer Jahreszeitlichkeit, die größer werdenden flachen Küstengebiete trockneten aus; Änderung der Niederschlagsmengen, z.B. starke Zunahme in Nordamerika kurz vor der KTG). Diese Veränderungen führten zu drastischen Einflüssen auf Flora und Fauna und ökologischen Verschiebungen auf den Kontinenten und in den Flachmeerbereichen, denen z.B. die Rudisten

zum Opfer fielen. Zwischen 10 MA und 3 MA vor der KTG soll einer Studie zufolge die Anzahl der Dinosaurierarten bereits um 40 % zurückgegangen sein; die Krise der Dinosaurier begann also schon mindestens 10 MA vor der KTG (sehr umstritten!).

Mit den plattentektonischen Vorgängen kausal verknüpfte Vulkanausbrüche (Deccan-Traps) führten über viele Jahrhunderttausende (vor und um die KTG) zu einer weiteren Verschlechterung der Lebensbedingungen. Viele Untersuchungen über Extinktionskinetik weisen auf eine Beschleunigung der Extinktion ab etwa 0,4 bis 0,3 MA vor der KTG hin; diese könnte theoretisch auf einem ersten Impakt beruhen, die Zeit fällt aber ungefähr mit dem vermuteten Beginn des starken Deccan-Vulkanismus zusammen. Der graduell erhöhte Sr- und Ir-Eintrag in diesem Zeitraum ist mit dieser Phase kompatibel. Die Deccan-Traps bedecken 1/3 des indischen Subkontinents (Millionen Kubikkilometer Basalt in Westindien); das Problem der Flutbasalte besteht weniger in den Aschenmengen (die sind relativ gering), sondern in den enormen Mengen von Gasen, vor allem SO₂ und CO₂, daneben aber auch sehr toxische Chlor- und Fluorgase. Bei einer kleinen flutbasaltartigen Eruption in Island von nur wenigen Monaten Dauer (1784/1785) starben ¼ aller Isländer, auf der ganzen Nordhalbkugel wurde es 1 Grad kühler, es kam zu Missernten und Hungersnöten. Bei den riesigen Flutbasalteruptionen wie den Deccan-Traps wurden täglich mehr als 3 Mio. Tonnen Gase in die Atmosphäre geschleudert. SO₂ wird zu Schwefelsäure, Schwefelsäureaerosole lassen nur noch wenig Sonnenlicht auf die Erde und führen zu einer massiven Abkühlung, anschließend kommt es zu einer massiven Erwärmung durch das CO₂ (man diskutiert 8 Grad!). Die antagonistischen Wirkungen von SO₂ und CO₂ auf die Temperaturen heben sich also nicht gegenseitig auf; die Wirkungen hängen davon ab, welches Gas sich gerade in welcher Konzentration in welcher Luftschicht befindet. So durchlaufen Flora und Fauna nacheinander klimatische Extreme, einen raschen Wechsel aus Erwärmung und Abkühlung, und das weltweit und immer wieder, denn die Flutbasalteruptionen erfolgten phasenweise, über Hunderttausende von Jahren vor und nach der KTG, der Zyklus aus Abkühlung und Erwärmung mit plötzlichen Wechseln innerhalb u.U. weniger Jahre wiederholte sich also über Jahrhunderttausende. Es ist daher absolut plausibel, dass Flora und Fauna unter diesen Umständen schon vor der KTG extrem geschwächt waren. Auch ohne Impakt wäre es zu massiven Extinktionen gekommen, und ohne die vorherige Schädigung von Flora und Fauna durch die Deccanbedingten abrupten extremen Klimawechsel hätte der Impakt womöglich nicht so gravierende Folgen gehabt. Erst die Kombination aus beiden Faktoren – Deccan-Vulkanismus-Flutbasalt und Yukatan-Impakt – machen das Horrorszenario komplett, erklären den Umfang und die Kinetik der Extinktion, abgesehen von den gradualistischen Ungunstkfaktoren, die schon ab 10 MA vor der KTG zu wirken begannen. Die schädlichen Auswirkungen des Deccan-Vulkanismus werden dabei insbesondere auf die Temperaturerhöhung um angenommene 8 Grad infolge der Treibhausgase zurückgeführt. Wenn es über Hunderttausende um 8 Grad wärmer war als früher, dann waren die Dinosaurierpopulationen schon vor dem Impaktereignis viel stärker geschwächt als bisher angenommen!

Die KTG selbst ist dann offenbar durch zwei Impakte in kurzen zeitlichen Abständen charakterisiert: im Westen der USA wurden zwei mit Impakten assoziierte Tonschichten knapp übereinander entdeckt: die untere ist 2 - 3 cm dick (mit Impaktkügelchen), darüber liegt eine zweite Tonschicht, nur 1 cm dick, mit hohem Ir-Gehalt sowie geschocktem Quarz. Diese Doppelung des Ir-Peaks wird im gesamten Westen der USA beobachtet. Die Befunde wurden zunächst dahingehend interpretiert, daß die untere Schicht simultan mit dem Impakt abgelagert wurde, die darüberliegende Schicht dagegen aus dem Niederschlag des in der Atmosphäre verteilten feineren Materials in den ersten Tagen und Wochen nach dem Impakt. Neuere Untersuchungen ergaben aber eine erhebliche Verwitterung in der unteren Schicht, außerdem war sie von Wurzeln durchwachsen, die nicht in die obere Schicht verfolgt werden konnten. Die Ergebnisse sind mit den Befunden vom Teapot Dome in Wyoming kompatibel, die ebenfalls für

zwei Impakte im Abstand von zwei, max. 4 Monaten sprechen. Der erste Impakt wird mit dem Yukatan-Krater in Verbindung gebracht, der zweite evtl. mit dem 32 km messenden Krater in Iowa (Manson-Krater), dessen Datierung aber umstritten ist (in einer Studie direkt auf die KTG, in einer anderen Studie auf 73 MA).

Es gibt die Hypothese, daß die Erde während eines längeren Zeitraums (ca. 1 MA) jährlich den Kometenschauer passiert habe, so daß immer wieder im Abstand von mehreren Jahren Einschläge in derselben Jahreszeit stattgefunden haben könnten. Die kleineren Impakte könnten dann aufgrund ihrer eher regional begrenzten Auswirkungen erklären, wieso - bei konstantem Hauptbefund (Ir-Anomalie) - einzelne Detailbefunde (Verteilung der Ir-Anomalie, Kügelchen und Aminosäuren) regional stark variieren, womöglich noch überlagert von den vulkanischen Ereignissen.

Es gibt auch Indizien, daß der Impakt zu einem verstärkten Vulkanismus auf der gegenüberliegenden Erdseite geführt haben könnte: Untersuchungen über die Ausbreitung seismischer Wellen nach Erdbeben oder Explosionen ergaben, daß diese im Erdinnern fokussiert werden und dass ihre Energie an den jeweils gegenüberliegenden Punkten der Erdoberfläche wieder freigesetzt wird. Von der Erdrinde reflektiert und infolge der Kugelgestalt der Erde gebündelt, könnten die seismischen Wellen vom Meteoritenimpakt zum Aufschmelzen und Aufbrechen der gegenüberliegenden Erdkruste geführt haben. Die Deccan-Traps lagen allerdings damals 1600 km von den Antipoden des Einschlagskraters entfernt; die exakte Antipodenposition liegt heute unter der Erdkruste des Pazifischen Ozeans.

Untersuchungen des Helium-3-Gehaltes ergaben, dass der Grenzton in nur ca. 7000 – 11000 Jahren abgelagert wurde und die Sedimentationsgeschwindigkeit über die KTG hinweg etwa konstant blieb. Extraterrestrisches Helium-3 wird mit feinen interplanetaren Staubpartikeln (IDP) auf die Erde getragen; nicht dagegen durch große IDPs, einzelne Kometen und Asteroiden, während ein Kometenschauer aufgrund der begleitenden IDPs zu einem massiven Eintrag von Helium-3 führen würde. Das extraterrestrische Helium 3 lässt sich dadurch kalkulieren, weil irdisches Helium-3 und He-4 in einem anderem Isotopenverhältnis steht (niedrigerer Anteil an He-3 im Vergleich zur He-3/He-4-Ratio in IDPs); aus diesen unterschiedlichen Isotopenanteilen lässt sich das Ausmaß des extraterrestrischen Eintrags berechnen.

Der Grenzton, der je nach Lokalität zwischen 2 und 50 cm dick ist, weist keinen He-3-Peak auf; dies bedeutet, dass als Impakt nur ein einzelner Komet oder Asteroid, nicht aber ein Kometenschauer (vgl. Oortsche Wolke) infrage kommt. Der Eintrag von He-3 aus dem Weltall war zwischen 63,9 und 65,4 MA weitgehend konstant. Gleichzeitig kann aus dem Gehalt an extraterrestrischem He-3 auf die Sedimentationsgeschwindigkeit geschlossen werden; bei verminderter Sedimentationsgeschwindigkeit des Grenztones wären erhöhte He-3 Werte (je g Ton) zu erwarten, da der Eintrag des He-3 pro Zeiteinheit ja konstant blieb. Die Sedimentationsraten des Grenztons wurden je nach Lokalität auf 2,5 mm/1000 J bis 53 mm/1000 J berechnet, woraus sich ein Ablagerungszeitraum von 6,9-12,5 TA für eine Lokalität und von 9,0 – 13,6 TA für eine andere Lokalität berechnen ließ; letztgenannte Lokalität mit einer 50 cm dicken Grenztonschicht und einer Sedimentationsrate von 53 mm/1000 J weist nahe der Basis des Grenztons eine 3 mm dicke Schicht als Falloullamina auf, die – auf der Basis der He-3-Messungen – in maximal 60 +/- 12 J. abgelagert worden sein muss. Sollte ein Teil des He-3 doch aus dem Boliden stammen, wäre der Anteil des extraterrestrischen He-3 aus den IDPs noch geringer, und die kalkulierten Zeitintervalle für die Ablagerung des Grenztons und der Fallout-Lamina wären noch kürzer.

Da die Massenextinktion mit der Ablagerung des Grenztons zusammenfällt und dieser nach den neuen Erkenntnissen in extrem kurzer Zeit abgelagert wurde (und nicht, wie früher manchmal angenommen, eine Sedimentationslücke repräsentiert), kann somit definitiv festgestellt werden, dass die Massenextinktion ein extrem plötzliches Ereignis war. Damit kann ausgeschlossen werden, dass der Deccan-Vulkanismus direkt für die Massenextinktion verantwortlich ist (dass er zuvor schon die Verwundbarkeit der Fauna und Flora erhöht haben könnte, bleibt davon unberührt). In den ersten 10.000 J nach dem Impakt blieb die Karbonatablagerung in den Meeren auf niedrigem Niveau, in den folgenden 20000 Jahren normalisierte sich die Karbonatablagerung wieder auf Prä-KTG-Niveau, offenbar als Folge einer Wiederbesiedlung der Ozeane mit planktonischen Arten mit hoher Stoffwechselaktivität, die dann später durch eine stabilere Fauna mit geringerer Aktivität ersetzt wurden, was die Abnahme der Sedimentationsraten im frühen Tertiär erklären könnte (Sci 291, 1952).

Die KT-Grenze von Seymour Island, Antarktis, ist charakterisiert durch ein Fisch-Bonebed direkt über der KT-Iridium-Anomalie. Die Fischschicht könnte zwar direkte Opfer des Impaktes enthalten, Ammoniten fehlen aber sowohl in der Ir-haltigen Schicht wie in der Fischschicht; sie waren offenbar (zumindest in dieser Region) schon vorher erloschen. Die KT-Extinktion wird als Kulmination von mehreren Prozessen interpretiert, die schon im späten Campan begannen. Der Impakt wird nur als „letzter Schlag“ gesehen, der viele Lebensformen zum Aussterben gebracht hat, die die Phase globalen Stresses am Ende der Kreide möglicherweise überlebt hätten, wenn es nicht zu einem Impakt gekommen wäre. In einer biologisch robusten, stabilen Welt führen schwere geologische Katastrophen nicht zu Massenextinktionen, z.B. die mittelordovizische Millbrig-Vulkankatastrophe. Die Biosphäre ist offenbar erstaunlich widerstandsfähig gegenüber geologischen Katastrophen als solche; Massenextinktionen treten nur auf, wenn geologische Katastrophen zusammentreffen mit biologischen Krisen- und Stresssituationen, die für sich alleingegenommen nicht in der Lage wären, ein weltweites Massensterben auszulösen. Erst das Zusammentreffen aus anhaltendem biologischen Stress aus verschiedenen anderen (gradualistischen, „chronischen“) Gründen und geologischen Katastrophen führt in eine Massenextinktion (J. Palaeont. 72, 556).

VIII. Gesamtmodell des Extinktionszenarios

Neueste präziseste Messungen datieren den Impakt auf 64,68 +- 0,12 MA, den Hauptteil der Lava des Deccan-Vulkanismus auf 65,2 +- 0,2 MA; da aber die Hauptphase des Vulkanismus ohnehin 0,5 MA dauerte, sind Überschneidungen wahrscheinlich. (Insgesamt umfasste der Deccan-Vulkanismus aber 7 – 8 MA).

Die extinktionsrelevanten Auswirkungen des Deccanvulkanismus werden noch kontrovers diskutiert: während manche Autoren ein ähnliches Szenario wie das eines großen Impaktes sehen, wird von anderen das Ausmaß des Treibhauseffektes, der Sonnenlichtverdunkelung und des Säureregens infolge der Deccan-Traps als relativ gering eingeschätzt. Letztendlich könnte aber der Impakt selbst den starken Vulkanismus hervorgerufen bzw. verstärkt haben (Stereo-Effekt) und damit einen Verstärkungseffekt hinsichtlich seiner eigenen Auswirkungen ausgelöst haben.

Das Gesamtmodell geht daher heute von einem Impakt-Vulkanismus-Synergismus aus, begründet z.B. durch den seit 2 MA vor der KTG erhöhten Sr- und Ir-Eintrag, der auf der erhöhten Erosion der Kontinente aufgrund des vulkanbedingt angesäuerten Regens beruhen könnte sowie dem

erhöhten Ausstoß dieser seltenen Elemente durch die Vulkane selbst. Da der erhöhte Eintrag aus Erosions- und Eruptionsbestandteilen besteht, muß die Relation der Spurenelemente untereinander nicht unbedingt derjenigen vulkanischer Eruptionen entsprechen, um als vulkanbedingt (direkt und indirekt über säurebedingte Erosion) zu gelten.

Damit ergibt sich ein dreistufiges Extinktionsszenario, das auch mit fossilen Befunden in Einklang gebracht werden kann:

1. Gradualistische Veränderungen der höheren Oberkreide (kausal verbunden mit den plattentektonischen Veränderungen, die auch den Deccan-Vulkanismus förderten): Meeresregression (Verlust von Lebensräumen), zunehmende Kontinentalität des Klimas (Zunahme der Trockenheit), zunehmende Jahreszeitlichkeit; allgemeine Abkühlung und Klimaänderung (Regression führt zur Abkühlung).

Dies führt zu Problemen besonders für Flachmeer- und Landfaunen. Hierzu passen Befunde, daß die Diversität der Dinosaurier bereits 8 MA vor der KTG allmählich abnimmt (naA Rückgang um 40 % zwischen 10 und 3 MA vor der KTG), aber auch der Rückgang der Rudisten und Inoceramen, die ausgeprägten Florenwechsel in Nordamerika 250000 J. vor der KTG (z.B. in den Wäldern Montanas zwischen 250000 und 100000 J. vor der KTG).

(Phase I = Phase des langsamen Gradualismus)

2a) Kausal verbunden mit den Ursachen von (1) beginnt 1 - 2 MA vor der KTG die intensive Phase des Deccan-Vulkanismus, der sein Maximum etwa 0,5 MA vor der KTG erreicht. Die Kontinuität der (für sich allein genommen nicht sehr starken) Belastung durch den anhaltenden Vulkanismus wirkt offenbar auf Dauer schädlich. Problematisch wäre nicht eine einmalige Eruption, sondern die kumulativen Folgen sukzessiver Ausbrüche über Jahrhunderttausende. Verstärkte Erosion auf dem Land durch angesäuerten Regen, dadurch verstärkter Eintrag von Spurenelementen in die Meere; die Ablagerung von Sr in Foraminiferenschalen beginnt vor 2,3 bis 1,5 MA vor der KTG anzusteigen, wobei der Anstieg bis 0,5 MA vor der KTG kontinuierlich verläuft.

Der (durch die Sr-Messungen in Foraminiferen indirekt nachweisbare) vulkanbedingt saure Regen führte zu einer Veränderung des Chemismus der Meere (erhöhte Azidität) und schädigte die Landflora; daneben können moderate weitere Effekte (Klimaveränderungen: Abkühlungen wegen verminderter Sonneneinstrahlung oder Treibhauseffekte) infolge des Vulkanismus aufgetreten sein. Insgesamt ergibt sich kein punktuell Katastrophenszenario, aber ein permanenter Stress über Jahrhunderttausende mit kumulierenden Effekten. Besonders gravierend ist dabei die Temperaturerhöhung aufgrund der Treibhausgase, die auf ca. 8 Grad geschätzt wird. Ein wichtiger Faktor war also die anhaltende weltweite Temperaturerhöhung, an die sich die lokalen Ökosysteme nicht so schnell anpassen konnten, so dass Nahrungsketten schon vor der KTG zerbrachen. Andererseits gelten aber auch mögliche starke Temperaturschwankungen als besonders problematisch für Anpassung und Überleben.

Diese Phase korreliert mit dem (strittigen!) beschleunigten Rückgang in bestimmten Faunen (z.B. Dinosauriern), wie er in mehreren Studien ab 0,5, 0,3 oder 0,2 MA vor der KTG angegeben wird im Sinne eines beschleunigten Gradualismus. In diese Phase fallen auch einige Totalextinktionen, die am Ende gradualistischer Extinktionen stehen (z.B. Rudisten).

(Phase II = Phase des beschleunigten Gradualismus)

[2b) Untersuchungen der in Bernstein eingeschlossenen Luft ergaben zunächst Hinweise auf einen Rückgang des O₂-Gehalts innerhalb der letzten 300000 bis 500000 J. vor der KTG von 35 % auf 28 %. Da die Dinosaurier aufgrund des zuvor sehr hohen O₂-Gehalts über nun unzureichende Atmungsorgane verfügten, hatten die großen Körper (im Gegensatz zu kleineren Reptilien wie Schildkröten und Krokodilen) nun Schwierigkeiten, sich mit ausreichenden Mengen O₂ zu versorgen, hatten sie sich doch in einer wesentlich O-reicheren Luft entwickelt. Auch dies könnte zum gradualistischen Rückgang vor der KTG beigetragen haben. Die Nasenlöcher eines *Brontosaurus* waren nicht größer als die eines Pferdes. Auch die bis zur KTG überlebenden Dinosaurier waren durch den O₂-Mangel unter Streß und für die Folgen des Impaktes besonders labilisiert. Neuere Erkenntnisse (s. Vorwort zum „Kambrium“) sprechen allerdings gegen einen sehr hohen Sauerstoffgehalt in der Oberkreide; im Laufe der Oberkreide soll der Sauerstoffgehalt langsam und allmählich auf ca. 20 % angestiegen und um die KTG herum nur auf ca. 17 % abgefallen sein (Details s. Kambrium)].

3. Phase des Impaktes (Phase III): offenbar ein Doppelimpakt, Hauptimpakt Anfang Juni in Yukatan, gekennzeichnet durch eine weltweite Ir-Anomalie, gefolgt innerhalb von 2 - 4 Monaten von einem kleineren Impakt (?Manson-Krater, Iowa, 32 km) mit einer zweiten, nicht weltweiten, sondern auf den nordamerikanischen Raum beschränkten Ir-Anomalie. Ein Krater von der Größe des Yukatan-Kraters entsteht nur alle 100 MA; nach noch umstrittenen Befunden soll er sogar 300 km Durchmesser erreichen, was bedeuten würde, dass der Impakt 8mal energiereicher wäre als bei einem Krater von 180 km. Für einen 300-km-Krater gäbe es keine Parallele auf der Erde (nur der Mead Crater auf der Venus wäre vergleichbar).

Der Hauptimpakt führte zu dem bekannten Katastrophenszenario: weltweit (also alle Küsten betreffend!) Tsunamis mit bis zu 300 m hohen Wellen (in Haiti offenbar zwei Tsunamis in zeitlichen Abständen), extreme Hitzeentwicklung mit ausgedehnten Waldbränden, wobei die Rußmenge darauf schließen läßt, daß etwa die Hälfte der damaligen Waldbestände verbrannte (mangels Holzkohlenachweis werden die globalen Waldbrände aber neuerdings infrage gestellt), Verdunkelung der Sonne, dadurch kurzfristiger Winter ("nuklearer Winter") mit Frosttemperaturen (vgl. Teapot Dome) über 1 bis 2 Monate, saurer Regen (Salpetersäureregen durch Stickoxid), danach Treibhauseffekt (Kohlendioxid aus Waldbränden und Freisetzung aus Karbonaten; für 0,5 MA verminderte O₂-Produktion durch das stark reduzierte Plankton). Auch der Ausprägungsgrad und die Letalität des sauren Regens und nuklearen Winters werden neuerdings infrage gestellt, da z.B. die Frösche überlebten.

Die genaue stratigraphische Analyse der Ruß- und C-Ablagerungen ergab, daß diese offenbar von einem einzigen globalen Brand stammen; die Rußablagerung trifft mit der Ir-Anomalie zeitlich zusammen, war also direkt impaktbedingt (kein sekundäres Brennen bereits abgestorbener Pflanzenreste bei Blitzschlägen etc., denn dann dürften die Rußablagerungen erst nach dem Impaktfallout beginnen; stattdessen begleitet aber der Ruß das Ir bereits mit dem Beginn des Fallout-Horizontes). Die Ruß-, Ir- und C-Ablagerungen gehen erst nach ca. 125000 bis 250000 Jahren auf die Werte, die vor der KTG bestanden, zurück. In den ersten 3 mm des Grenztons ist Ruß um Faktor 3600, elementarer C um Faktor 210 und Ir um Faktor 1500 erhöht.

Da der Impakt in einem Gebiet mit besonders S-reichem Gestein erfolgte, wurde viel S freigesetzt und viel Schwefelsäure gebildet; Schwefelsäure beeinträchtigt aber in der Atmosphäre die Sonneneinstrahlung über Jahrzehnte (Ruß und Staub nur über Monate), mit der Folge einer starken Abkühlung der Erde während dieser Zeit.

Möglicherweise verstärkte sich auch der Deccan-Vulkanismus aufgrund des Stereo-Effektes des Impaktereignis durch Aufbrechen und Aufschmelzen der Erdkruste auf den Antipoden.

Wesentlich ist weiterhin, daß diese Impaktfolgen auf eine Flora und Fauna trafen, die bereits durch den Stress der Phasen I und II (u.a. den lang anhaltenden Deccan-Vulkanismus sowie globale Veränderungen) geschwächt war und sich ohnehin daher in einer kritischen Situation befand. Es ist offen, ob die Extinktionen im gleichen Umfang erfolgt wären, wenn zuvor die globalen Veränderungen und/oder der Deccan-Vulkanismus nicht bestanden hätten. So sind beispielsweise die Extinktionen der Rudisten nicht als impaktbedingt zu werten.

Neuere Befunde (1993) sprechen dafür, daß es auch im Bereich des Pazifischen Ozeans zu einem Impakt von einem Objekt mit ca. 2 km Durchmesser kam. Der hohe Anteil reinen Meteoritenmaterials sowie das Vorkommen unvollständig geschmolzener Partikel in diesem Gebiet sprechen für einen Impakt in den Ozean hinein. Die Zusammensetzung diverser Partikel unterscheidet sich erheblich von denen aus dem Yukatan-Impakt.

4. Phase nach dem Impakt (IV): während der saure Regen und die Abkühlung vermutlich bzw. nachweislich rasch überwunden waren, dauerte es ca. 0,5 MA, bis die Bioproduktion wieder das frühere Ausmaß erreicht hatte. Die Lebensbedingungen waren also langfristig beeinträchtigt, evtl. erfolgten häufige Klimawechsel des aus dem Gleichgewicht gebrachten Weltklimas, bis sich erneut ein stabiler Zustand einstellte. Zu beachten ist auch, dass der Deccan-Vulkanismus auch nach der KTG noch anhielt, also weiterhin das Klima beeinflusste, dass sich also keinesfalls rasch nach der KTG wieder klimatisch stabile Verhältnisse einstellten.

Faunen, die die Massensterben durch den Impakt zunächst mit schweren Verlusten noch gerade überlebt hatten, unterlagen somit über Jahrhunderttausende weiteren Stressfaktoren ohne durchgreifende Erholungen: in dieser Phase kam es zu weiteren gradualistischen Extinktionen jener Taxa, die den Impakt stark geschwächt überlebt hatten; evtl. fällt auch das Aussterben der letzten Dinosaurier in diese Phase. So sollen Dinosaurier in Südfrankreich die KTG noch um mind. 2 MA überlebte haben, dann aber durch Streßfolgen (Störungen der Eierschalenbildung) ausgestorben sein (s. Paläozän). Insbesondere die Vegetation war weltweit geschädigt (wohl durch die Dunkelheit in der Anfangsphase und die anschließende Temperaturerhöhung), wie sich am weltweiten Farn Peak ablesen lässt; durch den Verlust der Vegetation brachen aber die Nahrungsketten zusammen: erst verhungerten die pflanzenfressenden Dinosaurier, dann die Fleischfresser, zuletzt die Aasfresser.

Konkret in Hinblick auf die Dinosaurier wäre aber auch an die wachsende Konkurrenz der Säugetiere zu denken: während potentiell überlebende Dinosaurierpopulationen unter dem Streß der jetzt sehr variablen und kritischen Lebensverhältnisse standen, kamen Säugetiere aufgrund ihrer Vorteile (Körpergröße, Homöothermie, bessere Futtermittelverwertung, daher bessere Anpassung an knappes Nahrungsangebot) mit diesen Verhältnissen *relativ* besser zurecht, so dass auch die Konkurrenz mit den Säugern zum Aussterben der letzten Populationen beigetragen haben könnte (evtl. auch via Stress mit hormonalen Konsequenzen, z.B. fehlgebildete Eischalen).

Völlig unklar ist auch die Rolle der Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses schlüpfender Saurier. Sollte wie bei vielen rez. Reptilien das Geschlecht nicht chromosomal, sondern von der Umgebungstemperatur während der Entwicklung im Ei abhängen, könnten sich die Temperaturveränderungen (sowohl impaktbedingt wie gradualistisch) dramatisch ausgewirkt haben.

Die Selektivität der Aussterbemuster könnte auch mit den Pyrotoxinen in Verbindung stehen, die sich in der NO-, NO₂ und CO-reichen Atmosphäre bilden, da unterschiedliche Arten unterschiedlich anfällig gegenüber bestimmten Giften sind. Diese Selektivität mag erklären, wieso Dinosaurier ausstarben, obwohl bestimmte Gruppen (Polarsaurier) extreme klimatische Bedingungen über viele Jahrmillionen aushielten, unter denen Lacertilia und Amphibien nicht überleben konnten.

Wichtig ist in diesem Zusammenhang die Analyse des Gesamttextinktionsverhaltens in den Polarregionen. In der Antarktis kam es nur zu moderaten Extinktionen: Dinoflagellaten nahmen über der Ir-Anomalie zwar graduell ab, aber nur wenige Arten erloschen völlig. Von den Pollen und Sporen der Landpflanzen (die Polarregionen waren in der O-Kreide eisfrei und bewaldet!) verschwanden ebenfalls nur wenige Taxa an der KTG. Diverse periantarktische Fundorte sprechen somit für relativ geringe Extinktionen an der KTG, während die Extinktionen im Nordpolbereich auch bei den Mikroorganismen wesentlich umfangreicher waren. In Alaska überlebten einige Kreidemollusken (aber weder Ammoniten noch Inoceramen) ins Paläozän, Dinosaurierfossilien finden sich aber nur bis zur KTG. Das mag damit zusammenhängen, daß Polarsaurier zwar übliche Polarwinter überleben konnten, sofern diese wieder von einem produktiven Sommer gefolgt wurden, nicht jedoch einen dunklen, kalten Sommer, der dann in den Polarwinter überging (Impakt lt. Befunden am Teapot Dome in Wyoming Anfang Juni).

Auch die Beobachtung, daß die Extinktion auf der gesamten Nordhalbkugel offenbar viel stärker ausfiel als in den periantarktischen Gebieten, spricht für einen Impakt im Laufe des Frühjahrs. Zwar sind auch in der Antarktis Belemniten (ieS.) und Inoceramen ausgestorben, aber schon einige MA vor der KTG in der Nähe der Campan-Maastricht-Grenze.

Das Überleben von Krokodilen, Schildkröten und Lacertilia wird damit erklärt, dass sie im Gegensatz zu den giganto- oder vermutlich mehr oder weniger ausgeprägt endothermen Dinosauriern als wechselwarme Tiere monatelangen Nahrungsentzug überstehen konnten (THENIUS 2000).

IX. Zusammenfassung: Was also führte zum Aussterben der Dinosaurier (u.a.) ?

Durch die Meeresregression, die zunehmende Kontinentalität und Jahreszeitlichkeit des Klimas, Abnahme des O₂-Gehalts in der Atmosphäre und in den letzten Jahrhunderttausenden vor der KTG die Folgen des starken Deccan-Vulkanismus gerieten die Dinosaurier schon vor der KTG unter Stress und in Schwierigkeiten, denen sie nicht mehr ideal gewachsen waren, hatten sie sich doch unter Bedingungen eines konstanten warmen Klimas sowie leicht ansteigenden O₂-Gehalts entwickelt. Die Änderungen der Pflanzenwelt beim Übergang vom Meso- zum Neophytikum dürften nicht so entscheidend gewesen sein, erfolgten sie doch schon in der Mitte der Kreide, wobei sich zunächst in der O-Kreide eine Stabilisierung der Florenzusammensetzung etablierte. Die (anderen) gradualistischen Veränderungen (vor allem die klimatischen) waren eine große Chance für die Säugetiere, die damit besser zurechtkamen als Dinosaurier: das Verhältnis Dinosaurier / Säugetiere verschob sich allmählich zugunsten der Säuger. In der höheren O-Kreide begann die große Radiation der Placentalia, erste Urhuftiere (Condylarthra) traten als Konkurrenten auf (allerdings nicht überall, z.B. in Süd-Wyoming erst nach dem Verschwinden der Dinosaurier!), die Säuger verließen das Schattendasein kleiner nachtaktiver, baum- oder

höhlenlebender insektenfangender Tiere. Das seit über 100 MA bestehende Gleichgewicht zwischen Dinosauriern und Säugern kam durch diese gradualistischen Änderungen aus den Fugen; die Dinosaurier erhielten erstmals ernsthafte Konkurrenz.

In diese Situation hinein, die sicher nicht gleich zu einem plötzlichen Aussterben der Dinosaurier, sondern eher einem weiteren gradualistischen Rückgang geführt hätte, vielleicht schließlich nach vielen MA zu einer Restriktion auf abgelegene Rückzugsgebiete (z.B. Südamerika) oder ökologische Nischen, kam nun zunächst der Deccan-Vulkanismus, mit seinen zwar nicht spontan katastrophischen, aber auf Dauer doch kumulierenden negativen Einflüssen, insbesondere die anhaltende starke Temperaturerhöhung durch Treibhausgase (geschätzt 8 Grad), und schließlich der Impakt, der den Niedergang der Dinosaurier besiegelte und auch das ohnehin schon aus dem Gleichgewicht geratene Verhältnis zu den Säugern so beeinflusste, daß allerspätestens im untersten Paläozän die letzten Dinosaurier verschwanden. Die Dinosaurier, die den Impakt und seine unmittelbaren Folgen (Tsunamis, Hitze, Brände, sauren Regen; nuklearen Winter) zunächst überlebten, verhungerten aufgrund des Untergangs der Vegetation und klimatischen Veränderungen.

Von Bedeutung ist also der Befund, dass schon vor dem Impakt die Ökosysteme multifaktoriell destabilisiert waren. Derartige Destabilisierungen könnten (z.B. im Rahmen des Milankovitsch-Zyklus) häufiger auftreten, aber unentdeckt bleiben, da andere stratigraphische Einheiten nicht so präzise untersucht wurden wie die KTG. In dieses destabilisierte Ökosystem fiel dann der Impakt/die Impakte, wobei es endgültig dekompenzierte und es zu einer primären und sekundären Massensterben kam. Letztendlich ist es aber der Synergismus aus dem Deccan-Vulkanismus mit seinen destabilisierenden Einflüssen auf das Klima (Wechsel von Abkühlungen und Erwärmungen nach Phasen starker Basalterruptionen; erst SO₂-bedingte Abkühlung, da Schwefelsäureaerosole kaum Sonnenlicht auf die Erde lassen, dann Treibhauseffekt durch CO₂; mit den nacheinander erfolgenden Eruptionen wiederholten sich diese Zyklen immer wieder), der schon seit Jahrhunderttausenden vor der KTG Flora und Fauna schwächte, und dann der Impakt in diese sehr spezielle, ohnehin kritische Situation hinein, die zum Ende der Dinosaurier führten, also ein synergistisches Geschehen aus Deccan-Vulkanismus (mit extremen Klimaschwankungen von kalt bis heiß) und Impakt.

Neue Untersuchungen zur Rolle des Deccan-Vulkanismus (Earth Planet. Sci. Lett. 248, 518; anno 2006) ergaben, dass die einzelnen Deccan-Eruptionen größer waren als andere vulkanische Eruptionen, von denen gesichert ist, dass sie das Klima beeinflussten; folglich müssten auch die Deccan-Eruptionen das Klima verändert haben, wobei allerdings die Ausgasung von CO₂ unbedeutend gewesen sein dürfte (weniger als aktuell im Industriezeitalter), während die intensiven Feuerbrüche gewaltige Mengen Schwefeldioxid in die Stratosphäre förderten, das das Sonnenlicht global verdunkelte und vulkanische Winter auslöste. Vulkanische Winter können zwar zum Aussterben einiger Arten führen, nicht aber zu einer Massensterben. Da diese Perioden in einem Zeitraum von 1 MA immer wieder auftraten, hatte die Evolution auch genügend Zeit, sich anzupassen. Vielleicht hat der Deccan-Vulkanismus sogar die Auswirkungen des KT-Impakts abgeschwächt, indem sich während der Phase des Deccan-Vulkanismus manche Organismen an unerwartete Kälteeinbrüche präadaptiert hatten?

Das Deccan-Yukatan-Impakt-Synergismus-Modell erhielt im Jahr 2015 massive Unterstützung, als stratigraphisch fein aufgelöste Klimadaten (auf der Basis von C- und O-Isotopen) aus den Sedimenten eines Süßwassersees aus China (Songlian Becken) aus den letzten 6 MA vor der KTG

berichtet wurden. Da die Sedimentationsrate dort 10 x höher ausfiel als im Meer, lassen sich zeitlich sehr präzise Aussagen zum Klimageschehen in der späten Oberkreide machen.

Es fanden sich Temperaturdifferenzen von bis zu 20 Grad innerhalb von wenigen Jahrzehntausenden, wobei zunächst Veränderungen der Meeresströmungen (durch das Schließen von Meeresverbindungen durch tektonische Prozesse) eine Rolle gespielt haben könnten, während die beiden letzten starken Erwärmungen vor 68 und 66,3 MA mit massiven Eruptionen des Deccan-Vulkanismus korrelieren. Die zweite Treibhausphase (66,3 MA) ging mit einer Verdoppelung des CO₂-Gehalts der Atmosphäre einher. Die Durchschnittstemperatur stieg in der Region auf 22,3 Grad (heute: 5 Grad im Songlian Becken).

Die Sedimente enthalten auch Sporen, Pollen, Algen, Ostracoden. Es zeigte sich, dass manche Arten, die als typisch für das Paläozän galten, bereits einige MA vor der KTG erschienen – d.h. bereits vor dem Impakt fand ein intensiver Turnover in der Biosphäre statt.

Dazu passt, dass sich die Anzahl der nonavialen Dinosaurierarten schon innerhalb den letzten 10 MA vor der KTG halbiert hatte, mit dem stärksten Rückgang während des Maastricht. Dies gibt Anlass zu der Annahme, dass die Effekte des Asteroidenimpakts weniger schwer ausgefallen wären, wenn er zu einer anderen (weniger stressbelasteten) Zeit erfolgt wäre (Sci. 348: 1185).

Studien im obersten Maastricht (Las Encinas Formation) im Nordosten Mexikos deuten darauf, dass die Dinosaurier schon vor der KTG stark zurückgingen, während die Vögel gleichzeitig stark zunahmten. Grundlage der Studie waren Spurenfossilien von Vögeln, Flugsauriern und Dinosauriern in einem Zeitfenster innerhalb der letzten ca. 200 – 100 TA vor der KTG bis zur KTG. Die Funde werden als gradueller Rückgang der Dinosaurier bei gleichzeitigem Aufstieg der Vögel interpretiert. Der Aufstieg der Vögel war also nicht an das Aussterben der Dinosaurier gebunden. Auch Flugsaurierspuren fanden sich nur noch selten (Azhdarchoidea), ebenso wie Spuren von Dinosauriern (eine einzige Theropodenspur). Die Fossilien deuten auf einen allmählichen Rückgang der Dinosaurier und Flugsaurier sowie darauf, dass nur wenige Arten bis zur KTG überlebten. Dies steht auch in Einklang mit Studien an Ammoniten, die ebenfalls einen gradualistischen Rückgang vor der KTG zeigten; *Sphenodiscus pleurisepta* ist die letzte, einzige Ammonitenart in dem Fundgebiet und könnte die KTG sogar überschritten haben (GSA Bulletin 129: 331).

Neueste Daten (2003) aus Bohrungen im Bereich der Yukatan-Impaktstruktur ergaben überraschend, dass sich in einer 55 cm dicken Kalkschicht über der Impaktbreccie – etwa 300.000 J nach dem Yukatan-Impakt – typische einzellige Foraminiferen der Kreidezeit nachweisen ließen, die an der KTG ausstarben, d.h. dass der Yukatan-Impakt nicht synchron mit der KTG einhergeht, sondern ca. 0,3 MA vor der KTG erfolgte (vgl. Yaxcopoil-1-Bohrung; PNAS 101, 3753); sowohl sedimentologische, biostratigraphische, magnetostratigraphische, Isotopen- und Iridiumdaten werden als Beweise angeführt.

Dies bedeutet dann aber, dass der Yukatan-Impakt nicht für das katastrophale Aussterben, aber auch nicht für die weltweite Ir- und Osmium-Anomalie und die weltweit angetroffenen geschockten Quarze an der KTG verantwortlich sein kann; er kann sich auch nicht katastrophisch auf das Klima ausgewirkt haben; allenfalls kann er die weitere Erwärmung verstärkt haben, die ohnehin durch den Treibhauseffekt infolge des Deccan-Vulkanismus im Gange war, also Beschleunigung des ohnehin vulkanbedingten Treibhauseffektes. Da die KTG aber weltweit durch ein Impaktereignis charakterisiert ist, bedeutet dies, dass die zugehörige Impaktstruktur noch nicht gefunden wäre, der Yukatan-Krater wäre jedenfalls um 0,3 MA zu alt, um die Impaktindizien im Grenzton der KTG zu erklären. Man geht daher von multiplen

Impaktereignissen zwischen 0,3 MA vor der KTG und 0,1 MA nach der KTG aus, von denen jenes direkt an der KTG das katastrophalste war, die zugehörige Impaktstruktur aber noch unbekannt ist (www.palaeo.de).

Diese Befunde werden aber stark bestritten und auf eine Umlagerung/Aufbereitung der Mikrofossilien zurückgeführt. Wenn die Yukatan-Impaktstruktur bereits 0,3 MA vor der KTG entstanden wäre, müsste dieses erste riesige Impaktereignis irgendwelche Spuren (Iridium, geschockte Quarze usw.) hinterlassen haben, die dann ihrerseits 0,3 MA vor der KTG datieren würden, also einen Doppelimpakt im Abstand von 0,3 MA andeuten würden. Solche wurden aber nie gefunden. Die kretazischen Foraminiferen in den 55 cm über der Impaktbrekzie lassen sich daher mit Aufarbeitung erklären, ebenso die Glaskügelchen, die im Nordosten Mexikos an einer einzigen Stelle als Mikrotektit-Lage in Sedimenten aus der obersten Kreide gefunden wurden; sie könnten auch durch die gewaltigen Tsunamis, die der Impakt auslöste, sowie untermeerische Rutschungen umgelagert sein, wodurch die geologischen Verhältnisse durcheinander gebracht wurden (Spektr. Wiss. 8/2004, 62-69).

Der Sachverhalt mit dem Doppelimpakt ist weiterhin ungeklärt. Unbestritten ist das Vorliegen eines Impaktes direkt an der KTG-Grenze, definiert durch die Iridium-Anomalie. Strittig ist lediglich, ob der Yukatan-Impakt mit diesem Ereignis identisch ist oder ein separates, ca. 300000 J. älteres Impaktereignis repräsentiert?

In Mexiko fallen die Schicht mit den Impaktkügelchen und die Ir-Schicht stratigraphisch nicht zusammen. Üblicherweise liegt eine ca. 1 m dicke Sandsteinschicht dazwischen. Da sich Sandstein normalerweise im tieferen Meer nicht bildet, wird die Sandsteinschicht damit erklärt, dass sich hier Sande ablagerten, die die Tsunamis aus den Küsten ins tiefere Meer schwemmten. So erklärt sich die Sedimentationsfolge: zuerst lagerten sich die heißen Kügelchen ab, die sich in der Atmosphäre gleich bildeten, als die emporgeschleuderten, verdampften Sedimente zu den Tektiten kondensierten; in den nächsten Stunden folgten dann Tsunamis, die den Sand an den Küsten aufarbeiteten und dabei zum Teil ins tiefere Meer umlagerten, wo er später zu Sandstein wurde, und darüber lagerte sich dann in den nächsten Tagen und Wochen das Iridium ab, das sich als feiner Staub länger in der Luft halten konnte. Insoweit ist also die Separation von Tektitschicht und Iridiumanomalie in Mexiko mit einem einzigen Impaktereignis kompatibel.

Die Verhältnisse wurden allerdings komplizierter, als Greta Keller an einer einzigen Stelle in Mexiko eine Differenz von 8 m zwischen der Mikrotektitschicht und der Iridiumanomalie feststellte, und in den Sandsteinen zwischen diesen beiden Ereignissen fanden sich Spuren von Würmern und sogar Bauten von Krebsen, also konnten diese 8 m Sandstein offenbar nicht innerhalb weniger Stunden nach dem Impakt abgelagert worden sein; schließlich fand sich auch ein dünneres Band aus feinerem Sediment, das ebenfalls über einen größeren Zeitabschnitt sedimentiert worden sein müsste. KELLER errechnete eine Ablagerungsdauer von ca. 300000 Jahren zwischen der Tektitschicht und der Iridiumschicht. Neuerdings wird von KELLER eine 500 km messende Impaktstruktur in Indien (Shiva) mit dem KT-Impaktor in Verbindung gebracht.

Auch die eingangs genannte Bohrung brachte bisher keine Klarheit; die Foraminiferen sind umstritten. So wird unterschiedlich bewertet, ob die kritischen 55 cm rasch infolge tsunamibedingten Schlammeeintrages oder langsamer abgelagert wurden!

(Eigene Anmerkung: vielleicht lassen sich die Befunde der Wurm- und Krebs Spuren in den Sandsteinen und der dünnen Schicht von Feinsediment innerhalb des Sandsteinpaketes auch mit einem Doppelimpakt innerhalb eines Jahres erklären, wie er sich aus den Befunden vom Teapot Dome ergibt). Die Angelegenheit ist aber weiterhin ungeklärt und hochgradig umstritten (vgl. Dinosaurier-web.de Nr. 06/32).

Kontra: s.u.: "zeitliche Korrelation"

Aktueller Kenntnisstand zum Chicxulub-Asteroiden-Impakt anno 2010 (Sci. 327, 1214): (unter Berücksichtigung stratigrafischer, mikropaläontologischer, petrologischer und geochemischer Daten):

Die Annahme, dass der Chicxulub-Impakt der KTG um 0,3 MA vorausging, konnte erfolgreich zurückgewiesen werden. Die Basis der roten, an Impaktauswürfen reichen Tonschicht in der El Kef Section in Tunesien definiert die KTG und die Basis des Paläozäns. Die impaktgenerierten Sedimente an der KTG gehören damit stratigrafisch bereits ins Paläozän!

Inzwischen sind über 350 Lokalitäten bekannt, die die KTG erschließen. Vier Zonen lassen sich unterscheiden:

a) unmittelbare Umgebung der Chicxulub-Impaktstruktur (bis 500 km): sehr mächtige Impaktablagerungen; > 100 m dicke Impaktbrekzie, 1 m bis > 80 m dicke Ablagerungen mit Impaktejekta. Die klastischen Sedimente von bis zu 80 m Dicke müssen in extrem kurzer Zeit – zwischen dem Eintreffen der ersten Kügelchen und vor der nachfolgenden, länger anhaltenden Ablagerung der feinkörnigeren, platinmetall- und nickelreichen Ejekta – gebildet worden sein. Diese klastischen Ablagerungen stimmen biostratigrafisch mit der offiziell definierten Basis des Paläozäns (in Tunesien) überein!

b) im NW des Golf von Mexiko (500 bis 1000 km Entfernung) Indizien für energiereiche Sedimenttransportvorgänge z.B. durch Tsunamis

c) mittlere Entfernung (1000 bis 5000 km): 2 bis 10 cm dicke Schicht mit Kügelchen, darüber eine 2 bis 5 mm dicke Schicht mit hohem Gehalt an Elementen aus der Platingruppe, geschockten Mineralen, granitischen Klasten, Nickel.

d) > 5000 km Entfernung: rötliche, tonreiche Schicht, 2 bis 5 mm dick, mit Impaktejekta.

Die Dicke der ejekta-reichen Schicht nimmt mit zunehmender Entfernung von der Chicxulub-Struktur ab und belegt, dass der Chicxulub-Impakt (CI) die einzige mögliche Quelle für die Ejekta der KTG darstellt. Auch die Größe der Kügelchen und geschockten Quarzkörner nimmt mit der Entfernung vom CI ab.

Ein weiteres Argument für die Annahme, der CI-Impakt sei 0,3 MA vor der KTG erfolgt, bestand darin, dass sich in einem 50 cm mächtigen dolomitischen Sandstein zwischen Impaktbrekzie und der unterpaläozänen Kraterfüllung einige wenige planktonische Foraminiferen fanden, die Leitfossilien der obersten Oberkreide sind. Die Sandsteineinheit erwies sich aber kreuzgeschichtet und enthielt auch Foraminiferen aus der Unterkreide. Die Ablagerung dieser Einheit wurde also durch Erosion und Aufarbeitung nach dem Impakt beeinflusst.

Folgen des Impaktes:

- a) Erdbeben oberhalb der Stärke 11
- b) Kollaps des Kontinentalschelfs um die Yukatan-Plattform herum
- c) Tsunamis

- d) Impaktplume: komplexe Mischung aus heißer Luft, Auswürfen, impakt-vaporisierten, schockgeschmolzenen Gesteinen aus der Einschlagstelle; die Impaktplume breitete sich mehrere km/s schneller aus als die Drehgeschwindigkeit der Erde von 11 km/s. Ablagerungen dieser Impaktplume stellen die obere Schicht der KTG-Ablagerungen in mittlerer Entfernung (1000 bis 5000 km) und trugen auch zur roten Tonschicht an den weiter entfernten Lokalitäten bei; die Impaktplume steuerte dort u.a. die Platinmetalle und geschockten Minerale bei.
- e) Der Wiedereintritt der Ejekta-Kügelchen führte zu einer Hitzeentwicklung auf der Erde, die allerdings gewiss nicht ausreichte, Biomasse zu entzünden! Keine Hinweise für ausgedehnte Waldbrände an der KTG, evtl. abgesehen von unmittelbarer Impaktnähe. Auch wenn die maximale Hitzeeinwirkung aber nur wenige Minuten anhielt, wurde die Biosphäre dennoch thermisch stark geschädigt.
- f) Impaktwinter: die geschätzte Menge von feinem silikathaltigen Staub von 0,01 bis 0,1 Gigatonnen in der Atmosphäre reichte allein nicht aus, einen katastrophischen Impaktwinter zu verursachen. Hinzu kamen aber Ruß (aus dem Verbrennen kohlenstoffreicher Sedimente im Einschlagsgebiet) sowie 100 bis 500 Gt Schwefel, der rasch in sonnenlicht-absorbierende Aerosole umgewandelt wurde. Dies reichte aus, um die Erde für Jahrzehnte um bis zu 10 Grad abzukühlen.

Paläothermometrische Untersuchungen von Meeressedimenten aus Texas konnten inzwischen direkt nachweisen, dass es nach der KTG über mehrere Monate hinweg zu einem erheblichen Absinken der Ozean-Oberflächentemperatur kam (PNAS 111: 753).

- g) Die Temperatur im tieferen Ozean blieb davon jedoch weitestgehend unbeeinträchtigt und trug zur raschen Erholung des globalen Klimas bei.
- h) Saurer Schwefelsäureregen beeinträchtigte die oberflächlichen Wasserschichten der Ozeane sowie vor allem flache, schlecht gepufferte kontinentale Gewässer

Dem Deccan-Vulkanismus wird keine signifikante Rolle im Extinktionsszenario mehr zugesprochen. So wurden durch den CI innerhalb weniger Minuten 100 bis 500 Gt Schwefel in die Atmosphäre freigesetzt – im Vergleich zu 0,05 bis 0,5 Gt pro Jahr durch den Deccan-Vulkanismus. Lediglich die moderate Erwärmung um ca. 2 Grad in den letzten 0,4 MA vor dem KTG wird dem Deccan-Vulkanismus angelastet (kontra: Sci. 346: 1281).

Gradualistische Extinktionskonzepte, die in der KTG kulminierten (s.o.), werden zurückgewiesen. Alles spricht für einen katastrophischen Extinktionsevent ohne vorausgehende schrittweise Extinktionen und Krisen.

Biologische Konsequenzen:

- a) Marines Phytoplankton – als wichtigster Faktor der Bioproduktion im Ozean – starb infolge Dunkelheit und Unterdrückung der Photosynthese ab.
- b) Phytoplankton mit kalkigen Schalen erfuhr höhere Extinktionsraten als Phytoplankton mit silikatischen oder organischen Schalen, wobei die Übersäuerung der oberen Meeresschichten einen Kofaktor gespielt haben könnte, Hauptursache der Extinktion war aber akuter Stress
- c) Die Extinktionen bei den kalkschaligen Primärproduzenten führten zur Aushungerung der Nahrungsketten. **Dadurch erloschen Tiere, die auf Plankton als Nahrungsbasis angewiesen waren, während Taxa detritus-basierter Nahrungsketten überlebten.** Verzweigung überlebender Linien.

- d) Der Einbruch in der marinen Bioproduktivität war nur kurz anhaltend. Dass die C-Anomalie dennoch extrem ausfiel, dürfte auch auf der Freisetzung von Methan und dem Rußeintrag beruhen.
- e) Auf dem Land weist der Farnsporen-Peak auf die Zerstörung von Waldbiotopen innerhalb von Tagen bis Monaten hin infolge gestörter Photosynthese (Dunkelheit). Nahrungsketten, die auf frischen Pflanzen beruhten, brachen zusammen; detritus-basierte Nahrungsketten waren auch an Land weniger betroffen.

Die Arbeit (Sci. 327, 1214) blieb aber nicht unumstritten; den Autoren wurde einseitige Selektion von Indizien und Literatur vorgeworfen, die ihre Hypothese (Impakt als alleinige Ursache für die KT-Extinktion) unterstützten. Insbesondere seien Studien zu Vertebraten nicht ausreichend berücksichtigt worden. Alle 5 großen MasseneXTinktionen hätten im zeitlichen Zusammenhang mit globalen Regressionen, mindestens drei auch mit massivem Flutbasalt-Vulkanismus gestanden. Alle Extinktionen oder Anoxie-Ereignisse der letzten 300 MA waren zeitlich mit Flutbasalteruptionen korreliert, während keine dieser Extinktionen (außer KTG) mit relevanten Indizien für ein Impaktereignis in Verbindung steht, vor allem an der PTG sei die Kausalität mit dem Sibirian-Trap-Vulkanismus inzwischen allgemein anerkannt.

Auch seien die vulkanisch bedingten SO₂-Emissionen aus den Deccan Traps quantitativ nicht richtig berücksichtigt worden; so hätten die stärksten Deccan-Eruptionen 0,5 Gt Schwefel pro Jahr über mehrere Dekaden in die Atmosphäre geschleudert – zwar weniger als beim Impaktereignis, dafür aber lang anhaltend. 30 Eruptionsphasen würden zu einer dem Impakt vergleichbaren S-Emission führen.

Der KT-Impakt habe daher nicht für sich alleingegenommen die MasseneXTinktion ausgelöst, sondern er trug nur deshalb signifikant zur MasseneXTinktion bei, weil er bereits auf eine geschwächte Biosphäre traf. Unabhängig davon spricht sich auch G. KELLER für ein multikausales Szenario aus, geht dabei nach wie vor davon aus, dass der Impakt vor der KTG erfolgte (die Ir-Anomalie sei nie im direkten Zusammenhang mit unstrittigen Chicxulub-Impakt-Ejekta gefunden worden; keine Impaktkügelchen im mit Iridium angereicherten Grenzton in Mexiko oder anderswo; Tsunamis als Begründung für Impaktkügelchen in Schichten des oberen Maastricht werden zurückgewiesen; multiple Lagen mit Impaktkügelchen, von Kalkablagerungen getrennt).

Die Autoren der Nur-Impakt-Theorie halten entgegen, dass es keine Hinweise auf erhöhte Aussterberaten in den 0,4 MA vor der KTG gibt, dass pflanzliche Makrofossilien sogar für eine Diversifikation in diesem Zeitraum sprechen. Studien über die letzten 1,5 MA vor der KTG aus Asien, Europa und Nordamerika seien kompatibel mit einem plötzlichen Aussterben nonavialer Dinosaurier an der KTG. Die marinen Ökosysteme waren vor der KTG stabil. Die meisten der 30 Deccan-Vulkanismus-Pulse gingen der KTG um mehrere hunderttausend Jahre voraus, was nicht zu einem abrupten MasseneXTinktionsereignis direkt an der KTG passt. Es gibt keinen Hinweis auf einen massiven Deccan-Impuls direkt an der KTG. Es ist auch unplausibel, wieso ein einziger Deccan-Impuls zu einer so massiven Extinktion führte, während vergleichbar schwere Eruptionen in den 0,5 MA zuvor kaum globale Spuren hinterließen. Der Deccan-Vulkanismus konnte nur über SO₂-Emissionen die Biosphäre schädigen, der Impakt durch eine Vielzahl von Effekten (neben SO₂ auch Ruß, Staub usw.)

MasseneXTinktionen, die mit Flutbasalteruptionen verbunden sind, gehen regelmäßig mit ozeanischer Anoxie, Krisen der marinen Biokalzifikation (Übersäuerung der Meere) sowie starker

globaler Erwärmung einher – keines dieser drei Indizien findet sich an der KTG. Der KT-Impakt ist der größte Impakt des Phanerozoikums und erfolgte in S-reiche Sedimente hinein – daher kein Vergleich mit anderen Impakten und deren (geringen) Auswirkungen auf die Lebewelt möglich.

Klimafluktuationen im späten Maastricht (erst leichte Erwärmung, dann Abkühlung) und die damit verbundenen Veränderungen von Flora und Fauna sind zeitlich deutlich von der abrupten Massenextinktion an der KTG getrennt. Die Veränderungen des Meeresspiegels erfolgten zu häufig während des Phanerozoikums, als dass sie zur Erklärung der KT-Extinktion herangezogen werden könnten, und könnten wegen ihrer großen Häufigkeit auch rein zufällig mit der KTG korrelieren; außerdem erklären Regressionen nicht die Veränderungen von Flora und Fauna auf dem Festland. Auch die Argumente von KELLER bzgl. zeitlicher Diskrepanz zwischen Impakt und KTG werden zurückgewiesen (Sci. 328, 973). So wurden von ihr Dolomitekristalle als Fossilien fehlgedeutet, und die von ihr nachgewiesenen Bauten (Ichnofauna) wurden angelegt, nachdem sich die Tsunami-Wellen beruhigt hatten (Sci. 346: 1281).

Ursache mariner Extinktionen: Bisher ging man davon aus, dass es zu einem globalen Kollaps der Primärproduktion kam, wodurch die marinen Nahrungsketten zusammen brachen. Allerdings waren benthische Foraminiferen am Meeresboden, die vom Phytoplankton abhängig waren, kaum von der Extinktion betroffen. Eine gewisse Bioproduktivität muss also aufrecht erhalten worden sein, die ausreichte, die Foraminiferen zu versorgen. Berücksichtigt man unterschiedliche Lokalitäten weltweit, so war die Abnahme der Produktivität nur moderat und regional unterschiedlich ausgeprägt – sie reicht jedenfalls nicht aus, um das marine Massenaussterben zu erklären. Daher rückt die Annahme, dass eine **Übersäuerung der oberflächennahen Ozeanschichten die Hauptursache für das Aussterben von Ammoniten und kalzifizierendem Plankton darstellt**, in den Vordergrund; nicht dagegen die Abnahme der Primärproduktion. Diese dürfte sich in den Ozeanen ebenso schnell wie an Land erholt haben (PNAS 109, 728).

X. Zeitliche Korrelation zwischen Impakt und KTG

Das zeitliche Zusammentreffen von Impakt und KTG wurde immer wieder bestritten. Mal wurde behauptet, der Impakt sei der KTG um mehrere Jahrhunderttausende (z.B. 300 TA) vorausgegangen, mal ergaben Datierungen von Tektiten, dass diese 183 +/- 69 TA bzw. 181 +/- 71 TA nach der KTG gebildet worden seien. Das Vorkommen mehrerer tektithaltiger Horizonte in Mexiko wurde mit multiplen Impaktereignissen erklärt.

Moderne Datierungen von Tektiten in der Hell Creek Formation konnten dann aber eine sehr gute zeitliche Übereinstimmung belegen: die Tektite des Chicxulub-Impaktes sind 66,038 MA +/- 49 TA alt, die KTG selbst 66,043 MA +/- 43 TA. Mit einer Unsicherheit von 32000 Jahren stimmen somit beide Datierungen überein (Sci. 339: 684).

Gleichzeitig stellte sich heraus, dass sich die Säugerfauna des frühesten Puercan in Montana schon binnen 20000 Jahren erholte (Säugerfauna geringer Diversität), allerdings durch Einwanderung aus Refugien und nicht durch evolutionäre Radiation, die längere Zeiträume benötigt. Die Störungen im atmosphärischen C-Zyklus hielten sogar nur weniger als 5000 Jahre an – zwei bis drei Größenordnungen kürzer als die Störungen in den Ozeanbecken.

Die nun bestätigte zeitliche Korrelation unterstreicht die wichtige Rolle des Impaktes bei der KT-Extinktion, gleichwohl weist die Arbeit aber auch auf die weniger gut datierten Klimakrisen in zeitlicher Nähe der KTG hin: in den letzten 1 MA vor der KTG kam es zu mehreren abrupten Veränderungen der Temperatur (6 x Veränderung der mittleren jährlichen kontinentalen Temperatur um mehr als 2 Grad in Norddakota – ermittelt auf Basis der Paläoflora). Innerhalb der letzten 100 TA vor der KTG sank die Temperatur in dieser Region sogar um 6 bis 8 Grad; etwa zeitgleich erfolgte ein Turnover der Säugerfauna der Hell Creek Formation.

Außerdem kam es vor der KTG zu mehreren Schwankungen des Meeresspiegels; darunter eine ausgeprägte Regression unmittelbar vor der KTG. Die Abkühlung direkt vor der KTG führte zu einem Abfallen des Meeresspiegels um 40 m, was auch über die KTG anhielt. Schon 1 MA vor der KTG war es zunächst zu einem plötzlichen Absenken und dann zu einem Anstieg um 30 m gekommen. Dies alles deutet auf vorübergehende Vereisungen in der Antarktis während der kühleren Phasen. Zwischen 100 und 33 MA soll es dort wiederholt zu kurzfristigen Vereisungen gekommen sein.

Die kurzen Kältephasen oder Klimawechsel vor der KTG dürften die Ökosysteme stark unter Stress gesetzt haben. Der Deccan-Vulkanismus bietet eine gute Erklärung für das wechselhafte Klima, allerdings reicht die zeitliche Auflösung in diesem Bereich noch nicht aus, um präzisere Korrelationen herzustellen. Der stärkste Puls dieses Vulkanismus wird auf 0,3 MA vor der KTG datiert (Sci. 339: 684).

Die ca. 750 TA anhaltende stärkste Phase der Deccan-Eruptionen begann nach neueren Datierungen erst ca. 250 TA vor der KTG; während der gesamten Maximalphase von 750 TA wurden 80 bis 90 % des gesamten Eruptionsvolumens der Deccan Traps freigesetzt. (Die KTG wurde dabei auf 65,968 +/- 0,085 MA datiert).

Für eine Störung der Biosphäre vor der KTG sprechen auch verschiedene andere Indizien, so Veränderungen in der Sauerstoffisotopzusammensetzung von Foraminiferen, morphologische Veränderungen an fossilen Blättern (als Indikator für Temperaturveränderungen), Verschiebungen der Osmium-Isotope im Meerwasser als Indiz für Verwitterung der Deccan Traps sowie ein erhöhter Turnover an Säugern, Amphibien, Landpflanzen und Foraminiferen vor der KTG (Sci. 347: 182).

Engmaschige zeitliche Korrelationen weisen darauf, dass der Impakt den Deccan-Vulkanismus grundlegend beeinflusste und seinen Charakter innerhalb von < 50.000 Jahren veränderte: dominierten bis dahin häufige, aber kleinere Eruptionen, wurden aufgrund noch nicht genau bekannter seismischer Mechanismen die Eruptionen nach dem Impakt zwar seltener, aber stärker (voluminöser). 70 % des gesamten Eruptionsvolumens fallen in diese zweite Phase. Die stärkeren Eruptionen hielten etwa 500.000 Jahre nach der KTG an und dürften erklären, wieso es so lange dauerte, bis sich die marinen Ökosysteme von dem Impakt erholen konnten (Sci. 350: 76).

Studien von Seymour Island, Antarctica

Auf Seymour Island findet sich der südlichste Aufschluss der KTG und zugleich einer der wenigen, der ein durchgehendes Profil vom Maastricht ins Dan bietet. Problematisch ist in diesem Zeitraum ein weltweiter Rückgang des Meeresspiegels, verbunden mit einer Verlagerung von Sedimentationsräumen, weshalb die Analyse des Fossilgehalts von Profilen über die KTG stark erschwert ist. Die Auswertung früherer (Marko-)Fossilfunde aus mehreren Expeditionen mit

neuen automatisierten statistischen Methoden lässt auf zwei Extinktionsereignisse schließen: eines direkt an der KTG und ein vorausgehendes 140 – 290 TA zuvor (45 +/- 15 m tiefer im Profil).

Das erste betraf Mollusken im Benthos, das zweite vor allem die Ammoniten. Die Ergebnisse passen zu dem dualen Modell, nachdem zunächst der Decan-Traps-Vulkanismus als Extinktionsursache wirksam war, wobei die Evidenz für das erste Extinktionsereignis in der Fundregion nicht ganz so gut ist wie für das zweite, da Änderungen der Ablagerungsbedingungen (und damit des Lebensraumes) zu diesem Zeitpunkt nicht sicher ausgeschlossen werden können, auch wenn sie strittig sind und es pro- und kontra-Argumente gibt.

Eine globale Erhöhung der Meereswassertemperatur könnte beim Aussterben benthischer Mollusken eine Rolle gespielt haben, für die hohe Paläobreiten (wie Seymour Island) besonders anfällig gewesen sein könnten. Die KT-Extinktion betraf dann vorwiegend freischwimmende Mollusken wie Ammoniten (Sci. Rep. 7: 16317).

XI. Erholung nach Extinktionsereignissen

Statistische Untersuchungen über die Erholung der Biodiversität nach den fünf Massenextinktionen ergaben, dass im Durchschnitt 10 MA vergehen, bis das Maximum der Artbildungsrate erreicht wird, d.h. der Abstand zwischen der höchsten Extinktionsrate und der höchsten Artbildungsrate beträgt ca. 10 MA. Dieses Ergebnis bleibt auch bestehen, wenn man die fünf Hauptextinktionen eliminiert und daher nur die kleineren Extinktionsereignisse bzw. die „Hintergrundextinktion“ berücksichtigt.

Dieser überraschende Befund steht der bisherigen Annahme entgegen, dass eine (Massen)-Extinktion eine Fülle leerer ökologischer Nischen schafft, die sofort nach der Extinktion wieder aufgefüllt werden. In den 10 MA nach den Massenextinktionen ist die Biodiversität gering und wird dominiert von geographisch weit verbreiteten Generalisten, die an ein weites Spektrum ökologischer Bedingungen adaptiert sind („survival interval“).

Die Erholung nach Extinktionen besteht also nicht im raschen Auffüllen freier Nischen, sondern hat eine eigene Dynamik im Sinne positiver Rückkoppelungseffekte: neu entstandene Arten schaffen wiederum Nischen für weitere neue Arten usw. . Der Verlust einiger weniger Arten kann zwar rasch durch nahe verwandte taxonomische Gruppen ersetzt werden, größere Extinktionen gehen aber einher mit dem Verschwinden dieser ökologischen „Artbildungs-Fabrik“, die nur langsam wieder neu aufgebaut werden kann. Die exponentielle Zunahme der Artbildungsrate erfolgt daher erst mit Verzögerung nach dem „survival interval“ und erreicht ihr Maximum erst nach durchschnittl. 10 MA. Das Zeitintervall für die Erholung ist daher nicht abhängig von der Stärke der Extinktion, sondern der inneren Dynamik des Diversifizierungsprozesses. Extinktionen zerstören also nicht nur einzelne Arten, sondern ganze Nischen, und mit dem Verlust der Nischen ist die Möglichkeit einer schnellen Wiederauffüllung genommen. Neue Gelegenheiten für Diversifikationen müssen also erst im Rahmen der sich langsam entwickelnden Diversifikation neu geschaffen werden, was den exponentiellen Verlauf der Artbildungsrate nach Einsetzen der Diversifikation erklärt. Das Maximum der Artbildungsrate wird dann überschritten, wenn die Ökosystemstruktur so weit fortgeschritten ist, dass die weitere Artbildung behindert bzw. verlangsamt wird. Die Dauer des Erholungsprozesses hängt daher entscheidend von der Struktur

des Ökosystems *nach* der Extinktion ab, nicht vom absoluten Ausmaß der Extinktion (Nat. 404, 177).

Die Erholung des Planktons soll allerdings nach einer aktuellen Studie am Stevns Klint (Fischton) sehr schnell erfolgt sein. Untersuchungen der C-, N-Isotopen, Sterane der Algen und Hopane der Bakterien ergaben, dass die Primärproduktion der Algen nur für sehr kurze Zeit (möglicherweise weniger als 100 Jahre nach dem Impakt!) stark reduziert war, gefolgt von einer raschen Erholung der C-Fixation und ökologischen Reorganisation.

Nach Modellsimulationen hielten die physikalischen Effekte der reduzierten Sonneneinstrahlung durch Impaktdebris und Sulfataerosole höchstens 10 Jahre an. Dennoch brauchten pelagische Ökosysteme bis zu 3 MA, um sich vollständig zu erholen, während sich die Ökosysteme an den Kontinentalrändern wohl schneller stabilisierten, ggf. durch opportunistische neritische Arten mit benthischen Zysten oder Ruhestadien, die größere Überlebenschancen während der Krise hatten.

Der Grenzton (an dieser Stelle 40 cm dick) wurde wahrscheinlich innerhalb von 8000 bis 12000 Jahren abgelagert; diese Zeit wurde benötigt, um nach dem Impakt die Nahrungsketten und Ökosysteme wiederherzustellen. Mikroorganismen an der Basis der marinen Nahrungsketten wie Mikroalgen und Cyanobakterien ohne Hartteile sind jedoch in der Regel fossil nicht erhalten, so dass sie nur durch geochemische Indikatoren und Biomarker nachgewiesen werden können.

Direkt nach dem Impakt herrschten zumindest in der Meerestiefe sauerstofffreie Bedingungen (Lamination, relativ hoher Gehalt an organischem Kohlenstoff, Pyrit, intensive mikrobielle Sulfatreduktion). Die betreffende Schicht ist 2 mm dick und könnte in 10 bis 100 Jahren abgelagert worden sein. Darüber deuten Isotope auf eine rasche Erholung der Mikroalgen, wohl infolge verbesserter Sonneneinstrahlung; es handelte sich wohl zunächst um photosynthetische Taxa, die zu Ruhestadien fähig waren, oder opportunistische Taxa, die sich rasch an verändernde Umweltbedingungen anpassen konnten, z.B. durch Wechsel zwischen Autotrophie und Heterotrophie (Wiederaufstieg der Mikroalgen irgendwann zwischen 10 und 100 Jahren nach dem Impakt!). Die Primärproduktion blieb zunächst noch unterdrückt, erholte sich aber rasch in der Größenordnung von 100 bis 1000 Jahren. Diatomeen, Dinoflagellaten und Coccolithophoriden blieben (im Vergleich zu Grünalgen und Cyanobakterien) aber zunächst noch stärker unterdrückt (Sci. 326, 129).

In der Nähe der Kontinente erholten sich die Ozeane und damit die Algenproduktion offenbar rasch, innerhalb von höchstens 100 Jahren. Dies erklärt auch, warum Korallen nach dem Impakt wieder rasch zu wachsen begannen – trotz Verdunkelung der Atmosphäre -, da den Algen anscheinend wenig Licht ausreichte. Die Erholung der offenen Ozeane dauerte deutlich länger; erst nach 3 MA hatte sich der offene Ozeane komplett regeneriert (BdW 1/10, 9).

Isotopenstudien (C-Isotop-Exkursion) an terrestrischen Sedimenten der Hell Creek Formation sprechen dafür, dass sich die terrestrische Biosphäre (im Vergleich zur marinen) relativ rasch erholte, vermutlich weil die Landpflanzen vom Extinktionsereignis vergleichsweise geringer betroffen waren als die marinen Primärproduzenten (Palaios 15, 314).

Die Bioproduktivität im Golf von Mexiko und Nordatlantik/Westtethys benötigte bis zu 300.000 Jahre und damit länger als an vielen anderen Orten, um wieder das Niveau aus der Zeit vor dem KT-Impakt zu erreichen. Bohrungen direkt im Krater, die die ersten 200000 J nach dem Impakt erfassten, belegten allerdings, dass das Leben schon wenige Jahre nach dem Impakt in den Krater zurückkehrte und dass schon nach 30000 Jahren ein Ökosystem von hoher Bioproduktivität im Krater selbst etabliert war. Die Nähe zum Impakt hatte daher keinen negativen Einfluss auf die Erholung der Ökosysteme, wie es z.B. zu erwarten gewesen wäre, wenn der Impakt lokal giftige Stoffe (z.B. bestimmte Metalle) freigesetzt hätte.

Spurenfossilien (*Planolites*, *Chondrites*) finden sich schon einige Jahre nach dem Impakt; die Form der Spuren belegt, dass diese angelegt wurden, als das Sediment noch weich war, während die Mikrofossilien aus dieser Zeit (z.B. Foraminiferen, Nanoplankton) aus aufgearbeiteten Sedimenten aus dem Maastricht stammen, aber auch überlebende Arten einschließen. Im Krater hat sich nach dem Impakt ein hydrothermales System mit hohen Temperaturen etabliert, das womöglich Millionen von Jahren anhielt, das aber das Leben auf dem Meeresboden offenbar nicht negativ beeinflusste, wie die im Meeresboden grabenden Metazoen wenige Jahre nach dem Impakt belegen. Die hydrothermalen Flüssigkeiten wurden ohnehin durch die großen Mengen von Ozeanwasser im Krater verdünnt, und die offene Verbindung zum Golf von Mexiko verhinderte die Entwicklung anoxischer Verhältnisse im Krater (anders als im kleineren eozänen Chesapeake Krater von 85 km Durchmesser, in dem eine Anoxie zur verzögerten Erholung der benthischen Ökosysteme auf dem Kraterboden führte). Der pelagische Kalkstein, der zwischen 30 und 200 TA nach dem Impakt abgelagert wurde, weist Indizien für hohe Bioproduktivität auf, u.a. mit zahlreichen Foraminiferenarten. An der Basis des Kalksteins nehmen Spurenfossilien in Anzahl, Größe und Diversität zu. Schon 30000 Jahre nach dem Impakt hatten sich die Verhältnisse am Meeresboden des Kraters normalisiert; es gab genügend Nährstoffe, eine diverse, geschichtete benthische Gemeinschaft zu unterhalten. Das Nanoplankton zeigte dagegen eine verzögerte Entwicklung; größere Taxa (in der Ausdehnung von Foraminiferen) erscheinen erst nach mehr als 100.000 Jahren. Das kalkige Phytoplankton des frühen Dan zeigt eine geringe Diversität, aber hohe Produktivität, und besteht aus „Disaster-Taxa“.

Die Erholung im Krater selbst erfolgte also schneller als in der Umgebung (z.B. im Golf von Mexiko außerhalb des Kraters, wo es bis zu 300000 Jahren benötigte, um ein vergleichbares Ausmaß an Diversität und Produktivität zu erreichen). Nicht die Entfernung vom Krater, sondern andere Einflussfaktoren (z.B. Konkurrenzausschluss, Wettbewerb von Taxa, Strömungsverhältnisse usw.) entscheiden über den Zeitverlauf der Erholung nach derartigen Katastrophen. Der Krater wurde gleich nach dem Impakt geflutet; er blieb nach Nordosten hin offen, wodurch er ständig frisches Meerwasser aus dem Golf von Mexiko erhielt. Schon gleich nach dem Impakt wurde der Krater mit 13000 Kubikkilometer Wasser geflutet; dies kühlte auch die Kraterwände ab und verdünnte die toxischen Schwermetallverbindungen (Nat. 558: 288; Natwiss. Ru. 8/2018: 423).

Zum Vergleich: beim Chesapeake-Bay-Krater (35,5 MA; 85 km Durchmesser, 1,3 km tief; von einem „nur“ 3 km großen Meteoriten erzeugt; Ostküste der USA) war das Kraterinnere über 200 TA hinweg nahezu frei von jeglichem Leben, weil die Kraterwände den Krater vom Atlantik abschotteten; nur bei sehr hohem Wellengang gelangte frisches Meerwasser in den Krater. Außerdem dürfte im tiefen Inneren des Kraters Sauerstoffmangel geherrscht haben (Natwiss. Ru. 8/2018: 423).

Nach einer aktuellen Übersicht (Stand 2007) über alle großen Massensterben der Erdgeschichte ist die KT-Extinktion die einzige Massenextinktion, an der maßgeblich ein Impakt beteiligt war. Die meisten Massensterben gehen wohl auf den PTG-Mechanismus zurück (anoxische Ozeane, Vergiftung des Wassers und der Atmosphäre durch Schwefelwasserstoff, der von photosyntheseaktiven Schwefelbakterien in den oberen Wasserschichten des anoxischen Ozeans produziert wird; s. PTG) (Spektr. Wiss. 3/07, S. 27 ff.).

Aktueller Kenntnisstand zur Extinktion anno 2011 (Nat. 471, 51):

Ende der Extinktion vor ca. 65 MA

Dauer: < 1 Jahr bis 2,5 MA

Intensität: 40 % der Gattungen, 76 % der Arten

Ursachen: Bolidenimpakt; rasche Abkühlung (Impaktwinter).

Bereits vor dem Impakt litt die Lebewelt unter mehreren Störungen: Deccan-Vulkanismus, globale Erwärmung; tektonische Veränderungen änderten die Biogeographie und erhöhten die Erosion und könnten so zur Eutrophierung der Meere und anoxischen Episoden im Meer beigetragen haben. CO₂-Gipfel kurz vor der Extinktion, Abfall während der Extinktion.

Die Rolle des Deccan-Vulkanismus als Begleitfaktor oder verstärkender Faktor gelangte 2014 wieder verstärkt in den Fokus, als neue Datierungen einen engeren zeitlichen Zusammenhang mit der KT-Extinktion ergaben. Die stärksten Eruptionen begannen demnach erst 250 TA vor der KTG und hielten etwa 750 TA an. Falls dabei sehr große Lavamengen sehr plötzlich emittiert wurden (vielleicht binnen weniger Jahre), könnten die damit verbundenen Ausgasungen Ausmaße erreicht haben, die denen eines Bolidenimpaktes entsprachen. Und solche massiven Ausbrüche könnten mehr- oder vielfach erfolgt sein. Es sind allerdings wesentlich feinere Datierungen (mittels Zirkonkristallen) erforderlich, um die zeitliche Assoziation besser einzugrenzen und festzustellen, ob es so extreme Lavapulse überhaupt gab (Sci. 346: 1281).

Modellrechnungen ergaben, dass die vermutete Übersäuerung der Ozeane vermutlich nicht für das Aussterben der Ammoniten und die drastische Reduzierung anderer kalkschaliger Organismen (Coccolithophoren, Foraminiferen) verantwortlich war (PNAS 112: 6556).

Das Treibhausklima hielt mehr als 100 TA an und ging mit einer Erhöhung der Ozeantemperatur um 5 Grad einher. Das Kohlendioxid stammte teils aus der impaktbedingten Zersetzung von Kalkstein, teils von den ausgedehnten Flächenbränden (Natwiss. Ru. 8/2018: 423).

Die neuesten und präzisesten Datierungen (Stand 2019) der bis zu 2 km dicken Flutbasalte in Westindien ergaben, dass diese innerhalb eines Zeitraumes von 50000 Jahren (möglicherweise sogar 30000 Jahren) um den Yukatan-Impakt herum begannen und etwa 1 MA anhielten. Drei Viertel der Lava wurde nach dem Impakt freigesetzt (früher ging man davon aus, dass 80 % schon vor dem Impakt freigesetzt worden waren). Die globale Erwärmung, die schon in den letzten 0,4 MA vor der KTG beobachtet wird, könnte dann nicht direkt auf die Flutbasalt-Eruptionen zurückzuführen sein, sondern darauf, dass Treibhausgase aus Magmakammern auch häufig vor Eruptionen abgegeben werden. Dieser Effekt findet sich auch bei modernen Vulkanen, z.B. dem Ätna. Es ist also nicht ungewöhnlich, dass vulkanische Gase zeitlich vor den Lavaeruptionen freigesetzt wurden, und im Falle der KTG würde dies erklären, weshalb die stärksten vulkanbedingten Klimaveränderungen bereits vor dem Höhepunkt der Eruptionen erfolgt waren.

Die Hauptphase der Eruptionen lag an verschiedenen Stellen des indischen Kontinents nach dem Impakt. Man vermutet daher einen Zusammenhang in der Weise, dass der Impakt extreme Erdbeben triggerte, die zu starken Ausbrüchen von Basalteruptionen in Indien (das ist nahezu „gegenüber“ dem Impaktkrater) führten. Es ist nicht bekannt, welche Gase in welchem Mengenverhältnis bei Flutbasalt-Eruptionen freigesetzt werden (die letzte solche Eruption erfolgte im NW des Pazifiks in der Nähe des Columbia River vor 15 MA; die Eruptionen dauerten 400.000 J an).

Rolle der Deccan Traps weiterhin ungeklärt (Stand 2019)

Da die Deccan Traps keine Fossilien enthalten, können sie nur radiometrisch datiert werden. Kritisch ist ihre genaue Datierung, um ihre Rolle bei der KT-Extinktion herauszuarbeiten, aber auch um Aussagen zu treffen, ob der KT-Impaktor über seismische Effekte die Deccan-Eruptionen verstärkte. Unstrittig ist nur, dass die Deccan-Eruptionen schon deutlich vor der KTG begannen, etwa 1 MA anhielten und aus mehreren Pulsen bestanden. Unklar ist die exakte Korrelation mit der KTG. Zwei Studien aus dem Jahr 2019 kamen zu unterschiedlichen Ergebnissen.

Eine Studie beruhte auf Uran-Blei-Datierung von Zirkonkristallen; diese ist zwar sehr präzise, allerdings können die Zirkone schon vorher einige Zeit vor der Laveruption kristallisiert sein; die Daten wären dann „zu alt“. Nach dieser Studie begannen die Deccan-Eruptionen vor 66,3 MA; der erste Puls hielt bis 66,1 MA an, war aber nicht sehr ausgeprägt (im jährlichen Durchschnitt sogar unter den jährlichen vulkanischen Eruptionen heutzutage); nach einer Pause von < 100 TA kam es dann zu dem stärksten Puls, der aber wahrscheinlich schon einige Jahrzehntausende vor dem Impakt erfolgte, jedenfalls mit einer Wahrscheinlichkeit von 90 %. Dieses Szenario macht es unwahrscheinlich, dass der Impakt (ca. 66,02 MA) diesen Puls triggerte. Es folgte dann eine Pause von ca. 100 TA und ein weiterer, etwas schwächerer Puls (65,9 – 65,8 MA). Nach erneuter, diesmal längerer Pause kam es vor 65,6 MA nochmals zu einem noch schwächeren Puls, der im Maximum etwa die heutige weltweite Eruptionsaktivität erreichte.

Der Temperaturverlauf zeigt einen Anstieg während des ersten Pulses zwischen 66,3 und 66,15 MA um 2 bis 4 Grad, gefolgt von einem Absinken bis zur KTG und danach einen Wiederanstieg, der aber die Maximalwerte aus der Zeit vor der KTG nicht erreicht. Der Rückgang vor der KTG könnte mit CO₂-Absenkung infolge der Basaltverwitterung zusammen hängen.

Grundsätzlich führt Vulkanismus zu drei Klima-Effekten:

- Sulfat-haltige Aerosole führen zur Abkühlung, zu saurem Regen und Vergiftungen der Umwelt; der Effekt hält aber nur wenige Jahre an (etwa so lange die die Eruption, einhergehend mit einer Abkühlung um 5 bis 10 Grad; danach wäscht saurer Regen die Schwefelverbindungen rasch aus der Atmosphäre);
- freigesetztes CO₂ führt zu Temperaturerhöhung über Tausende und Zehntausende von Jahren (außerdem Übersäuerung der Ozeane und Störung des C-Zyklus); Entfernung aus der Atmosphäre durch Aufnahme in den Ozean ca. 1000 Jahre, durch Bindung an Sedimente ca. 10000 Jahre, durch Silikatverwitterung ca. 100000 Jahre.
- die Basaltablagerung führt langfristig zu CO₂-Minderung durch chemische Verwitterung. Für Zeiträume zwischen 100 TA und 1 MA spielt die Verwitterung von Basalt eine wichtige Rolle beim CO₂-Abbau und der Abkühlung, vor allem bei Basalten in niederen Breiten.

Heutzutage beträgt die durchschnittliche Menge an vulkanischer Eruptions-Masse 3 bis 4 km³ pro Jahr, in den Phasen der Deccan-Pulse wurde dieser Wert auf längere Sicht nur um das Doppelte oder Dreifache übertroffen; fehlende Änderungen magnetischer Merkmale deuten aber darauf, dass die stärksten Pulse nur Jahrzehnte oder Jahrhunderte anhielten und dann Raten von über 1000 km³ pro Jahr übertreffen konnten.

Auch die Extinktionen der PTG und TIG erfolgten mehrere Jahrhunderttausende nach Beginn des Vulkanismus, wobei die eigentliche Extinktionsphasen selbst recht kurz ausfielen.

Die zweite Studie beruht auf Argon-Datierungen, die allerdings keine so enge zeitliche Auflösung bieten. Nach dieser Studie waren die Flutbasalteruptionen vor der KTG zwar anhaltend, aber von recht geringem Ausmaß. Erst an der KTG oder danach nehmen sie stark zu, wobei die zeitliche Auflösung nicht reicht, um einen genauen Zusammenhang festzustellen. 90 % der Eruptionsmenge erfolgte innerhalb von 1 MA (66,41 – 65,42 MA); 75 % aber an und nach der KTG (in einem Zeitraum zwischen 0 und 650 TA nach der KTG), mindestens aber 50 % (frühere Annahmen, 80 % der Eruptionen seien vor der KTG erfolgt, werden damit zurückgewiesen).

Die Ergebnisse sind mit dem Modell vereinbar, dass der Impact eine Verstärkung der bereits seit längerer Zeit zuvor immer wieder auftretenden Eruptionen triggerte, aber auch nicht beweisend. Der größte Teil der Eruptionen erfolgte jedenfalls – über mehrere hunderttausende Jahre verteilt – nach der KTG. Der Temperaturverlauf entspricht ungefähr der vorausgehend genannten Studie mit einem Maximum ca. 0,2 MA vor der KTG und einem Minimum um die KTG: Erwärmung zwischen 450 TA und 150 TA vor der KTG um 2,5 bis 5 Grad, Abkühlung bis zur KTG um 5 Grad, und dies in einer Zeit, als die Eruptionen sehr schwach waren. Nach der KTG führten längere Pausen zwischen den Eruptionen zu Phasen umfangreicher Silikatverwitterung und ermöglichten so CO₂-Rückgänge bzw. verhinderten anhaltende starke CO₂-Anstiege.

Diese Studie kommt zu dem Ergebnis, dass die Emission klimaverändernder vulkanischer Gase entweder nicht mit den Flutbasalt-Eruptionen zeitlich korreliert (d.h. dass die Emission von Gasen den Basalteruptionen zeitlich vorausging, d.h. passive Freisetzung von Treibhausgasen unabhängig von Eruptionen bzw. vor dem Einsetzen der stärksten Eruptionen), oder aber dass die Deccan-Traps nicht die Ursache für die Klimaveränderungen der späten Kreide darstellen. (Sci. 363: 815 + 862 + 866).

Im Jahr 2019 wurde eine Studie veröffentlicht, die aus weltweit verteilten Fundstellen sowohl den Quecksilber-Gehalt wie die Paläotemperatur (über Karbonatisotope) in Molluskenschalen aus marinen Küstenhabitaten miteinander korrelierte. Der Vorteil ist, dass man in denselben Molluskenschalen sowohl Rückschlüsse auf die Temperatur wie auf den Hg-Gehalt gewinnen kann, also im gleichen Substrat, was verschiedene Biasfaktoren ausschließt.

Global finden sich dabei simultane Zunahmen der Hg-Konzentration und der Meerestemperatur im Küstenbereich, wobei sich Hg aus Vulkanemissionen nur etwa 1 Jahr lang in der Atmosphäre aufhält und dabei global verteilt (daher auch Nachweise z.B. in Nordamerika oder Antarctica). Die Daten deuten darauf, dass es innerhalb der letzten 250 TA vor der KTG zu einer Temperaturerhöhung von 5 bis 12 Grad kam, zeitlich parallel zum Beginn des Deccan-Vulkanismus.

Schon vor 69,5 bis 68 MA hatte eine weltweite Temperaturzunahme stattgefunden, einhergehend mit evolutionärer Diversifikation. Und ca. 1,5 MA vor der KTG kam es zu einem kleinen Hg-Peak in der Antarktis, offenbar infolge eines kleineren Flutbasalt-Ausbruchs in Westindien vor 67,5 +-

0,6 MA). Ein Krisenszenario begann aber erst ca. 250 TA vor der KTG und hielt dann mit Unterbrechungen etwa 1 MA lang an. Man nimmt an, dass 25 – 50 % des Flutbasalts der Deccan Traps innerhalb der letzten 250 TA vor der KTG freigesetzt wurden (Nat. Comm. 10: 5356).

Temperaturverlauf vor und nach der KTG (anno 2020)

Aus Hunderten von Einzeldaten aus marinen Sedimenten (z.B. Sauerstoffisotopen oder Mg/Ca-Relation in Foraminiferen) wurde der Temperaturverlauf zwischen 500 TA vor der KTG und 1 MA nach der KTG rekonstruiert. Beginnend ab 400 TA vor der KTG zeigt sich ein leichter, dann sich beschleunigender Anstieg bis zu einem Maximum von + 2,0 Grad 200 TA vor der KTG. In den letzten 200 TA ging die Temperatur dann stetig (mit einer kurzen Unterbrechung 100 TA vor der Grenze) auf den Ausgangspunkt (d.h. die Situation 500 TA vor der Grenze) zurück. Ein „Impaktwinter“ ist bei der zeitlichen Auflösung nicht erfasst, aber die KTG stellt ein Minimum dar mit einem Wert knapp unter dem Wert von – 0,5 MA.

Nach der KTG stieg die Temperatur sehr langsam wieder an auf + 0,4 Grad 200 TA nach der KTG, dann ging sie erneut zurück auf +- 0 Grad 350 TA nach der KTG, daran schließt sich ein erst schnellerer Anstieg auf ca. + 0,6 Grad (400 TA nach der KTG) mit Plateaubildung an, gefolgt von einem sehr langsamen Anstieg auf ca. 1 Grad ab 600 TA und auf etwas mehr als 1 Grad ab 800 TA.

Aus diesem Temperaturverlauf ließ sich (basierend auf CO₂- und Schwefeldioxid-Emissionen) modellieren, dass ein Großteil des CO₂ des Deccan-Vulkanismus schon vor der KTG freigesetzt worden sein muss (mindestens 50 % oder mehr) und dass es offenbar zu einer Entkoppelung von Entgasung und der ohnehin nur episodischen Flutbasaltproduktion kam (die erst später ihr Maximum erreichte). Dies korreliert mit der Erwärmung um 2 Grad im späten Maastricht. In der frühen Phase des Vulkanismus wurden offenbar überproportional viel Gase freigesetzt (relativ zum Flutbasalt). Da sich die Biodiversität und Biosphäre bis zur KTG nicht reduzierte, spricht dies dafür, dass der Deccan-Vulkanismus keinen Einfluss auf die KT-Extinktion hatte, sondern diese allein vom Impakt getriggert wurde. Nur der Impakt korreliert zeitlich mit der Massenextinktion und der Störung des C-Zyklus. Die Temperaturdaten dienten dabei als Proxy für die vulkanische Ausgasung. Die impaktbedingte Veränderung im C-Zyklus ermöglichte dann dem Ozean, große Mengen CO₂ zu absorbieren; das hatte dann zur Folge, dass Deccan-Ausgasungen nach der KTG zu geringeren Temperaturerhöhungen führten, als es ohne Impakt bzw. ohne Störung des C-Zyklus der Fall gewesen wäre.

Bemerkenswert ist, dass Flutbasalt-Eruptionen zwar für die PT- und TJ-Extinktion verantwortlich sind, dass aber alle weiteren Flutbasalt-Eruptionen nach der TJG nicht mehr mit Massenextinktionen einhergingen; offenbar gibt es seither Mechanismen, die die schädlichen Effekte von Flutbasalt-Eruptionen auf die Lebewelt abschwächen.

Es ist nach wie vor strittig, in welchem Zeitintervall relativ zur KTG die stärksten Flutbasalteruptionen erfolgten (Maximum kurz vor der KTG oder aber erst nach der KTG?); dies ist aber von sekundärer Bedeutung, wenn man davon ausgeht, dass Entgasung und Flutbasalt-Produktion zeitlich voneinander entkoppelt sein können, und der Temperaturverlauf ein Proxy für die Entgasung darstellt. Auswirkungen auf die weltweite Biosphäre hat schließlich nur die Entgasung, nicht die lokale Basaltablagerung.

Die Erwärmung um 2 Grad liegt in einer Größenordnung, mit der auch keine größeren marinen Extinktionen oder Turnover-Events bei vergleichbaren Temperaturerhöhungen während des Paläozäns oder frühen Eozäns verbunden waren.

Im späten Maastricht finden sich keine Hinweise auf eine erhöhte Extinktion mariner Taxa (abgesehen von einem strittigen Hinweis von Seymour Islands, Antarctica), jedenfalls bei weit verbreiteten Taxa wie Ammoniten, Foraminiferen, Radiolarien, Nannoplankton. Zwar kam es im Rahmen der Erwärmung zu Verschiebungen der Verbreitungsgebiete, die aber im Rahmen der Abkühlung vor der KTG wieder rückgängig gemacht wurden. Die C-Isotop-Daten deuten ebenfalls darauf, dass Ausgasung und Temperaturerhöhung im späten Maastricht keinen Effekt auf die marine Biosphäre hatten; die beobachteten geringen Abweichungen sind kompatibel mit vulkanogenen Effekten ohne Sekundärwirkungen auf die marine Biosphäre. Massive Extinktionen finden sich erst mit dem Impakt; darunter das Aussterben von 90 % der Foraminiferen- und 93 % der Nannoplankton-Arten in Proben aus Tiefsee-Sedimenten. In den 500 TA nach der KTG kommt es zu einem Turnover und Dominanz bestimmter Taxa in den Mikrobengesellschaften; die O-Isotop-Zusammensetzung in Gehäusen aus jener Zeit wird von den Zusammensetzung dieser Gemeinschaften und nicht von den Oberflächentemperaturen des Ozeans geprägt. Marker des marinen C-Zyklus sprechen für eine grundlegende Veränderung der Funktion der marinen Ökosysteme. Dies ging damit einher, dass vom Meerwasser viel CO₂ aus den vulkanischen Ausgasungen absorbiert werden konnte, so dass die vulkanisch bedingte Erwärmung schwächer ausfiel als vor der KTG.

(Sci. 367: 266).

Übersäuerung der Ozeane

Die Biosphäre der Ozeane scheint jedenfalls vor dem Impakt nicht durch den Deccan-Vulkanismus beeinträchtigt gewesen zu sein. Während der Grenzton üblicherweise sehr dünn ist und aus Tiefwasserablagerungen stammt, findet sich in einem unterirdischen Stollen in den Niederlanden (Geulhammerberg) eine > 50 cm mächtige Grenztonschicht, die eine in dieser Form einmalige zeitliche Auflösung der Ereignisse bietet. Sie bildet eine etwa 100 Jahre anhaltende kühle Episode nach dem Impakt ab. Sie ist außerdem die einzige erhaltene Grenztonlokalität, die in flachem Wasser abgelagert wurde, da alle anderen entsprechenden Ablagerungen schon kurz nach ihrer Entstehung durch den Meeresspiegelabfall zu Beginn des Dan erodiert wurden. Tektonische Prozesse (rasches Absinken des Maastricht-Grabens) führten dazu, dass der Grenzton erhalten (d.h. unter dem Meeresspiegel) blieb und nicht der Erosion zum Opfer fiel.

Isotope des Elements Bor aus den Kalkschalen von planktonischen und benthischen Foraminiferen verschiedener Grenzlokalitäten (darunter Geulhammerberg) belegen, dass es zu einem plötzlichen Impakt kam, der die Ozeane massiv übersäuerte, und es dauerte Millionen von Jahre, bis sich die Ozeane davon wieder komplett erholten. Die Daten sprechen gegen eine graduelle Verschlechterung der Lebensbedingungen infolge des Vulkanismus schon vor dem Impakt – jedenfalls im Meer. In den 100.000 Jahren vor dem Impakt finden sich keinerlei Hinweise auf eine Versauerung der Weltmeere; nach dem Impakt waren die Ozeane so sauer, dass Organismen mit Kalkschalen im Oberflächenwasser nicht überleben konnten; der pH-Wert sank um 0,25, einhergehend mit einer Zunahme der CO₂-Konzentration von 900 ppm im späten Maastricht auf 1600 ppm nach dem Impakt. Viele Lebensformen der oberen Ozeanschichten starben aus, vor allem die kalkifizierenden; die Relation Kalkifizierer – Nichtkalkifizierer verschob sich zugunsten der letzteren (Dinoflagellaten, Radiolarien). Die Bioproduktion der Ozeane wurde etwa um die

Hälfte reduziert. In manchen Regionen nahm sie aber auch zu - wahrscheinlich deshalb, weil die global reduzierte Bioproduktion zu lokalen Ansammlungen von Nährstoffen führte.

Organismen auf dem Meeresboden der Tiefsee waren dagegen nicht vom Extinktionsereignis betroffen.

Es dauerte mehrere Zehntausende von Jahren, bis sich Kalkalgen wieder ausbreiteten und die Primärproduktion auf das Ausgangsniveau erholte; allerdings war der C-Export in die Tiefsee viel länger beeinträchtigt. Ein neues Gleichgewicht im ozeanischen C-Kreislauf stellte sich erst aber erst nach einigen MA wieder ein.

Das Ausmaß der Übersäuerung von 0,25 Einheiten pH-Abfall passt zu der kalkulierten Menge an SO₂ und Stickoxiden, die durch den Impakt freigesetzt wurden, außerdem könnte CO₂ aus Bränden, dem Abbau organischer Materie, einer zeitweiligen Störung der biologischen C-Pumpe, Gesteinen am Impaktort oder Vulkanismus eine Rolle gespielt haben. Nach 40.000 Jahren hatte sich der pH-Wert im Oberflächenwasser des Ozeans erholt und überschritt sogar den Ausgangswert (+ 0,5 pH); Ursache des Anstiegs war das Aussterben kalkifizierender Organismen und damit die Schwächung von Senkern der Alkalinität. Nach 80.000 Jahren war der Ausgangswert wieder stabil erreicht, und nach 120 TA näherten sich der pH-Wert von Oberflächenwasser und tiefem Ozean wieder an. Es dauerte aber länger als 1 MA, bis der organische C-Export von der oberen Wassersäule in die Tiefsee sein Ausgangsniveau wieder erreicht hatte; bis dahin wurde mehr organischer Kohlenstoff schon in oberen Wasserschichten remineralisiert.

Die rasche Normalisierung des pH-Werts an der Meeresoberfläche innerhalb von 40 TA spricht gegen ein massives Ausgasen von CO₂ im Rahmen des Deccan-Vulkanismus. Offenbar gibt es intrinsische Gründe, weshalb es so lange dauert, bis sich das marine Ökosystem nach einer so gravierenden Störung wieder komplett erholt – der Deccan-Vulkanismus kann den pH-Werten zufolge dafür jedenfalls nicht verantwortlich gemacht werden. (PNAS 116: 22500).

Anhang:

Die ersten Stunden nach dem Impakt in Nord-Dakota (3050 km Entfernung) (PNAS 116: 8190)

Im Jahr 2019 wurde von einer Fundstelle (Tanis River) in Nord-Dakota berichtet, die die ersten Stunden nach dem Impakt abbildet. Es handelt sich um eine ca. 1,3 m mächtige Ablagerung direkt über dem Sandstein der Hell Creek Formation, die nach oben vom KP-Tonstein (Grenzton) bedeckt wird (mit Iridiumpeak). Die Ablagerung am Mäanderhang eines tief eingeschnittenen Flusssystemes ähnelt Tsunami-Sedimenten; diese sind aber auszuschließen, weil sich der Sedimentationsraum bis zum Beginn des Tonsteins auf einen Zeitraum von etwa 2 Stunden nach dem Impakt eingrenzen lässt. Es hätte aber ca. 18 Stunden gedauert, bis die Tsunami-Wellen von der 3050 km entfernt liegenden Impaktstelle eingetroffen wären; außerdem wären die Wellen durch das damals noch vorhandene nordamerikanische Binnenmeer (das aber am Golf von Mexiko eine Verbindung zum offenen Ozean hatte) erheblich abgeschwächt worden.

Die Ablagerung muss in kürzester Zeit erfolgt sein; sie enthält zahlreiche komplett und perfekt erhaltene Süßwasserfische (Stör, Löffelstör), schräg im Sediment liegend und in Fließrichtung

eingeregelt, dreidimensional erhalten (Konservat-Lagerstätte), daneben eingeregelte Zweige und Stämme von Bäumen. Der Tanis wechselte mindestens zweimal die Fließrichtung. Normalerweise floss er ostwärts in das Binnenmeer; es gab aber zwei Phasen, in den das Wasser westwärts (also ins Inland) floss. Aus dem nicht weit entfernten Binnenmeer wurden Ammoniten (*Sphenodiscus lobatus*, nur Fragmente und partielle Schalen), marine Dinozysten des obersten Maastricht und andere marine Taxa (wie Haizähne) eingespült. Der Wasserstand muss am Hang des Tanis-Mäanders mehr als 10 m angestiegen sein. Die meisten Fischfossilien finden sich relativ weit oben an diesem Hang, weit oberhalb des regulären Wasserspiegels des Flusses, sie verteilen sich aber durch die gesamte Ablagerung.

Da ein Tsunami allein schon aus zeitlichen Gründen völlig ausgeschlossen ist, kommt nur eine Seiche durch Resonanzeffekte seismischer Wellen infrage. So wurden nach dem Erdbeben der Stärke 9,2 in Japan im Jahr 2011 >1,5 m hohe Wellen in sonst völlig ruhigen und vom offenen Meer hydrologisch weitgehend isolierten norwegischen Fjorden beobachtet. Bei einer Erdbebenstärke von 10 – 11,5 und nur 3000 km Abstand im Falle des KT-Impaktors dürften die Effekte wesentlich stärker ausgeprägt gewesen sein. Seismische Grundbewegungen nehmen um den Faktor 30 zu, wenn die Erdbebenstärke um Faktor 2 steigt, so dass weltweit gesehen mit bis 10 - 100 m hohen Seichen nach dem KT-Impakt zu rechnen wäre.

Im Einzelnen zeichnet sich folgender Zeitverlauf ab: nach 6, 10 und 13 min dürften seismische Wellen (unterschiedlicher Typen) in der Region eingetroffen sein. Nach 13 bis 25 min begann das Niederrieseln von Impaktejekta (Sphärulen), i.d.R. von einer Korngröße zwischen 0,3 und 1,4 mm (was zur Entfernung vom Impaktort passt: je weiter, desto kleiner). Das Maximum des Sphärulen-Regens dürfte 1 bis 2 Stunden nach dem Impakt erfolgt sein, begleitet von orkanartigen Stürmen.

Im oberen Teil der Sedimente, die vor Beginn der zweiten Seiche abgelagert wurden, finden sich einige größere Sphärulen (ca. 3 mm Durchmesser), die 3 - 8 Zentimeter ins zuvor frisch abgelagerte Sediment eingedrungen sind. Die Sedimentoberfläche muss zu jenem Zeitpunkt trockengefallen gewesen sein (oder allenfalls mit wenigen Zentimetern Wassern bedeckt). Die Geschockte Quarze kamen erst etwas später an (ab 38 min nach dem Impakt); sie entstammen dem warmen Feuerball, der entstand, als große Mengen CO₂ durch das Aufschmelzen von Kalkstein im Impaktgebiet freigesetzt wurden; die Quarzkügelchen gelangten in einem steileren Winkel in die Atmosphäre als die Sphärulen und erreichten daher Nord-Dakota erst etwas später; zwei Stunden nach dem Impakt ging der Niederschlag der Quarzkügelchen zu Ende.

Kurz nach Beginn des Niederregens der Ejekta, d.h. > 13 min, begann die erste Seiche; sie hielt offenbar einige Zehnerminuten an und führte zum Umkehr der Fließrichtung (landeinwärts). Nach Rückkehr in die alte Fließrichtung erfolgte noch eine zweite Seiche mit ähnlichen Auswirkungen. Nach etwa 2 Stunden war die Ablagerung beendet; jetzt begann die Ablagerung feineren Materials aus der Luft und führte zur typischen KT-Tonschicht (Grenzton), die nur 1 – 2 cm dick ist (Impaktit) und in deren oberen Abschnitt sich der Iridium-Peak findet, während der untere Abschnitt von Impakt-Sphärulen dominiert ist. Der Tonstein besteht aus feinem Impaktmaterial und kennzeichnet die KTG (mit Impaktdebris, geschockten Mineralien, Impakt-Sphärulen, Nanodiamanten, gelegentlich Glaskügelchen). Der obere Abschnitt ist reich an Platinmetallen wie Iridium.

Während allerdings außerhalb der Tanis-Ablagerung der Tonstein die übliche Schichtung (unten überwiegend Sphärulen, oben Ir-Peak und geschockte Minerale) zeigt, ist direkt oberhalb der Tanis-Ablagerung überwiegend nur die obere, Ir-reiche Schicht ausgebildet, während sich die Sphärulen, die sonst die untere Schicht des Tonsteins dominieren, über die 1,30 m dicke Tanis-Ablagerung verteilen. Dies bedeutet, dass diese Ablagerung zu der Zeit erfolgte, in der andernorts der untere Abschnitt der KT-Tonschicht gebildet wurde.

Die zweite Seiche muss nach ca. 2 Stunden nach dem Impakt abgeschlossen gewesen sein; ab jetzt erfolgte die Ablagerung des Ir-reichen oberen Abschnitts der KT-Tonschicht. Dies lässt sich aus

der zeitlichen Abfolge der Impakt-Sphärulen und Glaskügelchen kalkulieren. Nach zwei Stunden war deren Eintrag weitgehend abgeschlossen, und jetzt erfolgte der Ir-Peak.

Auf diesen folgt eine ca. 6 cm dicke C-reiche Schicht aus Pflanzenresten (Lignit) als Basis des Paläozäns mit dem üblichen Farn-Peak, gefolgt von paläozänem Sandstein. Die Tanis-Ablagerung wurde nicht von Pflanzen besiedelt (keine Hinweise auf Wurzeln).

50 % der Störe und Löffelstöre weisen Impaktejekta in ihren Kiemen auf (als Suspensionsfresser sieben sie das Wasser mit den Kiemen, während sie mit offenem Mund schwimmen) und sind in einer Richtung eingeregelt, als der Tanis Richtung Inland floss und Wogen das tief eingeschnittene Flusssystem landeinwärts überschwemmten. Auch innerhalb der Körper der Acipenseriformes finden sich Sphärulen. Außerdem finden sich Impakt-Sphärulen in Bernsteinbläschen, die an dicken Ästen und Baumstämmen angeheftet waren, darunter auch Glaskügelchen im Bernstein.

Seismische Wellen, die zu Seichen führen, werden auch in Verbindung gebracht mit Zunahmen des marinen Vulkanismus an den Rändern mehrerer Kontinentalplatten und einer Beschleunigung des Deccan-Vulkanismus.

Zusammengefasst schaukelten seismische Welle schon wenige Minuten nach dem Impakt im nordamerikanischen Binnenmeer riesige Flutwellen auf (Seichen), die sich auf das Land zubewegten und auch das Tanis-Flusstal hinauf rasten; diese Wellen waren über 10 m hoch. Die ersten Wellen trafen etwa zeitgleich mit den ersten Tektiten ein. Die erste Flut zog sich rasch zurück, der Fluss strömte wieder regelhaft ostwärts, während es weiterhin Tektite regnete. Nach einer Ruhephase von etlichen Minuten kam eine zweite Riesenwelle, die die zusammengespülten Tiere und Pflanzen endgültig mit Kies, Sand und Schlamm überdeckte; höchstens 2 Stunden nach dem Impakt war auch diese zweite Flut beendet. So entstand das vermutlich größte bisher bekannte Massengrab der KTG.

tert-tert

TERTIÄR (66 - 2,6 MA)

(Neudatierung der KTG in 2013: 66,052 MA)

GRADSTEIN et al. 2012: 66,04 MA – 2,588 MA:

PALÄOGEN: 66,04 bis 23,03 MA

NEOGEN: 23,03 bis 2,588 MA

Achtung! „Tertiär“ ist jetzt veraltet und wurde durch „Paläogen“ und „Neogen“ ersetzt!

palä-palä

PALÄOZÄN (66,0 - 56 MA)

ICS 2004/07:

Danian: 65,5 +- 0,3 MA bis 61,7 +- 0,2 MA
Selandian: 61,7 +- 0,2 MA bis 58,7 +- 0,2 MA
Thanetian: 58,7 +- 0,2 MA bis 55,8 +- 0,2 MA

ICS 2012:

Danian: 66,0 MA bis 61,6 MA
Selandian: 61,6 MA bis 59,2 MA
Thanetian: 59,2 MA bis 56,0 MA

KTG Datierung anno 2013: 66.052.000 ± 8000 J

Nordamerikanische Land Mammal Ages (mit Angabe des Beginns in MA nach zwei verschiedenen Quellen sowie kalkuliertem Beginn nach dem ABC-Vadh-Zyklus sowie Stadium im ABC-Zyklus):

A Clarkforkian 56,0 oder 58,8 / 57,84
C Tiffanian 62,7 oder 60,9 / 60,25

B Torrejonian 65,0 oder 63,8 / 62,66
A Puercan 66,4 oder 65,1 / 65,07

Stratigraphische Zyklen s. Kambrium

Als Grenze zum Tertiär ist die iridiumreiche Tonschicht festgelegt.

Größenrekorde des Paläogens (PNAS 106, 24):

Protoctista: *Nummulites exponens*: 4,5 cm lang, 4,2 cm breit, 0,7 cm dick

Chordata:

Indricotherium: 8,2 m, 13,6 t (naA 18 t)

Arthropoda:

Verrucoides stenohedra (Decapoda, M-Eozän, Mexiko): 34,5 cm lang, 21,3 cm breit; 7,8 kg
(Daten nur für Thorax)

Mollusca:

Campanile cf. giganteum (Eozän der Karibik): 23,2 cm lang, 90 cm (!) dick (wohl sensu „hoch“)

Impakt im frühen Paläozän?

65 – 60 MA alte seismologisch entdeckte (vermeintliche) Impaktstruktur mit 20 km Durchmesser in der Nordsee, heute mit Hunderten von Metern tertiärer Sedimente bedeckt (weltweit sind bisher insgesamt 160 Impaktstrukturen bekannt geworden) (Nat. 418, 487+520).

Erholung der Flora und Säuger-Fauna in Nordamerika (Colorado) in den ersten 1 MA nach der KTG

Die Dokumentation der Erholung nach der KTG im terrestrischen Kontext ist sehr lückenhaft, weil es weltweit bisher keine Lokalitäten gab, die die Entwicklung auf dem Festland kontinuierlich und sicher datierbar nachzeichnen; vor allem Lokalitäten mit Wirbeltieren sind selten und durch große Zeitintervalle ohne Vertebratennachweis getrennt. Süßwasser- und terrestrische Ablagerungen aus den ersten 1 MA nach der KTG sind daher sehr lückenhaft, weshalb die Erholung nach der KTG bisher schlecht dokumentiert werden konnte.

Eine Ausnahme bietet ein 27 qkm großes Gebiet in Colorado (Corral Bluff), in dem ein in einer ehemaligen Fluss- und Überflutungsebene abgelagertes 250 m dickes Schichtpaket ausstreicht, das ununterbrochen den Zeitraum zwischen -0,1 MA vor und 1,0 MA nach der KTG abbildet. An 299 Lokalitäten in diesem Gebiet fanden sich Vertebraten-Fossilien (sehr gut und dreidimensional in Hydroxyapatit-Konkretionen erhalten, die über die gesamte Fazies gleichmäßig verteilt sind und Säuger, Krokodile und Schildkröten enthalten, z.T. sehr feinzeichnend mit Mittelohr-Strukturen

und Zungenbein; darunter ein 1,5 m langes artikuliertes Krokodil), an 65 Lokalitäten Megaflora-Fossilien. Die Datierung erfolgt mit hoher Präzision dank zweier Ascheschichten aus lokalen Vulkanausbrüchen sowie durch Magnetostratigraphie; die KTG ist palynologisch definiert. Insgesamt sind 16 Säugerarten und 233 Morphospezies an Pflanzen in diesem Zeitintervall nachgewiesen.

Der KTG folgte zunächst eine Farnvegetation, in die sich dann zunehmend Palmen einstreuten, bis Palmen dominierten (es gibt aber auch einen sehr kurzen Palmen-Peak direkt über der KTG). In einem nächsten Schritt breiteten sich Walnussgewächse aus, später (ca. 700 TA nach der KTG) kamen Leguminosen hinzu (Erstnachweis weltweit). Die Nüsse der Walnussgewächse ermöglichten neue Nahrungsquellen für Säuger, die verstärkt zur Herbivorie übergangen; die Ausbreitung der Leguminosen ging mit einem weiteren Schub an Diversität und Körpergröße der Säuger einher. Blattmorphologische Untersuchungen lassen auf den Temperaturverlauf schließen (glatte Blätter = wärmeres Klima; gezähnte Blätter = kühleres Klima).

Insgesamt sind drei Erwärmungen nachzuweisen; diese wurden offenbar durch den Vulkanismus der Deccan-Traps ausgelöst, von dem man annimmt, dass 70 % des Flutbasalts während der ersten 300 oder 400 TA nach der KTG emittiert wurden. Die Erwärmungen gingen einher mit Änderungen der Flora (Zunahme der Diversität der Megaflora), und in deren Folge nahm die taxonomische und ökologische Diversität, aber auch die Körpergröße der Säugetiere zu. Der Deccan-Vulkanismus war in dieser Phase der Erholung nach der KTG also nicht schädlich, sondern nützlich: er führte zu Erwärmungen, die (möglicherweise über Einwanderungen aus anderen Gebieten) die Diversität der Megaflora erhöhten, und das damit verbundene zusätzliche Nahrungsangebot, zunächst an kleinen Nüssen, später an Hülsenfrüchten, förderte die Diversifikation und auch die Größenzunahme der Säugetiere. Auch differenzierte sich die Fauna im Zeitverlauf in flussnahe und flussferne Biotop innerhalb der Flusslandschaft.

Weltweit waren an der KTG alle Säuger erloschen, die größer als eine Ratte waren, außerdem die Hälfte aller Pflanzenarten. Vor der KTG fanden sich in der untersuchten Flussebene Säuger bis Waschbärgröße. In den ersten <100 TA Jahren finden sich nur wenige Säuger, und sie überschreiten die 600 g-Marke (wie Ratte) nicht. Es dominierten Farne; Blütenpflanzen mit ihren nahrungsreichen Samen und Früchten waren damals selten. Die Diversität der Dicoten lag bei weniger als 50 % des Prä-KTG-Niveaus. 46 % der kretazischen Dicoten, die sich in der Kreide an mehr als einer Fundstelle in der Region fanden, waren in den paläozänen Ablagerungen überhaupt nicht mehr nachweisbar.

100.000 J nach der KTG hatte sich die Anzahl der Säugerarten verdoppelt, und sie erreichten wieder die Größe von Waschbären (z.B. *Baioconodon*, 6 kg) wie vor der KTG (der größte Säuger im Lancian, *Didelphodon*, wog 8 kg; das größte Säugetier im Puercan 1 der Region 6 kg: *Baioconodon*). Die Farnlandschaft war inzwischen durch einen Palmenwald ersetzt worden. (Auch an einer anderen Stelle im Denver Becken fand sich eine Zunahme der Diversität der Säuger von 9 Arten zu Beginn des Puercan 1 auf 21 Arten gegen Ende des Puercan 1. Das Puercan 1 reicht von der KTG bis 300.000 TA post KTG).

Zwischen 100 TA und 300 TA wurden die Palmenwälder allmählich durch walnussartige Bäume ersetzt. Ihre Nüsse führten dazu, dass sich die Diversität der Säuger in dieser Zeit verdreifachte, und die größten unter ihnen erreichten 300 TA nach der KTG Bibergröße (25 kg) (*Carsiptychus*). Die Diversität der Megaflora übertraf nach 300 TA bereits das Niveau vor der KTG.

Der Übergang vom Puercan 1 zum Puercan 2 erfolgte vor ca. 300 TA und ging mit einem Diversitäts- und Größenschub der Säuger einher (Aufkommen > 20 kg schwerer Periptychiden),

wobei *Carsiptychus* sich von harten Samen und Früchten ernährte und damit eine bemerkenswerte Spezialisierung bereits im U-Paläozän zeigt (Periptychidae: ad Condylarthra; U- bis O-Paläozän Nordamerikas).

Waren die P1-Säuger (< 300 TA) noch durch omnivore oder insektivore Ernährung gekennzeichnet, zeigen einige P2-Säuger (300 – 700 TA) eine stärker herbivore Tendenz (bei dreifacher Zunahme der Körpermasse im Vergleich zu P1-Säufern). Die P1-P2-Grenze vor 300 TA ging auch mit der Etablierung einer hoch diversen Standflora einher, deren Diversität die Werte vor der KTG übertraf. Die Diversität walnussartiger Pollen verdoppelte sich (zweites Erwärmungsintervall). Die Juglandaceae gingen von kleinen, geflügelten Samen zu größeren, flügellosen Samen über, was dafür spricht, dass die Verbreitung jetzt durch Tiere statt Wind erfolgte. Zu jener Zeit erschienen mehrere große herbivore periptychide Säuger, deren vergrößerte und spezialisierte Prämolaren darauf deuten, dass sie auf harte Nahrung spezialisiert waren.

Zwischen 300 und 700 TA nahm dann die Maximalgröße der Säuger nur in mehreren kleinen Schritten eher geringfügig zu. Der nächste große Schritt erfolgte 700 TA nach der KTG.

700 TA nach der KTG traten die Leguminosen hinzu (Erstnachweis); ihre Früchte sind reiche Eiweißquellen. Die Diversität der Säuger stieg weiter an und ihre Maximalgröße erreichte jetzt 50 kg (Faktor 100 gegenüber der KTG; *Eoconodon*, 47 kg); auch die Wälder hatten sich weiter erholt. Weltweit erster Nachweis der Leguminosae vor 65,35 MA; noch im unteren Paläozän werden die Leguminosae auch in Argentinien nachweisbar, so dass sie offenbar in Amerika entstanden und sich dann sehr schnell ausbreiteten. Große Säuger, die vor 700 TA in Verbindung mit einem weiteren Wärmeimpuls erschienen, waren der herbivore Multituberculata *Taeniolabis* (34 kg) und das omnivore triisodontide archaische Ungulatentaxon *Eoconodon* (47 kg).

Grob skizziert:

0 bis < 100 TA; bis 600 g

100 TA: 6 kg

300 TA: plötzliche deutliche Steigerung auf um 20 kg; erste Diversifikation der Juglandaceae danach langsame weitere Steigerung der Körpergröße in kleinen Schritten

700 TA: plötzliche deutliche Steigerung auf bis 50 kg; Erstnachweis der Leguminosae

1 MA: zweite Diversifikation der Juglandaceae

Temperaturverlauf:

In Einklang mit weltweiten Daten eine Abkühlung um 4,6 Grad von 22,1 auf 17,5 Grad in den letzten 100 TA der Kreide.

Direkt nach dem Impakt kam es in Einklang mit bereits bekannten Daten zu einer Temperaturerhöhung um 5,1 Grad (von 17,5 auf 22,6 Grad) innerhalb von 60 TA, bedingt durch massive Deccan-Eruptionen (frühes Puercan 1). Jede Erwärmungsperiode ging mit Änderungen der Flora und nachfolgenden Änderungen der Säugerfauna einher.

Die zweite Erwärmungsperiode erfolgte zu Beginn des Puercan 2. In einem 150 TA anhaltenden Intervall zwischen 65,80 und 65,65 MA kam es zunächst innerhalb von 30 TA zu einer Erwärmung um 2,2 Grad von 21,1 auf 23,3 Grad; dieses Temperaturniveau wurde für 50 TA gehalten, daran schloss sich innerhalb von 70 TA eine Abkühlung um insgesamt 3,0 Grad an (von 22,7 auf 19,7 Grad).

700 TA nach der KTG kam es dann innerhalb von 10 TA zu einer Erwärmung um ca. 3,0 Grad von 18,0 auf 20,9 Grad.

Das letzte Dinosaurierfossil fand sich ca. 10 m unter der KTG, der Farnpeak innerhalb der ersten 10 m über der KTG. Die stufenweisen Zunahmen der maximalen Körpergröße der Säuger erfolgten jeweils nahe der Puercan1/Puercan2- bzw. Puercan2/Puercan3-Grenze, also ca. 300 bzw. ca. 700 TA nach der KTG, und 700 TA nach der KTG waren größere Säuger (ab 25 kg) bereits im Lebensraum räumlich differenziert (baenide Schildkröten und *Taeniolabis taoensis* lebten nahe den Rändern der Flusskanäle, chelydroide Schildkröten und große periptychide Säuger (*Ectoconus*, *Carsiptychus*) in weiter vom Fluss entfernten Regionen.

Ein ökologisches Ungleichgewicht, gekennzeichnet durch geringe Diversität der Säuger und Wälder sowie Säuger kleiner Körpergröße, dominiert von Farnen und Palmen, hielt etwa 100 TA in der Region an. In den folgenden 200 TA nahm die Diversität der Megafloora kontinuierlich zu. Ab 300 TA finden sich weitere Zeichen für die Erholung der Ökosysteme, darunter Nahrungsspezialisten (z.B. Zunahme der Herbivore) und räumliche Gliederung der Nischen (Sci. 366: 409 + 977).

Entgegen allgemeiner Annahme der Schädlichkeit der Deccan-Eruptionen führten diese in dem hier betrachteten Ökosystem zu Zunahmen der Diversität der Säuger und Flora sowie Zunahmen der Körpergröße der Säuger. Die Deccan-Eruptionen könnten also geholfen haben, die Erholung zu beschleunigen. Katastrophische Ereignisse sind also nicht immer schädlich, sondern können auch die Diversifizierung fördern (Entsprechendes wird im marinen Kontext im Mittelordovizium angenommen, als die Erde von atmosphärischem Staub abgekühlt wurde). Es kommt also immer auf den Kontext an, in dem diese Ereignisse stattfinden. In einer Krisensituation mit geringer Diversität und ungünstigen Lebensverhältnissen (wie bis zum M-Ordovizium mit hohen Wassertemperaturen und geringem Sauerstoffgehalt im Meer oder auch nach der Verwüstung auf dem Land nach der KTG) können solche Ereignisse auch der Biosphäre förderlich sein.

land-land palä

Flora allgemein: Insgesamt noch viele oberkreidetytische Elemente, daneben aber auch schon solche, die ihre Hauptblütezeit erst im Neogen haben. Aus der O-Kreide haben sich auch die Kastanieneichen und Dewalqueen (baumförmige Hahnenfußgewächse) herübergerettet. Weit verbreitet sind Palmen (im Alttertiär bis ins nördliche Grönland!), Kautschukbäume, *Quercophyllum* (Eichenverwandte), Buchen-, Lorbeergewächse, baumförmige Liliengewächse (Vorläufer schon in der O-Kreide).

Neu: Drachenbaumgewächse, Gattung *Carpinus* (Hainbuche) und *Laurus* (Lorbeer). Im U-Paläozän Südamerikas **Mangrovesümpfe**, im Laufe des Paläozäns auch in Indien.

Farne: nach molekularen Daten trennten sich die beiden Gattungen *Gymnocarpium* und *Cystopteris* vor ca. 60 MA. Jetzt wurde in den französischen Pyrenäen ein Farn entdeckt (*Cystocarpium roskamianum*), der eine Hybridisierung zwischen diesen beiden Gattungen darstellt. Sowohl im Tier- wie im Pflanzenreich wurde niemals eine Hybridisierung von zwei so weit (zeitlich) voneinander entfernten Taxa beobachtet (würde etwa der Kreuzung zwischen einem

Menschen und einem Lemur entsprechen). Möglich machte dies die langsamere Evolution der Farne, u.a. weil sie auf Wasser und Wind bei der Befruchtung angewiesen sind (Nat. 518: 276).

Ginkgophyten: Die Gattung *Ginkgo* war ab dem Paläozän auf eine einzige polymorphe Art reduziert (i.a. als *G. adiantoides* bezeichnet).

Angiospermen:

Nach neuen Angaben sollen auch **Orchideen** und **Bromeliden** schon vor mindestens 60 MA aufgetreten sein (Nat. 428, 479). Der älteste sichere Fossilnachweis von Orchideen datiert ins unt./mittl. Miozän (dominikanischer Bernstein; s. „Miozän“), nach molekularkladistischen Studien entstanden die rezenten Orchidaceae zwischen 76 +/- 5 und 84 +/- 6 MA (Nat. 448, 1042). Dieses Alter wurde durch verfeinerte molekulare Analysen aber auf 112 MA zurückverlegt (Details → Miozän).

Florentwicklung direkt nach der KTG und im untersten Paläozän (Sci. 294, 1668 + 1700): Die gravierendsten Auswirkungen sind für Nordamerika nachgewiesen, das nahezu oder vollständig entwaldet wurde, 80 % der Pflanzenarten starben aus. Möglicherweise war für Jahrzehnte oder Jahrhunderte die Vegetation Nordamerikas fast völlig zerstört, die Rekolonisation könnte von Refugien im äußersten Norden des Kontinents (maximale Entfernung von der Einschlagstelle), den Nordabhängen von Gebirgen oder von anderen Kontinenten aus erfolgt sein. Die Erholung erfolgte langsam, mehrere Jahrtausende war der ganze Kontinent kaum mehr als ein Farnfeld, überwiegend der Gattung *Stenochlaena*, die auch heute noch z.B. mit einem malayischen Kletterfarn vertreten ist (dieselbe FarnGattung bildete auch nach der Krakataueruption 1883 undurchdringliche Dickichte, die über Jahrzehnte auf der Insel dominierten). Allgemein gelten „Farnpeaks“ als Folgen katastrophischer Zerstörung von Ökosystemen und wurden bisher in Nordamerika und östlichen Eurasien in Sedimenten unmittelbar nach der KTG nachgewiesen.

Demgegenüber ging man bisher davon aus, dass die Südhalbkugel erheblich weniger Extinktionen und Störungen erfahren hat, worauf (sehr begrenzte) Pollen- und Sporendaten sowie zoogeographische Untersuchungen deuteten, wonach die Südhalbkugel als Refugium gedient zu haben scheint (z.B. Ratites unter den Vögeln; Araukarien mit rezent weitestgehend oder vollständig auf die Südhalbkugel beschränkter Verbreitung). Der Fossilnachweis aus der Zeit der KTG ist für Australien und Antarctica (also die Regionen, die vom Impaktereignis am weitesten entfernt waren und daher möglicherweise die besten Überlebenschancen boten) zu lückig, um überhaupt sagen zu können, ob dort z.B. die Dinosaurier ebenfalls an der KTG erloschen.

In diesem Sinne sind nun erstmals umfassende Pollen-/Sporendaten aus Neuseeland (von zwei verschiedenen Fundstellen) bemerkenswert, die darauf hinweisen, dass auch dort die Wälder zerstört und durch eine Farnlandschaft ersetzt wurden, kaum weniger dramatisch als in Nordamerika. Die Vegetation unmittelbar vor der KTG war geprägt durch einen Sumpfwald mit zahlreichen Farnen, südlichen Koniferen und Angiospermen. Unmittelbar nach der KTG sind Angiospermenpollen überhaupt nicht mehr nachweisbar, Koniferen treten stark zurück, es dominieren erst Erd- und später dann Baumfarne. Die Zerstörung war aber offenbar nicht ganz so weitgehend wie in Nordamerika. An die anfängliche Störung schloss sich eine längere Phase (mind. 1 MA) klimatischer Oszillationen an, gekennzeichnet durch einen Wechsel zwischen wärme- und kälteliebenden Arten und der Zu- bzw. Abnahme der Baumfarne, offenbar aufgrund Störungen im CO₂-Niveau. Vermutlich dauert es nach einer Störung des CO₂-Levels in der Atmosphäre eine längere Zeit, bis sich wieder ein neues Gleichgewicht einspielt. Und es dauerte

mehrere MA, bis die Angiospermen in Neuseeland wieder jene Bedeutung erlangten, die sie vor der KTG hatten.

Die KTG geht in Neuseeland (Moody Creek Mine) einher mit dem Erlöschen der Pollenarten *Tricolpites lilliei* und *Nothofagites kaitangata*. Vor der KTG dominierten Gymnospermen (57 %), gefolgt von Farnen (25 %) und Angiospermen (14 %) in den Pollen- bzw. Sporenfloren, ganz unmittelbar vor der KTG nehmen die Gymnospermen sogar zulasten der Farne und Angiospermen auf 70 % zu. Unmittelbar mit der KTG steigt der Farnanteil auf 90 % (bezogen auf Pollen und Sporen), überwiegend *Laevigatosporites*, daneben Torfmoos (8 %; *Stereisporites*). Gymnospermen sind stark reduziert, Angiospermen verschwinden komplett. Kein einziger Angiospermenpollen konnte in den untersten 12 cm des insgesamt 40 cm dicken Farnpeaks gefunden werden. Innerhalb des 40 cm dicken Farnpeaks dominieren zunächst Bodenfarne (*Laevigatosporites*, *Gleichenidites*, *Baculatisporites*), im oberen Teil Baumfarne (*Cyathidites*, *Cibotioidites*). Die modernen Verwandten der genannten Bodenfarne gedeihen auch in offenen, sauren, mit Wasser vollgesogenen Böden, während die modernen Baumfarne warme, humide Bedingungen erfordern. Oberhalb des 40-cm-Farnpeaks folgt dann ein deutlicher Rückgang der Farne und ein Anstieg der Gymnospermen, besonders *Phyllocladidites mawsonii* (Pollentyp verwandt mit der rez. Konifere *Lagarostrobos franklinii* aus den kühltemperierten Regenwäldern Tasmaniens). Angiospermen bleiben bis 1,3 m über der KTG unbedeutend. Die kurzzeitige Zunahme der Bodenfarne am oberen Ende des Farnpeaks könnte auf den Beginn einer regional kühleren Phase deuten, oder ein lokal begrenztes Phänomen sein. Eine grundsätzlich ähnliche Abfolge wurde auch an einer weiteren, ca. 50 km entfernten Fundstelle dokumentiert, allerdings nicht so ausgeprägt, weil in den dortigen flachmarinen Ablagerungen die Pollen und Sporen aus verschiedenen Zeiten stärker vermischt wurden. Die Befunde von Moody Creek Mine entsprechen sehr gut nordamerikanischen, wo ebenfalls *Laevigatosporites* und *Cyathidites* den Farnpeak dominierten, der die angiospermenreichen Floren der obersten Kreide von den gymnospermenreichen des U-Paläozäns trennt.

Für Neuseeland konnten 5 aufeinanderfolgende Phasen nachgewiesen werden:

1. abrupte Extinktion oder lokales Verschwinden der terrestrischen Vegetation als Folge verlängerter Dunkelheit, Bodenfrost, evtl. ausgeprägter Waldbrände und sauren Regens. Anhaltender Bodenfrost und Dunkelheit für eine oder mehrere Wachstumssaisons würden viele Landpflanzen aussterben lassen. Auch die Waldbrände sollen nach verschiedenen ballistischen Modellen für Impaktejecta nicht auf Nordamerika beschränkt gewesen sein, sondern weltweit aufgetreten sein, und Fullerene im neuseeländischen Grenzton deuten ebenfalls auf lokale Waldbrände. Allerdings können Waldbrände allein nicht die langanhaltenden Florenveränderungen erklären.
2. Besiedlung der sauren, mit Wasser vollgesogenen, kühlen Landoberfläche mit Moosen (z.B. Torfmoos) und Bodenfarne
3. Zunahme der Baumfarne während des späteren Teils des Farnpeaks als Hinweis auf eine Tendenz zu warmen, humiden Bedingungen
4. Abnahme der Baumfarne, gefolgt von einer langanhaltenden Zunahme kühltemperierter Gymnospermen (parallel zu marinen Indikatoren für eine klimatische Abkühlung im frühen Paläozän unabhängig vom kurzen Impaktwinter)
5. Zunahme der Angiospermen auf Anteile entsprechend der Oberkreide, evtl. einhergehend mit einem wärmeren Klima im späten U-Paläozän.

Die Dauer des Farnpeaks von Neuseeland wird aufgrund von Foraminiferen als Leitfossilien auf ca. 30.000 Jahre geschätzt. Radiolarien deuten darauf, dass die Dauer der Gymnospermendominanz ca. 1 MA anhielt, also viel länger als die unmittelbaren Auswirkungen des Impakts wie Impaktwinter und nachfolgender Treibhauseffekt. Offenbar kam es (wie marine Befunde auch belegen) durch Massenextinktion marinen Planktons und Massenfreisetzung von CO₂ an der KTG zu einer so schwerwiegenden Störung des Kohlenstoffzyklus, die zu klimatischen Oszillationen bis mindestens 1 MA ins Paläozän hinein führte.

Eine nähere Analyse im mm-Bereich (Sci. 303, 1489) an einer Fundstelle in Neuseeland ergab weiterhin, dass direkt über der KTG – in den ersten 4 mm, während des Iridium-Peaks – **nur** Pilzsporen gefunden werden (während vor der KTG und nach dem ca. 4 mm dicken Pilz-Peak praktisch keine Pilzsporen nachweisbar sind); nach 4 mm enden dann die Pilzsporen abrupt und es beginnt der Farnpeak. Baumfarne

und Koniferen sind nach 8 mm in geringem Umfang nachweisbar; Baumfarne werden nach 3 cm häufig (während gleichzeitig die Bodenfarne zu diesem Zeitpunkt rasch zurückgehen), Koniferen (Podocarpaceen) bleiben in den ersten 7 cm (soweit reicht dieses Profil nur!) selten, Angiospermen (ab 2 cm seltene Einzelfunde von Pollen, z.B. *Nothofagites*) extremst selten. Der Pilz-Peak deutet auf eine massive Verfügbarkeit von Substraten, auf denen sich saprophytische Organismen ausbreiten konnten. Die Dominanz der Pilze hat dabei aber höchstens einige Jahre gedauert (!), denn das Ende des Pilz-Peaks und der Beginn der Farndominanz treten schon nach 4 mm – noch vor dem absoluten Maximum des Iridium-Peaks bei 5 mm – ein.

Die Befunde aus Neuseeland, in maximal möglicher Entfernung von der Impaktstelle (zugleich verbunden mit der weltweit stärksten KTG-Iridium-Anomalie nonmariner Ablagerungen) belegen, dass die Entwaldung und Zerstörung der terrestrischen Ökosysteme weltweit erfolgt war, sei es durch Impaktwinter und/oder massive Waldbrände.

Ging man bisher aber davon aus, dass die Erholung der Floren nach der KTG (zumindest in Nordamerika) 5 bis 10 MA gedauert hat, gibt es in Colorado (Castle Rock) eine Blattflora, die vor 64,1 MA nur 1,4 MA nach der KTG (KTG vor 65,51 MA; 280 m über der KTG im Profil) entstanden ist und auf ein typisches Regenwaldhabitat deutet, mit großer Ähnlichkeit zu rezenten äquatorialen Regenwäldern; übliche paläozäne Floren Nordamerikas sind gekennzeichnet durch Artenarmut und weisen auf gemäßigte, jahreszeitlich geprägte, laubabwerfende Wälder. Die Castle Rock Flora zeigt dagegen eine hohe Diversität: Blattphysiognomie wie in rezenten äquatorialen Regenwäldern (Träufelspitzen, große Blätter, glattrandig), konkludent mit hohen Niederschlägen und äquatorialen Temperaturen; räumliche Differenzierung, Dominanz von Angiospermenbäumen. Blattgröße bis 1280 qcm. 96 Dikotylentaxa (90 Blatttypen, 6 Fruchttypen), 3 Farne, 3 Cycadeen, 2 Koniferen. Die meisten Arten sind unbekannt, erkennbare Familien der Dikotylen: Platanaceae, Lauraceae, Elaeocarpaceae, Tiliaceae, Sterculiaceae, Urticaceae. Die Analyse der Verteilung der Blattrandmorphologie lässt auf eine Jahresdurchschnittstemp. von 22,2 +/- 2 Grad C schließen, die Niederschlagsmenge wurde auf 2250 mm (1570 – 3220, standard error) geschätzt. Die Flora ist reicher als alle bekannten Floren der Oberkreide und des Paläogens aus dem westlichen Inneren Nordamerikas, mit dreimal mehr Dikotylenarten als an Fundstellen aus dem früheozänen Wärmemaximum. Es wird vermutet, dass die Gebirgsbildung im Westen des Denver-Beckens zu starken Regenfällen am Ostabhang dieser neu entstehenden Gebirgsketten führte, und somit optimale Bedingungen für eine Regenwaldflora schuf, während andernorts in Wyoming, Montana und Dakota erst um die Paläozän-Eozän-Grenze herum die Floren wieder reicher wurden. Insofern müssen in Castle Rock die lokalen Verhältnisse besonders günstig gewesen sein; es ist auch nicht auszuschließen, dass diese Flora ein bisher nicht bekanntes warmes Intervall im frühen Paläozän repräsentiert. Gegen die These, es könne sich hier um ein Refugium während des KTG-Events gehandelt haben, sprechen dagegen zahlreiche Argumente (die Pollenflora entspricht eher typischen paläozänen Floren als solchen der Kreide; noch ältere unterpaläozäne Floren des Denver Beckens < 1,4 MA post KTG weisen eine geringe Diversität auf und entsprechen gleich alten Floren weiter nördlich; wenige gemeinsame Arten mit kretazischen Floren des Denver Beckens; keine bisher bekannten Kreidefloren zeigen eine Regenwaldphysiognomie). Die Rate der Erholung der Pflanzenwelt nach dem KTG-Ereignis war also stark abhängig von der lokalen physiogeographischen Situation (Sci. 296, 2379).

Känozoische Pflanzendiversität in den Neotropen (Sci. 311, 1893): heutzutage ist die Pflanzendiversität in den Tropen Süd- und Mittelamerikas am größten. Man versuchte dies bisher mit hoher Artbildungs- und niedriger Aussterberate oder einer erst kürzlich erfolgten Diversifikation im Pleistozän (insbesondere im Rahmen des Refugialmodells) zu erklären. Ein

umfangreiches Pollen- und Sporenprofil von zahlreichen Lokalitäten aus Zentralkolumbien und West-Venezuela, das – unter Berücksichtigung zahlreicher Fundpunkte – den Zeitraum zwischen 65,5 und 20 MA (unteres U-Pal. bis U-Miozän) umspannt, erbrachte jetzt folgende Abfolge: Geringe Diversität im unteren Paläozän, leichter Anstieg zu Beginn des O-Paläozäns, Verringerung der Diversität am Ende des Paläozäns (die zeitliche Auflösung reicht nicht aus, um zu erkennen, ob dies katastrophisch während des Wärmemaximums an der PEG oder gradualistisch erfolgte); gleichmäßige und starke Zunahme im unteren Eozän, Maximum im mittleren Eozän (wie auch für Afrika und Indien schon angenommen wurde), Rückgang der Diversität ab dem späten M-Eozän mit beständiger Abnahme bis zum U-Oligozän (auch in SO-Asien nachweisbar); relativ stabile Verhältnisse im Oligozän, leichte Abnahme im Übergang zum Miozän. Im Vergleich zum Holozän war die Diversität im Paläozän, Oligozän und U-Miozän niedriger, im frühen und mittleren Eozän größer. Zwischen dem Miozän und Pleistozän muss es also wieder zu einem Anstieg der Diversität gekommen sein, entweder während des miozänen Klimaoptimums vor 12 – 14 MA, während dessen sich tropische Areale bis in mittlere Breiten ausbreiten konnten, oder vor 5,5 bis 3,7 MA während des Aufstiegs der Anden, wobei zahlreiche Indizien zugunsten des letztgenannten Grundes sprechen: nach dem mittelmiozänen Klimaoptimum kam es zu einer langfristigen Abkühlung, die die tropischen Gebiete und damit auch die Diversität zunächst verringerte. Der Aufstieg der Anden förderte dagegen dann die Artbildung: viele gondwanische Familien sind in der Nähe der Anden artenreicher; die Radiation zahlreicher Taxa erfolgte nach molekularkladistischen Daten zwischen 10 und 3 MA; eine hohe Diversität neotropischer Vögel und Pflanzen konzentriert sich entlang des Fußes der Anden.

Die Extinktionsrate erwies sich zwischen U-Paläozän und U-Miozän als stabil mit einer Zunahme über die Hintergrundextinktion hinaus während des Eozän-Oligozän-Übergangs. Die Artbildungsrate nahm im Laufe der Zeit tendenziell ab, überdurchschnittlich war sie im U-Eozän. Das späte Paläozän war durch hohe Extinktion und Artbildung gekennzeichnet; viele Arten, die zu Beginn des O-Paläozäns entstanden waren, erloschen am Ende des Paläozäns.

Insgesamt folgt die Diversität dem Temperaturverlauf, wenn auch mit gewisser Verzögerung (z.B. in Relation zum Wärmemaximum im frühen Eozän); so auch parallel zur Temperaturabnahme zwischen dem späten M-Eozän und dem frühen Oligozän; der rasche Rückgang der Temperatur an der Eozän-Oligozän-Grenze korreliert mit einem starken Rückgang der Pflanzendiversität an dieser Grenze. Allerdings bestehen Zweifel, ob sich das Klima innerhalb von flachland-tropischen Zonen im Paläogen überhaupt wesentlich änderte; die wenigen verfügbaren Daten sprechen für Temperatur und Niederschlagsmenge in diesen Gebieten ähnlich dem rezenten Niveau. Andererseits folgt die Diversität der Floren auch den Veränderungen der CO₂-Konzentration (z.B. Abnahme zwischen M-Eozän und O-Oligozän). Am wahrscheinlichsten ist allerdings, dass die Diversität der neotropischen Flora mit der Größe des Areals korreliert, das unter tropischen Bedingungen stand: zwischen dem U- und M-Eozän dehnten sich infolge der globalen Erwärmung die Tropen aus (bis in gemäßigte Zonen); größere Regionen können mehr Arten tragen, so nimmt sowohl die regionale wie die lokale Diversität zu, da das Risiko von Extinktionen vermindert wird und die Chance auf Nischen vergrößert wird. Die Abkühlung im späten Eozän und frühen Oligozän reduzierte dagegen die tropischen Gebiete drastisch. Neben Temperatur, Niederschlag und CO₂-Gehalt scheint daher vor allem die Ausdehnung des tropischen Areals in den Neotropen die Artbildungs- und Extinktionsrate zu beeinflussen.

Oberpaläozäne Regenwaldflora der Cerrejon-Formation (Kolumbien, 58 MA): älteste megafossil dokumentierte neotropische Regenwaldflora. Flora mit ähnlicher Familienzusammensetzung wie moderne neotropische Regenwälder, Diversität an Pollen und Blättern bei 60 – 80 % der rezenten und quartären Diversität. Fraßschäden an Blättern zeugen von geringer Diversität der

blatrfressenden Insekten sowie wenig spezialisierten Generalisten unter diesen Herbivoren. Bemerkenswert ist die familiäre Kontinuität der Regenwaldflora trotz der Klimaveränderungen während des Känozoikums. Die geringe Diversität an herbivoren Insekten könnte entweder darauf beruhen, dass die Evolution von herbivoren Insekten, die dieses (neue) Biotop nutzen, erst am Anfang stand, oder die Insekten hatten sich noch nicht voll von der KT-Extinktion erholt (PNAS 106, 18627).

Arktotertiärer Wald: zunächst zwischen dem 75. bis 80. Breitengrad im Norden, primär in Kanada, breitete sich dieser Wald über eine Landbrücke auch nach Europa und über die Bering-Brücke nach Asien aus. Feuchte warme Sommer (25 Grad), kühle Winter (0 bis 4 Grad; Polarnacht). Laubabwerfend. Der Wald wurde gebildet von Platanaceae, Juglandaceae, Betulaceae, Menispermaceae, Cercidophyllaceae, Ulmaceae, Fagaceae, Magnoliaceae, Cupressaceae, Pinaceae, Ginkgoaceae.

Während der Abkühlung im Eozän und Oligozän breitete sich diese Flora dann weiter nach Süden aus. Bereits im Eozän drangen arktotertiäre Elemente wie *Liquidamber*, *Ulmus*, *Alnus*, *Populus*, *Acer* in die ursprünglich immergrünen (laurophyllen) Wälder weiter im Süden vor; im M- und O-Eozän waren diese Wälder dann gemischt mit hoher Anzahl laubabwerfender Arten. Die frühtertiäre Flora Europas wird heutzutage am ehesten durch die Flora der feuchteren Regionen der Kanarischen Inseln repräsentiert, aber auch im SO der USA (*Taxodium*-Sümpfe), der engere Beziehungen zur europäischen Flora als zum NW der USA zeigt (da der Osten und Westen der USA lange Zeit durch ein Meer getrennt waren).

tier-tier palä

PROTOZOA: massenweises Vorkommen der **Nummuliten** im Paläozän und Eozän (Nummuliten ab O-Kreide, z.B. rez. Gatt. *Operculina* ab O-Kreide; rez. ist *Nummulites* auf den Westpazifik beschränkt: 1 Art *N. venosus* als rezentes Tertiärrelikt).

SCHWÄMME: zu Beginn des Tertiärs kam es zu einem starken Rückgang von kieselnadel- bzw. desmabildenden Schwämmen (Desmen = verschmolzene Kieselnadeln, wodurch massive Skelette aufgebaut werden können), die seit dem Malm eine dominierende Rolle gespielt und große Riffe in küstennahen Arealen aufgebaut haben. Heute gibt es nur noch wenige derartige Schwämme in Reliktarealen der tieferen See, aus flachen Küstengewässern haben sich die Kieselschwämme völlig zurückgezogen. Versuche mit rezenten Schwammarten ergaben jedoch, dass auch diese die für die jungmesozoischen Schwämme so typischen, teils komplexen (sternförmigen oder fusionierten) Silikatnadeln bilden können, wenn sie in einer siliziumreichen Umgebung gedeihen (bis zu 5 verschiedene Nadeltypen), bei niedriger Kieselsäurekonzentration bilden sie dagegen nur einen einzigen Nadeltyp aus.

Der Rückgang dieser kieselnadelbildenden Schwämme (aus zwei großen taxonomischen Einheiten: Hexactinelliden und desma-bildende Schwämme) in der Kreide und im Alttertiär wird somit auf die rückläufige Verfügbarkeit von Kieselsäure seit dem jüngeren Mesozoikum zurückgeführt, die ihrerseits als Folge des Aufstiegs der Diatomeen (Kieselalgen) ab der Kreide und besonders seit dem Alttertiär verstanden wird, die ebenfalls Kieselsäure zum Skelettbau benötigen, so dass die Kieselsäurekonzentration in den oberen Wasserschichten deutlich niedriger

wurde als z.B. im Jura. Die betreffenden Schwammtypen konnten sich daher bis heute nur in siliziumreichen Reliktarealen erhalten. Die Si-Konzentration im heutigen Oberflächenwasser reicht nicht aus, um Desmen zu bilden. Seit dem Alttertiär wird der marine Si-Kreislauf überwiegend von den Kieselalgen bestimmt. Die desmenbildenden Kieselschwämme überlebten daher in größeren Meerestiefen, wo auch heute noch deutlich höhere Kieselsäurekonzentrationen vorkommen. Jene Arten, die in ihren alten Lebensräumen verblieben, veränderten die Skelettbildung: die Nadeln wurden reduziert, weniger robust, und weniger häufig verschmolzen. Die meisten heutigen Kieselschwämme haben daher nur noch einzelne, im Gewebe eingebettete Kieselnadeln.

Der Silikatmangel infolge des Aufstiegs der Diatomeen um die KTG herum veranlasste daher desma-bildende Schwämme, entweder ihre Skelette leichter zu gestalten (wobei sich auch die Form der Schwämme änderte, was zu großen Schwierigkeiten bei der Taxonomie der fossilen Schwämme führt), oder aber in tiefere, silikatreichere Reliktareale abzuwandern. Der Aufstieg der Silikatschwämme im Jura könnte mit starker vulkanischer Aktivität in der Trias (z.B. TJK) in Zusammenhang stehen, wodurch vermehrt gelöstes Silizium im Meerwasser verfügbar wurde. Im Alttertiär wurden dann sowohl Hexactinellida wie desma-tragende Schwämme aus neritischen Umgebungen verdrängt; sie überlebten in tieferen Zonen. Die wenigen rezenten Hexactinelliden im Flachwasser leben entweder in Si-reichen Habitaten oder höheren Breiten, wo die Si-Konzentration im Oberflächenwasser größer ist. Wahrscheinlich reduzierte die Expansion der Diatomeen auch die Häufigkeit und Diversität anderer Si-abhängiger Organismen wie z.B. Radiolarien. Die Veränderungen im Bau der Schwammnadeln dürften sich auch in der Morphologie der Schwämme niedergeschlagen haben; der morphologische Wechsel um die KTG herum muss daher nicht unbedingt auf Evolution beruhen, sondern könnte mit der Behinderung der Ausbildung bestimmter Nadeltypen infolge Si-Mangels erklärt werden (also phänotypisch), und es kann nicht ausgeschlossen werden, dass bestimmte Arten unter Si-reichen Rahmenbedingungen wieder fossil bekannte Morphologien annehmen (Nat. 401, 785). Kieselschwämme machen 95 % aller rezenten Schwammarten aus.

BRACHIOPODEN: Die Rhynchonelliden wären an der KTG beinahe ausgestorben; nur wenige Gattungen überlebten und finden sich im Paläozän (weniger als in Trias oder frühem Ordovizium); im Eozän erneute Radiation auf eine Gattungsvielfalt, die etwa der modernen entspricht.

moll-moll palä

MOLLUSCA: bei den Muscheln und Schnecken ist im Paläozän noch keine der rez. Arten vertreten, aber schon viele der rez. Gattungen. Die Nautiliden überlebten die KTG relativ unbeeinträchtigt (Tiefseebewohner!); 5 – 6 Gattungen aus der Kreide erreichten das Tertiär.

Ammoniten überlebten neuen Funden zufolge in Dänemark und den Niederlanden bis ins frühe Dan; sie finden sich am Stevns Klint bis zu ca. 0,2 MA („survive up to 0,2 Ma“) nach der KTG im Cerithium-Kalk (unteres Dan). Zwei Taxa sind dort nachweisbar (*Baculites vertebralis*, *Hoploscaphites constrictus*). Eine Fülle von Indizien spricht in ihrer Gesamtheit dafür, dass es sich dabei nicht um eine Umlagerung von Ammoniten aus dem Maastricht handelt: (a) Gesteinsfüllung von Wohnkammer und Phragmokon nicht vom umgebenden Gestein zu unterscheiden; (b) C-Isotop-Studien (C13-Wert); (c) Mikrofossilien im Sediment innerhalb des Phragmokons, darunter ein Leitfossil des Dan der höheren Paläobreiten. (d) Und während der Kalk des oberen Maastricht am Stevns Klint sehr reich an kalzitischen Brachiopoden, Bryozoen und Bivalven ist, finden sich im Cerithium-Kalk keinerlei Brachiopoden und fast keine Bryozoen und kalzitischen Bivalven – ein Indiz gegen eine signifikante Umlagerung von Maastricht-Fossilien in den Cerithium-Kalk. Häufigkeit: 9 Individuen in „nur“ 258 kg untersuchten Gesteins – daher nicht selten.

Auch aus dem untersten Dan (IVf-7 der Meeressen Member) der Niederlande wird eine überlebende Fauna aus Baculitiden und Scaphitiden (*H. constrictus*) berichtet. Es finden sich dort

zahlreiche Baculiten mit intakten Kammeröffnungen, was gegen eine Umlagerung spricht (Bulletin of the Geological Society of Denmark, 52: 97–111; anno 2005).

arth-arth palä

INSECTA: Laubheuschrecken im O-Paläozän (55 MA): *Pseudotettigonia amoena*, Spannweite 120 mm; sehr gut erhaltene Stridulations- und Gehörorgane lassen erkennen, dass die Männchen mit einem Breitband-Frequenzspektrum sangen und wohl beide Geschlechter Ultraschalltöne hören konnten. Ohr an den Vorderbeinen wie bei modernen Phaneroptinae mit offenen Trommelfellen. Flügel mit geringerer Asymmetrie als bei rezenten Arten, was für eine Abstammung von Vorfahren mit symmetrischen Flügeln spricht. Inzwischen sind Tettigoniidae aber sogar aus dem Dogger bekannt (s. dort).

Die Interaktion zwischen Pflanzen und Insekten war in den 1 – 2 MA nach der KTG entkoppelt bzw. schwer gestört (im pelagischen Bereich geht man sogar von 3 – 4 MA aus, bis die Nahrungsketten wiederhergestellt waren). Dies erkennt man an dem sehr unterschiedlichen Ausmaß von Fraßschäden von Insekten an Blättern von Angiospermen während des frühen Paläozäns (im Vergleich einer Zeitreihe von der Oberkreide bis ins frühe Eozän): so zeigt z.B. eine 64,4 MA alte artenarme Flora aus SO-Montana extrem hohe Insektenschäden, eine ungewöhnlich diverse Flora (63,8 MA, Denver Becken) zeigt nur wenige Insektenschäden und keine spezifischen Fraßformen, was auf gestörte Nahrungsketten auch noch 2 MA nach der KTG hindeutet.

In ungestörten Ökosystemen besteht eine positive Korrelation zwischen der Diversität der Pflanzen und der Diversität der herbivoren Insekten. Nach der KTG nahm die Diversität der Floren in Nordamerika drastisch ab; an Lokalitäten zwischen 66,5 bis 65,6 MA (also vor der KTG!) gab es 26, 46, 74 und 40 verschiedene dikotyle Blattarten, an einer Lokalität direkt nach der KTG (65,5 MA) 23 Taxa, an weiteren Lokalitäten zwischen 64,4 und 56,5 MA dann zwischen 4 und 16 Taxa mit einer Ausnahme im Denver Becken mit 130 Blatttaxa (63,8 MA; s.o.). Bei letzterer handelte es sich um einen Wald von der Charakteristik eines tropischen Regenwaldes in einer Region mit besonders warm-feuchtem Klima. Im frühen Eozän nahm die Diversität dann wieder zu (22 Blatttaxa).

Auch die Fraßschäden an Blättern, sowohl ihre Häufigkeit wie die Diversität der Morphotypen (z.B. Unterminieren, Gallenbildung usw.), nahmen an der KTG drastisch ab, es bestand dabei aber (anders als in modernen Floren) keine Korrelation mit der Pflanzendiversität: in der hochdiversen Regenwaldflora mit 130 Blattarten war die Häufigkeit und Diversität von Insektenfraßspuren am geringsten, in einer artenarmen Flora (64,4 MA) mit nur 16 Blatttaxa lag sie dagegen auf dem Niveau der Oberkreidefloren. Im warmen späten Paläozän begann dann die Erholung der Flora und Insektenfauna, wobei sich die Insektendiversität offenbar etwas schneller regenerierte. Die o.g. Regenwaldflora ist eines der ältesten bekannten echten Regenwaldhabitats; dort dominierten dicke, ungenießbare Blätter. An den anderen Lokalitäten dominierten dagegen dünnblättrige, blattabwerfende Taxa mit relativ geringen Widerstandsmöglichkeiten gegenüber Insekten, also Taxa, die verwundbarer gegenüber opportunistischen Insekten waren. (Sci. 313, 1112).

In 55 MA alten Sedimenten der paläogenen Nordsee Dänemarks (Fur Formation) Massenansammlung (ca. 1700 Exemplare) von mind. 7 Schmetterlingsarten der Heteroneura (= größte Untergruppe der Schmetterlinge) als Indiz für Massenwanderungen dieser Arten über die damalige Nordsee hinweg.

fisc-fisc palä

CHONDRICHTHYES: im Paläozän erlöschen die paraphyletischen Synechodontiformes (U-Trias bis Paläozän), die Stammgruppe der Neoselachier und ältesten Neoselachier, aus denen in der ob. Trias oder im untersten Lias die rezenten Linien der Neoselachier, d.h. Batoidea + (Squalea + Galea) hervoringen. Details s. U-Trias. Sowohl die Palaeospinacidae (ab Skyth) wie die Orthacodontidae (ab Lias) innerhalb der Synechodontiformes erreichten das Paläozän.

OSTEICHTHYES: Während des gesamten Känozoikums keine Fossilien von Quastenflossern. Das Überleben von *Latimeria* wird darauf zurückgeführt, daß er in einem sehr nahrungsarmen Lebensraum lebt, dabei aber ein absoluter Energiesparer ist und in dieser Situation den modernen

Teleostiern überlegen ist. *Latimeria* ist der letzte Vertebrate, der noch ein intrakraniales Gelenk aufweist (d.h. das Neurocranium ist unterteilt in einen vorderen, ethmosphenoidalen und einen hinteren, otoccipitalen Teil, getrennt durch das intrakraniale Gelenk; bei Lungenfischen und frühen Tetrapoden fusionierten die beiden Teile; das intrakraniale Gelenk ging verloren).

Lt. MÜLLER erschienen im Paläozän: *Albula* (Frauenfisch), UO Welse (Siluroidei, Nematognathi: fraglich ab Senon, sicher ab Paläozän), O Dorschartige (Gadiformes), *Gadus* (Dorsch), O Petersfische (Zeiformes), ? UO Seezungen (Soleoidei, sicher ab Eozän), ? *Solea* (Seezunge), UO Karpfen und Weißfische (Cyprinoidei, Eventognathi).

Lt. Sepkowski-Datei (nur marine Gattungen!) erschienen im Paläozän die Lampridiformes (Glanzfischartige): ab Dan, rezente Gattungen ab unt. Oligozän (Segelträger, Gotteslachse, Schopf-, Band-, Sensenfische, Fadenträger). Zu den Lampridiformes gehört auch der längste rezente Fisch, der bandförmige Riemenfisch *Regalecus glesne* (11 m, naA 12 m).

Nach der KTG massive Radiation der Acanthomorpha (rezent 18000 Arten); massive Zunahme des Morphospace. Die Reorganisation nach der KTG freigewordener Nischen dürfte bei der Radiation der Acanthomorpha und Ausweitung ihres Morphospace eine entscheidende Rolle gespielt haben; in der Kreide war der von ihnen besetzte Morphospace noch klein, nahm im frühen Paläogen aber massiv zu. In der Kreide gab es noch zahlreiche Linien non-acanthomorpher großer, langgestreckter Fischfresser. Alle diese Top-Prädatoren erloschen an der KTG. Erst jetzt entwickelten sich die Acanthomorpha in diese Region des Morphospace und brachten einige der Top-Prädatoren der modernen Ozeane hervor, darunter Barracudas, Thunfische, Speerfische (bis 4 m). Molekulare Daten und Otolithen sprechen aber dafür, dass mindestens einige Linien der Acanthomorpha schon weiter in die Kreide zurückreichen (Nat. 464, 840).

amph-amph palä

AMPHIBIEN:

Erster Nachweis der UO **Lungenlose Salamander** (rez. Familie Plethodontidae).

Rezente Amphibiengattungen, die im Paläozän erschienen:

Xenopus ab U-Pal. (Afrika, Südamerika), *Amphiuma*, *Necturus* ab O-Paläozän, *Dicamptodon* (pazif. Riesenquerzahnmolch, F. Dicamptodontidae, rez. Kalifornien, bis 40 cm) und *Bufo* ab Paläozän. Riesensalamander *Cryptobranchus* ab O-Paläozän (rez. Nordamerika, bis 75 cm lang, während seine nahen Verwandten der Gattung *Andrias* in Japan bis 150 cm [*A. japonicus*] und in China bis 180 cm [*A. davidianus*] erreichen).

Frösche: phylogenomische Untersuchungen von 156 gondwanischen Froscharten zeigten, dass die KTG einen gewaltigen Einfluss auf die Evolution der Frösche hatte; viele Froschlinien sind jünger als bisher angenommen. Die drei artenreichsten Gruppen Hyloidea, Microhylidae und Natatanura (die 88 % der rezenten Froscharten ausmachen) durchliefen eine massive Diversifikation an der KTG. Froschfamilien oder –unterfamilien, die baumlebende Froscharten enthalten, entstanden nahe der KTG oder kurz danach. Die KTG-Massenextinktion triggerte die explosive Radiation der Frösche, indem sie neue ökologische Gelegenheiten schaffte. Biogeographische Aspekte zeigen, dass die Urheimat der modernen Frösche in Afrika lag; ihre heutige Verteilung ist weitgehend durch das Auseinanderbrechen von Pangäa und die anschließende Fragmentierung von Gondwana bestimmt (PNAS 114: E5864).

Kladistische Studien an Fröschen der Fam. Ranidae deuten auf ein „Out-of-India“-Szenario für die Ausbreitung bestimmter Vertebratengruppen. Vor ca. 130 MA trennte sich die Landmasse (Indien+Madagaskar+Seychellen) von

Afrika, vor 88 MA spaltete sich dabei (sehr rasch, ca. 15 - 20 cm/p.a.) Madagaskar ab, und Indien verband sich mit Eurasien vor 65 bis 56 MA. Um die KTG herum wurde die indische Landmasse von dem massiven Deccan-Vulkanismus betroffen, der große Teile der Insel mit Basalt bedeckte. Nichtsdestotrotz müssen vertebrale Taxa auf der indischen Insel überlebt haben; Sri Lanka und Südindien gelten als „globale Hot Spots“ der Diversität, in Südindien finden sich zahlreiche Endemismen von Fröschen und Blindwühlen auf höheren taxonomischen Ebenen. Phylogenetische Analysen ergaben, dass mehrere Linien der Ranidae sich auf der indischen Insel zwischen 130 MA und 65 MA entwickelten, den Deccan-Vulkanismus überlebten und sich nach der Kollision von Indien mit Eurasien über Indien hinaus ausbreiteten: a) Baumfrösche der Ufam Rhacophorinae mit ca. 300 Arten blieben aber auf Süd- und Südostasien beschränkt; nur eine Gattung erreichte Afrika (*Chiromantis*); b) Raninae (*Rana* u.a.) wurden kosmopolitisch (außer südl. Südamerika und Australien); in Europa ist *Rana* erst ab Oligozän nachweisbar (rezent: Raninae > 200 Arten); c) Discoglossinae: hauptsächlich Radiation in Asien, einige Gattungen erreichten aber Afrika. Wegen der geringen Salinitätstoleranz von Amphibien kann eine Ausbreitung über den Meeresweg ausgeschlossen werden, so dass die Zeitpunkte, zu denen sich Landmassen getrennt bzw. vereinigt haben, echte Fixpunkte darstellen.

Insgesamt wird das „Out-of-India“-Szenario dadurch gestützt, dass von 6 Ufam der Ranidae drei auf den indischen Subkontinent beschränkt blieben und die anderen drei (Rhacophorinae, Raninae, Discoglossinae) sich zwar über Indien hinaus ausbreiteten, in Süd/Südostasien aber ihre höchste Biodiversität aufweisen. Also muss Indien das Zentrum gewesen sein, von dem sich die Ranidae weltweit ausbreiteten. (Die drei o.g. Ufam. der Ranidae weisen in Nordamerika – neoarktisch – 26 Arten, in Mittel- und Südamerika – neotropisch – 33 Arten, im subsaharischen Afrika – afrotropisch – 37 Arten, im palaeoarktischen Raum, d.h. Europa, Asien außer Süd/Südostasien, Nordafrika, 55 Arten, in Australien/Papua 52 Arten und in Süd/Südostasien/Indonesien um 600 Arten auf!).

Hieraus ergeben sich auch Konsequenzen für andere Vertebrata: die plötzliche Diversifikation von Vögeln und Säugern im Tertiär könnte teilweise ebenfalls auf einer Ausbreitung von Linien beruhen, die bisher auf Indien beschränkt waren und nun Laurasia erreichten; zumindest deuten molekulare Daten von bestimmten Eidechsen (Acrodontiden) und Vögeln (Ratitae) auf ein solches Szenario. Die Ausbreitung „out of India“ zwischen Indien und Eurasien muss relativ schnell erfolgt sein, bevor die Aufwölbung des Himalaya und der benachbarten Gebirge eine natürliche Barriere für die Ausbreitung von Amphibien zwischen Indien und dem Rest von Eurasien bildete (Sci. 292, 93).

Laut BRI traten im Paläozän folgende Familien der Amphibien auf:

Caeciliidae (Caeciliden, Blindwühlen i.e.S.): ab Thanet (NA, SA)

Rhinophrynidae (Nasenkröten): ab Thanet (NA)

Bufonidae (Echte Kröten): ab Thanet (fast weltweit)

Cryptobranchidae (Hellbender, Riesensalamander): ab Thanet (EU, NA, AS)

Proetidae (Furchenmolche, Grottenolme): ab Thanet (EU, NA)

Salamandridae (Salamandriden): ab Thanet (EU, NA, AS; AF)

rept-rept palä

REPTILIEN: angeblich (!) letzte **Dinosaurier** in Südfrankreich, New Mexiko, Titicaca-See, Wüste Gobi; die Funde aus der Takli-Formation des Deccan-Vulkanismus sind stratigraphisch unsicher, aufgrund der Begleitflora (Megaflora, Charophyten) aber ebenfalls paläozänen Alters. Allerdings werden zumindest in Amerika viele Funde (z.B. von *Condylarthra*), die bisher dem obersten Maastricht zugeordnet wurden, neuerdings ins früheste Paläozän (unt. Puercan) gestellt, so dass bei allen Angaben zu frühpaläozänen Dinosauriern auch ein Datierungsproblem bestehen könnte!

Angaben über unterpaläozäne Dinosaurier (*Albertosaurus*, *Dromaeosaurus*, *Paronychodon*, *Thescelosaurus*, *Edmontosaurus*, *Triceratops*) in der Hell Creek Form., Montana, 1,3 m über der höchstmöglichen Position der KTG, zusammen mit paläozänen Säugern (während in den Lance-Schichten des obersten Maastricht Säuger fast ganz fehlen) wurden inzwischen als sekundäre fluviatile Umlagerung zurückgenommen; die letzten Dinosaurierknochen wurden 0,6 m unter der KTG entdeckt.

Im Ojo Alamo Sandstein Neumexikos (2500 km vom Impaktort entfernt), der nach Pollenfunden ins Paläozän zu stellen ist, fand sich (3 m oberhalb der Pollenbeprobungsstelle und 15 m oberhalb der Basis des Sandsteins, darunter Schichtlücke) ein 131 cm langer und 37 cm breiter perfekt erhaltener, original 130 kg schwerer Oberschenkelknochen eines Hadrosauriers (*Alamosaurus*); die perfekte, kratzerfreie Erhaltung spricht gegen sekundäre Umlagerung. Auch Reste von *Albertosaurus* und *Tyrannosaurus* fanden sich in vermeintlich tertiären Gesteinen. Von einem einzelnen Hadrosaurier-Individuum wurden 34 Skeletteile, darunter auch recht kleine Knochen gefunden – ein weiteres Indiz gegen eine Umlagerung kretazischer Gesteine. Chemische Analysen der Spurenelemente, die durch Grundwasser in die Knochen transportiert wurden, zeigten erhebliche Unterschiede zwischen 15 Knochen aus dem Ojo Alamo Sandstein und 15 Knochen aus der darunter liegenden Kirtland-Formation (Campan; dazwischen Schichtlücke von ca. 8 MA): sehr unterschiedliches Spektrum an Spurenelementen, obwohl die Knochen (vertikal) nur wenige Meter getrennt gefunden worden waren. Unter Berücksichtigung der Magnetochronologie (Chron C29n – Dauer 0,769 MA – innerhalb der Ojo Alamo Sandsteine gelegen; Mächtigkeit in diesem Zeitraum: 9 m; ein Meter Sediment wurde daher in 85000 J abgelagert) ergab sich, **dass die Dinosaurier noch ca. 1 MA ins Paläozän hinein gelebt haben – die jüngsten Knochen lagen kurz oberhalb des Chron C29n.**

Ein Überleben der KT-Katastrophe in so großer Nähe zum Impakt (wo man davon ausgeht, dass Schockwelle und Hitze im Umkreis von 2000 km das Leben weitgehend auslöschten) wäre möglich durch Eier, die kurz vor der Katastrophe gelegt worden waren und so die unmittelbaren Folgen des Impaktes überstanden. Die Jungen des Komodowarans benötigen 8,5 Monate bis zum Schlüpfen. Falls Dinosaurier ebenso viel Zeit (oder noch mehr) benötigten, dürften zum Zeitpunkt des Schlüpfens die schlimmsten Folgen des Impakts schon abgeklungen sein. Und das Überleben muss auch nicht direkt an der Fundstelle – nur 2500 km vom Impakt entfernt - erfolgt sein, sondern könnte in geschützten Refugien andernorts (z.B. im Norden Nordamerikas) stattgefunden haben. Als sich die Lage später besserte, könnten überlebende Dinosaurier vom Norden nach Süden wie z.B. nach Neumexiko eingewandert sein.

Auch in der Animas Formation Colorados finden sich Dinosaurierfossilien. Aufgrund von Pollen und Blattfossilien gilt sie sicher als paläozän (FASSETT, JE: Palaeontologia Electronica Vol 12 – Issue 1; 2009, u.a. Arbeiten FASSETT JE et al.).

Allerdings wurden die Ergebnisse von FASSETT et al. massiv infrage gestellt (z.B. KOENIG et al., doi: 10.1130/G32154C.1).

In Südfrankreich finden sich Eierschalen von *Hypselosaurus*, einem 12 m langen Sauropoden, oberhalb der KTG, wobei jenseits dieser Grenze einerseits verdickte Eierschalen (Ovum-in-Ovo), besonders aber zu dünne Schalen zunehmen bei insgesamt abnehmender Zahl von Eierschalen überhaupt. Äquivalente Befunde bei rez. Reptilien und Vögeln sprechen eindeutig für Hormonstörungen als Ursache. Beide Situationen sind für die Embryonen letal. Bei Beginn der Skelettbildung wird die innere Schicht der Eischale vom Embryo resorbiert; einige verdickte mehrschichtige Eier weisen darauf, daß es in Einzelfällen noch zu dieser Resorption gekommen ist (und womöglich lebensfähige Tiere entstanden sind); in den jüngsten Schichten kommen aber nur noch verdünnte Eischalen ohne Resorptionserscheinungen vor. Die Größenverteilung der Eierschalendicken in dem obersten Niveau weist darauf, dass hier kein einziger Saurier mehr geschlüpft sein kann. In dem darunter liegenden (ebenfalls bereits tertiären) Niveau dürften dagegen noch einige Saurier geschlüpft sein, da sich noch ein Teil der Eischalen in der normalen (nicht-pathologischen) Verteilungsspanne der Eierschalendicke befindet.

Die Letalität der Ovum-in-ovo-Situation wird dadurch bedingt, daß der Embryo aufgrund der fehlenden (verstopften) Porenkanäle erstickt, während er bei zu dünner Schale austrocknet (zusätzlich erhöhte Bruchgefahr). Das Vorkommen bzw. Fehlen von Resorptionskratern an der Schaleninnenseite belegt, dass die verdünnten Eierschalen grundsätzlich zum Absterben des Embryos vor der Skelettbildung führten, die verdickten Schalen in manchen Fällen erst nach Beginn der Skelettbildung (in leichten Fällen mag der Embryo auch überlebt haben). Zwei geographisch weitgehend isolierte Teilpopulationen wurden untersucht: in einer trat die Verdickung überhaupt nicht, in der anderen gelegentlich auf. Die stets letale Verdünnung der Schalen wurde in beiden Teilpopulationen mit zunehmender Häufigkeit beobachtet.

Von den vier untersuchten Niveaus (das erste mit normaler Eierschalendicke, das zweite mit einem Hauptpeak unter dem Normalbereich und einem zweiten im Normbereich, das dritte mit nur noch wenigen Schalen im Normbereich, das letzte mit insgesamt wesentlich weniger Eierschalen und keiner einzigen mehr im Normbereich) gehören nach Messungen der O- und Sr-Isotope die drei letzten ins Tertiär, da zwischen Niveau A und B eine Klimaveränderung stattgefunden hat, die danach angehalten hat. Außerdem fand (nach Sporen- und Pollenuntersuchungen) zwischen A und B ein drastischer Wandel der Vegetation statt. Palmengewächse, die in A dominierten, verschwanden fast ganz; jetzt dominierten Nadelhölzer. Der Vegetationswechsel beweist auch, daß sich das Aussterben nach der KTG noch über viele Jahrtausende hingezogen haben muß, da bereits im Niveau B die veränderte Vegetation vertreten ist.

Die Annahme, die Niveaus B-C seien paläozän, ist darauf begründet, daß der Florenwechsel auch an anderen Stellen nachgewiesen ist und dort exakt mit der KTG korreliert. In Spanien sollen vergleichbare Populationen bereits früher als in Südfrankreich ausgestorben (oder ausgewandert) sein.

Während Intoxikationen (z.B. Nickel-Hypothese) zu einem sofortigen Aussterben führen würden, bevor eine Veränderung der Vegetation eintritt, sind die Veränderungen der Eierschalen auf hormonelle (nicht-toxische) Ursachen zurückzuführen, wie sie in Stresssituationen bei rezenten Reptilien und Vögeln beobachtet wurden.

Drastische Auswirkungen der KTG auf die Squamata Nordamerikas: An der KTG erloschen 83 % der Squamata-Arten des Maastricht; starke Reduktion der morphologischen Disparität. Kleine Arten und solche mit weitem Verbreitungsgebiet in Nordamerika hatten die besten Überlebenschancen. Die Erholung der Squamata-Fauna erfolgte langsam, und es dauerte 10 MA, bis die Diversität, die vor der KTG bestand, wieder erreicht war. (PNAS 109: 21396).

Schildkröten: im Thanet Frankreichs *Laurasicheris*, eine Stamm-Schildkröte (außerhalb der Testudines stehend) aus der Familie Sichuanchelyidae, die bisher nur aus M-Jura bis KTG Asiens bekannt war. Offenbar haben Stamm-Schildkröten aus Asien nach der KTG terrestrische Nischen besetzt, die vor der KTG von europäischen Stamm-Schildkröten besetzt gewesen waren. Auch Material aus dem oberen Dan von Belgien wurde jetzt *Laurasicheris* zugeordnet.

Vor der KTG lebten mehrere Stammlinien von Schildkröten in Laurasien (Helochelydridae in Nordamerika und Europa, *Kallokibotion* in Europa und Sichuanchelyidae in Asien), keine der europäischen Stammlinien scheint aber die KTG überlebt zu haben (während die Meiolaniformes in Gondwana die KTG überlebten).

Die aus Asien nach der KTG in Europa eingewanderten Stamm-Schildkröten konnten sich aber nicht lange erfolgreich halten. Ab dem frühen Ypres findet sich nur noch eine einzige Linie terrestrischer Schildkröten in Europa (und vielen anderen Gebieten Laurasiens), die Testudinidae, die bei nahezu weltweiter Verbreitung auch heute noch zur Biodiversität in Europa beitragen. (Sci Rep. 10: 1489).

Kladogramm (vereinfacht)

--- I *Spoochelys* (ob. U-Kreide) gondwanisch

I Meiolaniformes (Apt bis Holozän) gondwanisch (nicht aufgelöst)

Ab jetzt: laurasisch

--- Sichuanchelyidae: *Sichuanchelys* (M- bis O-Jura) + (*Mongolochelys*/ob. O-Kreide + *Laurasicheris*/Thanet) asiatisch, Ausnahme: *Laurasicheris* in Frankreich

--- Helochelydridae (Tithon bis KTG) (Europa und Nordamerika)

--- Paracryptodira (Malm bis Eozän) (laurasisch)

--- *Kallokibotia* (Maastricht) (Europa) (Linie seit Santon nachweisbar)

Ab jetzt: TESTUDINES (Kronengruppe) (ab M-Jura) laurasisch+gondwanisch

Krokodile: die KTG überlebten die UO Sebecosuchia (bis O-Miozän; lt. BRI bis Pliozän), die Ufam. Congosaurinae (Dyrosauridae) aus der UO Mesosuchia (ieS, d.h. ex Sebecosuchia; bis M-Eozän) sowie die rez. Eusuchia Crocodylidae, Alligatoridae, Thoracosaurinae, evtl., soweit schon vorhanden (sicher ab U-Eozän), die Gavialinae.

Crocodylus spätestens ab Paläozän, naA ab Eozän, naA ab U-Miozän. *Eocaiman* (von manchen Autoren bereits als Subgattung des rez. *Caiman* aufgefasst) im ob. U-Paläozän Südamerikas.

Im Laufe des Tertiärs wurden verschiedene Linien der Krokodile in Südamerika vollständig terrestrisch; sie konkurrierten dort mit Säugern und Riesenlaufvögeln um die Spitze der Nahrungskette.

In der O-Kreide entwickelten sich in Gondwana sog. ziphodonte Mesosuchia mit dinosaurierartigen Zähnen, z.B. die Baurusuchidae (Cenoman bis Maastricht) Südamerikas. Die ziphodonten Mesosuchia gehen wahrscheinlich auf die Trematochampsidae (Hauterive bis Lutet) der Kreide (Südamerika, Afrika) zurück, die in der späteren Kreide vermutlich über die Tethys auch von Afrika nach Europa gelangten. Im Frühtertiär stellten die ziphodonten Sebecidae (Thanet bis Pliozän) Südamerikas kräftige Beutegreifer mit wirkungsvollen Kiefern und dinosaurierartigen Zähnen; sie gehen wohl auf die Trematochampsidae zurück, erreichten z.T. erhebliche Größe und überlebten bis zum O-Miozän (naA bis Pliozän). Ökologisch stellten sie gewissermaßen den Ersatz für die ausgestorbenen nonavianen Theropoden. Auch in Australien könnte ein ziphodonte Mesosuchier bis ins späte Tertiär überlebt haben, aber es sind nur spärliche Reste bekannt.

Die ziphodonten Mesosuchia hatten ihre größten ökologischen Erfolge zu einer Zeit, als die fleischfressenden Dinosaurier ausgestorben waren, aber noch ehe die großen Raubsäuger auftraten; da sich letztere in Europa viel früher (Eozän) als in Südamerika und Australien ausbreiteten, erklärt dies, weshalb die ziphodonten Mesosuchia in Europa früher ausstarben als in Südamerika und Australien.

Eine weitere Gruppe später Mesosuchia stellen die Dyrosauridae (Maastricht bis O-Eozän) dar, die sich in der späten Kreide und dem frühen Tertiär in eine ganz andere Richtung als die Ziphodonten spezialisierten: sie waren langschnäuzig, lebten an den Küsten der Tethys vom indischen Subkontinent bis Nord- und Westafrika, an der Ostküste Nordamerikas, in Brasilien und im heutigen Andengebiet. Herkunft unklar, evtl. ferne Verwandte der Trematochampsidae. Sie verbrachten ihre Zeit überwiegend in Küstengewässern, waren aber nicht so weit ans Meeresleben angepasst wie die mesozoischen Teleosauridae und

Metriorhynchidae. Nach der KTG erfuhren sie eine erhebliche Radiation und Diversifizierung, wohl wegen des Erlöschens anderer Meeresräuber an der KTG. Die Dyrosauridae erloschen im Eozän vor ca. 45 MA aus unbekanntem Gründen, evtl. durch den Aufstieg mariner Gavialiden und/oder früherer Wale während des Eozäns.

Krokodilfamilien, die laut BRI im Paläozän *vertreten* waren:

Mesosuchia s.l.:

(+) Sebecidae: Thanet bis Pliozän (SA, AU; terrestrisch)

(+) Dyrosauridae: Maastricht bis O-Eozän (kosmop., Süßwasser, marin)

(+) Trematochampsidae: Hauterive bis Lutet (EU, AF, SA; Süßwasser, terrestrisch)

Eusuchia:

Gavialidae: ab ob. Eozän (EU, AS, AF, SA; Süßwasser, terrestrisch)

(+) Thoracosauridae: Cenoman bis Thanet (EU, NA, AF; Süßwasser)

Crocodylidae: ab Turon (kosm. ; Süßwasser, terrestr.)

(+) Pristichampsidae: Thanet bis Pleistozän (EU, NA, AS, AU; terrestrisch)

Alligatoridae: ab Campan (kosm., terrestrisch, Süßwasser)

(als einzige postpaläozäne polytypische Familie erschienen dann im O-Miozän noch die Nettosuchidae; bis Pliozän; Südamerika, Süßwasser, ad Eusuchia).

Squamata:

Familien der Squamata, die laut BRI im Paläozän *auftraten*:

Chamaeleonidae: ab Thanet (EU, AS, AF)

(+) Oligodontosauridae (nur Thanet, NA)

Rhineuridae (Florida-Doppelschleichen, ad Amphisbaenia): ab Dan (NA)

Xantusiidae (Nachtechsen): ab Thanet (NA, AS)

Lacertidae (Eidechsen i.e.S.): ab Thanet (EU, AS, AF)

Tropidophiidae (Kleine Boas): ab Thanet (SA)

(+) Nigerophiidae: Dan bis Lutet (EU, AS, AF; Süßwasser, marin) (naA Cenoman – Lutet)

Schlangen:

Titanoboa cerrejonensis aus dem mittleren bis oberen Paläozän Kolumbiens (Cerrejon-Formation, 58 – 60 MA; älteste bekannte neotropische Regenwaldfauna!), nur durch einzelne Wirbel nachgewiesen, als **größte bekannte Schlange aller Zeiten** (Fam. Boidae, UF Boinae). Aus der Größe der Wirbel ist auf eine Gesamtlänge von 12,8 +/- 2,2 m und ein Gewicht von 1135 kg (Spanne: 652 – 1819 kg) zu schließen. Boine Riesenschlangen erreichen eine Verlängerung des Körpers im Gegensatz zu anderen Schlangen durch Vergrößerung vorhandener Wirbel (und nicht durch Einschaltung zusätzlicher Wirbel wie andere Schlangen), daher kann auch aus Einzelwirbelfunden – korrekte Anordnung vorausgesetzt – bei Boinae auf die Gesamtlänge der Schlange geschlossen werden.

Rezente Python werden bis 9 m (naA Netzpython maximal 10 m), rezente *Eunectes* (Anakonda) bis 7 m lang, wobei es sich um selten erreichte Maximalwerte handelt; meist werden nur 6 bzw. 6,5 m erreicht. Reste aller 8 gefundenen Exemplare von *Titanoboa* weisen dagegen nahezu auf dieselbe Riesengröße hin. Das Größenspektrum der Schlangen erweitert sich damit nach oben (kleinste Schlange: 10 cm: *Leptotyphlops carlae*), ebenso die Maximalgröße der Boinae (von 7 auf 11 bis 15 m), die damit die Pythonidae (bis 9 m) und die ausgestorbenen Madtsoiidae (10 – 11 m) und Palaeopheididae (9 m) übertreffen. Rezente Elapidae bis 5 m. *Titanoboa* ist der größte nonmarine Vertebrate des frühen Känozoikums (Paläozäns und U-Eozän).

Titanoboa lebte in einem küstennahen Flusssystem, in dem auch dyrosauride Krokodile, Pleurodira, Elapomorpha und Lungenfische als potentielle Beutetiere vorkamen; ökologisch dürfte

sie der Anakonda geähnelt haben. Schon 6 – 7 MA nach der KTG war also in dieser Region ein Ökosystem etabliert, das dem modernen gleicht. Regressionsanalysen basierend auf modernen Schlangen lassen darauf schließen, dass für ein wechselwarmes Tier dieser Größe eine mittlere Jahrestemperatur von 32-33 Grad (bei 12,8 m Länge) bzw. 30 bis 34 Grad (bei 10,6 bis 15,0 m Länge) erforderlich war. Je größer die Schlangen, desto höher die durchschnittliche Jahrestemperatur (gilt nicht nur für Schlangen, sondern allgemein für exotherme Wirbeltiere!).

Wenn diese Regression so stimmt, bedeutet dies, dass die Tropen zu dieser Zeit 6 bis 8 Grad wärmer waren als bisher nach blattmorphologischen Daten angenommen wurde und deutlich wärmer als heutzutage; starker Temperaturgradient zu den Polen hin; keine Thermostat-Wirkung der Tropen (nach der Hypothese vom äquatorialen Thermostaten sorgen unbekannte Mechanismen dafür, dass die Temperatur in Äquatornähe während der Erdgeschichte weitgehend konstant bleibt, was bei der exothermen Interpretation von *Titanoboa* zu verneinen wäre).

Da bis zur PEG eine weitere Erwärmung erfolgte, wäre dann von einer mittleren jährlichen Temperatur von 38 bis 40 Grad während des Wärmemaximums an der PEG auszugehen, was für viele Taxa den Hitzetod bedeutet hätte. Belege aus der Zeit der PEG fehlen hierfür aber noch. Wegen der hohen Regenmenge von ca. 4 m/Jahr könnte die Regenwaldflora an der Fundstelle die hohen Temperaturen von 30 bis 34 Grad vor 58 – 60 MA noch recht gut ertragen haben (Nat. 457, 669 + 715).

Kritisch ist aber anzumerken, dass eine falsche Bestimmung der Position der Wirbel die Gesamtlänge und damit das klimatische Modell der Autoren ins Wanken bringen könnte. Wenn aber Länge und Gewicht stimmen, ist des weiteren Gigantothermie zu erwägen, bei der ein Organismus allein aufgrund seiner Größe und Oberflächen-Volumen-Relation eine weitgehend konstante Körpertemperatur halten kann. So ist das Gewicht der gigantothermen Lederschildkröte (900 kg) mit *Titanoboa* vergleichbar. Auch der Weiße Hai ist gigantotherm. Im Falle von Gigantothermie kann die Größe von *Titanoboa* nicht als Klimaindikator dienen (Natwiss. R. 11/09, 593).

?Therapsida: aus dem ob. Paläozän von Alberta (Kanada) wurde 1992 ein cynodontenähnlicher Unterkiefer (*Chronoperates paradoxus*) berichtet, die Interpretation als Therapside ist aber sehr umstritten. So soll eine Grube hinter der Mandibula die Existenz eines post-mandibulären (im Fossil aber fehlenden) Knochens anzeigen; dessen Existenz ist aber umstritten, auch primitive Säuger hatten diesen Knochen noch. Die Zähne erinnern sehr an **Symmetrodonten**, so daß es eher plausibel ist, daß die Symmetrodonten, die bisher (außer in Südamerika, wo sie noch in der O-Kreide lebten) im Campan als ausgestorben galten, bis ins O-Paläozän weitergeführt werden können (Einwanderung in Nordamerika über die paläozäne Landbrücke aus Südamerika?)

vöge-vöge palä

VÖGEL: nachdem nach sehr umstrittenen Auffassungen bereits in der oberen Kreide mehrere Linien moderner Neornithes fossil nachweisbar sein sollen (Sturmvogel-, Gänse-, Seetaucher-, Regenpfeiferartige, evtl. Papageienvögel), findet im Paläozän eine enorme Radiation statt. Im Eozän sind bereits alle rezenten Vogelordnungen vertreten (seit in Australien bereits Passeriformes für das U-Eozän nachgewiesen wurden). Der Nachweis des frühen Mausvogels (Coliiformes) *Tsidiiyazhi* in Neu-Mexiko vor 62,2 – 62,5 MA belegt aufgrund der kladistischen Position der Mausvögel, dass mindestens 10 Linien der Vögel direkt nach der KTG im frühen Paläozän entstanden sein müssen; die explosive Radiation der modernen Vögel nach der KTG muss in einem sehr kurzen Zeitintervall erfolgt sein – analog den placentalen Säugern (Nat. 547: 260; PNAS 114: 8047).

Tsidiiyazhi abini, ein früher Vertreter der Stammgruppe der Mausvögel, gilt als das früheste unstrittige und gut datierte Fossil der Neoaves (Curr Biol. 2018 May 12. pii: S0960-9822(18)30534-7).

Es handelt sich dabei um den ältesten Nachweis eines baumlebenden Vogels der Kronengruppen-Vögel. Er gehört zur Familie der Sandcoleidae – eine ausgestorbene Familie von Stamm-Mausvögeln. Außerdem belegt der Fund eine rasche morphologische und wohl auch ökologische Diversifizierung der Kronenvögel. Der Fuß von *Tsidiyazhi* ähnelt bereits demjenigen der Eulen (konvergent).

Die initiale Radiation der Kronengruppenvögel nach der KTG führte auch zu einer raschen Diversifikation der Schnabelformen – zu einer enormen Ausweitung und Ausfüllung des Morphospaces innerhalb kurzer Zeit (der sich später wieder verkleinerte, als die großen Laubraubvögel ausstarben). Nach dieser explosionsartigen Evolution der Schnäbel erfolgte anschließend eine kontinuierliche, vorhersehbare Weiterentwicklung im Sinne einer Feinanpassung an besondere ökologische Nischen (Ausnahme stellen Papageien dar; obwohl die Papageien früh abzweigten, entstanden die typischen Papageienschnäbel erst vor 20 MA).

Die Befunde sprechen dafür, dass Katastrophen die Diversifikation triggern. Während die Auswirkungen von Katastrophen auf die Evolution unkalkulierbar sind, scheint die Evolution in den Phasen zwischen den Katastrophen in eher vorhersehbaren Bahnen zu laufen (Nat. 542: 204 + 344).

Auswirkungen der KTG auf die Vogelwelt

(Curr Biol. 2018; pii: S0960-9822(18)30534-7)

An der KTG erloschen die bis dahin sehr diversen Enantiornithes, aber auch die wasserlebenden Ichthyornithiformes und Hesperornithiformes sowie die Palintropiformes (*Palintropus*, *Apsaravis*). Jedenfalls reichen alle vier Gruppen in der Fossilüberlieferung bis in die letzten 300.000 Jahre des Maastricht hinein, was dafür spricht, dass sie an der KTG erloschen.

Enantiornithes gelten ganz überwiegend als Baum- und Waldbewohner. Palintropiformes stehen im Kladogramm zwischen den Enantiornithes und den Ichthyornithiformes:

- Enantiornithes
 - Palintropiformes
 - Ichthyornithiformes
 - Hesperornithiformes
 - Neornithes

P., I. und H. dürften sich im Laufe des Cenomans nacheinander von der Linie zu den Neornithes abgespalten haben, Hesperornithiformes wohl im obersten Cenoman oder Grenzbereich zum Turon.

Enantiornithes waren grundsätzlich modernen Vögeln sehr ähnlich und wahrscheinlich in der Oberkreide diverser und weiter verbreitet, auch wenn es Unterschiede bei Wachstumsraten und dem Grad der Skelettpneumatisierung gab. Aufgrund der Bein- und Fußanatomie geht man davon aus, dass fast alle Enantiornithes baumbewohnend waren, mit wenigen Ausnahmen, die auf reduzierte Flugkapazität oder Anpassung ans Waten deuten (*Elsornis*, *Lectavis*).

Für das Aussterben der aquatischen Ichthyornithiformes und Hesperornithiformes, die ebenfalls das späteste Maastricht erreichten, werden dagegen die gleichen Gründe angenommen wie für das

Aussterben der übrigen marinen Tetrapoden. Der Lebensraum der Palintropiformes ist dagegen bisher nicht bekannt.

Die MRCA (letzten gemeinsamen Vorfahren) von Neornithes, Palaeognathae, Neognathae, Galloanserae und Neoaves – also den Gruppen, die die KTG überlebten – waren gar nicht oder jedenfalls nicht bevorzugt baumlebend. Dagegen überlebte kein einziges Taxon der baumlebenden Stamm- oder Kronengruppenvögel die KTG. Der Übergang zum Baumleben in den Neoaves, wie den Strisores, Otidimorphae (eine der basalsten Linien der Neoaves), Columbimorphae und Inopinaves muss nach der Erholung der Waldlandschaften nach der KTG erfolgt sein.

Phylogenetische Untersuchungen zeigten, dass offenbar keiner der wald-/baumbewohnen Neornithes die KTG (66,02 MA) überlebte. Die späteren Baumbewohner des Känozoikums entwickelten sich im späten Paläozän und Eozän konvergent aus KTG-überlebenden Taxa, die an der KTG aber noch keine Baumbewohner waren. Die Zerstörung der Wälder durch den KT-Impakt war damit ein wegweisendes Ereignis der Vogelevolution. Selbst kronengruppennahe Stamm-Neornithes starben aus; es überlebten nur Palaeognathae, Galloanserae und terrestrische Neoaves (der Totalgruppe); letztere diversifizierten dann rasch in das breite Spektrum der modernen Ökologien/Ökomorphe. Demnach sind alle arborealen Stammgruppen-Vögel an der KTG erloschen, und die baumlebenden Kronengruppen-Vögel radiierten nach der KTG.

Die Phylogenien sprechen auch dafür, dass bodenlebende Neoaves recht schnell im frühen Paläozän auch arboreale Nischen besetzten – möglicherweise, weil diese durch das Aussterben der baumlebenden Enantiornithes und eventueller baumlebender Stamm-Ornithurae (die bisher aber nicht konkret nachweisbar sind) völlig freigeräumt waren.

Es gab noch ein paar andere Einflussfaktoren, die die Überlebenschancen an der KTG beeinflussten: Auch kleinere Körpergröße ging mit einem Überlebensvorteil an der KTG einher, wohl wegen geringeren Energiebedarfs. Neornithes hatten wohl auch größere Eier und andere Neststrategien als Enantiornithes, was ebenfalls Vorteile erbracht haben könnte. Neben Körpergröße, Ernährung, Nestverhalten scheint auch das Flugvermögen eine Rolle gespielt zu haben.

Der Verlust der Wälder stellte aber einen wichtigen selektiven Filter gegen alle baumlebenden Vögel dar. Die o.g. Faktoren dürften daher nur noch eine Rolle für die Überlebenschancen der nicht baumlebenden Vögel gespielt haben.

Die Entwaldung dürfte sowohl durch Schockwellen direkt nach dem Impakt erfolgt sein (durch die in einem Umkreis von ca. 1500 km alle Bäume umstürzten), wie auch durch die sich anschließenden Waldbrände infolge der Hitzwelle, gefolgt von Säureregen und Dunkelheit/verminderter Sonneneinstrahlung (durch Ruß) bis hin zur Abkühlung. Die durch den Ruß verursachte Dunkelheit könnte für mehrere Jahre die Photosynthese blockiert haben.

Die Phase des reduzierten Sonnenlichts manifestiert sich durch das Wachstum von Saprophyten, die organische Masse zersetzten. Die daran ansetzende Erholung erfolgte zweiphasig, beginnend mit einem etwa 1 cm dicken „Farnpeak“ – Farne als Pioniere der Wiederbesiedlung zerstörter Landschaften („disaster flora“) (nach Profilen von John's Nose, Norddakota – der Lokalität mit der genauesten Auflösung terrestrischer Ökosysteme an der KTG. Der Farnpeak liegt dort 2 - 7 cm über der Grenze und ist durchschnittlich 1 cm dick, gefolgt von dem Turnover zu einer modernen Flora ab 7 cm oberhalb der Grenze, gekennzeichnet durch das Auftreten neuer, unterpaläozäner Pollentaxa).

Die Disaster Flora besteht aus Taxa, die in der Lage sind, aus Sporen, Rhizomen oder Wurzeln zu keimen. Der Umstand, dass der Farnpeak weltweit beobachtet wird, beweist, dass die Wälder weltweit zerstört wurden. Der Farnpeak wurde in Nordamerika innerhalb des ersten Jahrhunderts nach der KTG etabliert und hielt für ca. 1000 Jahre an (Kalkulation auf der Basis von Sedimentationsraten). In dieser Phase gab es wohl weltweit keine ausgedehnten geschlossenen Wälder mehr.

Der Farnpeak war auch begleitet von einer vorübergehenden Zunahme der Angiospermenpollen, während die Gymnospermenpollen in dieser Zeit faktisch auf null zurückgingen, ebenso wie die Pollen von Kreidetaxa. Das Maximum der Angiospermenpollen erfolgte dabei kurz nach dem Maximum der Farnpollen, aber innerhalb des 1000-Jahre-Intervalls.

Daran schloss sich als zweite Phase die Regeneration an; sie betraf jetzt Florenelemente, die wieder ein Baumkronendach schafften, allerdings bei veränderter Struktur der Wälder im untersten Paläozän. Diese frühen Wälder sind gekennzeichnet durch geringe taxonomische Diversität sowie Dominanz neuer Angiospermen- und Koniferen-Taxa, darunter auch einer Proliferation von Taxodiaceae und Pinaceae, aber auch Palmen (*Arecipitis*) und einigen anderen Angiospermen. Diese geringe Diversität hielt 1,4 MA nach der KTG an; ab 1,4 MA finden sich lokal auch wieder diverse Hotspot-Vegetationen.

Auch heute korreliert die Diversität der Vogelfauna mit der Diversität der Vegetation (z.B. nach Entwaldung oder in Monokulturen).

Pinguine:

Pinguinartige nach neuesten Funden ab 61 MA (im Gegensatz zu anderen flugunfähigen Vögeln behielten die Pinguine den Brustbeinkiel und die Flügel, um unter Wasser zu „fliegen“). Älteste Vertreter der Sphenisciformes sind zwei Arten der Gattung *Waimanu*. Länge 100 und 80 cm, Alter 61 und 58 MA. Stämmige Vögel mit kurzen, abgeflachten Flügeln, die sich bereits gut zum Schwimmen, aber nicht mehr zum Fliegen eigneten. Schnabel schmal, langgestreckt.

Waimanu manneringi 60,5 – 61,6 MA alt, *W. tuatahi* 58 – 60 MA (Neuseeland). Zusammen mit *W. manningeri* wurden Reste einer weiteren (unbenannten) Art gefunden, deren Metatarsus-Größe darauf verweist, dass es sich bereits um einen Riesenpinguin handelte; das Taxon steht außerdem höher im Kladogramm, in dem *Waimanu* die basale Abzweigung darstellt. Sie alle sind aber Stammgruppenvertreter (die Kronengruppe erscheint erst im Miozän!).

Das neue Taxon hat bereits die abgeleitete Form des Metatarsus der modernen Pinguine, die bei *Waimanu* noch fehlt. Das zeitgleiche Vorkommen von basalen und weiter abgeleiteten Stamm-Pinguinen im M-Paläozän macht molekulare Daten plausibler, dass die Stammlinie schon in der obersten Kreide entstanden sein könnte. Die molekularen Phylogenien unterscheiden sich, was den Dichotomiezeitpunkt von der Schwestergruppe angeht, zwischen 71 und 62 MA. Die neuen Funde sprechen für eine Dichotomie noch in der Oberkreide.

Im Jahr 2017 wurde dann von einem 1,70 (naA 1,77) m großen Riesenpinguin (>100 kg Gewicht) aus dem O-Paläozän von Neuseeland berichtet (*Kumimanu biceae*). Er lebte damals in eine subtropischen Klima, hatte wohl einen längeren Schnabel als moderne Pinguine und war noch nicht weiß-schwarz gefärbt (vermutlich braun). Kladistisch sehr basal (basaler als die Riesenpinguine aus Eozän und Oligozän), in der Größe nur von einem sehr rudimentär bekannten

Pinguin aus der Antarktis übertroffen. Der größte bekannte Pinguin lebte im O-Eozän und erreichte etwa 2 m Höhe und 115 kg Gewicht.

Riesenpinguine erschienen also schon sehr früh (M-Paläozän) und überlebten mehr als 30 MA bis ins O-Oligozän. Nächstjüngerer Pinguin ist *Crossvallia* aus dem O-Paläozän (59 – 56,2 MA) Antarktisas.

Das Aussterben der Riesenpinguine könnte mit dem Auftreten von Zahnwalen, Seehunden und anderen Tieren in Verbindung stehen, die sich als Konkurrenz um Nahrung erwiesen; vielleicht wurden die Riesenpinguine auch zur leichten Beute. Das Aussterben der großen Meeresreptilien an der KTG könnte für die Entwicklung der Riesenpinguine zunächst eine ökologische Nische geschaffen haben, die später von Säugern übernommen wurde.

Die beiden *Waimanu*-Arten erreichten die Größe des rezenten Kaiserpinguins, *Crossvallia* war noch größer. Noch größer (mit über 1,3 m Körperlänge) waren die Riesenpinguine des Eozäns und Oligozäns (*Anthropornis*, *Palaeudyptes*, *Kairuku*, *Pachydyptes*, *Inkayacu*, *Icadyptes*), wobei das Größenmaximum im Eozän erreicht wurde (2 m: *Palaeudyptes*, O-Eozän). Das neue Taxon aus dem M-Paläozän erreichte – vom Metatarsus hochgerechnet – bereits die Höhe kleiner Individuen von *Anthropornis* aus dem O-Eozän/U-Oligozän, d.h. ca. 1,65 m; große Individuen von *Anthropornis* werden auf eine Höhe von 1,8 m und ein Gewicht von 90 kg kalkuliert.

Die Größenzunahme der Pinguine erfolgte daher unmittelbar nach Verlust des Flugvermögens, d.h. nachdem aerodynamische Aspekte keinen Einfluss mehr auf Körpergröße, -form und -gewicht hatten. Die Riesenpinguine erloschen im O-Oligozän; möglicherweise spielte die Evolution der Zahnwale dabei eine Rolle.

Die ursprüngliche Form des Metatarsus, wie man sie bei *Waimanu* findet, wird mit einer Funktion beim Vortrieb im Wasser in Verbindung gebracht, während die flacheren und breiteren Metatarsi der moderneren Pinguine und des neuen Taxons aus dem M-Paläozän funktionell schon an das aufrechte Stehen und die spezifische aufrechte Gangweise der Pinguine angepasst waren (Sci. Nat. 104: 9).

Nach MÜLLER u.a. im Paläozän vertreten:

- F Gaviidae (Seetaucher) ab ob. Paläozän (evtl. ab Alb [wohl eher nicht!], lt. BENTON 2007 mind. im Maastricht)
- F Kormorane ab ob. Paläozän
- O Möwenartige ab ob. Paläozän
- F Neuweltgeier ab Paläozän (naA ?Pal., ab M-Eozän)
- O/F Seriemas ab Paläozän (ad Gruiformes)
- O Tagraubvögel ab Paläozän

COOPER et al. (1997, Science 275, 1110) nennen als frühesten fossilen Nachweis:
(*: eigene nachträgliche Ergänzungen)

- O-Kreide: Seetaucher (neuerdings sind auch Anseriformes in der Oberkreide nachgewiesen!, s. O-Kreide)*
- tiefstes Paläozän: Anseriformes* (neuerdings ab O-Kreide!), Kormorane
- U-Paläozän: Charadriiformes, Procellariiformes
- M-Paläozän: Tropikvögel, Eulen, Rheas, Pinguine ab 61 MA*

| | |
|------------------|--|
| O-Paläozän: | (nach Sepk.-Datei auch Pelecaniformes ab Thanetian)* |
| tiefstes Eozän: | Kuckucksvögel, Passeriformes (Singvögel zunächst nur in Australien; fragmentarisches Material) |
| U-Eozän: | Hühnervögel, Fregattvögel, Ibisse |
| höheres U-Eozän: | Segler, Fettschwalme, Sonnenrallen, Falken, Rackenartige (Coraciiformes) |
| M-Eozän: | Strauße, Papageien |
| O-Eozän: | Schwalme, Flughühner |

Zusammenstellung der im Paläozän erschienenen Vogelfamilien nach BRI (nur polytypische Familien; Überlebende aus der Kreide s. O-Kreide):

Lithornithidae (+): Thanet bis Lutet (NA, terr.)

Ophistodactylidae (+): Thanet bis U-Miozän (SA, terr.)

Procellariidae = Sturmvögel (O Röhrennasen): ab Thanet (kosmop., marin)

Pelagornithidae (+): U-Paläozän (61 MA) bis Pliozän (2,5 MA; EU, AU; marin)

Messelornithidae (+): Thanet bis O-Oligozän (EU)

Phorusrhacidae (+): Thanet bis ob. O-Pleist. (NA, SA, AF, ANT) (59 – 0,02 MA)

Gastornithidae (+): Thanet bis M-Eozän (EU, NA, AS)

Musophagidae = Turakos, Lärmvögel (O Kuckucksartige): ab Thanet (EU, AF)

Sophiornithidae (+): Thanet bis U-Oligozän (EU, terr.)

Nicht bei BRI:

Vegaviidae (+): Maastricht bis Eozän; Stamm-Anseriformes; im Dan Neuseelands *Australornis*

Die **Palaeognathae** sind fossil erst ab dem Paläozän dokumentiert (zunächst mit den Lithornithiformes: Paläozän bis Eozän), obwohl diese Gruppe schon älter sein muss. *Lithornis* und Verwandte waren nur hühnergroß und noch flugfähig. Synapomorphien der Palaeognathae: ausgedehntes Vomer-Pterygoid-Gelenk; verlängerte Fortsätze des Basipterygoids. Die rezenten Palaeognathae verteilen sich auf die Steißhühner Mittel- und Südamerikas und die Ratites (Strauße, Emus, Nandas, Kasuare, Kiwis; ausgerottet: Elefantenvögel Madagaskars; Moas Neuseelands). Ratites haben allesamt zurückgebildete Flügel; kein Kiel am Sternum.

Die ökologische Nische, die die großen Raubsaurier hinterlassen hatten, wurde zunächst nicht von Säugern ausgefüllt (sie erreichten im Paläozän in Form der Creodonten nur Mungo- bis Katzensgröße, in Form der Mesonychiden Wolfsgröße), sondern von riesigen bodenbewohnenden Vögeln, z.B. *Diatryma* syn. *Gastornis* (M-Paläozän bis Lutet, z.B. Messel; aufrecht 3 m hoch; Anseriformes: Gastornithidae) mit extrem kräftigen Beinen. Da bei allen Vögeln das Skelett auf Gewichtsminimierung ausgelegt ist, waren diese riesigen Vögel dennoch flinke Leichtgewichte mit enormer Ausdauer und daher ihrer (mammalischen und reptilen) Konkurrenz überlegen. Allerdings sprechen Neufunde dafür, dass *Gastornis* überwiegend herbivor lebte. Erst als im Eozän die ersten großen Raubsäuger auftraten, gingen die großen Laufvögel zurück und starben nach dem Eozän in weiten Teilen der Welt aus, lediglich in Südamerika konnten sie sich noch lange halten, z.B. *Phorusrhacos* und *Andalgalornis* aus dem Miozän, die u.a. die pferdeähnlichen Litopterna jagten.

Diese sog. **Riesenkraniche (Phorusrhacoiden)** traten im M-Paläozän (62 MA, naA 59 MA) auf und starben im obersten Pleistozän aus (letzter Nachweis im ob. O-Pleistozän von Uruguay; ein begleitender Rüsseltiermolar wurde mit der C-14-Methode auf 17620 + 1000 Jahre datiert; N Jb. Geol. Paläont. Abh. 256/2, 229); die nächsten Verwandten sind die Seriemas Südamerikas (rez. 2

Arten: *Seriema Cariama cristata* und *Tschunja Chunga burmeisteri*; recht kleine Flügel, fliegen nur im Notfall kurze Strecken; Laufgeschwindigkeit bis 60 km/h). Die Fam. der Seriemas (Cariamidae) erschien ebenfalls (wie die Üfam. Phorusrhacoidea) vor 62 MA in Südamerika. *Palaeopsilopterus* aus dem M-Paläozän Brasiliens ist der älteste bekannte Riesenkranich und Urahn aller späteren Formen. Kladogramm s. Eozän. Die Phorusrhacoiden werden zusammen mit den Seriemas als Cariamae zusammengefasst und bilden die basalste Linie innerhalb der Gruiformes (Kranichartigen). Die beiden überlebende Arten (Seriemas) haben sich gegenüber den Formen des Tertiär nur wenig verändert, haben selbst aber keine Fossildokumentation.

Die eigentl. Riesenkraniche werden in 3 Familien unterteilt:

- Brontornithidae: bis 3 m, extrem massig, 27 bis 17 MA, Südamerika
- Phorusrhacidae: 2 bis 3 m, 27 bis ob. O-Pleist. (BRI: Thanet bis Pliozän; EU, NA, SA)
- Psilopteridae: bis 1 m, 62 bis 1,5 MA

Außer Südamerika kamen vor 55 bis 45 MA auch in Europa, Asien und Nordamerika große fleischfressende Vögel (Diatrymidae, bis 2 m hoch, in der ökolog. Rolle den Riesenkranichen entsprechend, aber taxonomisch zu den Galloanserae gehörig) vor, daneben echte Phorusrhacoide, z.B. *Ameghinornis* (38 - 35 MA, Frankreich). Vor 62 MA bestand kurzfristig eine Landbrücke zwischen Süd- und Nordamerika, über die ein Psilopteride und ein Vertreter der Seriemas nach Norden vordrangen; vor 55 und 45 MA gab es einen Korridor von Nordamerika nach Europa (etwa über Grönland), der die Einwanderung in Europa ermöglichte. Außerhalb Südamerikas verschwanden die Riesenkraniche aber wieder rasch, weil sie sich nicht gegen die modernen Landraubtiere behaupten konnten. In Südamerika behaupteten sie sich dagegen gegen die hunde- und bärenartigen Raubbeutler (Borhyaenoiden), so daß speziell ab dem Miozän, als das Grasland zunahm, deren große Formen zurückgingen und nur noch kleine Formen, die keine Konkurrenz zu den Riesenkranichen darstellten, überlebten. Entsprechend erreichten die Riesenkraniche im Miozän Südamerikas ihre größte Vielfalt und die größten Formen (Brontornithiden: Kopf bis 1 m groß, Schnabelbreite bis 0,5 m). Als dann vor 2,5 MA die Landbrücke über Panama entstand, wurden sie von den einwandernden modernen Raubtieren rasch zurückgedrängt und starben vor 2 MA in Südamerika aus; eine Art wanderte jedoch schon vor 5 MA (vor Etablierung der Landbrücke!) in Nordamerika ein: *Titanis walleri* lebte vor 5 bis 2,2-1,8 MA in Florida und Texas und starb dort erst vor ca. 2,0 MA als letzter Phorusrhacoide/Psilopteride aus (Geology 35, 123). Ein Phorusrhacide (indet.) ist durch ein Knochenfragment noch aus dem ob. O-Pleistozän von Uruguay nachgewiesen. Zwischen dem ob. Pliozän oder unteren Pleistozän (ebenfalls Uruguay) und diesem jüngsten Fund klafft eine Nachweislücke von 1 – 2 MA.

Größter Phorusrhacide war ein noch unbezeichnetes Taxon (BAR 3877-11) aus dem M-Miozän Patagoniens mit 71,6 cm Schädellänge einschl. des langen Schnabels (s. Miozän); im Vergleich zur Größe und anderen Taxa wie z.B. *Brontornis* wohl vergleichsweise agiles Tier (nach der Form des Tarsometatarsus) (Nat. 443, 929).

Für die führenden, dominierenden Raubtiere ergibt sich somit folgende Abfolge:

- U-Karbon bis U-Perm: Labyrinthodontier
- U-Perm bis O-Trias: Synapsida, besonders Therapsida, ab M-Trias auch Archosaurier
- O-Trias bis KTG: Theropoda unter den Saurischia
- höheres Paläozän, unt. Eozän: Phorusrhacoide, Diatrymidae
- ab Eozän: Placentalia; in Südamerika speziell im Miozän und U-Pliozän aber Phorusrhacoide

Gastornithiformes (M-Paläozän bis M-Eozän): Der älteste Laufvogel Europas (nach der KTG) soll der ca. 2 m große *Gastornis parisiensis* aus dem Paläozän Frankreichs (aber auch aus dem

Eozän des Geiseltals und aus Nordamerika bekannt) sein, unter dem Namen *Diatryma* aus dem Geiseltal und Messel. Inzwischen gelten beide Gattungen als synonym, M-Paläozän (Seelandium) bis M-Eozän (Lutet). Bis 175 kg.

Gastornis/Diatryma gehören zu den Gastornithiformes (Paläozän bis Eozän), die eine Gruppe der Galloanserae darstellen (also keine Ratites, sondern neognath). Starke Beinknochen, rückgebildete Flügel, hoher Kiefer und gebogener Schnabel ähnlich Papageien. Strittig, ob Fleischfresser, herbivor oder omnivor. Er besaß jedenfalls keinen hakenförmigen Raubvogelschnabel; andererseits war er zu groß, um sich nur von Sämereien zu ernähren. Der große Schnabel und die hohen Beißkräfte deuteten daher zunächst auf einen Fleischfresser. Die Zugehörigkeit zu den Galloanserae spricht aber grundsätzlich zugunsten der Herbivorie, z.B. von der üppigen Vegetation der Wälder und Savannen im U-/M-Eozän.

Isotopenuntersuchungen an 47 bis 44 MA alten *Gastornis*-Knochen aus dem Geiseltal sprechen inzwischen ebenfalls zugunsten von Herbivorie; der Ca-Isotopen-Gehalt entspricht jenem herbivorer Säuger und Dinosaurier und ist deutlich niedriger als bei Fleischfressern (in der Nahrungskette reichert sich leichtes Kalzium an). Bei nordamerikanischen Fußabdrücken, die man *Gastornis* zuordnet, fehlen außerdem Abdrücke von Krallen, wie man sie bei jagenden Laufvögeln erwarten würde. Auch die Kiefermuskulatur entspricht in Bau und Anordnung derjenigen moderner herbivorer Vögel (statt karnivoren).

Gastornis war der größte terrestrische Tetrapode im Paläozän Europas; in Nordamerika und Asien trat er erst im U-Eozän auf. Die größten terrestrischen Tetrapoden Nordamerikas und Asiens waren daher herbivore Säuger. Die Struktur der terrestrischen Ökosysteme Europas, nicht aber Nordamerikas und Asiens, dürfte daher der subzentren Struktur einiger größerer Inseln wie Madagaskar (vor Ankunft des Menschen) entsprochen haben (Natwiss. 101:313).

Auftreten der **Scheinzahnvögel (Odontopterygiformes)**: Die Odontopterygiformes (eine Familie: Pelagornithidae; U-Paläozän/61 MA bis Pliozän/2,5 MA) stellen eine monophyle Gruppe großer Seevögel dar mit einem großen Schnabel mit zahnartigen Fortsätzen (aber keine echten Zähne, sondern Knochenspitzen, die aus den Schnabelrändern wuchsen). Die Flügelspanne reichte von ca. 3 m (wie bei heutigen Albatrossen) bei den kleinsten Exemplaren (!) bis zu 5,5 – 6 m bei den größten Taxa. Wahrscheinlich pelagisch; lange Flügel, spezialisiert auf Gleitflug; Nahrungssuche an der Wasseroberfläche; zahnartige Fortsätze zum Fangen und Halten von Fischen. Extrem leichte, stark pneumatisierte Knochen. Verbreitung auf allen Kontinenten. Taxa u.a. *Odontopteryx* (oberstes Paläozän, U-Eozän), *Dasornis* (U-Eozän, London Clay; M-Eozän, Belgien), *Argillornis* (U-Eozän), *Pelagornis* (Miozän), *Macrodonopteryx* (M-Eozän, Belgien).

Der älteste Vertreter ist *Protodontopteryx ruthae* aus dem U-Paläozän (61 MA) Neuseelands; zugleich der basalste und kleinste Vertreter der Pelagornithidae (nur in der Größe einer mittleren Möwe). Sein Skelettbau unterscheidet sich noch stark von den jüngeren, sehr leicht gebauten Langstrecken-Seglern. Er war wohl selbst auch noch kein Langstrecken-Segler und jagte Fische und nicht wie die weiter abgeleiteten Scheinzahnvögel Tintenfische, denn die Pseudozähne von *Protodontopteryx* waren kürzer und breiter. Die meisten Pelagornithidae lebten auf der Nordhalbkugel; die Familie scheint aber auf der Südhalbkugel entstanden zu sein.

Dasornis emuinus ähnelte einer Riesengans mit 5 (naA > 4) m Spannweite; knöcherne Zacken („Pseudozähne“) im Schnabel, vermutlich Fischfresser. Die Pseudozähne dienten wohl dem Abfischen von Fischen oder Kalmaren von der Meeresoberfläche; mit einem gewöhnlichen Schnabel wäre es schwierig gewesen, die Beute zu halten. Die riesige Größe entwickelte sich wahrscheinlich nur einmal innerhalb der

Pelagornithidae; *Dasornis* ist wohl die Schwestergruppe der riesigen Scheinzahnvögel des Neogens (mit einer weiter abgeleiteten Flügelmorphologie) (Pal. 51, 1107).

Kladistisch hielt man die Odontopterygiformes bisher als Verwandte der Pelecaniformes oder stellte sie in die Pelecaniformes oder Procellariiformes, allerdings nur aufgrund oberflächlicher Ähnlichkeiten. Eine kladistische Analyse unter Einbezug von zwei neuen Taxa ergab jedoch eine Schwestergruppenbeziehung mit den Anseriformes (Anseriformes + Odontopterygiformes = Odontoanserae); die Odontopterygiformes sind demnach näher mit den Anseriformes verwandt als die Galliformes. Die Galliformes stehen basaler und sind die Schwestergruppe der (Odontoanserae + Neoaves); die Galliformes sind die basalsten neognathen Vögel (Natwiss. 92, 586):

I-- Rheidae

I-- Tinamidae (nicht aufgelöst gegenüber Rheidae)

ab jetzt: NEOGNATHAE

--- Galliformes

--- Odontoanserae = a) Anhimidae + (Anseranatidae + Anatidae)

b) *Pelagornis* + (*Odontopteryx* + *Angillornis*)

ab jetzt : NEOAVES

--- Opisthocomidae (Schopfhühner, Hoatzins, ab oberstem Eozän)

--- alle anderen Neoaves (vier Gruppen, nicht aufgelöst)

Damit sind allerdings die Galloanserae (Galliformes + Anseriformes) nicht monophyl, wie bisher durch molekulare und morphologische Daten angedeutet, aber es gibt auch einige morphologische und molekulare Studien, die die Galliformes – wie hier – als Schwestergruppe aller anderen Neognathae ansehen. Mit Ausnahme der Schreigänse (Anhimidae) bevorzugen die Anseriformes Wasserhabitate ebenso wie die Odontopterygiformes. Die Odontoanserae sind wahrscheinlich die erste große Gruppe von modernen Vögeln, die sich an ein Leben am/im Wasser adaptierten, z.B. mit Schwimmfüßen und Drüsen zur Salzausscheidung.

Anhang: alphabetisches Verzeichnis zum Erstauftreten verschiedener Vogeltaxa nach diversen Quellen (Gattungsniveau: bis auf wenige Ausnahmen werden nur Gattungen berücksichtigt, die vor dem Pleistozän erschienen sind).

Alle Zeitangaben sind als „ab“-Angaben zu verstehen, auch wenn das Wort „ab“ nicht erwähnt ist.

G Adler (*Aquila*): ab O-Miozän (Mü)

G Adelle-/Eselspinguin (*Pygoscelis*): ab M-/O-Miozän

F Albatrosse = Diomedidae (O Röhrennasen): ab ob. O-Eozän (Priab.) (kosmopol., marin)

(Wik.: ab M-Eozän: *Murunkus*; Mü: ab M-Eozän: *Gigantornis*)

G Albatros (*Diomedea*): M-Miozän

F Ammern = Emberizidae (O Sperlingsvögel): ab O-Miozän (kosm.)

F Atelornithidae (O Rackenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (EU, terr.)

F Alken = Alcidae (O Regenpfeiferartige): ab ob. O-Eozän (Priab.) (EU, NA, AS, marin) ;

ältester: *Hydrotherikornis* (O-Eozän, USA)

G Alk (*Alca*): ab O-Miozän oder U-Pliozän

F Ameisenwürger = Thamnophilidae (O Sperlingsartige) (SA) ab Pleistozän

F Anomalopterygidae: ab O-Miozän bis subrezent (AU, terr.) (eine der beiden Moa-Familien)

G Atitlantaucher (*Podilymbus*): O-Pliozän

G Auerhahn (*Tetrao*): O-Pliozän

G Austernfischer (*Haematopus*): ab Pleist. (Mü)

F Austernfischer = Haematopodidae (O Regenpfeiferartige) ab Pliozän (Mü: ab Miozän)

F Bartvögel = Capitonidae (O Spechtvögel): ab U-Miozän (AS, AF, SA)
 F Baumhopfe = Phoeniculidae (O Rackenvögel): ab U-Miozän (NA, AS, AF)
 F Baumläufer = Certhiidae: ab Pliozän (Mü)
 F Baumsegler = Hemiprocnidae (O Seglerartige): ab M-Eozän (Lutet) (EU)
 G Baumwachtel (*Colinus*): O-Pliozän
 F Bienenfresser = Meropidae (O Rackenvögel): ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, NA, AF, terr.)
 F Blatthühnchen = Jacanidae (O Regenpfeiferartige): ab Rupelian (kosm., Süßw., terr.);
 ältester: *Nupharanassa* (U-Olig.)
 G Blesshuhn (*Fulica*): U-Pliozän
 F Brachschwalben = Glareolidae (O Regenpfeiferartige): ab U-Miozän (NA, terr.), fraglich
 im U-Oligozän (*Boutersemia*, U-Olig. Belgiens, evtl. ad F. Glareolidae), im
 U-Miozän *Paractiornis*
 G Brachvogel (*Numenius*): ab Eozän (Mü)
 F Braunellen = Prunellidae (O Sperlingsvögel) (EU, AS) ab Pliozän
 G Braunsichler (*Plegadis*): ab O-Oligozän oder U-Miozän
 F Breitmäuler = Eurylaimidae (O Sperlingsvögel): ab U-Miozän (EU)
 F Bülbüls = Pycnonotidae (O Sperlingsartige) (AS, AF) ab Pleistozän
 G Bussard (*Buteo*): M-Oligozän
 G Chakalaka (*Ortalis*): U-Miozän (ad Familie Hockos)
 (+ F Diatrymididae: Ypres bis Lutet)
 F Dickichtvögel = Atrichornithidae (O Sperlingsartige) (AU) ab Pleistozän
 F Drongos = Dicruridae (O Sperlingsartige) (AS) ab Pleistozän
 (+ Dronten (Raphidae): Pleistozän bis Holozän [+ Dronte = Dodo; + Solitär], s. Tauben)
 F Drosselvögel (Turdidae): ab Pliozän (Mü)
 G Eiderente (*Somateria*): ? M-Oligozän
 G Eisente (*Clangula*): M-Miozän
 G Eissturmvogel (*Fulmarus*): M-Miozän
 F Eisvögel = Alcedinidae: ab Pleistozän (Mü)
 G Elster (*Pica*): ab O-Pliozän oder U-Pleist.
 F Emus = Dromaiidae (O Kasuarartige): ab Chattium (AU)
 G Emu (*Dromaius*): M-Miozän
 F Entenvögel = Anatidae (O Gänsevögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (Wik:
 ab Eozän: *Eonessa*)
 G Ente (*Anas*): O-Miozän (Mü: ab O-Oligozän)
 G Ente (*Aythya*, z.B. Berg-, Tafelente): ab U-Miozän §
 G Erdtimalie (*Orthonyx*): ab M- oder O-Miozän
 F Eulen = Strigidae (O Eulenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm., arboreal)
 (Protostrigidae vom U-Eozän bis U-Oligozän von EU, NA)
 (Wik.: Strigidae ab U-/M-Miozän, fraglich ab M-Eozän: *Palaeoglaux* aus dem
 M- bis O-Eozän als mögl. Vertreter der Strigidae)
 O Eulenvögel = Strigiformes: ab M/O-Paläozän (*Ogygoptynx*), im O-Paläozän
Berruornis; im M- bis O-Eozän *Palaeoglaux*, der evtl. schon zur rez.
 Familie Strigidae gehören könnte; im U- bis M-Eozän *Eostrix* (ad Proto-
 strigidae), im M- bis O-Eozän *Minerva* (ad Protostrigidae).
 (Eulenvögel lt. Sci. 275, 1110 ab M-Paläozän)
 ausgestorbene Familien: + Ogygoptyngidae: M/O-Paläozän
 + Protostrigidae: Ypres bis Rupelium
 + Sophiornithidae: Thanet bis Rupelium
 + ? Messelasturidae (*Tynskya*, U-Eozän;
Messelastur, ob. U-Eozän): basale Strigiformes oder
 Accipitridae

- F Falken = Falconidae (O Greifvögel): ab U-Eozän (EU, NA, SA; terr.)
(im U-Eozän: *Parvulivenator* und *Stintonornis*, beide England)
- G Falke (*Falco*): O-Miozän (Mü: M-Miozän)
- G Fasan (*Phasianus*): ab U-Pliozän (Mü)
- F Fasane = Phasianidae (O Hühnervögel): ab ob. O-Eozän (Priabonian) (EU, NA, AS)
(lt. Wik. ab M-Eozän: *Schaubortyx*, evtl. auch *Palaeortyx*, M-Eozän bis U-Miozän;
Amithabha: M-Eozän/50 MA [Pal. 46, 1269])
- G Faulvogel (*Bucco*): ab Pleistozän
- F Faulvögel = Bucconidae (O Spechtartige) (kosm.) ab Pleistozän
- F Fettschwalme = Steatornithidae (O Schwalmvögel): ab U-Eozän (NA, terr.)
- F Finken = Fringillidae: ab O-Pliozän (Wik.) (Mü: ab Miozän)
- F Fischadler = Pandionidae (O Greifvögel): ab Rupelian (kosm.)
- G Fischadler (*Pandion*): U-Oligozän
- G Fischreiher (*Ardea*): ab O-Miozän (Mü)
- O Flamingoartige = Phoenicopteriformes: ab O-Eozän
ausgestorbene Familie: + Palaeolodidae (U-Olig. bis ?M-Pleist.; Schwimm-Flamingos)
(BRI: Rupelian bis Pliozän)
- F Flamingos = Phoenicopteridae: ab O-Eozän (lt. Wik.; *Elornis*: O-Eozän/U-Oligoz., fraglich
Agnopterus aus dem gleichen Zeitraum)
- G Flamingo (*Phoenicopterus*): M-Oligozän
- F Fliegenschnäpper = Muscicapidae (O Sperlingsvögel) (EU, AS, AF) ab Pliozän
- G Flughuhn (*Pterocles*): ab O-Eozän oder U-Oligozän (Mü)
- F Flughühner = Pteroclididae (O Regenpfeiferartige): ab ob. O-Eozän (Priab.) (EU, AS, AF;
terr.) (bei Wik. als eigene Ordnung Flughühnerartige = Pteroclidiformes)
- G Flussuferläufer (*Actitis*): O-Pliozän
- G Frankolin (*Francolinus*): O-Pliozän
- F Fregattvögel = Fregatidae (O Ruderfüßler): ab U-Eozän (Ypres) (marin, Süßw., kosm.)
(im U-Eozän *Limnofregata*)
- O Gänsevögel (Anseriformes): spätestens ab ob. Maastricht (*Vegavis*, s. O-Kreide);
Anatalavis (oberste Kreide oder U-Paläozän bis U-Eozän: ad Anseranatidae oder
basales Taxon). Mehrere weitere fragliche Anseriformes und Presbyornithidae
in der ob. O-Kreide (Wik.)
ausgestorbene Familien: + Dromornithidae, z.B. *Bullockornis*, M-Miozän, *Dromornis*,
O-Miozän bis Pliozän; *Barawertornis*, *Ilbandornis*;
Dromornithidae: ob Olig. bis 26000 J. PB (Donnervögel),
fragliche Fußspuren im U-Eozän
+ Presbyornithidae (incl. *Vegavis*; **Presbyornis**: Pal. – U-Oli.)
Presbyorn.: Campan bis Rupelian
- G Gans (*Anser*): O-Miozän
- G Gans (*Branta*): O-Miozän
- G Goldhähnchen (*Regulus*): O-Pliozän
- F Goldhähnchen (Regulidae): ab O-Pliozän
- F Goldschnepfen = Rostratulidae (O Regenpfeiferartige) (AS, AF, SA; Süßwasser, terr.) ab
Pliozän
- F Grasmücken = Sylviidae (O Sperlingsvögel): ab O-Miozän (EU) (Mü: ab Oligozän)
- F Greife = Accipitridae (O Greifvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm., terr.)
(Wik.: ab U-Eozän: Accipitridae indet.; *Milvoides*, O-Eozän; *Aquilavus* und
Palaeocircus: O-Eozän/U-Olig.)
- O Greifvögel = Falconiformes: ab U-Eozän (*Parvulivenator*, *Stintonornis*: U-Eozän Englands;
Accipitridae indet., U-Eozän; *Masillaraptor*: ob. U-Eozän, Messel)
ausgestorbene Familie: + Horusornithidae

- F Großfußhühner = Megapodiidae (O Hühnervögel) (EU, AS, AU) ab Pleistozän
- G Gryllsteige (*Cepphus*): O-Miozän
- G Habicht (*Accipiter*): ab Pliozän (Mü)
- F Hoatzins = Opisthocomidae (O Kuckucksartige): ab oberstes Eozän (zunächst Europa, ab Oligozän-Miozän-Grenzbereich Südamerika, vor 17 – 15 MA auch in Afrika nachweisbar) (Natwiss. 101: 143)
- F Hockos = Cracidae (O Hühnervögel): ab U-Miozän (NA), fraglich im M-Eozän bis U-Oligozän (*Procrax*: Hocko oder Gallinuloididae?), fraglich im O-Oligozän *Palaeonossax* (Mü gibt Cracidae ab U-Eozän an)
- F Höhenläufer = Thinocoridae (O Regenpfeiferartige) (SA, terr.) ab Pleistozän
- F Höhlenschwalme = Aegothelidae (O Schwalmvögel): ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU)
- F Honiganzeiger = Indicatoridae (O Spechtvögel) (AF, arboreal) ab Pliozän
- F Honigfresser = Meliphagidae (O Sperlingsartige) (AF, AU) ab Pleistozän
- O Hopfartige = Upupiformes: ab ob- U-Eozän (*Messelirrisor*)
- F Hopfe = Upupidae (O Rackenvögel) : ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, AF, terr.)
- G Huhn (*Gallus*): ab U-Pliozän (Mü)
- O Hühnervögel (= Galliformes): ab U-Eozän (evtl. *Austinornis* in der O-Kreide, Austin Chalk, Fort McKinney, USA); im U-Eozän *Paraortygoides* (England; auch im ob. U-Eozän von Messel) und *Gallinuloides* (U-/M-Eozän, Wyoming), zusätzlich einige fragliche Vertreter im U-Eozän Englands (London Clay); im M-Eozän *Palaeortyx* (ad Fasanenvögel oder Zahnwachteln), fraglich im M-Eozän (bis U-Olig.) *Procrax* (Hocko? Gallinuloididae?).
Fraglicher Galliformer in der Portezuelo Form., O-Kreide, Argentinien (Wik.).
ausgestorbene Familien: + Gallinuloididae (Ypres bis U-Miozän)
+ Paraortygidae (Priabonian bis Chattium)
+ Quercymegapodidae (M-Eozän bis U-Miozän)
- G Ibis (*Ibis*) ab O-Miozän (Mü)
- F Ibis = Threskiornithidae: rez. Gatt. ab O-Oligozän/U-Miozän, außerdem *Rhynchaetes* (ob. U-Eozän, Messel) (Wik.); lt. Sci 275, 1110 Ibis ab U-Eozän
- G Kakadus (*Cacatua*): U-Miozän
- F Kakadus = Cacatuidae: ab U-Miozän (Wik.)
- F Kasuare = Casuariidae (O Kasuarvögel) (AU, terr.) ab Pliozän;
lt. Wik ab O-Oligozän (*Emuarius*: O-Oligozän bis U-Miozän)
- G Kauz (*Strix*): U-Miozän
- G Kauz: Sperlings-/Wachtelkauz (*Glaucidium*): O-Pliozän
- G Kernbeißer (*Coccothraustes*): O-Pliozän
- F Kiwis = Apterygidae (O Kiwis) (AU) ab Pleistozän
- F Kleiber = Sittidae (O Sperlingsvögel): ab M-Miozän (EU)
- F Kolibris = Trochilidae (O Seglerartige) (NA, SA) ab U-Oligozän (*Eurotrochilus*: Frauenweiler/Deutschland; fraglich: *Parargornis*, M-Eozän, könnte auch zu einer ausgestorbenen Familie gehören, ebenso wie *Cypselavus*: O-Eozän bis U-Olig.).
Stammgruppen-Kolibris im ob. U-Eozän von Messel.
- F Kondore/Neuweltgeier = Vulturidae (O Schreitvögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (EU, NA, AS; terr.) (s.a. Neuweltgeier, Cathartidae);
lt. Wik. = Cathartidae: ab O-Eozän/U-Oligozän (*Diatropornis*: O-Eoz./U-Olig. bis ? M-Olig.; *Phasmagyps*: U-Olig.), fraglich *Eocathartes* aus dem M-Eozän Deutschlands. (Lt. Müller Vulturidae ab Paläozän). Bemerkenswert: die ersten Nachweise stammen aus Europa; im Oligozän oder Miozän wanderten sie dann nach Amerika aus (u.a. *Argentavis*, *Teratornis*).
ausgestorbene Familien: + Teratornithidae: O-Miozän bis O-Pleistozän:

Argentavis (O-Mioz.), *Aiolornis* (U-Pliozän bis O-Pleist.),
Cathartornis

Die frühere Auffassung, die Neuweltgeier zu den Ciconiiformes = Schreitvögeln zu stellen, hat sich nicht bestätigt; sie sind nahe mit den Altweltgeiern verwandt.

G Kondor (*Vultur*): Pliozän

G Königsgeier (*Sarcoramphus*): ? M-Pliozän

F Kormorane = Phalacrocoracidae (O Ruderfüßler): ab ob. O-Eozän (Priab.) (kosm., marin, Süßwasser) (Wik.: ab O-Oligozän: *Oligocorax*, auch aus Enspel; Kormorane fraglich in der Lance Creek Form. der O-Kreide; Mü. gab Kormorane ab O-Paläozän an)

G Kormoran (*Phalacrocorax*): U-Miozän; fraglich schon im Oligozän (Mü: ?U-Olig., ab M-Ol.)

G Krabbenbussard (*Buteogallus*): M-Miozän

G Kragenente (*Histrionicus*): M-Miozän

G Krähe (*Corvus*): O-Miozän

F Kraniche = Gruidae (O Kranichvögel): ab ob. O-Eozän (Priab.) (kosm.; Süßwasser, terr.) (Wik.: ab M-Eozän: *Palaeogrus*: M-Eozän bis M-Miozän; *Geranopsis*: O-Eozän bis U-Oligozän; fraglich: *Eobalearica*, ?O-Eozän. *Palaeogrus geiseltalensis* wird aber neuerdings zu den Straußenvögeln gestellt. Nach Natwiss. 92, 389 ist *Geranopsis* der älteste Vertreter der Kraniche)

O Kranichvögel = Gruiformes: ab M-Paläozän (*Paleopsilopterus*, ad Phorusrhacidae) ausgestorbene Familien: + Parvigruidae

+ Songziidae (monotypisch)

+ Gastornithidae (z.B. *Gastornis*, O-Pal. bis M-Eozän) (Thanet bis U-/M-Eozän)

+ Eogruidae (z.B. *Eogrus*: M/O-Eoz. bis O-Mioz./U-Plioz.) (Priabonian bis O-Miozän)

+ Ergilornithidae (Rupelium bis Pliozän)

(z.B. *Ergilornis*, Eozän – Pliozän Eurasiens; flugunfähig, bis 1,6 m hoch, 35-80 kg; wird auch als UF der Eogruidae betrachtet; konvergent straußenähnlich; starb evtl. durch Konkurrenz mit den echten Straußen in Eurasien aus.

+ Messelornithidae (Thanet bis U-Oligozän)*

+ Salmilidae

+ Geranoididae (U-/M-Eozän) (Ypres bis Lutet)

+ Bathornithidae (O-Eozän bis M-Oligozän, lt. BRI bis U-Mioz.)

+ Idiornithidae (M-Eozän bis M-Oligozän) (Lutet bis Chatt.)

+ Phorusrhacidae (M-Paläozän bis ob. O-Pleist. 62/59 – ca. 0,02 MA)

darunter: *Paleopsilopterus*, M-Pal., Brasilien;

Andrewsornis und *Physornis*: M-/O-Olig.,

Psilopterus: M-Olig. bis O-Mioz., Argentinien;

Paraphysornis: O-Olig./U-Miozän, Brasilien;

Brontornis: U- bis M-Miozän;

Patagornis: U- bis M-Miozän, Argentinien;

Phorusrhacos: U- bis M-Miozän;

Andalgalornis: O-Miozän bis U-Pliozän, Argentinien;

Devincenzia, *Procariama*, *Mesembrionis*: O-Miozän bis

U-Pliozän von Argentinien, *D.* auch in Uruguay

Titanis: U- bis O-Pliozän (5,0 – 2,2/1,8 MA)

G Kranich (*Grus*): M-Miozän

- G Kreuzschnabel (*Loxia*): O-Pliozän
- G Kronenkranich (*Balearica*): U-Miozän (Deutschland!)
- G Kuckuck (*Cuculus*): ab Pleistozän (Mü)
- F Kuckucke = Cuculidae (O Kuckucksvögel): ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, NA; arboreal)
(Familie Parvicuculidae auf U-Eozän Europas beschränkt, arboreal);
ältester Cuculide: *Eocuculus*, O-Eozän; naA inc. sed – Außengruppe der
Stammgruppen-Passeriformes; *Dynamopterus*: O-Eozän/U-Olig.
- O Kuckucksartige = Cuculiformes: ab U-Eozän
- O Kuroartige = Leptosomiformes: ab U-Eozän (*Plesiocathartes*)
- F Lappenkrähen = Callaeidae (O Sperlingsartige) (AU) ab Pleistozän
- O Lappentaucherartige s. Steiβfüße
- F Lappentaucher = Podicipedidae (O Steiβfüße): ab Chattium (kosm., Süßwasser, marin)
- G Lappentaucher (*Podiceps*): ab O-Oligozän oder U-Miozän
- F Lärmvögel s. Turakos
- F Laubenvögel = Ptilonorhynchidae (O Sperlingsartige) (AU) ab Pleistozän
- F Laubwürger = Vireonidae (O Sperlingsartige) (NA, SA) ab Pleistozän
- F Laufhühnchen = Turnicidae (O Laufhühnchen): ab U-Miozän (NA, AF; terr.); 2007 im
Oligozän Deutschlands nachgewiesen (*Turnipax*)
- F Leierschwänze = Menuridae (O Sperlingsvögel): ab U-Miozän (AU)
- G Leierschwanz (*Menura*): U-Miozän
- F Lerchen = Alaudidae (O Sperlingsvögel): ab U-Miozän (kosm.)
- F Lieste = Halcyonidae (manchmal in die F Eisvögel integriert) (O Rackenvögel): ab unt.
O-Eozän (Barton.) (kosm., Süßwasser, terr.)
- F Löffler = Plataleidae (O Schreitvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm., Süßwasser, marin)
- G Lumme (*Uria*): O-Miozän
- F Lummensturmvögel = Pelecanoididae (O Röhrennasen) (AF, marin) ab U-Pliozän
- G Lummensturmvogel (*Pelecanoides*): U-Pliozän
- G Panamafaulvogel (*Malacoptila*): ab Pleistozän (Mü)
- G Marabu (*Leptoptilos*): O-Miozän
- G Marmelalk (*Brachyramphus*): O-Pliozän
- G Massenawachtel (*Cyrtonyx*): ? O-Miozän
- F Mausvögel = Coliidae (O Mausvogelartige) ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, AF)
(Wik.: ab M-Eozän: *Masillacolius*; evtl. *Eocolius* aus dem U-Eozän)
- O Mausvögel = Coliiformes: ab U-Eozän (ältester: *Chascacocolius*:
? O-Pal., U-Eozän; *Eocolius*: U-Eozän, basalstes Taxon der Coliiformes)
ausgestorbene Familie: Sandcoleidae (Ypres bis Lutet); rez. umfasst die Ordnung
nur noch 6 Arten aus 2 Gattungen im subsaharischen Afrika;
im Jahr 2017 wurde mit *Tsidiiyazhi* ein früher Mausvogel aus dem Paläozän von
Neumexiko berichtet (62,5 MA) (Nat. 547: 260). Stammgruppenvertreter. Eine
Sandcoleus-Art wird auch mit 56,22 MA noch kurz vor der PE-Grenze angegeben.
Mehrere Stammgruppen-Arten im frühen bis späten U-Eozän.
- G Mausvogel (*Colius*): U-Pliozän
- F Meisen = Paridae (O Sperlingsvögel) (EU) ab Pliozän (Mü: ab Miozän)
- G Milan (*Milvus*) ab U-Miozän (Mü)
- (+ F Moas = Dinornithidae: Pleistozän bis subrezent: *Dinornis*
sowie Anomalopterygidae, O-Miozän bis subrezent)
- G Morus (ad Familie Sulidae/Tölpel): U-Miozän
- F Möwenvögel = Laridae (O Regenpfeiferartige): ab ob. O-Eozän (Priab.) (kosm., marin)
(Wik.: ab U-Oligozän)
- G Möwe (*Larus*): ? O-Oligozän, ab U-Miozän
- G Nachtreiher (*Nycticorax*): U-Oligozän

- G Nachtschwalbe (*Caprimulgus*): ab Pliozän (Mü)
- F Nandus = Rheidae (O Nanduvögel) (SA, terr.) ab Pliozän (It. Sci. 275, 1110 ab M-Paläozän; It. Mü als Ordnung Rheiformes ab U-Eozän, F. Rheidae aber erst ab O-Pliozän; untereozän: F. Ophistodactylidae mit *Ophistodactylus*)
- G Nashornlund (*Cerorhinca*): O-Miozän
- F Nashornvögel = Bucerotidae (O Rackenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (EU, NA, AF)
(Wik: fraglich ab O-Eozän: *Cryptornis* als mögl. Bucerotide?)
- F Nektarvögel = Nectariniidae (O Sperlingsartige) (EU, AS, AF) ab Pleistozän
- F Neuweltgeier s. Kondore
- G Ohreule (*Asio*): O-Pliozän
- F Palmschwätzer = Dulidae (O Sperlingsartige) (Mittelamerika) ab Pleistozän
- F Papageien = Psittacidae (O Papageienvögel): ab U-Eozän (EU, NA, AF, AU)
(Wik.: ab O-Oligozän/U-Miozän: *Archaeopsittacus*)
- G Papageientaucher (*Fratercula*): U-Pliozän
- O Papageienvögel = Psittaciformes: It. BRI ab U-Eozän; It. Wik. nur fragliche Vertreter im U-Eozän („*Precursor*“, *Palaeopsittacus*; letzterer Quercypsittide oder Caprimulgiformes/O Schwalmvögel); It. Sci. 275, 1110 ab M-Eozän.
Pulchrapollia: Ypres Englands, Schwestergruppe der rez. Psittacidae;
Cyrilavis: U-Eozän, Green River Formation, ad Halcyornithidae (J Pal. 85: 835).
ausgestorbene Familien: + Pseudasturidae (= Halcyornithidae) (U-Eozän)
+ Quercypsittidae: O-Eozän: *Quercypsitta****
- G Patagioenas (ad F Columbidae, Tauben): U-Pliozän
- F Pelikane = Pelecanidae (O Ruderfüßler): ab Rupelian (EU, AF; Süßwasser, marin)
- G Pelikan (*Pelecanus*): O-Pliozän
- F Perlhühner = Numididae (O Hühnervögel): ab ob. O-Eozän (Priab.) (EU, AS)
- G *Phoebastria* (ad F Diomedidae – Albatrosse): M-Miozän
- F Pinguine = Spheniscidae (O Pinguinvögel): ab ob. O-Eozän (Priab.) (marin);
It. Wik. ab O-Paläozän (*Crossvallia*); viele Gatt. im M-/O-Eozän und U-Olig.
(im Miozän eine fast mannsgroße Art); fossile Taxa bis 1,5 m groß
- G Pinguin: Humboldt-/Galapagospinguin (*Spheniscus*): ab O-Miozän oder U-Pliozän
- G Pinguin: Kaiser-/Königspinguin (*Aptenodytes*): ? U-Pliozän
- O Pinguinvögel = Sphenisciformes: ab U-Paläozän (*Waimanu*: U- bis O-Pal.), naA ab 58 MA
- F Pirole = Oriolidae (O Sperlingsartige) (EU, AS, AF) ab Pleistozän;
It. Wik. ab U-Miozän (*Longimornis*, Australien)
- G Pfau (*Pavo*): U-Pliozän
- G *Ptychoramphus* (ad F Alken/Alcidae): O-Pliozän
- F Rabenvögel = Corvidae (O Sperlingsvögel): ab M-Miozän (kosm.)
- F Racken = Coraciidae (O Rackenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (EU, ES, AF; terr.)
- O Rackenvögel = Coraciiformes: ab U-/M-Eozän (älteste: *Quasisyndactylus*, M-Eozän;
Cryptornis, O-Eozän (fragl. zur Familie Bucerotidae = Nashornvögel);
It. Sci. 275, 1110 ab oberes Untereozän (ebenso BENTON 2007)
ausgestorbene Familien: + Eocoraciidae
+ Primobucconidae
+ Messelirrisoridae (ob. U-Eozän);
naA *Paracoracias* (U-Eozän) sowie der minimal jüngere *Eocoracias* bereits aus der Kronengruppe der Ordnung
- F Rallen = Rallidae (O Kranichvögel): ab U-Eozän (kosmopol.) (im U-Eozän: *Eocrex*, *Palaeorallus*, im M-Eozän: *Aletornis*, *Fulcaletornis*; im O-Eozän *Ibidopsis*, *Quercyrallus*, evtl. *Ludiortyx*)
- (O Ralliformes: unklar, ob eigene Ordnung oder mit den Gruiformes zu vereinigen; wenn als eigene Ordnung, dann ab Eozän; trennt man die Ralliformes von den Gruiformes ab,

so sind die Gruiformes wahrscheinlich paraphyletisch)

- G Ralle (*Rallus*): M-Miozän
- G Rallenkranich (*Aramus*): ab Pleistozän (Mü) (syn. „Riesenralle“)
- F Rallenkraniche = Aramidae (syn. Riesentrappen) (O Kranichvögel): ab Rupelian (NA, terr.)
(fraglich: *Aminornis* und *Loncornis*, U-Olig.) (Mü: ?O-Eozän, ab Oligozän) ; lt.
Natwiss. 92, 389 ab U-Oligozän
- F Raubmöwen = Stercorariidae (O Regenpfeiferartige): ab U-Miozän (EU, NA; marin)
(Wik.: ab M-Miozän, fragl. ab U-Miozän)
- G Raubmöwe (*Stercorarius*): M-Miozän
- F Rauhußhühner = Tetraonidae: ab U-Miozän (Wik)
- G Regenpfeifer (*Charadrius*): ab Miozän (Mü)
- F Regenpfeifer = Charadriidae (O Regenpfeiferartige): ab U-Miozän (kosm., marin, terr.),
fraglich: *Jiliniornis*, M-Eozän Chinas, Charadriiformes inc. sed., evtl. F. Charadriidae
(Mü nennt Charadriidae ab M-Eozän)
- O Regenpfeifervogel = Charadriiformes: ab O-Kreide (Maastricht); fraglich: *Ceramornis*,
„*Cimolopteryx*“, *Palintropus* (alle Lance Creek Form.), *Volgavis* (U-Paläozän),
Graculavus (Lance Form.), *Palaeotringa*, *Telmatornis* (jeweils oberste Kreide);
in der obersten Kreide haben nach Fossilfunden sechs verschiedene Arten möglicher
Charadriiformes existiert.
- F Reiher = Ardeidae (O Schreitvögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (kosm., Süßwasser, terr.)
(Wik.: ?O-Eozän, ab U-Oligozän; erster Vertreter: *Proardea*: ?O-Eozän bis O-Olig.;
Xenerodiops: U-Olig.). Lt. Mü ab U-Eozän mit *Proherodius* (London clay)
- G Reiher (*Ardea*): M-Miozän
- G Reiher: Glocken-/Rötel-/Schnee-/Schmuckreiher (*Egretta*): ab O-Miozän oder U-Pliozän
- G Renntaucher (*Aechmophorus*): O-Pliozän
- G Riesenalk (+) (*Pinguinus* +): U-Pliozän
- F Riesenrallen s. Rallenkraniche
- O Röhrennasen = Procellariiformes: ab Maastricht (*Tythostonyx*) (lt. Wik ab M-Eozän;
fraglich *Neptuniavis* aus dem U-Eozän; *Tythostonyx* könnte lt. Wik auch zur Ordnung
Pelecaniformes gehören)
ausgestorbene Familien: + Diomedeoididae (U-Olig. bis U-Mioz.)
- O Ruderfüßer = Pelecaniformes: ab O-Paläozän (naA schon ab Maastricht: *Elopteryx*??)
ausgestorbene Familien: + Prophaethontidae: O-Paläozän, U-Eozän
+ Plotopteridae (Priabonian bis M-Miozän)
(riesige flugunfähige Vögel sehr ähnlich den Pinguinen)
+ Protoplotidae (M-Eozän)
+ Pelagornithidae (z.B. *Gigantornis*, M-Eozän Nigerias;
Cyphornis, Eozän Kanadas; *Osteodontornis*: U-Olig. bis
Pliozän; *Pelagornis*: M-Miozän; *Odontopteryx*: ob. Pal./
U-Eozän)
(Pelagornithidae = Scheinzahnvogel, U-Pliozän bis Pliozän
(neuerdings aus den Pelecaniformes ausgegliedert;
Schwestergruppe der Anseriformes und mit diesen zu den
Odontoanserae vereinigt)
- F Säbelschnäbler = Recurvirostridae (O Regenpfeiferartige): ab U-Eozän (kosm., marin, terr.)
- G Säger (*Mergus*): M-Miozän (naA UF Säger ab U-Miozän)
- F Sägeracke = Momotidae (O Rackenvogel): ab Rupelian (EU, NA; terr.)
- G Sattelstorch (*Ephipporhynchus*): O-Miozän
- F Schattenvogel = Scopidae (O Schreitvögel) (AF, Süßwasser, terr.) ab Pliozän
- F Scheinkleiber = Acanthisittidae (O Sperlingsartige) (AU) ab Pleistozän
- G Schellente (*Bucephala*): M-Miozän

- F Schlangenhalsvögel = Anhingidae (O Ruderfüßler): ab U-Miozän (kosm., Süßw., marin)
(ältester: *Meganhinga*, U-Miozän); lt. Mü ab M-Eozän (*Protoplotus*)
- G Schlangenhalsvogel (*Anhinga*): U-Miozän
- F Schleiereulen = Tytonidae (O Eulenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm., arboreal)
(Wik.: ab O-Eozän/U-Oligozän: *Necrobyas*; evtl. auch aus dem gleichen Zeitraum
Palaeobyas und *Palaeotyto*, fragl. zu den Tytonidae zu stellen)
- G Schleiereule (*Tyto*): O-Miozän
- G Schmutzgeier (*Neophron*): ab O-Miozän oder U-Pliozän
- G Schneehuhn (*Lagopus*): O-Pliozän
- F Schnepfenvögel = Scolopacidae (O Regenpfeiferartige): ab unt. O-Eozän (Bartonian, kosm.)
(Wik.: ? O-Eozän; ab U-Oligozän; ältester: *Paractitis*, U-Olig. Kanadas; rez. *Limosa* und
Tringa fraglich ab O-Eozän)
- F Schopfhühner = Hoatzins (Opisthocomidae): ab oberstes Eozän (zunächst Frankreich)
- G Schopftinamu (*Eudromia*): O-Miozän
- O Schreitvögel = Ciconiiformes: ab ? O-Eozän, sicher ab U-Oligozän (naA schon in O-Kreide!;
lt. BENTON fraglich im Eozän, sicher ab Oligozän;
- F Schuhschnäbel = Balaenicipitidae (O Schreitvögel): ab Rupelian (AF; Süßwasser, terr.)
(Wik.: ab O-Eozän/U-Oligozän: *Goliathia*, Ägypten)
- F Schwalben = Hirundinidae (O Sperlingsvögel) (kosm.) ab Pliozän
- F Schwalme = Podargidae (O Schwalmvögel): ab M-Eozän (Lutet) (EU)
- O Schwalmvögel = Caprimulgiformes: ab U-Eozän (nach BRI)
(*Protocypselomorphus* aus dem ob. U-Eozän von Messel gehört entweder zu der
O Schwalmvögel, der O Seglerartige, oder den Vorfahren beider Ordnungen)
- G Schwan (*Cygnus*): O-Miozän (UF ab M-Oligozän)
- F Scytalopodidae (O Sperlingsartige) (Mittelamerika) ab Pleistozän
- G Seetaucher (*Gavia*): U-Miozän (Mü: M-Miozän)
- F Seetaucher = Gaviidae: ab O-Eozän (Wik.) (*Colymboides*: O-Eozän bis U-Miozän, inkl.
Hydrornis); Mü: Gaviidae ab O-Paläozän (*Eupterornis*). Laut BENTON (2007)
wurde der 2002 beschriebene *Polarornis* aus dem allerersten Kreide (direkt
unterhalb der KTG) zu den Gaviidae gestellt (komplettester Fund eines Neornithen
der Oberkreide!).
- O Seetaucherartige = Gaviiformes: ab Maastricht (*Lonchodytes*), lt. Wik. ab O-Eozän;
Sci. 275, 1110: ab O-Kreide
- F Segler = Apodidae (O Seglerartige): ab M-Eozän (Lutet) (kosm.), lt. Wik. ab U-Eozän;
älteste: *Scaniacypselus*: U- bis M-Eozän; *Procypseloides*: O-Eozän/U-Olig. bis
U-Miozän; evtl. auch *Primapus*, Eozän, ad Apodidae oder ad ausgestorbene Familie
Aegialornithidae: Ypres bis Priabonian)
- O Seglerartige = Apodiformes: ab U-Eozän (ältester: *Primapus*, U-Eozän, evtl. ad Apodidae)
ausgestorbene Familien: + Aegialornithidae: ? U-Eozän, O-Eozän, naA Ypres bis Priab.
+ Jungornithidae (z.B. *Jungornis*, U-Olig.) (Priab. bis Rupel.)
fraglich: *Eocypselus*: ? O-Pal., U-Eozän (evtl. auch zur O Schwalmvögel oder
gemeinsamer Vorfahr beider Ordnungen) (Wik.)
- F Seidenschwänze = Bombycillidae (O Sperlingsartige) (EU, NA, AS) ab Pleistozän
- F Sekretäre = Sagittariidae (O Greifvögel): ab Rupelian;
lt. Wik. ab O-Eozän/U-Olig. (*Pelargopappus*: O-Eozän/U-Olig. bis O-Olig./U-Mioz.)
- F Seriemas = Cariamidae (O Kranichvögel): ab Rupelian (SA), fraglich im O-Eozän oder
U-Oligozän Frankreichs (*Propelargus*) (naA Cariamidae ab O-Paläozän)
- F Sonnenrallen = Eurypygidae (O Kranichvögel): ab U-Eozän (NA; terr.)
- F Spaltfußgänse = Anseranatidae (O Gänsevögel): ab O-Oligozän (Wik.);
evtl. *Anatalavis* (oberste Kreide oder unt. Paläozän bis U-Eozän;
Anseranatidae oder basale Anseriformes?) (Wik.)

- G Specht (*Picus*) ab Miozän (Mü)
- F Spechte = Picidae (O Spechtvögel): ab M-Miozän (kosm.)**; naA ab M-Eozän (50 MA),
Abspaltung von den Honiganzeigern nach molekularkladist. Daten vor 75 MA;
lt. Wik. ab O-Oligozän (*Palaeopicus*)
- O Spechtvögel = Piciformes: ab U-Oligozän (u.a. *Rupelramphastoides* aus dem U-Oligozän;
Bereits einen Kronengruppen-Vertreter der Ordnung),
fraglich *Neanis* aus dem U-Eozän und *Hassiavis* (ob. U-Eozän, Messel) (Wik.)
ausgestorbene Familie: + Miopiconidae.
Lt. BENTON (2007) werden *Primobucco* und *Neanis* aus dem U-Eozän Nordamerikas
bisher nur vorläufig den Piciformes zugeordnet.
- G Sperbereule (*Surnia*): O-Pliozän
- O Sperlingsvögel = Passeriformes: ab U-Eozän (54,6 MA; Australien), ab U-Oligozän in Europa
und den Nordkontinenten (*Wieslochia*, Frauenweiler) (Hinweis: der Begriff Singvögel
ist nicht synonym mit Passeriformes, sondern umfasst lediglich eine Teilgruppe).
Rezent 5700 Singvogelarten, 60 % aller Vogelarten. Aus dem O-Miozän/Pliozän sind
nur 17, aus dem Pleistozän aber 36 der 50 rezenten Familien bekannt.
Ausgestorbene Familie: Palaeoscinidae (monotypisch; Miozän)
Stammgruppen-Vertreter: Psittacopedidae (U-/M-Eozän) und Zygodactylidae (U-Eozän
bis U-Miozän) waren noch Höhlenbrüter
- F Spottdrosseln = Mimidae: ab Pleistozän (Mü)
- F Stare = Sturnidae (O Sperlingsartige) (EU, AS, AF) ab Pleistozän
- F Stärlinge = Icteridae (O Sperlingsvögel) (NA, SA) ab Pliozän
- G Steinkauz (*Athene*): O-Pliozän
- O Steiβfüße (= Lappentaucher) = Podicipediformes: ab O-Olig./U-Miozän
- F Steiβhühner = Tinamidae (O Steiβhuhnartige): ab O-Miozän (SA),
lt. Wik ab U-/M-Miozän
- O Steiβhuhnartige = Tinamiformes: ab U-/M-Miozän
- F Stelzen = Motacillidae (O Sperlingsvögel) (kosm.) ab Pliozän (Mü: ab Miozän)
- G Stelzenläufer (*Himantopus*): U-Miozän
- F Störche = Ciconiidae (O Schreitvögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (kosm., Süβwasser, terr.)
(Wik.: ab U-Oligozän von Fayum/Ägypten; BENTON: Ciconiiformes unsicher ab Eozän,
sicher ab Oligozän)
- G Storch (*Ciconia*): ? U-Miozän; lt. Mü ab Pliozän
- F Strauβe = Struthionidae (O Strauβenvögel): ab O-Miozän (AS, AF);
lt. Wik. ab M-Eozän (*Palaeotis*, *Palaeogrus geiseltalensis*)
ausgestorbene Familie: + Aepyornithidae (Madagaskarstrauβe: *Aepyornis*); lt. BRI
Pleistozän bis Holozän (ca. 1650 n.Chr.), lt. Mü fraglich
im U-Oligozän
Aepyornis und *Mullerornis* Pleistozän bis subrezent
- G Strauβ (*Struthio*): U-Miozän
- O Strauβenvögel = Struthioniformes: ab M-Eozän (*Palaeotis*)
- F Sturmschwalben = Oceanitidae (=Hydrobatidae) (O Röhrennasen): ab O-Miozän (kosm.,
marin) (Wik.: ab M-/O-Miozän)
- G Sturmschwalbe/Wellenläufer (*Oceanodroma*): ab M-/O-Miozän
- G Sturmtaucher (*Puffinus*): U-Oligozän
- F Sturmvögel = Procellariidae: ab U-Oligozän (Wik.)
- O Sturmvogelartige s. Röhrennasen
- G Sumpfhuhn (*Porzana*): ? M-Miozän
- G Sumpfschnepfe/Bekassine (*Gallinago*): O-Miozän
- G *Synthliboramphus* (ad Alken/Alcidae): ab O-Miozän oder U-Pliozän
- F Tagschläfer = Nyctibiidae (O Schwalmvögel): ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, NA, AS)

- F Tangaridae = Tangaren (syn. Thraupidae) (O Sperlingsartige) (NA) ab Pleistozän
- G Taube (*Columba*) ab Miozän (Mü)
- F Tauben = Columbidae (O Taubenvögel): ab U-Miozän (kosm.) (älteste: *Gerandia*, U-Miozän) (Mü: ab Miozän)
- (Die Dodo von Mauritius ist nach mtDNS-Kladistik am nächsten mit der Mähnentaube *Caloenas nicobarica* aus SO-Asien [Andamanen bis Neuguinea] verwandt; gefolgt von der Victoria-Kronentaube Neu-Guineas und der Zahntaube *Didunculus* von Samoa, die wie eine kleine Dodo aussieht. Auch auf Fiji lebten im Quartär riesige flugunfähige Tauben [*Natunaornis*] (DAWKINS S. 233).
- Nach molekularen Daten sollen sich Dodo und Mähnentaube aber schon vor 43 MA getrennt haben (Sci. 343: 385).
- O Taubenvögel = Columbiformes: ab U-Miozän (Mü: ? O-Eozän, ab U-Oligozän); lt. BENTON ab oberstes Eozän oder frühestes Oligozän (Phosphorite von Quercy)
- G Teichhuhn (*Gallinula*): O-Pliozän
- G *Thalassarche* (ad F Diomedidae – Albatrosse): O-Miozän
- F Timalien = Timaliidae (O Sperlingsvögel) (EU) ab Pliozän
- F Todis = Todidae (O Rackenvögel): ab ob. O-Eozän (Priab.) (EU, NA; terr., Süßwasser)
- F Tölpel = Sulidae (O Ruderfüßler): ab Rupelian (kosm., marin); lt. Wik. ab M-Eozän: *Masillastega* im M-Eozän, *Eostega* im M-/O-Eozän
- G Tölpel (*Sula*): O-Miozän (Mü: ab U-Oligozän)
- F Töpfervögel = Furnariidae (O Sperlingsartige) (SA) ab U-Pleistozän
- F Trappen = Otitidae (O Kranichvögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (EU, AS, AF; terr.)
- G Trappe (*Otis*): O-Pliozän (Mü: ab Miozän)
- F Triele = Burhinidae (O Regenpfeiferartige): ab U-Miozän (kosm.,terr.), fraglich in der O-Kreide der Vega-Insel (Antarctica) (s. Wik.)
- G Triel (*Burhinus*): U-Miozän
- G Trogon (*Trogon*): Miozän (Mü)
- F Trogons = Trogonidae (O Verkehrtfüßler, Trogonartige): ab Rupelian (kosm., arboreal); lt. Wik. ab O-Pal./U-Eozän (*Septentrogon*), gefolgt von *Primotrogon* (Messel, bis Oligozän)
- F Trompetenvögel = Psophiidae (O Kranichvögel): ab U-Miozän (SA, terr.)
- F Tropikvögel = Phaethontidae (O Ruderfüßler): ab M-Miozän (kosm., marin) (Sci 275, 1110: ab M-Paläozän; Mü: ab U-Eozän); naA fraglich im U-Eozän Marokkos
- G Truthahn (*Meleagris*): U-Pliozän
- F Truthühner = Meleagrididae: ab U-Miozän (Wik.) (ältester: *Rhegminornis*, U-Miozän, USA), fraglich im O-Eozän (*Telecrex*)
- G Tukan (*Ramphastos*): ab Pleistozän (Mü)
- F Tukane = Ramphastidae (syn. Pfefferfresser) (O Spechtartige) (kosm.) ab Pleistozän
- F Turakos, Lärmvögel = Musophagidae (O Kuckucksartige): ab Thanet (EU, AF) (Wik.: *Filohornis* aus dem O-Eozän/U-Olig. als möglicher Musophagidae) (BENTON weist eine eigene Ordnung Musophagiformes aus; ab Paläozän) *Foro panarium* (U-Eozän, USA) als Stammgruppen-Turako und ältester Vertreter der Kronengruppe der Otidimorphae – war noch bodenlebend im Gegensatz zu modernen Turakos
- F Tyrannen = Tyrannidae (O Sperlingsartige) (NA, SA) ab Pleistozän
- G Ufer-/Pfuhschnepfe (*Limosa*): ? O-Eozän
- G Uhu (*Bubo*): ? O-Miozän (Mü: ab Oligozän)
- O Verkehrtfüßler = Trogoniformes: ab O-Paläozän/U-Eozän (*Septentrogon*) (*Primotrogon* im ob. U-Eozän von Messel)
- G Wachtel (*Coturnix*): O-Oligozän
- G Waldschnepfe (*Scolopax*): ? U-Pliozän
- G Waldstorch (*Mycteria*): M-Miozän
- F Wasseramseln = Cinclidae (O Sperlingsartige) (EU, NA, AS, SA) ab Pleistozän

G Wasserläufer (*Tringa*): ? O-Eozän
 G Wassertreter (*Phalaropus*): M-Pliozän
 F Webervögel = Passeridae (O Sperlingsartige) (kosm.) ab Pleistozän
 F Wehrvögel = Anhimidae (O Gänsevögel): ab U-Eozän (SA; Süßwasser)
 G Wiedehopf (*Upupa*): ab Pleistozän (Mü)
 G Wildhuhn (*Gallus*): O-Miozän
 F Würger = Laniidae (O Sperlingsvögel): ab U-Miozän (NA, AS, AF)
 G Würger (*Lanius*): U-Miozän
 F Zahnwachteln = Odontophoridae: ab U-Oligozän (Wik.) (ältester: *Nanortyx*, U-Olig.)
 F Zaunkönige = Troglodytidae (O Sperlingsvögel) (EU, NA, SA, AS) ab Pliozän
 F Ziegenmelker = Caprimulgidae (O Schwalmvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm.)
 F Zuckervögel = Coerebidae (O Sperlingsartige) (SA) ab Pleistozän
 G Zwergadler (*Haliaeetus*): U-Oligozän
 G Zwerg-/Bartalk (*Aethia*): O-Miozän

* *Messelornis* wird zu den Rhynchoceti innerhalb der Kranichvögel (Gruiformes) gestellt; diese sind heute mit den Kagus Neukaledoniens (*Rhynochetos jubatus*) sowie der Sonnenralle (*Eurypyga helias*, neotropisch) vertreten. Beide Familien (Rhynochetidae, Eurypygidae) sind monotypisch. *Messelornis* steht aber außerhalb der beiden Familien und bildet eine eigene ausgestorbene Familie Messelornithidae.

** THENIUS 2000 gibt Spechte ab M-Miozän an [Marokko]; der Wendehals gilt dabei als eine basale Linie, also ein altertümlicher Specht, der zeigt, wie es zur Entwicklung der typischen Spechtvögel gekommen ist. Die ökolog. Nische des Spechts wurde im Eozän, als es noch keine typischen Spechte gab, von Insektenfressern übernommen; in spechtfreien Arealen wird sie heute noch von Säugern wie dem Fingertier aus Madagaskar und dem australischen Streifenbeutler *Dactylopsila trivirgata* besetzt.

*** vereinfachtes Kladogramm der Psittaciformes (J Pal. 85: 835):

--- Halcyornithidae (+) (U-Eozän)
 --- *Psittacopes lepidus* (Messel) + ein Taxon aus dem London Clay
 --- *Quercypsittidae* (+)
 ab jetzt: KRONEN-PSITTACIFORMES
 --- Nestoridae (Neuseeland)
 --- Cacatuidae + Psittacidae

Gattungen (G) und Ordnungen (O), wenn nichts anderes angegeben, nach Wikipedia
 (Gatt., die erst ab Pleist. nachweisbar sind, blieben dabei unberücksichtigt)

http://en.wikipedia.org/wiki/Fossil_birds

Familien (F), wenn nichts anderes angegeben, nach BRI

Mü: MÜLLER Band III/2, 1968 (wegen des hohen Alters dieser Quelle sind diese Angaben zurückhaltend zu betrachten; MÜLLER wurde daher nur ergänzend herangezogen bzw. wenn keine anderen Angaben verfügbar waren)

§ Quelle nicht mehr nachvollziehbar

säug-säug palä

SÄUGETIERE: in den 1980/1990er Jahren waren aus dem Paläozän nur 400 Arten bekannt; zunächst recht kleine Säuger ähnlich den kretazischen Verwandten: kleine Insektenfresser, Multituberculata, baumbewohnende Laubesser wie *Plesiadapis*; im späten Paläozän erschien dann die erste Woge größerer pflanzenfressender Säuger (dachs- bis schweingroß, z.B. *Titanoides*, *Pantolambda*, *Ectoganus*), ausgesprochen große Pflanzenfresser fehlten aber noch; der mit

Abstand größte Pflanzenfresser und das größte Säugetier des Paläozäns war das nashorngroße *Uintatherium*, das aber erst ganz zu Ende des Paläozäns erschien. Alle frühen Pflanzenfresser waren Wurzelwühler oder Laubäser; Gräser spielten noch keine Rolle (noch keine Wiesen, Savannen etc.). Große Raubsäuger fehlten ganz; im Paläozän nur mungo- bis katzen große Creodonten (z.B. *Oxyaena*, *Sinopa*) und wolfsgroße Huftiere (Mesonychiden, z.B. *Mesonyx*, Fleischfresser!). (*Oxyaena*: O-Pal., U-Eozän).

Laut BENTON lebten insgesamt 21 Säugerfamilien am Ende der Kreide, 37 Familien im frühen Paläozän, 86 im späten Paläozän und 111 im frühen Eozän; zumindest in Nordamerika erfolgte die Radiation explosionsartig (adaptive Radiation). Intelligenz, anpassungsfähige Bezahnungen und bessere Brutpflege dürften den Placentalia eine raschere Radiation in ein breites Spektrum verschiedener Nischen erlaubt haben als beispielsweise Frösche oder Eidechsen. Auch Krokodile und bodenlebende Vögel durchliefen im frühen Tertiär eine Radiation als Fleischfresser, mussten aber den Säugern letztlich weichen.

Die Gattungsdiversität der Säuger erreichte an der Paläozän-Eozän-Grenze bereits jenes Ausmaß, das das ganze Tertiär über konstant blieb: Untersuchungen der Gattungszahl terrestrischer Säuger Nordamerikas (außer Fledermäuse, Meeressäuger) ergaben, dass diese Zahl seit 55 MA immer um 90 pendelte (das Maximum wurde bereits vor 55 MA mit 130 Gatt. erreicht, danach Spanne zwischen 60 und 120 um Mittelwert 90, abhängig von Klimawechseln und Einwanderungen). Es scheint eine begrenzte "ökologische Kapazität" zu geben: begrenzt durch verfügbare Energie (Nahrung); bei wenig Konkurrenz nimmt die Artbildungsrate zu, bei starker Konkurrenz nimmt die Artbildung ab, die Aussterberate steigt.

Studien an nordamerik. Säugerarten der Oberkreide und des Tertiärs ergeben eine plötzliche Größenzunahme unmittelbar nach der KTG, gefolgt dann von einem kontinuierlichen Anstieg (Copes Regel), wobei eine neue Art durchschnittl. 9,1 % mehr Körpermasse aufwies als ältere Arten derselben Gattung; dieser Prozentsatz war allerdings bei größeren Arten eher höher, bei kleinen Arten nahezu 0. Das obere Größenlimit erfuhr ab der KTG eine plötzliche Zunahme. Das Aussterben großer terrestrischer Vertebraten (Dinosaurier) an der KTG hat offenbar erst das obere Ende des Körpermassenspektrums für die Säugetiere geöffnet. So betrug das Durchschnittsgewicht von 29 Säugerarten aus den letzten MA der Kreide nur 150 g, von 33 Arten (darunter 27 neuen) zu Beginn des Paläozäns dagegen bereits 1,01 kg.

Neue stratigraphische Untersuchungen deuten darauf, dass sich Unpaarhufer, Paarhufer, Primaten und die Urraubtiere der Fam. Hyaenodontidae zunächst in Asien (China) entwickelten und sich während einer kurzfristigen Erwärmung an der P-E-Grenze über die anderen holarktischen Kontinente (Nordamerika, Europa, Nordasien) verbreiteten; die Erwärmungsphase erfolgte direkt nach der P-E-Grenze. Zumindest die ältesten Unpaarhufer und die Hyaenodontidae sind im obersten Paläozän Chinas erstmals nachweisbar, während sie kurz nach der P-E-Grenze dann auch in Nordamerika und Europa auftauchen; ob auch Primaten i.e.S. und Paarhufer schon im obersten Paläozän lebten, ist bisher nicht zu belegen (Natw. Rundsch. 155 S. 496).

Evolution der maximalen Körpergröße bei Säugern (Sci. 330, 1216): nach der KTG nahm die Körpergröße terrestrischer Säuger bis zum oberen Eozän (40 MA) nahezu exponentiell zu, um danach bis zum frühen Oligozän nur noch sanft anzusteigen und seither ein Plateau zu bilden. Der Effekt findet sich unabhängig voneinander in den verschiedenen Großkontinenten, und unterschiedliche Ordnungen stellten in unterschiedlichen Zeiträumen die größten Taxa: vor der KTG die Multituberculata, im frühen Paläozän zunächst die Condylarthra, gefolgt von Pantodonta (ob. Paläozän/unt. Eozän), Dinocerata (Uintatherien; mittl. Eozän), Unpaarhufer (ob. Eozän/Oligozän) und schließlich Rüsseltiere (durchgehend ab unterem Miozän). Sechs Ordnungen und drei Kontinente stellten zu bestimmten Zeitpunkten das jeweils größte Säugetier.

Schwerster Landsäuger war *Indricotherium transouralicum* (Unt. Oligozän, 17 t); dieselbe Körpermasse wurde im Miozän dann noch einmal von mehreren *Deinotherium*-Arten in Eurasien und Afrika erreicht (und evtl. von *Palaeoloxodon (antiquus) namadicus* aus dem Pleistozän mit

bis zu 22 t übertroffen; dies ist aber nicht ganz sicher, weil diese Angabe auf Hochrechnungen auf der Basis sehr fragmentarischen Materials erfolgte).

Nordamerika wurde zu keinem Zeitpunkt von so schweren Landsäugetieren besiedelt. Und speziell für Südamerika liegt die Kurve der Maximalgewichte – bei tendenziell gleichem Verlauf mit steilem Anstieg, aber ohne Plateauphase – deutlich unter Eurasien, Nordamerika und Afrika, was aber auch mit der Fundsituation zusammenhängen könnte. Prinzipiell finden sich aber ähnliche Verläufe der Größenentwicklung unabhängig von Kontinent, Ordnung, Ökologie, Nahrungsketten, geologischer und klimatischer Geschichte.

Grundsätzlich wird die Maximalgröße stets von Herbivoren getragen (herbivore Säuger sind tendenziell größer als Beutegreifer, und anatomische und physiologische Gründe bedingen, dass Herbivoren nicht beliebig klein werden können; so liegt die Untergrenze für Ruminantia bei ca. 5 kg).

Nach der KTG nahm die maximale Körpermasse von Landsäugetieren um insgesamt vier Größenordnungen zu; vor 43 MA waren bereits drei Größenordnungen erreicht, im frühen Oligozän dann mit 17 t (*Indricotherium*) das absolute Maximum, das später auch im Miozän noch von mehreren Deinotherienarten berührt wurde.

Die Zunahme der Körpergröße korreliert nicht mit der Zunahme der Diversität und lässt sich daher nicht einfach als Zufallsergebnis einer höheren Gattungszahl (je mehr Gattungen, um so größer die Chance für Riesenformen) erklären. Die Zunahme der Körpergröße wurde dann ab dem höheren Eozän durch die abnehmende Verfügbarkeit neuer Nischen für große Taxa begrenzt: je größer die Taxa, desto weniger Nischen stehen für sie zur Verfügung. Diese Sättigungseffekte setzten im oberen Eozän vor 42,9 MA ein. Zwischen 40 und 35 MA wurden auf den verschiedenen Kontinenten dann einander vergleichbare Nischen durch riesige Säuger besetzt, die sich konvergent auf die Nutzung dieser Nischen hin entwickelt hatten.

Karnivoren zeigen einen ähnlichen Größenverlauf mit Sättigungscharakteristik, aber stets unter dem Größenniveau der Megaherbivoren. Im frühen Paläozän existierten noch keine großen karnivoren Säuger; die größten Beutegreifer dieser Zeit waren Vögel, Schlangen, landlebende Krokodile und große Echsen. Im höheren Paläozän begann dann die Größenzunahme der karnivoren Säuger, die – ausgehend vom gleichen Niveau wie die Herbivoren – 30 MA später allerdings immer noch eine Größenordnung unter den größten Herbivoren lag. Maximale Körpergrößen unter den Karnivoren wurden zunächst von Creodonta und Mesonychia, später von Carnivora gestellt. Das Verhältnis der Körpergröße koexistierender Karnivoren und Herbivoren blieb – nach der initialen Zunahme der Körpergröße – über das Känozoikum hinweg etwa konstant, obwohl sich die größten Karnivoren keinesfalls obligatorisch von den größten Herbivoren ernährten. Auch heute sind Löwen, Tiger und Bären eine Größenordnung kleiner als Elefanten und Nashörner. Physiologische und ökologische Gründe begrenzen offenbar die maximale Größe karnivorer Landsäugetiere auf ca. 1 t.

Daneben zeigte sich ein Zusammenhang der Größenevolution der Landsäugetiere mit globaler Temperatur, Sauerstoffgehalt und Ausdehnung terrestrischer Gebiete. Die größten Landsäugetiere lebten in kühleren Zeiten und solchen mit größerer Ausdehnung der Kontinente (was über den Meeresspiegel miteinander korreliert) und auch damit erklärbar ist, dass unter kühleren Bedingungen größere Tiere Vorteile haben (günstigeres Verhältnis Körperoberfläche/-volumen). Daneben begrenzt die Verfügbarkeit der Landfläche die Körpergröße, sowohl unmittelbar wie mittelbar (Nahrungsressourcen). Keiner der riesigen Säuger erreichte biomechanische Grenzen der Körpergröße. Aus biomechanischer Sicht wären also noch größere Säuger denkbar. Seit 40 MA

sind die evolutionären Möglichkeiten (Nutzung von neuen Nischen) für eine weitere Zunahme der Körpergröße weitgehend ausgeschöpft; abiotische Faktoren wie Temperatur, Sauerstoffgehalt und Verfügbarkeit von Landfläche begrenzen seitdem die maximale Körpermasse der Landsäuger.

Nach Hochrechnungen aus der Fossilüberlieferung sind bei Säugetieren 1,6 Millionen Generationen erforderlich, damit die Körpermasse **terrestrischer** Säuger um das 100-Fache zunehmen kann; 5,1 Millionen Generationen für eine 1000-fache Zunahme und 10 Millionen Generationen für eine 5000-fache Zunahme; bei Walen reicht etwa die Hälfte der Generationen (1,1 bzw. 3 bzw. 5 Millionen), möglicherweise da infolge des Auftriebs die mechanischen Anforderungen, die mit einer Zunahme der Körpermasse verbunden sind, reduziert werden. Unter Berücksichtigung der Generationsdauer nahm die maximale Körpermasse der Säugetiere in den ersten 35 MA nach der KTG exponentiell zu. Abnahmen der Körpermasse (wie z.B. Inselverzweigungen) können mehr als 10 x schneller erfolgen als Zunahmen (PNAS 109, 4187).

Evolutionsraten der Säugetiere (Nat. 479, 393)

Analysen auf der Basis der Phylogenie der Säugetiere einschl. eines Datensatzes zur Körpergröße von 3185 rezenten Arten ergaben überraschenderweise, dass die meisten artenreichen Säugerordnungen (einschl. Nagetiere und Fledermäuse) in ihrer Geschichte keine Phasen mit auffälliger und anhaltender Steigerung der Evolutionsraten verzeichnen. Einige Säugergruppen erfuhren eine explosive (bis 52-fache) Zunahme der Evolutionsrate in einer einzelnen Linie, die dann zum gemeinsamen Vorfahren einer monophyletischen Gruppe (z.B. Chiroptera) führte, woraufhin sich die Evolutionsraten dann aber wieder rasch normalisierten oder sogar unterdurchschnittlich wurden. Die Ergebnisse sprechen für eine Entkoppelung zwischen morphologischer Diversifikation und Artbildung. Die Prozesse, die zur morphologischen Diversität innerhalb einer Tierklasse führen, haben eine viel größere Variationsfreiheit als bisher angenommen: **Nischen füllen sich und die Diversität nimmt zu, wann und wo auch immer dies vorteilhaft und möglich ist.**

Es ist also keinesfalls so, dass die Evolutionsraten zu Beginn der Radiation stets sehr hoch ausfallen und dann absinken; in manchen Ordnungen wie Primaten, Eulipotyphla und Chiroptera blieben die Evolutionsraten stets unter dem für Säugetiere durchschnittlichen Niveau. Vorübergehende Zunahmen der Evolutionsraten in manchen Ordnungen wie Carnivora, Cetartiodactyla, Diprotodontia und Rodentia betreffen nicht die Ordnung in ihrer gesamten Breite, sondern nur eine oder wenige Linien innerhalb der Ordnung.

Die Raten der Evolution der Körpergröße sind nicht an Speziation gekoppelt; die langsame Evolution bei den Fledermäusen führte zu über 1000 Arten, und auch die Rate der Nagetiere übertraf nur selten den Durchschnitt aller Säuger. **Natürliche Selektion entscheidet in präziser und flexibler Weise über die Diversität der Körpergröße bei Säugern und kann rapide Veränderungen der Körpergröße hervorrufen, wenn sich die Gelegenheit dazu bietet.** Die heutige Diversität in der Körpergröße der Säuger ist nicht die Folge eines weitverbreiteten, homogenen Prozesses der Evolutionsrate, sondern die Folge unterschiedlicher Wege, die die natürliche Selektion ging. **Es trifft auch nicht zu, dass sich ökologische Nischen „auffüllen“ (und dann „voll“ sind), denn anderenfalls müssten die Evolutionsraten mit der Expansion der verschiedenen Gruppen zurückgehen.** Ökologische Nischen verschieben sich ständig – und zwar sowohl für artenreiche wie artenarme Linien. Die Artbildungsraten bleiben im Großen und Ganzen konstant.

Verschiedene Ereignisse im Leben einer Art können Gelegenheiten bieten, sich zu adaptieren. Diese einzelnen Ereignisse auf Artebene (und keine breit gestreuten, allgemeinen Prozesse) sind es, die die Artbildung beeinflussen und die Evolution der Säugetiere antreiben.

Enzephalisation bei Säugern: Studien an 511 fossilen und rezenten Säugern zeigten, dass sich kein einheitlicher Trend einer Zunahme des Enzephalisationsquotienten (= Enzephalisation) im Laufe der Evolution zeigt. Es gibt große Unterschiede zwischen verschiedenen Säugergruppen, und nicht alle Säugergruppen waren überhaupt von Enzephalisation betroffen. Bei rezenten Taxa korreliert die Enzephalisation mit dem Sozialleben. Letzteres scheint ein entscheidender Faktor für die Evolution großer Gehirne zu sein (PNAS 107, 21582).

Die Korrelation der Lebensweise von 2400 modernen Säugetierarten mit ihrer kladistischen Position führte zu der Erkenntnis, dass die modernen Säuger erst nach dem Aussterben der Dinosaurier begannen, tagaktives Leben zu favorisieren, wobei die Vorfahren der Primaten zu den ersten Gruppen gehörten, die diesen Übergang vollzogen (Nat. Ecol. Evol. 2017).

Ökomorphe in Nordamerika: in Nordamerika ließ sich ein dreiphasiger sog. ABC-Zyklus nachweisen, der zunächst an Pollenfloren auffiel: A bedeutet Adaptation an sehr nasse, warme Bedingungen, B an warme, aber etwas trockenere Bedingungen, und C an ein relativ trockeneres und kühleres Klima. Die Zyklen, die von der Oberkreide bis ins junge Tertiär nachweisbar sind, haben eine Gesamtlänge von 7,2 MA (A-B-C) mit 2,4 MA für jede Phase. Die konstante Dauer der Zyklen spricht dafür, dass sie durch astronomische Faktoren gesteuert werden (regelmäßige Wechsel im Hitzeoutput der Sonne). Im Känozoikum gab es insgesamt 9 Zyklen (seit KTG bis rezent).

Die verschiedenen ökologischen Nischen wurden in den verschiedenen Zyklen von ökologisch ähnlichen, aber taxonomisch z.T. völlig anders einzuordnenden Tieren besetzt. 2 Beispiele:

Flusspferd-Ökomorph (semiaquatisch, herbivor, Tendenz zu auftriebförderndem Körperbau)

1. *Coryphodon*, Fam. Coryphodontidae, Pantodonta (U-Pal. – M-Eozän, 2 ABC-Zyklen)
(z.B. *Pantolambda*, M-Paläozän)
2. Amarynodontidae (ad Perissodactyla) (O-Eozän, 1 Zyklus; z.B. *Metamynodon*);
Anthracotherien waren auch schon vor diesem Zyklus vorhanden (ad Artiodactyla), sie wurden aber erst dominierend, als die Amarynodontidae fast ausgestorben waren (Amarynodontidae in Nordamerika: M/O-Eozän bis M-Oligozän)
3. Anthracotherien (dominierend vom obersten Eozän bis unt. Miozän, 2 Zyklen, im Unt. Miozän fast ausgestorben; Fam. Anthracotheriidae, z.B. *Elomeryx*)
(Anthracotheriidae in Nordamerika: M/O-Eozän bis U-Miozän).
4. Rhinocerotidae (erschieden im obersten Eozän, dominierend in 2 Zyklen von U- bis O-Miozän, z.B. flusspferdähnliches Nashorn *Teleoceras*); *Teleoceras* überlebte bis ins oberste Miozän. Danach blieb das Hippo-Ökomorph leer, d.h. in Nordamerika sind flusspferdartig lebende Tiere im obersten Miozän erloschen.

Hunde-Ökomorph (omnivor oder hypercarnivor, jagend):

1. Hyaenodontidae (ad Creodonta) (ABC-Zyklus des O-Eozän) (Hy.: unt. O-Eozän bis M-Oligozän in Nordamerika) (z.B. *Hyaenodon*)

2. Subzyklus A des obersten Eozäns unbesetzt, evtl. Amphicyoniden (O Carnivora)
 3. Canidae, zunächst dominierend UF Hesperocyoninae (z.B. *Enhydrocyon*) (domin. in Subzyklus B und C des U-Oligozäns sowie – überlappend mit den Borophaginen – im nächsten Zyklus [M-Oligozän bis U-Miozän]; Verbreitung der Hesperocyoninae: O-Eozän bis M-Miozän)
 4. Canidae, Ufam Borophaginae (nächste 2 Zyklen des Miozäns) (Verbreitung in Nordamerika: U-Oligozän bis Plio-Pleistozän)
 5. Canidae, Ufam Caninae (O-Miozän, Subzyklus C, sowie letzter Zyklus: oberstes Miozän bis Holozän) (Verbreitung in Nordamerika: ab O-Oligozän)
- (Natwiss. 3/2003 S. 131 ff.)

Säugetierfauna in Europa: Über die Säugetierfauna Europas während des Paläozäns ist wenig bekannt. Die typische eozäne Herpetofauna Europas mit ihrer multiplen paläogeographischen Herkunft findet sich erstmals im frühesten Eozän von Dormaal/Belgien; zu diesem Zeitpunkt waren die ersten modernen Säugetiere in Europa schon eingewandert. Im mittleren Paläozän von Hainin/Belgien findet sich aber ebenfalls schon eine gemischte Säugetierfauna:

- typisch europäische endemische Gruppen wie kogaionide Multituberculata;
- Gruppen mit Beziehungen zu nordamerikanischen Taxa des frühen Paläozäns wie „proteutherian“ Pantolestidae (ad O Cimolestida) und Plesiadapiformes
- adapisoriculide Insectivora aus Europa und Nordafrika (neuerdings zunächst als basale Euarchonta oder sogar Plesiadapiformes interpretiert, nach Studien an *Deccanolestes* handelt es sich aber um viel basalere Eutheria weit unterhalb der Placentalia) (PNAS 108, 16333).

Diese Gruppen verschwinden dann um die PEG (Paläozän-Eozän-Grenze) oder im Laufe des Eozäns (Natwiss. 92, 542).

Monotremata: erster Nachweis eines **Schnabeltieres** vor 62 MA in Südamerika (Verbindung zu Australien mit kommunizierender Fauna; erster Monotremennachweis außerhalb Australiens): ein Zahnfund (*Monotrematum sudamericanum*, unt. Paläozän Argentinien), der der Gatt. *Obdurodon* ähnelt, die vor 20 MA (Miozän) in Australien lebte. Bei heutigen Schnabeltieren haben nur Jungtiere Zähne; diese fallen dann aus und werden durch hornige Platten ersetzt. In Australien lebte bereits vor 110 MA ein Schnabeltier-Vorläufer (*Steropodon*). S. U-Kreide.

Multituberculata: bis O-Eozän; im Paläozän der eichhornähnliche *Ptilodus* (U- bis O-Paläozän). Multituberculata sind in Europa direkt über der KTG nachweisbar (*Hainina pyrenica*, ad F Kogaionidae, O-Kreide bis Paläozän, endemisch in Europa; J. Palaeont. 74, 701).

Ptilodus: lebte wohl auf Bäumen; langer Greifschwanz, drehbarer Fuß (wie Eichhörnchen; ermöglicht, kopfüber einen Baumstamm herunterzuklettern); zwei kleine Knochen an der Vorderseite des Beckens werden als Beutelknochen interpretiert.

Gondwanatheria: von den in der oberen Kreide in Südamerika und Indomadagaskar verbreiteten Gondwanatheria ist im unt. Paläozän Argentinien noch 1 Gattung (*Sudamerica*) nachweisbar, außerdem im Eozän der Antarktis.

? Symmetrodonta: s. Therapsida, *Chronoperates* aus dem ob. Paläozän Kanadas als möglicher Symmetrodonter.

Auch *Peligrotherium* (unt. Paläozän) wird neuerdings als Meridiolestide auf Symmetrodonten-Niveau gestellt (s.u.).

? Eupantotheria: Aus der Gruppe der Dryolestoidea (basale Cladotheria, ?Dogger, Malm bis U-Paläozän), aber außerhalb der Familie Dryolestidae (Malm bis O-Kreide) stehend, lebte im unt. Paläozän von Patagonien noch das *Peligrotherium* (s. O-Kreide: Meridiolestida). Neuerdings wird *Peligrotherium* aber in die Meridiolestida gestellt, die als Schwestergruppe der Spalacotheriidae auf Symmetrodonten-Niveau und damit unterhalb der Eupantotheria stehen (Natwiss. 100: 311).

Mit Ausnahme von einer *Dryolestes*-Art aus der O-Kreide der USA waren die Dryolestida schon in der O-Kreide auf Südamerika beschränkt gewesen.

Beuteltiere:

Aktuelle Gliederung der Metatheria:

ÜO Ameridelphia

- O Beutelratten (Didelphimorphia)
- O Mausopossums (Paucituberculata)

ÜO Australidelphia

- O Microbiotheria (monotypisch: Chiloe-Beutelratte *Dromiciops*)
- O Beutelmulle (Notoryctemorphia)
- O Raubbeutlerartige (Dasyuromorphia)
- O Nasenbeutler (Peramelemorphia)
- O Diprotodontia

Ausgestorben:

- O Peradectia
- O Polydolophimorphia
- O Sparassodonta (U-Pal. – Pliozän)

In der Kreide waren moderne Beuteltiere (fossil nachgewiesen) nur durch die OF der Beutelrattenartigen (Didelphoidea) vertreten; F Didelphidae lt. BRI ab Campan. Im Paläozän erscheint in dieser Familie die rez. Ufam. **Didelphinae (Beutelratten)**, zu der die beiden rez. Gatt. *Didelphis* (seit Pliozän, zunächst nur Südamerika, im Pleistozän auch in Nordamerika eingewandert; Opossum) und *Marmosa* (Zwergbeutelratte, O-Pliozän bis rez. in Südamerika, Pleistozän bis rez. in Mittelamerika) gehören. Erster Vertreter dieser Ufam. war das *Thylacodon* im U-Paläozän Nordamerikas.

Aus den Beutelratten entwickeln sich die Südamerikanischen Raubbeutler (U-Pal. bis Pliozän, Max. im Miozän); Abstammung über *Eobrasilis* (O-Pal., mit Übergangsmerkmalen) von den Didelphoidea. Hierzu gehört im Pliozän der Beutelsäbelzahniger *Thylacosmilus*. Die Südamerikanischen Raubbeutler entwickeln zahlreiche Formen konvergent zu den

(extrasüdamerikanischen) Raubtieren, indem sie deren Nischen besetzten. Sie werden in der **UO Borhyaenoidea** zusammengefaßt, die sich um die KTG herum von der Linie zu den "echten australischen" Beuteltieren abgetrennt haben soll (andererseits werden auch die südamerik. Microbiotheriden als Schwestergruppe aller australischen Beuteltiere diskutiert). Insgesamt gesehen brachten die Beuteltiere in Südamerika nach der KTG Insektenfresser, bedeutende Fleischfresser und einige kleine Herbivoren hervor, insgesamt 15 ausgestorbene Familien mit Konvergenzen zu Spitzmäusen, Katzen, Säbelzahnkatzen, Hunden u.a.

Die hundeähnlichen Borhyaenoidea waren die größten Raubtiere unter den Säugetieren des südamerikanischen Tertiärs. Jüngste Funde (1997) aus dem unt. Paläozän Boliviens (Borhyaenoide: *Mayulestes*; Didelphoide *Andinodelphys* und *Pucadelphys*) --- die ältesten Marsupialia Südamerikas überhaupt --- belegen, daß die Borhyaenoiden (Raubbeutler) in enger Verbindung stehen mit der frühen Radiation der Didelphimorphia in Südamerika und von der plesiomorphen Stammgruppe Didelphimorphia abstammen (Nat. 389, 486).

Es wird vermutet, daß die südamerikanischen Didelphimorphia von nordamerik. Beuteltieren der Oberkreide wie *Protalphadon* und *Anchistodelphys* abstammen, deren Zahnmorphologie kompatibel ist mit einer Stellung als Vorläufer der Didelphimorphia, mangels umfangreicherer cranialer Funde aus Nordamerika kann die Abstammung der Didelphimorphia aber nicht abschließend geklärt werden.

Die große Ähnlichkeit der unterpaläozänen Placentalier (!) Nord- und Südamerikas miteinander spricht für einen relativ wenig weit zurückliegenden gemeinsamen Vorfahren dieser Placentalia und Ausbreitung nach Nord- und Südamerika, während die Beuteltierfauna im Unterpaläozän wesentlich größere Unterschiede zur nordamerikanischen Fauna (und auch eine höhere Diversität) aufweist; die bolivianischen Didelphimorphia haben eine engere Verwandtschaft mit anderen südamerikanischen als mit nordamerikanischen Taxa, was dafür spricht, daß Marsupialia früher nach Südamerika einwanderten als Placentalia.

Hieraus ergibt sich folgende Hypothese für die Entwicklung und Verbreitung der Metatheria:

- Außengruppe: Deltatheroidea (Asien)
- Nordamerika: *Kokopellia* (Alb/Cenoman) als Repräsentant der basalen Morphologie der Marsupialia
- weitere Entwicklung der Marsupialia in Nordamerika (*Alphadon*, *Eodelphis*) in der Oberkreide; Abzweigung der Pediomyiden und Stagodontiden (Nordamerika)
- Einwanderung in Südamerika; gemeinsame Stammform der südamerik. Beuteltiere; aus dieser gemeinsamen Stammform leiten sich ab:
 - 1) Didelphimorphia, aus denen ihrerseits die Didelphiden und Borhyaeniden hervorgehen (Südamerika)
 - 2) Microbiotheriden (Südamerika, ab U-Paläozän, ad Australidelphia)
 - 3) Dasyuromorpha (Australien)

Offenbar spielte sich also die basale Entwicklung der Metatheria zunächst im nordamerik.-asiatischen Bereich ab (Deltatheroidea Asiens, basale Marsupialia Nordamerikas); eine wichtige Radiation und Diversifikation erfolgte aber erst, als die Marsupialia Südamerika erreichten.

Im Paläozän erscheint (neben den Borhyaenoidea und der Ofam Didelphoidea) eine weitere Ofam (**Caenolaestoidea**), die auf Südamerika beschränkt blieb und rezent durch zwei Gatt. der Opossumratten vertreten ist (Fam. **Opossumratten**/Caenolestidae ab Eozän, Maximum im Oligozän; lt. BRI erst ab Chat).

Damit sind jetzt alle drei UO der nichtaustral. Beuteltiere vertreten:

- **Didelphoidea (Rattenbeutler)** seit Unterkreide (Alb)[?], naA F Didelphidae ab Campan
 - **Borhyaenoidea (südamerik. Raubbeutler):** U-Paläozän bis Pliozän
 - **Caenolaestoidea (Opossumratten *sensu lato*)** seit Paläozän;
- die drei UO der australischen Beuteltiere folgen erst im Oligozän.

BENTON (2007) teilt die südamerikanischen Beuteltiere (Ameridelphia) in 3 Gruppen ein:

- Didelphimorpharia (die im Miozän in Nordamerika ausstarben und im Pliozän nach Nordamerika zurückkehrten) (Opossums und Verwandte)
- Paucituberculata: im Känozoikum große Diversität insektivorer, karnivorer und herbivorer Familien, z.B. Caenolestidae (rez. *Caenolestes* als kleines spitzmausähnliches Tier aus den Hochanden)
- Sparassodonta: größere karnivore Tiere: Borhyaenidae (Paläozän bis Pliozän) und Thylacosmilidae (O-Miozän bis Pliozän)

Marsupialia außerhalb der Kronengruppe:

Im oberen Paläozän von Brasilien ist noch *Monodelphopsis* aus der Familie Pedomyidae nachweisbar, die ansonsten auf die Oberkreide beschränkt ist und zusammen mit den Stagodontidae (nur O-Kreide) die älteste Familie der Marsupialia (Subordnung Archimetatheria) darstellt, die jetzt im O-Paläozän erlischt. Die Pedomyidae haben offenbar schon in der O-Kreide Südamerika erreicht, denn es finden sich auch Reste in nicht ganz sicher auf die O-Kreide datierbaren Schichten aus Peru.

Im frühen Paläozän Boliviens fanden sich auf engstem Raum (wenige qm!) 35 Individuen (davon 22 fast komplette Schädel und damit verbundene Postcrania) des kleinen (20 g) Stamm-Metatheria *Pucadelphys andinus*. Die Tiere (terrestrisch, ggf. arboreal, vermutlich in Bauten lebend) wurden am Rande eines Flusses bei einem katastrophischen Ereignis gleichzeitig begraben. Unter den 22 kompletten Schädeln fanden sich 12 erwachsene Weibchen, 6 erwachsene Männchen, 4 Jungtiere. Eine solche Ansammlung gut erhaltener Säugerskelette war bisher aus Zeiten vor dem Neogen unbekannt.

Die Fundsituation und die Altersstruktur sprechen für ein geselliges Leben, wie es bei heutigen Didelphiden unbekannt ist, die überwiegend als Einzelgänger leben und Artgenossen schlecht tolerieren. Die Besiedlungsdichte ist gering, die Reviere weiblicher Didelphiden überlappen sich kaum. Bei *P. andinus* verfügten die Weibchen offenbar nicht über eigene Reviere (12 Weibchen auf wenigen qm!). Auch thermoregulatorische Gründe (wie bei einigen rezenten Beuteltieren in kalten Winternächten) scheiden für das enge Zusammenleben aus – angesichts des tropischen Klimas in der Fundregion während des Paläozäns. Der starke Sexualdimorphismus von *Pucadelphys* spricht für eine starke Konkurrenz unter den Männchen und Polygynie. Das tropische Klima ermöglichte eine Fortpflanzung über das ganze Jahr hindurch, was die Konkurrenz unter den Männchen und den Geschlechtsdimorphismus (hinsichtlich Größe und Anatomie) gefördert haben dürfte. Auch von einem anderen Metatheria (*Andinodelphys*) aus dem Fundgebiet, der vermutlich stärker arboreal lebte, fanden sich 6 Skelette eng beieinander; auch diese Art lebte wohl gesellig. Offenbar waren frühe Metatheria geselliger als moderne Taxa, und das Einzelgängertum der rezenten Didelphiden ist abgeleitet (Nat. 474, 83).

Non-placentale Eutheria (d.h. Placentalia außerhalb der Kronengruppe)

Überblick über non-placentale Eutheria (nach Wikip.)

+ = ausgestorben spätestens an der KTG

Protungulatum (ob. Maastricht – unt. Paläozän, 2011 für Hell Creek Form. bestätigt)

Adapisoriculidae: Paläozän bis U-Eozän. *Deccanolestes* und *Sahnitherium* als fragliche Vertreter aus der obersten Kreide Indiens. (Beispiele: *Adapisoriculus*, *Afrodon*, *Bustylus*, *Garatherium*). Strittig, ab Stamm-Placentalia oder ad Euarchontoglires: Euarchonta.

+ Asioryctitheria: ?unt. Alb, Turon bis höhere O-Kreide (*Asiorcytes*, *Kennalestes*, *Sasayamylos*, *Ukhaatherium*, *Uchkudukodon*, *Daulestes*, *Bulaklestes*)
(letzte Taxa im Campan/unt. Maastricht; scheinen die KTG nicht erreicht zu haben)

+? Zalambdalestidae: O-Kreide (AS) (*Zhangeolestes* zwischen 129 und 94 MA, nicht genauer datierbar, ansonsten ab Turon (*Kulbeckia*) sowie Campan bis U-Maastricht (die KTG scheint nicht erreicht worden zu sein). Problemfall ist *Anchilestes* aus dem U-Paläozän und unteren M-Paläozän, der mal zu den Zalambdalestiden gestellt wird, mal als erster Vertreter der Tillodonta

+ Zhelestidae: Cenoman bis Maastricht (Cenoman Zentralasiens, im Campan auch in Europa und Nordamerika, im Maastricht in Indien und Madagaskar). Der Schwerpunkt der Gruppe liegt schon um das Turon herum; nur drei von der Stellung zu den Zhelestiden nicht ganz sichere Taxa erreichen Obermaastricht/KTG: *Paranyctoides*, *Valentinella* und *Kharmerungulatum*. Unstrittige Zhelestiden erlöschen spätestens im Campan/U-Maastricht.

Didymoconidae: U-Paläozän bis O-Oligozän (nur Asien); manchmal zu Leptictida gestellt (*Archaeoryctes*, *Ardynictis*, *Didymoconus*, *Hunanictis*, *Kennatherium*, *Zeuctherium*)

Leptictida (Campan bis U-Oligozän):

+ Leptictida: Gypsonictopidae: *Gypsonictops* (Campan, NA), Tit

Leptictida: Leptictidae: U-Paläozän bis U-Oligozän

Leptictida: Pseudorhyncocyonidae: O-Paläozän bis O-Eozän (EU)

Cimolesta:

Cimolesta inc. sed.: *Alveugena* (U-Pal., zwischen Taeniodonta und Didelphodonta)

Cimolesta inc. sed.: *Procerberus* (oberste Kreide - unterstes Paläozän NA, evtl. ad Cimolestidae)

Cimolesta: **Pantodonta** (U-Paläozän bis ob. O-Eozän)

--- Wangliidae = Alcidedorbygniidae (*Wanglia* = *Alcidedorbygnia*) (U-Paläozän Südamerikas)

--- Bemalambdoidea: Bemalambdidae (U- bis M-Pal. Chinas) + Harpyodidae

--- Coryphodontidae (O-Pal. bis M-Eozän) (EU, AS, NA)

--- Pantolambdoidae (Archaeolambdidae, Barylambdidae, Cyriacotheriidae, Pantolambdidae, Pantolambdodontidae, Pastoralodontidae, Titanoideidae)
(U-Paläozän bis mindestens U-Eozän; Schwerpunkt: M-/O-Paläozän)

Cimolesta: **Pantolestes** (U-Paläozän bis O-Oligozän)

?--- Simidectes (O-Eozän, NA) (naA Mesonychia)

--- Pantolestidae: M-Paläozän bis O-Oligozän (*Kochictis*) (gattungsreich!)

(inkl. Aphronorus ab U-Paläozän, ggf. eigene F Pentaconodontidae)
--- Paroxyclaenidae (U-Eozän bis ob. O-Eozän)

Cimolesta: **Cimolestidae**: O-Campan bis U-Eozän (in der Kreide: *Maelestes*, 75-71 MA; *Cimolestes*: Maastricht bis Paläozän; *Altacreodus*: Maastricht; *Batodon*: Campan bis Maastricht; *Scollardius*: Maastricht)

Cimolesta: **Palaeoryctidae**: (O-Kreide?), U-Paläozän bis unteres O-Eozän

Cimolesta: **Taeniodonta** (Maastricht bis unteres O-Eozän)

--- *Alveugena* (U-Pal.,)

+ --- *Schowalteria* (Maastricht) (einer der größten mesozoischen Säuger)

--- *Onychodectes* (frühestes Paläozän)

--- Conoryctidae (U-Pal., NA)

--- Stylinodontidae (U-Pal. bis M-Eozän, NA)

Cimolesta: **Tillodonta** (U-Paläozän bis unt. O-Eozän)

?Cimolesta: Apatotheria (Fam. Apatemyidae): U-Paläozän bis oberstes Oligozän
(alternativ: Euarchontoglires)

Taeniodonta

O Taeniodonta: Maastricht bis M-Eozän, primitive Abkömmlinge der „Ur-Insektenfresser“, bis 2 m lang (lt. BENTON bis Schweinsgröße); auf Nordamerika beschränkt. Kurze Gliedmaßen, Vorderbein und Hand sind größer als Hinterbein und Fuß (*Stylinodon*). *Stylinodon* mit Krallen wohl zum Ausgraben von Wurzeln und Knollen. Backenzähne der Taeniodonta kontinuierlich nachwachsend. Ältester Nachweis: *Schowalteria*, Lance-Formation, Maastricht, Kanada. Verwandtschaftsbeziehungen lt. BENTON unklar. Im U-/M-Paläozän z.B. *Ectoganus*.

Im Jahr 1999 wurde *Alveugena carbonensis* aus dem frühen M-Puercan (also tieferes U-Pal.) als größter Cimolestide beschrieben; er steht morphologisch und zeitlich zwischen kleinen frühen Cimolestiden wie *Procerberus* (?ob. Maastricht, unt. Paläozän) und *Cimolestes* einerseits und dem frühesten conoryctiden Taeniodonten *Onychodectes* (U-Pal., 65-63 MA) andererseits und stellt damit einen Übergang zwischen den UO Didelphodonta (ad Cimolesta) und Taeniodonta dar. Im Laufe des Puercan gingen die Cimolestiden von carnivorer/insektivorer zu omnivorer Lebensweise über und wurden gleichzeitig größer (J. Palaeont. 73, 936).

Die Didelphodonta (O-Kreide bis Eozän) stellen eine UO innerhalb der Cimolesta; zu dieser UO gehört auch die Familie Cimolestidae, u.a. mit *Maelestes* (75-71 MA, ob. Campan) und *Cimolestes* (Maastricht bis U-Paläozän).

Alveugena findet sich bereits 8,5 m über der KTG im Puercan 1. Neue Funde zeigten *Alveugena* als Schwestergruppe der Taeniodonta, näher zu *Cimolestes* als zu *Procerberus* stehend. Die Taeniodonta entwickelten sich demnach von einem *Cimolestes*-ähnlichen Vorfahren

Taeniodonta gelten heutzutage als Unterordnung der Ordnung Cimolesta und stehen außerhalb der Placentalia.

Kladogramm (Wikip., vereinfacht):

Ab jetzt. TAENIODONTA

--- *Alveugena*

--- *Schowalteria*

--- *Onychodectes*

--- Conoryctidae (*Conoryctella*, *Huerfanodon*, *Conoryctes*)

Ab jetzt: STYLINODONTIDAE

--- *Wortmania*

--- *Psittacotherium*

--- *Ectoganus* + *Stylinodon*

Cimolesta (inkl. UO Pantodonta und Pantolesta)

(Höhere Oberkreide bis O-Oligozän; letzte Vertreter: *Gobiopithecus* und *Kochictis*, letzter im O-Oligozän)

UO Pantodonta (neuerdings als UO der Ordnung **Cimolesta** betrachtet): U-Pal. bis O-Eozän, großwüchsig (*Barylambda*, O-Pal.; *Archaeolambda*, oberstes Paläozän Asiens), umfasst insgesamt 10 Familien, Verwandtschaftsbeziehungen unklar, z.T. schweineähnlich; z.B.: Barylambdidae: Thanet bis U-Eozän (NA)

Barylambda (M- bis O-Pal. Nordamerikas; 2,6 m lang, 1,5 m Schulterhöhe, 600 kg). Mit der Ankunft von *Coryphodon*, einem noch größeren Pantodonta, starb *Barylambda* aus. Tapirähnlich, aber mit kleinem Kopf. Herbivor.

Pantolambdidae: Thanet (NA)

Pantolambda (Paläozän Nordamerikas und Asiens; 1,2 m lang, 55 cm Schulterhöhe, 45 kg), schafsgroß, kurze und kräftige Beine; Füße mit fünf divergierenden Fingern (primitives Merkmal), die in kleinen Hufen endeten. Wohl omnivor.

Titanoideidae:

Titanoides (Paläozän Nordamerikas, 2,2 m lang, 1,1 m Schulterhöhe, 90 – 200 kg); Füße mit 5 Klauen, herbivor oder omnivor, große Eckzähne. Größtes Säugetier in seinem Lebensraum vor 60 MA.

Pantolambdodontidae: Thanet bis ob. O-Eozän (AS)

Cyriacotheriidae: U- bis O-Paläozän (NA)

z.B. *Cyriacotherium*; kleinwüchsige Pantodonta; dermopteren-artige Merkmale konvergent entwickelt

Coryphodontidae: Thanet bis ob. O-Eozän (EU, NA, AS)

Coryphodon (O-Pal. bis M-Eozän, Nordamerika, Europa, Ostasien, 2,25 m); Eckzähne nilpferdähnlich; semiaquatisch in Sümpfen, wo es mit seinen Hauern Pflanzen ausgrub. Tapirähnliches Aussehen. Mit 90 g (bei 500 kg Gesamtkörpergewicht) vermutlich das relativ kleinste Säugetier. Oberarme und Oberschenkel deutlich länger als Unterarm bzw. Unterschenkel.

UO Tillodonta (zu: Cimolesta; U-Pal. bis O-Eozän): nur 1 Fam. (Esthonychidae; Europa, Nordamerika, Ostasien). Bären große Pflanzenfresser, ähnlich Pantodonta.

Im Paläozän und Eozän über Nordamerika, Ostasien, Europa verbreitet.

Trogosus (U- bis M-Eozän Nordamerikas, 1,2 m), äußerlich bärenähnlich, jedoch weißelartige Schneidezähne, die *Trogosus* wie eine riesige Ratte erscheinen lassen; lebenslang kontinuierlich nachwachsende Schneidezähne. Ernährung von zähem, harten Pflanzenmaterial.

UO Pantolesta (→ „Insektenfresser!“) (?O-Kreide, M-Paläozän bis O-Oligozän)

?UO Apatotheria (ad Cimolesta?) (U-Paläozän bis oberstes Oligozän, Nordamerika und Europa);
Baumbewohner; eine Familie: Apatemyidae (*Unuchinia*, *Lepsenella*, *Labidolemur*, *Apatemys*, *Heterohyus*, *Carcinella*, *Sinclairiella*), naA ad Euarchontoglires.

Leptictida (→ „Insektenfresser“) (Oberkreide bis U-Oligozän)

Eigene Untersuchung zur Gattungsdiversität von Eutheria außerhalb der Kronen-Placentalia (= Stamm-Placentalia) im Verlauf des Tertiärs

Methode:

Zugrundegelegt wurden alle bei „<https://en.wikipedia.org/wiki/Cimolesta>“, Stand 10.2.2020 gelisteten Gattungen von Eutheria unterhalb der Kronen-Placentalia, die (auch) im Tertiär vertreten sind. Gattungen, die aufs Mesozoikum beschränkt sind, blieben unberücksichtigt. Apatotheria blieben ebenfalls unberücksichtigt, da nicht in dieser Auflistung enthalten, wobei auch zu berücksichtigen ist, dass für die Apatotheria (nur eine Familie: Apatomyidae) auch ein Bezug zu den Euarchontoglires diskutiert wird.

Ausgeschlossen wurden die bei <https://www.mindat.org/taxon-4831704.html> als „doubtful“ oder „synonym“ gelisteten Gattungen:

Ongghonia, *Protictops*, *Wanglia*, *Metacoryphodon*, *Procoryphodon*, *Tingolambda*, *Ignatiolambda*, *Nanlinglambda*, *Galethylax*, *Paraspaniella*, *Sororodon*, *Spaniella*, *Fratrodon*, *Franchaius*

Gallolestes, *Labes*, *Lainodon* gelten lt. Mindat als Zhelestidae (spielt aber keine Rolle, da ohnehin auf Kreide beschränkt)

Anchilestes (U- bis M-Paläozän) wurde berücksichtigt, weil es für die Auswertung keine Rolle spielt, ob es ein Zalambdalestide ist oder ein früher Tillodonta.

Zeitliche Verbreitung der Gattungen primär nach Mindat. Nur für Gattungen, die bei Mindat als valide angegeben wurden, für die Mindat selbst aber keine Zeitangaben lieferte, wurden Zeitangaben aus anderen Quellen (Internetsuche) erfasst.

Gattungen aus der Oberkreide wurden nur erfasst, wenn sie auch ins Tertiär überlebten (vier Gattungen).

Zeitzuordnung bei Mindat nicht immer mit ganz einheitlichen Grenzen zwischen verschiedenen Zeitabschnitten. Folgende Zuordnungen wurden annäherungsweise vorgenommen:

66 - 63,3 MA: U-Paläozän
63,3 - ~ 59 MA: M-Paläozän
~59 - ~ 56/55,8 MA: O-Paläozän

~ 56/55,8 - ~ 48 MA: U-Eozän
~ 48 - ~ 41 MA: M-Eozän

~ 41 - ~ 38 MA: unteres O-Eozän
~ 38 - ~ 34 MA: oberes O-Eozän

~34 - ~ 28 MA: U-Oligozän
~28 - ~ 23 MA: O-Oligozän

Ergebnisse:

Erste Auswertungsrunde nur mit den o.g. Ausschlüssen:

N = 135

4 Gattungen überleben die KTG: *Protungulatum*, *Procerberus*, *Cimolestes*, *Ambilestes*

Anzahl der Gattungen pro Zeitabschnitt (in % aller 135 Gattungen):

U-Paläozän: 36 (26,7 %)
M-Paläozän: 59 (43,7 %)
O-Paläozän: 53 (39,3 %)
U-Eozän: 49 (36,3 %)
M-Eozän: 27 (20,0 %)
Unt. O-Eozän: 21 (15,6 %)
Ob. O-Eozän: 17 (12,6 %)
U-Oligozän: 6 (4,4 %)
O-Oligozän: 2 (1,5 %)

In einer zweiten Auswertungsrunde wurden Gattungen ausgeschlossen, die nach Mindat zu Anagalida, Eulipotyphla, Mesonychia, Dichobunidae oder Deltatherioidea gehören:

Lipotyphla: *Wyonycteris*, *Praolestes*, *Ictopidium*;
Anagalida: *Wania*, *Interogale*; Deltatherioidea: *Harpyodus*; Mesonychia: *Simidectes*; Acreodi: *Pentacodon*; Artiodactyla/Dichobunidae: *Dulidon*; Hyaenodonta: *Didelphodus*

N = 125

4 Gattungen überleben die KTG: *Protungulatum*, *Procerberus*, *Cimolestes*, *Ambilestes*

U-Paläozän: 33 (26,4 %)
M-Paläozän: 55 (44,0 %)
O-Paläozän: 50 (40,0 %)
U-Eozän: 47 (37,6 %)
M-Eozän: 25 (20,0 %)
Unt. O-Eozän: 19 (15,2 %)
Ob. O-Eozän: 16 (12,8 %)
U-Oligozän: 6 (4,8 %)
O-Oligozän: 2 (1,6 %)

In einem dritten, noch restriktiveren Auswertungsansatz blieben die Adapisoriculidae unberücksichtigt, da Mindat diese zu den Placentalia: Euarchonta stellt. Die Paroxyclaenidae wurden dagegen weiterhin berücksichtigt, obgleich Minat diese zu Condylarthra stellt, diese aber nicht den Placentalia zuordnet. Daher blieben zusätzlich unberücksichtigt die Adapisoriculidae *Afrodon*, *Adapisoriculus*, *Bustylus*, *Garatherium*, *Remiculus*

N = 120

4 Gattungen überleben die KTG: *Protungulatum*, *Procerberus*, *Cimolestes*, *Ambilestes*

U-Paläozän: 30 (25,0 %)

M-Paläozän: 52 (43,3 %)

O-Paläozän: 45 (37,5 %)

U-Eozän: 42 (35,0 %)

M-Eozän: 25 (20,8 %)

Unt. O-Eozän: 19 (15,8 %)

Ob. O-Eozän: 16 (13,3 %)

U-Oligozän: 6 (5,0 %)

O-Oligozän: 2 (1,7 %)

Unabhängig davon, ob bzw. in welchem Umfang man Gattungen berücksichtigt, deren Einordnung (Stamm- oder Kronen-Placentalia?) strittig ist, spielen Stamm-Placentalia bzw. Eutheria unterhalb der Abzweigung der Atlantogenata das ganze Paläozän über bis ins Untereozän hinein eine sehr wichtige Rolle in der Säugerfauna. Der höchste Prozentsatz in der zeitlichen Verbreitung der untersuchten Gattungen wird im M-Paläozän erreicht; dies ist vor dem Hintergrund zu sehen, dass bei der gewählten Zeiteinteilung dieses Zeitintervall mit 4 MA etwas länger ist als U- oder O-Paläozän mit jeweils ca. 3 MA (U-Pal. nur ca. 2,7 MA).

Erst im U-Eozän kommt es zu einem ersten leichten Rückgang (der unter Berücksichtigung der Länge der Zeitintervalle allerdings schon etwas stärker ausfällt). Ein deutlicher Einbruch erfolgt an der Grenze zwischen U- und M-Eozän. Vom M-Eozän bis zum oberen O-Eozän findet dann ein weiterer eher langsamer Rückgang statt. Die Eozän-Oligozän-Grenze stellt dann einen erheblichen Einbruch dar, nur 4,5 - 5 % der Gattungen finden sich auch im U-Oligozän und nur 1,5 - 1,7 % (2 Gattungen) im O-Oligozän (*Didymoconus*, ad Eutheria: Didymoconida; U-Pal. bis O-Oligozän; sowie *Kochictis*, ad Cimolesta: Pantolesta: Pantolestidae; Pantolesta: U-Paläozän bis O-Oligozän). Keine einzige Gattung/Linie der non-placentalen Eutheria (Stamm-Placentalia) überlebt ins Neogen/Miozän.

Diskussion:

Neben den Multituberculata (bis O-Eozän; Gondwanatheria nur bis Lutet) radiierten nach der KTG auch Stamm-Placentalia zunächst sehr erfolgreich, so dass das Paläozän durch die Radiation von (a) Multituberculata (in der Herbivoren-Nische) sowie (b) Kronen-Placentalia und (c) verschiedenen Linien der Stamm-Placentalia gekennzeichnet war.

Erst im Untereozän konnten sich die Kronen-Placentalia im relativen Verhältnis zu den Stamm-Placentalia in einer Art und Weise durchsetzen, dass sie die Stamm-Placentalia (und außerdem die Multituberculata) allmählich zurückdrängten. Die Veränderungen um die Paläozän-Eozän-Grenze (Ausbreitung verschiedener Linien der Placentalia) könnten die Verhältnisse in einem ersten Schritt zulasten der Stamm-Placentalia verschoben haben; ab dem U-Eozän begann langsam deren Niedergang. Ab der U-/M-Eozän-Grenze scheint sich dieser dann zu beschleunigen,

möglicherweise profitierten die Placentalia erneut stärker vom eozänen Wärmeoptimum als die Stammgruppen. Im O-Eozän erlöschen dann zunächst die Multituberculata als erste der drei Großgruppen, die von der KTG profitiert hatten. Die Stamm-Placentalia schafften es noch stark geschwächt, aber mit drei Linien (Didymoconida; Leptictida: Leptictidae und Cimolesta: Pantolesta: Pantolestidae) ins Oligozän.

Die Eozän-Oligozän-Grenze stellt damit eine starke Zäsur für die Stamm-Placentalia dar, wobei dieselben Gründe (Klimaveränderungen, veränderte Landschaften, Wanderungen von placentalen Taxa, Grand Coupure) eine Rolle gespielt haben dürften, die auch für den drastischen faunalen Turnover der Kronen-Placentalia an der Eozän-Oligozän-Grenze verantwortlich sind. Die drei überlebenden Linien der Stamm-Placentalia erlöschen teils im U-Oligozän (Leptictida), teil im O-Oligozän (Didymoconida; Cimolesta: Pantolestidae). Keine der Linien der Stamm-Placentalia schafft es bis ins Neogen.

Placentalia:

Zusammenstellung **nach der Reihenfolge des Auftretens** (Ordnungen nach KUHN-SCHNEYDER; in Klammern zusätzliche Ordnungen, die nicht bei KUHN-SCHNEYDER erwähnt werden):

1. **Insektenfresser (Insectivora)** ab höherer Oberkreide (Lipotyphla) (Fam. Geolabididae)
2. **Spitzhörnchen (Scandentia):** alte Gruppe, Beginn unsicher
3. +++ **Hyaenodonta (Urraubtiere):** U-Paläozän bis O-Miozän (ad „Creodonta“) (heute betrachtet man die Hyaenodonta und Oxyaenodonta als Untergruppen der „Creodonta“)
4. +++ **Condylarthra:** oberste Kreide bis O-Miozän (strittiger Erstnachweis im Maastricht Indiens: *Kharmarungulatum*, vielleicht aber auch Zhelestide)
5. **Primates (iwS):** ?oberste Kreide, ?M-Paläozän, ab O-Paläozän
- (6) +++ **Taeniodonta:** Maastricht (Lance-Formation) bis M-Eozän (neuerdings nicht mehr als Placentalia betrachtet, sondern als non-placentale Eutheria, die von Cimolestiden abstammen!) (*Schowalteria* im Maastricht)
7. **Carnivora (Raubtiere):** ab U-Paläozän (mittleres Puercan)
- [8. +++ **Pantodonta:** U-Paläozän bis O-Eozän/U-Olig., naA M-Oligozän] (werden neuerdings als eine UO der Cimolesta aufgefasst → außerhalb Kronen-Placentalia]
- (9. +++ **Acreodi:** M-Paläozän bis Eozän; **Mesonychia** + Triisodontidae)
10. **Dermaptera (Riesengleiter):** ab M/O-Paläozän, naA ab Eozän; incl. Plagiomenidae ab Thanet
11. **Nagetiere (Rodentia):** ab O-Paläozän
12. **Hasenartige (Lagomorpha):** ab O-Paläozän
13. +++ **Notoungulata:** (O)-Paläozän bis Pleistozän
14. +++ **Tillodontia:** (O)-Paläozän bis M-Eozän
15. +++ **Astropotheria:** (O)-Paläozän (naA Eozän) bis Miozän
16. +++ **Litopterna:** (O)-Paläozän bis Pleistozän
17. +++ **Dinocerata:** (O)-Paläozän bis Eozän/U-Oligozän
- (18. +++ **Xenungulata:** O-Paläozän)
19. **Rüsselspringer (Macroscelida):** ab O-Paläozän (naA ob. U-Eozän; BENTON: M-Eozän) (Elefantenspitzmäuse)
20. **Schuppentiere (Pholidota):** ab O-Paläozän

21. **Zahnarme (Xenarthra):** ab O-Paläozän
22. **Unpaarhufer (Perissodactyla):** ab oberstem Paläozän (55,7 MA)
23. **Fledertiere (Chiroptera):** ab Paläozän/Eozän-Grenze
24. +++ **Pyrotheria:** U-Eozän (naA O-Eozän) bis U-Oligozän
25. **Wale (Cetacea):** ab U-Eozän
26. **Paarhufer (Artiodactyla):** ab allerunterstes Eozän
27. **Schliefer (Hyracoidea):** ab U-Eozän (frühes Ypres)
28. **Seekühe (Sirenia):** ab M-Eozän
29. **Rüsseltiere (Proboscidea):** ab M-Paläozän (60 MA)
- (30. +++ **Barytheridoidea:** O-Eozän)
31. +++ **Embrithopoda:** O-Paläozän bis O-Oligozän (ad Afrotheria: Subungulata)
32. +++ **Desmostylia:** O-Oligozän bis ob. Miozän
33. **Röhrenzähler (Tubulidentata):** ?Oligozän, ab U-Miozän.

Mindestens 10 der (fossilen + rezenten) Säugerordnungen waren primär Insektenfresser, zwanzig Pflanzenfresser; nur eine lebende (Carnivora) und eine ausgestorbene (Creodonta) waren fleischfressend (nicht alle Carnivora sind aber tatsächlich fleischfressend, z.B. Panda).

Die Zeitangaben beziehen sich auf den fossilen Nachweis. Molekularkladistische Untersuchungen sprechen dafür, dass sehr viele Linien der Placentalia bereits in der O-Kreide vorhanden waren, mit Divergenzzeiten um ca. 90 - 100 MA herum, also zu der Zeit der großen kontinentalen Auseinanderbrüche (s. O-Kreide). Allerdings lassen sich fossil nur 3 der 18 Ordnungen und 11 Gatt. der Placentalia bis in die Kreide verfolgen, während in den 5 MA nach der KTG 139 neue Gatt. erscheinen, so dass Fossilbefunde und Molekularuhr weit auseinanderklaffen.

Bezieht man den Begriff „Placentalia“ nur auf die Kronengruppe, ist es fraglich, ob man bisher überhaupt Placentalia in diesem Sinne in der Kreide gefunden hat. Der wahrscheinlichste Kandidat ist *Kharmarungulatum* als Condylarthra aus dem Maastricht Indiens; es könnte sich aber auch um einen Zhelestiden handeln. Cimolesta (mit den die KTG überlebenden Gruppen Didelphodonta: Cimolestidae und Taeniodonta) und die Leptictida werden inzwischen außerhalb der Kronengruppe der Placentalia gesehen.

Moderne Klassifizierung auf Ordnungsniveau (nach Wikip., modif.)

Stamm-Placentalia:

- + O Leptictida
- + O Pantolesta
- + ?O Apatotheria (ad Cimolesta) (? , oder ad Euarchontoglires)* (U-Pal. bis oberstes Oligozän)
- + O Pantodonta (naA ad Laurasiatheria)
- + O Tillodonta
- + O Taeniodonta

*Mindat ordnet die Apatemyidae in eine O Insectivora ad Eutheria, ordnet diese aber weder den Eulipotyphla noch den Placentalia zu

Atlantogenata:

ÜO Afrotheria:

- O Tenrekartige (Aftosoricida)
- O Rüsselspringer (Macroscelidea)
- O Röhrenzähler (Tubulidentata: Erdferkel, rezent monotypisch)
- O Schliefer (Hyracoidea)
- O Rüsseltiere (Proboscidea, rez. nur eine Familie Elephantidae)
- O Seekühe (Sirenia)
- + O Embrithopoda
- + O Desmostylia
- ÜO Nebengelenktiere (Xenarthra)
 - O Gepanzerte Nebengelenktiere (Cingulata)
 - O Zahnarme (Pilosa)
- ÜO Euarchontoglires
 - O Spitzhörnchen (Scandentia)
 - O Riesengleiter (Dermoptera)
 - O Primaten
 - O Nagetiere (Rodentia)
 - O Hasenartige (Lagomorpha)
- ÜO Laurasiatheria
 - O Insektenfresser (Eulipotyphla)
 - O Fledertiere (Chiroptera)
 - O Schuppentiere (Pholidota)
 - O Raubtiere (Carnivora, inkl. Pinnipedia)
 - O Unpaarhufer (Perissodactyla)
 - O Paarhufer (Artiodactyla)
 - O Wale (Cetacea)
 - + O Condylarthra
 - + O Mesonychia
 - + O Meridiungulata (Litopterna, Notoungulata, Astropotheria, Pyrotheria, Xenungulata)
 - + O Dinocerata
 - + O Hyenodonta
 - + O Oxyaenodonta

Kronen-Placentalia auf Ebene der Familien (nach Wikipedia in Verbindung mit Zeitangaben von Mindat)

(<https://www.mindat.org/taxon-4831704.html>).

Bunt markiert: Familien, die vor dem O-Miozän entstanden (Paläozän, U-Eozän oder M-Eozän, jeweils unter Berücksichtigung der jüngeren Grenze der angegebenen Spanne).

Atlantogenata:

ÜO Afrotheria:

- O Tenrekartige (Aftosoricida)
 - F Goldmulle (**Chrysochloridae**) (ab 48-41 MA) (*Chrysochlorus* ab U-Miozän, weitere Gatt. ab Pliozän)
- UO Tenrecomorpha
 - F Tenreks (Tenrecidae) (ab 41-38 MA)
 - F Otterspitzmäuse (Potamogalidae) (ab 41-38 MA)
 - + F Plesiorycteropodidae (Holozän Madgaskars)

- O Rüsselspringer (Macroscelidea)
 - F **Rüsselspringer (Macroscelididae)** (ab 56-41 MA)
 - (*Rhynchocyon* ab O-Olig., *Elephantulus* ab U-Miozän, *Macroscelides* ab Plio.)
- O Röhrenzähler (Tubulidentata: Erdferkel, rezent monotypisch)
 - F Erdferkel (Orycteropodidae) (ab 28-23 MA) (*Orycteropus* ab O-Oligozän)
- O Schliefer (Hyracoidea)
 - F Schliefer (Procaviidae) (ab 23-16 MA) (*Elephas*, *Loxodonta* ab Miozän)
- O Rüsseltiere (Proboscidea, rez. nur eine Familie Elephantidae)
 - F Elephantidae (ab 23-10 MA)
- O Seekühe (Sirenia)
 - F **Gabenschwanzseekühe (Dugongidae)** (ab 56-41 MA) (*Dugong* ab ob. O-Miozän)
 - F Rundschwanzseekühe (Trichechidae) (ab 34-28 MA) (*Trichechus*: ab unt. O-Mioz.)
- + O Embrithopoda
- + O Desmostylia

ÜO Nebengelenktiere (Xenarthra)

- O Gepanzerte Nebengelenktiere (Cingulata)
 - Gürteltiere
 - F **Dasypodidae** (ab 59-56 MA)
 - (*Chaetophractus*, *Dasypus*, *Zaedyus* ab unt. O-Miozän, übrige Gattungen frühestens ab Pleist.)
 - F Chlamyphoridae (alle modernen Gürteltiere außer *Dasypus*; die neue Familie wurde erforderlich, um Dasypodidae monophyletisch zu machen; umfasst +Glyptodonten, Chlamyphorinae und Tolypeutinae)
- O Zahnarme (Pilosa)
 - UO Faultiere (Folivora)
 - F Dreifinger-Faultiere (Bradypodidae)
 - F Zweifinger-Faultiere (Megalonychidae) (ab 41-38 MA)
 - UO Ameisenbären (Vermilingua)
 - F Myrmecophagidae (ab 18-16 MA) (fraglich: *Eurotamandua*/Messel)
 - (*Myrmecophaga*: ab ob. O-Miozän)
 - F Zwergameisenbären (Cyclopedidae) (ab 7-3 MA) (*Cyclopes* rez.)

ÜO Euarchontoglires

- O Spitzhörnchen (Scandentia)
 - F Federschwanz-Spitzhörnchen (Ptilocercidae) (ab 34 MA; *Ptilocercus*: ab U-Olig.)
 - F Tupaiidae (ab 49-37 MA)
 - (Tupaiae ab U-Miozän, *Tupaia* ab M-Miozän)
- O Riesengleiter (Dermoptera)
 - F Riesengleiter (Cynocephalidae)
- O Primaten
 - UO Feuchtnasenaffen (Strepsirrhini)
 - Lemuriformes
 - F Katzenmakis (Cheirogaleidae) (ab O-Pleist./Holozän)
 - F Gewöhnliche Makis (Lemuridae) (dto.)
 - F Wieselmakis (Lepilemuridae) (dto.)
 - F Indriartige (Indriidae) (dto.)
 - F Fingertiere (Daibentoniidae) (Holozän)
 - + F Megalapididae (ab O-Pleist./Holozän)
 - Lorisiformes
 - F Loris (Lorisidae) (ab 41-38 MA)
 - F Galagos (Galagonidae) (ab 38 MA)
 - UO Trockennasenaffen (Haplorhini)

- Tarsiiformes
- F Kobaldmakis (Tarsiidae) (ab 49-37 MA) (*Tarsius* ab M-Eozän)
 - Neuweltaffen (Platyrrhini)
 - F Krallenaffen (Callitrichidae) (ab 14 MA)
 - (*Cebuella* ab O-Miozän; alle anderen G ab oberstem Pl./Hol.)
 - F Kapuzineraffen (Cebidae) (ab 31-21 MA) (*Saimiri* ab ob. U-Miozän, *Cebus* ab unt. O-Miozän)
 - F Nachtaffen (Aotidae) (*Aotus* ab M-Miozän)
 - F Sakiaffen (Pitheciidae) (ab 23-16 MA)
 - F Klammerschwanzaffen (Atelidae) (ab 14-12 MA)
 - Altweltaffen (Catarrhini)
 - ÜF Cercopithecoidea (geschwänzte Altweltaffen)
 - F Meerkatzenverwandten (Cercopithecidae) (ab 23-12 MA)
 - (*Cercocebus*, *Macaca* ab unt. O-Miozän (< 12 MA), *Papio* ab ob. O-Miozän < 7,25 MA)
 - (Genomübereinstimmung zwischen Rhesus-Affe und Menschen: 93,5 %)
 - ÜF Hominoidea (Menschenartige)
 - F Gibbons (Hylobatidae) (fossil ab U-Pleist.)
 - F Menschenaffen (Hominidae) (ab 23-16 MA)
 - O Nagetiere (Rodentia)
 - UO Hörnchenverwandte (Sciuromorpha)
 - F **Stummelschwanzhörnchen (Aplodontidae)** (ab 46-40 MA)
 - F **Hörnchen (Sciuridae)** (ab 46-40 MA)
 - (*Sciurus* ab unt. O-Eozän;
 - Petauristodon*, *Ratufa* ab O-Oligozän;
 - Ammospermophilus*, *Atlantoxerus*, *Eutamias*, *Spermophilus*,
 - Tamias* ab U-Miozän
 - Cynomys*, *Hylopetes*, *Xerus* ab M-Miozän
 - Callosciurus*, *Dremomys*, *Marmota*, *Paraxerus*, *Sciurotamias*,
 - Tamiasciurus*, *Tamiopsa* ab O-Miozän)
 - F **Bilche (Gliridae)** (ab 56-48 MA)
 - (*Dryomys* ab U-Oligozän;
 - Glirulus* ab O-Oligozän;
 - Eliomys*, *Muscardinus*, *Myomimus* ab U-Miozän,
 - Graphiurus* ab O-Miozän)
 - UO Biberverwandte (Castorimorpha)
 - F Biber (Castoridae) (ab 37-34 MA) (*Castor* ab U-Miozän)
 - F Taschenmäuse (Heteromyidae) (ab 33-31 MA) (*Perognathus* ab U-Miozän)
 - F **Taschenratten (Geomyidae)** (ab 46-40 MA)
 - (*Thomomys* ab M-Miozän, *Geomys* ab O-Miozän)
 - UO Mäuseverwandte (Myomorpha)
 - F Springmäuse (Dipodidae) (ab 49-37 MA)
 - (*Eozapus* ab M-Miozän, *Allactaga* ab O-Miozän)
 - F Birkenmäuse (Sicistidae) (Eigenständigkeit fraglich; ad Dipodidae)
 - Sicista* ab O-Miozän)
 - F Hüpfmäuse (Zapodidae) (Eigenständigkeit fraglich; ad Dipodidae)
 - ÜF Mäuseartige (Muroidea)
 - F Stachelbilche (Platacanthomyidae) (ab O-Miozän:
 - Platacanthomys*, *Typhlomys* ab O-Miozän)
 - F Spalacidae (ab 37-34 MA) (*Tachyoryctes* ab ob. M-Miozän, *Spalax* ab O-Miozän)
 - F Maushamster (Calomyscidae) (ab 12-5 MA) (*Calomyscus* ab ob. M-Miozän)
 - F Nesomyidae (ab 12-10 MA) (aber: *Saccostomus* ab U-Miozän; *Dendromus* ab ob. M-Miozän; *Mystromys*, *Steatomys* ab O-Miozän)
 - F Wühler (Cricetidae) (ab 49-37 MA)

(*Cricetus*, *Neotoma*, *Peromyscus* ab U-Miozän;
Mesocricetus ab ob. M-Miozän;
Arvicola, *Baiomys*, *Cricetulus*, *Ellobius*, *Lemmiscus*, *Lemmus*,
Microtus, *Myodes*, *Ondatra*, *Onychomys*, *Sigmodon* ab O-Miozän)

F **Langschwanzmäuse (Muridae)** (ab 50-46 MA)

(*Melissiodon* ab U-Oligozän;
Acomys, *Apodemus*, *Potwarmus*, *Praomys* ab U-Miozän;
Arvicanthis, *Lemniscomys* ab ob. M-Miozän;
Aethomys, *Conilurus*, *Dasymys*, *Desmodillus*, *Garbillus*, *Mastomys*,
Meriones, *Mus* (8,7 MA), *Nannospalax*, *Pelomys*, *Pseudomys*,
Rattus (5,3 MA), *Rhabdomys*, *Tatera*, *Thallomys*, *Zelotomys*
ab O-Miozän)

UO Dornschwanzhörnchenverwandte (Anomaluromorpha)

F Springhasen (Pedetidae) (ab 28-23 MA)

F Dornschwanzhörnchen (Anomaluridae) (ab 41-38 MA)

(*Zenkerella* ab U-Miozän; *Anomalurus* ab unt. M-Miozän)

UO Stachelschweinverwandte (Hystricomorpha)

F Laotische Felsenratte (Diatomyidae) (ab 34-28 MA)

IO Ctenodactylomorphi

F Kammfinger (Ctenodactylidae) (ab 49-37 MA)

IO Hystricognathi

F Stachelschweine (Hystricidae) (ab 14-11 MA) (*Atherurus*, *Hystrix* ab ob. M-Mio.)

F Sandgräber (Bathyergidae) (ab 41-38 MA)

(*Bathyergus*, *Cryptomys*, *Heterocephalus* ab O-Miozän)

F Nacktmull (Heterocephalidae) (ab 5-3 MA) (neben *Fukomys* die einzigen
eusozialen Säugetiere!)

F Felsenratten (Petromuridae) (nur rezent)

F Rohrratten (Thryonomyidae) (ab 34-28 MA) (*Thryonomys* ab U-Miozän)

Meerschweinchenverwandte (Caviomorpha)

F Baumstachler (Erethizontidae) (ab 37-34 MA, rez. G. ab U-Pliozän)

F Chinchillas (Chinchillidae) (ab 34-28 MA)

F Pakaranas (Dinomyidae) (ab 29-23 MA)

F Meerschweinchen (Caviidae) (ab 23-16 MA)

(*Hydrochoerus* ab U-Miozän; *Cavia*, *Dolichotis*, *Galea*,
Microcavia ab O-Miozän)

F Agoutis und Acouchis (Dasyproctidae) (ab 34-23 MA)

F Pakas (Cuniculidae) (nur rezent)

F Kammratten (Ctenomyidae) (ab 23-18 MA) (*Ctenomys* ab O-Miozän)

F Trugratten (Octodontidae) (ab 23-16 MA)

F Chinchillaratten (Abrocomidae) (ab 18-16 MA)

F Stachelratten (Echimyidae) (ab 49-37 MA) (*Clyomys*, *Thrichomys* ab O-Miozän)

+ F Riesenhuitas (Heptaxodontidae) (fossil/subfossil, 50-200 kg,
Karibische Inseln, mindestens bis vor 2500 Jahren,
nach Berichten evtl. bis Anfang 16. Jhd).

O Hasenartige (Lagomorpha)

F Pfeifhasen (Ochotonidae) (ab 34-28 MA) (*Ochotona* ab M-Miozän)

F **Hasen (Leporidae)** ab 56-48 MA) (*Lepus* ab M-Olig., *Oryctolagus* ab
unt. O-Miozän)

ÜO Laurasiatheria

O Insektenfresser (Eulipotyphla)

F **Igel (Erinaceidae)** (ab 62-57 MA)

(*Hylomys* ab M-Miozän, *Erinaceus* ab unt. O-Miozän)

+ F Karibische Spitzmäuse (Nesophontidae) (3-0 MA, erloschen
Anfang 16. Jhd., evtl. bis Anfang 20. Jhd)

F Schlitzrüssler (Solenodontidae) (rezent)

F Spitzmäuse (Soricidae) (ab O-Kreide?)

(*Blarinella*, *Crocidura*, *Episoriculus*, *Suncus* ab U-Miozän;
Cryptotis, *Notiosorex* ab unt. O-Miozän;
Anourosorex, *Diplomesodon*, *Lunanosorex*, *Myosorex*
Soriculus ab O-Miozän)

F Maulwürfe (Talpidae) (ab 41-38 MA)

(*Scapanus*, *Scaptonyx*, *Talpa* ab U-Miozän
Scapanulus, *Urotrichus* ab M-Miozän
Neurotrichus, *Parascolops* ab unt. O-Miozän
Desmana, *Galemys* ab O-Miozän)

O Fledertiere (Chiroptera)

UO Yangochiroptera

ÜF Pteropodoidea

F Flughunde (Pteropodidae) (ab 5-4 MA) (*Eidodon*, *Rousettus* ab ob. O-Miozän)

ÜF Hufeisennasenartige (Rhinolophoidea)

F Schweisnasenfledermaus (Craseonycteridae) (k.A.)

F Hufeisennasen (Rhinolophidae) (ab 56-34 MA) (*Rhinolophus* ab U-Eozän) (?)

F Rundblattnasen (Hipposideridae) (ab 56-41 MA)

(*Hipposideros* angebl. ab U-Eozän;
Asellia; *Rhinonictoris* ab U-Miozän)

F Großblattnasen (Megadermatidae) (ab 34-28 MA)

(*Megaderma* ab U-Oligozän, *Macroderma* ab U-Miozän)

F Schlitznasen (Nycteridae) (ab 56-41 MA) (*Nycteris* ab ob. O-Miozän)

F Rhinonycteridae (naA ad Rundblattnasen)

F Mausschwanzfledermäuse (Rhinopomatidae) (ab 38-34 MA)

UO Yinpterochiroptera

ÜF Emballonuroidea

F Glattnasen-Freischwänze (Emballonuridae) (ab 56-48 MA)

(*Taphozous* ab U-Miozän, *Diclidurus* ab M-Miozän,
Saccalaimus ab ob. O-Miozän)

F Schlitznasen (Nycteridae) (ab 56-41 MA) (*Nycteris* ab ob. O-Miozän)

ÜF Hasenmaulartige (Noctilionoidea)

F Stummeldaumen (Furipteridae) (rezent)

F Kinnblattfledermäuse (Mormoopidae) (ab 34-31 MA)

F Neuseelandfledermäuse (Mystacinidae) (ab 19-16 MA, *Mystacina* ab
ob. U-Miozän)

F Madagassische Haftscheibenfledermäuse (Myzopodidae) (ab Pleist.)

F Hasenmäuler (Noctilionidae) (ab 16 MA) (*Noctilio* ab unt. M-Miozän)

F Blattnasen (Phyllostomidae) (ab 49-37 MA)

(*Anoura* ab U-Oligozän, *Tonatia* ab unt. M-Miozän)

F Amerikanische Haftscheibenfledermaus (Thyropteridae) (ab 16 MA)

(*Thyroptera* ab unt. M-Miozän)

ÜF Glattnasenartige (Verpertilionoidea)

F Cistugidae (k.A.)

F Langflügelfledermäuse (Miniopteridae) (k.A., *Miniopterus* ab M-Miozän)

F Bulldoggenfledermäuse (Molossidae) (ab 49-40 MA)

F Trichterohren (Natalidae) (*Tararida* ab ob. O-Eozän; *Mormopterus* ab U-Miozän;
Eumops ab M-Miozän; *Mops* ab ob. O-Miozän)

F Glattnasen (Verpertilionidae)

(*Myotis* ab U-Oligozän; *Antrozous*, *Eptesicus* ab
U-Miozän, *Scotophilus* ab unt. M-Miozän,
Pipistrellus, *Plecotus*, *Vespertilio* ab O-Miozän)

O Schuppentiere (Pholidota) (ab 56-41 MA)

F Schuppentiere (Manidae) (ab 34-28 MA)

(*Necromanis* ab U-Miozän, *Manis* ab O-Miozän)

O Raubtiere (Carnivora, inkl. Pinnipedia)

ÜF Katzenartige (Felioidea)

F Pardelroller (Nandiniidae) (rezent)

F Katzen (Felidae) (ab 33-31 MA)

(*Panthera* ab U-Miozän,

Felis ab unt. M-Miozän, *Lynx* ab unt. O-Miozän

(*Acionyx*, *Leptailurus*, *Puma* ab ob. O-Miozän)

F Linsangs (Prionodontidae) (rezent)

F **Schleichkatzen (Viverridae)** (ab 56-48 MA)

(*Viverra* ab U-Miozän, *Genetta* ab M-Miozän

Civettictis ab unt. O-Miozän)

F Hyänen (Hyaenidae) (ab 23-16 MA)

(*Hyaena* ab U-Miozän, *Crocuta* ab M-Miozän,

Pachycrocuta ab unt. O-Miozän, *Proteles* ab ob.

O-Miozän)

F Mangusten (Herpestidae) (ab 20-16 MA)

(*Herpestes* ab U-Miozän; *Helogale* ab unt. O-Miozän;

Atilax, *Crossarchus*, *Ichneumia*, *Mungos* ab ob. O-

Miozän)

F Madagassische Raubtiere (Eupleridae) (rezent)

ÜF Hundartige (Canoidea)

F **Hunde (Canidae)** (ab 56-49 MA)

(*Canis* ab U-Miozän;

Vulpes ab unt. M-Miozän, *Urocyon* ab ob. M-Miozän;

Cerdocyon ab unt. O-Miozän;

Alopex, *Lycaon*, *Nyctereutes* ab ob. O-Miozän)

F Bären (Ursidae) (ab 37-34 MA) (*Ursus* ab ob. O-Miozän, *Tremarctos* ab U-Pliozän)

Robben (Pinnipedia)

F Ohrenrobben (Otariidae) (ab 28-23 MA)

(*Zalophus* ab M-Miozän; *Otaria* ab unt. O-Miozän;

Arctocephalus, *Callorhinus*, *Eumetopias* ab ob. O-

Miozän)

F Walross (Odobenidae) (ab 23-16 MA; *Odobenus* ab unt. M-Miozän)

F Hundsrobben (Phocidae) (ab 34-28 MA)

(*Mirounga*, *Phoca* ab U-Miozän; *Histiophoca* ab ob. M-

Miozän)

F Marder (Mustelidae) (ab 40-34 MA)

(*Lutra* ab O-Oligozän;

Enhydriodon, *Mellivora*, *Mustela*, *Sthenictis* ab U-Miozän;

Limnonyx ab M-Miozän;

Gulo, *Lontra*, *Meles*, *Pekania*, *Taxidea* ab unt. O-Miozän;

Aonyx, *Vormela* ab ob. O-Miozän)

F Skunks (Mephitidae) (ab 5-3 MA) (*Conepatus* ab U-Miozän; *Mephitis* und *Spilogale* ab U-Pliozän)

F Kleinbären (Procyonidae) (ab 31-22 MA)

(*Bassariscus* ab U-Miozän, *Nasua*, *Procyon* ab unt. O-

Miozän)

F Kleiner Panda (Ailuridae) (ab 28-23 MA) (Ailurinae ab unt. O-Miozän)

O Unpaarhufer (Perissodactyla)

F **Pferde (Equidae)** (ab 56-50 MA) (*Equus* ab U-Miozän)

F **Tapire (Tapiridae)** (ab 56-49 MA) (*Tapirus* ab U-Oligozän)

F **Nashörner (Rhinocerotidae)** (ab 49-40 MA)

(*Rhinoceros* ab U-Oligozän, *Dicerorhinus*

ab O-Oligozän,

Ceratotherium, *Diceros* ab U-Miozän)

O Paarhufer (Artiodactyla)

UO Schweineartige (Suina)

F Echte Schweine (Suidae) (ab 37-34 MA)

(*Hylochoerus*, *Sus* ab U-Miozän, *Phacochoerus* ab ob. O-Miozän)

F Nabelschweine (Tayassuidae) (ab 46-40 MA)

(*Catagonus*, *Tayassu* ab unt. O-Miozän)

UO Schwielensohler (Tylopoda)

F Kamele (Camelidae) (ab 46-40 MA) (*Camelus* ab ob. O-Miozän)

UO Wiederkäuer (Ruminantia)

F Hirschferkel (Tragulidae) (ab 37-34 MA) (*Siamotragulus* ab M-Miozän)

F Moschushirsche (Moschidae) (ab 31-23 MA) (*Moschus* ab O-Miozän)

F Hirsche (Cervidae) (ab 37-34 MA)

(*Hippocamelus*, *Pudu* ab ob. O-Eozän;

Cervus ab U-Miozän;

Alces, *Rangifer* ab M-Miozän;

Axis, *Muntiacus* ab unt. O-Miozän;

Capreolus, *Dama* ab ob. O-Miozän)

F Gabelbock (Antilocapridae) (ab 28-23 MA) (*Antilocapra* ab U-Pliozän)

F Giraffenartige (Giraffidae) (ab 23-16 MA)

(*Giraffa* ab U-Miozän, *Okapia* ab ob. O-Miozän)

F Hornträger (Bovidae) (ab 34-28 MA)

(*Aepyceros*, *Antidorcas*, *Antilope*, *Connochaetes*,

Damaliscus, *Gazella*, *Kobus*, *Oreotragus*, *Raphicerus*,

Redunca, *Taurotragus*, *Tragelaphus* ab U-Miozän;

Bison, *Capra*, *Ovis* ab M-Miozän;

Cephalophus, *Hippotragus*, *Madoqua*, *Procapra* ab

unt. O-Miozän;

Alcelaphus, *Beatragus*, *Hemitragus*, *Myotragus*, *Nanger*,

Pelea, *Pseudois*, *Syncerus* ab mittl./ob. O-Miozän)

UO Ancodonta

F Hippopotamidae (ab 23-20 MA) (*Hippopotamus*: ab U-Miozän)

O Wale (Cetacea)

UO Bartenwale (Mysticeti)

F Balaenidae (Glattwale) (ab 23-16 MA) (*Balaena* ab M-Miozän, *Eubalaena* ab O-Miozän)

F Furchenwale (Balaenopteridae) (ab 28-16 MA)

(*Balaenoptera* ab M-Miozän, *Megaptera* ab ob. O-Miozän)

F Grauwal (Eschrichtiidae) (ab 12-7 MA)

F Zwergglattwal (Neobalanidae) (k.A., *Caperea* ab 7-5 MA)

UO Zahnwale (Odontoceti)

ÜF Delphinartige (Delphinoidae)

F Delphine (Delphinidae) (ab 23-20 MA)

(*Delphinus* ab U-Miozän,

Globicephala, *Grampus*, *Lissodelphis*, *Orcinus*, *Tursiops*

ab M-Miozän,

Lagenorhynchus ab unt. O-Miozän;

Pseudorca, *Stenella*, *Steno* ab höheres O-Miozän)

F Gründelwale (Monodontidae) (ab 20-16 MA)

(*Delphinapterus*, *Monodon* ab M-Miozän)

F Schweinswale (Phocoenidae) (ab 16-14 MA) (*Phocoena* ab ob. O-Miozän)

F Pottwale (Physeteridae) (ab 28-22 MA) (*Physeter* ab U-Miozän)

F Gangesdelphine (Platanistidae) (ab 23-20 MA)

F Amazonas-Flussdelphine (Iniidae) (ab 20-16 MA)

+ F Chinesischer Flussdelphin (Lipotidae) (+ Baiji=Lipotes vexillifer)

(ab 12-7 MA)
F La-Plata-Delphin (Pontoporiidae) (ab 23-14 MA)
(*Pontoporia* ab ob. O-Miozän)
F Schnabelwale (Ziphiidae) (ab 28-23 MA)

Hinweise zur Dateistruktur:

Die Placentalia werden im Tertiär nicht in kladistischer Reihenfolge und auch nicht streng systematisch nach Ordnungen, sondern aus praktischen Gründen alphabetisch in taxonomischen Einheiten abgehandelt, die sich zwar an den Ordnungen orientieren, z.T. werden aber auch Ordnungen zu größeren Gruppen zusammengefasst (z.B. „Südamerikanische Huftiere“) oder auf kleinere taxonomische Einheiten heruntergebrochen.

Folgende Gruppen werden alphabetisch geordnet abgehandelt:

Condylarthra (Maastricht bis O-Miozän)

Fledermäuse (ab Eozän)

Hasenartige (Lagomorpha)

Huftiere s.l., Frühe Huftierverwandte (mehrere Ordnungen)

Huftiere ieS. (nur im Paläozän als solche abgehandelt, danach separat als Paarhufer und Unpaarhufer)

„Insektenfresser“ (Insectivora s.l.), d.h. über Eulipotyphla hinaus (inkl. Leptictida und Pantolestia außerhalb der Kronen-Placentalia sowie Insektenfressern aus der Gruppe der Afrotheria)

Landraubtiere (UO Fissipedia der O Carnivora) Markierung: carn-...*

[Leptictida: s. „Insektenfresser“]

Nagetiere (Rodentia)

Paarhufer (ab Eozän separat) (Artiodactyla)

Primaten Markierung: prim-...*

Riesengleiter (Dermoptera)

Röhrenzähler (Tubulidentata; ab Oligozän)

Rüsselspringer (Macroscelidea)

Rüsseltiere (Proboscidea) Markierung: rüss-...*

Schliefer (Hyracoidea)

Schuppentiere (Pholidota)

Seekühe (Sirenia)

Spitzhörnchen (Scandentia)

Südamerikanische Huftiere (Meridiungulata)

Unpaarhufer (ab Eozän separat) (Perissodactyla)

Urraubtiere (sensu Hyaenodonta/Creodonta)

Wale (Cetacea) (ab Eozän) Markierung: wale-...*

Wasserraubtiere (UO Pinnipedia – Robbenverwandte)

Zahnarme (Edentata = Xenarthra)

* Markierungen zum direkten Ansteuern über „Bearbeiten-Suchen“

Abgrenzung Condylarthra / Creodonta / Acreodi / Mesonychia

Diese Begriffe wurden in der Vergangenheit uneinheitlich und teilweise auch überschneidend verwendet. Sachstand 2019:

Condylarthra („**Stammhuftiere**“): unklar, ob Monophylum
im engeren Sinne die Familien

- Hyopsodontidae (einschl. Tricuspidontidae und Apheliscidae)
- Mioclaenidae (einschl. Pleuraspidotheriidae)
- Phenacodontidae (einschl. Meniscotheriidae und Almogaveridae)
- Pteriptychidae
- Didolodontidae,

im weiteren Sinne einschl. *Protungulatum*, Procreodi, Acreodi, Phenacolophidae

Mesonychia (U-Pal. – U-Oligozän; früher zusammen mit Triisodontidae in die O Acreodi gestellt; jetzt werden die Triisodontidae [U-Pal. bis O-Eozän] neben Hapalidectidae und Mesonychidae in die Mesonychia integriert. Mesonychia werden nicht mehr als Creodonten gesehen und entweder als eigene Ordnung oder als Gruppe innerhalb der Condylarthra betrachtet. Acreodi ist inzwischen ein veraltetes Taxon, das ungefähr mit den Mesonychia zu synonymisieren ist.

Creodonta („**Urraubtiere**“, U-Pal. bis M-Miozän), nicht mehr gültiges Taxon, umfasst

- Oxyaenodonta
- Hyaenodonta

Carnivora s. Landraubtiere

Condylarthra: "Urhuftiere", paraphyletische Gruppe früher Huftiere; nach älteren Angaben (!) bereits im obersten Maastricht Nordamerikas nachgewiesen (Arctocyonidae: *Protungulatum*; Periptychidae: *Mimatuta*); sie wanderten angeblich (!) kurz vor der KTG (Regression!) aus Asien in Nordamerika ein und könnten dort evtl. eine Rolle beim Rückgang der Dinosaurier vor der KTG gespielt haben. In Süd-Wyoming finden sie sich aber erst nach dem Erlöschen der Dinosaurier; sie radiierten an der Grenze zwischen dem unteren und mittleren Puercan in unterschiedliche Nischen hinein (J. Palaeont. 73, 691). Nach neueren Angaben stammen die frühesten amerikanischen Taxa aber erst aus dem unteren Paläozän (Puercan); der einzige kretazische Condylarthra ist *Kharmarungulatum* aus dem Maastricht Indiens, das lediglich durch einen Molaren nachgewiesen ist. Demnach erschienen die ersten Condylarthra in Indien im Maastricht, in Nord- und Südamerika im unteren Paläozän, im oberen Paläozän und Eozän in Europa und im Eozän in Afrika und evtl. Australien. Die ältesten Ungulaten (Condylarthra) Nordamerikas sind *Protungulatum*, *Oxyprimus*, *Baioconodon* und *Mimatuta* aus dem U-Paläozän (Puercan). **Außer *Kharmarungulatum* sind nach neuer Erkenntnis keine Condylarthra aus der Kreide bekannt, und auch die Position von *Kharmarungulatum* wird neuerdings wieder infrage gestellt (es soll sich um einen Zhelestiden handeln).** Möglicherweise sind die Condylarthra (=

archaische Ungulata) aus Westasien in Indien eingewandert, sofern sie nicht sogar in Gondwana entstanden sind (Sci. 318, 937).

Starke Verbreitung im Paläozän und U-Eozän, Aussterben im O-Miozän. Mehrere Familien bereits im U-Paläozän vertreten.

Phylogenetische Zusammenhänge:

1. In der O-Kreide erste Condylartha (inzwischen fraglich; einziger Kandidat, der sicher in die Oberkreide datiert wird, ist *Kharmarungulatum*; alle weiteren Funde wurden inzwischen ins U-Paläozän datiert!)

Zentrale Stammgruppe sind die OF Arctocyonoidea: O-Kreide* bis U-Oligozän, und hierunter besonders die Ufam **Oxyclaeninae** (O-Kreide* bis M-Paläozän, älteste Familie und zentrale Gruppe der Arctocyoniden).

2. Aus den Oxyclaeninen entwickeln sich die UF **Arctocyoninae** (U/M-Pal. bis O-Pal.) und die UF Triisodontinae (M-Pal. bis U-Eozän). Aus letzteren entwickeln sich die Mesonychoidea (=Acreodi, M-Pal. bis O-Eozän, ? Oligozän, z.B. *Andrewsarchus* im O-Eozän). Die **Mesonychoidea** galten früher als Stammgruppe der Archaeoceti und damit der Wale (s. Eozän). *Andrewsarchus* wird heutzutage in einen ungerangten Clade Cetancodontamorpha gestellt und steht damit den Whippomorpha (Flusspferden + Walen) sehr nahe (Stammgruppen-Whippomorpha).

3. Aus den Arctocyoniden entwickeln sich über die Zwischenform *Desmatoclaenus* (U-Pal.) die Phenacodontiden (zu Condylartha ieS., ex Creodonta). Die **Phenacodontiden** (U-Pal. bis M-Eozän) sind die wichtigste Gruppe der Condylartha; aus ihnen leiten sich ab:

--- Paarhufer

--- Unpaarhufer (viele Übergangsformen, Abgrenzung schwierig); *Tetraclaenodon* (M-Pal.) als Stammform der fortgeschrittenen Phenacodontiden und Unpaarhufer, auf der Entwicklungslinie zum *Hyracotherium* hin

--- südamerik. Huftiere (Litopterna, Notoungulata, Astropotheria, Xenungulata); die Litopterna lassen sich über *Ernestokenia* aus dem O-Pal. von den Didolodontidae ableiten, die ihrerseits aus Phenacodontiden hervorgingen. In Südamerika überdauern die Condylartha in Form der Didolodontidae bis ins M/O-Miozän

Zusammenfassung: am Anfang der Entwicklung stehen Arctocyonidae der obersten Kreide* als primitivste Condylartha; aus ihnen gehen über Zwischenformen des U-Pal. die Phenacodontoidea (Condylartha ieS) hervor, von denen die Unpaarhufer, Paarhufer, Südamerikanischen Huftiere abstammen; eine andere Linie läuft von den Arctocyoninae über die Triisodontinen zu den Mesonychiden.

Neueste molekularkladistische Studien ergeben dagegen ganz andere Zusammenhänge: die Wale rücken näher an die Paarhufer und bilden mit diesen einen gemeinsamen Stammbaum (Cetartiodactyla). Subungulata (= Paenungulata) und Erdferkel stehen zusammen in einem eigenen afrikanischen Stammbaum, dem auch Goldmulle und Rüsselspringer angehören und der sich aus einem gemeinsamen afrikanischen Vorfahren aus dem Feld der Insektenfresser, der vor mind. 80 MA lebte, entwickelt haben soll. Damit wären die Röhrenzähler und die Subungulata aus dem Stammbaum der Condylartha auszugliedern.

Einige frühe Familien der Condylartha nach BRI (Auswahl):

Periptychidae*: Maastricht bis Ypres (EU, NA, AS) (im Paläozän weit verbreitet, omnivor)

Phenacodontidae: Thanet bis Bartonian (EU, NA, AS); sie werden als Vorfahren der Pferde diskutiert;

ältester Vertreter: *Tetraclaenodon* schon im Torrejonian; er gilt als Schwestergruppe der paraphyletischen „Phenacodontidae“ + Altungulata (J. Pal. 86: 25).

Phenacodus (O-Pal. bis M-Eozän Nordamerikas; 1,5 m lang, 60 cm Schulterhöhe, 56 kg, ab U-Eozän auch in W-Europa). Fünf Finger mit kleinen Hufen (1. und 5. Finger verkürzt; gingen auf drei Fingern).

Wohl omnivor mit Schwerpunkt Pflanzen; als Beutegreifer hatte er Creodonten zu fürchten.

Mioclaenidae: Dan bis Thanet (NA; früher mit den Hyopsodontidae vereinigt); monophyl; aufs westliche

Nordamerika beschränkt; keine engeren Beziehungen zu den Ungulaten Afrikas und Südamerikas

Hyopsodontidae: Dan bis Rupelium (EU, NA, AS) (kleine, kurzbeinige Tiere, z.T. baumlebend)

Mesonychidae: Dan bis Rupelium (EU, NA, AS), z.B. *Sinonyx* (1,5 m, O-Pal. Chinas), *Dissacus* (1,3 m, Paläozän - Eozän, kojotengroß, holarktisch verbreitet, einziger Mesonychidae in Europa).

* ältere Angaben; nach aktuellen Erkenntnissen ist aus O-Kreide nur das *Kharmarungulatum* aus dem Maastricht Indiens als einziger vermeintlich „sicherer“ kretazischer Condylartha bekannt, und auch bei diesem soll es sich nach einer taxonomischen Revision um einen Zhelestiden handeln. Nur ein Zahn bekannt, insektivor.

s. a. unter: Frühe Huftierverwandte: Arctocyonia

Inzwischen wurden die „Triisodontidae“ als paraphyletische Gruppe an der Basis der Acreodi erkannt, die Acreodi selbst sind monophyl (Natwiss. 98; 145):

- Eoungulatum + (Aspanlestes + Parazhelestes) = ZHELESTIDEN
- I Simpsonodus
 - I Valenia (I = nicht gegeneinander aufgelöst)
 - I --- Landenodon ad „**Arctocyonidae**“ (paraphyletisch)
 - Oxyprimus + Protungulatum „
 - Baiococonodon „
 - Mimatula + Maiorana „
 - I Chaeroclaenus „
 - I Loxolophus / Chriacus / Arctocyon + (Deuteroconodon + Mimotricentes)
 - I Carcinodon „ (Ende)
 - Ab jetzt: **ACREODI**
 - Eoconodon ad „**Triisodontidae**“ (paraphyletisch)
 - Eoconodon (andere Art) “
 - Goniacoconodon + Triisodon “
 - Triisodon (andere Art) “ (Ende)
 - Oxyclaenus (U-Paläozän, Nordamerika)
 - Mondegodon (U-Eozän, Portugal)
 - Andrewsarchus
 - ab jetzt: **MESONYCHIA**
 - Hapalodectes
 - Hukoutherium
 - Dissacus + Sinonyx + Ankalogon

Oxyclaenus und *Mondegodon* (karnivor!) stehen zwischen den Triisodontidae und Mesonychia. Triisodontidae kamen vom U-Paläozän bis frühen O-Paläozän in Nordamerika vor; Vorläufer von *Mondegodon* (U-Eozän Portugals) wanderten offenbar im frühen Paläozän nach Europa; *Mondegodon* stellt damit ein Relikttaxon der paläozänen Faunen Europas, evtl. als Folge der Isolation Südeuropas während des Paläozän-Eozän-Übergangs, die zu einem moderaten Endemismus im frühen Eozän führte (so findet sich in derselben Fauna auch ein Taeniodonta der Familie „Conoryctidae“ – eine Familie, die ansonsten nur aus dem U-Paläozän Nordamerikas bekannt ist). Taeniodonta (Maastricht bis Lutet) gelten nicht als Placentalia, sondern non-placentale Eutheria.

Mondegodon ähnelt außerdem einem noch nicht benannten Taxon aus dem frühen Eozän Indiens, bei dem es sich um das erste asiatische Übergangsfossil zwischen Triisodontidae und Mesonychia handeln könnte. Triisodontidae selbst sind auf Nordamerika beschränkt, recht groß, omnivor oder carnivor (Natwiss. 98, 145).

Hasenartige (Lagomorpha): ab O-Paläozän; ältester: *Mimotona* und *Hsiuannania* aus dem ob. Paläozän Chinas. Nach neuesten multigenkladistischen Untersuchungen Schwestergruppe der Rodentia (nach der Dichotomie zwischen den Linien zu den Rodentia und Primaten). Die Eurymyliden des ob. Paläozäns (*Eurymylus*) sollen die letzten gemeinsamen Vorfahren der Rodentia und Lagomorpha sein.

Nach neuesten Angaben (Stand 2005, s. Kladogramm in der Oberkreide) ist die Position der Eurymyriden (unterstes Paläozän bis unt. Eozän; ältester: *Heomys*, U-Pal. bis unterstes Eozän) nicht ganz gesichert; sie könnten in der Stammlinie der Rodentia stehen, aber auch die Schwestergruppe der Lagomorpha. Kladistisch näher zu den Lagomorpha als die Eurymyriden steht auf jeden Fall *Gomphos* von der Paläozän-Eozän-Grenze der Mongolei; er ist bereits ein Stamm-Lagomorpher; kladistisch noch eine Position höher ist *Mimotona* aus dem O-Paläozän. Die rezenten Gattungen treten erst ab dem oberen Miozän auf (*Ochotona*; *Lepus*, *Oryctolagus* erst ab Miozän-Pliozän-Grenze). Eine Beziehung der Glires (= Lagomorpha + Rodentia) mit den Zalambdalestiden der Oberkreide ist zu verneinen; letztere gehören zusammen mit anderen Taxa der Oberkreide wie *Ukhaatherium* und *Kennalestes* nicht einmal zu den Kronengruppen-Placentalia, sondern sind im Höchstfall der Stammlinie der Placentalia zuzuordnen! Erst durch die Herbeiziehung skelettaler Merkmale war diese Aussage möglich, das Gebiss allein reicht hierzu nicht aus. Da aber die Zalambdalestiden usw. keine Kronengruppen-Placentalia sind, ist weiter zu folgern, dass die Diversifikation der Kronengruppenplacentalia erst gegen Ende der Kreidezeit um die KTG herum erfolgte (die Zalambdalestiden sind etwa 85 – 90 MA alt). (Sci. 307, 1091; Natw. Ru. 9/2006, S. 489).

Gomphos (Pal.-Eozän Grenze der Mongolei) ist ein Stammlinienvertreter der Lagomorpha; Schneidezähne beider Kiefer bereits als stark verlängerte Nagezähne; die Wurzeln der unteren Schneidezähne erstrecken sich bis hinter die letzten Molaren! Im Gegensatz zu allen anderen Glires aber noch zwei Paar Schneidezähne im Unterkiefer; im Oberkiefer zwei Paar Schneidezähne (wie moderne Hasenartige, während Nagetiere nur ein Paar besitzen). Backenzähne noch deutlich primitiver als bei rez. Hasenartigen. Hasenartiger Körperbau, Hinterbeine und Füße stark verlängert, Gelenke der Hinterextremität ähnlich modernen Hasen. Äußerlich einem rezenten Kaninchen ähnlich, Fortbewegung durch schnelles Laufen, Springen und Hoppeln.

Es wird auch diskutiert, ob die **Anagalida** (U-Paläozän bis U-Oligozän; Asien) mit ihren breiten Molaren und kaninchenähnlichem Erscheinungsbild den Vorfahren der Lagomorpha nahe stehen, was aber als unsicher gilt (BENTON). Postorbitaler Fortsatz als ursprüngliches Merkmal; Zahnreihe im Unterkiefer deutlich unter dem Kiefergelenk (abgeleitet).

Bezahnung bei Lagomorpha im Vergleich zu Rodentia: beide Gruppen weisen lange, dauerwachsende Schneidezähne auf; bei Rodentia fehlen aber der 2. und 3. Schneidezahn und der Eckzahn, Lagomorpha besitzen noch einen kleinen Schneidezahn (Stiftzahn) hinter den Nagezähnen des Oberkiefers. Starke Ähnlichkeit im Schädelbau. Lagomorpha bewegen den Kiefer beim Kauen zur Seite, Rodentia schieben den Unterkiefer zum Nagen nach vorn (BENTON).

Ordnung Lagomorpha rezent:

2 Familien, 12 Gattungen, 59 Arten; weltweit verbreitet (Australien und Neuseeland erst anthropogen); nicht auf den Phillipinen und Neu-Guinea und einigen anderen Inseln SO-Asiens

18 cm (Kopf-Rumpf-Länge; Steppenpfeifhase; 75-210 g) bis 76 cm (Maximum der Kopf-Rumpf-Länge des Europäischen Hasen, zzgl. bis 12 cm Schwanz; bis 5 kg)

Fam. Ochotonidae (Pfeifhasen, Pikas; klein, schwanzlos; westliches Nordamerika, Nordostasien; insgesamt 14 Arten); ab ob. O-Eozän (EU, NA, AS, AF) [BRI]

Fam. Leporidae (Hasen und Kaninchen); ab Lutet (kosmopol.)

Huftiere s.l.:

"Frühe Huftierverwandte": Ungulata, die keine Huftiere i.e.S. sind (teilweise ad Condylarthra):

O **Tillodontia**: O-Pal. bis M-Eozän (Asien, Europa, Nordamerika); bis Bärengröße; Verwandtschaftsbeziehungen unklar

O **Dinocerata**: O-Pal. bis U-Olig., großwüchsig, massig, kurzbeinig, z.B.

Uintatherium (größtes damaliges Landsäugetier, M-Eozän bis U-Oligozän, naA Thanet bis Lutet). Zwei Arten, eine im U- und M-Eozän der USA und die andere im M- und O-Eozän Chinas.

Kladische Stellung völlig unklar; Vermutungen reichen von Beziehungen zu Euungulata, Meridioungulata bis hin zu Cimolesta (Pantodonta, Tillodonta).

Fam. Uintatheriidae lt. BRI Thanet bis Lutet (NA, AS).

Die Uintatherien erschienen zunächst in Asien und wanderten vor 57 MA in Nordamerika ein; Länge 4 m, Schulterhöhe 2 m. Schädel mit 6 Hörnern (zwei Hörner auf der Stirn, 2 über den Augen, 2 auf dem Maul); Körperbau sonst nashornähnlich. Backenzähne klein; Gehirne ungewöhnlich klein. Wohl mit keiner rezenten Ungulatengruppe verwandt (BENTON).

Prodinoceras (O-Pal. der Mongolei, ad Uintatheriidae; 2,9 m lang, Schulterhöhe 1,2 m; 400 kg; ältester und basalster Vertreter der Uintatherien, noch ohne Hörner. Sehr ähnlich *Probathyopsis* aus dem Paläozän Nordamerikas.

O **Arctocyonia**: U-Pal. bis Eozän, kleine, frühe Huftierverwandte, s. Condylarthra; älteste und primitivste Fam. sind die Arctocyonidae (kleinbären groß, sehr gedrungen, ziemlich kurze Gliedmaßen; U-Paläozän bis O-Eozän; EU, NA, AS). Einige Taxa mit Adaptationen an kletternde Lebensweise, u.a. entsprechende Muskelansätze, gebogene Krallen und ggf. Greifschwanz.

BENTON ordnet die Arctocyonidae als basale Cetartiodactyla ein! Sie gelten Neuerdings als Vorfahren der Mesonychia und Cetartiodactyla und werden nicht mehr im Kontext von Creodonten gesehen, sondern auf der Seite der „Condylarthra“.

Da die Nische der großen Carnivoren im Paläozän weitgehend leer war, entwickelten sich mehrere Linien frühpaläogener Säuger mehr oder weniger erfolgreich in diese Nische hinein, darunter die Arctocyonidae. Backenzähne flach, was eher für Omnivorie statt Carnivorie spricht. Im Laufe der Zeit gingen die Arctocyoniden verstärkt zu vegetarischer Nahrung über und wurden parallel dazu größer; im O-Paläozän erreichten sie bereits die Größe von Wölfen oder kleinen Bären.

Arctocyon (Paläozän von Europa, Nordamerika, 60 kg), schafsgroß, aber eher hundeähnlich; breite Molaren für harte Pflanzennahrung. Condylarthra: Arctocyonidae.

Chriacus (U-Pal. bis U-Eozän Nordamerikas, 1 m, 7 kg), agiles Klettertier, kräftige Gliedmaßen, Schwanz mit Greiffunktion, Vorderfüße wahrsch. zum Graben, Hinterfüße zum Klettern. Sohlengänger. Allesfresser (Insekten, Kleintiere, Früchte). Ad Arctocyonidae. Waschbärähnliches Aussehen.

O **Acreodi (= Mesonychoidea/Mesonychia)**: M-Pal. (Dan) bis U-Oligozän, mit Fam. Mesonychidae (Dan bis U-Oligozän lt. BRI; EU, NA, AS) als erste fleischfressende Säuger, hyänen-, wolf- und bärenähnliche Formen. Die Acreodi waren die ersten bedeutenden Fleischfresser unter den Säugern, wurden später aber von den Carnivoren abgelöst.

Mesonyx (U- bis O-Eozän, Nordamerika und Asien; 1,5 m, 20 - 35 kg), wolfähnliches Aussehen; in Asien im U-Eozän. Schnellaufendes Raubtier, aber mit kleinen Hufen statt Krallen.

Die Mesonychidae stellten die größten Fleischfresser des Paläozäns, obgleich es Ungulaten waren. Frühe Formen (*Mesonyx*) wolfsgrößer und mit spitzen Molaren, *Andrewsarchus* hatte dagegen einen 83 cm langen und 56 cm breiten Schädel --- der größte Schädel eines landlebenden Fleischfressers ---, Gesamtlänge 5 – 6 m.

Allerdings ist die Klassifikation im Umbruch. *Andrewsarchus* wird neuerdings als ein Vertreter der Artiodactyla betrachtet, und steht dort in einem Clade Cetancodontomorpha, der eng mit Entelodonten, Flusspferden und Walen verwandt sein soll:

ab jetzt: CETANCODONTOMORPHA

--- verschiedene paraphyletische Linien, darunter eine zu *Andrewsarchus* und eine zu den Entelodonten, *Siamotherium* und evtl. *Archaeonodon*

--- ...

--- ...

ab jetzt: WHIPPOMORPHA

--- Flusspferde + Wale

Weiterhin mehrere Ordnungen der > **südamerik. Huftiere** (s. dort).

Huftiere s.str.: im obersten Pal. kurz vor der P-E-Grenze (PEG; 55 MA) erscheinen zunächst die **Unpaarhufer**, kurz darauf (U-Eozän) die Paarhufer. Beide Gruppen traten zunächst in Asien auf, bevor sie in Nordamerika (und via Nordamerika dann in Europa) einwanderten. So stammt der älteste Unpaarhufer aus dem allerobersten Paläozän (Gashatan Asian Land Mammal Age) Asiens (ca. 55,7 MA), der älteste Paarhufer aus dem untersten Eozän Asiens (Bumbanian Asian Land Mammal Age, < 55 MA); beide Gruppen wanderten dann rasch in Nordamerika ein und sind dort kurz nach der Paläozän-Eozän-Grenze vertreten. Im mittl. Eozän Zentralasiens finden sich mit den Olseniidae (*Olsenia mira*, cf. *Olsenia sp.*) Huftiere, deren Fußanatomie Merkmale von Paarhufern, Unpaarhufern und Mesonychiden kombiniert; es dürfte sich bereits im mittl. Eozän um Überlebende einer älteren Gruppe gehandelt haben, die phylogenetisch den Mesonychiden und Unhaarhufern nahe steht. Die Veränderungen des Fußskeletts in den verschiedenen Linien der Huftiere ("Wuchstypen") müssen bereits spätestens im Paläozän eingesetzt haben. Auch das plötzliche Auftreten von Artiodactyla (*Diacodexis*) im U-Eozän Asiens und Nordamerikas spricht für einen noch unbekanntem Vorfahren, der im Paläozän radiierte (Natwiss. 92, 182). Ausgangspunkt der Entwicklung der verschiedenen Huftiertypen waren pentadactyle Hände und Füße mit unspezialisierten Klauen oder Hufen wie bei *Tetraclaenodon* (primitivster und ältester Vertreter der Phenacodontidae) aus dem M-/O-Paläozän (bereits im Torrejonian New-Mexicos); die Differenzierung in tridactyle Hufe (mit Verlängerung zum schnellen Laufen), den artiodactylen Astragalus (tetradactyl, mit Hufen) sowie die Verlängerung der Hände und Füße zum Laufen und Schwimmen sind ab U-Eozän nachweisbar.

Kladogramm der echten Huftiere nach BENTON (2007):

Basis: „Protoungulata“, Aufteilung in Perissodactyla und Artiodactyla

Perissodactyla (allesamt Blinddarmfermentierer):

- Tapire + Nashörner
- Pferde
- Brontotherien (bis M-Olig.)
- Chalicotherien (bis Pleistozän)

Artiodactyla:

- Bunodonta = Schweine& + Flusspferde*
- Tylopoda = Oreodonten& + Kamele*
- ab jetzt: PECORA
- Traguliden§
- Hirsche*
- Rinder*

* echtes Wiederkauen; § teilweise Vormagenfermentation; &: keine oder geringe Fermentation

Ordnung Perissodactyla (Unpaarhufer) rezent:

3 Familien, 6 Gattungen, 18 Arten; Süd-, Zentral- und Ostafrika; Vorder- und Mittelasien, Südostasien und südostasiatische Inselwelt; Mittelamerika, nördliches und östliches Südamerika. Kleinster: Bergtapir, 180 cm (Kopf-Rumpf-Länge); größter: Weißes Nashorn *Ceratotherium simum*; bis 4 m, 2300 kg.

Unpaarhufer laufen auf einer Zehe (Pferde, Zehe 3) oder auf drei Zehen (Zehen 2-4: Tapire, Nashörner, frühe Pferde, Atavismus bei rezenten Pferden).

Fam. Equidae (ab U-Eozän): 1 rezente Gattung, 6 wilde Arten, 1 nur noch domestiziert lebende Art (*Equus caballus*, nur noch domestiziert; Wildform Eurasiens nicht mehr existent); nahe verwandt ist *E. przewalski*; dieses hat allerdings zwei Chromosomen mehr und stellte sich als verwildertes domestiziertes Pferd (verwildertes Botai-Pferd) heraus, ist also kein „echtes“ Wildpferd mehr. Die heutigen Hauspferde gehen allerdings auf eine andere Wildpferdpopulation zurück und stammen nicht direkt von den Botai-Pferden ab. Trotz der abweichenden Chromosomenzahl ist Nachwuchs gemeinsam mit Hauspferden fertil; vom Aussehen her soll das Przewalski-Pferd dem Vorfahren des Hauspferds sehr ähneln. Przewalski-Pferd: zuletzt 1969 in freier Wildbahn in der Wüste Gobi gesehen; Zuchtprogramm; 1980 416 Tiere, 1994 1400 Tiere, jetzt ca. 2000 Tiere (teilweise ausgewildert).

zwei Arten wilder Esel: *E. hemionus* (asiatischer Wüstenbewohner, = Halbesel);
E. africanus (Halbwüsten NO-Afrikas = Wildesel, stark bedroht)

Kiang (*E. kiang*) (Zentralasien, Himalaya-Region) (nicht stark gefährdet)

Zebras (3 Arten, nur Afrika): Grevy-Zebra, Bergzebra (beide bedroht), Steppenzebra (Zebras und Pferde sind kreuzbar: Zebraferde; ebenso wie Kreuzungen zwischen Pferden und Eseln aber stets unfruchtbar wegen abweichender Chromosomenzahl)

Fam. Tapiridae: 1 rezente Gattung; bis 300 kg; drei südamerikanische Arten, eine asiatische Art (Schabrackentapir *T. indicus*); im Gegensatz zu den anderen Unpaarhufern Waldbewohner geblieben, die sich – wie frühe Pferde – von Blättern und Früchten ernähren. Lt. BRI Tapiridae ab U-Oligozän (EU, NA, AS, SA).

Fam. Rhinocerotidae: 4 Gattungen mit 5 Arten; dominierende Pflanzenfresser vor 40 – 25 MA,

seither Rückgang; lt. BRI ab Lutet (EU, NA, AS, AF).
 afrikanisch: *Diceros bicornis* = Spitzmaul- oder Schwarzes Nashorn (Laubfresser)
Ceratotherium simum = Breitmaul- oder Weißes Nashorn (Weidegänger);
 gemeinsamer Vorfahr vor 10 MA; beide Arten mit zwei langen Hörnern.
 asiatisch: *Dicerorhinus sumatrensis* (Sumatra-Nashorn), zweihörnig, Laubfresser in
 Bergwäldern Sumatras und anderen Teilen SO-Asiens; nur 800 kg, relativ
 stark behaart, zur gleichen UF wie das Wollnashorn *Coelodonta* gehörig.
 Ca. 100 Individuen (2016).
Rhinoceros unicornis (indisches Panzernashorn), einhörig, fast so groß
 wie das Weiße Nashorn; kurzes Horn auf Schnauzenspitze; Indien, Nepal.
 Anfang des 20. Jhd. < 200 Individuen, heutzutage wieder > 2800.
R. sondaicus (Java-Nashorn); wesentlich kleiner. Laubfresser.
 (2014: 58 – 61 Individuen). Ab U-Pleistozän. Im Jahr 2010 ist die
 Restpopulation aus Vietnam ausgestorben, seitdem kommt die Art nur
 noch in einem einzelnen Nationalpark auf Java vor.

„Insektenfresser“: Auftreten der **Tenreks (Tenrecoidea)** im M-Paläozän, rez. auf Madagaskar (**Borstenigel**), aber auch in Westafrika (Otterspitzmäuse); rez. insgesamt 30 Arten, bis katzen groß, einige semiaquatisch. Nach neuen Erkenntnissen gehören sie aber – wie die Goldmulle - zu den Afrotheria und stehen dort mit den Elefanten, Elefantenspitzmäusen (Macroscelidea) und Tubulidentata auf einer Linie. „Insectivora“ sind somit polyphyletisch, nur die Lipotyphla bilden ein Monophylum.

AFROTHERIA

- Paenungulata = Sirenia + (Hyracoidea + Proboscidea)
 ab U-Eo ab U-Eo ab U-Eo, ?O-Pal
- Tubulidentata (ab U-Miozän, EU + AF)
- Macroscelidea (ab U-Eozän, EU + AF)
- Chrysochloridae (ab Miozän, subsaharisches Afrika)
- Ab jetzt: TENRECOMORPHA
- Potamogalidae (Otterspitzmäuse; ab O-Eozän AF) + Tenrecidae

Folgende Gruppen von „Insektenfressern“ sind im Paläozän vertreten:

Unterhalb der Placentalia-Kronengruppe:

Cimolesta

- Pantolestoidea** (OF; ob. O-Kreide bis O-Eozän oder U-Oligozän);
 ad **O Cimolesta** (F Pantolestidae aber laut BRI vom Thanet bis O-Oligozän!; lt. BENTON Paläozän bis Oligozän); otterähnlich;
 Molaren breit und mit dicker Schmelzschicht ggf. zum Knacken von Muscheln.
Buxolestes mit Fischresten in der Bauchregion, evtl. seehund- oder otterähnliche Lebensweise.

Bei dem basalen etwa rattengroßen „Insektenfresser“ *Bisonalveus browni*, einem pantolestiden Cimolesta (zu den Pantolestidae gehört auch *Buxolestes* aus Messel!) aus dem O-Paläozän Albertas wurde ein „Giftzahn“ nach Art des rezenten *Solenodon* unter den Säugern sowie nach Art der Giftschlangen entdeckt, mit einer von den unter dem Zahnfleisch sitzenden Giftdrüsen (Lokalisation der Drüse unbekannt) am (stark verlängerten) oberen Eckzahn entlang laufenden, vollständig mit Schmelz ausgekleideten Rinne (an der Vorderseite des Zahnes), in der das Gift entlang des Zahnes bis zur Zahnspitze geführt wird. Rezent nutzen unter den Säugern nur das Schnabeltier, *Solenodon* (Karibik, ebenfalls eine sehr alte Gruppe; Giftzahn ist hier der zweite untere Schneidezahn, der stark verlängert ist; Giftdrüse ist die stark vergrößerte Submandibulardrüse, die das Gift in die Rinne an der Rückseite des Schneidezahnes abgibt) und einige Spitzmäuse (Soricidae) Gift. Die unteren Eckzähne von *Bisonalveus* sind dagegen kurz und prämolarenförmig, um den Einsatz der oberen Giftzähne zu erleichtern: so blieb die Giftrinne auch bei nahezu geschlossenem Kiefer immer frei und funktionstüchtig. Die Herkunft des Giftes ist unbekannt, evtl. aus der Ohrspeicheldrüse.

Bemerkenswert ist, dass unter den Säugern nur wenige (überwiegend insektivore) Taxa einen Giftapparat entwickelten (vergleichsweise wenige Taxa relativ zu anderen Vertebratengruppen). Vermutlich waren giftproduzierende Säuger aber früher diverser (vgl. hohes Alter von *Solenodon* und der Soricidae), denn an einer anderen oberpaläozänen Lokalität Kanadas wurde ein weiterer Giftzahn entdeckt, diesmal aber ein unterer Eckzahn unbekannter taxonomischer Herkunft, aber eines deutlich größeren Tieres, so dass es sich um eine von *Bisonalveus* unabhängige Entwicklung handeln muss (Nat. 435, 1091; Natwiss. R. 12/2005 S. 657).

Palaeorytidae (lt. BRI Thanet bis Lutet, naA ab Oberkreide bis Eozän); ad Cimolesta

Palaeoryctes, U-Pal. bis U-Eozän Nordamerikas, 12,5 cm, sehr ähnlich rez. Spitzmäusen; spitze Schnauze mit kleinen Zähnen zum Knacken von Chitinpanzern; wenig spezialisierter Allesfresser.

Apatemyida: Paläozän bis Oligozän (EU, NA), Bezahnung typischerweise (z.B. bei *Sinclairiella*) teils insektivor und teilweise nagerartig. Backenzähne ans Durchbohren von Insektenkutikeln angepasst, Schneidezähne extrem lang, vorstehend, ähnlich dem Aye-Aye (ad Cimolesta)

Leptictida (Maastricht bis Oligozän): in vielen Merkmalen ursprünglich; so ist das Jugale erhalten (dieser Knochen fehlt bei den echten Insektenfressern). Aufgrund des Postcranialskeletts gibt es Vermutungen, dass sie mit den Zalambdalestiden der Oberkreide verwandt sein könnten (BENTON). *Leptictis* (O-Eozän bis O-Oligozän) als später Vertreter mit langer Schnauze; kleine, scharfe Zähne, offenbar an harte Insektennahrung angepasst. *Leptictidium* aus Messel (s. Eozän) gilt nicht mehr als Leptictide, sondern als naher Verwandter. **Leptictida stehen vermutlich außerhalb der Kronengruppe der Placentalia.**

Leptictida (70 – 33 MA; wohl paraphyletisch) umfassen die Familien

- Gypsonictopidae
- (?) Kulbeckiidae (Stellung zu L. nicht einheitlich)
- (?) Didymoconidae (Stellung zu L. nicht einheitlich)
- Leptictidae
- Pseudorhyncocyonidae

sowie die nicht weiter in Familien klassifizierten Gattungen:

Lainodon, Labes, Gallolestes, Wania, Praolestes

ad Kronen-Placentalia

Tenrecoidea (OF; Borstenigel, Tenreks): ab M-Paläozän (Tenrecidae lt. BRI ab M-Miozän, lt. BENTON ab Miozän) (**ad Afrotheria**)

Eulipotyphla (Insektenfresser i.e.S.):

OF **Erinaceoidea (Igelartige):** seit Paläozän (rez. F. Erinaceidae lt. BRI ab Thanet)
(lt. BENTON **Erinaceomorpha** ab Eozän)

OF **Soricoidea (Spitzmausartige):** seit U-Paläozän
(lt. BENTON **Soricomorpha** ab M-Paläozän, angebliche Nachweise aus der Oberkreide gelten als kontrovers)

(+) UO **Mixodectomorpha** (M-Paläozän bis U-Oligozän) (Mixodectidae: Thanet von EU, NA)

Ordnung „Insectivora (Insektenfresser)“ (s.l.) rezent:

6 Familien, 60 Gattungen, ca. 400 Arten; drittgrößte rezente Säugerordnung; weltweit außer Antarctica, Südamerika (außer Nordwesten Südamerikas, den sie über die Panama-Brücke erreichten), Australien, Neuseeland, Neuguinea und benachbarte Inseln.

3,5 – 4,8 cm Gesamtlänge bei 2 g Gewicht (Etrusker-Spitzmaus) bis 46 – 66 cm Gesamtlänge (davon 26-45 cm für Kopf und Rumpf, 1000 – 1400 g) beim Großen Haarigel *Echinosorex gymnurus*.

„Insektenfresser“, die zu den Afrotheria gehören:

Fam. Tenrecidae (Tenreks=Borstenigel und Otterspitzmäuse): Tenreks auf Madagaskar, Otterspitzmäuse in Zentralafrika;
rez. 3 Arten Otterspitzmäuse in Zentralafrika (dort sind Otterspitzmäuse seit 25 MA nachweisbar); Tenreks mit größerer Diversität auf Madagaskar in verschiedensten Lebensräumen, teils baumlebend oder semiaquatisch (da sie zu den ersten Säugern gehörten, die Madagaskar erreichten, standen ihnen viele ökologische Nischen offen).
Tenreks Madagaskars rezent 27 Arten; sie erreichten Madagaskar in zwei getrennten Schüben (Gründerpopulationen) von Afrika aus bevor andere Säuger Madagaskar besiedelten, und radiierten somit in verschiedene Nischen, die andernorts von Igel, Spitzmäusen, Wasserspitzmäusen besetzt sind, die ihrerseits auf Madagaskar ja fehlten.
Ab M-Miozän [BRI].

Fam. Chrysochloridae (Goldmulle), auf Südafrika beschränkt, 18 Arten, grabende Lebensweise.
Ab U-Miozän [BRI], ab Miozän [BENTON]. Besonderheit: Kloake als einheitlicher Ausführungsgang als altertümliches Merkmal!

Eulipotyphla:

Fam. Solenodontidae (Schlitzrüssler); rezent 2 Arten; rezent auf Kuba, Hispaniola, Große Antillen beschränkt (Reliktarten) (s. O-Kreide) (fossil erst ab Pleistozän nachweisbar [BRI])

Fam. Erinaceidae (Igel), 17 Arten, in Europa, Asien, Afrika weit verbreitet; die Haarigel Südostasiens haben keine Stacheln, sondern nur grobe Haare (europ. Igel: 5000 Stacheln). Ab Thanet [BRI]. (Erinaceomorpha ab M-Paläozän)

Fam. Soricidae (Spitzmäuse), Nord-, Zentralamerika, Europa, Asien, weite Teile Afrikas; Etrusker-Spitzmaus *Suncus etruscus* kleinstes Säugetier der Welt; artenreichste Familie der Insektenfresser. Ab Lutet [BRI].

Fam. Talpidae (Maulwürfe und Desmane), insgesamt 29 Arten in 12 Gattungen; auf den Norden Nordamerikas und Eurasiens beschränkt, überwiegend grabend; Sternmull mit einer Schnauze mit 22 Tentakeln. Ab unt. O-Eozän (EU, NA, AF) [BRI].
Talpoidea ab Eozän, Adaptation ans Graben ab Miozän

Erloschene Familien der Lipotyphla (nach BRI):

Geolabididae: Maastricht bis U-Miozän (NA), naA Paläozän bis O-Oligozän
(abhängig davon, ob man *Batodon* aus dem Campan bis Maastricht Nordamerikas zu den Geolabididae oder alternativ zu den Cimolesta stellt)

Nyctitheriidae: Dan bis U-Oligozän (EU, NA)

Micropternodontidae: Dan bis U-Miozän (NA, AS)

Adapisoricidae: Thanet bis U-Eozän (EU)

Palaeoryctidae: Thanet bis Lutet (EU, NA, AF)

Sespedectidae: Thanet bis U-Oligozän (NA)

Amphilemuridae: U-Eozän bis U-Oligozän (EU, NA, AS)

Apternodontidae: U-Eozän bis O-Oligozän (NA)

Plesiosoricidae: U-Eozän bis Pliozän (NA, AS)

Proscalopidae: ob. O-Eozän bis M-Miozän (NA)

Dimylidae: U-Oligozän bis ob. Miozän (EU)

carn-carn palä

Landraubtiere (Fissipedia, UO der Carnivora): Nachweis ab U-Paläozän (mittl. Puercan). Die Ursprünge der modernen Carnivora sind noch immer ungeklärt, der Zusammenhang mit einigen Creodonten nicht gesichert (BENTON 2007). Ältester Nachweis im frühen Paläozän (mittl. Puercan) von Saskatchewan (J. Paleont. 84, 1035).

Neben den Creodonten (s.u.: Urraubtiere), die größer wurden und den Boden besiedelten, erschienen im Paläozän als älteste echte Raubtiere die OF **Miacoida** (M-Pal. bis O-Eozän, ? Oligozän; kleiner, baumbewohnend ähnlich *Cimolestes*), z.B. mit *Didymictis* (M-Pal. bis U-Eozän; ad Viverravidae) als einem der ältesten Vertreter der Landraubtiere. Sämtliche Carnivora sollen von primitiven Miacoiden abstammen.

Miaciden waren kleine katzenähnliche Baum- und Bodenbewohner. Ohrregion wohl noch wie bei vielen primitiven Säugern des Paläozäns und Eozäns aus Bindegewebe anstelle der knöchernen Bulla auditiva. In der weiteren Entwicklung der Carnivora verknöcherte die Bulla, aber bei Caniformia und Feliformia auf unterschiedliche Weise (Feliformia: Hauptbestandteil der Bulla ist das Ectotympanicum; Bulla von Septum unterteilt; Caniformia: Hauptbestandteil ist das Entotympanicum; kein Septum) (BENTON).

Miacis (O-Pal. bis M-Eozän Europas, 20 cm), Aussehen ähnlich rez. Baummarder, Körperbau spricht für arboreale Lebensweise in den Wipfelregionen tropischer Sumpfwälder. Vollständiges, 44 Zähne

umfassendes Gebiss als primitives Merkmal (später Zahnreduktion). Allesfresser, neben kleinen Säugern und Vögeln auch Eier und Früchte. F Miacidae: Thanet bis O-Eozän (Priabonian); EU, NA, AS, arboreal.

Vulpavus (Paläozän-Eozän, Eurasien, Nordamerika). Ad Miacinae.

F Didymictidae: Thanet bis Lutet (Nordamerika, arboreal), naA in Viverravidae integriert

Die Miaciden werden als Bestandteil der Stammgruppe der Carnivora aufgefaßt; sie waren kleine flinke Baumbewohner mit vielseitiger Ernährung, da sie (im Gegensatz zu den größeren, bodenlebenden Creodonten) sowohl Fleisch wie harte Nahrung schneiden konnten (s.u.). Die ersten Carnivora i.e.S. (d.h. ex Miacioidea) sollen erst im O-Eozän erschienen sein. Zu den Miacioidea gehört auch die Familie Viverravidae (M-Paläozän bis O-Eozän von Nordamerika und Europa, terrestrisch); frühe Vertreter sind *Protictis* und *Bryanictis* aus dem mittl. Torrejonian (= M-Paläozän) von Neu Mexiko. Von *Protictis simpsoni* von dieser Fundstelle stammt der älteste fossil erhaltene Schädel eines Vertreters der Carnivoramorpha (J. Palaeont. 76, 1091). (Die Viverravidae werden manchmal auch als UF Viverravinae in die Miacidae gestellt, neben die UF Miacinae).

Die Untersuchung des Ohrsystems (konkret: Bulla) eines basalen Carnivoren (*Viverravus*; Fam. Viverravidae: mittl. Torrejonian = M-Paläozän bis ob. O-Eozän von Europa, Nordamerika) spricht dafür, dass die Viverravidae noch keine Kronengruppenkarnivoren darstellen; dies hat zur Folge, dass der letzte gemeinsame Vorfahre aller Carnivoren erst vor 42 MA gelebt hätte! (Palaeont. 49, 1019).

Die Stammgruppe der Carnivora (Carnivoramorpha) umfasst neben den Viverravidae auch weitere Taxa (non-viverravide Carnivoramorpha, z.B. *Dawsonicyon*, M-Eozän) (Palaeont. 53, 815).

Nach älteren Angaben ließ sich angeblich auch die Fam. **Viverridae** (heute: Schleichkatzen, Mungos, Ginsterkatzen, Ichneumons) bis ins M-Paläozän zurückverfolgen. Die Schleichkatzen seien die nächsten rez. Verwandten der Miaciden mit z.T. entsprechender vielseitiger Lebensweise (Fleisch- und Fruchtfresser, überwiegend baumbewohnend, aber auch mit Ausflügen auf den Erdboden, z.T. nächtliche Lebensweise). Nach modernen kladistischen Untersuchungen stellen die Viverridae aber kein Monophylum dar, sind also paraphyletisch (Nat. 421, 734), und es besteht auch keine enge Verwandtschaft mit den Katzen i.e.S.. Viverridae sind tatsächlich erst ab ob. Eozän (Priabonian) (EU, AS, AF) nachweisbar. (BRI, ebenso BENTON; Mindat: ab U-Eozän).

Kladogramm der Carnivora:

CARNIVORA:

--- CANIFORMIA = Hunde und Verwandte

ab jetzt: FELIFORMIA

--- *Nandinia* (ad „Viverridae“ s.l., Viverridae nicht monophyl!)

(neuerdings eigene Familie Nandiniidae: ab U-Miozän)

--- Katzenartige i.e.S. (Felidae) (ab U-Olig.) (Felinae ab O-Miozän/9 MA)

--- Zibetarten (Viverrinae)

--- Dichotomie** in die Linie zu ----- a) Hyänen (Hyaenidae) (ab U-Mioz.)

b) Mungos (Herpestidae)* + madagassische Carnivora.
(Cryptoproctinae)

* ab Chattium

** Die Dichotomie in die Linie zu den Hyänen und die Linie b) erfolgte noch auf dem afrikanischen Festland. Die Linie b) entstand also in Afrika. Von den basalen Formen der Linie b) führt dann eine Linie zu den afrikanischen Mungos, die andere besiedelte in einem einzigen Event (nach molekularkladistischen

Schätzungen vor 24 – 18 MA) Madagaskar und differenzierte sich dort von einem gemeinsamen Vorfahren in die madagassischen Carnivora wie *Fossa*, *Cryptoprocta* (groß, pumaähnlich!) und madagassischen „Mungos“ (*Galidia*, *Galidictis*, *Mungotictis*); die beiden erstgenannten stehen kladistisch basal innerhalb der madagassischen Carnivora. Die madagassischen Carnivora, die somit ein Monophylum bilden, sind am engsten mit den Herpestidae verwandt und gehören somit zu den Feliformia. Das madagassische Monophylum ist aber nicht innerhalb der Herpestidae selbst positioniert, auch nicht innerhalb der Felidae; die Viverridae sind paraphyletisch und enthalten keine madagassischen Arten. (Nat. 421, 734).

Die echten Raubtiere standen in den ersten 20 MA ihrer Geschichte im Schatten der Urraubtiere (Creodonten). Letztere hatten perfekte Reißzähne im Sinne perfekter Scheren, die ideal waren, um Fleisch zu schneiden; mehr vermochten die Creodonten aber nicht. Die Miaciden hielten sich dagegen alle Optionen offen: auch sie hatten im mittleren Kieferabschnitt scherenartige Reißzähne, die hinteren Seitenzähne blieben aber mahlende Backenzähne, um auch Früchte, Insekten, Samen, also harte Nahrung zu kauen. Die Miaciden waren daher vielseitiger, was sich als entscheidender Vorteil gegenüber den Creodonten erwies. Fallobst trieb die Baumbewohner manchmal auf die Erde, wo sie in Konkurrenz zu den Creodonten traten. Die frühesten Carnivora entwickelten sehr früh sehr empfindliche Nasen und Duftdrüsen als Voraussetzung für Kommunikation und (später) Kooperation --- ein Grund für den frühen Erfolg der zunächst recht kleinen echten Raubtiere (sozial strukturierte Gruppen).

Moderne Gliederung der Carnivoramorphia: (1) Miacoidea (Miacidae, Viverravidae) und (2) Carnivora (Feliformia, Caniformia); Creodonta stellen die Schwestergruppe der Carnivoramorphia. Ältester Carnivoramorphia ist der Viverravide *Protictis* (63 MA); *Ravenictis* (knapp 65 MA) aus dem frühen Paläozän Kanadas gilt als fraglicher Carnivoramorpher (oder aber Cimolestide). Creodonten (als Schwestergruppe) sind erst ab 58,7 MA nachgewiesen. Carnivoramorphia im Sinne dieser Definition verfügen über den oberen P4 und unteren M1 als Reißzähne (wie Carnivoren), wobei die Carnivora die Kronengruppe bilden. Die Bezahnung der Miacidae ähnelt eher den späteren Caniformia, die Bezahnung der Viverravidae eher den Feliformia.

Frühe Carnivoramorphia/Carnivora konkurrierten mit Creodonten (den robusten, kurzbeinigen Oxyaeniden und den besser ans Laufen angepassten Hyaenodontiden), die im M-Eozän das Maximum ihrer Artenfülle erreichten. Erst mit dem Rückgang der Creodonten am Ende des Eozäns (in Nordamerika erloschen die letzten Creodonten im O-Oligozän) begann die Radiation der Carnivora, und jetzt entstanden auch die meisten modernen Familien. Offenbar hatten die Creodonten die Diversifikation der Carnivora bis dahin behindert.

Ordnung Carnivora rezent:

11 Familien, 106 Gattungen, 270 Arten; weltweit verbreitet incl. küstennahe Regionen der Antarktis und in der Arktis, nicht aber im offenen Ozean. Phocidae und Otariidae aber rein aquatisch.

Kleinster: Mauswiesel *Mustela nivalis* (Kopf-Rumpf-Länge 15 – 20 cm, Schwanz 3 – 4 cm; Gewicht 100 g); größter: auf dem Land der Eisbär (*U. maritimus*, Länge 2,5 – 3 m, > 800 kg), im Wasser der Südliche See-Elefant *Mirounga leonida* (Kopf bis Schwanz 4,9 m; 2400 kg).

Carnivora weisen eine Brechschere in jeder Kieferseite auf: oberer 4. Prämolare und unterer 1. Molare zu Längsklingen vergrößert, die wie zwei mächtige Scherblätter aneinander vorbeigleiten. Eckzähne in der Regel lang, zum Durchbohren der Haut des Opfers, Schneidezähne zum Packen und Abreißen von Fleisch (BENTON).

Landraubtiere - Fissipedia

UO Caniformia (Hundeartige): überwiegend landlebend. UO Caniformia individuen- und artenmäßig den beiden anderen Unterordnungen überlegen; auf allen Kontinenten, in allen Meeren. Unterscheiden sich durch bestimmte Innenohrmerkmale von den Feliformia:

F Canidae: ab Priabonian; Ursprung im Eozän Nordamerikas; heute weltweit verbreitet; nur der nordamerikanische Graufuchs kann problemlos auf Bäume klettern. Die Familie umfasst:

- Füchse (Fuchsgattungen *Vulpes*, *Alopex*, *Urocyon*)
- Hunde und Wölfe (*Canis*) (hierzu gehören auch Kojoten und Schakale) (*Canis* ab O-Miozän, ältester Nachweis im Hemphillian Mexikos)
- Südamerikanische Caniden: drei Gatt.: *Chrysocyon* (Mähnenwolf), *Dusicyon* („Fuchs“), *Speothos* (Waldhund)
- Löffelhunde (*Otocyon*): einzige ausschließlich insektivore Caniden
- Marderhund (*Nyctereutes*)

F Ursidae (Bären, Pandas); drei Arten nachtaktiv (Lippen-, Katzen-, Malaienbär), Eisbär semiaquatisch. Ab Priabonian (O-Eozän).

- Braunbären, Eisbär, Schwarzbär; Lippenbär = *Melurus*
- Großer Panda, Katzenbär

F Procyonidae (Kleinbären): Waschbären (*Procyon*), Wickelbär (*Potos*), Makibär (*Bassaricyon*), Nasenbären (*Nasuella*). Ab U-Oligozän.

F Mustelidae (Marder): größte Artenzahl innerhalb der Carnivora: Wiesel, Otter, Stinktiere, Dachse, Nerze, Vielfraß; ab U-Miozän. Vier Unterfamilien:

- UF Mustelinae (Wiesel, Vielfraße, Marder; ausschließlich carnivor)
- UF Melinae (Dachse; teils insektivor, teils carnivor)
- UF Mephitinae (Stinktiere; stark insektivor) (neuweltlich)
- UF Lutrinae (Otter; fisch- und weichtierfressend)

(+) F Amphicyonidae (Bärenhunde): Priabonian bis ob. Miozän von EU, NA, AS, AF

UO Feliformia: mit Ausnahme des semiaquatischen Sumpffichneumons *Atilax paludinosus* ausschließlich Landbewohner.

F „Viverridae“ (Schleichkatzen): ab Priabonian (Mindat: U-Eozän)

- UF Paradoxurinae (Palmenroller): Südostasien, baumlebend, fruchtfressend
- UF Cryptoproctinae (Frettkatzen): nur Madagaskar (Fossa, Falanouk, Fanaloka)
(naA außerhalb der Viverridae zu stellen, s.u.: Eupleridae)
- UF Viverrinae (Echte Zibetkatzen, u.a. Ginsterkatze *Genetta* auch in Südeuropa;
Viverra, *Viverricula*)
- UF Hemigalinae (Bänder-Zivetten = Bänderroller): nur Südostasien

F Nandiniidae (Pardelroller): 1 Art (Pardelroller, *Nandinia*) in den Regenwäldern Afrikas; früher

zu den Viverridae gestellt, nach molekularen Daten eigene Familie. Ab U-Miozän (AF).

F Herpestidae (Mangusten): Südafrika bis Mittlerer Osten, Südasien bis Zentralchina; als „Rattenfänger“ auf zahlreichen Inseln ausgesetzt. Mangusten, Ichneumons, Mungo, Erdmännchen. Länge 25 – 60 cm (Kopf-Rumpf-Länge). Ab U-Oligozän (EU, AS, AF).

F Eupleridae (Madagassische Raubtiere): UF Galidiinae (Madagaskar-Mangusten, z.B. Ringelschwanzmungo, Breitstreifenmungos, Schmalstreifenmungo; Schlichtmungo), UF Euplerinae (Fossa, Falanuk, Fanaloka sowie die ausgestorbene Riesenfossa *Cryptoprocta spelea*). 2010 wurde eine neue Art der Eupleridae (*Salanoia durrelli*, 800 g, verwandt mit Schlichtmungo *S. concolor*) beschrieben, die allerdings 1984 erstmals gesichtet worden war. Erste neue Raubtierart seit 24 Jahren. Es wird auch diskutiert, ob es sich bei *C. spelea* (17 – 20 kg) überhaupt um eine eigene Art neben der rezenten Fossa (*C. ferox*) handelt. Es gibt anekdotische Berichte, dass auch heutzutage noch große Fossas gesichtet werden.

F Hyaenidae (incl. Erdwolf); fossil in Nordamerika, Europa, Asien, Afrika; heute 3 Gattungen mit vier Arten (*Crocuta*, *Hyaena*; *Proteles* = Erdwolf, nachtaktiver Termitenfresser). Ab U-Miozän.

F Felidae (Löwen, Tiger, Katzen); nur 1 Art frisst neben Fleisch auch Früchte (Flachkopfkatze *Felis planiceps*); alle Arten sind grundsätzlich fähig, auf Bäume zu klettern. Tiger mit 3 m Länge (einschl. Schwanz) größte rez. Großkatze. Felidae ab U-Oligozän.

UF Gepard: einziger echter Verfolgungsjäger unter den Felidae; bis 95, naA 105 km/h im Kurzbereich (100 m) (zum Vergleich: Olympiateilnehmer: 48 km/h)

UF Pantherinae (Großkatzen) (*Panthera*, *Neofelis*)

UF Felinae (Kleinkatzen) (ab O-Miozän / 9 MA)

Ausgestorbene Familien der Landraubtiere (Fissipedia) außerhalb der Kronengruppe (Stamm-Carnivora):

(+) Miacidae: Thanet bis Priabonian (EU, NA, AS, arboreal)

(+) Didymictidae: Thanet bis Lutet (NA, arboreal)

(+) Viverridae: Thanet bis Priabonian (EU, NA, terrestr.)

Wasserraubtiere - Pinnipedia

UO Pinnipedia (insgesamt 33 Arten), nur marin:

F Otariidae (Seelöwen und Seebären, 14 Arten): ab U-Miozän

Seelöwen: 5 Arten; noch immer Bewohner nur der Pazifikküste (sie entstanden vor ca. 23 MA im Nordpazifik und blieben bisher auf die Pazifikküsten beschränkt)

Seebären: 2 Gattungen, 9 Arten

F Odobenidae (Walroß): entstand im ob. Oligozän im Pazifik, wanderte vor 7-8 MA in den Atlantik ein; 3 m lang, 1200 kg schwer; Hauer bis 1 m lang. 1 Art. NaA ab U-Oligozän (BRI).

F Phocidae (Robben, 18 Arten): entstanden in Randgebieten des Nordatlantik; nördliche Phociden mit 4 Gattungen und 10 Arten (bis hinauf zum Nordpol); südliche Phociden werden größer (bis 3 m lang), 6 Gattungen, aber nicht ausschließlich auf Südhemisphäre beschränkt (z.B. auch im Mittelmeer: Mittelmeer-Mönchsrobbe). Zu den südlichen Phociden gehören auch: See-Elefanten (bis 5 m), Seeleopard (1 Art).

F Phocidae ab M-Miozän.

Ausgestorbene Familie der Plannipedia:

(+) Enaliarctidae: Chattium bis U-Miozän (NA, marin)

Hinweis: Untersuchungen an modernen Canidae hatten angedeutet, dass ein Zusammenhang zwischen Enzephalisation und sozialem Leben bei Carnivoren besteht. Untersuchungen unter Einschluss aller rezenten Gruppen von Carnivoren sowie 125 fossiler Taxa konnten dies aber nicht bestätigen (PNAS 106, 9345).

Nagetiere (Rodentia): Nachweis ab O-Paläozän, zunächst nur Stammgruppenvertreter aus der Nähe der **UO Hörnchenartige** (Sciuromorpha lt. BENTON aber erst ab U-Eozän). Die Nager übernehmen die Nische der Multituberculata. Sie sind das ganze Tertiär über sehr erfolgreich; heute 1841 Arten aus 420 Gattungen und 29 Fam. (incl. Hystricomorpha), 40 % alle rez. Säuger. Sie waren zunächst in Asien vertreten und wanderten vor 56,3 MA in Nordamerika ein.

Als primitivster echter Rodentia gilt seit 1994 *Tribosphenomys minutus* aus den Paläozän-Eozän-Grenzschichten der Mongolei; er beweist die Monophylie der Gliromorpha und Rodentia und spricht dafür, daß die Nager in Asien entstanden. Ältester Rodentia ist *Acritoparamys* aus dem ob. Paläozän. Die Eurymylyden (Thanet bis Priabonian, Asien; z.B. *Eurymylus*, O-Pal.) gelten als letzte gemeinsame Vorfahren von Rodentia und Lagomorpha.

Die **Hörnchenartigen (UO Nonpentalo-phodonta)** erreichen bereits im Eozän ihr Maximum und gehen danach kontinuierlich zurück bis auf die rez. kleinen Restbestände; enorme Gattungsvielfalt im Eozän. Im O-Paläozän sind die Hörnchenverwandten zunächst mit der Ofam. **Aplodontoidea** vertreten (rez. 1 Gatt., Bergbiber = Stummelschwanzhörnchen *Aplodontia*, Nordamerika); hierzu gehört auch *Paramys* (O-Pal. bis U-Eozän), die als Stammform der verschiedenen Gruppen der Hörnchenverwandten gilt, die im Laufe des Eozäns erscheinen. *Birbalomys* ist eine weitere Stammform aus dem U-Eozän. Die Paramyiden ähnelten äußerlich heutigen Hörnchenartigen, unterschieden sich aber in Schädelbau und Kaumuskulatur.

Im Jahr 2010 wurde von 57 MA alten echten Nagerfossilien aus Paris berichtet (daneben wurden Reste eines Miaciden gefunden). Sie belegen, dass moderne Nager vor 57 MA gleichzeitig in Nordamerika und Europa (über eine „grüne Brücke“ über Grönland miteinander verbunden) erschienen, noch bevor vor 56 MA ebenfalls nahezu gleichzeitig Huftiere und Primaten in beiden Kontinenten nachweisbar werden. Das **Erscheinen der Nager vor 57 MA** ging der starken Erwärmung im spätesten Paläozän offenbar voraus (wobei neuere Daten aber darauf deuten, dass es bereits einen früheren Erwärmungs-Schub – vor der PEG – gegeben hat; s. PEG), während das Erscheinen der anderen Tiergruppen vor 56 MA gesichert in eine ausgeprägte Wärmephase fällt. Mit diesen Funden wird auch fraglich, ob die modernen Nager in Asien entstanden, denn das allererste Fossil eines echten Nagers stammt aus Wyoming (57 MA) (Sci. 330, 583).

THENIUS nennt eine UO Protrogomorpha (O-Paläozän bis rez.), die die Stammformen der Nagetieren (*Paramys*) und die Ofam. Aplodontoidea umfaßt; rez. nur durch Bergbiber vertreten. Das Stummelschwanzhörnchen (Bergbiber) ist danach der letzte Vertreter der Protrogomorpha. Die F Aplodontidae war im Tertiär artenreich in Nordamerika und Eurasien vertreten.

Kladogramm:

1. Abzweigung der Lagomorpha + Mimotonidae
 2. Abzweigung der "Eurymylidae" (*Eurymylus*, *Matutinia*, *Rhombomylus*, *Heomys*): nächste Verwandte der Rodentia (Thanet bis Priabonian, Asien)
- ab jetzt: RODENTIA
3. *Tribosphenomys* als Schwestergruppe aller anderen Rodentia (Paläozän-Eozän-Grenze, Mongolei)
 4. Abzweig Cocomyidae (U-Eozän bis Bartonian, Asien)
 5. Paramyinae
 6. alle anderen Rodentia

Gliederung der Nagetiere in U-Ordnungen nach THENIUS:

1. Protrogomorpha: ab O-Paläozän (rez: Bergbiber, 1 Gatt.)
2. ++ Theridomorpha (Eozän, Oligozän)
3. Myomorpha (Mäuseartige): ab O-Eozän (naA ab Lutet)
4. Glirimorpha (Schläferartige): ab O-Eozän (naA ab U-Eozän)
5. Castorimorpha (Biberartige): ab ?O-Eozän, U-Oligozän (naA ab O-Eozän)
6. Sciuromorpha (Hörnchen): ab ?O-Eozän, U-Oligozän (BENTON: ab U-Eozän)
7. Anomaluroomorpha (Kammfinger, Gundiartige): ab Oligozän (naA ab U-Olig.)
8. Hystricomorpha - incl. Caviomorpha -, Stachelschweinartige iwS.

Merkmale der Rodentia: im Ober- und Unterkiefer je ein Paar tief verwurzelte, ständig nachwachsende Schneidezähne. Querschnitt dreieckig; nur die Vorderfläche der Schneidezähne schmelzüberzogen, damit sich das Dentin dahinter schneller abnutzt, wodurch eine scharfe Schmelzklinge erzeugt wird. Der 2. und 3. Schneidezahn und der Eckzahn fehlen (stattdessen große Lücke: Diastema); dahinter folgen meist ein Prämolare und drei Molaren. Viele Arten mit hypsodonten oder hypselodonten (dauerwachsenden) Molaren. Kieferbewegung überwiegend propalinal, d.h. Unterkiefer wird zum Nagen nach vorn gezogen. Je nach Anordnung der Portionen des M. masseters unterscheidet man vier Typen:

--- protrogomorph: mittlere und tiefe Masseterportion setzen am Jochbogen an (ursprüngliche Situation)

--- hystricomorph: tiefe Portion tritt durch das Foramen infraorbitale und ist vor dem Auge und an der Schnauzenseite angeheftet (z.B. Stachelschweine)

--- sciuromorph: mittlere Portion setzt vor dem Auge an (z.B. Hörnchen)

--- myomorph: mittlere Portion setzt wie bei den Sciuromorphen vor dem Auge an; der tiefe Teil zieht durch das Foramen infraorbitale

Nur die myomorphe Situation bildet ein Monophylum, die anderen Typen scheinen mehrfach unabhängig voneinander entstanden zu sein (BENTON).

Ordnung Rodentia (Nagetiere) rezent:

29 Familien, 420 Gattungen, 1841 Arten. Weltweit verbreitet, einschl. Ostgrönland; fehlen nur in der Antarktis. > 40 % aller Säugerarten. Kaumaschinen mit zwei prominenten Schneidezähnen, massiven Masseter-Muskeln; keine Eckzähne; große Lücke zwischen Schneidezähnen und Seitenzähnen.

Kleinste Art: Zwergspringmaus, 3,6 – 4,7 cm Kopf-Rumpf-Länge (Schwanz 7,2 – 9,4 cm);

größte Art: Wasserschein *Hydrochoerus hydrochoerus*, Kopf-Rumpf-Länge 106 – 134 cm, 35 – 64 kg.

1. Hörnchenähnliche Nagetiere (Sciuromorpha): 7 Familien; Synapomorphie ist die sciuromorphe Kiefermuskulatur; weltweit verbreitet mit Ausnahme Australiens, Polynesien, südliches Südamerika, Sahara, arabische Wüsten. Sciuromorpha ab U-Eozän.

Fam. Aplodontidae (Stummelschwanzhörnchen), 1 Art, Nordamerika, primitivstes rezentes

Nagetier. Ab Lutet, nur NA.

Fam. Castoridae (Biber) (Nordamerika, Europa) (bis 66 kg). Ab Priabonian (EU, NA, AS).

Fam. Sciuridae (Hörnchen) (incl. Flughörnchen, Murmeltiere, Präriehunde; alle Kontinente außer Australien). Ab Lutet (Mindat).

Fam. Geomyidae (Taschenratten) (Nord- und Zentralamerika), ab Lutet.

Fam. Heteromyidae (Taschenmäuse) (Nordamerika bis nördliches Südamerika, incl. Känguruhratten und -mäuse)

Fam. Anomaluridae (Dornschwanzbilche) (afrikanische Regenwälder, bis auf eine Art hervorragende Gleiter). Ab Ypres (AF).

Fam. Pedetidae (Springhasen) (Trockensavannen, Halbwüsten des südlichen und östlichen Afrika), 1 Art. Ab U-Miozän (fossil EU, AS, AF).

Erloschene Familien:

Reithropamyidae: Ypres bis Priabonian (NA)

Eutypomidae: Ypres bis Chattium (NA)

Theridomyidae: Lutet bis Chattium (EU, AF)

2. Mäuseähnliche Nagetiere (Myomorpha), ca. ¼ aller Säugerarten; weltweit außer Antarktis; größte Art ist die afrikanische Mähnenratte *Lophiomyys inhausii* (2,5 kg).

Fam. Muridae (> 1000 Arten; nur 59 Arten der Myomorpha gehören zu anderen Familien); Ratten, Mäuse, Rennmäuse u.a.; ab Lutet. Unterfamilien:

UF Hesperomyinae (neuweltlich) und UF Murinae (altweltlich) entwickelten sich unabhängig voneinander, besetzten aber die gleichen Nischen auf beiden Kontinentalmassen; die australischen Schwimmratten (UF Hydromyinae) sind eng mit den Murinae verwandt. Alle drei Gruppen stammen aus dem frühen Oligozän; als hamsterähnliche Tiere bewohnten sie Nordamerika, Europa und Asien. Über die pliozäne Landbrücke wanderten dann die Hesperomyinae in Südamerika ein. Für die Murinae war Südostasien, das sie im Miozän erreicht hatten, ein wichtiges Entwicklungszentrum; von hier aus verbreiteten sie sich nach Afrika und Australien.

Da in Südamerika Insectivora und Lagomorpha in den meisten Gebieten fehlten, kam es hier zu einer gewaltigen Radiation in viele verschiedene, andernorts von den o.g. Ordnungen besetzte ökologische Nischen (nur 46 der 359 rezenten Arten der Hesperomyinae leben in Nordamerika, der Rest in Zentral- und Südamerika); in Südamerika entwickelten sich insektenfressende, grabende Mäuse, kletternde baumlebende Ratten, fischfressende Ratten, mollusken- und fischfressende Wassermäuse usw.

Die Murinae lassen sich in zwei große Gruppen (afrikanisch und indo-australisch) aufteilen, nur eine Gattung (*Mus*) kommt in beiden Gebieten vor. Die Hausratte stammt aus Hinterindien, die Wanderratte aus dem gemäßigten Asien und die Hausmaus aus dem Südosten der ehemaligen Sowjetunion. Die Gescheckte Riesenborkenratte (Philippinen) wird 40 cm lang. Insgesamt umfasst die UF Murinae 135 Gattungen mit 656 Arten; sie stellt die größte UF innerhalb der Säugetiere.

Die UF Murinae entstand wohl im M-Miozän; ältester Nachweis ist *Antemus* aus Südasien (14 MA); die moderne Zahn Anatomie entstand mit *Progonomys* vor 12,4 MA ebenfalls in Südasien. *Progonomys* ist das erste Taxon der Murinae, das sich über Südasien ausbreitete: es erreichte vor 11 MA Europa und Afrika; erste Nachweise in Osteuropa zwischen 11 und 10 MA. Spanien und Frankreich waren vor 9,97 MA erreicht worden, Nordafrika schon

vor 10,8 MA. Die ersten Mitglieder dieser Gattung waren offenbar generalistische Omnivoren (mit Schwerpunkt auf Pflanzennahrung); als es vor 10,5 MA trockener wurde (Abnahme von Bäumen und Büschen, C3-Vegetation; Zunahme C4-Vegetation), spezialisierten sie sich auf Herbivorie mit abrasiveren, faserreicheren Pflanzen. Vor 7,4 MA starb *Progonomys* aus. Die Ausbreitung von *Progonomys* von Pakistan nach Westen dürfte durch eine massive Absenkung des Meeresspiegels an der Grenze zwischen dem M- und O-Miozän vor 11,6 MA ermöglicht worden sein, verursacht durch die Entstehung des ostantarktischen Eisschildes (Sci. Rep. 9: 11874).

UF Microtinae (Wühlmäuse und Lemminge), 121 Arten, bis 1,4 kg (Bisamratte); nördliche gemäßigte Zonen

UF Nesomyinae (11 Arten, 9 Gattungen, auf Madagaskar beschränkt); besiedelten viele freie ökologische Nischen als riesige grabende Ratten, Baumkletterer usw.; nach neuen molekularen Studien sind aber zwei Nagerarten auf dem afrikanischen Festland näher mit madagassischen Nesomyinen verwandt als einzelne Nesomyinen untereinander; insgesamt ergab sich, dass die madagassischen Nager auf eine einzige Gründerpopulation zurückgehen, die aus Indien kam, und die beiden festländisch-afrikanischen Taxa, die kladistisch innerhalb der madagassischen Taxa stehen, sind dann offenbar von Madagaskar nach Afrika gedriftet, also im Sinne einer Linie Indien – Radiation in Madagaskar – zwei Arten weiter nach Afrika (die Strömungen im Indischen Ozean erleichtern ein Verdriften nach Westen; außerdem lag Indien damals näher zu Madagaskar als heute) (DAWKINS S. 142).

UF Lophiomyinae (1 Art; Nordostafrika; Mähnenratte)

39 afrikanische Myomorpha-Arten gehören nicht zu den o.g. Unterfamilien, darunter:
Sumpfmaus, Riesenhamsterratten (*Cricetomys*, 1,2 kg), Klettermäuse, Sumpfratten (*Otomys*)

22 Arten vegetarischer, unterirdischer Muridae in Osteuropa, Afrika, Asien:

UF Spalacinae (8 Arten, Blindmäuse, unterirdische Vegetarier; keine äußeren Ohren, kein Schwanz, Augen permanent unter der Haut liegend)

UF Myospalacinae (Blindmulle) (äußere Ohren, Schwanz vorhanden; Augen sehr klein)

UF Rhizomyinae (Wurzelratten): ostafrikanische Sandgräber, asiatische Bambusratten

Wüstenbewohner:

UF Cricetinae (Hamster); Asien, Afrika, eingeschränkt in Europa

UF Gerbillinae (Rennmäuse); Asien, Afrika

F Dipodidae (Springmäuse), 11 Gattungen, 30 Arten, Wüstenbewohner Asiens und Afrikas, stark verlängerte Hinterbeine. Ab Lutet (EU, AS, AF).

F Gliridae (syn. Myoxidae; Bilche): Westeuropa, Afrika, Asien bis Arabien und Japan (einschl. Siebenschläfer, Haselmaus). Ab Ypres. Aus kladistischer Sicht (s.u.) in die Sciuromorpha zu stellen.

F Seleviniidae (Salzkrautbilche): ab Pliozän (EU)

F Zapodidae: Hüpfmäuse (Nordamerika, Europa) und Streifen-Hüpfmäuse (Zentralasien) mit langen Schwänzen und langen Hinterbeinen: ab Lutet oder Bartonian (Mindat)

Erloschene Familien der Myomorpha:

(+) Eomyidae: Lutet bis U-Pleistozän (EU, NA, AF)

- (+) Simimyidae: Lutet bis Priabonian (NA)
(+) Florentiamyidae: U-Oligozän bis O-Miozän (NA)

3. Stachelschweinverwandte (Hystricomorpha), 17 Familien mit insgesamt geringer Artenzahl (vier Familien mit nur einer Art) als Folge einer starken Auseinanderentwicklung, nachdem sie im späten Eozän oder frühen Oligozän von der Nordhemisphäre kommend Südamerika besiedelten; nach Etablierung der pliozänen Landbrücke zwischen Süd- und Nordamerika wanderte nur ein einziger Caviomorpher, das amerikanische Stachelschwein, erfolgreich nach Nordamerika ein.

a) neuweltliche Familien (Caviomorpha, Meerschweinchenartige):

- F Erethizontidae (amerikanische Stachelschweine): Argentinien bis Kanada und Alaska. Z.T. baumlebend. Ab Chattium.
F Caviidae (Meerschweinchen): Südamerika. Ab M-Miozän.
F Hydrochoeridae (Wasserschweine): rezent eine Art, erst seit dem Pliozän nachweisbar, größtes lebendes Nagetier (bis 66 kg), fossile Vertreter sind aber allesamt noch größer. Semiaquatisch. Laut BRI ab M-Miozän.
F Dinomyidae (Pakaranas), ab U-Miozän
F Myocastoridae (Nutria = Biberratten): Südamerika, 10 kg, noch stärker aquatisch als das Wasserschwein, gräbt Gänge in Uferbänke. Ab O-Miozän (Mindat).
F Chinchillidae (Chinchillas, Viscachas), grasfressend (*Lagostomus*, *Lagidium*), ab M-Miozän
F Dasyproctidae (= Agoutidae; Agutis, Pakas): waldbewohnend, bis 2 kg, leben von heruntergefallenen Früchten. Ab Chattium.
F Capromyidae (Baum- und Ferkelratten), 13 Arten, bis 7 kg, auf Westindische Inseln beschränkt, baumlebend, aber mit unterirdischen Bauten. Ab M-Miozän.
F Ctenomyidae (Kammratten): grabend, Augen und Ohren klein, große Grabkrallen. Ab U-Miozän (Mindat).
F Abrocomidae (Chinchillaratten): ab O-Miozän
F Octodontidae (Degus = Trugratten), bis 5000 m über NN, grabend, ab Chattium
F Echimyidae (Stachelratten), 55 Arten mittelgroßer Pflanzenfresser, bestachelt, baumlebend. Ab Chattium (syn. Echymyidae).

erloschen:

- (+) Eocardiidae: Chattium bis O-Miozän
(+) Neopiblemidae: U-Miozän bis Pliozän
(+) Heptaxodontidae: Pliozän bis Pleist. (SA, Karibik)

b) altweltliche Familien (Hystricoidea – Stachelschweinartige)

- F Hystricidae (Altwelt-Stachelschweine): Afrika, Südeuropa, südliches Asien, Java, Borneo. Bis 24 kg (*Hystrix*); in diese Familie gehören auch die drei langschwänzigen Arten (Quastenstachler, Pinselstachler). Ab O-Miozän (EU, AS, AF)
F Ctenodactylidae (Gundis = Kammfinger): kleine Nager Nord- und Nordostafrikas. Ab U-Oligozän (AS, AF)
F Thryonomyidae (Rohrratten): Afrika; bis 9 kg, größte Art semiaquatisch. Ab Priabonian (AS, AF)
F Petromyidae (Afrikanische Felsenratten). Ab Pleistozän (AF)
F Bathyergidae (Sandgräber, mole-rat), 9 Arten, Afrika; maulwurfartige Lebensweise und Aussehen, aber Vegetarier, komplexe Bauten, keine äußeren Ohren (aber sehr gutes Gehör), kleine Augen ohne optische Funktion (nehmen Luftströmungen im Bau wahr), fast permanent unter der Erde lebend. Ab Chattium (AF).

erloschene Familien der altweltlichen Hystricomorpha:

- (+) Bathyergoididae: U-Miozän (AF)
- (+) Phiomysidae: Priabonian bis M-Miozän (AF)
- (+) Myophiomysidae: Priabonian bis U-Miozän (AF)
- (+) Diamantomyidae: Priabonian bis U-Miozän (AF)
- (+) Kenyamyidae: U-Miozän (AF)

Erloschene basale Familien der Rodentia:

- (+) Ischyromyidae: Thanet bis U-Miozän (EU, NA, AS)
- (+) Cylindrodontidae: Ypres bis U-Miozän (NA, AS)
- (+) Tsaganomyidae: U-Oligozän bis O-Oligozän (AS)
- (+) Sciuravidae: Ypres bis U-Oligozän (NA)
- (+) Cocomyidae: Ypres bis Bartonian (AS)
- (+) Distylomyidae: Chattium bis M-Miozän (AS)*
- (+) Yuomyidae: Ypres bis U-Oligozän (AS)*
- (+) Chapattimyidae: Ypres bis U-Miozän (EU, AS)*

* in der Nähe der Myomorpha stehend

Kladogramm der GLIRES nach DAWKINS:

- Außengruppe: Primaten, Scandentia + Dermoptera (zusammen: ARCHONTA)*
- Lagomorpha (= Leporidae + Ochotonidae)
- ab jetzt: RODENTIA
 - Dipodidae=Springmäuse + Muridae=echte Mäuse (MYOMORPHA)
 - ab jetzt: SCIUROMORPHA
 - Castoridae + [Geomyidae = Taschenratten + Heteromyidae = Taschenmäuse]
 - Pedetidae=Springhasen + Anomaluridae=Dornschwanzbilche
 - Gliridae=Bilche + [Aplodontidae=Stummelschwanzhörnchen + Sciuridae=Hörnchen]
 - ab jetzt: CAVIOMORPHA
 - altweltlich:
 - Ctenodactylidae=Gundis=Kammfinger
 - Hystricidae=Altwelt-Stachelschweine
 - Phiomorpha (afrikanisch: Rohrratten, Felsenratten, Sandgräber)
 - neuweltlich:
 - Caviomorpha

* Archonta gekennzeichnet durch: eine Besonderheit in der Ohrregion des Schädels sowie hängender Penis, von einem zurückgebildeten Präputium zwischen Hodensack und Abdomen getragen (BENTON)

prim-prim palä

Primaten (rez. 200 Arten): ab unterstem Paläozän (65 MA; unteres Puercan: *Purgatorius coracis*, 10 cm)

Purgatorius gehört zur Familie der Paromomyidae (s.u.), die z.B. nach PALMER (1999) nicht den Primaten i.e.S., wohl aber zu den Primatomorpha zählt (sehr umstritten; s.u.).

Paromomyidae laut BRI: Maastricht bis Priabonian; EU, NA; arboreal. Der angebliche Nachweis von *Purgatorius* in der obersten Kreide beruht aber nur auf einem einzigen Zahn, der aus paläozänen Ablagerungen ausgewaschen worden sein könnte (dann sind die Paromomyidae auf den Zeitraum „Dan bis Priabonian“ zu reduzieren).

In neueren Arbeiten wird *Purgatorius* wieder zu den Primaten:Plesiadapiformes gestellt (s. z.B. J.Pal. 85: 537).

Neue, ebenfalls 65 MA Funde von *Purgatorius* bestätigten im Jahr 2015 den Status als ältester Primat; erstmals war postkraniales Material gefunden worden (Tarsalknochen); das Taxon war zuvor nur von Zähnen (primitiver als diejenigen aller anderen Primaten) und Kieferbruchstücken bekannt. Die Tarsalknochen belegen bereits eine arboreale Lebensweise und deuten darauf, dass diese eine Schlüsselrolle in der frühen Evolution der Primaten spielte. Astragali und Calcanei belegen die Zugehörigkeit zu den Plesiadapiformes (PNAS 112: 1487).

Im mittl. Paläozän weitere vermeintliche Primaten i.w.S. (bzw. Primatomorpha), z.B. *Plesiadapis* (O-Pal. bis U-Eozän) und der Plesiadapide *Pronothodectes* (ob. Torrejonian, M-Pal., Kanada), wobei die Stellung der **Plesiadapiformes** ("archaische Primaten") strittig ist. Von den vier Plesiadapiformes-Familien Plesiadapidae*, Picrodontidae* [*Picrodus*: ob. U- bis ob. O-Paläozän Nordamerikas; stammen wohl von purgatoriiden Plesiadapiformen des frühesten Paläozäns ab; J. Palaeont. 79, 635], Saxonellidae, Paromomyidae weist die letztere eine Handanatomie (verlängerter Mittelfinger) auf, die auf das Vorhandensein von Flughäuten deutet und zusammen mit anderen Merkmalen einen Zusammenhang mit den Dermoptera (Riesengleiter) wahrscheinlich macht. Offen ist noch, ob die Plesiadapiformes in toto eine Schwestergruppe der Dermoptera darstellen, die gemeinsame Stammgruppe von Primaten und Dermoptera, oder eine heterogene, artifizielle taxonomische Einheit repräsentieren, bei der die Plesiadapidae den Primaten, die Paromomyidae den Dermoptera zuzuordnen wären.

Plesiadapiformes im modernen Sinne (s. Natwiss. 95, 927) erschienen im U-Paläozän und waren im Paläozän und frühen Eozän in Nordamerika, Europa und Asien weit verbreitet; bisher ca. 120 Arten bekannt, meist von der Größe von Spitzmäusen oder größer, überwiegend adaptiert an Klettern in den Bäumen und Festklammern an terminalen Ästen; Euprimaten erschienen dagegen erst im allerfrühesten Eozän nahezu zeitgleich in Asien, Europa und Nordamerika.

Im Torrejonian (dem zweiten Stadium der North American Land Mammal Ages des Paläozän, 63,3 – 60,2 MA; voraus ging das Puercan; das Torrejonian überschneidet sich mit Selandian und Thanetian) kam es zu einer starken Diversifizierung der Familien der Plesiadapiformes in Nordamerika (J Hum Evol. 63: 805).

*Plesiadapidae: Torrejonian bis Ypres (EU, NA), arboreal:

Plesiadapis (Torrejonian bis U-Eozän Nordamerikas und Europas, 80 cm), hörnchenähnlicher Körperbau, bekrallte Hände und Füße, wohl baum- und bodenlebend, Kopf primatenähnlich, Gebiss aber nager-artig (vorn lange Schneidezähne, zwischen diesen und den Backenzähnen breite Lücke). Große Augen noch seitwärts gerichtet! Schnauze lang.

Picrodontidae: Thanet (u.a. *Picrodus*, Torrejonian, NA)

Palaechthonidae: *Torrejonia*, *Palaechthon* (Torrejonian, Nordamerika).

Microsyopidae: Thanet bis Bartonian (NA), z.B. *Plesiolestes*, u.a. im Torrejonian

Neuerdings werden die Plesiadapiformes in toto oder zumindest Untergruppen von ihnen aber wieder als Schwestergruppe der Primaten favorisiert. Waren bis etwa zum Jahr 2000 nur etwa 6

unvollständige paläozäne Plesiadapiformes-Skelette beschrieben worden, so wurden jetzt 6 fast komplette, außergewöhnlich gut erhaltene Skelette aus 56 MA alten Schichten Wyomings bekannt, die vier der 13 Familien der Plesiadapiformes repräsentieren und belegen, dass sich die Plesiadapiformes bereits in einer Weise diversifizierten, wie es auch für die späteren Primaten typisch ist. Die 4 Arten aus Wyoming sind (Sci. 295, 613):

- a) *Carpolestes simpsoni*, voll ans Baumleben angepasst, 100 g; konnte sich auf großen vertikalen Ästen fortbewegen und kleinere Äste mit Händen und Füßen umfassen; ein spezieller Nagel an der großen Zehe deutet auf fortgeschrittene taktile und greifende Fähigkeiten; erster Hinweis auf ein Greifen mit einer opponierbaren großen Zehe bei einem paläozänen Primaten! Die Anatomie des Fußgelenks deutet auf große Beweglichkeit; *Carpolestes* war kein Hüpfertier und mit Sicherheit auch kein Gleitflieger (keine schlanken Beine, relativ kurze Finger), während nicht ausgeschlossen werden kann, dass andere Plesiadapiformes tatsächlich Gleitflieger gewesen sein könnten.
- b) *Ignacius*: 400 g, biegsamer Rücken, konnte sowohl am Boden wie auf Bäumen leben; den Zähnen zufolge ernährte er sich von Früchten und Insekten. Wahrscheinlich hüpfende Gangart, kein Gleitflieger.
- c) *Plesiadapis cookei*: überwiegend baumlebend (im Gegensatz zu den europäischen Verwandten, die eher bodenbewohnend waren); ca. 4 kg; eher langsamer, bedächtiger Baumkletterer.
- d) Micromomyidae: ca. 20 g, hochgradig arboreale Lebensweise, könnte in den Ästen gehangen haben.

Besondere Bedeutung kommt dem nahezu kompletten Skelett eines knapp 56 MA alten *Carpolestes simpsoni* (Clarkforkian Age, 55,7 – 55,4 MA) zu, da es Aussagen zur Reihenfolge der Entstehung von Euprimatenmerkmalen ermöglicht (Fam. Carpolestidae, unteres bis oberstes Paläozän; lt. BRI Thanet; zu den Plesiadapiformes zu stellen; die Carpolestiden erschienen zuerst in Nordamerika, später auch in Asien). Carpolestiden sind klein; Bezahnung geeignet für das Fressen von Nüssen, Samen, Invertebraten, Früchten. Aufgrund bestimmter Ähnlichkeiten zwischen den Molaren der Carpolestiden und fossilen Tarsioiden wurden die Carpolestiden von manchen Autoren bereits zu den Euprimaten gezählt (BRI gibt wohl deshalb die Omomyidae schon ab Dan an; bis Priabonian).

Definierende Merkmale von Euprimaten: Greifhände, Füße mit opponierbarem Daumen, große Zehen; Nägel (anstelle von Klauen an den Fingern), konvergierende Augenhöhlen (Augen blicken nach vorn), großes Gehirn. Frühe Primaten wie Adapiden und Omomyiden zeigen außerdem Anpassungen an springende Lebensweise.

Bisher war umstritten, wie und in welcher Reihenfolge diese Merkmale entstanden. *Carpolestes* zeigt nun ein Mosaik primitiver plesiadapiformer Merkmale und Euprimatenmerkmale: euprimatenartiger Greiffuß mit opponierbarer großer Zehe; Nägel an der großen Zehe, aber noch Klauen an den anderen Zehen; lange Finger; primitive Merkmale: Augenhöhlen noch nicht konvergent, sondern divergent und klein (wie *Plesiadapis*); keine Anpassungen ans Springen. Dieses Merkmalmosaik spricht dafür, dass *Carpolestes* sich in den terminalen Ästen von Bäumen bewegte. Dass sich die Greifhände und Nägel vor den Veränderungen des optischen Apparates entwickelten, spricht zugunsten von Hypothesen, dass die Greifhände zunächst entstanden, um Früchte von Angiospermen auf terminalen Ästen zu pflücken, während sich die Konvergenz der Orbitae und der nach vorn gerichtete Blick erst später entwickelten, um visuell gesteuert auch Insekten zu jagen.

Plesiadapis war vermutlich auch in der Lage, mit den Füßen zu greifen, hatte aber noch keine opponierbare große Zehe. Andere Plesiadapiformes tragen noch Klauen an allen Fingern. *Carpolestes* repräsentiert mit seiner Kombination aus Nägeln und Klauen das Übergangsstadium zu den Euprimaten. Man geht daher insgesamt davon aus, dass die frühesten Euarchonta

wahrscheinlich in den Bäumen lebten und eine primitive Form von Greiffüßen entwickelten wie heute bei *Ptilocercus* (Scandentia, Tupaiidae) mit Klauen an allen Fingern und ohne opponierbare Großzehe. Auch das Greifen mit den Händen ist offenbar keine Neuentwicklung der Euprimaten, sondern schon im gemeinsamen Vorfahren der (Euprimaten + Plesiadapiformes) vorhanden.

Carpolestes stellt dann bereits ein weiteres Entwicklungsstadium in Richtung auf die Euprimaten dar; die Konvergenz der Orbitae und Skelettadaptationens ans Springen entstanden aber erst bei den Euprimaten. Die Greiffähigkeiten von *Carpolestes* entsprechen etwa denen des rez. Fahnenchwanzhörnchen (Scandentia: Tupaiidae: *Ptilocercus*) und baumlebenden Beuteltieren. Kladistisch stellen die Carpolestiden die Schwestergruppe der Euprimaten; die ersten echten Euprimaten erschienen dann um die P-E-Grenze herum vor ca. 55 MA in Nordamerika, Asien und Europa. Die Entwicklung der euprimatenartigen Eigenschaften im ob. Paläozän könnte die Folge von Florenveränderungen sein: sie erfolgte parallel zu einer massiven Radiation von Angiospermen auf der Nordhalbkugel, die zu einer größeren Diversität an Früchten, Blüten, Blattknospen usw. führte; umso attraktiver wurde es, terminale Äste zu erklettern, um an diese Nahrungsquellen heranzukommen. Gleichzeitig wanderten die ersten Nagetiere (als Konkurrenten) von Asien nach Nordamerika ein. Allerdings ist noch offen, ob *C. simpsoni* und die Euprimaten die spezialisierten Greiffüße von einem gemeinsamen Vorfahren ererbten (wie die kladistische Analyse postkranialer Daten aber andeutet), oder ob es sich nur um eine konvergente Entwicklung handelt (Sci. 298, 1606 + 1564).

Außengruppe: *Asioryctes*

--- Abzweig: Scandentia + [Chiroptera + Dermoptera]

--- "Plesiadapiformes" (Paromomyidae, Micromomyidae, *Plesiadapis*)

--- Carpolestidae (ad «Plesiadapiformes») (Thanet)

--- Euprimaten (Omomyidae + Adapidae) (s. Sci. 298, 1606 + 1565).

Im Jahr 2007 wurde von neuen plesiadapiformen Taxa aus dem Paläozän berichtet (*Ignacius clarkforkensis*, *Dryomomys*). Die kladistische Analyse positionierte die Plesiadapoidea als direkte Schwestergruppe der Euprimaten (zusammen: Euprimatesformes); die Primaten iwS. müssten vor ca. 65 MA, also um die KTG herum, von den anderen Linien der Euarchonta (Dermoptera + Scandentia) abgezweigt sein. Greiffüße und *Bulla petrosa* entwickelten sich wahrscheinlich im gemeinsamen Vorfahren der Plesiadapoidea und Euprimates (=Euprimatesformes) vor 62 MA entweder in Asien oder Nordamerika. Die Dermoptera stehen auf einer gemeinsamen Linie mit den Scandentia. Es fanden sich keine Hinweise, dass irgendwelche Taxa der Plesiadapiformes Gleitflieger waren oder nahe mit den Dermoptera verwandt waren. In dieser Studie rückten die Plesiadapiformes also näher an die Euprimaten heran, weiter von den Dermoptera weg (PNAS 104, 1159).

Unter den Plesiadapiformes finden sich die kleinsten „Primaten“ (s.l.). Aus dem O-Paläozän (frühes Thanet) von Wahlbeck/Sachsen-Anhalt (einzige paläozäne Säugerfundstelle Deutschlands!) wurden Einzelknochen eines nur 10 g schweren Plesiadapiformen aus der Familie Adapisoriculidae [U-Paläozän bis U-Eozän Europas, O-Paläozän bis U-Eozän Nordafrikas, in Wahlbeck auch durch *Afrodon* und *Bustylus* vertreten] beschrieben, die bisher als lipotyphle Insektenfresser betrachtet wurden, jetzt aber zu den Plesiadapiformes gestellt wurden. Die Tiere lebten auf Bäumen, wohl auf terminalen Ästen, Ernährung wohl von Insekten und anderen Wirbellosen. In Wahlbeck lebten noch zwei andere Plesiadapiformes, die aber deutlich größer

waren (*Plesiadapis walbeckensis*, 389 g; *Saxonella*, 88 g). Adapisoriculidae gelten aber neuerdings als basalere Eutheria deutlich unterhalb der Placentalia.

Größenvergleich: *Picromomys petersonorum* aus dem frühen Eozän Nordamerikas wog wohl auch nur um 10 g, allerdings sind nur Zähne bekannt (Gewicht aus der Regression der Molarengroße berechnet) (ad Plesiadapiformes)

Toliapina vinealis (U-Eozän des Pariser Beckens; F. Toliapinidae): 8 g (ebenfalls aus Molarengroße hochgerechnet) (ad Plesiadapiformes)

Kleinster fossiler Euprimat: 12 g, M-Eozän, China (ad Haplorrhini)

Kleinster rezenter Primat: 26 – 37 g (Mauslemur *Microcebus myoxinus*, Madagaskar)

Größter rezenter Primat: Gorilla (Männchen maximal 195 cm aufgerichtet / 219 kg)

Kleinster rezenter Säuger: *Suncus etruscus* (1,2 – 2,6 g), *Sorex minutissimus* (1,5 – 2,5 g) (beides Spitzmausarten) (Natwiss. 95, 927).

Nach BENTON (2007) ist unklar, ob die Dermoptera mit den Primaten näher verwandt sind als die Scandentia (Dermoptera + Primaten = Primatomorpha?), oder ob Dermoptera + Scandentia gemeinsam die Außengruppe der Primaten darstellen; letztere Auffassung wird aber durch molekulare Daten gestützt, so dass die Primatomorpha-Hypothese zurückzuweisen ist. Außengruppe der Archonta sind die Glires (Rodentia + Lagomorpha), mit denen die Archonta die Euarchontoglires bilden. Umfangreiche molekulare Studien (Sci. 318, 972) ergaben nun aber im Jahr 2007 genau das umgekehrte Bild: die Dermoptera sind die Schwestergruppe der Primaten und bilden mit diesen die Primatomorpha, die Scandentia stehen außerhalb und bilden mit den Primatomorpha die Euarchonta.

Ab jetzt: EUARCHONTOGLIRES (ab 88,8 MA)*

--- Glires (Lagomorpha + Rodentia)

ab jetzt: EUARCHONTA (ab 87,9 MA)*

--- Scandentia (= Tupaiidae + Ptiloceridae) (rez. Familien ab 63,4 MA; Konf.: 73 – 53 MA)**

ab jetzt: PRIMATOMORPHA (ab 86,2 MA; 95%-Konfidenz: ca. 95 – 70 MA)*

--- Dermoptera

--- Euprimates (ab 79,6 MA; 95%-Konfidenz ca. 90 – 68 MA)**

Strepsirhini: 62,1 MA (ca. 75 – 50 MA)**

Anthropoidea: 41,7 MA (ca. 50 – 35 MA)**

Dichotomie Hominoidea/Cercopithicoidea: 26,8 MA (ca. 32 – 25 MA).**

* = Auftreten; ** Divergenzzeiten für die Kronengruppe (Bsp.: die Primatomorpha erschienen vor 86,2 MA; dies bedeutet, dass zu diesem Zeitpunkt auch schon die Aufteilung in Dermoptera und Primaten erfolgte. Die Kronengruppe der Primaten erschien aber erst vor 79,6 MA mit der Aufteilung in Strepsirhini und Haplorrhini; die Strepsirhini teilten sich in die modernen Linien – also die Kronengruppe der Strepsirhini – vor 62,1 MA. Insofern ist zwischen dem Auftreten der Gruppe und der Divergenzzeiten für die Kronengruppe zu unterscheiden).

? Euprimaten:

Im ob. Paläozän lebte *Altiatlasius* (50 - 100 g), der nach früheren Auffassungen bereits in Richtung auf die Anthropoidea (=Alt- und Neuweltaffen) stehen sollte (60 MA, Marokko); er

wurde als Schwestergruppe der Anthropeida, als früher Omomyide und ältester echter Primat interpretiert, neuere Studien bezweifeln aber den Primatenstatus von *Altiatlasius*; er zeige keine omomyiden-spezifischen Merkmale und ist evtl. nur ein Proprimat. Eine Studie aus 1997 stellt ihn aber wieder in die Nähe der Omomyiden. Auch anno 2010 galt *Altiatlasius* weiterhin als rätselhaft (Nat. 467, 1095).

Des Weiteren werden Primaten aus dem allerersten Paläozän Asiens (Gashatan Asian Land Mammal Age, ca. 55,7 MA) angegeben, in Nordamerika traten sie dann unmittelbar nach der Paläozän-Eozän-Grenze auf. Ganz sichere Euprimaten sind ab dem untersten Eozän ab 55 bis 54 MA dokumentiert (*Teilhardina asiatica*, China, 54,97 MA). Neuere Publikationen (z.B. über *Teilhardina*, s. Eozän) berücksichtigen *Altiatlasius* nicht mehr. Anthropeida sind in Indien bereits im frühen U-Eozän nachweisbar (*Anthrasimias*, ad Eosimiidae).

Nach molekularen Daten sollen die Primaten aber schon vor 90 MA von den übrigen Säugern abgezweigt sein, und der letzte gemeinsame Vorfahr aller Kronengruppenprimaten [d.h. Strepsirhini (Lemuren, Loris) und Haplorhini (Tarsier, Anthropeida)] wurde nach statistischen Hochrechnungen der Fossilüberlieferung auf 81,5 MA (Spanne: 72 – 90 MA für 95%-Konfidenz) hochgerechnet (Details s. O-Kreide). Danach sind nur ca. 7 % aller fossilen Primatenarten bisher überhaupt bekannt, und die Wahrscheinlichkeit präeozäner Primatenarten, fossil entdeckt zu werden, liegt noch niedriger (älteste sichere bekannte Primaten: 54 – 55 MA).

Auch anatomisch-kladistische Studien eozäner Primaten deuten darauf, daß die Primaten bereits in der Kreide entstanden sein dürften, da moderne Tarsiidae (Gatt. *Tarsius*) und basale Anthropeide (*Eosimias*) bereits im M-Eozän präsent waren (neuerdings *Anthrasimias* bereits im U-Eozän!). Die haplorhinen Affen (Tarsiiformes mit den Fam. Omomyidae und Tarsiidae sowie die Anthropeida) müßten daher schon vor dem Eozän eine Radiation durchlaufen sein. Da andererseits die Adapiden, aus denen sich die Lemuren entwickelten (= Strepsirhini), schon vor den Haplorhini (=Tarsiiformes + Anthropeida) abgezweigt sein müssen, ergibt sich ein noch früherer Ursprung der Primaten (Nat. 368, 587).

Anzahl der fossil bekannten Primatenarten:

| | | | | |
|------------|-----|-----------|----|---|
| Prä-Eozän: | 0 | M-Miozän | 46 | Lücke von 6 MA zwischen U- und O-Oligozän ohne einen einzigen Primatenfund! |
| U-Eozän: | 68 | O-Miozän | 38 | |
| M-Eozän | 103 | U-Pliozän | 11 | 90 % der modernen Diversität wurde bereits im M-Eozän vor 49 MA erreicht! |
| O-Eozän | 32 | O-Pliozän | 47 | |
| U-Oligozän | 20 | U-Pleist. | 22 | 47 % aller bekannten Arten stammen aus Nordamerika und Europa, weil dort am intensivsten gesucht wurde! |
| O-Oligozän | 4 | M-Pleist. | 28 | |
| U-Miozän | 36 | O-Pleist. | 19 | |

Die Besiedlung Madagaskars mit Lemuriformes muss vor ca. 66-62 MA in einem einzigen Event erfolgt sein, wie molekularkladistische Untersuchungen ergaben; sie gehen also alle auf einen Vorfahren zurück. Madagaskar ist seit 165 MA von Afrika und seit 88 MA von Indien getrennt; die Besiedlung muss auf dem 400 km langen Wasserweg von Afrika aus erfolgt sein. Karnivoren erreichten Madagaskar dagegen erst vor 24 – 18 MA, ebenfalls mit einem einzigen Kolonisationsevent (s.o. unter „Landraubtiere/Katzenartige“); ansonsten erreichten nur noch Rodentia und lipotyphle Insektenfresser Madagaskar (native rezente terrestrische Säuger Madagaskars: 101 Arten). Aus zeitlichen Gründen kommt nur die Verbreitung auf dem Wasserweg infrage, da die hypothetische, stark bestrittene Landbrücke zwischen Afrika und Madagaskar, wenn überhaupt, irgendwann zwischen 45 und 26 MA existiert haben soll, also nicht

während der o.g. Besiedlungszeiten. Mindestens drei der vier terrestrischen Säugerordnungen, die Madagaskar vor Ankunft des Menschen besiedelten, weisen besondere Fähigkeiten wie z.B. zur Überwinterung oder Erstarrung auf, die sie für lange Perioden der Trockenheit und des Nahrungsmangels prädisponierten. Da alle Lemuriformes bzw. Carnivoren auf jeweils einen einzigen Kolonisationsevent zurückgehen, belegt dieses aber auch, dass eine solche Kolonisation bei nichtfliegenden Säugern ein extrem seltenes Ereignis ist, anders als z.B. bei Chamäleons, wo die Verbreitung über Wasser ein viel häufigeres, die biogeographische Verbreitung entscheidend beeinflussendes Ereignis darstellt (Nat. 421, 734).

Diskrepanz molekularer Uhren / Fossilbelege in der Primatenevolution

Während molekulare Uhren die Entstehung der Primaten und die Dichotomie Haplorhini/Strepsirrhini meistens tief in die Oberkreide verlegen, sind die **ältesten Fossilbelege von Kronenprimaten nur etwa 56 MA alt**. Neue Indizien sprechen jetzt dafür, dass sich die molekulare Uhr zu Beginn der Primatenevolution verlangsamt und dass das hohe (molekulare) Alter der Primaten somit eine Täuschung darstellt. Die Rate molekularer Evolution ist bei Primaten negativ korreliert mit (a) Körpergröße, (b) absolutem sowie (c) relativem endokraniellem Volumen. Der letzte gemeinsame Vorfahr der Primaten war sehr klein und mit geringem Hirnvolumen; der nachfolgende Anstieg aller drei Parameter verlangsamt daher die molekulare Uhr. **Kalkuliert man diese Faktoren mit ein, entstanden die Kronenprimaten nahe der KTG und möglicherweise sogar erst im Paläozän** (PNAS 109, 6006).

Concestor 8 nach DAWKINS (Paläozän):

Der letzte gemeinsame Vorfahre der Menschen bzw. Haplorhini einerseits und der „Halbaffen“ (Strepsirrhini) andererseits lebte im Paläozän (nach nicht so eindeutigen Schätzungen bereits vor ca. 63 MA) bzw. vor ca. 7 Mio. Generationen; er gehörte wohl in die Gruppe der Plesiadapiformes (nach anderen molekularen Daten soll diese Dichotomie schon vor 80 MA erfolgt sein, wobei dann auch die Concestoren 9 bis 11 um bis zu 15 MA vorverlegt werden müssten).

Concestor 8 war vermutlich ein teils nacht-, teils tagaktiver, katzengroßer Primat, der sein Futter an den Zweigenden in den Baumkronen suchte mit nach vorn gerichteten, recht großen Augen und Greifhänden und -füßen. Er lebte in Eurasien oder Nordamerika.

Ordnung Primates rezent:

11 Familien, 60 Gattungen, ca. 200 Arten (BENTON: 230); Afrika einschl. nordwestliches Afrika (Atlas), Südwesten der Arabischen Halbinsel; Südostasien von W-Indien bis Nordchina sowie südostasiatische Inselwelt, Japan, Mittelamerika, nördliches und mittleres Südamerika.

Grundsätzlich Baumbewohner (Greifhände, Greiffüße; Daumen bzw. große Zehe abspreibbar; abgeflachte Nägel anstelle von Krallen; tastempfindliche Zehen- und Fingerballen; bei

Hominoidea auch sehr bewegliche Schultergelenke und Ellenbogen zur vollständigen Rotationsbewegung der Arme).

vergrößertes Gehirn/gute Sehkraft (große Augen nahe beieinander; Schnauzenregion zurückgebildet; abgeflachtes Gesicht als Voraussetzung für den Blick nach vorn; Gesichtsfelder überlappen sich, dadurch stereoskopisches/räumliches Sehen, um beim Sprung von Ast zu Ast Entfernungen schätzen zu können). Postorbitaler Balken trennt Augenhöhle vom Temporalfenster (fehlt allen anderen Säugetieren); größeres Gehirn verbesserte auch die soziale Interaktion;

Brutpflegeverhalten: meist nur ein Baby pro Geburt; Baby wird relativ weit entwickelt geboren (verglichen mit anderen Säugetieren), bleibt also relativ länger im Uterus; Zeit der elterlichen Brutpflege verlängert. Nur zwei Brustdrüsen. Relativ spät geschlechtsreif; relativ längere Lebenserwartung als andere Säugetiere vergleichbarer Größe. Die erhöhte elterliche Fürsorge hängt wohl mit dem komplexen Leben in der Baumregion des Waldes zusammen.

UO Strepsirhini (Lemuren und Verwandte): 5 – 6 Familien:

4 Lemurenfamilien auf Madagaskar (lt. BRI alle 4 Fam. erst ab Holozän nachweisbar):

F Cheirogaleidae (Katzen-, Zwergmakis), *Microcebus* (kleinster Primat), *Cheirogaleus*

F Lemuridae (echte Lemuren, Kattas)

F Indridae (Indris), 3 Gattungen, bis 6 kg, größter rezenter Lemur

F Daubentoniidae (Fingertier *Daubentonia*), 1 Art, Mittelfinger drahtdünn, um Larven aus Baumspalten herauszuziehen

F Loridae (Loris, Buschbabies): Afrika südlich der Sahara, Sri Lanka, Südindien, Südostasien, syn. Lorisidae, lt. BRI ab Priabonian; zwei UF, z.T. zu eigenen Familien erhoben:

Lorinae mit kurzem Schwanz und kurzen Gliedmaßen; Süd- und Südostasien sowie Afrika.

Galaginae (Buschbabies) auf Afrika (Senegal bis hinab zur Südspitze Afrikas) beschränkt.

(+) Adapidae: Ypres bis Priabonian (EU, NA, AS) [BRI]

UO Haplorhini (Tarsier, Affen, Menschenaffen: 6 – 12 Familien):

bei den meisten rez. Haplorhini Fortpflanzung nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden, sondern zyklisch, zahlreiche Altweltaffen (Catarrhini) weisen monatliche Menstruation auf. Catarrhini (Altweltaffen) zeichnen sich durch 2 statt 3 Prämolaren aus, Nasenlöcher eng zusammen und nach unten gerichtet, Daumen opponierbar (alle diese Eigenschaften im Unterschied zu den Neuweltaffen = Platyrrhini)

erloschene Familien:

(+) Omomyidae: bis Priabonian (lt. BRI ab Dan, s. o.; i.e.S. Ypres bis Priabonian; EU, NA, AS, AF)

(+) Microchoeridae: Lutet bis U-Oligozän (EU)

rezente Familien:

a) F Tarsiidae (Koboldmakis): 1 Gattung; 10 Arten, südostasiatische Inselwelt. Lange Hinterbeine, extrem große Augen und Ohren (nachtaktiv), insektivor. Ab Ypres. (Die 10. rezente Art wurde anno 2010 auf Sulawesi entdeckt!)

- b) Anthropeidea = Simiiformes (gemeinsame Merkmale: runde statt schlitzförmige Nasenöffnungen; Eckzähne groß; Prämolaren ähnlich Molaren; Molaren breit und quadratisch); ab U-Eozän (ältester: *Anthrasimias*, Fam. Eosimiidae, U-Eozän Indiens)
- b1) Platyrrhini = Neuweltaffen: Mittel- und Südamerika, fast ausschließlich auf Regenwälder beschränkt; breite Nasenscheidewand (Nasenlöcher weisen zur Seite), Daumen nicht besonders gut opponierbar; größere Arten mit Greifschwänzen, die bei Primaten ansonsten nicht vorkommen. Unter den Platyrrhini befindet sich auch der einzige nachtaktive Anthropoide (Gattung *Aotus*, ca. 10 Arten).
 Neuweltaffen: Marmosetten, Tamarins, Seidenäffchen, Löwenäffchen, Nachtaffen, Springaffen, Totenkopffäffchen, Brüllaffen, Liszt-Affen, Spinnenaffen.
 Neuweltaffen ab O-Eozän (ca. 36 MA; Datierungsspanne: 29 bis 41 MA; *Perupithecus*)
 F Callitrichidae (Krallenaffen, Tamarins) (ab M-Miozän)
 F Cebidae (Kapuzinerartige) (ab U-Miozän)
- b2) Catarrhini (im Vergleich zu Platyrrhini haben Catarrhini schmale Schnauze; stets *ohne Greifschwanz*; bei Platyrrhini haben einige, vor allem größere Taxa einen Greifschwanz; meist stark ausgeprägter Sexualdimorphismus, u.a. mit größeren Eckzähnen bei den Männchen)
- ÜF Cercopithecoidea (Altweltaffen ex Menschenaffen): schmale Brust, lange Lendenwirbelsäule, Schwanz vorhanden (zumindest ein kurzer Schwanz); nur 2 Prämolaren pro Kiefer.
 Ältester Nachweis: *Nsungwepithecus*, 25,2 MA, Tansania
- F Cercopithecidae: Meerkatzen (*Cercopithecus*), Paviane (*Theropithecus*, *Papio*), Makaken, Drill, Mandrill, Sumpffaffe, Mangabe; Magot (*Macaca sylvanus*) in Nordafrika und Gibraltar (dort regelmäßige Bestandsauffrischungen aus Marokko). Ab U-Miozän; bis zum O-Miozän Ausbreitung von Afrika nach China, Java und Europa, im Pleistozän bis England. Die Cercopitheciden bildeten insgesamt mehr als 10 Linien, die die übrigen bodenbewohnenden Affen Afrikas weitgehend ersetzen.
 Rezente Verbreitung überwiegend Afrika, nur eine Gattung (*Macaca*) auch in Asien.
- F Colobidae (überwiegend blattfressend mit wiederkäuerartigem Magen mit bakterienbesiedelten Fermentierungskammern): Trennung von der vorstehenden Familie vor ca. 12 MA.
 Überwiegend asiatisch, in Afrika nur die beiden Stummelaffengattungen *Colobus* (Mantelaffe) und *Procolobus*.
 Colobidae entstanden im Miozän und wanderten noch vor den Cercopithecidae in Asien und Europa ein, z.B. der kurzschwanzige, langurenartige *Mesopithecus* (O-Miozän, Pliozän; Europa und Mittlerer Osten).
 Rezent in Asien: Languren, Stumpfnasenne, Kleideraffe, Nasenne
- Colobinen werden manchmal auch als UF der Cercopithecidae gesehen. Älteste Kronen-Cercopithecidae, wahrscheinlich der UF Colobinae, sind aus Kenia (Tugen Hills) bekannt, Alter: 12,5 MA (PNAS 110: 5818).
- ÜF Hominoidea (Menschenaffen): breite Brust, schwanzlos, kurze Lendenwirbelsäule; einzige Primaten mit Wurmfortsatz (immunologische Funktion?).
 Ältester Nachweis: *Rukwapithecus*, 25,2 MA, Tansania
- F Hylobatidae: Südostasien; größter: Siamang; eine Gattung; 6 Arten.
- F Hominidae: Orang-Utan (Borneo, Norden Sumatras); Gorilla (Maximum: 219 kg, 195 cm); Schimpanse (Männchen aufrecht 1,20 m, 60 kg; Weibchen 47,5 kg; Angaben für die zentralafrikanische Unterart; ostafrikanische, westafrikanische Unterart sind kleiner, Bonobo (*Pan paniscus*) erreicht fast dieselbe Größe wie der zentralafrikanische

Schimpanse). Lt. BRI ab U-Miozän.

erloschene Familien der Catarrhini [BRI]:

(+) Parapithecidae: Priabonian bis O-Miozän (EU, AS, AF)

(+) Pliopithecidae: Priabonian bis O-Miozän (EU, AF)

Riesengleiter (Dermoptera) ab M/O-Paläozän; erster vermeintlicher (!) Vertreter: *Planetetherium* (ob. Paläozän Montanas, 25 cm, Schneidezähne kammartig ausgezackt mit 5 Spitzen wie bei rez. Riesengleitern). Diese Zuordnung dürfte aber nicht zu halten sein, da Dermoptera immer auf Südostasien beschränkt waren und wohl von Stamm-Euarchonta abstammen, die in Europa und Nordafrika lebten.

Thenius (2000) nennt *Dermotherium major* aus dem Eozän Südostasiens. Nach Natwiss. 97, 417 stellt diese Gattung mit zwei Arten aus dem O-Eozän/U-Oligozän die einzigen sicheren fossilen Dermoptera. Dermoptera blieben immer auf Südostasien beschränkt.

Laut BENTON (2007) ab Eozän (Thailand) nachgewiesen; Plagiomenidae und Paromomyidae aus dem Paläozän und U-Eozän Nordamerikas aber möglicherweise mit Dermoptera nahe verwandt.

Nach neuen Erkenntnissen stehen die Adapisoriculidae (U-Paläozän bis U-Eozän, Europa und Nordafrika) den Dermoptera sehr nahe; eine der Gattungen (*Remiculus*) wurde gelegentlich als Dermoptera interpretiert. *Deccanolestes* aus dem Maastricht Indiens gilt als primitiver Adapisoriculider. Andererseits wurden die Adapisoriculidae (inkl. *Deccanolestes*) als basale Eutheria weit unter Placentalia-Level interpretiert (PNAS 108, 16333).

Rezent: 1 Gatt. mit zwei Arten in SO-Asien (*Cynocephalus*; Synonym: Pelzflatterer, Flattermakis). Die ausgestorbenen oberpaläozänen **Paromomyidae** (lt. BRI Maastricht bis Priabonian; EU, NA; arboreal; z.B. *Phenacolemur*, *Ignacius*, *Edworthia*), die früher zu den Plesiadapiformes und damit an die Basis der Primaten gestellt wurden, werden von manchen Autoren eher der Linie zu den Dermoptera zugeordnet.

Auch die Familien Plagiomenidae (Thanet bis Chattium; z.B. *Planetetherium*, *Plagiomene*) und – fraglicher – die Mixodectidae werden mit den Dermoptera in Verbindung gebracht (naA Mixodectidae ord. inc. sed).

Abstammung der Riesengleiter wohl von einem gemeinsamen Vorfahren mit Spitzhörnchen und Primaten, nicht aber Fledermäusen. Molekularkladistische Analysen ergaben, dass Fledermäuse und Riesengleiter nicht verwandt sind und Ähnlichkeiten auf Konvergenz beruhen; die Riesengleiter sind enger mit den Primaten verwandt; Fledermäuse sind dagegen enger mit Landraubtieren verwandt als mit den **Primatomorpha (=Riesengleiter + Primaten)**.

Nach molekularen Daten sind die Dermoptera die Schwestergruppe der Primaten und werden mit diesen zu den Primatomorpha vereinigt; die Scandentia stellen die Schwestergruppe der Primatomorpha.

Ordnung Dermoptera (Riesengleiter) rezent:

1 Familie, 1 Gattung (*Cynocephalus*), 2 Arten (Phillippinischer und Malayischer Riesengleiter), katzen groß, Südostasien (Thailand und angrenzende Inselwelt); können bis 136 m im Gleitflug zurücklegen. Keine aktiven Flieger, sondern nur Gleiter! Gleithaut vom Genick bis zu den Zehen und zum Schwanz (im Gegensatz zu allen anderen gleitenden Säugetieren, die keine so weitreichende Flughaut = Patagium aufweisen). „Spannweite“ bis 70 cm, damit größer als bei allen anderen gleitenden Säugern. Stärker ans Gleiten angepasst als andere Gleitsäuger. Nachtaktiv, große stereoskopische Augen. Sie gleiten abwärts von Baum zu Baum. Pflanzenfresser. Junge werden als frühe Embryonen geboren; die Flughaut wird in der Schwanzregion nach vorn gefaltet, um einen „Beutel“ zu bilden, in dem das Junge sitzt.

Im Paläozän und Eozän auch in Nordamerika, im Eozän auch in Frankreich nachgewiesen.

Rüsselspringer (=Elefantenspitzmäuse = Macroscelidea): ab O-Paläozän nachweisbar (sofern man die apheliscinen hyopsodontiden „Condylarthra“ Nordamerikas, die die Schwestergruppe der modernen Rüsselspringer darstellen, dazu zählt; ansonsten ab ob. U-Eozän in Afrika; lt. BENTON ab M-Eozän); rez. Gatt. *Rhynchocyon* ab U-Miozän. Früher zu den Insektenfressern gestellt, heute eigene Ordnung, molekularkladistisch im "afrikanischen Stammbaum" mit Subungulaten, Goldmullen und Röhrenzähmern stehend (erste Abzweigung innerhalb der Afrotheria)*. Nach neuen Erkenntnissen stammen die Rüsselspringer von speziellen „Condylarthra“ und damit aus dem Umfeld der Huftiere ab, und zwar von den Apheliscinen unter den „Hyopsodontidae“ (lt. BRI Dan bis U-Oligozän; EU, NA, AS) unter den Condylarthra, die im obersten Paläozän und unt. Eozän in Nordamerika verbreitet waren; irgendwann zu dieser Zeit müssen dann die Rüsselspringer oder ihre unmittelbaren Vorläufer in Afrika eingewandert sein, der älteste Rüsselspringer stammt aus dem ob. U-Eozän, ab dem mittl. Eozän sind die Rüsselspringer (rez. 15 Arten in 4 Gatt.) auf Afrika beschränkt. Die Afrotheria scheinen also nicht in Afrika selbst entstanden zu sein, darauf deutet auch der älteste Nachweis von Sirenia in der Karibik sowie ein frühes untereozänes Rüsseltier (Anthracobunidae) aus Pakistan (Nat. 434, 497).

MÜLLER nennt die OF Macroscelidoidea aber bereits ab M-Paläozän, die rez. Gatt. *Rhynchocyon* ab U-Miozän; BRI nennt die rez. F. Macroscelididae ab Ypres (auf Afrika beschränkt). Bereits im Jungtertiär spalteten sie sich in die Macroscelidinae und Rhynchocyoninae auf, daneben ausgestorbene Linien wie die Myohyracidae. Rezent knapp 20 Arten über fast ganz Afrika verbreitet. Im Vergleich zu europäischen Spitzmäusen größer, lange rüsselartige Nase, höhere und längere Beine; kleinere Arten springen. Rezent nur insektivore Arten, fossil auch einige pflanzenfressende Taxa.

*Multigenkladistisch sind die Rüsselspringer (Elefantenspitzmäuse) nicht mit den klassischen Insektenfressern (Eulipotyphla) wie Igel und Spitzmaus verwandt, sondern stehen kladistisch völlig getrennt: während die Eulipotyphla an der Basis der Laurasiatheria stehen, also der Linie, die danach zu den Chiroptera (Fledermäusen + Flughunden), Huftieren und Carnivora führt, stellen die Rüsselspringer den ersten Abzweig innerhalb des afrikanischen Stammbaums der Afrotheria (s. O-Kreide). „Insektenfresser“ s.l. sind somit polyphyletisch.

Ordnung Macroscelidea (Rüsselspringer = Elefantenspitzmäuse) rezent:

1 Familie (Macroscelididae), 4 Gattungen (u.a. *Rhynchocyon*, *Macroscelides*, *Elephantulus*);

insgesamt 14 Arten (naA 20 Arten);
nur Afrika (Nordwestafrika, Südafrika, Ostafrika); ab Ypres.
Gesamtlänge 35 bis 76 cm, Gewicht 45 g – 540 g.

rüss-rüss palä

Rüsseltiere (Proboscidea): bereits vor 56 MA *Phosphatherium escuilliei*, hundsgrößer, 10-15 kg schwer, 60 cm Kopf-Rumpf-Länge, als Urahn der Elefanten (nur Zahnfunde aus Marokko; O-Paläozän, Thanetian; BENTON gibt für *Phosphatherium* allerdings U-Eozän an!; naA oberstes Paläozän bis unterstes Eozän). Da die Rüsseltiere aber eine der „Spitzengruppen“ (im Sinne von: am weitesten abgeleiteten Gruppen) des Placentalia-Stammbaumes darstellen, spricht dieser Fund für eine frühere Radiation der Placentalia als aus Fossilfunden erkennbar. *Phosphatherium* gehört zur Fam. **Numidotheriidae** (benannt nach dem untereozänen *Numidotherium*). Wohl amphibisch, ernährte sich von Wasserpflanzen und entsprach einem hundsgrößen Flusspferd. Zweitältestes Rüsseltier (nach *Eritherium*).

Die Rüsseltiere entstanden offenbar in Afrika; Afrika dürfte insgesamt eine führende Rolle bei der Radiation der Placentalia gespielt haben (s. O-Kreide). Die Anthracobunidae Asiens (Ypres bis Priabonian) müssten dann allerdings ihren Ursprung in Afrika genommen haben.

Im Jahr 2009 wurde mit dem ca. 60 MA alten *Eritherium azzouzorom* aus dem frühen O-Paläozän Marokkos das bisher älteste Rüsseltier beschrieben, einer der ältesten Vertreter rezenter Placentalia-Ordnungen überhaupt. Sehr primitiver Stamm-Proboscider, condylarthra-ähnlich, dentale Ähnlichkeit mit Paenungulata, Louisininae und frühen Macroscelidea (Rüsselspringer). Die Primitivität der neuen Art deutet auf eine schnelle Radiation der Paenungulata nach der KTG und stellt damit ein Indiz für eine explosive Radiation der Placentalia nach der KTG sowie einen neuen molekularen Kalibrierungspunkt. Die Fundstelle (Ouled Abdoun Becken) enthält die ältesten Placentalia Afrikas, die bisher gefunden wurden (PNAS 106, 10717).

Embryologische Studien an rezenten Elefanten deuten auf Merkmale aquatischer Vertebraten (z.B. Nephrostome; wurden niemals in Nieren anderer lebendgebärender terrestrischer Säugetiere gefunden; Hoden intra-abdominal); die Vorfahren der Elefanten dürften demnach im Wasser gelebt haben (PNAS 96, 5555). Hierzu passt, dass Isotopuntersuchungen im Zahnschmelz obereozäner Rüsseltiere von Fayum/Ägypten (*Barytherium*, *Moeritherium*) ein Muster zeigen, das für aquatische und semiaquatische Säugetiere typisch ist, abweichend von terrestrischen Säugern. Beide Taxa ernährten sich offenbar von Süßwasserpflanzen. Zusammen mit der Fundsituation und der funktionellen Morphologie der Zähne sprechen die Isotopbefunde dafür, dass *Barytherium* und *Moeritherium* zumindest semiaquatisch waren und Süßwassersümpfe oder Flussgebiete besiedelten, wo sie sich von Süßwasserpflanzen ernährten. Dies spricht für eine Abstammung der modernen Rüsseltiere (ab Oligozän) von amphibischen Vorfahren (PNAS 105, 5786).

Merkmale der Rüsseltiere (BENTON): zurückgebildetes Jochbein; Augenhöhle, die sich in das Maxillare hinein ausdehnt; vergrößerte zweite Schneidezähne im Oberkiefer (woraus bei späteren Formen die Stoßzähne werden; bei *Moeritherium* aus dem O-Eozän und Oligozän Nordafrikas sind die zweiten Schneidezähne des Ober- und Unterkiefers bereits zu kleinen Stoßzähnen verlängert). Unterkiefer ohne Eckzähne und ohne Prämolaren; Molaren breit und mit verdickten Höckern und Graten.

Ordnung Proboscidea (Rüsseltiere) rezent:

1 Familie (Elephantidae, lt. BRI ab O-Miozän; EU, NA, AS, AF) mit 2 Gattungen, 2 Arten; über 350 ausgestorbene Rüsseltierarten bekannt; mit Ausnahme Australiens, Antarctica und einiger ozeanischer Inseln wurden im Tertiär alle Kontinente von ihnen besiedelt.

Der Rüssel dürfte zunächst der Flüssigkeitsaufnahme gedient haben.

Elephas maximus: 200 – 350 cm Schulterhöhe; *Loxodonta africana*: 300 – 400 cm; Kopf- und Rumpflänge bis 500 cm, Rüssel bis 200 cm, Schwanz bis 150 cm, Gewicht bis 7 t. Stoßzähne bis 3,5 m lang und 120 kg schwer (bei alten Männchen). Nahrungsbedarf: 100 – 200 kg/d. Gesamtlänge: Afrikanischer Elefant bis 7,5 m lang, asiatischer bis 6,5 m.

Ausgestorbene Familien (nach BRI):

- (+) Moeritheriidae: Priabonian (AF) (wohl semiaquatich, s.o.)
- (+) Barytheriidae: O-Eozän (wohl semiaquatich, s.o.)
- (+) Palaeomastodontidae: Priabonian bis Pleistozän (NA, AF, SA)
- (+) Anthracobunidae: Ypres bis Priabonian (AS)
- (+) Mammutidae: U-Miozän bis Pleistozän (EU, NA, AS, AF)
- (+) Ambelodontidae: U-Miozän bis Pliozän (EU, NA, AF)
- (+) Deinotheriidae: U-Miozän bis Pleistozän (EU, AS, AF)
- (+) Stegodontidae: M-Miozän bis Pleistozän (EU, AS, AF)

Schuppentiere (Pholidota): sicherer Nachweis ab ob. U-Eozän (Messel). Nach neuen multigenkladistischen Untersuchungen keinerlei Beziehungen zu Xenarthra, sondern Schwestergruppe der Carnivora. Ameisenfressend. THENIUS stellt auch die **Palaeanodonta** (O-Paläozän bis U-Miozän) zu den Schuppentieren und betrachtet sie als Stammgruppe der Schuppentiere, nicht aber der Xenarthra (Edentata, Zahnarme).

Schuppentiere: Schädel langgestreckt, Schnauze röhrenförmig; Unterkiefer nur als schmale Spange; keine Zähne; Zunge länger als Schädel, kann schnell herausgeschleudert werden und um Ecken züngeln. Starker Panzer aus breiten sich überlappenden Schuppen.

Aus dem O-Paläozän (57 MA) der Mongolei wurde ein grabendes Tier beschrieben (kräftige Vorderbeine, lange Handklauen) (*Ernanodon antelios*), das in der Nähe der Schuppentiere stehen soll (Nat. 489, 8).

Ordnung Pholidota (Schuppentiere) rezent (syn. Pangoline):

1 Familie (Manidae), 2 Gattungen, 8 Arten (4 in Afrika, 4 in Asien); Westzentralafrika, Süd- und Ostafrika, Indien, Südostasien, div. Inseln Südostasiens. Zahnlos, Gastrolithen im Magen (ähnlich dem Muskelmagen der Vögel), Schuppen hornig (außer an der Innenseite der Extremitäten). Insektivor, rüsselartige Zunge. Graben sich in Termiten- und Ameisenhügel. Einige Arten mit Greifschwanz.

Rezentes Größenspektrum:

80 – 95 cm (davon 30 – 35 cm Kopf-Rumpf-Länge)/1,2 – 2 kg bis

145 – 170 cm (davon 80 – 90 cm Kopf-Rumpf-Länge)/25 – 35 kg (Riesenschuppentier *Phataginus giganteus*)

Fam. Manidae, Gatt. *Manis* (Asien, 3 Arten) und *Phataginus* (Afrika, 4 Arten). Ab Lutet.

Subungulata: Clade aus Schliefern, Rüsseltieren und Seekühen (s. dort). Synonym: Paenungulata. Bestandteil des "afrikanischen Stammbaums". Nach neuen multigenkladistischen Untersuchungen monophyl; am weitesten abgeleitete Gruppe der Afrotheria (s. O-Kreide).

Südamerikanische Huftiere (Meridiungulata) erscheinen im O-Paläozän [Thanet], und zwar zunächst die O **Notungulata, Litopterna, Astropotheria, Xenungulata**. Sie entwickelten sich aus primitiven Huftieren (Condylarthra), die in Südamerika schon lebten, als im O-Paläozän die Landbrücke nach Nordamerika verloren ging und die Isolation eintrat. Nach BENTON (2007) stammen sie von nordamerikanischen Mioclaeniden ab (Dan bis Thanet, ad „Condylarthra“).

Nach neueren Angaben Notungulata und Astropotheria schon im frühen Paläozän (s. Nat. 521: 81).

Perutherium (Pal.) gilt als einer der Stamm-Notungulata. Die meisten Gruppen der südamerik. Huftiere erschienen schon im O-Paläozän, erreichten ihr Maximum im Oligozän/Miozän; ab dem U-Pliozän wurden sie aufgrund der zeitweiligen Landbrücke nach Nordamerika von den von dort einwandernden Placentalia zurückgedrängt, die letzten Nachweise stammen aus dem Zeitraum zwischen 21000 und 27000 BP aus Bolivien (Altiplano) (Natwiss. 94, 288).

Im Alttertiär durchliefen die südamerik. Huftiere viele konvergente Entwicklungen zu den übrigen Placentalia; sie besetzten alle ökologischen Nischen. In Ermangelung der Hasenartigen und echten Huftieren sowie Subungulaten entwickelten sie auch schliefer-, rüsseltier- und hasenartige Formen. So entwickelte sich innerhalb der Litopterna (sogar früher als bei den Unpaarhufern) der „Pferdetypus“ (nur eine Zehe, ebenfalls Zehe 3); Beine und Skelett fast mit den Pferden identisch, nahezu perfekte konvergente Entwicklung eines pferdeartigen Tieres. Die Litopterna spalteten sich auf in pferde- und kamelartige Formen. Nach der Position der Nasenknochen zu schließen verfügten die kamelartigen Formen möglicherweise über einen elefantenartigen Rüssel.

Pyrotheria (U-Eozän bis U-Oligozän) hatten wahrscheinlich einen Rüssel und waren auch in anderer Hinsicht elefantenähnlich und sehr groß.

Notungulata entwickelten sich zu „Paarhufern“ (Zehen 3+4) ähnlich Rindern und Antilopen. In diese Gruppe fallen auch die nashornähnlichen Toxodonta, aber auch kleinere nager- und hasenähnliche Formen.

Die phylogenetischen Zusammenhänge der „südamerikanischen Huftiere“, die nach aktuellem Stand fünf Ordnungen (Astropotheria, Litopterna, Notungulata, Pyrotheria, Xenungulata) umfassen, sind nach wie vor ungeklärt. Es gibt einige fragliche Hinweise auf eine Beziehung zu den Atlantogenata (= Afrotheria + Xenarthra). Afrotheria (und ggf. Xenarthra) sind durch einen verzögerten Zahndurchbruch (relativ zum Schädelwachstum gemessen) gekennzeichnet; entgegen früherer Annahmen findet sich dieser aber nicht bei Notungulata (Natwiss. 98, 509).

Sequenzanalysen von Kollagenmolekülen aus dem Pleistozän (Notungulata: *Toxodon*; Litopterna: *Macrauchenia*) belegen, dass die Meridiungulata (bzw. jedenfalls die beiden genannten

Gruppen, falls Meridiungulata kein Monophylum bilden) die Außengruppe der Unpaarhufer darstellen, also nach der Dichotomie Paarhufer / Unpaarhufer von der Linie zu den Unpaarhufern abgezweigt ein müssen (Nat. 522: 81).

Der Clade aus Meridiungulata und Kronen-Perissodactyla wird als Panperissodactyla bezeichnet, in den strenggenommen bisher nur Notungulata und Litopterna gezogen werden können, weil für die anderen drei Gruppen molekulare Daten fehlen. Da sich diese beiden Gruppen schon im frühen Paläozän Südamerikas finden, muss die Divergenz in Pan-Perissodactyla und Paarhufer bereits an oder vor der KTG erfolgt sein (Nat. 522: 81).

Gliederung nach MÜLLER, erweitert:

O Litopterna: O-Paläozän bis oberstes Pleistozän, Maximum von U-Eozän bis O-Pliozän; letzter Vertreter ist *Macrauchenia* im Pleistozän. Litopterna spalteten sich frühzeitig in pferde- und kamelartige Formen auf; die Position der Nasenknochen deutet auf das Vorhandensein eines Rüssels. Macraucheniiidae: Thanet bis Holozän (!) (BRI); naA zwischen 21000 und 27000 RCJ (Natwiss. 94, 288). Nach neueren Angaben starb *Macrauchenia* zwischen 20000 und 10000 BP aus.

O Notoungulata: O-Paläozän bis Pleistozän; 119 Gatt. in Südamerika, auf Südamerika beschränkt. Früher wurden noch 1 Gatt. in Nordamerika und eine in Asien angegeben; die beiden nichtsüdamerik. Gatt. gehören alle zur UO Notioiprogonia/F Arctostylopidae (O-Pal. bis U-Eozän): *Palaeostylops* (O-Pal. der Mongolei) und *Arctostylops* (U-Eozän der USA), naA auch *Obtusodon* (ob. Paläozän Chinas). Die Formenfülle reicht von kleinen nagetier- und kaninchenartigen Formen bis zu den großen nashornähnlichen Toxodons. Arctostylopidae: Thanet bis U-Oligozän; Toxodontidae: U-Oligozän bis oberstes Pleistozän (noch vor > 21000, < 44000 RCJ in Bolivien; Natwiss. 94, 288).

[Nach neuen Funden (Natwiss. 93, 407) gehören die nicht-südamerikanischen Gattungen aber gar nicht zu den Notoungulata, sondern zu den Gliromorpha; die Notoungulata bleiben demnach auf Südamerika beschränkt. Arctostylopidae finden sich häufig im ob. Paläozän und unt. Eozän Asiens und selten auch in Nordamerika; die frühere Zuordnung zu den Notoungulata erfolgte lediglich aufgrund (konvergenter) Ähnlichkeit der Bezahnung. Im ob. Paläozän der Mongolei wurden nun Tarsi des Arctostylopiden *Palaeostylops* gefunden – die übrigens auch mit Tarsi von *Arctostylops* aus Nordamerika übereinstimmen -, die eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Gliroiden *Rhombomylus* und dem Gliriformen *Pseudictops* zeigen (Pseudictopidae: Dan bis Ypres, NA, AS). Kladistisch stellen die Arctostylopiden damit non-gliroide Gliriformes dar (also Gliriformes, aber außerhalb Glires), die sich im O-Paläozän dann von Asien nach Nordamerika ausbreiteten. *Rhombomylus* ist ein Eurymylide (Eurymylidae: Thanet bis Priabonian, AS). Die in Asien endemischen Eurymyliden sind basale Glires, *Pseudictops* ein Gliriformer. Echte Glires, so auch *Rhombomylus*, weisen eine spezialisierte Bezahnung mit vergrößerten Schneidezähnen und reduzierter Zahnformel auf. Basale Gliriformes wie *Anagale* (Anagalidae: Dan bis U-Olig., NA, AS) oder *Pseudictops* weisen dagegen eine komplette Bezahnung ohne vergrößerte Schneidezähne in beiden Kiefern auf, ebenso wie Arctostylopiden; daher können letztere auch nicht zu den Glires gestellt werden, wohl aber zu den Gliriformes.

Arctostylopiden sind somit eine Familie der Gliriformes außerhalb der Glires mit primitiver Zahnformel und einem für Gliriformes typischen Tarsus; sie sind damit Bestandteil der paläozänen Radiation der damals in Asien endemischen Gliriformes, und wanderten im O-Paläozän in Nordamerika ein (*Arctostylops*), erreichten in Nordamerika aber niemals die Diversität und den Erfolg wie in Asien.]

Notoungulaten-Unterordnungen (alle Südamerika): UO Toxodonta, Typotheria und Hegotheria (jeweils O-Pal. bis Pleistozän); allen drei UO ist gemein, dass ihre letzten Vertreter in Argentinien (Patagonien, Pampas) lebten, offenbar als Rückzugsareale gegenüber den von Norden eindringenden modernen Ungulaten.

Abstammung wahrsch. von Condylarthra; Übergangsformen wie *Henricosbornia* im O-Pal. Südamerikas. Im Pleistozän Riesenformen (*Toxodon*). Notoungulata imitieren Chalicotherien, Pferde, Hasen, entfernt auch Rüsseltiere.

BENTON (2007) stellt die Toxodonta als eigene Ordnung den Notoungulata gegenüber; wie bei den Notoungulata blieben die Zahnwurzeln lebenslang offen, so dass die Zähne weiter wuchsen (zum Ausgleich des Abriebs). Hochkronige, lebenslang nachwachsende Seitenzähne entwickelten

sich mehrfach unabhängig bei Notoungulata – man vermutet, dass dies dem Zweck diene, besser mit abrasiven Bestandteilen der Nahrung klarzukommen, die mit Phasen erhöhtem Vulkanismus und Trockenheit verbunden waren (PNAS 114: 1069).

O Astropotheria: O-Paläozän bis O-Miozän: Pflanzenfresser, z.T. nashorn groß, mit kurzem Rüssel und Stoßzähnen (stoßzahnartige Eckzähne). Frühe Formen klein, *Astropotherium* aus dem Oligozän und Miozän aber nashorn groß. Zwei Familien: Trigonostylopidae (O-Paläozän bis O-Eozän) und Astrapotheriidae (Eozän bis M-Miozän).

Trigonostylops (O-Pal. bis U-Eozän, 1,5 m), Stellung zu *Astropotheria* unsicher, große untere Eckzähne. Trigonostylopidae: Thanet bis Bartonian.

O Pyrotheria: U-Eozän bis U-Oligozän, wahrscheinlich mit Rüssel, elefantenähnlich, sehr groß. Pyrotheriidae: Ypres bis U-Miozän (!) (lt. BRI)

O Xenungulata: O-Paläozän (1 Gattung)

Carodnia (F Carodniidae), P-Pal. Südamerikas (1,6 m hoch, 80-100 cm Schulterhöhe, 150 kg), eng mit *Pyrotheria* verwandt (evtl. zusammenzuziehen), tapirähnlich mit Ähnlichkeiten zu *Condylarthra* und *Dinocerata*

Beispiele für konvergente Entwicklung zwischen Meridiungulata und anderen Placentalia (nach DAWKINS, S. 180):

Litopterna: Pferde, Kamele (aber mit Rüssel?), lt. BENTON 2007 auch kaninchenartige Formen

Pyrotheria: Elefanten

Notoungulata: Nashörner, Hasenartige, Nagetiere

Polytypische Familien der Meridiungulata nach BRI (alle endemisch in Südamerika, alle terrestrisch):

Prototheriidae: Thanet bis Pliozän

Macraucheniidae: Thanet bis Holozän (naA zumindest noch vor > 21000, aber < 27000 J)

Amilnedwardsiidae: U-Eozän (lt. BRI Dan bis Rupelium, damit wäre dies die älteste Familie der Meridiungulata, weitere Recherchen ergaben aber nur zwei Gattungen, *Amilnedwardsia* und *Rutimyeria*, die beide für das U-Eozän angegeben werden); Amilnedwardsiidae gehören aber zu den basalsten Meridiungulata noch außerhalb der o.g. „klassischen“ Ordnungen.

Adianthidae: Ypres bis O-Miozän

Didolodontidae: Thanet bis M-Miozän

Oldfieldthomasiidae: Thanet bis Priabonian

Isotemnidae: Thanet bis U-Miozän

Archaeopitheciidae: Ypres

Notohippidae: Lutet bis M-Miozän

Leontiniidae: Chattium bis M-Miozän

Homalodotheriidae: Rupelium bis O-Miozän

Toxodontidae: Rupelium bis oberstes Pleistozän (> 21000, aber < 44000 RCJ)

Interatheriidae: Thanet bis Pliozän

Mesotheriidae: Priabonian bis Pleistozän

Archaeohyracidae: Thanet bis U-Miozän („Urklippschiefer“, aber nicht mit den Hyracoidea verwandt)

Hegotheriidae: Rupelium bis Pleistozän

Henricosborniidae: Thanet bis Rupelium

Notostylopidae: Ypres bis Bartonian

Trigonostylopidae: Thanet bis Bartonian

Astropotheriidae: Ypres bis M-Miozän

Pyrotheriidae: Ypres bis U-Miozän

Carodniidae: Thanet

Amilneswardsiidae: Dan bis Rupelium

Unpaarhufer: s. weiter oben unter „Huftiere“

Urraubtiere (Hyaenodonta): U-Paläozän bis O-Miozän (7 MA); sie nahmen viele Formen (bärenartig, hyänenartig) der späteren echten Raubtiere (Carnivora), deren Schwestergruppe sie darstellen, vorweg. Zwei Familien: Oxyaenidae (Thanet bis Bartonian; EU, NA, AS) und Hyaenodontidae (Ypres bis O-Miozän; in Asien schon im allerersten Paläozän bei 55,7 MA, in Nordamerika an der PE-Grenze eingewandert; EU, NA, AS, AF; bis bärengroß, wolfsähnlich). Früher wurden die Hyaenodonten mit den Arctocyoniden (BRI: Maastricht bis Priabonian; EU, NA, AS) und Acreodi (Mesonychoidea) zu den Creodonten ("Urraubtieren") zusammengefaßt; letztere werden aber neuerdings zu den Condylarthra gestellt. Die „Creodonten“ wurden somit geteilt: frühe Formen (wie die Arctocyoniden) vermitteln zwischen den Insektenfressern und den anderen Condylarthra, aus denen sich die Huftiere ableiten; die Hyaenodonta und Carnivora leiten sich dagegen völlig unabhängig von den erstgenannten aus „Insektenfressern“ ab. Die Creodonten sind demnach eine polyphyletische Gruppe, die Vertreter echter Carnivora, aber auch anderer, inzwischen ausgestorbener Linien umfasst (BENTON).

Die Urraubtiere waren für 20 MA die dominierenden Raubtiere; die echten Landraubtiere, die auf die Miaciden des Paläozäns und Eozäns zurückgehen, überflügelten später die Urraubtiere (Gründe s. Landraubtiere).

Zahnarme (Edentata, syn. Xenarthra): ab O-Paläozän; nach neueren Angaben (Natwiss. 101: 715) stammen die ältesten Xenarthra aus dem O-Paläozän oder U-Eozän von Brasilien; sie gehören zur ausgestorbenen Linie der Astegotheriini (O-Paläozän/U-Eozän bis M-Miozän), die bereits in die rezente UF der Dysopodinae gestellt werden; starke Diversifizierung im U- und M-Eozän Patagoniens.

Xenarthra sollen sich unabhängig von den Schuppentieren aus frühen Insektenfressern entwickelt haben. Der Name (Nebengelenktiere) stammt von den zusätzlichen Gelenken an den Wirbeln als Synapomorphie der drei Untergruppen. Ameisenbären zahnlos, die übrigen Xenarthra besitzen wenige oder keine Schneidezähne. Zähne ohne Zahnschmelz (außer *Dasypus*).

Kladogramm (Natwiss. 101: 715):

- BOREOEUTHERIA 1
 - AFROTHERIA 1
 - Ab jetzt: XENARTHRA
 - Tardigrada 4 + Myrmecophaga (zahnlos)
 - *Astegotherium*/M-Eozän 2 + (*Stegotherium*/Miozän 4 + *Dasypus* 3)
 - *Utaetus* /M-Eozän 3
 - Tolyteutinae 4
 - *Prozaedyus*/Miozän 4
 - Glyptodontidae 4 + Pamphathiidae 4
 - *Euphractus* 4
 - *Chaetophractus* 4 + *Zaedyus* 4

Fossile Taxa mit Zeitangabe, ansonsten rezent

- 1 = braquiodonte Zähne mit Schmelz
- 2 = protohypsodonte Zähne mit Schmelz
- 3 = euhypsodonte Zähne mit Schmelz
- 4 = euhypsodonte Zähne ohne Schmelz

Moderne Xenarthra sind gekennzeichnet durch Reduktion oder Verlust der prämaxillären Zähne, Verlust der Milchzähne (außer bei *Dasypus*), Verlust von Schmelz (außer auf Molariformen bei *Dasypus*), Euhypsodontie, weitgehend homodonte, kleine Zähne (außer Glyptodonten und Faultiere).

Der gemeinsame Vorfahr der Xenarthra verfügte über Zähne mit Zahnschmelz, wie auch frühe fossile Gürteltiere (wie *Astegotherium*, *Utaetus*) und in sehr geringem Umfang rezente *Dasypus* (dünne Schmelzschicht nur bei nicht abgenutzten permanenten Molariformen). Der Zahnschmelz ging innerhalb der Xenarthra, und auch innerhalb der Dasypodidae, mehrfach unabhängig voneinander verloren; bei Faultieren wurde niemals Schmelz gefunden, Ameisenbären sind zahnlos.

Die Entwicklung der Hypsodontie ging dem Verlust des Zahnschmelzes voraus; *Astegotherium* aus dem frühen M-Eozän war bereits protohypsodont, besaß aber noch Schmelz. Hypsodontie entwickelte sich nicht nur bei Cingulata, sondern auch anderen paläogenen Säugerlinien Südamerikas und wird mit verstärkter Aufnahme abrasiver Partikel mit der Nahrung erklärt. Die Mehrzahl der Xenarthra ging dann am Ende des Eozäns oder nach dem Eozän von dentinprotohypsodonten Zähnen mit Schmelz zu schmelzlosen euhypsodonten Zähnen über. Die Zahnmerkmale basaler Gürteltiere könnten darauf deuten, dass sie sich bevorzugt von Termiten ernährten – jedenfalls finden sie sich bei verschiedenen modernen Termitenfressern. (Natwiss. 101: 715).

Einteilung:

1) **Cingulata (Gürteltiere und Glyptodonten):** ab O-Paläozän oder U-Eozän:

Fam. **Dasypodidae (Gürteltiere i.e.S.):** ab O-Paläozän oder U-Eozän;

rez. Gatt. *Dasypus* und *Cabassous* als ursprünglichste Formen;

Dasypus aber erst seit O-Pliozän nachgewiesen, in Nordamerika zwischen 2,6 und 2,2 MA eingewandert. Rez. F. Dasypodidae ab Thanet. Nachweis zunächst nur durch Panzerschuppen; Radiation im Oligozän und Miozän.

(Knochenschild über dem Kopf; Körperpanzer teilweise angewachsen und teilweise aus beweglichen Ringen; Knochenröhre über dem Schwanz)

(+) Fam. **Glyptodontidae (Riesengürteltiere):** M-Eozän bis

Altholozän; lt. BRI vom O-Oligozän bis Pleist.; + ca. 7500 BP.

Nach molekularkladistischen Untersuchungen (12000 Jahre alte mtDNA von *Doedicurus*) handelt es sich bei den Glyptodonten um eine Linie, die innerhalb der Dasypodidae positioniert ist und sich vor 35 MA von der Linie zu den rezenten Gürteltieren abspaltete (Spektr. Wiss. 4/2016: 8)

(+) Fam. Peltephilidae: U-Eozän bis M-Miozän, entwickelte Riesenformen (s. Oligozän) außerhalb der Glyptodonten; manchmal zu den Dasypodidae gestellt.

(+) Fam. Glyptatelidae: M-Eozän bis U-Miozän

2) **Faultiere (Pilosa):** ?U-Eozän, sicher ab U-Oligozän

Fam. **Megatherioidea** u. Fam. **Megalonychidae:** erdbewohnende Riesenfaultiere,

U-Oligozän bis Altholozän (in der Karibik bis 4400 BP), rez. Megalonychidae noch durch *Choloepus* vertreten

Megatheriidae (+) und Megalonychidae ab U-Miozän.

Fam. **Bradypodoidea:** baumbewohnende Faultiere, phylogenetisch jung, die drei rez. Gatt. sind wahrsch. biphyletisch aus den beiden Fam. der Bodenfaultiere hervorgegangen. Kein Fossilnachweis.

- 3) **Ameisenfresser (Vermilingua):** seit ob. U-Eozän (Messel)
Fam. Myrmecophagidae: ab Lutet (Ameisenbären)
Fam. Cyclopedidae: ab Pliozän (Zwergameisenbären: *Cyclopes*)

Weitere fossile Familien der Xenartha nach BRI:

Pampatheriidae (U-Eoän bis Pleistozän); Palaeopeltidae (M-Eozän bis U-Miozän), Orophodontidae (Chattium bis O-Miozän), Scelidotheriidae (Chattium bis Pleist.), Mylodontidae (M-Miozän bis oberstes Pleist.)

Die Xenartha entwickelten sich im Paläozän im isolierten Inselkontinent Südamerika und machten wegen der isolierten Lage und dem Fehlen großer Raubtiere keine bedeutende Weiterentwicklung durch. Als im U-Pliozän wieder eine Landbrücke nach Nordamerika entstand, wanderten vor <5 MA Glyptodonten, Riesenfaultiere und Gürteltiere nach Nordamerika ein.

Die Ameisenbären müssen aber schon im Paläozän vor der Isolierung Südamerikas entstanden sein, da der älteste Vertreter im ob. U-Eozän von Messel gefunden wurde (es wird aber auch diskutiert, dass es sich bei *Eurotamandua* um eine konvergente Entwicklungslinie handeln könnte, die in keiner Beziehung zu den Xenartha steht, oder um einen Vertreter der Schuppentiere).

Die Palaeanodonta (O-Pal. bis U-Miozän) werden heute aber nicht mehr als Xenartha bzw. deren Vorgänger angesehen, sondern zu den Schuppentieren gestellt. Eine Verwandtschaft zwischen Schuppentieren und Xenartha (Edentata) besteht definitiv nicht!

Ordnung Edentata (Xenartha) (= Zahnarme) rezent:

4 Familien, 13 Gattungen, 29 Arten; auf Südamerika, Mittelamerika und den tiefsten Süden der USA (einschl. Florida) beschränkt. Der Ursprung der Edentata liegt aber in Nordamerika.

15-18 cm (incl. Schwanz)/80 – 100 g (Kleiner Gürtelmull) bis
1,7 – 2,1 m (Kopf-Rumpf-Länge: 100 – 120 cm, Schwanz 70 – 90 cm)/20 – 40 kg beim Großen Ameisenbär

Fam. Dasypodidae (Gürteltiere): 20 Arten in 8 Gattungen; Riesengürteltier (*Priodontes maximus*) fast so groß wie der große Ameisenbär. Ab Thanet (Südamerika, Nordamerika)

Faultiere: 5 Arten in 2 Gattungen (Fam. Bradypodidae = Dreizehen-Faultiere; nur rezent; Fam. Megalonychidae = Zweizehen-Faultiere, ab U-Miozän)

Fam. Myrmecophagidae (Ameisenbären): 4 Arten in 3 Gattungen. Die Familie ist – fraglich – ab Lutet nachweisbar. Teilweise wird eine eigene Familie der Zwergameisenbären (Cyclopedidae, ab Pliozän) ausgegliedert.

Ameisenbären bilden im Magen keine Magensäure, sondern nutzen die Ameisensäure der von ihnen gefressenen Ameisen.

Situation in Südamerika: seit der Unterkreide isoliert; von den zum Zeitpunkt der ersten Isolation vorhandenen (bzw. sich aus den dort lebenden Linien entwickelnden) Säugetieren erlebten nur die Monotremen und bestimmte Multituberculata, evtl. auch Pantotheria und Symmetrodonta, das Ende der ersten Isolation. Im Paläozän, während der relativ kurzzeitigen Verbindung zwischen Nord- und Südkontinent, wanderten dann Beuteltiere und primitive Placentalia (u.a. Zahnarme und Urhuftiere) in den Südkontinent ein; im höheren Paläozän erfolgte eine erneute Isolation, die erst im U-Pliozän endete. Die Trennung Südamerikas und Australiens (via Antarktis) erfolgte vor 45 bis 38 MA (O-Eozän oder U-Oligozän). Nagetiere wanderten laut BENTON (2007) im Eozän, Fledermäuse spätestens im O-Oligozän in Südamerika ein.

pegr-pegr

PALÄOZÄN – EOZÄN – GRENZE (PEG)

Extinktion: Nahe dem Ende des Paläozäns (beginnend vor 54,98 – 54,93 MA) bzw. direkt zu Beginn des Eozäns (IETM = initial Eocene thermal maximum) kam es zu einer Störung im C-Zyklus mit einer plötzlichen Klimaerwärmung für 100.000 – 200.000 J; die Oberflächenwassertemperatur an der Antarktisküste stieg in dieser Zeit von 13 auf 20 Grad; weltweit stiegen die Oberflächentemperaturen um 6 bis 8 Grad, auch subtropische Regionen wurden wärmer, der Effekt war aber umso stärker ausgeprägt, je näher zu den Polen. Gleichzeitig erloschen 35 – 50 % der kosmopolitischen benthischen Foraminiferen, während sich andere Planktonbewohner und Landsäugetiere diversifizierten. Die Paarhufer und Unpaarhufer sowie Primaten wanderten zu dieser Zeit in Nordamerika ein. Manche Pflanzenarten wanderten während der Erwärmung um bis zu 1500 km weiter nordwärts (Nordamerika).

Ursächlich war eine katastrophische Freisetzung von C, wahrscheinlich als Methan aus submarinen Reservoirs, innerhalb weniger tausend Jahre. Die Befunde sind ein Hinweis darauf, dass es ein großes Reservoir an freisetzbarem C gibt, das durch natürliche Prozesse sehr rasch (in Raten, die mit der anthropogenen C-Freisetzung vergleichbar sind!) in die Atmosphäre und den Ozean freigesetzt werden kann (Nat. 401, 775). Unter normalen Bedingungen sind große Mengen Kohlenstoff in Ozeansedimenten als Gashydrate (=solide Kristalle aus Wasser und Methan) gespeichert. Wird der Ozean erwärmt, destabilisieren die Hydrate und geben Methangas frei, das zu CO₂ oxidiert wird. Die C-Isotopenzusammensetzung des Methans belegt, dass es organischer Genese ist und ursprünglich durch Bakterien gebildet wurde. Berechnungen aus C-Isotoprelationen ergaben, dass 1500 Milliarden Tonnen Methan an der P-E-Grenze freigesetzt worden sein sollen (naA 3000 Gigatonnen Kohlenstoff; PNAS 110: 15908).

Die Temperatur nimmt zu, an den Polen stärker als in den Tropen (in Westsibirien stieg die Wassertemperatur um 7 Grad und erreichte ca. 27 Grad!), der Temperaturgradient zwischen Polen und Tropen und damit die atmosphärische und ozeanische Zirkulation nehmen ab, der Ozean wird ruhiger. Bestimmte Planktonarten nahmen weltweit stark zu infolge der Erwärmung, die biologische Produktivität nahm zu; möglicherweise führte die Zunahme der Photosynthese zum Abbau des überschüssigen CO₂ und so konnten sich allmählich die klimatischen Verhältnisse wieder normalisieren (parallel dazu ging die Produktivität wieder zurück).

Die Menge an Kohlenstoff, der beim PE-Ereignis in die Atmosphäre entlassen wurde, war etwa so groß, als würden alle verfügbaren fossilen Brennstoffe auf einmal verbraucht. Man vermutet, dass die erhöhte Feuchtigkeit (vermehrte Regenfälle) und die verstärkte Verwitterung in dem feuchten, warmem Klima dazu führten, dass verstärkt Tonpartikel gebildet und in die Meere geschwemmt und sedimentiert wurden; mit dem Ton wurde vermehrt Kohlenstoff von den Kontinenten in die Meere geschwemmt und gleichzeitig der Verfügbarkeit für Organismen entzogen. So könnte sich der CO₂-Gehalt dann allmählich wieder reduziert haben.

Die Ursache für die Erderwärmung, die primär zur Destabilisierung der Gashydrate führte, soll mit einer ausgeprägten Intrusion von aufsteigenden Schmelzen aus dem Erdmantel zusammenhängen, als sich Grönland und Europa tektonisch trennten (Flutbasalteruptionen). So stieg u.a. im Bereich des Nordatlantiks in großem Umfang geschmolzene Magma nach oben (geschätzt 5 – 10 Millionen Kubikkilometer). Das Ereignis datiert auf 56,1 +/- 0,5 MA. Viele hundert bis einige tausend hydrothermale Quellen erwärmten die C-reichen Sedimentschichten und setzten den dort gebundenen Kohlenstoff als Methan frei, das ein starkes Treibhausgas darstellt (ähnliche Mechanismen könnten auch die klimatischen Auswirkungen des Sibirian-Trap-Vulkanismus an der PTG bzw. des Karoo-Vulkanismus an der Lias-Dogger-Grenze erklären). Die C-Ausgasung aus C-reichen Sedimenten, die durch aufsteigendes Magma auf mehr als 100 Grad erhitzt werden (als Voraussetzung für die Methan-Ausgasung), ist pro Kubikmeter Magma um den Faktor 10 bis 30 stärker als die C-Ausgasung, die sich bei direkt eruptierender, C-gesättigter basaltischer Schmelze ergeben würde: für die Störung des C-Haushaltes ist also die Intrusion heißer Schmelzen via hydrothermale Quellen in C-reiche Sedimente viel gravierender als an der Erdoberfläche direkt entlassene basaltische Schmelze (Nat. 429, 542). Ob die Erwärmung dann in einer positiven Rückkoppelung zu einer Auflösung der unter dem Meeresboden deponierten Gashydrate geführt hat (als Sekundärfolge), bleibt dabei offen; primärer Auslöser wäre die massive Intrusion der heißen Schmelzen aus dem Erdmantel in C-reiche Sedimente in Form zahlloser hydrothermalen Quellen gewesen und die damit verbundene großflächige Aufheizung von C-reichen Sedimenten auf Temperaturen von mehr als 100 Grad, wie sie zur Freisetzung von Methan aus diesen Sedimenten erforderlich sind. Das Methan oxidiert im Ozean und der Atmosphäre dann weitgehend zu CO₂, wirkt aber auch selbst als Treibhausgas.

(Es ist also zu unterscheiden zwischen biogenem Methan, das aus Gashydraten freigesetzt wird, die sich direkt unter der Meeresbodenoberfläche befinden, und für deren Freisetzung eine leichte Zunahme der bodennahen Wassertemperaturen z.B. durch Absinken warmen Wassers ausreicht, und der Freisetzung von Methan aus C-reichen Sedimenten bei hohen Temperaturen von über 100 Grad, wie sie nur durch vulkanische Intrusionen ausgelöst werden können; bei diesen hohen Temperaturen bildet sich Methan thermogen innerhalb der C-reichen Sedimente, d.h. das Methan wird erst durch die Hitze gebildet und dann freigesetzt, während es in den Gashydraten schon vorhanden ist). (s. Nat. 429, 513). Im Ozean und der Atmosphäre wird das Methan dann weitgehend zu CO₂ oxidiert.

Allerdings wird die Rolle der Methanfreisetzung an der PEG neuerdings erheblich geringer und sekundär eingeschätzt (s.u.).

Daneben wird auch eine Meeresspiegelabsenkung (und damit Drucksenkung) als Ursache für die Freisetzung des Methans (neben der Erwärmung) diskutiert, der Meeresspiegel soll damals 120 m unter rezent gelegen haben (Natw. R. 2/06 S. 90). (Da damals keine Vereisung der Polkappen bestand, ging die Erwärmung nicht mit einem Meeresspiegelanstieg einher).

Außerdem spricht die Untersuchung von Biomarkern, insbesondere der Isotopzusammensetzung von Hopanoiden (C¹³-depletierte Hopanoide) in See- und Sumpfsedimenten Sünglands dafür, dass es zu Beginn des PETM-Intervalls (paläozän-eozänes Wärmemaximum) zu einer Zunahme methanotropher Populationen (Biomasse) (evtl. bei gleichzeitiger Abnahme heterotropher Bakterien) als Indikator für eine erhöhte terrestrische Methanfreisetzung kam, wohl infolge wärmeren und feuchteren Klimas. Terrestrische Methanemissionen (besonders aus feuchten

Umgebungen wie Sümpfen) könnten die Erwärmung im Sinne einer positiven Rückkoppelung verstärkt haben. Die Zunahme Methanotropher ist dabei als Folge einer verstärkten Methanfreisetzung aus tieferen (Boden-)Schichten zu verstehen, d.h. verstärkter methanogener Zersetzung organischer Materie, wobei höhere Temperaturen und erhöhte Feuchtigkeit bekanntermaßen die Methanfreisetzung auch im terrestrischen Umfeld erhöhen (mehrere Studien deuten auf erhöhte Feuchtigkeit und Niederschläge an der PEG). Heutzutage erfolgt die Methanfreisetzung vorwiegend in Sümpfen; 70 % der Unterschiede im Methangehalt der Atmosphäre zwischen Eiszeiten und Interglazialen sollen auf verstärkter Methanfreisetzung in tropischen Sümpfen während der Interglaziale beruhen (Nat. 449, 332)

Studien an Sauerstoffisotopen in *Phenacodus*-Zähnen sowie marine Daten führten zu dem überraschenden Ergebnis, dass eine erste Erwärmung (um 5 Grad im Bighorn Basin, Wyoming) bereits in den 12000 Jahren vor der C-Isotop-Exkursion erfolgt war. Letztere wird mit der Methanfreisetzung in die Atmosphäre in Verbindung gebracht und ging mit einem weiteren Temperaturanstieg einher. Es muss also zunächst zu einer methan-unabhängigen Erwärmung gekommen sein, die dann ihrerseits die Methanfreisetzung und damit die zweite Stufe der Erwärmung getriggert haben dürfte (Nat. 467, 955).

Abgesehen von diesem kurzfristigen Event, der mit hohen CO₂-Konzentrationen einherging, die auch durch den Stomataindex von *Ginkgo sp.* bestätigt wurden, muss das anhaltend warme „Basisklima“ im oberen Paläozän und unteren Eozän (ebenso wie im mittl. Miozän) CO₂-unabhängig begründbar sein, da außerhalb des methanbedingten CO₂-Peaks die CO₂-Konzentrationen zu dieser Zeit etwa den derzeitigen entsprachen, jedenfalls unter Zugrundelegung des Stomataindex von *Ginkgo* (Sci. 292, 2311).

Die Temperatur stieg an der PEG in tropischen Regionen um ca. 5 Grad an, in höheren Breiten um bis zu 9 Grad; in den tieferen Meeresschichten erwärmte sich das Wasser um 4-5 Grad. Der Großteil des Temperaturanstiegs erfolgte innerhalb von 1000 J., das Maximum wurde aber erst langsam in 30000 J erreicht. Die atmosphärische CO₂-Zunahme führte zu einer massiven Zunahme von Kohlensäure in den Meeren, das Ozeanwasser wurde sauer; kalkige Mikroorganismen, die üblicherweise zum Meeresboden sinken und dort sedimentiert werden, wurden nun im Wasser gelöst; während im späten Paläozän der Kalkanteil in den Sedimenten 80 – 90 % betrug, ging er binnen 1000 J auf weniger als 1 % zurück, erreichte aber schon 15000 J nach Beginn des Eozäns fast wieder den Ausgangsstand. Die Azidität der tieferen Wasserschichten führte zum Massensterben der benthischen Foraminiferen; die planktonischen Arten überlebten zwar weitgehend, wurden aber ebenfalls stark beeinträchtigt; sie bildeten sehr schwache Kalkpanzer aus (Natw. Ru. 2/2006 S. 90).

Zusammen mit der starken kurzzeitigen Erwärmung infolge der Methan-Freisetzung an der Paläozän-Eozän-Grenze kam es auch zu einer starken Veränderung der Säugetierfauna Nordamerikas, indem um diesen Zeitpunkt viele Gruppen einwanderten, die zuvor nur in Asien präsent waren; über Nordamerika erreichten sie dann auch Europa (das damals noch durch ein Meer von Asien getrennt war). Am Anfang (noch im Paläozän) standen die Uintatherien (ad Ordnung Dinocerata) vor 57 MA, gefolgt von den Nagetieren vor 56,3 MA und zahlreichen Gruppen im direkten Zusammenhang mit der PE-Grenze vor 55 MA: Hyaenodontidae, Primaten, Paarhufer, Unpaarhufer. Es gab somit mindestens drei Einwanderungswellen von modernen Säugern aus Asien nach Nordamerika, während gleichzeitig altertümliche Formen in Nordamerika erloschen. An der PE-Grenze ändert sich die Fauna Nordamerikas schlagartig. Die morphologischen Unterschiede dieser modernen Gruppen zur paläozänen Fauna Nordamerikas sind so groß, dass sie sich nicht in situ aus dieser paläozänen Fauna entwickelt haben können, sondern nur durch Einwanderung nach Nordamerika gelangt sein können. Dasselbe gilt für

Westeuropa. Im Paläozän war Asien offenbar ein wichtiges Entwicklungszentrum für moderne Placentalia. Da die betreffenden Säugergruppen (Primates, Paar-, Unpaarhufer, Hyaenodontidae) innerhalb von 10.000 Jahren nach dem Maximum der C-Anomalie (durch Methanfreisetzung) in Nordamerika erschienen, ist ein kausaler Zusammenhang zwischen der globalen Erwärmung und der Invasion Nordamerikas wahrscheinlich. (Sci. 295, 2028+2062) (Meeresspiegelabsenkung, s.o.).

In Nordamerika ließ sich ein direkter Zusammenhang zwischen Klima und Säugerfauna herstellen: Direkt an der PEG (während des PE-Wärmemaximums, beginnend vor 55,8 MA; Dauer < 170000 J; Erwärmung um 5 Grad) wanderten viele neue Säugergruppen erstmals in Nordamerika ein, gefolgt von 4 MA klimatischer und evolutionärer Stase. Im oberen Untereozän schloss sich dann das früheozäne Klimaoptimum an mit einer anhaltenden Temperaturzunahme (MAT im Inneren Nordamerikas: 23 Grad; Zunahme der Niederschläge auf 1500 mm/a) und Zunahme der Diversität der Flora und Komplexität der Habitate (feucht, paratropisch). Daraufhin erfolgte vor 50 bis 47 MA eine Klimaverschlechterung, verbunden mit einer Abnahme der Diversität der Fauna (Bridgerian Crash); die verarmte Fauna wurde jetzt vom Condylarthra *Hyopsodus* dominiert (PNAS 106, 14241).

Abgesehen von dem absoluten PE-Wärmemaximum (Dauer: 170000 Jahre; Zunahme der globalen Temperatur um 5 bis 7 Grad, naA 4 bis 5 Grad) gab es im frühen Paläogen weitere kleinere und kürzere Wärmephasen (u.a. vor 65,2 MA, 58,2 MA, 53,7 MA). Diese korrelieren mit der Exzentrizität der Erdbahn, waren von kurzer Dauer (ca. 40000 Jahre), und der C-Zyklus erholte sich schneller. Nach Isotopenuntersuchungen beruhen diese moderaten, kürzeren Wärmephasen – im Gegensatz zum PE-Wärmemaximum – nicht auf der Freisetzung von Treibhausgasen aus Sedimenten, sondern sind die Folge einer verstärkten Belüftung (und dadurch Oxidation von C) im Inneren des Ozeans, wodurch mindestens 1600 Gigatonnen gelösten organischen Kohlenstoffs aus dem Meer freigesetzt wurden. Die rasche Erholung des C-Zyklus beruht dann darauf, dass der Kohlenstoff wieder relativ rasch vom Ozean aufgenommen und abgesondert wurde – anders als nach dem PE-Wärmemaximum, wo erst die Verwitterung silikathaltiger Gesteine allmählich zum CO₂-Rückgang und C-Burial führte und der C-Zyklus sich daher viel langsamer erholen konnte. Nicht jede Erwärmung geht somit mit einer Freisetzung von Kohlenstoff aus Sedimenten einher, sondern kann auch auf der Neuverteilung oberflächlichen (also frei im Ozean vorhandenen), nicht in Sedimenten gebundenen Kohlenstoff beruhen (Nat. 471, 349).

Vulkanismus als Ursache de PE-Wärmemaximums:

Isotopenstudien an Sedimentkernen des Nordostatlantiks bestätigten im Jahr 2017, dass das Wärmemaximum primär durch starken Vulkanismus im Zusammenhang mit der Öffnung des Nordatlantiks zwischen Norwegen und Grönland ausgelöst wurde, wodurch extreme Mengen Kohlendioxid freigesetzt wurden. Ursache war die Entgasung von Flutbasalt. Es handelte sich um eine der schnellsten Erwärmungen in der Erdgeschichte (+5 Grad in 20000 Jahren). Insgesamt wurden 10200 – 12200 Petagramm (Pg) Kohlenstoff freigesetzt (1 Petagramm = 1.000.000.000 t). Die maximale Emissionsrate betrug 0,58 Pg C pro Jahr (heute werden pro Jahr 10 Pg freigesetzt). 90 % der C-Emissionen waren vulkanisch bedingt, der Rest geht auf organischen Kohlenstoff zurück aus der Freisetzung von Methan aus Sedimenten und Kohle sowie aus dem Abschmelzen von Permafrostböden. Sowohl Bor-Isotope in Foraminiferen wie auch C-Isotope lassen erkennen, dass 90 % des freigesetzten Kohlendioxids vulkanischen (nicht-organischen) Ursprungs sind.

Annahmen, dass eine katastrophische Freisetzung von Kohlenstoff in Form von Methan aus Methanhydraten oder Permafrost das PE-Wärmemaximum triggerte, sind daher nicht

aufrechtzuerhalten, auch wenn die durch vulkanische Emissionen ausgelöste Erwärmung dann sekundär auch zu Methanfreisetzungen geführt haben dürfte, die aber in der Gesamtbilanz eine untergeordnete Rolle spielten. Derartige positive Rückkoppelungseffekte treten bei CO₂-Konzentrationen oberhalb von 500 ppm auf.

Die Temperaturerhöhung betrug 4 bis 5 Grad über einen Zeitraum von 100000 bis 200000 Jahren; es folgten im Eozän drei weitere ähnliche Temperaturmaxima, allerdings mit weniger ausgeprägten Spitzen. Damit bleibt das PE-Wärmemaximum die schnellste natürliche Erwärmungsphase des Känozoikums. Die Temperaturdifferenz des Meerwassers zwischen Äquator und Polen betrug nur 6 Grad (heute: 22 Grad), die mittlere globale Temperatur stieg von 18 Grad am Ende des Paläozäns auf 24 Grad (heute: 14 – 15 Grad). In tropischen Gebieten führte dies zu Dürren, in den temperierten und polnahen Gebieten stiegen die Niederschlagsmengen an. Die Tiere in den Subtropen reagierten auf das reduzierte Nahrungsangebot mit einer Verkleinerung in gewisser Parallele zur Inselverzwergung.

Der pH-Wert der Weltmeere sank um 0,27 – 0,36 Einheiten; 30 bis 50 % der Arten am Meeresgrund lebender Foraminiferen starben dadurch aus. Durch thermische Expansion stieg der Meeresspiegel um 3 bis 5 m (Eisabschmelzung spielte damals noch keine Rolle, die Antarktis und Grönland vergletscherten erst vor 34 MA).

Die jährliche Kohlendioxid-Freisetzung betrug aber nur höchstens 2 Milliarden Tonnen pro Jahr, im Gegensatz zu den 36 Milliarden Tonnen der anthropogenen Freisetzung heutzutage. Durch diese langsamere Freisetzung an der PEG konnten negative Rückkoppelungseffekte den globalen Temperaturanstieg auf 4 bis 5 Grad begrenzen; dies sind vor allem die Absorption von Kohlendioxid durch die Vegetation, die Lösung im Meerwasser unter Bildung ausfallender Karbonate und die Umwandlung von Silikaten auf dem Festland in Karbonate (Nat. 548: 531; Natwiss. Ru. 11/17: 631). Außerdem wurden große Teile des Ozeans sulfidisch (starke Produktion von toxischem Schwefelwasserstoff. Die S-Isotop-Exkursion erreichte ca. 50 TA nach der PEG ihr Maximum und ging dann innerhalb der nächsten 50 TA wieder auf den Ausgangswert zurück, d.h. innerhalb von insgesamt 100 TA normalisierten sich die Verhältnisse wieder (Sci. 361: 804).

Impakt?

Im Jahr 2016 wurde von einer abrupten Häufung winziger Kügelchen aus Silikatglas (Mikrotektite, Mikrokrystite) von drei Fundstellen der PE-Grenze an der Atlantikküste der USA berichtet. Derartige Spherulen entstehen, wenn Gestein durch einen Meteoriteneinschlag aufgeschmolzen wird; es gelangt als feine Tröpfchen in die Atmosphäre, die beim Abkühlen zu kleinen Kügelchen erstarren. Auch wenn solche Kügelchen grundsätzlich auch bei Vulkanausbrüchen entstehen können oder im Meteoritenstaub enthalten sind, sprechen Feinstruktur und niedriger Wassergehalt für einen Meteoriteneinschlag. Die Spherulen fanden sich in einer 20 cm dicken Schicht, und ihre Häufigkeit stieg von 0 auf 4 Kügelchen/Gramm Sediment direkt unterhalb der 56 MA alten PEG an. Da die Spherulen dünn, aber weit verteilt an der Ostküste zu finden sind, könnte der Einschlag groß und weit entfernt stattgefunden haben, oder aber auch klein und nahe gewesen sein. Auch eine Kausalität mit dem Klimawandel an der PEG wäre mit einem Einschlag noch nicht automatisch bewiesen; allerdings könnte er C-reiche Gesteinsschichten vaporisiert haben oder gefrorenes Methan aus Meeressedimenten freigesetzt haben (Sci. 354: 225).

Auswirkungen des PE-Wärmemaximums auf die Flora:

Die starke, rasche Erwärmung dauerte etwa 10000 J an, danach gingen die Temperaturen innerhalb von ca. 100000 J wieder allmählich auf das (warme) Ausgangsniveau zurück. In Nordamerika (Wyoming) wanderten in dieser Zeit Pflanzen sowohl (um 650 – 1500 km) aus dem Süden wie auch aus anderen Kontinenten (Eurasien) ein und es entstand eine Mischung aus alteingesessener und zugewanderter Flora. Die Temperatur nahm in dem betreffenden Untersuchungsgebiet um etwa 5 Grad zu; die Niederschlagsmenge war anfangs gering und steigerte sich dann im Laufe der Zeit. Im Paläozän nahm die mittlere jährliche Temperatur mit jedem Breitengrad um 0,4 – 1 Grad ab; eine Temperaturzunahme um 4 bis 8 Grad an der PEG ermöglichte daher eine Ausbreitung der Pflanzen um 4 – 20 Breitengrade (d.h. 450 bis 2200 km) nach Norden. Gleichzeitig erfolgte ebenso wie bei den Landtieren (z.B. Hyaenodonten) eine Einwanderung über Landbrücken aus Eurasien. (Sci. 310, 993).

Auswirkung auf die Landfauna (Sci. 335, 924 und 959): Nach der **Bergmann-Regel sind nahe verwandte Arten endothermer Tiere (Säugetier, Vögel) in höheren (kühleren) Breiten größer als ihre Verwandten in wärmeren Lebensräumen.** Als Ursache werden thermoregulatorische Gründe (Optimierung der Körpergröße in Bezug auf die Erfordernisse der Thermoregulation) diskutiert, aber auch Unterschiede in der Bioproduktivität der Lebensräume (Nahrungsressourcen als Folge der Primärproduktion).

Die Regel trifft auf über 70 % der rezenten endothermen Taxa zu; 25 bis 35 % widersprechen ihr. Die Temperatur scheint auch die mögliche Maximalgröße von Säugetieren zu begrenzen. Am Beispiel der frühesten Pferde (*Hyracotherium* = *Sifrhippus* erschien zeitgleich an der Basis des PET-Maximums in Nordamerika und Europa) ließen sich die Größenveränderungen, die in vielen archaischen und modernen Linien zu dieser Zeit dokumentiert wurden, quantifizieren (Oberflächengröße des 1. Molaren). Direkt zu Beginn des PETM verkleinerte sich die Körpergröße von ca. 5,6 kg um 30 % auf ca. 3,9 kg (135000 Jahre nach der Basis des PETM), am Ende des PETM nahm sie plötzlich um 76 % auf 7,0 kg zu.

Studien an Sauerstoffisotopen in Zähnen der Begleitfauna (Pantodont *Coryphodon*, das semiaquatisch lebte) zeigten dabei, dass die Größenveränderungen direkte Folge des Temperaturverlaufs und nicht eine Folge der Änderung der primären Produktivität sind. So würde Verkleinerung mit einer Abnahme der Produktivität infolge von Aridität einhergehen; tatsächlich wurde es aber feuchter (die Produktivität nahm also nicht ab), als sich *Sifrhippus* verkleinerte. **Temperaturveränderungen wirken sich also unmittelbar auf die Größe endothermer Tiere aus, was für die thermoregulatorische Erklärung des Phänomens spricht.**

Größenveränderungen erfuhren während des PETM in Nordamerika sowohl herbivore Ungulaten (Paarhufer, Unpaarhufer, Condylarthra, Tillodontia), Primaten, Creodonten, Carnivoramorphia, Palaeoanodontia, und zwar sowohl endemische Taxa wie Immigranten der PEG in Nordamerika.

eoziä-eoziä

EOZÄN (56 - 34 MA)

Ältere Datierung und Einteilung:

Abweichende Einteilung nach GSA 1999 (Geological Society of America):

Untereozän = Ypresian (49,0 – 54,8 MA)

Mitteleozän: unteres und mittleres Mitteleozän = Lutetian (41,3 – 49,0 MA)

oberes Mitteleozän = Bartonian (37,0 – 41,3 MA)

Obereozän = Priabonian (37,0 – 33,7 MA)

Das Bartonian bzw. der Zeitraum zwischen 37,0 – 41,3 MA wird also unterschiedlich gehandhabt, entweder dem M- oder O-Eozän zugeschlagen.

(Hinweis: bei Angaben zur Lebensdauer von Tetrapodenfamilien nach BRI ist, sofern nicht „Bartonian“ direkt angegeben ist, die Bezeichnung „unteres O-Eozän“ mit dem Bartonian und „oberes O-Eozän“ mit dem Priabonian zu synonymisieren).

ICS 2004/2007:

Eozän: 55,8 +- 0,2 MA bis 33,9 +- 0,1 MA

Ypres: 55,8 +- 0,2 MA bis 48,6 +- 0,2 MA

Lutet: 48,6 +- 0,2 MA bis 40,4 +- 0,2 MA

Bartonian: 40,4 +- 0,2 MA bis 37,2 +- 0,1 MA

Priabonian: 37,2 +- 0,1 MA bis 33,9 +- 0,1 MA

ICS 2012:

Eozän: 56,0 MA bis 33,9 MA

Ypres: 56,0 MA bis 47,8 MA

Lutet: 47,8 MA bis 41,3 MA

Bartonian: 41,3 MA bis 38,0 MA

Priabonian: 38,0 MA bis 33,9 MA

MESSEL wurde im Jahr 2015 auf 48 MA (statt 47 MA) datiert und fällt damit ins oberste U-Eozän.

Nordamerikanische Land Mammal Ages (mit Angabe des Beginns in MA nach zwei verschiedenen Quellen sowie kalkulierte Beginn nach dem ABC-Vadh-Zyklus):

| | |
|--------------------------------|------------------------|
| B, C Duchesnean (unt., oberes) | 42,0 oder 39,5 / 40,97 |
| C, A Uintan (unt., oberes) | 48,0 oder 45,9 / 45,79 |
| A, B Bridgerian | 52,0 oder 53,5 / 50,61 |
| C, A Wasatchian | 57,3 oder 55,5 / 55,43 |

Während des früheozänen Wärmeoptimums zwischen ca. 52 und 50 MA lag die CO₂-Konz. bei mehr als 1125 ppm (rezent 380 ppm), nachweisbar durch die Ausfällung von Nahcolit (zusammen mit Halit) in nordamerikanischen Seen (Nahcolit fällt – zusammen mit Halit – erst ab 1125 ppm aus). Dies ist aber nur die Untergrenze; die tatsächliche CO₂-Konz. kann auch wesentlich höher gewesen sein. Seit ca. 24 MA liegt die CO₂-Konz. dagegen ungefähr auf rezentem (präindustriellem) Niveau (Sci. 313, 1928). NaA CO₂-Werte zwischen 45 und 34 MA bei 1500 – 1000 ppm, danach Rückgang auf präindustrielles Niveau bis vor ca. 24 MA, danach mit leichten Schwankungen konstant; ein Wert von 200 ppm wurde aber wohl nicht unterschritten (Nat. 460, 85).

Vor 52 MA herrschte in der Antarktis noch ein subtropisches Klima, so dass dort Palmen und subtropischer bis tropischer Regenwald gedeihen konnten, wie Sporen und Pollenfunde zeigten.

Vor 40 MA mitteleozänes Klimaoptimum (MECO) bei CO₂-Werten von 4000 ppmv oder mehr (ausgehend von einer Basis von bereits 1000 bis 2000 ppmv vor Beginn des MECO). Das MECO hielt ca. 0,4 MA an. Die Gründe für den massiven CO₂-Anstieg sind unbekannt, hängen aber womöglich mit dem Verschwinden des Ozeans zusammen, der Indien und Asien trennte (Sci. 330, 763).

Ab 47,5 MA erste Hinweise auf winterliche Vereisung des Meeres im Nordpolbereich, die im Frühjahr wieder auftaute. Die Vereisung begann im Randbereich der Schelfgebiete und breitete sich 0,5 MA später auch weiter aufs offene Meer aus (Nat. 460, 376).

Vor ca. 33,7 MA begann die Vereisung der Antarktis. Eine Senkung des CO₂-Gehaltes ging der Vereisung voraus und hielt auch während des Beginns der Vereisung weiter an, was dafür spricht, dass diese CO₂-Senkung die primäre Ursache für die Vereisung darstellte (Sci. 334, 1261). Der Rand der Antarktis (wie das Rossmeer) wurde von den Gletschern vor 32,8 MA erreicht (Sci. 352: 34). Die Ursachen der Vereisung gelten aber inzwischen als komplexer und sind bis heute nicht abschließend geklärt. Möglicherweise spielte sogar die Expansion der Diatomeen im Obereozän dabei eine Rolle. Veränderte Meeresströmungen (vor allem zirkumpolar) durch Vertiefung oder Erweiterung von Meeresstraßen im zirkumpolaren Bereich (wie der Drake Passage) könnten zu nährstoffreichen Oberflächenwassern geführt haben, die eine massive Zunahme der Diatomeen ermöglichten, wodurch mehr Kohlenstoff sedimentiert wurde („C-Burial“) und folglich der CO₂-Gehalt der Atmosphäre sank. Dies ist aber nur eine Hypothese neben vielen anderen, und wahrscheinlich war die antarktische Vereisung multikausal bedingt (Sci. 352: 34).

Die **antarktische Halbinsel** diente zuletzt noch als ein Refugium für Pflanzen und Tiere, als der Rest der Antarktis schon vergletschert war. Die Vergletscherung der Berge auf der Halbinsel begann bereits im obersten Eozän vor 37 bis 34 MA parallel zu der einsetzenden Vergletscherung an anderen Stellen des Kontinents. Die Diversität der angiospermen-dominierten Flora nahm aufgrund der Abkühlung im späten Eozän selbst in den nördlichen Abschnitten der Halbinsel ab. Während des Oligozäns existierte im Norden der Halbinsel ein Mosaik aus Südbuchen- und koniferendominiertem Buschland und Tundra. Während das

Buschland völlig verschwand, konnte die Tundra noch stellenweise bis vor (mindestens) 12,8 MA überleben. Im mittleren Miozän erfolgte auf der nördlichen Halbinsel der Übergang von einer moderaten, „alpenartigen“ Vergletscherung hin zu dynamischen Eisschilden. Die nördlichste Spitze der Halbinsel wurde aber erst im frühen Pliozän (irgendwann zwischen 5,3 und 3,6 MA) vom Eisschild überzogen (PNAS 108, 11356).

Azolla-Ereignis: vor 49 MA kam es über ca. 800 TA hinweg zu Massenvermehrungen des Süßwasserfarns *Azolla* im arktischen Ozean. Der arktische Ozean war damals isoliert vom globalen Ozean; dadurch erfolgte keine Durchmischung der Strömungen; es resultierte eine stratifizierte Wassersäule ähnlich dem heutigen Schwarzen Meer. Da Süßwasser aus den umliegenden Festlandgebieten (mit reichen Regenfällen) eine geringere Dichte als Salzwasser aufweist, bildete sich an der Meeresoberfläche eine dünne (oder auch dickere) Süßwasserschicht; schon wenige Zentimeter Dicke dieser Schicht reichten für das Gedeihen von *Azolla*. Durch die einströmenden Flüsse dürften auch viel Phosphor und andere Mineralien in den Ozean gelangt sein. *Azolla* kann unter günstigen Bedingungen sehr schnell wachsen (20 Stunden Sonnenscheindauer im Sommer in den betreffenden Paläobreiten, warmes Klima) und die Biomasse unter optimalen Bedingungen binnen 2 – 3 Tagen verdoppeln.

Die Sedimentation der abgestorbenen Pflanzen am Grund des Ozeans soll durch den damit verbundenen C-Burial dazu geführt haben, dass das bis dahin herrschende Warmklima endete, womit eine erste Abkühlung einsetzte, die schließlich in den Eiszeiten gipfelte.

Die betreffenden *Azolla*-Ablagerungen im 4 Mill. qkm großen arktischen Becken sind ca. 8 m dick und könnten zur Öl- und Gasgewinnung genutzt werden. Der CO₂-Gehalt der Atmosphäre soll während des Eozänen Wärmeoptimums bei 1400 ppm gelegen haben und bis zum Beginn des Oligozäns um 50 % zurückgegangen sein, wobei die erste deutliche Absenkung unmittelbar nach den *Azolla*-Blühperioden eintrat. Allerdings kamen etwa zu jener Zeit weitere CO₂-senkende Faktoren hinzu: der anfangs starke Flutbasalt-Vulkanismus durch die Kollision von Indien mit der eurasiatischen Platte nahm ab (dadurch weniger vulkanische CO₂-Freisetzung), und die Verwitterung des sich nun allmählich auftaltenden Himalayas förderte die CO₂-Absorption.

Das Klima blieb im weiteren Verlauf des Eozäns zunächst dennoch warm, allerdings nahm der Temperaturgradient zu den Polen hin zu; stärkere Abkühlungen erfolgten zunächst in höheren Breiten. Die erste stärkere Abkühlung in der Antarktis erfolgte vor 41 MA, in der Arktis gab es zwischen 38 und 30 MA zeitweise Kontinentaleis. Im Bereich der Eozän-Oligozän-Grenze (33,9 – 33,7 MA) kam es dann zu einem drastischen Abfall des CO₂-Gehalts und einer damit verbundenen weltweiten Abkühlung; jetzt entwickelte sich der Antarktische Eisschild. Im Oligozän und Miozän oszillierten CO₂-Gehalt und Klima recht stark; im miozänen Klimaoptimum (19 bis 15 MA) wurden (ausgehend von 350 ppm) nochmals kurzzeitig 500 bis 600 ppm erreicht, das antarktische Eisschild verkleinerte sich vorübergehend deutlich, die Kernbereiche blieben aber bestehen. Schon vor 14,8 MA sanken die CO₂-Konzentrationen durch Erosion und Verwitterung wieder auf ca. 400 ppm, die Inlandsvereisung der Antarktis nahm wieder zu.

Eine Vereisung gleichzeitig an beiden Polen erfolgte allerdings erst im Quartär mit der Schließung der Landenge von Panama; eine gleichzeitige Vereisung beider Pole soll es im Phanerozoikum vor dem Quartär wahrscheinlich nie gegeben haben (nach Wikip.).

Impaktereignis: Im ob. Eozän kam es vor 36,5 – 34 MA zu einem vermehrten Eintrag extraterrestrischer Helium-Isotope via interplanetare Staubpartikel, außerdem zu mindestens zwei Impakten (Popigai, 100 km Durchmesser, 35,7 +/- 0,2 MA, Nordsibirien; Chesapeake Bay, 85 bis

90 km Durchmesser, 35,5 +/- 0,6 MA, vor der Küste Virginias; siebtgrößter Krater der Erde; der Meteorit hatte einen Durchmesser zwischen 2 und 5 km; Einschlag im flachen Kontinentalschelf mit wenigen hundert Meter Wassertiefe, wobei lokal die marinen Ablagerungen der Kreide, des Paläozäns und Eozäns aufgearbeitet und neu abgelagert wurden). Da Impakte dieser Größe nur 1 x in 26 MA zu erwarten sind, spricht das zeitliche Zusammentreffen für eine größere Kollision im Asteroidengürtel, vergleichbar der Situation im M-Ordov. vor 480 MA, als ein L-Chondrit auseinanderbrach mit der Folge erhöhten Eintrags von Mikrometeoriten und kosmischem Staub (nachgewiesen in marinen Sedimenten in Schweden) (Sci. 305, 492).

Relevante Auswirkungen auf die Lebewelt sind bisher nicht bekannt und paläontologisch nicht wahrscheinlich; lediglich fünf Arten des Mikroplanktons werden bisher als Opfer der Katastrophe angesehen (Science 265, 1036).

Kontinentalverbindungen: Durch die Turgai-Straße (West-sibirische Meeresstraße) wurden Europa und Asien im Eozän vorübergehend getrennt; im Oligozän verschwand die Turgai-Straße wieder; Asien und Europa wurden wieder vereint. Die letzte Verbindung zwischen Europa und Nordamerika zerriss vor über 50 MA, wobei die Lage der Landbrücke noch unklar ist (Grönland-Spitzbergen-Barentsee-Schelf oder Ellesmere-Insel-Grönland-Island-Faröer-Schottland) (PROBST 2002).

land-land eozä

Pteridospermen:

Komlopteris cenozoicus aus dem U-Eozän Tasmaniens als Relikttaxon der Corystospermaceae, mindestens 13 MA nach der KTG (Am J Bot. 2008; 95 (4): 465 – 471). *Komlopteris* war bisher nur aus Schichten älter als Kreide bekannt.

Angiospermen:

Explosion der Diversität und Modernisierung der Angiospermen; Anlass dürfte die globale Abkühlung gewesen sein, die im M-Eozän einsetzte. Dadurch wurde die bisherige, an wärmeres Klima angepasste Vegetation unter Stress gesetzt; anpassungsfähigere Gruppen wie die Angiospermen waren jetzt im Vorteil.

Im Eozän erstmals nachweisbar: **Kürbis-, Mohn-, Lein-, Nachtschattengewächse, Kreuzblütler, Nachtkerzengewächse, Bromelien** (naA ab > 60 MA), **Zistrosen, Pfingstrosengewächse** (letztere naA ab Oligozän), **Leinblatt-, Brennesselgewächse** (naA ab O-Kreide), **Storchschnabel-, Rauhlatt-, Rote- (=Rauten)gewächse**, evtl. (umstritten) Kakteen* Wasserhyazinthen (*Eichhornia*) und *Papaver* (Mohn) ab ob. Eozän. Vor 50 MA älteste Bananenfrüchte der rez. Bananengatt. *Musa*. *Acacia*: ältester Nachweis vor 46 MA (Mahenge, Tansania).

* Mangels Fossilien von Kakteen oder ihrer nächsten Verwandten besteht Unklarheit über ihre Evolution. Nach molekularen Daten trennte sich die Kakteenlinie von ihren nächsten Verwandten vor ca. 35 MA, also um die Eozän-Oligozän-Grenze herum. Die Hauptdiversifikation der Kakteen erfolgte allerdings erst viel später; die meisten artenreichen Linien entstanden erst im oberen Miozän vor 10 bis 5 MA. Es handelt sich um eine der schnellsten Artbildungen im Pflanzenreich. Zur gleichen Zeit diversifizierten auch andere Gruppen von Sukkulenten in verschiedenen Kontinenten, darunter die Agaven Nordamerikas. Gleichzeitig nahm weltweit das C4-Grasland zu. Die weltweite Ausdehnung arider Lebensräume gab Anlass sowohl zur Entwicklung bzw. Ausbreitung von Sukkulenten

ebenso wie für die C4-Photosynthese nutzenden Pflanzengruppen. Daneben dürfte aber auch der Rückgang der CO₂-Konzentration zwischen 15 und 8 MA zur Evolution und Expansion C4-dominierter Gradländer beigetragen haben. Der verminderte CO₂-Gehalt erhöhte gleichzeitig den Wasserstress derjenigen Pflanzen, die im Randbereich arider Regionen lebten; präadaptierte sukkulente Pflanzen hatten somit einen großen Vorteil und konnten daher rasch diversifizieren (PNAS 108, 8379).

Korbblütler: Während Pollen von Korbblütlern schon in 76 – 66 MA alten Schichten der Antarktis nachweisbar sind, stammt das älteste über den Pollennachweis hinaus gehende Fossil (erhaltene Blütenstände!) aus dem M-Eozän Patagoniens (47,5 MA) mit Affinitäten zu den UF Carduoideae und Mutisioideae. Die begleitenden Pollen ähneln oligozänen Pollen aus Patagonien (*Mutisiapollis telleriae*). Zusammen mit dem Befund, dass die ältesten Pollen der Subfamilien Carduoideae und Mutisioideae aus dem Paläogen Afrikas, Australiens und dem südlichen Südamerika stammen, sprechen diese Befunde für eine Entstehung der Compositae im südlichen Gondwana, wohl im südlichen Südamerika oder Antarctica, als dort (in Antarctica) noch gemäßigte und tropische Wälder vorherrschten (s. Oberkreide). Von den Vorfahren der Compositae verbreitete sich offenbar eine Linie nach Osten nach Australien (Goodeniaceae), eine andere Linie nach Westen ins südliche Südamerika, wo sie sich in die Calyceraceae und Compositae aufspaltete.

Die nächsten Außengruppen der Asteraceae (innerhalb der Asterales) stellen die Goodeniaceae (heute weitgehend auf Australien beschränkt; 300 Arten in 17 Gattungen) und (als unmittelbare Schwestergruppe) die Calyceraceae (südl. Südamerika, 60 Arten in 4 Gattungen). Innerhalb der Asteraceae stehen die Barnadesioideae basal (9 Gattungen, 91 Arten, südl. Südamerika); der Abzweig der (Mutisioideae + Carduoideae) von ersteren muss bereits vor mindestens 47,5 MA erfolgt sein, wie diese Befunde belegen (d.h. früher als nach molekularen Daten, die für 38 – 42 MA sprachen). Korbblütler (ca. 23000 Arten, 1500 Gattungen) stellen heute neben den Orchideen die artenreichste Familie der Angiospermen, weltweit verbreitet außer in Antarctica. Sichere Makrofossilien von Compositae datierten bisher erst aus dem Pleistozän. Der letzte gemeinsame Vorfahr der Korbblütler muss schon vor mindestens 80 MA gelebt haben; die meisten basalen Linien zweigten vor 60 – 50 MA ab (Sci. 329, 1605 + 1621; PNAS 112: 10898).

Nachtschattengewächse (Solanaceae; rezent 2500 Arten in 100 Gattungen): Während molekulare Daten für einen wesentlich jüngeren Ursprung der Kronengruppe der Solanaceae sprachen (zwischen 30 und 51 MA), fanden sich in Patagonien zwei 52,2 MA alte typische lampionartige Blütenkelche, die die Frucht umgaben (und wohl dazu dienten, die Beere im Inneren trocken zu halten, wenn sie z.B. auf Gewässern verdriftete; so bleibt die Beere für mehrere Tage geschützt). Fundort war ein ehemaliger Regenwald neben einem See.

Die Solanaceae diversifizierten offenbar schon vor dem endgültigen Zerfall von Gondwana. Bei *Physalis* handelt es sich bereits um eine weit abgeleitete Linie der Solanaceae. Heute findet sich *Physalis* mit über 120 Arten in Nord-, Süd- und Mittelamerika bei maximaler Diversität in Mexiko. Molekulare Daten sprachen für eine Divergenz der Physalinae erst vor ca. 10 MA. Für zahlreiche fossile Pflanzen aus Patagonien und Antarctica gilt, dass sie tatsächlich viel älter sind, als nach molekularen Daten kalkuliert worden war (Sci. 355: 71).

Orchideen: Im Jahr 2017 wurden Orchideen-Pollinarien (*Succinanthera baltica*) in Verbindung mit einem bestäubenden Insekt in > 40 MA (Spanne 40 – 55 MA) altem baltischen Bernstein berichtet – als ältester Fossilnachweis von Orchideen. Nächste Nachweise ab Miozän. Offenbar lockten schon im Eozän die Orchideen mit verschiedenen Tricks Insekten an.

Flora in Südamerika: heutzutage besteht in Südamerika die höchste Pflanzendiversität; ging man bisher davon aus, dass diese auf Ereignissen in jüngster Zeit beruht (Segmentation der einheitlichen Urwaldgebiete im Pleistozän, dazwischen Steppengebiete; die Isolation führte dann zur Diversifikation) bzw. mit der Anhebung der Anden als „Artenpumpe“, so zeigten neuerdings Fundstellen aus dem U-Eozän in Patagonien, das vor 52 MA eine Paläobreite von 47-48 Grad hatte und damit in gemäßigten Zonen lag, die während des eozänen Klimaoptimums auch mit tropischem Regenwald bewachsen waren, dass bereits im U-Eozän die Diversität der Floren in Südamerika viel höher war als in etwa gleich alten Floren Nordamerikas, Deutschlands, Australiens, Tansanias; die große Pflanzenvielfalt bestand also auch schon damals und umfasste neben Dikotylen auch Monokotylen (wie Palmen), Cycadeen (*Dioon*-ähnlich), Araucarien, Podocarpaceen; *Nothofagus* fehlte. Insgesamt 102 Blattarten, 22 Arten von reproduktiven Organen. Zu diesen neuen diversen Fossilfunden passen auch molekulare Daten, dass viele Schwestergruppen verschiedener Taxa weit vor dem Pleistozän divergierten (allerdings zeigen Schmetterlinge intensive Artbildungen vor 1 – 2 MA, und bei einigen artenreichen Gattungen von Angiospermen fand die Artbildung ebenfalls in den letzten MA statt). Unklar ist auch das Ausmaß der Trockenheit im Pleistozän, ob wirklich das Regenwaldgebiet in einzelne Regenwaldinseln zerfiel, die durch Savannen und Halbwüsten separiert waren. Und auch die Hauptphase der Andenbildung erfolgte *nach* dem U-Eozän, was gegen die Anden als „Artenpumpe“ als Hauptgrund für die hohe Diversität spricht (Sci. 300, 71+122).

Flora in Mitteleuropa allgemein: seit O-Kreide unverändert tropisch/subtropisch, hoher Palmenanteil, hohe Feuchtigkeit (Träufelspitzen an Laubblättern). Weitgehend immergrüne Gewächse, nur vereinzelt laubabwerfende Formen. Im unt. Eozän höchste globale Temperaturen des gesamten Känozoikums. **Kokospalmen** in Italien (Monte Bolca).

Flora des Geiseltales (M-Eozän): Galeriewald in einer sumpfigen Senke: Fieder- und Fächerpalmen, Zypressen-, Feigen-, Gummibäume, Magnolien, Zimtbäume, Myrten- und Lorbeergewächse, gummiproduzierende Apocynaceae, Storaxbaumverwandte, Mastixioideae, Kakaobaumgewächse (*Sterculia*), *Engelhardtia* (heute Ostasien); einige laubabwerfende Buchengewächse (*Castanea*, *Castanopsis*), Eichen-, Birken- und Myrtenarten. Bei den Zweikeimblättrigen einige Formen, die heute auf Reliktareale in Südostasien beschränkt sind (Symlocaceae, Icacinaceae).

Farne, Schilf- und Riedgrasflächen; Seerosen (*Brasenia*); Wasser- und Kletterfarne, viele heute auf die Tropen beschränkte Farnformen wie Kletterfarn *Aneimia*; viele Schizaeaceae.

Ginkgos, Taxodiaceen, *Glyptostrobus*, Araucarien (?; wohl wegen *Doliosirobus*), Mammutbäume, Zypressen, zwei seltene Kiefernarten (tropisch, daher wenig Kiefern!), selten Palmfarne.

Faunistisch bestehen enge Beziehungen nach Nordamerika: viele Tiere des Geiseltals haben dort ihre nächsten Verwandten (Kondor, Opossum, Krokodile, Tapir etc.); Nordamerika grenzte damals noch an Europa. Ökologisch vergleichbar mit den heutigen Everglades-Sümpfen Floridas.

In Messel zusätzlich Teestrauchgewächse; *Doliosirobus* (O-Kreide, Alttertiär; Taxodiaceae, evtl. aber auch zu den Araukarien gehörig!); ältester Nachweis von Cephalotaxaceae = Kopfeibengewächse (rez. *Cephalotaxus* in Bergwäldern des Himalaya, Korea usw.) in Europa (Erstaufreten ab Dogger), Mondsamengewächse, Betelpalmen, Rotangpalmen (*Calanus*).

Braunkohlenwälder des Tertiärs (Mitteleuropa): entstanden durch Abfolge verschiedener Pflanzengesellschaften, die von Riedmooren über Taxodium-Nyssa-Glyptostrobuswälder zu Bruchwäldern und lichten Nadelwäldern bis zum Endstadium der Sequoienwälder reichten, wobei die Mammutbaumbestände als Trockenwälder bezeichnet werden können.

Bernsteinwälder: Obereozän bis Unteroligozän, vermutlich Savannenwälder, die durch das feuchter werdende Klima (Meerestransgression im Eozän/Oligozän) zu intensiver Harzbildung veranlaßt wurden. Schwerpunkt der Harzbildung vor ca. 40 MA, nach neueren Untersuchungen entweder von *Cedrus atlantica* oder *Agathis australis*, aber auch *Sciadopityaceae* werden als Urheber diskutiert (>Bernsteinflora s. Paläobotanik).

Bernsteininklusen: Verteilung der Inklusen in Baltischem und Bitterfelder Bernstein nach HOFFEINS und HOFFEINS (2003)* (gesamt = 23114 Inklusen aus 574 kg Bernstein, davon 202,8 kg Baltischer Bernstein und 371,5 kg Bitterfelder Bernstein; umgerechnet 1 Inkluse je 25 g Bernstein; baltisch: 37 Inkusen/kg; Bitterfeld: 42 Inkusen/kg). Nach Sci. 312, 102, wird baltischer Bernstein auf 44 MA datiert.

* *Studia dipterologica* 10 (2003) Heft 2 S. 10 ff.;

über HOFFEINS und HOFFEINS hinausgehende bzw. abweichende Angaben kursiv:

(W+W = WICHARD und WEITSCHAT 2004 zum Vergleich!)

BIB = Bitterfelder Bernstein; BAB = Baltischer Bernstein;

GRÖHN, pers. Mitteilung (unveröffentl. Material)

| | | | |
|---|---------|--|--|
| Fragmente indet.: | 1,88 % | | |
| Botanische Inkusen: | 2,46 % | incl. isolierte Staubgefäße (BIB/BAB gleichermaßen)
(Pollen, Eichensternhaare unberücksichtigt) | |
| Vertebrata: | 0,19 % | (Haare, Federn) (baltisch bevorzugt) | (W+W: <i>Vertebrata</i> gesamt < 0,1 %:
<i>Eidechsen, Gecko, Vogelfedern, Säugerhaare je Stein gezählt</i>) |
| „Vermes“: | 0,32 % | (BIB bevorzugt) | (W+W: < 0,1 %; <i>Oligochaeta</i> ;
<i>Gröhn: Enchytraeidae</i>
(<i>Nematoda</i> = <i>Fadenwürmer</i> :
<i>W+W</i> < 0,1 %, meist als
<i>Parasiten</i>) |
| Gastropoda: | 0,004 % | (N = 1) | (W+W: < 0,1 %, <i>Pulmonata</i>) |
| Crustacea: | 0,035 % | (N = 8) | (W+W: < 0,5 %:
<i>Asseln=Isopoda</i> < 0,5 %
<i>Ostracoda</i> : <<0,1%, 3 Ex.
<i>Amphipoda</i> : <<0,1 %, <10 Ex.) |
| Myriapoda: | 0,2 % | (N = 46) | (W+W: < 0,5 %:
<i>Chilopoda</i> = <i>Hund.</i> : < 0,5%,
<i>Symphyla</i> = <i>Zwergfüßer</i> , <0,1 %
<i>Diplopoda</i> = <i>Doppelf.</i> , 1 Nachweis
<i>Paupoda</i> = <i>Wenigfüß.</i> , 1 Ex.) |
| Arachnida | 20,85 % | (BIB leicht überproportional) | |
| darunter: | | | |
| Acari (Milben) | 15,1 % | | (W+W: 18 %: <i>Bodenmilben</i> ;
2 <i>Zecken</i>) |
| Araneae (Webspinnen) | 5,5 % | | (W+W: 5%, selten <i>Netze</i>)* |
| Opiliones (Weberkn.) | 0,15 % | (N = 35) | (W+W: ca. 0,5 %) |
| Pseudoscorpiones
(syn. Mooskorpione) | 0,117 % | (N = 27) | (W+W: ca. 0,5 %)

(W+W: <i>echte Skorpione</i> : <<0,1%, 4 Ex.). |

(W+W: Solifugae=Walzenspinnen: 1 Ex)

| | | | |
|------------------|------------------|--|---|
| Insecta: | 74,06 % | (W+W: ca. 75 %) | |
| darunter: | | | |
| Collembola | 8,22 % | (Springschwänze) | (W+W: 6 %) |
| Diplura: | -- | (Doppelschwänze) | (W+W: <0,1%) |
| Thysanura: | | | |
| Archaeognatha | 0,12 % (N=28) | (Felsenspringer) | (W+W: < 1 %;
17 Arten Machilidae) |
| Zygentoma | 0,013 % (N=3) | (Silberfischchen) | (W+W: <0,1 %)
(Lepismatidae) |
| Ephemeroptera | 0,052 % (N = 12) | (Eintagsfliegen) | (W+W: < 0,5 %) |
| Odonata | 0,009 % (N=2) | (Libellen) | (W+W: < 0,1 %) |
| Plecoptera | 0,026 % (N = 6) | (Steinfliegen) | (W+W: < 0,5 %) |
| | | (Gröhn: Nemouridae, Leuctridae, Perlidae, Perlodidae, Taeniopterygidae) | |
| Embioptera | --- | (Tarsenspinner) | (W+W: < 0,1 %) |
| Dermoptera | 0,009 % (N = 2) | (Ohrwürmer) | (W+W: < 0,1 %) |
| Mantophasmatodea | --- | (Gladiator) | (W+W: < 0,1 %) |
| Mantodea | 0,004 % (N = 1) | (Fangschr., Gott.) | (W+W: < 0,1 %) |
| Blattodea | 0,37 % (N = 86) | (Schaben) | (W+W: < 1 %) |
| Isoptera | 0,21 % (N = 49) | (Termiten) | (W+W: < 1 %; 8 Sp.) |
| Phasmatodea | --- | (Stabheuschrecken) | (W+W: < 0,1 %, meist Larven) |
| (=Phasmida) | | | |
| Saltatoria | 0,082 % (N = 19) | (Heuschrecken) | (W+W: < 0,5 %:
Ensifera, Caelifera) |
| | | (Gröhn: Gryllidae = Grillen; Tettigonidae = Laubheuschr., Rhaphidophoridae;
Oecanthidae = Blütengrillen; Acrididae = Feldheuschrecken;
Tetrigidae = Dornschracken) | |
| Psocoptera | 0,43 % (N = 99) | (Staub-, Rindenläuse) | (W+W: < 1 %) |
| Phthiraptera | --- | (Tierläuse) | (W+W: < 0,1 %:
Eier=Nissen an Haaren) |
| Thysanoptera | 0,33 % (N = 77) | (Fransenflügler, Thripse) | (W+W: < 1 %) |
| Hemiptera | 4,30 % (N = 994) | (Schnabelkerfe); | |
| diese umfassen: | | | |
| Heteroptera | --- | (Wanzen) | (W+W: < 1 %) |
| | | (Gröhn: Aradidae = Rindenw., Tingidae = Gitterw., Reduviidae = Raubw.,
Miridae = Weichw., Gerridae = Wasserläufer, Hydrometidae = Teichläufer;
Isometopidae = Bodenw., Corixidae = Ruderw., Lygaeidae = Langw.; Antho-
coridae = Blütenw., Veliidae = Bachläufer, Piesmididae = Meldenw.; | |
| | | Enichocephalidae) | |
| Auchenorrhyncha | --- | (Zikaden) | (W+W: < 1 %) |
| | | (Gröhn: Fulgoriphormes = Leuchtzikaden; Cicadiformes+Cercopidae =
Singzikaden) | |
| Stenorrhyncha | --- | (Pflanzensauger) | (W+W: 3 %) |
| | | (Gröhn: Aphidoidea = Blattläuse; Coccoidea = Schildläuse;
Psylloidea: Aphalaridae + Palaeophalaridae = Blattflöhe;
Aleurodoidea = Mottenschildläuse) | |
| Megaloptera | 0,004 % (N = 1) | (Großflügler) | (W+W: < 0,1 %:
(Schlammfliegen) Sialidae, Corydalidae) |
| Rhaphidioptera | 0,004 % (N = 1) | (Kamelhalsfliegen) | (W+W: < 0,1 %;
Raphidiidae, Inocellidae) |
| Planipennia | 0,035 % (N = 8) | (Netzflügler ieS. = Hafte) | (W+W: < 0,1 %) |
| | | (Gröhn: Sisyridae = Schlammfliegen; Hemerobiidae = Blattlauslöwen;
Coniapterygidae = Staubhafte; Chrysopidae = Florfliegen; Osmylidae = | |

*Bachhafte; Nymphiiidae; Psychopsidae; Dilaridae; Neurorthidae;
Mantispidae; Berothidae; Ascalaphidae)*

Coleoptera 4,35 % (N = 1005) (Käfer) (W+W: 4 %, > 70 Fam.)

sortiert nach Häufigkeit (nach GRÖHN):

1. Sumpfkäfer (Scirtidae)
2. Baummulmkäfer (Aderidae)
3. Pochkäfer (Anobiidae)
4. Schnellkäfer (Elateridae)
5. Seidenkäfer (Scraptidae)
6. Kurzflügler (Staphylinidae, incl. Pselaphidae)
7. Baumschwammkäfer (Mycetophagidae)
8. Stachelkäfer (Mordellidae)
9. Borckenkäfer (Scolytidae)
10. Dusterkäfer (Serropalpidae = Melandryidae)

Hymenoptera 7,62 % (N = 1761) (Hautflügler) (W+W: ca. 8 %,
incl. Bienen, Wespen) *besonders Ameisen*

Mecoptera 0,004 % (N = 1) (Schnabelfliegen) (W+W: < 0,1 %)
(Gröhn: *Panorpidae = Skorpionsfliegen; Bittacidae = Mückenhafte;
Panorpididae*)

Trichoptera 0,56 % (N = 129) (Köcherfliegen) (W+W: ca. 2 % für:
Larve, Puppe, Imago)

Lepidoptera 0,40 % (N = 93) (Schmetterlinge) (W+W: < 0,5 %;
rel. häufig Raupenköcher)
(Gröhn: *nur Kleinschmetterlinge; Großschmetterlinge nicht einmal
als Fragmente nachgewiesen****)

Strepsiptera 0,009 % (N = 2) (Fächerflügler) (W+W: < 0,1 %)
(Gröhn: *Mengeidae, Myrmecolacidae*)

Siphonaptera --- (Flöhe) (W+W: 7 Ex. aus 3 Sp.)

Larvae, Pupae, Köcher 0,16 % (N = 37) (W+W: *oben integr.*)

Diptera 46,74 % (N = 10804) (Zweiflügler) (W+W: 45 %)

darunter:

Mücken:

- | | | | |
|-----------------|---------|------------|--|
| Chironomidae | 16,38 % | (N = 3786) | (Zuckmücken) |
| Sciaridae | 9,91 % | (N = 2290) | (Trauermücken) |
| Mycetophilidae | 4,78 % | (N = 1108) | (Pilzmücken) |
| Ceratopogonidae | 2,95 % | (N = 683) | (Gnitzen) |
| Cecidomyiidae | 1,33 % | (N = 307) | (Gallmücken) |
| Psychodidae | 0,86 % | (N = 199) | (Schmetterlingsmücken) |
| Tipuloidea | 0,87 % | (N = 201) | (Schnaken, Stelzmücken)
(umfassen: Tipulidae, Limoniidae) |
| Scatopsidae | 0,07 % | (N = 17) | (Dungmücken) |
| Simuliidae | 0,03 % | (N = 7) | (Kriebelmücken) |
| Anisopodidae | 0,02 % | (N = 4) | (Pfriemen- oder Fenstermücken) |
| Macroceridae | 0,02 % | (N = 5) | |
| Dixidae | 0,012 % | (N = 3) | |
| Bibionidae | 0,009 % | (N = 2) | (Haarmücken) |
| Nymphomyiidae | 0,009 % | (N = 2) | |
| Corethrellidae | 0,004 % | (N = 1) | |

Fliegen:

- | | | | |
|----------------|--------|------------|--|
| Dolichopodidae | 5,84 % | (N = 1351) | (Langbeinfliegen) |
| Phoridae | 1,93 % | (N = 445) | (Buckel- und Rennfliegen) |
| Empididae s.l. | 1,24 % | (N = 286) | (Tanzfliegen = E. s.str.); die
Daten enthalten auch Hybotidae + Microphoridae |
- Empididae s. str.: 0,74 %

| | | | |
|--------------|-----------------------|----------|---------------------------------|
| | Hybotidae: 0,43 % | | |
| | Microphoridae: 0,06 % | | |
| Rhagionidae | 0,13 % | (N = 30) | (Schneppenfliegen) |
| Syrphidae | 0,035 % | (N = 8) | (Schwebfliegen) |
| Athericidae | 0,009 % | (N = 2) | (Ibisfliege u.a.) |
| Bombyliidae | 0,004 % | (N = 1) | (Trauerschweber, Hummelfliegen) |
| Opetiidae | 0,004 % | (N = 1) | |
| Xylomyiidae | 0,004 % | (N = 1) | |
| Acalyptratae | 0,17 % | (N = 39) | |

Pilze nach GRÖHN: Hyphen (Pilzfäden) und Fruchtkörper (Pilze); außerdem kommen Flechten im Bernstein vor, die sich rezenten Familien und Gattungen zuordnen lassen

Pflanzen nach GRÖHN: Lebermoose (17 Gattungen), Laubmoose (36 Gatt.); Farne;

Gymnospermae: Pinaceae (Nadelblätter, Zapfen, Pollen),

Cupressaceae

Taxodiaceae

Angiospermen: Monocotyledonae: Aronstabgewächse, Kummelinengewächse, Süßgräser, Lilien-
gewächse, Nixenkrautgewächse, Palmen

Dicotyledonae: Ahorn-, Hundsgift-, Stechpalmen-, Birken-, Glockenblumen-, Geißblatt-,
Spindelbaum-, Gänsefuß-, Zistrosengewächse, Clethraceae**, Korbblütler, Connaraceae,
Kreuzblütler, Hartheuartige, Sonnentau-, Heidekraut-, Wolfsmilch-, Buchen-, Storchschnabel-,
Zaubernuss-, Roskastanien-, Lorbeer-, Mistel-, Magnolien-, Gagelstrauchgewächse, Myrsina-
ceae, Pentaphylaceae, Klebsamengewächse (Pittosporaceae), Proteaceae, Olax-, Ölbaum-,
Sauerklee-, Knöterichgewächse, Schmetterlingsblütler, Wintergrün-, Kreuzdorn-, Rosen-, Röte-,
Weiden-, Sandelgewächse, Steinbrechgewächse, Braunwurz-, Teestrauch-, Seidelbast-, Linden-,
Ulmen-, Dolden-, Brennessel-, Weinrebengewächse (nach W+W in: GRÖHN)

* 2011 wurde erstmals von einer Riesenkrabbspinne (*Eusparassus crassipes*) aus dem baltischen Bernstein (44 MA) berichtet. Heute finden sich Riesenkrabbspinnen in den Tropen, Südeuropa und Zentralasien (BdW 8/2011, 11).

**Eine Art aus dem Baltischen Bernstein ähnelt sehr stark der Maiglöckchen-Zimterle *Clethra arborea* von Madeira, Azoren und Teneriffa, der einzigen rezenten Art außerhalb der Neuen Welt und Südasiens.

***Bis 2019 gab es keinen Nachweis von Macrolepidoptera/Groß-Schmetterlingen (=höhere Motten und alle Schmetterlinge) aus dem baltischen Bernstein. 2019 wurde dann eine Raupe der Familie Geometridae (Spanner), UF Ennominae, Tribus Boarmiini = Rindenspanner) aus baltischem Bernstein von Russland beschrieben; Geometridae umfassen heute 23000 Arten. Molekulare Daten hatten bisher ein Alter von 35 – 38 MA für die Boarmiini ergeben, das Fossil wird aber auf ca. 44 MA datiert.

Ältester Nachweis außerhalb von Bernstein ist *Geometridites* aus dem O-Eozän Englands (Sci. Rep. 9: 17201). Die extreme Seltenheit im Bernstein wird damit erklärt, dass die Raupen nachtaktiv sind, während sich Harz vor allem tagsüber unter hoher Temperatur und direktem Sonnenlicht bildet. Raupen moderner Geometridae ernähren sich durchaus von Bäumen und Büschen; sie sind typische Waldbewohner, so dass der Bernsteinwald eigentlich einen passenden Lebensraum darstellen müsste. Es gibt es bisher nur einen dubiosen Nachweis von Großschmetterlingen im baltischen Bernstein (*Sphinx*), später revidiert als Lepidoptera indet

Manche Moosarten aus dem Baltischen Bernstein sind noch rezent vertreten, allerdings als Relikte oder in anderen Gebieten: z.B. *Trachycystis flagellaris*, heute Ost-/SO-Asien; *Haplocladium angustifolium*, heute ein Relikt in den südlichen Alpen (TAYLOR et al.).

Frequenz von Inkluden: 1/50 – 1/100 (incl. schlecht erhaltene, beschädigte, schlecht sichtbare Einschlüsse); gut erhaltene und gut sichtbare Inkluse: 1/1000 (incl. sehr häufiger Inkluden wie z.B. Mücken). Seltene, gut erhaltene Inkluden: 1 : 10000.

Der Harzproduzent ist nicht sicher bekannt; üblicherweise wird *Pinus succinifera* angegeben, es könnte aber auch eine Zeder gewesen sein. Infrarotspektren zeigen wenig Ähnlichkeiten zwischen dem Baltischen Bernstein und dem Harz heutiger Nadelhölzer abgesehen von den Araucarien, die auch heutzutage viel mehr Harz produzieren als z.B. Kiefern. Nicht alle baltischen Bernsteine sind identisch zusammengesetzt, so dass auch mehrere Harzproduzenten infrage kommen könnten (GRÖHN).

Die Annahme, dass der Bernstein auf *Pinus succinifera* zurückgeht, ergab sich aus im Bernstein eingeschlossenen Holz- und Rindenstücken. Es handelt sich dabei aber um ein Sammeltaxon. Allerdings enthält Bernstein keine Abietinsäure, wie zu erwarten wäre, wenn er von Kiefern stammern würde. Die Zusammensetzung des Harzes ähnelt am ehesten der rezenten *Cedrus atlantica* (Atlasgebirge). Bernsteinähnliches Harz wird außerdem von *Pseudolarix* und *Keteleeria* produziert. Aus der Kanadischen Arktis wurden *Pseudolarix*-Stämme aus dem unteren Eozän mit Bernstein in situ gefunden, wobei der Gehalt an Bernsteinsäure etwa demjenigen baltischen Bernsteins entspricht.

Der Bernsteinwald im Bereich des heutigen nördlichen Europa hatte eine Ausdehnung über mehrere tausend Kilometer; er existierte vor ca. 40 – 50 MA über einige MA hinweg. Klima tropisch bis subtropisch (Gottesanbeterinnen, Stabschrecken, Geckos). Die meisten heutigen Verwandten der Bernsteininsekten leben im subtropischen Raum (Borneo, Südostasien, Madagaskar usw.).

Im Bernsteinwald sehr feuchtes Klima, zahlreiche stehende und fließende Geässer (zahlreiche Bernsteininsekten sind der Gewässernähe zuzuordnen, wenigstens als Larven: Zuckmücken, Köcherfliegen, Eintags-, Stein-, Schlammfliegen, Sumpfkäfer, Taumelkäfer, Wasserwanzen). Allerdings gibt es auch Indizien, dass es auch höher liegende Areale gegeben hat, von denen herab Bäche flossen (Brunnenkrebs *Niphargus groehni*). Ob es Gebirge gab bzw. kältere, höher gelegene Gegenden, ist unklar.

Pflanzenwelt: zahlreiche Eichen (Sternhaare, stammen nur von Eichenknospen und –blüten) und Kiefern (Luftsackpollen); andere Bäume: Buchen, Ahorn, Fichten, Thuja, Zypressen. Lebermoose weisen auf hohe Luftfeuchtigkeit und Schatten und sind recht häufig vertreten, Laubmoose und Farne selten. Einige Blütenpflanzenfamilien deuten auf lichte Wälder (Heidekraut-, Wolfsmilchgewächse, Doldengewächse, Kreuzblütler). Offenbar kein einheitliches Biotop, sondern ein sehr abwechslungsreicher Wald mit verschiedensten Subbiotopen (GRÖHN). Im Jahr 2006 wurden auch Reste (Sporenhüllen) von Schleimpilzen (Myxomyceten) der rez. G. *Protophysarum* aus dem baltischen Bernstein beschrieben (Palaeont. 49, 1013).

Erste fleischfressende Pflanzen: Nachweis von Klebfallen (mit Drüsen bedeckte Blättchen) in baltischem Bernstein (35 – 47 MA). Es handelt sich um mehrzellige Drüsen mit unterschiedlich langen Stielen (Tentakeln), die an der Blattunterseite und den Blatträndern der fossilen Blätter sitzen. Sie entsprechen den Klebfallen von *Roridula* (heute Reliktvorkommen im südlichsten Afrika). Roridulaceae waren daher nicht (wie bisher angenommen) auf Afrika beschränkt. Nach molekularen Datierungen existiert diese Pflanzenfamilie seit 38 MA (PNAS 112: 190).

Ebenfalls aus dem Eozän stammen Samen und Pollen von Sonnentaugewächsen (Droseraceae) der rezenten Gattung *Aldrovanda* (Wasserfalle), allerdings sind hier keine insektenfangenden Strukturen übermittelt.

Cambay Bernstein aus Westindien (52 – 50 MA alt) stammt (aufgrund eingeschlossener Holzreste) von Dipterocarpaceae (Flügelfruchtgewächse, ad Malvales). Der Bernstein, der in Küstennähe entstand, löst sich leicht in organischen Lösungsmitteln, so dass komplette Insekten herausgelöst werden können. 14 Ordnungen, > 55 Familien und > 100 Arten von Arthropoden wurden bisher entdeckt. Der Bernstein stammt aus der Zeit kurz vor der Kollision Indiens mit Asien. Die Arthropodenfauna zeigt Verbindungen zur entsprechenden Fauna des Eozäns Nordeuropas, des Holozän Australasiens und des Miozäns bis Holozäns des tropischen Amerika. Trotz der langen geographischen Isolation Indiens lässt die Arthropodenfauna kaum Isolationseffekte erkennen. Zahlreiche eusoziale Insekten, darunter moderne Subfamilien von Ameisen, die erst während des früheozänen Klimaoptimums oder um die PEG herum radiiert waren. Die Fauna ähnelt entsprechenden Faunen moderner tropischer Wälder mit breitblättrigen Bäumen und deutet auf eine relative Stase in der biologischen Zusammensetzung der Dipterocarpaceen-Wälder, die heute in SO-Asien dominieren (PNAS 107, 18360).

Wie eine Studie über die im Harz von *Hymenaea verrucosa* (Madagaskar) eingefangenen Arthropoden zeigte, bildet der Bernstein nicht die komplette Arthropodenfauna repräsentativ ab. Es finden sich eher Arthropoden, die mit klebrigen Fallen, als mit (netzartigen) Malaise-Fallen um dieselben Bäume herum gefangen würden. Harz bzw. Bernstein repräsentiert somit die Arthropodenfauna, die direkt auf dem Baum und in seiner unmittelbaren Nähe lebt, jedoch nicht die gesamte Arthropodenfauna des betreffenden Waldes. Vor allem Lepidoptera, Collembola und einige Diptera sind unterrepräsentiert. Bodenlebende oder fliegende Arthropoden, die auch Baumstämme als Habitat nutzen (zur Ernährung oder Fortpflanzung), sind im Harz gut vertreten. (PNAS 115: 6739).

tier-tier eozä

PROTOZOA: Foraminiferen: Blütezeit der Nummuliten, im Eozän in dem weltumspannenden (sub)tropischen Tethys-Ozean weltweit verbreitet. Rezent nur noch *Operculina* und *Heterostegina* mit mehreren Arten und *Nummulites venosus* mit einer Art; alle drei Gattungen schon im Eozän vertreten (THENIUS 2000).

PILZE: es gelang, Hefe aus 45 MA altem Bernstein aus Myanmar anzuzüchten (Paul Cano); mit diesen Hefekulturen wird inzwischen sogar Bier gebraut. Nach anderen Quellen handelt es sich um Hefe aus einer 43 MA alten Rosine aus dem Bernstein (vgl. BdW 3/2017: 63); gemäß der Webseite der Bierfirma stammen die Hefen aber aus dem Darm einer Biene.

Die Hefestämme sind verwandt mit der rezenten Art *Saccharomyces cerevisiae*, die zum Brauen und Backen genutzt wird. Es gibt aber Unterschiede, die sich auch in Eigenschaften des Bieres auswirken. Insgesamt seien etwa 2000 Mikroben aus dem Darm der Bernstein-Biene „revitalisiert“ worden, darunter einige Hefestämme (vgl. fossilfuelsbeer). Cano verfügt wohl über eine Sammlung aus 1200 Kulturen verschiedener Mikroben aus Bernstein. Hoffnungen, daraus neue Antibiotika oder andere nutzbare Stoffe zu gewinnen, wurden aber enttäuscht (Firma Ambergene).

Eine ausführliche Quelle berichtet davon, dass die Hefen für das Bier aus einem Bernstein aus Myanmar stammen, aber ohne einen konkreten Bezug zu einem bestimmten Tier- oder Pflanzenfossil zu nennen. Die Altersangaben des Bernsteins variieren von „25 – 45 MA“ bis fixe 45 MA.

SCHWÄMME: vor 40 MA letzte fossile Kieselschwammriffe; rezent vor Kanada wiederentdeckt (Details s. Malm).

„VERMES“: GNATHIFERA:

Rädertierchen (Rotatoria) sind erst seit dem eozänen Bernstein (40 MA) fossil nachweisbar; sie umfassen rezent vier Linien; eine von ihnen (Bdelloidea oder Digononta), die im Bernstein nachweisbar ist, vermehrt sich ausschließlich (alle 18 Gattungen/360 „Arten“; besser: morphologisch unterscheidbare „Typen“, da der klassische Artbegriff hier nicht anwendbar ist) klonal; nur Weibchen; Meiose wird unterdrückt, daher auch kein Crossing over; Eizellen werden durch Mitose gebildet und haben einen diploiden Chromosomensatz, wodurch sich die Partnerchromosomen immer mehr „auseinander entwickelten“ und im Laufe der Zeit einander immer unähnlicher wurden. Nach genkladistischen Untersuchungen müssen die Bdelloidea aber schon vor 80 MA entstanden sein und sich seitdem nur noch parthenogenetisch fortgepflanzt haben. (Die übrigen Linien der Rädertiere pflanzen sich geschlechtlich fort). Dies ist der einzige Fall im Tierreich, dass sich parthenogenetische Fortpflanzung langfristig durchsetzen konnte und dass eine sich parthenogenetisch fortplanzende Tiergruppe erfolgreich radiierte. Zwar findet sich Parthenogenese in einzelnen Taxa verschiedenster Tiergruppen, taxonomisch aber immer eng begrenzt und nicht auf Dauer so erfolgreich, und auch stets auf niedrigem taxonomischen Niveau. Bdelloide Rädertierchen – als komplett asexuelle Klasse – sind weltweit sehr erfolgreich und haben einen großen Anteil an der Süßwasserfauna. Dabei bleibt unklar, wieso sich für diese Klasse der Rädertierchen die asexuelle Vermehrung als so vorteilhaft erwies (während dies für alle anderen Tiergruppen – von wenigen einzelnen Ausnahmen abgesehen – gerade *nicht* der Fall ist) (DAWKINS S. 352 ff.).

Ältestes fossil erhaltenes Spermium: an der inneren Oberfläche eines 50 MA alten Kokons, wie sie von manchen Regenwürmern oder Egel n produziert werden, um darin Eier und Spermien abzulegen (Nat. 523: 385).

moll-moll eozän

MOLLUSCA: Bei den **Cephalopoden** tritt die Fam. **Neobelemnitidae** (Eozän bis U-Oligozän) auf, von einigen Autoren zu den Sepien gestellt (vermeintliche Übergangsformen zwischen Belemniten und Sepien?). Andererseits gilt die UO **Sepioidea** bereits als im Malm (Sepk.: ob. Apt) installiert, im Eozän erscheint bereits die rez. Gatt. *Sepia* (Sepk.: M-Miozän); insofern ist die stammesgeschichtl. Bedeutung der Neobelemnitidae umstritten. Die Belosepidae (*Belosaepia*, *Anomalosaepia*) werden zu den Sepiida gestellt.

Nach IVANOV erlöscht die O Belemnitida (echte Belemniten) an der KTG; die eozänen Formen seien nicht mehr zu den Belemniten zu stellen (s. Karbon). RICHTER nennt *Bayanoteuthis* aus dem ob. Eozän als einen Belemniten mit reduzierten Hartteilen. Diese Gattung wird auch von Sepk. als einzige tertiäre Gattung zu der O **Belemnitida** gestellt, die demnach nicht an der KTG, sondern erst im ob. Eozän erlöscht. *Belemnosella* (unt. Eozän) und *Beloptera* (Thanet bis U-Oligozän) werden zu den Sepiida bzw. Spirulida gestellt. Nach neueren Angaben sollen alle

angeblichen tertiären (paläogenen und neogenen) Belemnitenfunde auf Fehldeutung der Achse von Seefedern beruhen,

Der Rückgang der Belemniten um die KTG und ihr Aussterben wird mit der Nahrungskonkurrenz durch die aufsteigenden Teleostier und Raubschnecken (starke Zunahme der Schnecken im Tertiär, übrigens auch zulasten der Muscheln!) sowie der Abnahme der Schelfmeeranteile erklärt. Bei den Teuthida erschien im unt. M-Eozän die rez. Gattung *Loligo*.

Nautilida: von den 12 Gattungen der Oberkreide überlebten mindestens 5 ins Tertiär (s. O-Kreide). *Nautilus* erscheint im M-Eozän. Insgesamt gab es im Tertiär 12 Gattungen von Nautilida, von denen 5 – 6 aus der O-Kreide stammen und die übrigen zwischen Dan und ob. Oligozän auftraten. Von diesen 12 Gattungen erloschen 5 im Eozän, 4 im Oligozän, *Eutrephoceras* (ab Callov) im oberen Miozän, *Aturia* (ab Thanet) im obersten Miozän; seit obersten Miozän gibt es nur noch die Gattung *Nautilus*.

Die Diversität der **Schnecken** nimmt stark zu und erreicht im Miozän ihr Maximum. Bei den Schnecken *Campanile gigantea* (bis 70 cm lang, Lutet des Pariser Beckens) als größte Schnecke aller Zeiten, naA *Campanile cf. gigantea* in der Karibik sogar 90 cm lang. Im U-Eozän erscheinen die Sackzüngler (*Saccoglossa*).

Die **Muscheln** hatten schon in der O-Kreide ihr Maximum erreicht und gehen nun wegen der zunehmenden Konkurrenz der Schnecken zurück (rez. um die 100.000 Schnecken-, aber nur 20000, naA 8000 Muschelarten).

arth-arth eozä

ARTHROPODA:

Onychophora: terrestrische Onychophoren im obereozänen baltischen Bernstein (ca. 40 MA), weitere Funde im jüngeren (unter/mittelmiozänen) dominikanischen Bernstein. Während die Verbreitung der Onychophoren heute vorwiegend auf gondwanische Gebiete beschränkt ist, beweist das Vorkommen im baltischen Bernstein eine frühere weitere Verbreitung (wahrsch. pantropisch und pansubtropisch).

Krebse: in der UKL Malacostraca sind im eozänen Bernstein erstmals **Flohkrebse** (O Amphipoda) nachweisbar. In der UKL Branchiopoda (Kiemenfüßer, seit U-Devon) erscheinen die ersten sicheren **Wasserflöhe (O Cladocera)**, Abstammung wahrsch. von Conchostraca.

Insekten: größte Ameise im ob. U-Eozän von Messel (*Formicium giganteum*, ca. 7 cm lang, max. 16 cm Flügelspannweite; ca. 10 g Gewicht). *Titanomyrma* findet sich mit einer 7 cm langen Art in Messel und einer nahe verwandten 5 cm langen Art in Wyoming. Kurzfristige Temperaturanstiege um 5 bis 10 Grad (wohl aufgrund von Treibhausgasen) müssen eine Ausbreitung über die arktischen Landbrücken zwischen Europa und Nordamerika (auf denen es für die wärmeliebenden Riesenameisen normalerweise zu kalt war) möglich gemacht haben (Spektr. Wiss. 7/11, 11). Heute gibt es riesige Ameisen von 4 cm Länge (*Dinoponera*, Amazonasgebiet).

Im M-Eozän des Eckfelder Trockenmaars eine Honigbiene, die (mit Ausnahme geringer Abweichungen des Sammelapparates) exakt heutigen Honigbienen entspricht. Die meisten Bienen aus Eckfeld, Messel und dem baltischen Bernstein stammen bereits aus der fortgeschrittenen eusozialen Linie der Apinae (J. Palaeont. 77, 908).

Erste **Pilze kultivierende Ameisen (Formicidae: Attini)** vor 50 MA (zu dieser Gruppe gehören auch die Blattschneideameisen), wobei immer wieder neue Pilzarten kultiviert wurden bzw. Kultivate zwischen Ameisenarten ausgetauscht wurden und werden (z.B. nach Verlust der alten Pilzkulturen durch Krankheiten oder Unfälle). Alle > 200 rez. Attini-Arten sind obligate Pilzfarmer. Sie sezernieren Herbizide gegen Schimmelfall und entwickelten Düngemethoden zur Erntesteigerung. Kulturen werden vegetativ als asexuelle Klone innerhalb der Nester, aber auch zwischen Nestern verbreitet. Die Pilze der Attini sind somit alte Klone, die mit den Ameisen koevolvierten. Aber schon sehr frühe Ameisen (Turon, 92 MA) hatten antibiotikaausscheidende Drüsen und Arbeitsteilung, so dass die Pilzkultur möglicherweise noch älter ist (s. O-Kreide).

Während große Ameisenkolonien im Eozän erstmals etabliert wurden, gab es im M-Eozän bereits eine unerwartet hohe Diversität eusozialer Bienenlinien. Fortgeschrittene Eusozialität entwickelte sich nur einmal innerhalb der Bienen, also in einem gemeinsamen Vorfahren dieser vielen staatenbildenden Taxa. Nach dem Eozän verminderte sich die Diversität eusozialer Bienen drastisch auf nur noch zwei rezente Linien, die weniger als 2 % der gesamten rezenten Diversität an Bientaxa umfassen. Staatenbildung ist also nicht unbedingt von evolutionären Vorteil (PNAS 98, 1661).

Die größte rezente Biene ist die Wallace-Riesenbiene von den Molukken (Körperlänge bis 39 mm, Flügelspannweite bis 63 mm) (*Megachile pluto*). Sie galt als ausgestorben, seit sie nach 1981 nicht mehr gesichtet wurde; in 2019 wiederentdeckt.

Ältester Nachweis der **Mallophagen** (eine Gruppe der Tierläuse – Phthiraptera -, die sich von Säugerhaaren oder Vogelfedern ernähren, rez. allein in Mitteleuropa mit ca. 500 Arten vertreten; syn. Haarlinge oder Federlinge) im Eckfelder Maar (44,9 MA; *Megamenopon rasnitsyni*; 7 mm groß, an Vögeln parasitierend: im Verdauungstrakt der Haarlinge fanden sich winzige Federpartikel; eine ähnliche Art lebt rezent in Schwanengefieder). Die Mallophagen gehen vermutlich aber bereits auf das Mesozoikum zurück.

Im baltischen Bernstein kladistisch basalster Fächerflügler (Strepsiptera), *Protoxenos janzeni*, mit 8 mm sehr groß; rez. 600 Arten, kladistische Position weiterhin unklar (Larven parasitieren im Abdomen anderer Insektengruppen, nur Erstlarven leben einige Zeit im Freien, um einen Wirt zu infizieren; die ungeflügelten Weibchen verlassen den Wirt meistens zeitlebens nie, nur die frei lebenden Männchen sind geflügelt; Natw. R. 5/2005 S. 271). Dieser Parasitismus findet sich auch schon bei den Larven von Fächerflüglern aus dem Bernstein von Myanmar.

Mit *Eophyllum messelensis* (48 MA, oberstes U-Eozän, Messel) fand sich das älteste „Blattinsekt“ (UF Phylliinae, „Wandelne Blätter“; ad Ordnung Phasmatodea – Gespenst- oder Stabschrecken; nur 1 % aller rezenten Phasmatodea gehören zu den Blattinsekten) mit bereits voll entwickelter Tarnung als „lebendes Blatt“; unterscheidet sich nur geringfügig von den rezenten Verwandten in Südostasien. Wie rezente Phylliinae konnte *Eophyllum* auch schon seinen Kopf zwischen den Vorderbeinen verstecken. Rezent sind die Phylliinae auf Südostasien beschränkt, was demnach ein Reliktareal darstellt (Spektr. Wiss. 3/07 S. 13; PNAS 104, 565).

echi-echi eozä

ECHINODERMATA: absolutes Maximum der **Seeigel**; Erscheinen der Sanddollars.

fisc-fisc eozä

CHONDRICHTHYES:

Erstnachweis der Süßwasserstechrochen (Potamotrygonidae) (ad Dasyatoidea) im M-Eozän (ca. 41 MA) Südamerikas (bereits damals mit der rezenten Gattung *Potamotrygon*); heute insgesamt 3 Gattungen mit 23 Arten, endemisch in Südamerika. Einzige Familie der Knorpelfische, die ausschließlich im Süßwasser lebt. Wahrscheinlich basale Linie der Myliobatiformes, die schon in der Oberkreide von der Hauptlinie der Myliobatoidea (Nachweis ab O-Kreide) abzweigte. Vorfahren marin; die Stechrochen drangen offenbar während der Transgressionen der Karibischen See auf das südamerikanische Festland (die im Känozoikum mehrfach erfolgten) in die Flusssysteme ein (Natwiss. 101: 33).

OSTEICHTHYES:

Polypteriformes (ab Alb): Nachweis der rez. Gattung *Polypterus* in Afrika (Details s. O-Gotl.)

„**Holostei**“: die rez. amerikanischen Gatt. *Lepisosteus* (ab O-Kreide) und *Amia* sind in Messel vertreten (in Frankreich sollen sogar 2,6 m lange Exemplare von *Amia* gefunden worden sein [PROBST 2002])

Die Pycnodontiformes (Nor bis M-Eozän bzw. naA bis ob. Ypres, Maximum in der O-Kreide) erreichen mit drei Gattungen das Eozän (*Pycnodus*: Malm bis ob. M-Eozän; *Nursallia*: Santon bis M-Eozän; *Palaeobalistum*: O-Kreide bis M-Eozän) und erlöschen im ob. M-Eozän. Holostei ab jetzt nur noch durch die Amiiformes (seit der O-Kreide auf Süßwasser beschränkt) und Lepisosteiformes vertreten.

Extreme Zunahme und Radiation der **Teleostier**, u.a. Barsche ieS., Meeräschen, Ährenfische, Hechtartige, Welse. Die Anzahl der Ordnungen nahm (nach älteren Angaben) von 10 bis 11 im Paläozän auf 17 bis 18 im Eozän zu, im Oligozän folgen dann nur noch drei neue Ordnungen; die übrigen 11 bis 12 Ordnungen der Teleostier (von insgesamt 32) sind nur rezent bekannt.

Die Gattungszahl vervierfacht sich im Eozän im Vergleich zum Paläozän und zur Oberkreide, im Vergleich zur Unterkreide Verzehnfachung. Absolutes Maximum der Gattungsvielfalt aber erst im Miozän. Die starke Zunahme der Teleostier im Eozän kann aber auch ein sampling artefact der guten Fundverhältnisse sein (z.B. Monte Bolca, Ypres). Rezent ca. 20900 Teleostierarten bei insgesamt ca. 21400 Fischarten.

Funde aus dem M-Eozän (46 MA; zum Vergleich: Messel 48/49 MA= oberstes U-Eozän, Eckfeld 44 MA) von Nordtansania (Mahenge): *Singida jacksonoides* als ursprünglicher Vertreter der Osteoglossomorpha (Knochenzüngler); die Knochenzüngler waren im späten Mesozoikum vor der Trennung Südamerikas von Afrika auf Gondwana eine Radiation durchlaufen. Daneben fand man bis 50 cm große Welse, mit *Paleodenticeps tanganyikae* einen sehr ursprünglichen Knochenfisch (nächster rez. Verwandter: *Denticeps clupeioides*, Kamerun und Nigeria), sowie die ältesten Vertreter der Buntbarsche (Cichlidae), die heute in sehr vielen Arten in den ostafrikanischen Seen vorkommen und nahe legen, dass die Artenvielfalt schon im Eozän viel größer war als bisher angenommen (Natw. Ru. 10/2003 S. 544).

Nach MÜLLER erscheinen im Eozän:

--- als Gattungen: Tarpun (Megalops), Sprotte (Clupea), Sardelle (Engraulis), Wolfshering (Chirocentrus, ab M-Eozän), Lachsgattung Argentina, Milchfisch (Chanos), Kaduli-Wels (Arius, ?O-Kreide), Wels (Silurus), Aal (Anguilla), Meeraal (Conger), Schnepfenaal (Nemichthys), Schlangenaal (Ophichthys), Hornhecht (Belone), Halbschnabelhecht (Hemirhamphus), Trompetenfisch (Aulostoma, ab U-Eozän), Röhrenmaul (Solenostomus, ab U-Eozän), Barrakuda (Sphyraena, ab U-Eozän, rez. 3 m), Streifenfisch (Atherina), Bregmoceros, Barsch (Perca), Schriftbarsch (Serranus), Labrax, Mene, Fledermausfisch (Platax, ?O-Kreide), Papageifisch (Callyodon), Sterngucker (Uranoscopus), Bartmännchen (Ophiodon), Doktorfisch (Acanthurus), Halfterfisch (Zanclus, ab M-Eozän), Makrele

(Scomber, ab M-Eozän), Thunfisch, Trichiurus, Meergrundel (Gobius, ?Eozän, ab Oligozän), Knurrhahn (Trigla), Groppe (Cottus), Seezunge (Solea, ?Paläozän).

--- als Unterordnungen: Lachse (Salmonoidei), Hechtartige (Esocoidei, Haplomi, ab U-Eozän), Salmmler (Characoidei, evtl. O-Kreide), Hornhechte (Belonodei), Fliegende Fische (Exocoetoidei), Lippfische (Labroidei, ab U-Eozän), Drachenfische (Trachinoidei), Schuppenlose Schleimfische (Blennioidei), Schlangenfische (Ophidioidei), Ammodytoidei, Siganidenfische (Siganioidei), Doktorfische (Acanthuroidei), Drückerfische (Balistoidei), Grundelartige (Gobioidei), Drachenköpfe und Skorpionsfische (Scorpaenoidei), Groppenartige (Cottoidei), Ebarmen (Psettoidei), Schollen und Butte (Pleuronectoidei), Seezungen (Soleoidei).

--- als Ordnungen: Barschlachse (Percosiformes), Stichlingsartige (Gasterosteiformes), Pfeifenfische (Aulostomiformes), Büschelkiemer/Seenadeln (Syngnathiformes, ab U-Eozän), Meeräschen (Muguliformes), Plattfische (Pleuronectiformes, ab U-Eozän), Seeteufel (Lophiiformes).

Laut Sepk.-Datei erschienen im Eozän (nur marine Gattungen berücksichtigt):

Bathrachoidiformes (Froschfischartige): ab unteres Eozän (Froschfische) (darunter die rez. Familie Antennariidae im Ypres von Monte Bolca)

Lophiiformes (Armflosserartige): ab unt. Eozän, rez. Gattungen ab unt. Eozän (Seeteufel, Fühlerfische, Tiefseeteufel)

Pleuronectiformes (Plattfischartige): ab unt. Eozän, rez. Gattungen ab unt. Eozän (Schollen, Butte, Zungen)*

Scorpaeniformes (Panzerwangenartige): ab unt. Eozän, rez. Gattungen ab unt. Eozän (Drachenköpfe, Steinfische, Knurrhähne, Groppen, Scheibenbäuche, Lumpfische)

Atheriniformes (Ährenfischartige): ab mittl. Eozän (rez. *Atherina* ab M-Eozän) (Halbschnäbler, Fliegende Fische, Zahnkarpfen, Ährenfische)

Dactylopteriformes (Flatterfischartige): ab mittl. Eozän (rez. Gattungen ab unt. Miozän) (Flatterfische = Flughähne)

* Entstehung der Asymmetrie bei Plattfischen (Pleuronectiformes): alle rezenten Plattfische haben hochgradig asymmetrische Schädel; Augen auf einer Schädelseite. Die Asymmetrie entsteht im Laufe der Ontogenese; die Larven sind noch symmetrisch; während der Larvenentwicklung wandert ein Auge auf die andere Schädelseite in die Nähe des anderen Auges. Die ältesten Pleuronectiformes (bereits mit beiden Augen auf *einer* Schädelseite) finden sich im U-Eozän (45 MA, z.B. Bolca). An dieser Lokalität fanden sich auch zwei Stamm-Pleuronectiformes (unterhalb der Kronengruppe; *Heteronectes*, *Amphistium*), die ebenfalls bereits stark asymmetrische Schädel aufweisen, die Wanderung des einen Auges ist aber nicht komplett, d.h. es ist zwar zur Mittellinie hin gewandert, aber nicht über die Kopfmitte hinaus. (Juvenilität konnte ausgeschlossen werden, z.B. vollständig mineralisiertes Kopfskelett). Das Auge einer Seite guckt also nach oben, das andere nach unten. Vielleicht diente ein Auge dazu, um Beutegreifer rechtzeitig zu entdecken, während das andere selbst nach Beute suchte, d.h. schon diese frühesten Plattfische lebten offenbar am Boden als Lauerjäger.

Es handelt sich um die kladistisch basalsten Pleuronectiformes; *Amphistium* überlebte bis ins M-Eozän. Daneben weitere primitive Merkmale. Die Evolution der kranialen Asymmetrie erfolgte also schrittweise und nicht sprunghaft; der intermediäre Zustand der beiden Stammgruppentaxa stellt auch keine Maladaptation dar, denn die beiden Taxa lebten zeitgleich mit den frühesten Vertretern zahlreicher abgeleiteter Linien der Pleuronectiformes, z.B. der ältesten Seezunge. Von *Amphistium* sind mehrere Exemplare bekannt; die Asymmetrie trat dabei zu beiden Seiten hin auf wie bei dem rez. basalen Plattfisch *Psettodes*, wo rechts- und linksorientierte Tiere etwa gleich häufig auftreten, während bei weiter abgeleiteten Formen eine Seite ganz überwiegend oder ausnahmslos bevorzugt wird. (Bei *Psettodes* wandert das Auge auch nur ein kleines Stück über die dorsale Mittellinie hinweg, d.h. nicht so weit an das andere Auge heran).

Dies scheint ein allgemeingültiges Muster bei der Entwicklung von Asymmetrien im Tierreich zu sein: zunächst besteht keine Seitenpräferenz; diese wird erst relativ spät in der Evolution von Asymmetrie

fixiert. Rezente Plattfische stützen ihren Kopf oft auf dem Substrat hoch, indem sie die Rücken- und Schwanzflossenstrahlen herunterdrücken. So könnten schon *Heteronectes* und *Amphistium* beide Augen genutzt haben. Das ungewöhnliche Aussehen und die Körperposition der Pleuronectiformes in Ruhe werden als Adaptation an die Jagd nach Beute aus dem Hinterhalt interpretiert; basale Pleuronectiformes sind Fischfresser (so auch ein Exemplar von *Amphistium* mit den Resten eines von ihm gefressenen Fisches) (Nat. 454, 169 + 209; Natwiss. Ru. 10/2008, 531).

amph-amph eozä

AMPHIBIEN: allmähliche Wiederzunahme der Vielfalt; Auftreten der rez. Molchgatt. *Tylotriton* (rez. Ostasien) im M-Eozän.

Bei den Anuren rez. Gatt. *Calyptocephalella* = *Eophractus* ab U-Eozän.

In 40 MA alten Schichten der Antarktis (Seymour Island) *Calyptocephalella* sp., als für eine kosmopolitische Verbreitung dieser Frösche (Australobatrachia) in Gondwana zu jener Zeit spricht und an Temperaturbedingungen von mindestens 3,75 Grad als mittlere Temperatur im kältesten Monat, mindestens 13,8 Grad im wärmsten Monat und mindestens 900 mm Niederschlag pro Jahr gebunden ist, während es bereits mindestens jahreszeitliche Eisbedeckungen im Hochland gab. Das Klima dürfte im Bartonian etwa demjenigen der heutigen warmen und feuchten Scheinbuchenwälder Südamerikas entsprochen haben.

Calyptocephalelliden (Helmkopffrösche) finden sich in Patagonien schon ab der Oberkreide, starben aber im Miozän in Patagonien aus, wohl wegen zunehmender Trockenheit wegen des Aufstiegs der Anden. Sie überleben bis heute in gemäßigten, feuchten Refugien der chinesischen Anden als eine Art (monospezifisch: *C. gayi*) (Sci. Rep. 10: 5051). Sie sind nahe verwandt mit den australischen Südfroschen (Myobatrachidae).

Krallenfrösche und Wabenkröten (letztere heute Südamerika und Westafrika) im Eozän weiter verbreitet (46 MA; Nordtansania, Mahenge).

Weitere rez. Gattungen aus dem Eozän: *Siren* (Armmolch), *Pseudobrachus* (Zwergarmmolch; beide Fam. Sirinidae), *Rana* (echter Frosch) ab M-Eozän, *Amphignathodon* (einzige rezente Froschart mit Zähnen im Unterkiefer; ad Fam. Hylidae – hylide Baumfrösche), *Pelodytes* (Schlammtaucher) ab Eozän, *Salamandra* (Salamander, z.B. Feuersalamander) ab O-Eozän.

Nach BRI erschienen im Eozän:

Fam. Pelodytidae (Schlammtaucher): ab Priabonian (EU, NA)

Fam. Ranidae (echte Frösche): ab Priabonian (EU, NA, AS)

rept-rept eozä

REPTILIEN:

Schildkröten: bei den Meeresschildkröten erscheint lt. Sepk.-Datei im Eozän *Caretta*, im ob. Oligozän *Chelonia*, im Miozän *Dermochelys*. Die in der Kreide bedeutenden Baenidae erlöschen.

Lt. BRI erschienen im Eozän folgende rezente Schildkrötenfamilien:

Chelidae (Schlangenhalschildkröten, ad Pleurodira): ab Eozän (EU, NA)

Cryptodira:

Dermochelyidae (Lederschildkröten): ab Ypres (NA, marin)

Dermatemydidae (Tabaskoschildkröten): ab Ypres (EU, NA, AS)

Kinosternidae (Klappbrust- und Moschusschildkröten): ab Ypres (NA, SA)

Emydidae (neuweltl. Sumpf- und Wasserschildkröten): ab Ypres (kosmopol.)
„Bataguridae“ (altweltliche Sumpfschildkröten): ab Ypres
Testudinidae (Landschildkröten): ab Ypres (kosmopol.)

Bei einer Lederschildkröte aus dem U-Eozän (*Eosphargis*; Fam. Dermochelyidae) ließen sich im schwarzen, (makroskopisch gesehen) amorphen Weichteilschatten massenhaft ovoide Körperchen nachweisen, die sich nach spektrometrischen Untersuchungen als Melanosomen erwiesen, wie man sie auch von rezenten Eidechsen oder Vogelfedern kennt. Entsprechendes fand sich auch bei vergleichenden Untersuchungen im Weichteilschatten eines 86 MA alten Mosasauriers und ca. 190 MA alten Ichthyosauriers. Chemische Analysen bestätigten definitiv, dass die vermeintlichen Melanosomen tatsächlich Eumelanin enthalten.

Bei keinem der drei Taxa fanden sich dagegen Hinweise auf Phaeomelanosomen (rot bis gelb), die bei Säugern und Vögeln vorkommen, neuerdings aber auch bei Schildkröten nachgewiesen wurden.

Offenbar waren alle drei Taxa einfarbig dunkel – im Gegensatz zur Tarnfärbung vieler pelagischer Tiere (heller Bauch, dunkler Rücken – z.B. Pinguine).

Der Melanismus bei allen drei Taxa könnte thermoregulatorische Gründe haben; auch moderne Lederschildkröten sind schwarz. Bei der Suppenschildkröte (*Chelonia mydas*) sind die Jungtiere auf dem Rücken schwarz gefärbt, und es konnte experimentell gezeigt werden, dass dies die Körpertemperatur erhöht, wodurch die Wachstumsraten in diesem riskanten Lebensabschnitt steigen.

Melanismus erhöht die Absorption von Sonnenlicht durch geringe Albedo. Damit steigen die Überlebenschancen verschiedener Tiere, auch Reptilien, in kühlen Habitaten. Die Lederschildkröte hat von allen modernen Reptilien die größte Reichweite in geographischer und klimatischer Hinsicht, bis in Ozeanwasser nahe am Gefrierpunkt. Die schwarze Färbung dürfte durch Maximierung der Lichtabsorption zu dieser Temperaturtoleranz und Gigantothermie beitragen. Auch im Eozän besiedelten die Lederschildkröten bereits kühle Gewässer und waren vermutlich schon damals gigantotherm. Ähnlicher Selektionsdruck (schnelles Wachstum, Homoiothermie, große Endgröße) dürften angesichts des Lebens nahe der Ozeanoberfläche (wegen Luftholen) auch bei Mosasauriern und Ichthyosauriern zur Melanisierung beigetragen haben (Nat. 506: 484).

Choristodera: Aussterben der krokodilähnlichen Champsosauridae (122 – 50 MA; bis 5 m lang) während des eozänen Klimaoptimums, wohl wegen der Konkurrenz der Krokodile, die sich während des Klimaoptimums auch in jene Gebiete ausbreiten konnten, in denen die weniger wärmebedürftigen Champsosauridae bisher ohne Konkurrenz durch die Krokodile lebten. Nur die basalste Linie der Choristodera (*Lazarussaurus*), klein und weit unterhalb der krokodilähnlichen Neochoristodera stehend, überlebt bis ins U-Miozän (Tschechien) (Spektr. Wiss. 2/20: 36). Allerdings gab es auch Regionen, in denen Krokodile neben großen krokodolähnlichen Choristodera lebten, so dass kein kompletter Konkurrenzausschluss bestand.

Krokodile: mit der Fam. Congosauridae erlischt die UO **Mesosuchia**, sofern man die bis ins O-Miozän (naA Pliozän) überlebenden Sebecosuchia als eigene UO abtrennt. Im Tertiär wurden einige Krokodile völlig terrestrisch und traten sogar mit den Riesenvögeln Südamerikas in einen Wettstreit um Nischen als Fleischfresser. Von den Notosuchia, die ab Apt nachweisbar sind, lebte *Bretesuchus* noch im oberen Paläozän und *Iberosuchus* im Eozän.

Bei den Eusuchia erscheint spätestens im U-Eozän die Ufam. Gavialinae mit *Gavialis* (lt. BRI Gavialidae aber erst ab Priabonian). Die Gavialoiden (zu denen die Gavialinae und Tomistominae gehören) waren bereits in der O-Kreide aufgetreten.

Die Gaviale erreichen ihr Maximum im Miozän (Süd- und Ostasien, USA; Länge evtl. bis 18 m). Im U-Eozän mit *Eogavialis* erste moderne Gaviale, zunächst in Afrika. *Eogavialis* erlischt im Oligozän, *Gavialis i.e.S.* erscheint im Pliozän, i.w.S. ab Eozän.

Ebenfalls im U-Eozän erschienen die Tomistominae (*Dollosuchus*, „*Crocodylus*“ *spenceri*); *Tomistoma* ab M-Eozän (im Miozän bis hochgerechnet 9 m lang!). Die maximale Diversität der Tomistominae wurde später im Tertiär erreicht; sie erloschen in der neuen Welt schon vor der Ankunft von *Crocodylus* in der neuen Welt, die vor 5 MA erfolgte, und auch in Afrika erloschen die Tomistominae schon vor dem Auftreten von *Crocodylus*, wurden also nicht von *Crocodylus* verdrängt.

Alligator ab U-Oligozän (N-Amerika, China, bis 5,8 m lang).

Im Eozän letzte typisch marine (Sepkowski-gelistete) Krokodiltaxa: *Dyrosaurus* (Maastr. bis mittl. Eozän), *Phosphatosaurus* (Eoz.), *Rhabdognathus* (unt. Eozän), *Sokotosaurus* (Maastr. bis unt. Eozän), *Wurnosaurus* (unt. Eozän). *Phosphatosaurus gavialoides* aus dem Eozän Tunesiens möglicherweise bis 9 m lang.

Im Eozän erlöschende Krokodilfamilien nach BRI: Dyrosauridae (Maastricht bis Priabonian), Trematochampsidae (Hauterive bis Lutet); neu erscheinen die Gavialidae (lt. BRI ab Priabonian). Die Thoracosauridae (ab Cenoman) waren schon im Thanet verschwunden.

Squamata: die Untersuchung eines weitgehend vollständigen Exemplars von *Succinilacerta* im baltischen Bernstein ergab, dass der Clade der Lacertiden theoretisch bereits im oberen Jura separiert gewesen sein müsste (und nicht erst im Oligozän, wie bisher angenommen); die Bernsteinechse ist Angehöriger der Kronengruppen-Lacertiden.

Die beiden einzigen Nachweise von Waranen aus Deutschland stammen aus dem M-Eozän (Geiseltal: *Eosaniwa*; Messel: *Saniwa*).

Im Eozän auftretende rezente Familien der Squamata (nach BRI):
Amphisbaenidae (Eigentliche Doppelschleichen): ab Priabonian
Cordylidae (Gürtelschweife): ab Ypres (EU, AF)

Amphisbaenia: die Position dieser schlangenförmigen, beinlosen, mit dem Kopf grabenden Echsen war bislang strittig: molekulare Daten deuteten auf eine Nähe zu den Lacertidae, morphologische Daten auf eine Verwandtschaft mit den Schlangen. *Cryptolacerta hassiaca* aus Messel (7 cm lang, ohne Schwanz gemessen) belegt nun eindeutig die Assoziation mit den Lacertidae (Monophylie der Amphisbaenia + Lacertidae; gemeinsamer Clade: Lacertibaenia; *Cryptolacerta* als Schwestergruppe der Amphisbaenia).

Verlängerung des Körpers und Verlust der Beine erfolgten somit konvergent zu den Schlangen. Das Verhalten, mit dem Kopf zu graben, entwickelte sich vor der Verlängerung des Körpers. *Cryptolacerta* lebte auf dem Boden im Streu und grub gelegentlich mit dem Kopf im Boden; Hand und Fuß waren bereits reduziert, Beine aber noch vorhanden.

Nach molekularen Daten trennten sich Amphisbaenia und Lacertidae in der Oberkreide. Dass sich eine intermediäre Form wie *Cryptolacerta* noch mehr als 20 MA nach dieser Dichotomie findet, passt zu der Beobachtung, dass das Paläogen Europas ein Refugium für archaische mesozoische Squamata darstellte (z.B. *Eolacerta*, *Ornatocephalus*, „*Saniwa*“), was damit zusammenhängen dürfte, dass Europa in der Oberkreide und im frühen Tertiär aus Inseln bestand.

Kladogramm:

- Rhynchocephalia
- Dibamidae
- Gekkota
- Scincidae
 - Xanthusiidae
 - (*Meyasaurus* OJUR + *Eolacerta* EOZ) + [(*Sakurasaurus* UKR + *Ornathocephalus* EOZ) + Cordyloidea]
- Dichotomie in (A) und (B)

(A):

- Teiioidea
- ab jetzt: **LACERTIBAENIA**
 - Lacertinae + Gallotiinae
 - *Cryptolacerta* EOZ
- ab jetzt: **AMPHISBAENIA**
 - Rhineuridae
 - (Blanidae + Bipedidae) + (Trogonophidae + Amphisbaenidae)

(B):

- Iguania
- Scolecophidia + [*Dinilysia* OKR + (Anilioidea + Macrostromata)]
- Xenosauridae + (Helodermatidae + Anniellidae)
- Shinisauridae
- "*Saniwa*" EOZ
- Mosasauroidae OKR
- Varanidae + Lanthanotidae

(Nat. 473, 364)

Im Eozän Myanmars (Pondaung-Formation, ca. 38 MA) *Barbaturex morrisoni* als großer Iguania (ad Acrodonta), Schwestertaxon der modernen Dornschwanzagamen (Uromastycinae), 19 bis 37 kg schwer, Kopf-Rumpf-Länge ca. 1 m, herbivor. Die höheren Umgebungstemperaturen könnten es der Echse ermöglicht haben, eine solche Größe zu entwickeln (Proc. R. Soc. B. 280, 20130665).

Schlangen:

starke Ausbreitung der Schlangen, die aber erst im Pliozän ihr Maximum erreichen (s.u.) Im Geiseltal 2,3 m lange **Boaartige** (Boaartige ab O-Kreide; Boidae ab Maastricht).

Colubroidea, zu denen alle rezenten Giftschlangen gehören, sind seit dem U-Eozän nachweisbar (im Eozän in Nordamerika und Asien). BENTON (2007) gibt Giftschlangen ab O-Eozän an. Die

rezenten Giftschlangenfamilien Viperidae und Elapidae (beide ab unterstem Miozän nachweisbar) gelten als basale Linien innerhalb der Colubroidea (nach neuen molekularen Studien sind dagegen nur die Viperidae basal, die Elapidae weit abgeleitet: Nat. 454, 630).

Giftzähne aus den Hydrobienschichten (Aquitain; 23 MA) von Oppenheim von beiden Familien belegen, dass diese Zähne bereits denen heutiger Giftschlangen entsprechen. Aufgrund der kladistisch basalen Position der beiden Familien innerhalb der Colubroidea ist dann anzunehmen, dass die Colubroidea schon im Eozän hochentwickelte Giftapparate hatten, und die anderen Linien diese dann sekundär wieder verloren, d.h. die heutigen giftlosen Colubroiden sind Nachkommen von gifttragenden Colubroiden:

Ab jetzt: COLUBROIDEA

- Viperidae (Nachweis ab U-Miozän) (GIFT)
- Elapidae (ab U-Miozän) + [Psammophilinae + Atractaspididae] (ab Pliozän) (GIFT)
- Nectricinae (ab Oligozän) (KEIN GIFT)
- andere „Colubriden“ (ab U-Eozän; KEIN GIFT, obgleich gelegentlich Vergiftungsfälle und sogar Todesfälle berichtet werden!)

Kladogramm nach Nat. 454, 630 (molekular):

- Boidae
- Xenodermatidae
- Pareasidae
- Viperidae
- Homalopsidae
- Elapidae + Lamprophiidae
- Natricidae + (Pseudoxenodontidae + Dipsadidae)

Der Giftapparat der Colubroidea ist der effizienteste innerhalb der Wirbeltiere und besteht aus großen mucoserösen Schleimdrüsen (Synapomorphie der Colubroidea) und damit verbundenen Muskeln, die eine Ejektion des Giftes unter hohem Druck ermöglichen, sowie langen röhrenförmigen Giftzähnen, die eine tiefe Injektion des Giftes in das Opfer zulassen. Alle Giftschlangen gehören zu den Colubroidea. Da die Colubroiden – im Gegensatz zu den giftlosen Schlangen – ihre Körpermuskulatur nur zur Fortbewegung (und nicht auch zur Nahrungsgewinnung) benötigen, kam es zur Entkoppelung des Nahrungsaufnahme- und muskuloskelettalen Systems, was den Colubroidea die Möglichkeit zur sehr schnellen Fortbewegung und dadurch veränderter Lebensweise gab, vermutlich zusammen mit der Ausbreitung von Grasland während des Tertiärs (Natw. 93, 84).

Die Giftzähne sitzen stets in der Maxilla, entweder vorn (z.B. Kobras, Vipern) oder hinten. Die zugrunde liegenden Entwicklungsprozesse sind aber in beiden Fällen gleich: der hintere Abschnitt des zahnbildenden Epithels wird von der Entwicklung der übrigen Bezahnung abgekoppelt und ermöglicht dann die Ausbildung des Giftzahnes in enger Verbindung mit der Giftdrüse. Allometrisches Wachstum in der Ontogenie befördert dann den aus der hinteren Zahnlamina gebildeten Giftzahn bei einigen Gruppen von Schlangen nach vorn (so bei den Elapidae und Viperidae sowie *Atractaspis* aus der F Lamprophiidae), wobei dieser Prozess der allometrisch bedingten Vorverlagerung des Giftzahnes aufgrund der Position der o.g. Familien im molekularen Stammbaum mehrfach entstanden sein muss; die zwischen den basalen Viperidae und den weit abgeleiteten Elapidae stehenden Gruppen verfügen entweder über dorsal stehende oder gar keine Giftzähne. Vordere und hintere Giftzähne sind somit homolog; nur der Prozess der

Vorverlagerung erfolgte konvergent. Bei Taxa mit vorderen Giftzähnen wird die Zahnbildung *vor* dem Giftzahn unterdrückt (Verlust der vorderen Dentallamina). Die Evolution von Giftzähnen dürfte dann wesentlich zur massiven Radiation der höheren Schlangen beigetragen haben (Nat. 454, 630).

Im Eozän erscheinende Schlangenfamilien nach BRI:

Typhlopidae (eigentliche Blindschlangen): ab Ypres (EU, SA, AS, AF; subterran).

Die Palaeophiidae (Maastricht bis Priabonian; kosmopol., Süßwasser) erlöschen.

vöge-vöge eozä

VÖGEL: alle rezenten Ordnungen sind bereits im Laufe des Eozän vertreten. Nach MÜLLER (einschl. weniger Ergänzungen) finden sich schon im Eozän:

Albatrosse ab M-Eozän

O+F Alke ab Eozän

G Brachvogel (*Numenius*) ab Eozän

O Entenartige seit O-Kreide (COX: *Presbyornis*: O-Kreide bis U-Eozän)

F Enten seit U-Eozän

O Eulen s. Nachtraubvögel, eng verwandt mit Nachtschwalben

F Eulen seit O-Eozän oder U-Oligozän, Eule *Palaeoglaux* aus Messel (49 MA, oberstes U-Eozän)

F Falken seit mehr als 49 MA

F Fischreiher seit U-Eozän

O Flamingoartige: *Juncitarsus* in Messel

O Flughühner ab O-Eozän

G Flughuhn (*Pterocles*) ab O-Eozän

F Fregattvögel ab U-Eozän, *Limnofregata* als Vorfahr der rez. Fregattvögel im U-Eozän

F Goldschneppen ab M-Eozän

ÜF Greife ab U-Eozän, zuerst Falken und Habichtartige

F Habichtartige ab oberstes U-Eozän (Messel)

F Hokkohühner ab U-Eozän

O Hopfartige: ?M-Eozän, ab Pleisozän

O Hühnerartige ab U-Eozän (z.B. *Amitabha*, M-Eozän, 50 MA, Wyoming, ad Galliformes)

Amitabha ist ein „Phasianoider“, steht also bereits auf der Linie zu den Fasanen, Truthähnen usw. (Palaeont. 46, S. 1269).

Ibisartige: Ibisgatt. *Rhynchaetis* aus Messel

Kolibris: Stammgruppen-Kolibris (außerhalb der rez. Kolibrifamilie) ab oberstes U-Eozän (Messel)

Kondor (Geiseltal, Halle) (zur O Schreitvögel)

F Kormorane ab O-Paläozän (lt. BRI erst ab Priabonian; s.u.)

O Kranichartige ab Eozän, naA bereits in der O-Kreide (s. O-Kreide)

Messelornis wird zu den Rhynchoetidae innerhalb der Kranichvögel (Gruiformes) gestellt; diese sind heute mit den Kagus Neukaledoniens (*Rhynchochetos jubatus*) sowie der Sonnenralle (*Eurypyga helias*, neotropisch) vertreten. Beide Familien (Rhynchochetidae, Eurypygidae) sind monotypisch. *Messelornis* steht aber außerhalb der beiden Familien und bildet eine eigene ausgestorbene Familie Messelornithidae. Kladogramm s.u.

F (echte) Kraniche seit Eozän; Grues/Gruidae im O-Eozän durch *Geranopsis* vertreten; das Taxon basiert aber nur auf einem Coracoid

O Kuckucksvögel ab O-Eozän

O Lappentaucher ab Coniac (?; Anmerkung: aus heutiger Sicht sicher fraglich; realistischer sind aber Funde aus dem Maastricht; s. O-Kreide)

F Madagaskarstraße: O-Eozän bis ca. 1650 n. Chr.

O Mausvögel: mind. Paläozän (62,5 MA): *Tsidiyazhi* aus Neu-Mexiko

O Möwenartige ab O-Paläozän

F Möwen ab Eozän

O Nachtraubvögel, Eulen ab Eozän

F Nachtschwalben mind. ab Eozän

F Nageschnäbler mind. ab Eozän

O Nandus ab U-Eozän

- F Nashornvögel ab M-Eozän
- F Neuweltgeier ab Paläozän
- O Papageien mind. seit U-Eozän, evtl. ab Maastricht (s. O-Kreide)
 - (*Pulchrapollia* aus dem U-Eozän (Ypresian) Englands; Schwestergruppe der rezenten Familie Psittacidae, die die einzige rezente Familie der Psittaciformes darstellt. Der gleich alte *Palaeopsittacus georgei* von derselben Lokalität ist dagegen unsicheres Material inc. sed.); (Palaeont. 43, 271). In 54 MA alten Ablagerungen Dänemarks zwei Psittaciformes, darunter *Mopsitta tanta* als der größte bisher bekannte fossile Papagei; er steht in der Nähe der rezenten Psittacidae und ist möglicherweise der älteste Kronengruppen-Papagei (Palaeont. 51, 575).
- O Pelikanartige lt. MÜLLER seit O-Kreide (Sepkowski-Datei: ab O-Paläozän); strittige Funde aber im Maastricht (s. O-Kreide: *Elopteryx* wurde inzwischen aber als non-avialer Theropode erkannt)
- OF Pinguine ab M-Paläozän (61 MA); 28 von 34 Gatt. sind ausgestorben;
 - Abstammung evtl. von Röhrennasen
- O Rackenvögel mind. seit Eozän
- O Rallenartige ab U-Eozän
- F Rallenkraniche: ?O-Eozän, ab U-Oligozän
- F Regenpfeifer ab M-Eozän
- O Reiherartige seit O-Kreide (?)
- F Reiher seit ?O-Kreide
- F Riesenrallen, ?Eozän, seit Oligozän
- F Säbelschnäbler seit Eozän
- F Schlangenhalsvögel ab Eozän
- F Schnepfen seit O-Kreide(?), s. O-Kreide), rez. *Limosa* und *Totanus* ab Eozän
- O Schnepfen, Regenpfeifer: seit O-Kreide
 - (O Charadriiformes; im U-Eozän Dänemarks mit *Morsoravis* ein Regenpfeiferartiger, der offenbar auch auf Bäumen aufsitzen konnte; Palaeont. 53, 507).
- O Schreitvögel mind. ab Eozän
- O Schwirrflügler mind. ab Eozän
- F Seetaucher ab O-Paläozän
- F Sekretäre: ?O-Eozän, ab U-Oligozän
- O/F Seriemas: ab M-Paläozän
- O Singvögel (ad Passeriformes): im U-Eozän Australiens (54,6 MA); in der Nordhemisphäre ab U-Oligozän nachgewiesen
- F Spechte: ab M-Eozän (50 MA); Schwestergruppe sind die Honiganzeiger
- O Sperlingsartige (Passeriformes) ab U-Eozän (s. Singvögel)
- UO Sperlinge ab Eozän
- F Störche ab U-Eozän
- O Strauße ab M-Eozän
- O Sturmvögel, Röhrennasen ab M-Eozän
- O Tagraubvögel ab Paläozän
- O Tauben ab Eozän, naA ?O-Eozän, U-Oligozän
- F Trappenartige ab M-Eozän
- O Trogons: ?O-Eozän, ?U-Oligozän, ab Miozän
- F Tropikvögel ab U-Eozän
- F Würger ab Eozän.

Die massive Radiation der Passeriformes (Singvögel), die heute 60 % aller Arten ausmachen, erfolgte erst im O-Oligozän und Miozän; die ältesten Funde aus der Nordhalbkugel stammen aus dem U-Oligozän Frankreichs und Deutschlands (s. Oligozän). In Australien bereits im untersten Eozän nachweisbar. Frühere angebliche eozäne oder oligozäne Funde der Nordhalbkugel sind Fehldeutungen. Innerhalb der Singvögel (Oscines), die mit 4000 Arten die größte Gruppe der Passeriformes bilden, gelten die Maorischlüpfer Neuseelands (*Xenicus*, *Acanthisitta*, syn. neuseeländische Zaunkönige) als basalste rezente Taxa, was ebenfalls für einen Ursprung in Australien spricht. Die Funde aus dem U-Eozän Australiens umfassen allerdings nur Knochenfragmente, die aber Charakteristika der Passeriformes aufweisen. Molekularkladistische Daten ergaben mehrere separate Ausbreitungswellen von Singvögeln aus Australien nach Eurasien, Afrika und Amerika (PNAS 101, 11040).

Auftreten rezenter Gattungen im Eozän nach en.wikipedia.org/wiki/Fossil_birds:
 O-Eozän: ? Ufer-/Pfuhlschnepfe (*Limosa*), ? Wasserläufer (*Tringa*)

(keine rez. Gattungen von Paläozän bis M-Eozän!)

Daneben kommen im Eozän folgende ausgestorbene Vogelgruppen vor:

O Odontopterygiformes: zwischen Pelikanen und Sturmvögeln angesiedelt, U-Paläozän (61 MA) bis Pliozän, bis 6 m Spannweite; Details und Kladogramm s. Paläozän; knöcherne zahnartige Fortsätze an den Rändern des langen Fischfresserschnabels (scheinbezahnt)

O Diatrymiformes (höheres Paläozän bis Oligozän, bis 2 m hoch) (ad Galloanserae; Anseriformes); **F Diatrymidae = Gastornithidae:** unt. bis mittl. Eozän (EU, NA, AS)

O Phorusrhacoidea (62/naA 59 MA bis O-Pleist.): über eine vor 55 bis 45 MA bestehende Landbrücke zwischen Amerika und Europa wanderten Phorusrhacoiden-Verwandte in Europa ein; Seriema-artiger *Ameghinornus* vor 38 bis 35 MA in Frankreich (offenbar kurzstreckenflugbefähigt). Außerhalb Südamerikas wurden aber die Riesenkraniche ebenso wie die Diatrymidae im Eozän und Oligozän von den sich jetzt rasch ausbreitenden modernen Landraubtieren (die die Creodonten ablösten) verdrängt. Konnten sich diese großen Vögel noch gegenüber den Creodonten behaupten, war das gegenüber den modernen Raubtieren nicht mehr möglich. Fam. Phorusrhacidae: Thanet bis oberstes Pleistozän.

Eremopezus eoacenus (Fayum-Oase, Ägypten), O-Eozän, riesiger bodenlebender Vogel, der seine Zehen aktiv zum Greifen nutzen konnte. Kladistisch keine Verbindung zu den Ratitae, Phorusrhacoidea oder den anderen ausgestorbenen Raubvögeln des Eozäns wie *Diatryma** syn. *Gastornis**. Wahrscheinlich handelt es sich bei *Eremopezus* um eine in Afrika endemische Gruppe, die separat flugunfähig und sehr groß wurde (Palaeont. 44, 325). Er wurde in eine eigene Familie (Eremopezidae) gestellt, Zugehörigkeit zu Ratites fraglich. Systematik weiterhin ungeklärt (Stand 2017) (* = ad Galloanserae)
+ Plotopteridae (ad O Ruderfüßer = Pelecaniformes): O-Eozän bis Miozän; relativ große flugunfähige Vögel (von Kormorangröße bis > 2 m), sehr pinguinähnlich. Flügel zu gebogenen Paddeln zurückgebildet, um „unter Wasser zu fliegen“; Konvergenzen zu Alken und Pinguinen.

Kladogramm der Gruiformes (THENIUS 2000):

GRUIFORMES

--- CARIAMAE = *Phorusrhacos* + *Seriema* (rez. 2 Arten: *Cariama cristata*, *Chunga burmeisteri*)

--- übrige Gruiformes (*Grus* u.a.)

--- ab jetzt: RHYNOCHETI

--- *Rhynochetos* (Kagu Neukaleodoniens)

--- *Messelornis* (F Messelornithidae) + *Eurypyga* (F Eurypygidae, Sonnenralle)

Aktueller Kenntnisstand zu den Phorusrhacoidea (ÜF der O Gruiformes; sie bilden gemeinsam mit den Cariamidae die Cariamae) (Natwiss. 98, 815; anno 2011):

Ältester Nachweis im O-Paläozän Brasiliens (ca. 59 MA). Im frühen Eozän Fußspuren eines sehr großen dreizehigen Fußes von der Nordspitze der antarktischen Halbinsel, die von einem Phorusrhacoiden, aber auch von einem Ratiten stammen können. Die letzten Phorusrhacoidea lebten im O-Pleistozän von Uruguay (begleitender Rüsseltiermolar mit ca. 18000 BP RC-datiert).

Allerdings wird aus dem späten Maastricht der Vega-Insel (antarktische Halbinsel) ein Femur eines Laufvogels beschrieben, der von einem gemeinsamen Vorfahren der Cariamidae mit den Phorusrhacoidea oder einem basalen Vertreter der Cariamidae stammen dürfte.

Biogeographie: Phorusrhacoidea entstanden offenbar in Südamerika; Nordamerika erreichten sie im späten Neogen aber noch vor der Entstehung der Panama-Landbrücke. Entgegen früherer Angaben waren sie niemals in Europa vertreten; die früher als europäische Phorusrhacoidea angesehenen Taxa werden heute in eine eigene Familie Ameghinornithidae gestellt, die zwar der UO Cariamae zugeordnet werden, aber außerhalb der Linie stehen, die die ausgestorbenen Idinornithidae und Phorusrhacidae umfasst, also außerhalb der Phororhacoidea (Cariamae = Phorusrhacoidea + Cariamidae). Somit ergibt sich kein Nachweis der Phorusrhacoidea im Paläogen Laurasiens.

Aus Afrika ist lediglich ein Femur aus dem ob. U-Eozän/unt. M-Eozän SW-Algeriens bekannt, der von einem Phororhacoiden mit 32 kg bzw. 46-50 kg Körpergewicht (je nach Hochrechnungsmethode, ausgehend von der Femurgröße) stammt; dürfte einem Menschen bis an die Schulter gereicht haben.

Da die größten flugfähigen Vögel heutzutage 14 kg (und in Ausnahmefällen höchstens 20 kg) wiegen, ist davon auszugehen, dass dieser Vogel (*Lavocatavis*) nicht fliegen konnte. Er erinnert an Patagornithidae innerhalb der Phorusrhacidae, wobei die Patagornithidae aber wesentlich jünger sind (Oligozän bis Miozän-Pliozän-Grenze; möglicherweise gehört auch der oberpleistozäne Fund aus Uruguay zu dieser UF), weshalb *Lavocatavis* als fam. inc. sed. innerhalb der Phorusrhacoidea eingeordnet wurde.

Wie aber erreichten die Phorusrhacoidea Afrika? Die Fauna der algerischen Fundstelle umfasst auch Fische (Polypteridae, Protopteridae), deren nächste Verwandten in Südamerika lebten; ihre gemeinsame Basis dürfte aber zurückgehen auf die Zeit vor dem Auseinanderbrechen Gondwanas vor 100 MA. Die Diversifikation der Neognathae, darunter der Cariamidae, erfolgte aber erst knapp vor der KTG.

Für faunale Beziehungen zwischen Südamerika und Afrika sprechen auch die Säugetiere: Notoungulata und Astrapotheria werden neuerdings als nahe Verwandte der Afrotheria interpretiert, und Afrotheria und Xenungulata gelten als Schwestergruppen (Atlantogenata). Und sowohl Afrotheria (weit verbreitet im Eozän Afrikas) wie Xenarthra und die Südamerikanischen Huftiere lassen sich jeweils erstmals im Paläozän nachweisen.

Frühe Phorusrhacoidea waren noch recht klein und wohl noch eingeschränkt flugfähig (Psilopterinae). Daher besteht eine Möglichkeit, dass sich diese kleinen Formen über den damals noch recht schmalen Atlantik (über Inselketten) auf dem Flugweg nach Afrika ausgebreitet haben und sich dort konvergent zu Formen entwickelten, die den späteren Patagornithidae Südamerikas ähnelten.

Eine Ausbreitung von Antarctica aus – wo im späten Eozän große Phorusrhacoidea lebten – nach Afrika scheidet wegen der schon seit der oberen Kreide weiten Distanz zwischen den beiden Kontinenten aus.

Somit kommt – als Alternative zu noch flugfähigen kleinen Phorusrhacoidea und konvergenter Weiterentwicklung in Afrika – als zweite Möglichkeit nur das „Inselhüpfen“ infrage. Ein Verdriften auf schwimmenden Inseln ist insofern ausgeschlossen, weil dies aufgrund der vorherrschenden Wind- und Strömungsrichtung nur in Ost-West-Richtung denkbar ist (so kamen

Nagetiere – ab 31,5 MA nachweisbar – und Neuweltaffen von Afrika nach Südamerika, wohl in Kombination aus Verdriften und Inselhüpfen. Auch 4 – 5 Linien der Reptilien nahmen diesen Weg).

Vor 50 MA betrug der kürzeste Abstand zwischen Südamerika und Afrika 1000 km; weiter südlich war der Ozean zwar breiter, hier befanden sich aber große Inseln bis 500 km Länge. Dies könnte die Ausbreitung auch flugunfähiger, großer Phororhacoider von West nach Ost ermöglicht haben (Natwiss. 98, 815).

Zusammenstellung der im Eozän auftretenden Vogelfamilien nach BRI (nur polytypische Familien, die noch rezent vertreten sind):

- Fregatidae = Fregattvögel (O Ruderfüßler): ab U-Eozän (Ypres) (marin, Süßw., kosm.)
- Rallidae = Rallen (O Kranichvögel): ab U-Eozän (kosmopol.)
- Eurypygidae = Sonnenrallen (O Kranichvögel): ab U-Eozän (NA; terr.)
- Falconidae = Falken (O Greifvögel): ab U-Eozän (EU, NA, SA; terr.)
- Anhimidae = Wehrvögel (O Gänsevögel): ab U-Eozän (SA; Süßwasser)
- Recurvirostridae = Säbelschnäbler (O Regenpfeiferartige): ab U-Eozän (kosm., marin, terr.)
- Psittacidae = Papageien (O Papageienvögel): ab U-Eozän (EU, NA, AF, AU)
- Steatornithidae = Fettschwalme (O Schwalmvögel): ab U-Eozän (NA, terr.)
- Hemiprocnidae = Baumsegler (O Seglerartige): ab M-Eozän (Lutet) (EU)
- Plataleidae = Löffler (O Schreitvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm., Süßwasser, marin)
- Accipitridae = Greife (O Greifvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm., terr.)
- Tytonidae = Schleiereulen (O Eulenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm., arboreal)
- Strigidae = Eulen (O Eulenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm., arboreal)
(Protostrigidae vom U-Eozän bis U-Oligozän von EU; NA)
- Apodidae = Segler (O Seglerartige): ab M-Eozän (Lutet) (kosm.)
- Podargidae = Schwalme (O Schwalmvögel): ab M-Eozän (Lutet) (EU)
- Caprimulgidae = Ziegenmelker (O Schwalmvögel): ab M-Eozän (Lutet) (kosm.)
- Coraciidae = Racken (O Rackenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (EU, ES, AF; terr.)
- Atelornithidae (O Rackenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (EU, terr.)
- Bucerotidae = Nashornvögel (O Rackenvögel): ab M-Eozän (Lutet) (EU, NA, AF)
- Ardeidae = Reiher (O Schreitvögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (kosm., Süßwasser, terr.)
- Anatidae = Entenvögel (O Gänsevögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (kosm., Süßwasser)
- Ciconiidae = Störche (O Schreitvögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (kosm., Süßwasser, terr.;
EU, AS, AF, SA)
- Vulturidae = Kondore/Neuweltgeier (O Schreitvögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (EU, NA,
AS; terr.)
- Scolopacidae = Schnepfenvögel (O Regenpfeiferartige): ab unt. O-Eozän (Bartonian, kosm.)
- Cuculidae = Kuckucke (O Kuckucksvögel): ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, NA; arboreal)
(Familie Parvicuculidae auf U-Eozän Europas beschränkt, arboreal)
- Aegothelidae = Höhlenschwalme (O Schwalmvögel): ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU)
- Nyctibiidae = Tagschläfer (O Schwalmvögel): ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, NA, AS)
- Coliidae = Mausvögel (O Mausvogelartige) ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, AF)
- Halcyonidae = Lieste (manchmal in die F Eisevögel integriert) (O Rackenvögel): ab unt.
O-Eozän (Barton.) (kosm., Süßwasser, terr.)
- Meropidae = Bienenfresser (O Rackenvögel): ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, NA, AF, terr.)
- Upupidae = Hopfe (O Rackenvögel) : ab unt. O-Eozän (Barton.) (EU, AF, terr.)

Otitidae = Trappen (O Kranichvögel): ab unt. O-Eozän (Bartonian) (EU, AS, AF; terr.)
 Phasianidae = Fasane (O Hühnervögel): ab ob. O-Eozän (Priabonian) (EU, NA, AS)
 Numididae = Perlhühner (O Hühnervögel): ab ob. O-Eozän (Priab.) (EU, AS)
 Spheniscidae = Pinguine (O Pinguinvögel): ab ob. O-Eozän (Priab.) (marin)*
 Diomedidae = Albatrosse (O Röhrennasen): ab ob. O-Eozän (Priab.) (kosmopol., marin)
 Phalacrocoracidae = Kormorane (O Ruderfüßler): ab ob. O-Eozän (Priab.) (kosm., marin, Süßwasser)
 Gruidae = Kraniche (O Kranichvögel): ab ob. O-Eozän (Priab.) (kosm.; Süßwasser, terr.)
 Laridae = Möwenvögel (O Regenpfeiferartige): ab ob. O-Eozän (Priab.) (kosm., marin)
 Alcidae = Alken (O Regenpfeiferartige): ab ob. O-Eozän (Priab.) (EU, NA, AS, marin)
 Pteroclididae = Flughühner (O Regenpfeiferartige): ab ob. O-Eozän (Priab.) (EU, AS, AF; terr.)
 Todidae = Todis (O Rackenvögel): ab ob. O-Eozän (Priab.) (EU, NA; terr., Süßwasser)
 Opisthocomidae = Hoatzins (O Kuckucksartige): ab oberstes Eozän (ergänzt; zunächst in Europa, später in Südamerika und im Miozän auch in Afrika)

Pinguine: Pinguine entstanden in hohen südlichen Breiten (ältester: *Waimanu*, 61 MA), besiedelten äquatoriale Regionen aber schon weitaus früher als bisher angenommen, also schon vor der weltweiten Abkühlung um die Eozän-Oligozän-Grenze herum: im M- bis O-Eozän Perus, also einer der wärmsten Phasen des Känozoikums, lassen sich bereits Pinguine (Sphenisciformes) nachweisen, allerdings außerhalb der Kronengruppe (Spheniscidae). Dies bedeutet, dass Pinguine zweimal (im Eozän Stammgruppentaxa, später, vor 4 – 8 MA, Kronengruppentaxa) während warmer Phasen äquatoriale Regionen besiedelten. Eines der peruanischen Taxa (*Ictadyptes salasi*) stellt mit > 1,5 m Höhe einen der größten Pinguine dar; er lebte vor 36 MA und hatte einen ca. 20 cm langen dolchartigen Schnabel (rezent erreicht der Kaiserpinguin maximal eine Höhe von 1,2 bis 1,3 m). (PNAS 104, 11545).

Noch größer (ca. 2 m hoch) wurde ein 34 MA (naA 37 MA) alter Rieseninguin aus der Antarktis, von dem im Jahr 2012 erstmals berichtet wurde (*Palaeudyptes klekowskii*). Länge 2 m, Gewicht 115 kg.

Von einem weiteren Rieseninguin aus dem Obereozän Perus (ca. 36 MA; Körperlänge beim Schwimmen ca. 1,5 m; Körpermasse 55 – 60 kg, damit doppelt so schwer wie der Kaiserpinguin – eine der größten Pinguinarten aller Zeiten; sehr langer Schnabel) ist ein fast komplettes Skelett mit Befiederung der Flügel, Konturfedern des Körpers und Schuppen an den Füßen erhalten (*Inkayacu paracasensis*). Die undifferenzierten Federn an den Flügeln sowie die breiten Schäfte der Konturfedern am Körper waren bereits entwickelt, während die Färbung (überwiegend grau und rotbraun) und die Größe der Melanosomen noch nicht derjenigen der modernen Pinguine entsprach. Die Farbe der Konturfedern reichte von hellgrau an der Basis bis zu einem dunklen Schwarzgrau am distalen Ende – als Folge einer zunehmenden Melanisierung zum Ende der Feder hin, wie man sie auch von anderen Vögeln kennt. Maximale Länge der Konturfedern 3 cm (wie bei modernen Taxa). Die Befiederung der Flügel war bei *Inkayacu* bereits an die hydrodynamischen Anforderungen des Unterwasserflugs angepasst, die Stromlinienform war bereits etabliert.

Die schwarzbraune Farbe rezenter Pinguinfedern entsteht durch große, ellipsenförmige Melanosomen, die sich sonst bei keinen anderen Vögeln und auch noch nicht bei *Inkayacu* finden, also erst in der weiteren Evolution der Pinguine entstanden sein müssen, d.h. nach der Divergenz der Linie der eozänen Rieseninguine von der Linie zu den Spheniscidae; die Dichotomie muss im U-Eozän erfolgt sein. Dies betrifft neben der spezifischen Form der Melanosomen auch ihre dichte Anordnung in Clustern in den Barben und der Rhachis sowie die gelbliche Pigmentation der Brust – alles Merkmale des Kronenclade der Pinguine. Die Veränderungen in der Körperfärbung könnten die Folge der Radiation ihrer typischen Beutegreifer sein (die weitgehend erst im Neogen erfolgte). Die Veränderungen bei der Melanosomen-Form und Anordnung dürften dagegen nicht auf einer Selektion spezieller Farben beruhen, sondern eine Folge der Adaptation an die hydrodynamischen Anforderungen des Unterwasserflugs darstellen, da

Melanin die Frakturresistenz der Federn erhöht. Selektionsdruck in Bezug auf Färbung und mechanische Eigenschaften der Pinguinfedern beeinflussten daher die Melanosomen-Morphologie.

Nach der Entstehung der Sphenisciformes im M-Paläozän (61 MA) kam es im frühen oder mittleren Eozän zu einer massiven Radiation, die zu einer Fülle von Arten im späten Eozän und um die Eozän-Oligozän-Grenze führte, darunter die Riesenpinguine. Eine Linie aus dieser Radiation spaltete sich im höheren Oligozän wiederum mehrfach auf, und im oberen Oligozän und frühen Miozän finden sich nochmals zahlreiche fossile Taxa. Die Linie zu den rezenten Spheniscidae (Kronengruppe) muss um die Oligozän-Miozän-Grenze entstanden sein; die Radiation der Spheniscidae in die rezenten Linien erfolgte erst ab dem M-Miozän seit ca. 16 MA (Sci. 330, 954).

Hoatzins:

Erstnachweis der Hoatzins (Opisthocomiformes) im obersten Eozän des Pariser Beckens (*Protoazin parisiensis*, ca. 34 MA, bereits moderne Familie Opisthocomidae), gefolgt von *Hoazinavis* aus dem späten Oligozän/frühen Miozän Brasiliens (24-22 MA), dem modernen Hoatzin schon sehr ähnlich. Im Miozän sind Hoatzins auch in Afrika nachweisbar (*Namibiavis*: 17 MA, Namibia; 15 MA, Kenia). Kladistisch steht *Namibiavis* basal.

--- *Namibiavis* (Afrika, 17 – 15 MA)

--- *Protoazin* (Frankreich, 34 MA)

--- *Hoazinavis* (24-22 MA, Brasilien) + *Opisthocomus*

Offenbar sind die Hoatzins in Europa entstanden und haben sich von dort zunächst nach Afrika ausgebreitet; Ausbreitung nach Amerika entweder transatlantisch von Afrika aus direkt nach Südamerika (wie Affen, Caviomorpha und einige Amphisbaenia und Gekkota*), oder über Europa – Nordamerika – Südamerika, wobei Funde aus Nordamerika bisher aber fehlen.

(* In umgekehrter Richtung, also von Südamerika nach Afrika, wird eine Ausbreitung von Seekühen und einigen Drosseln – die allerdings über weitaus bessere Flugfähigkeit als Hoatzins verfügen – für möglich gehalten).

Wäre der Hoatzin direkt von Afrika nach Südamerika gelangt, kommt nur eine Verdriftung von Afrika aus z.B. mit treibenden Vegetationsinseln (die dann auch die erforderliche Blattnahrung bereitgestellt hätten) infrage.

Neben den Hoatzins gibt es andere Vogelgruppen, die einst im Paläogen Europa lebten und jetzt nur noch eine Reliktverbreitung in Südamerika haben (Trochilidae = Kolibris, Nyctibiidae, Cariamiformes = Seriemas). Als Ursache für ihr Aussterben in Europa gilt die Einwanderung neuer Faunenelemente in Europa nach dem Schließen der Turgai-Straße um die Eozän-Oligozän-Wende, die Europa von Asien trennte (Grande Coupure).

Rezente Hoatzins leben im Uferbereich von Flüssen und Seen, und die Fundsituation der fossilen Taxa deutet auf ebensolche Lebensbedingungen.

Hoatzins sind schlechte Flieger und ihre offenen Nester sind stark von Nesträubern bedroht (daher hangeln sich die Jungvögel bei Gefahr aus dem Nest). Da der Knochenbau der Stamm-Hoatzins jenem moderner Hoatzins ähnelt, ist zu vermuten, dass schon diese eine ähnliche Lebensweise (offene Nester, schlechte Flieger) hatten und daher besonders gefährdet waren durch die neuen Einwanderer in Europa im Rahmen des Grande Coupure, als erstmals baumlebende Carnivora (wie Felidae und Viverridae) in Europa erschienen.

In Afrika erschienen diese arborealen Carnivora erst im frühen bis mittleren Miozän, was erklären könnte, warum Hoatzins in Afrika noch bis ins M-Miozän nachweisbar sind. Südamerika blieb dagegen bis ins O-Pliozän von placentalen Carnivora verschont; die Nester sind hier vor allem von *Cebus*-Affen bedroht, adulte Hoatzins nur durch Greifvögel (selten) (Natwiss. 101: 143).

Der rezente Hoatzin hat (als obligater Blattfresser!) den proportional größten Kropf aller Vögel [was es ihm ermöglicht, die Blätter einer Vorverdauung ähnlich Widerkäuern zu unterziehen!], was zu anatomischen Veränderungen im Flugapparat führte, die die Fähigkeit zum Langstreckenflug beeinträchtigten. Es ist unklar, ob *Namibiavis* schon einen großen Kropf hatte (für *Hoazinavis* ist das aber zu bestätigen), aber die Form des Humerus beider Taxa ähnelt dem rezenten Hoatzin, was als Indiz für ein eingeschränktes Flugvermögen schon bei der namibischen Form aus dem Miozän gewertet werden muss.

Es ist bisher nicht sicher bekannt, welche Vögel die Schwestergruppe der Hoatzins stellen; molekulare und morphologische Studien sprechen zugunsten der Musophagidae (Turakos) (Natwiss. 98, 961).

Älteste nektarfressende (und damit auch Blüten bestäubende) Vögel bereits im obersten U-Eozän von Messel (*Pumiliornis tessellatus inc. sed.*, evtl. ferne Affinitäten zu den Kuckucks- oder Papageienvögeln; 8 cm lang, Schnabel 1,5 cm lang; typische Schnabelform eines Nektarsaugers); zahlreiche Pollen im Magen. Kein Verwandter der Kolibris, nicht näher mit modernen Vogeltaxa verwandt. Er konnte auch nicht wie Kolibris „in der Luft stehen“. Er ernährte sich nicht ausschließlich von Nektar, sondern auch von Insekten; nur in 1 von 3 Exemplaren wurden Pollen gefunden. Fußanatomie spricht für Aufsitzen auf Ästen (wo er sich wohl den Blüten näherte). Inzwischen in die eozäne **Familie Psittacopedidae** gestellt, die **Stammgruppen-Passeriformes (Pan-Passeriformes)** darstellen, zusammen mit *Psittacopes* (kurzer Schnabel) und *Morsoravis* mit drosselartigem Schnabel.

In dieser Familie finden sich auch die ältesten Vögel mit einem finken-/zeisigartigem Schnabel (zwei Arten von *Eofringillirostrum* aus dem obersten U-Eozän von Messel und der Green River Formation). Die Schnäbel waren auf kleine, harte Samen spezialisiert – der älteste Hinweis auf eine solche Nahrung bei Kronengruppen-Vögeln. Granivorie ermöglichte den Passeriformes später die Besiedlung gemäßigter, offener Landschaften. Zwar finden sich erste Hinweise auf die Möglichkeit zur partiellen Granivorie bereits bei Kronengruppen-Vögeln der Kreide; kleine, harte Samen konnten von ihnen aber nicht gefressen werden; sie verlangte eine sehr spezielle Schnabelform bei gleichzeitig kleinem Körperbau. Zwar fand man Samen schon im Magen- oder Kropfinhalt von noch bezahnten Stammgruppenvögeln wie *Sapeornis* und *Jeholornis* und dem Ornithuromorphen *Eo granivora*, die Samen waren aber intakt und ungeöffnet; wahrscheinlich wurden die Früchte wegen ihrer fleischigen Sarcotesta konsumiert und die Samen nur zufällig verschluckt. Stamm-Galliformes hatten einen sehr kleinen Kropf und dürften Früchte gegenüber Samen bevorzugt haben. Vor dem Eozän sind jedenfalls keine Kronen-Vögel mit finkenartigem Schnabel, auf kleine harte Samen spezialisiert, bekannt. Selbst im Eozän waren sie noch sehr selten, was dafür spricht, dass diese ökologische Nische noch weitgehend unbesetzt war. Erst als sich später im Känozoikum gemäßigte Klimazonen und Grasländer ausbreiteten, wurde die Nische der Konsumenten harter, kleinen Samen intensiver genutzt. Der Vorfahr der Kronen-Passeriformes ernährte sich jedenfalls nicht von Samen. Die Nische der Samenfresser wurde dann von den Kronen-Passeriformes separat und erneut besetzt. Die Schnabelform der Psittacopedidae nahm somit schon viele Adaptationen der Kronen-Passeriformes vorweg (finken-, drosselartig, nektarfressend), während die Zygodactylidae wieder zu einer eher generalisierten Schnabelform zurückkehrten – trotz ihrer vergleichsweise hohen Artenvielfalt.

Trotz dieser fortschrittlichen Anpassungen der Schnabelanatomie an unterschiedliche Nischen (parallel zu Kronen-Passeriformes) starben die Psittacopedidae aus und machten den modernen Passeriformes Platz. Letztere waren brutbiologisch im Vorteil, weil sie in der Lage waren, aufgrund komplizierter Nestkonstruktionen im Geäst von Bäumen und Sträuchern frei zu nisten, während es fußanatomische Hinweise gibt, dass die Psittacopedidae noch in Baumhöhlen brüteten; ihre Fußanatomie ähnelt modernen Höhlennistern wie Spechten und Papageien. Die ebenfalls noch mindestens semi-zygodactylen ausgestorbenen Zygodactylidae stehen kronenwärts der Psittacopedidae (Kronen-Passeriformes sind anisodactyl). Mit anderen Worten: was Schnabel und Ernährung anbelangt, waren die Stamm-Passeriformes schon genauso gut angepasst wie Kronen-Passeriformes; ihr Nachteil war aber, dass sie wegen ihres zygodactylen Fußes in Höhlen nisten mussten, während die Kronengruppenvertreter freie Nester bauen konnten und dadurch der Stammgruppen-Konkurrenz gegenüber im Vorteil waren. Diese Nestbaufähigkeiten gelten als zentraler Grund für den Erfolg der modernen Singvögel, einschl. eines breiten Spektrums an Materialien für den Nestbau.

Kladogramm:

- Tinamiformes
- Anseriformes
- Accipitriformes
- Strigiformes + Coraciimorphae*
- Ab jetzt: AFROAVES
- Cariamiformes
- Falconiformes
- Halcyornithidae (+; U-/M-Eozän)
- Psittaciformes
- *Eocuculus* ? (O-Eozän; Stellung unsicher, da kraniale Daten fehlen) (+)
- Ab jetzt: Pan-Passeriformes
- *Psittacopes* + (*Morsoravis* + [*Pumiliornis* + *Eofringillirostrum***])
=Psittacopedidae (+) (U-/M-Eozän)
- *Eofringillirostrum* ??** (+)
- Zygodactylidae (+) (U-Eozän bis U-Miozän, zuletzt in Europa)
- Passeriformes: --- *Acanthasitta*
- *Gracula* + *Spinus* + *Corvus*
- *Wieslochia* (+)
- *Pitta* + *Tyrannus*

*Coraciimorphae:

- Coliiformes (ältester: *Tsidiyazhi abini*, Paläozän, 62,2 – 62,5 MA, gefolgt von *Sandcoleus*, 56,22 MA)
- Leptosomiformes (ältester: *Plesiocathartes*, U-Eozän)
- Trogoniformes (ältester: *Primotrogon*, M-Oligozän)
- Upupiformes (ältester: *Messelirrisor*)
- Piciformes
- Coraciiformes (ältester: *Paracoracias*, U-Eozän)

**nicht ganz auszuschließen ist eine etwas kronenwärtigere Position von *Eofringillirostrum*

Stammgruppenvertreter der Kolibris, die zu dieser Zeit auch schon lebten, waren der Schnabelform nach noch insektivor (der erste Kolibri mit einem auf Nektarsaugen ausgelegten Schnabel findet sich im U-Oligozän). Heute finden sich nektarsaugende Vögel bei den Kolibris, Psittaciformes und Passeriformes. Alle begannen das Nektarsaugen nach dem Eozän (Passeriformes frühestens im O-Oligozän), und es gibt keinen Vogel aus der Zeit vor dem Eozän, dessen Schnabel Nektarsaugen ermöglichen würde. **Aus dem M-Eozän sind noch keinerlei Vertreter der Kronengruppen rezenter Vogelfamilien bekannt.** Daraus folgt, dass auf Bestäubung durch Vögel angewiesene Blüten (die durch bestimmte Merkmale gekennzeichnet sind, so die Farben Orange oder Rot, schwacher Duft) bereits existiert haben müssen, bevor moderne Vogelfamilien zum Nektarsaugen übergegangen sind (Biol. Lett. May 2014 vol. 10 no. 5 20140223)

Passerines (Passeriformes, rezent > 6000 Arten): nach molekularen Daten aller 137 Familien der Passerines, kalibriert nach 13 Fossilfunden, entstanden die Kronen-Passerines vor ca. 47 MA in Australien. Ihre anschließende Diversifikation und Ausbreitung steht im Zusammenhang mit mehreren klimatischen und geologischen Ereignissen, darunter die oligozäne Vereisung und die Überflutung Neuseelands. Die Diversifikationsrate der Passeriformes unterlag Schwankungen, die aber nicht mit dem globalen Temperaturverlauf korrelieren, und Zunahmen der Diversifikationsrate stehen nicht im Zusammenhang mit der Besiedlung neuer Kontinente, wie bisher angenommen. Zwar findet sich ein inverser Zusammenhang zwischen globaler Temperatur und der Diversifikation von Neornithes insgesamt, dies scheint aber nicht auf die Passerines zuzutreffen.

Die Diversifikation der Passerines unterlag offenbar wesentlich komplexeren Ursachen als Temperaturveränderungen und der Nutzung neuer ökologischer Gelegenheiten. Die Diversifikationsraten waren leicht erhöht im M-Oligozän bis U-Miozän, nahmen im M-Miozän ab und stiegen dann stark im O-Miozän, Pliozän und Pleistozän (wobei der Anstieg ab dem O-Miozän aber aus statistischen Gründen zurückhaltend betrachtet werden sollte). Besonders starke Zunahmen der Diversifikationsraten finden sich in einzelnen Linien vor allem am Übergang vom Oligozän zum Miozän: die Ausbreitung offenerer Habitats (Grasländer, Waldränder) bot neue ökologische Gelegenheiten. Neue Habitats und Fragmentierung vorhandener Habitats fördern die Diversifikation und Artbildung.

Ältestes Fossil eines vermeintlichen Stammgruppen-Passeriformes: 55 MA (U-Eozän Australiens). Nach molekularen Daten begannen die Kronen-Passerines vor 47 MA zu diversifizieren, erste Abspaltung sind die neuseeländischen Acanthisittidae. Oscines (Passeri) und Suboscines (Tyranni) trennten sich vor 44 MA; Kronen-Suboscines entstanden vor 39 MA und Kronen-Passeri vor 38 MA.

Die Kronen-Tyranni entstanden in Eurasien; als sich die Turgai-Straße zwischen Europa und Asien schloss, erschienen im frühesten Oligozän plötzlich Passeriformes in Europa, die aber nicht zu den Oscines gehören, sondern zu den Tyranni. Ihre Vorfahren hatten sich von Australien nach Asien ausgebreitet. Während der warmen Temperaturen des O-Eozäns breiteten sich die Kronen-Tyranni auch über die Bering-Brücke nach Nordamerika und von dort dann nach Südamerika aus. Allerdings setzen sowohl die Ausbreitung von Australien nach Asien wie von Nord- nach Südamerika transozeanische Verbreitungswege im Eozän voraus; nur wenige moderne Taxa der Tyranni sind dazu in der Lage; vor allem ist bemerkenswert, dass sie gleichzeitig nicht in der Lage waren, die Turgai-Straße zu überwinden. Alternativ kommt daher aber auch eine Entstehung in

Südamerika und eine Ausbreitung über die Antarktis infrage, die zum Zeitpunkt der Aufteilung in Oscines und Suboscines noch nicht vereist war.

Die oligozäne Vereisung und Abkühlung begann um die Eozän-Oligozän-Grenze und hielt bis zum Beginn der oberoligozänen Erwärmung an; sie war verbunden mit Vereisungen der Antarktis und einem weltweiten Rückgang von Wäldern mit breitblättrigen Bäumen und dem Grande Coupure (bzw. Mongolian Remodelling) der Säuerfaunen Asiens und Europas. Im frühen Oligozän kam es daher zu ausgeprägten Extinktionen bei den weitgehend tropischen Eurylaimides, Furnaiida und Tyrannida unter den Suboscines, deren Kronen-Clades erst mit Beginn der oberoligozänen Erwärmung auftraten und dann aber rasch diversifizierten. Oscines hatten während der oligozänen Abkühlung größere Überlebenschancen als Suboscines; basale Linien der Oscines enthalten nämlich Familien, die besser an gemäßigte oder montane Habitate angepasst sind (Menuridae, Ptilonorhynchidae).

Die ersten Oscines, die von Australien aus Eurasien erreichten, waren erstens die Vorfahren der Eupetidae und zweitens die Linie aus Sylviida + Muscicapida + Passerida. Nach molekularen Daten dürften sie vor 27 MA Eurasien erreicht haben, das älteste Fossil von Oscines in Europa ist 24 MA alt; danach sind Oscines in Europa gut etabliert. Die Hebungen und Gebirgsbildungen im Wallacea-Raum dürften vor 20 – 30 MA zur Entwicklung von Inselkorridoren geführt haben, die die Ausbreitung der Oscines von Australien nach Asien ermöglichten. Vireonidae und die Superfamilien Corvoidea und Malaconotoidea breiteten sich allerdings erst später, im frühen Miozän, von Australien nach Eurasien aus (nur die beiden erstgenannten Linien erreichten auch die Neue Welt). Allerdings gab es auch Linien, die sich von Eurasien aus zurück nach Australien verbreiteten. Die endemischen Passeriformes-Linien Neuseelands überlebten die oligozäne Überflutung Neuseelands (PNAS 116: 7916).

säug-säug eozä

SÄUGETIERE:

Bemerkenswert ist die Messelfauna, die eine große Anzahl gondwanischer Einwanderer aufwies: neben Beutelratten auch *Eomanis* (Schuppentier, wohl aus Afrika) und eventuell *Eurotamandua* (Ameisenbär) sowie zwei Vögel mit gondwanischer Verbindung (ein Ratitae und ein Phorusrhacoiden-Verwandter). Über *Eurotamandua* wird allerdings trotz seiner großer Ähnlichkeit mit den rezenten Ameisenbären (abgesehen vom dünneren Jochbogen bei *Eurotamandua*) spekuliert, dass es sich vielleicht gar nicht um einen Xenarthren, sondern um eine konvergente Entwicklung handelt (s. BENTON 2007), evtl. um ein Schuppentier (Pholidota).

Im Gegensatz zu Nordamerika, wo dieser Prozess erst im Miozän einsetzte, kam es in **Südamerika** (konkret: Argentinien) bereits im obersten Eozän zu einer deutlichen Zunahme der Hypsodontie bei Herbivoren, insbesondere zwischen 36 und 32 MA, zeitlich einhergehend mit einer Abkühlung in höheren südlichen Breiten in Verbindung mit der Vergletscherung der Antarktis (PNAS 96, 13235).

Es gibt Indizien, dass die Klimaerwärmung im frühesten Eozän zu einer evolutionären Verzweigung von Säugertaxa führte (z.B. bei einem Miaciden) (J. Pal. 82, 154).

Multituberculata: Aussterben im O-Eozän, wahrsch. von den Nagern verdrängt. Im Eozän noch 2 Familien mit 3 Gattungen bekannt. Von den möglicherweise zu den Multituberculata gehörigen oder in ihrer Nähe stehenden Gondwanatheria (unt. O-Kreide bis Eozän, überwiegend in Südamerika, ferner Madagaskar, Indien, ?Tansania) sind Funde aus dem Eozän (Spanne: ob. U-Eozän bis O-Eozän) der Antarktis bekannt; dies sind die letzten Gondwanatheria.

Die letzten Familien der Multituberculata (ex Gondwanatheria) (BRI):

Taeniolabididae: Campan bis Ypres (NA, AS)

Eucosmodontidae: Campan bis Ypres (NA, AS)

Neoplagiulacidae: Campan bis Priabonian (EU, NA, AS).

Beuteltiere: jetzt auch in Europa (Messel), Antarktis, Afrika und Australien.

Im U-Eozän Südamerikas *Minusculodelphis minimus* mit 3 g Körpergewicht einer der kleinsten Säuger aller Zeiten. Das kleinste rezente Beuteltier ist *Planigale ingrami* (4,2 g), Placentalia fallen aber noch kleiner aus (*Suncus etruscus*, 2 g; *Sorex minutus*, 2,5 g) (Sci. Nat. 103: 6).

In der südamerikanischen O Sparassodonta, Oberfamilie Borhyaenoidea, Paläozän bis Pliozän, erscheinen die Proborhyaenidae (M-Eozän bis O-Oligozän) (*Callistoe*, *Arminiheringia*, *Proborhyaena*, *Paraborhyaena*). *Callistoe* (50 MA) 2 m lang, 20 – 30 kg; *Proborhyaena gigantea* (Eozän bis Oligozän) erreichte mit 200 kg die Größe eines Bärs. Eckzähne wuchsen kontinuierlich (konvergent zu Thylacosmilidae), 3,3 m lang. Größtes karnivores Beuteltier, Schädel 50 – 60 cm lang, knochenknackend.

In Australien ca. 55 MA alte, fremdartige, vorwiegend insektivore Beuteltierfauna ohne Anklänge an rezente Gruppen.

1998 wurde eine 55 MA alte Gattung (*Djarthia*; Murgon, SE-Queensland) beschrieben mit sehr unspezialisiertem, urtümlichen Gebiss, so dass die genaue Verwandtschaft mit den anderen Linien der Beuteltiere schwer bestimmbar ist, evtl. Vorfahr der Thylaciniden und Dasyuriden, evtl. Vorfahr von allen australischen Beutlern (=Australidelphia), evtl. sogar Vertreter der Ameridelphia (=südamerik. Beuteltiere), auf die die Australidelphia zurückgehen und deren rezente Überlebende allesamt klein und urtümlich geblieben sind. Es gilt als wahrscheinlich, dass Australien in mehreren Schüben von verschiedenen Linien von Beuteltieren besiedelt wurde und nicht alle australischen Beuteltiere auf einen einzigen Einwanderer zurückgehen. **Ältester Vertreter der australischen Beuteltiere.**

Im Paläogen waren Beuteltiere (neben Südamerika, Antarctica, Australien) noch typischer Bestandteil der meisten Kleinsäugerfaunen in Europa und Nordamerika. In Asien finden sie sich dagegen auch im Alttertiär selten: nur 5 benannte und 4 unbenannte Taxa aus dem Zeitraum zwischen O-Eozän und U-Miozän, die mit einer Ausnahme (*Asiadelphis tjutkovae*) alle auf einen oder wenige Zähne gegründet sind. Abgesehen von anatolischen Funden handelt es sich bei den asiatischen Beuteltieren allesamt um Vertreter der UF Peradectinae und UF Herpetotheriinae innerhalb der Didelphidae, die aber keine Nachfolger der mesozoischen Beuteltiere Asiens darstellen, sondern in mehreren Schüben aus Europa und/oder Nordamerika eingewandert sind; *Junggaroperadectes* aus dem untersten Oligozän Chinas repräsentiert eine mögliche Zwischenform zwischen euro-amerikanischen paläogenen Peradectinen und den asiatischen Peradectinen des frühen Miozäns wie *Siamoperadectes*, *Sinoperadectes* (Natwiss. 94, 237).

Im Jahr 2017 wurde ein außergewöhnlich großes Beuteltier (katzengroß, 3 – 4 kg) aus dem Lutet (43 – 44 MA) der Zentraltürkei beschrieben: *Anatoliadelphys*, ad Marsupialiformes, außerhalb der

Kronen-Marsupialia stehend, Schwestergruppe der Peradectidae. Mit Abstand größter Marsupialia der Nordhemisphäre.

Bisher war man davon ausgegangen, dass im Tertiär nur noch rattengroße Metatheria nördlich des Äquators lebten. Wahrscheinlich stammt das Taxon von einer Insel, auf der es keine Eutherialinien gab, die die Nische der kleinen bis mittelgroßen Carnivoren einnehmen konnten – eine Nische, die schon zu jener Zeit üblicherweise durch verschiedene Linien der Eutheria besetzt wurde. Die Säugerfauna der Formation, aus der das Fossil stammt, ist hochgradig endemisch, und auch die geologische Situation spricht zugunsten einer Inselformation (jedenfalls zeitweise im frühen Känozoikum). Andere Carnivoren fanden sich bisher dort nicht, möglicherweise evolvierte er daher in die Nische mittelgroßer meso- bis hyperkarnivorer Beutegreifer hinein. Er erhöht damit erheblich die ökomorphologische Disparität der känozoischen Metatheria der Nordhalbkugel. Sehr agil, hohe Beißkraft, konnte auch gut auf Bäumen klettern (PLoS ONE 12, e0181712).

Kenntnisstand 2012:

Alle rezenten Beuteltiere Australiens und Neu-Guineas gehören einem Clade an (**Eomarsupialia**), der auf diese Region beschränkt ist; niemals wurden Fossilien von Eomarsupialia in Südamerika oder Antarctica gefunden; die verschiedenen Ordnungen müssen sich nach molekularen Daten spätestens im M-Eozän voneinander getrennt haben, wahrscheinlich schon um die KTG herum. Eomarsupialia sind eindeutig monophyl (molekulare Daten).

Die Eomarsupialia gehören zu einem etwas umfassenderen Clade, den **Australidelphia**, die zusätzlich noch die Microbiotheria Südamerikas (*Dromiciops*) sowie *Djarthia* aus der untereozänen Tingamarra-Fauna NW-Australiens (54,6 MA) umfassen. Microbiotheria sind heute nur noch durch *Dromiciops* vertreten; mögliche fossile Vertreter sind *Khasia*, *Mirandatherium* aus Südamerika, *Marambiotherium* und *Woodburnodon* aus der antarktischen La Mesata Fauna, und ein möglicher – noch unbeschriebener – Vertreter aus der Tingamarra-Fauna Australiens.

Australidelphia sind neben molekulargenetischen Daten und Retroposons auch anatomisch durch eine spezifische Form des Tarsus charakterisiert, der sie eindeutig von den Didelphimorphia und Paucituberculata (Caenolestiden) unterscheidet und als Monophylum ausweist.

Nun wurde im Jahr 2012 aus der untereozänen Tingamarra-Fauna ein Calcaneus beschrieben, der nicht zu den Australidelphia passt und zu den paraphyletischen “Ameridelphia” zu stellen ist. (Daneben sind aus der Tingamarra-Fauna noch zwei chulpasiine Metatheria inc. sed. bekannt, die der Zahnform nach aber nicht zu den Eomarsupialia gehören dürften, sowie ein möglicher Microbiotheria).

Die Monophylie der heutigen Beuteltiere Australiens und Neu-Guineas ist also die Folge des Aussterbens von Non-Australidelphia sowie Non-Eomarsupialia, die im U-Eozän dort noch lebten.

Damit erledigt sich auch die frühere Annahme, Australien sei in einem Schritt von einem Vertreter der Australidelphia von Westen aus besiedelt worden, der dann zur Stammform aller Eomarsupialia wurde. Entweder erfolgten mehrere Besiedlungsschritte (ggf. auch in umgekehrter Richtung, z.B. dass die Microbiotheria in Australien entstanden und nach Westen zurückwanderten), oder es bestand in der obersten Kreide und im frühen Paläogen noch eine recht einheitliche Metatheria-Fauna (Faunenprovinz) zwischen Südamerika, Antarctica und Australien

(Die Drake-Passage öffnete sich erst zwischen 41 und 28 MA, die Tasmanische Passage vor 34 bis 40 MA – beide Tiefwasserpassagen wurden daher erst später zu Ausbreitungshindernissen).

Zwischen den beiden letzten Möglichkeiten lässt sich noch nicht entscheiden; der Nachweis von “Condylarthra” (*Tingamarra*) in der Tingamarra-Fauna spricht für ein einheitliches Faunengebiet, das Fehlen jeglicher Xenarthra in Australien (trotz der guten Erhaltungsfähigkeit der Osteoderme der Cingulata) und fraglich auch in Antarctica eher dagegen. Offenbar gab es schon um die KTG herum und im frühen Paläogen gewisse Ausbreitungsbarrieren zwischen Südamerika/Antarctica und Australien. Möglicherweise sind die Australidelpha in Australien (aus “Ameridelphia”, die Australien, wie der neue Fund zeigt, doch erreicht hatten) entstanden, und die Microbiotheria haben sich dann nach Westen über Antarctica nach Südamerika ausgebreitet? (Natwiss. 99: 715).

Eutheria außerhalb der Placentalia:

Stammgruppen-Placentalia sind im U-Eozän noch stark vertreten und gehen im U-Eozän erst leicht, ab der U-Eozän-/M-Eozän-Grenze dann stärker zurück. Nur drei Linien (Didymoconidae; Leptictidae sowie Cimolesta: Pantolestidae) erreichen das Oligozän, alle anderen Stamm-Linien der Placentalia erlöschen im Eozän:

Überblick über non-placentale Eutheria (nach Wikip.)

+ = ausgestorben spätestens im Paläozän

+ *Protungulatum* (ob. Maastricht – unt. Paläozän, 2011 für Hell Creek Form. bestätigt)

Adapisoriculidae: Paläozän bis U-Eozän. *Deccanolestes* und *Sahnitherium* als fragliche Vertreter aus der obersten Kreide Indiens. (Beispiele: *Adapisoriculus*, *Afrodon*, *Bustylus*, *Garatherium*). Strittig, ab Stamm-Placentalia oder ad Euarchontoglires: Euarchonta.

+ Asioryctitheria: ?unt. Alb, Turon bis höhere O-Kreide

+ Zalambdalestidae: O-Kreide; ?U- bis M-Paläozän (AS)

+ Zhelestidae: Cenoman bis Maastricht

Didymoconidae: U-Paläozän bis O-Oligozän (nur Asien); manchmal zu Leptictida gestellt (*Archaeoryctes*, *Ardynictis*, *Didymoconus*, *Hunanictis*, *Kennatherium*, *Zeuctherium*)

Leptictida (Campan bis U-Oligozän):

+ Leptictida: Gypsonictopidae: *Gypsonictops* (Campan, NA), Tit

Leptictida: Leptictidae: U-Paläozän bis U-Oligozän

Leptictida: Pseudorhyncocyonidae: O-Paläozän bis O-Eozän (EU)

Cimolesta:

+ Cimolesta inc. sed.: *Alveugena* (U-Pal., zwischen Taeniodonta und Didelphodonta)
+ Cimolesta inc. sed.: *Procerberus* (oberste Kreide - unterstes Paläozän NA, evtl. ad Cimolestidae)

Cimolesta: **Pantodonta** (U-Paläozän bis ob. O-Eozän)

+ Wangliidae = Alcidedorbygniidae (*Wanglia* = *Alcidedorbygnia*) (U-Paläozän Südamerikas)
+ Bemalambdoidea: Bemalambdidae (U- bis M-Pal. Chinas) + Harpyodidae
--- Coryphodontidae (O-Pal. bis M-Eozän) (EU, AS, NA)
--- Pantolambdoidae (Archaeolambdidae, Barylambdidae, Cyriacotheriidae, Pantolambdidae, Pantolambdodontidae, Pastoralodontidae, Titanoideidae) (U-Paläozän bis mindestens U-Eozän; Schwerpunkt: M-/O-Paläozän)

Cimolesta: **Pantolestes** (U-Paläozän bis O-Oligozän)

?--- Simidectes (O-Eozän, NA) (naA Mesonychia)
--- Pantolestidae: M-Paläozän bis O-Oligozän (*Kochictis*) (gattungsreich!) (inkl. *Aphronorus* ab U-Paläozän, ggf. eigene F Pentaconodontidae)
--- Paroxyclaenidae (U-Eozän bis ob. O-Eozän)

Cimolesta: **Cimolestidae**: O-Campan bis U-Eozän (in der Kreide: *Maelestes*, 75-71 MA; *Cimolestes*: Maastricht bis Paläozän; *Altacreodus*: Maastricht; *Batodon*: Campan bis Maastricht; *Scollardius*: Maastricht)

Cimolesta: **Palaeoryctidae**: (O-Kreide?), U-Paläozän bis unteres O-Eozän

Cimolesta: **Taeniodonta** (Maastricht bis unteres O-Eozän)

+ *Alveugena* (U-Pal.,)
+ *Schowalteria* (Maastricht) (einer der größten mesozoischen Säuger)
+ *Onychodectes* (frühestes Paläozän)
+ Conoryctidae (U-Pal., NA)
--- Stylinodontidae (U-Pal. bis M-Eozän, NA)

Cimolesta: **Tillodonta** (U-Paläozän bis unt. O-Eozän)

O Taeniodonta (ad Cimolesta; Maastricht bis Lutet): nur 2 Fam. (Stylinodontidae, ratten- bis bärengroß, auf grabende Lebensweise spezialisiert; Maastricht bis Lutet; NA, AS; Conoryctidae). Früher als frühe Huftierverwandte klassifiziert, heute außerhalb der Kronengruppe der Placentalia gestellt.

Stylinodon (U- bis M-Eozän Nordamerikas, 1,5 m lang): kurze kräftige Grabbeine, mächtige Krallen, erdferkelähnlicher Körper und schweineartiger Kopf; keine Schneidezähne, Eckzähne als kräftige, wurzellose Meißelzähne; zapfenartige Backenzähne wuchsen lebenslang nach. Ernährung wohl von Wurzeln und harten Knollen.

Placentalia:

Im Eozän nahmen die im Paläozän noch relativ kleinen Pflanzenfresser an Größe zu (Untatherien bis 4 m). Bei Huftieren dominierten zunächst die Unpaarhufer, ab dem Oligozän stiegen die

Paarhufer auf, heute machen letztere 90 % aller Huftierarten aus. Während im frühen Eozän noch die großen Laufgreifvögel dominierten, traten im späten Eozän die ersten wirklich großen Landraubtiere unter den Säugern auf, z.B. der riesige *Andrewsarchus* (wird neuerdings in die Artiodactyla gestellt, und zwar als Stammvertreter jener Linie, die zu Flusspferden und Walen führt). Außerdem besiedelten die Säugetiere im unt. Eozän erstmals das Meer (*Pakicetus*).

In Australien wurde ein 55 MA alter Zahn eines **Condylarthra** (*Tingamarra portororum*) gefunden, zusammen mit einer systematisch isolierten, vorwiegend insektivoren Beuteltierfauna, die sich von der bisher ältesten bekannten australischen Beuteltierfauna aus dem Oligo/Miozän unterscheidet (s.o.); letztere enthielt mit Ausnahme der Fledermäuse keine Placentalia mehr (Mäuse und Ratten erreichten Australien erst im O-Miozän oder U-Pliozän).

Daraus folgt, daß es auch in Australien ursprünglich Beuteltiere *und* Placentalia gab, sich aber nur erstere durchsetzen konnten. Offenbar waren im Frühtertiär nicht nur Monotremen und Beuteltiere, sondern auch primitive Placentalia (wie Condylarthra und Verwandte) auf dem Südkontinent vorhanden; die definitive Isolation Australiens erfolgte erst vor 38 MA, eine Einwanderung primitiver Placentalia über Südamerika und Antarctica war also im frühen Paläozän grundsätzlich möglich.

In Australien konnten die Placentalia, in Südamerika die Monotremen nicht überleben. Die moderne Beuteltierfauna Australiens hat sich offenbar erst nach der Trennung von Gondwana ausgebildet, wobei das Nordwärtsdriften von Australien eine ständige Radiation und Anpassung erforderte, während die Beuteltierfauna Südamerikas und die im Paläozän dort eingewanderten Placentalia wegen der konstanten Lage des Kontinents auf vergleichsweise niedrigem Niveau verharrten und koexistieren konnten (mit einer gewissen relativen Dominanz der primitiven Placentalia). In Australien entwickelten sich die Beuteltiere dagegen auf ein hohes Niveau, so daß die primitiven Placentalia in Form der Urhuftiere wieder verschwanden.

O Acreodi/Mesonychia (M-Pal. bis U-Oligozän): s. unter „Huftiere s.l., frühe Huftierverwandte“ (Mesonychia werden manchmal als Gruppe innerhalb der Condylarthra gesehen, manchmal als eigenständige Ordnung).

[O Barytherioidea: nur 1 Gatt. (*Barytherium*) im O-Eozän; nach anderen Auffassungen in den Stammbaum der Rüsseltiere neben die Deinotherien (!) gestellt].

Caviomorpha/Hystricomorpha s. Nagetiere

Chiroptera s. O Fledermäuse

O Dinocerata (O-Pal. bis oberstes Eozän/unterstes Oligozän): s. unter „Huftiere s.l., frühe Huftierverwandte“

O Fledermäuse (Chiroptera): ab U-Eozän (seit 51 MA It. Nat. 444, 889; ältere Angaben: ab Pal.-Eozän-Grenze; It. BENTON Überreste im obersten Paläozän; allerdings wird *Australonycteris* mit 54,6 MA aus Queensland als eine der ältesten Fledermäuse angegeben und als älteste der Südhalbkugel; *Hassianycteris* wird mit 55 MA angegeben). Aus dem Paläozän Frankreichs stammen Zähne, von denen nicht klar ist, ob sie schon Fledermäusen gehören, oder nahe Verwandte/Vorfahren.

Im Jahr 2007 wurde von einer 52,5 MA alten Fledermaus aus der Green River Formation berichtet, die bereits flugfähig war, aber noch nicht über ein Echolotsystem verfügte: primitivste bekannte Fledermaus; Klauen an allen Fingern (moderne Fledermäuse haben Klauen an höchstens 2 Fingern je Hand); möglicherweise war diese frühe Fledermaus dank ihrer Klauen ein guter Kletterer. Die langen Finger, ein gekieltes Sternum und andere Merkmale belegen aber, dass das Tier aktiv flattern konnte. Es konnte – angesichts der relativ kurzen Flügel – noch nicht so gut fliegen wie andere fossile Fledermäuse, aber bereits gut manövrieren. Dagegen fehlen im Schädel alle Hinweise auf Ultraschallortung wie z.B. vergrößerte Cochlea (Sci. 318, 1237; Natw. Ru. 5/08, 241).

Onychonycteris finneyi, eigene Familie Onychonycteridae; Green River Formation; 52,5 MA alt, damit etwa gleich alt wie die schon weiter entwickelte *Icaronycteris*. Im Gegensatz zu allen anderen bisher aus dem Eozän bekannten Fledermäusen keine Echoortung (kleine Cochlea wie bei den rezenten Flughunden, die ebenfalls nicht über Echoortung verfügen; dagegen zeigen einige Spitzmäuse Hinweise auf ein rudimentäres Echolotsystem)*. Auch bei *Icaronycteris* und *Archaeonycteris* ist die Cochlea zwar noch relativ klein (im Überlappungsbereich zwischen echoortenden und nicht echoortenden Fledermäusen), hier belegen aber andere Merkmale eindeutig die Fähigkeit zur Echoortung.

Insgesamt mittelgroß (größer als die meisten anderen eozänen Fledermäuse), Schwanz lang, Flugvermögen gut, Flügel relativ kurz und breit. Quotient der Längen zwischen (a) Oberarm vs. Unterarm und (b) Vorder- vs. Hintergliedmaßen im Vergleich zu anderen eozänen und jüngeren Fledermäusen relativ niedrig und somit zwischen rezenten Fledermäusen und flugunfähigen Säugern vermittelnd.

Flügelanatomie ähnlich rezenten Rhinopomatidae; letztere verfügen über einen ungewöhnlichen undulierenden Flugstil, bei dem sich Flattern und Gleiten abwechseln (während die meisten modernen Fledermäuse normalerweise nicht gleiten). Anatomische und aerodynamische Untersuchungen sprechen dafür, dass das Gleiten ein Zwischenstadium in der Evolution des Flatterflugs der Fledermaus darstellte. Der undulierende Flugstil ist sehr energiesparend, besonders bei niedriger Fluggeschwindigkeit. Die Klauen an den Fingern III bis V waren bei *Onychonycteris* noch vorhanden und gingen erst später in der Evolution der Fledermaus verloren. Der Unterarm (Radius, Ulna) und die Handknochen waren verlängert, die Hinterbeine aber noch relativ lang und nicht so stark verkürzt wie bei weiter entwickelten Fledermäusen. *Onychonycteris* war vermutlich ein guter Kletterer in den Bäumen, konnte sich wohl auch vierfüßig bewegen, aber auch schon unter Ästen hängen. Der Calcar (knorpeliger Sporn an der Ferse, mit dem die Flughaut zwischen Schwanz und Hinterbeinen aufgespannt wird; ein Neomorph bei Fledermäusen) war schon vorhanden, was belegt, dass *Onychonycteris* bereits über ein Uropatagium verfügte. Viele moderne Fledermäuse nutzen dies, um Nahrung im Flug zu fangen. Sofern *Onychonycteris* noch über kein Echolotsystem verfügte, wäre er auch nicht in der Lage gewesen, Insekten im Flug zu fangen; bei ihm dürfte das Uropatagium anderen Zwecken gedient haben, z.B. als zusätzliche Tragfläche, um den Auftrieb zu verbessern, das Drehen oder Bremsen im Flug zu erleichtern; bei späteren echolotfähigen Fledermäusen wurde das Uropatagium dann zum Insektenfang kooptiert. Auch *Onychonycteris* war insektivor, musste die Insekten aber mit den Augen, Geruchssinn oder aufgrund akustischer Hinweise lokalisieren. Aufgrund der starken Zerstörung der Schädel der beiden gefundenen Exemplare können keine Aussagen zur Größe der Orbitae und damit zur Frage der Tag- oder Nachtaktivität getroffen werden.

Onychonycteris belegt, dass ein gutes Flugvermögen evtl. der Entwicklung der Echoortung vorausging (Flight-first-Hypothese)*. Dies ist verständlich, da Echoortung extrem energieaufwendig ist (weshalb auch kein terrestrisches Tier über voll entwickelte Echoortung verfügt). Während des Fluges führt dagegen

Echoortung zu keinem erhöhten Energiebedarf aufgrund der Koppelung zwischen Flügelschlag, Atmung und Produktion der Töne für die Echoortung. Eine in Ruhe hängende Fledermaus muss zwecks Echolokation die Muskeln stark anspannen, um einen kräftigen Ausatemstoß zu produzieren (was viel Energie kostet). Wenn die Fledermaus aber fliegt, kontrahiert sie diese Muskeln sowieso, daher verlangt Echolokation im Flug keine oder wenig zusätzliche Energie (Nat. 451, 774 + 818).

* Die Aussage, dass *Onychonycteris* noch über keine Echoortung verfügte, ist allerdings strittig und hat im Jahr 2010 den Status „ungeklärt“ - beides ist möglich. Man stellte inzwischen fest, dass bei modernen Fledermäusen, die über Echoortung verfügen, das Stylohyale mit dem Typanicum artikuliert. Auch bei *Onychonycteris* findet sich ein Kontakt zwischen beiden Knochen (was damit ein Indiz für Echoortung wäre) – allerdings ist auch nicht auszuschließen, dass dieser Kontakt sekundär durch die Einbettung (postmortale Verdrückung) zustande gekommen ist (Natwiss. Ru. 6/2010, 314). Weitere Funde wären zur Klärung dieser Frage notwendig.

Kladogramm:

--- Außengruppen

--- *Onychonycteris*

--- *Icaronycteris*

--- *Archaeonycteris*

--- *Hassianycteris*

--- *Palaeochiropteryx*

--- Pteropodidae + Rhinolophoidea

--- Emballonuroidea

--- Noctilionoidea + Vespertilionoidea

Nach *Onychonycteris* wurden in der weiteren Entwicklung der Fledermäuse die Krallen reduziert; die Verlängerung der Vorderarm- und Handknochen ging weiter, die Flügel wurden länger und schmaler. Der Calcar dürfte mehrfach entstanden sein (bei *Onychonycteris*, *Palaeochiropteryx*, *Hassianycteris* relativ lang, aber bei *Icaronycteris*, *Archaeonycteris* fehlend!); dies ist auch deshalb plausibel, weil auch innerhalb der modernen Fledermäuse der Calcar mehrfach unabhängig entstanden ist.

Icaronycteris aus dem U-Eozän als eine weitere primitive Fledermaus; im ob. U-Eozän (z.B. Messel) waren Fledermäuse schon weit verbreitet und hoch entwickelt. Abstammung von Insektenfressern. Die Fledermäuse erreichen ihr Diversitätsmaximum erst im Quartär (rez. ca. 1000 Arten).

Icaronycteris: U-Eozän Nordamerikas, Länge 14 cm, Spannweite 37 cm; ähnlich rez. Fledermäusen, aber mit einigen primitiven Merkmalen: Flügel noch kurz und breit, insektenfresserähnliches Gebiss, Körper noch nicht so sehr versteift, Schwanz noch lang und noch nicht über eine Flughaut mit den Hinterbeinen verbunden. Daumen und 1. Finger noch mit Kralle (rez. nur Daumen bekrallt). Ruhestellung mit Kopf nach unten wie bei rez. Fledermäusen. Mageninhalt von Fledermäusen aus dem ob. U-Eozän Messels beweist, daß auch die frühen Fledermäuse schon von Insekten lebten.

Icaronycteris weist bereits alle Schlüsselmerkmale der Microchiroptera auf: Humerus, Radius, mit dem Radius verschmolzene Ulna und alle Zehen verlängert; Flügelmembran zwischen den Fingern 2 – 5 aufgespannt; Daumen = Finger 1 wesentlich kürzer; Schultergürtel, Scapula, breite Rippen und Sternum vergrößert bzw. modifiziert zum Ansatz der großen Flugmuskeln; Hintergliedmaßen kräftig ausgebildet, Füße nach hinten gerichtet, so dass *Ic.* schon mit dem Kopf nach unten hing. Augen groß, Gehörregion mit Indizien für Echoortung (BENTON).

Als erste UO erschienen im untersten Eozän die **Microchiroptera (Fledermäuse ieS.)**, älteste: *Icaronycteris*; darunter im O-Eozän die rez. Gatt. *Rhinolophus* (Hufeisenfledermaus), rez. 100

Arten in dieser Gattung. Dies gilt als Hinweis, dass sich die Ultraschallpeilung zum Beutefang rasch durchsetzte.

Auch im U-Eozän Australiens (54,6 MA: *Australonycteris*) sind bereits Fledermäuse nachweisbar (Tingamarra Fauna).

Insgesamt sind die Fledermäuse schon im U-Eozän durch eine hohe Diversität und weite geographische Verbreitung gekennzeichnet (U-Eozän von Nordamerika, Europa, Nordafrika, Australien und neuerdings auch aus dem mittl. bis oberen Ypres von Kaschmir, dort allein mit 7 Arten aus vier Familien mit engen Beziehungen zu den Fledermäusen des ob. U-Eozäns des Pariser Beckens und oberen U-Eozäns von Messel); die Fledermäuse erschienen offenbar plötzlich und gleichzeitig in vielen Regionen weltweit, ihr geographischer Ursprung ist noch unbekannt (Natwiss. 94, 1003).

Tanzanycteris (46 MA, M-Eozän Nordtansanias) hatte eine extrem vergrößerte Ohrschnecke (Cochlea) des Innenohrs (die relativ größte aller bekannten eozänen Fledermäuse), was auf ein hoch entwickeltes System der Echolotortung deutet (Natw.Ru. 10/2003 S. 544).

Übersicht über die frühesten Nachweise von Fledermäusen (Natwiss. 98, 397):

Zu unterscheiden ist zwischen den paraphyletischen „Eochiroptera“ (unterstes Eozän bis O-Eozän; alle altertümlichen Fledermäuse außerhalb moderner Familien), und den modernen Familien. Bereits im U-Eozän waren Fledermäuse (sensu „Eochiroptera“) weltweit verbreitet (Nachweis auf allen Kontinenten außer Antarctica). Ihre erste Radiation begann bereits im frühesten Eozän: adaptive Radiation direkt nach dem PE-Wärmemaximum, wie sie sich auch in mehreren anderen modernen Säugerordnungen findet. Diese erste Radiation wurde nur von den „Eochiroptera“ getragen (6 Familien: Onychonycteridae, Icaronycteridae, Palaeochiropterygidae, Archaeonycteridae, Hassianycteridae, Tanzanycteridae; zusätzlich *Australonycteris* aus der untereozänen Tingamarra Fauna Australiens ohne Familienzuordnung). Eochiroptera waren im U-Eozän bereits auf allen Kontinenten mit Ausnahme von Artarctica verbreitet, fraglich in Südamerika. Ihr Flugvermögen dürfte die rasche Ausbreitung erleichtert haben.

Green River Formation (spätes Ypres): *Icaronycteris*, *Onychonycteris* (Eochiroptera)

Pariser Becken (mittleres bis spätes Ypres): *Archaeonycteris*, *Palaeochiropteryx*, *Icaronycteris*, *Agaeina* (allesamt Eochiroptera)

Südfrankreich (Fordones, Fournes): frühes Ypres; Zahnfragmente von Eochiroptera

Portugal: frühes Ypres: *Archaeonycteris? praecursor*; vermutlich ältester Nachweis von Fledermäusen in Europa

Asien: frühes Eozän von Westindien: 7 Arten, nur durch Unterkiefer nachgewiesen, wovon *Jaegeria* am fortschrittlichsten ist und zu einer modernen Familie gehören könnte

Australien: U-Eozän: *Australonycteris*

Moderne Fledermäuse finden sich bereits im U-Eozän von Tunesien (*Dizya*; zur ausgestorbenen Familie Philisidae, die zu den Vespertilionoiden oder Rhinolophoiden zu stellen ist), während sich in der Fayum-Oase (O-Eozän bis U-Oligozän) mehrere moderne Familien finden: Rhinopomatidae, Megadermatidae, Emballonuridae, daneben Philisidae. Im frühen Oligozän von Oman finden sich zusätzlich Nycteridae und Hipposideridae. Der Aufstieg der modernen Fledermäuse erfolgte im M- und O-Eozän, die Eochiroptera erloschen im Laufe des O-Eozäns. Der Übergang von der Dominanz der Eochiroptera zu den modernen Familien fand in Nordafrika

offenbar bereits im oberen U-Eozän statt, in Eurasien erst im M-Eozän. In Südengland finden sich im späten M-Eozän noch Überlebende der archaischen Fledermäuse; letzter Nachweis der Eochiroptera ist aber *Chadronycteris* im O-Eozän Nordamerikas. Moderne Fledermäuse waren bereits gegen Ende des Eozäns stark diversifiziert (11 rezente Familien waren bereits vorhanden!) (Natwiss. 98, 397).

Die **Flughunde (UO Megachiroptera)** erscheinen erst im Oligozän. Letztere verfügen *nicht* über ein laryngeales Echolotsystem (Ausnahme: *Rousettus*), stattdessen weisen sie verbesserte visuelle Fähigkeiten auf.

Molekularkladistische Untersuchungen (kombinierte Ergebnisse aus 4 nukleären und 3 mitochondrialen Genen) ergaben, dass die Flughunde (Megachiroptera) die Schwestergruppe der Ofam Rhinolophoidea darstellen, die ihrerseits eine basale Linie der Microchiroptera sind; entweder entwickelte sich somit die Ultraschallortung (die den Flughunden fehlt) unabhängig voneinander bei den Rhinolophoidea (nach Abzweig der Flughunde) und separat in den übrigen Fledermäusen ieS, oder diese Fähigkeit ging in der Entwicklung der Flughunde verloren (die nicht insektivor, sondern fruchtfressend sind und daher eher visuelle Fähigkeiten benötigen). Außerdem ist die Echolotortung nur mit geringerer Körpergröße vereinbar (da die Echolotfrequenz mit der Flügelschlagrate und Ventilationsrate korreliert ist). Laryngeale Echoortung könnte daher bei den Flughunden zugunsten verbesserter visueller Kapazität und Körpergröße aufgegeben worden sein. Aber auch für die mehrfache Entstehung der Echoortung bei Fledermäusen gibt es Argumente, so die mehrfache Erfindung des Echolotsystems bei Säugetieren insgesamt (Wale, Insektenfresser, Flughund *Rousettus*) sowie die hohe Variabilität der Echolotsysteme bei Microchiroptera (z.B. werden die Echolotpulse bei einigen Arten durch die Mundhöhle, bei anderen durch die Nase emittiert; bei einigen Arten frequenzmoduliert, bei anderen mit konstanter Frequenz).

Die molekularen Daten ergaben eindeutig, dass die Riesengleiter (Dermoptera) nicht die Schwestergruppe der Fledermäuse darstellen, sondern den Primaten näher stehen; Ähnlichkeiten mit Fledermäusen beruhen daher auf Konvergenz.

Außengruppe: Nagetiere (Ratte, Maus) sowie [Primaten + Dermoptera]
--- 1. Abzweig: Hund und Katze
--- 2. Abzweig: Rhinolophoidea (ad Microchiroptera) + Megachiroptera
--- terminal: alle nicht-rhinolophoiden Microchiroptera

Rhinolophoiden sind ab O-Eozän (37 – 34 MA) nachweisbar (BRI: Rhinolophidae ab Lutet); Flughunde ab Oligozän. Beide Gruppen sind auf die Alte Welt beschränkt.

Ordnung Chiroptera (Fledermäuse) rezent (Angaben zum Erstauftreten nach BRI):

18 Familien (zzgl. 6 fossile Familien), 187 Gattungen, ca. 977 Arten; weltweit incl. Australien/Neuseeland, außer Antarktis, nördliches Russland/Sibirien, nördliches Alaska/Kanada, Grönland.

Kleinste: Schweinsnasen-Fledermaus, Flügelspanne 15 cm, 1,5 – 2 g.

Größte: Kalong (*Pteropus vampyrus*), Flügelspanne 2 m, naA 1,7 m, 1,2 kg Gewicht (ein Vertreter der Flughunde).

85 % der rezenten Fledermausarten navigieren mit Echoortung (alle außer Flughunde).

UO Megachiroptera (altweltliche Flughunde und Kurznasen-Flughunde): 1 Familie (Pteropodidae), 41 Gattungen, 163 Arten. Tropen und Subtropen der Alten Welt; Kopf-Körper-Länge von 4 bis 40 cm, Unterarmlänge von 4 bis 23 cm. Ab U-Oligozän.

Kein Nasenblatt, einfaches Ohr; frucht- und/oder nektar-/pollenfressend, lediglich G *Rousettus* verfügt über eine einfache Art der Echolotpeilung

UO Microchiroptera (Kleinfledermäuse): 17 Familien, 146 Gattungen, über 800 Arten

- F Rhinopomatidae (Mausschwanz-Fledermäuse), 1 G, 3 Arten, Nordafrika bis Südasien, nur Rezent (naA ab O-Eozän/U-Oligozän von Fayum/Ägypten) (Natwiss. 98: 397)
- F Emballonuridae (Glattnasen-, Freischwanz-, Gespenstfledermäuse, Grabflatterer): 49 Arten, Tropen und Subtropen; ab Lutet (EU, AS; AF, AU)
- F Craseonycteridae (Schweinsnasenfledermaus): 1 Art, SW-Thailand, 1973 entdeckt, kleinste Fledermaus (KRL: 29 – 33 mm) und gleichzeitig kleinstes Säugetier überhaupt!; nur rezent
- F Nycteridae (Schlitznasen-Fledermäuse): 14 Arten; Afrika, SW-, SO-Asien; ab Chattium (lt. BRI fossil auch in Europa), naA ab U-Oligozän (Natwiss. 98: 397).
- F Megadermatidae (Großblattnasen): Zentralafrika, SO-Asien, Australien; ab Priabonian; (lt. BRI fossil auch in Europa)
- F Rhinolophidae (Hufeisennasen): 63 Arten; Tropen, Subtropen und gemäßigte Zonen der Alten Welt. Ab Lutet.
- F Hipposideridae (Rundblattnasen): 66 Arten; Tropen und Subtropen der Alten Welt (BRI: k.A.) (nachgewiesen bereits im U-Oligozän Nordafrikas)
- F Noctilionidae (Hasenmäuler): 1 G, 2 Arten; Tropen Amerikas; ab Pleistozän (BRI: Karibik)
- F Mormoopidae (Kinnblatt-Fledermäuse): 2 G, 8 Arten; südliche USA bis Brasilien; ab Pleistozän; BRI: Karibik.
- F Phyllostomatidae (Blattnasen): 51 G, 152 Arten, Tropen und Subtropen Amerikas; ab M-Miozän (BRI: fossil auch in Afrika und NA)
- F Natalidae (Trichterohren): 1 G, 5 Arten, Mexiko bis Brasilien, Antillen; ab Pleistozän
- F Furipteridae (Stummeldaumen): 2 G, 2 Arten; Zentralamerika, N- und W Südamerikas; nur rezent
- F Thyropteridae (Amerikanische Haftscheiben-Fledermäuse): 1 G, 2 Arten, Südmexiko bis Brasilien; nur rezent
- F Myzopodidae (madegassische Haftscheiben-Fl.): 1 Art, nur Madagaskar; ab Pleistozän
- F Vespertilionidae (Glattnasen): 43 Gattungen, 350 Arten; weltweit außer arktische Gebiete; G *Myotis* reicht von der Baumgrenze im Norden bis zur Baumgrenze im Süden. Ab Bartonian.
- F Mystacinidae (Neuseeland-Fl.): 2 Arten, eng mit neuweltlichen Fledermäusen (Hasenmäuler, Kinnblatt-, Blattnasen) verwandt; ab U-Miozän (*Icarops*), auch fossil auf Australien/Neuseeland beschränkt und wahrscheinlich in Australien entstanden (J. Palaeont. 72, 538).
- F Molossidae (Bulldoggen-Fl.): 13 G., 89 Arten, Tropen und Subtropen der Alten und Neuen Welt. Ab Lutet (EU, NA, SA).

(+) Palaeochiropterygidae: Thanet* bis Bartonian (EU)

(+) Icaronycteridae: Thanet* bis Lutet (EU, NA)

* Thanet aber unplausibel (älteste Fledermaus ist ~ 55 MA alt!)

Kladogramm und aktueller Kenntnisstand (2005; Sci. 307, 527 + 582):

Nach umfangreichen molekularkladistischen Daten u.a. von 17 Kerngenen und unter Beteiligung aller rezenten Familien ergab sich folgendes Kladogramm (fossil = ältester fossiler Nachweis der Familie; molek = Alter der Familie oder Linie nach molekularen Daten; plioleistozäne fossile Überlieferung unberücksichtigt); außerdem ist der vermeintliche Kontinent der Entstehung angegeben:

- Eulipotyphla (Nordamerika)
- Cetartiodactyla + Perissodactyla + (Carnivora + Pholidota) (allesamt Nordamerika)
ab jetzt: CHIROPTERA
- *Icaronycteris* (Nordamerika) (U-Eozän, „55 MA“)
ab jetzt: Europa
 - *Archaeonycteris* + *Hassianycteris* + *Palaeochiropteryx* (alle Europa)
ab jetzt: Europa/Asien
jetzt: Dichotomie YANGOCHIROPTERA/YINPTEROCHIROPTERA
- a) YINPTEROCHIROPTERA (fossil 46 MA, molek. 64 MA) (Asien)
 - Pteropodidae (Flughunde) (fossil 26 MA, molek 58 MA) (Asien)
 - Rhinolophidae (Hufeisennasen) (foss 46 MA, molek 52 MA) (Asien)
 - Rhinopomatidae (Mausschwanz-F.) (foss: -; molek 49 MA) (Asien)
 - Craseonycteridae (Schweisnasen-Fl.) (f:-; molek 43 MA) (Asien) (rez.: Thail.)
+ Megadermatidae (Großblattnasen) (foss. 43 MA; molek 43 MA) (Asien)
- b) YANGOCHIROPTERA (Eurasien; fossil 46 MA, molek. 64 MA)
 - Embellauridae (Glattnasen) (fossil 46 MA, molek 52 MA)
+ Nycteridae (Schlitznasen) (fossil 27 MA, molek 52 MA)
(= zusammen Embellauroidea)
 - Natalidae (30/50) + [Molossidae 43/47 + Vespertilionidae 30/47]
(= zusammen Vespertilionoidea)
N. = Trichterohren; M. = Bulldoggen; V. = Glattnasen
 - Ab jetzt: NOCTILIONOIDEA (gondwanisch!)
 - Myzopodidae (madegassische Haftscheiben-F; foss:-/molek: 52)
 - Mystacinidae (Neuseeland-Fl.; 20/46)
 - Mormoopidae (Kinnblatt-Fl., 32/36)
+ Phyllostomatidae (Blattnasen; 13/36)
 - Thyropteridae (Amerikanische Haftscheiben; 13/40)
 - Furipteridae (Stummeldaumen; foss:-; molek 36)
+ Noctilionidae (Hasenmäuler; 13/36).

Unterstrichene Zahlen: Altersangaben über den fossilen Erstnachweis, die deutlich von den Daten nach BRI abweichen.

Die vier rezenten Hauptlinien der Microchiroptera entstanden im frühen Eozän vor 52 – 50 MA zu einer Zeit erheblicher weltweiter Temperatursteigerung um 7 Grad (?), der Zunahme der Pflanzendiversität und auf dem Höhepunkt der tertiären Insektendiversität. Die rapide Diversifikation der Fledermäuse ist offenbar eine Antwort auf die Zunahme der Diversität ihrer Beutetiere; die unterschiedlichen Strategien in Ultraschallortung und Flugverhalten dürften dann darauf beruhen, dass die radiierenden Fledermäuse unterschiedliche Nischen im frühen Eozän besetzten. Auch heute können noch mehr als 110 Fledermausarten an einem Ort existieren. Der evolutionäre Erfolg der Fledermäuse erklärt sich offenbar damit, dass sie zur richtigen Zeit am richtigen Ort waren. Als aktiv fliegende nächtliche Insektenjäger hatten sie im Eozän kaum Konkurrenz, abgesehen von Eulen und Ziegenmelkern. Auch Eulen (ab U-Eozän, rezente Familien ab M-Eozän) dürften – parallel zu den Fledermäusen – im Eozän eine adaptive Radiation durchlaufen sein.

Die Fledermäuse entstanden in den Nordkontinenten (Laurasia), wahrscheinlich in Nordamerika, vermutlich (nach molekularen Daten) schon im frühen Paläozän; nur die vierte Linie

(Noctilionoidea) ist gondwanisch. Die ältesten unstrittigen Fossilien stammen aus dem unteren bis mittleren Eozän Nordamerikas (*Icaronycteris*), Europas (*Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, *Palaeochiropteryx*) und Australiens (*Australonycteris*; 54,6 MA); sie waren – im Gegensatz zu einer Fledermaus, die auf 52,5 MA datiert wurde – bereits auf Ultraschallortung spezialisiert und voll flugfähig. Zeitlich überlappen sie mit den ältesten Fossilien moderner Linien, die sich erstmals im Mitteleozän Europas nachweisen lassen.

Die Yinpterochiroptera (Flughunde + Rhinolophoidea) entstanden in Asien, und seit ihrer Diversifizierung (nach molekularkladistischen Untersuchungen seit dem oberen Paläozän) blieben sie auf die Alte Welt beschränkt.

Die Biogeographie der Yangochiroptera (die drei anderen Hauptlinien der Microchiroptera) ist weniger klar, da sie heutzutage weltweit verbreitet sind; sie entstanden aber wohl in Laurasien, wahrscheinlich Europa/Asien.

Die Emballonuriden sind ausschließlich auf die Tropen beidseits des Atlantiks beschränkt, ihre ältesten Fossilien stammen aus dem ob. U-Eozän von Messel, die ältesten neuweltlichen Fossilien aus dem Oligozän. Nach molekularen Daten trennten sich die afrikanischen und südamerikanischen Emballonuriden vor ca. 30 MA; dies passt zu der Zeit, in der auch Affen und Caviomorpha Südamerika erreichten (31- 25 MA).

Die Noctilionoiden sind heute weitgehend auf die Tropen Amerikas beschränkt (Phyllostomatidae, Furipteridae, Mormoopidae, Noctilionidae, Thyropteridae). Mystacinidae finden sich nur in Neuseeland und Myzopodidae auf Madagaskar. Die Noctilionoiden entstanden wahrscheinlich gondwanisch, vermutlich in Südamerika vor ca. 52 MA; so konnten sie sich über Antarctica nach Australien ausbreiten; Neuseeland, Afrika und Madagaskar waren aber schon isoliert.

Die Flughunde (Megachiroptera) sind kladistisch innerhalb der Microchiroptera positioniert, als Schwestergruppe der Rhinolophidae (Hufeisennasen). Die Subordnungen Yinpterochiroptera (Rhinolophoidea + Pteropodidae; Pt. = Flughunde) und Yangochiroptera sind molekularkladistisch abgesichert, Microchiroptera sind daher paraphyletisch.

Der Umstand, dass die Flughunde über kein Echolotsystem verfügen (s.o.), bedeutet, dass dieses System (das komplexe System umfasst nicht nur Ohr und Gehirn, sondern auch das Atemsystem) entweder zweimal entstanden ist (separat bei den Rhinolophoidea), oder bei den Flughunden wieder verloren gegangen ist. Eine weitere kladistische Analyse unter Einbezug fossiler Familien legt allerdings nahe, dass dieses System nur einmal bei den Fledermäusen entstanden ist, also schon vor ihrer Diversifikation (Nat. 307, 527).

Nach molekularkladistischen Berechnungen lebte der letzte gemeinsame Vorfahr der Kronengruppenfledermäuse (also der beiden o.g. Subordnungen) vor 64 (Spanne: 71-56) MA; die vier großen Linien der Microchiroptera (Rhinolophoidea, Emballonuroidea, Noctilionoidea, Vespertilionoidea) entstanden allesamt vor 50 – 52 MA (Sci. 307, 527 + 582). Mit *Tachypteron franzeni* findet sich im Eozän von Messel (48 MA) bereits ein Vertreter einer rezenten Familie (Glattnasen-Freischwänze, Emballonuridae).

Rezent gibt es 19 Familien von Fledertieren, 6 weitere sind nur fossil belegt. Alle Familien müssen nach molekularkladistischen Untersuchungen schon zu Ende des Eozäns existiert haben – einmalig unter Säugetieren, parallel zum Anstieg der Durchschnittstemperaturen, zur Diversifizierung der Insekten und Pflanzen. Die 7 bekannten Fledermausarten von Messel waren, wie man vom Mageninhalt her weiß, auf unterschiedliche Insekten spezialisiert. Im Eozän waren

ansonsten nur Eulen und Nachtschwalben Konkurrenten der nachtaktiven Jäger. Auch heute ernähren sich die meisten Fledermäuse von Insekten.

Die Entwicklung von flugunfähigen Landtieren zu aktiven Fliegern könnte nach Untersuchungen der Entwicklungsgene sehr schnell erfolgt sein: von großer Bedeutung ist die Aktivität der Gene, die während der Ontogenese das Längenwachstum der Finger kontrollieren (Gene für die Regulation der BMPs). Eine Änderung dieses Entwicklungsprozesses könnte sehr schnell erfolgt sein, was das Fehlen von Übergangsfossilien erklären würde (Spektr. Wiss. 9/09: 50).

Hasenartige (Lagomorpha): rezente Familie Leporidae ab Lutet, Familie Ochotonidae (Pfeifhasen) ab Priabonian (EU, NA, AS, AF; nach BRI). Bei den Leporidae erschien im Eozän zunächst die UF **Palaeolaginae**, die rez. auf Reliktareale beschränkt ist (*Pronolagus* in Südafrika, *Romerolagus* in Mexiko, *Pentolagus* auf südostasiatischen Inseln). Die U-Familien der echten Hasen und Kaninchen erscheinen erst im Pliozän, die UF Pfeifhasen im O-Oligozän. *Palaeolagus* (Eozän-Oligozän-Grenze, ob. Chadronian, ca. 36 MA bis O-Oligozän/27 MA bzw. U-Miozän) könnte im Bereich der Dichotomie der Pfeifhasen (Ochotonidae) und Leporidae stehen.

Von dem basalen Lagomorphen *Megalagus* aus dem obersten Eozän Nordamerikas fand man einen einzelnen Zahn (unterer Molar) mit filamentösen und gelegentlich sich verzweigenden Mikrofossilien, ähnlich Actinomycceten – ältester Nachweis einer Infektion dentaler Hartgewebe bei Placentalia (Palaios 25, 818). Immerhin fanden sich bereits bei einem einzelnen Vorderzahn eines nahezu kompletten juvenilen Ichthyosaurierschädels aus dem oberen Alb von Nordqueensland Hinweise auf eine mögliche Karies als Folge einer Infektion der Zahnhartgewebe (Alcheringa 25, 387).

Huftiere s.l.:

"Frühe Huftierverwandte": Ungulata, die keine Huftiere i.e.S. sind; Einteilung s. Paläozän:

O Acreodi/Mesonychia (M-Pal. bis U-Oligozän, frühe Huftierverwandte) mit der Fam. **Mesonychidae** (O-Pal. bis O-Eozän; lt. BRI Dan bis Rupelium; NA, EU, AS). Mesonychia werden manchmal zu den Condylarthra gestellt, manchmal als eigene Gruppe gesehen.

Harpagolestes (M- bis O-Eozän Asiens und Nordamerikas), ad Mesonychidae; 2,1 m lang, 1 m hoch, ca. 250 kg.

Hyänenähnlich, massiver Schädel, kräftige gebogene Eckzähne. Wohl Aasfresser; starke Abnutzung an den Molaren spricht dafür, dass er in der Lage war, Knochen zu knacken.

Pachyaena (Eozän Asiens; 2 m lang, 1 m Schulterhöhe, 200 kg), ad Mesonychidae, schwer gebaut, kurze Beine

O Dinocerata (zu: frühe Huftierverwandte, O-Pal. bis oberstes Eozän/unterstes Oligozän): weitgehend auf die Fam. **Uintatheriidae** (BRI: Thanet bis Lutet; NA, AS) beschränkt; größte Landsäuger des Eozäns mit schweren Gliedmaßen und breiten Füßen, aber kleinem Gehirn (im Verhältnis zum Körpergewicht nicht größer als bei Dinosauriern). Die Uintatherien starben vor 37 MA aus, wobei Klimawandel und Konkurrenz durch Unpaarhufer wie Nashörner und Brontotherien eine Rolle gespielt haben dürften.

Eobasileus (O-Eozän Nordamerikas, 4 m lang, Schulterhöhe 2,1 m, 4 t): nashornähnlich mit einem Paar dolchartiger Eckzähne im Oberkiefer und knöchernen Fortsätzen auf dem Kopf, wahrsch. mit Fell oder Haut bedeckt (stumpfe Hörner), insgesamt 3 Paar Hörner. Oberkiefer ohne Schneidezähne.

Ähnlich *Uintatherium*.

Gobiotherium (M-Eozän Asiens; 3,8 m lang, Schulterhöhe 1,25 m; 2 t). Keine Hörner wie bei *Uintatherium* oder *Eobasileus*.

Uintatherium (Eozän Nordamerikas, 3,8 m lang, Schulterhöhe 1,5 – 2 m; 2 t), nashornähnlich, große obere Eckzähne, sexualdimorph (bei Männchen größer). Drei Paar zapfenartiger Hörner in der Frontalregion, Funktion unklar.

O Embrithopoda: Lutet bis Rupelian, naA O-Paläozän bis O-Oligozän; Details s. Oligozän

„Huftiere“: im unt. Eozän (55 bis 50 MA) starke Verbreitung der **Urhuftiere (Condylarthra)**, z.B. *Meniscotherium* und *Phenacodus* (beide ad Phenacodontidae; *Phenacodus*: Paläozän und frühes Eozän; schafgroß, kurze Gliedmaßen; äußere Zehen kürzer als die drei mittleren Zehen – Beginn der Reduktion der Zehenzahl; Backenzähne mit breiten Mahlflächen wie bei frühen Pferden).

Aus Urhufern entwickeln sich im Laufe des untersten Eozäns die **Paarhufer; Unpaarhufer** waren schon vor der Paläozän-Eozän-Grenze erschienen und erreichten bereits im Eozän ihr Maximum, woran sich ein kontinuierlicher Rückgang auf wenige verbliebene Gattungen anschloss. Paarhufer (Artiodactyla) erreichen ihr Maximum erst im Pliozän und Pleistozän, d.h. gegenläufige Entwicklung zu den Unpaarhufern.

s. unter „**Paarhufer**“ und „**Unpaarhufer**“

„Insektenfresser“ (s.l.):

Eulipotyphla:

In der OF der **Spitzmausartigen** tritt jetzt die rez. Fam. **Soricidae (Spitzmäuse)** auf (ab Lutet, Gatt. *Sorex* = Spitzmaus ab U-Oligozän).

Im U-Eozän erscheint die Familie der Igel (Erinaceidae; lt. BRI schon im Thanet), im M-Eozän die UF des rez. **Igels** (Gattung *Erinaceus* seit M-Miozän).

Isolierte Zähne aus dem M-Eozän deuten auf vermutliche Stammformen von **Maulwürfen** (ältester sicherer Maulwurf: *Eotalpa* aus dem Priabonian) (lt. BRI rez. Familie Talpidae ab Bartonian; EU, NA, AF). Verwandt mit Spitzmäusen (Soricomorpha).

Daneben noch altertümliche **Leptictida**, die schon in der obersten Kreide erschienen waren (F. Leptictidae lt. BRI: Dan bis Chattium; NA, EU, AS, lt. BENTON U-Paläozän bis Oligozän für Leptictida). **Keine Lipotyphla, wohl auch keine Kronen-Placentalia.** Da die Gypsonictopidae in die Leptictida gezogen werden, beginnen diese schon im Maastricht).

Leptictidium (U- bis O-Eozän Europas, 60 - 90 cm; ohne Schwanz 30 cm; 2 kg), rüsselspringerähnlich; lange, leichte, vogelähnlich gebaute Hinterbeine, auf denen die Tiere zweifüßig liefen. Vorderbeine nur halb so lang, zum Ergreifen und Festhalten der Nahrung. Körper sehr kurz, langer Schwanz zwecks Gleichgewicht. Mageninhalt von Messelfunden umfaßt neben Insekten auch kleine Säuger und Eidechsen sowie Pflanzenreste. Langer Schwanz evtl. mit Balancierfunktion; evtl. fakultativ biped, d.h. langsame Fortbewegung vierbeinig, schnelles Laufen auf zwei Beinen. Ommivor. Laut BENTON wird *Leptictidium* nicht mehr direkt in die Leptictida gestellt, sondern gilt als nahe verwandtes Taxon. NaA nicht mehr ad Familie Leptictidae, sondern Pseudorhyncocyonidae, aber weiterhin in der Ordnung Leptictida. Sie gelten neben Menschen und macropodiden Känguruhs als einzige wirklich bipede Säuger. Sie waren an Wälder adaptiert und konnten in den offenen Landschaften des Oligozäns nicht überleben.

LEPTICTIDA

--- Leptictidae + (Pantolestia + Palaeoanodonta)

Ab jetzt: Pseudorhyncocyonidae

--- *Diaphyodectes* + *Leptictidium*

--- *Phacodon*

--- *Pseudorhyncocyon* + *Fordania*

carn-carn eozä

Landraubtiere (Fissipedia, seit U-Paläozän): Im Eozän entstanden zahlreiche neue Gruppen:

1) OF **Miacoidea** (M-Paläozän bis Priabonian) stirbt aus; sie wurden nur ca. 20 cm groß. Vorfahren aller späteren Carnivora (z.B. *Miacis* im U- und M-Eozän; *Uintacyon*, *Vassacyon*). Zwei Familien: Miacidae, Viverravidae; Details s. Paläozän. (ad Carnivoramorphia, ab 63 MA, evtl. ab 65 MA).

Auftreten der (Kronen-)Carnivora im Eozän:

2) neu: **Caniformia/OF Canidae:** im M-Eozän (Uintan) von San Diego County/Kalifornien *Tapocyon* (wohl mit einziehbaren Klauen) als wahrscheinlicher Vertreter der Caniformia.

2a) F **Canidae (Hundeartige):** ab Priabonian, Maximum im Miozän; auch die UF Caninae (Hunde, Füchse) erscheint schon im Priabonian (mit *Cynodictis*, O-Eozän bis U-Oligozän); *Cynodictis* soll die Stammform aller rez. Caniden sein.

Die frühen Hunde, die vor 40 MA auftraten, unterschieden sich von den Katzen, mit denen sie gemeinsame Vorfahren haben, durch ihre langen schlanken Beine zum schnellen Laufen; außerdem stiegen sie früher von den Bäumen herab. Aber auch die frühen Hunde lebten noch teilweise auf den Bäumen (wie rez. der amerik. Graufuchs, der kladistisch sehr basal steht), waren noch nicht so hoch spezialisiert und nutzten ein breiteres Nahrungsspektrum. Der rez. Graufuchs klettert mühelos auf Bäume. Diese Vielseitigkeit der frühen Hunde führte dazu, daß sie Nahrungsnischen auf dem Boden nutzen konnten (wie der rez. Marderhund, der auch noch sehr ursprünglich ist). Bald entwickelten sich auch größere Formen, die nach Katzenart jagten und lebten und den Katzenartigen direkte Konkurrenz machten; diese Seitenlinie starb aber bald wieder aus (nur der Waldhund in den Wäldern Südamerikas erinnert noch an die frühen Versuche der Hunde, echte Jäger - wie die Katzen - zu entwickeln). Marderhund (*Nyctereutes*) ab U-Pliozän. Das Zentrum der Canidenentwicklung war Nordamerika; erst vor 6 MA breiteten sie sich weiter aus. Maximum der Hundefamilie im O-Miozän mit 42 Gatt. (rez. 12).

Arctoidea (Bären, Waschbären, Marderartige, Seehunde):

2b) F **Marderartige (Mustelidae):** seit O-Eozän mit der UF **Raubmarder**; eine der ersten Gattungen: *Amphictis*, O-Oligozän bis O-Miozän. Das evolutionäre Prinzip der Marder bestand darin, immer kleiner zu werden und auf diese Weise der Beute (Kleinsäugetern etc.) in ihre Verstecke und Baue zu folgen. (BRI: Mustelidae erst ab U-Miozän; Mindat: Mustelidae ab O-Eozän; *Amphictis* aber ad Mustelida: Ailuridae).

- 2c) F **Bärenhunde (Amphicyonidae)**: Priabonian (naA M-Eozän) bis O-Miozän.
Ihnen wird ein eigener Familienstatus neben Hunden und Bären zugestanden. Im O-Eozän z.B. *Pseudocyonopsis*; *Gustafonia* (Eozän bis Oligozän). Verbreitung der Amphicyonidae: EU, NA, AS, AF.
NaA M-Eozän bis O-Miozän.
- 2d) F **Katzenbären/Kleinbären (Procyonidae)** erscheint an der Grenze Eozän/Oligozän mit *Plesictis* als erstem Vertreter. (Lt. BRI Procyonidae erst ab Chattium; EU, NA, AS; lt. Mindat ab M-Oligozän). Mindat stellt *Plesictis* (U- bis O-Oligozän) zu den Mustelidae.
- 2e) F **Bären (Ursidae)** lt. BRI und BENTON ebenfalls ab O-Eozän (Priabonian)
- 3) neu: OF **Katzenartige (Felinoidea)**: ab Eozän bzw. (naA) Paläozän (s. Paläozän); abhängig von der systematischen Zuordnung der Familien
Didymictidae: Thanet bis Lutet; NA
Viverravidae: Thanet bis Priabonian; EU,NA
(vermutlich außerhalb der Kronengruppe der Carnivora und damit außerhalb der Felinoidea; s. Paläozän).
- a) F **Schleichkatzen, Zibetkatzen (Viverridae)** seit (U/M-?)Eozän (BRI: Priabonian); zunächst nur mit der im M-Miozän wieder aussterbenden UF Stenoplesictinae (inzwischen zu einer eigenen polyphyletischen Familie erhoben); im Eozän durch viele Gatt. vertreten, vielleicht schon vor 60 MA entstanden. Die Schleichkatzen stehen den Vorfahren aller Carnivora, den Miaciden, noch am nächsten. Aus den Schleichkatzen entwickeln sich im Oligozän die Hyänen. Viverridae sind nicht monophyletisch (s. Paläozän).
- b) F **Katzen (Felidae)**: seit O-Eozän, maximal im Pliozän; im O-Eozän durch *Eusmilus* (Säbelzahniger) vertreten; älteste Katzen (im O-Eozän): *Eofelis*, *Aelurogale*. *Eusmilus* gilt mit einer Gesamtlänge von 2,5 m (wie heutiger Leopard) als längste Säbelzahnkatze; im Oligozän gelangte sie über die Beringbrücke auch nach Nordamerika. Nach dem Bau des Kiefergelenks konnte das Maul besonders weit aufgerissen werden. (BRI/Mindat geben Felidae erst ab U-Oligozän an!). Säbelzahniger werden allerdings neuerdings in eine eigene Familie Nimravidae gestellt.
Eusmilus (O-Eozän bis U-Oligozän Europas; 1,5 m lang, 60 cm Schulterhöhe, 30 – 50 kg.
Ad Nimravinae. Leoparden groß, langgestreckt, lange Säbelzähne. Andere Vertreter bis 2 m lang.
Hoplophoneus (O-Eozän bis U-Oligozän Nordamerikas; 1,3 m lang, 75 kg), katzenähnlich, größtes Exemplar 160 kg; ähnlich Säbelzahnkatze *Smilodon*
Quercylurus (Nimravinae, Eozän Europas)

Die ersten Katzen des O-Eozäns waren als Nachfahren der Miaciden schlanke Baumbewohner, die andere Baumbewohner jagten, in Lebensweise und Aussehen der rez. Fossa (Madagaskar) entsprechend. Entscheidender Wendepunkt in der Entwicklung der Katzen war der Ersatz der ursprünglichen hinteren Mahlzähne durch Reißzähne und die Entwicklung dolchartiger Eckzähne. Die frühen Katzen waren (in Verbindung mit ihren scharfen Krallen zum Klettern) die unangefochtenen Jäger der Baumkronen. Heute wird diese arboreale Lebensweise der frühen Katzen noch durch die Langschwanzkatzen konserviert. Erst vor 20 MA (als sich im Miozän die Grassteppen ausbreiteten) stiegen die Katzen von den Bäumen, um am Boden auch größerer Beute nachzustellen, wobei die neu erworbene Fähigkeit des Anschleichens eine große Rolle spielte. Wegen dieser bis vor 20 MA dominierenden arborealen Lebensweise fühlen sich auch heute noch alle Katzen zu den Bäumen hingezogen.

Verschiedene schleichkatzenartige Linien werden in eine im Jahr 2000 aufgestellte Familie Stenoplesictidae (Eozän bis M-Miozän) gestellt, die allerdings polyphyletisch

ist. Z.B. *Africanictis* (M-Miozän Nordafrikas) als einer der letzten Vertreter. Hierzu zählen auch Taxa, die früher zu *Viverra* gestellt wurden (z.B. „*Viverra*“ *simplicidens* = *Anictis simplicidens*, O-Oligozän Westeuropas). Andere Vertreter: z.B. *Stenogale* und *Stenoplesictis* (Oligozän Europas).

Zusammenfassung Landraubtiere des Eozäns:

- a) im Eozän noch vertreten: **Miacidae** (M-Pal. bis O-Eozän)
- b) neu: Ofam. **Canoidea = Arctoidea (Bären-Hunde-Marder)** ab O-Eozän:
 - *Cynodictis* als Stammform der **Canidae (Hunde)**
 - *Amphictis* als Stammform der **Mustelidae (Marderartigen)**
 - *Plesictis?* als Stammform der **Procyonidae (Klein-, Katzenbären)**
(naA ad Mustelidae)
 - erste Vertreter der ausgestorbenen **Bärenhunde (Amphicyonidae)**,
erlöschen im O-Miozän)
- c) ab Eozän die **Katzenartigen (OF Felinoidea)** mit den:
 - **Schleich- und Zibetkatzen (Viverridae)**, ab Eozän, evtl. Paläozän, spätestens seit 49 MA: Messel); aus ihnen gehen später die Hyänen hervor (viele dieser Taxa werden inzwischen aber in die polyphyletische Familie Stenoplesictidae gestellt; Eozän – M-Miozän)
 - **Katzen i.e.S. (Fam. Felidae)**; in dieser Fam. entwickeln sich im Laufe des Tertiärs in drei verschiedenen Linien unabhängig voneinander Säbelzahnkatzen. Inzwischen werden die Säbelzahnkatzen der Fam. Nimravidae als eigene Familie ausgegliedert; F Felidae dann ab U-Oligozän, UF Felinae (Kleinkatzen) ab O-Miozän (9 MA).

Kladistik der Canidae in Nordamerika (Canidae verbreiteten sich erst vor < 6 MA auch außerhalb Nordamerikas):

Hesperocyon (M-Eozän bis U-Miozän) als Ausgangsform für drei Linien:

- a) Hesperocyonine Radiation (*Enhydrocyon*, *Mesocyon*, *Oxetocyon*)
- b) (fraglich) borophagine Radiation (*Commocyon*, *Borophagus*, *Cynarctus*, *Tomarctus*, *Epicyon*). Frühester Borophagine ist *Otarocyon*, kurz danach lebte *Archaeocyon*
- c) canine Radiation, beginnend mit *Leptocyon* (M/O-Oligozän bis O-Miozän); von *L.* geht dann eine Linie zu *Urocyon*,
eine weitere Linie zu *Canis (Aenoyon)* und *Canis (Canis)*
(Natwiss. 3/2003 131 ff.)

Die Borophaginae erlangen vor allem im Miozän große Bedeutung (endemisch in Nordamerika) mit zahlreichen Gattungen und Arten. Frühe Borophaginae (wie *Archaeocyon* aus dem Oligozän) waren noch recht unspezialisiert; *Archaeocyon* war noch omnivor im Vergleich zu *Hesperocyon*. Skelett ohne Anpassungen ans Laufen. Einige abgeleitete Merkmale sprechen für eine enge Verwandtschaft von Borophaginae und Caninae (Borophaginae als Schwestergruppe der Caninae, Hesperocyoninae stehen weiter außen).

Rezente Familien der Raubtiere: Canidae (Hundeähnliche), Felidae (Katzenähnliche), Hyenidae, Viverridae, Herpestidae (Mungos), Ursidae, Odobenidae (Walrosse), Otariidae (Ohrenrobber), Phocidae (Seehunde), Procyonidae (Klein-/Waschbären), Mustelidae (Marder).
(Detaillierte Aufstellung s. Paläozän).

Nagetiere (Rodentia): im Paläozän war zunächst nur die UO Hörnchenartige mit *Paramys* (O-Pal. bis U-Eozän) erschienen (neuerdings zu den **Ischyromyoidea** gestellt, s. BENTON, wodurch die Sciuromorpha erst ab U-Eozän erscheinen). *Paramys* hatte schon einen langen buschigen Schwanz und sah aus wie ein Eichhörnchen. Ursprüngliche Merkmale: protrogomorphe Kiefermuskulatur; Backenzähne noch mit dicken, kegeligen Schmelzhöckern statt der Schmelzgrate der späteren Nagetiere.

Im U-Eozän eine weitere wichtige Stammform (*Birbalomys*, 30 cm, Asien), die den ersten Nagern und der hypothetischen Stammform aller Nager sehr nahestehen soll. 1994 wurde aus der Mongolei ein weiteres primitives Urnagetier (*Tribosphenomys*) aus dem untersten U-Eozän (naA. Pal.-/Eozän-Grenze) berichtet. Im höheren Eozän (bis höheres Oligozän, ca. 42 bis 32 MA) in Nordamerika *Ischyromys** (60 cm), im alleruntersten Eozän Chinas direkt über der PE-Grenze Kronengruppen-Nagetier *Cocomys*. Kladogramm s. O-Kreide.

Die Infraordnung Myodonta teilt sich in die beiden Superfamilien Muroidea und Dipodoidea; beide sind ab dem M- bis O-Eozän Asiens nachweisbar. Der gemeinsame Vorfahr beider Linien muss bunodonte Molaren gehabt haben (reckteckige im Unterkiefer, quadratische im Oberkiefer), wie sie sich noch heute bei den Sicistinae (Birkenmäuse) finden, die basal innerhalb der Dipodoidea (Springmausartige) stehen (Natw. 94, 71).

* *Ischyromys*: mausähnlich, aber viel größer. Kräftige Hinterbeine, alle Hände und Füße mit fünf bekrallten Zehen. Wahrsch. baumlebend; perfekter Kletterer. Fam. Ischyromyidae: Thanet bis U-Miozän, EU, NA, AS (BRI).

Im Eozän erschienen folgende Nagetiergruppen:

Sciuromorpha (lt. BENTON ab U-Eozän):

--- ? OF **Biberartige (Castoroidea)** mit *Steneofiber* (ob. O-Eozän bis Pliozän/naA U-Pliozän), lt. BRI und Mindat Castoridae ab Priabonian (EU, NA, AS), lt. BENTON auch ab O-Eozän (Mindat stellt *Steneofiber* zu Castoidea: Castorinae, womit letztere auch schon im Priabonian einsetzen)

--- OF **Aplodontoidea** bereits seit O-Paläozän (rez. 1 Gattung und 1 Art, *A. rufa*, kladistisch Schwestergruppe der Sciuridae); F. Aplodontidae (**Stummelschwanzhörnchen**) lt. BRI und Mindat ab Lutet (nur NA).

--- OF **Hörnchenartige (Sciuroidea):** ab O-Eozän (auch: BENTON; Mindat: Lutet);

F **Sciuridae:** ab Priabonian (Mindat: ab Lutet);

rezent 273 Arten in 51 Gattungen, 15 Gramm bis 7,5 kg;

in Südamerika erst seit dem Pliozän, d.h. seit der Verbindung mit Nordamerika. Eine der wenigen Säugerfamilien, die in Eurasien, Afrika, Nord- und Südamerika vorkommt. Morphologisch primitive Nagetiere, früh innerhalb der Nager abgezweigt. Schwestergruppe sind die Aplodontoidea:

--- Aplodontoidea (Stummelschwanzhörnchen)

--- *Sciurillus* (rez.)

-- *Ratufa* (rez.)

--- alle übrigen Sciuridae

Die Sciuridae entstanden in der Nordhemisphäre und verbreiteten sich dann rasch. Ältester ist *Douglascirus jeffersoni* aus dem O-Eozän (ca. 36 MA, mittl. Chadronian, West-Nordamerika), noch ohne die typischen sciuromorphen Kaumuskeln, aber zahlreichen Skelettmerkmalen von modernen baumbewohnenden Hörnchen der neuen Welt wie *Sciurus*, was letztem die Bezeichnung „lebendes Fossil“ einbrachte. Das älteste Hörnchen mit sciuromorpher Kaumuskulatur ist *Palaeosciurus* aus dem U-Oligozän Europas. Daneben sind aus dem U-Oligozän Europas und Pakistans einige Zähne bekannt, die man fliegenden Hörnchen zuordnete. In Afrika erschienen Hörnchen erst im Miozän, in Südamerika vor 3,1 MA über die Panamabrücke. Die rezenten Hörnchen stammen aus einer raschen Diversifikation der Familie in zwei monotypische (s.o.) und drei Hauptlinien; eine der drei Linien umfasst die Flughörnchen; entgegen früherer Annahmen sind Flughörnchen nur einmal entstanden, und zwar als Schwestergruppe einer Linie, die überwiegend aus Baumhörnchen der neuen Welt besteht. Das relativ späte molekularkladistische Auftreten der Flughörnchen stellt die Zuordnung der unteroligozänen Zähne zu Flughörnchen infrage; die betreffenden Zahnmerkmale sind offenbar schon vor den Flugeigenschaften entstanden, oder es handelt sich um labile Merkmale, die nicht spezifisch für Flughörnchen sind.

Die afrikan. Hörnchen (ab Miozän) gehen auf nur 2 Kolonisationen aus Eurasien zurück, die südamerikanischen mit Ausnahme von *Sciurillus* auf eine einzige Linie; letztere Gattung ist basal zu allen anderen Hörnchen, gefolgt von der indomalayischen *Ratufa* (der Gattung wurden auch einige miozäne Funde aus Europa zugeordnet, was aber vor dem Hintergrund der molekularkladistischen Befunde kritisch ist).

Die Trennung zwischen *Aplodontia* und Sciuridae ist nach molekularen Daten vor 50 MA erfolgt, was exakt zu dem Alter jenes fossilen ischyromiden Nagers passt, der als gemeinsamer Vorfahr beider Gruppen aufgefasst wird; die Divergenz in die 5 Hauptlinien der Hörnchen (zwei monotypische und drei große Gruppen) erfolgte dann (nach Molekularkladistik) um die Eozän-Oligozän-Grenze, also in einer Zeit massiver klimatischer Änderungen und Extinktionen. Im Intervall zwischen 20 und 18 MA, als sich eine Landbrücke zwischen Afrika und Asien etablierte, findet sich das erste Hörnchen Afrikas (ein Baumhörnchen); hiermit beginnt die Radiation der afrikan. Baumhörnchen. Vor 11,4 – 10,5 MA war der Meeresspiegel innerhalb des Tertiärs am niedrigsten (im Pleistozän aber noch niedriger!); zu dieser Zeit begann die explosive Diversifikation von Baumhörnchengattungen auf den Sunda-Schelf-Inseln sowie die Entstehung einer Linie, die sogar die Wallace-Linie nach Sulawesi überquerte. Unklar ist, ob 1 oder 2 Linien über die Bering-Brücke Nordamerika von Eurasien aus besiedelten; molekulare Divergenzzeiten (13 oder 8,6 MA) deuten aber an, dass die Übersiedlung nach Nordamerika in einer Zeit erfolgte, als die Bering-Brücke bewaldet war; bodenbewohnende Hörnchen sind dagegen erst später in Nordamerika eingewandert, als nach einer Phase der Unterbrechung die Bering-Brücke wiederhergestellt, aber nicht mehr bewaldet war (*Spermophilus*, *Marmota*, *Tamias*). (Sci. 299, 1568).

Maximale Diversität der Sciuroidea im Quartär.

- OF **Taschenmäuse (Geomyoidea)** mit F **Taschenratten** (Geomyidae; ab O-Eozän, lt. BRI schon ab Lutet). Die F der Taschenmäuse (Heteromyidae) soll sich im U-Miozän aus Taschenratten entwickelt haben.

--- F **Dornschwanzbilche** (Anomaluridae), überwiegend Gleitflieger; lt. BRI ab Ypres (Afrika)

Myomorpha (lt. BENTON ab U-Eozän), massive Radiation aber erst ab Miozän:

--- OF **Eomyoidea** (M-Eozän bis Pleist. [BENTON]) dominierten im O-Oligozän und U-Miozän die Kleinsäugerfauna; Fam. **Eomyidae** (O-Eozän bis Pliozän, lt. BRI vom Lutet bis Pleistozän; EU, NA, AF). (Flugmaus im oberen Oligozän des Westerwalds).

--- IO **Schläferartige , Bilche (Glirimorpha)** ab ob. U-Eozän (Messel)

F **Bilche, Schläfer** (Gliridae = Myoxidae) lt. BRI schon ab Ypres.

Eogliravus wildi (Messel) als ältester und primitivster Vertreter der Gliridae (=Bilche und Schläfer), womit die Gliridae die älteste rezente Nagetierfamilie darstellen, gleichzeitig eine der wenigen Säugerfamilien, die auf dem europäischen Kontinent entstanden. Kopf-Rumpf-Länge 7 cm, Schwanz 5 cm. Wie rezente Bilche und Schläfer bereits mit buschigem Schwanz als Steuer und Fallschirm. Anatomische Anpassungen ans Klettern und Leben im dünnen Astwerk (spitze Krallenglieder für guten Halt in der Rinde, langes gerades Schien- und Wadenbein), Lebensweise müsste daher rezenten Arten entsprochen haben (Sträucher, Bäume; samen-, frucht-, knospenfressend). Größte Artenvielfalt im Miozän, danach Rückgang; rezent nur 9 Gattungen mit meist nur 1 Art, auf Europa, Asien, Afrika beschränkt.

--- OF **Spring-, Hüpfmäuse (Dipodoidea)** mit Fam. **Hüpfmäuse** (Dipodidae) ab O-Eozän, lt. BRI schon ab Lutet, lt. Mindat Lutet oder Bartonian..

--- F **Muridae** (ab ob. Ypres oder unt. Lutet lt. Mindat);

neuerdings aus dem späten M-Eozän Chinas auch **Hamsterartige** ("cricetid rodent") (*Pappocricetodon*) nachgewiesen; auch BENTON gibt Muridae ab Eozän an (rez. > 1100 Arten; stärkste Radiation aber erst im Pleistozän!).

Laut Wikipedia („Mäuseartige“) (Primärquelle: McKENNA und BELL 1997) erschienen die Muridae im M-Eozän, wobei folgende Unterfamilien angegeben werden:

a) ausgestorben:

Anomalomyinae – frühes Miozän bis frühes Pleistozän (Europa)

Cricetopinae – Oligozän bis frühes Miozän (Asien)

Eumyinae – spätes Eozän bis frühes Oligozän (Nordamerika)

Paracricetodontinae – spätes Eozän bis spätes Miozän (Asien, Europa und Nordamerika)

Melissodontinae – frühes Oligozän bis frühes Miozän (Europa)

Tachyoryctoidinae – spätes Oligozän bis frühes Miozän (Asien)

Microscoptinae – spätes Miozän (Asien, Europa und Nordamerika)

Baranomyinae – spätes Miozän bis frühes Pleistozän (Asien und Europa)

Trilophomyinae – frühes Pliozän bis Pleistozän (Europa)

Gobicricetodontinae – mittleres bis spätes Miozän (Asien)

Cricetodontinae – frühes Miozän bis frühes Pliozän (Asien, Europa, Afrika und Nordamerika)

Afrocricetodontinae – frühes bis spätes Miozän (Afrika)

Anomalomyinae – frühes Miozän bis frühes Pleistozän (Europa)

b) rezent noch vertreten:

Sigmodontinae – ab spätes Miozän (Nord-, Südamerika)

Calomyscinae – ab spätes Miozän (Europa und Asien)

Cricetinae – ab mittleres Miozän (Nordafrika, Europa und Asien)

Arvicolinae – ab spätes Miozän (Asien, Europa und Nordamerika)

Lophiomyinae – ab spätes Miozän (Europa, Afrika und Südwestasien)

Nesomyinae – ab Miozän (Afrika und Madagaskar)

Cricetomyinae – ab frühes Pliozän (Afrika)

Delanomyinae – ab spätes Miozän (Afrika)

Mystromyinae – ab Miozän (Südafrika)

Petromyscinae – ab mittleres Miozän (Südafrika)

Gerbillinae – ab frühes Miozän (Asien, Afrika und Europa)

Dendromurinae – ab mittleres Miozän (Afrika, Südwestasien und Europa)

Murinae – ab mittleres Miozän (Afrika, Asien, Europa und Australien)

Platacanthomyinae – ab frühes Miozän (Europa und Asien)

Myospalacinae – ab spätes Miozän (Asien)

Spalacinae – ab frühes Miozän (Europa, Asien und Nordafrika)

Rhizomyinae – ab frühes Miozän (Asien und Afrika)

Hystricomorpha (Stachelschweinverwandte):

--- **F Rohrratten** (Thryonomyidae): ab Priabonian (AS, AF)

--- mit den **Phiomyidae** erscheint im Priabonian die Stammgruppe der **Hystricomorpha**, von denen dann im Oligozän die südamerikan. **Caviomorpha** abgeleitet werden. Die Phiomyiden (BRI: Priab. bis M-Miozän, AF) gelten als „sichere“ Stammgruppe der Rohrratten, Felsenratten (seit Miozän) und Sandgräber; ob von ihnen auch die Stachelschweine abstammen, ist umstritten. Die Phiomyiden selbst stammen von einem Vorfahr aus Südasien ab, der in Afrika einwanderte; früheste Phiomyiden sind aus dem O-Eozän Algeriens und Thailands bekannt. *Birbalomys* (U-Eozän Asiens) gilt als möglicher erster Vertreter der UO Hystricognathi (knöchernes Seitenstück am Unterkiefer, an dem der Masseter ansetzt).

Nach neuesten Funden aus den chilenischen Anden sind die Caviomorpha schon vor 37 - 31 MA (Datierungsspielraum) in Südamerika vertreten, also spätestens um die Eozän-Oligozän-Grenze in Südamerika erschienen. Molekularbiologisch stehen die **Caviomorpha (=südamerik. Hystricomorpha)** soweit von Myomorpha entfernt, dass ihnen ein eigener Ordnungsstatus zugesprochen werden könnte.

Neuerdings (2004) wurden die ältesten Caviomorpha aus dem O-Eozän Perus berichtet, an anderer Stelle (Natwiss. 97, 697) wird die Datierung „O-Eozän“ mit Fragezeichen versehen und die betreffenden Taxa graphisch an die Eozän-Oligozän-Grenze gestellt (*Eoincamys*).

Aus dem frühen Oligozän Libyens wurde ein Hystricognathi beschrieben (*Gaudeamus lavocati*), der in einer Fülle dentaler und kranialer Merkmale den frühen südamerikanischen Caviomorpha so stark ähnelt, dass er in der kladistischen Analyse innerhalb der Caviomorpha positioniert wird und damit einen afrikanischen Repräsentanten der (bisher auf Südamerika beschränkten) Caviomorpha darstellt. Der Umfang der Ähnlichkeiten der Zahnmerkmale, daneben aber auch die Mikrostruktur des Schmelzes, sprechen gegen die Möglichkeit einer konvergenten Entwicklung dieser Ähnlichkeiten (Natwiss. 97, 697). Die kladistische Analyse bestätigte die bisherige Annahme der Abstammung von phiomorphen Hystricognathi, die wiederum auf einen hystricognathen Vorfahren Asiens zurückgehen. Die ältesten Hystricognathi werden von den Baluchimyinen gestellt (oberstes Mitteleozän unmittelbar vor der M-/O-Eozän-Grenze bis U-Oligozän).

Phiomorphen stellen eine adaptive Radiation hystricognather Nagetiere im Paläogen Afrikas dar; die rezenten Thryonomyidae, Petromuridae und Bathyergidae entstammen dieser Radiation. Zahlreiche Funde Phiomorphen finden sich im späten Eozän und frühen Oligozän von Fayum, aber auch aus Lybien. *Gaudeamus lavocati* zeigt eine Bezahnung, die nahezu identisch ist mit derjenigen der frühesten südamerikanischen Caviomorpha aus dem ?Eozän von Santa Rosa, Peru (wie *Eoincamys*).

Basal innerhalb der Hystricognathi stehen somit die asiatischen Baluchimyinen, es folgen dann verschiedene Linien der Phiomorphen (die somit paraphyletisch sind), darunter die Linie zum rezenten *Thryonomys* (Afrikanische Rohrratte), dann die Hystricidae (Linie zum rezenten Stachelschwein), die ihrerseits die Schwestergruppe der Caviomorpha stellen, die – ansonsten auf Südamerika beschränkt – das nordamerikanische *Gaudeamus* mit einschließen!

Hystricidae (rez. 11 Arten) sind fossil erst ab dem M-Miozän belegt, nach molekularen Daten müssen sie aber bis ins O-Eozän zurückreichen (älteste Nachweise von *Hystrix* im Miozän von Spanien und Mitteleuropa). Die Hystricidae entstanden wohl in Asien (älteste Fossilfunde); als basalste Gattung der rezenten Familie Hystricidae gelten die Pinselstachler (*Trichys*) mit einem rattenähnlichen Aussehen.

NaA Hystricidae in Europa erst ab Pliozän, in Afrika ab Pleistozän. *Hystrix* findet sich im späten Pleistozän Italiens. Rezent Stachelschweine (*Hystrix cristata*) in Mittel- und Süditalien (vor allem Toskana), Sizilien, Albanien, Nord-Griechenland, Teile der Türkei, divergierende Angaben für Kreta. Unklarheit besteht aber, ob es sich dabei um natürliche Populationen oder vom Menschen eingeführte Tiere handelt. Man geht heute davon aus, dass alle europäischen Stachelschweinpopulationen im Altertum angesiedelt wurden, wohl von den Römern (Stachelschweinbraten als Delikatesse).

Die Familienzugehörigkeit von *Gaudeamus* wurde nicht festgelegt, da zunächst die afrikanischen Phiomysidae – die eine paraphyletische Gruppe darstellen – revidiert werden müssen.

I --- *Birbalomys* (M-Eozän)

I --- *Yuomys* (O-Eozän)

I --- Baluchimyinae (oberstes M-Eozän bis U-Oligozän) (Asien)

--- ...

--- ...

--- div. Linien afrikanischer Phiomorpher (ab M-/O-Eozän-Grenze), darunter die Linie zur rez. *Thryonomys*; *Phiomys* ist paraphyletisch

--- ...

--- Hystricidae (fossil ab M-Miozän)

--- Caviomorpha (Südamerika, etwa ab Eozän-Oligozän-Grenze) einschl. *Gaudeamus* (U-Oligozän, Libyen)

Molekulare Daten sprechen für eine Ankunft der Caviomorpha in Südamerika im mittleren oder oberen Eozän. Dabei kommt nur eine transatlantische Route infrage, da alle anderen Alternativen (über Antarctica nach Südamerika bzw. über die Bering-Straße und Nordamerika) unplausibel sind (z.B. fehlender Nachweis von Hystricognathi in Nordamerika; kaum überwindbare Ozeanbarrieren zwischen Antarctica und Australien seit dem frühen Eozän), während eine direkte Route von Afrika nach Südamerika durch Strömungen und Windrichtungen erleichtert wurde. Vorfahren von *Gaudeamus* könnten zu der Gruppe afrikanischer Phiomorpher gehört haben, die im M- bis O-Eozän Südamerika erreichte.

Paarhufer (Artiodactyla); seit allerunterstem Eozän direkt über der Paläozän-Eozän-Grenze (55 MA), zunächst in Asien (Bumbanian Asian Land Mammal Age), kurz danach auch in Nordamerika. Bereits im M- und O-Eozän stellten die Paarhufer die größte Gruppe unter den kleinen und mittelgroßen Säugern in Europa und Nordamerika, aber auch in Südostasien (dort vor allem Anthracotherien); Stamm-Selenodontia (Dichobunidae) und basale Ruminantia wurden kürzlich auch im ob. M-Eozän Südasiens nachgewiesen. In Europa und Nordamerika erfolgte

zu dieser Zeit (spätes M-Eozän) eine massive Radiation der Selenodontia, evtl. in Zusammenhang mit dem trockeneren Klima in den holarktischen Kontinenten, wobei die Klimaverschlechterung zunächst in Nordamerika eingesetzt haben soll (Extinktion im Duchesnean), und die Radiation der Selenodontia (Stamm-Selenodontia, Kamele, Ruminantia) könnte in Nordamerika etwas früher als in Europa begonnen haben. In Asien wurde im M- und O-Eozän die bisher von Unpaarhufern dominierte Fauna durch eine paarhufer-dominierte Fauna ersetzt, primär aber aufgrund des Rückgangs der Unpaarhufer. Die südasiatische Faunenprovinz blieb in ihrer Faunenzusammensetzung auch über die Eozän-Oligozän-Grenze hinweg relativ stabil, im Gegensatz zum massiven Faunenwechsel in Nordamerika, Europa und nördlicheren Asien (Natwiss. 94, 759).

Alle drei rezenten UO (**Schweineartige, Schwielensohler, Wiederkäuer**; die beiden letzteren bilden zusammen die Selenodontia) erscheinen noch im Eozän; als Wiederkäuer (Ruminantia) werden die Traguliden und Pecora zusammengefaßt (in Wirklichkeit sind auch die Schwielensohler - Kamele - wiederkauend). Die Aufspaltung in die Pecora (Hirsche, Rinder) und Tylopoda (Schwielensohler, also Kamele) muß spätestens im M-Eozän erfolgt sein. Die primitivsten Artiodactyla (U-Eozän) sind die Dichobunidae (Ypres bis Chattium; EU, NA, AS). Nach BENTON (2007) erreichten die basalen Artiodactyla noch das Oligozän, im Obereozän kam es aber zu einer massiven Radiation der neueren Formen (Suiformes, Selenodontia).

Molekularkladistisch zweigen nach der Dichotomie mit den Unpaarhufern zunächst die Schwielensohler ab, dann die Schweineartigen, anschließend die Wiederkäuer und Giraffen (dann wären die Selenodontia aber kein Monophylum).

Flusspferde und Wale bilden zwar in manchen (!) molekularen Studien die Spitzengruppe, stehen aber wohl eher auf einem separaten, von frühesten Stamm-Cetartiodactyla abzweigenden Ast (s. Wale, Eozän).

„Klassische“ Einteilung nach MÜLLER:

--- UO **Suiformes**: U-Eozän bis rezent, Maximum im O-Eozän

(**Schweineartige iWS**: Schweine und Flußpferde)

--- UO **Tylopoda (Schwielensohler: Kamele)**: O-Eozän bis rezent, Maximum im Quartär

--- UO **Ruminantia (Wiederkäuer)**: M-Eozän bis rezent, Maximum im Quartär

(Zwerghirsche, Hirsche, Giraffen, Rinderartige, Antilopen, Ziegen, Schafe usw.)

Tragulina seit M-Eozän, **Pecora** (von Tragulina stammend) ab M-Oligozän.

Moderne Einteilung (BENTON 2007):

Suiformes (= Bunodontia): Schweine, Flusspferde

(niedrige Schmelzhöcker der Molaren; kräftige Eckzähne mit dreieckigem Querschnitt; Bezahnung typisch für Omnivorie)

Selenodontia: Rinder, Hirsche, Giraffen, Kamele, Antilopen (rez. > 70 Gattungen);

(selenodonte Bezahnung: Molaren von quadratischem Umriss; Schmelzhöcker bilden Paare von sichelförmigen Kämmen; außerdem: obere Schneidezähne reduziert oder fehlend; bei einigen Arten, die weder Hörner noch Geweihe tragen, sind die oberen Eckzähne der Männchen dolchartig verlängert; untere Schneidezähne und Eckzähne klein, spatelförmig und nach vorn gerichtet; Magen mehrkammerig, an Wiederkäuen angepasst);

zwei Untergruppen:

- Tylopoda (Kamele, Protoceratiden, Oreodonten) (evtl. paraphyletisch)
- Ruminantia

Die Dichobunoiden gehören zu den Stamm-Selenodontia (außerhalb der Kronengruppe). OF Dichobunoidea (U-Eozän bis O-Oligozän), morphologisch ähnlich modernen Traguliden, aber auch ähnlich Kaninchen. Viele Arten fünfzählig. Die Dichobunoiden stehen offenbar nicht auf einer bestimmten Linie der Artiodactyla, **sondern an der Basis aller modernen Gruppen von Cetartiodactyla**, einschl. Wiederkäuern, wahrscheinlich auch der Flusspferde und Wale. Innerhalb der Dichobunoiden stehen die Diacodexidae am basalsten; sie erscheinen im frühen Eozän in Europa, Nordamerika und Asien (u.a. *Gujaratia* im späten O-Eozän von Indien und Pakistan). Die kleinen tragulidenähnlichen Diacodexiden konnten sich aufgrund der stabilen ökologischen Bedingungen in den Küstengebieten Chinas während des U- und M-Eozäns lange halten. Im späten M-Eozän trat wohl weltweit eine Klimaverschlechterung ein, wodurch sich die tropischen Waldhabitate, in denen die Diacodexiden lebten, zurückzogen. Die Veränderung löste dann die Radiation der selenodonten Artiodactyla aus (Natwiss. 95, 1121).

Diacodexis (U-Eozän) aus der Fam. Diacodexidae (Ypres bis Chattium, früher zu den Dichobunidae gestellt; naA nur bis zum späten M-Eozän) gilt als ältester Paarhufer überhaupt. Dichobunidae von M-Eozän bis U-Oligozän (Europa).

Diacodexis (U-Eozän Europas, Asiens und Nordamerikas, 50 cm lang): ältester Paarhufer, einfache Zähne, fünfzählig, waldbewohnend, muntjakähnlich, kurze Ohren, langer Schwanz, Vorder- und Hinterbeine im Unterschied zu Kaninchen gleich lang. Besser als alle anderen eozänen Tiere an schnelles Laufen angepaßt. Gliedmaßen lang und schlank, evtl. hüpfende Fortbewegung.

Andrewsarchus (4 m; naA 3,2 m; 800 kg; 1,4 m hoch) als riesiger Fleischfresser aus dem M-Eozän Asiens (Mongolei). Schädel 83 cm lang, größtes fleischfressendes Säugetier des Festlands aller Zeiten. Sehr große Zähne; evtl. kein aktiver Jäger, sondern Aasfresser. Früher als Mesonychia klassifiziert, gilt er neuerdings als Artiodactyla, und zwar als Stammgruppenvertreter in der Stammlinie der Whippomorpha (= Flusspferde + Wale). Ähnliche Kieferstruktur wie Wale.

a) UO Schweineartige (Suina, Suiformes): ab U-Eozän, Maximum im Eozän; nach neuen Angaben Suoidea erst ab ob. M-Eozän.

Vier Infraordnungen der Suina sind zu unterscheiden:

1. (+) **Palaeodonta** (U-Eozän bis M-Miozän, maximal im Eozän)
2. **Schweineartige** ieS. ab U-Oligozän; Suidae ab Chattium (BENTON: an O-Eozän) (**Suoidea** indet. ab ob. M-Eozän; Natwiss. 95, 1121).
3. (+) **Oreodonta:** O-Eozän bis U-Pliozän (BRI: Oreodontidae: Priabonian bis O-Miozän; NA) (2 Familien: Merycoidodontidae, Agriochoeridae)

[[4. **Bunoselenodontia** ab M-Eozän, maximal im O-Eozän und Oligozän, rez. noch durch die Flußpferde vertreten; mit der OF **Anthracotherioidea:** ob. U-Eozän (Messel) bis Pleistozän:

- (+) Fam. **Anthracotheriidae:** M/O-Eozän bis Pleistozän Asiens und Nordamerikas (BRI: ab Lutet; auch in Europa; BENTON: Eozän bis Pliozän)
Relativ klein; nur späte Formen erreichten die Größe eines Zwergflusspferds.
Elomeryx (O-Eozän bis O-Oligozän Europas und Nordamerikas, Länge 1,5 m):
flußpferdähnlich, langer Körper, kurze Beine, langer Kopf, verlängerte Eck-

zähne, spachtelartige Schneidezähne. Verbreiterte Füße (vorn 5, hinten 4 Zehen) zum Gehen auf Sumpfboden.

Fam. **Hippopotamidae (Flußpferde)** seit U-Miozän (21 MA; bis O-Miozän auf Afrika beschränkt). *Archaeopotamus* (O-Miozän bis O-Pliozän, 3 m) findet sich dann neben Afrika auch im Mittleren Osten.

(Wenn die Flusspferde die nächsten Verwandten der Wale sind, wie manche Molekularkladistiken andeuten, dann müssen sie schon über mehr als 40 MA als „Geisterlinie“ [d.h. ohne fossilen Nachweis] existiert haben, bevor sie nachweisbar wurden; J. Palaeont. 78, 39).]

Abstammung der Flusspferde s. Miozän

b+c) Selenodontia:

Dichobunoiden (Dichobunidae: Ypres bis Chattium; Homacodontidae) als Stamm-Selenodontia; kleine, kaninchenähnliche Ungulaten.

b) UO Schwielensohler (Tylopoda): Erscheinen vor 40 MA, Maximum im Quartär; im O-Eozän zwei Familien: **Oromerycidae** (O-Eozän bis U-Oligozän; BRI: Lutet bis Priabonian; NA) und **Camelidae** (O-Eozän bis rezent; lt. BRI ab Lutet). Die älteste Kamelgattung *Protylopus* (O-Eozän) war nur kaninchengroß. Abstammung der Tylopoda wohl aus der Nähe der UO Suina.

Protylopus (O-Eozän Nordamerikas, 50 cm): kaninchengroß; einfache, niederkronige Zähne lückenlos nebeneinanderstehend, Zehen 4/4, 2. und 5. Zehe aber als rudimentäre Afterklaue. Schmale Hufe, noch keine breiten Sohlen. Wahrsch. nicht der direkte Vorfahr der Kamele, aber der Urform sehr nahe stehend.

Kamele entwickelten sich in Nordamerika, verbreiteten sich – wohl über Alaska – erst recht spät (O-Miozän, Pliozän) nach Asien, dann Arabien und Afrika, wo sie sich zu den großen Kamelen der Mongolischen Steppe und den Dromedaren der heißen Wüsten entwickelten. Im Pliopleistozän wanderten nordamerikanische Kamele nach Südamerika ein, in Nordamerika erloschen die Kamele am Ende des Pleistozäns. Auch Kamele verfügen über einen primitiven Wiederkauer Magen.

c) UO Wiederkäuer (Ruminantia): Auftreten im M-Eozän (Lophiomerycidae, Lutet bis M-Miozän); auch im ob. M-Eozän Südasiens vertreten (*Irrawadymeryx*, Pondaung-Fauna, ad Archaeomerycidae?). Maximum erst im Quartär. Im Eozän zunächst nur IO **Tragulina** (ab M-Eozän), die heute nur noch durch die **Zwerghirsche** in Reliktarealen (Kantschil SO-Asiens = *Tragulus*; *Hyaemoschus* in Westafrika) repräsentiert wird. Die eigentlichen Zwerghirsche erschienen mit *Dorcatherium* erst im U-Miozän. Rezente Familie **Tragulidae** (EU, AS, AF), nach neueren Angaben schon ab O-Eozän (*Archaeotragulus*, *Krabitherium*) (Natwiss. 94, 493; s.u.).

Die Wiederkäuer entstanden aus einer buschigen Radiation selenodonter Artiodactyla in der zweiten Hälfte des M-Eozäns in Nordamerika und Asien; ältester Nachweis der Ruminantia sind Lophiomerycidae aus dem M-Eozän Chinas. Die frühesten Ruminantia ähnelten den rezenten

Traguliden: klein, hornlos, Tropenwaldbewohner der alten Welt. Die beiden rezenten Tragulidentaxa sind die letzten Überlebenden der basalen Radiation der Ruminantia (Natwiss. 94, 493). Obere Schneidezähne bei Wiederkäuern reduziert oder ganz verloren; die unteren Schneidezähne arbeiten gegen eine Hornplatte im Oberkiefer, die sich bereits bei *Hypertragulus* aus dem O-Eozän/Oligozän Nordamerikas nachweisen lässt (kaninchengroß; untere Eckzähne incisiviform; erste Prämolaren übernahmen die Rolle der Eckzähne).

Der spezielle Magen der Wiederkäuer soll vor 40 bis 35 MA entstanden sein, als es kühler wurde, der Kohlendioxid-Gehalt der Atmosphäre absank und sich Grasland ausbreitete – in jüngerer Zeit wurden die Wiederkäuer zu erfolgreichsten terrestrischen Herbivoren (Sci. 344: 1168).

Die **Tragulidae** (ab O-Eozän) gelten als älteste rezent noch vertretene Gruppe der Wiederkäuer. Die Tragulina (Traguloidea), zu denen die Tragulidae gehören, sind eine paraphyletische Gruppe; kleine, hornlose Tiere, bis zum Untermiozän weit verbreitet; sie gingen zurück, als die modernen Gruppen (Pecora: Hirsche, Giraffen, Rinder, Antilopen) radiierten. Bis heute haben nur die Zwerghische aus dieser paraphyletischen Gruppe überlebt.

Krabitherium aus dem O-Eozän Thailands repräsentiert eine relativ bunodonte Gruppe von Traguliden (Stellung zu den Tragulidae allerdings nicht ganz sicher, auf jeden Fall aber IO Tragulina), die dann zum *Dorcabune* aus dem Miozän Südasiens führt. *Archaeotragulus* aus dem O-Eozän SO-Asiens ist aber ein sicherer früher Tragulidae. Im Miozän waren die Tragulidae dann durch vier Gattungen vertreten und erreichten auch größere Körpermaße (*Dorcatherium*, Eurasien, Afrika; *Dorcabune*, SO-Asien). Rezent nur noch 2 Gattungen (s.o.).

Daneben existierte schon im M-Eozän Chinas und dann auch im O-Eozän Thailands noch eine zweite Wiederkäuerfamilie (Lophiomerycidae: *Krabimeryx*).

Die zweite IO, die **Pecora**, erscheinen nach divergierenden Angaben im O-Eozän oder M-Oligozän. Im obersten Eozän und Oligozän lebten zunächst nur geweihlose Hirschvorläufer. Die echten Hirsche der IO Pecora erschienen erst im Oligozän, wobei das Moschustier Asiens noch einige Primitivmerkmale aufweist. Auch die rez. asiat. Wasserrehe (*Hydropotes*) vermitteln zwischen Traguliden und höheren Cerviden.

Hörner/Geweih: Traguloiden noch hornlos. Pecora (Hirsche, Giraffen, Rinder, Antilopen) tragen dagegen grundsätzlich entweder Geweihe oder Hörner:

Rinder: knöcherner Hornkern, der von einer dauerhaften Hornscheide bedeckt ist

Hirsche: knöchernes Gebilde, einmal jährlich abgestoßen

Giraffen: dauerhaftes knöchernes Horn, hautbedeckt

Gabelbock: Knochenzapfen, dessen gegabelte Hornscheide periodisch abgeworfen und erneuert wird

Pferde und Kamele, die in offenen Graslandschaften leben und weniger Konkurrenz um die Nahrungsquellen haben, kommen ohne Hörner und Geweihe aus; möglicherweise dienen letztere also u.a. auch der Sicherung von Futtergebieten (BENTON).

Die frühen Wiederkäuer werden heute durch die in amazonischen Regenwäldern lebende *Mazama* repräsentiert, die sich von Früchten ernährt. Das Wiederkauen wurde also zunächst für Fruchtfresser erfunden, um die harten Früchte besser aufzuschließen und mikrobiell zu verdauen; als sich dann die Grassteppen ausdehnten, war diese Methode der Verdauung von großem Vorteil, da kleine Futtermengen so besser verwertet werden können (rez. *Mazama* ernähren sich auch von Gräsern, wenn sie auf fruchtarmer Inseln verfrachtet werden). Die Zunahme der Wiederkäuer im Tertiär geht einher mit dem Rückgang nicht-wiederkauender Huftiere, weil die Wiederkäuer offenbar besser mit der veränderten Nahrungssituation infolge klimatischer und vegetationsbedingter Schwankungen zurechtkamen.

Kladogramm der Paarhufer s. unter Wale (Eozän)

Kladogramm der Ruminantia nach phylogenomischen Untersuchungen von 51 Arten, die die Hälfte aller Gattungen und alle 6 rezenten Familien der Ruminantia umfassen:

Außengruppe. Wale

--- Tragulidae (ca. 35 MA) (ohne Kopfschmuck)

Ab jetzt: Kopfschmuck; typischer Wiederkäuermagen (PECORA):

--- Antilocapridae (ca. 20 MA) + Giraffidae (ca. 20 MA)

--- Cervidae (ca. 20 MA)

--- Moschidae (ca. 18 MA) (Kopfschmuck sekundär verloren)

Ab jetzt: BOVIDAE (ca. 18 MA)

--- Bovinae (ca. 16 MA)

--- Aepycerotinae (ca. 15 MA)

--- Antilopinae + Cephalophinae (jeweils ca. 13 MA).

--- Reduncinae (ca. 13 MA)

--- Hippotraginae + Alcelaphinae (jeweils ca. 10 MA)

--- Pantholopinae + Capridae (jeweils ca. 9 MA)*

*nach phylogenomischen Daten kalkuliert

Nach phylogenomischen Daten, kalibriert nach Fossilfunden, entstanden die Kronen-Ruminantia im späten Oligozän, die Pecora im frühen Miozän (23,3 – 20,8 MA). Viele Arten von Wiederkäuern erlitten massive Populationseinbrüche seit dem späten Pleistozän, beginnend vor 100 – 50 TA, zeitlich und räumlich mit zunehmenden menschlichen Aktivitäten korreliert. Rezent ca. 200 Arten Wiederkäuer.

Antilocapridae, Antilopinae und Alcelaphinae (ab O-Miozän) gehören zu den Säugern mit den besten Laufeigenschaften. Weitere gemeinsame Merkmale der Ruminantia sind der gekammerte Wiederkäuermagen, spezialisierte Bezahnung und in vier Familien horn- oder geweihartige Kopfbedeckung, die sich nach Transkriptom-Analysen nur einmal entwickelt hat (und bei den Tragulidae und Moschidae sekundär verloren ging). Gemeinsam ist allen vier Familien der knöcherne Kern, der mit Integument (entweder Haut oder einer Keratinschicht) bedeckt ist. Geweihe können bis zu 2,5 cm pro Tag wachsen und übertreffen damit die Proliferationsraten von Krebsgeweben. Geweihe der Cervidae stellen das einzige komplett regenerierbare Organ bei Säugetieren. Genexpressionsprofile in Geweihen entsprechen eher denen von Osteosarkomen als denen von normalem Knochen, sowohl Proto-Onkogene wie Tumorsuppressor-Gene wurden

positiv selektioniert in Cervidae, darunter Regulatorgene des p53-Tumor-Suppressor-Gens, was die hohe Krebsresistenz von Cerviden erklärt.

Die Kopfbedeckung der Ruminantia geht auf Stammzellen aus der Neuralleiste zurück; die besondere Fähigkeit der Geweih-Regeneration, die auf die Cervidae beschränkt ist, auf eine Kombination cerviden-spezifischer Veränderungen in Proto-Onkogenen, wodurch für die Regeneration des Geweihs onkogene Pathways genutzt werden, während die Onkogenese gleichzeitig durch Hochregulierung von p53-Suppressor-Genen (durch positiv selektionierte Regulatorgene von p53) verhindert wird und ein insgesamt geringes Krebsrisiko für Hirsche resultiert (Sci. 364: 1130 + 1152+ 1153).

Ordnung Artiodactyla (Paarhufer) rezent:

10 Familien, 90 Gattungen, 174 Arten; weltweit verbreitet außer Antarktis, Australien, Neuseeland. Die Paarhufer (2 [Zehe Nr. 3+4] oder 4 Zehen; Unpaarhufer: 1 oder 3) profitierten von der Ausbreitung von Steppe, Savanne und Grasland ab dem Miozän. Die frühen Paarhufer waren dagegen kleine Allesfresser, die an das Leben im Wald adaptiert waren, kaninchengroß; bei Gefahr versteckten sie sich, und wenn dies nicht half, mussten sie schnell über den Boden und die im Wald üblichen Hindernisse hinwegspringen, was dazu führte, dass sich der spezielle Paarhufer-Fuß zum Springen entwickelte. So waren sie an ein Leben in offenen Landschaften präadaptiert, und als sich im Miozän dann offene Landschaften ausbreiteten, erfolgte eine starke Radiation. Außerdem konnte der Wald nur eine geringe Individuendichte vertragen, da sie sich dort nur von niedrigen Trieben, spärlichem Bodenbewuchs und heruntergefallenen Früchten ernähren konnten, während das offene Grasland dann später vollständig als Nahrungsquelle ausgebeutet werden konnte, was eine viel höhere Individuendichte ermöglichte; die Paarhufer wurden artenreicher, größer und geselliger bzw. herdenbildend und wurden damit andererseits zur Nahrungsquelle für viele große Carnivoren, was wiederum zur weiteren Perfektion der Sprungtechnik und einer an schnelles Rennen angepassten Anatomie bei den Paarhufern führte.

Paarhufer laufen auf zwei Zehen (3+4). (Angaben über Erstauftreten nach BRI)

Kleinster: Kleinkantschil *Tragulus javanicus*, KRL (= Kopf-Rumpf-Länge) 44 – 48 cm, 1,7 – 2,6 kg;

größter: Giraffe (*Giraffa camelopardalis*); KRL 4,2 m; Durchschnittshöhe bis Hornspitzen 5 m, Gewicht 1,35 t;

schwerster: Flusspferd; KRL 3,4 m, 2,4 t.

Nicht wiederkauende Artiodactyla:

F Suidae (Schweine): altweltlich; einzige Allesfresser unter den ansonsten pflanzenfressenden Artiodactyla; 8 Arten. In der Eiszeit Riesenformen in Afrika. Heute noch Riesenwaldschwein mit 275 kg (kleinstes Schwein: Zwergwildschwein aus dem Himalaya, 10 kg). Bizarre Hauer beim Hirscheber. Ab Chattium (EU, AS, AF), lt. BENTON ab O-Eozän.

F Tayassuidae (Pekaris, Nabelschweine): neuweltlich, schweineähnlich (konvergente Entwicklung), aber nicht näher mit den Schweinen verwandt; 3 Arten; KRL bis 120 cm/ bis 43 kg. Ab Priabonian (BRI: kosmopol.)

F Hippopotamidae (Flusspferde): rezent auf Afrika beschränkt; 2 Arten; das Zwergflusspferd (Liberia, Elfenbeinküste) weniger stark ans Leben im Wasser angepasst (KRL 1,6 m/230 kg; großes Flusspferd 3,4 m/2400 kg). Zwergflusspferd: längere Beine, Schwimmhäute zwischen den Zehen schwächer ausgeprägt, Augen nicht so weit hervorstehend.
Ab U-Miozän (seit 21 MA; zunächst auf Afrika beschränkt; EU, AS, AF).

Ruminantia (ab M-Eozän):

F Camelidae (Kamele): nach der Eiszeit auf Südamerika, Eurasien und Nordafrika beschränkt; altweltliche Kamele sind Wüstenbewohner, sehr austrocknungsresistent, Erythrozyten kernhaltig; bis 2,2 m hoch, ca. 550 kg. Letzte wildlebende Altweltkamele in NW-China und Mongolei. Ab Lutet.

südamerikanische Kamele: kleiner, höckerlos; erst im frühen Pleistozän eingewandert
kleinste Art: Vikuna; 91 cm Schulterhöhe, 50 kg.

F Tragulidae (Hirschferkel, Kantschile): 4 Arten: Kantschil (Asien) und Hirschferkel (Afrika). Primitive Paarhufer; Kanonenbein fehlt. Klein, tropisch, Hirschferkel KRL 75 cm/10 kg.
Ab O-Eozän (EU, AS, AF).

F Moschidae (Moschushirsche): 3 Arten, eng mit Traguliden verwandt, aber größer und an kalte Umgebungen angepasst; rehgroß, RKL 90 cm, Höhe 60 cm, 12 kg. U.a. in Sibirien vertreten. Ab Rupelian (EU, AS). Schwestergruppe der Bovidae (Palaeont. 53, 1023).

F Cervidae (geweihtragende Hirsche = echte Hirsche): 39 Arten; Untergruppen sind die Altwelt-Hirsche, Neuwelthirsche und der geweihlose Wasserhirsch Koreas (*Hydropotes*). Ernährung an holzartige Pflanzen angepasst; Rentier allerdings Tundrenbewohner. Hirsche haben niemals das südsaharische Afrika erreicht, gelangten aber noch vor den Eiszeiten nach Südamerika und spalteten sich dort in zahlreiche kleinwüchsige Arten auf.
Ab Chattium.

F Giraffidae (Giraffen): 2 Arten, Giraffe und Okapi (waldbewohnend, primitiven Giraffen des Tertiärs ähnlich). Hörner aus Knochenzapfen (wie Bovidae), aber nicht mit Hornsubstanz wie bei den Boviden, sondern mit Haaren bedeckt. Okapi: KRL 2 m, Höhe 136 cm, 230 kg. Männl. Giraffen bis 5,5 m hoch. Ab U-Miozän (EU, AS, AF).

F Antilocapridae (Gabelböcke): neuweltlich, Nordamerika, 1 Art; wie andere Überlebende des großen amerikanischen Massensterbens im obersten Pleistozän ökologische Opportunisten mit hohen Fortpflanzungsraten. Schulterhöhe 87 cm, 60 kg.
Ab U-Miozän (nur NA).

F Bovidae (Rinderartige): 107 Arten: Rinder, Böcke, Moschusochsen, Ziegen, Schafe, Gazellen, Ducker, Drehhorn-, Elen-, Pferde-, Säbel-, Kuhantilopen, Gnus, Wasser-, Riedböcke, Kudu, Bockchen, Vierhorn-, Nilgauantilopen.
Ursprung der Boviden altweltlich; heute von Tropenwäldern und heißen Wüsten bis Grönland und in die Gebirgsregionen Tibets verbreitet. Keine einheimischen Boviden in Südamerika und Australien. Horn als stirnwüchsiger Knochenzapfen, wird nicht abgeworfen, hohl (daher Hohlhörner).
Die Fam. Bovidae stellt die Hauptmasse der tropischen Grasfresser und Wüstenbewohner. Vom oberpleistozänen Aussterben waren bevorzugt großwüchsige Arten Afrikas, Europas und Nordamerikas betroffen. Ab Rupelium.

Ausgestorbene Familien der Paarhufer nach BRI:

Agriocheridae: Lutet bis U-Miozän (NA)
Amphimerycidae: Ypres bis Rupelium (EU)
Anoplotheriidae: Bartonian bis Chattium (EU)
Anthracotheriidae: Lutet bis Pleistozän (EU)
Cainotheriidae: Priabonian bis M-Miozän (EU)
Cebochoeridae: Ypres bis Rupelium (EU, AF)
Choeropotamidae: Bartonian bis Priabonian (EU)
Climacoceridae: M-Miozän (AF)
Dacrytheriidae: Ypres bis Chattium (EU)
Diacodexidae: Ypres bis Chattium (EU,NA)
Dichobunidae: Ypres bis Chattium (EU, NA, AS)
Dromomerycidae: U-Miozän bis Pliozän (NA, AS)
Entelodontidae: Lutet bis U-Miozän (EU, NA, AS)
Gelocidae: Priabonian bis O-Miozän (EU, NA, AS, AF)
Haplobunodontidae: Ypres bis Priabonian (EU, AS, AF)
Helohyidae: Lutet bis Priabonian (NA, AS)*
Homacodontidae: Ypres bis Priabonian (NA)
Hypertragulidae: Priabonian bis M-Miozän (EU, NA, AS)
Leptomerycidae: Lutet bis M-Miozän (EU, NA, AS, AF)
Mixotheriidae: Ypres bis Priabonian (EU, AF)
Oreodontidae: Priabonian bis O-Miozän (NA)
Palaeomerycidae: U-Miozän bis Pliozän (EU, AS, AF)
Protoceratidae: Lutet bis Pliozän (NA)
Raoellidae: Ypres bis Bartonian (AS)
Sanitheriidae: U-Miozän und M-Miozän (EU, AS; AF)
Xiphodontidae: Bartonian bis Rupelium (EU)

*Helohyidae: naA U-Eozän bis 28/26 MA; jüngster Fund in Nordamerika: *Archaenodon*, 39,5 MA; danach klafft eine Überlieferungslücke von 12 – 14 MA; vor 26 – 28 MA in Mexiko *Simojovelhyus* als letzter Vertreter der Helohyidae. Helohyidae waren zunächst im U- und M-Eozän klein und omnivor und sahen wie Traguliden aus. In dieser Familie entwickelten sich aber die ersten großen Artiodactyla. *Archaenodon* (43 – 39,5 MA) wurde 2 m lang, Gewicht 170 – 280 kg.

prim-prim eozä

Primaten: älteste völlig unstrittige Euprimaten im untersten Eozän (55 MA); aus dem U-Eozän sind bereits 68 Primatenarten bekannt, aus dem M-Eozän 103 Arten; schon vor 49 MA wurde 90 % der rezenten Diversität erreicht. Dies deutet auf eine längere Vorgeschichte der Primaten (s. O-Kreide, Paläozän). Der älteste Euprimat ist *Teilhardina asiatica* aus China (54,97 MA); dieser steht aber schon oberhalb der basalen euprimaten Dichotomie in die beiden großen Euprimatenlinien [Adapiformes + Lemuriformes] (=Strepsirhini) einerseits und [Omomyiden/Tarsier/Anthropoidea] (=Haplorhini) andererseits, so dass der letzte gemeinsame Vorfahre aller Euprimaten schon im Paläozän gelebt haben muss. Anthropoidea sind mit *Anthraxis* ebenfalls schon im frühen Eozän vor 54 – 55 MA nachweisbar (Indien; PNAS 105, 11093). 2013 wurde von dem ältesten Haplorhinen berichtet, *Archicebus achilles* aus dem untersten Eozän Chinas (zwischen 55,8 und 54,8 MA; Bumbanian Asian Land Mammal Age). Er steht unmittelbar nach der Dichotomie in Anthropoidea und Tarsiiformes und belegt damit, dass diese Dichotomie schon kurz zuvor stattgefunden haben muss (Nat. 498, 60).

Differentialdiagnose Halbaffen/Affen: Halbaffen rezent in Afrika, besonders Madagaskar, und Südostasien; dämmerungs- und nachtaktive baumbewohnende Greifkletterer, mit opponierbaren Daumen und Innenzehen, haftfähigen Fingerbeeren an Händen und Füßen, platten Nägeln, nur eine Putzkralle an der zweiten Zehe*. Gesichter fuchs- oder katzenartig (Koboldmakis, Galagos, Loris, Fingertiere, Lemuren).

Affen: schärferes Sehen, dreidimensionales Sehen, können Farben besser unterscheiden, geringerer Geruchssinn. Die Pflege der Jungen erfolgt meist länger als bei Halbaffen. Die Zunahme der Gehirngröße bei Primaten könnte eine Folge des dreidimensionalen Sehens sein.

Halbaffen sind sowohl die gesamten Strepsirrhini sowie die Tarsiiformes unter den Haplorhini.

*Die ältesten **Fingernägel** finden sich bei 55,8 MA alten *Teilhardina brandti* (Wyoming) (üblicherweise haben höher entwickelte Säuger Krallen zur Fellpflege und Beseitigung von Parasiten; Raubtieren dienen sie auch bei der Jagd). *Teilhardina* hatte vier Fingernägel und eine Putzkralle (heute besitzen noch Strepsirrhini und Koboldmakis eine Putzkralle). Fingernägel entstanden vermutlich, weil Krallen beim Klettern auf Bäumen eher hinderlich sind. Die Putzkralle wurde wohl entbehrlich, als Primaten in sozialen Gemeinschaften lebten und gegenseitig die Fellpflege vornehmen konnten (nach www.antropus.de).

„Halbaffen“:

Die **Plesiadapiformes** (U-/M-Pal. bis Eozän) als Vorfahren der Primaten iwS. bzw. heterogene (artifizelle) Einheit, die u.a. auch die Vorfahren der Primaten umfasst, sterben aus (z.B. Paromomyidae: ?Maastricht bis Priabonian; Plesiadapidae: Thanet bis Ypres). Neue Befunde (*Ignacius*, U-Eozän) deuten darauf, dass einige von ihnen ohnehin den Dermoptera (rez.: *Cynocephalus*) viel näher stehen als den Primaten (Dermoptera sind die Schwestergruppe der Primaten). Nach der kladistischen Analyse unter Einbezug des basalsten und ältesten Haplorhini (*Archicebus*) stehen die Plesiadapiformes in toto außerhalb der Primaten, da zwischen ihnen und den Primaten noch die Dermoptera positioniert sind (Nat. 498, 60).

Angaben über das Erstauftreten der „Halbaffen“ (alle nicht-anthropoiden Affen: Lemuren, Tarsier, Koboldmakiartigen) variieren zwischen M-Paläozän (bei Einbeziehung plesiadapiformer Taxa) und U-Eozän. Sicher sind **Tarsiiformes (Koboldmakiartige)** der Fam. Omomyidae aus dem U-Eozän (50,5 MA) Nordamerikas nachgewiesen (*Shoshonius*); rez. sind die Tarsiiformes auf einige südostasiatische Inseln beschränkt. Lemuriformes (Lemuren) sind erst ab U-Oligozän nachweisbar (in Pakistan; subfossil in Madagaskar, dazwischen keine weiteren fossilen Belege), Lorisiformes ab ob. M-Eozän/O-Eozän Afrikas. **Ältester Vertreter der Tarsiiformes und der Haplorhini** ist *Archicebus* aus dem untersten Eozän (55,8 bis 54,8 MA).

Die frühesten Primaten ieS. sind also aus dem alleruntersten Eozän Chinas (Bumbanian Asian Land Mammal Age) bekannt, und auch in Nordamerika treten sie kurz nach der Paläozän-Eozän-Grenze auf (s. Sci. 295, 2028). Daneben wird aber auch in neueren Arbeiten *Altiatlasius* aus dem ob. Paläozän Nordafrikas wieder als echter Primat, sogar als ältester Kronenprimat und fraglicher Stammanthropoide, angesprochen (s. Sci. 310, 310 [2005]).

Die **Archicebidae** stellen eine zur Zeit noch monotypische Familie (*Archicebus achilles*) aus dem untersten Eozän Chinas. *Archicebus*, der älteste Haplorhine, war ein sehr kleines Äffchen (Stammlänge 71 mm, Schwanz 130 mm, Schädel ca. 25 mm lang; Gewicht ca. 20 bis 30 g) mit

einem Merkmalsmosaik von Anthrooidea und Tarsiiformes, wobei die kladistische Analyse ihn aber als basalsten Vertreter der Tarsiiformes ausweist (s. Kladogramm unten):

- ältestes Primatenfossil mit qualitativ hochwertiger Erhaltung; fast komplett; teilweise artikuliert
- Form des Schädels ähnlich *Teilhardina asiatica* und *Tetonius*
- Bezahnung primitiv; ähnlich anderen basalen Primaten wie *Teilhardina*, *Donrussellia*, *Marcgodinotus*, *Asiadapis*
- Merkmalsmosaik typischer Haplorhinimerkmale, von denen einige, vor allem im Fußbereich, den Anthrooidea ähneln, während Schädel, Bezahnung und andere Merkmale des Skeletts ihn doch den Tarsiiformes zuordnen. Die Kombination anthrooidea- und tarsiiformes-typischer Merkmale in einem Taxon ist einmalig und unerwartet.

Kladogramm (Nat. 498, 60): (nach der bisher umfassendsten phylogenetischen Analyse für diese Taxa):

- Außengruppen
ab jetzt: PRIMATOMORPHA
- Scandentia
- Plesiadapiformes, Mixodectidae, Plagiomenidae (zusammen ein Monophylum)
- Dermoptera
ab jetzt: PRIMATEN
- Strepsirrhini: --- Stammgruppentaxa
--- Lemuriformes + Adapiformes
- ab jetzt: Haplorhini
- Tarsiiformes (basalstes Taxon: *Archicebus*)
- Anthrooidea

Archicebus bestätigt damit auch die Monophylie der Anthrooidea und ihre Schwestergruppenbeziehung zu den Tarsiiformes. Plesiadapiformes stehen außerhalb der Primaten (aber innerhalb der Primatomorpha).

Anthropoidenmerkmale: kurzes Fersenbein, kurze Zehen, Proportionen der Mittelfußknochen

Tarsiiformes-Merkmale: Schädel, Gebiss, Schulter- und Beckengürtel, Gliedmaßen

Bezahnung deutet auf Insektivorie; lange Hintergliedmaßen sprechen für springende Fortbewegung in den Bäumen; Augen für tagaktive Lebensweise, das Sehen hatte bereits eine wichtige Rolle bei Fortbewegung und Nahrungssuche übernommen.

Runder Gehirnschädel, kurze Schnauze, vertikal implantierte Oberkieferzähne, vier Prämolaren pro Kieferhälfte, lange Hintergliedmaßen, lange Füße, langer Schwanz.

Basale Formen aller wesentlichen Primatengruppen hatten wohl eine recht einheitliche Morphologie und Lebensweise – einschl. basaler Anthrooidea und auch der bisher unbekannte LUCA aller Primaten (Nat. 498, 60: Natwiss. Ru. 8/2013: 415).

Die **Omomyidae** (U-Eozän bis U-Miozän) stellen die größte Fam. der Koboldmakiartigen, z.B. *Necrolemur* (M- bis O-Eozän Westeuropas, 25 cm), große Augen und Ohren, nachtaktiv, ähnl. rez. Koboldmakis. Größenspektrum der Omomyidae: 0,1 – 2,5 kg; bereits räumliches Sehen entwickelt; Anpassungen an Klettern und das Ergreifen von Ästen mit Daumen und Großzehe.

Tarsiidae: Die ältesten **Tarsier** (ieS; = Koboldmakis) sind aus dem ob. M-Eozän (45 MA) Chinas (*Tarsius eocaenus*) bekannt; mit ihm beginnt die Fam. **Tarsiidae (Koboldmakis)**, die mit der Fam. Omomyidae zu der Infraordnung Tarsiiformes zusammengefaßt wird. *Tarsius* ist damit die älteste rezente Affengattung (nächster Vertreter: *T. thailandica*, U-Miozän; *T. eocaenus* war kleiner als die kleinste der rez. Tarsius-Arten, *T. pumilus*). Spezialanpassungen der Tarsier: Sprungbeine mit stark verlängerten Fußwurzelknochen, nachtaktiv mit riesigen Augen, große Ohrmuscheln, besondere Drehfähigkeit des Kopfes. Neue Funde von *Tarsius eocaenus* belegen, dass die Anatomie des Gesichts nahezu identisch mit derjenigen moderner Tarsier ist; er hatte schon stark vergrößerte Augen und die typische oronasale Morphologie der Haplorhini. Er unterscheidet sich gleichzeitig stark von frühen Anthropoiden wie *Bahinia*, *Phenacopithecus*, *Parapithecus*, was gegen eine direkte Schwestergruppenbeziehung zu den Anthropoiden spricht und die Tarsier näher mit den Omomyiden als den Anthropoiden verbindet (PNAS 103, 4381).

BENTON (2007) stellt *Shoshonius* (U-Eozän) bereits zu den Tarsiidae, lässt aber die Möglichkeit offen, dass es sich evtl. doch um einen Omomyiden handeln könnten (beide Familien teilen viele Merkmale).

STAMM-STREPSIRRHINI (Adapiformes):

Zu den **Adapidae** (Ypres bis O-Miozän/10 MA) gehört *Notharctus* (U- und M-Eozän, 40 cm), der wahrsch. letzte Primat Nordamerikas; lemurenähnlich. Die Adapidae sind nach modernen Kladistiken die Schwestergruppe der (Lemuren + Loris) und kamen in Nordamerika, Asien, Europa und Afrika vor. In Europa erscheinen Adapide erst im O-Eozän; der Nachweis des kleinen, anatomisch primitiven Adapiden *Adapoides* im ob. M-Eozän Chinas könnte andeuten, daß die Adapiden Europas aus Asien einwanderten. Adapiformes sind tendenziell größer als Omomyiden; Schnauze länger, Augen kleiner.

Allerdings glaubte man zunächst, dass *Darwinius masillae* aus der UF Cercamoniinae, Familie Notharctidae aus Messel, zu einer Neubewertung der Stellung der Adapiformes führen könnte (weitere Cercamoniinae: *Protoadapis* und *Cercamonius* aus Frankreich, *Europolemur* aus Deutschland, *Caenopithecus* aus der Schweiz, *Mahgarita* aus Texas, *Aframoni* aus Ägypten).

Es handelt sich um den vollständigsten Fund eines Primaten, der bisher überhaupt je irgendwo gemacht wurde (95 % komplett!). Große Augen (nachtaktiv), vergleichsweise großes Gehirn. Sehr langer Schwanz; lemurenähnlicher Habitus; Finger mit Fingernägeln (keine Krallen); Daumen und erste Zehe opponierbar. Das nicht ganz ausgewachsene Tier (Kopf-Rumpf-Länge ca. 24 cm, ausgewachsen ca. 28 cm; Gewicht 0,7 – 1,7 kg; Gesamtlänge mit Schwanz 58 cm) deutet angeblich (!) darauf, dass die Adapiformes zu den Haplorhini und nicht zu den Strepsirrhini gehören (z.B. keine Putzkrallen an der 2. Zehe wie bei Strepsirrhini, Frontzähne des Unterkiefers bilden keinen Zahnkamm). Halbaffen wie Lemuren weisen sowohl eine Putzkrallen wie einen Zahnkamm im Unterkiefer auf. Unspezialisiertes Gebiss. Skelettproportionen entsprechen einem unspezialisierten baumlebenden Affen ohne besondere Adaptationen ans Springen oder Klettern.

Bisher waren Adapoidea des Eozäns weitgehend nur von Zähnen bekannt. **Das vollständige Skelett von *Darwinius* verband nun überraschenderweise vermeintlich die Adapoidea (Adapiformes) mit den Haplorhini (statt Strepsirrhini).** Die bisher angenommene Assoziation der Adapoidea mit Strepsirrhini beruhe demnach auf der Retention primitiver Merkmale. Wenn die Adapoidea aber zu den Haplorhini gehören, würde verständlich, wieso sich die frühen Vertreter von Adapoidea und Tarsoidea so stark ähneln und gelegentlich auch verwechselt wurden (PLoS ONE 4(5): e5723. doi:10.1371/journal.pone.0005723).

Allerdings handelte es sich nur um eine vorläufige, provisorische Bewertung. Die Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen und noch nicht alle Merkmale ausgewertet (nur 30 von üblicherweise 200 – 400 Merkmalen, wobei besonders Merkmale selektiert wurden, die für die Zuordnung zu den Haplorhini sprechen). Außerdem erfolgte bisher kein Vergleich mit den frühen Anthropoidea Ostasiens wie *Eosimias* sowie den Anthropoidea von Fayum. Insofern ist die Frage nach der Position der Adapoidea immer noch offen (Sci. 324, 1124; Natwiss. R. 7/09, 370).

Die Untersuchung der Reihenfolge des Zahnwechsels von *Darwinius* spricht nämlich gegen eine Verbindung zwischen Anthropoidea und Adapoidea (M3 bricht bei Anthropoidea spät durch, bei *Darwinius* war seine Entwicklung dagegen schon weit fortgeschritten). Auch Größe und Gewicht von *Darwinius* (ca. 620 – 640 g) mussten nach unten korrigiert werden, das Sterbealter nach oben. *Darwinius* (und die Adapoiden) stehen demnach doch auf der Seite der Strepsirrhini (Royal Soc. Open Sci., DOI: 10.1098/rsos.150340).

Und genetische Untersuchungen sprechen weiterhin eindeutig zugunsten der Tarsier (!) als Schwestergruppe der Anthropoidea (sowohl DNA-Sequenzen wie SINEs, also kurze inserierte DNA-Segmente); die Lemuriformes stehen außerhalb der (Tarsier + Anthropoidea) (Sci. 325, 1074).

Und wenig später wurde ein Adapiformer (*Afradapis longicristatae*) aus dem unteren Priabonian (37 MA) der Fayum-Region Ägyptens publiziert, der mit *Darwinius* nahe verwandt ist und belegt, dass die Merkmale, die *Darwinius* scheinbar mit den Anthropoiden verbinden, auf Konvergenz beruhen. Beide Taxa liegen auf der Linie zu den Lemuren:

--- Tarsier + Anthropoidea
ab jetzt: ADAPIFORMES
--- *Darwinius* + *Afradapis*
--- Loris + Lemuren

Afradapis lebte von Früchten und Blättern und war mit ca. 3 kg der größte Primat der damaligen Zeit; typische Bezahnung eines Blattfressers.

Der Knöchelknochen (Talus) belegt die Zugehörigkeit zu den Adapiformes; bei *Darwinius* war der Knöchelknochen zwar als anthropoid interpretiert worden, dies kann jedoch an der schlechten Erhaltung des Knochens liegen (während von *Afradapis* inzwischen 40 Individuen bekannt sind). Beide Gattungen wurden derselben UF (Caenopithecinae) zugeordnet. Beide Taxa weisen konvergent eine Reihe von Zahn- und Unterkiefermerkmalen auf, die man ansonsten bei Anthropoiden findet, vor allem in den frühen catarrhinen Vorfahren der Alt- und Neuweltaffen. Die Analyse von 360 morphologischen Merkmalen von 117 lebenden und fossilen Primaten (darunter allen vermuteten Stamm-Anthropoiden) belegte eindeutig, dass die beiden Caenopithecinen die Schwestergruppe der Kronen-Strepsirrhini darstellen; die Caenopithecinen

selbst starben nachkommenlos aus. Die konvergente Entwicklung der anthropoidenartigen Gebissmerkmale der beiden Caenopithecinae (Fehlen des zweiten Unterkieferprämolaren; große, schneidende dritte Ober- und Unterkieferprämolaren, morphologische Details der Kauflächen der Molaren) ergibt sich auch daraus, dass sich diese Merkmale nicht bei den beiden unstrittig primitivsten Anthropoiden (*Biretia*, *Proteopithecus*) finden, also in beiden Gruppen unabhängig voneinander entstanden. Es ist schon länger bekannt, dass einige Adapiformes bestimmte Merkmale aufwiesen, die Anthropeida – später! – konvergent entwickelten (verschmolzene Unterkiefersymphysen, Oberkieferzähne mit Rinnen an der Vorderseite, vergrößerte, spatelförmige Schneidezähne; kurze, große Schnauzen).

Die Caenopithecinen selbst stehen in einem großen Clade adapiformer Primaten wie die Adapinae und „Cercamoniinae“ Europas, die Notharctinae in Nordamerika und die Sivaladapidae und Asiadapinae in Asien. Die Fehlbewertung von *Darwinius* beruht u.a. darauf, dass es sich um ein juveniles und verdrücktes Exemplar handelt, so dass viele Schlüsselmerkmale gar nicht untersucht werden können (z.B. *Astragalus*).

Die Radiation der Adapiformes führte zu einem breiten Spektrum morphologisch unterschiedlicher Taxa in Nordamerika, Europa, in geringerem Umfang aber auch in Asien und Afrika. Die Adapiformes waren offenbar die ersten Primaten, die in Afrika Nahrungsnischen nutzten, die eigentlich für Anthropoiden typisch sind. Die große Diversität der Primaten und ökologische Konkurrenz zwischen Adapiformes und Anthropoiden könnten daher eine wichtige Rolle in der weiteren Evolution der Stamm- und Kronen-Anthropoiden im afroarabischen Raum gespielt haben. An der Fundstelle (Birekt Qarun 2) fanden sich auch primitive Anthropoiden und Kronen-Strepsirrhini. Offenbar waren caenopithecine Adapiformes die ersten Primaten, die eine anthropoidenähnliche Nahrungsnische in Afrika realisierten.

- I--- *Tupaia* (nicht aufgelöst)
- I--- *Purgatorius* + (*Altanius* + [*Plesiadapis* + *Plesiolestes*])
 - (*Tarsius* + Omomyiformes) + (Stamm – und Kronenanthropoiden)
 - *Donrussellia provincialis*
 - *Donrussellia gallica*
 - *Panobius*
 - *Anchomomys*
 - *Djebelemur*
 - (*Karanisia* + Lemuriformes)
 - Loridae + Galagidae
 - *Asiadapis* + *Marcgodinotius*
 - *Hoanghoni* + (*Wailekia* + *Rencunius*)
 - *Europolemur* + *Godinatia*
 - *Mahgarita*
 - *Darwinius masillae*
 - *Aframoni*
 - *Afradapis* + *Caenopithecus*
 - *Microadapis* + (*Adapis* + *Leptadapis*)
 - *Pronycticebus*
 - *Cantius*
 - *Protoadapis* + *Barnesia*

(Nat. 461, 1040 + 1118 ; Natwiss. R. 1/10, 32).

Sivaladapidae: bilden mit den Adapidae und Notharctidae die Adapiformes. Die Familie blieb auf Asien beschränkt (China, Thailand, Indien, Pakistan, Myanmar, Vietnam) und lebte vom M-Eozän bis zum späten Miozän. Größter Vertreter: *Anthradaptis*, 5,3 kg, Vietnam, oberstes M-Eozän oder O-Eozän. Die Familie ist noch im Miozän Indiens nachweisbar. Primitive Merkmale von *Anthradaptis* wie vier Prämolaren, hochkronige Molaren u.a.) finden sich ebenfalls bei Asiadapidae des U-Eozäns und sprechen dafür, dass es sich bei den Sivaladapidae um eine basale Abzweigung innerhalb der Strepsirrhini handelt (Sci. Rep. 9: 19983).

Die „Halbaffen“ erreichten im Eozän das Maximum ihrer Diversität und gehen seither zurück. Im ob. M-Eozän Chinas (45 MA) lebten an *einem* Fundort gleichzeitig Vertreter aller damals relevanten Affengruppen: primitive Adapiden (*Adapoides*), Omomyiden (*Macrotarsius*), echte Tarsier (Fam. Tarsiidae: *Tarsius eoceanus*) und basale Anthropoiden (*Eosimias*).

STREPSIRRHINI: rez. Lemuriformes (Lemuren) und Lorisiformes (Loris, Galagos), fossil Adapidae (Adapiformes ; s.o.) :

Adapidae: s.o. (Adapiformes als Stamm-Strepsirrhini)

Lemuriformes: kammartige Anordnung der Frontzähne im Unterkiefer, Zähne schmal und nach vorn gerichtet; Putzkralle an der 2. Zehe. Lemuren rezent nur in Madagaskar, Loris in Afrika und Südasien.

Die Enzephalisation der Strepsirrhini ist stets geringer als bei den Haplorhini; Ausnahmen sind nur der ausgestorbene *Archaeolemur* sowie das Aye-Aye *Daubentonia* aus Madagaskar mit einem Hirnvolumen auf dem Niveau von Haplorhini gleicher Körpermasse (PNAS 105, 10699).

Die strepsirrhinen Primaten entstanden im frühen Paläogen im afro-arabischen Raum. Fossiler Nachweis der Lorisiformes ab dem späten Mitteleozän (Bartonian, 41,2 – 36,9 MA) aus dem Fayum-Gebiet Ägyptens, und zwar mit dem ältesten Galago (Fam. Galagidae) *Saharagalago misrensis* und dem ältesten vermutlichen Lori (?Lorisidae) *Karanisia clarki*. Auch *Wadilemur* aus dem obersten Eozän Ägyptens (Jebel Qatrani Formation) wird nach neuem Fundmaterial ebenfalls als Stamm-Galago interpretiert (PNAS 102, 11396).

Damit muss die basale Dichotomie zwischen den monophyletischen Lorisiformes (Galagos aus Afrika, Loris aus Afrika und Asien) sowie den monophyletischen Lemuriformes (nur Madagaskar) schon zu diesem Zeitpunkt erfolgt sein. (Zuvor waren Loris und Galagos erst seit dem U-Miozän – ca. 20 MA – Ostafrikas bekannt). Molekulare Daten hatten schon immer darauf gedeutet, dass die Divergenz zwischen Lemuriformes und Lorisiformes zwischen 50 und 62 MA erfolgt sein müsste (Divergenz zwischen Loris und Galagos vor 55 – 23 MA). Eine umfassende kladistische Analyse (38 Taxa, 2358 molekulare und morphologische Merkmale, 1 biogeograph. Merkmal) ergab ein Alter von 53,3 – 49,7 MA; 95%-Konfidenz: 57,3 – 46,9 MA für die Dichotomie zwischen Lemuriformes und Lorisiformes. Nach den Fossilbefunden muss die Trennung zwischen den beiden Familien Galagidae und Lorisidae schon bis zum Ende des M-Eozäns erfolgt sein. *Saharagalago* stellt mit einem Alter von ca. 37 MA den ältesten fossilen Nachweis von Kronen-Lorisiformes dar (PNAS 102, 11396). Kronenstrepsirrhini entstanden offenbar in Afro-Arabien; Madagaskar und Asien wurden jeweils in einem einzigen Schritt besiedelt, und zwar Madagaskar nach molekularen Daten zwischen der oberen Kreide und dem M-Eozän (auf dem Wasserweg), Asien zwischen dem U-Eozän und M-Oligozän (auf dem Landweg). Lorisidae und Galagidae sind Schwestergruppen, Lorisidae entstanden ebenfalls in Afrika. (PNAS 101, 10650).

Die Lemuren haben Madagaskar nach molekularen Daten offenbar in einer einzigen Invasion (über den Mosambik-Kanal) besiedelt; von den rezenten Lemuren zweigt das Aye-Aye (*Daubentonia*) basal ab; diese Dichotomie muss zeitlich weit zurückliegen, nach molekularen Daten kurz nach dem Erscheinen der Kronengruppen-Strepsirhini und zeitlich vor der Abzweigung der Galagos von anderen Lorisiformes. Nachdem nun klargestellt ist, dass die Galagidae schon im ob. M-Eozän/O-Eozän existierten, müssten die Lemuren Madagaskar spätestens im ob. M-Eozän/O-Eozän erreicht haben, und seit dieser Zeit müsste sich das Aye-Aye auf einer eigenen Linie getrennt von den übrigen Lemuren entwickeln (Nat. 422, 421). Lemuriformes waren primär tagaktiv; der Indriide *Avahi* kehrte dann sekundär zur Nachtaktivität zurück (PNAS 101, 10650).

Nach anderen molekularkladistischen Daten sollen Lemuriformes schon vor 62 – 66 MA Madagaskar erreicht haben; alle madagassischen Lemuriformes gehen auf einen Vorfahren zurück, der Madagaskar auf dem Seeweg erreichte (Madagaskar ist seit 165 MA von Afrika und seit 88 MA von Indien isoliert) (s. Paläozän; naA. erfolgte die Trennung zwischen Madagaskar und Indien aber später, s. unter Ratites). Heute leben über 50 Arten von Lemuren auf Madagaskar; mindestens 15 weitere Arten (darunter mehrere große Taxa) sind in den letzten 2000 Jahren ausgestorben. DNS-Studien an subfossilen Lemuren bestätigten die Monophylie der Lemuren Madagaskars (PNAS 102, 5090).

Kladogramm (2359 Merkmale, molekular, anatomisch, biogeographisch): (* = rez.)

```

--- ? Purgatorius
--- Tupaia* (Scandentia)*
--- ? Purgatorius
    ab jetzt: KRONENGRUPPENPRIMATEN
        --- Anthropoidea:    --- Bahinia (ob. M-Eozän Chinas; ad Eosimiidae)
                               --- Abuqatrania + Apidium + Parapithecus
                               --- Proteopithecus
                               --- Aotus* + Saimiri* (Neuweltaffen)*
                               --- Aegyptopithecus + Catopithecus
        --- Tarsiiformes : Omomys + Shoshonius + (Necrolemur + Tarsius*)
            ab jetzt: STAMM-STREPSIRRHINI
                --- (Cantius + Donrussellia) + (Adapis + Pronycticebus)
                --- Anchomomys + Djebelemur
                --- Plesiopithecus
                    ab jetzt : KRONEN-STREPSIRRHINI
                        --- Daubentonia* + alle anderen Lemuren* (=LEMURIFORMES)
                            ab jetzt: KRONEN-LORISIFORMES
                                --- Kronen-Lorisidae: a) --- Perodicticus*
                                                                    --- Arctocebus* + Karanisia (ob. M-Eozän)
                                                                    --- Nycticeboides + (Nycticebus* + Loris*)
                                b) --- Komba + Saharagalago (ob. M-Eozän)
                                    ab jetzt: KRONEN-GALAGIDAE
                                        --- Otolemur*
                                        --- Galago* + Galagoides*

```

(nach: Nat. 422, 423).

Kladogramm unter Einbeziehung von *Teilhardina asiatica* (Nat. 427, 67): (* = rez.)

Außengruppe: *Purgatorius* und Scandentia*(nicht aufgelöst)

--- *Altanius* U-Eozän + [*Plesiolestes* + (*Chronolestes* + *Plesiadapis*/*Pronothodectes*)

AB JETZT : EUPRIMATEN

--- Adapiformes + Lemuriformes*

inneres Kladogramm der Adapiformes + Lemuriformes:

--- *Donrusselia* (unterstes Eozän)

--- Lemuriformes*

AB JETZT: ADAPIFORMES

--- *Notharctus*

--- *Rooneyia*

--- *Pronycticebus* + *Mahgarita* (nicht aufgelöst)

--- *Adapis* + *Leptadapis*

AB JETZT: „OMOMYIDEN“

--- *Teilhardina asiatica* (54,97 MA) + *T. belgica*

--- Omomyidae

inneres Kladogramm der Omomyidae:

basale Dichotomie in:

a) *Macrotarsius*, *Hemiacodon*, *Steinius*, *Omomys*, *Dyseolemur*,
Washakius, *Shoshonius*, *Loveina*

b) *Teilhardina americana* + (*Anemorhysis*, *Tetonoides*, *Arapahovius*,
Tetonius, *Anaptomorphus*, *Strigorhysis*, *Aycrossia*, *Uintanius*,
Absorokius, *Pseudoloris*, *Trogolemur*, *Nannpoitex*, *Necrolemur*,
Microchoerus)

--- *Tarsius sp.**

AB JETZT : ANTHROPOIDEA*

--- *Eosimias* (ob. M-Eozän Chinas)

--- *Proteopithecus silvae*

--- *Catopithecus* (ob. O-Eozän Ägyptens) (ad Oligopithecinae)

DICHOTOMIE NEUWELT-/ALTWELTAFFEN

--- *Dolichocercus* + [*Callicebus* * + (*Samiri** + *Aotus**)]

AB JETZT: ALTWELTAFFEN

--- *Aegyptopithecus* (oberstes Eozän, naA unterstes Oligozän)

--- *Parapithecus*

--- *Apidium*

Kladogramm der rezenten Halbaffen (DAWKINS S. 137):

--- Haplorhini

ab jetzt: STREPSIRHINI

--- Loridae (incl. Loris, Buschbabies, Pottos)

--- Daubentonidae (Aye-aye)

--- Lemuridae (echte Lemuren)

--- Indriidae (springende Lemuren)

--- Megaladapidae + Cheirogaleidae

HAPLORHINI: rez. Tarsier, Anthropeidea, fossil Omomyiden

Ältester Vertreter: *Archicebus*, unterstes Eozän Chinas (55,8 bis 54,8 MA)

TARSIIFORMES:

Archicebidae: monotypisch, s.o., basalste Familie der Tarsiiformes

Omomyiden: Anfang 2004 wurde mit *Teilhardina asiatica* aus dem untersten Eozän Chinas (54,97 MA; Hunan-Provinz) der älteste Euprimat beschrieben, eng verwandt mit dem nur rudimentär bekannten *Teilhardina belgica* aus Belgien. Es handelt sich um einen teilweise erhaltenen Schädel mit nahezu vollständiger Dentition beider Kiefer.

Kladistisch steht *Teilhardina* an der Basis der Omomyiden-Anthropoidea-Linie (noch vor der Abzweigung der Anthropoidea von den Omomyiden), aber nach dem Abzweig der Linie zu den Adapiformes + Lemuriformes. Er bestätigt damit die tiefe Dichotomie der Euprimaten in die Adapiformes + Lemuriformes einerseits und die Omomyiden + Tarsier + Anthropoidea andererseits (Nat. 427, 22 + 65). Die Gattung wird in die Familie Omomyidae gestellt, nahe der Stammform der Euprimaten.

(Weitere frühe Euprimaten aus dem untersten Eozän: *Cantius*, *Donrusselia*).

Die Euprimaten (alle Primaten nach Ausschluss der „Plesiadapiformes“) erschienen zu Beginn des Eozän nahezu gleichzeitig in Nordamerika, Europa und Asien (China). Da *Teilhardina asiatica* und *T. belgica* sehr nahe miteinander verwandt sind, folgt daraus, dass das Meer, das Europa von Asien damals noch trennte, keine völlige Ausbreitungsbarriere darstellte und ein Faunenaustausch von Asien nach Europa durchaus möglich war.

Aufgrund des Verlaufs der Isotopenanomalie an der PEG mit ihrem 100000 J anhaltenden Wärmemaximum lässt sich die Diversifizierung und Ausbreitung von *Teilhardina* zeitlich sehr genau auflösen: die Gattung breitete sich in einem Zeitraum von nur ca. 25000 J von Asien über Europa nach Nordamerika aus; *T. asiatica* ist die älteste Art, *T. belgica* ist etwas jünger, kurz danach folgen die beiden nordamerikanischen Arten *T. brandti* und *T. americana*. Da *Teilhardina* die älteste sichere Taxon der Euprimaten darstellt, bedeutet dies, dass die Euprimaten vor ca. 55,5 MA nahezu simultan auf allen drei Kontinenten erschienen. Auch morphologische Aspekte weisen darauf, dass *T. asiatica* basal steht (PNAS 103, 11223). Allerdings wurde inzwischen mit *T. magnoliana* aus dem Süden der USA die bisher kladistisch basalste Art der Gattung außerhalb Asiens beschrieben; sie lebte nahe der Basis des PETM (paläozän-eozänes Wärmemaximum) und ist älter als alle anderen nordamerikanischen und europäischen Primaten (PNAS 105, 3815).

Im Jahr 2007 wurde mit *Melaneremia* ein neuer Omomyiden-Genus beschrieben (U-Eozän von London); primitivster Vertreter der europäischen Unterfamilie *Microchoerinae*; weiter abgeleitet als *Teilhardina belgica* (frühestes Eozän). Kladogramm:

- *Teilhardina belgica*, *T. asiatica* als Stamm-Omomyiden
- Microchoerinae
- Omomyinae + Anaptomorphinae

Mit dem “Mammalian Dispersal Event“ (MDE) zu Beginn des Eozäns verbreiteten sich Primaten, Paarhufer und Unpaarhufer in der Nordhemisphäre. Ähnliche *Teilhardina*-Arten lebten zu dieser Zeit gleichzeitig in Europa, Asien und Nordamerika; *Melaneremia* lebte etwa 1 MA später. Landbrücken über Grönland verbanden zu Beginn des Eozäns zur Zeit des MDE Nordamerika mit Europa; etwa 2 MA nach Beginn des Eozäns wurde diese Verbindung durch vulkanische Aktivitäten gestört; bis zu diesem Zeitpunkt bestand dagegen ein kontinuierlicher Waldgürtel zwischen Europa und Nordamerika, der Waldbewohnern eine Wanderung zwischen den beiden Kontinenten erlaubte (Palaeont. 50, 739).

Typische Euprimatenmerkmale von *T. asiatica*: Knochenring um die Augenhöhle; Vorwärtsrotation der Orbita; relativ großer Hirnschädel. Hirnschädel groß und rund (im Gegensatz zu dem

kleinen und flachen Hirnschädel der Plesiadapiformes). Orbitagröße (relativ zur Schädelgröße) viel größer als bei Plesiadapiformes, aber nur moderat größer im Vergleich zu den Euprimaten insgesamt und kleiner als sonst bei Omomyiden. Konvergenzwinkel (51 Grad) liegt innerhalb der Spannweite bei basalen Euprimaten sowie rezenten Halbaffen.

Die Gesamtlänge des Hirnschädels betrug nur 25 mm, das Gesamtkörpergewicht (hochgerechnet vom 1. Molar) 28 g, das ist weniger als der kleinste rezente Primat. Noch 4 Prämolaren in jedem Quadranten, der erste Prämolare noch nicht reduziert (wie in anderen *Teilhardina*-Arten). Nach dentalen Merkmalen eindeutig insektivor. Da die Augen noch recht klein sind, nimmt man einerseits an, dass *Teilhardina* tagaktiv war und dies der primitive Zustand der Euprimaten ist. Andererseits kann die Kleinäugigkeit auch ein primitives Merkmal als solches sein, da die Euprimaten ja von kleinäugigen Vorfahren abstammen und es auch unter nächtlicher Lebensweise einige Zeit dauern würde, bis sich große Augen entwickeln. Anders als bei den rezenten Primaten, bei denen eine strenge Korrelation zwischen Augengröße und Tag-/Nachtaktivität besteht, kann man eine solche Korrelation bei frühesten Primaten nicht so zwangsläufig unterstellen. Schließlich war bei frühen Primaten auch das relative Gehirnvolumen nur halb so groß wie bei modernen Formen, so dass auch die Verarbeitung visueller Eindrücke im Gehirn noch nicht so weit entwickelt war. Auch einem nachtaktiven Tier hätten unter diesen Umständen große Augen nicht so viel genutzt wie bei modernen Primaten mit größeren Gehirnen. Die Frage der Nacht- oder Tagaktivität von *Teilhardina* muss daher offen bleiben. Auffällig ist dagegen ein relativ großes infraorbitales Foramen, während alle späteren Affen, auch schon die Eozänen, egal ob tag- oder nachtaktiv, nur ein kleines infraorbitales Foramen haben. Dies deutet auf das Vorhandensein taktile Spürhaare (Vibrissae) zur nicht-visuellen Orientierung (bei Säugern ist dieses Foramen groß bei primitiven nachtaktiven Arten, reduziert bei tagaktiven Formen). Die relativ größeren Augen im Vergleich zu den Plesiadapiformes belegen aber, dass *Teilhardina* stärker als die Plesiadapiformes auf die visuelle Beutefindung angewiesen war (trotz gut entwickelter Spürhaare).

Diese Befunde sprechen für eine aktuelle Hypothese, dass die Euprimaten von *Carpolestes*-artigen Fruchtfressern des obersten Paläozäns (Carpolestidae: Thanet Nordamerikas) abstammen. Der letzte gemeinsame Vorfahr der Stammprimaten war aber wohl ein kleiner, tagaktiver (?), visuell orientierter insektivorer Beutegreifer. Somit besetzten die Stammeuprimaten ganz andere ökologische Nischen als die stärker fruchtfressenden und weniger visuell orientierten Carpolestiden, was dagegen spricht, dass die Euprimaten die Carpolestiden im Eozän ökologisch ersetzten und verdrängten (Nat. 427, 22+ 65).

Auch genetische Untersuchungen an Opsingenen sprechen dafür, dass die frühen Primaten tag- oder dämmerungsaktiv waren; Nachtaktivität entwickelte sich dann mehrfach unabhängig in den Halbaffen, zuerst in den Lorisiformes, erst viel später in anderen Linien (PNAS 102, 14712).

Concestor 7 (nach DAWKINS): ob. Paläozän/unt. Eozän:

Der letzte gemeinsame Vorfahr der Menschen bzw. der Anthrozoidea einerseits und der Tarsier andererseits und damit der letzte gemeinsame Vorfahr der rezenten Haplorhini (H. = Anthrozoidea + Tarsier) lebte vor ca. 58 MA bzw. ca. 6 Mio. Generationen. Rezent leben noch fünf Arten von Tarsiern. Die riesigen Augen der Tarsier beruhen darauf, dass diese nachtaktiven Tiere im Gegensatz zu anderen nachtaktiven Säugern kein Tapetum lucidum besitzen (Reflektorschicht hinter der Retina, die Photonen zurückwirft), was darauf zurückgeführt wird, dass ihre Vorfahren

tagaktiv waren und in dieser Zeit das Tapetum lucidum verloren; viele Säugergruppen waren während der Herrschaft der Dinosaurier nachtaktiv, gingen aber nach der KTG dann wieder zu tagaktiver Lebensweise über; so wohl auch die Vorfahren der Tarsier. Erst die Tarsier kehrten dann wieder zu nachtaktiver Lebensweise zurück, hatten aber die Fähigkeit, ein Tapetum lucidum zu bilden, verloren, und kompensierten dies (wie übrigens auch die Nachtaffen unter den Neuweltaffen, die einzigen nachtaktiven rezenten Anthropoidea) durch sehr große Augen.

Concestor 7 war wahrscheinlich tagaktiv, ansonsten aber wohl recht tarsierähnlicher und entsprach damit wohl den Omomyidae; vielleicht ein tagaktiver Omomyide, der in Bäumen lebte. Von seinen Nachkommen blieb eine Linie tagaktiv und wurde zu den Anthropoidea, die andere wurde nachtaktiv und entwickelte sich zu den Tarsiern.

Unklar ist, wo der letzte gemeinsame Vorfahr von Tarsiern und Anthropoidea lebte; möglicherweise in Eurasien oder Nordamerika (in Nordamerika finden sich viele frühe Fossilien von Omomyiden); beide Regionen waren über Grönland fest verbunden.

ANTHROPOIDEA:

Anthropoidea ab U-Eozän, ältester: *Anthrasimias*, U-Eozän Indiens, 54 bis 55 MA (Details s. unten unter „frühe Anthropoiden“).

Zunächst über lange Zeit nur Stammgruppen-Anthropoiden, zuerst in Asien, dann auch in Afrika. Die Kronengruppe der Anthropoiden beginnt mit der Aufspaltung in **Altweltaffen** (Catarrhini; Schmalnasen; z.B. *Oligopithecus*, *Parapithecus*) und **Neuweltaffen**. Ältester bisher bekannter Catarrhini ist wahrscheinlich *Talahpithecus* (ob. Bartonian Libyens, 39 – 38 MA, naA aber nur 36 – 35 MA). Neuweltaffen ab ca. 36 MA, allerdings bei Datierungsspanne zwischen 41 und 29 MA (*Perupithecus*).

Die Aufspaltung der Catarrhini in Hominoidea (ältester: *Rukwapithecus*, 25,2 MA, Tansania) und Cercopithecoidea (ältester: *Nsungwepithecus*, ebenfalls 25,2 MA, Tansania) muss sich vor ca. 29 – 26 MA im Oligozän vollzogen haben.

Hinweis: die jüngeren Funde aus der Fayum-Oase Ägyptens (*Aegyptopithecus-Propithecus*-Gruppe, Fam. Oligopithecidae, Parapithecidae und Propithecidae) sind (entgegen anderen Angaben) doch dem unteren Oligozän zuzuordnen*.

Anthropoidea sind – im Gegensatz zu Strepsirrhini und Scandentia – durch eine voll fusionierte Unterkiefersymphyse (statt unfusioniert mit Knorpel und Ligamenten) gekennzeichnet. Dies dient der Stabilisierung gegen quer verlaufende („Querlenker“-)Biegebewegungen. Es benötigt viel höherer Krafteinwirkungen, bis die anthropoide Symphyse versagt, im Vergleich zur unfusionierten Symphyse der Strepsirrhini und Scandentia (einige Strepsirrhini-Linien entwickelten eine partiell fusionierte Symphyse). Bei Taxa mit unfusionierter Symphyse bricht diese bei übermäßiger Krafteinwirkung immer in der Mittellinie. Bei Anthropoidea erfolgen Frakturen außerhalb der Symphyse. Auch verschiedene andere Linien der Säugetiere entwickelten eine fusionierte Symphyse, und es gibt keinen einzigen Fall, wo sich eine solche Fusion wieder rückentwickelte (Sci. Rep. 10: 5950).

Neuweltaffen:

Ältester Nachweis sind drei Backenzähne von *Perupithecus*, gefolgt von *Branisella* (26,4 MA). *Perupithecus* wird meist mit 36 MA angegeben, die Schichten lassen sich aber nicht radiometrisch datieren. Die Stratigraphie nach Nagerfunden weist auf ein Alter irgendwo zwischen 41 und 29 MA hin. Das Alter passt zu molekularen Phylogenien, die auf eine Basis der Platyrrhini vor 40 bis 44 MA deuten, und zu 37 MA alten Catarrhini in Afrika. Die afrikanische Abstammung der Platyrrhini ist mit diesem Fund gesichert, die Zähne erinnern an eozäne Anthropoiden aus Afrika. *Perupithecus* war sehr klein und offenbar Insektenfresser, der – wie die gleich alten afrikanischen Anthropoiden – in Wäldern lebte. Die oberen Molaren ähneln in gewissem Umfang modernen Callitrichinen (z.B. Tamarinen, Seidenäffchen), aber mit primitiven Merkmalen wie bei afrikanischen Anthropeida des Paläogens, besonders *Talahpithicus* (ob. M-Eozän; 39 – 38 MA, oder O-Eozän, 36 – 35 MA), möglicherweise das Schwestertaxon.

An derselben Fundstelle (Santa Rosa Fauna) wurden noch Zähne von zwei weiteren Primatentaxa gefunden, die aber nicht benannt wurden, aber auf eine gewisse Diversität deuten. Es wird auch an die Möglichkeit gedacht, dass Primaten mehrfach von Afrika aus Südamerika erreichten. Die Nagetiere der Santa Rosa Fauna waren im Vergleich zu ihren afrikanischen Verwandten aber schon stärker abgeleitet und dürften daher nicht gleichzeitig mit den Primaten, sondern schon früher in Südamerika eingetroffen sein. Postkraniale Primatenfossilien sind aus der Santa Rosa Fauna nicht bekannt; die Einordnung der Taxa beruht also allein auf den Zähnen.

Der nächstjüngere Primat, der ca. 10 MA jüngere *Branisella*, war dann schon größer und ernährte sich stärker herbivor (Früchte) (Sci. 347: 1068; Nat. 520: 538; Natwiss. Ru. 7/2015: 359).

Die Karibik wurde wiederholt seit 18,5 – 17,5 MA von Neuweltaffen besiedelt (die letzten vier endemischen Arten starben im Holozän aus, der Jamaika-Affe *Xenothrix* möglicherweise erst im 18. Jhd.).

Altweltaffen:

Bei den Altweltaffen soll der Oligopithecine *Cathopithecus* den Proploipithecinen des frühen Oligozäns stärker ähneln als allen anderen Anthropoiden, *Proteopithecus silvae* von derselben Fundstelle zeigt Ähnlichkeiten mit den Parapitheciden. Oligopithecinen stellen wohl die Schwestergruppe der (Proploipithecinen + Kronen-Catarrhini) und sind nicht so eng mit *Proteopithecus* verwandt wie bisher angenommen (PNAS 97, 10062).

* Aktuelle Datierung von Fayum (Jebel Qatrani Formation) (PNAS 103, 5000): nur die untersten 48 m (von 340 m) gehören wahrscheinlich ins oberste Eozän; die jüngsten Anthropoiden von Fayum (wie *Aegyptopithecus zeuxis*, *Apidium phiomense*) sind 30,2 – 29,5 MA alt (d.h. 3-4 MA jünger als bisher angenommen). Die Oligopitheciden überlebten die Eozän-Oligozän-Grenze um mindestens 2,5 MA. Proploipithecide Anthropoide erschienen im Fayum-Gebiet vor 31,5 MA, d.h. im untersten Oligozän. Die jüngsten Säugerfunde (außer Primaten) sind ca. 29 MA alt und damit nur ca. 1 MA (und nicht, wie bisher angenommen, 4-5 MA) älter als die 28 bis 27 MA alten Säuger von Chilga/Äthiopien. Damit reduziert sich die Lücke in der Überlieferung afro-arabischer Säuger auf den Zeitraum zwischen 27 bis 23 MA, aus dem nur wenige Funde bekannt sind.

Der kurzschnauzige Propliopithece *Aegyptopithecus* kletterte den Gliedmaßenknochen zufolge wohl auf Bäumen und balancierte auf starken Ästen. Ein besonders gut erhaltenes Cranium eines subadulten Weibchens (*A. zeuxis*) von Fayum wurde mit 29 – 30 MA (und damit eindeutig unteres Oligozän) angegeben (PNAS 104, 8731). Extremer Geschlechtsdimorphismus. Nach CT-Untersuchungen waren die Frontallappen noch kaum expandiert (allerdings zeigte eine aktuelle Studie, dass die Vergrößerung der Frontallappen beim Menschen bisher überschätzt worden ist; zwar vergrößerten sie sich tatsächlich stark, aber nicht überproportional im Vergleich zum übrigen Gehirn, sondern im Einklang mit anderen Gehirnabschnitten und der Gesamtgröße des Gehirns, und die Neuronendichte in den Frontallappen nahm sogar ab. Es gibt daher keinen Anlass anzunehmen, dass die neurale Basis für das Bewusstsein des modernen Menschen nur in den Frontallappen liegt; PNAS 101: 9001).

Der Enzephalisationskoeffizient war niedriger als bei den rezent noch lebenden Anthroidea. *Aegyptopithecus* wird als Stamm-Catarrhini aufgefasst; innerhalb der Anthroidea nahm die Enzephalisation sowohl in der catarrhinen wie in der platyrrhinen Linie zu; der letzte gemeinsame Vorfahr der Kronenanthroidea (d.h. Catarrhini und Platyrrhini) dürfte daher eine Enzephalisation auf dem Niveau der Strepsirrhini (oder darunter) aufgewiesen haben.

Als ältester unbestrittener höherer Primat galt bis in die 90er Jahre *Catopithecus* (Fayum), ein oligopitheciner Propliopithece. Große obere Eckzähne, zwei Prämolaren; stark sexualdimorph: Männchen doppelt so groß wie Weibchen, noch größere Eckzähne als Weibchen.

Im O-Eozän oder U-Oligozän erreichten dann anthropoide Affen (die zuvor aus Amerika nicht bekannt sind) Südamerika (Breitnasenaffen, Platyrrhina), wahrsch. über den Atlantik mittels Treibholz, schwimmender Vegetationsinseln o.Ä.; Erstnachweis vor ca. 36 (Spanne: 41 – 29) MA (*Perupithecus*).

Frühe Anthroidea:

1992 wurden neue Funde berichtet, von denen zumindest der auf 46 bis 50 MA datierte *Algeripithecus minutus* den Anthropoiden nahe stehen sollte; seine Zähne sind jenen von *Aegyptopithecus* sehr ähnlich. *Algeripithecus* sowie *Tabelia* (beide Algerien) ähneln sehr den frühen Anthropoiden von Fayum, obgleich sie deutlich älter sind. *Algeripithecus* und *Tabelia* könnten evtl. primitive Anthroidea sein, *Djebelemur* soll aber den **Cercamoniinen** unter den Adapidae nahe stehen (die früher auch als Vorfahren der Anthropoiden diskutiert wurden). *Algeripithecus*, aber auch *Hoanthonius* sind schwer zu klassifizieren; *Algeripithecus* könnte in der Nähe der Parapitheciden stehen, *Hoanthonius* (wie *Rencunius* und *Wailekia*) ein cercamoniiner Adapide sein. *Djebelemur* und *Hoanthonius* haben daher nichts mit der Linie zu den Anthroidea zu tun, *Algeripithecus* dagegen möglicherweise schon. Neuerdings wird *Djebelemur* (Tunesien) ebenso wie die eozänen Taxa „*Anchomomys*“ und *Plesiopithecus* in enger Beziehung zu den Kronenstrepsirrhini gesehen, die mit dem Stammgalagiden *Saharagalago* erstmals im oberen Eozän nachweisbar werden (PNAS 102, 11396). Und auch *Algeripithecus* wurde als Strepsirrhiner reklassifiziert und scheidet damit definitiv als Anthropoide aus (Nat. 467, 1095).

Als basaler Anthropoide auf jeden Fall akzeptiert ist *Eosimias* (ob. M-Eozän Chinas, mausgroß, mit 90 - 180 g so klein wie der kleinste rez. Anthroide *Cebuella pygmaea*); seine Anatomie ist aber nicht mit einer Abstammung der Anthropoiden von cercamoniinen Adapiden vereinbar und zeigt eher Anklänge an Tarsiiformes, z.B. Afrotarsier. Ein enger Verwandter von *Eosimias* (und kompletter erhalten) ist *Bahinia pondaungensis* (ca. 400 g, etwas schwerer als *Eosimias*) aus dem

ob. M-Eozän Chinas (Fam. Eosimiidae). Die Funde bestätigen die Eosimiidae als Schwestergruppe der Amphipithecidae und aller anderer Anthropoiden, also die basale Position der Eosimiidae innerhalb der Anthropoiden. Da die Eosimiidae nur von drei Lokalitäten SE-Asiens bekannt sind, sprechen die Funde für eine Entstehung der Anthropoiden in Asien. Darüberhinaus weist auch *Bahinia* Merkmale auf, die für eine enge Verwandtschaft der Eosimiiden mit den Tarsiern sprechen. Neben anthropoiden Merkmalen weist *Bahinia* auch noch primitive dentale Merkmale auf, die an *Altiatlasius* (O-Paläozän) und untereozäne Primaten (*Altanius*, *Teilhardina*) anklingen und *Bahinia* als ein „lebendes Fossil des M-Eozäns“ erscheinen lassen. Dies deutet aber gleichzeitig auf ein sehr hohes Alter für die Differenzierung der anthropoiden Linie.

Im Jahre 2000 wurden postkraniale Fossilien von *Eosimias* (Fußknochen) beschrieben, die den Anthropoidenstatus von *Eosimias* erneut bestätigten. Es besteht ein Mosaik aus primitiven (halbaffenartigen) und abgeleiteten Merkmalen im postkranialen Skelett, die die Zugehörigkeit zu der haplorhinen Linie sowie die Verwandtschaft der Anthropoiden mit den Omomyidae/Tarsiern belegen. Die Annahme, die Anthropoiden würden auf die Adapidae zurückgehen, kann damit endgültig widerlegt werden. Offen ist aber noch die Entscheidung zwischen drei Hypothesen über die Abstammung der Anthropoiden,

- a) von eozänen Omomyiden
- b) Schwestergruppenbeziehung mit den Tarsiern (unter Ausschluss der Omomyidae)
- c) Schwestergruppenbeziehung mit [Tarsiern + Omomyiden] (präferiert)(Nat. 404, 276).

[nach dem Fund von *Anthrasimias* ergab die kladistische Analyse folgenden Zusammenhang:

- Omomyoidea
- Tarsier
- Anthropoidea s. PNAS 105, 11093].

In Afrika sind Anthropoide zwar auch ab dem ob. M-Eozän (Bartonian) nachweisbar; da die primitivsten Formen (Eosimiiden) aber nur aus Asien bekannt sind, geht man von einem asiatischen Ursprung der Anthropoiden aus. Asien war im M- und O-Eozän ein wichtiges Radiationszentrum anthropoider und non-anthropoider Affen (Adapidae, Omomyidae), gefolgt von einer obereozänen Radiation anthropoider Affen in Afrika (Sc. 286, 528).

Im Jahr 2008 wurde dann der bislang **älteste Anthropoide** beschrieben: *Anthrasimias* aus dem U-Eozän Indiens, ca. 54 bis 55 MA alt und damit 9 – 10 MA älter als die bisher ältesten unstrittigen Anthropoidea (*Eosimias*), ebenfalls zur Familie Eosimiidae gehörig. Die kladistische Analyse bestätigte die Position der Eosimiidae innerhalb der Anthropoidea; Kronen-Haplorhini (Tarsier + Anthropoidea) stellen die Schwestergruppe der Omomyoidea, sind aber nicht innerhalb der Omomyoidea positioniert. Das gemeinsame Vorkommen von Anthropoidea, Omomyoidea und Adapoidea im U-Eozän Indiens deutet darauf, dass Indien – damals eine Halbinsel – ein wichtiges Zentrum für die Diversifikation der Euprimaten im U-Eozän darstellte. Die frühen Anthropoidea waren sehr klein (nur ca. 75 Gramm) und ernährten sich von einer Mischkost aus Früchten und Insekten. Deutliche Unterschiede bestehen dagegen zu den Anthropoiden des späten Eozäns und frühen Oligozäns in Afrika (PNAS 105, 11093).

Auch weitere Funde deuten an, daß in SE-Asien ein Radiationszentrum für frühe Anthropoide lag (Nat. 385, 429, 1997): *Pondaungia cotteri* und *Amphipithecus mogaungensis* (ob. M-Eozän Burmas, beide Fam. Amphipithecidae) und *Siamopithecus eoacenus* (O-Eozän Thailands, mit 6,5

- 7 kg der Größe von *Pondaungia* und *Aegyptopithecus* entsprechend, fraglich zur Fam. Propliopithecidae zu stellen) neben *Eosimias* (China). *Siamopithecus*, *Pondaungia* und *Amphipithecus* könnten auf einen gemeinsamen Vorfahren in SE-Asien zurückgehen, möglicherweise *Eosimias* oder einen Migranten aus Afrika (allerdings gibt es auch Meinungen, die drei asiatischen Taxa *Pondaungia*, *Siamopithecus*, *Amphipithecus* würden zu den Adapiformes gehören, also an die Basis der Primatenradiation; weniger strittig ist die Position von *Eosimias* als Anthropoide, seit ein anthropoidentypischer Fußgelenkknochen gefunden wurde; s. BENTON S. 392; s. auch PNAS 105, 11093). Ein später gefundener Unterkiefer von *Pondaungia* deutet ebenfalls auf die Zugehörigkeit zu den Anthropoiden, wobei *Amphipithecus* nahe mit *Pondaungia* verwandt ist und *Siamopithecus* die Schwestergruppe von (*Pondaungia* + *Amphipithecus*) darstellt (PNAS 97, 4102). Amphipitheciden und Eosimiiden überlebten zumindest regional (in Küstenregionen Pakistans) bis ins Oligozän hinein und überstanden damit die Klimaänderungen an der Eozän-Oligozän-Grenze (PNAS 192, 8436).

Die kladistischen Unterschiede zwischen den drei erstgenannten und *Eosimias* sind allerdings sehr groß; im Kladogramm stehen die Oligopithecus-Gruppe (*Oligopithecus*, *Proteopithecus*, *?Wailekia*) und die *Aegyptopithecus/Moeripithecus*-Gruppe zwischen *Eosimias* einerseits und *Siamopithecus/Pondaungia* andererseits. Daher könnten *Siamopithecus* usw. auch von einem separaten Einwanderer aus Afrika abstammen*, der auf einer "höheren" Ebene als *Eosimias* steht und mit *Aegyptopithecus/Moeripithecus* gemeinsame Vorfahren hat. *Eosimias* steht dabei als erste Seitenlinie der Anthropoidea, noch vor den Parapithecinen, *Oligopithecus* und dem sich daran anschließenden Splitting in Neu- und Altweltaffen, mit *Aegyptopithecus* als erstem Vertreter der Altweltaffen (Reihenfolge der Abzweigungen von der anthropoiden Linie: *Eosimias*; Oligopithecinen; Parapithecinen; Dichotomie Neuwelt-/Altweltaffen; *Aegyptopithecus*).

*Der Vorfahr dieser Gruppe südostasiatischer Anthropoiden könnte in Afrika entstanden sein und dann während oder nach dem U-Eozän, jedenfalls vor Ende des M-Eozäns, nach SE-Asien gewandert sein, wo er eine lokale Radiation und Evolution durchlief und dabei zu Linien wie *Amphipithecus*, *Pondaungia* und *Siamopithecus* führte, die nach bisherigen Funden auf SE-Asien beschränkt sind. Auch andere Tiergruppen belegen, daß im U/M-Eozän Wanderungsbewegungen zwischen SE-Asien und Nordafrika erfolgten, z.B. Anthracotherien, bestimmte Nagetiere (Phiomyiden, Anomaluriden).

Man geht daher davon aus, daß die erste Radiation der Euprimaten schon im Paläozän erfolgte und dann im M-Eozän zwei oder drei verschiedene Stammgruppen vorhanden waren:

1. (+) **Adapidae** als Schwestergruppe der **Lemuren** und Verwandten. Neuere Studien lehnen die Adapiden aufgrund mehrerer Faktoren entschieden als Schwestergruppe der Anthropoiden ab.
2. (+) **Omomyidae** als Stammgruppe der **Tarsoidea** (die Assoziation zwischen Omomyidae und Tarsiern wird durch *Shoshonius* nahegelegt, der auffällige Ähnlichkeiten mit rez. Tarsiern aufweist, was auch andeutet, dass die Tarsier viel früher als bisher angenommen von der Hauptlinie abgezweigt sein müssen). Die Tarsiiformes gelten als Schwestergruppe der Anthropoidea.
3. eine noch nicht genau umrissene 3. Gruppe "**basaler Anthropoiden**" (*Algeripithecus*, *Eosimias*, *Anthrasimias*) ab ca. 54 MA. Damit hat sich die Stammgruppe der Anthropoiden frühzeitig abgetrennt, wofür auch die weite geographische Verbreitung im M-Eozän (Algerien bis China) spricht. Möglicherweise gab es auch in Afrika einige Mitglieder der Eosimiiden.

Das Zentrum der Radiation der frühen Primaten dürfte in Afrika oder Asien gelegen haben (z.B. *Altiatlasius* vor 60 MA in Marokko), mit faunalen Beziehungen zwischen Afrika und Asien im Paläozän (?), U- und M-Eozän.

Als gesicherte basale Anthropoiden gelten *Anthrasimias* aus dem frühen U-Eozän und *Eosimias* aus dem M-Eozän; zahlreiche andere eozäne Gattungen wurden als Anthropoiden diskutiert, sind aber eher den Adapiden (*Djebelemur*, *Aframoni*; oligozäne *Shizarodon* und *Omanodon*; asiatische eozäne *Renuncinus*, *Hoanghoni*, ? *Wailekia*) oder Omomyiden (*Aliatlasius*, Paläozän), jedenfalls wie *Plesiopithecus* (O-Eozän von Ägypten) nicht den Anthropoiden zuzuordnen.

Die **Adapidae** wären dann später in Europa eingewandert, die **Omomyiden** verbreiteten sich in Asien und bis nach Nordamerika, die **Anthropoiden** entwickelten sich wohl zunächst in Asien (Indien?); im O-Eozän war Südostasien ein Radiationszentrum einer Seitenlinie von Anthropoiden, die jedoch keine unmittelbaren Nachfahren von *Eosimias* sind, sondern kladistisch bereits höher stehen. Die **Tarsier** blieben endemisch in SE-Asien.

Die Kleinheit ist typisch für eozäne Omomyide, Adapiforme und Parapithecine. Der Entwicklungsstand der Primaten im Eozän war noch weitestgehend auf dem Niveau von Halbaffen: Gehirne relativ zur Körpergröße noch kleiner als bei rez. Lemuren, Sehsinn hatte den Geruchssinn noch nicht aus seiner dominierenden Rolle verdrängt. Greifhände und Greiffüße der höheren Primaten des Eozäns noch nicht geschickter als die der heutigen niederen Primaten.

Ein langanhaltendes Primat Asiens in der frühen Evolution der Anthrozoidea geriet allerdings im Jahr 2010 ins Wanken, als aus dem späten M-Eozän (ob. Bartonian, 38 – 39 MA*) von Libyen (Fundstelle bekannt durch frühe Rüsseltiere wie *Barytherium*, *Arcanotherium*, *Moeritherium*) neben einem basalen Lorisiformen (*Karanisia*) basale (primitive) Vertreter von drei Linien der Anthrozoidea berichtet wurden (Nat. 467, 1095):

a) *Afrotarsius libycus* (Fam. Afrotarsiidae)

(die kladistische Position der Afrotarsiidae innerhalb der Anthrozoidea ist unklar, vermutlich sehr basal, Bezug zu Eosimiidae unklar; Ähnlichkeiten in der Bezahnung mit Tarsiern beruhen wohl auf Konvergenz wegen Insektivorie); naA Schwestergruppe der Eosimiidae und mit diesen zu der IO Eosimiiformes vereint

b) *Biretia pivetaui* (Fam. Parapithecidae)

c) *Talahpithecus parvus* (Familie Oligopithecidae), **evtl. ältester Catarrhini und damit ältester Kronen-Anthrozoide**

(* die biostratigraphische Altersbestimmung ins späte Bartonian wird allerdings angezweifelt; Natw. Ru. 1/11, 31).

Alle vier Primaten waren sehr klein (Spektrum: 120 bis 470 g). Dies steht im Einklang mit den mitteleozänen Primaten Chinas (Shanghuang) und deutet darauf, dass die Basis der Anthrozoidea von sehr kleinen Primaten gebildet wurde. Sofern die Oligopitheciden bereits zu den Catarrhini gehören (wie neuerdings kladistisch vermutet), würde die kleine Körpergröße von *Talahpithecus* (226 – 376 g) belegen, dass auch der Ursprung der Catarrhini und die Dichotomie Platyrrhini/Catarrhini und damit die Entstehung der Kronen-Anthrozoidea auf dem Niveau sehr geringer Körpergröße erfolgte. Die Anthrozoidea des O-Eozäns von Fayum wurden bereits größer, und der Trend der Zunahme der Körpergröße bei afrikanischen Anthropoiden setzte sich ins Oligozän fort.

Biretia-Arten fanden sich auch in einer gleich alten Fundstelle in Algerien sowie im O-Eozän von Fayum. Die hohe taxonomische, morphologische und wohl auch ökologische Diversität der Anthropoiden im Bartonian Libyens kann entweder darauf beruhen, dass Anthrozoidea in Afrika schon früher evolvierten als bisher angenommen (wogegen allerdings spricht, dass sie an älteren,

ebenfalls gut erforschten Fundstellen nicht nachweisbar sind), oder dass die verschiedenen Linien zwar in Asien entstanden waren, aber nahezu zeitgleich in Afrika eingewandert sind (zusammen mit z.B. Hystricognathi und Anomaluroiden unter den Nagern). Auf letztere Möglichkeit deutet jedenfalls *Afrasia* aus Myanmar:

Im Jahr 2012 konnte der Link zwischen den afrikanischen und burmesischen Anthrozoidea des Eozäns bestätigt werden: in der Pondaung-Formation (spätes M-Eozän) von Myanmar fand sich mit *Afrasia djijidae* ein Anthropoide, der dem etwa gleich alten nordafrikanischen Anthropoide *Afrotarsius* sehr ähnlich ist, dental aber noch etwas primitiver. Die beiden Gattungen sind Schwestertaxa innerhalb der IO Eosimiiformes. Irgendwann im Mitteleozän müssen Eosimiiformes in Afrika eingewandert sein. Kronenanthrozoidea und mit ihnen nahe verwandte Fossilien sind aber nicht nahe mit *Afrotarsius* verwandt, was dafür spricht, dass es mehrfache Einwanderungen von Asien nach Afrika gegeben hat – etwa zeitgleich mit Stachelschweinartigen, Anthracotherien u.a. (PNAS 109, 10293).

Im Jahr 2019 wurde dann ein weiterer Anthropoide aus dem späten M-Eozän der Pondaung-Formation von Myanmar (40,3 MA) beschrieben (*Aseanpithecus*; fam. indet.), der bereits einige Zahnmerkmale aufweist, die sich sonst nur bei afrikanischen eozänen Kronen-Anthropoide und ihren allernächsten Verwandten finden. Mehrere fortschrittliche Zahnmerkmale entstanden also zunächst in asiatischen Linien, bevor sie sich in Afrika nachweisen lassen. Dies spricht für die Hypothese, dass die Besiedlung Afrikas mit Anthropoide aus Asien in mehreren Wellen erfolgte und neben Eosimiiformes auch Taxa umfasste, die bereits weiter abgeleitet waren als Eosimiiformes. Funde aus Myanmar und Libyen belegen, dass sich Eosimiiformes im M-Eozän von Asien nach Afrika ausbreiteten: außerdem lebten zu jener Zeit in SO-Asien die Amphipithecidae, deren phylogenetische Position umstritten ist.

Kronen-Anthropoide sind jedenfalls nicht nahe mit den Eosimiiformes verwandt; ihre unmittelbaren Vorfahren sind daher weiterhin unbekannt. Die Kronen-Anthropoide erscheinen in der Reihenfolge Proteopithecidae – Parapithecidae – Oligopithecidae – Propithecidae zwischen dem späten M-Eozän (allerdings jünger als die Pondaung-Formation Myanmars) und frühesten Oligozän in Afrika. *Aseanpithecus* belegt, dass die adaptive Radiation der Anthropoide bereits in Asien begann. Er gehört zu einer neuen, noch unbenannten Familie, die näher mit den Kronen-Anthropoide verwandt ist als die Eosimiiformes; primitive Merkmale von *Aseanpithecus* finden sich in Eosimiiformes, abgeleitete in afrikanischen und südamerikanischen Anthropoide wie *Talahpithecus* (ältester Oligopithecide), *Catopithecus* (abgeleiteter Oligopithecide) und *Perupithecus*. Dennoch gilt *Aseanpithecus* nicht als deren unmittelbarer Vorfahr, sondern weist darauf hin, dass bereits seine Linie asiatischer Anthropoide die Fähigkeit hatte, derartige fortschrittliche Merkmale zu entwickeln.

Unklar ist noch die genaue Datierung der Ausbreitung der asiatischen Anthrozoidea nach Afrika: Eosimiiformes finden sich in Asien seit ca. 45 MA und in Afrika ab 39 MA. *Aseanpithecus* deutet nun an, dass Afrika mindestens zweimal von Anthropoide besiedelt wurde. Auch Hystricognatha, Anomaluroidea (ad Rodentia) und Anthracotherien breiteten sich im Eozän von Asien nach Afrika aus, die Anthracotherien aber erst im spätesten Eozän. Die eozäne Wanderungsbewegung von Säugern von Asien nach Afrika erfolgte also nicht gleichzeitig, sondern in Wellen. Ein stabiles Kladogramm konnte für *Aseanpithecus* allerdings nicht erstellt werden; das sehr hypothetische, von den Autoren dargestellte Kladogramm wird daher hier nicht reproduziert (Nat. Comm. 10: 3531).

Zusammenfassung: Im O-Paläozän Marokkos *Altiatlasius* als einer der ersten echten Primaten (i.e.S.), fragliche Affinität zu den Omomyiden. In Afrika nur unsichere Hinweise auf **Anthropoide** aus dem höheren U-Eozän/M-Eozän von Algerien (*Tabelia*), in Asien (Indien) sind Anthropoide dagegen sicher ab dem frühesten Eozän (*Anthrasimias*, Indien, 54 – 55 MA) und auch im M-Eozän (*Eosimias*) vertreten.

Im oberen M-Eozän Nordafrikas (ob. Bartonian, 38 – 39 MA) sind dann bereits drei Linien zunächst sehr kleiner Anthropoidea nachweisbar (Afrotarsiidae, Parapithecidae, Oligopithecidae), die ggf. auf multiple nahezu simultane Einwanderungen aus Asien zurückgehen, wobei die Oligopithecidae nach neuen kladistischen Analysen wohl schon zu den Catarrhini gehören. Dann wäre *Talahpithecus* aus dem ob. Bartonian Libyens der älteste Kronen-Anthropoide und älteste Catarrhini. Größenzunahme der Anthropoidea Afrikas im O-Eozän und Oligozän. Nach aktuellem Kenntnisstand sind die Tarsier die Schwestergruppe der Anthropoidea.

Stamm-Haplorhini waren klein, nachtaktiv, arboreal, visuell orientiert, insekti-fruktivor, springend-huschende Lebensweise.

Die Stammformen des Tarsier/Anthropoidea-Astes ähnelten danach im Verhalten den Omomyiden: kleinwüchsig, partiell insektivor, vorwiegend springend, aktiv, arboreal und quadrupedal, im Unterschied zu Omomyiden aber am Tage (und nicht nachts) aktiv. Der Übergang zu tagaktiver Lebensweise war der entscheidende Schritt an der Basis des Tarsier-Eosimidae-Anthropoidea-Stammbaums.

Tarsius selbst zweigte dann von diesen Vorfahren ab, indem er seine Fähigkeit zu springender Fortbewegung verbesserte und verstärkt zu karnivorer und zurück zu nächtlicher Lebensweise überging, Stammanthropoiden (Eosimiiden) blieben klein und tagaktiv, entwickelten sich in Richtung mehr herbivorer Kost und arborealen Quadrupedalismus, weniger Springen; kräftigeres Zufassen mit den Füßen; z.T. geschlechtsdimorph als Hinweis auf ein Leben in sozialen Gruppen. Gehirnvergrößerung, Reduktion des Riechorgans und Zunahme der Körpergröße erfolgten erst nach dem Eozän.

Primatenfamilie (s.l.) des Eozäns:

Plesiadapidae (zu „Plesiadapiformes“): Thanet bis Ypres, s. *Plesiadapis* (O-Pal. bis U-Eozän Europas). Möglicherweise breiteten sie sich von Nordamerika über Grönland nach Europa aus. Langer Schwanz, Hände und Füße bekrallt. Lange Schnauze mit nagerartigen Kiefern und Zähnen; Augen seitlich am Kopf.

Euprimaten:

Adapidae: lemurenähnlich, häufig im Eozän, danach Rückgang, Aussterben vor 10 MA. Im Vergleich zu Plesiadapidae geschmeidigerer Rücken, Gliedmaßen länger und biegsamer, Daumen opponierbar. Kürzere Schnauze. Augen näher zusammengerückt, vorne an der Stirn. Gehirnvolumen gewachsen. Klettern, Hangeln, Springen, wahrsch. auch Laufen in den Ästen. Ypres bis O-Miozän (BRI).

Lemuridae: ähnlich Adapidae, aber langer Kamm aus vorderen Unterkieferzähnen, der zur Fellpflege herangezogen werden kann (rez. Lemuren, Indris, einige Makis, Katta, Fingertier). Älteste Lemuren im U-Oligozän von Pakistan, subfossil und rezent nur in Madagaskar. Lemuriformes ab ob. M-Eozän.

Omomyidae: U-Eozän bis U-Miozän, im Eozän artenreich. Koboldmakiartig.

Tarsiidae (und rez. Gattung *Tarsius*) ab ob. M-Eozän

Anthropoidea:

Eosimiidae: unt. U-Eozän (*Anthrasimias*) bis U-Oligozän; u.a. *Eosimias*, *Bahinia*

Amphipithecidae: ob. M-Eozän bis Oligozän (*Pondaungia*, *Amphipithecus*, *Siamopithecus*), südasiatisch

Parapithecidae: Priabonian bis O-Miozän; nur in Nordafrika; Stamm-Anthropeidea; Schwestergruppe der Familie ist *Biretia* (Nordafrika)

Oligopithecidae: O-Eozän bis U-Oligozän (um die EOG herum); *Proteopithecus*, *Catopithecus*, *Talahpithicus* (ob. Bartonian, wahrscheinlich ältester Catarrhine / Kronen-Anthropeide)

Propliopithecidae: O-Eozän (? , je nach Datierung der Fayum-Funde) bis Oligozän, u.a. *Propliopithecus*, *Aegyptopithecus*; in vielen Kladogrammen steht *Aegyptopithecus* bereits nach dem Abzweig der Neuweltaffen, gehört demnach zur Kronengruppe der Anthropeidea. Nach aktuellen Datierungen tritt er aber erst deutlich nach der EOG auf.

Neuweltaffen: Nasenlöcher weiter auseinander und eher nach außen als unten gerichtet; zusätzliches Prämolarenpaar. Einige Arten verfügen über einen Greifschwanz, den Altweltaffen nie entwickelten. Rezent 1/3 der Anthropoiden-Gattungen: Marmosetter, Tamarins, Brüll-, Klammer-, Kapuzineraffen.

Altweltaffen: nahe beieinanderstehende, nach unten gerichtete Nasenlöcher, schmale Nasenscheidewand, langer Gehörgang, zwei statt drei Prämolaren. Schwanz niemals als Greiforgan, oft stark reduziert oder fehlend, besonders bei Bodentieren.

Lebensweise: rein insektenfressende Primaten wiegen in der Regel weniger als 500 g, rein blattfressende Arten niemals weniger als 700 g, da die hohen metabolischen Anforderungen kleiner Körpergröße mit der verlängerten Verdauung von Pflanzenfasern nicht vereinbar sind. Omomyiden (50 - 400 g), *Eosimias* und frühe Stamm-Anthropoiden waren zu klein für Blattfresser und müssen Insektenfresser, Fruchtfresser oder beides gleichzeitig gewesen sein. Adapiden waren dagegen deutlich größer und überlappten die Omomyiden kaum in ihrer Größenverteilung. Mit den Parapitheciden (BRI: Priabonian bis O-Miozän) und Propliopitheciden waren dann aber im O-Eozän zumindest einige Anthropoiden tendentiell von Insekten- zu Pflanzennahrung übergegangen. Während Omomyiden (der Orbitagröße nach zu urteilen) nächtlich lebten, kann die Tagaktivität der Anthropoiden bis ins O-Eozän zurückverfolgt werden (*Apidium*, *Simonsius*, *Catopithecus*). *Tarsius* selbst ist nachtaktiv, stammt aber aus bestimmten augenanatomischen Gründen (Fehlen des Tapetum lucidum) von tagaktiven Tieren ab. Alles spricht dafür, daß der letzte gemeinsame Vorfahr von *Tarsius* und den Anthropoiden ein tagaktives Tier war, das seinerseits von nachtaktiven Vorfahren abstammt; Tagaktivität entstand also schon in der Stammgruppe der [Tarsier und Anthropeidea] und stellt keine Autapomorphie der Anthropeidea dar.

Neuere Interpretation (nach KAY et al. 1997, ergänzt und aktualisiert):

0. gemeinsamer (unbekannter Vorfahr) (Stammprimat); Schwestergruppen sind Dermoptera und die Plesiadapoidea (innerhalb der artefiziellen, heterogen Gruppe „Plesiadapiformes“, die auch enge Assoziationen mit der Dermoptera aufweist)

0.1 *Purgatorius*

II. Strepsirhini

II.1. SubO **Adapiformes** (U-Eozän bis Miozän), Fam. Adapidae (*Adapis*, *Leptadapis*, *Fromonius*, *Mahgarita*, *Protoadapis*, *Cantius*, *Notharctus*, *Pronycticebus*, *Donrussellia*, *Adapoides*, *Darwinius*, *Afradapis*) (Adapidae lt. BRI Ypres bis O-Miozän)

II.2 SubO **Lemuriformes** (fossil ab ob.M-Eozän/O-Eozän nachgewiesen): Schwestergruppe der Adapidae, rez. Fam.: Lemuridae, Cheirogaleidae, Galagidae, Lorisidae. Galagidae und Lorisidae ab ob. M-Eozän/O-Eozän nachweisbar, Lemuridae ab Miozän, Cheirogaleidae ab U-Oligozän (Pakistan). Lorisidae manchmal zur SubO Lorisiformes als Schwestergruppe der Lemuriformes erhoben. (BRI nennt Lemuridae und Cheirogaleidae erst ab Holozän).

internes Kladogramm der Adapidae und Lemuriformes:

- *Canthius/Notharctus*
- *Rooneyia*
- Lemuriformes mit a) *Lemur catta*,
b) *Microcebus*
c) *Nycticebus* + *Galagoides*
- *Pronycticebus*
- *Protoadapis*
- *Mahgarita* + *Aframoni*
- *Adapis* + *Leptadapis*

Die tiefe Dichotomie Haplorhini / Strepsirhini ergibt sich nicht nur aus fossilen Befunden, sondern auch Unterschieden bzgl. Plazentation, embryonaler Entwicklung, Verlust der Fähigkeit von Vitamin-Synthesen in Haplorhini, Chromosomenmorphologie, Nasenanatomie, Organisation des visuellen Cortex und Augenanatomie.

III. Haplorhini:

III.1 Suborder **Tarsiiformes** (?O-Paläozän [*Altiatlasius?*], ab U-Eozän)

III.1.1-4: **Fam. „Omomyidae“** (U-Eozän bis U-Miozän): (*Omomys*, *Uintanius*, *Absarokius*, *Tetonius*, *Anaptomorphus*, *Aycrossia*, *Strigorhysis*, *Anemorhysis*, *Microchoerus*, *Necrolemur*, *Pseudoloris*, *Trogolemur*, *Arapahovius*, *Tetonoides*, *Dyseolemur*, *Loveina*, *Shoshonius*, *Herniacodon*, *Macrotarsius*, *Teilhardina*, *Steinius*, *Nannopithecus*, *Washakius*)

III.1.1 *Teilhardina asiatica* (54,97 MA, China) + *T. belgica* (ergänzt 2004) (ad Omom.)

III.1.2 Linie zu: *Anemorhysis*, *Pseudoloris*, *Trogolemur*, *Nannopithecus*, *Necrolemur*, *Microchoerus* (ad Omomyidae)

III.1.3 Linie zu: *Steinius* + *Omomys* + *Herniacodon* sowie *Macrotarsius* + *Dyseolemur* (O-Eozän Nordamerikas) (ad Omomyidae);
Washakius + *Loveina* + *Shoshonius* (U-Eozän Nordamerikas)

III.1.4 Linie zu *Absaroki*, *Anaptomorphus*, *Aycrossia*, *Tetonius*, „*Teilhardina*“, *Arapahovius*, *Tetonoides* (ad Omomyidae)

III.1.5 Linie zu *Uintanius*, *Strigorhysis* und einem vermeintlichen „*Eosimias*“, von dem nur ein Petrosalknochen bekannt ist

III.1.6 Abzweig der Fam. **Tarsiidae** (fossil ab ob. M-Eozän, 45 MA, *Tarsius* ab M-Eozän)

ab jetzt: Suborder **Anthropoidea**: Abzweig der **Eosimiidae** (U-Eozän bis U-Oligozän); letztere könnten von afrikanischen **Afrotarsiidae** abstammen (*Afrotarsius*, U-Oligozän), die gewisse Synapomorphien mit *Eosimias*, *Tarsius* und Anthropoidea zeigen

Anmerkung: es kann noch nicht sicher ausgeschlossen werden, daß Tarsiidae und Anthropoidea von separaten Linien der Omomyiden abstammen; die Tarsiidae von den Washakiinen, die Anthropoiden von einer dann noch unbekannt Gruppe innerhalb der Omomyiden. Es ist kladistisch unklar, ob der *Eosimias*+Anthropoidea+*Tarsius*-Stamm die Schwesterguppe der Washakiinae darstellt.

III.1.7 Abzweigung der Eosimiidae (*Eosimias*, *Bahinia*) (U-Eozän Indiens, ob. M-Eozän Chinas; ältester: *Anthrasimias*, frühes U-Eozän, Indien).

III.1.8 ? Abzweigung der Amphipithecidae (*Amphipithecus*,

Pondaungia: ob. M-Eozän SE-Asiens) (s. aber III.1.12.3 alternativ !)

- III.1.9 Abzweigung von *Arsinoea*
- III.1.10 Abzweigung von *Serapia*
- III.1.11 Abzweigung von *Catopithecus* (37 MA, Fam. Oligopithecidae); zu dieser Fam. gehören ebenso *Oligopithecus* (oberstes Eozän), *Proteopithecus*, ? *Wailekia* (evtl. gehören die Oligopithecidae aber bereits zu den Catarrhini!)
- III.1.12.1 Abzweigung von *Parapithecus* (IO **Parapithecoidea**, Fam. **Parapithecidae** (in diese wohl paraphyletische Familie werden gestellt: *Apidium*, *Parapithecus*, *Simonsius*, *Serapia*, *Arsinoea*, *Qatrania*, allesamt aus Fayum/Ägypten)
- III.1.12.2 Abzweigung der IO **Platyrrhini (Breitnasen)** (Nachweis ab O-Eozän/U-Oligozän, *Perupithecus*; zwischen 41 und 29 MA)

ab jetzt: IO **Catarrhini**

- III.1.12.3 *Aegyptopithecus* (bereits catarrhiner Ast), Familie **Propliopithecidae** ?--- nach *Aegyptopithecus/Moeripithecus* als Seitenzweig die Linie zu den obereozänen südostasiatischen Anthropoiden (*Siamopithecus*, *Pondaungia*, *Amhipithecus*, aber ex *Eosimias*, der kladistisch basaler steht): südostasiatische Anthropoidenradiation. Die Einwanderung des Vorfahren dieser Gruppe in Asien muß vor dem Ende des M-Eozäns erfolgt sein.
- III.1.12.4 Abzweigung der **Cercopithecoidea (Hundsaffen)** (mit dem ca. 15 – 16 MA alten *Victoriapithecus*, M-Miozän, als basalem Seitenast) von einem gemeinsamen Vorfahren mit den Proconsuliden, wobei dieser unbekannt gemeinsame Vorfahre aber nach *Aegyptopithecus* steht, d.h. *Aegyptopith.* steht noch in der gemeinsamen Stammlinie. Molekularkladistische Untersuchungen sprechen für eine Abspaltung der cercopitheciden Linie vor 37 MA.
Ältester Vertreter der Cercopithecoidea ist *Nsungwepithecus* (25,2 MA; Tansania).
(Nach *Victoriapithecus* spalten sich dann die Cercopithecidae im höheren Miozän vor 15 - 10 MA in die UF Colobinae und UF Cercopithecinae); ältester Nachweis der Kronen-Cercopithecidae vor 12,5 MA (Kenia, Tugen Hills, wahrscheinlich Vertreter der Colobinae) (PNAS 110: 5818).

[Nach modifizierter PAUP-Kladistik von KAY et al. 1998 folgt auf den Abzweig zu *Catopithecus*

zuerst: Abzweigung der Neuweltaffen

dann: *Aegyptopithecus*

dann: *Simonsius*

dann: *Apidium* + *Parapithecus*;

dem steht als Zusammenfassung aus den phylogenetischen Analysen jedoch die klassische Vorstellung gegenüber:

zuerst: Abzweigung der Parapithecidae

dann: Abzweigung der Neuweltaffen

dann: *Aegyptopithecus*

dann: alle übrigen Catarrhini]

Ab jetzt: HOMINOIDEA (ältester Nachweis: *Rukwapithecus*, 25,2 MA, Tansania)

- III.1.12.5 "Proconsuliden" (erst *Proconsul*, später *Afropithecus* und *Kenyapithecus*)
--- Abzweigung der **Hylobatidae** (Gibbons) entweder aus der Gruppe der Proconsuliden oder aus Übergangsformen zwischen Proconsuliden und der *Dryopithecus*-Gruppe, aber sicher noch vor der *Dryopithecus*-Gruppe. Abzweigung etwa aus der Gruppe um *Morotopithecus* (20,6 MA). Auf der Linie zu den Gibbons stehen *Aelopithecus* und *Limnopithecus*. ÜF Hylobatoidea ab Miozän nachweisbar.
- III.1.12.6 *Dryopithecus*-Gruppe;
Abzweigung zu *Sivapithecus* und *Pongo*; *Dryopithecus* selbst steht auch schon näher zu *Sivapithecus/Pongo* als zu der noch unbekanntenen Parallellinie aus basalen *Dryopithecus* oder *Dryopithecus*-Vorläufern, die zu *Gorilla+Pan+Homo* führt
- III.1.12.7 *Graecopithecus/Ouranopithecus*-Gruppe, von basalen *Dryopithecus* bzw. *Dryopithecus*-Vorläufern abstammend, wahrsch. in der Stammlinie zur Spitzengruppe, evtl. schon in der Nähe zum Gorilla stehend, wogegen aber ihre geographische Verbreitung spricht. Eher Radiationsgruppe, aus der (wohl getrennt) die Linien zum Gorilla und *Pan/Homo* hervorgingen.
- III.1.12.8 Abzweigung von *Pan*
- III.1.12.9 Abzweigung von *Ardipithecus ramidus* (4,4 MA +/- 0,1 MA), wohl knapp nach der Abzweigung von *Pan*
- III.1.12.10 *Australopithecus anamensis* (4,2 - 3,9 MA)
- III.1.12.11 *Australopithecus afarensis* (3,9 - 3,0 MA)
--- spätestens hier, evtl. schon von früheren Formen, Abzweigung der robusten Australopithecinen über *A. aethiopicus* einerseits zu *A. robustus* (bis 1,0 MA) und andererseits zu *A. boisei* (hyper-robust)
- III.1.12.12 *Homo rudolfensis* (ab 2,5 MA)
--- Abzweigung des HH ieS (ab ca. 1,9 MA) als Seitenlinie ?
- III.1.12.13 *Homo ergaster* (ab ca. 2,0/1,9 - 1,5 MA) als früher afrikanischer *Homo erectus*
- III.1.12.14 *Homo erectus* ieS. (in Afrika bis > 1,0 MA, in SE-Asien bis 420000 - 290000 (Datierungsspanne), im engsten Sinne gilt *H. erectus* als asiatische Seitenlinie aus *H. ergaster*; *H. floresiensis* als Abkömmling des HE?)
- III.1.12.15 ? *Homo antecessor* (0,8 MA) als letzter gemeinsamer Vorfahr des europ. *Homo heidelbergensis* (ieS) und des frühen archaischen HS in Afrika (= afrikan. *H. heidelbergensis*); Abstammung von *H. ergaster*.
- III.1.12.16 Früher archaischer *Homo sapiens* (in Äthiopien ab 700/600000 J., syn. afrikan. *Homo heidelbergensis*).
- III.1.12.17 Übergangsformen junger archaischer *Homo sapiens* / *Homo sapiens sapiens* in Ostafrika zwischen 200000 und 130000 J.
- III.1.12.18 *Homo sapiens sapiens* in Ostafrika ab 130000 -100000, in Israel ab 100000 +/- 5000, evtl. 119000 J. nachweisbar; Frühformen des HSS schon vor 195000 – 160000 J im östlichen Afrika

Kladistik der Anthropeida nach Sci. 310, 244+310 (2005):

Neufunde aus den ältesten, etwa 37 MA (frühes Obereozän; frühestes Priabonian) alten Schichten der Fayum-Oase (*Biretia fayumensis*, *B. megalopsis*) ermöglichten neue Erkenntnisse zur Radiation der frühen Anthropoidea. Bisher waren aus dem Eozän-Oligozän-Grenzbereich und unteren Oligozän der Fayum-Oase zahlreiche Anthropoidea bekannt, darunter *Aegyptopithecus* als Vorfahr der Altweltaffen (Catarrhini), aber auch primitivere Anthropoidea, teils endemisch in Nordafrika, teils mit engerer Verwandtschaft zu den Neuweltaffen; diese reiche Fayum-Anthropoidenfauna mit Oligopitheciden, Parapitheciden und Proteopitheciden beginnt abrupt bei ca. 35 MA, wobei die artenreiche Anthropoidengesellschaft aber zu diesem Zeitpunkt bereits etabliert war. Erst im Jahr 2005 wurden dann auch anthropoide Taxa aus den ältesten fossilführenden Fayum-Schichten beschrieben (37 MA); die beiden Arten wogen nur (hochgerechnet) 273 bzw. 376 g; ihre Zahnmorphologie entspricht den Erwartungen an einen gemeinsamen Vorfahren der späteren afrikanischen Anthropoidea (und ist weiter fortgeschritten als bei allen gleich alten asiatischen Anthropoidea). Die größere der beiden Arten (*B. megalopsis*) stimmt in ihrer Bezahnung mit den beiden kleineren Arten dieser Gattung (*B. fayumensis* sowie die gleich alte, nur auf einen Zahn gegründete Art *B. piveteani* aus Algerien) überein. Bemerkenswert bei der größeren Art sind stark vergrößerte Augen (vergleichsweise wie bei rez. *Tarsius* und *Aotus*), die für eine nächtliche Lebensweise sprechen, was aber als abgeleitetes Merkmal und nicht als basale Kondition der Anthropoidea interpretiert wird, da keiner der späteren Fayum-Anthropoidea Hinweise auf große Augen und Nachtaktivität zeigt. So gesehen widerspricht dieser Fund dann auch nicht der klassischen Auffassung, dass die frühesten Anthropoidea tagaktiv waren mit gut entwickelter Farbsicht und stereoskopischem Sehen, sowie der Tagaktivität der asiatischen Anthropoidea. Allerdings belegen die großen Augen von *Biretia megalopsis* (bzgl. der beiden anderen Arten von *Biretia* können aufgrund des Fundmaterials keine entsprechenden Aussagen getroffen werden) schon eine längere evolutionäre Vorgeschichte der Anthropoidea in Afrika, da eine solche Spezialisierung längere Zeit benötigte.

Datierungen der Fayum-Funde:

Biretia: 37 MA (frühes O-Eozän)

Parapithecidae, Propithecidae: ca. 33,5 MA (unt. Oligozän)

Catopithecus, *Proteopithecus*: ca. 35 MA (spätes Eozän)

Myanmar-Funde (Pondaung-Formation): ca. 37 MA (*Bahinia*, *Myanmarpithecus*, *Amphipithecus*, *Pondaungia*)

Kladistisch erscheint *Biretia* als Schwestergruppe der auf Nordafrika beschränkten Parapithecidae. Noch basaler steht der oberpaläozäne marokkanische *Altiatlasius*, ebenfalls nur von 12 Zähnen bekannt, der aber nach wie vor als rätselhaft und allenfalls fraglicher Anthropoider gilt. Demnach haben die Anthropoidea bereits eine lange Entwicklung in Afrika durchlaufen (wie auch molekulare Daten andeuten); leider sind die vermeintlichen älteren afrikanischen „Anthropoiden“ extrem fragmentarisch.

Die asiatischen Anthropoiden des Eozäns (Eosimiidae, Amphipithecidae) stellen Stamm-Anthropoiden und die Schwestergruppe der afrikanischen Anthropoiden dar; dabei sind die weniger spezialisierten Eosimiidae die Schwestergruppe aller anderen Anthropoiden (was auf eine Entstehung der Anthropoiden in Asien deutet). Problematisch ist der nur sehr fragmentarische Anthropoidennachweis im frühen und mittl. Eozän (bis 40 MA), zumal es gerade in dieser Zeit zu einem intensiven Faunenaustausch zwischen den Kontinenten kam. Eosimiidae sind bekannt aus dem U-Eozän Indiens (*Anthrastomias*, 55 bis 54 MA), dem Mitteleozän Chinas (45 MA), von

Myanmar (Burma; 37 MA) und aus Pakistan (32 MA), nicht dagegen aus Afrika. Die ersten afrikanischen Anthropoiden müssen schon recht früh aus Asien in Afrika eingewandert sein, wahrscheinlich schon vor dem oberen Paläozän! Allerdings basiert die letztgenannte Kalkulation lediglich auf den nur durch jeweils wenige Zähne nachgewiesenen marokkanischen bzw. algerischen Taxa *Altiatlasius* und *Algeripithecus*; hier wäre weiteres Fossilmaterial erforderlich, um die kladistischen Verhältnisse besser aufzulösen. *Algeripithecus* wurde inzwischen als Strepsirrhiner reklassifiziert.

Die algerische *Biretia* (ebenfalls ca. 37 MA alt) wurde nämlich zusammen mit zwei Nagerfamilien (Anomaluroiden und Baluchimyinen) gefunden, die ansonsten von Südasien bekannt sind, ebenso wie Anthracotherien, die ebenfalls aus Asien stammen. Somit könnten die Vorfahren der afrikanischen Anthropoiden auch im späten Eozän zusammen mit diesen anderen asiatischen Säugern eingewandert sein.

Biretia ist den Zahnmerkmalen zufolge näher verwandt mit jüngeren Parapithecoiden (wie *Arsinoea* + Parapithecidae; Parapithecidae = *Abuqatrania*, *Qatrania*, *Apidium*, *Parapithecus*) als mit allen anderen paläogenen afrikanischen Anthropoiden.

Der älteste bekannte Kronenprimat, der oberpaläozäne *Altiatlasius*, könnte ein primitiver Stammanthropoide sein. Da die Kronenprimaten aber wahrscheinlich in Asien entstanden, würde *Altiatlasius* entweder eine separate Immigration nach Afroarabien darstellen (vor der Linie, die später zu den Parapithecoiden, Proteopitheciden, Platyrrhinen und Catarrhinen führte), oder es erfolgte eine parallele Radiation von Anthropoiden in Afrika und Asien.

Kladogramm (Sci. 310, 245):

- Dermoptera + Scandentia aus einer Wurzel (trichotom) bzw. nicht aufgelöst
ab jetzt: PRIMATES
 - « Plesiadapiformes »
 - Adapiformes + Lemur-/Lorisiformes
 - Omomyiformes
 - Tarsiidae (evtl. aber auch Seitenzweig der Omomyiformes)
 - *Altiatlasius* (O-Paläozän Marokkos) (evtl. Seitenzweig der Tarsiidae)
- ab jetzt: ANTHROPOIDEA
 - Eosimiidae (evtl. Weiterentwicklung aus *Altiatlasius*) (54 – 32 MA, Asien)
 - Amphipithecidae (Asien) (37 MA)
- ab jetzt: AFRIKANISCHE ANTHROPOIDEA
 - Linie zu den Parapithecidae:
 1. Abzweig: Proteopithecidae (ab ca. 35 MA, Fayum)
 - [2. Abzweig (nicht aufgelöst gegen Proteopithecidae):
? *Algeripithecus* (> 45 MA; unt. oder frühes mittl. Eozän)
Anm.: inzwischen als Strepsirrhini reklassifiziert!]
 3. Abzweig: *Biretia* (3 Arten, eine mit großen Augen, Augenstatus der beiden anderen Arten nicht bekannt); 37 MA
 4. Parapithecidae (ab ca. 33,5 MA, Fayum)
 - Platyrrhines
- ab jetzt: CATARRHINES
 - Oligopithecidae (ab ca. 35 MA, Fayum)
 - Propliopithecidae (ab ca. 33,5 MA, Fayum)

Kladogramm nach BENTON (2007):

Ab jetzt: PRIMATES

--- Strepsirhini = Adapiformes + (Lemuriformes + Lorisiformes)

ab jetzt: HAPLORHINI

--- Omomyidae

--- Tarsiiformes

ab jetzt: ANTHROPOIDEA = Platyrrhini + Catarrhini

Kladogramm (vereinfacht) nach Sci. 310, 302:

--- Scandentia (*Tupaia*)

--- Plesiadapiformes + *Purgatorius* + *Donrusselia* (NICHT AUFGELÖST)

--- *Altanius*

--- *Bugtipithecus* + (Adapiformes + Kronen-Strepsirhini)

--- *Teilhardina* + *Dyseolemur* + Omomyiformes (NICHT AUFGELÖST)

--- *Uintanius* + *Rooneyia* (NICHT AUFGELÖST)

--- Tarsiidae (d.h. *Tarsius*, *Afrotarsius*, *Xanthorhysis* – NICHT AUFGELÖST)
+ *Eosimias centennicus* (NICHT AUFGELÖST)

--- *Eosimias sinensis* + *Phenacopithecus* + *Altiatlasius* (NICHT AUFGELÖST)

--- *Bahinia pondaungensis* (37 MA)

--- Amphipithecidae = --- *Siamopithecus*

--- *Myanmarpithecus*

--- *Amhipithecus* + *Pondaungia*

KNOTENPUNKT > 45 MA

Nicht aufgelöste Radiation:

1. Parapithecoidea:

--- *Biretia*-Arten + *Arsinoea* (nicht aufgelöst)

--- *Abuqatrania*

--- *Quatrania*

--- *Parapithecus* + *Apidium*

2. Proteopithecidae = *Proteopithecus* + *Serapia*

3. Catarrhini:

--- *Oligopithecus* + *Catopithecus*

--- *Moeripithecus* + *Propliopithecus haeckeli* (nicht aufgelöst)

--- Propliopithecide von Taqah

--- *Aegyptopithecus* + *Propliopithecus chirobates*

4. Platyrrhini

Hirnevolution der Primaten: gruppenlebende Primaten sowie Primaten, die qualitativ hochwertige Nahrung zu sich nehmen, haben (wenn nachtaktiv) expandierte olfaktorische Gehirnregionen, wenn tagaktiv, ein expandiertes visuelles System. Einzelne lebende Primaten sowie solche mit qualitativ geringwertiger Nahrung haben eine vergrößerte Gehirnregion für räumliches Gedächtnis. Die Größe des Neocortex wird sowohl von sozialer Komplexität (Gruppen) wie von der Qualität der Nahrung bestimmt; letztere scheint einen mindestens so

großen und möglicherweise größeren Einfluss zu haben als das Sozialleben. Die Gehirnstruktur der Primaten ist überwiegend geprägt von Selektionen in Bezug auf sensorische und kognitive Spezialisierungen als Antwort auf unterschiedliche sozioökologische Nischen (DeCasien AR, HIGHAM JP, Nat Ecol Evol. 2019).

rüss-rüss eozä

Rüsseltiere (Proboscidea): vermutlich von einem gemeinsamen Vorfahren mit den Klippschliefern und Seekühen abstammend, ab unt. O-Paläozän (*Eritherium*, 60 MA, sehr primitiv, noch condylarthra-ähnlich, Marokko), *Phosphatherium* (55 MA, Marokko, 10-15 kg), dann *Numidothierium* (ob. U-Eozän, Algerien), gefolgt vom schweinsgroßen, tapirähnlichen *Moeritherium* (45-50 MA, M-Eozän von Mali und Senegal, naA O-Eozän bis U-Oligozän, 90 cm bzw. naA 60 cm hoch, keine Stoßzähne). Entstehung der Rüsseltiere innerhalb Afrikas, evtl. innerhalb eines bereits auf die tiefere O-Kreide zurückreichenden afrikan. Stammbaums (s. O-Kreide, Säugetiere). Im Jahr 2006 wurde eine neue Art von *Moeritherium* (*M. chehbeurameuri*) aus dem unt. O-Eozän Algeriens beschrieben, die sich im Gegensatz zu den anderen Arten der Gattung (die bunolophodont bis bunodont sind) als lophodont erwies (wie auch *Phosphatherium* und *Numidothierium*). Dies spricht für lophodonte Vorfahren der Moeritherien und einen lophodonten Ursprung der Rüsseltiere insgesamt (Palaeont. 49, 421). Isotopenuntersuchungen im Zahnschmelz von *Moeritherium* und *Barytherium* aus dem ob. Eozän von Fayum sprechen für eine semiaquatische Lebensweise in Süßwasserstümpfen oder Flussgebieten und Ernährung von Süßwasserpflanzen (PNAS 105, 5786; Details s. Paläozän).

Moeritherium: schweinegroß, niedrig gebaut, eher tapirähnlich, noch kein Rüssel (Nasenlöcher vorn am Schädel), 200 kg, wahrsch. semiaquatisch wie Flußpferde, da Augen und Ohren weit oben am Kopf standen (!). Elefantentypische Merkmale: Schädel lang und flach mit Ansatz für kräftige Halsmuskulatur; Unterkiefer ziemlich groß, Gebiß ziemlich primitiv und fast vollständig, allerdings ohne untere Eckzähne; die seitlichen (zweiten) Schneidezähne des Ober- und Unterkiefers sind aber bereits zu kleinen vorstehenden Stoßzähnen verlängert, aber eher wie bei einem Flusspferd als bei einem Elefanten. Kladistisch wahrsch. Seitenlinie der Elefanten.
O-Eozän bis Oligozän von Nordafrika, 2 m lang, 70 cm Schulterhöhe. (Lt. BRI Moeritheriidae nur Priabonian, lt. BENTON O-Eozän bis Oligozän)

Kladogramm (Nature 383, 70, modif.):

1. Seekühe als Schwestergruppe
2. *Phosphatherium* (O-Paläozän) (Marokko)
3. *Numidothierium* (ob. U-Eozän, evtl. aber Nebenast von *Phosphatherium*)
4. *Barytherium* (O-Eozän)
5. *Moeritherium* (M/O-Eozän, naA O-Eozän bis O-Oligozän, Afrika) (BRI: nur Priabonian)
6. Deinotheriidae (ab 27 MA, O-Olig.)
7. Elephantiiformes

Möglicherweise lebten die Vorfahren der Elefanten im Wasser: die nächsten Verwandten der Elefanten sind die Seekühe (Manatees, Dugongs). Einige der frühesten Elefantenfossilien wurden in küstennahen Ablagerungen gefunden. Rezente Elefanten können Dutzende von Kilometern schwimmen mit dem Rüssel als Schnorchel über dem Wasser. In Elefantenfoeten wurden Nephrostome wie bei Fischen und Fröschen entdeckt; diese erscheinen üblicherweise nur kurzzeitig in der fetalen Entwicklung der Säugetiere, während sie bei den Elefantenfoeten mind. 2 Monate lang vorhanden sind und erst vor der Geburt verschwinden. Sie könnten als evolutionäres Residual eines aquatischen Vorfahren gedeutet werden (Sci 284, 1263; 1999).

Sirenia (Seekühe) und Proboscidea (Rüsseltiere) werden ihrerseits zu den Tethytheria zusammengefasst; zusammen mit den Hyracoidea (Schliefer) bilden diese drei Gruppen die Paenungulata. Alle Tethytheria (= Seekühe und Rüsseltiere) besitzen u.a. sehr weit vorn, d.h. über den vorderen Prämolaren liegende Augenhöhlen und bunolophodonte Molaren (= Höcker in Querreihen angeordnet) (BENTON 2007).

Gliederung der Rüsseltiere (nach COX und THENIUS, modifiziert):

1. UO **Moeritherioidea**: M/O-Eozän bis U-Oligozän (lt. MÜLLER auch mit gewissen Beziehungen zu den Sirenen), nach PALMER 1999 nur noch Familienstatus (Moeritheridae) NaA. O-Eozän bis O-Oligozän Afrikas. (BRI: nur Priabonian)
2. UO **Deinotherioidea**: O-Eozän bis Alt-Pleistozän (zuletzt nur in Afrika) (nach PALMER 1999 nur noch Familienstatus: Fam. Deinotheriidae; lt. BENTON bis M-Pleist.).
 - a) Üfam **Barytherioidea** (*Barytherium*, nur O-Eozän)
 - b) Üfam **Deinotheriidea**: O-Olig. bis Alt-Pleistozän (lt. BENTON bis Mittelpleistozän) (nach den neuesten Funden von 27 MA alten Deinotherien Äthiopiens – Erstnachweis - stehen sie aufgrund von Zahnmerkmalen nicht mehr in der Verwandtschaft von Barytherien, sondern gehen auf bunolophodonte Formen wie *Moeritherium* zurück, s. Nat. 426, 550).
3. UO **Elephantoidea** ab U-Oligozän (wenn man die Palaeomastodontiden wie *Palaeomastodon* und *Phiomia* hier einordnet)
 - a) Palaeomastodontidae, O-Eozän bis O-Oligozän Afrikas, letzte Vertreter vor 27 MA (BRI: Priabonian bis Pleistozän; vermutlich sind dabei dann aber auch die Gomphotheriidae eingeschlossen, die von BRI nicht separat ausgewiesen werden)
 - b) Mastodontenfamilie **Gomphotheriidae** (O-Oligozän, 27 MA bis Quartär)
 - c) Mastodontenfamilie **Mammuthidae** (mit amerikan. Mastodon = Mammut) (BRI: U-Miozän bis Pleistozän)
 - d) **Elephantoidea**: *Mammuthus* (echte Mammuts), echte Elefanten (*Loxodonta*, *Elephas*) (BRI: ab O-Miozän); nach neuen Angaben (2002) *Loxodonta* schon vor 6 – 7 MA in Afrika
 - e) **Stegodonten** (M-Miozän bis Pleistozän)

MÜLLER wählte eine andere Einteilung:

1. UO **Moeritherioidea** (M/O-Eozän bis U-Oligozän)
2. UO **Deinotherioidea**: U-Miozän bis Alt-Pleistozän mit 1 Gattung (nach neuen Daten ab O-Olig.)
3. UO **Mastodontoidea**: U-Oligozän bis Altholozän, in Südamerika bis in historische Zeit
 - a) F **Trilophodontidae**: U-Olig. bis Pleistozän: *Palaeomastodon*, *Phiomia*, *Gomphotherium*, *Stegomastodon*, *Cuvieronius*
 - b) F **Mastodontidae**: M-Miozän bis O-Pleistozän, ?postglazial: *Mastodon*
 - c) F **Pentolophodontidae**: U-Pliozän bis Pleistozän
4. UO **Elephantoidea**: U-Pliozän bis rezent (nach neuen Daten ab O-Miozän)
 - a) F **Stegodontidae**: U-Pliozän bis Pleistozän (*Stegodon*)
 - b) F **Elephantidae**: ält. Pleistozän bis rez.: *Mammuthus*, *Elephas*, *Palaeoloxodon* (nach neuen Daten ab O-Miozän)

BENTON (2007) gliedert die Rüsseltiere – nach Abzweig basaler Taxa – in die **Elephantiformes** und Gomphotheriidae. Die Elephantiformes ihrerseits unterteilen sich in die Elephantoidea und Palaeomastodontoidea, letztere aus dem O-Eozän und U-Oligozän Ägyptens.

Schliefer (O Hyracoidea): ab U-Eozän (frühes Ypres: *Seggeurius*, Nordafrika), im U-Oligozän sehr artenreich, heute nur durch Klipp- und Baumschliefer vertreten. Zum "afrikanischen Stammbaum" (s. O-Kreide) und den Subungulaten gehörig. Im Jungtertiär auch in Europa und Asien verbreitet. Heutige Vertreter sind sekundäre Kleinformen (im Jungtertiär tapirgroß), auch das Baumklettern von *Dendrohyrax* ist abgeleitet, auch wenn diese Gattung von den drei rezenten Gattungen am ursprünglichsten erscheint.

Titanohyrax (U-Eozän bis U-Oligozän Nordafrikas; 1,5 – 2 m lang, 90 – 130 cm hoch, größte Art 600 – 1300 kg, kleinste Art nur 23 kg. Von anderen paläogenen Schliefern abweichende Bezahnung spricht für Blattfresser.

| |
|---|
| Ordnung Hyracoidea (Schliefer) rezent: |
|---|

1 Familie (Procaviidae) mit 3 Gattungen (*Procavia*, *Heterohyrax*, *Dendrohyrax*), mindestens 4 (naA 6) Arten; 30 – 60 cm; 2 - 5 kg, kaninchengroß (fossile Formen tapirgroß). Gesamtes Afrika (außer Sahara und Mittelmeerküste zwischen Marokko und Tunesien), außerdem Westen und Süden der arabischen Halbinsel, Levante. In Kolonien lebende Vegetarier. Ab U-Miozän (EU, AS, AF).

(+) Pliohyracidae: Ypres bis Pleistozän (EU, AS, AF)

Schuppentiere (O Pholidota, Fam. Manidae): spätestens ab ob. U-Eozän (*Eomanis*, Messel, 50 cm), naA schon im Paläozän (bestritten). *Eomanis* ist den rez. 7 Arten von *Manis* (Afrika, SO-Asien) schon sehr ähnlich; Mageninhalt der Messelfunde spricht für Pflanzen- und Insektenkost. Augen, Ohren und Nasenlöcher konnten vermutlich zum Schutz vor Ameisenbissen verschlossen werden. Keine Verwandtschaft mit den Zahnarmen (Edentata, Xenarthra). Schuppen aus miteinander verschmolzenen Haaren; gedrungene Gliedmaßen zwecks Grabtätigkeit. Schwestergruppe der Carnivora. Familie Manidae ab Lutet.

Seekühe (Sirenia): zu Subungulaten gehörig, gemeinsame Vorfahren mit den Elefanten (*Moeritherium* aus dem M/O-Eozän zeigt gewisse Beziehungen zu den Seekühen). *Prorastomus* (1,5 m, unt. M-Eozän, 45 MA) als primitiver Vorfahr der Seekühe; er lebte aufgrund seiner Schädelform wohl noch zeitweise auf dem Land; im O-Eozän waren die Sirenen dagegen schon gut etabliert und sahen rez. Manatis und Dugongs schon sehr ähnlich. Ihr Maximum erreichten sie im Miozän und gingen dann zurück. Beide rez. Fam. erschienen wahrsch. schon im Eozän. Nach neueren Angaben Seekühe bereits aus dem U-Eozän Ungarns bekannt.

a) **Dugongidae (Glattschwanzsirenen):** M-Eozän bis rez.; rez. *G. Hydrodamalis* ab unt. Pliozän (Stellersche Seekuh [+]); *Dugong*. Laut BRI ab Lutet.

b) **Trichechidae (Manatis):** ? Eozän, O-Miozän bis rez. (laut BRI ab U-Miozän), Trennung von Dugongs erfolgte wahrsch. schon im Eozän. Rez. Gatt. *Trichechus* ab Pliozän, *Manatus* ab Pleistozän (lt. Sepk.-Datei).

Älteste Seekühe (s. Nat. 413, 625): *Prorastomus sirenoides* (unterstes M-Eozän Jamaicas) und *Pezosiren portelli* (ca. 2,1 m Gesamtlänge, unteres M-Eozän Jamaicas, minimal jünger als die vorgenannte Art; ca. 50 MA; einzige Arten der Fam. Prorastomidae). Abstammung von „Condylarthra“. Während von *Prorastomus* nur ein Schädel bekannt ist, liegen von *Pezosiren* auch postkraniale Knochen vor, die belegen, dass diese Art mit ihren vier kurzen, aber gut entwickelten Beinen noch voll landgangfähig war, auch wenn sie den größten Teil ihres Lebens (wohl Nahrungserwerb und Ruhe) im Wasser verbrachte, wie zahlreiche aquatische Adaptationen belegen (Position der Nasenöffnungen, keine Nasennebenhöhlen, Thorax mit zahlreichen schweren Rippen als „Ballast“ zur Verringerung des Auftriebs). Weitere Merkmale: sirenenartiger Kopf, relativ kurzer Hals, langer, tonnenförmiger Stamm. Schwanz noch landsäugerartig-otterähnlich, ohne kräftige Muskelpakete, so dass im Gegensatz zu den rezenten Seekühen die Fortbewegung im Wasser noch nicht durch kräftige Auf- und Abbewegungen eines kräftigen Schwanzes erfolgen konnte, sondern (ähnlich primitiven Walen wie *Ambulocetus* sowie Ottern) durch Paddeln mit den Hinterfüßen in Verbindung mit Undulationen der Wirbelsäule. Moderne Sirenen leben komplett aquatisch mit flossenähnlichen Vorderbeinen (ohne Hinterbeine) sowie mit einer kräftigen Schwanzflosse als Antriebsorgan. Die Anatomie der Extremitäten und Gelenke von *Pezosiren* entspricht noch voll derjenigen gleich großer Landsäuger, d.h. dass *Pezosiren* sein Gewicht noch an Land tragen konnte, obwohl die aquatischen Adaptationen eindeutig das Wasser als bevorzugten Aufenthaltsort beweisen.

Ordnung Sirenia (Seekühe) rezent:

2 Familien (Dugongidae 1 Art, nur marin; Trichechidae = Manatis 3 Arten, marin, aber auch in Flüssen und Ästuaren); je eine Gattung; zusammen vier Arten.

Dugong: indo-pazifisch: Küstengebiete von Ostafrika über das Rote Meer bis nach Nordaustralien und Südapan; tropisch/subtropisch. 1 Art, nur marin.

Manatis: atlantisch: Westafrika, Ostküste der USA, Karibik, Mittelamerika bis Brasilien; festländisch: Amazonasbecken, Westafrika; tropisch bis subtropisch. 3 Arten, eine im Süßwasser (Amazonas), die beiden anderen auch im Meer.

Dugong: bis 3 m; 400 – 500 kg; Manati: bis 4,5 m, bis 1500 kg (Stellersche Seekuh: 8 m, 6 t, war die einzige Kaltwasser-Seekuh).

Starke Zahnabrasion durch den hohen Silikatgehalt der Seegräser; die beiden hinteren Backenzähne der Dugongs wachsen daher kontinuierlich nach, während bei den Manatis die Backenzähne ständig durch neue ersetzt werden. Die abgenutzten Zähne werden vorn am Kiefer abgestoßen. Dieses effektivere Verfahren verschaffte den Manatis einen Konkurrenzvorteil gegenüber den Dugongs und vertrieb letztere aus der atlantischen Region.

Neben den Walen die einzigen Säuger, die niemals an Land kommen. Vorderbeine flossenartig, Hinterbeine fehlen.

Spitzhörnchen (Scandentia): nach divergierenden Angaben erschienen im M-Eozän (naA sicher ab U-Oligozän) die UO/IO **Tupaioidea** (rez. **Spitz-, Fahنشwanzhörnchen**, 19 Arten) (BRI: Tupaiidae ab Lutet: *Tupaia*, *Urogale*). Kladistische Beziehungen zu den Primaten s. unter „Primaten“ (Schwestergruppe der Primatomorpha). Neuerdings wird neben den Tupaiidae eine monotypische Familie Ptilocercidae (*Ptilocercus*) ausgewiesen; nach molekularen Daten trennten sich die beiden Familien schon vor 63,4 MA (95%-Konfidenz: 73 – 53 MA), d.h. zu diesem Zeitpunkt entstand die Kronengruppe der rezenten Scandentia (Sci. 318, 792). Zwischen beiden Familien bestehen auch deutliche Unterschiede in Anatomie und Verhalten.

Nach THENIUS (2000) sind Scandentia dagegen erst im Miozän mit *Palaeotupaia sivalicus* nachgewiesen. Rezente Vertreter sind die Tupaiinae (Spitzhörnchen) mit *Tupaia*, *Dendrogale*, *Anathana* und die Ptilocercinae mit *Ptilocercus* (Fahنشwanzhörnchen). BENTON (2007) nennt fragliche Scandentia aus dem Eozän Chinas und sichere aus dem Miozän Indiens.

Anhang: Scandentia (Spitzhörnchen) rezent:

1 Familie (Tupaiidae), 6 Gattungen, 19 Arten; Südostasien einschl. der zugehörigen Inselwelt; außerdem entlang der Westküste der indischen Halbinsel. 12 – 23 cm Kopf-Rumpf-Länge, 35/55 – 85/185 g Gewicht. Regenwaldbewohner, überwiegend baumlebend. Ab Lutet (AS).

UF Ptilocercinae (Federschwänze), 1 Art *Ptilocercus loweri*, nachtaktiv, Borneo, malayische Inseln; Schwanz mit Schuppen bedeckt. Neuerdings zu einer eigenen Familie erhoben.

UF Tupaiinae: 18 Arten (Ostindien, SO-Asien, malayischer Archipel), tagaktiv

Südamerik. Huftiere (Meridiungulata): O-Paläozän bis oberstes Pleistozän). Zum Zeitpunkt der Isolation Südamerikas befanden sich auf dem Kontinent nur

--- Beuteltiere

--- Zahnarme (Gürteltiere, Ameisenbären, Faultiere)

--- einige primitive Huftiere (Condylarthra, frühe Notoungulata);

im Oligozän gelangten noch Primaten und Caviomorpha auf die südamerikanische „Insel“ (Caviomorpha aber wohl schon im M- oder O-Eozän), s.o.

Mangels anderer Raubtiere besiedelten die Huftiere alle ökologischen Nischen und imitierten morphologisch andere Tiergruppen. Allein die O Notoungulata brachte über 100 Gatt. hervor. Näheres s. Paläozän.

Beispiele:

Didolodus (E-Eozän Argentiniens, 60 cm), Fam. Didolodontidae (Thanet bis M-Miozän/10 MA), wahrsch.

Bindeglied zwischen den frühen Huftieren der O **Arctocyonia** und den **Litopterna**.

Trigonostylops (O-Pal. bis U-Eozän, s. Paläozän) aus der O **Astrapotheria** (Trigonostylopidae:

Thanet bis Bartonian)

Notostylops (U-Eozän, ?75 cm), kaninchenartiger Pflanzenfresser mit kurzem hohem Nagergesicht und nagerähnlichem Gebiß; zur Fam. Notostylopidae mit meißeelartigen, nachwachsenden Schneidezähnen, durch eine Lücke von den Backenzähnen getrennt. Zur UO Notoprogonia (Pal. bis M-Eozän) in der O **Notoungulata**. (F. Notostylopidae: Ypres bis Bartonian). Bei späteren Notoungulata wurden die Eckzähne völlig abgebaut, die Schneidezähne wie bei Nagern dauerwachsend.

Thomashuxleya (U-Eozän, 1,3 m), schafsgroß mit relativ großem Kopf, vollständiges Gebiß mit 44 Zähnen, Eckzähne als Hauer verlängert (wühlte im Boden wie ein Warzenschwein?), Zehengänger mit relativ leichtem Körperbau. Insgesamt nabelschweinähnlich. Zur Fam. Isotemnidae (Thanet bis U-Miozän) als primitivste Familie der O **Toxodonta** (Eozän bis oberstes Pleistozän, im Miozän nashorngroß).

Unpaarhufer (Perissodactyla): ab oberstem Paläozän (ca. 55,7 MA) Asiens, in Nordamerika unmittelbar nach der Paläozän-Eozän-Grenze auftretend (*Sifrhippus*); Radiation im U-Eozän; maximale Diversität im O-Eozän; dominierende Weidegänger des Eozäns; danach kontinuierlicher Rückgang, heute nur noch 3 von ehemals 15 Familien. Multigenkladistisch zweigen zunächst die Pferdeartigen ab, Tapire und Nashörner sind Schwestergruppen. Im alleruntersten Eozän Chinas direkt nach der PE-Grenze: *Orientolophus*, *Propachynolophus*.

Litopterna (Paläozän mit oberstes Pleistozän/20000 – 10000 BP) stellen nach molekularen Daten (Kollagensequenzen, Mitogenom) die Schwestergruppe der Unpaarhufer und werden mit diesen zu den Panperissodactyla zusammengefasst.

Drei Unterordnungen:

1) **Hippomorpha:** *Sifrhippus* (unterstes Eozän, 56 MA, hauskatzen groß) als ältester Vertreter der Equidae. Nordamerika.

Eohippus/Hyracotherium (unt. Eozän) als frühes pferdeartiges Tier in Europa (Schulterhöhe 20 cm, Länge 60 cm), gefolgt vom *Propalaeotherium* (Eckfelder Maar, 45 MA; 75 cm Schulterhöhe). Die **Palaeotherien** sollen eine Seitenlinie der Pferdeentwicklung darstellen.

Hyracotherium (U-Eozän, Asien, Europa, Nordamerika, Schulterhöhe 20 cm, naA 35 cm; 12 kg; *Eohippus*), Länge 60 cm, Schädel verlängert, vollständiges 44er-Säugergebiß, niederkronig, nur zum Kauen weicher Blätter geeignet. Breite Füße ohne reduzierte Zehenzahl (vorn 4,

hinten 3). Langer Körper mit geschwungener Rückenlinie, relativ großes Gehirn. Lebte in kleinen Herden in Wäldern. Fam. Palaeotheriidae.

Palaeotherium (M-Eozän bis U-Oligozän Europas, 75 cm Schulterhöhe), langer Hals, kurze rüsselartige Schnauze, Ernährung von Blättern, Leben im Unterholz (schmaler Körper). Die Palaeotheriiden reduzierten im Verlauf der Evolution ihre Zehenzahl (vorn 4, hinten 3) nicht; dadurch konnten sie in sumpfigen Wäldern leben ohne einzusinken. Vermutlich herdenlebend, spätere Formen bis nashorngroß.

Plagiolophus (Eozän bis Oligozän, Europa und Asien; 80 cm lang, bis 70 cm Schulterhöhe, 30 kg). Besonders häufig im O-Eozän, besiedelte dichte Wälder. F Palaeotheriidae.

Die „Hyracotherien“, die man früher unter dem Begriff „*Eohippus*“ zusammenfasste, umfassen nach neuen Erkenntnissen 6 Gattungen, die vor 55 bis 52 MA in Nordamerika und Europa lebten. Ein Teil des nordamerikanischen Materials von *Hyracotherium* wurde zu *Sifrhippus* gestellt.

Gliederung der Hippomorpha:

a) OF **Equioidea**

mit den beiden Fam. **Palaeotheriidae**, M-Eozän bis U-Oligozän (lt. lt. BRI Ypres bis Chattium; EU, AS)

und **Equidae**, ab unterstem Eozän/PE-Grenze (*Sifrhippus*)

b) OF **Brontotheriidea**.

Sifrhippus als ältestes Pferd lebte in einer parkähnlichen Waldlandschaft mit dichtem Unterwuchs. Seine Vorgänger sind wohl zu Beginn des PE-Wärmemaximums über einen nördlichen Verbreitungsweg in Nordamerika eingewandert. *Sifrhippus* lebte in Nordamerika noch zu Zeiten dieses Temperaturmaximums, was zu erheblichen Veränderungen seiner Körpergröße führte:

Frühe Exemplare besaßen noch 5,6 kg Körpergewicht, das sich in den folgenden 130000 Jahren auf 3,9 kg um 30 % reduzierte. Die Molaren verkleinerten sich entsprechend. Das Wärmemaximum hielt insgesamt etwa 175000 Jahre an (davon Temperaturanstieg in den ersten 60000 Jahren); als die Temperatur am Ende dieser Zeit wieder deutlich abfiel, wurden die Tiere wieder größer (durchschnittlich 7 kg) (Bergmannsche Regel: in wärmeren Gebieten weisen endotherme Tiere durchschnittlich kleinere Körperform auf). Die Veränderungen der Körpergröße können nicht mit Nahrungsmangel erklärt werden, denn während des Temperaturanstiegs herrschte feuchtes Klima und damit eine erhöhte Produktion von Biomasse (nur während des absoluten Wärmemaximums war es trockener) (Wikip.: *Sifrhippus*).

Propalaeotherium aus dem frühen Lutet des Geiseltals (ca. 47 MA) wurde im Laufe von ca. 1 MA immer kleiner (von 39 auf 26 kg), während der Tapir *Lophiodon* im gleichen Zeitraum immer größer wurde (von 124 auf 223 kg). Die neuen Untersuchungen zeigten, dass es sich bei *Propalaeotherium* um eine einheitliche Art handelte, ebenso bei *Lophiodon*. Das feuchte Tropenklima blieb im betreffenden Zeitraum konstant, so dass Klimaveränderungen nicht für die divergierende Größenentwicklung verantwortlich gemacht werden können (Warmphasen führen allgemein zu Abnahmen der Körpergröße von Säugetieren). Die Unterschiede in den beiden Linien deuten darauf, dass sich die Lebenszyklen der Tiere auseinander entwickelten: kleine Tiere pflanzen sich schneller fort und sterben früher, müssen aber in Relation zu ihrer Größe nicht so viel Nahrung aufnehmen und können mehr Ressourcen in die Nachkommen stecken. Größere Tiere leben länger, haben niedrigere Fortpflanzungsraten, brauchen aber mehr Nahrung und können weniger in Fortpflanzung investieren; sie haben aber auch weniger Fressfeinde und können wegen ihrer Größe auch längere Wege zur Nahrungssuche auf sich nehmen – dadurch längere Lebenserwartung und dadurch letztendlich ebenfalls verbesserter Fortpflanzungserfolg. Jede Linie optimierte somit ihre Lebensstrategie. *Lophiodon* war der größte Herbivore im europäischen Eozän. Die Entwicklung zwischen den beiden Arten war nicht direkt kompetitiv, denn die große Körpergröße von *Lophiodon* blieb auch bestehen, nachdem *Propalaeotherium* selten geworden war (Sci. Rep. 10: 3987).

Als Seitenzweig erscheinen vor 50 MA die nach 15 MA wieder aussterbenden **Brontotherien** (U-Eozän bis M-Oligozän), Abstammung von den Hyracotherien des ältesten Eozäns, äußerlich den frühen Pferden ähnlich, werden im Oligozän ökologisch durch die Nashörner ersetzt. In Nordamerika bereits am Ende des Eozäns erloschen; nur in Asien überlebten sie bis ins Oligozän.

Brontotheriidae: U-Eozän bis M-Oligozän, ca. 40 Gatt., Nordamerika und Asien. Nashornähnlich, Ernährung von weichen Waldpflanzen, z.T. massive Hörner und große Eckzähne. Hörner jedoch nicht wie Nashornhörner aus kompakten Haaren, auch nicht aus Horn, sondern als hautüberzogene Knochenzapfen wie bei Giraffen. Bei Männchen größere Hörner als bei Weibchen. Im M-Oligozän - als es trockener wurde und sich offenere Waldgebiete ausbreiteten - ökologisch von Nashörnern ersetzt. Insgesamt riesenhaft und schwerfällig, kleineres Gehirn als in der Pferde-Linie. Keine Zehenreduktion, keine Anpassung an schnellen Lauf.

Eotitanops (U- bis M-Eozän, Nordamerika und Asien, Schulterhöhe 45 cm), ähnlich *Hyracotherium*, waldbewohnend, frühester Vertreter der Brontotherien.

Dolichorhinus (O-Eozän Nordamerikas, Schulterhöhe 1,2 m): äußerlich wie kleines, hornloses Nashorn mit langem Kopf; niederkronige Zähne. Lebensweise wie Nashorn.

Brontops (O-Eozän Nordamerikas, Schulterhöhe 2,5 m): plump gebaut, katapultartiges Horn auf der Nase, wohl hautbedeckt.

Aktautitan (= *Megacerops*) (M-Eozän, West-Asien; bis 4 m lang, 1,5 – 2 t). Kurze Beine und der Umstand, dass die Fossilien in See-Sedimenten gefunden wurden, sprechen für eine semiaquatische Lebensweise. Eines der größten Brontotherien.

Megacerops (O-Eozän, Nordamerika, 5 m lang, Schulterhöhe 2,5 m; 2,8 t). Y-förmiges Horn aus Nasenknochen vorn auf der Schnauze. Kleines Gehirn.

Palaeosyops (U- bis M-Eozän Nordamerikas; 2,4 m lang, 600 – 800 kg, kuhgroß und damit eines der kleineren Brontotherien. Hornlos, dafür lange Eckzähne zur Verteidigung (alle hornlosen Brontotherien hatten große Eckzähne, waren aber dennoch streng herbivor).

Protitan (Eozän Asiens; 2,6 m lang, 1,4 m Schulterhöhe, 150 kg) als kleiner Vertreter.

Entwicklungslinie der **Equiden**: *Eohippus* (U-Eozän) -- *Orohippus* (M-Eozän) -- *Epihippus* (O-Eozän). *Eohippus* in Europa und Nordamerika, *Oro-* und *Epihippus* nur in Nordamerika. Die Linie der Pferde starb im unt. Oligozän in Europa und Asien aus, so daß sich die weitere Evolution in Nordamerika vollzog.

Reduktion der Zehenzahl: *Hyracotherium*: vorn 4, hinten 3;

Mesohippus: 3

Pliohippus, *Equus*: 1

Insgesamt kennt man aus den letzten 55 MA etwa 35 ausgestorbene Pferdegattungen und mehrere hundert ausgestorbene Pferdearten. Primitive Pferde (vom U-Eozän bis zum U-Miozän, bis vor ca. 20 MA) waren recht klein; sie hatten als Blattäser kurzchronige Zähne (angepasst an die weiche Blattvegetation). Im frühen Miozän zwischen 20 und 15 MA durchliefen sie eine explosive adaptive Radiation der Zahnmorphologie; neben kurzchronigen Äsern traten hochchronige Gräser hinzu. Die letzten 20 MA der Pferdeevolution sind gekennzeichnet durch Pferde, die sich überwiegend gemischt ernährten, oder aber reine Grasfresser, sowie eine Zunahme in der Breite des Spektrums der Körpergröße. Der Übergang zu Grasfressern und die stärkste Radiation der Pferde erfolgte vor allem zwischen 17 und 15 MA im unteren Mittelmiozän (in Nordamerika); erst vor 10 MA wanderte dann *Hipparion* nach Eurasien und vor 3,5 MA *Hippidion* nach Südamerika.

- 2) (+) **Ancylopoda** mit den Fam. Eomoropidae (Eozän bis U-Oligozän) und **Chalicotheriidae** (Ypres/50 MA bis Pleistozän, fraglich: Holozän; EU, NA, AS, AF): sibirische Gräber aus dem 6. Jahrhundert v. Chr. sind geschmückt mit Tiergestalten, die stark an Chalicotherien erinnern. Und aus den Wäldern Kenias wurde immer wieder von Nandi-Bären (Pferd mit Krallen) berichtet, deren Beschreibung auf Chalicotherien passt. Ältester Vertreter: *Eomoropus* (O-Eozän, Nordamerika, Asien): pferdeartiger Kopf und Körper. Im Gegensatz zu den übrigen Huftieren entwickelten die Chalicotherien keine Hufe, sondern Krallen. Waldlebend, blattäsend. (Siehe Miozän: *Moropus*).

3) **Ceratomorpha:**

3a) erste Tapire vor 55 MA (*Heptodon*, U-Eozän, 1 m); die Fam. der rez. Tapire erscheint im U-Oligozän (Fam. Tapiridae, rez. 4 Arten; EU, NA, AS, SA), die OF Tapiroidea bereits im U-Eozän. Maximale Gattungsvielfalt im Eozän. In Messel (49 MA) Urtapir *Hyrachys*, der als gemeinsame Stammform der Fam. Tapiridae und Nashörner gilt. THENIUS nennt dagegen *Homogalax* aus dem ält. Eozän als Wurzelgruppe der Tapire und Nashörner.

Heptodon (zur Fam. Helaletidae, +): tapirähnlich, aber kleiner und leichter gebaut, U-Eozän Nordamerikas; noch kein Rüssel.

Helaletes (M- und O-Eozän Nordamerikas und Asiens): beginnende Rüsselentwicklung als fleischiger Auswuchs der Oberlippe (zum Heranholen von Zweigen und Blättern).

Helaletidae: Ypres bis Chat (EU, NA, AS, AF).

Auch bei *Lophiodon* aus dem U- bis O-Eozän (2,8 m lang, 1 m hoch) soll es sich um einen Vorfahren der echten Tapire handeln (u.a. aus dem Geiseltal) (Lophiodontidae: Ypres bis Priabonian; EU, AS).

Tapirartige waren im Alttertiär mit vielen Arten und mehreren Familien auf der Nordhalbkugel weit verbreitet, aber nur die F Tapiridae (ab U-Olig.) überlebt mit *Tapirus*, *Protapirus*, ***Tapiravus*** die Oligo-Miozän-Grenze. Im Jungtertiär waren Tapire noch in Nordamerika und Europa verbreitet; im Pleistozän gelangten sie nach Südamerika (rez. 4 Arten: 1 in Mittelamerika, 2 in Südamerika, 1 in SO-Asien); in ihrem Entstehungsgebiet Nordamerika sind sie erloschen.

Tapire sind als altertümliche Unpaarhufer lebende Fossilien; Vorderfüße vier-, Hinterfüße dreizehig; niedrigkronige Zähne als waldbewohnende Äser; Magen-Darmtrakt einfach gebaut, kurzer Blinddarm, stämmiger Körper, recht kurze Beine, überwiegend nächtliche Lebensweise. Rezente Tapire haben sich seit dem Miozän kaum mehr verändert (THENIUS 2000).

Zu den altertümlichen Familien der Tapiromorpha gehören die Isectolophidae (Ypres bis Bartonian; NA, AS; im U-Eozän: *Karagalax*, *Systemodon*, *Cardiolophus*, *Orientalophus*, *Homogalax*) und die weiter abgeleiteten Deperetellidae (Lutet bis Rupelium; EU, NA, AS), Helaletidae (Ypres bis Chattium; EU, NA, AS, SA) und Lophialetidae (Lutet bis Priabonian, AS; z.B. *Kalakotia*, M-Eozän; *Lophialetes*) (J. Palaeont. 75. 407).

3b) Nashörner (OF Rhinoceroidea) ab Lutet, rez. Fam. Rhinocerotidae ab O-Eozän oder U-Oligozän. MÜLLER nennt Rhinoceroidea bereits ab U-Eozän (Maximum im O-Eozän und Oligozän) und Rhinocerotidae ab M-Eozän (BRI: ebenfalls ab

Lutet). Vor 40 MA gab es drei Nashornfamilien, die bis auf die rez. Familie Rhinocerotidae wieder ausstarben.

Nashörner auch schon im O-Eozän Deutschlands (*Epiaceratherium*, 33 MA, Bayern).

Ausgangsform der Nashörner waren die **Hyrachyidae**, die Übergangsformen zwischen den Tapiren und Nashörnern darstellen.

Hyrachys: U- bis O-Eozän Nordamerikas, Asiens und Europas, 1,5 m lang, ähnlich *Heptodon*, aber größer und kräftiger gebaut (fuchs- bis tapirgroß). Möglicherweise Vorfahr sowohl der späteren Tapire wie der Nashörner.

Außerdem traten im Eozän (lt. BRI von Lutet bis U-Miozän) auch die Hyracodontidae (EU, NA, AS) auf; *Hyracodon nebraskensis* bereits im obersten Eozän (frühes Chadronian, 37,68 +/- 1,04 MA; Chadronium = jüngstes Land Mammal Age des Eozäns), ebenso *Subhyracodon*.

Fam. Arynodontidae: kurzlebige Gruppe früher Nashörner mit ca. 10 Gatt. aus Eozän und Oligozän. Flußpferdähnlich, wahrsch. amphibisch. Eckzähne im Gegensatz zu den anderen Nashornfamilien stark entwickelt, gekrümmt, wuchsen ständig nach.

Metamynodon (O-Eozän bis U-Miozän, Nordamerika und Asien, 4 m), flußbewohnend, flußpferdähnlich, massiver tonnenartiger Körper mit kurzen Beinen, Vorderbeine vierzehig. Kamm in Schädelmitte (Ansatz für kräftige Kaumuskeln?). Kräftige, verlängerte Eckzähne zum Wühlen auf dem Gewässerboden. Augen hoch am Schädel, um auch im fast untergetauchten Zustand die Umgebung zu beobachten.

Ablösung der Perissodactyla durch Artiodactyla im Eozän? In den untereozänen Waldlandschaften Nordamerikas und Asiens dominierten Unpaarhufer (Pferde, Nashörner, Brontotherien), ab M-Eozän nahmen Paarhufer (Kamele, Schweine, Wiederkäuer) an Bedeutung zu; rez. 79 Gattungen Paarhufer, aber nur 6 Gattungen Unpaarhufer. Ging man bisher davon aus, dass die Paarhufer den Unpaarhufern überlegen waren und diese verdrängten, so ergaben statistische Untersuchungen der Entstehungs- und Aussterberaten einen etwa parallelen Verlauf zwischen beiden Gruppen; Entstehungsraten jeweils um die Eozän-Oligozän-Grenze am höchsten, danach abfallend; Aussterberate allmählich ansteigend zu einem Maximum im Pliopleistozän; Radiationsmuster also gleichartig. Auch eine Überlegenheit der Paarhufer ist real nicht nachvollziehbar; die Blinddarmfermentierung der Unpaarhufer ist nicht weniger effektiv als die Vormagenfermentierung selenodonter Paarhufer (BENTON).

Cambaytherium: unterstes Eozän Indiens; 54,5 MA, etwa 1 – 1,5 MA nach dem Temperaturmaximum der PEG; schweine-/pekarigroß, 20 – 35 kg. Familie Cambaytheriidae. In denselben Schichten wurden urtümliche Primaten, Paarhufer, Nagetiere, aber auch Tillodontia gefunden.

Da alle frühen Unpaarhufer bisher aus Nordamerika stammten (ca. 50 MA alt), ging man zunächst davon aus, dass die Perissodactyla auch dort entstanden waren.

Cambaytherium verfügte noch über alle fünf Zehen und steht dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Kronen-Perissodactyla sehr nahe und kann als ein Modell des LUCA der heutigen Unpaarhufer gesehen werden. Frühe Unpaarhufer hatten vorn vier und hinten drei Zehen (wie heutige Tapire). Die fusionierten Knochen des Unterkiefers verbinden *Cambaytherium* zwar mit Pferden und Nashörnern, andere Merkmale entsprechen aber archaischeren Säugern („Condylarthra“) wie *Phenacodon*. *Cambaytherium* stellt ein Bindeglied zwischen den Phenacodontidae und den Unpaarhufern.

Indien war zu jener Zeit aber noch eine Insel. Man vermutet daher, dass die Vorfahren von *Cambaytherium* in der arabischen Region lebten und – wie auch Primaten und Nagetiere – die Indische Insel erreichten, bevor diese vor höchstens 50 MA mit Asien kollidierte, möglicherweise über eine Inselbrücke mit der afroarabischen Landmasse. In der Isolation Indiens konnten die Unpaarhufer-Vorfahren dann weiter evolvieren, und als sich Indien mit Asien verband, konnten sich die ersten echten frühen Unpaarhufer oder deren Vorläufer ausbreiten, bis sie Nordamerika erreichten, wo eine explosive Radiation dann zu der breiten taxonomischen Diversität der Unpaarhufer führte.

In der etwa gleich alten Ghazij-Formation in Belutschistan findet sich ebenfalls ein Vertreter der Cambaytheriidae (*Nakusia*), aber auch schon frühe Hippomorpha und Tapiomorpha. Belutschistan war damals eine eigenständige, vom indischen Subkontinent abgetrennte Insel (Wikipedia: *Cambaytherium*).

Cambaytherium war robuster, weniger schnellläufig und stärker allesfressend als frühe Unpaarhufer.

Kladogramm:

- Artiodactyla
 - Phenacolophidae + Phenacodontidae
(evtl. zweigen von der gemeinsamen Stammlinie zu diesen beiden Familien die Afrotheria ab)
 - Cambaytheriidae (*Cambaytherium*, *Nakusia*)
 - Perissodactyla

Urraubtiere (O Hyaenodonta oder Creodonta): U-Paläozän bis O-Miozän (7 MA); im Eozän bärenähnliche Riesenformen (*Sarkastodon*, 3 m, O-Eozän Mittelasiens; ad Oxyaenidae, 200 - 400 kg); sie jagten große Säuger wie Brontotherien. Weite Verbreitung der Uraubtiere im Eozän. Die Familie Hyaenodontidae (Ypres bis O-Miozän; EU, NA, AS, AF) erschien in Asien bereits im obersten Paläozän. Die Oxyaenidae (Thanet bis Bartonian; EU, NA, AS) ähnelten teilweise heutigen Vielfraßen, Katzen und Bären.

Sarkastodon (O-Eozän der Mongolei, 2,6 m; 200 – 400 kg), größer als der größte Bär, wahrsch. Allesfresser, der die großen Säuger der Mongolei jagte. Fam. Oxyaenidae. Bärenähnliches Aussehen, wohl hyperkarnivor.

Patriofelis (Eozän Nordamerikas, 1,8 m), katzenähnlich, aber etwas plumper Körperbau; wohl guter Schwimmer, evtl. semiaquatisch; Ernährung u.a. von Schildkröten (Gebiss kräftig genug, um die Panzer zu knacken). *Oxyaena* (O-Pal. bis U-Eozän, Europa/Nordamerika) dürfte dagegen ein guter Kletterer gewesen sein und auf Bäumen gelebt haben. Katzenähnlich, ca. 1,4 m lang, aber recht kurze Beine und langgestreckter Körper. Beide Gattungen ad Oxyaenidae.

Machaeroides (U-Eozän Nordamerikas), Säbelzähne wie bei Säbelzahnkatzen (bilden zusammen mit *Apataelurus* die Machaeroidinae)

Tythaena (ob. Paläozän Nordamerikas, 1,1 m, 10-15 kg), katzenähnlich

Hyaenodon (-Eozän bis U-Miozän, Europa, Nordamerika, Asien, Kenia; bis 1,8 m), wiesel- bis hyänen-groß, artenreich. Lange, schlanke Beine. Fam. Hyaenodontidae, O-Eozän bis O-Miozän.

Hyaenodon gigas (O-Eozän Asiens; bis 2,1 m; 1 m Schulterhöhe, bis 200 kg); Lauerjäger, der keine langen Strecken laufen konnte. Es gab aber auch kleine Arten (*H. mustelinus*, 50 cm lang, 20 cm Schulterhöhe, 10 kg; Schädel aber 16 cm lang; O-Eozän bis U-Oligozän).

Hemipsalodon (Eozän Nordamerikas), 2 m lang, 1 m Schulterhöhe, 250 kg. Ad Hyaenodontidae.

Prolimmocyon (O-Pal. bis U-Eozän Nordamerikas; 1,3 m lang, 20 cm Schulterhöhe, 10 kg).

Ab dem M-Eozän wurden Hyaenodontidae kleiner und erreichten dann nur noch maximal die Größe eines Schakals; wahrscheinlich wurde ihre Größenentwicklung durch die Oxyaeniden unter den Creodonten und Mesonychiden unter den Condylarthra nach oben begrenzt. Erst nachdem diese Gruppen wieder zurückgegangen waren, entwickelten sich die Hyaenodontidae erneut in große Beutegreifer. Vier oder fünf Unterfamilien:

- Proviverinae (basal in Hyaenodontidae; im O-Pal. neben Oxyaenidae zunächst nur in Nordamerika, ab U-Eozän auch Europa und Afrika), hauskatzengroß, schleickkatzenähnlich, ernährten sich von Insekten und kleinen Wirbellosen; erloschen im O-Eozän; in Afrika und Südindien aber bis O-Oligozän/U-Miozän
- Limnocyoninae (O-Pal. bis U-Eozän, Abstammung von nordamerikanischen Proviverrinae), in der Größe einer großen Katze; ähnlich der Fossa; kleine Prädatoren, verlängerter Körper, teilweise arboreal, langer Schwanz zur Balance
- Machaeroidinae (Auftreten im frühen M-Eozän) (*Machaeroides*, *Apataelurus*)
- Pterodontinae (O-Eozän/U-Oligozän)

wale-wale eozä

Wale (Cetacea): Die früher angenommene Abstammung von den Mesonychidae (60 bis 30 MA; Dan bis Rupelium; EU, NA, AS) gilt als überholt. Die meisten molekularkladistischen Studien deuten dagegen auf die Flusspferde als nächste rezente Schwestergruppe; auch einige morphologische Merkmale verbinden Wale und Flusspferde (bestimmte Merkmale der Molaren; evtl. auch das völlige Fehlen von Behaarung und Schweißdrüsen). Inzwischen ist auf jeden Fall die enge Verwandtschaft zwischen Walen und Artiodactyla gesichert (Cetartiodactyla, u.a. wegen der doppelten Gelenkrolle des Astragalus); das Fußgelenk der Mesonychiden ist primitiver (BENTON 2007). Die Konsequenz wäre, die Mesonychiden als Außengruppe der Artiodactyla (oder Stamm-Artiodactyla) zu sehen, und die Wale zweigten dann später innerhalb der Kronen-Artiodactyla ab.

Ältester Wal ist *Pakicetus* (53,5 MA; Pakistan, 1,8 m Kopf-Rumpf-Länge, 150 kg), noch landlebend (laufendes Landtier), jedenfalls nicht stärker amphibisch als ein Tapir. Allerdings spricht der schwere, auftriebreduzierende Knochenbau neuerdings doch für eine stärker aquatische Lebensweise, wohl als watender Jäger in Flüssen (s.u.). BENTON (2007) weist darauf hin, dass der Astragalus im Fußgelenk aber noch die typische Doppelgelenkrolle landlebender Artiodactyla aufweist. Spitze Zähne zum Fang schleimiger Fische. Hundeähnliches Aussehen, aber mit einem walartigen Kopf und mit Hufen an den Fingern und sehr dünnem Schwanz; möglicherweise mit Schwimmhaut zwischen den Fingern.

Das Gehörsystem von *Pakicetus* steht intermediär zwischen dem der Landsäuger und dem Echolotsystem der Wale, so daß beide Systeme (leidlich) schon/noch funktionierten; eine ähnliche Situation findet man bei echten Robben und Walrossen, die ja auch (wie *Pakicetus*) nicht aussch. aquatisch leben. Auch die Tatsache, daß *Pakicetus* in den Ablagerungen eines flachen Flusses gefunden wurde, deutet hierauf. Neuere Funde ergaben jedoch, dass das Gehörsystem von *Pakicetus* noch auf gutes Hören in der Luft (bei gleichzeitig schlechtem Hörvermögen unter Wasser) eingestellt war, und zwar mit Adaptationen, die eher an die Verhältnisse bei unterirdisch lebenden Säugern erinnern, wo Schall oder Vibrationen in unmittelbarem Kontakt zum umgebenden Untergrund wahrgenommen werden.

Die Untersuchung der Myoglobinsequenzen von 130 Säugerarten und ein daraus resultierendes Kladogramm (aus dem auf Myoglobinsequenzen fossiler Taxa geschlossen werden konnte) ließen den Schluss zu, dass der vierbeinige *Pakicetus* nur 90 Sekunden unter Wasser bleiben konnte (so lange konnte er die Luft anhalten), während der 15 MA jüngere *Basilosaurus* bereits 17 Minuten schaffte, ein moderner Pottwal 90 Minuten. Der Myoglobingehalt von Pottwalmuskeln ist 30 x höher als bei Landsäugetieren, und die elektrische Ladung des Myoglobins lässt Aussagen zu, wie lange ein Tier die Luft anhalten kann. Erst Änderungen der Myoglobinsequenz, die zu Änderungen der elektrischen Ladung des Myoglobins führten, ermöglichten den Säugetieren das Vordringen ins Meer (Spektr. Wiss. 1/2014, 12).

Nur minimal jünger, jedoch eine typische Übergangsform ist *Ambulocetus natans* (ebenfalls aus Pakistan, seelöwengroß, komplette Vorder- und Hinterbeine noch vorhanden) mit Mosaikmerkmalen, die die aquatischen Adaptationen der späteren Wale antizipierten: Zehennenden und Hufe wie bei Mesonychiden, langer Schwanz; wahrscheinlich robbenähnliche amphibische Lebensweise. Keine Schwanzflosse, aber paddelartige Hinterbeine. *Ambulocetus* vertritt in idealer Weise das bisher theoretisch postulierte robbenähnliche Übergangsstadium als aggressiver aquatischer Beutejäger mit vier Paddelbeinen. Die Schwimmweise von *Ambulocetus* (der 120 m höher im Profil als *Pakicetus* gefunden wurde) ähnelt derjenigen heutiger Ottern (Undulation der Wirbelsäule), die Bewegung an Land dürfte etwa der von Seelöwen entsprochen haben. Vorderbeine kürzer, Hinterbeine kräftig ausgebildet mit großen Füßen und großen Fußknochen. Walrossgroß, Küstenbewohner, abgesehen von den langen Hinterbeinen krokodilähnlich.

Der nächstjüngere Wal *Rodhocetus* (46 - 47 MA, 2,5/3 m, 250 kg, Lutet Pakistans) ist stärker ans Schwimmen angepaßt und nicht mehr amphibisch wie *Ambulocetus*, auch wenn einige Merkmale (Beckengürtel, Wirbelsäule) noch auf die terrestrischen Vorfahren hinweisen. Er lebte bereits in tieferem Wasser (der Fundschicht nach), anatomische Merkmale deuten aber darauf, dass er sich auch noch zeitweise an Land aufhielt. Nach neuen Untersuchungen (Sci. 302, 1143) paddelte er mit den Füßen, der Schwanz diente als Ruder, die Fortbewegung ähnelte also Ottern.

Messungen des Gehaltes an schwerem Sauerstoff in Zahnphosphat (Süßwasser ist isotopisch leichter als Salzwasser) belegen in Einklang mit den Sedimentbefunden, daß *Pakicetus* und *Nalacetus* (Schwestergruppe von *Pakicetus*) noch im/am Süßwasser lebten, während *Indocetus* (M-Eozän) bereits fest auf marine Habitate fixiert war. *Ambulocetus* zeigt dagegen dental noch ein Süßwasserhabitat an, während die Fossilfunde zweifellos aus marinen Sedimenten stammen, was dafür spricht, daß Erwachsene im offenen Meer lebten, während die Jungen Süßwasser bevorzugten.

Im M-Eozän (8 MA nach *Pakicetus*) *Protocetus* (40 – 45 MA; Mittelmeergebiet, Asien; 2,5 m), schon viel walähnlicher, stromlinienförmig, Vorderbeine flach und paddelähnlich, Hinterbeine stark reduziert zu paddelähnlichen Flossen, zum Schwimmen kaum mehr nützlich, aber wahrsch. noch äußerlich erkennbar. Schwanzflosse wahrscheinlich schon waagrecht ("Fluke" = typische Walschwanzflosse); langer Schädel, schmale Schnauze, zugespitzte Zähne (zum Fischfang). Nasenlöcher schon nach hinten verlagert und nicht mehr auf der Schnauzenspitze. Ohren schon an Unterwasserschall angepaßt, aber wohl noch kein perfektes Echolotsystem.

Noch im Eozän erschienen:

der 6-7 m lange *Zygorhiza* (Nordamerika; sehr langer, dünner, aalförmiger Körper, Kopf und Rumpf noch über einen kurzen Hals verbunden mit den üblichen 7 Halswirbeln der Säuger, Vorderbeine paddelförmig, noch vom Ellenbogen aus beweglich [keine Verschmelzung der Unter- und Oberarmknochen wie bei modernen Walen], evtl. noch Fortpflanzung an Land, wobei sie sich dann mit Hilfe der Gelenke der Vorderbeine aus dem Wasser stemmten und am Strand hochzogen);

und der 25 m (naA 18,2 oder 20) m lange *Basilosaurus* (40 – 37 MA, M-Eozän, Atlantikküste Nordamerikas, aber auch Ägypten). Noch winzige Hinterbeine (3 % der Körperlänge) mit dreizehigen Füßen; seeschlangenähnlich ("Saurus"), wobei der Oberschenkel von *Basilosaurus isis* fast vollständig innerhalb der Körperwand lag; die distalen Elemente lagen frei der Körperwand an, waren aber zu klein und schwach, um eine Funktion beim Schwimmen oder einen Landgang zu ermöglichen (wahrsch. Funktion als Paarungshilfe). Die Ohren waren noch nicht voll zur Echolotung geeignet. Veränderungen der Schädelform sprechen dafür, daß dieses System erst

ab dem Miozän perfekt funktionierte. *Basilosaurus* ist der jüngste Wal mit noch funktionstüchtigen Hinterextremitäten. Rippen von *Basilosaurus* kurz, Beckenknochen noch vorhanden mit gelenkig angefügten Hinterbeinknochen. Becken nicht mehr mit der Wirbelsäule verbunden. Nasenlöcher noch weit vorn an der Schnauze. Frontzähne zugespitzt und konisch, hintere Zähne mit gekerbten Schneiden. Jagte wahrsch. Fische und Tintenfische der Tiefsee wie rez. Pottwale. Schlängelnde Fortbewegung. In Ägypten ernährte sich der dort 15 – 18 m lange *Basilosaurus iris* als Top-Beutergreifer bevorzugt von dem ca. 5 m langen Wal *Dorudon atrox*; er war also kein Aasfresser, sondern aktiver Top-Jäger.

Im O-Eozän treten als zweite UO der Wale die **Zahnwale** auf, während die dritte UO (Bartenwale) erst vor ca. 35 MA (unterstes Oligozän) erscheint. Die Zahnwale gelten dabei als paraphyletisch und durchliefen im Miozän eine starke Radiation, wobei zahlreiche delphinartige Formen entstanden. Bis zu 300 einfache, spitze, kegelförmige Zähne! Weiterentwickeltes Echolotsystem. Schüsselförmig erweiterte Nasenregion über der Schnauze mit einer öligen, kissenförmigen Masse, die das in den Nasengängen produzierte Pfeifen, Klicken und Quietschen bündelt und als gerichtete Schallwellen aussendet (BENTON 2007). Der Empfang des Schalls erfolgt über den Unterkiefer; über Knochen wird er zum Ohr weitergeleitet. Mysticeti (Bartenwale) sind dagegen zahnlos (ab Oligozän).

Systematik der Wale (nach älteren Quellen):

1. UO **Archaeoceti (Urwale)**: U-Eozän bis U-Miozän
2. UO **Odontoceti (Zahnwale)**: oberstes Eozän bis rez., Maximum im Miozän; monophyl rezente Familien (rez. ca. 67 Arten) (paraphyletisch):
 - Flußdelphine ab M-Miozän (BRI: U-Miozän)
 - (die Flußdelphine des Amazonas, La Plata und Yangtse (+) bilden ein Monophylum, der Flußdelphin des Ganges steht außerhalb) (PNAS 98, 7384).
 - Schnabelwale ab U-Miozän
 - Pottwale ab U-Miozän (größter rezenter zahntragender Wal; moderne Molekularkladistik bestätigt die Zugehörigkeit zu den Zahnwalen) (Pottwal mit 8 kg das größte Gehirn im Tierreich)
 - Delphine ieS. ab Oligozän (Maximum im Miozän) (BRI: ab M-Miozän)
 - Gründelwale ab Pleistozän (BRI: ab M-Miozän)
 - Schweinswale ab O-Miozän
3. UO **Mysticeti (Bartenwale)**: U-Oligozän bis rezent, rez. ca. 11 Arten, Maximum im Miozän; ältester: *Mauicetus*
 - (+) Cetotheriidae vom U-Oligozän bis U- oder M-Pleistozän; naA M-Miozän bis rezent (*Caperea*)
 - Furchen-, Finn-, Blauwale ab O-Miozän (BRI: ab U-Miozän)
 - Glattwale ab U-Miozän
 - Grauwale ab O-Pliozän (ergänzt nach neuesten Daten)

Kladistik der Wale:

Molekularkladistische Untersuchungen sprachen überraschend dafür, daß Wale und Flußpferde kladistisch (innerhalb der Artiodactyla) in die Ruminantia einzuordnen sind, d.h. eine eigene Linie unter Ausschluss aller anderen Artiodactyla bilden, während die traditionelle Sichtweise die Wale (und Mesonychidae) als Außengruppe aller anderen Artiodactyla (Ruminantia, Schwielensohler, Suina) definiert. Nach den molekularen Daten wären Wale, Ruminantia und Flußpferde/Anthracotheria zusammen ein Monophylum innerhalb der Artiodactyla, mit Schweinen/Pecaris und Kamelen (Schwielensohlern) als Außengruppen. Die Flußpferde müßten demnach aus den Suiformes herausgenommen werden, da sie eine monophyletische Gruppe mit Walen und Wiederkäuern bilden. Neuerdings werden diese Zusammenhänge nicht nur durch molekular-kladistische, sondern auch genomstrukturelle Studien (Retrotransposons) bestätigt. Danach wären Artiodactyla im klassischen Sinne kein Monophylum.

Es gibt aber neuerdings auch ernsthafte fossile Befunde, die die bisher stets unterstellte enge Verbindung zwischen Walen und Mesonychiden in Frage stellen; Zähne 50 MA alter Pakicetidae sind weniger weit entwickelt als die der Mesonychiden. Auch einige weitere Merkmale dieser neuen Funde sprechen für eine enge Verbindung der Wale mit den Artiodactyla. Die Tendenz ging daher 1998 dahin, daß die Zweifel an einer Abstammung der Wale von den

Mesonychiden zunehmen und die Wale enger an die Artiodactyla, evtl. sogar als Untergruppe, zu knüpfen sind. Wenn Wale und Flusspferde Schwestergruppen sind (unter Ausschluss der Mesonychiden), so könnten bestimmte gemeinsame Merkmale beider Gruppen (nahezu haarlose Haut, Stillen des Nachwuchs unter Wasser) schon im gemeinsamen Vorfahren beider Gruppen vorhanden gewesen sein; Ähnlichkeiten in der Ohr-Region und Zahnanatomie zwischen Walen und Mesonychiden (aber nicht Flusspferden) müssten dann auf Konvergenz beruhen.

Kladogramm nach molekularen und genomstrukturellen Daten:

Außengruppe: alle anderen Säugetiere

--- Abzweig: Unpaarhufer

ab jetzt: Artiodactyla

1. Abzweig: Schwielensohler

2. Abzweig: Schweine

3. Abzweig: Rinder

terminal: [Flusspferde + Wale], von einem hypothetischen aquatischen Vorfahren abstammend.

(die Schwestergruppe der Wale sind demnach die Flusspferde; die Schwestergruppe von Walen+Flusspferden sind die Rinder; erst dann folgen die Schweine).

Datierung der Knotenpunkte nach DAWKINS S. 168:

Kamele vs. alle anderen Artiodactyla: 65 MA

Schweine vs. Ruminantia, Flusspferde, Wale: 60 MA (naA 65 MA)

Ruminantia vs. Flusspferde, Wale: 55 MA

Flusspferde vs. Wale: < 55 MA

Neuere Funde primitiver eozäner Wale (s. Sci. 293, 2216+2239; Nat. 413, 177 + 277) deuteten allerdings darauf, dass die Wale von primitiven, noch unbekanntem Stammartiodactyla abstammen und nicht (!) die Schwestergruppe der Nilpferde sind (wie molekulare Daten andeuteten). Die Mesonychiden konnten nach den neuen Funden aber sicher als Schwestergruppe oder Vorfahren der Wale ausgeschlossen werden. Mesonychiden sind eine Gruppe unspezialisierter primitiver Ungulaten, einige gehören wohl sogar zu Tiergruppen außerhalb der Ungulaten, die Ähnlichkeit zwischen Mesonychiden und frühen Walen (Zähne, Ohrmorphologie, verlängerter Schädel) beruht auf Konvergenz. Seit neuerdings erstmals postkraniale Skelettreste von *Pakicetus* bekannt sind, wurde klar, dass *Pakicetus* ein effizient laufendes, voll landlebendes Tier war (kontra: s. unten; Sci. 302, 1143), das nur mit den Zehen den Boden berührte; ohne die kranialen Fossilien würde man *Pakicetus* als primitiven terrestrischen Paarhufer ohne Assoziationen mit den Walen interpretieren. *Pakicetus* war in diesem Sinne ein primitiver Paarhufer mit dem Kopf eines primitiven Wales. *Ambulocetus* (48 – 47 MA) war dagegen bereits ein amphibisch lebender Wal (mit einer Lebensweise ähnlich Seelöwen), während die ca. 45 MA alten Wale schon rein aquatisch lebten. Sowohl *Pakicetus* wie der 47 MA alte *Rodhocetus* und *Artiocetus* aus Pakistan weisen ein Fußskelett (speziell Astragalus) auf, das eine eindeutige Adaptation ans Laufen darstellt (hohe Flexibilität des Fußskeletts). Dies ist eine wichtige Entdeckung! Insgesamt sind damit die frühen Wale näher mit den ältesten Artiodactyla wie *Diacodexis* verwandt als mit den anderen Säugern. Bis vor 50 MA lebten alle Säuger ohnehin nur an Land.

Die 47 MA alten Protocetidae *Rodhocetus* und *Artiocetus* waren als amphibisch lebende Tiere schon besser ans Wasserleben angepasst, aber mit noch gut entwickelten Beinen mit großen Händen und Füßen (Paddel!) mit einer Lebensweise und Fortbewegung ähnlich Seelöwen. Dominierender Lebensraum von *Rodhocetus* war aber das Wasser; *Artiocetus* ist 0,5 MA jünger als *Rodhocetus* und weist primitivere Proportionen auf. Beide bewegten sich im Wasser wie ein Otter (Paddler); beide hatten wohl noch keine „Fluke“. Fußknochen noch artiodactylatypisch und ans Laufen adaptiert wie bei *Pakicetus*. Daneben liegen bei ihnen einige primitive

Placentaliemerkmale vor, die bei allen bekannten Artiodactyla verloren gegangen bzw. nur bei den primitivsten bekannten fossilen Formen erhalten sind. Die Art und Weise der Fußsymmetrie von *Rodhocetus* wird nur bei den primitivsten Artiodactyla (*Diacodexis*, Anthracotherioidea) angetroffen; weitere primitive Merkmale: Clavicula, 3. Trochanter am Femur (nur bei primitivsten eozänen Paarhufern).

Die spezielle Anatomie des Astragalus galt bisher spezifisch für Artiodactyla; Mesonychiden fehlt dieses Merkmal. Kladistisch sind Wale und Artiodactyla somit zwei Untergruppen der Cetartiodactyla; nächste Verwandte der Wale sind offenbar primitive Paarhufer wie *Diacodexis* (U-Eozän) sowie die Anthracotherioidea. Wale sind näher mit dem Artiodactyla verwandt als mit den Mesonychiden. Die ähnliche Bezahnung der Mesonychiden und frühen Wale muss konvergent entstanden sein, oder die primitive dentale Morphologie früher Artiodactyla beruht auf einer Rückbildung. Während die Cetartiodactyla-Hypothese jetzt (2001) gut – unter Ausschluss der Mesonychiden – abgesichert ist, blieb die Frage nach der Assoziation mit den Flusspferden auch 2001 weiter offen.

Möglicherweise sind die Wale und Flusspferde aber auch die letzten Überlebenden einer eigenen, anfangs noch gemeinsamen Linie, die sich schon vor dem Eozän von den übrigen Paarhufern abspaltete. Dann aber müssten bestimmte Paarhufermerkmale zweimal entstanden sein, einmal in der Anthracotherioidea+Flusspferd-Linie (nach Abspaltung der Wale), unabhängig davon in der Linie der übrigen Paarhufer (Flusspferde und Anthracotherioidea gelten untereinander als Schwestergruppen). Bestimmte Fußmerkmale der Protocetidae wurden – außer beim ältesten Artiodactyla *Diacodexis* – auch bei Anthracotherioidea wie *Bothriodon* (Eozän-Oligozän-Übergang in Europa), *Elomeryx*, evtl. *Heptacodon* (Nordamerika) gefunden.

--- Außengruppe

--- Linie zu Cetacea + (Hippopotamidae + Anthracotherioidea) (bestimmte Paarhufermerkmale konvergent entwickelt)

--- alle übrigen Artiodactyla

alternativ:

--- Außengruppe

--- Cetacea

--- Anthracotherioidea + Hippopotamidae

--- alle übrigen Artiodactyla

Kladogramm nach Nature 413, 280 (2001):

--- *Arctocyon* (ad „Condylarthra“)

--- *Hypsodus* + (*Phenacodus* + *Meniscotherium*) (ad „Condylarthra“)

--- *Andrewsarchus* + *Eoconodon* + Mesonychia { zu Mesonychia: *Hapalodectes*, *Dissacus*, *Synonyx*, *Ankalagon*, *Pachyaena*, *Mesonyx*, *Harpagolestes*, *Synoplotherium* }

Ab jetzt: CETARTIODACTYLA

--- *Pakicetus* + *Ambulocetus* + alle anderen Wale (Cetacea)

ab jetzt: ARTIODACTYLA

--- *Diacodexis pakistanensis*

--- basale Dichotomie in I. und II.

I. --- *Diacodexis secans*

--- *Archaeotherium*

--- *Elomeryx*

- *Sus*
- *Hippopotamus* + *Hexaprotodon*
- II. --- *Khirtharia*
- *Gercachoerus* + *Haplobunodon*
- *Agriochoerus*
- *Poebrotherium* + *Tragulus*

Weitergehende Klarheit erbrachten neue Funde von *Indohyus*, einem frühen Artiodactyla der Familie **Raoellidae** aus Indien (Nat. 450, 1190). Diese Familie ist auf das M-Eozän beschränkt und endemisch in Südasien. Bisher sehr fragmentarisch bekannt, zeigten die neuen Funde, dass es sich bei den Raoellidae um die **unmittelbare Schwestergruppe der Wale** handelt; die Mesonychoidea stehen weiter außen. Die Wale bleiben ein Monophylum, bestehend aus Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae, Protocetidae, Basilosauridae, Mysticeti und Odontoceti. Artiodactyla sind paraphyletisch (weil Raoellidae zu den Artiodactyla gehören, nicht dagegen die Cetacea), Cetartiodactyla bilden ein Monophylum.

Indohyus (Eozän Asiens, bis 10 kg), rehähnlich. Als ein Präparator versehentlich einen Schädel zerbrach, fiel auf, dass die Struktur der Bulla tympani sonst nur von Walen einschl. *Pakicetus* bekannt war. Waschbär- bis katzen groß mit rehähnlichem Aussehen, herbivor, aber auch Adaptationen an aquatische Lebensweise, dickere Knochenkompakta (wie bei Flusspferden um den Auftrieb zu reduzieren), z.B. um sich ähnlich wie das rezente Hirschferkel für bis zu 4 Minuten unter der Wasseroberfläche zu verstecken, wenn sie von beutegreifenden Vögeln bedroht werden. (Alternativ werden aber weiterhin die karnivoren Mesonychiden als Schwestergruppe der Wale diskutiert).

- I--- Arctocyon
- I--- Hypsodus + (Phenacodus + Meniscotherium)
- Eoconodon
- I--- Andrewsarchus (nicht aufgelöst)
- I--- Mesonychoidea “
- I--- (Raoellidae + Cetacea)*
- alle anderen Artiodactyla**

I = nicht aufgelöst

* Linie der Raoellidae + Cetacea:

- *Khirtharia* + *Indohyus* = RAOELLIDAE
- ab jetzt: CETACEA
- *Indocetus*
- *Ambulocetus*
- *Rodhocetus* + *Artiocetus*

** Linie der anderen Artiodactyla (schlecht aufgelöst):

- I--- *Diacodexis*
- I--- *Gujaratia*
- I--- *Cebochoerus*
- I--- *Mixtotherium*
- I--- *Siamotherium*
- I--- *Amphirharagotherium*
- I--- *Gobiohyus*
- I--- *Homacodon*
- I--- *Bunomeryx*
- I--- *Elomeryx* + (*Anthracokeryx* + *Microbunodon*)
- I----- (*Choeropsis* + *Hippopotamus*)
- *Entelodon*
- *Perchoerus*
- *Tayassu* + *Sus*
- I----- (*Agriochoerus* + *Merycoidodon*)
- *Leptoreodon* + (*Heteromeryx* + *Protoceras*)

- Leptomeryx + Hypertragulus
- Amphimeryx + Xiphodon
- Tragulus
- Cainotherium
- Poebrotherium + Eotylops (Nat. 450, 1191)

Damit scheiden die Flusspferde entgegen den meisten molekularen Daten als unmittelbare Schwestergruppe aus, was auch insofern plausibel ist, weil Flusspferde erst seit 15 MA nachweisbar sind, in Südasien – wo die Wale entstanden – sogar erst seit 6 MA. Jedenfalls sind die Raoelliden näher mit den Walen verwandt als die Flusspferde.

Die Raoellidae waren kleine Ungulaten (*Indohyus* von der Größe eines Waschbären), die – wie die basalsten Wale, die Pakicetidae – im Wasser wateten, wie die Knochenstruktur belegt (Osteosklerose: Zunahme des kortikalen Knochens zulasten des medullären Knochens zwecks erhöhten Gewichts/erhöhter Dichte, um den Auftrieb zu reduzieren; Osteosklerose findet sich bei frühen Walen, Seekühen, Seeottern, Flusspferden, Bibern, Seehunden und marinen mesozoischen Reptilien). Der zusätzliche Ballast ermöglicht es beispielsweise den Flusspferden, auf dem Wassergrund zu waten. Die Knochen von *Indohyus* waren in ähnlicher Weise osteosklerotisch wie die der Pakicetiden. Da die Extremitäten grazil und nicht zu Paddeln erweitert waren, muss *Indohyus* im Wasser gewatet haben; kein geschickter Schwimmer. Auch die Analyse der Sauerstoffisotopen des Zahnschmelz belegt, dass sie sich zumindest weitgehend im Süßwasser aufhielten. Unklar ist bisher die Ernährungsweise: ob sie sich von Pflanzen im Wasser oder an Land ernährten oder gar omnivor waren. Die – in Hinblick auf die Ernährung relevanten – C-Isotope im Schmelz entsprechen eher denen terrestrischer Säuger des frühen und mittleren Eozäns als frühen Walen. *Indohyus* könnte sich den C-Isotopen zufolge im Süßwasser, aber auch an Land ernährt haben, muss aber auf jeden Fall eine völlig andere Nahrung aufgenommen haben als Pakicetiden und Ambulocetiden.

Morphologisch dürfte *Indohyus* – im Vergleich mit rezenten Tieren – am ehesten dem afrikanischen Hirschferkel oder Wassermoschustier (*Hyemoschus aquaticus*) geähnelt haben, das sich an Land ernährt, aber bei Gefahr ins Wasser flieht. *Indohyus* war aber noch stärker ans Wasserleben angepasst und verbrachte erheblich mehr Zeit im Wasser, entweder zum Schutz und/oder zur Nahrungsaufnahme. Vielleicht kam er nur zum Fressen ans Land (wie das moderne Flusspferd) oder ernährte sich wie die Bisamratte von aquatischen Pflanzen und Wirbellosen.

Indohyus weist einige Synapomorphien mit den (frühen) Walen auf, die sich bei anderen Artiodactyla nicht finden. Die wichtigste hiervon ist die verdickte mediale Lippe (Involucrum) der Bulla auditiva, die sich bisher nur bei Walen fand. Die relative Dicke der medialen und lateralen Wand des Tympanicums liegt bei *Indohyus* innerhalb der Spannbreite bei den Walen und eindeutig außerhalb aller anderen Cetartiodactyla. Weitere Gemeinsamkeiten mit den Walen bestehen hinsichtlich der anterioposterioren Anordnung der Schneidezähne im Kiefer und der hohen Kronen der hinteren Prämolaren.

Unterschiede bestehen dagegen bezüglich der Molarenanatomie: alle Wale sind – sofern bezahnt – durch die Reduktion der Mulden (Trigonid-, Talonidbecken) auf den Molarenkauf Flächen in beiden Kiefern charakterisiert. Bei Raoelliden sind die Mulden dagegen noch genauso ausgeprägt wie in anderen basalen Ungulaten. (Reduzierte Mulden auf den Kauf Flächen finden sich zwar auch bei den Mesonychiden, dies ist aber eine konvergente Entwicklung zu den Walen, weil sich die Schliff Facetten extrem von jenen der Wale unterscheiden, während die Facetten bei den Raoelliden eher denen der frühen Wale ähneln). Der Verlust der Mulden auf den Molaren, der zwischen den Raoelliden und den basalsten Walen (wie Pakicetidae) erfolgte, ist ein Indiz für eine massive Veränderung der Ernährungsgewohnheiten – wofür auch die C-Isotope im Zahnschmelz sprechen. Der entscheidende Schritt beim Übergang zu den Archaeoceti war also nicht die aquatische

Lebensweise (die war schon bei den Raoelliden etabliert), sondern ein drastischer Wechsel der Ernährungsweise, wobei die Pakicetidae aquatische Jäger wurden. Vermutlich lebten die Vorfahren der Raoelliden als Herbivoren oder Omnivoren an Land, flüchteten aber bei Gefahr ins Süßwasser. Raoelliden selbst wurden dann stärker aquatisch, was allerdings nicht zwangsläufig für ihre Ernährung gilt. Die aus ihnen hervorgehenden Wale wurden dann aquatische Beutegreifer, einhergehend mit erheblichen Veränderungen der Bezahnung, des oralen Skeletts und der Sinnesorgane (Nat. 450, 1190).

Kladogramm der frühen Wale nach Spekr. der Wiss. 7/2002:

- Pakicetidae (ca. 52 – 49 MA) (*Pakicetus*, 1,75 m; *Nalacetus*, *Ichthyolestes*, *Himalayacetus*) (naA 53,5 – 48 MA)
- Ambulocetidae (ca. 49 – 47 MA) (*Ambulocetus*, 4,1 m)
 - von den Ambulocetidae führt eine Linie zu den Remingtonocetidae* (48 – 44 MA), die blind erlöschen (*Kutohicetus*, 1,75 m) oder zu den Protocetidae weiterführen; auf jeden Fall mit oder ohne Umweg über die Remingtonocetidae eine weitere Linie zu den
 - Protocetidae (47 – 49 MA) (z.B. *Rodhocetus*, 3 m)
 - von diesen führt eine Linie zu den
 - Basilosauridae (40 – 37 MA), die sich in zwei Unterfamilien aufteilen
 - a) Dorudontinae (40 – 37 MA), wahrsch. Vorfahren der Zahn- und Bartenwale (*Dorudon*, 4,5 m. Eozän)
 - b) Basilosaurinae (40 – 37 MA; *Basilosaurus*, 18,2 m)
 - (beiden UF fehlte noch das Melonen-Organ für die Echolokation, ein Organ aus Fett- und Bindegewebe über dem Oberkiefer von Odontoceti und Grund für die abgerundete Stirn. Die Melone fokussiert von Stimmlippen und fettgefüllten Säcken produzierte Laute)

* zu den Remingtonocetidae gehören auch *Andrewsiphium* und *Kutchicetus* aus dem M-Eozän Indiens. Sie hatten einen langen, robusten, dorsoventral abgeflachten Schwanz und kurze Beine und schwammen wahrscheinlich durch dorsoventrale Undulation des Schwanzes (J. Pal. 83: 635). Sie gehören zu den frühesten Walen, die im Meerwasser lebten (J. Pal. 85: 703).

Kutchicetus (Ypres und Lutet, Küsten Indiens und Pakistans; 2,5 m lang, 150 kg), kleiner als andere Wale der Familie und wohl der kleinste eozäne Wal überhaupt. Kurze Beine, langer Schwanz, lange Schnauze. Der lange Schwanz dürfte eine wichtige Rolle bei der Fortbewegung im Wasser gespielt haben. Schwimmbewegungen ähnlich Ottern. Sacrum und Beine konnten noch das Gewicht an Land tragen.

Im Jahr 2019 wurde von einem 42,6 MA alten Protocetiden (*Peregocetus pacificus*, ca. 4 m lang) aus Peru berichtet (das kompletteste Skelett eines vierbeinigen Wals außerhalb Indo-Pakistans), der noch vierbeinig auf dem Land laufen konnte und einen Teil seines Lebens auf dem Land verbrachte. Der kräftige Schwanz spielte beim Schwimmen eine erhebliche Rolle, ähnlich Ottern und Bibern.

Da die Wale vor > 50 MA in Südostasien entstanden waren, müssen sich die amphibisch lebenden frühen Wale schon frühzeitig in die Neue Welt ausgebreitet haben. Es handelt sich um den ältesten sicheren Nachweis vierfüßiger Wale im Pazifischen Ozean und von der Südhalbkugel.

Die terrestrische Fortbewegung von *Peregocetus* dürfte derjenigen geologisch älterer Wale aus Indien und Pakistan entsprochen haben. *Peregocetus* konnte noch stehen und an Land gehen. Im Kladogramm steht er eine Stufe über *Rhodocetus*, gehört aber noch den basalen Protocetidae. Er

ähnelt frühen Protocetiden wie *Maiacetus* und *Rhodocetus* aus Indo-Pakistan). Die Füße trugen Schwimmhäute und die Hinterfüße wurden wie der kräftige Schwanz aktiv zum Schwimmen eingesetzt, wobei der Schwanz bereits eine größere Rolle spielte als beim älteren *Maiacetus*. Unbekannt ist, ob *Peregocetus* schon über eine gut entwickelte Schwanzflosse verfügte. Die moderat verlängerte Schnauze und die Bezahnung sprechen dafür, dass er sich von recht großer Beute wie großen Knochenfischen ernährte.

Maiacetus (frühes M-Miozän, Pakistan; 2,6 m lang, 200 – 300 kg, ad Protocetidae); ein Fossil mit Fetus spricht aufgrund der Lage des Fetus dafür, dass diese Wale ihre Jungen an Land gebärten („Kopf zuerst“ wie bei allen Landtieren; Wale: Schwanz zuerst). *Maiacetus* lebte noch amphibisch bzw. semiaquatisch.

Die Ausbreitung der Wale erfolgte vermutlich ausgehend von Indien/Pakistan zunächst nach Westen über die Tethys/Mittelmeer, dann entlang der Westküste Afrikas von Marokko (*Pappocetus*) aus nach Süden, immer entlang der Küsten bis ins äquatoriale Westafrika, das vor ca. 46 - 43 MA erreicht wurde; von dort aus dann über den äquatorialen Südatlantik und die Karibik durch die noch offene Meerverbindung zwischen Nord- und Südamerika in den Pazifischen Ozean und hier entlang der Westküste Südamerikas südwärts nach Peru (42,6 MA); außerdem von der Karibik nach Nordamerika. Nordamerika wurde von den Walen erst vor 41,2 MA erreicht. Die Ausbreitung von Afrika nach Mittelamerika war erleichtert, weil der Abstand zwischen beiden Kontinenten im M-Eozän nur weniger als halb so groß war wie heutzutage.

Protocetiden stellen damit die früheste Familie von Walen, die von Indo-Pakistan aus den Pazifischen Ozean erreichten. Die Familie blieb auf die Äquaturnähe beschränkt, und erst ihre Nachkommen, die Basilosauridae, Mysticeti und Odontoceti migrierten dann allmählich weiter nach Norden und Süden, bis sie schließlich nahezu weltweite Verbreitung erlangten (LAMBERT O et al. Current Biol. 29, anno 2019).

Zusammenfassung der frühen (eozänen/unteroligozänen) Entwicklung der Wale nach Spektrum der Wiss. 7/2002 S. 26 ff.

Die Vorfahren der Wale waren frühe Paarhufer, wahrscheinlich gemeinsame Vorfahren mit den Flusspferden (Wale sind „schwimmende Paarhufer“) (nach neueren Angaben aber womöglich kleine Ungulaten der F. Raoellidae aus dem M-Eozän Südostasiens, s.o.). Der Nachweis des Rollbeines (Astragalus) bei dem Protocetiden *Rhodocetus* bestätigte die molekularkladistischen Untersuchungen, da das Rollbein die charakteristische Doppel-Seilrolle aller Paarhuferrollbeine zeigt, die sich so bei dem Rollbein der wolfsähnlichen Mesonychiden, die man aufgrund von Zahnmerkmalen früher für die Walvorfahren hielt, nicht findet (Anmerkung: der Astragalus genannte Knochen der Fußwurzel wird für die Auf- und Abrollbewegung des Fußes gegen den Unterschenkel benötigt; beim Paarhufer trägt er zwei charakteristische seilrollenartige Gruben auf der Gelenkfläche, eine mit Kontakt zum Schienbein, die andere mit Kontakt zu weiteren Fußwurzelknochen); später wurde auch bei zwei Pakicetidengattungen ein so gebautes Rollbein nachgewiesen.

Die Vorfahren der Flusspferde unter den Paarhufern waren die hunde- bis pferdegroßen sumpfbewohnenden Anthracotherien, deren Hand- und Handgelenksaufbau einige Parallelen zu Protocetiden zeigt, darunter Merkmale, die kein moderner Paarhufer aufweist. Man vermutet daher, dass Wale und Anthracotherien (die später zu den Flusspferden führten) gemeinsame Vorfahren innerhalb der Paarhufer hatten. Morphologisch ist allerdings noch nicht genau geklärt,

wer nun wirklich die Paarhufervorfahren der Wale sind; die Gemeinsamkeiten mit den Mesonychiden beruhen offenbar auf Konvergenz, evtl. sind aber auch die Mesonychiden als primitivste Seitenlinie der Paarhufer aufzufassen, die die Entwicklungstendenz im Bereich des Fußgelenks wieder umgekehrt hätten. Dann wären die Mesonychiden echte Paarhufer (was aber zur Zeit keinesfalls gesichert ist, da ihnen die paarhuferspezifische Astragalus-Form fehlt) und die nächsten Verwandten der Wale unter allen fossilen und rezenten Tieren, die Flusspferde blieben aber die nächsten rezenten Verwandten der Wale. Für die Mesonychiden sind somit beide Positionen (keine echten Paarhufer, evtl. deren Schwestergruppen; konvergente Entwicklung einiger Merkmale zu den Walen / oder aber stattdessen: Vorfahren der Wale nach Abzweig der Linie zu den Anthracotherien/Flusspferden, Position innerhalb der Paarhufer) denkbar, letzteres Szenario aber nur, wenn es bei den Mesonychiden hinsichtlich des Rollbeins zu einer Rückentwicklung gekommen ist. Da dies recht unwahrscheinlich ist, ist es plausibler, dass die Mesonychiden außerhalb der Paarhufer stehen und die Wale nicht näher mit den Mesonychiden verwandt sind (nach Spektr. Wiss. 7/2002, 26 ff.).

Pakicetiden (*Pakicetus*, *Ichthyolestes*) noch weitgehend landlebend (wie auch Isotopenuntersuchungen des Zahnschmelzes belegen, der auf Süßwasser deutet); *Ambulocetus* krokodilähnlich: kräftige, kurze Beine, massiver Schwanz, lange Schnauze, Augen hoch oben am Schädel; an den Zehen Hufe statt Krallen. Große Füße, kräftiger Schwanz als Hinweis auf guten Schwimmer; kräftige Beinknochen, bewegliche Ellenbogen-, Hand- und Fußwurzelgelenke belegen aber die Fähigkeit zum Landgang; Becken massiv genug, um den Körper an Land zu tragen; mit den überdimensionierten Hinterbeinen und Flossenfüßen muss er aber an Land plump gewatschelt sein.

Nachweis aber in marinen Sedimenten; Zahnschmelzisotopuntersuchungen ergeben kein eindeutiges Bild (Süß- vs. Salzwasser); evtl. gingen sie zum Trinken noch ans Land, oder aber sie wuchsen küstennah im Süßwasser auf und gingen erst später zum Leben im offenen Meer über.

Ging man allerdings bisher davon aus, dass *Pakicetus* ein überwiegend terrestrisches Tier war, belegen neueste Studien der internen Knochenstruktur (Sci. 302, 1143), dass die Knochenschäfte extrem dicht und damit spröde waren; sie waren zu spröde, als dass sie zum Laufen an Land geeignet gewesen wären. Entsprechende Knochenstrukturen finden sich aber auch heute bei Tieren, die im Wasser waten (wie Seekühe). Bestimmte gewichtstragende Mikrostrukturen an Hüfte und Femur beweisen zwar, dass sich *Pakicetus* auch an Land fortbewegt haben könnte, die meiste Zeit verbrachte er aber wattend in Flüssen. Die dichten Knochen (wie bei Seekühen) dienen als Ballast, um die Tiere schwerer zu machen und ein Abdriften zu vermeiden. *Pakicetus* lebte danach doch aquatischer als bisher angenommen.

Bemerkenswert ist, dass bereits die Pakicetiden über die sog. Bulla verfügten (Wale hören nicht über das häutige Trommelfell, sondern einen dem dichteren Medium Wasser angepassten Knochen, der bei Meeressäugern eine besondere Dichte aufweist; er leitet den Schall zu den tiefer liegenden Komponenten des Gehörs). Da schon *Pakicetus* über eine verdickte Bulla verfügte, vermutet man, dass das Tier damit Vibrationen am Boden wahrgenommen hat, z.B. als Lauerjäger, der an flachen Flussufern Jagd auf trinkende Landtiere machte; für *Ambulocetus* ist eine solche Lebensweise noch wahrscheinlicher. Wie heutige Krokodile könnte er seinen Unterkiefer auf den Boden gelegt haben, um herannahende Beute zu erkennen, als Präadaptation (nutzbare Voraussetzung) für das spätere Hören im Wasser. Basilosauridae und Dorudontidae hatten bereits Tympanalligamente als Voraussetzung für ein optimiertes Hören unter Wasser. Die Echo-Ortung wurde aber später entwickelt, und zwar bei den frühen Zahnwalen. CT-Bilder von Gehörknöchelchen belegen, dass die frühesten bekannten Zahnwale vor 28 MA bereits für Echo-Ortung geeignete Knochenstrukturen besaßen; Bartenwale gingen dagegen dazu über, immer tiefere Töne zu hören und zu erzeugen und konnten sich so über große Entfernungen verständigen,

wobei noch nicht bekannt ist, wann diese Fähigkeit entwickelt wurde. Die Bogengänge des Gleichgewichtsystems (die bei rez. Walen relativ zur Körpergröße viel kleiner sind als bei allen anderen Säugern) wurden nach dem Übergang zum Wasserleben sehr schnell erheblich kleiner (die Anpassung erfolgte viel schneller als bei allen anderen Skelettteilen); die Kompaktheit der Bogengänge machte die Wale weniger empfindlich und erlaubte ihnen, akrobatisch zu schwimmen, ohne seekrank zu werden (s. Sci. 302, 77).

Auch die Wanderung der Nasen- und Augenhöhlen vollzog sich im Rahmen des Übergangs zum Meerleben; bei Pakicetiden und Ambulocetiden lagen sie wie bei Krokodilen oben am Schädel, bei den Protocetiden und ihren Nachfolgern wanderten die Augen an die Seiten (weil die Tiere weitgehend unter Wasser jagten und die Wasseroberfläche an Bedeutung verloren hatte). Die Nasenöffnungen wanderten dagegen nach hinten auf den höchsten Punkt des Kopfes (Blasloch).

Die spitznasigen Remingtonocetidae (48 – 44 MA) waren entweder blind endende Abkömmlinge der Ambulocetidae, oder aber sie führten zu den Protocetidae weiter.

Die Protocetidae (48 – 40 MA: *Rodhocetus*, *Artiocetus*) wiesen stärkere skelettale Anpassungen ans Meerleben auf und lebten den Isotopenuntersuchungen des Zahnschmelzes zufolge permanent im Meerwasser. Sie gehen entweder direkt auf die Ambulocetidae zurück, oder haben sich über den Umweg über die Remingtonocetidae aus diesen entwickelt. War die Entwicklung der Wale bisher auf den indopakistanischen Raum beschränkt, waren die Protocetidae so hochseetüchtig, dass sie von dort aus den gesamten Globus besiedelten. Die offene See forderte weitere Veränderungen: bei *Rodhocetus* Unterarmknochen abgeflacht (strömungsgünstigere Extremitäten); die feingliedrigen, verlängerten Hände und Füße besaßen wahrscheinlich Schwimmhäute. Lockerung der Verschmelzung der Beckenwirbel, dadurch waren kraftvollere Schwanzbewegungen mit Beteiligung des hinteren Rumpfbereiches möglich, die dem Tier Schub gaben. An der Wasseroberfläche dürfte *Rodhocetus* nach Hundart gepaddelt sein, unter Wasser aber eine Mischung aus otterähnlichen Hinterbeinbewegungen und kräftigen Schwanzschlägen benutzt haben. Die Protocetiden gingen aber wohl noch zum Sonnen oder zur Fortpflanzung an Land und robbten dabei wie ein heutiger Seehund.

Aus den Protocetidae entstanden dann die Dorudontinae (wahrscheinlich die Vorfahren der modernen Wale) und die Basilosaurinae.

Basilosaurus knapp 20 m lang (naA. 18,2 m, naA. bis 25 m; 37 – 40 MA); Beine und Füße (mit Zehen) noch vorhanden, aber weniger als ½ m lang, daher weder zum Schwimmen noch zum Landgang geeignet, evtl. Funktion bei der Kopulation.

Die Basilosauridae/-nae und Dorudontidae/-nae lebten dann vollständig im Wasser; bewegliche Schulter, versteifte Ellenbogen- und Handgelenke; wahrscheinlich verfügten sie schon über die typischen Seitenflossen zum Steuern und Balancieren. Kleine Beinchen, verkleinertes Becken. Wahrscheinlich schon waltypische Flukes, mit denen sie durch Auf- und Abschlagen des Schwanzes wie moderne Wale schwimmen konnten (energetisch günstigste Art der Fortbewegung).

Llanocetus vor 34 MA als Vor-Bartenwal aus der Antarktis; ältestes bekanntes Bindeglied zu den modernen Walgruppen; er könnte wie heutige Bartenwale in den kalten Antarktischgewässern nach Krill gefischt haben. Zur gleichen Zeit müssten dann auch schon erste Zahnwale existiert haben, die zur Echo-Ortung befähigt waren. Jüngere Skelette lassen vermuten, dass sich die Barten- und Zahnwale schon vor ca. 30 MA in die meisten rezenten Familien aufgespalten haben.

Aber noch vor 27 MA hatten die Zahnwale recht gut entwickelte „Hinterbeine“, während diese bei modernen Walen von außen nicht mehr erkennbare Relikte darstellen; das winzige Becken moderner Wale dient lediglich der Verankerung einiger kleiner Muskeln, die nicht mehr zur Fortbewegung benötigt werden.

Das Gehör änderte sich rasch und früh in der Evolution der Wale, wobei nur das äußere und mittlere Ohr von den Veränderungen betroffen waren, nicht die Cochlea selbst. Die Pakicetiden repräsentieren dabei das Zwischenstadium, in dem sowohl ein Hören in Luft wie in Wasser möglich war, aber beides sehr unperfekt. Dieses intermediäre Stadium wurde dann bei den Remingtonocetiden und Protocetiden durch einen Geräuschtransmissionsmechanismus ersetzt, der schon dem der modernen Zahnwale ähnelt, es fehlte lediglich noch die Verfeinerung und es gab nach Reminiszenzen an Landtiere, die Luftschall wahrnehmen. Das Gleichgewichtsorgan erreichte seine modernen Proportionen sehr schnell und ohne Übergangsstadien, während die Veränderungen im Ohr komplexer waren und die Wale die Schalltransmission durch das äußere und mittlere Ohr komplett neu organisieren mussten. Die makroevolutionären Veränderungen im Ohr dauerten nur 4 – 7 MA und blieben dann durch interne Selektion stabil. Als die Vorfahren der Wale ins Wasser gingen, wurden die Toleranzen des zunächst bestehenden Gehörsystems ausgedehnt, die natürliche Selektion für die Wahrnehmung des Wasserschalls spielte hierbei eine entscheidende Rolle. Bei den Pakicetiden wurden anatomische Elemente, die bisher für die allgemeine Schallwahrnehmung genutzt wurden, jetzt auch für knochen-vermitteltes Hören genutzt; sie konnten daher in der Luft und im Wasser hören, aber viel schlechter als Landtiere einerseits und spätere Wale andererseits. Eine neue evolutionär stabile Konfiguration wurde erst erreicht, als neue anatomische Elemente eine Hörfunktion bei Remingtonocetiden und Protocetiden übernahmen, während einige alte Elemente ihre Funktion als Schallübermittler verloren. Der Unterkiefer ist dabei eines der wichtigsten Elemente beim Wasserschallempfang der Wale und ist das Schlüsselmerkmal, das die funktionelle Transformation des Walohrs katalysierte (Nat. 430, 776).

Im Jahr 2017 ergab allerdings eine Studie mit 43 und 46 MA alten Protocetiden, dass deren Gehörsystem noch demjenigen der Landsäuger ähnelte und nicht zur Ultraschallortung und Kommunikation über große Entfernungen geeignet war (Nat. 546: 331).

Wale des Eozäns:

Subordnung Archaeoceti

F Protocetidae : unt. M-Eozän, M-Eozän (*Protocetus, Pacicetus, Pappocetus, Eocetus*)

(BRI: U-Eozän/Ypres bis unt. O-Eozän, Asien, Afrika). *Eocetus* (M-Eozän, 43-44 MA)

ist der einzige Protocetide, der beidseits des Atlantiks (North Carolina; Ägypten) vorkam.

Georgiacetus (40-41 MA, Bartonian, Georgia) ist der älteste Wal, bei dem das Becken nicht mehr direkt mit den Lendenwirbeln artikuliert ist (ein wichtiger Schritt auf dem Weg zu einer vollmarinen Lebensweise) (J. Palaeont. 72, 907).

F Dorudontidae: O-Eozän bis M-Oligozän (im O-Eozän: *Saghacetus, Dorudon, Prozeuglodon, Zygorhiza*) (non BRI)

F Remingtonocetidae: M-Eozän bis ?O-Eozän (M-Eozän: *Remingtonocetus*;

?O-Eozän: *Andrewsiphius*) (BRI: Lutet Asiens)

F Basilosauridae: unt. O-Eozän, O-Eozän (*Basilosaurus*) (BRI: Lutet bis Bartonian, weit verbreitet)

Vor ca. 37 MA hatten die Wale bereits die Ozeane der Südhemisphäre erobert (erster Nachweis in Südamerika: Protocetidae, Basilosauridae) (J Pal. 85: 955).

Ordnung Cetacea (Wale) rezent:

9 Familien, 39 Gattungen, 78 Arten, weltweit außer Antarktis, auch in Flusssystemen wie dem Amazonasbecken und den mündungsnahen Gebieten einiger süd- und südostasiatischer Flüsse.

1,2 m/40 kg (Kapdelphin) bis 30 m/135 t (Blauwal *Balaenoptera musculus*), naA 146 t, naA sogar 34 m/190 t (größtes Einzelexemplar); bei Geburt 7 m lang (8 t). Wanderungsgeschwindigkeit normal 8 km/h, bis 30 km/h steigerbar (Blauwal; Delphine bis über 50 km/h).

Zwischen 2002 und 2007 wurden vier neue Walarten entdeckt (ein naher Verwandter von *Orcina orca* als vermutliche eigene Art; drei sichere neue Arten: *Balaenoptera omurai*, *Orcaella heinsohni* [Delphinidae], *Mesoplodon perrini* [Ziphiidae]) (Nat. 446, 492).

Der Blauwal ist – bezogen auf das Gewicht – das größte Tier aller Zeiten!

UO Odontoceti (Zahnwale): 6 Familien

F Physteridae (Pottwale): größte Zahnwale, großer Kopf (BRI: ab U-Miozän)

F Monodontidae (Nar-, Weiß-, Gründelwale: kein Schnabel, Rückenflosse fehlend oder rudimentär; bei den Narwalen haben Männchen im Oberkiefer einen langen, spiralgewundenen Stoßzahn, bis 2,7 m lang) (BRI: ab M-Miozän; Nordamerika, Asien)

F Ziphiidae (Schnabelwale): lange, vorstehende Schnauze (BRI: ab U-Miozän)

F Delphinidae (Delphine): einschl. Schwert- und Grindwale; kleinere Arten meist mit ausgeprägtem Schnabel (BRI: ab M-Miozän)

F Phocoenidae (Schweinswale): < 2,5 m, schnabellos (BRI: ab O-Miozän)

F Platanistidae (Fluss-Delphine): 4 Arten in Flüssen Asiens und Südamerikas, eine Art in südamerikanischen Küstengewässern. Extrem langer Schnabel. Ganges, Amazonas, Yangtse, im Tertiär auch in Europa. Altertümlichste der rezenten Wale. Im Yangtse 2006 nicht mehr auffindbar; erste ausgerottene Walart. (BRI: ab U-Miozän).

(zusätzlich bei BRI: Aufteilung der Flussdelphine auf vier Familien; neben den Platanistidae sind dies:

F Iniidae = Orinoko-Flussdelphine; eigene Familie neben Platanistidae; ab U-Miozän, bei BRI für Südamerika, aber auch – fossil - für Europa genannt; rez. *Inia* = Orinoko-Flussdelphin als primitiver Süßwasserwal)

F Lipotidae, ab U-Miozän, Asien, ebenfalls Flussdelphine

F Pontoporiidae, ab O-Miozän, Südamerika, ebenfalls Flussdelphine)

Nach molekularen Daten sind Ganges-, Yangtse- sowie (Amazonas + La-Plata-Delphin) nicht miteinander verwandt (also drei separate Linien); die Ähnlichkeit beruht auf Konvergenz. Der Indusdelphin ist eine Unterart des Gangesdelphins *Platanista gangetica*. Der bis 2,5 m lange Gangesdelphin gilt als Zwischenglied zwischen Zahn- und Bartenwalen. Der Gangesdelphin soll dabei von der Linie zu den modernen Walen früher abgezweigt sein als die anderen drei Flussdelphine. Die Flussdelphine sind wahrscheinlich Nachkommen von Walen, die vor > 20 MA in den Ozeanen lebten; als vor ca. 20 MA der Meeresspiegel anstieg, wanderten einige Arten in die überfluteten Ebenen ein. Vor 5 MA fiel der Meeresspiegel wieder ab, die Delphine blieben aber in den Flüssen und überlebten bis heute, während ihre (altertümlichen) Verwandten in den Ozeanen unter der Konkurrenz der moderneren Delphinarten (Delphin, Orca, Beluga) erloschen. Eine Ausnahme bildet der La-Plata-Delphin (mit 1,74 m Länge eine der kleinsten Walarten), der vor den Küsten SO-Amerikas im Meer lebte, aber wie ein Flussdelphin aussieht; möglicherweise hat er sich vom Amazonas-Flussdelphin abgespalten und ist zurück ins Meer gewandert (evtl. gehört auch der jetzt ausgestorbene Yangtse-Delphin in die Nähe dieser Taxa, nicht aber der Ganges-Delphin). Obwohl der La-Plata-Delphin im Meer lebt, ist er aber ein „echter“ Flussdelphin. Umgekehrt gibt es einige (moderne) Delphine, die keine Flussdelphine im systematischen Sinne sind, aber dennoch im Süßwasser leben, darunter Schweinswale und echte Delphine (so der Jangtse-Schweinswal, von dem noch ca. 500 Exemplare leben, während der Jangtse-Delphin ausgestorben ist, sowie der Irawadi-Delphin als „unechter“ Flussdelphin im Ganges); diese „unechten“ Flussdelphine sind phylogenetisch jünger als die echten Flussdelphine (BdW 8/07, 36).

UO Mysticeti (Bartenwale): 3 Familien mit ausgedehnten Wanderungen in allen Ozeanen
F Balaenidae (Glattwale): großer Kopf, riesige Unterlippe, hoch gewölbter Oberkiefer (BRI: ab U-Miozän)
F Eschrichtiidae (Grauwale): ohne Rückenflosse, einige Buckel auf Oberseite der Schwanzwurzel (bisher nur ab Pleistozän bekannt, neuerdings im O-Pliozän Japans; J. Palaeont. 80, 367).
F Balaenopteridae (Furchenwale): zahlreiche Kehlfurchen, kleine Rückenflosse (BRI: ab U-Miozän) (syn. Finnwale) (inkl. Blauwal)

Ab etwa der Eozän-Oligozän-Grenze entstanden unter den Walen riesige Suspensionsfresser (Planktonivoren).

Die Diversität der fossilen Wale korreliert eng mit dem Aufstieg der Diatomeen als dominierende Primärproduzenten sowie dem globalen Temperaturverlauf. Bartenwale sind direkt vom Plankton abhängig, indem sie große Mengen Wasser filtern; Zahnwale profitieren indirekt vom Plankton, indem sie mit ihrem Ultraschallsystem die sich vertikal bewegendes Planktonfelder mit der sie begleitenden Fauna lokalisieren, von der sie sich ihrerseits ernähren. Sowohl die Diversität der Wale insgesamt wie auch beider Gruppen isoliert korreliert mit den beiden o.g. Indikatoren, dabei die Diversität der Bartenwale besonders gut mit der Kombination aus beiden Indikatoren.

Nach einer älteren Hypothese soll das Auftreten der Antarktischen Zirkumpolaren Strömung (ACC) die Evolution der Neoceti getriggert haben, indem sie durch die tiefreichende Mischung der Strömungen im Südlichen Ozean für eine verbesserte Verfügbarkeit von Nährstoffen in den obersten Wasserschichten sorgte. Dies resultiert z.B. in der höchsten Oberflächenkonzentration von Silizium (wichtig für Diatomeen!) weltweit. Und obwohl dieses Silizium durch lokales Diatomeenwachstum aufgebraucht wird, enthalten die nach Norden abströmenden Wassermassen noch hohe Konzentrationen anderer Nährstoffe. Die ACC bietet somit in der Tat eine brauchbare Erklärung für die große Menge an Primärproduktion, die erforderlich ist, um so große Tiere wie Neoceti zu ernähren. Allerdings ist noch unklar, wann genau die ACC auftrat, während Neoceti im spätesten Eozän erschienen und wohl um die Eozän-Oligozän-Grenze herum zu radiieren begannen (Sci. 327, 993).

Evolution der Schädelasymmetrie bei Walen:

Zahnwale besitzen asymmetrische Schädel, was im Zusammenhang mit der Produktion hochfrequenter Töne sowie der Echoortung steht. Bartenwale haben dagegen symmetrische Schädel; sie können keine hohen Frequenzen hören.

Bereits die Schädel der Protocetidae und Basilosauridae zeigen Merkmale der Asymmetrie, wenn auch noch nicht in demselben Umfang wie moderne Zahnwale. Die Schädelasymmetrie entstand somit bereits im Eozän und diente zusammen mit anderen Merkmalen (z.B. der Isolierung der Ohrregion, Fettpolster am Unterkiefer usw.) dem verbesserten (räumlichen) Hören, zunächst wohl um die hohen Frequenzen zu hören, die bestimmte Fische produzieren, die ihnen als Beute dienten. Die Ultraschall-Echoortung entwickelte sich dann in den Zahnwalen des Oligozäns – jetzt konnten sie auch „ruhige“ Beute finden, die keine Geräusche von sich gab.

Die Bartenwale verloren dagegen die Schädelasymmetrie und Teile des Frequenzspektrums des Richtungshörens im Laufe des Oligozäns, als sie dazu übergingen, niedrigere Frequenzen zu hören und Schwärme (statt einzelne Individuen) zu jagen. Die Schädelasymmetrie der Bartenwale ist damit sekundär (PNAS 108, 14545).

Zahnarme (Edentata, Xenarthra): im Eozän bereits mit allen wichtigen Gruppen vertreten; sie zeigen aber einen progressiven Verlauf und erreichen ihr Maximum erst im Pliozän. Im Eozän existierten:

1. **Ameisenfresser (-bären)** seit U-Eozän?; sehr fraglich: *Eurotamandua*, 49 MA, Messel, 90 cm, bereits lange, röhrenförmige Schnauze mit schwachen, zahnlosen Kiefern und mächtigen, mit Krallen versehenen Vorderbeinen. Die zweitälteste bekannte Gattung ist *Protamandua*, M-Miozän Südamerikas (allesamt Fam. Myrmecophagidae = Ameisenbären, ?M-Eozän bis rezent; Zwergameisenbären = Cyclopedidae erst ab Pliozän). Die Zugehörigkeit von *Eurotamandua* zu den Ameisenbären wird inzwischen aber stark infrage gestellt (stattdessen Pholidota oder eigene, konvergente Entwicklung)
2. **Gürteltiere** seit O-Paläozän (F Dasypodidae ab Thanet)
3. **Glyptodonten (Riesengürteltiere):** M- oder O-Eozän bis Altholozän (Untergruppe der F Dasypodidae; Aussterben vor ca. 7500 Jahren)
4. **Riesenfaultiere** (bodenbewohnend) seit O-Eozän oder (naA) U-Oligozän (die baumbewohnenden Faultiere entwickeln sich erst später aus ihnen). Nach molekularen Daten (fossile DNS) sollen sich die Riesenfaultiere vor 40 MA von der Linie zu den modernen baumlebenden Faultieren abgetrennt haben.

Älteste Familie der Kohorte Edentata waren die Metacheiromyidae (Thanet bis Lutet; NA; Beziehungen zu den anderen Gruppen der Xenarthra unklar, evtl. Vorläufer der Ameisenbären).

Metacheiromys (M-Eozän Nordamerikas, 45 cm): ichneumonartiger Körperbau mit kurzen Beinen, scharfen Krallen, langer, kräftiger Schwanz; aber gürteltierartiger langer, schmaler Kopf. Kräftige Eckzähne, aber fast alle Backenzähne fehlen, durch Hornplatten zum Zermahlen der Beute ersetzt. Krallen an Vorderbeinen länger als an Hinterbeinen, vermutlich zum Graben im Boden. Waldbewohnend.

Molekularkladistisch stellen die Gürteltiere die Schwestergruppe der (Faultiere + Ameisenbären).

Aussterben: an der Eozän/Oligozän-Grenze großes Artensterben ("großer Faunenschnitt"): 60 % der eozänen Säugergattungen sind im Oligozän nicht mehr vertreten, 67 % der oligozänen Gatt. existierten im Eozän noch nicht. Vom Aussterben besonders betroffen: zahlreiche Fam. der Unpaarhufer und Unpaarhufer, aber auch Primaten. Zu diesem Zeitpunkt wurde aber auch die Einwanderung asiatischer Säuger nach Westeuropa möglich, evtl. eine Ursache des Faunenschnittes (an der Oligozän-Eozän-Grenze schloss sich die Turgai-Meerstraße, die bisher das Nordmeer mit dem Urmittelmeer östl. des Urals verband und dadurch Europa isolierte) (siehe aber: Primaten; *Teilhardina*).

Studien in der Mongolei ergaben eine Klimaabfolge mit einer Temperaturzunahme an der Paläozän-Eozän-Grenze und einer Abkühlung im ob. Eozän und unt. Oligozän; die stärkste Abkühlung erfolgte vor 33,5 MA, verbunden mit einem Vegetationswechsel von dichten eozänen Wäldern zu einer offeneren Landschaft. Die unpaarhufer-dominierten Faunen des Eozäns wurden daher im untersten Oligozän abrupt abgelöst von Faunen, in denen Rodentia und Lagomorpha vorherrschten; zu diesem Zeitpunkt erschienen erstmals viele moderne Familien der Rodentia,

Lagomorpha, Igelartigen unter den Insektenfressern, Ruminantia und Carnivora. Die Größenzunahme in den mongolischen Säugetierfaunen, die bereits im Paläozän begann und im mittl. bis ob. Eozän mit einem erheblichen Größensprung ihr Maximum erreichte (darunter einige der größten Landsäuger aller Zeiten), endete abrupt: in den oligozänen Faunen sind große Säuger selten, mittelgroße fehlen fast völlig, kleine Arten werden dominierend. Im mongolischen Bereich spielte also die Konkurrenz durch einwandernde Arten keine Rolle, so daß der Faunenwechsel ausschl. als klimabedingt zu bewerten ist. Bereits die Verteilung des Größenspektrums der Landsäuger ist ein Indikator dafür, daß das Eozän warm und feucht und vegetationsreich war, während im Oligozän die Landschaft offener und trockener wurde.

Es wird nun vermutet, daß ähnliche klimatische Veränderungen auch beim europäischen "Grande Coupure" eine Rolle spielten, wobei allerdings zusätzlich Einwanderer aus dem Osten (besonders Rodentia) die endemische, alte europäische Eozänfauna ersetzten. Da viele dieser Arten aber erst im mongolischen "Grande Coupure" entstanden waren, dürfte sich der europäische "Grande Coupure" geringfügig später ereignet haben.

Auch in Nordamerika veränderte sich die Fauna erheblich um die Eozän-Oligozän-Grenze (EOG) herum, wobei ebenfalls Einwanderer aus Asien eine partielle Rolle gespielt haben sollen. Allerdings schwächte der Aufstieg der Rocky Mountains das Extinktionsszenario ab: da das Wachstum des Gebirgssystems schon frühzeitig und allmählich zu einem kühleren und trockeneren Klima in der Region geführt hatte, war die Säugerfauna Nordamerikas schon präadaptiert, als sich im frühen Oligozän das Klima auch andernorts in diese Richtung veränderte. Die tropische Vegetation war in Nordamerika schon frühzeitig in Nadelwälder und Steppenlandschaften übergegangen. Daher fielen die Extinktionen im Kontext des Grande Coupure in Nordamerika schwächer aus als andernorts.

Noch unbekannt ist allerdings die Rolle der klimatischen Veränderungen der EOG in Hinblick auf die afrikanischen Primaten, da die Datierung der Fayum-Schichten noch immer strittig ist.

Vulkanisten bringen das Artensterben (36 ± 2 MA) mit dem Plateaubasalt in Äthiopien (35 ± 2 MA) und Hot Spot in Afar in Verbindung, der jedoch neuerdings ins U-Oligozän (29-30 MA) datiert wurde. Wesentlicher ist jedoch, daß zwei große Impakte, die zu einer 85 und einer weiteren 100 km im Durchmesser messenden Impaktstruktur führten (Popigai in Sibirien und Chesapeake-Bay, Ost-USA), im Abstand von wahrscheinlich nur wenigen hunderttausend Jahren im späten Eozän erfolgten (Datierung $35,7 \pm 0,2$ MA); normalerweise ereignen sich Impakte dieser Größenordnung nur alle 10 MA. Aus exakt dieser Zeit datieren auch Tektite aus Nordamerika und Iridium und "geschockte Quarzkügelchen" in Norditalien, wobei im norditalienischen Profil ca. 0,2 MA unter der Hauptiridiumanomalie eine zweite, kleinere Ir-Anomalie auftritt, was gut zu einem doppelten Impaktereignis paßt. Im Rahmen des Deep Sea Drilling Program wurden an verschiedenen Orten Mikrokügelchen und Mikrotektite im ob. O-Eozän entdeckt, außerdem Kometenstaub mit einem Maximum bei 35,5 MA. Der Eintrag von Kometenstaub begann 1 MA vor den beiden großen Impakten und hörte 1,5 MA danach auf. Außerdem datieren mehrere kleinere Impaktstrukturen in diese Zeit. Der erhöhte Eintrag von Kometenmaterial begann dabei mehr als 0,5 MA vor den ersten Iridium-Peaks. Die Indizien sprechen insofern für einen Kometenschauer.

Auch marine Organismen sind von einer erhöhten Extinktion während des O-Eozäns betroffen, an der Eozän-Oligozän-Grenze (33,7 MA) erloschen über 90 % der Molluskenarten an der US-Küste des Golf von Mexiko. Veränderungen der Pflanzenwelt dürften dagegen eng mit den klimatischen Veränderungen (besonders zwischen 34 und 33 MA: plötzliche Abnahme der jährl. Durchschnittstemp., Zunahme der jährl. Temperaturschwankungen) assoziiert sein.

Studien an Fischotolithen aus dem Bereich der US-Küste des Golf von Mexikos (Sauerstoffisotopmessungen an Aragonit in Otolithen) ergaben, dass nicht so sehr die jährliche

Durchschnittstemperatur an der Eozän-Oligozän-Grenze zurückgegangen ist, sondern – bei konstanten Sommertemperaturen – die Winter um mind. ca. 4 Grad kühler wurden (sollte in den kühlestn Monaten das Otolithenwachstum ganz sistiert haben, ergäben sich noch stärkere Absenkungen). Im Untersuchungsgebiet beträgt die derzeitige Spanne zwischen Sommer- und Wintertemperaturen in den untersten Wasserschichten des Kontinentalschelfes ca. 5 Grad. Eine Abnahme der Treibhausgase würde eher zu einer einheitlichen Abkühlung in allen Jahreszeiten führen; die Zunahme der jahreszeitlichen Temperaturschwankungen spricht für Änderungen in der ozeanischen oder atmosphärischen Zirkulation. Die Abkühlung, die zwischen dem frühen Oligozän und dem Pleistozän erfolgte, wird mit der Erweiterung der Ozeanpassagen und Isolation der Antarktis in Verbindung gebracht, zweitens mit einer Abnahme des atmosphärischen CO₂. Ersteres führte zu einer drastischen Veränderung der Zirkulation der Ozeane und könnte so die Zunahme der Jahreszeitlichkeit erklären (s. Oligozän, Klima).

Faunenliste Messel, unterstes M-Eozän, 49 MA (= unt. Geiseltalian), kurz über der Ypres-Lutet-Grenze

(nach neueren Angaben 48 MA, aber oberstes U-Eozän;
Messel lag damals auf der Höhe von Sizilien!)

Die nachfolgende Liste erfasst nur die Wirbeltiere;

Fische: 8 Raubfischarten:

- 5 Teleostei: (darunter 3 Barschartige): Wolfsbarsch *Palaeoperca*, Raubbarsch *Amphiperca*, Barsch *Rhenanoperca*; Lachsartiger *Thaumaturus*;
- 3 Holostei: Knochenhecht *Atractosteus kinkelinki* (A. ab Kreide, früher auch in Indien und Afrika, rez. *A. tristoechus* im südl. Nordamerika und auf Kuba, bis 3 m lang) und *Masilosteus kelleri*; Schlammfisch *Cyclurus kehleri* (= 80 % aller Fischfunde).
Einzelfund Aal *Anguilla ignota* als Hinweis auf eine zumindest zeitweilige Verbindung über ein Flußsystem zum Meer (63 cm lang)

Amphibien: diverse Frösche (urtümliche landlebende Kröte *Eopelobates*, Frosch *Messelobatrachus*; *Palaeobatrachus*, *Lutetiobatrachus* u.a.)
Salamander *Chelotriton robustus*

Reptilien: Weichschildkröte: *Trionyx*;

Sumpfschildkröten: *Ocadia*; *Francellia*, *Euroemys*, *Allaeochelys*;

Cryptodira: *Neochelys*

8 Krokodilarten:

altertümlich:

Pristichampsus (Hufzahnkrokodil; Fischfresser mit klingenförmigen Zähnen)

Bergisuchus (wohl reiner Landbewohner)

„modern“:

Diplocynodontia: *Diplocynodon* (Fisch- und Fleischfresser); *Baryphracta* (Schuppenschwanzkrokodil);

Alligatoren: *Hassiacosuchus* (kleiner Vertreter der UF Alligatorinae),

Allognathosuchus (Pflasterzahnkrokodil; kräftige Pflasterzähne im hinteren Teil des Ober- und Unterkiefers, knackte hartschalige Beute; ähnelt rez. Stumpfkrokodil *Osteolaenus tetraspis* aus Äquatorialafrika);

Krokodile: „*Asiatosuchus*“ *germanicus* (bis 5 m lang; konnte große Säugetiere ins Wasser zerren); *Boverisuchus* (ad Planocraniidae, nur Eozän).

(zum Vergleich: Eckfelder Maar: 3 Krokodilarten).

Schlangen: vertreten durch Rollschlagen und Boas, darunter Sandboas, Würgeschlange (cf. *Palaeopython*, ca. 2 m lang) sowie kleinere Boas wie *Messelophis*)

Basilisk (Leguan, Iguanidae) *Geiseltaliellus* (Stammvertreter der Corytopharinae)

Eidechse *Eolacerta*, steht noch außerhalb der Kronengruppen-Lacertiden, unbeschuppt, langer Schwanz;

Schleiche *Ophisauriscus*; *Cryptolacerta* (aus der Verwandtschaft der Doppelschleichen)

Placosauriops (gepanzerte Echse), ad Anguidae

Skinke

Großkopfechse *Ornathocephalus* (ad Scincoidea)
 Warane: „*Saniwa*“ *feisti*
 Krustenechsen (Helodermatidae)
 Vögel: über 70 Arten; noch nicht alle beschrieben; Wasservögel sind eher selten!
Palaeotis („Urstrauß“, 95 cm hoch, evtl. mit *Nandus* verwandt; Struthioniformes: Palacotitidae);
 Hühnervögel (*Paraortygoides*),
Diatryma gigantea (syn. *Gastornis*) (1,75 m hoch) – ad Anseriformes
Messelornis (Gruiformes: Messelornithidae) („Messel-Ralle“; Verwandte der Sonnenrallen);
 Seriemas *Idiornis*, *Salmila*, *Strigogyps* (früher *Aenigmavis*);
 Wasservögel: Flamingo *Juncitarsus*; Lappentaucher *Juncitarsus*; Ibis *Rhynchaetites*,
 Pelikan *Massillastega*
 Kuckucksralle *Plesiocathartes*
 Rackenvögel (*Ecoracias*);
 Spechtvögel: *Primozygodactylus* (ad Zygodactylidae, Schwestergruppe der Passeriformes);
 Eisvögel (*Quasisyndactylus*);
 Greifvögel (*Messelastur*);
 älteste Eule *Palaeoglaux* (Strigiformes: Palaeoglaucidae);
 Hopfartige (Bucerotiformes): *Messelirrisor*
 Tagschläfer (*Paraprefica*)
Parargornis (Stammgruppenvertreter der Kolibris);
 Segler (*Scaniacypselus*, *Aegialiornis*) und Nachtschwalben;
 Schwalmvogel *Hassiavis*;
 Mausvögel;
 Papageien: *Pseudasturides macrocephalus*; *Serudaptes pohli*; *Psittacopes lepidus*

Insgesamt mind. 20 Vogelfamilien, von denen rez. noch 50 % vertreten sind. Vor allem Beziehungen zu den Vögeln Nord- und Südamerikas und SE-Asiens.

Von einem Vogel aus Messel blieben sogar die Fette aus der Bürzeldrüse erhalten; zumindest in Bruchstücken wurden diese langkettigen Fettmoleküle (als Pflegefett für das Gefieder) über 48 MA überliefert. Unter Sauerstoffabschluss wurden diese unter einer Art „Wachspanzer“ konserviert, außerdem enthalten sie antibakterielle Bestandteile, so dass die Zersetzung nach dem Tod des Vogels im Bereich der Bürzeldrüse behindert wurde.

Säugetiere:

Beuteltiere: Beutelratten *Peradectes*, *Mimoperadectes*, *Anphiperatherium*, *Peratherium* (entfernt mit den baumbewohnenden Beutelratten Amerikas verwandt)

"primitive Urinsektenfresser": *Leptictidium* (zweibeiniger Hüpfker – wie ein kleines Känguruh -, aber mit Fleischfressergebiss);

Buxolestes (otterähnlicher Unterwasserjäger aus der Fam. Pantolestidae, ad Cimolestida!);

Heterohyus manus, Fam. Apatemyidae: systematisch indet., Lebensweise ähnlich Fingertieren (konvergent); beide nahmen bzw. nehmen (ebenso wie ein rezentes australisches Beuteltier: *Dactylopsila*) die Rolle der fehlenden Spechte ein; im Eozän gab es noch keine echten Spechte. Rezent gibt es in Madagaskar und Australien keine Spechte, daher wurde deren Nische von Säugern übernommen. (ad Cimolesta?)

"moderne" Insektenfresser (Lipotyphla): *Pholidocercus* (Igelverwandter mit Schuppenschwanz), *Macrocranion* (kleiner Igelverwandter);

Pholidocercus: Kopf und Rumpf 20 cm, Schwanz 15 cm ; letzterer steckte in einer Röhre aus Knochenschuppen („Schuppenschwanz“), mit Hornschuppen bedeckt. Hornplatte auf der Stirn. Abspreizbare Haare auf dem Rücken.

Primaten: mehrere Arten, größter: *Europolemur* (2 Arten; auch vom Eckfelder Maar - 45 MA - bekannt; dort insgesamt 20 Säugerarten!); *Darwinius masillae* („Ida“, ad Cercamoniinae, ad Notharctidae, ad Adapiformes; ebenso wie *Europolemur*, der ebenfalls zu den Notharctidae gehört)

Fledermäuse: 7 Arten (*Hassianycteris*, *Archaeonyctes*, *Palaeochiropteryx*, *Tachypteron*) aus mindestens drei Familien

Schuppentiere: *Eomanis* (ältestes Schuppentier), *Euromanism*, *Eurotamandua* (?)

(?) Zahnarme: fraglicher Ameisenbär *Eurotamandua joresi* (einziger Nachweis außerhalb Südamerikas!) (die Stellung von *Eurotamandua* ist umstritten – könnte auch ein Schuppentier sein oder zusammen mit *Eomanis* eine eigenständige Entwicklungslinie innerhalb der Afrotheria)

Condylarthra: *Kopidodon* (ad Pantolesta: Paroxyclaenidae; sieht wie ein übergroßes Eichhörnchen aus, baumlebend); *Paroxyclaenus*

primitive Huftiere: *Hallusia* (pferdeähnlich), *Lophiodon* (vor 40 MA ausgestorben)

Paarhufer: seltener als Unpaarhufer;

Messelobunodon, *Aumelasia*; *Eurodaxis* (alle drei ad Dichobunidae);

Massilabune als früher Vertreter der Anthracotherien

(Anm.: im 4 MA jüngeren Eckfelder Maar lebte der kleinste Paarhufer aller Zeiten, nur igelgroß!)

Unpaarhufer:

Urpferde: *Propalaeotherium parvulum* (Schulterhöhe 30-35 cm) und *P. hassiacum* (55 - 60 cm) (Gatt. ebenfalls vom Eckfelder Maar bekannt); ersteres foxtiergroß, letzteres schäferhundgroß; *Hallensia*, *Eurohippus*.

Urtapir *Hyrachys* (größtes Säugetier Messels!); Tapirverwandter *Lophiodon*

Landraubtiere:

Creodonta: *Proviverra* (ad Creodonten: Hyaenodonta), *Lesmesodon* (ad Proviverrinae);

Carnivora: *Messelogale* und *Paroodectes* (ad Miacidae)

4 Nagetierarten: *Ailuravus* (größtes messeler Nagetier, Hebel-Krallen-Baumkletterer), *Masillamys* (kurzbeiniger Kletterer), *Eogiliravus* (Ur-Bilch, ältester Schläfer, s. Nagetiere oben), *Hartenbergeromys*

Bei den Säugern kommen also sowohl altertümliche Formen (Urinsektenfresser *Leptictidium*), Beutelratten, primitive Landraubtiere (*Proviverra*) und Condylarthra neben modernen Formen (Fledermäuse, Primaten, Huftiere, Nagetiere) vor.

Die Vorfahren des Urstraußes (*Palaeotis*), der Ameisenbären, Beutelratten und bestimmter Krokodile stammen aus Südamerika; sie sind entweder über Afrika (das mit Südamerika angeblich noch als Westgondwanaland verbunden war --- widersprüchlich. Angaben!) oder über Nordamerika nach Mitteleuropa gelangt; Schuppentiere sollen direkt aus Asien eingewandert sein.

Entgegen früherer Annahmen hält man es neuerdings für möglich, dass toxische Algenblüten zum Massensterben von Messel geführt haben könnten (statt CO₂-Entgasung). Fossilien sprechen dafür, dass das Massensterben jeweils in der Paarungssaison stattfand (kopulierende Schildkröten, schwangere Pferdewellen), also in einer bestimmten Jahreszeit. CO₂-Entgasungen wären über den Jahreslauf zufälliger verteilt (Sci. 357: 857).

Faunenliste Geiseltal bei Halle (49 – 44 MA, umfasst das gesamte Geiseltal = unteres und mittl. Drittel des Lutet):

Fische: Schlammfisch *Cyclurus* ("*Amia*") *kehreri*; Knochenhecht *Lepisosteus*; Teleostier: *Anthrocooperca*, *Palaeoesox*, *Thaumatodus* (Barsche), Umbriden = Salmoniformes und Knochenzüngler = Osteoglossomorpha

Amphibien: Olme (*Palaeoproteus*), Salamander (*Tylototriton*); *Eopelobates* aus der Verwandtschaft der Knoblauchkröten; Frösche der Fam. Palaeobatrachidae

Krokodile: 8 Arten; alligatorähnlicher *Diplocynodon* und *Pristichampsus*. *Asiatosuchus* aus der UF. Crocodylinae mit besonders großen Schädeln. *Asiatosuchus* und *Pristichampsus* waren vermutlich mehr dem Landleben angepasst und besetzten die Nische größerer Raubtiere. Waldkrokodil *Allognathosuchus*.

Lacertilia: Iguanidae, Lacertidae; waranähnliche Necrosauridae, Anguinen (kräftig gepanzerte Arten, aber auch fußlose Schleichen); Großkopfechse *Ornatocephalus* (91 cm lang, ad Scincoidea; Großkopfechsen sind nur aus Messel bekannt), stark gepanzerter Schädel.

Schlangen: Boidae (bis > 2 m Länge: *Paleryx ceciliensis*: knapp 2,5 m lang, 243 Wirbel)

Schildkröten: Emydidae mit *Geoemyda* und *Chrysemys* (Erd- und Sumpfschildkröten); Testudiniden mit bis 1,2 m Panzerlänge (Landschildkröte *Geochelone eocaenica*; größte Landschildkröte, die je in Deutschland gelebt hat); Trionychidae mit *Trionyx*. (Hinweis: die großen Landschildkröten der Gattung *Geochelone* sind zuletzt im Miozän vor ca. 15 MA innerhalb Deutschlands nachweisbar)

Vögel: viele nicht zuordnungsfähige Reste, daneben Strauß *Palaeotis*; *Diatryma*, wahrsch. außerdem Eulen, Neuweltgeier und Nashornvögel (Bestimmung nicht im engen system. Sinne gesichert)

Säugetiere: insgesamt 14 Ordnungen, 40 Arten

Beuteltiere: *Peratherium*, *Amphiperatherium* (Hinweis: *Peratherium* findet sich auch im unteren Oligozän von Ägypten; ad F Herpetotheriidae) (Palaeont. 51, 635).

Primitive „Urinsektenfresser“: *Buxolestes*, *Leptictidium*

Insektenfresser: *Heterohyus*, *Macrocranion*,

Amphilemus, *Saturninia*

Fledermäuse: *Cecilionycteris*, *Matthesia*

Primaten: Omomyiformes mit der Fam. Microchoeridae (*Nannopithecus*, *Pivetonina*); Adapidae mit *Anchomomys*, *Periconodon*, *Protoadapis*, *Europolemur*, *Pronycticebus*, *Barnesia*. Alle Arten waren kletternde oder springende Baumbewohner. *Nannopithecus* war nur knapp mausgroß und damit der kleinste fossile Halbaffe. *Godinotia* (Fam. Adapidae).

Creodonta: Hyaenodontidae mit *Matthodon*, *Oxyaenoides*, *Allopterodon*, *Proviverra*, *Cynohyaenodon*,

Leonhardtina, Prodissoptalis, Lesmesodon; nur bis 4 Arten je Zeitabschnitt

Carnivora: *Quercygale, Paroodectes, Messelogale*

Condylarthra: *Vulpacoides, Pugiodens*

Tillodontia: *Esthonyx*

?Edentata: *Eurotamandua*

Perissodactyla: *Propalaeotherium* (1 Art statt der bisher angenommenen 6 Arten), *Lophiotherium, Plagiolophus*.

Hallensia. Tapiromorpha mit *Hyrachys, Lophiodon, Paralophiodon* (mit 2 m Länge größte Säuger des Geiseltales)

Artiodactyla (klein bis mittelgroß): *Buxobune, Aumelasia, Meniscodon, Eurodexis, Homacodon, Gervachoerus, Rhagatherium, Haplobunodon, Anthracobunodon, Massillabune*.

Rodentia: *Ailuravus* und einige unsichere Formen.

Eckfeld: ca. 44,3 +/- 0,4 MA (= obere Grenze des Geiseltalian, entspricht den jüngsten Funden aus dem Geiseltal), naA 44,9 MA; entspricht etwa mittl. Lutet.

Waldumsäumter Warmwasserseesee in einer bewaldeten Mittelgebirgslandschaft, wobei das heutige Mitteleuropa ein in mehrere Inseln zerklüfteter Archipel unter tropisch-subtropisch warmem Klima war.

3 Krokodilarten

20 Säugerarten (darunter der kleinste Paarhufer aller Zeiten, nur igelgroß)

Europolemur: 2 cm langes Fragment des Unterkieferastes von einem Tier, das von einem Krokodil gefressen wurde (charakteristische Zahnschmelzverdauung).

Kolonisierung Madagaskars durch Wirbeltiere

Die genetische Untersuchung von 31 Linien von madagassischen Wirbeltieren (fliegende und schwimmende ausgenommen) zeigte, dass die ältesten in Madagaskar noch vertretenen Linien (2 von 31) ihre Schwestergruppen in Südamerika haben und auf die Kreide zurückgehen; danach folgen asiatische und zuletzt (heutzutage dominierend) afrikanische Linien. Die letzten Kolonisationen aus Asien erfolgten im Eozän; Besiedlungen aus Asien erfolgten nur während eines kurzen Zeitfensters während bzw. kurz nach der Trennung zwischen Indien und Madagaskar. Der Artenreichtum der madagassischen Linien hängt einerseits vom Alter dieser Linien (in Madagaskar) ab, aber auch vom bevorzugten Lebensraum; regenwaldbewohnende Linien sind artenreicher (PNAS 109, 5358).

Die Wahrscheinlichkeit, erfolgreich den Ozean zu überqueren, korreliert negativ mit der zu überbrückenden Entfernung, aber auch Ozeanströmungen spielen eine Rolle. Für Tiere, die nur auf Flößen den Ozean überqueren konnten, nahm die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Passage nach Madagaskar ab dem Paläozän ab und erreichte ihr Minimum im M-Miozän. Im frühen Tertiär bestanden noch relativ günstige Strömungsverhältnisse, die ein Flößen oder Schwimmen von Afrika nach Madagaskar ermöglichten; die aktuellen, für eine Ausbreitung von Afrika nach Madagaskar ungünstigen Verhältnisse etablierten sich vor 15 bis 20 MA (PNAS 109, 5352).

Madagaskar wurde vor 60 – 50 MA von Lemuren, vor 42 - 25 MA von Tenreks, vor 26 - 19 MA von Carnivoren und vor 24 – 20 MA von Nagetieren besiedelten (molekularkladistische Daten); alle vier Besiedlungen gehen jeweils auf einen einzelnen Vorfahren zurück. Fossilnachweise auf Madagaskar gibt es (abgesehen von den letzten TA) nicht.

Seit 20 MA gab es kein neues Besiedlungsereignis Madagaskars durch terrestrische Säuger mehr, abgesehen von Zwergflusspferden, die als semiaquatische Tiere die Insel im späten Quartär schwimmend erreichen konnten (sie sind bekanntermaßen in der Lage, größere Distanzen im

Ozean zu überbrücken). Seit ca. 120 MA ist Madagaskar durch einen ca. 430 km breiten Kanal von Afrika getrennt. Die Hypothese einer Land- bzw. Inselbrücke (Davie Ridge) als Grund für die Besiedlung durch die vier o.g. Säugergruppen ist unplausibel, weil dann erstens auch größere Säuger (wie Antilopen, Elefanten, Löwen) und zweitens insgesamt mehr Säugerlinien Madagaskar erreicht haben müssten, und sie kann vor allem nicht die stark unterschiedlichen Besiedlungszeitpunkte erklären. Die aktuellen Ozeanströmungen würden allerdings eine Besiedlung Madagaskars durch Verdriften vom afrikanischen Kontinent aus völlig unmöglich machen, dies hatte die Hypothese von der Inselkette der Davie Ridge beflügelt. Umfangreiche Klima- und Strömungssimulationen kamen jetzt aber zu dem Ergebnis, dass im Eozän und wohl auch im Oligozän bis ins früheste Miozän hinein die Strömungsverhältnisse ideal waren: die Strömung verlief von NW nach SE, d.h. von Tansania und Nordost-Mosambique nach Madagaskar. Dabei waren die Strömungen mehrmals pro Jahrhundert so stark, dass die Passage z.B. auf Vegetationsmatten, die von starken Zyklonen von den Ufern z.B. der ostafrikanischen Flüsse abgespült worden waren, innerhalb von 25 bis 30 Tagen und möglicherweise noch schneller möglich war. Tropische Stürme können treibende „Bauminseln“ losreißen, und das zeitliche Zusammentreffen starker Zyklone und starker vorübergehender Stürme zu Jahresbeginn könnten günstige Bedingungen für die Entstehung derartiger treibender Vegetationsinseln geschaffen haben.

Vor 15 MA war Madagaskar in eine nördlichere Position gelangt; die Strömungsverhältnisse entsprachen ab jetzt den modernen Verhältnissen (im Mosambique-Kanal küstenparallel nach Süden), so dass eine weitere Besiedlung Madagaskars von Afrika aus unmöglich wurde (Nat. 463, 613 + 653).

olig-olig

OLIGOZÄN (34 - 23 MA)

ICS 2004/2007:

Oligozän: 33,9 +- 0,1 MA bis 23,03 +- 0,0 MA

Rupelian: 33,9 +- 0,1 MA bis 28,4 +- 0,1 MA

Chattian: 28,4 +- 0,1 MA bis 23,03 +- 0,0 MA

ICS 2012:

Oligozän: 33,9 MA bis 23,03 MA

Rupelian: 33,9 MA bis 28,1 MA

Chattian: 28,1 MA bis 23,03 MA

Nordamerikanische Land Mammal Ages (mit Angabe des Beginns in MA nach zwei verschiedenen Quellen sowie kalkuliertem Beginn nach dem ABC-Vadh-Zyklus):

| | | | |
|----------------|----------------|---|-------|
| A,B Arikareean | 29,0 oder 29,4 | / | 28,92 |
| C Whitneyan | 30,7 oder 31,9 | / | 31,33 |
| B Orellan | 32,4 oder 33,4 | / | 33,74 |
| A Chadronian | 38,0 oder 37,1 | / | 36,15 |

Klima; Flora und Fauna in Mitteleuropa (allgemein): subtropisch-tropische Flora setzt sich fort; Oberkreide-Angiospermen, die im Eozän noch schwach vertreten waren, sind vollkommen verschwunden. Palmen nehmen weiter zu. Bis ins O-Oligozän werden ständig neue Arten entwickelt, danach steht nicht mehr Artenbildung, sondern Arealverschiebung von Florenassoziationen bei regionalen Veränderungen des Florenbildes im Vordergrund.

Europa trennt sich von Nordamerika, die Antarktis überzieht sich mit einer Eiskappe, wodurch der Meeresspiegel erheblich absinkt; die Regression führte zu einer Zunahme der Kontinentalität und Saisonalität des Klimas; außerdem verschwand das Flachmeer, das Europa und Asien bisher trennte, was zu einem Faunenaustausch führte.

(Das Klima der Antarktis wird stärker durch Meeresströmungen als durch die geographische Breite bestimmt. Selbst in der Oberkreide lag die Antarktis nur geringfügig nördlich ihrer aktuellen Position. Warme Meeresströmungen aus den Tropen reichten damals weit in den Süden – vergleichbar dem heutigen Golfstrom im Norden, aber viel stärker. Nach dem Auseinanderbrechen Pangäas änderten sich die Meeresströmungen; die warme Strömung richtete

sich nicht mehr so direkt und weit nach Süden; Antarctica entwickelte erst jetzt das Klima, das seiner geographischen Breite entspricht; s. DAWKINS S. 240).

Der Übergang vom warmen Eozän zum kühleren Oligozän ist mit massiven Extinktionen mariner Tiere verbunden. Die durchschnittliche Ozeantemperatur verminderte sich dabei aber nur um ca. 1 Grad. Studien an Sauerstoff-Isotopen an Fischotolithen ergaben aber, dass die Amplitude des Temperaturwechsels im Jahresverlauf deutlich zunahm; die Wintertemperaturen im Ozean fielen um 4 Grad niedriger aus als im Eozän. Entscheidend war also nicht die durchschnittliche Abkühlung, sondern die Zunahme der Temperaturschwankungen und Jahreszeitlichkeit (vgl. Sci. 314, 930).

Die Klimaveränderungen und Zunahme der Saisonalität bedingten, daß die dichten Wälder, die bisher viele Tieflandregionen bedeckt hatten, von offeneren Wäldern mit Lichtungen verdrängt wurden; es breiteten sich Graslandschaften aus; ihr entscheidender Durchbruch gelang allerdings erst im Miozän. Hierdurch entstanden neue Entfaltungsmöglichkeiten für flinke Pflanzenfresser und - in ihrer Folge - Raubtiere. Die riesigen Fleischfresser (z.B. bären- und hundartige Mesonychiden) wurden abgelöst von den Vorfahren der Hunde und Katzen.

Im U-Oligozän vor 29 - 30 MA starker Vulkanismus in Äthiopien über 0,6 - 1,0 MA. Möglicherweise könnte hierdurch das Weltklima im Sinne einer weiteren Abkühlung beeinflusst worden sein (S-reiche Aerosole, Staubemission; dadurch Beschleunigung der globalen Abkühlung und Zunahme der Trockenheit und des Antarktiseises, verbunden mit einem Absinken des Meeresspiegels).

Insgesamt gesehen wurden für die Abkühlung im Oligozän zunächst folgende Faktoren verantwortlich gemacht: durch Verbreiterung der Ozeanpassagen wird die Antarktis isoliert, es entsteht eine zirkumpolare Strömung. Diese erhöht das Feuchtigkeitsangebot für die Antarktis, die Schneefälle nehmen zu, die antarktische Vergletscherung wird initiiert. Der Meeresspiegel fällt auf den niedrigsten Stand der letzten 100 MA (Zunahme der Kontinentalität des Klimas auf dem Festland). Gleichzeitig nimmt die festländische Verwitterung zu (niedriger Meeresspiegel, größere Landflächen exponiert; intensive Gebirgsbildung z.B. in Eurasien); die Verwitterung bindet atmosphärisches CO₂ beim Verwittern von Gestein unter Bildung von Kohlensäure und vermindert damit den atmosphärischen CO₂-Gehalt (Abnahme des Treibhauseffektes). In dem Maße, wie der Temperaturgradient zwischen den Tropen und Polen zunahm, verstärkte sich auch die ozeanische Zirkulation. Die Veränderungen der ozeanischen Zirkulation könnten auch die Zunahme der Jahreszeitlichkeit erklären (kältere Winter), wie sie um die Eozän-Oligozän-Grenze herum am Golf von Mexiko beobachtet wurde (s. Eozän).

Neuere Studien zum Eozän-Oligozän-Übergang (Nat. 445, 607+635+639; Natwiss. Ru. 5/2007, 252) lieferten präzisere, aber zum Teil auch widersprüchliche Daten zu der klimatischen Entwicklung. Bis zum obersten Eozän war die Antarktis ein grüner Kontinent, abgesehen von einigen Gletschern wahrscheinlich im antarktischen Hochland und um den antarktischen Ozean herum. Innerhalb von nur 300000 Jahren vergletscherte die Antarktis dann in zwei Stufen nahezu komplett (zwei Phasen intensiver Zunahme der Gletscher von jeweils 40.000 J Dauer, getrennt von einem 200.000 J anhaltenden Plateau nach der ersten Vergletscherungsphase)*; seitdem blieb der Kontinent weitgehend eisbedeckt. Wie Untersuchungen an Sauerstoffisotopen in den Zähnen und Knochen von Säugetieren Nordamerikas belegten, ging zur gleichen Zeit im zentralen Nordamerika die jährliche Durchschnittstemperatur binnen 400.000 J um 8,2 +- 3,1 Grad zurück; einen Rückgang in ähnlichem Umfang hatte man zuvor schon anhand der Veränderungen der Blattfloren/Blattmorphologie (- 7 Grad) und Faunenveränderungen (- 5 Grad) kalkuliert. Die Meeresoberfläche soll sich dagegen in niedrigen bis mittleren nördlichen Breiten nach den meisten Studien nur um 2 bis 3 Grad abgekühlt haben. Die Temperaturabnahme an Land erfolgte aber bis

zu 0,4 MA später als die Verminderung der Wassertemperatur an der Ozeanoberfläche; letztere war verbunden mit umfangreichen marinen Extinktionen.

(* Eine neue Studie kommt zu dem Ergebnis, dass der Wechsel der Antarktis von gemäßigttem Klima zu einem kilometerdick vereisten Kontinent sogar in nur 200000 J erfolgte; der Übergang war abrupt und überschießend verglichen mit dem neuen Gleichgewicht, das sich dann einstellte; die Super-Vereisung hielt einige hunderttausend Jahre an; Sci. 323, 1175).

Die Jahreszeitlichkeit des Klimas nahm im zentralen Nordamerika wohl nur geringfügig zu, eine deutliche Abnahme der Niederschläge war im Untersuchungsgebiet nicht auszumachen (im Widerspruch zu anderen Studien, die auf eine starke Zunahme der Saisonalität und Abnahme der Niederschläge deuteten). Die Abkühlung führte besonders bei poikilothermen Tieren wie Gastropoden, Reptilien und Amphibien zu Extinktionen, während die Säugetierfauna nahezu unbeeinträchtigt blieb (z.B. *Mesohippus*, *Merycoiodon*, *Leptomeryx*, *Subhyracodon*). Eine Abkühlung von 8 Grad könnte in den Wintermonaten durchaus zu Frostperioden im Untersuchungsgebiet (Bad Lands, Wyoming, Nebraska und Umgebung) geführt haben, was bevorzugt Poikilotherme traf.

Ging man bisher davon aus, dass der Grund für die Vergletscherung der Antarktis die Kontinentverschiebungen zwischen Australien, Antarctica und Südamerika waren, die zur Entstehung einer zirkumpolaren Strömung führten und damit die Antarktis klimatisch isolierten, so spricht die Abkühlung *auch* in der Nordhemisphäre gegen diese Hypothese, denn Computersimulationen hatten gezeigt, dass die Etablierung dieser zirkumpolaren Strömung sogar zu einer Erwärmung in den Nordkontinenten führen müsste. Inzwischen ist die zeitliche Synchronizität zwischen der Vergletscherung der Antarktis und den Klimaveränderungen in der Nordhemisphäre gesichert. Auch die Zunahme der Aridität in Zentralasien (und der damit verbundene faunale Turnover bei den Säugetieren Zentralasiens) fällt in diesen Zeitraum. Anstelle der veränderten Ozeanströmungen um die (jetzt isolierte) Antarktis herum müssen globale Gründe wie die Abnahme von Treibhausgasen in der Atmosphäre für die globalen Klimaveränderungen angenommen werden. In Asien könnte der Aufstieg des Himalaya einerseits die Austrocknung Zentralasiens ausgelöst haben (Regenbarriere), andererseits könnte die damit verbundene verstärkte Verwitterung den CO₂-Gehalt der Atmosphäre reduziert haben. Das früheste Oligozän wurde somit zu einem Wendepunkt nicht nur für die Antarktis, sondern weltweit. Die weltweite Abkühlung soll 2 bis 3 Grad im Ozean und 8 Grad auf den Kontinenten betragen haben.

Für die Reduktion des Treibhausgases CO₂ wird dabei folgender Mechanismus verantwortlich gemacht: Vor 260 MA brach Gondwana auseinander, die indische Platte driftete nach Norden und subduzierte die dazwischen liegende ozeanische Platte unter die eurasische Platte; an der Grenze der Subduktionszone am Südrand der eurasischen Platte entstand ein Akkretionskeil, der vor 66 bis 55 MA auf die eurasische Platte gehoben wurde; vor 49 MA war die Verbindung der eurasischen mit der indischen Platte abgeschlossen. Dennoch driftete die indische Platte noch für weitere 5 MA mit der bisherigen Geschwindigkeit von 11 cm/Jahr weiter nach Norden, bevor sie allmählich auf den heutigen Wert (4,5 cm/Jahr) abgebremst wurde. Im Kollisionsbereich verkürzte sich die obere Kontinentalkruste um mehrere hundert Kilometer, die Dicke verdoppelte sich (Himalaya). Vor 33,5 MA war der Himalaya so hoch, dass sich das Klima stark abkühlte; gleichzeitig wurde es kühler. Die atmosphärische Zirkulation wurde verändert, das östliche Tethys-Meer verschwand, auch die Meeresströmungen änderten sich. Die Abkühlung betraf aber nicht nur das tibetische Hochplateau (wo die großen eozänen Säugetiere verschwanden und durch immer kleiner werdende Nagetiere ersetzt wurden; Koniferen und Gräser nahmen zu), sondern war weltweit zu spüren; die niedrigeren Meerestemperaturen führten zu geringerer Verdunstung und weltweit weniger Niederschlägen; die Antarktis vergletscherte, der Meeresspiegel fiel ab, dadurch nahm die Trockenheit weiter zu. Der weltweite Abkühlungstrend setzte vor 34 MA ein,

der Übergang dauerte ca. 0,6 MA. Der unmittelbare Grund für diese weltweite Abkühlung dürfte die CO₂-Absenkung durch die Auffaltung des Himalaya sein: rasche Erosion legte große Mengen Silikatgestein frei; herausgelöste Kalzium-Ionen absorbierten atmosphärisches CO₂ (zur Bildung von Kalkstein), die CO₂-Konzentration sank so auf etwa die Hälfte des rezenten Wertes ab. Im Zentrum Nordamerikas fiel dadurch die mittlere Jahrestemperatur innerhalb kurzer Zeit von 21,0 +/- 10,1 Grad im ob. Eozän auf 13,1 +/- 9,5 Grad im unteren Oligozän (womit das Aussterben vieler Schnecken, Amphibien und Reptilien in Nordamerika in Verbindung gebracht wird, während Säuger wohl nur marginal betroffen waren). (Natw. Ru. 5/2007, 252).

Und ging man bisher davon aus, dass die ersten Gletscher in **Grönland** erst vor ca. 15 MA entstanden, so lieferten Untersuchungen an Meeressedimenten zwischen Norwegen und Grönland eindeutige Indizien (von Gletschern transportiertes Gesteinsmaterial) für Gletscher in Grönland – zumindest in Ostgrönland – schon vor 38 – 30 MA, wobei aber bisher unklar blieb, welches Ausmaß die Vergletscherung Grönlands im O-Eozän und U-Oligozän hatte (echter Eispanzer oder nur einzelne isolierte Gletscher?), und ob die Gletscher permanent oder intermittierend vorhanden waren. Dennoch ist dieser Befund bemerkenswert, da die Temperaturen (auch im Ozean) zu dieser Zeit in höheren Breiten deutlich wärmer waren als im M-Miozän (Nat. 446, 176).

In der Antarktis fand sich eine maximale Ausdehnung des Eispanzers im M-Oligozän (28 – 26,3 MA) und erneut um die Oligozän-Miozän-Grenze (ca. 23 MA). Damals lagen die CO₂-Konzentrationen etwa auf dem aktuellen Niveau. Das klimatische Optimum im M-Miozän (ca. 17 MA) beendete die starke Vereisung der Antarktis, und große Gletscher entstanden dann erst wieder im späten Pliozän (PNAS 114; 3867).

Enspel (25 MA; oberstes Oligozän): mittlere Jahrestemperatur 15 – 17 Grad (heute 8 Grad).

PHYTOPLANKTON: Diatomeen: im O-Eozän kommt es zu einer massiven Zunahme der Diversität der Diatomeen mit Maximum kurz vor oder an der Eozän-Oligozän-Grenze; im Laufe des Oligozäns dann Rückgang um die Hälfte; danach vermutlich wieder leichter Anstieg, aber insgesamt gesehen im Neogen keine wesentlichen Veränderungen der Diversität. Heutzutage stellen Diatomeen 40 % der Bioproduktion der Ozeane und verursachen 50 % des „C-burial“ in marinen Sedimenten. Sie wirken als eine Kohlenstoff-Pumpe und beeinflussen den CO₂-Gehalt der Atmosphäre.

Bisher ging man davon aus, dass die massive Zunahme der Diversität der Diatomeen im Tertiär mit der Ausbreitung der Grasländer korreliert (Zunahme der Verfügbarkeit von gelöstem Silizium im Meer aufgrund der Phytolithe in den Gräsern und des verstärkten Silikateintrags infolge der von den Gräsern verursachten Verwitterung/Bodenbildung), oder mit kompetitiver Verdrängung anderer Gruppen des Phytoplanktons, besonders Coccolithophoriden. Die Auswertung von insgesamt 165 Bohrproben in marinen Sedimenten konnte beide Hypothesen zurückweisen: die Diversität der Coccolithophoriden ging nicht mit der Zunahme der Diatomeen zurück, sondern blieb über das Känozoikum hinweg etwa konstant. Die starke Zunahme der Diversität der Diatomeen begann schon im Obereozän und damit zeitlich vor der Ausbreitung der Grasländer, die in Nordamerika erst im M-Oligozän einsetzte, in Asien und Afrika noch deutlich später, wobei die Ausbreitung der Grasländer und Savannen vor allem im M-Miozän einen Höhepunkt erreichte, wie z.B. die Evolution der Pferde belegt. Gerade aber das Neogen zeigt keine starken Veränderungen bei der Diversität der Diatomeen.

Der Grund für die starke Zunahme der Diatomeen bleibt damit weiterhin unklar. Die Eozän-Oligozän-Grenze ging mit einer starken Abkühlung und Abnahme des CO₂-Gehalts der Atmosphäre einher. Da die Diatomeen eine wesentliche Rolle beim C-Entzug aus dem C-Kreislauf spielen, könnte der explosive Aufstieg der Diatomeen vor der Eozän-Oligozän-Grenze zum Absenken der CO₂-Werte und damit zur Abkühlung beitragen haben (Nat. 457, 183).

Neue Untersuchungen sprechen für einen Zusammenhang zwischen dem Aufstieg der Diatomeen und der Silikatverwitterung an Land, wodurch Kieselsäure ins Meer gelangt. Phasen verstärkter Verwitterung an Land gingen mit Diversifikation und geographischer Expansion der Diatomeen einher. Die Stärke und Effizienz dieser biologischen C-Pumpe nahm im Laufe der letzten 40 MA zu, wobei die Diatomeen ihre Schlüsselrolle im globalen C-Zyklus erlangten (PNAS 112: 4239).

Für non-marine Diatomeen wird allerdings weiterhin eine Korrelation mit der Ausbreitung der Grasländer angenommen. Der Anstieg gras-dominiertes Ökosysteme im frühen Miozän (in Eurasien, Afrika und Australien verzögerte sich die Ausbreitung der Grasländer bis ins M-Miozän) ging einher sowohl mit der Diversifikation non-mariner Diatomeen wie einer starken Zunahme non-mariner diatomeenreicher Sedimente. Ursächlich ist die verbesserte Mobilisierung und Verfügbarkeit von Kieselsäure infolge der Grasländer. (Nach dem ersten Auftreten non-mariner Diatomeen in der O-Kreide blieben non-marine diatomeenreiche Sedimente bis zum Oligozän selten; vermutlich sind letztere auf eine vorübergehend verbesserte Verfügbarkeit von Kieselsäure infolge vulkanischer Ereignisse zurückzuführen) (Palaios 20, 198).

land-land olig

ANGIOSPERMEN: Im Oligozän erscheinen:

- unter den **Wasserpflanzen:** Froschbiß-, Tausendblattgewächse, Wasserlinsen, Fieberklee, Wasserknöterich und -hahnenfuß, Binsen
- neue **Kräuter und Stauden:** Gänsefuß*-, Passionsblumen-, Enzian-, Schwalbenwurzgewächse
- neue **Sträucher und Bäume:** Pflaumengewächse, Spiersträucher, Mistel*-, Sauerdorn-, Berberitzen-, Knöterich*-, Schmerzwurzgewächse, Affenbrotbaum, *Ilex*, Essigbaum.

Im Unteroligozän noch Bernsteinwälder mit *Pinus silvatica*, *baltica* etc. und einer Fichte *Picea engleri*. Während der dominikanische Bernstein ausschl. unter-/untermittelmiozänisch sein soll, gilt baltischer Bernstein als vorwiegend obereozän (40 MA).

Im Oligozän Europas wurden folgende bedecktsamige Bäume nachgewiesen: Weiden, Walnuss (häufig, dominierend), *Engelhardtia* (rez. Monsungebiete Asiens), Buche, Hainbuche, Birke, Erle, Eiche, Ulme, Feige, Magnolie, Lorbeer, Zimtbaum, *Liquidambar*, Platane, baumförmige Rosengewächse und Schmetterlingsblütler; Pistazienbäume, Stechpalmen, Ahorn, Rhamnaceen (rez. tropisch), Weinlaubgewächse, Baumheide, Linden, Oleander. Ferner Palmen, die in den späteren Mischwäldern Europas fehlen.

Nadelbäume: *Taxodium*, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, Zypressen, Kiefern.

Seerosenblätter im Oligozän Bayern bis ½ m lang.

Biotope: Entstehung von Steppen, Savannen, Wiesen; erstmals ausgedehnte Savannenbiotope.

Erste Grassteppen in den Anden: während sich Grassteppen und –savannen weltweit erst vor 18 MA ausbreiteten, deutet der sehr hohe Anteil hochkroniger Säuger (bei denen der Schmelz über den Zahnfleischrand hinaus bis fast zur Wurzelspitze reichte) in der Tinguiririca-Fauna Chiles (33 – 31,5 MA) auch in Abwesenheit von Pflanzenfossilien auf grasreiche Biotope. Der Anteil hochkroniger Arten lag bei 2/3, d.h. sogar wesentlich höher als bei Säugern offener Landschaften heutzutage. Die Pflanzenfresser Südamerikas waren bis vor 34 MA durchgängig Äser, die in üppigen tropischen Wäldern lebten. Die globale Klimaveränderung vor 34 MA könnte den Wechsel der Flora in den aufsteigenden Anden erklären; das Gebiet geriet in den Regenschatten der Andenkette; wegen der Kühle und Trockenheit wurden in dieser Region die Regenwälder durch Steppenpflanzen ersetzt.

tier-tier olig

moll-moll olig

MOLLUSCEN: Aussterben der **Neobelemnitidae** (s. Eozän) im U-Oligozän, die aber neuerdings den Sepiida zugeordnet werden. Details s. Eozän.

Bei den Muscheln erscheint innerhalb der Familie Teredinidae bereits im Oligozän die rezente Art *Kuphus polythalamia*, der Riesen-Schiffswurm, der eine Länge von bis zu 153 cm erreicht und damit länger ist als die Muschel *Tridacna gigas* (bis 120 cm, aber > 200 kg). Im Gegensatz zu anderen Schiffsbohrwürmern (Gattung *Teredo*) ernährt sich *K. polythalamia* aber nicht von Holz, sondern ernährt sich ausschließlich von Schwefelwasserstoff-Bakterien. Er lebt in flachen Meereslagunen mit viel verrottendem Holz, in denen diese Bakterien gedeihen (Philippinen, Sumatra, Mosambique).

arth-arth olig

ARTHROPODA:

Insekten haben den rez. Entwicklungsstand erreicht. Wegen der guten Fossilisation u.a. im Bernstein werden aber viele Gruppen erstmals ab Eozän bzw. Oligozän angegeben, auch wenn sie schon älter sein dürften: **Motten-, Blatt-, Schildläuse, Wickler, Widderchen, Spanner, Tagfalter**. Viele Insekten des Eozäns bis Miozäns lassen sich bereits rez. Gatt., z.T. rezenten Arten zuordnen. Chitin von Käfern aus Enspel (24,7; naA 25,8 MA) blieb erhalten (das nächstälteste native Chitin datiert auf 130.000 J.!). Termiten in Mitteleuropa häufig (z.B. Oberoligozän von Rott, 25 MA).

Ältester Nachweis von **Termitenpilzgärten** im O-Oligozän Tansanias (Alter: zwischen 24 und 26 MA) (*Vondrichnus planoglobus* als Ichnotaxon für das Termitennest, *Microfavichnus alveolatus* für die eigentlichen Pilzgärten). Termiten der UF Macrotermitinae (innerhalb der F Termitidae) legen in ihren Nestern umfangreiche Pilzfarmen konkret mit Pilzen der Gattung *Termitomyces* an. Die Pilze veredeln schwer verdauliches und stickstoffarmes Pflanzenmaterial zu einer proteinreichen und für Termiten gut bekömmlichen Nahrung. Die Termiten ernten die asexuellen Fruchtkörper (während sexuelle Fruchtkörper, die sich nach Regenfällen außerhalb des Nestes entwickeln können, vom Menschen als Speisepilze genutzt werden).

Die Termiten-Pilz-Symbiose ist von großer Bedeutung für die Ökosystemleistung; sie dient dem Recycling der Nährstoffe aus Totholz in Savannenökosystemen. Die Symbiose besteht fest zwischen Macrotermitinae und den *Termitomyces*-Pilzen und dürfte ein einziges Mal entstanden

sein – seither sind die Partner obligat aufeinander angewiesen (es gibt keine Hinweise auf die Nutzung anderer Pilztaxa durch Macrotermitinae). In den Nestern aus Tansania fand sich auch Termitenkot mit Sporen der Pilze, so dass der Status als Pilzgarten gesichert ist. Die Nutzung dieses Fundes als Kalibrierungspunkt molekularer Uhren ergab, dass die Symbiose vor ca. 31,4 MA in Afrika entstanden ist, woran sich eine Aufspaltung der Macrotermitinae in zahlreiche Arten anschloss (Natwiss. Ru. 8/16: 422)

fisc-fisc olig

OSTEICHTHYES: Auftreten der Rotbarsche, Knurrhähne, Sandaale, Schiffshalter, Zahnkarpfen (nach MÜLLER).

amph-amph olig

AMPHIBIEN: Auftreten der rez. Gatt. *Andrias* im U-Oligozän (z.B. **Riesensalamander**, ob. Oligozän von Rott); bis 2,3 m lang; rezente Art *A. japonica* ab U-Pleistozän. *Andrias* ist sogar noch im Pliozän von Willershausen nachweisbar.

20 - 25 cm große Kaulquappen (wohl von Pelobatidae) im O-Oligozän des Westerwaldes; in Rott Riesenfrosch *Palaeobatrachus gigas* (*Palaeobatrachus*: Paläozän bis M-Pleistozän).

Auftreten der Gattung *Latonia* (Oligozän bis Pleistozän Europas, rezent in Israel ab 1955 verschollen und 2011 wiederentdeckt) aus der Familie Discoglossidae = Scheibenzüngler. Die israelische Art (Hula-Frosch, Israelischer Scheibenzüngler, früher *Discoglossus nigriventer*) wurde nach genetischen Untersuchungen zu *Latonia* gestellt. Im Jahr 2016 wurden mehrere hundert Exemplare entdeckt.

Rezente Gattungen ab Oligozän: *Ambystoma**, *Crinia* (ein myobatrachider Frosch), *Eupsophus* (Südamerika), *Hyla* (Baumfrosch), *Limnodynastes* (Australien; ebenfalls ein myobatrachider Frosch), *Rhinophrynus* (Nasenkröte), *Scaphiopus* (ein pelobatider Frosch) allesamt ab U-Oligozän.

**Ambystoma mexicanum* aus Bergseen in Mexiko ist neotenisch; Hormoninjektionen (Thyroxin) lassen ihn jedoch zu einem voll ausgewachsenen Salamander werden, der auf dem Trockenen lebt und seine Kiemen verliert, was in der Natur niemals wildlebend vorkäme. Der nächste Verwandte ist ein normaler, landlebender Salamander (*Ambystoma tigrinum*), der im selben Gebiet (aber auch weiter verbreitet in Nordamerika) lebt. Familie Ambystomatidae (Querzahnmolche) lt. BRI ab U-Oligozän (Nordamerika).

rept-rept olig

REPTILIEN: Im U-Oligozän erscheint die rez. Gatt. *Alligator* (Nordamerika, China, bis 5,8 m lang; Fam. Alligatorinae ab O-Kreide: Campan). Gatt. *Caiman* ab Oligozän (auf Südamerika beschränkt), im O-Miozän Kolumbiens dann *Caiman neivensis* mit 1,2 m Schädellänge und geschätzt 9,6 m Gesamtlänge. Winzig klein (30 cm) dagegen *Diplocynodon marini* aus dem U-Oligozän Spaniens. (*Diplocynodon*: Paläozän bis mittleres Miozän). Schlangenfamilie Colubridae (Nattern) ab Rupelium (EU, NA, AS, AF).

vöge-vöge olig

VÖGEL: im Oligozän erscheinen (nach MÜLLER u.a.):

F Blatthühnchen (U-Oligozän Ägyptens)

G Bussard ab M-Oligozän

UF + G Ente (*Anas*) ab O-Oligozän
 F Fasane ab Oligozän
 UF Fischadler (U-Oligozän Ägyptens)
 G Flamingo ab Oligozän
 F Grasmücken ab Oligozän
 F Hühner, Fasane ab U-Oligozän
 F Kolibris: neuerdings ab U-Oligozän nachgewiesen (s.u.)
 G Kormoran (*Phalacrocorax*): ?U-Oligozän, ab M-Oligozän
 (+) O Madagaskarstrauße (*Aepyornithiformes*): ab U-Oligozän bis 17. Jhd., im 17. Jhd.
 auf Madagaskar ausgerottet. Erste Funde im U-Oligozän Ägyptens.
 F Racken seit M-Eozän, naA U-Oligozän
 F+G Regenpfeifer ab Oligozän
 F Riesenrallen: ?Eozän, ab Oligozän
 F Schuhschnäbel ab U-Oligozän (Ägypten)
 UF Schwäne ab M-Oligozän (G Schwan ab Miozän)
 O Segler, Kolibris ab O-Eozän oder U-Oligozän
 F Segler ab O-Eozän oder U-Oligozän
 F Sekretäre: ?O-Eozän, ab U-Oligozän
 F Störche: ?O-Eozän, ab U-Oligozän, naA schon im U-Eozän
 F+G Sturmvogel (*Puffinus*) ab M-Oligozän
 O Tauben: ?O-Eozän, ab U-Oligozän, naA schon im U-Eozän
 F Tölpel ab U-Oligozän
 G Tölpel (*Sula*) ab U-Oligozän
 G Uhu ab Oligozän
 F Webervogel ab Oligozän

Auftreten rezenter Gattungen nach en.wikipedia.org/wiki/Fossil_birds:

U-Oligozän: Nachtreiher (*Nycticorax*), Sturmtaucher (*Puffinus*), Fischadler (*Pandion*), Zwergadler (*Haliaeetus*)

M-Oligozän: ? Eiderente (*Somateria*), Flamingo (*Phoenicopterus*), Bussard (*Buteo*)

O-Oligozän: Wachtel (*Coturnix*), ? Möwe (*Larus*), Lappentaucher (*Podiceps*; ab O-Oligozän oder U-Miozän), Braunsichler (*Plegadis*; ab O-Oligozän oder U-Miozän)

Zusammenstellung der im Oligozän auftretenden Vogelfamilien nach BRI (nur polytypische Familien, die noch rezent vertreten sind):

Pelecanidae = Pelikane (O Ruderfüßler): ab Rupelian (EU, AF; Süßwasser, marin)
 Sulidae = Tölpel (O Ruderfüßler): ab Rupelian (kosm., marin)
 Balaenicipitidae = Schuhschnäbel (O Schreitvögel): ab Rupelian (AF; Süßwasser, terr.)
 Sagittariidae = Sekretäre (O Greifvögel): ab Rupelian
 Pandionidae = Fischadler (O Greifvögel): ab Rupelian (kosm.)
 Aramidae = Rallenkraniche (O Kranichvögel): ab Rupelian (NA, terr.)
 Cariamidae = Seriemas (O Kranichvögel): ab Rupelian (SA)
 Jacanidae = Blatthühnchen (O Regenpfeiferartige): ab Rupelian (kosm., Süßw., terr.)
 Trogonidae = Trogons (O Verkehrfüßler, Trogonartige): ab Rupelian (kosm., arboreal)
 Momotidae = Sägeracken (O Rackenvögel): ab Rupelian (EU, NA; terr.)
 Dromaiidae = Emus (O Kasuarartige): ab Chattium (AU)
 Podicipedidae = Lappentaucher (O Steißfüße): ab Chattium (kosm., Süßwasser, marin)
 Vangidae = Vangawürger (O Passeriformes) (endemisch in Madagaskar, ab O-Olig.)
 (ergänzt nach PNAS 109, 6620)

In Südamerika erscheinen innerhalb der Üfam **Phorusrhacoidae** (M-Paläozän bis ob. O-Pleist. MA) die Phorusrhacidae (27 bis ob. O-Pleist., BRI: Thanet bis Pliozän; EU, NA, SA; wohl s.l.) sowie mehrere weitere Laufvogelfamilien (ab Oligozän oder Miozän), die allesamt im Plio-Pleistozän erlöschen (unter dem Druck der von Norden vordringenden modernen Placentalia). Die Phorusrhacidae waren 2 - 3 m groß, die Brontornithiden Südamerikas (Schwesterfamilie) sogar über 3 m (27 bis 17 MA). Ihr Maximum erreichten die Phorusrhacoiden im Miozän (s. dort).

Vor 34 MA in der Antarktis **Rieseninguine**, die 2 m Höhe erreichten.

Pelagornithidae (ad **Odontopterygiformes: 61 – 2,5 MA; ad Galloanserae**): im O-Oligozän ***Pelagornis sandersi*** (South Carolina) als **möglicherweise größter bekannter flugfähiger Vogel**; Spannweite zwischen 6,1 und 7,4 m (als konservative Schätzung gelten 6,4 m); Gewicht 22 bis 40 kg; zum Vergleich: moderner Albatros 3,5 m. Andere Arten der Gattung *Pelagornis* erreichten 4 – 6 m Spannweite.

Kopflänge mit Schnabel bei *P. sandersi*: 60 cm. Pseudozähne als lange Reihe hohler Spitzen; zwischen den großen „Zähnen“ saßen kurze Nadeln. Die Pseudozähne waren wohl von einer dünnen Hornschicht überzogen. Schnabel sehr beweglich, um große Beutetiere zu fassen. Kräftiges Gelenk am Ansatz des Oberschnabels, um diesen hochzuklappen. Die beiden Kieferhälften des Unterschnabels waren vorn nicht zusammen verwachsen, sondern gelenkig miteinander verbunden. Die Vögel konnten daher den Schnabel weit öffnen und auch seitlich dehnen.

Flügelknochen extrem abgeflacht und mit extrem dünnen Wänden (Gewichtersparnis). Oberarmknochen fast 1 m lang. Die Flügel waren sehr lang und schmal (d.h. hohe Flügelstreckung), bildeten aber dennoch eine recht große Fläche, so dass *P. sandersi* ähnlich Albatrossen segeln konnte. Die effizienteste Fluggeschwindigkeit dürfe bei 40 km/h gelegen haben; bei Windstille könnte er von 45 m Flughöhe aus mehr als einen Kilometer ohne einen einzigen Flügelschlag gleiten.

Beinknochen vergleichsweise klein und mit verstärkten Wänden; recht kräftig und widerstandsfähig. Damit dürfte er kurze Strecken gerannt sein, besonders gut auf dem Wasser, um die nötige Geschwindigkeit zum Abheben zu erreichen. Das Laufen auf dem Land dürfte unbeholfen gewesen sein, Starts auf dem Wasser dürften aber gut gelungen sein (Spektr. Wiss. 8/16: 20).

Simulationen ergaben ein exzellentes Gleitflugvermögen nahe der Obergrenze moderner Seevögel; hohe Fluggeschwindigkeit bei rekordverdächtig niedrigen Sinkraten; der Albatross kommt unter den modernen Vögeln diesen Fähigkeiten am nächsten. *P. sandersi* besaß die größte passive Flugreichweite (d.h. Reichweite beim Gleitflug ohne aktiven Flügelschlag) aller Vögel. Simulationen des aktiven Fluges mit Flügelschlag sind jedoch weniger sicher möglich, bieten mehr Raum für Spekulationen. *Pelagornis* war relativ zu den Albatrossen viel leichter gebaut und könnte daher fähig gewesen sein, den zum Abheben erforderlichen Auftrieb selbst zu erzeugen, um sich dann mit Hilfe von Luftströmungen in größere Höhen bringen zu lassen. Albatrosse nehmen an Land und auf dem Wasser Anlauf zum Starten.

Unklar ist allerdings, ob sich *Pelagornis* mit eigener Flügelschlagkraft von der Meeresoberfläche erheben konnte oder aber knapp über der Wasseroberfläche Beute fing, ohne sich selbst auf dem Wasser abzusetzen oder mit Stoßsturzflug ins Wasser zu stürzen. Er hätte dann z.B. durch Abspringen von steilen Kliffs losfliegen können.

Früher ging man davon aus, dass das maximal mögliche Körpergewicht aktiv fliegender Vögel bei 12 bis 16 kg liegt, was aber bereits durch Großtrappen (19 kg) widerlegt ist (PNAS 111: 10624; Natwiss. Ru. 9/2014: 470).

Unklar ist auch, ob er wirklich über die größte Spannweite verfügte, da man die Länge der Federn nur schätzen kann. Für *Argentavis* wird die Spannweite mit 7,0 – 7,3 m angegeben, bei *Pelagornis sandersi* mit 6,1 – 7,4 m (Unsicherheitsspanne). Die knöcherne Flügelspanne (ohne Federn) ist bei *Pelagornis* länger (5,2 m statt 4,0 m bei *Argentavis*).

Die Pseudozähne (echte zahnartige Auswüchse der Kieferknochen; keine separaten Ossifikationen) wurden bei *Pelagornis mauritanicus* näher untersucht. Es handelt sich um innen hohle Knochenzapfen, die den gleichen histologischen Aufbau wie normaler Kieferknochen zeigen (abgesehen von anderer Orientierung der Gefäßkanäle). Sie wurden wohl erst nach Erreichen der vollen Körpergröße ausgebildet, was dafür spricht, dass die Jungvögel Nesthocker waren und von den Eltern versorgt wurden. Auch die Rhamphoteca dürfte erst sehr spät durch Verhornung ausgehärtet worden sein (möglicherweise als Parallele zu den verwandten Entenvögeln) (Natwiss. 9/2014: 470).

Die Größe der Pelagornithidae soll eine Anpassung an die Nahrungssuche über dem offenen Meer darstellen; evtl. jagten sie auch anderen Vögeln (ähnlich Fregattvögeln) die Beute ab. Gegen Ende der Lebenszeit der Familie gab es nur noch Riesensegler, was vielleicht in eine evolutionäre Sackgasse und zu ihrem Aussterben führte, auch wenn die Gründe für das Aussterben nicht bekannt sind. Die Größe bot für Langstreckenflieger Vorteile, weil sie für die gleiche Strecke weniger Energie brauchen als kleinere Arten, außerdem können sie kleineren Arten Nahrung stehlen und hatten selbst keine Fressfeinde. Da die Pseudozähne nicht so stark wie echte Zähne waren, ernährten sie sich wohl von weicherem Getier wie z.B. Tintenfischen oder Aalen (Spektr. Wiss. 8/16: 20).

Im U-Oligozän beginnt mit der Radiation der **Singvögel** die 3. und letzte Stufe der Vogelentwicklung, bereits im Miozän werden die Singvögel dominierend, rezent stellen sie 60 % aller Vogelarten.

Während die Singvögel schon vor 50 MA in Australien nachweisbar sind, datiert ihr ältester Nachweis in Europa auf 34 – 30 MA (Datierungsspanne; ein Fund aus Frauenweiler bei Wiesloch sowie ein etwa gleich alter unpublizierter Fund aus Frankreich mit 31 MA). Der Wieslocher Singvogel steht kladistisch außerhalb der Eupasserer (Eupasserer = Oscines + Suboscines; Oscines = alle Singvögel Europas und die meisten der Alten Welt insgesamt; Suboscines = die meisten Singvögel Süd- und Mittelamerikas). Ältester Nachweis von Singvögeln in Amerika erst im U-Miozän. Die Oscinen breiteten sich molekularen Studien zufolge von Australien nach Europa aus, wahrscheinlich nach dem Ende der Isolation Australiens im ob. Oligozän. Wie der Fund aus Frauenweiler belegt, gab es aber vorher schon eine Ausbreitung von Singvögeln nach Europa (außerhalb der Eupasserer bzw. Oscines), wobei es unklar ist, ob diese über Asien oder Afrika erfolgte.

Ob die Ausbreitung der Singvögel um die Eozän/Oligozän-Grenze (an allen eozänen Fundstellen Europas fehlen Singvögel!) mit dem „Grande Coupure“ kausal im Zusammenhang steht, ist offen (klimatische Veränderungen; Regression der Turgai-Straße zwischen Europa und Asien) (Natwiss. 4/2004 S. 173).

Kolibris (F. Trochilidae; ad Ordnung Apodiformes = Seglerartige): heute mit 328 Arten auf Nord-, Mittel- und Südamerika beschränkt (wobei sie Nordamerika vermutlich erst später erreichten als Mittel- und Südamerika); umfasst die kleinste rezente Vogelart (Bienenelfe *Mellisuga helenae*, 1,95 g; von Schnabel- bis Schwanzspitze nur 7 cm lang, Männchen 6,3 cm). Entstanden sind die Kolibris aber offenbar in Eurasien; in Messel finden sich die ältesten Nachweise von Stammgruppen-Kolibris (*Parargornis messelensis*, aber noch insektenfressend!, Schnabel seglerartig, d.h. kurz und breit; nicht kolibritypisch; dürfte wie ein Segler im Flug Insekten gefangen haben; außerhalb der rez. Familie Trochilidae stehend), weitere im U-Oligozän des Kaukasus (*Argornis*, *Jungornis*, 30 MA, nur sehr fragmentarisch bekannt). Letztere waren wohl schon in der Lage auf der Stelle zu schweben, der Schnabelbau ist aber nicht bekannt. Diese frühen Kolibris (außerhalb der rez. Trochilidae) werden zwei ausgestorbenen Familien zugeordnet: Cypselavidae (*Cypselavis*, *Parargornis*, *Argornis*; M-Eozän bis U-Oligozän) und die weiter abgeleiteten Jungornithidae (*Jungornis*; O-Eozän und U-Oligozän).

Im Jahr 2004 wurde aus dem U-Oligozän (Rupelian, 34-30 MA) von Frauenweiler/Wiesloch der älteste Kolibri der rezenten Familie Trochilidae beschrieben (*Eurotrochilus inexpectatus*; Sci. 304, 861; noch außerhalb der Kronengruppe innerhalb dieser Familie), der schon den typischen langen, für das Nektarsaugen in Blüten konstruierten Schnabel aufwies und auch schon auf der Stelle schweben konnte. Im Jahr 2008 wurde ein perfekt erhaltener *Eurotrochilus* aus dem Rupelian Südostfrankreichs beschrieben (Natwiss. 95, 171). Aufgrund der Weichgewebserhaltung (komplette Konturen erhalten als dünne Schicht schwarzer organischer Materie) lässt sich auch die Form der Flügel und des Schwanzes erkennen (Flügel kurz und spitz, Schwanz kurz und rechteckig), die modernen Kolibris entspricht und ebenfalls für ein den modernen Kolibris entsprechendes Schwebverhalten spricht. Schnabel dünn, moderat lang, leicht nach unten gebogen; zwar kürzer und etwas dicker als bei der Mehrzahl der modernen Kolibris, aber schon voll innerhalb des Spektrums moderner Trochilidae, insbesondere UF Trochilinae. Auch Körpergröße (92 mm; moderne Kolibris: 60 – 100 mm) und Skelettproportionen entsprechen modernen Kolibris, nur einige osteologische Merkmale verweisen *Eurotrochilus* außerhalb der Kronengruppe.

Später müssen die Kolibris dann in der alten Welt ausgestorben sein; *Eurotrochilus* ist der einzige Nachweis von Kronengruppen-Kolibris (Trochilidae) in der alten Welt. Er ist gleichzeitig der älteste Nachweis für Nektarsaugen bei Vögeln überhaupt! Es besteht eine große Lücke der fossilen Dokumentation: in der alten Welt sind Kolibris nur im Paläogen nachweisbar, in der neuen Welt erst ab dem Pleistozän.

Da es aber auch heute noch in der alten Welt Pflanzen gibt, die auf Vogelbestäubung angewiesen sind, Singvögel [Oscines] (die heute die in Europa vorkommenden nektarsaugenden Vögel stellen, und zwar mit ihrer Superfamilie Nectariinidae) aber erst gegen Ende des Oligozäns in Europa erschienen, wird vermutet, dass die auf Vogelbestäubung angewiesenen Pflanzen zunächst eine Koevolution mit den Kolibris durchlaufen hatten und die Singvögel dann sekundär die Bestäubung übernahmen (s.u.). Aber nur die Kolibris brachten es fertig, im Schwebflug Nektar zu saugen; die nektarsaugenden Singvögel benötigen einen Ansitz. Diese Unterschiede spiegeln sich auch bei der Morphologie der modernen neotropischen und paläotropischen ornithophilen Pflanzen wieder; allerdings gibt es auch einige Pflanzen in der alten Welt, die an schwebende Vögel angepasst sind, aber in Gebieten vorkommen, wo heute keine schwebenden nektarsaugenden Vögel (also keine Kolibris) mehr vorkommen: *Canarina eminii* (Campanulaceae), *Impatiens sakeriana* (Balsaminaceae), *Agapetes spp.* (Ericaceae); diese Pflanzen gehen wohl noch auf die frühtertiäre Koevolution mit den Kolibris zurück, während andere ornithophile Pflanzen der alten Welt ihre Koevolution mit Vögeln möglicherweise erst mit dem Auftreten der Nectariinidae begonnen haben.

Der fossile Nachweis von Kolibris (Trochilidae) in Amerika ist erst ab dem Pleistozän (Mittelamerika) gegeben. Viele nordamerikanische Pflanzen, die heute von Kolibris bestäubt werden, stammen wohl von bienenbestäubten Vorfahren ab, während andererseits nach dem Verschwinden der Kolibris in der alten Welt viele der ehemals ornithophilen Pflanzen dann von Insekten (insbesondere Bienen mit langen Zungen) bestäubt wurden (Sci. 304, 861).

Kranichartige: rezent durch zwei Familien (Gruidae; rez. 15 Arten, weltweit außer Südamerika und Antarctica; Aramidae = Riesenrallen: südl. Nord-, Mittel-, Südamerika; mittelgroß, aquatisch, rallenähnlicheres äußeres Aussehen bei kranichartiger Osteologie) vertreten. Fossiler Nachweis der Grues (=Aramidae + Gruidae) ab O-Eozän (*Geranopsis*), nur durch ein Coracoid dokumentiert. Aus dem U-Oligozän Frankreichs (30 MA) stammt ein komplettes Skelett von *Parvigrus*, der in eine eigene Familie (Parvigruidae) gestellt wurde, die innerhalb der Grues die Außengruppe der (Gruidae + Aramidae) darstellt, also außerhalb der Kronengruppe steht. Unterschied zu modernen Grues: kleiner (huhngroß), kürzerer Schnabel, rallenähnliche Beinproportionen.

Der fossile Nachweis der rezenten Familie Gruidae im Paläogen (BRI: ab Priabonian) basiert auf unsicherem, sehr fragmentarischem Material (distales Ende eines Tibiotarsus), während Aramidae durch isolierte Knochen im U-Oligozän Nordamerikas bekannt sind. Neogene Kraniche ähneln dagegen bereits modernen Taxa. Die Größenzunahme in der Stammlinie der Gruidae wird mit der Ausbreitung der Grasländer im Oligozän und Miozän in Verbindung gebracht. *Parvigrus* zeigt keine autapomorphen Spezialisierungen und dürfte damit der Stammart der Kronengruppen-Grues ähneln. Bei den Aramidae verlängerte sich dann der Schnabel als Anpassung an die Ernährung von Schnecken, während die veränderten Beinproportionen der Gruidae mit der Besiedlung offenen Gras- und Marschlands erklärt werden. Bemerkenswerte Schlussfolgerung der Arbeit ist, dass es keine Hinweise auf Kronengruppenmitglieder moderner „Familien“ vor dem Oligozän bei den Vögeln insgesamt gibt (Natwiss. 92, 389).

Albatrosse: im Rupelton Belgiens (U-Oligozän) *Tydea septentrionalis*, ca. 2 m Spannweite und 80 cm Körperlänge, ältester Nachweis der Albatrosse (ab O-Eozän) in Nordeuropa. Die Flügelknochen deuten darauf, dass er schon wie moderne Albatrosse lange Strecken über dem offenen Meer zurücklegen konnte. Albatrosse gehören wie verschiedene Landvögel (Kolibris, Mausvögel, Todis) zu Vogelgruppen, die im Paläogen Europas vertreten waren, heute aber nicht mehr in Europa vorkommen.

säug-säug olig

SÄUGETIERE:

Während zwei Abkühlungsphasen vor 37 und 33 MA in Nordamerika die Säugetierfauna nicht beeinträchtigten, starben vor 33 MA 60 % aller europäischen Säugetiere aus (Grande Coupure), wobei allerdings der Abkühlung nur ein indirekter Effekt zugesprochen wird: eine Vereisungsphase soll eine Landbrücke zwischen Europa und Asien ermöglicht haben, über die asiatische Säugetiere in Europa einwanderten; hierdurch wurden zahlreiche europäische Arten durch modernere Formen aus Asien ersetzt (s. die ersten Seiten des Kapitels „Oligozän“ sowie Ende des Kapitels „Eozän“).

Das Maximum der Diversifikationsrate der Säugetiere während des Känozoikums lag zwischen 33 und 30 MA (Definition Diversifikation: Artbildung \cdot Extinktion); an diesem Maximum sind entscheidend Rodentia, Cetartiodactyla und Beuteltiere beteiligt. Auch nach 30 MA blieb die Diversifikationsrate auf hohem Niveau konstant bis vor 8,55 MA; danach ging sie bis vor 3,35 MA deutlich zurück. An dem Rückgang waren mit Ausnahme der Eulipotyphla, Cetartiodactyla und Primaten alle Großgruppen der Säuger beteiligt (PNAS 108, 6187).

Monotremata: Schnabeltiergattung *Obdurodon* (O-Oligozän bis Miozän, naA nur Miozän) in Australien, ähnlich dem paläozänen *Monotrematum sudamericanum* aus Patagonien. Zu dem unter-kretaz. *Steropodon* (110 MA) klafft eine Fossilücke in Australien von fast 90 MA. Die rez. Schnabeltiergatt. *Ornithorhynchus* erscheint erst im U-Pliozän (Ornithorhynchidae lt. BRI ab Alb).

Obdurodon (ad Ornithorhynchidae), O-Oligozän bis O-Miozän; ca. 91 cm/7 kg. Erwachsene Tiere behielten ihre Molaren. Im Gegensatz zum modernen Schnabeltier (benthisch) lebte *Obdurodon* pelagisch. Karnivor, fast doppelt so groß wie das moderne Schnabeltier.

Beuteltiere: in Südamerika *Borhyaena* (O-Oligozän bis U-Miozän), 1,5 m groß, bärenähnlich, wichtigstes Raubtier Südamerikas (Fam. Borhyaenidae, lt. BRI Thanet bis Pliozän; Abstammung von Didelphiden). Borhyaenidae mit kurzen Gliedmaßen und recht hundeähnlichen Schädeln.

Cladosictis: O-Oligozän bis U-Miozän Patagoniens; 80 cm. Primitiver Fleischfresser, otterähnlich mit gestrecktem Rumpf, langem Schwanz und kurzen Beinen. Raubtiergebiß.

Borhyaena: O-Oligozän bis U-Miozän Patagoniens, 1,5 m; wolfsgrößer, bärenähnlich mit kräftigem Rumpf und flachen Füßen. Kurze Gliedmaßen; Lauerjäger. Bedeutendstes Raubtier Südamerikas vor dem Eintreffen der modernen Carnivora aus Nordamerika.

In Mitteleuropa (z.B. Rott, oberstes Oligozän, 25 MA) noch Beutelnatternverwandte. Auch in Afrika sind noch Beuteltiere vertreten (*Peratherium* im U-Oligozän von Fayum; ad Herpetotheriidae).

In Australien erste Funde moderner Beuteltiere erst im obersten Oligozän (*Wynyardia* als ältestes modernes austral. Beuteltier). Die moderne Beuteltierfauna unterscheidet sich sehr von der eozänen.

Als ursprünglichste Formen unter den rezenten australischen Beuteltieren gelten die Beutelmäuse (*Murexia*, *Phascogale*, *Phascolosorex*, *Smithopsis*, *Antechinus*), artenreich, gute Kletterer, ähnlich den Spitzhörnchen unter den Placentalia.

Nach KUHN-SCHNEYDER erscheinen im ob. Oligozän alle drei UO der austral. Beuteltiere:

UO **Dasyuroidea (austral. Raubbeutler)**, u.a. Beutelwolf, Beutelmull

UO **Perameloidea (Nasenbeutler)**, rez. vertreten durch Bandikut (*Perameles*, ab Pleistozän). Im O-Oligozän *Yarala* als primitiver Bandikut in Nordaustralien (Palaeont. 49, 991).

UO **Phalangeroidea**: die Mehrzahl der rez. austral. Beuteltiere; als Wurzelgruppe gilt die Fam. Phalangeridae.

Nach BRI erschienen die rez. Familien Dasyuridae (Raubbeutler), Phalangeridae (Kuskusse, Kletterbeutler) und Burramyidae (Bilchbeutler) sowie die ausgestorbene Familie Wynwardiidae (bis M-Miozän) im Chattium.

Känguruhs: *Balbaroo fangaroo* aus der UF Balbarinae aus dem Bereich der Oligozän-Miozän-Grenze Nordaustraliens mit hypertrophen oberen Eckzähnen, die sich sonst niemals bei Känguruhs finden und ein Beispiel für Konvergenz zwischen herbivoren Marsupialiern und Ungulata darstellen (J. Palaeont. 74, 317). Der etwa gleich alte *Nambaroo* ist durch ein partielles Skelett (mit Schädel und Postcranium) erhalten; ältestes artikuliertes Känguruhskelett; ad Familie Balbaridae (ausgestorben). Fortbewegung noch auf vier Beinen; keine anatomischen Hinweise auf richtiges Hüpfen; kräftige Arme und opponierbare erste Fußzehe deuten eventuell auf begrenztes Klettervermögen. Balbaridae (O-Oligozän bis M-Miozän) stellen die basalste Familie der Macropodoidea (J. Paleont. 81, 1147).

Eutheria außerhalb der (Kronen-)Placentalia:

Die meisten Linien der Stamm-Placentalia sind spätestens an der Eozän-Oligozän-Grenze ausgestorben. Drei Linien überleben diese Grenze, erlöschen aber im Laufe des Oligozäns:

- Didymoconida: Didymocondidae (U-Pal. bis O-Oligozän), zuletzt *Didymoconus* (U- bis O-Oligozän)
- Leptictida (Campan bis U-Oli.): Leptictidae (U-Pal. – U-Oli.): *Blacktops*, *Leptictis* im U-Oligozän
- Cimolesta (Campan bis O-Oli.): Pantolesta (U-Pal. – O-Oli.): Pantolestidae (M-Pal. bis O-Oligozän): *Gobipithecus* (U-Oli.), *Cryptopithecus* (O-Eozän bis U-Oli.), *Dyspterna* (O-Eozän bis U-Oli.), *Kochictis* (O-Oli.)

(Sollten die Apatotheria – Fam. Apatemyidae – tatsächlich zu den Cimolesta gehören, reichen diese sogar bis ins oberste Oligozän [ab U-Paläozän]). (*Sinclairiella*, PeerJ. 3:e1509).

Mit *Didymoconus* und *Kochictis* erlöschen die Stammgruppen-Placentalia im O-Oligozän; keine der Linien überlebt ins Miozän. *Sinclairiella* (ad Apatemyidae) aus dem obersten Oligozän nahe der Grenze zum Miozän wäre dann der letzte Überlebende der Cimolesta.

Placentalia:

Caviomorpha (Hystricomorpha) s. Rodentia

O Desmostylia: O-Oligozän bis O-Miozän (Tortonium, 7,25 MA), Subungulatenordnung, morphologisch und von der Lebensweise her sirenenähnlich, aber eigenständige Gruppe. Details s. Miozän.

Fam. Paleoparadoxiidae: Chattium bis O-Miozän (Küsten des Nordpazifik)

Paleoparadoxia (O-Olig. bis O-Miozän), 2,2 m/700 kg, Wohl ebenso vollmarin wie Sirenia, mit den Füßen über den küstennahen Meeresboden gehend und Seegrass fressend.

Fam. Desmostylidae: Chattium bis O-Miozän (NA, AS).

O Embrithopoda: „Ungulaten“-Ordnung mit einigen Gatt. aus dem O-Paläozän bis O-Oligozän, beschränkt auf Afrika, Arabische Halbinsel, westliches Eurasien; z.B. *Arsinoitherium*: nashorngrößer und -ähnlich mit zwei riesigen Nasenknochenzapfen; evtl. sogar Elefantengröße, etwa vergleichbar mit den Uintatherien des O-Paläozäns und Eozäns.

Systematische Stellung galt als unklar, evtl. Verwandtschaft mit den Subungulaten und damit in die Afrotheria. Die Ordnung umfasst nur eine einzige Familie (Arsinoitheriidae: Lutet bis Rupelium lt. BRI; EU, AS, AF) sowie *Namatherium* (M-Eozän) als Schwestergruppe der Arsinoitheriidae. Manchmal wird auch eine eigene Familie Palaeoamasiidae für frühe Taxa ausgewiesen, die ansonsten als UF (Palaeoamasiinae) der Arsinoitheriidae gelten.

Nach neuerer Auffassung Schwestergruppen der Seekühe innerhalb der Paenungulata (Wikip.):

Ab jetzt : Paenungulatomorpha

--- *Ocepeia* + *Tubulidentata* (*O.* : M- bis O-Pal., 61 – 56 MA, Marokko)

--- *Abdounodus* (M-Paläozän, 61 – 59 MA, Marokko)

Ab jetzt : PAENUNGULATA

--- Hyracoidea

Ab jetzt : TETHYTHERIA

--- Desmostylia

--- **Embrithopoda** + Sirenia

--- Proboscidae

Arsinoitherium (O-Eozän bis O- Oligozän Afrikas, Länge 3,5 m, Schulterhöhe 1,8 m; bis 2,5 t):

zwei massive, an der Basis miteinander verwachsene konische Schädelhöcker, die aber hohl und außen von Haut überzogen waren (im Unterschied zu Nashörnern). Hinter den Hörnern zwei kleinere knotenartige Auswüchse ähnlich den Knochenzapfen der Giraffen. 44 nichtspezialisierte Zähne; Pflanzenfresser der Auwälder (Äser). Backenzähne hochkronig (Konsum zäherer Pflanzenteile). Letzter Nachweis vor 27 MA in Äthiopien; sie starben aus, als vor 24 MA eine Landbrücke zwischen Afrika und Eurasien entstand und z.B. Nashörner aus Eurasien in Afrika einwanderten (Nat. 426, 549).

Crivadiatherium (O-Eozän bis U-Oligozän Europas; Familie Palaeoamasiidae)

Fledermäuse: Auftreten der **Flughunde (Megachiroptera)** (Spannweite rez. Arten bis 1,7 m, naA bis 2,0 m; keine Echolotung, visuell orientierte Fruchtfresser, auf Alte Welt beschränkt. Kladistische Angaben s. Eozän).

Bei den **Fledermäusen ieS. (Microchiroptera)** rez. Bulldogg-Fledermaus (*Tadarida*) ab O-Oligozän.

Hasenartige (Lagomorpha): im U-Oligozän ist die Aufteilung in echte Hasen und Pfeifhasen bereits erfolgt, **Pfeifhasen** (Ochotonidae) sind ab O-Oligozän nachgewiesen (u.a. Enspel/WW; BRI nennt Ochotonidae bereits ab Priabonian).

Palaeolagus (Oligozän Nordamerikas, 25 cm) kaninchenähnlich, aber Hinterbeine noch etwas kürzer, kein so guter Hüpfen.

In der Nähe der Hasen stehen evtl. auch die kaninchenähnlichen, grabenden alttertiären Anagalida Ostasiens, die früher eher in die Verwandtschaft der Rüsselspringer bzw. Insektenfresser gestellt wurden, z.B. *Anagale* (Unt. Oligozän, 30 cm, Mongolei); kaninchenähnlich, aber kurze Ohren, langer Schwanz, Fortbewegung eher im herkömmlichen Sinne. Füße mit schaufelförmigen Krallen zum Graben. (s. Eozän, Lagomorpha; lt. BENTON Stellung zu Lagomorpha aber fraglich). (Anagalidae: Dan bis Rupelium; NA, AS lt. BRI).

„Insektenfresser“: Details s. Paläozän und Eozän.

Leptictida (außerhalb Placentalia-Kronengruppe): Die F Leptictidae (lt. BRI Dan bis Chattium; NA, AS, EU; manchmal als eigene Superordnung Leptictida den Insektenfressern

gegenübergestellt) stirbt im O-Oligozän aus (und mit ihr die Superordnung Leptictida; seit Maastricht). Kladogramm s. O-Kreide.

Eulipotyphla:

Im Oligozän erscheinen u.a. bei den **Eulipotyphla:**

- rez. Gatt. Spitzmaus (*Sorex*) ab U-Oligozän
- rez. F und UF **Maulwürfe** (?O-Eozän, ab U-Oligozän); *Talpa* im ob. Oligozän von Enspel/WW erstmals in Europa nachweisbar (lt. BRI Talpidae bereits ab Bartonian)
- rez. UF der **pazifischen Maulwürfe** (ab O-Oligozän).

carn-carn olig

Landraubtiere (Fissipedia): starker Aufstieg im U-Oligozän, drängen allmählich die Creodonten zurück. Die drei basalen Familien der Carnivora – wohl noch außerhalb der Kronengruppe (s.u.) - sind schon im Eozän wieder erloschen.

I. Feliformia/Katzenartige (Felinoidea) seit Paläozän oder M-Eozän; je nachdem, ob man die vor dem Oligozän schon wieder erloschenen Familien Didymictidae – Thanet bis Lutet – und Viverravidae – Thanet bis Priabonian – in die Katzenartigen integriert; sie stehen wohl wie die Miacidae (Thanet bis Priabonian, Stammgruppe der Carnivora) noch außerhalb der Kronengruppe der Carnivora.

--- Fam. **Viverridae (Schleich-, Zibetkatzen, seit O-Eozän);** *Herpestides* (O-Olig.) gilt als Übergangsform zwischen Viverriden und **Hyänen**, die im M-Miozän (BRI: U-Miozän) erscheinen.

Zibetkatzen (Viverrinae) und Ichneumons (Herpestinae) ebenfalls ab Miozän, lt. BRI aber Herpestidae/Herpestinae ab Chattium (EU, AS, AF)

Unterfamilien der Viverridae:

Viverrinae = Zibetkatzen

Herpestinae = Ichneumons

Paradoxurinae = Palmenroller

Hemigalinae = Bänder- und Ottercivetten

Galidiinae = Madagaskar-Schleichkatzen

Cryptoproctinae = Frettkatzen

--- Fam. **Felidae s.l. (Katzen, ab O-Eozän; lt. BRI und BENTON ab Rupelium):**

F **Nimravidae** ab O-Eozän; in dieser Familie entstanden diverse Säbelkatzen.

Aussterben im O-Miozän vor 8 MA. *Nimravus* wird als Scheinsäbelzahniger bezeichnet, da er die Säbelzähne konvergent entwickelte und nicht mit den echten Säbelzahnigern der F Felidae i.e.S. (z.B. *Smilodon*) verwandt ist.

Langer schlanker Rumpf und lange Schwänze. Obere Eckzähne länger als bei heutigen Katzen, aber kürzer als bei echten Säbelzahnigern.

(Lt. BENTON: Fam. Nimravidae: Eozän bis Miozän)

Nimravus (U-Oligozän bis U-Miozän Europas und Nordamerikas, 1,2 m), schlanker Rumpf, wüstenluchsähnliches Aussehen. Kurzer Kopf, Augen für räumliches Sehen ausgerichtet. Krallen dünn und scharf, bedingt einziehbar beim Laufen. Wahrsch. Lauerjäger.

Dinaelurus (O-Eozän bis U-Oligozän, Nordamerika, 1,3 m), jagte Beute wohl ähnlich wie ein Gepard. Noch keine Säbelzähne.

Dinictis (O-Eozän bis U-Miozän Nordamerikas, 1,2 m lang, 50 kg. Körperform wie kleiner Leopard; Eckzähne noch relativ klein.

F **Felidae i.e.S. (Katzen, Tiger, Löwen, echte Säbelzahniger)** ab U-Oligozän;

echte Säbelzähntiger ab <30 MA als Reaktion auf die großen Landsäuger; die Säbelzähne konnten die dicke Haut durchbohren und führten zu starker Zerfleischung. Die extreme Spezialisierung wurde ihnen aber im Pleistozän zum Verhängnis (die Beuteltiere Südamerikas machten eine konvergente Entwicklung durch, die zu *Thylacosmilus* führte).

Eusmilus (oberstes Eozän Europas, Oligozän Europas und Nordamerikas, 2,5 m): langer Körper, kurze Beine. Obere Eckzähne enorm verlängert, untere Eckzähne fast bedeutungslos; viele andere Zähne ganz verlorengegangen (insgesamt 26 Zähne). Kiefergelenk ließ Öffnung im rechten Winkel zu, damit die Säbelzähne die volle Wirkung entfalten konnten. Im Unterkiefer Knochenscheiden zum Schutz der Säbelzähne bei geschlossenem Mund. Lebte z.T. am gleichen Ort mit *Nimravus*; ein Schädel von *Nimravus* weist ein Knochenloch auf, das exakt zum *Eusmilus*-Säbelzahn paßt; die Wunde war aber nicht tödlich und heilte aus.

Kladogramm der Felidae s. Miozän

II. Caniformia/Hundeartige: Ausbreitung der im O-Eozän erschienenen Caniden, Maximum im O-Miozän. Entstehung der Caniden wahrsch. in Nordamerika. BRI gibt Canidae ab Priabonian an.

Im O-Oligozän erscheint die UF **Cuoninae**, rez. vertreten durch den **Rotwolf** Nordamerikas.

Hesperocyon (M-Eozän bis U-Miozän Nordamerikas, 80 cm): äußerlich eher einer Schleichkatze oder einem Ichneumon als einem Hund ähnlich; langer, geschmeidiger Körper und Schwanz, kurze Beine, fünfzehig; der Aufbau von Ohrknöchelchen und Gebiß beweist jedoch die Hundezugehörigkeit. 42 Zähne; je Kieferhäfte ein Reißzahn aus einem Prämolarmolar bzw. Molar entwickelt. Wohl noch kein schneller Läufer

Cynodermus (O-Oligozän bis U-Miozän Nordamerikas, 1 m): einer der ersten Caniden, der wie ein moderner Hund aussah, kojotenähnlich, aber mit viel kürzerem Gesicht (die lange Schnauze entwickelte sich erst viel später). Rumpf lang, Schwanz buschig, Beine nicht so leistungsfähig, fünfzehig mit schmalen Krallen, die wie bei einer Katze zurückgezogen werden konnten (was bei den dicken, stumpfen Krallen späterer Hunde nicht mehr der Fall war). Noch kein so schneller Läufer (eher Lauerjäger nach Katzenart), da in Nordamerika noch keine offenen Prärien mit schnellen Weidetieren existierten.

2. Kleinbären: ab U-Oligozän bzw. Eozän-Oligozän-Grenze, z.B. *Plesictis* (U-Oligozän bis U-Miozän), dem rez. mittelamerikan. Katzenfrett sehr ähnlich, dessen direkter Vorfahr er sein könnte (naA ad Mustelidae).

Rez. *Bassariscus* (**Katzenfrett**) ab U-Miozän (*B. antiqus*, Nordamerika); sie ist die ursprünglichste rezente Gattung.

Rez. Fam. Procyonidae (=alle Kleinbären, ab U-Oligozän; lt. BRI/Mindat ab Chattium; EU, NA, SA, AS).

Plesictis (U-Oligozän bis U-Miozän, Asien, Europa, Nordamerika): 75 cm, baumbewohnend, große Augen, langer Balancierschwanz. Allesfressergebiß mit stumpfen Zahnhöckern.

3. Bären: erste Bären im Oligozän Europas, von hier aus weitere Verbreitung, u.a. auch nach Afrika (Braunbären noch im Pleistozän im Atlas); rez. ist der nordamerik. Kodiakbär das größte Landraubtier; bis vor 12500 J. lebte in Nordamerika eine noch größere Bärenart. THENIUS nennt *Cephalogale* aus dem O-Oligozän als ersten Bären, naA Bären bereits ab 35 MA (BRI nennt die Familie Ursidae ab Priabonian, BENTON ab O-Eozän). Gemeinsame rein fleischfressende Vorfahren mit den Hunden; die Bären entwickelten aber auch Mahlzähne und wurden so zu Allesfressern.

4. Bärenhunde (Amphicyoniden) (Priabon. bis O-Mioz.): große vielgestaltige Räuber Nordamerikas, Europas, Asiens und Afrikas, die nach dem Niedergang der Creodonten an deren Stelle traten, bis sie von den echten Hunden verdrängt wurden. Körper bärenartig, Sohlengänger, Kopfform und Anordnung der Zähne aber hundeähnlich.

Amphicyon: M-Oligozän bis U-Miozän, Europa und Nordamerika, 2 m; bärenähnlich mit kräftigen, scharfen Wolfszähnen, dicker Hals, gedrungene Beine, kräftiger Schwanz. Lebensweise wohl braunbärenähnlich; Allesfresser.

5. Marderartige (mind. seit O-Eozän; BRI nennt Mustelidae dagegen erst ab U-Miozän!):

UF **Raubmarder** (Mustelinae) ab U-Oligozän (evtl. O-Eozän); Prinzip: klein und schlank, um der Beute in Verstecke und Baue zu folgen.

UF **Lutrinae (Fischotter)** ab O-Oligozän, zunächst *Potamotherium* (O-Oligozän bis U-Miozän, ?U-Plioz.; 1,5 m) als erster Vertreter. Der Übergang zum Wasser erfolgte vor etwa 28 MA, wobei die Nerze heute noch dieses amphibische Übergangsstadium repräsentieren, weil sie an Land und im Wasser jagen. Heute 12 Arten von Ottern (=Wassermardern), außer in Australien. Stammesgeschichtlich älteste Art ist die Seeotter des Pazifiks. *Potamotherium* war mit biegsamer Wirbelsäule und stromlinienförmigem Körper bereits ein guter Schwimmer.

Nagetiere (Rodentia): Im Oligozän erscheinen:

bei den Sciuromorpha:

--- OF **Biberartige (Castoroidea)**: ?O-Eozän, ab U-Oligozän; lt. BENTON ab O-Eozän**

--- in der OF **Hörnchenartige (Sciuroidea)**, F. **Sciuridae** (ab Priabonian), die rez. Gatt. *Sciurus* (**Eichhörnchen**) nach älteren Angaben ab O-Oligozän (nach neuen Angaben war *Sciurus* aber selbst vor 17 MA noch nicht existent: Natwiss. 98: 87).

Verschiedene Hörnchenartige beherrschen den Gleitflug. Baumhörnchen heute mit 200 Arten und Unterarten weit verbreitet; sie fehlen nur in Australien, Madagaskar und dem südlichen Südamerika. Das älteste Flughörnchen Europas (*Oligopetes*) ist 25 MA alt (Bayern).

--- F **Taschenmäuse (Heteromyidae)** in der OF Geomyoidea (ab O-Eozän) seit U-Oligozän

** *Daimonelix* aus dem Oligozän/Miozän Nordamerikas als spektakuläre Erdhöhlen in Form großer schraubenartiger Bauten bis 2,5 m Tiefe, bestehend aus oberer Eingangsöffnung, mittlerem vertikalen Schraubengang und tiefliegender Wohnkammer. Die *Daimonelix*-Höhlen werden *Palaeocastor* zugeschrieben, dessen Skelette im Wohnraum gefunden wurden (BENTON)

bei den Myomorpha:

--- bei den **Schläferartigen (Glirimorpha)**; ab O-Eozän) erscheint im O-Oligozän die rez. Gatt. **Baumschläfer** (*Dryomys*) (kontra: Natwiss. 98; 87)

--- F **Springmäuse (Dipodidae)** ab O-Oligozän (zur OF Dipodoidea, seit O-Eozän); lt. BRI Dipodidae aber schon ab Lutet.

--- F **Eomyidae** (O-Eozän bis Pliozän; lt. BRI Lutet bis Pleistozän; EU, NA, AF): dominierende Kleinsäuger mit großer Diversität im Oligozän und U-Miozän.

Im O-Oligozän von Enspel (25,8 MA) *Eomys quercyi* mit Flughaut; **ältester Hinweis auf Gleitflug bei Nagern.**

Insgesamt hat sich der Gleitflug in vier Nagerfamilien entwickelt:
rezent bei den Hörnchen und afrikan. Dornschwanzhörnchen;
fossil bei den Eomyidae (nur *Eomys quercyi*) und bei den Gliridae (Bilche und Schläfer) im U-Miozän (*Glirulus*, gleiche G. wie der rez. Japanische Schläfer, der allerdings kein Gleitflieger ist.)

- OF **Mäuseartige (Muroidea)/F Muridae** ab Lutet; maximale Vielfalt im Pleistozän.
Im Oligozän zunächst nur durch F **Hamsterartige** (Cricetidae, ab U-Oligozän) vertreten, die anderen echten Mäuse (**Wühl-, Renn-, echte Mäuse und Ratten**) erscheinen erst ab Pliozän! *Mus* ab 8,7 MA (Mindat).
Palaeocricetiden aber schon im ob. M-Eozän Chinas (45 MA).

bei den Hystricomorpha:

- OF **Kammfinger, Gundiartige (Ctenodactyloidea)** ab O-Oligozän; lt. BRI ab U-Oligozän (AF, AS).

Auftreten der Diatomyidae (U-Oligozän bis rezent), die bis zum Jahr 2005 als im O-Miozän vor 11 MA ausgestorben galten, bis ein in Laos im Jahr 2005 beschriebenes rezentes Nagetier (*Laonastes aenigmanus*, Laotische Felsenratte), zunächst in eine neue Familie Laonastidae und die Hystricognathi gestellt, als Diatomyide erkannt wurde (Sci. 311, 1456; PNAS 104, 7495); Diatomyiden waren im Oligozän und Miozän von Pakistan bis China und Japan weit verbreitet (Taxa: *Fallomus*, *Diatomys*, *Willmus*). Im frühen Miozän erreichten sie auch Arabien (Natwiss. 98; 117). Wahrscheinlich verbergen sich hinter *L. aenigmanus* mehrere Arten; genetische Untersuchungen von 137 Individuen sprechen für Mikroendemismus mit einem gemeinsamen Vorfahren vor 8,58 MA bei 5-14 % Sequenzdivergenz (Plos One 7: e48145).

In Reliktarealen SO-Asien überlebten bis heute mehrere früher weiter verbreitete Säugertaxa, so Scandentia (*Tupaia*), Riesengleiter und Tarsier. Nach kladistischen Analysen stellen die Diatomyiden eine von mehreren (ansonsten ausgestorbenen) Außengruppen der Hystricognathi; von diesen Außengruppen entwickelten sich die Diatomyiden in Asien weiter, während die Ctenodactyliden in Südasien erloschen und sich in Afrika weiter entwickelten. Diatomyidae sind die Schwestergruppe der Ctenodactylidae. Nach der molekularen Uhr trennten sich die beiden Linien vor ca. 44 MA; *Laonastes* ist ein echtes lebendes Fossil. Vermutlich entstanden die Hystricognathi in Asien, auch wenn sie heute überwiegend Afrika und Südamerika besiedeln.

Kladogramm (Sci. 311, 1458):

- Hystricognatha (ab U-Oligozän)
- Yuomyidae (O-Eozän)
- *Tataromys* (Oligozän)
- Ctenodactylidae (ab U-Miozän) (BRI: ab Rupelium) (Mindat: ab Lutet oder Bartonian)
- ab jetzt: DIATOMYIDAE
 - *Fallomus* (U- bis O-Olig.)
 - *Diatomys* (U-/M-Miozän)
 - *Laonastes* (rez.)

UO Caviomorpha: Die neuesten Funde aus den chilenischen Anden datieren die ersten Caviomorpha in den Zeitraum um die Eozän-Oligozän-Grenze. Im Jahr 2004 wurden außerdem

Caviomorpha aus Peru beschrieben, die dem obersten Eozän zugeordnet werden (Details s. Eozän).

Die damit verbundene Zurückdatierung des Erscheinens der Caviomorpha erhöht (wegen Verkleinerung der räumlichen Distanz) die Wahrscheinlichkeit, daß sie aus Afrika stammen; auch karyologische und molekulare Daten sprechen hierfür (Nat. 365, 392). Auch die Anatomie der Molaren dieser ältesten Caviomorpha belegt eindeutig die Ableitung von afrikanischen Vorfahren; die Nager Nordamerikas hatten zu jener Zeit anders gebaute Molaren. Vor 32 MA war der Atlantik an der schmalsten Stelle nur 1400 km breit (halb so breit wie heute), außerdem gab es damals in den Tropen extrem starke Meeresströmungen von Ost nach West, so dass eine Atlantiküberquerung in 2 Wochen möglich gewesen wäre.

Die Caviomorpha werden auf die afrikanischen **Phiomorphen** des O-Eozän/U-Oligozäns zurückgeführt (Phiomyidae: ob. O-Eozän – Priabonian – bis mittl. Miozän Afrikas), u.a. aufgrund zahnatomischer und karyologischer sowie molekularbiologischer Gemeinsamkeiten. Sie könnten als Inselhüpfer – bei damals insgesamt noch schmalerem Atlantik - über die Karibik in Südamerika eingewandert sein. Es gibt sogar Beobachtungen, daß durch Fluten weggerissene Bäume als Floß nach Südamerika driften können.

Die Caviomorpha sind auf Südamerika beschränkt, drangen aber teilweise über die plioquartäre Landbrücke nach Nordamerika vor (z.B. Baumstachler; Wasserschwein im Pleistozän Nordamerikas; Meerschweinchen seit Pleistozän auch in Nordamerika).

Im mittl. Tertiär lebten in Südamerika auch Beuteltiere mit "Nagergebiß", die sich aber nicht gegen die Caviomorpha durchsetzen konnten.

Als (bereits südamerikan.) Stammform gelten dann die Eocardiiden (*Eocardia*, Mindat: U- bis M-Miozän; BRI: Eocardiidae, Chattium bis O-Miozän), relativ früh müssen sich die Baumstachler abgetrennt haben (seit U-Oligozän, lt. BRI ab Chattium; rez. Gatt. *Erethizion* ab O-Pliozän). Einteilung der Caviomorpha (Altersangaben auf Familienniveau nach BRI):

- OF **Baumstachler** ab U-Oligozän (Fam. Erethizodontidae = Baumstachler ab Chattium; Nord- und Südamerika)
- OF **Meerschweinchen (Cavioidea)** ab U-Oligozän (mit *Eocardia* als Stammgruppe, von der sich auch die **Wasserschweine** ableiten). Die zu den Cavioidea gestellten Wasserschweine erreichten im Pleistozän Bärengröße.
 - Caviidae (Meerschweinchen) ab M-Miozän.
 - Hydrochoeridae (Wasserschweine) ab M-Miozän.
 - Agoutidae (= Dasyproctidae) (Agoutis) ab Chattium.
- OF **Dinomyoidea (Chinchillas, Pakaranas etc.)** ab U-Oligozän, Chinchillas selbst ebenfalls ab U-Oligozän. Pakaranas im Pleistozän bärengroß.
 - Dinomyidae (Pakaranas) ab U-Miozän.
 - Chinchillidae ab M-Miozän.
- OF **Octodontoidea (Biber-, Stachelratten etc.)** ab U-Oligozän; von zentraler phylogenetischer Bedeutung.
 - Octodontidae (Trugratten) ab Chattium.
 - Capromyidae (Baumratten) ab M-Miozän
 - Abrocomidae (Chinchillaratten) ab O-Miozän
 - Echimyidae (Stachelratten) ab Chattium
 - (+) Heptaxodontidae: Pliozän bis Pleist., Süd- und Mittelamerika

Paarhufer (Artiodactyla):

- 1) UO **Schweineartige** (ab U-Eozän): Im U-Oligozän erscheint die IO der echten **Schweine (Suina)** sowie die rez. Fam. **Suidae (Schweine; lt. BRI ab Chattium; lt. BENTON ab O-Eozän)** und Fam. **Nabelschweine* (Pekaris; Tayassuidae; lt. BRI ab Priabonian, lt. BENTON ab O-Eozän)**.

*(In 2002/03 wurde an einem Nebenfluss des Amazonas eine neue rez. Nabelschweinart entdeckt, die größer ist als die bisher bekannten: Riesenpekari).

Neue molekularkladistische Studien weisen allerdings die Flusspferde und damit indirekt auch die Anthracotherien (Lutet bis Pleistozän, z.B. *Elomeryx. Anthracotherium*) als eigene Entwicklungslinie, also außerhalb der Suiformes und in größerer Nähe der Ruminantia aus.

Außerdem im Oligozän "Riesenschweine" (**Entelodonten**), Lutet bis U-Miozän (EU, NA, AS); keine engeren Verwandten der rez. Schweine. Zuletzt (im U-Miozän) nur in Nordamerika, im Oligozän auch in Asien und Europa. Schwerer Körperbau, kuh- bis flusspferdgroß. Typisches Merkmal sind zwei Paar Knochenhöcker auf beiden Seiten des Unterkiefers. 2 – 3 m lang; lange, schwere Schädel; Ernährung von einem breiten Pflanzenspektrum, evtl. auch von Tieren (BENTON 2007) (Fam. Entelodontidae).

Archaeotherium (U-Oligozän bis U-Miozän Nordamerikas und Asiens, 1,2 m lang), warzenschweinähnlich mit langem Schädel und schmalem, krokodilähnlichen Kopf; unter den Augen und am Unterkiefer auffallende Knochenhöcker (Muskelansatz?). Wahrsch. Allesfresser wie heutige Wildschweine. Schultern ziemlich hoch. Gehirn winzig mit sehr großen Riechlappen (Schnüffler).

Megachoerus (Eozän – Oligozän Nordamerikas; 3,3 m lang, 1 t)

- 2) UO **Wiederkäuer (Ruminantia; seit O-Eozän, zuerst nur mit den Tragulina vertretten)**: Im M-Oligozän erscheint die IO **Pecora** (naA ab O-Eozän), die später Hirsche, Rinder, Antilopen, Ziegen, Giraffen etc. umfassen wird.

Im Oligozän treten dabei aber lediglich auf:

--- Fam. **Hirsche (Cervidae)** ab U-Oligozän (z.B. *Eumeryx*: geweihlos, Männchen mit dolchartigen Eckzähnen im Oberkiefer wie beim rez. Wassermoschustier) (lt. BRI Cervidae ab Chattium)

--- evtl. OF **Hohlhörner (Bovoidea)**: ?M-Oligozän, ab U-Miozän, und zwar evtl. mit der Fam. **Bovidae** (?M-Olig., U-Miozän bis rez.). Die OF Hohlhörner umfaßt Rinder, Antilopen, Schafe (lt. BRI Bovidae ab Rupelium).

--- Moschidae ab U-Oligozän (Schwestergruppe der Cervidae)

- 3) UO **Protoceratida**: hornlose Vorformen im ob. Eozän; im Oligozän erste Vertreter in Form des hirschähnlichen *Protoceras* in nordamerik. Bergwäldern. Protoceratida sind ein Seitenzweig, der nichts mit den rez. Hirschen zu tun hat. Fam. Protoceratidae: Lutet bis Pliozän (NA).

Man betrachtet die Protoceratidae bzw. ÜF Protoceraoidea als nordamerikanische Kamele; sie sind damit in die Tylopoda zu integrieren. Blieben auf

Nordamerika beschränkt. Ähnlich Hirschen, aber primitivere und kürzere Beine. Konvergent zu den Ruminantia entwickelten sie Hörner auf dem Schädel über den Augen und zusätzlich ein einzelnes gegabeltes Horn auf der Nase.

Protoceras: O-Oligozän bis U-Miozän Nordamerikas (1 m lang), grazil, vierzehig. Hörner auf dem Kopf nicht als Geweihe, die jährlich abgeworfen werden, sondern als fellüberzogene knöcherne Auswüchse wie bei Giraffen. *Protoceras* hatte drei Paar Auswüchse (1 x hinter den Nasenlöchern, 1 x oberhalb der Augen, 1 x ganz oben am Schädel); Weibchen besaßen nur die obersten Knochenzapfen (verkürzt). Obere Schneidezähne konvergent zu rez. Hirschen verlorengegangen; untere Schneidezähne arbeiten gegen ein knöchernes Polster im Oberkiefer.

4) UO **Tylopoda (Schwielensohler)**: vertreten durch die primitive, unspezialisierte Fam. **Cainotheriidae**, meist kaninchengroß und –ähnlich; Priabonian bis M-Miozän (Europa).

Cainotherium (O-Oligozän bis U-Miozän Europas, 30 cm lang): kaninchenartig, Hinterbeine länger als Vorderbeine, Gehör- und Geruchssinn gut entwickelt. Vier Zehen, die beiden äußeren reduziert, endeten in Hufen. Unspezialisiertes 44er Gebiß. Wahrsch. konkurrierten diese Tiere mit den Lagomorpha um ihre ökologische Nische und verloren diesen Wettkampf.

Fam. **Protoceratidae**: s.o. (Lutet bis Pliozän, Nordamerika)

Fam. **Merycoidodontidae**: Kombination schweine- und kamelartiger Merkmale, Abstammung evtl. aus der UO Suina. Sehr erfolgreich, O-Eozän bis vor 5 MA, besonders häufig im Oligozän und Miozän. Wald und Grasgebiete Nordamerikas. Starke Differenzierung auf bestimmte Lebensräume, vermutlich auch kletternde und semiaquatische Formen. Lebten wahrscheinlich in großen Herden; keine schnellen Läufer. Syn. Familie Oreodontidae; mit den Agriochoeridae zu den Oreodonten vereinigt.

Merycoidodon (U- bis O-Oligozän Nordamerikas, 1,4 m lang), schweineähnlich, aber längerer Körper und kürzere Beine; kein Schnellläufer. Vierzehig. Schweineartiger Kopf mit 44 Zähnen. Untere Eckzähne wie Schneidezähne aussehend. Herdentiere der Wälder und Prärien.

Eporeodon (Oligozän Nordamerikas, 1,5 m)

Fam. **Camelidae** (ab O-Eozän; lt. BRI schon ab Lutet).

Poebrotherium (Oligozän Nordamerikas, 90 cm lang), schafsgroß, Kopf mit abgeflachter Schnauze lamaartig. Hinterbeine noch etwas länger als Vorderbeine. Seitliche Zehen verlorengegangen; die zentralen Zehen, die das Gewicht trugen, begannen sich abzuspitzen. Gebiß vollständig (44), aber mit Abständen zwischen den Zähnen. Schlank, langer Hals, noch Hufe an den Zehen (erst ab Miozän besitzen die Kamele Polster statt Hufe) Wahrscheinlich Stammform einer größeren Anzahl von Entwicklungslinien innerhalb der Camelidae. Schon im U-Oligozän vertreten.

Die altertümlichsten rezenten Paarhufer sind die Pekaris (Nabelschweine, Tayassuidae; ab Priabonian); im Tertiär waren sie über ganz Nordamerika, Eurasien und Afrika artenreich verbreitet, rezent aufs südliche Nordamerika bis Südamerika beschränkt. 3 rezente Arten. Vollständiges Säugegebiss ohne jegliche Differenzierung der Eckzähne wie bei männlichen Suidae. Keine Widerkäufer, aber vierteiliger Magen und zwei Blinddärme zur bakteriellen Verdauung pflanzlicher Hartteile. Die Suidae lassen sich (ggf.) von Nabelschweinen des Tertiärs wie *Perchoerus* ableiten (THENIUS 2000; kontra: s.o.).

Die altertümlichsten rezenten Wiederkäuer sind die Zwerghirsche (Tragulidae; rez. Familie ab O-Eozän; EU, AS, AF; *Tragulus* = Kantschil, SO-Asien; *Hyaemoschus* = Hirschferkel, Wassermoschustier, Afrika) als echte kladistische Basalformen: Magen einfacher gebaut als bei den übrigen Wiederkäuern, kein Geweih, dafür Oberkieferzähne der Männchen als Imponierorgane und Waffen dolchartig verlängert und mit Schneide versehen. Tragulidae waren im Tertiär in Eurasien und Afrika weit verbreitet (*Dorcatherium*, *Dorcabune*, *Gobiomeryx*), wobei *Hyaemoschus* wegen nur minimaler Unterschiede gelegentlich als lebendes *Dorcatherium* aufgefasst wird. Details s. Eozän.

Innerhalb der Echten (= geweihtragenden) Hirsche (Cervidae; lt. BRI ab Chattium) stellen die Muntjaks (*Muntiacus*, *Megamintiacus*, *Cephalophus*) aus S- und SO-Asien die basalsten rezenten Formen. Wie bei den Traguliden haben auch deren Männchen stark verlängerte Oberkieferzähne. Die Muntjaks waren im Jungtertiär über ganz Eurasien verbreitet (*Dicroceros*, *Euprox*, *Eustylloceros*). (THENIUS 2000).

BRI weist die Moschushirsche (Moschidae) als eigene Familie aus (naA werden die als UF Moschinae zu den Cervidae gestellt) und gibt sie ab U-Oligozän (Rupelium) an (EU, AS). Moschidae stellen – auch nach morphologischen Daten – die Schwestergruppe der Bovidae und stehen damit außerhalb der Cervidae (Palaeont. 53, 1023).

prim-prim olig

Primaten: Im Oligozän relativ wenig Nachweise (U-Oligozän 20 Arten, O-Oligozän 4 Arten, dazwischen eine Lücke von 6 MA ohne einen einzigen Primatennachweis). Ursache für diesen vorübergehenden Rückgang könnte aber auch die Klimaverschlechterung sein: die Regionen, in denen am intensivsten gesammelt wurde (Europa, Nordamerika), wurden vorübergehend kühler. Sie waren im Eozän und Miozän in größerem Umfang als im Oligozän von primatenfreundlichen subtropischen Habitaten besiedelt (Nat. 416, 726). Die südlicheren Gebiete, die auch im Oligozän primatenfreundlich waren, sind dagegen schlechter „besammelt“. Ging man bisher davon aus, dass die Primaten in Europa an der Eozän-Oligozän-Grenze erloschen, fand man nun doch einen kleinen, nur mausgroßen Omomyiden 2 MA nach der EOG in NO-Spanien. Auch für andere Säugergruppen gilt, dass kleinwüchsige Taxa an der EOG in Europa („Grande Coupure“ in Europa, „Mongolian Remodeling“ in Asien) größere Überlebenschancen als größere Taxa (PNAS 96, 14664).

Inzwischen wurden aber neue Primatentaxa aus dem obersten Oligozän publiziert (Nat. 497, 611), und es wurden auch einige zusätzliche Primatenarten im U-Oligozän Südchinas (Yunnan) entdeckt, was die Anzahl der Primatennachweise im Oligozän über die eingangs erwähnten Zahlen hinaus deutlich erhöht.

Dabei zeigte sich, dass der Klimawandel (kühler, trockener) an der Eozän-Oligozän-Grenze in Asien andere Auswirkungen auf die Primatenfauna hatte als in Afro-Arabien. Dies mag damit zusammenhängen, dass die ökologischen Veränderungen in Asien stärker ausgeprägt waren, so durch das Zurückziehen der Paratethys aus Mittelasien, den Anstieg des Tibet-Himalaya-Gebietes und die Öffnung des Südchinesischen Meeres. Afrika erfuhr bei weitem keine so starken tektonischen und paläogeographischen Veränderungen wie Asien.

Der Eozän-Oligozän-Übergang wurde auf diese Weise zu einem „Filter“ der Primatenfaunen. In Asien förderte er die Strepsirrhines zulasten der Haplorhines. Im späten Eozän von China, Myanmar und Thailand wurden die Primatenfaunen noch von Stammanthropoiden der Familien Eosimiidae und Amphipithecidae dominiert. Nachdem mittelgroße und große Haplorhines wie die

Amphipithecidae an der Eozän-Oligozän-Grenze ausgestorben waren (der kleine Eosimiide *Bahinia* überlebte dagegen bis ins U-Oligozän), übernahmen die Strepsirrhines diese Nische. Nur einer von sechs Primatentaxa aus dem U-Oligozän von Yunnan ist anthropoid (*Bahinia*).

In Afro-Arabien war es genau umgekehrt: hier überlebten nur kleine Strepsirrhines, während die Anthropoiden unter den Haplorhines diversifizierten und bald ein breites Spektrum von Körpergrößen abdeckten, was schließlich auch zur Entwicklung der Hominoiden in Afrika führte.

Auf diese Weise wurde Afrika nach der Eozän-Oligozän-Grenze zum Zentrum der Anthropoiden-Evolution, während in Asien weiterhin die Strepsirrhines (vor allem Sivalapidae; ad Adapiformes) sowie die Tarsier unter den Haplorhines (im Unteroligozän Südchinas *Oligotarsius*) eine wichtige Rolle spielten. Der Eozän-Oligozän-Übergang (trockener, kühler) war damit ein Ereignis, das die weitere Entwicklung der Primatenfaunen in Asien und Afrika wegweisend beeinflusste. Dabei dürfte eine Rolle spielen, dass Primaten besonders thermophile Tiere sind, die entsprechend empfindlich auf Umweltveränderungen reagierten. Dort, wo Primaten aus höheren Breiten aufgrund geographischer Barrieren nicht in niedrigere Breiten (als Refugien) ausweichen konnten, starben sie aus, so in Nordamerika, Europa und Nordasien. Diejenigen Linien, die die E-O-Grenze überschritten, hatten allerdings gute Chancen, noch viele Jahrmillionen zu überdauern (Sci. 352: 673).

Halbaffen:

Erster Nachweis der **Lemuriformes** mit *Bugtilemur* aus dem U-Oligozän (ca. 30 MA) Pakistans, der zur rez. Familie Cheirogaleidae (Zwerg- und Mauslemuren) gestellt wurde, die aufgrund ihrer wenig spezialisierten Ökologie, Morphologie und Verhalten schon früher als relativ basale Familie innerhalb der Lemuren (d.h. Schwestergruppe aller anderen Lemuren) angesehen wurde, was jetzt durch die kladistische Analyse belegt wurde (s.u.). Bisher waren Lemuren (=Lemuriformes) nur subfossil und rezent aus Madagaskar bekannt und heute auf Madagaskar endemisch, während Loris (Lorisiformes, Schwestergruppe der Lemuriformes) in Afrika und Asien vorkommen und seit dem Miozän in Afrika belegt sind. Kladistisch sind die (Lemuriformes + Lorisiformes) die Schwestergruppe der Adapiden (Sci. 294, 587). Neuerdings sind Lorisiformes (?Lorisidae und Galagidae) aber auch aus dem ob. M-Eozän Ägyptens nachgewiesen; die Lemuriformes (als Schwestergruppe der Lorisiformes) müssten daher ebenso alt sein, und Madagaskar wurde offenbar schon im höheren Eozän von Afrika aus mit Lemuren besiedelt, und zwar in einer einzigen Invasion (s. Eozän, Primaten, Strepsirhini).

Dieselbe Fundstelle in Pakistan erbrachte auch zwei Anthropoide (Amphipithecidae, Oligopithecidae) und einen Adapiformen (Sivaladapidae). Rätselhaft ist der Umstand, wann und wie die Lemuren nach Madagaskar gelangten, da sich Madagaskar schon vor 88 MA von Indien trennte, während molekularkladistische Daten folgende Dichotomiedaten ergaben:

Loris – Lemuren: mind. 62 MA

Lemur-Radiation : mind. 54 MA

Fam. Lemuridae, Cheirogaleidae, Indridae, Lepilemuridae : 37,9 bis 46,5 MA.

Offenbar muss es über irgendeine Route noch im Paläogen eine faunale Verbindung zwischen Madagaskar und Indien gegeben haben; geologische Hinweise fehlen bisher aber, evtl. könnte das eozäne Mascarene und indische ozeanische Paläorückensystem eine Rolle gespielt haben. Immerhin besiedelten madagassische Landschnecken im Tertiär Indien; molekulare Daten sprechen dafür, dass die endemischen

Nager Madagaskars aus Indien stammen. Wenn eine faunale Verbindung zwischen Indien und Madagaskar im Alttertiär bestand, bleibt weiterhin unklar, in welcher Richtung sich die Lemuren ausbreiteten; bisher nahm man an, dass der gemeinsame Vorfahr von Loris und Lemuren in Afrika lebte; jetzt sieht es eher so aus, dass die Primaten Madagaskars aus Asien stammen (Sci. 294, 587). Klar ist aber, dass Madagaskar nur 1 x von Lemuriformes besiedelt wurde (ein einziger Event, d.h. ein einziger gemeinsamer Vorfahr), die madagassischen Lemuren monophyl sind, und dass die Besiedlung nach molekularkladistischen Daten schon sehr früh erfolgt sein muss (rechnerisch vor 62-66 MA) (s. Paläozän, Primaten und Nat. 421, 734).

Kladogramm (Sci. 294, 590):

--- *Plesiolestes* + *Purgatorius* („**Plesiadapiformes**“)

--- *Teilhardina*

--- *Omomys* (**Omomyiden**)

--- *Hemiacodon*

--- *Tarsius* (**Tarsiiformes**)

--- *Plesiopithecus*

--- DICHOTOMIE: A. Adapiformes

B. Lemuriformes + Lorisiformes

A : Adapiformes, inneres Kladogramm:

--- *Sivaladapis* + *Hoanghoni*

--- *Wadilemur* (naA Stamm-Galagidae)

--- *Europolemur* + (*Omanodon* + *Anchomomys*)

--- *Pronycticebus*

--- *Leptadapis* + *Adapis*

B: Lorisiformes + Lemuriformes, inneres Kladogramm:

--- Lorisiformes : --- (*Loris* + *Galago*)

--- *Nycticeboides*

--- *Nycticebus*

--- *Arctocebus* + *Perodicticus*

Ab jetzt: Lemuriformes

--- (*Microcebus* + *Mirza*) + (*Phaner* + *Allocebus*)

--- *Lepilemur*

--- *Hapalemur* + (*Avahi* + *Indris*)

--- *Cheirogaleus* + ***Bugtilemur*** (U-Oligozän)

--- *Eulemur*

--- *Lemur* + *Varecia*

Die innere Kladistik der Lemuriformes ist aber nicht sicher auflösbar. Die Cheirogaleidae könnten auch die Schwestergruppe von *Microcebus* + *Mirza* + *Phaner* + *Allocebus* darstellen.

Anthropoidea:

Platyrrhini:

Die Abtrennung der Neuweltaffen von den Altweltaffen muss schon vor ca. 40 MA in Afrika erfolgt sein, wobei die (fiktiven) afrikanischen Vertreter der Neuweltaffen aber erloschen (und auch nicht dokumentiert sind). Wie bei den Nagetieren kam es offenbar auch bei den Affen nur zu einem einzigen Besiedlungsereignis in Südamerika, d.h. alle südamerikanischen Affen gehen auf einen gemeinsamen Vorfahren zurück, der aus Afrika eingewandert ist.

Erster Nachweis der **Neuweltaffen (Breitnasen)**: Mit *Notharctus* im Eozän war der letzte Primat Nordamerikas ausgestorben; an der Eozän-Oligozän-Grenze gab es keine Primaten mehr in Nordamerika. Auch Südamerika hatte wegen der Trennung im O-Paläozän zunächst keinerlei Primaten. Im Eozän erreichten Primaten Südamerika auf dem Wasserweg: *Perupithecus* (zwischen 41 und 29 MA), gefolgt von *Branisella* (26,4 MA), erhebliche Ähnlichkeiten mit *Aegyptopithecus* (34 MA, Fayum), aber primitive Zähne und mit noch zahlreichen omomyiden-artigen Merkmalen. Der am besten erhaltene frühe Primat Südamerikas ist *Chilecebus* (U-Miozän; ad Cebidae), der möglicherweise dem Lisztäffchen ähnelte.

Die rez. F der **Kralleäffchen** (Hapalidae) erscheint im O-Oligozän. Im O-Oligozän Argentiniens *Tremacebus* (1 m) ähnlich den rez. Nachtaffen (*Aotus*).

Kladogramm der rezenten Gruppen der Neuweltaffen:

--- Pitheciinae + Atelinae (P. = Sakis, Uakaris, Titis; A. = Brüllaffen, Wollaffen)
---Cebinae (Kapuzineraffen)
--- Aotinae + Callitrichinae (A. = Nachtaffen; C. = Tamarins)

Diversifikation in die fünf Linien erfolgte relativ rasch vor ca. 20 bis 25 MA.

Innerhalb der Kapuzineraffen (Cebinae) gilt das Totenkopffäffchen (*Saimiri sciureus*) als rezent basalste Form, große Übereinstimmung mit *Dolichocebus* aus dem ob. Oligozän Argentiniens; von diesem soll wohl eine direkte Linie über *Neosaimiri* aus dem Miozän zu *Saimiri* führen. *Aotus* und *Saimiri* sind danach die lebenden Fossilien unter den Neuweltaffen (THENIUS 2000).

Neue molekulare Daten sprechen allerdings eher dafür, dass die untermiozänen Affen Südamerikas wie *Dolichocebus*, *Tremacebus* and *Chilecebus*, die alle vor ca. 20 MA lebten, zur Stammgruppe der Platyrrhini gehören und der letzte gemeinsame Vorfahr der modernen Neuweltaffen vor ca. 19,5 MA lebte; vor 14,3 MA existierten dann alle Hauptlinien der Neuweltaffen (PNAS 106, 5534).

Catarrhini:

Altweltaffen: *Parapithecus* und *Apidium* im ob. Eozän und unt. Oligozän wiesen noch Beziehungen zu den Halbaffen auf (Fam. Parapithecidae); aus der Gruppe um *Oligopithecus* (gleich alt) sollen die Meerkatzenartigen abstammen. Die **Cynomorpha (Hundsaffen:** Meerkatzen, Paviane u.a.) waren über lange Zeit erst ab M-Miozän nachweisbar (BRI: ab U-Miozän), bis im Jahr 2013 mit *Nsungwepithecus gunnelli* aus dem O-Oligozän (25,2 MA exakt datiert) des Rukwa Rifts in Tansania der **älteste Vertreter der Cercopithecoidea** publiziert wurde.

Von *Parapithecus grangeri* aus dem unteren Oligozän Ägyptens wurde inzwischen ein gut erhaltener Schädel gefunden (der vollständigste Primatenschädel aus dem Oligozän weltweit). Kleine Orbitae, tagaktiv, geschlechtsdimorph; wie viele frühe Anthropeida niedriger Enzephalisationsquotient; Augen noch nicht so streng nach vorn gerichtet wie bei späteren Anthropeida. Parapithecoidea werden als Stamm-Anthropeida interpretiert (PNAS 98, 7892).

Die ägyptischen obereozänen/unteroligozänen Gatt. *Propliopithecus* und/oder *Aegyptopithecus* galten als älteste Menschenaffenvorläufer; da *Propliopithecus* (ähnelt Brüllaffen) etwas älter ist, könnte er zu *Aegyptopithecus* führen.

Aegyptopithecus und *Propliopithecus* werden zu den Propliopitheciden zusammengefaßt; die Oligopithecinen (*Catopithecus*), letzterer ebenfalls von Fayum, aber etwas älter, stellen die Schwestergruppe der Propliopitheciden.

Im Jahr 2013 wurde ein 25,2 MA alter Fund aus dem Rukwa Rift Tansanias (*Rukwapithecus fleaglei*) als ältester Hominoide beschrieben. Ad „Nyanzapithecinae“. Nur durch einen unteren M3 nachgewiesen; eng mit dem untermiozänen *Rangwapithecus* verwandt.

(In diese paraphyletische UF gehören noch *Turkanapithecus*, ca. 17 MA; *Rangwapithecus*, ca. 20 MA, sowie 3 *Nyanzapithecus*-Arten zwischen 18 und 14 MA).

Damit steht jetzt fest, dass die Dichotomie der Catarrhini in Cercopithecoidea und Hominoidea im Oligozän erfolgt sein muss, was im Einklang mit molekularen Daten steht.

Ein statistisch nicht sehr robustes Kladogramm stellt die „Nyanzapithecinae“ zwischen die „Proconsulinae“ (20 bis 17 MA) (zusammen mit dem außerhalb der Proconsulinae stehenden 20 MA alten *Kaleopithecus*) einerseits und die Linie zu den Kronenhominoiden, von der *Morotopithecus* und *Afropithecus* abzweigen, andererseits:

(stark vereinfacht):

--- Cercopithecoidea

--- Linie zu den „Proconsulinae“ und *Kalopithecus*

nicht aufgelöste Trichotomie:

a) „Nyanzapithecinae“ ===== --- *Turkanapithecus*
--- *Rangwapithecus* + *Rukwapithecus*
--- *Nyanzapithecus* (3 Arten)

b) *Equatorius africanus* (15 MA)

c) Linie zu den Kronen-Hominoidea:

--- *Morotopithecus* + *Afropithecus*
--- *Hylobates*
--- *Pongo*
--- *Gorilla* + *Pan*

(Nat. 497, 611).

Nach kladistischen Untersuchungen (insbesondere nach dem Fund von *Victoriapithecus* aus dem M-Miozän) steht *Aegyptopithecus* noch vor der Abzweigung der Cercopithecoidea und kann daher noch nicht als Hominoide angesprochen werden. Die Propliopitheciden des obersten Eozäns und U-Oligozäns sind somit gemeinsame Vorfahren der Cercopithecoidea und Hominoiden. Die Familie Hominidae setzt im Miozän vor 17 MA ein, und zwar zunächst mit der UF Ponginae (s. Miozän).

Nach der neuesten Datierung der Fayum-Lokalitäten (PNAS 103, 5000) sind die dortigen Anthropoiden deutlich jünger als bisher angenommen. Oligopitheciden überlebten bis mindestens 2,5 MA ins Oligozän hinein und starben nicht an der EO-Grenze aus; Propliopitheciden

erschieden in Fayum erst vor ca. 31,5 MA; die jüngsten Fayum-Anthropoiden wie *Aegyptopithecus zeuxis* und *Apidium phiomense* sind 30,2 – 29,5 MA alt.

Unklar war bisher, wann die ersten Kronengruppen-Catarrhini (= Hominoidea + Cercopithecoidea) erschienen. Molekulare Daten sprachen für einen Zeitraum zwischen 34,5 und 29,2 MA, also etwa zeitlich parallel zur Verbreitung der Propliopithecoiden; allerdings ist aus diesem Zeitraum bisher kein Kronen-Catarrhini bekannt geworden.

Stamm-Catarrhini sind seit dem O-Eozän aus Ägypten, Oman und evtl. auch aus Angola bekannt (Propliopithecoidea), diese stehen aber noch vor der vorstehend genannten Dichotomie.

Im Jahr 2010 wurde das partielle Cranium eines 28 – 29 MA (spätes U-Oligozän) alten, 15 – 20 kg schweren Stammgruppen-Catarrhini aus Saudien-Arabien beschrieben, der knapp unterhalb o.g. Dichotomie steht (*Saadanius*; eigene SuperF Saadanoidea) [das Rote Meer öffnete sich erst im U-Miozän, daher gemeinsamer Faunenraum mit Nordafrika]. Cranium ähnelt in manchen Merkmalen frühen Stamm-Catarrhini wie *Aegyptopithecus*, in anderen steht es intermediär zwischen *Aegyptopithecus* und den Hominoidea des U-Miozäns.

Folgende Merkmale untermiozäner Menschenaffen finden sich nicht bei *Saasanius*, anderen Stamm-Catarrhini sowie basalen Cercopithecoidea: *noch nicht entwickelt*: Stirnhöhle, verbreiteter vorderer Gaumen, stärker ausgeprägter Prognathismus des Untergesichts, relativ große Eckzähne bei Männchen; Zunahme der Körpergröße

Dies unterstützt die Auffassung, dass die frühmiozänen Affen Afrikas tatsächlich Hominoiden darstellen; in der Frühphase der Evolution der Hominoidea kam es offenbar zu erheblichen Änderungen in der kraniofazialen Region, evtl. infolge veränderter Kaufunktion, Ernährungsweise oder sozialen Verhaltensweisen, die ihrerseits wieder mit der Zunahme der Körpergröße korreliert sein dürften.

Inzwischen ist durch die 25,2 MA alten Funde des Stamm-Cercopithecoiden *Nsungwepithecus* und des Stamm-Hominoiden *Rukwapithecus* klar, dass sich die Catarrhini spätestens im oberen Oligozän in die Cercopithecoidea und Hominoidea gespalten hatten. Kronen-Catarrhini existierten somit vor spätestens 25,2 MA (Nat. 497, 611).

Den nächst jüngeren Fund eines Catarrhini stellen isolierte Zähne aus dem O-Oligozän (24 MA) Kenias (*Kamoyapithecus*) sowie die „Proconsuloidea“ und „Dendropithecoidea“ aus dem U-Miozän (ab 23 MA). Die großen männlichen Eckzähne von *Kamoyapithecus* sprechen dafür, dass es sich **um einen basalen Hominoiden handeln könnte** (*Saadanius* als Stamm-Catarrhini hat kleine Eckzähne). Die Dichotomie in Hominoidea und Cercopithecoidea muss nach diesen fossilen Befunden zwischen 29-28 und 25,2 MA erfolgt sein – also später, als es die molekularen Daten andeuteten. (Nat. 466, 360).

Die Diversifikation der Catarrhini nahe der Oligozän-Miozän-Grenze und damit die Dichotomie in Cercopithecoidea und Hominoidea wird mit geologischen Prozessen in Afrika in Verbindung gebracht: Kollision zwischen der afroarabischen und eurasischen Landmasse, dadurch Faunenaustausch; tektonische Hebung des westlichen Teils des ostafrikanischen Riftsystems; globale Erwärmung im späten Oligozän (Nat. 497, 611).

Das trichromatische Sehen der Altweltaffen hat sich erst vor ca. 35 MA nach der Abzweigung der Neuweltaffen entwickelt (infolge einer einfachen Genduplikation, die die Anzahl der retinalen Zapfenpigmente erhöhte) (allerdings gibt es auch eine Neuweltaffenart, die das trichromatische Sehen konvergent entwickelt hat). Die übrigen Placentalia und Primaten sehen nicht alle Farben (dichromatisches Sehen), etwa vergleichbar mit Rotgrünblindheit. Nahm man früher an, dass das trichromatische Sehen vom gemeinsamen Vorfahr der Altweltaffen entwickelt wurde, um die Früchte besser zu sehen, ergaben neue Studien an rezenten Altweltaffen (wie auch an den trichromatischen Brüllaffen, die das trichromatische Sehen konvergent entwickelt haben), dass es offenbar dazu dient, junge, frische Blätter zu identifizieren, die oft anfangs rötlich sind; solche Blätter sind besonders zart und proteinreich. Andere Säugetiere können diese jungen Blättchen nicht selektiv wahrnehmen, so dass den trichromatischen Primaten hier ein konkurrenzloser Vorteil entsteht. Auch Schimpansen, Colobusaffen usw. bevorzugen junge, rötliche Blättchen gegenüber reifen Blättern. Dagegen ernähren sich die dichromatischen Neuweltaffen ebenso wie die trichromatischen Altweltaffen überwiegend von Früchten, so dass kein kausaler Zusammenhang zwischen Fruchtfressern und trichromatischem Sehen zu konstruieren ist (Sci. 295, 615).

[Nach klassischen Vorstellungen war die zu einem hohen Anteil aus Früchten bestehende Ernährung der Affen dafür verantwortlich, dass sich ein drittes Opsin etablieren konnte. Blüten und Früchte bilden im Vergleich zum Laub einen Farbkontrast; Baumtiere mit nur einem Zapfenpigment für langwelliges Licht (das zweite liegt ja im violetten Bereich) hätten Früchte nicht bemerken können, die Früchte wären „wie getarnt“ (Spektr. Wiss. 1/07)].

Die Entstehung des trichromatischen Sehens wird nach neuen Untersuchungen sogar mit dem Erkennen von Gefühlszustand, Drohverhalten und soziosexueller Signale von Artgenossen in Verbindung gebracht. Neben anderen Indizien hierzu ist die Empfindlichkeit der M- und L-Zäpfchen daraufhin optimiert, Unterschiede in der Sauerstoffsättigung des Blutes (via Hautzustand) zu erkennen. Außerdem weisen trichromatische Primaten tendenziell eher unbehaarte Gesichter auf (Biol. Lett. 2, 217).

Säuger verfügen traditionell über eine schlechte Farbsicht. Fische, viele Reptilien, Vögel verfügen über vier verschiedene Opsine (Zapfenpigmente), dies dürfte auch für die frühen Synapsiden zutreffen. Sie sehen die Welt bunter, können auch nahes ultraviolettes Licht und für uns unvorstellbare Mischfarben wahrnehmen (unter 400 nm); UV-Tüchtigkeit ist bei anderen Wirbeltierklassen weit verbreitet (viele Fische, Eidechsen, Schildkröten, Vögel; Säugetiere stellen insofern eine Ausnahme dar). Die vier Opsine sind wahrscheinlich älter als die heute dominierenden Vertebratengruppen. Die Stäbchen der Netzhaut, die neben den Zäpfchen vorkommen, dienen dem Sehen bei schwachem Licht; sie haben ein besonders lichtempfindliches Pigment (Rhodopsin), das in seiner Struktur aber stark den Opsinen für mittlere Wellenlängen ähnelt und wahrscheinlich bei den frühesten Vertebraten oder deren Vorfahren aus diesem Opsin hervorgegangen sein dürfte. Die vier Opsine der Vögel usw. lassen sich direkt den vier alten Genlinien zuordnen (Spektr. Wiss. 1/07 S. 96).

Im Mesozoikum konnten vermutlich die Dinosaurier Farben gut sehen (wenn man von den Vögeln auf sie schließt), ebenso die Therapsiden. Als sich dann die frühen Säuger aber in nächtliche Nischen zurückzogen, verkümmerte die Farbsichtigkeit. Zwei Opsine gingen verloren, es blieb das Opsin für langwelliges Licht und jenes für UV-Licht, dessen Empfindlichkeitsmaximum sich aber ins Violette verschob (ohne Augenlinse, die bei Säugern UV-Licht filtert, würde man daher nahes UV-Licht sehen können!). Gleichzeitig entwickelten die Säuger hochsensible Stäbchen, um im Dunkeln besser sehen zu können, während sie sich im Hellen mit zwei Zapfentypen begnügten (Spektr. Wiss. 1/07).

Selbst jene modernen Säuger, die zu tagaktiver Lebensweise zurückkehrten, verfügen daher nur über ein eingeschränktes Farbsehen (dichromatisch, d.h. zwei Zapfentypen) (Ausnahme: australische Beuteltiere mit trichromatischem Sehen im Gegensatz zu den südamerikanischen Beuteltieren).

Die Altweltaffen verfügen dagegen über drei Zapfentypen (rot, blau, grün) in der Retina, wobei das dritte infolge einer Genduplikation jedoch wieder neu entstanden ist, nachdem es schon frühzeitig in der Entwicklung der Säuger verloren gegangen war. (Fische, Reptilien haben drei oder vier Zapfentypen, Vögel und Schildkröten teilweise sogar mehr; Säuger können von allen Wirbeltieren am schlechtesten

Farben sehen; zwar können die meisten Säuger Farben sehen, aber nur etwa in der Art und Weise eines farbenblinden Menschen.)

Das trichromatische Sehen wurde dann zunächst vom gemeinsamen Vorfahren der Altweltaffen und später auch bei den Brüllaffen innerhalb der Neuweltaffen wiederentdeckt. Bei den Altweltaffen beruht die Restitution des trichromatischen Sehens auf einem Genduplikationsereignis des Opsin-Gens auf dem X-Chromosom, d.h. das Gen für das grüne (oder rote) Opsin verdoppelte sich auf demselben Chromosom; das Tier war ein Dichromat, aber mit drei Opsingenen; sie wurden dann allmählich zu Trichromaten, indem die natürliche Selektion dazu führte, dass sich die Farbempfindlichkeit der beiden Opsin-Gene in zwei unterschiedliche Richtungen, nach rot und grün, verschob.

Um Farben sehen zu können, benötigt man mindestens zwei verschiedene Opsine, allerdings führen drei Opsine zu einem besseren Ergebnis. Jedes Opsin erfasst – im Sinne einer Verteilungskurve – ein bestimmtes Farbenspektrum. Einem „grünen“ Zäpfchen reicht schon schwaches grünes Licht, um mit einer bestimmten Frequenz Aktionspotentiale zu produzieren; dieselbe Rate kann aber auch durch intensives Rot produziert werden; das Gehirn kann dies so nicht unterscheiden. Erst durch den Vergleich mit der AP-Frequenz eines anderen Zelltyps, z.B. eines roten Zäpfchens, kann das Gehirn dann die Farbe identifizieren. Bei drei verschiedenen Zäpfchentypen ist eine noch präzisere Farberkennung möglich. Bei den dichromaten Säugern kommen nur zwei Zäpfchentypen vor, eines mit Empfindlichkeitsmaximum im Violetten (teilweise sogar UV) und eines mit Maximum zwischen Rot und Grün; bei Trichromaten eines zwischen Violett und Blau, eines im Grünen und eines im Rotgelben.

Bei den Neuweltaffen bestand eine andere Situation: das Rot- oder Grünsehen beruht hier auf einem Polymorphismus auf dem X-Chromosom, d.h. entweder wird das rote oder das grüne Opsin codiert (das blaue Opsin ist immer präsent). Männchen sind daher stets dichromatisch (blau + grün oder blau + rot), Weibchen haben eine gewisse Chance, trichromatisch zu sein. Bei den Brüllaffen kam es dann zu einer Translokation, so dass sich schließlich das rote und grüne Opsin-Gen auf einem X-Chromosom nebeneinander wiederfanden; daher sind bei ihnen alle Individuen trichromatisch.

Genduplikation spielte also eine entscheidende Rolle bei der Entstehung der Opsin-Gene, wobei die duplizierten Gene durchaus auf einem anderen Chromosom liegen können. Ausgangspunkt für die Opsingene ist das autosomale Gen für das blaue Opsin; die Duplikation führte dann zu einem Opsingen auf dem X-Chromosom, das dann bei den Altweltaffen zu einem roten und grünen Opsingen auf demselben X-Chromosom duplizierte. Die Wahrscheinlichkeit einer Genduplikation liegt beim Menschen bei 0,1 bis 1 % pro 1 MA. Genduplikationen können vereinzelt erfolgen, aber auch sprunghaft, d.h. zu einem bestimmten Zeitpunkt gehäuft im Genom (z.B. wenn sich ein virenartiger DNS-Parasit wie Alu im Genom verbreitet), oder das Genom kann sich insgesamt verdoppeln (was bei der Entstehung der Wirbeltiere zweifach erfolgt sein soll). Jedenfalls stellt die zufällige DNS-Verdoppelung eine wichtige Quelle für die Entstehung neuer Gene und damit für die Evolution dar.

Der Alu-Genparasit dürfte eine wichtige Rolle bei der Wiederentstehung des trichromatischen Sehens bei den Primaten gespielt haben. Alu ist ein sog. transposables Element, ein kurzes, virusähnliches DNS-Stückchen, das sich wie ein Parasit selbst repliziert. Alu-Gene befinden sich an beiden Enden der duplizierten Region mit dem Opsingen; die Duplizierung des Opsingens war also ein Nebenprodukt der parasitischen Vermehrung des Alu-Gens (DAWKINS S. 125 ff.).

Concestor 6 nach DAWKINS (ob. Eozän):

Der letzte gemeinsame Vorfahre zwischen dem Menschen bzw. den Altweltaffen (Catarrhini) und Neuweltaffen (Platyrrhini) lebte vor ca. 40 MA bzw. vor ca. 3 Mio. Generationen in Afrika.

Ptolemaiida (O): auf Afrika beschränkte Ordnung unklarer Affinitäten, aus dem obersten Eozän und U-Oligozän von Fayum/Ägypten und U-Miozän Ostafrikas (*Kelba*) bekannt (PNAS 104,

5510). Wolfsgroß, karnivor, inc. sed., evtl. Abkömmlinge der pantolestiden Cimolestiden des Paläogens Nord- und Ostafrika. Nach anderen Auffassungen ad Afrotheria; mit dem Erdferkel teilt es einige Ähnlichkeiten im Schädelbau.

Röhrenzähler (O Tubulidentata): *Ptolemeia* aus dem U-Oligozän Ägyptens wurde früher als mögliche Stammform der Tubulidentata betrachtet (s.o.), ansonsten Röhrenzähler erst ab U-Miozän bereits mit der rez. Gattung **Erdferkel** (*Orycteropus*) vertreten. BRI gibt Orycteropidae ab Rupelium an (EU, AF).

Phylogenetisch primitiv, wohl Bestandteil des "afrikanischen Stammbaums" (s. O-Kreide). Multigenkladistisch als Mitglied der Afrotheria bestätigt; Schwestergruppe der Tenreks. Im Jungtertiär auch in Südeuropa und Westasien vertreten.

Ordnung Tubulidentata (Erdferkel) rezent:

1 Familie (+ 1 fossile Familie), 1 Gattung, 1 Art *Orycteropus afer*; 1 – 1,6 m lang, zzgl. 0,5 – 0,8 m Schwanz; 40 – 70 kg. Subsaharisches Afrika bis südlichstes Afrika einschl. Ostafrika, nicht im Kongobecken. Schweineähnlicher Habitus; termiten-/ameisenfressend; schaufelförmige Klauen als Grabwerkzeuge an allen Füßen, legen unterirdische Bauten und Gänge an.

rüss-rüss olig

Rüsseltiere (Proboscidea): Aufspaltung in die Elephantiformes und Deinotheriidae; vor 27 MA erschienen die Deinotheriidae, im U-Oligozän (lt. BENTON im O-Eozän) die UO Palaeomastodontoidea innerhalb der Elephantiformes, zunächst die Mastodontenfamilie **Palaeomastodontidae** (O-Eozän bis O-Oligozän, z.B. *Palaeomastodon*: verlängerte Oberlippe, noch kein Rüssel; im U-Oligozän *Phiomia*: 2,5 m hoch, kleiner Rüssel, noch keine Stoßzähne). Andere Autoren geben auch die Elephantoidea ab U-Oligozän an, möglicherweise verwenden sie aber diesen Terminus synonym zu den Elephantiformes, d.h. incl. Palaeomastodontoidea.

Phiomia (oberstes Eozän bis U-Oligozän Ägyptens, 2,5 m Höhe, 5 m lang, 2 - 3,5 t), waldbewohnend, Ober- und Unterkiefer auffallend lang; die flachen Stoßzähne des Unterkiefers bildeten einen spachtelartigen Fortsatz. Wahrsch. kleiner Rüssel aus der Oberlippe, der mit dem merkwürdig geformten Unterkiefer zusammenarbeitete. Im Oberkiefer kürzere Stoßzähne.

Palaeomastodon (O-Eozän bis U-Oligozän Afrikas, bis 4 m lang, 2,5 t), Schulterhöhe 2,2 m. Kurzer/mittellanger Rüssel, kleine Stoßzähne im Ober- und Unterkiefer, wobei die unteren Stoßzähne flach und nach vorn gerichtet waren, wohl um Pflanzen aus Sumpfhabitaten auszubaggern.

Rüsseltiere entstanden offenbar wenige MA nach der KTG in Afroarabien. Die ersten 30 MA der Evolution der Rüsseltiere beschränkten sich fast ausschließlich auf küstennahe Gebiete Nordafrikas. Dabei spricht aber die große morphologische Disparität der Rüsseltiere aus dem späten Eozän und frühen Oligozän in Nordafrika dafür, dass womöglich auch Regionen Afroarabiens ein Zentrum der frühen Diversifikation der Rüsseltiere dargestellt haben könnten. Im frühesten Oligozän (ca. 34 MA) traten erste abgeleitete, "elephantiforme" Rüsseltiere wie *Phiomia* und *Palaeomastodon* auf, die schon eine Reihe von Merkmalen aufwiesen, die sie exklusiv mit Elephantoiden (ab Miozän) verbinden (Natwiss. 99: 133).

Waren frühe Rüsseltiere bisher nur aus Nordafrika bekannt, konnten in letzter Zeit aus dem untersten Oligozän (frühes Rupelian) der Arabischen Halbinsel „Barytherioidea“ nachgewiesen werden, darunter *Omanitherium* (provisorisch zu den Barytheriidae gestellt) mit konischen, gerade

nach vorn gerichteten, verlängerten unteren seitlichen Schneidezähnen – ähnlich kurzen Stoßzähnen, aber nicht gekrümmt (I1 fehlten offenbar); mesiodistal komprimiert und nicht spatelförmig wie bei *Arcanotherium*, *Moeritherium* oder manchen Elephantiformes. Die unteren Schneidezähne ähneln am ehesten den miozänen Deinotherien: die nach unten abgebogenen Schneidezähne der frühen Deinotherien gehen möglicherweise auf den Zustand in *Omanitherium* zurück. Auch die breiten, lophodonten Molaren weisen auf Beziehungen zu den Deinotherien hin. Andererseits sind die Prämolaren weniger molarisiert als bei Deinotherien und Elephantiformes, was in der Gesamtschau dafür spricht, dass *Omanitherium* näher zu der Linie der (Deinotheriiden + Elephantiformes) steht als *Moeritherium*. Die ältesten Elephantiformes erschienen im frühen Oligozän, Deinotherien im späten Oligozän. Der Ursprung der Deinotherien lag bisher im Dunkeln (sie überlebten bis ins Pleistozän); *Omanitherium* könnte sie mit den (nicht monophylen) Barytherioidea verbinden.

Omanitherium fand sich in küstennahen Ablagerungen aus dem Gezeitenbereich oder dessen unmittelbarer Nähe. Isotopenuntersuchungen im Zahnschmelz von *Moeritherium* und *Omanitherium* deuten darauf, dass beide Taxa mindestens semiaquatich lebten und sich von Süßwasserpflanzen ernährten; *Omanitherium* könnte amphibisch gelebt haben (nach einer Hypothese ist die amphibische Lebensweise der Ausgangszustand der Rüsseltiere) (Natwiss. 99: 133).

Kladogramm (vereinfacht):

AFROTHERIA:

--- Macroscelidea (Rüsselspringer) + Afrosoricida = AFROINSECTIVORA

--- Tubulidentata

ab jetzt: PAENUNGULATA

I--- Sirenia (nicht gegeneinander aufgelöst)

I--- Hyracoidea “

I--- Proboscidea “

--- *Phosphatherium*

--- *Moeritherium* + *Daouitherium* (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Arcanotherium* + *Numidotherium* (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- *Barytherium* + ***Omanitherium***

--- *Phiomia* + *Loxodonta*

Vor 27 MA, d.h. 3 MA vor der permanenten Landbrücke zwischen Afrika und Eurasien, lebten an einer Lokalität in Äthiopien acht Arten von Rüsseltieren, darunter primitive Formen wie *Palaeomastodon* und *Phiomia* (die auch aus der 38 – 32 MA alten Fauna aus Fayum, Ägypten, bekannt sind), aber auch moderne Formen wie *Gomphotherium* (das älteste Rüsseltier auf dem Ast, der zu den modernen Elefanten führt) und der älteste Nachweis der Deinotherien mit ihren nach unten gekrümmten unteren Stoßzähnen (2. Incisivi des Unterkiefers), die zuvor erst seit dem U-Miozän (bis U-Pleistozän) bekannt waren. Die Palaeomastodontiden waren bisher nur aus dem O-Eozän und U-Oligozän bekannt; die 27 MA alten Funde sind nun die jüngsten Vertreter der Familie (BRI führt die Palaeomastodontidae weiter bis ins Pleistozän und schließt dabei vermutlich die Gomphotheriidae mit ein).

Die Zahnmorphologie der frühen Deinotherien deutet darauf, dass sie von bunolophodonten Formen wie *Moeritherium* abstammen und nicht schon auf frühere Formen wie Barytherien oder

Numidotherien zurückgehen. Zuvor waren die ältesten Deinotherien seit 20 MA bekannt. Die ältesten Gomphotherien stammten ebenfalls bisher aus dem Miozän (erster Nachweis ab 20 – 18 MA in Afrika und Eurasien). Die Gomphotherien aus Chilga sind die kleinsten Elephantoidea, die bisher bekannt sind (außer den isolierten Inselformen der Eiszeit).

Fauna von Chilga, 27 MA: Palaeomastodontidae: *Palaeomastodon*, aff. *Palaeomastodon*, *Phiomia*

Gomphotheriidae: *Gomphotherium*, cf. *Gomphotherium*

Deinotheriidae: *Prodeinotherium*, eine weitere neue Gattung gen et sp. nov.

Noch bedeutender ist ein 26,8 +/- 1,5 MA alter Kieferknochen aus Eritrea (*Eritreum melakeghebrekristosi*); der kleine Elefant (ca. 480 kg Gewicht, 130 m Schulterhöhe) steht an der Dichotomie der Linien (a) zu den Elefanten und Mammuten einerseits und (b) den Mastodonten andererseits. Er stellt ein Verbindungsglied zwischen frühen Elephantiformes und den Elephantimorpha* dar. Ältestes Rüsseltier mit (wahrscheinlichem) horizontalen Zahnwechsel abgesehen von den etwa gleichalten Gomphotherien aus Chilga (s.o.). Insgesamt weisen die Funde auf Ostafrika als wichtiges Zentrum der frühen Evolution der Elephantimorpha (vor dem Faunenaustausch mit Eurasien) (PNAS 103, 17296). Nach molekularen Daten (fossile DNS) sollen sich die Mastodonten vor 27 MA von der Linie zu den Elefanten getrennt haben (Sci. 343: 385).

* Elephantimorpha = Mammutida (d.h. Mastodonten) + Elephantida

Elephantida = Gomphotheren, Stegodonten, Elefanten

Elefanten gehören heute – neben *Homo* und vielen Walen – zu den wenigen Säugetieren mit einem Hirnvolumen über 700 ccm. Bei den Walen entwickelten sich große Gehirne mit der Entstehung der Neoceti vor ca. 32 MA, bei *Homo* dürfte die Grenze von 700 ccm etwa vor 1,8 MA erreicht worden sein. Das große Gehirn der Elefanten ist einerseits eine Folge der Körpergröße, allerdings kam es in der Linie zu den Elephantoidea/Elephantimorpha zu zwei Phasen der überproportionalen Zunahme der relativen Hirngröße (EQ), und zwar im späten Oligozän und frühen Miozän. Die Gründe dafür sind nicht genau bekannt, man bringt dies in Verbindung mit wichtigen klimatischen, Umwelt- und Fauna-Veränderungen in Afrika, die positiv für größere Körpermasse und Hirngrößen selektierten. Beide Phasen waren gekennzeichnet durch erhöhte Aridität, antarktische Vereisungen und Einwanderung von Faunenelementen aus Eurasien, Ausbreitung der Rüsseltiere über Afrika hinaus und Ausbreitung von C4-Pflanzen. Die ökologischen Veränderungen dürften selektiert haben für größere Fitness durch Geselligkeit, größere Flexibilität der Verhaltensweisen und weitreichende Infrarotschall-Rufe, die für miozäne Elephantiformes nachgewiesen sind. Verbessertes Langzeitgedächtnis dürfte die Erinnerung an entfernte Wasserstellen angesichts der zunehmenden Trockenheit verbessert haben. Ernährungsveränderungen dürften bei der Gehirnvergrößerung dagegen keine Rolle gespielt haben: Elefanten blieben primär Laubäser bis vor etwa 7 MA die Elephantiden zum Gras übergingen.

Auch die Körpermasse könnte Selektionsdrücken unterlegen haben während dieser beiden Phasen vor 26 und 20 MA. So könnte die große Körpermasse Schutz vor den neu aus Eurasien eintreffenden Prädatoren und Konkurrenten geboten haben, außerdem sind große Herbivoren weniger anfällig für Trockenheit und erhöhte Jahreszeitlichkeit, da sie mehr Fett und Wasser speichern können und mit minderwertigerer Nahrung (wie Grassland) zurecht kommen – wegen ihres großen Darmes und geringerer Stoffwechselrate. Auch verschiedene “Ungulaten” zeigen gleichzeitige Zunahmen von Hirn- und Körpergröße im frühen Neogen.

Kladogramm:

(zum Vergleich: basalster Hyracoidea: *Seggeurius*, EQ = 0,29; basalster Sirenia: *Prorastomus*, EQ = 0,39)

--- *Phosphatherium* (Stamm-Proboscidea, U-Eozän, 55 MA)

--- *Moeritherium* (O-Eozän, EQ = 0,24 / 1417 kg)

Ab jetzt: ELEPHANTIFORMES

--- *Palaeomastodon* (oberstes Eozän, EQ = 0,31 / 2587 kg)

Ab jetzt: ELEPHANTIMORPHA: LCA im O-Oligozän/26 MA; EQ = 0,73 / 5858 kg)*

--- Mammutida (ab U/M-Miozän; EQ = 0,64 / 9961 kg):

---- *Zygodon borsoni* (M-Miozän bis

M-Pleistozän, EQ 0,50; 16000 kg)

---- *Mammuth americanum* (EQ = 0,68 / 8757 kg)

Ab jetzt: ELEPHANTOIDEA (LCA im U-Miozän/20 MA; EQ = 1,09 / 5065 kg)

--- *Stegodon insignis* (O-Miozän)

Ab jetzt: ELEPHANTIDAE (ab O-Miozän; EQ = 1,27; 6370 kg)

Trichotomie:

---- *Palaeoloxodon* (EQ 1,51; 6979 kg) (LCA)

(aber: *P. falconeri*, Sizilien, EQ = 4,81)

---- *Loxodonta africana* (EQ 1,43; 3854 kg)

---- *Elephas maximus* (EQ 1,68; 3235 kg) + *Mammuthus (primigenius, colombi, meridionalis)* (EQ = 0,89; 9102 kg)

* für die letzten gemeinsamen Vorfahren (LCA) der entsprechenden Gruppen wurden EQ und Körpergewicht modelliert/rekonstruiert.

Bei den Elephantidae zeigen sich inverse Korrelationen zwischen EQ und Körpermasse. Extreme sind das kleine *P. falconeri* mit einem EQ von 4,81 und das riesige *Zygodon borsoni* mit einem EQ von 0,5 bei einer geschätzten Körpermasse von 16 t; Mammutida haben aber insgesamt einen geringeren EQ als der LCA der Elephantimorpha (0,73). Der durchschnittliche EQ der Elephantimorpha beträgt 1,47.

(Sci. Rep. 9: 9323)

Schliefer (Hyracoidea): ab U-Eozän (unt. Ypres: *Seggeurius*, Marokko), Maximum im U-Miozän. Noch im Oligozän erscheint die rez. Fam. **Klippschliefer** (Procaviidae; BRI: ab U-Miozän), rezente Gattungen ab Pleistozän. Mit Rüsseltieren und Sirenen zu den Subungulaten zusammengefaßt als Bestandteil eines womöglich bereits auf die O-Kreide zurückgehenden afrikanischen Stammbaums (s. O-Kreide). Im Neogen waren Schliefer viel größer als die rez. drei Gattungen, die als sekundäre Kleinformen angesehen werden (Klipp-, Baumschliefer). Im Oligozän stellten die Schliefer die dominierende Tiergruppe unter den kleinen bis mittelgroßen Herbivoren, mit einer Konvergenz bzgl. Körpergröße und Zahnmorphologie in Richtung auf Schweine, Pferde und Tapire. Nachdem vor 24 MA eine Landbrücke zwischen Eurasien und Afrika entstand, gingen die Schliefer in Afrika zurück.

Seekühe (Sirenia, ab Lutet, subungulat) erreichen jetzt 5-6 m Länge (*Rutiodus*, O-Oligozän); noch größer war aber die vom Pleistozän bis 1768 lebende Stellersche Seekuh (8 m).

Rezent leben Seekühe auch im Süßwasser (Amazonas), wobei es neben der ca. 3 m großen, bekannten Art (*Trichechus inunguis*) noch eine Zwergseekuh gibt, die bisher nur durch einen Schädel, Berichte von Einheimischen sowie typische, artspezifische Fraßspuren an Seegras nachgewiesen ist, die aber außer von Einheimischen nie gesehen oder gefilmt wurde (Stand 2002/03); sie kommt nur in einem Nebenfluss des Amazonas in einem eng umgrenzten Gebiet vor.

Südamerikanische Huftiere (Meridiungulata): maximale Vielfalt insbesondere der O **Notoungulata**; nach dem Oligozän setzt ein beständiger Rückgang ein; letzte Nachweise vor < 27000 (> 21000) J (Bolivien, Altiplano; Natwiss. 94, 288), lt. BRI sogar bis Holozän.

O **Astrapotheria** (O-Pal. bis M-Miozän): *Astrapotherium* (O-Oligozän bis M-Miozän, 2,8 m, 0,7 t): elefantenähnlich, aber gestreckter, mit kurzem Rüssel und Stoßzähnen. Kopf ziemlich kurz. Eckzähne wuchsen zeitlebens und formten 4 Hauer; wie bei Flußpferden bildete das längere obere Hauerpaar mit dem unteren Paar eine Art Schere. Allerdings sind die anatomischen Hinweise auf die Existenz eines Rüssels nicht eindeutig. Vielleicht war der Rüssel auch nur eine aufgeblähte Nase. Langer, niedriger Rumpf mit schwachen Beinen, Sohlengänger. Wahrsch. verbrachte es einen Großteil der Zeit im Wasser. Eckzähne sexualdimorph (F Astropotheriidae: Ypres bis M-Miozän).

O **Pyrotheria**, Fam. Pyrotheriidae (Eozän bis U-Oligozän; BRI: Ypres bis U-Miozän):

Pyrotherium (U-Oligozän, 3,2 m lang), ähnlich dem frühen Elefanten *Barytherium* (Zeitgenosse aus Afrika): massiger Körper mit säulenartigen Beinen; kurze, breite Zehen; kurzer, dicker Hals. Kurzer Rüssel; Schneidezähne zu Hauern verbreitert. 1 – 2,5 t.

O **Notoungulata**, **UO Hegetotheria** (M-Eozän bis 3 MA), Fam. Hegetotheriidae (BRI: Rupelium bis Pleistozän), kaninchen- und hasenähnlich:

Pachyrhinos (O-Oligozän bis M-Miozän, 30 cm lang), kaninchenähnliches Aussehen und Lebensweise, kurzer Schwanz, Hinterbeine viel länger als Vorderbeine, wahrsch. hoppelnd. Kopf kaninchenähnlich mit schmaler Schnauze. Zähne zum Aufknacken von Nüssen etc., große Augen (nachtaktiv), sehr gute Gehörorgane, wahrsch. lange Ohren.

UO **Toxodonta** (Eozän bis oberstes Pleistozän, zu Notoungulata), Fam. Notohippidae (Lutet bis M-Miozän; pferdeähnlich):

Rhynchippus (U-Oligozän, 1 m lang). Äußerlich pferdeähnlich, aber völlig anderer Skelettbau; bekrallte Füße. Grasfressergebiß.

Fam. Leontiniidae (evtl. ad Toxodonta; Chattium bis M-Miozän):

Scarrittia (U-Oligozän, 2 m), äußerlich ähnlich einem schwerfälligen, plattfüßigen Nashorn. Kräftig gebaut, langer Körper und Hals, gedrungene Beine, dreizehige Füße mit Hufen, sehr kurzer Schwanz.

Fam. Toxodontidae (bis O-Pleist.):

Nesodon (Oligozän bis Miozän; 2,8 m lang, 550 kg)

Trigodon (Miozän, 12 – 7 MA, 3 m lang, 2,5 t), nashornähnliche Statur mit kleinem Horn

Unpaarhufer:

1) **Pferdeartige (Hippomorpha):**

Meshippus (M-Oligozän, 0,6 m Schulterhöhe, 1,2 m lang; dreizehige Füße, niederkroniges Gebiß, daher schlanker Kopf; Prämolaren begannen, sich in der Größe der Reibflächen den Molaren anzugleichen: höhere Leistung) --- *Miohippus* (O-Oligozän) --- *Parahippus* (ob. O-Olig. bis Miozän, 1 m Schulterhöhe), allesamt Nordamerika, in der Linie zum rez. Pferd.

Im obersten Oligozän (25 MA) erscheint in Nordamerika das *Anchitherium*; es gelangt im Miozän über eine Landbrücke nach Eurasien, wo es bis vor 5 MA

als Seitenzweig der Pferdlinie lebte. 3-hufig; 1,5 m lang, 60 cm Schulterhöhe, 40 kg; laubäsend; in Asien entwickelte sich aus ihm das größere *Sinhippus*.

Die **Brontotherien** erreichten ihr Größenmaximum (2 m Schulterhöhe) und starben noch im Oligozän aus. (Ypres bis Rupelian; EU, NA, AS).

Brontops (U-Oligozän Nordamerikas, Schulterhöhe 2,5 m): Typische Knochenfortsätze auf der Schnauze. Schädelauswüchse wahrsch. für Rangordnungskämpfe (viele Skelette mit partiell geheilten Rippenbrüchen).

Embolotherium (U-Oligozän Asiens, Schulterhöhe 2,5 m, 4,5 m, 2-3 t): Grotesker U-förmiger Fortsatz, der am hinteren Schädelende begann und in einem massiven schaufelförmigen Horn auf der Nase endete. Flacher Schädel, relativ sehr kleines Gehirn. Horn sexualdimorph groß.

Brontotherium (U-Oligozän Nordamerikas, Schulterhöhe 2,5 m): Größer als alle rez. Nashörner. Y-förmiges Horn auf der Nase. Herdentier buschreicher Graslandschaften.

2) Ceratomorpha:

2a) **Nashörner:** seit Lutet (lt. BRI), starke Entwicklung im U-Oligozän; *Indricotherium* bis 8 m lang (Europa), *Baluchitherium* bis 5 m hoch (Olig. bis Miozän, bis 9 m lang, Asien; Schädel fast 1,5 m lang, Hals 2,5 m [naA 1,2 m] lang).

Das größte Landsäugetier aller Zeiten war *Paraceratherium* (5,4 m Schulterhöhe, 20 t Gewicht*); *Indricotherium* war nur minimal kleiner.* Läßt man Hals und Schwanz unberücksichtigt, entsprechen die Ausmaße des Körperstammes denen der großen Sauropoden bei analoger (baumweidender) Lebensweise.

Die Entwicklung der Nashörner begann vor über 50 MA in Nordamerika, sie breiteten sich dann auch nach Eurasien und Afrika aus und besiedelten diese drei Kontinente dann über 40 MA lang; ab dem M-Miozän zogen sie sich dann aber stark zurück. Im Tertiär in ganz Nordamerika, Eurasien und Afrika vertreten!

*(BENTON synonymisiert *Paraceratherium*, *Indricotherium* und *Baluchitherium* und gibt ein Gewicht von 15 t an. NaA 18 t [Nat. 460, 37]. Nach Sci. 330, 1217 war *Indricotherium transouralicum* aus dem U-Oligozän mit 17 t das schwerste Landsäugetier des Paläogens; im Neogen erreichten nur einige *Deinotherium*-Arten ebenfalls dieses Gewicht).

Dicerorhinus (rez. **Sumatranashorn**) ab O-Oligozän. Das Sumatranashorn (1988 ca. 700 Tiere; 1997: ca. 320; 2011: 216 – 284; davon: Borneo-Nashorn *D. sumatrensis harrisoni* < 40, *D. sumatrensis sumatrensis* 180 – 200). gilt als lebendes Fossil unter den Nashörnern, es ist das altertümlichste aller rezenten Nashörner; als einziges Nashorn dicht behaart und Bewohner dichter Regenwälder als Äser. Gattung ab O-Oligozän. Im Miozän kam diese Gattung auch in Afrika vor.

Oligozäne Unterfamilien der Fam. **Rhinocerotidae** (ab M- oder O-Eozän; BRI: Lutet) nach MÜLLER:

--- (+) **Aceratheriinae** (M-Olig. bis O-Pliozän, ?Pleistozän)

--- (+) **Baluchitheriinae** (O-Eozän bis U-Miozän) mit *Indricotherium*

--- **Dicerorhininae** ab O-Oligozän

ab U-Miozän:

--- (+) **Elasmotheriinae**: U-Miozän bis O-Pleistozän (<39 TA)

ab Miozän:

--- **Rhinocerotinae** (rez.: Panzernashorn)

Kladogramm der Nashörner nach Naturhistor. Museum Mainz:

1. Abzweigung von der Stammgruppe: Tapire, Hyracodontidae, *Indricotherium*

2. U-Oligozän: Stammgruppe der **Rhinocerotidae**, Radiation zu folgenden Seitenlinien:

- *Protaceratherium* (U-Miozän)
 - Diceratherini (U-Miozän)
 - Aceratherini (bis Pliozän)
 - Teleoceratini (mit *Diacerithium*, *Brachypotherium*; bis Pleistozän)
 - Hauptlinie zu den rez. Nashörnern
3. von dieser Hauptlinie spaltet sich im U/M-Miozän die Linie zum *Elasmotherium* ab (bis <39000 TA); eigene UF, die sich von im Eozän von der Linie der Rhinocerotinae trennte
 4. im Miozän *Didermocerus* (Eurasien, Afrika) als zentrale Stammform und letzter gemeinsamer Vorfahr; hier spaltet sich dann die Linie zu den afrikanischen Nashörnern (*Diceros*, *Ceratotherium*) ab.
 5. im U-Pleistozän kommt es dann zu einer starken Radiation der eurasischen Linie zum
 - **Sumatranashorn** (*Dicerorhinus sumatrensis*)
 - *Rhinoceros* (**Java- und Panzernashorn**, die sich erst später in zwei Arten aufspalten),
 - (+) **Waldnashorn** (*Dicerorhinus kirchbergensis*, + im höheren Pleistozän)
 - (+) **Steppennashorn** (*Stephanorhinus*, + höheres Pleist.) (Gattung ab O-Plioz.)
 - (+) **Wollnashorn** (*Coelodonta*, + höheres Pleist.)

Innerhalb der Üfam Rhinoceroidea existierten im Oligozän neben der rez. Fam. Rhinocerotidae weitere, inzwischen erloschene Familien:

a) **Hyracodontidae** (Lutet bis U-Miozän; EU, NA, AS):

älteste und primitivste Fam. der ÜF Rhinoceroidea, Abstammung aus tapirähnlichen *Hyrachys*-Verwandten. Ca. 12 Gattungen. Hornlos. Frühe Vertreter wegen langer Gliedmaßen entfernt pferdeähnlich, später zunehmende Kompaktheit. Backenzähne tapirähnlich. Unterfamilien: Hyracodontinae, Allaceropinae, Indricotheriinae.

Hyracodon (O-Eozän/U-Oligozän bis U-Miozän Nordamerikas, 1,5 m lang): ponyähnlich, leicht gebaut, schneller Läufer, relativ lange, schlanke Beine, adaptiert an schnellen Lauf; Zehenzahl wie bei Pferden zum Zwecke schneller Fortbewegung reduziert. Hornlos. Mächtiger Kopf überproportional groß. Molaren niederkronig, nashornotypisch.

Beispiel: *Hyracodon nebraskensis*, Erstauftreten im frühen Chadronium (37,68 +- 1,04 MA) [Chadronium = Land Mammal Age des obersten Eozän], aber auch in der White River Formation des U-Oligozäns (35-33 MA).

Subhyracodon (O-Eozän bis U-Oligozän Nordamerikas, 2,4 m lang, 1,2 m Schulterhöhe, 280 – 400 kg

b) **Indricotheriidae**:

Indricotherium = Baluchitherium (U-Oligozän bis U-Miozän Asiens, 8 m lang): zweitgrößter Landsäuger aller Zeiten, ca. 15 – 20 t schwer, 5,2 m Schulterhöhe; Schädel 1,5 m lang. Rücken- und Halswirbel mit vielen Hohlräumen; wie bei den größten Dinosauriern bestanden sie eigentlich nur noch aus Verstrebungen (Gewichtminderung). Beine elefantenähnlich. Kein Horn, schwache Nasenknochen. Nur ein Paar Vorderzähne; das obere Paar war wie Hauer nach unten, das untere Paar nach vorn gerichtet. Bewohner offener Savannengebiete mit einzelnen Bäumen. Nach Sci. 330, 1217 *Indricotherium transouralicum* (U-Oligozän, 17 t) schwerster Landsäuger des Paläogens. Gewicht wie 3-4 Elefanten; langer Hals, um Bäume abzuweiden (der Kopf konnte bis 8 m über den Boden erhoben werden).

Weitere Indricotheriinae: *Benaratherium*, *Forstercooperia*, *Juxia*, *Urtinotherium*.

NaA aber stellen die Indricotheriinae eine UF der rezenten Familie Rhinocerotidae!

c) **Amynodontidae**: Eozän und Oligozän, ca. 10 Gatt., flußpferdähnlich, amphibisch (s. Eozän), z.B. *Metamynodon* (O-Eozän bis U-Miozän).

d) **Rhinocerotidae**; ab Lutet oder (naA) O-Eozän, zunächst in Nordamerika, Asien, Afrika, Europa; Rückgang ab Miozän, vor 5 MA in Nordamerika erloschen, daher konnte Südamerika nicht mehr besiedelt werden. Hörner aus verklebten Haaren. Insgesamt > 50 Arten bekannt.

Trigonias (U-Oligozän Nordamerikas, Europas, 2,5 m lang): ältester gut erhaltener Rhinocerotide. Äußerlich nashornähnlich, aber noch kein Nasenhorn. Mehr Zähne als spätere Formen. Vorderbeine fünfzehig.

Indricotheriinae: s.o.

2b) **Tapire** (seit U-Eozän), mit *Protapirus* vor 36-30 MA erste moderne Tapirform, z.T. zur rez. Gatt. *Tapirus* gestellt (MÜLLER: *Tapirus*: ? Oligozän, ?O-

Miozän, ab U-Pliozän). Fam. **Tapiridae** (moderne Tapire; EU, NA, SA, AS)
ab U-Oligozän, rez. 4 Arten in Südamerika und Südostasien

2c) + **Chalicotherien** (Ypres bis Pleistozän; s. Eozän und Miozän) (ad Tapiromorpha)
Borissiakia (O-Oligozän Zentralasiens), 4 m lang, 2,3 m hoch, 1200 kg

wale-wale olig

Wale (Cetacea): spätestens im M-Oligozän erfolgte die Radiation von Walen, die den Weltozean besiedelten und quer über den Ozean wanderten; zwischen 28 und 33 MA entstanden viele rezente Linien. Ob dagegen die Basilosauriden des M- und O-Eozäns dazu schon in der Lage waren, ist fraglich: sie waren zwar die erste Walfamilie mit weltweiter Verbreitung, es fehlen aber Nachweise über ihr Vorkommen auch im offenen Ozean; möglicherweise verbreiteten sie sich entlang der Küsten und kreuzten noch nicht durch die Ozeane (Sci. 312, 1429).

Bei den **Zahnwalen** erscheinen die **Delphinartigen** (im Olig. 1 Gatt., im Miozän 33 Gatt.) mit der rez. Gatt. *Delphinus* (MÜLLER, lt. THENIUS erst ab O-Miozän; BRI gibt die ganze F. Delphinidae erst ab M-Miozän an).

Der Neocortex der Delphine überlappt wie beim Menschen das Stammhirn, Quotient Hypothalamus- / Großhirn-Länge: Delphin 0,08, Mensch 0,084 bis 0,07, Schimpanse 0,097 - 0,085, Orang und Gorilla: 0,109 bis 0,101).

Prosqualodon (O-Oligozän bis U-Miozän Australiens und Südamerikas, 2,3 m), delphinähnlich mit langer, schmaler Schnauze, aber noch primitivem archaeoceti-typischen Gebiß mit dreieckigen Zähnen vorne auf den Kiefern. Verkürzung des Halses, Vereinfachung der komplexen Kieferstruktur früherer Wale. Reduktion des olfaktorischen Apparates. Nasenlöcher standen am Schädeldach zwischen den Augenhöhlen und bildeten ein Spritzloch wie bei modernen Walen. *Prosqualodon* und seine nächsten Verwandten sind wahrsch. die Vorfahren aller Zahnwale.

Als letzte Wal-UO erschienen im U-Oligozän (naA im M-Oligozän) die **Bartenwale (Mysticeti)**; Maximum im Miozän, zunächst mit der Fam. **Cetotheriidae** (U-/M-Oligozän bis rezent); ältester Vertreter ist *Mauicetus* (M-Oligozän); naA M-Miozän bis rezent (*Caperea marginata*).

Die Entstehung der Bartenwale soll mit der Ablösung Australiens von Antarktika zusammenhängen, wodurch die kalte Meeresströmung zirkulär um die Antarktis entstand. Um das reichte Nahrungsangebot (Plankton, Krill) in dieser Strömung nutzen zu können, soll die Entwicklung der Barten initiiert worden sein. Das Echolot-System der Bartenwale soll sich (wegen anderer Frequenzen) separat von demjenigen der anderen Wale entwickelt haben. Die Bartenwale umfassen rezent 8 Gatt. in 3 Familien (Eschrichtiidae: 1 Art, Grauwal; Balaenidae: Nordwale, 3 Arten; Balaenopteridae: Finnwale, 6 Arten, darunter der **Blauwal: bis 30 m lang, 146 t Gewicht**).

(größtes Einzelexemplar, das bekannt wurde: 34 m , 190 t).

Vor 25 MA in Australien ein naher Verwandter der Bartenwale (Mysticeti) mit Zähnen (*Janjucetus hunderi*); Schädel 50 cm lang, Gesamtlänge nur wenige Meter. Offensichtlich entwickelten sich aus der Stammgruppe der Bartenwale parallel zu den Filtrierern auch Beutegreifer (Nat. 443, 850). Bemerkenswert ist weiterhin, dass bei dem bezahnten Wal *Aetiocetus weltoni* (28 – 24 MA) Hinweise auf Barten im Gaumen – zusätzlich zu den Zähnen – gefunden wurden: kleine Gruben und Löcher im Gaumen, die exakt jenen entsprechen, wie man sie von Bartenwalen kennt (Barten selbst sind fossil nicht erhaltungsfähig); bei modernen Bartenwalen dienen diese Löcher als Durchtrittsstellen für Nerven und Blutgefäße, die zu den Barten führen. Allerdings haben einige lebende Zahnwale ähnliche Gruben am Gaumen (obwohl

sie über keine Barten verfügen). *Aetiocetus* lebte zu einer Zeit, als es schon „echte“ Bartenwale gab, kann also auch nicht ihr direkter Vorfahr sein (Sci. 314, 921).

Wale des Oligozäns:

Subordnung Archaeoceti :

F Dorudontidae : O-Eozän bis M-Oligozän (M-Oligozän: *Kekenodon*) (non BRI)

Archaeoceti inc. sed. : *Platyosphys* (U-Olig.)

Subordnung Mysticeti:

? F Aetiocetidae: ? *Mammalodon* (O-Oli.) (sonst U-Miozän)

Cetotheriidae: M-Olig. bis U-/M-Pleist; M-Olig.: *Mauicetus*; jüngster: *Herpetocetus*;

naA M-Miozän bis rezent (*Caperea*)

Subordnung Odontoceti:

F Agorophiidae (nur O-Oligozän: *Agorophius*)

F Squalodontidae (M-Olig. bis U-Miozän) (im Olig.: *Austro-*, *Eo-*, *Para-*, *Metasqualodon*, *Squalodon*, *Microcetus*, *Tangaroasaurus*) (BRI: Chattium bis Pliozän)

Odontoceti inc. sed: *Agriocetus*, *Patriocetus*, *Xenorophus*, alle O-Olig.

Cetaceae inc. sed.: *Archaeodelphis*, *Chonecetus*, *Ferecetotherium*, *Microcetus*: alle O-Olig.

Auch die **Ultraschallortung** der Zahnwale war im Oligozän schon etabliert. Für den oberoligozänen *Cotylocara* (Familie Xenorophidae) (ca. 28 MA, South Carolina) ist aufgrund von Schädelmerkmalen die Fähigkeit zur Ultraschallortung gesichert. Die Odontoceti (Zahnwale) trennten sich vor 30 – 34 MA von den Bartenwalen (Mysticeti). Da die Xenorophidae die erste, d.h. basalste Abzweigung innerhalb der Zahnwale darstellen, ist anzunehmen, dass schon der gemeinsame Vorfahr alle Zahnwale ein rudimentäres Ultraschallsystem besaß.

Auch für den unteroligozänen *Simocetus*, der schon oberhalb der Xenorophoridae auf der Stammlinie zu den Kronen-Zahnwalen steht, und zwei andere unteroligozäne Taxa wurde bereits angenommen, dass sie über Echolot verfügten, die Fossilüberlieferung ergab dieses aber nicht so eindeutig. Die Erfordernisse der Echolocation führten zu einer Konvergenz cranialer Merkmale innerhalb der Xenorophidae (innerhalb derer *Cotylocara* bereits weit abgeleitet ist; basal stehen ein unbenanntes Taxon, *Archaeodelphis* und *Xeno*) und in der Stammlinie der Kronen-Odontoceti, z.B. Zunahme der Gesichtsmuskulatur, um die Echorufe stärker modulieren zu können (Nat. 508, 383).

Evolution der Körpergröße bei Bartenwalen (Sci. Nat. 103: 89).

Die Kronengruppe der Mysticeti (Bartenwale) trat um die Grenze Oligozän/Miozän auf. Sowohl die Balaenidae wie die Balaenopteridae entwickelten Riesenformen (> 5 m); *Balaenoptera musculus* (30 m) und *B. physalis* erreichen > 20 m. Allerdings kam es in der Stammgruppe der Bartenwale noch im Paläogen zu mehreren voneinander unabhängigen Größenzunahmen auf Längen bis zu 9 m:

- Llanocetidae: *Llanocetus*, 9 m, 34 MA, Antarctica
- Aetiocetidae (23 – 33 MA): die meisten Arten zwischen 2 – 3 m , ein *Morawanocetus*-ähnliches Taxon aber 8 m (23 – 26 MA; Japan); der älteste Vertreter der Familie (*Fucaia*; Nordamerika, 31 – 33 MA) war mit 2 m Länge dagegen klein

- Mammalodontidae (24 – 28 MA) blieben klein (2 – 3 m) (paedomorph)
- Eomysticetidae (25 – 30 MA): mehrere Arten erreichten 6 – 8 m
- Familie indet.: *Horopeta*, *Mauicetus* und *Whakakai* erreichten jeweils 6,5 – 7,5 m (Altersspektrum: 23 – 27 MA).

Die erste Phase multipler Größenzunahmen erfolgte also bereits im späten Paläogen.

Die Größenzunahmen, aber auch -abnahmen (wie die recht kleinen Mammalodontidae, aber auch die erst vor kurzer Zeit ausgestorbenen Kronenbartenwale *Nannocetus* und *Hepertocetus*) werden mit Heterochronie in Verbindung gebracht, die Verzweigungen mit Paedomorphose (so beim rezenten *Caperea marginata* – 6 m, dem kleinsten rezenten Bartenwal).

Copes Regel ist mit den heterochronen Effekten, die in der Evolution der Bartenwale beobachtet wurden, nicht vereinbar. Der letzte gemeinsame Vorfahr der Bartenwale war aber klein. Es ist bisher unbekannt, aus welcher Linie der Stamm-Mysticeti sich die Kronen-Bartenwale entwickelten. Möglicherweise spielte die Konkurrenz mit den Zahnwalen eine Rolle, vor allem aber die filtrierende Ernährungsweise, die mit der Aufnahme großer Mengen von Wasser zum Filtrieren beim Finnwal zur Perfektion getrieben wurde. Ein mit dieser Ernährungsweise („gulp feeding“) verbundenes Sinnesorgan am Unterkiefer findet sich auch schon bei oligozänen Walen.

Im Jahr 2017 wurde von einer Übergangsform zwischen Zahn- und Bartenwalen berichtet (*Coronodon havensteini*, North Carolina, U-Oligozän, 30 MA). Die Zähne waren überlappend so angeordnet, dass sie die Filtration von Nahrung aus dem auslaufenden Wasser ermöglichten. Die Wasserdurchlässe waren aber noch nicht fein genug, um auch Plankton zurückzuhalten. Sie dürften aber für die Ernährung von kleinen Schwarmfischen ausreichend gewesen sein. Gleichzeitig waren die Zähne aber auch noch für die Jagd nach großer Beute geeignet, und wurden Abnutzungsspuren zufolge auch dazu genutzt, was ihrer ursprünglichen Funktion entspricht. *Coronodon* steht damit zwischen räuberischen Archaeoceti und filternden Mysticeti. *Coronodon* gilt als basaler, möglicherweise basalster Bartenwal. Die Ernährung durch Einsaugen von Beute (z.B. Fischschwärmen) entwickelte sich in der Linie zu *Coronodon* konvergent zu den heutigen Bartenwalen. Die Ernährung als Filtrierer entwickelte sich schon vor den Barten, und frühe Bartenwale hatten Zähne *und* Barten.

Wasserraubtiere (UO Pinnipedia, syn. Robbenverwandte; zur O Carnivora gehörig): ab O-Oligozän (30 MA); BRI gibt als erste Familien die ausgestorbenen Enaliarctidae (Chattium bis U-Miozän, NA) und die Odobenidae (Walrosse, ab Chattium) an; Otariidae (Ohrenrobben) folgen im U-Miozän, Phocidae (Hundsrobben, Seehunde i.e.S.) im M-Miozän (naA O-Oligozän).

Insgesamt besiedelten fünf Gruppen terrestrischer Säuger das Wasser: Wale, Seekühe, Desmostylia (+), Seeottern und Pinnipedia.

Neuerdings mehren sich die Befunde für eine monophyletische Abstammung aller Pinnipedia von den Bärenartigen (Arctoidea) mit den Ursoidea als Schwestergruppe aller Pinnipedia (1988, Nature 334, 383):

1. terrestrische Arctoide
ab jetzt: Pinnipedimorpha
2. *Enaliarctos* (O-Oligozän, U-Miozän): intermediäre Merkmale zwischen terrestrischen Arctoiden

- und späteren Pinnipedia
- ab jetzt: Pinnipedia
- 3. Ohrenrobben
- 4. Walrosse, Seehunde

Einteilung nach MÜLLER:

- Fam. **Ohrenrobben**: ?Oligozän, U-Miozän bis rezent (mit **Seelöwen**) (BRI: ab U-Miozän; Otariidae)
- Fam. **Seehunde**: U-Miozän (naA O-Olig.; BRI: ab M-Miozän) bis rezent (Phocidae)
 - Ufam. **Mönchsrobben**: ab M-Miozän (hierzu gehört auch der **Seeelefant** *Mirunga*, der sich über die pliozäne *Callophora* als Zwischenform aus den Mönchsrobben entwickelte)
 - Ufam. **Seehunde** ieS: seit U-Miozän, naA O-Oligozän
 - Ufam. **Rüssel-, Blasrobben**: mind. seit Pliozän; Blasrobben lt. THENIUS spezialisierte Seehunde
- Fam. **Walrosse**: Abstammung von Ohrenrobben (BRI: ab Chattium; F. Odobenidae)

Im U-Miozän (24 – 21 MA) Nordamerikas *Puijila darwini* als semiaquatisches Zwischenstadium auf der Entwicklungslinie der Pinnipedia, noch ohne Flossen (aber wohl mit Schwimmhäuten), langem Schwanz und Proportionen der Vorder- und Hinterbeine, die noch mehr an terrestrische Räuber anklingen (ähnlich modernen Ottern). Beinproportionen eher wie bei *Martes* oder *Mephitis* als bei *Potamotherium* oder *Enaliarctos*. Auch *Potamotherium* hatte zwar eine otterähnliche Gesamtform, war aber muskuloskelettal besser ans Schwimmen angepasst. *Puijila* ähnelt im postkranialen Skelett am ehesten dem rezenten kanadischen Flussotter *Lutra canadensis*; Schwanz aber kürzer und schmaler.

Bei *Puijila* weisen zahlreiche Einzelmerkmale auf eine semiaquatische Lebensweise in Süßwasserseens Kanadas. Von allen Pinnipedia, von denen postkraniale Fossilien bekannt sind (also außer *Amphicticeps*), war *Puijila* am wenigsten an eine schwimmende Lebensweise angepasst; kein Unterwasserjäger.

Der Fund bestätigt auch die Affinitäten von *Amphicticeps* aus dem frühen Oligozän Asiens (allerdings keine postkranialen Fossilien bekannt) und *Potamotherium* aus dem ob. Oligozän/unt. Miozän bis O-Miozän Europas mit den Pinnipedia. Auch molekulare Daten sprechen für eine Entstehung der Pinnipedia im frühen Oligozän; sie entstanden aus der Stammgruppe der Arctoiden im U-Oligozän. *Puijila* war zu seiner Zeit ein Relikt-Stamm-Pinnipedia.

Auch *Potamotherium* (Oligozän-Miozän-Grenze bis Ende Miozän; Europa; Nordamerika) lebte noch im Süßwasser. Noch im O-Miozän Kasachstans findet sich mit *Semantor* ein Süßwasser-Pinnipedia, allerdings schon mehr ans Wasserleben angepasst als *Potamotherium*.

Enaliarctos aus dem U-Miozän der Atlantikküste Nordamerikas dagegen bereits vollmarin; er ähnelte bereits modernen Robben mit stromlinienförmigem Körper, kräftigen Flossen und kurzem Schwanz. Die Entstehung der Pinnipedia vollzog sich wohl zunächst im Süßwasser; die arktische Region stellte ein Zentrum der Pinnipedia-Evolution dar. Marine Pinnipedia ab O-Oligozän: Phocidae (marin) im O-Oligozän des Nordatlantiks, *Enaliarctos* im frühen Miozän des Nordpazifiks (Nat. 458, 1021).

Kladogramm:

I--- *Miacis*

I--- *Hesperocyon* (nicht aufgelöst) (M-Eozän bis U-Miozän)

--- Musteloidea

--- Ursidae*

--- *Amphicticeps* (U-Olig.)

--- *Enaliarctos* + *Puijila* + *Potamotherium* (nicht aufgelöst)

* Ursidae:

--- *Amphicyonodon*

--- *Cephalogale*

--- *Pachycynodon* + *Allocyon*

Zahnarme (Edentata, Xenarthra): erste **Faultiere** vor 35 MA, zunächst nur Bodenbewohner, im Pleistozän bis 7 m groß; die bodenbewohnenden Riesenfaultiere (?O-Eozän, U-Oligozän bis Altholozän) starben auf dem amerikanischen Kontinent vor 10500 bis 10200 J aus, in der Karibik konnten sie sich bis vor 4400 BP (!) halten (Proc. Nat. Acad. Sci., 102, 11763; anno 2005). *Mylogodon* lebte bis ins Altholozän und wurde vermutlich von den Südamerikanern als Haustier gehalten, denn man fand in einer zugemauerten Höhle in Patagonien Knochen, Fell und Dung eines *Mylogodon* (BRI: Mylodontidae: mittl. Miozän bis Pleist.). Ein früher Vertreter der Riesenfaultiere ist *Pseudoglyptodon chilensis* aus der Tinguiririca-Fauna (33 – 31,5 MA; s. Spektr. Wiss. 9/07, 26). *Mylogodon* (Südamerika) und *Paramylogodon* (Nord- und Mittelamerika) weisen kleine Hautknochen (Ossikel) in ihrer Haut auf, wohl als Schutzfunktion.

Bei den **Gürteltieren** (seit M-Paläozän) erscheint der hundegroße *Peltephilus* (Oligozän bis M-Miozän; ca. 60 kg; Fam. Peltephilidae: U-Eozän bis M-Miozän). Typischer Gürteltierpanzer als hornbedeckte Hautverknöcherung; Knochenplatten zu gürtelartigen Ringen angeordnet und untereinander durch Hautfalten verbunden (wie bei modernen Gürteltieren). Auf der Schnauze von *Peltephilus* war ein Paar Knochenplatten zu Hörnern umgewandelt. Große Eckzähne (für Zahnarme ungewöhnlich) weisen auf Fleisch- oder Aaskonsum. (*P.* gehört nicht zu den im U-Miozän erschienenen Glyptodonten).

Insgesamt ist der charakteristische Panzer der Gürteltiere ab O-Oligozän nachweisbar. Gürteltiere blieben stets auf Amerika beschränkt; rez. 20 Arten.

mioz-mioz

MIOZÄN (23 - 5,3 MA)

ICS 2004/2007:

| | | | |
|----------------------|------------------------|------------|------------------------|
| Miozän: | 23,03 +- 0,0 MA | bis | 5,332 +- 0,0 MA |
| Aquitanian: | 23,03 +- 0,0 MA | bis | 20,43 +- 0,0 MA |
| Burgidalian: | 20,43 +- 0,0 MA | bis | 15,97 +- 0,0 MA |
| Langhian: | 15,97 +- 0,0 MA | bis | 13,65 +- 0,0 MA |
| Serravallian: | 13,65 +- 0,0 MA | bis | 11 608 000 J |
| Tortonian: | 11 608 000 J | bis | 7 246 000 J |
| Messinian: | 7 246 000 J | bis | 5 332 000 J |

ICS 2012:

| | | | |
|---------------------|------------------------|------------|------------------------|
| Miozän: | 23,03 +- 0,0 MA | bis | 5,333 +- 0,0 MA |
| Aquitanian: | 23,03 +- 0,0 MA | bis | 20,44 +- 0,0 MA |
| Burgidalian: | 20,44 +- 0,0 MA | bis | 15,97 +- 0,0 MA |

| | | | |
|----------------------|------------------------|------------|------------------------|
| Langhian: | 15,97 +- 0,0 MA | bis | 13,82 +- 0,0 MA |
| Serravallian: | 13,82 +- 0,0 MA | bis | 11 620 000 J |
| Tortonian: | 11 620 000 J | bis | 7 246 000 J |
| Messinian: | 7 246 000 J | bis | 5 333 000 J |

Nordamerikanische Land Mammal Ages (mit Angabe des Beginns in MA nach zwei verschiedenen Quellen sowie kalkuliertem Beginn nach dem ABC-Vadh-Zyklus):

| | |
|---------------------------------|------------------------|
| C, A Hemphillian (unt., oberes) | 8,9 oder 8,8 / 9,64 |
| B Clarendonian | 12,5 oder 11,0 / 12,05 |
| C, A Barstovian (unt, ob.) | 16,8 oder 15,8 / 16,87 |
| C, A, B Hemingfordian | 23,0 oder 23,0 / 24,10 |

Größenrekorde des Neogens (PNAS 106, 24):

Prokaryont: *Thiomargarita namibiensis* (Schwefelbakterium; rezent; 0,75 mm)
(allerdings innen hohl; ein zentraler Hohlraum ist von einem dünnen Film Cytoplasma umgeben, der metabolisch aktive Teil des Gesamtvolumens ist daher gering! Dies gilt auch für andere Riesenbakterien).

Protoctista: Foraminifere *Bathysiphon kattoi*: 6,0 cm lang, 0,24 cm breit und dick
(rezent: *Stannophyllum*: 25 cm Durchmesser, 1 cm hoch)

Chordata:

Balaenoptera musculus: 30 m, 190 t (rezent)

Megaelachus (früher: *Carcharocles*) *megalodon*: 16 m lang

Arthropoda:

Homarus americanus: 30 cm lang, 15 cm breit (nur Thorax) (Hummer)

Mollusca:

Crassostrea titan: 60 cm lang, 15 cm breit, 15,3 cm dick (Miozän)

Klima: Mildes Klima im M-Miozän (mittelmiozänes Klimaoptimum, 17 – 15 MA) bei ungefähr rezenten CO₂-Werten, jedenfalls nach dem Stomataindex von 15 MA alten *Metasequoia occidentalis*, so dass das warme Klima im M-Miozän mit anderen Ursachen als einem CO₂-bedingten Treibhauseffekt erklärt werden muss (Sci. 292, 2311). Eine andere Studie belegt allerdings ebenfalls auf der Basis von Stomata-Indizes verschiedener Baumarten CO₂-Fluktuationen zwischen 300 und 600 ppmv im Verlauf des Miozäns, wobei niedrige CO₂-Gehalte mit stärkeren Vereisungen einhergingen; das Klimaoptimum des Miozäns lag bei 500 ppmv. Die

Veränderungen der terrestrischen Ökosysteme im Miozän – wie die Ausbreitung der Grasländer und Radiation terrestrischer Herbivoren wie Pferde – stehen kausal im Zusammenhang mit diesen ausgeprägten CO₂-Fluktuationen (PNAS 105, 449).

Deutliche Abkühlung ab 10 MA und zunehmende Vereisung Grönlands sowie Ausdehnung der antarktischen Gletscher vor 6-7 MA. Die Eiskappe der Nordpolarregion begann sich vor ca. 8 MA zu bilden, allerdings muss es auch im wesentlich wärmeren oberen Eozän/unt. Oligozän zwischen 38 bis 30 MA schon eine Vergletscherung Grönlands in noch unbekanntem Ausmaß (Eispanzer oder vereinzelte isolierte Gletscher? Permanent oder intermittierend?) gegeben haben (Nat. 446, 176).

Auf der Nordhalbkugel wellenförmige Klimaveränderungen, Temperaturschwankungen, vereisungsbedingte Meeresspiegelschwankungen. Abschnürung und Austrocknung des Mittelmeeres (Mediterranflora mit Trockenelementen). Die Wassertemp. der Tiefsee verminderte sich von 10 Grad im Oligozän über 7 Grad im Miozän auf 1,5 Grad rezent.

Im U- und M-Miozän herrschten bei subtropischem Klima in Europa und Asien geschlossene Laubwälder vor; vor 7 – 5 MA etablierte sich in Europa und im westlichen Asien das moderne Niederschlagsmuster. In der Übergangsphase der Umstellung war Europa sehr trocken mit savannenähnlichen Landschaften.

Zwischen 5,6 (naA 5,93) und 5,3 MA wurde aufgrund von tektonischer Aktivität und Meeresregression das Mittelmeer isoliert (messinianische Salzkrise; s.u.). Dadurch reduzierte sich der Salzgehalt im Weltozean um 6 % (rel.), was die Eisbildung in den höheren Breiten initiierte bzw. verstärkte (Sci. 312, 1621). Unter heutigen Bedingungen würde der Prozess der Austrocknung des Mittelmeeres nur ca. 1000 J benötigen (Roots S. 88).

Im unteren Pliozän kam es dann wieder zu einem leichten Erwärmungstrend, der bis 3,2 MA anhielt. Dann aber wurde die Verbindung zwischen Nord- und Südamerika bei Panama geschlossen, was die ozeanischen Strömungen und das Weltklima erheblich beeinflusste. Seither haben sich dann die Verteilung der Kontinente und die Strömungswege des ozeanischen Wärmetransports nicht mehr wesentlich verändert (Roots S. 88).

Entgegen früherer Annahmen aufgrund fehlerhafter CO₂-Kalkulationen korrelierte auch im Miozän das Klima mit dem CO₂-Gehalt. Dieser sank seit dem Eozän erstens aufgrund reduzierter vulkanischer CO₂-Ausgasung (aufgrund verlangsamtem Sea-floor-Spreading), zweitens aufgrund C-burial infolge verstärkter chemischer Verwitterung angesichts der umfangreichen Gebirgsbildungen (Tibet, Anden, Altiplano, Nordkanada, Afrikanischer Grabenbruch; vor allem in den letzten 15 MA). Zwischen 20 und 10 MA lag er dann zwischen 450 und 350 ppm, kompatibel mit den Klimamodellen. Zwischen 5 und 2 MA kam es dann zu einem deutlichen CO₂-Rückgang. Der Verschluss des Isthmus von Panama hat dagegen bei der Abkühlung der Nordhemisphäre entgegen früherer Annahmen keine Rolle gespielt; ganz im Gegenteil, führte dies doch zu einem verstärkten Wärmetransport im Atlantik nach Norden. Zwischen 1,4 und 0,9 MA lag die CO₂-Konzentration über rezent. Insgesamt zeigen die neuen CO₂-Daten eine gute Korrelation zwischen CO₂-Wert, Klima und bipolarer Vereisung (Sci. 328, 838).

Klimaoptimum vor 14,5 – 17 MA als wärmste Zeit der letzten 35 MA, Temp. in mittl. Breiten 6 C über rezent bei erstaunlich niedrigen CO₂-Werten, während die weltweite Abkühlung und die Expansion des antarktischen Eises vor 12,5 – 14 MA sogar mit höheren CO₂-Werten einhergingen. Möglicherweise führte die verstärkte chemische Verwitterung und Erosion (z.B. Himalaya) zu den niedrigen CO₂-Werten, die durch unterschiedl. geochemische

Methoden bestätigt werden. Das Temperaturoptimum im M-Miozän kann daher nicht auf einem Treibhauseffekt beruhen, sondern auf Veränderungen des Wärmetransportes in den Ozeanen infolge des Öffnens bzw. Schließens von Verbindungen zwischen den Ozeanen; so könnte die Öffnung der Drake-Passage vor 32 – 22 MA und die Abtrennung der Ostethys den meridionalen Wärmetransport in Richtung auf die Südhemisphäre vermindert haben. Die für das aktuelle Jahrhundert erwarteten CO₂-Werte (560-720 ppm) liegen somit weit über denjenigen des Miozäns.

Der abrupte **Übergang von Laub- zu Grasfressern** (besonders drastisch in Nordamerika) zwischen 8 und 6 MA wird mit einer plötzlichen Abnahme im CO₂-Gehalt in Verbindung gebracht (als Übergang von der C3-Flora zur C4-Flora, da C4-Pflanzen aufgrund ihrer modifizierten Photosynthese besser mit niedrigen CO₂-Werten zurechtkommen). Hochkronige Ungulaten (wie Pferde) konnten sich an die härteren C4-Pflanzen anpassen, während niedrigkronige Laubäser ausstarben. Vor 18 MA machten die Laubäser noch den ganz überwiegenden Anteil unter den Ungulaten aus und gingen dann zunächst allmählich zugunsten der hochkronigen Grasfresser zurück. Zwar geht der CO₂-Gehalt (mit Unterbrechungen) schon seit 50 MA zurück, aber erst nachdem ein gewisses Niveau unterschritten wurde, kam es (nach vorherigen graduellen Veränderungen) zu einem abrupten floralen und faunalen Turnover.

Untersuchungen in Nordamerika ergaben, dass der Übergang von Laubäsern zu Grasfressern nicht 1 : 1 erfolgte, sondern dass es im späten U-Miozän (ca. 17 MA) zunächst zu einer Erhöhung der Diversität der ungaluten Herbivoren kam, indem bei einer zunächst noch weiterhin hohen Anzahl von Laubäsern zusätzlich eine zunehmende Anzahl grasfressender Taxa hinzutrat; diese hohe Anzahl laub- und grasfressender Taxa ist ohne ein Analogon in modernen Säugergemeinschaften. Im Laufe des M-Miozäns nahm dann sowohl die Gesamtanzahl der Ungulatenarten wie der relative Anteil der Laubäser an ihnen kontinuierlich ab, bis sich im O-Miozän das moderne Niveau an taxonomischer Diversität und beim Anteil Laubäser vs. Grasfresser einstellte. Die Indizien sprechen dafür, dass die Vegetation im unteren Miozän eine verstärkte Primärproduktion aufwies; die Abnahme des Artenreichtums (zulasten der Äser) ab dem M-Miozän war offenbar mit einem graduellen Rückgang der Primärproduktion verbunden, einhergehend mit aktuellen Daten, die für eine Abnahme des atmosphärischen CO₂ im M-Miozän sprechen (PNAS 97, 7899).

Für **Europa** wurde die **Entwicklung der Hochkronigkeit** (Hypsodontie) auf der Basis der Funde von 209 Lokalitäten aus dem Zeitraum zwischen 18 und 5 MA untersucht (Nat. 417, 538 + 498). Dabei ergab sich, dass vor 11 MA der Anteil der Lokalitäten (lokalen Faunen) mit hochkronigen Säugern plötzlich zunahm. Betroffen waren dabei vor allem weit verbreitete Arten (an > 25 % aller Lokalitäten vertreten); weniger weit verbreitete Arten waren weniger betroffen; im Umkehrschluss ist zu folgern, dass die nicht-hypsodonten Arten weniger ökologisch erfolgreich waren und sich nicht so weit ausbreiten konnten wie hypsodonte Arten; bei ersteren nahm der Hypsodontieindex viel weniger zu. Dies spricht dafür, dass die hypsodonten Tiere unter den großen Herbivoren ökologisch erfolgreicher waren, was auf die ökologischen Veränderungen zu dieser Zeit in Europa zurückgeführt wird. Dieselben Schlussfolgerungen treffen auch zu, wenn man problematische Gruppen (Equiden, Rüsseltiere, Primaten) aus der Untersuchung herausnimmt (die Pferde haben die Hypsodontie schon zu Beginn des O-Miozäns in Nordamerika entwickelt und sind dann bereits als Hypsodonte in Europa eingewandert; die Pferde gingen somit den anderen Ungulaten in Europa in dieser Beziehung voraus).

Im frühen Miozän waren hypsodonte Herbivore in Europa noch sehr selten; ab dem M-Miozän nimmt der Hypsodontieindex der weit verbreiteten europäischen Säuger zu; im zunehmend trockeneren Europa des späten Miozäns hatten nur zunehmend hypsodonte herbivore Säuger eine Chance, ihre Habitate auszudehnen und neue Nahrungsquellen zu nutzen; hypsodonte Säuger sind bestens an offene und generell oder saisonal trockene Umgebungen angepasst; so sind ihre Zähne zwar nicht abrasionsresistenter als die brachydonter (kurzzähner) Herbivorer, es steht aber – bezogen auf die Lebenszeit – mehr abradierbare Zahnschmelze zur Verfügung. Hiermit korreliert die Ausbreitung des Graslands, insbesondere auch der silikathaltigen Gräser.

Die plötzliche Zunahme der Hypsodontie vor 11 MA korreliert mit massiven Klimaveränderungen in Europa, die mit dem Aufstieg des Himalaya/Tibet-Gebiets in Verbindung gebracht werden und erstmals zur Aridität mittlerer Breiten Eurasiens führten. Diese Situation bot jenen Säugergruppen dann Vorteile, die entweder schon Hypsodontie entwickelt hatten (wie die hipparioninen Pferde) oder gerade begannen, hypsodont zu werden (wie viele Rinder und Nashörner); diese Gruppen konnten sich in Europa ausdehnen und werden entsprechend häufig an vielen Lokalitäten gefunden. Dies ist konsistent mit den heutigen Eigenschaften der hypsodonten Säuger: sie sind durchschnittlich größer und weiter verbreitet, meist herdenlebensfähig.

Der südwestliche Anteil des Tibet-Plateaus dürfte im M-Pliozän seine derzeitige Höhe erreicht haben. Darauf weisen 4,6 MA alte Reste eines dreizehigen Pferdes (*Hipparion zandaense*), das im Zanda-Becken lebte. Das Pferd zeigt

Anpassungen an alpine Steppenhabitats und ist damit ein Indikator dafür, dass das Gebiet bereits vor 4,6 MA in einer Höhe von ca. 4000 m lag (PNAS 109, 7374).

Ein weiteres Phänomen im Neogen ist die Zunahme der Körpermasse der Huftiere (sowohl Unpaarhufer wie Paarhufer). Als Gründe gelten gerichtete Evolution (größere Arten brachten mehr neue Taxa hervor als kleinere Arten und hatten eine höhere Überlebensrate; kleinere Arten verschwanden ganz) und Vorteile größerer Arten in einem kühler werdenden Klima, vor allem im späten Neogen in Nordamerika, als ein Ausweichen nach Mittel- und Südamerika noch nicht möglich war. Daher waren in Nordamerika große Paarhufer- und Unpaarhuferarten weniger vom Aussterben betroffen als kleinere.

Größere Arten hatten wohl auch bessere Chancen, neue Nischen zu besetzen. Der Effekt wurde sowohl in Europa wie in Nordamerika beobachtet. Studienzeitraum war die Phase zwischen 23 – 2 MA (Proceedings of the Royal Society B. Doi: 10.1098/rspb.2016.2361).

In **Mitteleuropa** entsprach das Klima des U- und M-Miozäns etwa dem rezenten Klima Floridas und der Kanarischen Inseln. Subtropische Braunkohlensumpflandschaften mit immergrünen paläotropischen und Laub abwerfenden arktotertiären Elementen. Das Verhältnis dieser beiden Gruppen zueinander ermöglicht Aussagen über das Oszillieren der Klimaverhältnisse. Nach einer Abkühlung im O-Oligozän (nach Temperaturmaximum im Eozän) erfolgte ein erneuter Temperaturanstieg im U/M-Miozän. Im höheren M-Miozän kommt es dann zu einer Abkühlung, im O-Miozän nochmals zu einer Erwärmung und ab dem obersten Miozän zu einer kontinuierlichen, sich über das Pliozän fortsetzenden Abkühlung. Im Alpenbereich sind die Verhältnisse komplizierter wegen der phasenweisen Alpenhebung und der Austrocknung des Mittelmeeres im jüngeren Neogen.

Temperaturprofile im Raum Köln (Jahresmitteltemp.) und Jahresniederschlag:

| | | |
|--------|----------------------------------|----------------|
| 15 MA | 16 - 21 C, allmählich abnehmend; | 1200 - 1400 mm |
| 8 MA | 15 - 16 C | |
| 2,5 MA | 13 - 14 C | 1000 mm |
| rez. | 10 C | 600 mm |

Klima in der Niederrheinregion: relativ kühl im späten Oligozän, warmes Intervall im mittleren Miozän, Beginn der Abkühlung vor 14 MA; anhaltender Abkühlungstrend bis zum O-Pliozän. Zunahme der Jahreszeitlichkeit ab O-Miozän, Klima weniger stabil (Palaios 15, 430).

Der Rhein selbst entstand vor 15 MA (Basis der Dinotheriensande); zu dieser Zeit verband er den Oberrheingraben mit der Niederrheinischen Bucht.

Oberrheingebiet:

Bemerkenswert ist die Fossilagerstätte Dorn-Dürkheim, 25 km südlich von Mainz, aus dem frühen Turolium (ca. 8 MA alt) mit über 80 Säugerarten; einzige Fundstelle in Deutschland aus dem Turolium (8,7 – 4,9 MA):

23 Arten Carnivoren (Marder, Hyänen, Percrocutidae, Katzen, Bären)

5 Rüsseltiertaxa nebeneinander vorkommend: *Tetralophodon longirostris*, *Stegotetrabelodon lehmanni*, *Anancus arvernensis*, *Stegolophodon caementifer* (d.h. vier Mastodonten); *Deinotherium proavum*

Chalicotherien: *Anisodon*; aus Südosten eingewandert, jüngstes Vorkommen der Chalicotherien in Mitteleuropa

Tapirus: 2 Arten

Nashörner: 3 Arten

Pferde: Hipparioninae (z.B. *Hippotherium*)

Artiodactyla: Moschidae (mit zwei etwa gleich alten Fundstellen in Österreich und Spanien die jüngsten Vorkommen von Moschustieren in Europa), Kronengruppen-Cervidae (Capreolinae: *Procapreolus sp.*, Muntiacinae sp., *Cervavitus*). Die Funde zeigen den Übergang von den Muntiacinen mit dichotom verzweigenden Geweih zu den monopodial verzweigenden Kronen-Cerviden; die Muntiacinae sind demnach die Schwestergruppe der (Cervinae + Capreolinae), der Ursprung der Kronengruppen-Cervidae dürfte im Mittelmiozän liegen.

5 Arten Biber (*Dipoides*, *Palaeomys*-2 Arten, *Trogontherium*, *Castor neglectus*).

Insgesamt ca. 80 Säugerarten inkl. Fledermäuse und Nagetiere. Jahresdurchschnittstemperatur 14 bis 16 Grad, Niederschlag 500 bis 1000 mm p.a. Offene savannenartige Biotope expandierten zu jener Zeit vom Mittelmeer nach Norden, was waldbundene Taxa dazu zwang, den sich nach Norden verschiebenden Waldgürteln zu folgen; Dorn-Dürkheim repräsentiert eine von Waldinseln durchzogene Savannenlandschaft.

Hier mischten sich ökologische Flüchtlinge aus dem Süden mit indigenen Arten, und selbst innerhalb einer Familie lebten moderne und alttümliche Arten nebeneinander, so die alttümlichen Bären *Ursavus primaevus* und *Indactros arctoides* neben zwei fortschrittlicheren Arten derselben Gattungen. *Tapirus priscus* findet hier sein letztes Vorkommen, während der Zwergtapir *Tapirus pannonicus* neu eintraf. Auch das Moschustier *Micromeryx* und der Hamster *Cricetodon* kommen hier letztmalig vor; Neuerscheinungen sind *Anancus arvernensis* und Nashorn *Alicornops alfambrense*.

Bemerkenswert ist die Koexistenz von 8 Megaherbivoren (3 Nashörner, 5 Rüsseltiere) – heutzutage gibt es höchstens 3-4 Megaherbivoren im gleichen Biotop, im obersten Miozän und basalen Pliozän Afrikas finden sich aber an manchen Fundstellen ebenfalls 4 - 5 Rüsseltierarten, ebenso im M-Miozän und O-Miozän Europas und der Türkei. (Natwiss. Ru. 10/2013: 511).

Nördlinger Ries: Meteoritenkrater mit max. 24 km Durchmesser, vor ca. 14,7 MA entstanden (ein Fragment des Meteoriten führte gleichzeitig zur Entstehung des Steinheimer Beckens mit 3,5 km Durchmesser). Es gibt dabei auch die Vermutung, dass es sich bei dem Impaktor des Steinheimer Beckens um einen Mond (Eisenmeteorit, 100 m groß) handeln könnte, der in 40 km Entfernung von dem zugehörigen Planetoiden (1 km Durchmesser) einschlug. Planetoiden mit kleinen Monden wurden schon mehrfach von Astronomen beobachtet (BdW 3/2012; 52).

Die **Umgebung des Mittelmeers** war dagegen seit dem oberen M-Miozän durch eine allmähliche Austrocknung charakterisiert, die vor 7 – 8 MA stark zunahm und im obersten Miozän ihr Maximum erreichte (starke Sommertrockenheit). Der Prozess ging einher mit der Ausbreitung der Pikermian-Fauna, an offene Landschaften angepasste Großsäuger. An der Miozän-Pliozän-Grenze nahmen Niederschlag und Bewaldung wieder zu, die Pikermian-Fauna erlosch (PNAS 106, 11867).

Messinianische Salzkrise: vor 5,96 - 5,33 MA war das Mittelmeer vom Atlantik isoliert; an der Miozän-Pliozän-Grenze vor 5,33 MA beendete eine katastrophische Flut vom Atlantik aus die Salinitätskrise des Mittelmeeres, so dass dieses zu vollmarinen Bedingungen zurückkehrte. Ursächlich waren tektonische Veränderungen an der Straße von Gibraltar, evtl. in Verbindung mit einem Absinken des Ozeanspiegels. Auch die Flutung des Mittelmeeres soll mit einem Ansteigen des Ozeanspiegels in Zusammenhang stehen, da zur gleichen Zeit die Bahama-Plattform geflutet wurde. Vor der Salzkrise bestanden zwei Meeresverbindungen zum Atlantik, einmal über

Südspanien und eine zweite über Marokko; die heutige Straße von Gibraltar war damals Festland; die Meerestiefe betrug an den betreffenden Stellen 600 bis 800 m, so dass eine Absenkung des Meeresspiegels um ca. 60 m zu dieser Zeit nicht die Isolierung des Mittelmeers ausgelöst haben könnte. Ursächlich waren Bewegungen im Erdmantel, die zu einer vorübergehenden Anhebung der afrikanischen und iberischen Kontinentalränder um knapp 1000 m innerhalb recht kurzer Zeit im Obermiozän führten; auch die katastrophische Flutung des Mittelmeers am Ende der Salzkrise beruhte wieder auf Bewegungen im Erdmantel; damals entstand die Straße von Gibraltar (Nat. 422, 602).

Der Meeresspiegel des isolierten Mittelmeeres lag 1500 bis 2700 m unter NN. Bei der Flutung des Mittelmeeres vor 5,33 MA (Zanclean-Flut) floss mehr als drei Größenordnungen mehr Wasser pro Zeiteinheit vom Atlantik in den Ozean (0,1 Kubikkilometer pro Sekunde), als heute der Amazonas in den Atlantik trägt. Der Meeresspiegel stieg um bis zu 10 m am Tag; die Flut schnitt sich bis zu 40 cm pro Tag an der Straße von Gibraltar ins Gestein ein (erodierte also Gestein der Schwelle um diesen Betrag weg; insgesamt wurden 500 Kubikkilometer Gestein erodiert). Die Flutung des Mittelmeeres könnte zwar zunächst langsam und über mehrere tausend Jahre verteilt begonnen haben, 90 % der Wassermenge ergossen sich dann aber in kürzester Zeit in Form der katastrophischen Zanclean-Flut, die nur wenige Monate bis maximal 2 Jahre anhielt. Wassergeschwindigkeit 40 m/s. Die Flutung erfolgte aber nicht in Form eines Wasserfalls, sondern einer mehrere km langen Rampe zwischen Atlantik und Mittelmeer mit einem Gefälle von 1 bis 4 %. Ob die Flut mit klimatischen Auswirkungen verbunden war, ist unbekannt. (Nat. 462, 778).

Die Druckentlastung durch das Austrocknen des Mittelmeeres förderte auch den Vulkanismus in der Umgebung des Mittelmeers (Nat. 549: 434).

Ostafrika: Strittig ist neuerdings die bisher vermutete Zunahme der Trockenheit in **Ostafrika**, die nach früheren Theorien zu einer Rückbildung der Regenwälder und Ausdehnung der Savannen geführt haben soll und dabei die Hauptzündung für die Bipedalie und Menschwerdung legte. Isotopenbefunde (1994) sprechen eher dafür, daß die Biotopkomposition in dieser Gegend seit 15,5 MA unverändert ist, die Umwandlung von dichteren Wäldern in offenere Savannenbiotope war nicht nachvollziehbar.

Afrikanisch-eurasischer Faunenaustausch:

Afrika (mit der arabischen Halbinsel) erlangte an der Grenze zum Miozän vor 24 MA eine Verbindung nach Eurasien, wodurch es zu einem größeren Faunenaustausch kam. Seit dem Paläozän hatte sich die Fauna in Afrika isoliert entwickelt (Afrotheria); bis vor 24 MA war die Fauna in Afrika von diesen Gruppen dominiert; nur einige wenige Gruppen wie Primaten und Nagetiere sowie die anthracotheriiden Paarhufer waren zwischenzeitlich von naheliegenden Kontinenten eingewandert; sie lebten im Oligozän neben den Afrotheria in Afrika. Die rasche Evolution dieser Neuankömmlinge führte zu einer reichen Artenbildung, z.B. bei den Altweltaffen. Die altertümlichen Arsinotherien (ab Lutet) starben zu dieser Zeit aus (letzter Nachweis von *Arsinoitherium* vor 27 MA). Die Schliefer, die im Alttertiär eine erstaunliche Radiation in Afro-Arabia durchlaufen und viele Nischen besetzt hatten, die in anderen Kontinenten von anderen Herbivoren genutzt wurden, gingen drastisch zurück. Die Rüsseltiere, die schon vor der Verbindung mit Asien eine erhebliche Radiation in Afrika durchgemacht hatten, konnten sich dagegen nach Eurasien ausbreiten. Im Gegenzug wanderten viele eurasische Säuger wie Wiederkäuer und Nashörner nach Afrika (Nat. 426, 510).

Zentralasien: Beginn der Wüstenbildung in Zentralasien vor ca. 22 MA (Nachweis aeolischer Sedimente als Hinweis auf ausgedehntere Wüsten), bedingt durch das Aufsteigen des Himalaya

und Tibet-Plateaus (dadurch werden regenreiche Wolken aus dem Süden abgeblockt), das Verschwinden der Paratethys im westlichen Mittelasien (dadurch stärkere Kontinentalität Zentralasiens) und die allgemeine Abkühlung im frühen Miozän (erhöhte Aridität, veränderte Zirkulation). Die Paratethys verschwand allmählich im oberen Oligozän und frühen Miozän. Der Aufstieg des Himalaya und Tibet-Plateaus begann vor 40 MA, zunächst aber in geringerem Umfang, und beschleunigte sich vor 20 bis 25 MA; vor 22 MA war das Plateau ausreichend hoch, um das ganze Jahr über das Innere Zentralasiens trocken zu halten. Die globale Abkühlung wird dadurch deutlich, dass in den Gebieten der Arktis, in denen im Paläozän und Eozän noch immergrüne Wälder wuchsen, im unt. Miozän nur noch gemischte Nadelwälder existieren konnten. Die Temperatur der polaren Ozeane nahm im frühen Miozän stark ab (Daten von Foraminiferen). Alle diese Faktoren führten vor 22 MA zu einer starken Wüstenbildung in Zentralasien, deren Ausmaß bis vor ca. 6 MA konstant blieb, dann jedoch ab 3,5 MA deutlich zunahm (Nat. 415, 159).

Untersuchungen der Blattmorphologie 15 MA alter Floren Südtibets (die Blattmorphologie korreliert eng mit klimatischen Daten wie Temperatur und Regenfällen) ergaben, dass der südliche Teil des tibetischen Plateaus bereits damals die derzeitige Höhe (ca. 4600 m) erreicht hatte. Man geht heute von einem diskontinuierlichen Aufstieg aus; das südliche Plateau dürfte bereits im Eozän aufgestiegen sein, der zentrale Anteil im Oligo-Miozän und der nördliche Anteil ab Pliozän/Quartär (Nat. 421, 622).

Der **Baikalsee** hat sich in einem Grabenbruch zwischen zwei Platten bereits vor 25 – 20 MA gebildet und ist der älteste Binnensee weltweit; wegen seiner Tiefe (1637 m) sowie dem Umstand, dass der Seeboden mit 2 cm/Jahr in etwa demselben Umfang absinkt, wie Sedimente abgelagert werden, stirbt er nicht wie andere Seen durch Verlandung (der zweit- und drittälteste See, Tanganjika-See [9-12 MA] und Malawi-See [3 MA], sind ebenfalls in Grabenbrüchen lokalisiert). Der Baikalsee enthält heute > 2500 Tierarten, fast ausschließlich endemische Arten; die Diversität verschiedener Gruppen ist so reich wie sonst auf einem ganzen Kontinent (Sci. 299, 654).

In **Pakistan** zwischen 8 und 7 MA Faunenwechsel von waldadaptierten Arten zu Repräsentanten offenerer Habitate: Traguliden wurden durch hypsodonte Artiodactyla ersetzt, echte Giraffen und Flußpferde erschienen ab 7,5 MA; seit 7,4 MA werden lokale Faunen von hypsodonten Huftieren dominiert. *Sivapithecus* und Loris starben in Asien zwischen 8 und 7 MA aus und wurden durch Cercopithecoide ersetzt.

Nordamerika: vor 15 MA (über ca. 1 MA andauernd) letzte große Flutbasalteruption der Geschichte (Columbia River Becken); der dazugehörige Hotspot unterhält heutzutage die Geysire im 500 km entfernt liegenden Yellowstone Park. Allerdings macht der Columbia River Flutbasalt nur 1/20 der bisher größten Flutbasalteruption aus (Siberian Traps an der PTG).

Südamerika bestand im mittl. Miozän aus drei getrennten Landmassen (Andenkette, Brasilien-Schild, Guajana-Schild), die durch Flachmeere (z.B. Amazonas-See) getrennt waren, die die Karibik mit dem Südatlantik verbanden. Die Gezeitenküsten spielten bei der ersten Welle des großen amerik. Faunenaustausches im ob. Miozän eine entscheidende Rolle. Im Pliozän fielen die Binnenseen trocken, es entstanden zusammenhängende, jahreszeitlich überflutete Flachländer, die die Einwanderung der nordamerikanischen Savannafauna erleichterten. Die im Miozän isolierte südamerikanische "Drei-Insel-Fauna" (d.h. 3 voneinander isolierte Landmassen!) erklärt auch die

hohe rezente Speziesdiversität im Amazonasbecken, da hier die drei geographisch isoliert entstandenen Faunen zusammentreffen und jede der drei Faunen zur rezenten Diversität etwas beiträgt. Auch erklärt sich so der hohe Anteil von Amazonas-Tierarten, die von marinen Vorfahren abstammen, z.B. Delphine, Seekühe, Stachelrochen (höherer Anteil als z.B. im Kongo). Unklar ist noch der Zeitpunkt des höchsten Seespiegels des Amazonas-Sees (10 oder 12 MA?).

Ausbreitung der Graslandschaften

Die im Oligozän einsetzende Klimaveränderung setzte sich also im Miozän massiv fort und führte zur Entstehung ausgedehnter Graslandschaften (Savanne, Prärie, Steppe, Pampa, Outback); da diese Regionen mehr Tiere ernähren können als Waldlandschaften, entstanden ideale Entwicklungsbedingungen. Die Kollision von Europa mit Afrika und Indien mit Asien führte nun zu einem Austausch von Säugetieren zwischen diesen Regionen. Die Zähne der Pflanzenfresser mussten sich den harten Gräsern anpassen (hochkronige Molaren = Hypsodontie; starke Zunahme der Wiederkäuer, im Miozän sind bereits alle rez. Ofam. der Wiederkäuer vertreten). Die Pflanzenfresser mussten schnelle Läufer werden, um in der offenen Landschaft den Räubern zu entgehen, die sich wiederum mittels schneller Kurzsprints (Feliden, Caniden), Ausdauerhetze (Caniden), Jagd in Gemeinschaft (Feliden, Caniden) sowie Anpirschen (Feliden) anpassten.

Die **Ausbreitung der Gräser und Grassteppen** durchlief eine Koevolution mit grasenden Tieren im Sinne eines Selbstverstärkungseffekts: zwar profitiert nicht die individuelle Graspflanze davon, dass sie gefressen wird, aber Graspflanzen überleben das Abfressen wesentlich besser als andere Blütenpflanzen, die mit den Gräsern um Boden, Wasser und Nährstoffe konkurrieren. Außerdem passten sich die Gräser im Laufe der Jahrtausende immer besser an das Abgefressenwerden an (z.B. gut verankertes Wurzelsystem, das nicht ausgerissen wird; das macht die Gräser heute zu so idealen Rasenpflanzen). Die Koevolution der Grasfresser bestand dagegen in veränderter Bezahnung, Umstellung des Magen-Darm-Systems mit Fermentationskammern mit speziellen Mikroben (DAWKINS S. 33).

In Nordamerika erfolgte eine massive taxonomische Diversifikation der Gräser im frühesten Oligozän vor 34 MA; es dauerte aber noch 7 – 11 MA, d.h. bis ins obere Oligozän/frühe Miozän, bis die Grashabitate ökologisch dominierten. Dies spricht dafür, dass nicht die taxonomische Radiation innerhalb der Poaceae selbst, sondern erst spätere Veränderungen der Umwelt wie Klimaveränderungen das Schlüsselereignis für die Ausbreitung offener Grasländer in Nordamerika lieferten (PNAS 102, 11980).

Antarctica: Das Erdklima kühlte sich in den letzten 50 MA in drei Schritten ab: vor 34 MA an der Eozän-Oligozän-Grenze (Beginn der kontinentalen Vereisung von Antarctica, aber auch in der Nordhemisphäre), vor 14 MA im M-Miozän und im späten Pliozän (vor ca. 3 MA).

Vor 16 MA finden sich in Sedimenten unter dem Antarktisch-Eis (östlich der Eisplatte des Ross-Schelfeises) noch zwei Lagen mit Pollen und Blattwachsen, die von kleinwüchsigen Bäumen stammen, die auf dem Festland wuchsen (eine Buchenart sowie *Podocarpus*) – als Indiz für wärmere Perioden in einer Zeit, die – als Gesamttendenz – vom Wachstum des Eisschildes gekennzeichnet war (Natwiss. Ru. 2/2013: 81).

14,07 MA alte Seeablagerungen aus den Transantarktischen Bergen sind der letzte Nachweis einer feuchtigkeitsbasierten Vergletscherung in dieser Region mit Besiedlung lokal eisfreier Areale

durch Tundrapflanzen und Tiere. Seit 13,85 MA besteht ununterbrochen ein trocken-kaltes Klima; der Temperaturrückgang zwischen 14,07 und 13,85 MA muss ca. 8 Grad betragen haben.

Der betreffende See (77 Grad südl. Breite) bestand für Tausende von Jahren, der Seespiegel fiel aber mindestens einmal so weit ab, dass der Seeboden zu einem moosreichen Moor wurde. Das 14 MA alte Moosgewebe ist gefriergetrocknet und kann – wie getrocknetes Moos aus Herbarien – wieder rehydriert werden. Die dominierende Moosart ist dabei nicht vom rezenten Moos *Drepanocladus longifolius* (ad semiaquatische Amblystegiaceae) zu unterscheiden, das auch heute noch in der Antarktis vorkommt, allerdings nur am Nordrand der antarktischen Halbinsel (64,5 Grad südl. Breite). Zwischen den Moosresten finden sich Panzer von Ostracoden (OF Cypridoidea), z.T. mit Weichteilerhaltung der Anhänge und Mundwerkzeuge bedingt durch Ersatz durch ein Eisenoxidmineral (wohl Goethit).

Die Pollenfunde weisen darauf hin, dass der See nahe der klimatischen Grenze für das Gedeihen höherer Pflanzen lag; Angiospermenpollen stammen von *Nothofagus* (aufgrund fehlender Makrofossilien aber wohl aus niedriger gelegenen Arealen eingeweht), einer vermeintlichen Caryophyllaceae und zwei tricolpaten Pollentaxa unklarer Affinität (mithin konnten also nur 4 Angiospermentaxa nachgewiesen werden); Gymnospermenpollen fehlen völlig. Ansonsten wurden noch Sporen von einem Lebermoos (wohl Marchantiaceae), einem Laubmoos (wohl Bartramiaceae) und einer *Lycopodium*-Art (aus der *L. fastigiatum*-Gruppe) gefunden. Makrofossilien stammen aussch. von Moosen. An Insektenresten fanden sich winzige Larvenreste von nematoceren Diptera (Mücken) sowie ein winziger Rest eines kleinen Käfers. Insgesamt deuten die Funde darauf, dass die Hänge um den See herum weitgehend vegetationslos waren, abgesehen von kleinen Moosflecken.

Heutzutage finden sich in diesem Gebiet von Antarctica (McMurdo Dry Valleys; 77 Grad südl. Breite) überwiegend nur noch Prokaryonten; Eukaryonten nur noch in besonders geschützten Arealen, mit kleiner Anzahl von Arten von Moosen, Rädertierchen, Bärtierchen, Nematoden, Springschwänzen (Collembola) und Milben. Der Nachweis von Gletschern (als Beleg für Feuchtigkeit), Tundravegetation und Fluginsekten vor 14,07 MA belegt ein wärmeres und feuchteres Klima. *Drepanocladus longifolius* kommt heutzutage an der Nordspitze der antarktischen Halbinsel bei einer mittleren Sommertemperatur von – 1,7 Grad vor; die südlichsten Ostracoden der OF Cypridoidea auf den Südlichen Orkney-Inseln (60 Grad südl. Breite, mittl. Sommertemperatur + 1 Grad), die südlichsten indigenen (nicht vom Menschen eingeschleppten) Käfer auf der Insel South Georgia (55. Grad südl. Breite; mittl. Sommertemperatur + 5 Grad). Heutzutage beträgt die mittl. Sommertemperatur in den McMurdo Dry Valleys – 12 Grad. Vor 14,07 MA ist daher eine mittl. Sommertemperatur von ca. + 5 Grad anzunehmen. Die kältebedingte („trockene“) Vergletscherung setzte hier vor 13,85 MA ein. Modellrechnungen ergaben einen Temperaturrückgang um 8 Grad innerhalb von ca. 20000 Jahren. Dies passt zu einer Kalkulation der Abkühlung der Meeresoberfläche um 6 – 7 Grad zwischen 14,2 und 13,8 MA auf der Basis der Mg/Ca-Relation in planktonischen Foraminiferen im Südlichen Ozean. Entgegen anderer Annahmen wurden die trocken-kalten Bedingungen seither nicht mehr unterbrochen (auch nicht während der Erwärmung im M-Pliozän); auch die exzellente Erhaltung von Fossilien verschiedener Gruppen (besonders Moose) belegt, dass das Klima seither ununterbrochen trocken und frostig war. Die bisher angenommene Rekolonisation durch Tundravegetation im M-Pliozän erfolgte demnach also nicht, auch kam es zu keiner markanten Reduktion des Eisvolumens jedenfalls in der Untersuchungsregion.

Die Gründe für die abrupte Abkühlung zwischen 14,07 und 13,85 MA sind unbekannt; möglich wäre ein globaler Rückgang des CO₂-Gehalts in der Atmosphäre (worauf Stomatadaten von Blattfossilien deuten, während marine geochemische Untersuchungen dafür sprechen, dass dieser

Rückgang schon einige MA früher erfolgte); plausibler sind daher tektonisch verursachte Veränderungen der Ozeanzirkulation. Die Folge war ein Übergang von feuchtigkeits- zu kältebedingter Vergletscherung in den zentralen und südlichen Transantarktischen Bergen und die regionale Extinktion der Tundrapflanzen und Tiere wie Ostracoden und Fluginsekten. Es dürfte sich um die stärkste Umweltveränderung seit Beginn der känozoischen Vereisung gehandelt haben (PNAS 105, 10676).

BAKTERIEN: *Bacillus*-Sporen aus dem Abdomen 25 - 40 MA alter Bienen aus dominikanischem Bernstein (neuerdings ausschl. ins U-/unt. M-Miozän datiert), rez. *Bacillus sphaericus* genetisch (DNS-Studien: 16 S rDNA) sehr ähnlich, ließen sich innerhalb von 2 Wochen reaktivieren und kultivieren (Science 268, 977). Rezente Kontaminanten wurden experimentell durch DNA-Studien ausgeschlossen. Rezente *B. sphaericus* sind die nächsten Verwandten, aber genetisch nicht identisch. Das Überleben wird damit erklärt, daß bei der Entstehung der Endosporen in *Bacillus*-Zellen die genomische DNA in einen sehr kompakten, entwässerten Zustand überführt und mit speziellen SASP-Proteinen umgeben wird.

Gegen eine nachträgliche Kontamination spricht, dass das Harz innerhalb weniger Wochen oder Monate so hart wird, dass Bewegungen des Bakteriums oder eine Kontamination von außen (nachträgliches Eindringen von Bakterien) völlig unmöglich wird. Moderne Kontamination wird durch UV-Bestrahlung oder Behandlung mit Desinfektionsmitteln vermieden. Allerdings gab PÄÄBO zu bedenken, daß bei der Zerkleinerung der Bernsteinstücke eine rezente Kontamination nicht mit absoluter Sicherheit ausgeschlossen werden könne; Einwände hinsichtlich der Kontamination wurden jedoch erfolgreich zurückgewiesen (Science 270, 2016; kontra: s.u.).

In der Folgezeit hat dasselbe Team mindestens drei weitere Studien veröffentlicht, in denen Bakterien aus Bernstein kultiviert wurden; eine neue Bakterienart (*Staphylococcus succinus*) wurde aus Pflanzen- und Erdinklusionen in dominikanischem Bernstein isoliert. Ein anderes Team isolierte nicht-sporenbildende Cocci aus 120 MA altem israelischen Bernstein; nach molekularen, biochemischen und ultrastrukturellen Merkmalen handelt es sich um *Micrococcus luteus*. Die Art kommt auch noch rezent vor (u.a. Hautkeim) und gehört zu den Actinomycetales. Das Langzeitüberleben wird damit erklärt, dass das Bakterium anfangs von Bernsteinsäure lebt (3 – 8 % des Bernsteins); wenn das Harz dann polymerisiert ist und einen soliden Block bildet, ist das Bakterium offenbar in der Lage, in eine Ruhephase zu fallen und so lange zu überleben, bis verbesserte Umweltbedingungen ein erneutes Wachstum ermöglichen (Natwiss. 96, 551).

Im dominikanischen Bernstein ließen sich Fragmente von essentiellen Genen des Hefepilzes *Saccharomyces cerevisiae* nachweisen; Kerngene waren besser erhalten als mitochondriale Gene. Auch im burmesischen Bernstein fand man Genfragmente einer eng damit verwandten Hefeart. Bakterienartige Mikroorganismen, die in den Bernsteinen häufig unter dem Mikroskop zu sehen waren, ließen sich mit 16S rDNA-Primern allerdings nicht auf Artniveau identifizieren (Int. Microbiol. 102: 117, anno 2007).

Bis vor kurzem ging man davon aus, dass sich DNS selbst unter optimalen Bedingungen wie im Bernstein maximal 1 MA erhalten lässt. Die neuen Erkenntnisse über DNS-Reparatur in „alten“ Bakterien (s.u.) – bis zu 0,6 MA alt – könnten allerdings auch eine Erklärung dafür liefern, dass sich die Integrität der DNS auch über noch längere Perioden erhalten lässt (Natwiss. 96, 551).

In **Trockentälern der Transantarktischen Berge** findet sich bis 10 MA altes Eis (ältestes Eis auf der Erde!). In Proben von 8 MA altem Eis – das seit der Eisbildung nie mehr aufgetaut ist! – fanden sich nach Anfärbung ca. 30000 Mikrobzellen je ml (0,1 MA altes Eis: 500000). Sowohl 0,1 wie 8 MA alte Eisproben wurden gemäß DNS-Amplifizierung von wenigen eubakteriellen Phylotypen dominiert; DNS von Eukaryonten und Archaea war nicht nachweisbar. In dem älteren Eis dominierten verschiedene Proteobakterien, *Acidobacteria*, *Firmicutes*, *Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides*, *Leptothrix*. Radioaktiv markierte Substanzen wurden in (beiden) geschmolzenen Eisproben in Makromoleküle eingebaut, was beweist, dass die seit dem oberen Miozän eingeschlossenen Bakterien metabolisch aktiv sind; die jüngere Probe zeigte aber eine stärkere Aufnahme von Leukin und eine stärkere Atmung. Die Zugabe von Nährstoffen beschleunigte die Aufnahme der radioaktiv markierten Substanzen. Nach Inkubation der mit Nährstoffen angereicherten Schmelzwässer bei 4 Grad und Dunkelheit konnten aus beiden Proben (!) lebensfähige Zellen gewonnen werden; allerdings war das Wachstum in der 8 MA alten Probe extrem langsam, Verdoppelungszeit ca. 30 bis 70 Tage. Eine taxonomische Identifizierung der lebensfähigen Zellen durch PCR-Amplifikation gelang in der älteren Probe aber nicht. Eine Untergruppe der seit 8 MA im Eis eingeschlossenen Mikroben hatte also zwar überlebt, ihre Lebensfähigkeit war aber stark beeinträchtigt.

Die im fossilen Eis enthaltene DNS stellt eine Genbank dar, allerdings nahm das Molekulargewicht der DNS-Fragmente in einer Versuchsreihe mit fünf Eisproben aus dem Zeitraum zwischen 0,1 MA und 8 MA mit zunehmendem Alter deutlich ab; die Halbwertszeit der DNS-Degradation beträgt ca. 1,1 MA. Der Grund für die DNS-Degradation im Eis ist zwar unbekannt, die kosmische Strahlung in Form energiereicher Partikel (wie Myonen, Protonen) könnte hier aber eine entscheidende Rolle spielen, zumal die Antarktis am stärksten von kosmischer Strahlung betroffen ist.

Das Überleben von Bakterien über 8 MA setzt daher gewisse Mechanismen der DNS-Reparatur voraus, was wiederum eine gewisse metabolische Aktivität (unterhalten durch Anwesenheit dünner Wasserschichten) bedingt, die wenigstens dazu ausreicht, wenigstens das Genom zu schützen*. Offenbar sind Eubakterien – und hier besonders *Actinobacteria* – beim langfristigen Überleben von DNS überlegen.

Wenn große Mengen antarktischen Eises schmelzen, werden große Mengen alter Bakterien und damit alter Gene freigesetzt. Diese könnten – via lateralen Gentransfer – Einfluss auf moderne bakterielle Populationen nehmen. Tatsächlich lässt sich eine drastische Beschleunigung der mikrobiellen Evolution nach Eiszeiten nachweisen, der Mechanismus ist aber unbekannt (via lateralen Gentransfer von alten, aus dem Eis freigesetzten Bakterien?). Der größte Teil des antarktischen Eises ist weniger als 1 MA alt; dieses jüngere Eis ist daher viel reicher an alten, lebensfähigen Bakterien als 8 MA altes Eis, die bei der Eisschmelze in die Umwelt freigesetzt werden und Gene austauschen können.

Die Studie bestätigt auch die Möglichkeit, dass Kometen genetisches Material zwischen den Planeten transportieren können. Dagegen ist es – angesichts der extrem hohen kosmischen Strahlung – extrem unwahrscheinlich, dass genetisches Material auf die Erde gelangt ist, das außerhalb unseres Sonnensystems entstanden ist. (PNAS 104, 13455).

* Eine Studie mit 0,1 bis 1,0 MA alten Eisproben aus Permafrost bestätigte, dass das langfristige Überleben von Mikroben im Eis auf metabolischer Aktivität und DNS-Reparatur und nicht auf Eintritt in einen völlig metabolismusfreien Ruhezustand wie bei Endosporen beruht; allerdings fanden sich in dieser Studie nur in bis 0,6 MA alten Eisproben lebende Bakterien. Da in Endosporen (wie von *Bacillus*, *Clostridium*) keine DNS-Reparatur erfolgt, wird bei ihnen im Laufe der Zeit die DNS durch Hydrolyse und Oxidation

degradiert. Daher sind Sporenbildner gerade *nicht* über extrem lange Zeiten überlebensfähig; selbst unter optimal gefrorenen Bedingungen ist daher das Überleben bei Ausbleiben von DNS-Reparatur auf einen Zeitraum irgendwo zwischen 0,1 und 1,0 MA beschränkt, bei höheren Temperaturen noch wesentlich kürzer. In der betreffenden Studie konnte nun gezeigt werden, dass ein Metabolismus (auf niedrigem Niveau) in Verbindung mit DNS-Reparatur für das langfristige Überleben der Bakterien ausschlaggebend ist. So fanden sich auch keine zur Bildung von Ruhesporen befähigten Bakterien in den 400 bis 600 TA alten Proben (identifiziert via Amplifizierung). Das Vorliegen eines aktiven Metabolismus wurde durch Atmung (CO₂-Produktion) in den bis 600 TA alten Proben nachgewiesen. An bestimmten Bakterien ließ sich auch direkt das Fehlen von DNS-Schäden, wie sie ohne Reparatur zwangsläufig auftreten müssten, nachweisen (GC-reiche grampositive Bakterien). Die betreffenden Proben stammten aus dem Permafrost Sibiriens, Kanadas und der Antarktis (PNAS 104, 14401).

Vor der Küste Spitzbergens fanden sich „thermophile“ Bakterien, deren Sporen im Sediment Millionen von Jahren (möglicherweise bis zu 100 MA) überdauern, bis Temperaturen erreicht werden, bei denen sie keimen können. Da sie von Bakterien abstammen, die in warmen, sauerstoffarmen Tiefen der ozeanischen Kruste oder an den Oberflächen von Erdölvorkommen leben, nimmt man an, dass die Sporen mit aufsteigenden Strömungen aus ihren warmen Lebensräumen nach oben transportiert wurden und dann mit Meeresströmungen in die Arktis gelangten, wo sie auf dem Meeresgrund allmählich von wachsenden Sedimentmassen vergraben wurden. Sie harren im Sediment als Sporen aus, bis die Temperatur so weit steigt, dass geeignete Bedingungen zum Auskeimen eintreten (u.a. bei + 20 Grad Celsius) (BdW 1/11, 12).

Darm-Mikrobiom: bereits bei wild lebenden Schimpansen in Tansania fanden sich drei verschiedene Enterotypen mit einer Zusammensetzung, die den drei Enterotypen beim Menschen ähnelt. Die Variationsbreite dieses Mikrobioms existierte somit schon vor der Trennung von Schimpansen und Menschen, also bereits im Miozän (Nat. 491, 499).

land-land mioz

Flora allgemein:

Massive Ausbreitung der Grassteppen im U-Miozän; in Eurasien, Afrika und Australien aber erst im M-Miozän.

Paläotropische Florenelemente des Neogen Mitteleuropas: Immergrüne Pflanzen aus den Gruppen Cornaceae, Lauraceae, *Cassia*, *Acacia*, *Mastixia*, *Symplocos*, *Castanopsis*, *Engelhardtia*, *Ficus*, *Daphnogene*, *Cinnamomophyllum*.

Arktotertiäre Elemente: *Betula*, *Salix*, *Fagus*, *Juglans*, *Fraxinus*, *Tilia*, *Quercus*, *Acer*, *Alnus*, *Populus* (viele frosthart).

Von der **Miozänflora Frankfurts** gehören heute 20 % der Arten zur ostasiatischen Flora, 31 % zur nordamerikanischen, 7 % zur pontischen und nur 24 % zur europäischen.

Im Bereich des **Wiener Beckens** lebten im Miozän:

--- Cycadeen (selten)

--- Koniferen: Amerikan. Sumpfyzypresse *Taxodium*, Mexikan. Sumpfyzypresse (*T. mexicanum*), chin. Wasserfichte (*Glyptostrobus lineatus*** häufig, im Miozän typisches Fossil der Flußgesellschaften, laubabwerfend, nicht frosthart); bei *Taxodium* (laub-

abwerfend) sind dagegen einige der Arten frosthart.

*Sequoia sempervirens*** (Küstenmammutbaum, Redwood Kaliforniens, heute San Francisco, nicht winterfest), *Sciadopitys* (frosthart), *Cunninghamia* (Spießtanne), *Taiwana*, *Cryptomeria* (heute allesamt Ostasien), *Torreya* (Stinkeibe, heute Amerika und Ostasien); Cupressaceae; *Cathaya* (rez. erst neu entdeckte Konifere aus den Gebirgen Chinas, die zwischen Kiefern und Zedern vermittelt, in Europa reicht sie unter der alten Bezeichnung *Pinus haploxylon* bis ins Quartär); *Keteleeria* (heute auf China beschränkte tannenähnliche Konifere); Hemlocktanne (*Tsuga*, heute Ostasien, Amerika), diverse Kiefern (Küsten-, Sumpf-, Kanaren- und Alepokiefer); Tannen und Fichten (*Abies*, *Picea*), chines. Goldlärche (*Pseudolarix*). *Cedrus* (verträgt auch Trockenheit und Frost; in Norditalien bis ins Quartär).

--- *Ginkgo*

--- Angiospermen: ähnlich den Kanarischen Inseln und Mississippisümpfen Floridas:

Fächerpalmen, Lorbeerbäume, *Bumelia*, Storaxbäume, Eichen, *Juglans*, *Engelhardtia* im älteren Miozän, *Carya* und *Juglans* verstärkt im ob. Miozän; selten: Magnolien, *Liriodendron*. Häufig Feigenarten (*Reveesia*, heute Ostasien, *Arbutus*, heute mediterran), Erdbeerbaum (heute mediterran), zahlreiche Rhododendronarten, *Eucommia* bis ins Pleistozän, Amberbaum *Liquidambar* häufig (heute Ostasien, Nordamerika, mediterran, Amerika). Arktotertiäre Elemente: *Acer*, *Quercus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Planera*, *Populus*, *Betula*, *Salix*, *Myrica*.

** neuere Arbeiten ziehen diese Fossilien nicht mehr zu den rezenten Arten, sondern weisen sie als eigene, aber nahe mit den rezenten Arten verwandte Taxa aus: *Glyptostrobus europaeus*; *Sequoia langsdorfii*

Wälder in Europa: Die Analyse von 173 Lokalitäten aus dem Zeitraum zwischen 17 und 4 MA in Europa ergab folgenden Trend:

17-14 MA: breitblättrige immergrüne Wälder weit verbreitet, subhumide Hartlaubwälder vor allem im westlichen Mitteleuropa, nach Osten hin seltener

12 – 8,5 MA: die breitblättrigen immergrünen Wälder sind weitgehend durch laubabwerfende Wälder ersetzt, finden sich aber noch in einigen Refugien (Niederrhein, nördlicher Balkan); erstmals trockenes Grasland am Nordrand des Schwarzen Meeres

7 – 4 MA: breitblättrige immergrüne Wälder noch immer im nördlichen Mittelmeergebiet (Norditalien, Balkan) nachweisbar; in mittleren und südlichen Abschnitten von Italien und Griechenland aber zunehmend offenes Waldland (Palaios 23, 97).

Torfwälder der niederrheinischen Braunkohlenformation (Villem-Schichten, 10 - 17 MA) bei Köln: wegen ungünstiger Lebensbedingungen in den Torfwäldern durchschnittl. Wuchshöhe (auch der Koniferen) nur 10 m, nur wenige Exemplare erreichten 30 m:

--- Kiefer, Fichte, Tanne

--- Taxodiaceae mit *Cryptomeria* (Sicheltanne), *Sciadopitys*, *Sequoia*, *Taxodium*

--- rez. in Mitteleuropa heimische Angiospermen: Buchen-, Birken-, Ahorn-, Walnuss-, Gagelstrauchgewächse

--- nicht mehr in Mitteleuropa heimische Blütenpflanzen: Magnoliaceae, Tupelobaum (*Nyssa*), *Liquidambar*, *Mastixia*, baumförmige Palmen (erloschen im Rheinland vor 5 MA*). Die tropisch-subtropischen Elemente verschwinden weitgehend im U-Pliozän vor 4 - 5 MA; *Taxodium*, *Liquidambar* und *Zelkova* sind noch in den Flußauen des höheren U-Pliozäns nachweisbar.

* Nach PROBST (2002) letzte Palmen Deutschlands bereits vor 17 MA in Süddeutschland; diese ähneln der Hanfpalme, die rezent im Himalaya bis 3000 m Höhe gedeiht, sowie der Europäischen Zwergpalme (*Chamaerops humilis*, Westlicher Mittelmeerraum, im Osten bis Italien).

Taxodiaceen waren typische Nadelbäume der Braunkohlen; in Europa sind dies *Glyptostrobus europaeus* (nahe verwandt mit der rez. chinesischen Wasserfichte *G. lineatus*), *Sequoia langsdorffi* (nahe verwandt mit *Sequoia sempervirens*) und *Sequoia couttsiae* (nahe verwandt mit *Sequoiadendron giganteum*) sowie die neuerdings in eine eigene Familie (wegen Abweichungen bei Pollenkörnern, Holz und Chromosomenzahl) gestellte *Sciadopitys*, deren lagenweise erhaltene Nadeln in der niederrheinischen Braunkohle zum Terminus der „Gras- oder Nadelkohle“ geführt haben.

Der Bernstein der Dominikanischen Republik soll im U-Miozän und unt. M-Miozän von einer bestimmten *Hymenaea*-Art gebildet worden sein; harter Kopal, z.T. mit Inklusen, wird auch heute noch unter *Hymenaea*-Bäumen aufgesammelt. Auch der 22 – 26 MA alte mexikanische Bernstein stammt von *Hymenaea* (ein Schmetterlingsblütler!).

[PCR-Sequenzierung eines Blattes von *Hymenaea protea* aus dominikanischem Bernstein; Vergleiche mit rez. *Hymenaea*-Arten ergaben, daß die Floren Nord- und Mittelamerikas enger mit den afrikanischen Floren verwandt sind als die südamerikanischen. Der dominikanische Bernstein soll von einer einzigen *Hymenaea*-Art gebildet worden sein, ist aber deutlich jünger als der baltische Bernstein (s. Miozän). Aus heutiger Sicht müssen diese Ergebnisse aber in höchstem Maße in Zweifel gezogen werden!]

KONIFEREN: *Taxodioxylon gypsaceum* aus einem ca. 20 MA alten „versteinerten Wald“ in Griechenland gilt als Vorläufer der rez. *Sequoia sempervirens*.

Bei Koniferenzapfen bis hinab ins mittlere Miozän (Stechtanne *Keteleeria*, M-Miozän: 11,3 – 16,5 MA alt) funktioniert noch immer der Öffnungs- und Schließmechanismus der Zapfenschuppen in Abhängigkeit von der Umgebungsfeuchte. Ursächlich ist die starke Inkohlung, die zum Erhalt der hierfür notwendigen Feinstrukturen beitrug. Zapfen öffnen sich bei Trockenheit und schließen sich bei Nässe, damit die flugfähigen Samen nur bei für die Windverbreitung günstigen (trockenen) Bedingungen freigesetzt werden. Die Biegebewegungen der Samenschuppen verbrauchen keine Stoffwechselenergie, sondern laufen vergleichbar einem Bimetall passiv ab; auch bei „frischen“ reifen Zapfen ist das hierfür verantwortliche Gewebe bereits tot. Die Biegebewegungen werden passiv-hydraulisch durch unterschiedliche Quellungseigenschaften der beiden Schuppengewebe verursacht. Voraussetzung für den Erhalt dieses Mechanismus in fossilen Zapfen ist aber, dass infolge der Inkohlung die Zapfen kaum mineralisierten, also nicht versteinerten (Natwiss. Ru. 3/2017: 139)

CYCADALES: nach molekularkladistischen Untersuchungen sind die rezenten Arten innerhalb der einzelnen Cycadeenfamilien so nahe miteinander verwandt, dass sie auf Artbildungsvorgänge innerhalb des Miozäns und Pliozäns zurückgehen. Die Dichotomie zwischen Cycadaceae und Zamiaceae erfolgte dagegen vor 50,2 +- 21,7, maximal aber 92,5 MA.

Ein starker Impuls der Diversifikation soll dabei vor 12 – 5 MA erfolgt sein; eine weltweite Tendenz zu einem stärker jahreszeitlich geprägten Klima dürfte den Cycadales ermöglicht haben, ihr Verbreitungsgebiet zu vergrößern. Es kam zu einer gleichzeitigen Radiation in Südostasien, Afrika, Australien und Mittelamerika. Die Cycadeen profitierten offenbar davon, dass das einst gleichmäßig warme Klima kühler und stärker jahreszeitlich geprägt wurde. Viele moderne

Cycadeen leben in Gebieten mit verstärktem Regenfall im Sommer – und profitierten somit von der Ausbreitung jahreszeitlich geprägter Regionen im späten Miozän – ein ähnlicher Effekt, wie er auch bei Sukkulente beobachtet wurde (Nat. 430, 478; Sci. 334, 766).

ANGIOSPERMEN: nicht mehr so viele neue Familien wie im Oligozän; darunter: **Wintergrünpflanz** (naA schon im baltischen Bernstein), **Schwertliliengewächse**; Gatt. *Iris*, *Rhododendron*. Vor 10 MA erschien bereits die rezente Winter- oder Traubeneiche (*Quercus petraea*), heute häufig und z.T. bestandsbildend in Mittel- und Südeuropa (Nat. 411, 287).

Die Klonierung eines 820 Basenpaaren langen Chloroplastgenfragmentes eines 17-20 MA alten Blattes von *Magnolia latahensis* im Jahre 1989 (Nat. 344, 656) ist als sehr zweifelhaft zu bewerten, da es der hohe Razemisierungsgrad der Aminosäuren äußerst unwahrscheinlich macht, daß es sich tatsächlich um fossile DNA handelt (1996).

Zweitältester sicherer Nachweis der **Orchideen** (Fam. Orchidaceae; rez. 26000 - 28000 Arten, davon 200 in Europa; artenreichste Pflanzenfamilie weltweit!) in 15 – 20 MA altem dominikanischen Bernstein in Form eines Pollinariums (= komplexe Pollenverbreitungseinheit aus Pollinium, Appendikeln/Frenikeln, Stipes und Klebscheibe) von *Meliornis* (gen. nov., ad rezenten Subtribe Goodyerinae der UF Orchidoideae), das am Mesoscutellum einer Biene (*Proplebeia dominicana*) angeheftet war. Zuvor waren Orchideen allenfalls ab O-Pliozän nachweisbar (unsichere Funde aus dem Eozän, naA sogar schon vor mindestens 60 MA: Nat. 428, 479); eine umfangreiche Revision aller bekannten Funde hatte sogar zu der Erkenntnis geführt, dass es zu jenem Zeitpunkt (bisher) überhaupt keinen bzw. keinen brauchbaren Fossilnachweis der Orchideen gab*, u.a. wegen ihrer nicht-diagnostischen Blätter und dem Fehlen von Windbestäubung (also Pollen, die durch Wind transportiert werden und daher in üblichen Pollenflora zu finden wären). Andererseits sprachen die weltweite Verbreitung und ihre basale Position innerhalb der O Asparagales schon immer für ein höheres Alter. Eine molekularkladistische Analyse (ca. 3 KB Plastiden-DNS, zeitlich kalibriert auf *Meliornis*) kam zu dem Ergebnis, dass die rezenten Orchidaceae (Kronengruppe) zwischen 76 +/- 5 und 84 +/- 6 MA entstanden. Auch die Stammlinien der fünf rezenten Subfamilien der Orchideen entstanden schon vor der KTG; die dominierenden rezenten epiphytischen Subfamilien (Orchidoideae und Epidendroideae, zusammen > 95 % der rezenten Arten) diversifizierten im frühen Tertiär.

Alle Datierungen sind als Mindestwerte zu betrachten, da sie in Bezug auf das Alter von *Meliornis* kalibriert wurden. Zusätzliche Fossilfunde könnten die Dichotomiedaten weiter nach hinten (älter) verschieben.

*Im Jahr 2017 wurden Orchideen-Pollinarien (*Succinanthera baltica*) in Verbindung mit einem bestäubenden Insekt in > 40 MA altem baltischen Bernstein berichtet – als ältester Fossilnachweis von Orchideen.

Kladogramm:

--- übrige Asparagales (Schwestergruppe, z.B. *Molineria*, *Agave*, *Asparagus*, *Allium*)
ab jetzt: ORCHIDACEAE (ad Asparagales)

--- Apostasioideae (Kronengruppe ab frühem Eozän)*

--- Cyripedioideae (Kronengr. ab Eozän/Olig.-Grenze) +/- Vanilloideae (Kronengr. ab Maastricht) [nicht gegeneinander aufgelöst!]

--- Orchidoideae (Kronengruppe ab Pal.-Eozän-Grenze)

--- Epidendroideae (Kronengruppe ab Pal.-Eozän-Grenze) (Nat. 448, 1042)

* nach molekularkladistischen Berechnungen geschätztes Auftreten der Kronengruppe der jeweiligen Subfamilie

Im Jahr 2015 wurde ein umfassendes Kladogramm der Orchideen veröffentlicht (75 Chloroplastgene von 39 Arten, allerdings keine Kerngene). Danach erschienen die Orchideen nach molekularen Daten vor 112 MA, und vor 90 MA begannen sich die größeren modernen Linien aufzuspalten.

Vor mehr als 64 MA entstand eine Schlüsselinnovation, indem manche Orchideen Pollinien (klebrige Pollenmassen) entwickelten, die eine effektivere Verbreitung der Pollen durch Insekten ermöglichten (keine Pollen gehen mehr verloren, bevor andere Orchideen erreicht werden). So entstanden auch Fortpflanzungsbarrieren, was die Artbildung erhöhte. Die Artbildungsrate ist in pollinienbildenden Taxa um 5,1 % höher als in jenen ohne Pollinien.

Vor ca. 35 MA wurden viele Orchideen zu Epiphyten, was ihnen neue Lebensräume eröffnete und die Nettodiversifikationsrate um 8,8 % erhöhte (Epiphyten im Vergleich zu Nicht-Epiphyten). Einige Linien entwickelten auch einen wassersparenden Photosynthesemechanismus, der es ihnen ermöglichte, auf den Bäumen mit dem Nebel oder verfügbaren Regen auszukommen; dieser Mechanismus erhöhte die Diversifikationsrate um 20,3 %.

Den stärksten Effekt hatte jedoch die Besiedlung tropischer Bergregionen wie der Anden oder Hochländer von Neu-Guinea (24,9 % höhere Rate im Vergleich zu Flachland-Linien): allerdings ist es schwierig, diesen Effekt von jenem der epiphytischen Lebensweise zu trennen.

Demgegenüber scheint die „Täuschung“ der bestäubenden Insekten durch das Vortäuschen von Geschlechtspartnern, Nestern, Nahrungsquellen usw. (ein Mechanismus, den etwa 1/3 aller Orchideen einsetzen) die Artbildungsraten erstaunlicherweise nicht beeinflusst zu haben (Sci. 349: 914).

In Tibet fand man in 4655 m heutiger Höhe untermiozäne Palmen (25,5 MA) (*Sabalites tibetensis*). Dies spricht dafür, dass Tibet damals noch nicht so weit gehoben war wie bisher angenommen (sondern nur ca. 2300 m), da die Palmen nur gedeihen konnten, wenn die Durchschnittstemperatur im kältesten Monat bei 5 Grad und im Jahresverlauf bei mindestens 14 Grad lag (Spektr. Wiss. 5/19: 8).

Kakteen: Nach molekularen Daten vor 10-5 MA massive Radiation der vor ca. 35 MA erschienenen Kakteen; eine der schnellsten Radiationen im Pflanzenreich. Ursächlich war die Ausbreitung arider Lebensräume und der Wasserstress von im Randbereich arider Gebiete lebenden Pflanzen bei vermindertem CO₂-Gehalts der Atmosphäre. Auf verschiedenen Kontinenten und in verschiedenen Pflanzenlinien (z.B. auch die Agaven Nordamerikas) erfuhren die Sukkulenten einen massiven Aufstieg (Details s. Eozän).

PILZE: in einer Bohrprobe, die 80 km vor der japanischen Küste genommen wurde und 20 MA altes Sediment erfasste, das wahrscheinlich einst zum eurasischen Festland gehörte, wurden 69 Arten von fossilen Pilzen nachgewiesen (2500 m unter dem Meeresboden). Die Pilztaxa ähnelten landlebenden Arten. Eine der vermeintlich fossilen Sporen bildete Hyphen und wuchs in einen Pilzkörper von 1 cm Größe. Die Art ähnelt *Schizophyllum commune* (Gemeiner Spaltblättling). Allerdings sind weitere Untersuchungen erforderlich, ob es sich tatsächlich um einen Pilz aus

einer 20 MA alten Spore handelt – schließlich gibt es in dieser Tiefe praktisch keinen Sauerstoff, und die Temperaturen betragen 50 bis 60 Grad (Pressemitteilung 2017).

tier-tier mioz

moll-moll mioz

MOLLUSCA: 20 - 40 % der miozänen Arten noch rezent vorhanden.

Noch vor ca. 20 MA waren Nautiloidea wie *Aturia* auch in Mitteleuropa vertreten (Tethys und Paratethys). *Eutrephoceras* (ab Callov) erlosch im ob. Miozän, *Aturia* (ab Thanet) im obersten Miozän; seitdem gibt es nur noch *Nautilus* (ab M-Eozän). Bei den Octopoda erschien im Miozän (spätestens M-Miozän) *Argonauta*, bei den Sepiida *Spirula* (ab U-Miozän) und *Sepia* (ab M-Miozän).

Eine Studie an Muscheln aus der Zeit seit dem oberen Miozän (11 MA) bis heute ergab, dass die Tropen sowohl eine „Wiege“ neuer Arten wie auch ein „Museum“ darstellen (Sci. 314, 66 + 102). Die meisten Organismengruppen zeigen einen Diversitätsgradienten mit höchster Diversität in den Tropen und Abnahme zu den Polen hin. An Muscheln (wobei man nur Gattungen aus jenen Familien berücksichtigte, von denen mindestens 75 % der rezenten Gattungen auch fossil nachweisbar sind) zeigte sich, dass die Diversität außerhalb der Tropen weitgehend auf der Expansion der geographischen Verbreitung von Arten beruht, die in den Tropen entstanden sind (Artbildung, „Wiege“, in den Tropen!). Untersucht wurden 162 Gattungen und Untergattungen, die in den letzten 11 MA entstanden sind. Etwa 80 % der Gattungen, die in den Tropen entstanden waren, breiteten sich später über die Tropen hinaus aus. Nur 1/3 der außertropischen Gattungen ist auch außerhalb der Tropen entstanden, 2/3 gehen auf die Tropen zurück. Die früheste Geschichte der meisten außertropischen Gattungen beginnt daher in den Tropen. Die Tropen haben daher einen höheren Anteil von plesiomorphen Taxa (basalen Taxa, d.h. mit primitiven Merkmalen, ohne abgeleitete Merkmale), daher der „Museumsstatus“ der Tropen. Andererseits sind die außertropischen Gattungen aber durchschnittlich älter, wohl aufgrund niedrigerer Extinktionsraten in den Außertropen. Eine größere Extinktion in den Tropen hat allerdings auch erhebliche Auswirkungen auf die Außertropen. Bemerkenswerterweise wanderte übrigens keine Muschelgattung, die außerhalb der Tropen entstanden war, in die Tropen ein.

arth-arth mioz

ARTHROPODA:

Bernstein: im miozänen dominikanischen Bernstein fanden sich zwei **Spinnen** (Filistatidae) mit Sollbruchstellen an den Beingelenken, aus denen Blutröpfchen austraten und erhalten blieben, als der Kontakt mit dem Harz einen solchen Bruch auslöste (Pal. 48, 925).

In der rez. **Ostracoden**-Gatt. *Darwinula* (seit O-Karbon, s. dort) erscheint die rez. Art *D. stevensoni* (seit 24,6 MA), die sich (wie alle Darwinuloiden mind. seit der O-Kreide) nur parthenogenetisch vermehrt. Möglicherweise handelt es sich um die älteste rezente klonale Art (1993, Nat. 364. 680).

Insekten: erste **Tsetsefliegen**.

Im O-Miozän des Tschad (7 MA; Fundgebiet von *Sahelanthropus*) Nachweis fossiler Pilzkammern, in denen Termiten Pilze züchteten (UF Macrotermitinae = pilzzüchtende Termiten). Die Pilzkammern werden aus Termitenkot gebaut, den die Termiten zu kleinen Kugeln formen und dann zur schwammartigen Pilzkammer zusammensetzen; auf dem Material wachsen dann die symbiontischen Pilze. Die Symbiose ist vermutlich wesentlich älter als 7 MA (alle rezenten pilzzüchtenden Termiten sind monophyletisch), die sehr empfindlichen Pilzkammern können aber

nur unter extrem günstigen Bedingungen (hier: rasche Bedeckung mit Sand, anschließend Verkieselung) erhalten werden; normalerweise zerfällt das Nest in kürzester Zeit, sobald es von den Termiten aufgegeben wurde (Natwiss. 93, 610). Nach dem Fund von Termitenpilzgärten im O-Oligozän Tansanias (26 – 24 MA alt) geht man davon aus, dass die Symbiose von Macrotermitinae mit einer bestimmten Pilzgattung vor etwa 31 MA entstanden ist (nach molekularen Uhren mit fossilen Kalibrierungspunkten) (s. O-Oligozän).

Im Obermiozän der Steiermark *Gyatermes styriensis* als riesige Termiten (Flügelänge 33,5 mm; Spannweite 76 mm). Kladistisch basales Taxon aus der Nähe der Mastotermitidae. Derartige primitive Termiten waren häufig in der Kreide und nahmen im Tertiär deutlich ab (rezente basale Familien: Mastotermitidae, Hodotermitidae, Termopsidae). Rezent kommen große Termiten (größte rezente: *Syntermes*, Flügelänge 35 mm) nur in den Tropen vor. Noch im Obermiozän müssen daher in Österreich günstige Bedingungen für tropische Großinsekten geherrscht haben (Natwiss. 96, 289).

[angebliche DNS-Sequenzierungen von Insekten - zurückgewiesen:

Termiten: Es gelang angeblich eine DNA-Sequenz von *Mastotermes electrodominicus* aus dem untermiozänen Bernstein der Dominikanischen Republik zu klonieren und sequenzieren. Die Fam. Mastotermitidae existiert seit dem Neokom (älteste Termiten!), war im Tertiär weit verbreitet, lebte vom Eozän bis Miozän auch in Europa und kommt heute nur noch mit einer einzigen Art, *M. darwiniensis*, in Australien vor.

Die Mastotermen gelten als "missing link" zwischen Küchenschaben und Termiten; Termiten sind die Schwestergruppe der Mantodea (Fangheuschrecken, Gottesanbeterinnen) und Schaben. Die DNA-Studien bestätigen diese Zusammenhänge und qualifizieren die Mastotermen als alte Stammgruppe, da eine große genetische Varianz zwischen den beiden Arten *M. electrodominicus* und *M. darwiniensis* gefunden wurde. Die Abstammung der Termiten von den Schaben müsse nun als gesichert gelten, wobei die Mastotermen primitive Urtermiten darstellen.

Außerdem wurde eine Biene aus dominikanischem Bernstein sequenziert (*Proplebeia dominicana*, 5 Individuen). Die Ergebnisse wurden wohl von einer anderen Forschergruppe mit anderen Individuen derselben Art wiederholt, womit der Kontaminationsverdacht als widerlegt galt (1993, Nat. 365, 700). Auch DNA-Sequenzen von Enterobakterien wurden bereits geklont; sie unterscheiden sich von denen rezenter Äquivalente (1993, Nat. 366, 513).

Inzwischen gilt die DNS-Sequenzierung aus den 25 MA alten Bernsteinbienen aber als endgültig ungültig; es handelt sich um Kontaminanten (s. Sci. 314, 1069; BdW 7/2014: 24]

echi-echi mioz

ECHINODERMATA: Bei den **Crinoiden** erlöschen zahlreiche mesozoische Gattungen, darunter die Isocrinide *Balanocrinus* (ab U-Trias) sowie die Comatulide *Palaeocomaster* (ab Lias).

Im M-Miozän (14 MA) Polens letzter Nachweis von **planktonischen Roveacrinida** (ab M- oder O-Trias, z.B. *Saccocoma*); sie galten lange Zeit als an der KTG ausgestorben im Kontext des Zusammenbrechens der planktonischen Nahrungsketten (aber schon in der obersten Kreide sehr selten). In jüngerer Zeit Nachweise im Dan Polens und – fraglich – Eozän Frankreichs. Echte Lazarus-Taxa, kein Dead-Clade-Walking-Phänomen (kurzzeitiges lokales Überleben von Populationen nach einem Extinktionsereignis) (Natwiss. 98, 903).

fisc-fisc mioz

CHONDRICHTHYES:

Aussterben der Hybodontiformes/UO Hybodontoidea/F Hybodontidae; letzter Vertreter ist *Miosynechodus* aus dem U-Miozän (Burgidalien) von Sri Lanka.

Weißhai *Carcharodon* (= *Carcharocles*) *megalodon*, syn. *Megaselachus megalodon* (Länge neuerdings auf bis max. 20 m korrigiert, naA sogar nur 16 m, als größter Knorpelfisch aller Zeiten

(*Carcharodon* ab O-Kreide; *Carcharocles*: M-Eozän bis Altpleistozän). Zähne bis 16,8 cm hoch; Kantenlänge des bisher größten gefundenen Zahnes: 18,2 bzw. 18,4 cm (div. Angaben). Für *C. megalodon* wird eine Lebensspanne von 28 bis 1,5 MA angegeben, allerdings im älteren Pleistozän schon sehr selten, naA nur bis 2,6 MA. Seltene Nachweise von Zähnen auch aus Nordrhein-Westfalen!

Die Länge von *Megaelachus megalodon* wird aus der Größenrelation seiner Zähne zu derjenigen des rezenten *Carcharodon* (6 –naA 7,5 - cm große Zähne bei 12 m Länge; i.d.R. aber nur 7 m lang, kann aber bis 12 m erreichen) abgeleitet. Schon im M-Oligozän des Mainzer Beckens *Procarcharodon*, ca. 10 m lang, Zähne bis 8 cm lang, > 160 Zähne.

Rezent ist *Cetorhinus maximus* (15 m; Walhai) der größte Hai (*Cetorhinus* ab Oligozän); die rezente Art *C. maximus* ist bereits im O-Miozän (Syltium) nachweisbar.

Vor 10 MA erschien der 5 m große Riesenmaulhai *Megachasma*, der 1976 rezent wiederentdeckt wurde (erstes lebendes Exemplar untersucht: 1990).

amph-amph mioz

AMPHIBIEN: Diversitätsmaximum der jüngeren Entwicklungsgeschichte; Auftreten der rezenten Familien Microhylidae (Mikrohyliden; NA) bei den Fröschen und Plethodontidae (Lungenlose Salamander; NA) bei den Salamandroidea im U-Miozän (BRI).

Im Miozän des Randecker Maars bis 15 cm lange Kaulquappen von *Palaeobatrachus* (Länge zu Beginn der Metamorphose).

Im oberen Miozän *Andrias scheuchzeri* als größter Salamander (*Andrias* ab U-Oligozän, fossil bis 2,3 m lang; rez. in Nordamerika; *Megalobatrachus*, nahe verwandt und evtl. syn. mit *Andrias*, in China und Japan, 1,5 m lang, syn. *Andrias japonica*).

Triturus ab U-Miozän.

Im dominikan. Bernstein (U-/M-Miozän) Frösche der rez. Gatt. *Eleutherodactylus* (rez. 400 Arten, artenreichste Wirbeltiergattung überhaupt!) und *Sphaerodactylus*.

rept-rept mioz

REPTILIEN:

Schildkröten: *Stupendemys geographicus* aus dem M-Miozän bis O-Miozän (z.B. 6 MA, Venezuela) als größte Süßwasserschildkröte aller Zeiten (Sci. 301, 1710): Panzerlänge beim größten Exemplar 2,86 m, geschätztes Gewicht 1145 kg, ad Pleurodira. Offenbar nur die Männchen trugen große Hörner an der Panzer-Vorderseite (der Ausrichtung zufolge wohl nicht zur Verteidigung, sondern zum Kampf mit Rivalen). Dies wäre der erste Fall von Geschlechtsdimorphismus bei Pleurodira (Halswender-Schildkröten). Außerdem scheinen die Männchen größer gewesen zu sein wie die Weibchen (wie bei der rezenten Verwandten *Peltecephalus*). Verbreitung M- bis O-Miozän, Fam. Podocnemididae: Eymnochelyinae (UF: M-Paläozän bis rezent, rezent noch durch eine Art der Gattung *Peltecephalus* vertreten).

Vielleicht die größte Schildkröte aller Zeiten. 100 x größer als die nächste Verwandte (*Peltecephalus*, Amazonas) und doppelt so groß wie die rezent größte Schildkröte (Lederschildkröte *Dermochelys coraicea*). Die bisher größte bekannte Schildkröte *Archelon ischyros* aus der O-Kreide hatte nur 2,20 m Panzerlänge (allerdings einen großen Kopf, langen Hals und langen Schwanz, weshalb für das größte Exemplar eine Gesamtlänge von 4,6 m und eine Spannweite von Flossenspitze zu Flossenspitze von 400 cm angegeben wird; Gewicht ca. 200 kg).

Außerdem gab es Trionychidae aus dem Eozän Pakistans mit bis zu 2 m Panzerlänge und eine riesige Schildkröte aus dem O-Pliozän Indiens soll sogar eine Panzerlänge von über 3 m gehabt haben, allerdings beruht diese Angabe auf Rekonstruktionen von Schalenfragmenten (s. unten unter „*Colossochelys atlas*“).

Ein Grund für die Größe könnten neben günstigen allgemeinen Lebensbedingungen (wie Klima, ausgedehnte Feuchthabitate usw.) die Fressfeinde gewesen sein, vor allem der Riesenkaiman *Purussaurus* sowie *Gryposuchus*, die Bissspuren zufolge Jagd auf diese Schildkröten machte. Die Krokodile konnten > 10 m Körperlänge erreichen. Die maximale Größe erreichte *Stupendemys* während der globalen Abkühlungsphase im O-Miozän. Auch eine andere Linie der Podocnemididae (*Podocnemus bassleri*) erreichte im Miozän Südamerikas eine Panzerlänge von vermutlich 2 m (allerdings nur hochgerechnet von einer Schädellänge von 15,7 cm) (Sci. Adv. 6: eaay4593).

Testudo (syn. *Colossochelys* syn. *Megalochelys*) *atlas* (2,1 m Panzerlänge, 2,5 – 2,7 m Gesamtlänge; 1,8 m Gesamthöhe, Gewicht bis 2 t) im Pliozän Indiens gilt als größte Landschildkröte aller Zeiten (Wikip. englisch gibt 2,1 m Panzerlänge und 2,5-2,7 m Gesamtlänge an, Wikip. Deutsch 2,5 – 2,7 m Panzerlänge). Sohlenpolster unter den Füßen und Zehen wegen des hohen Gewichts; zur rez. Gattung *Testudo*. *Colossochelys* (*Megalochelys*) lebte vom Miozän bis Pleistozän; Funde von großen Schildkröten aus dem Pleistozän Maltas gelten als fraglich, ob sie zu *Colossochelys* zu stellen sind. (Rez. größte Landschildkröte: Galapagos-Riesenschildkröte *Geochelone*, 1,2 m, 225 kg).

Die nächste Verwandte der rezenten Riesenschildkröten von Galapagos (*Geochelone nigra*) stellt die relativ kleine *Geochelone chilensis* auf dem Festland dar, wobei die Trennung zwischen beiden Linien nach molekularen Daten vor 6 bis 12 MA erfolgt sein muss, d.h. vor der Entstehung der ältesten unter den heutigen Galapagos-Inseln (PNAS 96, 13223).

Größenvergleich Schildkröten:

Stupendemys geographicus: 2,86 m Panzerlänge (straight carapace method)

Archelon ischyros: 2,2 m Panzerlänge; aber Gesamtlänge bis 4,50 m / Spannweite (von Flossenspitze zu Flossenspitze) 400 cm; langer Schädel, Hals und Schwanz

Colossochelys (*Megalochelys*) *atlas*: divergierende Angaben von 2,1 bis > 3 m (rekonstruierte) Panzerlänge; unklar, ob angegebene 2,50-2,70 m Panzer- oder Gesamtlänge darstellen.

<https://reptilis.net/2016/05/08/t-u-r-t-l-e-power-part-4-the-little-known-paleobiology-of-the-worlds-largest-tortoise/>

gibt dagegen 373 cm Panzerlänge (und 480 cm gebogener Panzerlänge) an und unterscheidet zwischen gerader und gebogener Panzerlänge

Megalochelys sivalensis (U-Pleist. von Indonesien): ± 2 m Panzerlänge (J. Foss. Res. 42(1):

1). Diese Arbeit aus 2009 stellt Material aus den oberen Siwaliks Nordindiens, das bisher als *C. atlas* bezeichnet wurde, zu *M. sivalensis*, erwähnt aber die Arbeit von BADAM (1981) überhaupt nicht, auf die sich die riesigen Angaben zu *C. atlas* aus dem O-Pliozän Nordindiens *Colossochelys atlas*, a giant tortoise from the Upper Siwaliks of North India. Bull. Deccan College Res. Inst. **40**, 149–153 (1981).

Der Name *M. sivalensis* soll aber im Gegensatz zu *C. atlas* valide sein (vgl.

<https://www.biotaxa.org/bzn/article/view/56531>).

Meiolania: eine nicht benannte Art erreichte eine Panzerlänge von 2 m; Längenangaben von 2,5 m für *Meiolania* beziehen sich demnach auf die Gesamtlänge.

(<https://en.wikipedia.org/wiki/Meiolania>)

Fazit: die Frage, ob es sich bei *Stupendemys* tatsächlich um die Schildkröte mit dem größten Panzer (nicht unbedingt mit der größten Gesamtlänge, vgl. *Archelon*) handelt, hängt entscheidend von den widersprüchlichen Angaben zu *Megalocheilus/Colossochelys* aus Nordindien (Siwalik Hills) ab!

Rezent:

Lederschildkröte (*Dermochelys coriacea*): Panzerlänge maximal 256 cm (Einzelexemplar; wohl gebogene Messung)

Aldabra-Riesenschildkröte (Seychellen) (*Aldabrachelys*): Männchen 100 – 122 cm Panzerlänge (250 kg)

Galapagos-Schildkröten (*Chelonoidis nigra*; früher zu *Geochelone* gestellt: freilebend bis 95 cm gebogene Panzerlänge (Männchen), im Freiland gehaltene Tiere bis 134 cm (290 kg), in Gefangenschaft gehaltenes Männchen 422 kg.

Abstammung: Galapagos-Riesenschildkröten von der Patagonischen Landschildkröte *Chelonoidis chilensis*, die Aldabra-Riesenschildkröten stammen aus Madagaskar und haben von dort aus die Seychellen und Maskarenen besiedelt.

Im U-Miozän Aussterben der krokodilähnlichen amphibischen **O Choristodera** (ab ? Nor, sicher: Dogger bis U-Miozän), z.B. *Champsosaurus* (1,5 m, O-Kreide bis Eozän). Systematische Stellung unklar, wohl basale Diapsida als Schwestergruppe der triassischen Thalattosauria; Details s. U-Kreide (Natwiss. 93, 46). In Nordamerika schon im Paläozän erloschen; die Linie des *Lazarussaurus* überlebte in Europa vom Paläozän bis zum U-Miozän; klein, eidechsenähnlich. *Lazarussaurus* stellt eine nahe Außengruppe der Hyphalosauridae und steht damit außerhalb der krokodilähnlichen Neochoristodera (MATSUMOTO R et al., Acta Pal. Pol. 2019).

Krokodile: als letzte Gruppe der älteren Krokodile (Mesosuchia bzw. Mesoeucrocodylia nach moderner Nomenklatur) sterben die **Sebecosuchia** (O-Kreide bis O-Miozän; Sebecidae lt. BRI aber Thanet bis Pliozän; Südamerika, Australien) aus, die manchmal als eigene UO aufgefasst werden, mal zu den **Mesosuchiern** gestellt werden, die hiermit endgültig (ansonsten im M-Eozän) erlöschen.

Maximale Vielfalt der Gaviale, *Gavialis pachyrhynchus* 18 m (naA 15 m, naA 20 m) lang (O-Miozän Indiens). *Rhamphosuchus indicus* 15,4 (?18,5 m) lang (ob. Miozän/Pliozän von Indien, Pakistan, Südamerika; marin; Schädel 3 m). Auch in Südamerika im ob. O-Miozän (6 MA, Venezuela) noch Gavialidae (*Hesperogavialis*, *Ikanogavialis*, *Brasilosuchus*), daneben auch Tomistomidae (*Gryposuchus*).

Tomistoma champsoides aus dem Miozän Maltas vermutlich 9 m lang, *Caiman neivensis* aus dem O-Miozän Kolumbiens geschätzt 9,6 m lang (Schädel 1,2 m), *Gavialosuchus americanus* aus dem Hemphillian Floridas 12 m; *Gavialosuchus* (O-Miozän bis U-Pliozän) außer im Osten Nordamerikas auch in Europa.

Krokodile in Südamerika:

Riesenkaimane (früher als Nettosuchidae bezeichnet; O-Miozän bis Pliozän, nur Südamerika): im O-Miozän Venezuelas mit *Purussaurus spp.* einige der größten Krokodile aller Zeiten. (Sci. 301, 1710); *Purussaurus brasiliensis* (12 – 6 MA) erreichte mindestens 12 bzw. 13,5, vielleicht (naA)

sogar 17 oder 18 m Länge, wog 8,4, naA 10 – 12 Tonnen, Schädel­länge 2 m, Höhe 2,5 m. Neuere Schätzungen sind aber konservativer und gehen von einer Länge bis 10,9 m und einem Gewicht von 5,6 t aus. Da nur Schädel gefunden wurden, ist die Gesamtlänge schwer zu schätzen. Beißkraft wurde auf 69000 N kalkuliert.

Andere Arten der Gattung lebten noch vor 3,5 MA (U-Pliozän). Ebenfalls zur Familie Nettosuchidae gehört *Mourasuchus* (3 Arten zwischen 15 und 6 MA); bis 11 (naA 12) m lang. Ähnlich *Sarcosuchus* aus der Kreide handelte es sich um einen Planktonfresser, der das Wasser durchsiebte. Inzwischen betrachtet man diese Krokodile aber als Riesenkaimane und stellt sie in die UF Caimaninae innerhalb der F Alligatoridae.

Vor 9 bis 5 MA lebten in Südamerika zahlreiche Krokodilarten nebeneinander, was eine extreme Spezialisierung voraussetzte (heute leben nie 2 oder 3 Arten nebeneinander). Im Delta vom Amazonas (Karibik !) und dem nicht mehr existierenden Urumaco (Venezuela) lebten 14 verschiedene Arten, davon mindestens 7 im gleichen Lebensraum, darunter *Globidentosuchus brachyrostris*, ein Kaiman mit kugelförmigen Zähnen, der sich wohl von Muscheln, Schnecken und Krebsen ernährte.

In Venezuela waren alle rezenten Familien vertreten: Crocodylidae (*C. falconensis*), Alligatoridae, Gavialidae. Die Nische der Gaviale (Fischfresser) wurde nach ihrem Aussterben von den Delphinen besetzt. Riesenkrokodile (bis 12 m) ernährten sich von Riesen­nagern, Schildkröten, kleinen Krokodilen. Kein anderes Tier konnte drei Meter lange Schildkröten oder Riesen­nager erlegen.

Vor ca. 5 MA starben alle Krokodilarten plötzlich aus, weil die Hebung der Anden den Verlauf der Flüsse änderte und die Amazonas seitdem nicht mehr in die Karibik, sondern in den viel kühleren Atlantik mündet. Das alte Habitat wurde zerstört, es entstand die moderne Amazonas- und Orinoco-Fauna. Im Urumaco-Gebiet versiegte der Fluss, das Klima wurde sehr trocken, die Krokodile konnten sich nicht halten (derStandard.at, 25.5.2013).

Krokodile in Europa:

Krokodile noch in Deutschland vertreten, im Pliozän dann nur noch in Südeuropa (Italien), in den Eiszeiten wanderten sie dann nach Nordafrika ab. Im Tschad vor 6-7 MA bereits die rez. Art *Crocodylus niloticus*, daneben ein unbekannter Gavial (Gavialidae indet.) (Nat. 415, 154).

Die Gattung *Crocodylus* (s. str.) erschien im U-Miozän in Afrika und breitete sich im O-Miozän nach Europa aus. In Europa waren seit dem Paläogen Tomistomine und der Alligatoroide *Diplocynodon* (M-Eozän bis M-Pliozän; im M-Pliozän noch in Bulgarien) weit verbreitet. *Crocodylus* findet sich zeitgleich mit dem Hominoiden *Oreopithecus* (8,3 – 6,7 MA) in Mittelitalien. Kurzschnauzige Krokodile waren im oberen Miozän in Europa lediglich durch die Alligatoroiden in Westeuropa und Crocodyliden im Mittelmeergebiet vertreten. In Europa blieben Crocodyliden auf die italienische Halbinsel beschränkt und drangen nicht weiter in Europa vor (J. Pal. 82, 336). Nach molekular­kladistischen Untersuchungen lebte der letzte gemeinsame Vorfahr der rezenten *Crocodylus*-Arten erst vor ca. 11 MA in den indo-pazifischen Tropen, entstand also eher in Australasien als in Afrika (Nat. 474, 545).

Squamata: Ältester fossiler Nachweis der UF **Chamäleons** (UF Chamaeleoninae, rez. ca. 130 Arten): *Chamaeleo caroliquarti* vor 26 MA in Mitteleuropa, *Ch. intermedius* vor 16 – 18 MA in

Kenia und *Rhampholeon* vor 18 MA in Kenia. *Ch. caroliquarti* ist der älteste Vertreter der Gattung. Strittig ist, ob es sich bei *Anqingosaurus* aus dem M-Paläozän Chinas um einen Vertreter der Chamäleons handelt; falls nicht, wäre *Ch. caroliquarti* aus Tschechien auch der älteste Vertreter der Familie Chamaeleonidae. Heute in Europa noch im Mittelmeerraum vertreten (Südspanien, Süditalien, Korsika, Sardinien, Griechenland).

Die Fam. der Chamäleons (Chamaelonidae) hat 3 Subfamilien: Chamaeleoninae, Leiolepidinae, Agaminae.

Lt. BRI Chamaeleonidae ab Thanet; laut Sci. Nat. 103: 12+94 ist diese Familie (bzw. die Kronengruppe der Chamäleons) aber erst ab U-Miozän nachweisbar, auch wenn sie nach molekularen Daten schon in der Kreide entstanden sein dürfte. Sie gehört zu den akrodonten Eidechsen, die fossil seit der Oberkreide belegt sind (*Mimeosaurus*). Fragliches Stamm-Chamäleon im Bernstein von Myanmar (untere O-Kreide).

Nach molekularkladistischen Daten trennten sich die Chamaeleoninae von ihrer Schwestergruppe (*Draco*, *Agama*) vor 47 – 90 MA (gleichzeitig oder jünger als die Separation Madagaskar-Indien), die Trennung zwischen den basalsten Chamäleons (*Brookesia*, Zwergchamaeleons) und allen anderen Linien erfolgte vor 35 – 68 MA, zwischen *Rhampholeon* und allen anderen typischen Chamäleons vor 33 und 65 MA und zwischen *Chamaeleo* und *Furcifer* vor 28 – 58 MA.

(NaA werden Agamidae als eigene Familie gesehen, mit Trennung von den Chamaeleonidae vor ca. 90 MA. Lücke in der fossilen Überlieferung von der Entstehung der Familie Chamaeleonidae bis zum fossilen Erstnachweis im U-Miozän von ca. 67 MA; vgl. Sci. Nat. 102: 2).

Kombinierte morphologische und molekulare Daten ergaben einen Stammbaum der Chamäleons, der darauf deutet, dass sie nach dem Auseinanderbrechen von Gondwana auf Madagaskar entstanden sind und sich dann auf dem Ozeanweg nach Afrika, Indien, die Seychellen und Komoren verbreitet haben (naA sollen sie in Afrika entstanden sein und sich von dort aus nach Madagaskar, Seychellen, Südindien, Oman, Yemen und an die Mittelmeerküste ausgebreitet haben: Sci. Nat. 102: 2). Ausbreitung nach Arabien/Asien nach molekularen Daten erst vor 13 MA, Diversifikation in Asien vor 6 – 8 MA.

Madagaskar und Indien trennten sich gemeinsam von Afrika vor 165 MA und teilten sich dann vor 88 MA voneinander; die Seychellen trennten sich von Indien infolge des Deccan-Vulkanismus vor 69 – 65 MA. Betrachtet man den Stammbaum der Chamaeleoninae, so sind die basalsten Linien (*Brookesia*) auf Madagaskar beschränkt, die nächst höhere Gruppe (*Rhampholeon*) auf Afrika; die fortgeschritteneren Linien kommen in Madagaskar, Afrika, den Seychellen und Indien vor; die indische Linie ist die Schwestergruppe der afrikanischen Linien. Insgesamt deuten die Daten auf eine Entstehung im isolierten Madagaskar und nachfolgend drei verschiedene Ausbreitungsereignisse (über den Ozean) nach Afrika, und jeweils ein Ausbreitungsereignis nach Indien und den Seychellen. (Die ozeanische Ausbreitung lässt sich nachweisen am Beispiel der Insel Grand Comodo, die vor 0,13 – 5,4 MA entstanden ist und die nur über den Ozeanweg von 300 km von Madagaskar aus mit Chamäleons besiedelt werden konnte). Damit reiht sich die Ausbreitung der Chamäleons in die anderen transmarinen postgondwanischen Ausbreitungen ein z.B. von Ameisen, Spinnen, Schildkröten, Geckos, Skinks, Primaten und Nagetieren, jeweils von Afrika oder Asien ausgehend. Eine Ausbreitung von Madagaskar nach Afrika war bisher kaum dokumentiert und konnte nun für die Chamäleons gleich dreimal nachgewiesen werden; für Nagetiere vermutet man eine Ausbreitung von Asien über Madagaskar nach Afrika. Offenbar trug die transozeane Ausbreitung (anstelle des kontinentalen Auseinanderbrechens) stärker zur Artbildung bei als bisher angenommen (Nat. 415, 784).

Anolis-Fossilien in 15 - 20 MA altem Bernstein (ca. 20 Exemplare) von Hispaniola (Große Antillen) zeigen, dass die heutigen *Anolis*-Ökomorphotypen schon im Miozän existierten; ein Beispiel für lang anhaltende Stabilität von Lebensgemeinschaften und Ökomorphotypen (PNAS 112: 9961). (*Anolis* = Saumfingerechsen; ad Iguania; rez. 52 Arten, bis 30 cm Kopf-Rumpf-Länge; auf neue Welt beschränkt, ab südliche USA südwärts).

Bei den **Schlangen** Aufstieg der im Oligozän erschienenen **Nattern**, die heute 80 % aller Arten ausmachen. Im U-Miozän erschienen (lt. BRI) die Elapidae (Kobras, Bungare, Korallen- und Seeschlangen) und Viperidae (Ottern und Vipern), im M-Miozän die Acrochordidae (Warzenschlangen).

Fam. Viperidae (Echte Ottern) fossil ab U-Miozän, breiten sich stark aus. Mit z.B. *Vipera* erscheinen im U-Miozän auch die ersten Giftschlangen; alle älteren Schlangen waren giftfrei. Giftkanal im Zahn eingeschlossen (proteroglyph = solenoglyph). Älteste Viperinae ist *V. antiqua* (22,5 MA) aus Mitteleuropa. Die Viperinae-Kronengruppe erschien wahrscheinlich im O-Eozän oder U-Oligozän vor ca. 34 MA und breitete sich zweifach über die Tethys aus (zwei afrikanische und eine europäische Linie; insgesamt heute 102 Arten in 13 Gattungen).

Innerhalb der Viperinae dürfte die Kronengruppe der Gattung *Bitis* nach phylogenetischen Berechnungen vor 23,5 MA entstanden sein (ältestes Fossil: 18 MA), die Kronengruppe von *Vipera* vor 13,4 MA (ältester Nachweis eines Stammgruppenvertreters von *Vipera*: 22,5 MA) und von *Macrovipera* vor 7,2 MA (ältestes Fossil: 12 MA). Die Radiation der Viperinae fällt mit dem miozänen Klimaoptimum (18 – 14 MA) zusammen, was die Ausbreitung nach Mittel- und Osteuropa erleichterte. In der darauf folgenden Abkühlungsphase zogen sie sich aus hohen Breiten zurück, mehrere Arten starben damals aus (*V. ukrainica*, *Macrovipera burgenlandica*, *V. sarmatica* erloschen zwischen 11 und 8 MA). Auch andere Schlangengruppen, die bisher in Europa lebten, wichen zu jener Zeit in tropische und subtropische Gebiete aus (Elapidae, Boidae, Lamprophiidae = Schwestergruppe der Elpidae), ebenso die Chamäleons (Sci. Rep. 9: 5510). Heute reicht die Kreuzotter als nördlichster Vertreter der Gattung *Vipera* in Skandinavien bis über den nördlichen Polarkreis.

Im unteren Miozän in Westeuropa Formen aus dem Komplex „*Vipera aspis*“, ähnlich oder identisch mit der rez. *Vipera amodytes*. Formen des Komplexes „*V. berus*“ ab O-Miozän in Osteuropa, ab Pleistozän – nach dem Rückzug von „*V. aspis*“ - besiedelten sie Mittel- und Westeuropa.

Insgesamt gesehen gab es im U- und M-Miozän vier Einwanderungswellen asiatischer und amerikanischer Schlangen in Mitteleuropa; Colubriden, Viperiden und Elapiden breiteten sich vom Osten über den Rheingraben aus; hierdurch wurden die modernen europäischen Schlangenfauen geprägt und die bis dahin herrschenden Boiden verdrängt (Pal. Z. 74, 563).

Im M-Miozän (15 MA) Pythons auch in Mitteleuropa (Augsburg); 3,5 m lang. Nördlichster Fossilfund der wärmeliebenden Pythons. Damals herrschten dort 25 bis 28 Grad im Sommer und 13 Grad im Winter. Vor 14 MA wurde es deutlich kühler; nach 15 MA sind keine Funde von Riesenschlangen aus Mitteleuropa bekannt (Geodiversitas 33: 411).

Wirbel von Boidae im Miozän von Lanzarote (heute keine Schlangen mehr)(Sci. 9: 16629).

VÖGEL: im Miozän erscheinen (nach MÜLLER u.a.):

G Adler (*Aquila*) seit O-Miozän, Fischadler seit Oligozän
G Albatros seit M-Miozän
F Austernfischer ab Miozän
Enten: G *Querquedula* und *Aythya* seit U-Miozän, *Nettion* ab O-Miozän
G Gans (*Anser*) seit U-Miozän
G Grünspecht (*Picus*) ab Miozän
G Falke ab M-Miozän
F Finkenvögel ab Miozän
G Fischreiher (*Ardea*) ab O-Miozän
G Flamingo seit Miozän, naA Oligozän
G Ibis ab O-Miozän
G Lappentaucher (*Podiceps*) ab U-Miozän
F Lappentaucher ab U-Miozän
F Meisen ab Miozän
G Milan (*Milvus*) ab U-Miozän
G Möwe seit U-Miozän
F+G Pelikan seit U-Miozän
Pinguine: im Miozän eine fast mannsgroße Art (Pinguine seit O-Eozän)
F Rabenvögel ab Miozän
F Raufußhühner ab Miozän
G Regenpfeifer (*Charadrius*) ab Miozän, naA Oligozän
UF Säger ab U-Miozän
F Schleiereulen ab U-Miozän
F Schopfhühner ab M-Miozän
G Schwan (*Cygnus*) ab O-Miozän
G Seetaucher (*Gavia*) ab M-Miozän
F Stelzen ab Miozän
F+G Sturmschwalben ab O-Miozän (G *Oceanodroma*)
F+G Tauben ieS. ab Miozän
G Trappe (*Otis*) ab Miozän
G Triele seit Miozän (?Oligozän)
F+G Trogon ab Miozän
G Würger (*Lanius*) ab Miozän

Auftreten rezenter Gattungen nach en.wikipedia.org/wiki/Fossil_birds:

U-Miozän: Strauß (*Struthio*), Chakalaka (*Ortalis*), Möwe (*Larus*; evtl. schon O-Oligozän), Triel (*Burhinus*), Stelzenläufer (*Himantopus*), Kronenkränich (*Balearica*; Deutschland!), ? Storch (*Ciconia*), *Morus* (ad Sulidae/Tölpel), Kormoran (*Phalacrocorax*; fraglich schon im Oligozän), Schlangenhalsvogel (*Anhinga*), Seetaucher (*Gavia*), Kakadus (*Cacatua*), *Conuropsis* (?U-Miozän bis 1914; einziger Papagei Nordamerikas), Kauz (*Strix*), Leierschwanz (*Menura*), Würger (*Lanius*)

M-Miozän: Emu (*Dromaius*), Schellente (*Bucephala*), Eisente (*Clangula*), Kragenente (*Histrionicus*), Säger (*Mergus*), Raubmöwe (*Stercorarius*), Ralle (*Rallus*), ? Sumpfhuhn (*Porzana*), Kranich (*Grus*), Reiher (*Ardea*), Waldstorch (*Mycteria*), Albatros (*Diomedea*), *Phoebastria* (ad Diomedidae – Albatrosse), Sturmschwalbe/Wellenläufer (*Oceanodroma*; ab M-/O-Miozän), Eissturmvogel (*Fulmarus*), Adelie-/Eselpinguin (*Pygoscelis*; ab M-/O-Miozän), Krabbenbussard (*Buteogallus*), Erdtimalie (*Orthonyx*; ab M- oder O-Miozän), *Geronticus* (Waldtrapp u.a.; ab 12 MA)

O-Miozän: Schopftinamu (*Eudromia*), Schwan (*Cygnus*), Ente (*Anas*), Gans (*Anser*, *Branta*), Wildhuhn (*Gallus*), ? Massenawachtel (*Cyrtonyx*), Sumpfschnepfe/Bekassine (*Gallinago*), Gryllteiste (*Cephus*), Nashornlund (*Cerorhinca*), Lumme (*Uria*), Zwerg-/Bartalk (*Aethia*), Alk (*Alca*; ab O-Miozän oder U-Pliozän), *Synthliboramphus* (ab O-Miozän oder U-Pliozän; ad Alcidae), Glocken-/Rötel-/Schnee-/Schmuckreiher (*Egretta*; ab O-Miozän oder U-Pliozän), Sattelstorch (*Ephipporhynchus*), Marabu (*Leptoptilos*), Tölpel (*Sula*), *Thalassarche* (ad

Diomedidae – Albatrosse), Humboldt-/Galapagospinguin (*Spheniscus*; ab O-Miozän oder U-Pliozän), Schmutzgeier (*Neophron*; ab O-Miozän oder U-Pliozän), Falke (*Falco*), ? Uhu (*Bubo*), Schleiereule (*Tyto*), Krähe (*Corvus*), *Ammodramus* (ad Emberizidae)

Zusammenstellung der im Miozän auftretenden Vogelfamilien nach BRI (nur polytypische Familien, die noch rezent vertreten sind):

Anhingidae = Schlangenhalsvögel (O Ruderfüßler): ab U-Miozän (kosm., Süßw., marin)

Cracidae = Hockos (O Hühnervögel): ab U-Miozän (NA)

Turnicidae = Laufhühnchen (O Laufhühnchen): ab U-Miozän (NA, AF; terr.)

Psophiidae = Trompetenvögel (O Kranichvögel): ab U-Miozän (SA, terr.)

Charadriidae = Regenpfeifer (O Regenpfeiferartige): ab U-Miozän (kosm., marin, terr.)

Burhinidae = Triele (O Regenpfeiferartige): ab U-Miozän (kosm., terr.)

Glareolidae = Brachschwalben (O Regenpfeiferartige): ab U-Miozän (NA, terr.)

Stercorariidae = Raubmöwen (O Regenpfeiferartige): ab U-Miozän (EU, NA; marin)

Columbidae = Tauben (O Taubenvögel): ab U-Miozän (kosm.)

(Die Dodo von Mauritius ist nach mtDNS-Kladistik am nächsten mit der Mähnentaupe *Caloenas nicobarica* aus SO-Asien [Andamanen bis Neuguinea] verwandt; gefolgt von der Victoria-Kronentaube Neu-Guineas und der Zahntaupe *Didunculus* von Samoa, die wie eine kleine Dodo aussieht. Auch auf Fiji lebten im Quartär riesige flugunfähige Tauben [*Natunaornis*] (DAWKINS S. 233).

Phoeniculidae = Baumhopfe (O Rackenvögel): ab U-Miozän (NA, AS, AF)

Capitonidae = Bartvögel (O Spechtvögel): ab U-Miozän (AS, AF, SA)

Eurylaimidae = Breitmäuler (O Sperlingsvögel): ab U-Miozän (EU)

Alaudidae = Lerchen (O Sperlingsvögel): ab U-Miozän (kosm.)

Menuridae = Leierschwänze (O Sperlingsvögel): ab U-Miozän (AU)

Laniidae = Würger (O Sperlingsvögel): ab U-Miozän (NA, AS, AF)

Picidae = Spechte (O Spechtvögel): ab M-Miozän (kosm.)

Phaetontidae = Tropikvögel (O Ruderfüßler): ab M-Miozän (kosm., marin)

Sittidae = Kleiber (O Sperlingsvögel): ab M-Miozän (EU)

Corvidae = Rabenvögel (O Sperlingsvögel): ab M-Miozän (kosm.)

Struthionidae = Strauße (O Straußenvögel): ab O-Miozän (AS, AF)

Anomalopterygidae: ab O-Miozän (AU, terr.) bis subrezent

Tinamidae = Steißhühner (O Steißhuhnartige): ab O-Miozän (SA)

Oceanitidae (=Hydrobatidae) = Sturmschwalben (O Röhrennasen): ab O-Miozän (kosm., marin)

Sylviidae = Grasmücken (O Sperlingsvögel): ab O-Miozän (EU)

Emberizidae = Ammern (O Sperlingsvögel): ab O-Miozän (kosm.)

Ab O-Oligozän Radiation der **Singvögel**, bereits im Miozän dominierend. Viele rezente Vogelgatt. (in verschiedenen Ordnungen, nicht nur bei den Singvögeln) entstanden im Miozän.

Außergewöhnliche Vögel des Miozäns:

Argentavis magnificens, im Stehen 1,5 m hoch, 7,3 m Spannweite; riesiger Geier, O-Miozän (8 – 5 MA), doppelt so groß wie heutiger Andenkondor (3,3 m Spannweite). Eigene Familie Teratornithidae (O-Miozän bis Pleistozän; NA, SA; früher zur Ordnung Ciconiiformes = Schreitvögel gestellt, neuerdings als nahe Verwandte der Altweltgeier akzeptiert, s. BENTON). Schnabel 28 cm lang. Wohl Aasfresser und Segelflieger. Die extreme Größe war wohl nur wegen der im Verbreitungsgebiet in Südamerika beständig wehenden starken Winde möglich, die ihm sowohl ein Auffliegen wie auch

ein Segeln bei sehr geringem Energieaufwand ermöglichten. Gewicht ca. 72 kg (die schwersten rezenten flugfähigen Vögel wiegen um 20 kg).

Argentavis dürfte (nach Computersimulationen) für einen kontinuierlichen Schlagflug sowie zum Abheben aus dem Stand zu schwer gewesen sein; ähnlich dem rezenten Kondor dürfte er in der Thermik über der argentinischen Pampa und den Abhängen der Anden gesegelt sein. Exzellenter Gleiter, Gleitwinkel nahe 3 Grad, Gleitgeschwindigkeit 67 km/h. Abheben konnte er, indem er entweder hangabwärts lief oder aber von einem erhöhten Ansitz aus (PNAS 104, 12398).

In der Flügelspannweite (einschl. vermuteter Federlänge) möglicherweise von *Pelagornis sandersi* aus dem O-Oligozän übertroffen; letzterer war aber deutlich leichter (20 – 40 kg) bei albatrosähnlicher Erscheinung.

Ging man früher davon aus, dass alle Teratornithidae als opportunistische Aasfresser lebten, so deuten die beweglichen Schnäbel und Schädel darauf, dass sie auch mit zappelnden Beutetieren fertig wurden und offenbar hasengroße Beutetiere der offenen Grasflächen jagten (im Gegensatz zu modernen Geiern) (BENTON).

Phorusrhacos als 3 m hoher Laufvogel des U/M-Miozäns Südamerikas, Kopf 50 cm lang, nächste Verwandte sind die Seriemas; die Üfam **Phorusrhacoidea** erreicht im Miozän ihr Maximum. In allen anderen Erdteilen sind die Riesenkraniche inzwischen ausgestorben (Wiederbesiedlung Floridas vor 5 bis 2,0/1,8 MA über Panama-Brücke).

Die riesigen **Brontotheridae** Südamerikas (über 3 m groß, 27-17 MA) erlöschten schon im tieferen Miozän (wahrscheinlich ad Phorusrhacidae)

Brontornis (Miozän, Patagonien; 2,8 m hoch; 250 - 400 kg, drittgrößter Vogel nach *Aepyornis maximus* und *Dromornis stirtoni*), größter Karnivore Patagoniens zu seiner Zeit, konnte wohl sogar Astrapotherien erbeuten.

In Südamerika setzten sich die Phorusrhacoiden im O-Oligozän und Miozän gegen die Raubbeutler (Borhyaenidae; Thanet bis Pliozän) durch, die immer kleiner wurden, während die Riesenkraniche an Größe und Diversität zunahmen; vor 5 MA hatten die Riesenkraniche die Raubbeutler ganz aus den Savannen verdrängt, kleinere Borhyaenoide mit anderem Beutespektrum überlebten bis zur Invasion moderner Placentalia über die Panama-Brücke.

Aus dem M-Miozän Patagoniens (Comallo) wurde im Jahr 2006 (Nat. 442, 929) der bisher größte Phorusrhacoide berichtet (BAR 3877-11; *Kelenken guillermoi*); Schädelänge bis zur Schnabelspitze gemessen: 71,6 cm (etwas größer als *Devincenzia* mit > 60 cm; Miozän bis U-Pliozän); größter bisher bekannter Vogelschädel. Schnabel 45,7 cm lang. Geschätzte Gesamthöhe des Tieres > 3 m; größter Vertreter der Phorusrhacoidae (zum Vergleich: *Devincenzia*: „nur“ 250 – 270 cm hoch; 160 kg – 260 kg).

Sehr langer, gekrümmter Schnabel; umfasst mehr als die Hälfte der Schädelänge; Orbitae rechteckig; massive Schläfenmuskulatur; rechteckiger Umriss des Schädels von hinten gesehen. Im Vergleich zu kleineren und grazileren Arten (mit runden Orbitae, gewölbter Hirnkapsel und sehr hohem Schnabel) proportional längerer und nicht so hoher Schnabel. Auf der Basis der Messung des Schädels und des Tarsometatarsus ist *Kelenken* etwa 10 % größer als die größten bisher bekannten Phorusrhaciden *Phorusrhacos longissimus* und *Brontornis burmeisteri*, wobei die recht schlanke Form des Tarsometatarsus aber auf ein eher agiles, flinkes Tier deutet,

insbesondere im Vergleich mit *Brontornis*. Im Gegensatz zu früheren Annahmen besteht also keine enge Korrelation zwischen Körpergröße und Agilität bei Phorusrhacoiden.

8 MA alte **Straußeneireste** der arab. Halbinsel sind doppelt so dickschalig wie rezente und weisen damit möglicherweise auf **Riesenstraube** hin (die Desertifikation der arabischen Halbinsel erfolgte erst im Plio-Pleistozän).

Dromornithiden: ob. Oligozän – 26000 J.(?; naA Erlöschen der australischen Megafauna vor > 40000 J, s. Pleistozän), fragliche Fußspuren im U-Eozän; auf Australien beschränkt, mit Enten und Gänsen (und nicht mit Emus, Straußen usw.) verwandt; „Donnervögel“; z.B. *Dromornis*, ob. Miozän (8 MA, naA M-Miozän), größter Dromornithide, Kopf so groß wie bei Pferden, omnivor, Schrittlänge ca. 3 m, 500 kg. *Bullockornis* bis > 500 kg schwer, wuchtiger Kopf von ½ m Länge und mit starker Muskulatur, wahrsch. Raubtier und Aasfresser, diatryma-ähnlich.

Lebensweise unklar; für Herbivorie spricht das große Becken (riesiger Pflanzenfresserdarm), der Schnabel könnte zum Knacken von Nüssen, der lange Hals zum konkurrenzlosen Abweiden größerer Pflanzen geeignet gewesen sein. Hufähnliche Füße ohne Krallen und wohl ohne Klauen deuten auf einen Langstreckenläufer. Der relativ große Kopf spricht wiederum für einen Fleischfresser, ebenso der weite Öffnungswinkel des Schnabels. Ein 15 MA alter Innenausguss der Hirnkapsel eines Dromornithiden deutet auf einen stark ausgeprägten Riechsinn (ebenfalls fleischfressertypisch), die seitliche Lage der Augen (die zu einem 40 Grad umfassenden blinden Fleck in der Mitte des Sichtfeldes beim Geradeausschauen führte) spricht dagegen gegen einen aktiven Räuber (moderne Vögel mit seitlichen Augen sind allesamt ebenfalls keine aktiven Räuber). Vielleicht waren sie also Allesfresser oder Aasfresser, jedenfalls gibt es keine rezenten Parallelen zu diesen Vögeln.

Aptornithidae (ad Gruiformes): endemisch auf Neuseeland; die afrikanisch-madagassische Rallenfamilie Sarothruridae gilt als nächstverwandte Familie. Nur eine Gattung (*Aptornis*) mit bisher drei bekannten Arten; U-Miozän bis ca. 13. Jahrhundert. Flugunfähig; 80 cm hoch, bis 19 kg. Eine fossile Art im U-Miozän, jeweils eine subrezente Art auf der Nord- und Südinsel. Räuberische Lebensweise.

Bei den **Pseudozahnvögeln** vor 10 – 5 MA in Chile *Pelagornis chilensis* mit über 5,20 m Spannweite, allerdings keinesfalls der größte Vertreter der Gattung (s. Oligozän, *Pelagornis sandersi*). Aufgrund der guten Erhaltung (70 % vollständig) lassen sich für *P. chilensis* recht präzise Aussagen zu Größe und Gewicht (16 – 29 kg) treffen.

Papageien (Psittacidae) noch in Deutschland vertreten, z.B. im Steinheimer Becken (15 bis 10 MA). In Neuseeland 1 m hoher, wahrscheinlich flugunfähiger Papagei (*Heracles inexpectatus*) vor 19 – 16 MA; ca. 7 kg, damit doppelt so schwer wie der schwerste rezente Papagei (Kakapo, *Strigops habroptila*, ebenfalls Neuseeland). Lediglich durch zwei Beinknochen überliefert. Wahrscheinlich ad Strigopidae (auf Neuseeland beschränkt) oder in deren Nähe, die größte Ähnlichkeit besteht mit dem Kakapo und den Nestorpapageien. Das Fehlen von Raubtieren ermöglichte die Entwicklung diverser Riesenformen auf Neuseeland.

säug-säug mioz

SÄUGETIERE: maximale Artenvielfalt der Säuger im Miozän, danach setzt wegen der Klimaverschlechterung ein Rückgang der Diversität ein. Auch höchste Diversität der Säuger auf höherer taxonomischer Ebene (größer als rezent). Große Säugetierarten haben erstaunlicherweise im Neogen höhere Artbildungs- und Extinktionsraten als kleinere Säugetiere, was damit erklärt wird, dass kleine Arten aufgrund der Möglichkeit z.B. von Winterschlaf, Vergraben usw. (sleep-or-hide-behaviour) bessere Möglichkeiten haben, kritische Umweltbedingungen zu überstehen; trotz kürzerer Generationsdauer sind daher die kleineren Arten „stabiler“, haben also durchschnittlich längere Überlebensdauer (als Art) (PNAS 105, 6097).

Monotremata: im ob. Miozän erste Ameisenigel (fossile Gatt. *Megalibgwilia*), nach molekularkladist. Studien müssen sich die Ameisenigel jedoch schon in der O-Kreide oder im Paläogen aus Schnabeltierartigen entwickelt haben. Familie Tachyglossidae ab O-Miozän.

Basale Mammalia von Neuseeland: Neuseeland ist seit 82 MA von Gondwana getrennt und hat seither ununterbrochen Inselstatus. Endemische Taxa wie bestimmte Südbuchen, bestimmte Onychophoren, leiopelmatide Frösche, Sphenodonten und Scheinkleiber (*Acanthisitta*) konnten sich daher auf Neuseeland bis heute halten.

Im Oligozän zwischen 30 und 25 MA war Neuseeland aufgrund eustatischen Meeresspiegelanstiegs auf 20 % der rezenten Fläche reduziert; dies verringerte die taxonomische Diversität und führte zu genetischen Flaschenhälsen der überlebenden Taxa. Rezent gibt es auf Neuseeland nur drei indigene Säugertaxa (drei Fledermausarten). Die präquartäre Dokumentation terrestrischer Biota auf Neuseeland ist sehr arm; bisher kannte man nur Dinosaurierreste aus der O-Kreide (80 – 71 MA) sowie bis 2,5 MA alte Moa-Knochen; weitere präquartäre terrestrische Fossilbelege gab es bisher nicht!

An einer 19 – 16 MA alten Lokalität der Südinsel (U-Miozän bis unt. M-Miozän) wurde jetzt neben einem Sphenodontiden, einem Krokodil, Geckos, Skinks, Fledermäusen, mind. 24 Vogelarten auch ein unbekanntes Säugertaxon inc. sed. nachgewiesen (ein Femur sowie zwei Unterkieferfragmente), das kladistisch außerhalb der Placentalia und Marsupialia steht. Das mausgroße Tier war voll terrestrisch (nicht flugfähig, auch nicht schwimmend); seine Vorfahren müssen daher schon vor der Abtrennung von Neuseeland von Gondwana in dieser Region gelebt haben; im damals angrenzenden Australien sind sie aber nicht nachweisbar. Kladistische Position unklar; weiter abgeleitet als Morganucodontiden; auf jeden Fall Kronengruppensäuger, aber wohl primitiver als Multituberculata und Trechnotheria; kein Monotreme, kein Triconodont; wahrscheinlich aus einer nicht aufgelösten Trichotomie zwischen (a) Multituberculata, (b) [Trechnotheria + *Tinodon*] und (c) dieser neuen Linie; Monotremata und Australosphenida stehen also weiter außerhalb. Allerdings konnten auch Assoziationen mit den Theria oder den Monotremata nicht statistisch sicher ausgeschlossen werden.

Diese neuseeländische Linie ist vermutlich im M-Miozän erloschen, als sich die Klimaverhältnisse in dieser Region verschlechterten (trockener, kühler, jahreszeitlicher). Aussagen, Neuseeland sei ein Modell, wie sich das Leben nach dem Aussterben der Dinosaurier entwickelt hätte, wenn es keine Säuger gegeben hätte, sind insofern nicht ganz zutreffend, da frühe Kronensäuger bis mindestens ins unt. M-Miozän auf Neuseeland lebten (PNAS 103, 19419).

Ebenso rätselhaft ist ein Säuger (*Yingabalanara*) aus dem U- oder M-Miozän von NW-Queensland, nur durch zwei ungewöhnliche Molaren nachgewiesen (eigene Ordnung **Weirdodonta**). Rattengroß, wohl omnivor. Die Zähne passen nicht zu Marsupialia oder

Placentalia und weichen auch stark von denjenigen der Monotremen ab. Am meisten ähneln die Zähne *Potamotelses* aus der O-Kreide Nordamerikas, ein Relikttaxon zu seiner Zeit, das offenbar auf die gemeinsame Stammlinie zu Metatheria + Eutheria zurückgeht.

Necrolestes (Patagonien): letzter Vertreter der Meridiolestida (Cenoman bis U-Miozän), die zusammen mit ihrer Schwestergruppe, den Spalacotheriidae, zu den Symmetrodonten gehören und damit noch unterhalb der Pantotheria/Cladotheria stehen (Natwiss. 100: 311). Hierzu gehört auch *Peligrotherium* aus dem frühen Paläozän Südamerikas.

Die weitergehende Präparation der besterhaltenen Exemplare von *Necrolestes* und eine darauf basierende umfassende kladistische Analyse bestätigte den Status von *Necrolestes* als Non-Theria der Gruppe Meridiolestida. Er ist damit ein Relikt einer hochgradig endemischen Fauna non-tribosphenischer Säuger in Südamerika. (PNAS 109: 20053).

Necrolestes (U-Miozän Patagoniens, 15 cm): eigentümlich aufwärts gebogene Schnauze. Zahlreiche kleine Zähne (Insekten-, Wurmfräser?). Evtl. grabende Lebensweise. Zwei Arten.

Langzeit-Überlebende unter Synapsiden, Mammaliaformes und Mammalia:

Synapsida: Dicynodontia bis in die obere Unterkreide Australiens

Cynodontia: Trithelodontidae bis Valangin oder Hauterive

Mammaliaformes: Haramiyida bis oberste Oberkreide (Deccan-Traps Indiens)

Kronengruppen-Mammalia:

Triconodonta: bis Campan

Basaler Kronengruppensäuger, primitiver als Multituberculata und Trechnotheria, aber kein Triconodontia und kein Monotremata, im U- bis M-Miozän Neuseelands (19 – 16 MA)

Australosphenida: mit den Monotremata bis rezent (Ameisenigel, Schnabeltier)

Multituberculata: bis Ober-Eozän (34 MA), Gondwanatheria bis Lutet

Symmetrodonta: Meridiolestida (Cenoman bis U-Miozän) in Südamerika bis ins U-Miozän (*Necrolestes*)

Reigitherium (Campan Patagoniens) und *Peligrotherium* (unt. Paläozän Südamerikas) werden neuerdings auch als Meridiolestida und nicht mehr als Docodonta bzw. Pantotheria/Dryolestida betrachtet, womit die Docodonta bereits in der U-Kreide und die Dryolestida in der O-Kreide erlöschen.

Yingbalanara (U- oder M-Miozän Australiens): inc. sed., wahrscheinlich (aber nicht gesichert) ad Tribosphenida; Problem: nicht ausreichendes Fossilmaterial (nur zwei Molaren)

Nonplacentale Eutheria: Taeniodonta (Stylinodontidae): Maastricht bis Lutet

Leptictida (Maastricht bis O-Oligozän) stehen wahrscheinlich knapp unterhalb der Kronengruppe der Placentalia, evtl. paraphyletisch; letzter: *Leptictis* (O-Eozän – O-Olig.)

Theria:

Beuteltiere: Aussterben der letzten europäischen Beuteltiere, die über Nordamerika nach Europa gelangt waren. Die nach Europa eingewanderten Beuteltiere erreichten im Oligozän Nordafrika und Zentralasien (Opossums, Fam. Didelphidae). Im unt. Miozän starben die Didelphidae dann in Nordamerika und Asien (s. Oligozän), im mittl. Miozän in Europa aus. Der jüngste Fund einer Beutelratte in Europa stammt aus dem M-Miozän (etwa 13 MA) von Augsburg.

Durch die tertiäre Isolation kam es aber zu einer Radiation der Beuteltiere in Südamerika und Australien, wo sie via Antarktika aus Südamerika eingewandert waren (moderne Beuteltiere in Australien ab höherem O-Oligozän nachweisbar). In Südamerika gab es Beuteltiere, die sogar Säbelkatzen, Bären und Hunden glichen (überwiegend fleisch- und insektenfressend), während die Placentalia Südamerikas (südamerik. Huftiere) überwiegend Pflanzenfresser waren. Nachdem die pliozäne Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika entstanden war, starben fast alle südamerikanischen Beutler aus, während die (bedrängten?) Opossums nach Nordamerika einwanderten. Die konstanten Lage-, Klima- und Lebensverhältnisse Südamerikas das ganze Tertiär über waren verantwortlich dafür, daß keine Weiterentwicklung der Beuteltiere stattgefunden hatte und sie relativ schnell von den modernen Placentaliern verdrängt werden konnten.

Australische Beuteltiere: Beutelwolf *Thylacocinus* und F Thylacinidae ab O-Miozän (bis 1936)*; **Whombats** (Fam. Vombatidae) seit M-Miozän (naA *Warendja encorensis* aus dem O-Miozän als ältester Whombat). *Litokoala* und *Perikoala* gelten als primitive Kletterbeutler und Vorfahren des Koala (Phascolarctidae ab U-Miozän). Bärenartiger **Riesenwhombat** *Phascolonus* (Miozän bis Pleistozän).

* Immerhin gelang es anno 2008, ein einzelnes Gen des Beutelwolfs zu „retten“: DNS eines vor ca. 100 J. gestorbenen Exemplars wurde erfolgreich in Mausembryonen eingepflanzt; erster erfolgreicher Transfer eines Gens einer ausgestorbenen Tierart in eine lebende Tierart. Es handelte sich um einen regulatorischen Abschnitt eines Gens, das an der Entwicklung von Knochen und Knorpel beteiligt ist. Die Mäuse entwickelten sich normal, wobei das Gen des Beutelwolfs an der Skelettentwicklung beteiligt war (Nat. 453, 566).

Nach BRI traten im Laufe des Miozäns folgende Familien der australischen Beuteltiere auf: (im Chattium waren schon Dasyuridae, Phalangeridae, Burramyidae, + Wynyardiidae, + Palorchestidae erschienen).

U-Miozän:

Macropodidae (Känguruhs)
+ Ektopodontidae (bis Pliozän)
Phascolarctidae (Koala)

M-Miozän:

+ Ilariidae (bis Pliozän)
+ Diprotodontidae (lt. BRI bis Holozän, dies dürfte aber unzutreffend sein; s. Pleistozän)
Vombatidae (Whombats)
Petauridae (Gleithörnchenbeutler; Gleitbeutler)
+ Pilkpildridae (nur M-Miozän)
Acrobatidae (Federschwanzbeutler)
+ Thylacoleonidae (bis Pleist.)

O-Miozän:

+ Thylacinidae (bis 20. Jhd.)

Im U- und M-Miozän Australiens zahlreiche große räuberische Beuteltiere, deren Anzahl und Diversität bereits im O-Miozän zurückging. Allein aus dem M-Miozän sind 5 Beutelwolf-Arten (Spät-Miozän: 2) bekannt. Ursache ist wahrsch. die Klimaveränderung mit zunehmender Austrocknung Australiens (zu Beginn des Miozäns war fast ganz Australien von Regenwald bedeckt); der damit einhergehende Schwund an Pflanzenfressern führte dann auch zu einer Abnahme der fleischfressenden Beuteltiere. Rezent sind als größere fleischfressende Beuteltiere nur noch die Fam. Dasyuridae (ab Chattium) mit dem Tüpfelschwanzbeutelmarde (*Dasyurus maculatus*, 7 kg) und Beutelteufel (*Sarcophilus harrisii*, 9 kg, Tasmanien, auf dem Festland vor 600 J. verschwunden) vertreten (neben kleinen Beutelmardern und kleinen insektenfressenden, spitzmausähnlichen Beutelmäusen, allesamt Dasyuridae, rez. 60 Arten). Hyperkarnivor und offenbar einem großen Beutelteufel ähnelnd war *Whollydooleya* aus dem U- oder M-Miozän von Queensland (13 – 16 MA, 20 - 25 kg). Heute stellt der Beutelteufel das letzte hyperkarnivore Raubtier Australiens.

Beutelmarder (Dasyuridae): Miozän bis rez., erst 1 miozäne Art bekannt; lt. BRI ab Chattium.

Beutellöwen (Thylacoleonidae: M-Miozän bis O-Pleistozän): hauskatzen- bis fast löwengroß (> 150 kg, naA bis 260 kg: *Thylacoleo carnifex* als größte Art); die letzte Art erlosch wahrsch. erst nach Ankunft des Menschen in Australien; noch vor 50000 J. vertreten. Abstammung von Pflanzenfressern; frühe miozäne Arten hatten ein Allesfressergebiss mit Quetsch- und Reißzähnen. Systematisch ad Diprotodontia, wahrscheinlich zur Familie Phalangeridae (Kletterbeutel) (BENTON).

Insgesamt 10 Arten bekannt. Jüngste und größte Art (*Th. carnifex*, O-Pliozän bis O-Pleist.) gilt als das am meisten auf seine Lebensweise spezialisierte Säugetier; 1,5 m lang, 80 cm Schulterhöhe, > 150 kg; Schädel 25 cm lang, die Mahl-Backenzähne wurden praktisch aufgegeben, stattdessen extrem große Reißzähne mit langen schneidenden Klingen; keine großen langen Eckzähne, dafür lange, weit vorstehende Schneidezähne. Wolf- bis leopardengroß, wegen sehr robustem Skelett aber Gewicht wie rez. Löwen. Vorderfüße mit abspreizbarem Daumen mit einziehbarer dolchartiger Krallen. Weitere Beutellöwen: *Wakaleo* (leopardengroß, Kraftpaket!, M-Miozän; naA U- bis O-Miozän; nur 80 cm lang, aber 30 – 56 kg); *Priscileo* (kleinster Beutellöwe, hauskatzen groß).

Beutelwölfe (Thylacinidae): O-Miozän – 1936 (Zoo London, *Thylacinus cynocephalus*); größter: *Thylacinus potens*, 45 kg. Insgesamt sind 11 Arten bekannt, davon entfallen 7 auf das Miozän. Backenzähne wie bei reinen Fleischfressern; bodenlebend, nicht rudeljagend. Miozäne Arten waren teilweise deutlich kleiner, z.B. mit kurzem katzenartigen Schädel (*Wabulocinus ridei*), evtl. nicht permanent bodenlebend. M-Miozän 5, Spät-Miozän 2, Holozän 1 Art. Zuletzt in Tasmanien; in Australien schon seit Ankunft des Dingos (vor ca. 4000 – 5000 J.) erloschen.

Nach DNS-Studien sollen sich die Linien zum Tasmanischen Teufel und Beutelwolf schon vor 40 MA getrennt haben (Sci. 343: 385).

Känguruhs (Macropodoidea; heute 60 Arten in 11 Gattungen): Die Känguruhentwicklung war im Miozän bereits relativ weit fortgeschritten, die Aufspaltung in **Rattenkänguruhs** (neuerdings als eigene Familie Potoroidae ausgewiesen [früher UF der Macropodidae]) und **echte Känguruhs** (Macropodidae, rez. 11 Gatt., Australien und Neu Guinea; ab U-Miozän nachweisbar, im Pliozän erstmals größere Formen) bereits erfolgt. Heute besiedeln sie Steppen, Bergländer, Wälder, sogar baumbewohnend. Rezente Gattung *Macropus* mit 14 rez. Arten als größte Radiation innerhalb der Beuteltiere überhaupt. Die springende Lebensweise mag mit der Lage des Beutels vorn am Bauch zusammenhängen, da ein so konstruiertes Tier in bestimmten Größenbereichen (daher Limitation der Körpergröße) bei springender Fortbewegung energetisch am günstigsten abschneidet. Ob es auch in Südamerika Känguruhs bzw. Känguruh-Vorläufer gab, ist unbekannt.

Argyrolagus aus dem U-Pliozän Argentiniens sah wie ein kleines Känguruh aus (BENTON nennt *Argyrolagus* dagegen als kängururattenähnliches, wohl hüpfendes Beuteltier aus der Gruppe der Paucituberculata Südamerikas!). Neuerdings in die Ordnung **Polydolopimorpha** gestellt (Paläozän bis Pliozän Südamerikas, Eozän der Antarktis). Diese Ordnung wird außerhalb der rezenten Marsupialia gestellt, ist mit diesen aber nahe verwandt. Hohe Diversität im Paläogen, Rückgang im Neogen. *Argyrolagus* kann daher keine Beziehung zu den modernen australischen Beuteltieren oder gar Känguruhs haben, sondern ist ein später Vertreter einer Radiation von Metatheria in Südamerika, die auf eine Linie zurückgeht, die kurz vor den Kronen-Marsupialia abzweigte. Die O Polydolopimorpha gliedert sich in die Unterordnungen Bonapartheriiformes und Polydolopiformes.

Im Miozän **Riesen-Rattenkänguruhs** (Ufam. Propleopinae: *Ekaltadeta ima*, 15 MA, 20 kg, eine der ältesten Arten; O-Oligozän bis Miozän, wohl omnivor; *Propleopus oscillans* bis 60 kg noch im Pleist. bis wahrsch. zur Ankunft des Menschen). Rezent sind die Propleopinae noch durch das Moschus-Rattenkänguruh (*Hypsiprymnodon*, 0,3-0,7 kg, Regenwälder Queensland) als letztem und kleinsten Vertreter dieser einst sehr wehrhaften, muskulösen Arten (15 – 60 kg) vertreten; einziger rezenter Vertreter der Familie Hypsiprymnodontidae (früher zu Macropodidae gestellt). Fleischfresser, keine langen Eckzähne, stattdessen wurden die Schneidezähne zu weit vorstehenden Dolchen. Die Riesen-Rattenkänguruhs waren wahrsch. Generalisten; die letzten großen Arten starben vor ca. 40000 J. aus.

Evolution der Hypsodontie der echten Känguruhs:

Die globale Zunahme der Trockenheit im M-Miozän (15 – 10 MA) ging in Nordamerika und Eurasien unmittelbar und ohne zeitliche Verzögerung mit einer Zunahme der Kronenhöhe der Herbivoren einher; in Australien war dies zunächst nicht der Fall. Hier erfolgte die Zunahme der Hypsodontie erst vor 3 – 4 MA im M-Pliozän, als die Grasländer expandierten und die grasfressenden Macropodini (echten Känguruhs) radiierten. In den 10 MA zuvor wurde es zwar in Australien ebenso wie in Eurasien und Nordamerika trockener, die Känguruhs reagierten darauf aber nicht mit Hypsodontie (wie eigentlich zu erwarten wäre), sondern die äsenden Macropodidae wurden größer und brachten die UF Sthenurinae hervor (Kurzschnauzenkänguruhs, im oberen Pleistozän erloschen). Diese erreichten bis zu 240 kg Gewicht und gingen mit großen Schritten anstelle zu hoppeln. Vor 14 MA radiierte diese UF in die zunehmend trockeneren Habitate: ein kurzes Gesicht, niedrige Zähne, große Körpermasse und vermutlich relativ geringere Stoffwechselraten erlaubten es ihnen, in der frühen Phase der Austrocknung weiterhin als Browser zu leben und sich erfolgreich auszubreiten. Erst viel später, als die trockenheitsangepasste Vegetation durch silikatreiches, abrasives Gras ersetzt wurde, breiteten sich die echten, schnelllaufenden Känguruhs (Macropodini) mit ihren hochkronigen Zähnen aus, für die es keinen einzigen fossilen Nachweis aus dem Miozän gibt. Sie ersetzten die Sthenurinae.

Die balbarinen Känguruhs des obersten Oligozäns hatten ebenso wie die basalen Macropodidae niedrige Zähne und geringe Abriebwerte. Im M-Miozän nahmen die Abriebwerte bei den Balbarinae zu; offenbar gingen sie nahe des mittelmiozänen Klimaoptimums zu abrasiverer Nahrung über, starben aber kurz danach aus. Bei den Känguruhs des O-Miozäns (den radiierenden Sthenurinae und frühen Macropodinae) waren die Zähne weiterhin kurz und wiesen wenig Abrieb auf (sogar kürzer als bei früheren Macropodoidea): Sie ernährten sich offenbar weiterhin von Blättern, vielleicht auch von Pilzen. Erst ab der Miozän-Pliozän-Grenze nahmen Kronenhöhe (um 40 % in 3 MA) und Abrieb zu (ähnliche Zunahmeraten fanden sich auch bei miozänen Ungulaten Nordamerikas und Eurasiens).

Die modernen Gattungen der Macropodini entstanden vermutlich in der Warmphase des unteren Pliozäns und radiierten im ariden O-Pliozän und U-Pleistozän, als sich die C4-dominierten Grasländer ausbreiteten. Die modernen Gattungen (*Lagorchestes*, *Macropus*, *Wallabia*, *Onychogalea*, *Setonix*) dürften innerhalb kurzer Zeit im Pliozän im Rahmen einer explosiven Diversifikation entstanden sein, etwa zur Zeit der mittelpliozänen Grasland-Expansion. Heute dominieren diese grasfressenden Känguruhs.

Die Sthenurinae des mittleren und späten Pleistozäns ernährten sich zwar auch abrasiver als frühere Taxa dieser UF, wie Abrasionsdaten zeigen, aber ihre Hauptnahrung bestand weiterhin aus Äsen. Die Diversität der äsenden Sthenurinae verdoppelte sich sogar im Pleistozän; dabei könnte die Ausbreitung der Chenopoden-Biomasse zu jener Zeit eine Rolle gespielt haben.

Somit fand in Australien eine Entkoppelung zwischen dem Einsetzen der Aridität und der Evolution von Hypsodontie statt; Hypsodontie entstand erst viel später (beschränkt auf Macropodinae), als sich Grasländer mit ihrer silikatreichen, abrasiven Nahrung ausbreiteten. Ein ähnliches Phänomen findet sich in Südamerika, wo sich Hypsodontie in feuchten Waldhabitaten schon fast 20 MA vor Ausbreitung der Grasländer entwickelte, weil die Nahrung durch die Asche aus dem starken Vulkanismus der aufsteigenden Anden sehr abrasiv wurde – Trockenheit spielte also dabei gar keine Rolle.

Warm-feuchte Intervalle scheinen für eine rasche Adaptation in nachfolgenden trockenen Phasen vorzubereiten, eventuell durch die Förderung der Entwicklung trophischer Generalisten, die radiieren, sobald ökologische Gelegenheiten entstehen (möglicherweise spielte dieses Phänomen auch bei den Evolutionsschüben und Radiationen in der O-Trias eine Rolle, s. O-Trias; eigene Anmerkung).

Kladogramm der Macropodoidea:

- Hypsiprymnodontidae
- Ab jetzt: MACROPODIDAE
 - Potorinae
 - *Ngamaroo* (+)
 - *Bulungamaya* (+)
 - Lagostrophinae
 - *Ganguroo* (+)
 - Sthenurinae (+) (niedrigkronig)
 - Ab jetzt: MACROPODINAE
 - Dorcopsini (niedrigkronig)
 - *Setonix*
 - Dendrolagini + Macropodini

(Sci. 362: 25 + 72)

Die hüpfende Lebensweise der Kängurus dürfte einem neuen, noch unbekanntem Fund aus Queensland zufolge bereits vor 20 MA (statt 10 MA, wie bisher angenommen) entstanden sein. Bisher hatte man die Austrocknung Australiens vor 10 MA (Ausbreitung von Grasland und Wüsten, starker Rückgang der Bäume, auf denen die Kängurus bisher ähnlich wie Opossums lebten) als Ursache dafür gesehen, dass aus Baumbewohnern Bodenbewohner wurden. Das Hüpfen entstand nach dieser Theorie vermutlich, als sich die Känguru-Vorfahren aufrichteten, um Früchte von Büschen und niedrigen Bäumen zu fressen. Dabei könnte sich das Hüpfen als effektivere Fortbewegung erwiesen haben, um die nun größeren Distanzen zwischen verbliebenen Waldgebieten zu überwinden. Nach dem neuen Fund kann dagegen der Klimawandel vor 10 MA nicht für die Entstehung des Hüpfens verantwortlich sein, wohl aber für Weiterentwicklung/Optimierung (nach www.antropus.de 2/19).

Fam. **Palorchestidae** (O-Olig. bis O-Pleistozän Australiens; ad Vombatomorpha; Superfamilie Diprotodontoidea; Schwesterfamilie der Diprotodontidae): große tapirähnliche Pflanzenfresser mit ausgeprägten Klauen an den Vorderpfoten, Pendant zu den großen bodenbewohnenden Faultieren und Chalicotherien. 25 MA bis 50 TA. Größenzunahme im Zeitverlauf. Vorderbeine stark spezialisiert, um bei der Nahrungsaufnahme hilfreich zu sein; konnten sich wohl auf den Hinterbeinen aufrichten. Während schon frühe Palorchestiden moderne Schädelmerkmale aufwiesen, entwickelte sich das postkraniale Skelett erst später in Richtung auf die Besonderheiten der späten Arten (Vorderarme, Körperhaltung, Klauen, kräftige Hinterbeine, kräftige Bewegungen von Handgelenk und Fingern, eingeschränkte Beweglichkeit der Ellbogen in größeren Arten, fakultative Bipedie zum Fressen?). Die Palorchestiden waren an eine Äser-Nische adaptiert, die heutzutage in Australien nicht mehr existiert (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221824>).

Palorchestes (Miozän bis Pleist./~ 50 TA; 2,5 m lang), Aussehen wie ein riesiger Tapir mit einer Art Rüssel. Vorderbeine sehr kräftig, Finger mit mächtigen Krallen. Bei der häufigsten und am längsten überlebenden Art (*P. azael*) waren die Ellbogen fast komplett steif – ein Merkmal, das sich sonst bei keinem anderen Säugetier findet. Ähneln von der Form der Wombats, erreichten aber die Größe von Pferden. Gewicht > 1 t. Frühe Arten waren nicht größer als ein Lamm.

Stammbaum der austral. Beuteltiere (Australidelphia) (Stand 1999):

- 1. Linie: Beuteldachse (Peramelemorpha)
- 2. Linie: Microbiotheriidae (einzige verwandte südamerik. Gruppe)
- 3. Linie; nicht aufgelöst: a) Beutelmulle (Notoryctidae)
 - b) Linie zu den Dasyuridae (Raubbeutlern) + Thylacinidae (+)
(Beutelwölfe) + Mymecobiidae (Ameisenbeutlern)
- 4. Linie zu den Phascolarctidae (Koala) + Thylacoleonidae (Beutellöwen) (+)
+ anderen Vombatomorpha (Wombats)
- 5. Linie zu den Macropodidae (Känguruhs) + Potoroidae (Rattenkänguruhs)
+ Hypsiprymodontidae (Moschusrattenkänguruhs und
Riesentrattenkänguruhs [+])
- 6. Linie zu den Phalangeroidea (Kletterbeutler)
- 7. Petauroidea (Flug- und Ringbeutler)

Südamerikanische Beuteltiere (Sparassodonta):

- Fam. Borhyaenidae (z.B. *Cladosictis*, *Borhyaena*, jeweils O-Oligozän bis U-Miozän) (Borhyaenidae vom Thanet bis Pliozän)
- Fam. Prothylacinidae (z.B. *Prothylacinus*, *Dukecynus*, *Lycopsis*; Miozän)
- Fam. Thylacosmilidae (verloren die Schneidezähne, entwickelten kontinuierlich nachwachsende Eckzähne; von placentalen Säbelzahnkatzen kaum zu unterscheiden; O-Miozän bis Pliozän). Keine Schneidezähne; andere Zähne (außer den Eckzähnen) zwar in der Größe reduziert, aber im Gegensatz zu Machairadontinae vorhanden. Aussterben wahrscheinlich durch Wettbewerb mit den von Norden einwandernden feliformen Säbelkatzen.
Thylacosmilus (O-Miozän bis O-Pliozän Argentiniens, 1,2 m lang; 2 lange Eckzähne im Oberkiefer, 100 kg); *Patagosmilus* (M-Miozän).

Ordnung **Polydolopimorpha** (Paläozän bis Pliozän Südamerikas, Eozän der Antarktis), außerhalb der Kronen-Marsupialia stehend:

Fam. Argyrolagidae: ähnlich Taschenspringern und Springmäusen; nachtaktive Wüstenbewohner (Chattium bis Pliozän)
Argyrolagus (O-Miozän bis O-Pliozän, 40 cm), lange, zweizehige Hinterbeine. Langer Schwanz. Kopf nagerähnlich mit spitzer Schnauze. Nachtaktiv (große Augen), Zahnform spricht für Pflanzenfresser.

Placentalia:

Bären s. Landraubtiere

Caviomorpha s. Nagetiere

Condylarthra (Urhuftiere): nach Maximum im Paläozän und U-Eozän Aussterben im O-Miozän; die letzten Vertreter gehören zur Fam. **Didolodontidae** (O-Pal. bis O-Miozän; BRI: bis M-Miozän), die auf Südamerika beschränkt war, wo die Condylarthra am längsten überlebten (BRI gruppiert diese Familie aber mit den Meridiungulata; sie gelten als Bindeglied zwischen Condylarthra und Meridiungulata). Ohne Einbezug der Didolodontidae überlebten die Condylarthra nur bis Oligozän (mindestens U-Oligozän).

O Desmostylia ("Seepferde"): O-Oligozän bis O-Miozän (NA, AS), auf die Küsten des Nordpazifiks beschränkt (außer einem Fund in Florida). Herkunft und Verwandtschaft ungeklärt. Subungulatenordnung, morphologisch und von der Lebensweise her sirenenähnlich, aber eigenständige Gruppe, mit Sirenen und Elefanten verwandt. Starben vor ca. 7 MA aus. Kräftiger Körperbau, Vorder- und Hintergliedmaßen waren gut entwickelt, Füße aber breit und vermutlich paddelförmig. Man nimmt an, dass sie sich an Land fortbewegen konnten und dass sie vor allem zur Paarung und zum Schlafen an Land gingen, aber im Wasser nach Nahrung suchten (ähnlich Seelöwen).

Desmostylus (Miozän, bis 1,8 – 2,3 m lang), nilpferdähnlicher Körperbau; Körper und Beine gedrunken, Füße breit, jeder der vier Finger oder Zehen trug Hufe. Unterarmknochen zu fester Säule verwachsen, weshalb der Fuß nur mit dem gesamten Vorderbein gedreht werden konnte. Ober- und Unterkiefer nach vorn verlängert mit nach vorn gerichteten, verlängerten Eck- und Schneidezähnen. Wahrsch.

amphibische Lebensweise in flachen Küstengewässern. Gewisse Ähnlichkeit mit Flusspferden. 400 kg.
Zur Fortpflanzung kamen sie an Land.

Fledermäuse: erste Funde südamerikanischer Fledermäuse; möglicherweise erreichten sie Südamerika aber schon früher.

Hasenartige (Lagomorpha): bei den **Pfeifhasen** erscheint die rez. *G. Lagomys* (= *Ochotona*) sowie *Prolagos* (M-Miozän bis Neolithikum, überlebte auf einigen Mittelmeerinseln bis in die Jungsteinzeit).

Huftiere: s. Condylarthra, Paarhufer, Unpaarhufer

„Insektenfresser“ (s.l.): es erscheinen im Miozän

--- OF/F **Goldmulle (Chrysochloridae)** ab U-Miozän, auf Afrika beschränkt
(nach neuen molekularkladistischen Untersuchungen Bestandteil des sog. afrikanischen Stammbaumes, der sich bereits seit der O-Kreide separat entwickelt haben soll und damit eine Linie innerhalb der Afrotheria);

bei den Eulipotyphla:

--- UF **Bisamspitzmäuse** (Crocidae, ad Soricidae)

--- G **Igel** (*Erinaceus*) ab M-Miozän.

Auf einer italienischen Insel im O-Miozän (7 – 10 MA) Riesenrattenigel (*Deinogalerix*); **Rattenigel** sind primitive Igel, die heute als lebende Fossilien in SO-Asien leben (*Echinosorex*, *Hylomys*). Rattenigel (Galericinae; mindestens ab O-Oligozän: *Galerix* von O-Oligozän bis Pliozän) sind alttümliche Erinaceomorpha mit langen Schwänzen und ohne das igeltypische Stachelkleid samt Einrollreflex, meist nachtaktiv; im Tertiär auf der gesamten Nordhalbkugel verbreitet, heute Reliktarealbewohner; Modell für alttümliche, noch stachellose Igel. *Deinogalerix* war langbeinig und hundegroß (!), 70 cm lang, fünfmal länger als der europäische Igel, wohl eher mit drahtigem Haar statt Stacheln. Kiefer 10 cm lang, Kopf größer als der gesamte Körper des modernen europäischen Igels; lange spitze Zähne, ernährte sich wohl von Reptilien und Kleinsäugetieren statt Würmern und Schnecken. Hatte als Inselbewohner wohl keine Konkurrenz von anderen Raubtieren.

carn-carn mioz

Landraubtiere (Fissipedia):

1. Katzenartige (Felinoidea, OF der Landraubtiere): als sich im unt. Miozän die Grasländer ausbreiteten, stiegen die bisher (mit Ausnahme der großen Landsäugetiere nachstellenden Säbelzahnkatzen) fast ausschl. baumlebenden Katzen von den Bäumen, erlernten das Anschleichen, lebten nunmehr auf dem Boden und entwickelten sich zu Beutespezialisten und Lauerjägern. Rezent stellen die Felinoidea die einzigen Raubsäugetiere Madagaskars.

Die **Scheinsäbelzahn tiger (Fam. Nimravidae**, ab M-Eozän – non Felidae!) erloschen vor 8 MA. Alle Säbelzahn tiger vermochten keinen Tötungsbiß, sondern mußten warten, bis die Opfer verblutet waren. Die Säbelzähne erreichten eine Länge bis 15 cm; nicht kreisrund, sondern abgeflacht wie eine Messerklinge.

Aufs Miozän beschränkt (unteres Miozän bis oberstes Miozän) sind die **Barbourofelidae** (u.a. *Afrosmilus*, *Syrtosmilus*, *Ginsburgsmilus* im U-Miozän Afrikas; *Sansanosmilus* im M-Miozän Europas und Asiens; *Barbourofelis* als eine der letzten Gattungen, wobei *B. fricki* aus dem O-Miozän Nordamerikas mit 2,3 m Länge und 0,9 m Schulterhöhe die Größe eines modernen Löwen erreichte, aber mit 180 – 300 kg schwerer war). Früher wurden sie als eine UF der Nimravidae betrachtet, aber inzwischen ausgegliedert, da die primitivsten Nimravidae bereits im M-Eozän erschienen, die primitivsten Barbourofeliden dagegen erst im U-Miozän. Sie entstanden wohl im U-Miozän in Afrika; spätere Gattungen entwickelten extrem verlängerte obere Eckzähne konvergent zu den Säbelzahnkatzen (Machaeiroidontinae), die aber zu den Felidae gehören. Später breiteten sich die Barbourofelidae auch nach Europa, Asien und Nordamerika aus. *Albanosmilus* aus dem M- und O-Miozän von Europa, Asien und Nordamerika mit einer Länge von 1,6 m und einem Gewicht von 120 – 200 kg muskulöser als heutige Großkatzen und ähnelte einem „bärenartigen“ Löwen.

In der Fam. Felidae **Megantereon** (O-Miozän bis U-Pleist., Afrika, Asien, Europa, Nordamerika) als früher echter Säbelzahn tiger, aus dem wahrsch. die anderen Formen hervorgingen. Eckzähne noch nicht so lang. Blütezeit vor 3 - 2 MA (auch im Mittelmeergebiet). Ältester Vertreter der Felidae : Maicharodontinae : Smilodontini ist aber *Promegantereon* (O-Miozän Europas, 11 – 9 MA, 1,5 m lang, 58 cm Schulterhöhe, 45 – 90 kg), gilt als Vorfahr von *Megantereon* und *Smilodon* und eine der ältesten echten Säbelzahnkatzen (auch von Eppelsheim) (neben dem Zeitgenossen *Paramachairodus*).

Im Miozän erschienen:

- UF **Zibetkatzen (Viverrinae)** ab U-Miozän, *Viverra* (echte Zibetkatze) ab M-Miozän
Kanuites (Miozän Afrikas, 90 cm) den rez. Ginsterkatzen sehr ähnlich; Allesfresser mit langem Schwanz. Fam. Viverridae. (Viverridae ab Priabonian; EU, AS, AF; lt. Mindat bereits ab U-Eozän).
- UF **Ichneumons (Herpestinae)** und G *Herpestes* ab U-Miozän (lt. BRI Familie Herpestidae ab Chattium, ebenso BENTON)
- UF **Felinae:** nach div. Angaben ab ob. Oligozän oder O-Miozän; rez. *Felis* ab O-Miozän (Kleinkatzen)
- F **Pardelroller** (Nandiniidae): rezent 1 Art (Pardelroller *Nandinia*) in afrikanischen Regenwäldern; Nandiniidae ab U-Miozän (lt. BRI)
- F **Hyänen** ab M-Miozän [BRI: U-Miozän], und zwar mit 2 UF: den ausgestorbenen **Waldhyänen** und der rez. UF **Hyaeninae** (ab M-Miozän). Zu dieser Fam. gehört auch der rez. **Erdwolf** (*Proteles cristatus*).

Die **Hyänen** entwickelten sich zunächst recht unspezialisiert aus der Stammgruppe der Katzen und leiten sich dabei von den Viverriden ab (über *Herpestides antiquus* als Zwischenform aus dem O-Oligozän); ihre besondere Fähigkeit bestand darin, in Rudeln anderen Jägern die Beute abzugeben (also aasfressend).

Das *Ictitherium* (M-Miozän bis U-Pliozän; Afrika und Eurasien, 1,2 m lang, bis 20 kg, Fam. Hyaenidae, UF Ictitheriinae) war eine der frühesten Hyänen, im Körperbau und Aussehen schleichkatzenähnlich; langgestreckt mit kurzen Beinen. Die Zähne waren auch zum Verspeisen von Insekten geeignet und glichen damit ebenfalls mehr den Zibetkatzen als den späteren Hyänen; weit verbreiteter Jäger; die Fossildichte deutet auf eine recht weit entwickelte soziale Ordnung, d.h. die Jagd erfolgte im Rudel. Möglicherweise einer der ersten gruppenlebenden Carnivoren. *Protictitherium* (18 – 7 MA) in Afrika und Eurasien.

Die ersten Hyänen erschienen vor 15 - 20 MA zunächst in Afrika und breiteten sich von dort aus. Die frühen Hyänen sahen sehr hundeähnlich aus und entsprachen in ihrer Lebensweise den rez. Schakalen. Vor 10 MA erlebten die hundeähnlichen Hyänen mit ca. 30 Arten ihren Höhepunkt; sie lebten (wie die echten Hunde) als vielseitige Opportunisten: sie jagten und nahmen den großen Jägern (in Rudeln) die Beute weg.

Adcrocuta exima aus dem O-Miozän Nordafrikas und Eurasiens (ad Hyaenidae) ist die erste knochenbrechende Hyäne mit bereits modern aussehendem Schädel, aber noch kurzen, robusten Beinen, die noch nicht zum schnellen Laufen wie bei modernen knochen-knackenden Hyänen geeignet sind; wird später von der größeren *Pachycrocuta* abgelöst.

Trotz vergleichbarer Lebensweise obsiegt schließlich die echten Hunde; die hundeähnlichen frühen Hyänen starben aus; nur eine Linie, die sich bis 15 MA zurückverfolgen läßt, überlebte: der **Erdwolf**, weil er auf Termiten spezialisiert war und damit eine eigene Nische besetzt hatte. Er ist damit der letzte Vertreter der frühen, hundeähnlichen Hyänen. Vertreter der hundeähnlichen Hyänen waren *Chasmaporthetes* (Eurasien, Nordamerika, Afrika, oberstes Miozän bis M/O-Pleist., 1,3 m lang, 30 – 60 kg) sowie *Thalassictis* und *Lycyaena* aus dem eurasischen Miozän. *Chasmaporthetes* war der einzige Vertreter der hundeähnlichen Hyänen, der nach Nordamerika (Arizona, Mexiko) gelangte. Im Gegensatz zu den knochen-brechenden Hyänen entwickelten sich die hundeähnlichen Hyänen zu schlanken Jägern wie moderne Caniden; in Europa konkurrierte *C. lunensis* mit dem großen Geparden *Acionyx pardinensis* (U-Pliozän bis O-Pleist. Asiens, 2 m lang, 1 m Schulterhöhe, 90 kg; doppelt so groß wie moderner Gepard); in Europa im U- und M-Pleistozän (an manchen mittelpleistozänen Lokalitäten neben Leopard und Jaguar, die ihm Konkurrenz machten und zu seinem Rückgang beigetragen haben könnten). Weniger gut ans Klettern adaptiert als moderne Geparden.

Die Entstehung der modernen Hyänen ging auf die Entwicklung von Großsäugern und deren Jägern, den Säbelzahnkatzen, zurück. Es entwickelten sich parallel dazu riesige Hyänen (*Pachycrocuta*, 200 kg) als Superaasfresser, die an der Beute der großen Katzen partizipierten. *Pachycrocuta* war in der Lage, sogar Röhrenknochen von Elefanten zu knacken; bei *Pachycrocuta* erreichte die Evolution der Reißzähne ihren Höhepunkt. Das Gebiss der modernen Tüpfelhyänen (*Crocuta crocuta*) erinnert an die Knochenmühle von *Pachycrocuta* und macht sie zu den effektivsten Knochenbrechern unserer Zeit.

Pachycrocuta (3 – 0,5 MA) gilt als größte Hyäne (löwengroß, mindestens 113 kg Gewicht; Kopf-Rumpf-Länge 1,7 m, 1,05 m Schulterhöhe). Verbreitung: Afrika, Europa, Asien (bis Nordchina und Java) In Europa erschien die Gattung mit *P. pyrenaica* bereits um die Miozän-Pliozän-Grenze. Sie stammt wahrscheinlich aus dem Umfeld von *Hyaenictitherium* ab. Auf *P. pyrenaica* folgte vor ca. 3 MA *P. perrieri* und im spätesten Pliozän dann *P. brevirostris* als größte Art, die die Vorgängerart verdrängte. In Afrika (ab 3 MA) überlebte *Pachycrocuta* bis ins frühe Pleistozän, in Eurasien bis vor 0,5 MA, in Südchina wohl noch bis ins Spät-Pleistozän. Das Erlöschen von *Pachycrocuta* wird teilweise als Folge des Aussterbens der Säbelzahnkatzen (wie *Homotherium*) gesehen, ohne die die Riesenhyänen keine großen Kadaver mehr fanden (heutige Tüpfelhyänen jagen eher selbst, werden dann aber häufig von Löwen vertrieben).

Daneben die bis löwengroße *Percrocuta* (M- bis O-Miozän, Afrika, Asien, Europa: großer Kopf, sehr mächtige Kiefer mit großen Reißzähnen; bis 1,5 m lang, ähnlich Tüpfelhyäne). Percrocutidae (Eurasien, Nordafrika; z.B. *Percrocuta*, *Belbus*, *Allohyaena*, *Dinocrocuta*) waren aufs Miozän beschränkt und erloschen am Ende des Miozäns, wohl aufgrund der Konkurrenz durch die sich ausbreitenden Caniden, die sozial besser organisiert waren. Die Percrocutidae ähneln Hyänen

lediglich konvergent; sie stehen phylogenetisch aber den Nimravidae und Felidae nahe und stammen evtl. von afrikanischen Viverridae ab.

Dinocrocuta (O-Miozän, Afrika, Eurasien; 2,1 m lang, 120 cm Schulterhöhe, 150 – 250 kg), hypertrophierte Kaumuskulatur, massiver Schädel, knochenbrechende Zähne, war vermutlich Kleptoparasit, d.h. der stahl die Beute anderer Carnivoren). Die riesige *D. crocuta* starb am Ende des Miozäns aus.

Heute sind Tüpfelhyänen die häufigsten und erfolgreichsten Raubtiere Afrikas; von ihren hundeähnlichen Vorfahren haben sie aber die Fähigkeit behalten, notfalls auch selbst noch Beute zu jagen, wobei sie ausdauernder als echte Katzen sind. Bis ins Jungpleistozän waren die beiden rez. Gatt. *Hyaena* und *Crocuta* auch in Europa verbreitet.

Entwicklungslinie zu den modernen höheren Katzen:

Proailurus (Oligozän, ca. 30 MA) (Felidae: Proailurinae)

--- ***Pseudaelurus*** (Miozän, ca. 20 MA)*

--- Abzweigung der Säbelzähntiger (*Smilodon* u.a.) vor 10 – 15 MA (Machairodontinae)

--- Abzweigung der Linie zu *Panthera* vor > 5 MA

--- Abzweigung der Linie zu den Geparden (Gattung *Miracinonyx* und rez. Gatt. *Acinonyx*) vor ca. 3,5 MA; zunächst *Miracinonyx*: 3,2 – 20000/10000 J. in Nordamerika; *Acinonyx* seit 3,5 – 3 MA in Afrika, zwischenzeitlich auch in Asien und vor 1,2 MA auch in Deutschland (*A. pardensis*, Waal-Warmzeit, Thüringen)

--- *Felis*

*Auf *Pseudaelurus*-Grad entwickelten sich auch die ersten Felidae Nordamerikas (*Hyperailurictis*, ca. 1,30 m, bis 35 kg, leopardengroß, aufs Miozän beschränkt, ca. 18 bis 13 MA).

Die Entwicklung zu den höheren Katzenartigen führt über ***Proailurus*** (Olig., ca. 30 MA) zu ***Pseudaelurus*** (Miozän, ca. 20 - 10 MA, Frankreich); letztere waren recht klein (kleiner als Luchse), mehr Zähne als rez. Katzen; hielten sich wahrscheinlich noch viel auf Bäumen und im Gebüsch auf. Vor ca. 10 MA zweigte dann die Linie zu den Säbelzähntigern (*Smilodon*, *Megantereon*) ab, die vor ca. 10000 J. erlosch.

Proailurus (O-Oligozän, Miozän; Europa, Asien; 1 m lang, 35 cm Schulterhöhe, 10 kg), etwas größer wie eine Hauskatze, langer Schwanz, große Augen, scharfe Klauen und Zähne; Proportionen wie Schleichkatzen. Teilweise arboreal. Krallen bedingt zurückziehbar. Wahrscheinlich wichtige Stammform innerhalb der Felidae.

a) Als nächster Schritt zweigte dann die Gatt. *Panthera* vor ca. 5 MA ab; diese Gattung hat innerhalb der Felidae die stärkste Aufspaltung in den letzten 5 MA erfahren: rez. Löwen, Leoparden (*P. pardus*), Tiger, Jaguar (*P. onca*); zusammen mit dem Luchs (*Lynx*) bilden sie die UF Pantherinae aufgrund gemeinsamer Merkmale im Hyoidapparat (bestimmte Knöchelchen und elastische Verbindungen, die das laute Brüllen der Pantherinae ermöglichten im Vergleich zum leiseren Rufen und Schnurren der anderen Gattungen der Felidae).

b) Danach zweigt die Linie zu den Geparden ab; die Geparden sind die nächsten Verwandten der Felinae. Die Linie zu den Geparden begann nach früherer Auffassung mit dem gepardenähnlichen *Miracinonyx* (3,2 MA bis 20000/10000 J [Dat.unsicherheit], naA + 12000 J in Nordamerika); die Abspaltung der Gepardenlinie von der Linie zu den Felinae sollte demnach vor ca. 3,5 MA erfolgt sein. Die beiden Arten von *Miracinonyx* (*M. inexpectatus*, *M. trumani* syn. *studeri*) wurden von einigen Autoren bereits zur rez. Gepardengattung *Acinonyx* gestellt. Sie sind aber weniger

differenziert und spezialisiert als heutige Geparden: noch bessere Kletterer, kräftigerer Körperbau, schlechtere Sprinter. *M. inexpectatus* weist große Ähnlichkeit mit dem fossilen Geparden *Acinonyx pardensis* auf, der Vorfahr des heutigen Geparden ist (*A. jubatus*). (*Miracinonyx* gilt neuerdings nicht mehr als Schwestergattung des Geparden, sondern als konvergente Entwicklung aufgrund ähnlicher ökologischer Bedingungen; er soll stattdessen eng mit dem Puma verwandt sein!).

Die ältesten Fossilien von *Acinonyx* selbst stammen aus Afrika und sind 3,5 – 3,0 MA alt. Im oberen Pliozän Chinas (ca. 2,5 bis 2,2 MA) *Acinonyx kurteni*, basalster Vertreter von *Acinonyx*; Bezahnung noch deutlich primitiver (PNAS 106, 512). Möglicherweise geht die Beschreibung dieser Art aber auf ein gefälschtes (am Schädel ergänztes) Fossil zurück (Sci. 330, 1730).

Die fossile Art *A. pardensis* war auch in Europa weit verbreitet, jüngste Funde sind aber nicht jünger als 0,5 MA. *A. pardensis* ist die letzte der ausgestorbenen Gepardenarten, die auch in Europa lebte (u.a. Frankreich, Mosbach/Wiesbaden). Die Art war wesentlich größer als der moderne Gepard, und da sie in kühleren Regionen lebte, hatte sie vermutlich einen dichten Winterpelz (wie heute der sibir. Tiger und chines. Leopard). Der einzige wesentliche Unterschied zum modernen *A. jubatus* ist nur die größere Körpergröße von *A. pardensis* (etwa löwengroß). In China wurden Fossilien einer Zwischenform zwischen *A. pardensis* und *A. jubatus* gefunden; die Datierung liegt zwischen 3,8 und 1,9 MA, die Art war etwas kleiner als *M. trumani*. Die rez. Gepardenart *A. jubatus* war bis zur letzten Eiszeit auch als Subspecies in Asien (Naher Osten, Indien, China) vertreten. Genetischer Bottleneck vor ca. 10000 J. Heute 5 Unterarten, davon eine im asiatischen Raum, die aber fast ausgestorben ist (nur noch Restbestand von 60 bis 100 Tieren in Schutzgebieten im NO des Iran; mit Sendern ausgestattet; zum Vergleich: Gesamtbestand in Afrika ca. 12000 Tiere).

c) Die UF der Kleinkatzen (Felinae, Schwestergruppe der Linie zu den Geparden) umfasst die Gattung *Felis* mit Wildkatze, Falbkatze, Ozelot, Serval und Puma; der Puma (=Berglöwe, *Felis concolor*) ist die größte Art dieser UF und lebte auch nach Fossilfunden immer nur in Nordamerika. Die Hauskatze (*Felis silvestris catus*) stammt wahrsch. von der afrikanischen Wildkatze (*Felis silvestris lybica*) ab und wurde im alten Ägypten auf Dauer domestiziert, während die allmähliche Anpassung an den Menschen bereits früher bei nomadischen Völkern stattfand.

Eine sehr umfangreiche, breit basierte molekularkladistische Studie (mtDNA, autosomale DNS, X-, Y-DNS) ergab wesentlich frühere Dichotomiedaten als nach dem Fossilnachweis zu erwarten wären; durchschnittlich 76 % der zeitlichen Entwicklung der einzelnen Linien der Felidae wären demnach fossil nicht dokumentiert (Sci. 311, 73; 22789 Basenpaare; 30 Gene; Spektr. Wiss. 6/08, 54)

Außengruppe:

I --- a) *Gennetta* + *Paradoxurus*

I --- b) *Crocuta* + (*Cryptoprocta*=*Fossa* + [*Suricata* +*Helogale*=Zwergmanguste])

Ab jetzt: Linie zu den Felidae

--- *Prionodon linsang* (asiatischer Linsang)

ab jetzt: FELIDAE

--- Abzweig zu *Panthera* (ca. 10,8 MA) (Linie 1)

--- Abzweig zu *Pardofelis* (ca. 9,4 MA) (Linie 2)

--- Abzweig zu *Caracal* (ca. 8,5 MA) (Linie 3)

--- Abzweig zu *Leopardus* (ca. 8,0 MA) (Linie 4)

- Abzweig zu *Lynx* (ca. 7,2 MA) (Linie 5)
- Abzweig zu *Puma* + *Acinonyx* (ca. 6,7 MA) (Linie 6)
- terminale Dichotomie (ca. 6,2 MA) in:
 - a) *Prionailurus* (Leopardenkatzen) (Linie 7)
 - b) *Felis* (Linie 8)

Kladogramme der einzelnen Linien der Felidae:

- (1) 10,8 MA (Panthera-Linie): mittelgroß bis sehr groß (15 – 350 kg), oft dominante Raubtiere im Ökosystem, erbeuten vorwiegend Huftiere; alle *Panthera*-Arten können wegen unvollständig verknöchertem Zungenbein brüllen, die Nebelparderarten dagegen nicht!

- Panthera*: --- *Neofelis nebulosa* = Nebelparder (SO-Asien)* + *N. diardi* = Borneo-Nebelparder (gemeinsame Linie ab 6,4 MA; Dichotomie vor ca. 1,5 MA)
- *P. uncia* = Schneeleopard + *P. tigris* = Tiger (gemeinsame Linie ab 4 MA; Dichotomie vor 3 MA)
- *P. pardus* = Leopard (ab 2,5 MA)
- *P. onca* = Jaguar (ab ca. 3 MA) (im Pleist. in Nordamerika: *P. o. augusta* und Nord-+Südamerika: *P. onca mesembrina*)
- *P. leo* = Löwe (ab ca. 2,5 MA)

(Reihenfolge von Leopard und Jaguar in Spektr. Wiss. 6/08 umgekehrt: erst Jaguar, dann Leopard)

(Reihenfolge laut Wikip.: Schneeleopard: Der Schneeleopard ist dort die Schwestergruppe des Löwen; Reihenfolge: Nebelparder, Tiger, Jaguar, Leopard, (Löwe + Schneeleopard)

- (2) 9,4 MA (Borneokatzen-Linie): 2 bis 16 kg; kleine bis mittelgroße Tropenwaldbewohner

- Pardofelis*: --- *P. marmorata* = Marmorkatze (ab 5,4 MA)
- *P. temminckli* = Asiatische Goldkatze (al. *Profelis temminckli*) (ab 4 MA)
- *P. badia* = Borneokatze (al. *Profelis badia*) (ab 4 MA)
- (*Pardofelis* repräsentiert eine rein asiatische Linie)

- (3) 8,5 MA (Karakal-Linie): mittelgroß (5 – 25 kg), Afrika

- Caracal*: --- *C. serval* = Serval (ab 5,6 MA)
- *C. aurata* = Afrikanische Goldkatze (al. *Profelis aurata*) (ab ca. 2 MA)
- *C. caracul* = Karakal = Wüstenluchs (ab ca. 2 MA)

- (4) 8,0 MA (Ozelot-Linie): klein bis mittelgroß (1,5 – 16 kg), Mittel- und Südamerika; nur 36 Chromosomen (alle anderen Felidae haben 38 Chromosomen)

- Leopardus*: --- *L. pardalis* (Ozelot) + *L. wiedi* (Baumozelot) (Linie ab 2,9 MA; Dichotomie vor 1,5 MA)
- *L. jacobita* (Berg-/Andenkatze) + *L. colocolo* (Pampaskatze) (Linie ab 2,3 MA, Dichotomie vor 1,5 MA)
- *L. tigrinus* = Tigerkatze (ab 1 MA)
- *L. geoffroyi* (Geoffroys Katze=Kleinfleck.=Salz-Katze) (ab <1 MA) + *L. guigna* (Nachtkatze = Waldkatze) (ab 1 MA)

- (5) 7,2 MA (Luchs-Linie): mittelgroß (6 – 20 kg), kurzer Schwanz

Lynx: --- *L. rufus* = Rotluchs (USA, Mexiko) (ab 3,2 MA)
--- *L. canadensis* (Nordamerika) (ab 1,5 MA) (Kanadaluchs)
--- *L. lynx* (Luchs; Eurasien) + *L. pardinus* (Pardelluchs; iberisch)
(jeweils ab 1 MA)

(6) 6,7 MA (Puma-Linie): 3 kg (Wieselkatze) bis 65 kg (Gepard); Linie stammt aus Nordamerika, besiedelte dann vier Kontinente

Puma: --- *Acinonyx jubatus* = Gepard (ab 4,9 MA)
--- *P. yagouaroundi* (Jaguarundi = Wieselkatze) + *P. concolor* (Puma)
(jeweils ab 4 MA)

(7) 6,2 MA (Bengalkatzen-Linie): klein, 2 – 12 kg; Asien, sehr verschiedene Lebensräume

Prionailurus: --- *Otocolobus manul* = Manul (Zentralasien) (ab 5,9 MA)
--- *P. rubiginosus* = Rostkatze (Sri Lanka, Südindien) (ab 4,5 MA)
--- *P. planiceps* = Flachkopfkatz (ab 3 MA)
--- *P. viverrinus* (Fischkatze; S-/SO-Asien) + *P. bengalensis* (Bengalkatze)
(jeweils ab 2,5 MA)

(8) 6,2 MA (Abtrennung von der Bengalkatzen-Linie) bzw. 3,4 MA (letzter gemeinsamer Vorfahr der rezenten Arten): Hauskatzenlinie; 1 – 10 kg; Afrika und Eurasien

Felis: --- *F. chaus* = Rohrkatze (Nordafrika bis Hinterindien) (ab 3,4 MA)
--- *F. nigripes* = Schwarzfußkatze (ab 3,0 MA)
--- *F. margarita* = Wüstenkatze = Sandkatze (ab 2,5 MA)
--- *F. bleti* (chines. Wüstenkatze) + *F. libyca* (afrikan. Wildkatze = Falbk.)
--- *F. silvestris* (europ. Wildkatze) + *F. catus* (Hauskatze)
(gemeinsame Linie ab 2,5 MA)

(angegeben ist der nach der molekularen Uhr berechnete Zeitpunkt, seit dem die betreffende Linie existiert)

* Der Nebelparder von Borneo und Sumatra (seit 1821 bekannt, rez. 8000 bis 18000 Exemplare, leopardenähnlich) erwies sich in DNS-Analysen gegenüber den Nebelpardern des Festlands als eigene Art (*Neofelis diardi*), die sich vor ca. 1,4 MA von der Festlandpopulation getrennt hat (BdW 6/07, 12).

Den größten kladistischen Informationswert boten dabei die Y-Daten. Insgesamt ergibt sich folgendes Bild über die Entwicklung der Felidae (Sci. 311, 73): erste felidenartige Carnivoren im U-Oligozän, die UF Felinae erschien im späten Miozän und besiedelte alle Kontinente außer der Antarktis. Rezent 37 Arten in der Familie Felidae (alle im obigen Kladogramm), sofern man die Hauskatze als eigene Art zählt.

Ausgangspunkt der modernen Katzen ist eine asiatische *Pseudaelurus*-Art (diese Gattung war vor 11 MA in Asien mit mehreren Arten vertreten), ein leopardenähnliches Tier. Die Ausbreitung der Felidae erfolgte dann über Landbrücken vor ca. 9 MA nach Afrika und Nordamerika. Mit der Karakallinie erreichten Felidae erstmals einen anderen Kontinent (Afrika) außerhalb Asiens.

Zwischen 4 und 1 MA erfolgten dann weitere Ausbreitungen (Löwe, Gepard, Schwarzfußkatze von Asien nach Afrika; Jaguar und Löwe von Asien nach Nordamerika, Puma und Jaguar von Nord- nach Südamerika). Erst vor 10000 bis 8000 Jahren kamen dann Pumas wieder von Südamerika nach Nordamerika zurück.

Die Radiation der modernen Felidae begann vor ca. 10,8 MA (1) mit dem Abzweig der *Panthera*-Linie in Südostasien (besiedelten später alle Kontinente außer Australien), gefolgt von zahlreichen sich rasch anschließenden Divergenzen: (2) die *Pardofelis*-Linie mit drei asiatischen Arten (Borneokatzen; blieben auf Südostasien beschränkt); (3) die Caracal-Linie (Wüstenluchse; drei afrikanische Arten; ihre Vorfahren erreichten Afrika vor 10 bis 8 MA, als der Meeresspiegel um 60 m tiefer lag), (4) die Ozelot(*Leopardus*)-Linie mit sieben neotropischen Arten (Mittel-, Südamerika), (5) die Luchs-Linie, dicht gefolgt von (6) der Puma-Gepard-Linie und schließlich die terminale Divergenz in die Leopardenkatzen- und Felis-Linie. Die Linien (4), (5) und (6) entstanden in Nordamerika, wo die Felidae während des niedrigen Meeresspiegels vor ca. 9 MA von Asien aus über die Beringbrücke eingewandert waren; alle drei Linien nahmen dann ihren Ursprung in Nordamerika, was auch durch Fossilfunde belegt ist. Die Einwanderung in Südamerika erfolgte erst vor knapp 3 MA; die Ozelotlinie spaltete sich dort in 7 Arten auf.

Am Ende der Eiszeit erloschen dann in Nordamerika der Amerikanische Löwe, Säbelzahnkatzen, Puma und Gepard (der Puma wanderte aber zwischen 10000 und 8000 BP erneut von Südamerika aus ein). Geparde überlebten in Afrika; sie waren schon vor einigen MA über die Beringbrücke nach Asien gekommen.

Auch die Linie der Bengal- oder Leopardkatzen (7) und die Linie der Hauskatzen (8) stammen aus Nordamerika und wanderten über die Beringbrücke in Asien ein.

Die *Panthera*-Linie (1) war besonders erfolgreich; Tiger erreichten in Südostasien bis zu 320 kg Gewicht. Leoparden breiteten sich von Asien nach Afrika aus. Jaguare und Löwen wanderten vor 3 – 4 MA in Nordamerika ein, starben dort aber vor ca. 12000 Jahren aus, während der Jaguar in Südamerika überlebte. Löwen besiedelten von Asien aus Afrika. Tiger sind vor ca. 70000 Jahren einen genetischen Flaschenhals durchlaufen, wohl infolge des Toba-Ausbruchs auf Nordsumatra vor 73000 Jahren, als viele Säuger Ostasiens zugrunde gingen; offenbar überlebten nur wenige Tigerindividuen.

Die Hauskatze stammt von Wildkatzen des Nahen Ostens ab und wurde offenbar mehrfach im gleichen Gebiet domestiziert; es gibt heute 50 bis 70 verschiedene Rassen; bei manchen dieser Rassen sind auch andere Arten eingekreuzt.

Rezente Verbreitung von Felidae (Spektr. Wiss. 6/08, 59):

Europa: Europ. Wildkatze; Iberischer Luchs; Nordluchs

Nördliches Asien: Asiatische Wildkatze, Nordluchs, Manul, chinesische Bergwildkatze, Schneeleopard, Sibirischer Tiger

Nordamerika: Rotluchs, Kanadaluchs, Jaguar, Puma

Schwarzafrika: afrikan. Goldkatze, afrikan. Löwe, afrikan. Wildkatze, Schwarzfußkatze, Karakal, Gepard, Leopard, Serval

Tropisches Asien: asiat. Goldkatze, asiat. Löwe, Rotkatze, Borneo-Nebelparder, Fischkatze, Flachkopfkatz, Rohrkatze, Leopard, Bengalkatze, Marmorkatze, Rostkatze, Sandkatze, Tiger

Südamerika: Bergkatze, Kleinfleckkatze, Jaguar, Jaguarundi, Nachtkatze, Baumozelot, Ozelot, Ozelotkatze, Pampaskatze, Puma

Der älteste fossile Nachweis der Felinae stammt aus dem ob. Miozän (ca. 9 MA) des westlichen Eurasiens („*Felis*“ *attica*). Nach molekularkladistischen Daten entstanden die meisten Linien der Feliden zwischen 10,8 und 6,2 MA. Innerhalb der acht Linien erfolgten dann weitere Divergenzen zwischen 6,4 und 2,9 MA,

als der Meeresspiegel 90 – 100 m über rezent lag; eine weitere Phase der Artenbildung erfolgte zwischen 3,1 und 0,7 MA; in dieser Zeit entstanden 27 der 37 modernen Felidenarten; diese plioleistozänen Artbildungen erfolgten in einer Phase recht niedriger Meeresspiegel.

Biogeographie: am plausibelsten ist, dass die modernen Feliden in Asien entstanden und dort *Panthera* und anschließend *Pardofelis* abzweigte (zu dieser Zeit extrem niedriger Meeresspiegel im oberen Miozän). Zwischen 8,5 und 5,6 MA erfolgte dann eine erste Migration (M1), wobei die Caracal-Linie in Afrika eintraf; eine zweite Migration (M2) verlief über die Bering-Brücke und führte zum gemeinsamen Vorfahren von fünf Linien (Ozelot-*Leopardus*; Luchs; Puma; Leopardenkatze; *Felis*) vor ca. 8,5- 8,0 MA. Zu dieser Zeit verbreiteten sich zahlreiche eurasische Carnivoren nach Nordamerika (Bären, Kleinbären, Musteliden, säbelzahnige Felidenarten). Zwischen 8,0 und 6,7 MA differenzierten sich dann in Nordamerika die Linien zum Ozelot, Puma und Luchs. Die Ozelot-Linie diversifizierte sich dann weiter zwischen 8,0 und 2,9 MA; ab 2,7 MA entstand die Panamesische Landbrücke, der Faunenaustausch mit Südamerika setzte ein. Zwischen 6,7 und 6,2 MA differenzierten sich dann Leopardenkaten und Katzen von einem eurasischen Vorfahren, der entweder von vornherein in Eurasien geblieben war (also die M2-Migration nicht mitgemacht hatte), oder über die Bering-Brücke nach Eurasien zurückgewandert war (was für mehrere Caniden- und Cameliden-Arten angenommen wird).

Heutzutage gibt es vier Felidenlinien, die noch in ihrer Entstehungsregion leben: *Pardofelis*-Linie (Orient), Leopardenkatenlinie (Orient), Caracal (Äthiopien) und Ozelot-Linie (Mittel-, Südamerika = Neotropen). Die anderen Linien umfassen auch transkontinentale Migrationen, so der Gepard von Nordamerika (Puma-Linie) nach Zentralasien und Afrika; Vorfahren des Luchses wanderten von Nordamerika über die Bering-Brücke nach Eurasien (zwischen 1,6 und 1,2 MA); *Panthera*-Arten aus Asien breiteten sich nach Amerika (Jaguar, Löwen) und Afrika (Löwen, Leopard) aus. *Felis*-Arten wanderten im Pleistozän in Afrika ein (*F. libyca*, *F. nigripes*). Die recht niedrigen Meeresspiegel erleichterten die pleistozänen Wanderungen zwischen Nordamerika und Asien.

Als entwicklungsgeschichtlich älteste rezente Katze gilt die erst 1965 auf der Insel Iriomote östlich von Taiwan entdeckte *Mayailurus iriomotensis*; nur 28 Zähne; gesamte Population besteht aus 30 – 40 Exemplaren; zum Erhalt wurde ein Schutzgebiet errichtet. Vermutlich aber keine eigene Gattung, sondern Seitenzweig der asiatischen Gattung *Prionailurus* = Leopardenkatze. Inzwischen nach molekularen Untersuchungen als Unterart der Bengalkatze aufgestellt (*Prionailurus bengalensis iriomotensis*; Iriomotekatze). Besiedlung der Iriomote-Insel wahrscheinlich vor 90000 Jahren vom südchinesischen Festland aus.

(Echte) Säbelzahnkatzen (d.h. Säbelzahnkatzen innerhalb der Felidae): frühe Säbelzahnkatzen unterschieden sich noch nicht sehr von den Felinae; bei den weiter abgeleiteten Säbelzahnkatzen führte dann allerdings ein (im Vergleich zu den Felinae) abweichender Selektionsdruck dazu, dass sie zu Präzisionskillern mit riesigen Eckzähnen wurden. Hierzu wurde die Mundöffnung maximiert, Umformung von Schädel und Unterkiefer; allerdings auf Kosten der Beißkraft (!). Voraussetzung für ein Überleben waren aber große Beute und eigene Größe. Die „normalen“ Felinae mit ihrer höheren Beißkraft konnten daher ein breiteres Größenspektrum besetzen, aber auch ein von der Größe her breiter aufgestelltes Beutespektrum nutzen. Die Spezialisierung auf große Beute (und eigene Körpergröße) führte die Säbelzahnkatzen dann in eine evolutionäre Sackgasse, als sich Klima und Ökosysteme veränderten (Nat. 454, 710).

Mungos (*Herpestidae*/-nae): ab Chattium (BRI; EU, AS, AF): klein, überwiegend auf Afrika beschränkt. Älteste Vertreter sind *Leptoplesictis* aus dem unt.- mittl. Miozän Europas und Afrikas; *Herpestes* aus dem ob. Miozän Pakistans (9,5 – 7 MA) (drei unbestimmte Arten von *Herpestes*); *Atilax n. sp.*, *Herpestes sp.*, *Ichneumia sp.* aus der Lukeino Formation Kenias (6,0 – 5,7 MA), sowie – als älteste Mungo-Art, die auch noch rezent vorkommt – *Galerella sanguinea* von TM 266, Toros Menalla, Tschad (ca. 7 MA, *Sahelanthropus*-Lokalität). Nach molekularkladistischen Studien sollen sich die rezenten Arten (2 – 4 je nach Interpretation) vor 11,4 MA voneinander

getrennt haben. *G. sanguinea* ist ein hervorragender Kletterer, effizienter Killer, mit breitem Nahrungsspektrum von Insekten bis kleinen Wirbeltieren (Natwiss. 92, 287).

Besiedlung Madagaskars durch Katzenartige, die den Herpestidae Afrikas nahe stehen, von Afrika aus in einem einzigen Kolonisationsevent, nach molekularkladistischen Daten vor 24 – 18 MA (s. Paläozän, Katzenartige und Primaten). (Nat. 421, 734). Einzige Raubsäuger Madagaskars.

2. Hundartige: *Hesperocyon* (U-Oligozän bis O-Miozän Nordamerikas, naA 40 bis 15 MA) als Ahn der Hunde (*Canis*); *Phlaocyon* (U-Miozän Nordamerikas, 80 cm, waschbärähnlich, primitives Mitglied der Canidae; gemischte Nahrung, Lebensweise waschbärähnlich, Füße hundeähnlich, aber Gliedmaßen eher zum Erklettern von Bäumen als zum Laufen geeignet). Canini und Vulpini ab O-Miozän; der fuchsähnliche *Leptocyon* (O-Oligozän bis O-Miozän; Nordamerika) gilt als Schwestergruppe aller rezenten Caniden (s. Natwiss. 94, 575).

Canis ab O-Miozän*. Im O-Miozän 42 Gatt. (rez. 12) der Hundefamilie. Die Hunde überflügelten jetzt die Katzen, in deren Schatten sie seit dem O-Eozän standen, wobei das Familien- und Rudelleben der Hunde eine entscheidende Rolle spielte und Vorteile gegenüber Katzen einbrachte, die zwar gewisse Formen der Kooperation, aber keine Rudelbildung kennen. Durch die Vorteile der Rudelbildung glichen die Hunde die gebißtechnischen Nachteile gegenüber den Katzen aus; Hunde haben nicht so dolchartige Eckzähne, dafür dahinter eine Batterie kleinerer schneidender und mahlender Backenzähne, die auch für eine gemischte Kost noch geeignet sind; das Gebiß ist also nicht so hoch spezialisiert wie bei Katzen, ermöglicht keinen effektiven Tötungsbiß. Ein einzelner Hund stellt daher keine große Gefahr dar; nur im Rudel können sie die Effektivität der Katzen übertrumpfen. Aus den Familienverbänden zum Schutz der Jungen wurden streng organisierte Jagdgemeinschaften mit sozialer Kommunikation, um Streitereien um die Nahrung zu vermeiden. Ein weiterer Vorteil der Hunde gegenüber Katzen besteht in ihrer Ausdauer als Langstreckenjäger aufgrund ihrer langen grazilen Gliedmaßen, während Katzen nur als Kurzstreckenjäger taugen.

Als sich vor 4 MA infolge trockeneren Klimas die Wälder weiter zurückzogen und Steppen ausbreiteten, war dies ein entscheidender Vorteil für die Hunde im Vergleich zu den schleichend agierenden Katzen, denen nun die Deckung (die in den Wäldern problemlos war) verloren ging. Im Holozän bevölkerten die Hunde dann die gesamte Erde; ihre Verbreitung reichte bis in die Polargebiete und damit weiter als die der Katzen; Dingos besiedelten sogar Australien. Der Wolf wurde zur am weitesten verbreiteten Raubtierart überhaupt und trieb die Jagdtechnik (in Gruppen) auf den bisherigen Höhepunkt.

* *Canis ferox* aus dem Hemphillian Zentralmexikos ist wahrscheinlich der älteste echte *Canis*; er ist direkter Vorläufer des ausgestorbenen *C. lepophagus*, der als Vorläufer des Kojoten (*C. latrans*) gilt (J. Palaeont. 72, 546).

Neben den Canini sind auch die Vulpini (Füchse) ab dem O-Miozän nachweisbar, zunächst im O-Miozän (konkret: frühen Hemphillian) Nordamerikas (*Vulpes sp.*), seit 7 MA (*V. riffautae*, Tschad, *Sahelanthropus*-Lokalität) erstmals in der Alten Welt; vielleicht breiteten sich die Füchse zunächst in Afrika aus, bevor sie in Europa einwanderten. Der Canine „*Canis*“ („*C. cipio*“) ist in Europa seit 6,9 – 6,8 MA nachweisbar (Spanien), somit ist *V. riffautae* nicht nur der älteste Vulpine, sondern der älteste bekannte Canide der Alten Welt, gefolgt von *C. cipio* aus Spanien und Vulpini aus dem Pliozän Chinas und Europas. Aus dem O-Miozän Asiens sind bisher keine Caniden bekannt, obwohl die Caniden auf ihrem Weg nach Afrika zwingend Asien durchquert haben müssen (Natwiss. 94, 575).

Canis wanderte von Amerika aus im frühen O-Pliozän in Ostasien ein; ältester Nachweis in Eurasien vor 3,4 MA in China; vermutlich erreichte die Gattung im Pliozän auch schon Afrika. Ein als *Canis* gedeuteter Fund zwischen 4,0 und 3,3 MA in Polen erwies sich nach Untersuchung eines Endocasts der Schädelkapsel als *Nyctereutes* (Natwiss. 101: 645).

"Urgroßhunde" (Borophaginen) vor allem im O-Miozän (8 MA) bis U-Pleistozän Nordamerikas (insgesamt aber ab ca. 35 MA bis unt. Pleistozän). Kräftiger Körperbau, gedrungener Vorderkopf (bärenartiges Aussehen). Große hyänenartige Prämolaren zum Knochenknacken. Schädel verkürzt. Z.B. *Osteoborus* (O-Miozän bis U-Pleist.); sie vertraten in Nordamerika die Hyänen (die auf die Alte Welt beschränkt waren; nur im Pleist. lebte eine Hyäne, *Chasmaporthetes*, in Nordamerika). Aasfresser, jagten anderen Raubtieren die Beute ab. Die Großhundarten waren kurzlebiger als die kleineren Hundarten. In Koprolithen fanden sich zerbrochene Knochen, die belegen, dass sie Knochenbrecher waren und bei ca. 25 kg Eigengewicht Huftiere von 100 kg jagten, was vermutlich nur in Gruppen/Rudeln möglich war.

Als ursprünglichste rezente Hundartige (Cynoidea) gelten der Marderhund (*Nyctereutes procyonoides*) und der nordamerikanische Graufuchs (*Urocyon*), der als einziger Wildhund klettern kann; es handelt sich um Reliktformen früher Abspaltungen der Familie Canidae (THENIUS 2000).

Entwicklung der Hunde in Nordamerika (Sci. 306, 101): die Canidae umfassen insgesamt drei Subfamilien:

--- Caninae (rezent)

--- Hesperocyoninae (40 – 15 MA; endemisch in Nordamerika), mind. 28 Arten

--- **Borophaginae** (s.o., 34 – 2 MA, endemisch in Nordamerika), mind. 68 Arten, z.B. *Epicyon* mit 95 cm Schulterhöhe

Maximale Diversität der beiden letztgenannten Subfamilien vor 30 MA mit 25 simultan lebenden Arten.

Den beiden ausgestorbenen Subfamilien ist gemein, dass sie in ihrer Entwicklung entsprechend der Copeschen Regel immer größer und hypercarnivor wurden (hypercarnivor = fleischfressend, wobei die Beutetiere selbst größer sind als die Beutegreifer) und daraufhin dann relativ schnell ausstarben. Die Größenzunahme und Hypercarnivorie (Hesperocyoninae: Zunahme der Länge des ersten Molaren um 400 % in 25 MA; Borophaginae: 600 % in 35 MA) stellt eine zunehmende Spezialisierung dar, die dann die Anpassungsfähigkeit verminderte und die Arten deshalb einem größeren Risiko der Extinktion aussetzte, zumal parallel zur Größenzunahme der betreffenden Subfamilie die kleineren Arten derselben Subfamilie verschwanden; ihre Rolle wurde dann von den ersten Mitgliedern der Caninae und evtl. einigen Procyoniden übernommen. Keine der hypercarnivoren Arten (d.h. die sich von Beutetieren ernährten, die größer waren als sie selbst) lebte länger als 6 MA, während einige omnivore Arten 11 MA lang überlebten; die Überlebensdauer der hypercarnivoren Arten war also durchschnittlich kürzer als die der kleineren, stärker omnivoren Arten.

Auch rezente Raubtiere benötigen ab einer Größe von ca. 21 kg aus energetischen Gründen üblicherweise Beutetiere, die ebenso groß oder größer sind als sie selbst (sonst lohnt der Energieaufwand für die Jagd nicht); das Jagen größerer Beutetiere erfordert aber erhebliche anatomische Adaptationen (z.B. auch im Kieferbereich), die nicht ohne weiteres wieder rückgängig gemacht werden können; die betreffenden Beutegreifer befinden sich dann in einer evolutionären Sackgasse mit erhöhtem Extinktionsrisiko. Zuerst ist es den Hesperocyoninae so ergangen; als diese erloschen waren, nahmen die bis dahin kleinen Borophaginen an Größe zu, während die Caninen recht klein und stärker omnivor blieben und daher überlebten. Die ersten hypercarnivoren Arten erschienen jeweils auf dem Höhepunkt der Diversität der betreffenden Subfamilie (evtl. um aufgrund der starken Konkurrenz zwischen den simultan lebenden Arten neue ökologische Nischen zu erobern); nach diesem Höhepunkt und dem Auftreten der Hypercarnivoren erlosch dann die jeweilige Subfamilie innerhalb von 14-16 MA.

Die Zunahme der Körpergröße verringert das Risiko, selbst Opfer von Beutegreifern zu werden, verbessert die Chancen, selbst Beute zu machen, und verbessert die thermische Effizienz. Auch die Zunahme der Größe der Beutetiere (wie sie auch für die Herbivoren in Nordamerika nachweisbar ist: seit 30 MA gab es ununterbrochen herbivore Beutetiere von mehr als 100 kg in Nordamerika) führt zu einer Zunahme der Größe ihrer Beutegreifer.

Ursache für die kürzere Lebensspanne der hypercarnivoren Arten: verringerte Populationsdichte; geringe Möglichkeit, die morphologischen Anpassungen wieder rückgängig zu machen, wenn sich die Lebensumstände verändern.

Vergleichbare Trends zu größerer Körpergröße und Hypercarnivorie finden sich bei permischen Therapsiden sowie innerhalb der Säugetiere bei ausgestorbenen Gruppen wie den Creodonten, Amphicyoniden sowie bei Hyaeniden.

Kladogramm der Linie zu den Hunden (Spektr. Wiss. 7/2008, 51):

- (Walroß + Seeelefant) + (Großer Panda + Schwarzbär) (Außengruppe)
- Graufuchs + Insel-Graufuchs
- Linie zu den Füchsen I*
- Linie zu den Füchsen II**
- Streifenschakal + Schabrackenschakal
- afrikanischer Wildhund
- Rothund
- Abessinischer Fuchs
- Kojote / Präriewolf
- Wolf + Haushund

* Füchse I:

- Löffelhund
- Marderhund
- Afghanfuchs + Wüstenfuchs/Fennek
- Silberrücken-/Kapfuchs
- (Polar/Eisfuchs + Kitfuchs)
- Korsak, Steppenfuchs
- Sand-/Rüppelfuchs
- Rotfuchs

** Füchse II:

- Mähnenwolf + Waldhund
- Kurzohrfuchs
- Maikong / Waldfuchs
- ? Brasilianischer Kampffuchs
- ? Darwinfuchs
- ? Pampasfuchs + Chilla/Grisfuchs
- Perufuchs + Andenschakal/-fuchs

3. Bären: ab O-Oligozän (*Cephalogale*); [lt. BRI Ursidae bereits ab Priabonian]; rezente UF Ursinae ab U-Miozän, *Ursus* ab U-Pliozän.

Im U- bis O-Miozän *Hemicyon* (Asien, Europa, Nordamerika, 1,5 m lang, naA 2,3 m lang; bis 160 kg); äußerlich wie ein kräftiger Hund gebaut, für einen Bären relativ leicht; wahrsch. aktiver Jäger; im Gegensatz zu allen anderen Bären kein Sohlen-, sondern Zehengänger, um hohe Laufgeschwindigkeiten zu erreichen. Bewohnte offenes Gelände, jagte evtl. in Rudeln. Manchmal in eine eigene Familie Hemicyonidae (ad Arctoidea) gestellt, ansonsten in die UF Hemicyoninae innerhalb der Ursidae. Konvergente Entwicklung zu den Amphicyonidae. Beide Gruppen gingen zugrunde, als sich die Großkatzen (besonders die Säbelzahnkatzen) in ihren Lebensräumen ausbreiteten.

Kolponomos (U-Miozän Nordamerikas; 1,2 m lang, 70 cm Schulterhöhe, 80 kg, ad Ursidae) als mariner Bär, der sich von hartschaligen marinen Wirbellosen ernährte; Augen direkt nach vorn gerichtet. Er nutzte etwa die Nische der heutigen Seeotter.

Von *Ursavus* (U-Miozän bis U-Pliozän, 1,3 m lang, 60 kg) sollen abstammen:

- **Agriotherien** (Agriotheriinae, ad F Ursidae; O-Miozän bis Pleistozän; naA 13,6 - 2,5 MA; *Agriotherium* in Afrika, Asien, Nordamerika und Europa, 2,5 m lang, noch hundeähnliche Merkmale; in Afrika nur im Südwesten; größer als rez. Kodiakbär; *Agriotherium* hatte die größte Beißkraft aller Landsäuger). Primär karnivor, sekundär omnivor. *Indarctos* (11,1 – 5,3 MA; Nordamerika, Europa, Asien, Afrika, 2 m lang, 1,3 m Schulterhöhe).

- **Tremarctinae (Kurzschnauzenbären)**; letztere rez. durch den **Brillenbär** Südamerikas vertreten, stellten sie aber die größten Bären aller Zeiten im O-Pleistozän Nordamerikas. Die Agriotherien und Tremarctinae entwickelten sich vor 12 MA, als es trockener wurde und sich Grassteppen ausbreiteten; sie waren riesige, jagende Fleischfresser und verbreiteten sich über ganz Amerika, wo sie zu jener Zeit die wichtigsten und größten Raubtiere stellten; vor > 11000 J. starben diese Riesenbären aber aus, der Brillenbär Südamerikas (syn. Andenbär, ad UF Tremarctinae) ist der letzte Abkömmling dieser Linie (kleiner, teilweise zum Baumleben zurückgekehrt, gemischte Kost im Gegensatz zu den stärkeren, karnivoren Vorfahren). Neben *Plionarctos* (Miozän-Pliozän-Grenze, Nordamerika) gab es zwei Linien der Tremarctinae. Eine führt zum rezenten Brillenbär (*Tremarctos*), die andere zu Riesenbären wie *Arctotherium* (M- und Südamerika, bis ca. 12 TA), *Arctodus* (O-Pliozän bis O-Pleist. Nordamerikas), *Pararctotherium*.

Ursavus soll sich vor 20 MA von Asien nach Nordamerika ausgebreitet haben und wurde dort zum ersten Vertreter der Ursinae. Es gibt aber auch fragliche Fossilien von *Ursavus* aus Nordamerika, die 29 MA alt sind, und dann für eine umgekehrte Ausbreitung (von Nordamerika nach Asien) sprechen würden. Je nach Art katzen- bis wolfsgroß, aber massiger gebaut. *Ursavus elmensis* gilt als älteste Art. *Ursavus* erlosch vor 5,3 MA.

Kladogramm der Linien zu den rezenten Bären (morphologisch, nach Naturhistor. Museum Mainz):

ab jetzt: Ursidae

--- Abzweigung zum Großen Panda (Ailuropodinae)

--- *Ursavus*-Gruppe (U-Miozän bis U-Pliozän)

1. Aus der *Ursavus*-Gruppe des U-Miozäns zweigt die Linie zu den Agriotherien und Tremarctinae, rez. nur vertreten durch den Brillenbär

ab jetzt: Ursinae

2. Von der Hauptlinie zweigen im O-Miozän die Linien zum Malayenbär (*Helarctos*) und -getrennt - zum Lippenbär (*Melurus*) ab. Der Malaienbär gilt nach THENIUS (2000) als ursprünglicher

rezenten Großbär und unterscheidet sich nur geringfügig von *Ursavus* aus dem Miozän Europas; in der Eiszeit war *Helarctos* bis nach China verbreitet. Er ist ein lebendes Modell der Vorfahren der heutigen Großbären (ohne den vorher abgezweigten Bambusbär = Großer Panda)

3. Im U-Pliozän erscheint G. *Ursus* mit *U. böckhi* (= *minimum*) als Stammform des Kleinen Mosbacher Bären (*U. mediterraneus*) und des Etruskischen Bären.
- 4a. Vom Kleinen Mosbacher Bären geht die Linie dann zu den amerik. Schwarzbären (*Enarctos americanus*) und Kragenbär (*E. tibetanus*).
- 4b. Vom Etruskischen Bären (*Enarctos etruscus*) verläuft eine Entwicklungslinie über den Großen Mosbacher Bären zum Höhlenbär, eine andere zum Braunbär (*U. arctos*), wobei von dieser Linie relativ spät erst der Eisbär abzweigt (älteste Fossilien: 110 – 130 TA), indem Grizzly-Braunbären im Polargebiet eine Nische (Robbenjagd) entdeckt hatten; Eisbären wurden wieder reine Fleischfresser, während Grizzlys ihrer Größe wegen auch viel pflanzliche Kost benötigten. Der Höhlenbär war der größte Bär der Hauptlinie (sogar größer als der rez. Kodiakbär Nordamerikas, das größte rez. Landraubtier).

Auch DNA-kladistische Untersuchungen weisen aus, daß der amerik. Schwarzbär (*U. = E. americanus*) nicht direkt vom Braunbär abstammt, sondern mit ihm einen gemeinsamen Vorfahren hat. Der Braunbär selbst muß aber auch schon recht alt sein: die beiden heutigen europäischen Populationen (östl./westl. Linie mit Refugien auf der iberischen Halbinsel und Balkan) sollen sich vor ca. 850 000 J. getrennt haben; einige Bären der östlichen Linie bevölkerten über die Beringbrücke Nordamerika (aus ihnen entwickelte sich der Grizzly-Bär, ein amerik. Braunbär, ebenfalls *U. arctos*) und schließlich aus letzterem der Eisbär (*U. maritimus*).

Mitochondriales Kladogramm der Bären (Spektr. Wiss. 7/2012, 37):

- Abspaltung des Brillenbären vor 6,3 MA
- Abspaltung des Lippenbären vor 3 MA
- Linie zu Malaienbär + (Schwarzbär + Kragenbär)
- *Ursus etruscus* (3 bis 1,2 MA) als Vorfahr von:
 - Braunbär (ab 0,9 MA, aus Asien stammend) + Eisbär (ab 0,6 MA)
 - Höhlenbär (300.000 bis maximal 15000 Jahre); unmittelbarer Vorfahr ist *Ursus deningeri*

Der **Große Panda** (*Ailuropoda*, seit O-Pliozän) gehört DNA-kladistisch zu den Echten Bären (Ursidae); Vorläufer im U-Miozän: *Schlossericyon*; *Agriarctos* (Miozän).

Als ältester Vertreter gilt neuerdings der 11,6 MA alte *Kretzoiarctos* aus Spanien sowie noch etwas älteres Material auf Pforzen/Allgäu.

- Kretzoiarctos* (Ursidae: Ailuropodinae; 1,3 m lang, 60 – 70 cm Schulterhöhe, 60 kg Gewicht, Europa), wohl herbivor bei harter Pflanzennahrung (Zahnstruktur ähnelt großem Panda), bereits pandaähnlich.
- . Molaren und Prämolaren waren bereits an harte Pflanzennahrung angepasst. Im späten Miozän ging angesichts der Messianischen Salzkrisse die Diversität der Ursidae in Europa zurück.

Der große Panda stellt die basalste Linie innerhalb der Großbären. Früher war *Ailuropoda* weiter verbreitet (China, SO-Asien). Die pleistozäne Chronospecies *A. baconi* war größer als die rezente Art *A. melanoleuca*. Zeitlich davor lebte *A. microta* vor 2 – 2,4 MA in Südchina (1 m lang, 25 - 45 kg; moderner Panda: 70 – 160 kg); diese spätpliozäne Art war nach der Schädel- und Zahnanatomie zufolge bereits an harte Pflanzennahrung wie Bambus adaptiert. Die Morphologie war aber noch nicht so spezialisiert und deutet auf eine Abstammung von dem miozänen Ursiden *Ailurarctos* aus Asien (PNAS 104, 10932). *A. melanoleuca* lebt nur in Zentralchina, die Vorläuferart *A. baconi* (O-Pleist.) lebte von Nordchina bis Südostasien, die älteste Art der Gattung, *A. microta* (Plio-/Pleistozän), immerhin in Zentral- und Südchina. Die mittlere Art (*A.*

baconi) hatte das größte Hirnvolumen, im oberen Pleistozän nahm das Hirnvolumen wieder ab (Natwiss. 95, 1079).

4. Kleinbären (Procyonidae): an der Eozän/Oligozän-Grenze erschienen (lt. BRI aber erst ab Chattium; EU, NA, AS). Auch neuere Arbeiten erwähnen das Auftreten erst im O-Oligozän, zunächst in Europa (Natwiss. 101: 965). Gemeinsame Vorfahren mit Hunden und Bären; reine Fleischfresser. Nach molekularen Daten diversifizierte die Kronengruppe der modernen Procyonidae im frühen Miozän vor ca. 20 MA.

Procyonidae wanderten in mindestens zwei Wellen auch in Südamerika ein, wobei die erste Einwanderung schon vor der ersten großen Migrationswelle vor ca. 3 MA erfolgte; die erloschene Gattung *Cyonasua* ist schon im O-Miozän Südamerikas nachweisbar (ca. 7,3 – 7,1 MA in Argentinien), *Cyonasua* und *Chapalmalania* zwischen 5,3 und 3,3 MA. Sie gehören damit zu den ersten Immigranten Südamerikas. In den letzten 0,4 MA wanderten in einer zweiten Welle mehrere neue Gattungen ein (*Bassaricyon*, *Nasua*, *Nasuella*, *Potos*, *Procyon*). *Procyon* und *Nasua* sind seit 58000 Jahren in Südamerika nachweisbar (Natwiss. 101: 965).

Im U-Miozän erscheint die UF **Waschbärartige** mit *Bassariscus* (**Katzenfrett**, U-Miozän bis rez., Nord- und Mittelamerika) sowie die UF **Katzenbärenartige** (Ailurinae), zu der der **Kleine Panda (Bambusbär)** *Ailurus* gehört. Im frühen O-Miozän lebten Katzenbären auch in Deutschland (*Simocyon diaphorus*, 10 MA, Eppelsheim; der Bezeichnung zufolge fleisch- und pflanzenfressend) (Pressenotiz 2008).

Aus dem ob. Miozän/unt. Pliozän (Datierungsunsicherheit; Spanne zwischen 7 und 4,5 MA) der Appalachen wurde 2004 der älteste und primitivste nahe Verwandte des Kleinen Panda beschrieben (Nat. 431, 556).

Kladogramm:

- *Simocyon* (auch im unt. O-Miozän Deutschlands: *S. diaphorus* in den 10 MA alten Dinosauriersanden von Eppelsheim!)
 - ab jetzt: Fam. Ailuridae
- Ailuridae indet. (ca. 13 MA) (mittl. Miozän, Frankreich)
- ***Pristinailurus bristoli*** (Appalachen; irgendwann zwischen 7 und 4,5 MA)
- *Ailurus fulgens* (ob. Pliozän bis rez., Ostasien)
- *Parailurus anglicus/hungaricus* (unt. bis ob. Pliozän, Deutschland) + *Parailurus* sp. (unt. Pliozän, Washington).

Da an der gleichen Fundstelle auch eine neue Art des eurasischen Dachses entdeckt wurde, deuten die Funde auf sehr enge faunale Beziehungen zwischen dem Osten Nordamerikas und dem östlichen Asien im ausgehenden Tertiär, konkludent mit paläobotanischen Daten. Es handelte sich um ein Waldbiotop (zu einer Zeit, als sich in Nordamerika schon weitgehend Grasland ausgebreitet hatte), dominiert von Eichen und *Carya*, ferner Kiefern; unter den Tieren dominierten waldadaptierte Arten, es fehlten typische Graslandarten; Pferde fehlten komplett, dafür sehr viele Tapire, kurzgesichtiger Bär ***Plionarctos***, Nashorn *Teleoceras*; Kombination südlicher, wärmeadaptierter Arten (*Alligator*, *Tapiravus*) sowie kühladaptierter Arten (Dachs, Kleiner Panda). Rezent kommt der Kleine Panda nur in den Berggebieten des südl. Himalaya vor, spezialisiert auf Bambus. Es gibt keine Hinweise auf das Vorhandensein von Bambus an der Fundstelle in den Appalachen (Gray Fossil Site), was aber auch mit den Schwierigkeiten beim fossilen Nachweis von Pollen der Poaceae zusammen hängen könnte; wahrscheinlich war aber *Arundinaria gigantea* (heute in Tennessee weit verbreitet, zu den Bambusgewächsen gehörend) oder eine nahe verwandte Art im Miozän weiter verbreitet als heutzutage. Andererseits dürfte der Kleine Panda der Gray-Fundstelle auch ohne Bambusnahrung ausgekommen sein, denn wie hätte er sonst durch den arktischen Waldkorridor nach Nordamerika einwandern können, gab es doch in diesem Korridor ebenfalls keine Bambuspflanzen?

Wenig später fand man *Simocyon* auch im Miozän Spaniens (Batallones bei Madrid); *S. batalleri* war ein pumagroßer semiarborealer Carnivore mit moderat hypercarnivorer Ernährung. Wie *Ailurus* und – konvergent – der große Panda verfügte er bereits über den „umgekehrten Daumen“ (vergrößertes radiales Sesamoid, funktionell ein umgekehrter Daumen). Bei den kleinen Pandas dient er offenbar der Erleichterung der Fortbewegung in den Bäumen, beim großen Panda zur Handhabung der Bambusstämme. Der gemeinsame Vorfahr von *Ailurus* und *Simocyon* lebte offenbar schon arboreal, war aber noch nicht auf Herbivorie spezialisiert (PNAS 103, 379).

5. Marderartige: F. **Mustulidae** seit O-Eozän, lt. BRI aber erst ab U-Miozän; im Miozän erschienen:

- in der UF **Raubmarder (Mustulinae)** G. **Marder** (*Martes*, ab M-Miozän) und **Wiesel** (*Mustela*, ab O-Miozän)
- die UF **Dachse** ab U-Miozän (**Dachs** = *Meles* ab U-Pliozän)
- die UF Taxidiinae (nordamerik. Dachse) ist mit *Chamitataxus* im ob. Miozän der USA vertreten (Palaeont. 49, 999).
- die UF **Fischotter**: im obersten Oligozän entwickelten sich aus dem Marder *Potamotherium* (O-Olig. bis U-Miozän) die ersten **Fischotter** (Lutrinae); rez. G. *Lutra* (**Fischotter**) ab O-Miozän, *Enhydra* (**Seeotter**) ab O-Pliozän.
- die UF **Stinktiere** (Mephitinae) ab U-Miozän; *Pliogale* und *Spiogale* ab Pliozän, *Mephitis* (**Streifenskunk**) ab Pleistozän. Die Kleinheit der Marderartigen machte sie selbst zu Beutetieren, was Stinktiere durch einen unangenehmen Geruch kompensierten.

Ekorus war ein großer Marder (Mustelidae) aus dem O-Miozän Afrikas, 120 cm lang, 60 cm Schulterhöhe, 45 kg, leopardenartige lange Beine, hundartige Statur (im Gegensatz zu den kurzen Beinen moderner Marder). Er dürfte ein bedeutender Jäger in Ostafrika gewesen sein, bevor die großen Katzen die Kontrolle über die Savannen übernahmen. Der Rückzug der Wälder in Kenia mit der Öffnung des Rift Valleys und die damit verbundene Klimaveränderung förderte die Ausbreitung von Savannen; dies brachte Vorteile für Räuber, die schnell laufen konnten, während die langsameren Läufer unter den Räufern, die bisher an Wälder angepasst waren, erloschen. Große Marder fanden sich auch im Miozän von Asien und Nordafrika.

Eomellivora (11 – 5 MA; Afrika, Eurasien und Nordamerika; 1,1 m lang, 50 cm hoch, 35 kg) eng mit dem modernen Honigdachs (*Mellivora*, ab O-Pliozän) verwandt.

6. **Bärenhunde** (Priabonian bis O-Miozän, z.B. *Amphicyon*, *Magericyon*, *Daphoenodon*) erlöschen gegen Ende des Miozäns. Details s. Oligozän.

Nagetiere (Rodentia):

In Europa lebten im Miozän **Rieseneichhörnchen** der Ufam Sciurinae, auf einer italienischen Insel (heute zum Festland gehörig) große **Wühlmäuse** (*Microta*).

Im Miozän Nordamerikas Mylagaulidae (O-Oligozän bis U-Pliozän, 28 – 5 MA, Nordamerika und China) wie *Epigaulis* mit breiten paddelförmigen Händen mit langen Krallen zum Graben;

kleine Augen (Indiz für unterirdische Lebensweise). Auf der Schnauze vor den Augen ein Paar Hörner ungeklärter Funktion, evtl. nur bei Männchen, evtl. zum Graben.

Ceratogaulus (O-Miozän bis U-Pliozän, Nordamerika, 30 cm), zwei Hörner auf der Stirn im Nasenbereich; einziges Nagetier mit Hörnern; kleinstes Säugetier mit Hörnern. Es gibt nur noch ein anderes grabendes Säugetier mit Horn (*Peltephilus*, ein ausgestorbenes Gürteltier). Horn wahrscheinlich zur Verteidigung; kein sexualdimorphes Merkmal. Gesamthabitus murmeltierähnlich. Kleines Foramen opticum spricht für sehr schlechte Sicht.

8 rezente Gattungen der Nagetiere existierten bereits im U-Miozän vor 17 MA oder mehr (Natwiss. 98, 87):

Myomorpha:

--- *Sicista* (Birkenmaus; ad Dipodidae) ab U-Miozän (17 MA; zuerst in China, ab 14,8 MA auch in Nordamerika). Älteste rezente Gattungen der **Myomorpha**, die sich in 16 Gattungen der Dipodoidea (Springmäuse) und 310 Gattungen der echten Mäuse (Muroidea) aufteilen. *Sicista* (13 moderne, 7 fossile Arten) ist der basalste rez. Vertreter der Dipodoidea (nach molekularen Phylogenien). Basale Dipodidae (Sicistinae) waren im späten Oligozän und frühen Miozän Asiens weit verbreitet.

Sciuiomorpha:

--- *Tamias* (Streifenhörnchen; ad **Sciuiomorpha**) ab 20 – 17 MA
--- *Atlantoxerus* (Borstenhörnchen; ad **Sciuiomorpha**) ab 24 – 22 MA
--- *Perognathus* (Eigentliche Taschenmaus; ad Heteromyidae) ab 20 – 17 MA
(Riesengleithörnchen *Miopetaurista* aus Frankreich – 11,6 MA alt – sehr ähnlich dem modernen *Petaurista*)
--- *Hylopetes* (ab Miozän, älteste rezente Gattung der Gleithörnchen = Pteromyini)
(ergänzt nach Wikip.: Gleithörnchen). *Pteromys* erschien erst im Pliozän.

(Gleithörnchen wahrscheinlich ab U-Oligozän: *Oligopetes* aus dem U-Olig. Europas; allerdings erfolgte die Zuordnung zu Gleithörnchen nur aufgrund der Zahnmerkmale; naA ad Aplodontiidae. Unstrittige Gleithörnchen = Pteromyini erst ab Miozän).

Gliomorpha:

--- *Glis* (Siebenschläfer) ab 28 MA
--- *Myomimus* (Mausschläfer; ad Gliridae, Schläfer) ab 20 – 17 MA
--- *Glirulus* (Japanischer Schläfer, ad Gliridae) ab 22 – 20 MA

Anomaluomorpha:

--- *Zenkerella* (Dornschwanzbilch; Anomaluomorpha) ab ca. 17 MA (Kenia)

Obwohl die Rodentia 42 % aller rezenten Säugerarten stellen, existierten nur 1,5 % (7/468) der modernen Gattungen der Nagetiere schon vor 17 MA. Die Birkenmaus ist eines der wenigen Beispiele für ein kleines Säugetier, das seit dem U-Miozän bis heute ohne große morphologischen Veränderungen lebt (Natwiss. 98; 87).

Im weiteren Verlauf des Miozäns erschienen folgende rezente Gattungen:

--- Ziesel (*Citellus*) ab M-Miozän

- Taschenratte (*Thomomys*) im U-Miozän (Nordamerika) (aber < 17 MA)
- Gartenschläfer (*Eliomys*) im Miozän
- Biber (Gattung *Castor*) ab O-Miozän, entstanden in Eurasien, dann in Nordamerika eingewandert; ältester Nachweis in Nordamerika vor 7,0 – 7,3 MA (J Pal. 85: 930)
- Murmeltier (*Marmota*) im O-Miozän
- Rennmäuse im O-Miozän (UF Gerbillinae)
- Hamster (*Cricetus*) im O-Miozän
- erste **echte Mäuse und Ratten** im M-Miozän (Gatt. *Antemus*);
Abstammung von Hamsterartigen; die Fam. Muridae ist ab oberstes Ypres oder unterstes Lutet nachweisbar.
- bei den **Hystricomorpha** der alten Welt erscheint im M-Miozän die rez. Gatt. **Stachelschwein** (*Hystrix*); in Europa rezent in Italien, Griechenland, Sizilien (wohl von den Römern eingeführt).
Als altertümlichster rezenter Vertreter der F Hystricidae gilt der Pinselstachler (*Trichys*, nachweisbar ab O-Pleist.) aus SO-Asien: rattenähnlich, kurze und spärliche Stacheln am Rumpf, langer Schwanz rattenähnlich beschuppt, mit Pinselquaste. Lt. BRI Fam. Hystricidae ab O-Miozän (EU, AS, AF) (Mindat: ab 14-11 MA) .
- bei den **Caviomorpha** erscheint *Eocardia* (U-Miozän) als wichtige Stammform der **Cavioidea (Meerschweinchenverwandten)**; von ihnen zweigen sehr früh die **Wasserschweine** ab. *Eocardia* (30 cm) meerschweinchenähnlich. Familie Eocardiidae vom Chattium bis O-Miozän.
In Südamerika lebte vom O-Miozän bis U-Pliozän *Telicomys*, mit 2 m einer der größten Nager aller Zeiten, zu den Pakaranas gehörig, Aussehen wie ein behaartes Flußpferd oder riesenhaftes Wasserschwein. Zur rez. Fam. **Dinomyidae** (ab U-Miozän).
Insgesamt sind 140 fossile Gattungen von Caviomorpha bekannt (2003).
Caviidae (Meerschweinchen) ab M-Miozän.

Riesenwuchs entwickelte sich also in mehreren Linien der Caviomorpha:

- bei den Wasserschweinen = Capybaras (ausgestorbene Riesenformen: z.B. *Protohydrochoerus* von der Größe eines Esels); rezent stellen die Wasserschweine mit *Hydrochoerus* das größte rezente Nagetier
- bei den Pakaranas (Dinomyidae): fossil *Telicomys*, *Josephoartigasia* (letzterer im Pliozän, größter Nager aller Zeiten, 1211 +- 753 kg schwer; Details s. Pliozän)
- ausgestorbene Familie Neopiblemidae: *Phoberomys**

Protohydrochoerus und *Telicomys* erloschen nach der Etablierung der pliozänen Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika.

**Phoberomys*: im Jahr 2003 wurde der bis dahin mit Abstand größte Caviomorphe (und Nager) aller Zeiten aus dem O-Miozän Venezuelas beschrieben; hochgerechnet ergibt sich ein Gewicht von 440 bis 750 kg, wobei jene Hochrechnung, die auf der Femurgröße basiert und etwa 700 kg ergab (das Zehnfache des rez. Wasserschweins, dem größten rezenten Nager), als die solideste gilt: das Tier hatte die Größe eines Nashorns oder Büffels, Länge ca. 2,5 m (BENTON: 3 m), Schulterhöhe 1,3 m; noch deutlich größer als das bisher größte bekannte Nagetier (*Artigaria magna*). *Phoberomys* lebte wohl wie Wasserschweine semiaquatisch. Mit der Abkühlung im obersten Miozän erloschen die Riesennager, die ohnehin zu langsam waren, um sich vor Beutegreifern wie „Beutelkatzen“, Riesenkrokodilen und *Phorusrhacos* in Sicherheit zu bringen.

Inzwischen wurde allerdings ein noch größeres Nagetier (*Josephoartigasia*) im Pliozän Uruguays entdeckt (s. Pliozän).

Das größte rezente Nagetier ist das rezente Capybara (südamerik. Wasserschwein *Hydrochoerus*) mit 50 kg. *Artigaria magna* aus der Familie Dinomyidae (= Pakaranas) aus dem O-Pliozän von Uruguay (ca. 2-3 MA) hatte nur etwa 60% der Größe von *Phoberomys*. Drittgrößter Nager aller Zeiten war der Riesenbiber *Castoroides ohioensis* Nordamerikas, der erst vor ca. 10000 J ausgestorben ist; er war wohl ähnlich lang wie *Phoberomys*, aber nur 200 – 250 kg schwer. Gesamtlänge dieses Riesenbibers: 3 m, davon 1 m Schwanz.

Der nächste rezente Verwandte von *Phoberomys* ist vermutlich der Pakarana (*Dinomys branickii*), mit 15 kg Gewicht der drittgrößte rezente Nager nach Capybara und Biber. Systematisch steht *Phoberomys* in einer eigenen Familie Neopiblemidae, die nur fossil aus Südamerika bekannt ist.

Phoberomys hatte schwache Vorder-, aber sehr kräftige Hinterbeine und lebte wie Capybaras semiaquatisch in Lagunen oder zumindest in einer sumpfigen, feuchten Umgebung. Im Gegensatz zu den kleineren Nagern stehen die heutigen Capybaras auf recht geraden Beinen, eher wie ein Schaf als ein Stachelschwein; die Beine von *Phoberomys* waren vermutlich noch gerader.

Die Zahnhöhe der Nagetiere ist abhängig von ihrer Ernährung; Nager, die sich von Nüssen, Samen und anderer leicht verdaulicher Kost ernähren, haben kurzchronige Prämolaren und Molaren, Grasfresser – wie *Phoberomys* – haben hypsodonte, hochkronige Backenzähne. Die Ernährung von kieselsäurehaltigem (See-)Gras könnte auch die Größe des Tieres erklären: die großen Säugerherbivoren (wie z.B. Elefanten, Büffel) ernähren sich von qualitativ minderwertiger Pflanzennahrung wie Gräsern und reifen Blättern; die schwer verdauliche Kost erfordert ein großes Darmvolumen; die Stoffwechselrate steigt aber nicht proportional, sondern unterproportional mit der Körpermasse an (Proportionalität 0,75): ein großer Pflanzenfresser ist daher besser als ein kleiner in der Lage, die benötigte Energie aus der niedrigwertigen Pflanzennahrung zu ziehen.

Die Größenspanne der Nager reicht heute von 30 g bis 50 kg, der Caviomorpha Südamerikas von 200 g bis 50 kg. Sie ist damit die zweitgrößte Größenspanne bei den Säugern nach den Diprotodontia unter den Beuteltieren (umfassen Känguruhs, Koalas, Wombats, Opossums).

Kladogramm:

```
--- basale Dichotomie
  Linie a) --- Erethizon
            --- Agouti
                --- Dasyprocta
                    --- Hydrochoerus (Capybara = Wasserschwein)
                        --- Dolichotis + Cavia
  Linie b) --- Octodon + (Capromys + Proechimys)
                --- Chinchilla + Lagostomus
                    --- Phoberomys + Dinomys (=Pakarana)
```

Auf Dauer waren die großen Nager aber nicht erfolgreich, vielleicht waren sie eine zu leichte Beute. Kleine Nager können sich verstecken oder eingraben, große Tiere können nur weglaufen (wie z.B. Huftiere, deren Körperbau im Gegensatz zu den Nagern zum raschen Weglaufen ausgelegt ist). Die großen Nager waren wohl zu langsam und konnten sich daher nicht auf Dauer behaupten (Sci. 301, 1707 + 1678).

Neoepiblemidae (U-Miozän bis U-Pleistozän, ad ÜF Chinchilloidea): 10 MA alte *Neoepiblema acrensis* (Gattung: M-Miozän bis U-Pleist.) aus dem Regenwald des Amazonas-Gebietes erreichten eine Länge von 1,50 m und ein Gewicht von 80 kg (rez. Capybara als größtes Nagetier: 60 kg). Der Enzephalisationsquotient lag aber bei einem Gehirngewicht von 47 g nur bei 0,20 bzw. 0,33 bei den beiden untersuchten Exemplaren. Bei heutigen Nagetieren Südamerikas liegt er bei 1,05. Man vermutet, dass die Tiere wegen einer geringen Bedrohung durch Beutegreifer auf ein großes und energetisch kostenaufwendiges Gehirn verzichten konnten.

Paarhufer:

Im Miozän steigen die Paarhufer zu den beherrschenden Pflanzenfressern auf; es sind alle OF der Wiederkäuer vertreten (**Tragulina** = **Zwerghirsche** ab O-Eozän; **Cervoidea** = **Hirsche** ab U-Oligozän, **Giraffenartige** ab U-Miozän, **Bovoidea** = **Hohlhörner** ab U-Oligozän, naA erst ab M-Miozän).

Anthracotherien (Anthracotheriidae; Lutet bis Pleistozän) als wasserliebende schweineartige Tiere des ob. Oligozäns, Miozäns und Pliozäns werden in ihrer ökologischen Nische im späten Pliozän durch das Flußpferd abgelöst. In Afrika kamen Anthracotherien mit *Libycosaurus* zuletzt im obersten Miozän (ca. 6-7 MA) Nordafrikas (Tschad, Libyen) vor, in Ostafrika waren sie zu diesem Zeitpunkt schon erloschen. Im O-Oligozän Asiens große Anthracotherioide.

1. Antilopenartige und Rinder (Bovoidea): Auftreten der beiden Familien

1a) Antilocapridae (Gabelböcke) ab U-Miozän, im Pliozän und Pleist. in Nordamerika sehr erfolgreich; heute nur 1 Art (**nordamerik. Gabelantilope**). Die Gabelböcke sollen sich aus den Cerviden entwickelt haben und bilden wahrsch. (entgegen früherer Annahmen) keine stammesgeschichtl. Einheit mit den Boviden (keine Schwestergruppe). Gabelböcke blieben stets auf Nordamerika beschränkt. Nur eine funktionale Zehe (Seitenzehen völlig verschwunden; schmale, zugespitzte Hufe); Laufgeschwindigkeit bis 85 km/h, Sprünge bis 8 m; Hufe mit Kissen als Stoßdämpfer. Gabelböcke vertreten in Nordamerika die dort fehlenden Antilopen; im Jungtertiär in Nordamerika äußerst form- und artenreich vertreten.

z.B. *Ilingoceros*, O-Miozän Nordamerikas, 1,8 m lang; spiralförmig gedrehte Hörner, gerade nach oben wachsend, am Ende gegabelt;
Osbornoceros: glatte, leicht gebogene Hörner
Paracosoryx: Hörner abgeflacht, in einer Gabelspitze endend
Ramoceros: Hörner in außergewöhnlich vertikaler Fächerform
Hexameryx (O-Miozän bis U-Pliozän Nordamerikas). Sechs separate spitze Hörner.

1b) Bovidae (Rinderartige) ab U-Miozän (20 MA), naA [BRI] ab U-Oligozän; die Familie umfasst die **Antilopen** und **Rinder**; im O-Miozän entstanden 70 neue Gatt., im Pleistozän gab es insgesamt 100 Gatt., rez. nur noch 50. Ältester Bovide: *Eotragus*, U-Miozän, rehgroß; aus ihm sollen sich alle späteren Boviden ableiten.

Erst im Pleistozän erreichten die Boviden Nordamerika (via Bering-Str.), wo dann die Bisons, Moschusochsen, Dickhornschafe und Bergziegen entstanden. Folgende UF erschienen im Miozän:

- UF **Bovinae (Rinder ieS)** ab U-Miozän (?M-Oligozän)
(Hinweis: zu dieser UF gehört auch das Vietnamesische
Waldrind = Vu-Quang-Rind *Pseudoryx*, das 1992 entdeckt wurde)
- UF **Duckerantilopen (Cephalophinae)** ab O-Miozän
- UF **Antilopinae** ab M-Miozän (Antilopen i.e.S.)
- UF **Kuhantilopen** seit O-Miozän (meist zu den Antilopinae gestellt)
- UF **Caprinae** (mit Saigaantilopen, Moschusochsen, Schafen, Ziegen)
seit M-Miozän mit *Oioceros* und *Bernicerus*, die erste Radiation
erfolgte im O-Miozän, wobei erste **Moschusochsenartige** sowie
Schafe/Ziegen (*Tossunnoria*, *Pachytragus*) und **Gemsen** (*Pachy-
gazella*) erschienen.

Unter den rez. Rinderartigen (Bovoidae) gilt die indische Nilgauantilope *Boselaprus tragocamelus* als basalste Form; sie erinnert in Gestalt und Verhalten an die primitivsten Formen der Wildrinder; verwandte Gattungen waren im Jungtertiär Eurasiens weit verbreitet (*Tragoceros*, *Miotragoceros*, *Strepsipterax*); die rez. Gattung ist somit der letzte Angehörige der basalen Wildrinder. Innerhalb der Wildrinder gelten Anoas oder Gemsbüffel von Sulawesi und den Philippinen (*Bubalus*) als ursprünglich; ihre Kleinheit könnte allerdings auf Inselverzwergung beruhen. (THENIUS 2000).

2. Flußpferde: erste echte Flusspferde (F Hippopotamidae ab U-Miozän/21 MA; AF, EU, NA, AS; in Asien erst vor 6 MA erschienen). Die miozänen Flußpferde ähneln dem rez. Nilpferd, sind aber mit 4,3 m Länge deutlich größer (z.B. *Archaeopotamus* („*Hexaprotodon*“) *havardi*, 6 MA, Lothagam Navata Formation). Die rez. *G. Hippopotamus* erscheint im O-Miozän; rez. 2 Arten aus 2 Gatt.: das in Wäldern lebende Zwergflußpferd sowie das große Nilpferd. Bis ins Pleistozän waren Flußpferde auch in Europa, bis in die Eisenzeit noch in Palästina verbreitet.

Eine umfassende morphokladistische Studie ergab anno 2005, dass die Hippopotamidae innerhalb der Anthracotheriidae positioniert sind. Schwestergruppe der Hippopotamidae ist *Libycosaurus* aus dem M- bis O-Miozän Afrikas (semiaquatisch). Beziehungen zu den Schweineartigen, auch den Nabelschweinen (Pecaris) konnten nicht bestätigt werden. Die Linie der (Anthracotheriidae + Hippopotamidae) erwies sich in der morphologischen Analyse als Schwestergruppe der Wale, womit Einklang mit molekularen Daten (Flusspferde als nächste rezente Verwandte der Wale) hergestellt wurde. Die Positionierung der Flusspferde *innerhalb* der Anthracotherien macht dann auch die Diskrepanz, dass Wale ab U-Eozän, Flusspferde erst ab M-Miozän nachweisbar sind, plausibler (PNAS 102, 1537).

Im Jahr 2010 bestätigte eine neue morphokladistische Studie, dass die Hippopotamidae innerhalb der paraphyletischen Anthracotheriidae positioniert sind; *Morotochoerus ugandensis* und *Kulutherium rusingensis* (*M.* bisher als das einiger afrikanischer palaeochoerider Suoider, *K.* als einziger afrikanischer bunodonter Anthracotheriider betrachtet) erwiesen sich als die ältesten bekannten Hippopotamidae (21 MA); sie gehen auf selenodonte Anthracotherien zurück. Bis zum späten Miozän blieben die Hippopotamidae auf Afrika beschränkt, bei großer Diversität bzgl. Taxonomie und Körpergröße. Daneben bestätigte die Analyse eine enge Verwandtschaft zwischen den Choeropotamidae des O-Eozäns (unt. bis ob. O-Eozän) und den Anthracotheriiden – erstere könnten die aus molekularen Studien bekannte Lücke zwischen Cetacea und Flusspferden füllen (PNAS 107, 11871).

Die Anzahl und Diversität der Flusspferde nahm in Afrika ab ca. 8 MA sprunghaft zu, einhergehend mit der Ausbreitung neuer Grastypen, die in trockenen, heißen Arealen gut gedeihen (moderne Flusspferde verbringen tagsüber im Wasser, während sie nachts Gräser weiden). Den Übergang repräsentiert das 8 MA alte *Chororatherium*. Es wog etwa halb so viel wie das moderne Nilpferd und verbrachte viel Zeit im Wasser. Seine Molaren ähneln zwar noch dem älteren *Kenyapotamus*, der dickere Zahnschmelz spricht aber schon für eine Ernährung von Gräsern, analog den modernen Flusspferden. Schon 0,5 MA später erschienen wesentlich größere Flusspferde. Gleichzeitig nahm die Häufigkeit von Flusspferden zu: in 8,5 MA alten Schichten gehen nur 6 % der Fossilien auf Flusspferde zurück, in 7,6 MA alten und jüngeren Schichten dagegen mehr als 30 %. Zu jener Zeit gingen die Flusspferde dazu über, die Habitate in der unmittelbaren Umgebung der Flüsse zu dominieren (Nat. 546: 462).

Kenyapotamus (M- bis O-Miozän Afrikas, 16 – 8 MA), möglicher Vorfahr der modernen Flusspferde.

3. Giraffen (OF Giraffoidea): ab U-Miozän, rez. Fam. **Giraffidae** ab M-Miozän (BRI: U-Miozän; EU, AS, AF). Älteste Gattungen: *Prolibytherium* und *Zerafa* aus dem U-Miozän Nordafrikas, *Palaeotragus* und *Giraffokerys* (Indien) (beide M-Miozän bis U-Pliozän), *Shansitherium* (O-Miozän Chinas; 4,5 m lang, 2,3 m Schulterhöhe); diese frühen Giraffen zählen zu den **Kurzhalsgiraffen**, die (naA) vor 10 MA ausstarben; die Okapis sind nach neuesten Befunden nicht deren Überlebende.

Langhalsgiraffen erschienen erst im O-Miozän (*Honanotherium*, *Decennatherium*, *Sivatherium*), *Giraffa* mit *G. attica* im O-Miozän Südosteuropas, in Afrika dagegen erst im U-Pleistozän. Auch die Waldgiraffe (Okapi) ist mit der Langhalsgiraffe (*Giraffa*) eng verwandt. Sie lebte zunächst ebenfalls in Savannen und wurde erst Waldbewohner, als sich vor 4,5 MA die Regenwälder in Westafrika deutlich ausdehnten. Heutige Giraffen sind bis 6 m hoch.

Giraffen gelangten niemals nach Amerika (wo ihr Ökomorph von Urkamelen besetzt war) und starben im Pleistozän in allen Gebieten außerhalb Afrikas aus.

Prolibytherium (U-Miozän Nordafrikas und Pakistans, 1,8 m lang): breite, blattartige Knochenzapfen von 35 cm Spannweite, ansonsten okapiähnlich. Stellung zu den Giraffen unsicher; vielleicht basaler Giraffoidea oder Vertreter der Climacoceratidae außerhalb der Giraffen). Sehr stark sexualdimorph (Knochenzapfen nur bei Männchen), ansonsten okapiähnlich.

Helladotherium (Miozän Afrikas, Asiens, Europas, 4 m lang) (ad Sivatheriinae)

Sivatherium (O-Miozän bis U-Pleist., Afrika und Indien; 5,4 m lang, 2,7 m Schulterhöhe, 3 m Gesamthöhe, d.h. noch kein langer Hals). Die Hörner auf dem Kopf waren geweihartig-flächig (von der Form her ähnlich wie bei Elchen).

Bramatherium (O-Miozän Asiens; 3,4 m lang; 2,3 m Schulterhöhe, 450 kg), kurzer Hals, recht große Hörner auf der Stirn

Palaeomeryx aus den Dinotheriensanden des Rheintales (8-11 MA) galt früher als großer, geweihloser, primitiver Hirsch, der heute aufgrund des knöchernen Stirnforsatzes und der Proportionen aber als primitiver Giraffenverwandter eingestuft wird. Größe wie Rothirsch. Familie Palaeomerycidae: U-Miozän bis Pliozän (EU, AS, AF).

4. Hirschartige: innerhalb der Fam. **Cervidae** (ab U-Oligozän; BRI: ab Chattium) erscheint im U-Miozän die UF **Muntjakhirsche**. *Dicrocerus furcatus*, mit Muntjak verwandt, als erster Geweihträger. (1988 und 1994 wurden zwei neue rez. Muntjakarten in China bzw. Vietnam entdeckt: Gongshan-Muntjak und Riesenmuntjak; im Neogen waren Muntjaks in ganz Europa verbreitet, z.Zt. nur in Südostasien).

Die UF der **echten Hirsche** erscheint erst im U-Pliozän. Erst im Pleistozän erreichten die Hirsche über Asien Nordamerika, wo sie sich in Elche und Wapitis aufteilten.

Bei den Tragulidae (ab O-Eozän; EU, AS, AF; systematische Stellung unsicher, evtl. zu Tylopoda bzw. Bindeglied zwischen Tylopoda und Ruminantia) im U-Miozän (bis O-Pliozän) *Blastomeryx* (Nordamerika, 75 cm lang). Waldlebend, blattäsend, ähnl. rez. Hirschferkel. Eckzähne zu scharfen säbelähnlichen Hauern entwickelt; keine Hörner, eine obermiozäne Art hatte aber knöchernen Höcker auf der Schädeloberseite, während die Hauer kleiner wurden (gemäß der Regel, daß Hirsche mit Hauern keine Hörner haben und umgekehrt).

In Dinotheriensanden des Rheintales (8-11 MA) *Dorcatherium* (Zwerghirsch; heutige Verwandte: *Tragulus* in S-/SE-Asien; *Hyemoschus* in Westafrika, letzterer von *Dorcatherium* kaum zu unterscheiden, kaninchengroß).

5. Schweineartige (Suina, UO der Paarhufer, seit U-Eozän); F. Suidae ab Chattium [BRI] bzw. O-Eozän [BENTON], Gattung *Sus* (Schwein) ab O-Miozän, evtl. Flußschwein (*Potamochoerus*) ab U-Miozän, sicher ab U-Pliozän. In den Sumpfwäldern Europas vor 20 MA kleine Wildschweine (nur ferkelgroß: *Choeritherium, Taucanamo*).

Potamochoerus (rez. noch 2 Arten in Afrika, Buschschwein und Flusschwein, 100 - 150 cm KRL, 45 - 130 kg; im O-Pliozän bis U-Pleist. Europas *P. magnus*, 2,1 m KRL, 110 cm Schulterhöhe, 270 kg). Nachweis der Gattung spätestens vor 3,5 MA mit *P. afarensis*; Abstammung wohl von mittelpliozänen Hyotheriinae.

Die entfernt verwandten **Entelodonten (Riesenschweine, s. Oligozän; lt. BRI Lutet bis U-Miozän, Entelodontidae)** erreichten mit dem 3 m langen *Dinohyus* im U-Miozän ihr Maximum (*Dinohyus*: U- bis O-Miozän Nordamerikas; Nase nicht platt, Nasenlöcher seitlich an der Schnauze). Sie waren aggressive Räuber („Killerschweine“). Außerdem *Daeodon* (U-Miozän Nordamerikas; 3 m lang, 2,10 m Schulterhöhe, 1 t) als eines der größten Entelodonten, Schädel 90 cm lang, wohl knochenbrechend. Wahrscheinlich synonym *Dinohyus*.

Megalochoerus (Miozän von Afrika und Asien; 3,8 m lang, Schulterhöhe 1,8 - 2,2 m, 1,6 t), inkl.

Kubanochoerus; langbeinig, wurde fraglich auch als Anthracotherien diskutiert.

Paraentelodon (O-Oligozän bis U-Miozän Asiens; 3 m lang, 2 m Schulterhöhe, 1 t), omnivor, konnte sowohl Knochen brechen wie Knollen ausgraben.

6. Schwielensohler (UO der Paarhufer, seit O-Eozän): Kamele (Camelidae; s.u.), außerdem im Miozän neben der Fam. Camelidae (ab Lutet; s.u.) die Fam. Merycoidodontidae (O-Eozän bis 5 MA; Priabonian bis O-Miozän), Cainotheriidae (Priabonian bis M-Miozän, z.B. *Cainotherium*, O-Oligozän bis U-Miozän), Protoceratidae (Lutet, naA O-Eozän bis U-Pliozän) und Tragulidae (Bindeglied zwischen der UO Tylopoda = Schwielensohler und der UO Ruminantia). Tragulidae s. Hirsche.

Fam. Merycoidodontidae (syn. Oredontidae): Zähne zeigen weit entwickelte Merkmale, die auf eine Beziehung zu den Wiederkäuern deuten (widerstandsfähige Mahlf lächen, bei seitlichen Kaubewegungen sehr effizient)

Brachycrus (U- bis M-Miozän Nordamerikas, 1 m lang, Fam. Merycoidodontidae), ähnlich *Merycoidodon*, aber kleiner, Schädel und Kiefer fast affenartig kurz, Augenhöhlen nach vorn gerichtet, wahrsch. tapirähnlicher Rüssel.

Promerycochoerus (U-Miozän Nordamerikas, 1 m lang, Fam. Merycoidodontidae), evtl. semiaquatisch mit langem Körper und gedrunghenen Gliedmaßen; teils mit langem tapirartigen, teils mit kurzem schweineartigen Gesicht.

Fam. Protoceratidae:

Syndyceras (U-Miozän Nordamerikas, 1,5 m lang, Fam. Protoceratidae), hirschähnlich mit langen Laufbeinen mit 2 Zehen mit je einem schmalen, zugespitzten Huf. Wahrsch. aufgeblähte Nase wie Saiga-Antilopen. Oberkiefer ohne Schneidezähne, stattdessen hauerähnliche Eckzähne. Zwei Paar Hörner (mitten auf der Schnauze und oberhalb der Augen, letzteres rindähnlich, erstes V-förmig auseinanderstrebend). Hörner haut- oder fellüberzogen.

Synthetoceras (O-Miozän bis U-Pliozän Nordamerikas, 2 m lang; Fam. Protoceratidae): bizarrster Kopfschmuck; oberhalb der Augen ein Paar gebogene Hörner; Horn auf der Schnauze lang und Y-förmig; es wuchs schräg nach oben, hatte einen kräftigen, dicken Schaft und gabelte sich unterhalb der Spitze in zwei Äste. Weibchen hornlos.

Familie Camelidae: entwickelten sich aus waldbewohnenden Vorfahren des O-Eozäns (BRI: ab Lutet); vor 10 MA *Procamelus* (1,5 m lang, M-Miozän bis U-Pliozän) als direkter Vorfahr der rez. Kamele. Gegen Ende des Miozäns großwüchsig-giraffenähnliche Seitenlinie der Kamele (3 m Kopfhöhe, *Aepycamelus*). Die Blütezeit der Fam. Camelidae (ab Lutet lt. BRI) lag bereits vor ca. 10 MA; vor dem Miozän waren Kamele nur kaninchen- bis schafsgroß; erst mit der Ausbreitung von Graslandschaften im Miozän nahmen sie erheblich an Größe zu.

Die Entwicklung der Kamele vollzog sich in Nordamerika, die Seitenlinien der **Gazellen-** und **Giraffenkamele** verschwanden im Jungtertiär wieder, die überlebenden **Camelini** (UF) spalteten sich im O-Miozän in **echte Kamele** und **Lamas** auf. Im Pliozän diversifizierten die Lamini und Camelini in Nordamerika.

Schon im Miozän gelangten die Kamele über die Beringbrücke nach Eurasien und Afrika, die Lamas mit *Palaeolama* und *Lama* im Pliozän über den Panama-Isthmus nach Südamerika. Im frühen Holozän starben die Kamele in Nordamerika aus. Die ältesten Kamelfunde Europas stammen aus dem obersten Miozän Spaniens (*Paracamelus*, 7 bis 7,5 MA).

Hemiauchenia (ad Lamini) entstand vor 10 MA in Nordamerika und wanderte später in Südamerika ein (bis 2,4 m lang, 1,7 m hoch).

Wahrscheinlich sind *Procamelus* (das in Nordamerika bis vor 7 MA lebte) oder *Megacamelus* (5-6 MA, Nordamerika) die Wurzel der Altweltkamele. In der Alten Welt gab es zwei Gattungen: zuerst *Paracamelus* (oberstes Miozän Spaniens), später *Camelus* (vor 3,4 MA bereits in Ostafrika).

Procamelus (O-Miozän bis U-Pliozän Nordamerikas, 1,5 m lang). Langer Kopf, Oberkiefer noch mit Schneidezähnen. Beine fast wie bei rez. Kamelen, Mittelfußknochen teilweise miteinander verwachsen. Beide Zehen gespreizt, wahrsch. erste typische Schwielensohlen für Gehen auf weichem Untergrund.

Stenomylus (U-Miozän Nordamerikas, 90 cm lang): kurzlebige Seitenlinie der Camelidae; klein, gazellenähnlich; im Unterkiefer Eckzähne und erste Prämolaren in Form von Schneidezähnen (scheinbar 10 Schneidezähne). Hals lang und leicht gebaut, Beine schlank, zweizehig mit kleinen hirschartigen Hufen.

Oxydactylus (U-Miozän Nordamerikas, 2,3 m lang), Seitenzweig ausgehend von *Poebrotherium* (s. Oligozän), giraffenähnlich mit langem Hals und langen Beinen (Futtersuche in großen Höhen: ver-einzelte Bäume in der Prärie). Antilopenähnliche Hufe.

Aepycamelus (M- bis O-Miozän Nordamerikas, naA bis U-Pliozän; Kopfhöhe 3 m; 1 t): Höhepunkt der giraffenähnlichen Kamele, Beine lang und stelzenartig, zweizehig mit kleinen Hufen; breite Schwielensohlen wie moderne Kamelarten. Bereits Paßgang wie rez. Kamele und Giraffen (gleichzeitige Bewegung der Beine einer Körperseite, sehr effizient, um im offenen Gelände weite Strecken zurückzulegen). Es lebte in Grasland (Prärie) mit Baumgruppen und fraß wie Giraffen von den Bäumen. Konkurrenzlos, daher lange Lebensdauer der Art bis in den Bereich der Miozän-Pliozän-Grenze.

prim-prim mioz

Primaten:

1. Halbaffen: Kladogramm der Lorisiformes s. Oligozän. Bei den Tarsiiformes *Tarsius thailandica* (U-Miozän; Gatt. *Tarsius* ab M-Eozän, 45 MA).

2. Anthroidea:

2a. Platyrrhini:

Breitnasenaffen (Platyrrhini): In Südamerika erscheint im U-Miozän die Fam. **Cebidae (Brüll- und Kapuzineraffen)** sowie die rez. Gatt. *Aotus* mit *Aotus dindensis* (Kolumbien); nach *Tarsius* (ab M-Eozän) die zweitälteste rezent noch lebende Affengattung.

Callitrichidae ab M-Miozän.

Neue Funde bei der Erweiterung des Panamakanals belegen, dass die Breitnasenaffen schon vor 21 MA in Nord-/Mittelamerika erschienen (*Panamacebus*, wahrscheinlich zur rezenten Familie Cebidae zu stellen) – gleichzeitig der erste Faunenaustausch zwischen Süd- und Nordamerika, was damals noch die Passage eines schmalen Seeweges erforderte. Allerdings konnten sich diese Affen, die Mittelamerika vor Ausbildung der Landbrücke erreicht hatten, dort nicht dauerhaft halten. Alle heutigen Affen Mittelamerikas gehen auf spätere Einwanderer (ab 3,5 MA) nach Entstehung der Landbrücke zurück. Den nächsten Nachweis für einen Faunenaustausch von Süd- nach Nordamerika stellen dann 8,5 – 9 MA alte Bodenfaultiere (Natwiss. Ru. 8/16: 422).

Heute kommen Affen in Amerika vom südlichen Mexiko bis nördlichen Argentinien vor.

2b. Catarrhini:

Moderne Klassifikation (nach PALMER 1999):

Anmerkung: nach neuerer Auffassung umfasst die UF Homininae nur die beiden Gattungen *Australopithecus* und *Homo* und beginnt damit im unteren Pliozän; erster sicherer Vertreter ist *A. ramidus*.

Die Familie Pongidae ist jetzt zu einer Unterfamilie (Ponginae) geworden; sie setzt im U-Miozän ein und umfasst u.a. *Dryopithecus*, *Sivapithecus*, *Gigantopithecus*, *Ramapithecus*.

Die „Menschenaffen“ gliedern sich danach in folgender Weise:

Üfam Hominoidea (keine Schwänze, Arme und Schultergelenke dem Hangeln im Geäst angepasst; = alle Catarrhini nach Abzweigung der Cercopithecoidea):

? Fam. Oreopithecidae, 1 Gatt. (*Oreopithecus*; Italien, 8,3 – 6,7 MA)

F Pliopithecidae: nach früheren Angaben M-Oligozän bis Miozän (Afrika), lt. BRI sogar Priabonian bis O-Miozän; EU, AF). Neuerdings werden aber die Propliopithecidae (z.B. *Propliopithecus*: 27 MA, M-Oligozän, Afrika) als eigene Familie ausgegliedert; sie sind gewiss keine Hominoidea. Damit beschränken sich die Pliopithecidae auf den Zeitraum zwischen 17 und 10 MA (EU, AS)

z.B. *Pliopithecus*, M- bis O-Miozän, Europa; z.B. vor 15 MA bei Augsburg

F Pliobatidae (monotypisch, *Pliobates*, 11,6 MA, Spanien); wohl ein Einwanderer in Europa aus der Gruppe der kleinen afrikanischen Stammhominoiden

Morotopithecus (20,6 MA) als Schwestergruppe der Kronen-Hominoiden ?

F Hylobatidae (Gibbons)

F Hominidae: ab 17 MA, anfangs nur in Afrika (BRI: ab U-Miozän); Kenyapithecinae

stellen wahrscheinlich die Schwestergruppe der Hominidae

UF Ponginae (ab U-Miozän)

UF Homininae (?O-Miozän, vgl. *Orrorin*, *Sahelanthropus*; sicher ab U-Pliozän)

(Nach neuesten Publikationen seit 6 – 7 MA):

Terminologie:

Hominoidea = kleine + (große Menschenaffen + Mensch) und deren Vorläufer seit
Abzweig der Cercopithecoidea (etwa ab *Proconsul*, *Rukwapithecus*)

Hominidae = große Menschenaffen + Mensch (also ohne Gibbons) (wahrscheinlich ab
Kenyapithecus)

Homininae = Menschen und Menschenvorläufer nach Abzweig der Orang-Utans, d.h.
alle Taxa, die auf der Linie zum Menschen seit dem Abzweig der Orangs
stehen (= große afrikanische Menschenaffen, inkl. Gorilla und Schimpanse)

Hominini = Menschen und Menschenvorläufer nach Abzweig der Schimpansen
(Panini), also beginnend mit *Sahelanthropus* und *Orrorin*

Mit den neuen Funden wie *Orrorin* (6 MA) und besonders *Sahelanthropus* (Tschad, 6 – 7 MA) reichen die Hominini bereits ins O-Miozän zurück. *Sahelanthropus* könnte *der* oder *ein* Stammhominine sein, mit einem Mosaik primitiver und moderner Merkmale, und steht bereits nach der Dichotomie der Schimpansen von den Menschen. Aufrechter Gang unbekannt, nur indirekte Hinweise (Gesichtsform wenig prognath, Basicranium usw. fortschrittlich, alles Merkmale, die bei späteren Homininen eindeutig mit aufrechtem Gang assoziiert sind). Hirnvolumen klein (320-380 ccm); von hinten wie ein Schimpanse aussehend, von vorn jedoch mit dem Gesicht eines fortschrittlichen ca. 1,75 MA alten *Australopithecus*. Schon im obersten Miozän waren die Homininen also in Afrika mit mehreren Arten vertreten und nicht allein auf Ostafrika beschränkt.

[Obwohl diese Funde unstrittig ins O-Miozän gehören, werden sie aus Gründen des logischen Zusammenhangs mit den pliozänen Homininen im Pliozän-Kapitel näher besprochen.]

homi-homi

Hominoidea ab oberem Oligozän (25,2 MA: *Rukwapithecus*)

I. Ein Oberkieferfragment eines *Proconsul* (*Xenopithecus*) *hamiltoni* (24,3 bis 27,5 MA, Datierungsspanne) gilt - neben dem sehr genau datierten *Rukwapithecus* - als ältestes homin(o)ides Fossil; mit ihm setzt die *Proconsul*-Gruppe (27/24 bis 18/17 MA) ein, überwiegend quadrupede Waldbewohner (Lebensraum ähnlich rezenten Regenwäldern). Abstammung von den **Propliopitheciden/-nen** des obersten Eozäns/Unteroligozäns. (***Proconsul*-Gruppe = 1. Phase der Radiation hominoider Spezies**).

Allerdings ist die Zugehörigkeit der Proconsuliden des frühen Miozäns zu den Hominoiden nicht so gesichert wie bisher angenommen. Das Vorhandensein von Stirnhöhlen galt als Argument für die Zuordnung der Proconsuliden zu den Hominoiden. Nun wurde auch bei dem Propliopithecinen *Aegyptopithecus zeuxis* aus dem unt. Oligozän eine Stirnhöhle gefunden, so dass die Stirnhöhle der Proconsuliden wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal darstellt. Damit könnten die Proconsuliden aber auch Stamm-Catarrhini sein, d.h. vor der Dichotomie in Hominoidea und Cercopithecoidea (PNAS 99, 8454).

Diese Unsicherheiten bekräftigen die Rolle von *Rukwapithecus* als ältesten sicheren (und sicher datierten) Hominoiden.

***Pliobates*-Problem:**

Kleiner Affe (4-5 kg), 11,6 MA alt, Katalonien/Spanien; in eine eigene Familie Pliobatidae gestellt. Mosaik aus primitiven Merkmalen der Stamm-Catarrhini und abgeleiteten Merkmalen wie bei modernen Hominoiden.

Er balancierte wohl vierfüßig auf Ästen, wies aber hominoiden-artige postkraniale Merkmale auf, konnte wohl auch unter den Ästen hangeln - wenn auch nicht so akrobatisch wie moderne Gibbons. Schädel/Stirn breit, die Encephalisation entsprach mit 70 ccm etwa derjenigen der modernen Hylobatidae (aber unter dem Niveau der großen Menschenaffen); Cercopithecoidea erreichten einen solchen Grad an Encephalisation erst in jüngster Zeit (Holozän). Fruchtfresser.

Es liegt eine Kombination primitiver craniodentaler und postkranialer Merkmale (auf Niveau der Dendropitheciden) und abgeleiteter kranialer und postkranialer Merkmale (auf dem Niveau moderner Hominoiden) vor; einige craniale Merkmale legen auch eine Nähe zu den Gibbons nahe, was sich aber in der Gesamtschau aller Merkmale dann doch nicht bestätigt. Die kladistische Analyse weist *Pliobates* als Stamm-Hominoiden (vor der Aufspaltung in Hylobatidae und Hominidae) auf; er ist aber weiter abgeleitet als *Proconsul*.

Es handelt sich um den ersten miozänen Catarrhinen von kleinem Körperbau, der abgeleitete Merkmale mit modernen Hominoiden teilt. Das Taxon deutet an, wie der letzte gemeinsame Vorfahr von Hylobatidae und Hominidae ausgesehen haben könnte. *Pliobates* lebte – für seine phylogenetische Position – recht spät; es handelt sich offenbar um einen späten Vertreter der kleinen afrikanischen Stamm-Hominoiden, die den Kronen-Hominoiden näher stehen als *Proconsul*. Der letzte gemeinsame Vorfahr der modernen Hominoiden könnte demnach gibbon-ähnlicher gewesen sein und weniger stark den großen Menschenaffen geähnelt haben als bisher angenommen.

Pliobates steht wahrscheinlich kronenwärts der ebenfalls kleinen Pliopitheciden, die vor 17 bis 10 MA in Asien und Europa lebten. Sie hatten zwar gibbonartige Gesichter, ihnen fehlen aber andere abgeleitete Merkmale, die sich bei Hylobatidae + Hominidae finden. Beispielsweise hatten sie eine ringförmige äußere Ohröffnung, die sich ansonsten bei Neuweltaffen findet. Und ihre Ellenbogen besitzen ein Loch, um Nerven zur Innenseite des Gelenks zu leiten, das sich ansonsten bei Altweltaffen und Hominoiden nicht findet (und erklärt, warum ein Stoß gegen den Ellenbogen schmerzhaft ist).

Pliobates fehlt dieses Loch über dem Ellenbogengelenk, was gegen eine Einordnung bei den Pliopitheciden spricht; **er gehört damit eher zu den kleinen afrikanischen Stamm-Hominoiden und wäre der erste Nachweis für eine Radiation dieser Gruppe nach Europa.**

Im Außenohrbereich weist *Pliobates* dagegen Merkmale auf, die primitiver sind als bei dem oligozänen Catarrhinen *Saadanius* (28 MA), 18 MA alten *Proconsul* und 15 MA alten *Victoriapithecus*; die weite äußere Ohröffnung ähnelt stark *Pliopithecus* und den Neuweltaffen. Wenn es sich also um einen kleinen Stamm-Hominoiden (aus der afrikanischen Radiation kleiner Stamm-Hominoiden) handelt, müsste sich die Verengung des äußeren Ohres konvergent bei Cercopithecoidea und Hominoidea entwickelt haben. Wenn er dagegen doch ein Pliopithecide

wäre, müsste sich die moderne Konfiguration im Ellenbogenbereich konvergent entwickelt haben. Auf jeden Fall muss konvergente Entwicklung eine erhebliche Rolle in der Evolution der höheren Primaten gespielt haben, denn ohne Annahme paralleler Entwicklung in der einen oder anderen Weise ist ein Taxon wie *Pliobates* nicht erklärbar.

Kladogramm:

- Pliopithecidae (inkl. *Pliobates* ??)
 - *Saadanius* (ein Catarrhine des Oligozäns, 28 MA)
 - *Victoriapithecus* (Linie zu den Altweltaffen) (15 MA)
 - Ab jetzt: STAMM-HOMINOIDEA
 - *Pliobates* ? (11,6 MA)
 - *Hylobates* (Abzweigung nach molekularen Daten vor ca. 14 MA)
 - Orang-Utan
 - Gorilla + (Schimpanse + Mensch)

(Sci. 350: 515 + 528).

Eine neue Analyse aus dem Jahr 2017 unter Berücksichtigung von *Nyanzapithecus* stellt *Pliobates* zu dem Stamm-Catarrhinen, konkret in die Plicopithecoidea (Nat. 548: 169).

Kladogramm mit Dichotomiedaten anno 2020 (Sequenzierung des Mandrill-Genoms) (Sci. Rep. 10: 2431)

- Maus (89,4 MA; 85,0 – 93,9 MA)
- Halbaffen (*Microcebus. Otolemur*) (75,3 MA; 71,5 – 77,2 MA)
 - (Dichotomie zwischen *M.* und *O.*: 58,0 MA (48,0 – 65,3 MA)
- Tarsier (68,3 MA; 64,1 – 71,6 MA)
- Neuweltaffen (43,9 MA; 41,2 – 45,8 MA)
- Hundsaffen (28,5 MA; 27,5 – 30,4 MA)
 - (Dichotomie zwischen Makaken und Mandrills: 7,9 MA (6,9 – 9,2 MA)
- Gibbons (*Nomascus*) (19,9 MA; 18,6 – 21,3 MA)
- Orang-Utan 17,1 MA (15,9 - 18,4 MA)
- Gorilla 8,7 MA (8,4 – 9,2 MA)
- Schimpanse 6,7 MA (6,3 – 7,1 MA)

Abzweigung der Linie zu den Gibbons (**Hylobatidae**):

Gibbons weisen bereits einige moderne Merkmale auf: Paarbindung, Monogamie, kein Schwanz, aufrechtes Gehen auf den Beinen, singende Lautäußerung.

Die Gibbon-Linie spaltete sich vor ca. 16,8 MA (KI: 15,9 – 17,6 MA) von der Linie zum Menschen ab (nach anderen Angaben erst vor 14 MA; vgl. Sci. 350: 515). Vor 4 – 6 MA durchlief sie eine massive Radiation, die zu den heutigen vier Gattungen (*Nomascus*, *Hylobates*, *Hoolock*, *Symphalangus*) führte. Grundlage dieser massiven Radiation ist eine Familie mobiler DNS-Elemente (Retrotransposons), die sich bei keinem anderen Primaten findet und die zu einer

Insertion führte, die die Gentranskription vorzeitig beendet von Genen, die Proteine kodieren, die an der Trennung der Chromosomen bei der Zellteilung beteiligt sind. Der Effekt ist so schwach, dass er nicht letal ist, führte aber nach seinem Auftreten zu einer massiven Diversifizierung der Karyotypen (38 bis 52 Chromosomen – eine ungewöhnliche starke Differenzierung des Karyotypus in so kurzer Zeit).

Ähnliches findet sich bei Sonnenblumen, australischen Heuschrecken, Pferden und Känguruhs, wo mobile DNS ebenfalls dazu führte, dass eine Radiation ausgelöst wurde. Klimatische Veränderungen, die zur Ausdehnung und Kontraktion von tropischen und subtropischen Waldgebieten führten, dürften den äußeren Anlass der Radiation vor 5 MA geboten haben.

Eine starke positive Selektion findet sich für Gene, die mit der Mobilität verbunden sind. So können sich Gibbons mit einer Geschwindigkeit von bis zu 56 km/h durch die Bäume hangeln; Gene, die die Entwicklung der vorderen Extremität und des Bindegewebes beeinflussten, unterlagen einer schnelleren Evolution als in anderen Primatenlinien (Nat. 513: 174 + 195).

Jüngere *Proconsul* (z.B. ein Fund, der auf 18 MA datiert wird*) gelten als gutes Modell des letzten gemeinsamen Vorfahren der großen Menschenaffen und des Menschen, und zwar *nach* Abzweigung der Hylobatidae (Gibbon, Siamang), aber noch vor Abzweigung der Linie zu Orang-Utan und *Sivapithecus*:

*Gehirnvolumen 167 ccm, Stirnhöhle wie Mensch, Gorilla und Schimpanse; einfache Altweltaffen, aber auch Orang und die kleinen Menschenaffen haben keine Stirnhöhle. DNA-kladistische Untersuchungen sprechen dafür, daß sich die Linie zu den Gibbons vor 16 MA von der Linie zu den großen Menschenaffen trennte (Cytochrom b). NaA Abzweigung der Gibbons bereits vor 18 MA.

Proconsul steht anatomisch zwischen niederen Altweltaffen und den großen Menschenaffen und repräsentiert damit das Übergangsfeld der miozänen Hominoiden. Außerdem wurden mind. 3 ähnliche Gatt. in gleichen und etwas jüngeren Schichten (17 MA) gefunden, so daß *Proconsul* nur *ein* Repräsentant jener altmiozänen Hominoiden ist, unter denen sich der gemeinsame Vorfahr der großen Menschenaffen und Menschen befindet.

Untersuchungen des Gleichgewichtsapparates deuten darauf, daß *Proconsul* langsam in den Bäumen kletterte und sich nicht wie ein Gibbon durch die Bäume schwang (der Radius der Bogengänge ist bei Säugern, die sich rasch durch die Bäume bewegen, deutlich größer als bei langsamen Tieren wie z.B. Faultieren; der Vestibularapparat von *Proconsul* entspricht eher dem von Brüllaffen als von Gibbons). Nach neuerer Auffassung konnte sich *Proconsul* auch auf allen Vieren auf dem Boden bewegen und vierfüßig über starke Äste laufen. Anatomie von Ellenbogen und Fuß teilweise menschenähnlich, Kopf aber primitiv mit kleinen Backenzähnen und langen vorspringenden Eckzähnen; Ernährung wohl von weichen Früchten. Rumpf affenähnlich, langgestreckt. Die Einordnung als echter Menschenaffe (Hominoidea) erfolgt u.a. aufgrund des fehlenden Schwanzes, des relativ großen Gehirns (150 ccm), bestimmter Zahnmerkmale sowie Veränderungen am Ellenbogengelenk zwecks Schwinghangeln (BENTON).

Mind. 20,6 MA alt sind die **Moroto-Hominoiden** aus Uganda, die bei primitiven dentalen und kranialen Merkmalen bereits ein menschenaffentypisches postkraniales Skelett besitzen (*Morotopithecus bishopi*, 20,6 MA, geschätztes Gewicht: 38 bis 62 kg, je nach Hochrechnungsmethodik). *Morotopithecus* zeigt ein über die Proconsulen (*Proconsul*, *Afropithecus* usw.) bereits deutlich weiterentwickeltes postkraniales Skelett, nur *Oreopithecus* (8,3 – 6,7 MA) und *Dryopithecus* sind noch weiter fortgeschritten. Daneben zeigt er einige Merkmale,

die als primitiv im Vergleich zu den Hylobatiden gelten. Dies spricht dafür, daß er **die Schwestergruppe aller Kronen-Hominoiden** darstellt, also etwa im Bereich der letzten gemeinsamen Vorfahren von großen und kleinen Menschenaffen steht, vermutlich knapp vor der Dichotomie zu den Hylobatiden. *Morotopithecus* selbst war ein arborealer Kletterer, an den Armen hängend (mobile Schultergelenke) und quadrupedal.

Insgesamt gesehen lebten zwischen 22 und 15 MA Dutzende von Primatenarten in Afrika (und gegen Ende des Zeitraumes auch in Eurasien); überwiegend hominoide Taxa (relativ gesehen; cercopithecoide Affen spielten damals noch keine große Rolle). Keine dieser Arten zeigt aber gemeinsame Merkmale mit den modernen afrikanischen Menschenaffen (Nat. 448, 844).

Concestor 5 nach DAWKINS (um die Oligozän-Miozän-Grenze):

Letzter gemeinsame Vorfahr des Menschen mit den non-hominoiden Altweltaffen; er lebte vor ca. 25 MA unmittelbar an der Abzweigung der Hominoiden vor ca. 1,5 Mio. Generationen. Afrika war damals als eine große Insel isoliert.

Concestor 5 ähnelte einem modernen Altweltaffen mit Schwanz und nach unten gerichteten Nasenöffnungen; leicht gebaut, an ein Leben in den Baumkronen auf der Suche nach Früchten angepasst. Wahrscheinlich volle Menstruation (nicht bei Neuweltaffen!).

II. Eine zweite Radiation, ausgehend von der *Proconsul*-Gruppe, erfolgte vor 17-12 MA:

a) Afropithecinen und deren unmittelbares Umfeld

--- *Afropithecus*, älter als 17 MA, vorwiegend im Regenwald (mit wahrsch. relativ stark ausgeprägten Jahreszeiten) lebend

--- *Equatorius* (15 – 15,5 MA) (Ostafrika), ca. 27 kg. Einige gemeinsame Merkmale mit *Proconsul* und *Afropithecus*, die als primitiv unter großen Hominoiden gelten. Stellung noch unsicher, wahrscheinlich ein abgeleiteter Afropithecine und damit ein Stammhominoid. *Equatorius* repräsentiert die erste Stufe des Übergangs vom Baumleben (der aber von den Vorfahren der Menschen dann separat vollzogen wurde). Erster Affe, der gelegentlich die Bäume verließ (als sich vor 15 MA die dichten afrikan. Regenwälder in offenere Gehölze verwandelten). Ausmaße wie ein großer Pavian, Arme und Beine etwa gleich lang, flexible Wirbelsäule, kräftige Greifhände und -füße. Erhebliche Zeitanteile wurden auf dem Boden verbracht.

--- *Otavipithecus* (13 MA), wahrsch. in enger Verbindung mit den Afropithecinen stehend.

--- *Griphopithecus* (M-Miozän Südosteuropas sowie der Türkei - 14 MA sowie Deutschlands – 14 MA), wobei der deutsche Fund mehr an *Equatorius* als an *Kenyapithecus* erinnert, was darauf deutet, dass der erste Affe, der von Afrika nach Europa auswanderte, primitiver als *Kenyapithecus* war und auf dem Niveau von *Equatorius* stand.

b) weiter fortgeschrittene Formen

--- *Kenyapithecus*, 14 MA (in ähnlichem Umfeld wie die meist etwas älteren

Afropithecinen lebend: geschlossener Wald, subtropisch, aber wohl mit ausgeprägter Trockenzeit; härtere Nahrung als *Afropithecus*, härterer Zahnschmelz). Neuerdings wird nur noch *K. wickeri* anerkannt; *K. africanus* wurde vollständig zu *Equatorius* gestellt und ist damit aufgehoben. *K. wickeri* ist in Bezug auf einige Merkmale fortschrittlicher als *Equatorius africanus*. Eine ähnliche Form wie *K. wickeri* wurde auch im M-Miozän der Türkei entdeckt (eine Art ist *Griphopithecus alpani*, die andere türkische Art ist noch unbenannt; 14 MA). *K.* gilt als ein Bindeglied zwischen afrikanischen und eurasischen Hominoiden des mittl. Miozäns, d.h. Bestandteil einer großer Migration von Affen „out of Africa“.

--- **Dryopithecinae** (etwas später im höherem Miozän, s.u.) und **Sivapithecinae** (s. III und IV)

In dieser 2. Radiation werden also drei Linien unterschieden: Afropithecinae (basaler) und Kenyapithecinae, etwas später kommen die Dryopithecinae hinzu. BENTON gibt die Kenyapithecinae zwischen 20 und 14 MA an und betrachtet sie ggf. als erste **Hominidae**. Die UF der Kenyapithecinae kam in Ostafrika, Türkei, Zentraleuropa, ggf. Namibia vor. *Kenyapithecus* 1 m groß, teils baumkletternd, teils bodenlebend.

Ein neuer Fund aus dem M-Miozän Spaniens (11,9 MA; *Anoiapithecus brevirostris*; Unterkiefer und partieller Gesichtsschädel gefunden) unterstützt die Auffassung, die **Kenyapithecini** (*Griphopithecus*, *Kenyapithecus*) seien die **Schwestergruppe der Hominidae**. *Anoiapithecus* kombiniert Autapomorphien (z.B. stark reduzierter Prognathismus) mit kenyapithecinen und hominiden Synapomorphien. Da auch Kenyapithecinen in Eurasien vorkommen, könnte dies andeuten, dass die Hominiden evtl. in Euasien entstanden. Alternativ könnten sich die Homininae in Afrika, in Ponginae in Eurasien aus einem gemeinsamen mittelmiozänen Hominoidenstamm entwickelt haben (PNAS 106, 9601).

Waren die proconsulartigen Affen zunächst ganz überwiegend in Afrika verbreitet, so wanderten sie im höheren Miozän durch die entstehende Landverbindung (Norddriften der afrikanischen Platte) auch nach Europa und Asien ein; vor 17 MA breiteten sich die Vorfahren der Menschenaffen auch in Europa aus (Pliopitheciner *Paidopithecus rhenanus*, O-Miozän von Eppelsheim). Sie erreichten Europa, nachdem vor 17 MA eine Verbindung zwischen Afrika und Europa entstanden war, und starben vor ca. 10 MA in Europa wieder aus. Es beginnt die Differenzierung in eine euroafrikanische Linie (Vorfahren der rez. Gorillas, Schimpansen, Menschen) und eine asiatische Linie (auf der Basis von „*Ramapithecus*“), aus der die Orangs hervorgehen. Die Radiation der Hominoiden nach Asien und Europa erfolgte somit vor ca. 17 – 15 MA auf relativ breiter taxonomischer Basis, aber vor 10 MA starben fast alle eurasischen Hominoiden wieder aus. Aus europäischen Hominoiden des höheren Miozäns soll sich dann nach älteren Vorstellungen die Linie entwickelt haben, die zu Gorilla, Schimpansen und Menschen führte, d.h. die Entwicklung zu den afrikanischen Menschenaffen soll ist in einer Zwischenphase von wenigen MA Dauer in Europa abgelaufen (s. III). Diese Annahme beruhte allerdings auf dem Umstand, dass aus dem Zeitraum zwischen 12 und 7 MA keinerlei Funde von Menschenaffen aus Afrika bekannt waren. Da diese Lücke inzwischen durch einige wenige afrikanische Funde aber geschlossen werden konnte, kann nicht mehr länger zwangsläufig geschlossen werden, die Entwicklung zu den großen afrikanischen Menschenaffen sei über Europa bzw. Euasien gelaufen.

Von den afrikanischen *Proconsul*-Nachfolgern, die aus Afrika nach Eurasien gewandert waren, soll sich zunächst (nach molekularkladistischen Daten vor ca. 18 MA) die Linie zu den Gibbons und Siamangs abgespalten haben, noch deutlich vor der Abspaltung von *Oreopithecus*, *Lufengpithecus* und *Sivapithecus*.

Rezent 12 Gibbonarten aus 4 Gattungen (Hainan-Gibbon auf der Insel Hainan anno 2011 noch 22 Individuen, wobei sich die Population aber bereits erholt hat und streng bewacht wird: 2015: 25 Individuen)

Vor 2200-2300 Jahren lebte in China noch ein weiteres Gibbon-Taxon (eigene Gattung: *Junzi imperialis*), die nur durch ein einziges fossil nachgewiesen ist. Wahrscheinlich, aber nicht mit Sicherheit durch menschlichen Einfluss (Jagd, Zerstörung des Lebensraumes) ausgestorben. Einziger postglazialer Nachweis des Aussterbens einer Menschenaffenart und einziger Nachweis des Aussterbens eines kontinental lebenden Primaten seit der Eiszeit (Sci. 360: 1346).

Kladogramm:

- *Nomascus* (4 Arten)
- *Symphalangus* (Siamang)
- *Hylobates* (6 Arten)
- *Hoolock* (1 Art; *Bunopithecus* ausgegliedert; *Bunopithecus* damit auf das M-Pleistozän beschränkt)

Concestor 4 nach DAWKINS (unteres Mittelmiozän):

Der letzte gemeinsame Vorfahr von Menschen und Gibbons lebte vor ca. 18 MA bzw. 1 Mio. Generationen in asiatischen (Anm.: ?) Regenwäldern. Er war vermutlich ein kleiner baumlebender, schwanzloser Affe mit einer gewissen Fähigkeit zum Baumhangeln, wenn auch nicht mit der Perfektion der Gibbons. Arme nicht so lang und nicht so stark aufs Hangeln spezialisiert wie bei Gibbons. Vermutlich gibbonähnliches Gesicht mit kurzer Schnauze.

III. Dryopithecinae: 12 - 8 MA; sie breiteten sich in Europa (Griechenland, Frankreich, Kaukasus) und Vorderasien, evtl. China aus; neuerdings auch in Spanien (10 - 12 MA) nachgewiesen. BENTON gibt für *Dryopithecus* eine Zeitspanne zwischen 10 und 7 MA (im O-Miozän Europas) an.

Kladistisch stehen sie nach der Abzweigung der Gibbons; innerhalb der Dryopithecinae erfolgt die Aufspaltung einerseits in die Linie zu den Orangs, andererseits in die Linie zu den großen afrikanischen Menschenaffen.

Die Dryopithecinen sind in vielen Aspekten nicht weit über die Proconsulen weiterentwickelt (dünner Zahnschmelz, weitere Schädel- und Zahnmerkmale), während die Stirnregion Anzeichen einer Verbindung mit den heutigen Menschenaffen und Menschen zeigt, die Extremitäten Ähnlichkeiten mit den großen Menschenaffen. *Dryopithecus* lebte in subtropischen bis warmen, streng jahreszeitlichen Wäldern. *D. laietanus* (Spanien, 9,5 MA) zeigt skelettale Anpassungen an aufrechte Körperhaltungen und Fortbewegung, aber auch Klettern und Hangeln. Auch die endemische Inselform *Oreopithecus* [8,3 – 6,7 MA] aus Italien zeigt Adaptationen an aufrechte Körperhaltung: CT-Untersuchungen des Hüftknochens deuten auf Trabekelstrukturen, die bei Menschen und fossilen Hominiden typischerweise mit vertikaler Belastung durch das Körpergewicht, also aufrechter Körperhaltung, verbunden sind (PNAS 96, 8795). ***Oreopithecus* könnte somit konvergent zu den späteren Hominini bereits den aufrechten Gang entwickelt haben!**

Dryopithecus schwang sich dagegen wohl hangelnd mit seinen langen Armen durch die subtropischen Wälder Südeuropas.

Neueste kladistische Untersuchungen ergaben, dass deutlich zwischen den fortgeschrittenen Proconsulen (wie *Afro-*, *Kenyapithecus*) und der *Dryo-/Sivapithecus*-Gruppe zu unterscheiden ist:

Afropithecus beispielsweise zeigt noch die basale primitive kraniale Morphologie der Catarrhini wie z.B. *Aegyptopithecus*, während die obermiozänen eurasischen Hominiden wie *Dryopithecus* und *Sivapithecus* beträchtlich kürzere und höhere Crania mit stärker zurückgezogenen und mehr aufrechten Nasenknochen und weiter nach vorn orientierten Orbitae aufweisen, so daß ein deutlicher Entwicklungsfortschritt gegenüber den Proconsulen besteht.

Die gleichzeitig mit den Dryopithecinen lebenden Sivapithecinen stehen wahrsch. schon getrennt von den Dryopithecinen direkt auf der zum Orang führenden Linie, es könnte aber auch sein, daß *Sivapithecus* (13 bis 6 MA, also *Dryopithecus* überlebend) der Dichotomie zu den Orangs noch vorausging. Nach neueren Funden (1990) ist auch nicht mehr sicher, ob *Sivapithecus* und Orang Schwestergruppen sind; die gemeinsamen Merkmale könnten evtl. auch konvergent entstanden sein. Die kranialen Merkmale von *Sivapithecus* sprechen aber jedenfalls für einen engen Zusammenhang mit *Pongo*.

1993 wurde aber immer noch kontrovers diskutiert, ob *Dryopithecus* dem Orang näher steht oder ob *Dryopithecus* noch in der gemeinsamen Stammlinie der großen Menschenaffen und Menschen steht. Die Tendenz ging damals dahin, *Dryopithecus* als Schwestergruppe der großen Menschenaffen (+ Menschen) anzusehen (Nat. 365, 494). Der Processus zygomaticus eines *D. laietanus* (NE-Spanien) soll andererseits auf eine Verwandtschaft mit der Linie zu *Pongo* hinweisen (1993, Nat. 365. 543). 1994 bis 1996 verdichteten sich die Befunde, daß *Dryopithecus* auf der Linie zu *Pongo* steht, hinsichtlich des postkranialen Skeletts aber noch primitiver als *Pongo*. Man geht daher vermehrt davon aus, daß *Sivapithecus* und *Dryopithecus* auf der Linie zu *Pongo* stehen und daß sich die asiatischen Menschenaffen an Hangeln und langsames Klettern adaptierten, die afrikanischen dagegen an vierfüßige (*Pan*, *Gorilla*) oder zweibeinige Fortbewegung (*Australopithecus*, *Homo*) auf der Erde. *Dryopithecus* dürfte in seiner Lebensweise dem rez. *Pongo* entsprochen haben.

***Dryopithecus carinthiacus* – die älteste Karies bei Hominoiden und die Rolle der Uricase-Theorie** (PLoS One 13: e0203307).

Dryopithecus carinthiacus (12,5 MA, Kärnten) ist der älteste Vertreter der Dryopithecinen; er wies bereits fortgeschrittene Karies an einem Molaren auf. Der betroffene Molar zeigte eine okklusale Karies mit steilen Wänden, weit ins Dentin hinabreichend und mit einem maximalen Durchmesser von 3,3 mm; glatte Oberfläche der Karies mit „angeätztem“ Aussehen infolge der Säurewirkung säurebildender Bakterien; reparatives Dentin am Dach der Pulpenkammer; sklerotisches Dentin unterhalb der Kavitation. Es fand sich außerdem eine Assoziation mit supragingivalem Zahnstein (stellenweise auch in Grübchen auf der Kaufläche) und eine einseitige Nutzung der gesunden rechten Zahnreihe – möglicherweise ein Indiz für Zahnschmerzen.

Ältester Nachweis von primärer Karies und Zahnstein bei Hominiden (sekundäre Karies versteht sich im Tierreich als Karies, die von Schmelzsprüngen oder Zahnverletzungen z.B. durch starke Abrasion ausgeht, während primäre Karies ursprünglich intakte Zahnflächen befällt). Der

zweitälteste Nachweis von Zahnstein bei Hominiden findet sich bei *Sivapithecus sivalensis* aus Pakistan (ca. 8,7 – 9,3 MA).

Bei Hominiden war Karies bisher erst seit dem Pleistozän bekannt, so bei *Gigantopithecus blacki* (1200 – 310 TA), *Homo rhodesiensis* (650 – 160 TA), HE, AROB (1,5 MA), Dmanisi-Menschen und 60000 Jahre alten HN.

Im Gegensatz zum Menschen spielt Stärkekonsum bei wilden Tieren keine relevante Rolle für die Entstehung von Karies, weil die Stärke unverarbeitet (ungekocht) aufgenommen wird; erst Zerkleinerung und thermische Behandlung führt Stärke in einen Zustand, in dem sie effektiv kariogen wirken kann.

Offenbar ernährte sich *Dryopithecus carinthiacus* von zuckerhaltigen Früchten, eventuell auch Honig; Pollen entsprechender Pflanzen wurden am Fundort nachgewiesen. Das Taxon lebte in einem mesophytischen Mischwald in küstennahem Flachland, dominiert von Fagaceae und Juglandaceae (*Quercus*, *Fagus*, *Castanea*, *Carya*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Engelhardia*). Es fanden sich Nachweise für mindestens neun Arten mit stark zuckerhaltigen Früchten (Erdbeerbaum, Maulbeere, Esskastanie, Ölweide, Kirsche, Pflaume) sowie 46 Arten honigtragender Pflanzen. Dadurch war Zucker vom Juni bis Dezember in Form von Früchten verfügbar; das Maximum der Verfügbarkeit konkret von Fruktose lag allerdings im Dezember und damit unmittelbar vor der nahrungsarmen Zeit. Besonders fruktosehaltig sind *Prunus*, *Arbutus*, *Vitis*, *Morus*, *Elaeagnus*. Honig dürfte von März bis Juli mit Maximum im April und Mai verfügbar gewesen sein. Daraus folgt, dass nur im Januar und Februar weder Früchte noch Honig gefunden werden konnten.

Dryopithecus ernährte sich offenbar in größerem Umfang von Früchten als dies bei Schimpansen der Fall ist, die ihrerseits mehr Früchte fressen als Gorillas oder Orangs, aber dennoch einen hohen Faseranteil in ihrer Nahrung aufweisen (der bei *Dryopithecus* nur 1 – 9 % betragen haben dürfte). Die Qualität der Nahrung von *Dryopithecus* war somit höherwertiger als von modernen Menschenaffen (hoher Gehalt an Kohlenhydraten, wenig Fasern), was gegen die Hypothese spricht, dass die Nahrungsqualität im Verlauf der Hominidenevolution schrittweise zugenommen hätte. Schimpansen weisen häufiger Karies auf als Gorillas und Orang-Utans; Gorillas ernähren sich ganz überwiegend von Blättern; Orang-Utans stehen sowohl was Fruchtkonsum wie die Häufigkeit von Karies anbelangt zwischen Schimpansen und Gorillas. Bei wilden nicht-hominoiden Primaten findet sich Zahnstein dagegen recht häufig.

Die Karies von *Dryopithecus* unterscheidet sich daher auch von der seltenen und schwach ausgeprägten primären Karies der Schimpansen. Von 311 wilden Schimpansen aus Liberia (davon 32 Jungtiere), von denen allerdings teilweise nur inkomplette Gebisse vorlagen, wiesen 5,1 % der Individuen Karies auf, dabei in 1,38 % von 2890 bleibenden Zähnen und keinem von 369 Milchzähnen. Nur 5 (0,17 %) der bleibenden Zähne wiesen primäre Okklusalkaries auf, 6 (0,21 %) sekundäre Okklusalkaries, 29 Zähne (1 %) cervikale oder proximale Karies. Die primäre okklusale Karies war nur schwach ausgeprägt mit kleinen Mulden von weniger als 1 mm Durchmesser, während sekundäre Okklusalkaries und cervikale oder proximale Karies auch tiefere Läsionen mit mehreren mm Durchmesser umfasste. Karies bei Schimpansen befällt vor allem ältere Individuen; Jungtiere sind immer kariesfrei. Das Individuum von *D. carinthiacus* war dagegen ein jungerwachsenes Tier mit nicht abgenutztem M1 (M2 war aber schon durchgebrochen, ist aber nicht erhalten; es lässt sich nur an der proximalen Abriebfacette erkennen, dass M2 bereits eingestellt war). Aufgrund ihrer Ausdehnung muss sich die Karies über mehrere Jahre entwickelt haben.

Es wird diskutiert, ob es sich bei *Dryopithecus carinthiacus* um ein Weibchen der Art *D. fontani* handelt (weil kleiner als *D. fontani*). Da von *Dryopithecus carinthiacus* nur ein Exemplar bekannt ist, lassen sich keine Aussagen zum Geschlechtsdimorphismus treffen. Es ist bekannt, dass weibliche Primaten kariesanfälliger sind (hormonelle Fluktuationen im Menstruationszyklus und in der Schwangerschaft führen zu Veränderungen der Speichelzusammensetzung und –menge); Mundtrockenheit und niedriger pH fördern die Kariesbildung. Bei Orang-Utans ernähren sich die Weibchen in größerem Umfang von Früchten als Männchen, die wiederum mehr von Rinde und Bodennahrung leben. Somit könnten auch Geschlechtsunterschiede im Ernährungsspektrum eine Rolle spielen.

Insgesamt zeigt sich ein Übergang von härterer zu weicherer Nahrung bei den Hominoiden im Laufe des Miozäns – als Konsequenz der Veränderungen von Klima und Umwelt. Europa wurde von Hominoiden während des miozänen Klimaoptimums besiedelt, die sich dann im Laufe des Miozäns an eine sich verändernde Umwelt anpassen mussten.

Hominoiden lebten in Europa zwischen 15,9 MA und 7,175 MA (Körperfossilien) bzw. 5,7 MA (Trachilos Fußspuren). Anfangs war Europa von paratropischem Regenwald bedeckt, gegen Ende des Zeitraumes handelte es sich in Südeuropa dagegen um eine Savannenlandschaft.

Die frühen Primaten des Eozäns und Oligozäns waren kleine Insektenfresser; ihnen folgten Blattfresser mit scharfkantigen Zähnen, was auch einen Anteil kleiner Wirbelloser im Nahrungsspektrum erlaubte. Im frühen Miozän wurden die Höcker bei Taxa wie *Proconsul* breiter und damit auch zum Konsum von Früchten geeignet; das Nahrungsspektrum dürfte sich leicht erweitert haben, während der Mangel an schneidenden Flächen die Verarbeitung von Blättern erschwerte. Ebenso wie die blattfressenden Vorläufer waren auch die Hominoiden auf *Proconsul*-Niveau nicht in der Lage, harte Nahrung aufzunehmen und kräftig zuzubeißen: die Zähne waren klein, der Schmelz dünn, der Unterkiefer grazil.

Erst im späten U-Miozän entwickelten die Afropithecinen (*Afropithecus*, *Heliopithecus*) größere Kiefer und erstmals Zähne mit dickem Schmelz. Im M-Miozän besiedelten dann die Equatorinen (*Equatorius*, *Nacholapithecus*) und Kenyapithecinen (*Griphopithecus*, *Kenyapithecus*) Ostafrika, Anatolien und Europa. Sie hatten dicken Zahnschmelz und die Form der Zähne spricht für eine Ernährung aus harter, abrasiver Nahrung. Im M- und O-Miozän Asiens wiesen die Sivapithecinen dicken Schmelz und Zähne mit flachen Höckern auf, vermutlich als Anpassung an offenere Habitate und stärker ausgeprägte Jahreszeitlichkeit.

Im späten U-Miozän Europas entwickelten die dort lebenden Dryopithecinen (*Dryopithecus*, *Hispanopithecus*, *Rudapithecus*) dagegen Zähne mit dünnem Schmelz und breiten Höckern, die an die Zähne der überwiegend fruchtfressenden Schimpansen erinnern, während Mikrowear-Analysen für eine intermediäre Position zwischen fruchtbasierter/gemischter Ernährung und harter Ernährung sprechen. Auch die Bezahnung von *Dryopithecus carinthiacus* spricht für einen Fruchtfresser (dünner Zahnschmelz, kleine Zähne, breite Höcker), ebenso das Mikroabrieb-Muster auf dem Zahn (weiche Nahrung, aber mit einem Anteil von Blättern).

Die mittelmiozänen Dryopithecinen *Pierolapithecus* und *Anoiapithecus* fraßen dagegen harte Objekte; sie hatten dickeren Schmelz, und auch die Mikrowear-Analyse weist darauf hin. Diese Tendenz zu härterer Nahrung nahm im höheren O-Miozän bei den Hominiden Eurasiens (wie *Ankarapithecus*, *Ouranopithecus*, *Graecopithecus*) zu. Sie hatten sehr dicken Zahnschmelz und teilweise megadonte Molaren; so konnten sie faserreiche Wurzeln und Knollen fressen, und die Zähne waren auch an die starke Abrasivität von Nahrung aus Bodennähe angepasst. Dies steht in Verbindung mit der zunehmenden Aridität im späten Miozän.

Dryopithecus dürfte mindestens von Juni bis Dezember, am meisten im September/Oktober, zuckerhaltige Früchte gegessen haben. Der höchste Fruktosekonsum dürfte aber im Dezember erfolgt sein (Fruktoseanteil an allen aufgenommenen Zuckern: im Dezember 56 %), bedingt durch die Reifezeit von *Arbutus* mit seinem sehr hohen Fruktosegehalt. Im Januar und Februar war trotz tropischer Temperaturen aufgrund der kurzen Tageslänge nicht mit einem Blattaustrieb zu rechnen, es gab auch keine Früchte und keinen Honig. Um diese Hungerphase zu überstehen, war es erforderlich, dass die Hominiden Fettreserven anlegten.

Vor 15 MA soll es in der Linie zu den großen Menschenaffen (und Menschen) zu einer Mutation gekommen sein, bei der das Gen für das Enzym Uricase verloren ging. Seither kann die Harnsäure im Blut nicht mehr abgebaut werden, was zu höherem Harnsäurewert im Blut und dadurch höherem bzw. über das ganze Jahr hinweg stabilen Blutdruck und der Bildung von Fettdepots führt: es wird mehr Körperfett gespeichert.

Fruktose wird im Körper über mehrere Schritte zu Harnsäure verstoffwechselt; dieser Vorgang ist mit oxidativem Stress verbunden, während Harnsäure selbst ein starkes Antioxidans ist.

Der stabile Blutdruck ermöglichte eine höhere Aktivität auch im Winter. (Niedrigere Umgebungstemperatur führt auch bei modernen Menschen zu einem höheren Blutdruck). Er bot in Hungerphasen einen Selektionsvorteil – denn auf diese Weise war trotz Nahrungsknappheit körperliche Aktivität möglich. Fruktosereiche Ernährung führt zu mehr Körperfett-Ablagerung als isokalorische fruktosefreie Ernährung. Der Verlust der Uricase (wodurch die Harnsäure nicht mehr abgebaut werden kann) dürfte daher einen Überlebensvorteil bei Nahrungsknappheit geboten haben, vor allem in Lebensräumen, in denen fruktosereiche Nahrung nur jahreszeitlich verfügbar war.

Nach der Uricase-Theorie führte der Verlust der Uricase also sowohl zur Bildung der Fettreserven wie zu höherem und stabilerem Blutdruck. Hohe Harnsäurespiegel erhöhten auch die körperliche Aktivität. Die Uricase-Theorie geht von Fettreserven aus, die auf der Basis fruktosereicher Ernährung aufgebaut wurden. Hohe Harnsäurespiegel sollen auch mit höherer Intelligenz einhergehen und sind auf jeden Fall neuroprotektiv. Zugvögel, die sich üblicherweise von Insekten oder Samen ernähren, nehmen im Herbst auch Früchte zu sich, um Energiereserven für die weite Reise aufzubauen.

Was heute der Grund für Zivilisationskrankheiten ist (an denen auch die großen Menschenaffen einschl. des Orang-Utan leiden, z.B. Gicht), bot damals einen evolutionären Vorteil, auch im Winter sehr aktiv zu sein und durch Fettdepots nahrungsarme Zeiten zu überbrücken. Der Verlust der Uricase war möglicherweise einer der Gründe, weshalb Menschenaffen im Miozän so erfolgreich Europa besiedeln und eine so hohe Diversität in Europa entwickeln konnten.

Bei *Oreopithecus bamboli* aus der Toskana ließen sich in Skelettanschnitten dicht gepackte weiße Fettzellen nachweisen, die sich aufgrund der Kugelform und Größe deutlich von den Fettzellen unterscheiden, die der Thermogenese dienen (braunes Fett). (Es handelt sich bei *Oreopithecus* um das einzige komplette Skelett eines Menschenaffen aus Europa). Dies ist der direkte Nachweis, dass die europäischen Hominiden eine Fettreserve besaßen (PLoS One 13: e0203307).

Danuvius

Im Jahr 2019 wurde mit *Danuvius guggenmosi* ein Hominoider aus dem Allgäu beschrieben (Alter: 11,62 MA; aus einem Bachlauf der Tongrube Hammerschmiede bei Pforzen); er ähnelt dental stark *Dryopithecus* und anderen Hominoiden des späten Miozäns Europas (Dryopithecinae: M- bis O-Miozän). Durchschnittstemperatur damals ca. 20 Grad; Auenwälder mit viel Niederschlag; subtropische Waldlandschaft mit Flüssen und Tümpeln.

Größe ähnlich einem Pavian (ca. 1 m groß; mehrere Exemplare gefunden, darunter ein Männchen; Männchen ca. 31 kg, Weibchen ca. 18 kg). Breiter, flacher Thorax; lange, flexible Lendenwirbelsäule (dadurch konnte *Danuvius* seinen Körperschwerpunkt über der gestreckten Hüfte und den Knien halten; bei Menschenaffen ist die Lendenwirbelsäule versteift); S-förmig gekrümmte Wirbelsäule (dadurch konnte der Rumpf aufrecht gehalten werden; andere Menschenaffen haben nur eine einfach gebogene Wirbelsäule), extendierte Hüften und Knie (wie bei Bipeden) sowie verlängerte und voll extendierte Vordergliedmaßen (wie bei allen Hominoiden); damit kombiniert *Danuvius* Adaptationen an bipedes Gehen und Hängen im Geäst **und stellt ein Modell für den gemeinsamen Vorfahren der Menschen und Menschenaffen dar**. Das komplette Beinskelett ist erhalten, außerdem die Ulna; insgesamt 15 % des Gesamtskeletts. Erstmals konnten Gelenke eines Menschenaffen dieses Alters untersucht werden, und manche Knochen ähnelten mehr den Menschen als den Menschenaffen. Auch die X-Stellung der Beine deutet auf (zumindest zeitweiliges) zweibeiniges Gehen.

Arm relativ lang im Vergleich zum Bein; flexible Ellbogen und Handknochen, kräftige Greifhand zum Klettern in den Bäumen; die Vorderbeine deuten darauf, dass er in den Ästen hangelte. Demgegenüber deuten Hüften und Knie auf eine aufrechte, voll durchgestreckte Beinhaltung, abweichend von der geknickten Form der Hüften und Knie, die Gorillas, Schimpansen und Bonobos zeigen, wenn sie mal zweibeinig gehen. Die Anatomie der Beine ist damit an einen aufrechten Gang mit voll durchgestreckten Beinen angepasst (das kann auch aufrechtes Gehen auf Baumästen bedeuten); der Fuß ist lang, die Zehe robust und als Greifzehe ausgebildet, womit er kleinere und größere Äste umgreifen konnte. Das spricht dafür, dass *Danuvius* mit flachen Füßen auf Ästen lief (Kombination aus von den Hinterbeinen dominierter Zweibeinigkeit mit von den Armen dominiertem Klettern). Er konnte daher wie ein Menschenaffe klettern und sich durch Bäume hangeln.

Die menschenähnlichen Beine deuten darauf, dass der zweibeinige Gang früher entstanden sein könnte als bisher angenommen (7 – 5 MA). *Danuvius* bewegte sich in einer bisher bei Hominoiden nicht bekannten Weise fort: Kombination aus Bipedie/Klettern mit gestreckten Gliedmaßen und Hangeln mit kräftigen Armen; anders als bei den großen Menschenaffen sind Vorder- und Hintergliedmaßen dabei gleichermaßen beteiligt. Man geht davon aus, dass dies auch die Fortbewegung des letzten gemeinsamen Vorfahren von Menschen und Schimpansen darstellte; die Menschenlinie entwickelte daraus die obligate Bipedie, bei den Schimpansen wurde dagegen die Bipedie zugunsten von arm-unterstützten Fortbewegungsweisen nicht weiter ausgebaut (Natw. Ru. 12/19: 647).

Ging man ursprünglich davon aus, dass sich der zweibeinige Gang aus dem vierfüßigen Knöchelgang (wie bei Gorillas und Schimpansen) entwickelte, wurde in jüngerer Zeit verstärkt darauf hingewiesen, dass sich Orang-Utans zweibeinig in den Bäumen bewegen, und mechanische Ähnlichkeiten zwischen der Art, wie Menschenaffen die Beine zum Klettern nutzen, deuteten bereits darauf, dass sich der zweibeinige Gang von einem Vorfahren entwickelte, der an ein Leben in den Bäumen angepasst war, ohne die Zwischenschaltung eines vierfüßigen Knöchelgänger-Stadiums. *Danuvius* bestätigt nun diese Auffassung.

Dazu passt auch das Becken von *Rudapithecus hungaricus* (ad Dryopithecini) aus Ungarn (10 MA), das für aufrechtes Gehen auf dem Boden spricht. *Rudapithecus* dürfte sich wie moderne Menschenaffen in den Ästen der Bäume bewegt haben (Körper aufrecht haltend, mit den Armen kletternd). Allerdings hatte er einen flexibleren unteren Rückenbereich; wenn er auf den Boden kam, dürfte er über die Fähigkeit verfügt haben, in eher menschenähnlicher Art und Weise aufrecht zu stehen. Heutige afrikanische Menschenaffen haben ein langes unteres Ilium und einen kurzen Unterrücken (weniger Lendenwirbel), weil sie große Tiere darstellen, die üblicherweise auf allen Vieren gehen. Die Anatomie des kurzen, steifen Unterrückens ist nützlich, um das erhebliche Gewicht zu stützen, wenn die Menschenaffen in den Bäumen klettern, zwingt sie aber zum Gehen auf allen Vieren auf dem Boden.

Rudapithecus war auch viel kleiner als moderne afrikanische Menschenaffen (etwa von der Größe eines mittelgroßen Hundes). Menschen haben längere, flexiblere Rücken, um aufrecht zu stehen und effizient auf beiden Beinen gehen zu können. Dies lässt sich einfacher aus Formen wie *Rudapithecus* ableiten als aus der Anatomie der heutigen afrikanischen Menschenaffen. Die extreme Verlängerung des unteren Iliums bei den afrikanischen Menschenaffen geschah offenbar unabhängig voneinander in jeder Linie der afrikanischen Menschenaffen separat und war kein gemeinsames Merkmal des letzten gemeinsamen Vorfahren von *Pan* und *Homo*. Allerdings ist unklar, ob *Rudapithecus* direkt in der Vorfahrenlinie des Menschen steht und der aufrechte Gang des Menschen auf jenen von *Rudapithecus* zurückgeht, oder ob die Anpassung an aufrechtes Stehen und Gehen eine separate Entwicklung bei *Rudapithecus* darstellte. (WARD CV et al., J Hum Evol. 11/2019; Presseartikel).

IV. Orang-Gruppe: *Sivapithecus* (13 oder 12,3 oder 12 bis 6 MA, 1,5 m hoch, orangähnliches Gesicht, kräftige Kiefer, breite Backenzähne mit dickem Zahnschmelz; besonderes Höckermuster auf den Molaren: Y5-Muster oder Dryopithecus-Muster: 5 Höcker von tiefen Rinnen in Form eines Y unterteilt) und *Gigantopithecus* (bis 3 m hoch; M/O-Miozän bis M-Pleistozän, 300 kg, "Yeti"?) sowie der wohl mit *Gigantopithecus* nahe verwandte *Ramapithecus* (M- und O-Miozän, kleiner, soll unbearbeitete Kieselsteine verwendet haben), wahrsch. synonym *Sivapithecus*. Von *Gigantopithecus* sind nur Zähne und Unterkiefer bekannt, aufgrund der Zahngröße wird er auf eine Gesamthöhe von 2,5, naA 3,0, naA 3,5 m geschätzt. Abstammung - den Zähnen zufolge - mit Sicherheit aus der *Dryopithecus*-Gruppe.

Die Stellung von *Sivapithecus* bleibt aber unklar. Ein 12,3 MA alter Fund (YGSP 41216) von *S. indicus* aus Pakistan wirft grundlegende Fragen auf: im Gesichtsbereich ähnelt *Sivapithecus* zwar modernen Orang-Utans, nicht aber in postkranialen Merkmalen. Sein Hüftknochen unterscheidet sich von dem aller modernen Menschenaffen. Entweder ist die postkraniale Anatomie der Menschenaffen nicht komplett homolog, oder die Ähnlichkeiten im Gesichtsbereich zwischen Orang-Utans und *Sivapithecus* entstanden konvergent. *Sivapithecus indicus* war – dem Hüftknochen zufolge – ebenso wie der jüngere *S. sivalensis* ein sich langsam bewegender, in den Bäumen lebender Affe, eher pronograd vierfüßig gehend (wie die meisten Nicht-Menschenaffen) denn orthograd wie Menschenaffen (PNAS 112: 82).

Gigantopithecus, der vor 8 MA auftrat und erst vor ca. 0,1 MA erlosch, sah aus wie ein gigantischer Orang-Utan, bewegte sich allerdings wohl eher wie ein Gorilla als Knöchelgänger (im Gegensatz zu den Orangs); er war wohl (möglicherweise) eine bodenlebende, gigantische Version eines *Sivapithecus*. Bisher sind nur Zähne und Teile des Unterkiefers bekannt (Südchina, Indien, Pakistan); Ernährung fast ausschließlich von Bambus und Früchten, Nahrungskonkurrent

des großen Panda-Bären, dessen Fossilien in der Nähe gefunden wurden. Über die Größe und das Gewicht des Tieres herrscht weiterhin Uneinigkeit (1,8 – 3 m, 0,2 – 0,5 t).

Alter von *G. blacki* aufgrund der Begleitfauna zwischen 1,0 und 0,5 MA (Datierungsspanne). Es gibt keine Hinweise, dass HE den *Gigantopithecus* bejagte (Roots S. 307). BENTON gibt für die Gattung eine Zeitspanne zwischen 5 und 0,3 MA an; lt. Wikipedia und BdW 3/2016:6 in China bis vor 100.000 Jahren. Adulte Männchen konnten lt. BENTON bis 2,5 m groß und 270 kg schwer werden; naA 3 m und 500 kg (andere Berechnungen kommen aber nur auf 1,80 m). UF Dryopithecini.

C-Isotop-Untersuchungen in Zahnresten zeigten, dass *Gigantopithecus* in Wäldern als reiner Vegetarier lebte. Als sich diese im späten Pleistozän von China und Thailand immer mehr in Savannen verwandelten, konnte er sich nicht mehr anpassen und starb aus. Er war vermutlich auch zu schwer, um auf Bäume zu klettern. Auch Orang-Utans sind auf einen Lebensraum (Wald) spezialisiert, hatten aber den Vorteil, dass sie einen langsameren Stoffwechsel haben und mit wenig Nahrung auskommen können. *Gigantopithecus* bedurfte allein schon wegen seiner Größe viel mehr Nahrung; als sich bewaldete Gebiete immer mehr zu Savannen entwickelten, wurde das Nahrungsangebot zu gering (<http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.059>).

Die phylogenetische Position von *Gigantopithecus* ist schwierig zu bestimmen, da er nur durch seine stark abgeleitete dentognathe Morphologie nachgewiesen ist; es finden sich keine kranialen oder post-kranialen Fossilien. Die Proteom-Analyse aus dem Zahnschmelz eines 1,9 MA alten *G. blacki* aus China ergab, dass es sich um die Schwestergruppe von *Pongo* handelt, wobei der gemeinsame Vorfahr beider Linien vor 12 bis 10 MA lebte. Als Besonderheit wurde die Expression von alpha-2-HS-Glykoprotein beobachtet, das bisher in Schmelz-Proteomen nicht nachweisbar war, und eine Rolle bei der Biomineralisation des dicken Schmelzes der großen Molaren spielte. Bemerkenswert ist, dass das Schmelz-Proteom über 1,9 MA in den Subtropen erhalten blieb. Während unter diesen Bedingungen keinerlei genetisches Material mehr erwartet werden kann.

Neuerdings (2003) zählt ein mittelmiozäner Hominide (Datierungsspanne: 10 – 13,5 MA) aus Thailand (cf. *Lufengpithecus chiangmuanensis* = *Khoratpithecus chiangmuanensis*) zu den nächsten Verwandten des Orang-Utan. Er gehört zusammen mit *Lufengpithecus* (10 – 3 MA), *Sivapithecus* (12,3 – 8,5 MA), *Gigantopithecus* (ab 7 – 6 MA, bis 0,5, naA 0,3, naA 0,1 MA), *Ankarapithecus* (9,9 – 9,6 MA) und evtl. *Griphopithecus* (?16 – 14 MA) zur Orang-Linie („Pongo clade“); rez. *Pongo* ab Pleistozän. Dabei zeigt die neue Art größere dentale Übereinstimmung mit dem Orang-Utan und erscheint daher von allen genannten Taxa am nächsten mit dem Orang verwandt; außerdem stammt er aus derselben Gegend wie die pleistozänen *Pongo*. Die assoziierte Flora zeigt Affinitäten mit Afrika, was auf einen Korridor zwischen SE-Asien und Afrika im Mittelmiozän weist. Systematische Stellung der neuen Art: Superfamilie Hominoidea, Familie Hominidae, Subfamilie Ponginae. Dabei sprechen Schädel und Vorderzähne dagegen, dass er ein direkter Vorfahr des heutigen Orang ist; die Bezahnung von *Sivapithecus* ist jedenfalls weniger orang-artig (Nat. 422, 61).

Lufengpithecus aus Südchina ähnelt zwar in seiner Bezahnung den Orangs viel stärker als *Sivapithecus*, kommt aber aufgrund abweichender Gesichtsanatomie, besonders in der Periorbitalregion, nicht als Orang-Vorfahr infrage (entweder ist er – wie *Ankarapithecus* – Schwestergruppe der Ponginae + Hominiae, oder primitive Schwestergruppe der Ponginae).

Später wurde dann *cf. Lufengpithecus chiangmuanensis* aus dem M-Miozän Thailands in *Khoratpithecus chiangmuanensis* umbenannt und damit mit *Khoratpithecus piriyai* (s.u.) in eine Gattung vereinigt; beiden Arten fehlt beispielsweise der Venter anterior des Musculus digastricus (wie auch bei pleistozänen und rezenten Orangs), außerdem bestehen starke Ähnlichkeiten in der Dentition und im Habitat zwischen beiden Arten.

Khoratpithecus piriyai war im frühen O-Miozän Thailands (ca. 7 – 9 MA alt) gefunden worden (Unterkiefer mit partieller Bezahnung). Während die Gemeinsamkeiten zwischen den beiden *Khoratpithecus*-Arten und *Lufengpithecus* (M-Miozän von Südchina und Thailand) auf gemeinsamen Primitivmerkmalen (Symplesiomorphien) beruhen, hat *Khoratpithecus* einige abgeleitete Merkmale (Synapomorphien) mit pleistozänen und rezenten Orang-Utans (u.a. das Fehlen des Venter anterior des Musculus digastricus, erkennbar an fehlenden Muskelansätzen am Knochen). Damit dürfte diese Gattung dem Orang-Utan näher stehen als *Lufengpithecus* (M-Miozän Südchinas) und *Sivapithecus* (Indien, Pakistan), mit einer Linie *Khoratpithecus chiangmuanensis* (M-Miozän, 13,5 – 10 MA, Thailand) --- *Khoratpithecus piriyai* (9 – 7 MA, Thailand) --- *Pongo*.

Die Begleitflora beider *Khoratpithecus* deutet auf tropisches Klima (Regenwald, entsprechend dem Lebensraum moderner Orangs), während *Lufengpithecus* eher in gemäßigtem Klima in Südchina lebte, *Sivapithecus* eher in offenen Landschaften mit zunehmend saisonalem Klima in Indien und Pakistan. Außerdem grenzt Thailand an das moderne Verbreitungsgebiet der Orangs. Die Linie zu den modernen Orangs entwickelte sich also in tropischen Regenwäldern Thailands seit dem mittleren Miozän.

Begleitfauna des obermiozänen *Khoratpithecus piriyai*:

Rüsseltiere: *Deinotherium indicum*, *Gomphotherium*, *Stegolophodon*, primitive *Stegodon*

Anthracotherien

Schweine: *Hippopotamodon sivalensis*

Nashörner: *Chilotherium*, *Brachypotherium*, *Alicornops*

Rinderartige

Giraffen: *Sivatherium*

Flusspferde

(Natwiss.Ru. 6/2004 S. 260; Nat. 427, 439).

Die Analyse der Topographie der Kauflächen sowie der Abnutzungsmuster auf den Zähnen der beiden *Khoratpithecus*-Arten aus dem M- und O-Miozän deutet darauf, dass sich beide Arten eher von weichen Früchten und Knospen als von Blättern oder harten Samen ernährten, d.h. eher wie Schimpansen und Orang-Utans (während Gorillas Blattäser sind). Ihr Habitat war immergrünes Waldland mit einigen Graslandarealen (Natwiss. 93, 329).

Concestor 3 nach DAWKINS (mittl. Miozän):

Der letzte gemeinsame Vorfahr von Menschen und Orang-Utans lebte vor ca. 14 MA bzw. 700.000 Generationen in Asien und stammt aus dem Umfeld bzw. Vorfeld von *Lufengpithecus*, *Oreopithecus*, *Sivapithecus*, *Dryopithecus*, *Ouranopithecus*.

Er dürfte ein großer vierfüßiger Affe gewesen sein, der die meiste Zeit in den Bäumen verbrachte und sich mit langen Armen zwischen den Ästen hängelte. Er lebte wohl in Regenwäldern und ernährte sich überwiegend von Früchten.

Kladogramm der Orang-Linie nach Nat. 470, 347:

Außengruppe: Homininae

--- Lufengpithecus (9 – 7 MA)*

--- Ankarapithecus (10 MA)

--- Sivapithecus (13 – 8 MA)

--- Khoratpithecus (14 – 7 MA)

--- ? Gigantopithecus (vor 6 MA und erneut im Pleistozän nachweisbar)

--- Pongo (ab Pleistozän nachweisbar)

Pongo stellt damit ein Relikttaxon einer einst diversen Radiation von Ponginen dar, die vor etwa 13 MA begann. Die klimatischen (kühler, jahreszeitlicher) und ökologischen Veränderungen im späten Miozän führten zu einem starken Rückgang der Diversität der Hominiden. Am Ende des Miozäns hatten die Ponginen den größten Teil ihres bisherigen Verbreitungsgebietes aufgegeben und überlebten nur noch in den subtropischen und tropischen Wäldern SO-Asiens. Im Pleistozän breitete sich dann *Pongo* über Südchina und das Festland und die Inseln SO-Asiens aus; nachfolgend führten Klimaschwankungen und schließlich die Bejagung durch Menschen zu einer neuerlichen Reduktion des Verbreitungsgebietes (Nat. 470, 347).

* Aufgrund eines juvenilen Craniums aus dem Yuanmou-Becken in China gibt es allerdings auch die Auffassung, dass es sich bei *Lufengpithecus* um einen Vertreter der Stamm-Hominiden (d.h. kladistisch vor dem Abzweig der Orang-Linie) handeln könnte. *Sivapithecus* und *Khoratpithecus* sind eindeutig näher mit dem Orang verwandt. Offenbar kam es im Miozän mehrfach zum Vordringen von Hominiden (aber auch anderen Säugern) aus Süd- und Südostasien nach Norden (Ostasien, z.B. Südchina) (PNAS 109, 6882).

V. Als früheste Vertreter der Homininae (große afrikan. Menschenaffen + Menschen) gelten *Ouranopithecus* und *Graecopithecus* (evtl. synonym) sowie ein unbenannter Fund von Samburu Hills (9-10 MA). *Graecopithecus* (7 - 10 MA, naA 7 – 9 MA) weist größere Ähnlichkeit zu Schimpansen, Australopithecinen und besonders Gorilla auf als *Dryopithecus*. *Graecopithecus* könnte der letzte gemeinsame Vorfahr von *Gorilla*, *Pan* und *Homo* sein, oder aber auch schon auf dem zum Gorilla führenden Seitenzweig stehen. Daneben gibt es auch Schädelmerkmale, die dafür sprechen, daß *Graecopithecus* ebenfalls auf der Linie zu *Pongo* steht (1993, Nat. 365, 543), d.h. daß man auch eine Linie *Dryopithecus* (als Schwestergruppe der großen afrikanischen Menschenaffen + *Homo*) --- *Graecopithecus* --- *Sivapithecus* --- *Pongo* konstruieren könnte.

Nach dieser Theorie breiteten sich im M-Miozän unbekannte Hominoide (evtl. aus der Nähe von *Kenyapithecus*) von Afrika über die iberische Halbinsel nach Osteuropa und dann nach Asien aus, wobei eine morphologische Differenzierung und Anpassung an die verschiedenen Gegebenheiten erfolgte. Die primitiven Formen (*Dryopithecus*) blieben in Europa; diejenigen, die weiter nach Osten gelangten (*Lufengpithecus*, besonders *Sivapithecus*) stehen dagegen dem rez. *Pongo* näher. Die Entwicklung der *Pan-Gorilla-Australopithecus*-Gruppe wäre demnach auf Afrika beschränkt geblieben. Sie ging aus von einem Morphotyp ähnlich *Dryopithecus*, aber mit einem primitiveren Os zygomaticum (wie bei *Pan*) (1993, Nat. 365, 543).

Das entscheidende Problem bestand somit darin, daß *Graecopithecus* und *Dryopithecus* nicht in Afrika lebten und bei den afrikanischen postkranialen Fossilien eine Lücke zwischen 14 und 7 MA klaffte, an die sich dann *Ardipithecus ramidus kadabba*, 5,2 bis 5,8 MA; *Orrorin tugenensis*, 6,0 MA und *Sahelanthropus* (< 7 MA) anschließen. Diese oberstmiozänen Hominiden werden im Pliozän abgehandelt (s. dort).

Allerdings ist die „out-of-africa-and-back“-Hypothese sehr kontrovers; die Hypothese besagt, dass die Hominiden vor < 20 MA nach Europa auswanderten und dass europäische Hominide des

späten Miozäns (wie *Dryopithecus* und der etwas jüngere *Ouranopithecus*, *Graecopithecus*) dann die Vorfahren der afrikanischen großen Menschenaffen+Menschen wurden, als sie vor ca. 10 MA wieder nach Afrika einwanderten.

Diese Hypothese beruhte aber letztlich nur darauf, dass sich im Zeitraum zwischen 12,5 und 7 MA in Afrika bis vor kurzem keine Hominoidenfossilien fanden („hominoid vacuum“), woraus man aber nicht ohne weiteres schließen darf, dass es in dieser Zeitspanne in Afrika keine Hominiden gab, denn der Fossilnachweis für größere Säugetiere ist in diesem Zeitraum in Afrika ohnehin sehr arm, es finden sich kaum Fundstellen für größere Säuger. Die Hypothese kann also auch auf einem Mangel geeigneter Fundstellen in Afrika für das betreffende Zeitfenster beruhen. Gegen die Hypothese spricht nämlich auch die ökologische Situation:

Dryopithecus war ein großer, baumlebender Affe, der sich von weichen Früchten ernährte, *Ouranopithecus* war so groß wie ein weiblicher Gorilla und ernährte sich von harten Früchten. Ersterer lebte in sumpfigen, subtropischen Gegenden (von Spanien bis Osteuropa), letzterer (Griechenland, nahe Verwandte in der Türkei: s.u.*) in offenerem Waldland. Da sich im östlichen Mittelmeergebiet offeneres Buschland befand, dürfte sich *Dryopithecus* kaum durch diese für ihn sehr ungünstige Umgebung von Europa nach Afrika bewegt haben; *Ouranopithecus* passte die Landschaft zwar eher, aber wegen der dicken Schmelzschichten auf seinen Zähnen (adaptiert an harte Früchte und Samen) ist auch er als Vorläufer der Linie Gorilla/Schimpanse/Mensch unpassend (Nat. 423, 804). *Ouranopithecus turkae* war der größte bekannte eurasische Hominide und starb irgendwann zwischen 8,7 und 7,4 MA aus.

* In der Nähe von *Graecopithecus/Ouranopithecus* steht auch *Ankarapithecus metei* (Anatolien, 9,8 MA alt), der ein Mosaik von Merkmalen aufweist, die ihn teils mit *Pongo/Sivapithecus*, teils mit *Graecopithecus*, teils mit *Ouranopithecus* verbinden. Er steht daher gemeinsam mit *G.* und *O.* in jener Stammgruppe, aus der sich die großen Menschenaffen (+Menschen) entwickelt haben, wobei sich aber eine nähere Assoziation zur afrikanischen oder asiatischen Linie (*Pongo*) nicht ausmachen lässt.

Pierolapithecus catalaunicus (Spanien, Barcelona, 12,5 – 13,0 MA; 2004 beschrieben, Sci. 306, 1273 + 1139): sehr eng verwandt mit den großen Menschenaffen; ältester Hominide, der eine aufrechte Position einnehmen konnte; reduzierte Schnauze (weniger orthognath im Vergleich zu früheren miozänen Hominoiden, auch weniger orthognath als *Dryopithecus*), ähnlich wie bei rezenten großen Menschenaffen; die Form des Brustkastens sowie Details der Wirbelsäule belegen, dass das ca. 30 kg schwere Tier eine aufrechte Position einnehmen konnte (wie die großen Menschenaffen), wohl aber nicht auf dem Erdboden, sondern in den Bäumen. Da er trotz flexibler Handgelenke kleine und gerade Finger (wie primitivere Affen) behielt, hangelte er nicht wie moderne Menschenaffen durchs Geäst, sondern bewegte sich auf allen Vieren auf den Ästen. **Diese Kombination aus einem Handgelenk wie bei großen Menschenaffen, aber einer primitiven affenartigen Hand deutet darauf, dass er sich vertikal in den Bäumen bewegte; die hangelnde Fortbewegung (die alle großen Menschenaffen heute beherrschen) muss erst später entstanden sein.** Wenn dies zutrifft, müsste das Hangeln dann aber von Schimpansen und Orang-Utans getrennt entwickelt worden sein. Der orthograde Körperbau wurde also zunächst für vertikales Klettern entwickelt; Hangeln entstand wohl erst später. Da die primitive Morphologie der Hand von *Pierolapithecus* allenfalls für eine fakultative hangelnde Fortbewegung geeignet war, dürfte diese Fortbewegungsart nicht zum Grundmuster aller großen Menschenaffen gehören, und das Hangeln der heutigen großen Menschenaffen könnte mehrmals konvergent entstanden sein.

Die kladistische Position von *Pierolapithecus* wird kontrovers diskutiert; die Erstbeschreiber stellen ihn an die Dichotomie von kleinen und großen Menschenaffen, andere ordnen ihn höher, d.h. innerhalb der afrikanischen Menschenaffen ein (d.h. nach Abzweig der Orang-Utans), noch andere halten die Ähnlichkeiten mit den großen Menschenaffen für eine konvergente Entwicklung und positionieren die neue Art damit noch weiter außerhalb. Die Gesichtsanatomie ist jedenfalls modern und auf dem Niveau von *Dryopithecus*, *Sivapithecus*, *Ankarapithecus*, *Ouranopithecus*, während derartig fortschrittliche (für große Menschenaffen typische) Merkmale bei den Gibbons sowie allen anderen unter- und mittelmiozänen Hominoiden (wie *Proconsul*, *Afropithecus*, *Morotopithecus*) fehlen; letztere besitzen u.a. noch eine längere Schnauze (als primitive catarrhine Eigenschaft). Trotz dieser modernen Gesichtsmerkmale von *Pierolapithecus* entspricht das sagittale Gesichtsprofil noch dem primitiver Hominoiden (wie Gibbons oder *Afropithecus*).

Das postkraniale Skelett weist die typischen Merkmale der großen Menschenaffen auf und ist weiter fortgeschritten als bei allen anderen unter- und mittelmiozänen Hominoiden (z.B. *Proconsul*, *Afropithecus*, *Equatorius*, *Nacholapithecus*), die noch den typischen affenartigen Körperbau aufweisen (= pronograd). Lediglich von dem unter-/mittelmiozänen *Morotopithecus* gibt es einige wenige Hinweise auf einen orthograden Skelettbau, allerdings zeigt das Gesichtsskelett insgesamt noch den primitiven Bauplan der frühen Hominoiden, so dass *Morotopithecus* außerhalb der großen Menschenaffen zu stellen ist (Schwestergruppe?), während *Pierolapithecus* neben den orthograden postkranialen Skelettmerkmalen auch ein modernes Menschenaffengesicht hat. Zu der angenommenen kladistischen Stellung (s.o.) passen aktuelle molekularkladistische Berechnungen, nach denen die Gibbons vor 14,9 ± 2,0 oder 14,6 ± 2,6 MA (d.h. vor *Pierolapithecus*) abzweigten.

Gleichzeitig schien *Pierolapithecus* zu belegen, dass die großen Menschenaffen von europäischen Vorfahren abstammen (kontra: s.o.: „hominoid vacuum“), denn die bisher bekannten mittelmiozänen Hominoiden Afrikas sind zu primitiv, um hierfür infrage zu kommen. Die unter-/mittelmiozänen afrikanischen Hominoiden mit ihrem pronograden Körperbau und primitivem Gesicht (wie *Afropithecus*, *Kenyapithecus*, *Equatorius*, *Nacholapithecus*) sind lediglich Stamm-Hominoiden, die nicht auf der direkten Linie zu den großen Menschenaffen stehen.

Kladogramm (Sci. 306, 1343):

--- sonstige Affen

ab jetzt: HOMINOIDEN

--- *Proconsul*, *Equatorius*, *Nacholapithecus* (aus einer Basis trichotom entspringend bzw. nicht aufgelöst)

ab jetzt: Kronen-Hominoiden (?)

--- *Morotopithecus*

--- Gibbons

ab jetzt: Hominiden

--- *Pierolapithecus* (12,5-13 MA)

--- große Menschenaffen, Menschen (Sci. 306, 1343)

Nakalipithecus nakayamai (9,9 – 9,8 MA; Nakali, Kenia) stellt einen weiteren obermiozänen Hominoiden aus der Nähe des etwas jüngeren *Ouranopithecus* (9,6 – 8,7 MA, Griechenland) dar. Er fällt in die Phase des vermeintlichen Hominidenvakuums in Afrika – das damit immer unplausibler wird; einige Merkmale sind aber weniger spezialisiert als bei *Ouranopithecus*. ***Nakalipithecus* könnte dem letzten gemeinsamen Vorfahren der rezenten afrikanischen Menschenaffen + Menschen nahe stehen** (PNAS 104, 19220).

In jüngerer Zeit ist auch *Graecopithecus freybergi* (Südgriechenland und Bulgarien; beide Funde 7,2 MA alt) ins Zentrum des Interesses gerückt. Die drei Wurzeln der Prämolaren sind teilweise verschmolzen – dies ist typisch für die Hominini (nicht aber für die Menschenaffen, d.h. nach Abzweigung der Linie zu den Schimpansen), was zu der Hypothese führte, dass diese Art zu den engeren Vorfahren von *Australopithecus* gehören könnte und damit nicht nur das tropische Afrika, sondern auch der östliche Mittelmeerraum als Entstehungsgebiet der frühen Hominini infrage kommt (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177347>). Die unteren Prämolaren der Menschenaffen haben zwei bis vier getrennte Wurzeln.

Die beiden Funde von *Graecopithecus freybergi* gelten mit 7,2 MA als die jüngsten Menschenaffenfossilien Europas – bisher ging man davon aus, dass Menschenaffen aufgrund der Klimaveränderungen vor 9 MA auf dem europäischen Festland ausgestorben waren und sich dann nur in Afrika weiterentwickelten. Allerdings wird der Hominini-Status von *Graecopithecus freybergi* bisher nur von der Anatomie der Prämolaren gestützt; es bedarf weiterer Funde, um diese Annahme zu bestätigen.

Wenn dies zutrifft, hätte dies weitreichende Konsequenzen. Das Taxon lebte einige Jahrhunderttausende früher als *Sahelanthropus* – der älteste akzeptierte Hominini. *Graecopithecus* lebte zu einer Zeit, als das Mittelmeer weitgehend austrocknete. Zu jener Zeit entstand die Sahara; Wüstenstürme bliesen salzhaltige Stürme bis nach Südosteuropa. In Europa breitete sich eine Savannenlandschaft aus; Phytolithe belegen die Dominanz von Süßgräsern, die typisch für tropische Grasländer und Savannen sind und die C4-Photosynthese nutzen. Holzkohlereste weisen auf Flächenbrände hin. Die Dominanz von C4-Gräsern trat zunächst vor 8 MA im indischen Subkontinent auf und breitete sich offenbar schnell nach Südeuropa aus. Die Region war immer wieder von Phasen starker Trockenheit geprägt.

In Südeuropa traf eine typische Savannenfauna mit Giraffen, Gazellen, Antilopen und Nashörnern ein, die zusammen mit *Graecopithecus freybergi* gefunden wurde. Zu jener Zeit wurde zehnmal mehr salzhaltiger Wüstenstaub aus der Sahara an die Mittelküstenregion Südeuropas geweht als heute – bis zu 250 g je qm pro Jahr und etwa vergleichbar den heutigen Verhältnissen in der Sahel-Zone.

Es könnte daher sein, dass die Klimaveränderung um das Mittelmeer herum – die Ausbreitung der Sahara im Süden und der Savannen nördlich des Mittelmeeres sowie die Ausbreitung der C4-Gräser-dominierten Savannen nach Südeuropa – die Abspaltung der Hominini von der Linie zu den Schimpansen ausgelöst hat (Natwiss. Ru. 6/2017: 296).

VI. (?) Linie zum Gorilla: Das „hominoid vacuum“ Afrikas (keine Hominoidenfossilien zwischen 12,5 und 7 MA) – was letztlich Anlass zu der Annahme gab, dass die Linie der afrikanischen Menschenaffen + Menschen in Europa entstanden sei – konnte im Jahr 2007 durch den Fund von *Chororapithecus abyssinicus* (Alter: 8,0 MA; Chorora-Formation, Äthiopien) weiter überbrückt werden (Nat. 448, 844 + 921). Die Art ist nur durch Zähne (8 partielle Molaren und ein Eckzahn von mindestens 3, evtl. > 6 Individuen) nachgewiesen, die insgesamt gesehen in Größe, Proportionen und interner Struktur (Verlauf der Schmelz-Dentin-Grenzfläche im Mikro-CT) nicht von Gorillazähnen zu unterscheiden sind (aber geringere Gesamthöhe und dickerer Schmelzmantel). Die dentalen Merkmale sprechen für eine initiale Anpassung an relativ faserreiche, andererseits aber auch harte bzw. abrasive Nahrung. Die Indizien sprechen dafür, die neue Art als basales Taxon der Linie zum Gorilla zu interpretieren. Sie ist aber wahrscheinlich zu

spezialisiert, um ein direkter Vorfahr des Gorilla zu sein. Die 8 Molaren zeigen erhebliche Variabilität in ihrer Größe (umspannen das Größenspektrum moderner Gorillamolaren!).

Die neuen Funde belegen (sofern sie nicht auf Konvergenz beruhen, was unwahrscheinlich wäre), dass (a) die Linie zu den afrikanischen Menschenaffen und Menschen (doch!) in Afrika entstand, (b) dass der Abzweig der **Gorillas** von der Linie zum Menschen vor mindestens 8 MA erfolgt sein muss (oder gar vor mindestens 10 MA, wenn der ca. 9,8 MA alte *Nakalipithecus* schon auf der Linie zum Gorilla steht) (neue Datierung von *Chororapithecus* nach Nat. 530: 215).

Daneben sprechen auch Hominoidenreste aus dem mittleren bis oberen Miozän Kenias gegen ein Hominoidenvakuum in Afrika (zitiert in Nat. 448, 921). Die afrikanischen Hominoiden Kenias und Äthiopiens aus diesem Zeitraum besiedelten stärker bewaldete Areale in einem Landschaftsmosaik, in dem die offeneren Gebiete von der *Hipparion*-Fauna (erster Nachweis von Pferden in Afrika ab 10,7 – 10,1 MA) belegt waren.

Zusammen mit einem 9,5 MA alten Oberkiefer aus Kenia (naA 9,8 – 9,9 MA; *Nakalipithecus*) belegt *Chororapithecus*, dass es entgegen früherer Annahmen (s.o.) **kein** Hominoidenvakuum zwischen 12 und 7 MA in Afrika gab und dass der Weg zu den afrikanischen Menschenaffen und Menschen nicht (zwingend) über Eurasien geführt hat.

Die Chorora-Formation umfasst den Zeitraum zwischen 7 und 8,5 MA (wobei sich *Chororapithecus* aber sehr präzise auf 8,0 MA datieren lässt) und schließt damit die Lücke subsaharischer Fossilien, die bisher zwischen 9 und 7 MA klaffte. Sie zeigt, dass die faunale Provinzialität zwischen Ostafrika und Eurasien vor 9 MA zugenommen hatte, der Faunenaustausch schwächte sich ab. Das neue Alter der Formation spricht für eine Evolution des *Gorilla-Pan-Homo*-Clades innerhalb von Afrika; damit erübrigt sich die Hypothese, dass die großen Menschenaffen vor 9 bis 10 MA in Eurasien entstanden sein könnten. Die neue Datierung von *Chororapithecus* steht im Einklang mit einer Mutationsrate von ca. $0,5 \times 10^{-9}$ pro Jahr in der Menschenlinie.

In der Chorora-Formation findet sich auch der älteste Nachweis eines Cercopithecinen (ein kleiner Pavian, Alter 8,5 bis 8 MA, neben zwei Colobinae). Dies spricht dafür, dass die Diversität der Cercopitheciden im späten Miozän Afrikas größer war als bisher angenommen. Aus diesem Taxonpool breiteten sich nur wenige Linien nach Eurasien aus, so der Colobine *Mesopithecus* (8,5 – 7 MA) (Nat. 530: 215).

Nicht ganz einheitlich wird dagegen die Zuordnung von *Chororapithecus* zur Gorilla-Linie akzeptiert; die gorilla-typische Bezahnung könnte sich auch konvergent als Anpassung an eine gorillaartige faserreiche Nahrung entwickelt haben (Sci. 317, 1016).

Im Jahr 2012 wurde das komplette Genom eines westlichen Flachlandgorillas präsentiert (*Gorilla gorilla gorilla*) (Nat. 483, 164 + 169).

Die genetische Distanz zwischen Gorilla und Mensch beträgt 1,75 % (Mensch-Schimpanse: 1,37 %). 30 % des Gorilla-Genoms ähnelt mehr demjenigen des Menschen oder demjenigen des Schimpansen, als sich Mensch und Schimpansen ähneln. Dies wird auf „incomplete lineage sorting“ zurückgeführt. Das geschieht, wenn sich eine Stammlinie in zwei Linien teilt, von denen sich dann bald darauf eine weitere erneut teilt. Dabei kann folgendes passieren: das Genom der Stammart sei AB. Sie teilt sich in die Linie 1 (mit Genom AA) und Linie 2 (mit Genom AB). Linie 2 teilt sich bald darauf in Linie 2a (mit Genom BB) und Linie 2b (mit Genom AA). Linie 2b ist daher scheinbar näher verwandt mit der Linie 1 als Linie 2a, obwohl dies real nicht zutrifft. Incomplete lineage sorting kann vorkommen, wenn zwei Dichotomien relativ rasch aufeinander erfolgen. Daneben kann auch Genflow nach der Dichotomie zu diesem Effekt

beigetragen haben, wie er sich auch zwischen morphologisch unterschiedlichen Arten von Pavianen oder Makaken nachweisen lässt.

Das Gorillagenom lässt erkennen, dass ein erheblicher Teil des menschlichen Genoms schon kurz nach der genetischen Isolation der Menschen-Linie unter erheblichem positiven Selektionsdruck stand. Etwa jeweils 500 Gene zeigten beschleunigte Evolution bei Mensch, Gorilla und Schimpanse, darunter auch parallele Beschleunigungen (z.B. für das Hören). Beschleunigte Evolution fand sich beim Gorilla bei Genen im Zusammenhang mit dem Gehörapparat (die Ohrmorphologie ist eines der wenigen Merkmale, wo der Gorilla dem Menschen mehr ähnelt als der Schimpanse), Haarfollikel, Geräuschwahrnehmung, Gonaden- und Gehirnentwicklung; auch Keratinozyten (für die Verhornung der Haut im Bereich der Fingergelenke für den Knöchelgang). Insgesamt finden sich zwar mehr parallele Beschleunigungen der Genentwicklung zwischen Schimpanse und Mensch als zwischen Gorilla und Mensch, in manchen Aspekten (z.B. Gehirn, Hören) zeigen Mensch und Gorilla aber eine stärkere Entwicklung als der Schimpanse.

Insgesamt geht man heute von 2 Gorillaarten mit jeweils 2 Unterarten aus (östl. Flachlandgorilla = *Gorilla beringei graueri*; seine Population beträgt nur ca. 10 % des westl. Flachlandgorillas, was aber nicht anthropogen bedingt ist, sondern schon seit Jahrtausenden so war – die östlichen Flachlandgorillas sind auch einen genetischen Flaschenhals durchlaufen. Die Divergenz muss vor ca. 1,75 MA erfolgt sein, aber gefolgt von genetischem Austausch mit der westlichen Population in jüngerer Zeit – trotz eines räumlichen Abstands von über 1000 km heutzutage.

Langanhaltender Genaustausch nach Separierung der Arten könnte die Überlebenschancen der Arten verbessert haben, denn seit dem mittleren Miozän sind die Hominiden durch Fragmentation und Aussterben charakterisiert, also auf dem absteigenden Ast. Selbst das Genom des modernen Menschen zeigt klare Hinweise auf solche Krisen und genetische Flaschenhälse, alle anderen Linien von *Homo* sind verschwunden, und in der Situation, in der sich die drei großen Menschenaffengattungen heute befinden, dürfte sich auch *Homo* mehrfach oder vielmals in seiner Geschichte befunden haben. Mindestens 3 der 4 Gattungen *Pan*, *Gorilla*, *Homo* und *Pongo* sind durch Genaustausch lange über den Zeitpunkt ihrer Separation hinaus charakterisiert; dies könnte ihre Überlebenschancen bei sinkender Populationsgröße erhöht haben.

Die Dichotomie Mensch/Schimpanse wurde unter Einbeziehung wechselnder Mutationsraten auf 5,5 bis 7 und Mensch/Gorilla auf 8,5 bis 12 MA kalkuliert (bei konstanter Mutationsrate ergäben sich zu niedrige Daten mit 3,7 und 5,95 MA (Nat. 483, 164 + 169).

Eine neue Studie aus dem Jahr 2019 berücksichtigte die unterschiedlichen Mutationsraten bei Menschen und Menschenaffen (beim Menschen in den letzten 1 - 2 MA deutlich niedriger!). Würde man die Mutationsrate des Menschen auch für die Menschenaffen zugrunde legen, hätten sich Mensch und Schimpanse schon vor 10 MA getrennt. Da die Mutationsrate des Menschen aber niedriger liegt, erfolgte die Trennung erst vor ca. 6,6 MA (Speziation).

Die Mutationsrate steigt beim Menschen fast linear mit dem Alter von Vater und Mutter, wobei Väter etwa dreimal mehr Mutationen (p.a.) beitragen als Mütter. Daraus ergibt sich eine Mutationsrate von 0.43×10^{-9} pro Jahr für den Menschen. Für Schimpansen, Gorillas und Orang-Utans errechneten sich um den Faktor 1,50, 1,51 und 1,42 höhere Mutationsraten p.a. Ein Dichotomiedatum von 6,6 MA passt vergleichsweise gut zu *Sahelanthropus* als erstem vermuteter Vertreter der Linie zu den Menschen nach Abzweig der Schimpansen (Nat Ecol Evol. 2019; doi: 10.1038/s41559-018-0778-x).

Die oberstmiozänen Taxa:

Orrorin tugenensis

Ardupithecus ramidus kadabba
Sahelanthropus

werden aus Gründen des Gesamtkontextes erst im Pliozän besprochen.

Vor ca. 10 MA kam es zu einer einzelnen Mutation des Enzyms ADH4, die es ermöglicht, Alkohol zu oxidieren und damit abzubauen (normalerweise ist Alkohol hochtoxisch). Dies geschah zu einer Zeit, als Hominiden vermehrt zum Bodenleben übergingen und dabei überreife Früchte konsumierten, die schon gährten und dadurch alkoholhaltig waren. Die frühere Version des Enzyms – in den arborealen Vorfahren der Menschenlinie – war nicht in der Lage, Alkohol effektiv zu verstoffwechseln. Die Mutation muss nach Abzweigung des Orang, aber vor Abzweigung des Gorillas erfolgt sein (PNAS 112: 458). Manche Schimpansen in der Wildnis scheinen regelrechte „Alkoholiker“ zu sein und trinken fermentierten Palmsaft.

Schimpanzen haben eine um den Faktor 1,35 – 1,5 höhere Muskelkraft als Menschen. Ursache ist ein erheblich höherer Anteil an Myosin-Ketten der Isoform MHC II; dadurch kann ein Schimpansemuskel 1,35 mehr Maximalkraft generieren als ein gleich großer menschlicher Muskel. Auch Unterschiede in der Länge der Muskelfasern spielen eine Rolle. Die Linie der Hominini erfuhr dann eine Abnahme der maximalen Muskelkraft zugunsten wiederholter, weniger energieaufwendiger Muskelkontraktionen (PNAS 114: 7343).

Zusammenfassende Darstellung über die miozänen Menschenaffen (D.R. BEGUN, Spektr. Wiss. 12/2003 S. 58 ff):

Unterscheidungsmerkmale der Menschenaffen von anderen Primaten: kein Schwanz; Rumpf und Gliedmaßen mussten daher neue Aufgaben übernehmen; daher besondere Gelenkigkeit; längere, kräftigere Arme als Beine (außer Mensch wegen aufrechtem Gang); aufgrund der kräftigen Arme besitzen die Menschenaffen auch einen breiten Brustkorb, verkürzten Lendenbereich, recht bewegliche Hüft- und Fußgelenke, kräftige Greiffüße.

Im Miozän lebten rund 100 Arten von Menschenaffen, 40 Gattungen sind aus Eurasien und Afrika bekannt. Sie bevölkerten damals weite Gebiete der alten Welt. Ursprünglich entstanden die Menschenaffen (Hominoiden) zwar in Afrika, miozäne Fossilien der großen Menschenaffen (Hominiden) sind bisher nur aus Eurasien (West-, Mittel-, Südeuropa, Türkei, Südasien bis China) bekannt (Stand 2003; kontra: s. unten und s. *Chororapithecus*), nicht dagegen aus Afrika. Dies spricht dafür, dass die Evolution der großen Menschenaffen nicht in Afrika, sondern in Eurasien erfolgt ist und Südostasien und Afrika erst im oberen Miozän zu Refugien wurden, als sich das Klima im Norden verschlechterte. Im Einzelnen ergibt sich folgendes Szenario:

a) Die Menschenaffen entstanden vor > 20 MA zu Beginn des Miozäns in Afrika; aus dem unteren Miozän (22 – 17 MA) Afrikas kennt man 14 Gattungen. Sie variierten sehr in Größe (3 – 80 kg, also Hauskatzen- bis Gorillagröße) und Ernährungsweise (überwiegend reifes Obst, andere waren auf Blätter spezialisiert, andere auf Früchte und Nüsse). Sie kletterten wie die Tieraffen aber noch vierfüßig auf den Ästen, waren also in ihrer Fortbewegung gegenüber den modernen Menschenaffen noch recht eingeschränkt. Typischer Vertreter dieser frühen Gruppe war *Proconsul*, von dem 4 Arten bekannt sind (Spanne: 10 – ca. 80 kg). Sie besaßen keinen Schwanz mehr (das ist am unteren Abschnitt der Wirbelsäule erkennbar), dafür waren Hüften, Schultern, Hand- und Fußgelenke sowie Hände und Füße bereits beweglicher als bei Tieraffen, erste Tendenz in Richtung auf die ausgeprägte Gelenkigkeit moderner Menschenaffen (dank dieser Fähigkeit

können heutige Menschenaffen schwungvoll durchs Geäst hangeln). Primitive Merkmale der frühen untermiozänen afrikanischen Menschenaffen waren: sie kletterten noch auf den Ästen entlang, konnten sich noch nicht mit den Armen daran hängen und vorwärtsschwingen (evtl. Ausnahme: *Morotopithecus*); relativ kleines Gehirn; Gelenke nicht so beweglich wie bei modernen Arten.

b) Die meisten frühen afrikanischen Arten starben bald aus; eine dieser Arten (vielleicht *Afropithecus* aus Kenia) war aber der Vorfahr der eurasischen Menschenaffen, die seit 16,5 MA in Europa nachweisbar sind. Durch den sinkenden Meeresspiegel entstand damals eine Landbrücke zur arabischen Halbinsel, über die viele Säuger nach Eurasien einwanderten (u.a. Elefanten, Nager, Schweine, Antilopen, Erdferkel, Menschenaffen). Aus der Durchquerung Saudi-Arabiens stammen Fossilien von *Heliopithecus*, der *Afropithecus* extrem ähnelt (zusammenzuziehen?); beide besaßen Zähne mit dicker Schmelzschicht (hartes Futter). Als die Landverbindung nach Afrika eine halbe Million Jahre später wieder verschwand, hatten sich die Menschenaffen in der neuen Heimat schon ausgebreitet und zahlreiche neue Arten gebildet (wenn Organismen erstmals einen neuen Lebensraum besiedeln, radiieren sie in kurzer Zeit stark!). Europa bot außerdem ein ideales evolutionäres Experimentierfeld (starke Klimawechsel, tektonische Verwerfungen, ökologischer Wandel). Binnen 1,5 MA (zwischen 16,5 und 15 MA) bildeten die Menschenaffen in Eurasien mindestens 8 neue Arten. Schon der 16,5 MA alte cf. *Griphopithecus* aus Engelswies/SW-Deutschland und der Türkei wies ein fortschrittliches Gebiss auf, zugleich der älteste Menschenaffe Eurasiens. In Afrika lebten so moderne Menschenaffen vor 17 bis 15 MA noch nicht; die Menschenaffen Afrikas entsprachen zu jener Zeit noch immer denen des Untermiozäns (evtl. hatte sich aber *Kenyapithecus* von seinem Körperbau her mehr dem Bodenleben angepasst). Die Evolution neuartiger Schädel- und Gebissmerkmale scheint aber von einigen eurasischen Hominoiden ausgegangen zu sein. Die eurasischen Formen waren zu dieser Zeit von den primitiveren afrikanischen Formen abgeschnitten; erst später, als der Meeresspiegel erneut sank, besiedelten moderne Formen (eurasischer Herkunft) auch Afrika. (Anmerkung: inzwischen wird diese Auffassung stark bestritten!).

c) Vor knapp 13 MA am Ende des M-Miozäns lebten in Eurasien nachweislich echte Große Menschenaffen (Hominiden): *Dryopithecus* in Europa, *Sivapithecus* in Asien. Wie die modernen großen Menschenaffen besaßen sie einen Kauapparat speziell zum Zerkleinern weicher, reifer Früchte; große Schneidezähne, schaufelförmige Eckzähne, hohe Prämolaren und Molaren mit relativ einfacher Kaufläche; verkürzte Schnauze (Sehen wichtiger als Riechen). Die Feinstruktur der Zähne lässt erkennen, dass die Jugend ebenso langsam verlief wie bei modernen großen Menschenaffen; auch intellektuell waren sie modernen Menschenaffen gleichwertig; *Dryopithecus* besaß wahrscheinlich ein ebenso großes Gehirn wie gleich große Schimpansen. Auch der Bau der Gliedmaßen ähnelte modernen großen Menschenaffen; die Arme eigneten sich zum Hangeln (dieses Merkmal haben bei den rez. Primaten nur die Menschenaffen); sie können allein an den Armen (auch *einem* Arm) hängen und sich mit abwechselndem Einsatz beider Arme in Schwüngen durchs Geäst bewegen (diese anatomische Anpassung erlaubt dem Menschen, zielgenau zu werfen). *Dryopithecus* dürfte sich wie moderne Menschenaffen hangelnd fortbewegt haben. Im westlichen Eurasien kam es zu einer reichen Artenbildung; früheste Art war *Dryopithecus fontani*; in den folgenden 2 – 3 MA bildeten sich von Nordwestspanien bis Georgien vier neue Arten heraus. Die systematische Stellung von *Dryopithecus* ist aber nicht ganz geklärt; er dürfte am nächsten mit *Ouranopithecus* aus Griechenland verwandt sein. Vor allem ein gut erhaltener *Dryopithecus*-Schädel aus Ungarn (Rudabanya) zeigt starke Affinitäten mit den modernen afrikanischen Menschenaffen: lange, niedrige Gehirnkapsel, abgeflachte Nasenpartie, vergrößertes Untergesicht; Gesichtsprofil wölbt sich nach unten zu ab wie bei afrikanischen Hominiden (im Gegensatz zum Profil des Orang-Utan, das vertieft ist und aufwärts weist wie bei Gibbons und *Proconsul*). Der Schädel von *Dryopithecus* erinnert stark an einen jungen

Schimpansen; die ausgeprägten Gesichter der Schimpansen, Gorillas und frühen Menschen entstanden also durch Abwandlung des schlichten Grundbauplans von *Dryopithecus*.

Die Fortbewegung von *Sivapithecus* ist dagegen weniger klar; neben Anzeichen für Hangeln gibt es auch Anzeichen für einen vierfüßigen Gang; wahrscheinlich hatte er eine Fortbewegungsart ohne rezentes Äquivalent. Seine Linie war in Asien weit verbreitet mit Abzweigungen in: Türkei, Pakistan, Indien, Nepal, China, SE-Asien; er dürfte auch ein Vorfahr des Orang-Utan sein.

***Oreopithecus* (8,3 – 6,7 MA;** lebte in der Toskana, die damals eine bewaldete Inselregion darstellte) war sehr stark auf Blattnahrung spezialisiert; mit großem Körper und kleinem Gehirn (unklar, zwischen 300 und 500 ccm) könnte er ein urtümlicher gemeinsamer Vorfahr von Gibbons und großen Menschenaffen sein, lebte hierfür aber zu spät. Die Art der Fortbewegung (Hangeln? oder aber aufrechter Gang auf zwei Beinen auf Baumstämmen? Menschenähnliche Hände zum präzisen Greifen?) ist umstritten. Seine Zähne erlauben keine sichere Einordnung im Stammbaum, so dass er mal als primitiver Vorfahr der Altweltaffen, mal als Menschenaffe angesehen wurde. Die langen Arme, das Becken und die kurze Wirbelsäule sprechen für eine Nähe zu modernen Menschenaffen, die sich durch Bäume hangeln, während Merkmale der unteren Extremitäten an menschliche Vorfahren erinnern, die aufrecht gingen. Inzwischen geht man davon aus, dass sich die Fähigkeit zum aufrechten Gang bei *Oreopithecus* konvergent entwickelte (Nat. 548: 160).

Es handelt sich um das kompletteste Skelett eines non-homininen Hominoiden überhaupt und um den letzten Hominoiden Europas!

Neuerdings wird *Oreopithecus* als später Überlebender der Nyanzapithecinen (25,2 – 8 MA) gesehen, zu denen auch der älteste Hominoide – *Rukwapithecus*, 25,2 MA – gehört. Es handelt sich um eine endemische Inselart ohne Nachfahren. Es gibt daneben auch die Hypothese, dass er aus dem Umfeld von *Dryopithecus* abstammen könnte.

Abgesehen von einer Studie, die aber nur einen Lendenwirbel untersuchte, kamen alle anderen Studien zu der Erkenntnis, dass *Oreopithecus* aufrecht ging; Beine, Füße und Becken waren an den aufrechten Gang angepasst, die Wirbelsäule S-förmig wie beim Menschen, das Foramen magnum lag unter dem Kopf (wie beim Menschen) und nicht hinten am Kopf wie bei heutigen Menschenaffen. *Oreopithecus* besaß auch einen abgespreizten Daumen und war damit zum Präzisionsgriff befähigt; kleine Gegenstände konnte er mit Daumen und Zeigefinger packen. Die Füße wiesen einen um 100 Grad abspreizbaren großen Zeh auf ähnlich Australopithecinen; der damit verbundene Breitfuß sorgt für einen soliden Stand. Mit seinem Armen pflückte er wohl Früchte; vielleicht suchte er auch an Stränden nach Meeresfrüchten. Insgesamt weist er eine Mischung von Merkmalen von Menschenaffen und Hominini auf.

Man geht davon aus, dass der 1,10 m große *Oreopithecus* (ca. 32 kg) dauerhaft aufrecht ging, aber kein schneller Läufer war, sondern langsam die Landschaft durchstreifte. Auf der Mittelmeerinsel gab es keine für ihn gefährlichen Raubtiere. Vor 6,5 MA sank allerdings der Meeresspiegel, die toskanische Insel erhielt Verbindung zum Festland, Säbelzahnkatzen wie *Machairodus* wanderten ein. Der behäbige *Oreopithecus* war nicht an Raubtiere gewöhnt und starb als leichte Beute aus (nach www.antropus.de 4/19).

Eine Studie aus dem Jahr 2020, die den unteren Torso (Becken-/Lumbalbereich) von *Oreopithecus* untersuchte, kam zu dem Ergebnis, dass dieser sich in wichtigen Schlüsselmerkmalen sowohl von den großen Menschenaffen wie von der Linie zu den Menschen (*Ardipithecus*, *Australopithecus*) unterscheidet. So fehlt die extreme Steifigkeit im Becken- und

Lumbalbereich wie bei großen Menschenaffen, aber auch Merkmale im Ilium-/Hüftbereich, die in der Linie zum Menschen angetroffen werden: Merkmale, die *Ardipithecus ramidus* sowohl eine Lordose wie eine Stabilisierung des Beckens beim aufrechten Gang erlaubten, fehlen *Oreopithecus*. Letzterer ähnelt in der Becken-/Lumbalregion eher großen Hylobatiden.

Die Position von *Oreopithecus* blieb auch in dieser Studie ungeklärt; es ergeben sich drei Möglichkeiten:

- Die Ähnlichkeiten zwischen *Oreopithecus* und *Symphalangus* (ein großer Gibbon) könnten auf plesiomorphen Merkmalen der Kronen-Hominoiden beruhen. In diesem Fall hätten sich einige Merkmale der Becken/Lumbal-Region, die mit aufrechter Körperhaltung verbunden sind, schon an der Basis der Hominoiden-Kronengruppe vor ca. 17 MA entwickelt. *Oreopithecus* könnte dann ein Stamm-Vertreter der Hominidae sein; *Ekembo* und *Sivapithecus* mit ihrem affenähnlichen Torso stehen dann entweder außerhalb der Hominoiden-Kronengruppe, haben sich sekundär im unteren Torso-Bereich zurückentwickelt, oder behielten eine plesiomorphe Merkmalskombination.

- *Oreopithecus* als Mitglied der Hylobatidae, was dann allerdings sowohl das Größenspektrum wie Verbreitungsgebiet der Hylobatidae (gemessen an den rezenten Vertretern) vergrößern würde. Da die Diversifikation der modernen Hylobatidae erst vor 6,7 MA begann, müsste er dann aber ein Stammgruppen-Vertreter der Hylobatidae gewesen sein.

- Die Merkmale des unteren Torso könnten auf Konvergenz beruhen, **zumal innerhalb der fossilen Hominoiden ein Trend erkennbar ist, im Laufe der Zeit zunehmend zu orthograden Verhaltensweisen überzugehen**, so dass die Torso-Merkmale von *Oreopithecus* eine Folge der Selektion in Richtung auf Orthogradie darstellen könnten. In diesem konvergenten Szenario könnte *Oreopithecus* an verschiedenen Stellen stehen: Stamm-Hominoide, Hylobatide, Hominide. (PNAS 117: 278).

d) Gegen Ende des Miozäns starben die meisten Linien der Menschenaffen Eurasiens aus. Sie verdankten ja ihre Blütezeit im mittleren Miozän der üppigen subtropischen Waldvegetation, dem konstant warmen Klima; jederzeit fanden sie reife Früchte; der hohe Wald bildete mehrere Kronenstockwerke, die ein hangelndes Fortkommen im Geäst favorisierten. Im späten Miozän wurde das Klima in Europa trockener und gemäßigter; die eurasischen Großen Menschenaffen hielten den Klimaumschwung nicht aus; nur die Linien von *Sivapithecus* und *Dryopithecus* überlebten, indem sie in südlichere Gebiete auswanderten: von China nach Südostasien; von Europa in die afrikanischen Tropen (kontra: s.o.); sie folgten also dorthin, wo die Umweltbedingungen ähnlich denen waren, an die sie sich in Eurasien angepasst hatten. Dies könnte auch erklären, wieso der aufrechte Gang entstanden ist: die Vorfahren der afrikanischen Menschenaffen verließen Eurasien, als die dichten Wälder zu lichten Baumbeständen und Graslandschaften wurden; nur jene Menschenaffen hatten günstigere Chancen zum Überleben, die bestimmte Anpassungen an eine Fortbewegung am Boden erwarben; um überhaupt Afrika zu erreichen, dürfte vor allem der Knöchelgang unerlässlich gewesen sein. Einige Zweige dieser großen Menschenaffen kehrten dann in Afrika wieder in dichte Wälder zurück, andere besiedelten die mehr oder weniger locker bewaldeten Landschaften oder wurden schließlich zum reinen Bodenbewohner (kontra: s.o.; afrikanisches Hominidenvakuum gilt nicht mehr!).

Kladogramm nach BEGUN (ergänzt nach BENTON 2007):

--- Abzweigung der Neuweltaffen: 40 MA

ab jetzt: CATARRHINI:

--- Abzweigung der Hundsaffen: 25 MA (Cercopithecoidea)

- ab jetzt: HOMINOIDEA
- *Proconsul* ab 19 MA
- Abzweigung zu Siamang und Gibbons vor ca. 19 MA (Hylobatidae)
- ab jetzt: HOMINIDAE
- Abzweigung zu *Kenyapithecus*
- Abzweigung zu *Sivapithecus* und Orang vor ca. 16 MA (= Ponginae)
- *Dryopithecus/Ouranopithecus* beginnend vor 14 MA
- ab jetzt: HOMININAE:
- Abzweigung zu Gorilla vor ca. 9 MA
- Abzweigung des Schimpansen vor ca. 8 – 6 MA
- ab jetzt: HOMININI
- Australopithecinen und *Homo*

1998 wurde auf der Basis von Fossilanalysen und DNA-Daten ein komplexer Stammbaum der Anthropoidea erstellt (Stewart/Disotell). Als gemeinsamer Vorfahr der afrikan. Menschenaffen und des Menschen wird danach ein noch unbekannter Affe vermutet, der in Europa oder Asien lebte und vor 10 MA nach Afrika einwanderte. In diesem Szenario, das sowohl mit Fossil- wie mit rezenten DNA-Befunden in Einklang steht, verließ vor 18 - 20 MA (als Afrika zahlreiche Hominoiden beherbergte) mindestens eine dieser Arten Afrika und wurde zur Stammform der frühen Hominoiden Asiens und Europas, einschl. der Vorfahren der Gibbons und Orang-Utans. Eine dieser eurasischen Arten wanderte vor 10 MA zurück nach Afrika. Dazu paßt, daß die europ. *Ouranopithecus* (9 MA) und *Dryopithecus* (> 9 MA) mehr gemeinsame Merkmale mit modernen als mit den ausgestorbenen afrikanischen Menschenaffen aufweisen. Andererseits wird von anderen Autoren und Gegnern dieser Out-of-Europa-Theorie eingewandt, daß *Kenyapithecus* (14 MA) den rez. afrikanischen Menschenaffen stärker als *Ourano-* und *Dryopithecus* ähnele. Daneben wurde in jüngerer Zeit das „hominoid vacuum“ Afrikas durch neue Funde geschlossen.

Kladogramm (DAWKINS S. 101, eng angelehnt an STEWART/DISOTELL 1998):

- Außengruppe: Neuweltaffen (in Afrika entstanden, dort erloschen)
- *Aegyptopithecus* (afrik.) (ca. 32 MA) (Propliopithecinae/-dae)
- Dichotomie in Hominoide und Nicht-Hominoide vor ca. 25 MA (afrik.)

Vor 25 MA war Afrika eine isolierte Insel; der Abstand nach Spanien (dem nächstliegenden Kontinent) entsprach dem heutigen Abstand Madagaskars. Daher beschränkte sich die Entwicklung der Altweltaffen zunächst auf Afrika; erst vor ca. 20 MA wurde die Passage nach Eurasien möglich. Als erstes erreichten hominoide Affen Eurasien; nonhominoide Affen folgten erst später, wobei sich vor allem die Makaken dann aber sehr erfolgreich in Asien ausbreiteten. Rezent ca. 100 Altweltaffenarten insgesamt.

a) Non-Hominoide (ab ca. 25 MA)

- *Victoriapithecus* (ca 15 MA, afrik.)
- Dichotomie in Colobines und Cercopithecines vor ca. 14 MA (afrik.)
- Beide Gruppen radiieren in Afrika, aus jeder der beiden Gruppen wandert aber eine Subgruppe (Cercopithecines: asiatische Makaken; Colobines: Languren, proboscide Affen) vor < 10 MA in Asien ein.
- (Colobines: Languren, Nasenaffen, Colobus-Affen;

Cercopithecines: Makaken, Paviane; Erstnachweis in der Chorora-Formation vor 8,5 – 8,0 MA in Form eines kleinen Pavians)

b) Hominoide Linie (ab ca. 25 MA)

--- *Proconsul* (afrik.) (> 20 bis ca. 15 MA)

--- *Afropithecus* (afrik.) (ca. 16 MA)

--- *Kenyapithecus* (afrik.) (ca. 14 MA)

EINWANDERUNG IN EURASIEN (vor grob 20 MA)

--- Linie zu Gibbons + Siamangs (Abtrennung vor ca. 18 MA)

--- *Oreopithecus*** (Inselform in Italien) (div. Angaben zwischen 9 und 6,5 MA)

--- *Lufengpithecus* (ca. 10 MA)

--- Linie zu *Sivapithecus* + Orang-Utan (Abtrennung vor ca. 14 MA)

--- *Dryopithecus*

--- *Ouranopithecus*

„RÜCKWANDERUNG NACH AFRIKA“: (die basaleren afrikanischen Taxa waren inzwischen erloschen)

--- Gorilla

--- Schimpanse

--- *Australopithecus* + *Homo*

So erklärt sich auch schlüssig, wieso Orangs und Gibbons in Asien leben, Schimpansen und Gorillas aber in Afrika. Zu den kritischen Migrationszeiten bestanden jeweils geeignete Landbrücken über Arabien hinweg zwischen Asien und Afrika.

** *Oreopithecus* (Altersangaben variieren von 6,5 bis 14 MA; 1,2 m hoch, Toskana): Affengesicht, menschenaffenartige Überaugenwülste, affenähnliche Fußwurzelknochen. Flaches, kleines Gesicht, Eckzähne konisch, Molaren hominidenartig. Bewohnte Sumpf- und Auwälder. Kombination von Affen- und Menschenmerkmalen.

Neue Dichotomiedaten (anno 2011) (Nat. 469, 529) (molekulare Daten; Sequenzierung des Orang-Utan-Genoms):

--- Cercopithecidae (25 – 33 MA)

--- Hylobatidae (18 – 20 MA)

--- Orang-Utan (16 – 12 MA)

Aufspaltung in den Sumatra-Orang Utan *P. abelii* (z.Zt. 7000 – 7500 Exemplare)

und den Borneo-Orang Utan *P. pygmaeus* (z.Zt. 40000 – 45000 Exemplare) vor ca. 0,4 MA*

--- Gorilla (8 – 6 MA)

--- Schimpanse + Bonobo (6 – 4,5 MA) (Abtrennung Bonobo ca. 1 MA oder weniger)

--- *Homo*

Die Arbeitsgruppe um PÄÄBO ging im Jahr 2018 von einer genetischen Divergenz Mensch-Schimpanse von 13 MA aus (Nat. 561: 113)

* langsamere Evolution der Genomstruktur in der Orang-Linie im Vergleich zu Schimpansen und Menschen

Zusammenfassende Darstellung der miozänen Hominoidea nach Sci. 327, 532 (anno 2010):

Terminologie:

Hominoidea (Überfamilie) = Hylobatidae + Hominidae (Familien)

Hominidae (Familie) = Homininae + Ponginae

Homininae = alle Taxa nach Abzweigung der Ponginae

Im frühen Miozän (23 – 16 MA) waren die Vorfahren der Hominoidea, die Proconsuloiden, auf tropische Wälder Afrikas und der arabischen Halbinsel beschränkt. Zwischen 17 und 14 MA wurde das Klima Afrikas trockener und stärker jahreszeitlich geprägt. Die Proconsuloiden gingen zurück, Cercopithecoiden und frühe Hominoiden (wie *Kenyapithecus*, *Equatorius*, *Nacholapithecus*) wurden dominierend. Als Reaktion auf den Klimawandel passten sie ihre Ernährungsgewohnheiten an Blätter und harte Nahrung an und entwickelten gleichzeitig verschiedene Spezialisierungen in Hinblick auf die Fortbewegung.

Zwischen 16 und 15 MA breiteten sich die Hominoiden dann auch nach Eurasien aus, einhergehend mit dem miozänen Klimaoptimum; die globale Erwärmung erlaubte es zu jener Zeit, dass tropische und subtropische Tiere ihre Verbreitungsgebiete nach Norden ausdehnen konnten. Die ältesten eurasischen Hominoiden (Kenypithecine wie *Griphopithecus*) sind aus der Türkei und aus Mitteleuropa bekannt. Wie ihre afrikanischen Verwandten hatten sie robuste Kiefer und dicken Schmelz auf den Molaren und konnten so ein breites Spektrum saisonal verfügbarer Nahrung nutzen.

Zwischen 13 und 9 MA nahm die Diversität der Hominoidea in West- und Mitteleuropa weiter zu (*Pierolapithecus*, *Anoiapithecus*, mindestens 4 Arten von *Dryopithecus*); die beiden erstgenannten Taxa aus Spanien sind wohl Stamm-Hominiden, die Position von *Dryopithecus* ist weniger klar (am ehesten aber auf der Linie zum Orang-Uran).

Auch in Asien – zwischen Indo-Pakistan und Thailand - traten im M- und O-Miozän Hominoiden auf, wobei *Ankarapithecus*, *Sivapithecus*, *Lufengpithecus*, *Khoratpithecus*, *Gigantopithecus* der Linie zum Orang-Utan zugerechnet werden.

Ab dem mittleren Miozän wurde das Klima in West- und Mitteleuropa kühler, die Jahreszeitlichkeit nahm weiter zu, die immergrünen subtropischen Wälder wandelten sich in laubabwerfende Wälder mit breiten Blättern. Damit einhergehend kam es vor 9,6 MA zu einem massiven Umbruch der Säugerfauna in dieser Region (Mid-Vallesian Crisis). Die meisten Hominoiden Europas starben aus, nur der stark spezialisierte Stamm-Hominide *Oreopithecus* überlebte auf isolierten Inseln bis vor 6 – 7 MA. Auch in Südosteuropa und Südwestasien überlebten Hominoiden, die an trockene, offenere Landschaften angepasst waren (*Ouranopithecus*, *Udabnopithecus*), bis ins späte Miozän (10 - 7 MA). Bei *Ouranopithecus* könnte es sich um den ersten Homininen Europas handeln – dies spricht dann dafür, dass die afrikanischen Homininae ihr Verbreitungsgebiet vor ca. 10 MA von Afrika aus nach Südosteuropa und SW-Asien ausdehnten.

Vor 7 bis 8 MA führten der Aufstieg des Tibet-Plateaus, die Zunahme der asiatischen Monsunaktivität und die globale Expansion der C4-Gräser zu einem weiteren Rückgang der eurasiatischen Hominoiden; vor 5 MA waren alle Hominoiden Eurasiens ausgestorben mit Ausnahme der rezenten Linien (Orang-Utans und Gibbons).

In Afrika finden sich zwischen 13 und 7 MA zwar nur wenige Hominoiden, die These der Rückwanderung aus Europa ist aber inzwischen unplausibel. Der 9,8 MA alte *Nakalipithecus* aus Kenia ist nahe mit *Ouranopithecus* verwandt, aber älter und mit primitiveren Zähnen, was dafür spricht, dass beide Taxa einen gemeinsamen Vorfahren in Afrika haben. Vielleicht steht *Nakalipithecus* auch auf der Linie zum Gorilla (s. Nat. 530: 215).

Samburupithecus (9,5 MA, Kenia) und *Chororapithecus* (8,0 MA, Äthiopien) werden kontrovers als Verwandte des Gorillas diskutiert, anderenfalls sind die Stamm-Homininae.

Die Diversität der Hominiden im späten Miozän Afrikas ähnelt einem Busch, was die Beziehungen von *Ardipithecus*, *Orrorin*, *Sahelanthropus* problematisch macht.

Kladogramm:

Außengruppe: Proconsuloiden

--- Yuanmoupithecus (O-Miozän) + Hylobatidae

--- Griphopithecus (unt. M-Miozän) + Kenyapithecus (unt./mittl. M-Miozän)

--- Dryopithecus? + Pierolapithecus + Oreopithecus

--- Pongo-Linie

ab jetzt: Homininae

fragliche Stamm-Homininae: *Udabnopithecus*, *Ouranopithecus*, *Nakalipithecus*, *Chororapithecus*, *Samburupithecus*

Neue Datierungen zeigten allerdings, dass die eurasischen Kenyapithecinen (z.B. *Griphopithecus*) jünger sind als früher angenommen (ca. 14 MA statt 16 MA), und die Stellung des Hominoidenzahnes von Engelswies (16,5 – 16,3 MA) zu *cf. Griphopithecus* ist fraglich. Diese zeitliche Abfolge wäre auch mit einem alternativen Szenario vereinbar, wonach sich die eurasischen Ponginen und die afrikanischen Homininen unabhängig voneinander auf ihren jeweiligen Kontinenten entwickelt hatten, ausgehend von Vorfahren der Kenyapithecinen, die im frühen Mittelmiozän ihr Verbreitungsgebiet ausgedehnt hatten (die Vorfahren der Homini hätten dann nicht (!) zeitweise in Europa gelebt und evolviert). In diesem Fall wäre die aufrechte Körperhaltung von Ponginen und Homininen unabhängig voneinander entstanden. Falls dies zutrifft, wären die europäischen Dryopithecinen eher Stamm-Ponginen als Stamm-Homininen (PNAS 108, 5554).

Klassische Einteilung der miozänen Hominoiden (nach älteren Angaben):

1. Fam. **Pliopithecidae** (ab U-Oligozän, ca. 35 MA, z.B. *Propliopithecus*, M-Oligozän);
Lt. BRI Priabonian bis O-Miozän.

Fam. **Pliopithecidae** (U-Oligozän/35 MA bis 10 MA): früheste klar abgegrenzte Menschenaffenfamilie. Primitive Merkmale: verlängerte Schnauze, kleine Schädelkapsel, z.T. noch Schwänze; fortgeschrittene Merkmale: Gebiß, Kiefer, räumliches Sehen.

Pliopithecus (M- bis O-Miozän Europas, Höhe 1,2 m): gibbonähnlich mit kurzem Gesicht, großen Augen und scharfen Eckzähnen. Lange schlanke Gliedmaßen zum Hangeln in den Ästen. Kurzer Schwanz mit mind. 10 Wirbeln. Räumliches Sehen nicht perfekt, da Augenhöhlen nicht exakt nach vorn schauten. Wahrscheinlich nicht Vorfahr der Gibbons, sondern konvergente Entwicklung.

Dendropithecus (U- bis M-Miozän Ostafrikas, 60 cm, evtl. Vorfahr der Gibbons), Waldbewohner; längerer Schwanz und kürzere Arme als *Pliopithecus*. Fam. Pliopithecidae.

2. Fam. Hominidae (früher: Pongidae; ab U-Miozän, ca. 25 MA)

Dryopithecus (12 - 9 MA), Radiation in Eurasien, schimpansenähnliche

Gliedmaßen, konnte sich auf Hinterbeine aufrichten. Kopf schimpansenähnlich, aber ohne die schweren Überaugenwülste. Baumlebend, klettergewandt, Fruchtfresser, dünne Schmelzschicht der Backenzähne.

Sivapithecus (M/O-Miozän): Südosteuropa, Asien, Kenia??: orang-ähnliches Gesicht, schimpansenähnliche Füße. Große Eckzähne, Molaren mit dicker Schmelzschicht. Übergangsphase vom Leben auf Bäumen zum Leben auf dem Boden, dentale Anpassung an härtere Nahrung.

Gigantopithecus (O-Miozän bis M-/O-Pleist., Asien, 3 m hoch), 300 kg, ähnlich *Sivapithecus*, bodenlebend. Molaren doppelt so breit wie bei Gorilla, Schneidezähne und Eckzähne relativ klein. 8 bis 0,1 MA. Er starb aus, als sich im Pleistozän die Wälder in Savannen verwandelten. Größter Affe aller Zeiten.

Ramapithecus (M- bis O-Miozän Asiens), 1,2 m hoch, evtl. syn. *Sivapithecus*, bodenlebend; konnte wie Schimpansen aufrecht gehen. Hinweise auf Werkzeuggebrauch (?). Unterkiefer hoch und kurz. Hartfaserige Savannennahrung.

Nach aktueller Auffassung bilden die Dryopithecinen eine eigene UF (die aber auch manchmal zu den Ponginae gezogen wird). Die Ponginae umfassen *Sivapithecus* und *Pongo*; die Ponginae ihrerseits gehören zu einer größeren Gruppe, den **Ramamorpha**, die sich in Asien entwickelten und wahrscheinlich auch *Griphopithecus* (15 MA, Türkei), *Lufengpithecus* (14 – 10 MA; China und Thailand), *Ankarapithecus* (11 MA; Türkei) und *Gigantopithecus* (?O-Miozän von Indien; Pleistozän von China; 5 bis 0,3 MA, naA 8 – 0,1 MA) umfassen (BENTON).

Letzte Hominidae in Europa:

Der jüngste Vertreter der Hominiden vor Einwanderung der Urmenschen auf dem europäischen Festland (einschl. Kleinasien!) ist ein oberer Prämolar aus dem mittleren Turolian (ca. 7 MA alt) aus Bulgarien (*Graecopithecus freybergi*), gewisse Ähnlichkeiten mit *Ouranopithecus*. Minimal älter sind Funde aus der Türkei und Georgien, gefolgt von *Ouranopithecus* aus Griechenland (9,2 MA). Hominiden haben damit länger in Europa überlebt als bisher angenommen. Bisher war man davon ausgegangen, dass die Menschenaffen in Europa vor etwa 9 MA ausstarben, als durch eine Klimaveränderung der Wald in Savannenlandschaften überging, was für Menschenaffen als Fruchtfresser kritisch gewesen sein dürfte. Tatsächlich war in der Fundschicht des 7 MA alten Zahnes aus Bulgarien Savannenfauna nachweisbar, und der Zahn zeigte Abnutzungserscheinungen, die auf abrasive Nahrung wie Nüsse, Samen und Gräser (statt weiche Früchte) deuten – die Hominiden waren offenbar in der Lage, sich der Savannenlandschaft anzupassen. Das Nahrungsspektrum dürfte demjenigen 4 MA alter afrikanischer Australopithecinen geähnelt haben.

Damit waren Menschenaffen mindestens 10 MA lang (17 MA bis 7 MA) in Europa vertreten. Sie besiedelten Europa vor 17 MA in tropischem Feuchtklima, und harrten selbst dann in Europa aus, als dieses vor 9 MA in eine trockenere Savannenlandschaft überging. Europa könnte in der Evolution der Hominiden eine größere Rolle gespielt haben, als bisher angenommen (J. Hum. Evol. 62: 138).

Wegen *Oreopithecus* (8 MA; naA 9 – 6,5 MA, auf einer toskanischen Insel) → s.o.; wohl aufrecht gehend, Präzisionshandgriff, verschiedene konvergente Entwicklung in Richtung auf die Hominini.

Auf **Kreta (Tricholos)** fanden sich **5,7 MA alte Fußspuren** (über 50 Stück auf 4 qm Fläche), die von Homininen stammen könnten. Eindeutig bipedal; sie gingen auf den Sohlen und hatten verschiedene andere homininenartige Merkmale. Allerdings müssen sie nicht zwingend von einem Homininen stammen; sie könnten auch auf einen Primaten außerhalb der Hominini zurückgehen, der konvergent einen menschenähnlichen Fuß entwickelte (Nat. 549: 8).

Oreopithecus bambolii (9 – 6,5 MA, Details s.o.) lebte damals in einer Inselregion der Toskana und lief ab und zu auf den Hinterbeinen, scheidet aber als Urheber der Fußspuren aus, weil er eine stark abgespreizte Zehe wie heutige Schimpansen besaß. Bei den Tricholos-Spuren weisen alle fünf Zehen nach vorn; es gibt einen Eindruck eines Fußballens und einen großen Zeh. Kreta war damals mit dem griechischen Festland verbunden. Schon vor 7,2 MA lebte in Griechenland *Graecopithecus freybergi*, der seinem Gebiss nach ein Vertreter der Homininen sein soll (bisher aber nur auf ein Zahnmerkmal gestützt). Es wäre daher denkbar, dass die Tricholos-Spuren von einem *Graecopithecus*-Nachkommen stammen (BdW 12/2017:11).

Chalkidiki-Kiefer (Griechenland; Ober- und Unterkiefer): der bisher zu *Ouranopithecus* (10 – 7 MA; Griechenland, Türkei) gestellte 9 MA alte Kiefer stellt nach neuen Untersuchungen ein eigenes Taxon dar, das zu einer Gruppe europäischer Menschenaffen gehörte, aus der sich möglicherweise später die afrikanischen Hominini entwickelten. Allerdings ist unbekannt, ob die europäischen Menschenaffen (einmal abgesehen von der isolierten Sonderentwicklung *Oreopithecus*) bereits aufrecht gingen; erst die 5,7 MA alten Fußabdrücke von Kreta sprechen für aufrechten Gang.

Die Chalkidiki-Kiefer sprechen mit *Graecopithecus* und den Kreta-Spuren für die gewagte Hypothese, die ersten Hominini seien vor 9 MA auf dem Balkan entstanden, hätten vor 6 MA das ausgetrocknete Mittelmeer durchquert und seien so nach Afrika gelangt, wo sie sich zu den Australopithecinen entwickelten. Erste Homininenmerkmale wie grazileres Gebiss, andere Zahnwurzeln, evtl. auch der aufrechte Gang seien bereits in Europa entstanden. Als das Klima vor 6 MA immer heißer und trockener wurde und sich die fruchtbaren Wälder des Balkan in Savannen und Wüsten verwandelten, drangen die vermeintlichen frühen Hominini auf der Suche nach neuem Lebensraum nach Süden vor.

Auch wenn dies nur eine Hypothese ist, findet sich ein solcher Übergang von Europa nach Afrika vor 7 MA für die Giraffen (nach www.antropus.de 4/19).

Cercopithecoidea (F Cercopithecidae, ab O-Oligozän).

Erstnachweis der Cercopithecoidea: *Nsungwepithecus*, 25,2 MA alt, Tansania (recht groß, partiell bilophodont; nur durch Einzelzahn nachgewiesen).

Der zweitälteste Vertreter ist *Alophia metios* (22 MA, Kenia) (PNAS 116: 6051), der noch nicht über bilophodonte Zähne verfügte und sich wohl von Früchten und evtl. einigen harten Objekten ernährte. Alle modernen Hundsaffen sind dagegen bilophodont; Bilophodontie (zwei Leisten auf den Molaren) scheint sich erst entwickelt oder durchgesetzt haben, als die Hundsaffen auch dazu übergingen, Blätter zu fressen; Bilophodontie erweitert das Nahrungsspektrum erheblich (auch in Hinblick auf tierische Nahrung). Entweder Klimawandel oder Konkurrenz durch die zu jener Zeit aus Eurasien einwandernden Tiere (nachdem vor 24 – 20 MA ein Korridor für solche Migrationen

entstanden war) könnten dazu geführt haben, dass die Hundsaffen dazu übergingen, auch Blätter zu fressen. Mit ca. 130 Arten sind die Hundsaffen heute sehr erfolgreich, und die Bilophodontie gilt als Schlüsselmerkmal dieses Erfolgs. Üblicherweise steht ein solches Schlüsselmerkmal am Anfang der Entstehung und Radiation eines Clades; bei den Hundsaffen scheint es sich erst später entwickelt zu haben. Die Zähne von *Alophia* sind noch ursprünglich und ähneln sogar Schweinemolaren (Höcker statt Leisten).

Darauf folgen 19 MA alte Zahnfunde aus Uganda.

Weitere frühe Cercopithecoidea:

Prohylobates und *Zaltanpithecus* aus dem U- bis M-Miozän Nordafrikas.

Noropithecus (3 Arten, bilophodont, frühes bis mittl. Miozän von Kenia und Uganda)

Diese Taxa wurden in die Victoriapithecidae gestellt, die möglicherweise paraphyletisch sind (Nat. 497, 611).

Victoriapithecus (M-Miozän; zwischen 16 und 14,7 MA datiert) gilt als Schwestergruppe aller anderen Cercopithecoidea. Körpergewicht ca. 4,5 kg, relatives Gehirnvolumen deutlich höher als bei *Aegyptopithecus* (U-Oligozän), ähnlich dem rez. Roten Colobus.

Kronen-Cercopithecoidea ab 12,5 MA (Tugen Hills, Kenia), wobei es sich um 1 oder 2 Arten früher Colobinae handeln könnte (PNAS 110: 5818).

Ab O-Miozän *Macaca* (einzige rez. Affenart Europas). *Mesopithecus* (O-Miozän bis O-Pliozän Südeuropas und Kleinasien, 40 cm lang) makakenähnlich, wahrsch. Vorfahr der Languren. Lebensweise wie rez. Makaken (baum- und bodenlebend).

Noch im frühen O-Miozän (9,8 MA) lebten in Kenia basale Catarrhini, die weder zu den Hominoiden noch zu den Cercopithecoidea zu stellen sind (PNAS 104, 19220).

Aus dem Zeitraum zwischen 8 und 6,5 MA (Baynunah Formation) von Abu Dhabi (Arabien) stammt der älteste Cercopithecoide, der außerhalb Afrikas gefunden wurde; heute findet sich diese UF in Afrika und Asien; sie stellen die diverseste Gruppe der modernen Altweltaffen. In Afrika sind Cercopithecoidea ab 8,5 – 8,0 MA nachweisbar (Chorora-Formation; ein kleiner Pavian) (Nat. 530: 215).

Der Fund (AUH 1321) stellt gleichzeitig die älteste Meerkatze (= ältester Vertreter der Cercopithecoidea), möglicherweise sogar den ältesten Vertreter der Cercopithecoidea. Heute kommen Meerkatzen nur in Afrika vor; auch fossil sind sie ansonsten nur aus Afrika bekannt. Die Kronen-Meerkatzen müssen daher schon im O-Miozän und nicht erst, wie bisher angenommen, im Pliozän oder Pleistozän entstanden sein. Der Affe war Bestandteil einer Fauna, die sich damals von Afrika nach Arabien ausbreitete; auf diesem Wege könnten andere Linien der Cercopithecoidea von Afrika nach SW-Asien gelangt sein (PNAS 111: 10119).

Das Miozän ist gekennzeichnet durch einen enormen Artenreichtum von Menschenaffen, der gegen Ende des Miozäns stark zurückging, während sich die nicht-hominoiden Affen in der Alten Welt stark ausbreiteten. Es fand also ein auffälliger Wechsel von den Hominoiden als erfolgreichsten Altweltaffen zu den nicht-hominoiden Affen statt. Die Hominoiden waren somit keinesfalls auf Dauer erfolgreich, sondern befanden sich bis zur Entstehung des modernen Menschen in einem Rückgang, der seit dem mittleren Miozän im Gange war. Zwischen 23 und 12 MA gab es mehr als 100 Menschenaffenarten.

Man vermutet, dass die kleineren nicht-hominoiden Affen besser mit einem Klimawechsel zurechtkamen, z.B. die damals aufkommenden Schlank- und Stummelaffen (Colobinae), die zu Nahrungskonkurrenten der Hominoiden wurden (nach www.antropus.de).

Anmerkung: diese These könnte man weiterentwickeln, dass unter der Konkurrenz und dem damit verbundenen Selektionsdruck durch die prosperierenden nicht-hominoiden Affen bei den nun durch drohenden Konkurrenzausschluss bedrängten Hominoiden jene Linie entstand, die die ökologische Nische der aufrecht sich in den Bäumen bewegenden und schließlich auch aufrecht auf dem Boden gehenden Hominiden des späten Miozäns hervorbrachte, wodurch Lebensweisen ermöglicht wurden, die von der starken Konkurrenz durch die kleineren nicht-hominoiden Affen nicht so stark bedroht waren.

Zusammenfassung:

1. Abzweigung der **Cercopithecoidea (Hundsaffen)** nach *Aegyptopithecus*, aber vor den Proconsuliden. *Victoriapithecus* (M-Miozän; 16 – 14,7 MA) steht auf der Linie zu den Hundsaffen und ist die Schwestergruppe aller anderen Hundsaffen. Erstnachweis von Stamm-Cercopithecoidea vor 25,2 MA.
2. Erste Hominoiden im ob.Oligozän (25,2 MA: *Rukwapithecus*). Abstammung aus der Gruppe der Propithecinen (z.B. *Aegyptopithecus*) aus der Fayum-Oase, Ägypten.
3. *Proconsul*gruppe zwischen (?27) 23 bis 18/17 MA als zentrale Stammgruppe (1. Radiation)
 - 3a späte "basale" Proconsulen vor ca. 18 MA als Ausgang einer erneuten innerafrikanischen Radiation, ausgehend von einem gemeinsamen Vorfahren vor ca. 19 MA:
 - **Afropithecinen** (18 - 15 MA, blind endend?)
 - **Kenyapithecinen** (15 - 12 MA, blind endend?);
gekennzeichnet durch primitive Merkmale, auch primitive postkraniale Skelette
 - 3b *Morotopithecus* (20,6 MA): postkranial deutlich fortgeschrittener als *Proconsul* und Afropithecinen, wahrscheinlich letzter gemeinsamer Vorfahr der großen und kleinen Menschenaffen, d.h. vor oder in der Nähe der Dichotomie der Gibbons stehend
 - 3c Abzweigung der Linie zu den **Gibbons** (evtl. über *Dendropithecus*, 20 - 15 MA) von frühen Formen der *Proconsul*-Gruppe
 - 3d womöglich aus der *Morotopithecus*-oder -naA- der *Kenyapithecus*-Linie entwickeln sich nach Einwanderung in Eurasien weiter:
 - **Dryopithecinen** (?? + **Homininae** zunächst noch als gemeinsamer Zweig)
 - ?**Sivapithecinen** (wahrsch. aber ein Nebenzweig der zu *Dryopithecus* führenden Linie bzw. Schwestergruppe der Dryopithecinen), zu *Pongo* führend

In das mittl. Miozän zwischen 11 und 16 MA fällt eine unübersichtliche Fülle von eurasischen Gattungen, deren Rolle noch sehr unklar ist. Jedenfalls rekrutieren sich aus diesem Feld als relativ späte und fortgeschrittene Formen *Dryopithecus* und *Graecopithecus*. *Dryopithecus* und *Oreopithecus* (11,5 - 8 MA) weisen fortschrittlichere postkraniale Skelette auf als *Morotopithecus*.

4. Aufspaltung in die eigentl. **Dryopithecinen** (12 bis 9/8 MA, außerafrikanisch) und eine **Praehomininae**-Gruppe (?*Graecopithecus*, *Ouranopithecus*, Kiefer von Samburu Hills; 9 - 11 MA), d.h. Dryopithecinen als Schwestergruppe der Homininae. *Dryopithecus*, ?*Graecopithecus* und *Sivapithecus* (*Ramapithecus*) stehen (mit *Gigantopithecus*) auf der Linie zu *Pongo*. *Sivapithecinae* sind von 12,5 bis 6 MA nachgewiesen, *Gigantopithecus* bis ins mittlere oder obere Pleistozän als Zeitgenosse von *Homo erectus* in China.
5. *Graecopithecus* (10 - 7 MA) und der Kiefer von Samburu Hills (9 MA) evtl. gemeinsame Vorfahren von Gorilla, *Pan* und *Australopithecus*. Sie stammen wahrsch. aus der fröhdryopithecinen Radiation. Der 9 MA alte Kiefer von Samburu Hills könnte aber auch schon auf der Linie zum Gorilla stehen und außerhalb der schimpansohomininen Linie. Daneben könnte auch *Dryopithecus branchoi* (Ungarn, 10 MA) letzter gemeinsamer Vorfahr von Gorilla, *Pan* und *Homo* sein; er steht in der Nähe von *Graecopithecus*. *Graecopithecus* zeigt jedoch fortgeschrittenere Merkmale als *Dryopithecus*, insbesondere in Hinblick auf den Gorilla, könnte also (wie vielleicht der Kiefer von Samburu Hills) auf der Linie zum Gorilla stehen; seine außerafrikan. Verbreitung spricht allerdings eher dagegen.
6. *Chororapithecus* (8,0 MA) höchstwahrscheinlich auf der Linie zum Gorilla (evtl. steht auch der 9,8 MA alte *Nakalipithecus* aus Kenia schon in der Gorilla-Linie)
7. Obermiozäne Homininen: *Sahelanthropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus*
8. Zwei Unterkiefer aus Nordkenia, die älter als 5,6 MA sind, sowie ein Unterkiefer von Tabarin, der etwas älter als 5 MA ist, sind untereinander sowie mit *Australopithecus afarensis* sehr ähnlich. Da aber das postkraniale Skelett (Bipedalie?) nicht bekannt ist, bei den Kiefermerkmalen nur primitive und keine abgeleiteten Merkmale die potentielle Verbindung zu den Australopithecinen darstellen, ist es nicht möglich, die Funde als sichere Vorfahren von *Australopithecus* zu bewerten. (Fragliche Vor-Australopithecinen)

DNA-Studien:

- Abzweigung Gorilla: 11 - 7,7 MA (Spanne), Trennung der Flachland- und Berggorillas (wahrsch. zwei separate Arten) vor 3 MA. Auffällig ist die hohe genetische Diversität der Gorillas: die genetisch am meisten unterschiedlichen Menschen sind genetisch weniger stark verschieden als zwei Flachlandgorillas aus demselben Wald.
- Abzweigung der Schimpansen: 7,7 - 5,5 MA; Aufspaltung in die großen Schimpansen und den Bonobo vor 3,4 - 2,4 MA*; nach neuesten Studien soll es sich bei den großen Schimpansen aber auch um zwei Arten, eine west- (*P. paniscus*) und eine zentral-/ostafrikanische Art (*P. verus*) handeln, die sich vor 1,6 MA trennten. In DNA-Hybridisierungsversuchen sind Schimpansen, Bonobos und Menschen so nahe miteinander verwandt, daß die Unterschiede nicht größer sind als bei Arten, die üblicherweise in einer Gattung zusammengefaßt werden.

(* nach Y-Chromosom-Daten erst vor 1,8 MA: PNAS 99, 43)

In die Bonobo-Linie kreuzte vor einigen hunderttausend Jahren eine separate, inzwischen ausgestorbene Menschenaffen-Linie ein; 4,8 % des Genoms dieses „Geisteraffen“ konnte rekonstruiert werden. Die archaischen Genfragmente dürften Einfluss auf Verhalten, Immunität und Physiologie der Bonobos haben (KUHLMANN M et al., Nat. Ecol Evol. 2019).

[Hinweis zu molekularen Uhren: bei Primaten variiert die Geschwindigkeit der molekularen Uhr stark, z.B. „hominoid slowdown“ – Verlangsamung bei den Hominoiden. Untersuchungen an rezenten Strepsirrhini bestätigten nun, dass das Alter bei der ersten Fortpflanzung – also die Generationsdauer – Einfluss auf die neutrale Evolution des Kerngenoms hat. Dies erklärt Diskrepanzen zwischen molekularen und paläontologisch basierten Dichotomiedaten] (PNAS 106, 18165).

Stand 2017 (nach dem Schädel Fund von *Nyanzapithecus alesi*)

Im Jahr 2017 wurde von dem fast vollständigen, wenn auch verdrückten Schädel eines 16 Monate alten Kindes von *Nyanzapithecus alesi* aus dem Turkana-Becken in Nordkenia berichtet (Alter 13 MA). Der Fund gilt als bahnbrechend, da man bisher aus dem gesamten Miozän nur einen einzigen Hominoiden-Schädel mit Schädelkapsel kannte (7 MA, *Sahelanthropus*).

Obwohl aus dem Miozän inzwischen mehr als 40 Arten von Hominoiden aus mindestens 30 Gattungen bekannt sind, existieren nur für etwa ein Drittel der Arten Schädelreste, und meistens handelt es sich dabei um Reste des Gesichts oder Gaumens. *N. alesi* stellt das erste fast komplette Hominoiden-Cranium aus dem Zeitraum zwischen 17 und 7 MA in Afrika dar, und das kompletteste Cranium, das überhaupt je von einem miozänen Hominoiden beschrieben wurde.

Die Anatomie der sich entwickelnden bleibenden Zähne im Kieferknochen wurde mittels Synchrotron-Mikrotomographie dreidimensional detailliert rekonstruiert. Dies ermöglichte die Hochrechnung, dass das Individuum als Erwachsener 11,3 kg gewogen hätte; in Relation zur hochgerechneten erwachsenen Körpergröße war das bereits fast ausgewachsene Hirnvolumen mit 101 ccm deutlich größer als dasjenige der Cercopithecoiden jener Zeit (35 ccm), das damals etwa auf dem Niveau der modernen Lemuren vergleichbarer Körpermasse lag. Der relative Unterschied der Hirnvolumina zwischen *Nyanzapithecus alesi* und den damaligen nicht-hominoiden Altweltaffen ist damit größer, als zwischen heutigen Cercopithecoiden und Menschenaffen. Das Hirnvolumen von *N. alesi* war aber kleiner als das von Gorillas; es entsprach etwa demjenigen von *Turkanapithecus* und *Oreopithecus*.

Der Schädel von *N. alesi* weist sowohl Merkmale von Gibbons wie Menschenaffen auf. Der kleine Mund und die kleine Nase im Vergleich zur Kopfgröße, Zahnentwicklung, Schmelzdicke, recht kurzes Gesicht, großer Abstand zwischen den Augen, die Orientierung der Wangenknochen und der Basis der Augenhöhlen erinnern an Baby-Gorillas. Außerdem entwickelten sich wie bei Gibbons die Schneidezähne schneller als die Molaren. Andererseits sind aber die Bogengänge der Gibbons (relativ zur Körpergröße) extrem groß, was mit ihrer akrobatischen Lebensweise in den Bäumen und dem damit verbundenen enormen Koordinationsbedarf in Verbindung steht. Bei *N. alesi* waren die Bogengänge dagegen viel kleiner – relativ zur Körpergröße vergleichbar mit den großen Menschenaffen, die sich langsamer durch die Bäume bewegen als Gibbons. Er bewegte sich daher mit Gewissheit nicht so geschickt in den Bäumen wie Gibbons.

Der einzige Beinknochen, der von *Nyanzapithecus* bekannt ist und auf 15 MA datiert, spricht ebenfalls dagegen, dass sich dieses Taxon wie *Oreopithecus* oder moderne Menschenaffen durch die Bäume schwang.

Adaptationen der Armanatomie, die dazu dienten, sich durch die Bäume zu hangeln, entstanden offenbar konvergent bei *Oreopithecus* und modernen Menschenaffen, ebenso wie sich gibbonartige

Merkmale des Gesichts mehrfach unabhängig entwickelten. *Nyanzapithecus* weist keine definitiven Synapomorphien mit Gibbons auf. Gibbonartige Merkmale wie kurzes Gesicht, großer Augenabstand und der Verlauf des Bodens der Augenhöhlen finden sich auch bei anderen Nyanzapithecinen wie *Turkanapithecus* und *Oreopithecus*, aber auch bei Pliopithecoiden, Dendropithecoiden und Colobinen. Im Laufe der Evolution der Catarrhinen entwickelten mehrere Linien gibbonartige craniofaciale Merkmale (Nat. 548: 160 + 169).

--- Neuweltaffen *Aotus* + (*Saimiri* + *Cebus*)

Ab jetzt: Altweltaffen

--- *Catopithecus*

--- *Aegyptopithecus*

--- Pliopithecoiden:

--- (*Pliobates* + *Dionysopithecus*)

--- *Lomorupithecus*

--- *Pliopithecus*

--- *Epipliopithecus* + *Laccopithecus*

--- "Dendropithecoiden I"

--- *Limnopithecus evensi*

--- *Dendropithecus*

--- *Limnopithecus legetet*

--- "Dendropithecoiden II" --- (*Simiolus* + *Micropithecus*)

--- *Saadanius* + Cercopithecoiden:

--- *Victoriapithecus*

--- *Presbytis*

--- (*Cercopithecus* + *Macaca*)

Ab jetzt: HOMINOIDEA

--- Proconsulinen:

--- *Ekembo heseloni*

--- *Kalepithecus*

--- *Proconsul major* + *P. africanus*

--- *Ekembo nyanzae*

--- *Equatorius*

--- *Afropithecinen* + *Nyanzapithecinen**

--- Hylobatidae

Ab jetzt: Hominidae

Trichotomie (nicht aufgelöst):

--- *Kenyapithecus* + *Sivapithecus* + *Pongo*

--- *Lufengpithecus* + (*Pierolapithecus* + *Hispanopithecus*)

--- *Ouranopithecus* + (*Gorilla* + *Pan*)

* *Afropithecinen* + *Nyanzapithecinen*:

--- *Morotopithecus* + *Afropithecus* (= *Afropithecinen*)

Ab jetzt: *Nyanzapithecinae*

--- *Rangwapithecus*

--- *Turkanapithecus*

--- *Rukwapithecus* + *Oreopithecus*

--- *Nyanzapithecus* (4 Arten)

Zeitplan nach Kladogramm in Nature 548: 169 (Figure 5), Zeitangaben aus der Graphik ermittelt:

Vor etwa 38 MA trennten sich Altwelt- und Neuweltaffen.

Basalster Altweltaffe ist *Catopithecus* (34 MA), danach zweigt die Linie zu *Aegyptopithecus* ab (bis ca. 30 MA).

Vor ca. 34 MA zweigt die Linie zu den Pliopithecinen ab, die vor 20 MA (*Lomorupithecus*) bis 6 MA (*Laccopithecus*) nachweisbar ist (Schwerpunkt zwischen 20 und 15 MA).

Darauf folgen die paraphyletischen Dendropithecoiden. Die erste Linie, die zu *Limnopithecus* und *Dendropithecus* (22 – 20 MA) führt, zweigt vor etwa 34 MA ab.

Die zweite Linie der Dendropithecoiden (*Simiolus*, *Micropithecus*), die beide vor ca. 17 MA lebten, zweigte vor etwa 32 MA ab. *Simiolus minutus* lebte vor 12,5 MA in Kenia und war mit <3,5 kg der kleinste bisher bekannte Menschenaffe.

Vor ca. 31 MA zweigte die Linie zu den Cercopithecoiden ab. *Saadanius* als Schwestergruppe der Cercopithecoiden lebte bereits vor 28 MA; Cercopithecoiden sind mit *Victoriapithecus* ab 15 MA belegt, Kronengruppenvertreter ab 12 – 13 MA.

Auf der Linie der Hominoidea zweigen vor etwa 30 MA die Proconsulinen ab (Schwerpunkt zwischen 20 und 18 MA, dann erlöschen sie).

Es folgt die Linie zu *Equatorius* (ca. 17 MA), Abzweig vor ca. 29 MA.

Vor 29 – 28 MA erfolgt die grundlegende Dichotomie in die Linie zu (Hylobatidae + Hominidae) einerseits (= Kronenhominoiden) und den (Afropithecinae + Nyanzapithecinae) andererseits.

Basal in der letztgenannten Linie stehen der Afropithecine *Morotopithecus* (20 MA) und *Afropithecus* (17 MA). Daran schließen sich die Nyanzapithecinae an. Deren erste, wenn auch bereits recht weit abgeleitete Vertreter, sind ab 24 MA nachweisbar (*Rukwapithecus*), zugleich der älteste nachgewiesene Hominoide (oberstes Oligozän).

Der jüngste Vertreter der Nyanzapithecinae ist *Oreopithecus* (7 MA), allerdings ist seine Stellung zu den Nyanzapithecinen nicht sehr sicher. Alle übrigen Taxa der Nyanzapithecinae lebten zwischen 20 und 13 MA.

Auf der Linie zu den Hominidae trennten sich die Hylobatidae vor ca. 17 MA ab. Vor ca. 16 MA erfolgte eine Radiation in drei Linien:

--- jene zu *Kenyapithecus* (13 MA) / *Sivapithecus* / *Pongo*

--- jene zu *Lufengopithecus* (7 MA), *Pierolapithecus* (12 MA) und *Hispanopithecus* (10 MA)

--- jene zu *Ouranopithecus* (8 MA), Schimpanse und Gorilla.

Auffällig ist, daß unter ¼ Million Wirbeltierfossilien Ostafrikas bis zum Jahr 2005 niemals Reste von *Pan* oder Gorilla gefunden worden waren. Daraus wurden – bis zum Nachweis der ersten Fossilien von mittelpleistozänen *Pan* - folgende Schlußfolgerungen gezogen:

Vor 8 MA bestand erhebliche tektonische Aktivität, wobei sich die Grabenbildung in Ostafrika drastisch verstärkte: die zentrale Grabensohle vertiefte sich, die Schultern hoben sich. So entstand eine Wetterscheide; aufgrund der vom Atlanik kommenden Wolken blieb es westlich der Wetterscheide regenreich, während der Osten zunehmend unter den Einfluß der Monsunzone fiel und sich somit dort ein Wechselklima aus Trocken- und Regenzeiten entwickelte. Im Westen blieben die Regenwälder, im Osten setzte sich eine trockenheitsresistente Savannenvegetation durch. Der gemeinsame Vorfahr von *Pan* und *Australopithecus* wurde dadurch in zwei getrennte Populationen aufgespalten: eine westliche und eine östliche. Die Nachfahren der westl. Populationen (*Pan*) paßten sich immer mehr dem feuchtwarmen Waldmilieu an, während die östl. Population in einer immer trockener werdenden Landschaft neue Überlebensstrategien entwickeln mußte. Die Austrocknung der östl. des Grabenbruchs liegenden Gebiete begann vor 8 MA und nahm dann kontinuierlich zu, bspw. veränderte sich die Vegetation an einem bestimmten Fundpunkt zwischen 4 und 1 MA von einer anfangs noch relativ dicht mit Bäumen bestandenen Dornstrauchsavanne zu einer Grassavanne mit wenigen Hölzern. Vor 3,3 bis 2,4 MA wurde es dann weltweit kühler und in Ostafrika noch trockener.

Der erste Entwicklungsschub in der östlichen Population ging mit strukturellen Veränderungen im Gehirn (ohne Volumenzunahme) einher; die offener werdende Savanne zwang die Hominiden, sich aufzurichten und auf verschiedenartige vegetarische Kost einzustellen. Danach nahm die Spezialisierung zu mit der Folge von zwei Entwicklungsrichtungen: die Australopithecinen wurden groß, kräftig und spezialisierten sich auf bestimmte pflanzliche Nahrung; bei *Homo* nahmen Masse und Komplexität des Gehirns zu, sie wurden Nahrungsopportunisten, die sich Wurzeln, Früchte, Samen, Aas beschafften, evtl. selbst jagten. Mithin war die starke Vertiefung sowie randliche Aufwölbung des ostafrikanischen Grabenbruchs entscheidend dafür, daß die Population des gemeinsamen Vorfahren von *Pan* und *Homo* in zwei verschiedene Teilpopulationen zerrissen wurde, die sich dann getrennt weiter entwickelten.

Die Theorie, dass das aufsteigende Rift Valley und die Anpassung an unterschiedliche Ökologien (Regenwald im Westen, offenere Landschaft im trockeneren Osten) die Diversifizierung in *Pan* und die Linie zu den Australopithecinen entscheidend auslösten, wurde allerdings im Jahr 2005 durch die ersten Fossilfunde von *Pan sp.* überhaupt drastisch erschüttert: Zähne von *Pan*, die ins mittlere Pleistozän datieren (obere Grenze: 545000, untere Grenze: 284000 J; die Fundsituation im stratigraphischen Intervall deutet darauf, dass die Funde eher zu der älteren, also oberen Grenze tendieren), wurden in der Kapthurin Formation der Tugen Hills im Rift Valley gefunden, nur ca. 1 km entfernt von Resten von HE oder *Homo „rhodesiensis“*. Die *Homo*-Funde wurden auf 543000 – 509000 J datiert, könnten also etwas älter sein als die Funde von *Pan*, aber die Begleitumstände deuten darauf, dass die ökologischen Verhältnisse in dieser Region im fraglichen Zeitraum relativ konstant waren, d.h. dass sich *Pan* und *Homo* denselben Lebensraum teilten, 600 km östlich des rezenten Verbreitungsgebietes von *Pan*. Der Lebensraum war lokal bewaldet, an der Küste eines abwechselnd süßen und salzig-alkalischen Sees mit fluktuierenden Wasserspiegeln, Süßwasserquelle, semiarides Klima (ähnlich den Verhältnissen am Baringo-See heutzutage, wo auch Schimpansen leben). Das Rift Valley war damit eindeutig keine Ausbreitungsbarriere für *Pan*, weder physiogeographisch noch ökologisch. Und auch heutzutage bewohnen Schimpansen nicht ausschließlich (wenn auch überwiegend) Regenwälder, sondern auch Trockenwälder, trockene Savannen, besonders am Ostrand ihres Verbreitungsgebietes (Nat. 437, 105). Nichtsdestotrotz hatte der tektonische Aufstieg in Ostafrika, der vor 8 MA begann und im Pliopleistozän kulminierte, erhebliche Auswirkungen auf die atmosphärische Zirkulation und die Regenfälle in Ostafrika; vor mehr als 8 MA erreichte Ostafrika noch wesentlich mehr Feuchtigkeit (Sci 313, 1419).

Im Jahr 2011 wurde der Mechanismus entschlüsselt, weshalb Männer bis ins hohe Alter Spermien von hoher genetischer Qualität produzieren können (d.h. die Mutationsrate niedrig bleibt). Ursache ist ein Protein p63, das in den Vorläuferzellen der Spermien in großen Mengen hergestellt wird und die Qualität des Erbguts kontrolliert. Schon bei geringen DNA-Schäden sterben die Zellen aufgrund der Wirkung von p63 ab; so wird vermieden, dass fehlerhafte DNA vererbt wird. In unmittelbarer Nähe des p63-Gens findet sich ein DNA-Abschnitt, der auf ein endogenes, also dauerhaft ins menschliche Erbgut eingebautes Retrovirus zurückgeht (LTR-Element; kann keinen vollständigen Reproduktionszyklus mehr durchlaufen, wird aber mit dem Genom von Generation zu Generation vererbt). Dieses LTR-Element ist dafür verantwortlich, dass das p63-Gen in den Vorläuferzellen der Spermien besonders stark in Proteine transkribiert/translatiert wird. Vor ca. 15 MA wurde das LTR-Element im Genom der Linie zum Menschen vor dem p63-Gen eingefügt und hat sich in der Evolution dann durchgesetzt; auch alle großen Menschenaffen besitzen dieses Element. Dies könnte erklären, wieso Menschen und große Menschenaffen über einen vergleichsweise langen Reproduktionszyklus verfügen und bis ins hohe Alter gesunde Nachkommen erzeugen können. Das LTR-Element ist allerdings nur in den Vorläuferzellen der menschlichen Keimzellen aktiv (PNAS).

Rinderartige: s. Paarhufer

Röhrenzähler (Tubulidentata): erste **Erdferkel** im U- oder M-Miozän, im O-Miozän auch im östlichen Mittelmeergebiet, im Pliozän auch in Europa, rez. ist das Erdferkel Afrikas der letzte Vertreter dieser Ordnung (seit Pleistozän auf Afrika beschränkt). Neuere molekularkladistische Untersuchungen stellen es in einen seit der O-Kreide sich isoliert entwickelnden afrikanischen Stammbaum mit Rüsselspringern, Goldmullen und Subungulaten (s. O-Kreide). Im Oligozän Ägyptens *Ptolemeia* als fragliche Stammform. BRI gibt Orycteropidae ab Rupelium an.

Rüsselspringer (Macroscelidea): rez. Gattung *Rhynchocyon* erscheint im U-Miozän (Fam. Macroscelididae lt. BRI ab Ypres).

[Rüsselspringer werden neuerdings als eigene O betrachtet und stehen ebenfalls - wie die Goldmulle - molekularkladistisch in einem afrikan. Stammbaum, dem u.a. auch das Erdferkel und die Subungulaten angehören; Details s. Paläozän].

rüss-rüss mioz

Rüsseltiere: etwa ab Paläozän-Eozän-Grenze (s.Eozän); im Oligozän noch klein (nur *Phiomia* im U-Oligozän erreichte schon 2,5 m Höhe, ansonsten tapirgroße Formen). Im oberen Oligozän Afrikas (27 MA) bereits Gomphotherien, frühe Deinotherien sowie ein kleinwüchsiges Taxon, das in der Nähe der Dichotomie zu Elefanten/Mammuts einerseits und Mastodonten andererseits steht (s. Oligozän).

Im Miozän entstanden innerhalb der Rüsseltiere Großformen. In Afrika entstanden, wanderten die Elefanten vor ca. 20 MA in Europa ein, weil sich die afrikanische Platte inzwischen weit genug an Europa herangeschoben hatte.

Rüsseltiere des Miozäns:

- 1) UO **Deinotherioidea** bis 4 m hoch, sukzessive Größenzunahme, Aussterben im Mittel-Pleistozän (1 MA); Erstauftreten vor 27 MA im O-Oligozän Äthiopiens: Nach neuerer Kenntnis ist *Chilgatherium harrisi* aus dem O-Oligozän Äthiopiens der älteste Deinotheriide; Größe zwischen großem Schwein und kleinem Flusspferd; die Deinotheriiden werden dann allmählich größer, breiten sich als *Prodeinotherium* im U-Miozän in Eurasien aus; *Prodeinotherium* (Größe eines kleinen Elefanten) wird im U- und M-Miozän durch das größere *Deinotherium* ersetzt; *Prodeinotherium* erlöscht im M-Miozän, *Deinotherium* mit *D. bozasi* vor ca. 1 MA (jüngster Fund: Kenia).

Sehr groß; abwärts gebogene Unterkieferstoßzähne. Entstehung im O-Oligozän Afrikas, breiteten sich dann über Mittel- und Südeuropa sowie Südasien aus; zogen sich im Pliozän nach Afrika zurück und starben vor 1 MA aus (Mittelpleistozän). Die Deinotherien haben die oberen Stoßzähne verloren!

Prodeinotherium (U- bis M-Miozän, Europa, Asien, Afrika; 4 m lang, 2,4 m Schulterhöhe; 3 t), nach unten gebogene untere Stoßzähne; unterscheidet sich vom späteren *Deinotherium* durch geringere Größe, kürzere Vorderbeine, abweichende Zähne. Größer und spezialisierter als sein oligozäner Vorläufer *Chilgatherium*; älteste Art ist *P. hobleiy* (20 – 18 MA, Kenia, Uganda). Im M-Miozän durch das viel größere *Deinotherium* ersetzt.

Deinotherium (Miozän bis Pleist. Europas, Asiens, Afrikas, 4 m hoch): Oberkiefer ohne Stoßzähne; Unterkieferstoßzähne rechtwinklig nach unten abgebogen (zum Schälen von Bäumen und Ausgraben von Knollen?). Lebensdauer der Gatt.: 20 MA.

- 2) UO **Elephantoidea**:
(BENTON: **Elephantiformes**)

(BENTON: UO **Palaeomastodontoidea**, ad Elephantiformes):

Fam. Palaeomastodontidae (O-Eozän bis O-Oligozän) bereits erloschen

(BENTON: UO **Elephantoidea**)*:

Fam. **Gomphotheriidae**: weit verbreitet, seit U-Oligozän (sofern man *Phiomia* schon in diese Familie stellt); im Miozän *Gomphotherium*, bis 3 m hoch.

Im engeren Sinne ab O-Oligozän (27 MA, Äthiopien); die Palaeomastodontiden (O-Eozän bis O-Oligozän, 27 MA) werden neuerdings als eigene Familie ausgewiesen [BRI gibt Palaeomastodontidae vom Priabonian bis Pleistozän ein, schließt dabei aber offenbar die Gomphotherien mit ein, da diese nicht als separate Familie ausgewiesen werden; deshalb wohl das Überleben der Palaeomastodontidae bis Pleistozän bei BRI].

Gomphotheriidae sind gekennzeichnet durch vier kurze Stoßzähne. Sie entstanden in Afrika und breiteten sich nach Europa, Asien, Nord- und Südamerika aus.

Gomphotherium: O-Oligozän bis U-Pliozän, naA U-Pleist. (Europa, Asien, Afrika, Nordamerika), 3 m hoch, 4 Stoßzähne. Langer Unterkiefer mit parallelen, aufwärts gebogenen Stoßzähnen. Anzahl der Zähne sukzessiv reduziert, die übriggebliebenen wiesen eine Reihe von Querjochen oder -höckern zur Vergrößerung der Reibefläche auf. Eine Art lebte in Sümpfen und ernährte sich von Sumpfpflanzen. Synonym *Trilophodon* und *Tetrabelodon*. Erstnachweis vor 27 MA in Äthiopien.

Amebelodon (O-Miozän Nordamerikas): 3 m lang, typischer Schaufelzähler Nordamerikas, der in den Feuchtgebieten entlang der Flüsse lebte. Ähnlich heutigen Elefanten, aber die flachen Stoßzähne der verlängerten Unterkiefer lagen nebeneinander und bildeten eine > 1 m lange Schaufel, die in einer gemeinsamen

Schneide endete. Die Wasserpflanzen wurden zwischen Rüssel und Schaufelstoßzähnen eingezwängt und aus dem Bodenschlamm gerissen. Vielleicht dienten die Schaufelzähne auch zum Ausgraben von Wurzeln.

Lt. BRI eigene Familie Amebelodontidae (U-Miozän bis Pliozän; EU, NA, AF).

Platybelodon (O-Miozän Europas, Asiens und Afrikas, 4,5 m lang, 2,2 m Schulterhöhe, 2,5 t), Schaufelzähler ähnlich *Amebelodon*; Unterkieferstoßzähne waren kürzer und breiter und trugen beiderseits Einbuchtungen, die Platz für die Stoßzähne des Oberkiefers schufen. Lebensweise wie *Amebelodon*. Abnutzungserscheinungen an den Stoßzähnen deuten darauf, dass diese genutzt wurden, um Rinde von den Bäumen abzureißen.

Anancus (O-Miozän bis U-Pleist. von Europas, Asien bis Japan, Nord-/Zentralafrika; 7 – 1,8 MA, in Afrika aber wieder recht schnell erlöschend): kurzer Unterkiefer, langer Greifrüssel, sehr elefantenähnlich. Beine kürzer, Stoßzähne extrem verlängert; Unterkieferstoßzähne nahezu horizontal, 3-4 m lang; halb so lang wie das ganze Tier (Schulterhöhe bis 3,5 m, 5 – 6 t). Waldlebend. Als Grasland die Wälder verdrängte, starb *Anancus* aus. Molaren mit Höckern statt Lamellen.

Im O-Miozän entsteht aus den Gomphotherien in Nordamerika der *Cuvieronius*, wandert vor 2 MA in Südamerika ein, 2,7 m hoch; in Nordamerika schon im Pleistozän ausgestorben.

Fragwürdige Quellen geben an, dass *Cuvieronius postremus*

„wahrscheinlich“ noch bis 400 n.Chr. in Südamerika gelebt haben soll.

In Mexico lebte *Cuvieronius* jedenfalls noch vor 13400 Jahren (zusammen mit Werkzeugen früher Clovis-Menschen) (Nat. 511: 387), in Südamerika (Monte Verde) bis vor 9100 Jahren.

Stegomastodon überlebte in Kolumbien bis vor 6060 Jahren.

Cuvieronius und zwei Arten von *Stegomastodon* waren die drei einzigen Rüsseltierarten, die Südamerika besiedelten.

Fam. Mammutidae: O-Miozän bis Postpleistozän; zunächst mit dem 3 m hohen wolligen nordamerikanischen Mammut (bis Post-Pleistozän, *Mammut americanum*).

Die Fam. Mammutidae umfasst die Mastodons, nicht die eiszeitlichen Mammut Europas. Neben dem amerikanischen Mastodon (*Mammut americanum*) umfasst die Familie auch Mastodons aus Afrika, Europa und Asien; diese besaßen aber im Gegensatz zum nordamerikanischen Mastodon *Mammut americanum* eine nackte Haut.

Mammut: O-Miozän bis O-Pleist. Nordamerikas, 3 m hoch; dickes, zottiges Fell in kalten Klimazonen. Verbreitung von Alaska bis südl. Florida. Kopf lang und flach mit massiven, aufwärts gekrümmten Stoßzähnen. Lebte in Herden in Nadelwäldern. Starb vor 10000 J. aus.

Zygodon (Miozän bis Pleistozän; Eurasien, Nordamerika, Afrika) verfügte noch über einen vertikalen Zahnwechsel (statt horizontal wie bei modernen Elefanten). Der Übergang zum horizontalen Zahnwechsel erfolgte, als sich die Wälder zurückzogen und ein Leben in offenen Landschaften mit einem verstärkten Zahnabrieb durch die grashaltige Nahrung einherging.

Zygodon borsoni (O-Miozän bis U-Pleistozän, auch in Mittel- und Osteuropa) war mit 16 t Gewicht das schwerste Rüsseltier; vergleichbar dem Nashorn *Paraceratherium*. Schulterhöhe um 4 m. Die Gattung erlosch im M-Pleistozän. Abstammung wohl von *Tetralophodon*. (Ad Mammutidae).

Fam. Stegodontidae: U-Miozän bis Pleistozän; EU, NA, AS, AF (nach BRI):

Stegodon (4 MA bis ?Holozän; Afrika und Asien; bis 7,5 m lang inkl. Stoßzähne, Schulterhöhe 4 m, Gewicht 8 t. Sollen regional in Indonesien bis vor 4100 BP überlebt haben, allerdings ließen sich diese Daten nicht sicher verifizieren. Die letzten gesicherten Daten stammen aus dem späten Pleistozän.

Inselerzweigung z.B. auf Flores; kleinste Art war *S. sondaari* (0,9 MA alt), mit 300 kg kleiner als ein Wasserbüffel (Flores). *Stegodon florensis insularis* bis vor 12 TA.

Stegodonten gelten nicht mehr als Vorfahren der Elefanten und Mammute, sondern

als eine Seitenlinie (Schwestergruppe von Mammuten+Elefanten, daher manchmal als eine UF der Elephantidae betrachtet). *Stegodon* geht wohl auf *Stegolophodon* aus dem Miozän Asiens zurück. Stegodons sind robuster und kompakter gebaut als Elefanten; Zähne ebenfalls abweichend. Im Bardia National-Park in China gibt es eine Elefantenpopulation mit zahlreichen stegodon-artigen Merkmalen (unklar ob Atavismus oder Neumutation).

Fam. **Elephantidae**: ab O-Miozän (*Primelephas*); Radiation zur *Loxodonta*-, *Elephas*- und *Mammuthus*-Gruppe. Vor 6 – 7 MA im Nordtschad schon *Loxodonta* sp.; naA vor 6,7 MA bereits die Gattung der Mammuts (BdW 3/08, 26) in Afrika, bevor sie sich vor 4 MA nach Eurasien ausbreitete. *Stegotrabelodon* (O-Miozän bis U-Pliozän; Afrika, Europa, Asien) *S. syrticus* mit 4 m Schulterhöhe als größte Art. Ad Elephantidae, aber mit gomphotheren-artigen Merkmalen.

Kladogramm:

```

--- Mammuthus americanum
--- Gomphotherium
--- Stegodon
--- Loxodonta
--- Elephas maximus + Mammuthus columbi

```

THENIUS leitet die rez. Elefanten von den Gomphotherien über die Stegotrabelodonten (O-Miozän Afrikas) ab, wobei *Primelephas* (O-Miozän Afrikas) als zentrale Stammform der Elephantidae gilt. Daneben gehen auch die Stegodonten und Mammutidae (amerik. Mammuts) auf die Gomphotherien zurück.

Mit Hilfe der fossilen DNS aus dem Zahn eines 50000 J alten amerikanischen Mastodons (*Mammuthus americanum*, vor ca. 10000 Jahren erloschen) als Außengruppe gelang es schließlich, den Stammbaum der Elephantidae aufzulösen und Dichotomiedaten zu berechnen:

```

--- 26 MA: Mastodon (Mammuthus americanum) (Abspaltung vor 26 MA) (Außengruppe)
--- 7,6 MA: Abspaltung der Linie zum [Mammuthus + Asiatischen Elefanten Elephas maximus]
      (Dichotomie der beiden Linien untereinander erst vor 6,7 MA)
      ab jetzt: Loxodonta
      --- Afrikanischer Steppenelefant (Abspaltung vom Waldelefanten vor 4 MA)*
      --- Waldelefant (Loxodonta cyclotis)

```

(* naA zwischen 7,1 und 1,9 MA: Nat. 469, 269).

Mammuthus americanum (Pliozän bis End-Pleist. Nordamerikas; 4,5 m lang, 3 m Schulterhöhe, 6 t), ähnlich Wollhaarmammuth mit dickem Fell; auch Größe wie Wollhaarmammuth. Allerdings hatten die Mastodons völlig andere Zähne mit konischen Höckern auf den Molaren, die mehr an das Kauen von Blättern angepasst waren als die hochkronigen Zähne der Wollhaarmammute. Schädel größer und flacher, Skelett stämmiger und robuster. Stoßzähne nach oben gebogen (aber nicht so stark wie beim Wollhaarmammuth), manchmal > 5 m lang. Die Stoßzähne wurden im Frühjahr oder frühen Sommer auch beim Kampf der Männchen um Weibchen eingesetzt (Verletzungsmarken im Dentin).

Das Mammuthus ist daher etwas näher mit dem asiatischen als mit dem afrikanischen Elefanten verwandt; der afrikanische Elefant ist die Schwestergruppe des Waldelefanten. Bemerkenswert

sind zeitliche Parallelen zu der Evolution der Hominiden (Diversifizierungen vor 6-7 MA und vor 4 MA), wobei diesen Übereinstimmungen großräumige klimatische Umschwünge zugrunde liegen dürften (BdW 3/08, 31).

Die Stoßzähne der Elephantidae dienen zum Ausgraben von Wurzeln, als Waffen, zur Zuschaustellung von Stärke und Größe (Männchen). Es handelt sich um stark vergrößerte obere Schneidezähne aus Dentin, Knorpel und Kalzium. Bei den Eiszeitmammuts sind die Stoßzähne stärker gebogen als bei rezenten Elefanten, damit die Tiere den Schnee beiseite schieben konnten, um an das Gras heranzukommen.

*Elephantoidea sensu BENTON: zahlreiche Veränderungen im Schädel, darunter Verlust einiger Prämolaren; Verlängerung der Molaren zu langen Backenzähnen, die durch einen horizontalen Zahnwechsel von hinten nach vorn ersetzt werden. Die Elephantoidea erlebten im U-Miozän eine rasche Radiation, wobei u.a. die Mastodonten (paraphyl.), die Mammutidae (Amerikanisches Mastodon *Mammut*), die Stegodontidae und die Gomphotheriidae i.e.S. (ohne Palaeomastodonten) entstanden (Gomphotheriidae bereits im ob. Oligozän Afrikas). Alle diese Gruppen erloschen im Pliozän oder Pleistozän; *Cuvieronius* aus der Familie der Gomphotheriidae ist jedoch noch vor 9100 in Monte Verde (Chile) nachgewiesen, *Stegomastodon* sogar vor 6060 Jahren in Kolumbien! Die rezente Familie Elephantidae ging aus einer späteren Radiation im O-Miozän hervor.

Die Mastodonten entstanden wohl in Zentralasien, verbreiteten sich auch nach Europa und Afrika und erreichten im U-Miozän Nordamerika; einige plio-pleistozäne Linien der paraphyletischen Mastodonten behielten das basale Backenzahnmuster mit wallförmigen Schmelzhöckern bei.

Allen Elephantoidea gemein sind: Tendenz zum Großwuchs; nur wenige in Funktion stehende Zähne; Stoßzähne; Rüssel. Die Entstehung des Rüssels wird mit der Größenzunahme erklärt: als die Elefanten größer wurden, nahm das Gewicht des Kopfes (besonders wegen der Stoßzähne) zu; der riesige Kopf konnte auf dem kurzen Hals nicht mehr bis zum Boden bewegt werden; der ursprünglich nur kurze Rüssel der frühen Rüsseltiere verlängerte sich somit als Kompensation für den kurzen Hals.

Bezahnung: *Moeritherium* verfügte noch gleichzeitig über 3 Backenzähne je Kieferhälfte (wie alle Säuger), die in Funktion standen; moderne Elefanten haben je Kieferhälfte nur einen Molaren in Funktion. Zwar besitzen sie je Kieferhälfte noch drei Milch- und drei Dauermolaren, die aber nacheinander durchbrechen. Die drei Milchmolaren sind bis zum 15. Lj. in Funktion, der erste Molar zwischen 18 und 28 Jahren, der zweite Molar bis zu einem Alter von 40-50 Jahren und der dritte ab dem 50. Lebensjahr. Wenn er so stark abgekaut ist, dass nur noch die Wurzel übrig bleibt (im Alter von > 60 J.), stirbt der Elefant. Prinzip des horizontalen Zahnwechsels: die abgenutzten Zähne werden von den hinten durchbrechenden Zähnen nach vorn geschoben (ebenso bei Seekühen sowie – konvergent – bei Känguruhs).

Die Elephantidae selbst perfektionierten gleichzeitig die Wirkung der Zähne: die Höckerreihen verschmolzen zu schmelzbedeckten Kauleisten; die Zähne wurden extrem überhöht; die Zahl der Kauleisten (Schmelzleisten), die quer über den Zahn verlaufen, nahm auf 10 – 30 zu. Die Täler zwischen den Höckerreihen (Schmelzleisten) sind mit Zement gefüllt. Im Rahmen der Abnutzung entsteht so auf der Kaufläche ein Relief aus Querstreifen aus Schmelz-Dentin-Schmelz-Zement-Schmelz-Dentin-Schmelz ..., wobei der harte Schmelz erhabene Kanten bildet; der Zahn wirkt auf diese Weise wie ein großes Reibeisen (BENTON).

Stammbaum der Elefanten lt. Naturhistor. Museum Mainz (ergänzt):

1. "**Urmastodonten**" des Eozäns; Abzweigung der Linie zu den **Deinotherien** (bis Alt-Pleistozän) sowie -getrennt - der Linie zu den amerik. Mammut über *Palaeomastodon* (Oligozän) als Vorfahr der **Stegodonten** (bis O-Pleist.) und **amerikan. Mammut** (bis Postpleist.) (Fam. **Mammutidae**) (Anmerkung: nach neueren Erkenntnissen gehen Stegodonten und Mammutidae auch auf die Gomphotherien zurück!)
2. in der Hauptlinie zu den Elefanten steht dann im U-Oligozän *Phiomia* und im U/M-Miozän ***Gomphotherium angustidens***
3. von *G. angustidens* Abzweigung der Nebenlinie, die über ***Tetralophodon*** zu ***Anancus*** (O-Miozän bis U-Pleist.) führt
4. von *Gomphotherium* führt die Hauptlinie weiter zu ***Stegotetrabelodon*** (O-Miozän Afrikas) und davon zu
5. ***Primelephas*** (O-Miozän Afrikas) als Stammform der Fam. **Elephantidae** (ab O-Miozän)
6. Ausgehend von *Primelephas* kommt es im Pliozän Afrikas zu einer Radiation in drei Linien:
 - 6a) ***Loxodonta***-Linie: über *L. aurora* (M/O-Pliozän) zu *L. africana* (rez.) mit den drei Rassen *L.a. africana* (Kap-Elef.), *L.a. oxyotis* (Afrik. Steppenelefant) und *L.a. cyclotis* (Afrik. Waldelefant). *L. africana* in histor. Zeit noch in Nordafrika.
 - 6b) ***Mammuthus***-Linie über *Mammuthus subplaniformes* aus dem O-Pliozän Afrikas, den Südelefanten *M. meridionalis* (bis 900000 J) und den Steppenelefanten *M. trogontherii* (0,9 bis 0,4/0,3 MA) zu *M. primigenius* (Auftreten vor 0,5 bis 0,4 MA, Aussterben vor ca. 3730 J., Wrangel-Insel) sowie *M. colombi*. Auch die Mammuti entstanden also in Afrika!
 - 6c) ***Elephas***-Linie: *E. ekorensis* im Pliozän Afrikas, daraus in Afrika *E. iolensis* (mit ihm stirbt im O-Pleistozän die *Elephas*-Linie in Afrika aus), in Südeuropa der Waldelefant *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus* (700000 bis 80000 J., diverse Inselformen auf Mittelmeerinseln nur 90 cm Schulterhöhe; Überleben auf Mittelmeerinseln wahrsch. bis zum Neolithicum!). In Asien entstand *E. maximus*; heute vier Rassen: Ceylon-Elefant. *E.m. maximus*; Indischer Elefant, *E.n. bengalensis*; Sumatraelefant, *E. m. sumatrensis* und Malaya-Elefant, *E. m. hirsutus*. Zwergelafanten im Pleistozän auch auf den Phillipinen und Celebes. Nach neuerer Auffassung stammt *E. maximus* direkt von *E. hyatricus* ab, der vor 2 MA in Asien lebte. Rezente besonders große Elefanten im Norden Indiens zeigen atavistische mammutähnliche Kopfhöcker, erwiesen sich jedoch in DNA-Studien eindeutig als *E. maximus*. Die mammutartigen Kopfhöcker scheinen also atavistische Merkmale des Vorfahren *E. hyatricus* zu sein, die sich aber in ihrer Form von den Kopfhöckern der Mammut unterscheiden und in einer isolierten Population von *Elephas*, dem nepalesischen Riesenelefant, wieder durchbrachen. Der **nepalesische Riesenelefant** (Schulterhöhe 3,3 m; *E. maximus* üblich: 2,5 – 3,0 m) mit doppeltem Höcker auf dem Kopf als Atavismus an *E. hyatricus* aufgrund von Isolation und Inzucht? Das Mammut steht nach genet. Untersuchungen *E. maximus* näher als *Loxodonta*, der nepal. Riesenelefant ist aber ein echter *E. maximus* und zeigt keine größere genetische Nähe zum Mammut.

Aktuelles Kladogramm (anno 2010) der Linie zu den rezenten Elefanten und zum Mammut (National Geographic, Deutsche Ausgabe, April 2010):

- Linie zu *Primelephas* (6,5 – 5 MA)
- Chronospecies: *Loxodonta cookei* 6,7 – 5,3 MA --- *L. adaurora* 4,8 – 2,5 MA ---
L. africana (ab 1,0 MA)
- *Elephas nawataensis* 6,5 MA --- Chronospecies ***E. reckei*** (4,2 – 0,4 MA)*
- ab jetzt: LINIE ZUM MAMMUT
- *Mammuthus subplanifrons* 5,7 – 3,5 MA
- *Mammuthus africanavus* 5 – 1,5 MA
- *Mammuthus meridionalis* 3,3 – 0,8 MA --- *M. trogontherii* --- ***M. primigenius***

* aus **frühen** *E. reckei* zweigt die Linie zum asiatischen Elefanten ab:

(frühe *E. reckei*) --- *E. planifrons* 3,1 – 2 MA --- *E. hysudricus* 2,0 – 1,0 MA ---
E. maximus (ab 0,1 MA) (Chronospecies)

* Aus **späteren** *E. reckei* entwickelte sich *E. antiquus* (ab ca. 0,8 MA; bis ca. 37000 BP) und daraus dann *E. falconeri* als Inselform (ab ca. 0,3 MA); *E. reckei* überlebte aber bis vor 0,4 MA; *E. antiquus* ist daher keine Chronospecies!

Kladogramm der afrikanischen Elefanten und Lebensspanne der Taxa in Ostafrika:

--- *Prodeinotherium* (22 – 11 MA) + *Deinotherium* (11 bis < 1 MA)
ab jetzt: „Gomphotheriidae“ (paraphyletisch)
--- *Stegodon* (7 – 2 MA)
--- *Gomphotherium* (20 – 12 MA)
--- *Archaeobelodon* (20 – 18 MA)
--- *Atrochoerodon* (18 – 16 MA) + *Choerolophodon* (16 – 10 MA)
ab jetzt: „Elephantoida“
--- *Tetralophodon* (11 – 9 MA) + *Anancus* (8 – 4 MA, andernorts länger*)
--- *Stegotrabelodon* (8 – 4 MA)
ab jetzt: Elephantidae
--- *Primelephas* (8 – 4 MA)
--- *Loxodonta* (ab 6,5 MA)
--- *Elephas* (5 – 3 MA) + *Elephas (Palaeoloxodon)*: (3,5 – 0,5 MA, andernorts länger*)**

* andernorts in Afrika (die Angaben hier beziehen sich nur auf Ostafrika!); in Eurasien erlosch *Anancus* erst vor 1,8 MA

** inzwischen als Schwestergruppe des afrikanischen Waldelefanten *L. cyclotis* identifiziert aufgrund von aDNA (s.u.).

Die Elephantidae entwickelten sich in Afrika aus paraphyletischen Gomphotherien; letztere verfügten über niedrigkronige Zähne mit gerundeten Zahnhöckern. Diese fusionierten später zu den typischen Lamellen der Elefantenmolaren; in verschiedenen Gattungen nahm die Zahl der Lamellen und Höhe der Zahnkronen dann um das Dreifache zu. Anlass dieser Veränderungen waren der Wechsel von C3-dominierten Wäldern und baumreichen Arealen zu C4-dominiertem Grasland, und die zunehmende Austrocknung mit der Folge, dass auch durch Staub und Bodenbestandteile verstärkter Zahnabrieb erfolgte.

Der horizontale Zahnwechsel der Rüsseltiere war schon vor dem Übergang zum Grasfresser etabliert und könnte diesen Übergang erleichtert haben. Er ist die Folge des relativ kurzen Kiefers, der den biomechanischen Ansprüchen eines schweren Kopfes mit Stoßzähnen folgt. Die blockartige Molarenmorphologie mit parallelen Schmelzlamellen, die von Zahnzement zusammengehalten wurden, entstand dagegen erst vor ca. 7 MA als Schlüsseladaptation der

Kronengruppen-Elephantidae. Auf dieser Basis nahm dann die Hypsodontie zu, und die Anzahl der Schmelzlamellen vervielfachte sich. Der Erfolg dieses neuen Konzeptes ging dann zulasten der Gomphotheren und Stegodonten.

Die Ausbreitung der C4-Flora erfolgte in Afrika ab 10 MA zunächst graduell und beschleunigte sich vor ca. 4 MA. Isotopstudien mit Zahnschmelz belegen, dass sowohl späte Gomphotherien wie frühe Elephantiden vor ca. 8 MA recht plötzlich von C3- zu C4-dominiertes Nahrung übergingen, obwohl die Landschaft damals noch aus einem Mosaik mit großen Anteilen von C3-reichen baumdominierten Arealen bestand. In mehreren Rüsseltiergattungen dominierte ab jetzt das Gras (*Anancus* und *Stegodon* zeigten aber zu jener Zeit eine große Streuung der Isotopenwerte; einzelne Tiere oder Populationen ernährten sich also recht unterschiedlich).

Die Deinotherien blieben dagegen strenge C3-Fresser und nutzten die verbliebenen baumreichen Lebensräume. Sie behielten über ihre gesamte Lebensspanne (Deinotherien noch vor 1 MA in Ostafrika) ihre einfachen, niedrigkronigen Zähne.

Auch die Pferde Ostafrikas zeigten einen ähnlichen Übergang: vor 9,9 MA dominierte noch das C3-Futter, vor 7,4 MA das C4-Gras.

Die stärkste Zunahme der Zahnhöhe und Lamellenanzahl erfolgte bei den Elephantidae aber in den letzten 5 MA - d.h. mindestens 3 MA nachdem die betreffenden Rüsseltierlinien zu einer gras-dominierten Lebensweise übergegangen waren (geringe Zunahmen der Lamellenzahl waren vor 10 MA erfolgt, eine moderate Zunahme der Hypsodontie zwischen 8 und 6 MA). Es kam demnach über längere Zeit zu einer Entkoppelung zwischen Verhalten (Übergang zum Grasfresser) und Morphologie (Hypsodontie, Lamellenzahl).

Der Übergang zum C4-Gras bei späten Gomphotheren und frühen Elephantiden vor ca. 8 MA dürfte die Selektion für erhöhte Abrasionsresistenz der Molaren ausgelöst haben. Gras enthält mehr Phytolithe, und beim Grasfressen werden mehr bodennahe Staub- und Mineralbestandteile mit aufgenommen. C3-Gräser enthalten weniger Phytolithe als C4-Gräser. Das Isotopensignal in den > 8 MA alten Zähnen mit seiner C3-Dominanz schließt zwar eine Ernährung von C3-Gräsern bei späten Gomphotheren und frühen Elephantiden nicht aus, diese hätten aber wegen ihres geringeren Phytolithgehalts nicht zu einer Selektion für erhöhte Abrasionsresistenz geführt.

Die Verzögerung der anatomischen Reaktion könnte aber auch damit zusammen hängen, dass die Schädelanatomie angepasst werden musste, um stark hochkronige Zähne unterzubringen. Auch in Nordamerika wurde eine deutliche Verzögerung zwischen dem Auftreten offener Habitats und der Entwicklung der Hypsodontie beobachtet, so bei Pferden, wo die Abnutzungsspuren an den Zähnen bereits ab 22 MA einen graduellen Übergang zum Grasfressen belegen, eine deutliche Zunahme der Hypsodontie aber erst ab 14 MA beobachtet wurde.

Ein dritter Faktor ist der Umstand, dass eine verstärkte Abrasion durch Staub und bodengenerierte Mineralbestandteile erst später und nicht schon vor 10 bis 8 MA relevant wurde, nämlich als vor ca. 3,5 MA die Trockenheit in Ostafrika zunahm. Da jetzt nicht mehr so viele Bäume als Staubfänger zur Verfügung standen, war die bodennahe Vegetation stärker mit harten, mineralischen Staubpartikeln kontaminiert; gleichzeitig wurde das Gras kürzer, was nochmals die Staubbelastung der Nahrung steigerte.

Vor 10 bis 8 MA änderte sich somit der Lebensraum der Rüsseltiere Ostafrikas und favorisierte eine erhöhte Abrasionsresistenz. Weitere Veränderungen innerhalb dieses Lebensraumes wie die

zunehmende Trockenheit vor allem ab 3,5 MA verstärkten dann diesen Selektionsdruck. Einen deutlichen Trend zu Hypsodontie und erhöhter Lamellenzahl zeigte dann die *Palaeoloxodon* (=Elephas) *reckei/iolensis*-Linie. Das Maximum an Hypsodontie und Lamellenzahl wurde aber erst < 0,5 MA erreicht.

Parallele und nahezu zeitgleiche Veränderungen finden sich auch bei den aus Afrika stammenden Linien *Elephas* und *Mammuthus* in Eurasien.

Es gibt dagegen bisher keine Hinweise darauf, dass die C4-Gräser auf die zunehmende Begrasung mit einer Zunahme des Phytolithgehalts reagierten.

Die Elephantoiden *Stegodon kaisensis* und *Anancus kenyensis/ultimus* in Ostafrika waren ebenfalls zum Grasern übergegangen; ihre Bezahnung blieb aber konservativ und konnte sich nicht in Richtung auf Hypsodontie entwickeln. Vor 4 MA wurde ihre Schmelzmorphologie zwar komplexer (z.B. zusätzliches Höckerpaar); dies reichte aber nicht aus, um die Abrasionsresistenz wegweisend zu erhöhen, und daher starben sie in dieser Region kurze Zeit später aus.

Die beiden rezenten afrikanischen Elefantenarten bzw. - unterarten (je nach Autor), *Loxodonta africana africana* und *L. a. cyclotis*, weisen eine(n) ähnliche(n) Hypsodontieindex (1,7 – 2,1) und Schmelzlamellenzahl (10 – 12) auf. Die rezenten „Waldelefanten“ stammen demnach aus einem halb offenen Mosaikhabitat und gingen erst später zum Waldleben und Äsen über. Die moderne Lamellenzahl wurde bereits vor 3,5 MA erreicht, die aktuelle Hypsodontie vor 2 MA. *Loxodonta* dürfte sich zu dieser Zeit in die zentralafrikanischen Wälder zurückgezogen haben, denn es fehlen jegliche fossilen Hinweise für *Loxodonta* aus Savannenhabitaten aus dieser Zeit, in denen *Palaeoloxodon recki* dort dominierend wurde (3,5 – 1 MA; Afrika und Arabien; 4,3 m Schulterhöhe; 12,3 t – größter Elefant aller Zeiten). Etwa in diesen Zeitraum dürfte auch die Dichotomie in die beiden modernen (Unter-)Arten fallen (d.h. am jüngeren Ende des nach molekularen Daten geschätzten Zeitraumes zwischen 5,6 und 2,6 MA). Ob die Vorfahren von *L.a.a.* in der Zwischenzeit in der Savanne persistierten, oder später wieder aus den Wäldern hervor kamen, ist noch unbekannt (Nat. 500: 331). *Palaeoloxodon recki* war nahe mit dem asiatischen Elefanten (*E. maximus*) verwandt und starb möglicherweise durch die Konkurrenz mit den afrikanischen Elefanten (*L. africana*) aus.

Im Jahr 2017 zeigte eine paläogenomische Studie mit vier Exemplaren von *Palaeoloxodon antiquus* (1,5 – 0,1 MA; Schulterhöhe 4,2 m bei Bullen), dass dieser näher mit dem afrikanischen Waldelefanten *Loxodon cyclotis* als mit dem afrikanischen Savannenelefanten *L. africana* verwandt ist (vier komplette mitochondriale Genome, zwei partielle Kerngenome). Die Funde stammen aus Deutschland (244 und 120 TA; Weimar-Ehringsdorf und Neumark-Nord) und belegen, dass mit modernsten Labormethoden auch außerhalb von Permafrost-Settings aDNA diesen Alters gewonnen werden kann (die älteste aus Permafrost geborgene aDNA stammt von einem Pferd und ist mit Stand 2017 0,7 MA alt).

Palaeoloxodon antiquus (Pleist., Eurasien, Afrika; 7 m lang inkl. der recht geraden bis >3 m langen Stoßzähne; Schulterhöhe 4,3 m, Gewicht 10 t); interglazial in Asien und Afrika; in Europa überlebte der Waldelefant bis zum Ende des Pleistozäns. In Eiszeiten folgen sie den Waldzonen nach Süden.

Dies verdeutlicht, dass es sich bei den beiden afrikanischen Elefantentaxa tatsächlich um separate Arten handelt. *P. antiquus* war mit 13 t mehr als doppelt so schwer als heutige Elefanten.

--- *Mammuthus primigenius* + ***Elephas maximus***

--- ***Loxodonta africana*** (Abzweigung: 7 – 3,9 MA)

--- ***L. cyclotis*** + *Palaeoloxodon antiquus* (Abzweigung: 3,5 – 1,5 MA)

Die Linien zum afrikanischen Waldelefanten und *P. antiquus* müssen sich irgendwann zwischen 3,5 und 1,5 MA getrennt haben, vom afrikanischen Savannenelefanten dagegen vor 7 und 3,9 MA.

Übereinstimmungen zwischen *P. antiquus* und *E. maximus*/Mammut könnten auf einem genetischen Austausch zwischen beiden Linien zurückgehen, wie man dies auch mit Hilfe von mtDNA zwischen den beiden rezenten afrikanischen Elefantenarten beobachten konnte. Oder aber *P. antiquus* und *Elephas maximus*/Mammut behielten ursprüngliche Elefantenmerkmale bei, die *L. cyclotis* und *L. africana* verloren gingen.

Palaeoloxodon recki gilt als Vorfahr von *P. antiquus* und war in Afrika sehr häufig. (*eLife* 6: e25413; *Natwiss .Ru.* 7/2017: 357).

Im Jahr 2018 wurden dann paläogenomische Studie mit 14 Genomen berichtet, davon zwei vom Amerikanischen Mastodon (*Mammut americanum*; ad *Mammuthidae*) als Außengruppe und 12 von *Elephantidae* (die drei rezenten Arten sowie ein 120000 J alter Waldelefant *Palaeoloxodon antiquus*, *Mammuthus columbi* und *Mammuthus primigenius*).

Dabei zeigten sich erhebliche Vermischungen zwischen verschiedenen Taxa. *Palaeoloxodon antiquus* geht danach auf eine Mischung aus drei Populationen zurück: an erster Stelle stehen Vorfahren des heutigen afrikanischen Steppenelefanten, gefolgt von Vorfahren der heutigen Waldelefanten sowie Vorfahren von Wollhaarmammuts. *Paleoloxodon antiquus* kann daher nicht mehr als Schwestergruppe des rezenten afrikanischen Waldelefanten betrachtet werden, sondern geht auf Genflow aus drei verschiedenen Populationen zurück, steht dem afrikanischen Steppenelefanten aber am nächsten.

In Nordamerika kam es zu Vermischungen zwischen Wollhaar- und Prairie-Mammut. Demgegenüber entwickelten sich die rezenten afrikanischen Arten seit ca. 0,5 MA genetisch nahezu komplett isoliert. Sowohl Genflow wie Isolation spielten in der Evolution der *Elephantidae* eine wichtige Rolle (*PNAS* 115: E2566).

Seekühe (O Sirenia): seit M-Eozän, sicherer Nachweis der Fam. der **Manatis** im O-Miozän (evtl. schon im Eozän), rez. *Manatus* seit Pleistozän sicher nachgewiesen (?Eozän). Lt. BRI *Dugongidae* ab Lutet, *Trichechidae* ab U-Miozän.

Bei den Dugongs (ab O-Eozän) im Miozän Europas *Rytiodus*, 6 m lang (doppelt so groß wie rez. Dugongs), ansonsten dugong-ähnlich. Außerdem im Miozän *Dusisiren* mit modernen Merkmalen (nach unten gebogene Schnauze, reduzierte Bezahnung, aquatische Anpassungen wie breite verdickte Rippen, paddelförmige Hände, zurückgebildete Hinterbeine, walähnlicher Schwanz).

Südamerikanische Huftiere: alle wichtigen Ordnungen nach wie vor vertreten:

1. Litopterna:

Im U-Miozän *Diadiaphorus* und *Thoatherium* als Vertreter der pferdeähnlichen **Proterotheriidae** (O-Pal. bis O-Pliozän) in der O **Litopterna**, allerdings eher blätter- als grasfressend (niederkronige Zähne).

Beine lang und schmal. *Thoatherium* (70 cm lang) als kleinster Vertreter der Litopterna, gazellen-ähnlich, Beine und Füße sehr lang. Reduktion der Seitenzehen noch stärker als bei rez. Pferden; das Gebiss blieb auf einem primitiven Stand; es ernährte sich eher von Blattwerk als von Gräsern. Die Proterotheriidae durchliefen die maximale Diversifizierung im U-Miozän und erloschen erst vor 3 MA im oberen Pliozän.

Ebenfalls im U-Miozän *Thesodon* (2 m lang) aus der Litopterna-Fam. **Macraucheniidae**, die durch nashornartige Füße, langen Hals und einen Rüssel gekennzeichnet ist. *Thesodon* guanakoähnlich, aber dreizehig; Rüssel nicht länger als bei heutigen Saiga-Antilopen. Unterkiefer sehr schlank, insgesamt 44 Zähne, was zu diesem Zeitpunkt im Tertiär bereits sehr ungewöhnlich war. Macraucheniidae: Thanet bis Pleistozän (lt. BRI bis Holozän !?)

2. Notoungulata (insgesamt über 100 Gattungen)

Fam. **Interatheriidae** (O-Pal. bis O-Miozän, lt. BRI bis Pliozän): kleine, nagerähnliche Säuger, z.B.

Protyotherium (Olig./naA U-Miozän, 40 cm lang), rattenähnlicher Kopf mit verjüngter Schnauze. 44 Zähne ohne Spezialisierung. Kurzer Hals, langer Körper, dicker langer Schwanz.

Lange, schlanke Beine mit bekrallten Pfoten. Kaninchenartig. Zur UO Typotheria, die Kaninchen- bis Bärengröße erreichte und einige Taxa mit reduzierter Finger- und Zehenzahl umfasste.

Fam. **Homalodotheriidae**: U-Oligozän bis O-Miozän, chalikotherienähnlich mit bekrallten Zehen, z.B.

Homalodotherium (U- bis M-Miozän, 2 m lang): an den vier Fingern jeder Hand eine Krallen anstelle des sonst für Notoungulata typischen Hufs. Vorderbeine länger und schwerer gebaut als Hinterbeine; vorn Zehen-, hinten Sohlengänger. Konnte sich zeitweise auf die Hinterbeine erheben.

Fam. **Toxodontidae** (nashornähnlich mit Horn auf der Schnauze bei einigen Arten): entstanden vor ca. 30 MA im Oligozän; überlebten bis ins obere Pleistozän (U-Oligozän bis Pleist.)

Adinotherium (U- bis M-Miozän, Länge 1,5 m): kleines Horn auf dem Schädel, weniger plump als *Toxodon*, Vorderbeine relativ lang.

Erlöschen der Astrapotheria (innerhalb der Notoungulata) im M-Miozän; einer der letzten Vertreter: *Heladotherium* (ad Astrapotheriidae; M-Miozän; 4 m lang, 4 – 6 t).

Granastrapotherium (Astrapotheriidae); M-Miozän (14-12 MA); 3,2 m lang, 1,5 m Schulterhöhe, 1,5 t), keine Schneidezähne; horizontale obere und untere Stoßzähne; obere Stoßzähne bis 1m lang, wahrscheinlich Rüssel.

Vertreter der UF Pachyrukhinae (ad Hegetotheriidae, Typotheria, Notoungulata) wie *Paedotherium* und *Tremacyllus* (jeweils O-Miozän bis U-Pleist.) entwickelten konvergent eine Kaumuskulatur wie bei Sciuromorpha (Sciuromorphie), der einzige Fall von echter Sciuromorphie außerhalb der Nagetiere. Der vordere Teil des Masseters entspringt an der breiten zygomatischen Platte, die das Rostrum erreicht. Dieses Merkmal findet sich bei den Pachyrukhinae seit dem Oligozän und ermöglichte diesen Typotheria, eine ökologische Nische zu nutzen, die für die Nagetiere Südamerikas (ausschl. Hystricomorpha) unerreichbar war (Nutzung sehr harter Nahrung). Die Entwicklung wird in Verbindung gebracht mit der Ausbreitung nuss- und zapfentragender Bäume seit dem Eozän-Oligozän-Übergang und erfolgte andernorts synchron auch bei den Sciuromorpha, d.h. dieselben weltweiten ökologischen Veränderungen um die Eozän-Oligozän-Grenze dürften die Sciuromorphie bei Sciuromorpha und – konvergent – in Südamerika bei pachyrukhinen Notoungulata ausgelöst haben (Comm. Biol. 2: 202).

Unpaarhufer (Perissodactyla): Im Miozän sind die Unpaarhufer im Vergleich zu den Paarhufern schon im Rückgang begriffen und nur noch durch Pferde, Nashörner, Tapire und **Chalicotherien** (U-Eozän bis O-Pliozän, evtl. aber bis vor 2 MA oder kürzer noch in Afrika; lt. BRI Ypres bis Pleistozän, lt. BENTON ebenfalls bis Pleistozän) repräsentiert. Kopf der Chalicotherien pferdeartig, Hinterbeine kurz, Vorderbeine lang, Becken niedrig und breit. Finger mit kleinen „Hufen“ und Zehen mit kleinen Krallen (zum Graben von Wurzeln?). Evtl. Knöchelgänger wie Schimpanse und Gorilla. Kladistisch bilden die Chalicotherien mit Tapiren und Nashörnern die Tapiromorpha.

Ceratomorpha/Tapiromorpha:

1. Nashörner: Aussterben der letzten Nashörner Nordamerikas vor 5 MA. Neben der rez. UF **Dicerorhininae** (ab O-Oligozän) erscheint im M-Miozän auch die UF **Rhinocerotinae**. *Dicerorhinus* (O-Oligozän bis rez.) lebte vom U-Miozän bis Pleistozän auch in Europa. Nach der Entstehung einer Verbindung zwischen Eurasien und Afrika wanderten die Nashörner im Miozän in Afrika ein, wo die rezenten afrikan. Nashornarten entstanden.

Einteilung der rez. Nashornarten nach THENIUS:

- 1) UF **Rhinocerotinae (Panzernashorn)** ab M-Miozän;
Rhinoceros ab M-Miozän, heute zwei Arten (*R. sondaicus* = Java-Nash.,
R. unicornis, Vorderindien). *Rhinoceros* war stets auf Südostasien beschränkt
- 2) UF **Dinocerathininae (Halbpanzernashorn.)** ab O-Oligozän;
 - a) *Dicerorhinus* (Eurasien, Afrika) seit O-Oligozän, heute Sumatranashorn;
aus *Dicerorhinus* haben sich *Coelodonta* und *Diceros* entwickelt
 - b) *Diceros*-Gruppe ab unt. M-Miozän, *Diceros* selbst ab O-Miozän
 - c) aus *Diceros* leitet sich im jüngsten Miozän *Ceratotherium* ab; *C. praecox*
aus dem Pliozän als direkte Stammform des rez. *C. simum*.

Die Rhinocerotidae entwickelten im Miozän auch flußpferdartige Formen (**Teleoceras**: M- bis O-Miozän Nordamerikas, 4 m lang, 1 - 1,8 t). Langer Rumpf mit gedrungenen Beinen, die so kurz waren, daß der Bauch manchmal auf dem Boden schleifte. Kurzes, konisches Horn auf der Nase. Wohl semiaquatisch (wie Flusspferde).

Ebenfalls im ältesten Miozän erscheinen die zu den Nashörnern zählenden **Elasmotheriinae** (UF der Rhinocerotidae), von denen *Elasmotherium* bis ins O-Pleist. überlebt (letzter Nachweis in Sibirien vor <39 TA).

Nach mtDNA-Daten aus fossilen Exemplaren von *Elasmotherium* trennte sich diese UF schon vor 47 MA von der Linie zu den modernen Nashörnern. Ältester fossil nachgewiesener Vertreter dieser UF ist *Bugtirhinus praecursor* aus dem U-Miozän Pakistans, kladistisch gefolgt von *Caementodon oettingenae* (Palaeont. 43, 795).

Im frühen Miozän (20 MA) Mitteleuropas sehr kleine Nashörner (*Dicerorhinus tagicus moguntianus*; Mainz-Budenheim; nur 85 cm groß), hornlos; gilt als Vorläufer des Sumatranashorns (*Dicerorhinus sumatraensis*), dessen Schulterhöhe max. 1,5 m beträgt.

2. Tapire: *Miotapirus* (U-Miozän Nordamerikas, 2 m lang): ähnlich rez. Tapiren, lebte bis in 4500 m Meereshöhe.

3. Chalicotherien (+), s.o.; größte Diversität der UF Chalicotheriinae im O-Miozän. Die Schizotheriinae mit ihrem eher pferdeähnlichen Aussehen starben zu Beginn des Pliozäns aus, abgesehen von *Ancylotherium* (Afrika; O-Miozän bis frühes Pleistozän).

Chalicotherien: *Moropus* (U- bis M-Miozän Nordamerikas, 3,3 m lang, 2,4 m Schulterhöhe, 1 – 1,7 t):

Kopf und Körper pferdeähnlich, aber schwere Beine (kein Schnellläufer), Zähne niederkronig (Blattfresser), Vorderbeine lang mit drei langen, gespaltenen Krallen; Rücken fiel zur Beckenregion ab. Funktion der Krallen (Ausgraben, Angeln im Geäst bei Aufrichtung auf die Hinterbeine?) unklar (Schizotheriinae)

Chalicotherium goldfussi vor 12 MA in Mitteleuropa, aufgerichtet 3 m hoch; Krallen an der hakenförmigen Hand zum Herunterziehen von Ästen; sieht aus wie eine Kreuzung zwischen Pferd und Gorilla (Chalicotheriinae)

Anisodon (Chalicotherium) grande (O-Miozän Europas): 2,2 m lang, 1,8 m Schulterhöhe, 600 kg

Hippomorpha:

4. Pferde (F. Equidae, ab Ypres): *Parahippus* (U-Miozän) an der Schwelle zwischen laub- und grasfressenden Pferdearten; *Merychippus* im M/O-Miozän als erster reiner Grasfresser. Zu Beginn des Miozäns kommt es zu einer raschen Größenzunahme der Pferde, als aus Waldgebieten weite Savannen entstanden, was mit einer Änderung der Lebensweise und Zunahme der Diversität der Equidae verbunden war. Der Übergang zum Grasfresser geht auch mit einer Verlängerung des Halses einher (*Merychippus*). Die entscheidende Transformation von mäßig- zu hochkronigen Pferden erfolgte zwischen 18 und 17 MA beim Übergang von *Parahippus leonensis* über *Merychippus gunteri* zu *M. primus*.

Zwischen der Ausbreitung der Grasländer in Nordamerika (die vor ca. 22 MA erfolgte) und dem Eintreten der Hochkronigkeit (Hypsodontie) bei Pferden und Kamelen verging eine Zeitdifferenz von 4 MA. Parallel wurden aber auch in beiden Tiergruppen die Beine länger, d.h. sie waren besser in der Lage, auf der Suche nach geeigneter Nahrung größere Strecken zurückzulegen. Dies ermöglichte ihnen vermutlich, den kritischen Zeitraum bis zur Etablierung der Hypsodontie zu überbrücken. Die Hypsodontie ist für Grasfresser deshalb erforderlich, weil Gräser stark abrasive Silikate enthalten. Die Entwicklung längerer Beine ab ca. 22 MA kann nämlich nicht mit der Flucht vor Beutegreifern erklärt werden, da diese erst ca. 20 MA später mit der Entwicklung längerer Beine reagierten. Die Pferde und Kamele antworteten auf die sich ausbreitenden Grasländer zunächst mit längeren Beinen (größerer Aktionsradius zur Nahrungssuche) und erst allmählich und verzögert mit Hypsodontie (Sci. 306, 1467).

Allein in Nordamerika entstanden zwischen 15 und 18 MA 19 neue Arten. Vor 15 MA lebten gleichzeitig 15 grasende Pferdearten aus 12 Gatt.; daran schloss sich ein allmählicher Rückgang der Diversität an, wobei in der ersten Phase (15 –10 MA) zunächst primitivere, kurzkrönige Arten (z.B. Anchitherien wie *Hypohippus*) betroffen waren, wohl bedingt durch den Verlust von Waldhabitaten bei Ausbreitung offener Grasländer. Im jüngeren Miozän (10 bis 5 MA) müssen andere Gründe für die Abnahme der Diversität verantwortlich sein, evtl. in Verbindung mit der Ausbreitung C4-dominiertes Ökosysteme. Vor 4,8 MA kam es dann in Nordamerika zu einer plötzlichen Reduktion der Anzahl der Pferdegattungen von 8 im obersten Miozän auf 3 im Pliozän. *Nannippus*, *Cormohippus* und *Dinohippus/Equus* überlebten lokal in Florida ins Plio-Pleistozän. *Dinohippus maximus* (268 kg; ein „Softpflanzenfresser“ = Äser) ist die Schwesterart der ältesten bekannten Art der Gattung *Equus* (*E. simplicidens* aus dem Pliozän Nordamerikas).

Studien (1999) zum Verhältnis von C3/C4 im Zahnschmelz ca. 5 MA alter Pferdearten Floridas (6 Arten) sowie den Nutzungsspuren auf den fossilen Zähnen ergaben allerdings, dass zwei der 6 untersuchten Arten trotz persistierender (fixierter) Hochkronigkeit wieder von der C4-Ernährung (Gräser in tropischen und gemäßigten Zonen; erstes Produkt der Photosynthese ist eine 4-C-Säure) zur C3-Ernährung (Blätter, weiche Sumpfräuser, Kräuter, Gräser in kühlen Arealen: „weiche Pflanzen“; erstes Produkt der Photosynthese ist eine 3-C-Säure) zurückgekehrt waren, andere Arten wiesen gemischte Ernährung (C3 und C4) auf. Von diesen 6 Arten starben vor ca. 4,8 MA eine blattfressende (*Astrohippus*) und zwei grasende Arten aus (*Pseudhipparion*, *Neohipparion*, vor 5,0 MA erloschen). *Cormohipparion* starb in Nordamerika (außer Florida) vor 4,8 MA aus, überlebte aber in Florida bis ins Plio-Pleistozän.

Demgegenüber sind alle fossilen und rezenten Arten von *Equus* reine Grasfresser. Der Übergang von weicher C3-Nahrung zur C4-Nahrung muss in einigen Gegenden Nordamerikas schon innerhalb der Gattung *Dinohippus* erfolgt sein, waren doch nach C3/C4-Studien einige lokale mexikanische Populationen schon C4-Fresser, auch die C3/C4-Werte einzelner Individuen von *D. maximus* aus Florida weisen darauf hin, dass einzelne Individuen sich von Gräsern ernährten. Der Übergang zu weit verbreiteten, ausschließlich grasenden *Equus* erfolgte dann in Nordamerika vor 4,8

bis 4,5 MA im untersten Pliozän. Die hohe Diversität der Pferdearten Floridas im obersten Miozän und das lokale Überleben einer einzelnen Art (*Cormohippus emsleyi*) werden mit der hohen ökologischen Diversität Floridas (Marschland, Küstensümpfe) in Verbindung gebracht.

Stammlinie der rez. Pferde: *Parahippus* --- *Merychippus*; davon stammen dann *Pliohippus* (Pliozän) und *Hipparion* (M/O-Miozän bis Altpleistozän). Die alte Seitenlinie *Anchitherium* stirbt in Eurasien erst vor 5 MA aus. Die UF **Equinae** erscheint erst im U-Pliozän. In Pakistan sind Pferde (*Hipparion*) ab 10,5 MA nachweisbar, in Ostafrika ab 10,7 – 10,1 MA (*Hipparion*). Zu diesem Zeitpunkt breiteten sich Pferde stark in Europa, Asien und Afrika aus.

Anchitherium: U- bis O-Miozän, Nordamerika, Asien und Europa; bereits im U-Miozän Ostasiens. Schulterhöhe 60 cm. Seitenzweig der Pferdeentwicklung, der vor 25 MA in Nordamerika entstand. Ähnlich *Mesohippus*; dreizehig, blattfressend. In Nordamerika vor 15 MA von grasfressenden Pferden verdrängt, überlebte es noch lange in Eurasien bis vor 5 MA, zuletzt in China.

Parahippus (U-Miozän Nordamerikas, 1 m Schulterhöhe): ähnlich *Mesohippus* (Vorfahr), noch drei Zehen, aber größerer Körper und bereits hochkronige Molaren; Übergang zur Grasnahrung in den Prärien, nicht mehr waldbewohnend.

Merychippus (M- bis O-Miozän Nordamerikas, Schulterhöhe 1 m): erstes ausschl. grasfressendes Pferd; Zähne hochkronig, Molarisation der Prämolaren, die bei *Mesohippus* begann, jetzt vollendet. Längerer Hals als die blattfressenden Vorfahren. Noch dreizehig, aber mittlere Zehe trug das gesamte Körpergewicht; seitliche Zehen erreichten den Boden nicht mehr.

Hipparion (M-Miozän bis M-Pleist., Nordamerika, Eurasien, Afrika, 1,4 m Schulterhöhe), lebte vor 15 - 2 MA. Ähnlich heutigem Pferd, aber noch dreizehig, wobei zwei Zehen stark verkleinert waren und den Boden nicht mehr berührten. Gelangte aber nicht nach Südamerika. Zähne hochkronig, Gräser. Zu Beginn seiner Geschichte war *Hipparion* einer der fortschrittlichsten Gräser, später erhielt es Konkurrenz durch moderne Pferde und grasende Mammuts.

Entstehung der rezenten Pferdetaxa:

Molekularkladistisch gibt es eine tiefe Dichotomie zwischen den Pferden (*Equus caballus*, domestiziertes Pferd) einerseits und der Linie Zebras/Esel andererseits; die Dichotomie erfolgte vor ca. 3 MA in Nordamerika; die beiden Linien breiteten sich dann in die Alte Welt aus. *Equus* erlosch in Nordamerika vor ca. 10000 J (wahrscheinlich durch Kombination aus Bejagung und Klimawandel). In der alten Welt verringerte sich zwar das Verbreitungsgebiet von *Equus*, vor 6000 Jahren wurde das Pferd aber in Zentralasien domestiziert aus Wildformen ähnlich dem Przewalski-Pferd *E. caballus* (das manche als eine eigene Art *E. przewalski* auffassen).

Biogeographie der Pferdeevolution (Sci. 307, 1728): (NA = Nordamerika)

55 MA: „Hyracothere Clade“ (6 Gattungen): NA; von basalen Hyracotherien stammt die kurzzeitige Linie der Brontotherien ab, die die alte Welt erreicht, aber schon nach wenigen MA (> 50 MA) wieder erlischt

50 – 45 MA: *Orohippus*, NA

47 – 37 MA: *Epihippus*, NA

40 – 30 MA: *Mesohippus*, NA

37 – 35 MA: *Haplohippus*, NA

37 – 19 MA: *Miohippus*, NA

25 – 15 MA: *Parahippus*, NA

24 – 14 MA: *Merychippus II*, NA, gemischte Ernährung

ab 25 – 20 MA massive Radiation mit zahlreichen Gattungen.

Südamerika wurde im Pliozän von Pferden besiedelt (*Hippidion*, *Onohippidium*). Die Linie zu den südamerikanischen Pferden läuft über *Merychippus I* (18 – 10 MA), *Protohippus* (16 – 6 MA),

Calippus (15 – 6 MA), *Pliohippus* (15 – 6 MA), *Astrohippus* (6 – 5 MA), *Hippidion* (8 MA bis Pleist., NA und SA), *Onohippidium* (SA).

Die alte Welt wurde in drei Schüben von Pferden besiedelt:

1. vor ca. 25 – 20 MA mit *Anchitherium* (über die Linie *Miohippus* – *Kalobatippus* – *Anchitherium*); *Anchitherium* lebte in NA und der alten Welt, langlebige Gattung, 24 – 10 MA. Von *Anchitherium* leitet sich dann auf die alte Welt beschränkt *Sinohippus* (15 - 6 MA) ab; die gesamte Linie von *Miohippus* bis *Sinohippus* umfasst einschl. der nordamerikanischen Seitenlinien (*Hypohippus*, *Megahippus*, ca. 18 – 10 MA) nur Äser. Die Linie erlischt mit *Sinohippus* vor ca. 6 MA, dies war auch der letzte Äser unter den Pferden.
2. vor 10 MA bis ins Pleistozän die Linie der „Alte-Welt-Hipparions“, abstammend über *Merychippus II* – *Hipparion* – *Nannippus* – *Comohipparion*; hierunter finden sich gemischte Fresser und Grasfresser.
3. die Linie von *Equus*, die in Nordamerika entstand, sich dort vor 3 MA in zwei Clades „Pferd“ und „Esel+Zebra“ aufteilte und danach in der alten Welt einwanderte; fast reine Grasfresser (Sci. 307, 1728).

Untersuchungen der Abrasionserscheinungen („Mesowear“, u.a. Beurteilung der Schärfe von Höckerspitzen und Kauleisten sowie Relief als Indiz für das Ernährungsverhalten) der Pferde Nordamerikas ergaben folgendes Bild über die Evolution der Pferde (Sci. 331, 1178):

Mesowear betrachtet sowohl Attrition (Zahn-gegen-Zahn) wie Abrasion (Wirkung harter Nahrung am Zahn). Untersucht wird das Kauflächenrelief der Molaren bei mittlerer Vergrößerung (Lupe oder bloßes Auge, kein Mikroskop!); u.a. werden die Höcker klassifiziert (scharfkantig, gerundet, stumpf?). Blattäser behalten scharfe Höckerspitzen mit viel Relief; die Abnutzung ist gering. Bei Grasern werden die Höcker und Kauleisten stumpf, einerseits von den Phytolithen im Gras, andererseits auch von harten Sand- und Gesteinskornpartikeln, die sie in Bodennähe mit dem Gras aufnehmen.

Die frühesten Pferde im unteren Eozän hatten kurze (brachydonte) Zähne mit schwach entwickelten Kauleisten, was dafür spricht, dass sie sich von Früchten ernährten. Gerundete Zahnspitzen, intermediäre Mesowear-Werte. Fruchtfresser haben weniger scharfkantige Höcker als Blattäser, da mit den Früchten auch härtere Partikel z.B. vom Boden aufgenommen werden. Auch Isopotenuntersuchungen sprechen dafür, dass die frühesten Pferde Früchte fraßen.

Im Laufe des Eozäns und Oligozäns veränderten sich die Kauflächen, bekamen scherende Funktionen, ein Indiz für Blattäser, die Mesowear-Werte gingen zurück. Besonders im frühen Oligozän findet sich sehr wenig Mesowear (33,7 – 32 MA) – als Indiz für minimale Abrasion bei äsender Ernährung nach der starken Abkühlung an der Eozän-Oligozän-Grenze. Im M-Miozän vor 23 – 19,4 MA verschwand vorübergehend die wenig-abrasive Nahrung aus dem Nahrungsspektrum der Pferdeline – zu dieser Zeit expandierten die C3-Gräser. Diese wurden offenbar jetzt zu einem wichtigen Bestandteil der Ernährung. Einige brachydonte Anchitheriinae erreichten zu dieser Zeit bereits höhere Mesowear-Werte auf dem Niveau wie sie später bei *Kalobatippus* und *Parahippus* gefunden werden. Letzterer gilt als Schwestergruppe der Equinae.

Die Equinae, die vor ca. 18 MA erschienen, wiesen dann verlängerte Kronenhöhen auf, die Komplexität der Kauflächen nahm zu und der Zement wurde dicker – ein Indiz für den Übergang zum Grasfresser. Schon die ersten Equinae vor 17,5 bis 16 MA zeigten Mesowear-Werte, die sie als reine Gräser ausweisen.

Zwischen 16 und 14,8 MA gingen viele der dental primitiveren Anchitherien aber wieder zu einer weniger abrasiven Kost über. Anchitheriinae und Equinae divergierten somit in Hinblick auf Mesowear und damit Ernährungsweise – wohl im Rahmen der breiteren Habitatsdiversität während des Miozänen Klimaoptimums vor 17 bis 15 MA. Die breite Diversität in den Ernährungsweisen blieb auch nach Ende des Klimaoptimums noch über mehrere MA bestehen, insgesamt nahm aber jetzt die Abrasivität wieder zu. Zwischen 10 und 9 MA gaben auch die brachydonten Anchitheriinae die niedrig-abrasive Ernährungsweise endgültig auf. Zwischen 6,4 und 4 MA wurde das C3-Grasland der Great Plains allmählich durch C4-Grasland ersetzt, und geochemischen Analysen zufolge gingen wenigstens einige Pferde in diesem Zeitraum dazu über, sich von C4-Gras zu ernähren. Zwischen 6,8 und 5,0 MA verschwand auch die mittelgradig abrasive Ernährungsweise – zu diesem Zeitpunkt ernährten sich alle der untersuchten Pferde von Gras. Die hohen Abrasionswerte der heutigen Pferde und Zebras sind seit 5 bis 4 MA etabliert.

Eine Zunahme der Abrasivität der Nahrung führte nicht zwangsläufig und unmittelbar, sondern erst mit einer Verzögerung von mehreren MA zu einer Zunahme der Kronenhöhe. Bei den Anchitheriinen des frühen Miozäns zwischen 23 und 19,4 MA nahm die Abrasivität zu, ohne die Kronenhöhe zu beeinflussen. Die ersten mesodonten Equinae erschienen vor 18,8 bis 17,5 MA. Der Mesowear einiger der frühen Equinen war so ausgeprägt wie bei typischen Grasfressern, obwohl volle Hypsodontie erst zwischen 16 und 14,8 MA etabliert wurde. Die Selektionsfaktoren wirkten also, bevor morphologische Veränderungen sichtbar wurden, und die entsprechende Selektion in Richtung auf Hypsodontie dürfte nur phasenweise funktioniert haben.

Die Daten zeigen eine Zunahme abrasiver Ernährung bei den Pferden unmittelbar nachdem Grasland verfügbar war (messbar am Mesowear), die neuen Lebensräume wurden also von Anfang an genutzt. Die große individuelle Variabilität des Mesowear in Proben gleichen Alters und der gleichen Region sprechen für eine schwache Selektion zugunsten höherer Kronenhöhen. Die wegweisende Veränderung in der Morphologie der Molarenkronen, die mit dem Auftreten der Equinae verbunden ist, entstand offenbar in einem Intervall größeren Selektionsdrucks in Populationen, die zu diesem Zeitpunkt neue Lebensräume besiedelten. Einige Pferde der Great Plains des U-Miozäns – darunter *Parahippus*, Schwestergruppe der Equinae – wiesen bereits damals Mesowear-Werte auf dem Niveau späterer Equinae auf; ihre Ernährungsweise war extrem abrasiv für ihre brachydonte Bezahnung. Die frühesten Equinae waren mesodont (mittlere Kronenhöhe); hypsodonte Taxa erschienen erst mehrere MA später.

Kladogramm der nordamerikanischen Pferde nach Sci. 331, 1178 (mit zeitl. Verbreitung):

- Hyracotherium uUE-ME (ad „Hyracotheriinae“)
- Orohippus oUE-ME “
- Epihippus ME-OE “
- Mesohippus uOE-uUM (ad “Anchitheriinae”)
- Miohippus oOE – oUM “
- Kalobatippus uMO-oUM + (Plioparatippus MM-uOM + Hypohippus oUM-uOM)
- Archaeohippus uUM-oMM “
- Desmatippus uUM-MM “
- Parahippus oOO-mMM “
- “Merychippus” primus oUM (ad “Equinae”)
- Hipparion-Linie (5 Gattungen; oUM-OPliozän)* “
- (Protohippus oUM-oOM + Calippus oUM-MPliozän) + Scaphohippus oUM-MM
- Acritohippus stylodontus oUM-MM “
- Plioparahippus oUM-uMM “

- Pliohippus oUM-UPliozän “
- Astrohippus uOM – uOPLiozän “
- Onohippidion oOM “
- Dinohippus MM-MPliozän “
- Equus UPliozän – 0,01 MA (in Nordamerika) “

Anzahl der Gattungen (nur Nordamerika betrachtet!)

Eozän: 5

Oligozän: 4

Miozän: 24

Pliozän: 10 (im oberen Pliozän nur noch 3!)

Pleistozän: 1

* Pseudohipparion, Cormohipparion, Hipparion, Nannippus, “Merychippus” coloradense, M. insignis

Vor 11 MA wanderte *Hippotherium* von Nordamerika aus über die Beringstraße nach Asien ein und verbreitete sich dann rasch über ganz Europa; die bis dahin in Europa vertretene Gattung *Anchitherium* starb innerhalb kurzer Zeit aus. *Anchitherium* war noch reiner Laubfresser (niederkronig), während *Hippotherium* sowohl Gras wie auch Laub und Früchte nutzte und so in kurzer Zeit seine Konkurrenten in Europa vollständig verdrängte. Zwar verfügte es über die hochkronigen Zähne eines Grasfressers, Abnutzungsspuren und Isotopenanalysen an den Zähnen weisen aber auf abwechslungsreichere Kost hin (PLoS ONE 8(9): e74463. doi:10.1371/journal.pone.0074463).

Urhuftiere (Condylarthra): Aussterben im O-Miozän (s. unter „Condylarthra“)

Urraubtiere (Creodonta: Hyaenodonta): Aussterben vor 7 MA (O-Miozän) mit der Fam. **Hyaenodontidae** (Ypres bis O-Miozän). Vor 60 bis 30 MA stellten die Urraubtiere die herrschenden Räuber unter den Säugetieren. Noch vor 23 MA riesige löwenähnliche Hyaenodonten (*Simbakubwa*, ad Familie Hyainailouridae) in Ostafrika; 1500 t (sieben mal mehr Masse als ein Löwe; wohl größer als ein Eisbär), 3,2 (naA 3,8) m lang. Man vermutet, dass aufgrund veränderter Klimaverhältnisse und offenerer Landschaften die Pflanzenfresser größer wurden und infolge dessen auch die hyperkarnivoren Fleischfresser größer wurden. Die Hyainailouridae existierten vom O-Paläozän bis zum M-Miozän und werden inzwischen als eigene Familie neben den Hyaenodontidae betrachtet).

Hyainailourus (U- bis Miozän, Afrika, Europa, Asien; 3 m lang, 1,2 m Schulterhöhe, bis 300 kg)

Megistotherium (U-Miozän, Afrika, 3,5 m lang zzgl. 1 m Schwanz, 1,45 m Schulterhöhe, bis 500 kg),

Schädel 65 cm lang, Schätzungen der Körpermasse reichen bis 880 kg. Jagte womöglich sogar

Rüsseltiere (fossile Assoziation).

Letzter Vertreter der Creodonta/Hyaenodontidae ist *Dissopsalis* aus dem M-Miozän Afrikas und M- sowie O-Miozän Asiens (1,2 m lang, 30 kg). Im Gegensatz zu *Hyaenodon* reichte diese Gattung in Asien bis zum Ende des Miozäns.

wale-wale mioz

Wale (Cetacea): insgesamt erreichten die Wale im Miozän das absolute Maximum ihrer Vielfalt, das gilt auch für die Delphine. Eine Veränderung der Meeresströmungen (und damit des Nahrungsangebotes) führte zu einem starken Rückgang im O-Miozän; die **Archaeoceti** (ab U-Eozän) starben nach divergierenden Angaben im M-Oligozän bzw. erst im ob. Miozän vor 5 MA aus.

Im Miozän erschienen:

In der UO **Zahnwale:**

- F Flußdelphine ab M-Miozän (der chinesische Flussdelphin ist vermutlich die erste Walart, die anthropogen erloschen ist; bei intensiver Suche ließen sich in 2006 keine Exemplare mehr nachweisen) (Platanistidae, lt. BRI ab U-Miozän)
- F Schnabelwale ab U-Miozän (Ziphiidae)
- F Pottwale ab U-Miozän, rez. *Physeter* = Pottwal (bis 18,3 m) ab U-Miozän (Physeteridae)
- evtl. die Delphingattung Tümmeler (sicher ab Pliozän) (*Tursiops*)
- F Schweinswale ab O-Miozän (Phocoenidae)
- *Delphinus* ab O-Miozän (Sepk.: unt. Pliozän)

In der UO **Bartenwale** (ab U-Oligozän; naA aber erst später!)

- F Finnwale (ab O-Miozän) (Balaenopteridae) (z.B. *Archaeobalaenoptera*, U-Pliozän)
- F Glattwale (ab U-Miozän) (Balaenidae)

Höhepunkt der Bartenwale vor 15 MA, z.B. *Cetotherium* (M- bis O-Miozän Europas, 4 m lang, grauwalähnlich), zur Fam. Cetotheriidae gehörig (M-Miozän bis ggf. rezent: *Caperea*).

Prosqualon (Oligozän bis Miozän, delphinähnliches Aussehen) und Verwandte als Vorfahren aller rez. Zahnwale.

Eurhinodelphis (M- bis O-Miozän Asiens und Nordamerikas, 2 m lang) als typischer Langschnabeldelphin mit schwertfischartig verlängerter Schnauze. Schädel leicht asymmetrisch wie bei modernen Delphinen.

Kladistik: nach den Archaeoceti zweigt wahrsch. als erste Gruppe die Schnabelwale ab; danach teilt sich die Hauptlinie in zwei Gruppen auf, von denen eine zu den Delphinen/Schweinswalen/Narwalen, die andere zu den Pottwalen/Bartenwalen führt. Pottwale und Bartenwale sind Schwestergruppen; Zahnwale sind aber nicht monophyletisch. Auch Bartenwale besitzen embryonale Zahnanlagen; die Barten sind eine evolutionäre Neuentwicklung. Bartenwale sind somit aus einer Nebenlinie der Zahnwale hervorgegangen. Die entscheidende Diversifikation der modernen Wale in die heute lebenden Formen erfolgte erst vor ca. 25 MA (oberstes Oligozän) und nicht schon im Eozän. Molekularbiolog. Untersuchungen sprechen sogar für eine massive Radiation erst im M-Miozän (10 - 13 MA); die Bartenwale haben sich also frühestens vor 25 MA (spätestens vor 10 - 13 MA) von den Zahnwalen abgetrennt:

- Archaeoceti (Außengruppe, U-Eozän bis M-Oligozän)
ab jetzt: moderne Wale
- 1. Ast: Schnabelwale (früher zu Odontoceti gestellt) (Ziphiidae)
- 2. Ast: Bartenwale (früher eigene UO) und Pottwale (früher zu Odontoceti gestellt) als
gemeinsame Linie, die sich später aufteilt
- 3. Ast: Monodontidae (zu Odontoceti) (Gründelwale wie z.B. Narwal)
- 4. Ast: Delphine (Delphinidae; zu Odontoceti)
- 5. Schweinswale (Phocoenidae)

Riesige Pottwale des Miozäns: während sich der moderne Pottwal *Physeter macrocephalus*, einer der größten bekannten Beutegreifer (männlich bis 18,3 m), von Tintenfischen in großen Meerestiefen ernährt und die obere Bezahnung funktionell verloren hat, so dass er seine Beute einsaugt, fanden sich im Miozän relativ kleine Physeteroidea mit einer funktionalen Oberkieferbezahnung, die schon immer dafür sprachen, dass im Miozän Pottwale lebten, die aktiv ihre Beute ergriffen (wie der moderne Killerwal *Orcinus orca*) und nicht – wie der moderne Pottwal – einsaugten. Allerdings waren diese im Oberkiefer funktionell bezahnten Taxa deutlich kleiner als *Physeter*. Daneben fanden sich aber auch isolierte Zähne von Physeteroidea mit einem Durchmesser bis 9 cm und einer Länge bis 27 cm an verschiedenen neogenen Lokalitäten weltweit, die darauf deuteten, dass es neben den bereits bekannten kleineren aktiv beutegreifenden Pottwalen auch entsprechende größere Taxa gab.

Jetzt wurde im M-Miozän von Peru (12 bis 13 MA) der Schädel und Unterkiefer eines Physeteroiden (*Livyatan melvillei*) beschrieben, der bei einer Schädellänge von ca. 3 m und einer Schädelbreite von 1,9 m (bei einer Körperlänge von hochgerechnet 13,5 – 17,5 m) den **größten „Biss“ aller Tetrapoden hatte**; in beiden Kiefern bezahnt (wenn auch reduzierte Zahnzahl: Unterkiefer 11 Zähne, Oberkiefer 9 Zähne). Zahndurchmesser bis 12 cm, Zahnlänge bis 36,2 cm. Wurzel mit dicker Zementschicht, typisch für einen kontinuierlich wachsenden Zahn. Ausgeprägte vertikale Abnutzungsfacetten sprechen dafür, dass obere und untere Zähne über eine große Strecke vertikal okkludierten. Kiefer viel robuster als beim modernen Pottwal, um die robusten Zahnwurzeln aufzunehmen. Der Wal konnte damit auch große Beute fest halten, tiefe Wunden zufügen und große Fleischstücke aus dem Opfer reißen, vergleichbar – aber auf kleinerem Niveau – dem rezenten Delphiniden *Orcinus* (bis 9 m lang, Schädellänge 1 m), der – zumindest kooperativ - die meisten Arten großer Bartenwale und Pottwale angreift

Kladistisch außerhalb der Kronengruppe (Stamm-Physeteroidea). Das Auftreten dieser riesigen aktiv beutegreifenden Physeteroidea ging einher mit der Diversifikation und Größenzunahme der Mysticeti im Miozän. Wie der gleich alte *Carcharocles* ernährte sich *Livyatan* offenbar von mittelgroßen Bartenwalen. Zusammen mit *Carcharocles* hatten diese Stamm-Physeteroidea einen erheblichen Einfluss auf die Struktur der marinen Lebensgemeinschaften des Miozäns. Die Größe von *Livyatan* stellte auch einen Schutz vor *Carcharocles* dar, der an der Fundstelle häufig vertreten war. Man nimmt einen Zusammenhang zwischen dem Auftreten von *Carcharocles* (= *Megaselachus megalodon*) und der Diversifikation der Mysticeti im Miozän an, deren Maximalgröße im Miozän kontinuierlich zunahm. In diesem Zusammenhang muss jetzt auch *Livyatan* gesehen werden, für den aufgrund seines hohen Kalorienbedarfs fettreiche, mittelgroße Mysticeti eine ideale Nahrungsquelle darstellten. Und da sich große Physeteroidea-Zähne im Miozän weltweit fanden, hatten diese beutegreifenden Pottwale eine ähnliche Top-Beutegreifer-Position wie heute der Killerwal. Ähnlich heutzutage *Orcinus*, dürften die marinen Lebensgemeinschaften des M- und O-Miozäns dadurch erheblich beeinflusst worden sein. Allerdings ist *Livyatan* nicht nahe mit *Physeter* verwandt; letzterer nutzte eine völlig andere Nische, die es ihm ermöglichte, die Veränderungen des späten Neogens (Abkühlung nach dem mittelmiozänen Klimaoptimum, Abnahme der Diversität der Mysticeti, Zunahme der Körpergröße mancher Mysticeti, Diversifikation der Delphiniden im Pliozän) zu überstehen, während die aktiv beutegreifenden Pottwale ausstarben. Es blieben nur die beiden Gattungen *Physeter* und *Kogia* übrig. Große beutegreifende Delphiniden übernahmen im Pliozän deren Nische, allerdings auf kleinerem Körpergrößenniveau (Nat. 466, 105).

Auch andere Stamm-Physeteroidea waren Makro-Beutegreifer; *Acrophyseter* aus dem späten M-Miozän bis frühen O-Miozän wies bukkale Exostosen neben den Alveolen der Oberkieferzähne auf, bei den hinteren Zähnen stärker ausgeprägt als bei den vorderen, als funktionelle Reaktion auf massive Beißkräfte. Ähnlich dürften sich die miozänen Taxa *Brygmophyseter*, *Livyatan*, *Zygophyseter* ernährt haben; sie deckten ein Größenspektrum zwischen 4 – 4,5 m (*Acrophyseter*) und 13,5 – 17,5 m (*Livyatan*) ab und lebten im M- und O-Miozän. Die Kronengruppe der Physeteroidea reduzierte dann die obere Bezahnung und Schläfenmuskulatur, verschlankte den Unterkiefer und saugt nunmehr die Beute ein (Natwiss. 101: 517).

Räuberisch lebende Säugetiere zeigen eine glockenförmige Verteilungskurve, was die Größe ihrer Beute im Vergleich zu ihrer eigenen Körpergröße anbelangt. Kleine Säugetiere (bis ca. 21 – 25 kg) ernähren sich von kleineren bis viel kleineren Beutetieren, extrem große Säugetiere wie die

Bartenwale ebenfalls von sehr kleinen Beutetieren (Krill bis 4 cm Körperlänge). Im Mittelbereich werden dagegen relativ große Beutetiere bejagt, bis hin zur Hyperkarnivorie. Bei marinen Säugern liegt die Grenze, ab der von der Jagd auf große Beutetiere wieder zur Jagd auf kleine Beutetiere übergegangen wird, bei 10 t Gewicht (hier liegt die Grenze zwischen Zahnwalen, die große Beute jagen, und Bartenwalen als Filtrierer). Für kleine Säuger (< 25 kg) ist es energetisch günstiger, sich von vielen kleinen Beutetieren zu ernähren; ab ca. 21 – 25 kg ist es dagegen energetisch günstiger, weniger, aber größere Beutetiere zu jagen. Dies gilt dann bis zu einer Körpermasse von 10 t.

Bei Sauropoden schien es keine physiologisch bedingte Begrenzung der Körpergröße nach oben (z.B. durch Hämodynamik oder Knochenmechanik) gegeben zu haben – ihre Größe wurde offenbar durch die Verfügbarkeit der Nahrung und Energieerfordernisse begrenzt. Auch die Größe der Bartenwale scheint nicht durch Physiologie, sondern durch die Verfügbarkeit von Nahrung in Raum und Zeit begrenzt zu sein, so durch die Größe und Dichte der Krillbestände sowie ihre jahreszeitliche Verfügbarkeit in hohen Breiten (vor allem im Sommer). Dieses jahreszeitlich limitierte Vorkommen der Krillmassen limitiert die Möglichkeit der Bildung von Fettreserven und damit aber auch das Ausmaß der Wanderungsbewegungen der Wale im Ozean und ihren Fortpflanzungserfolg – was ihre Maximalgröße limitiert (d.h. gäbe es beispielsweise das ganze Jahr über Krillschwärme diesen oder noch größeren Ausmaßes, könnten die Bartenwale noch größer werden).

Bei den Walen erlaubte es die Hypereffizienz des Filtermechanismus mit Hilfe der Barten, so gewaltige Körpergrößen zu entwickeln, und die gesamte Körperform ist darauf ausgerichtet. Maul und Rachen umfassen ein Drittel bis fast die Hälfte der Körperlänge eines Bartenwals (Hyperallometrie); daran schließt sich ein langer Darm an (beim Finwal 100 m lang und damit proportional doppelt so lang wie bei hypothetischen Landsäugetieren gleicher Größe). Wale, die sich von individuellen Beutetieren ernähren (statt Wasser nach Krill zu filtern), könnten allein schon aus energetischen Gründen keine vergleichbare Größe erreichen. Ein hypereffektiver Filtrierapparat entwickelte sich auch konvergent in verschiedenen Linien der Haie. Die Größe der Haie blieb aber dennoch nach oben begrenzt, weil sie nicht endotherm sind (bei den einzelnen, d.h. individuelle, größere Beutetiere jagenden Haien erreichten die mesothermen Taxa größere Körpermassen als die ektothermen Taxa). Endothermie bietet vor allem in kalten, produktiven Gewässern Vorteile.

Zahnwale wurden ebenfalls recht groß (aber bei weitem nicht so groß wie Bartenwale), um dank der größeren Körpergröße mehr Sauerstoff aufzunehmen und dadurch in größere Tiefen tauchen zu können, wo sie auch mit Hilfe ihres Sonarsystems mehr Beute machen können. (Wasser nach Krillschwärmen zu filtrieren ist aber dennoch effizienter als einzelne Beutetiere zu jagen). (Sci. 366: 1316 + 1367).

Wale des Miozäns:

Archeoceti im M-Oligozän erloschen !

Subordnung Mysticeti:

+ F Aetiocetidae: ? O-Olig., U-Miozän (*Aetiocetus*)

F Cetotheriidae: M-Olig. bis U-/M-Pleistozän (*Cetotherium*, U-M.; *Mixocetus*, O-M.; *aff. Herpetocetus*, O-M. bis O-Plioz.; *Herpetocetus* noch im U- oder M-Pleistozän – 1 Nachweis);
naA Cetotheriidae von M-Miozän bis rezent (*Caperea marginata*)

F Balaenidae: O-Miozän bis rezent (*Balaenula*: O-M. – O-Plioz.) (*Eubalaena* = rez.)
(BRI: ab U-Miozän)

- F Balaenopteridae: O-Miozän bis rezent (*Megaptera*: O-M. bis rez.; *Balaenoptera*: rez.;
cf. *Plesiocetus*: O-M. bis O-Plioz.) (BRI: ab U-Miozän)
- + Mysticeti inc. sed.: *Nannocetus*; “*Balaenoptera*” *ryani*: beide O-Miozän
- Subordnung Odontoceti:
- + F Squalodontidae: M-Olig. – U-Miozän (U-Miozän: *Prosqualodon*) (BRI: Chatt. bis Plioz.)
- + F Rhabdosteidae (Eurhinodelphidae): nur U-Miozän (*Argyrosetus*, *Doliodelphis*,
Eurhinodelphis, *Macrodelphinus*, ? *Phocaenopsis*) (BRI: U- bis O-Miozän)
- [F Ziphiidae: nur rezent (*Besardius*, *Mesoplodon*, *Ziphius*: alle rez.)] (BRI: ab U-Miozän; Ziphiidae
schon vor 17 MA in Ostafrika: PNAS 112: 3910)
- F Physeteridae: ab U-Miozän (*Praekogia* + *Scaldicetus*: O-Mioz. – U-Pliozän; nur rezent:
Physeter, *Kogia*); Stamm-Physeteroidea des M- und O-Miozän als Top-Beutegreifer
(*Acrophyseter*, *Brygmophyseter*, *Zygophyseter*, *Livyatan*)
- F Delphinidae: O-Miozän bis rezent (*Tursiops*: O-M. – rezent; ? *Delphinus sp.*, O-Miozän –
U-Pliozän – O-Pliozän bis rez.; nur rez.: *Steno*, *Grampus*, *Lagenorhynchus*, *Delphinus*
delphis, *Lissodelphis*, *Pseudorca*, *Orcinus orca*, *Globicephala*)
(BRI: Delphinidae ab M-Miozän)
- (F Acrodelphinidae, U- bis O-Miozän, zusätzlich bei BRI)
- (F Kentriodontidae, M- bis O-Miozän, zusätzlich bei BRI)
- F Phocoenidae: O-Mioz. – rezent (*Loxolithax*: O-Mioz.; *Phocaena*: nur rez.; von den vier
rezenten *Phocaena*-Arten ist *Ph. sinus*, Kalifornischer Schweinswal, Vaquita, mit
einer Restpopulation von um 10, Spanne: 6 – 22, Individuen nach Stand 2018 und dem
gescheiterten Versuch, die Tiere einzufangen, nicht mehr zu retten und wird nach dem Baiji als
zweite Walart aussterben)
- F Platanistidae: ab U-Miozän (*Allodelphis*: U-M.; “*Squalodon*” O-Mioz.)
(rez. *Platanista gangetica*: Ganges- oder Schnabeldelphin)
Inzwischen wurde eine eigene Familie Allodelphinidae aufgestellt (30 – 15 MA;
Rupelian bis M-Miozän); nördlichster Vertreter ist *Arktocara yakataga* aus Alaska,
25 MA alt. Die ausgestorbenen Allodelphinidae und Squalodontidae und die
rezenten Platanistidae bilden zusammen die Überfamilie Platanistoidea.
- BRI weist drei weitere separate Flussdelphinfamilien aus:
- Iniidae: ab U-Miozän (Orinoko-Flussdelphin)
- Lipotidae: ab U-Miozän
- Pontoporiidae: ab O-Miozän
- + Odontoceti inc. sed.: U-M.: *Miodelphis*; O-Miozän: *Lophocetus*, *Liolithax*, *Delphinavus*,
Lonchodelphis

Auftreten rez. Walgattungen nach Sepkowski-Datei:

Unt. Miozän: *Physeter*

Mittl. Miozän: *Delphinapterus*, *Eschrichtius*, *Tursiops*

Ob. Miozän: *Balaenoptera*, *Mesoplodon*, *Orcinus*, *Phocaena*

Unt. Pliozän: *Delphinus*, *Megaptera*, *Steno*

Pliozän: *Balaena*, *Kogia*

Unt. Pleistozän: *Pseudorca*

Pleistozän: *Eubalaena*, *Stenodelphis*

Evolution der Körpergröße mariner Säuger:

Alle vier Säugergruppen, die das Wasser besiedelten (Sirenia, Cetacea, Pinnipedia, Lutrinae) erfuhren (im Durchschnitt gesehen) eine erhebliche Größenzunahme im Vergleich zu ihren landlebenden Vorfahren. In drei der vier Linien lief die Größenzunahme relativ schnell auf eine Zielgröße um 500 kg hinaus, von der es danach nur relativ selten zu Abweichungen kam (wie beiden Walen). Die Zielgröße ergibt sich in Bezug auf konkurrierende Anforderungen:

Thermoregulatorische Anforderungen definieren die untere Grenze der Körpergröße, die Effizienz der Nahrungsaufnahme die obere Grenze. Die optimale Körpergröße liegt dann in einem Bereich, in dem die thermoregulatorischen Kosten noch gering, aber die Effizienz der Nahrungsaufnahme noch hoch ist (d.h. das Tier ist klein genug, um genügend Nahrung relativ zur Körpergröße aufzunehmen, aber groß genug, um nicht viel Energie für die Thermoregulation aufwenden zu müssen). Es ist also keinesfalls so, dass der Übergang zum Leben im Meer vom Selektionsdruck in Bezug auf die Körpergröße befreit. Im Meer folgt die Körpergröße streng den energetischen Anforderungen des Wasserlebens (PNAS 115: 4194).

Wasserraubtiere (UO Pinnipedia der O Carnivora): vor 23 MA erste **Ohrenrobben (Otariidae;** ?Oligozän, ab U-Miozän), darunter vor 18 MA erste primitive **Seelöwen (Thalassoleon;** bereits homodontes, d.h. undifferenziertes Gebiss, einspitzige Backenzähne), vor 15 MA erste **Walrosse** (F. Odobenidae, rez. G. *Odobenus* = **Walroß** ab Pliozän; lt. BRI Odobenidae aber schon ab Chattium); im U-Miozän die F **Seehunde (Phocidae;** lt. BRI ab M-Miozän), darin die UF Mönchsrobben (ab M-Miozän) und UF **Seehunde (Phocinae,** ab U-Miozän, naA O-Oligozän), rez. *Phoca* (**Seehund, Ringelrobbe**) ab M-Miozän (Sepk.). Die Enaliarctidae (Chattium bis U-Miozän) erlöschen. Ohrenrobben und Walrosse zunächst überwiegend pazifisch, Seehunde atlantisch und mediterran; die Klimaverschlechterung im Pliopleistozän führte dann zur Erweiterung des Lebensraumes bei allen drei Familien; Seehunde erlangten weltweite Verbreitung.

Die Ohrenrobben stehen kladistisch basal, Seehunde (Phocidae) und Walrosse (Odobenidae) sind abgeleitet. Innerhalb der Phocidae stehen die Mönchsrobben (*Monachus*) basal, besonders *M. schauinslandi* von Hawaii ähnelt jungtertiären Mönchsrobben wie *Monotherium* (THENIUS 2000).

Ab O-Miozän Entwicklungslinien zu den modernen Seelöwen, Robben und Seebären. Abstammung nach neuester Auffassung von Bärenvorläufern. *Enaliarctos* (U-Miozän) steht auf halbem Wege zu den Seelöwen, *Imagotaria* (O-Miozän) gilt als frühes **Walroß**. Die Walrosse stammen von den Ohrenrobben ab. Der **See-Elefant** *Mirunga* leitet sich dagegen über den pliozänen *Callophora* von den Mönchsrobben ab.

Fam. **Enaliarctidae** +: Chattium bis U-Miozän; erste Familie der Ohrenrobben s.l.; aus ihnen entwickelten sich die Seelöwen, Seebären und Walrosse; vor 18 MA entstand aus ihnen die ausgestorbene Fam. Desmatophocidae, vor 15 MA die Odobenidae (Walrosse), ein weiterer Seitenzweig führte zu den Ohrenrobben ieS., Seelöwen und Seebären.

Enaliarctos (U-Miozän Nordamerikas, 1,5 m lang) auf halbem Weg zum See-löwen; hundartige Reißzähne im Molarenbereich. Stromlinienförmiger, otterähnlicher Körper. Beine und Schwanz gut entwickelt, Füße bereits zu Paddeln umgewandelt. Lebensweise wie heutige Seeotter. Bereits große Augen und Spürhaare sowie spezialisiertes Innenohr zur Richtungsordnung von Schallwellen im Wasser. Merkmale der landbewohnenden Vorfahren sind: ausgeprägte Brechschere; Gliedmaßenknochen in den Flossen noch nicht so stark abgeflacht wie bei späteren Vertretern

Fam. **Desmatophocidae** +: primitive Seelöwen; ähnlich echten Seehunden (Phocidae), gleiche Lebensweise; im Gegensatz zu den echten Seehunden konnten sich die Desmatophocidae (wie Seelöwen, Seebären und Walrosse) noch am Festland fortbewegen, weil sie ihre Hinterbeine noch nach vorn richten konnten.

Desmatophoca (M-Miozän Asiens und Nordamerikas, Länge 1,7 m): erstmals typische Stromlinienform der Seelöwen. Vordergliedmaßen kräftiger als Hintergliedmaßen, Füße als Paddel, Schwimmhäute zwischen den Zehen. Noch rudimentärer Schwanz vorhanden. Augen sehr groß, Gehörsinn noch suboptimal.

Allodesmus (M-/O Miozän Kaliforniens und Japans), seehundähnlich, bis 2,4 m lang, breite paddelartige Flossen, große Augen. Geschätzt 360 kg.

Fam. **Odobenidae** (Walrosse): eher Muschel- als Fischfresser, daher sind die beiden oberen Eckzähne zu Stoßzähnen verlängert, um im Meeresboden zu stochern. Urheimat im Pazifik; vor 5 MA dort 5 Gatt.; frühe Formen ähnelten Seelöwen.

Imagotaria (O-Miozän Nordamerikas, 1,8 m lang): noch seelöwenähnliches Aussehen (Übergangsstadium). Beginnende Vergrößerung der Eckzähne, aber noch keine Stoßzähne. Molaren noch nicht so breit wie bei rez. Walrossen (zum Aufknacken von Muscheln). Wahrsch. gemischte Muschel- und Fischkost.

Pontolis magnus (O-Miozän Nordamerikas, 3-5 m lang, 1 - 2 t), 7-9 MA alt, Schädel 60 cm lang; ein Drittel größer als moderne Walrosse.

Zahnarme (Edentata, Xenarthra): *Protamandua* (Miozän) ähnelt dem rez. Ameisenbär *Tamandua*. Die ersten amerik. **Ameisenbären** sind aus dem U-Miozän bekannt; in Europa gab es vielleicht schon im M-Eozän Ameisenbären (*Eurotamandua*, 49 MA; Messel; Zuordnung zu Ameisenbären wird aber gelegentlich infrage gestellt, konvergente Entwicklung?).

In Südamerika riesige **Glyptodonten**; einige Arten überlebten wohl bis in historische Zeit und spielten in den Legenden patagonischer Indianer eine Rolle. Sie sollen aber vor ca. 7500 Jahren ausgestorben sein (jüngster Fund von *Doedicurus*).

F. Glyptodontidae lt. BRI vom O-Oligozän bis Pleistozän. Bis 2 t schwer, davon 400 kg Panzer, der offenbar Schutz auch vor den säbelzahnigen Beuteltieren bot. Massige Kiefer mit langen, ständig nachwachsenden Backenzähnen. Kurzer biegsamer Schwanz, bei manchen Arten mit bestachelter Keule (40 kg schwer).

Molekulare Untersuchungen (mtDNA eines 12000 Jahre alten *Doedicurus*) zeigten, dass die Glyptodonten keine eigene Familie darstellen, sondern zur Familie der Gürteltiere (Dasypodidae) zu stellen sind. Die Linie der Glyptodonten trennte sich nach molekularen Daten vor ca. 35 MA von den anderen Gürteltieren. Im Miozän entwickelten sie zunächst mittelgroße Formen (bis 80 kg), im Pleistozän schließlich Riesenformen (bis zu 2 t/4 m) mit einer knöchernen Schwanzkeule (Spektr. Wiss. 4/2016: 8).

Glyptodontinae (> 50 Gatt.), grasfressend, zahnloser Mund, dafür mächtige Reibplatten. Massige, kräftige Kiefer. Vor 2 MA verschmolzen dann die Panzergürtel miteinander und bildeten eine starre, knöcherne, kuppelförmige Schale, die sich aus einem Mosaik vieleckiger Knochenplatten zusammensetzte und den gesamten Rücken sowie wie ein Helm den Kopf bedeckte. Um die Schwanzbasis lag ebenfalls eine Reihe von Knochenringen. Panzergewicht ca. 20 % des Gesamtgewichts.

Doedicurus (Chlamyphoridae: Glyptodontinae): 4 m lang, 1,5 m hoch, ca. 2 t. Größter Vertreter der Glyptodonten.

Der Panzer wies im vorderen Bereich eine zusätzliche domförmige Erhebung auf, unter der sich wahrscheinlich ein Fettspeicher ähnlich Kamelen befand (z.B. um die Trockenzeit zu überstehen).

Glyptodon (O-Pliozän bis O-Pleist., 3 MA – 11 TA, 3 m lang, 1,4 m Schulterhöhe, 2 t)

Die Glyptodontinen entstanden im U-Miozän Südamerikas (z.B. *Parapropalaehoplophorus* aus dem U-Miozän mit vielen primitiven Merkmalen). Mehrere Arten breiteten sich später über die Panama-Verbindung nach Nordamerika aus (z.B. *Glyptotherium texanum*), parallel zu Pamphathierern und Gürteltieren. Im Gegensatz zu Schildkröten konnten Glyptodonten nicht ihren Kopf unter den Panzer ziehen, hatten stattdessen aber eine Knochenkappe an der Oberseite des Schädels. Der Schwanz war durch knöcherne Ringe geschützt. Gürteltiere sind dagegen flexibler und weniger stark geschützt.

Zahlreiche Gruppen bodenbewohnender **Riesenfaultiere** (ab U-Oligozän), die erst im Altholozän aussterben (die letzten lebten um 4400 BP auf einigen Inseln der Karibik). Aus ihnen entwickeln sich im Neogen diphyletisch die drei rez. Gattungen baumbewohnender Faultiere. Im Miozän weit

verbreitet; es erschienen die Familien Mylodontidae (M-Miozän bis Pleist.), Megatheriidae und Megalonychidae (beide U-Miozän bis rezent). Die Differenzierung in die baumbewohnenden Linien (Bradypodidae, einige Megalonychidae) und die riesigen bodenlebenden Linien (Megatheriidae, Mylodontidae, einige Megalonychidae) soll im Miozän erfolgt sein, erste riesige Faultiere ab U-Miozän (ca. 20 MA).

Hapalops (O-Oligozän bis M-Miozän Patagoniens, 1 m, 10 kg), Kopf kurz, Rumpf gedrungen, Schwanz lang, Vorderbeine lang und schlank, Hinterbeine noch länger und kräftiger. Lange gekrümmte Klauen an allen Fingern und Zehen. Leicht gebaut, wahrsch. zeitweise baumlebend. Nur 4-5 Backenzahnpaare. Ad Megatheriidae.

Kollagensequenzen und mtDNA-Daten fossiler Faultiere (Kern-DNA ist üblicherweise in der Region nicht erhalten) zeigten, dass die rezente Faultiergattung *Choloepus* zu den Mylodontie gehört (statt, wie nach morphologischen Daten angenommen, den Megalonychidae), während *Bradypus* und *Megalonyx* zu den Megatherioiden gehören. Die monophyletischen Faultiere der Antillen sind wohl die Schwestergruppe aller Folivora. Die molekularen Daten stehen in Einklang mit Fossildaten, wonach Faultiere im mittleren Känozoikum der Westindischen Inseln der Karibik vorkamen und dann im frühen Miozän in Südamerika radiierten (PRESSLEE S et al., Nat. Ecol. Evol. 2019).

Thalassocnus (ad Nothrotheriidae, O-Miozän bis U-Pleist./1,5 MA; 2,1 m lang, 50 kg) als Vertreter der marinen Faultiere (Peru, Chile), die sich von Seegrass ernährten. Die marinen Faultiere passten sich immer besser an einen aquatischen Lebensstil an (Abflachung des Radius, zunehmende Kompaktheit von Langknochen und Rippen). Mit kräftigen Krallen verankerten sie sich am Meeresboden (ähnlich marine Iguana). Frühe Arten der Gattung bewegten den Unterkiefer beim Kauen nur wenig seitwärts und weisen häufig Abrieb-Streifen auf den Zähnen auf, was darauf weist, dass sie viel Sand aufnehmen, wenn sie im strandnahen Bereich oder flachen Wasser Pflanzen fraßen. Spätere Arten waren spezialisierte Meeres-Graser, die tieferes Wasser aufsuchten. Sie führten starke Seitwärtsbewegungen des Unterkiefers aus, zeigen aber keine Abnutzungstreifen von Sandkörnern an den Zähnen mehr.

Aussterbewelle im M-Miozän (14 +/- 3 MA), von Vulkanisten mit dem Plateaubasalt am Columbia River (16 +/- 1 MA) in Verbindung gebracht (Hot Spot: Yellowstone).

plio-plio

PLIOZÄN (5,3 - 1,8 MA, jetzt aber nur bis 2,588 MA)

ICS 2004/2007:

Pliozän: 5 332 000 – 1 806 000 J.

Zanclean 5 332 000 – 3 600 000 J.

Piacenzian 3 600 000 – 2 588 000 J.

Das Gelasian (2 588 000 – 1 806 000 J.) wurde zum Quartär/Pleistozän gezogen!

Das Quartär beginnt jetzt bereits vor 2 588 000 J mit dem Gelasian, das früher als O-Pliozän galt, nun aber ins Pleistozän gezogen wurde.

ICS 2012: 5,333 MA bis 2,588 MA; das Pliozän umfasst nur noch Piacenzian und Zanclean!

Nordamerikanische Land Mammal Ages (mit Angabe des Beginns in MA nach zwei verschiedenen Quellen sowie kalkuliertem Beginn nach dem ABC-Vadh-Zyklus):

B Blancan 4,5 oder 4,5 / 4,82

Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika: ab 3,5 MA (s.u.).

Klima: nach relativ mildem Klima im M-Miozän begann vor ca. 10 MA eine erste Abkühlung, die zu einer ersten grönländischen Vereisung (beginnend in den weiter südlich gelegenen Gebirgen Grönlands, nicht im Norden!) im mittl. O-Miozän (7 bis 6,5 MA) führte [naA erste Gletscher in Ostgrönland schon vor 38 – 30 MA; s. Oligozän] und mit einer Expansion der Vereisungen der Südhalbkugel (Patagonien: Vereisung vor 6,6 - 6,1 MA) einherging. Im frühen

Pliozän vor 4 MA lag die globale Oberflächentemperatur um 3 Grad über rezent, der Meeresspiegel lag höher (Nat. 429, 263).

Das Klima im obersten Miozän und Pliozän war dann variabel, Grönland zeitweise wohl ganz eisfrei, im höheren Pliozän dann mit warmen "interglazialen" Phasen vor 3,1 - 2,7 - 2,6 und 2,4 MA mit borealen Wäldern auf Grönland. Die ältesten Hinweise auf Vereisungen in Island sind 3,1 MA alt, aber erst vor 2,0 MA erreichten die Gletscher die isländische Küste. Die Hauptvereisung des nordamerikanischen Kontinents begann vor 2,6 MA; seither 26 größere Eisphasen. Bereits vor ca. 2,4 MA und dann erneut vor 1,8-1,6 MA erreichte der Eisschild die Gegend unterhalb der großen Seen, z.B. Missouri (das Eis reichte vor 2,4 MA bis mindestens zum 39. Breitengrad, evtl. weiter!) (Sci. 307, 222).

Daneben besteht ein 41000-J-Zyklus der Eisvolumina infolge astronomisch bedingter zyklischer Veränderungen der Sonneneinstrahlung. Die Vereisungszyklen begannen zwischen 3,1 bis 2,6 MA zunächst graduell; zwischen 2,8 und 1,0 MA oszillierte das Klima in höheren Breiten in einem 41000-jährigen Rhythmus zwischen moderat-glazialen und interglazialen Phasen. Seit 1 MA nahmen die Vereisungsmaxima deutlich zu, allerdings vergrößerte sich die Zykluslänge auf 100000 J. (Details → Pleistozän)

Die Rolle des Himalaya sowie der übrigen im Tertiär entstandenen Gebirge (Alpen, Anden) wird neuerdings aber kontrovers diskutiert. Bisher ging man davon aus, dass die Erosion/Verwitterung atmosphärisches CO₂ konsumiert. Außerdem würden durch die erhöhte Sedimentationsrate im Meer infolge der Verwitterung der aufsteigenden Gebirge mehr organische Partikel im Sediment eingefangen und damit dem C-Kreislauf entzogen (C-Burial). Nun zeigte sich aber, dass trotz des Aufstiegs der Gebirgsketten die Menge an erodiertem Material, das – global gesehen – die Ozeane erreichte, über das späte Känozoikum hinweg ungefähr konstant blieb (Nat. 465, 169).

Afrika: Im ob. Miozän und unt. Pliozän war das subtropische West- und Ostafrika noch deutlich wärmer und feuchter als heutzutage. Während die Abkühlung auf der Nordhemisphäre (seit 3 MA) graduell verlief, rutschte Afrika vor 2,8/2,6 MA in einen ganz anderen Klimarhythmus, der im tropischen Afrika einen 40000-jährigen Rhythmus der Oszillation zwischen warmen, feuchteren und kühler-trockeneren Klimaphasen bewirkte. Vor 3,2 – 2,6 MA wandelte sich die Landschaft Ostafrikas von Wald mit geschlossenem Kronendach in eine Savannenlandschaft. In den kühl-trockeneren Phasen konnten sich die Waldhabitats in offeneres Grasland mit Waldinseln umwandeln. Vor 2,5 - 2,7 MA erfolgte wahrsch. in diesem Zusammenhang eine dramatische Spezifikation und Diversifikation der Antilopen (als Folge der Habitatveränderungen und der damit verbundenen Isolation). Allerdings wurde dieser Effekt bisher nur bei Antilopen beobachtet; Studien an der Turkana-Fauna im gleichen Zeitraum ergeben eine eher kontinuierliche Adaptation in Richtung auf steppenadaptierte Arten; möglicherweise wurden die dramatischen Änderungen des afrikanischen Klimas in Turkana durch die Lage im Rift-Valley abgepuffert. Zwischen 3,0 und 2,0 MA nahm im Turkanabecken die Diversität der Säugetiere zu, aber ohne einen prominenten Turnover-Event zwischen 3,0 und 2,5 MA; die stärksten faunalen Veränderungen erfolgten zwischen 2,1 und 1,7 MA.

Abgesehen von diesem Oszillationsklima ab ca. 2,8/2,6 MA kam es vor 1,7 und 1,0 MA (nachweisbar u.a. am äolischen Eintrag in Meeressedimente) zu weiteren Schritten in Richtung Austrocknung und Abkühlung in Afrika. Diese Phasen korrelieren eng mit der schrittweisen Zunahme der Vereisungen, die vor ca. 2,8 MA einsetzten und deren Ausmaße vor 1,0 MA eine deutliche Zunahme erfuhren.

Die Abnahme der Oberflächenwassertemperatur im Nordatlantik führte zu einer drastischen Abkühlung im subtropischen und tropischen Afrika. Korallen, Pollen, Änderungen der Schneegrenze sowie die Verschiebung von Florenzonen (über marin sedimentierte Pollen nachweisbar) dienen als Belege; gleichzeitig nahm (in strenger zeitlicher Korrelation mit der jeweiligen Entwicklung in den höheren Breiten) die Trockenheit in Afrika zu, da die Oberflächentemp. des Nordatlantiks großen Einfluß auf das Klima in Afrika hat:

Vor 8 - 3 MA war es in West- und Ostafrika deutlich wärmer und feuchter: wo heute saisonal austrocknendes Savannengras wächst, stand damals noch feuchter Flachlandregenwald. Noch ist unklar, ob die Expansion trockenheitsadaptierter Flora und Fauna vor 2,8 MA plötzlich oder allmählich erfolgte; Pollenfossilien aus Westafrika sprechen eher für einen graduellen Florenwechsel zwischen 3,2 und 2,6 MA. Genau in diese Zeit fällt die wichtige

Phase der Hominidenentwicklung, die einerseits zum *Homo*, andererseits zu den robusten Australopithecinen führt; auch Nagetiere und Boviden zeigen einen Wechsel zu ariditätsadaptierten Formen zwischen 2,7 und 2,5 MA. Differenziertere Studien kamen allerdings zu dem Ergebnis, daß kein plötzlicher Wechsel in dieser Zeit in Richtung auf offenere Habitats in Ostafrika erfolgte, sondern eher kumulative Auswirkungen eines kühleren, trockeneren und wechselhafteren Klimas. Die Vegetation Ostafrikas war zwischen 3,0 und 2,0 MA eher gekennzeichnet durch Fluktuationen zwischen offenen Habitats und Wäldern/bewaldeten Habitats bei einer Gesamttendenz zu eher offeneren Habitats, aber auch Persistenz von Wäldern, wobei diese Mosaikvegetation den Säugetieren größere ökologische Möglichkeiten eröffnete und daher zu einer Zunahme der Diversität zwischen 3,0 und 2,0 MA führte, gefolgt von einer Abnahme der Diversität, als anschließend offene Habitats dominierend wurden.

Zwischen 1,8 und 1,6 MA nahm die Aridität um eine weitere Stufe zu; in diese Phase fallen:

- das Aussterben des HH vor 1,6 MA
- das Erscheinen des HE
- wenig später wird die Werkzeugtechnik in Ostafrika drastisch verbessert (Acheulean), an einer Fundstelle (Kokiselei 4, West-Turkana, Kenia) schon vor 1,76 MA nachweisbar, ebenso ab 1,75 MA in Konso/Südäthiopien; in einer 1,9 MA alten Schicht von Konso findet sich noch reines Oldowan ohne Acheulean-Elemente (PNAS 110: 1584)
- die absolute Häufigkeit ariditätsadaptierter Boviden nahm vor 1,7 MA deutlich zu.

In einer dritten Stufe zunehmender Aridität vor 1,0 MA nahmen nochmals ariditätsadaptierte Bovidenarten zu; zur gleichen Zeit expandierte der HE in bisher noch unbesiedelte Gebiete in Nordafrika, Europa und Westasien.

Seit 1 MA wird das Klima in Afrika entscheidend vom Wechsel der Warm- und Kaltzeiten der Nordhemisphäre beeinflusst: zwischen 0,9 und 0,6 MA führten Interglaziale in Afrika zu einem warmen, trockenen Klima, Glaziale waren kühl und feucht. In den letzten 0,2 MA waren Interglaziale feucht-warm und Glaziale trocken-kalt.

Neuere Untersuchungen ergaben, dass der Übergang von einem feuchten und warmen zu einem trockenen und evtl. etwas kühleren Klima in **Ostafrika** schon vor 3 – 4 MA erfolgte. Regenwälder dominierten noch vor 4 MA und stellenweise (z.B. an einer Stelle in Zentraläthiopien) vor 3,4 MA. In Südäthiopien deuten Kleinsäugerfaunen auf ein feuchtes Klima bis vor 2,95 MA. Die zunehmende Trockenheit setzte zunächst in den äquatornahen Zonen ein; so stammen die meisten 3,7 MA alten fossilen Pollen in Laetoli (Tansania) von Pflanzen, die auch heute noch in einem Umkreis von 30 km um diese Region vorkommen, was auf geringe Klimaveränderungen in diesem Zeitraum deutet. Die Austrocknung wurde am genauesten für Omo dokumentiert: 2,95 MA alte Kleinsäuger waren typisch für äquatoriale Hochwälder, wie man sie heute in Zentral- und Westafrika findet; vor 2,52 MA fand sich nur noch ein Taxon (zudem ein „Waldrand-Taxon“) der tropischen Wälder; Taxa offenen Buschlandes dominierten. Die stärkste Veränderung muss in Omo zwischen 2,4 und 2,5 MA erfolgt sein; Waldsäuger verschwanden, trockenheitsadaptierte Arten dominierten. Vor 2,32 MA lebten in Omo nur noch Taxa der Lebensräume offene Savanne/Buschsavanne/arid-semiaride Steppe.

Nach neuen Ozeanzirkulationsmodellen soll für diese Klimaveränderung nicht die Abkühlung der Nordhemisphäre durch das Verschließen des Isthmus von Panama (als Trigger für die Initiierung des Golfstroms) verantwortlich sein (wobei Veränderungen des Golfstroms als Wärmetransporteur als Hauptursache für die nordischen Vereisungen gelten), sondern die Verengung der Verbindung zwischen dem Indischen Ozean und dem Südpazifischen Ozean im Bereich Indonesien. Die Nordwärtswanderung von Neu-Guinea (ca. 70 km je 100 MA) und einige andere Veränderungen in dieser Region (z.B. Vergrößerung von Halmahera) veränderten vor ca. 5 MA die Ozeanströmungen durch Indonesien; anstelle wärmeren und salzhaltigeren Südpazifikwassers gelangte nun zunehmend kälteres Nordpazifikwasser in den Indischen Ozean. Dies verminderte die Oberflächentemperatur des Indischen Ozeans mit der Folge reduzierter Niederschläge in Ostafrika. Vor 3 – 5 MA bestand eine weite Meeresstraße zwischen dem (südlicher gelegenen) Neu-Guinea und Halmahera. Der Meeresboden zwischen Sulawesi und Neu-Guinea lag tiefer, so dass sich eine breitere, tiefere und weiter südlich gelegene Verbindung zwischen dem Pazifik und dem Indischen Ozean ergab. Ob sich hieraus auch Konsequenzen für die Abkühlung auf der Nordhalbkugel und die Entstehung der Eiszeiten ergeben, ist allerdings strittig, zumal gerade im kritischen Zeitraum zwischen 5,5 und 3,5 MA die zyklischen Vereisungen der Nordhalbkugel – die vor 10 MA eingesetzt hatten – aussetzten. (Nat. 411, 142+157).

Die Fauna **Ostafrikas** des frühen Miozäns hatte Regenwaldcharakter mit Hominoiden, Schliefern (Hyracoidea), Schweinen, Nashörnern und Rüsseltieren. Im Pliozän nahm die Jahreszeitlichkeit zu, die Faunen passten sich einem Savannenmosaik an: grasende Antilopen und Flußpferde ersetzen die Anthracotherien als dominierende Paarhufer. Innerhalb der Unpaarhufer ersetzen die Equiden die grasenden Nashörner und Schliefer. Hochkronige Elephanten ersetzen die bunodonten, langkiefrigen Gomphotherien. Affen durchliefen eine größere Radiation; die frühen unter- und mittelmiozänen Hominoiden verschwanden. Im obersten Miozän ersetzen dann offene, teilweise bewaldete Graslandhabitats die zuvor weniger jahreszeitlich geprägten, stärker bewaldeten Habitats.

In **Nordamerika** starker Rückgang der Diversität der Pferde (nach Maximum im M-Miozän), Kamele, Gabelböcke, Palaeomeryciden und Gomphotherien im Hemphillian (oberstes Miozän/unt. Pliozän, 7 bis 4,5 MA); hypsodonte Formen waren im Pliozän begünstigt. In Nordamerika übertrifft die Extinktion des Hemphillian jene des obersten Pleistozäns.

In Nordamerika endet das Pliozän (nach „alter Definition“) vor 1,7 MA mit der Blancan-Eiszeit: 20 von 64 Großsäugerarten und 15 von 45 bekannten Kleinsäugetern starben damals aus, u.a. die Üfam Protoceratoidea (nordamerik. Kamele) sowie (in Südamerika) die Raubbeutler-UO Borhyaenoidea mit *Thylacosmilus*.

Der moderne Äquator-Pol-Gradient der taxonomischen Diversität – der sich in fast allen Organismengruppen findet – ist erst in den letzten MA entstanden. Wie Untersuchungen an terrestrischen Säugern während der letzten 65 MA in Nordamerika zeigten, war dieser Gradient in vielen Zeitabschnitten entweder viel schwächer oder gar nicht nachweisbar. Vor allem in warmen Klimaperioden fällt der Gradient schwach aus. Der moderne Äquator-Pol-Gradient entwickelte sich erst im Laufe der letzten 4 MA als Folge des Temperaturrückgangs (PNAS 113: 7189).

Im unteren Pliozän war es auf der **Ellesmere-Insel (Kanada)** im Winter noch 15 Grad wärmer als heutzutage, im Sommer 10 Grad. Die Säuger in diesem Gebiet gehören überwiegend zum eurasischen Faunengebiet, als Nachweis einer Periode aktiven Faunentausches zwischen Asien und Nordamerika; die Fauna ähnelt derjenigen des U-Pliozäns des Yushe-Beckens, NE-China, auf 37 Grad Breite bei 1000 m Höhe. Die kontinentalen Eisvolumina waren im U-Pliozän rückläufig und stark reduziert, der Arktische Ozean jahreszeitlich eisfrei, hoher Meeresspiegel. Die Verflachung der klimatischen Gradienten (im Vergleich mit rezent) erlaubte die Expansion immergrüner Wälder bis zu den Küsten des arktischen Ozeans!

Flora von Ellesmere (4 – 5 MA): eine ausgestorbene Lärchenart, *Picea*, Kiefer ähnlich der rez. japan. *Pinus pumila*; Erlen und Birken; Flora reicher als heute in klimatisch vergleichbaren Gebieten Nordamerikas, da damals noch Taxa vorkamen, die heute auf Eurasien beschränkt sind. 16 Arten rezent noch existent.

Säuger: nordamerikanische Elemente: Biber *Dipoides* (obgleich eine eindeutig separate Linie vom rez. Biber *Castor*, baute er genauso Dämme usw., die sich auch an der Fundstelle nachweisen ließen); archaeolagines Kaninchen *Hypolagus*; kleiner Hundertiger der ausgestorbenen Gattung *Eucyon*.

Eurasische Elemente: Neomyiner *Arctosirex polaris*, Hamster ähnlich *Microtodon*, Bär *Ursus (Protarctos) abstrusus* (Vorkommen in Nordamerika: 5 – 2,5 MA; auch in Europa und Asien; 1,5 m lang, 50 – 90 kg); primitiver als gleichalte eurasische Bären; drei Marderartige (Musteliden): cf. *Plesiogulo*, *Martes*, *Arctomeles sotnokovae*, letzterer erscheint erstmals in Nordamerika. Pferd *Plesiohipparion*; kleiner Hirsch ähnlich dem rezenten Moschus, das heute in Sibirien lebt. Die meisten dieser eurasischen Taxa traten weltweit erstmals im obersten Miozän und frühen Pliozän des Yushe-Beckens in NE-China (5,5 – 4,5 MA) auf. (Nat. 425, 388).

In **Florida** führten vermutlich abrupte Abkühlungen zu Aussterbewellen der Molluskenfauna, die erste zwischen 3,0 und 2,5 MA, die zweite zwischen 1,0 und 0,15 MA. Inzwischen hat sich die Diversität wieder auf das Ausgangsniveau vor 3,5 MA erholt, Maxima (vor 3,0 und 2,0-1,5 MA) wurden aber nicht mehr erreicht.

Bering-Straße: zwei *Astarte*-Arten aus dem obersten Miozän bis unt. Pliozän Alaskas belegen – zusammen mit Diatomeen – die erstmalige Eröffnung der Beringstraße; die Muscheln und Diatomeen wanderten vom Arktischen Ozean in den Nordpazifik, als die Beringstraße erstmals geöffnet wurde (J. Palaeont. 76, 239). Die Eröffnung der Bering-Straße erfolgte erstmals vor 5,4 MA. Im M-Pliozän vor 3,5 MA herrschte eine relativ warme Phase, in der es vor allem großen Säugern, aber auch Mollusken aus dem gemäßigten Nordpazifik möglich war, über die Bering-Straße und Arktis in den Nordatlantik einzuwandern. Der Arktische Ozean war im M-Pliozän relativ eisfrei; das stark wuchernde Phytoplankton bot Lebensraum für schnell wachsende, große planktonabhängige Taxa, deren Populationen sich dann über den Arktischen Ozean bis in die gemäßigten Zonen des Nordatlantiks ausbreiteten. Die Abkühlung nach dem Ende des Pliozäns beendete diesen Prozess der transarktischen Wanderung. Ab dem Jahr 2050 wird aufgrund der Klimaerwärmung mit Verhältnissen gerechnet, die dem Pliozän ähneln; es gibt zahlreiche große Taxa im Nordpazifik in der Bering-Region, die sich – ebenso wie zahlreiche Molluskenarten – dann über den Arktischen Ozean in den Nordatlantik ausbreiten werden. Eine Ausbreitung von Mollusken vom Atlantik in den Pazifik gilt dagegen als unwahrscheinlich, zumal im Nordatlantik nur kleine Taxa (< 30 mm Schalengröße; abgesehen von zwei Einwanderern aus der Bering-Region aus der Zeit um 5,3 MA: Muscheln mit bis zu 50 mm Schalenlänge) existieren (Sci. 301, 780).

Australien: Bis vor 3 MA war die NW-Küste Australiens von üppigen Regenwäldern bedeckt (Pollenfunde in Sedimenten vor der Küste). Das Auftauchen der Indonesischen Inselgruppe aus dem Meer vor 4 – 3 MA (z.B. Timor) schwächte dann eine Meeresströmung ab, feuchtwarme Luft und Niederschlag blieben aus, es wurde trockener, die Regenwälder verschwanden.

In Australien endete im untersten Pliozän die Phase zunehmender Abkühlung und Trockenheit; es herrschten für 1,5 MA wieder wärmere und feuchtere Verhältnisse mit erheblichen Auswirkungen auf Flora und Fauna (PNAS 113: 1999).

Antarctica: am 85. Breitengrad, 500 km vom Südpol entfernt, fand sich am Rande eines Gletschers eine fossile Fauna, deren Datierung nicht ganz sicher ist, wahrscheinlich M-Pliozän, evtl. aber auch älter (bis M-Miozän). Die Ablagerungen entstanden am Rande eines damaligen Gletschers am Kopf eines breiten Fjords; die Landschaft umfasste einen für längere Zeit im Jahr offenen See, der Algen, Süßwassermollusken und eine Fischart enthielt, auf den Moränenböden wuchs eine Strauch- und Krauttundra, u.a. mit Butterblumen (*Ranunculus*) und Zwerg-*Nothofagus*, besiedelt von Rüsselkäfern und anderen Insekten, darunter höheren (cyclorrhaphen) Fliegen. Pollenanalysen ergaben, dass die Tundravegetation vom Oligozän bis zum Miozän und evtl. Pliozän persistierte; *Nothofagus* stammt wahrscheinlich aus den frühkänozoischen Gondwanawäldern und ist kein neuer, neogener Einwanderer (Nat. 423, 135).

Impaktereignisse:

In **Argentinien** erfolgte vor 3,3 MA ein ca. 1 km großer Impakt, der einen ca. 20 km-Krater hinterließ. Der Zeitpunkt des Impaktes korreliert innerhalb einer Datierungsspanne von 100000 J. mit einer abrupten vorübergehenden Abkühlung des Ozeantiefenwassers des Atlantik und Pazifik sowie dem Aussterben von 36 (weitgehend in dieser Region endemischen) Säugergattungen, darunter Glyptodonten (*Plohophorous*, *Plohophoroides*, *Trachycalyptus*), Mylodontidae (*Proscelidodon*), Dasipodidae = Gürteltiere (*Doellotatus*), Marsupialia (*Thylacosmilus atrox*), Litopterna (*Brachitherium*), Toxodontidae (*Xotodon*) sowie flugunfähige Vögel (Cariamiden). Im gleichen Zeitraum sind in dieser Region dagegen nur 3 neue Säugergattungen nachweisbar. Eine Kausalität zwischen Impakt und dem Extinktionsereignis ist aber – auch aufgrund der zeitlichen Unschärfen – nicht zu sichern.

Eltanin-Impakt:

Vor ca. 2,15 MA ist 1400 km westlich von Kap Horn (Hoorn) ein Asteroid (Planetoid) von > 1 km (1-4 km) Durchmesser in den südöstl. Pazifik eingeschlagen, der aufgrund des dort ca. 5000 m tiefen Meeres keinen Krater hinterließ (Ir-Nachweis in den Sedimenten über mind. 600 km weit verstreut; Reste des Meteoriten in mehreren Sedimentkernen nachweisbar; Zusammensetzung spricht definitiv für einen Meteoriten und gegen einen Kometen). Ca. 50 % des auf die Meeresoberfläche auftreffenden Gesteinsmaterials könnten in die Stratosphäre geschleudert worden sein, die Hälfte davon auf die Nordhalbkugel; außerdem wäre eine erhebliche Wassermenge aufgewirbelt worden. Das stratigraphische Alter der Einschlagspartikel stimmt exakt mit dem Beginn der Eiszeit auf der Nordhemisphäre überein. Durch die große Wassermenge wurde ggf. die Stratosphäre mit Wasser gesättigt und starke Wolkenbildung provoziert, die die Sonneneinstrahlung deutlich minderte, so daß die Temperaturen plötzlich absanken.

Der Eltanin-Impakt ist der einzige bisher eindeutig nachweisbare Impakt in die Tiefsee, während auf dem Land bisher über 160 Einschlagskrater bekannt wurden (obwohl die Ozeane 70 % der Meeresoberfläche bedecken, die Tiefsee 60 %). Während ein Einschlag eines vergleichbar großen

Objekts auf dem Land nur lokale Auswirkungen hätte (Bsp.: Nördlinger Ries), kann ein entsprechender Impakt in die Tiefsee wegen der damit verbundenen Tsunamis zu einer weltweiten Katastrophe führen. Der Eltanin-Impakt dürfte die Energie von 100 Milliarden Tonnen TNT freigesetzt haben, 100 Kubikkilometer Wasserdampf sowie Meersalze und Ablagerungen vom Meeresboden wurden bis in die obersten Schichten der Atmosphäre geschleudert. Der erste Wellenkreis nach dem Impakt dürfte eine Höhe von 5 bis 6 km (!) gehabt haben; daraus entstand dann ein Tsunami, der sich mit 700 km/h ausbreitete, wobei aber die Reibung am Meeresboden zu einem raschen Verlust an Wellenhöhe führte; die Tiefsee wurde aber bis auf den Grund aufgewühlt und an den Pazifikküsten bäumten sich die Wellen stellenweise bis über 100 m hoch auf (BdW 8/07, 60).

Die Wahrscheinlichkeit, daß ein Asteroid mit einem Durchmesser von 1 km oder mehr die Erde trifft, beträgt 1/0,4 MA. Seit dem oberpliozänen Eltanin-Impakt von mind. 500 m Durchmesser erfolgten noch mind. 3 Impakte: bei 1,1 MA (Elfenbeinküste), 0,8 MA (Australasien) und 0,75 MA (Zhamanshin Krater). Auch in diesen Fällen muß der Impakt ca. 0,5 km gemessen haben, sie scheinen aber keinen Einfluß auf das Klima gehabt zu haben, während der Impakt vor 2,15 MA zeitlich mit dem Einsetzen der Eiszeiten korreliert.

Möglicherweise bestand vor ca. 2,15 MA aufgrund des Stadiums innerhalb des Milankovich-Zyklus eine Phase, in der eine Eiszeit grundsätzlich überhaupt möglich war; in diese Situation erfolgte dann der Impakt, der etwa 2000 Megatonnen Wasser in die Stratosphäre befördert und zur Wassersättigung der oberen Stratosphäre und globaler hoher Bewölkung geführt haben mußte. Verbunden mit einer Abnahme der globalen Temperaturen hätte dies bereits innerhalb eines Jahres zu einer erheblichen Zunahme der Schneemengen geführt, womit die gute zeitliche Korrelation mit einer der stärksten Kaltphasen in dieser Periode erklärbar ist. Es könnte auch zu einer Depletion der Ozonschicht gekommen sein. Extinktionen von Mikrofossilien sind aber nicht bekannt.

Der Impakt hat mit Sicherheit Megatsunamis (bei einem Durchmesser von 1 km: 20 – 40 m hoch, die an den Kontinentalrändern 10 – 25 mal höher angestiegen sind) an den Küsten verursacht. Zeitlich geht er exakt einer Phase intensiverer Abkühlung voraus. Er könnte erklären: a) ungewöhnliche Bonebeds in Peru (ungewöhnliche Mischung von Skeletten mariner und terrestrischer Säugetiere in küstennahen pliozänen Sedimenten); b) marine oberpliozäne diatomeenreiche Flachwassersedimente, wenige cm dick, mehrere Zehnermeter über dem rez. Meeresspiegel in Ostantarktika, wahrscheinlich durch den Küstenaufwärtstransport von Schelfsedimenten durch einen Tsunami bedingt; und c) schließlich bisher unerklärliche marine Mikrofossilien aus der Zeit vor und exakt bis zum Impakt in den Transantarktischen Bergen, wobei diese Mikrofossilien als ballistische Auswürfe (und nicht tsunamibedingt) auf die Berge gelangt wären.

Hier besteht nämlich ein Rätsel, dass sich in diesen kältewüstenartigen, eisfreien Bergen, die seit mind. 3,8 MA nicht mehr von starker Verwitterung oder Störungen durch Eis oder Fließwasser betroffen waren, vereinzelt marine Diatomeen sowie in geringerem Umfang Radiolarien und kalkige Nanofossilien sowie kleine Sedimentfragmente finden, die vom Eozän bis zum Oberpliozän datieren (Sirius Group Ablagerungen; Sirius-Rätsel), wobei die Mikrofossilien und Sedimentfragmente aus dem tiefen Südlichen Ozean stammen. Vermutlich handelt es sich um Ejecta aus dem Eltanin-Impakt. Hierzu passt, dass die Mikrofossilien exakt aus den Schichten stammen, die von dem Impakt am Impaktort gestört wurden (O-Eozän, Oligozän/U-Miozän, unterstes bis mittl. Pliozän, und die jüngsten Diatomeen kamen an der Sedimentoberfläche vor, als der Eltanin-Impakt erfolgte).

Massenaussterben der marinen Megafauna im späten Pliozän

Zwischen 2 – 3 MA verschwand etwa ein Drittel der marinen Megafauna, darunter Haie, Wale, Meeressvögel, Meeresschildkröten. Die heutige Megafauna der Meere ist durch dieses Ereignis bereits deutlich reduziert. Meeressäuger verloren 55 % der Gattungen, Meeresschildkröten 43 %, Meeressvögel 35 % und Haie 9 %. Die Aussterberate lag insgesamt 3 x höher als im übrigen Känozoikum, und 36 % der pliozänen Gattungen dieser marinen Megafauna überlebten nicht ins Pleistozän.

Zwar entstanden im Pleistozän neue Gattungen oder Arten (wie Eisbär, Sturmschwalbe *Oceanodroma*, Pinguin *Megadyptes*); die Vielfalt des Pliozäns wurde aber nicht mehr erreicht, nicht nur in taxonomischer, sondern auch in ökologisch-funktionaler Hinsicht. Besonders betroffen waren Flachwasserzonen in Küstenregionen, wo sich auch der schwankende Meeresspiegel negativ auswirkte. Vor allem große Warmblüter sind anfällig für globale Umweltveränderungen. Sowohl der plötzliche Verlust der produktiven Küstenregionen wie auch veränderte Meeresströmungen trugen zum Aussterben bei. Warmblüter mit hohem Energiebedarf hatten eine größere Aussterbewahrscheinlichkeit. So erloschen verschiedene Seekuh- und Bartenwalarten ebenso wie *Carcharocles megalodon*. Die marine Megafauna ist viel anfälliger für globale Umweltveränderungen als bisher angenommen (Nature Ecology & Evolution. DOI: 10.1038/s41559-017-0223-6).

Bakterien:

In einer Tiefsee-Bohrprobe, die den Zeitraum zwischen 1,7 und 3,3 MA umfasste, fand man in 2,2 MA alten eisenliebenden Bakterien winzige Magnetit-Kristalle (sie dienen der Orientierung der Bakterien im Erdmagnetfeld!) mit dem radioaktiven Eisenisotop Fe-60. Dieses entsteht fast ausschließlich durch Sternexplosionen. Mit einer Halbwertszeit von 2,6 MA dürfte es – gemessen am Alter unseres Sonnensystems – auf der Erde eigentlich gar nicht vorkommen. Das Fe-60 in den Bakterien dürfte von einem Kernkollaps einer Supernova in kosmischer Nachbarschaft stammen, wobei die gigantische Explosion einen großen Teil der Masse der Sterne ins Weltall schleuderte, die damit auch in die Atmosphäre der Erde geriet. Das mit dem Staub aus der Atmosphäre in die Ozeane gelangte Fe-60 wurde dann von den auf dem Meeresboden lebenden Bakterien aufgenommen und in die Magnetit-Kristalle eingebaut. **Erster Nachweis einer biologischen Signatur einer Sternexplosion auf der Erde** (Nature News, 15. April 2013, DOI: 10.1038/nature.2013.12797).

Es gibt auch eine Hypothese, dass die Supernova (in 150 Lichtjahren Entfernung von der Erde sehr „nahe“) für das Extinktionsereignis vor 2,6 MA verantwortlich ist, da vor allem die energiereichen Myonen viele Tiere - auch im Meer - umgebracht haben könnten (vor allem durch Krebs). Zu jener Zeit starb *Carcharocles megalodon* aus, aber auch viele Wale, Meeresschildkröten und Meerestiere. Etwa ein Drittel aller großen Meerestiere verschwand zu jener Zeit. Neben der Zerstörung der Ozonschicht dürften dabei vor allem Myonen (schwere, energiereiche Verwandte der Elektronen), die auch tief ins Meer eindringen und schwere Zellschäden verursachen, eine entscheidende Rolle gespielt haben (kosmischer Strahlungsschauer). Durch die Supernova könnte die Myonen-Strahlung um das Hundertfache erhöht worden sein. Abgesehen davon, dass Myonen auch mehrere hundert Meter tief ins Meer eindringen, dürften sie vor allem die Küstengewässer entvölkert haben. Tiere mit der Masse eines Menschen dürften ein 50 % höheres Krebsrisiko gehabt haben, das mit steigender Körpermasse weiter zunahm (Astrobiol. 2018; doi: 10.1089/ast.2018.1902).

Die Supernova wird auch in Verbindung mit der Entstehung des aufrechten Ganges gebracht. Allerdings geht diese Hypothese davon aus, dass die Supernova vor 8 MA begann. Als Folge dessen wurden die unteren Schichten der Erdatmosphäre ionisiert; dies führte zu zahlreichen Blitzeinschlägen und damit Waldbränden. Nach dieser Hypothese habe nicht der Klimawandel in Ostafrika, sondern die Vernichtung der Wälder durch Blitze und Waldbrände dazu geführt, dass sich die frühen Vorfahren der Menschen aufrecht fortbewegen mussten.

Die Supernova als solche ist unstrittig; man vermutet, dass der Beschuss mit kosmischer Strahlung vor 8 MA begann und vor 2,6 MA seinen Höhepunkt erreichte. Damals verschwanden Wälder weitweit und wurden durch Savannen ersetzt – besonders in Ostafrika. Die Menschen mussten

demnach infolge der Supernova mit baumarmen Savannen klarkommen – was den aufrechten Gang erforderte. Diese Hypothese ist somit eine Alternative zur Klimawandel-Hypothese, was die Entstehung des aufrechten Ganges betrifft (nach www.antropus.de 5/19).

land-land plio

Flora in Mitteleuropa allgemein: typische Pliozänwälder mit den rez. deutschen Waldbäumen, zusätzlich *Liquidambar*, *Carya*, *Magnolia*, *Liriodendron*, *Eucommia*, *Nyssa*, *Engelhardtia*, *Sequoia*, Sumpfyypressen, fast 30 Koniferenarten (rez. 9 in Mitteleuropa).

Von 114 unterpliozänen Waldbaumarten Frankfurts überlebten nur 17 % in Mitteleuropa, aber 52 % finden sich noch in Ostasien und/oder Nordamerika. Von den 52 mittelpliozänen Willershäuser Arten überlebten 44 % in Mitteleuropa, 27 % leben heute in Ostasien und/oder Nordamerika.. Von 135 oberpliozänen Arten Englands gedeihen heute noch 95 % in Europa. Auch der *Ginkgo* ist im Pliozän Mitteleuropas noch nachweisbar.

In Ungarn (Pula-Maar) verschwanden subtropische Elemente wie *Sequoia*, *Taxodium*, *Nyssa*, *Eucommia*, *Pterocarya* und *Sciadopitys* vor 2,676 bis 2,721 MA.

Prinzipiell drängte der arktotertiäre Pflanzengürtel im Pliozän immer mehr nach Süden vor. Aber auch im Mittelmeerraum kam es zu drastischen Florenveränderungen im Laufe des Pliopleistozäns. Zwar sind die meisten subtropischen Florenelemente winterhart und könnten unter Berücksichtigung (auch der pleistozänen!) Temperaturentwicklung eigentlich im Mittelmeerraum überleben; das Problem bestand aber darin, daß die Tertiärflora eine Sumpf- und Küstenflora mit hohem Bedarf an Luftfeuchtigkeit war und auf kurze Trockenperioden bereits äußerst empfindlich reagierte. Im Neogen trocknete jedoch das Mittelmeer unter Salzbildung aus, in seiner Umgebung entwickelte sich ein Wüsten- und Steppenklima, selbst die Kohlesümpfe des Wiener Beckens trockneten im O-Miozän aus. Aufgrund dieser Austrocknung stirbt die Tertiärflora im Mittelmeergebiet früher aus als im kühleren Holland, so daß die Trockenheit und nicht so sehr die Abkühlung für die Veränderung der Mediterranflora verantwortlich ist.

Kurz vor der Miozän-Pliozän-Grenze zwischen 8 und 6 MA veränderte sich weltweit die Landvegetation in dem Sinne, daß die Biomasse derjenigen Pflanzen (vor allem Gräser), die die sog. "C4-Photosynthese" (anstelle der üblichen C3-Photosynthese) durchführen, erheblich zunahm (C-Isotop-Verhältnisse im Zahnschmelz von Säugerzähnen aus Asien, Afrika, Nord- und Südamerika). Bei Abnahme des CO₂-Gehalts profitieren C4-Gräser, bei Zunahme C3-Gräser. Die zunehmende Tendenz zu C4-Gräsern im Känozoikum geht einher mit einer Abnahme des CO₂-Gehalts, bedingt durch Zunahme kontinentaler Verwitterung (insbesondere im Himalaya-Gebiet). Mit der Abnahme des CO₂-Gehaltes "verhungern" allmählich die C3-Pflanzen. Dabei soll der CO₂-Gehalt im späten Miozän eine wichtige Schwelle unterschritten haben, die für den Wechsel von der C3- zur C4-Photosynthese kritisch ist (nach neueren Daten – anno 2010 – soll der Übergang vor etwa 7 bis 8 MA erfolgte sein: PNAS 107, 19691).

Dies hat insofern Konsequenzen, als der anthropogene CO₂-Anstieg zu Bedingungen führen kann, die für die derzeitige "C4-Welt" nicht günstig sind. Europa blieb von der C4-Expansion allerdings verschont. Dennoch kam es auch hier zu einem Florenwechsel *innerhalb* der C3-Vegetation. In Spanien erloschen waldanzeigende Tiere (Hominoiden und Traguliden) vor 9 MA. In Nordamerika erloschen vor 6 MA 10 von 18 Pferdelinien.

C4-Gräser bieten im Vergleich zu C3-Gräsern eine bessere Photosyntheseleistung bei hohen Temperaturen und/oder niedrigem CO₂-Gehalt und dominieren daher tropische und subtropische Grasländer und Savannen, während C3-Gräser die kühleren Regionen besiedeln. Molekularkladistische Studien der Gräser zeigten, dass diese ursprünglich an warme Klimaverhältnisse angepasst waren. Wider Erwarten ging aber in 18 von 20 Linien, die von der C3- zur C4-Photosynthese übergegangen waren, diese Veränderung nicht mit Temperaturveränderungen, sondern einer deutlichen Abnahme der jährlichen Niederschlagsmenge einher. Dies spricht für eine Expansion aus dem Umfeld tropischer Regenwälder in tropische Busch- oder Savannenlandschaften hinein. Verschiedene Linien der C3-Gräser wurden

dagegen kältetolerant und trugen dabei weltweit wegweisend zur Struktur der Graslandgesellschaften bei (PNAS 107, 2532).

C4-Photosynthese erhöht die Produktivität unter warmen, sonnigen, trockenen Lebensbedingungen. Sie entwickelte sich 62 x unabhängig voneinander innerhalb der Angiospermen, davon 22 – 24 x in Gräsern, aber nur innerhalb des PACMAD-Clades, niemals im BEP-Clade. Unterschiede in der Histologie des Gefäßsystems, die nach der Trennung PACMAD/BEP-Clade entstanden waren (zu den Clades: s. unter „Oberkreide“), sind hierfür verantwortlich; sie ermöglichten dem PACMAD-Clade die Evolution der C4-Photosynthese, als die Umweltbedingungen diese favorisierten (PNAS 110: 1381).

Je nach Region erreichten die C4-Gräser zwischen 3 und 8 MA die ökologische Dominanz. Die Photosynthese war ja unter CO₂-reichen Bedingungen entstanden (C3-Photosynthese); der Rückgang des CO₂-Gehaltes der Atmosphäre vor ca. 30 MA (z.B. wegen Himalaya-Aufstieg) reduzierte die Effizienz der etablierten Photosynthese und damit die Rate der C-Aufnahme in vielen terrestrischen Pflanzen, besonders bei hohen Temperaturen. Konvergent gingen über 45 Linien der Blütenpflanzen zur C4-Photosynthese über, die darin besteht, dass ein koordiniertes System aus anatomischen und physiologischen Eigenschaften CO₂ um das C3-Photosynthesensystem konzentriert. Bei hohen Temperaturen kann das Schlüsselenzym der C3-Photosynthese, Rubisco, nicht zwischen CO₂ und O₂ unterscheiden; die Aufnahme von Sauerstoff statt CO₂ mindert die Photosyntheseleistung in CO₂-armer Atmosphäre daher (bei hohen Temperaturen) um mehr als 40 %. Die C4-Photosynthese verhindert die Photorespiration (= Sauerstoffaufnahme statt CO₂) dagegen durch die interne Anreicherung von CO₂. Dies kostet zwar auch Energie, der Energiegewinn durch diese Maßnahme ist aber größer als der mit der C4-Photosynthese verbundene zusätzliche Energieaufwand. Je nach Temperatur sind die C4-Gräser daher den C3-Gräsern überlegen. Dadurch dass Rubisco dank der C4-Photosynthese mit CO₂ gesättigt wird, entwickelt es unter starker Lichteinstrahlung seine maximale katalytische Aktivität. Der Vorteil der C4-Photosynthese geht dagegen im Schatten der Wälder oftmals verloren, wo die kühleren Bedingungen insgesamt gesehen die C3-Pflanzen effizienter machen. Dies erklärt das Fehlen von C4-Gräsern in der unteren Etage von Waldgesellschaften.

Man geht davon aus, dass C4-Grasland in den Tropen erschien, als der CO₂-Gehalt unter eine Grenze zwischen 550 und 350 ppm gesunken war; als der CO₂-Wert dann weiter fiel, breitete sich das C4-dominierte Grasland weiter nach Norden und Süden aus.

In biologischer Hinsicht war der Übergang zur Dominanz der C4-Pflanzen eine größere Revolution als die Diversifikation der Blütenpflanzen selbst. Obwohl C4-Pflanzen nur 3 % aller Arten von Gefäßpflanzen ausmachen, tragen sie 75 % zur terrestrischen Photosynthese bei! 60 % der C4-Arten sind dabei Gräser in warmen Grasländern und Savannen; ihre hohe Rate an Blattbildung unterhält die höchste Dichte an Herbivoren.

Der CO₂-Verlauf im jüngeren Tertiär ist aber noch nicht genau aufgeklärt. Gesichert ist ein Abfall im frühen Oligozän, verbunden mit tektonischen Vorgängen (Himalaya). Die C4-Grenze soll etwa im Mittel- bis Obermiozän unterschritten worden sein, also immerhin fast 20 MA vor dem Zeitpunkt, zu dem sich C4-dominiertes Grasland ausbreitete!

Pollenfossilien von Gräsern weisen darauf, dass die ersten C4-Gräser im frühen Oligozän vor etwa 30 – 32 MA erschienen sein müssen (nach molekularkladistischen Studien aber möglicherweise auch schon früher, also im M-Eozän und damit unter Bedingungen hohen CO₂-Gehaltes oder gar in der Oberkreide). Weitere Linien gingen dann schubweise z.B. im M-Miozän zur C4-Photosynthese über.

Nach neuen Erkenntnissen waren die Landschaften im Miozän – noch vor der Dominanz der C4-Gräser – offener als bisher angenommen. Schon im U- und M-Miozän entwickelten sich Savannen und Buschland, die aber zunächst von C3-Gräsern dominiert wurden, also zwischen 24 und 11 MA und damit deutlich vor der Dominanz von C4-Grasland. Zwar erschienen C4-Gräser in den Savannen und Buschländern schon kurz nach deren Entstehung, in Nordamerika beispielsweise vor 19 MA, trugen aber zunächst nur 20 – 40 % zur lokalen Vegetation bei, vor allem in trockeneren Arealen. Erst um die Miozän-Pliozän-Grenze kam es dann aus noch unbekanntem Gründen zur explosiven, etwa synchronen Ausbreitung der C4-Gräser. In verschiedenen Regionen zeigte sich, dass bestimmte Säuger mehr als 1 MA vor Beginn der C4-Dominanz schon dazu übergegangen waren, sich weitgehend von C4-Gräsern zu ernähren. So entstanden die ersten C4-Spezialisten in den Faunengemeinschaften.

Die Zeitverzögerung zwischen dem Auftreten der C4-Gräser und ihrem Aufstieg zur Dominanz deutet auf das Vorhandensein noch unbekannter Triggerfaktoren. In China erfolgte dies ca. 3 MA früher als im gemäßigten Nordamerika oder in Kenia: im östlichen Mittelmeergebiet blieben C3-Gräser dominierend. Wichtig ist, dass man von zwischen dem Übergang Wald / Grasland und C3-Grasland / C4-Grasland unterscheiden muss und zwischen beiden Vorgängen viele MA liegen.

In einem Grasland dominieren trotz des allgemeinen Artenreichtums jeweils nur wenige Arten; die meisten Arten finden sich nur in geringer Dichte. Und nur ca. 600 der 11000 Grasarten haben es überhaupt zur dominierenden Rolle im Grasland gebracht. Diese erfolgreichen Arten bilden phylogenetische Cluster, was darauf deutet, dass manche Graslandlinien besser als andere dazu in der Lage sind, dominierende Arten im Grasland zu werden. Neben der C4-Photosynthese müssen also noch andere, unbekannte Eigenschaften hierbei eine Rolle spielen. (Nur wenige C3-Arten aus dem PACMAD-Clade erreichen große Häufigkeit im Grasland). Die C4-Photosynthese bietet dabei unterschiedliche Vorteile. Dort, wo Buschbrände eine große Rolle spielen, ermöglicht sie die Neubildung großer Mengen an Biomasse infolge der effizienteren Photosynthese nach einem Feuer. In den trockenen Prärien Nordamerikas wirkt dagegen die höhere Effizienz der Wassernutzung im Zusammenhang mit der C4-Photosynthese als Vorteil im Vergleich zu C3-Gräsern. In beiden Ökosystemen dominieren unterschiedliche C4-Linien des PACMAD-Clade. Offenbar gibt es regional unterschiedliche Gründe, weshalb C4-Gräser dominieren (Sci. 328, 587).

ANGIOSPERMEN: neue Familien des Pliozäns: **Primel-, Pimpernuß-, Lippenblütlergewächse.**

Hauptverbreitungszeit der Igelkolben-, Blutweiderich- und Doldengewächse.

Nelkengewächse: auf gemäßigt Eurasien und Afrika beschränkt; 104 *Dianthus*-Arten in Europa, davon 70 kleinräumige Endemiten. Bei europäischen *Dianthus* fand sich mit 2,2 bis 7,6 neuen Arten je 1 MA die höchste Artbildungsrate für Blütenpflanzen überhaupt, was mit der Akzentuierung des Klimas im Pleistozän erklärt wird. Nahe verwandt sind die Gattungen *Velezia*, *Petrorhagia*, *Saponaria*. Die Stammform von *Dianthus* und *Velezia* muss gegen Ende des Miozäns entstanden sein. Die afrikanischen *Dianthus*-Arten stellen ein eigenes Monophylum dar, das vor 2 MA von den europäischen Formen abspaltete; erst danach massive Artenbildung in Europa (pleistozäne Klimaschwankungen). Relativ hohe Artbildungsraten fanden sich in Europa noch für die alpinen Arten der Gattungen *Primula* und *Soldanella*, die mediterrane *Cistus*; alle diese Raten liegen aber unten dem bisherigen Rekord, der von *Lupinus* aus den südamerikanischen Anden (1,3 – 3,8 neue Arten je 1 MA) gehalten wurde. Bei Wirbeltieren finden sich vergleichbare Raten nur bei den Buntbarschen (Cichlidae). Allerdings wird vermutet, dass andere Pflanzengattungen mit hohem Endemiten-Reichtum in Europa wie *Centaurea* und *Silene* ebenfalls hohe Artbildungsraten im Pleistozän aufwiesen (Natwiss. Ru. 6/2010, 315).

tier-tier plio

moll-moll plio

MOLLUSCA:

Molekularbiolog. Untersuchungen ergaben, daß sich die 5 oder 6 (naA 8) rez. Arten von *Nautilus* erst vor 1 bis 5 MA aus einer gemeinsamen Stammform entwickelt haben müssen, so daß sie möglicherweise den Anfang einer neuen Radiation darstellen. Rezent sind vertreten: 6 Arten von *Nautilus* sowie *Allonautilus scrobiculatus*, *A. perforatus*, die beiden letzteren mit evoluter Einrollung (*Nautilus involut*). Im Tertiär waren die Nautiloidea in den warmen Meeren noch weltweit verbreitet, aber schon zahlenmäßig gering. Inzwischen geht man von zwei rezenten Gattungen und sogar 45 rezenten Arten von *Nautilus* (43 Arten) und *Allonautilus* (2 Arten) aus (vgl. onezoom.org).

Gehäuse bis 25 cm Durchmesser, Siphon zentral (Ammoniten: randständig innen oder außen). Kein Tintenbeutel (auch Ammoniten hatten keinen!). Rezente Arten leben in Tiefen von 100 – 300 m (max. 600 m), nachts können sie in Oberflächennähe aufsteigen. Wachstum langsam, eine mittlere Größe mit 30-35 Kammern wird nach 20 Jahren erreicht, was wohl auch mit dem kalten Wasser in der Tiefe zusammenhängt. Wenige große Eier (ca. 12 Stück, bis 2,5 cm Durchmesser; Jungtiere schlüpfen nach einem Jahr; Ammoniten: sehr viele winzige Eier)

Abstammung von *Nautilus* unklar; Ableitung von *Cenoceras* ist nicht gesichert. Im Alttertiär der südlichen USSR *Nautilus praepompilius*. *Allonautilus* soll sich möglicherweise schon seit dem Mesozoikum getrennt von *Nautilus* entwickeln.

arth-arth plio

ARTHROPODA: viele pliozäne **Insektenarten** (z.B. Käfer) bereits identisch mit rez. Arten - aber bei erheblichen Veränderungen der biogeographischen Verbreitung (bei Tetrapoden sind erst wenige Arten mehr als 1 MA alt). Beispielsweise rezente Nashornkäferart *Oryctes nasicornis* im Pliozän von Willershausen/Northeim.

Crustacea: Jamaikanische Landkrabben (*Sesarma*, die einzigen Krabben mit aktiver Brutpflege, z.B. in Bromelien oder Schneckengehäusen sowie mit verkürzter „non-feeding larval phase“) stellen eine eigene Radiation von einem marinen intertidalen Vorfahren vor ca. 4 MA (molekular-kladist. Daten) dar und sind daher nicht näher mit Landkrabben SE-Asiens verwandt. Eine Art bewohnt Bromelien; die Mutter reinigt das Wasser von Detritus, bewegt es zur Steigerung des O₂-Gehalts und bringt Schneckenschalen in das Wasser als Ca-Quelle und pH-Puffer. Eine andere Art, die in Schneckenschalen brütet, dreht diese so, dass diese entweder Regenwasser auffangen, oder transportiert selbst Wasser in die Schalen.

amph-amph plio

AMPHIBIEN: Vor 3,9 (+- 0,6) MA (naA 5 MA, andere Studie) Auftreten der triploiden *Ambystoma jeffersonianum/A. laterale*-Hybriden, die sich gynogenetisch-klonal fortpflanzen (DNA-Studien). Entgegen der Annahme, daß gynogenetisch-klonale Populationen nur eine kurze Überlebensspanne haben, haben diese Klone schon 4 - 5 MA überlebt.

Riesensalamander *Andrias* noch im M-Pliozän von Willershausen.

Aussterben der salamanderähnlichen Albanerpetontidae (*Bajocium* bis unt. Pliozän, zuletzt in Ungarn; Details s. Dogger) (Pal. 48, 1273).

rept-rept plio

REPTILIEN: *Stupendemys* (2 m, naA 1,8 m, O-Miozän bis U-Pliozän Südamerikas) als größte Süßwasserschildkröte aller Zeiten (rez. größte: Arran-Schildkröte, 75 cm).

Bei den **Krokodilen** erreicht *Rhamphosuchus*, ein Thoracosaurine aus Indien, eine Länge von 15 bzw. (naA) 18 m. Erscheinen des rez. *Gavialis gangeticus*. Die **Crocodylinae** verschwinden in Europa bereits im Miozän, die **Alligatoren** sind dagegen bis zum M-Pliozän in Italien nachweisbar. Krokodile sind heute auf Gebiete beschränkt, wo die Durchschnittstemp. des kältesten Monats 10 – 15 Grad nicht unterschreitet; Ausnahme sind Alligatoren, die kurzfristig auch Frost (mit der Schnauzenspitze über der zufrierenden Wasseroberfläche) überleben können.

Im O-Pliozän/Pleistozän Australiens *Megalania* als 7 (naA 8) m langer **Waran**.

Vor 2,6 MA an der NO-Küste Mallorcas eine über 2 m lange Giftschlange – die größte bekannte Giftschlange Europas. Ihre Vorfahren sind wohl während der Messianischen Salzkristallkrise auf Mallorca eingewandert, als eine Landbrücke zum Festland bestand (**Insel-Riesenwuchs, wie er typisch für Reptilien und kleine Säugetiere ist**).

vöge-vöge plio

VÖGEL: Im Pliozän erscheinen (weitgehend nach MÜLLER):

F Baumläufer

F Drosseln
 G Fasan ab U-Pliozän
 G Habicht (F Habichtartige ab O-Eozän)
 G Huhn (*Gallus*) ab U-Pliozän
 F Kleiber
 F Kraniche
 F Lerchen
 G Moa: ?O-Miozän, U-Pliozän bis subrezent
 G Nachtreiher ab U-Pliozän
 G Nachtschwalbe
 F Nandus ab O-Pliozän (G Nandu ab U-Pleistozän)
 F Schwalben
 O Steißhühner ab O-Pliozän
 G Storch ab U-Pliozän
 F+G Strauße ab U-Pliozän (auch in Europa verbreitet!)
 G Triel (*Burhinus*) ab O-Pliozän
 F Truthühner ab O-Pliozän

Auftreten rezenter Gattungen nach en.wikipedia.org/wiki/Fossil_birds:

U-Pliozän: Pfau (*Pavo*), Truthahn (*Meleagris*), ? Waldschnepfe (*Scolopax*), Papageientaucher (*Fratercula*), Riesenalk (*Pinguinus* +; nach fossiler DNS hat sich seine Linie vor 25 MA vom Tordalk abgetrennt; 85 cm hoch, 5 kg, einziger subrezipienter Vertreter der Gattung *Pinguinus*; + 1844, naA 1852, trotz erster Gesetze zu seinem Schutz), Blesshuhn (*Fulica*), Lummensturmvogel (*Pelecanoides*), ? Kaiser-/Königspinguin (*Aptenodytes*), *Patagioenas* (ad Columbidae, Tauben), Mausvogel (*Colius*)

M-Pliozän: Wassertreter (*Phalaropus*), ? Königsgeier (*Sarcoramphus*)

O-Pliozän: *Nothura*, Schneehuhn (*Lagopus*), Auerhahn (*Tetrao*), Frankolin (*Francolinus*), Baumwachtel (*Colinus*), Flussuferläufer (*Actitis*), Marmelalk (*Brachyramphus*), *Ptychoramphus* (ad Alcidae), Teichhuhn (*Gallinula*), Trappe (*Otis*), Renntaucher (*Aechmophorus*), Atitlantaucher (*Podilymbus*), Kondor (*Vultur*; ab Pliozän, stratigr. nicht näher spezifiziert), Pelikan (*Pelecanus*), Ohreule (*Asio*), Steinkauz (*Athene*), Sperlings-/Wachtelkauz (*Glaucidium*), Sperbereule (*Surnia*), Elster (*Pica*; ab O-Pliozän oder U-Pleist.), Kreuzschnabel (*Loxia*), Kernbeißer (*Coccothraustes*), Goldhähnchen (*Regulus*)

Zusammenstellung der im Pliozän auftretenden Vogelfamilien nach BRI (nur polytypische Familien, die noch rezent vertreten sind):

Casuariidae = Kasuare (O Kasuarvögel) (AU, terr.)
 Rheidae = Nandus (O Nanduvögel) (SA, terr.)
 Pelecanoididae = Lummensturmvögel (O Röhrennasen) (AF, marin)
 Scopidae = Schattenvögel (O Schreitvögel) (AF, Süßwasser, terr.)
 Rostratulidae = Goldschnepfen (O Regenpfeiferartige) (AS, AF, SA; Süßwasser, terr.)
 Haematopodidae = Austernfischer (O Regenpfeiferartige)
 Indicatoridae = Honiganzeiger (O Spechtvögel) (AF, arboreal)
 Hirundinidae = Schwalben (O Sperlingsvögel) (kosm.)
 Motacillidae = Stelzen (O Sperlingsvögel) (kosm.)
 Troglodytidae = Zaunkönige (O Sperlingsvögel) (EU, NA, SA, AS)
 Prunellidae = Braunellen (O Sperlingsvögel) (EU, AS)
 Muscicapidae = Fliegenschnäpper (O Sperlingsvögel) (EU, AS, AF)
 Timaliidae = Timalien (O Sperlingsvögel) (EU)
 Paridae = Meisen (O Sperlingsvögel) (EU)

Icteridae = Stärlinge (O Sperlingsvögel) (NA, SA)

Riesenkraniche: zu Beginn des Pliozäns dominierende Raubtiere in Südamerika (größte Artenvielfalt der Phorusrhacoiden vor 5 bis 3 MA!); sie hatten die Raubbeutler überflügelt, deren Großformen ganz verschwanden und deren Kleinformen stark reduziert in Nischen bis zur Invasion aus Nordamerika überlebten. Auch die Riesenkraniche gingen unmittelbar nach dem ersten Kontakt mit den von Norden einwandernden modernen Raubtieren vor 2,5 MA stark zurück; nur eine Linie überlebte zunächst in Südamerika und wanderte --- als einziges Raubtier überhaupt! --- von Süd- nach Nordamerika ein: vor 5 bis 2,2/1,8 MA *Titanis*-Fossilien in Florida und Texas (U- bis O-Pliozän; im O-Pliozän nur noch in Florida). Ansonsten sind Phorusrhacidae noch aus dem O-Pliozän oder unteren Pleistozän von Uruguay sowie durch ein Knochenfragment aus dem ob. O-Pleistozän von Uruguay nachgewiesen (begleitender Rüsseltiermolar: 17620 +- 1000 RC-Jahre BP). Im Jahr 2015 wurde mit *Llallawavis* (1,2 m hoch, 3,5 MA alt, Argentinien) ein nahezu komplett und perfekt erhaltenes Skelett eines Riesenkranichs beschrieben (> 90 % komplett), das zugleich eine größere Diversität dieser Gruppe im Pliozän Südamerikas belegt, als bisher angenommen (J Vert Pal. E912656).

Aussterben der Odontopterygiformes (Scheinzahnvögel; Pelagornithidae; 3-6 m Spannweite; U-Paläozän/61 MA bis Pliozän/2,5 MA). Details s. Paläozän. Sie verschwanden im oberen Pliozän, wobei zumindest für die Region des östlichen Nordpazifiks die Hypothese aufgestellt wurde, dass sie um Küsten- und Nistregionen mit den neu dort eingetroffenen See-Elefanten und Walrossen konkurrierten und unterlagen (Natwiss. 100: 365).

Austausch von Vögeln über die im Pliozän etablierte Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika (PNAS 106, 21737): molekularkladistische Studien ergaben einen erheblichen Austausch zwischen Vogelgruppen, die in tropischen Regenwäldern leben, selten ozeanische Inseln besiedeln und daher in der Regel kaum Wasserbarrieren überschreiten; Habitat-Generalisten waren dagegen nicht von dem beschleunigten Austausch betroffen (sie konnten ja schon vor Etablierung der Landbrücke auf den jeweils anderen Kontinent gelangen). Im Gegensatz zu den Säugern breitete sich die Regenwald-Vogelfauna von Süden in Richtung Norden aus.

säug-säug plio

SÄUGETIERE:

Im U-Pliozän zwischen 3,5 und 3,0 (naA 5) MA vorübergehend eine zentralamerikanische Landbrücke, die Nord- und Südamerika noch vor der panamesischen Brücke (zweite Landverbindung: 2,4 bis 2,0 MA) zeitweise verband. Die primitive Beuteltierfauna Südamerikas wird dadurch rasch zurückgedrängt (rez. nur noch 3 Familien mit 15 - 19 Gatt. und 85 Arten), andererseits streben die Zahnarmen, die sich hier isoliert entwickelt hatten (Glyptodonten, Gürteltiere, Riesenfaultiere) nun nach Nordamerika. Diese Wanderung hält auch heute noch an (Siebenbindengürteltier!).

Von Nord- nach Südamerika wanderten u.a. die Kleinbären und vor 2 MA die Fuchsgattung *Cerdocyon*, Waschbären, Kaninchen, Hunde, Pferde, Berglöwen, Rehe, Mastodonten, Tapire, Nabelschweine (Tayassuidae) (rezent Tapire in Nordamerika erloschen, Nabelschweine stark reduziert), Jaguar (vor dem Pliozän keinerlei Carnivora in Südamerika!, stattdessen carnivore Marsupialia, z.T. als „Säbelzahn tiger“, Lamas, Alpakas, Vicunas, Guanacos.

Nordwärts wanderten Opossums, Zahnarme (Gürteltiere; Glypodonten und Riesenfaultiere später erloschen), Affen und Stachelschweine. Riesenfaultiere durchwanderten Nordamerika bis nach Alaska (allerdings nicht die allergrößten Taxa, die Elefantengröße erreichten und möglicherweise wie diese Bäume fällten).

Inwieweit das Vordringen nordamerikanischer Placentalia allein für das Aussterben der südamerikanischen Fauna verantwortlich ist, ist neuerdings strittig, da speziell die Südhufiere bereits auf dem Rückzug waren, als der Austausch im späten Pliozän begann. Die verbliebenen Arten erloschen dann mit derselben Frequenz wie eingewanderte Arten (z.B. Pferde, Mastodonten); andere (z.B. Riesenfaultiere, Glyptodonten, Toxodonten) hatten keine Gegenstücke unter den nordamerikanischen Einwanderern, von denen Konkurrenz hätte ausgehen können. Der Austausch gilt heute sogar als recht ausgewogen; seine nur scheinbare Asymmetrie beruht wahrscheinlich darauf, daß beeindruckende Säugetiere ohnehin schon im ob. Pliozän/frühen Pleistozän rückläufig waren und ausstarben (NORMAN).

Neue Untersuchungen bestätigten, dass der Great American Interchange (GAI) auf Gattungsebene in Bezug auf die relativen Landflächenanteile ausgewogen war. Zwar stammen 50 % der rezenten südamerikanischen Säugergattungen von nordamerikanischen Einwandererfamilien ab (aber nur 21 % der rezenten nordamerikanischen Gattungen von südamerikanischen Einwanderern); die Gesamtanzahl der südamerikanischen Gattungen stieg aber nach Auftreten der Landbrücke stark an, wobei dieser Anstieg aus nordamerikanischen Einwanderern resultierte, die freie Nischen besetzten und daher nicht mit vorhandenen Gattungen konkurrierten. Die Aussterberaten waren in Nord- und Südamerika etwa gleich hoch. Die Anzahl großer südamerikanischer Herbivoren nahm zunächst infolge des Faunenaustausches von 26 auf 21 Gattungen ab, stieg dann aber wieder auf 26 an.

Ging man früher davon aus, dass die nach Süden vordringenden nordamerikanischen Placentalia insbesondere die südamerikanischen Hufiere zum Aussterben gebracht hätten, so ist inzwischen klar, dass sich Notoungulata und Litopterna schon vor Installation der Landbrücke auf dem Rückzug befanden, und die verbliebenen Linien starben viel später – im Oberpleistozän – aus, und zwar zeitgleich mit ihren aus Nordamerika eingewanderten Konkurrenten (wie Mastodonten und Pferden); das oberpleistozäne Aussterben kann daher nicht dem GAI angelastet werden (BENTON).

Unsicherheiten bestehen neuerdings über die **Datierung der Entstehung der Landbrücke**. Die Hebungsvorgänge in der Panamaregion waren schon vor 15 MA weitgehend abgeschlossen. Fraglich ist, wann sich die letzten Tiefwasserverbindungen zwischen dem Atlantischen und Pazifischen Ozean schlossen (schon vor 10 MA oder viel später?). Flachwasserverbindungen persistierten jedenfalls bis zur vollständigen Unterbrechung der Ozeanverbindung zwischen 4,2 und 3,5 MA. Bis vor 4 MA zeigt der tiefe Ozean der Karibik aber Hinweise, die auf eine geochemische Vermischung zwischen beiden Ozeanen hinweisen – als Indiz für auch tiefer reichende Verbindungen. Ab 4,6 MA nimmt aber die Karbonatablagerung in der karibischen Tiefsee zu, vor 3,5 MA erscheinen Foraminiferen, die für karbonatreiche Habitate typisch sind; das Austerwachstum in der Karibik verlangsamt sich vor 3,5 MA.

Schon relativ früh (ab 25 MA) entwickelte sich die S-Form von Panama; durch die Hebungsvorgänge wurde der nördliche Teil Mittelamerikas eine Halbinsel, mit Nordamerika verbunden, die von nordamerikanischen Arten besiedelt wurde. Zwischen dieser Halbinsel und der Küste des heutigen Kolumbiens blieb aber offenbar über lange Zeit noch eine Tiefwasser-

Verbindung zwischen Pazifik und Atlantik als Ausbreitungsbarriere. So fanden sich in 6 MA alten Sedimenten im Bereich des heutigen Panamakanals Otolithen von Fischen, die üblicherweise in Meerestiefen zwischen 100 und 700 m leben. Wahrscheinlich ähnelten die Verhältnisse damals der modernen Wallace-Linie (wo die Südwärtsmigration von Arten in Bali endet, da die nächste größere Insel, Lombok, zwar nur 35 km entfernt liegt, aber durch eine mehrere hundert Meter tiefe Wasserstraße mit starken Strömungen getrennt ist, so dass selbst zufällige Verdriftungen von Bali nach Lombok behindert werden).

Allerdings gab es Taxa, die schon vor mehr als 3 – 4 MA den Übergang vom Süd- zum Nordkontinent Amerikas (oder umgekehrt) schafften:

- zunächst Krokodile, Schildkröten und Schlangen (von Süd nach Nord)
- dann vor 19 MA eine Fledermausart (von Süd nach Nord)
- vor ca. 9 MA zwei Riesenfaultierarten in Florida und Texas; aus einer (*Pliometanestes*) entwickelte sich in Nordamerika dann bald darauf *Megalonyx* (O-Miozän bis ca. 11 TA)
- vor 7,3 MA finden sich in Argentinien Fossilien des Procyoniden *Cyonasua*, waschbärähnlich, **wahrscheinlich der erste Einwanderer von Nord nach Süd** (7,3 – 5,0 MA in Argentinien)
- Phorusrhacoide finden sich in Texas ab 5 MA
- kurz danach riesige gürteltierartige Pampatheriidae in Nordamerika

Man geht davon aus, dass diese frühen Wanderungen auf Inselhüpfen oder Verdriften zurückzuführen sind; moderne Faultiere und Waschbären sind gute Schwimmer. Bestimmte waldlebende Bienen, die schlechte Flieger sind und allenfalls eine kurze Wasserstrecke überqueren können, deuten auf einen kleinen Isthmus irgendwann zwischen 12 und 6 MA. Vielleicht gab es vor ca. 10 MA vorübergehend eine nahezu komplette Landbrücke; dies könnte dann die Migrationen der Bienen und Faultiere von Süd von Nord und *Cyonasua* von Nord nach Süd erklären; später entstanden dann aber Tiefwasserkanäle, die mit ihren starken Strömungen die vorübergehend fast komplette Landbrücke wieder unterbrachen und eine neue Ausbreitungsbarriere darstellten (Sci. 341, 230).

Wenn schon früher Verbindungen zwischen Nord- und Südamerika bestanden, die von den Tieren aber nicht genutzt wurden, könnte dies auch klimatische Gründe gehabt haben. Erst mit Einsetzen der Abkühlung und der Ausbreitung von Savannen, die die Migration von Herbivoren erlaubten, fand dann vor ca. 3 MA ein großer Faunenaustausch statt. Nicht geographische, sondern klimatische Gründen hätten den Faunentausch über eine offenbar schon länger bestehende Landbrücke solange verzögert – etwa 10 Millionen Jahre lang.

Mit den Vereisungen, den Meeresspiegelabsenkungen, den Klimaveränderungen und den damit verbundenen Vegetationsveränderungen (hin zu Savannenbiotopen) wurde der Faunenaustausch erst ökologisch möglich (geologisch wäre er schon früher möglich gewesen). Insgesamt wanderten 17 Säugerfamilien von Norden nach Süden (darunter Hunde, Katzen, Bären, Marder, Pferde, Hasen, Hörnchen, Hirsche, Tapire) und 18 in umgekehrter Richtung (darunter Baumstachler, Gürteltiere, Ameisenbären, Wasserschweine). Vor etwa 3 MA verschwanden die tropischen Wälder in weiten Bereichen von Mittelamerika; Savannenbewohner (die üblicherweise auch schlechte Langstreckenschwimmer sind) konnten daher erst jetzt die Landbrücke passieren. (Sci. 348: 186; Natwiss. Ru. 5/2016: 253).

Wanderungswellen (Great American Biotic Interchange GABI):

GABI 1 (2,6 – 2,4 MA) (Marplatan)

GABI 2 (ca. 1,8 MA; frühes Ensenadan)

GABI 3 (ca. 1,0 MA; Ensenadan)

GABI 4 (ca. 120 TA; Lujanian); Einwanderung der meisten modernen Karnivoren (z.B. moderne Gattungen der Procyonidae)

Eine neuere Analyse (anno 2005) bestätigte mehrere frühere Migrationen zwischen Nord- und Südamerika. So finden sich Hinweise auf eine Verbindung vor 30 MA (damals war Südamerika noch mit Antarctica verbunden!), gefolgt von zwei Ausbreitungsimpulsen zwischen Nord- und Südamerika vor 23 – 20 sowie 8 – 6 MA, die neben marinen auch terrestrische Taxa umfassten. Die klassische „Inselhypothese“ für Südamerika kann daher in ihrer bisher sehr konsequenten Form nicht mehr aufrechterhalten werden (PNAS 112: 6110).

Nach anderen Angaben wanderten auch Procyoniden und Cricetiden schon im O-Miozän von Nord- nach Südamerika, später auch Tayassuiden. Die Landbrücke war ab 3,1 – 2,7 MA dann vollständig etabliert und ermöglichte ab dann den umfassenden Faunenaustausch (Sci. Rep. 10: 1608).

Es wurde auch untersucht, wie die Tiergruppen auf die Veränderungen der Landschaft im Süden Südamerikas (Pampa) (Ausbreitung von C4-Biotopen) zwischen dem O-Miozän (9,5 MA) und späten Pleistozän (12 TA) reagierten: Nagetiere, Notoungulata und Pilosa folgten der Ausbreitung der C4-Pflanzen im späteren Miozän/frühesten Pliozän, während Litopterna und Cingulata ihre C3-dominierte Nahrung beibehielten. Die eingewanderten nordamerikanischen Taxa (Gomphotherien, Equiden und Kameliden) zeigen dagegen eine große Variabilität von C3-Dominanz bis C3-/C4-Mischkost, wobei diese Flexibilität die erfolgreiche Besiedlung der Pampa-Region erleichtert haben dürfte. Die einwandernden Cerviden hielten an ihrer C3-dominierten Nahrung fest, was sie aber nicht daran hinderte, weit nach Süden zu expandieren. Bei den Beutegreifern präferierten die Sparassodonta (ad Marsupialia) aus der Zeit vor dem GABI Beutetiere aus offenen C3-Landschaften, während die aus Nordamerika eingewanderten Carnivora Beutetiere aus C3-/C4-Mischzonen bevorzugten (Sci. Rep. 10: 1608).

Monotremata: Auftreten der rez. **Schnabeltier**gatt. *Ornithorhynchus* (U-Pliozän), Ameisenigel ab Plio-Pleistozän nachweisbar (*Megalibgwilia* O-Pliozän bis U-Pleist., *Zachyglossus* ab O-Pleistozän).

Beuteltiere:

Südamerika: *Thylacosmilus* (O-Miozän bis U-Pliozän), säbelkatzenartig. Die **Säbelzahnbeutler** verschwinden noch im Pliozän mit dem Einwandern der echten Säbelzahnkatzen (*Smilodon*) aus Nordamerika. Aussterben vieler südamerik. Beuteltiere nach der Einwanderung der Placentalia (so die gesamte O Sparassodonta/UO Borhyaenoidea, die an der Plio-/Pleistozän-Grenze erlischt). Über die panamesische Landbrücke wanderte umgekehrt das **Opossum** in Nordamerika ein, wo die Beuteltiere schon im U-Miozän erloschen waren.

Australien: Auftreten der **Riesenkänguruhs**, die im Pleistozän Größen von 3 m erreichen (*Macropus titan*, **Procoptodon**; letzteres konnte über kürzere Distanzen Geschwindigkeiten bis 50 km/h erreichen, vergleichbar einem Rennpferd. *Procoptodon* kurzschnauzig; Schädel kürzer und tiefer als bei rezenten Känguruhs). *Macropus* (Großkänguruh) ab Pliozän.

Im Pleistozän **Riesenwhombat** *Diprotodon* (nashorngroß) als größtes Beuteltier Australiens. Im Pleistozän erschienen außerdem Bandikut (*Perameles*), Flugbeutler (*Petaurus*) und Koala (*Phascolarctes*).

Placentalia:

Hasenartige (Lagomorpha): Auftreten der UF **Leporinae** (Hasen, Kaninchen) im Pliozän, im U-Pleistozän Einwanderung in Nordamerika. **Hase** (*Lepus*) ab Pliozän, **Kaninchen** (*Oryctolagus*) ab U-Pleistozän. Die Stammform von *Lepus* und *Oryctolagus* soll *Alilepus* aus dem U-Pliozän Europas sein. Kaphase (*Lepus capensis*) ab 2,5 MA.

Wildkaninchen verschwanden im Postglazial in Mitteleuropa und kamen erst im Mittelalter wieder westwärts zurück.

Der Steppenpfeifhase (*Ochotona pusilla*), der heute nur noch in Russland zwischen Wolga und Irtysh sowie in Kasachstan lebt, ist ein typischer Bewohner trockener, steppenartiger Lebensräume. Die ersten Vertreter der Gattung erreichten Europa um die Miozän-Pliozän-Grenze herum, indem sie den östlichen Mittelmeerraum und das Gebiet nördlich des Schwarzen Meeres besiedelten. Nach molekularen Daten entstand *O. pusilla* vor 2,8 MA. Vor 2,6 MA ist die Art erstmals fossil nachweisbar in Kasachstan, aber auch in Polen – ein Zeichen dafür, dass bereits vor 2,6 MA offene, trockene steppenartige Gebiete bis nach Mitteleuropa hinein reichten. Das korreliert mit einer globalen Abkühlung und Trockenheit (Prätiglian). Die Besiedlung dieser Region war aber nicht auf Dauer, erst im frühen Pleistozän konnte sich die Art in Russland und der Ukraine etablieren, im späten Pleistozän erreichte sie dann Frankreich, England und Norditalien (Natwiss. 97, 325).

Vor 5 MA (unt. Pliozän) auf Menorca Riesenskaninchen *Nuralagus rex*; 12 kg, naA bis 23 kg schwer (das Zehnfache des nächsten rezenten kontinentalen Verwandten, *Oryctolagus cuniculus*). Vergleichsweise kleiner Schädel und kleine Sinnesorgane; Anatomie der Wirbelsäule spricht gegen die Fähigkeit zu springen (mangels Beutegreifer bestand kein Bedarf, sich springend fortzubewegen); nur langsam-gehende Fortbewegung möglich, dadurch Energieersparnis bei gleichzeitig kargem Futterangebot. Gutes Grabvermögen. Wohl Sohlengänger. NaA vom Messinian bis M-Pliozän; 5 – 3 MA. Mallorca und Menorca waren damals verbunden.

Gattung monotypisch; ad Leporidae. Größter Lagomorpha, der je gefunden wurde (rezenter Feldhase: 5 kg) (Nat. 472, 9; Wikipedia).

carn-carn plio

Landraubtiere (UO Fissipedia):

1) **Hundartige:** *Canis* mind. ab O-Miozän (*Canis ferox* im Hemphillian Zentralmexikos), **Fuchs** (*Vulpes*) ab O-Miozän (frühes Hemphillian Nordamerikas), **Marderhund** (*Nyctereutes*) ab U-Pliozän, im Pleist. auch in Europa. **Rotwolf** ab Pleistozän (eigene UF, s. Miozän).

2) **Bären:** *Ursus* ab U-Pliozän. Näheres s. Miozän. *Ailuropoda baconi* vor ca. 2 MA als Vorläufer des Großen Panda.

3) Kleinbären: G *Bassariscus* (**Katzenfrett**) ab U-Miozän, **Waschbär** (*Procyon*) ab O-Pliozän. Im O-Pliozän Südamerikas *Chapalmalania* (1,5 m, naA 1,7 m lang) als riesenhafter Waschbär, äußerlich dem Großen Panda ähnlich (aber: Abstammung von Procyonidae, die über die Landbrücke nach Südamerika eingewandert waren) (U-Pliozän bis U-Pleistozän, südliches Südamerika, 1 m Schulterhöhe, 20 – 80 kg).

Cyonasua (waschbärähnlich; Familie Procyonidae) im oberen Miozän Argentiniens (7,3 bis 5 MA) ist wahrscheinlich der erste Einwanderer aus Nord- nach Südamerika – lange vor definitiver Installation der Landbrücke.

4) Marderartige: Vor 5 MA breiteten sich die Grasländer weiter aus, was zu einer erheblichen Zunahme der Mäuse führte. Die Iltisse paßten sich an, indem sie noch kleiner wurden, um den Mäusen in die Baue zu folgen: vor 2 MA entstand so das Hermelin, eines der kleinsten Raubtiere (allerkleinstes ist eine Unterart des Mauswiesels, das sich durch einen Fingerring zwängen könnte).

Raubmardergatt. **Vielfraß** (*Gulo*) ab Pleistozän, UF **Honigdachse** (rez. durch *Mellivora* = Honigdachs vertreten) ab U-Pliozän, rez. G. **Honigdachs** ab O-Pliozän. In der UF **Dachse** (Melinae; ab U-Miozän) erscheint die rez. G. **Dachs** (*Meles*) im U-Pliozän.

Rezente eurasische Dachse (Mustelidae, Subfamilie Melinae) gehören zu den beiden Gatt. *Meles* (ab U-Pliozän) und *Arctonyx* (ab M-Pleist.); letzterer aus dem tropischen Eurasien; beide Gatt. überlappen sich nur in Ostchina. Fossile Verbreitung beider Gatt. wie rezent. Die ausgestorbene Gatt. *Arctomeles* ist die Schwestergruppe von *Arctonyx*; die Gatt. war auf das U-Pliozän beschränkt und lebte im gleichen Gebiet wie *Meles*, wanderte aber auch im U-Pliozän in Nordamerika ein (Ellesmere Insel, Kanada) (Nat. 425, 388).

In der UF **Stinktiere** (Mephitinae; ab U-Miozän) erscheinen im Pliozän die rez. G. *Pliogale* und *Spilogale*; **Streifenskunk** (*Mephitis*) ab Pleistozän.

In der UF **Fischotter** (seit O-Oligozän) erscheint neben der G Fischotter (ab O-Miozän) der **Seeotter** (*Enhydra*, ab O-Pliozän).

5) Katzenartige:

Fam. **Viverridae:** G *Viverra* (echte **Zibetkatze**) ab M-Miozän, **Ginsterkatze**, **Mungo**, *Crossarchus* und *Sircata* erst ab Pleistozän nachweisbar.

Fam. **Hyänen** (ab U-/M-Miozän): *Crocota* ab U-Pliozän (rez. in Afrika); *Hyaena* ab U-Pliozän, rez. in Afrika und Asien. Beide Gatt. im Jungpleistozän noch in Europa. Vor ca. 5 MA riesige Hyänen der Gatt. *Percrocota* in Afrika, Asien und Europa, in China bis löwengroß.

Fam. **Katzen:** zahlreiche Säbelkatzen. In der UF **Felinae** erscheint jetzt neben *Felis* (**Katze**, seit O-Miozän) auch der **Luchs** (*Lynx*, ab O-Pliozän).

Typische jüngere Säbelzahnkatzen sind *Homoiotherum* (Pliozän bis ~ 14/12000 J.) und *Smilodon*. Maximum der echten Säbelzahnkatzen (Machairodontinae) im Pliozän, der Katzenartigen insgesamt im Pliozän und Quartär.

Dinofelis (O-Pliozän bis M-Pleist. Afrikas, Eurasiens und Nordamerikas, 1,2 m lang), panthergroß und mit kürzeren, abgeflachten Eckzähnen, die aber noch länger als bei heutigen Katzen waren, ist von der Einordnung umstritten (unklar, zu welcher UF der Felidae *Dinofelis* zu stellen ist – wohl Metailurini). In Eurasien und Nordamerika im U-Pleist., in Afrika im M-Pleist. erloschen.

Smilodon (Pleistozän bis frühestes Holozän, Nord- und Südamerika; bis 18 cm lange Eckzähne; etwas kleiner, aber schwerer als heutige Löwen. Konnte Kiefer bis 120 Grad öffnen (heutige Löwen bis 65 Grad). Größte Art der Säbelzahnkatzen mit 2,3 m Länge, 1,2 m Schulterhöhe, 400 kg Gewicht).

Kladogramm der Säbelzahnkatzen (Machairodontinae, M-Miozän/15 MA bis 10 TA) (Wikip.):

Ab jetzt: MACHAIRODONTINAE

--- Metailurini (*Adelphailurus*, 10 - 5 MA; *Pontosimulus*; *Stenailurus*, 7 MA; [*Metailurus*, 9 MA - 11 TA* + *Dinofelis*, 5 - 1 MA]) *naA bis M-Pleist.

--- Smilodontini (*Paramacheirodus*, 15 - 9 MA + [(*Megantereon* 6 - 2 MA + *Smilodon* 2,5 MA - 10 TA])

--- Machairodontini (*Machairodus* 11 MA bis 126 TA + *Miomachairodus* 12 MA)

Ab jetzt: Homotherini

--- *Lokotunjailurus*

--- *Homotherium* (5 MA - 10 TA) + *Xenosmilus* (1 MA)

Auftreten der rezenten Gattungen:

Luchs (*Lynx*) ab O-Pliozän

Katze (*Felis*) ab O-Miozän

Panther (*Uncia* und *Panthera*) ab U-Pleistozän

Puma ab O-Pliozän

Aus *Panthera gombaszoegensis* entwickeln sich **Jaguar, Leopard, Löwe,**

Tiger; Leoparden (*P. pardus*) und Löwe (*P. leo*) ab U-Pleistozän; Tiger und Schneeleoparden blieben auf Asien beschränkt; vermeintl. Schneeleoparden aus dem Pleist. Europas sind großwüchsige Luchse.

Die **Geparden** mußten aus den Felinae ausgegliedert werden (eigene UF); *Acinonyx* in Afrika seit 3,5 - 3,0 MA nachweisbar, später auch in Europa. Sie müssen einen genetischen Flaschenhals durchlaufen haben: extreme Inzucht, keine Transplantatabstoßung.

*Europäischer Jaguar *P. (onca) gombaszoegensis* (U- bis M-Pleist., 1,9 m lang, 75 cm Schulterhöhe, 35 - 120 kg; vor ca. 500 TA ausgestorben). NaA schon im O-Pliozän; lt. Mindat (nur) im Pliozän. Älteste Art von *Panthera* in Europa; gilt als Link zwischen den pantherinen Katzen der alten und neuen Welt. Wohl Einzelgänger.

Die Entwicklung der Katzen erfuhr im O-Pliozän erhebliche Umwälzungen. Durch die Klimaveränderung vor 2,5 bis 2,0 MA kommt es zu einer Austrocknung, viele Wälder werden durch Grasländer ersetzt, in denen sich grazile, schnelllaufende Grasfresser (z.B. Antilopen) entwickeln. Die Katzen reagieren mit neuen Anpassungen in Form einer Kombination von Schnelligkeit und Kraft (hierauf gehen z.B. Löwen, Tiger, Geparden zurück). Die Säbelzahnkatzen, die vorwiegend waldbewohnende Großsäuger jagten, sind im Nachteil, als mit den Wäldern auch die dort lebenden Großsäugerarten gegen Ende des Pliozäns zurückgehen. Als dann auch noch der Mensch als Konkurrent um die Großsäuger auftrat, ging den Säbelzahnkatzen endgültig die Beute aus; seither ist das Prinzip des Säbelzahns in der Katzenentwicklung erloschen; vor 14000 J starb mit *Homotherium* (al. *Homoiotherium*) aus. Heute sind Löwen die einzigen Katzen, die in der Lage sind, Beute niederzubringen, die sich hinsichtlich der Beutegröße jener der Säbelzahnkatzen annähert, was sie jedoch ihrer perfekten Fähigkeit zur Jagd in Gruppen, Koordination und Kooperation verdanken.

Kladogramm der Felidae s. Miozän.

Vor 3,5 MA sind die Gattungen *Canis*, *Pachycrocuta*, *Civettictis* sowie die ausgestorbene Säbelzahnkatze *Megantereon* (O-Miozän bis U-Pleist.) erstmals in Afrika nachweisbar (South Turkwel, Nordkenia) (J. Palaeont. 74, 1173). Maximale Diversität der Karnivoren in Afrika vor 3,5 MA.

Zum Aussterben der großen Karnivoren Afrikas zwischen 2,5 und 1,5 MA (indem sie bei der Konkurrenz um Aas den Frühmenschen unterlagen) s. im Kapitel „Pleistozän“ (49 von 78 Arten großer Karnivoren erloschen zwischen 3,5 und 1,5 MA; vor allem Omnivoren).

Nagetiere (Rodentia): enorme Radiation der **Mäuseartigen (Myomorpha)**; die Nagetiere erreichen daher erst im Quartär ihr Diversitätsmaximum. Maximum der Radiation im Pliopleistozän.

Im Pliozän erscheinen:

- **Murmeltier** (*G Marmota*) ab U-Pliozän oder (naA) O-Miozän
- **Känguruhratte** (*G Diplodomys*)
- **Taschenmaus** (*Geomys*)
- **Haselmaus** (*Muscardinus*): ?U-Pliozän, ab O-Pliozän
- **Zwerghamster** (*Cricetulus*) ab U-Pliozän, im Pleistozän auch vorübergehend westwärts nach Europa verbreitet
- UF **Wühlmäuse (Microtinae)** seit U-Pliozän mit den UF/Gatt. **Lemminge** und **Wühlmäuse** ieS. (naA riesige *Microta* bereits im Miozän auf einer italienischen Insel)
- in der F **Echte Mäuse, Ratten (Muridae)**; ab Lutet) ab Pliozän *Rattus*, *Mus*, *Apodemus* (Waldmaus); Brandmaus evtl. ab Pliozän, sicher ab Pleistozän. Auf Inseln (Kreta, Kanarische Inseln, Flores) div. Großformen von Mäusen im Pleistozän.
- rez. Wüstenspringmaus (*Jaculus orientalis*) ab 2,5 MA
- rez. Maulwurfsratte (*Heterocephalus atikoi*) ab 2,5 MA

Bei den **Caviomorpha** (Südamerika) erscheinen: **Baumstachler** *Erethizon* (ab O-Pliozän, UF ab U-Oligozän); *Cavia* (**Meerschweinchen**) und *Hydrochoerus* (**Wasserschwein**; rez. bis 60 kg) erst ab Pleistozän. Im Altpleistozän bärengroße **Wasserschweine** (*Nothyrocholus*). Weite Verbreitung der **Dinomyiden** ieS. (heute nur noch durch den Pakarana vertreten, im Pleistozän bärengroß, s. Miozän; im O-Pliozän Uruguays *Artigasia magna* aus der Fam. Dinomyidae = Pakaranas als drittgrößter Nager nach dem obermiozänen Neopiblemiden *Phoberomys pattersoni*) als zweitgrößtem Nager.

Vor 2 bis 4 MA (M-Pliozän bis ob. Pliozän, evtl. bis ins frühe Pleistozän) *Josephoartigasia monesi* (Uruguay) von der Größe eines Stiers; das **größte Nagetier aller Zeiten**. Schädel 53 cm lang; da das postkraniale Skelett nicht bekannt ist, wird sein Gewicht mit sehr großer Unsicherheitsspanne auf 1211 +- 753 kg geschätzt, das ist das Doppelte von *Phoberomys* aus dem O-Miozän und das 16fache des rezenten größten Nagers (Wasserschwein, 60 kg). Länge geschätzt 2,7 - 3 m, Schulterhöhe geschätzt 150 cm. Wie das Wasserschwein (Pakarana) zu den Dinomyidae gehörig, die wohl vor ca. 20 MA zunächst im südlichen Südamerika erschienen. Nagezähne bis 30 cm lang, aber für die Körpergröße relativ kleine Mahlzähne und ungewöhnlich schwache Kaumuskeln, was für weiche Pflanzennahrung und Früchte als Nahrung spricht; lebte wohl als

reiner Pflanzenfresser in Flussdeltagebieten und musste wohl den ganzen Tag fressen, um den Energiebedarf zu decken.

Lagostomus (zur Familie der Chinchillas) seit O-Pliozän, die Chinchilla-Gruppe läßt sich bis ins U-Oligozän zurückverfolgen. **Biberraten** (*Myocastor*) seit O-Pliozän, **Stachelratte** (*Echimys*) seit Pleistozän, *Abrocoma* (Chinchilla-Ratte) seit M-Pliozän, *Ctenomys* (Kammrate) seit O-Pliozän.

Paarhufer (Artiodactyla):

1. Antilopen und Rinder (Hohlhörner, OF Bovoidea): starker Anstieg, Maximum erst im Quartär. Im Pliozän sind vertreten:

- F **Gabelböcke** (seit U-/M-Miozän), rez. G. *Antilocapra* ab Pleistozän nachweisbar.
Die Familie Antilocapridae blieb stets auf Nordamerika beschränkt!
- F **Rinderartige** (ab U-Miozän, lt. BRI aber ab U-Oligozän) mit:
 - UF **Rinder (Bovinae):** ab U-Miozän; rez. *Bos*, *Bubalus* und *Bison* erst ab U-Pleistozän, *Bos primigenius* (M-Pleist. bis subrezent)
 - UF **Duckerantilopen:** ab O-Miozän, rez. Gattungen ab Pleistozän (Cephalophinae)
 - UF **Hippotraginae** ab O-Miozän: **Kuhantilopen** ab O-Miozän, **Pferdeantilopen** ab U-Pliozän*, **Wasserböcke** ab Pliozän.
Großer Kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) ab 2,4 +/- 0,1 MA
 - UF **Antilopenartige** ab M-Miozän, *Gazella* ab O-Miozän, im U-Pliozän auch in Europa; alle anderen Gatt. erscheinen im Pleistozän (Antilopinae)
 - UF **Caprinae** ab M-Miozän; Moschusochsen, Gamsen, Schafe/Ziegen iWS.
ab O-Miozän, Schafe und Ziegen iWS unterstem Pleistozän.
Auf den Balearen im Pliozän bis Holozän Höhlenziege *Myotragus balearicus*, insgesamt 5 Arten; Inselzwerge: Schulterhöhe 45 – 60 cm, Gewicht 50 – 70 kg; letzter Nachweis 1800 v. Chr. (ausgerottet).

**Hippotragus*: drei moderne Arten, von der *H. leucophaeus* (Blaubock) um 1800 ausgerottet wurde (endemisch in der Kap-Region); der erste afrikanische Großsäuger, der in historischen Zeiten ausgerottet wurde, gefolgt 1883 vom Quagga.

2. Schweineartige (UO Suina): im O-Pliozän und U-Pleist. Ostafrikas *Metridiochoerus* als riesiges Warzenschwein mit schwerem Kopf. Eckzähne des Ober- und Unterkiefers ragten hervor und waren aufwärts gekrümmt.

Das Wildschwein (*Sus scrofa*) breitete sich vor 1 MA ausgehend von Ostasien nach Eurasien und Nordafrika aus. Dabei hybridisierte es mit lokal existierenden Schweinearten, die diese Expansion als Art nicht überlebten bzw. genetisch in den modernen Wildschweinen aufgingen. Nur das Zwergwildschwein (*Porcula silvana*) blieb als eigenständige Art erhalten, erfuhr aber ebenfalls einen starken genetischen Einfluss von Wildschweinen. Die Gattungen *Sus* und *Porcula* hatten sich nach molekularen Uhren vor ca. 6 MA getrennt; vor 1 MA begann die Expansion von *Sus scrofa* in Ostasien, das Europa vor 0,8 MA erreichte. Außerdem hybridisierte das Wildschwein dabei noch mit einer weiteren, inzwischen ausgestorbenen und unbekanntem Suinae-Art. Nord-Süd-Wanderungen im Rahmen von Klimaveränderungen könnten Hybridisierungen mit anderen Schweinearten dabei erleichtert haben. Die Befunde sprechen dafür, dass die Expansion des

Wildschweins in andere Regionen durch Vermischung mit lokalen Schweinearten gefördert und erleichtert worden sein dürfte. Mit anderen Worten: wenn man sich als Art in eine neue Region/neuen Lebensraum ausbreiten will, tut man gut daran, wenn man sich mit den dort vorhandenen nahe verwandten Arten paart, um auf diese Weise für diesen Lebensraum/Region „günstige“ Gene in den Genpool der eigenen Art aufzunehmen (Nat. Comm. 10: 1992).

3. Flußpferde: seit M-Miozän (15 MA; zunächst in Afrika, ab 7 MA auch in Asien); bis zum M-Pleistozän auch in Mitteleuropa (zuletzt in der Eem-Warmzeit vor ca. 115000 J. in England und evtl. damals auch noch einmal in Mitteleuropa), bis zum O-Pleistozän in Südeuropa, bis ins Holozän Zwergformen auf Mittelmeerinseln (*Hippopotamus*-Zwergformen, daher nicht mit dem rez. westafrik. Zwergflußpferd *Choeropsis* analog). Riesenflußpferd *H. gorgops* zwischen 3,4 und 0,7 MA in Ostafrika.

4. Giraffen (OF der Ruminantia, ab U/M-Miozän): rez. *G. Giraffa* (ab O-Miozän) im Miozän und Pliozän auch in Europa vertreten, im U-Pliozän bis Pleistozän auch in Asien; in Afrika erst seit dem Pleistozän. Das **Okapi** erscheint erst im Pleistozän (nur Afrika).

Sivatherium (Pliozän bis O-Pleist. Indiens, Afrika; Schulterhöhe 2,2 m): elchähnlich mit einem Paar großer, verzweigter Knochenzapfen sowie zwei konischen Zapfen zwischen den Augen bei den Männchen. Gedrungener Körperbau, schwerer Kopf. *Libytherium* sehr ähnlich, lebte gleichzeitig in Nordafrika. *Sivatherium maurusium* in Ostafrika zwischen 4,1 und 1,4 MA.

Sivatherium giganteum mit einem Gewicht zwischen 850 und 1800 kg der möglicherweise schwerste Wiederkäuer aller Zeiten; Männchen mit schweren Hörnern (Ufam. **Sivatheriinae** oder

Rindergiraffen).

Mitilanotherium (O-Pliozän bis U-Pleistozän Eurasiens, 2,6 – 1,2 MA; 2,1 m lang, 1,7 m Schulterhöhe, ca. 350 kg)

5. Hirsche (OF der Wiederkäuer): in der UF **Muntjakhirsche** (seit U-Miozän) erscheint im Pliozän der rez. **Muntjak** (*Muntiacus*, rez. SE-Asien). Daneben erscheint die UF der echten **Hirsche** (Cervinae, ab U-Pliozän), die im Pleistozän nach Nordamerika einwanderte, mit der *G. Cervus* (**Hirsch**).

Die Gatt. Damhirsch (*Dama*), Trughirsch (*Odocoileus*), Elch (*Alces*), Rentier (*Rangifer*, ab U-Pleist.) und Reh (*Caproelus*, ab U-Pleist.) erscheinen allesamt erst im Pleistozän.

Im Pliozän und Pleist. Italiens *Eucladoceros* mit einer Gesamtgeweihspannweite von 1,7 m, jedes Geweih zwölfendig. Für Waldleben hinderlich, war dieses Merkmal durch geschlechtliche Zuchtwahl ausgelöst worden (wie beim *Megaloceros* des ob. Pleist.). 2,5 m lang, Schulterhöhe 1,8 m, 300 kg. Erste Hirschgattung mit einem hoch entwickelten Geweih. Geweih extrem spektakulär.

6. Kamele (Schwielenohler): *Procamelus* (O-Miozän bis U-Pliozän) als direkter Vorfahr der rez. Kamele. Vor 5 - 2 MA lebten in Nordamerika große Kamele (2,5 m Schulterhöhe): *Titanotylopus* (3,5 m lang, 2,8 m Schulterhöhe, 2 t, ob. Miozän bis Pleist., ein Höcker), *Gigantocamelus*. Die nordamerikanischen Kamele (= ÜF Protoceratoidea; s. Oligozän) erlöschen an der Plio-Pleistozän-Grenze.

Gigantocamelus (Pliozän bis Pleist., 4,9 – 0,3 MA, Nordamerika; 3,7 m lang, 3 m Schulterhöhe, 1,7-2,5 t), ggf. syn. *Titanotylopus*.

Lama erschien im Pleistozän, *Camelus* war bereits vor 3,4 MA in Ostafrika vertreten.

prim-prim plio

Primaten: Hominoidea s. u.

Hundsaffen: Pavian (*Papio*) wahrsch. ab Pliozän, **Meerkatze** (*Cercopithecus*) ab O-Pliozän, UF **Semnopithecinae** ab U-Pliozän (? U-Miozän). *Theropithecus oswaldi* (M-Pliozän bis Quartär; ca. 4 – 0,6 MA, naA 2,5 - 0,5 M) als großer Pavian der Olduvai-Schlucht (100 kg), aber auch in Südeuropa vertreten. Rezent existiert noch *Th. gelada*.

rüss-rüss plio

Rüsseltiere (O Proboscidea): s. Miozän:

Amerika:

Cuvieronius erscheint vor ca. 5,2 MA in Nordamerika, wandert vor 2 MA in Südamerika ein, Stoßzähne spiralig verdreht wie die eines Narwals! Sicher noch vor 13400 Jahren in Mexiko, zusammen mit Steinwerkzeugen früher Clovis-Menschen. In Südamerika noch vor 9100 Jahren (Monte Verde).

Stegomastodon wanderte ebenfalls vor 2 MA in Südamerika ein und lebte in Venezuela bis zur Zeit der frühesten Menschen (ob. Pleistozän), in den Anden bis 2800 m, evtl. sogar bis 4000 m Höhe. In Kolumbien noch vor 6060 Jahren.

Auch *Cuvieronius* besiedelte die Hochplateaus der Anden bis zu 4000 m Höhe.

Cuvieronius und zwei Arten der Schwestergattung *Stegomastodon* sind die einzigen Rüsseltiere, die in Südamerika einwanderten, wobei *Cuvieronius* die höher gelegenen, kälteren Klimazonen besiedelte, *Stegomastodon* nie flacheren, wärmeren.

Stegomastodon (O-Pliozän bis Altholozän) sah dagegen aus wie die gedrungene Version eines modernen Elefanten. Unterkiefer kurz und ohne Stoßzähne; obere Stoßzähne aufwärts gekrümmt. Backenzähne leistungsfähiger, möglicherweise bereits Grasfresser. In Nordamerika schon vor 1 MA erloschen.

In der Fam. **Mammutidae** erscheint das **amerik. Mastodon** (*Mammut*; O-Pliozän bis oberstes Pleistozän/frühes Holozän); *Mastodon* (U-Pleist. bis Postglazial) erscheint später. (Auch das europäische Mammut (*Mammuthus*) aus der rezenten Familie Elephantidae wanderte später in Nordamerika ein).

Alte Welt:

In der engeren Verwandtschaft der Elephantidae erschienen die **Stegodonten** (U-Pliozän bis O-Pleistozän, Zwergformen auf Inseln Südostasiens noch im obersten Pleistozän, z.B. Flores; BRI: M-Miozän bis Pleistozän).

Die Gattungen der echten Elefanten (*Elephas*, *Mammuthus*, *Loxodonta*) erschienen allesamt im Pliozän ausgehend von *Primelephas* (Afrika), z.B. *E. recki* (2,5 MA, Äthiopien, neben *Deinotherium* vorkommend*); *Primelephas* bereits vor 5,5 – 5,8 MA in Äthiopien, *Anancus* vor ca. 5,2 – 5,6 MA ebenfalls in Äthiopien. *Anancus* (O-Miozän bis U-Pleist.) mit sehr langen, gerade nach vorn abstehenden Stoßzähnen.

*Im Oberpliozän Ostafrikas *Deinotherium bozasi* (4,2 – 1,4 MA), *Elephas recki* (3,5 – 0,7 MA), *Loxodonta adaurora* (4,4 – 1,9 MA) und *L. exoptata* (3,4 – 2,5 MA), im O-Miozän *Primelephas*, *Anancus*.

Molekularkladistische Untersuchungen ergaben, dass es sich beim rezenten Waldelefanten Afrikas (*L. cyclotis*; kleiner, geradere und dünnere Stoßzähne, abgerundete Ohren, abweichende Schädelmorphologie) um eine eigene Art neben dem Steppenelefanten (*L. africana*) handelt; die beiden Arten sollen sich vor ca. 2,6 (+- 0,9) MA getrennt haben (die Trennung von der Linie zum asiatischen Elefanten soll vor ca. 5 MA erfolgt sein). Relativ zum genetischen Unterschied zwischen dem asiatischen Elefanten und *L. africana* beträgt der genetische Unterschied zwischen

Steppen- und Waldelefant 58 %. Zwischen den beiden Arten scheint eine starke, aber nicht 100%ige Reproduktionsbarriere zu bestehen, selbst in Gebieten, wo beide Arten nebeneinander vorkommen, entweder verhaltensmäßig oder physiologisch begründet; nur in sehr wenigen Gebieten wurden zurückliegende Hybridisierungen zwischen beiden Arten entdeckt, und keiner der 195 untersuchten Elefanten war ein F1-Hybrid. Die Waldelefanten sind genetisch um ein Vielfaches (ca. 29 x) diverser als die Steppenelefanten, trotz kladistisch gleichen Alters. Die derzeitige Population von *L. africana* geht offenbar auf eine jüngere „founder population“ zurück (genet. Flaschenhals); Fossilien deuten auf eine erhebliche Expansion der Art am Ende des Pleistozäns, nachdem *Elephas iolensis* als dominierende afrikanische Art ausgestorben war.

Schliefer (O Hyracoidea): nach Entstehung im unteren Eozän und Maximum im unt. Oligozän (darunter tapir- und pferdeähnliche Formen, maximal hausschweingroß) erfolgte im Jungtertiär parallel zum Aufstieg der großen Weidetiere ihr Niedergang. Heute nur noch 7 Arten in Afrika und im mittl. Osten. Zwei Familien: Pliohyracidae (ab U-Eozän, im Pliopleist. erloschen) und Procaviidae (rezente Arten; Procaviidae ab U-Miozän).

Kvabebihyrax (O-Pliozän des Kaukasus, 1,6 m lang): gedrungener Körper, kleine Augen hoch oben am Schädel, daher eher nilpferdähnlich. Schnauze kurz mit einem Paar großer, nach unten gerichteter Schneidezähne. Fam. Pliohyracidae.

Seekühe (O Sirenia): Auftreten von *Hydrodamalis* (Pliozän bis rez.), wozu die Stellersche Seekuh (200.000 J. bis 1768; 8 m groß in Anpassung an das kalte Wasser: geringerer Wärmeverlust; 4 t) gehört (*H. gigas*). *H. gigas* war zahnlos und ernährte sich als einziger Säuger von treibenden Algen. Eigentümlich borkige Haut. Wahrscheinlich zu leicht, um untertauchen zu können. Nach molekularen Daten (fossile DNS) hat sich die Linie zur Stellerschen Seekuh vor 22 MA von der Linie zum Dugong getrennt (Sci. 343: 385). Fossilien, die der Stellerschen Seekuh ähneln, wurden auch an den Pazifikküsten von Kalifornien bis Japan gefunden.

Südamerik. Huftiere: rascher Niedergang seit der Invasion aus Nordamerika; der entscheidende "Große Austausch" dürfte vor 3 MA erfolgt sein. Aussterben der Meridiungulata erst im obersten Pleistozän (< 27000 J; s. Pleistozän). Im O-Pliozän und Pleistozän noch *Toxodon* (3,2 m lang, 1,5 t). Sohlengänger, entfernt nashornähnlich mit langem Schädel; Hinterbeine länger als Vorderbeine, aber ohne Horn; die Zähne lassen vermuten, dass es sich nicht nur von Pampasgras, sondern auch von Blattwerk ernährte).

Mixotoxodon (Pleistozän, bis ca. 23-25 TA; 3,3 m lang, 1,5 - 3,8 t schwer; auch in Ost-Texas); einer der am längsten überlebenden Notoungulata (neben *Toxodon*). Es ist der einzige Notoungulate, der von Südamerika nach Nordamerika einwanderte (bis Texas).

Unpaarhufer:

1. Nashörner: s. Miozän; im Laufe des Miozäns entwickelten sich aus *Dicerorhinus* (seit O-Oligozän) die vier rez. Nashornarten. Im Pliozän *Diceros* und *Dicerorhinus* auch in Europa, *Rhinoceros* blieb aber stets auf Asien beschränkt.

Die Linie zum Wollnashorn trennte sich nach molekularen Daten (fossile DNS) vor 20 MA von der Linie zum Sumatra-Nashorn (Sci. 343: 385).

Alle Nashörner stellen eigentlich Reliktformen dar; das Maximum der UO Ceratomorpha lag bereits im U-Eozän, die OF der rez. Nashörner erschien bereits im U-Eozän, die Familie Rhinocerotidae im M-Eozän. *Ceratotherium sinum* bereits vor 3,4 MA in Ostafrika.

2. Tapire: rez. G. *Tapirus* evtl. ab Oligozän oder Miozän, sicher ab U-Pliozän. Im Pliozän und Pleistozän auch in Europa vertreten.

3. Chalicotherien: U-Eozän bis Pleist.; s. Miozän

4. Pferdeartige (Hippomorpha): *Hipparion* (das damals höchstentwickelte Pferd, Nachkomme von *Merychippus*), in Nordamerika seit M-Miozän, wandert im O-Miozän in Asien und im Pliozän in Europa und Afrika ein; im Pleistozän wird es von der neuen Gatt. *Equus* verdrängt. *Equus* seit mind. 2,7 MA in Ostafrika, zuvor *Eurygnathohippus* (mind. 4,4 – 0,7 MA).

Stammlinie zum rez. Pferd: *Merychippus* (Miozän) --- *Pliohippus* (Pliozän) --- *Equus* (Pleist.); *Hipparion* (ebenfalls von *Merychippus* stammend) stellt einen Seitenzweig dar (M/O-Miozän bis Altpleistozän). Die rez. Gatt. *Equus* (**Pferd/Zebra/Esel**) soll sich vor 4 MA (aus *Pliohippus*) in Nordamerika entwickelt und von dort nach Eurasien und Afrika ausgebreitet haben.

Im U-Pliozän wanderten Pferde aus Nordamerika nach Südamerika ein, ausgehend wahrsch. von *Merychippus* entwickelte sich isoliert in Südamerika das *Hippidion*, das erst vor 8000 J (naA 10000) ausstarb, gemeinsam und gleichzeitig (!) mit allen anderen Pferdearten Nord- und Südamerikas (*Equus*, *Hippidion*), was vielleicht auf eine Epidemie ähnlich der Myxomatose zurückgeführt werden könnte.

In den Pampas von Argentinien und Uruguay datieren die letzten Funde von *Equus neogeus* auf 13900 - 10100 BP und für *Hippidion principale* auf 15000 – 11300 BP, was zeitlich mit einem Vegetationswechsel (zu den aktuellen Verhältnissen) korreliert.

Die Radiation der Pferdeverwandten (Halbesel *Hemionus*; **europäische „Zebras“**, *E. cf. hydruntinus*; ausgestorben im unt. Holozän; **Wildesel** *Asinus*; **Zebras**) soll im U-Pleistozän erfolgt sein.

Pferdeesel (*E. hemionus*) und der **Europäische Wildesel** (*E. hydruntinus hydruntinus*) waren im Pleist. auch in Europa heimisch und auch in historischer Zeit noch viel weiter verbreitet als gegenwärtig. Das Zebra kam in historischer Zeit auch in Nordafrika vor. *E. hydruntinus* entstand vor 0,3 MA und erlosch im frühen Holozän; im späten Pleistozän weit verbreitet vom Mittleren Osten bis Europa. Genetische Daten sprechen für nahe Verwandtschaft mit dem asiatischen Wildesel.

Umfassende Genomvergleiche aller rezenten Equidentaxa einschl. Quagga ergaben, dass *Equus* vor 4,5 – 4,0 MA in Nordamerika entstand und sich dann vor 3,4 – 2,1 MA in der Alten Welt verbreitete. In Einklang mit den Klimazyklen der Eiszeiten erfuhren die Populationen in den letzten 400 TA größere demographische Expansionen und Zusammenbrüche, synchron auf verschiedenen Kontinenten. Trotz unterschiedlicher Chromosomenzahlen (16 bis 31 Paare) kam es einige Male zu Hybridisierungen im Stammbaum der Equiden (Nachweis von Genflow zwischen Arten mit unterschiedlicher Chromosomenzahl), was gegen die allgemein verbreitete Annahme spricht, dass Abweichungen in der Chromosomenzahl zu kompletter Reproduktionsbarriere führen. Im Stammbaum der Gattung *Equus* unterlagen Gene folgender Funktionen in besonderem Maße positiver Selektion: Riechen, Immunantwort, Fortbewegung, Verhalten (PNAS 111: 18655).

Abstammung der modernen Pferdearten nach Wikipedia („Pferde“; Stand 2011): „Vermutlich geht das heutige Wildpferd (*Equus ferus*) auf die besonders großen Wildpferde des ausgehenden Eiszeitalters, die meist als *Equus germanicus* bezeichnet werden, zurück. Diese dürften ihrerseits aus dem mittelpleistozänen Pferd *Equus mosbachensis* hervorgegangen sein, das aber anscheinend kein Nachfahre der frühen eurasischen *Equus*-Arten (z. B. *Equus suessenbornensis*) ist, sondern eher auf die nordamerikanische Art *Equus scotti* zurückgeht. Der Vorfahre der Steppenzebras lag nicht bei *Equus stenonis*, wie lange vermutet wurde, sondern bei Formen wie *Equus mauritanicus* und *Equus capensis*. Der Afrikanische Esel lässt sich auf *Equus melkiensis* zurückführen, die Abstammungslinien von Berg- und Grevyzebra sind noch völlig unklar. Die Wurzeln der Halbesel reichen bis etwa eine Million Jahre zurück, ein Seitenzweig dieser Gruppe ist die pleistozäne Form *Equus hydruntinus* aus Europa und Westasien“.

Nach molekularbiol. Untersuchungen wurde Afrika in drei Schüben von Zebrovorgängern besiedelt, die ihre Streifenmuster als Schutz vor Stechinsekten entwickelten (Stechinsekten greifen große, sich langsam bewegende Tiere an; Streifenmuster imitieren kleinere Tiere, daher werden Tiere mit Streifenmuster nachweislich kaum angegriffen). Das im 19. Jhd. ausgerottete **Quagga** lebte in stechinsektenfreien Gebieten und konnte daher die Streifenzeichnung zurückbilden; nach DNA-Studien ist das Quagga eine Zebra-Unterart; seit dieser Erkenntnis läuft bereits ein Rückzuchtungsprogramm aus Zebras, die noch Quagga-Merkmale aufweisen. Zebras sind mit den Eseln näher verwandt als mit den Pferden. Nach molekularen Uhren soll sich das Quagga vor 120 – 290 TA vom Steppenzebra abgetrennt haben. Das letzte Zooexemplar starb 1883, die letzten wilden Exemplare in den 1870ern. Angebliche Sichtung kleiner Herden in 1901.

Equus (Allohippus) stenonensis (O-Pliozän bis U-Pleist. von Eurasien und Nordafrika; 2,5 m lang, 1,5 m Schulterhöhe, 450 kg), zebraähnlich, an arides Klima angepasst. Eines der ersten Pferde, das die Landbrücke zwischen Sibirien und Alaska vor 2,5 – 3 MA besiedelte.

wale-wale plio

Wale: Rückgang der Diversität nach absolutem Maximum im Miozän; Aussterben einiger Familien (Acrodelphinidae). In der F Delphine erscheint jetzt der **Tümmler** (evtl. schon im Miozän) und **Schwertwal** (*Orcinus*, seit O-Pliozän).

Die Fam. **Gründelwale** (Monodontidae) mit Weißwal und Narwal erscheint erst im Pleistozän (BRI: ab M-Miozän), die **Grauwale** (**Eschrichtiidae**) nach neuesten Daten (J. Palaeont. 80, 367) schon im O-Pliozän.

Bei den **Bartenwalen** erscheint im U-Pliozän der bis 30 m lange **Blauwal** (*Balaenoptera*) (Sepk.: ab O-Miozän; naA *Eobalaenoptera* im U-Pliozän) sowie der **Nordkaper** (*Balaena*, ab U-Pliozän, rezent 2 Arten bis 18 bzw. 18,5 m Länge, Einzelbeobachtungen bis 21 m, galt bis zur Wiederentdeckung vor einigen Jahren als ausgerottet). Der pazifische Nordkaper (*Eubalaena japonica*, bis 18,5 m, ca. 430 Individuen) wird nach genetischen Untersuchungen vom atlantischen Nordkaper (*Eubalaena gracilis*, bis 18 m, Einzelindividuum bis 21 m/100 t) als eigene Art abgetrennt (2010 ca. 500 Individuen nach 300 Individuen in den 90er Jahren).

Die Bartenwalfauna des Pliozän setzte sich aus rezenten und ausgestorbenen Gattungen rezenter Familien sowie letzten Vertretern der (ausgestorbenen?) Cetotheriidae zusammen, von denen allerdings eine Gattung (*Herpetocetus*; ab O-Miozän) vor Kalifornien ins U- oder M-Pleistozän überlebte, und es gibt Vermutungen, dass es sich bei dem rezenten Zwergglattwal (*Caperea marginata*; bis 6 m, Südhalbkugel) um einen Vertreter der Cetotheriidae handelt (bisher in eine eigene Familie Neobalaenidae gestellt; kleinster rezenter Bartenwal). Er soll dabei eng mit den Herpetocetinae verwandt sein und mit diesen eine weit abgeleitete Linie der Cetotheriidae darstellen. Bereits im O-Miozän lebte der sehr ähnliche *Miocaperea*. Dieser wird mit *Caperea* jetzt in die UF Neobalaeninae gestellt. Neobalaeninae und Herpetocetinae müssen sich schon vor dem Pliozän voneinander getrennt haben.

Heute leben 4 Familien Bartenwale (Mysticeti) mit 15 riesigen Arten. Die Bartenwale des Miozäns waren noch kleiner, die Bartenwalfauna des Pliozäns setzte sich aus einer Mischung aus modernen und ausgestorbenen Gattungen zusammen, darunter Cetotheriidae (vergleichsweise klein; Familie entstand nach neuen Daten erst im M-Miozän und nicht schon im Oligozän!; Rückgang ab O-Miozän, mit Ausnahme von *Herpetocetus* erloschen alle Gattungen spätestens an der Grenze zum Pliozän).

Mit Ausnahme von einem Fund von *Herpetocetus* finden sich dann im Pleistozän nur noch rezente Gattungen. Im obersten Pliozän und frühen Pleistozän fanden ausgeprägte Veränderungen der marinen Säugerfauna statt; die einzigen Meeressäuger, die im östlichen Nordpazifik über diese Grenze hinweg persistierten, waren der Seehund *Callorhinus* und die Seekuh *Hydrodamalis*. Die Körpergröße der Bartenwale nahm über diese Zeitmarke hinweg zu. Die Schließung der zentralamerikanischen Meeresverbindung veränderte die ozeanischen Strömungen; zusammen mit Klimaveränderungen veränderte dies u.a. auch die Walfauna. Im östlichen Nordpazifik starben die meisten marinen Säuger um die Pliozän-Pleistozän-Grenze herum aus; die von ihnen hinterlassenen Nischen wurden bis zum Mittelpleistozän von den modernen Gattungen gefüllt.

Herpetocetus lebte auf der Nordhalbkugel und wurde nur 3 – 4 m lang; er stellt damit ein gewisses ökologisches Äquivalent zum Zwergglattwal der Südhalbkugel. Aufgrund seines Kiefergelenks war er aber nur zu einer eingeschränkten Abduktion des Unterkiefers fähig, was das maximale Volumen im Maul stark reduzierte. Es gibt hierzu kein modernes Äquivalent (Natwiss. 100: 365).

Vor ca. 3 MA kam es zu einer deutlichen Diversifizierung von Walen mit einer Körpergröße von mehr als 10 m. Dies wird damit erklärt, dass sich zu jener Zeit die Windrichtungen veränderten, was die ozeanische Strömung beeinflusste und dazu führte, dass Wasserströmungen mit viel Nahrung aus tieferen Ozeanschichten nach oben gelangten. Dies führte zu fleckenhaft verteilten „Inseln“ mit viel Nahrung (wie Krill) in den oberen Ozeanschichten. Große Wale konnten effizienter von einem beutereichen Fleck im Wasser zum nächsten gelangen, und diese punktuellen beutereichen Wassermassen auch schneller und effektiver nutzen, als kleinere Wale (Nat. 546: 10).

Wasserraubtiere (Pinnipedia): Im Pliozän erscheinen die UF **Rüssel- und Blasrobben** sowie bei den Walrossen die rez. G. **Walroß** (*Odobenus*).

Im U-Pliozän Südamerikas *Acrophoca* (1,5 m) als möglicher Vorfahr der Seeleoparden; noch nicht so stark ans Wasserleben angepaßt, Flossen weniger gut entwickelt, längerer Hals, Körper weniger stromlinienförmig als bei modernen Robben; zugespitzte Schnauze.

Zahnarme (Edentata, Xenarthra):

Gürteltiere: Fam. Dasypodidae (ab Thanet) mit Riesenformen im Pleistozän.

In dieser Familie erschien im M-Miozän die UF Dasypodini (zunächst *Anadasypus*, M- und O-Miozän, ab ca. 13 MA im nördlichen Südamerika, gefolgt von *Pliodasypus* im M-Pliozän Venezuelas); Außengruppe ist *Nanoastegotherium* (ebenfalls ca. 12 MA).

Die rezente Gattung *Dasypus* erschien erst im O-Pliozän. Die älteste Art, *Dasypus bellus*, findet sich erstmals zwischen 2,6 und 2,2 MA in Florida und Nebraska; letzter Nachweis dieser Art vor 8000 Jahren. Die Art erreichte den 42. Breitengrad und wurde mit der Zeit größer; ein recht komplettes Skelett aus dem späten Pleistozän deutet auf eine Gesamtlänge von 1,2 m.

Man nimmt an, dass sich *Dasypus* nach Etablierung der Landverbindung nach Nordamerika rasch nordwärts ausbreitete, ähnlich wie die Glyptodonten, die vor 2,6 MA bereits den 37. Grad nördlicher Breite erreicht hatten. In Südamerika findet sich *Dasypus* aber erst ab Pleistozän, was die Option einer Rückwanderung aus Nordamerika als alternatives Szenario eröffnet (s.u.).

Das rezente Neunbindengürteltier ist in Südamerika ebenfalls ab Pleistozän (nicht näher determiniert) nachzuweisen, in Nordamerika dagegen erst ab 3000 Jahren und erreichte inzwischen den 40. Breitengrad.

Ein diffuser Austausch von Wirbeltieren zwischen Nord- und Südamerika begann bereits vor mindestens 9 MA; möglicherweise gab es zwischen 4,7 und 3,6 MA kurzfristige Landbrücken. Die stärkste Wanderung von Säugern von Nord- nach Südamerika erfolgte zwischen 3,4 und 2,5 MA, etwa später (ca. 2,7 MA) begann die Wanderung in umgekehrter Richtung – ab diesem Zeitpunkt verlief der Faunenaustausch symmetrisch, d.h. ohne bevorzugte Richtung.

Unklar ist, ob *Dasypus* im nördlichen Südamerika entstand (und dort zunächst keine Fossilien hinterließ), oder aber *Dasypus* (mit *D. bellus* als ältester Art) aus eingewanderten Vorfahren in Nordamerika entstand und im Pleistozän von Nord- nach Südamerika einwanderte und sich dort in die verschiedenen rezenten Arten (darunter das Neunbindengürteltier) differenzierte? Letzteres ist nicht unplausibel, weil ein solches Modell (Emigration aus Südamerika nach Nordamerika im M- und O-Pliozän, Diversifizierung in Nordamerika, Rückwanderung nach Südamerika im Pleistozän) auch für Pamphathiidae, Glyptodonten und einige Pilosa (Faultiere) angenommen wird.

Die Einwanderung nordamerikanischer Taxa nach Südamerika erfolgte graduell; der relative Anteil der Einwanderer an der Gesamtfaua blieb zwischen 3,9 und 1,8 MA gering und nahm erst ab 1,7 MA zu. Die weite geographische Verbreitung von Grasland während der Eiszeiten könnte einen Korridor vom nördlichen Südamerika bis in die heutige argentinische Pampa gebildet haben und damit die weite Verbreitung von *Dasypus* und dem ausgestorbenen *Propaopus* (= Schwestergruppe von *Dasypus* + *Pliodasypus*) im M-/O-Pleistozän Südamerikas erklären (Natwiss. 101: 77).

Glyptodonten: *Doedicurus* im Plio-Pleistozän Nordamerikas 4 m lang, im Pleistozän dann in Südamerika eingewandert, dort vor ca 7500 BP. ausgestorben; kleinere Glyptodonten überlebten evtl. bis in histor. Zeit (Legenden patagonischer Indianer, aber keine konkreten Funde < 7500 BP).
Maximum der Gürteltiere und Glyptodonten. Im Pleistozän Argentiniens lebte ein Glyptodont von 1,5 m Höhe und 3,3 m Länge.

Ameisenfresser: ab M-Pliozän G *Myrmecophaga* (**Großer Ameisenbär**) (bodenlebend im Gegensatz zu den beiden anderen rezenten Gatt. *Cyclopes* und *Tamandua* als Baumbewohner)

Faultiere: Riesenfaultiere (ab U-Oligozän; 2 m hoch, Megatheriidae bis 6 m lang, bis 3 t) im Pliozän und Pleistozän Süd-, Mittel- und Nordamerikas, z.B. *Glossotherium* in Kalifornien (vor 3 MA aus Südamerika eingewandert). Breiter Kopf, kräftiger Schwanz, Knöchelgänger nach Gorillaart bei einwärts gekrümmten krallenbewehrten Füßen. Das *Glossotherium* konnte sich auf

den Hinterbeinen aufrichten. Pflanzenreste in den Mägen weisen darauf hin, dass es von Wüstensträuchern lebte. Es erlosch vor 11000 J., wohl durch Bejagung.

Im Pleistozän noch größere Formen, z.B. *Megatherium* (6 bis 7 m). Die Megatherinen des Pleistozäns aus den Anden sollen in größerem Umfang quadruped gewesen sein als die nördlicheren Megatherinen. Größtes Riesenfaultier aller Zeiten ist *Eremotherium* aus Brasilien und Ecuador; es lebte noch vor ca. 10000 Jahren; Humerus ca. 1 m lang; ca. 3 t. Für *Megatherium americanum* wird der jüngste Nachweis mit 10600 Jahren angegeben, und die Indizien (Knochen mit Bearbeitungsmarken, Steinwerkzeuge) deuten auf Ausrottung durch Bejagung (nach www.antropus.de 3/19). *Eremotherium* lebte offenbar in altersgemischten Herden, wie sich aus einer 18 – 23 TA alten Fundstelle in Ecuador ergab, an der man Knochen von 22 Individuen verschiedener Altersstufen fand, die möglicherweise an einem vertrockneten Wasserloch verdurstet sind.

Megatherium (O-Pliozän bis Holozän Südamerikas; 6,5 m lang, 2,5 m Schulterhöhe, 2,4 – 5 t), elefantengroß, endemisch in Zentral- und Südamerika; überwiegend vierfüß; Fußabdrücke belegen aber, dass es sich auch auf den Hinterbeinen aufrichten konnte und dann bis 6 m Höhe erreichte. Wie moderne Ameisenbären bewegte er sich auf den Seiten seiner Füße, dass er sie wegen der Krallen nicht flach auf den Boden aufsetzen konnte.

In Südamerika wurden Riesenfaultiere wahrscheinlich aber auch domestiziert (s. Miozän). Die Nische der ausgestorbenen Riesenfaultiere blieb bisher unbesetzt. In Höhlen wurden Reste von Riesenfaultieren mit gelblichem und rotem Haar gefunden.

Aktuelle Analysen ergaben: im ob. Pleistozän lebten in Amerika mindestens 19 Gattungen aus den vier Familien der Riesenfaultiere. Letzter Nachweis in Nordamerika vor ca. 11000 RC-Jahren (oder etwas weniger), in Texas zwischen 12100 und 10500 J.; in Südamerika bis ca. 10500 BP (letzter Nachweis in Argentinien vor ca. 10200 J). Auf den Karibischen Inseln (Kuba, Haiti) sind Riesenfaultiere dagegen bis 4400 BP (!) nachweisbar. Da zu jener Zeit kein Klimawandel stattfand, muss das Aussterben zumindest in der Karibik eindeutig dem Menschen angelastet werden, der zu dieser Zeit die Inseln besiedelt hatte. Neben den Riesenfaultiere überlebten hier auch riesige Nagetiere länger als auf dem Festland.

Auf dem amerikanischen Kontinent fällt das Aussterben zwar mit dem Klimawandel am Pleistozän-Holozän-Übergang zusammen; gleichwohl dürften die trägen Tiere hier ebenfalls vom Menschen bejagt worden sein (Proc. Nat. Acad. Sci. 102, 11763; anno 2005).

Familien der Placentalia, die lt. BRI erst ab Pliozän oder Pleistozän nachweisbar sind:

Cyclopedidae (Zwergameisenbären) (ab Pliozän)

Seleviniidae (Salzbrautkilche, erst 1938 in den Hungersteppen Kasachstans entdeckt)
(ab Pliozän)

Petromuridae (ab Pleistozän, Afrika) (ad Hystricomorpha)

Solenodontidae (Schlitzrüssler, Karibik) (ab Pleistozän nachweisbar, molekularkladistisch aber bis in die Kreide zurückreichend)

Vier Fledermausfamilien erst ab Pleistozän:

Mormoopidae (Karibik) (Kinnblattfledermäuse)

Noctilionidae (Karibik) (Hasenmäuler)

Natalidae (Karibik) (Trichterohren)
Myzopodidae (Afrika) (Madegassische Haftscheibenfledermäuse)
Eschrichtiidae (Grauwale): ab O-Pliozän (aktualisierte Angabe nach neuesten Funden)

homi-homi plio

Hominiden des Pliozäns:

Problem der Kalibrierung der molekularen Uhren in der Entwicklungslinie zum Menschen s. unter „Hominiden“ im Kapitel Pleistozän (Dichotomiedaten sind offenbar wesentlich älter als bisher kalkuliert!).

Verzeichnis der benutzten Abkürzungen für Homininen des Pliozäns und Pleistozäns:

ARK = *Ardipithecus kadabba* (früher: *A. ramidus kadabba*)
ARAM = *Ardipithecus ramidus*
AAFAR = *Australopithecus afarensis*
AAFRI = *Australopithecus africanus*
AROB = *Australopithecus robustus* = *Paranthropus robustus*
ABOI = *Australopithecus (Paranthropus) boisei*
HH = *Homo habilis*
HRU = *Homo rudolfensis* = (*Kenyanthropus rudolfensis*)
HE = *Homo erectus*
HF = *Homo floresiensis*
HS = *Homo sapiens*
archHS = archaischer *Homo sapiens*
HN = Neandertaler
HSS = *Homo sapiens sapiens*

Zeitliche Verbreitung afrikanischer Taxa nach Roots S. 22/23 (ergänzt):

Sahelanthropus tchadensis: 7 – 6 MA (Tschad) (neue Datierung: 7,2 – 6,8 MA: PNAS 105, 3226).

Orrorin tugenensis: 6 MA (Kenia) (Lukeino Formation, 5,7 – 6,0 MA)

Ardipithecus kadabba: 5,2 – 5,8 MA (Äthiopien)

Ardipithecus ramidus: 4,4 MA (Äthiopien)

Australopithecus anamensis: 4,2 – 3,8 MA (Kenia)

indet.. Janovec-Höhle, 4,0 MA (ältester Fund in Südafrika) (StW578, Sterkfontain)

(Schädeldach mit einer weichen, trabekelreichen Knochenstruktur ähnlich heutigen Menschen, die sich deutlich von dem harten Schädeldach aus kompakten Knochen der robuster Australopithecinen unterscheidet; die weiche, schwammige, blutreiche Knochenstruktur könnte später eine wichtige Rolle bei der Vergrößerung des Gehirns

gespielt haben, die in der Linie der robusten Australopithecinen ausblieb. Nur die weichen Schädelknochen waren in der Lage, sich dem Hirnwachstum anzupassen).

Australopithecus afarensis: 3,7 – 2,9 MA (Tansania, Äthiopien) (Lucy: 3,2 MA)

Australopithecus bahrelgazali: 3,5 – 3,2 MA (Tschad) (nach neuester Datierung: 3,58 ± 0,27 MA [PNAS 105, 3226])

Kenyanthropus platyops: 3,3 MA (Kenia)

Australopithecus africanus: 3 – 2 MA (Südafrika)

Australopithecus sediba: 1,977 MA (Südafrika)

Australopithecus garhi: 2,5 MA (Äthiopien)

Paranthropus aethiopicus: 2,6 – 2,3 MA (Äthiopien, Kenia)

P. boisei: 2,5 – 1,1 MA (Kenia, Äthiopien, Malawi, Tansania)

P. robustus: 2,3/2,0 – 1,0/0,6 MA (nur Südafrika!) (Spanne des Aussterbens: 1,0 – 0,6 MA; Spanne des Auftretens zwischen 2,3 und knapp < 2,0 MA)

Homo sp.: ab 2,8 MA (ergänzt)

H. rudolfensis: 2,5 – 1,8 MA (Malawi, Tansania, Kenia, Äthiopien)

H. habilis: 2,1 – 1,5 MA (Kenia, Tansania, Südafrika!)

H. naledi: 335 – 236 TA (Datierungsunsicherheit) (Südafrika)

H. ergaster: 2,0 – 1,5 MA (Kenia, Äthiopien)

H. erectus in Afrika: 1,5 – 0,5 MA (Kenia, Tschad, Tansania, Äthiopien, Südafrika, Algerien); in Asien bis etwa 0,2 MA (grobe Zeitangabe)

Früher archaischer HS (in Afrika): 500000 – 250000 J (Ostafrika, Sambia, Südafrika, Marokko)

Später archaischer HS (in Afrika): 250000 – 160000 J (Ostafrika, Südafrika, Marokko)

Moderner HS (ab 160000, naA 190000): Herto/Äthiopien; Border Cave/Klasies River; Omo, Kibish, Äthiopien; frühmodern ab ca. 300.000 J (Jebel Irhoud) und 280.000 J (Florisbad).

Allgemeine Vorbemerkung: ein großes Problem in der Phylogenie der Hominoidea stellt der Umstand dar, dass viele Taxa und Phylogenien auf kraniale, insbesondere dentale Merkmale gegründet sind. Eine umfassende Analyse ergab allerdings im Jahr 2004, dass dentale Merkmale mehr Homoplasien als postkraniale Merkmale enthalten und dass postkraniale skelettale Merkmale verlässlicher für die Phylogenie der Hominoiden wären (FINARELLI et al., Paleobiol. Fall 2004).

I. Zwischen *Dryopithecus* (9 - 12 MA) und den ersten Australopithecinen iwS (ca. 4,4 MA) bzw. *Orrorin* (ca. 6 MA) und *Sahelanthropus* (6,8 – 7,2 MA) klafft eine fossilarme Zeit (s. Miozän, „Hominoid vacuum“); es sieht dabei so aus, daß statt *Dryopithecus* eher *Ouranopithecus* (?syn. *Graecopithecus*) jener miozäne Affe ist, der auf der gemeinsamen Linie zu Gorilla, Schimpanse und Mensch steht, *Ouranopithecus* (8 - 10 MA) könnte aber auch schon auf der Linie speziell zum Gorilla stehen. Immerhin gilt er z.Zt. als der beste Kandidat für die Linie, aus der auch die Menschen abstammen.

Die Abtrennung der Schimpansen muß nach molekularen Daten vor 6 MA (Spanne: 5 - 8 MA) erfolgt sein; eine aktuelle 50-Kerngen-Analyse kommt sogar zu einer Spanne zwischen 4,5 MA und 6,5 MA; eine weitere aktuellere Studie datiert die Speziation auf 6,3 bis 5,4 MA (s.u., Sci.

312, 986 + 1103). Die Abtrennung der Gorillas wird auf mindestens 8 MA datiert, falls *Nakalipithecus* bereits auf der Gorilla-Linie steht, auch auf mindestens 10 MA (Nat. 530: 215).

Das Problem der Berechnung der molekularen Divergenz zwischen Menschen und Schimpansen liegt im Mangel geeigneter fossiler Kalibrierungspunkte. Es lässt sich auf der Basis von 167 Kerngenen zuverlässig aussagen, dass dieser Dichotomiepunkt bei 20 % des Zeitpunktes der Dichotomie zwischen den Hominoiden und den anderen Altweltaffen liegt; auch die Analyse zusätzlicher Gensequenzen wird diesen Prozentsatz nicht mehr wesentlich ändern können. Es fehlt dagegen ein sicherer fossiler Kalibrierungspunkt für die Abtrennung der Hominoiden; dieser Zeitpunkt liegt irgendwo zwischen 23,8 und 35 MA; demnach dürfte die Abtrennung von der Linie zu den Schimpansen erst vor 5 – 7 MA erfolgt sein (PNAS 102, 18842). Eine andere Studie mit 150000 BP orthologer DNS von je zwei hominoiden und zwei cercopithecoiden Taxa versuchte, den Zeitpunkt der Dichotomie der Kronen-Catarrhini, also Hominoiden vs. Cercopithecoiden, näher einzugrenzen. Unter Nutzung von zwei fossilen Kalibrierungspunkten, je einem pro Linie, wurde die Divergenz auf 29,2 bis 34,5 MA berechnet; die Evolution der Hominoiden verlief dabei langsamer („hominoid slowdown hypothesis“). Problematisch ist weiterhin, dass aus dem Oligozän nur relativ wenige Primatenfundstellen in Afrika bekannt sind und dass Stamm-Cercopithecoiden bzw. –Hominoiden möglicherweise mangels abgeleiteter Merkmale nicht sicher als solche zu erkennen sind (PNAS 101, 17921).

Unter Berücksichtigung der Generationsdauer bei wilden Schimpansen und Gorillas ergab die molekulare Uhr, dass sich Menschen und Schimpansen vor mindestens 7 bis 8 MA trennten, HN und HSS vor 0,4 bis 0,8 MA. Insofern steht es nicht im Widerspruch zu diesen Daten, wenn Taxa wie *Sahelanthropus* oder *Orrorin* der Linie zum Menschen (nach Dichotomie der Schimpansen) zugeordnet werden (PNAS 109: 15716).

Concestor 2 nach DAWKINS (ob. Miozän):

Der letzte gemeinsame Vorfahr mit dem Gorilla soll laut DAWKINS vor 7 MA (eigene Anmerkung: wohl deutlich früher!; s.o.) bzw. ca. 300000 Generationen gelebt haben. Er verbrachte noch viel Zeit in den Bäumen, besonders nachts. Dunkelhäutig (Schutz gegen UV-Strahlung)

Concestor 1 nach DAWKINS (oberstes Miozän):

Der letzte gemeinsame Vorfahr mit dem Schimpansen muss vor ca. 6 MA (naA 7 – 10 MA) bzw. 250000 Generationen gelebt haben (Concestor 1 nach DAWKINS). Leider sind bisher keinerlei Fossilien von frühen Schimpansen bekannt (die einzigen Schimpansenfossilien datieren zwischen 545000 und 283000 Jahre). Die Trennung in Schimpanse und Bonobo erfolgte erst vor ca. 2 MA, evtl. aufgrund geographischer Isolation durch den Kongo-Fluss, die den Genflow zwischen den beiden Populationen behinderte.

Vermutlich lebte Concestor 1 – wohl in kleinen Gruppen – teils in den Bäumen, teils auf dem Boden; ging gelegentlich zweibeinig; nutzte Werkzeuge im Sinne lokaler Traditionen wie heutige Schimpansen (und übrigens auch Orang-Utans). Vermutlich omnivor, gelegentlich jagend, vorwiegend aber fruchtfressend.

Eine neue molekulare Modellierung unter Berücksichtigung geschlechtsspezifischer Lebensläufe sowie deren Einfluss auf die Mutationsrate von Autosomen und X-Chromosomen ergab ein **Dichotomiedatum von 6,6 MA**. Die Generationsdauer selbst hat nur bei Arten mit kurzer Lebenserwartung einen starken Einfluss auf die jährliche Mutationsrate (anno 2016; PNAS 113: 1588).

Die Arbeitsgruppe um PÄÄBO ging im Jahr 2018 von einer genetischen Divergenz zwischen Schimpanse und Mensch vor 13 MA aus (Kalibrierung molekularer Uhren) (vgl. Nat. 561: 113; Nat. Rev. Genet. 13: 745). Eine Studie aus 2019, die die unterschiedlichen Mutationsraten von Menschen und Menschenaffen berücksichtigte, kam dagegen ebenfalls auf ein **Dichotomiedatum von 6,6 MA** (Nat Ecol Evol. 2019; doi: 10.1038/s41559-018-0778-x.). Die Mutationsrate des Menschen fiel in den letzten 1 bis 2 MA deutlich niedriger aus als bei Menschenaffen.

Man geht inzwischen davon aus, dass Concestor 1 nicht wie ein Schimpanse aussah (Schimpansen haben sich in ihrer Entwicklung stark verändert), sondern eher einem Gorilla geähnelt haben könnte, jedenfalls was die Bezahlung betrifft. Gorillas sollen sich seit ihrer Abzweigung als eigene Linie weniger stark verändert haben als die Linie zu Schimpanse und Mensch, und ihre Bezahlung ähnelt heute noch den miozänen Hominiden (nach www.antropus.de).

Abweichung des Erbgutes Mensch/Gorilla 1,4 %, Mensch/Schimpanse 1,2 %.

„Klassische“ Hypothese zur Menschwerdung:

Die Aufrichtung des afrikanischen Riftes vor 8 MA (Wetterscheide, Änderung Lokalklima) sowie die globale Abkühlung vor 5 MA gelten als Ursache dafür, daß sich die Baumbewohner in eine westliche Population, die im Regenwald verblieb und sich zu den Schimpansen entwickelte, und eine östliche Population der trockeneren Savannen, aus der der Mensch hervorging, splittete. Ursprünglich ging der zentralafrikanische Regenwald durchgehend bis zur Ostküste Afrikas; durch die zunehmende Trockenheit in Ostafrika lockerte sich der Wald allmählich auf in offenere Gebiete. Allerdings geht man heute sicher davon aus, dass der aufrechte Gang nicht in der baumlosen oder baumarmen Savanne entstanden ist, sondern in den Randzonen der Regenwälder bzw. im Übergangsbereich zur Savanne, also in gemischten Habitaten. Die Differenzierung der Habitate im östlichen Afrika erklärt auch, dass sich im Laufe der Zeit immer wieder neue Arten (aus geographischen Rassen) bildeten, also die Vielgliedrigkeit und Buschigkeit des menschlichen Stammbaums. In einem einheitlichen Regenwald- oder auch undifferenzierten Savannenhabitat wäre nicht mit einer solchen Differenzierung zu rechnen. Letztendlich ist es die Differenzierung der Landschaft in unterschiedliche Lebensräume, die die Menschwerdung, aber auch die Bildung geographischer Rassen und – daraus im Laufe der Zeit – neuer Arten ermöglichte und auch die Artenvielfalt der Homininen im Zeitraum zwischen mind. 3,5 und knapp 1 MA in Afrika erklärt.

In diesen Gebieten soll sich (nach damaliger Auffassung) auch als erstes der aufrechte Gang entwickelt haben: *A. afarensis* war bereits gut daran angepaßt, für *Orrorin* wird ebenfalls der aufrechte Gang vermutet (s.u.), nach Vorstellung der Erstbeschreiber soll das postkraniale Skelett von *Orrorin* bereits recht fortschrittlich in Bezug auf die Fortbewegung sein. *Ardipithecus ramidus* ging mit Sicherheit schon aufrecht. Das Gehirnwachstum setzte allerdings erst im Verlauf der Phylogenese der Australopithecinen sehr allmählich ein (bei frühen Australopithecinen nicht viel größer als bei Schimpansen, bei *A. afarensis* etwa 400 ccm, bei *H. habilis* [incl. *H. rudolfensis*] 600 - 800 ccm, bei *H. rudolfensis* 800 ccm, bei *H. erectus* 950 - 1200 ccm).

Werkzeuggebrauch erfolgte erst seit ca. 2,6 MA (mit zwei Ausnahmen für direkte bzw. indirekte Hinweise auf Werkzeuggebrauch > 3,0 MA).

Erste Werkzeuge wurden bisher vermeintlich *H. rudolfensis* zugeordnet, hatten nur 1 bis 5 Abschläge und dienten einer effektiveren Erschließung des Aasfleisches; sie könnten aber auch auf *Australopithecus garhi* oder eine vermutete Bindelinie zwischen AAFAR und „frühen *Homo*“ zurückgehen (Näheres s. *A. garhi*).

Schon vor 8 – 7 MA bestand – infolge globaler Abkühlung – im östlichen Afrika ein hoher Anteil offener Grasflächen; der tropische Waldgürtel verschob sich, Baumsavannen nahmen zu, die Diversität der Lebensräume nahm zu, Menschenaffenpopulationen siedelten in der Peripherie des Regenwaldes in Busch- und Flusslandschaften; derartige „Uferzonenhabitats“ gelten als ideale Entstehungsorte für den aufrechten Gang; dieser diente der Überwindung ausgedehnter baumloser Zwischengebiete. Bei einer Ausdehnung dieser Baumsavannenlandschaften von mindestens 5 Mio. qkm ist es sogar wahrscheinlich, dass (konvergent!) mehrere geographische Varianten/Menschenaffenpopulationen allmählich zum aufrechten Gang übergingen. Insofern ist es durchaus plausibel, dass drei frühe Taxa (*Sahelanthropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus kadabba*) aufrecht gingen, so dass der Nachweis des aufrechten Ganges damit *nicht* zwangsläufig das betreffende Taxon als direkten Vorfahr der zum Menschen führenden Linie qualifiziert (s. Roots S. 24). Auch in der Folgezeit behielten die Vormenschen eine enge Verbindung zu den Uferzonen-Habitats, die sich seit 4 MA besonders stark ausbreiteten, vor allem in den gemäßigteren Klimaten an den äußersten Rändern des Verbreitungsgebietes. Dadurch entstanden infolge passiver Migration mehrere geographische Varianten von Australopithecinen, ausgehend von Ostafrika, zunächst in nordöstlicher Richtung (Äthiopien) und westlicher Richtung (Tschad), vor etwas mehr als 3 MA auch ins südliche Afrika. Auch *Kenyanthropus platyops*, der vielleicht zu *H. rudolfensis* führt, dürfte eine solche geographische Australopithecinen-Variante darstellen (sofern es sich überhaupt um ein eigenes Taxon handelt; s.u.).

Die Bedeutung der Uferzonen-Korridore lässt sich am Beispiel des *A. africanus* besonders gut erkennen: als vor 2,8 MA eine weitere Abkühlungsphase begann, breitete sich in Südafrika das offene Grasland weiter aus; die Jahreszeitenextreme nahmen zu, Organismen mit Vorliebe für eher konstante Klimaverhältnisse im Jahresverlauf wanderten äquatorwärts ab, darunter auch Populationen von *A. africanus*, die sich entlang der Uferzonen nach Norden ausbreiteten. Dabei wirkte ein Selektionsdruck auf die Flexibilität des Verhaltens. Möglicherweise entstand so aus *A. africanus* vor ca. 2,2 MA der *H. habilis*, der sich als Allesfresser etablierte, durch Werkzeugkultur Vorteile bei der Nahrungsbeschaffung sicherte und infolgedessen dann Habitatgrenzen leichter überwinden konnte. *H. habilis* wird demnach von *A. africanus* abgeleitet (im Gegensatz zu *H. rudolfensis*), „scheint aber für den weiteren Verlauf der Entwicklung der Gattung *Homo* von untergeordneter Bedeutung zu sein“. *H. rudolfensis* und die letztendlich zum HS führende Linie stammt aus Ostafrika, wo sich schon vor 2,5 MA die – von geographischen Varianten abgesehen – einheitliche Gruppe der Australopithecinen in zwei Linien aufgeteilt hatte: eine robuste Linie (*Paranthropus*) und eine grazile Linie. Die robuste und die grazile Linie koexistierten nebeneinander, z.B. (vor ca. 2 MA) in Olduvai Gorge (Tansania), Koobi Fora (Kenia) und Konso (Äthiopien) (Roots S. 26).

Isotopenuntersuchungen in Paläoböden ermöglichen Aussagen zum Ausmaß des Baumanteils und Beschattung in den Savannen; dies ergibt sich aus dem Verhältnis zwischen C3-Photosynthese (Bäume) und C4-Photosynthese (tropische Gräser der Savannen). So ließ sich ermitteln, dass in den beiden wichtigsten Fundgebieten (Awash und Omo-Turkana-Becken) schon seit ca. 6 MA der

Anteil beschatteter, baumbestandener Areale an den Homininen-Fundstellen Ostafrikas meistens unter 40 % lag; nur zur Zeit von AAFAR waren die beiden Gebiete etwas stärker bewaldet.

Als Grasland bezeichnet man Savannen mit einer Baumbedeckung von unter 10 %, als hölzernes Grasland mit Werten zwischen 10 und 40 %. Der Anteil der Baumbedeckung hängt vor allem von der Niederschlagsmenge ab, außerdem Einflüssen von Feuer, Herbivoren, Fruchtbarkeit des Bodens. Von 1300 Paläosol-Proben aus Homininen-Fundstellen Ostafrikas aus den letzten 6 MA zeigen über 70 % eine Baumbedeckung von unter 40 %, weniger als 1 % von mehr als 70 %; geschlossene Wälder (> 80 %) spielen fast gar keine Rolle.

Ardipithecus ramidus lebte in Aramis in baumarmem (< 10 % Bäume) und hölzernem Grasland, in Gona lag der Baumanteil dagegen höher. Sowohl in der mittleren Awash-Region (vor 5,7 – 4,4 MA) wie auch in Lothagam (7,4 – 5,7 MA) dominierten offene Habitate. Dies könnte gut zur Entstehung des aufrechten Ganges, Übergang zur Megadontie und Reduzierung des Eckzahn-Prämolaren-Komplexes passen.

Im mittleren Pliozän (ab etwa 3,6 MA) nahm der Baumanteil zu; die meisten Paläoböden aus diesem Zeitraum deuten auf 40 – 60 % Baumbedeckung. Insgesamt breiteten sich zu dieser Zeit in Afrika Wälder aus; der Bipedalismus war zu dieser Zeit weiter fortgeschritten, die Megadontie noch ausgeprägter.

Zwischen 3,6 und 1,4 MA wurden die Habitate in den beiden Becken (Mittleres Awash und Omo-Turkana) wieder offener, d.h. baumarmes und hölzernes Grasland, mit einem Maximum an offenem Grasland im Pleistozän. Im Omo-Tal persistierten die baumreicheren Landschaften aber länger (bis 1,8 MA) als im Turkana-Becken. Seit 1,9 MA gab es fast nirgends in den beiden Becken mehr Homininen-Fundstellen mit über 50 % Baumanteil. Insgesamt expandierte das Grasland um die Pliozän-Pleistozän-Grenze, und mehrere berühmte Fundstellen des Pleistozäns zeigen eine Baumbedeckung von unter 10 %. Diese Veränderungen könnten mit der Optimierung des aufrechten Ganges, der Zunahme der Enzephalisation sowie der Reduktion der Zahn- und Darmgröße einhergehen. Offenbar spielte der Anteil der Baumbedeckung in den Savannen eine wichtige Rolle bei den morphologischen und verhaltensmäßigen Anpassungen der Homininen.

Die „Savannenhypothese“ zur Entstehung des aufrechten Ganges ist somit nach wie vor plausibel, zumal *Ardipithecus ramidus* ebenso wie *A. kadabba* in offeneren Gegenden lebten als AAFAR, dessen aufrechter Gang bereits fortgeschrittener war (Nat. 476, 39 + 51).

Die gelegentlich geäußerte „Wasseraffen-Theorie“ zur Erklärung des aufrechten Ganges (Leben in Seen und Flüssen, Ernährung von Fischen und Meeresfrüchten, Gehirnwachstum durch den hohen Gehalt an Omega-3-Fettsäuren in dieser Nahrung) ist schon deshalb obsolet, weil die Gewässer so dicht von Krokodilen und anderen gefährlichen Tieren besiedelt waren, dass aufrecht watende Primaten dort keine Überlebenschancen gehabt hätten (www.antropus.de).

Der Erfolg und die Expansion der Gattung *Homo* wird dagegen neuerdings nicht mehr mit einer ganz konkreten, speziellen Habitatänderung in Verbindung gebracht, sondern einer hohen Flexibilität, was die Ernährungsweise betrifft (auch in sich verändernden bzw. nicht voraussehbaren neuen Umgebungen), einhergehend mit Kooperation bei der Fortpflanzung – dadurch sowohl Expansion der geographischen Verbreitung wie auch reduzierte Mortalitätsrisiken (Sci. 345, 45):

Klassische Modelle, die die Menschwerdung mit dem Übergang vom Wald- zum Savannenleben erklären, sind zu vereinfachend. Wie detaillierte Untersuchungen von lokalen See- sowie Tiefseesedimenten ergaben, war die Gesamttendenz zu einem trockeneren Klima, zur Ausbreitung von Gräsern und Savannenlandschaften, immer wieder durch rasche zyklische, schnelle und heftige Veränderungen zwischen trockenen und feuchteren Phasen überlagert, die sich auf die Gesamttendenz zu einem trockeneren Klima draufsetzten. Die ersten kleineren Savannenflecken traten vor knapp 8 MA auf, aber erst vor weniger als 3 MA breiteten sich Savannen in größerem Maße aus. Zu jener Zeit starb AAFAR aus, die Homininen entwickelten sich in zwei verschiedene Richtungen: einerseits die robusten Australopithecinen, die sich ganz überwiegend von C4-Pflanzen (wie typische Savannengräser, benötigen weniger Kohlenstoff) ernährten, und auf der anderen Seite die *Homo*-Linie, die sich zu 65 % auf C3-Basis ernährte und mit der Nutzung einfachster Werkzeuge (Chopper und Schaber; Chopper = beschlagene Gerölle mit scharfer Kante) begann, und sich damit auch Fleischnahrung sicherte.

Der nächste Klimaschub erfolgte vor ca. 1,9 bis 1,6 MA; erst jetzt entstand eine Savannenlandschaft von modernem Gepräge. Beide Phasen (vor < 3,0 MA und 1,9 - 1,6 MA) gingen auch mit einem erhöhten faunalen Turnover von Boviden einher. Zu dieser Zeit trat HE auf mit seinem schon weitestgehend modernen Körperbau und einer viel weiter entwickelten Werkzeugtechnik (Faustkeile; Acheulean).

Ein großer Selektionsvorteil bestand angesichts des variablen Klimas vor allem in der Flexibilität, mit diesen raschen Klimaunterschieden klarzukommen; unflexible Arten starben aus. Die komplexeren Steinwerkzeuge ermöglichten der *Homo*-Linie einen besseren Zugang zu verschiedenartigen Nahrungsressourcen und könnten damit den großen Unterschied in der Nahrungszusammensetzung (Verhältnis C3:C4-Nahrung) im Vergleich zu den robusten Arten erklären (Spektr. Wiss. 2/2015: 20).

Theorien zur Entstehung des aufrechten Gangs (s. DAWKINS S. 82; Sci. 316, 1292):

- „Squat feeding“ (s.u.)
- Vorteile bei der Versorgung des Nachwuchses mit Nahrung (carrying food home theory, s.u.); damit verbundene soziale und reproduktive Vorteile
- thermoregulatorische Gründe (Reduktion der Körperfläche, die direkter Sonnenstrahlung ausgesetzt wird, dadurch wurde eine Nahrungssuche auch während der heißesten Tagesabschnitte möglich)
- „appeasement model“: die aufrechte Position ermöglichte eine relativ friedvolle Lösung von Konflikten (Sci. 316, 1292)

- „Carrying food home theory“: Weibchen mit Jungen sind nicht in der Lage, auf der Suche nach Futter weit in der Gegend herumzustreifen. Es resultieren: schlechte Ernährungslage, geringe Milchbildung, späteres Abstillen; solange die Weibchen aber stillen, sind sie nicht fruchtbar. Männchen, die den Weibchen Futter bringen, beschleunigen damit das Abstillen, die Weibchen werden wieder schneller empfängnisbereit. Sie werden dann besonders für jenes Männchen empfängnisbereit sein, das sie mit Futter versorgt hat. Ein Männchen, das Futter mitbringt, erlangt somit einen Fortpflanzungsvorteil gegenüber anderen Männchen. Bipedalismus entwickelte sich demnach, um die Hände zum Tragen von Futter frei zu haben.

- Bessere Übersicht über hohes Gras in der Steppe (z.B. Überwindung baumloser Zwischengebiete zwischen den bevorzugten Wald- bzw. Uferzonenhabitaten)

- Minimierung der Sonnenexposition (nur die Kopfoberseite wird der Sonne ausgesetzt, und diese ist ja durch Haare geschützt); außerdem kann der Körper in aufrechter Position schneller überschüssige Wärme abgeben.

- Präadaptation an aufrechten Gang durch „Squat feeding“, wie z.B. von Pavianen in offenen Habitaten praktiziert. Hierzu gehört z.B. das Umdrehen von Steinen oder Durchwühlen von Blättern auf der Suche nach Schnecken, Insekten, Würmern. Für eine solche Lebensweise sind aber eine Reihe von Anpassungen nützlich, z.B. flachere Füße als stabile Plattform für ein Hocken auf dem Gesäß; flachere, weniger handförmige Füße erleichterten dann aber später den Übergang zum aufrechten Gehen. Im Vergleich zur Anatomie eines in den Bäumen an den Armen schwingenden Affen mussten aber auch weitere Anpassungen im Beckenbereich erfolgen; der massive, unflexible, nach oben hin schwere Körperstamm stellt einen Nachteil für einen „squat feeder“ dar; das Becken musste beweglicher werden, weniger eng mit dem Stamm verbunden, die Beckenschaufeln des Beckens kleiner, die Taille wurde flexibler, die Wirbelsäule mehr vertikal, die Schulter leichter, der Stamm weniger topplastig. So konnte der „squat feeder“ an einer Stelle auf dem Boden sitzen und rundherum mit seinen Armen nach Nahrung suchen und wühlen. Ein an eine solche Lebensweise angepasstes Tier kann dann aber auch recht komfortabel auf zwei Beinen laufen; vielleicht hat er sich so von einer Squat-Position in die nächste fortbewegt, wenn die erste Stelle leeresucht war. Allmählich wurde der aufrechte Gang immer komfortabler, um sich von einer Fundstelle zur nächsten zu begeben. (Die Vergrößerung des Gehirnes ist dann erst später ein Sekundäreffekt aus der Befreiung der Hände durch den aufrechten Gang)

- Auch die Menschenaffen sind in gewissem Umfang zu aufrechtem Gang befähigt, z.B. dominierende Gorillamänner, wenn sie sich in aufrechter Position auf die Brust klopfen (was auch bei Schimpansen beobachtet wird). Es gibt einen Schimpansen (Oliver) in Gefangenschaft, der sogar bevorzugt auf den Hinterbeinen geht – bei erstaunlich aufrechter Körperhaltung. Allerdings ist nicht bekannt, ob ihm der aufrechte Gang vom Menschen adressiert wurde oder ob er diesen spontan entwickelte. Wenn aber die Vorfahren der Australopithecinen – vergleichbar Schimpansen – prinzipiell zum aufrechten Gang befähigt waren, und ebenso gern „kopierten“ und „nachäfften“ wie Schimpansen, so könnte sich der aufrechte Gang (via „Kopieren“, „Nachäfften“) relativ schnell durchgesetzt haben, gewissermaßen „in Mode“ gekommen sein. Vermutlich dürfte der aufrechte Gang dann Vorteile bei der Partnerwahl geboten haben; aufrecht gehende Prä-Australopithecinen waren attraktiver. Sowohl Imitation/Tradierung wie genetische Selektion könnten dann dem aufrechten Gang sehr schnell zum Durchbruch verholfen haben (vgl. DAWKINS S. 226).

Sehr plausible Erkenntnisse zur Entstehung des aufrechten Ganges erbrachten im Jahr 2007 **Studien an rezenten Orang-Utans**, sowohl in Gefangenschaft wie in Freiheit (Sci. 316, 1292 + 1328). Orang-Utans bewegen sich auf kleineren Zweigen aufrecht, mit ausgestreckten Beinen, assistiert von den Händen, mit denen sie sich an Ästen festhalten, die oberhalb ihres Kopfes hängen. Auf diese Weise gelingt es ihnen, Früchte und frische Blätter in der Peripherie der Baumkronen zu sammeln, an die sie sonst nicht herankämen. Außerdem können sie sich auf diese Weise ohne großen Energieaufwand von Baum zu Baum begeben. Beide Vorteile bieten genügend Selektionsdruck, damit sich der aufrechte Gang in einem arborealen Habitat entwickeln und etablieren konnte. In der Position von Stamm, Hüften und Knien nähern sie sich dabei der Situation beim Menschen viel weiter an als (untrainierte) Gorillas, Schimpansen und Bonobos.

Man geht heute davon aus, dass der gemeinsame Vorfahr der Kronenhominoiden eine ähnliche Nische wie der Orang besetzte – indem er sich von reifen Früchten im peripheren Kronendach tropischer Regenwaldbäume ernährte (Sci. 318, 1065).

Am Anfang der Entwicklung zum terrestrischen Bipedalismus stand somit – bei frühen Kronenhominoiden - arborealer Bipedalismus mit ausgestreckten Beinen, assistiert im Geäst von den Händen. Schon der gemeinsame Vorfahr der großen Menschenaffen dürfte sich in den Bäumen so fortbewegt haben. Auch bei den frühen arborealen Kronenhominoiden *Pierolapithecus* und *Hispanopithecus (Dryopithecus) laietanus* finden sich im Stamm und Becken Merkmale, die einen aufrechten Gang (ggf. auf Ästen) favorisieren. *Hispanopithecus* zeigt zusätzlich bereits orang-artige Merkmale in der Hand. Beim späteren, partiell oder vollständig arboreal lebenden *Orrorin* bestehen dann sehr deutliche Hinweise auf aufrechten Gang (Sci. 318, 1065).

Als dann im Miozän die Wälder in Afrika auflockerten, erforderte dies ein verstärktes vertikales Klettern; es war nicht mehr so ohne weiteres möglich, im Kronendach von Baum zu Baum zu gelangen. (a) Das intensiviertere vertikale Klettern – das dem Knöchelgang ähnlich ist – könnte dann die Vorfahren von Schimpansen und Gorillas dazu veranlasst haben, jeweils – unabhängig voneinander – Formen des Knöchelgangs zu entwickeln (beide Arten unterscheiden sich in Details des Knöchelgangs). (b) Die Orangs Südostasiens, wo die Regenwalddecke geschlossen blieb, perfektionierten dagegen den arborealen Bipedalismus weiter, um so noch einfacher von Baum zu Baum zu gelangen.

(c) Die Homininen adaptierten dagegen den präexistierenden (arborealen) Bipedalismus, um sich in offeneren Landschaften zwischen den fragmentierten Wäldern zu bewegen. Für eine Abstammung des terrestrischen Bipedalismus der Homininen von arborealem Bipedalismus sprechen die langen Arme, die in mehreren bipedal adaptierten frühen Homininen gefunden werden. Die Homininen trugen somit den Bipedalismus aus den Bäumen auf den Erdboden; sie mussten demnach weder das Stadium eines Knöchelgängers durchlaufen noch das Stadium eines Bipedalismus mit gebeugten Hüften und Knien (wie es bei Schimpansen beobachtet wird: „bent-hip, bent-knee“-Bipedalismus; diese Position ist ein notwendiger Kompromiss, der aus den biomechanischen Anforderungen des vertikalen Kletterns resultierte).

Die Adaptation an den zunächst arborealen Bipedalismus stellte somit eine Präadaptation an den späteren obligaten terrestrischen Bipedalismus dar und erleichterte die Anpassung an letzteren. Der terrestrische Bipedalismus führte dann zur Selektion von Merkmalen, die die Effizienz (auch die energetische Effizienz) des zweibeinigen Ganges verbesserten, u.a. im Ilium (kurz) und Hüftgelenk (diese Veränderungen finden sich erstmals bei *Australopithecus anamensis*), und schließlich zur modernen Form des Beckens und Fußes, wobei letztere möglicherweise selbst bei frühen *Homo* noch nicht abgeschlossen war (Sci. 318, 1065).

Wenn Schimpansen oder Gorillas über kurze Strecken zweibeinig laufen, beugen sie ihre Beine (bent-hip, bent-knee) und halten sie nicht wie Orangs und Menschen gestreckt. Der Knöchelgang der Schimpansen und Gorillas dürfte sich entwickelt haben, weil die Gelenke der Vorderextremität beim Auf- und Abklettern von Bäumen ähnlich bewegt werden wie beim Knöchelgang, so dass die Erfordernis verstärkten vertikalen Kletterns (infolge der Fragmentation der Wälder im oberen Miozän) die Vorfahren der Schimpansen und Gorillas auf den Knöchelgang hin präadaptierte, um von einem Baum zum anderen zu gelangen, während die Orangs die Fähigkeit der arboricole Bipedie perfektionierten, um im Bereich der Baumwipfel (statt vertikales Auf- und Abklettern wie Schimpansen und Gorillas) von Baum zu Baum zu gelangen. Die Homininen nutzten dagegen die arboricole Bipedie, um zwischen den fragmentierten Wäldern entstandene offene Gelände zu besiedeln; sie optimierten dann die Bipedie zwecks schneller Fortbewegung am Boden offener Habitate, um deren Ressourcen zu nutzen. **Das Orang-Utan-Modell erklärt die Entstehung der menschlichen Bipedie ohne (!) Zwischenschaltung eines Knöchelgang-Stadiums und auch ohne (!) ein Stadium ineffizienter Bipedie mit gebeugten Hüften und Knien (wie bei**

Schimpansen) (Natw. Ru. 11/07, 583). Auch anatomische Vergleiche zwischen fossilen Merkmalen, die bisweilen als Indiz für eine Abstammung von Knöchelgängern gewertet wurden, und modernen Knöchelgängern unter den Menschenaffen bestätigten, dass diese fossilen Merkmale letztendlich darauf zurückgehen, dass sich der Bipedalismus im arborealen Kontext (also ohne das Durchgangstadium des Knöchelgängers) entwickelte (PNAS 106, 14241).

Ausgehend vom arborealen Bipedalismus der Vorfahren, könnte sich das bipede Gehen auf der Erde in verschiedenen Linien der Homininen sogar unabhängig voneinander, also mehrfach entwickelt haben, jeweils ausgehend von handassistierter arboricoler Bipedie. Hierfür sprechen Hinweise auf eine gewisse Diversität an Fortbewegungsformen bei frühen Homininen, sowohl innerhalb derselben Linie wie zwischen verschiedenen Linien. Die Beinproportionen von AAFAR und AAFRI differieren, und etwa zur gleichen Zeit finden sich auch unterschiedliche Fußmorphologien.

Nach dem Orang-Utan-Modell wäre also bereits der gemeinsame Vorfahr der großen Menschenaffen zu (hand-assistiertem) arborealem Bipedalismus in der Lage; Bipedalismus wäre demnach keine Synapomorphie der Homininen. Knöchelgang und terrestrischer Bipedalismus entwickelten sich demnach in Nachfolgern arboreal-bipeder großer Menschenaffen (Präadaptation). Die initialen Adaptationen für die Zweibeinigkeit entstanden also offenbar schon vor der Aufspaltung in Panini und Homininen.

Zu diesen Beobachtungen passt auch, dass die frühen aufrecht gehenden Homini vor 4 – 5 MA keinesfalls in offenen, sondern in waldgeprägten Habitaten lebten, ebenso wie die langen Greifarme von AAFAR, die in einer arborealen Umgebung sinnvoller einzusetzen sind als im Buschland.

Im Vergleich sowohl zum vier- wie zum zweibeinigen Gang bei Schimpansen benötigt der moderne Mensch 75 % weniger Energie zum Gehen, was letztlich die Folge der anatomischen Anpassungen an den aufrechten Gang beim Menschen ist (längere Beine, veränderter Bau des Becken) (PNAS 104. 12265).

(vgl. auch im Miozän: *Dryopithecus laietanus*, *Oreopithecus* mit Hinweisen auf das Einnehmen aufrechter Positionen).

Eine andere Studie zur Energieeffizienz ergab, dass Gehen mit langen Beinen deshalb energiesparend ist, weil die Beine gerade angeordnet sind, d.h. die Knie direkt über den Unterschenkeln positioniert sind. Die gebeugte Gangposition („bent-knee walking“) der frühen Homininen wie *Ardipithecus* erforderte dagegen mehr Muskelaktivität und Energie. Nicht der zweibeinige Gang an sich spart also (im Vergleich zum vierbeinigen Gang) Energie, sondern erst der voll aufrechte Gang mit gerade gestreckten Beinen. Die Entstehung des aufrechten Ganges als solches kann daher nicht aus Gründen der Energieersparnis erfolgt sein – erst bei der Vervollkommung des aufrechten Ganges kann der energetische Aspekt eine Rolle gespielt haben (Sci. 336, 538).

Aufrechter Gang und Schwangerschaft (Nat. 450, 1075): durch die Lordose der Lendenwirbel wird der Oberkörper beim aufrechten Gang über den Beinen stabilisiert, indem der Schwerpunkt des Körperstammes dank der Lordose oberhalb der Hüften liegt.

Während sich bei quadrupeden Primaten der Schwerpunkt des Körperstammes während der Schwangerschaft nicht verschiebt, führt bipeder Gang zu einer Vorverlagerung des Schwerpunktes relativ zu Hüften (Schwangerschaft erhöht das Gewicht des Abdomens um 31 % bzw. 6,8 kg). Dies wird beim rezenten Mensch durch eine relativ stärkere Lordose im unteren Lendenbereich bei schwangeren Frauen im Vergleich zur Lordose der Männer (als sexualdimorphes Merkmal [die Lordose nimmt in der Schwangerschaft zu]) sowie Verstärkung der Lendenwirbel kompensiert; hierdurch kann der Schwerpunkt auch während der Schwangerschaft an nahezu derselben Stelle gehalten werden. Daher sind bei den Frauen die letzten drei Lendenwirbel (Männer: nur die letzten zwei) dorsal miteinander verkeilt, die Oberfläche der Zygapophysen ist 14 % größer und die präzygapophysealen Gelenkflächen sind stärker kranial orientiert als bei den Männern. Schimpansen fehlt dieser Sexualdimorphismus. Dieselben Merkmale finden sich aber schon bei einem von zwei *Australopithecus africanus* mit erhaltenen Lumbalwirbeln aus Südafrika, wobei der eine als Frau, der andere als Mann interpretiert wird. Es bestand offenbar ein starker Selektionsdruck in Hinblick auf diese Anpassungen, und dies, obwohl man vermutet, dass Dauer der Schwangerschaft und Geburtsgewicht bei Australopithecinen eher den Schimpansen (230 Tage, 1590 g) statt dem modernen Menschen (290 Tage, 3200 g) glichen. Als kritisches Grenzgewicht, das derartige Anpassungen notwendig machte, gelten 1200 g.

Bisher ging man davon aus, dass beim Menschen die Kinder deshalb so früh und unreif geboren werden, weil die Beckenanatomie – in Anpassung an den aufrechten Gang – zu einem engen Geburtskanal führte, während gleichzeitig die Gehirngröße der Neugeborenen zunahm. Die „Lösung“ des Problems bestand in der Verkürzung der Schwangerschaft. Daneben gibt es aber auch eine metabolische Hypothese, wonach der mütterliche Stoffwechsel die Dauer der Schwangerschaft und das Wachstum des Fetus begrenzte. Auch im Vergleich mit anderen Arten deutet wenig darauf, dass die Beckenanatomie Einfluss auf die Schwangerschaftsdauer hat (PNAS 109: 16212).

Handanatomische Befunde: die Vorfahren der Menschen waren wohl (doch) keine Baumbewohner. Nach der klassischen Hypothese hätten die gemeinsamen Vorfahren von Menschen und modernen Menschenaffen lange Finger und kurze Daumen wie Schimpansen haben müssen, und erst durch den Gebrauch von Werkzeugen hätten sich die modernen Hände für die Zwecke des Präzisionsgriffes entwickelt, wobei der Daumen relativ länger wurde, um den Pinzettengriff zu ermöglichen.

Anatomische Vergleiche an modernen und fossilen Primaten einschließlich *Australopithecus*, *Ardipithecus*, *Proconsul* zeigten dann aber, dass die Hand des modernen Menschen der ursprünglichen Primatenhand ähnelt, also viele archaische Merkmale besitzt. Die Hände von Schimpansen und Orang-Utans sind dagegen als Anpassung ans Baumleben abgeleitet; die langen Finger und der kurze Daumen erleichtern die Fortbewegung in den Ästen. Die Lebensweise in den Bäumen - beispielsweise bei Schimpansen - wäre dann aber ein Sonderweg in der Entwicklung, der dann auch zu Veränderungen der Hand führte (Nat. Comm. 6: 7717).

Vergleiche mit „Unkraut-Arten“ (Makaken) unter Primaten (PNAS 115: 1244)

Grundlegende Unterschiede im Verhalten der frühen Hominini im Vergleich zu nahe verwandten Menschenaffen wie Schimpansen oder Gorillas (wie aufrechter Gang, Reduktion des Eckzahn-dimorphismus, ungewöhnlicher Fortpflanzungserfolg) sprechen für neue soziale Strukturen. Wenn bestimmte andere Affenarten wie z.B. einzelne Makakenarten sich stark ausbreiten („Unkraut-

Arten“), stellt man regelmäßig eine deutliche Steigerung der Überlebensraten der Weibchen fest. Wahrscheinlich dürfte dies auch für frühe Homininen wie Australopithecinen zugetroffen haben, die – nach ihrer Ableitung von Vorfahren wie *Ardipithecus* – in der Lage waren, neue Habitate zu besiedeln (was für eine demographische Expansion spricht). Dagegen waren die anderen Hominiden wie Schimpansen oder Gorillas nicht in der Lage, ein vergleichbar starkes Bevölkerungswachstum zu generieren, so dass ihr Rückgang einsetzte, der sie auf die heutigen Refugien beschränkte. Der Erfolg der frühen Homininen ist vergleichbar mit demjenigen mancher Makakenarten („Unkraut-Arten“). Kernaspekt ist dabei ein verbessertes Überleben der Weibchen durch reduzierte Mortalität, evtl. durch soziale Monogamie.

Neurochemische Hypothese (PNAS 115: E1108)

Die Homininen sind gekennzeichnet durch einen großen demographischen Erfolg, aber auch durch soziale Errungenschaften wie Sprache, Empathie, Altruismus. Letztere drei Fähigkeiten ließen sich aber bisher nicht ohne weiteres mit dem individuellen Fortpflanzungserfolg in Verbindung bringen.

Untersuchungen zeigten, dass das Striatum in den Basalganglien, das das soziale Verhalten moduliert, beim Menschen ein bestimmtes neurochemisches Profil zeigt, das sich nur bei Menschen findet. Dieses Profil fördert die Sensibilität gegenüber sozialen Fragen, soziale Konformität und Bindungsverhalten sowie Versorgungsverhalten und Monogamie. Dies geschah offenbar parallel zur Entstehung des aufrechten Ganges und Reduktion des Eckzahn-Dimorphismus. Die Sensibilität für soziales Verhalten könnte dann im weiteren Verlauf zur Expansion des Cortex und Entstehung der Sprache geführt haben.

Das Striatum trägt zum sozialen Verhalten und persönlichen Verhaltensstilen bei; auf seiner Ebene könnte die natürliche Selektion angesetzt haben, die dann soziales Verhalten positiv selektionierte. Das neurochemische Profil des menschlichen Striatums unterscheidet sich gewaltig von demjenigen anderer Primaten (u.a. erhöhtes Dopamin, Serotonin, Neuropeptid Y, verringertes Acetylcholin). Dieses Profil begünstigt von externen Faktoren gesteuertes Verhalten und erhöht die Sensibilität gegenüber sozialen Aspekten, die soziale Gleichförmigkeit, Empathie und Altruismus fördern.

Man vermutet, dass die Selektion eine frühe Form dieses neurochemischen Profils bei frühen Homininen förderte, wodurch gemeinschaftliches oder partnerschaftliches Verhalten zunahm. Diese Verschiebung ging entweder der Entstehung des aufrechten Ganges und der Reduktion des Eckzahn-Dimorphismus voraus, oder begleitete diese. Die neurochemischen Veränderungen im Striatum dürften auch die Entstehung sozialer Monogamie gefördert haben, woraus sich eine Zunahme der Kooperation entwickelte, sowie eine auf Tradition beruhende Weitergabe von Kultur. Dies erleichterte die Entstehung der Sprache. Der Fortpflanzungserfolg war bei denjenigen Individuen am größten, die über die höchste Sensibilität in sozialen Aspekten verfügten.

Früheste Homininae:

Homininae: kladistisch korrekte Definition: moderne Menschen und alle fossilen Homininen, die näher mit dem Menschen als mit dem Schimpansen verwandt sind (sicher: Gattungen *Homo* und

die Australopithecinen *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Paranthropus*, *Kenyanthropus*; wahrscheinlich: *Orrorin*, *Sahelanthropus*).

Es ist noch immer unklar, welche Merkmale eindeutig einen Homininen definieren. Als Schlüsselmerkmale gelten zur Zeit noch der aufrechte Gang und besonders die Form und Größe des Eckzahns (Abnahme der Eckzahngröße, Veränderung von der schimpansenhaften V-Form zur „Diamantform“ beim Menschen).

Genetische Dichotomie der Linie zum Schimpansen:

Während die nachstehenden fossilen Befunde dafür sprechen, dass sich die Linie zum Schimpansen spätestens vor 7 MA abgetrennt hat, ergab der Vergleich der Genome, dass diese Trennung vor höchstens 6,3 MA erfolgt sein kann, möglicherweise aber sogar vor weniger als 5,4 MA. Bemerkenswert ist aber dabei, dass sich die X-Chromosomen von Schimpansen und Menschen stärker ähneln als alle anderen Chromosomen; das X-Chromosom wurde 1,2 MA später artspezifisch als die übrigen Chromosomen. Dies spricht für eine Hybridisierung zwischen beiden Linien innerhalb der ersten 1,2 MA ihrer getrennten Entwicklung. Um fruchtbar zu sein, benötigten die Hybride kompatible X-Chromosomen; daher gab es eine intensive Selektion gegen Veränderungen auf diesem Chromosom. Erst als die Hybridisierung aufhörte, konnte das X-Chromosom in beiden Linien eine divergente, autonome Entwicklung durchlaufen. Die beiden Linien divergierten also zunächst, tauschten dann aber eine Zeitlang Gene miteinander aus, bevor sie endgültig separierten (Sci. 312, 986 + 1103). Eine mögliche Erklärung für dieses Phänomen: etwa 1,2 MA nach der Trennung der beiden Arten kam es für einen kurzen Zeitraum zu einer erneuten Begegnung und Verpaarung; diese konnte von den Autosomen problemlos toleriert werden, da die genetischen Unterschiede noch nicht sehr groß waren. Auf dem X-Chromosom befinden sich dagegen viele fortpflanzungsrelevante Gene, die bei Hybridisierungen häufig zur Unfruchtbarkeit der Männchen führen. Hybrid-Weibchen mussten sich daher mit Männchen aus einer der Ausgangspopulationen (und **n i c h t** mit Hybrid-Männchen) paaren, um fruchtbare Nachkommen zu erzeugen. Dauerhaft konnte sich nur eine Hybridpopulation halten, in der eines der X-Chromosomen der früheren Linien eliminiert worden war, wobei nicht geklärt ist, ob das X-Chromosom der frühen Menschen- oder frühen Schimpansenlinie verloren ging. Im erstgenannten Fall würde der Mensch heute das X-Chromosom in sich tragen, das ursprünglich der frühen Schimpansenlinie eigen war (Natwiss. Ru. 12/2006 S. 673).

Allerdings gibt es neuerdings auch eine andere Erklärung für die größere Ähnlichkeit der X-Chromosomen bei Schimpansen und Menschen (und das geringere Divergenzdatum für das X-Chromosom im Vergleich zu den Autosomen). 30 % aller Aminosäureveränderungen bei modernen Schimpansen sind adaptiv bedingt, also vorteilhaft – weit mehr als bei Autosomen üblich. Falls dieses Prinzip auch schon für den gemeinsamen Vorfahren von Menschen und Schimpansen galt, könnte dies die scheinbare Verkürzung der Divergenzzeiten für das X-Chromosom erklären (PNAS 109, 2054).

Beim Y-Chromosom bestehen massive Unterschiede zwischen Menschen und Schimpansen (Genverlust beim Schimpansen, Zugewinn neuer Gene beim Menschen). Das Y-Chromosom der Schimpansen hat nur 2/3 der Anzahl an Genfamilien und Genen und nur 47 % der Anzahl genkodierender Elemente wie das menschliche Y-Chromosom (bei den übrigen Chromosomen beträgt der Unterschied weniger als 1 %). Daneben massive Umorganisation/Restrukturierung des Y-Chromosoms. Grundsätzlich ist eine schnellere Evolution des Y-Chromosoms nicht ungewöhnlich, hat es doch keinen Meiosepartner, durch den Modifikationen in Grenzen gehalten werden; dennoch ist der große Unterschied überraschend und wird

damit in Zusammenhang gebracht, dass die Fitness der Spermien beim Schimpansen eine sehr große Rolle spielt, da sich Schimpansenweibchen während der fruchtbaren Tage mit mehreren Männchen paaren.

sahe-sahe

I. *Sahelanthropus tchadensis* (publiziert in 2002; Nat. 418, 145) aus der Djurab-Wüste des nördlichen Tschad (benannt „Toumai“) (auch Nat. 434,752+755):

Alter mangels isotopisch datierbarer Aschenlagen nicht sicher feststellbar, aufgrund der umfangreichen Begleitfauna aber 6 bis 7 MA und demnach älter als *Orrorin*. Die Entfernung von 2500 km vom ostafrikanischen Grabenbruch beweist, dass frühe Homininen weiter in Afrika verbreitet waren als bisher angenommen. Auch die Divergenz zwischen Menschen und Schimpansen muss den Funden zufolge schon früher erfolgt sein als nach molekularen Daten errechnet.

Die Begleitfauna der Funde von *Sahelanthropus* an allen Lokalitäten, an denen Reste gefunden wurden, entspricht der Anthracotheriid-Unit (gekennzeichnet durch den großen Anthracotheriiden *Libycosaurus petrochii*, das primitive Schwein *Nyanzochœrus syrticus* und einen primitiven loxodonten Elefanten). Die Taxa sind primitiver als in der 6 MA alten Lukeino-Fauna Kenias und ähneln der Lothagam-Fauna Kenias, die auf 6,5 – 7,4 MA datiert wird. Allerdings ergab eine neue Datierung (anno 2008) ein Alter von 6,8 bis 7,2 MA für *Sahelanthropus* (PNAS 105, 3226) .

Die Landschaft war mosaikhaft, ähnlich dem heutigen Okavango-Delta (Nat. 434, 752). Insgesamt sind jetzt (2005) Reste von mind. 6 und max. 9 *Sahelanthropus*-Individuen von drei Lokalitäten innerhalb eines kleinen Gebietes bekannt.

Begleitfauna: dominierend sind Hippotragini (38 % der Individuen), Anthracotheriidae (13 %; *Libycosaurus*) und Antilopini (13 %) als Indiz für offene Landschaft; es folgen Reduncini und kleine Hyänen (jeweils 6 %). Selten (1 - 5 %): *Anancus kenyensis*, Hippopotamidae (*Hexaprotodon*), *Sahelanthropus*, *Hipparion*, Lagomorpha. Extrem selten (< 1 %): Giraffidae (*Giraffa*, *Sivatherium*), Suidae (*Nyanzochœrus*), Colobinae, Erdferkel, *Loxodonta sp. aff. cookei*, Lutrinae.

Permanent wasserführende Habitats (Sümpfe, Tümpel) sind belegt durch die große Häufigkeit semiaquatischer Säuger (Flusspferde, Anthracotherien), zweier semiaquatischer Ottern, Süßwasserfische und Krokodile. Giraffen, Rüsseltiere, *Nyanzochœrus*, *Machairodus* und *Colobus*-Affen belegen mehr oder weniger dichten Wald und Buschland; die Seltenheit dieser Taxa deutet aber darauf, dass der Wald nur einen geringen Anteil am Ökosystem hatte. Dies wird durch die Seltenheit von Fruchtfressern und die moderate Häufigkeit von Laubfressern bestätigt. Offenes Grasland dominierte, gemessen an der Häufigkeit von grasenden Arten wie Hippotraginae, *Gazella* und kleinen Hyänen. Das Grasland war unterbrochen von feuchten Arealen und Sümpfen, in denen wasserabhängige Boviden (Reduncini) lebten. In besonders trockenen Gebieten fanden sich dagegen grabende Arten, u.a. Erdferkel. Insgesamt sprechen die Fossilbefunde für eine Mosaiklandschaft, dominiert von Grasland, aber mit Tümpeln, Wäldern, Feuchtgebieten und sehr trockenen Arealen ähnlich dem Okavango-Delta in Botswana. *Sahelanthropus* kam offenbar selten in diesem Habitat vor und nutzte ein breites Spektrum von Lebensräumen. *Orrorin* (6,0 - 5,7 MA) lebte in vergleichsweise stärker bewaldeten Arealen am Rand von Seen und Flüssen, mit offeneren Arealen in der Umgebung; *Ardipithecus kadabba* (5,77 – 5,54 MA) lebte in einem Mosaik aus Galeriewäldern, Wald- und Buschland sowie halb offenem, grasreichen Buschland.

Alle drei Taxa lebten also in einem recht diversen Mosaiklebensraum, das Habitat von *Sahelanthropus* war aber tendenziell offener als bei den anderen beiden Arten. Auch die Artverteilung und -häufigkeit von Boviden an den jeweiligen Fundstellen belegt dies. Der aufrechte Gang von *Sahelanthropus* passt zu einem

solchen Mosaikhabitat, erleichtert er doch die Futtersuche in offenen Habitaten und ermöglicht es, rasch von einem geeigneten Ort durch das offene Grasland zu einem anderen Flecken zu kommen; energetisch günstiger; geringere der direkten Sonnenstrahlung zugewandte Hautoberfläche (Natwiss. 96, 565).

Mosaik aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen, besonders im Gesicht: großes Gesicht mit massiven Überaugenwülsten, aber kurzes Mittelgesicht (kurz, vertikal), weniger prognath als bei Schimpansen und *Australopithecus*, insofern menschenähnlicher als bei frühen Australopithecinen, z.B. als AAFAR; Hinteransicht des Schädels allerdings schimpansenähnlich. Starker Überaugenwulst (dicker als beim Gorilla).

Schmelzdicke der Backenzähne intermediär zwischen *Pan* und *Australopithecus*. Relativ kleine Eckzähne mit Abnutzung nur an der Spitze als fortschrittliches Merkmal; längere Schädelkapsel als Schimpansen; nicht so flaches Gesicht wie Orang-Utan, anterioposterior kürzeres Gesicht als Schimpansen; dickerer und stärker durchgehender supraorbitaler Torus im Vergleich zu Schimpansen; dickerer Zahnschmelz als Schimpansen; große Schneidezähne, großer Augenabstand wie bei Gorillas; großer mittlerer oberer Schneidezahn, nicht-inzisiforme Eckzähne (im Gegensatz zu *Homo*). Kein Diastema zwischen seitlichem Schneidezahn und Eckzahn („dentaler Hominide“). Foramen magnum weiter nach vorn angeordnet als bei Schimpansen oder Gorillas (Hinweis für aufrechten Gang).

Besondere Bedeutung kommt den relativ kleinen und nur an der Spitze abgenutzten Eckzähnen zu; aufgrund der großen Überaugentori vermutet man, dass der Schädel von einem Mann stammt; die kleinen, von den Menschenaffen deutlich unterschiedlichen Eckzähne sind ein definierendes Merkmal der Homininen; sie deuten auf Veränderungen der sozialen Struktur in Richtung auf weniger Wettbewerb der Männchen um die Weibchen: große, scharfe Eckzähne werden bei jenen (Menschen-)affenarten gefunden, wo die Männchen untereinander heftig um die Weibchen „kämpfen“. Sollte allerdings der Schädel von einem Weibchen stammen (nur die dicken Überaugentori lassen eher auf ein Männchen schließen), wären die Eckzähne durchaus im Rahmen derjenigen der lebenden oder ausgestorbenen Menschenaffen (Sci. 297, 171).

Prämolaren im Unterkiefer mit zwei Wurzeln und drei separaten Wurzelkanälen (primitives Merkmal von *Pan* und Homininen).

Hominine Zahnmerkmale von *Sahelanthropus*: ob. Eckzahn und 1. Prämolare schleifen nicht flächig gegeneinander; kein Diastema zwischen Eckzahn und 1. Prämolare; vertikale Symphyse mit schwachen transversalen Tori; Eckzähne mit kleiner Krone und langer Wurzel; unterer Eckzahn mit großem distalen Tuberkel; Seitenzähne mit einer radialen Schmelzdicke intermediär zwischen Schimpansen und Australopithecinen u.a.

Die kranialen Merkmale weisen auf ein Mosaik aus primitiven Merkmalen, wie man sie auch bei Schimpansen findet, und fortschrittlichen Merkmalen; insgesamt gesehen besteht die größte Ähnlichkeit aber mit *Australopithecus*, insbesondere im Basicranium. Die Beziehungen zu den bekannten Hominiden des Miozäns und Pliozäns waren aber auch im Jahr 2005 ungeklärt (PNAS 102, 18836).

Es ist noch nicht schlüssig zu belegen, ob *Sahelanthropus* habituell zweibeinig lief; die verschiedenen basikranialen und fazialen Ähnlichkeiten des Schädels mit späteren sicher zweibeinigen Homininen legen diese Möglichkeit jedoch nahe. Postkraniale Skelettelemente sind bisher nicht bekannt; dafür sind die nächstjüngeren Schädelnde fast 3 MA jünger, d.h. es klafft eine Lücke von fast 3 MA bzgl. Schädelnde.

Die Zuordnung zu den Homininen ergibt sich aus mehreren Synapomorphien, u.a. kleinen, nur an der Spitze abgekauten Eckzähnen, intermediäre postkanine Schmelzdicke; bestimmte Merkmale des Basicraniums und Gesichtes (besonders der reduzierte subnasale Prognathismus, kein Eckzahndistema, großer durchgehender supraorbitaler Torus ohne mittlere Fissur) entsprechen bereits späteren Homininen einschl. *Kenyanthropus* und *Homo*. Dies rechtfertigt die Zuordnung zu den Homininae.

Primitive Merkmale: kleine Gehirngröße, bestimmte osteologische Schädelmerkmale (z.B. im Schläfenbereich). Die Kombination primitiver und fortschrittlicher Merkmale belegt, dass *Sahelanthropus* einen Homininen nahe des letzten gemeinsamen Vorfahr von Mensch und Schimpanse darstellt. Auch die Zusammenhänge mit anderen obermiozänen Menschenaffen (aber außerhalb der Homininae) sind unklar;

--- *Ouranopithecus* (ca. 2 MA älter) war größer, sehr prognath, quadratische Augenhöhlen, breites Untergesicht, große Eckzähne, dicker Molarenschmelz.

--- *Samburupithecus* (ca. 2,5 MA älter) hat ein völlig abweichendes Gebiss mit großen Prämolaren und großen dritten Molaren sowie eine andere Anordnung der Processus zygomaticus.

Die kladistische Position von *Sahelanthropus* ist ebenfalls noch unklar; evtl. Schwestergruppe der jüngeren Homininen (einschl. *Ardipithecus*); potentieller Kandidat ist *Ardipithecus ramidus*; vielleicht ist *S.* auch eine frühe Art der Gattung *Ardipithecus*. Ein Vergleich mit *Orrorin* ist wegen unkompatiblen Fossilmaterials nicht möglich (*Orrorin*: kraniofaziales Material zu fragmentarisch; *Sahelanthropus*: kein postkraniales Material verfügbar). Die Eckzähne von *Orrorin* sind jedenfalls schimpansenähnlicher als die von *Sahelanthropus*.

Sahelanthropus passt in das Modell der Dichotomie zwischen Schimpansen und Menschen. Nach konventioneller Auffassung waren der letzte gemeinsame Vorfahr von Mensch und Schimpanse sowie die frühesten Formen der Schimpansenlinie an ein Leben in den Bäumen angepasst: der Körperstamm wurde entweder horizontal oder aufrecht gehalten; die Vorderextremitäten (lange Arme) wurden dann beim Schimpansen an den Knöchelgang angepasst. Hierzu passen vorstehende, stark prognathe Gesichter mit verlängerten Kiefern mit relativ kleinen Seitenzähnen und (bei Männchen) großen oberen Eckzähnen, die sich gegen die unteren Prämolaren abnutzten.

Frühe Homininen sollten sich dagegen durch gewisse skelettale oder sonstige Adaptationen an die aufrechte Körperhaltung und den zweibeinigen Gang von der Schimpansenlinie und dem letzten gemeinsamen Vorfahren unterschieden haben, verbunden mit einem modifizierten Kauapparat mit relativ größeren Mahlzähnen, nur moderat großen männlichen Eckzähnen, die sich nur noch an der Spitze abnutzten, und ersten Hinweisen auf eine Zunahme des Hirnvolumens. Bei *Sahelanthropus* sprechen die Merkmale des Gesichts, der Kiefer und Eckzähne für die Zugehörigkeit zu der Linie der Homininen (statt Schimpansen).

Sahelanthropus deutet wie schon mehrere andere Funde in jüngerer Zeit nicht auf eine geradlinige, sondern mosaikartige Entwicklung zum Menschen, mit einem hohen Grad an Homoplasie (unabhängige, konvergente Entstehung von ähnlichen, gemeinsamen Merkmalen); von hinten sieht er wie ein Schimpanse aus, von vorn dagegen wie ein 1,75 MA alter fortgeschrittener *Australopithecus*, u.a. durch das relativ modern wirkende Gesicht. Wegen dieser Mosaikentwicklung und Homoplasie ist es sehr problematisch, die genaue kladistische Position von *Sahelanthropus* zu ermitteln; er ist ein Kandidat (!) für den Stammhomininen, es dürfte aber kaum möglich sein, dies zu prüfen. Vielleicht ist er nur die Spitze eines Eisbergs von taxonomischer Diversität früher Homininen im O-Miozän vor 5 bis 7 MA, mit *Orrorin* als weiterem Repräsentanten (Nat. 418, 133 + 145).

Lebensraum: Mosaiklandschaft aus Galeriewäldern, Nähe eines Seeufers, sumpfig, Baumsavanne und Grasland, also relativ offene Landschaft (im Gegensatz zu *Orrorin*, *Ardipithecus*, die mit stärker bewaldeten Gebieten assoziiert werden).

Auch Ende 2002 wurde noch kontrovers diskutiert, ob *Sahelanthropus* nun wirklich ein Hominine ist (s. Sci. 298 S. 1709 ff.). Kritisch ist dabei die Definition der Homininen als solche; definiert man sie über die Reduktion der Eckzähne und Prämolaren, wäre *S.* als Hominine zu interpretieren; macht man die Hominineneigenschaften dagegen am aufrechten Gang fest, bleibt die Hominineneigenschaft von *S.* unsicher, weil bisher nicht sicher bekannt ist, ob *S.* aufrecht ging. Anfängliche Auffassungen, er könne auf der Linie zum Gorilla stehen, gelten aber nicht mehr als relevant.

Von *Sahelanthropus* sind nur ein fast komplettes (aber postmortal plastisch deformiertes) Cranium, drei Unterkieferfragmente und isolierte Zähne bekannt (keine postkranialen Fossilien). Im Jahr 2005 (Nat. 434, 755) bestätigte eine virtuelle, CT-basierte 3D-Rekonstruktion des Craniums den Homininenstatus; Merkmale wie das recht flache, vertikale Gesicht und die reduzierte Prognathie (reduzierte Prämaxilla) wurden wie auch mehrere andere typische Homininenmerkmale dabei bestätigt. **Hirnvolumen 360 – 370 ml**, d.h. auf Niveau der Schimpansen; kleinstes bisher für einen Homininen dokumentiertes Hirnvolumen. Daneben bestätigten auch neue Funde von Unterkieferfragmenten und Zähnen aus derselben Schicht, aber anderen (nahe gelegenen) Lokalitäten den Homininenstatus: *S.* steht an der Basis des Homininen-Clades nahe dem gemeinsamen Vorfahren von Schimpansen und Menschen, aber schon auf der Linie zum Menschen. Die CT-Rekonstruktion bestätigte eindeutig, dass der Schädel nicht auf der Linie zum Gorilla oder Schimpansen stehen kann; es ist unmöglich, den Schädel als den eines Menschenaffen zu rekonstruieren (Sci. 308, 179). Durch die CT-Rekonstruktion wurde der Schädel insgesamt breiter, die Hinterhauptskontur runder, die Nackenebene horizontaler orientiert, Augenhöhlen größer und runder, Gesicht höher (relativ vertikales Gesicht wie spätere Homininen!).

Auch die Indizien für den aufrechten Gang konnten durch die Analyse des dreidimensional rekonstruierten Basicraniums gefestigt werden (auch wenn die endgültige Bestätigung erst durch postkraniale Fossilien erfolgen könnte), u.a. ein relativ weit anterior liegendes Foramen magnum; Orbitalebene (Linie, die die oberen und unteren Ränder der Orbita verbindet) nahezu senkrecht zum Boden; Winkel zwischen der Orbitallinie und dem Foramen magnum ähnlich HSS, *Australopithecus afarensis*, *A. africanus*; Winkel kaum mit vierfüßiger Gangweise vereinbar; glatte Nackenebene im Winkel von 36 Grad zur Frankfurter Horizontale* (wie *Homo* und *Australopithecus*, aber nicht Schimpanse!) (Nat. 434, 755).

* Linie zwischen dem oberen Rand des Porus acusticus externus und dem tiefsten Punkt des unteren Orbitarandes

Letztendlich blieb auch im Jahr 2018 strittig, ob *Sahelanthropus* tatsächlich ein Vertreter der Homininen ist, oder ob er zu einer ausgestorbenen Linie von Menschenaffen gehört.

Der für diese Frage besonders wichtige Femur, der inzwischen gefunden wurde, ist noch nicht eingehend beschrieben. Es handelt sich bei *Sahelanthropus* immer noch um eines der am meisten umstrittenen Fossilien. Die Studien laufen noch, eine detaillierte Beschreibung des Femur ist seit langer Zeit überfällig (Nat. 553: 391).

2. *Orrorin tugenensis* (ca. 5,7 – 6,0 MA, Lukeino-Formation, Kenia):

Ende 2000 wurden in Kenia (Bezirk Baringo; Tugen Hills) ca. 6 MA alte Knochen menschlicher Vorfahren (*Orrorin tugenensis*) entdeckt, ca. 1,5 MA älter als die damals bekannten ältesten Homininenreste. Datierung von 5,8 – 6,1 MA bzw. 5,7 bis 5,9 MA. Die anatomischen Details der Beinknochen (Form und Größe des Femurkopfes; Muskel- und Ligamentansätze) deuten auf Bipedalie. Die Finder gingen davon aus, dass es sich um einen direkten Vorfahr von *Homo* handelt und die Australopithecinen nur eine Seitenlinie der Menschenlinie darstellen (einschl. AAFAR), während andere Forscher den Homininenstatus überhaupt bezweifelten bzw. die Funde für zu fragmentarisch hielten, um zu beurteilen, ob *Orrorin* auf der Linie zu den Menschen oder zu den Schimpansen steht, ein gemeinsamer Vorfahr von beiden ist, oder sogar außerhalb dieser homoschimpansoiden Linie steht. Allerdings wurden inzwischen weitere Funde gemacht; sie deuten u.a. darauf, dass *Orrorin* möglicherweise besser aufrecht ging als AAFAR (aufgrund von bestimmten Merkmalen des Femur). Neue CT-Untersuchungen des Femur* bestätigen jedenfalls, dass seine Struktur eher derjenigen der Homininen als der Schimpansen ähnelt. Eine Grube für den Ansatz eines bestimmten Muskels bestätigt weiterhin indirekt den aufrechten Gang. Allerdings ist die Qualität dieser CT-Untersuchungen sehr umstritten (Sci. 312, 1740). Der Daumen von *Orrorin* soll moderner und besser opponierbar sein als bei AAFAR.

*Unter den 20 *Orrorin*-Fossilien aus vier Lokalitäten der Lukeino-Formation östlich der Tugen-Hügel von mind. 5 Individuen sind 3 Femura; die äußere und innere Anatomie des Femurschaftes entspricht derjenigen der aufrecht gehenden Taxa und unterscheidet sich von derjenigen der afrikanischen Menschenaffen, auch wenn die Größe etwa der des rez. Schimpansen entspricht. Bei Menschenaffen ist der Cortex am Übergang zwischen Femurhals und Femurschaft an der Ober- und Unterseite gleich dick, bei aufrecht gehenden Homininen und dem rez. Menschen dagegen an der Oberseite deutlich dünner als an der Unterseite; letzteres wurde auch (mit Faktor 4) bei *Orrorin* gefunden. Der Grund für die ungleiche Cortextdicke beim aufrechten Gang liegt in veränderten funktionellen Anforderungen (Kontraktion von Muskeln komprimiert den anliegenden Knochen); an der Stelle der stärksten Krafteinwirkung unter Muskelkontraktion ist der Cortex (am oberen Rand des Übergangs zwischen Schaft und Hals) nur $\frac{1}{4}$ so dick wie am unteren Rand. Auch äußere Merkmale (langer Femurhals u.a.), wie sie sonst bei keinem miozänen Hominoiden gefunden wurden (von *Sahelanthropus* liegt kein Vergleichsmaterial vor), sprechen für eine aufrechte Fortbewegung. Alle Indizien sprechen somit eindeutig für häufigen bipeden Gang; sowohl der äußere wie innere Bau des Femurhalses unterscheidet sich ganz klar von den großen Menschenaffen und ist diagnostisch für (zumindest häufige) zweibeinige Fortbewegung, zumal die unterschiedlichen Cortextdicken am oberen und unteren Rand eine funktionelle Folge dieser zweibeinigen Fortbewegung sind, also nur unter einer entsprechenden Fortbewegungsart (reaktiv) entstehen können (Sci 305, 1450).

Indizien für aufrechten Gang bei *Orrorin*:

- seichte Fossa trochanterica (Umdrehergrube)
- Rinne für den Musculus obturator extensus (Oberschenkelmuskel zur Stabilisierung des Hüftgelenks)
- langer Schenkelhals
- Rinde des Schenkelhalses fußwärts aufgrund der hohen Druckkräfte verdickt (beim Schimpansen ist die Rinde am Oberrand des Schenkelhalses ebenso stark wie am Unterrand; bei bipeder Fortbewegung führen die von den Muskeln ausgeübten Druck- und Zugspannungen dazu, dass die Rinde am Oberrand dünner, am Unterrand dicker ausfällt) (Natw. Ru. 1/05, 32).

Neue Messungen am besterhaltenen Femur von *Orrorin* (Sci. 319, 1599 + 1662; anno 2008) zeigten erhebliche Übereinstimmungen mit *Australopithecus* und *Paranthropus*, nicht dagegen mit

Homo (was gegen die Hypothese spricht, *Homo* direkt und ohne den Umweg über die Australopithecinen von *Orrorin* abzuleiten). Die Gemeinsamkeiten zwischen *Orrorin* und den Australopithecinen beruhen dabei biomechanisch auf Unterschieden in der Hüftmorphologie und der Gangart im Vergleich zu *Homo*; *Orrorin* verfügte demnach bereits über die Gangweise der Australopithecinen, und diese Gangweise hatte über mindestens 4 MA Bestand; erst im Laufe der frühen Evolution von *Homo* entstand die moderne Morphologie von Hüfte und Oberschenkel und die moderne Gangweise. Selbst frühe *Homo* hatten noch (als primitives Merkmal) lange Femurhalse und breite Schäfte (Indizien für relativ breites Ilium), aber bereits (als modernes Merkmal) größere Femurköpfe und breitere -hälse als *Orrorin* und die Australopithecinen; in Verbindung mit größerer Gesamtlänge des Femur spricht dies für eine modernere Gangart (höhere Geschwindigkeit, größere energetische Effizienz) bei frühen *Homo*. Weitere Veränderungen (kürzerer Femurhals, schmalerer Schaft) erfolgten dann innerhalb des Genus *Homo* erst im mittleren Pleistozän und könnten teilweise mit dem Geburtsvorgang in Zusammenhang stehen.

Gerade vor dem Hintergrund, dass sich die Anatomie des Femur in den letzten 2 MA deutlich verändert hat, ist die Stase von 4 MA zwischen *Orrorin* und den Australopithecinen auffällig. Die externe Morphologie des Femur weist auf keinerlei Unterschiede in der Gangart zwischen *Orrorin* und Australopithecinen hin. Unabhängig davon weisen Merkmale der oberen Extremität von *Orrorin* (gekrümmte proximale Handphalanx wie bei *Pan*) auf Klettervermögen in den Bäumen, wobei die Ähnlichkeit mit *Pan* darauf deutet, dass der gemeinsame Vorfahr von *Pan* und Homininen an orthogrades und vertikales Klettern angepasst war, aber kein Kletterspezialist wie der Orang-Utan war. Unklar ist, ob das Leben in den Bäumen bei *Orrorin* eine größere Rolle spielte als bei Australopithecinen (Sci. 319, 1662).

Die Molaren von *Orrorin* weisen dicken Zahnschmelz auf, sind klein und quadratisch und damit menschenähnlich (im Gegensatz zu den Australopithecinen, die sehr große Zähne in Relation zur Körpergröße aufweisen).

Dies veranlasste die Erstbeschreiber, *Orrorin* direkt in die Linie zu den Menschen (über *Praeanthropus* direkt zu *Homo*) zu stellen und die Australopithecinen insgesamt als Seitenlinie der Menschheitsentwicklung (blind endend) zu interpretieren, was aber keinesfalls allgemeine Anerkennung findet (s. Nat. 410, 526).

Hinsichtlich der Eckzähne zeigt sich aber das umgekehrte Bild: *Orrorin* hat V-förmige Eckzähne wie Schimpansen, *Ardipithecus* dagegen menschenähnliche Eckzähne: dieses Merkmal verhält sich also genau umgekehrt wie die Molarengöße:

| Art | Fortbewegung | Eckzahn | relative Molarengröße | Schmelz | PC/C-Komplex* |
|--|---------------|---------------------------------------|-----------------------|-----------|---------------|
| Pan | Knöchelgänger | groß, V-Form | klein | dünn | ja |
| Sahelanthropus | biped??? | klein (Weib.?) | recht kl. | intermed. | nein |
| Ardipithecus kad. | | rel. klein**, diam. | klein | intermed. | abgeschwächt |
| Ardipithecus ram. | | klein, diamant. | klein | intermed. | nein |
| Orrorin | bipedal? | groß, V-form | klein | dick | ? |
| A.anamensis
+A.afarensis
+H. habilis | bipedal | klein, diamant.
(H.h.: sehr klein) | groß | dick | nein |
| H. erectus | bipedal | sehr klein., diam. | klein | dick | nein |
| H. sapiens | bipedal | „ „ | „ | dünn! | nein |

diam = diamantförmig *syn. C/P3-Komplex (s.u.) ** im Vergleich zu Pan

Die meisten Australopithecinen weisen größere Molaren ebenfalls mit dickem Zahnschmelz auf, moderne *Homo* kleine Molaren mit dünnem Zahnschmelz. Da aber einige frühe *Homo* ebenfalls große Molaren hatten, reichen die Zahnmerkmale von *Orrorin* im Gegensatz zur Auffassung der Erstbeschreiber nicht aus, die Australopithecinen als ganzes als Seitenlinie zu interpretieren; die Schmelzdicke variiert bei Homininen von Art zu Art und ist daher kein sicherer evolutionärer Indikator (vgl. auch *Kenyanthropus platyops*), sondern korreliert mit den jeweiligen Ernährungsgewohnheiten und ist daher kein kladistisch so stabiles Merkmal, dass darauf komplexe Phylogenien gebaut werden sollten. Und die Beschreibung von *Ardipithecus kadabba* (s.u.) weist *Orrorin* eher eine entweder basalere oder weiter außen stehende Position zu (s.u.)

Die Diskussion um *Orrorin* (und auch *Ardipithecus*) ist keineswegs beendet und wurde zuletzt kompliziert durch den dritten Homininen aus derselben Zeit (ca. 7 MA), *Sahelanthropus* (s.o.). Somit lebten zwischen 5 und (>) 6 MA drei verschiedene Typen von Homininen in Afrika, die sich in Bezahnung und Anatomie unterscheiden (wobei einige Wissenschaftler aber der Meinung sind, dass es sich bei allen drei Taxa um lokale Varianten von *Ardipithecus* handle). Letztendlich wird für möglich gehalten, dass es sich bei *Orrorin* um eine *Ardipithecus*-Art handelt und dass *Ardipithecus* der Stammhominine war, der durch ganz Afrika verbreitet war, einschl. westlich des Grabenbruchs, wie die Funde vom Nordtschad andeuten. Dort lebten die dortigen Homininen ebenfalls in Bäumen – nahe der Küste des damaligen Tschadsees, ebenso wie *Ardipithecus* und *Orrorin* in waldreichen Habitaten lebten. Auch die kleinen Zähne von *Orrorin* deuten auf ein Leben von Früchten und Blättern in den Wäldern. Jedenfalls ist klar, dass der aufrechte Gang in den Wäldern [das könnten auch die Galeriewälder der Uferhabitate sein] entstand (zum Nahrungstransport, Nutzung von Werkzeugen, um Geschlechtspartner auf sich aufmerksam zu machen, Stärke zu demonstrieren?), und möglicherweise gingen die frühen Homininen auf unterschiedliche Weise aufrecht; so deutet das neuerdings auf 3,67 MA datierte fast vollständige Skelett („Little Foot“; Nat. 55: 85) aus Sterkfontain/Südafrika auf eine stärker abstehende Zehe (zum Baumklettern?); die Artzuordnung dieses Fundes ist nicht ganz klar (evtl. früher AAFRI?; als eigene Art *A. prometheus* beschrieben). Möglicherweise entstand der Bipedalismus selbst sogar mehr als einmal.

Das artikulierte unvollständige Fußskelett aus Sterkfontain (Little Foot, inzwischen als *A. prometheus* bezeichnet), bestehend aus Talus, einigen Fußknochen, hinteren Zehenknochen, zeigt eine fortgeschrittene Entwicklung im Bereich des Fersenskeletts, aber eine hohe Mobilität der großen Zehe (wie bei Affen). Auch wenn dieser Fuß mit seinen Mosaikmerkmalen definitiv an Bipedalie adaptiert ist, dokumentiert er doch gute Kletterfähigkeit (Anpassung an z.T. arboreale Lebensweise?). Die hohe Mobilität der großen Zehe kann kein ungenutzter Atavismus sein, da bei fehlender Nutzung sofortige Versteifung eintreten würde. Die Kombination aus menschenähnlichem Hinterfuß und schimpansenähnlichem Vorderfuß beweist somit, daß der betreffende Australopithecine nicht nur zum Klettern (wie ein Affe) *befähigt* war, sondern dies auch tatsächlich tat. Insgesamt ist dieser Fuß aber affenartiger gebaut als die Füße von *A. afarensis*, was auch für die gesamten Beinproportionen zutrifft. Die nähere Beschreibung aus dem Jahr 2018 zeigte dann, dass Little Foot (eine ca. 1,3 m große Frau) nicht mehr sehr gut klettern konnte, aber auch noch nicht richtig gut aufrecht gehen konnte (höchstens 100 m in gemächlichem Tempo).

Sofern *Orrorin* und/oder *Sahelanthropus* tatsächlich aufrecht gingen, hat dieses entscheidende Auswirkungen auf die Entstehung des aufrechten Ganges:

- (a) entweder ist dieser sehr plötzlich entstanden (da der gemeinsame Vorfahr mit den Schimpansen allenfalls kurz zuvor, vielleicht sogar erst danach gelebt hat)

- (b) der aufrechte Gang entstand mehr als einmal, vielleicht experimentierten mehrere Linien afrikanischer Menschenaffen mit dem aufrechten Gang; (dann könnten diese Taxa älter sein als der letzte gemeinsame Vorfahr von Schimpansen und Menschen!)
- (c) der gemeinsame Vorfahr von Schimpansen und Menschen ging aufrecht, und Schimpansen sind zum vierfüßigen Gang sekundär zurückgekehrt (s. DAWKINS S. 86) (vgl. Orang-Utan-Modell der Entstehung des aufrechten Ganges).

Neue Kalibrierungen der molekularen Uhren unter Berücksichtigung umfassender Datensätze zur Generationsdauer von wilden Schimpansen und Berggorillas **datieren die Dichotomie zwischen Schimpansen und Menschen auf „mindestens“ 7 bis 8 MA, naA sogar 8 bis 10 MA; die Dichotomie zwischen HSS und HN auf 0,4 bis 0,8 MA** (PNAS 109, 15716; anno 2012; PÄÄBO-Gruppe; Sci. 338, 190).

Damit stehen die molekularen Uhren nicht mehr der Annahme entgegen, dass 6 bis 7 MA alte Taxa wie *Orrorin* oder *Sahelanthropus* zur Linie zum Menschen (nach Abzweig der Schimpansen) gehören und passen auch zeitlich zu einer Positionierung von *Chororapithecus* auf die Linie zum Gorilla.

Der letzte gemeinsame Vorfahr von Mensch und Schimpanse ist grundsätzlich unbekannt und bisher auch nicht genau rekonstruierbar. Er sah aber auf keinen Fall, wie früher vermutet, einem Schimpansen ähnlich, weil die Schimpansenlinie weiter abgeleitet ist: sie hat in den letzten 5 MA mehr Mutationen angesammelt als die Menschenlinie.

aust-aust

Frühe Australopithecinen:

- a) extrem wenige und problematische Funde aus der Zeit > 4,4 MA, z.B. **Lothagam-Fragment**, mind. 5 MA alt, auf der Basis primitiver Merkmale als "*Australopithecus cf. afarensis*" bezeichnet
- b) *Ardipithecus kadabba* (5,8 – 5,6 MA: ?5,2 MA)
- c) *Ardipithecus ramidus* (1994): 4,4 MA (Datierungsspanne: 4,5 - 4,3 MA)
- d) *Australopithecus anamensis* (1995): 4,2 und 3,9 MA (zwei getrennte Fundschichten)
- e) *Australopithecus afarensis*: 3,9 bis 3,0 MA (bevorzugt: 3,8 - 3,4 MA)
- f) *Australopithecus bahrelgazali* (Tschad, 3,58 +/- 0,27 MA). Dabei ist es aber nicht ganz unumstritten, ob es sich um eine eigene Art handelt, da der Fund in die Variationsbreite von AAFAR fällt (bis 2002 wurde in dieser Frage kein

Konsens erzielt). Der Unterkiefer weist zusammen mit einzelnen Merkmalen der Backenzähne auf eine „zumindest potenzielle Ursprungsgruppe für die Gattung *Homo* hin“ (Roots S. 25).

Gemeinsame Grundmerkmale der **Australopithecinen**: Fähigkeit zum aufrechten Gang, menschenaffengroßes Gehirn, starke Kiefer mit großen Backenzähnen mit dicker Schmelzschicht; nicht überstehende Eckzähne. Männer größer als Frauen; Kinder wuchsen schnell und wurden früh geschlechtsreif.

Ardipithecus kadabba (ARK): obermiozänisch, an zwei Lokalitäten (Mittl. Awash Äthiopiens; 5,4 bis 5,8 MA und 5,2 bis 5,6 MA; in 2006 auf 5,8 – 5,5 MA angegeben), seit 1997 entdeckt; vom Erstbeschreiber provisorisch als Unterart von *A. ramidus* aufgestellt, dann jedoch in 2004 zu einer eigenen Art (*A. kadabba*) erhoben, da aufgrund von neuen Zahnfunden in der Zahnanatomie (s.o.) deutlich primitiver als *A. ramidus*. Auf jeden Fall zu dieser Art gehören die Funde (vor allem Zähne) aus dem Zeitraum zwischen 5,8 und 5,6 MA; bei der Fußphalanx, die auf 5,2 MA datiert wurde, kann man wegen der isolierten Fundsituation nicht sicher sagen, ob sie zu dieser Art zu stellen ist.

A. kadabba hat noch die typische C/P3-Beziehung (die Distalfläche des oberen Eckzahns schleift und schärft sich an der mesiobukkalen Fläche des unteren 1. Prämolaren), wie sie auch für die rezenten und miozänen Menschenaffen typisch ist, bei der Entwicklung zum Menschen aber verloren gegangen ist; *A. ramidus* ist in dieser Hinsicht schon weiter abgeleitet und daher als getrennte Art zu bewerten; weder *A. ramidus* noch *Australopithecus afarensis* und *anamensis* weisen noch einen P/C3-Komplex auf. *A. kadabba* hatte auch noch recht große, dolchartige Eckzähne wie Schimpansen (wenn auch schon etwas kleiner, s.u.), ab *A. ramidus* wurden die Eckzähne unauffällig (dies ist eine Frage des Sozialverhaltens; große Eckzähne deuten auf konkurrierendes, aggressives Verhalten der Männchen, kleine Eckzähne auf kooperatives Verhalten, jedenfalls reduzierte Konkurrenz; die Eckzähne der Schimpansen stehen dabei zwischen denen der anderen Menschenaffen und Menschen, die der Bonobos zwischen Schimpansen und Menschen; das Merkmal der Eckzahngröße ist somit kladistisch nicht von allzu großem Wert, sondern ist abhängig von der Verhaltensweise; die kleine Eckzahngröße der Menschen ist die Folge einer starken Zunahme männlicher Kooperation). Die oberen Eckzähne ab *A. ramidus* kauen sich von der Spitze aus ab, ohne die typische C/P3-Relation der Menschenaffen. Ob *Orrorin* einen C/P3-Komplex hatte, ist unbekannt (der gefundene obere Eckzahn ist nicht genügend abgenutzt, um dies beurteilen zu können), *Sahelanthropus* zeigte keine Anzeichen für ein funktionelles Abschleifen zwischen C/P3. Der letzte gemeinsame Vorfahr von Schimpansen und *A. kadabba* muss über einen funktionierenden C/P3-Komplex verfügt haben (Sci. 303, 1503).

Für den Homininenstatus spricht die Form der Eckzähne (distales Tuberkulum an den unteren Canini, starke mesiale Randleiste), die in dieser Weise nur bei Homininen (im Sinne dieser Definition) gefunden wird; die Form des unteren Eckzahns wird als „frühe Manifestation der Evolution eines schneidezahnartigen Eckzahnes“ (als definierendes Merkmal der späteren Homininen) interpretiert. Die proximale Fußphalanx von der jüngeren Fundstelle (5,2 MA) unterscheidet sich von allen Menschenaffen und deutet auf ein frühes Stadium der Bipedalie; allerdings ist das Argument für die Bipedalie noch relativ schwach, da die Vermutung der Bipedalie bisher nur auf diesen einen Knochen gestützt ist.

ARK steht als Hominine bereits nach der Dichotomie der Schimpansen; andere dentale und postcraniale Merkmale sind aber primitiv und deuten darauf, dass ARK dabei aber noch in großer Nähe zum letzten gemeinsamen Vorfahren von Menschen und Schimpansen steht. Gleichzeitig relativiert sich damit die Bedeutung von *Orrorin*, wo die Eckzähne noch eine primitive Morphologie ohne die erhöhten, leistenförmigen Kronenschultern aufweisen. *Orrorin* könnte daher den gesuchten letzten gemeinsamen Vorfahren von *Pan* und *Homo* repräsentieren, aber auch noch zeitlich davor stehen, einen unbekanntem afrikanischen Hominoiden ohne rezente Nachfahren (also eine Seitenlinie) oder gar einen Vorfahren von Schimpanse, Mensch und Gorilla darstellen. Demgegenüber steht ARK wohl nicht auf der Linie zu den Schimpansen (Nat. 412, 178).

Bemerkenswert ist dabei, dass sowohl *Orrorin* wie ARK in waldreichen, feuchten Habitaten lebten, ARK dabei in größerer Höhe. Damit relativiert sich die Rolle von Savannenhabitaten und der globalen Klimaveränderung (Trockenheit) bezüglich der Entstehung der Homininen. Die jüngere ARK-Fundstelle war dagegen relativ trockener und wärmer (aber ebenfalls Wald, gemischt mit grasreichen, lockeren Waldhabitaten). Wenn die frühen Homininen bzw. deren nächste Verwandte zunächst waldreiche Habitate bevorzugten, wird die Seltenheit ihrer Fossilien erklärlich; die ersten Hinweise auf eine Ausbreitung in offenere Habitate sind 4,4 MA alt (*Ardipithecus ramidus ramidus*). Aus der Schimpansenlinie (als reine Waldbewohner) sind bisher keinerlei Fossilien (abgesehen von einem Fund aus dem mittleren Pleistozän, Datierungsspanne zwischen 545000 und 283000 J) bekannt.

Die vermutete Bipedalie von ARK und von *Orrorin* stellt gleichzeitig die Bipedalie als diagnostisches, exklusives Merkmal der Homininen infrage; die Bipedalie könnte schon früher oder auch in anderen, inzwischen erloschenen Menschenaffenlinien entstanden sein; so gibt es Hinweise auf eine gewisse Bipedalie bei *Oreopithecus bambolii* (7 – 9 MA alte Inselart auf einer Mittelmeerinsel, die jetzt Bestandteil der Toskana ist), die aber konvergent entstanden sein soll, zumal diese Art nur entfernt mit den Homininen verwandt ist. Möglicherweise waren also die Vorfahren von (Menschen + Schimpansen) bipedal, und der Knöchelgang der Schimpansen ist sekundär entstanden? (Nat. 412, 131).

Eine andere Frage ist, ob es sich bei *Ardipithecus kadabba*, *Orrorin* und *Sahelanthropus* *eigentlich* um eine einheitliche Gattung, vielleicht auch um eine einzige Art handelt? (s. Sci. 303, 1478). Dagegen sprechen aber einige gravierende Unterschiede:

- *Orrorin* hat eine Unterkiefer- und Molarenmorphologie ähnlich Australopithecinen, die Eckzähne der Weibchen ähneln aber denen der Menschenaffen; dicker Zahnschmelz auf den Molaren (wie Australopithecinen)
- *Sahelanthropus* hat ein oberflächlich gesehen modern aussehendes Gesicht und Peri-orbitalregion, aber primitiv aussehende Zähne und Basicranium
- *A. kadabba* hat einen C/P3-Komplex wie die großen Menschenaffen (wenn auch nicht so stark ausgeprägt), in Form und Querschnitt sind die Eckzähne dagegen menschenähnlicher (homininenähnlicher) als die eher schimpansenartigen Eckzähne von *Orrorin*
- *Sahelanthropus*, *A. kadabba*, *A. ramidus* haben mittelmäßig dicken Molarenschmelz, weniger als bei anderen Homininen, aber viel mehr als bei afrikanischen Menschenaffen (die Schmelzdicke korreliert aber mit der Ernährungsweise).

| |
|---|
| Gesamtbewertung <i>Sahelanthropus</i> (<7 MA) / <i>Orrorin</i> (6 MA) / <i>Ardipithecus ramidus kadabba</i> (5,8 – 5,2 MA) (Spektr. Wiss. 9/2003 S. 47 ff.). |
|---|

Das Problem besteht darin, dass von allen drei Taxa jeweils nur kleine, anatomisch nicht übereinstimmende Reste, also von unterschiedlichen Körperteilen bekannt sind, so dass ein Vergleich bisher nicht möglich ist. Es wird dringend weiteres Fossilmaterial benötigt. Von *Sahelanthropus* sind – bis auf einen noch nicht beschriebenen Femur – keine postkranialen Fossilien bekannt, Aussagen zum aufrechten Gang damit nicht möglich. Es ist auch nicht möglich zu sagen, ob zuerst die Eckzähne kleiner wurden oder ob zuerst der aufrechte Gang entstand. Erwogen wird auch, dass der aufrechte Gang kein exklusives Merkmal der Homininen ist, sondern auch bei manchen früheren Menschenaffen vorkam. Und das Merkmalsmosaik von *Sahelanthropus* deutet an, dass sich die Tiere in einem neuen Lebensraum ausbreiteten und dabei rasch etliche neue Arten ausbildeten. Vielleicht sind *Sahelanthropus* und *Orrorin* sogar frühe Arten der Gattung *Ardipithecus*?

Bei *Orrorin* ist der aufrechte Gang nach wie vor umstritten; nach den Erstbeschreibern sollen die Oberschenkelknochen bemerkenswert menschenähnlich gebaut sein mit langem Oberschenkelhals wie beim Menschen (Menschenaffen besitzen nur einen kurzen Oberschenkelhals); außerdem weist der Oberschenkelhals von *Orrorin* eine Ansatzstelle für einen Muskel auf, der den Knochen beim aufrechten Gehen in seiner Position hält. Von *Orrorin* soll nach den Erstbeschreibern auch die postulierte Gattung *Praeanthropus* abstammen, zu der die Forscher auch einige Fossilien von *A. anamensis* und *A. afarensis* ziehen. Andere Forscher hielten nach ersten computertomographischen Untersuchungen der inneren Knochenstruktur des Oberschenkelhalses (die die durch Beanspruchung entstandenen Muster offenbart) diese für schimpansenähnlich, nicht dagegen für menschenähnlich, während diese Strukturen bei AAFAR wie beim Menschen ausgebildet sind. Daraus wurde der Schluss gezogen, dass *Orrorin* zwar wohl oft zweibeinig ging, sich dies aber nicht zur Gewohnheit gemacht hatte, sondern sich auch viel in Bäumen bewegte. *O.* mag also auf dem halben Weg zum aufrechten Gang gewesen sein: konnte gut zweibeinig gehen, war daran aber noch nicht voll angepasst. Neuere computertomographische Untersuchungen des Femurs ergaben dagegen eindeutige Indizien für einen aufrechten Gang, und zwar funktioneller Art, d.h. dass dieser auch tatsächlich praktiziert wurde und nicht nur „theoretisch“ möglich war (eigene Ergänzung, s.o.).

Bei *Ardipithecus kadabba* deutet das Gelenk eines vollständig erhaltenen Zehenknochens auf aufrechten Gang; es sieht so aus, wie es zu erwarten wäre, wenn diese Art den Fuß beim zweibeinigen Gehen abrollte; andere Forscher meinen aber, die Zehe sehe allenfalls nach einer Schimpansenzehe aus (länger, schlanker, stärker gekrümmt als beim regulären Zweibeiner). Dieselbe Gelenkkonfiguration kommt z.B. beim definitiv nicht bipedalen *Sivapithecus* vor, und Länge und Krümmung des Knochens ähneln sehr den Schimpansen und Bonobos; außerdem ist der Zehenknochen 0,4 – 0,6 MA jünger als die übrigen Funde von *A. kadabba*, auf die die Art gegründet ist, so dass die taxonomische Zugehörigkeit des Zehenknochens keinesfalls gesichert ist.

Bei *Sahelanthropus* deutet lediglich die Position des Foramen magnum indirekt auf einen aufrechten Gang; an dem einzigen gefundenen Schädel ist diese Region aber stark gestört, so dass sich dieser Sachverhalt nicht abschließend beurteilen ließ (Anmerkung: eine später durchgeführte CT-Rekonstruktion bestätigte aber die anteriore Position des Foramen magnum und unterstützte insgesamt die kranialen Indizien für den aufrechten Gang).

Somit blieb im Jahr 2003 für alle drei Taxa aber letztendlich nach wie vor ungeklärt, ob sie aufrecht gingen oder nicht. Wenn dies zumindest für eine der drei Arten zutrifft, hätte dies die Konsequenz, dass die Savannenhypothese zur Entstehung des aufrechten Ganges nicht mehr greift, denn alle drei Arten lebten noch in Wäldern, vor der Ausbreitung der Savannen. Der (spätere) Klimawandel hätte dann für die Entstehung des aufrechten Ganges nicht die Bedeutung

gehabt, wie bisher angenommen, ebenso nicht der Grabenbruch mit der Aufteilung der Menschenaffen in zwei getrennte Populationen, von denen die westliche weiterhin im Regenwald lebte, die östliche in der Savanne; *Sahelanthropus* wurde 2500 km westlich des Grabenbruchs gefunden. Wenn dieser wirklich ein früher Hominine war, müsste auch die Theorie der Zweiteilung der Population durch den Grabenbruch aufgegeben werden. Aber selbst der Homininenstatus dieses Taxons ist nicht unstrittig anerkannt; trotz der Menschenaffenzüge ist die Schnauze nur schwach ausgeprägt, die Eckzähne sind recht klein, Backenzähne mit dickem Schmelz, Überaugenwülste dicker als bei heutigen Menschenaffen. Andere halten ihn für einen Homininen, wobei die Schädelmerkmale auf einen Vierbeiner hinweisen sollen, der sich von zäher Pflanzenkost ernährte; die relativ kleinen Eckzähne könnten auf ein weibliches Tier deuten.

Und aufrechte Körperhaltung und aufrechter Gang sind zweierlei: eine Selektion auf eine aufrechte Haltung bedeutet nicht unbedingt eine Selektion auf einen aufrechten Gang; dessen Entstehung verlangt zusätzliche Anreize, z.B. dass dadurch die Hände für anderes frei wurden, es konnte mehr Extranahrung herangeschafft werden, was wiederum den Fortpflanzungserfolg maximierte (s.o. unter „Theorien zur Entstehung des aufrechten Ganges“).

ardi-ardi

Ardipithecus ramidus ramidus, am 17.12.1992 entdeckt, zunächst nur insgesamt 17 Einzelfossilien, Alter 4,4 ± 0,1 MA, Fundort: Aramis; weitere Funde (2005 publiziert: Nat. 433, 301) datieren auf 4,32 – 4,51 MA und stammen aus As Duma/Äthiopien. Im Jahr 2009 dann umfassende Publikation aller Befunde, basierend auf 110 Knochen- und Zahnfossilien, die zu mindestens 36 Individuen gehören, darunter ein Teilskelett einer Frau mit Schädel, Zähnen, Becken, Händen und Füßen. Der Schädel konnte aus 60 verstreuten Fragmenten rekonstruiert werden („Ardi“, 4,4 MA; wichtiger als Lucy, 3,2 MA) (Sci. 326, 60 – 109; Nat. 461, 705; Natwiss. R. 11/09, 594).

Wichtigste Ergebnisse: Primitiver aufrechter Gang, aber noch stark abstehende große Zehe eines baumkletternden Affen. Arme wurden zum Gehen nicht benutzt. Kein Knöchelgänger; der Knöchelgang von Schimpansen und Gorillas stellt definitiv eine Sonderentwicklung dar; der Mensch stammt nicht von Knöchelgängern ab. Lange Arme, große Hände, aber große Unterschiede in der Handanatomie im Vergleich zu Schimpansen. Kleine Eckzähne. Morphologisch keine Zwischenform zwischen Schimpansen und *Australopithecus*, sondern deutliche abweichende Entwicklung im Vergleich zu *Pan*. Immerhin lebte *Ardipithecus* 1 – 3 MA nach dem gemeinsamen Vorfahren von *Pan* und *Homo*.

Größe: 1,20 m; ca. 50 kg; etwas größer als Schimpanse. Die Eckzahnform ist grazil und menschenähnlich (wie bei AAFAR und deren Nachfahren) und unterscheidet sich somit von der V-Form der Schimpansenlinie. Zahnschmelz dicker als bei Schimpansen, aber dünner als beim HSS.

A. ramidus zeigt (im Vergleich zu AAFAR) manche Ähnlichkeit mit Schimpansen (schimpansenähnliche Merkmale: dünnerer Zahnschmelz im Vergleich zu *Homo*, starke Armknochen. Menschenähnliche Merkmale: Eckzahnform), sah aber insgesamt nicht wie ein großer afrikanischer Menschenaffe aus, war aber auch viel primitiver als Lucy (3,2 MA).

Die Unterschiede zu AAFAR sind größer als die zwischen AAFAR und AAFRI, weshalb für *A. ramidus* schließlich eine eigene Gatt. aufgestellt wurde. Die eher menschlichen Merkmale gelten als abgeleitet, die *pan*-artigen als eher primitive Retention. Da postkraniale Fossilien zunächst

fehlten, ließen sich keine Aussagen über die Gangweise machen; lediglich die Form der Schädelbasis ließ Vermutungen bzgl. eines aufrechten Ganges zu. So ist das Foramen magnum (z.B. im Vergleich mit Schimpansen) bereits nach vorn in Richtung auf die Schädelbasis verlagert. Die neuen Funde bestätigen dagegen den bipeden Gang: die Grundphalanx des Fußes weist eine breitovale, dorsal orientierte Gelenkfläche auf, die als diagnostisches Merkmal für Zweibeinigkeit gilt und auch schon bei *Ardipithecus kadabba* nachweisbar ist (Natw. Ru. 7/2005, 380).

--- Habitat feucht und kühl; Zürgelbäume, Feigenbäume, Palmen; kein geschlossener tropischer Regenwald, aber auch keine Savanne. Häufigste Säugetiere sind blattfressender Schlankaffen und Kudus; grasfressende Antilopen selten. Die meisten Großsäugerarten ernährten sich von Blättern und Früchten; insgesamt also eindeutige Indizien für ein bewaldetes Gebiet (aber keinen geschlossenen Regenwald) (s. auch PNAS 107, 19691: C-isotopisch keine Indizien für dichten Wald!)

--- aufrechter Gang entstand, als Vormenschen noch im Wald lebten, also in geschlossenen/bewaldeten Habitaten; aufrechter Gang entwickelte sich also nicht erst im Zusammenhang mit dem Übergang zum Savannenleben (*Australopithecus* war der erste Savannenbewohner!).

--- Fortbewegung in den Bäumen geschickt auf Hand- und Fußflächen; beim Klettern wurde die gesamte Handfläche eingesetzt, bewegliche Gelenke ermöglichten einen festen Griff. Aufrechter Gang am Boden primitiver als bei AAFAR, aber die Darmbeinschaukeln waren kürzer und breiter als bei Schimpansen, wodurch der Schwerpunkt des Rumpfes tiefer gelegt wurde; dies ermöglichte das Balancieren auf einem Bein beim Gehen.

--- Wirbelsäule lang und gebogen wie beim Menschen, nicht kurz und steif wie bei Schimpansen

--- Fußskelett: opponierbare große Zehe; Os peroneum wie heutige Altweltaffen und Gibbons (das Os peroneum versteift den Fuß beim Springen zwischen Bäumen und beim Abstoßen vom Boden). Der auf diese Weise versteifte Fuß befähigte ihn besser zum aufrechten Gehen als der flexible Fuß der Menschenaffen, der wie die Hände an einen effektiven und kraftvollen Griff angepasst ist, um die Kräfte zu absorbieren, die beim Knöchelgang auftreten.

--- Hand-, Fuß- und Beckenanatomie belegen, dass *Ardipithecus* ein fakultativ bipeder Hominide war, der noch viel Zeit in den Bäumen verbrachte, wobei er aufrecht auf den Ästen ging und mit den langen gebogenen Fingern nach Ästen griff.

--- konnte noch nicht so gut aufrecht gehen wie Lucy; Becken sowohl an Klettern in den Bäumen wie an fakultative Bipedie angepasst

--- die Troglodyten-Hypothese, nach der die Menschenlinie ein schimpansenartiges Stadium durchlaufen hat (mit Knöchelgang, dolchigen Eckzähnen usw.), ist definitiv zurückzuweisen

--- Gehirngröße ähnlich Schimpansen (300 – 350 ccm)

--- Gesicht klein, Schnauze vorspringend (wie *Sahelanthropus*)

--- relativ kleine Eckzähne bei beiden Geschlechtern; Zahnschmelz der Molaren intermediär zwischen dem dünnen Zahnschmelz der Schimpansen und dicken Zahnschmelz der Australopithecinen

--- Omnivor, suchte Nahrung am Boden und auf Bäumen; nicht zum Kauen harter Knollen befähigt

Neue Untersuchungen bestätigten seine Fähigkeit zum aufrechten Gang. Zunehmend unklar ist dagegen, wie er sich in den Bäumen bewegte; möglicherweise durch vertikales Klettern wie Schimpansen (Sci. 340, 427).

Ardipithecus belegt, dass der letzte gemeinsame Vorfahr von Menschen und Schimpansen keinesfalls wie Schimpansen aussah, sondern dass die Schimpansen eine eigenständige

Weiterentwicklung darstellen, indem sie die heutigen hochgradigen Anpassungen ans Baumleben erwarben. Damit ist klar, dass Schimpansen nicht mehr als ein Modell für die Fortbewegung und die Anatomie der frühen Homininen dienen; ihr Knöchelgang ist abgeleitet. *Ardipithecus* war zwar auch überwiegend ein Baumbewohner, konnte aber nicht gut klettern. Er bewegte sich vierfüßig durch das Geäst. Seine Füße mit der abgespreizten Klammerzehe (wie Schimpansen) gaben ihm dabei Halt. Der Knöchelgang der Schimpansen entstand erst später, nach ihrer Abzweigung von der Linie zu den Homininen. **Der gemeinsame Vorfahr beider Linien dürfte dagegen vierfüßig auf Hand- und Fußflächen gelaufen sein.**

Der Lebensraum von *Ardipithecus* war eine Mischlandschaft (Feuchtgebiete, Lichtungen, geschlossene Wälder), die immer wieder Anlass gab, zeitweise aufrecht im Astwerk zu stehen, um nach Früchten zu greifen (BdW 12/2017: 11).

Beim ca. 1,20 m großen *Ardipithecus* besaßen die Männchen deutlich kleinere Eckzähne als Schimpansen (Zeichen für friedlicheres, kooperativeres, nicht von Aggressivität und männlicher Dominanz beherrschtes Gruppenleben, evtl. Tendenz zur Paarbindung). Da *Ardipithecus* die Hände weit nach außen abwinkeln konnte, setzte er beim Vierfüßergang am Boden nicht die Knöchel auf, sondern die Handflächen. Arme etwas kürzer (als Schimpansen), lange gebogene Finger als Zeichen für gutes Klettern; er vermochte aber wohl nicht so elegant und mühelos wie Schimpansen in den Ästen zu hangeln, sondern kletterte an diesen entlang. Füße flach gebaut mit abstehender großer Zehe, zum Greifen und Klettern auf Ästen geeignet. Moderne Merkmale sind dagegen, dass der Fuß ziemlich steif war und dass sich die kleinen Zehen weit nach oben biegen ließen, was aufrechtes Gehen erleichtert.

Die Untersuchung des Beckens zeigte dann, dass *Ardipithecus* beim Gehen nicht mehr nach rechts und links schwankte, sondern sogar mäßig schnell laufen konnte.

Auch die Position des Foramen magnum spricht für aufrechtes Stehen und evtl. auch Gehen. Aufrechter Gang und gutes Klettervermögen (wenn auch nicht so elegant wie bei Schimpansen) schließen sich also nicht aus, wie auch manche moderne Naturvölker zeigen, die hohe Bäume abernten.

AAFAR war im Vergleich zu *Ardipithecus* schon viel besser ans aufrechte Gehen angepasst, hatte aber noch recht lange Arme, und auch der Schulterbau erinnert noch an Menschenaffen. Frühe Hominine vereinten vielleicht „das Bestmögliche beider Welten“ (Baumleben und Aufrechtgehen).

A. anamensis (gilt recht sicher als Vorfahr von AAFAR) zeigt ebenfalls einen schon viel weiter ausgeprägten aufrechten Gang als *Ardipithecus*, und daher stellt sich die Frage, ob angesichts des geringen Zeitabstandes von nur 0,2 MA zwischen diesen beiden Arten angesichts der erheblichen Weiterentwicklung in dieser Zeit *Ardipithecus* überhaupt ein Vorfahr von *Australopithecus* ist, oder eine separate, blind endende Linie, die ihre eigenen Wege ging und ohne Nachfahren ausstarb, oder zu dem Burtele-Fußskelett (8 Fußknöchelchen; 3,4 MA alt) führte, einem nur durch einen Fuß nachgewiesenen überwiegend baumlebenden Homininen, der aber (wie *Ardipithecus*) zum aufrechten Gang befähigt war, und gleichzeitig und in derselben Region wie AAFAR lebte. Jedenfalls wird ein Zusammenhang zwischen *Ardipithecus* und dem Burtele-Fuß dadurch gestützt, dass der Burtele-Hominine ähnlich wie *Ardipithecus* die Fußaußenkante beim Gehen aufsetzte, und die große Zehe nicht zum Vortrieb beitrug (im Gegensatz zu AAFAR mit seinem fast modernen Fuß, und dem modernen Menschen). Mit seiner großen Greifzehe konnte das Burtele-Taxon auf Bäumen Äste umfassen.

Offenbar gab es nicht nur eine Chronospezies-Linie, sondern eine buschige Entwicklung aufrecht gehender Homininen, von der eine Linie den aufrechten Gang vervollkommnete (Linie *A. anamensis* – AAFAR), während die andere Linie zwar auch aufrecht gehen konnte, aber das Leben in den Bäumen präferierte (*Ardipithecus ramidus* – Burtele-Fund), wobei die ökologischen Unterschiede zwischen den beiden Arten so groß waren, dass beide in derselben Region gleichzeitig nebeneinander existieren konnten (eigene Anmerkung: vielleicht förderte das Vorkommen zweier im Prinzip sehr ähnlicher Homininenarten auch die Spezialisierung in die beiden unterschiedlichen Richtungen). *Ardipithecus ramidus* steht dann auf einem Seitenast der Menschenreihe, und der aufrechte Gang ist kein Alleinstellungsmerkmal der Linie zum Menschen. Neben AAFAR lebte also im gleichen Gebiet ein viel archaischerer Hominine, der mehr ans Baumleben angepasst war.

Eine hohe Diversität der Großen Menschenaffen ist auch deshalb nicht unwahrscheinlich, weil man aus dem Miozän rund 100 Arten kennt, und diese große Diversität dürfte mit Übergang zum Pliozän nicht plötzlich aufgehört haben. Und selbst der aufrechte Gang könnte mehrfach unabhängig voneinander entstanden sein – so entstanden mehrere Methoden, „wie man auf zwei Beinen einherging“.

Frühe Homininen dürften dabei eher wie *Ardipithecus* ausgesehen haben und nicht wie Schimpansen; Finger kürzer als bei Schimpansen, Gesicht vermutlich auch kleiner. Der letzte gemeinsame Vorfahr von Schimpansen und Mensch soll nach dieser Arbeit vor 6 bis 10 MA gelebt haben (Spektr. Wiss. 10/2013: 34).

Untersuchungen der Schädelbasis sprechen dagegen sehr konkret dafür, dass *Ardipithecus ramidus* keinen Seitenast oder parallele Evolution darstellt (wie aufgrund der postkranialen Merkmale, die für ein Leben in Bäumen sprechen, angenommen wurde – s.o.), sondern tatsächlich auf der Linie steht, die über *Australopithecus* zu *Homo* führt. Alle Schädelbasis-Merkmale, die bei Menschen und Australopithecinen abgeleitet sind (relativ weit vorn liegendes Foramen magnum, Seitwärtsverlagerung der Foramina für die Carotiden, Verkürzung des trapezförmigen basioccipitalen Elementes – dadurch Verkürzung des Basicraniums), finden sich bereits bei *Ardipithecus ramidus* und vereinen daher dieses Taxon mit *Australopithecus* und *Homo* zu einem Clade (PNAS 111: 948).

Studien der Fußknochen von *Ardipithecus* zeigten, dass sich der Umbau des Fußes vom Kletterfuß mit opponierbarer Greifzehe zum typisch menschlichen Fuß in vielen kleinen Schritten vollzog; der große Zeh und seine Gelenke waren dabei die letzten Fußknochen, die sich an den aufrechten Gang anpassten, wobei dieser letzte Schritt erst vor 2,5 – 2,0 MA bei *Homo* vollzogen wurde. Erst damit war der Gang auf zwei Beinen stabil und sicher und nicht mehr „torkelnd“. *Ardipithecus* zeigte zwar bereits Anpassungen des Fußes an den aufrechten Gang, hatte aber noch die opponierbare Greifzehe der baumkletternden Affen. Daraus wird die Hypothese abgeleitet, es könnte sich bei *Ardipithecus* um eine ausgestorbene Seitenlinie der Menschenentwicklung gehandelt haben.

Eine computerbasierte Studie an Fußknochen von *Ardipithecus*, Menschen und Menschenaffen aus 2019 kam zu dem Ergebnis, dass *Ardipithecus* und die weiteren homininen Taxa auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen, der bereits auf dem Boden lebte und sich in Art und Weise der heutigen Menschenaffen fortbewegt hat (vierbeiniger Knöchelgang). Dieser bildete sich heraus nach Abzweigung der Linie zu den Orang-Utans, also im gemeinsamen Vorfahren von Gorilla, Pan und Mensch. Als sich die Linie der Hominini (*Ardipithecus* + Menschenlinie) von der Linie zu Schimpansen + Bonobos trennte, gingen *Ardipithecus* und die Vorfahren des Menschen aufrecht, während Schimpansen/Bonobos beim Knöchelgang blieben. Dies würde dann allerdings

auch bedeuten, dass sich *Ardipithecus* nicht, wie bisher angenommen, noch weitgehend auf den Bäumen aufhielt. Der Knöchelgang wäre dann ein Durchgangsstadium auf dem Weg zum aufrechten Gang. In den bewaldeten Lebensräumen der Gorillas, Schimpansen und Bonobos gab es wohl keinen Grund, den Knöchelgang aufzugeben, und der LUCA von Menschen und afrikanischen Menschenaffen wäre ein Knöchelgänger gewesen. .
(PRANG T, eLive 2019: nach www.antropus.de 5/19).

Gona-Hominide: Neufunde eines Teilskeletts (Hüft- und Fußknochen, Rippen, Teile von Knöcheln) aus unmittelbarer Nähe des Erstfundes („Ardi“), über die im Jahr 2019 berichtet wurde, deuten auf einen effizienteren aufrechten Gang als bei „Ardi“. Alter: 4,8 – 4,3 MA.

Dieses zweite Individuum war – im Gegensatz zu „Ardi“ – in der Lage, sich beim zweibeinigen Gehen mit dem großen Zeh abzustößeln. Auf den Bäumen lief er dagegen nicht aufrecht, sondern vermutlich auf allen Vieren; er war kein akrobatischer Baumkletterer mehr, seine Anatomie war dafür bereits zu stark an aufrechten Gang angepasst, auch wenn er sich nur langsam und unbeholfen zweibeinig bewegen konnte. Man stellte den Gona-Hominiden dennoch zur gleichen Art (*A. ramidus*) und geht davon aus, dass sich beide Individuen unterschiedlich fortbewegt haben, d.h. dass es unterschiedliche Entwicklungslinien innerhalb dieser Art gegeben haben dürfte. Der erste *Australopithecus* konnte schon deutlich besser zweibeinig laufen als der Gona-Hominide und „Ardi“ (nach www.antropus.de 2/19).

Sahelanthropus, Orrorin, Ardipithecus: sind sie schon Hominini? - das Homoplasie-Problem

Hominini sind alle Hominiden, die näher mit dem Menschen verwandt sind als die Panini, d.h. die auf der Linie zum modernen Menschen nach der Dichotomie von den Schimpansen stehen. In diesem Sinne sind *Australopithecus*, *Kenyanthropus* und *Paranthropus* mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit Hominini, während der Status von *Sahelanthropus*, *Orrorin* und *Ardipithecus* unsicher ist.

Ursache für diese Unsicherheit ist die Möglichkeit von Homoplasie, d.h. der konvergenten Entwicklung moderner (homininer) Merkmale, die im gemeinsamen Vorfahren aber noch nicht vorhanden waren. Homoplasie ist definiert durch gemeinsame Merkmale, die in Schwestertaxa, nicht aber deren gemeinsamen Vorfahren gefunden werden. Dadurch erscheinen die beiden Arten näher miteinander verwandt als sie es wirklich sind (Vortäuschung von Synapomorphien). Durch selektive Merkmalsauswahl lässt sich beispielsweise ein Clade konstruieren, bei dem *Homo* und *Pongo* Schwestergruppen darstellen, gefolgt als Außengruppen von Schimpansen und Gorillas. Ein solcher sicherlich nicht zutreffender Clade geht ebenfalls auf Homoplasien zurück.

Homoplasie findet sich häufig bei nahe verwandten Arten, weil unter gleichen oder ähnlichen Lebensbedingungen dieselben oder ähnliche Selektionsfaktoren wirken, und wurde im kritischen Zeitraum des O-Miozäns und U-Pliozäns auch bei vielen anderen Säugergruppen (z.B. Boviden, Pferden, Elephantiden, Karnivoren und Altweltaffen) in Ostafrika angetroffen, die aufgrund der in dieser Zeit erfolgenden ökologischen Veränderungen in der Region ebenfalls radiierten und dabei parallele Entwicklungstendenzen im Sinne der Homoplasie zeigten. Es wäre daher sogar sehr unwahrscheinlich, wenn gerade die Hominiden von dieser Tendenz zu paralleler Evolution und Homoplasie in diesem Lebensraum ausgespart worden wären. Damit bleibt es letztendlich unklar,

ob Merkmale, die bei diesen drei Taxa für eine Einordnung bei den Hominini sprechen, nicht möglicherweise auf Homoplasie beruhen.

Ein typisches Beispiel für Homoplasie ist *Oreopithecus bambolii*, der vor 7 bis 8 MA in Sardinien und der Toskana (damals *beides* Inseln) lebte. In wichtigen Schlüsselmerkmalen ist er primitiver als alle rezenten Hominiden und ist höchstens ein Stamm-Hominide (steht also noch vor dem Abzweig der Orang-Linie), wohl verwandt mit den miozänen Hominiden des europäischen Festlands. Er ist sicher kein Hominini, zeigt aber einige Ähnlichkeiten mit späteren Hominini, darunter Merkmale, die als spezifisch für Bipedalie gelten; außerdem: kleine, vertikal gestellte Schneidezähne, recht kleine Eckzähne, kleiner erster unterer Prämolar (P3), kein (oder sehr kleines) Diastema in der oberen Zahnreihe, vertikal orientierte Unterkiefersymphyse, Lage des Foramen mentale (hohe Position in Bezug auf den Corpus mandibulae), kurzes orthognathes Gesicht u.v.a.; für aufrechten Gang sprechen die Position des Foramen magnum (nach vorn verschoben), kurze und breite Ilii-Schaukeln u.v.a.. Dennoch ist er sicher kein Hominini, sondern ein Beleg dafür, wie eine Linie miozäner Hominiden komplexe funktionelle Merkmale entwickeln konnte, die als spezifisch für Hominini galten. *Oreopithecus* verfügte offenbar über Verhaltensweisen, die *funktionell* terrestrischem Bipedalismus ähnelten (allerdings bei arborealer Lebensweise). *Oreopithecus* stellt damit eine Warnung dar, *Sahelanthropus*, *Orrorin* oder *Ardipithecus* allzu sicher zu den Hominini zu stellen.

Terminologie:

Superfamilie Hominoidea

Familie Hylobatidae

Familie **Hominidae**

UF Ponginae

UF **Homininae**

Tribe Gorillini

Tribe Panini

Tribe **Hominini** (*Australopithecus*, *Kenyanthropus*, *Paranthropus*, *Homo*;
? *Sahelanthropus*; ? *Orrorin*; ? *Ardipithecus*)

Folgende Argumente werden üblicherweise genannt, die für eine Einordnung der drei fraglichen Taxa bei den Hominini sprechen:

- d) kleinere und in der Form veränderte Eckzähne; partieller oder vollständiger Verlust von sich abschleifenden Kontaktflächen zwischen dem oberen Eckzahn und unteren ersten Prämolaren (P3), Reduktion des Sexualdimorphismus der Eckzahngröße (Indiz für veränderte soziale Strukturen) (*Ardipithecus*, *Sahelanthropus*)
- e) Lokalisation und Orientierung des Foramen magnum (als Indiz für aufrechte Körperhaltung) (*Sahelanthropus*, *Ardipithecus*)
- f) Merkmale des Beckens und weitere postkraniale Merkmale in Assoziation mit Bipedalismus (*Orrorin*, *Ardipithecus*)

zu a): auch mehrere eurasische Hominiden des Miozäns wie *Oreopithecus*, *Ouranopithecus* und *Gigantopithecus* verkleinerten ihre Eckzähne und reduzierten die Kontaktflächen zwischen unterem P3 und oberem Eckzahn, wohl als Folge paralleler Anpassungen an veränderte Ernährung und Lebensbedingungen. Die Veränderungen im Eckzahnbereich blieben also nicht auf Hominini beschränkt.

zu b): die mit dem aufrechten Gang in Verbindung gebrachte Position des Foramen magnum findet sich auch in anderen Primaten wie z.B. Gibbons und steht dort im Zusammenhang mit Kopfhaltung und Gesichtslänge. Selbst Schimpansen und Bonobos unterscheiden sich bei diesem Merkmal, wobei die Situation bei Bonobos derjenigen von *Sahelanthropus* und *Ardipithecus* ähnelt.

zu c) die betreffenden Merkmale könnten auch funktionell mit einem aufrechten Gang auf den Ästen oder terrestrischer Vierbeinigkeit in Zusammenhang stehen. Die Hinweise auf fakultativen terrestrischen Bipedalismus bei *Ardipithecus* beruhen auf hoch spekulativen Annahmen bezüglich des Vorhandenseins einer lumbalen Lordose und relativ wenigen Merkmalen von Becken und Fuß, wie sie sich auch bei dem arboreal adaptierten *Oreopithecus* finden.

Immerhin sprechen bei *Ardipithecus* folgende Merkmale zugunsten der Hominini:

- recht kleine Schneidezähne
- kleine Eckzähne mit nur geringem Sexualdimorphismus
- relativ kleiner unterer P3 mit mesiodistal verkürzter Krone
- kein Schleifkontakt zwischen unterem P3 und oberem Eckzahn
- relativ kurzes Gesicht
- nach vorn verlagertes Foramen magnum
- Becken mit mediolateral breitem Ilium und weitere Beckenmerkmale

Dennoch schließt dies nicht aus, dass es sich um Homoplasien handeln könnte, zumal im gleichen Lebensraum wenig später *Australopithecus anamensis* (4,2 MA) lebte, so dass eine konvergente Entwicklung relativ zu *A. anamensis* durchaus denkbar ist. Das Problem der Homoplasien könnte es daher unmöglich machen, 7 bis 4 MA alte Hominiden sicher den Hominini zuzuordnen (Nat. 470, 347).

Erweiterung der Ernährungsgewohnheiten (Inklusion von C4-Nahrung):

Isotopstudien an Zähnen aus Äthiopien (Afar) zeigten, dass sich seit 4,2 MA das Nahrungsspektrum der Homininen erweiterte, indem allmählich auch C4-Pflanzen einbezogen wurden. Der Anteil der C4-Nahrung nahm innerhalb der nächsten 0,8 MA erheblich zu. Durch die Einbeziehung einer C4-Komponente unterscheiden sie sich grundlegend von den großen afrikanischen Menschenaffen.

Sowohl die Homininen wie auch einige Exemplare des vor 3,76 MA erschienenen Pavians *Theropithecus oswaldi* nutzten vor 3,76 MA neben C3- auch C4-Nahrung. Bei den Homininen waren zu diesem Zeitpunkt schon dentognathische Anpassungen an C4-Nahrung erfolgt, wodurch sich *Australopithecus* von *Ardipithecus* unterscheidet. Bei *Theropithecus oswaldi* war die C4-Komponente etabliert, bevor sich das Gebiss daran anpasste. Allerdings waren die Paviane zu diesem Zeitpunkt schon völlig zum Leben auf dem Boden (statt auf den Bäumen) übergegangen.

Beide Linien (Homininen und Paviane) zeigen damit Tendenzen zu einer stärker generalistischen Ernährungsstrategie im frühen und mittleren Pliozän, und dies erfolgte im Kontext größerer ökologischer Veränderungen in den Primatengesellschaften (z.B. Leben auf dem Boden statt auf den Bäumen, in der Homininenlinie auch aufrechter Gang) (PNAS 112: 12304).

Burtele-Hominine (3,4 MA)

In Burtele (Afar-Region) wurde ein isolierter, 3,4 MA alter, gut erhaltener Vorderfuß eines Homininen gefunden, der sich stark von AAFAR unterscheidet, eindeutig primitiver ist und mehr dem Fuß von *Ardipithecus ramidus* ähnelt (Nat. 483, 550 + 565). Mit seiner abstehenden, opponierbaren „Greifzehe“ ist dieser Fuß – wie bei *Ardipithecus* – noch gut ans Baumklettern angepasst, zeigt aber auch eindeutige Merkmale für aufrechten Gang. Eine taxonomische Zuordnung ist mangels weiteren Materials nicht möglich.

Der Burtele-Fuß ähnelt im Prinzip dem Fuß der großen Menschenaffen (besonders Gorilla); die kurze große Zehe konnte wahrscheinlich gegen die zweite Zehe greifen. Zehenknochen lang und leicht gebogen (intermediär zwischen Menschenaffen und Homininen), aber auch eindeutige Merkmale für aufrechten Gang; wahrscheinlich bestand schon ein transversaler (aber noch kein longitudinaler) Fußbogen.

Immerhin belegt der „Burtele-Hominine“, dass neben dem AAFAR noch eine weitere Homininenart zu jener Zeit in dieser Region lebte – mit einem von AAFAR abweichenden Fortbewegungsverhalten auf dem Niveau des *Ardipithecus ramidus*.

Auch über den Burtele-Homininen hinaus blieb die Diversität der Fortbewegung der Homininen über lange Zeit groß; erst mit HE entstand der voll-moderne aufrechte Gang und eine mit dem modernen Fuß bereits weitgehend übereinstimmende Fußanatomie.

Ardipithecus war gleichermaßen ans Klettern in den Bäumen wie an den zweibeinigen Gang auf dem Boden adaptiert; wie Schimpansen hatte er eine weit abstehende (kurze!) Großzehe als Greifzehe und nutzte den Fuß wahrscheinlich auch in ähnlicher Weise wie ein Schimpanse, wenn er aufrecht ging. Beim aufrechten Gang lag das Körpergewicht wie bei einem Schimpanse mehr auf der Außenseite der Füße. Diese Fußanatomie persistierte in einer Homininenlinie bis vor 3,4 MA, wie der Burtele-Fund belegt. Mit seiner Greifzehe konnte der „Burtele-Hominine“ in den Bäumen effektiver agieren und diesen Lebensraum besser nutzen als AAFAR. Die beiden zur gleichen Zeit in der gleichen Region ansässigen Homininenlinien (Burtele, AAFAR) waren somit adaptiv und wohl auch ökologisch separiert.

Burtele: abstehende (kurze!) große Zehe mit Greiffunktion; transversaler, aber kein longitudinaler Fußbogen

AAFAR: große Zehe ohne Greiffunktion, transversaler und longitudinaler Fußbogen.

Bei AAFRI, ASEDIB, HH und HF stand die Großzehe nicht mehr ab, der Fuß hatte sich schon in Richtung auf die moderne Bogenform entwickelt (schon AAFAR hatte einen longitudinalen Fußbogen), aber der Fuß war noch nicht vollkommen modern und behielt einige Adaptationen für ein Leben in den Bäumen.

Dies gilt in besonderer Weise für ASEDIB mit modernem Fußbogen, aber menschenaffenähnlicher Ferse, die darauf deutet, dass er mit einwärts gewinkeltm Fuß (wie ein Menschenaffe) ging, also Gewicht auf der Innenseite der Fußsole, während noch typische Adaptationen für ein Leben in den Bäumen vorhanden waren. Auch zu diesem Zeitpunkt (< 2,0 MA) bestand also noch immer eine hohe Diversität der Fußformen und Fortbewegungsarten bei den damals lebenden Homininentaxa. Erst bei HE war die Bildung des longitudinalen und transversalen Bogens an der Fußunterseite abgeschlossen, und die Großzehe stand jetzt parallel zu den anderen Zehen.

Die Fußanatomie des Burtele-Hominiden zeigt auch gewisse Ähnlichkeiten mit AAFRI unter Ausschluss von AAFAR. Dies spricht dafür, dass AAFRI nicht direkt von AAFAR abstammen kann, sondern dass eine zweite Hominidenlinie mit einer anderen Gangweise (als AAFAR) zu AAFRI geführt hat.

ASEDIB, der sich wohl von AAFRI ableitet, ging mit extremer Pronation. Er landete sein Gewicht beim Auftreten zunächst auf der primitiven Ferse und verschob das Gewicht dann auf die Innenseite der Sole.

Nach der ersten Etablierung des zweibeinigen Ganges gab es offenbar unterschiedliche Modi der Weiterentwicklung (Sci. 336, 538).

aust-aust

aana-aana

Australopithecus anamensis (Abk.: AANAM): Alter 4,17/4,12 sowie 4,07 (Kanapoi) und ca. 3,9 MA (Allia Bay, etwas jünger als Kanapoi, aber nicht präzise datierbar) sowie 3,8 MA (Woranso-Mille, fast komplettes Cranium; „Miro Dora“). Geschätztes Körpergewicht 47 - 58 kg. Die ältesten Extremitätenknochen datieren um 4,07 MA. Deutliche Unterschiede zu *Ardipithecus* und AAFAR. Das Cranium von Woranso-Mille belegt, dass sich AANAM ca. 100 TA mit AAFAR zeitlich überschneidet und AAFAR daher nicht durch simple Anagenese aus AANAM hervorgegangen sein kann.

[3,6 MA (naA 3,9 MA) alte postcraniale Fossilien von Kanapoi (distales Humerusfragment, Tibiabuchstück, die *Australopithecus anamensis* zugeordnet wurden) zeigen ein über *Australopithecus* hinausreichendes Entwicklungsstadium mit einer eher *Homo*-typischen Morphologie; wären sie in jüngeren Schichten gefunden worden, wären sie *Homo* zugeordnet worden. Größer als AAFAR und *Ardipithecus ramidus*. Da nicht bekannt ist, ob die Funde synspezifisch mit den 4,1 (naA 4,2) MA alten kranialen Funden von *A. anamensis* vom gleichen Fundort sind, bleibt die phylogenetische Rolle dieser Funde bisher unklar. Nach neueren Untersuchungen ist allerdings umstritten, ob das postkraniale Skelett von *Australopithecus anamensis* wirklich deutlich über das von AAFAR hinaus entwickelt war. Vgl. aber auch „Praeanthropus-Problem“ (s.u.)].

Mosaik aus *afarensis*-artigen und primitiveren Merkmalen, wahrsch. unmittelbarer Vorgänger vom AAFAR. Kiefer und Zähne sind primitiver als bei AAFAR und erinnern an miozäne Affen wie Kenyapithecinen und *Griphopithecus* (Türkei). Der 1. untere Molar nimmt eine Mittelstellung zwischen *A. ramidus* und AAFAR ein. Extremitätenknochen (Radius, distaler Humerus, Phalanx u.a.) belegen eindeutig Bipedalie, aber mit der Beibehaltung eines primitiven Status der

Vordergliedmaßen. Gebißmerkmale (U-förmiger Unterkiefer wie bei Schimpansen anstelle des V-förmigen des Menschen; aber: kleine, kaum hervorragende Eckzähne wie beim Menschen, im Gegensatz zu Schimpansen) deuten darauf, daß *A. anamensis* seine Ernährung schon umgestellt hatte (große ineinandergreifende Eckzähne wie bei Schimpansen hätten Mahlbewegungen zur Aufschließung von groben, harten Pflanzenteilen nicht zugelassen!). Molaren sehr groß.

Anatomische Merkmale am Ellenbogen belegen, daß er sich bei der Fortbewegung nicht mit den Armen abstützte (es fehlt eine tiefe ovale Grube am Ellenbogen, wo bei Primaten, die sich beim Gehen mit den Fingerknöcheln abstützen, die Elle eingreift, um ein Überstrecken zu verhindern und Stabilität zu verleihen). Schienbein unterhalb des Kniegelenks verdickt: zusätzliches poröses Knochengewebe fängt beim aufrechten Gehen das Körpergewicht ab. Eindeutige Indizien für aufrechten Gang. (Hierfür spricht auch ein isolierter Femur aus dem Zeitraum zwischen 4,38 und 3,92 MA, der vermutlich zu *A. anamensis* gehört; Sci. 322, 670).

Das *Homo*-ähnliche postcraniale Skelett läßt es auch für möglich erscheinen, daß *Homo* direkt von *A. anamensis* abstammt und AAFAR eine Seitenlinie darstellt. Kladistisch gilt *Ardipithecus ramidus* als Schwestergruppe von *A. anamensis* und allen späteren Homininen. Immerhin zeigt *A. anamensis* größere Ähnlichkeiten mit den älteren AAFAR von Laetoli als mit den jüngeren von Hadar. Die Unterschiede im Aufbau der Zähne und in der Kiefergelenksanatomie zwischen *Ardipithecus ramidus* und *A. anamensis* könnten auf unterschiedlicher Ernährungsweise beruhen. Es gibt auch Auffassungen, dass *A. anamensis* bereits besser aufrecht gehen konnte als AAFAR, größere Wanderungen unternahm und insgesamt besser an ein Leben in der Savanne angepasst war; dies begründet dann Auffassungen, AAFAR eher in eine Seitenlinie zu stellen.

Es ist durchaus auch möglich, daß es sich bei *Ardipithecus ramidus*/*Australopithecus anamensis* / *A. afarensis* zwischen 4,5 und 3 MA um eine einzelne, sich weiterentwickelnde Art handelte mit einem Sexualdimorphismus der Körpergröße wie bei Gorillas, oder aber um eine frühe Radiation an der Basis der homininen Stammlinie. Ökologisch ist bemerkenswert, daß *A. anamensis* (zumindest zeitweise) in waldreichen Habitaten lebte, was gegen die Vermutung spricht, daß erst das Savannenleben zum aufrechten Gang geführt habe (freie Hände, geringere Sonneneinstrahlung).

Im Jahr 2006 wurden neue Funde von *A. anamensis* publiziert (Nat. 440, 883; Ara Issie, NE-Äthiopien), 1000 km nördlich der bisherigen Fundstelle und sicher auf 4,2 – 4,1 MA datiert. Der im Fundmaterial enthaltene Femur – der älteste Femur von einem *Australopithecus* – belegt dabei den aufrechten Gang. Im gleichen Gebiet wurden auch 4,4 MA alte Reste von *Ardipithecus ramidus* gefunden; zeitliche Überschneidungen bestehen aber nicht. Das Ökosystem hat sich in dem Zeitraum zwischen 4,4 und 4,1 MA in dieser Gegend aber nicht verändert (relativ stark bewaldet, geschlossene bis grasreiche Baumlandschaften), während die kenianische Fundstelle von *A. anamensis* ein stärker gemischtes Ökosystem darstellte (Wald, Gras- und Buschland). Die Funde sprechen dafür, dass (1) *A. anamensis* von *Ardipithecus ramidus* abstammt (was aber keinesfalls gesichert oder allgemein anerkannt ist) und dass (2) *A. anamensis* und *A. afarensis* Chronospezies sind, was weitestgehend allgemein anerkannt ist. Bei der Beziehung zwischen *Ardipithecus ramidus* und *A. anamensis* ist insbesondere offen, ob es sich um eine beschleunigte phyletische Entwicklung handelt (also im Sinne von Chronospezies), oder aber ob hier eine Kladogenese mit einem Artbildungsereignis vorliegt in dem Sinne, dass *A. anamensis* als eigene Art vermutlich von *Ardipithecus ramidus* oder einem nahen Verwandten von diesem abzweigte, während letzterer zunächst noch als separate Art weiterlebte? Die Abzweigung müsste im Fall der Kladogenese dann schon zu einem früheren Zeitpunkt erfolgt sein. In diesem Fall wäre *Ardipithecus ramidus* vor 4,4 MA eine Reliktart in einem ökologischen Refugium.

Der Übergang von *Ardipithecus* zu *Australopithecus* ist gekennzeichnet durch eine Vergrößerung des mastikatorischen Apparates mit Megadontie. Das Kausystem von *Australopithecus*, der ab ca. 4,2 – 4,1 MA – zunächst als *A. anamensis* – nachweisbar ist, ist besser an schwer zu kauende, zähe und abrasive Nahrung adaptiert. Dies ermöglichte einen „ökologischen Ausbruch“ mit Expansion in neue Nischen und eine verstärkte Erschließung der offeneren Habitats im Pliozän Afrikas. Zwar gab es schon im oberen Miozän solche offenen Habitats, aber ältere Hominiden (älter als *Australopithecus*) nutzten diese nicht intensiv. Auch in Asa Issie besiedelten die frühen *A. anamensis* vor 4,2 – 4,1 MA noch dieselben baumreichen Habitats wie 0,2 MA zuvor *Ardipithecus ramidus*. Nachdem *Australopithecus* die Grenze zur Megadontie überschritten hatte, behielten alle Arten dieser Gattung die Hypertrophie des Kauapparates bei; die Arten der Gattung *Homo* kehrten dagegen – nach der Erfindung von Steinwerkzeugen – diesen Trend wieder um.

Die Entstehung von *Australopithecus* irgendwann zwischen 5 und 4,2 MA korreliert nicht mit auffälligen weltweiten klimatischen Veränderungen und ging auch nicht einher mit offensichtlichen evolutionären Trends in anderen Säugetierlinien. Die Triggerfaktoren für die evolutionäre Tendenz hin zur Megadontie und dem Erscheinen von *Australopithecus* sind damit weiterhin unbekannt (Nat. 440, 883).

Bemerkenswert ist, dass *Ardipithecus*, *A. anamensis* und *A. afarensis* in einem einheitlichen Gebiet gelebt haben und dabei den Zeitraum von 4,4 bis 2,9 MA abdeckten, ohne zeitliche Überschneidung von *Ardipithecus* und *A. anamensis*. Ob es sich aber um Chronospezies handelt, ist immer noch umstritten (s. Nat. 440, 1100), wobei die Evolution zwischen *Ardipithecus* und *A. anamensis* dann innerhalb von 300.000 J sehr schnell verlaufen sein müsste.

Allgemein akzeptiert ist dagegen die Theorie, dass AAFAR von AANAM abstammt. Als Ursache nahm man bisher einen Klimawandel vor 3,8 MA in Äthiopien an, aber Untersuchungen der Abnutzungsspuren an Wildschweinzähnen von vier verschiedenen Arten sprechen für eine klimatische Kontinuität, so dass es andere Gründe für die Weiterentwicklung von AANAM zu AAFAR gegeben haben muss (nach www.antropus.de 5/19).

Das 3,8 MA alte und vergleichsweise sehr komplette Cranium von Woranso-Mille (Abk.: MRD, Miro Dora) zeigt nun, dass sich AANAM und AAFAR stärker voneinander unterscheiden als bisher angenommen und dass sie zeitweise koexistierten. Dies stellt aber nicht grundsätzlich infrage, dass AAFAR von AANAM abstammt, aber es handelt sich wohl nicht um Chronospezies, die sich kontinuierlich weiterentwickelten, sondern es sieht jetzt eventuell danach aus, dass sich eine genetisch isolierte AANAM-Population zu AAFAR weiterentwickelte (und nicht die Art AANAM als Ganzes), und danach AANAM durch Konkurrenzausschluss ausstarb. So gibt es einige Merkmale am Schädel MRD, die bei MRD abgeleitet, bei AAFAR aber primitiv sind (ein deutliches Indiz gegen Anagenese). Ein 3,9 MA alter Stirnknochen aus Äthiopien, der bisher zu AANAM gestellt wurde, erwies sich nun mit dem besseren Vergleichsmaterial durch MRD als AAFAR; damit datiert AAFAR nun bis 3,9 MA zurück (ältester Nachweis von AAFAR) und überschneidet sich 100 TA mit AANAM.

Der Schädel ist primitiv mit stark vorstehendem Gesicht und einer langen, engen Schädelkapsel sehr ähnlich *Sahelanthropus*. Abgeleitete Merkmale sind die vorstehenden Wangenknochen, die zu einem Gesicht führen, das an viel jüngere *Paranthropus* erinnert (besonders *P. aethiopicus*), wobei diese Ähnlichkeit aber vermutlich auf Konvergenz beruht. Hirnvolumen ca. 370 ccm wie bei einem Schimpansen. Verlängerte Eckzähne und orale Ohrgänge sprechen für eine Zugehörigkeit zu AANAM anstelle von AAFAR mit größerem Gehirn und flacherem Gesicht. Andererseits ähneln die primitiven Ohrlöcher und vorstehenden Wangenknochen auch späteren

Homininen wie AAFRI und *Kenyanthropus*, was die Frage aufwirft, ob diese Taxa auf AANAM zurückgehen (Sci. 365: 850).

aafa-aafa

Australopithecus afarensis (Abk.: AAFAR):

3,9 bis 2,9 MA/naA 3,0 MA (3,9 MA seit Neueinordnung eines Stirnknochens aus Äthiopien, der bisher zu AANAM gestellt wurde, zu AAFAR);

Größe: 1,1 - 1,3 m, 30 – 50 kg (Lucy: 3,18 bis 3,20 MA). Alle eindeutig AAFAR zuordnungsfähigen Funde datieren zwischen 3,9 und 3,0 MA und weisen darauf, daß in diesem Zeitraum keine wesentliche Weiterentwicklung innerhalb dieser Art stattfand. Morphologisch "Schimpanse auf zwei Beinen". NaA keine AAFAR vor mehr als 3,6 MA. Viele Forscher erkennen die Art inzwischen als Vorfahr von *Homo* an (Kongress; Sci. 312, 1739).

Gewicht der Männchen zwischen 40 kg (wie AAFRI, AROB) und 49 kg (wie *A. boisei*), im Durchschnitt (AAFAR) 45 kg männlich, Weibchen 35 % weniger. Neuere Untersuchungen deuten jedoch nur noch auf einen sehr schwachen Sexualdimorphismus etwa auf dem Niveau von HSS und Schimpansen (PNAS 100, 9103 + 9404; s.u.). Die Körpergröße eines 3,58 MA alten Exemplars lag im Spektrum des HSS (PNAS 107, 12121).

Die Art war sehr adaptionsfähig; als das Habitat trockener und offener wurde, nahmen Körpergröße und Kiefergröße zu (weniger Früchte, mehr Wurzeln als Nahrung). Die Korrelation mit zeitlich gut aufgelösten Pollendaten aus Hadar belegt, dass AAFAR zwischen 3,4 und 2,9 MA erhebliche Umweltveränderungen überstand, darunter vor 3,3 MA eine Abkühlung von bis zu 5 Grad und eine Zunahme der Regenfälle um 200 bis 300 mm p.a. (PNAS 101, 12125).

1994 wurde erstmals ein kompletter AAFAR-Schädel (Alter: 3,0 MA) beschrieben, der dafür spricht, daß es sich bei AAFAR um eine einheitliche, morphologisch variable, sexualdimorphe Art und nicht - wie oftmals vermutet - um zwei verschiedene Arten handelte, die verschiedene ökologische Areale bewohnte (sowohl relativ offene, trockenere Gebiete wie bewaldete Areale). Tansanische und äthiopische Funde sind als eine einheitliche Art anzusehen; morphologisch intermediäre Funde und Habitate sind nachweisbar.

Schädel und Gesicht schimpansenähnlich, prognath; Gehirn mit 400 ccm jedoch etwas größer. Stabiler, aber wohl noch deutlich vorgebeugter aufrechter Gang; älteste Fußspuren (Laetoli): 3,75 MA, naA 3,6 bis 3,7 MA alt. Anatomische Hinweise (Knochenbau, Muskelansätze) sprechen dafür, daß AAFAR wohl ein guter Kletterer war. Dieser Dualismus (bipeder Gang und gute Kletterfähigkeit) blieb auch bei den jüngeren *Australopithecus*-Arten noch erhalten. Die Bipedalie könnte analog zu den Schimpansen eine Anpassung an das Früchtesammeln sein. Kniegelenk von Hadar intermediär zwischen großen Menschenaffen und modernen Menschen: Winkel zwischen Ober- und Unterschenkelknochen größer als beim HS, aber kleiner als bei Menschenaffen.

AAFAR zeigt ein Mosaik aus menschenähnlichen Skelettmerkmalen (Fußstruktur, nicht opponierbare Großzehe, Beckenform) und affenähnlichen Merkmalen (relativ lange und

gekrümmte Finger, relativ lange Arme, trichterförmiger Brustkorb). Der trichterförmige Brustkorb (nach kranial schmal, nach unten breit) spricht dafür, dass er sich nach unten zu einem großen Bauch öffnete, der wegen des langen Pflanzenfresserdarmes erforderlich war (als Indiz für AAFAR als Pflanzenfresser).

Zähne: Molaren größer als bei Schimpansen, Indiz für relativ grobe Nahrung. Dicker Schmelz; aber kleine menschenähnliche Eckzähne; die Bezahnung zeigt den Wechsel von einer Ernährung von Früchten und Blättern zu harten Wurzeln, Knollen, Insekten und kleinen Tieren. Modernstes Zahnmerkmal sind die kleinen Eckzähne; Backenzähne noch primitiv.

Zunächst war unklar, ob sich AAFAR aufrecht bewegte oder aber nur vorgebeugt watschelnd wie ein Schimpanse, womit ja die Skelettmerkmale (kurze Schenkel, lange Arme, Greifzehen) durchaus in Einklang stehen würden. Mit Hilfe von Computersimulationen (Schrittlänge, Laufgeschwindigkeit, Berechnung des Energieaufwandes) unter Berücksichtigung der fossilen Fußspuren von Laetoli/Tansania ergab sich, dass ein affenartiger Gang für AAFAR viel zu anstrengend gewesen wäre; bei aufrechter Körperhaltung konnten dagegen Geschwindigkeiten von 0,6 – 1,3 m/s (2,2 – 4,7 km/h) erreicht werden, ohne sich zu verausgaben; dies entspricht einem langsamen Schrittempo (Spektr. Wiss. 10/2005, S. 10).

Im Jahr 2006 wurde ein partielles Skelett eines ca. 3 Jahre alten, nach der Morphologie der Keime der bleibenden Zähne zu urteilen weiblichen AAFAR gefunden („Selam“) mit besonders gut erhaltenem Schädel einschl. Unterkiefer; bis auf zwei Zähne komplette Milchbezahnung; komplette bleibende Bezahnung im Keimstadium in den Kiefern (CT), Gesichtspartie gut erhalten; größter Teil des Hirnschädels fehlt (es gibt aber einen Innenabdruck, der die Form des Gehirns erahnen lässt), affenartiges Hyoid (!, Zungenbein ansonsten nur von einem Neandertaler bekannt), umfangreiches postkraniales Material (Nat. 443: 278, 296, 332; Sci. 313, 1716; Spektr. Wiss. 2/07 S. 32). [Das nächstjüngere kindliche Skelett in vergleichbar kompletter Erhaltung stammt von einem HN (Dederiyeh)!]. Insgesamt ist mindestens die Hälfte des gesamten Skelettes erhalten; komplettestes Skelett eines juvenilen frühen Hominiden (zum Vergleich: der Schädel des Kindes von Taung, *A. africanus*, stammt von einem etwa 4-jährigen Kind). Die gute Erhaltung – auch Tierfossilien aus der unmittelbaren Umgebung waren sehr gut erhalten – wird darauf zurückgeführt, dass das Mädchen vermutlich bei einer Überflutung unter Schlamm begraben wurde. Zum Kind von Taung bestehen deutliche Unterschiede in der Kiefer- und Mundpartie, das Nasenbein von Selam ist schmaler. Der Kehlkopf von Selam dürfte dem der Schimpansen geähnelt haben (aus der Form des Hyoid zu schließen), vermutlich noch mit luftgefüllten Kehlsäcken.

Alter 3,3 MA (gesichert), Fundort Selam/Dikika/Äthiopien (10 km entfernt von Lucy!), Artzugehörigkeit zu AAFAR gesichert, individuelles Alter (ca. 3 Jahre) geschätzt. Das postkraniale Skelett (Fuß, Beinknochen) bestätigt die schon bisher geäußerten Annahmen, dass der Unterkörper/Beine schon gut an den bipeden Gang angepasst waren, der affenartige (!) Oberkörper mit den Armen und Händen dagegen noch an ein Leben in Bäumen, wobei weiterhin offen bleibt, ob AAFAR auch wirklich noch intensiv in den Bäumen kletterte und einen größeren Teil des Lebens in den Bäumen verbrachte (z.B. dort schlief), oder ob es sich nur um die Retention primitiver Merkmale von stärker arboreal lebenden Vorfahren handelt. Die Scapula ähnelt mehr derjenigen eines juvenilen oder adulten Gorillas (steht dabei aber intermediär zwischen Gorilla und Mensch, allerdings relativ näher zum Gorilla), möglicherweise konnte der Kopf nicht separat bewegt werden, sondern die Schulter bewegte sich beim Kopfdrehen mit (keine Entkoppelung der Kopfbewegung von der Bewegung des Körperstammes); in diesem Fall ist auch ein Dauerlauf ausgeschlossen. Fingerknochen lang und gekrümmt wie bei Schimpansen (Hinweis

auf Baumklettern; bei juvenilen Schimpansen sind die Fingerknochen aber schon bei der Geburt gekrümmt, die Krümmung entsteht also nicht erst dann, wenn die Hände zum Klettern in Ästen benutzt werden). Die Bogengänge ähneln eher denen der Schimpansen, anderen Menschenaffen und *A. africanus* als denen des modernen Menschen; auch dies sind Indizien für eine fehlende Abkoppelung der Kopfbewegung (noch kein frei beweglicher Kopf) sowie für die Unfähigkeit zu einem schnellen, agilen bipeden Gang; ein ausdauerndes Laufen ist unter diesen Voraussetzungen auszuschließen.

Die Orientierung der Glenoidgrube (Gelenkpfanne des Schulterblatts) nach oben (*Homo*: seitwärts) deutet darauf, dass die Arme häufig über dem Kopf gehalten wurden (Indiz für Klettern). Es handelt sich um die erste vollständig erhaltene Scapula von AAFAR. Schon die (wenn auch nicht so perfekt erhaltenen) adulten Scapulas hatten auf eine solche Orientierung der Gelenkpfanne gedeutet. Wie Menschenaffen behielten also auch AAFAR in der Ontogenese diese Orientierung bei. Das Wachstumsmuster des Schulterblattes von AAFAR entsprach damit dem der Menschenaffen (und nicht des Menschen) und belegt, dass das Leben in den Bäumen noch eine gewisse Rolle spielte und auch zum Überleben beitrug. Auch in anderen Merkmalen des Schulterblattes bestehen Ähnlichkeiten mit den Scapulas junger afrikanischer Menschenaffen.

Die Form der Scapula ermöglicht Aussagen, wie die Schulter genutzt wurde, d.h. dass der Arm oft über den Kopf gehalten wurde, wie das beim Leben in den Bäumen zum Klettern und Balancieren notwendig ist. Das Klettern in den Bäumen muss bei AAFAR daher noch eine große Rolle gespielt haben.

Man geht davon aus, dass vor allem die Kinder aus Sicherheitsgründen (Raubtiere) noch viel Zeit in den Bäumen verbrachten und dort auch schliefen. Erst wenn sie größer waren und besser aufrecht gehen konnten, hielten sie sich auch mehr auf dem Boden auf. Erneute Untersuchungen des Mädchens von Dikika (u.a. des Fußes) bestätigten, dass das Kind bisher weitgehend in Bäumen gelebt hatte. So hatte das Mädchen zwar schon die menschentypische Fußwölbung, das Fersenbein war aber noch sehr klein und ähnelte dem der Menschenaffen. Die Zehen war noch sehr beweglich und lang, so dass sie mit ihnen gut greifen und in den Bäumen klettern konnte. Das Kind starb wohl, als es von einem Baum in einen Fluss fiel und ertrank (www.antropus.de; Spektr. Wiss. 9/18: 8).

Beim 1,8 MA alten Jungen von Nariokotome (KNM-WT 15000) war das Schulterblatt dagegen modern geformt und die Gelenkpfanne nicht mehr nach oben gedreht. Die Transformation von der noch an ein Leben in den Bäumen angepassten Scapula von AAFAR zum modernen Status muss also irgendwann zwischen 3,3 und 1,8 MA erfolgt sein (Sci. 338, 478 + 514).

Wirbelsäule: Menschenaffen haben *einen* rippentragenden Brustwirbel mehr als Menschen (beim Menschen erfolgte der Verlust eines Wirbels mit einer Rippe zwecks effektiverer bipedaler Gangweise). Es war bisher unklar, wann die Wirbelsäule umgebaut wurde. Das 3,3 MA alte Mädchen von Selam wies bereits eine um einen Wirbel reduzierte Wirbelsäule auf (7 Halswirbel, 12 Brustwirbel mit Rippen wie beim modernen Menschen statt 13 wie bei den Menschenaffen). Der anatomische Übergang von Brust- zu Lendenwirbeln erfolgte allerdings bei Selam weiter oben in der Wirbelsäule (ab dem 11. thorakalen Segment); er verlagerte sich vermutlich erst bei späteren *Homo* tiefer – als Anpassung ans Laufen oder das Wandern über weite Strecken. Der thorako-lumbare Übergang lag auch bei AAFRI, ASED und HE noch auf der Höhe des 11. Brustwirbels (wie bei Selam) (Nat. 546: 11; PNAS 114: 6000).

Bemerkenswert ist der Befund beim AAFAR von Dikika, dass das Gehirnwachstum möglicherweise (im Vergleich mit den Menschenaffen) verlangsamt war, wobei es offen bleibt, ob

dies bereits auf ein menschenähnliches Entwicklungsmuster oder nur auf eine schlechte individuelle Ernährungslage zurückzuführen ist. Ein Schimpanse hat im Alter von 3 Jahren schon 90 % des adulten Hirnvolumens erreicht; bei „Selam“ liegt der Wert zwischen 65 und 88 %.

Bei wilden Schimpansen brechen die unteren ersten Molaren (M1) im Alter von ca. 3,3 Jahren durch, was etwa den Schätzungen für den M1-Durchbruch bei Australopithecinen entspricht. Auch wenn sich die Schimpansenjungen mit dem Erreichen funktioneller Okklusion von M1 wie erwachsene Tiere von fester Nahrung ernähren, werden sie noch längere Zeit weiter gesäugt (PNAS 110: 2787).

Das Habitat an der Fundstelle war überwiegend offenes Grasland (Nashorn *Ceratotherium*, Alcelaphini, Elefanten *Elephas spp.* häufig) im Rahmen eines Mosaikhabitats. Die Landschaft war offener als zu Zeiten von *Ardipithecus* (5,8 – 4,4 MA; Middle Awash, Äthiopien), *A. anamensis* (4,2 – 4,1 MA, Turkana Becken/Kenia und Middle Awash/Äthiopien) und *Kenyanthropus platyops* (3,5 MA, Turkana Becken). Zur Zeit von „Selam“ handelte es sich um ein Flussdelta mit reicher Wasserführung und umgebenden Wäldern, aber auch grasbewachsenen Flächen. Der Lebensraum wäre daher für einen Primaten, der teils auf Bäumen und teils auf dem Boden lebt, grundsätzlich ideal, so dass es durchaus plausibel ist, dass AAFAR einen Teil seines Lebens (Schlafen? Nahrungssuche?) in den Bäumen verbracht haben könnte. Gegen ein partielles Leben in den Bäumen sprechen aber die Spuren von Laetoli, denen zufolge AAFAR wohl bereits eine opponierbare Großzehe fehlte (zum Umgreifen der Äste mit dem Fuß). Zur Anatomie der Großzehe von „Selam“ ist noch nichts bekannt.

Auf jeden Fall ist AAFAR ein Beleg für eine Mosaikentwicklung in dem Sinne, dass sich die einzelnen Körperteile nicht gleichzeitig, sondern nacheinander an den aufrechten Gang anpassten: die Selektionskräfte, die den aufrechten Gang förderten, führten zunächst zur Umbildung von Beinen und Becken; auf die Arme und den Schultergürtel kam es zunächst weniger an; sie wurden erst später umgebaut.

Bereits Lucy war sehr gut dem aufrechten Gang angepaßt. Der bipede Gang war daher nicht Folge des Gehirnwachstums und Werkzeuggebrauchs, sondern entwickelte sich schon früher. Die Gesamtanatomie von AAFAR entsprach jedoch einem affenartigen Oberkörper in Verbindung mit Becken, Beinen und Füßen, die eine Mixtur aus affenartigen und modernen Merkmalen darstellen.

Die Gelenkflächen der Lumbosacralgelenke waren allerdings noch kleiner als rezent (Gewichtsverteilung), d.h. der bipede Gang war funktionell noch nicht optimal entwickelt. Die Gangart von Lucy soll über 2 MA stabil geblieben sein, da erst frühe HE zum schreitenden Gang übergingen.

So könnte der aufrechte Gang u.a. auch dem Tragen des Nachwuchses bei größeren Wanderungen gedient haben. Auch Schimpansen tragen ihre Jungen während des ersten Jahres auf dem Arm und richten sich dazu gelegentlich auf. Im Gegensatz zu den Vorgängern der Australopithecinen blieben die Schimpansen aber seßhaft, während die schrumpfenden Wälder Ostafrikas die Prae-Australopithecinen zwangen, für ihren Lebensunterhalt am Rand der Wälder und später auch in der offenen Ebene zu sorgen. Mangels Früchten mußten sie daher zu vermehrt fleischhaltiger Lebensweise übergehen, eigneten sich aber nicht als Jäger und mußten daher Aasfresser werden. Genügend Aas findet man aber nur, wenn man nicht (wie Schimpansen) seßhaft bleibt, sondern umherstreift und ggf. den Herden folgt (Huftierherden legen pro Tag ca. 20 km zurück). Diese Mobilität erforderte das Tragen des Nachwuchses und bedeutete einen starken Selektionsdruck in Richtung auf den aufrechten Gang. Dieser ermöglichte dann viel später auch den Werkzeuggebrauch, der dann einen Vorteil bei der Nutzung des Aas erbrachte: es gelang, die Kadaver schneller aufzubrechen, bevor stärkere Raubtiere die Kadaver entdeckten und die

Urmenschen vertrieben; von Beutetieren, die schon von den Raubtieren „aufgefressen“ worden waren, konnte man mittels der Werkzeuge zumindest noch das energie- und fetthaltige Knochenmark gewinnen. Vielleicht haben auch die Fleischvorräte, die Leoparden auf den Bäumen anlegen, als Nahrungsgrundlage gedient: ein *Australopithecus*-Schädel aus einer Höhle Südafrikas (AAFRI) weist Spuren von Leopardenzähnen auf. Der entscheidende Schritt der menschl. Entwicklung wäre damit die Ernährungsänderung hin zum Fleisch gewesen, die zugleich das Gehirnwachstum ermöglichte.

Allerdings ergaben neuere Isotopenuntersuchungen (1994), daß sich die Biotope in Ostafrika in den letzten MA gar nicht in dem bisher angenommenen Ausmaß veränderten, so daß das "Absteigen aus den Wäldern" nicht unbedingt der entscheidende Grund für den aufrechten Gang darstellen muß. Thermische Aspekte stellen eine weitere Begründung dar: unmittelbar über dem Boden ist es deutlich wärmer als in Kopfhöhe, d.h. der aufrechte Gang ist bei hoher thermischer Belastung in Äquaturnähe angenehmer, besonders in schattenarmen Savannen. Da dann aber das Gehirn stärker durch die Sonne belastet wurde, wurden besondere Kühlungsmechanismen (verstärkte Durchblutung!) nötig, wie sie sich auch an den Fossilien im Vergleich zu quadrapeden Primaten nachweisen lassen. Die zu Zwecken der Kühlung verbesserte Durchblutung des Gehirns bei Zweibeinern (die ja, wie AAFAR, zunächst kein vergrößertes Gehirn hatten!) ermöglichte dann sekundär (zusammen mit dem erhöhten Fleischkonsum) das Wachstum des Gehirns bei *Homo*.

Nach einer modifizierten Theorie, die von einer eher vegetarischen Ernährung ausging und daher von der modernen Aasesserhypothese zurückgedrängt wurde, nahm man bei gleichen Voraussetzungen (trockeneres Klima, Rückgang der Wälder) an, daß die Hominiden die Arme frei haben mußten, um Pflanzennahrung zu sammeln und zu tragen bei einer eher seßhaften Lebensweise, bei der sich die Frauen ortsgebunden um den Nachwuchs kümmerten und die Männer umherstreiften und die vorwiegend vegetarische (immer schwieriger zu beschaffende) Nahrung suchten und transportierten (Arbeitsteilung). Diese Theorie gilt aber heute nicht mehr als aktuell (s. auch oben unten: Theorien zur Entstehung des aufrechten Gangs).

Lucy soll – dem Frakturmuster der Knochen zufolge, das nicht durch den Fossilisierungsprozess erklärbar ist – gestorben sein, als sie aus ca. 12 m Höhe von einem Baum fiel. Das Skelett von Lucy ist zu 40 % komplett. Wichtiges Indiz für ein Leben in den Bäumen. Alter ca. 25 Jahre (Nat. 537: 503).

Hirnvolumina (z.T. neue, überarbeitete Messungen 1998; Durchschnittswerte):

- Schimpansen: 385 ccm, naA große Menschenaffen 393 – 465 ccm
- AAFAR: 413 ccm
- AAFRI: 440 ccm (425 - 485), ein 2,6 MA altes Exemplar: 513 ccm (nach neuer Methode) (bei ca. 1,3 m Körpergröße/45 kg Gewicht)
- *Paranthropus aethiopicus*: um 410 ccm
- *A. boisei*: 463 ccm, einige späte Funde: 500 bis 530 ccm, der jüngste (1,4 MA alte) Fund: 545 ccm; Tendenz zur Zunahme innerhalb der Art (bei ca. 1,75 m Körpergröße/50 kg Gewicht)
- *A. garhi*: ca. 450 ccm
- frühe Homo: 510 - 638 ccm (nach alter Methode, revisionsbedürftig)
naA: früheste Homo mit Affinitäten zu HH: 500 - 650 ccm
- HH: 640 ccm, naA 552 ccm; im Durchschnitt 610 ccm (aber auch Exemplare mit nur 500 ccm)
- HRU: 600 – 800 ccm (752 ccm)
- *H. ergaster*: 854 ccm (Junge von Nariokotome: 830 ccm)
- *H. erectus* ieS.: um 1000 ccm (mit der Zeit zunehmend)
- *H. heidelbergensis*: 1198 ccm (Afrika und Mitteleuropa), in Afrika synonym der Bezeichnung „früher archaischer HS“
- HN: 1512 ccm (einzelne Individuen bis über 1700 ccm)
- HSS: 1355 ccm (Durchschnittswerte)

Das absolute Hirnvolumen ist allerdings keine geeignete Vergleichsgröße, da das Hirnvolumen mit der Körpergröße korreliert ist, allerdings nicht linear, sondern exponentiell. Der Enzephalisations-Quotient (EQ) sagt aus, um wie viel Prozent ein Gehirn größer oder kleiner ist als es dem Erwartungswert für eine bestimmte Tiergruppe (z.B. alle Primaten, alle Säugetiere usw.) entspricht. Bezogen auf die Gesamtheit aller Säugetiere ist das Gehirn des HSS 6 x so groß; der Faktor beträgt 2 für Schimpansen und Australopithecinen und etwa 4 für HH und HE (wobei vor allem beim HH erhebliche Unsicherheiten bzgl. der Körpergröße bestehen, die in die Berechnung eingehen; der EQ des HH dürfte daher realiter niedriger sein als beim HE). Frühe Halbaffen, aber auch *Aegyptopithecus* liegen mit einem Wert um 1,0 auf dem Durchschnittsniveau der Säugetiere, einige frühe Halbaffen sogar darunter (auch hier sind wie bei allen fossilen Taxa Unsicherheiten bzgl. der Körpergröße zu berücksichtigen) (DAWKINS S. 75).

Blutversorgung des Gehirns: die Energiebedarf des Gehirns wird im Wesentlichen von der Aktivität der Synapsen bestimmt; daher ist die Summe der synaptischen Aktivität im Gehirn ein besseres Korrelat für die kognitiven Fähigkeiten als die Gehirngröße allein. Bei Primaten korreliert die Größe der arteriellen Foramina des Schädels mit der Blutfließrate ins Gehirn; der Blutfluss ist proportional der Stoffwechselaktivität des Gehirns. Die internen Carotiden (*A. carotis interna*) tragen dabei die Hauptlast der Versorgung des Großhirns.

Die Blutflussrate bei Gorillas, Schimpansen und Orang-Utans erwies sich in entsprechenden Vergleichen als bis zu zweimal höher als bei 3 MA alten Australopithecinen mit gleich großen oder sogar größeren Gehirnen. Die Ausgangslage für die Gehirnentwicklung zu Beginn der *Homo*-Linie war also ungünstiger als die Situation der modernen großen Menschenaffen; die Australopithecinen hatten im Vergleich mit diesen eine geringere synaptische Aktivität und damit eine geringere Stoffwechselaktivität und Durchblutung im Gehirn. Zwischen 4,4 MrA alten *Ardipithecus* und *Homo sapiens* nahm das Hirnvolumen um den Faktor 4,4 zu, die Durchblutung aber um den Faktor 9,3, was bedeutet, dass sich die metabolische Intensität des Gehirngewebes (Energiebedarf pro Volumeneinheit) verdoppelte (bei haplorhinen Affen korrelieren dagegen Hirnvolumen und Blutfluss streng proportional miteinander). (Proc. Biol. Sci 286: 20192208).

Geschlechtsdimorphismus: ging man ursprünglich von einem hohen Grad an Geschlechtsdimorphismus (sowohl in Hinblick auf Körpergröße wie Eckzahnmorphologie) aus, so belegt eine neue Studie auf der Basis von mehreren gleichzeitig an derselben Stelle durch ein katastrophisches Ereignis vor 3,2 MA umgekommenen AAFAR (A.L. 333) unter Berücksichtigung der durch das relativ vollständige (40%) Skelett von Lucy (A.L.288-1) dokumentierten Proportionen, dass sowohl bzgl. der Körper- wie Eckzahngröße keine großen Diskrepanzen zwischen Männern und Frauen bestanden. Bei Zugrundelegung der für Primaten typischen Korrelation zwischen Sexualdimorphismus und Fortpflanzungsverhalten (Harem/aggressive, konkurrierende Männchen vs. kooperierende Männchen und Monogamie) spricht dies indirekt für ein modernes, eher monogames Verhalten von AAFAR (zum Vergleich: Dimorphismus beim HSS 15 %; Gorilla und Orang-Utan > 50 %). Auch frühe *Homo* (vor HS) wiesen ein vergleichsweise geringes Maß an Geschlechtsdimorphismus auf. Die Befunde sprechen für AAFAR-Gruppen mit mehreren kooperierenden Männchen. Der Dimorphismus der unteren Eckzähne ist dabei geringer als bei Schimpansen (bei Schimpansen zeigen erwachsene Männchen ein aggressives Verhalten untereinander, tolerieren aber einander und zeigen z.B. bei der Revierverteidigung kooperatives Verhalten). Der im Vergleich zu Schimpansen schwächer ausgeprägte Dimorphismus bei AAFAR könnte sogar ein Indiz für Paarbindung sein. Offenbar reichen die Wurzeln modernen menschlichen Verhaltens tiefer in die Vergangenheit als bisher

angenommen. Die frühere Annahme eines ausgeprägten Sexualdimorphismus bei AAFAR beruhte darauf, dass Material aus unterschiedlichen Regionen, Habitaten und Zeiträumen sowie fraglicher taxonomischer Zuordnung miteinander verglichen wurde. A.L. 333 (Hadar) bietet den Vorteil, dass man hier mehrere Individuen einer einheitlichen Gruppe, die zur gleichen Zeit am gleichen Ort lebte und damit die o.g. Biasfaktoren vermeidet, miteinander vergleichen kann (PNAS 100, 9103 + 9404).

Im Jahr 2010 wurde von einem 3,6 MA alten AAFAR (0,5 MA älter als Lucy!), 48 km von Lucy entfernt gefunden, berichtet, 30 % größer als Lucy; männlich, 1,50 bis 1,70 m groß. Isolierte Knochen anderer Individuen sprechend aber dafür, dass es sogar noch größere Exemplare gab.

40 % komplettes Skelett, aber kein Schädel. Lange Beine; Torso und Becken ähneln stärker den modernen Menschen als den afrikanischen Menschenaffen, Schulterblatt ähnelt mehr Gorilla und modernem Menschen als Schimpansen. Aufrechter Gang voll entwickelt. Vor allem der tonnenförmige Brustkorb ähnelt in seiner Form mehr dem Menschen als dem Schimpansen. Beinproportionen ebenfalls eher menschen- als menschenaffenähnlich. Die Befunde stützen die aktuelle Auffassung, dass der letzte gemeinsame Vorfahr von Homininen und afrikanischen Menschenaffen *nicht* so sehr einem Schimpansen ähnelte, als früher angenommen (Sci. 328, 1619).

Exkurs Monogamie (Spektr. Wiss. 3/2015: 33):

Insgesamt gilt aber nach wie vor umstritten, wann sich die Monogamie in der Menschenlinie entwickelte (nur 1/10 aller Säugerarten und ca. 30 % der Primaten leben monogam). Schon die kleinen Oberkieferzähne von *Ardipithecus ramidus* gelten als mögliches Indiz für Monogamie, während die Befunde bei AAFAR widersprüchlich sind (erheblicher Geschlechtsdimorphismus bei der Körpergröße, der zwischen Gorillas und Schimpansen liegt, bei geringem Dimorphismus bei den Eckzähnen). Man vermutet, dass der Übergang zur Monogamie eher auf HE-Niveau erfolgt sein könnte (nur noch geringer Größenunterschied der Geschlechter), auch weil die Zunahme des Hirnvolumens ein erhebliches Mehr an kindlicher Versorgung benötigte (+ 40 % an Energie), und zwar mehr, als nach theoretischen Modellen überhaupt denkbar ist, wonach das maximale Hirnvolumen der Menschenaffen aus energetischen Gründen auf 700 ml begrenzt würde, es sei denn, das Wachstum würde extrem verlangsamt oder die Fortpflanzungsraten enorm heruntergefahren, oder beides. In der Menschenlinie war aber genau das Gegenteil dieser energetischen Vorgaben der Fall, was damit erklärt wird, dass schon bei HE auch Hilfskräfte neben den Eltern an der Aufzucht der Kinder beteiligt wurden – und das setzt die Paarbindung mit Paar, Kernfamilie und Stamm voraus und ist in einem polygamen System nicht realisierbar.

Ob also allein schon der aufrechte Gang zur Monogamie führte, indem er es rangniedrigeren Männchen ermöglichte, Weibchen mit Nahrung zu versorgen und sie damit an sie zu binden, ist fraglich. In diesem Sinne wären Männchen von niedrigem Rang, die Nahrung herbeischafften, zuverlässigere Versorger gewesen als die sich in Rankämpfen um Weibchen streitende Männchen (Spektr. Wiss. 3/2015: 33).

Hinweis: **Monogamie bei Primaten** (PNAS, Juli 2013): bei einem Viertel der Primatenarten liegt soziale Monogamie vor (definiert als Zweierbeziehung und gemeinsamem Kümmern um den

Nachwuchs, auch wenn sexuelle Kontakte mit anderen vorkommen können). Untersuchungen an 230 rezenten Primatenarten legen nahe, dass Kindstötungen durch Männchen, die den Nachwuchs anderer Männchen töten (damit die Weibchen schneller wieder schwanger werden können), den Haupttriebfaktor zur Entstehung der Monogamie darstellen dürften, denn in einer monogamen Beziehung kann den Vater den Nachwuchs vor derartigen Angriffen schützen. Außerdem haben Mütter in einer Beziehung der sozialen Monogamie mehr Ressourcen zum Stillen, was die Stillzeit verkürzt und frühere erneute Schwangerschaften ermöglicht. Außerdem ermöglichten die mitsorgenden Väter die lange Entwicklungszeit des Gehirns. Man vermutet, dass auch beim Menschen Monogamie zur Entstehung des komplexen Gehirns beigetragen hat (eigene Anmerkung: dann müsste sie spätestens auf *Homo-ergaster*-Niveau etabliert worden sein).

Weiter reichende Studien zur Monogamie zeichnen allerdings ein anderes Bild: bei Vögeln und einigen Teleostern, Fröschen und Arthropoden steigert die direkte väterliche Sorge um den Nachwuchs dessen Überlebenschancen; daher dürften Selektionsfaktoren zur Monogamie geführt haben. Bei Säugern führen aber die zeitlich stark beschränkte Fruchtbarkeit der Weibchen und die Laktation dazu, dass wesentliche Aspekte der elterlichen Sorge auf die Weibchen beschränkt bleiben. Gleichzeitig wird die Fruchtbarkeit der Weibchen (im Vergleich zu den Männchen) stark eingeschränkt. Männchen, die sich an ein einzelnes Weibchen binden, entgehen damit zusätzliche Fortpflanzungschancen. Dies ist selektionstechnisch aber eigentlich ungünstig und bedarf einer besonderen Erklärung.

Angesichts der stark limitierten Fortpflanzungsfähigkeit der Weibchen hängt der Fortpflanzungserfolg der Männchen daher stark von der räumlichen Verteilung der Weibchen, also deren räumlicher (revierbezogener) Verfügbarkeit ab. Wenn Weibchen einzeln in einem größeren Territorium leben, müssen Männchen entweder ein riesiges Revier durchstreifen und verteidigen, oder aber sie gehen ein Paar mit einem einzelnen Weibchen ein.

Eine Studie mit 2500 Säugerarten aller Ordnungen zeigte 61 voneinander unabhängige Übergänge zur sozialen Monogamie – mit einer Ausnahme (Mensch) gingen diese aber alle von Vorfahren mit allein lebenden Weibchen aus. Die Sorge der Väter um die Kinder evolvierte erst später, d.h. nachdem die Paarbildung etabliert war. Somit war nicht die väterliche Sorge um den Nachwuchs der entscheidende Selektionsfaktor zugunsten der Monogamie. Auch widerspricht die Studie bisherigen Annahmen, dass die Verhinderung der Kindstötung durch Paarbildung ein entscheidender Faktor für die Evolution der Monogamie war.

Paarbildende Säugerarten leben auch heute statistisch gesehen in geringerer Bevölkerungsdichte, und ihre Reviere überlappen sich weniger mit Nachbarn als die Reviere von einzeln lebenden Arten. Paarbildende Weibchen leben also weiter auseinander – ein Indiz für mehr Konkurrenz um Nahrung. Hohe Nahrungsansprüche der Weibchen, dadurch große Reviere einzelner Weibchen und letztlich die Überforderung der Männchen, große Gebiete zu beherrschen und zu verteidigen, dürften damit die Evolution der Monogamie ausgelöst haben. Väterliche Sorge und Schutz vor Kindstötung waren sekundär und förderten selektionistisch den Erhalt bereits etablierter Monogamie.

Beim Menschen allerdings entwickelte sich die Monogamie nicht ausgehend von einzeln lebenden Weibchen, so dass das Standardmodell für die Evolution der Monogamie bei Säugetieren hier nicht passt (Sci. 341, 469).

Penisknochen: während Schimpansen und Gorillas (wie viele Säugetiere, darunter die meisten Primaten, Carnivora, Eulipotyphla, Nagetiere, Tenrekartige, Fledertiere, Riesengleiter; *nicht*: Huftiere, Wale, Elefanten, Seekühe, Beuteltiere) einen – wenn auch sehr kleinen (2 cm) – Penisknochen besitzen, ist dieser beim Menschen verloren gegangen (allerdings gibt es eine erbliche außergewöhnlich starke Verkalkung zwischen den beiden Schwellkörpern als Atavismus).

Der Verlust des Penisknochen wird mit einer stärker monogamen Lebensweise erklärt. Ein Penisknochen ermöglicht – durch die dauerhafte Steifigkeit – eine schnellere Bereitschaft zur Kopulation (z.B. wenn sich nur selten und sehr kurzfristig die Gelegenheit zur Paarung bietet). Außerdem können lange Geschlechtsakte (die der Penisknochen ermöglicht) die Chance auf eigene Vaterschaft erhöhen. Bei Säugern korreliert die Dauer der Kopulation mit der Länge der Penisknochen. Auch bei Säugern, bei denen sich die Weibchen mit mehreren Männchen paaren, finden sich Penisknochen (Konkurrenz der Spermien verschiedener Männchen). Der Penisknochen entstand vor 145 – 95 MA im gemeinsamen Vorfahren von Primaten und Carnivoren und verschwand in der Menschenlinie irgendwann nach der Abzweigung von den Schimpansen (Nat. 54: 486).

Geburt: infolge des aufrechten Ganges war schon bei AAFAR der Geburtskanal sehr eng. Beim modernen Menschen muss sich das Kind im Mutterleib drehen und tritt mit dem Gesicht nach unten (und nicht zur Mutter hin) in den Geburtskanal; dies dürfte auch schon bei AAFAR der Fall gewesen sein, und eine Geburt ohne fremde Hilfe dürfte kaum möglich gewesen sein. Außerdem ergibt sich durch das infolge des aufrechten Ganges eingeengte Becken die Notwendigkeit zur Geburt in einem vergleichsweise frühen Reifestadium, d.h. menschliche Kinder sind zum Zeitpunkt der Geburt viel weniger reif als Schimpansenkinder (relativ zu Schimpansenkindern werden Menschenkinder drei Monate zu früh geboren!), sie können auch viel weniger, müssen länger behütet werden. Diese Notwendigkeit zur intensiven Behütung des Nachwuchsführte zu veränderten sozialen Verhaltensweisen und zur Paarbindung; der Vater musste sich um die Mutter kümmern (was bei Schimpansen nicht der Fall ist): Tendenz zur Monogamie. Dazu passt, dass bei AAFAR die kleinen Eckzähne für ein verändertes Sozialverhalten sprechen, obwohl es sich ansonsten um eine stark geschlechtsdimorphe Art handelt.

Hirngröße Neugeborener/Erwachsener: Pan 128/390; AAFAR: ?162/415; HSS: 384/1350.

Es gilt als rätselhaft, warum Frauen nicht im Laufe der Evolution ein durchschnittlich breiter gebautes Becken entwickelten, um dem obstetrischen Dilemma zu entgehen – trotz der hohen mütterlichen Risiken im Zusammenhang mit der Geburt und entsprechend hohem Selektionsdruck? Allerdings entwickelte sich eine komplexe Assoziation zwischen Beckenform, Statur und Kopfgröße mit der Folge, dass Frauen mit großen Köpfen einen Geburtskanal haben, der besser daran angepasst ist, Kinder mit großen Köpfen zu gebären – wodurch das obstetrische Dilemma reduziert wird. Und Frauen von kleiner Körpergröße gleichen das erhöhte Risiko (für Missverhältnis zwischen Becken- und Kopfgröße) dadurch aus, dass sie eine rundere obere Öffnung des Geburtskanals aufweisen (PNAS 112: 5655). Außerdem gibt es heutzutage regional große Unterschiede in der Breite und Länge des Geburtskanals gibt. Frauen aus Subsahara-Afrika und einigen asiatischen Gebieten haben sehr schmale, aber tiefe Geburtskanäle, Ureinwohner Amerikas sehr breite. Europäerinnen weisen die Besonderheit auf, dass die oberen Kanäle oval geformt sind. Die große Variabilität in der Form der Geburtskanäle findet sich in Afrika; mit zunehmender Entfernung von Afrika nimmt sie ab. Damit stellt sich die Frage nach der Rolle der Anpassung der Geburtskanäle an die Erfordernisse des aufrechten Ganges (nach www.antropus.de).

Bereits Australopithecinen gebären – im Vergleich zu Schimpansen und *Ardipithecus* – größere Babys. Bei Schimpansen beträgt das Körpergewicht der Neugeborenen etwa 3 % des adulten

Gewichtes, beim modernen Menschen 6 %. Das Austragen schwerer Babys hat erhebliche Auswirkungen auf Geburtsvorgang, Fortbewegung, Energiebilanz usw. Aus dem innerhalb der Anthropoiden stark konservierten Verhältnis von adulter Gehirnmasse vs. neonataler Gehirnmasse vs. Geburtsgewicht ließ sich errechnen, dass das Verhältnis Masse des Neugeborenen/Masse der Mutter bei 4,4 MA alten *Ardipithecus ramidus* noch auf dem Niveau der großen afrikanischen Menschenaffen lag; bei *Australopithecus* lag die Quote dagegen schon bei mehr als 5 % des adulten weiblichen BMI. Das Austragen so schwerer Kinder dürfte für *Australopithecus*-Frauen arboreale Lebensweisen stark beeinträchtigt haben (PNAS 108, 1022).

Verbreitung: Waren *Australopithecus*-Fossilien bisher nur aus dem Gebiet des ostafrikan. Grabenbruchs zwischen Äthiopien und Südafrika bekannt, wurden 1995 erstmals aus dem Tschad (2500 km W des Rift Valley) 3,0 bis 3,5 MA alte Reste aus der Verwandtschaft von AAFAR beschrieben (eigene Art oder Unterart? *A. sp. aff. afarensis* = *A. bahrelgazali*). Bei Berücksichtigung der genetischen und morphologischen Unterschiede zwischen räumlich isolierten Menschenaffenpopulationen muß es sich nicht um verschiedene Arten handeln, obgleich die Funde inzwischen mit einem eigenen Artnamen (*A. bahrelgazali*) belegt wurden. Eine neue Datierung (anno 2008) ergab ein Alter von 3,58 +/- 0,27 MA (PNAS 105, 3226).

Die ältesten Funde von primitiven bipedalen Homininen in **Südafrika**, die bisher auf > 3,3 MA datiert wurden (s. Little Foot), sind unter der neuesten Datierung sogar 3,67 +/- 0,16 MA alt. (Nat. 522: 85). Die ältesten Steinwerkzeuge von Sterkfontain wurden dagegen auf 2,18 MA datiert (sie stammen aus Member 2, also jüngeren Schichten).

Bei Little Foot soll es sich um eine eigene Art handeln (*A. prometheus*). *A. africanus* erschien erst vor 3,0 MA in Südafrika. Nach anderen Auffassungen handelt es sich aber bei Little Foot „nur“ um einen frühen AAFRI.

Little-Foot-Problem (StW 573; Sci. 333, 1374): Fundstelle Sterkfontain (15 km von Malapa, der Fundstelle von ASED, entfernt; Member 2, Silberberg Grotto), neuerdings auch als *A. prometheus* bezeichnet:

Datierung neuerdings 3,67 +/- 0,16 MA (frühere Datierungen liegen allerdings in einem Spektrum zwischen > 2,1 und > 4,0 MA, so dass letztendlich von keiner eindeutigen Klarheit über das Alter ausgegangen werden kann, zumal sich keine vulkanischen Schichten finden, die sicher datierbar sind). Laut Nat. 565: 226 soll das Alter aber jünger sein (maximal 2,8 MA).

Fast komplettes Skelett mit Schädel, Arm, Hand, Beinen, Becken, Wirbeln, Rippen; die so vollständige, durch Raubtiere unbeeinträchtigte Erhaltung liegt wohl darin, dass die Frau durch ein Loch im Höhlendach gestürzt ist und dann schnell mit nachbrechendem Material bedeckt wurde. Es handelt sich um das kompletteste Australopithecinen-Skelett!

Aufgrund der ausgeprägten Mosaikmerkmale ist die taxonomische Zuordnung problematisch; daher wurde schließlich eine eigene Art aufgestellt.

--- primitiver Schädel

--- moderne Hand: langer, kräftiger, opponierbarer Daumen; kurze Finger (kürzer als bei Schimpansen) und kurze Handfläche; Hand insgesamt relativ unspezialisiert

--- Beine länger als Arme: Little Foot ist der älteste Hominine, für den dieses moderne Merkmal gesichert ist (Nat. 464: 170)

- primitiver Fuß, wobei vor allem die hinteren Fußabschnitte primitiv sind (Hinterfuß ähnlich ASED); große Zehe opponierbar; Bau des Fußes unterscheidet sich nicht stark von Schimpansen
- voll biped, aber noch guter Baumkletterer
- Paranthropus-ähnliche, große Backenzähne (im Unterschied zu AAFRI)
- längeres, flacheres Gesicht (im Unterschied zu AAFRI)
- stärker vertikal gerundeter Hinterkopf (im Unterschied zu AAFRI)

Nach der 2018 erschienenen Erstbeschreibung handelte es sich um eine 1,30 m große Frau, die in jungen Jahren einen Armbruch erlitten hatte, worauf der linke Unterarm verkrüppelte und sie zeitlebens einschränkte – möglicherweise beim Sturz von einem Baum. *A. prometheus* konnte nicht so perfekt klettern wie bisher angenommen (Vorderarme kürzer als Hinterbeine als Indiz für begrenzte Kletterfähigkeit), aber auch der aufrechte Gang war noch nicht gut entwickelt – höchstens 100 m und nur in gemächlicher Geschwindigkeit. Wie Gorillas oder Schimpansen schliefen sie nachts wohl auf den Bäumen, weil ein Aufenthalt auf dem Boden angesichts der Bedrohung durch Raubtiere zu gefährlich gewesen wäre. Lebensweise vegan (Zahnuntersuchungen). Deutlicher Unterschied zu AAFRI; Little Foot steht AAFAR und AANAM näher als AAFRI; es gibt aber auch Auffassungen, dass es sich um einen frühen AAFRI handeln könnte (nach www.antropus.de).

Die virtuelle Rekonstruktion des Gehirns mittels MicroCT Scans zeigte ein Mosaik aus schimpansen- und menschenähnlichen Merkmalen. Die asymmetrische Struktur der beiden Hirnhälften und das Verlaufsmuster der mittleren Meningealgefäßen ähnelt modernen Menschen, der große visuelle Cortex dagegen modernen Menschenaffen wie Schimpansen (der visuelle Cortex wurde in der Linie zum modernen Menschen deutlich kleiner). Allerdings variiert das meningeale Gefäßmuster auch innerhalb derselben Menschenaffenart stark.

Die Asymmetrie des Gehirns muss sich demnach schon sehr früh entwickelt haben. Da sie sich schon in gewissem Umfang auch bei Menschenaffen findet, ist sie wohl schon im letzten gemeinsamen Vorfahren von Menschen und Menschenaffen entstanden. Die menschenähnliche Komplexität des Gefäßsystems passt dagegen zu früheren Hypothesen, dass eine effektivere Blut-/Sauerstoffversorgung des Gehirns eine wichtige Voraussetzung für die Entwicklung eines größeren und komplexeren Gehirns darstellte (gewissermaßen als Präadaptation), wobei dies auch zur Regulierung der Hirntemperatur bedeutsam ist. In diesem Punkt stand Little Foot den modernen Menschen sogar näher als der jüngere *Paranthropus*.

Im Vergleich mit zehn 3,0 bis 1,5 MA alten Hominiden aus Südafrika ist das Gehirn von Little Foot selbst für einen frühen Australopithecinen sehr klein und findet sich am unteren Ende des Spektrums (Little Foot: mindestens 408 ccm, dies ist aber die Untergrenze). Daraus ergibt sich für Little Foot eine Kombination aus kleinem Gehirn und einem vergleichsweise modernen meningealen Gefäßsystem.

Vergleich mit süd- und ostafrikanischen Homininen (J Hum Evol. 126: 112):

Little Foot (3,67 MA): mindestens 408 ccm

Australopithecus prometheus (n = 3, 2,01 – 2,85 MA): 442 – 558 ccm (Durchschnitt: 503 ccm)

Australopithecus afarensis (n = 6; 2,95 – 3,24 MA): 372 – 550 ccm (Durchschnitt: 428 ccm)

Australopithecus africanus (n = 5; 2,01 – 3,03 MA): 414 – 508 ccm (Durchschnitt: 455 ccm)

Australopithecus garhi (n = 1; 2,45 – 2,50 MA): 450 ccm

Australopithecus sediba (n = 1; 1,95 MA): 420 ccm

Paranthropus aethiopicus (n = 3; 1,70 – 2,41 MA): 410 – 491 ccm (Durchschnitt: 443 ccm)

Paranthropus robustus (n = 3; 1,60 – 2,36 MA): 465 – 500 ccm (Durchschnitt: 486 ccm)

Paranthropus boisei (n = 8; 1,41 – 1,93 MA): 430 – 545 ccm (Durchschnitt: 492 ccm)

Die Gehirnanatomie der jüngeren Australopithecinen aus Südafrika ist fortschrittlicher als diejenige von Little Foot, was dafür spricht, dass die Umweltveränderungen vor 2,6 MA Selektionsdruck in Bezug auf eine Reorganisation corticaler Strukturen ausgeübt haben dürften. Die Klima- und Habitatveränderungen sowie die Veränderung der Fauna vor 2,6 MA dürften Auswirkungen auf die ökologische Nische der Primaten und die Gruppengröße der Homininen gehabt haben (J Hum Evol. 126: 112).

Die 3D-Rekonstruktion des Innenohrs mit den Bogengängen ergab dagegen sehr überraschend, dass dies dem Schimpansen entspricht. Das Innenohr hat schließlich eine Schlüsselfunktion beim Gleichgewicht und der Balance beim aufrechten Gang. Dies impliziert, dass er sich vorwiegend auf allen Vieren fortbewegt hat und demnach vorwiegend auf Bäumen lebte.

Detaillierte Untersuchungen u.a. auf der Grundlage eines perfekt erhaltenen Atlas von Little Foot (StW 573) erlaubten Schätzungen des arteriellen Blutflusses in das Gehirn (z.B. vertebrale Arterien, interne Carotiden) und des Glukosebedarfs des Gehirns. Die Ergebnisse deuten auf einen im Vergleich zu *Homo* schwächeren Gehirnmotabolismus (wie zu erwarten, da das Gehirn eine Größe wie bei Schimpansen hatte). Ein menschenartiger Hirnmetabolismus war demnach bei *Australopithecus* noch nicht entwickelt, sofern Little Foot repräsentativ für *Australopithecus* ist. Ein Grund für eine geringe Investition in den Gehirnmotabolismus könnte minderwertige Ernährung sein (insbesondere ein geringer Anteil hochwertiger Fleischnahrung); alternativ könnte aber auch der weniger effektive und damit energetisch anspruchsvollere aufrechte Gang dazu geführt haben, dass weniger Energie für den Gehirnmotabolismus zur Verfügung stand. Vielleicht legte *Australopithecus* weite Strecken auf der Nahrungssuche zurück, was ebenfalls viel Energie kostete. Schließlich waren die Körperproportionen von *Australopithecus* noch nicht an die Erfordernisse effektiver Thermoregulation beim aufrechten Gang angepasst (Sci. Rep. 10: 4285).

Ernährung von AAFAR

Nach dem Kratzmuster im Zahnschmelz bei AAFAR ähnlich wie bei Schimpansen oder Orangs mit Früchten etc., AROB dagegen mit härterer Kost (Palmsamen, -nüsse, Rinde, Wurzeln/Knollen).

An einem Unterkiefer eines AAFAR (LH-4, Laetoli) wurden Degenerationen im Bereich der Gelenkflächen beider Kondylen beobachtet: ältester Nachweis bilateraler Kiefergelenkserkrankungen bei Hominiden!

Werkzeuggebrauch:

Werkzeuggebrauch ist nicht auf Primaten beschränkt. Er findet sich auch bei manchen Krähen und Papageien. Geradschnabelkrähen (*Corvus moneduloides*) bearbeiten Zweige und Blattstiele so, dass sie mit ihnen im Holz herumstochern können, um Insekten aufzuspüren. Dabei setzen sie auch verschiedene Werkzeuge nacheinander ein, „um in einem geplanten Arbeitsprozess ihr jeweiliges Ziel zu erreichen“. Sie können auch mit technischen Materialien umgehen, die in der Natur nicht vorkommen, und gelten als intelligentester Vogel. So bog eine solche Krähe das Ende eines Metalldrahtes zu einem Haken um, um ihn als Verlängerung des Schnabels zu nutzen, mit

dem Ziel, ein mit Futter gefülltes Körbchen aus einem engen, feststehenden Gefäß zu angeln und herauszuziehen (DAZ 157: 3478).

Goffin-Kakadus (*Cacatua goffiniana*) können ebenfalls Werkzeuge herstellen, um sie für bestimmte Zwecke zu nutzen. In ihrem natürlichen Lebensraum ist dies zum Überleben nicht einmal notwendig – im Gegensatz zu den Geradschnabelkrähen, die diese Fähigkeiten auch in der Wildnis nutzen. Auch einige Goffin-Kakadus bestanden den oben beschriebenen Haken-Test. Zusätzlich haben einige Individuen einen in der Mitte V-förmig gebogenen Draht ungefähr wieder gerade gebogen, so dass er mit seiner vollen Länge in eine dünne Röhre passte, in der sich Futter verbarg. Sie schoben dann das Futter aus der waagrecht liegenden Röhre hinaus. Insgesamt waren 13 Tiere in die Tests involviert; drei bestanden den Haken-Test, vier den zweiten Test. Die Fähigkeit zur Tüftelei scheint individuell unterschiedlich ausgeprägt zu sein (DAZ 157: 3478).

Rückenstreifen-Kapuzineraffen (*Sapajus libidinosus*) verwenden Steine, um Wurzeln auszugraben, sowie als Ambosse, um Nüsse von ihrer schlecht schmeckenden Schale zu befreien. 69 Steine mit entsprechenden Abnutzungsspuren, wie man sie von Amboss-Steinen kennt, ließen sich mit archäologischen Methoden ausgraben (Alter 750 Jahre) (Nat. 535: 203). Später wurden sogar 3000 bis 2400 Jahre alte Steinwerkzeuge ausgegraben; vor 2400 Jahren veränderte sich die Methodik der Nahrungsverarbeitung, ebenso erneut in den letzten 100 Jahren (Nat Ecol Evol 3: 1034).

Es wurde auch beobachtet, dass Kapuzineraffen derselben Art an einer Stelle, an der ein Konglomerat mit großen Quarzitgeröllen ausstreicht, gezielt Quarzitgerölle aus dem Konglomerat aufeinander schlagen. Sie nehmen einen losen Geröllstein (aktiver Hammer) in eine oder beide Hände und schlagen damit in aufrechter Körperposition wie mit einem Hammerstein kräftig und wiederholt auf ein noch im Konglomerat verankertes Geröll (= passiver Hammer) ein. Löst sich dieser aus dem Konglomerat heraus, wird er selbst zum aktiven Hammer.

Dabei entstehen alle möglichen Schlagmarken und auch Abschläge; durch muschelförmigen Bruch können scharfkantige Abschläge entstehen, wie sie in frühesten menschlichen Werkzeugkulturen gezielt hergestellt wurden. Allerdings werden diese scharfkantigen Abschläge nicht weiter genutzt (es sei denn, dass sie weiter zerschlagen werden). Die Abschläge sind also nicht Ergebnis einer bestimmten Intention.

Die Affen lecken den zerbrochenen passiven Hammerstein direkt nach dem Schlagen meistens ab (oder schnüffeln an ihm), so dass man vermutet, dass sie auf die Quarzitgerölle hauen, um den auf diese Weise entstehenden quarzhaltigen Staub aufzunehmen. Jungtiere schauen gelegentlich bei den Aktivitäten zu. Manchmal nutzen die Affen auch einen Hammerstein, um ein anderes Geröll aus dem Konglomerat zu lösen, das sie dann als aktiven Hammer nutzen.

Es wurde auch beobachtet, wie ein Affe einen frisch produzierten Abschlag auf einen anderen Stein legte und dann mit einem Hammer auf ihn schlug in einer Art und Weise, wie Schimpansen Nüsse knacken.

Gebrochene passive Hammersteine wurden weiter als aktive Hämmer genutzt, aber es wurde niemals beobachtet, dass die Affen die scharfen Kanten der zerbrochenen Steine für irgendeinen Zweck (z.B. zum Schneiden oder Schaben) verwendeten.

So entstehen lokale Ansammlungen von Kernen und Abschlägen, die durchaus an Werkplätze von Frühmenschen erinnern. Vor allem der Debris eines solchen Platzes könnte frühmenschliche Aktivität vortäuschen. So könnten auch die nach heutiger Kenntnis nicht mehr haltbaren

Vermutungen über die menschliche Besiedlung Südamerikas vor 40000 – 20000 Jahren zustande gekommen sein, die auf modifizierten Steinen (also vermeintlichen Werkzeugen) beruhen.

Die von den Kapuzineraffen benutzten Steine haben durchaus die Größe (Durchschnittsgewicht 600 g), wie man sie auch von den Oldowan-Fundstellen kennt. Ungezieltes Schlagen mit einem Hammerstein auf einen anderen Geröllstein durch Kapuzineraffen kann also zufälligerweise zu denselben scharfkantigen Abschlügen führen, wie die gezielte Abschlagproduktion aus Kernsteinen durch Frühmenschen. Sowohl die Kernsteine wie auch die zufällig produzierten Abschlüge würde man als Werkzeuge fehlinterpretieren, wenn man sie in einem archäologischen Kontext mit Frühmenschen finden würde (z.B. als unifaciale Chopper bewerten).

Obwohl sie das Ergebnis ungezielten Aufeinanderschlagens sind, kann man sie mit gezielt hergestellten Werkzeugen verwechseln, da manche der nicht-intentionellen Abschlüge und vermeintlichen „Kernsteine“ der Kapuzineraffen die klassischen Kriterien für die früheste Werkzeugtechnologie weitgehend erfüllen, zu denen zählen:

- kontrolliertes, muschelförmiges Bruchmuster
- Produktion scharfer Schneidekanten
- Produktion mehrerer Abschlüge von demselben Kernstein
- gezielte Schläge auf die Ränder des Kernsteins

(Nat. 539: 34 + 85).

Erste Grundlagen für Werkzeugherstellung und –gebrauch bei Hominiden finden sich schon bei Bonobos: Kanzi und Pan-Banisha sind in der Lage, durch direktes Aufeinanderschlagen ein breites Spektrum an Flint-Werkzeugen zu produzieren, die sie dann zweckgebunden einsetzen, je nachdem, ob sie Holzstücke zerkleinern wollen oder nach unterirdischer Nahrung graben. Um Holz zu zerkleinern, werden kleine Abschlüge wie Bohrer gedreht oder als Schaber genutzt; dickere Abschlüge dienen als Äxte oder Spaltkeile. Zum Graben werden teils unmodifizierte Flintsteine, teils modifizierte Steinwerkzeuge als Schaufeln benutzt. Bereits *Pan* verfügt damit über *Homo*-artige technologische Kompetenzen (PNAS 109, 14500).

Wenn Schimpansen Steine zum Nussknacken nutzen, können diese zufälligerweise auch zerbrechen (z.B. bei Fehlschlägen); den so entstehenden Abschlügen fehlen aber die typischen Merkmale intentioneller Abschlüge von Frühmenschen. Und selbst wenn man Bonobos die Herstellung von scharfkantigen Abschlügen beibringt, erreichen diese nicht den Entwicklungsstand, wie man ihn von den ältesten Werkzeugen der Frühmenschen kennt (Nat. 539: 85).

Das Planungsvermögen von Schimpansen zeigt sich auch in einem anderen Kontext: Schimpansen bevorzugen als Nahrung reife Früchte, wobei sie auch mit anderen Arten um diese Früchte konkurrieren. Es gibt Früchte, die nur sehr kurzfristig zur Verfügung stehen und morgens schnell von Nahrungskonkurrenten abgeerntet werden, während andere Früchte den ganzen Tag über ausreichend zur Verfügung stehen. Sind erstere (die „knappen“, sehr begehrten Früchte) reif, legen die Schimpansen ihre Schlafnester schon in Richtung auf diese Bäume an und stehen zum Frühstück früher (vor Sonnenaufgang) auf. Sind gerade Früchte reif, die nicht so knapp sind und längerfristig zur Verfügung stehen, schlafen sie länger und auch nicht gezielt in der Nähe dieser Bäume. Durch planerisches, zukunftsorientiertes Denken (wo schlafen, wann aufstehen?) lösen sie damit das Problem der Nahrungsknappheit; auf diese Weise wollen sie die ersten auf den aktuell fruchttragenden Bäumen sein. Das Frühstück wird also im Voraus geplant (PNAS 111: 16343).

Im Jahr 2019 wurde erstmals von einem direkten Vergleich berichtet, wie heutige Jäger/Sammler (Mbendjele, Kongo) und Schimpansen (Elfenbeinküste) in ihrer natürlichen Umwelt das Pandanus-Knacken erlernen. Beide Arten erlernen die Technik langsam und mit ähnlichen Fehlern und benötigen mehrere Jahre, um Experten zu werden. Schimpansen perfektionieren als Lehrlinge die Technik aber schneller als Menschen, und erreichen Perfektion in einem früheren Alter. Im Erwachsenenalter besteht kein signifikanter Unterschied in der Effizienz des Pandanus-Knackens zwischen beiden Arten. Interaktionen zwischen Experten und Lehrlingen zeigten viele Ähnlichkeiten beim Lehren zwischen beiden Arten, allerdings mit höherer Variabilität beim Menschen, was auf deren komplexere Technik zurückgeführt wird. Beim Menschen erfolgte das Lehren sowohl vertikal wie horizontal, bei Schimpansen nur vertikal (Sci. Rep. 8: 1515).

Die **ältesten völlig unstrittigen Steinwerkzeuge der Menschenlinie** finden sich vor 3,3 MA in Lomekwi/Turkana-See, gefolgt von 2,6 MA (Gona, verschiedene Lokalitäten in Äthiopien und Kenia). Bis vor kurzem ging man davon aus, dass AAFAR keine Steinwerkzeuge nutzte.

Im Jahr 2010 wurden zwei Ungulatenknochen aus Dikika/Äthiopien – 300 m entfernt von dem 3 Jahre alten AAFAR-Kind „Selam“ – mit eindeutigen Spuren von Steinwerkzeugnutzung entdeckt, Alter ca. 3,39 MA. Entsprechende Untersuchungen stellten sicher, dass die Marken vor der Fossilisation der Knochen angebracht worden waren. Es handelt sich um (a) Schnittmarken/-spuren, (b) Marken vom Abschaben des Fleisches von einem Rippenknochen (eines mindestens kuhgroßen Huftieres) und von einem Femurschaft (eines ziegen großen Boviden), jeweils unter Verwendung scharfer Steinkanten, sowie (c) Schlagmarken eines stumpfen Hammersteines, wohl um an das Knochenmark heranzukommen; dazu gehören auch Quetschungen der Knochenoberfläche durch Einwirkung eines Hammersteines. Es wurden also einerseits scharfkantige Werkzeuge benutzt, um Fleisch vom Knochen zu entfernen, während andererseits die Schlagmarken am Femur darauf deuten, dass der Urheber mittels eines stumpfen Steines an das Knochenmark gelangen wollte.

Steinwerkzeuge selbst wurden nicht gefunden, was aber damit zusammenhängen dürfte, dass an der betreffenden Stelle kein Rohmaterial (wenige Steine > 8 mm) vorkommt; die nächste Lokalität, die Rohmaterial > 64 mm lieferte, war 6 km entfernt. Die Steinwerkzeuge müssten also an die Fundstelle (Nähe der Mündung eines Flusses in einen See) mitgebracht worden sein. Da die Steine selbst nicht gefunden wurden, bleibt unklar, ob die Steinwerkzeuge bearbeitet worden waren oder scharfkantige Steine (gezielt) aufgesammelt und unmodifiziert genutzt worden waren. Da keine begleitenden Homininen-Fossilien an der Fundstelle vorkommen, ist letztendlich auch nicht beweisbar, dass AAFAR die Knochen bearbeitet hatte; es kommt allerdings nach derzeitiger Kenntnis in diesem Zeitraum und in dieser Region kein anderes Taxon infrage.

Letztendlich ist es aber sehr schwierig zu beweisen, dass die Spuren nicht von Tierzähnen, Krallen oder Hufen stammen – aber immerhin fand sich in einem der Kratzer sogar etwas Steinabrieb (Spektr. Wiss. 4/18: 42).

Die Knochen stellen gleichzeitig den ältesten Nachweis für Fleisch- und Knochenmark-Nutzung in der Linie zum Menschen, vermutlich handelte es sich aber um Aas. Primaten ignorieren üblicherweise große Tiere als Nahrungsquelle. Die Nutzung des Fleisches muss für die Homininen von großem Interesse gewesen sein, nahmen sie dafür erhebliche Kosten in Kauf (Transport der Werkzeuge über mindestens 6 km; Parasiten; Konkurrenz und Konfrontation mit großen Karnivoren) (Nat. 466, 857+828; Natwiss. Ru. 10/10, 535).

Die neuen Befunde passen zu dem neuen, fortschrittlicheren Bild von AAFAR:

- Körperproportionen, die eher denen des Menschen als den großen Menschenaffen entsprachen
- recht kurze Finger, die eine Feinmotorik zuließen, die für die Werkzeugnutzung erforderlich ist
- nach einem neuen Fund aus Äthiopien kein tonnenförmiger Thorax, wie er für einen großen Verdauungstrakt – bei Nutzung nährstoffarmer Nahrung – typisch ist; die moderne Thoraxform passt zu einer Fleischkomponente in der Ernährung

Der 3,58 MA alte AAFAR (Woranso-Mille, Äthiopien), der im Jahr 2010 beschrieben wurde (s.o.), bestätigt ebenfalls die Modernität von AAFAR. Es handelt sich – neben Lucy – um das einzige partielle Skelett, das sowohl Arm- wie Beinfossilien umfasst. Recht groß (im Größenspektrum des modernen HSS), fortgeschrittener zweibeiniger Gang; Thoraxform weicht erheblich von derjenigen der afrikanischen Menschenaffen ab (PNAS 107, 12121).

Die frühe Werkzeugnutzung erfolgte möglicherweise nur gelegentlich und hinterließ keine reichen Ansammlungen von Knochen und Artefakten wie zu späteren Zeitpunkten; der Wert scharfkantiger Steine könnte auch mehrfach unabhängig voneinander in der Evolution der Homininen-Linie entdeckt worden sein. Immerhin waren auch früher schon AAFAR-Fundstellen gezielt nach Steinwerkzeugen und Knochen mit Werkzeugspuren abgesucht worden, aber stets erfolglos – ein Umstand, der durchaus auch zu gewissen Zweifeln Anlass gibt, die Schnittmarken könnten doch von Tieren verursacht worden sein (Sci. 329, 738).

Somit sind die Knochen von Dikika als Hinweise auf so frühe (3,4 MA) Werkzeugnutzung nicht unumstritten: die Knochen wurden nicht in situ gefunden, und beide Knochen weisen auch zufällig (z.B. im Rahmen natürlichen Transports) entstandene Streifen auf (PNAS 107, 20929).

Neue Rekonstruktionen der Hand von AAFAR sprechen gegen einen Präzisionshandgriff: der Daumen war kürzer als bisher angenommen; Proportionen ähnlich Gorillas. Zwar konnte AAFAR mit seinen Fingerspitzen die Daumenspitze berühren, der Daumen war aber zu kurz für einen Präzisionshandgriff, wie er für die Herstellung von Steinwerkzeugen erforderlich ist (Nat. 502: 597).

Andererseits stellte man bei AAFRI, *A. sediba* und *H. naledi* fest, dass die Innenstruktur der Handknochen bei ihnen an solche Homininen erinnert, die bekanntermaßen Werkzeuge herstellten, und sich von den Schimpansen unterscheidet. **Klettervermögen und gutes handwerkliches Geschick lassen sich nach diesen Erkenntnissen nicht gegenseitig ausschließen** (Spektr. Wiss. 4/18: 40).

Lomekwi-Werkzeuge (3,3 MA)

Im Jahr 2015 wurde dann von 3,3 MA alten Steinwerkzeugen aus Lomekwi/Turkana-See berichtet, darunter Kernsteine (cores) und Abschlüge, sogar ein Abschlag, der exakt in einen Kernstein eingepasst werden konnte. Insgesamt wurden bisher 149 Artefakte in situ oder als Oberflächenfunde geborgen, darunter 83 Kerne, 35 Abschlüge (komplett oder gebrochen), 7 passive Elemente oder potenzielle Ambosse, 7 Schlagwerkzeuge, drei bearbeitete runde Steine. Die Kerne bestehen aus schweren, großen runden Steinen oder Lavablöcken mit einem Durchschnittsgewicht von 3,1 kg; überwiegend aus Basalt oder Phonolith, die lokal verfügbar waren. Von manchen Kernen wurden beidseitig Abschlüge vorgenommen. Es handelt sich

eindeutig um willentlich hergestellte Steinwerkzeuge und deren Abfallprodukte. Sie wurden zu unterschiedlichen Zwecken eingesetzt (als Amboss, als Kerne für die Herstellung von Abschlägen, als Schlagsteine) und unterscheiden sich damit von Steinwerkzeugen der Affen, die meist nur einem einzigen Zweck dienen.

Sie sind viel größer als die Oldowan-Artefakte (einige Kerne bis 15 kg schwer) und werden daher als eigenständige Kultur (Lomekwian-Kultur) betrachtet. Menschenfossilien oder Knochen mit Schlagmarken wurden in dem Zusammenhang nicht gefunden. Urheber könnten *Kenyanthropus* (der westlich des Turkana-Sees gefunden wurde) oder AAFAR sein, wohl aufbauend auf den größeren Fähigkeiten der Werkzeugnutzung bei Menschenaffen. Bemerkenswert ist, dass die Werkzeuge in einer ehemals bewaldeten Gegend gefunden wurden, was die Hypothese infrage stellt, dass die Werkzeugherstellung und –nutzung mit dem Übergang in offenere Landschaften in Verbindung stand.

76 % der Artefakte stellen Kerne, Ambosse, Hammersteine oder bearbeitete runde Steine dar; die Hauptaktivität der Urheber bestand darin, Steine gegen Ambosse zu schlagen. Die Technik, zwei Steine mit der Hand gegeneinander zu bewegen, um Abschläge von einem Kern zu erzielen, wie dies im Oldowan typisch ist, war noch nicht so verbreitet, hierfür waren viele Steine aber auch zu groß. Einige Steine wurden auch zu verschiedenen Zwecken benutzt, wie Hammer oder Amboss. Die meisten Abschläge dürften durch passiven Hammerschlag erfolgt sein. Größe der Abschläge von 19 bis 205 mm.

Die Herstellung der Abschläge von einem Kernstein erfolgte durchaus schon seriell: es wurden nacheinander Abschläge in ein und derselben Richtung von derselben Seite des Kernsteins vorgenommen, und danach wurde der Kernstein entweder zur Seite rotiert oder ganz umgedreht, um dann die andere Seite für Abschläge zu nutzen (bifaziell). Viele Abschlagversuche schlugen aber auch fehl, wie Schlagmarken und stufenförmige Randabbrüche zeigen. Die Präzision der Schlagbewegungen war also gelegentlich schlecht kontrolliert, worauf auch Schlagmarken deuten, die zu weit vom Rand des Steines entfernt liegen, als dass damit ein Abschlag hätte gelöst werden können.

Die erforderlichen Bewegungsabläufe dürften eher jenen der Hammer-auf-Amboss-Technik der Schimpansen oder anderer Primaten entsprochen haben, und noch nicht jenen des „Freihandschlagens“ des Oldowans. Dennoch setzt die Kontrolle der Armbewegungen der Lomekwian-Kultur bereits Reorganisationen und/oder Expansionen bestimmter Regionen des cerebralen Cortex voraus. Die Lomekwian-Menschen verfügten aber noch nicht über so weitgehende Kenntnisse von Frakturmechanismen wie die Menschen des frühen Oldowan, und Freihandtechniken waren noch selten.

Die Abschläge sind größer als diejenigen, die von Schimpansen nebenbei erzeugt werden, wenn sie mit Steinen Nüsse knacken. Die Funde sprechen für ein Übergangsstadium zwischen auf Zerschlagen orientierter Steinnutzung, die an die Steinnutzung von Menschenaffen anknüpft (wie nussknackenden Schimpansen), und der Abschlagtechnologie mit in den Händen gehaltenen Steinen (davon einer als Kern), wie sie für das Oldowan so typisch wurde.

Die Abschlagtechnik mit Kernreduktion gilt dabei als ein Marker für neue kognitive Fähigkeiten. Das Rohmaterial stammt von einem Strand mit Steinen und vulkanischem Basalt und Phonolit und war zur Fundstelle mitgebracht worden, also nicht direkt am Ort des Aufsammelns verarbeitet worden.

Die nächstjüngeren Werkzeugfundstellen sind Gona (2,6 MA), Hadar (2,36 MA), Omo (2,34 MA) und Lokalalei 2C (2,34 MA) – sie alle zeigen bereits einen hohen Grad an Planungstiefe, handwerklicher Geschicklichkeit und bei der Auswahl des Rohmaterials, was dafür spricht, dass diesen Technologien bereits eine längere Tradition und experimentelle Phase vorausgegangen sein muss (Nat. 520: 421; Nat. 521: 294 + 310).

Die Bedeutung der Lomekwi-Kultur liegt darin, dass sie dem Klimawandel in Ostafrika deutlich vorausgeht. Damit schwächt sie die Theorie, dass erst der Klimawandel die Frühmenschen zwang, kreativ zu werden. Zur Zeit der Lomekwi-Kultur handelte es sich um eine Waldlandschaft mit reichlich Nahrung. Auch ist nach wie vor unklar, ob die frühen Steingeräte tatsächlich zur Fleischversorgung genutzt wurden – denn es fehlen bisher alle Hinweise darauf (z.B. Knochen mit Schlag- oder Schnittmarken). Auch lässt sich keinerlei Verbindung zu den späteren Oldowan-Kulturen herstellen, und es gibt keine Werkzeuge aus den > 0,7 MA zwischen Lomekwi und Gona (2,6 MA).

Die Gona-Artefakte sind bereits sehr professionell und raffiniert, und in Lokalalei 2c (2,34 MA) wurden bis zu 70 Abschlüge aus einem einzelnen Geröll hergestellt. Die Menschen mussten bereits genau wissen, welche Form sie schaffen wollten, welche Fläche plan und welche konkav sein sollte, und wie sie die günstige Grundform bei der weiteren Bearbeitung bewahrten (H. ROCHE: „Man bekommt eine Gänsehaut, wenn man die Teile stückweise zusammenfügt und sich dabei vorstellt, was der urzeitliche Steinmetz gerade dachte“ (Spektr. Wiss. 4/18: 40).

Oldowan-Hersteller arbeiteten meist freihändig und hielten den Hammerstein in der einen und den Kernstein in der anderen Hand. Die Lomekwi-Leute packten dagegen einen der beiden Steine mit beiden Händen: entweder schlugen sie den Kernstein gegen den größeren, am Boden liegendem Ambossstein, oder aber der Kernstein wurde auf einen Amboss gelegt, und mit einem Hammerstein auf den Kernstein geschlagen. Sie besaßen viel weniger Geschick und arbeiteten viel weniger genau als die Menschen von Gona und Lokalalai.

Gibt man wilden Schimpansen, die gewohnt sind, mit Steinen Nüsse aufzuschlagen, neuartige Steine anderer Herkunft, die sie nicht gewohnt sind, wählen sie aus dem Angebot diejenigen aus, die für ihren Zweck am geeignetsten sind. Und in Gefangenschaft lebenden Bonobos konnte beigebracht werden, von Steinen scharfe Abschlüge zu machen, um damit Seile durchzutrennen. Man vermutet, dass sie auch lernen können, Werkzeuge wie jene von Lomekwi herzustellen, wenn man ihnen die passenden Steine vorgäbe.

Es sieht so aus, als sei die Lomekwi-Technologie kurz aufgeflackert und dann wieder erloschen (eigener Hinweis: da noch kein Klimawandel erfolgte und die Lebensverhältnisse günstig waren, bestand vielleicht kein Anlass, an der Technologie festzuhalten). Auch die Oldowan-Technologien zeigen noch wenig Kontinuität, die Stile variieren zwischen Fundorten und Zeithorizonten. Vielleicht probierten verschiedene Populationen das Bearbeiten von Steinen getrennt und unabhängig voneinander - ohne Austausch. Erfindungen gingen wieder unter, weil Erfahrungen nicht weitergegeben wurden. Dies änderte sich vor 1,7 MA mit dem Acheulean und der komplexen Technologie zur Herstellung von Faustkeilen.

Bei nussknackenden Schimpansen schauen jüngere Tiere zunächst den älteren, erfahrenen Individuen zu und versuchen dann, die Tricks nachzuahmen. Es wird den jüngeren Tieren also nichts gelehrt, sie lernen nur durch Zuschauen (nur Nachahmung). Auch die Lomekwi- wie die frühen Oldowan-Technologien könnten noch Ausdruck einer „wenig ausgereiften Informationsübermittlung“ sein. Die stärker standardisierten Werkzeuge des späten Oldowan und erst recht die Acheulean-Technologie deuten darauf, dass das Wissen nun viel besser

weitergegeben und ausgetauscht werden konnte (Spektr. Wiss. 4/18: 40). Eigene Anmerkung: ist der Technologiesprung im späten Oldowan und Acheulean daher die Folge des Übergangs vom Nachahmen zum aktiven Lehren, und korreliert dies mit Sprache (bzw. verbessertem Sprachvermögen) und bestimmten Korrelaten in der Hirnentwicklung und -anatomie?

Die Anatomie des 5. (kleinen) Fingers des Menschen ist stark abgeleitet. Experimentelle Untersuchungen mit verschiedenen Techniken frühpaläolithischer Werkzeugherstellung zeigten, dass er bei der Herstellung dieser Werkzeuge eine große Rolle spielte. Er konnte Druck abfangen und wurde ebenso häufig oder gar häufiger wie Daumen oder Zeigefinger genutzt. Der 5. Finger scheint eine Schlüsselrolle in den ersten 2 MA der Werkzeugproduktion gespielt haben, was seine heute weit abgeleitete Anatomie erklärt (Sci. Rep. 9: 16724).

Moderne Fußanatomie: Ein 3,2 MA alter einzelner Fußknochen (Metatarsale 4) von AAFAR aus Hadar/Äthiopien belegt eine moderne Fußanatomie: die Torsion des Kopfes dieses Knochens beweist das Vorliegen eines Transversalbogens, die Orientierung des proximalen und distalen Endes des Knochens belegt einen medialen Längsbogen. Damit war der moderne, energiesparende Federmechanismus (Schock-Absorber-Mechanismus) bereits etabliert und der Fuß entsprach funktionell dem modernen Fuß. Auch die 3,6 MA alten Fußspuren von Laetoli, die mangels alternativ infrage kommender Taxa in dieser Zeitspanne und Region auf AAFAR zurückgeführt werden, wiesen bereits auf das Vorhandensein eines medialen Längsbogens hin. Vor spätestens 3,2 MA, wohl aber schon davor, hatte sich die erste Zehe (ursprünglich als Greifzehe fungierend) völlig umgebaut (einschließlich der zugehörigen Muskulatur), um zu dem o.g. Federmechanismus beizutragen. Dies spricht auch gegen einen größeren Anteil arborealer Lebensweise von AAFAR, da die Selektion streng in Bezug auf den aufrechten Gang am Boden ausgerichtet gewesen sein muss, um schon so früh eine funktionell moderne Fußanatomie zu etablieren (Sci. 331, 750).

Es galt außerdem als strittig, ob AAFAR angesichts der modernen Fußanatomie überhaupt noch in größerem Umfang ein Leben in den Bäumen führen konnte. Schulterblatt und Arm zeigen noch Anpassungen ans Klettern. Es stellte sich daher die Frage, in wieweit ein an bipedes terrestrisches Gehen angepasster Fuß überhaupt noch ein Klettern in den Bäumen erlaubte. So galt der Fuß von AAFAR manchen Forschern sogar als unvereinbar mit dem Klettern, während die langen, gebogenen Finger, das nach vorn gerichtete Schultergelenk und die stärkere Arm- und Schultermuskulatur für einen häufigen Aufenthalt in den Bäumen sprachen. Studien an modernen Jägern und Sammlern, die auf Bäume klettern, um Honig zu sammeln (die Efe-Männer im Kongo klettern bis 52 m hoch!) zeigten nun, dass moderne Fußanatomie (die betreffenden Völker zeigen keine Abweichung von moderner Fußanatomie) dem Klettern nicht im Wege steht. Dies wird dadurch erreicht, dass die lateralen und medialen Anteile des Wadenmuskels länger sind als bei anderen Menschen derselben Region; vertikales Klettern ist also auch ohne die Greifzehe und den flexiblen Mittelfuß der Schimpansen möglich. Dies bedeutet, dass die moderne Morphologie des Sprunggelenks bei AAFAR die Fähigkeit zum Klettern nicht ausschließt (Natwiss. Ru. 8/2013: 416).

Australopithecus deyiremeda (3,5 – 3,3 MA) (AD)

Im Jahr 2015 wurde mit *Australopithecus deyiremeda* (Abk: AD) eine neue Australopithecinen-Art aus Äthiopien (Wranso-Mille) beschrieben, Alter 3,5 – 3,3 MA (in zwei verschiedenen

Horizonten aus dieser Zeitspanne gefunden, davon ein Horizont über der gut datierten Zeitmarke von 3,47 MA, der andere darunter). Ein partieller Oberkiefer, ein partieller und ein kompletter Unterkiefer, einige Einzelzähne.

Gefunden in unmittelbarer Nähe vom partiellen Burtele-Fuß (3,4 MA) - der eine andere, primitivere Art von Fortbewegung im Vergleich zu AAFAR repräsentiert, eher auf *A. ramidus*-Niveau, und zu primitiv ist, um ihn AAFAR zuzuordnen - , wobei die räumliche Assoziation aber nicht so direkt ist, dass man eine Aussage treffen könnte, ob der Burtele-Fuß taxonomisch zu den kranialen Funden von AD zu stellen wäre.

AD ähnelt in vielen Merkmalen AAFAR, in anderen *Kenyanthropus platyops* (Abk.: KP; Fundort u.a. Lomekwi). Daher wird AD als eigene Art definiert, wobei AAFAR nicht weit entfernt (nur 35 km) gefunden wurde.

Im Oberkiefer saß die knöcherne Wangenregion weiter vorn im Vergleich zu AAFAR; Unterkieferkörper größer und robuster, da der aufsteigende Ast schon weiter vorn ansetzte als bei AAFAR. Backenzähne im Vergleich zu AAFAR bemerkenswert klein (außer dritter unterer Molar); abweichende Zahnmorphologie. Oberer Eckzahn besonders klein (kleiner als bei allen anderen *Australopithecus*), ebenso P4 und M1 sehr klein. Viele dieser Merkmale finden sich aber auch bei KP (vorn stehende Wangenknochen, kleine Molaren, dreiwurzlige obere Prämolaren).

Im vorderen Abschnitt des Oberkiefers zeigen sich aber große Unterschiede zu KP (flach, nicht vorstehend bei KP, aber gebogen und vorstehend bei AD). Auch die Unterkieferform von AD entspricht im vorderen Abschnitt eher AAFAR, im hinteren Bereich eher KP, bei dem ebenfalls der aufsteigende Ast weiter vorn ansetzte. Der für einen Australopithecinen kräftig gebaute Unterkiefer erinnert schon etwas an *Paranthropus* – wozu aber die kleinen Backenzähne nicht passen.

Insgesamt gesehen ergibt sich daraus eine Kombination aus einer primitiveren, eher AAFAR-artigen Morphologie in den vorderen Abschnitten des Ober- und Unterkiefers und einer abgeleiteten, eher KP-artigen Morphologie im Wangenbereich der Kiefer. AD erinnert also an KP, aber mit Retention einiger primitiver Merkmale von AAFAR. Ob dies eine artliche Unterscheidung zwischen AD und KP rechtfertigt, bedarf weiterer Funde.

Ein direkter Vergleich mit *A. bahrelghazali* ist mangels anatomisch kompatiblen Materials nicht möglich (von letzterem ist an Kieferresten nur der Frontabschnitt des Unterkiefers und ein isolierter Prämolare bekannt).

Der 2,8 MA alte *Homo*-Unterkiefer (LD 350-1) ähnelt AD und einigen AAFAR-Individuen im vorderen Bereich des Unterkieferkörpers; die typischen abgeleiteten *Homo*-Merkmale fehlen aber bei AD. Andererseits fehlen abgeleitete AD-Merkmale (wie robuster Unterkieferkörper, nach vorn verlagertes Ansatz des aufsteigenden Astes) bei LD 350-1 und anderen frühen *Homo*.

Die kladistische Position von AD bleibt unklar; er ist aber vielleicht (mit großen Unsicherheiten) ein Schwestaxon zu einer Linie, die AAFRI, *Paranthropus* und *Homo* umfasst.

Offenbar gab es eine große Diversität von Homininen im Pliozän, mit AD (3,5 – 3,3 MA) neben

- AAFAR (3,7 – 2,95 MA)
- *A. bahrelghazali* (Tschad)
- *Kenyanthropus platyops* (3,3 – 3,5 MA)
- dem Burtele-Homininen (3,4 MA, partieller Fuß)

- und in Südafrika bereits vor 3,7 MA ebenfalls *Australopithecus* sp., jetzt als *A. prometheus* bezeichnet (Sterkfontain, Member 2), neuerdings auf 3,7 MA datiert.

Auffällig ist das Vorkommen von drei Arten AD, AAFAR und KP in enger räumlicher Nähe und in der gleichen Zeitspanne in Ostafrika. Die Koexistenz ähnlicher Taxa setzt eine ökologische Differenzierung z.B. durch unterschiedliche Lebensweise, Habitatselektion und Ernährungsweisen voraus, und möglicherweise spielen dabei auch Unterschiede im Werkzeuggebrauch eine Rolle, wie die 3,4 MA alten Schlagmarken an einem Tierknochen und die 3,3 MA alten Steinwerkzeuge des Lomekwian zeigen.

Die drei Arten AAFAR, AD und KP unterscheiden sich in ihrem mastikatorischen Apparat durch die Lage der Kaumuskeln und die Größe der Zähne, was auf Unterschiede in der Ernährung hinweist. Bisher galt KP als wahrscheinlicher Urheber der Lomekwian-Werkzeuge. Da die Kieferreste, die in unmittelbarer Nähe der Werkzeuge gefunden wurden, bisher als KP (Paratypus von KP) gedeutet wurden, aber auch zu AD passen würden, lässt sich nicht ausschließen, dass AD (statt KP) Urheber des Lomekwian gewesen sein könnte (Nat. 521: 432 + 483).

(eventuelle) Nachfahren von AAFAR:

Vor 3 MA verschwindet AAFAR, nachdem (aus ihm?) die späteren Australopithecinen und (evtl.) *Homo* hervorgegangen sind:

- a) *A. africanus* (ca. 3,0 - 2,2 MA; Gehirn um 450 ccm, 1,2 - 1,45 m). Endemisch in Südafrika. C-Isotop-Studien an Zähnen (3 MA) belegen C-4-Anteil als Hinweis auf eine Mischernährung mit einem Fleischanteil von grasenden Tieren (gegen direkte C-4-Pflanzen-Nahrung spricht das Fehlen entsprechender Abrasionsmuster auf den Zähnen). Auf jeden Fall (unabhängig von direktem C-4-Pflanzen-Konsum) belegt die C-4-Komponente, dass er nicht ausschl. in dichten Wäldern lebte, sondern zumindest zeitweise in offenere Landstriche zog. Wegen hoher Variabilität der C-3-/C-4 Relation zwischen verschiedenen Individuen desselben Fundortes bestand offenbar ein individuell sehr unterschiedliches Nahrungsspektrum bzw. eine hohe Adaptationsfähigkeit.

Der Fleischkonsum ging jedenfalls der Vergrößerung des Gehirns voraus, und die Vergrößerung des Hirnvolumens bei *Homo* kann nicht allein mit Übergang zu fleischlicher Ernährung erklärt werden. Auch Studien mit Spurenelementen deuten nicht darauf, dass frühe *Homo* mehr Fleisch konsumierten als AAFRI. Wenn es Unterschiede in der Ernährung zwischen beiden Formen gab, dann weniger qualitativer Art als in der Art der Behandlung (z.B. Werkzeuggebrauch, der es ermöglichte, ans Knochenmark zu gelangen).

1991 wurden 3 MA alte Reste einer möglichen (!) Zwischenform zwischen AAFAR und AAFRI entdeckt. Insgesamt ist nicht ganz klar, wann AAFRI erschienen ist.

Insgesamt wirkt der Schädel von AAFRI moderner als der von AAFAR, das Fußskelett und die Beinproportionen sind aber affenähnlicher als bei AAFAR; deshalb können die typischen Exemplare von AAFRI auch nicht zu *Praeanthropus* gestellt werden.

Nach den Abnutzungsspuren auf den Zähnen ernährte sich AAFRI von durchschnittlich weicherer Nahrung als *Paranthropus robustus*; insgesamt besteht aber bei beiden Arten eine erhebliche Variabilität in der Ernährung mit Überschneidungen zwischen beiden Arten; die Ernährungsmuster sind nicht so extrem artspezifisch wie bisher angenommen, so dass die Unterschiede in der Ernährung einzelner Individuen nicht nur durch die Artzugehörigkeit, sondern auch durch Mikrohabitat, Jahreszeit usw. bedingt sind; ein dichotomes Modell der Nahrungspräferenzen zwischen der grazilen und robusten Linie stellt daher eine zu starke Vereinfachung dar (s. Nat. 436, S. 693).

Simulationen ergaben, dass AAFRI mit den ausgeprägten Prämolaren perfekt Nüsse und Samen knacken konnte. Die zugehörige Knochenstrukturen mit den ausgeprägten Wangenknochen waren perfekt dafür geschaffen, die dafür erforderlichen hohen Kräfte aufzubringen. Da AAFRI in einer kühlen, trockenen und wenig fruchtbaren Klimaperiode in Südafrika lebte, könnte der Rückgriff auf energiereiche Nahrung wie Nüsse und Samen überlebenswichtig gewesen sein (BdW 4/09, 10). Allerdings zeigte die Analyse der Abrasionsmuster auf den Molaren von Pavianen gleichen Alters aus der Region, dass der Lebensraum sowohl des Kindes von Taung wie auch der Funde der Sterkfontain Member 4 feuchter und stärker bewaldet war als heutzutage (Palaios 25, 439).

Das Kind von Taung (2,5 MA) kam nach neuesten Erkenntnissen nicht durch eine Raubkatze, sondern durch einen Kronenadler im Alter von 3,5 - 4 Jahren ums Leben. (Auch heutige Kronenadler ernähren sich überwiegend von Primaten; Kronenadlerhorste im Regenwald sind randvoll mit Affenschädeln und -knochen!) (BdW 7/09, 18). Es gibt eine Theorie, wonach der Umstand, dass frühe Hominiden viele Beutegreifer als Feinde hatten, die Grundlage für gesellschaftliches Leben bildete. Alle tagaktiven Primaten, die als Beutetiere dienen, leben in Gruppen, denn Gruppen haben mehr Augen und Ohren. Leben in Gruppen führt dann zu sozialen Verhaltensweisen und Kooperation. 5 % aller Fossilien von AAFAR zeigen Anzeichen, dass die betreffenden Individuen zur Beute geworden waren (Sci. 311, 1095).

An einer ca. 3 MA alten südafrikanischen Fundstelle (Makapansgat) fand sich ein ortsfremder runder Stein mit natürlichen (nicht vom Menschen verursachten) Vertiefungen, die zufällig die Form eines Gesichtes haben (mit Augen, Mund, zwei großen Schneidezähnen, Stirn, Ober- und Unterlippe). Vielleicht ist dies nur ein Zufall, aber vielleicht haben die Homininen diesen Stein auch gezielt mitgenommen, weil sie in ihm ein Gesicht erkannten? (Roots S. 72).

Bisher ging man davon aus, dass die kraniofaziale Morphologie von AAFRI an die Ernährung von kleiner, harter Nahrung und/oder großer Nahrungsvolumina angepasst war. Die Kaukräfte, die auf die Prämolaren einwirken, sollen dabei einen wesentlichen Einfluss auf die kraniofaziale Form genommen haben. Neuere Untersuchungen ergaben allerdings, dass dieses Ernährungsspektrum die kraniofaziale Morphologie nicht vollständig erklären kann; offenbar spielte auch große, mechanisch geschützte Nahrung wie große Nüsse und Samen eine Rolle. Diese weitete das Nahrungsspektrum aus; AAFRI könnte in schlechten Zeiten darauf zurückgegriffen haben, wenn andere Nahrung nicht verfügbar war (PNAS 106, 2124).

Australopithecus sediba (1,977 MA) leitet sich wahrscheinlich von AAFRI ab; fortschrittlicherer Beckenbau und etwas längere Beine bei ansonsten AAFRI-artigem Bauplan (s.u.).

Untersuchungen des Holotypus von AAFRI (dem Kind von Taung) deuteten zunächst darauf, dass sich bei AAFRI die Fontanellen schon ebenso spät schlossen wie beim modernen Menschen (bei Menschenaffen verschwinden die Fontanellen des Schädels bereits kurz nach der Geburt). Gründe hierfür könnten sein, (a) dass der aufrechte Gang den Geburtskanal verengte und daher die Fontanellen länger offen blieben, (b) ein starkes Gehirnwachstum direkt nach der Geburt (c) und/oder die Reorganisation und Expansion des

frontalen Neocortex (PNAS 109, 8467). Nachuntersuchungen mittels CT konnten diesen Befund beim Kind von Taung aber nicht bestätigen; damit gibt es bisher weiterhin keinerlei Hinweise darauf, dass die Fontanellen auch bei Taxa außerhalb von *Homo* länger offen blieben (PNAS 111: 13022).

Eine große Verzerrung in der fossilen Überlieferung von **Homininen aus Südafrika** besteht darin, dass diese in den Höhlen offenbar nur fossilisierten, wenn das Klima trocken und heiß war. In feuchten Klimaphasen waren die Höhlen geschlossen und für Homininen unzugänglich.

Daher lassen sich alle Homininen-Fossilien Südafrikas aus dem Zeitraum zwischen 3,2 und 1,3 MA auf sechs Horizonte zurückführen, die diesen trockeneren Klimabedingungen entsprachen. Aus den feuchteren Zeitabschnitten gibt es bisher keine überlieferten Fossilien von Homininen. Dies stellt auch die neue Datierung von „Little Foot“ mit 3,67 MA infrage (wohl nur 2,8 MA oder jünger). AAFRI hat Südafrika womöglich erst vor 3,2 MA erreicht.

Dies bedeutet nicht, dass in den feuchteren Phasen keine Homininen in Südafrika gelebt hätten; sie sind einfach nicht dokumentiert (taphonomischer Bias). Daher kann man auch keine Aussagen über die Lebensgewohnheiten der Homininen in den feuchteren Phasen treffen (Mikrowear, Isotope, Phylolithen). Da Homininen schon jeweils zu Beginn einer trockeneren Phase direkt nachweisbar sind, spricht dies eher dafür, dass sie als Generalisten auch in feuchteren Phasen in der Region blieben, oder kurzfristig einwanderten, als es trockener wurde. Dies trifft für AAFRI ebenso wie für AROB und frühe *Homo* zu. Trockenere Phasen herrschten von:

3,08 – 2,83 MA
2,62 – 2,29 MA
2,17 – 2,12 MA
2,00 – 1,82 MA
1,63 – 1,41 MA
< 1,32 MA

Nur aus diesen Zeiträumen sind Homininenfossilien in Höhlen Südafrikas denkbar. Dies hilft auch bei Datierungsfragen (nach www.antropus.de sowie Nat. 565: 226).

Im Jahr 2020 zeigten Untersuchungen zum Bewegungsverhalten der Homininen von Sterkfontain (Hüftposition, Trabekelstruktur des Femurs), dass AAFRI (StW 522) nicht mehr in dem Umfang in den Bäumen kletterte wie die modernen großen Menschenaffen, und die funktionelle Belastung des Hüftgelenks erscheint bereits modern und menschenähnlich, während das jüngere Fossil StW 311, von dem man nicht weiß, ob es zu *Paranthropus robustus* oder *Homo* gehört, beide Fortbewegungsarten kombinierte; es zeigt Merkmale, die eher den großen Menschenaffen als dem Menschen ähneln. Dies spricht für eine Mosaikentwicklung in der Entwicklung zum aufrechten Gang, bzw. einen mehr als einmaligen Übergang und eine größere Diversität der Fortbewegungsarten als bisher angenommen (PNAS 117: 8416).

b) *A. aethiopicus* (2,6 – 2,3 MA; Kenia, Äthiopien); Details s.u.

c) *A. robustus* (s.u.; 2,7/2,6-1 MA, 500 ccm, 1,60 m; Aussterben vor 1,2-1,0; letzter Nachweis in Swartkans irgendwann zwischen 1,04 und 0,6 MA (Datierungsunsicherheit)

AROB ieS. (auf **Südafrika** beschränkt): 1,9 bis 1,6 MA. Erstes Erscheinen fällt etwa zeitlich mit dem Aussterben von AAFAR zusammen. Neuerdings als *Paranthropus robustus* bezeichnet.

- d) **A. boisei**: (s.u.; 2,5 - 1,4 MA), hyper-robust, **Ostafrika**; die meisten Funde datieren zwischen 2,2 und 1,6 MA. Bis auf den mit 1,4 MA jüngsten Fund (der einer trockeneren, offeneren Landschaft zuzuordnen ist) stammen die meisten Reste aus feuchteren, bewaldeten Gegenden. Ältester Fund gemeinsam mit UR 501 (*Homo rudolfensis*) vom Malawi-See, Alter 2,5 bzw. 2,6 – 2,3 MA (Roots S. 300). Molaren dreimal größer als beim rezenten HS.

Wahrsch. Parallelentwicklung zu AROB aus einem gemeinsamen Ahnen, der zeitlich und anatomisch etwa bei oder sogar vor AAFAR anzusiedeln ist; der älteste Fund von ABOI (2,5 MA) zeigt einige primitivere Merkmale als AAFRI und steht etwa auf der Stufe von AAFAR. Die früher angenommene Abstammungsreihe AAFRI --- AROB --- ABOI ist unrealistisch. Möglicherweise hat die robuste Linie ihren Beginn noch vor AAFAR. ABOI und AROB hatten gemeinsame Vorfahren (*A. aethiopicus*).

Neuere Funde lassen erkennen, daß *A. boisei* eine erhebliche interspezifische Variation (auch zwischen verschiedenen Fundorten) aufweist, was die Frage aufkommen läßt, ob es sich bei dem etwas weniger robusten, nur auf Südafrika beschränkten *A. robustus* um eine geographische Rasse derselben Art handelt? Für die monospezifische Hypothese (mit *A. aethiopicus* als Vorfahr) spricht der Umstand, daß das Typusexemplar von *A. boisei* gleichzeitig das extremste, "robusteste" Exemplar von *A. boisei* darstellt und einige Schädel von Turkana morphologisch intermediär zu den insgesamt weniger robusten und kleineren südafrikan. *A. robustus* stehen. Behält man das Zwei-Arten-Konzept bei, sind die beiden Arten wahrscheinlich die einander ähnlichsten Arten aller Hominini. Einige bisher für *A. robustus* spezifisch gehaltene Merkmale wurden auch bei jüngeren *A. boisei* Ostafrikas gefunden (Details s.u. unter „robuste Australopithecinen“).

Die robusten Australopithecinen weisen große Kiefer und Molaren sowie dicken Zahnschmelz auf; starke Kaumuskeln, die an einer sagittalen kammartigen Leiste in der Mitte des relativ schmalen Craniums ansetzten. Schneide- und Eckzähne waren bei den beiden letztgenannten Arten erheblich reduziert und kleiner als beim HSS (außer beim *A. aethiopicus* als vermeintlicher gemeinsamer Stammform).

Studien der C-Isotope ergaben, dass sich *P. boisei* in einem Umfang wie kein anderer Hominine (auch nicht der gleichzeitig in Südafrika lebende *P. robustus*) von C4-Biomasse wie Gras oder Seggen (Sauergräser) ernährte. Nahm man bisher an, dass sich *P. boisei* vor allem von harten Substraten wie Samen, Nüssen, Knollen ernährte, muss nun – in Einklang mit Abnutzungsspuren an den Zähnen – davon ausgegangen werden, dass die weitreichenden kraniodentalen Anpassungen darauf abzielen, große Mengen von energetisch minderwertiger Nahrung (wie Gräser, Sauergräser = Seggen) zu kauen – anstelle der bisher angenommenen harten Objekte (PNAS 108, 9337).

- e) **Australopithecus garhi**: 2,5 MA, Äthiopien; nicht bekannt, ob er selbst Steinwerkzeuge benutzte. Mögliches Verbindungsglied zwischen AAFAR und „frühen Homo“.

f) **früher Homo** (2,75 – 2,8 MA)

partieller Unterkiefer (LD 350-1), Äthiopien (Ledi-Geraru)
Molar, 2,4 – 2,5 MA, Mille-Logya, Afar, Äthiopien

g) „**Homo habilis**“: älteste Fossilfunde 2,4 MA (etwas umstritten; Temporalfragment, könnte auch zu HRU gehören; sichere Funde ab 2,1 MA).

Aussterben vor ca. 1,45 MA. HH ieS. sicher ab ca. 2,0/1,9 MA bis 1,45 MA, lt. Roots (2006) zwischen 2,1 und 1,5 MA, lt. Nat. 448, 688 HH ieS. zwischen 1,9 und 1,44 MA (Neufund einer Teilmaxilla am Turkana-See, die sicher auf 1,44 MA datiert wurde).

Nach neuen Auffassungen (1994) wird HH ieS. eher von AAFRI abgeleitet und soll eine Nebenlinie darstellen.

h) „**Homo rudolfensis**“ (2,4/2,5 MA: Fund UR 501, 1991) tritt zeitgleich mit HH ieS.

und den ersten Steinwerkzeugen auf. Vermutlich steht HRU anstelle von HH ieS. in der Linie zu den Menschen, die ggf. von AAFAR (oder *A. anamensis*) über HRU zu *H. ergaster* führt. Möglicherweise gehört auch das 2,4 MA alte Temporalfragment, das HH zugesprochen wird (ältester Nachweis von HH, s.o.) zu HRU. NaA ging *H. rudolfensis* mit 2,5 MA dem HH ieS. (ab 2,1 MA) voraus. Es wird vermutet, daß HRU während und ggf. sogar als Folge der Klimaveränderung in Ostafrika vor 2,5 MA (kühler, trockener) entstand und dort endemisch blieb; in Südafrika ist HRU bisher nicht nachweisbar, dort lebte zeitgleich AAFRI (endemisch). Zeitspanne des HRU: 2,4 – 1,8 MA (zum Vergleich HH ieS: ?2,3 MA, 2,1/1,9 – 1,44 MA; *H. ergaster*: 1,9 – 1,5 MA). Vorkommen in Kenia, Malawi, ?Äthiopien.

Zu HRU gehört der berühmte Unterkiefer vom Malawi-See (UR 501; SCHRENCK), an dem aber der distolinguale Höcker des zweiten Molaren fehlte (der für die Einordnung als *Homo* bedeutsam war, da frühe *Homo* 7 Höcker auf dem zweiten Molaren hatten), wobei ein Jahr später beim Durchsieben von 20 t Sand schließlich das fehlende Zahnfragment gefunden wurde.

Unterschiede zwischen HH ieS und HRU: Gesicht von HRU breiter und flacher;
breitere Prämolaren/Molaren, dickerer Schmelz, größere Crania;
verstärkte Kauleistung (zeitgleich mit dem Auftreten des ebenfalls stark kauenden *A. boisei*: Folge des trockeneren Klimas?)

Habitatnutzung durch *A. africanus* und *P. robustus* (Nat. 474, 43 + 76):

Die Strontium-Isotopen, die während der Kronenmineralisierung in den Zahnschmelz eingebaut werden, bleiben dort lebenslang konserviert und lassen somit Aussagen über die Bodenverhältnisse und damit den Lebensraum zu, in dem das Individuen zu diesem Zeitraum lebte. Vergleicht man die Isotoprelation mit derjenigen aus der Fundregion des adulten Individuums, lassen sich Aussagen treffen, ob das Individuum auch im Alter in der Umgebung geblieben war, in der es aufgewachsen war, oder seinen Standort gewechselt hat. Aufgrund des starken Sexualdimorphismus von *A. africanus* und *P. robustus* lassen sich große Zähne den Männchen, kleine den Weibchen zuordnen. Untersucht wurden Zähne von 11 *P. robustus* aus

Swartkans (Member 1, ca. 1,8 MA) und 9 *A. africanus* (Sterkfontain Member 4, ca. 2,2 MA) sowie 38 anderen, etwa gleich alten Säugern der Region. 36 % der *P. robustus*-Individuen und 25 % der *A. africanus*-Individuum hatten ihre Kindheit (die Kronenmineralisierung ist etwa im Alter von 8 Jahren abgeschlossen) in einer anderen Region verbracht. Sieht man von Grenzfällen mit unsicherer Geschlechtszuordnung ab, stimmten die Sr-Isotopen von 75 % der kleineren Zähne (N = 4), aber nur von 17 % der größeren Zähne (n = 6) nicht mit der Fundregion überein. Dies wird dahingehend interpretiert, dass die Männchen ortstreu waren und in ihrer Stammgruppe verblieben, während die Weibchen sich anderen Gruppen anschlossen – ähnlich Schimpansen, Bonobos und vielen modernen Menschenpopulationen sowie dem HN (Philopatrie), aber abweichend vom Berggorilla, wo Männchen und Weibchen in etwa gleichem Umfang auswandern. Der Lebensraum der Männchen der beiden untersuchten Australopithecinen war damit höchstens 30 qkm groß (so groß ist das dolomitische Gebiet, das die während der Zahnbildung eingebauten Sr-Isotope lieferte, und in dem die Männchen offenbar zeitlebens verblieben). Die Weibchen von Swartkans und Sterkfontain waren dagegen in einer anderen Region (außerhalb des dolomitischen Gebietes) aufgewachsen und sind danach in die Dolomitregion eingewandert. Der kleine Aktionsradius der Männchen ist insofern überraschend, weil man bisher davon ausging, die zweibeinige Fortbewegung entwickelte sich aus der Notwendigkeit, zum Nahrungserwerb große Entfernungen in der Savanne zu überbrücken. Stattdessen sieht es nun so aus, als nutzten die Australopithecinen die Nahrungsquellen, die ihnen die lokale Landschaft bot (Natwiss. Ru. 9/2001, 480).

Der benötigte Lebensraum korreliert auch mit der Ernährungsweise. Blattfressende Primaten benötigen kleinere Lebensräume als Fruchtfresser. Australopithecinen lebten in bewaldeten Savannen; ihre Nahrungsquellen waren sowohl Bäume wie Gras (ggf. sekundär über Fleisch von Grasern) (einige ostafrikanische Individuen ernährten sich gemäß C-Isotop-Analysen nur von Gras – primär oder sekundär). Daneben wurden auch harte Objekte wie Knollen oder Samen genutzt. Moderne Schimpansen leben nur von Nahrungsmitteln, die von Bäumen stammen, selbst wenn sie in Savannen leben; ihr Lebensraum ist in der Savanne daher ca. 600 qkm groß (Uganda). Der kleine Lebensraum der Australopithecinen von Swartkans und Sterkfontain (vergleichbar den Berggorillas: 25 qkm) spricht daher für ein breiteres Nahrungsspektrum (baum- und grasgeneriert).

Unter den modernen Primaten dürfte der Pavian *Theropithecus gelada* (sowie sein größerer fossiler Vorfahr, der die Körpergröße der Australopithecinen erreichte und dasselbe Habitat nutzte) am ehesten dem Ernährungsverhalten der Australopithecinen nahe kommen. Die modernen Paviane praktizieren ebenfalls Philopatrie; die Gefährdung durch Beutegreifer in der offenen Savanne kompensieren sie, indem sie in Großgruppen mit bis zu 60 Individuen leben; ihre Reviergröße entspricht den Schätzungen für die Australopithecinen. Rätselhaft ist, wie zwei gleich große Primaten, die riesigen Vorfahren des modernen Pavian und die zweibeinigen Australopithecinen, im gleichen Lebensraum koexistieren konnten, wo sie doch um die gleichen Nahrungsquellen konkurrierten (Nat. 474, 43).

Werkzeugnutzung durch AAFRI?

Die äußere Anatomie von Handknochen sagt nicht immer etwas über die Nutzung der Hände aus, denn sie kann auch auf Retention altertümlicher Merkmale beruhen. Die Innenstruktur des Knochens (Volumen, Dichte und Struktur des Trabekelknochens in den Metacarpalia), die sich unter der Funktion (Zug und Druck) im Laufe des Lebens durch Remodellierung des Trabekelknochens unter Funktion ausbildet, erlaubt viel zuverlässigere Aussagen zur Nutzung der

Hände, als die äußere Knochenanatomie. Unter veränderter funktioneller Belastung ändern sich sowohl die Dichte des Trabekelknochens, wie die Richtung der Trabekel.

Im Vergleich mit modernen Menschen auf der einen Seite und großen Menschenaffen auf der anderen Seite als Referenzwerte ließ sich so feststellen, dass die Hände von AAFRI einerseits zu Funktionen der Fortbewegung – also dem Klettern in Bäumen – genutzt wurden (hohe Dichte des Trabekelknochens wie bei Schimpansen), andererseits aber auch schon Merkmale in der Verteilung des Trabekelknochens (z.B. Volumen) und seiner Struktur aufweisen, die belegen, dass sie zum Präzisionshandgriff und zum kräftigen Anfassen mit viel Druck (wie z.B. beim Greifen eines Hammers) genutzt wurden.

Die äußere Anatomie war also noch recht primitiv, die interne (trabekuläre) Struktur dagegen schon indikativ für Werkzeugnutzung. Insgesamt zeigt sich in der Trabekelstruktur ein Mosaik zwischen Merkmalen von modernen Menschen und großen Menschenaffen. Konkret finden sich eindeutige Hinweise auf ein kraftvolles Gegenüberstellen des Daumens beim Präzisionsgriff. Die höchsten Krafteinwirkungen auf den Daumen erfolgen beim Nutzen von Abschlügen (z.B. zum Abtrennen von Fleisch), nicht dagegen bei der Herstellung von Werkzeugen selbst.

Auch wenn man bisher keine Werkzeuge in Verbindung mit AAFRI (3 – 2 MA) gefunden hat, spricht dies für die Nutzung von Werkzeugen schon 0,5 MA vor dem ersten Nachweis von Werkzeugen überhaupt.

Eindeutige Hinweise auf eine komplett moderne Handanatomie finden sich erst ab 0,2 MA sowohl bei HN wie HS, fragmentarisch erhaltene Hinweise hierauf aber auch bei 0,8 MA alten *H. antecessor* und fraglicher bei 1,4 MA alten HE.

Im Jahr 2015 wurde dann allerdings von einem 1,84 MA alten recht modernen Fingerknochen (OH 86) von Olduvai Gorge/Tansania berichtet, der gerade und länger ist als die Fingerknochen von Australopithecinen und HH, die man in der Nähe gefunden hatte. Am stärksten ähnelt dieser Fingerknochen jenen früher HS. Offenbar lebten zu jener Zeit modern aussehende Homininen (jedenfalls mit moderner Handanatomie) neben primitiveren Homininen gleichzeitig in derselben Region (Nat. 524: 391).

Die 3,4 MA alten Schlagmarken an einem Knochen, die AAFAR als Verursacher zugerechnet werden, gehen (wenn sie wirklich von AAFAR stammen) einher mit einer Handanatomie von AAFAR, die erst wenig in Richtung auf die moderne Menschenhand entwickelt ist (aber schon asymmetrische Metacarpal-Köpfe und evtl. langer Daumen).

Die Nutzung von Werkzeugen setzt offenbar nicht alle Merkmale der modernen Handanatomie voraus. Allerdings könnte die Werkzeugnutzung am Anfang nur sporadisch und gelegentlich, also eher selten, erfolgt sein. Die moderne Handmorphologie dürfte erst als Antwort auf regelmäßige Werkzeugnutzung herausgebildet und herausselektiert worden sein, d.h. **am Anfang war das Werkzeug, dann folgte die anatomisch daran angepasste Hand**, was zu einer zeitlichen Entkoppelung zwischen Werkzeugnutzung und äußerer Anatomie der Hand führte (Sci. 347: 395).

Vergleich der Ernährung von AAFRI, AROB und frühen Homo in Südafrika:

Bezogen auf Südafrika ergaben vergleichende Untersuchungen der Isotopzusammensetzung sowie von Abnutzungsspuren an Zähnen, dass sich AAFRI von einem breiten Nahrungsspektrum (sowohl Pflanzen, vor allem Blätter und Früchte von Bäumen und Büschen, und Fleisch) ernährte, während sich AROB auf pflanzliche (auch Knollen, Wurzeln) und frühe Homo auf fleischliche Nahrung spezialisierten. Dabei kann aber nicht gesagt werden, welche Nahrung (pflanzlich oder tierisch) AAFRI bevorzugte bzw. ob es jahreszeitliche Unterschiede gab, und welche der beiden Ernährungsweisen nur als „Reserve“ für Notzeiten diente? Vor allem das Modell jahreszeitlich differenzierter Präferenzen gilt als plausibel, weil es Widersprüche zwischen Zahnmorphologie, Abnutzungsspuren an den Zähnen sowie C-Isotop-Daten erklärt. Für ASED liegen noch keine vergleichbaren Daten vor. **Offenbar spaltete sich die breite ökologische Nische des AAFRI in zwei engere Nischen für AROB und frühe Homo auf** (Nat. 489, 558).

Ernährungsweise der ostafrikanischen Homininen zwischen > 4 und 1,5 MA (C3- vs. C4-Ernährung) (PNAS 101: 10495, 10501, 10507, 10513):

> 4 MA: dominiert von C3 (*Australopithecus anamensis*), wie bei modernen Schimpansen

ab 3,5 MA: mehrere Homininenarten gingen dazu über, auch C4-Nahrung zu sich zu nehmen; individuell sehr unterschiedlich, große Variationsbreite (was untypisch für afrikanische Säugetiere ist).

So findet sich bei 20 AAFAR-Individuen aus dem Zeitaum > 3,4 bis 2,9 MA ein deutlicher C4-Anteil, allerdings ohne zeitlichen Trend im betrachteten Zeitintervall. Selbst innerhalb sehr kleiner Zeitintervalle war das C3-C4-Verhältnis sehr variabel. Offenbar war es AAFAR, der als erster Hominine C4-Nahrung explorierte – und das 1 MA, nachdem C4-Nahrung in seinem Lebensraum und dessen Umgebung verfügbar geworden war. Erstmals wurde Nahrung aus der Savanne genutzt – eine Voraussetzung für die Differenzierung der Ernährungsweise und Spezialisierungen der späteren Homininen-Taxa.

Auch 3,3 MA alte *Kenyanthropus* zeigten eine extreme Variabilität der Ernährungsweise von fast ausschließlich C3-Nahrung bis C4-dominiert.

Weiter westlich, im Tschad, ernährte sich vor > 3 MA *Australopithecus bahrelghazali* überwiegend von C4-Nahrung – in einem ähnlichen Umfang wie *Paranthropus boisei* 1,5 MA später in Ostafrika. Der Lebensraum war offenes Gras- und Buschland im Umfeld des damals sehr großen Tschadsees; die häufigsten C4-Quellen dürften hier Gräser und Seggen gewesen sein. Die Verschiebung in den Nahrungspräferenzen war offenbar die Grundvoraussetzung dafür, dass Australopithecinen neue Habitate erobern konnten (PNAS 109: 20369).

ab 2,5 MA: *Paranthropus* ernährt sich fast ausschließlich von C4, was völlig untypisch für catarrhine Primaten ist (mit Ausnahme des grasfressenden fossilen Gelada, *Theropithecus gelada*), während andere Taxa wie AAFRI weiterhin eine gemischte und stark variierende Nahrung (C3 und C4) zu sich nahmen.

Theropithecus war ein großer Pavian, der sich den Lebensraum Süd- und Ostafrikas mit den Homininen teilte. In Kenia gab es zwei Arten: *T. brumpti* (4 bis 2,5 MA) und *T. oswaldi* (2,0 – 1,0

MA). Bereits vor 4 MA ernährte sich *Theropithecus* überwiegend aus C4-Quellen, und der C4-Anteil nahm dann im weiteren Verlauf weiter zu, so dass die letzten Vertreter vor 1 MA fast ausschließlich C4-Nahrung nutzten (wahrscheinlich Gräser, Seggen). Der C4-Anteil war über die gesamte Lebensspanne der beiden Arten größer als bei Australopithecinen, *Kenyanthropus* und *Homo*, ähnelte aber *Paranthropus*.

Die C-Isotop-Verhältnisse in den Zähnen korrelieren mit einer Zunahme der Größe der Seitenzähne und des Unterkieferquerschnitts, d.h. die zunehmende C4-Ernährung könnte zur Robustheit des Kausystems der Australopithecinen beigetragen haben.

2,0 MA: Die Homininen im Turkana-Becken hatten sich in zwei Gruppen aufgespalten: Frühe *Homo* hatten eine Ernährung im Verhältnis 65/35 C3:C4, *Paranthropus boisei* dagegen 25/75 C3:C4. In der Folgezeit erhöhte *Homo* den C4-Anteil, während *P. boisei* seiner Ernährungsweise treu blieb.

Im Jahr 2018 zeigte allerdings eine Studie mit Isotopdaten aus Zahnschmelz und Paläosol-Karbonaten, dass sowohl *Paranthropus* wie frühe *Homo* (HRU in Ostafrika) bereits Nahrungsgeneralisten waren. In den baumreichen Savannen im recht kühlen und feuchten Klima des Malawi-Rift (an der Westküste des damaligen Malawi-Sees) vor 2,4 MA lebten beide Arten (ABOI, HRU) überwiegend von C3-Quellen. Beide Arten waren auch recht ortstreu in der Nähe der Süßwasserquellen entlang der Ränder des Sees.

Gleichalte *Paranthropus aethiopicus* aus dem offeneren und trockeneren nordafrikanischen Riftgebiet nutzten dagegen bereits einen höheren Anteil von C4-Pflanzen; dieser Trend verstärkte sich nach 2 MA, als die Savannen noch offener wurden. *Homo* behielt dagegen auch zu jener Zeit eine größere Vielseitigkeit bei.

Südafrikanische *Paranthropus robustus* lebten dagegen weiterhin überwiegend von C3-Pflanzen. Sowohl *Homo* wie *Paranthropus* waren demnach Opportunisten, die flexibel waren und mit den Verhältnissen in einem breiten Spektrum von Habitaten des unteren Pleistozäns Nordost-, Ost- und Südafrikas zurecht kamen (PNAS 115: 13330).

Zahnschäden: Bei einem 2,5 MA alten AAFRI fanden sich nicht-kariöse Erosionsschäden an den labialen Zahnhälsen und darunter liegenden Wurzeloberflächen an einem unteren seitlichen Schneidezahn und dem benachbarten Eckzahn; die Läsionen entstanden durch erosive Abnutzung und reichten bis zu den approximalen Wurzeloberflächen, die ebenfalls betroffen waren. Alle anderen untersuchten AAFRI waren aber frei von solchen Läsionen. Erster Nachweis derartiger Schäden bei Homininen außerhalb von *Homo* (Int J Paleopathol. 22: 163).

„Praeanthropus-Problem“

Einige Autoren konzentrieren sich stärker auf das postkraniale Skelett und unterscheiden dann eine basale Dichotomie der Australopithecinen s.l. entsprechend der Fortbewegung; eine Gruppe ist eher durch Klettern und „bent-legged bipedal walking“ (gebeugt-beinig) charakterisiert; diese Linie führt zu den meisten Australopithecinen, so zu AAFAR und *Paranthropus*. Die andere Linie ist durch ein mehr geradbeiniges, modernes bipedales Gehen charakterisiert. Diese Linie führt nach dieser Theorie zum modernen Menschen; diese Formen werden dann unter „*Praeanthropus*“

zusammengefasst und sollen evtl. über *Homo (Kenyanthropus?) rudolfensis* zu *Homo* führen. In diesem Sinne sollen *A. anamensis* und einige bisher zu AAFAR gestellte Fossilien auf eine modernere Gangweise deuten und wären damit zu *Praeanthropus* zu ziehen (BENTON 2007 spricht dann auch von *P. anamensis* und *P. afarensis* und zieht auch Lucy zu *Praeanthropus* und grenzt *Praeanthropus* deutlich von *Australopithecus* ab, der durch *A. africanus* vertreten ist). Andere Forscher lehnen diese frühe Dichotomie nach der Fortbewegungsart (und damit das *Praeanthropus*-Konzept für einige grazile Australopithecinen) ab: erst mit *H. ergaster* sei eine moderne aufrechte Gangweise etabliert worden, und neue Analysen von *A. anamensis* sollen ergeben haben, dass sich das postcraniale Skelett nicht wesentlich von demjenigen der anderen frühen Australopithecinen unterschied.

arob-arob

Robuste Australopithecinen (syn. *Paranthropus*):

Robuste Pflanzenfresser mit großen Zähnen und kräftigen Kiefern, kleinem Gehirn; konnten aufrecht gehen, ansonsten aber noch recht affenähnlich.

Nach aktuellen Angaben (McCOLLUM 1999):

- *A. robustus*: 1,8 – 1,5 MA (auf Südafrika beschränkt)
(nach neueren Daten aber mindestens ab 2,0 MA, und aus Swartkans ist ein Exemplar bekannt, **das zwischen 1,04 und 0,62 MA datiert**)
- *A. aethiopicus*: 2,7 – 2,3 MA (Ostafrika)
- *A. boisei*: 2,5 – 1,2 MA (Ostafrika); ältester Fund (2,5 MA)
vom Malawi-See und damit aus dem Hominidenkorridor, der Ost- und Südafrika verbindet und aus dem lange Zeit überhaupt keine Hominiden-Fossilien bekannt waren. Am Malawisee Zeitgenosse des *Homo rudolfensis*.
(außerdem sind non-robuste *Australopithecus*reste aus Ostafrika aus der Zeit zwischen 3,4 und 1,9 MA bekannt, vgl. *Praeanthropus africanus*, *A. garhi*).

Der massive Schädelbau wird auf die Zunahme der Trockenheit zwischen 2,8 und 2,5 MA zurückgeführt, als sich die offenen Landschaften mit ihren hartfaserigen oder hartschaligen Pflanzen ausdehnten, die Flussauen schmaler wurden. Der Selektionsdruck führte zur Aufspaltung der Gattung *Australopithecus* in *Paranthropus* und *Homo*.

Typische gemeinsame Merkmale aller *Paranthropus*: extreme postcanine Megadontie, Prämolaren mit molarisierten Wurzeln, untere Molaren mit zusätzlichen Höckern, dicker Zahnschmelz, vorspringender Jochbogen über der Kauebene, nach vorn verlagertes Zygoma, robuster Unterkiefer mit absolut und relativ großem, hochgewachsenen Ramus; schmale Schneide- und Eckzähne; verdickter harter Gaumen; Gesicht hoch unter dem Neurocranium angesetzt, Stirnregion hinter einem supraorbitalen Torus und zwischen nach vorn konvergierenden Temporallinien „eingedrückt“. Scheitelkamm an der Oberseite des Schädels infolge extrem vergrößerter Kaumusculatur.

Allerdings sind nicht alle dieser Merkmale spezifisch für robuste Australopithecinen; *A. africanus* hat ebenfalls große Molaren, einen vertikal großen und hochgewachsenen Ramus mandibulae und ein relativ weit nach vorn positioniertes Zygoma, und auch *HRu* zeigt postcanine Megadontie

(wenn auch in geringerem Umfang als bei den robusten Australopithecinen), molarisierte Prämolarenwurzeln und verdickten Zahnschmelz.

Die bisher aufgrund einer Vielzahl gemeinsamer kranialer Merkmale angenommene sehr enge Verwandtschaft der drei *Paranthropus*-Arten wird neuerdings infrage gestellt, seit eine Analyse der postnatalen Wachstumsvorgänge im Kiefer- und Vordergesichtsbereich von Mensch und Menschenaffen ergab, dass diese im Wesentlichen von der Größe der Zähne gesteuert werden. Die Zähne sind weitgehend für die übrige Gesichtsform verantwortlich. Damit relativiert sich auch die Frage nach der Konspezifität von *A. robustus* und *A. boisei* als geographische Rassen derselben Art.

So erfordern die großen Molaren der Australopithecinen zwangsläufig einen großen, hochgewachsenen hinteren Unterkieferteil sowie große Kiefermuskeln, die ihrerseits wieder zu der sagittalen Knochenleiste auf der Schädeloberseite führten. Die schmalen Frontzähne verändern die Konfiguration des Nasenbodens. Um die konkurrierenden Anforderungen der wachsenden Mund- und Nasenhöhle und des massiven Unterkieferastes auszubalancieren, verdickt sich der knöcherne Gaumen zu einem massiven Knochen in der Mitte des Gesichts. Die übrigen Knochen des Gesichtsschädels müssen sich dann diesen Gegebenheiten und dem dicken Gaumen anpassen, mit der Folge, dass ein Gesichtsschädel entsteht, der so groß wird, dass er fast den vorderen Hirnschädel überdeckt.

Die vielen gemeinsamen Gesichtsmerkmale der drei robusten Arten sind somit die zwangsläufige Folge der Kombination aus großen Backenzähnen und kleinen Frontzähnen; letztere könnten aber auch in den drei Arten unabhängig voneinander aufgrund gleichartigen Selektionsdrucks (z.B. Ernährung von harten Nüssen und Wurzeln) entstanden sein und müssen nicht auf naher Verwandtschaft beruhen. Ein wesentlich verlässlicheres Merkmal hinsichtlich kladistischer Beziehungen stellen die Zähne selbst dar, und Variationen in der Zahnform deuten darauf, dass die robusten Australopithecinen nicht so eng miteinander verwandt sind, wie man es aufgrund der übrigen Gesichtsmerkmale bisher annahm. Die Kombination riesiger Molaren mit kleinen Frontzähnen ist somit ein einzelnes Merkmal, und weitere 50 – 70 Merkmale, die bisher als Synapomorphien galten, sind ontogenetische Nebenprodukte der Zahngröße und –proportionen im Rahmen der craniofazialen Morphogenese (und *nicht* unabhängig voneinander in der robusten Linie entstanden). Selbst wenn die drei Arten unabhängig voneinander in verschiedenen Gegenden Afrikas entstanden wären, würden sich ihre Gesichter ähneln, solange sie große Molaren und kleine Frontzähne aufweisen. Die Robustizität soll sich relativ schnell entwickelt haben, als es in Afrika aufgrund der weltweiten Abkühlung vor 2,5 MA immer trockener wurde. Die robusten Australopithecinen behielten immer die Verbindung zu den fruchtoreichen wasserführenden Zonen, die für die Entstehung und Ausbreitung der Australopithecinen von so entscheidender Bedeutung waren. Das Aussterben vor ca. 1 MA wird mit der Konkurrenz mit anderen spezialisierten Pflanzenfressern wie Schweinen und Antilopen in Verbindung gebracht, weniger mit dem Frühmenschen *Homo erectus* (Roots S. 26).

Deshalb ist immer noch strittig, ob es sich bei *P. robustus* und *P. boisei* wirklich um Schwestertaxa handelt. Gesichtsmorphologie, Morphologie der Prämolarenwurzeln sowie mikrostrukturelle Aspekte (z.B. tägliche Schmelzsekretionsrate in der Zahnentwicklung) sprechen gegen den Schwesterstatus (Nat. 470, 347). CT-Untersuchungen des Gesichtsschädels bestätigten aber die enge Verwandtschaft und Monophylie der robusten Australopithecinen; gewisse Ähnlichkeiten in bestimmten Merkmalen mit AAFRI beruhen auf Konvergenz. Östliche und südliche robuste Australopithecinen gehen also auf eine gemeinsame Basis zurück – ohne Bezug zum AAFRI (PNAS 108, 16200).

Für *P. robustus* (auf Südafrika beschränkt) konnte nachgewiesen werden, dass er Knochenwerkzeuge zum Ausgraben z.B. von Knollen oder Wurzeln verwendete (Roots S. 26).

Gruppenverhalten, Sexualdimorphismus:

Untersuchungen an 19 Gesichtsschädeln bzw. Oberkiefern und 16 Unterkiefern von *P. robustus* (ganz überwiegend aus Swartkans) aus dem Zeitraum zwischen 2,0 und 1,5 MA deuten auf ein gorilla-artiges Gruppen- und Sexualverhalten (Sci. 318, 1363 + 1443) mit Haremsbildung. Derartige Primaten sind gekennzeichnet durch ausgeprägten Sexualdimorphismus: Männchen deutlich größer als Weibchen; Körperwachstum der Männchen hält mehrere Jahre länger an als bei Weibchen (bei Gorillas etwa 5 – 6 Jahre länger), obwohl die Bezahnung bei Männchen und Weibchen zur gleichen Zeit komplettiert wird. Auch Körperform und Fellfarbe ändern sich bei den älteren, dominierenden Männchen (z.B. Silberrücken). Bei Mandrills bricht der letzte Molar bei den Männchen sogar früher durch als bei Weibchen, dennoch wachsen die Männchen mehrere Jahre länger.

Die Untersuchung der Fossilien von *P. robustus* spricht für ein verlängertes Wachstum der Männchen (die Korrelation mit dem Alter erfolgte über den Abrasionsstatus der Zähne); auch die Schädelmerkmale veränderten sich dabei (Robustheit nimmt zu). Weibchen waren bei oder kurz nach Durchbruch von M3 ausgewachsen.

Die *P.-robustus*-Fossilien von Swartkans wurden von Raubtieren zusammengetragen; in dem Swartkans-Material dominieren Männchen (14 : 3). Dies spricht dafür, dass Weibchen in Gruppen relativ geschützt lebten, während nicht-dominierende Männchen, die also keinen Harem hatten, als Einzelgänger, in der Peripherie sozialer Gruppen oder in kleinen Junggesellengruppen lebten und dadurch ein viel größeres Risiko hatten, von Raubtieren gefressen zu werden. (Die Sterblichkeit männlicher Paviane außerhalb von Gruppen ist mindestens 3 x so groß wie der Weibchen und der in den Gruppen lebenden Männchen).

Es ist dagegen nicht sicher, ob die (älteren) Funde von *Australopithecus africanus* in Sterkfontain ebenfalls auf Raubtiere zurückgehen. Wenn dies der Fall ist, deutet dies auf ein völlig anderes Gruppenverhalten von AAFRI, denn dessen Fundmaterial zeigt keine Überrepräsentation von Männchen; hier sind eher Weibchen überrepräsentiert, oder das Material zeigt eine ausgeglichene Geschlechtsverteilung.

Ernährung: ging man bisher aufgrund der cranialen und dentalen Anatomie wie selbstverständlich davon aus, dass sich die robusten Australopithecinen von harten Nüssen und Samen ernährten (Nussknackergebiss), zeigten – unabhängig voneinander – sowohl mikroskopische Untersuchungen der Abnutzungsmuster an den Zähnen wie auch Untersuchungen der C-Isotope, dass sich das Ernährungsspektrum der robusten Australopithecinen nicht deutlich von dem der grazilen Arten unterschied. Ostafrikanische *P. boisei* zeigen keinerlei Abnutzungsspuren, die typisch für harte Nüsse und Samen sind (wie man sie z.B. bei Kapuzineraffen findet). Allenfalls der südafrikanische *P. robustus* könnte harte Nahrungsobjekte in bestimmten Jahreszeiten gegessen haben. Aber Isotopendaten von 20 robusten und 25 grazilen Australopithecinen Südafrikas zeigen keine Unterschiede zwischen beiden Gruppen. Auch robuste Australopithecinen bevorzugten Früchte von Bäumen und Büschen, falls sie welche fanden; ähnlich einigen Pavianen konnten sie sich aber auch notfalls mit Gräsern und Seggen begnügen. Damit stellt sich die Frage, wieso die robusten Australopithecinen dann überhaupt so massive Kiefer und Zähne entwickelten, wenn sich ihr Ernährungsspektrum nicht wesentlich von den grazilen Taxa unterschied? Offenbar handelt es sich um eine Option, in schlechten Zeiten wie Trockenheit und Stress auch mit schlechterer Nahrung auszukommen (Gorillas entwickelten scharfe Zähne, um faserreiche Blätter zu essen, um in Krisenzeiten zu überleben; sie bevorzugten aber Früchte und weiche Blätter). Die Anatomie zeigt somit nicht, was das Tier „normalerweise“ (oder „idealerweise“) isst, sondern was es essen kann, um in Krisenzeiten zu überleben (Sci. 320, 608).

Des Weiteren deuten sich trotz ähnlicher Gebiss- und Schädelanatomie erhebliche Unterschiede in der Ernährungsweise zwischen *P. robustus* und *P. boisei* an, wobei letzter nach C-Isotop-Studien eher Gräser und Seggen bevorzugte, während die Nahrung von *P. robustus* stärker gemischt war (auch Blätter, Früchte); das Mikrowear-Spektrum der Zähne deutet auf nur gelegentlichen Konsum härterer Nahrung. Keine der beiden Arten war aber ein „Nussknacker“. Die Kauflächen der Molaren beider Arten waren flach ausgebildet (im Gegensatz zu den ausgeprägten leistenartigen Höckern z.B. beim Gorilla). Gebisse mit starken, leistenförmigen Höckern (wie Gorilla) gelten als geeigneter, um zähes Pflanzenmaterial zu zerkleinern. Die Evolution geht aber den Weg des geringsten Widerstandes, und die Anpassungen in der Evolution der Homininen hatten – parallel zu den Klimaveränderungen bzw. ökologischen Veränderungen – sehr schnell zu erfolgen. Eine Verdickung des Zahnschmelzes als Anpassung an zähe Nahrung war (angesichts von 300 Genen, die für die Entwicklung von Molaren benötigt werden) daher angesichts der einfachen genetischen Architektur des Schmelzes der schnellere und einfachere Weg, mit zäher Nahrung fertig zu werden, als die Entwicklung von Zahnhöckern zu Kauleisten wie im Falle des Gorillas. Flache Molaren mit dickem Zahnschmelz stellen demnach eine schnellere (weil genetisch einfache) Antwort auf veränderte Nahrungsgrundlagen dar (Sci. 353: 29).

Experimentelle Untersuchungen zeigten schließlich, dass Nahrung (auch Phytolithe) gar nicht hart genug ist, um zu Schmelzabrasionen zu führen. Orang-Utan-Molaren gelten als geeignetes Vergleichsmaterial für Hominidenzähne mit dickem Zahnschmelz. Seine Schmelzhärte ist aber höher als selbst die Härte der Phytolithen aus Gräsern (die schon vergleichsweise harte Phytolithen produzieren!); Staub der kuwaitischen Wüste wies dagegen eine zwei- bis dreimal höhere Härte als der Orang-Utan-Zahnschmelz auf. In weiteren Experimenten konnten weder Phytolithen noch Schmelzchips zu einem Volumenverlust des Zahnschmelzes führen. Sie hinterließen zwar Spuren („microwear“), aber keinen Abrieb. Demnach resultiert die Zahnabnutzung nicht aus der Nahrung als solcher, sondern von Staub, der mit der Luft oder der Nahrung aufgenommen wurde. Dies erklärt die Diskrepanz bei *P. boisei*, wo die starke Abnutzung der Zähne (im Sinne von „macrowear“) nicht kompatibel ist mit den „Microwear“-Spuren, die auf eine Ernährungsweise deuten, die nicht so hart war wie bisher angenommen (Nat. 493, 486).

Ein weiteres Problem besteht darin, dass das Microwear-Muster stark vom Phytolith-Gehalt abhängig ist. Wie Untersuchungen mit Meerschweinchen ergaben, führen feuchte, phytolith-reiche Pflanzen zu nahezu identischen Abriebmustern wie trockene phytolith-arme Pflanzen. Dadurch ist es sehr problematisch, vom Abriebmuster (Microwear) auf Ernährung und Lebensraum zu schließen, und alle ökologischen Schlussfolgerungen, die man bisher auf Microwear-Analysen basiert hat, müssen infrage gestellt werden: sie können richtig sein, *müssen* aber nicht. Das Abriebmuster von Gras- und Laubfressern kann daher identisch ausfallen. Um das Microwear-Muster richtig interpretieren zu können, müsste man wissen, wie hoch der Phytolith- und Feuchtigkeitsgehalt der Pflanzennahrung war (nach www.antropus.de, 1/2019).

Die Evolution der robusten Australopithecinen könnte mit Konkurrenzdruck durch die im gleichen Lebensraum vorkommenden grazilen Australopithecinen/frühen *Homo* erklärt werden: leben zwei nahe verwandte Arten im gleichen Lebensraum, bestehen evolutionäre Tendenzen, sich deutlich voneinander abzuheben, d.h. in unterschiedliche ökologische Richtungen zu drängen, um sich ökologisch aus dem Weg zu gehen. Dies könnte zu den völlig unterschiedlichen Gebissen und der abweichenden Ernährungsweise von *Paranthropus boisei* und *Homo habilis*/frühen *Homo* geführt haben. Starke kulturelle Unterschiede bildeten dann auch eine Fortpflanzungsbarriere und beschleunigten so die genetische Separation (Spektr. Wiss. 1/2015: 26).

Auf diese Weise könnten die robusten Australopithecinen indirekt zur Evolution der Menschenlinie beigetragen haben, indem sie mit veranlassten, dass diese sich (stärker als in Abwesenheit der robusten Taxa) in eine andere Richtung (weichere Kost, Früchte, Fleisch, Knochenmark) entwickeln musste und damit eine Lebensweise annahm, die sowohl Werkzeuggebrauch wie auch Nutzung von Feuer (Kochen?) favorisierte und daher über Rückkoppelungseffekte sowohl die Zunahme der Gehirngröße (Fleischnahrung, Werkzeugnutzung, soziale Interaktion) wie auch die Perfektionierung des aufrechten Ganges (und schließlich die Fähigkeit zum Ausdauerlauf) auslöste.

Vergleiche zwischen HRU und *Paranthropus boisei* (ABOI), die gleichzeitig am Malawi-See in Ostafrika lebten, zeigten artspezifische Veränderungen im Nahrungsspektrum im Zeitverlauf bei ABOI: Vor 2,4 MA lebten beide Taxa am Malawi-See in einer bewaldeten Savanne, die recht kühl und feucht war, und ernährten sich von C3-Pflanzen. Sie waren Nahrungsgeneralisten und wiesen keine Spezialisierungen auf bestimmte Pflanzenarten auf. Nordöstlich des Malawi-Sees war das Klima dagegen bereits heißer und trockener; ABOI, die dort lebten, passten sich an dieses Klima an und ernährten sich neben C3- auch von C4-Pflanzen. Vor 2,0 MA verstärkte sich dieser Trend, weil es in Ostafrika heißer und trockener wurde. ABOI spezialisierte sich auf Gräser. AROB, der in Südafrika lebte, ernährte sich dagegen weiterhin von C3-Pflanzen, da dort noch längere Zeit gemäßigtes Klima herrschte.

Während der ABOI Ostafrikas infolge des Klimawandels also zum Grasfresser wurde, ist unbekannt, was aus dem HRU wurde. Die eine Auffassung ist, dass er dazu überging, Aas zu fressen und sich damit zum frühen HE weiterentwickelte, nach einer anderen Auffassung könnte er ausgestorben sein, weil seine Nahrungsgrundlage verschwand und er kein Gras fressen wollte (nach www.antropus.de).

Kautechnik: Die robusten Australopithecinen unterschieden sich auch in der Kautechnik. Auf die einwirkende Kraftrichtung (horizontal oder vertikal) lässt die Spreizung der Wurzeln der oberen Molaren schließen. AAFRI (3,0 – 2,2 MA) besaß viel stärker gespreizte Wurzeln als *P. robustus* und *P. boisei*. Das bedeutet, dass die Zähne von AAFRI viel stärkeren seitlichen (horizontalen) Belastungen ausgesetzt waren als bei anderen Hominiden. Die Wurzeln von *P. robustus* sind dagegen stark verdreht, was darauf deutet, dass leichte Dreh- sowie Vor- und Rückbewegungen des Unterkiefers vollzogen wurden, ähnlich einem Wiederläufer, was zu einer sehr sorgfältigen Zerkleinerung der Nahrung führt. Die unterschiedlichen Kautechniken der Hominiden dürften auch großen Einfluss auf die Schädelanatomie gehabt haben (www.antropus.de).

Komplexe Modellierungen der Kau-Biomechanik und Unterkiefer-Morphologie von 30 Primatenarten und 8 fossilen Homininen-Arten ergaben allerdings, dass der Unterkiefer von *Homo* zu keiner Zeit und in keinem Taxon an harte Nahrung wirklich angepasst war. Dies gilt auch für die robusten Australopithecinen, die weichere Nahrung zu sich nahmen als bisher angenommen – in Einklang mit Studien zu Abriebmustern auf Zahnoberflächen oder Isotopanalysen. **Offenbar gab es überhaupt keine Spezialisten für harte Nahrung in der Homininen-Linie.** Allerdings hatten manche Hominini die Möglichkeit, im Notfall auf härtere Nahrung zurückzugreifen, was ihre Flexibilität in Krisenzeiten erhöhte (Sci. Rep. 10: 6793).

Karies: Bei einem 1,8 bis 1,5 MA alten jung-adulten *P. robustus* aus Swartkans fand sich **Karies** im Zahnhalsbereich der mesialen und distalen Approximalfächen sowie im Zahnschmelz des distalen Kontaktpunktes eines Molaren. Schon zuvor waren zwei Fälle von *P. robustus* mit Karies

beschrieben worden, allerdings in Verbindung mit okklusalen und bukkalen Schmelzhypoplasien. Karies findet sich bei weniger als 3 % der 116 – 128 *P. robustus*-Funde aus Swartkans. HE der gleichen Fundstelle scheinen häufiger an Karies zu leiden, allerdings ist die Anzahl der HE-Funde zu gering, um dies statistisch absichern zu können (Arch Oral Biol. 35, 381; anno 1990).

Insektivorie: man ging bisher davon aus, dass AROB mit modifizierten Knochen – die die ältesten bekannten Knochenwerkzeuge darstellen – Wurzeln und Knollen ausgrub (Swartkans, Sterkfontein). Die Analyse der Abnutzungerscheinungen an den Knochenwerkzeugen deuten aber darauf, dass sie mit ihnen in Termitenhügeln gruben (PNAS 98, 1358).

Aussterben: AROB lebte nur in Südafrika im Einzugsgebiet des Limpopo. Die Art bevorzugte C3-Ernährung, ebenso wie ASED. Trockene Klimaphasen waren daher sehr ungünstig. C3-Pflanzen dominierten zwar zu keinem Zeitpunkt im Lebensraum von AROB (Limpopo-Gebiet), in trockenen Phasen zogen sie sich aber noch mehr zurück. Vor 2 – 1,75 MA war es in der Region recht feucht, es gab bewaldete Zonen und C3-Pflanzen waren nicht selten, und aus dieser Zeit finden sich viele Funde von AROB; zur gleichen Zeit lebte in derselben Region auch ASED mit ähnlichen Nahrungs- und Habitatpräferenzen (feuchtere, waldreichere Habitate mit C3-Nahrung) .

Vor 1,0 bis 0,6 MA wurde es im Limpopo-Einzugsgebiet zunehmend trockener, wohl bedingt durch die Expansion des antarktischen Eisschildes. Weiter zum Äquator hin, am Malawi-See, wurde es dagegen im gleichen Zeitraum feuchter. Die regenreiche Zone kontrahierte auf den Äquator hin. Im Limpopo-Einzugsgebiet dürften sich im Rahmen des 21000-Jahre-Präzessions-Zyklus trockenere und feuchtere Phasen abgewechselt haben; in den trockeneren Phasen ging dem AROB Lebensraum verloren, Populationen könnten lokal ausgestorben sein, in feuchteren Phasen konnten überlebende Populationen wieder expandieren. Da C3-Pflanzen im Lebensraum von AROB niemals dominierend waren, dürfte AROB besonders empfindlich gewesen sein für die zunehmende Trockenheit und den Rückzug der C3-Pflanzen ab 1,0 MA. Der letzte AROB lebte irgendwann vor 1,04 – 0,62 MA in Swartkans. Erstnachweis vor mindestens 1,975 MA, es gibt aber auch Datierungsspannen, die bis zu ca. 2,3 MA hinab reichen (Nat. 560: 76).

keny-keny

“Kenyanthropus platyops (KP)-Problem”, 3,5 - 3,3 MA:

Beachte letzten Absatz unten! Möglicherweise handelt es sich nur um einen durch Matrixexpansion zerstörten und verformten Schädel aus der Linie von *A. anamensis* --- AAFAR, zumal bisher nur ein einziges Exemplar dieser angeblich neuen Art gefunden wurde (Sci. 299, 1994). Evtl. regionale Variante von AAFAR.

Schlüsselmerkmale: kleines, schimpansenähnliches Hirnvolumen, primitives Neurocranium; ungewöhnliche Kombination aus kleinen Backenzähnen, großem, flachen Gesicht, nach vorn verlagertes (in der Prämolarenregion beginnender) Jochbogen, relativ *orthognath* (in Relation zu den graziilen Australopithecinen). (s. Nat. 410, 433 ff.). Vermutlich handelt es sich bei KP um eine geographische Australopithecinen-Variante (Roots S. 25).

Während bisher aus dem Zeitraum zwischen 4,0 und 3,0 MA nur eine Homininenart bekannt war (AAFAR, abgesehen von der nur sehr fragmentarischen Art aus dem Tschad *A. bahrelgazali* = *A. aff. afarensis*), mit dem > 4,0 MA alten *A. anamensis* als vermeintlichen Vorfahr von AAFAR [-

und damit AAFAR als vermeintlicher gemeinsamer Vorfahr aller späteren Homininen galt -], wurde 2001 eine neue Art aus 3,5 – 3,3 MA alten Schichten westl. des Turkana-Sees (Kenia) beschrieben (*Kenyanthropus platyops* = KP), die belegt, dass nicht erst seit knapp 3,0 MA, sondern schon zu einem früheren Zeitpunkt eine adaptive Radiation von Homininen – wahrscheinlich auf der Basis unterschiedlicher Ernährungsgewohnheiten, evtl. infolge unterschiedlicher Habitate - erfolgt war. Die Fundstelle von KP deutet auf insgesamt stärkere Vegetation und stärkere Feuchtigkeit als die gleichalten Fundstellen von AAFAR; insgesamt dominierte aber an beiden Stellen eine Mischung aus Busch- und Grasland. Vielleicht war auch im Zeitraum zwischen 4,0 und 3,0 MA die Homininenentwicklung schon so komplex und „buschig“ (in kladistischer Hinsicht) wie in der Folgezeit, und nicht so geradlinig wie bisher angenommen? Damit wird auch die Position von AAFAR als letzter gemeinsamer Vorfahr infrage gestellt.

KP weist eine bisher einzigartige Kombination von primitiven und fortschrittlichen Merkmalen auf, z.B. die kleinen Molaren und das relativ flache, große Gesicht, das bereits an *H. rudolfensis* erinnert, der > 1,0 MA jünger ist. Überhaupt besteht die größte Ähnlichkeit bzgl. fazialer Merkmale mit *H. rudolfensis* (flaches Gesicht; große, vertikal orientierte Wangenregion), so dass man geneigt sein könnte, letzteren anstelle zu *Australopithecus* eher zu *Kenyanthropus* zu stellen (*K. rudolfensis*); das Gehirnvolumen ist dagegen noch menschenaffenähnlich wie bei AAFAR und AAFRI. Die Hauptunterschiede zu *HRu* beziehen sich damit auch auf nasale und neurokraniale Merkmale, während dentale und faziale Merkmale ähnlich ausgebildet sind.

Alle übrigen Homininen mit großen Gesichtern und ähnlich weit vorn positioniertem Jochbogen weisen große Zähne auf! Ein venöses Sinussystem im Hinterhauptbereich, wie es bei AAFAR und *Paranthropus* angetroffen wird, fehlt bei KP.

Als primitives Merkmal gelten die kleine Ohröffnung (wie Schimpansen und *A. anamensis*), dicker Schmelz der Backenzähne (wie AAFAR und *A. anamensis*) und die kleine Gehirngröße. Als abgeleitete Merkmale, die KP deutlich von AAFAR, AAFRI und *A. anamensis* unterscheiden, gelten dagegen der weit vorn (im Bereich der Prämolaren) entspringende Jochbogen --- was zu einer flachen Gesichtsanatomie führt – und die schmale, stärker vertikal orientierte Wangenregion; flach ausgezogener Bereich unter der Nasenöffnung. Die Position des Jochbogens entspricht *Paranthropus*; bei *Australopithecus* und *H. habilis* entspringt er weiter hinten. Die Flachheit des Gesichtes von KP wird neben der Position des Jochbogens auch durch die Position der Schneidezähne (nahe an der Verbindungslinie der beiden Eckzähne) bestätigt. Derart flache, orthognathisch wirkende Gesichter wurden bei frühen Homininen nur bei *Paranthropus* und *H. (K.) rudolfensis* angetroffen. Von *A. garhi* unterscheidet sich KP durch die deutlich kleineren Seitenzähne sowie den schwächeren Überaugenwulst.

Die Kleinheit der Molaren von KP könnte ein abgeleitetes Merkmal sein, aber auch die primitive Kondition in Homininen, sofern der 6 MA alte *Orrorin* – der ebenfalls kleine, menschenähnliche Molaren aufweist – als Homininer bestätigt würde. Der Zeitgenosse AAFAR hatte im Gegensatz zu KP große Molaren und ein viel kleineres, aber vorspringendes Gesicht. Die kleinen, menschenähnlichen Molaren von *Orrorin tugenensis* und KP könnten – so eine mögliche Interpretation – die gesamten Australopithecinen (*A. anamensis*, *A. afarensis*, *A. africanus*, *Paranthropus*-Gruppe) als Seitenlinie der Menschenentwicklung erscheinen lassen. Andererseits ist aber auch die kladistische Position von KP keinesfalls sicher; selbst die Erstbeschreiber halten es für keinesfalls sicher oder zumindest naheliegend, dass KP ein direkter Vorfahr von *Homo* ist. Möglicherweise ist die Molarengöße auch ein überbewertetes Merkmal, das sehr variabel ist und entsprechend den Nahrungsgegebenheiten relativ rasch an die jeweiligen Erfordernisse adaptiert, so dass seine kladistische Wertigkeit weit überschätzt wird, wie andere ernährungsassoziierte Merkmale auch.

Strittig ist auch, ob KP eine eigene Gattung (ggf. zusammen mit *Homo rudolfensis*) rechtfertigt. Eine Assoziation mit *Paranthropus*, *Homo* (ieS., ex *H. habilis/rudolfensis*, die auch gelegentlich zu *Australopithecus* gestellt werden) und *Ardipithecus* kann sicher ausgeschlossen werden. Würde man KP zu *Australopithecus* stellen, gäbe dies Probleme wegen der zahlreichen abgeleiteten (fazialen) Merkmale, die auch bei *H. rudolfensis* angetroffen werden. Einzigartig ist die Kombination kleiner Backenzähne mit einem großen flachen Gesicht und einer hohen Wangenregion; dies kommt bei keiner früheren oder gleichzeitigen Homininenart vor; alle anderen Arten mit großen Gesichtern haben große Zähne.

Im Vergleich mit AAFAR ist KP sogar primitiver in Bezug auf die äußere Ohröffnung und das Fehlen eines Hinterhaupt-Sinus-Systems, andererseits fortschrittlicher in Bezug auf die Gesichtsform; ein stärker orthognathes Gesicht hat sich also schon deutlich früher entwickelt als bisher angenommen, wohl in enger funktioneller Assoziation mit Ernährung und Kautätigkeit.

Die Erstbeschreiber von KP (s. Nat. 410, 438) betrachten *Australopithecus* (ieS.) als eine paraphyletische Gattung, in der Stammarten zusammengefasst werden, die primitive Schlüsselmerkmale aufweisen: kleines Gehirn, starker subnasaler Prognathismus, relativ große Seitenzähne. Aufgrund der kleinen Seitenzähne und des flachen, mehr orthognathen Gesichtes kann KP auf der Basis dieser Definition nicht zu *Australopithecus* gezogen werden, anderenfalls würde durch diese frühe, aber stark abgeleitete Art die Gattung polyphyletisch (statt bisher paraphyletisch).

Alternativ könnte man natürlich KP dennoch zusammen mit den frühen *Homo* (*H. habilis*, *H. rudolfensis*) und *Paranthropus* zu *Australopithecus s.l.* stellen und würde dann non-monophyle Gattungen vermeiden. Dann würde *Australopithecus s.l.* ein weites Spektrum an kranialen Morphologien umfassen und mit KP nur ein weiterer Morphotyp hinzutreten; damit wäre aber *Australopithecus s.l.* lediglich definiert als Sammelgattung für alle Homininen, die sich nicht zu *Homo* (ieS.) oder *Ardipithecus* zuordnen lassen. Um dieses diffuse, polyphyletische Sammelbecken „*Australopithecus*“ zu umgehen, wurde für KP eine eigene Gattung aufgestellt.

Die Entdeckung von KP führt zu weiterer Konfusion im menschlichen Stammbaum. Als **gesichert** gelten (2001):

- die Linie *H. ergaster* – *H. erectus* – *H. heidelbergensis* - später *Homo*
- die Linie *P. aethiopicus* – *P. boisei*

Als möglich/fraglich galten (anno 2001) folgende Entwicklungslinien:

- *Ardipithecus ramidus* als Schwestergruppe von *A. anamensis*
- *A. anamensis* als Vorfahr von *Kenyanthropus platyops*, *A. garhi*, *A. afarensis*, *A. africanus*
- *Kenyanthropus platyops* als Vorfahr von *Homo* (?*Kenyanthropus*) *rudolfensis*
- *A. afarensis* als Vorfahr von *A. garhi*, *A. (H.) habilis*, *P. aethiopicus*, *A. bahrelgazali*, *A. africanus*
- *A. africanus* als Vorfahr von *P. robustus*
- *P. aethiopicus* als Vorfahr von *P. robustus* (neben *P. boisei*)
- *A. garhi* als Vorfahr von *A. (H.) habilis*
- *A. (H.) habilis* als Vorfahr von *H. ergaster*

Nach diesen Vorstellungen (Nat. 410, 420) wären KP und *K. rudolfensis* nur eine blind endende Seitenlinie und die Linie zum modernen Menschen würde über *A. anamensis* und/oder *A.*

afarensis und/oder *A. garhi* weiter zu *A. (H.) habilis* und dann zu *H. ergaster* verlaufen; sowohl die *Kenyanthropus*-Gruppe mit *K. (H.) rudolfensis* wie *A. africanus* wären Seitenlinien, wobei *A. africanus* evtl. zu *P. robustus* führen könnte.

Die Schwesterstellung von AAFAR gegenüber allen anderen jüngeren Homininen wird durch KP geschwächt; dies könnte es rechtfertigen, wie schon früher vorgeschlagen, AAFAR teilweise zu *Praeanthropus* zu stellen.

Bisher ist KP aber nur durch einen einzigen Fund belegt, wobei der Schädel in über 1100 Knochenstücke zerbrochen ist infolge einer sog. Matrixdistortion (infolge expandierender Matrix), was zu Formveränderungen Anlass gegeben haben könnte. Nur die Yunxian Crania aus dem Pleistozän weisen einen so starken Grad an Matrixdistortion auf; keine anderen menschlichen Schädel sind so stark verändert. Daher sind weitere Funde aus dem Turkana-Becken notwendig, um zu prüfen, ob es sich wirklich bei KP um ein eigenes Taxon handelt, oder ob es sich nur um eine frühe kenianische Variante von AAFAR handelt im Sinne des konventionellen Konzeptes, dass es sich bei *A. anamensis* --- AAFAR um eine sich weiterentwickelnde Chronospezies handelt, die den Zeitrahmen zwischen 4,2 und 3,0 MA in Ostafrika abdeckt. Möglicherweise beruhen die Abweichungen zwischen KP und dieser Linie ja nur auf postmortalen Fossilisationsprozessen (Sci. 299, 1994). Auch im Jahr 2007 war KP keinesfalls allgemein als eigenständiges Taxon anerkannt; es könnte sich auch um eine regionale Variante von AAFAR handeln (Spektr. Wiss. 2/07 S. 38).

agar-agar

Australopithecus garhi (2,5 MA, Äthiopien)

Abgesehen von robusten Australopithecinen und „frühen Homo“ (*H. rudolfensis*) klaffte in Ostafrika zwischen 3,0 und 2,0 eine Fossillücke, während in dieser Zeitspanne in Südafrika *A. africanus* lebte. Aus dieser Zeit waren bisher aus Ostafrika nur unbedeutende Reste nicht-robuster Australopithecinen (zwischen 3,4 und 1,9 MA) bekannt.

1999 wurde diese Lücke durch Funde von *A. garhi* in zuverlässig auf 2,5 MA datierten Ablagerungen Äthiopiens (Awash-Tal) geschlossen. *A. garhi* lebte im Randbereich eines Süßwassersees, die begleitenden Pflanzenfossilien sind z.T. Gräser, z.T. wasserabhängige Formen. *A. garhi* ist ausschl. auf kraniale Fossilien gestützt; ob postkraniale Fossilien aus dem gleichen Fundgebiet und der gleichen Fundschicht ebenfalls *A. garhi* zuzuordnen sind, bleibt unklar. Während an etwa gleichalten (2,6 MA) Fundstellen 96 km weiter nördlich (Gona) massenweise konzentriert Oldowan-Steinwerkzeuge der Modus-I-Technologie gefunden wurden, fanden sich in den Fundschichten von *A. garhi* nur vereinzelte isolierte, weit verstreute Abschläge und Kerne (auch nicht in situ, sondern als oberflächliche Erosionsprodukte), weitgehend einzeln. Dem stehen jedoch bei den Ausgrabungen von artlich nicht zugeordneten postkranialen Hominidenresten gefundene Tierknochen mit eindeutigen Zeichen des Werkzeuggebrauchs gegenüber (Schnittmarken scharfer Steinklingen oder Aufschläge von Hammersteinen); neben der Gewinnung von Knochenmark gibt es z.B. Anzeichen für das Abschneiden der Zunge einer Antilope sowie Zerstückelung und Filetierung einer *Hipparion*-Extremität. Es handelt sich um die **ältesten Anzeichen für die Akquisition von Knochenmark**, das wiederum mit der Gehirnvergrößerung in Verbindung gebracht wird. Allerdings versuchte offenbar sogar schon AAFAR, vor 3,39 MA an Knochenmark zu gelangen (s. AAFAR; Schlagmarken an Knochen).

Auch AAFAR nutzte demnach bereits scharfkantige Steinwerkzeuge zum Abschneiden und Abschaben von Fleisch von Knochen großer Ungulaten, allerdings bleibt unklar, ob diese Werkzeuge selbst hergestellt worden waren oder scharfkantige Steine gezielt gesammelt und unmodifiziert genutzt wurden (umstritten!).

In Gona (96 km nördlich der Fundstelle von *A. garhi*, ca. 2,6 MA) wurden die Werkzeuge unmittelbar an der Stelle hergestellt, wo das Rohmaterial (Konglomerate mit runden Steinen) gewonnen wurde. Der erstaunlich fortschrittliche Charakter dieser ältesten Olduvan-Werkzeuge könnte durch die Leichtigkeit, mit der man in Gona an geeignetes feinkörniges Rohmaterial kam, bedingt sein. Am Ufer des Hata-Sees, dem Fundort von *A. garhi* und der wenigen isolierten Steinwerkzeuge, aber eindeutig in vielfältiger Weise werkzeugbearbeiteten Tierknochen, war kein Rohmaterial verfügbar; die schwache Strömung transportierte nicht einmal kleine Kieselsteine hierher, und es gab auch keine nahegelegenen Basaltaufschlüsse. Der Fundsituation nach zu urteilen brachten also am Hata-See die frühen Hominiden ihre Steinwerkzeuge mit zu den Stellen, an denen die Tierkörper verarbeitet wurden. Offenbar haben sie also ihre Steinwerkzeuge (Kerne und Abschläge) aufgehoben und bewahrt für nachfolgenden Gebrauch (Voraussicht!); eine Herstellung in situ war jedenfalls ausgeschlossen, da kein Rohmaterial zur Verfügung stand, und auch keine lokalen Konzentrationen von Werkzeugen gefunden wurden. Hinweise auf die Aufbewahrung von Steinwerkzeugen waren bisher nur von pleistozänen Fundstellen (Koobi Fora, Swartkans) bekannt.

[Ein gewisses Maß an vorausplanendem Denken in Hinblick auf die Benutzung von Werkzeugen ließ sich auch in Versuchen mit Bonobos und Orangs nachweisen: die Tiere lernten zunächst bestimmte Werkzeuge zu benutzen, um aus einem Apparat Früchte zu bekommen; dabei gab es brauchbare und unbrauchbare Werkzeuge. Sie durften dann ein Werkzeug mitnehmen in ein Wartezimmer, von dem aus sie den Apparat zwar noch sehen, aber nicht mehr erreichen konnten. Nach einer Stunde bzw. nach einer Nacht durften sie dann zurück in den Raum mit dem Apparat mit dem Obst; in mehr als der Hälfte der Fälle nahmen die Affen geeignete Werkzeuge mit (ein Orang in 15 von 16 Versuchen!). Später entfernte man den Apparat, es gab kein Obst mehr; jetzt wurde weniger häufig das (vormals) geeignete Werkzeug mitgenommen (Sci. 312, 1006, 1038).

In einem schwedischen Zoo sammelt ein Schimpanse täglich Stunden vor dem Eintreffen der Besucher Steine, mit denen er dann später die Besucher bewirft. Der Schimpanse plant und handelt also für Ereignisse in der Zukunft! Bisher war unklar, ob Menschenaffen die Fähigkeit der Vorausplanung besitzen (geistige Simulation von kommenden Ereignissen, in diesem Fall die Wut auf nervende Besucher). Er sucht Steine, zerkleinert und sammelt diese, bevor der Zoo öffnet; im Verlauf des Tages wirft er sie dann in Richtung der Besucher].

Die Funde von Gona belegen, dass die frühesten Steinwerkzeugvorkommen und ihre regionale Verteilung stark von der lokalen Verfügbarkeit von Rohmaterial abhängig waren, und dass die Hauptfunktion der frühesten Werkzeuge darin bestand, Fleisch und Knochenmark von großen Tierkörpern zu gewinnen. Ein Antilopenknochen zeigt einen verfehlten Hammerschlag, der lediglich zum Abplatzen eines kleinen Knochensplitters führte, während der zweite Schlag, der aus demselben Winkel kam, erfolgreich war.

Ob *A. garhi* der Hersteller dieser Werkzeuge war, ist nicht bekannt. Es handelt sich zwar um die einzige im zeitlich-räumlichen Zusammenhang mit diesen Werkzeugen identifizierte Art, allerdings konnten die postkranialen Skelettreste (bei deren Ausgrabung u.a. mit Steinwerkzeugen bearbeitete Tierknochen gefunden wurden) bisher keiner Art zugeordnet werden (*A. garhi* ist ausschl. auf craniale Reste gegründet) und es bleibt daher offen, ob noch eine zweite Hominidenart zur gleichen Zeit an den Ufern des Hata-Sees lebte. Im Turkana-Becken kam zu dieser Zeit noch *A. aethiopicus* vor sowie möglicherweise eine vermutete Verbindungslinie

zwischen AAFAR und frühen „*Homo*“, die aber bisher (bis ca. 2,3 MA) nicht fossil belegbar ist. Möglicherweise stellt ja auch *A. garhi* dieses Bindeglied dar.

Die postkranialen, nicht zuordnungsfähigen Reste zeigen eine homo-artige Humerus-Femur-Relation bei affenartiger Oberarm/Unterarm-Relation. Die Humerus/Femur-Relation stellt eine deutliche Abweichung von AAFAR dar; es handelt sich um den frühesten Nachweis einer relativen Femurverlängerung, wie sie die späteren Hominiden charakterisiert. Dagegen persistierten affenähnliche Oberextremitäten bis ins Pleistozän; der erste Hominide mit modernen Armproportionen war vermutlich *H. ergaster*. Die Beine verlängerten sich also, bevor die Unterarme kürzer wurden (man schätzt die Größe des Hominiden, von dem die postkranialen Fossilien stammen, auf 1,4 m).

A. garhi selbst unterscheidet sich von AAFAR durch absolut größere postcanine Dentition, hat aber nicht die dentalen, kranialen und fazialen Merkmale der robusten Australopithecinen. Von *A. africanus* und „frühem *Homo*“ unterscheidet er sich durch primitive frontale, faziale, palatinale und subnasale Morphologie. Im Unterschied zu den robusten Australopithecinen sind aber auch der obere mittlere Schneidezahn und Eckzahn sehr groß (größer als sonst bei *Australopithecus* und frühen „*Homo*“). Untergesicht prognath mit protrudierten Schneidezähnen, insgesamt affenähnliches Untergesicht. Gaumen vertikal dünn. Hirnvolumen ca. 450 ccm. Die wenigen fragmentarischen nicht-robusten Fossilien aus dem Turkana-Becken aus der Zeit zwischen 2,7 und 2,3 MA ähneln den kranialen Fossilien vom Mata-See in Größe und Morphologie und sind daher wohl auch zu *A. garhi* zu stellen. Ob die postkranialen Fossilien vom Hata-See dagegen zu *A. garhi* gehören, ist ungelöst. Nachdem *Homo* in Ostafrika seit 2,75 – 2,8 MA nachweisbar ist, ergeben sich auch andere Interpretationsmöglichkeiten.

Kladistische Stellung von *A. garhi*: er steht zeitlich und örtlich an der richtigen Stelle, um der Vorfahr der frühen „*Homo*“ („HRu/HH“) zu sein. Die enge zeitliche und räumliche Assoziation zwischen *A. garhi* und Verhaltensweisen, die mit *Homo* in Verbindung gebracht werden, ist ein weiteres Indiz. Die Megadontie von *A. garhi* steht in Einklang mit einem „frühen *Homo*“; besonders die Form der Prämolaren und das Größenverhältnis von Eckzahn zu den Molaren erinnert an frühe „*Homo*“. Die Megadontie scheint eine evolutive Tendenz zu sein, die in beiden Linien, also der zum *Homo* und der zu den robusten Australopithecinen, eingeschlagen wurde, und die dentalen Merkmale zeigen nur geringe Unterschiede zwischen *A. garhi* und frühen „*Homo*“. Wären die postkranialen Fossilien sicher *A. garhi* zuzuordnen, wäre eine Verbindung zwischen *A. garhi* und frühen „*Homo*“ wahrscheinlicher (wegen der menschenähnlichen Beinproportionen). Die ansonsten recht großen Unterschiede zwischen *A. garhi* und frühen *Homo* ließen sich dann als relativ schnell sich ergebende Folge aus der besseren Ernährung infolge des Werkzeuggebrauchs (Knochenmark!) erklären, die zu raschen morphologischen Veränderungen führte: das Gehirn wurde rasch größer, die Zähne konnten sich wieder verkleinern, und in der Folge dieser beiden Veränderungen fanden dann auch die sonstigen Umstellungen im Hirn- und Gesichtsschädel statt (kleinerer Kiefer, Reduktion des vorstehenden Unterkiefers usw.).

Letztendlich konnte aber (auch 1999) nicht sicher determiniert werden, ob die „frühen *Homo*“ („HRu/HH“) von südafrikan. AAFRI (mit einem stärker menschenähnlichen Gesicht) oder ostafrikan. AAFAR (über *A. garhi*) oder von beiden abstammen (neuerdings wird die Abstammung des HH ieS. von AAFRI favorisiert). Die Mosaikmerkmale könnten auch die Folge konvergenter Adaptationen sein. Das 2,33 MA alte Oberkieferfragment („Gaumen“) von Hadar, das frühen „*Homo*“ zugeordnet wird, ist jedenfalls weiter entwickelt als *A. garhi* (menschenähnlicher, kleinere Zähne). Falls *A. garhi* der direkte Vorfahr der frühen „*Homo*“ ist, müssten größere kraniofaziale Veränderungen relativ kurzfristig nach 2,5 MA erfolgt sein, die meisten als direkte Folge der Gehirnvergrößerung. Neue Verhaltensweisen in Verbindung mit der

Verarbeitung von Fleisch und Knochenmark durch Steinwerkzeuge könnten selektierende Funktion während dieser kritischen und möglicherweise kurzen Evolutionsphase gespielt haben (Sci 284, 625- 634). Mit dem Nachweis eines 2,8 MA alten *Homo* in Ostafrika lebte *A. garhi* aber zu spät, um dessen direkter Vorfahr zu sein.

Man geht heute davon aus, dass eine enge Verbindung zwischen Werkzeuggebrauch (zum Knacken von Knochen: Knochenmark), Fleischkonsum (besonders fett- und energiereiches Knochenmark) und Gehirnwachstum bestand; alle drei Faktoren bedingen sich gegenseitig und führen damit zu einem selbstverstärkenden Prozess. Nach der Klimaänderung hatten die Australopithecinen nur noch zwei Alternativen: entweder wie die robusten Australopithecinen auf harte, extrem kaufordernde Pflanzennahrung (Wurzeln, Knollen, Gräser) umzustellen, oder aber sich auf extrem energiereiches Fleisch zu spezialisieren, das aber nur schwer zu erreichen war: zur aktiven Jagd im Buschland oder der Savanne waren sie nicht fähig, und als Aasfresser kamen ihnen die zahlreichen Hyänen zuvor. Was blieb, waren die Knochen, die mittels Steinwerkzeugen geknackt werden konnten und dann das Mark freigaben. Eine andere Nahrungsalternative blieb den gracilen Australopithecinen letztlich nicht, so dass ein Selektionsprozess entstand, der im Zusammenwirken der drei o.g. Faktoren Werkzeuggebrauch/Fleischkonsum/ Gehirnwachstum letztlich zu einem Selbstverstärkungsprozess führte, der die Werkzeugnutzung etablierte und ein relativ rasches Gehirnwachstum nach sich zog.

Die Gehirnvergrößerung war dabei von der Verkleinerung der Prämolaren und Molaren zeitlich entkoppelt: bei frühen *Homo* erfolgte die Zunahme des Hirnvolumens schneller als die Verkleinerung der Backenzähne, die mit einer relativ konstanten Rate erfolgte. Die Zunahme des Hirnvolumens war dagegen ungleichmäßig mit Phasen starken Wachstums auf den Ästen, die zu späteren *Homo*-Arten führten. (PNAS 114: 468).

ased-ased

Australopithecus sediba (1,977) (ASED)

Anno 2010 wurde ein neuer graciler Australopithecine aus Südafrika (Malapa N Johannesburg) beschrieben; Datierung: 1,977 MA. Zwei teilweise artikulierte Teilskelette, wohl ein Junge (ca. 11-12 Jahre alt; kompletter Schädel) und eine Frau, außerdem Knochen von einem Kind und einer weiteren Frau. Habituell biped. Alle Individuen sind vermutlich durch einen senkrechten Schacht in eine Höhle gefallen, zusammen mit Begleitfauna wie Felidae, Hyaenidae, Canidae, Herpestidae, Equidae, Suidae, Bovidae. Raubtieren waren sie nicht zugänglich. Später wurde noch weiteres Material entdeckt (Sci. 332, 534; Sci. 333, 1370 ff., 1401 – 1423; Sci. 340: 132 + 163).

Im Jahr 2012 war dann bereits von über 220 Knochen von sechs Individuen die Rede – mehr als von allen frühen *Homo* zusammen genommen!

Wahrscheinlich durch Kladogenese aus AAFRI (ca. 3,0 – 2,4 MA) hervorgegangen; Mosaikmerkmale von AAFRI und *Homo*. Letztendlich hat man sich wegen des kleinen Hirnvolumens (420 ccm) dann doch entschieden, die Art noch zu *Australopithecus* zu stellen. Als Vorfahr von *Homo* lebte er zu spät, es wird aber diskutiert, dass nahe Vorfahren von ASED auch zu *Homo* geführt haben könnten, während ASED selbst eine blind endende Seitenlinie darstellte. Diese könnte möglicherweise auch schon vor Erscheinen von *Homo* von AAFRI abgezweigt sein. NaA handelt es sich nur um eine lange überlebende Linie von AAFRI ohne Beziehung zu *Homo*; Schädel und Unterkiefer erinnern nach dieser Auffassung an eine junge AAFRI-Frau.

AAFRI war noch relativ gut an ein Leben auch in Bäumen adaptiert. ASED zeigt längere Beine und einen modernen Beckenbau bei einem ansonsten Australopithecus-artigen Bauplan, was dafür spricht, dass der Übergang vom partiellen Leben in den Bäumen zu einer vollständig bodengebundenen Lebensweise mosaikartig erfolgte, zunächst durch Anpassungen im Beckenbereich. Bestimmte Merkmale des Femur und Humerus deuten darauf, dass sich ASED in manchen Aspekten bereits fortschrittlicher (menschähnlicher) fortbewegt haben könnte als OH 62, der bisher zu HH gestellt wurde. Bemerkenswert ist auch, dass die Modernisierung dentaler Merkmale ohne begleitende Vergrößerung des Craniums einsetzte, und die Verkleinerung der Molaren vor der Veränderung der Höckermorphologie im Seitenzahnbereich erfolgte.

Geschlechtsdimorphismus wahrscheinlich auf dem Niveau moderner Menschen.

Australopithecus-Merkmale:

Hirnvolumen: 420 ccm (kleinster Homo: 510 ccm)

kleine Körpergröße (1,3 m)

lange Arme, große Hände; ähnlich Australopithecinen, besonders ähnlich AAFRI (ca. 3,0 – 2,4 MA)

die langen, primitiven Arme und die Drehung der Hand sprechen noch für einen Kletterer in den Bäumen

der Wechsel in der Funktion des Vorderarms von der Fortbewegung (in den Bäumen) hin um zum Greifen und Manipulieren ist noch nicht vollzogen

Körperbau insgesamt gesehen von Australopithecus-Grad, schimpansenartig

primitive Merkmale der Schulter, Arme und Beine (schimpansenartig)

Zunahme der Molarengöße nach dorsal (HE: M2 größer als M1, aber M3 kleiner als M2)

Fußskelett auf Australopithecus-Niveau (trotz des fortschrittlichen Beckens)

Rippenkasten vor allem im oberen Bereich affenähnlich (glockenförmig statt breit-zylindrisch wie beim modernen Menschen); konischer Thorax mit hoch gezogenen Schultergelenken; beim Gehen dürften daher die Arme nicht wie beim modernen Menschen mitgeschwungen sein; der untere Abschnitt des Rippenkastens wirkt dagegen schon moderner. Thorax unterscheidet sich deutlich vom zylinderförmigen Thorax des Menschen, aber der untere Teil des Brustkorbs lädt nicht mehr so weit seitlich aus wie bei Menschenaffen (der zylindrische Thorax gilt als eine Voraussetzung für ausdauerndes Gehen und schnelles Laufen)

enger Geburtskanal (wie bei AAFAR)

Homo-Merkmale:

kleinere postcanine Dentition im Vergleich zu *Australopithecus*

mehrere dentale Synapomorphien mit HH/HRu/HE; Hinweise auf einen Clade „südafrikanische Australopithecinen + *Homo*“; deutliche Unterschiede zu den ostafrikanischen Australopithecinen; insgesamt ein Mosaik abgeleiteter und primitiver Merkmale.

Die Methodik der Zahnanalyse wird aber kritisiert, in wieweit die ausgewählten Merkmale überhaupt geeignet sind, phylogenetische Beziehungen zu bewerten.

Prämolaren- und Molarengöße auf Niveau von HH/HRU/HE und am unteren Ende der Spanne von AAFRI, beim 2. Individuum sogar kleiner als bei HH/HRU und nur auf HE-Niveau relativ graziler Unterkieferkörper (was aber infrage gestellt wird, weil der Unterkiefer von

einem Kind etwa zum Zeitpunkt des Durchbruchs der 2. Molaren stammt und somit erst 75 bis 90 % der adulten Werte erreicht hatte; s. Nat. 497, 573). Deutlicher Unterschied zu AAFRI, was dahingehend interpretiert wird, dass ASED in jenen Merkmalen, in denen er sich von AAFRI unterscheidet, *Homo* näher stehen soll.

schlankere Oberkieferzahn

weniger ausgeprägte Wangenknochen

prominentere Nase

längere Beine

kürzere Hände (kürzere Finger), verlängerter Daumen; die Handanatomie ist zum

Präzisionsgriff geeignet, so dass die Herstellung und Nutzung von Steinwerkzeugen anatomisch möglich war (allerdings ist die Frage des Präzisionsgriffs noch umstritten, s. Sci. 333, 1371).*

Veränderungen im Beckenbereich, wie man sie später auch bei HE findet (ab 1,9 MA); vor allem das Ischium tendiert in Richtung auf *Homo*. Die Veränderungen dienen bei HE wohl dazu, energetisch effizienter gehen und auch laufen zu können. Inzwischen sind zwei Becken bekannt, die sich anatomisch entsprechen und *Homo* ähneln.

Lumbale Wirbelsäule im Vergleich zu AAFRI fortschrittlicher (flexibler), dem HE von Nariokotome ähnelnd; gleiche Anzahl von 5 Lenden- und 5 Sacralwirbeln wie HS.

Einige spezielle craniale Merkmale teilt ASED mit HE; sie finden sich aber nicht bei HH/HRU (z.B. Konvexität der infraorbitalen Region)

*Die Untersuchung von Trabekel- und corticalem Knochen der Metacarpale ergab ein Merkmalsmosaik: Die Trabekelmorphologie der Metacarpale der Handfläche ähnelt am meisten den Orang-Utans und spricht für ein kräftiges Umfassen von Ästen und Stämmen bei der Fortbewegung in den Bäumen. Die Trabekelmorphologie des Daumens passt dagegen zu menschenartigen Manipulationen. Dies ist der erste Hinweis auf ein Homininen-Taxon, das die Hände sowohl für Fortbewegung auf Bäumen und menschen-typische Tätigkeiten nutzte, abweichend von AAFAR und AAFRI (DUNMORE CJ et al., Nat. Ecol. Evol. 2020).

Insgesamt gesehen handelt es sich um den Australopithecinen mit den meisten abgeleiteten Merkmalen, die sich auch bei frühen *Homo* finden. Vergleicht man das Becken von ASED mit dem Becken von Gona, das (unsicher) HE zugeordnet wird, dann entsteht der Eindruck, als ob sich ASED und frühe *Homo* hinsichtlich der Beckenanatomie auf unterschiedliche Weise an den aufrechten Gang adaptierten. Das Becken von *Homo* ist dabei sowohl an die Bedürfnisse des aufrechten Gehens wie an die Geburt von Babys mit größeren Köpfen angepasst.

Das Nebeneinander von „alten“ und „neuen“ Merkmalen ist so verblüffend, dass einzelne Knochen sicherlich verschiedenen Arten zugeordnet worden wären, wenn sie nicht zu ein und demselben Skelett gehört hätten (z.B. Becken zu HE, Arm ohne Hand zu Menschenaffen, Sprungbein zu modernen Menschen) (Spektr. Wiss. 9/2012, 23).

Der Fuß von ASED zeigt ein Mosaik aus primitiven und modernen Merkmalen; die Ferse ist sehr primitiv. Sie ist sogar primitiver als bei AAFAR – entweder handelt es sich um eine Rückentwicklung, oder die Linie zu ASED geht auf eine dritte Linie zurück, die weder über AAFAR noch über AAFRI lief.

Die Ferse endet auf der dem Boden zugewandten Seite schmal und klein, verdreht und nahezu spitz wie bei Schimpansen und nicht breitflächig flach wie beim modernen Menschen, was zu einer eigentümlichen Gangart geführt haben muss, wie man sie sonst von keinem Homininen kennt. Der gebogene Fuß ermöglichte dabei, das Körpergewicht gleichzeitig auf die Ferse und die Außenkante des Mittelfußes zu leiten. Vor dem Abheben des Fußes wurde dann die Last von der

Außenkante hin zur Mediane verlagert (= Pronation) – es resultierte so eine Art von „Watschelgang“, wie man ihn von keinem anderen Australopithecinen kennt (Natwiss. Ru. 6/2013, 312).

Allerdings ist von ASED nur eine einzige Ferse bekannt – und es bleibt damit offen, ob es sich um eine individuelle oder pathologische Abweichung bei der älteren Frau handelt, z.B. aufgrund einer Verletzung. Sie dürfte sich beim Gehen von einer Seite zur anderen gedreht haben, die Füße wurden bei jedem Schritt nach innen gerollt. Die Gangart war damit insgesamt gesehen noch primitiv, aber eindeutig aufrecht.

Beim aufrechten Gang lag das Gewicht auf einer kleinen, angewinkelten Oberfläche (anstelle eines breiten, flachen Fersenknochens) – das dürfte Gangart und –bild beeinflusst haben. Auch die Mobilität im Knöchelgelenk war eingeschränkt; das Knie lag daher beim aufrechten Gang streng senkrecht oberhalb des Fußes.

Starkes Osteophytenwachstum an Muskelansatzstellen an Becken und Fibula deutet darauf, dass die Gangweise pathologisch verändert war und die Fortbewegungsweise dieses Individuums eine individuelle Anpassung an diese Situation darstellte. Da AAFAR keinerlei Hinweise auf eine solche Gangweise zeigte, stellt sich die Frage, welche Selektionsfaktoren eine solche Entwicklung zu einer im Endeffekt ungünstigen Fortbewegungsweise überhaupt ausgelöst haben könnten? (Nat. 497, 573).

Sofern es sich aber nicht um eine Pathologie handelt, hätten verschiedene Arten von *Australopithecus* wie ASED und AAFAR offenbar etwas unterschiedliche Modi des aufrechten Ganges entwickelt, ebenso die *Homo*-Linie.

ASED, HH und HRU repräsentieren offenbar unterschiedliche adaptive Evolutionen in Richtung auf das *Homo*-Niveau, wie es dann von HE erreicht und repräsentiert wurde: Größenzunahme des Gehirns, veränderte Gehirnorganisation, Verkleinerung von Kiefern und Zähnen, thermoregulatorische Anpassungen (vorstehende Nase), Zunahme der Körpergröße, Anpassung des Beckens an die Anforderungen des aufrechten Ganges, Verlängerung des Unterschenkels, Anpassung der Fußanatomie (Längsbogen), Potential zur Werkzeugnutzung. Keine der drei Arten ASED, HH und HRU kombiniert alle diese fortschrittlichen Merkmale miteinander; alle drei Arten zusammen betrachtet repräsentieren ein adaptives Mosaik und sind offenbar Bestandteil einer adaptiven Radiation von Homininen vor ca. 2,0 MA (Sci. 333, 1421).

Als Vorfahr von HE wird ASED allein schon aus zeitlichen Gründen ausgeschlossen (Spektr. Wiss. 9/2012, 23).

Ein Endocast (mit der besten Auflösung, die je bei einem afrikanischen Homininen angetroffen wurde!) zeigt, dass das Vorderhirn bereits in moderner Weise organisiert war: Die Frontallappen sind expandiert und zeigen eine Tendenz in Richtung auf das moderne Gehirn des Menschen, u.a. betroffen von den Veränderungen ist auch die Region, die mit sozialem Verhalten und Sprache in Verbindung gebracht wird. Dort kam es offenbar zu einer Zunahme der Nervenverbindungen. Es fand also bereits eine Reorganisation des Gehirns in Bezug auf bestimmte Schlüsselregionen (für soziale Interaktionen, Sprache, Werkzeuggebrauch usw.) statt, bevor sich das Gehirn selbst deutlich vergrößerte!

Offenbar entwickelten sich sowohl Gehirn und Becken schon in Richtung auf moderne Formen, bevor die Vergrößerung des Hirnvolumens einsetzte (Sci. 332, 534).

Allerdings könnten einige der Ähnlichkeiten mit *Homo* auch dadurch zustande kommen, dass der Junge noch nicht ausgewachsen war; Merkmale junger Australopithecinen erinnern manchmal an erwachsene *Homo*.

Das Sterkfontain-Cranium Stw 53 (2,0 bis 1,5 MA; Datierungsspanne), das aufgrund seiner fortschrittlichen craniodontalen Morphologie bisher HH oder einem unbekanntem frühen *Homo* zugeordnet wurde, erscheint nun in einem anderen Licht. In bestimmten Merkmalen ist es sogar primitiver als ASED (und es könnte sogar zu AAFRI gehören!). Auch die Stellung von OH 62 und KNM-ER 3735 zu HH wird nach dem Fund von ASED unsicherer.

Problematisch bezüglich der gelegentlich vorgeschlagenen Ableitung von *Homo* von ASED ist auch der Umstand, dass von HRU das postkraniale Skelett völlig unbekannt ist, von HH das Becken, von HE kennt man nur wenige Fuß- und Beinknochen, und von ASED sind andererseits die Basis und das Ende des Craniums nicht bekannt (was wichtige Bezüge zu HE herstellen könnte). Letztendlich bleibt offen, ob gewisse Merkmale, die ASED mit frühen *Homo* bzw. HE verbinden, auf Homoplasie zurückgehen, oder ob ASED die letzten Überlebenden jener Population darstellen, aus der – deutlich früher – *Homo* hervorging.

Nach der Analyse von 22 Zahnmerkmalen steht ASED am nächsten zu AAFRI, aber beide Arten zusammen sind den Zahnmerkmalen zufolge näher mit frühen *Homo* verwandt als mit den ostafrikanischen Australopithecinen. Allerdings wird infrage gestellt, ob diese Methode, die feine Unterschiede in den Merkmalen der Zahnkronen bewertet, überhaupt für derartige Vergleiche und Aussagen geeignet ist (Sci. 340, 132).

Der Status von ASED als eigene Art, die gegen AAFRI abgrenzbar ist, konnte aber durch Untersuchung des Unterkiefers und der unteren Prämolaren und Schneidezähne gesichert werden; die hier bestehenden Unterschiede in Größe und Form, auch hinsichtlich der Ontogenese, rechtfertigen eine eigene Art (Sci. 340, 163).

(Sci. 328, 154 + 195 + 205; Sci. 333, 1370 ff., 1401 ff.; Nat. 478, 44; Sci. 340: 132 + 163).

Ernährung von ASED:

Untersuchungen an den Isotopen im Zahnschmelz von ASED ergaben, dass sich dieser – wie *A. ramidus* – vorwiegend von C3-Pflanzen ernährte, ganz im Gegensatz zu AAFRI, AROB, ABOI, HH und *H. ergaster*, die von C4-Pflanzen lebten.

C3: Beeren, Nüsse, Früchte, Hülsenfrüchte, Samen; Bäume und krautige Pflanzen sowohl in Wäldern, aber auch im Buschland und Savannen; auch Baumrinde fällt hierunter
C4: tropische Gräser und Seggen; grasende Tiere (Savannenbewohner)

(diese Einteilung gilt so aber nur für die Tropen!)

Dies trifft auch Aussagen zu den bevorzugten Lebensräumen. Rezente Menschenaffen sind C3-Nutzer; Schimpansen leben in Wäldern, aber auch in baumreichen Savannen (letztere sind aber nicht von ihnen bevorzugt), Gorillas nur in Wäldern und dichtem Buschland. Davon unterscheidet

sich die Linie zum Menschen nach *A. ramidus*, die zunehmend in offenen Habitaten Nahrung suchte. Bei AAFRI machte C4-Nahrung etwa 35 % der Gesamtnahrung aus, bei ostafrikanischen ABOI sogar fast 100 %.

Dies führte zu der Annahme, dass der Konsum von C4-Nahrung ein ebenso grundlegendes Menschenmerkmal sei wie der aufrechte Gang:

A. ramidus nutzte Bipedalismus in irgendeiner nicht näher bekannten Weise

A. anamensis ging aufrecht falls notwendig

A. afarensis ging begrenzte Distanzen zweibeinig (Nat. 487, 42)

ASED belegt nun, dass diese Generalisierung nicht möglich ist; er lebte fast ausschließlich von C3-Pflanzen und unterscheidet sich damit von allen bisher insoweit untersuchten Australopithecinen und auch *Homo*. Dies kann nicht allein am Lebensraum gelegen haben, denn die Fossilfauna der ASED-Fundstelle (Malapa) enthält auch grasende Arten und die in den begleitenden Sedimenten überlieferten Phytolithen deuten ebenfalls überwiegend auf C4-Pflanzen; Grasland war also vorhanden. In dem Koproolithen eines (vermutlichen) Karnivoren fanden sich Pflanzenreste, die auf Bäume deuten, die in feuchten Regionen (z.B. entlang der Flüsse: Galeriewälder) wachsen. Der Lebensraum von ASED war somit eine Savannenregion, die aber auch Baumbewuchs umfasste. In der Zahnplaque von ASED fanden sich 38 Phytolithe: 15 von Bäumen und krautigen Pflanzen, 9 von Gräsern (14 nicht identifizierbar). Die C-Isotop-Analyse des Zahnschmelz ergab aber eine fast exklusive Nutzung von C3-Nahrung, und die Abnutzungsspuren auf den Zähnen deuten auf harte Nahrung wie Baumrinde, aber auch evtl. Nüsse und Samen.

Fazit: ASED ernährte sich daher im Gegensatz zu allen anderen bisher untersuchten Australopithecinen und *Homo* ähnlich wie die modernen Menschenaffen – von C3-Pflanzen, wobei er diese gezielt suchte, obwohl der Lebensraum auch genügend C4-Nahrung angeboten hätte. Die gute Kletterfähigkeit von ASED mag damit im Zusammenhang stehen (Nat. 487, 42).

Die Kombination aus „unmodernem Speiseplan“ (Blätter, Früchte, Holz, Rinde) und teilweise recht fortschrittlichem Körperbau, Fortbewegungstalent und wohl recht geschickten Händen gilt als Rätsel (Spektr. Wiss. 9/2012, 23).

Biomechanische Computersimulationen zeigten, dass weder Kiefer noch Zähne an harte Nahrung angepasst waren; seine Beißfähigkeiten waren sehr eingeschränkt. Dies zeigt, dass sich – ggf. konvergent zu *Homo* – auch bei manchen Australopithecinen ein Reduktionstrend im Gebiss zeigt, wie er sonst für *Homo* charakteristisch gehalten wurde. Abnutzungserscheinungen an den Zähnen von ASED belegen zwar, dass er gelegentlich noch sehr harte Nahrung nutzte, er war daran aber nicht mehr gut angepasst. Die weiter entwickelte fingerfertige Hand in Kombination mit dem relativ schwachen Kauapparat könnten andeuten, dass ASED schon recht häufig Werkzeuge zum Aufschließen der Nahrung nutzte.

Neuere Arbeiten zu ASED bestätigten, dass er zu seiner Zeit bereits ein „lebendes Fossil“ war, da bereits deutlich modernere Arten wie AAFRI und frühe *Homo* in Südafrika existierten. Alle Funde aus der Malapa-Höhle gehören aber tatsächlich zu ASED, d.h. die Mischung aus modernen und alten Merkmalen ist real und geht nicht auf Fossilien zweier verschiedener Arten zurück. Wie ältere Homininen verbrachte ASED noch viel Zeit auf den Bäumen, obwohl er schon recht gut aufrecht gehen konnte (nach www.antropus.de). Die Wahrscheinlichkeit, dass ASED der Vorfahr von *Homo* ist, wurde mit statistischen Methoden als verschwindend klein (0,09 %) kalkuliert.

hhab-hhab
hrud-hrud

Homo habilis / rudolfensis – Gruppe / syn. „frühe Homo“

Abk.: HH ieS = *Homo habilis* ohne *H. rudolfensis*
HH / HH iwS. = *Homo habilis* sensu lato
HRU = nur *Homo rudolfensis*

Abstammung der frühen Homo: wohl über AAFAR (was allgemein konsentiert ist), die weiteren Zwischenschritte sind aber noch immer ungeklärt; mögliche Kandidaten sind:

- *A. bahrelgazali*: Unterkiefer und Backenzähne weisen menschenähnliche Merkmale auf, so dass hier zumindest eine potenzielle Ursprungsgruppe für *Homo* vorliegt
- *A. garhi* (aber: zu großen Seitenzähne; lebte „zu spät“)
- *Kenyanthropus platyops* könnte zu *H. rudolfensis* führen

Die letztendlich über *H. ergaster* zum HS führende Linie wird von grazilen Australopithecinen abgeleitet, die in Ostafrika lebten, wo sich die Australopithecinen in zwei Linien – eine robuste und eine grazile – aufgespaltet hatten.

H. habilis wird dagegen auf Populationen des *A. africanus* zurückgeführt, die von Südafrika aus äquatorwärts wanderten, als sich ab 2,8 MA das Klima abkühlte; *H. habilis* soll eine blind endende Seitenlinie darstellen bzw. für die Entwicklung von *Homo* von untergeordneter Bedeutung sein.

Die Angaben über die zeitliche Verbreitung von HH variierten sehr; die ältesten sicheren Funde waren bis vor kurzem max. 1,9 MA alt, außerdem gab es einige etwa 2 MA alte Zähne; die Revision eines früher gefundenen Temporalfragments (das aber evtl. HRU gehören könnte, auf jeden Fall aber einem frühen HH iwS., der noch einige *Australopithecus*-typische Merkmale zeigt) ergab ein Alter von 2,4 MA. Die Zuordnung des Fragments zur HH-Gruppe gilt als recht sicher, zumal das Fragment Anzeichen einer Umstellung der funktionellen Anatomie der Kiefergelenke sowie eine beginnende relative Zunahme des Hirnvolumens zeigt.

Unzweifelhafte und typische HH(ieS)-Funde sind 1,9/2,0 MA alt, Angaben über das Verschwinden von HH variierten zunächst zwischen 1,5 und 1,75 MA (zumeist 1,6 MA).

Älteste „Homo“-Funde:

2,75 – 2,8 MA partieller Unterkiefer (LD 350-1), Äthiopien (Ledi-Geraru)

| | |
|------------------|---|
| 2,5 – 2,4 MA | Molar, Mille-Logya, Afar (Nat. Comm. 11: 2480) |
| *2,45 MA | Temporalfragment; Datierung sicher, <i>Homo</i> etwas unsicher (könnte nach anderen Autoren auch zu AAFRI gehören!), Artzuordnung unsicher (HH ieS? HRU?) |
| *ca. 2,5 MA | Unterkiefer UR 501; Datierung: große Unsicherheitsspanne (2,6 - 2,3 MA), Artzuordnung sicher: HRU. Anno 2006 von SCHRENCK als 2,5 MA alt angegeben; lt. Roots S. 300: 2,6 – 2,3 MA. |
| 2,33 +/- 0,07 MA | Oberkiefer von Hadar; Datierung sicher, Gattung <i>Homo</i> sicher, Artzuordnung unsicher, gewisse Ähnlichkeit mit HH ist gegeben. |

*In einer Arbeit aus 2020 (Nat. Comm. 11: 2480) werden nur die drei ohne Sternchen aufgeführten Funde als die ältesten drei Nachweise für frühe **Homo** genannt.

Die Fundstelle des UR 501 am Malawi-See stellt eine Verbindung zwischen den Hominidenfundstellen Ost- und Südafrikas entlang des Afrikanischen Grabenbruchs dar; an der Fundstelle wurde außerdem der älteste *P. boisei* nachgewiesen (Alter: 2,5 bzw. 2,6 – 2,3 MA).

Die Zuordnung von HH und HRU zur Gattung *Homo* ist allerdings strittig; auch wenn sich dies bisher nicht durchgesetzt hat, könnten diese Arten auch eher zu *Australopithecus* passen. Wenn man daher die zu HH oder HRU gestellten Funde unberücksichtigt lässt, gibt es bisher nur zwei Funde aus dem Zeitraum zwischen 2,0 und 3,0 MA, die mehr oder weniger plausibel zu *Homo s.str.* passen: der 2,75 – 2,8 MA alte Fund aus Ledi-Geraru und der 2,33 MA alte Kiefer von Hadar (nach www.antropus.de).

Als **jüngster Fund eines „frühen Homo“ (HH)** galt ein Maxillabruchstück mit typischen HH-Merkmalen vom Turkana-See (Ileret), das verlässlich auf 1,44 MA datiert wurde (Nat. 448, 688; KNM-ER 42703); dies wird neuerdings aber nicht mehr als HH anerkannt (vgl. Nat. 517: 83), womit OH 13 mit 1,65 MA der jüngste HH bleibt.

(Ileret: beide oberen Prämolaren zweiwurzellig; obere Molaren rechteckig im Gegensatz zu der abgeleiteten asymmetrisch-rhombischen Form, die bei HE, aber auch schon einigen Exemplaren früher *Homo* gefunden wird).

Im gleichen Gebiet (Ileret) lebte auch zeitgleich (z.B. KNM-ER 42700 vor 1,55 MA) der HE. Der Umstand, dass HH nahezu unverändert 0,5 MA in derselben Gegend lebte und mit HE koexistierte, spricht gegen eine anagenetische Entwicklung (Chonospezies) des HE aus HH. Soweit aufgrund des Maxillafragments beurteilbar, erfolgte in diesem Zeitraum auch keine relevante Weiterentwicklung dentofazialer Merkmale beim HH. Offenbar handelte es sich um genetisch separate Taxa, die unterschiedliche Nischen in derselben Region nutzten. Da der frühe *Homo* (soweit bekannt) zuerst außerhalb des Überlappungsgebietes HH/HE auftauchte, ist zu vermuten, dass sich auch HE andernorts aus frühen *Homo* entwickelt hatte und dass die beiden Taxa erst sekundär (nach der Separation der Arten) in den Lebensraum am Turkana-See vordrangen (Nat. 448, 688).

Abgrenzung der Gattung *Homo* von *Australopithecus*:

- Vergrößerung des Gehirns (HH ieS. im Durchschnitt 610 ccm, es gibt aber auch HH mit nur 500 ccm)
- Werkzeugherstellung (evtl. aber schon bei AAFAR; fraglich: Werkzeugnutzung durch Homininen vor 3,39 MA); „Kultur“; verbesserte Nahrungerschließung durch

Werkzeuge vermindert die Bedeutung des Kauens, daher:

- Verkleinerung der Kiefer und Seitenzähne relativ im Verhältnis zu den Frontzähnen
- ganz überwiegend aufrechter Gang
- Zunahme der Dicke und Höhe des Schädeldaches
- weiter anteriore Lage des Foramen magnum
- erhöhter Beitrag des Os occipitale zur sagittalen Bogenlänge des Schädels
- verminderte Einschnürungen hinter der Orbita
- verminderte Prognathie
- schmalere Zahnkronen, besonders im Unterkieferseitenzahnbereich
- Verkürzung der Molarenreihe M1 - M3

Australopithecinen haben dagegen ein Gehirnvolumen in der Größe der Schimpansen oder nur knapp darüber. Große Seitenzähne wegen starker Kautätigkeit mangels Werkzeuge (?). Fortbewegung kombiniert aus Klettern und bipedem Gang mit einigen anatomischen Anpassungen ans Klettern (wobei aber auch die Füße von HH ieS noch einige Anpassungen ans Klettern aufweisen).

Ledi-Geraru (2,75 – 2,8 MA) (*Homo sp.*):

Partieller linker Unterkiefer mit kompletter Bezahnung vom Eckzahn bis zum dritten Molaren, ältester *Homo*-Fund, nur ca. 40 km von der Fundstelle der zweitältesten Steinwerkzeuge (2,6 MA; Gona) entfernt entdeckt. Molaren schlanker als diejenigen von *Australopithecus*, dritter Molar kleiner, Unterkieferform abweichend. Ähneln am stärksten HH wie OH7. Bestimmte Merkmale (wie die gerundete Kinnregion/fliehendes Kinn) stellen eine Verbindung zu AAFAR dar und sprechen für eine direkte Abstammung von *Homo* von AAFAR (3,8 – 2,95 MA). Die Form des vorderen Unterkieferkörpers entspricht AAFAR, bei den meisten übrigen Merkmalen des Unterkieferkörpers und der Zähne liegt der Fund aber außerhalb des Variationsspektrums von AAFAR. Bei den meisten *dieser* Merkmale liegt ein Übergangsstadium von AAFAR zu *Homo* vor. Außerdem ähnelt Ledi-Geraru (LD350-1) in der Gesamtschau der Merkmale frühen *Homo* mehr als gleich alten oder älteren Australopithecinen (einschließlich AAFRI).

AAFRI (2,8 – 2,3 MA), *A. garhi* (2,5 MA) und *A. aethiopicus* (2,7 – 2,3 MA) sind dental und kranial zu spezialisiert, um als Vorfahren von *Homo* (wie 2,0 MA alten HH und HRU) infrage zu kommen. *A. garhi* weist unter anderem viel zu große Seitenzähne auf.

Ursächlich für die Entstehung von *Homo* könnte in diesem Zeitrahmen eine starke Klimaveränderung gewesen sein, denn 1/3 aller Säugerarten von Ledi-Geraru sind im Vergleich zu den in der Nähe liegenden Hadar-Fundstellen (3,0 MA; AAFAR) neu. Innerhalb von nur 200.000 J hatte sich die Landschaft drastisch verändert (offener, trockener; überwiegend Gras- und Buschland) und zu einer massiven Artbildung geführt, darunter auch neue Arten von *Australopithecus* und eben *Homo*.

Allerdings sind auch einige Einzelzähne aus diesem Zeitraum bekannt, die zwischen AAFAR und *Homo* vermitteln:

--- aus den Abschnitten B und C der Shungura Formation Äthiopiens (zwischen 2,9 und 2,6 MA alt) sowie

--- aus dem oberen Teil der Tulu Bor Member von Koobi Fora, Kenia, auf 3,0 bis 2,7 MA datiert (KNM- ER 5431).

Hierbei könnte es sich um dasselbe Taxon handeln wie LD350-1. LD350-1 gehörte vermutlich zu einer Population, die, ausgehend von AAFAR, zu den 2,3 – 2,4 MA alten frühen *Homo* führte. Die primitive Form des vorderen Abschnitts des Unterkieferkörpers unterscheidet dagegen LD350-1 von 2,0 MA alten HH und HRU. Letztere beide Arten unterscheiden sich untereinander in der Form der Zahnbögen, wobei LD350-1 eher der primitiveren Zahnbogenform von HH (i.e.S.) entspricht. LD350-1 zeigt, dass die Entwicklung zu *Homo* schon frühzeitig zu Veränderungen der Unterkiefermorphologie und Bezahnung führte (Sci. 347: 1056 + 1352).

2,6 MA alte Steinwerkzeuge von Bokol Dora 1 (Äthiopien) (bei Ledi Geraru)

Die Werkzeuge von Bokol Dora zeigen keinen Übergang zwischen einfachen Steinwerkzeugen, wie sie auch heutige Menschenaffen nutzen, und der Lomekwian-Kultur, und der ab 2,6 MA nachweisbaren Oldowan-Kultur. Vermutlich wurde die Nutzung von Werkzeugen an verschiedenen Orten entwickelt. Die Bokol-Dora-Werkzeuge werden der Oldowan-Kultur zugeordnet und als eine Variante von ihr gesehen. Sie stellen definitiv keine Weiterentwicklung der Lomekwian-Kultur dar, die wohl auf andere Taxa (wie *Kenyanthropus* oder *Australopithecus*) zurückgeht.

Die Funde belegen die systematische Herstellung scharfkantiger Abschläge – ein Alleinstellungsmerkmal von *Homo* und charakterisierend für die Oldowan-Kultur. Das Lomekwian diente dagegen dem Aufschlagen von Nüssen und Schalentieren durch Hämmer und wird auch von Affen praktiziert. Der entscheidende Unterschied beim Oldowan besteht in der Fähigkeit, systematisch (und nicht nur zufällig) kleine, scharfkantige Abschläge von größeren Gesteinsbrocken abzuschlagen, mit denen man zum Beispiel Fleisch von Knochen abschaben und zerteilen konnte – was dann zur Verkleinerung der Zähne führte.

Entdeckt wurden Hunderte von kleinen Steinabschlägen. Geunden wurden Steine mit ein oder zwei Abschlagsflächen und die abgeschlagenen Steinklingen. Die Herstellung erfolgte eindeutig systematisch. Die Fundstelle findet sich in direkter Nähe des 2,78 MA alten Homo-Kiefers. Begleitende Tierfossilien deuten darauf, dass diese Homininen einen völlig anderen Lebensraum nutzten als AAFAR. Der Lebensraum wandelte sich von einer baumreichen Landschaft mit Auenwäldern zu offenem, baumarmen Grasland (selbst Giraffen fraßen Gras!). Die Datierung der Funde von Ledi Geraru ist mit 2,61 – 2,58 MA minimal älter als Gona (2,58 – 2,55 MA). Nach 2,6 MA setzte sich der Werkzeuggebrauch dann überall durch; erst jetzt wurde er zum festen Bestandteil des Alltags der Menschen (nach www.antropus.de 6/19; PNAS 116: 11712; Natwiss. Ru. 6/19: 311).

Homo rudolfensis: (2,6 – 2,3) bis (1,9 – 1,8) MA, daher meist mit 2,5 – 1,9 MA angegeben.

1991 wurde am Malawisee ein 2,5 (Spanne: 2,6 - 2,3) MA alter Unterkiefer (UR 501) gefunden. HRU gilt neuerdings anstelle von HH ieS als eigentliches Bindeglied zwischen den Australopithecinen und dem HE (Kieferform wie AAFAR, Zähne wie HE!) und wird als eigene Art dem HH ieS gegenübergestellt, der nun eher als Seitenlinie gilt, aber noch immer nicht aus dem Rennen um den Vorfahren des HE ist. Die Zugehörigkeit zu *Homo* ergibt sich dabei aus der Zahl der Höcker auf dem Zahn 47: frühe *Homo* haben 6 – 7 Höcker, die Australopithecinen dagegen weniger.

Größeres Hirnvolumen bei HRU (800 ccm, naA 750 ccm) als HH ieS (Durchschnitt: 610 ccm). Ein weiterer berühmter HRU ist KNM-ER 1470 (Schädel; 1,8 - 1,9 MA alt).

Von der Ultrastruktur der Zähne her ist HE schlüssig vom HRU ableitbar. Auch der Umstand, daß sichere Funde von HH ieS erst ab 2,0 - 1,9 MA und daher zeitgleich mit den ersten HE auftreten, spricht für die HRU-HE-Verbindung und eher gegen die HH-HE-Linie.

HRU lebte in Gruppen in der Savanne, aber in Gewässernähe; stets mit Zugang zu Bäumen, auf die er sich zurückziehen konnte. **Keine Anzeichen für ein Sprachzentrum im Gehirn.**

Rudolfensis-Problem: Der Bestand von *H. rudolfensis* (KNM-ER 1470; Alter: 1,9 – 1,8 MA) neben *H. habilis* als eigene Art ist aber neuerdings (2003) wieder stärker umstritten. War HRU bisher nur vom Turkana-See bekannt, wurde in 2003 aus der Olduvai-Schlucht (Tansania) – begleitet von einer Olduvan-I-Werkzeugkultur - eine komplett bezahnte Maxilla mit Untergesicht von HH beschrieben (OH 65; Alter – sicher datiert – zwischen 1,79 und 1,84 MA), die erhebliche Ähnlichkeiten mit HRU aus Kenia (Ostufer Turkana-See) aufweist und damit ein morphologisches Bindeglied zwischen HH und HRU darstellt, also doch für die Konspezifität von HH und HRU spricht. KNM-ER 1470 (= Holotyp HRU) wäre dann nur ein großes männliches Exemplar von HH. (Stattdessen sind aber einige andere Funde von Olduvai wie OH 13 (1,75 MA), 24, 62 sowie ER 1813, die bisher zu HH gestellt wurden, aber kleinere Hirnvolumina sowie abweichende Mandibula- und Gesichtsmorphologie besitzen, eher aus HH auszugliedern; sie stellen eher eine grazile Form von Australopithecinen dar, könnten aber kladistisch auch eine primitive Art von *Homo* sein, jedenfalls fehlt ihnen das größere Neurocranium und die Nasenmorphologie von HH und KNM-ER 1470). (Sci. 293, 1193 + 1217).

Es blieb lange Zeit strittig, ob es sich bei HH und HRU tatsächlich um zwei verschiedene Arten handelte. Der Holotyp von HH (OH 7) bestand aus einem Unterkiefer mit Zähnen, es fehlte aber der Gesichtsschädel. Beim Holotyp von HRU (KNM-ER 1470) war es genau umgekehrt (Gesichtsschädel, aber ohne Zähne, kein Unterkiefer).

Drei neue Funde aus Koobi Fora/Nordkenia (Gesichtsschädel KNM-ER 62000 sowie zwei Unterkiefer, KNM-ER 60000 und 62003, Alter zwischen 1,95 und 1,78 MA) werden der Art von KNM-ER 1470 (also HRU) zugeordnet und bestätigen nun, dass hier tatsächlich zwei unterscheidbare Arten lebten – die sich sowohl in der Morphologie des Gesichtsschädels wie des Unterkiefers unterscheiden. Unterschiede bestehen beispielsweise in der Form der Zahnbögen: der Gaumen ist bei HRU U-förmig, die Eckzähne stehen in der Frontzahnlinie „auf Ecke“ und nicht auf der Linie der Seitenzähne wie bei HH, der einen V- statt U-förmigen Gaumen hatte.

Die neuen Funde von HRU weisen recht kleine Molaren auf – während andere flachgesichtige Homininen wie *Paranthropus* wesentlich größere Molaren hatten. Ein flaches Gesicht ist also

entgegen früherer Annahmen nicht zwangsläufig mit großen Molaren verbunden bzw. keine zwangsläufige Folge derselben (Sci. 337, 635).

Nicht auszuschließen ist aber, dass beide Arten außerhalb der Linie stehen, die zum HSS führte, oder dass es sich sogar um insgesamt drei Arten handelt (Nat. 488, 162 + 201; Spektr. Wiss. 11/2012, 16).

Es gibt auch Auffassungen, dass *H. habilis* in eine eigene Gattung (neben *Homo* und *Australopithecus*) gestellt werden sollte. Er war ein besserer Kletterer als unbestrittene Vorfahren des Menschen, und im Körperbau größer als AAFRI. Die Unterschiede gegenüber HE sind zu groß, als HH (ieS.) als direkten Vorfahren von HE zu betrachten (Nat. 508: 31).

Lebensraum von OH 65 (1,79 – 1,84 MA alt; wohl kein HH ieS., evtl. ein früher HE): feuchter als heutzutage; Mosaik aus Steppen- und Waldvegetation; einige Steinwerkzeuge stammen aus 15 – 20 km Entfernung; auch andere Indizien (lange Röhrenknochen von großen Säugern nur zu 4 – 8% mit Werkzeugmarken im Gegensatz zu Populationen, die das Knochenmark voll verwerteten und bei denen daher diese Quote 3 - 5 x höher ausfiel) deuten darauf, dass sich HH abhängig von den jahreszeitlichen Klimaschwankungen (z.B. Trockenheit) in diesem Gebiet in unterschiedlichen Teilregionen aufhielt, also Wanderungen in die jahreszeitlich jeweils günstigsten Gebiete unternahm; Ausdruck einer gewissen Flexibilität und anpassungsfähigen Lebensweise. An anderer Stelle wurde schon früher in Olduvai an einer Fundstelle mit zahlreichen Knochen und Werkzeugen auch ein Kreis eines Steinwalles gefunden - vielleicht eine „home base“ (Sci. 299, 1193; s. auch unter „Hüttenbau“ bei HE). *Homo* entwickelte also vor ca. 1,8 MA eine Reihe neuer adaptiver Strategien, darunter Werkzeugherstellung, Transport von Nahrung und Material, Fleischkonsum, Aufteilung von Nahrung (Sci. 293, 1193 + 1217).

Eigenschaften des HH iwS: Größe ca. 1,2 m, Hirnvolumen 600 - 800 ccm (typische HH ieS 600 ccm; zum Vergleich: *Australopithecus* 300 - 500 ccm). Insgesamt ist strittig, ob es sich bei HH um eine variable, aber polymorphe Art oder um eine sehr heterogene Sammlung von unklarem Material handelt (s.o.).

Nach einem Neufund eines HH ieS. (1,8 MA) waren die Körperproportionen überraschend affenähnlich: er ist der Hominine mit den längsten Armen, Relation Oberarm/Oberschenkel fast wie bei Schimpansen (Oberarm nur 5 % kürzer als Oberschenkel; Schimpanse: gleich lang, HSS: 25 % kürzer). Wahrsch. war auch HH noch ein guter Kletterer (zur Flucht und zum Schlafen), die Fußanatomie war besser dem Klettern angepaßt als beim rezenten Menschen. Vermutlich erste einfache Unterkünfte? Großfamilien mit ca. 30 Mitgliedern.

Abgrenzung HH/HRU: HRU hat ein eher ursprüngliches Gebiss, aber Homo-ähnlichen Bewegungsapparat; größeres Hirnvolumen, aber andere Schädelmerkmale primitiver als bei HH (kleinerer Überaugenwulst, großer Gaumen); bei HH ist das Gebiss aufgrund reduzierter Zahnwurzeln fortschrittlicher, der Skelettbau aber menschenaffenähnlicher. HH kam im Gegensatz zu HRU auch in Südafrika vor (z.B. Swartkans).

Homo habilis erscheint zunehmend als eine Seitenlinie der Menschenentwicklung und nicht als direkter Vorfahr des HE. Vergleiche der inneren Struktur der Arm- und Beinknochen von HH i.e.S. und HE weisen auf deutliche funktionelle Unterschiede in der Fortbewegung. HH verbrachte noch mehr Zeit in den Bäumen; die Morphologie der Extremitäten ist primitiver als bei HE; beide Arten lebten offenbar in verschiedenen Habitaten. Es ist daher unwahrscheinlich, dass HH der Vorfahr von HE ist (Sci. 310, 609).

So wurde im Jahr 2011 diskutiert, ob man *H. habilis* aus *Homo* ausgliedern solle. Mikroskopische Untersuchungen der Zahnoberfläche von 10 *H. habilis*, 9 robusten Australopithecinen (*P. boisei*) und 8 HE hatten gezeigt, dass die Ernährung von HH eher derjenigen der Australopithecinen entsprach. Während HE in seiner Ernährungsweise sehr flexibel war (Nüsse, Samen, faserhaltiges Material) und ein breites Nahrungsspektrum nutzte, beschränkte sich HH ebenso wie *P. boisei* auf weichere Nahrung wie Früchte und zarte Blätter; das Nahrungsspektrum war insgesamt schmäler. **Geht man davon aus, dass *Homo* durch die Fähigkeit gekennzeichnet ist, in sehr verschiedenen Lebensräumen zurecht zu kommen, so fehlte HH offenbar noch diese ökologische Breite.** Daneben erfolgte die Zahnentwicklung bei HH (ebenso wie auch bei HRU) noch schnell (wie Australopithecinen); seine kräftigen Arme sprechen ebenso wie die Analyse von Querschnitten durch Beinknochen dafür, dass HH noch einen erheblichen Teil der Zeit in den Bäumen verbrachte – also auch in diesem Aspekt eher AAFAR entsprach -, während HE dann nicht mehr über so kräftige Arme verfügte (als Indiz, dass er nicht mehr in den Bäumen kletterte) und endgültig zum Leben auf dem Boden übergegangen war. Die Gehirnvolumina von HH und frühen HE überschritten sich dagegen (OH: 647 ccm; kleinste HE-Gehirne: 600 bis 700 ccm) (Sci. 332, 1370).

Neubewertung von OH7 (Holotyp *Homo habilis*, Olduvai Gorge, 1,8 MA) (2015) (Nat. 519: 83)

Die virtuelle Rekonstruktion des sehr verdrückten Unterkiefers von OH7 (von dem ansonsten noch ein partieller Schädel und eine Hand erhalten sind) zeigte, dass der Unterkiefer noch sehr primitiv gebaut ist, d.h. schmal mit parallel verlaufenden Seitenzahnbereichen, eher an AAFAR als an die parabelförmigen Unterkiefer von HE oder HS erinnernd.

Dies spricht dagegen, frühe *Homo* als eine einheitliche Art zu sehen, und für eine Trennung zwischen HH und HRU einerseits und andererseits auch dem Oberkiefer A.L. 666-1, der 500.000 Jahre älter, aber schon fortschrittlicher ist als OH7. Die Linie zu HH dürfte daher schon vor über 2,3 MA abgezweigt sein, wozu der frühe Nachweis von *Homo* vor 2,8 MA passt.

Die Rekonstruktion der Schläfenknochen von OH 7 spricht für ein Hirnvolumen von 729 bis 824 ccm und damit mehr als bisher angenommen (647 – 687 ccm) – und damit in der Spannweite anderer früherer *Homo*. Unterschiede zwischen den frühen *Homo*-Arten bestanden offenbar mehr im Kauapparat und der Kieferform als im Hirnvolumen.

Zum Vergleich:

früher HE: 546 – 1067 ccm

frühe *Homo* mit einer Zahnbogenform ähnlich OH7: OH 13 (650 ml), KNM-ER 1813 (509 ml)

Die Form des Oberkiefers von OH 7 wurde auf der Basis gnathischer Beziehungen zum Unterkiefer rekonstruiert und erwies sich ebenfalls als ähnlich AAFAR und weniger fortgeschritten als die Oberkiefer anderer früherer *Homo*. Insgesamt ergibt die Rekonstruktion von Unterkiefer und Parietale von OH7 eine primitive Morphologie des Kauapparates mit einem subnasal prognathischen Gesicht.

Folgende Fossilien konnten zueinander gruppiert werden:

a) OH7 (*Homo habilis*): KNM-ER 1802; OH 13 (1,65 MA alt), evtl. KNM-ER 1813.

Hinweise auf ein Überleben von HH bis vor 1,44 MA sind nicht länger aufrechtzuerhalten.

Dann wäre HH eine sehr variable Art mit erheblichem Geschlechtsdimorphismus und evolutionären Veränderungen über die dokumentierte Lebensspanne von 2,0 bis 1,65 MA.

Der 2,8 MA alte partielle Unterkiefer aus Äthiopien (Ledi-Geraru, Afar; LD 350-1), der älteste Nachweis von *Homo*, ist dagegen primitiver als die Unterkiefer, die zu HH gestellt werden.

b) Aufgrund abweichender Kieferform separat stehen KNM-ER 62000 und der Unterkiefer KNM-ER 1482 sowie mit Einschränkungen KNM-ER 1470, die zu HRU gestellt werden.

c) KNM-ER 60000 (Unterkiefer) zeigt die größten Ähnlichkeiten mit Dmanisi-Menschen.

Die Oberkiefer OH 65 und A.L.666-1 ähneln in der Form des Zahnbogens bereits modernen Menschen und passen nicht zu HH (OH7); es fehlt aber die spezielle Gesichtsform von HRU. Möglicherweise sind sie zu frühen HE zu stellen.

Zwischen 2,1 und 1,5 MA lagen die Hirnvolumina früher Homo zwischen 500 und 900 ml; die drei Arten (HH, HRU, HE) überlappten sich in der Hirngröße. Die frühe Radiation der Gattung Homo wurde offenbar nicht durch artspezifische Unterschiede in der Hirngröße getrieben. Die drei Arten unterschieden sich viel mehr durch die Gesichtsmorphologie als durch Hirngröße. Am primitivsten war HH mit subnasaler Prognathie und nahezu parallelen Seitenzahnbereichen, die in deutlichem Kontrast zur Parabelform bei HE, HS und A.L.666-1 stehen. HRU steht zwischen diesen beiden Extremen mit eher parallelen Zahnreihen, aber einer sehr flachen Frontbezaugung zwischen den Eckzähnen.

Ging man bisher davon aus, dass die Hirnvergrößerung (bei HE) mit einer energie- und nährstoffreicheren Ernährung und reduziertem Gebissystem einherging, zeigt HH = OH7, dass eine Hirnvergrößerung auch in Kombination mit einem primitiven Kauapparat (ohne Reduktion von Zahn- und Kiefergröße) stattfand.

Erste Werkzeugkulturen:

--- Knochen ziegen- und kuhgroßer Ungulaten mit Schnitt- und Schabemarken zur Gewinnung von Fleisch sowie Schlagmarken wohl zur Knochenmarksgewinnung schon vor 3,39 MA in Äthiopien, wohl von AAFAR; keine begleitenden Werkzeuge gefunden, daher unklar, ob die Werkzeuge selbst hergestellt oder gezielt gesammelt worden waren; Antransport über mindestens 6 km, da lokal kein Rohmaterial verfügbar! (Achtung! Nicht voll konsentiert!)

Erste selbst hergestellte Werkzeuge (Abschlagtechnik; Schaber mit 1 – 5 Abschlügen) ab 3,3 MA (Lomekwian-Kultur; große Kerne bis 15 kg), gefolgt von Oldowan ab 2,5 - 2,6 MA bei Gona/Äthiopien, gefolgt von 2,5 MA alten Funden am Westufer des Turkana-Sees.

Typische Geräte des Olduvan (=Oldowan) (Roots S. 302):

- diskusförmige Steinkerne (cores, Kerne), von denen serienmäßig flache Abschläge abgehauen wurden
- die Steinkerne wurden (ihrer Oberflächen- und Kantenstruktur zufolge) aber auch selbst als Werkzeuge benutzt: für stoßende oder drückende Tätigkeiten, also als Hammer oder Quetschsteine
- geröllbrockenähnliche Schlagsteine
- ein- oder beidseitig behauene Haumesser (chopper)
- Schaber unterschiedlicher Größe
- flache Beckenknochen wurden als Arbeitsunterlagen benutzt

Materialien: Quarzit, Basalt, Lava, Flint

Die Geröllwerkzeuge (pebble tools) wurden mittels weniger harter Schläge hergestellt, wobei als Hammer zur Herstellung der Abschläge ein weicher, rundlicher Stein benutzt wurde. Diese Schlagsteine wurden bei Wanderungen mitgenommen und mehrfach verwendet. Insgesamt galt aber das Prinzip, die Geräte mit möglichst geringem Aufwand herzustellen.

Der Gebrauch von Werkzeugen ermöglichte eine verbesserte Nahrungserschließung und die Reduktion des Kieferapparates; gleichzeitig wurde die Abhängigkeit von der Umwelt verringert. Steinwerkzeuge und Tierknochen deuten allgemein auf fleischliche Ernährung (besonders Aas) hin. Das starke Gehirnwachstum der *Homo*-Arten wird u.a. darauf zurückgeführt, daß sie eine fleischreichere Kost zu sich nahmen; sowohl die Proteine aus dem Fleisch wie der hohe Phosphatanteil sind Voraussetzungen für das Gehirnwachstum.

(Neuere Studien – 1999 – an AAFRI-Zähnen ergaben jedoch aufgrund der C-3/C-4-Relation sowie Abnutzungsmustern an den Zähnen, dass auch diese kleinhirnige Art in nicht unerheblichem Umfang Fleisch konsumierte, da der C-4-Anteil im Zahnschmelz nur vom Konsum von Fleisch grasfressender Tierarten stammen kann, nicht von C-4-Pflanzenkonsum selbst, da die mit letzterem verbundenen Nutzungsspuren an den Zähnen fehlen. Auch weisen AAFRI ein größeres interindividuelles Nahrungsspektrum auf als die begleitende Fauna. Details s.o. unter AAFRI).

Die handanatomischen Voraussetzungen zum Werkzeuggebrauch wären schon bei AAFAR intermediär zwischen denen der Schimpansen und denen des HSS. Zu bedenken ist, daß einzelne Schimpansen (besonders Bonobos) nachweislich in der Lage sind, sich einfache Steinwerkzeuge herzustellen und dabei andere Steine als Werkzeuge zu verwenden (aus Eigeninitiative, d.h. nicht im Sinne von Nachahmung des Menschen). Rein anatomisch wäre daher auch bei Australopithecinen Werkzeuggebrauch nicht auszuschließen.

An der Elfenbeinküste wurde eine „Schimpansenwerkzeugkultur“ mit archäologischen Methoden ausgegraben, die gewisse Parallelen zu den frühesten bzw. primitivsten Olduvan-Kulturen (Omo-Tal, Shungura Formation, KBS) zeigt. Es handelt sich um das Gebiet um einen kürzlich abgestorbenen Panda-Nuss-Baum herum, um den die Schimpansen in den vergangenen Jahrzehnten auf insgesamt 6 Ambossen mit aus z.T. größeren Entfernungen (0,1 – 2 km) herangeschleppten Steinhämmern (mit bis zu 15 kg Gewicht) aus natürlichen Aufschlüssen Nüsse knackten; als Ambosse selbst dienten Fels oder Harthölzer. Die dabei entstehenden zufälligen Abschläge zeigen gewisse Parallelen (in Form, Größe und Anordnung/Häufigkeit) zu den allerprimitivsten Olduvan-Fundstellen. Das Erlernen des Pandanusknackens dauert bis zu 7 Jahre; Weibchen sind aktivere Nußknacker, bis zu 100 Nüsse pro Tag kann ein Tier knacken. Die Steinhämmer werden intensiv geschützt und zwischen verschiedenen Nussvorkommen hin- und hertransportiert (z.T. über mehrere hundert Meter). Die Ambosse befinden sich dagegen stets in Nussbaumnähe (bis 20 m). Man kann daher darüber spekulieren, ob die frühesten Olduvan-Kulturen auch dem Nussknacken oder Aufbereiten harter Nahrung dienten, bzw. dass die menschlichen Vorfahren ähnliche Verhaltensweisen zeigten. Vielleicht entstanden die ersten Schneidewerkzeuge der Olduvan-Homininen zufällig als Abschläge beim Nussknacken. Ein entscheidender Unterschied ist jedoch, dass die Steinabschlagfragmente der Schimpansen stets

zufällig entstanden, während viele Werkzeuge der frühen Homininen eindeutig gezielt geformt wurden; insofern bestehen doch gewisse fundamentale Unterschiede zu den einfachsten Olduvan-Kulturen. Auch selektieren Schimpansen ihr Rohmaterial (angeblich; kontra: s.u.) in keiner Weise (abgesehen vom Gewicht). (Sci. 296, 1380 + 1452).

Schließlich wurde an einem prähistorischen Flussufer im Tai-Nationalpark der Elfenbeinküste (Noulo) ein 4300 Jahre alter Werkzeugplatz von Schimpansen entdeckt; es handelt sich um Steinhämmer zum Öffnen von Nüssen, wobei Reste von fünf verschiedenen Nussarten gefunden wurden (die auch heute noch von Schimpansen in dieser Region gegessen werden). Mit 1 bis 9 kg Gewicht sind die Steinhämmer deutlich schwerer als die vom Menschen üblicherweise genutzten Hämmer (selten über 400 g), was damit zusammen hängt, dass Schimpansen deutlich größere Hände haben und erheblich kräftiger sind. Auch bevorzugten die Schimpansen andere Rohmaterialien (Granit und andere schwere Steine; der Mensch bevorzugte Quarzit, um schmale Klingen mit scharfen Kanten zu erzeugen). Allein schon aufgrund der Größenverhältnisse ist es auszuschließen, dass die schweren Steinhämmer vom Menschen genutzt wurden. Der Mensch lebte zur damaligen Zeit nicht in dieser Gegend, kam aber wohl gelegentlich vorbei, um Steine zu sammeln und nahm lediglich Testabschläge an möglicherweise für ihn geeigneten Steinbrocken vor (Spektr. Wiss. 8/07, 21; PNAS 104, 3043).

In einer bestimmten Schimpansenpopulation stellen Schimpansenweibchen (und nur diese!) sogar Waffen her, indem sie Stöcke anspitzen und damit kleine Halbaffen jagen, die sich in Höhlen verstecken. Die Weibchen gleichen mit den Werkzeugen ihre gegenüber den Männchen verminderte Kraft aus. Hieraus resultierte die Hypothese, dass Waffen von Frauen erfunden worden sein könnten.

Insgesamt gesehen benutzen westafrikanische Schimpansen dreißig verschiedene Werkzeuge (z.B. zum Kratzen, Insektenfang, Honigsammeln). Inzwischen ist entgegen früherer Annahmen (s.o.) klar geworden, dass die Schimpansen für das Aufschlagen von Früchten/Nüssen sogar geeignete Rohmaterialien gezielt aussuchen und sie dann zu einem geeigneten Ort bringen, dessen Ressourcen sie nutzen und zu dem sie auch regelmäßig zurückkehren (Spektr. Wiss. 8/07, 21). In Westafrika legen Schimpansen sogar Steinhaufen neben Bäumen an. Die Tiere, meist erwachsene Männchen, manchmal aber auch Weibchen und Jungtiere, suchen diese Haufen dann gelegentlich auf und werfen mit lauten Rufen (ritualisiertes Imponiergehabe) die Steine gegen die Bäume. Das Verhalten zeigt kulturelle Elemente und erinnert an von Menschen geschaffene Steinhaufen. Die Gründe sind unbekannt und haben nichts mit Nahrungserwerb zu tun, ggf. männliches Imponiergehabe.

Vor allem Schimpansen, die viel herumstreifen, verwenden Werkzeuge bei der Nahrungssuche; weniger jene, die ortstreu sind. Dies ließ sich auch experimentell mit Honigproben nachweisen, die sich von den Schimpansen nur mittels Werkzeugen (aus Blättern hergestellten Schwämmen) erreichen ließen. Nur die, die kürzlich längere Strecke überwunden hatten, nutzten Werkzeuge, um an den Honig zu kommen. Die Nahrungssuche über lange Distanzen hinweg könnte auch in der Menschenlinie die Werkzeugnutzung befördert haben (Nat. 536: 9).

Nach neuesten Erkenntnissen nutzen aber nicht nur Schimpansen, sondern auch eine bestimmte Art (*Cebus libidinosus*; eine von 8 Arten der Gattung) **Kapuzineraffen** in ähnlicher Weise wie Schimpansen Steinwerkzeuge im Sinne des Hammer-Amboss-Prinzips zum Aufknacken hartschaliger Nüsse bzw. als Amboss zum Öffnen hartschaliger Früchte. Inselbewohnende **Makaken** nutzen Steine, um Muscheln und Krabben aufzuknacken. Eine andere Kapuzineraffenart nutzt Steine, um Knollen auszugraben oder Pflanzennahrung (wie Kakteen) zu verarbeiten. Auch wenn es nie direkt beobachtet wurde, gibt es eindeutige Indizien, dass Schimpansen Knollen und Wurzeln ausgraben.

Wilde Bonobos nutzen Steine dagegen nur extrem selten. Nutzung von Steinwerkzeugen entwickelte sich somit konvergent in verschiedenen Linien, kann in manchen Linien evtl. auch wieder aufgegeben worden sein. Allerdings gibt es außerhalb der Homini keine Primaten, die systematisch scharfe Abschläge herstellen. Das zufällige Ablösen eines scharfen Gesteinsstücks vom Rand des Ambosses – im Rahmen der Nutzung von Ambossen zum Aufschließen pflanzlicher Nahrung – könnte aber der erste Schritt in Richtung auf ein gezieltes Zertrümmern von Steinen zur Gewinnung scharfer Abschläge gewesen sein.

Wenn man sie dazu anhält und motiviert, sind Orang-Utans, Bonobos und Kapuzineraffen in Gefangenschaft zu einer rudimentären Abschlagstechnik befähigt, die gelegentlich zu scharfkantigen Abschlägen führt. Die Ergebnisse der Bonobos unterscheiden sich aber von den Oldowan-Werkzeugen. Einer der Bonobos zerkleinerte Steine, indem er sie gegen ein hartes Substrat schleuderte (während bei der Oldowan-Methode zwei in der Hand gehaltene Steine gegeneinander geschlagen werden). Da die Enzephalisation der rezenten großen Menschenaffen etwa auf dem Niveau der Australopithecinen liegt, könnten sich diese auf eine dieser Weisen scharfe Steinkanten beschafft haben. So, wie die verschiedenen Schimpansenpopulationen Unterschiede im Gebrauch von Werkzeugen zeigen, dürften auch Frühmenschen im Werkzeuggebrauch differiert haben

45 kg schwere Schimpansen nutzen ebenso wie die nur 3 kg schweren Kapuzineraffen Steinhämmer, die 1 kg und mehr wiegen. **Cebus hat einen signifikant höheren Enzephalisationsquotienten als die meisten Primaten, auch höher als Pan und Australopithecinen.** Kapuzineraffen wählen Hammersteine nach Größe und Gewicht gezielt in Bezug auf die konkrete Zielsetzung aus (Planungsvermögen). Sie benutzten Stöcke zum Probieren und nutzen wiederholt Höhlen, um nachts zu schlafen, die heißeste Zeit des Tages dort zu verbringen oder Schutz bei heftigen Regengüssen zu suchen (Nat. 460, 339).

Es gibt bisher keine konkreten Hinweise auf einen Werkzeuggebrauch der robusten Australopithecinen; handanatomisch hätte AROB Werkzeuge benutzen können (Präzisionshandgriff anatomisch möglich): metrische Untersuchungen der für den Präzisionshandgriff relevanten Parameter der Handanatomie ergaben Werte innerhalb der Spanne des HSS, während AAFAR und AAFRI auf einem niedrigeren Niveau (dem von Gorilla) liegen; Reihenfolge: Orang --- Bonobo --- Schimpanse --- AAFAR+Lucy+Gorilla --- AAFRI --- AROB+HH+HSS. Zwar wurden die bisher in Verbindung mit AROB gefundenen Werkzeuge *Homo* zugeschrieben, aus handanatomischen Gründen (wesentlich besserer Präzisionshandgriff als bei AAFAR und AAFRI!) kann aber nicht ausgeschlossen werden, daß AROB doch Werkzeuge z.B. zum Ausgraben von Wurzeln benutzte. Es gibt auch Werkzeugknochenfunde, die auf eine solche Verwendung (aber durch wen?) deuten.

Während die o.g. Daten allein auf die Daumenanatomie abstellen, berücksichtigt eine neuere Studie (1997) nach vorausgehenden elektromyographischen Messungen der an der Werkzeugherstellung beteiligten Muskulatur insgesamt 8 Einzelkriterien, wobei sich herausstellte, daß Daumenmuskel und Präzisionshandgriff konkret an dem Vorgang der Werkzeugherstellung stark beteiligt sind. AAFAR erfüllt 3 dieser Kriterien; AAFAR war möglicherweise bereits ein Werkzeugmacher (s.o., Nutzung von Steinwerkzeugen vor 3,39 MA wahrscheinlich, aber umstritten). Verhaltensweisen wie z.B. das Werfen von Steinen könnten die Hände in einer Weise verändert haben, daß sie später zur Werkzeugherstellung genutzt werden konnten. HH erfüllte dagegen alle 8 anatomischen Kriterien; andere 2 MA alte Arten konnten wegen zu fragmentarischer Handfossilien allerdings nicht geprüft werden.

Die **zweitältesten selbst hergestellten Steinwerkzeuge** (Gona, Äthiopien; zahlreiche Werkzeuge!) wurden 1997 auf 2,5 - 2,6 MA datiert. Ihre Qualität belegt eine hoch entwickelte Kontrolle des Steinfrakturmechanismus, wie sie auch bei viel jüngeren Olduvan-Werkzeugen gefunden wird, so daß sich an diese ersten Steinwerkzeuge eine grundsätzliche technologische Stasis (aber: Einschränkungen s. nächster Absatz) von ca. 1 MA anschließt, d.h. daß die Technik in Ostafrika 1 MA lang keine Weiterentwicklung erfahren hat. Andererseits spricht die fortgeschrittene Technik vor 2,5 – 2,6 MA dafür, daß die Anfänge der Steinwerkzeugkultur noch älter sein müssen. An die Olduvan-Technik schloss sich dann in Ostafrika ab 1,75 MA sehr abrupt das Acheulean an, das durch zweiseitige Werkzeuge wie Faustkeile (hand axes) und Hackbeile (cleaver) gekennzeichnet ist. An zwei Fundstellen (Kokiselei 4, West-Turkana, Kenia, sowie Konso/Süd-Äthiopien) sind typische Acheulean-Werkzeuge, darunter Faustkeile, zusammen mit Olduvan-Werkzeugen schon vor 1,76 MA (Nat. 477, 82) bzw. 1,75 MA (Konso; PNAS 110: 1584) nachweisbar. 1,9 MA alte Schichten von Konso-Gardula enthalten reines Oldowan.

Die Qualität der Werkzeugherstellung war dabei regional durchaus sehr unterschiedlich; 2,34 (+-0,05) MA alte Werkzeuge vom Turkana-See (Lokalalei 2C) waren dabei weiter fortgeschritten und ihre Herstellung weiter systematisiert als andernorts. Aus einem einzigen Steingeröll, meist aus Lava, wurden bis zu 20 scharfkantige Abschlüge gefertigt, wobei die Rekonstruktion des Originalsteins aus den Abschlügen erkennen lässt, dass hier mit hoher Geschicklichkeit vorgegangen wurde, spezielle Winkel eingehalten wurden und die Kraft gezielt dosiert wurde.

Insgesamt wurde der Grundbruchmechanismus des Gesteins von den Werkzeugherstellern gut kontrolliert. (Schimpansen benötigen mehrere Jahre, bis sie lernen, mit unmodifizierten Steinen Nüsse zu knacken). Der Hersteller der Werkzeuge ist nicht bekannt (keine Menschenknochen), aber im angrenzenden Hadargebiet wurde ein an HH erinnernder Kiefer in loser Assoziation mit typischen Olduvan-Steinwerkzeugen gefunden (Datierung: 2,33 ± 0,07 MA). Die Werkzeuge vom Turkana-See deuten auf größere kognitive Fähigkeiten und motorische Geschicklichkeit als bisher angenommen, darunter die gleichmäßige Wiederholung desselben Vorganges, die Einschätzung der Qualität des Rohmaterials, die Einhaltung bestimmter Abschlagwinkel während der gesamten Herstellungssequenz aus einem Rohling. Die Idee einer systematischen Produktion von Werkzeugen – wohl auch auf Vorrat – war also in dieser Population schon geboren. Die Funde sprechen gegen die bisher unterstellte technologische Stase und Einheitlichkeit des Olduvan zwischen 2,6 und 1,6 MA. Die Lokalalei-Werkzeuge stellen die mit Abstand fortschrittlichste, systematischste Technologie des gesamten Pliozäns überhaupt dar.

Die bisher angenommene technologische Stase des Olduvan gab Anlass zu der Hypothese, nicht *Homo*, sondern *Paranthropus aethiopicus/boisei* könnte die typischen Olduvan-Werkzeuge hergestellt haben, weil diese Art in dieser Zeitspanne in dieser Region existierte. Auch diese Art zeigt eine morphologische Stasis, so dass eine Assoziation zwischen anatomischer Stase (konstante Nahrungsgewohnheiten) und technologischer Stase naheliegend wäre. Stammen die typischen Olduvan-Werkzeuge dagegen von *Homo*, wäre zwischen *H. rudolfensis* und *H. ergaster* keine technologische Weiterentwicklung erfolgt (Nat. 385, 292).

Bereits vor 2,0 MA wählte *Homo* gezielt bestimmte Gesteinsarten für die Herstellung von Werkzeugen aus und transportierte das Rohmaterial über Distanzen von mindestens 13 km bis zu einer Stelle, an der Tiere geschlachtet wurden (Kanjera, Lake Victoria, Kenia). Ein Drittel aller Steinwerkzeuge waren aus einem besonders harten Material (Rhyolith oder Quarzit) hergestellt, das aus mindestens 13 km Entfernung herantransportiert worden war. Die Kanten dieses Materials blieben länger scharf als bei dem lokal verfügbaren Kalkstein.

Mikrostrukturelle Untersuchungen an den Werkzeugen zeigten außerdem, dass diese nicht nur zum Abschneiden von Fleisch von Knochen verwendet wurden, sondern auch zum Schneiden von Gras und zum Reinigen und Aufspalten faserreicher Wurzelknollen sowie möglicherweise auch zur Bearbeitung von Holz (Herstellung von nicht überlieferten Holzwerkzeugen?). Schon früher hatte man angenommen, dass Knollen und Wurzeln eine wichtige Rolle bei der Ernährung spielten, jedenfalls als Notreserve, wenn kein Fleisch zur Verfügung stand. Die Knollen könnten auch als Wasserreservoir gedient haben. Heutige Hadza kauen bestimmte Knollen, um auf diese Weise an Wasser (80 % Wassergehalt) zu kommen; der Rest wird wieder ausgespuckt. Wurzeln und Knollen könnten somit sowohl als Reservenahrung wie als Wasserquelle eine erhebliche Rolle gespielt haben, als der Mensch offenere, stärker jahreszeitlich geprägte Gebiete besiedelte (Sci. 324, 588).

Im Jahr 2010 wurden von einer **1,95 MA** alten Olduvan-Fundstelle in Äthiopien (Koobi Fora Formation) eindeutige Belege für das Schlachten von Tieren und die Nutzung aquatischer Tiere wie Schildkröten, Krokodile und Fische berichtet. **Ältester Nachweis für die Einbeziehung aquatischer Tiere in den menschlichen Speiseplan.** Gerade diese Tiere sind besonders reich an Nährstoffen, die für das Hirnwachstum benötigt werden. Der Zugang der Frühmenschen zu diesen Nährstoffen - zeitlich vor dem Auftreten von *H. ergaster/HE* - könnte eine wichtige Rolle bei der Größenzunahme des Gehirns gespielt haben (PNAS 107, 10002).

Typische Grübchen an der Schmelz-Zement-Grenze von Prämolaren und Molaren eines 1,84 MA alten HH (Omo, Äthiopien) sind die ältesten Anzeichen für den Gebrauch von Zahnstochern; entsprechende Defekte wurden auch bei mehreren HE und archHS (Datierung 0,7 bis 0,13 MA) gefunden und sind der Form nach sehr spezifisch für den Gebrauch von Zahnstochern, außerdem bei Dmanisi-Menschen (1,77 MA).

Der indirekte Nachweis von Werkzeuggebrauch aufgrund von vermeintlichen Schlagmarken auf Knochen ist allerdings kritisch zu sehen. Wie Versuche zeigten, können auch Krokodile zu gleichartigen Veränderungen an Knochen führen („Equifinalität“: unterschiedliche Ursachen führen zu einem identisch aussehenden Endprodukt), und entsprechende Erscheinungen finden sich auch an Säugetierknochen von verschiedenen pliozänen Fundstellen in Afrika. Knochen-Modifikationen aus dem Pliozän oder Plio-Pleistozän Äthiopiens (Asa Issie, Hadar, Maka, Bouri), die man bisher als Indizien für Werkzeuggebrauch ansah (ab 3,39 MA), könnten daher auf Einwirkung von Krokodilen beruhen (PNAS 114: 13164).

Aktueller Kenntnisstand zur Werkzeugtechnologie (2001; Sci. 291, 1748; später ergänzt):

Bereits Schimpansen produzieren und nutzen Werkzeuge, um an Nahrung zu gelangen (z.B. Termiten, Ameisen, Honig), verwenden Stöcke, um die Reichweite ihrer Arme zu verlängern, und Holz- und Steinhämmer und Ambosse um Nüsse aufzuknacken. Durch wiederholte Nutzung entstehen Hämmer und Ambosse mit seichter Grube an der Oberfläche, ähnlich wie vom Menschen hergestellt. Scharfkantige Steinabschläge entstehen manchmal als Nebenprodukt, werden aber von den Schimpansen nicht genutzt. Weibchen zeigen größere Geschicklichkeit bei der Verwendung von Werkzeug und könnten daher eine entscheidende Rolle bei der technologischen Evolution gespielt haben. Männchen jagen zwar kleinere Säugetiere, nutzen aber kaum Werkzeuge bei der Jagd oder Nahrungsverwertung. Man muss annehmen, dass die technologischen Fähigkeiten in der Entwicklungslinie zu *Homo* im Zeitraum vor 5 bis 2,5 MA zumindest jenen der Schimpansen entsprochen haben; die meisten Werkzeuge der Schimpansen werden aus organischem Material hergestellt, das kaum fossil überliefert wird. Vor 3,39 MA verwendeten Homininen (wohl AAFAR) in Äthiopien bereits Steinwerkzeuge, um Fleisch von Knochen zu schneiden und zu schaben; mit stumpfen Hammersteinen wurde Knochenmark gewonnen. Unklar, ob die Steinwerkzeuge selbst hergestellt wurden oder gezielt gesammelt; Transport über mindestens 6 km, da lokal kein Rohmaterial verfügbar (s.o., AAFAR).

In Südafrika verwendete *Australopithecus africanus* Geräte aus Knochen in Form von poliert wirkenden Knochenspänen, die vielleicht dazu dienten, Termitenbauten aufzubrechen und Termiten zu „fischen“ (Swartkans; Roots S. 56; ergänzt).

Die zweitältesten selbst hergestellten Werkzeuge (Olduvan-Kultur, ab 2,5, naA 2,6 MA) zeigen, dass die Hersteller bereits sehr geschickt im gezielten Herstellen von Abschlägen waren; sie produzierten zahlreiche gut geformte Abschläge aus einem einzigen Rohling bei wenigen misslungenen Schlägen; war nur kleines Rohmaterial (Quarzkiesel < 2,5 cm) verfügbar, waren die Steine zu klein, um in den Händen gegeneinander geschlagen zu werden, so benutzte man einen Amboss und schlug mit einem Hammerstein auf den Rohling (bipolare Technik). Die Variabilität zwischen verschiedenen Olduvan-Lokalitäten beruht wahrscheinlich auf der unterschiedlichen Verfügbarkeit von Rohmaterial und nicht auf differenzierten kulturellen Traditionen.

Die Olduvan-Technologie setzt Fähigkeiten voraus, die Schimpansen nie erreichen können. Selbst der Bonobo Kenzi, dem 3 Jahre lang die Abschlagtechnik von handgehaltenen Rohlingen beigebracht wurde, ist nicht in der Lage, kräftig und in korrektem Winkel und an korrekter Stelle Abschlüge vorzunehmen; seine kleinen Abschlüge und bearbeiteten Rohlinge ähneln keinesfalls den Olduvan-Werkzeugen. Wenn Kenzi scharfkantige Abschlüge benutzt, um z.B. ein Seil zu durchtrennen, das eine Schachtel mit Futter verschließt, schneidet er langsam, mit geringem Druck, und bewegt seinen ganzen Arm von der Schulter aus; das Handgelenk bleibt immobil. Auch wilde Schimpansen bewegen ihre Arme im Schulter- und Ellenbogengelenk, wenn sie Nüsse knacken. Die Feinmotorik des Menschen bei der Herstellung von Werkzeugen setzt dagegen ein mobiles Handgelenk voraus. Wahrscheinlich sind anatomische Grenzen der Gelenkbeweglichkeit dafür verantwortlich, dass Schimpansen so geringe Fähigkeiten bzgl. Steinwerkzeugherstellung und –nutzung aufweisen, ist das Handgelenk bei ihnen doch im Wesentlichen auf arboreale und vierfüßige Fortbewegung ausgerichtet. Lange, krumme Finger und ein kurzer Daumen behindern die Opponierung der Fingerspitzen zum kräftigen Zugreifen; Menschen haben kürzere, aber gerade Finger, einen langen Daumen und breite (von einer ebenso breiten Knochenstruktur unterlegte) Fingerspitzen; dies erhöht die Stabilität beim Greifen schmaler Werkzeuge. Schimpansen haben schmale Fingerspitzen; Muskeln, die ein kräftiges Zupacken des Daumens ermöglichen, fehlen oder sind nur schwach ausgeprägt. Das Handgelenk der Schimpansen ist hinsichtlich seiner Rotationsmöglichkeiten limitiert, um den Knöchelgang zu ermöglichen; auch hierdurch ist die Möglichkeit, Gegenstände zu werfen oder kleine Gegenstände präzise zu bearbeiten, eingeschränkt. Auch *A. afarensis* (3,8 – 2,9 MA) hatte noch schimpansenartig schmale Fingerkuppen, während diejenigen von *A. africanus* (3,0 – < 2,6 MA) wohl bereits menschenähnlicher waren.

Die Nutzung von Fleischnahrung (z.B. Knochenmark) gilt als Hauptgrund für die Entwicklung von Steinwerkzeugen, aber nähere Untersuchungen von Abnutzungsmarken und Polierungen an Werkzeugen belegen auch ihre Verwendung beim Schneiden von Holz und Pflanzen; zugespitzte Knochenfragmente aus südafrikanischen Höhlen zeigen Politurerscheinungen an den Spitzen, evtl. durch Perforation von weichen Materialien, sowie Abrasionen, die für ein Graben in steinigem Boden oder Termitenbauten sprechen. Die Olduvan-Technologie ist somit eine Adaptation, die die Verfügbarkeit höherwertiger Nahrung durch Modifikation von Steinen, Knochen und anderen Materialien verbesserte.

Ausgüsse von Schädeln von *Homo habilis* zeigen einen Abdruck der Broca-Region, die bei der Kontrolle der orofazialen Feinmotorik und Sprache eine entscheidende Rolle spielt; sie liegt direkt neben der Region für die Feinmotorik der Hand und stammt wahrscheinlich von letzterer ab. 90 % der Menschen sind Rechtshänder; einzelne Schimpansen bevorzugen zwar individuell eine bestimmte Hand für komplizierte Werkzeugnutzungen, insgesamt besteht aber keine Präferenz für Rechtshändigkeit in den Schimpansenpopulationen. Aus der Form und Symmetrie der Steinwerkzeuge kann auf die Händigkeit ihrer Hersteller geschlossen werden; das Verhältnis rechts : links liegt bei den Olduvan-Werkzeugen bei 56 : 44. Menschen halten normalerweise das zu bearbeitende Objekt mit der linken Hand und das Werkzeug mit der rechten; Schimpansen zeigen auch hierbei keine Präferenzen. Es kann vermutet werden, dass gelegentliche Werkzeugherstellung und/oder –nutzung, die die bimanuelle Koordination zum Stabilisieren der Objekte erforderte, zur Lateralisation der Gehirnfunktionen führte und somit auch die hirnfunktionellen Voraussetzungen für die Entwicklung der Sprache etablierte.

Auch die Hände von *H. habilis* ähneln denen moderner Menschen, das Gehirn war 600 – 800 ccm groß, die Zähne aber relativ klein in Relation zur Körpergröße (als Folge des Werkzeuggebrauchs?). Andererseits haben auch Fingerknochen aus Südafrika (Swartkans), die

fraglich *A. robustus* zugeordnet werden, die Anatomie von Werkzeugnutzern, vielleicht gab es also neben HH noch andere werkzeugnutzende Arten. Australopithecinen erloschen vor (>) 1,0 MA; typische Olduvan-Technologien finden sich aber noch bis mindestens 0,5 MA.

Vor 1,75 MA traten dann zu den Olduvan-Werkzeugen große Schneidewerkzeuge (LCT = large cutting tools), ca. 10 – 17 cm lang, hinzu (Acheulean Industrial Complex). Das Acheulean datiert von 1,76 MA (in Kokiselei 4, West-Turkana, Kenia, schon vor 1,76 MA nachweisbar!; in Konso/Südäthiopien ab 1,75 MA nachweisbar) bis 0,3 MA und wird *HE* und *H. heidelbergensis* zugeordnet, aber – von wenigen Ausnahmen abgesehen (China, Korea) – nur westlich der Movius-Linie (von der Grenze Indien/Bangladesh nach Nordengland). Die Feinstruktur der Abnutzungserscheinungen der LCTs zeigt, dass diese für vielerlei Zwecke verwendet wurden. Während die Form der Olduvan-Werkzeuge weitgehend von der Ausgangsform, Größe und den mechanischen Eigenschaften des Rohmaterials abhängig war, scheinen die LCTs gezielt für bestimmte Zwecke gestaltet worden zu sein; bilaterale Symmetrie und der hohe Standardisierungsgrad der Faustkeile deuten auf ein präzise definiertes Konzept für Form und Proportionen und damit höhere kognitive und konzeptionelle Fähigkeiten als im Olduvan. Gleichzeitig deuten angebrannte Knochen in Swartkrans/Südafrika auf die systematische Nutzung von Feuer ab 1,5 – 1,0 MA.

In der Konso-Formation Südäthopiens (1,75 bis <1,0 MA) lässt sich die Weiterentwicklung der Acheulean-Werkzeuge im Zeitverlauf verfolgen. Sie treten hier etwa zur gleichen Zeit wie in Kokiselei /Turkana-See (Kenia) auf – als älteste Nachweise des Acheuleans überhaupt. In Konso lassen sich grobe ein- und zweiseidige Steinwerkzeuge (einschneidig = Spaltkeil; zweiseidig = Faustkeil) finden, wobei die Anzahl der Abschlagnarben im Laufe der Zeit zunimmt (bei den zum Hacken verwendeten Steinen war das weniger der Fall). Faustkeile stellten dabei von Anfang an einen essentiellen Bestandteil des Acheuleans dar. Die Verfeinerung in der Herstellung der Faustkeile im Laufe der Zeit deutet auf erweiterte Funktionen, z.B. beim Zerlegen der Beute, was lange und stabile Schneidekanten erforderte. Das Auftreten des Acheulean fällt zeitlich mit dem Erscheinen von Menschen mit HE-Morphologie zusammen (PNAS 110: 1584).

Im jüngeren Acheulean wurden die LCTs weiter verfeinert, z.T. durch Abschlüge mit weicheren Hämmern aus Hartholz oder Knochen; dadurch ergaben sich geradere Kanten und regelmäßigeren Formen. Neue Strategien der Werkzeugherstellung und eine regionale Differenzierung der Industrien traten aber erst gegen Ende des Acheulean vor 0,5 bis 0,3 MA auf, und vor 300000 J beschleunigte sich die technische Evolution; regionale Unterschiede nahmen zu als Ausdruck echter kultureller Traditionen und Kulturgebiete. Zusammengesetzte Werkzeuge wurden möglicherweise schon ab dem Übergang vom Acheulean zum mittleren Paläolithikum hergestellt, so Speere mit Steinspitzen, Messer und Schaber mit Schäften.

Insgesamt sind Olduvan und Acheulean aber gekennzeichnet durch sehr langsame Fortschritte zwischen 2,5 und 0,3 MA, geringe Mobilität und geringe überregionale Interaktion; Rohmaterial des Olduvan stammt meist aus geologischen Lokalitäten < 10 km von der Fundstätte des Werkzeugs, im Acheulean < 20 km. Erst im späten mittl. Paläolithikum und frühen oberen Paläolithikum nahmen die Distanzen auf 40 bis > 300 km zu. Dies spricht für eine größere Mobilität oder regionale Interaktionen und Austausch.

Während Olduvan- und Acheulean-Werkzeuge allein auf reduktiven Techniken eines einzelnen Werkstückes beruhten, besteht ein zusammengesetztes Werkzeug aus mindestens 3 technischen Einheiten (Steinwerkzeug, Schaft, Verbindungsmaterial). Die betreffenden Techniken sind im Ablauf hierarchisch strukturiert und erfordern nichtrepetitive feinmotorische Leistungen, um die beiden Komponenten miteinander zu verbinden – analog zur grammatikalischen Sprache: Sprache

und zusammengesetzte Werkzeuge erfordern Sequenzen nichtrepetitiver feinmotorischer Kontrolle, und beide Fähigkeiten sind in aneinandergrenzenden Regionen des unteren linken Frontallobus lokalisiert; ein zusammengesetztes Werkzeug ist in diesem Sinne mit einem gesprochenen Satz vergleichbar. Grammatikalische Sprache und zusammengesetzte Werkzeuge könnten sich also vor ca. 0,3 MA gemeinsam entwickelt haben; falls dies der Fall ist, wären auch die HN zu einer grammatikalischen Sprache fähig gewesen. Anatomische Studien des Sprachapparates deuten darauf, dass auch *H. heidelbergensis* sprechen konnte.

Vor 50000 J erschienen dann moderne Werkzeuge zunächst in Ostafrika und der Levante. Bei der Abschlagtechnik wurde die Anzahl der nutzbaren scharfen Kanten erhöht, Knochen, Geweihsprosse, Elfenbein, Muschelschalen und Steine wurden bearbeitet zu Projektilen, Harpunen, Nadeln, Schmuck, Ahlen, Knöpfen; im mittl. Paläolithikum sind diese Dinge außerordentlich selten vertreten, werden aber ab 40000 J (ob. Paläolithikum) sehr häufig. Daneben gibt es zahlreiche Hinweise auf Fäden und geflochtene Fasern für Netze, Seile, Taschen und Kleidung. Pfeil und Bogen wurden erst vor 12000 J erfunden.

Regionales Erstauftreten des Acheulean (Faustkeile, Spaltkeile; Nat. 461, 82, anno 2009):

Erstnachweis: 1,76 MA (Kokiselei 4, West-Turkana, Kenia) (Nat. 477, 82);

Konso/Südäthiopien (ab 1,75 MA) (PNAS 110: 1584) (Konso, 1,9 MA: reines Oldowan!)

Ubeidiya, Israel: 1,2 MA

Bose, China: 0,8 MA

Gesher Benot, Israel: 0,78 MA

In Europa sind Acheulean-Faustkeile zunächst nur in SE-Spanien nachweisbar vor ca. 900000 Jahren (Estrecho del Quipar) und an einer anderen Stelle vor ca. 760000 J, danach regelmäßig zwischen 500000 und 350000 Jahren (Nat. 461, 82).

Im Jahr 2011 wurden von einer Fundstelle in Kenia (Kokiselei 4, West-Turkana) sicher auf 1,76 MA datierte Acheulean-Werkzeuge, darunter typische Faustkeile, neben Olduvan-Werkzeugen berichtet (Nat. 477, 82); in Südäthiopien (Konso-Formation) findet sich Acheulean ab 1,75 MA (PNAS 110: 1584).

Der nächste sicher datierte Acheulean-Nachweis ist mehr als 350 TA jünger (1,4 MA); Datierungen zwischen 1,6 und 1,4 MA gelten als unsicher. Es ist unklar, ob das Acheulean aus einer anderen, noch unbekanntem Ursprungsregion importiert wurde, oder ob es eine Erfindung der Olduvan-Homininen in der Region ist. Da die ersten Menschen, die Afrika verließen, das Acheulean nicht kannten, ist zu vermuten, dass die Auswanderung aus Afrika schon vor mehr als 1,76 MA begann, oder dass sich die verschiedenen Gruppen in Ostafrika hinsichtlich ihrer Technologie unterschieden, und dass die ersten Auswanderer auf eine Population zurückgehen, die auf dem Niveau des Olduvan stehen geblieben war. Erst eine zweite Auswanderungswelle – jünger als 1 MA – brachte das Acheulean dann in Gebiete um das Mittelmeer herum und darüber hinaus.

Das Alter der ersten Acheulean-Werkzeuge entspricht ungefähr dem Alter des KNM-ER 3733-Craniums, das als ältester unstrittiger Nachweis für den HE s.l. in Afrika gilt. Dies spricht zugunsten von Hypothesen, die die Entstehung des Acheulean mit dem Auftreten von HE in Verbindung bringen, schließt aber auch nicht aus, dass auch andere *Homo*-Arten, die vor ca. 1,5 MA ausstarben, Werkzeuge nutzten (Nat. 477, 82).

Terminologie der Steinwerkzeuge (nach Roots S. 53 + 308):

Abschlag- und Kerngeräte; Abschlaggeräte wurden von einem größeren Stück (Kern) abgetrennt, die Kanten der Abschlaggeräte wurden dann anschließend bearbeitet. Kerngeräte erhielten die Form durch gezieltes Beschlagen des Rohstücks (der Faustkeil ist ein Kerngerät). Zur Zurichtung verwendete man Schlagsteine aus zähem Gestein, Knochen-, Geweih-, Holzschlägel.

Bei den ältesten Werkzeugen sind die Abschlüge zunächst nur selten kantenbearbeitet. Chopper sind Gerölle mit einseitig bzw. zweiseitig zugerichteter Kante (einseitig: chopper; beidseitig: chopping tool). Diese Geröllgeräte werden heute nicht mehr selbst als Werkzeuge interpretiert, sondern als Kerne, die mit dem Ziel zugerichtet wurden, Abschlüge zu erhalten, die dann als eigentliche Werkzeuge fungierten.

Faustkeile (hand axes) tauchten vor ca. 1,75 MA zunächst in Afrika auf (nach Osten überschritten sie kaum Indien, erreichten also nicht Ostasien), meistens aus Basalt, primär als „großes Messer“ als Schlachtwerkzeug, evtl. auch als Universalgerät. In Israel werden sie erstmals vor 1,5 – 1,4 MA (Ubeidiya) nachweisbar. Möglicherweise war der Nahe Osten damals ohnehin nur ein Teil des großen afrikanisch-südasiatischen Lebensraums. Die letzten Faustkeile wurden vor 50000 J von HN hergestellt. Länge der Faustkeile: 8 – 30 cm; handlicher Griff; sorgfältige Symmetrie; geniale Universalgeräte (Schneiden, Zertrennen, Schaben, Kratzen, Bohren, Meißeln, Hämmern, Aufbrechen von Knochen). Als Schlägel benutzte man Schlagsteine oder Knochen. Beleg für funktionales Denken. Das Grundprinzip blieb über fast 1,5 MA erhalten, die Faustkeile wurden aber immer flacher, die Konstruktion immer effektiver; die anfallenden Abschlüge wurden im Laufe der Zeit zunehmend verwertet/weiterbearbeitet. Übergang von den olduvan-typischen Diskuskernen zu Levallois-Kernen, dadurch war die Nachbereitung dann weniger aufwendig. (Aber noch keine Levallois-Technik im eigentlichen Sinne).

Spaltkeile (cleaver) sind in Afrika seit 1,0 MA (in Israel seit 0,8 MA) nachweisbar; sie bestehen üblicherweise aus einem großen Abschlag mit einer breiten Schneide und bearbeiteten Kante, ebenfalls überwiegend aus Basalt.

Die Werkzeugherstellung ging vor $\geq 2,5$ MA von Ostafrika aus; die ersten Fundstellen in Südafrika datieren bei maximal 2,0 MA, vielleicht sogar nur 1,6 MA. Auch *Homo* erscheint in Südafrika erst in diesem Zeitraum. Südafrika wurde von *Homo* also nicht früher, möglicherweise sogar später erreicht als die Levante und Georgien. In Ostasien wurden keine typischen Faustkeile gefunden, allerdings – selten – faustkeilartige Geräte (ca. 800000 J), allerdings fehlen die sonst für das frühe Acheulean so typischen Spaltkeile (Cleaver). Für Indien und Nepal konnte aber typisches Acheulean mit Faust- und Spaltkeilen nachgewiesen werden, allerdings ohne Datierung.

Ein großes Problem besteht allerdings darin, dass vor allem im älteren Kontext nur Steinwerkzeuge überliefert sind. An archäologisch jungen Fundstellen in trockenen Höhlen machen dagegen Werkzeuge aus Holz bzw. Fasern/Gewebe etwa 95 % aller Funde aus. Es ist daher davon auszugehen, dass der größte Teil der Werkzeuge und vom Menschen verwendeten Materialien überhaupt nicht überliefert ist (Nat. 447, 34).

(Nähere Angaben zum Acheulean s. unter: Pleistozän: *Homo erectus* i.e.S.: Lebensweise, Fähigkeiten: Werkzeuge)

Neurowissenschaftliche Aspekte der Werkzeugherstellung (Spektr. Wiss. 11/16: 32)

Eine entscheidende Rolle bei der Entwicklung der Werkzeugtechnologie dürfte das Nachahmungsvermögen gespielt haben, das beim Menschen (selbst bei Kindern) sehr viel ausgeprägter als bei Menschenaffen ist. Lehren und Lernen im Kontext der Werkzeugherstellung könnten zur Sprachentwicklung wesentlich beigetragen haben, zumal sprachliche und manuelle Kompetenzen teilweise die gleichen Hirnstrukturen nutzen.

Bei der Faustkeilherstellung müssen die einzelnen Hammerschläge fast millimetergenau und fein dosiert eingesetzt werden; die Schlagbewegung selbst ist dann so schnell, dass sie in ihrem Verlauf nicht mehr korrigiert werden kann, und kleine Fehler können die Arbeit komplett zerstören. Die Kontrolle der richtigen Dosierung der Schlagkraft benötigt viel Übung.

In Experimenten mit Positronenemissions-Tomographie und MRT zeigte sich, dass schon das Üben der Herstellung einfacher Oldowan-Werkzeuge (Steinmesser, die man als scharfe Splitter von einem Geröllstein abschlug) zu veränderten Hirnaktivitäten führt. Es finden sich auch Unterschiede im PET oder MRT zwischen Anfängern und versierten Oldowan-Herstellern, die ihre Schläge schon genau dosieren können.

Die Herstellung von Faustkeilen (Acheulean) erfordert neben Steinhämmern auch weiches Material wie Knochen oder Geweih z.B. zum Vorbereiten von Kanten. Unter Anleitung eines Lehrers benötigt man für das Erlernen der Herstellung einigermaßen perfekter Faustkeile durchschnittlich 167 Stunden, ohne Lehrer auch mehr (z.B. 300 Stunden bis zu einem Faustkeil in Boxgrove-Qualität). Bei der Herstellung eines gelungenen Faustkeils sind nicht nur die Hirnareale aktiviert, die auch für Oldowan-Werkzeuge benötigt werden, sondern zusätzlich die präfrontale Hirnrinde und die rechte untere Stirnhirnhälfte. Letztere steht in Beziehung zur kognitiven Kontrolle über unpassende Impulse (z.B. beim Umschalten zwischen verschiedenen Aufgaben).

Selbst beim reinen Beobachten und innerlichen Nachvollziehen einer Handlung werden dieselben Hirnsysteme benutzt, die aktiviert würden, wenn man die Handlung selbst vornimmt (beim MRT kann man selbst keine Werkzeuge herstellen, aber Videos über deren Herstellung anschauen). Wenn in den Filmen die Herstellung von Faustkeilen des späteren Acheulean gezeigt wurde, war auch die rechte untere Stirnhirnhälfte aktiv.

Die Acheulean-Technik unterscheidet sich also vom Oldowan durch ein erhöhtes Ausmaß kognitiver Verhaltenskontrolle durch den präfrontalen Kortex; dazu passt, dass das späte Acheulean mit einer der schnellsten Phasen der Hirnvergrößerung der letzten 2 MA einherging.

Mit einem modifizierten MRT-Verfahren lassen sich die Nervenfasern im Gehirn (weiße Substanz) darstellen. Es ließ sich zeigen, dass neue neuronale Verbindungen entstehen, wenn man die Herstellung von Steingeräten übt. Dabei werden jene Nervenfaserverbindungen stärker, die die aktivierten Gebiete der Stirn- und Scheitelregion verbinden, sowie die für die Impulskontrolle wichtige rechte untere Stirnhirnhälfte. Je mehr Stunden man trainierte, desto deutlicher änderten sich die Nervenstränge (Phänotypische Akkommodation: direkte Anpassung an die Lebensumstände, ohne sich genetisch zu verändern).

Der genetische Rahmen gibt also ein gewisses Maß an Hirnplastizität vor, das im Rahmen der phänotypischen Akkommodation bis an die Grenzen ausgereizt werden kann. Allerdings kann aufgrund genetischer Grundlagen diese Hirnplastizität unterschiedlich breit ausfallen, und dann

bevorzugt die Selektion jene Individuen mit genetischen Varianten mit einer breiteren Hirnplastizität bzw. Individuen, die das neue Verhaltensmuster leichter, effizienter und zuverlässiger zu erlernen vermögen als Artgenossen. Genvarianten, die die phänotypische Akkommodation erleichtern, werden also positiv selektiert.

Die Nervennetze, ganz besonders die Nervenstränge zur rechten unteren Stirnhirnwindung, sind beim Menschen stärker ausgeprägt als beim Schimpansen. Die Werkzeugherstellung dürfte daher das Hirnwachstum beeinflusst haben.

Das Broca-Areal in der linken unteren Stirnhirnwindung ist neben seiner Funktion als Sprachzentrum auch bei der Verarbeitung von Musik und mathematischen Operationen beteiligt, ebenso wie am Verständnis komplexer manueller Tätigkeiten. Das führte zu der These, dass das Gestikulieren im Zusammenhang mit der Werkzeugherstellung der Lautsprache vorausging und sogar die Voraussetzung für die Entstehung einer Lautsprache war. Daraus leitet sich das Modell ab, dass Anforderungen an die Steingeräteherstellung bestimmte neuronale Netze veränderten, darunter die Stirnhirnwindung. Dieselben Strukturen unterstützten dann auch mit der Werkzeugherstellung verbundene Gesten und erste Lautäußerungen. Es handelte sich um einfache, protolinguistische Verständigungsprozesse, die dann evolutionären Selektionsprozessen unterlagen, die in die spezifischen Anpassungen an das menschliche Sprachvermögen mündeten.

Die Zunahme der weißen Substanz, also der neuronalen Verbindungen, bei Studenten, die die Herstellung von Faustkeilen erlernten, deutet darauf, dass die Herstellung dieser Werkzeuge und die Vermittlung von Wissen über deren Herstellung zur Vergrößerung des Gehirns führte, wobei die Sprache als Nebeneffekt entstand. Denken und Kommunikation wurden durch die Faustkeil-Herstellung (sowohl durch die Herstellung selbst wie auch durch die damit verbundene Wissensvermittlung) komplexer. Sprache und Faustkeil-Herstellung durchliefen dabei eine Koevolution: es war evolutionärer Vorteil, bessere Werkzeuge herzustellen, aber es war auch von evolutionärem Vorteil, dieses Wissen an die Nachkommen weiterzugeben. Um das Wissen weiterzugeben, musste die Sprache komplexer werden. Dazu wurden keine neuen Denkstrukturen erfunden, sondern vorhandene Denkstrukturen, die für die Herstellung komplexer Steinwerkzeuge benötigt wurden, genutzt, um eine dazu passende komplexe Sprache zu entwickeln (www.antropus.de).

Daneben ist es auffällig, dass der Mensch während seiner Evolution die Werkzeuge immer mehr verkleinerte. Kleinere Werkzeuge waren portabler und konnten besser herumgetragen werden. Hochgeschwindigkeitswaffen wie Pfeil und Bogen erforderten ebenfalls kleinere Steinspitzen. Eine dritte Miniaturisierungsphase begann am Ende der letzten Eiszeit, verbunden mit Klimawandel und Zunahme der Bevölkerungsdichte, die auch einen sparsamen Umgang mit Ressourcen erforderte. Zunehmende Miniaturisierung (wie heute im digitalen Zeitalter) ist also ein „altes“ menschliches Merkmal, und sobald etwas neu erfunden wurde, bestand der Wunsch, dies „klein zu machen“. Kleine Werkzeuge erleichtern das Leben mobiler, sich ausbreitender Populationen. Der HSS, der sich aus Afrika ausbreitete, trug keine sperrigen Faustkeile mehr, sondern Bögen, Pfeiler und kleine, leichte Steinwerkzeuge (nach www.antropus.de 3/19).

Überblick über die Fähigkeiten der Menschen zu Zeiten des Oldowan und Acheulean

(nach M.N.HAIDLE 2004, Attempo 69 – 97).

Werkzeugnutzung bei Schimpansen ist gruppenspezifisch (z.B. knacken nur bestimmte Schimpansengruppen Nüsse mit Ambossen; andere Gruppen lassen die Nüsse ungenutzt). Manche Werkzeuge werden von Schimpansen zu verschiedenen Zwecken genutzt (entlaubte Zweige z.B. zum Insektenangeln, aber auch zur indirekten Berührung anderer Individuen sowie zur Untersuchung von Wunden; Blattschwämme zum Wassers schöpfen, Auslecken leckerer Reste oder zur Körperhygiene).

Die Herstellung von Steingeräten erfordert aber anders als das Entlauben von Ästen ein zweites Gerät (Rohling und Werkzeug), weshalb die Steingeräte auch als Sekundärartefakte bezeichnet werden, und damit eine erweiterte Planung sowie eine ausgeprägte Kontrolle der Feinmotorik. Dies fehlt Schimpansen, mit einer Ausnahme, dass sie die Enden von Zweigen zum Insektenangeln manchmal mit Steinen auffasern, was dem Prinzip der Sekundärgeräteeinfertigung entspricht. Es lässt sich Schimpansen (Kenzi) auch beibringen, Abschläge zu erstellen und die scharfen Kanten zu nutzen. Kenzi entwickelte selbst eine weitere Technik, indem er die Steine einfach auf den Boden warf und spontan zersplittern ließ (was dann nicht mehr der Sekundärgeräteherstellung entspricht). In der Wildnis wurde die Herstellung von Steinwerkzeugen (im Sinne von Sekundärgeräten) durch Schimpansen aber niemals beobachtet.

Es fehlen bei Schimpansen auch die bewusste Weitergabe von Wissen/Fähigkeiten; es erfolgt kein Materialtransport über große Distanzen (max. 200 m) und keine systematische Herstellung von Steingeräten.

Das Oldowan kennt dagegen bereits kilometerweiten Materialtransport und ausgeprägte visuelle Kontrolle der Feinmotorik. Ziele mussten über längere Zeit abstrakt im Kopf verfolgt werden, nicht alles war direkt umsetzbar (z.B. wenn Material gesucht und transportiert wurde).

Im Oldowan wurden auch schon Protofaustkeile hergestellt – grobe Werkzeuge, mit wenigen Abschlägen aus einem Geröll erstellt. Auch Knochen oder Knochenbruchstücke wurden schon als Werkzeuge genutzt (Swartkans), z.B. als Grabstöcke zum Ausgraben von Wurzeln und Knollen. Die Nutzung von Feuer ist fraglich, es gibt aber plausible Indizien. Die behaupteten Behausungen (Steinringe aus Tansania und von Melka Kunture in Äthiopien) werden mehrheitlich nicht mehr als solche anerkannt.

Das Denken im Oldowan wird mit präoperationaler Intelligenz bei kleinen Kindern verglichen: Sie verinnerlichen die Handlungen, und das erlaubt das Denken und Durchspielen dieser Handlungen. Es kann in die Zukunft projiziert und über Vergangenes nachgedacht werden. Der Denkspielraum bleibt aber begrenzt auf die Veränderung eines einzelnen Merkmals und einer einzelnen Auswirkung. Dadurch sind keine komplexen Handlungsabfolgen möglich. Die Ziele des Oldowan waren noch so einfach, dass sie mit Hilfe von Versuch, ggf. Fehlschlag und neuem Versuch erreicht werden konnten. Das Oldowan kennt damit nur die Herstellung von Sekundärartefakten, verstärkte visuelle Kontrolle der Feinmotorik sowie die Planung in die nahe Zukunft.

Auch wenn das Acheulean durch die Faustkeile charakterisiert ist, dominieren hier die Abschläge generell als Schneideinstrumente. Es wird auch diskutiert, ob die Faustkeile überhaupt selbst als Werkzeug oder nur als Kerne dienten. Versuche zeigten aber, dass sie sich gut zum Abhäuten, Aufbrechen und Zerlegen größerer Tiere eignen, aber auch als Wurfgeschoss (Messer-, Diskus-Wurf) und zur Holzbearbeitung; auch finden sich Faustkeile mit eindeutigen Abnutzungsspuren. Besonders große oder perfekt symmetrisch gearbeitete Stücke werden aber auch als Brautwerbung diskutiert. Die Auffassungen zu Faustkeilen reichen von simplen Kernen ohne eigenen

Funktionswert bis hin zu reinen Symbolträgern in einem differenzierten Sozialleben, die Wahrheit dürfte aber dazwischen liegen bzw. ein breites Spektrum umfassen.

Gelegentlich wurden auch Knochen von Großsäugern zu Faustkeilen verarbeitet (Italien, Rhede/NRW). Entgegen früherer Annahmen finden sich Faustkeile gelegentlich, wenn auch selten, jenseits der Movius-Linie.

An manchen Fundstellen wurden auch keine oder sehr wenige Faustkeile gefunden, obwohl die dortigen Werkzeuge zeigen, dass alle mit der Herstellung von Faustkeilen verbundenen Fähigkeiten und Tätigkeiten vorhanden waren und auch genutzt wurden.

Den dreidimensionalen fein ausgearbeiteten Faustkeilen liegen lange Handlungsketten zugrunde, die operationale Intelligenz erfordern wie bei heutigen Jugendlichen und Erwachsenen. Verschiedene Variablen müssen gedanklich verarbeitet und koordiniert werden, so der Einfluss eines einzelnen Abschlags auf Länge, Breite, Dicke, Gesamtform. Fehlerkorrektur ist nicht mehr durch Ausprobieren möglich, sondern die Folgen anderer, ggf. gegenläufiger Handlungen müssen gedanklich durchgespielt werden.

Holzgeräte wurden auch im Acheulean benutzt, so die 400000 Jahre alte Speer- oder Lanzenspitze von Clacton-on-Sea oder die Speere von Schöningen. Für die (jüngere) Lanze von Lehringen wurde eine Herstellungsdauer von 4,5 – 5,5 Stunden ermittelt – im Vergleich zu 15 min für einen bereits gut ausgearbeiteten Faustkeil.

Vermeintliche Behausungen aus der Acheulean-Zeit wie Terra Amata und Grotte du Lararet bei Nizza sowie Bilzingsleben gelten inzwischen als zweifelhaft.

Hinweise auf symbolisches Verhalten der Acheulean-Menschen sind sehr selten, wenn man mal von besonders symmetrisch bearbeiteten Faustkeilen, Riesenfaustkeilen oder solchen mit Fossilien in der Mitte absieht. Die Figur von Berekhat Ram (Nachritzen der Halslinie eines vage frauenähnlichen Steines, eventuell Nachbearbeitung der Armlinie) ist mit einem Alter von 250 – 280 TA nach den neuen Erkenntnissen über die frühe Besiedlung Israels auch durch modernere Menschenlinien nicht mehr so eindeutig den Trägern des Acheulean zuzuordnen (schließlich findet sich zu dieser Zeit mancherorts schon der Übergang in die MSA; *eigene Anm.*). Hinweise auf gestalterisches Empfinden finden sich aber gegen Ende des Acheulean auch andernorts (Transport und Nutzung von Hämatit, Ritzungen von Bilzingsleben usw.)

Dagegen finden sich weder Bestattungen noch zusammengesetzte Geräte im Acheulean. An Techniken sind nur Schlagen, Schneiden, Schnitzen verbreitet, Schleifen ist noch unbekannt. Kein Hinweis auf Tauschgeschäfte/Handel. Es wird nur für die eigene Person oder Gruppe geplant, nicht für Fremde. Das langsame Entwicklungstempo im Acheulean wird mit einem Mangel an Lehre und gezielter Weitergabe kultureller Erfindungen erklärt.

Im frühen Acheulean wird zunächst die Anpassungsfähigkeit erweitert, die visuelle Kontrolle der Feinmotorik weiter gesteigert. Steigendes Abstraktionsvermögen führt zu bewusster Formgebung und Verfolgen von Handlungssequenzen. Im späten Acheulean wird die Kontrolle der Feinmotorik dann so perfekt, dass sie gezieltes Werfen erlaubt. Jetzt gibt es auch die erweiterte Planung mit Zwischenzielen (z.B. bei der Herstellung von Wurfspeeren) und spätestens gegen Ende des Acheulean findet sich auch schon die operationale Intelligenz von Erwachsenen.

Sprache:

Bei modernen Menschen ruft das Lernen der Sprache in der frühen Kindheit tief greifende und permanente Veränderungen im Gehirn hervor, die weiteres Sprachenlernen vereinfachen.

Broca-Zentrum: meist nur linksseitig ausgebildet; kontrolliert die Lautbildung und verbindet die motorische Lautbildungskontrolle mit der Syntax (Kontrolle der Lautbildung beim Sprechen)

Wernicke-Zentrum: Benennung von Dingen, Sprachwahrnehmung; auch verantwortlich für Hirnregionen-übergreifende Assoziationen

Beim HSS sind beide Zentren mit der Sprachfähigkeit verknüpft. Bei Menschenaffen und bei Australopithecinen sind – soweit nachweisbar – nur kleine Vorläufer dieser Regionen ausgebildet; beim HH sind dagegen beide Regionen deutlich erkennbar ausgebildet, wobei aber offen bleibt, ob sie schon die gleiche Funktion wie beim HSS hatten.

Stirnappen, Area Brodmann-10: Ergreifen von Initiative, Planung von Handlungen: beim modernen Menschen, aber auch beim *H. floresiensis* stark vergrößert.

Menschenaffen: nur sehr kleine Vorläufer dieser Sprachzentren

Australopithecinen > 3 MA: keine aussagekräftigen Fossilien

AAFRI (Sterkfontein, Makapansgat) zeigen eine Auswölbung der Broca-Region, während die Wernicke-Region flach bleibt (nur ein Individuum zeigt möglicherweise eine leichte Wölbung dieser Region).

AROB lässt eine mögliche Ausbildung des Wernicke-Zentrums erkennen

Bei HH sind Broca- und Wernicke-Region klar ausgebildet.

AAFRI war möglicherweise ein fakultativer Sprecher, der gelegentlich Lautäußerungen zu Zwecken der Verständigung nutzte, während Sprache beim HH schon zum obligaten Verhaltensrepertoire gehörte.

Allerdings ist der Nachweis von Aufwölbungen in diesen Hirnarealen nicht absolut beweisend für Sprache. So könnte das Broca-Zentrum auch zunächst für komplizierte manipulative Handlungen ausgebildet worden sein und erst später auf den Sprachbereich erweitert. Die Hirnausgüsse belegen jedenfalls, dass HH und wohl auch HRU die neurale Basis für Sprache besaßen; ob diese Hirnareale aber auch tatsächlich für Sprache genutzt wurden, ist nicht gewiss. Auch die Lautfähigkeit der frühen Menschen ist ungeklärt; erst für den HN ist klar, dass sie dem HS in diesem Aspekt jedenfalls nicht wesentlich nachgestanden haben dürften (Nachweis eines Zungenbeines). Dies wäre dann aber auch für den letzten gemeinsamen Vorfahren von HN und HS zu unterstellen.

Umbenennung von *Homo habilis* und *Homo rudolfensis* zu *Australopithecus habilis* und *A. rudolfensis* (1999; WOOD & COLLARD, Sci. 284, 65 ff.):

(Anmerkung: die Umbenennung hat sich *nicht* durchsetzen können, wird aber hier wiedergegeben, weil sie einige interessante Fragen aufwirft)

Die bisherigen Kriterien zur Definition der Gattung *Homo* (absolutes Hirnvolumen > 600 ccm, Sprache, Präzisionshandgriff, Herstellung von Steinwerkzeugen) erwiesen sich als untauglich; so lassen sich weder die ältesten Steinwerkzeuge sicher zuordnen (?*A. garhi*), noch ist der Präzisionshandgriff auf *Homo* (im alten Sinne) beschränkt. Definiert wird *Homo* im kladistischen Sinne als Monophylum in der Weise, dass alle eingeschlossenen Arten näher mit HS verwandt sind als mit den *Australopithecinen*, und dass auch die adaptiven Strategien denen des HS näher stehen als denen von *Australopithecus*.

Die kladistische Analyse ergab, dass nicht alle Arten, die bisher zu *Homo* gezogen wurden, tatsächlich mit HS näher als mit *Australopithecus* verwandt sind. Insgesamt lassen sich zwei Gruppen bilden:

- a) **Australopithecus-Gruppe** (mit *A. africanus*, *Praeanthropus africanus*, *Paranthropus boisei*, *robustus* und *aethiopicus* sowie *Homo habilis* und *Homo rudolfensis*),

gekennzeichnet durch:

- Körperbau, der sowohl an aufrechten Gang wie an das Klettern in den Bäumen gut angepasst ist und daher für ein Leben in baum- bzw. waldreicheren Habitaten spricht (noch gute Kletterer oder zumindest Klettergeschicklichkeit, z.B. bei AROB, *A. boisei*); z.B. lange Arme (wie bei HH). (Körperbau von HRU nicht ausreichend bekannt, um eine Einordnung zu ermöglichen).
- keine verzögerte Adoleszenz, erkennbar an der zeitlichen Entwicklung der zweiten Dentition, die derjenigen der Menschenaffen entspricht. Das Wurzelwachstum von HH und HRU steht dem der Menschenaffen näher als dem des HS; dies ist ein Indiz, dass keine dieser Arten eine verlängerte Phase der Reifung und Abhängigkeit von den Eltern durchlief.
- relative Größe des mastikatorischen Apparates (Zahn-, Okklusal- und Kiefermaße) im Verhältnis zu Körpergrößeparametern spricht für eine hohe Kauleistung; die Kombination verschiedener metrischer Merkmale ergibt eine größere Ähnlichkeit von HH und HRU (trotz vergleichsweise schmaler Zähne und Kiefer in HH) mit *Australopithecus* als mit HS. HH und HRU mussten mehr Beißkraft aufwenden als alle späteren *Homo*-Arten.
- adaptive Strategien: relativ geringe Körpermasse;
Körperform, die in Hinblick auf die Thermoregulation eher für geschlossenere Habitate geeignet ist
Kombination aus bipedaler Fortbewegung und Klettern
Nahrung mit hohen Anforderungen an das Gebiss
Affenähnliche Reifungsentwicklung

- b) **Homo-Gruppe** (mit *H. ergaster* als frühestem Vertreter, HE ieS., *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, *H. sapiens*),

gekennzeichnet durch:

- obligater terrestrischer, aufrechter Gang; schlechte Kletterfähigkeit, keine Adaptation an arboreale Lebensweise; bevorzugte mehr offene Landstriche. Schon der Körperbau von *H. ergaster* ließ eine dem HS entsprechende Fortbewegung zu; keine Anzeichen für Kletterfähigkeiten wie bei *Australopithecus* oder HH. Entsprechendes gilt für alle späteren *Homo*-Arten.
- verzögerte Adoleszenz, verlängerte Zahnentwicklung, längere Phase der Abhängigkeit von elterlicher Fürsorge; allerdings liegen für HE, *H. ergaster* und *H. heidelbergensis* noch keine Studien zum Wurzelwachstum vor. (Bei HN ähnelt es HS).
- eher grazile Kiefer und Zähne; alle Arten der *Homo*-Gruppe ab *H. ergaster* ähneln im relativen Verhältnis der Größe des mastikatorischen Apparates zur Körpergröße eher dem HS als dem *Australopithecus*. Die Nahrung dieser *Homo* hatte ähnliche mechanische Eigenschaften wie die des HS und erforderte daher keinen massiven Kauapparat.
- adaptive Strategien: größere Körpermasse
 Körperform an offenere Habitate adaptiert
 Postkraniales Skelett an terrestrischen Bipedalismus adaptiert,
 nur begrenzte Fähigkeit zum Baumklettern
 Kiefer und Zähne an eine Nahrung adaptiert, deren Anforderungen an das Gebiss derjenigen des HS entsprechen
 verzögerte Reifung.

| | Körpergröße | -form | Fortbeweg. | Kiefer,Zähne | Entwickl. | rel.Hirngröße |
|----------------------------|-------------|-------|------------|--------------|-----------|---------------|
| <i>H. rudolfensis</i> | ? | ? | ? | A | A | A |
| <i>H. habilis</i> | A | A | A | A | A | A |
| <i>H. ergaster</i> | H | H | H | H | H | A* |
| <i>H. erectus</i> | H | ? | H | H | ? | intermed. |
| <i>H. heidelbergensis</i> | H | ? | H | H | ? | A* |
| <i>H. neanderthalensis</i> | H | H | H | H | H | H |

A = größere Ähnlichkeit mit *Australop.* als mit HS; H = größere Ähnlichkeit mit HS

*Lediglich die relative Gehirngröße – in Beziehung zur „orbital area“ gesetzt – erwies sich bei diesen beiden Taxa nicht zu *Homo* passend; wobei zu hinterfragen ist, ob die „orbital area“ die passende Bezugsgröße darstellt (da eine dreidimensionale Größe mit einer zweidimensionalen zueinander in Relation gesetzt wird).

Die Analyse wurde als Argument gesehen, HH und HRU zu *Australopithecus* zu ziehen, auch wenn *Austral.* dadurch wahrsch. paraphyletisch wird und eine erhebliche Spannweite an cranialer Morphologie umfasst. Allerdings sollte eine neue Analyse erfolgen, sobald postkraniales Material von *Australopithecus rudolfensis* verfügbar wird.

Eine Art sollte nur dann zu *Homo* gezogen werden, wenn sie

- (a) näher mit HS als mit *Australopithecus* verwandt ist
- (b) Körpermasse ähnlicher HS als *Australopithecus*

- (c) Körperproportionen ähnlicher HS als *Australopithecus*
- (d) postkraniales Skelett obligatem Bipedalismus entsprechend mit deutlich reduzierter Fähigkeit zum Klettern
- (e) relative Zahn- und Kiefergrößen (relativ zum Körpergewicht/-größe) näher an HS als an *Australopithecus*
- (f) menschentypische verlängerte Phase des Wachstums und Entwicklung.

Das sich daraus ergebende Kladogramm sieht folgendermaßen aus (Sci. 284, S. 68, 1999):

- 1. Verzweigungspunkt: zu *Praeanthropus africanus* (= „ostafrikan. AAFRI“: bestimmte Exemplare von AAFAR u.a.; vgl. *Praeanthropus*-Problem s.o.)
- 2. Verzweigungspunkt: zu *Australopithecus africanus*
- 3. Verzweigungspunkt mit drei Zweigen aus demselben Punkt (bzw. nicht aufgelöst):
 - a) *Paranthropus*-Gruppe (*aethiopicus*; *boisei* + *robustus* aus der gleichen Wurzel aus dem Zweig, der zu *P. aethiopicus* führt)
 - b) *Australopithecus habilis*
 - c) *Australopithecus rudolfensis*
- 4. *Homo* (*ergaster* + *erectus* + *heidelbergensis* + *neanderthalensis* + *sapiens*).

Damit würde *H. ergaster* (= früher afrikan. HE) (ab 1,9 MA) zum ersten und frühesten *Homo*, und Steinwerkzeuggebrauch ist nicht mehr auf *Homo* beschränkt. Allerdings hat sich dieses taxonomische Konzept bisher nicht durchgesetzt.

Gegen dieses Konzept spricht auch eine sehr umfangreiche morphokladistische Analyse von vier modularisierten, weitgehend voneinander unabhängigen Schädelmerkmalskomplexen (Wölbung der Schädelbasis, halbkugelige Form des Gehirns, Retraktion des Gesichts, Form und relative Position des Kauapparates). Die Studie (Nat. 453, 775; anno 2008) berücksichtigte die für niedrige taxonomische Level typischen kontinuierlichen Veränderungen von Größe und Form (anstelle dichotomer Einteilung der Merkmale) und geht daher über übliche morphokladistische Ansätze weit hinaus.

Kladogramm:

- Gorilla
- Pan
- AAFAR + *Paranthropus aethiopicus*
 - *P. robustus*
 - *P. boisei*
 - *P. boisei* (anderes Exemplar)
 - AAFRI
 - HH
 - HRU
 - HE-Gruppe + (*H. heidelbergensis* + HN) + HS*

* je nach statistischer Methode unterschiedliche Auflösung

Unabhängig von der statistischen Methode ergaben sich aber folgende Erkenntnisse:

--- Die Gattung *Homo* ist streng monophyletisch (was gegen die Einbeziehung von HH und

- HRU zu *Australopithecus* spricht)
- Im Vergleich zu den Außengruppen ist *Homo* dabei durch stärkere Wölbung der Schädelbasis, ein stärker zurückgezogenes Gesicht und eine verstärkte Kugelform des Neurocraniums gekennzeichnet
 - *H. heidelbergensis* und HN sind Chronospezies bzw. Chronovarianten derselben evolutionären Linie (incl. Atapuerca 5)
 - HH ist die Basis des monophyletischen Genus *Homo*
 - AAFRI erwies sich in beiden statistischen Analysen (überraschenderweise) als Schwestergruppe von *Homo*
 - HH und HE repräsentieren (trotz weitgehender zeitlicher und geographischer Überschneidung) unterschiedliche Linien
 - weder *Australopithecus* noch *Paranthropus* erwiesen sich als monophyl (Nat. 453, 775).

Im Jahr 2011 wurde allerdings die Idee wieder aufgegriffen, *H. habilis* zu *Australopithecus* zu stellen (Sci. 332, 1370; s.o.).

Im Jahr 2019 wurden Schien- und Wadenbein von HH (OH 35, ca. 1,8 MA; könnte aber evtl. auch ein PBOI sein) mit HE (KNM-WT 15000, Turkana-Junge) sowie HS und Menschenaffen verglichen. Während die Unterschenkelknochen des Turkana-Jungen deutlich stärker denen des modernen Menschen als den Menschenaffen ähneln („voll modern“), liegt OH 35 näher bei den Menschenaffen. Während HE bereits wie moderne Menschen aufrecht ging und Hinweise auf Ausdauerlauf zeigt, weisen die robusteren Beinknochen des HH darauf, dass dieser zwar aufrecht gehen konnte, aber noch viel Zeit in Bäumen verbrachte (vor allem vertikales Klettern). Die Unterschenkelknochen hatten zwar schon einige menschliche Merkmale, insgesamt gesehen stand er den Menschenaffen aber noch viel näher als bisher angenommen und gehörte wohl nicht zu der Linie, die zum HS führte; er war eher ein ursprünglicher Hominine, der neben dem HE existierte und nachkommenlos ausstarb. Es könnte daher auch passender sein, ihn als späten Australopithecinen zu deuten (J Hum Evol. 131: 48; nach www.antropus.de).

Nach einer Theorie aus dem Jahr 1999 könnte der Wandel von *Australopithecus* zu *Homo* nicht durch Jagd, sondern die systematische Nutzung unterirdischer Nahrungsreserven (Wurzeln, Knollen) ausgelöst worden sein. Der entscheidende Entwicklungsschritt wird durch *H. ergaster* dokumentiert, der erstmals eine größere Körpergröße, weniger Geschlechtsdimorphismus, ein voll entwickeltes Skelett für obligate Bipedalie ohne Adaptationen an kletternde Lebensweise sowie relativ kleinere Kiefer und Zähne aufweist (Reihenfolge der relativen Backenzahngröße von groß nach klein: *P. boisei*, *P. robustus*, *A. africanus*, *A. garhi*, *A. bahrelgazali*, *A. afarensis*, *Ardipithecus ramidus*, *A. anamensis*, *H. rudolfensis*, *H. habilis*, *H. ergaster*, *H. erectus*, HS). Nur die noch relativ kleine Hirngröße unterscheidet ihn von späteren *Homo*.

Diese drastische Veränderung, die erstmals bei *H. ergaster* zu erkennen ist, kann nicht die Folge des Werkzeuggebrauchs (seit 3,3 MA, ggf. seit 3,39 MA) oder organisierter menschlicher Jagd sein (erst ab M-Pleist., d.h. < 780000 J, nachweisbar). Daher vermutet man, dass das kühlere, trockenere Klima vor 2 MA die Verfügbarkeit von Früchten einschränkte und daher eine Ernährungsumstellung auf die praktisch unbegrenzt in Savannengebieten verfügbaren unterirdischen pflanzlichen Organe sinnvoll war; der große, schlanke *H. ergaster* war daran besser angepasst als die Australopithecinen. Vergleiche mit heute noch in ähnlicher Weise lebenden

Völkern (Hadza, Nordtansania) ergaben, dass die postmenopausalen Großmütter durch gesammelte Wurzeln und Knollen ihre eigene Fitness erhalten, aber auch die entwöhnten Enkel versorgen, weshalb ihre Töchter wieder schneller schwanger werden können. Diese Gewohnheit führte dann zur Evolution einer längeren Lebenserwartung, verbunden mit weiteren Veränderungen wie größerer Körpermasse, verlängerter Wachstumsperiode und späterer Reife, wie sie erstmals bei *H. ergaster* angetroffen werden. Für diese Theorie spricht, dass die damaligen Steinwerkzeuge nicht zur Jagd, aber zur Herstellung hölzerner Grabwerkzeuge (die bisher aber selbst nicht gefunden wurden) geeignet waren. Die Körperform von *H. ergaster* deutet darauf, dass er der erste Hominine mit einem deutlich verkürzten Darm im Vergleich zu den Menschenaffen und Australopithecinen war, was für eine grundsätzlich veränderte Nahrungsgrundlage im Vergleich zu *Australopithecus* spricht (der wie Menschenaffen weitgehend von Früchten abhängig war; Brustkorbgestaltung von Lucy spricht für einen dicken darunter hängenden Bauch mit langem Pflanzenfresserdarm). Die kleineren Kiefer und Zähne von *H. ergaster* sprechen für eine Nahrung, die weniger Beißkraft und Kauleistung erforderte; dies spricht für eine Verarbeitung der Nahrung außerhalb des Mundes (?Kochen). Schließlich führte die größere Körpermasse und die Adaptation an eine zuverlässiger verfügbare Nahrungsquelle zu einer Zunahme des absoluten und relativen Hirnvolumens als nächsten wichtigen Schritt in der Humanevolution (denn im relativen Hirnvolumen steht *H. ergaster* selbst dem *Australopithecus* noch näher als dem HS, s.o.).

Zur vorgeschlagenen Umbenennung von *H. rudolfensis* als ***Kenyanthropus rudolfensis***, die sich ebenfalls nicht durchgesetzt hat, s. oben unter → ***Kenyanthropus platyops***.

Noch revolutionärer, aber auch sehr umstritten ist die Auffassung von CURNOE und THORNE, alle Homininen in einer Gattung *Homo* zu vereinen, also einschließlich der Menschenaffen. Da die Schimpansen und Bonobos untereinander kreuzbar sind, wären diese dann eine Art, *Homo troglodytes*. Auch die Australopithecinen wären dann bereits einschl. *Homo ramidus kadabba* zu *Homo* zu ziehen, von dem die Linie zum Menschen dann über *H. ramidus ramidus* --- *Homo africanus* --- *Homo habilis* --- *Homo sapiens* führt, wobei HS bereits ab 1,7 MA angegeben wird und damit die HE-Gruppe einschl. *H. heidelbergensis* und HN mit auffängt. Das Konzept ist absolut revolutionär, wird aber genetisch begründet mit der geringen genetischen Distanz zwischen HSS und dem Schimpansen (Genomübereinstimmung 98,3 – 99,5 % trotz unterschiedlicher Chromosomenzahl; alle Menschenaffen haben 48 Chromosomen); üblicherweise würden Arten mit so geringer genetischer Distanz in eine Gattung gestellt. Weiterhin ergibt sich aus der Abschätzung der genetischen Diversität, dass ca. 2 MA nötig sind, um genügend genetische Unterschiede zu erzeugen, die für die Bildung einer neuen Art ausreichen; dann aber können seit der Dichotomie Schimpanse – Mensch vor ca. 7 MA nur 3 bis 4 verschiedene Arten in der Menschenlinie existiert haben, und der 2-MA-Rhythmus für die Artbildung bedeutet weiterhin, dass die HE-Gruppe und HN keine getrennten Arten gegenüber dem HS darstellen, sondern zum HS zu stellen wären; auch die robusten Australopithecinen wären zu einer Art zusammenzuziehen. Die Linie zum Menschen liefe dann in fünf Schritten: 1. letzter gemeinsamer Vorfahr mit den Schimpansen --- 2. *H. ramidus* --- 3. *H. africanus* --- 4. *H. habilis* (s.l.) --- 5. *H. sapiens*. Das entscheidende Problem besteht letztendlich darin, dass den sehr großen morphologischen Unterschieden zwischen Menschenaffen und Menschen nur sehr geringe genetische Unterschiede gegenüberstehen, und hieraus resultiert die Diskrepanz zwischen der morphologischen Betrachtungsweise, die viele verschiedene Taxa unterscheidet, und der genetischen Betrachtungsweise, die nur wenige Taxa, und dies alles innerhalb einer Gattung, unterscheiden würde, wenn man die Taxonomie nur auf genetischer Ebene betrachten würde (Natw. Ru. 10/2003, S. 553).

Ernährung und Menschwerdung (Stand 2003, Spektr. Wiss. 5/2003 S. 30 ff.):

(s. auch unter: Gehirnvergrößerung)

Zweibeiniges Gehen ist bei Primaten in Menschengröße energiesparender als vierbeiniges Gehen; Knöchelgänger wie Schimpansen benötigen dagegen 35 % mehr Energie als ein typisch vierbeiniges Säugetier gleicher Größe. Orang-Utans überbrücken daher größere Distanzen möglichst im Geäst. Der zweibeinige Gang ersparte also Energie, die u.a. dann auch für die Größenentwicklung des Gehirns zur Verfügung stand; Hirnmasse setzt je Gewichtseinheit 16 x soviel Energie um wie Muskelgewebe. Bei Menschen beansprucht das Gehirn 20 – 25 % des Ruheumsatzes, bei Affen 8 – 10 %, bei anderen Säugern 3 – 5 %, bei *Australopithecus* dürften es ca. 11 % gewesen sein, bei HE schon 17 %. Ein so kostspieliges Organ wie das große Gehirn muss also unter einem erheblichen Selektionsdruck entstanden sein, und erst der aufrechte Gang ermöglichte ein größeres Gehirn: er ermöglicht eine bessere Kühlung des Gehirns durch den Blutfluss; vorher konnte das besonders hitzeempfindliche Gehirn gar nicht größer werden. Da der aufrechte Gang energiesparender ist als der vierbeinige Gang, stand auch auf diese Weise mehr Energie für das Gehirn zur Verfügung. Der zweibeinige Gang mag daher eine notwendige Voraussetzung für die Gehirnvergrößerung gewesen sein (wenn auch nicht die direkte Ursache), aber ohne zweibeinigen Gang hätte sich das Gehirn wohl nicht in diesem Umfang vergrößern können (*ergänzt*).

Andererseits konnte das Gehirn aber auch nicht größer werden, bevor eine energetisch gehaltvollere Ernährung seine Versorgung sicherte. Auch bei Affen fressen Arten mit relativ größeren Gehirnen reichhaltigere Kost; viel Energie liefern tierische Nahrungsmittel, aber auch Früchte enthalten mehr Energie als Gras und Blätter.

Australopithecus ernährte sich seinen Zähnen, Kiefern und Muskeln nach noch überwiegend von zäher, wenig gehaltvoller Pflanzenkost. Frühe *Homo*-Arten hatten schon viel kleinere Gesichter und zierlichere Kiefer, hatten weniger Kaumuskulatur und schwächere Backenzähne. Bei der zunehmenden Trockenheit war es schwieriger geworden, an leicht essbare vegetarische Kost heranzukommen; während die Australopithecinen daraufhin robuster wurden, begann *Homo*, das Fleischangebot der Savannen zu nutzen, die jetzt aufkamen und zahlreiche Weidegänger enthielten. Dann entstand ein synergistischer Effekt: wachsende Nahrungsqualität und Gehirnzunahme bedingten sich gegenseitig; größere Gehirne ermöglichten komplexeres soziales Verhalten, was wiederum die Taktiken der Nahrungsbeschaffung verbesserte; die Ernährungslage verbesserte sich weiter, die Gehirne konnten noch größer werden. (Beim modernen Menschen macht das Gehirn 2 % der Körpermasse aus, benötigt aber 25 % der Energie, bei Neugeborenen sogar 50 %).

Offen ist, wann das Kochen erfunden wurde, durch das pflanzliche Nahrung weicher und leichter kaubar wurde und mehr Energie liefern konnte: nach einer Vermutung schon von HE vor 1,8 MA; strittig ist dies aber mangels Feuerspuren, zumal die 1,6 und 1,4 MA alten ostafrikanischen Fundstätten mit Feuerspuren nicht eindeutig klären lassen, ob die Menschen diese Feuer gezielt entfachten und/oder unterhielten (s. aber: Pleistozän; *Homo erectus* i.e.S., Nutzung des Feuers).

(*Hinweis*: wenn sie die Wahl haben, bevorzugen auch Schimpansen gekochte statt roher Nahrung, z.B. Möhren oder Kartoffeln. Sie sind bereit, auf gekochte Nahrung länger zu warten, und gaben sogar rohe Nahrung ab, damit sie gekocht wird, bzw. hoben sie auf, um später gekocht zu werden, anstelle sie unverzüglich zu essen. Schon der letzte gemeinsame Vorfahr von Menschen und

Schimpansen besaß damit die kognitiven Fähigkeiten, um Nahrung zu kochen – lange bevor die Menschenlinie die Kontrolle über das Feuer erlangte) (Nat. 522: 131).

Auch im Jahr 2016 blieb unklar, wann das Kochen begann – regelmäßige Feuernutzung findet sich erst ab ca. 500.000 Jahren (allerdings gibt es eine 1 MA alte Feuerstelle in der Wonderwerk-Höhle in Südafrika). Bis dahin dürfte die Zerkleinerung der Nahrung (sowohl von Fleisch wie pflanzlicher Nahrung) mittels Werkzeugen die entscheidende Rolle gespielt haben. Rohes Fleisch lässt sich kaum durch Kauen zerkleinern, und auch das Kauen nicht zerkleinerter Wurzeln und Knollen würde Stunden dauern. Berechnungen ergaben, dass der Mensch ohne Nutzung von Werkzeugen 40.000 Kaubewegungen pro Tag machen und 11 Stunden lang kauen müsste, um sich ausreichend zu versorgen. Werkzeuge wie Steinmesser oder Mörser müssen daher schon sehr früh genutzt worden sein. In der Folge konnten sich dann Zähne und Kiefermuskeln verkleinern, was bereits beim HE zu beobachten ist. Das Kochen ermöglichte dann später auch das Abtöten schädlicher Parasiten in rohem Fleisch und könnte durch das gemeinsame Zusammensein am Feuer Gruppenbildung und Sprache gefördert haben (Nat. 531: 139).

Es besteht das grundsätzliche Paradoxon, dass der höhere Energiebedarf des Menschen, d.h. auch schon des HE (u.a. für das größere Gehirn und die Streifzüge in den offenen Lebensräumen) mit verkleinerten Zähnen, reduzierten Kaumuskeln, geringerer Beißkraft bzw. niedrigeren Beißkraft-Maxima sowie verkürztem Darm einherging. Dieses Paradoxon lässt sich auflösen

- durch vermehrten Fleischkonsum
- durch mechanische Zerkleinerung der Nahrung durch Steinwerkzeuge
- (später) durch Kochen.

Die Zusammenhänge wurden experimentell untersucht. Bei der Annahme, dass Fleisch ein Drittel der Gesamtnahrung (statt 0 %) ausmacht, würde sich die Anzahl der Kauzyklen im Jahr um 2 Millionen (- 13 %) mindern, der gesamte (kumulierte) Kraftaufwand beim Beißen um 15 %.

Durch einfaches Zerschneiden von Fleisch (mit Steinwerkzeugen) und Zertrümmern von Knollen und Wurzeln ließe sich die Anzahl der Kauzyklen um weitere 5 % senken, der Kraftaufwand beim Kauen um weitere 12 %.

Dies zeigt, dass allein die Kombination aus Fleischkonsum und Werkzeugnutzung eine Verkleinerung des Kauapparates bei *Homo* auszulösen vermochte bzw. erlaubte, und dass es nicht erforderlich ist, anzunehmen, dass frühe Menschen ihre Nahrung bereits kochten, um die Reduktion des Kausystems zu erklären (Nat. 531: 500).

Andererseits könnte der hohe Fleischbedarf/-konsum auch erklären, warum HE (iwS) so früh schon aus Afrika auswanderte: Raubtiere benötigen viel größere Reviere als gleich große Pflanzenfresser; schon bei geringfügig höherem Fleischverzehr hätte HE 8 – 10 x so große Gebiete beansprucht wie *Australopithecus*.

Nähere Erkenntnisse zur Ernährungsweise früher Homininen lieferten Studien von Abnutzungsmustern auf Zahnoberflächen, Sauerstoff- und C-Isotopen im Zahnschmelz sowie die Isotopenanalyse mittels Laserablation (Sci. 314, 930 + 980). Letztere Methode ist kaum destruktiv und ermöglicht das Herunterbrechen der C-Isotop-Zusammensetzung und damit des Ernährungsverhaltens bis auf die Ebene einzelner Perikymatien, von denen jede einzelne etwa binnen einer Woche gebildet wurde (Mensch und moderne Menschenaffen: 9 Tage, Spanne 6 – 12

Tage). Aufgrund der zeitlichen Auflösung, die die Isotopanalyse nach Laserablation bietet, lassen sich auch Aussagen darüber treffen, ob die Ernährungsweise jahreszeitbedingt oder zwischen verschiedenen Jahren (bei Untersuchung mehrerer Individuen) schwankte.

Studien von Abnutzungserscheinungen an der Zahnoberfläche von AAFAR ergaben keine Hinweise auf unterschiedliche Ernährungsweisen in verschiedenen Zeiträumen oder Habitaten. Bei 3,0 bis 2,4 MA alten AAFRI erwies sich die Ernährung dagegen bereits als wesentlich variabler (Methode: Oberflächenanalyse der Zähne und C3/C4-Isotop-Analysen). Offenbar nahm die Breite des Nahrungsspektrums und die Variabilität in der Ernährung der Homininen vor ca. 3,0 MA infolge der jetzt einsetzenden Trockenheit und verstärkten Jahreszeitlichkeit in Afrika zu. Dies triggerte dann die Entwicklung in zwei Richtungen: zu den grazilen Australopithecinen mit ihrem Werkzeuggebrauch und zu den robusten Australopithecinen mit ihrem massiven mastikatorischen Apparat.

C-Isotop-Studien (mittels Laserablation) an ca. 1,8 MA alten *Paranthropus robustus* aus Swartkans zeigten nun aber, dass die C-Isotop-Zusammensetzung im Zahnschmelz bei diesem Taxon sowohl jahreszeitlich als auch zwischen verschiedenen Jahren erheblich variierte; *P. robustus* war also kein ausgeprägter Nahrungsspezialist (wie bisher angenommen). Der Anteil an C4-Nahrung (tropische Gräser bzw. Tiere, die sich von C4-Pflanzen ernährten) variierte um ca. 40 % binnen eines Jahres (es kann dabei aber nicht unterschieden werden, ob Gräser oder grasfressende Tiere konsumiert wurden!). Es gab ein Individuum mit überwiegend C3-Nahrung; zusammen mit den Sauerstoffisotop-Befunden lässt sich folgern, dass die Zahnbildung bei diesem Individuum in einem feuchten, kühleren Jahr erfolgte. Andere Individuen ernährten sich während der Zahnbildung stärker von C4-Quellen in einer wärmeren, trockeneren Umgebung.

Die Unterschiede zwischen den Jahren könnten auf Veränderungen der Verfügbarkeit von Nahrungsmitteln aufgrund unterschiedlicher Regenfallmengen beruhen, aber auch auf Wanderungen zwischen stärker bewaldeten Habitaten (dort dominiert C3-Nahrung) und offeneren Habitaten (C4-Nahrung). Andere Methoden (z.B. Mikrowear-Methode) weisen in dieselbe Richtung (vgl. Natw. Ru. 5/2007, 255). *P. robustus* soll hinsichtlich der Nutzung unterschiedlicher Lebensräume etwa dem Pavian entsprochen haben.

Offenbar hat sich die Ernährungsweise der robusten Australopithecinen gar nicht so sehr von den grazilen unterschieden, jedenfalls waren auch die robusten Formen recht flexibel; die abgeleitete Morphologie des Kauapparates steht daher eher mit einer Erweiterung (!) des Nahrungsspektrums als mit einer Spezialisierung (= „Einengung“ des Nahrungsspektrums) in Zusammenhang.

Die Differenzierung in unterschiedliche Ernährungsnischen ist bei nahe verwandten Arten besonders dann stark ausgeprägt, wenn die Ressourcen knapp sind. Der kräftige Kauapparat der robusten Arten dürfte daher nur bei Nahrungsknappheit eine Rolle gespielt haben, wenn er ihnen ermöglichte, durch die Nutzung zäher Nahrung (die die grazilen Australopithecinen bzw. *Homo* nicht verwerten konnten) die Konkurrenz mit den grazilen Arten abzumildern.

Diese neuen Erkenntnisse einer sehr flexiblen Ernährungsweise von *Paranthropus* sprechen gegen die Hypothese, dass die robusten Arten ausstarben, als in Afrika Trockenheit und Jahreszeitlichkeit weiter zunahm (während nur *Homo* als Generalist überleben konnte); der robuste Kauapparat erhöhte sogar eher seine Überlebenschancen, indem er sein Nahrungsspektrum in schwierigen Zeiten im Vergleich zu *Homo* vergrößern konnte (und damit die Nahrungskonkurrenz reduzieren konnte). Es sieht damit ausdrücklich nicht so aus, dass, wie bisher behauptet, *Paranthropus* zu stark in seine Nische spezialisiert war und daher nicht mehr auf die Klimaveränderungen reagieren konnte.

Auch im Jahr 2010 blieb die Ernährungsfrage der Australopithecinen und frühen *Homo* kontrovers, vor allem auch der Anteil fleischlicher Ernährung vs. pflanzlicher Komponenten wie Wurzeln und Zwiebeln, aber auch die Rolle des Kochens. Zweifellos werden durch Kochen Stärke und Proteine besser verdaulich, außerdem wird das Immunsystem weniger durch den Kampf gegen Parasiten und bakterielle Infektionen belastet. Das Problem bei der Frage, ob dem Kochen in der frühen Evolution des archaischen *Homo* (z.B. im Kontext der Gehirnvergrößerung) eine Rolle zukam, besteht aber nach wie vor in den nur unsicheren Hinweisen auf kontrollierte Feuer vor mehr als 1,0 MA (Wonderwerk-Höhle) und 0,8 MA (Gester Benot Yaaqov, Israel).

Neue Aspekte lieferten 1,95 MA alte Funde von Turkana (Kenia), wo Hinweise an Knochen und Steinwerkzeugen belegen, dass die frühen *Homo* routinemäßig Fisch und andere Meerestiere verzehrten. Die vielfach ungesättigten Fettsäuren im Fisch fördern das Wachstum des zerebralen Cortex. Allerdings klafft dann eine Lücke von 1,7 MA; erst zwischen 200 und 150 TA finden sich die nächsten Belege für regelmäßigen Konsum tierischer Nahrung aus marinen Quellen. Allerdings könnte sich diese Diskrepanz auch dadurch erklären, dass sich die Nutzung von Meerestieren als Nahrungsquelle schlecht nachweisen lässt. Geschlachtete Landsäuger lassen sich beispielsweise durch die Marken an der Knochenoberfläche viel leichter erkennen.

Der Umstand, dass frühe *Homo* dünneren Zahnschmelz sowie eine komplex strukturierte, reliefreiche Kaufläche der Seitenzähne aufweisen, wird als Indiz dafür gesehen, dass die Nahrung mittels Werkzeugen außerhalb des Mundes vorzerkleinert wurde (daher war kein dicker Schmelz mehr erforderlich). *Homo* entwickelte offenbar die Fähigkeit, je nach Situation auf ein breites Nahrungsspektrum zurückgreifen zu können – je nachdem, was verfügbar war -, was es ihm ermöglichte, mit den raschen Klimawechseln im frühen Paläolithikum klarzukommen und auch Gebiete außerhalb Afrikas zu besiedeln (Nat. 468, 58).

Problem der Mikrowear-Analysen: es zeigten sich Widersprüche zwischen isotopischen und funktionell-morphologischen Hinweisen zugunsten der Ernährung früher Homininen (wie Australopithecinen) von harten Pflanzenprodukten (wie mechanisch geschützten Samen) einerseits und den Ergebnissen von Mikrowear-Analysen andererseits, da man davon ausging, dass schützende Schalen um Samen komplexe Veränderungen wie tiefe Grübchen an der Schmelzoberfläche auslösen – die sich aber auf den Zahnoberflächen der meisten frühen Homininen nicht nachweisen lassen. Experimente mit holzigen Samenschalen (dem härtesten Gewebe, das dikotyle Pflanzen produzieren) zeigten nur minimale Schmelzschäden, während die Schalen selbst im Kontakt mit dem Schmelz selbst stark abradert werden. Trotz der hohen Kräfte, die hier einwirken, hinterlässt hartes Pflanzengewebe kaum Grübchen an der Oberfläche; es hat damit kaum Einfluss auf die Mikrowear-Textur. Das bedeutet aber, dass Samen von Gräsern und Seggen (weicher als die holzigen Samenschalen in dem Experiment!) eine große Rolle bei der Ernährung der frühen Homininen gespielt haben könnten, ohne dass man dies in Mikrowear-Analysen erkennen kann (Übergang der Ernährung von 85 % C3-Vegetation zu 35 – 77 % C4-Vegetation). Als Problem erweist sich, dass isotopische C4-Signale von Gräsern, Seggen, aber auch von Fleisch von Tieren stammen können, die C4-Material konsumiert haben.

Wie die Experimente zeigten, produziert selbst härtestes Pflanzengewebe kein Grübchen, sondern nur leichte Reibemarken. Die Mikrowear-Befunde sind daher mit der (isotopisch begründeten) Annahme kompatibel, dass sich Australopithecinen zu einem erheblichen Anteil von Gras- und Seggen-Samen ernährten und dass diese eine wichtige Rolle bei der Deckung des Energiebedarfs

in manchen Jahreszeiten spielten (beginnend drei Monate nach Beginn der Regenzeit für etwa 4 bis 5 Monate bis zum Ende der Regenzeit). 1 qm tropisches Grasland kann 0,37 bis 3,7 g Samen produzieren, und 1 kg Grassamen liefern 15 MJ Energie (für prä-Homo-Homininen wird ein Bedarf von ca. 6,3 MJ pro Tag angenommen). 135 qm Grasland könnten daher einen Prä-*Homo* einen Tag lang versorgen.

Zum Konsum von Gras- und Seggen-Samen passt auch die Morphologie der Zahnkronen und Zahnhöcker. Die hohen Krafteinwirkungen beim Zermahlen großer Mengen solcher Samen erklären den verdickten Zahnschmelz, um Schmelzbrüche zu verhindern und so lange wie möglich in Funktion zu bleiben. Kleine Grübchen im Microwear-Profil früher Homininen können durch Phytolithen in den Hüllen mancher Samen bedingt sein; so erklärt sich auch die Anordnung dieser Grübchen, denn Phytolithen aus dem Perikarp würden sich beim Zerkauen in alle Richtungen parallel zur Okklusalfäche bewegen, wodurch relativ isotropische Mikrowear-Muster resultieren. Bei späteren Homininen kamen dann extraorale Verarbeitungsmethoden und Kochen hinzu, aber zuvor dürfte das Kauen kleiner Objekte (graminoide Samen) eine wichtige Rolle als Triebkraft homininer Adaptationen gespielt haben (Sci. Rep. 10: 582).

Rolle des Fettes (aus Knochenmark)

Fleisch von Wildtieren ist mager und liefert daher vergleichsweise weniger Energie als Fett. Die Energiebilanz ist daher negativ, wenn man Wildtiere ohne fortgeschrittene Waffen jagt: man verliert bei der Jagd mehr Energie, als man durch die Fleischnahrung gewinnt. Nicht der Konsum von Fleisch, sondern von Fett (das man ohne großen Aufwand aus dem Knochenmark aufgebrochener Knochen gewinnen konnte) soll demnach das Hirnwachstum ausgelöst haben (und erklärt auch noch die heutige Vorliebe der Menschen für fetthaltiges Essen). Wahrscheinlich wurde zunächst das Mark aus Skelettresten großer Tiere genutzt, die von Beutetieren gerissen worden waren. Fettdepots in den Knochen boten sehr viele Kalorien in einer ansonsten kalorienarmen Landschaft.

Die neu entwickelte Vorliebe für Fett könnte die Evolution zum Menschen in Gang gesetzt haben. So könnten auch erste Steinwerkzeuge genutzt worden sein, um die Knochen zu öffnen und an das Fett zu gelangen. Dies ermöglichte einen Kalorienüberschuss, der dann für das Hirnwachstum zur Verfügung stand. Die frühen Menschen (nach der Dichotomie vom Schimpansen) waren wohl recht unbeholfen: nicht so „gut“ in den Bäumen wie Schimpansen, aber auch noch nicht „gut“ auf dem Boden. Die Nutzung von Fett aus übrig gelassenen Kadavern nach Abzug der Raubtiere bot ihnen eine ökologisch und energetisch interessante Nische (nach www.antropus.de 2/19).

Evolution des Soziallebens bei Primaten (Nat. 479, 182 + 219):

Anthropoiden unterscheiden sich von anderen sozial lebenden Primaten durch das Vorherrschen stabiler Gruppen oder spezieller Bindungen zwischen einzelnen Individuen. Das Sozialleben der Primaten hat genetische Grundlagen und sich in der Phylogenese der Primaten entwickelt; kartiert man das Sozialverhalten auf dem Stammbaum von 217 untersuchten Primatenarten, so zeigt sich, dass sich das Sozialleben nahe verwandter Art stärker ähnelt, als es nach dem Zufallsprinzip zu

erwarten wäre. Veränderungen im Sozialleben erfolgten in der Phylogenese dabei überwiegend in einer Richtung, nicht in der umgekehrten Richtung. Besonders extrem gilt dies für die Cercopithecinen mit ihren sehr unflexiblen Sozialstrukturen.

Ausgangssituation: allein lebende Individuen (ab 74 MA nach molekularen Daten)

1. Stufe: von allein lebenden Individuen hin zu **losen Ansammlungen von mehreren Männchen und Weibchen**. Dies wird mit dem Übergang von Nacht- zu Tagaktivität erklärt, was die Primaten verstärkt dem Risiko durch Beutegreifer aussetzte, vor denen die Gruppe einen relativen Schutz bot. Gleichzeitig öffnete sich den tagaktiven, in Gruppen lebenden Primaten ein breiter Ökospace, an den sie sich nun adaptieren konnten. Dieser Schritt vollzog sich vor ca. 52 MA in der Stammlinie der Anthrooidea und vor ca. 32 MA in der Stammlinie der Indriidae und Lemuridae. Die strepsirrhinen Affen blieben auf diesem Niveau stehen. **Die primäre Ursache für den Übergang zum Sozialleben war somit die Bedrohung durch Beutegreifer.**

Zunächst keine Geschlechtspräferenzen beim Wechsel von Gruppen; diese entwickelten sich erst später und trugen möglicherweise zur zweiten Stufe bei:

2. Stufe: aus diesen losen Gruppen entwickelten sich **stabile Gruppen mit mehreren Männchen und mehreren Weibchen**. Die stabilen Gruppen erleichterten die Entwicklung kooperativen Verhaltens und anderer anthropoidentypischer Verhaltensweisen wie Bildung von Koalitionen, gemeinsame Verteidigung oder große Gehirne. Die stabilen Gruppen werden durch Verwandtschaft und/oder reproduktive Beziehungen zusammen gehalten. Diese zweite Stufe (stabile Gruppen) unterscheidet sich von den sonst bei sozial lebenden Vertebraten typischen losen Gruppen und könnte der Schlüssel zur Entstehung des kooperativen Soziallebens der Anthrooidea – besonders Homininen – sein.

3. Aus diesen stabilen Gruppen entwickelten sich seit 16 MA in mehreren Linien **Paarbindung** und von einem Männchen dominierende **Haremsgruppen**. Dieser dritte Schritt erleichterte vermutlich kooperatives Verhalten.

Harems erschienen an der Basis der Colobinae vor 16 MA, bei Cercopithecini vor 14 MA.

Paarbindung entstand vor 16 MA an der Basis der Callitrichidae, bei Hylobatidae (8,6 MA), *Avahi* (6,4 MA), Hapalemuren (6,3 MA), *Aotus* (4,8 MA) und *Callicebus* (4,5 MA).

Rückentwicklung von Haremsgruppen zu Gruppen mit mehreren Männern kommen vor, aber keine Übergänge zwischen dem Leben in Paaren und als Harem. Eine Rückentwicklung vom Gruppenleben zum Einzelleben kommt nicht vor; wenn eine Entwicklungslinie zur sozialen Lebensweise übergegangen ist, bleibt sie auch dabei.

Bisher vermutete man, dass Zugang und Verteilung von Nahrung, also Ressourcen, einen entscheidenden Einfluss auf die Form des Gruppenverhaltens hatten. Danach hätte die Phylogenie keinen Einfluss auf das Gruppenverhalten, und Entwicklungen in die eine oder gegengesetzte Richtung bzw. alle denkbaren Richtungen wären gleich wahrscheinlich.

Geschlechtsspezifische Verteilungsmuster (also dass z.B. vor allem die Männchen oder vor allem die Weibchen ihre Familie verlassen und sich einer anderen Gruppe anschließen) entstanden erst nach der Etablierung von Gruppen mit mehreren Männchen und Weibchen (zur Vermeidung von Inzucht). Die Vorteile aus der Kooperation durch Zusammenhalt der Sippe waren also nicht der primäre Grund für die Entstehung des Soziallebens bei Primaten, sondern eine Folge dessen. Der ursprüngliche Zustand bestand also darin, dass Männchen und Weibchen in gleichem Umfang ihre Heimatgruppen verließen. Allerdings könnten die in den ersten losen Gruppen entstandenen Geschlechtspräferenzen später zur Entstehung der stabilen Gruppen beigetragen haben.

Bisher ging man davon aus, dass das Leben in größeren Gruppen und die damit verbundene Konkurrenz die Evolution verbesserter kognitiver Fähigkeiten förderte. Da aber in der Evolution der Primaten, wie sich nun herausstellte, keine simple Zunahme der Gruppengröße stattfand, korreliert die soziale Komplexität nicht einfach nur mit der Gruppengröße.

Das Sozialverhalten des letzten gemeinsamen Vorfahren von Menschen und Schimpansen ist unbekannt. Schimpansen leben in stabilen Gruppen mit mehreren Männchen und Weibchen. Da sich solche Gruppen niemals aus paar-gebundenen Vorfahren entwickelten, ist es jedenfalls sehr unwahrscheinlich, dass der letzte gemeinsame Vorfahr von Menschen und Schimpansen paargebunden war. Der Übergang zur Paarbindung muss daher irgendwann nach der Dichotomie von der Linie zu den Schimpansen erfolgt sein.

Bei anderen Vertebratengruppen beruht soziales Leben entweder auf sippen-, also verwandtschaftsbedingten Gruppen (Wale, Elefanten) oder Paarbindung (Vögel, Ungulaten, Carnivoren) (Nat. 479, 219).

Anpassung des Gehirns an die Gefahr durch Schlangen: Es gibt Indizien, dass sich das Gehirn anpasste, Schlangen selektiv und sehr schnell wahrzunehmen (schneller als z.B. Spinnen), als die Vorfahren der Menschen vom Leben auf den Bäumen zum Leben auf dem Boden übergingen. Das Pulvinar-System im Gehirn, mit dem der Mensch sich bewegende Objekte wahrnimmt und ortet, ist überproportional groß und arbeitet effektiver als bei anderen Arten; Auslöser dürften tödliche Schlangen gewesen sein.

Auch heute reagiert das menschliche Gehirn viel stärker auf Schlangen als z.B. auf Spinnen, und Menschen scheinen eine sich bewegende Schlange bereits unbewusst wahrzunehmen, bevor das Gehirn bewusst reagiert. Offenbar hat sich ein Frühwarnsystem für Schlangen im Gehirn etabliert. Im EEG reagieren die Gehirnbereiche, die für visuelle Wahrnehmung zuständig sind, besonders intensiv, wenn Bilder von Schlangen verarbeitet werden müssen. Kleinkinder, die noch nie eine Schlange gesehen haben, reagieren panisch auf Bilder von Schlangen (nach www.antropus.de/2/19).

Homo - erectus - Gruppe

Weiteste Angaben von 2,0 bis 0,3/0,2/0,15 MA, zuletzt auf Ostasien beschränkt. Frühe afrikanische Formen werden als *H. ergaster* bezeichnet (ab ca. 1,9 MA bis ca. 1,4/1,5 MA).

Die Besprechung der Homo-erectus-Gruppe erfolgt daher im Pleistozän

Geoklimatische und lokalgeographische Voraussetzungen der Menschwerdung:

Ursächlich waren die geologischen Verhältnisse im afrikanischen Graben und der damit verbundene Vulkanismus. Im Pliozän entstanden ausgedehnte Savannen, der Vulkanismus führte zu einer extremen Fruchtbarkeit (vulkan. Aschen). Nirgends gibt es eine größere Dichte von Großtieren und damit tierischem Eiweiß pro Flächeneinheit als in den Savannen Ostafrikas, daneben massenweise Gras, das viel pflanzliche Stärke enthält. Der Grabenbruch ist damit die entscheidende geologische Voraussetzung der Menschwerdung, entlang des gesamten Grabenbruchs lassen sich kontinuierlich *Australopithecus*-Fossilien finden. Vor ca. 6 MA reichte der zentralafrikanische Regenwald noch bis zur Ostküste Ostafrikas; durch zunehmende Trockenheit (Abregnen der aus dem Westen kommenden Wolken an den vulkanischen Gebirgsketten längs des Grabenbruchs) lockerte sich der Wald in Ostafrika auf; der aufrechte Gang soll sich dabei aber nicht in der freien Savanne, sondern in den Randgebieten der Wälder ausgebildet haben (s.o.).

Vor ca 2,5 MA wurde es dann noch trockener (Beginn der Eiszeit: mehr Wasser in Eis gebunden); die pflanzl. Nahrung wird härter, es werden höhere Kaukräfte benötigt. Damit richteten sich die Kaumuskeln auf, das Gesicht wird höher, wodurch ein höherer Kaudruck erzeugt werden kann. Diese Entwicklung läßt sich erstmals bei AAFRI erkennen und verstärkt sich zu den ersten *Homo*-Arten hin; die robusten Australopithecinen adaptieren mit anderen, teilweise aber ähnlichen Veränderungen (extrem kräftige Kaumuskeln, die an einem Kamm auf der Schädelmitte ansetzen; massive Kiefer, sehr große Zähne) auf diese Umweltveränderungen.

F. SCHRENCK u.a. (Spektr. d. Wiss., 8/2000) skizzieren folgendes Szenario: Vor 4 MA erstreckte sich eine durchgehende Waldzone zwischen den Savannen im Süden und Osten Afrikas, die die Tierwelt der beiden Savannengebiete trennte. Als es vor 2,5 MA kühler und trockener wurden, breiteten sich die Savannen aus, der zwischen West- und Ostafrika durchgehende Waldgürtel wurde von der Savanne durchbrochen, die Savanne Südafrikas mit derjenigen Ostafrikas verbunden, typische Savanntiere waren jetzt nicht mehr durch den tropischen Waldgürtel getrennt und konnten sich längs der Nord-Süd-Achse ausbreiten; der Malawi-See war Teil eines wasserführenden Korridors (Malawi-Rift), der die Nord-Süd-Wanderung von Tieren und Menschen erlaubte. Durch die Anhebung der Riftschultern entstand zusätzliche Trockenheit in Ostafrika, da die aus dem Westen kommenden Wolken am Rand des Grabenbruchs abregneten.

Die Savannen wurden immer trockener; offene Lebensräume mit höherem Anteil an widerstandsfähiger Vegetation dehnten sich damals aus, es verblieben schmale Bänder üppiger Flußauenwälder. Die robusten Australopithecinen hielten einerseits die Verbindung mit diesen üppigen wasserreichen Zonen, vermochten aber auch die härtere Pflanzennahrung aufzuschließen, die in den offeneren Bereichen wuchs; dabei ging ihnen wohl nie die ursprüngliche Verbindung zur dichten Vegetation ganz verloren, die ihnen Schutz und Schlafplätze bot. Die robusten Australopithecinen entwickelten übergroße Zähne, die auf dieselben Vorfahren zurückgehenden *Homo* (hier: *Homo rudolfensis*), die nach Funden vom Malawi-See mit dem *A. boisei* vor 2,5 MA koexistierten, setzten auf den Einsatz von Werkzeugen. Spezialisierte Pflanzenfresser wie die robusten Australopithecinen hätten aus Steinwerkzeugen keinen unmittelbaren Nutzen ziehen können. Mehr als 1 MA waren beide Ernährungsstrategien nebeneinander erfolgreich, und entsprechend lange koexistierten die robusten Australopithecinen mit den verschiedenen *Homo*-Arten. Auch *A. garhi* (als nicht-robuster Australopithecine) könnte eine Werkzeugkultur entwickelt haben.

Biogeographisch ergeben sich hieraus folgende mit den Fossilfunden in Einklang stehende Konsequenzen: *Australopithecus* entstand im äquatorialen Ostafrika. Als vor > 3 MA noch ein Waldgürtel das östliche und südliche Afrika verband, breitete sich eine Teilpopulation von *A. anamensis* und/oder *A. afarensis* als *A. bahrelgazali* ins westliche Afrika aus, eine weitere Teilpopulation dagegen ins südliche Afrika und wurde dabei (Isolation!) zum *A. africanus*. Dann wurde es trockener (2,8 – 2,5 MA), eine Teilpopulation von *A. africanus* verlagerte sich über die verbliebenen Flußauenwälder ins östliche Afrika zurück und entwickelte sich dort zum *H. habilis*. *H. rudolfensis* stammt dagegen von einer *Australopithecus*-Art ab, die im östlichen Afrika verblieben war. Und in Ostafrika entstanden parallel zu *H. rudolfensis* die robusten Australopithecinen. *H. habilis* geht somit auf einen Australopithecinen des südlichen Afrika zurück, *H. rudolfensis* auf einen ostafrikanischen.

Erst mit der neuerlichen Ausbreitung geeigneter Lebensräume vor 2 MA drang *H. habilis* auch in die gemäßigte Zone des südlichen Afrikas vor, als sich die angestammten Lebensräume wieder nach Süden und Osten ausbreiteten (vor 2,5 MA waren die Vegetationszonen in Richtung auf den Äquator komprimiert worden). Deshalb sind im südlichen Afrika die Reste von *H. habilis* und robusten Australopithecinen nicht älter als 2 MA. Mit dieser Ausbreitung vom Äquator weg wanderten aber nicht nur *H. habilis* und die robusten Australopithecinen in Südafrika ein, sondern frühe *Homo* nach Norden (Eurasien).

Umfassende Untersuchungen an Boviden bestätigten eine Tendenz zu zunehmender Trockenheit und Expansion von Grasland in Ostafrika beginnend vor 2,8 MA, wobei diese Entwicklung vor 1,8 – 1,6 MA gipfelte; erkennbar am faunalen Turnover und dem Auftreten neuer Taxa mit hypsodonten Zähnen. Die erste Phase fällt mit der Entstehung der Olduvan-Kultur zusammen, die zweite mit dem Auftreten der Mode-II-Technologie (Acheulean). Neben den Klimaveränderungen als solchen wird aber auch die Zunahme der Klimavariabilität für ökologische Veränderungen verantwortlich gemacht. Die Umweltveränderungen korrelieren mit Artbildung, Aussterben, morphologischen und verhaltensmäßigen Veränderungen bei Homininen, und *Homo* war offenbar der einzige Hominine, der sich an offene, trockene Lebensräume anpasste (Sci. 331, 540).

plei-plei

**PLEISTOZÄN (1 830 000 bis 11800-11200/11784);
Neuerdings: 2 588 000 bis 11700**

| | |
|-------------------------|----------------------------|
| ALTPLEISTOZÄN | (1,83 bis 0,78 MA)* |
| MITTELPLEISTOZÄN | (0,78 bis 0,13 MA) |
| OBERPLEISTOZÄN | (0,13 bis 0,01 MA) |

ICS 2004/2007:

ALTPLEISTOZÄN: 1 806 000 – 781 000
MITTELPLEIST.: 781 000 – 126 000
OBERPLEIST.: 126 000 – 11 784*

(**ACHTUNG!** Die Basis des Quartärs liegt schon bei 2 588 000 Jahren an der Basis des Gelasian, d.h. das Quartär umfasst auch das ehemalige obere Pliozän; es beginnt mit dem Einsetzen der extremen glazial-interglazialen Klimaschwankungen)

ICS 2012:

GELASIAN: 2 588 000 – 1 806 000
CALABRIAN: 1 806 000 – 781 000
MITTELPLEIST.: 781 000 – 126 000 („Chibanian“)
OBERPLEIST.: 126 000 - 11 784 („Tarantian“)
(11 700 vor dem Jahr 2000)*

***Gliederung des Holozäns 2018:**

Greenlandian: vom Beginn des Holozäns, jetzt auf 11700 vor dem Jahr 2000 festgelegt, bis 8333 BP (genau: vor Jahr 2000)
(wärmer)

Northgrippian: 8333 – 4200 BP (kühler) (Beginn definiert durch Einbruch von Schmelzwässern in den Nordatlantik)

Meghalayan: ab 4200 BP (genau: 4200 Jahre vor dem Jahr 1950), beginnend mit einer 200 Jahre anhaltenden Trockenheit (die aber entgegen früherer Annahmen wohl nur regional bedeutsam war und vor allem auch nicht mit einem Untergang von Hochkulturen in Ägypten, Griechenland, Syrien, Palästina, Indus usw. einherging)*

*(das Ausmaß und die Verbreitung der Trockenheit um 2200 v.Chr. ist umstritten; der immer wieder behauptete Untergang von Zivilisationen hat aber zu jener Zeit definitiv nicht stattgefunden) (Sci. 361: 1204).

Andere Arbeiten datieren eine extreme Trockenheit auf das Ende der Bronzezeit vor 1200 v. Chr. (und als der Anlass, dass die Bronzezeit so plötzlich endete), wobei besonders der östliche Mittelmeerraum betroffen war, das weit gespannte Handelsnetz zusammenbrach, Kälte und Dürre die auf Ackerbau

basierende Wirtschaft in Schwierigkeiten brachte (von Italien bis zum Iran). Die Dürrephase hielt 300 Jahre an, Einwohner flohen und nahmen nur das Nötigste mit, Getreidekörner waren sehr klein, ganze Landstriche verödeten. Im 9. und 8. Jhd. v. Chr. besserten sich dann die Verhältnisse, der Ackerbau in der Levante lebte wieder auf (Spektr. Wiss. 5/19: 24).

Umkehr des Erdmagnetfeldes: die letzte Umkehr (Polsprung) erfolgte vor 780 TA – da dieses Ereignis alle ca. 500 TA auftritt, ist die nächste Umkehr längst überfällig. Anzeichen sind das Taumeln des Nordpols und das Schwächeln des Erdmagnetfeldes. Eine Umkehr führt zu einem vorübergehenden Zusammenbruch des Magnetfeldes und in dieser Zeit für Jahrhunderte oder Jahrtausende zu einer stark erhöhten UV-Einstrahlung und damit einhergehende Klimaveränderungen. Es mag Zufall sein, aber vielleicht spielte der Polsprung vor 780 TA und die damit verbundene erhöhte Mutationsrate eine wichtige Rolle bei der Speziation von *Homo*? Wenig später traten *Homo pekinensis* (ab 0,7 MA), Vorläufer des HF (0,7 MA) und in Europa der HHEI auf; auch die Dichotomie zwischen HN und HS erfolgte zwischen 765 und 550 TA. Möglicherweise erklärt eine erhöhte Mutationsrate während des Polsprungs diesen Evolutionsschub. (*Eigene Anmerkung:* UV-Strahlung dürfte aber nicht die Keimbahn erreichen! Es wäre daher zu prüfen, ob ein Polsprung auch zu einer stärkeren Belastung durch andere, das Gewebe stärker durchdringende Strahlung führt) (nach www.antropus.de)

Größte Klimakatastrophe in Europa in historischer Zeit: Vulkanausbruch auf Island 536 n.Chr., Beginn des „dunklen Jahrhunderts“ mit Auswirkungen in Europa, im mittleren Osten und Teilen Asiens. Dunkler Himmel über 18 Monate hinweg (Sonne schien mit der Helligkeit des Mondes), dichter Nebel in weiten Teilen Europas, Temperaturen im Sommer knapp über Gefrierpunkt, naA 1,5 bis 2,5 Grad niedriger, Schnee in China; ab 541 (- 543) Ausbruch der Pest in Europa. Missernten in Irland, Skandinavien, Mesopotamien und China. Zwischen 536 und 539 konnte in Irland kein Brot hergestellt werden. Die 10 Jahre zwischen 536 und 545 stellen die kältesten 10 Jahre innerhalb der letzten 2300 Jahre.

Man schätzt, dass ein Drittel bis die Hälfte der Bevölkerung starb. 540 und 547 folgten weitere schwere Eruptionen auf Island, im Jahr 540 erneut mit einem Temperaturrückgang von 1,4 – 2,7 Grad in Europa verbunden; dann kam die Pest in den Mittelmeerraum, die 35 bis 55 % der Bevölkerung tötete und den Kollaps des öströmischen Reiches beschleunigte. Es schloss sich eine wirtschaftliche Stagnation an („Industrie-Emissionen“ als Indikator für die Wirtschaftsleistung finden sich schon damals im Eis der Alpengletscher). Erst im Jahr 640 erhöhten sich die „Industrie-Emissionen“ wieder, was auf erneuten Silberbergbau und Metallherstellung deutet. Die Krise könnte auch einen Beitrag zum Untergang der weströmischen Kultur geliefert haben und läutete den Niedergang des Oströmischen Reichs ein (www.antropus.de; Sci. 362: 733).

Nordamerikanische Land Mammal Ages (mit Angabe des Beginns in MA nach zwei verschiedenen Quellen sowie kalkuliertem Beginn nach dem ABC-Vadh-Zyklus):

C Irvingtonian 1,8 oder 1,8 / 2,41
+ Rancholabrean (jünger, ebenfalls Subzyklus C)

***Altpleistozän:**

Beginn: vor 1,83 MA, definiert durch einen Wechsel der Polarität des erdmagnetischen Feldes (Olduvai-Event)

Ende: 0,78 MA (ebenfalls magnetischer Polaritätswechsel)

Letztes glaziales Maximum (LGM) vor 25000 - 20000 Kalenderjahren, niedrigster Meeresspiegel vor 21000 Kalenderjahren. Allerdings war das LGM nicht weltweit synchron; in den tropischen Anden erreichten die Gletscher schon vor 34000 J ihre weiteste Ausdehnung und zogen sich vor 21000 J bereits deutlich zurück, allerdings gefolgt von Phasen des Stillstands und Wiedervorstößens (Sci. 308, 678).

Temperaturverlauf der letzten 2 MA (Nat. 538: 226; Rekonstruktion des Verlaufes aus über 20.000 Einzeldaten von Temperaturen an der Wasseroberfläche):

Zwischen 2,0 und 1,2 MA kühlte sich die durchschnittliche Oberflächenwassertemperatur – bei zunehmend größer werdenden Oszillationen – ab. Seit 1,2 MA fand dann keine weitere Abkühlung mehr statt, die Oszillationen waren jetzt noch größer als im Zeitraum 2,0 – 1,2 MA, allerdings bei größeren Abständen zwischen den Maxima bzw. Minima (ab dem M-Pleistozän betragen die Eiszeitzyklen etwa 100.000 Jahre) und damit regelmäßigerem Verlauf.

Die allerniedrigsten Temperaturen wurden um 1,0 MA erreicht (maximale Eisausdehnung: 0,9 MA), seither steigen die Minima und Maxima wieder geringfügig an. Das Temperaturmaximum im Eem erreichte ein Niveau, das zuletzt vor 1,5 MA bestand. Das Maximum im Eem liegt auch noch über dem Mittelwert vor 2,0 MA, aber knapp unter den Maxima vor 2,0 MA. Vor 2,0 MA war die Amplitude der Temperaturschwankungen weniger als halb so groß wie in den letzten 1,2 MA. Im Vergleich zu dem Durchschnitt aus den letzten 5000 Jahren war es vor 2 MA -1 bis +4 Grad wärmer (Spanne), in den Minima um 1,0 MA herum dagegen fast 10 Grad kälter.

Meeresspiegelschwankungen: Lage des Meeresspiegels im Vergleich zu rezent (nach Nat. 435, 662):

Vor 15000 J: -100 m

Vor 14000 J: - 90 m

Vor 13000 J: - 70 m

Vor 12000 J: - 60 m (jüngere Dryas)

Vor 11000 J: - 45 m

Vor 10000 J: - 35 m

Vor 9000 J: - 25 m

Vor 8000 J: - 10 m (ergänzt)

Vor 7000 J: +- 0 (ergänzt)

Zwischen 9000 und 8500 BP verlangsamte sich der Anstieg des Meeresspiegels, und vor etwa 7000 Jahren wurde der heutige Stand fast erreicht, vor 2000 Jahren endgültig.

Änderungen der globalen Durchschnittstemperatur um 1 Grad führen zu Meeresspiegelschwankungen von 10 bis 20 m. Im späten Eozän, als letztmalig die Erde frei von polaren Eiskappen war, lag der Meeresspiegel 70 m über rezent. Während die Antarktis schon vergletschert war, war die Arktis vor 3 MA noch eisfrei, das globale Klima war 2 bis 3 Grad wärmer als heute und der Meeresspiegel lag noch 25 bis 35 m höher. Im Eem (1 – 2 Grad wärmer

als heute) lag der Meeresspiegel 4 bis 6 m über rezent, wobei der Anstieg sehr schnell (1,6 m/100 J) erfolgt war, weitgehend dadurch bedingt, dass fast das gesamte Grönlandeis innerhalb von 400 Jahren abgeschmolzen war. Während des LGM lag dann der Meeresspiegel um 120 m unter rezent (globale Durchschnittstemperatur 5 bis 6 Grad unter rezent).

Durch die Entlastung von den 2 – 3 km mächtigen Eismassen hebt sich Skandinavien immer noch um etwa 9 mm pro Jahr; die Fläche Finnlands vergrößert sich dadurch um 7 qkm p.a.!

In historischer Zeit (Untersuchungen in den Salzmarschen North Carolinas): stabiler Meeresspiegel zwischen 100 v.Chr. und 950 n.Chr., danach (bis 1400 n.Chr.) Anstieg um 0,6 mm p.a. (insgesamt also 27 cm in den 450 Jahren), danach Stagnation bis zum Ende des 19. Jahrhunderts, seither Anstieg um 2,1 mm p.a. (in manchen Jahren mehr als 2,5 mm) (Nat. 474, 545).

Anstieg im gesamten 20. Jahrhundert: 17, naA 19 cm (Erwärmung der Ozeane → Expansion des Wassers; Abschmelzen von Gletschern)

Gesamtes 18. Jhd.: 2 cm

Gesamtes 19. Jhd.: 6 cm

1993 – 2010: durchschnittlich 3,2 mm p.a.

2018: 3,7 mm (bisher höchster Wert)

Die Beschleunigung des Meeresspiegelanstiegs begann um 1968 und hing zunächst mit einer Erwärmung des Ozeans auf der Südhemisphäre und der damit verbundenen thermischen Expansion zusammen.

Die primäre Abtrennung Englands von Festlandeuropa (die nur durch die Meeresspiegelabsenkung in der Eiszeit um bis zu 120 m vorübergehend aufgehoben wurde) war erst im Pleistozän erfolgt, irgendwann zwischen 425 und 180 TA, wohl im Rahmen einer katastrophischen Flut, als ein riesiger aufgestauter Süßwassersee, der etwa den Bereich der heutigen Niederlande und die südliche Nordsee umfasste, nach Süden in den Atlantik einbrach. Der See war entstanden, weil durch Gletschereis der Abfluss von Rhein und Themse ins Meer nach Norden hin blockiert war; nach Süden hin hinderten die Bergrücken im Bereich der Kreidefelsen den Abfluss in den Atlantik. Schließlich brach der Stausee durch diesen Bergrücken (etwa auf der Achse Calais – Dover) durch; die dabei entstehende monatelange Flut, die im Bereich der Bretagne in den Atlantik mündete, gilt als eine der stärksten der Erdgeschichte. Sie stellte, verstärkt durch die einmündenden Flüsse, noch für Jahrtausende eine unüberwindliche Barriere für die Menschen dar und könnte erklären, wieso die Besiedlung Großbritanniens über 120 TA hinweg ins Stocken geriet.

Die eiszeitliche Landverbindung zwischen der Britischen Insel und Festlandeuropa über die Doggerbank ging irgendwann zwischen 6000 und 4000 v. Chr. verloren, wohl durch Einbruch starker Fluten, die aus Richtung Norwegen kamen. Die Doggerbank ist auch heute noch von niedriger Meerestiefe gekennzeichnet (13 bis 20 m) bei einer Durchschnittstiefe der Nordsee von 94 m. Vor 5000 Jahren lag der Meeresspiegel der Nordsee noch 4 m tiefer, vor 2000 Jahren 2 m tiefer. 6500 v. Chr. befand sich auf der Doggerbank der vorstehend erwähnte riesige Süßwassersee, der sich nach einem Durchbruch zwischen Calais und Dover um 6500 J. v. Chr. in den Ärmelkanal ergoss; zu diesem Zeitpunkt bestand aber noch über die Doggerbank eine Verbindung zum Festland. So wurde der Ärmelkanal allmählich wieder überflutet; ab jetzt konnte das Wasser wieder vom Atlantik über den Ärmelkanal in die Nordsee fließen.

Die Doggerbank war im späten Pleistozän eine Tundra, mit Beginn des Holozäns wurde sie zu einer offenen Waldlandschaft mit Birken und Nadelbäumen und anschließend massenhaft Haselsträuchern (wie in Mitteleuropa üblich). Die Menschen dürften im Inneren der Doggerbank küstenfern gelebt haben, da die Küstenbereiche sehr überflutungsgefährdet waren (Natwiss. Ru. 1/18: 31). Landschaftlich handelte es sich beim Festland zwischen England, Deutschland und Dänemark um eine Fortsetzung der Norddeutschen Tiefebene. Es handelte sich um fruchtbares Land; die Menschen bejagten Wisente und Hirsche, fingen Fische und betrieben Handel.

Die endgültige Überspülung der Doggerbank dürfte durch Tsunamis infolge der Storegga-Rutschung erfolgt sein. Das damalige Doggerland lag nur wenige Meter über dem Meeresspiegel. (Rutschung vor der norwegischen Küste vor 8150 Kalenderjahren mit Abbruch von Schelfkanten, ausgelöst durch Destabilisierung von Gashydraten wie Methanhydrat, wobei auch die Hebung durch die Entlastung vom Eispanzer eine Rolle gespielt haben dürfte).

Zur Zeit der Storegga-Rutschung (6150 v. Chr.) war die Doggerbank bereits eine Insel, aber etwa in der Größe von Schleswig-Holstein. Infolge des Tsunamis dürfte die weitgehend < 5 m hohe Insel damals komplett überspült worden sein.

Weitere verheerende Tsunamis durch ähnliche Rutschungen an Meeresabhängigen erfolgten an Europas Küsten vor 5000 und 1500 Jahren (Indizien: Meeressedimente auf den Shetland Inseln bis 13 m über dem Meeresspiegel mit ähnlicher Zusammensetzung wie jene, die sich nach der Storegga-Rutschung bildeten).

CO₂-Werte: 172 bis 260 ppm zwischen 800 und 450 TA und 180 bis 300 ppm während der letzten vier Vereisungszyklen; also keine rückläufige Tendenz wie bisher angenommen (Sci. 323, 1551).

In den letzten ca. 400 TA gab es nur wenige kurze Perioden, in denen es wärmer war als heutzutage:

420 bis 405 TA (+2 Grad)

320 bis 312 TA (+3 Grad)

243 bis 240 TA (+2 Grad)

130 bis 125 TA (+3 Grad) (Eem)

zzgl. einiger kurzer Phasen in den letzten 10000 Jahren (Nat.Geogr. Deutsch 4/2010)

Die Arktis war vor 1,1 MA und 0,4 MA deutlich wärmer als heutzutage; in Nordsibirien Sommertemperaturen damals 5 bis 7 Grad über rezent, ca. 350 mm p.a. mehr Niederschlag. Auch der westantarktische Eisschelf schmolz zu jenen Zeiten, das Rossmeer war teilweise eisfrei (Spektr. Wiss. 8/2012, 8).

Im Eem (ca. 125 TA) lag der Meeresspiegel im Maximum 5,5 bis 9 m über rezent; die Eisbedeckung in Grönland und der Antarktis war damit deutlich geringer als heutzutage (Sci. 337, 216).

Der CO₂-Anstieg nach dem Ende der letzten Eiszeit soll vom Südpolarmeer ausgelöst worden sein. Dieses war während der Eiszeit stark geschichtet und hatte dabei viel CO₂ aufgenommen und in der Tiefsee gespeichert. Nach Ende der Eiszeit vermischten sich die Wassermassen wieder stärker und setzten dabei viel CO₂ frei. Dem Mechanismus liegen Mikroalgen zugrunde. Diese werden durch Staubeintrag (aufgrund des im Staub enthaltenen Eisens) gedüngt und gedeihen massenhaft; wenn sie absterben, nehmen sie das an sie gebundene CO₂ in die Tiefe. Dadurch sinkt der CO₂-Gehalt der Atmosphäre, sofern das CO₂ (wie in einem stark geschichteten Ozean) dauerhaft in der Tiefsee verbleibt (Basis: Studien des Neodym-Gehalts in Zähnen oder Skelettbruchstücken von Fischen aus den letzten 300 TA, da die verschiedenen Isotope des Neodyms Auskunft darüber geben, woher die Wassermassen stammen und wie der Ozean stratifiziert war). Vor 20000 Jahren gab es in der Tiefsee keine Vermischung von verschiedenen Wassermassen. Schon vor 18000 Jahren begann sich auf der Südhalbkugel das Klima zu erwärmen, die Vermischung des Wassers setzte wieder stärker ein, die Neodym-Werte in den verschiedenen Wassertiefen glichen sich an. Die Abnahme der Dichte des Wassers durch die Erwärmung dürfte der Anlass für die stärkere Vermischung gewesen sein; das in der Tiefsee gespeicherte CO₂ konnte wieder freigesetzt werden. Dies erklärt das Paradoxon, dass der CO₂-Gehalt der Atmosphäre in der Vergangenheit parallel zu den Temperaturen der Südhalbkugel schwankte, während die Entwicklung auf der Nordhalbkugel teilweise gegenläufig war. Offenbar besteht eine Korrelation zwischen CO₂-Schwankungen und der Schichtung des Südpolarmeeres (Sci. 359: 900). Annahmen, dass der frühe Ackerbau zum CO₂-Anstieg beitrug, ließen sich in neueren Studien nicht bestätigen, so der bisher angenommene Anstieg um 20 ppm ab 7000 BP. Erst in den letzten 3000 Jahren spielt der Mensch eine Rolle beim CO₂-Anstieg (PNAS 114: 1492).

Die Gletscher zogen sich zeitweise unerwartet schnell zurück. Dabei spielte Vulkanismus eine Rolle. Zwar führt Vulkanismus aufgrund der Schwefelaerosole normalerweise zu einer Abkühlung durch verstärkte Reflektion der Sonnenstrahlung, zu bestimmten Jahreszeiten (Winter) kann Vulkanismus aber zur Erwärmung beitragen: in dieser Jahreszeit senkt der Schwefelschleier die Temperaturen kaum, während die Wärmeabsorption durch Vulkanasche zu höheren Temperaturen führt. Die kühlende Wirkung der Schwefelaerosole konkurriert also mit dem Wärmeeffekt von Vulkanasche. Im Sommer dürften sich die Effekte etwa gegenseitig ausgleichen, im Winter überwiegt der wärmende Effekt der Asche.

Dies dürfte vor allem zwischen 13200 und 12300 BP eine wichtige Rolle gespielt haben. Ausgeprägte Schmelzintervalle fielen mit hohem Sulfatanteil (aus Vulkanausbrüchen) in Sedimenten und Eisproben zeitlich zusammen. Damals war der Vulkanismus in Island etwa 50 x stärker als heute, möglicherweise als direkte Folge der Abnahme des Eispanzers (dadurch weniger Gewicht, weshalb das angestaute Magma leichter emporsteigen konnte).

Auf der Südhalbkugel, wo sich das Eis schon vor 17700 BP plötzlich stark zurückzog, werden ähnliche Effekte mit dem Vulkan Mount Takahe (Westantartica) in Verbindung gebracht. Die Vulkanausbrüche erzeugten ein Ozonloch über der Antarktis, wodurch sich das Klima veränderte und sich die Schmelze der Gletscher beschleunigte (Spektr Wiss. 3/18: 20).

Aktuelle Verbreitung von Permafrostböden:

Mindestens 20 % der Landoberfläche;

Grönland: 99 %

Alaska: 80 %

Russland: 50 %

Kanada: 40 - 50 %

China: bis 20 %

In Sibirien bis 1500 m tief, in Skandinavien nur 20 m; Ursache ist die unterschiedliche Vergletscherung in der Eiszeit. Mangels Eispanzer gefror der Boden in Sibirien viel tiefer als der durch Eisschilde isolierte Boden Skandinaviens, wo der Dauerfrost nicht so tief in den Boden eindringen konnte.

Problematik der Radiokarbondatierung im Jungpleistozän:

Solange ein Organismus lebt, entspricht das Verhältnis von ^{14}C und ^{12}C in seinem Körper jenem der Atmosphäre; stirbt der Organismus, nimmt der ^{14}C -Anteil exponentiell ab (radioaktiver Zerfall). Da das Verhältnis der beiden Isotope in der Atmosphäre aber über die Jahrtausende nicht konstant ist, stimmen die Radiokarbondaten besonders für den Zeitraum zwischen 20000 und 10000 BP nicht mit den Kalenderjahren überein; jahrelang wurden daher unkorrigierte Radiokarbondaten als Kalenderjahre ausgegeben, und erst in den letzten Jahren gelang eine Rekalibrierung der Daten. Beispielsweise beginnt das Holozän vor 10000 RC-Jahren; die RC-Uhr stoppt zu diesem Zeitpunkt aber für einige Jahrhunderte, und es lässt sich nicht festlegen, vor wie viel Kalenderjahren das Holozän begann; das mögliche Spektrum reicht von 11800 bis 11200 Kalenderjahre (Sci. 313, 1560).

Hierdurch ändern sich zahlreiche Jahresangaben aus dem o.g. Zeitraum:

| | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|-----|------|----|----|------|------|------|----|------|------|------|------|------|----|
| Radiokarbon | 9,6 | 10,2 | 11 | 12 | 12,7 | 13,3 | 14,2 | 15 | 15,9 | 16,8 | 17,6 | 18,5 | 19,3 | 20 |
| Kalenderj. | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 |

Im Jahre 1998 war eine sichere Kalibrierung nur bis zum Alter von 24000 J. möglich (INTCAL 98); im Jahre 2001 konnte die Kalibrierung (noch mit gewissen Vorbehalten und noch ohne INTCAL-Anerkennung) bis auf 45000 J. ausgedehnt werden.

Anfang 2004 wurde dann auch eine solide Kalibrierung für ältere C-14-Daten bis knapp an 40000 C-14-Jahre heran publiziert; der Bereich zwischen 40000 und 50000 C-14-Jahren ist allerdings noch mit großen Unsicherheiten behaftet und soll in den nächsten Jahren kalibriert werden. Die Dendrochronologie reicht in Europa nur bis 12400 Jahre zurück; die Kalibrierung zwischen 12400 und 26000 Jahren erfolgt nach marinen Daten (Foraminiferen, Korallen), wobei aber die Korrelation mit terrestrischen Daten nicht ganz gesichert ist. Nun fand man in Sümpfen Neuseelands bis 55000 Jahre zurückreichende fossile Kaurifichten (die bis 1000 Jahre alt werden können) und hofft nun, auch die terrestrische Kalibrierung bis zur 50000-J-Grenze zurückführen zu können. Eine noch nicht voll konsentiierte Kalibrierung auf der Basis mariner Daten ist unter www.radiocarbon.LDEO.columbia.edu abrufbar (Sci. 313, 1559). Die Problematik der verschiedenen Kalibrierungen wird deutlich, wenn z.B. aufgrund eines methodisch strittigen Ansatzes in Form des Mittelwertes aus mehreren nicht konsentiierten Kalibrierungskurven berechnet wird, dass sich

der HSS viel schneller als bisher angenommen in Europa verbreitet haben soll und die Überlappung mit den HN in Europa insgesamt nur 6000 (statt 10000) J betragen haben soll, in manchen Gegenden Europas auch nur 1000 Jahre (MELLARS, Nature, 23.2.2006).

Im Einzelnen ergaben sich anno 2004 (Sci. 303, 202 ff.):

| | | | | | | | | | | |
|-------------------|------|------|------|----|------|---------|------|---------|-------|-------|
| C-14-Jahre | 17,5 | 20 | 22,5 | 25 | 27,5 | 30 | 32,5 | 35 | 37,5 | 40 |
| Kalenderj. | 20 | 23,5 | 26 | 29 | 30,5 | 34,5-35 | 37 | 39,5-41 | 40-42 | 40-44 |

Heinrich-Events: H0 (jüngere Dryas): 12000 Kal.-J., H1 16000, H2 24000, H3 29000, H4 40000 Kalenderjahre.

Neue Kalibrierung 2020:

Es gibt eine neue Kalibrierung anno 2020, die bis 55 TA zurückreicht. Allerdings bis 2021 „unter Embargo“:

IntCal20_final_rev.pdf

Als Folge der neuen Kalibrierung wird z.B. Oase 1 mehrere Jahrhunderte älter, während Ust’Ishim fast 1000 Jahre jünger wird.

Datierungen nach Nat. 431, 686:

Pleniglazial: bis 14500 Kalenderjahre = 12500 RC-Jahre

LGI (last glacial interstadial): 14500 – 12680 Kalenderjahre = 12500 bis 10700 RC-Jahre,
darunter jüngeres LGI = Alleröd: 13600 – 12680 Kalenderjahre = 11900 – 10700 RC-J.

Yüngere Dryas: 12680 – 11590 Kalenderjahre = 10700 – 10000 RC-Jahre.

(nach neuesten Datierungen begann die jüngere Dryas vor 12679 Jahren – anno 2008 berechnet -, als Westeuropa eine wesentliche Veränderung der Windverhältnisse erfuhr, wohl als Folge veränderter Ozeanzirkulation (Nat. 451, 670).

Holozän ab 11590 Kalenderjahre = 10000 RC-Jahre.

Im Jahr 2012 wurden laminierte Seesedimente aus Japan (Lake Suigetsu) beschrieben, die aufgrund präziser jährlicher Laminierungen – wenn auch innerhalb gewisser Grenzen – eine Korrelation zwischen C14-Werten und Kalenderjahren für den Zeitraum zwischen 11200 und 52800 Jahren BP ermöglichen. Die Präzision entspricht etwa derjenigen von Grönlandeisproben, oder übertrifft diese sogar. Die Suigetsu-Chronologie setzt ein, bevor die Dendro-Chronologie aufhört (ältestes Datum der Dendro-Chronologie: 12593 Kalenderjahre). Allerdings reichen die neuen Daten nicht aus, für sich allein genommen eine neue Kalibrierungskurve zu begründen – in Verbindung mit anderen Daten wird sich aber in den nächsten Jahren die bisherige IntCal-Kalibrierungskurve verfeinern lassen.

Allerdings spielt es beispielsweise eine Rolle, ob ein Tier an Land oder zur gleichen Zeit oberflächennah im Ozean lebte – diese Diskrepanz macht durchschnittlich 400 Jahre aus und beruht darauf, dass der Ozean über ein großes C-Reservoir verfügt, das nur verzögert auf Änderungen der C14-Produktion in der Atmosphäre reagiert.

Das Laacher-See-Ereignis wird nun auf 12842 +/- 53 Jahre datiert (Basis: 2012) (Sci. 338, 337 + 370).

Aminostratigraphie: Der Grad der Razemisierung bestimmter Aminosäuren (L-Isoleucin) in den kalzitischen Opercula von Süßwasserschnecken wie *Bithynia* und *Valvata* erlaubt eine sehr gute

Korrelation terrestrischer Sequenzen mit den marinen Isotopenstadien (MIS) und Daten aus Eis-Bohrkernen, auch über die Grenzen der RC-Datierung hinaus (Nat. 476, 446).

Freisetzung von Methanhydraten: Isotopenuntersuchungen (^{13}C) deuten auf Methanfreisetzungen aus untermeerischen Gashydraten in die Atmosphäre vor 39000 und 55000 BP; derartige Freisetzungen führen üblicherweise zu plötzlichen Erwärmungen (PNAS 101, 9187).

Ursachen der Eiszeiten: Durch die Kollision N- und S-Amerikas vor 3 MA (naA 4,5 MA) schloss sich die Wasserstraße zwischen Pazifik und Atlantik in Höhe von Panama. Dort hatte sich vorher das salzarme Pazifikwasser mit dem salzreichen Atlantikwasser gemischt. Die aus dem Golf von Mexiko nach Norden strömenden Fluten reichten damals bis zum Nordpol. Mit der Unterbrechung der Panama-Wasserstraße wurde auch diese „Mischbatterie“ geschlossen; seither fließt erheblich salzigeres und daher auch schwereres Wasser als Golfstrom nach Norden. Während dieser Wärme abgibt, wird der kühler werdende Strom immer schwerer und sinkt bereits lange vor dem Polarmeer in Richtung Meeresgrund ab. (Der Golfstrom führt zu ca. 10 Grad höheren Temperaturen in West- und Mitteleuropa als ohne ihn).

Zusätzlich angestoßen durch Schwankungen der Rotationsachse der Erde und der Erdbahn (Milankovich-Zyklus, 41000 J.) kühlte sich das gesamte Erdklima vor 2,75 MA ab und wurde gleichzeitig trockener. Daneben soll auch noch ein weiterer astronomischer Zyklus mit einer Dauer von 413000 J. eine entscheidende Rolle spielen, der mit dem Milankovich-Zyklus interferiert. Neuere Modelle gehen von Zusammenhängen zwischen der Erdrotation und Veränderungen in der Meeresvereisung um die Antarktis aus, wobei Veränderungen der Sonneneinstrahlung in den Tropen und/oder der Südhalbkugel infolge der Veränderungen der Rotationsachse der Erde eine entscheidende Rolle spielen sollen.

Insgesamt unterscheidet man 3 Zyklen: a) Durch den Einfluss der anderen Planeten und des Mondes entstehen Drehmomente, die den Erd-Kreisel taumeln lassen; wegen dieser Taumelbewegung ändert sich die Exzentrizität der Erdbahn um die Sonne mit einer Periode von etwa 100.000 J. b) Die Neigung der Erdachse schwankt in einem Rhythmus von 41000 Jahren. c) Der sonnennächste Punkt der Erde (Perihel) wandert im Jahreskalender mit einer Doppelperiode von 23000 und 19000 Jahren.

Die antarktische Eiskappe entwickelte sich schon seit dem unt. Oligozän, die arktische erst ab 2,4 MA; erst seit 0,9 MA breitete sich aber die arktische Eiskappe periodisch nach Süden aus. Die Temperatur- und Vegetationszonen werden in diesen Phasen in Richtung auf den Äquator gestaucht, tropische Regenwälder werden reduziert und zerteilt, Wüsten und Savannen breiten sich aus, der Meeresspiegel sinkt um bis zu 120 m, die Temperaturen auf den Bergen in den Tropen gingen um 6 Grad zurück, Arten der Bergwälder wanderten ins Flachland ein. Die Regenwaldbäume überlebten in den feuchteren Gebieten. Flachlandbewohnende Vogelarten Südamerikas und Afrikas sind in der Regel über 6 MA alt, während die tropischen Bergregionen jüngere Arten (neben älteren) beherbergen; die Bergregionen stellten während der Eiszeiten offenbar feuchtere Regionen dar, in denen ältere Arten überlebten, während (aufgrund der Isolation) gleichzeitig neue Arten gebildet wurden. mtDNA-Studien an verschiedenen Vogelgruppen der Anden und Ostafrikas bestätigen die Rolle der tropischen Berge bei der Artbildung im Pleistozän neben ihrer Funktion als Refugien, letzteres, weil verschiedene Klima- und Vegetationszonen in den Gebirgen grundsätzlich erhalten bleiben, sich nur allmählich verschieben; hierdurch ermöglichen sie eine größere Kontinuität der Arten durch Klimaveränderungen hindurch.

Insgesamt blieb die Artbildungsrate aber im Quartär auf dem Niveau des Pliozäns, d.h. eine Zunahme der Artbildungsrate ist im Pleistozän insgesamt nicht festzustellen, und die Häufigkeit von Divergenzpunkten zwischen Schwesterarten ist etwa gleichmäßig über das Quartär verteilt.

Mit den o.g. Klimaveränderungen korrelieren die einzelnen Schritte der Menschwerdung. Die Pflanzenwelt reagierte mit härteren Samen auf die Veränderungen. Als Folge entwickelten sich einerseits die robusten Australopithecinen, andererseits der Werkzeuggebrauch (ab 2,6-2,5 MA). Als es dann vor 1,7 MA nochmals trockener und kühler wurde, vergrößerte sich plötzlich das Gehirn von *Homo*, einhergehend mit der Entwicklung effektiverer Geräte. Einen weiteren Dürreschub vor 1 MA verkrafteten dann die robusten Australopithecinen mit ihren mächtigen Kiefern nicht mehr, *A. robustus* erlosch. Während des letzten Interglazials vor 131000 – 71000 J war das Klima relativ warm, der HSS breitete sich aus Afrika aus und besiedelte die Levante.

Auf dem Höhepunkt der letzten Eiszeit vor ca. 20000 J musste der HSS wieder in südeuropäische Refugien ausweichen. Danach wurde Europa dann erneut vom Nahen Osten aus besiedelt.

Kenntnisstand zur Entstehung der Eiszeiten 2005 (Bild der Wiss. 10/2005):

Grundzustand in den letzten Jahrhunderttausenden ist der einer Eiszeit, die etwa alle 100000 Jahre durch eine 10000 – 20000 J anhaltende Zwischeneiszeit unterbrochen wird; die aktuelle hält bereits seit 11000 Jahren an. Drei verschiedene Periodizitäten beeinflussen dabei die Entstehung der Eis- bzw. Zwischeneiszeiten:

a) Präzession: Die Erde ist keine exakte Kugel, sondern etwa ein Rotationsellipsoid: durch die Fliehkraft infolge der Eigendrehung ist der Äquatordurchmesser 43 km größer als der Poldurchmesser. Die Schwerkraftwirkung von Mond und Sonne auf diesen Äquatorwulst verursacht eine Kraft, die versucht, die schief stehende Erdachse aufzurichten, wodurch – wie bei einem Spielzeugkreisel – die Erdachse taumelt (= Präzession), wobei rein rechnerisch ein Taumelumlauf 26000 J dauern würde. Da die Erdbahn nicht kreisförmig nicht, sondern elliptisch, hat die Taumbewegung klimatische Konsequenzen: bei einer elliptischen Bahn ergeben sich Unterschiede, ob eine Erdhalbkugel ihren Sommer bzw. Winter im sonnenfernsten bzw. sonnennächsten Punkt der Bahn hat, u.a. wegen verändertem Abstand zur Sonne und langsamerer Bewegungsgeschwindigkeit durch den sonnenfernsten Punkt der Bahn; daher ist heute der Sommer auf der Nordhalbkugel länger als auf der Südhalbkugel; in ca. 10000 Jahren, etwa einem halben Taumelumlauf, wird es umgekehrt sein.

b) Neigung der Erdachse: Die Schwerkraft der anderen Planeten zwingt der Erde periodische Veränderungen der Bahnparameter auf: die Neigung der Erdachse bezüglich der Drehachse der Erdbahn schwankt mit einer Periode von 41000 Jahren um ca. 2,5 Grad, überwiegend infolge der Schwerkraft des Mondes. Je stärker die Erdachse geneigt ist, um so größer der Unterschied zwischen den Jahreszeiten vor allem in den höheren geographischen Breiten. Der 41000-Jahre-Zyklus gilt nach einer Hypothese als der Hauptschrittmacher der Eiszeiten.

Bis vor ca. 1 MA wechselten die Eiszeiten tatsächlich im 41000-J-Zyklus. Weil sich die Erde dann aufgrund sinkender CO₂-Konzentrationen allmählich abkühlte, werden seit 1 MA immer ein oder zwei 41000er-Takte ausgelassen, was dann zu dem ca. 100000-jährigen Zyklus führte. Gletscher mit großer Eisdicke reagieren empfindlicher auf Klimaerwärmungen, so dass sie spätestens der dritte „Takt“ zum Schmelzen bringt. Der Übergang vom 41000er zum 100000er Takt erfolgte vor 950000 J (Isotopdaten aus planktonischen Foraminiferen des westlichen äquatorialen Pazifiks); seit dieser Zeit nahm auch die „Schwere“ der Eiszeiten und das jeweilige Ausmaß der Expansion der Eisschilder zu. Der CO₂-Gehalt der

Atmosphäre erwies sich dabei als Grund für den Übergang von der 41000er zur 100000er Periodizität (s. auch Sci. 310,1009).

[Aus dem Grönlandeis liegen bisher Proben vor, die bis 800000 J. zurückreichen. Sie zeigen eine 100000-J-Periodizität, wobei es alle ca. 100000 J zu einer sehr plötzlichen Erwärmung kommt, einhergehend mit einem parallel verlaufenden Methan- und CO₂-Anstieg; nach dem rasch erreichten Maximum gehen dann die drei Werte zunächst schnell, dann immer langsamer und stärker oszillierend zurück. Die CO₂-Maxima in den letzten 800000 J lagen stets unter 300 ppm, also in der Nähe der präindustriellen Werte (280 ppm); Minima bei 200 ppm oder knapp darunter. Variationen im Methangehalt beruhen wahrscheinlich auf Veränderungen von Temperatur und Niederschlag in Feuchtgebieten der Tropen und der hohen nördlichen Breiten. Variationen des CO₂-Gehalts gelten als ozeanisch bedingt, u.a. Veränderungen der Meeresströmungen, der marinen Bioproduktion oder in der Meerwasserchemie, z.B. Löslichkeit von CO₂.] (Nat. 453, 291).

c) Exzentrizität 1: Die Erdbahnellipse liegt nicht konstant, sondern rotiert mit einer Periode von ca. 100000 Jahren wie ein Hula-Hoop-Reifen um die Sonne. Da diese Rotation der Präzession (a) entgegen läuft, wird deren Periode von 26000 auf 21000 Jahre verkürzt (streng genommen handelt es sich dabei um einen 23000- und einen 19000-jährigen Zyklus)

d) Exzentrizität 2: Die Erdbahnellipse pulsiert mit einer Periode von ebenfalls ca. 100000 Jahren zwischen einer mehr kreisförmigen und mehr elliptischen Bahn, alle 0,4 MA wird die Erdbahn dabei nahezu kreisförmig. Strenggenommen besteht der Exzentrizitätszyklus aus zwei separaten Zyklen von 125000 J und 95000 J Dauer, die sich teils gegenseitig verstärken, teils abschwächen.

Alle diese Schwankungen beeinflussen die Energiemenge, die eine definierte Region der Erde in einer bestimmten Jahreszeit von der Sonne erhält. Südlich einer bestimmten Grenzlinie der Nordhalbkugel schmilzt der Schnee im Sommer vollständig ab; wird der Sommer dagegen ein wenig kälter, bleibt etwas Schnee bis zum nächsten Winter liegen. Da Schnee das Sonnenlicht reflektiert, verstärkt sich der Effekt selbständig, die Schneedecke wird von Jahr zu Jahr dicker, bis sich Eisgletscher bilden, die nach Süden vorrücken. Dabei wechseln die Eiszeiten nicht zwischen der Nord- und Südhalbkugel ab (wie die astronomischen Faktoren für sich allein genommen erwarten lassen würden), sondern die Nordhalbkugel dominiert deshalb das gesamte Erdklima, weil dort 2/3 der Landfläche liegen; Gletscher können sich nur an Land bilden.

Warum gab es aber im Tertiär keine Eiszeiten (die Vereisung der Antarktis begann erst vor 34 MA)? Erstens führte eine drastische Änderung der Meeresströmungen vor 2,7 MA zur permanenten Vereisung der Nordpolarregion; erst seit dieser Zeit reagiert das Erdklima sensibel auf die Änderungen der Erdbahnparameter. Dies hängt mit dem CO₂-Gehalt der Atmosphäre zusammen: erst wenn ein Wert von 350 ppmv unterschritten wird, reagiert das Erdklima viel intensiver auf astronomische Faktoren (vorindustrieller Wert: 280 ppmv).

Diskutiert wird noch der direkte Einfluss der Sonne auf die Eiszeiten: Proben aus den letzten 200000 Jahren deuten auf einen 100000-jährigen Zyklus der Sonnenaktivität (nachweisbar durch das Beryllium-10-Isotop; zur Zeit maximale Sonnenaktivität). Da die Korrelation allerdings bisher erst für zwei 100000er Perioden, also die beiden letzten Perioden der letzten 200000 J nachgewiesen ist, ist dieser Zusammenhang noch spekulativ.

Weitere Entwicklung:

In den nächsten Jahrtausenden wird sich das Minimum des 100000-jährigen Exzentrizitätszyklus mit dem des 400000-jährigen überlappen, in 27000 Jahren erreicht daher die Exzentrizität fast den Wert Null, die Erdbahn ist dann fast kreisförmig, der Taumelzyklus (Präzession) verliert damit vorübergehend seine klimatische Wirkung (vgl. a); daher fallen die Schwankungen der Sonneneinstrahlung in den höheren

nördlichen Breiten in den nächsten 100.000 Jahren sehr gering aus, es wird daher so schnell keine Eiszeit mehr geben, die jetzige Zwischeneiszeit wird noch bis zu 50000 Jahre dauern (und damit ähnlich lang sein wie die lange Zwischeneiszeit vor 400000 Jahren). Sollte der CO₂-Gehalt der Atmosphäre sogar für mehrere Jahrhunderte anthropogen den Wert von 700 ppmv übersteigen (wovon man heutzutage ausgeht), würde die heutige Zwischeneiszeit sogar überhaupt nicht mehr enden, das Eiszeitalter könnte dann endgültig vorbei sein.

Eisvolumina der Nordhalbkugel der letzten 200000 Jahren in Millionen Kubikkilometer:

| Jahre | Millionen Kubikkilometer Eisvolumen |
|-------|-------------------------------------|
|-------|-------------------------------------|

-
- 200000: 0
 - 190000: Beginn eines starken Anstiegs auf 40 bei -180000 J (lokales Maximum)
 - 180000: lokales Maximum bei 40; Beginn des Rückgangs
 - 170000: lokales Minimum bei 15, danach Wiederanstieg
 - 170000 – 140000: Anstieg mit Plateaubildung bei 30 bei -150000 J, dann weiterer Anstieg auf knapp 50 bei ca. -135000 J (absolutes Maximum)
 - 135000: steiler Abfall auf 0 bei -125000 J
 - 120000: kleiner Anstieg auf einen Peak von 18 bei -110000 J
 - 110000: beginnender Abfall auf 0 bei -100000 J
 - 100000 – 70000: kleine Oszillationen bei 0 und knapp darüber
 - 70000: erster steiler Anstieg auf knapp 30
 - 60000 – 30000: Plateaubildung um 30 herum
 - 30000 – 20000: steiler Anstieg auf 50
 - 15000: steiler Abfall auf Werte um 3-4

Ohne anthropogene Einflüsse käme es bei einem CO₂-Gehalt zwischen 210 und 290 ppmv erst in 50000 J wieder zu einem allmählichen Anstieg, bei 60000 J würden ca. 20 erreicht, danach weiterer Anstieg auf ca. 33 in 100000 Jahren, danach Abfall auf ca. 10 in 120000 Jahren.

Auch ohne Einfluss des Menschen wäre die nächste Eiszeit erst in ca. 50.000 Jahren zu erwarten – das Holozän ist damit eine außergewöhnlich lange Zwischeneiszeit (DOI: 10.1038/nature16494).

Inzwischen (2004) ist es gelungen, in der Antarktis 0,8 MA altes Eis zu erbohren, woraus sich die Klimaschwankungen der letzten 0,8 MA ablesen lassen. Die Temperaturentwicklung korreliert dabei sehr gut mit den Ergebnissen aus Tiefseebohrungen (wo man die Sauerstoff-Isotop-Zusammensetzung mikrofossiler Schalen misst). In diesen Zeitraum fallen insgesamt 8 Vereisungszyklen im Abstand von etwa 100.000 Jahren; während die tiefsten Temperaturen in den Kältemaxima über den gesamten Zeitraum etwa gleich blieben, nahmen die Wärmemaxima in den Interglazialen seit etwa 0,4 MA zu. Zwischen 0,8 MA und > 0,4 MA wurden in den Interglazialen etwas niedrigere Temperaturen erzielt, während es ähnlich kalt wie im letzten LGM auch vor ca. 650 TA, 420 TA, 370 TA, 280 TA, 170 TA war. Wärmemaxima (wärmer als präindustriell rezent) entfielen auf 400 TA, 350 TA, 240 TA (etwa wie heute), 130 TA (alle Daten aus Graphiken geschätzt, Nat. 429, 611). Während die Eiszeiten vor 1 MA noch in einem Rhythmus von 40000 Jahren oszillierten (bei allerdings geringeren Extremwerten), entsprechend einem 40000jährigen Zyklus von Schwankungen in der Neigung der Rotationsachse der Erde, entspricht der Zyklus in den letzten ca. 0,5 MA eher einem 100000-Jahre-Zyklus, entsprechend den Variationen in der elliptischen Umlaufbahn der Erde um die Sonne (d.h. die Umlaufbahn ist in einem 100TA-Zyklus mal mehr, mal weniger elliptisch). Dieser 100-TA-Rhythmus führte dann zu den vier mildesten

Interglazialen der letzten 1 MA (ältere Interglaziale waren kühler!). Allerdings reichen die Änderungen der Sonneneinstrahlung aufgrund der Elliptik-Änderungen nicht aus, um die Eiszeiten zu erklären, so dass weitere Faktoren hier eine Rolle spielen müssen, z.B. eine graduelle Minderung der CO₂-Werte. Dadurch könnten die Eiszeiten immer stärker geworden sein, die Eisschilde immer größer; Tiefseebohrungen deuten darauf, dass in den letzten 2 MA die CO₂-Konzentration rückläufig war (s.o.).

Vor mehr als 450000 J wiesen die Zyklen also geringere Amplituden auf, wobei die Kältemaxima etwa denen der jüngeren Eiszeiten entsprachen, während die Wärmemaxima kühler ausfielen. Andererseits waren die interglazialen Perioden damals länger, während sie seit 450000 J kürzer, aber wärmer ausfallen. Das Interglazial vor 400000 J ist dabei ein Modell für die rezente Situation, da die Umlaufbahn der Erde damals zum letzten Mal nahezu der heutigen Umlaufbahn entsprach, und auch der CO₂-Gehalt der Atmosphäre ähnelte präindustriellen Werten. Gäbe es keine anthropogene globale Erwärmung, wäre in Analogie zu der damaligen interglazialen Situation vor 425 – 395 TA daher erst in ca. 16000 J mit der nächsten Eiszeit zu rechnen (Nat. 429, 611+596) (kontra: s.o.; erst viel später!).

Bei der Erwärmung nach der letzten Eiszeit soll auch ein CO₂-Anstieg eine Rolle gespielt haben, der von Korallenriffen ausgelöst wurde. So ist der CO₂-Gehalt der Atmosphäre seit dem Maximum der letzten Eiszeit vor 20000 J bis zu präindustriellen Zeiten von 180 auf 280 ppm gestiegen, wobei diese CO₂-Zunahme als Hauptursache für den Temperaturanstieg betrachtet wird, da Änderungen der Menge und Verteilung der Sonneneinstrahlung auf der Erdoberfläche durch Schwankungen der Erdbahn allein nicht diesen gewaltigen Temperaturanstieg erklären können. Ozeane speichern 50 x mehr CO₂ als gegenwärtig in der Atmosphäre vorhanden ist, und eine Temperaturzunahme verringert die Löslichkeit; so ließen die Erwärmungen der Ozeane die CO₂-Konz. in der Luft um bis zu 95 ppm ansteigen, der Aufbau der Wälder verbrauchte aber hiervon wiederum 45 ppm, so dass netto nur 50 ppm (und nicht 100 ppm) übrig blieben. Dieser „Rest“ von 50 ppm soll aus den Korallenriffen stammen, die sich vor 10000 Jahren auszubreiten begannen, als der Meeresspiegel so stark gestiegen war, dass er weite Schelfbereiche überspülte, auf denen sich Korallen ansiedeln konnten; vor 9000 bis 6000 J erlebten die Riffe ihre Blütezeit, weil der Meeresspiegel gerade so schnell anstieg, wie die Korallenriffe wachsen konnten; seitdem hat sich das Korallenwachstum deutlich verlangsamt, weil die Riffe inzwischen die Meeresoberfläche erreichten. Korallen setzen CO₂ frei, weil sie von dem ins Meer gespülten Kalziumhydrogenkarbonat Kalk abscheiden, wobei eines der CO₂-Moleküle im Ca-Hydrogenkarbonat freigesetzt wird; es löst sich zwar zunächst im Meerwasser, kann aber relativ schnell wieder in die Atmosphäre entweichen. Tatsächlich wurden in der Luft über Korallenriffen erhöhte CO₂-Werte gemessen. Die rezente Gesamtfläche der Korallenriffe beträgt 285000 qkm; diese setzen ca. 280 Mio. Tonnen CO₂ ins Meer frei, von dem ein Teil in die Atmosphäre gelangt (Spektr. Wiss. 8/2004 S. 19 ff.).

Es gibt aber auch eine strittige Hypothese (Spektr. Wiss. 2/2006 S. 44), dass die einsetzende Landwirtschaft vor ca. 8000 J. das Abgleiten in eine neue Eiszeit verhinderte. Der CO₂- und Methan-Gehalt der Atmosphäre unterliegt bestimmten, durch den Verlauf der Erdachse und die damit verbundenen Änderungen der Sonneneinstrahlung bedingten regelmäßigen Zyklen, beim Methan von 22000 Jahren (vorwiegend durch Sumpfgasung; wenn alle 22000 J die Vegetation auf der Nordhalbkugel aufgrund höherer Sonneneinstrahlung [aufgrund der Präzession der Erde] besser gedeiht, findet auch eine stärkere Zersetzung und Methan-Emission statt). Seit dem Ende der letzten Eiszeit waren CO₂- und Methan-Konzentration regulär (entsprechend den o.g. Zyklen) rückläufig; entgegen dem zu erwartenden, regulären zyklischen Trend, der seit mind. 0,4 MA nachweisbar ist, kam es aber seit 8000 J zu einer CO₂-Zunahme, seit 5000 J zu einer Methan-

Zunahme. Die CO₂-Zunahme dürfte mit der Ausbreitung der Landwirtschaft und Rodung der Wälder in Zusammenhang stehen (wobei es für den CO₂-Haushalt egal ist, ob das Holz verbrannt wird oder verrottet), die vor 8000 J zunächst in SO-Europa begann und sich dann weiter in Europa verbreitete. Das Methan stammt aus anaerober Zersetzung von Pflanzenteilen mit der Ausbreitung von Landbewässerung, insbesondere Nassreis-Anbau in Südostasien, wo zunächst flache Gebiete in Flussnähe unter Wasser gesetzt wurden; aus den Mägen der Kühe und Menschen; aus dem Abbrennen von Grasland. Ohne diesen Knick in den Konzentrationskurven lägen die Temperaturen im nördlichen Nordamerika und Europa heute um 3 – 4 Grad niedriger, Teilgebiete im NO Kanadas wären schon seit einigen tausend Jahren mit einem Eispanzer bedeckt und hätten eine neue Eiszeit eingeläutet. Der Methangehalt lag vor Beginn des Industriezeitalters um 250 ppb höher (insgesamt 700 ppb), als nach dem regelmäßigen Zyklus zu erwarten, CO₂ fiel von den Höchstwerten zwischen 275 und 300 ppm zu Beginn der Warmzeit (10500 BP) auf zunächst 245 ppm ab, begann aber seit 8000 J wieder anzusteigen (auf 285 ppm zu Beginn des Industriezeitalters), dies sind 40 ppm mehr, als nach dem üblichen Zyklus zu erwarten wäre.

Die Landwirtschaft führte somit zu einer Steigerung von CO₂ um 40 ppm (beginnend vor 8000 Jahren) und von Methan um 250 ppb (beginnend vor 5000 Jahren, vor allem durch Reisanbau) – was nach Klimamodellen zu einer mittleren Erwärmung von 0,8 Grad führte (weltweit), das sind mehr als die 0,6 Grad Erwärmung des 20. Jahrhunderts. Sobald die fossilen Brennstoffe verbraucht sind, wird sich die Erde wieder abkühlen.

Neuere Modellierungen sprechen allerdings gegen die Annahme, dass der frühe Ackerbau zum CO₂-Anstieg beitrug. Danach spielt der Mensch bei der CO₂-Zunahme erst seit etwa 3000 Jahren überhaupt eine Rolle (PNAS 114: 1492).

Rolle der Orogenese Indonesiens?

In neuerer Zeit werden vor allem tropennahe Gebirgsbildungen mit Eiszeiten in Verbindung gebracht, da unter tropischen Klimabedingungen und Regenfällen die verwitternden Gesteine viel stärker CO₂ absorbieren als in kühleren Regionen. Obwohl Indonesien nur 2 % der Landmasse ausmacht, absorbiert es 10 % des CO₂, das weltweit durch Gesteinsverwitterung absorbiert wird, und die Gebirgsbildung in Indonesien und die damit verbundene C-Bindung könnten daher die pleistozänen Vereisungen mit getriggert haben. Der Normalzustand der Erde ist eigentlich ein Treibhausklima mit > 500 ppm CO₂. Gebirgsbildungen nahe der Tropen mit ihrem hohen CO₂-Bindungspotenzial können die Erde vorübergehend in ein Eiszeitklima versetzen, allerdings nur für eine begrenzte Zeit. Irgendwann sind die Berge erodiert oder die Kontinente an andere Stellen gedriftet, und die Erde erwärmt sich erneut. Nach diesem Modell ist der Thermostat der Erde im Grundzustand also „höher“ gestellt, und Gebirgsbildungen besonders in den Tropen führen zu CO₂-Minderungen und Abkühlungen.

Tropische Gebirgsbildungen korrelieren zeitlich mit ungefähr 6 Eiszeiten während der letzten 500 MA, so vor 90 MA, 50 MA, aber auch vor allem vor 460 MA, als sich die Appalachen bildeten, von denen man neuerdings weiß, dass dies nicht in den Subtropen, sondern in den Tropen erfolgte. Zeitlich passt dies zu der 2 MA anhaltenden Hirnantian-Vereisung.

Dabei ist aber relevant, dass die aufsteigenden und der Erosion ausgesetzten Gebirge aus Sedimenten aufgebaut sind, die am Meeresboden gebildet wurden und große Mengen von Calcium und Magnesium enthalten, da Ca und Mg stark mit CO₂ reagieren, das im Regenwasser gelöst ist. Über Flüsse gelangen die so entstandenen Verbindungen ins Meer und werden auf dem

Meeresboden abgelagert und so dem Kreislauf entzogen (C-Burial durch Verwitterung), die Temperatur sinkt. Ca- und Mg-armes Gestein wie z.B. Basalt trägt kaum zur CO₂-Absorption aus der Atmosphäre und zum C-Burial bei.

Nur wenn die richtigen Gesteine, Wärme und genügend Regen zusammen treffen, findet eine starke CO₂-Absorption statt. In Sibirien (Basalte der Sibirian Traps) ist das Gestein wenig geeignet, und das Klima zu kalt; in Saudi-Arabien ist das Gestein passend, es ist auch warm, aber zu trocken.

Vulkane (z.B. im Bereich von Subduktionszonen) emittieren als Gegenspieler CO₂ und erhöhen damit den Treibhauseffekt (auch wenn kurzfristige vulkanische Aktivität zunächst durch Aerosole zu einer kurzfristigen Abkühlung führt, wobei Studien an Baumringen und Eisbohrproben aus dem Zeitraum zwischen dem Jahr 750 und 2000 zeigten, dass der kühlende Effekt umso stärker ausfällt, je weiter die Vulkane von den Tropen entfernt lagen). CO₂-Akkumulation und Treibhausklima sind also eher die langfristigen Folgen eines länger anhaltenden oder stärkeren Vulkanismus. Auch die langfristige Abnahme vulkanischer Aktivität kann daher zum Rückgang des CO₂-Gehalts beitragen, dieser Effekt scheint aber schwächer zu sein als derjenige der CO₂-Absorption durch tropische Orogenese. Die relative Bedeutung beider Faktoren (Orogenese und vulkanische Aktivität) ist allerdings noch unklar; deutlich wird aber, dass es bei der Orogenese vor allem darauf ankommt, wo sie stattfindet und welche Gesteine beteiligt sind (Sci. 363: 13).

Simulationen über die letzten 3 MA hinweg verdeutlichten eine führende Rolle des atmosphärischen CO₂-Gehalts bei der Entstehung der Eiszeiten. Durch Bohrproben in Eis ist der CO₂-Gehalt der letzten 0,8 MA sehr genau bekannt.

Die langfristige Abnahme des CO₂-Gehaltes initiierte den Beginn der Vereisung der Nordhalbkugel (z.B. Grönland) vor ca. 2,7 MA und erhöhte die Amplitude der Unterschiede zwischen Eiszeiten und interglazialen Perioden. Die Kombination aus CO₂-Abnahme und Regolith-Entfernung von den Festlandoberflächen durch Gletscher erklärt den Übergang vom 41000 Jahr- zum 100000-Jahr-Zyklus im Rahmen der mittelpleistozänen Transition vor 1,25 – 0,7 MA.

Ursachen der CO₂-Abnahme können verringerte Freisetzung durch Vulkane, eine leichte Zunahme der Verwitterung oder des C-Burials sein. Die aktuelle CO₂-Konzentration (400 ppm) wurde in den letzten 3 MA nie erreicht (im späten Pliozän vermutet man um die 350 ppm, seit 1 MA erreichten die Maxima in den interglazialen Phasen nur noch 260 - 290 ppm, und die Differenz zwischen glazialen und interglazialen Phasen nahm von 50 ppm im frühen Quartär auf 80 – 90 ppm in den 100-TA-Zyklen während der letzten 1 MA zu), und der präindustrielle Wert der globalen Temperatur wurde während des gesamten Quartärs zu keiner Zeit um mehr als 2 Grad überschritten. Im späten Pliozän waren die CO₂-Konzentrationen noch deutlich höher als im Quartär und unterdrückten die Ausbildung von Eispanzern auf der Nordhalbkugel (350 ppm).

Die Kontinente der Nordhalbkugel waren vor dem Quartär großflächig mit Regolith (= lose Verwitterungsprodukte, die lokal direkt über dem anstehendem Gestein liegen, aus dem sie hervorgegangen sind) bedeckt, weil die Kontinentaloberflächen seit vielen MA ungestört der Verwitterung ausgesetzt waren, ohne dass die lose Verwitterungskruste systematisch beseitigt wurde. Auf Regolith bewegen sich Gletscher etwa fünfmal schneller (hängt mit Schmelzprozessen am Unterrand des Eises zusammen). Erst die glaziale Erosion durch Gletscher beseitigte in vielen Regionen der Nordhalbkugel die Regolithbedeckung.

Die Regolithbedeckung hat Einfluss darauf, wie die Eispanzer auf orbitale Einflüsse reagieren. Da die Gleitgeschwindigkeit auf Regolith höher ausfällt, sind die Eispanzer mobiler und dünner und damit empfänglicher für orbitale Einflüsse wie z.B. die Präzession. Andererseits verringert glazigener Staub an den südlichen Rändern der Eisschilde in Regolith-Gebieten die Schnee-Albedo und erleichtert damit die Eisschmelze; in dieser Hinsicht behindert Regolith das weitere Wachstum der Eisschilde. Voraussetzung für asymmetrische glaziale Zyklen der Nordhemisphäre waren also niedrige CO₂-Gehalt und großflächig exponiertes (regolith-freies) Festland.

Absenkungen des Meeresspiegels um mehr als 100 m erfolgten erst seit 1 MA (und zwar seither 10 bis 11 x), bis vor 1,5 MA blieben die Meeresspiegelabsenkungen unter 50 m und nahmen dann zwischen 1,5 und 1,0 MA deutlich zu, um vor knapp 1,0 MA erstmals > 100 m zu erreichen. Erste Absenkung um deutlich mehr als 100 m vor 0,8 MA; insgesamt 7 x sank der Meeresspiegel um deutlich mehr als 100 m.

Die CO₂-Werte fielen zu den Höhepunkten der Eiszeiten in den letzten 0,9 – 1 MA stets unter Werte von 200 ppm (aber deutlich > 150 ppm); die Minima zeigen in den letzten 1 MA keinen weiteren Rückgang. Werte um oder knapp unter 300 ppm wurden zuletzt im Eem erreicht, Werte über 300 ppm ansonsten regelmäßig in interglazialen Phasen vor > 1,5 MA, aber nicht mehr < 1,5 MA (Sci. Adv. 5; eaav7337).

Ausbreitung der Sahara: älteste Hinweise sind > 86000 J. alt (ein isolierter äolischer Sandstein aus Tunesien); weitere bekannte Phasen intensiver äolischer Sandakkumulation erfolgten um 25000 – 15000 J (Mauretania), 12200, 10000, 7500 und 6200 – 5600 J. BP. Allerdings gibt es im Nordschad schon vor 7 MA Anzeichen für Sandwüstenbildungen, aber begleitet von Seen, Savannen, Grasländern und Galeriewäldern (s. Nat. 418, 152; Sci. 311, 821)

In den letzten 8 MA gab es 230 humide Phasen, sog. GSPs = Grüne Sahara-Perioden; sie entstehen innerhalb von 2000 bis 3000 Jahren (Ausbreitung von Süden nach Norden) und halten 4000 bis 8000 Jahre an; in maximaler Ausprägung verbinden sie die Tropen Afrikas mit den mittleren Breiten; sie hatten dadurch entscheidenden Einfluss auf die Migrationen der Homininen. Dann bilden sie sich innerhalb von 2000 bis 3000 Jahren zurück, verbunden mit schneller Fragmentation der Habitate.

Hauptursache für die GSPs sind Veränderungen der Monsunereignisse, bedingt durch astronomische Parameter.

Die Ausbreitungsrate der Homininen und anderen Großsäuger bei der Expansion der GSPs wird auf 13 bis 21,5 km/Jahr geschätzt, die langsame Ausbreitung der tropischen Pflanzen (0,5 km/Jahr) wirkt eher als Hemmnis, so dass die Kolonisation Nordafrikas mit Savannenlandschaften erst nach 2000 bis 3000 Jahren abgeschlossen ist. Der Höchststand hält dann 4000 bis 8000 Jahre an, was Hunderte von Generationen von Homininen in Nordafrika ermöglicht.

Verbindungen zwischen ost- und nordwestafrikanischen Säugetierfaunen finden sich ab dem Jungmiozän und erreichen das Maximum an Ähnlichkeit im Mittelpleistozän. Nur das Vorhandensein von Savannen in der Sahara ermöglichte auch die Besiedlung Asiens über die Levante durch Menschen.

In der letzten GSP (zwischen 9500 und 4500 BP) gab es im Bereich der Sahara mehrere große Binnenseen (Natwiss. Ru. 4/2014, 189 + 191).

Jüngere Geschichte der Sahara:

Vor 21000 und 11500 Kalenderjahren BP war die Sahara durch subtropische Trockenheit gekennzeichnet, die mit der Eisschmelze in den Nordatlantik hinein in Verbindung gebracht wird. Ab 11500 BP nahmen die Niederschläge deutlich zu (African Humid Period), getriggert durch eine starke Sonneneinstrahlung während des Sommers (stärker als heutzutage); seit dem frühen Holozän nahm die Sonneneinstrahlung dann aufgrund Veränderungen der Erdbahn wieder ab. Die Feuchtperiode endete *plötzlich* vor ca. 5000 Jahren im westlichen Nordafrika und nördlichen Kenia, während sich die Verhältnisse in der Zentralsahara und im Süden der Arabischen Halbinsel nur langsam über mehrere Jahrtausende hinweg veränderten (Sci. 342, 808).

Vor 11000 J befand sich im NW des Sudan ein riesiger See von der Fläche Brandenburgs, gespeist von wahrscheinlich neun Flüssen. Der See könnte auch eine Erklärung dafür bieten, wieso sich unter der Sahara heutzutage mit 150000 km³ das größte Grundwasserreservoir der Erde befindet, indem das Wasser durch den Sandstein sickerte und sich in mehreren Hundert Metern Tiefe sammelte (BDW 7/07, 9).

Vor 6000 J. war die Sahara noch eine grüne Steppe mit Flüssen und Seen sowie dichten Wäldern in deren Umgebung. Das Ergrünen fällt mit dem Ende der letzten Eiszeit zusammen. Dort lebten Giraffen, Elefanten, Krokodile, Nashörner. Die Vegetation ging ab 6000 BP (von ca. 70 %) deutlich zurück, vor etwa 4400 J. wurde bereits der heutige niedrige Grad an Vegetationsbedeckung fast erreicht. Ursache der Wüstenbildung zwischen 6000 und 4000 BP war die allmähliche Abnahme der sommerlichen Sonneneinstrahlung auf der Nordhalbkugel (erdbahnbedingt) über die damit verbundene Monsundynamik. Da die Wechselwirkung zwischen Niederschlag (monsunabhängig und damit seinerseits sonneneinstrahlungsabhängig) und Vegetation nicht-linear ist, änderte sich die relative Vegetationsbedeckung nach Unterschreiten einer kritischen Niederschlagsmenge relativ abrupt. Die Änderungen der Erdbahn haben also durch eine kräftige Erwärmung der Nordhemisphäre im holozänen Optimum während des Sommers den asiatischen und afrikanischen Monsun verstärkt; dadurch fielen mehr Niederschläge, und die positive Rückkoppelung zwischen Niederschlag und Vegetation führten dazu, dass die Sahara ergrünte. Die langsame Abnahme der Sonneneinstrahlung seit dem holozänen Klimaoptimum schwächte den Sommermonsun dann wieder und ließ die Trockenheit zurückkehren; wegen der nicht-linearen Beziehung zwischen Niederschlag und Vegetation verminderte sich letztere erst vor ca. 5500 Jahren abrupt.

Besiedlung der Ostsahara (von Libyen bis zum Roten Meer, im Süden bis Tschad und Sudan; Sci. 313, 803): während des LGM (Maximum der letzten Eiszeit) bis zum Ende des Pleistozäns (20000 bis 8500 v.Chr.) war die Ostsahara komplett unbesiedelt – mit Ausnahme des Niltals, das schon vor mehr als 10500 J BP besiedelt war. Die Sahara reichte sogar 400 km weiter nach Süden als heutzutage. Allerdings waren auch die Lebensbedingungen im Niltal vor 14000 J. hart, offensichtlich mit Konflikten um Land und Nahrung, viele Menschen starben einen gewaltsamen Tod (Friedhof von Jebel Sahaba).

Um 8500 v. Chr. traten plötzlich Monsunregen auf, die bis dahin hyperaride Wüste wurde durch savannenähnliche Landschaften ersetzt und rasch von prähistorischen Siedlern aus dem Süden (bereits an Savannen adaptiert) und dem Niltal besiedelt. Innerhalb weniger Generationen hatte sich der tropische Regengürtel um 800 km weiter nordwärts verlagert, wodurch sich die Bedingungen in der gesamten

Ostsahara verbesserten: semihumides Klima im südlichen Teil, semiarides im Zentrum. Die Siedler waren Jäger und Sammler; im 9. Jahrtausend v. Chr. wurde dort die erste Keramik der alten Welt (mit „wavy line“-Dekoration) hergestellt (allerdings: kleine figürliche Kunstobjekte aus gebranntem Ton schon vor 24000, naA 26000 Jahren in Tschechien; Bruchstücke von Keramikgefäßen aus einer Höhle in China datieren auf 18300 bis 15430 Kalenderjahre).

Während des frühholozänen Feuchtigkeitsoptimums (8500 bis 7000 v.Chr.) waren die südliche Sahara und das Niltal offenbar zu feucht und gefährlich für eine menschliche Besiedlung, die Menschen waren aus dem Niltal in die ehemaligen Wüstengebiete, jetzt Savannen, gezogen; das Niltal war ab 8000 v.Chr. praktisch menschenleer. Die südliche Sahara war dicht bewaldet und regelmäßig überflutet.

Ab 7000 v. Chr. war menschliche Besiedlung in der gesamten Ostsahara fest etabliert, Schafe und Ziegen wurden aus dem Nahen Osten eingeführt, Rinder wurden aus lokalen Wildpopulationen gezüchtet. Beginn der afrikanischen Hirtenvölker. Vor 5300 v. Chr. war dann die Herdenwirtschaft mehrerer Haustierarten die bevorzugte Nahrungsquelle der Menschen in der ägyptischen Sahara, während in der Fayum Oase um 5000 v. Chr. die erste Landwirtschaft betrieben wurde (Weizen, Gerste).

Um 5300 v. Chr. nahmen die Monsunregen ab, die Wüstenbildung setzte erneut ein. Die Menschen zogen ins Niltal, in ökologische Refugien (wie Oasen oder Hochländer, wo der Regen noch stärker war und zumindest temporäre Seen bestanden) oder in die südliche, sudanesishe Sahara, wo die Regenfälle und oberflächliche Wasservorkommen noch ausreichend waren. Um 3500 v. Chr. hatte sich die Wüste über ganz Ägypten ausgebreitet; um 3000 v. Chr. begann die pharaonische Zivilisation im Niltal. Zwischen 3500 und 1500 BP gab es nur noch vorübergehende menschliche Aktivitäten in der ägyptischen Sahara, die Besiedlung beschränkte sich auf den nördlichen Sudan und das Niltal. Fortbewegungsmittel war der Esel; das Kamel wurde erst im letzten Jahrtausend v. Chr. in Afrika eingeführt.

Heutzutage ist die Sahara die größte hyperaride Heißwüste der Erde mit < 2 mm Regen/Jahr im Zentrum und maximal 30 mm/Jahr in der Peripherie; dennoch waren die Verhältnisse am Ende des Pleistozäns noch extremer. In der westlichen Sahara dürften die Trocken- und Feuchtphasen zeitgleich verlaufen sein.

Zeitschema der Sahara (BDW 11/06):

18000 – 10000 v.Chr.: extreme Trockenheit; Sahara reicht 500 km weiter nach Süden als heutzutage; Tschadsee während der Eiszeit verschwunden, bildete sich erst vor 11000 v.Chr. neu. Keine nachweisbare Besiedlung der Sahara und der südlich angrenzenden Sahelzone.

10000 – 8000 v.Chr.: wärmer und feuchter; Sahara ergrünt, u.a. breitet sich Wildgetreide aus. Vermutlich wurden erstmals Keramikgefäße zum Kochen von Wildgetreide verwendet, denn Wildgetreide musste gekocht werden; für das Kochen einer Suppe aus Wildgetreide benötigte man aber Gefäße.

Ältester Nachweis für Keramik in Afrika: mind. 9400 v.Chr. (gefunden in der heutigen Sahelzone Westafrikas; in die Sahara selbst wurde die Keramik von den Einwanderern aus der Sahelzone erst 500 – 700 J später mitgebracht). Ursprünglich vielleicht für rituelle Zwecke hergestellt und dann im Laufe der Zeit zum Kochen benutzt („kulinarische Revolution“). Bereits die älteste Keramik weist Verzierungen auf.

Um 8000 v.Chr.: der aus Indien kommende Monsunregen verstärkt sich plötzlich; der Tschad-See vergrößert sich auf die Größe des Kaspischen Meeres. In Sahara und Sahel tauchen Jäger- und Sammlergruppen unbekannter Herkunft auf.

Ab 8000 v.Chr.: Sahara wird weitgehend zur Savanne; sie bietet Weideland für Rinder, Ziegen, Schafe. Felszeichnungen belegen die Ausbreitung der Rindernomaden; wahrscheinlich auch Sahel besiedelt.

Ab 5000 v.Chr.: es wird wieder trockener, die Wüste wächst und verdrängt die Savanne; die Siedler weichen nach Süden und nach Osten (Niltal) aus

3000 – 2000 v.Chr.: Phase der intensiven Vertreibung der Menschen aus der Sahara nach Süden und Westen infolge der Trockenheit.

Ab 2000 v.Chr.: Sahara und Tschadsee pendeln sich auf die heutige Ausdehnung ein; Nord-Süd-Teilung (Mittelmeerstreifen, Sahara, Sahel, tropischer Regenwald) entsteht. In Westafrika zahlreiche Klimaflüchtlinge, die dort die afrikanische Kulturrevolution (Neolithisierung) auslösen. Westafrika wurde ein innovativer Großraum; Übergang von Jäger-Sammlern zur Sesshaftigkeit mit Viehzucht und Ackerbau.

Milchwirtschaft wurde in der Sahara ab dem 5. Jahrtausend v. Chr. (mittlere Nomadenzeit, 5200 – 3800 v. Chr.) betrieben. Die zunächst weitgehend sesshaften (aber nicht ackerbauenden!), Töpferei betreibenden Jäger, Sammler und Fischer wurden schließlich nomadische Rinderhirten. Diese nomadische Phase dauerte von 6000 bis 2600 v.Chr.; die Nomaden beherrschten Rinder, Schafe und Ziegen und sammelten wilde Cerealien; Landwirtschaft war hier nicht etabliert (passt auch nicht zu Nomaden). Fettreste an Keramikfragmenten belegen eindeutig die Milchwirtschaft ab der o.g. mittleren Nomadenzeit.

Schon zu Beginn des 6. Jahrtausends vor Chr. besiedelten Rinder, Schafe und Ziegen die Savannen, die heute die Sahara darstellen. Es gibt zwar auch wenige Felszeichnungen mit Melkszenen, diese sind aber nicht sicher datierbar.

Durch Fettreste an Gefäßen ist Milchwirtschaft bereits im 7. Jahrtausend v. Chr. in NW-Anatolien, im 6. Jahrtausend in Osteuropa und im 4. Jahrtausend in England nachweisbar, in der Sahara ab dem 5. Jahrtausend (mittlere Nomadenzeit, 5200 – 3800 v.Chr.) – ältere Töpfereifragmente enthalten keine Milchfettreste (Nat. 486, 390).

Nach Daten aus Seesedimenten dauerte die „grüne Saharazeit“ von 10500 bis 7300 BP; die Sahara war damals fast überall besiedelt. Im Norden war die Sahara überwiegend Grassavanne, im Süden Baumsavanne; der Tschadsee war damals der größte Binnensee der Erde (heute < 1 % der damaligen Größe!). Vor 7300 BP begann wegen der zunehmenden Trockenheit die Auswanderung von Menschen und Tieren nach Süden. Die Austrocknung erfolgte aber nach neuesten Untersuchungen von Seesedimenten nicht so rasch wie bisher angenommen, und erst 700 v. Chr. hatte die Sahara ihren jetzigen Zustand mit hyperariden Verhältnissen erreicht. Erst durch die Klimaerwärmung der letzten 20 Jahren kam die Wüstenausdehnung zum Stillstand, die Niederschläge an den Wüstenrändern nehmen zu, in unbewohnten Gegenden besteht ein Trend zu einem erneuten Ergrünen.

Eine Studie an Blattwachsen im Sediment des Golfs von Guinea führte zu der Erkenntnis, dass fallende Temperaturen in hohen nördlichen Breiten dazu führten, dass die Niederschläge vor 5500 Jahren in Nordafrika stark zurückgingen. Anlass war ein Temperatursturz in der Arktis und in mittleren nördlichen Breiten, wodurch starke Höhenwinde über Afrika geschwächt wurden (Wasserstoffisotope in Blattwachsen sind ein Indikator für die Niederschlagsmenge). Demnach wurde es vor 5500 Jahren in Nordafrika plötzlich sehr trocken. Schon kleine Veränderungen des Klimas können demnach weit entfernt zu starken Veränderungen führen

(<https://www.nature.com/articles/s41467-017-01454-y>).

Gingen frühere Studien davon aus, dass die nomadischen Viehhirten zur Versandung der Sahara beitrugen, indem das Vieh ganze Landstriche kahlfraß, deutet eine neue Studie (2018), basierend auf komplexen Modellierungen, auf nachhaltige Weidewirtschaft, die den Niedergang der Sahara um etwa 500 Jahre verzögerte, denn kurzzeitiges Abweiden, Viehtritt und Dung hatten positive Einflüsse auf das Ökosystem. Selektive Beweidung und saisonales Weiterziehen konnten ein sich verschlechterndes Ökosystem für einige Jahrhunderte stabilisieren (nach www.antropus.de).

Die Taklimakan-Wüste (Mongolei, China), die weltweit zweitgrößte Sandwüste, ist dagegen wesentlich älter; ihre Anfänge datieren ins späte Oligozän/frühe Miozän (27 – 23 MA) (PNAS 112: 7662).

Feuchtigkeitsperioden in Ostafrika: Untersuchungen an (fossilen) Seen in Ostafrika (Äthiopien, Kenia, Tansania) belegen (via Ausbreitung und Tiefe der Seen, Salzgehalt, Süßwasser, Diatomeen usw.) drei feuchte Perioden: vor 2,7 - 2,5 MA, 1,9 – 1,7 MA und 1,1 – 0,9 MA; diese überlagern sich mit dem generellen Trend einer zunehmenden Trockenheit in Ostafrika und fallen zeitlich zusammen mit Perioden erhöhter Trockenheit in NW- und NE-Afrika sowie weltweiten Klimawechselperioden. Die Ursachen für die z.T. regional divergierenden Trends innerhalb von Afrika sind teilweise in lokalen Faktoren (z.B. Sonneneinstrahlung, topographische Aspekte) zu suchen. Die erste feuchte Periode (2,7 – 2,5 MA) korreliert dabei mit der Intensivierung der Vereisung auf der Nordhalbkugel, die zweite feuchte Periode (1,9 – 1,7 MA) mit einer wichtigen Intensivierung in der ost-west-zonalen atmosphärischen Zirkulation (= Walker Zirkulation), und die dritte feuchte Periode (1,1 – 0,9 MA) mit dem Beginn der sog. Mittelpleistozänen Revolution: dem Wechsel der Periodizität der glazial-interglazialen Zyklen von 41000 Jahren zu ca. 100000 Jahren. **Insgesamt unterstützten die Ariditätsschwankungen in Ostafrika die Variabilitätshypothese der menschlichen Entwicklung:** die Umwelt im ostafrikanischen Grabenbruchsystem veränderte sich immer wieder rasch zwischen humiden und ariden Perioden, was jenen Umweltstress auslöste, der erforderlich war, um Artbildung (Speziation) zu initiieren (Sci. 309, 2051).

Sibirien: wegen extremer Trockenheiten in den Kaltzeiten nur in den Gebirgsregionen vereist; die Niederschlagsmenge reichte nicht zum Aufbau von Gletschern; stattdessen konnte sich ein bis 1400 m (!) tiefer Permafrostboden bilden, der zum Teil noch heute besteht (Roots S. 85). Das tibetanische Hochplateau war dagegen wohl vereist, was erhebliche Rückkoppelungseffekte ausgelöst haben dürfte, weil ein Eisschild in niedrigeren Breiten wesentlich mehr Sonnenenergie zurückstrahlt als in polaren Breiten, was die Abkühlung dann weiter verstärkt.

Grönland: ging man bisher davon aus, dass Südgrönland während des Eem eisfrei war, so zeigten DNS-Untersuchungen an der verunreinigten Basis eines Eisbohrkerns (verunreinigt im Übergangsbereich zum liegenden Boden/Gestein), dass das südliche Zentralgrönland (Dye 3) zuletzt vor ca. 800000 bis 450000 J bewaldet war. Heute beträgt die Eisdicke an der betreffenden Stelle 2 km! Makrofossilien fanden sich nicht, außerdem nur sehr wenige Pollenkörner. Via DNS-Sequenzen wurden sicher nachgewiesen: *Alnus*, *Picea*, *Pinus* und Taxaceae sowie krautige Pflanzen wie Asteraceae, Fabaceae und Poaceae; als mit hoher Wahrscheinlichkeit nachgewiesen gelten: *Achillea*, *Betula*, *Cerastium*, *Festuca*, *Luzula*, *Plantago*, *Poa*, *Saxifraga*, *Symphoricarpus*, *Populus*. Insgesamt handelte es sich also um eine offene boreale Waldlandschaft. Daneben ließ sich DNS von Käfern, Fliegen, Spinnen, Fleckenfaltern (Nymphalidae) und anderen

Schmetterlingen nachweisen. Verschiedene Indizien sprechen dafür, dass das basale Eis mit den DNS-Resten lokal entstanden ist und nicht über weitere Strecken transportiert wurde. Den Pflanzentaxa zufolge betrug die durchschnittliche Julitemperatur mehr als 10 Grad, Wintertemperaturen unterschritten – 17 Grad nicht (dies sind die Limits für nördliche boreale Wälder und für *Taxus*). Die Region lag damals ca. 1000 m über dem Meeresspiegel; auf Meereshöhe dürfte es also noch wärmer gewesen sein. Allerdings ist die Datierung des basalen Eises problematisch; die Kombination verschiedener Methoden führte dann zu der Zeitspanne zwischen 800000 und 450000 Jahren letztlich auch nur dadurch, dass sich die Ergebnisse von vier verschiedenen Datierungstechniken in dieser Zeitspanne überlappen (d.h. das Ökosystem muss nicht während des gesamten Zeitraumes zwischen 800000 und 450000 J existiert haben, sondern könnte auf einen kürzeren Abschnitt irgendwo innerhalb dieses Zeitraumes beschränkt gewesen sein).

Wäre Grönland dagegen im Eem erneut eisfrei gewesen, wäre die 800000 bis 450000 J alte DNS an der Basis (zwischen Grund und Eis) durch jüngere DNS aus dem Eem ersetzt worden. Die DNS muss daher aus der letzten eisfreien Phase in dieser Region stammen. Hätte sich später erneut ein Ökosystem an dieser Stelle etabliert, wäre die alte DNS entweder völlig verschwunden oder zumindest so stark zwischen der „neueren“ DNS verdünnt worden, dass sie im Rahmen der PCR von der modernen DNS verdrängt worden wäre.

Diese Daten sind damit erklärbar, dass sich DNS unter kalten Bedingungen wesentlich länger halten kann (aber auch aus Sibirischem Permafrost wurde 300000 – 400000 J alte DNS isoliert). Die Chloroplasten-DNS-Fragmente waren 59 – 120 BP lang, mitochondriale DNS von Invertebraten 97 BP. Die Erhaltung der fossilen DNS korreliert mit dem niedrigen Razemisierungsgrad der Aminosäuren; aus Eisproben anderer Lokalitäten mit hoher Razemisierung der Aminosäuren ließ sich keine fossile DNS amplifizieren; Ursache könnte evtl. die niedrigere Temperatur an der Lokalität Dye 3 sein.

Angesichts der wesentlich kälteren Temperaturen in der Antarktis bestehen dort Chancen, noch viel ältere DNS zu finden. Fossile Biomoleküle an der Basis des Festlandeises ermöglichen somit die Rekonstruktion des letzten Ökosystems (und Klimas), das in der betreffenden Region vor Eintritt der letzten, bis heute anhaltenden Vereisung herrschte (Sci. 317, 36 + 111).

Heute sind nur 0,3 % der antarktischen Landfläche eisfrei; dennoch leben dort Land- und Süßwasserorganismen wie Bärtierchen, Springschwänze, Milben, Ruderfußkrebse, Würmer, Flechten und Diatomeen. Diese Gruppen sind nicht erst nach der letzten Eiszeit neu eingewandert, sondern müssen vor Ort in Refugien die Eiszeiten überlebt haben, zumal aufgrund der isolierten Lage der Kontakt zu den anderen Kontinenten schon seit langer Zeit sehr eingeschränkt war. Die flügellosen Zuckmücken (Chironomidae) der Antarktis stammen von Vorfahren, die schon vor 68 – 49 MA in der Antarktis lebten. Wasserflöhe und Diatomeen müssen die Antarktis schon seit mind. 130 TA besiedeln, die anderen o.g. Gruppen aber schon viele Millionen Jahre. Moderne Refugien für antarktische Lebewesen sind schmelzwassergefüllte Spalten im Eis, Schmelzwasserpflützen oder salzreiche Gewässer (Natw. Ru. 3/08, 87).

Pollenuntersuchungen in marinen Sedimenten vor Grönland bestätigen eine Bewaldung zumindest Südgrönlands in einem Zeitintervall zwischen 424 und 374 TA mit Fichtenwäldern (vor allem *Picea abies*), daneben auch *Abies*. *Picea abies* wächst auch heutzutage an der Baumgrenze und ist ein Pionierbaum; er kann harte Klimabedingungen vertragen und Hunderte von Jahren durch vegetative Vermehrung überleben. Heutzutage wächst die Art bis etwa zum Polarkreis; es muss daher vor 424 – 374 TA nicht unbedingt wärmer als heutzutage in Grönland gewesen sein; die Häufigkeit der entsprechenden Pollen belegt aber Eisfreiheit über weite Gebiete Grönlands zu dieser Zeit. Es handelt sich um die einzige Phase mit ausgedehnter Waldvegetation in Südgrönland während der letzten 1 MA. Zwar gab es in den letzten 1 MA drei Phasen mit stark reduziertem Eisvolumen in Grönland (vor ca. 500 TA, vor 424 – 374 TA und im Eem; im Eem lag

der globale Meeresspiegel deshalb um 4 – 6 m über rezent), aber nur in der mittleren Phase war Südgrönland von Fichtenwäldern bedeckt. Im Eem entwickelte sich zunächst eine Strauchtundra mit *Alnus*, gefolgt von dichter Farnvegetation mit *Osmunda*. Die höchste Dichte an Pollen von Samenpflanzen insgesamt findet sich in abnehmender Reihenfolge: 424 – 374 TA; ca. 500 TA; ca. 880 TA (sehr kurze Phase), 120 TA (sehr kurz), 200 TA (sehr kurz), 680 – 720 TA. Pteridophytenpollen erreichten dagegen ihr Maximum im Eem (120 TA). Boreale Koniferenwälder sind nur für das lange Interglazial vor 400 +/- 25 TA nachweisbar. Die o.g. DNS-Daten, die auf ein Zeitintervall zwischen 800 und 450 TA datiert wurden, stammen wohl aus diesem Intervall zwischen 424 und 374 TA (Sci. 320, 1595 + 1622).

In den Tropen (Amazonasgebiet) ergab sich auf dem Höhepunkt der Weichsel-Eiszeit eine T-Minderung um 5-6 Grad. Die Kontinuität der Regenwälder blieb aber erhalten, das Amazonastiefland blieb gleichmäßig von Regenwald bedeckt (keine Fragmentierung). Es wurde nicht so trocken, daß sich großflächig Savannen ausbreiten konnten. Aus den Anden wanderten Bäume in das Amazonasgebiet ein, die heute nur 800 bis 1000 m höher existieren, d.h. Zunahme kälteadaptierter Arten im Amazonas-Regenwald (z.B. *Podocarpus*). Allerdings führte der Amazonas in der jüngeren Dryas (12700 – 11000 BP) deutlich weniger Wasser, was auf eine sehr trockene Periode im Amazonasbecken deutet. Neuere Untersuchungen deuten dann auch darauf, dass sich z.B. der Regenwald erst vor ca. 3000 J. in das bolivianische Tiefland ausbreitete und sich der Amazonasregenwald in dieser Gegend erst vor 2240 und 660 J BP etablierte; erst im späten Holozän breitete sich also der Amazonasregenwald auf das rezente Ausmaß aus, als Folge einer Zunahme der Niederschläge und Verkürzung der Trockenperioden.

In mittleren Höhenlagen (Nebelwälder) der Anden war es während des LGM um 5 bis 9 Grad kälter; ab 19000 cal J BP gibt es Pollenindizien für eine allmähliche Erwärmung, die ab 17500 cal J BP evident wird und bis 10000 cal J BP anhielt, mit einem Temperaturanstieg von etwa 1 Grad je 1000 Jahre; vor 10000 cal J BP blieben die Verhältnisse dann etwa konstant. Zwischen 9000 und 5000 cal J BP kam es dann zum trockensten Intervall des Holozäns; die Artenverteilung deutet darauf, dass es in dieser Zeit auch um 1 bis 3 Grad wärmer war als jetzt, die veränderte Artenverteilung könnte aber auch auf der relativen Trockenheit beruhen und eine Erwärmung damit nur vertauschen. Das Ausmaß von Florenverschiebungen war während der Phase der kontinuierlichen Temperaturzunahme vor 17500 – 10000 Jahren nicht stärker als während der stabileren Verhältnisse im Holozän (Daten vom Lago Consuelo; Sci. 303, 827).

Die höhere (rezente) Diversität in den Tropen im Vergleich zu höheren Breiten wurde am Beispiel von Säugern und Vögeln in Amerika untersucht, indem man mit molekularen Methoden den Zeitpunkt der letzten Artbildung (also der Abzweigung des Taxons, das die nächste Schwestergruppe darstellt) ermittelte. Dieser Zeitpunkt liegt in den hohen Breiten durchschnittlich weniger weit zurück als in den Tropen. Es stellte sich insgesamt heraus, dass sowohl die Artbildungs- wie auch die Extinktionsraten in den hohen Breiten höher liegen und zu den Tropen hin abnehmen. Entgegen bisherigen Befunden lag in den Tropen als keine erhöhte Artbildungsrate vor. Die Zusammenhänge sind signifikant für Vögel + Säugetiere sowie für Vögel allein; bei Säugern allein ergab sich ein entsprechender Trend, der aber Signifikanz verfehlte. Offenbar erfolgt in den hohen Breiten ein rascherer Turnover von Arten. Letztendlich ist damit also die verringerte Extinktionsrate (und n i c h t die Artbildungsrate, die sogar vermindert ist) für die höhere Diversität in den Tropen verantwortlich. Allerdings können diese Ergebnisse überlagert sein durch die Auswirkungen der klimatischen Oszillationen des Pliopleistozäns in den höheren Breiten (die Artbildungs- und Extinktionsprozesse zeitlich modulierten bzw. auf bestimmte Zeiträume konzentrierten). Letztendlich belegt die Untersuchung aber einen höheren Turnover von Arten in den höheren Breiten im Vergleich zu den Tropen. Auch Studien an Muscheln (auf Gattungsniveau) belegen erhöhte Extinktionsraten in hohen Breiten. Insgesamt resultiert hieraus die Erkenntnis, dass **die Extinktionsraten dort am höchsten ausfallen, wo die Diversität der Arten am niedrigsten ist** (Sci. 315, 1574).

Refugialräume des Pleistozäns: Die rezente Artenvielfalt wird sowohl in gemäßigten wie tropischen Zonen auch von dem Artbildungseffekt der Isolation in Refugialräumen bestimmt. In

Europa dienten die spanische, italienische Halbinsel und der Balkan als Refugien. Noch heute sind entsprechende Muster an genetischer Variation und Differenzierung erkennbar bei Igel, Heuschrecken, Eichen, Birken, Schwarzerlen, Braunbären, Wassermolchen, Wühl- und Hausmäusen, Nadelhölzern. Die damit verbundene Diversifizierung kann aber nicht unbedingt als beginnende Artbildung verstanden werden, da die Isolation wieder unterbrochen wurde und es wieder zu Vermischungen kam. Untersuchungen an Singvögeln Nordamerikas ergaben dagegen, dass die glaziale Isolation Artbildungsprozesse, die schon vor den Eiszeiten in früheren geologischen Perioden begonnen hatten, vollendete.

Für Südamerika hatte man früher angenommen, dass die Trockenheit während der Eiszeiten dazu führte, dass der Regenwald auf wenige höherliegende Areale schrumpfte und sich dazwischen eine Savannenlandschaft ausbreitete; die höherliegenden Areale sollen dann in ihrer Isolation zur Artbildung und damit zur hohen rezenten Diversität, aber auch regionalen Begrenztheit vieler Arten beigetragen haben. Neuere Studien (Pollenstudien in marinen Sedimenten aus dem Einzugsgebiet des Amazonas) ergaben jedoch keine Anzeichen für eine solche Savannenlandschaft und Austrocknung; die Kontinuität des Regenwaldes blieb also erhalten, die Aridität wurde bisher überschätzt. Die hohe Artbildungsrate wird nach neuerer Auffassung eher darauf zurückgeführt, dass infolge des gestiegenen Meeresspiegels im jüngsten Tertiär und Quartär die Amazonasregion und angrenzende Gebiete wiederholt überflutet und in Inselregionen aufgeteilt wurden und deshalb Isolationseffekte zum Tragen kamen; nicht die Höhepunkte der Eiszeiten, sondern der Warmzeiten hätten somit entscheidend zur Isolation und Artbildung beigetragen. Neuerdings gibt es aber auch Indizien, dass die höhere Artendichte in den Tropen auf einer schnelleren Evolution beruht, wobei direkte Temperatureffekte für die höheren Mutationsraten verantwortlich sein sollen (temperaturabhängige Prozesse sind z.B. Generationszeiten, Mutationsraten sowie physiologische Prozesse, die Mutationsgeschwindigkeiten beeinflussen). Die molekulare Evolution tropischer Holzpflanzen erwies sich als mehr als zweimal so schnell wie bei den Arten derselben Gattungen in gemäßigten Breiten (Natw. Ru. 9/2006 S. 499).

Die postglazial rekolonisierten Gebiete Europas und Nordamerikas weisen eine verminderte genetische Diversität auf, da die ersten rekolonisierenden Arten auf leere Ökosysteme trafen, so dass sich die Gründerpopulation rasch ausbreiten konnte. Nordeuropa hat eine geringere genetische Diversität als Südeuropa, sowohl auf Art- wie Unterartniveau wie hinsichtlich der Diversität von Allelen. Die schnelle nördliche Expansion führte zum Verlust von Allelen, während die unterschiedliche Topographie Südeuropas in den verschiedenen Eiszyklen eher die Diversität noch erhöhte (Isolationsphänomene usw.). Dasselbe trifft auf den Südosten der USA zu, wobei noch zu berücksichtigen ist, dass die Appalachen wegen ihrer Nord-Süd-Ausdehnung keine so starke Barrierewirkung hatten wie die europäischen Gebirge. Die Beringbrücke war dagegen eisfrei und diente als Refugialgebiet; von hier aus wurde Nordamerika mit einigen Käfer- und Fischarten rekolonisiert. Verschiedene zirkumpolar verbreitete Arten wurden durch die Eiszeiten in ihrer Verbreitung fragmentiert, wobei sich Unterarten herausbildeten (Bären, Rentiere, Strandläufer).

In Europa stellten der Balkan und die Iberische Halbinsel die wichtigsten Refugien während der letzten Eiszeit dar, in geringerem Umfang Osteuropa und in marginalem Umfang Italien (nur Igel – neben iberische Halbinsel und Balkan – und Eichen), da die vereisten Alpen wohl eine größere Barriere darstellten als die weniger stark vereisten Pyrenäen, die aber ihrerseits eine Barriere für Erlen, Grashüpfer und Buchen waren. Aus dem Balkan wurde Europa rekolonisiert mit Seidenschwänzen, Igel (neben iberischen und italienischen), Buchen, Braunbären (neben iberischen), Erlen, Grashüpfen. Neben Igel hatten auch Eichen und Tannen drei südeuropäische Refugien (Iberische Halbinsel, Italien, Balkan).

Wenn Populationen derselben Art aus verschiedenen Refugialräumen dann aufeinander trafen, bildeten sich Hybridzonen, u.a. in den Alpen, Mitteleuropa, Nordbalkan, Pyrenäen. Die britischen Inseln erhielten Eichen, Igel, Bären und Spitzmäuse von der iberischen Halbinsel, dagegen Grashüpfer, Erlen, Buchen und Wassermolche vom Balkan. Einige Arten konnten sich über alle Eiszeiten in Südeuropa halten, so der Seidenschwanz und Igel, deren rezente europäische Populationen auf eine Divergenz vor 5 MA deuten, während die Vorfahren der heutigen europäischen Grashüpfer und Braunbären die Refugien erst vor ca. 0,4 MA während einer sehr langanhaltenden Kälteperiode erreichten.

Der Braunbär hatte ein iberisches Refugium und ein östliches (Karpaten, Kaukasus); die Hybridzone liegt in Schweden, wo die Eiskappe vor 9000 J. schmolz. Auch in Italien und auf dem Balkan überlebten die Braunbären in der letzten Eiszeit, diese Populationen breiteten sich aber nach der Eiszeit nicht mehr nach Norden aus, wohl infolge einer Präokkupation infolge rascherer Besiedlung aus den beiden anderen Refugien. Ähnliche Verhältnisse (Refugien auf der iberischen Halbinsel und in Osteuropa ohne Beteiligung Italiens und des Balkans) werden bei Spitzmäusen und Wasserratten angetroffen. (Braunbären lebten vor der Bejagung durch Menschen sogar in Nordafrika).

Fossile mtDNA von Braunbären, Höhlenbären, Höhlenhyänen und Neandertalern aus dem Zeitraum vor dem LGM in Europa zeigt – im Gegensatz zu den rezenten Tieren Europas - *keine* phylogeographische Differenzierung. Es handelte sich offenbar um europaweit homogene Populationen, die sich seit langer Zeit nicht mehr durch Rückzug in Refugialräume aufgeteilt hatten. Erst mit der Abwanderung in die Refugialräume des LGM und die sich daran anschließende (inkomplette) Wiederausbreitung nach Norden entstanden die modernen phylogeographischen Unterschiede in den mtDNS-Sequenzen der europäischen Fauna (PNAS 101, 12963).

In Skandinavien überlebten boreale Koniferen (Fichte, Kiefer) in kleinen nicht vergletscherten Refugien an der Atlantikküste Mittel- und Nordnorwegens (sogar in Höhe des 69. Breitengrads). Hier bestand ein eisfreier Korridor über Nordskandinavien hinweg bis zur Kola-Halbinsel (mit Unterbrechungen zwischen 22000 und 20000 sowie zwischen 18000 und 16000 Kalenderjahren, in denen auch dieser Korridor weitgehend vergletscherte).

Dies folgt sowohl aus der Verbreitung eines bestimmten, endemischen Haplotyps der norwegischen Fichte (*Picea alba*), der nur in diesen westskandinavischen Küstenrefugien überdauerte und sich nach der Eiszeit über Skandinavien verbreitete, bevor der andere Haplotyp aus dem Süden zurückwanderte (heute finden sich beide Haplotypen gemischt), wie auch aus Chloroplast-DNS von Kiefern und Fichten aus Seesedimenten, die an das seit 26000 Jahren eisfreie Andöya-Refugium in NW-Norwegen angrenzten (Kiefer-DNS zwischen 22000 und 19200 Jahren und Fichten-DNS vor 17700 Jahren).

Weiter südlich (Trøndelag; 63. Breitengrad) ließ sich zwischen 10300 und 6500 Kalenderjahren Chloroplasten-DNS von Fichten nachweisen, Pollen dagegen erst ab 6300 Kalenderjahren. Die DNS-Nachweise beider Lokalitäten (in Abwesenheit von Pollenfossilien) belegen, dass der Pollenrekord nicht immer zuverlässig ist und die Abwesenheit von Pollen nicht beweisend für die Abwesenheit des betreffenden Taxons in der Region ist. Fichten können sich über mehrere Jahrhunderte hinweg (unter ungünstigen Lebensbedingungen) ausschließlich vegetativ vermehren, so dass sie möglicherweise für lange Zeit gar keine Pollen produzierten.

Aus den Bergen Mittelskandinaviens waren bereits fossile Reste von Kiefern und Fichten (13500 kalibrierte Jahre = ca. 11700 RC-Jahre alt) bekannt. Auch die Nordseeregion war nach neuen Erkenntnissen viel stärker von borealen Bäumen bewachsen als bisher angenommen (Sci. 335, 1083).

Als ein Refugialraum wird heutzutage ein Gebiet bezeichnet, in dem eine bestimmte Art den gesamten glazial-interglazialen Zyklus überlebte. Verschiedene phylogeographische Methoden (einschl. ancientDNA) belegen, wie die Kontraktion von Populationen in Refugialräume die Evolution unterschiedlicher Linien förderte; Refugialräume stellen somit Areale für Endemismen neuer Populationen oder gar Arten dar. Ein Beispiel hierfür sind die beiden rezenten Igelarten Europas, der westliche Igel (*Erinaceus europaeus*) und der östliche Igel (*E. concolor*), die aus den Refugien in Spanien/Italien bzw. vom Balkan nach Norden expandierten. Auch in kryptischen (unbekannten) Refugien weiter im Norden erfolgte Evolution; so entstand der Eisbär aus Braunbären, die in einem unbekanntem Küstenrefugium (Irland?) isoliert waren. Nicht alle Arten zogen sich während der Eiszeiten in Refugien zurück; an kontinentales Klima angepasste Arten wie Ziesel (*Citellus sp.*) und Saiga-Antilope breiteten sich aus (und kontrahierten erst nach der Eiszeit in ihre heutige Refugien im zentralen Eurasien). Spätpleistozäne Säuger zeigen eine größere genetische Diversität als ihre modernen Vertreter – ein Hinweis auf genetische Flaschenhälse in den Refugien und das Aussterben bestimmter Linien (Sci. 335, 1317).

Übrigens finden sich auch beim Menschen Expansionen und Kontraktionen: *H. heidelbergensis* expandierte vor ca. 600000 Jahren – wohl in einem Interglazial - nach Eurasien und persistierte dort über mehrere Eiszeitzyklen.

Dabei passte er sich immer mehr an die nördlichen Umweltverhältnisse an, zog sich während der Kältephasen aber offenbar in Refugien zurück (wie z.B. der fehlende archäologische Nachweis während dieser Phasen in Großbritannien andeutet). So trennte sich die eurasische Population des *H. heidelbergensis* phylogenetisch immer weiter von der afrikanischen Konspezies, deren Refugium in Afrika und allenfalls in der Levante lag. In Eurasien entstand dagegen der HN. Neuerdings werden allerdings einige Merkmale des HN, die als Kälteadaptation interpretiert wurden, als solche infrage gestellt (die Beinproportionen könnten auf Anpassungen an die Fortbewegung beruhen, die Mittelgesichtsmorphologie auf Gendrift zurückgehen). Unabhängig davon waren die HN aber besser kälteadaptiert als ihre afrikanischen Vorfahren. (Inzwischen wird die Ableitung des HN von europäischen HHEI aber stark infrage gestellt).

Der HSS breitete sich zunächst vor 120000 bis 90000 Jahren in die Levante aus; während der nachfolgenden kalten, ariden Phase zog sich diese Population aber wohl wieder nach Afrika oder Arabien zurück; erst vor 60000 Jahren expandierte der HSS dann definitiv out of Africa, zunächst nach Westasien. Vor über 40000 Jahren wanderte er dann auch in Europa ein; vor 26000 Jahren zog er sich aber auch in Europa wieder in südliche Gebiete zurück und starb lokal in NW-Europa aus. Der Rückzug erfolgte dabei offenbar in Schüben; so wurde beispielsweise Belgien von Aurignacien-Menschen verlassen; als sich aber einige Zeit später das Klima wieder etwas besserte (Interstadial), drangen Gravettian-Menschen nach Belgien vor. Als sich das LGM entwickelte, verschwanden dann aber auch die Gravettian-Menschen vor 23000 Jahren aus der Region. Für 8000 Jahre besteht dann eine Besiedlungslücke in NW-Europa; erst im Spätglazial vor ca. 15000 Jahren wurde es aus einem oder mehreren südlichen und/oder östlichen Refugien neu besiedelt (Sci. 335, 1317).

Refugien in Antarctica:

Geothermisch aktive Regionen dienten in den Eiszeiten als Refugien in Antarctica. Viele antarktische Taxa evolvierten seit Millionen von Jahren in kompletter Isolation von anderen Kontinenten, starben also auch während der Eiszeitmaxima in Antarctica nicht aus, sondern überlebten in geothermischen Refugien, von wo aus sie nach den glazialen Maxima wieder andere Regionen erneut besiedelten (PNAS 111: 5634)

Pleistozäne Flora in Mitteleuropa allgemein:

Wechsel zwischen Kälteperioden mit Meeresspiegelabsenkungen von über 100 m mit Wärmeperioden mit Temperaturmaxima über den rezenten Werten. Paläotropische Florenelemente starben völlig aus, arktotertiäre konnten sich in den Kälteperioden lediglich in südlichen und südöstlichen Kleinrefugien (Südseite der Alpen usw.) halten, von wo aus in den Warmzeiten eine erneute Ausbreitung nach Norden und NW erfolgte. Nur in den ältesten Interglazialen traten auch noch die kälteresistenten Tertiärelemente auf; sie geben (durch ihr stufenweises Verschwinden) jedem Interglazial ein spezifisches Gepräge.

Da der Wechsel Pliozän/Pleistozän *sensu* Gelasian/Calabrian erdmagnetisch festgelegt wurde, stellt dieser Übergang keinen Klima-, Floren- oder Faunenschnitt dar. Bereits im ob. Pliozän (Praetegelen-Zeit) verdrängte eine Klimaverschlechterung viele anspruchsvolle Pflanzenarten aus Mitteleuropa. (Neuerdings wird das O-Pliozän ins Quartär gestellt!).

Die Übergangsflora vom Pliozän zum Pleistozän wurde in Holland untersucht (**Reuver-Flora** des obersten Pliozäns); sie enthält zahlreiche Arten, die heute in Amerika und Ostasien verbreitet sind, z.B. *Azolla tegelensis* (überlebte die Donaukaltzeit nicht); *A. filiculoides* reicht dagegen bis ins Mindel-Riss-Interglazial.

Die Verarmung der Flora in Mitteleuropa infolge der Eiszeiten betrifft nicht nur Holzgewächse, sondern auch krautige Pflanzen. Besonders kritisch waren die Trockenzeiten; wegen der sich in west-östlicher Richtung erstreckenden Gebirgszüge, des Mittelmeers und der umgebenden Steppengürtel konnten die Pflanzen nicht nach Süden ausweichen, wie dies z.B. in Zentralchina möglich war. Daher haben im südlichen Zentralchina zahlreiche tertiäre Taxa überlebt, ebenso die für die Lorbeerwälder charakteristischen Koniferen wie *Keteleeria*, *Cunninghamia*, *Cephalotaxus*: in diesen Gebieten blieben die Umweltbedingungen erhalten, die im Tertiär in weiten Teilen Eurasiens geherrscht hatten. Heute trägt das südliche Zentralchina das größte verbliebene Gebiet der ehemaligen Lorbeerwaldregion, die sich im Tertiär nördlich der tropischen Äquatorialzone von Nordamerika bis Ostasien ausdehnte; weitere Reste der Lorbeerwälder finden sich auf den Kanarischen Inseln, Madeira, südlicher Himalaya, Südchina, südöstliches Nordamerika, Teile Mexikos. Lorbeergewächse kamen in Europa zuletzt vor 2,3 MA vor (z.B. Rhonetal bei Lyon).

In den USA überdauerten zahlreiche Tertiärelemente in den südöstlichen Staaten (*Taxodium distichum*, *Nyssa sylvatica*, *Carya*, *Liquidambar styraciflua*) (THENIUS 2000).

Pflanzen thermometer: aus der Vegetation kann auf die mittlere Julitemperatur geschlossen werden, die maßgeblich darüber bestimmt, ob Wälder vorkommen oder nicht.

Mittl. Julitemperatur:

0 bis + 5 Grad: Polarwüstenvegetation

| | |
|-----------------|----------------------------|
| 5 bis 10 Grad: | Tundren |
| knapp 10 Grad: | Strauchtundren |
| 10 bis 15 Grad: | Nadel- und Laubwälder |
| 15 bis 20 Grad: | wärmeliebende Laubwälder |
| > 20 Grad: | mediterrane Hartlaubwälder |

(z.Zt. in NW-Deutschland: 17,5 Grad) (s. Roots S. 84)

Wanderungsgeschwindigkeit (Nordamerika): als sich vor 15000 J das Klima erwärmte, wanderten nordamerikanische Bäume mit einer Geschwindigkeit von 10 bis 45 km pro 100 Jahre nach Norden, Fichten halten mit 200 km / 100 J. den Rekord.

Geschwindigkeit von Klimaveränderungen:

Je schneller Klimaveränderungen in einem Gebiet erfolgen (d.h. je schneller sich Isothermen seit der letzten Eiszeit verschoben), umso geringer die Anzahl endemischer Arten. Der Effekt ist am stärksten bei Amphibien ausgeprägt, am geringsten bei den Vögeln. Gebiete mit konstantem Klima (d.h. kleiner Klimageschwindigkeit = geringer Verschiebung der Isothermen) erweisen sich dagegen als sichere Häfen für Arten mit kleinem Verbreitungsgebiet (Sci. 334, 613).

Gliederung der Eiszeiten (in Deutschland):

Allein in den letzten 500.000 J. gab es 10 größere Eiszeiten, die zu 5 Eiszeit-Zyklen zusammengefasst werden, die in Abständen von jeweils ca. 100000 J. auftraten und mehr oder weniger zweizipfelig verliefen. Warmzeiten sind in der Regel nur 10000 bis 15000 J lang, Kaltzeiten wesentlich länger. Im letzten Zyklus von 130000 Jahren entfielen nur 21000 Jahre auf die beiden Warmzeiten (Eem, Holozän), 110000 J auf Kaltzeiten; auch in früheren Zyklen scheinen die Kaltzeiten zu dominieren. Die zunehmende Verarmung der Floren deutet allerdings darauf, dass die Dauer der Kaltzeiten im Laufe des Quartärs anstieg.

Die ältesten Anzeichen für Gletschervorstöße in Süddeutschland finden sich schon in der Biber-Kaltzeit, in Norddeutschland erst in der Elster-Eiszeit. Der weiteste Vorstoß alpiner Gletscher soll dabei in der Mindeleiszeit erfolgt sein, skandinavischer Gletscher in der Saale-Eiszeit (bis südlich Dortmund, fast bis Düsseldorf, Krefeld und Geldern; alpine Gletscher gleichzeitig [Riss-Eiszeit] bis fast nach Augsburg und München).

1. Biber-Kaltzeit (Datierung unklar: ? 2,6 – 2,4 MA)

gefolgt von der **Tegelen-Warmzeit (2,0 – 16 MA)**

In der Kaltzeit erlöschen viele feuchtigkeitsliebende Tertiärelemente, die in der Tegelen-Warmzeit nicht mehr zu finden sind: *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Liquidambar*. *Taxodium* und *Nyssa* sind noch vorhanden. Widerstandsfähige Tertiärelemente wie *Tsuga*, *Carya*, *Pterocarya* und *Cathaya* finden sich noch vollständig. Quartärelemente (*Eichenmischwald*, *Fagus*, *Carpinus*, *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Betula*) nehmen aber deutlich zu.

2. Donau-Kaltzeit (um 1000 – 950 TA) und

3. Günz-Kaltzeit (800 – 600 TA), gefolgt vom Cromer-Interglazial (zwischen Günz und Mindel): wenig Veränderungen. Im Cromer-Interglazial sind *Cathaya*, *Eucommia*, *Tsuga*,

Carya, *Pterocarya* weiterhin vorhanden, am Gardasee auch noch *Cedrus*.
(Cromer-Komplex = Günz-Mindel-Interglazial: bis 475 TA)

4. **Mindel-(=Elster-)Eiszeit**, ca. 475 – 370 TA (nach neuen Datierungen 2016; früher wurde die Elster-Eiszeit wesentlich jünger datiert; vor 450 TA haben die Gletscher schon Sachsen und Thüringen erreicht),
gefolgt vom **Mindel-Riss-(=Holstein)-Interglazial** (375 – 347 TA, naA 335 – 300 TA):
Die Mindeleiszeit vernichtete dann als schwerste aller Eiszeiten die letzten tertiär-typischen Elemente; im folgenden Holstein-Interglazial kommen nur noch *Carya* und *Pterocarya* sehr spärlich vor; im kühleren Schlußabschnitt findet sich noch *Picea omoricoides* (sehr ähnlich der rez. Serbischen Fichte) sowie *Osmunda*. Am bayrischen Alpennordrand ist *Pterocarya* noch erhalten (Alpennordseite klimatisch begünstigt).

5. **Saale-(=Riss-)Eiszeit (Komplex): 300 – 126 TA**

Die in südalpine und dinarische Kleinrefugien zurückgedrängten Florenelemente kehren nach dieser Eiszeit rascher zurück als nach der Würmeiszeit, was beweist, daß trockene Kälte, auch wenn nur wenig Eis akkumuliert wird (Würm), von der Flora weniger gut vertragen wird als kaltfeuchte Perioden (wie Riss/Saale). Insgesamt lange, niederschlagsreiche Kaltzeit zwischen 190000 und 130000 J. Weiteste Eisvorstöße in Mitteleuropa. Ende vor ca. 135000 +/- 2000 J.

6. **Eem-Warmzeit (Riß-Würm- bzw. Saale-Weichsel-Interglazial):**

Im Mondseebereich hainweise Stechpalme *Ilex* (feuchtwarmes, mildes Klima anzeigend), *Osmunda*. Im Temperaturoptimum war die Julitemp. der Alpen 3 Grad über rezent. Dennoch sind alle Tertiärelemente vollständig verschwunden. Die Eichenmischwälder des Mondsees hatten ein südöstliches Gepräge mit Eiben, Eichen, Ulmen, Linden, z.B. Silberlinde. Tannenwälder mit vielen Hainbuchen; die Rotbuche wanderte erst spärlich in der letzten Phase des Interglazials ein.

Hauptphase der Eem-Warmzeit vor 130000 bis 115000 J, Durchschnittstemp. in dieser Phase 2 Grad über rezent. Allerdings unterlagen die Temperaturen stärkeren Schwankungen als in der jetzigen Warmzeit, innerhalb weniger Jahre konnte die D-Temp. in Grönland um 10 Grad sinken, Temperaturmaxima daher deutlich höher als +2 Grad über rezent. Neuere Studien stellen diese hohe Variabilität aber in Frage und gehen von einer (mit der rezenten vergleichbaren) klimatischen Stabilität in Europa für die ersten 10000 – 12000 J. des Interglazials aus. Vor 117000 bis 115000 J., in Deutschland eher als in Frankreich, wurden die Wälder dann durch offene Landschaften und Steppen ersetzt.

Während des Eem in England Löwen, in Mitteleuropa Flußpferde!

Nur zwischen 129.000 und 119.000 J war die Ausdehnung des Eises ebenso oder sogar geringer als heute. Während dieser Zeit war die Ozeanströmung, die warmes Wasser aus den Tropen nach Norden, besonders nach Europa bewegt, relativ konstant. Innerhalb von 400 J. verminderte sich dann diese Strömung, einhergehend mit dem Wachstum des Inlandeises und einer Klimaverschlechterung, von der sich das Klima dann bis zur nächsten Eiszeit nicht mehr erholte.

Nach neuesten Untersuchungen im Grönlandeis herrschte gegen Ende des Eem für mehrere Jahrtausende ein sehr stabiles, warmes Klima (Stabilität mit dem rezenten Klima vergleichbar, aber in Grönland 5 Grad über rezent), wobei diese stabile warme Phase vor mindestens 130000 J. begann, verbunden mit starker Abgabe von Schmelzwasser vom grönländischen Eisschild (was in der Endkonsequenz dann zu der sich anschließenden Phase klimatischer Instabilität geführt haben könnte). An die stabile warme Phase schloss sich eine graduelle Abkühlung über 5000 J an.; vor 114000 J., als die Temperaturabsenkung noch nicht einmal die Hälfte erreicht hatte, wurden die

Klimaverhältnisse dann sehr instabil und variabel; der Eisschild vergrößerte sich in dieser Zeit rasch.

7. Würm(Weichsel-)Eiszeit: 70000 bis 10000 J., mehrphasiger Verlauf:

85000 – 75000 J: letzte gemäßigte wärmere Phase vor der nächsten Eiszeit

- Maxima:
1. 68000 J. (schwach)
 2. 50000 J. (stärker)
 3. 35000 J. (noch etwas stärker)
 - 4a) 24000 J. (noch etwas stärker)
 - 4b) 17000 J. (am stärksten, danach beginnen die Gletscher abzuschmelzen)
- 14500 J: Beginn einer starken Temperaturzunahme
(in Antarktis schon vor 16000 J.!)
- 4c) 13500 J. erneute Temperaturminderung, die vor 12500 J. nochmals Eiszeitwerte erreicht ("Jüngere Dryas-Zeit" für ca. 1000 J.)
- 11700 J. abrupter T-Anstieg um 6 Grad in Grönland;
Grenze zum Holozän
- 4d) 11000 J. kleiner Rückschlag

Insgesamt 24 Interstadiale, in denen die Durchschnittstemperatur (in Grönland) innerhalb weniger Dekaden um ca. 7 Grad anstieg.

Abrupte Klimaänderungen waren regelmäßig verbunden mit (und möglicherweise verursacht durch) starken Veränderungen der Ozeanströmung, besonders der "Conveyers belt"-Strömung, die warmes Wasser aus den Tropen nach Norden befördert. In den Interstadialen kam es im Bereich des Nordsees zur Bildung lichter Koniferenwälder mit Kiefern, Fichten, anfangs auch Tannen, mit geringer Einstreuung von Hasel, Eichen, Linden, vor allem Buche, etwas *Osmunda*. In kälteren Zwischenperioden dominierten Zirbelkiefer und Lärche. Erst vor 20000 J. drängte der Hauptvorstoß des Eises die letzten Florenreste in die Refugialräume ab.

Während des LGM waren weite Teile Polens und Nordostdeutschlands mit Gletschern bedeckt, im Osten bis nach Russland hinein, im Westen fast die gesamten Britischen Inseln; der britische und skandinavische Eisschild waren wahrscheinlich miteinander verbunden. Wegen des niedrigen Meeresspiegels war der nicht vergletscherte Teil Sünglands mit Frankreich und Belgien verbunden; im Bereich des Ärmelkanals verlief aber ein riesiger Urstrom, der Elbe, Rhein, Maas, Somme, Seine, Themse und die Schmelzwässer der Eisränder in den Golf von Biskaya entwässerte. Vor 20900 J erreichte der skandinavische Eisschild seine maximale Ausdehnung, vor 19000 J begann der Rückzug des skandinavischen Eisschildes, während der britische Eisschild seine maximale Ausdehnung erst vor 16700 J erreichte; seine Abschmelzung erfolgte dann aber wesentlich rascher. Die vollständige Trennung der britischen Inseln vom Kontinent erfolgte erst vor ca. 2500 Jahren (Natw. Ru. 6/07, 306).

Vor 19000 Kalenderjahren (BP, kalibriert) stieg der Ozeanspiegel innerhalb von weniger als 500 J. um 10 - 15 m an. Das LGM war zu diesem Zeitpunkt überschritten, in Irland begann der Rückzug des Eises vor \geq 20000 Jahren (BP, calibr.), wohl als Folge einer allmählichen Erwärmung des Nordatlantik, die vor 21000 bis 22000 J BP (calibr.) begann. Zwischen 21000 und 19000 J. BP war der weltweite Meeresspiegel 130 bis 140 m unter rezent (naA 120 m).

Vor 14000 J war der Meeresspiegel im Vergleich zum LGM schon um 60 m (ca.

1,2 cm/a) angestiegen. Im 20. Jhd. stieg der Meeresspiegel um ca. 17 cm an, zur Zeit beträgt der Anstieg 3 mm/Jahr (Natw. Ru. 6/07, 306).

Die plötzliche Erwärmung im Bölling-Alleröd-Interstadial vor 14700 Jahren wird mit Änderungen der ozeanischen Zirkulation im Nordatlantik erklärt. Wie Untersuchungen an Korallen zeigten, war der Nordatlantik in der vorausgehenden Kaltphase (Heinrich Stadial 1) extrem stratifiziert mit etwa drei Grad wärmerem Wasser in der Tiefe im Vergleich zum Oberflächenwasser, bedingt durch einen höheren Salzgehalt in der Tiefe. Nach Wiederherstellung der üblichen meridionalen Zirkulation im Nordatlantik gelangte dieses wärmere Wasser auch an die Oberfläche und führte zu der abrupten Erwärmung. Die ausgeprägte Stratifizierung des Ozeans während des Heinrich Stadials 1 scheint ein spezielles Merkmal von Enteisungsphasen zu sein, denn sie findet sich weder während des LGM noch während der Jüngerer Dryas (Nat. 511: 75).

Die Jüngere Dryas-Zeit (YD) (erneute Expansion von Eis und Rückkehr von Pollen von *Dryas octopetala* in Skandinavien; 13000 – 11200 BP) scheint nach neueren Befunden kein weltweites Phänomen zu sein, sondern auf die Umgebung des Nordatlantiks beschränkt (östl. Nordamerika, Europa mit abnehmendem Einfluss nach Osten hin). Die Untersuchung der Seesedimente und darin enthaltenen Pollenspektren in Südchile sprechen gegen einen vorübergehenden Kälteeinbruch in dieser Gegend; die selektive Südwärtswanderung zunehmend weniger kälteresistenter Waldbäume wurde nicht unterbrochen, die Bewaldungsdichte nahm weiter zu, Nicht-Baum-Pollen nahmen *nicht* zu. Vor 14000 J. wanderte *Nothofagus* (wahrscheinlich *N. betuloides*) ein, eine vollständige Bewaldung wurde mit der Ankunft der anderen Baumarten erreicht (Reihenfolge: *Nothofagus* – *Pilgerodendron* – *Podocarpus* – *Tepualia* – *Weinmannia*). Die Temperaturen blieben in dieser Zeit stabil oder nahmen sogar leicht zu.

Paläobotanische Befunde aus anderen Gegenden Südamerikas ergeben ein widersprüchliches Bild, teils pro, teils kontra YD-Effekt in Südamerika. Temperaturanalysen aus Eisproben der Antarktis und zentralen Anden deuten auf eine Temperaturminderung während der YD-Zeit auch auf der Südhalbkugel, die aber möglicherweise – im Gegensatz zur Nordhalbkugel – nicht ausreichte, den Prozess der Restitution der interglazialen Flora zu stören (Pollendaten – insbesondere bzgl. der Ausbreitung von Bäumen – können Klimadaten mit einer Verzögerung von mehreren Jahrhunderten oder Tausenden von Jahren folgen). Insgesamt scheint die Südhalbkugel 2000 – 3000 Jahre früher ins Interglazial eingetreten zu sein als die Nordhalbkugel; Analysen antarktischen Eises deuten auf eine kontinuierliche Erwärmung, die zwischen 16000 und 15000 BP begann und vor 11000 J. vollholozäne Temperaturen erreichte, aber unterbrochen von einem Antarctic Cold Reversal (ACR) zwischen 13500 und 11500 BP, was sich teils mit der Jüngerer Dryas, teils mit dem wärmeren Alleröd überschneidet. Die Entwicklung der Wälder wurde jedenfalls auf der Südhalbkugel vom ACR – im Gegensatz zur jüngerer Dryas der Nordhalbkugel – nicht gestört oder rückgängig gemacht.

Nach einer Theorie entstand der Kälterückschlag der Dryas-Zeit, indem die Schmelzwässer des sich in Nordamerika zurückziehenden Eises nicht mehr über den Mississippi, sondern direkter in den Nordatlantik flossen, was zu einer Veränderung der Salinität des Nordatlantiks führte und den Golfstromeffekt vorübergehend unterbrach. Allerdings fanden sich bisher keine geomorphologischen Hinweise auf einen katastrophischen Durchbruch des Agassiz-Sees im zentralen Nordamerika (wo sich die Schmelzwässer sammelten) nach Osten; auch eine Route nach Norden oder unter dem Eis wäre denkbar; jedenfalls war auch im Jahr 2006 noch nicht klar, wie und wohin sich der Agassiz-See entleerte. Geomorphologische Hinweise für eine katastrophische Flut nach Norden existieren zwar, sind aber mit 9800 RC-Jahren zu jung (die jüngere Dryas datiert von 11100 – 10000 RC-Jahren bzw. 12900 – 11500 Kalenderjahren) (Sci. 312, 146). Die jüngere Dryas steht nach bisherigen Kenntnissen lediglich im Zusammenhang mit vier relativ kleinen Schmelzwassereinbrüchen (relativ klein zu demjenigen vor 8200 J, s.u.), wobei es unklar ist, wieso diese vier relativ kleinen Schmelzwasserzuflüsse in den Nordatlantik eine viel stärkere Abkühlung auslösten als der viel stärkere, katastrophische Zufluss vor 8400 – 8200 Jahren (in zwei Impulsen).

Inzwischen ist geklärt, dass sich der Agassiz-See nicht über den St. Lawrence-River in den Atlantik entleerte, sondern nach Nordwesten über den Mackenzie-River in den Arktischen Ozean. Von dort gelangten sie in zwei großen Fluten in den Nordatlantik. Die erste beeinträchtigte die thermohaline Ozeanzirkulation und löste damit die YD aus. Mehrere tausend Kubikkilometer Wasser flossen so in den Arktischen Ozean. Die Temperaturen in Nordeuropa sanken innerhalb weniger Jahrzehnte um 10 Grad und mehr, Wälder wurden durch Tundra ersetzt, der Silberwurz breitete sich über ganz Skandinavien aus (Nat. 464, 657).

Möglicherweise gab es sogar zwei massive Fluten über den Mackenzie-River nach Norden ins Nordpolarmeer, eine zwischen 13000 und 11700 Jahren und eine weitere zwischen 11700 und 9300 Jahren. Die Entleerung des Lake Agassiz innerhalb nur eines Jahres über den Mackenzie-River transportierte Massen an Geröllen (heute nur noch feinen Ton!) in das Mackenzie-Delta; Geröllfelder bis 30 m über dem heutigen Meeresspiegel; bis 70 m unter dem

heutigen Meeresspiegel eingeschnittene Täler vor der heutigen Küste. Etwa 9500 Kubikkilometer Wasser sollen damals abgeflossen sein und die jüngere Dryas ausgelöst haben. Durch den Kälterückschlag rückte das Eis erneut vor, staute den Lake Agassiz erneut auf. Bei der nächsten Erwärmung vor 9300 J brach der See dann wahrscheinlich wieder nach Norden durch. Dies schließt nicht aus, dass größere Mengen Schmelzwasser des Laurentischen Eisschildes auch über die Großen Seen und dann nach Westen und über das Mississippi-Tal nach Süden abgeflossen sind, dies aber ohne katastrophale Fluten, weil keiner dieser Seen aufgestaut war (Natwiss. Ru. 9/2010, 475).

Die Ostsee – die aus dem baltischen Eisstausee hervorging - stieg noch zwischen 8100 und 5400 BP um 8 m an; dabei erfolgte der erste Anstieg (3,5 m) sehr schnell, möglicherweise innerhalb von Tagen (Sci. 314, 1533). England wurde vom Festlandeuropa vor weniger als 9000 Jahren abgetrennt (naA vollständige Trennung erst vor ca. 2500 Jahren, s.o.).

Zur **Impakthypothese der jüngeren Dryas** (2007) s.u. (unter: „Aussterben von Eiszeittieren; Nordamerika“).

land-land

Spät- und postglaziale Waldgeschichte (Beispiel Schwarzwald)*:

Zone Ia: älteste waldlose Zeit = waldlose Dryas = älteste Tundrenzeit

14300 - 11300 v.Chr.*, nach neueren Daten > 15300 BP:

Waldgrenze 1000 m unter rezent.

Dryas octopetala, Dorniger Moosfarn *Selaginella spinulosa*, *Thalictrum*, *Sanguisorba*, Zwergbirke, *Salix polaris*; häufig: Steppenwermut (*Artemisia*), Poaceae.

Auch in den Tallagen des Schwarzwaldes bestand eine baumlose Steppentundra.

(* sehr wichtig: die erstgenannten Altersangaben mit der Kennzeichnung „v.Chr.“ müssen aus heutiger Sicht als veraltet bewertet werden; sie werden hier aber dargestellt, um zu zeigen, wie sich im Laufe der Zeit die Datierungen verändert haben!)

Zone Ib: Bölling-Schwankung

11300 - 10400 v.Chr., nach neuen Daten 15300 – 14000 BP:

Waldgrenze 700 m unter rezent.

Erstes Vordringen von Waldelementen wie Birke, etwas *Pinus*, Sanddorngebüsche.

Rückgang der Tundrenelemente.

Zone Ic: ältere Dryaszeit = ältere Tundrenzeit:

10400 - 10000 v. Chr., nach neuen Daten um 14000 BP:

400jährige erneute Abkühlung, kurzfristig nehmen Tundrenelemente wieder zu, wobei aber Birken erhalten blieben.

Zone II: ältere Kiefernzeit = Allerödschwankung:

10000 - 8900 v Chr., nach neuen Daten 13800 – 13000 BP:

Waldgrenze 300 m unter rezent

Anfänglich ist die Birke an der Waldbildung noch stark beteiligt, dann steigt der Kiefernanteil stark an. Nichtbaumpollen von Tundrenpflanzen (*Artemisia*, Poaceae) gehen stark zurück, am Untersuchungsort war das Waldbild geschlossen (Pollenhäufigkeit fast 2 Zehnerpotenzen höher als in Ia).

Hinweis: Eine Reliktflora aus der Allerödzeit findet sich im Naturschutzgebiet Mainzer Sand mit Steppenpflanzen wie Gemeine Küchenschelle, Violette Schwarzwurzel, Frühlings-Adonisröschen, Sand-Strohblume, Sand-Lotwurz (PROBST 2002).

Zone III: jüngere Dryas = jüngere Tundrenzeit:

8900 - 8250 v. Chr. bzw. naA (1999) 12600 – 11600 BP, naA 13000 – 11200 BP

(neue Daten; Stand 2007: Beginn vor ca. 13000 J)

Kurzer Kälterückschlag, Waldauflichtung, *Artemisia* und Kräuterpollen nehmen etwas zu. Mit dem Ende dieser Zone endet das Pleistozän vor ca. 10250 Jahren (naA 11700 Jahren);

es erfolgt eine rasche Erwärmung auf etwa rez. Verhältnisse mit nur noch geringen Klimaschwankungen. Die Klimaveränderungen erfolgten schlagartig innerhalb von ca. 30 Jahren; dabei sollen die Auswirkungen der Schmelzwässer auf die Meeresströmungen (Salinität, Wärmetransport) eine entscheidende Rolle gespielt haben:

Die jüngere Dryas wird nach modernen Klimamodellen mit Schmelzwasser-eintrag direkt aus der Arktis (Durchbruch des Lages Agassiz nach Norden zum Arktischen Ozean) über die Meeresstraßen zwischen Grönland, Island und Norwegen erklärt; dieser Süßwasserzstrom direkt aus der Arktis schwächte dann den Golfstrom. Die ältere Dryaszeit wird dagegen zu etwa 50 % durch Schmelzwasser vom nordamerikanischen Eisschild erklärt.

Impakthypothese (2007): s.u.

Pleistozän-Holozän-Grenze (nach neueren Angaben vor 11600 oder 11200 oder 11784 BP)

(Laacher See-Ausbruch: 10966 v. Chr., im späten Frühjahr oder Frühsommer; nur wenige Tage dauerndes Ereignis. Die umgebenden Wälder ähnelten den heutigen Wäldern in Schweden. Die freigesetzten Schwefelverbindungen sorgten für jahrelangen sauren Regen. Selbst in der Westschweiz war das Wachstum von Kiefern über sechs Jahre hinweg beeinträchtigt, wie die Dicke der Baumringe aus diesem Zeitraum zeigt).

Zone IV: jüngere Kiefernzeit = Praeboreal:

8250 - 7000 v. Chr., Waldgrenze wie rezent.

Waldkiefer besiedelt dicht Alpen und Alpenvorland, gelegentlich *Ephedra*. Anfangs Birke noch häufig, nimmt allmählich ab, während Hasel und *Picea* zunehmen. Temperaturwerte wie rezent.

Zone V: Haselzeit = Boreal: *

7000 - 5500 v. Chr., Waldgrenze 100 m über rezent.

Temperatur pendelt um das rezente Niveau. Hasel wandert rasch ein und bildet ausgedehnte Haine an den Waldrändern von Kiefernbeständen. Die Kiefern gehen zahlenmäßig zurück, weil sie allmählich von der nächsten Einwanderungswelle (Ulme, Eiche) verdrängt werden: zunehmende Konkurrenzprobleme, lichtbedürftige Elemente wie Hasel und Kiefer können sich bei Ausbreitung von Eichenmischwäldern nicht mehr halten. T-Durchschnitt gering über rezent.

In diesem Zeitraum Klimarückschlag vor 8400 – 8000 J. (6400 – 6000 v. Chr.) in der Nord-

hemisphäre (die Durchschnittstemperatur sank für 200 Jahre um ca. 5 Grad), wohl aufgrund plötzlicher Drainage zweier großer kanadischer Schmelzwasserseen vor 8490 J. über Hudson-Bay und Hudson-Street in den Labradorsee, nachdem mit dem Eisrückzug die bisherige Drainagebarriere für diese vom Eis aufgestauten riesigen Seen verschwand; da es sich um Süßwasser handelte, das hier in den nördlichen Atlantik strömte, veränderten sich Salinität und Meeresströmungen, was den abruptesten und weitestverbreiteten Abkühlungseffekt der letzten 10000 J. auslöste. In weniger als einem Jahr ergoss sich die 7-fache Menge des Wassers in den Nordatlantik, das sich heute in allen großen nordamerikanischen Seen zusammengenommen befindet. Es konnte durch Sedimentproben, die südlich von Island gewonnen wurden (wo ca. 10 – 20 x schneller als sonst üblich sedimentiert wird, also die zeitliche Auflösung besser ist), nachgewiesen werden, dass sich der Golfstrom abschwächte und verlangsamte. Ursache war der Bruch eines riesigen Eisdammes auf dem nordamerikanischen Festland. Der erste Impuls war vor 8490 Jahren, der zweite 200 J später (Sci. 312, 1860).

Zone VI+VII: Atlantikum = Eichenmischwaldzeit *

5500 - 2700 v.Chr., Waldgrenze 100 m über rezent.

Neben Ulme und Eiche, deren Einwanderung schon im Boreal begann, wandern im Laufe des Atlantikums Linde, Esche und Ahorn ein. Ab 5500 v. Chr. rodeten Ackerbauern und Viehzüchter (Linienbandkeramiker) in Mitteleuropa erstmals Wälder, um Siedlungen und Äcker anzulegen. Die Wälder wurden gelichtet und in der Artzusammensetzung verändert; Verlust der reinen Lindenwälder in Mitteleuropa.

Zone VIII: Subboreal = Tannen-Buchen-Zeit = späte Warmzeit

2700 - 800 v.Chr., Waldgrenze wie rezent.

Feuchter und etwas kühler als Atlantikum. Einwanderung von Buchen und Tannen. Eichenmischwälder und Kiefern treten zurück.

Zone IX: Älteres Subatlantikum = Buchenzeit:

800 v.Chr. - 800 n.Chr.:

Rotbuche erreicht die Dominanz in den Wäldern; als letztes Einwanderungselement erscheint spärlich die Hainbuche.

Zone X: jüngerer Subatlantikum

ab 800 n. Chr.:

Anthropogen stark beeinflusst. Im Untersuchungsgebiet neuerliche Ausbreitung der Föhre. Jedes Ende einer Warmzeit kündigt sich mit einem Kiefernanstieg an, so daß vorbehaltlich anthropogener Einflüsse sich eher das Ende einer Warmzeit ankündigen würde, wobei die erste allmähliche Temperaturabsenkung jedoch einen Zeitraum von mehreren tausend Jahren umfaßt.

Es gibt Anzeichen, daß vor wenigen hundert Jahren eine kritische Situation bestand, aus der sich beinahe wieder eine Eiszeit entwickelt hätte: während dieser "kleinen Eiszeit" drohten semipermanente Schneefelder auf den Hochflächen von Labrador und den Baffin-Inseln zu verschmelzen; wäre die Verschmelzung vollständig geworden, könnten Albedo-Feedback zusammen mit abnehmender Sonneneinstrahlung im Sommer (die lokal seit 9000 J. abnimmt!) die interglaziale Warmzeit dekompenziert haben. So können bereits relativ kleine Ursachen eine Eiszeit auslösen.

* Es wird seit langer Zeit kontrovers diskutiert, ob die europäischen Wälder vor 8500 bis 5500 BP (RC-Jahre), also vor der Lichtung der Wälder durch die seit 5500 BP aufkommende Landwirtschaft, nun geschlossen waren (mit einem geschlossenen Kronendach) oder eher eine offene, lichtdurchflutete Parklandschaft darstellten, die durch große Gräser (wie Wildpferde, Auerochsen, Wisente, Biber neben Rehen, Elchen und Wildschweinen) offen gehalten wurde.

Pollenanalysen aus Seesedimenten ergeben hierzu keine sicheren Angaben, weil in der unmittelbaren Umgebung von Seen zwangsläufig Nicht-Baum-Taxa vorkamen, die aber nicht unbedingt die normale Waldvegetation repräsentieren. Ein natürliches Experiment in diesem Sinne bietet Irland, weil dort zu dieser Zeit lediglich Wildschweine, aber keine großen Gräser existierten; Rehe sind erst ab 4000 BP nachweisbar, alle anderen Taxa größerer Gräser fehlten völlig. Die Zusammensetzung der Pollenflora (15 Fundstellen) unterschied sich aber im o.g. Zeitraum nicht von Kontinentaleuropa (21 Fundstellen). Offenbar hatten die großen Gräser Kontinentaleuropas keinen entscheidenden Einfluss auf die Gestalt der Wälder, was dann für eine eher geschlossene Waldlandschaft (anstelle einer offeneren Parklandschaft) spricht (Nat. 433, 588).

Vor 2000 J. war der (damals noch natürliche) Wald in Deutschland und angrenzendem Mitteleuropa noch stark von Rotbuchen dominiert, durchsetzt von einzelnen Eichen und anderen Laubbäumen. Heute: 25 % Fichte, 22 % Kiefer, 7 % Tanne, Lärche, Douglasie; 19 % Buchen, 10 % Eichen, 18 % andere Laubbäume. Waldanteil in Deutschland: anno 1900 26 %, 2012 31 % (BdW 12/19: 27).

Rezente Pflanzendiversität: die Eiszeiten führten zu einer Florenverarmung der holarktischen Flora. So leben in ganz Europa nur ca. 8000 einheimische Pflanzenarten (dagegen allein in Südafrika 24000!), und in Mitteleuropa gibt es nur noch 50 einheimische Baumarten! Die größte Diversität an Gefäßpflanzen besteht in Brasilien und Kolumbien, gefolgt von China (China: 31000 Arten).

Deutschland (nach HAEUPLER/MUER 2000): Farn- und Blütenpflanzen: 2399-2428 Arten (1821-1843 indigen, 172 Archaeophyten*, 31 fragl. Archaeophyten, sonst indigen; 328 Neophyten* (eingebürgert), 47 lokal eingebürgert).

Hinzu kommen: 568 Subspecies, 74-79 Varietäten, 972 apomiktische Großgruppen, 115-118 Hybriden.

(* Archaeophyten: vor 1492 eingeführt; Neophyten: nach 1492 eingeführt)

Es resultieren für Deutschland: 3455-3487 Arten und 581 Unterarten, d.h. insgesamt 4036-4068 Arten und Unterarten ohne Varietäten bzw. 4108-4145 incl. der Varietäten, also **4108-4145 Sippen**, davon 3664-3696 indigen oder archaeophytisch und 444 – 449 eingebürgert oder lokal eingebürgert.

Diese verteilen sich auf (Arten incl. Unterarten):

10 Arten Lycopodiaceae

2 Arten Selaginellaceae (eine weitere, eingebürgerte ist wieder erloschen)

2 Arten Isoetaceae

14 Arten Equisetaceae

Farne:

6 Arten Ophioglossaceae

1 Art Osmundaceae

1 Art Adiantaceae

2 Arten Marsileaceae (1 indigene davon erloschen!)

2 Arten Hymenophyllaceae
3 Arten Polypodiaceae
1 Art Dennstaedtiaceae
3 Arten Thelypteridaceae
18 Arten Aspleniaceae
31 Arten Dryopteridaceae
1 Art Blechnaceae
1 Art Salviniaceae
1 Art Azollaceae

Koniferen:

12 Arten Pinaceae (davon 1 kultiviert bis eingebürgert)
4 Arten Cupressaceae (davon 1 kultiviert bis eingebürgert)
1 Art Taxaceae

Übrige: Angiospermen

Beispiele für Archaeophyten (vor 1492 eingeführt) (nach HAEUPLER/MUHR):

Ackerfrauenmantel (2 Arten)
Acker-Gauchheil (?Zarter Gauchheil)
Acker-Gelbstern
Acker-Hahnenfuß
Ackerhederich
Acker-Hellerkraut (Lauch-H. ist Neophyt)
? Acker-Hundspetersilie
Ackerkohl, Gewöhnlicher
Acker-Krummhals
Acker-Lichtnelke
Acker-Löwenmaul
Acker-Maier
Acker-Ringelblume
Acker-Rittersporn
Ackerröte
Acker-Schmalwand
Acker-Schwarzkümmel
Ackersenf
Acker-Spark, Gewöhnlicher
Acker-Steinsame (mehrere Arten; andere Steinsamenarten indigen)
Acker-Stiefmütterchen
Adonisröschen (beide Arten; keine indigene Art!)
Ampfer, Schöner
Andorn: Gewöhnlicher, Ungarischer
Beifuß: ? Pontischer; Wermut
Besenrauke
Bilsenkraut, Schwarzes
Bingelkraut, Einjähriges
Brennesselarten: Kleine B. (die Gewöhnliche B. ist indigen!)
Bruchkraut, Kahles
Buchweizen, Tatarischer (=Falscher) (Echter: unbeständig/kultiviert)
Distel: ? Gewöhnliche Nickende; ? Breitschuppige Nickende, ? Alpine Nickende
Ehrenpreis, Dreiteiliger, Feld-, Acker-, Glanzloser

Eibisch, Rauhaariger (indigen: Echter E.)
 Eisenkraut, Gewöhnliches
 Erdracharten: Gewöhnlicher E., Wirtgens E., Dunkler E., Kleinblütiger E.,
 Blasser E., Schramms E.; nur eine Erdrachart, der Geschnäbelte E., ist
 indigen
 Eselsdistel
 Esskastanie
 Färber-Waid
 Feldkresse
 ? Feldsalat, Gewöhnlicher (=Rapunzel) (Gekielter F.: Neophyt, mediterran)
 Fingerkraut, Hohes
 Finkensame
 Flachs-Leimkraut
 Flachs-Seide (nur auf Leinfeldern)
 Frauenspiegel, Kleiner, Großer
 Gamander, Trauben- (andere Gamanderarten indigen)
 Gänseblümchen, Gewöhnliches
 Gänsefuß, Stechapfelblättriger; Stinkender G., Graugrüner G. (?), Mauer-G. (?),
 Gewöhnlicher Straßen-Gänsefuß; Feigenblättriger (?), Gewöhnlicher Weißer G.
 (?), Grüner (?), Schneeballblättriger (?); nur wenige G-Arten sind indigen
 Gemüsespargel (?)
 Glaskraut (beide Arten)
 Goldlack
 ? Goldlack-Schnabelsenf
 Haftdolde (alle Arten)
 Hanf, Wilder (nicht: Kultur-Hanf, kultiviert; beides sind Unterarten derselben Art)
 Hasenohr, Rundblättriges (andere Arten indigen, Jacquins H. evtl. Neophyt)
 Herzgespann, Gewöhnliches Echtes
 ? Hohlzahn, Schmalblättriger
 Hornkraut, Knäueliges (?); Bärtiges (?) (die meisten Arten indigen)
 Hundskamille (alle 5 Arten)
 Hundsrauke, Französische (indigen: Stumpfkantige)
 Immergrün
 Kamille, Geruchlose; Echte
 Karde, Wilde (Schlitzblättrige: Neophyt aus östl. Mittelmeergeb., Kaukasus, Kleinasien;
 Schlanke aus Osteuropa, Asien; Behaarte K. ist indigen)
 Katzenminze: Gewöhnliche
 Kerbel, Hunds-, Nadel-, Acker-Kletten-K. (Knotiger K. ist Neophyt, Mittelmeergebiet),
 Klette: ? Große; ? Filzige (indigen: Hain-, Kleine K.)
 Kletten-Igelsame
 Knäuel, Einjähriger (andere Arten indigen)
 Knöterich: Acker-Flügel-Kn.
 Knorpelkraut: Acker-K., Großes K.
 Kornblume
 Kornrade
 Kugeldistel: Drüsige (Drüsenlose K. und Bannater K. Neophyt; keine indigene Art)
 Kuhkraut (*Vaccaria hispanica*)
 Labkraut, Pariser, Dreikörniges, ? Grünblütiges (Kleinblütiges Wiesenl. evtl. Neophyt)
 Leindotter (alle 3 Arten)
 Leinkraut, Kleines, Acker- (Gewöhnliches L. indigen)
 (Ginsterblättriges: Neophyt, ost-submediterrän; Ruten-L.: SW-
 Europa)
 Malve, Kleinblütige, Wilde, Rosen-, ?Moschus-, Wegmalve (=Käsepappel)
 (aber indigen: Thüringische Strauchpappel)
 ? Mannsschild, Langgestielter
 Mastkraut, Aufrechtes; Kronblattloses M.

Melde: Glanz-M., Spreizende M. (?), Langblättrige M., Rosen-M. (?)
 Milchstern: Breit-/Schmalblättriger Doldenmilchstern (indigen nur: Pyrenäen-M.)
 Minze, Rundblättrige
 Mispel, Echte
 Mohnarten: Ziegelroter Mohn; Klatsch-Mohn; Sandmohn; Saatmohn; die
 einzige indigene Mohnart ist der Weiße Alpenmohn!
 Mutterkraut
 Nachtschatten, Schwarzer (beide Arten)
 ? Natternkopf, Gewöhnlicher
 Ochsenzunge, Gewöhnliche (Italienische, Spanische: beides Neophyten)
 Osterluzei, Gewöhnliche
 Pippau: Wiesen-Pippau, Stink-P., ? Kleinköpfiger P. (Borsten-P. ist Neophyt aus dem
 submediterranen Europa)
 Platterbse, Ranken-, Fras-, Behaartfrüchtige (Breitblättrige: Neophyt; andere Arten
 indigen)
 Portulak, Europäischer
 ? Rainfarn
 Runzeliger Rapsdotter
 Saat-Wucherblume
 Salbei, Echter (Quirlblättriger und Mohren-: Neophyt aus SO-Europa;
 Klebriger, Steppen-, Wiesen: alle drei Arten indigen)
 Samtpappel, Chinesische
 Schachbrettblume
 Schierling, Gefleckter
 Schleifenblume: Bittere, ? Bopparder (endemische ssp.) (Neophyt.: Doldige S.; keine indigene
 Schleifenblumenarten)
 Schlangenaugelein (= Scharfkraut)
 Schutt-Kresse
 Schwarznessel, Lang-, Kurzzähnlige
 Schwertlinie, Deutsche (*I. germanica*; indigene Irisarten: Nacktstängelige, Bunte, Sumpf-,
 Sumpfwiesen-, Sibirische)
 Sommerwurz, Kleine, ? Ästige
 Sonnenwende, Europäische
 ? Spitzklette, Gewöhnliche
 Spitzwegerich
 Steinklee, Weißer, Gewöhnlicher (Kleinblütiger: Neophyt)
 Storchschnabel, Rundblättriger, Spreizender, Kleiner, Weicher, Tauben-,
 Schlitzblättriger
 Strahlen-Breitsame
 ? Sumpf-Brenndolde
 Tännelkraut (beide Arten)
 Taubnessel: Eingeschnittene, Purpurrote, Weiße, Mittlere, Stängelumfassende
 Thymian, Gewürz- (andere Arten indigen)
 Traubenhyazinthe: Weinbergs-, Schopfige T. (Kleine und Schmalblättrige T. indigen,
 Armenische T. Neophyt)
 Tulpe, Wilde (*T. silvestris*)
 Vergissmeinnicht: ?Acker-, ?Hügel-, ?Sand-
 Vogelmiere, Gewöhnliche (?); Bleiche; (Großblütige V. ist indigen!)
 Wachsblume, Kleine (Alpen-W. indigen)
 Wau: ?Färber-, Gelber
 Weg-Distel
 Wegrauke
 Wegwarte
 Wein-Raute
 ?Weinrebe, Wilde (Kultur-Weinrebe: von einheimischen und südeuropäischen
 Wildformen abstammend) (Fünfblättriger Wilder Wein: Neophyt)

Wicke, Gewöhnliche Schmalblättrige
Wolfsmilch, Kreuzblättrige, Sonnenwend-, Sichel-, Garten-, Kleine
Zaunrübe, Schwarzfrüchtige (indigen: Rotfrüchtige Z.)
Ziest, Einjähriger
Zirnet, Großer
Zitronenmelisse

Beispiele für Neophyten (NA = Nordamerika):

Alant, Klebriger (Mittelmeergebiet; Alantarten der G. *Inula* dagegen indigen außer:
Echter Alant: S-/SO-Europa)
Alraunenwurzel, Falsche (NA)
Ampfer: Weidenblatt-A.; Schmalblättriger A., Gemüse-A., Garten-A.
Arznei-Engelwurz, Gewöhnlicher (N-Europa, W-Asien)
Aster: Raublatt- (Nordamerika), Kleinblütige, Lanzettblättrige (NA), Weidenblättrige (NA),
Kahle (NA), Bunte Glattblatt-, Gewöhnliche Glattblatt- (NA)
Barbarakraut, Mittleres (andere Arten indigen)
Beifuß, Österreichischer (O-Europa bis Sibirien), Estragon (O-Europa), Kamtschatka-,
Einjähriger (SO-Europa, Asien), Zweijähriger (SO-Europa, Asien, NA),
Armenischer
Beinwell: Futter-, Rauer (Kaukasus, N-Persien), Knollen- (Balkan), andere Arten indigen
Berufskraut, Kanadisches (Nordamerika)
Blaustern: Sibrischer B. (Ukraine, Kaukasus), Schöner B. (Heimat unbekannt)
(Zweiblättriger B. indigen)
Bocksdorn (China)
Braunwurz, Frühlings- (submediterrän, ostpräalpin) (andere B.-Arten indigen)
Bruchkraut, Behaartes (submediterrän)
Büchsenkraut, Großes (NA)
Doppelsame, Schmalblättriger D., Mauer-D., Ruten-D.
Eberwurz: Acanthusblättriger (Balkan)
Ehrenpreis, Fremder, Persischer (SE-Asien), Faden- (Kaukasus, Kleinasien)
Erdbeerspinat, Echter
Esche: Blumenesche (S-Europa bis Kleinasien), Pennsylvanische E. (NA)
Eschenahorn (NA)
Esparsette, Futter-
Federblume (SW-Europa bis Zentralasien)
Federnelke (lokal eingebürgert)
Feinstrahl, Einjähriger (Nordamerika)
Felsenbirne (NA)
? Felsen-Steinkraut (*Aurinia saxatilis*), Status unklar
Fetthenne, Kaukasus-, Blassgelbe, Spanische, Ausläufer- (Ostasien)
Fingerkraut, Norwegisches, Mittleres, ?Graues
Flieder, Gewöhnlicher (SO-Europa)
Flockenblume: Schwärzliche (evtl. auch indigen); Sparrige F. (SO-Europa,
W-Asien), Stern- (Mittelmeergebiet), Sonnenwend- (S-/W-Europa)
Fuchsschwanz: alle Arten bis auf Aufsteigender Fuchsschwanz (dieser ist
archaeophytisch)
Gänsefuß, Australischer (Australien, Tasmanien, Neuseeland);
Klebriger G., Gestreifter G.
Gänsekresse, Kaukasische
Garbe, Meerfenchelblättrige (SO-Europa)
Gauklerblume: beide Arten aus Nordamerika
Geißraute (ostsubmediterrän)
Gelbdolde (östl. Mittelmeergebiet)

Geröll-Wurmfarm (SW-, W-Europa)
 Gilbweiderich, Punktierter (andere Arten indigen)
 Ginster, Gestreifter
 Gipskraut, Rispigee; Durchwachsenblättriges; Schwarzwurzel-G. (andere G-Arten aber indigen)
 Glockenblume, Marien- (westmediterran); Rautenblättrige (präwestalpin)
 Goldregen
 Goldrute (Großblättrige, Kanadische, Späte; alle NA; übrige Arten indigen)
 Götterbaum (Nordchina)
 Graukresse, Gewöhnliche (häufig in Osteuropa; bereits westl. von Warschau vorkommend)
 Grausenf, Gewöhnlicher
 Greiskraut, Frühlings- (O-Europa, Vorderasien), Schmalblättriges (Südafrika)
 Grundnessel
 Habichtskraut, Traubiges (Alpen, S-/SO-Europa)
 Haferwurz (Mittelmeergebiet)
 Hartriegel, Weißer (NA)
 Hauhechel, Gelbe, Bocks-
 Hauswurz, Bärtiger, Funcks-
 Herkulesstaude (Kaukasus)
 Hohldotter
 Hohlsame, Strahlen- (östl. Mittelmeergebiet)
 Hornmohn, Gelber (*Glaucium flavum*)
 Hungerblümchen, Hain-
 Johanniskraut, Großes Kanadisches
 Kalmus (*Acorus calmus*) (SO-Asien)
 Kamille, Strahlenlose (NO-Asien, Nordamerika)
 Kermesbeere, Asiatische (*Phylolacca*; Ostasien)
 Klee, Gestreifter, Rauer, Behaarter Backen-
 Klee-Seide (Mittelmeerländer)
 Knollenkümmel, Französischer (Gewöhnlicher K. evtl. archaeophytisch)
 Knopfkraut, Behaartes (Anden), Kleinblütiges (Peru)
 Knöterich: Himalaya-Berg-Kn.; Japanischer Flügel-Kn.; Bastard-Flügel-Kn., Sachalin-Flügel-Kn.
 Krähenfuß, Zweiknotiger
 Kratzdistel, Englische (W-Europa)
 Kresse: Pfeil-, Verschiedenblättrige, Virginische, Dichtblütige
 Lattich: Tataren- (Osteuropa), Großblättriger Milch- (Kaukasus)
 Laugenblume, Krähenfußblättrige (Südafrika, heute weltweit)
 Leimkraut, Gabeliges; Hain-L.; Französisches L.
 Leimsaat (westl. NA)
 Leinkraut, Ginsterblättriges (O-submediterran), Ruten- (SO-Europa), Gestreiftes (W-Europa)
 Lerchensporn, Gelber (aus Südalpen); Blassgelber Lerchensporn (ital. Gebirge, Jugoslawien)
 Lorbeerrose, Schmalblättrige (*Kalmia*)
 Löwenmaul, Großes (westl. Mittelmeergebiet)
 Lupine (*L. polyphyllus*)
 Mahonie, Gewöhnliche (*Mahonia aquifolium*) (westl. Nordamerika)
 Margarite, Spätblühende (Ungarn, Rumänien, Serbien)
 Meerrettich (Gewöhnlicher)
 Melde, Verschiedensamige; Tartaren-M.
 Milchstern: Nickender M. (östl. Mittelmeergebiet), Bouches M. (O-/SO-Europa), Pyramiden-M. (S-,SO-Europa)
 Minze, Hain-, Gewöhnliche Grüne, Kahle Grüne, Bastard-
 Mönchskraut, Rosenrotes (Kaukasus)
 Moosbeere, Großfrüchtige

Nabelnüsschen, Frühlings- (ostpräalpin, submediterran; Wald-N. ist indigen)
Nachtkerze (u.a. Kleinblütige, Schlesische u.v.a.)
Nachtschatten, Saracha- (Südamerika), Argentinischer (Chile), Gelbfrüchtiger,
Rotfrüchtiger, Dreiblütiger (NA)
Nachtviole
Nadelkraut (Australien, Neuseeland)
Nagelkraut, Dachziegelartiges
Narzisse: Dichter-N. (W-Europa) (Osterglocke und Sternnarzisse indigen)
Perlkörbchen, Großblütiges (Nordamerika, SO-Asien)
Perückenstrauch, Europäischer (SO-Europa bis Mittelasien)
Pfefferminze (Heimat unbekannt, heimatlos?)
Pflaume (alle Arten: Gewöhnliche, Kirsch-: Kleinasien, Persien, Kaukasus)
Porst, Grönländischer
Radmelde
Rauke: Wolga-, Glanz-, Loesels, Ungarische, Orientalische
Ritterspornarten: Orientalischer R., Garten-R. (Acker-R. ist Archaeophyt, keine
R.-Art indigen)
Robinie (= Gewöhnliche Scheinakazie): Nordamerika
Rose, Kartoffel-
Rosskastanie: Balkan (1576 in Deutschland eingeführt!)
Sand-Flohsame (Osteuropa)
Sauerkirsche (SO-Europa, Kleinasien)
Sauerklee: Aufrechter (wohl NA), Hornfrüchtiger (Mittelmeergebiet, heute weltweit),
Dillenius (NA), Zehnblättriger (Mexiko)
Schafgarbe, Blassrote
Scheinerdbeere (Gebirge Südostasiens)
Schlagkraut, Spitzklettenblättrige (NA)
Schmetterlingsstrauch (China)
Schneckenklee, Arabischer
Schneebeere, Gewöhl. (östl. NA)
Schöterich, Sparriger
Schwedenklee
Schwertlilie: Bleiche S. (S-Alpen), Holunder-S. (Hybride), Gelbliche (O-Europa),
Grasblättrige (SO-Europa)
Seide, Chilenische, Wicken-, Warzige (NA), Knöterich- (Mittelmeergebiet), Nordamerikanische
Seidenpflanze (östl. NA)
Senf, Schwarzer
Siegessäule, Herzblättrige (S-Chile)
Sockenblume (*Epimedium*; beide Arten: Alpen-Sockenblume, aus Oberitalien,
Albanien, sowie Gefiederte Sockenblume, aus Trans-Kaukasus, Nordpersien)
Sommer-Knotenblume (*Leucojum aestivum*) (S-, SO-Europa)
Sonnenhut, Rauer (NA), Schlitzblättriger (NA)
Spierstrauch (*Spiraea*): alle Arten eingeführt: NA, Ostasien, Ulmen-Spierstrauch
auch SO-Alpen, Balkan, Karpaten, NO-Asien
Spitzklette (alle Arten eingeführt: SO-Europa, NA)
Spornblume, Rote
Springkraut, Drüsiges (=Indisches) (Himalaya), Orangeblütiges (NA),
Kleinblütiges (NO-Asien) (Großblütiges S. ist indigen!)
Stachelgurke
Stechginster, Gewöhnlicher
Storchschnabel, Felsen-, Sibirischer (Osteuropa), Pyrenäen-, Zurückgebogener
(südeurop. Gebirge), Knotiger (submediterran), Pupurner Stink- (Mittelmeergeb.)
Sumach (NA)
Taglilien: Gelbrote (China), Gelbe (Norditalien, Slowenien)
Tausendblatt, Verschiedenblättriges (andere Arten indigen)
Telekie (SO-Europa)

Tellerkraut, Sibirisches (*Claytonia*) (lokal eingebürgert); Gewöhnliches T.
 Teufelsabbiss, Östlicher (SO-Europa) (Gewöhnlicher T. indigen)
Thuja occidentalis (N-/W-China, eingebürgert z.B. auf den Mauern von Boppard)
 Topinambur (NA)
 Traubenkirsche, Späte (östl. NA) (Gewöhnliche T. ist indigen!)
 Traubenkraut (alle 3 Arten; NA)
 Veilchen, Wohlriechendes, Blaues
 Weinbeere, Japanische (Japan, China, Korea)
 Walnuss, Echte
 Wanzensame: Grauer W., Schmalflüglicher W.
 Wasserlinse: Rote W., Zierliche W. (Amerika); andere W.-Arten indigen
 Wasserpest: alle Arten (*Lagarosiphon major*) (Südafrika); Kanadische, Argentinische,
 Schmalblättrige
 Wasserschraube, Gewöhnliche (mediterran, subtropisch)
 Weichsel, Mittlere (pannonischer Raum)
 Weidenröschen, Drüsiges (NA, andere Arten indigen)
 Weißrübe, Wilde
 Wendlich
 Wicke, Gelbe, Großblütige, Maus-, Acker-Schmalblatt-, Zottige, Bunte
 Winterling, Europäischer (*Eranthis*)
 Wolfsmilch, Niederliegende (Ostasien), Gefleckte (NA)
 Wollblatt, Großköpfiges (NA)
 Wucherblume, Großblättrige (SO-Europa); Grauhaarige (östl. Mittelmeergeb.)
 Ysop, Gwöhnlicher
 Zackenschötchen, Orientalisches
 Zaunwinde: Wald- (submediterran), Schöne (NO-Asien); andere Arten indigen
 Zürgelbaum (*Celtis occidentalis*) (östl. Nordamerika, lokal eingebürgert)
 Zweizahn, Schwarzfrüchtiger, Verwachsenblättriger (andere Zweizahnarten
 indigen)
 Zymbelkraut, Mauer-

Hinweis: die vorstehende Aufzählung ist weitgehend – mit Ausnahme der Gräser, die unberücksichtigt blieben – vollständig; bei den Neophyten blieben aber die meisten der unbeständig und/oder nur lokal eingeführten Taxa sowie einige Unterarten und Hybriden unberücksichtigt (nach HAEUPLER/MUHR). **Alle gängigen nicht genannten Taxa (außer bei den Gräsern) sind daher als indigen zu bewerten.** Die paläontologische Relevanz dieser Daten liegt darin, dass auf diese Weise deutlich wird, wie stark verarmt die indigene Flora Mitteleuropas ist und dass viele uns vertraute Taxa – selbst Gänseblümchen – natürlicherweise (indigen) nicht im postpleistozänen Deutschland vertreten waren.

MIKROORGANISMEN:

Bakterien aus dem Permafrost Sibiriens erweisen sich noch nach 40.000 Jahren, wahrscheinlich sogar nach 3 Millionen Jahren (laut einem Einzelbericht, wobei aber eine rezente Kontamination als unwahrscheinlich gilt) als lebensfähig. Dabei handelt es sich aber nur um wenige an die Kälte adaptierte Arten; z.T. stark pigmentiert. Sie überleben in dünnen Wasserfilmen oder arktischen unterirdischen Teichen, die allseits von Permafrost eingeschlossen sind. Unklar ist noch, wie sie sich vor DNS-Schäden durch die Hintergrundstrahlung schützen; diese dürfte ausreichen, die halbe Population in 200.000 Jahren absterben zu lassen, sofern sie sich in einem Ruhezustand ohne metabolische Aktivität befinden (und daher in dieser Zeit unfähig sind, DNS-Schäden zu reparieren). Ob sie dagegen über einen Mechanismus verfügen, auch in extremer Kälte einen

gewissen Metabolismus, primär zu Zwecken der DNS-Reparatur, aufrechtzuerhalten, ist unbekannt.

Aus Grönlandeis wurde RNA eines 140.000 J alten Tabakmosaikvirus extrahiert, dessen Infektiosität aber unbekannt ist. Daneben wurden auch über 200 Arten von Pilzen – einige bis zu 140.000 J alt – aus dem Grönlandeis isoliert. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, dass mit dem Abschmelzen des Eises alte Mikroorganismen und Viren freigesetzt und reaktiviert werden.

Aus einem 17000 J. alten Bisonknochen wurden DNS-Reste von Tuberkelbakterien (*Mycobacterium tuberculosis*) extrahiert, wobei aber Kontrollversuche zur Ausschaltung des Kontaminationsrisikos unterblieben. Vermutlich wurde die TBC in Amerika von Säugetieren aus der alten Welt, die über die Bering-Brücke einwanderten, eingeschleppt, wobei sich dann die Menschen infizierten, die die Tiere jagten.

Fossile DNS: In Permafrostböden Sibiriens wurde fossile DNS außerhalb von Fossilien nachgewiesen, d.h. einfach innerhalb des Bodens. Dies ermöglicht es, Flora und Fauna auch in Abwesenheit von Fossilien zu rekonstruieren. Allerdings ist das genaue Alter oft nicht klar, z.B. könnte die fossile DNS ja in tiefere und damit ältere Bodenschichten gewaschen worden sein. Die tierische DNS kommt dabei offenbar aus Zellen, die mit den Faeces oder Urin in den Boden gelangten (dies erklärt die Dominanz von DNS von großen Tieren, die entsprechend viel Exkremente produzieren). Die Pflanzen-DNS ist bis 300000 - 400.000 Jahre alt, darunter 19 Taxa von Angiospermen, Gymnospermen und Moosen. Sie stammt wohl überwiegend aus Wurzeln, nicht von Pollen (da Pollen kaum Chloroplastensequenzen enthalten) und ist damit ortsgebunden und nicht – wie Pollen – von anderen Orten eingetragen. Daneben DNS von 8 Tiertaxa (darunter Mammute, Steppenbison), nach der Radiokarbondatierung der Sedimente bis 30000 Jahre alt. Man schätzt, dass sich im Permafrost sequenzierbare DNS-Fragmente bis zu ca. 1 MA erhalten können.

Gleichzeitig belegen die DNS-Fossilien, dass die Beringia-Region zwischen Sibirien und Alaska eine vegetationsreiche Steppe war, keine arme Tundra. Der Anteil der Gräser verminderte sich allerdings in den DNS-Proben vor 11000 Jahren von 36 % auf 3 % --- dies könnte andeuten, dass klimatische Veränderungen eine größere Rolle an der Massenextinktion von Mammuten und anderen großen nordamerikanischen Säugern gespielt haben als bisher angenommen! Gleichzeitig verringerte sich der Anteil der echten Gräser (Poaceae) erheblich, während sich die Cyperaceae (Seggen) ausbreiteten, was ebenfalls mit den megafaunalen Extinktionen zusammenhängen könnte (Sci. 300, 407+792).

Aus Flüssigkeitsinklusionen der Riesenkristalle der Naica-Höhle (Mexiko) konnten Bakterien gewonnen werden, die in Kultur revitalisiert wurden und sich vermehrten und nicht identisch mit bekannten Bakterienarten sind, auch wenn sie Ähnlichkeit mit Bakterien aufweisen, wie sonst in vulkanischen Arealen und Höhlen gefunden werden. Ihr Alter wird – auf der Basis der Wachstumsrate der Kristalle – auf 10000 bis 50000 Jahre geschätzt; sie müssen unter extremsten Bedingungen überlebt haben.

land-land plei

ANGIOSPERMEN:

Als größte Pflanze und größtes Lebewesen überhaupt gilt eine klonale Kolonie der Amerikanischen Zitterpappel *Populus tremuloides*; sie umfasst ca. 47000 Baumstämme, die durch

Rhizome miteinander verbunden sind; Gesamtgewicht ca. 6000 (naA 59000) Tonnen. Die einzelnen Stämme erreichen nur ein Alter von ca. 100 - 130 Jahren bei einer Höhe von meist nur 20 – 25 m, dann sterben sie ab. Das Gesamtalter der Kolonie wird auf mehrere tausend Jahre, aber < 14000 Jahre geschätzt. Durch Maultierhirsche in ihrem Bestand bedroht. Gesamtfläche 43,6 Hektar („Pando aspen“, Utah) (PLoS One 13: e0203619).

Ältester heute noch lebender nicht-klonaler Einzelbaum: eine 5068 J. alte Grannenkiefer (*Pinus longaeva* oder *P. aristata* var. *longaeva*) aus den White Mountains im SO Kaliforniens (die Grannenkiefern leben in einer Höhe von 2900 – 3500 m) (5068 Jahre gemäß Stand 2017). Ältester Baum Europas ist eine Schlangenhaut-Kiefer (*Pinus leudodermis*) > 1075 Jahre (BdW 3/20: 11).

Unter einer Fichte (*Picea abies*) in Schweden wurde 9550 Jahre altes Wurzelholz gefunden, das genetisch identisch mit dem darüber wachsenden Baum sein soll (Wikip.: Fichte). Die Fichte trieb immer wieder aus dem Wurzelstock aus; der oberirdisch sichtbare Baum ist viel jünger (BdW 3/20: 11).

Mammutbäume (*S. giganteum*) können zwar wahrscheinlich auch ein Alter von 6000 J. erreichen, die ältesten noch lebenden datieren aber nur auf 3500 J (dabei max. 110 m Höhe und 30,8 m Umfang). Eine 1977 in einem Sturm umgeworfene Küstensequoie (*S. sempervirens*) war dagegen 6200 J. alt; ein anderes Exemplar wurde 1991 auf 111,25 m gemessen (Kalifornien, Redwood National Park, Humboldt Country) als höchster lebender Baum der Erde.

Zum Vergleich:

Höchster Baum Deutschlands: eine Douglasie mit 60,1 m im Eberbachen Stadtwald (*Pseudotsuga taxifolia*); in Nordamerika wird diese Art bis zu 100 m hoch.

Eine Eibe (*Taxus baccata*) aus North Wales wird auf 4000 bis 5000 Jahre geschätzt.

Als älteste rezente Einzelpflanze gilt ein Kreosot-Strauch aus der Wüste Kaliforniens (*Larrea divaricata*), dessen Alter bei Zugrundelegung der rezenten Wachstumsraten auf > 11000 J geschätzt wird (allerdings könnte es sein, dass er früher, als es feuchter war, schneller gewachsen ist). Der Kreosot-Strauch wächst von innen nach außen, indem von den äußeren Rändern des Wurzelstocks neue Stämmchen austreiben, während die zentralen Stämmchen absterben; die einzelnen Stämmchen werden nur einige Jahrhunderte alt. Durch dieses zentrale Absterben zerfällt der Strauch im Laufe der Zeit in einen Ring von Einzelsträuchern; der auf > 11000 J. geschätzte „Strauch“ stellt einen solchen Ring mit einem Durchmesser von 7,8 m dar (Stand 2004). Neuerdings geht man von 11.700 Jahren aus. Ein anderer Kreosotbusch wird sogar auf 12.150 Jahre geschätzt, das Alter ist aber noch nicht bestätigt (Wikipedia).

Etwas jünger (9550 J.) ist eine Fichte auf etwa dem 60. Breitengrad in Schweden; sie überlebte, weil sie aus ihrem Wurzelstock neue Stämme mit einem Alter von 375, 5660 und 9000 Jahren austreiben konnte (Pressenotiz). Die Grannenkiefern in den White Mountains Kaliforniens erreichen bei nur max. 12 m Höhe ein Alter von bis zu 4773 Jahre.

Im Jahr 2010 wurde dann von einem 13000 Jahre alten Eichenbusch (**Jurupa-Eiche**) der Art *Quercus palmeri* aus den Jurupa Hills in Südkalifornien berichtet. Die Pflanze klonete sich selbst und produzierte offenbar keine Eicheln. Sie nutzte die in Kalifornien häufigen Buschfeuer zum Klingen, indem aus den verkohlten Stämmen jeweils neue Triebe sprossen, die extrem langsam wuchsen, aber eine Länge von mehr als 20 m erreichen können. Aus den Ringen im Holz dieser Ableger wurde jetzt das Alter von ca. 13000 Jahren errechnet (andere Schätzungen reichen aber von 5000 bis 30000 Jahre).

Als noch älter gelten aber eine Zitterpappel („Pando“; *Populus tremuloides*) aus Utah – vermutetes Alter einiger Teile: 80000 Jahre – sowie eine Stechpalme in Tasmanien, deren Alter mit 43000 Jahren vermutet wird. 13000 Jahre alt ist ein Klon von *Gaylussacia brachycerium* aus der Familie Eriaceae in Pennsylvania.

Bei „Pando“ sind – im Gegensatz zu anderen klonalen Kolonien – die verschiedenen überirdischen Stämme durch ein einheitliches unterirdisches Wurzelsystem miteinander verbunden. Allerdings ist es eine Definitionsfrage, ob man hier von einem „einzigem“ Baum sprechen kann (Wikipedia).

Bei der vorstehend genannten „Stechpalme“ handelt es sich um einen > 43600 Jahre alten Klon von *Lomatia tasmanica* (King's Holly, ad Proteaceae). Die Pflanze existiert in einem einzigen Exemplar in Form von ca. 500 bis 8 m hohen strauchförmigen Schösslingen, die sich nur durch Wurzeläusläufer und Ableger (Schösslinge) über eine Fläche von 1,2 qkm verbreitet haben; keine sexuelle Vermehrung möglich (triploider Chromosomensatz). Individuelle Stämme erreichen zwar nur ein Alter von höchstens 300 Jahren, bringen aber neue Schösslinge hervor. Alle 500 Individuen sind damit Ableger einer einzelnen Pflanze. Das Alter von mind. 43600 Jahren ergab sich allerdings nur daraus, dass man 8,5 km nordwestlich des heutigen Bestandes einen fossilen Blattrest fand, der sich als morphologisch identisch mit dem lebenden Exemplar erwies und nach der C-14-Methode auf 43600 Jahre datiert wurde. Holzkohle wurde auf ca. 39000 Jahre datiert. Letztendlich besteht aber keine Sicherheit, dass das gefundene Blatt tatsächlich von dem Klon stammt; es könnte auch auf einen diploiden Vorfahren zurückgehen (Wikipedia).

Das Alter einer großen Seegraskolonie von *Posidonia oceanica* im Mittelmeer wird auf 12000 bis maximal 80.000 Jahre geschätzt (irgendwann zwischen 10000 und 80000 Jahre lag die Region allerdings über dem Meeresspiegel).

Eucalyptus recurva (Australien): Klone bis 13000 Jahre alt

Herbstfärbung der Bäume: die bunte Herbstfärbung ist für die Bäume mit einem erheblichen Aufwand verbunden, der sich irgendwie lohnen muss. Nach einer neuen Theorie wollen die Bäume damit bestimmten Insekten (wohl speziell Blattläusen) signalisieren, dass sie sich woanders für den Winter niederlassen sollen, denn die Insekten, die auf einem Baum überwintern, fressen und vermehren sich im kommenden Jahr auf diesem Baum. Speziell Blattläuse sind wählerisch bezüglich ihrer Nahrung und nutzen Farbsignale, um ihre Lieblingsbäume zu finden. Wegen des erheblichen Schadens, den sie für die befallenen Bäume anrichten, macht es evolutionstheoretisch Sinn, dass die Bäume auch aufwendige Abwehrmaßnahmen ergreifen. So fand man heraus, dass sich das Laub derjenigen Baumarten am stärksten gelb oder rot verfärbt, die von den meisten Blattlausarten befallen werden. Die Baumarten, die stärker von Insekten befallen werden, müssen mehr Aufwand für Farbsignale betreiben, um die Insekten davon abzuschrecken, sich für den Winter (als Ausgangspopulation für das kommende Jahr) auf ihnen niederzulassen (Nat. 412, 136).

Grundsätzlich entsteht die Herbstfärbung der Blätter dadurch, dass das Chlorophyll wertvolle Stoffe, insbesondere Stickstoff, enthält, die geschützt werden müssen. Dazu wird das in den Blättern vorhandene Chlorophyll zerlegt und bis zum Frühjahr in Stamm und Ästen gespeichert. Die orangen und gelben Farbstoffe – die bisher vom intensiven Blattgrün überdeckt waren – sind dagegen für die Pflanze verzichtbar.

Die Blätter werden abgeworfen, um die Verdunstung und damit den Wasserbedarf zu reduzieren. Eine Birke verdunstet pro Tag über die Blätter 70 l Wasser; im Winter ist dieser Verlust nicht kompensierbar, da zu wenig Wasser in den gefrorenen Boden einsickert und daher auch nur wenig Wasser über die Wurzeln aufgenommen werden kann. Das Abfallen der Blätter kommt dadurch zustande, dass jedes Blatt an seinem Ansatz über Schwellzellen verfügt. Wenn sich das Chlorophyll zersetzt, beginnt die Bildung eines Proteins, das über eine Kettenreaktion die Schwellzellen zum Anschwellen bringt; dadurch wird der Nährstofftransport zum Blatt unterbrochen; ein feiner Riss am Blattstiel entsteht.

Im Jahr 2012 wurde von der Leimkrautart *Silene stenophylla* berichtet, die nach 31800 Jahren im Permafrost wieder zum Blühen gebracht wurde. Pflanzenüberreste wurden aus unterirdischen Höhlen gewonnen, die Erdhörnchen als Futtermittel gegraben hatten. Sie liegen heute ca. 38

Meter unter der Oberfläche des Permafrostbodens und waren zu keinem Zeitpunkt aufgetaut (www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1118386109).

Aus unreifen Früchten der Pflanze wurde Placentagewebe entnommen; daraus entwickelten die Forscher im Labor kleine Setzlinge, die eingepflanzt wurden und sich normal entwickelten. Vor der Blüte waren im Vergleich mit modernen Pflanzen keine Unterschiede erkennbar. Im Blütenbau zeigten sich aber Unterschiede: die Blütenblätter moderner Pflanzen sind breiter, stärker gefurcht. Alle modernen Blüten sind zweigeschlechtlich; die alten Pflanzen bildeten zunächst rein weibliche Blüten und danach erst zweigeschlechtliche. Bestäubte man die „alten“ Blüten mit Pollen aus „alten“ Blüten, entwickelten sich Samen, aus denen neue Pflanzen entstanden.

Insgesamt wurden aus dem Placentagewebe von 3 unreifen Früchten jeweils mindestens 12 Pflanzen gezogen (alle Früchte aus dem gleichen Erdhörchenbau; Alter: 31800 +/- 300 Jahre). Alle 36 Pflanzen waren morphologisch einheitlich und unterschieden sich in der Form der Blütenblätter sowie Ontogenese der Blüten (erst weibliche, dann zweigeschlechtliche Blüten) von rezenten Exemplaren. Die Unterschiede können daher nicht auf nachträglichen Mutationen beruhen.

Die kumulierte Gammastrahlung, denen das Pflanzengewebe in den 31800 Jahren ausgesetzt war, wurde auf 0,07 kGy kalkuliert – die bisher höchste bekannte Dosis, die von Geweben überlebt wurde und die die Bildung keimfähiger Samen zuließ. **Diese Pflanzen von *Silene stenophylla* stellen damit den ältesten lebenden multizellulären Organismus.** Das Placentagewebe unreifer Früchte zeigt eine hohe Kryoresistenz im Permafrost.

Das Überleben von anaeroben sowie aeroben, sporenbildenden und nicht-sporenbildenden Bakterien, Grünalgen, Cyanobakterien, Hefepilzen, Actinomyceten, Micromyceten und Protozoen im Permafrost ist schon länger bekannt. Auch lebensfähige Sporen von Moosarten wurden schon berichtet.

Als bisher älteste Samen, die erfolgreich zum Keimen gebracht wurden, wurden in dieser Arbeit eine Dattelpalme aus dem 1. Jahrhundert vom Toten Meer sowie *Nelumbo* aus dem 8. Jahrhundert in China erwähnt (1300 ± 270 Jahre alt).

Die Bauten der Erdhörchen wurden im Grenzbereich zum gefrorenen Boden angelegt (der Permafrostboden taut ja im Sommer oberflächlich auf). Früchte und Samen wurden als Vorräte von den Hörchen eingetragen. Manche Kammern enthalten 0,6 – 0,8 Millionen Früchte und Samen. Die permanenten Minustemperaturen und die Trockenheit (das ganze Wasser ist im Eis gebunden) erleichtern die Erhaltung des Biomaterials. Es wurde innerhalb kürzester Zeit nach dem Eintrag gefroren und ist dann nicht mehr aufgetaut. Die Bauten hatten nur einen Eingang, der mit Löss verschlossen wurde; darunter ist dann alles rasch gefroren (Stabilisierung durch Dehydrierung).

Bei Seggensamen (*Carex*) aus den Bauten kam es lediglich zur Vergrößerung des Keimblattes, bei der Ericaceae *Arctous alpina* ließen sich Zellteilungen in Keimwurzeln feststellen, ein Samen von *Rumex arcticus* keimte (öffnete sich) zwar, der primäre Schössling entwickelte sich dann aber aufgrund der Degeneration des apikalen Meristems nicht weiter. Auch Explantate aus dem Keimblatt ließen sich nicht erfolgreich anzüchten.

Samen von *Silene stenophylla* bildeten zunächst Würzelchen (Keimwurzeln) und etwas Kallus, die Kallusbildung stoppte dann aber bald. **Im Endeffekt gelang es also bei keiner Art, Pflanzen aus**

reifen Samen zu züchten – und dies, obwohl die Samen von *Silene* als besonders frostresistent bekannt sind. Die Züchtung adulter Pflanzen gelang dann schließlich aus dem Placentagewebe unreifer Früchte mit Methoden der Zellkultur und klonalen Mikropropagation. Die Pflanzen blühten wie üblich im zweiten Jahr; 100 % ihrer Samen (rezente Kontrollen: ca. 90 %) keimten und zeigten die gleichen Merkmale wie die Elterngeneration.

Eine rezente Kontamination (wie im Falle der Lupinensamen in den Lemmingbauten Nordamerikas) konnte sicher ausgeschlossen werden.

Als Gründe, weshalb sich nur Placentagewebe unreifer Früchte als Quelle für die Züchtung kompletter Pflanzen eignete, werden genannt: Die hohe Konzentration organischer Substanzen einschl. Saccharose, die für die Kryoresistenz wichtig ist. Außerdem enthält die Placenta den morphogenetischen Faktor, der aus phenolischen Komponenten zusammengesetzt ist. Phenolische Verbindungen, die sich bei niedrigen Temperaturen im Pflanzengewebe ansammeln, besitzen aber Schutzfunktion. Und letztendlich waren die Pflanzen insgesamt an kaltes, trockenes Klima angepasst. Gut erhaltene Placenten fanden sich auch nur bei intaktem Perikarp; sie waren also hermetisch eingeschlossen. Es ist allgemein bekannt, dass sich unreife Gewebe und Organe in vitro besser entwickeln als reife (www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1118386109).

Regenwälder: die Zusammensetzung der Regenwaldflora zeigt phylogenetische Zusammenhänge. So gibt es Assoziationen zwischen der mittel-/südamerikanischen und afrikanischen (vor allem west-/mittelafrikanischen Flora), die auf die frühere Verbindung von Amerika und Afrika im Westen Gondwanas hinweisen. Die madagassischen Regenwälder sind dagegen eng mit den indopazifischen (SE-Asien) verwandt, und auch im Bereich der Ostküste Afrikas finden sich noch Verbindungen nach Südostasien. Indopazifische Wälder reichen daher von Ostafrika und Madagaskar bis nach Australien und in die Pazifikregion.

Daneben finden sich Assoziationen zwischen den nördlichen subtropischen Wäldern Asiens und jenen Amerikas, wobei diese subtropischen Wälder in Amerika aufgrund des kühleren Klimas in den Bergregionen weiter nach Süden bis in die Tropen hinein reichen.

In einer groben Gliederung lassen sich die Regenwälder somit in amerikanisch-afrikanische und indo-pazifische einteilen. Die indo-pazifische Region entspricht mit Ausnahme Südasiens dem ehemaligen Ost-Gondwana. Ein Florenaustausch zwischen Indien und SO-Asien begann vor 45 MA; zwischen SO-Asien und Australien, den pazifischen Inseln und Neu-Guinea vor 15 MA.

Noch über den sich öffnenden Atlantik standen die amerikanische und afrikanische Flora bis ins frühe Tertiär miteinander in Verbindung; danach hörte der Florenaustausch auf. Die afrikanische Regenwaldflora fällt durch eine besonders ausgeprägte Homogenität auf, möglicherweise als Folge von Kontraktionen und Wiederausbreitungen im Rahmen von Eiszeitzyklen. Unklar ist dagegen, ob die Trockenwälder in Amerika, Afrika, Madagaskar und Indien ein einheitliches Biom darstellen, oder ob Selektionsfaktoren wie Trockenheit und Feuer ähnliche Arten selektionierten, so dass sich die Trockenwälder sekundär aneinander anglichen. (PNAS 115: 2037).

SCHWÄMME: eine bestimmte rezente Riesenschwammart der Antarktis (aus der Klasse der Glasschwämme), die bis 2 m groß wird (und bis 1,7 m Durchmesser), in – 2 Grad kaltem Wasser lebt und einen extrem langsamen Stoffwechsel hat, soll bis zu ca. 10000 Jahre alt werden können; das Alter der Tiere wurde indirekt aus ihrem Sauerstoffverbrauch (Stoffwechselrate) bestimmt (*Anoxycalyx joubini*, früher *Scolymastra joubini*). Langsamster Stoffwechsel und niedrigster Sauerstoffverbrauch im gesamten Tierreich; lebt in Symbiose mit endosymbiontischen Bakterien).

Altersrekorde Zum Vergleich:

Auch Tiefseekorallen können mehrere tausend Jahre alt werden (*Gerardia* sp. and *Leiopathes* sp. mit 2,742 bzw. 4,265 Jahren auf der Basis von Wachstumsraten kalkuliert); die schwarze Koralle *Antipatharia* > 2000 Jahre (Golf von Mexiko), naA aber > 4000 Jahre (Sci. Nat. 104: 63), der Schwamm *Xestospongia muta* (Karibik) > 2300 Jahre.

Bei den Bilateralia erreichte die Muschel *Arctica islandica* 507 Jahre, der Grönland- oder Eishai (*Somniosus microcephalus*) etwa 400 Jahre (wächst unter 1 cm pro Jahr; geschlechtsreif mit 134 – 178 Jahren, größter Fisch der arktischen Gewässer) (Sci. 353: 702), ein Koi-Fisch 226 Jahre, ein Grönlandwal mindestens 211 Jahre (ältestes Säugetier), Süßwasserperlmuscheln (*Margaritifera margaritifera*) 210 bis 250 Jahre, Seeigel (*Strongylocentrotus*) über 200 Jahre, Röhrenwürmer an hydrothermalen Quellen (*Escarpia*) über 300 Jahre, Granatbarsche bis 150 Jahre, Tardigrada (in cryptobiotischem, getrockneten Zustand) fast 120 Jahre, Störe bis 125 Jahre, Orcas > 101 (naA > 105) Jahre.

Der Altersrekord eines terrestrischen Tieres liegt bei 255 (naA 256) Jahren für eine Aldabra-Riesenschildkröte in einem Zoo in Indien (+ 2006), gefolgt von weiteren Schildkröten mit 188, 177 (Galapagos) und 160 Jahren (Griechische Landschildkröte). Sphendontia erreichen > 118 Jahre, Aras bis 111 Jahre, Elefanten bis 86 Jahre, ein Andenkondor erreichte 80 Jahre, Kakadus bis 80 Jahre, Pferde bis 62 Jahre, Katzen bis 38 Jahre (Wikipedia).

(Altersrekorde im Pflanzenreich s. unter „Angiospermen“ im Pleistozän).

moll-moll plei

MOLLUSKEN: Muscheln: rez. 958 Gattungen und Untergattungen mariner Bivalven mit Fossilnachweis; 906 von diesen sind auch im Pleistozän und/oder Pliozän fossil vertreten, für 52 besteht ein früherer fossiler Nachweis, sie fehlen aber bisher im Pliopleistozän. Die starke Zunahme der Diversität der Muscheln im Laufe des Känozoikums (von ca. 250 Gattungen nach der KTG bei ca. 400 vor der KTG) (Datenbasis: Paleobiology Database Web site www.paleodb.org) kann daher nicht auf einem Sampling Bias beruhen in dem Sinne, dass die rezenten Taxa besser erfasst sind als die fossilen (sog. Pull of the Recent), sondern ist ein reales Phänomen.

Mit anderen Worten: nur 5,4 % der marinen Muschel(sub)gattungen, die auch schon fossil bekannt sind, müssen im Pliozän und Pleistozän „verborgen“ überlebt haben und noch nicht gefunden worden sein; ähnlich hoch ist die Quote für Muscheltaxa, die das Maastricht (mit 6,3 MA etwa ebenso lang wie das Plio-Pleistozän) verborgen überstanden (ca. 13 %). Modelle, die annahmen, dass die Wahrscheinlichkeit der Erhaltung eines Taxons je stratigraphischem Intervall bei 50 % für Muscheln und 60 % für Seeigel liegt, sind damit viel zu pessimistisch. Bei Gruppen mit hohem Potential zur Erhaltung wie Korallen, Bryozoen, Seeigel, Gastropoden und Foraminiferen ist daher davon auszugehen, dass weit mehr Taxa als bisher geschätzt auch tatsächlich fossil gefunden werden (Sci. 300, 1133).

Der Grund für die erhebliche Zunahme der Diversität im Känozoikum, nicht nur bei den Muscheln, sondern auch anderen marinen Gruppen, ist offen, spekuliert wird über:

- die Gebirgsbildungen spülten viele Nährstoffe in die Meere, dadurch Zunahme der biologischen Produktivität
- Öffnung der Ozeane, Regionalisierung, Isolation
- Zunahme der klimatischen Differenzierung und Nischen zwischen Polen und Tropen (Sci. 300, 1069).

arth-arth plei

INSEKTEN: viele rezente Insektenarten reichen bis ins Tertiär zurück, auch wenn sich ihr Verbreitungsgebiet aufgrund der klimatischen Empfindlichkeit und Mobilität inzwischen verschoben hat. Die hohe Diversität der Insekten wird mit dem Alter der Insekten insgesamt, der Morphologie, der Fähigkeit zu schneller Artbildung und den niedrigen Raten natürlicher Extinktion erklärt (Sci. 309, 81).

fisc-fisc plei

FISCHE: mtDNA-Studien zwischen ostafrikan. und indonesischen *Latimeria* (*L. chalumnae* und *L. menadoensis*) deuten nach divergierenden Studien auf eine Dichotomie vor 1,2 – 1,5 MA, naA vor 5 – 7 MA, naA 1,8 – 11 MA. Die Population von *L. chalumnae* auf den Komoren muss nach genetischen Untersuchungen sehr jung sein (ca. 0,1 MA), was für die Abstammung von *L. chalumnae* von einer dritten, noch unbekanntem (erloschenen?) Population spricht. Bei den *Latimeria* der Komoren, vor Südafrika, Kenia, Mosambique und Madagaskar handelt es sich um eine einzige große einheitliche (panmiktische) Population*. Der ursprüngliche Reliktstandort soll dabei Indonesien sein; aufgrund der Meeresströmungen im Indischen Ozean breitete sich die Art dann bis zu den Komoren aus, nachdem dort die vulkanischen Inseln (vor 5,5 und 1,2 MA) entstanden waren. Vielleicht sind Quastenflosser aber rezent noch weiter verbreitet, worauf jüngst bekannt gewordene Schuppen vor Tampa (Florida) aus dem Golf von Mexiko deuten (THENIUS 2000). Genetische Untersuchungen an *L. menadoensis* bestätigten, dass die Genomevolution der HOX-Cluster bei *Latimeria* vergleichsweise langsam erfolgte (PNAS 107, 3622). Nach einer anderen molekularen Studie sollen sich die beiden Arten schon vor 40 bis 30 MA getrennt haben (Gene 349, 227). Im Jahr 2020 wurde von einem in West-Papua gefangenen Exemplar von *L. menadoensis* berichtet, 750 km entfernt von dem bisher bekannten Verbreitungsgebiet der Art (Manado), und die genetische Untersuchung ergab, dass sich dessen Linie schon vor 13 MA von der bisher bekannten Population von *L. menadoensis* abgespalten hat, ein Indiz für eine sehr geringe Rate molekularer Evolution (Sci. Rep. 10: 192).

Nach Sequenzierung des kompletten Genoms von *Latimeria chalumnae* zeigte sich ein genetischer Unterschied zwischen den beiden Quastenflosser-Arten, der dem zwischen Schimpansen und Mensch entspricht. Aufgrund der langsameren Genomevolution in Coelacanthen geht man daher davon aus, dass sich die beiden Arten etwas früher trennten als Mensch und Schimpanse, also vor etwas mehr 6 bis 8 MA (Nat. 496: 311).

* Die *Latimeria chalumnae*, die in den letzten Jahren vor der Küste Nordtansanias nachgewiesen wurden, stellen eine eigene, durch Strömungsverhältnisse isolierte Population dar, die sich nach molekularen Daten vor mindestens 0,2 MA von der Population der Komoren getrennt hat. An der Küste Nordtansanias wurde ein großes Schutzprojekt etabliert (Coelacanth Marine Park) (PNAS 108, 18009).

Angeblich wurde ein Zahn eines Riesenhais *Megaelachus (Carcharodon) megalodon* gefunden, der nicht älter als 11000 Jahre sein kann, was darauf deutet, dass dieser Hai noch bis ins Holozän gelebt haben könnte. Es gibt eine strittige Sichtung eines 30 – 100 m langen Fisches aus dem Beginn des 20. Jahrhunderts. Es gibt Zahnfunde aus dem Pleistozän; man geht heute davon aus, dass er bis ins früheste Pleistozän überlebt hat.

Nach neueren Angaben ist er aber schon vor 2,6 MA ausgestorben; jüngere Zähne sollen auf Umlagerungen in jüngere Schichten beruhen. Ursachen sollen nicht Klimaveränderungen gewesen sein, sondern Beutemangel (Erlöschen verschiedener mariner Säuger, die seine Beutetieren waren, vor allem bestimmte Wale) und die aufkommende Konkurrenz durch die Vorfahren des Weißen Hais sowie räuberische Wale (wie Schwertwale). Vor 16 MA lebte *Megalodon* vorwiegend in warmen Gewässern, später breitete er sich auch in gemäßigtere Zonen aus (z.B. die Küsten Asiens, Australiens und Südamerikas). Seit 5 MA begann sein Niedergang, wobei aber keine Assoziation mit Wassertemperaturen beobachtet werden kann. Dies spricht gegen Klimaveränderungen als Ursache; stattdessen müssen Zunahme von Konkurrenz und Rückgang der Beutetiere als hauptverantwortlich angesehen werden. (BdW 5/2016: 6).

rept-rept plei

REPTILIEN:

In Australien gehörte Riesenschildkröte *Meiolania* mit einer Gesamtlänge von bis 2,5 m (nur von *Colossochelys* und *Stupendemys geographicus* übertroffen); Gattung ab M-Miozän. Im Rahmen der Extinktion der australischen Megafauna erloschen. (Meiolaniidae indet. aber noch im Holozän der Neupou-Halbinsel Neukaledoniens). *Meiolania platyceps* lebte (aufgrund verschiedener Extremitätenproportionen kalkuliert) aquatisch als mariner Herbivor im Küstenbereich, tauchend und dann auf dem Grund laufend wie moderne Schnappschildkröten *Chelydra*), was das rasche Aussterben im Zusammenhang mit dem Absinken des Meeresspiegels im Bereich der Lord Howe Insel bringt, wodurch geeignete Lagunen als Lebensraum verschwanden (Fossil Rec. 6: 1).

In Neukaledonien lebte bis vor 1670 – 1810 J (Datierungsspanne) ein primitiver Eusuchier (*Mekosuchus inexpectatus*) aus der monotypischen Familie Mekosuchidae; es handelt sich um einen sehr primitiven Eusuchier, der Merkmale der Alligatorinen und Crocodylinen vereinigt. Er war ein endemisches Landkrokodil und die einzige Inselform eines landlebenden Krokodils (der ausgestorbene *Quinkana* Australiens aus dem Pleistozän lebte ebenfalls auf dem Festland)*. Die Anpassungen ans Landleben sind bei *Mekosuchus* aus den weiter vorn und seitlich(!) liegenden Nasenlöchern sowie der weiterentwickelten Extremitätenmuskulatur ersichtlich. Länge ca. 2 m. Einige primitive Merkmale der Wangenknochenregion erinnern sogar an Mesosuchia, andere Eigenschaften deuten auf die Stammgruppe aller drei rezenten Unterfamilien. Die Linie zu *Mekosuchus* entstand wahrscheinlich im späten Mesozoikum, als Neukaledonien noch mit Australien verbunden war. Der Mensch war an seinem Aussterben beteiligt.

Im O-Pliozän und U-Pleist. Japans *Tomistoma machikanense* als ca. 8 m langer falscher Gavial.

**Quinkana* (O-Oligozän bis ca. 40 TA), Australien, bis 5 m lang, 200 kg, ad Crocodylidae: Mekosuchinae. Im Pleistozän einer der Top-Prädatoren auf dem Festland; lange Beine und ziphodonte Zähne (lateromedial komprimiert, zurückgebogen und gezackt). Frühe Arten nur 2 m lang, im Plio-Pleistozän dann > 5 m (*Qu. fortirostrum*), zu seiner Zeit der zweitgrößte Beutegreifer Australiens (nach *Megalania prisca*).

Megalia prisca (Australien) als 8 (naA 7) m langer Waran des Pleistozäns, ca. 620 kg, naA 1000 kg); vor ca. 25000 J. (naA vor ca. 50000 J., s. Aussterben von Eiszeittieren!) ausgestorben, naA lebte er vor 1,5 MA bis 40000 Jahren, naA ~ 45 – 50 TA Jahren. Giftproduzierend (gerinnungshemmend), jagte u.a. die Donnervögel und Diprotodonten (rez. Komodowaran: bis 3,06 m)*. Die Besonderheit von Komodowaran und *Megalia* besteht darin, dass sie zwar kurzsichtig sind, mit ihrer Zunge ihre Beute aber bis auf 15 km Entfernung orten können. Beide Arten sind aber nicht näher miteinander verwandt (verschiedene Gattungen!). Extrem schnell und vor allem auch zu gewaltigen Beschleunigungen fähig.

Gatt. *Varanus* (ab oberstem Eozän [Fayum]) im Pleistozän noch in Ungarn und Italien vertreten.

* [Rezent lebt auf Papua-Neuguinea der 6 m lange Krokodilwaran, dieser ist aber Baumbewohner und die große Gesamtlänge ergibt sich durch den aus Balancegründen sehr langen Schwanz; der insgesamt massigste rezente Waran ist der Komodowaran; Groß- und Wasserwaran – beide Australien – werden bis 2,5 m lang. Der Bindenwaran wird auf 3,21 m angegeben].

Im Pleistozän Australiens Riesenschlangen (bis 5 m lange, recht dicke *Wonambi*). *Wonambi* (Fam. Madtsoiidae, letztere M-Kreide bis Holozän in Europa, Afrika, Madagaskar, Südamerika und Australien, insgesamt 90 MA überlebende Schlangenfamilie) ist eine der letzten Madtsoiidae und lebte wahrscheinlich noch zum Zeitpunkt der Ankunft der ersten Menschen in Australien; es handelt sich um eine der primitivsten Schlangen, kladistisch zwischen *Pachyrhachis* und *Dinilysia* (beide Kreide) stehend (s. U-Kreide).

Die australische Python *Montypythonoides* erreichte 8 m Länge und starb ebenfalls im Rahmen der spätpleistozänen Extinktionswelle aus (rezente Netzpythons erreichen aber bis 10 m Länge!).

vöge-vöge plei

VÖGEL:

Zusammenstellung der im Pleistozän auftretenden (bzw. ab Pleist. nachweisbaren) Vogelfamilien nach BRI (nur polytypische Familien, die noch rezent vertreten sind):

- Apterygidae = Kiwis (O Kiwis) (AU)
- Megapodiidae = Großfußhühner (O Hühnervögel) (EU, AS, AU)
- Thinocoridae = Höhenläufer (O Regenpfeiferartige) (SA, terr.)
- Trochilidae = Kolibris (O Seglerartige) (NA, SA)
- Bucconidae = Faulvögel (O Spechtartige) (kosm.)
- Ramphastidae = Tukane (O Spechtartige) (kosm.)
- Furnariidae = Töpfervögel (O Sperlingsartige) (SA)
- Thamnophilidae = Ameisenwürger (O Sperlingsartige) (SA)
- Scytalopodidae (O Sperlingsartige) (Mittelamerika)
- Tyrannidae = Tyrannen (O Sperlingsartige) (NA, SA)
- Dicruridae = Drongos (O Sperlingsartige) (AS)
- Acanthisittidae = Scheinkleiber (O Sperlingsartige) (AU)
- Atrichornithidae = Dickichtvögel (O Sperlingsartige) (AU)
- Pycnonotidae = Bülbüls (O Sperlingsartige) (AS, AF)
- Bombycillidae = Seidenschwänze (O Sperlingsartige) (EU, NA, AS)
- Dulidae = Palmschwätzer (O Sperlingsartige) (Mittelamerika)
- Cinclidae = Wasseramseln (O Sperlingsartige) (EU, NA, AS, SA)
- Nectariniidae = Nektarvögel (O Sperlingsartige) (EU, AS, AF)
- Meliphagidae = Honigfresser (O Sperlingsartige) (AF, AU)

Tanagridae (O Sperlingsartige) (NA)
Coerebidae = Zuckervögel (O Sperlingsartige) (SA)
Vireonidae = Laubwürger (O Sperlingsartige) (NA, SA)
Passeridae = Webervögel (O Sperlingsartige) (kosm.)
Sturnidae = Stare (O Sperlingsartige) (EU, AS, AF)
Oriolidae = Pirole (O Sperlingsartige) (EU, AS, AF)
Callaeidae = Lappenkrähen (O Sperlingsartige) (AU)
Ptilonorhynchidae = Laubenvögel (O Sperlingsartige) (AU)

Ausgerottete Riesenvögel des Pleistozäns und Holozäns:

Aepyornis auf Madagaskar, bis 3 m groß (bis ins 17. Jhd.); F. Aepyornithidae: Pleist. bis Holozän;
Eier bis 31, naA sogar bis 34 cm lang; Volumen 160 x größer als beim Hühnerei. Neuerdings (s.u.) nur noch mit 2 m Höhe und 300 – 500 kg angegeben.

Vorombe titan, Madagaskar, 3 m hoch, 530 – 730 kg; datierte Exemplare: 2350 und 3680 BP), F. Aepyornithidae; größter Vogel aller Zeiten. Die Gattung wurde neu aufgestellt für sehr große *Aepyornis*-Exemplare, die damit aus *Aepyornis* ausgliedern sind (wodurch die Maximalgröße für *Aepyornis* kleiner wird). Funde auf Holozän beschränkt

Mullerornis modestus, *Aepyornis maximus* und *Vorombe titan* lebten nebeneinander in verschiedenen Lebensräumen Madagaskars. Ihre deutlich unterschiedlichen Größen ermöglichten offenbar diese Koexistenz, weil sie unterschiedliche Nischen nutzten.

Dinornis maximus auf Neuseeland (bis 3,5 m, bis subrezent); F. Dinornithidae: Pleist. bis Holozän
F Apternornithidae: Pleist. bis Holozän (AU)
F Raphidae = Dronten (O Taubenvögel): Pleist. bis Holozän (AS)

Im obersten Pleistozän starben die Riesenkränche (Phorusrhacoiden; ad Gruiformes) in Südamerika aus, vor 2,2-1,8 MA mit *Titanis* (ein Einwanderer in Florida) ebenfalls in Nordamerika (2,5 m hoch; 150 kg).

Letzter Nachweis der Phorusrhacidae in Südamerika in Uruguay (sowohl aus dem O-Pliozän oder unteren Pleistozän sowie noch ein Knochenrest inc. sed. aus dem oberen Pleistozän, wobei ein begleitender Rüsseltiermolar auf 17620 +/- 1000 RC-Jahre datiert wurde) (N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 256/2, 229).

Im U-Pleistozän von Krim (Taurida Höhle; 1,8 – 1,5 MA, spätes Villafranchian) *Pachystruthio dmanisensis*, mit geringen Vorbehalten zu den Straußenvögeln gestellt, nur durch einen Femur nachgewiesen, geschätzte Körpermasse 450 kg, der größte Vogel, der jemals in Europa und auf der gesamten Nordhalbkugel gelebt hat, vergleichbar Elefantenvögeln (Aepyornithidae, Madagaskar, bis 700 kg) und Moas, am ehesten *Aepyornis maximus* (450 kg).

Er war ein guter Läufer (im Gegensatz zu den größeren Riesenvögeln auf Inseln), eher ähnlich modernen Straußen und kleineren Arten unter den inselbewohnenden Riesenvögeln, wohl wegen der Anwesenheit großer Karnivoren (Riesengepard *Acionyx pardinensis*; Riesenhyaäne *Pachycrocuta brevirostris*, Säbelzahnkatzen *Homotherium*, *Megantereon*). Insgesamt gesehen dürfte *Pachystruthio* aber wegen seiner Größe nicht so schnell gelaufen sein wie moderne Strauße; dafür bot ihm seine Größe einen gewissen Schutz.

Die Begleitfauna ähnelt stark Dmanisi in Georgien, so dass man davon ausgehen kann, dass der Riesenvogel ein typisches Mitglied der osteuropäischen Faunen war, als der Mensch in der Region eintraf. Zum Vergleich: heutiger Strauß (*Struthio camelus*) 150 kg; im späten Pleistozän Chinas gab es eine Straußenart, die 250 kg erreichte (s.u.). *Titanis walleri* (O-Pliozän bis U-Pleist. Nordamerikas) wog 150 kg, die Gastornithidae des Paläogens bis 200 kg. Nur *Dromornis stirtoni* (O-Miozän Australiens) und *Vorombe titan* (Aepyornithidae, Quartär, Madagaskar) waren noch

größer als *Pachystruthio*. Kleinere Strauße, die nun auch zu *Pachystruthio* gestellt werden, lebten vor 3,5 – 1,7 MA auch noch in Ungarn (*P. pannonicus*, möglicherweise aber zur gleichen Art wie *P. dmanisensis* gehörig, da aufgrund unterschiedlicher erhaltener Skelettreste kein direkter Vergleich möglich ist).

Pachystruthio entstand wohl im Miozän oder frühen Pliozän Anatoliens und spaltete sich dann in mehrere Arten auf; die Gattung ist durch wesentlich dickere Eischalen (wie *Aepyornis*) im Vergleich zu *Struthio* charakterisiert. Aber auch Vertreter der modernen Gattung *Struthio* fanden sich im Plio-Pleistozän Osteuropas (Südukraine); der europäische Strauß findet sich aber nur bis ins mittlere Villafranchian im Norden des Schwarzen Meeres und wurde wohl im oberen Villafranchian durch den robusteren *Pachystruthio* als Einwanderer aus dem Süden ersetzt. Zu der Zeit, als *Pachystruthio* im späten Villafranchian erschien, erlebte die Region eine Neuorganisation der Fauna (an der ehemaligen Pliozän-Pleistozän-Grenze), bedingt durch erhöhte Aridität und Ausbreitung von Steppen und Halbwüsten in der nördlichen Kaukasus-Region ab dem mittleren Villafranchian. Im späten Villafranchian erreichten dann verschiedene südlichere Faunenelemente die Region nördlich des Schwarzen Meeres via Transkaukasien (inkl. Menschen). Eine größere Körpermasse bietet Vorteile bei energiearmer Ernährung; so wird auch die Größenzunahme der Dromornithidae im Neogen Australiens mit zunehmender Trockenheit erklärt, ebenso der Eogruidae (= Ergilornithidae) aus dem Eozän bis Pliozän, die zunehmend größer wurden, als im Neogen Osteuropa und Zentralasien trockener wurden. *Struthio anderssoni* aus dem O-Pleist. Chinas erreichte 250 kg, verbunden mit der Zunahme der Aridität Innerasiens im Rahmen der Eiszeitzyklen (J Vert Pal. e16055219).

In Australien vor 15 MA bis vor 26000 J. riesige Dromornithidae mit *Bullockornis planei*; bis zu 500 kg Gewicht, diatryma-ähnlich (s. Miozän). Diese „Donnervögel“ sind mit den Enten und Gänsen verwandt. (Dromornithidae: ob. Oligozän bis Pleist.; fragliche Fußspuren im U-Eozän; ad Anseriformes. Außerdem *Genyornis* (2,3 m hoch, 200 – 240 kg, vor ca. 55 – 45 TA erloschen). Noch größer war *Dromornis stirtoni* aus dem O-Miozän. Besonderheit bei ihm ist ein stark verknöchertes Unterkiefer (ungewöhnlich bei Vögeln). Verschiedene Indizien (u.a. Gastrolithen, Leben in Gruppen) deuten darauf, dass *Genyornis* überwiegend oder vollständig herbivor war; *Bullockornis* und *Dromornis* dürften eine breitere Nahrung aufgewiesen haben. Dromornithiden waren biomechanischen Studien zufolge recht schnelle Läufer waren (massive, muskulöse Beine).

Auf Flores (zeitgleich mit den Flores-Menschen) Riesenmarabus (*Leptoptilos robustus*), bis 1,80 m hoch, ca. 16 kg, wahrscheinlich zu schwer zum Fliegen, Alter 50.000 bis 20.000 Jahre (Funde aus der Liang Bua Höhle).

In **Neuseeland** bei Ankunft des Menschen (1250 n.Chr.) vor ca. 700 Jahren noch 11 Moa-Arten (*Dinornis*; O Dinornithiformes, ad Palaeognathae; größter: Riesenmoa, 3 ½ m hoch, 250 kg schwer, naA sogar 300 – 400 kg), sowie *Harpagornis*, der größte Greifvogel aller Zeiten, ein Adler mit 3 m Flügelspannweite/18, naA 16 kg, der Zweibeiner wie die Moas, auch den Riesenmoa, jagte, und erlosch, als die Moas und damit seine Beutetiere ausstarben (vor ca. 13. Jhd., „Haast-Adler“; nach Knochenuntersuchungen könnten fragliche Berichte neuseeländischer Ureinwohner, dass er auch Menschenfleisch gefressen hat, sogar zutreffen).

Größenspektrum der Moas: Truthahngröße bis 3,5 m. Nach DNS-Untersuchungen soll es sich allerdings bei kleineren Vertretern um männliche Tiere, bei größeren um weibliche Tiere gehandelt haben (280 % des Körpergewichts der männlichen Tiere), was die Artenzahl von *Dinornis* reduziert.

Untersuchungen der DNS von 263 fossilen Moa verschiedener Taxa (u.a. *Dinornis*, *Pachyornis*, *Megalapteryx*) weisen darauf, dass der letzte gemeinsame Vorfahr aller Moas nach der oligozänen Fast-Überflutung Neuseelands (nur ca. 20 % der aktuellen Fläche Neuseelands blieben damals über dem Meeresspiegel) lebte. Eine starke Diversifikation erfolgte aber erst vor 5 – 8,5 MA (zeitgleich mit der beschleunigten Hebung der Südlichen Alpen), als die Landmasse durch tektonische Ereignisse und Gebirgsbildung in verschiedene Gebiete aufgeteilt wurde (Isolation) und sich das Klima abkühlte; es resultierten geographische Isolation von Linien und ökologische Spezialisierung. Dabei spielte die Südinsel eine entscheidende Rolle (wie für viele andere terrestrische Evolutionsvorgänge in Neuseeland auch) (PNAS 102, 8257; 106, 20646). Da die Fossilüberlieferung in Neuseeland extrem limitiert ist, sind die ältesten Moa-Fossilien nur 2,4 MA alt.

Genetische Studien an 281 subfossilen Moas aus den letzten 4000 Jahren vor ihrem Aussterben belegen, dass die Populationen zu jener Zeit genetisch stabil waren (keine Abnahme der Heterozygotität und keine Verschiebungen der Allel-Frequenzen); demnach sind Behauptungen, dass die Moas schon auf dem Rückzug waren, bevor der Mensch Neuseeland im späten 13. Jahrhundert besiedelte, unzutreffend (PNAS 111: 4922).

Bis vor ca. 12000 Jahren lebte in **Kalifornien** der Kondor *Teratornis merriami*, ein Aasfresser (auf Landtiere spezialisiert), mit 3,5 – 3,8 m Flügelspannweite (bei 15 kg Gewicht und 75 cm Höhe im Stehen) einer der größten flugfähigen Vögel aller Zeiten (aber: rezenter Wanderalbatros 3,5 m, naA bis 3,65 m; rezenter Kondor 3,0 m, naA bis 3,3 m; *Argentavis magnificens*, O-Miozän Südamerikas, 7,0 – 7,5 m!). Als die großen Landtiere ausstarben, verschwand auch *Teratornis* (s.u.).

Aiolornis (syn. *Teratornis*) *incredibilis*: U-Pliozän bis O-Pleistozän im westlichen Nordamerika; Flügelspanne 5,2 – 5,9 m, stehend 75 cm hoch, 25 kg. 40 % größer als *T. merriami*. Großer, kräftiger Schnabel. Nur sehr fragmentarisch bekannt.

Auf der **Hawaii-Insel Kauai** lebte vor 6000 Jahren eine flugunfähige und vermutlich (fast) blinde Ente (kleine Orbitae, kleines Foramen für den Sehnerv), Lebensweise wohl kiwiähnlich, mit dem Schnabel nach Futter stochernd (*Talpanas lippa*, monotypische Gattung; Familie Anatidae) (Wikipedia).

Auf Flores – zeitgleich mit den Flores-Menschen – Riesenmarabu *Leptoptilos robustus*, 1,8 m hoch, bewegte sich überwiegend zu Fuß fort; unklar (mangels geeigneter Fossilien), ob überhaupt flugfähig. Nachweis zwischen 50000 und 20000 Jahren; möglicherweise könnte der Vulkanausbruch vor 12000 Jahren zum Aussterben geführt haben. Fundstelle: Liang-Bua-Höhle (Spektr. Wiss. 2/2011, 10).

Auf Neuseeland lebte ein großer schwarzer Schwan (*Cygnus sumnerensis*), der sich vom Trauerschwan (*C. atratus*) durch höheres Gewicht, größere Körpergröße und Beinlänge, aber proportional kleinere Flügel unterschied. Er entwickelte sich in Richtung auf den Verlust des Flugvermögens, als er in Neuseeland Mitte des 15. Jhds und auf den Chatham-Inseln Mitte des 17. Jhds. ausgerottet wurde (heute wird sein Lebensraum vom Trauerschwan besiedelt) (Nat. 548: 9).

Im O-Pleistozän mit 10600 Vogelarten mehr als rezent. Rezent 9797 beschriebene Vogelarten, davon 125 ausgestorben, 182 kritisch, 321 gefährdet, 680 verwundbar; mangelnde Angaben zu 79 Arten (Nat. 423, 277). 2018 ging man von 10600 bekannten lebenden Vogelarten aus.

Rezent: Wanderalbatros als Vogel mit der größten Spannweite (3,65 m); Kolibri Bienenelfe (Kuba) kleinster Vogel (6 cm lang, 3 g); Wanderfalke schnellster Flieger (180 km/h beim Durchstoßen der Luft); höchste Durchschnittsfluggeschwindigkeit: Eiderente mit 80 km/h; größte Flughöhe: Sperbergeier bei 11275 m angetroffen; längste Wanderung: Küstenseeschwalbe, 36000 km p.a.; schwerster flugfähiger Vogel: Großtrappe und Riesentrappe mit 18 kg, Schwan mit 16 kg; größte Tauchtiefe: Kaiserpinguin mit 265 m; Eistaucher mit 80 m als größte Tauchtiefe für einen flugfähigen Vogel; Anzahl der Federn an einem Schwan: 25261.

Ein einzelner Vogel dürfte für die disjunkte Verbreitung der Krähenbeere (*Empetrum*) in Amerika verantwortlich sein, die im arktischen Nordamerika und im südlichsten Südamerika vorkommt. Die (südliche) rote Krähenbeere (*E. rubrum*) stellt eine Linie innerhalb der nördlichen schwarzen Krähenbeere (*E. nigrum*) dar. Der LUCA aller Krähenbeeren lebte vor 0,56 – 0,93 MA, der LUCA der südlichen Krähenbeeren vor 0,26 – 0,59 MA. Die genetischen Untersuchungen sprechen dafür, dass ein einzelner Vogel die Krähenbeeren im M-Pleistozän ausgehend von NW-Nordamerika nach Südamerika einschleppte (PNAS 108, 6520).

Domestikation des Haushuhns (PNAS 111: 17564): ältester Nachweis von Haushühnern in Nordchina (ca. 10000 BP); mtDNA aus diesen Fossilien belegt eindeutig Abstammung von *Gallus gallus* (Bankivahuhn). NaA erst im 6. Jahrtausend v.Chr. (BdW 4/19: 73). Genetische Einflüsse dieser frühen Haushühner Nordchinas finden sich noch im Genpool moderner Haushühner; sowohl *Gallus gallus* (Bankivahuhn) wie *Gallus sonneratii* (aus SW-Indien) trugen zum modernen Genpool bei. Letzteres sorgt für die helle, gelbliche Haut der Hühner, wobei diese Farbvariante aber erst vor 100 – 150 Jahren einkreuzte, trotz ihrer weiten Verbreitung heutzutage.

Haushühner nicht nur in Nordchina, sondern in mehreren Regionen Süd- und Südostasiens (einschl. Indien) domestiziert. Im 3. Jahrtausend v. Chr. findet sich das Haushuhn dann im Iran, Anatolien und Syrien; in Europa datieren erste Nachweise auf das 8. bis 9. Jhd. v. Chr., wohl von Phöniziern aus der Levante mitgebracht (BdW 4/19: 73). Erst im letzten Jahrhundert v.Chr. breitete sich die Hühnerzucht in Europa aus (PNAS 112: 9849).

Über lange Zeit unterschied sich das Haushuhn kaum von seinen wilden Vorfahren; erst mit der Verbreitung eines bestimmten Allels des Gens für den Thyreotropin-Rezeptor (TSHR) nahm die Legeleistung stark, und die Hühner begannen schon früher in ihrem Leben mit der Eiablage. Nach molekularen Uhren begann die Verbreitung dieses Allels im Jahr 920 n.Chr.; mit diesem Allel sind die Hühner auch untereinander verträglicher und haben keine Scheu vor dem Menschen: jetzt wurde es auch zum Speisetier und bekam Übergewicht (BdW 4/19: 73)

Ein Paradoxon bestand jedoch immer darin, dass die ersten vermeintlichen domestizierten Haushühner (vor 8000 Jahren in Nord-China) aus einer Region stammen, in der ihr Vorfahr *Gallus gallus* gar nicht vorkam (*G. gallus* lebt in tropischen Ökosystemen und nicht in Nordchina). MtDNA-Studien an einigen der ältesten vermeintlichen Haushuhn-Knochen aus Dadiwan/Nordchina zeigten dann auch, dass diese von Fasanen stammen (*Phasianus colchicus*), die man (Isotopen-Befunden zufolge) mit Hirse gefüttert und damit offenbar geködert hatte. Diese Art kommt auch heute noch in der Region wild vor. Dadiwan gehört zu den ältesten landwirtschaftlich geprägten Siedlungen Chinas (und stellt die älteste im ariden Nordwesten). Es gibt keine Hinweise, dass man die Fasane dort aktiv gehalten und gemanagt hat und auch keine Hinweise, dass man ihre Eier nutzte. Die Isotopenbefunde zeigen aber, dass sich die Fasane längere Zeit in der Nähe des Menschen aufgehalten haben müssen und von Körnern wie Hirse profitiert hatten.

Es handelte sich offenbar um eine Symbiose im Sinne einer „low-level bird production“. Wenn man weiterzog, musste man die Vögel nicht in Käfigen mitnehmen, sondern baute am neuen Ort mit derselben Strategie (Körner, Agrarabfälle zu verfüttern) einen erneuten „Vorrat“ an wilden Vögeln auf, die dank der Fütterung in der Nähe des Menschen lebten und als Nahrungsquelle dann zur Verfügung standen. Gleichartige isotopische Hinweise auf eine solche Strategie finden sich auch im Knochenkollagen von anderen neolithischen Fundstellen in Norchina (Sci. Rep. 10: 2556).

Im Permafrost Sibiriens fand sich eine perfekt mit Federn erhaltene weibliche Ohrenlerche (*Eremophila alpestris*), Alter 44-49 TA (Kalenderjahre). Die genetische Untersuchung zeigte sie als Schwestergruppe der rezenten russischen Unterart der Ohrenlerchen (*E. a. flava*), die Außengruppe der Linie zu dem Exemplar aus dem Permafrost und *E. a. flava* stellt die rezente Unterart der mongolischen Ohrenlerchen dar (*E. a. brandti*), gefolgt von der Linie zu den beiden Unterarten der Ohrenlerchen Nordamerikas (Comm. Biol. 3: 84).

SÄUGETIERE:

Hinweis:

Geographische Verbreitung der Säugetierarten in den letzten 130000 Jahren:

Open-Source-Projekt:

“The Phylogenetic Atlas of Mammal Macroecology”

Rezent 4630 beschriebene Arten, davon 87 ausgestorben, 180 kritisch, 340 gefährdet, 610 verwundbar, mangelnde Bestandsangaben zu 240 Arten (Nat. 423, 277). Insgesamt 6 Arten Monotremata, etwa 240 Beuteltiere. In Europa kommen rezent nur ca. 180 Säugetierarten vor (einschl. Cetacea), also 3,9 % des weltweiten Bestandes, verteilt auf 9 Ordnungen.

In Europa leben noch 51 Großsäugerarten aus 27 Gattungen – vor 10 MA waren es noch 130 – 200 Gattungen. Die Vielfalt an Großsäugerarten korrelierte im Neogen mit der pflanzlichen Biomasse.

Mumifizierte Säugetiere des Jungpleistozäns (überwiegend in Permafrost; in Nordrussland reicht dieser bis in eine Tiefe von > 1000 m, in Skandinavien maximal 20 m):

Bis 2018 insgesamt ca. 60 Mumien bekannt, viele aber nur teilweise erhalten, überwiegend Mammuts, seltener Wollhaarnashorn und Höhlenlöwe.

Im Mammutbaby „Dima“ (41 TA) fanden sich neben Muskeln und inneren Organen auch Fliegen und Einzeller im Darm sowie Eier von Schmarotzern im Fleisch. Das Herz der Mammuts erwies sich als größer, leistungsfähiger und stärker durchblutet als bei heutigen Elefanten. Wollhaarnashörner sind viel seltener; ein 12 bis 14 Monate altes Jungtier zeigte ein hellbraunes Fell. Außerdem finden sich Mumien in Ozokerit-Lagerstätten (Erdwachs) der Ukraine (Starunia). Das Erdwachs entstand vor ca. 20 MA und stieg in Ablagerungen der letzten Eiszeit auf. Hier entdeckte man eine sehr gut erhaltene Mumie einer jungen Wollhaarnashornkuh (BdW 9/18: 40)-.

Beuteltiere: Beutellöwe *Thylacoleo* (1,5, naA 1,7 m lang, Fam. **Thylacoleonidae**, Pliozän und Pleist., lt. BRI M-Miozän bis Pleist.) im Pleistozän Australiens mit kurzem katzenartigen Gesicht; stark hervortretende Schneidezähne, Eckzähne unbedeutend, Backenzähne als Reißzähne. Die größte Art (*Th. carnifex*, bis 260 kg) soll noch vor ca. 50000 J. gelebt haben (Beschreibung s. Miozän; leoparden- oder wolfgroß, aber mit dem Gewicht eines Löwen aufgrund massiger Bauweise). Nächster rez. Verwandter ist der Koala; der gemeinsame Vorfahr war herbivor; umstritten ist die Lebensweise des Beutellöwen; experimentelle Untersuchungen zur Beißkraft (200 kg mit den Schneidezähnen, ähnlich wie bei Löwen; 460 kg mit den langen Reißzähnen; Beißkraft doppelt so stark wie bei den berüchtigten Tüpfelhyänen) deuten darauf, dass er ein Superräuber gewesen sein könnte; die mächtigen Schneidezähne waren zwar zu stumpf, um die erbeuteten Tiere zu verletzen, konnten sie aber ersticken. Die Eckzähne (die bei Löwen zum Tötungsbiss benötigt werden) waren dagegen unbedeutend. Die Funktion der Eckzähne wurde evtl. von einer mächtigen Krallen an den seitlich abstehenden Daumen der Vorderfüße übernommen; starker Greifmechanismus der Vorderbeine, sehr muskulöser Körper. Kein Langstreckenläufer, aber Lauerjäger (anschleichend, pirschend), griff aus dem Hinterhalt an und fraß wohl auch Aas. Der Beutellöwe war sehr kompakt gebaut, aber wohl nicht sehr beweglich. Merkmale wie kräftiger Schwanz und die Form der Schulterblätter lassen vermuten, dass er ein guter Kletterer war und sich häufig auf Bäumen aufhielt. Die Fundsituation spricht dafür, dass es sich um soziale Tiere handelte, die in Rudeln lebten.

Mögliche Beutetiere waren z.B. die riesigen Diprotodonten, die selbst in recht unfruchtbaren Gebieten häufig waren (im Pleistozän war Australien insgesamt recht unfruchtbar). Unklar, ob der Mensch bei seinem Aussterben eine Rolle gespielt hat.

Beutelwolf (*Thylacinus*): erloschen 7.9.1936 (Zooexemplar), in freier Wildbahn 1930, eher fuchs- als wolfähnlich, kein Knochenknackergebiss, konnte sich nicht an große Beutetiere wagen (in der Regel Beutetiere unter 5 kg Gewicht, wie Knochen von Beutetieren in vom Beutelwolf bewohnten Höhlen beweisen).

F. Thylacinidae: O-Miozän bis 1936 (BRI), naA bereits ab U-Oligozän mit *Badjcinus* (25 cm lang, O-Olig.) und *Nimbacinus* (U-Miozän – M-Miozän, Kopf-Rumpf-Länge 50 cm). *Thylacinus potens* im O-Miozän (8 MA) war etwas größer als der moderne Beutelwolf (150 cm lang, 40 kg; etwas kürzerer und breiterer Kopf).

Auf dem Festland Australiens war der Beutelwolf schon mehr als 3000 Jahre früher ausgestorben, wobei eine lange Phase starker Trockenheit eine Rolle gespielt haben könnte, die in Tasmanien weniger ausgeprägt war (Nat. 550: 161). Die Sequenzierung des kompletten Genoms eines Jungtieres aus dem Jahr 1909 zeigte, dass die Population des Beutelwolfs schon vor 120 – 70 TA begann zurückzugehen, vermutlich weil eine Klimaabkühlung die Habitate einschränkte, wodurch die Population dann anfälliger für die Eingriffe des Menschen wurde (entsprechende Effekte finden sich auch im Genom des Tasmanischen Teufels). Die Einführung des Dingo in Australien reduzierte die Population dann noch weiter, soll aber nach neueren Erkenntnissen nur einen marginalen Einfluss gehabt haben (s.u.).

Die Genomsequenzierung zeigte auch, dass Caniden und Beutelwölfe in ihrer Evolution an 81 protein-kodierenden Genen (konvergent) vergleichbare Veränderungen erfahren haben, unter anderem in solchen Genen, die eine Rolle bei der Schädelentwicklung spielen. Die lange Schnauze und andere gemeinsame Merkmale beider Gruppen dürften aber weitgehend auf genetischen Veränderungen beruhen, die nicht direkt Proteine kodieren, sondern die Genexpression beeinflussen (Nat. 552: 156).

Diprotodontidae mit *Diprotodon* (3 m lang, nashorn groß, 2 m Schulterhöhe; Pleistozän, bis 3 t schwer, größtes Beuteltier aller Zeiten), das wie ein Riesenwhombat aussieht (verwandt mit Whombat und Koala). Sohlengänger. Keine Eckzähne. Pflanzenfresser. Möglicherweise berüsselt. Herdenlebensweise. Diprotodontidae: M-Miozän bis Pleistozän. Während alle modernen Beuteltiere ortstreu sind, handelte es sich bei dem ca. 0,3 MA alten *Diprotodon optatum* um das einzige Beuteltier, das regelmäßige Wanderungen über ca. 200 km hinweg in nord-südlicher Richtung in Ostaustralien unternahm – ähnlich vielen Säugern im heutigen Ostafrika (Nat. 550: 11). Aussterben wohl vor 46 TA und damit vor dem Klimawandel vor 25 TA, was für eine entscheidende Rolle des Menschen spricht. Annahmen, die australische Megafauna habe in den Bereich von 20 – 30 TA überlebt, gelten als strittig.

Euryzygoma (Pliozän bis O-Pleist.; 2,5 m lang, 1,6 m Schulterhöhe, 1,7 t, naA 0,5 t). Seitlich hornförmig ausgezogene Wangenknochen (zur Schaustellung?). Ad Diprotodontidae. Überlebten bis zur Massnextinktion im späten Pleistozän.

Aussterben der bodenfaultierähnlichen **Palorchestidae** (O-Oligozän bis Pleist.) mit *Palorchetes* (Miozän bis Pleist.).

Aussterben der Riesenrattenkänguruhs vor ca. 40000 J (eine kleine Art der Ufam der Rattenkänguruhs [Propleopinae], das Moschus-Rattenkänguruh, überlebte bis heute). Die letzte

große Rattenkänguruhart war *Propleopus oscillans*, die wahrsch. noch zum Zeitpunkt der Ankunft der ersten Menschen in Australien lebte.

Insgesamt profitierten die Känguruhs aber von der Umgestaltung Australiens durch die Menschen; bei Ankunft des Menschen gab es wesentlich weniger Känguruhs, da es wenig offene Grassteppe gab; Känguruhs sind der Gewinner der Umgestaltung Australiens durch das Feuer vom Buschland zur Grassteppe (Outback).

Kurzschnauzenkänguruhs (Sthenurinae: O-Miozän bis O-Pleistozän; ad Familie Macropodidae) erreichten im Pleistozän Riesengröße (240 kg; 3 m hoch; *Procoptodon goliath* = größtes Känguruh aller Zeiten) und starben vor ca. 50000 Jahren aus (es soll aber Hinweise auf ein Überleben bis vor 18 TA geben).

Die größeren Taxa waren weder in Lage zu hüpfen noch auf „5 Beinen“ (unter Zuhilfenahme des Schwanzes) zu laufen; sie müssen sich wie Theropoden auf den Hinterbeinen zweibeinig fortbewegt haben. Die Wirbelsäule war für andere Fortbewegungsarten zu unbiegsam, stattdessen konnten sie ihren Körper senkrecht halten. So konnten sie die Blätter höherer Bäume erreichen und mussten nicht auf der Erde grasen. Kleinere Arten nutzten möglicherweise aber mehrere Fortbewegungsweisen, nur große Vertreter waren auf den zweibeinigen Gang angewiesen (Taxa: O-Miozän: *Archaeosomos*, *Hadronomas*, *Metasthenurus*; bis O-Pleist.: *Procoptodon*, *Simosthenurus*, *Sthenurus*). Das rezente gebänderte Hasenkänguruh (*Lagostrophus*) wird nicht mehr den Kurzschnauzenkänguruhs zugeordnet, womit diese UF erloschen ist; es bildet eine eigene UF (Lagostrophinae), die sich nach molekularen Daten bereits im frühen Miozän von den Macropodidae abspaltete. *Sthenurus* (ad Macropodidae; Pliozän bis O-Pleist.) 2,5 - 3 m hoch, 200 kg.

Die großen Beuteltiere erlebten ihren Höhepunkt schon im U- und M-Miozän, als Australien noch weitgehend von Wald bedeckt war (s. Miozän); schon im O-Miozän, als mit der zunehmenden Trockenheit die Regenwälder und damit auch die großen pflanzenfressenden Beute(l)tiere abnahmen, gingen sie zurück, in den letzten 2 MA musste der Kontinent 20 „Eiszeiten“ aushalten. Die großen Beuteltiere befanden sich daher schon vor dem Eintreffen des Menschen im Schwinden, und der menschl. Einfluß kann daher nur einen Kofaktor dargestellt haben. Die größten rez. fleischfressenden Beuteltiere sind der Beutelteufel (nur noch in Tasmanien, in Australien vor 600 J. erloschen) mit 9 kg und der Tüpfelschwanz-(=Riesen-)Beutelmarder mit 7 kg.

Placentalia:

Chalicotherien (zu Unpaarhufer): Aussterben im U-Pleistozän (pferdeähnliches *Ancylotherium*, O-Miozän bis unterstes Pleistozän; *Nestoritherium*, O-Miozän bis 781 TA, China, Myanmar)

Giraffen (zu Paarhufer): nach genetischen Untersuchungen rezent vier Arten:

- *G. giraffa* (südliche Giraffe: Südafrika, Namibia, Botswana) mit den beiden Unterarten Angola-Giraffe und Kap-Giraffe
- *G. tippelskirchi* (Massai-Giraffe: Tansania, Kenia, Sambia)
- *G. reticulata* (Netz-Giraffe: Kenia, Somalia, Süd-Äthiopien)

- *G. camelopardalis* (Nord-Giraffe, in verschiedenen Gebieten Zentral- und Ostafrikas); die Nubische Giraffe (*G. camelopardalis camelopardalis*) ist eine Unterart in Äthiopien und Südsudan; weitere Unterarten sind die Westafrikanische Giraffe und die Kordofan-Giraffe.

Die vier Arten unterscheiden sich genetisch etwa so stark wie Braun- und Eisbär. Die vier Arten pflanzen sich in der Wildnis nicht untereinander fort. Möglicherweise führten Flüsse oder andere natürliche Barrieren dazu, dass die Populationen lange genug auseinander gehalten wurden, dass sich eigene Arten entwickeln konnten. Die Aufspaltung in die vier Arten muss vor 0,4 – 2 MA ausgehend von einem gemeinsamen Vorfahren erfolgt sein. In der Wildnis scheint es zwischen den Arten nicht zu Kreuzungen zu kommen (im Gegensatz zu Zoos) (Nat. 537: 290; Natwiss. Ru. 9/2016: 473).

Hirsche (zu Paarhufer) erreichen jetzt über Asien Nordamerika, wo sie sich zu den **Wapitis** entwickeln. Über die Beringbrücke wandern auch die zuvor auf Europa und Asien beschränkten **Elche** in Nordamerika ein.

Megaloceros (O-Pleist. Eurasiens) 2,5 m lang, Geweihspannweite 3,7 m (1/7 des Gesamtgewichts), Geweih jährlich abwerfend. Geweih statisch sehr ungünstig, da besonders nach außen sehr dick und schwer, deshalb extrem lange Wirbelfortsätze im Rückenbereich zum Ansatz von Muskulatur, um den schweren Hals und Kopf zu tragen.

Auftreten vor 400000 J, Höhepunkt in der letzten Zwischeneiszeit, Rückgang vor 12000 J., in Irland vor > 9000, naA 8000 J. erloschen (s.u.). Evtl. Fettspeicherhöcker auf dem Rücken wie bei Kamelen (Höhlenzeichnungen zufolge). Verbreitung von Irland bis Zentralsibirien. Größter Vertreter der Unterfamilie Cervinae (kladistisch basal in der UF Cervinae stehen die Muntjaks SO-Asiens)

Abstammung des Riesenhirsches: molekularkladistische Untersuchungen mit fossiler mtDNA aus Knochen eines ca. 11600 Jahren alten irischen und 7065 +/- 38 Jahre (jeweils unkalibr. RC-Jahre) alten westsibirischen Riesenhirsches (die sich nur an einer Basenposition unterschied) belegten, dass der Riesenhirsch die Schwestergruppe der rezenten Damhirsche ist. Eine morphokladistische Untersuchung führte zu demselben Ergebnis. Auch die heutigen Damhirsche weisen noch Merkmale auf, die darauf deuten, dass sie von größeren Vorfahren mit größeren Geweihen abstammen (robuster Axis-Wirbel, der für ein „schwereres“ Geweih konstruiert ist; Relikt des parietalen Foramens: zwei Indizien, dass die Vorfahren sehr schwere Geweihe trugen). Offenbar war der gemeinsame Vorfahre von Riesenhirsch und Damhirsch („Megacerine“) ein größeres Tier mit größerem Geweih, als es die heutigen Damhirsche sind. Megacerini haben einen verdickten Unterkieferknochen, aber nicht alle Arten haben ein Schaufelgeweih.

M. giganteus gehört zu einer größeren Gruppe von „Riesenhirschen“, die auf Eurasien beschränkt waren (Tribus Megacerini); sie zeichnen sich durch verdickte Unterkieferknochen und in den meisten Arten handförmige Geweihe aus. Die Megacerini sind wohl monophyl; unklar ist, ob die plioleistozyäne Gattung *Eucladoceros* in Beziehung zu den Megacerini steht. Synapomorphien von *M. giganteus* und *Dama* finden sich auch bei den anderen megacerinen Taxa, doch viel weniger bei *Eucladoceros*. Die Megacerinen bilden somit einschließlich *Dama* ein Monophylum (mit *Eucladoceros* als Außengruppe). Der Riesenhirsch ist somit kein riesiger Damhirsch, sondern der Damhirsch ist der letzte Vertreter des einst großen Stammes der Riesenhirsche. Die ersten ganz sicheren Megacerinen erschienen vor 1,4 MA (frühere megacerine Formen sind nicht voll anerkannt), die Linie zu *Dama dama/D. mesopotamica* ist seit 0,7 MA nachweisbar, *M. giganteus* und nahe verwandte orientalische Formen seit 0,4 MA. Daneben gibt es aus dem Zeitraum zwischen ca. 3,0 und 1,0 MA in Europa mittelgroße Cervidae, die man bisher als Stammgruppe von *Dama* interpretiert hat und von manchen Autoren zu *Dama* gestellt wurden. Da nach molekularkladistischen Daten die Divergenz zwischen *Dama* und *Megaloceros* vor ca. 4 – 5 MA erfolgte, ist es plausibel, dass diese *Dama*-ähnlichen Formen die Schwestergruppe der rez. *Dama* nach dem Abzweig vom *Megaloceros* darstellen. Die Damhirsche sind damit die letzten Vertreter des einst artenreichen Riesenhirschstammes (Megacerini), deren älteste ganz unstrittige Vertreter vor 1,4 MA erschienen.

Molekularkladist. Stammbaum der Cervinae:

- Muntiak (Asien) (zwei rez. Arten, Indischer und Schwarzer Muntiak) (Gattung *Muntiacus*)
- Axishirsch *Axis axis* (SO-Asien)
- . --- **Riesenhirsch** + (*Dama dama* + *Dama mesopotamica*)
 - *Cervus eldi*
 - *Axis porcinus* (SO-Asien)
 - Rothirsch *C. elaphus*
 - Wapiti *C. canadensis* + Sika *C. nippon*

Morphologischer Stammbaum:

- Muntiak (Asien) (zwei rez. Arten, Indischer und Schwarzer Muntiak) (Gattung *Muntiacus*)
 - *C. eldi* + (*Axis axis* + *A. porcinus*)
 - Sika *C. nippon* + (Wapiti *C. canadensis* + Rothirsch *C. elaphus*)
- . --- **Riesenhirsch**
 - *Dama dama* + *Dama mesopotamica*

(Nat. 438, 850).

Noch größer als der Riesenhirsch war aber elchähnliche *Cervalces latifrons* (Pleistozän Europas und Asiens, vor ca. 100 TA erloschen, möglicherweise hat er aber in Sibirien bis in die letzte Eiszeit überlebt, die Funde sind nicht sicher zuzuordnen). Höhe 2,0 – 2,5 m; Geweihspannweite 2,5 m, Gewicht 1,2 t; größter Hirsch aller Zeiten. Es ist unklar, ob sich aus ihm der Elch entwickelte. Aus Vertretern, die die Bering-Brücke überquert hatten, entwickelte sich in Nordamerika der etwas kleinere *C. scotti*. Die Gattung überlebte in Nordamerika bis an die Grenze Pleist./Holozän. Der Elch selbst gilt nämlich als recht junge Art (seit ca. 60 TA) und entstand wohl in Zentralasien; von dort breitete er sich auch über die Bering-Brücke nach Nordamerika aus, als sich die borealen Wälder (sein Lebensraum) nach Norden verschoben und die Mammutsteppen ersetzten. Kurz darauf verschwand in Nordamerika *Cervalces scotti*.

Insektenfresser (Eulipotyphla): im unt. Pleistozän Spaniens (Sima del Elefante/Atapuerca, 1,25 – 1,5 MA; Gran Dolina/Atapuerca, 0,78 – 0,9 MA) zwei große soricine Spitzmäuse (*Beremendia fusidens*, 40 – 45 g, und ein weiteres soricines Taxon, 55 – 60 g) mit Giftrinne an der medialen Seite der unteren Schneidezähne (I 1), ähnlich (aber konvergent zu) *Solenodon*, bei dem der seitliche untere Schneidezahn (I 2) eine Giftrinne aufweist. *B. fusidens* findet sich weit verbreitet in Eurasien vom frühesten Pliozän bis zum frühen M-Pleistozän. Außerdem war der Unterkiefer sehr kräftig, die Symphyse stärker immobilisiert, so dass ein kräftiges Zubeißen möglich war. Beide Eigenschaften (Giftrinne, kräftiger Unterkiefer) korrelieren mit einer Zunahme der Körpergröße und ermöglichten die Jagd auf größere Beutetiere.

Eulipotyphla sind die einzigen rezenten Säuger mit einigen Taxa mit giftigem Speichel; abgesehen vom karibischen *Solenodon* wurden aber bisher niemals Giftzähne gefunden (*Bisonalveus* aus dem ob. Paläozän steht als pantolestider Cimolesta außerhalb der Eulipotyphla). Das Gift wird/wurde bei den drei Taxa der Eulipotyphla in vergrößerten Submandibulardrüsen gebildet. Einige rezente Spitzmäuse besitzen giftigen Speichel (*Blarina*, *Neomys*), durch den die Beute immobilisiert wird. *Blarina* kann auf diese Weise sogar lebende komatöse Beute speichern; ähnliches Verhalten wird für die Atapuerca-Spitzmäuse vermutet. *Blarina*, *Neomys* und *Solenodon* jagen Beute, die doppelt so groß ist wie sie selbst; die beiden erstgenannten Taxa besitzen aber keine Giftrinne an den Zähnen (aber konkave Innenfläche der Schneidezähne) (Natwiss. 94, 113).

Kamele (Schwielensohler, zu Paarhufer): *Camelops* (2 m Schulterhöhe, 3,4 m lang) als letztes Kamel Nordamerikas, anatomisch den Lamas nahestehend.

Domestizierte Dromedare (*Camelus dromedarius*) sind genetisch gegenüber den Wildformen, die heute noch im Südosten der Arabischen Halbinsel leben, wenig abgeleitet. Die Analyse der Genome von mehr als 1000 modernen Dromedaren aus 21 Ländern sowie 15 subfossilen Exemplaren zeigte nur geringe genetische Unterschiede. Die domestizierten Dromedare behielten weitgehend die genetische Diversität der Wildpopulation (Nat. 533: 295).

Heute gibt es nur noch zwei Arten von Altweltkamelen (*Camelus*): das Dromedar (*C. dromedarius*) oder Einhöckrige Kamel und das Trampeltier oder Zweihöckrige Kamel (*C. bactrianus*). Dromedare werden besonders in Nordafrika und Westasien gehalten, Trampeltiere in kalten Wüstengegenden Nordost- und Zentralasiens. Während die Wildform des Dromedars schon im Altertum ausgestorben ist (zuletzt im 2. Jahrtausend v. Chr. in einem kleinen Areal an der SW-Küste der Arabischen Halbinsel vorkommend), lebt die Wildform des Trampeltiers als *Camelus ferus* noch mit 950 [anno 2003] Individuen in der Wildnis (Gobi, Taklimakan, Lop Noor Wüsten; früher von Zentral-Kasachstan bis NW-China verbreitet). Trampeltiere wurden zum wichtigsten Verkehrsmittel der Seidenstraße als Verbindung zwischen östlichen und westlichen Kulturen; heute ca. 2,5 Millionen Exemplare; im Norden bis Omsk/Westsibirien (55. Grad nördlicher Breite). Frühe domestizierte Trampeltiere finden sich im Iran (2500 – 3000 v. Chr.). Vor allem in Zentralasien kam es auch zu Kreuzungen zwischen domestizierten Dromedaren und Trampeltieren.

Genetische Untersuchungen von 128 Kamelen (Dromedare, wilde und domestizierte Trampeltiere) aus verschiedenen Regionen Asiens zeigten, dass das Trampeltier in Zentralasien domestiziert wurden, von wo aus die Tiere dann ostwärts in die Mongolei gelangten, wo wilde Trampeltiere lebten. Es fand nur eine geringe genetische Vermischung mit wilden Tieren statt. Der genetische Unterschied zwischen wilden und domestizierten Trampeltieren beträgt 2,8 % und ist größer als zwischen Mensch und Schimpanse, was dafür spricht, die wilden Trampeltiere – auch Salzwasserkamele genannt – als eigene Art oder Unterart anzusprechen.

Der Vorfahr von *Camelus* wanderte vor 16 - 11 MA über die Bering-Brücke ein; Dromedare und Trampeltiere trennten sich vor 4 – 5 MA. Nach molekularen Daten trennten sich die Linie zwischen den modernen wilden Trampeltieren und den domestizierten Trampeltieren vor 430 TA (Spanne: 130 – 730 TA) – zu jener Zeit breiteten sich die wilden Trampeltiere von Ost- nach Zentralasien aus. Die iranischen domestizierten Trampeltiere zweigten vor 4450 Jahren von der Linie zu den domestizierten Trampeltieren aus Kasachstan und der Mongolei ab. Die Trampeltiere wurden also zunächst in Zentralasien domestiziert, bevor sie weiter nach Osten gelangten. Daher kommen auf dem Mongolischen Plateau sowohl wilde wie domestizierte Trampeltiere vor, die eine große genetische Distanz aufweisen (Comm. Biol. 3: 1).

Camelus knoblochi war das größte eurasische Kamel (3,5 m lang, 2,5 m Schulterhöhe, 700 – 1200 kg, M- bis O-Pleistozän; Osteuropa bis Transbaikal); die Trockenheit im späten Pleistozän und damit verbundene drastische Veränderung der Vegetation führten zu seinem Aussterben; er wurde ersetzt durch *C. bactrianus*, der an extreme Bedingungen besser angepasst war und sich auch von weniger nahrhafter Vegetation ernähren konnte.

Landraubtiere:

1. Caniformia/Hundeartige: während die Domestikation des **Hundes** erst seit 14000 J fossil nachweisbar ist (aus Regionen Südwestasiens, d.h. den Gebieten, wo auch die sesshafte Lebensweise des Menschen aufkam), sprachen molekularkladistische Untersuchungen an rez. Hunden zunächst für einen viel früheren Übergang, möglicherweise schon vor 100000 oder bis 135000 J., auf jeden Fall weit vor dem ersten archäologischen Nachweis. (Die molekulare Uhr wurde kalibriert auf die fossil belegte Dichotomie Kojoten/Wölfe vor 1 MA). Die nächsten Verwandten der Wölfe sind die Kojoten, gefolgt vom Äthiopischen (= Roten) Schakal (*Canis simensis*), gefolgt von den echten Schakalen (allesamt ad Genus *Canis*).

Schon vor 400000 J wurden Knochen von Wölfen gemeinsam mit Knochen von Urmenschen gefunden. Möglicherweise waren jene Wölfe, die sich an den Umgang mit den zunächst noch umherziehenden Menschen anpaßten, genetisch bedingt umgänglicher und lenkbarer geworden, ohne daß dies zunächst mit morphologischen Veränderungen einherging. Vielleicht schlossen sich Wölfe den Menschen zuerst in der Form an, dass sie übriggebliebenen Nahrungsresten, Schlachtabfällen usw. in der Nähe der Camps nachstellten; den Menschen mag dies recht gewesen sein, und möglicherweise wurden diese Wolfsgruppen dann auch als „Wachhunde“ genutzt. Von den Schlachtabfällen in der Umgebung menschlicher Siedlungen profitierten bevorzugt jene Wolfsindividuen, die genetisch (Serotoninspiegel, div. Gehirneigenschaften) eher in der Lage waren, sich an die Anwesenheit des Menschen anzupassen und die insoweit schon ein wenig in Richtung auf Zähmheit vorprogrammiert waren. Vielleicht wurden verwaiste Wolfswelpen ja von Kindern aufgezogen. Experimentell ist belegt, dass Hunde besser als Wölfe den Gesichtsausdruck von Menschen lesen können; parallel dazu lernten die Menschen, den Gesichtsausdruck von Hunden zu lesen, und der Gesichtsausdruck der Hunde wurde menschenähnlicher als der der Wölfe (als Folge der Selektion durch den Menschen) (DAWKINS S. 30).

Eine deutliche phänotypische Absetzung der Hunde von wilden Wölfen erfolgte vermutlich erst vor 10000 - 15000 J., als der Mensch stärker sesshaft (Landwirtschaft!) wurde und deshalb veränderte Selektionskriterien relevant wurden. Ältere Funde wären daher von wilden Wölfen fossil nicht unterscheidbar.

Allerdings fanden sich hundeartigen Caniden, von denen mitochondriale DNA extrahiert werden konnte, schon vor 36000 Jahren in Belgien, 33500 Jahren in Russland, dann nach einer eiszeitbedingten Lücke vor 15000 Jahren in Russland und 14700 Jahren in Deutschland (gefolgt von 12500 Jahre, Deutschland und 8500 Jahre, USA) (Sci. 342, 871).

Im Jahr 2009 wurde darüber berichtet, dass Rentierjäger Hunde schon vor 30000 Jahren domestiziert hatten (Nat. 473, 164). Grundlage dieser Annahme ist ein Hundeschädel aus der Goyet-Höhle in Belgien, der direkt auf 31700 Jahre datiert wurde (Aurignacien; naA 36000 Jahre, s.o.). Allerdings soll es sich dabei nicht um einen „domestizierten Hund“ handeln, sondern ein Übergangsstadium vom Wolf zum Hund; die beobachteten Veränderungen wie die Verkürzung der Schnauze könnten auch auf Veränderungen in der Nahrung beruhen und nicht zwangsläufig auf der Selektion von Merkmalen durch den Menschen. Insgesamt gesehen verfügten paläolithische Hunde über breitere, kürzere Schnauzen und relativ breitere Schädel als fossile und rezente Wölfe; die Schädel waren etwas kleiner als die der Wölfe.

Der Hund von Goyet (mit 31700 Jahren 17700 Jahre älter als der nächstjüngere Nachweis eines Hundes: Russland, 14000 J) ähnelte äußerlich am ehesten Sibirischen Huskies (war aber größer) und ernährte sich (nach Isotopenstudien) vom Fleisch von Pferden, Rentieren und Moschusochsen; möglicherweise Nahrungsüberbleibseln der Aurignacien-Leute, die diese Tiere

jagten. Die Autorin vermutet, dass die Domestikation der Hunde damit begann, dass eine Wolfsmutter getötet und deren Jungen mit „nach Hause“ genommen wurden. Studien mit Silberfüchsen ergaben, dass es nur 10 Züchtungs-Generationen dauert, bis sich morphologische Veränderungen zeigen, wenn man jeweils die gefügigsten Tiere selektiert.

1999 wurde ein 25000 J. alter „Abdruck eines Hundefußes“ in der Chauvet-Höhle (Frankreich) gefunden. In Bonn-Oberkassel wurden 12200 – 12300 J alte Hundereste gefunden; der Hund wurde zusammen mit Menschen bestattet; Bestattungen von Hunden waren zu dieser Zeit nicht ungewöhnlich (so auch zeitgleich in Palästina). Der Hund von Oberkassel (12000 RC-Jahre = ca. 14000 Kalenderjahre BP) ist einer der ältesten direkt datierten Hundefunde (Roots S. 250 ff.).

Die genetische Untersuchung rezenter Hunde ergab außerdem, daß es zwei voneinander unabhängige Domestikationen in verschiedenen Regionen mit Wölfen getrennter Populationen gegeben haben muß, wobei sich eine der beiden Linien aber bei den rez. Hunden kaum durchgeprägt hat. In vielen Hunderassen gibt es aber auch Anzeichen für eine spätere Einkreuzung von Wölfen in genetisch schon veränderte Linien, z.B. bei deutschen Schäferhunden und Zwergpudeln, wobei vor allem genetisches Material von Wölfen Südosteuropas eingekreuzt wurde. Hierdurch wurde der Genpool des Haushunds vergrößert und die heutige Vielfalt erweitert.

Die Ergebnisse sind jedoch stark umstritten. Erstens könnten die Raten evolutionärer Veränderungen bei Hunden schneller als bei Wölfen oder Kojoten ablaufen, da Hunde schneller geschlechtsreif werden, zweimal jährlich (anstatt 1x) pro Jahr Junge werfen können, größere Würfe mit höheren Überlebensraten (durch die Obhut des Menschen) haben. Selektiert und züchtet man Silberfuchsindividuen, die gewisse unterwürfige Tendenzen gegenüber Menschen haben, erzielt man entsprechende Änderungen innerhalb von Generationen (und nicht erst in 0,1 MA), u.a. mit modifizierter Fortpflanzung (2 Würfe pro Jahr), Bellverhalten, Hängeohren, Farbveränderungen. Vor der Selbsthaftigkeit des Menschen dürfte es Probleme gegeben haben, potentielle "Hunde" von Wölfen so zu separieren, daß die genetische Isolation aufrechterhalten wird, insbesondere bei der unterstellten morphologischen Übereinstimmung der frühen Hunde mit den Wölfen (bis zum Eintritt der Selbsthaftigkeit des Menschen).

Im Jahr 2002 wurden dann gleich mehrere neue Analysen zur Entstehung der Hunde publiziert (Sci. 198, 1540, 1610, 1613), die wesentliche neue Erkenntnisse brachten. Unstrittig ist inzwischen, dass die Hunde ausschließlich auf Wölfe zurückgehen; diese verloren vermutlich allmählich ihre Angst vor Menschen, als sie dazu übergingen, Nahrungsreste der Menschen zu fressen. Die ältesten sicheren fossilen Nachweise von Hunden sind 14000 Jahre alt (Deutschland; nur ein Kieferfragment; weitere europ. Funde dann ab 9000 J.) und 12000 Jahre (Israel; dort wurde eine Frau mit einem Welpen begraben; dicht stehende Zähne und kurze Kiefer sprechen hier für den Hundestatus). Jedenfalls ist 14000 J. das älteste allgemein akzeptierte Datum für den Nachweis eines Hundes; der Wert von 135000 J. gilt als unrealistisch, außerdem waren so frühe Menschen wohl gar nicht in der Lage, Kreuzungen zwischen Hunden und Wölfen zu verhindern; solche Kreuzungen hätten die Domestikation des Hundes aber definitiv behindert (heutzutage zeigen nordamerikanische Grauwölfe keine genetischen Hinweise auf Vermischungen mit Hunden, trotz der hohen Anzahl von Hunden in ihren Lebensräumen, während Hybridisationen gelegentlich in Europa beobachtet werden, wo Hunde häufig, Wölfe aber selten sind; allerdings gibt es lokale und historische Hinweise auf lokale Vermischungsereignisse von Hunden und nordamerikanischen Wölfen in der Vergangenheit, die aber offenbar nur lokal sehr begrenzt waren und keinen genetischen Einfluss auf die Gesamtpopulation hatten).

Genetische Studien (mtDNA) deuteten dann darauf, dass alle Hunde zwar nicht auf eine einzige „Wolfsmutter“ zurückgehen, aber auf eine kleine Gruppe (mind. 5 verschiedene Wölfinnen) nahe verwandter Wölfe, offenbar aus einem bestimmten Gebiet, wobei die genetischen Indizien in der Summe mit anderen Faktoren für Ostasien, wohl China, sprechen, auch wenn dort Hunde fossil erst ab 7500 J. nachweisbar sind (da dort auch nur wenig paläoarchäologische Forschung betrieben wurde). In Südwestasien (Israel) finden sich kleine Hunde ab 12000 J., Reste mit typischer (moderner) Hundemorphologie vor 9000 J. Da der größte Hundestamm (Clade A) auf mindestens 5 verschiedene Wölfinnen zurückgeht, also Hunde mehrfach aus Wolfhaplotypen entstanden, war die frühe Domestikation von Wölfen kein einmaliges Ereignis, sondern scheinbar bei den Menschen der betreffenden Region mehr oder weniger üblich.

Der ostasiatische Genpool der Hunde zeigt die größte Variation; zahlreiche genetische Sequenzen werden heutzutage ausschließlich in Ostasien angetroffen (30 von 44); Schätzungen deuteten daher auf die Entstehung der Hunde vor ca. 15000 J in China oder näherer Umgebung. Jedenfalls gehen mindestens 88 % aller Sequenzen auf Ostasien zurück, für die übrigen 12 % ist eine ostasiatische Entstehung ebenfalls möglich. Es gibt auch einige osteologische Merkmale, die die Hunde mit den chinesischen Wölfen gemeinsam haben; nordeurasische und nordamerikanische Wölfe kommen als Stammpopulation aufgrund ihrer Größe und Morphologie dagegen eher nicht in Frage.

Als dann Nordamerika über die Beringstraße besiedelt wurde, brachten die Menschen die Hunde aus Asien mit; der älteste fossile Nachweis von Hunden in Nordamerika datiert aber nur auf 9630 bis 10190 Jahre alt. Es waren eindeutig Haushunde, die bestattet wurden, aber sie waren größer und robuster als etwas jüngere Hunde aus Nordamerika, und man vermutet, dass sie sich mit Kojoten gemischt hatten (nach www.antropus.de).

Entgegen früherer Annahmen gehen die amerikanischen Hunde auf die Wölfe der alten Welt und die dort zuerst entstandene Hundepopulation zurück und *nicht* auf nordamerikanische Wölfe; dies ergaben auch Untersuchungen an bis zu > 1000 J. alten Hundeknochen aus der Zeit vor der Kolonisation durch die Europäer, die dann aber im großen Umfang aus Europa Hunde mitbrachten, die die alte amerikanische Population, die auf die Einwanderer über die Beringstraße zurückging, vollständig oder weitgehend zurückdrängten; innerhalb der untersuchten rezenten amerikanischen Hunde fanden sich jedenfalls keine „alten“ Haplotypen aus der frühen Einwanderungswelle, und aus statistischen Gründen könnten dann höchstens 1 % aller heutigen Hunde auf die alten Einwanderer über die Beringbrücke zurückgehen. Die ursprüngliche amerikanische Hundepopulation (vor der europäischen Einwanderung) ging auf mindestens fünf verschiedene Hundelinien zurück, die mit den Menschen nach Nordamerika gekommen waren; die hohe genetische Diversität dieser mtDNA-Linien der Hunde, die als erste Nordamerika besiedelten, spricht dafür, dass ihre Vorfahren in Eurasien zu diesem Zeitpunkt schon eine große, stark gemischte Population mit längerer Vorgeschichte darstellten. Die subfossilen Hunde Nordamerikas (vor der europ. Einwanderung) klustern alle zusammen mit einem Hundeclade, der $\frac{3}{4}$ der Hunde der alten Welt umfasst, darunter primitive Hunde wie den Dingo, den afrikanischen Basenji und die Singenden Hunde Neu Guineas.

Andererseits gibt es aber auch die Feststellung, dass Hunde heutiger Indianer (wie der „feral Carolina dog“) genetisch immer noch den Hunden ähneln, die aus präcolumbianischer Zeit subfossil überliefert sind (der genetische Einfluss europäischer Hunde liegt bei ihnen bei höchstens 30 %) (Nat. 499, 256). Da allerdings eine Lücke zwischen der Besiedlung Nordamerikas und den ersten Hundefossilien (ca. 10 TA) klafft, gibt es die Vermutung, dass die Hunde erst von hypothetischen späteren Einwandererwellen mitgebracht worden sein könnten.

Im Jahr 2011 deuteten Funde von kleinen Hunden in Frankreich (11500 – 15500 Jahre alt) darauf, dass Hunde an verschiedenen Orten domestiziert wurden; deutlich kleiner als etwa gleich alte Hunde aus Russland. Offenbar wurden Hunde in Westeuropa, Mittel- und Ostasien unabhängig voneinander domestiziert. Einige der Knochen aus Frankreich zeigen Schnittmarken, die darauf deuten, dass einige der Hunde verspeist worden waren (Nat. 476).

Eine Bestandsaufnahme im Jahr 2012 (PNAS 109, 8878) kam zu dem Ergebnis, dass

- Hunde sicher vor ca. 12000 Jahren aus der Levante, Zypern, Irak, Nordchina, Kamtschatka nachweisbar sind
- einige tausend Jahre zuvor bereits in Westeuropa (mehrere Nachweise um 15000 J)
- möglicherweise noch früher in Belgien, Tschechien, SW-Sibirien.

Die mtDNA-basierte Studie, nach der die Domestikation der Hunde bereits vor 135000 Jahre erfolgt sein soll, gilt aufgrund ungeeigneter (zu „alter“) fossiler Kalibrierungspunkte als überholt. Dies gilt auch für die Auffassung, die Hunde seien nur einmal (in Ostasien) domestiziert worden. Neue Studien sprechen dafür, dass sowohl ostasiatische Wölfe als auch solche aus dem Nahen Osten zum Genpool der Hunde beigetragen haben, wieder andere Studien sprechen für mehrere regional getrennte Domestikationen.

Im Jahr 2013 war die Frage der Domestikation des Hundes aber weiter offen; drei verschiedene aktuelle Studien lieferten unterschiedliche Ergebnisse (Nat. 498, 282). So deutet eine Studie darauf, dass Gene, die das Aufspalten von Stärke erlauben, die domestizierten Hunde von Wölfen unterscheiden, und dass die Domestikation des Hundes daher durch das Aufkommen des Ackerbaus vor ca. 10000 Jahren im Nahen Osten ausgelöst worden sein soll, als sich Wölfe in der Nähe menschlicher Ansiedlungen aufhielten in der Hoffnung auf fleischliche Nahrungsreste. Gegen diese Hypothese spricht aber, dass Knochen, die jenen von domestizierten Hunden ähneln, schon mehrere Jahrtausende früher angetroffen werden; die genetischen Veränderungen im Zusammenhang mit der Aufspaltung von Stärke könnten auch nach der Domestikation erfolgt sein.

Eine zweite Studie nimmt an, dass Hunde vor ca. 32000 Jahren von paläolithischen Menschen in Südchina domestiziert wurden. Untersucht wurden das komplette Genom mehrerer Grauwölfe, europäischer Hunderassen, aber auch indigener Chinesischer Hunde. Allerdings ist strittig, ob Wölfe überhaupt zu jener Zeit in Südchina lebten. Immerhin gibt es Hinweise auf Wölfe südlich des Yangtse, die später ausstarben.

Eine dritte Studie auf Vollgenombasis nimmt die Domestikation vor 11000 bis 16000 Jahren an, wobei sich Hunde und Wölfe noch längere Zeit nach der Domestikation untereinander paarten; die Wolfspopulation, aus der die Hunde domestiziert wurden, soll heute ausgestorben sein.

Letztendlich werden nur Studien mit fossiler DNS die Fragen lösen können (Nat. 498, 282).

Eine erste Studie mit fossiler mitochondrialer DNA von hunde- und wolfsartigen Fossilien (ab 36000 BP) aus Europa (einschl. Russland) und Nordamerika (18 hundeartige, 10 wolfsartige Funde zwischen ca. 1000 und 36000 Jahren alt; ferner 77 moderne Hunde, 49 Wölfe, 4 Koyoten mit berücksichtigt) kam dann im Jahr 2013 zu dem Ergebnis, **dass die Hunde in Europa entstanden – und zwar aus einer inzwischen ausgestorbenen Linie der Wölfe.**

Theorien, Hunde seien zuerst im Mittleren Osten oder Ostasien domestiziert worden (z.B. weil im südlichen Ostasien die genetische Diversität der modernen Hunde am größten ist), wären damit hinfällig. Allerdings ist an dieser Studie problematisch, dass sie kein fossiles Material aus dem Mittleren Osten oder Ostasien berücksichtigt (Material aus dem Mittleren Osten lieferte nicht genug Sequenzen, Material aus Ostasien war nicht zugänglich für Proben).

Größere genetische Diversität, komplette mitochondriale Sequenzen moderner Hunde wie auch Y-Chromosomen hatten zunächst auf eine Entstehung der Hunde in Südostasien gedeutet. In einer weiteren Studie hatten Sequenzen aus dem Kerngenom moderner Hunde eine größere Ähnlichkeit

der modernen Hunde mit mittelasiatischen Wölfen gezeigt, was als Hinweis auf eine Domestikation in Mittelasien gewertet wurde. Allerdings könnten Hunden an unterschiedlichen Orten domestiziert worden sein.

Schließlich wurde klar, dass moderne Sequenzen das Problem der Domestikation der Hunde nicht lösen können, u.a. wegen Vermischungen sowohl zwischen verschiedenen Hunderassen untereinander wie auch zwischen Hunden und Wölfen, die in den vielen Jahrtausenden seit der Domestikation der Hunde erfolgt waren.

Die Studie mit fossiler DNA von 28 Individuen zeigte dann überraschenderweise, dass die meisten modernen Hunde stärker mit fossilen Wölfen als mit rezenten Wölfen verwandt sind, d.h. dass die Grauwolf-Population, aus der die modernen Hunde hervorgingen, wahrscheinlich ausgestorben ist. Moderne Wölfe sind also nicht die direkten Vorfahren der Hunde. Und die ältesten Canidenfunde, die am stärksten mit modernen Hunden verwandt sind, stammen aus Europa. Der nächste verwandte wolfartige Canide, der die Schwestergruppe der größten Gruppe der modernen Hunde darstellt, ist 14500 Jahre alt und stammt aus der Schweiz; und alte hundeartige Fossilien aus Deutschland (14700 und 12500 Jahre) stellen die Schwestergruppe für eine weitere Gruppe moderner Hunde; Außengruppe dieser Linie ist ein 20800 Jahre alter Wolf aus Alaska.

Im Jahr 2016 zeigte eine Studie mit mtDNS von 59 subfossilen Hunden sowie dem kompletten Genom eines 4800 Jahre alten Hundes aus Irland im Vergleich mit modernen Hunden und Wölfen, dass die Hunde offenbar separat (in Westeuropa und Ostasien) aus unterschiedlichen Wolfspopulationen gezüchtet worden waren (Nat. 534: 155; Sci. 352: 1153 + 1228). Diejenige aus Ostasien setzte sich aber schließlich durch: die ostasiatische Linie zeigt eine tiefe Divergenz zwischen 6400 und 14000 Jahren, und Hunde ostasiatischer Abstammung gelangten dann ins westliche Eurasien (verbunden mit einem genetischen Flaschenhals in der nach Westen migrierenden Linie, was für eine geringe Populationsstärke der Hunde spricht, die nach Westen gelangten), wo sie die dort schon vorhandenen, aus einer separaten (westlichen) Wolfspopulation gezüchteten Hunde mehr oder weniger stark ersetzten. Beide Wolfspopulationen, die zum Ausgang der westlichen und östlichen Hunde wurden, sind inzwischen ausgestorben.

Diese Schlussfolgerungen ergeben sich daraus, dass auch die modernen „westlichen“ Hunde auf die östliche Domestikation zurückgehen, dass die Abzweigung der „westlichen Linie“ innerhalb der im Osten domestizierten Hunde mit 14000 – 6400 Jahren aber jünger ist als die ältesten eindeutigen fossilen Hunde in Europa (ca. 15000 Jahre, evtl. > 16000 Jahre). In Ostasien sind Hunde sicher ab 12500 BP nachweisbar.

In Westurasien findet sich eine auffallende Diskontinuität der mtDNS-Haplotypfrequenzen, was für eine weitreichende (aber unvollständige) Ersetzung der originär in Westeuropa domestizierten Hunde durch aus dem Osten mitgebrachte Hunde spricht. Möglicherweise sind die im Westen domestizierten Hunde inzwischen völlig ausgestorben; jedenfalls ist ihr Genpool weitgehend eradiziert. Dies spricht dafür, dass Hunde – wie Schweine – zweimal domestiziert wurden; aber nur die östliche Domestikationslinie, die mit den Menschen irgendwann zwischen 14000 und 6400 BP nach West-Eurasien mitgebracht wurde, setzte sich durch.

Die Domestikation von Hunden als solches dürfte aber schon viel früher erfolgt sein, nach genetischen Uhren zwischen 32100 und 18800 Jahren, auf jeden Fall >15000 Jahren. Die Domestikation könnte also nahe des LGM datieren, als sich die Menschen weitgehend von Megafauna ernährten. Die Domestikation erfolgte somit in Jäger-Sammler-Kulturen und ging dem Ackerbau voraus.

Dies bedeutet aber auch, dass die ältesten hundeähnliche Fossilien aus Belgien und Russland (36000 [naA 31700] und 32500 BP) auf letztendlich fehlgeschlagene bzw. ausgestorbene Domestikationslinien zurückgehen, die nicht zu den modernen Hunden führten (Goyet/Belgien; Altai/Russland) – ein Indiz für multiple Domestikationsversuche zu verschiedenen Zeiten an verschiedenen Orten.

Leider gelang es nicht, aus mittelasiatischen Caniden genügend DNS zu gewinnen, und es standen keine Funde aus Ostasien zur Verfügung. Die ältesten hundeartigen Fossilien aus dem Mittleren und Fernen Osten sind nur 13000 Jahre alt. Außerdem wäre es wichtig, Kern-DNA zu gewinnen, um auch väterliche Einflüsse auf die Abstammung der Hunde zu berücksichtigen. Das Problem der Abstammung der Hunde bleibt damit letztendlich ungelöst (Sci. 342, 785 + 871).

In Sibirien (Zhokhov, damals noch mit dem russischen Festland verbunden) wurden bereits vor 9000 Jahren Hunde gezüchtet, um Schlitten zu ziehen. Die Menschen jagten Eisbären und folgten Rentierherden über Hunderte von Kilometern – wozu sie ein Transportmittel benötigten. Außer Hundeknochen wurden auch Reste hölzerner Schlitten auf der heutigen Insel gefunden (vom Festland isoliert nach Anstieg des Meeresspiegels). Die Hunde wogen zwischen 16 und 25 kg und könnten Sibirischen Huskies geähnelt haben (gute moderne Schlittenhunde wiegen zwischen 20 und 25 kg).

Einer der gefundenen Hunde (29 kg) zeigt Merkmale, die auf einen Hund-Wolf-Hybriden deuten. Es ist nicht auszuschließen, dass die sibirischen Hunde auf eine separate Domestikation aus einer lokalen Wolfspopulation heraus hervorgingen, in Einklang mit dem Modell, dass Hunde möglicherweise mehrfach (einmal in Europa, einmal in Ostasien) domestiziert wurden.

Die Funde deuten darauf, dass Menschen Hunde zunächst züchteten, um sie „zum Arbeiten“ einzusetzen. Man vermutet, dass die Menschen in der Region kleinere Hunde als Schlittenhunde züchteten, und größere für die Eisbärenjagd. Offenbar handelt es sich um das erste gezielte Zuchtprogramm, in dem Haustiere gezielt auf ganz bestimmte Funktionen hin gezüchtet wurden (vor 7000 Jahren wurden dann im Nahen Osten gezielt Hirtenhunde gezüchtet).

Eine funktionsorientierte Sichtweise der Domestikation der Hunde passt auch gut zu dem Zeitraum, für den man diese annimmt: als es vor 15000 Jahren wärmer wurde, zogen sich die Mammutherden allmählich zurück, kleinere Tiere wie Rentiere breiteten sich aus und dominierten die Landschaft. Hunde könnten bei der Jagd nach diesen kleineren Beutetieren geholfen haben – vorher gab es keinen vernünftigen Grund, sich Hunde zu halten.

Selbst Füchse und Dachse hielten sich Funden zufolge in der Nähe der menschlichen Lager auf und könnten ebenfalls zahm geworden sein. Dass sie niemals zu Haustieren wurden, könnte einfach damit zusammenhängen, dass sich für sie keine Verwendung fand (Sci. 356: 896).

In Jordanien gibt es indirekte Hinweise, dass Hunde schon vor 11500 Jahre zur Jagd auf Kleintiere (vor allem Hasen) genutzt wurden, da zu jener Zeit der Anteil der Knochen von Hasen und anderen Kleintieren in den fossilen Essensresten stark zunimmt, ein Teil der Knochen aber Anzeichen zeigt, dass sie durch den Verdauungstrakt gewandert sind. Da Menschen keine Knochen verschlucken würden, vermutet man, dass die Beute mit Hunden geteilt wurde, die bei der Jagd geholfen haben (nach www.antropus.de).

Domestikation des Haushundes – aktueller Kenntnisstand 2018 (nach BdW 12/2018: 44)

Noch immer ist ungeklärt, ob die Hunde einmal oder zweimal domestiziert wurden. Eine Studie spricht für eine einmalige Domestikation zwischen 40 und 20 TA (mit einer Spaltung in europäische und asiatische Hunde vor 23900 – 17500 Jahren; europäische Hunde wurden demnach nicht von asiatischen verdrängt), eine andere für zwei Domestikationen, wobei die europäischen durch in Ostasien domestizierte Hunde verdrängt wurden, die sich vor 14000 bis 6400 Jahren von Ost nach Westen ausgebreitet und schließlich auch Europa erreicht hatten. Demnach tragen die heutigen europäischen Hunderassen nur noch geringe genetische Spuren der ursprünglichen Hundepopulation Europas (genetischer Flaschenhals; die genetische Vielfalt der Hunde nimmt auch heute noch nach Osten hin zu). Beide Theorien konkurrieren miteinander und sind bis auf Weiteres nicht in Einklang zu bringen.

Ein Grundproblem besteht darin, dass es immer wieder (auch heute noch) zu Vermischungen mit Wölfen kommt, und zwar zwischen Hunderüden und Wölfinnen (umgekehrt funktioniert es nicht, weil Wolfsrüden mehrere Wochen mit einer läufigen Wölfin zusammen sein müssen, damit sie überhaupt Testosteron und Spermien bilden. Haushunde sind dagegen immer paarungsbereit).

Hunde stammen auch nicht von modernen Wölfen ab. Um das LGM herum gab es in Europa zwei Wolfs-Unterarten, eine nördliche (größer, robuster, an Kälte angepasst) und eine südliche (kleiner, schlanker). Die nördliche starb aus, als nach Ende der Eiszeit ihre Nahrungsgrundlage verschwand; die Haushunde scheinen aber auf diese nördliche Wolfs-Unterart zurückzugehen, sind jedenfalls eng mit ihnen verwandt. Die südliche Unterart überlebte und wurde zu den Vorfahren der heutigen Wölfe.

Älteste Nachweise von Hunden:

In der Goyet-Höhle (36 TA) mehrere Caniden-Schädel, die genetisch eindeutig dem Wolf zuzuordnen sind, aber in der Anatomie 17 bis 13 TA alten Hunden aus Westrussland gleichen.

33 TA, Altai-Gebirge: ältester eindeutiger Hund, aber nicht mit modernen Hunden verwandt; er steht auf einem Seitenzweig des Stammbaums, der auf eine heute ebenfalls ausgestorbene Wolfs-Linie zurückgeht.

fraglich: 18 TA, „Dogor“ aus Sibirien, perfekt erhaltener Welpe aus dem Permafrost (2019 berichtet); genetische Untersuchungen konnten bisher keine Gewissheit schaffen, ob es sich um einen Hund, einen Wolf oder einen gemeinsamen Vorfahren handelt

14000 J (Bonn-Oberkassel); ältester Vorfahr des modernen Hundes; diese Linie trug auch zum Genom der heutigen europäischen Hunde bei (Anteil 12 %). Daneben wurde ein Welpe gefunden, der im Alter von ca. 28 Wochen an Hundestaupe verstorben war. Er muss aber schon fast 2 Monate lang an Staupe gelitten haben, und nur indem sich Menschen um ihn kümmerten, fütterten und in intensivster Weise ihn gepflegt hatten, war es überhaupt möglich, dass er so lange überlebte. Die Menschen müssen ihn also regelrecht geliebt und alles für ihn getan haben.

28500 Jahre alte Funde aus Tschechien (Přemostí) sprechen dafür, dass Hunde möglicherweise schon früher domestiziert wurden und sich den Verschleißspuren an den Zähnen zufolge von menschlichen Abfällen ernährten: sie fraßen harte Nahrung (Knochen aus dem Abfall) im Vergleich zur weicheren Nahrung der Wölfe, die auf fleischreiche eigene Jagdbeute zurückgreifen konnten. Die Funde könnten im Einklang mit der Hypothese stehen, dass sich der Wolf freiwillig menschlichen Lagern näherte, um an die Abfälle der Menschen zu gelangen, die dieser hinterließ. Eine Ernährungsumstellung lässt sich auch durch Genvergleiche nachweisen, wobei diese nach den tschechischen Funden aber schon recht früh Auswirkungen auf das Gebiss der frühen Hunde

hatte: In Predmosti fanden sich zwei verschiedene Caniden: ein Typ war eher wolfartig und der andere hatte bereits Hundemerkmale, wobei sich die größten Unterschiede im Verschleißmuster der Zähne fanden (Urhunde hatten größere Abnutzungsspuren als Indiz für harte und spröde Nahrung: Durophagie). Beide Typen lebten in Predmosti nebeneinander und unterschieden sich in ihrer Ernährungsweise. Nicht sicher ist allerdings, ob sie zeitgleich am gleichen Ort lebten. Auch bleibt unklar, ob es sich hier bereits um die Anfänge der Domestikation durch den Menschen handelt oder um eine Anpassung noch nicht domestizierter Wölfe an ein Leben in der Nähe oder im Gefolge von Menschen. Zahnverschleiß gilt dabei als ein Verhaltenssignal, das schon Generationen vor morphologischen Veränderungen auftreten kann (Journal of Archaeological Science, 2020, doi: 10.1016/j.jas.2020.105092)

Haushunde in Amerika:

Paläogenetische Untersuchungen an amerikanischen Hunden (überwiegend aber mitochondrial, nur sieben teilweise auch nur partiell sequenzierte alte Kerngenome) ergaben, dass diese von Einwanderern aus Beringia mitgebracht wurden; sie sind am nächsten mit Sibirischen Huskies verwandt. Es handelt sich also nicht um Züchtungen aus nordamerikanischen Wölfen.

Die von den Einwanderern mitgebrachten Hunde verschwanden praktisch vollständig, als die Europäer Hunde mitbrachten. Auch typisch amerikanisch geltende Hunderassen gehen auf von Europäern eingeführte Hunde zurück. Man vermutet, dass eingeschleppte Infektionskrankheiten die amerikanischen Urhunde zum Aussterben brachten; ihr genetischer Einfluss in den modernen Hunden ist fraglich, höchstens minimal. Es ließen sich zwar in drei Carolina-Hunden alte genetische Spuren nachweisen, wobei es aber unklar ist, ob diese auf „Präkontakt-Hunde“ oder die später eingeführten arktischen Hunde Nordamerikas zurückgehen. Einige Hunde (< 2 %) weisen aber mitochondriale Haplotypen der Präkontakt-Hunde auf.

Offenbar brachten aber nicht die ersten Einwanderer von Beringia die Hunde mit. Das älteste Hundefossil Nordamerikas datiert auf nur 9900 Jahre. Am nächsten mit diesen verwandt sind die Zhokhov-Hunde (9000 Jahre) von der Zhokhov-Insel Ostsibiriens. Alle Präkontakt-Hunde haben einen gemeinsamen Vorfahren, der vor ca. 14600 (Spanne: 16484 – 12965) Jahren lebte, und der ca. 1000 Jahre zuvor (vor 17646 – 13739 Jahren) einen gemeinsamen Vorfahren mit den Zhokhov-Hunden hatte.

Hunde gelangten demnach erst später nach Nordamerika als Menschen, aber noch bevor vor ca. 11000 Jahren die Landbrücke von Beringia überflutet wurde. Die monophyletische Gruppe der Präkontakt-Hunde blieb dann für ca. 9000 Jahre isoliert. Vor etwa 1000 Jahren erreichten möglicherweise dann arktische Hunde mit der Thule-Kultur Nordamerika. Ab dem 15. Jahrhundert wurden die amerikanischen Hunde durch aus Europa eingeführte Hunde praktisch komplett verdrängt, und im Rahmen des Goldrausches im 19. Jahrhundert wurden Sibirische Huskies nach Alaska eingeführt.

Kladogramm (überwiegend mitochondrial):

- Koyoten
- nordamerikanische Wölfe
- eurasiatische Wölfe
- westeurasiatische Hunde + ostasiatische Hunde
- arktische Hunde Nordamerikas + arktische Hunde Eurasiens

--- amerikanische Hunde (vor Einführung europäischer Hunde) („Präkontakt-Hunde“)

(Sci. 361: 81)

Dingo: trotz wolfähnlicher Morphologie und Verhalten ist er ein Abkömmling normaler domestizierter Hunde aus Südostasien; nach genetischen Studien wurde er einmal (ein einziger Kolonisations-Event) vor ca. 5000 Jahren in Australien eingeführt; älteste Fossilien 3500 J. alt. Dingos erreichten daher niemals Tasmanien, das vor 12000 J. durch den Ozeanspiegelanstieg von Australien getrennt wurde; das Fenster für das Eintreffen des Dingos lag daher bei 12000 – 3500 J. . Die Gründerpopulation bestand nur aus wenigen Hunden von einem genetischen Typus, der in SE-Asien, Sibirien, Japan und Indonesien angetroffen wird; die Vorfahren der Dingos waren also Hunde, die vor 10000 – 15000 J. in China und Umgebung gehalten wurden. Direkte Wolfseinflüsse waren nicht nachzuweisen, die Dingos gehen direkt auf frühe, undifferenzierte, aber klar von den Wölfen getrennte domestizierte Hunde zurück (also auf eine Zeit, als man noch keine speziellen Rassen züchtete), und repräsentieren damit noch den Genpool der frühen domestizierten Hunde; erst neuerdings kommt es zu Kreuzungen mit modernen Hunden (80 % der Dingos der Ostküste sind Hybriden) (Sci. 302, 556).

Ging man früher davon aus, dass Dingos für das Aussterben des Beutelwolfs und des Beutelteufels auf dem australischen Festland verantwortlich waren (beide Arten überlebten nur in Tasmanien bis 1936 bzw. rezent), so kommt dem Dingo nach neuen Untersuchungen allenfalls eine sehr marginale Rolle zu. Es ist bisher nicht klar, wann die beiden Taxa in Australien erloschen; die letzten zuverlässig datierten Fossilien des Beutelwolfs sind ca. 3500 Jahre alt. Nach dem Aussterben der australischen Megafauna vor ca. 40000 Jahren waren diese beiden Arten die letzten größeren Karnivoren auf dem Festland.

Dingos sind ab ca. 3400 BP sicher nachweisbar, nach genetischen Untersuchungen wurden sie vor 4600 oder mehr Jahren eingeführt. Wie nun die Simulationen zeigten, waren nicht Dingos, sondern vor allem die Zunahme der menschlichen Besiedlung, ferner die Bejagung der Känguruhs (Konkurrenz um Beute) und Klimawandel (zunehmende Austrocknung) für das Aussterben der beiden australischen Karnivoren verantwortlich (Sci. 343, 142). Die Dingos wurden wahrscheinlich von den Toalean eingeführt, einem Jäger-Sammler-Volk von Sulawesi, das zwischen 8000 und 1500 BP weite Reisen über die Meere unternahm. Da sich Dingo-Subfossilien auf Borneo fanden, nimmt man an, dass die Toalean die Dingos von Borneo nach Australien mitbrachten (Sci. 352: 13).

Auch wenn der Dingo erst seit 3500 Jahren in Australien nachweisbar ist, zeigten genetischen Untersuchungen, dass er von domestizierten Hunden abstammt, die vor ca. 8300 Jahren Australien erreicht hatten (Nat. Comm. 11: 671).

Wölfe: in Sibirien wurde ein gut erhaltener (im Permafrost konservierter) 40000 Jahre alter Kopf eines Wolfes gefunden, der 40 cm lang ist (Köpfe moderner Wölfe sind nur 30 cm lang).

Canis dirus (Direwolf): Pleistozän Nord- und Südamerikas, vor ca. 10000 Jahren ausgestorben. Größer als Wolf: Kopf-Rumpf-Länge 1,5 m – 1,6 m; 57 - 79 kg, naA 90 kg; gedrungener Körperbau; kürzere und kräftigere Beine als beim rezenten Wolf; Kopf größer, Hirnvolumen aber kleiner. Zähne kräftiger als bei allen anderen *Canis*-Arten (mächtige Reißzähne). Die Kombination aus kurzen Beinen (kein schneller Läufer) und Reißzähnen deutet auf einen Aasfresser. Lebensweise evtl. ähnlich Hyäne, deren ökologische Nische er in Amerika besetzte. Wahrscheinlich jagten sie aber ähnlich heutigen Tüpfelhyänen aktiv (verheilte Knochenbrüche, die denen entsprechen, die heutige Wölfe bei Konfrontationen mit Elchen und Wapitis erleiden). Das Massenvorkommen in den Asphalt Sümpfen von Kalifornien spricht dafür, dass er in Gruppen jagte.

Abstammung von *Canis ambrusteri*, der vor 0,8 MA auftrat und sich über Nord- und Südamerika verbreitete. In Nordamerika starb er bald wieder aus, in Südamerika überlebte er; dort entwickelte er sich zu *C. dirus* weiter (Erstnachweis vor 250000 J). Nordamerika erreichte *C. dirus* vor 100000 J (schon vor 300000 J war der Grauwolf *C. lupus* aus Eurasien nach Nordamerika eingewandert). Im späten Pleistozän lebte er von Kanada bis Peru und starb dann gleichzeitig mit

der amerikanischen Megafauna aus, vielleicht weil ihm die großen Pflanzenfresser als Nahrungsquelle fehlten. Der Direwolf war langsamer als der Rotwolf und Grauwolf und konnte daher die überlebenden kleineren Pflanzenfresser nicht erfolgreich jagen. Funde aus Arkansas deuten an, dass die Art dort möglicherweise bis vor 4000 Jahren überlebt hat (Reliktpopulation in den Ozard Mountains?). Ansonsten datiert der jüngste Fund auf 9850+-550 BP bis 10710 +-320 BP RC-Jahre (Rancho La Brea, Kalifornien) (Wikipedia).

Fuchsgattung *Cerdocyon* als erste Einwanderer der Hundartigen vor 2 MA nach Südamerika, rez. durch den Waldfuchs (*C. thous*) vertreten. Nachtaktiver Allesfresser.

Bären: Der **Höhlenbär** (ab 300000, naA ab 270000 J, bis 25000 BP) ist im Verlauf seiner Evolution immer stärker zur Herbivorie übergegangen; zur Überbrückung der vegetationslosen Zeiten entwickelte er mehrere Strategien: (a) Umwandlung zu einem Pflanzenfressergebiss zur besseren Ausnutzung der Futterpflanzen: kleine einhöckerige Prämolaren (bei Braunbären noch vorhanden) gingen verloren, Entstehung einer breiten Zahnlücke zwischen Eckzahn und Prämolaren; Verlängerung und Verbreiterung der Backenzähne, zusätzliche Höcker und Schmelzrippen (analoge Gebissveränderungen finden sich beim Großen Panda); (b) Übergang zum Winterschläfer; in Höhlen herrscht das ganze Jahr über die gleiche Temperatur, stets über Gefrierpunkt und etwa der mittl. Jahrestemperatur im Eingangsbereich entsprechend; Reduktion der Körpertemperatur auf ca. 15 Grad, Pulsfrequenz auf 1/min, Energie-Ersparnis durch Winterschlaf ca. 90 %; (c) da in harten Wintern dennoch Bären starben, entstand ein Selektionsdruck zugunsten von Bären mit großen Fettreserven, so dass die Höhlenbären immer schwerer und plumper wurden (bis 1500 kg geschätzt). Höhlenbären waren größer als rezente Grizzlys, aber gemächliche Beeren-, Honig- und Grasfresser. Studien an Knochenkollagen und Stickstoffisotopen von Höhlenbären aus Pesteria cu Oase bestätigten aber, dass sie – bei Bedarf – auch omnivor oder sogar karnivor waren (PNAS 105, 600). Auch an Höhlenbären aus Belgien konnte gezeigt werden, dass sie vor dem Winterschlaf zur Omnivorie übergingen und sich sogar von kleinen Wirbeltieren und Ungulaten ernährten (PNAS 106, 15390).

Insgesamt zeichnen sich die Höhlenbären durch große Variabilität (Zähne und Knochen von großer Vielfalt an Größe und Form), sehr rasche Evolution (bei keiner anderen Säugetierlinie wurde eine so rasche Veränderung dokumentiert!) und Klimaabhängigkeit aus (letzteres durch Spezialisierung auf eine bestimmte Kräuternahrung, die nur in der Nähe der Waldgrenze wächst; daher sind sie auch wichtige Klima- und Vegetationsanzeiger; in den Dolomiten wurden Höhlenbärenreste in einer 2800 m hoch gelegenen Höhle gefunden, was auf sehr günstiges Klima deutet).

Offen ist die Beziehung zu den Menschen: so gibt es Vermutungen über einen Höhlenbärenkult mit zeremonieller Bestattung erlegter Höhlenbären. Insgesamt mehren sich aber die Anzeichen für eine Höhlenbärenjagd sowie die Verwendung der Knochen für Waffen und Werkzeuge. Aufgrund der raschen Entwicklung der Gebissmorphologie dienen Höhlenbärenzähne der Biostratigraphie von Höhlensedimenten.

Der Höhlenbär war kein reiner Höhlenbewohner, sondern nutzte die Höhlen nur zum langen Winterschlaf, wo er dann im Winter relativ leicht von den Menschen erlegt werden konnte und daher den Menschen insbesondere im Winter – zwischen der Pferdesaison im Herbst und der Mammutsaison mit den neugeborenen Mammuts auf ihren Wanderungen im Mai und Juni – als Nahrungsquelle diente. Dass der Höhlenbär tatsächlich gejagt wurde, beweist eine Feuersteinspitze im Wirbelknochen eines adulten Tieres in der Hohle-Fels-Höhle. Vor 25000 J

verschwand der Höhlenbär in dieser Region, also vor dem LGM. Da nur eine begrenzte Zahl von Höhlen zur Verfügung stand, konnte der Höhlenbär relativ schnell ausgerottet werden (BdW 3/08, 26).

Letztendlich ist unklar, wann die letzten Höhlenbären erloschen und welche Rolle der Mensch bzw. das Klima (LGM) dabei spielten. Bei der Datierung des Verschwindens des Höhlenbären spielen Höhlenmalereien eine wichtige Rolle (prähistorische Menschen dokumentierten damit in anatomisch präziser Weise eine ausgestorbene Art!).

Die Bilder der Chauvet-Höhle zeigen noch eindeutige Höhlenbären (Stirn mit markanter Stufe beim Höhlenbären im Vergleich zur fliehenden Stirn des Braunbären; Nasenlöcher weisen nach oben, Augenhöhlen relativ kleiner als beim Braunbären; kräftige Beine, hintere Beine deutlich kürzer als vordere Beine, deutlich abfallender Rücken). Braunbären überwinterten auch nicht in Höhlen (sondern in Mulden oder Löchern unter toten oder umgefallenen Bäumen), sind leichter (männliche Höhlenbären bis 500 kg, allerdings bei beträchtlichen individuellen Unterschieden).

Die Menschen des Gravettien (27000 bis 25000 Jahren) malten ebenfalls Bären, arbeiteten aber die speziellen Merkmale der Höhlenbären nicht mehr heraus – es ist daher offen, ob sie nur noch Braunbären kannten, weil die Höhlenbären in der Region inzwischen ausgestorben waren? Auch spätere Bärenzeichnungen stellen wohl Braunbären dar.

Genetische Untersuchungen sprechen dafür, dass die Population in geographisch isolierte, genetisch verarmte kleine Bestände zerfiel (Inzucht). Vielleicht hatten sie sich unter den verschlechternden Klimabedingungen vor dem LGM im Herbst nicht mehr genug Fettreserven für den langen Winterschlaf anfressen können – so könnte Nahrungsmangel im Vorfeld des LGM zum Erlöschen der Art beigetragen haben. Die Angaben über den letzten Höhlenbären variieren zwischen 24000 und 10000 BP (Spektr. Wiss. 7/2012, 37).

Genomanalysen von Höhlenbären und Braunbären aus Bärenhöhlen in Spanien zeigten, dass Höhlenbären fast immer in jenen Höhlen überwinterten, in denen sie auch geboren worden waren, während Braunbären bei der Wahl ihrer Höhlen flexibler waren. Dieser Unterschied könnte zum Aussterben der Höhlenbären – in Konkurrenz mit Braunbären – beigetragen haben (Nat. 536: 376).

Studien mit Stickstoffisotopen ergaben, dass sich Höhlenbären – im Gegensatz zu Braunbären – rein pflanzlich ernährten und nicht jagten. Mit 1,7 m Schulterhöhe und bis 3,5 m Kopf-Rumpf-Länge waren sie viel größer als Braunbären. Auf rein pflanzliche Ernährung deuten auch Schädelbau, kräftiger Kiefer und großflächige Zähne. Sie benötigten daher Gebiete mit dichter Vegetation, ähnlich modernen Pandabären. Das Aussterben vor ~ 25000 Jahren könnte daher mit der eiszeitlichen Abkühlung zusammenhängen, die zum Rückgang der Vegetation führte. Da der Verdauungsapparat – wie bei Pandabären – nicht optimal auf die Pflanzennahrung angepasst gewesen sein dürfte, ist davon auszugehen, dass Höhlenbären sehr viel fressen mussten (Panda: bis 40 kg Bambus/Tag). Braunbären sind dagegen Allesfresser und sehr flexibel (Spektr. Wiss. 10/16: 9).

Nucleäre DNS (insgesamt 27000 BP) konnte mittels Palaeometagenomics aus Zähnen 44160 und 42290 J alter Höhlenbären extrahiert werden; bei dem Verfahren wird die gesamte verfügbare DNS sequenziert (einschließlich mikrobieller Kontaminanten, die etwa 94 % ausmachten); durch Vergleich der zahlreichen kleinen Sequenzen mit Hundesequenzen ließ sich das originale Höhlenbärenmaterial von den Kontaminanten unterscheiden. Palaeometagenomics ist unabhängig von amplifikationsabhängiger direkter Klonierung; es wird DNS als Mischung aller möglichen, auch kontaminierenden Genomelemente extrahiert; alle Genomsequenzen werden anonym geklont ohne

gezielte PCR mit bestimmten Startsequenzen. Es handelt sich also um ein direktes Klonen aller vorhandenen Sequenzen ohne spezifische PCR.

Die phylogenetische Position der Höhlenbären ist dabei identisch mit den Daten aus mtDNS-Studien:

- Schwarzbär
- Höhlenbär
- Braunbär + Eisbär

(Sci. 308, 1401; 309, 597).

Im Jahr 2018 wurde über das komplette Genom von vier Höhlenbären (zwischen Spanien und Kaukasus gefunden) berichtet. Dabei zeigte sich, dass 0,9 – 2,4 % des Genoms heutiger Braunbären auf Höhlenbären zurückgeht. Es kam also zu gelegentlichen Kreuzungen, und die Hybride müssen fertil gewesen sein. Trotz des geringen Anteils pro Braunbär dürfte auf diese Weise insgesamt ein erheblicher Teil des Höhlenbären-genoms erhalten sein (<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0654-8>).

Schon zuvor wurde von zwei Teams das komplette mitochondriale Genom von zwei Höhlenbären (44000 J, Österreich; 32000 J, Chauvet Höhle/Frankreich) sowie eines 22000 J alten *Arctodus simus* aus Nordamerika sequenziert. Es handelt sich um die ältesten kompletten mitochondrialen Genome diesen Alters, die nicht auf Funde im Permafrost zurückgehen (wie z.B. Mammut oder Mastodon) (PNAS 105, 17447).

Zusammen mit dem mitochondrialen Genom der 9 rezenten Bärenarten ergab sich Konsens für eine rasche Radiation der Bären, den Pandabären als basalsten Abzweig, den Höhlenbären als Schwestergruppe von (Braunbär + Eisbär). Die Dichotomie Höhlenbär vs. (Braunbär + Eisbär) erfolgte nach den mtDNS-Daten vor ca. 1,6 MA.

Im Jahr 2013 gelang es, das mitochondriale Genom eines 300000 J alten *Ursus deningeri* aus Atapuerca/Spainien aus winzigen aDNA-Fragmenten zu sequenzieren (bis hinab auf 30 BP; über 90 % der Fragmente waren unter 50 BP lang); abgesehen von Material aus Permafrost ist dieses das älteste Material, aus dem es gelang, ein komplettes mitochondriales Genom zu gewinnen (ca. 200.000 J älter als das bisher älteste Nicht-Permafrost-Material, das eine komplette aDNA-Sequenz lieferte und 120.000 J alt war). Es handelt sich bei dieser Bärenart um eine Schwestergruppe aller westeuropäischen Höhlenbären (PNAS 110: 15758). Die Ergebnisse sind vor allem deshalb bemerkenswert, weil sie zeigen, dass man auch aus >> 120.000 J altem Material, das NICHT im Permafrost gefunden wurde, komplette DNA-Sequenzen ermitteln kann, und diese Altersgrenze jetzt auf 300.000 J verschoben wurde.

Die Anzahl der Gattungen der lebenden Bären reduziert sich nach genetisch-phylogenetischen Daten von maximal 7 auf 3 bis 4. Große Unterschiede bestehen hinsichtlich der Datierung der Radiation der Bären: nach einer Studie erst vor 2 bis 3 MA (ausgehend von einer Abzweigung des Großen Panda vor 12 MA), in der anderen Studie vor ca. 5 MA (kalibriert auf die Abzweigung der Seehunde; nach dieser Studie wäre der Große Panda schon vor 19 MA abgezweigt). Das Datum von 5 MA fällt dabei zusammen mit starken klimatischen Veränderungen z.B. durch erstmalige Öffnung der Bering-Straße und Austrocknung des Mittelmeeres (Sci. 322, 662).

Im unteren bis mittleren Pleistozän Argentiniens *Arctotherium angustidens* als riesiger kurzgesichtiger Bär; ad rezente UF Tremarctinae, deren Kronengruppe vor etwa 7,3 MA entstand. Frühestes, größtes und am ausgeprägtesten karnivor lebendes Mitglied der Gattung *Arctotherium*. **Größte bisher bekannte Bärenart überhaupt** (1,6 – 1,75 t; 3,3 m; zum Vergleich: *Tremarctos* – die einzige rezente Bärenart Südamerikas - wiegt 150 kg); spätere Arten der Gattung waren kleiner. Die enorme Größe von *A. angustidens* mag darauf beruhen, dass es im frühen Pleistozän Südamerikas - kurz nach dem amerikanischen Faunentausch – noch wenig andere große Beutegreifer in Südamerika gab (J. Paleont. 85, 69). *Arctotherium*: O-Pliozän, naA U-Pleistozän bis Ende des Pleistozäns, auf Süd-/Mittelamerika beschränkt. Noch vor 13000 Jahren in Mittelamerika (Yukatan-Halbinsel). Nächste Verwandte sind *Arctodus* aus Nordamerika; im Laufe der Zeit wurden die Kurzschnauzenbären Südamerikas aber kleiner und reduzierten ihre Karnivorie, wohl als Folge zunehmenden Wettbewerbs durch andere erst spät aus Nordamerika eintreffende Karnivoren wie *Smilodon*.

Die nordamerikanischen Carnivoren wie Kurzschnauzenbären und Säbelzahnkatzen hatten nach ihrer Ankunft die Nische der großen Beutegreifer sehr schnell von den eingeborenen Beutegreifern Südamerikas wie den Sparassodonta (Borhyaenida) und den phorusrhaciden Laufvögeln übernommen.

Abstammung des Höhlenbären: der oberpleistozäne Höhlenbär *U. spelaeus* entwickelte sich um den Übergang M-/O-Pleistozän herum aus dem mittelpleistozänen eurasischen Höhlenbären *Ursus deningeri* (der seinerseits auf *U. savini* zurückgeht); es gibt Übergangsformen, die manchmal als *Ursus deningeroides* bezeichnet werden (Chronospezies). *Ursus deningeri* trat im späten U-Pleistozän auf und lebte vorwiegend in Europa, aber auch in Asien. Wie Untersuchungen des Schädels zeigten, lebte auch *U. deningeri* bereits herbivor. Diese Spezialisierung könnte erklären, warum im gleichen Lebensraum später zwei Bärenarten (oberpleistozäner Höhlenbär und Braunbär) koexistieren konnten. *U. deningeri* seinerseits stammt von *U. etruscus* ab, eventuell über *U. dolinensis*.

(<https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1487965>)

Eisbär: Ging man aufgrund der Sequenzierung des kompletten mtDNA-Genoms eines 130000 – 110000 Jahre alten Eisbären davon aus, dass der älteste Eisbär vor ca. 152000 Jahren auf dem Alexander-Archipel (vor Kanada, Pazifik-Küste) in einer Braunbären-Population geboren wurde (BdW 5/2010, 7; PNAS 107, 5053), so zeigte die Analyse von multiplen (14) Kernsequenzen von 45 modernen Eis-, Braun- und Schwarzbären, dass die Dichotomie zwischen Eisbär und Braunbär schon vor 603.000 Jahren (95%-Konfidenz: 338 – 934 TA) erfolgt ist, die Abspaltung der Linie (Eisbär+Braunbär) von der Linie zum Schwarzbären vor 952.000 Jahren (95%.-Konf.: 559 – 1429 TA). Die Dichotomie Braunbär/Eisbär passt damit zeitlich ungefähr zur Abspaltung des Eisfuchses, die auf ca. 0,9 MA datiert wird.

Dies passt zu dem Zeitraum, in dem der Arktische Ozean erstmals ganzjährig zufror. Da die Lebensweise des Eisbären stark darauf angewiesen ist, dass das Meer das ganze Jahr über zugefroren ist (z.B. um an Seehunde zu gelangen), wäre eine Evolution des Eisbären zu Zeiten, in denen der Arktische Ozean noch nicht oder nur jahreszeitlich beschränkt eisbedeckt war, undenkbar. Ab dem oberen Pliozän erfolgte eine graduelle Abkühlung des Arktischen Ozeans, der Übergang von jahreszeitlicher zu ganzjähriger Vereisung dürfte vor etwa 700 TA erfolgt sein (Sci. 336, 1230).

Die jüngeren Daten für das mt-Genom des Eisbären resultieren aus einer Kreuzung zwischen Braun- und Eisbär im späten Pleistozän (Introgression von Braunbär-Mitochondrien). Weibliche Braunbären paarten sich mit männlichen Eisbären; ihr Nachwuchs kreuzte sich wieder in die Eisbärpopulation ein (auch heute finden sich gelegentlich fertile Hybriden in der Wildnis!). Als im Eem das küstennahe Eis (als der typische Lebensraum der Eisbären) schmolz und die Eisbären daher küstennahe Festlandareale besiedelten, könnten sie in Kontakt mit Braunbären gekommen sein.

Demgegenüber gibt es keine genetischen Hinweise auf einen *aktuellen* Genflow zwischen Eis- und Braunbären, d.h. eine Kreuzung erfolgt zur Zeit selten bzw. bleibt auf wenige Regionen beschränkt. Adaptive Introgression (Genflow vom Braun- zum Eisbären, der mit adaptiven Vorteilen verbunden ist) könnte den Eisbären geholfen haben, die interglazialen Warmphasen besser zu durchstehen, verhinderte Inzucht und könnte auch erleichtert haben, die Braunbärpopulation in der subarktischen Landschaft am Leben zu halten (dies erinnert an den Genflow vom HN und Denisovaner zum HSS im Sinne einer adaptiven Introgression, in diesem Fall für das Immunsystem; eig. Anm.). Es gibt auch Hinweise für einen (nucleären) Genflow vom Eisbären zum Braunbär, also in umgekehrter Richtung als in Bezug auf die mtDNA.

Die Eisbärlinie ist folglich nicht erst im Eem entstanden (wie die mtDNA andeutete), sondern hat mehrere Eiszeitzyklen überstanden und daher viel Zeit gehabt, sich an die arktischen Lebensbedingungen anzupassen. Die geringe genetische Diversität des Eisbären deutet aber darauf, dass Umweltveränderungen – wohl vor allem Warmphasen – die Populationsstärke vorübergehend stark verringerten (genetischer Flaschenhals).

Braunbären sind damit nicht paraphyletisch in Bezug auf die Eisbären (wie es der Fall wäre, wenn der Eisbär vor ca. 150 TA innerhalb der Braunbärpopulation entstanden wäre). Dass die ältesten Eisbärfossilien dennoch nur 110 – 130 TA alt sind, dürfte auf dem Lebensraum beruhen (geringe Fossilisierungschancen bei Lebensweise auf küstennahem Eis).

Die modernen Braunbärlinien (Nordamerika, Osteuropa, Westeuropa usw.) spalteten sich nach Kerngenomdaten vor 125000 (95%: 65000 bis 207000) Jahren auf. Der Beginn der Vereisungszyklen nach dem Eem dürfte die Fragmentation der Braunbärpopulation in die modernen Linien erklären (Sci. 336, 344; PNAS 109, E2382).

2. Feliformia/Katzenartige:

Säbelzahnkatzen starben in Europa früher aus (28 TA) als in Amerika, wo *Smilodon*, *Machairodus*, *Homotherium*, *Megantereon* noch bis vor 12 - 10 TA überlebten. Größter Vertreter der Machairodontinae (ad Felidae) war *Amphimachairodus giganteus*, 2,5 m lang, 1,3 m Schulterhöhe, 320 kg, löwengroß, Europa und Asien.

Smilodon (O-Pleist. Nord- und Südamerikas) als klassische Säbelzahnkatze mit großem, massiven Kopf und kurzem Schwanz. Öffnungswinkel der Kiefer über 120 Grad, um die Säbelzähne tief ins Fleisch der Beutetiere zu versenken. Mammut- und Bisonjäger. Säbelzähne 25 cm lang. Geschätzte Laufgeschwindigkeit bis 65 km/h. *Smilodon populator* 2,3 m lang, 400 kg (Südamerika). *Smilodon* starb vor 10 – 12 TA aus. Schwere Verletzungen an zahlreichen Exemplaren aus La Brea/Kalifornien (50 – 10 TA) weisen darauf hin, dass *Smilodon* offenbar in Rudeln jagten, da Einzeljäger mit so schweren (ausgeheilten) Verletzungen und Infektionen (z.B. im Rachenbereich) nicht überlebensfähig wären (die großen Beutetieren fügten ihnen schwere Verletzungen zu). Microwear-Muster an Zähnen belegen, dass sie sich nach der Verletzung nur von Weichteilen ernährten und so überlebten; offenbar nahmen sie teil an der Jagdbeute der Artgenossen. Sie waren offenbar soziale Tiere, die in Rudeln jagten (kennt man von anderen Raubtieren jener Zeit nicht, aber z.B. heutige Löwen).

Homotherium (O-Pliozän bis O-Pleist. Afrikas, Eurasiens und Nordamerikas; im frühen U-Pleist. vor 1,8 MA auch eine Art, *H. venezuelensis*, in Südamerika; kleiner als andere Arten der Gattung) mit verlängerten, dolchartigen, nach hinten gekrümmten Eckzähnen. Vorderbeine länger als Hinterbeine, daher hyänenartig nach hinten abfallender Rücken. Sohlengänger. Vor 14000 J. erloschen. mtDNA von zwei 50000 Jahren alten amerikanischen *Homotherium*, einem 28000 Jahre alten *Homotherium* aus der Nordsee (dem einzigen oberpleistozänen *Homotherium* aus Europa) und einem 11000 Jahre alten *Smilodon* aus Südamerika lassen darauf schließen, dass sich die beiden Linien vor 18 MA trennten. Säbelzahnkatzen (Machairodontinae) und heutige Katzen hatten einen gemeinsamen Vorfahren vor ca. 20 MA.

Homotherium war noch vor 28000 Jahren in Europa vertreten (Einzelfund aus der Nordsee), und nicht, wie bisher angenommen, vor 0,3 MA in Europa ausgestorben. Amerikanische und

europäische *Homotherium* des oberen Pleistozäns sind monospezifisch (*H. latidens*) (Curr. Biol. 2017; 27: 3330).

Die langen, stark gebogenen Eckzähne der Säbelzahnkatzen konnten bis zu 28 cm lang werden. Schulterhöhe bis 1,20 m. Sehr kurzer Schwanz ähnlich heutigem Luchs.

Panthera (ab Pleist., Afrika, Indien, England und Kalifornien): *P. leo spelaea* (europ. Höhlenlöwe) wahrsch. größte Katzenart aller Zeiten, deutlich größer als Sibirischer Tiger.

Höhlenlöwe: molekularkladistische Untersuchungen an DNS zweier Höhlenlöwen (32000 und 47000 J alt; Österreich und Deutschland) ergaben, dass diese nur eine Unterart des rez. Löwen darstellen, die den afrikanischen Löwen sehr nahe steht (rez. gibt es noch vier Unterarten von *P. leo*). Die Aufspaltung von *P. leo* in Unterarten begann vor etwa 600000 J, zunächst in eine afrikanische und eine europäische Linie; die asiatischen Löwen spalteten sich vor 200000 bis 75000 J (statistische Spanne) ab:

--- *Felis*

--- *Nanofelis*

--- *Panthera tigris* (Tiger)

--- *Panthera pardus* (Leopard)

--- *P. leo spelaea*

--- *P. leo persica* (Indien)

--- drei afrikanische Unterarten (*P. l. nubica*, *P. l. krugeri*, *P. l. bleyenberghi*) (BENTON 2007)

Auch *Panthera leo fossilis*, der europäische Höhlenlöwe des frühen Pleistozäns, gilt als frühe Subspecies des modernen Löwen *P. leo*. Mit einer Körperlänge von 2,50 m (200 – 350 kg) war er ca. 0,5 m länger als heutige afrikanische Löwen und fast so groß wie der amerikanische Löwe des Oberpleistozäns. *P. leo fossilis* lebte von 0,7 bis 0,34 MA, allerdings weist ein 1,75 MA alter Löwenkiefer aus Kenia eine große Ähnlichkeit mit *P. leo fossilis* auf. *P. leo spelaea* stammt von *P. leo fossilis* ab und findet sich seit 0,3 MA.

Panthera zdanskyi aus dem frühen U-Pleist. Chinas (1,6 m lang, 75 cm Schulterhöhe, 80 kg, ab 2,5 MA), Schädel kleiner als bei modernen Tigern (eher wie Jaguar), ältester Pantherine, größere obere Eckzähne als heutige *Panthera*; oberflächlich gesehen ähnelt er eher Säbelzahnkatzen als Tigern. Früher Abzweig auf der Linie zum modernen Tiger. Die spätere Größenzunahme in der Tigerlinie ging mit der Jagd auf größere Beutetiere einher.

Ein 43500 Jahre altes Löwenbaby aus dem Permafrost Sibiriens zeigte, dass Höhlenlöwen ein geflecktes Fell (wie Tiger oder Leoparden) hatten, was damit auch Höhlenzeichnungen entspricht.

P. leo atrox (Nordamerika, nördl. Südamerika): wahrsch. während der Weichseleiszeit über die Bering-Landbrücke in Nordamerika eingewandert. Evtl. Riesenjaguar.

Tiger: mtDNA-Studien deuten darauf, dass der Sumatra-Tiger (weltweit in Wildnis und Gefangenschaft 1998 ca. 750 Exemplare; neuere Zahlen: nur noch 400 wild, 200 in Zoos) eine eigene Art darstellt, da sie durch das Ansteigen des Meeresspiegels auf Sumatra isoliert wurde.

Löwen: aDNA (Voll-Genom) von zwei Höhlenlöwen (ca. 30 TA, Sibirien und Yukon), 12 Löwen aus historischen ausgestorbenen Populationen aus dem 15. Jhd. bis 1959 aus Afrika und dem Mittleren Osten (aus Gebieten außerhalb der derzeitigen Verbreitung) sowie 6 modernen Löwen aus Süd- und Ost-Afrika und Indien (je 2) zeigten, dass die Höhlenlöwen von allen anderen Löwen genetisch am weitesten entfernt stehen und es keine Hybridisierungen mit den anderen Löwenpopulationen gab.

Im Pleistozän drei Unterarten: *Panthera leo spelaea* (Eurasien), *P. leo leo* (Eurasien, Afrika, Yukon), *P. leo atrox* (Nordamerika). Heute nur noch Subsahara-Afrika und kleine Population in einem Nationalpark in Indien. Aussterben vor 14000 Jahren in Nordamerika, im 19. und 20. Jhd. in SW-Asien und im 20 Jhd. in Nordafrika. So starben der Berberlöwe in Nordafrika, der Kaplöwe in Südafrika sowie die Löwen im Mittleren Osten in den letzten 150 Jahren aus.

Höhlenlöwen und moderne Löwen hatten einen gemeinsamen Vorfahren vor ca. 500 TA; danach kam es wohl nicht mehr zu Hybridisierungen. Zu jener Zeit erschien *P. fossilis* im europäischen Fossilnachweis. Wahrscheinlich lebten Höhlenlöwen und moderne Löwen niemals gleichzeitig in derselben Region, und falls doch, waren sie wohl vom Verhalten und der Ökologie her inkompatibel (ganz im Gegensatz zu den sonst beobachteten Hybridisierungen zwischen Großkatzen-Arten). Auch hatten männliche Höhlenlöwen wohl nicht die starke Mähne der modernen Löwenmännchen, was zur sexuellen Isolation beigetragen haben könnte.

Innerhalb der modernen Löwen fanden sich zwei Linien, die sich vor ca. 70 TA (52 – 98 TA) trennten, gefolgt von späterem Genflow. Die eine Linie führt zu den ost- und südafrikanischen Löwen, die andere zu den asiatischen und nordafrikanischen Löwen. Die Entstehung der nördlichen Linie geht mit einem genetischen Bottleneck vor ca. 70 TA einher, was dafür spricht, dass die Regionen nördlich der Sahara nur von wenigen Migranten besiedelt wurden, die sich aus der südlichen Linien abgespalten hatten.

Die süd-/ost-afrikanische Linie spaltete sich in die südafrikanischen und ostafrikanischen Löwen auf, die dann unter sich blieben. Die asiatisch-nordafrikanische Löwe spaltete die nordafrikanischen Löwen ab, die auch unter sich blieben. Zentral- und westafrikanische Löwen gehen auf eine frühe Abspaltung von der süd-ost-afrikanischen Linie zurück, mit Einkreuzungen aus der asiatisch-nordafrikanischen Linie: die zentralafrikanischen zu 77 % aus der süd-ost-afrikanischen Linien, die westafrikanischen dagegen nur zu 11 % (und 89 % aus der asiatisch-nordafrikanischen Linie). Die asiatischen Löwen haben einen Anteil von 81 % aus der asiatisch-nordafrikanischen Linie und 19 % aus der süd-ost-afrikanischen Linie. Dies spricht dafür, dass sich West- und Zentralafrika als eine Region darstellen, in der sich die beiden Linien wieder miteinander vermischten, nachdem sie sich vor 70 TA voneinander getrennt und eine Zeitlang voneinander separat entwickelt hatten.

Indische Löwen weisen kaum noch genetische Diversität auf; 16-fach geringer als südafrikanische Löwen (Indische Löwen: z.Zt. 250 bis 300 Exemplare, davon ca. 175 fortpflanzungsfähig. Asiatische Löwen in europäischen Zoos sind reinrassig; Wikip.). Schon vor 4000 – 1000 Jahren muss es einen Bottleneck in der asiatischen Population gegeben haben. Indische Löwen weisen mehr schädliche homozygote Mutationen auf als südafrikanische Löwen. Die indischen Löwen trennten sich von der nördlichen Linie bereits vor ca. 30 TA.

Anstelle der bisher 11 angenommenen Unterarten moderner Löwen wurde die Anzahl im Jahr 2017 aufgrund molekularer Studien auf zwei reduziert: *P. leo leo* in Asien, Westafrika, *P. leo melanochaita* in Süd- und Ostafrika und einen Übergangsbereich in Zentralafrika. Die ausgestorbenen Kap-Löwen liegen innerhalb des Spektrums der südafrikanischen Löwen und stellen keine eigene Unterart dar. Für die Rückzüchtung der nordafrikanischen Löwen eignen sich westafrikanische Löwen besser als indische (PNAS 117: 10927).

Europäischer Puma (+) (*Puma pardoides*, syn. *Panthera pardoides* syn. *P. schaubi* syn. *Vintailurus schaubi*) im Pleistozän Eurasiens (1,5 m lang, 90 cm Schulterhöhe, 50 – 130 kg),

ähnlich modernen Pumas. Zentralasien, im Pliozän fraglich in Ost- und Südafrika. Möglicherweise entstand der Puma in Afrika und breitete sich von dort aus; als *Panthera pardus* bestimmtes Material aus dem Pliozän Afrikas wurde zu *Puma* gezogen. In Amerika erscheint der Puma vor 40 TA ohne lokale Vorfahren; wahrscheinlich verbreiteten sich eurasische Pumas erst im O-Pleistozän über die Beringbrücke nach Nordamerika, wo sie sich zum *Puma concolor* entwickelten.

Die **Katze** war nach einem Fund aus Zypern schon vor 9500 Jahren domestiziert; dort wurde eine Katze zusammen mit einem Menschen und reichen Grabbeigaben begraben. Wildkatzen kamen auf Zypern natürlicherweise nicht vor und wurden wie viele andere Tiere (u.a. auch Füchse, Hunde) von den Menschen eingeführt, die vermutlich von der Türkei aus vor ca. 10000 Jahren Zypern besiedelten (mit Kühen, Ziegen, Schafen, Schweinen, Rehen, Hunden). Wäre die Katze nicht gezielt beerdigt worden, wäre ihr Skelett nicht intakt, sondern exartikuliert. Es wurde für sie eine kleine Mulde gegraben. Das Fossil wurde als *Felis silvestris cf. lybica* bestimmt, Alter 9500 – 9200 Kalenderjahre. An der gleichen Lokalität wurde sogar eine noch ältere Tonfigur einer Katze gefunden, so dass die Domestikation noch etwas früher erfolgt sein dürfte. Auch aus vielen anderen Gebieten des Nahen Osten sind Tonfiguren von Katzen bekannt, so dass diesen offenbar eine große Bedeutung zukam: mit dem Beginn des Getreideanbaus lockten die Getreidevorräte viele Mäuse an; Katzen dürften zur Kontrolle der Mäuseplage gezähmt worden sein (Sci. 304, 189 + 259). Andererseits wird die Katze aus Zypern anatomisch noch als Wildkatze betrachtet; als ältester Nachweis einer domestizierten Katze gilt eine Abbildung auf einem 4000 Jahre alten ägyptischen Papyrus (PNAS 111: 116).

Im Jahre 2007 konnte dann die Abstammung der Hauskatze durch umfassende genetische Untersuchungen an 979 Haus- und Wildkatzen aufgeklärt werden (Sci. 317, 519). Hauskatzen wurden demnach im Nahen Osten aus *Felis silvestris lybica* domestiziert:

- Sandkatze *F. margarita* (Nordafrika bis Mittlerer Osten)
ab jetzt: Wildkatze *F. silvestris* (polytypische Art; Unterarten untereinander kreuzbar)
(in Afrika erscheint die Art vor 2,36 MA).
- Europäische Wildkatze *F. silvestris silvestris***
- Südafrikanische Wildkatze *F. silvestris cafra*
- Zentralasiatische Steppenkatze *F. s. ornata** + Chinesische Wüstenkatze *F. s. bieti*
ab jetzt: *F. s. lybica*
- nahöstliche Wildkatzen und Hauskatzen (*F. s. lybica* = Falbkatze; auch in Nordafrika)
- europäische Hauskatzen *F. s. catus* + asiatische Hauskatzen *F. s. catus*

* Zentralasien östlich des Kaspischen Meeres

** Europa von der Westküste bis Ungarn und Serbien im Osten

Die frühe Abtrennung der europäischen Wildkatzen wird mit einem glazialen Refugium auf der iberischen Halbinsel erklärt. Nach der Eiszeit wurde Europa dann von der iberischen Reliktpopulation wiederbesiedelt. Auch innerhalb des mitochondrialen Stammbaums der europäischen Wildkatzen stehen jene Individuen, die heute noch auf der iberischen Halbinsel leben, basal.

Falbkatzen und Hauskatzen bilden ein Monophylum.

Hauskatzen stammen von mindestens fünf Gründergruppen von *F. s. lybica*. Auch im Jahr 2007 wurde der älteste Nachweis von Hauskatzen auf 9500 BP (Zypern) datiert. Hauskatzen unterschieden sich von Wildkatzen durch Verhalten, Zähmheit und hohe Diversität der Fellfarbe; im Gegensatz zu anderen domestizierten Wildtieren besitzen Hauskatzen offenbar keine neotenen Merkmale. Molekularkladistische Auswertungen (mtDNA) datieren die Basis der

verschiedenen Subspezies von *F. silvestris* auf 230000 J, der gemeinsame Vorfahr von Falb- und Hauskatze lebte bereits vor 130000 J (nach anderen Methoden ergeben sich Werte zwischen 155000 und 107000 Jahren), wobei mindestens 5 verschiedene mtDNA-Linien der Hauskatzen seit mindestens 110000 J bestehen; Hauskatzen gehen also auf mindestens fünf verschiedene mtDNA-Haplotypen zurück (dies bedeutet ja nicht, dass Hauskatzen schon vor > 110000 Jahren domestiziert wurden; sie stammen aber von fünf verschiedenen Linien der Falbkatzen ab, die sich vor > 110000 J separiert hatten). Endemische Wildkatzen könnten daher in unterschiedlichen Gebieten des Nahen Osten ihr aggressives Verhalten aufgegeben haben und dazu übergegangen sein, den Mäusebestand in den Kornkammern der frühen Farmer zu regulieren (Sci. 317, 519).

Alle Hauskatzen gehen auf die Falbkatze *F. silvestris libyca* zurück (abgesehen von Einkreuzungen). Die Domestikation erfolgte also lediglich im Nahen Osten, nicht in anderen Gebieten. Die Haustierwerdung setzte offenbar schon vor ca. 10000 Jahren im Nahen Osten ein – zusammen mit dem Beginn der Landwirtschaft und dem Auftreten der aus Indien eingewanderten Hausmäuse, die nur in der Nähe des Menschen passende Lebensbedingungen fanden und sich in freier Natur kaum gegen die anderen Mäusearten behaupten konnten.

Katzen sind – mit Ausnahme der Löwen – Einzelgänger. Vermutlich wurden die Katzen zunächst nicht gezielt domestiziert, sondern haben sich von allein auf den Menschen eingestellt. Sie profitierten nicht nur von den Hausmäusen, sondern auch von Fleischabfällen in Abfallhalden. Jedenfalls finden sich zwischen 10500 und 9500 BP bereits Mäuseüberreste in den frühesten Getreidespeichern in Palästina. Katzen, die in Menschnähe zu leben vermochten, hatten somit evolutionäre Vorteile: Selektion in Richtung Zahmheit. Sie blieben aber weiterhin Jäger und Futterbeschaffer, auch die meisten heutigen Hauskatzen lieben Freiheit und viele können auch allein überleben. Die Menschen duldeten die Katzen wohl, weil sie Mäuse und Schlangen erbeuteten. Aber schon Wildkatzen entsprechen dem Kindchenschema, so dass recht früh Kätzchen mit nach Hause genommen worden sein könnten.

Warum wurde nur die Falbkatze domestiziert? Nach Einzelbeobachtungen sind Europäische Wildkatze und chinesische Graukatze dem Menschen gegenüber weniger tolerant. Die Unterarten aus Südafrika und Zentralasien werden aber leichter zutraulich und hätten sich unter geeigneten Umständen auch zum Haustier entwickeln können. Nur die Falbkatze lebte aber dort, wo menschliche Siedlungen und Landwirtschaft aufkamen. Als sich letztere ausbreiteten, kamen die zahmen Katzen einfach mit und schnitten damit den lokalen, heimischen Wildkatzen den Zugang zum Menschen von vornherein ab.

In einem russischen Experiment ließ sich zeigen, dass unter Bedingungen strenger Selektion (wie sie bei der Entstehung der Hauskatze aber nicht erfolgt sein dürfte) innerhalb von nur 40 Jahren aus wilden, scheuen Silberfüchsen zutrauliche, umgängliche Füchse werden. Bei Katzen geht man dagegen davon aus, dass sie sich von selbst in die Gesellschaft des Menschen begaben, weil in den Getreidespeichern viele Mäuse auf einfache Weise gejagt werden konnten. Genetisch veränderten sich die Hauskatzen daher nicht stark im Vergleich zu Wildkatzen (BdW 12/2018: 44).

Die ältesten Nachweise wirklich (vollständig) domestizierter Hauskatzen sind aber nur 3700 Jahre alt (Elfenbeinfigur einer Katze aus Palästina), und zahlreiche 3600 Jahre alte Bilder aus Ägypten zeigen eindeutig domestizierte Katzen, z.B. mit Halsband und auf Stühlen sitzend (Spektr. Wiss. 4/2010, 34). Die Ausbreitung der Hauskatzen über Anatolien hinaus soll um 4400 v. Chr. begonnen haben, zunächst nach Ägypten. Alle heutigen Hauskatzen stammen von *Felis silvestris libyca* aus dem Nahen Osten ab.

aDNA-Studien mit 200 Katzen (ab 9000 BP, einschl. ägyptischer Katzenmumien und modernen afrikanischen Wildkatzen) zeigten, dass die Ausbreitung der Katzen im mittleren östlichen Neolithikum zwischen 10000 und 5000 BP begann. Katzen lebten über Jahrtausende neben den Menschen, ohne voll domestiziert zu sein; frühe domestizierte Katzen dienten vermutlich der Kontrolle der Pest, nicht als Haustiere.

Zwei verschiedene Linien trugen zum Genpool der modernen Hauskatzen bei: eine Linie entstand in SW-Asien (wohl in der Levante) und breitete sich um 4400 v.Chr. zunächst nach Südosteuropa und danach über weite Teile Europas aus, parallel zur Neolithisierung Europas. Eine zweite Linie geht auf afrikanische Katzen zurück, kam vorwiegend in Ägypten vor und findet sich auch in den ägyptischen Katzenmumien. Diese Linie breitete sich über Handelsrouten im letzten Jahrtausend v.Chr. sehr rasant über die Handelsrouten des Mittelmeergebiets nach Europa aus; die Katzen wurden wahrscheinlich auf Schiffen mitgenommen, um Ungeziefer zu beseitigen (Nat. 546: 480). Auch die Wikinger bevorzugten den ägyptischen Hauskatzentyp; er findet sich in ihren Hafenstädten. Im 8. Jhd. erreichten die ägyptischen Hauskatzen den Mittleren Osten. Erst in den letzten < 1500 Jahren vermischten sich die beiden Katzenlinien intensiv.

Das Genom der Hauskatzen dürfte sich kaum gegenüber den Wildkatzen verändert haben, zumal immer wieder Wildkatzen einkreuzten. Von den fünf Unterarten der Wildkatze suchte aber nur die Falbkatze die Nähe des Menschen (wegen der Mäuse in Kornspeichern). Die europäische Wildkatze ist unzählbar; die Zähmung funktioniert selbst dann nicht, wenn Kätzchen von Anfang an in der Obhut des Menschen leben (BdW 2/19: 54).

Vor 5300 Jahren lebten Bauern in China eng mit Katzen zusammen; die Katzen befanden sich offenbar noch im Prozess der Domestikation: sie waren etwas größer als heutige europäische Hauskatzen (aber innerhalb der Spanne von Hauskatzen), aber kleiner als europäische Wildkatzen. Die Katzen hatten gemäß Isotopenanalysen einen hohen Anteil pflanzlicher Nahrung, vor allem Hirse; eine der beiden untersuchten Katzen ging offenbar gar nicht mehr jagen, sondern wurde nur gefüttert (hoher Anteil Pflanzenkost) und erreichte ein hohes Alter. Man nimmt an, dass die Menschen Katzen hielten, um Nager fernzuhalten. Auch Tongefäße waren so beschaffen, dass Ratten und Mäuse schwer in diese Gefäße hineingelangen konnten (PNAS 111: 116).

Schicksal der großen Raubtiere Afrikas: innerhalb von 1 MA nach Auftreten von *Homo* starben die meisten großen Karnivoren in den offenen Ebenen Afrikas aus, darunter Säbelzahnkatzen ebenso wie bärengroße Ottern.

Die großen Karnivoren erreichten ihre Blütezeit in Afrika vor 3,5 MA. Die Untersuchung der zeitlichen Verbreitung von 78 großen Karnivoren-Arten aus dem Zeitraum zwischen 3,5 und 1,5 MA ergab, dass 49 der 78 Arten bis vor 1,5 MA ausgestorben waren (als große Karnivoren galten Tiere mit > 21,5 kg Gewicht).

Das Massensterben begann aber schon vor dem Erscheinen des HE vor 1,9 MA. Die Karnivoren, die vor 2,5 bis 2,0 MA lebten, hatten ein breiteres Nahrungsspektrum als die Überlebenden. Vor 1,5 MA war der Prozess abgeschlossen; es hatten nur Hyperkarnivoren wie Löwen und Leoparden überlebt, die sich nur von Frischfleisch ernähren. Omnivoren, die auch Aas oder ein breiteres Nahrungsspektrum nutzten (wie Zibetkatzen), waren erloschen. Ursache für das dramatische Verschwinden der Omnivoren unter den großen Karnivoren war die Konkurrenz der Urmenschen

um das verfügbare Aas. Beispielsweise könnten die Homininen die relativ kleinen Zibetkatzen vom Aas verjagt haben (z.B. mit Steinen) (Sci. 336, 398).

Die großen Karnivoren hatten im Pleistozän auch Einfluss auf die Bestände an Rüsseltieren und limitierten deren Expansion, da sie deren Jungtiere jagten. Indem sie den Rüsseltierbestand regulierten, hatten die Karnivoren einen erheblichen Einfluss auf die Gestalt der pleistozänen Ökosysteme. Die starke Konkurrenz unter den zahlreichen Karnivorenarten dürfte dazu geführt haben, dass sich manche Taxa auf die Jagd nach jungen oder subadulten Megaherbivoren spezialisierten. Eine Überbevölkerung mit Rüsseltieren hätte die Ökosysteme anderenfalls zerstört (PNAS 113: 862).

Nagetiere (Rodentia): der bisher auf Eurasien beschränkte **Biber** (heute größtes Nagetier Europas) wandert in Nordamerika ein.

Die Vorfahren der **Hausmaus** (*Mus bactrianus*, Indien) begannen vor 900000 J. ihre Wanderschaft und Radiation (*Mus musculus*, Nordasien; *Mus domesticus*, Europa, Afrika, Naher Osten; *Mus castaneus* im Fernen Osten).

Das Zusammenleben von Menschen und Mäusen korreliert dabei mit der Mobilität. In der Levante finden sich Assoziationen zwischen Mäusen und Menschen ab 15000 BP in Phasen relativ sesshafter Jäger-Sammler-Kulturen. Länger anhaltende Sesshaftigkeit veränderte ökologische Interaktionen und Nahrungsketten; kommensale Hausmäuse waren in dieser Situation wilden Mäusen überlegen (Indikator: Entwicklung der Molarengroße der Mäuse in den letzten 200000 Jahren). Nahm die Mobilität der Jäger-Sammler wieder zu (z.B. bei den Natufiern), waren dagegen die Wildmäuse zulasten der Hausmäuse im Vorteil (PNAS 114: 4099).

Hamster und Ziesel sorgten als Steppenbewohner dafür, dass sich aus den vor > 10000 J entstandenen mächtigen Lössablagerungen z.B. in der Ukraine die fruchtbaren Schwarzerden bildeten, die heute bis > 0,8 m dick die Lössschichten überlagern. Es herrschte damals ein stark kontinentales Klima mit sehr kalten Wintern und trockenen heißen Sommern. Es gedieh eine baumarme Steppenvegetation mit Feder-, Schillergras und Schwingel, die im Frühjahr/Frühsummer viel Biomasse bildete, im Spätsommer aber verdorrte und im Winter teilweise mikrobiell zersetzt und mineralisiert wurde; Hamster und Ziesel, die in ihren tiefgründigen Gangsystemen den extremen Klimaschwankungen auswichen, arbeiteten gemeinsam mit den Regenwürmern die übrige Biomasse aus den Gräsern, die nicht zersetzt (mineralisiert) worden waren, tiefreichend in den Boden ein. Über Jahrhunderte sorgte die Wühlerei für eine gründliche Anreicherung des Bodens mit organischem Material (durch Bioturbation); so legten die Steppentiere vor > 10000 J die Grundlage für die legendäre Fruchtbarkeit der späteren Schwarzerden; noch heute sind die alten Gangsysteme der Hamster und Ziesel in den Bodenprofilen der Schwarzerde erkennbar (Krotowinen). Der dunkle humose Bodenhorizont liegt dabei direkt auf dem karbonathaltigen Löss; Humusanteil 3 – 6 %; er führt zur Schwarzfärbung und sorgt für eine rasche Erwärmung im Frühjahr und verlängert auf diese Weise die Vegetationsperiode. Hauptverbreitung Südrussland, Ukraine, Kasachstan, Nordostchina; in Deutschland Magdeburger Börde, Thüringer Becken, Rheinhessen, Hildesheimer Börde. Bereits vor 5000 J waren die Schwarzerden voll entwickelt (DAZ 145, 4209).

Nashörner: Das Wollnashorn *Coelodonta antiquitatis* stammt von *C. tologojensis* ab. Letzteres ist aus dem Osten eingewandert und findet sich in Mitteleuropa (Kyffhäuser) erstmals vor 460 TA (zusammen mit *Mammuthus trogontherii*, *Rangifer tarandus*, *Praeovibos priscus*); ältester Nachweis des *Mammuthus-Coelodonta*-Komplexes im kühlen bis kalten, trockenen Klima Mitteleuropas.

Coelodonta trat vor 2,5 MA in Zentralasien auf (z.B. *C. nihowanensis*, China) und entwickelte sich von einem ans Laufen angepassten Mischkostler zu einem hochspezialisierten, kurzbeinigen und stämmigen Grasfresser des paläarktischen Tundren- und Steppengürtels. In kühlen und kalten Perioden wurde es Bestandteil der jungpleistozänen Mammutfaunen. Der Schädel wurde dabei länger und schlanker, die Augenhöhlen wurden nach hinten verlagert; tiefere Haltung des Schädels (Grasnahrung), Verstärkung des Zahnschmelzes, kürzeres und robusteres Schienbein. Diese Prozesse waren bei dem 460 TA alten Fellnashorn vom Kyffhäuser noch nicht abgeschlossen; Zahnschmelz noch dünner; noch besserer Läufer als *C. antiquitatis* (Natw. Ru. 1/09, 26).

Die Evolution des Wollnashorns erfolgte zunächst auf dem tibetanischen Hochplateau; hier adaptierte sich das Nashorn an eiszeitliche Lebensbedingungen und drang dann vor 2,8 MA mit Beginn der Eiszeiten in tiefer gelegene, nördliche Gebiete vor. Bisher ging man davon aus, dass die typischen Merkmale der eiszeitlichen Megaherbivoren wie große Körpergröße, dickes, langes Fell, Strukturen (Hörner, Stoßzähne) zum Beiseiteschieben des Schnees als Reaktion auf die Expansion der Gletscher und der davor liegenden Steppen und Tundren evolvierten. Eine 3,7 MA alte Fundstelle auf dem tibetischen Hochplateau (das zu dieser Zeit mindestens in gleicher Höhe lag wie heute) spricht nun dafür, dass einige typische eiszeitliche Megaherbivoren im mittleren Pliozän auf den Hochebenen Tibets entstanden. In den kalten Wintern präadaptierten sich diese Herbivoren bereits an die Bedingungen der Eiszeit, und von hier aus besiedelten sie dann später die Mammutsteppe (Sci. 333, 1285):

Coelodonta thibetiana (3,7 MA) aus SW-Tibet stellt das älteste und kladistisch basalste Wollnashorn, positioniert innerhalb des *Stephanorhinus*-Clade, wobei kleinere, leichter gebaute *Stephanorhinus*-Taxa (konkret: *S. hemitoechus*) die unmittelbare Schwestergruppe darstellen.

Wie die Proteom-Analyse aus Zahnschmelz eines 1,77 MA alten *Stephanorhinus* aus Dmanisi zeigte, stammt *Coelodonta* tatsächlich von einer frühen *Stephanorhinus*-Linie ab, und die Gattung *Stephanorhinus* ist damit paraphyletisch:

--- *Stephanorhinus* sp. (1,77 MA, Dmanisi)

--- *Stephanorhinus kirchbergensis* + *Coelodonta*

Die Proteomanalyse von Zahnschmelz ermöglicht es damit, auch dann noch phylogenomische Untersuchungen vorzunehmen, wenn aDNA oder Kollagensequenzen wegen Alter (aDNA) oder ggf. mangelndem phylogenetischem Informationswert (Kollagen) versagen.

Ab ca. 2,8 MA expandierte das Wollnashorn dann mit taxonomisch intermediären Formen ins nördliche Eurasien, zusammen mit dem Tibetischen Yak, Argali, Bharal; sie alle wurden zum Bestandteil der typischen *Mammuthus-Coelodonta*-Fauna. Über Zwischenformen evolvierte *C. antiquitatis* aus *C. thibetiana*.

Die tibetischen Herbivoren des mittleren Pliozäns lebten in einem kalten, trockenen Klima (ähnlich wie heute) mit langanhaltenden Frostperioden im Winter. Sie ernährten sich überwiegend

von C3-Vegetation. Möglicherweise lag die Region sogar bis zu 1500 m höher als heutzutage. Das lange Horn des Wollnashorns entwickelte sich, wie viele einzelne Indizen belegen, um losen Schnee beiseite zu räumen und so an die Vegetation zu gelangen; auch andere Adaptationen der Schädelanatomie sprechen für diese Annahme. Auch dieses Merkmal war schon vor 3,7 MA vorhanden und stellte eine wichtige Präadaptation für die Nachfahren dar: *C. nihowanensis* (2,5 MA, Nordchina), *C. tologojensis* (0,75 MA, Baikal-Region bis Westeuropa), *C. antiquitatis* (oberes Pleistozän im nördlichen Eurasien). Die Ausbreitung erfolgte demnach im frühesten Pleistozän von Tibet aus zunächst nach Nordosten (Nordostchina) und dann von dort aus im mittleren Pleistozän in die Baikalregion und weiter quer durch Sibirien bis nach Westeuropa. Das Wollnashorn, das im oberen Pleistozän vermutlich zum Graser wurde, war eines der erfolgreichsten Megaherbivoren der Eiszeit. Entgegen bisheriger Annahmen entstanden also Komponenten der kälteadaptierten pleistozänen Megafauna nicht in der zirkumpolaren Tundra oder den Kältesteppe des Pliozäns und frühen Pleistozäns; die harten Winter auf dem tibetanischen Plateau präadaptierten manche Arten dieser Region an die späteren Anforderungen der Mammutsteppe.

Auch andere Herbivoren der Mammutsteppe entstanden offenbar auf dem tibetischen Hochplateau. Seit dem oberen Miozän entwickelte sich hier in der Isolation des Hochplateaus eine eigene Herbivorenfauna:

Der Tibetanische Yak (*Bos mutus*) – heute nur noch auf dem Tibetanischen Plateau vertreten – stammt vermutlich aus Tibet; Schwestergruppe des europäischen und nordamerikanischen Bison. Im Pleistozän breitete sich der Tibetanische Yak bis zur Baikalregion aus.

Tibetanischer Wildesel *E. kiang*: Herkunft unbekannt, heute nur noch auf dem Tibetanischen Plateau vertreten, im Pleistozän Expansion nach Nordpakistan und evtl. Alaska.

Argali (Riesen-Wildschaf, *Ovis ammon*): heute nur noch auf dem Tibetanischen Plateau und Umgebung vertreten. Herkunft unbekannt; expandierte im Pleistozän ins nördliche Eurasien; dort entwickelten sich aus ihm die Schneeschafe Sibiriens, daraus dann die „Bighorns“ Nordamerikas (*Ovis canadensis*)

Tschiru (Tibetanische Antilope: *Pantholops hodgsonii*): entstand im Norden des Tibetanischen Plateaus im späten Miozän (zunächst: *Qurlignoria*), daraus entwickelte sich *Pantholops*; heute nur auf dem Tibetanischen Plateau

Tibetanischer Bharal (Blauschaf; *Pseudois nayaur*): entstand in Tibet; primitive Form im Pliozän Tibets, Expansion nach Nord- und Nordostchina im Pleistozän; heute nur noch auf dem Tibetanischen Plateau

Schneeleopard *Panthera (Uncia) uncia*: entstand in Tibet, primitive Form im Pliozän Tibets; Expansion in die Umgebung während des Pleistozäns; heutzutage in Tibet und Umgebung

Kladogramm der Linie zum Wollnashorn:

- Ronzotherium oEo-mOli
- Lartetotherium uM-mM + [*Ceratotherium sinum* ab UPLEi + *Diceros bicornis* ab Uplio]
- I--- *Dicerorhinus sumatrensis* ab MPlio
- I--- *Rhinoceros sondaicus* + *R. unicornis* beide ab OPlio
- I--- *Dihophus megarhinus* Plio-UPLei
- I--- „Dihophus“ kirchbergensis OPLEi

- I--- Dihophus pikermiensis OMio
- I--- Dihophus ringstroemi Omio
- I--- Stephanorhinus etruscus UPLEi (naA O-Pli bis U-Pleist)
- I--- Stephanorhinus hundsheimiensis UPLEi-MPLEi
- I--- Stephanorhinus hemitoechus M/OPlei
- Coelodonta thibetiana 3,7MA
- Coelodonta nihowaensis UPLEi
- Coelodonta tologojensis MPLeI
- Coelodonta antiquitatis OPLEi (Sci. 333, 1287)

Paarhufer: s. Hirsche, Kamele, Rinder, Schweine

Pferde:

Untersuchungen von mtDNA-Fragmenten (87 – 688 BP) in fossilen Pferdeknochen von 22 ausgestorbenen Pferdearten (aus insgesamt 35 untersuchten Arten aus Südamerika, Europa, SW-Asien und Südafrika) ergaben völlig neue Einblicke in die Phylogenie der Pferde und führten zu taxonomischen Neubewertungen, darunter 2 neue Arten. Das ausgestorbene riesige Kap-Zebra (*Equus capensis*) stellt eine separate Linie innerhalb des modernen Steppenzebras dar (PNAS 106, 21754). Es wurde 2 m hoch und lebte im Pleistozän Südafrikas (nicht identisch mit dem rezent noch lebenden Kap-Bergzebra, *E. zebra zebra*).

Domestikation erst seit ca. 6000 Jahren (naA 6000 – 7000 Jahren: PNAS 109: 2449) Jahren, naA vor 5500 Jahren in der kasachischen Steppe (Sci. 356: 442). Heute gibt es weltweit ca. 58 Millionen Hauspferde (700 verschiedene Zuchtrassen).

DNS-kladistische Untersuchungen an rezenten Pferderassen, Przewalski-Pferden (vermeintliche Schwestergruppe jener Wildpferde, aus denen die Hauspferde gezüchtet wurden), verschiedenen fossilen Pferdeknochen (einschl. > 12000 J. alter fossiler Knochen wilder Pferde aus dem Permafrost Alaskas sowie von 1000 – 2000 Jahre alten Pferdeknochen aus Schweden und Estland) ergaben, dass die heutigen Hauspferde nicht (wie Rind, Schwein, Schaf, Wasserbüffel usw.) auf eine einzige Domestikation (und damit einen genetischen „Bottleneck“ von wenigen ursprünglich domestizierten Tieren) zurückgehen, sondern an vielen Orten unabhängig voneinander domestiziert wurden; die modernen Pferde zeigen ebenso viel genetische Variation wie ihre fossilen Vorfahren, sie gehen auf die Kombinationen vieler Linien von wilden Pferden aus vielen Gebieten zurück. Zuerst wurden Pferde vermutlich – auch archäologischen Funden zufolge – in Steppen (Ukraine, Kasachstan) domestiziert, weil die Ernährung der betreffenden Völker stark von Pferdefleisch abhängig war; hinzu trat dann die Transportfunktion. Offenbar wurden nicht die domestizierten Pferde überregional verbreitet, sondern die Idee und das Wissen über die Zähmung der Pferde. Wildpferde waren in der eurasischen Steppe im oberen Paläolithikum (35000 – 10000 J.) weit verbreitet, verschwanden aber in vielen Regionen vor 10000 J. aus der fossilen Überlieferung. Seit 6000 J. gibt es indirekte Hinweise, zunächst aus der Südukraine und aus Kasachstan, dass Pferde beritten wurden (Abnutzungsmarken von Zaumzeug an den Zähnen). Zu Beginn der Eisenzeit war die Wildpferdpopulation stark zurückgegangen, und bis heute haben nur die Przewalski-Pferde als vermeintlich letzte Wildpferde überlebt. Möglicherweise gab der Rückgang der Wildpopulation (aufgrund von Jagd oder Umweltveränderungen) auch den Anstoß zur Domestikation der Pferde.

Die große Anzahl von mitochondrialen Haplotypen der Hauspferde lässt erkennen, dass mindestens 17 mal (und wahrscheinlich viel öfter) weibliche Pferdlinien domestiziert wurden. Das Przewalski-Pferd ist dabei nicht der Vorfahr der Hauspferde; diese gehen auf *E. ferus* zurück. Obwohl sich das Przewalski-Pferd in der Anzahl der Chromosomen (66 statt 64) unterscheidet, stellt sein mitochondrialer Haplotyp aber eine Linie innerhalb des mitochondrialen Stammbaumes dar, der zu den Hauspferden führt, ist also innerhalb der Hauspferde „genestet“. Nach der molekularen Uhr spaltete sich das Przewalski-Pferd vor ca. 20000 Jahren als eigene Linie (eigener mitochondrialer Haplotyp) ab.

Der übliche mitochondriale Haplotyp des Przewalski-Pferdes fand sich nicht bei Hauspferden, allerdings fand sich unter 4 Przewalski-Pferden eines, das einen mitochondrialen Haplotyp hatte, der von dem üblichen Haplotyp der Przewalski-Pferde abweicht (PNAS 109, 2449).

Starke Zunahme der Populationsstärke der Hauspferde seit > 5000 Jahren.

Wildpferde waren in Eurasien während des oberen Paläolithikums weit verbreitet, viele ihrer Linien dürften aber die drastischen Klimaveränderungen der jüngeren Dryas nicht überlebt haben. Die Häufigkeit von Wildpferdfossilien an neolithischen Fundstellen der südlichen Ukraine und in Turkestan könnte auf Expansionen der Wildpferdpopulationen aus einem östlichen Refugium (Ukraine?) beruhen, wo offenbar viele verschiedene Linien von Wildpferden überlebt hatten und damit die Basis für die breite genetische Diversität der späteren Hauspferde schafften. Daneben persistierten Wildpferde ununterbrochen auf der Iberischen Halbinsel; sie überlebten hier auch im Mesolithikum, als die Wildpferde nördlich der Pyrenäen ausstarben. Nach genetischen Daten wurde mindestens eine Pferdlinie wahrscheinlich sogar auf der Iberischen Halbinsel domestiziert.

Aufgrund der zahlreichen und an verschiedenen Stellen Europas erfolgten Domestikationen des Pferdes ergibt sich, dass der letzte gemeinsame weibliche (mitochondriale) Vorfahr aller Hauspferde schon vor 160000 bis 130000 Jahren lebte (PNAS 109, 2449).

In Nordamerika starben die Wildpferde der Art *E. ferus* vor 11700 Jahren aus, in Europa wurden sie dagegen zunehmend dunkler – ein Indiz, dass sich ihr Lebensraum von offenen Ebenen zu Wäldern verschob. Genetische Studien an 27 17000 bis 5200 Jahre alten Individuen aus Europa zeigten, dass die Pferde anfangs überwiegend hell-rotbraun waren; später tendierten sie mehr zu schwarzer Färbung. Offenbar überlebten die Pferde in Europa, indem sie die offenen Landschaften verließen und sich in Wälder zurückzogen, wo ihnen die dunkle Farbe half, unentdeckt zu bleiben (Nat. 551: 8).

Eine andere genetisch basierte Studie kam zu dem Ergebnis, dass sich die Art *Equus ferus* vor ca. 160000 Jahren ausgehend vom östlichen Eurasien stark ausbreitete. Die Domestikation erfolgte wahrscheinlich im westlichen Teil der eurasischen Steppe. Als sich die Herden domestizierter Pferde allmählich in andere Gebiete verbreiteten, wurden sie dort wiederholt durch Zuführung lokaler Wildpferde vergrößert. Die Ausbreitung der domestizierten Pferde ausgehend von der westlichen eurasischen Steppe war also mit einer erheblichen Introgression von genetischem Material der lokalen Wildpferdpopulationen verbunden. Die zugrunde liegenden Daten kombinieren archäologische, mtDNA- und Y-DNA-Befunde (PNAS 109, 8202).

Der direkte eindeutige Beweis für die Domestikation von Pferden datiert auf ca. 5500 Jahre in Nordkasachstan (Botai-Kultur; 3700 – 3100 v. Chr). Dort fanden sich an mehreren Scherben von Tongefäßen isotopische Hinweise auf Fette, die nur von Stutenmilch (und nicht aus Pferdefleisch) stammen können (dagegen nur sehr geringe Reste von Fetten, die von Wiederkäuern stammen).

Niemand würde es aber wagen, wilde Stuten zu melken, so dass die Tiere domestiziert gewesen sein müssen. Daneben wurden wahrscheinlich aber auch wilde Pferde gejagt; 90 % der in den Dörfern gefundenen Tierknochen stammen von Pferden. Weitere Indizien für domestizierte Pferde betreffen morphometrische Messungen an den Metacarpalia (domestizierte Pferde haben schlankere Beine als Wildpferde; bei der Domestikation wurden grundsätzlich schlankere Pferde bevorzugt) sowie Hinweise auf die Nutzung von Zaumzeug um als Arbeitstiere eingesetzte Pferde zu führen (Abnutzungsspuren an den vorderen Backenzähnen des Unterkiefers als Indiz für den Einsatz einer Trense, die im zahnlosen Abschnitt des Unterkiefers unmittelbar vor den Backenzähnen durchgeführt wurde; sie ermöglichte das Führen des Pferdes als Arbeitstier, war aber auch Voraussetzung für kontrolliertes Reiten). Unklar ist, ob die Pferde auch beritten wurden. Die Tiere dienten auf jeden Fall als Schlachttiere, zur Gewinnung von Milch und als Lasttiere (Sci. 322, 368; Sci. 323, 1332; Natwiss. R. 6/09, 314).

Genetische Vergleiche zwischen modernen Pferden, zwei fossilen Pferden aus Taymur/Russland (16000 und 43000 Jahre alt) und modernen Przewalski-Pferden ermöglichten die Aufdeckung genetischer Veränderungen, die mit der Domestikation der Pferde einhergingen (PNAS 111; E 5661; Sci. 346: 1439). Die genetische Struktur der Wildpferde im oberen Pleistozän Eurasiens trug demnach zur genetischen Variation der modernen Hauspferde bei. Das Przewalski-Pferd ist nicht der direkte Vorfahr der Hauspferde – ihm fehlt auch die breite genetische Diversität der Hauspferde, d.h. der Genpool der Ausgangspopulation der Hauspferde war viel größer.

Positive Selektion fand sich bei Genen für Muskel- und Beinentwicklung, Gelenkfunktionen/Koordination, Herz-Kreislauf-System, Stoffwechsel (als Anpassung an die Anforderungen, die sich durch die Nutzung durch den Menschen ergaben), ebenso wie bestimmte kognitive Funktionen (soziales Verhalten, Lernen, Angstverhalten, angenehmes Wesen) – wichtige Eigenschaften für die Domestizierbarkeit. Offenbar selektierten die Menschen besonders gut führbare und lernfähige Pferde. Gleichzeitig fanden sich Hinweise auf Inzucht und eine Zunahme nachteiliger Mutationen („Cost of domestication“-Hypothese). Dies kam wohl dadurch zustande, dass bei der Züchtung von Tieren mit gewünschten Eigenschaften verstärkt nahe miteinander verwandte Tiere verpaart wurden.

Im weiteren Verlauf der Domestikation wurden auch Genvarianten selektiert, die sich in der Wildpopulation gar nicht fanden, z.B. Gene im Zusammenhang mit der Gesichtsform bei Araber-Pferden oder bestimmte Fellfarben.

Bis mindestens vor 2300 Jahren kam es auch zu Kreuzungen zwischen Wild- und Hauspferden. Nachteilige Mutationen hatten sich bis dahin noch nicht in den Hauspferdegenomen akkumuliert (Studien an 2300 Jahre alten Pferdefossilien in Kasachstan) (Sci. 352: 875).

Genomanalysen von 14 frühen Pferden (4100 bis 2300 BP) zeigten, dass die Pferde in den letzten 2300 Jahren einen großen Teil ihrer genetischen Diversität verloren, während andererseits archaische DNS von einer inzwischen ausgestorbenen Linie introgredierte. Die Akkumulation schädlicher Mutationen (im Rahmen der „Cost-of-domestication-Hypothese“) erfolgte später als bisher angenommen. Die skythischen Nomaden verfolgten Strategien der Pferdezucht (mit Selektion für Variationen der Fellfarbe und kräftige Vorderbeine), bei denen sie darauf achteten, Inzucht zu vermeiden (Sci. 356: 442).

Heutige Pferde zeigen eine extreme mitochondriale Diversität bei sehr einheitlichem Y-Chromosom, eine höhere Belastung mit Mutationen als oberpleistozäne Wildpferde, sowie eine Selektion in Bezug auf Gene, die in Zusammenhang mit Fortbewegung, Physiologie, Entwicklung und Verhalten stehen und für die „Neuralleisten-Hypothese“ in der Pferdezucht (und allgemein bei

der Domestikation von Haustieren) sprechen, wonach sich Veränderungen bzw. Selektionen im Rahmen des Domestikationsprozesses auf Gewebe und Zellen konzentrieren, die von der Neuralleiste abstammen (z.B. Fellfarbe) (Sci. 356: 442).

Die Variabilität der Fellfarbe nahm mit der Domestikation rasch zu; offenbar wurden gezielt bestimmte Fellfarben gezüchtet. DNS aus Knochen spätpleistozäner Wildpferde aus Sibirien und Europa belegt, dass diese durchgängig kastanienbraun/dunkelbraun waren. 6000 bis 7000 J alte Wildpferde aus Osteuropa waren zu 76 % kastanienbraun und 24 % schwarz (dagegen finden sich im späten Pleistozän nirgends schwarze Pferde im Untersuchungsgebiet). Das Auftreten schwarzer Pferde im frühen Holozän kann entweder auf Einwanderung aus anderen Gebieten oder auf der Ausbreitung von Wäldern beruhen. Mit Beginn des 5.Jahrtausends nimmt die Variabilität der Fellfarbe sowohl in Sibirien wie in Osteuropa rasch zu und es treten neue Fellfarben auf; dies korreliert zeitlich mit der Domestikation des Pferdes ab ca. 5500 BP (Sci. 324, 485).

Die Wildpferde, die in einigen Höhlenmalereien gescheckt dargestellt wurden (z.B. Pech-Merle, Südwestfrankreich, 25000 Jahre alt), waren nach DNS-Untersuchungen tatsächlich zum Teil gescheckt. Bereits vor mehreren zehntausend Jahren existierten in Europa Pferde mit Leopardmuster (bei 6 von 31 Wildpferden aus Sibirien, Ost- und Westeuropa, Iberia). Diese 6 Tiere wiesen eine Mutation auf, die bei modernen Hauspferden für ein leopardenähnliches Punktmuster sorgt (Rassen: Knabstrupper, Appaloosa, Noriker). Dies ist der bisher erste Nachweis von gefleckten Wildpferden (aus der Zeit vor der Domestikation). Alle gefleckten Pferde lebten in West- oder Osteuropa; keine Nachweise in Sibirien oder auf der Iberischen Halbinsel. Ansonsten waren Pferde schwarz oder braun. Die scheckige Zeichnung bot wohl in schneereichen Gebieten einen Vorteil, indem die Pferde besser getarnt waren. Die Farbgebung der Pferde in den Höhlenmalereien gibt also die Realität korrekt wieder (PNAS 108, 18626).

Zum Aussterben der Pferde im nördlichen Nordamerika s. Diskussion des Aussterbens von Eiszeittieren.

Im Jahr 2013 wurde dann von der kompletten Entschlüsselung eines ca. 700 TA (Spanne: 560 bis 780 TA) alten Pferdegenoms (aus einem Knochenfragment aus dem kanadischen Permafrost) berichtet (Thistle Creek Horse) – **das älteste komplette Genom**, gefolgt (was *komplette* Genome anbelangt) von den Denisovanern. Man geht davon aus, dass sich das Genom nur wegen der extremen Kälte „so gut“ erhielt. Darüber hinaus konnten sogar 73 Proteine sequenziert werden (einschl. Proteinen aus dem Blut).

Das Genom wurde verglichen mit einem 43000 Jahre alten Pferd und dem Przewalski-Pferd (*E. ferus przewalskii*) sowie 5 domestizierten Pferden (*E. f. caballus*) und einem Esel (*E. asinus*).

Kladogramm:

- Esel
- mittelpleistozänes Pferd (Kanada)
- jungpleistozänes Pferd
- (Przewalski-Pferd + Hauspferd)

Es bestätigte sich damit das Przewalski-Pferd als nächster Verwandter des Hauspferds. Die genetische Trennung des sequenzierten Pr.-Pferdes von der Hauspferd-Population erfolgte vor 72 bis 38 TA; keine Hinweise auf eine Kreuzung in jüngerer Zeit. Dies spricht dafür, dass es sich beim Pr.-Pferd tatsächlich um die letzte überlebende Wildpferdpopulation handelt. An 29 Genloci zeigen Hauspferde geringere Variabilität als Pr.-Pferde; dies dürfte auf Selektion in der frühen Phase der Domestikation zurückgehen. Das Przewalski-Pferd behielt eine relativ hohe genetische Diversität – obwohl die moderne Population nur auf 13 bis 14 Wildtiere zurückgeht (das letzte wilde Pr.-Pferd wurde in den 40er Jahren eingefangen)

Der letzte gemeinsame Vorfahr der Gattung *Equus* dürfte nach molekularen Daten vor 4,5 bis 4 MA gelebt haben (die ältesten allgemein als *Equus* akzeptierten Fossilien datieren nur auf 2 MA; allerdings wird *Plesippus simplicidens* von manchen als ältestes *Equus* betrachtet).

Vor allem in den letzten 2 MA unterlag die Pferdepopulation starken Schwankungen – analog den Klimaveränderungen. Ein ausgeprägtes Minimum bestand vor ca. 125 TA im Eem, als die Umweltbedingungen in ihrem Verbreitungsgebiet etwa den rezenten entsprachen. Als es kälter wurde, nahmen die Populationen zu; Maximum vor 25000 bis 50000 Jahren, danach Kollaps auf 1 %, als sich nach dem LGM die Grasländer zurückzogen. Auch vor 1,6 bis 1,2 MA und 260 – 190 TA waren die Pferdepopulationen stark und kollabierten während der nachfolgenden Erwärmungen. Besonders gering waren die Pferdepopulationen zwischen 0,8 und 0,5 MA; so könnte es zur Fragmentation der Pferdepopulation gekommen sein, als Pferde von Nordamerika aus Eurasien besiedelten (**ältester Nachweis in Eurasien: 750 TA**). (Nat. 499: 74 + 34).

Genetische Untersuchungen an Pferden aus Yakutien zeigten, dass diese nicht auf die indigene, erloschene Pferdepopulation Yakutiens zurückgehen (die im M-Holozän in Yakutien ausgestorben ist), sondern dass es sich um domestizierte Pferde handelt, die vor wenigen Jahrhunderten eingeführt wurden (das subfossile Pferd aus Yakutien, dessen Genom sequenziert wurde, war 5200 Jahre alt).

Die heutigen Pferde Yakutiens leben ganzjährig draußen und zeigen bereits ausgeprägte Adaptationen an das extrem kalte Klima (z.B. Körpergröße, kompakte Körperform, sehr dickes Winterfell, saisonale Unterschiede in der Stoffwechselaktivität), und bestimmte damit zusammenhängende Gene wurden konvergent ebenso bei kälte-adaptierten Menschen und Wollmammuts selektiert. Anpassungen erfolgten bei den Pferden Yakutiens in den Gensätzen für Haarentwicklung, Körpergröße, Stoffwechsel- und Hormonsignalwege; ein Beispiel für eine extrem schnelle Evolution binnen weniger Jahrhunderte (PNAS 112: E6889).

Im Jahr 2018 ergab überraschend eine auf genetischen Untersuchungen und archäologischen Befunden (> 5000 Jahre alte Hauspferde aus der asiatischen Steppe, sog. Botai-Pferde) basierende Studie, dass das Przewalski-Pferd zu Beginn der Domestikation stand; später verwilderten einige Exemplare der bereits domestizierten Pferde wieder und wurden zu den Ahnen der heute lebenden Przewalski-Pferde, die damit sekundär verwilderte Hauspferde (Botai-Pferde) darstellen. Damit gibt es heute keine Wildpferde mehr.

Eine zweite wilde Pferdeart ersetzte die Przewalski-Pferde als Hauspferde und wurde damit zu der Linie, auf die alle modernen Hauspferde zurückgehen. Diese sind erst seit ca. 4000 Jahren nachweisbar; sie könnten auf Wildpferde aus den Grasländern Osteuropas oder der ungarischen Puszta zurückgehen, es kommt aber die gesamte Region zwischen der Iberischen Halbinsel und dem Iran als Ursprungsort der modernen Hauspferde infrage.

Der Vorfahr aller modernen Przewalski-Pferde war also selbst ein domestiziertes Pferd. Erst 2000 Jahre später wurden die Ahnen der modernen Hauspferde in den Haustierbestand überführt. Die heutigen Przewalski-Pferde sind damit keine direkten Nachfahren der wilden Formen des Przewalski-Pferdes, sondern sekundär verwilderte Haus-Przewalskipferde. Entsprechendes gilt für das Europäische Mufflon (sekundär verwilderte Haustiere). So erwiesen sich die 5000 Jahre alten Botai-Pferde als domestizierte Przewalski-Pferde – und die Botaipferde sind nicht die Vorfahren der heutigen Hauspferde, sondern der heutigen Przewalski-Pferde (aDNA). Das Genom der heutigen Hauspferde weist nur einen Anteil von 2,7 % auf, der auf die Botai-Pferde zurückgeht.

Die Pferde der Botai-Kultur (ab 5000 - 5500 BP; Nordkasachstan) dienten als Reit- und Lasttiere (Hinweise auf die Nutzung von Zügeln an Zähnen und Kieferknochen), aber auch als Ernährungsgrundlage (Reste von Fettsäuren von Stutenmilch; evtl. wurde Milch auch zu einem alkoholischen Getränk vergoren, wie heutzutage noch in Zentralasien). Die Botai-Kultur war gekennzeichnet durch einen plötzlichen Übergang von Jagen und Sammeln zu einem von Pferden geprägten Leben und stärkerer Sesshaftigkeit. Aus Krasnyi Yar gibt es Hinweise, dass die Pferde in 20 x 15 m großen Gehegen mit Palisadenzäunen gehalten wurden, die wohl der Pferdezucht dienten. Im Gegensatz zu modernen Zeiten, wo nur wenige Hengste als Deckhengste ausgewählt werden, erfolgte aber zu Botai-Zeiten noch keine so strenge Selektion. Die Botai-Pferde waren aber massiger gebaut als die Wildpferde; kräftigere Tiere wurden wohl bevorzugt, weil sie mehr Fleisch lieferten. Die Zucht von Pferden bot den Vorteil, dass diese Tiere auch an eiskalte Winter angepasst waren und unter einer Schneedecke noch Nahrung fanden, also im Winter nicht gefüttert werden mussten, wie das unter diesen Bedingungen für Kühe, Schafe und Ziegen erforderlich gewesen wäre (Vorräte für Winterfutter). Einige Botai-Pferde waren gescheckt (viele dunkle Punkte auf hellem Grund: Tigerschecken); offenbar bevorzugten die Botai-Menschen diese Variante und züchteten daraufhin. Da Tiere mit einer derartigen Färbung leichter zur Beute von Raubtieren werden, verloren die verwilderten Botai-Pferde diese Farbvariante wieder.

Przewalski-Pferde haben damit nur noch den Status als nächste Verwandten der ersten domestizierten Pferde. Die heutigen Przewalski-Pferde stellen nach genetischen Untersuchungen eine monophyletische Gruppe dar, die innerhalb der Botai-Pferde positioniert ist. Sie sind damit die letzten Überlebenden der Botai-Pferde und damit wilde Nachkommen der ersten Hauspferde. Noch vor ca. 100 Jahren war ihre genetische Diversität aber viel größer, als sie heutzutage ist, denn alle heutigen Przewalski-Pferde gehen auf < 40 Tiere zurück, die den zweiten Weltkrieg im Münchner Tierpark Hellabrunn und im Prager Zoo überlebt hatten. In der Wildnis (zuletzt nur Mongolei) starben sie kurz nach 1969 aus.

Kein einziges der Haustierpferde Europas und Asiens der letzten 4000 Jahre ist mit den Botai-Pferden nahe verwandt, daher scheiden die Botai-Pferde als Vorfahren der modernen Hauspferde aus und sie haben auch keinen nennenswerten genetischen Beitrag zu ihnen geleistet (nur 2,7 % des Genoms aller untersuchten Pferde zwischen 4000 BP und heute gehen auf die Botai-Pferde zurück). Bis vor ca. 1000 Jahren kam es lediglich zur gelegentlichen (sporadischen) Introgression von Botai-Pferden in die moderne Hauspferdpopulation.

Vor etwa 4000 Jahren (oder schon davor) kam es zu einer Expansion der (Wild-)Pferdepopulationen; möglicherweise sind damals Menschen auf Pferde gestoßen, die besser zur Domestikation geeignet waren. Die Ursprungspopulation der modernen Hauspferde ist bisher unbekannt. Es gibt aber erste genetische Hinweise, dass die heutigen Hauspferde auf wilde Pferde aus Ungarn und Rumänien zurückgehen könnten (vor ca. 3000 Jahren). Letztendlich ist unbekannt, ob es sich um eine völlig unabhängige (zweite) Domestikation von Pferden handelte, oder ob die Botai-Pferde in einem solchen Umfang mit wilden Pferden (unbekannter Herkunft) verpaart wurden, dass das Genom der Botai-Pferde fast komplett durch das Genom der eingekreuzten Wildpferde ersetzt wurde. Das älteste Pferd dieser zweiten Domestikationswelle stammt aus Ungarn und ist 4077 Jahre alt. Weitere datieren auf 4023 bis 3574 Jahre und stammen aus Russland, Rumänien, Georgien. Die Migrationen der Yamnaya-Kultur vor 5000 Jahren aus der pontisch-kaspischen Steppe mag im Zusammenhang stehen mit dem genomischen Turnover der Pferde. Die Botai-Pferde dürften sich eher für lokale Aktivitäten geeignet haben als für Reisen über lange Strecken und Kriegsführung.

Pferde eröffneten nicht nur neue Möglichkeiten der Mobilität, Wirtschaft und Kriegsführung, sondern stehen auch in Verbindung mit der Ausbreitung der indoeuropäischen Sprache und neuen Formen der Metallurgie (frühe Bronzezeit). Sie dürften eine wichtige Rolle bei der Ausbreitung der Yamnaya nach Westen und Osten gespielt haben, was wiederum mit der Ausbreitung der protoindoeuropäischen Sprache in Verbindung gebracht wird (von Englisch bis Hindi und Persisch). Letztendlich ist aber nicht geklärt, ob die Yamnaja-Rinderhirten die modernen Hauspferde herauszüchteten und verbreiteten; klar ist aber, dass moderne Hauspferde schon zwischen 2000 und 1500 v.Chr. in Russland, Rumänien und Georgien verbreitet waren.

Genetische Untersuchungen von 3 Botai-Menschen ergaben, dass diese nicht mit den Yamnaya verwandt waren. Dies ist ein weiteres indirektes Indiz, dass die Botai in Kasachstan die Pferde eigenständig domestiziert und nicht etwa von Nachbarvölkern übernommen hatten. Die Botai lebten noch als Jäger-Sammler, als die umgebenden Steppenvölker schon seit langem Landwirtschaft betrieben und Schaf- und Ziegenherden hatten.
(Sci. 360: 111 + 587; Spektr. Wiss. 11/18: 36).

Vor der Ausrottung in der Wildnis lebten die Przewalski-Pferde in den mongolischen Steppen und damit östlich des Gebietes, in dem die Botai-Pferde gezüchtet worden waren. Man vermutet, dass die Yamnaja die Botai und ihre Pferde nach Osten verdrängten, als sich die Yamnaja um 3000 v.Chr. zu Beginn der Bronzezeit vor allem nach Westen, aber auch nach Osten ausbreiteten.

Auch die bisher umfassendste Studie aus dem Jahr 2019 mit Genomen von 245 Individuen (einschl. aDNA) konnte den Vorfahren der modernen Hauspferde nicht identifizieren. Insgesamt fand man aber vier Pferdepopulationen:

- heutige Hauspferde
- Przewalski-Pferde (verwilderte Botai-Hauspferde)
- eine iberische Linie (heute ausgestorben)
- eine sibirische Linie (heute ausgestorben).

Die beiden letztgenannten Linien sind weder mit den modernen Hauspferden noch mit den Przewalski-Pferden verwandt; ihre Nachfahren lebten noch vor 4000 bis 4500 Jahren; ein letztes schwaches Gensignal der iberischen Linie fand sich in einer Probe aus dem 7. Jhd. v. Chr.

Aber auch die genetische Diversität der Hauspferde nimmt sowohl in Europa wie in Asien seit Jahrhunderten stark ab, vor allem der Hengste (weltweit gibt es ca. 48 Millionen Stuten und 12 Millionen Hengste). Alle Hengste gehen mit Ausnahme der Przewalski-Hengste auf einen gemeinsamen Stammvater zurück; darum ist es nicht möglich, die genetische Vielfalt durch Einkreuzung einer anderen Hengstlinie zu erhöhen. Allein in den letzten 200 Jahren ist die genetische Diversität der Pferde um 16 % gesunken.

Die Schrumpfung der Diversität der Hengstlinie begann im 7. bis 9. Jhd. n. Chr; damals begann unter den Hauspferden ein Typ zu dominieren, der im Iran in der Zeit der persischen Sassaniden herausgezüchtet worden war. Das Reich der Sassaniden endete mit der Expansion des Islam, und damit wurde auch die Pferde-Landschaft in Europa verändert: Im 9. Jhd. tauchte dieser Pferdetyp in Südosteuropa auf und verbreitete sich allmählich quer durch Europa. Er war dadurch gekennzeichnet, dass die Züchter den Körperbau auf Schnelligkeit ausrichteten; die heutigen Araber-Pferde haben kurze Körper, schlanke lange Beine und einen zierlichen Kopf und sind sehr ausdauernd und daher als Rennpferde beliebt (BdW 8/19: 42).

Domestikation des **Esels** (Sci. 304, 1781): älteste Hinweise stammen aus Ägypten (ca. 5000 Jahre), aber es blieb bisher unklar, wo der Esel domestiziert wurde. Molekularkladistische Studien (mtDNA) ergaben, dass die asiatischen Wildesel (*Equus hemionus*, *E. kiang*) nicht zur Domestikation des Esels beitragen, sondern dass die domestizierten Esel auf die rezenten afrikanischen Wildesel (*E. africanus africanus* = Nubischer Wildesel; *E. africanus somaliensis* = Somalischer Wildesel) zurückgehen. Die domestizierten Esel *E. asinus* stehen dabei kladistisch innerhalb von *E. africanus*, bilden aber kein Monophylum, sondern stehen kladistisch neben Wildexemplaren, gehen also auf multiple Domestikationen zurück, auf Mütter von mindestens 2 Wildpopulationen. Domestizierte Esel weisen in Nordostafrika eine größere genetische Diversität auf. Dies spricht zusammen mit dem natürlichen Vorkommen ihrer Vorfahren dafür, dass die Domestikation der Esel (nur) in Nordostafrika stattfand; Esel sind damit die einzige Ungulatenart, die aussch. in Afrika domestiziert wurde, evtl. veranlasst durch Nomaden oder andere Gesellschaften Nordostafrikas zu der Zeit, als die Wüstenbildung in der Sahara erfolgte (7000 bis 5000 BP).

Ca. 5000 Jahre alte Eselskelette aus Mittelägypten (ältester Nachweis für Esel als Lastträger!) stehen anatomisch zwischen Wildeseln und domestizierten Eseln: in manchen osteologischen Merkmalen entsprechen sie noch den Wildeseln, in anderen stehen sie intermediär. Alle Skelette zeigen aber osteologische Hinweise, dass die Tiere als Lastträger dienten. Der Prozess der Domestikation war also während der frühen Dynastien in Ägypten noch nicht abgeschlossen (PNAS 105, 3715).

Der **Quagga** (*E. quagga*) entwickelte sich vor 120000 bis 290000 J (Spanne molekularkladistischer Datierung) aus dem Steppenzebra *E. burchelli burchelli*; möglicherweise verursacht durch den Klimawechsel in dieser Zeit (Nat. 436, 155).

In der Wildnis ausgestorben etwa 1877, letztes Zooexemplar verstarb 1883. Angebliche Sichtungen einer Restpopulation in der Wildnis im Jahr 1901. Die Abbild-Züchtung des Quaggas, ausgehend von einzelnen Vertretern der südlichen Unterart des Steppenzebras (mit reduzierter Streifung), wurde 1986 begonnen; Exemplare der dritten und vierten Generation zeigen bereits erhebliche Streifenreduktion und sehen schon den ausgestorbenen Quaggas ähnlich.

Kladogramm (Wikipedia):

```

--- Bergzebra E. zebra
--- Grevy's Zebra E. grevyi
--- Grant's Zebra E. q. boehmi
--- Quagga E. q. quagga + (Damara-Zebra E. q. antiquorum* + Chapman's Zebra
E. q. chapmani)

```

*Damara-Zebra und Burchell's Zebra (*E. q. burchelli*) werden inzwischen als synonym angesehen

Schicksal des **Europäischen Wildpferds** (Tarpan): (a) Waldtarpan *E. ferus sylvaticus* lebte in den mitteleuropäischen Wäldern von Frankreich bis ins Baltikum, eine Unterart evtl. auf der iberischen Halbinsel. In Polen wilde Restbestände bis Ende des 18. Jhd.; um 1800 herum eingefangen und in Tiergärten gebracht, 1808 aus wirtschaftlichen Gründen an die Bauern der Region verteilt und damit ausgestorben. Der Konik ist vermutlich direkter Nachfahr der Waldtarpane, d.h. die Koniks gehen auf Kreuzungen mit Waldtarpanen zurück. Daher versucht

man seit ca. 1920, durch Züchtung die Ähnlichkeit der Koniks mit den Waldtarpanen zu erhalten und zu erhöhen.

(b) Der Steppentarpan *E. f. gmelini* lebte in Steppen und Waldsteppen im Süden Russlands zwischen Pruth und Ural; Übergangsformen im Westen. Etwas größer als Waldtarpan. Letzter freilebender Steppentarpan starb 1879 in der südlichen Ukraine. Ein zwischen 1880 und 1890 im Moskauer Zoo gestorbenes Exemplar war vermutlich nicht mehr reinrassig.

Das asiatische (mongolische) Wildpferd *E. ferus przewalskii* ist die einzige Unterart des Wildpferdes *E. ferus*, die bis heute überlebt hat. Letzte Sichtung in freier Wildbahn 1969. In Zoos und Tierparks 1956 41 Exemplare, 1980 bereits 416. Gesamtbestand einschl. Auswildungen 1994 ca. 1400 Stück, jetzt ca. 2000 (Wikipedia).

Linie zu den Eseln:

--- *E. caballus*

--- *E. zebra* + (*E. grevyi* + *E. quagga*) Zebra-Linie

--- *E. asinus* (afrikanisch)

--- *E. kiang* + *E. hemionus* (asiatisch)

prim-prim plei

Primaten: die rez. **Menschenaffen** sind erst ab Pleistozän fossil nachweisbar, der **Orang** ab U-Pleistozän (*Pongo pygmaeus*). Beim Borneo-Orang-Utan handelt es sich um einen Insel-Endemiten in einem pleistozänen Refugium, der sich nach mtDNA-Daten vor 176 TA (95%-Konfidenz: 72 – 322 TA) von der Hauptlinie abspaltete (PNAS 107, 21376).

Die Orang-Utans des Batang-Toru-Waldes in Westsumatra wurden im Jahr 2017 nach der Genomanalyse eines Individuums als eigene Art identifiziert (*Pongo tapanuliensis*); sie unterscheiden sich im Aussehen (z.B. kleinere Köpfe, flachere Gesichter, krauseres Fell) und Verhalten. Mit < 800 Individuen die am stärksten gefährdete Menschenaffenart.

Gigantopithecus aus der Verwandtschaft des Orang-Utan war noch Zeitgenosse des *Homo erectus* in Ostasien und ist noch vor 475000 J. nachweisbar, naA vor 300000 J. (Spektr. Wiss. 12/2003 S. 64), naA nach vor 100.000 Jahren in China (s. Wikipedia und BdW 3/2016:6). Details zu *Gigantopithecus* s. Miozän (unter „Orang-Gruppe“). Männchen bis 2,5 m groß, 270 kg schwer.

Auf Java lebte vor ca. 1 MA noch ein non-homininer Hominide (*Meganthropus*), der offenbar in der Verwandtschaft von *Lufengpithecus* steht. Er lebte offenbar auf Bäumen und ernährte sich überwiegend von Früchten. Dem Taxon werden die Funde Sangiran 6a und 5 sowie einige weitere Zahnfunde zugeordnet, die sich als sehr robust erwiesen und nicht recht zu HE oder *Pongo* passten. Mikrotomografische Untersuchungen hinsichtlich Verteilung der Schmelzdicke, Oberfläche und Position von Höckern sowie des Dentin zeigten schließlich die taxonomische Eigenständigkeit. Südostasien war demnach bis ins Pleistozän von vier Linien besiedelt: HE, *Pongo*, *Gigantopithecus* und *Meganthropus*, der wohl aus dem Umfeld von *Lufengpithecus* stammt (für *Gigantopithecus* gibt es aber keinen Nachweis auf Java, so dass Java zu jener Zeit von mindestens drei hominiden Taxa besiedelt war).

Molekularkladistische Untersuchungen (kalibriert auf eine Dichotomie Mensch-Schimpanse vor 5,0 MA) sprechen dafür, dass der letzte gemeinsame Vorfahr der heutigen Schimpansenpopulation vor 2,1 MA (95% Konfidenz: 1,4 – 3,3 MA) lebte; bezogen auf die Unterarten lebte der letzte gemeinsame Vorfahr der zentralafrikan. Schimpansen vor 1,75 MA (3,7 – 0,9 MA) und der westl. Schimpansen vor 0,5 MA (1,0 – 0,27 MA); die zentralafrikan. Schimpansen stellen somit die älteste Linie dar. Einige Schimpansen erweisen sich dabei genetisch von anderen Schimpansen derselben Unterart weiter entfernt als von den Bonobos; die Divergenzzeit zwischen Schimpansen und Bonobos wurde auf 0,93 MA (0,69 – 1,22 MA) berechnet, während mtDNA-Daten für 2,5 MA und beta-Globin-Daten für 2,78 MA sprechen. Allerdings könnten diese Daten auch durch Kreuzung zwischen Schimpansen und Bonobos (was vereinzelt beobachtet wurde) beeinflusst worden sein. Die ältesten Fossilien von *Pan* stammen aus dem Rift Valley Kenias (600 km östlich ihrer heutigen östlichen Verbreitungsgrenze), und zwar aus dem mittleren Pleistozän (Datierungsspanne zwischen 545000 und 284000 J., aber eher zu dem älteren Datum hin). Details s. Miozän. (Nat. 486, 161).

Neuere Untersuchungen legen nahe, dass *Pan* – damals noch als gemeinsame Stammlinie der heutigen Arten und Unterarten – vor über 3 MA seine größte effektive Populationsstärke erreichte; danach kam es zu einem drastischen Rückgang. Vor 1 MA nahm die Populationsstärke wieder zu – zu dieser Zeit hatte sich der Bonobo schon abgetrennt. Danach spalteten sich die verschiedenen Subspezies ab. Die östlichen Schimpansen erreichten ihr Bevölkerungsmaximum vor 500 TA, die zentralafrikanischen Schimpansen vor 200 bis 300 TA und die westlichen Schimpansen vor 150 TA. Die Schimpansenpopulation von Kamerun und Nigeria blieb dagegen relativ konstant (Nat. 499, 471).

Bonobos stellen eine „selbst-domestizierende“ Art dar: Selektion gegen Aggression gegen Artgenossen führte zu Merkmalen, die denen domestizierter Tierarten entsprechen; bei Bonobos sind dies z.B. kleinere, kindliche Köpfe. Ähnliches findet sich z.B. bei Hunden und Meerschweinchen (infolge der Domestikation). Selektion gegen Aggression ging einher mit der Nutzung größerer Territorien, verringerter Konkurrenz um Nahrung und der Bildung von Koalitionen unter den Weibchen, um Frieden zu stiften (Nat. 486, 161).

Der Gorilla spaltete sich ebenfalls vor 0,9 – 1,0 MA (also zeitgleich Schimpanse/Bonobo) in eine westliche und eine östliche Art auf; bis vor 164000 – 230000 J (Datierungsspanne) fand aber noch (wenn auch auf niedrigem Niveau) ein Genaustausch zwischen beiden Populationen statt, wobei die Männchen geographisch mobiler waren als Weibchen. Heute leben beide Arten 1000 km voneinander getrennt. Offenbar führten klimatische Veränderungen vor 1 MA zum Aufbrechen der dichten Wälder, die von Schimpansen und Gorillas besiedelt wurden, und fragmentierten so die Populationen. Im Gegensatz zu den Gorillas trennten sich die beiden Schimpansenarten genetisch rasch voneinander (Sci. 316, 364).

Affen kamen in allen älteren Warmzeiten noch in Deutschland vor; die letzten Affen Deutschlands lebten vor (?<) 250000 J. in Süddeutschland (*Macaca florentina*). Menschenaffen sind bereits seit 12 MA nicht mehr in Deutschland nachweisbar (*Dryopithecus fontani*, *Rhenopithecus eppelsheimensis* im höheren Miozän).

Bei Aufschüttungen im Hafen von Rotterdam wurden ein Kieferrest mit Weisheitszahn und Einzelzähne von *Macaca sylvanus* gefunden. Da die Funde angesaugt wurden, lassen sie sich nicht sicher datieren, aber der Kieferrest stammt wohl aus dem Eem (126 – 115 TA), die Einzelzähne sind vermutlich älter (Rev. Paleobiol. 37: 555).

Neuweltaffen: *Protopithecus brasiliensis* (25 kg, d.h. mehr als doppelt so schwer wie die größten rez. Neuweltaffen); Stimmbbeutel zur Lauterzeugung ähnlich rez. Brüllaffen; lange Vorder- und Hinterbeine zum geschickten Baumhangeln. Im späten Pleistozän erloschen (Schwund der Nahrungsquellen durch Klimaverschlechterung ?) (Fam. Atelidae).

Lemuren: Ausrottung der Megalapidae, Archaeolemuridae und Palaeopropithecidae auf Madagaskar; letzter Nachweis der Archaeolemuridae ist *Hadropithecus* (444 – 772 n. Chr.). Kladogramm (mit Letztnachweisen):

LEMURIFORMES

--- Daubentoniidae

--- Megaladapidae (+) + Lemuridae (Megaladapidae: ~1500 n.Chr., sowie ein Bericht über

einen großen Lemuren aus dem 17. Jhd.)

--- Cheirogaleidae + Lepilemuridae

--- Archaeolemuridae (+) (*Archaeolemur, Hadropithecus*) (444 – 772 n.Chr.)

--- Palaeopropithecidae (+) (~ 1300 – 1620 n. Chr. – nicht ganz sicher; 40 – 60 kg)

--- Indriidae

Rinder (zu Paarhufer/Ruminantia): die bisher auf die alte Welt beschränkten Rinder (seit U-Miozän, explosionsartige Zunahme ab O-Miozän) wanderten vor 1 MA nach Nordamerika ein. Aus dem eurasischen Wisent (*Bos bonasus syn. Bison bonasus*) entsteht in Nordamerika das Bison als eigene Art (rez. ist das Wisent das größte Säugetier Europas).

Das Steppenbison Nordamerikas stammt von einer einzigen Subspecies ab, die vor 140000 Jahren in NO-Asien lebte; es wanderte vor mind. 100000 (oder mehr) Jahren in Nordamerika ein bis nach Mexiko. Vor 37000 J., also noch vor Ankunft des Menschen, nahmen die Bestände ab, vermutlich aufgrund der eiszeitbedingten Klima- und Habitatverschlechterung; vor 22000 Jahren trennten dann die sich ausdehnenden Gletscher die Population in eine nördliche und eine südliche; bis zum Rückzug der Gletscher vor 8000 J. nahm die genetische Diversität der nördlichen Population drastisch ab und erholte sich davon nicht mehr völlig (DNS-Studien an 442 Bisonfossilien aus Nordamerika, China und Sibirien) (Sci. 306, 1454).

Mitogenomstudien mit 46 fossilen Bisons aus dem O-Pleistozän zeigten, dass diese in zwei Wellen von Asien kommend über die Bering-Straße eingewandert waren; die erste vor 195 – 135 TA (MIS 6, niedriger Meeresspiegel), die zweite vor 45 – 21 TA. Nach ihrer initialen Einwanderung kolonisierten sie rasch Nordamerika und diversifizierte rasch in phänotypisch unterschiedliche Linien während des Eem, darunter das langhornige *Bisons latifrons*, das sich schon vor 120000 Jahren im letzten Interglazial findet. Die Einwanderung des Bisons in Nordamerika stellte eine der erfolgreichsten Kolonisationen Nordamerikas von Asien her während der letzten Millionen Jahre dar. Früheste Funde (130.000, Yukon) werden zu *Bison cf. priscus* gestellt (PNAS 114: 3457).

Pelorovis (O-Pliozän bis O-Pleist. Ostafrika, 3 m lang) , nahe mit dem Kaffernbüffel verwandt, aber mit riesenhaften Hörnern; allein die Knochenzapfen wiesen 2 m Spannweite auf, mit den Hornscheiden erreichten die Hörner wahrsch. die doppelte Größe. Erlosch vor 12000 J. in Süd- und Ostafrika; in Nordafrika möglicherweise bis vor 4000 Jahren.

Sschulterhöhe 1,9 m, Gewicht 1,8 t. Die spätpleistozäne Art *Pelorovis (Syncerus)*

antiquus gilt als sehr nahe verwandt mit dem rezenten Kaffernbüffel Afrikas (*Syncerus caffer*), aber größer und längere, gebogene Hörner, einer der größten Boviden aller Zeiten (vergleichbar dem langhornigen Bison *B. latifrons* in Nordamerika). .

Bos: Bos primigenius entstand in Asien und verbreitete sich im Pleist. von Europa bis Ostasien sowie Nordafrika. In England verschwand er im 10. Jhd., der letzte Überlebende verendete 1627 in Polen.

MtDNA-Studien an rezenten europäischen Hausrindern (*Bos taurus*) und fossilen Auerochsen aus England (*Bos primigenius*) (3700 – 7500 BP) sprechen eindeutig dafür, dass die Hausrinder im Nahen Osten aus *Bos taurus* gezüchtet wurden und der europäische *Bos primigenius* hierzu keinen nachweisbaren [zumindest mütterlichen] genetischen Beitrag lieferte. *Bos primigenius* ist zwar näher mit *Bos taurus* verwandt als *Bos indicus*, alle untersuchten europäischen Hausrinder stehen aber kladistisch eindeutig auf der Seite des *Bos taurus*, der aus dem

Nahen Osten stammt. Somit wurden die europäischen Hausrinder von den aus dem Osten einwandernden Bauern mitgebracht und in Europa eingeführt (offenbar mit der dritten Migrationswelle nach Europa, den neolithischen Farmern; vgl. Y-Chromosom-Polymorphismen Eu 4, 9 usw.) (Sci. 296, 236 + 336).

Dagegen zeigten mtDNA-Sequenzen von 5 italienischen Auerochsen (7000 bis 17000 BP) und von über 1000 modernen Rindern aus 51 Rassen, dass zumindest stellenweise in Europa doch Auerochsen domestiziert bzw. eingekreuzt wurden, jedenfalls lässt sich ein gewisser genetischer Einfluss der italienischen Auerochsen in modernen Rassen nachweisen. Daneben zeigen verschiedene südeuropäische Rassen Einflüsse aus Nordafrika (PNAS 103, 8113).

Außerdem ist nicht auszuschließen, dass die afrikanischen Hausrinder auf eine separate Domestikation zurückgehen; kladistisch stehen sie zwischen *B. primigenius* und *B. taurus* (aber näher zu letzterem). *Bos primigenius* trug offenbar weder in Eurasien noch in Afrika zum (mt)DNS-Genpool der rezenten Hausrinder bei. Nach neuesten Untersuchungen gehen die heutigen afrikanischen Hausrinder auf drei Linien zurück: Zeburinder (heute überwiegend in Südafrika) kamen offenbar durch Seehandel auf dem Seeweg nach Afrika (die ursprüngliche Domestikation des Zeburindes erfolgte vor ca. 6000 J. im Indus-Tal, heute Pakistan); nordafrikanische Rinder stammen offenbar aus dem Nahen Osten auf dem Landweg und gehören zu der eingangs beschriebenen Linie, die auch zum europäischen Hausrind führte. Eine dritte Linie ist aber ohne Zebu-Einfluss und auch ohne Einfluss aus dem Nahen Osten und scheint eine unabhängige, eigenständige Domestikation in Afrika darzustellen; die Form kommt heute überwiegend in Südafrika vor; da dort aber vor Jahrtausenden keine Wildrinder existierten, müssen sie anderswo (wahrscheinlich im NE Afrikas) aus dort lebenden Wildrindern domestiziert und dann mit den Menschen über Ostafrika nach Südafrika mitgenommen worden sein; die Domestikation soll vor ca. 10000 Jahren (aber nicht genau gesichert) stattgefunden haben, somit vor der Domestikation von Pflanzen in Afrika (Sci. 296, 236 + 336).

Die Introgression des Zebu-Rindes (*Bos indicus*) aus dem Indus-Tal fällt mit der Bronzezeit zusammen und steht wohl im Zusammenhang mit einer über mehrere Jahrhunderte anhaltenden Trockenheit ab 4200 BP (Beginn des Meghalayan, einhergehend mit starken Beeinträchtigungen der Bevölkerung in Mesopotamien und Ägypten sowie einem Rückgang im Indus-Tal). Dabei wurden offenbar männliche Tiere eingekreuzt, was darauf deutet, dass dies gezielt geschah, damit die trockenheits-adaptierten Zebu-Bullen die Überlebenschancen der Herden verbesserten. Der genetische Einfluss des Zebu-Rindes hat sich vor allem in modernen Herden des Nahen Ostens durchgesetzt.

Genetisch lassen sich daher drei Gruppen an den extremen Enden einer Principal-Component-Analyse identifizieren: europäische *B. taurus*, westafrikanische *B. taurus* und *B. indicus* südasiatischer Herkunft; Herden aus Ostafrika und dem Nahen Osten stehen in intermediären Positionen.

Ausgangspunkt der Züchtung des Hausrindes waren eurasiatische Auerochsen (*Bos primigenius*) vor 10500 Jahren BP in der Region des oberen Euphrat und Tigris. Der initiale Pool der Domestikation dürfte aus 80 Weibchen bestanden haben. In Europa (z.B. England, Balkan) kreuzten dann aber später (ab > 7000 BP) lokale Auerochsen ein, in Indien vor 4200 Jahren die Zebu-Rinder. Zebu-Rinder entstanden vor ca. 8000 Jahren und sind gut an aride und tropische Klimaverhältnisse angepasst. Ab 4000 BP finden sich hybride Rinder mit ca. 35 % *indicus*-Anteil im Nahen Osten, Zentralasien, Kaukasus-Region und südlicher Levante; mitochondrial lässt sich aber kein *indicus*-Einfluss nachweisen. Auch Wasserbüffel und asiatische Elefanten wurden zu jener Zeit von den Menschen westwärts in den Nahen Osten gebracht. Als Fazit ist festzuhalten, dass die modernen europäischen Hausrinder auf Auerochsen aus dem oberen Euphrat-Tigris-Gebiet zurückgehen, in die später jedoch lokale (europäische) Auerochsen einkreuzten, während die heutigen Hausrinder in Asien, schon vom Kaukasus und der Levante beginnend ostwärts, einen erheblichen Einfluss des trockenheitsadaptierten Zebu-Rindes zeigen, das ab 4200 BP im Rahmen der Klimaveränderung zu Beginn des Meghalayans eingekreuzt wurde (und zwar nur Bullen). (Sci. 365: 173).

Rückzuchtungsprojekte von Auerochsen haben in den letzten Jahren erhebliche Fortschritte erzielt (Generationsdauer beträgt nur 2 – 3 Jahre), und in verschiedenen Gegenden Europas (zuletzt im Donaudelta Rumaniens) wurden Tiere ausgewildert, die den wilden Auerochsen schon sehr ähnlich sehen. Nachdem das Genom eines 6750 Jahre alten Auerochsen anno 2015 sequenziert wurde, kann nun die Rückzucht noch gezielter vorangetrieben werden. Alte Rassen aus Spanien und Italien (Maremma) stehen genetisch dem ausgestorbenen Auerochsen am nächsten und bewahren unterschiedliche Anteile des Genoms. Ökologisch könnten rückgezüchtete Auerochsen dazu beitragen, Grasland-Ökosysteme zu erhalten und vor dem Vordringen des Waldes zu schützen.

Der Genpool von *Bos primigenius* (+ 1627; ab dem 13. Jahrhundert nur noch in Osteuropa) ist somit grundsätzlich noch dispersiert vorhanden, und zwar in manchen alten Rinderrassen mit unterschiedlichen Elementen, die sich durch Kreuzung dieser Rassen zusammenführen ließen.

Merkmale des Auerochsen sind: imposante Größe (bis 180 cm Schulterhöhe, bis 1 t Gewicht; nach dem Aussterben des Mammuts das schwerste Tier Europas); lange und schlanke Beine; Hörner hell mit dunklen Spitzen; an der Basis bis 20 cm Durchmesser, bis 130 cm lang; lange Stirnlocken; Körperfarbe dunkelbraun bis schwarz mit einem weißen Streifen auf dem Rücken. Verlängerter und großer Kopf, kräftiger Hals (Sci. 350: 1146).

Das moderne **Wisent** (*Bison bonasus*) scheint mtDNA-Proben (aus dem Zeitraum > 50000 bis 14000 BP) zufolge eine Hybridform zu sein, hervorgegangen aus dem Steppenbison (*Bison priscus*) und dem Auerochsen (*Bos primigenius*). Das Steppenbison ist der eurasiatische Vorfahr des amerikanischen Bisons; es starb vor 11000 Jahren aus. Die Hybridisierung zwischen den beiden Arten muss vor mindestens 120000 Jahren erfolgt sein.

Höhlenmalereien scheinen den Übergang zwischen beiden Arten in Europa zu belegen: Bilder aus der Zeit zwischen 36 und 30 TA zeigen Tiere, die den Steppenbisons ähneln, während Bilder aus der Zeit zwischen 17 und 12 TA dem Wisent gleichen (Nat. 538: 430).

Ziegen: Der **Domestikation von Ziegen** im Nahen Osten ging die Nutzung von Ziegenfleisch voraus. Zwar wurden in der Region zunächst Gazellen bejagt, aber deren Jungtiere waren nur für wenige Wochen verfügbar, frisches Fleisch gab es daher nur für kurze Zeit, ansonsten muss es durch Räuchern und Trocknen haltbar gemacht werden. Konnte nicht genug Fleisch gewonnen werden, mussten die Menschen im Winter hungern. Daher ging man ab 9000 v.Chr. zur Jagd auf Wildziegen über (erkennbar an der Relation von Ziegen- und Gazellenknochen im Fossilnachweis), denn Ziegen-Herden sind leichter zu entdecken, die Tiere wandern langsamer als Gazellen. 8500 v.Chr. machten Ziegenknochen im Grenzbereich Türkei/Syrien bereits 65 – 75 % aller tierischen Überreste in menschlichen Siedlungen aus; die im Vergleich zu Wildziegen kleineren Knochen sprechen dabei bereits für Domestikation (außer der Verkleinerung hinterlässt die Domestikation von Wiederkäuern kaum Spuren an Skelettfossilien). Ziegenböcke wurden jung geschlachtet, weibliche Ziegen erreichten hohes Erwachsenenalter.

Alle heutigen Hausziegen stammen von der Bezoar-Ziege ab (*Capra aegarus aegarus*) – noch heute in Bergregionen der Türkei, des Nahen und Mittleren Ostens weit verbreitet.

Genetischen Untersuchungen zufolge erfolgte die Domestikation in verschiedenen Gebieten unabhängig voneinander – offenbar wurde das Wissen weitergegeben, nicht die Tiere selbst. Domestikationsgebiete sind neben dem südlichen Anatolien auch der Balkan, Westanatolien, die Levante, Grenzregion Westturkmenistan/Iran. Die Domestikation erfolgte auch nicht überall gleichzeitig.

Vermutlich musste der Mensch für die Ziegenhaltung mehr Getreide anbauen, wenn das Gras nicht reichte; so entstand ein Bedarf für Tierfutter (Stroh).

Die Milch der Ziegen konnte von erwachsenen Menschen zunächst nicht verdaut werden; daher wurden leicht verdauliche Joghurt und Käse hergestellt (geringer Milchzuckeranteil); Rückstände an Gefäßen aus dem Fruchtbaren Halbmond lassen darauf schließen, dass vor 8500 Jahren schon Käse produziert wurde. Erst einige Jahrtausende später breitete sich die Mutation der Laktase-Persistenz aus, aber nur westlich nach Europa. Diese ermöglichte es auch Frauen, früher

abzustillen und schneller neu schwanger zu werden, was einen Überlebensvorteil für kleine neolithische Gemeinschaften bot. Ab 8000 – 7800 v. Chr. sind dann Ziegen auf Zypern nachweisbar, wo es keine Wildformen gab; in der südlichen Levante ab 8000 – 7500 v. Chr. (BdW 10/19: 77).

Moschusochse (*Ovibos moschatus*; Bovidae: Antilopinae: Caprini): Entstehung vor 1 MA in der Tundra des nördlichen Zentralasiens; älteste Fossilien von *Ovibos* in Deutschland (Mitteleiszeit); pleistozäne Moschusochsen waren größer und werden als eigene Art (*O. pallantis*) betrachtet (2,8 m lang, 700 kg). Nordamerika wurde vor 0,5 MA über die Beringstraße erreicht. In kalten Zeitabschnitten wanderten die Moschusochsen nach Süden und erreichten Ungarn, Frankreich, wahrsch. Nordspanien. Rückgang am Ende der Würmeiszeit durch Verschwinden der Mammutsteppen und trockenen Tundren (dichte Wälder und feuchte Moostundren eignen sich nicht als Lebensraum). In Eurasien erloschen die Moschusochsen vor 4000 Jahren, zuletzt auf der Taimyr-Halbinsel. Nur im Norden Nordamerikas und Nordostgrönland überlebten die Moschusochsen wohl dank Anpassung an extrem kalte Standorte (Wikip.).

rüss-rüss plei

Rüsseltiere (O Proboscidea):

Mammut: *Mammuthus* soll vor 5 MA aus *Primelephas* (als gemeinsamer Vorfahr mit *Loxodonta* und *Elephas*) in Afrika hervorgegangen sein; nach dem unterpleist. *Mammuthus trogontherii* im höheren Pleistozän vorwiegend *Mammuthus primigenius* (in Südsibirien bis 3730 BP).

Entwicklungslinie: aus dem **Südelefanten** (*M. meridionalis* = *Archidiskodon meridionalis*, 2,5 bis 0,9 MA) entsteht zunächst der Steppenelefant (*M. trogontherii*, 0,9 bis 0,4 MA) und daraus ging vor 0,5/0,4 MA das Mammut (*M. primigenius*) hervor, das vor 250000 J zum Charaktertier der Eiszeit wurde. Von Kaltzeit zu Kaltzeit vollzieht *Mammuthus* eine bessere Anpassung an das kalte Klima. Vertreter der Gattung *Mammuthus* hatten bis 5 m (naA 4 m) lange Stoßzähne; Backenzähne bis 50 cm hoch, Körperhöhe bis 4,5 m; Schulterhöhe mit 3 m geringer als beim heutigen Afrikanischen Elefanten.

Der **Waldelefant** *Elephas antiquus* (780000 bis 80000 J) wanderte kurz nach Beginn des M-Pleist. erstmals und in den folgenden Warmzeiten immer wieder nach Mitteleuropa ein und veränderte sich im Gegensatz zu *Mammuthus* in über 0,5 MA kaum; auf den Mittelmeerinseln bildete er Kleinformen: *E. a. falconeri* (90 cm Schulterhöhe) und *E. a. melitensis* (1,4 m Schulterhöhe).

Allerdings gehen nicht alle Zwergformen auf den Mittelmeerinseln auf Waldelefanten zurück. Der Vergleich von bis zu (naA sogar >) 800.000 Jahr alter DNS (darunter der ältesten bis dahin sequenzierten DNS, ein 43-BP-Fragment von „*Elephas*“ *creticus* von Kreta) von Festland- und Inselelefanten ergab, dass nicht alle Inselzwergelafanten von *Elephas* abstammen; die Zwergelafanten von Kreta leiten sich von *Mammuthus* (als *M. creticus*) ab, sind also Zwergmammut; die Zwergelafanten von Tilos und Zypern leiten sich dagegen von *Elephas* ab. Zwergelafanten von Sizilien und Malta wurden bisher noch nicht untersucht (Nat. 440, 1092; Biol. Lett. 2, 451). Die Authentizität des 800000 J alten kretischen DNS-Fragments (43 BP) wurde aber angezweifelt, da ein so langes Überleben von fossiler DNS in warmen Gebieten als unwahrscheinlich gilt (vgl. Biol. Lett. 3, 55 und 3, 57). Eine unabhängige Bestätigung der ancientDNA-Daten steht immer noch aus.

Mammuthus creticus stammt entweder von *M. rumanus* (O-Pliozän) oder *M. meridionalis* (U-Pleist.) ab; *M. rumanus* lebte vor 3,5 bis 2,5 MA. Allerdings ist die Abstammung von *M. meridionalis* der wahrscheinlichere Fall; in diesem Fall erfolgte die Kolonisation Kretas vor 2,5 bis 0,8 MA. *M. meridionalis* erlosch auf dem Festland vor 0,8 bis 0,7 MA.

Mit 113 cm Schulterhöhe und 310 kg Gewicht war *M. creticus* nicht viel größer als die Zwergelofanten von Sizilien und Malta, die auf *Palaeoloxodon antiquus* zurückgehen, sowie *P. cypriotes*. Damit stellt *M. creticus* die extremste Form einer Inselverzweigung von *Mammuthus* dar (ebenfalls zu *Mammuthus* gehören *M. lamarmorai* aus Sardinien und *M. exilis* von den kalifornischen Kanalinseln, letzterer bis vor ca. 13 TA, zeitgleich mit dem Eintreffen der ersten Menschen auf den Inseln; Länge 3,3 m mit Stoßzähnen, Gewicht 760 – 1350 kg, Abstammung von *M. colombi*, 9 t. Da der Abstand zu den Inseln auf dem Höhepunkt der Eiszeit nur 7 km betrug, konnte *M. colombi* die Inseln schwimmend erreichen, die damals untereinander verbunden waren).

P. falconeri: Schulterhöhe: 1,04 m; Gewicht: 240 kg

M. creticus: Schulterhöhe 1,13 m; Gewicht: 310 kg (Länge ca. 2,3 m)

P. tiliensis: Schulterhöhe 1,55 m; Gewicht 810 kg (ähnlich: *M. exilis*, *M. lamarmorai*)
(auf der griechischen Insel Tilos)

P. cypriotes (ergänzt): Schulterhöhe 1,40 m; Gewicht 200 kg, 2,5 m lang (mit Stoßzähnen),
Abstammung von *P. antiquus* (10 t), Verkleinerung um 98 %.

(Proc. R. Soc. B. doi : 10.1098/rspb.2012.0671)

[Grundsätzlich enthalten frisch ausgegrabene, unbehandelte und ungewaschene Knochen 6 x mehr Gesamt-DNS und 2 x mehr authentische DNS als standardmäßig behandelte Knochen. Vor 57 Jahren ausgegrabene Knochen eines 3200 Jahre alten Auerochsen enthielten keine amplifizierbare DNS, während aus allen aktuell ausgegrabenen Knochen desselben Individuums (!) DNS gewonnen werden konnte]. (PNAS 104, 739).

Heutzutage gibt es noch auf Borneo Elefanten, die mit 4 t Gewicht und 2,5 m Schulterhöhe deutlich kleiner sind als ihre festländischen Verwandten: Auch vom Afrikanischen Elefanten gibt es Zwergformen, die aber als Kümmerformen bei schlechten Lebensbedingungen aufgefasst werden.

Einst waren asiatische Elefanten von Euphrat und Tigris bis zu den Inseln Indonesiens verbreitet. Auf Borneo leben heute noch maximal 2000 Individuen (nach WWF-Schätzung nur 1000). Ging man bisher davon aus, dass sie seit 300.000 Jahren auf der Insel isoliert sind (vom Festland eingewandert) und keinen Kontakt mehr zu den Artgenossen auf dem Kontinent hatten, zeigten genetische Untersuchungen, dass sie wohl während der letzten Eiszeit vor 18000 – 11000 Jahren eingewandert sind – und zwar nicht vom Festland (was zu dieser Zeit nicht mehr möglich wäre), sondern von anderen Inseln des Malaiischen Archipels. Durch die Isolation verarmte das Erbgut der kleinen Gruppe, und die nährstoffarmen Böden führten dazu, dass sie nur energiearme Kost zu sich nahmen und kleiner wurden (Spektr. Wiss. 3/18: 9). Die Ausgangspopulation, aus der die Borneo-Elefanten hervorgingen, trennte sich nach genetischen Untersuchungen vor ca. 300000 Jahren von den Festland-Elefanten. Auf Java starben Elefanten im 18. Jahrhundert aus, auf Sulu im 14. Jahrhundert. Borneo-Elefanten sind eher zahm und sanftmütig; relativ große Ohren, lange Schwänze und gerade Stoßzähne.

Riesenformen von Rüsseltieren: In China wurde ein 3,26 m langer Stoßzahn eines riesigen Elefanten entdeckt (Datierungsspanne: 250000 – 700000 J). In den Hochebenen Mexikos vor 11000 J Riesenmammute, doppelt so schwer wie das Wollhaarmammut Europas; Männchen bis 4

m hoch; dünnes Fell, da relativ warmes Klima in > 2000 m Höhe in den Hochlandbecken Mexikos (10 Grad Durchschnittstemp., d.h. 5 Grad kälter als heute; feuchtes, nicht zu heißes Klima). Ideale Lebensbedingungen.

Im Pleistozän Asiens *Palaeoloxodon namadicus* (von Indien bis Japan, evtl. eine Unterart von *P. antiquus*) Die Größenangaben sind unsicher; ein Exemplar weist auf eine Schulterhöhe von 4,5 m. Ein weiteres Fragment erlaubte sogar eine Hochrechnung auf 5,2 m Schulterhöhe und ein Gewicht von 22 t – dann wäre *P. namadicus* das größte Säugetier – schwerer als die größten Indricotherien.

Elephas antiquus (M/O-Pleist. Europas): Höhe 3,7 m, langbeinig, sehr groß, fast gerade Stoßzähne, an warmes Klima angepaßt, waldbewohnend. In Zwischeneiszeiten auch in England vertreten. In Eiszeiten wich er nach Süden aus. NaA sogar 4,5 m hoch; Stoßzähne riesig, nur schwach gebogen, bis 3,5 m lang. Starb in Mitteleuropa schon vor 125000 J aus, naA erlosch es auf dem Festland aber erst vor 37000 J.

Elephas falconeri: Inselformen auf Malta, Zypern und Sardinien, Schulterhöhe unter 1 m.

Mammuthus meridionalis (U-Pleist. Europas und Zentralasiens): eine der ersten Mammutarten, entstand vor 2 MA (naA 2,5 MA) in den Waldgebieten Südeuropas in mildem Klima. Ähnlich asiatischem Elefant, aber mit viel längeren Stoßzähnen. Evtl. Ahnform des *M. trogontherii* und des Nordamerik. Mammut *Mammuthus imperator*. 7 m lang (inkl. Stoßzähne), 3,5 – 4 m Schulterhöhe, 8–10 t. Lebensdauer von 2,5 – 1,5, naA bis 0,9 MA. Zähne an Buschland (Blätter, Büsche) angepasst, wahrscheinlich an wärmeres Klima angepasst und daher noch ohne Fell. Syn. *Archidiskodon meridionalis*.

Mammuthus trogontherii (M-Pleist. Eurasiens, bis 370 TA; 4,5 m hoch), Steppenmammut; wahrsch. erstes Mammut mit typischem Fell. Spiralig verdrehte Stoßzähne bis 5,2 m lang, bei Männchen dicker als bei Weibchen. 10 t. Erste Art, die sich an kaltes Klima anpasste.

Mammuthus colombi (O-Pleist. Nordamerikas, Höhe 3,7 m): Einwanderer über die Beringbrücke im O-Pleist.; Lebensraum: warme Grasgebiete im SE Nordamerikas bis Mexiko. Stark einwärts gebogene Stoßzähne. Eine der größten Elefantenarten. Ein Paar Stoßzähne aus Texas ist 4,9 m lang, die längsten Stoßzähne von Rüsseltieren, die je dokumentiert wurden. Letzter Nachweis der Art vor ca. 7800 Jahren.

Mammuthus imperator (O-Pleist. Nordamerikas): lange Stoßzähne in einer gleichförmigen Kurve nach hinten gekrümmt. Westlicheres Verbreitungsgebiet in Nordamerika als *M. colombi*. 6,5 m (mit Stoßzähnen, 4,9 m Höhe, 11 t; naA bereits ab Pliozän. Endemisch in Nordamerika. Eine der größten Mammutarten, wohl nur übertroffen von *M. trogontherii*.

Mammuthus primigenius (O-Pleist. Europas, Asiens und Nordamerikas; Altholozän Sibiriens): Höhe 2,7 m, dickes Fellkleid, Fetthöcker, Bewohner der kalten Tundra, vergleichsweise klein. Fell schwarz (s. u.); Rotfärbung erhaltener Fellreste durch chemische Reaktionen. Fetthöcker hinter dem kuppelförmigen Kopf als Nährstoffspeicher während des harten Winters. Die Stoßzähne wurden - den Kratzspuren zufolge - dazu verwendet, Eis und Schnee von der Tundravegetation zu kratzen.

Molekularkladistische Untersuchungen ergaben, dass das Mammut und die rezenten Elefanten einen gemeinsamen Vorfahren vor 5-7 MA in Afrika hatten. Im Jahr 2006 gelang es dann, einerseits das komplette mtDNA-Genom des Mammut (16770 BP) aus nur 200 mg Mammutknochen zu analysieren (Nat. 439, 724), andererseits aber auch mit einem metagenomischen Ansatz 13 Millionen BP eines offenbar weiblichen Mammut (keine Y-Sequenzen!) zu identifizieren (von 28 Mio. BP erwiesen sich 45,4 % als sicher vom Mammut, weitere 9,1 % als hochwahrscheinlich; das Material stammte aus einem zahnlosen Unterkieferknochen eines ca. 28000 J. alten Mammut aus dem Permafrost von Taimyr, wobei die extrem kalten Winter und kurzen kalten Sommer dem DNS-Erhalt in dieser Region besonders zuträglich sind) (Sci. 311, 392). Überwiegend nucleäre DNS (mtDNA : nuclearDNA = 1 : 658). Bei dieser Methode kam ein neuer Gensequenzierer zum Einsatz, der nicht mehr den Umweg der Insertion von fossiler DNS in Bakterien erfordert. Die Übereinstimmung mit dem afrikanischen Elefanten beträgt 98,55 %. Weitere 15 Millionen Basenpaare wurden von Bakterien, Pilzen, Viren

und Bodenmikroorganismen sowie Pflanzen gewonnen, weitgehend auch fossiles Material (Sci. 310, 1889).

Unter günstigen Permafrostbedingungen können sich DNS-Fragmente nach theoretischen Berechnungen bis zu 1 MA erhalten (Sci. 311, 392).

Besonders in Haaren (Mammuthaare aus Permafrost) findet sich DNS mit nur geringer Kontamination von Bakterien und Pilzen.

Es ergab sich, dass der asiatische Elefant mit dem Mammut etwas näher verwandt ist als der afrikanische Elefant: die Linie zum afrik. Elefanten (*Loxodonta*) trennte sich vor ca. 6 MA ab; es gab dann einen gemeinsamen Vorfahren von Mammut und dem asiatischen Elefanten; von diesem trennte sich das Mammut aber schon ca. 440000 J nach der Abtrennung der gemeinsamen Linie von *Loxodonta*, also vor etwa 5,5 MA.

Die Population, die in Eurasien einwanderte und zum Mammut wurde, verbreitete sich mit einer Geschwindigkeit von ca. 5 km/Jahr; über die Beringbrücke erreichten sie auch Nordamerika. Als es im Pleistozän kälter wurde, entwickelten sie zunächst längere Haare und dickere Haut und wurden so zum Steppenmammut, das bis zu 5 m groß wurde und vermutlich das größte Rüsseltier aller Zeiten war; in der weiteren Entwicklung zum Wollhaarmammut wurden die Ohren kleiner, das Fell dichter und dicker, außerdem veränderte sich die Bezahnung (s.u.).

NaA. entstand das Mammut vor ca. 4 MA (U-Pliozän) mit *M. subplanifrons* in Süd- und Ostafrika (8 t, 5,5 m lang, 3,50 m Schulterhöhe); ältester Vertreter der Gattung *Mammuthus*; Stoßzähne bereits spiralig gebogen. Im Laufe der Evolution nahm die Anzahl der Schmelzplatten bzw. -lamellen und die Hypsodontie zunehmend zu, als Ausdruck des Übergangs vom Laub- zum Grasfresser (*M. subplanifrons*: Hypsodontieindex HI: 0,6-0,9; Anzahl der Schmelzplatten P: 7-9). Im weiteren Verlauf der Evolution von *M. meridionalis* (2,6 – 0,7 MA) (=MM) und *M. trogontherii* (0,7 – 0,5 MA, =MT) zu *M. primigenius* (ab 0,35 MA; =MP) kommt es zu einer Verkürzung und Erhöhung von Cranium und Mandibula, zunehmender Hypsodontie (Molarenhöhe), Zunahme der Schmelzbänder (Schmelzplatten, Abk.: P) und Verdünnung der Schmelzlamellen, einhergehend mit erhöhter Abrasionsresistenz beim Übergang zur offenen Grassteppe.

In Europa tritt das Mammut mit MM vor 2,6 MA auf; die ersten MM (2,6 MA, England, Italien, Rumänien) weisen bereits eine MM-typische Hypsodontie auf, während die Anzahl der Schmelzbänder mit 9-11 noch intermediär zwischen *M. subplanifrons* und MM steht. Die typische MM-Morphologie wird zwischen 2,4 und 2,2 MA erreicht (HI 1,2; P: 12 – 14) und bleibt in Europa bis ca. 1,0 MA und darüber hinaus konstant. Nach Sibirien gelangten die Mammutvorfahren erst vor weniger als 2 MA.

Im östlichsten Europa (Taman-Halbinsel am Asov-See) findet sich vor 1,0 MA jedoch eine erhöhte Variabilität der MM-Population mit Tendenz zu MT, bei bimodaler Verteilung der o.g. Merkmale (HI, P). Vor 0,7 MA weisen Funde aus Deutschland (*M. m. voigtstedtensis*) und England Molaren teils auf MT-Niveau (HI 1,6 – 19; P 19 – 22) auf, andere zeigen dagegen noch eine fortgeschrittene MM-Morphologie, teils als Mosaik (P niedrig, HI hoch), teils intermediär zwischen MM und MT.

Vor 0,6 MA findet sich in Europa dann nur noch die MT-Morphologie; zwischen 0,5 und 0,2 MA nimmt dann zwar die Schmelzbanddichte zu, aber aufgrund der Kompression der Molaren aufgrund der Verkleinerung der Mammute; die Anzahl der Schmelzbänder bleibt in Europa zwischen 0,6 und 0,2 MA konstant auf MT-Niveau. Zwischen 190 TA und 150 TA treten dann in Europa am gleichen Fundort MT- und MP-Merkmale mit bimodal verteilten P-Werten auf, zwischen 190 und 130 TA finden sich aber auch die ersten Fundorte mit ausschließlicher MP-Morphologie (z.B. England, Belgien).

In Ostsibirien erfolgten die Übergänge MM/MT und MM/MP dagegen viel früher; hier bestand schon vor 1,0 MA und seitdem anhaltend eine kraut- und grasreiche Permafrosttundra. Schon 1,2 MA alte ostsibirische Mammute entsprechen (abgesehen davon, dass sie insgesamt kleiner waren als gleichalte europäische Mammute) MT (das in Europa erst vor 0,7 MA auftrat, mit Übergangsformen im östlichsten Europa [Taman-Halbinsel] vor 1,0 MA). Die Schmelzbandzahl 1,2 MA alter ostsibirischer MT ist sogar noch höher als die 1,0 MA alter Taman-Mammute, Hypsodontie vor 1,2 – 1,0 MA in Ostsibirien dagegen wie bei fortgeschrittenen Taman-Formen.

Und schon vor 0,8 bis 0,6 MA wiesen ostsibirische Mammute die komplette MP-Morphologie auf, und vor 150 bis 10 TA erreichten sie höhere Schmelzbandzahlen als europäische Altersgenossen bei gleichstarker Hypsodontie. Relikt-MT-Merkmale traten bei spätpleistozänen MP Ostsibiriens viel seltener auf als in Europa.

Die europäischen Funde deuten somit auf lange Zeiten der Stase mit zwei Phasen des Übergangs zwischen zwei Chronospezies, die jeweils durch erhöhte Variation und bimodale Verteilung der Merkmale (HI, P) gekennzeichnet waren. Der Artübergang erfolgte dagegen in Ostsibirien viel früher und war eher phyletischer Art, ohne diese ausgeprägte Bimodalität im Transitionszeitraum. Offenbar entstanden die europäischen MT und später MP in Ostsibirien und verbreiteten sich dann von dort aus nach Westen und Süden; hierzu passt die frühe MT-Morphologie vor 1,0 MA im östlichsten Europa. Offenbar bestand dann aber zwischen den einheimischen MM Europas und den einwandernden MT aus dem Osten keine vollständige Reproduktionsbarriere. Der Übergang vom MT zum MP in Europa ist gekennzeichnet zunächst von Stasis, dann Sympatrie und dann Ersatz, ohne Übergangsformen. Der phyletische Übergang zwischen MT und MP hatte sich dagegen schon vor ca. 0,8 MA bis 0,6 MA in Ostsibirien vollzogen; schon zu diesem Zeitpunkt waren die MP Ostsibiriens nicht von den späteren MP Europas zu unterscheiden. MP wanderte dann in Europa ein. Da keine komplette Fortpflanzungsbarriere bestand, finden sich auch im Spätpleistozän Europas im Rahmen der Varianz noch Mammute mit MT-Merkmalen, in Ostsibirien dagegen viel seltener. In Ostsibirien erfolgte der phyletische Übergang zwischen MT und MP, in Europa trugen beide Formen zur späteren Population bei. Der Artwechsel in Europa (MT/MP) geht mit einer erhöhten Variabilität und abermals mit einer Bimodalität in der Verteilung der dentalen Merkmale einher. Offenbar haben die ökologisch-klimatischen Bedingungen in Ostsibirien (frühes Einsetzen, größeres Ausmaß und vor allem Kontinuität der periglazialen Lebensbedingungen) dazu geführt, dass in Ostsibirien kontinuierlich eine Population grassteppen- und an periglaziale Bedingungen adaptierter Mammute präsent war, die dann parallel zur Ausbreitung der periglazialen Bedingungen in Europa während der Eiszeiten nach Europa einwanderten und die dortigen, weniger gut an die sich verändernden Lebensbedingungen angepassten Mammutarten verdrängten (Phase erhöhter Merkmalsvarianz und Bimodalität) und ersetzten, allerdings mit gewissen Vermischungen bei inkompletter Reproduktionsbarriere (wie z.B. Relikt-MT-Merkmale bei einzelnen MP belegen). (Sci 294, 1094).

Die Untersuchung nucleärer Genfragmente aus 43000 J alten sibirischen Mammutknochen ergab, dass es offenbar zwei Farbvarianten gab, eine hellere und eine dunklere. Jedenfalls findet sich eine entsprechende Variante (Allel) bei einer rezenten Mausart und ist dort mit einer helleren Farbe phänotypisch verbunden, woraus man schließt, dass sich beim Mammut dieselben phänotypischen Konsequenzen ergaben. Offenbar waren Mammutpopulationen polymorph in Bezug auf die Farbe, mit helleren und dunkleren Individuen. Dies ist der erste Nachweis, dass die funktionelle Analyse nucleärer Gene für spätpleistozäne Arten grundsätzlich möglich ist (2006; Sci 312, 62). Eine helle Maus profitiert im Sand von der Tarnung; ein helles Mammut wäre dagegen in der baumlosen Landschaft in Sibirien weithin sichtbar; die helle Farbe brachte ihm aber Vorteile beim Wärmegewinn (Spektr. Wiss. 8/2013, 40).

Anno 2008 wurden mtDNS-Sequenzen (ca. 300000 Nukleotide) von 18 Mammuts verglichen, u.a. DNS aus den Haarschäften von im Permafrost erhaltenen Haarmaterial. Demnach gab es zwei Linien von Mammuts, die sich bereits vor 1,0 bis 1,7 MA voneinander getrennt hatten; die Linie II war auf ein Gebiet in Sibirien beschränkt (zwischen Lena und Kolyma; ca. 1100 km Ost-West-Ausdehnung) und erlosch offenbar mehr als 30000 J vor der Linie I, die viel weiter verbreitet war (von Sibirien bis Nordamerika; Reichweite über 6000 km von West nach Ost und über 20 Grad geographischer Breite). Die Unterschiede im mt-Genom führten offenbar zu keinen funktionellen Unterschieden, wie die Modellation der Struktur

der davon betroffenen Proteine ergab. In dem Verbreitungsgebiet von Clade II lebten zur gleichen Zeit auch Mammuts von Clade I (sympatrisch). Morphologisch bestanden zwischen den beiden Clades nach bisherigen Erkenntnissen keine Unterschiede; es gibt keine Hinweise, dass in den letzten 300.000 Jahren mehr als eine Mammutart in Sibirien lebte. Das frühere Aussterben von Clade II war – mangels bisher bekannter physiologischer Unterschiede – offenbar die Folge der relativ eng begrenzten geographischen Verbreitung. Die Untersuchungen erhärten auch die bisherige Vermutung, dass NO-Sibirien die Stammregion für das Wollhaarmammut war, wo die Art im M- und O-Pleistozän kontinuierlich vertreten war.

Ausgehend von einer externen Kalibrierung auf die Dichotomie Mastodon vs. Mammut vor 24 – 28 MA ergaben sich folgende Dichotomiepunkte auf der Linie zum Mammut:

Mammut Clade I --- Mammut Clade II: 1,70 MA (95 % 1,44 – 1,98 MA) bei externer Kalibrierung*
Mammut --- asiatischer Elefant: 6,45 MA (95 %: 5,76 – 7,16 MA) (extern)
(Mammut + asiatischer Elefant) --- afrikanischer Elefant: 7,83 MA (75 %: 7,08 – 8,54 MA) (extern)

*interne Kalibrierung: 1,07 MA (95 %: 0,38 - 2,43 MA)

Der asiatische Elefant ist also näher mit dem Mammut verwandt als mit dem afrikanischen Elefanten (PNAS 105, 3827).

Im Jahr 2019 wurde erstmals von Zellkerntransplantationen eines 28000 Jahre alten Mammuts (Yuka) in Maus-Oozyten berichtet (Sci. Rep. 9: 4050). Die aDNA war fragmentiert, erreichte aber in manchen Muskelzellkernen Fragmente von > 300 bp Länge. Die Kerne interagierten mit den Maus-Oozyten; es ließen sich Histon-Inkorporation, Bildung von Spindeln (im Oozytenplasma als Reaktion auf die Mammutkerne) und partielle Vorkern-Bildung nachweisen; die Oozyten teilten sich allerdings nicht nach Aktivierung, sondern degenerierten oder verharteten im Ein-Zell-Stadium. Die Mammut-Kerne induzierten möglicherweise die DNA-Reparatur-Maschine der Oozyten

Amerikanische Mammute: Mammuts seit etwa 1,3 - 1,5 MA auch in Amerika; frühe Funde ähneln fortgeschrittenen eurasischen *M. trogontherii*, die zu jener Zeit die Beringbrücke überquert haben dürften; aus ihnen entwickelte sich dann direkt *Mammuthus colombi*.

M. primigenius entwickelte sich zu einem späteren Zeitpunkt in Beringia und breitete sich von dort nach Nordamerika und Eurasien aus; in Nordamerika begegnete es evtl. späten *M. trogontherii* sowie *M. colombi*. *M. imperator* stellt eine Vermischung zwischen *M. colombi* und *M. primigenius* dar (Introgression von *M. primigenius* in die *colombi*-Population). Auch *M. jeffersoni* ist ein solches „Mischtaxon“ – man geht daher von einer Metapopulation aus. Valide Arten sind lediglich *M. colombi* und *M. primigenius*, sowie frühpleistozäne Funde aus Alaska/Yukon, die wohl *M. trogontherii* zuzuordnen sind. *M. imperator* und *M. jeffersoni* haben als eigene Arten keinen Bestand (Sci. 350: 805).

Einen Quantensprung in der Erforschung fossiler DNS erbrachte dann die Präsentation von (mindestens) 70 % (konservative Schätzung) des kompletten Kerngenom der Mammuts im Jahr 2008, wobei DNS aus den Haarschäften zweier Mammuts aus Permafrost genutzt wurde (Nat. 456, 330 + 387). DNS aus Haaren zeigt einen wesentlich geringeren Kontaminationsgrad als DNS aus Knochen (kaum Kontamination durch Bakterien und Pilze) und ist auch sonst weniger stark geschädigt. Haare aus Permafrost ermöglichen die Anwendung spezieller Dekontaminationsprozeduren, die die von Keratin eingeschlossene endogene DNS nicht beeinträchtigen.

90,5 % der DNS aus den Haaren des einen (Sibirien, 18545 +/- 70 RC-Jahre, ca. 20000 Kalenderjahre) und 58 % aus den Haaren des anderen Exemplars waren originäre Mammut-DNS (der Rest Kontaminanten). Von insgesamt 4,17 Mrd. Basenpaaren erwiesen sich daher 3,3 Mrd. (80 %) als vom Mammut stammend (man schätzt das Gesamtgenom auf 4,7 Mrd. Basenpaare, das ist das 1,4-Fache des menschlichen Genoms). Durchschnittliche Länge der DNS-Fragmente: 142 BP beim ersten, 164 BP beim zweiten Exemplar.

Die mitochondriale DNS wurde (beim 1. Exemplar) 4430-fach ermittelt und ermöglichte so die Berechnung von Fehlerraten: DNS-Schäden nach dem Absterben des Tieres sowie Sequenzierungsfehler betragen zusammen 0,14 % (6/10000 Substitutionen durch DNS-Schäden, 8/10000 Substitutionen durch Sequenzierungsfehler), hinzu kommen 0,21 % Insertionen oder Deletionen durch Sequenzierungsfehler; Gesamtfehlerrate im mitochondrialen Genom: 0,35 %.

Die genetischen Differenzen zwischen den beiden Mammuten der Studie betragen 1/8 der Differenz gegenüber dem Afrikanischen Elefanten; dies korreliert mit einer Trennung der beiden Mammutclades vor 1,5 – 2,0 MA (mitochondriale Daten sprachen schon früher für eine Divergenz zwischen 1 und 2 MA). Die Differenz Mammut (1) / Afrikanischer Elefant beträgt 0,59 % (Mensch/Schimpanse: 1,24 % trotz ähnlicher Divergenzzeiten). Mammut und Elefant dürften sich an durchschnittlich einer Stelle pro Protein unterscheiden (ca. 20000 Abweichungen im gesamten Proteom). Die Veränderungsrate beträgt etwa die Hälfte im Vergleich zur Linie Schimpanse-Mensch, was sich auch im mitochondrialen Genom bestätigt, obwohl beide Genome (mitochondrial vs. nucleär) durch unterschiedliche Enzyme repliziert werden.

Geschätzte Dichotomiezeiten:

- Linie zum Afrikanischen Steppenelefanten + Afrikanischen Waldelefanten: 8 MA
 Dichotomie der beiden afrikanischen Arten: ca. 4 MA
 (*L. africana* + *L. cyclotis*)
- Linie zum Indischen Elefanten: 7 MA
- Dichotomie in die beiden Mammutclades: 1,5 – 2 MA

(demnach ist also der asiatische Elefant etwas näher mit dem Mammut verwandt!)

Die Untersuchung der DNS eines 43000 Jahre alten Mammut bestätigte die Abzweigung von den Linien zum Afrikanischen und Asiatischen Elefanten vor 6,7 bis 7,6 MA. Um sich dem Leben in kühleren Regionen anzupassen, mussten die Mammuts einerseits mit der Körperwärme effektiver umgehen (kleinere Ohren, dickes Fell), gleichzeitig aber dafür sorgen, dass das Hämoglobin auch unter kalten Bedingungen Sauerstoff abgibt, damit kälteexponierte Körperstellen nicht erfrieren. Bei den meisten Säugern steigt die Sauerstoffabgabe vom Hämoglobin an das umgebende Gewebe mit steigender Temperatur (damit aufgewärmte Muskeln mehr Sauerstoff erhalten), bei niedrigen Temperaturen erlischt die Sauerstoffabgabe aber fast vollständig. Mutationen in den Globin-Genen führten zu Veränderungen im Hämoglobin, wodurch die die Festigkeit der Eisenbindung im Mammut-Hämoglobin so modifiziert wurde, dass die Sauerstoffabgabe auch bei niedrigen Temperaturen noch gut funktionierte (Natw. Ru. 7/2010, 366).

Dies stellte man fest, indem man nach Teilsequenzierung des Mammutgenoms das betreffende Gen (ausgehend von demjenigen des Indischen Elefanten) nachbaute, d.h. das Gen des Indischen Elefanten so modifizierte, dass es zum Mammutgen wurde, und dann in Bakterien einbrachte und

das betreffende Protein (Hämoglobin) synthetisieren ließ, und dessen Eigenschaften dann im Labor testete. Dazu wurde die Sequenz des kodierenden Anteils der beiden Hämoglobingene des Indischen Elefanten an den drei Stellen umgebaut, die beim Mammut mutiert waren.

Im Labor stellte sich dann heraus, dass sich die Hämoglobine von Mammut und Indischen Elefanten zwar bei 37 Grad gleich verhielten, bei tiefen Temperaturen gab das Mammut-Hämoglobin aber Sauerstoff viel leichter ab (Spektr. Wiss. 8/2013. 40).

Inzwischen ist das komplette Mammutgenom bekannt; es unterscheidet sich an 1.400.000 Basen vom Elefanten; über 1600 protein-kodierende Gene weisen eine abweichende Sequenz auf. Dies betrifft vor allem Gene, die erforderlich sind, um in der Arktis zu überleben, so Gene, die mit der zirkadianen Uhr in Zusammenhang stehen; Extrakopien von Genen, die die Produktion von Fettzellen steuern, und Gene, die auf den Transport von Temperaturinformationen zum Gehirn Einfluss nehmen.

Es gelang bereits, die Mammutversion eines Gens in kultivierte menschlichen Zellen einzubauen, woraufhin die Mammutvariante des Proteins gebildet wurde. Inzwischen wurden mittels CRISPR/Cas9-Verfahren schon 14 Gene in Elefantenzellen eingeschleust, die offenbar mit Kältetoleranz zu tun haben (Nat. 521: 18).

Mammute waren die erfolgreichsten, am weitesten verbreiteten Großsäuger der letzten Eiszeit (110 – 14 TA) und besiedelten mit 33 Millionen qkm ein Gebiet, das fast 100 x größer war als Deutschland. Von Portugal und dem Grund der Adria sowie den Krimgebirgen im Süden waren sie nordwärts nahezu zirkumpolar verbreitet – über Sibirien hinaus bis zum amerikanischen Mittelwesten und Ost-Kanada. Gletscher, Gebirgsketten, Wüsten und Halbwüsten sowie ausgedehnte Grasländer (statt Tundra-Steppe) stellten aber Ausbreitungsbarrieren dar. Auch *Bison priscus* erreichte eine ähnlich ausgedehnte Verbreitung.

Schweine (Suina, ad Paarhufer): Wildschweine (*Sus scrofa*) entstanden auf den Inseln SO-Asiens und breiteten sich von hier aus nach Südostasien, Indien und weiter westwärts nach Europa aus. Wildschweine zeigen auch morphologisch eine deutliche Ost-West-Differenzierung, die südostasiatischen (basalen) Formen stellen eine eigene Unterart dar.

Die Domestikation erfolgte nach genetischen Studien an mehreren Orten Eurasiens; die modernen europäischen Hausschweine stammen aber von europäischen (nicht, wie bisher angenommen, vorderasiatischen) Wildschweinen ab, insbesondere Mitteleuropa/Deutschland spielte hierbei eine große Rolle. Im Nahen Osten sind domestizierte Schweine seit ca. 9000 J nachweisbar, die europäischen Hausschweine tragen aber heutzutage keine genetische Signatur der dortigen Wildschweinpopulationen. Insgesamt gab es in Eurasien zahlreiche Zentren der Wildschweindomestikation (Sci. 307, 1618). Studien an mtDNA (sub)fossiler und rezenter Hausschweine belegten weiterhin, dass domestizierte Schweine während des Neolithikums (möglicherweise über zwei verschiedene Routen) in Europa eingeführt wurden; das Pariser Becken erreichten sie im frühen 4. Jahrtausend v.Chr. (PNAS 104, 15276).

Die Domestizierung des Schweins begann im Nahen Osten vor 10500 Jahren (BP), in Europa trafen die ersten Hausschweine vor 8500 Jahren ein. Abgesehen von einem Gen für schwarze Hautfarbe (das in Hausschweinen des Nahen Ostens entstanden war) verschwanden aber die Genomeinflüsse der nahöstlichen Hausschweine im Laufe von 3000 Jahren (8500 – 5500 BP) als Folge von Genflow von lokalen Wildschweinen. Die mtDNA der modernen europäischen

Hausschweine stammt ausschließlich von europäischen Wildschweinen. Damit ist jetzt klar, dass Hausschweine *nicht* unabhängig von den nahöstlichen Schweinen in Europa domestiziert wurden. Die ersten 2500 Jahre der menschlichen Zuchtselektion durch die nahöstlichen Neolithiker hatte aber nur einen geringen Einfluss auf die Entwicklung der modernen europäischen Hausschweine. Europäische Hausschweine zwischen 7100 und 6000 BP hatten, was das Kerngenom betrifft, sowohl Anteile lokaler Wildschweine wie nahöstlicher Hausschweine, später sank der nahöstliche Anteil auf 4 % (PNAS 116: 17231).

Die Analyse des kompletten Genoms ergab, dass *Sus scrofa* vor 5,3 bis 3,5 MrA im frühen Pliozän in Südostasien entstand und sich von dort aus nach Eurasien verbreitete. Die Populationen trennten sich vor ca. 1,6 bis 0,8 Millionen Jahren in eine östliche und eine westliche, es kam aber auch später noch zu Genflow zwischen der östlichen und eurasischen Population. So vergrößerte sich die europäische Population später durch Zuwanderung aus China. Während des LGM kam es zu einem starken Populationseinbruch, der in Europa stärker ausgeprägt war als in Asien. Gene für das Immunsystem sowie das Riechvermögen unterlagen einer besonders starken Evolution. Ab ca. 10000 BP wurden dann Wildschweine in verschiedenen Gegenden Europas und Asiens domestiziert. Aufgrund der meist nicht sehr isolierten Haltung kam es dabei vor allem in Europa zu Einkreuzungen von wilden Schweinen, was die Paraphylie im Stammbaum der Hausschweine erklärt (Nat. 491, 393).

Südamerik. Huftiere (Meridiungulata): endgültiges Aussterben vor < 27000 J, zu den letzten Vertretern gehört *Macrauchenia* (3 m) und *Toxodon* (flußpferdgroß). Es erlöschen die O **Litopterna** (ab O-Paläozän) und die O **Notoungulata** (ab O-Paläozän) mit den UO Toxodonta, Typotheria und Hegotheria. Die pleistozänen Vertreter lebten überwiegend nur noch in Argentinien (als Refugialraum), die bisher jüngsten Vertreter lebten aber in der Zeitspanne zwischen 21000 und < 27000 RCJ BP in Bolivien (Altiplano; s. Natwiss. 94, 288) in Ablagerungen, die früher ins U-Pleistozän fehldatiert wurden*. (BRI gibt Macrauchiidae sogar bis ins Holozän an; neuere Angaben datieren das Aussterben zwischen 20000 und 10000 BP).

Macrauchenia patagonica (O-Pleist. Südamerikas): 3 m lang, 1,8 m Schulterhöhe, 800 – 1000 kg. Langer Hals, wohl kurzer Rüssel ähnlich Saiga-Antilopen. Kamelähnlich mit kleinem Kopf. *Macrauchenia* war recht gut an seinen Lebensraum angepasst, darum überlebte es die Einwanderung der nordamerikanischen Konkurrenz so lange. Besonderheit: die Nasenöffnungen lagen oben am Kopf.

Sequenzanalysen von Kollagenketten aus dem Pleistozän (Notoungulata: *Toxodon*; Litopterna: *Macrauchenia*) belegen, dass die Meridiungulata (bzw. jedenfalls die beiden genannten Gruppen, falls Meridiungulata kein Monophylum bilden) die Außengruppe der Unpaarhufer darstellen, also nach der Dichotomie Paarhufer / Unpaarhufer von der Linie zu den Kronen-Unpaarhufern abzweigt sein müssen. Der mit den Kollagenanalysen erstellte Stammbaum der Säugetiere stimmte sehr gut mit DNS-basierten Stammbäumen überein, so dass die Ergebnisse für die Meridiungulata plausibel sind.

Fossile DNS wurde in Knochen von den letztüberlebenden Meridiungulata zunächst nicht gefunden und war auch aufgrund der Fund- und Erhaltungsumstände (semitemperat oder gemäßigte Klimazonen) kaum zu erwarten. Kollagensequenzen bleiben unter kühlen Klimabedingungen hochgerechnet bis zu einem Alter von ca. 4 MA so gut erhalten, dass sie sequenzkladistische Untersuchungen ermöglichen. In jeder Kollagen-Kette (Untereinheit) finden sich etwa 900 bis 1140 Aminosäuren-Residuen. Die Sequenzen waren fast komplett (89,4 % für *Macrauchenia* und 91,0 % für *Toxodon*).

Die Ergebnisse stehen in Einklang mit einigen „echten“ Ungulaten, die man im frühen Paläogen Südamerikas fand, und die von den paraphyletischen „Condylartha“ abgeleitet werden.

Schließlich gelang es doch, von einem sehr weit im Süden Südamerikas gefundenen Exemplar von *Macrauchenia* (Bano Nuevo 1) mtDNA zu gewinnen; bei allen weiter im Norden entdeckten Fossilien (5 weitere *Macrauchenia* und 11 *Toxodon*) misslang dies dagegen. 80 % des Mitogenoms von *Macrauchenia* konnte rekonstruiert werden. Die schon auf der Basis von Kollagensequenzen ermittelten Verwandtschaftsverhältnisse wurden dabei bestätigt, d.h. die Litopterna sind die Schwestergruppe der Unpaarhufer. Die Abspaltung der Litopterna von den Kronen-Perissodactyla muss vor 66 MA (95%-Konfidenz: 56,6 – 77,8 MA) erfolgt sein (doi:10.1038/ncomms15951).

Die Litopterna stellen damit die Außengruppe von „Pferden + (Tapiren + Nashörnern)“.

Der Clade aus Meridiungulata und Kronen-Perissodactyla wird als Panperissodactyla bezeichnet, in den strenggenommen aber bisher nur Litopterna gezogen werden können. Da sich Litopterna schon im frühen Paläozän Südamerikas finden, muss die Divergenz in Pan-Perissodactyla und Paarhufer bereits an oder vor der KTG erfolgt sein (Nat. 522: 81).

Die Didolodontidae (ad „Condylartha“) gelten als Vorläufer der Litopterna; sie finden sich im frühesten Paläozän Südamerikas, aber nicht früher. Sie sind mit nordamerikanischen Linien verwandt. Litopterna finden sich nicht in Nordamerika, und Kronen-Perissodactyla wurden niemals im Paläogen Südamerikas gefunden. Dies spricht dafür, dass sich Stamm-Pan-Perissodactyla schon vor der Abzweigung der Litopterna nach Südamerika ausbreiteten. Die frühesten Divergenzen innerhalb der Pan-Perissodactyla erfolgten in Südamerika wahrscheinlich unmittelbar nach der KTG.

Die Stellung der Xenungulata, Pyrotheria und Astropotheria ist damit aber nicht zu klären. Xenungulata und Notoungulata wurden aus morphologischen Gründen neuerdings mit den Afrotheria in Verbindung gebracht. Die Kollagensequenzen von *Toxodon*, einem Notoungulaten, sprechen allerdings für die Stellung in der Nähe der Unpaarhufer. Leider wurden keine mtDNA-Sequenzen gefunden. Zwei voneinander unabhängige Kollagenstudien bestätigten aber, dass Litopterna und Notoungulata ein Monophylum bilden, das den Unpaarhufern näher steht als allen anderen Euplacentaliern.

Pyrotheria und Xenungulata sind dagegen gegen Ende des Paläogens ausgestorben und daher molekularen Methoden nicht zugänglich. Astropotheria erloschen im M-Mioozän (16 – 11,6 MA). (doi:10.1038/ncomms15951).

Macrauchenia (Pleist. Argentinens, 3 m): kamelähnlich, größere Version von *Thesodon* (s. Miozän), kleiner Kopf, langer Hals, dreizehige, mit Hufen versehene Füße, Rüssel, evtl. semiaquatisch. Hochkronige Zähne.

* Tarija-Becken auf dem Altiplano Boliviens; RC-Daten zwischen 44000 und 21000 Jahren für alle fossilführenden Schichten; während des LGM vor 20000 RCJ vereist (Gletscherablagerungen). Dominierend sind Xenarthra, darunter *Dasypus*, *Pamphatius*, Glyptodonten und riesige bodenlebende Faultiere (*Lestodon*, *Megatherium*, Mylodontidae, Scelidotheriinae), *Smilodon*, Tayassuidae, Camelidae indet., Lamini, *Lama*, *Hippocamelis*, *Palaeolama*, Cervidae, *Equus*, Equidae indet., hippidiforme Equidae, *Cuvieronius*, aber auch Meridiungulata wie *Macrauchenia cf. patachonica* (noch in > 21000, aber < 27000 RC Jahre alten Schichten), *Toxodon* (< 44000 RC-Jahre). (Natwiss. 94, 288).

Unpaarhufer: s. Pferde, Nashörner

Xenarthra (Edentata): mtDNA-Sequenzierung im 20000 J. alten Dung eines bodenlebenden Faultieres (wahrsch. *Nothrotheriops*, da Knochen dieser Art in derselben Höhlenlokalität gefunden wurden) sowie aus Knochen- und Weichgewebe eines anderen Bodenfaultiers (*Mylodon darwini*) ergaben gute Übereinstimmungen der Sequenzen. Alle im Kot gefundenen Pflanzen sind auch heute noch in der Region vorhanden, aber in größerer Höhe (mind. 400 m höher). Pflanzen, die heute in großer Höhe (>1000 m) leben, waren während der Eiszeit in die wärmeren Niederungen abgewandert.

In der Karibik überlebten Riesenfaultiere nach neuesten Erkenntnissen bis 4400 BP!

Megatherium (Pleist. Südamerikas, 6 m lang), 4 t schwer, bärenartiger Kopf, konnte sich auf die Hinterbeine stellen, wobei der Schwanz als Stütze diente. Größtes Faultier aller Zeiten, vor 10600 J. ausgestorben. Eventuell Aasfresser oder sogar (wofür osteologische Befunde sprechen könnten) karnivor. Schlachtsuren an einigen der letzten Knochen in Argentinien sprechen dafür, dass *Megatherium* vom Menschen ausgerottet wurde.

Glossotherium (Pliozän bis Pleistozän Südamerikas; 4 m lang, 1,6 m Schulterhöhe, 1 - 1,5 t). Nahe verwandt mit *Paramylodon* Nordamerikas. Ad Mylodontidae.

Folgende Familien der Xenarthra erloschen im Pleistozän: Glyptodontidae (ab Chattium), Pampatheriidae (ab U-Eozän), Scelidotheriidae (ab Chattium), Mylodontidae (ab M-Miozän) (BRI).

aDNA-Studien (mtDNA und einige nucleäre Exons) eines 12880 Jahre alten *Mylodon darwini* aus Chile ergaben, dass dieser auf der Linie zu den zweizehigen Faultieren (Megalonychidae) steht. Die Linie zu *Mylodon* muss nach molekularen Uhren schon vor 22 MA von der Linie zu den rezenten Megalonychidae (*Choloepus*) abgezweigt sein. Die baumlebende und in den Bäumen hängende Lebensweise der heutigen Faultiere entstand somit zweimal konvergent zueinander (Proc R Soc B 285: 20180214)

- Außengruppe: Ameisenbären (*Cyclopes* + [*Myrmecophaga* + *Tamandu*])
(Abspaltung der Ameisenbären vor 61 +- 5 MA oder 56 +- 4 MA; Abspaltung von *Cyclopes* vor 44 +- 4 oder 34 +- 5 MA) (jeweils nucleär vs. mitochondrial)
- Bradypodidae (dreizehige Faultiere, *Bradypus*, 4 rezente Arten)
(Abspaltung der Familie vor 28 +- 4 oder 25 +- 6 MA)
(Aufspaltung der Gattung in rezente Arten ab 12+- 2 oder 14+- 4 MA)
- Mylodontidae (Abspaltung vor 22 +- 4 oder 22 +- 5 MA)
- Megalonychidae (zweizehige Faultiere, *Choloepus*, 2 Arten)
(Aufspaltung in die beiden rezenten Arten vor 4 +- 1 oder 5 +- 2 MA)

Die Dichotomie zwischen der Linie zu den (Bradypodidae + Mylodontidae) einerseits und Megalonychidae andererseits muss je nach Auswertungsmethode vor 25 +- 6 oder 28 +- 4 MA erfolgt sein (nach Mitochondriendaten bzw. nucleären Exons). Dies korreliert zeitlich mit dem Aufstieg der Anden und damit verbundenen Veränderungen des Paläoklimas. In diesen Zeitraum fallen grundlegende Veränderungen der Säugerfaunen Südamerikas, einschließlich der miozänen Radiation der Bodenfaultiere.

Weitere Dichotomiedaten aus dieser Analyse (jeweils mitochondrial/nucleär) (MA):

Xenarthra 67,3 +- 3,2 / 69,3 +- 2,2

Pilosa MRCA 55,6 +- 4,4 / 61,2 +- 2,5

Folivora MRCA 24,8 +- 6,2 / 27,7 +- 4,0
Myodontidae + Megalonychidae 21,9 +- 5,7 / 22,5 +- 3,7
Megalonychidae MRCA 4,7 +- 1,5 / 3,8 +- 1,1
Bradypodidae MRCA 14,3 +- 4,1 / 12,1 +- 2,4

Vermilingua MRCA 34,2 +- 5,1 / 43,7 +- 3,2

Cingulata MRCA 44,2 +- 3,5 / 42,3 +- 2,4
Dasypodidae MRCA 11,5 +- 3,4 / 8,7 +- 1,6
Chlamyphoridae MRCA 36,6 +- 3,3 / 33,4 +- 2,1
Euphractinae MRCA 10,3 +- 2,7 / 6,1 +- 1,3
Chlamyphorinae MRCA 19,7 +- 2,7 / 14,8 +- 2,4
Tolypeutinae MRCA 25,8 +- 2,6 / 23,7 +- 1,3

Entstehung von Riesenformen im (O-) Pleistozän:

(entsprechend der exponentiellen Größenzunahme gegen Ende des Subzyklus C im Rahmen der Theorie der stratigraphischen Zyklen – ABC-Zyklen = Stouts; s. Unterkambrium, Vorbemerkung 1; die letzten 700000 J des Pleistozäns sind durch eine besonders starke Größenzunahme gekennzeichnet; das Quartär entspricht dem Subzyklus C mit einer Gesamtdauer jedes Subzyklus von 2,4 MA)

Riesenschildkröte *Meiolania* in Australien (bis 2,5 m lang)

(Meiolaniidae indet. noch im Holozän der Main Pindai Höhle, Neukaledonien)

Waran *Megalania priscus* (7 m) in Australien (rez. Komodowaran max. 3,06 m)

(eng verwandt mit dem Komodowaran; wahrscheinliches größtes giftproduzierendes Tier aller Zeiten; Untersuchungen beim rezenten Komodowaran hatten entgegen bisheriger Annahmen ergeben, dass nicht toxische Bakterien aus dem Mund des Warans, sondern antikoagulierende und schockauslösende Gifte eine wichtige Rolle in der Beutegreifstrategie darstellen. Der relativ leichte Schädel kann keine hohen Beißkräfte aufbringen, daher die Notwendigkeit der Giftproduktion) (PNAS 106, 8969).

Moa (*Dinornis maximus*): 3,5 m, bis ca. 1800 (Neuseeland)

Riesenemu (*Emeus crassus*): 1,5 m, bis ca. 1800 (Neuseeland)

Riesengans *Cnemioornis*, 1,5 m hoch, 18 kg, Südinsel Neuseelands, bis Holozän (Anatidae)

Riesenstrauß *Aepyornis titan*: 3 m hoch, bis ca. 1700 (Madagaskar)

Kondor *Teratornis merriami* mit 5 m Spannweite (Kalifornien), naA nur (>) 3 m

Flugunfähige Riesentaube *Dronte*: bis 17. Jhd. auf Mauritius (letztes Exemplar 1681 gesichtet) (syn. Dodo; 1 m hoch, 10 – 18 kg) (*Raphus cucullatus*)

Rieseneule *Ornimegalonyx* (Strigidae), O-Pleistozän Kubas; 1,2 m hoch; 9 – 30 kg. Flugunfähig oder schlechter Flieger; größte Eule aller Zeiten. Alter der Funde: ca. 10 TA.

Recht lange Beine, kurzer Schwanz (zum Vergleich: *Bubo bubo* nur 4 kg, macht aber Beute bis 17 kg, d.h. hyperkarnivor). Guter Läufer. Wie der wilde Truthahn dürfte die Eule nur bei extremer Bedrängnis geflogen sein (kurze Strecken).

Riesenbeuteltiere Australiens: Riesenwhombat *Diprotodon* (3 m), Beutellöwe *Thylacoleo* 1,7 m; Riesenhängematid *Procoptodon* 3 m.
große Schnabeltiere in Australien

Riesenlemuren auf Madagaskar (z.B. *Archaeoindris*, schwerer als ein Silberhaken-Gorilla, bärähnliches Aussehen, 1,5 m hoch, 200 kg, ad Palaeopropithecinae innerhalb der Indriidae;
die Palaeopropithecinae (10 – 200 kg) sind mit der madagassischen Megafauna ausgestorben; sie lebten bis vor ca. 1000 Jahren auf Madagaskar, evtl. bis vor 500 Jahren.
Die jüngsten Daten für *Archaeoindris*, den größten Vertreter, sind allerdings 412 – 199 v.Chr.

Riesenpaviane in Afrika (pleistozäne Vertreter des rez. Dschelada *Theropithecus* waren erheblich größer als die rezente Art; Verbreitung von Ostafrika bis Indien und Spanien; heute ist die Gattung auf Äthiopien beschränkt)

Protopithecus brasiliensis (25 kg, > 2 x die Masse des größten rez. Neuweltaffen) aus der UF Atelineae (Brüllaffen usw.) in Südamerika

Riesenwarzenschwein (*Metridiochoerus*): 1,5 m, O-Pliozän bis U-Pleist., Afrika
Flusspferd *Hippopotamus gorgops* (Ostafrika) deutlich größer als rez. Nilpferd (O-Miozän bis U-Pliozän; Afrika, Europa; 4,3 m lang, 2,1 m Schulterhöhe, 3,9 – 4,5 t, in Europa nur im U-Pliozän; Augen viel weiter nach oben verlagert als bei modernen Flusspferden)

Riesenhirsche wie *Megaloceros* mit 3,5 (naA 3,75 m) Geweihspannweite

Riesenkamele vor ca. 100000 J in Syrien (Schulterhöhe deutlich > 3 m, 50 % bis 100 % größer als heutiges Dromedar); es handelt sich um ein Dromedar (einhöckerig).

Riesentapir in Südamerika sowie in China/Vietnam (dort *Tapirus (Megatapirus) augustus*, 3,5 m lang Kopf-Rumpf-Länge, 500 kg; 25 % größer als rezenter Schabrackentapir).

Riesenschuppentiere auf Borneo

Riesengürteltiere und -faultiere (*Megatherium* u.a., bis 7 m) in Amerika
(das rezente Riesengürteltier *Priodontes maximus* aus der Familie Dasypodidae ist lediglich 75 – 100 cm lang (Kopf-Rumpf-Länge) zzgl. 48 – 60 cm Schwanz, Gewicht bis 45 kg, in Gefangenschaft auch bis 80 kg)

Riesenschliefer *Gigantohyrax* (Südafrika)

Riesenbiber (Amerika)

Riesenschläfer (Mittelmeerraum)

Kanarische Riesenratten (*Canariomys bravoii*, *C. tamarani*). *C. tamarani* lebte auf Gran Canaria bis in den Grenzbereich Paläozän/Holozän, mit einer KRL von 25 cm war sie aber nur so groß wie eine Wanderratte. Aussterben wohl durch Einschleppung von Hauskatzen. Demgegenüber war *C. bravoii* von Teneriffa wirklich groß (bis 1,14 m; 1,5 kg) und überlebte nur bis ins späte Paläozän (12 TA);
Zusammenhang mit der menschlichen Besiedlung unklar (Wikip.)

Riesenbilch *Leithia* (25 cm ohne Schwanz) auf Mittelmeer-Inseln

(rezent wurde im Jahr 2009 eine 82 cm lange Riesenratte – 1,5 kg – in einem Vulkankrater in Papua-Neuguinea entdeckt, wohl zur Gattung *Mallomys* = Riesenbaumratten gehörig. In Indonesien lebt eine Riesenrattenart mit 1,4 kg Gewicht). Auf Osttimor existierte in prähistorischer Zeit sogar eine 6 kg schwere Ratte (*Coryphomys buehleri*); nicht bekannt, wann sie erloschen ist (vermutet vor 1000 bis 2000 Jahren); ad Altweltmäuse (Murinae).

Riesenhyaenen und –geparden vor 1 MA im Werragebiet.

Riesige Löwen in Kalifornien mit max. 3,60 m Gesamtlänge (davon 1,2 m Schwanz):

Panthera leo atrox (Amerikanischer Höhlenlöwe); nur wenig kürzer die

Riesenlöwen (*Panthera leo fossilis*) aus der Cromer-Warmzeit, z.B. Mosbach.

Rezente Löwen i.d.R. ½ m kürzer; größtes bekanntes rez. Exemplar: 3,33 m.

Größte Säbelzahnkatzen im Cromer-Interglazial vor > 0,5 MA: *Homotherium crenatidens*, 1,9 m lang, 1 m hoch in Europa.

Parallel zu diesen Größenzunahmen kam es auf Inseln, die keine direkte Landverbindung hatten, z.B. Mittelmeerinseln und Madagaskar, zu einer paradoxen Situation: große Säuger, die z.B. die Mittelmeerinseln in Zeiten niedrigen Meeresspiegels erreicht hatten, wurden kleiner (Zwergelöwen, -flußpferde, -hirsche bis hin zu einer Zwergform des Riesenhirsches *Megaloceros*), während primär kleine Tiere Riesenformen entwickelten (Riesenspitzmäuse, -wühlmäuse, -haselmäuse, -eulen, -schwäne, -echsen und –schildkröten). Kleinster Elefant: *Elephas falconeri* auf Malta (nur ca. 1 m hoch), etwas größer war *Mammuthus exilis* von den kalifornischen Inseln, evtl. *M. lamarmorae* von Sardinien sowie die holozänen Mammut der Wrangel-Insel (7000 bis 3730 BP), die immerhin ca. 1,8 m hoch und 2 t schwer wurden (normales Mammut: 3,2 m hoch, 6 t).

Als Ursache für die Verzweigung bzw. Vergrößerung gilt das Fehlen großer Raubtiere; kleineren Tieren wurde damit die Ausbildung größerer Formen ermöglicht (große Tiere sind energetisch bzgl. ihres Wärmehaushaltes günstiger; sie können aber nur bestehen, wenn der Selektionsdruck, klein zu bleiben und sich verstecken zu können, fehlt). Große Tiere wurden dagegen unter Inselbedingungen kleiner: die beschränkten Nahrungsreserven erlaubten keine Riesenformen, die Fortbewegung wurde langsamer (keine großen Raubtiere; geringerer Energiebedarf). Optimal ist also unter den Inselbedingungen eine mittlere Größe für alle Tiere, die einerseits einen guten Wärmehaushalt gewährleistete, andererseits aber keine extremen Futtermengen erforderte; insofern nähern sich kleine und große Tiere beim Fehlen selektierend wirkender Raubtiere in ihrer Größe an ein gewisses energetisches Optimum an.

Untersuchungen auf der Insel Jersey, die während der Eem-Warmzeit vor ca. 120000 J. für ca. 6000 J. isoliert war, ergaben, daß die Verzweigung des Rothirsches *Cervus elaphus*, der seit 400000 J. ohne große Veränderungen in Mitteleuropa lebt, innerhalb von nur max. 6000 J. nach Eintritt der Isolation auf 1/6 der ursprünglichen Masse (200 kg auf 36 kg) erfolgte, wobei die Zähne weniger stark verkleinert wurden als das postkraniale Skelett.

Alt-/mittelpleistozäne Eiszeitfauna in Mitteleuropa:

Nashörner: *Dicerorhinus*, 5 m langes *Elasmotherium*, Wollnashorn *Coelodonta*

(ab Elster-Eiszeit; max. 1,6 m hoch, 3 m lang, Horn auf der Nase 1 m lang ; zweites Horn auf der Stirn etwas kürzer; wie vom Mammut gibt es auch vom Wollnashorn Funde aus dem Permafrost Sibiriens)

Elefanten: in Waldgebieten Spaniens *Elephas* (= *M.*) *meridionalis*; Steppenmammut

Mammuthus trogontherii, später Eiszeitmammut *M. primigenius* (ab 0,5/0,4 MA).

Im Mittelmeerraum Zwergelöwe *Palaeoloxodon*.

Die Kälteformen der Elefanten sind deutlich größer als die Warmform, z.B. Eiszeitmammut 4,5 m; *Palaeoloxodon* nur 1,4 m (*P. falconeri* im O-Pleist. von Malta nur 0,9 m); in den Wärmeperioden Waldelefant *P. antiquus* (größer als Mammut), wich dann nach Südeuropa aus und starb in der jüngeren Würmeiszeit in Spanien (als letztem Vorkommen) aus.

Bären: Braunbär, Höhlenbär, in Amerika auch Schwarzbär

Lemminge (heutzutage kommen Lemminge in Europa nur noch in Norwegen, Schweden außer Südschweden, Finnland und Nord-Russland mit insgesamt drei Arten vor)

Ren und Moschusochsen gegen Ende des U-Pleist. (Ren ab 0,8 MA)

Wölfe: im ält. Pleist. Mosbacher Wolf (*Canis lupus mosbachensis*), kleiner als rez. Wolf (M- bis O-Pleistozän; 1,3 m lang, 20 – 35 kg, gilt als Vorfahr des modernen Wolfs, der vor 0,5 bis 0,3 MA erschien. Mosbach-Wölfe, die von Eurasien in Nordamerika einwanderten und dort isoliert wurden, entwickelten sich zu *C. rufus*)

Vor 1 – 1,3 MA (Warmzeit, milde Winter) im Werragebiet Elefanten, Nashörner, Flusspferde (40 % größer als rezent), riesige Hyänen (die größten je bekannten) und Geparden (ebenfalls die größten), das älteste Bison, Löwenvorläufer, Säbelkatzen, eine unbekannte Großhirschart, Wölfe, Riesenbären.

Vor 0,5-0,6 MA, naA >890.000 – ca. 700.000 J (Mosbach I: deutlich > 890000; Mosbach II: ca. 890000; Mosbach III: ? 700000); Cromer I bis Elsterglazial: Wiesbaden-Amöneberg (Mosbach) noch Flußpferde, Nashörner, Säbelzahniger, Hyänen, Wölfe, Steppenelefant, Affen (Zähne von Makaken), Riesenlöwen (*Panthera leo fossilis*); Mosbach I und III mit Übergangsauna zwischen atlantisch geprägtem Klima (Flusspferde) und kontinentalem Klima (Steppenelefant, Ren, Moschusochse), in Mosbach II warmzeitliche Tierwelt (Flusspferd, warmzeitliche Muscheln, Kirchbergsches Nashorn, Reh); daneben aber ebenfalls kälteadaptierte Tiere wie Ren und Moschusochse. Waldbewohner: Schweine, Hirsche, Wisente, Bären, Waldelefant; Steppenbewohner: Steppenelefant, Etruskisches Nashorn, Hunde- und Katzenartige; Flussbewohner: Bisamspitzmäuse, Biber, Fischotter.

Jungpleistozäne Eiszeitfauna in Mitteleuropa:

Grundprinzip: in den Warmzeiten wanderten Waldelefant, Reh, Wildschwein, Nashorn- und Flußpferdarten von Süden her in Mitteleuropa ein, beim Übergang zu den Kaltzeiten verschwanden diese Tiere wieder zugunsten von Mammut, Rentier, Moschusochsen und Wollnashorn.

In Mitteleuropa unterscheidet man daher die „Waldelefanten“- und die „Mammut-Fauna“ (Roots S. 93):

Waldelefantenfauna: *Elephas antiquus*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Hippopotamus amphibius*, *Sus scrofa*, *Bos primigenius*, *Bubalus murrensis*, *Capreolus capreolus*, *Dama dama*. Wasserbüffel (*Bubalus*) und Flusspferd aber nur in besonders milden Phasen und nur in England und westlich des Rheins. In England findet sich das Flusspferd nur im Eem, nicht in den früheren Interglazialen (Nat. 476, 446).

In Deutschland ist das Flusspferd nur in der Warmzeit von Mauer im Rheingebiet vertreten und dann erst wieder im Eem, der Wasserbüffel in der mittelpleistozänen Warmzeit von Steinheim/Murr und dann ebenfalls erst wieder im Eem. Der Nachweis von Flusspferden (z.B. am Neckar bei Heidelberg) setzt kein subtropisches Klima voraus; es reichte ein starker atlantischer Einfluss mit Wintern, die gerade so mild waren, dass Flüsse und Seen nicht zufroren. Riesenhirsch und Auerochse traten erstmals in einer warmen Zwischenphase der Saale-Eiszeit in Steinheim/Murr auf.

Mammutfauna: *Mammuthus primigenius* (löste in der jüngeren Saale-Kaltzeit *M. trogontherii* ab), *Coelodonta antiquitatus* (erschien erstmals zu Beginn des Elster-Glazials und dann regelmäßig in jeder Kaltzeit), *Ovibos moschatus*, *Rangifer tarandus*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica*. Moschusochse und Saigaantilope aber nur bei besonders kalt-trockenem Klima mit geringem Schneefall in Mittel- und Westeuropa vertreten.

In beiden Faunen vertreten: *Equus ferus*, *Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, *Ursus spelaeus*, *U. deningeri*, *U. arctos*, *U. thibetanus*, *Panthera leo spelaea*, *Crocuta crocuta spelaea*, *Canis lupus*.

Je nach klimatischen Verhältnissen verschoben sich die Areale der Waldelefanten- und Mammutfaunen; die Faunen kamen dabei jeweils aus ihren Kerngebieten, wo sie wegen geringerer Klimaunterschiede zwischen Kalt- und Warmzeiten permanent vorkamen. Die Klimaveränderungen erfolgten so schnell, dass sich die Arten nicht anpassen konnten, sondern verschwanden. Eine kontinuierliche Entwicklung von Arten konnte in Mitteleuropa daher nicht erfolgen. Wurden die Bedingungen ungünstig, starben die betroffenen Arten wohl lokal aus; ein Abwandern in großem Stil gilt als unwahrscheinlich, weil die Biotope in den (noch) günstigeren Gebieten von anderen Populationen derselben Art ja noch besetzt waren. Die Einwanderung in den Kaltzeiten erfolgte aus dem kontinentalen Osten und Nordosten, in den Warmzeiten aus dem Mittelmeergebiet, wobei die Täler der Rhone und Donau genutzt werden konnten, also keine Alpenüberquerung notwendig wurde. Die Evolution der jeweiligen Arten erfolgte also nicht in Mitteleuropa (wo die Arten ja gar nicht kontinuierlich vorkamen), sondern in ihren Kerngebieten. Das gilt – bis zum Saale-Glazial – übrigens auch für den Menschen, der der Waldelefantenfauna der Warmzeiten zuzuordnen ist und bis zum Saale-Glazial (nach derzeitiger Fundlage) nur in Warmzeiten Mitteleuropa besiedelte (z.B. Mauer, Bilzingsleben, Schönungen). Somit kann sich auch die Evolution der europäischen Menschen nicht in Mitteleuropa abgespielt haben, sondern nur in den Kerngebieten, also im Mittelmeerraum. Erst mit dem Übergang zum Saale-Glazial finden sich Spuren vom Menschen (i.d.R. nur Werkzeuge) zusammen mit der Mammutfauna (Roots S. 94).

Faunenliste für Mitteleuropa:

Bisamratte, Lemminge (nordische und alpine Formen), Steppenlemminge
Zwiebel-, Schneemäuse
Zwerghamster
Ziesel
Steppenmurmeltier
Rieserbiber *Trogontherium* +
Leoparden, Schneeleoparden (letzterer aber nicht in Mitteleuropa)
Höhlenlöwe: größer als rez. Löwe, + Ende Würm (vergleichbar große Löwen der rez. Art *P. leo* lebten vor 200000 J in Ostafrika: Natodomeri-Löwe)
Panthera (Leo) fossilis vor ca. 600.000 J (Mosbacher Sande, Wiesbaden); mit 3,9 m Länge größter Löwe aller Zeiten („altpleistozäner Löwe“)
Panthera atrox + (endemisch im Pleistozän Nordamerikas, eng mit modernem Löwen verwandt und früher als dessen größte Unterart angesehen)
Tiger, Jaguar (seit U-Pleist.)
Luchs (große Formen)
Höhlenhyäne (+ Ende Würm)
Marderhund
Steppen- und Eisfuchs
Vielfraß (in Norddeutschland bis ins Altholozän)
Braunbär; Höhlenbär bis 1. Hälfte Würm, + 20000 BP

Lößpferd *Equus germanicus* (+ Ende Würm), ähnlich Przewalski-Pferd
Halbesel (Riß und Würm)
Bison, Yak, Moschusochse (*Praeovibus schmidtgeni* in der Mindelzeit in Deutschland)
Gemsen, Steinböcke, Hirsche, Riesenhirsch (+, im Uralgebiet/Westsibirien bis vor ca. 7700 Kalenderj.)
Elche, Ren
Mähnschafe
Wollnashorn (Riß, Würm, + Ende Würm)
Kirchberg-Nashorn (+ Anfang Würm)

Pleistozänfauna der wärmeren Klimazonen:

Löwe, Tiger, Jaguar, Leopard; in Nordamerika *Puma concolor*
Kleinkatzen: im ält. Pleist. *Felis lunensis*, von ihr stammt im O-Pleist. die Wildkatze *Felis silvestris*
Geparden, Rohrkatzen (*Felis chaus*), Manul
Bären: neue wärmeliebende Arten, Kleinbären Procyonidae, Pandas
Asiat. Wasserbüffel (*Bubalus murrensis* in der Holstein-Warmzeit vor ca. 300000 J in Steinheim/Murr),
afrikan. Büffel (*Syncerus*), Stirnrinder (*Bibos*), Echte Rinder (*Bos*), Auerochs *Bos primigenius*
Großkamele (*Camelus*), Lamas, einige besondere Kamelformen Nordamerikas, die am Ende der Eiszeit
aussterben
Moderne Pferdeartige wie Wildpferde, Zebras, Wildesel.

Tropische Meere auf dem Höhepunkt der letzten Eiszeit 5 C kälter.

Faunenzusammensetzung im Rheinland:

Früh-mittelpleistozäne Warmzeit, Mauer bei Heidelberg (Fundort des *H. heidelbergensis*):

(Datierung anno 2010 nach PNAS 107, 19726: 609000 +- 40000 J):

Elephas antiquus (Waldelefant)

Elch (*Alces alces*), *Cervus elaphus acoronatus*

Capreolus suessenbornensis (fossile Rehart)

Bison schoetensacki

Equus sp.

Sus scrofa priscus

Hippopotamus amphibius antiquus

Stephanorhinus hundheimensis

Castor fiber, *Trogotherium cuvieri*

Homotherium sp., *Panthera leo fossilis*, *P. pardus dickenbergi*

Felis cf. silvestris, *Felis issidorensis*, *Hyaena avernensis*

Canis lupus mosbachensis

Ursus stehlini, *U. deningeri*

Miesenheim I (ca. 500000 – 600000 J) (Mus. Monrepos)

Ursus thibetanus (Asiat. Schwarzbär)

Bos, *Bison*, *Equus*, Reh, Rothirsch

Ob. M- Pleistozän, Saale-Kaltzeit, Fundpunkt Arienheller bei Linz:

Coelodonta antiquitatus (Wollnashorn)

Mammuthus primigenius

Cervus sp.

Equus sp.

Bos sp., *Bison sp.*

Canis lupus (Wolf)

Unt. O-Pleistozän, Eem-Warmzeit (Optimum bei 125000 J), MAT 2-3 Grad C über rezent, wohl infolge milderer Winter; Fundpunkte zwischen Mainz, Darmstadt und Worms:

Cervus elaphus, *C. dama* (Damhirsch, erreichte in der rez. Warmzeit Mitteleuropa nicht mehr, sondern wurde erst im 12. Jhd. eingeführt)
Capreolus capreolus
Bos primigenius, *Bubalus murrensis* (Wasserbüffel)
Equus sp.
Elephas antiquus
Sus scrofa
Stephanorhinus kirchbergensis
Hippopotamus amphibius (auch in England belegt; aber nur im Eem; weiter östlich von England und Rheinland fehlen jedoch im Eem Flußpferde wegen des stärker kontinentalen Klimas)

Frühe Phase des letzten Glazials, z.B. Oberwinter:

Hystrix sp. (Stachelschwein) wandert ein
Cervus sp., *Alces alces* (Elch), *Rangifer tarandus* (Ren)
Marmota marmota
Equus sp. (Wildesel)
Coelodonta antiquitatus
Bison priscus (Steppenbison), *Ovibus moschatus* (Moschusochse)
Mammuthus primigenius

dto., Wallertheim/Rheinhessen (Roots S. 97):

Equus ferus
Equus hydruntinus (Esel)
Dicerorhinus hemitoechus
Cervus elaphus
Megaloceros giganteus
Bison priscus
Canis lupus
Crocota crocuta
Ursus spelaeus
Panthera leo spelaea
Marmota marmota (Murmeltier, Kälteanzeiger)
Spermophilus (Ziesel)
Dicrostonyx, *Lemmus* (Lemminggattungen)
Capra ibex (Steinbock) (auch im Mittelgebirge und Flachland!)
Rupicapra rupicapra (Gämse) (auch im Mittelgebirge und Flachland!)

Während früherer Kaltzeiten hatten sich Restpopulationen warmzeitlicher Arten im mediterranen Raum als Basis für die Wiederbesiedlung in Warmzeiten erhalten. Im letzten Glazial waren diese Waldbiotope jedoch auf sehr kleine Areale im Gebirge beschränkt, weshalb Waldelefant und Waldnashorn (*Stephanorhinus*) während des Weichsel-Glazials ausstarben, Flußpferd und Damhirsch wurden in ihrer Verbreitung so stark eingeschränkt, daß sie im Holozän nicht mehr zurückwandern konnten (Damhirsch im 12. Jhd. eingebürgert).

Bölling-Zeit (ca. 12500 BP, zwischen älterer und jüngerer Dryas), Fundpunkt Gönnersdorf bei Neuwied:

Elch, Ren, Hirsch, Gämse
Saiga-Antilope (*Saiga tatarica*)
Mammuthus primigenius (selten) (letzter Nachweis im Mittelrheingebiet), naA waren die Mammute zu diesem Zeitpunkt in diesem Gebiet schon ausgestorben und nach Norden abgewandert (Monrepos)
Wisent, Moschusochse
Wollnashorn (selten)
Vulpes vulpes (Eisfuchs)
Wolf
Lepus timidus
Alopex lagopus
Equus sp.
Eine Ritzzeichnung auf einer Hunsrückschieferplatte deutet auch auf Großkatzen (Löwenkopf?)
Schwan, Gans, Ente, Schneehuhn

Alleröd-Zeit (ca. 11000 – 12000 BP, zwischen Bölling und jüngere Dryas): Fundpunkte unter dem Bims der Laacher Eruption:

Reh und Wildschwein zeigen die nahende Klimabesserung an
Cervus elaphus, Elch, Steinbock (*Capra ibex*), Gämse
Fuchs (*Vulpes vulpes*), *Meles meles*
Bos primigenius
Equus sp.
Biber
Braunbär

Zur Zeit des Laacher-See-Ausbruchs bestand ein lichter Wald mit Kiefern, Birken und Eschen, bewohnt von Elchen, Bibern, Rehen, Wildschweinen, in den Mittelgebirgen noch Gämsen und Steinböcke; Pferde; Bisons (unklar, ob Auerochse oder Waldbison, Funde reichen zur Abgrenzung nicht aus); Braunbär wurde erstmals häufig (vor dem LGM hatte er neben Höhlenbären nur eine untergeordnete Rolle, Höhlenbären sind aber während des LGM erloschen). Später, in der jüngeren Dryas, kamen auch Rentier und Berglemming noch einmal in diese Region, aber um 11000 BP setzte sich dann die warmzeitliche Fauna definitiv durch (Roots S. 99). An der Grenze zum Holozän vor 10000 J - Gletschergrenze damals in Mittelschweden – kam bei Bedburg immer noch das Pferd vor, ansonsten typische Großsäugergemeinschaft. Die Tierwelt des frühen Holozäns war im Vergleich zu früheren Warmzeiten stark verarmt; der Damhirsch drang nicht mehr bis Mitteleuropa vor (überdauerte aber im östl. Mittelmeerraum).

Bering-Brücke:

Die Bering-Brücke bestand bis vor ca. 11000 J: damals war es (den Insektenfossilien nach zu urteilen) dort wärmer als rezent; vor > 40000 J. bestand auf der Bering-Brücke eine Birken-Heide-Gras-Tundra, vor 14000 – 20000 J. eine Birken-Gras-Tundra, vor 14000 – 11000 J. wieder eine Birken-Heide-Gras-Tundra. Es handelte sich um einen ca. 1000 km breiten Tundrastreifen. Selbst während der kältesten Phase der letzten Eiszeit (vor 24000 J) war die Bering-Brücke nicht mit Gletschern überzogen, sondern mit Vegetation bedeckt. Pflanzenfossilien belegen für diese kälteste Phase für den Ostteil der Beringbrücke eine artenreiche Mammutsteppe mit *Artemisia frigida*, *Poa*, *Elymus*, Seggen (*Carex*), *Juncus*, *Luzula*, dazwischen blühende Pflanzen wie *Potentilla*, *Chenopodium*, *Ranunculus*, *Papaver*, *Draba*, *Abdosace*, *Cerastium*, *Silene*. Es gibt in der modernen arktischen Tundra kein Analog zu dieser Vegetation. Während die moderne arktische Vegetation nur eine relativ kleine Anzahl von Säugetieren unterhalten kann, ermöglichte das produktive Ökosystem der Beringstraße vielen großen Säugern das Überleben; das trockene Grasland ähnelte am ehesten rezenten subarktischen Steppengemeinschaften. Es dominierten dabei *Artemisia* und Poaceae-Gräser (grasdominiertes Ökosystem, Mammutsteppe). Im zentralen Teil der Beringbrücke finden sich dagegen weder *Artemisia* noch bestimmte Gräser, die reiche Mammutsteppenflora bedeckte also nicht die gesamte Beringbrücke (Nat. 423, 603).

Man geht inzwischen von einer reichen Flora und Fauna selbst während des letzten LGM (28000 bis 17000 BP) in Beringia aus – mit Höhlenlöwen und Höhlenhyänen sowie Menschen als Top-Prädatoren. Möglicherweise waren die Menschen hier zwischen dem Verkhoyansk-Gebirge Sibiriens und den Gletschern Alaskas für 10000 Jahre isoliert – und entwickelten in dieser Isolation gewisse mitochondriale Subclades (C1b, C1c, C1d), die sich nur bei eingeborenen Amerikanern, nicht aber bei Asiaten finden. Die Isolation könnte vor 25000 Jahren begonnen haben; daran schloss sich die Diversifizierung in diese Subclades an, bevor die Menschen vor ca. 15000 Jahren von Beringia aus nach Nordamerika einwanderten (Beringian standstill model).

Schon die 32000 Jahre alten Funde von Yana RHS (71 Grad nördl. Breite, Ostsibirien an der Grenze zu Beringia nördlich des Verkhoyansk-Gebirges) deuten auf eine gute Anpassung der Menschen an das Leben in der Arktis (hoch entwickelte Knochenwerkzeuge, Nähnadeln, geschnitzter Elfenbeinschmuck); die nächstjüngeren Funde aus der Region stammen von Swan Point, Alaska (14400 Jahre).

Bisher war man skeptisch, ob Menschen während des LGM in Beringia überleben konnten; wegen der Trockenheit zwar nicht vergletschert, aber 8 Grad kälter als heutzutage. Immerhin gab es reiche Jagdchancen; der Wapiti (*Cervus elaphus canadensis*) wanderte vor mindestens 50000 Jahren in NW-Beringia ein und breitete sich (etwa zeitgleich mit dem Menschen) vor 15200 Jahren nach Alaska aus. Die Wapiti-Population nahm zwar während des LGM ab, starb aber offenbar nicht aus. Wenn der Wapiti in Teilregionen von Beringia überlebt hat, könnte dies auch der Mensch geschafft haben.

Die an Blumen und Kräutern reiche Flora lieferte viele Proteine für die Megafauna, wobei die DNS-Proben aus Permafrost aus den heute trocken liegenden Arealen stammen – die tieferen, durch den Meeresspiegelanstieg vor

10500 Jahren (um 120 m) begrabenen Tieflandflächen Beringias dürften während des LGM noch etwas wärmer und feuchter gewesen sein; nach Pollenfunden aus Bohrkernen aus inzwischen vom Meer bedeckten Sedimenten kamen dort selbst während des LGM Birke, Fichte und Erle vor. Dort bestand offenbar eine kräuterreiche Strauchtundra. Zwergweiden und Zwergbirken könnten Holz für Feuer geliefert haben; wie spätere indigene Bewohner Nordostasiens und Alaskas könnten die Feuer mit frischen Knochen angereichert worden sein, was dafür sorgt, dass sie länger brennen. Damit bestanden offenbar genügend Ressourcen, dass Menschen hier im Rahmen des „Beringian standstill models“ überleben konnten. Vor etwas weniger als 16000 Jahren breitete sich dann die Strauchtunda nach Osten nach Alaska und das Yukon-Gebiet aus – die Wapitis und Menschen dürften dieser Vegetationszone dann gefolgt sein. Unklar ist aber noch, ob Zentral-Beringia ein Refugium oder eine Ausbreitungsbarriere (auf dem Weg nach Osten) darstellte. Die Einwanderung in Amerika erfolge dann als rasche Migration und nicht als langsame Diffusion (wie sie neuerdings für die frühesten HSS in Europa angenommen wird) (Sci. 343, 961).

Andere Menschen wanderten von Beringia nach Asien zurück; phylogenetische Untersuchungen der Sprachen zeigten, dass es Gemeinsamkeiten zwischen den Na-Dene-Sprachen aus Nordamerika und jenseitigen Sprachen Sibiriens gibt, die auf die Radiation einer Ursprungspopulation aus Beringia zurückzuführen sind, die bis nach Zentralasien wanderte (Natwiss. Ru. 8/2014: 417).

Rolle des Steppen- und Tundrängürtels bei der Entstehung der Mammutfauna

Die Analyse von ca. 500 Quartärfundstellen (Uni Weimar) ergab anno 2014 ein Szenario mit zwei ursprünglich getrennten Herkunftsräumen für die Tiere der Mammutfauna:

- (a) frühe arktische Tundragebiete im Norden, wobei dieser zirkumpolare Tundrängürtel vor 2,9 bis 2,6 MA entstanden war; hier entstanden Rentiere und Moschusochsen,
- (b) steppenartige Landschaften in Zentralasien, die dadurch entstanden waren, dass die Hochgebirgsketten im Süden den Zustrom feuchter Meeresluft aus dem Süden behinderten. Hier entwickelten sich Saiga-Antilopen und felltragende Nashörner, die mit Trockenheit und starken Temperaturschwankungen im Tages- sowie Jahresverlauf zurecht kamen.

Der Tundrängürtel im Norden und der Steppengürtel im Süden waren zunächst durch einen taigaähnlichen eurasischen Waldgürtel getrennt; vor ca. 460 TA verschwand diese trennende Zone. Mammuts, felltragende Nashörner und Saiga-Antilopen wandern aus Innerasien bis nach Mitteleuropa ein, während aus den nördlichen Tundren Moschusochse, Rentier und Polarfuchs kamen; beide Faunen mischten sich zur „Mammutfauna“.

Klimaerwärmung und Wiederbewaldung weiter Gebiete führten dann vor 12000 Jahren zum Untergang dieser Fauna – Rentier, Moschusochse und Saiga-Antilopen überlebten allerdings in ihren angestammten Herkunftsgebieten.

ause-ause

Aussterben von „Eiszeittieren“ (Megafauna) im oberen Pleistozän:

Die Hauptextinktionswelle begann vor 18000 J. und dauerte 9000 J. an; am wenigsten war Afrika betroffen, wo die rezente Megafauna noch weitgehend der oberpleistozänen entspricht.

Der Verlust von Megafauna führt zu dauerhaften und anhaltenden Veränderungen des Landschaftsbildes und der Ökosysteme, wenn zwei Voraussetzungen erfüllt sind: (a) dass die Megafauna als „Ökosystem-Ingenieur“ wirkt (wie das bei Rüsseltieren der Fall ist), und (b) dass in dem Ökosystem Pflanzenarten vorhanden sind, die auf den Verlust der Megafauna reagieren. Dies war beispielsweise bei den megafaunalen Extinktionen in Nordamerika, nicht aber in Südamerika der Fall: der Verlust der Megafauna führte in Nordamerika, nicht aber in Südamerika zu gravierenden ökologischen Veränderungen (PNAS 113: 856).

Es starben umso mehr Arten aus, je später der Mensch eine Region erreichte. In Afrika und Indien konnten sich die Tiere über lange Zeit gemeinsam mit den zunehmenden Fähigkeiten des Menschen entwickeln. Die ersten Siedler Australiens und Südamerikas hatten dagegen schon beim Eintreffen fortschrittlichere Jagdtechniken – während die Tierwelt noch keine Angst vor dem Menschen entwickelt hatte (MaxPlanckForschung 2/17: 36).

Eine umfassende Analyse aller möglichen Einflussfaktoren und Datensätze (Klimadaten aus Eisbohrungen; Ankunftszeit des HSS; Aussterbedaten usw.) einschließlich Simulationen, die unterschiedliche Szenarien annehmen, sofern verfügbare Daten mit Unsicherheiten behaftet sind, kamen zu dem Ergebnis, dass die megafaunalen Extinktionen in der Paläoarkt Euasiens, Nord- und Südamerika, Australien und Neuseeland am besten zu erklären sind, wenn sowohl klimatische wie anthropogene Einflüsse berücksichtigt werden (Nat. 483, 249).

Vor allem Dansgaard-Oeschger Interstadiale, also Warmphasen, gingen mit starken Veränderungen der Megafauna einher, besonders um die Interstadiale 5 und 7 in Nordeuropa (37 bis 32 TA) und am Ende des Pleistozäns (14 bis 11 TA). Die endpleistozänen Extinktionen führte man klassischerweise auf das Vordringen der Menschen in Nordamerika zurück; die Hälfte von 12 Extinktionsereignissen aus dieser Zeit erfolgte aber im westlichen Eurasien, wo moderne Menschen schon vor über 44 TA eingetroffen waren, und manche Taxa wie das Mammut starben in Eurasien später aus als in Nordamerika, obwohl sie in Eurasien schon viel länger der Bejagung ausgesetzt waren (Sci. 349: 602).

Allerdings ist die Datenlage zum Aussterben der einzelnen Taxa sehr dürftig. Viele Altersangaben sind unsicher und nicht mit modernen Methoden verifiziert. 30 % der australischen Megafauna wurde niemals datiert. Gut gesichert sind das Datum für das Aussterben des Wollhaarnashorn (vor 14000 Jahren), für Mammut, Höhlenlöwe und Höhlenbär (letzterer vor 23500 Jahren) (Nat. 558: 23).

Betroffen vom oberpleistozänen Aussterben waren:

Bären:

Höhlenbär: 270.000 bis (+) 23500 (Nat. 558: 23), naA 25600 Jahre für *U. spelaeus* und 24800 Jahre für *U. ingressus*.

In Süddeutschland vor 25000 Jahren (wahrscheinlich durch das Auflauern in Höhlen winterschlafender Höhlenbären durch Gravettien-Menschen)

Lt. Nat. 536: 376 Aussterben vor 24000 Jahren („years ago“).

Nach neuesten Angaben vor 25000 – 26000 BP (gesichert, zuletzt in Südpolen);

jüngere Daten bedürfen der genetischen Bestätigung und Altersüberprüfung (s. unten; inzwischen ist ein Überleben bis vor 24000 Jahren sicher bestätigt).

3,5 m lang, 1,7 m Schulterhöhe.

Für das Aussterben vor 24000 Jahren soll eine Kombination von Faktoren verantwortlich sein: das sich abkühlende Klima in Kombination mit einer mangelnden Flexibilität in der Ernährungsweise (gemäß Isotopenuntersuchungen an Kollagen aus Knochen rein vegan) und die Bejagung durch Menschen. Die Dezimierung begann bereits vor ca. 50000 Jahren. In vielen Regionen Europas verschwanden die Höhlenbären schon vor 27000 Jahren, in wenigen Regionen (wie NO-Italien) überlebten sie bis vor 24000 Jahren (nach neuesten Methoden datiert). Spuren an Knochen belegen, dass sie bejagt und verwertet wurden. Die rein vegane Ernährungsweise gaben die Höhlenbären auch trotz der Abkühlung nicht auf. Die Kombination aus klimatischen Faktoren und Bejagung dürften dann zum endgültigen Erlöschen geführt haben (Histor. Biol. doi: 10.1080/08912963.2018.1448395).

Eine umfangreiche mitogenomische Studie aus dem Jahr 2019 fand einen beginnenden Rückgang der Höhlenbärenpopulation ab kurz vor 50 TA, der sich vor 40 TA (also kurz nach dem Auftreten des HSS im Untersuchungsgebiet) beschleunigte. Die jüngste mtDNA-Sequenz datiert auf 19656 RC-Jahre BP, dies sind 23461 – 23907 Kalenderjahre BP (Trene, Italien, Venezische Alpen) (Sci. Rep. 9: 10700). Mehrere Exemplare aus Pains (gleiche Region) datieren auf ca. 24000 Kalenderjahre (Indizien für eine lokale Reliktpopulation in einem Refugium mit günstigem Mikroklima).

Der Rückgang ab (>) 50 TA lässt sich nicht mit klimatischen Bedingungen erklären, da die Lebensbedingungen der streng herbivoren Höhlenbären auch unter Klimaveränderungen konstant blieben und selbst multiple Heinrich-Events während MIS 3 nicht zu plötzlichen Populationsrückgängen führten; außerdem soll es erst ab 30 TA deutlich kühler geworden sein. Die Stabilität der Population über die Klimaschwankungen hinweg spricht dafür, dass der Rückgang ab 50 TA, beschleunigt ab 40 TA, durch menschliche Einflüsse verursacht wurde. Ein drastischer Einbruch erfolgte vor 40 – 35 TA mit Beginn des Aurignacians. Strenge Assoziationen zwischen mitochondrialem Haplotyp und bestimmten Höhlen sprechen dafür, dass der Höhlenbär ortstreu war immer wieder in seine Geburtshöhle zurückkehrte, was zu einer vermehrten Konkurrenz schon mit HN, aber erst recht mit HS führte, da HS mit einer größeren Populations- und Gruppengröße einhergingen. Hinweise auf direkte Bejagung von Höhlenbären finden sich in NO-Italien (Rio Secco, Fumane, Berici Hügel) und gehen sowohl auf HN wie moderne Menschen zurück; weitere Hinweise stammen aus Deutschland (Ach-Tal) und Slowenien. Mit Beginn des LGMs wurde es kühler, die Produktivität der Vegetation nahm ab, die Population wurde in verschiedene Subpopulationen aufgeteilt, die sich in kleine Refugien mit stabilem Mikroklima und breiter Pflanzendiversität zurückzogen (z.B. Berici Hügel). Menschen dürften dazu beigetragen haben, die Verbindungen zwischen den Subpopulationen aufzuheben und diese zu isolieren. *Ursus ingressus* aus der Stajnia Höhle und aus den Venezischen Alpen (26 – 25 TA und 24 – 23 TA BP alt) stellen genetisch verarmte Relikte der einstmalig großen und genetisch diverseren Höhlenpopulation Europas dar.

Arctodus simus (Nordamerika von Mexiko und Florida bis Alaska; größer als Grizzly, 2 m Schulterhöhe, 2,9 m lang, 1500 kg, naA bis 950 kg, syn. Bulldoggen- oder Kurzschnauzenbär, gefährlicher Räuber), ab ca. 0,8 MA;
häufigste der nordamerikanischen Bärenarten des Pleistozäns. Größtes Raubtier, das je in Nordamerika gelebt hat. Tatzenabdrücke finden sich in Höhlen bis in eine Höhe von 5 m.
Nächster rezenter Verwandter ist der Brillenbär Südamerikas (*Tremarctos ornatus*;

ebenfalls zur UF Tremarctinae, die vor ca. 7,3 MA erschien). Nach neueren Angaben (Nat. Comm. 9: 5541) letzter Nachweis in den USA in Kansas: 9630 RCJ = 10767 – 11186 J (Holozän)

[der kleinere Kurzschnauzenbär *A. pristinus* – ab 2,5 MA - erlosch schon vor 0,3 MA].

***Arctotherium* sp.** (nur Süd-/Mittelamerika, ab 1,2 MA), zuletzt in Patagonien vor 12200 – 12500 Jahren, auf der Yukatan-Halbinsel noch vor 13000 Jahren (ad rezente UF Tremarctinae; die größte Art der Gattung, *Arctotherium angustidens*, starb bereits vor 0,8 MA wieder aus)

***Tremarctos floridanus*:** Pliozän bis 8000 J (Holozän!) Nordamerika, 2,2 m lang, 150 – 300 kg, deutlich größer als Brillenbär. Erst vor ca. 13 TA soll sich von dieser Art der rezente Brillenbär (*T. ornatus*) abgespalten haben, die damit die jüngste rezente Bärenart darstellt.

--- Ursinae

Ab jetzt: Tremarctinae (ab Miozän-Pliozän-Grenzbereich):

--- *Arctodus simus*

--- *Tremarctos floridanus* + *Tremarctos ornatus* (rezent)

Beuteltiere:

Riesenwhombat *Diprotodon* (größtes Beuteltier, nashorngroß) + 26/20000 (naA ca. + 50000 J), wahrsch. wegen zunehmender Aridität. Die jüngeren Daten beruhen abr vermutlich auf Umlagerung von Skelettresten in jüngeren Schichten.

div. Riesenkänguruharten

viele Raubbeutler

Nach neuen Datierungen (s.u.) erlosch die australische Megafauna vor ca. 46400 Jahren (95 %-Konfidenz: 39800 – 51200 Jahre); jüngere Daten gehen auf nichtartikulierte Fossilien zurück und dürften daher auf sekundärer Umlagerung beruhen. Allerdings wurde dann im Jahr 2006 eine Lokalität mit Steinwerkzeugen und Megafauna beschrieben, die zwischen 36000 und 30000 Jahre datiert wurde (Cuddie Springs; PNAS 102, 8381), wobei diese Daten aber inzwischen auf ≥ 50000 J korrigiert wurden (Natwiss. Ru. 5/2010, 255). Die Megafossilien erwiesen sich als älter als die menschlichen Hinterlassenschaften, mit denen sie ursprünglich zeitlich korreliert worden waren (Steinwerkzeuge, Holzkohle).

Faultiere: in Amerika gab es einst mindestens 19 Gattungen von Faultieren. Bisher war unklar, ob die Extinktion auf Klimaveränderungen oder dem Einfluss des Menschen beruht. Auf den karibischen Inseln veränderte sich das Klima allerdings 7000 Jahre vor Ankunft des Menschen; erst nach der Ankunft der Menschen auf den Inseln erloschen die Faultiere (Nat. 436, 756). Letzter Nachweis 4400 BP.

Myiodon darwini in Patagonien vor 12200 – 12500 Jahren;

Paramyiodon harlani in Nordamerika bis ca. 11000 BP (jüngstes Datum für umgebende Bodenhorizonte: 10940 BP) (endemisch in Nord- und Mittelamerika ab frühem Pliozän, ca. 3 m lang, ca. 1 t)

Letzte Nachweise in den USA laut Nat. Comm. 9: 5541:

Glossotherium (Kalifornien, Rancho La Brea): 19480 RCJ = 22358 – 24980 J
Megalonyx (Ohio): 11740 RCJ = 13454 – 13714 J
Nthrotheriops (Nevada): 8051 RCJ = 8042 – 10157 J (Holozän)
 zweitjüngster: (Nevada): 8692 RCJ = 8560 – 11185 J
Paramylodon (Oregon): 12333 RCJ = 14104 – 14602 J

Flußferde:

Eiszeitl. Zwergflußferd im Mittelmeergebiet und auf Madagaskar; auf Zypern noch um 8500 v.Chr. (10500 BP), naA 9040 BP. Das rezente Zwergflußferd (Waldbewohner!) gehört einer anderen Gattung an, ist aber etwa genauso groß.
Hippopotamus minor (Zypern; 120 cm lang, 75 cm hoch, 200 kg; größtes Tier auf Zypern. *H. creutzburgi* auf Kreta war etwas größer.

Hasenartige: diverse Arten

Hirsche:

Riesenhirsch *Megaloceros giganteus*, 3,7 m „Spannweite“, größte Herden in der letzten Zwischeneiszeit (Eem), Erstauftreten vor 400.000 J (Verbreitung: Europa, Zentralasien), Maximum (in Irland) vor 12000 – 11000 J. im Alleröd-Interstadial, danach Rückgang. Vor 12000 Jahren noch auf der Schwäbischen Alb (genetische Untersuchungen an Knochen, die man zunächst Elchen zugeordnet hatte). Riesenhirsche bevorzugten einen Lebensraum, der zwischen den weiter im Norden beheimateten Rentieren und den weiter im Süden lebenden Rothirschen lag.

Im Jahr 2004 wurden umfangreiche neue Datierungen zum Aussterben der Riesenhirsche publiziert (Nat. 431, 684 + 639). Danach lebten die letzten Riesenhirsche vor 7700 Kalenderjahren (ca. 6900 RC-Jahren) in **Westsibirien**. Insgesamt ergab sich folgende Chronologie:

--- Auftreten vor ca. 0,4 MA; während der Weichseleiszeit (aber vor dem LGM) verbreitete er sich in den mittleren Breiten Eurasiens von Irland bis östlich des Baikalsees. Er ernährte sich bevorzugt von gemischter Pflanzenkost (Äser und Graser); zumindest für männliche Tiere war aber ein dichter Wald wegen der breiten Geweihe kein geeigneter Lebensraum.

--- vor 20000 RC-Jahren war der Riesenhirsch in Westeuropa noch weit verbreitet, im nördl. Mittelmeergebiet, in SO-Europa, Mittelasien, und vor ca. 40000 RC-Jahren auch weiter östlich in Transbaikalia (östl. Baikalsee), allerdings gibt es zu dieser Zeit keine Daten aus dem Uralgebiet und westl. Sibirien.

--- vor 20000 bis 12500 Jahren RC-Jahren, also um das LGM herum, gibt es keine verlässlichen Daten aus West- und Mitteleuropa; offenbar konnte er in der baumlosen Steppentundra nicht überleben; seine Refugien: Südosteuropa (Rumänien, Krim, Russland östlich der Ukraine), südliches Mittelasien, also vermutlich Regionen, wo sich Büsche und Bäume halten konnten. Erstaunlicherweise kennt man aus diesem Zeitraum um das LGM herum bisher keinerlei Nachweise aus dem mediterranen Bereich, obwohl dieser aufgrund der Persistenz von Waldlandschaften als Refugium ja grundsätzlich geeignet gewesen wäre.

--- nach dem LGM vor ca. 12500 RC-Jahren kehrte der Riesenhirsch nach Nordwesteuropa zurück; abgesehen von einem sehr unsicheren Datum aus Großbritannien ist der älteste Nachweis für die Wiederbesiedlung ein Datum von 12455 +/- 65 RC-Jahren von der Isle of Man, es folgten Daten von 12200 RC-Jahren von der Isle of Man, Großbritannien, Irland, Norddeutschland (nur küstennahe Gebiete etwa nördlich von Hamburg) und Südschweden um 12000 RC-Jahre,

neuerdings auch 12000 Jahre alte Funde von der Schwäbischen Alb. Diese Rekolonisierung und die Persistenz in diesen Gebieten für ca. 1500 Jahre korreliert zeitlich mit dem LGI (last glacial interstadial), eine Warmphase zwischen 13000 und 12000 RC-Jahren; die rapide Erwärmung zu Beginn dieser Phase führte dazu, dass die Steppentundra durch eine produktivere Gras- und Seggenvegetation mit Sträuchern und einigen Birken ersetzt wurde.

Allerdings gibt es keine Fundbelege für eine Rückkehr des Riesenhirsches nach Mitteleuropa (südlich einer Linie englische Südküste – Hamburg) und südliche Teile Westeuropas; es gibt aus diesen Gebieten für diese Zeit nur sehr unsichere Hinweise (Fehlbestimmungen; die beiden einzigen sicheren Riesenhirschfossilien aus diesen Gebieten und dem vermeintlichen Zeitraum ergaben keine C-14-Daten). Da gegen Ende des LGI, als es allmählich kühler wurde, Wälder aus Birke und Kiefer den größten Teil von Europa besiedelten, während eine offenere, krautigere Vegetation mit Birken im Nordwesten dominierte, könnte diese Verteilung des Riesenhirsches die Folge dieses Nord-Süd-Gradienten des Vegetationsbildes sein; ein solcher Gradient kann aber nicht die Restriktion auf die nördlichen Gebiete (nördlich der Achse Südküste Englands-Hamburg) für die frühe, wärmere Phase des LGI erklären, da zu diesem Zeitpunkt eine offene Vegetation mit Birken damals ganz NW- und Mitteleuropa bedeckte.

Möglicherweise erklärt ja die Rekolonisierung durch Menschen dieses Paradoxon: nachdem sich der Mensch während des LGM weitgehend aus Mitteleuropa zurückgezogen hatte, wurde dann Mittel- und NW-Europa von Süden her zunehmend wiederbesiedelt; Norddeutschland und England wurden (bei geringer Bevölkerungsdichte) vor 14000 RC-Jahren erreicht, also noch bevor der Riesenhirsch in diesen Regionen auftauchte, aber die niedrige Besiedlungsdichte des Menschen scheint die Rückkehr des Riesenhirsches nicht beeinträchtigt zu haben. In Mittel- und Südeuropa ist aus der größeren Anzahl von Fundplätzen auf eine höhere Bevölkerungsdichte des Menschen zu schließen; dies könnte die Wiederbesiedlung durch Riesenhirsche behindert haben.

--- um 10700 RC-Jahre herum ist die Riesenhirschpopulation in NW-Europa dann rasch zusammengebrochen, wahrscheinlich wegen der Klimaverschlechterung der jüngeren Dryaszeit, als die offene Steppentundra zurückkehrte. Letzte Funde: 10585 +/- 65 RC-Jahre sowie 10257 +/- 75 Jahre aus SW-Schottland. Aus dem Zeitintervall zwischen 10900 und 10500 RC-Jahre sind nur noch Funde aus Irland, Schottland, Grenzgebiet Schleswig-Holstein/Dänemark sowie ein Fund aus dem Uralgebiet bekannt. Jüngere Funde gibt es dann nur noch aus Asien. Das Erlöschen in Irland und der Isle of Man kann jedenfalls nicht auf menschliche Einflüsse zurückgeführt werden, da der Mensch diese Gebiete erst vor ca. 9000 RC-Jahren erreichte; in diesen Gebieten müssen daher klimatische und Vegetations-Veränderungen allein für das Aussterben verantwortlich sein. Jüngere Daten für Funde aus Schottland (9430 J.) und der Isle of Man (9225 J., s.o.) konnten in neuesten RC-Datierungen (direkt an den Geweihen) nicht bestätigt werden; sie datieren offenbar in die letzte Eiszeit zurück, und Angaben über holozäne Riesenhirsche aus Irland beruhen auf Fundstücken dubioser Herkunft.

--- Demgegenüber erschien der Riesenhirsch vor 10800 RC-Jahren (spätes Alleröd/frühe Junge Dryas) im Uralgebiet/Westsibirien, wahrscheinlich durch Einwanderung aus SO-Europa oder Zentralasien (wohl nicht aus NW-Europa); hier überlebte der Riesenhirsch bis weit ins Holozän mit den jüngsten Daten 6968, 6881 und 6816 RC-Jahre (= ca. 7700 Kalenderjahre). Der Grund für das Überleben in diesem Gebiet könnte darin bestehen, dass während der harten Bedingungen in der jüngeren Dryas in Europa im Uralgebiet günstigere Lebensbedingungen (Persistenz der Gras-Busch-Vegetation, offenes Waldland mit Lärchen, Fichten, Kiefern und Birken) für den Riesenhirsch herrschten; in Westsibirien schloss sich eine trockene Steppentundra mit Zwergbirken und Zwergweiden an. Das Erlöschen vor ca. 7000 RC-Jahren könnte dann damit zusammenhängen, dass die Wälder im Uralgebiet dichter (und damit ungeeignet) wurden,

während sich die trockene (als Lebensraum ungeeignete) Steppe in Westsibirien vor 7000 RC-Jahren weiter ausbreitete. Vielleicht wurde der Riesenhirsch dann aus den dichter werdenden Wäldern des Ural in die Flussniederungen abgedrängt, wo er dann auf die Menschen traf, die sich zu dieser Zeit weitgehend auf die Uferbereiche von Flüssen konzentrierten. Jedenfalls gibt es bei den jüngsten Exemplaren keine Anzeichen für eine Verminderung der Körpergröße. Das Verschwinden des Riesenhirsches im Uralgebiet korreliert nicht mit größeren klimatischen oder Vegetationsänderungen.

Auffällig sind auch Unterschiede bei dem Extinktionsszenario von Mammut und Riesenhirsch; die Zeitspanne, in der die betreffenden Arten in West/Mitteleuropa während des LGM *nicht* nachweisbar sind, ist beim Riesenhirsch mit 20000 – 12500 RC-Jahre BP wesentlich länger als beim Mammut (zwischen 18000 – 16000 RC-Jahre BP); der Riesenhirsch breitete sich erst wieder aus, als im LGI das Klima wärmer wurde, die Produktivität der Pflanzen zunahm und die offenen Landschaften allmählich von Bäumen durchsetzt wurden (Alleröd). Nur 500 Jahre, nachdem der Riesenhirsch in NW-Europa wieder eingetroffen war, verschwand das Mammut aus den größten Teilen des nördlichen Eurasiens, und vor 12000 RC-Jahren – als sich die Wälder am Beginn des Alleröd ausbreiteten – beschränkten sich die Vorkommen des Mammuts nur noch auf den äußersten Norden Sibiriens, wo die offene Steppentundra persistierte; der letzte Mammutnachweis auf dem Festland datiert auf 9600 RC-Jahre (Taymyr-Halbinsel).

Nach weiter Verbreitung vor > 20000 RC-Jahren erfahren also Mammut und Riesenhirsche drastische Einschränkungen in ihrer Verbreitung, erholen sich nach dem LGM nur teilweise, und sind im Holozän auf eine oder wenige relativ kleine Gebiete beschränkt. Die Veränderungen in der Verbreitung beider Arten wurden gesteuert durch Klimaveränderungen, die sich dann auf die Vegetation auswirkten. Unklar ist, wieso der Riesenhirsch nach dem letzten LGM im Holozän sein Verbreitungsgebiet nicht wieder so ausdehnen konnten wie in den früheren Interglazialen, die ja mit ähnlichen Veränderungen von Klima und Vegetation einhergingen? Vielleicht spielte der Mensch eine Rolle?

Ökologisch gesehen bevorzugten die Riesenhirsch-Weibchen Männchen mit großen Geweihen; letztere erforderten 8 kg Calcium und 4 kg Phosphat, was einen erheblichen Nahrungsbedarf auslöste; gleichzeitig behinderten die großen Geweihe ein Leben in dichten Wäldern. Diese widerstrebenden Selektionsmechanismen (sexuelle Selektion für große Geweihe; Nahrungsmangel bei abkühlendem Klima hätte dagegen eher Tiere mit kleineren Geweihen bevorzugt) könnte das Aussterben z.B. auf den Britischen Inseln erklären, als aufgrund der Abkühlung eine unproduktive Steppentundra entstand. Die Ausbreitung der trockenen Grassteppen in Westsibirien bei gleichzeitiger Verdichtung der Wälder im Ural könnte dann auch in diesem Gebiet zum Erlöschen der Art geführt haben. Riesenhirsche bevorzugten im Gegensatz zum Mammut gemäßigtes Klima mit hochwertiger Nahrung. Auf dem Höhepunkt der Eiszeiten, wo sich auf dem Permafrostboden nur eine baumlose, nährstoffarme Steppentundra halten konnte, ist daher der Riesenhirsch in Mitteleuropa nicht nachweisbar; er überlebte diese extremen Kältephasen in Zentral- und Westasien in Reliktarealen mit lichter Buschvegetation. Die folgende Erwärmung im Bölling-Interstadial und Alleröd erlaubte dann binnen 500 Jahren die Besiedlung weit westlich gelegener Gebiete, wo sich inzwischen eine üppige Vegetation mit Gräsern, Büschen, offenen Wäldern etabliert hatte; bedeutendere Populationen sind für diese Zeit in Südsandinavien, den Britischen Inseln und Norddeutschland nachweisbar; Vorkommen in Mittel- und Südeuropa waren nicht nennenswert. Als sich vor 12500 Jahren das Klima in der jüngeren Dryas erneut verschlechterte (7 bis 8 Grad kälter als heute), breitete sich die Steppentundra wieder rasch in Nordeuropa aus, die nordeuropäischen Populationen starben aus; seit Beginn des Holozäns vor 11600 Jahren sind in Europa dann keine Riesenhirsche mehr nachweisbar (vor 12000 Jahren aber noch auf der Schwäbischen Alb!). In wenigen westsibirischen Arealen mit Gras-Busch-Vegetation konnten sich

die Riesenhirsche in kleinen Populationen noch ca. 3000 Jahre länger halten. Entscheidend für das Überleben der Riesenhirsche waren also vermutlich Größe und Qualität der Reliktareale, die sie während günstigerer Phasen besiedelt hatten (Natw. Ru. 3/2005 S. 145).

Das Mammut könnte dagegen sein bevorzugtes Habitat selbst geschaffen haben: es zertrampelte die Tundramoose, das Abgrasen verdichtete den Graswuchs; so verhinderte das Mammut selbst den Übergang von der (für das Mammut günstigen) Grastundra in eine (ungünstige) Moostundra; selbst als das Klima kühl genug war, dass sich eigentlich spontan die Steppentundra in eine Moostundra verwandeln müsste, konnte das Mammut so für den Erhalt der Steppentundra sorgen. Vielleicht hat sich die Moostundra in Sibirien erst entwickelt, nachdem der Mensch das Mammut ausgerottet hatte (Nat. 421, 639,684).

Hinsichtlich der oberpleistozänen Extinktionen in Europa ergeben sich hieraus folgende Konsequenzen (Natw. Ru. 3/2005, 145):

1. Es gab in Mitteleuropa an der Pleistozän-Holozän-Grenze kein allgemeines Artensterben.
2. Expansion und lokales Aussterben ist artspezifisch und erfolgte unter verschiedenen klimatischen Bedingungen
3. nicht die temporären Verbreitungsgebiete während günstiger Klimaverhältnisse, sondern geographische Lage, Größe und Stabilität der Reliktareale gaben den Ausschlag für bzw. gegen langfristiges Überleben
4. Die Bejagung durch Menschen ist in Mitteleuropa nicht als primäre Ursache des Artensterbens anzusehen; angesichts der Waffen (Speer, Speerschleuder) ist es fraglich, ob er Mammut und Nashorn regelmäßig und in hoher Zahl erlegen konnte (max. Reichweite der Speerschleuder 30 m); große Fallgruben im Permafrostboden waren nicht möglich. Die geschätzte Bevölkerungsdichte auf dem Gebiet des heutigen Deutschland mit 4000 – 40000 Menschen könnte auch keinen so hohen Jagddruck erzeugen, und deshalb haben sich selbst gut geeignete Beutetiere wie Wisent, Auerochse, Rentier und Wildpferd bis in die Neuzeit oder Gegenwart halten können.
5. Allerdings könnte der Mensch nach Abklingen des letzten Hochglazials verstärkt die Gebiete Mittel- und Westeuropas mit relativ mildem Klima besiedelt haben; dies könnte dann die Rückwanderung der Riesenhirsche aus den zentralasiatischen Reliktarealen behindert haben; sie wurden dadurch in klimatische isolierte Randgebiete wie die Britischen Inseln abgedrängt, von wo aus dann während der dryatischen Klimaverschlechterung die süd- und osteuropäischen Zufluchtsgebiete nicht mehr erreicht werden konnten. Wenn eiszeitliche Jäger zum Aussterben beitrugen, dann nur bei Arten, deren Bestand durch klimabedingte Arealverluste bereits entscheidend dezimiert war.
6. Demgegenüber gibt es in Australien/Neuguinea, Nord- und Südamerika wesentlich deutlichere Hinweise auf die Rolle des Menschen beim Aussterben von Großtieren; binnen 5000 Jahren nach Ankunft des Menschen waren in Australien mehr als 20 Großtierarten erloschen, in Amerika verschwanden mehr als 80 Arten in einem Zeitraum von 1000 Jahren, obwohl – abgesehen vom Norden Nordamerikas – eiszeitliche Klimaschwankungen recht geringe Auswirkungen hatten.

Hirsche Nordamerikas, letzte Nachweise in den USA laut Nat. Comm. 9: 5541:

Cervalces (New York St.): 10800 RCJ = 12660 – 12760 J (YD) (Cervidae:

Capreolinae)

(*C. scotti* entwickelte sich aus dem größeren *C. latifrons*, der in Asien und Europa verbreitet war und die Bering-Brücke überquerte; *C. latifrons* starb schon vor 100 TA aus)

Navahoceros (Nevada): 37750 RCJ = 41465 + 42700 J (Cervidae: Odocoileinae)
China:

Sinomegaceros pachyosteus (Norchina): bis 11500 BP (Geweihspannweite 1,6 m)

Hundeartige:

Canis dirus, letzter Nachweis in den USA lt. Nat. Comm. 9: 5541:
11820 RCJ = 13560 – 13741 J (Kalifornien)

Hyänen:

Höhlenhyäne: + Ende Würm (vor dem letzten glazialen Maximum); auf dem Höhepunkt der Eiszeit verkleinerte sich ihr Verbreitungsgebiet stark; das Verschwinden in Südeuropa kann aber nicht mit klimatischen Einflüssen erklärt werden (Einfluss des Menschen?). Ehemalige Verbreitung von Nordchina bis Spanien und den Britischen Inseln. Wird heute nicht mehr als eine eigene Art, sondern Unterart der Tüpfelhyäne betrachtet (*Crocuta crocuta spelaea*).

Insektenfresser: div. Arten von Spitzmäusen

Kamele:

Sivatherium (Himalaya) und *Libytherium* (Libyen), elchähnlich aussehend; Höhlenzeichnungen zufolge muß *Libytherium* noch vor 8000 J. in Libyen gelebt haben. In Nordamerika lebten bei Ankunft des Menschen in obersten Pleistozän noch zwei Kamelarten, die zusammen mit der übrigen Megafauna verschwanden (*Camelops*) *Lama gracilis* und eine patagonische Unterart des Guanakos in Patagonien vor 12200 – 12500 Jahren

Kamele Nordamerikas, letzte Nachweise laut Nat. Comm. 9: 5541:

Camelops (Oregon): 9955 RCJ = 10875 – 12110 J (Holozän ?)

Hemiauchenia (Nevada): 36320 RCJ = 40264 – 41606 J (Camelidae: Lamini)

Palaeolama (Florida): 12390 RCJ = 14146 – 14788 J

Katzenartige:

Säbelzahniger sind in Europa schon vor 40000 J. (nach neueren Angaben aber erst vor 28000 Jahren, s. www.antropus.de) erloschen, in Nordamerika erst vor 10000 J. Durch fossilisierte Nester bestimmter Buschratten lässt sich in ihren Habitaten ein rascher Vegetationswechsel nachweisen, wodurch die Beutetiere der Säbelzahniger verschwanden, mit Ausnahme der Bisons und Gabelböcke, die zunahmen und große Gruppen bildeten, die den Säbelzahnigern kaum Chancen auf Beuteerwerb boten; mit ihren zwei Mägen waren die beiden genannten Arten bessere Futterverwerter als z.B. die Pferde oder Mammute. Säbelzahniger waren Lauerjäger, keine ausdauernden Läufer; sie bedurften also guter Deckung, um zu jagen. Vor 12000 J bestanden in Kalifornien große Wälder (Wacholder, Eichen, Kiefern); 1000 J später lassen sich in den Nestern der Buschratten schon Wüstpflanzen nachweisen, d.h. Klima und Vegetation haben sich schlagartig verändert. Nur Bisons und Gabelböcke (als bessere Futterverwerter) profitierten davon, die anderen Beutetiere der Säbelzahniger verschwanden; die offene Landschaft bot den

Säbelzähntigern keine Deckung, um diese Herdentiere zu jagen.

Smilodon (Säbelzahnkatze) in Nordamerika noch vor 25000 J. nachweisbar; in Bolivien (Altiplana) noch zwischen 27 und 21 TA BP (Natwiss. 94, 288). Lt. Wikipedia bis 12000 BP.

Im Jahr 2017 wurde von mtDNA eines nur 11000 Jahre alten *Smilodon* berichtet.

Letzter Nachweis in den USA lt. Nat. Comm. 9: 5541:

9410 RCJ = 10266 – 11135 J (aus Tennessee; zweitjüngster: 10750 RCJ, eng gefolgt von vielen anderen Exemplaren)

Homotherium (Säbelzahnkatze, England, Asien, Afrika, Nordamerika): + 14000 J.

Letzter Nachweis in den USA lt. Nat. Comm. 9: 5541:

22250 RCJ = 26121 – 26956 J (aus Minnesota)

Höhlenlöwe (*Panthera leo spelaeae*, größte Katze aller Zeiten):

370.000 bis (+) 10000 J. (noch vor 2000 J auf dem Balkan ??); naA (+) 12000 J, naA 13000 J.

Im Permafrostboden Sibiriens wurden zwei sehr gut erhaltene Höhlenlöwenbabys entdeckt. Ob die Funde aus der Zeit um Christi Geburt auf dem Balkan wirklich Höhlenlöwen darstellen, gilt als fraglich. Die ältesten gesicherten Nachweise aus Sibirien und Deutschland liegen bei 12500 RC-Jahren.

Amerikanischer Löwe *Panthera leo atrox*, vor 200000 J. über die Bering-Brücke nach Nordamerika gelangt (inzwischen eigene Art *P. atrox*); größer als rezente Löwen; Schwesterart des Höhlenlöwen, von dem er sich vor 200 TA in Beringia abtrennte.

Letzter Nachweis in den USA lt. Nat. Comm. 9: 5541:

11355 RCJ = 13087 – 13300 J (aus Alberta)

Panthera populator in Patagonien vor 12800 – 13000 Jahren

Kladogramm:

--- *Neofelis*

Ab jetzt: *Panthera*

--- Tiger + Schneeleopard

--- Jaguar

--- Leopard

--- Löwe

--- Höhlenlöwe + Amerikanischer Löwe

Monotremata: div. Ameisenigel (*Megalibgwilia ramsayi* lebte bis vor mindestens 100.000 Jahren und wog 16 kg)

Nabelschweine (Tayassuidae):

Platygonus, letzter Nachweis in den USA nach Nat. Comm. 9: 5541:

10750 RCJ = 12599 – 12743 J (New York State)

Nagetiere:

Riesenbiber *Trogontherium* (M-Pleistozän)

Riesenbiber *Castoroides* (Nordamerika): letzter Nachweis in den USA nach Nat. Comm. 9: 5541: 10140 RCJ = 11501 – 12050 J (New York State)

Castoroides (Pleist. Nordamerikas): eigene UF Castoroidinae (+). Bis 2,5 m lang, 60 – 100 kg (wie moderner Schwarzbär!). Schneidezähne 15 cm lang, aber mit runder Spitze. Hinterbeine kürzer, Schwanz länger. *C. leiseyorum* (2,5 m, 60 – 100 kg) ab 1,4 MA, *C. ohioensis* ab 130 TA bis ca. 11500 TA. Es gibt keine Hinweise, dass sie Menschen bejagt wurden, so dass sie aufgrund der ökologischen Rekonstruktion am Ende des Pleistozäns ausgelöscht sein könnten.

Isotopenuntersuchungen an Zähnen der bis 2 m langen und über 100 kg schweren Riesenbiber ergaben, dass diese sich offenbar nicht wie die heutigen Biber von Holz ernährten, sondern von Wasserpflanzen. Dann waren sie aber auch keine Ökosystem-Ingenieure und lebten in schwer zugänglichen Sumpfgebieten; sie waren als Jagdwild für den Menschen daher fast unerreichbar. Man fand auch niemals Hinweise, dass Riesenbiber vom Menschen gejagt wurden.

Auch die Form der Zähne unterschied sich; Schneidezähne heutiger Biber sind meißelförmig; die Zähne der Riesenbiber waren breiter und flacher und damit für Holznagen gar nicht geeignet. Sie starben wohl aus, als es am Ende der Eiszeit wärmer und trockener wurde. Die Sumpflandschaften verschwanden, und da sie selbst keine Dämme bauen konnten, waren sie nicht in der Lage, ein geeignetes Biotop selbst zu schaffen. Die heutigen Biber schaffen sich dagegen ihre eigenen Feuchtbiotope (nach www.antropus.de 5/19).

Nashörner:

Wollnashorn (*Coelodonta*, seit Pliozän): + Ende Würm; in Sibirien (Yana-Region) vor 15000 – 14000 RCJ erloschen, in Deutschland (Region Neuwied) noch (selten) in der Bölling-Zeit zwischen der älteren und jüngeren Dryas (Gönnersdorf). Im Magdalenien IV (15000 BP) noch eine rote Höhlenmalerei eines Wollnashorns in der Höhle Font-de-Gaume in SW-Frankreich.

Jüngste Datierung in Westeuropa aus Gönnersdorf/Neuwied (13600 Jahre), wenig früher noch in der Schweiz (Vaumarcus), während es im Ural und Westsibirien länger überlebt haben soll (Lugowskoi; 10700 BP; jüngere Dryas). In Ostasien gibt es Datierungen bis 7400 BP, die sind aber strittig und es handelt sich auch nicht um direkte Datierungen von Fossilien (Wikip.).

Elasmotherium (bis 5 m, größtes Nashorn, eigene UF, die mit *Elasmotherium* erlosch und sich schon seit 47 MA getrennt von der Linie zu den modernen Nashörnern entwickelt hatte). Im Jahr 2018 wurde von einem gut erhaltenen Schädel von *Elasmotherium sibiricum* aus dem Grenzgebiet zwischen Kasachstan und Sibirien berichtet, der auf nur 29000 – 27500 Jahre datiert wurde. Demnach könnten die Elasmotherien vom Menschen ausgerottet worden sein. Diese Datierung gilt aber als unsicher. Allerdings gibt es weitere Funde in der Region aus dem Spätpleistozän; diese sind aber > 50000 Jahre alt.

Im Jahr 2018 berichtete eine andere Studie mit 23 Individuen aus Zentralasien und Osteuropa, dass das jüngste dieser Exemplare höchstens 39000 Jahre alt sei.

Als hochspezialisierte Gräser der Trockensteppe könnte aber auch eine Klima- und Umweltveränderung für sein Aussterben verantwortlich sein.

Mercknashorn = Waldnashorn (*Stephanorhinus kirchbergensis*): + Anfang Würm (70.000 J) (jüngster Fund datiert aus Jakutien und ist zwischen 70 und 46 TA alt). Die Art erschien vor ca. 600 TA, naA ab U-Pleistozän (2,7 m lang, 1,5 m Schulterhöhe, 2 t).

Pferdeartige:

Vor 8000 J.* starben alle nord- und südamerik. Pferde (*Equus*, in Südamerika *Hippidion*) aus (Epidemie?). Insgesamt erloschen im obersten Pleistozän alle fünf damals dort lebenden Pferdearten; an einer Clovis-Spitze ließ sich Pferdeblut nachweisen.

Equus und hippidiforme Equiden noch zwischen 27 und 21 TA BP in Bolivien.

(* ältere Angabe aus Sekundärliteratur, wohl zu niedrig gegriffen)

Nach sedimentärer mtDNA lebten die letzten Pferde Zentralalaskas noch vor mind. 10500 Kalenderjahren BP (genau: bis zu einem Zeitpunkt in dem Intervall zwischen 10500 und 7600 BP).

In Nordamerika u.a. *Equus simplicidens* (= Amerikanisches Zebra), das vor 3,5 MA als

älteste Art der Gattung *Equus* auftrat und vor ca. 10 TA ausstarb (zebraähnlich).
Letzter Nachweis für *Equus* in den USA lt. Nat. Comm. 9: 5541:
10940 RCJ = 11317 – 13972 J (Kalifornien, Rancho La Brea)
Mitteleuropa: Lößpferd (+) Ende Würm
Hippidion saldiasi in Patagonien vor 12200 – 12500 Jahren
Nach neuen Untersuchungen nicht Abstammung von den Plihippinen, die vor 2,5 MA nach Südamerika wanderten, sondern zu *Equus*, nahe zu *E. ferus* (aDNA).

Primaten:

Riesenlemur *Megaladapis* (1,5 m hoch) wahrsch. ausgerottet (noch im 13. Jhd. nachweisbar); insgesamt ging die Anzahl der madagassischen Lemurenarten von 49 auf 32 zurück (alle Arten > 10 kg starben aus); Ursachen sind wahrsch. Klimaveränderungen (starke Trockenheit), wobei der menschl. Einfluß dann ein Kofaktor war, weil dieser gerade in die kritischste Phase der Trockenheit fiel (vor 3000 bis 1000 J. war die trockenste Phase der letzten 40000 J. auf Madagaskar).
Nach BENTON (2007) spricht der 30 cm lange Schädel von *Megaladapis* sogar für eine Körperlänge von 2,5 – 3 m. Menschen besiedelten Madagaskar nach neuesten Erkenntnissen (Schnittmarken an Knochen von Zwergflusspferden) schon um 2000 v. Chr. (Die erste Besiedlung Madagaskars und der Komoren erfolgte nicht von Afrika aus, sondern durch Austronesier aus SO-Asien. Genetische, ethnographische und linguistische Daten hatten schon immer auf eine solche Assoziation gedeutet, es fehlten aber direkte archäologische Hinweise, bis man Reste von Kulturpflanzen entdeckte, die nur aus Asien mitgebracht worden sein können. Möglicherweise erreichten diese Menschen zunächst die Komoren oder andere Regionen in Ostafrika und besiedelten von dort aus dann auch Madagaskar; PNAS 113: 6635).
Genetische Untersuchungen sprechen allerdings dafür, dass die Insel erst vor 3000 Jahren besiedelt wurde, und zwar zunächst an der SO-Küste durch Menschen aus Indonesien (vor 3000 – 2000 Jahren, frauen- bzw. familiendominiert), gefolgt von Afrikanern (männer-dominiert) vor 1500 Jahren im Norden vom Madagaskar. Beide Populationen vermischten sich dann, wobei Männer von Norden nach Süden wanderten (Nat. 547: 382).
Wie Spuren von Steinwerkzeugen auf Knochen eines Elefantenvogels zeigen, soll Madagaskar aber schon vor 10500 Jahren vom Menschen besiedelt worden sein. Da diese Menschen aber keine Spuren im Erbgut der modernen Bewohner Madagaskars hinterließen, geht man davon aus, dass diese Menschen wieder ausgestorben sind. Eine australische Studie wies diese Annahmen aber zurück; die vermeintlich anthropogenen Schnittmarken sollen von Tierbissen, Wurzelätzungen und Beschädigungen bei Ausgrabungen stammen. Demnach wurde Madagaskar erst vor ca. 2350 Jahren besiedelt, und nach 350 Jahren starben die großen Säuger aus (nach www.antropus.de)

Megaladapis (O-Pliozän bis Holozän); 1,5 m hoch, 80 kg; ungewöhnlicher Kopf: Augen seitlich; lange Eckzähne, kuhartiger Unterkiefer, Nasenregion ähnlich Nashörnern wohl aufgrund vergrößerter Oberlippe zum Greifen von Blättern.

Rinderartige:

Auerochs *Bos primigenius*: + 1627 in Polen
Bison antiquus (4,6 m lang, 2,27 m Schulterhöhe, 1,6 t), Vorfahr des heutigen Bisons Nordamerikas, 200 – 10 TA, letzter Nachweis zwischen 10000 und 9700 BP.
Die Schwesterart *B. occidentalis* starb schon vor 20 TA aus. *B. antiquus*

war 15 - 25 % größer als das rezente Bison Nordamerikas; besonders häufig zwischen 18 und 10 TA.

Pelorovis: naher Verwandter des Kaffernbüffels, aber 4 m lang, M- und O-Pleistozän Ostafrikas, +12000 J.

Bergziege *Oreamnos harringtoni* (Nordamerika): + 10000 J.; letzter Nachweis in den USA laut Nat. Comm. 9: 5541:

10140 RCJ = 10428 – 13049 J (Arizona)

Weitere Boviden, die in Nordamerika erloschen (letzter Nachweis in den USA laut Nat. Comm. 9: 5541:

Euceratherium (zuletzt in Kalifornien): 8250 RCJ = 8421 – 10138 J (Holozän)

(Bovidae: Caprini; rinderähnliches Aussehen, 2,5 m lang, 600 kg). Die Gattung erschien im U-Pleist. als einer der ersten Boviden in Nordamerika.

Bootherium (Utah: 11690 RCJ = 13147 – 13971 J (Moschusochse. syn.

Symbos, verwandt mit *Ovibus*); M- bis O-Pleist., größer und schlanker sowie weniger gut an extremes Klima adaptiert als moderne Moschusochsen.

(Neben *Bootherium* und dem überlebenden modernen Moschusochsen lebten im Pleistozän Nordamerikas noch *Euceratherium collinum* und *Soergelia Mayfieldi* als weitere „Moschusochsen“.

Rüsseltiere:

Im oberen Pleistozän lebten allein in Nordamerika noch 5 Rüsseltierarten (Mammute, Mastodonten, Gomphotherien)

Cuvieronius: O-Miozän Nordamerikas, wanderte vor 2 MA in Südamerika ein, vor 9100 J noch in Südamerika (Monte Verde) nachweisbar, vor 13400 Jahren noch in Mexiko.

Stegomastodon: O-Pliozän bis O-Pleistozän, in Nordamerika entstanden, vor 2 MA (naA 3 MA) in Südamerika eingewandert. Vor 1 MA in Nordamerika ausgestorben, in Südamerika lebte es noch bis in die Zeit der frühen Menschen (ebenfalls Fam. Gomphotheriidae; jüngster Nachweis vor 6060 Jahren in Kolumbien)

Amerik. Mastodon = Mammut (*Mammuthus americanum*): Fam. Mammuthidae; Nordamerika + 10000 RC-Jahre (s. PNAS 111: 18460). In Ost-Beringia (Alaska, Yukatan) erlosch es schon viel früher (vor > 50000 Jahren) und damit menschenunabhängig, als sich die Landschaft dort von borealen Wäldern in eine Steppentundra verwandelte – also zu einer Zeit, als dort noch keine Menschen lebten. Während der letzten Eiszeit kam es dann nur noch südlich des nordamerikanischen Eisschildes vor und erlosch endgültig vor 10000 RC-Jahren.

Jüngste Nachweise in den USA laut Nat. Comm. 9: 5541:

7910 RCJ = 8420 – 9122 J (Illinois) und 9520 RCJ = 10205 – 11614 J (Ohio)

M. jeffersonii, *M. colombi* (O-Pleist. Nordamerikas): ad Fam. Elephantidae.

Letzter Nachweis von *M. colombi* (Prairie-Mammut, 10 t) vor ca. 8000 Jahren (es gab von dieser Art auch Zwergformen auf den Channel Islands vor Kalifornien). Die Eigenständigkeit von *M. jeffersonii* wird neuerdings infrage gestellt (Variation der *M. colombi*-Population oder Hybride zwischen *M. colombi* und *M. primigenius*, da morphologisch intermediär. Die zeitliche Verbreitung von *M. jeffersonii* wird mit 130 bis 18 TA angegeben.

Letzte Nachweise für *Mammuthus* laut Nat. Comm. 9: 5541:

7333 RCJ (“Sandy Mammoth”, Utah) = 7827 – 8455 Jahre (Holozän) (*M. colombi*)

zweitjüngster (New York State): 10300 RCJ = 11830 – 12400 J

Südamerika:

Notiomastodon platensis (ad Gomphotherien) noch vor 10250 +/- 45 Jahren (PNAS 115: 9258) (4,25-4,5 m lang mit Stoßzähnen; 3,5 – 5,3 t). Flachland-Gomphothere im Gegensatz zum *Cuvieronius*, der auch die Andenregion besiedelte.

Eurasisch:

Stegodon überlebte – als Zwergform – am längsten auf Flores und erlosch mit dem Vulkanausbruch vor 12000 J

Palaeoloxodon (syn. *Elephas*): *Elephas antiquus* (Waldelefant), *E. falconieri* (Inselform, 90 cm hoch); auf dem Festland überlebte *E. antiquus* bis vor 37000 Jahren, naA (Wikip.) in Portugal bis vor 30000 BP.

P. namadicus (Südasiens, größtes Säugetier aller Zeiten): bis ca. 24 TA

Mammuthus trogontherii (M-Pleist., Stoßzähne bis 5,2 m lang),

Mammuthus primigenius: ab 500/400.000 J. bis 3730 BP; relativ klein, schwarzes Fell (!), in Sibirien reichte eine Unterart (*M. p. sibiricus*) bis ins älteste Holozän (kleiner als die hochglazialen Formen), von denen sich dann die Überlebenden der Wrangel-Insel im Eismeer (7000 – 3730 BP) ableiten. Daneben ein 7900 RCJ alter Mammutfund von der St-Paul-Insel in der Bering-See (s.u.). Nach mtDNS-Daten lebten Wollhaarmammuts noch vor mindestens 10500 Jahren (bis zu einem Zeitpunkt in dem Intervall zwischen 10500 und 7600 Kalenderjahren BP) in Zentralalaska (sedimentäre mtDNA). Nach neuesten Daten Mammuts auf der St-Paul-Insel vor Alaska noch vor 5600 +/- 100 Jahren (PNAS 113: 9310), Aussterben dort mit Gewissheit völlig unabhängig vom Menschen („Verdursten“: Mangel an Süßwasser).

Genetische Untersuchungen von 45000 und 4000 Jahre alten Mammuts zeigten einen Einbruch der Population vor 300.000 Jahren, gefolgt von einer Erholung der Population bis vor 12000 Jahren, als die Festlandpopulation ausstarb; es blieben dann über Jahrtausende nur Inselformen von wenigen hundert Exemplaren erhalten, deren verminderte genetische Diversität zum Aussterben beigetragen haben könnte (Nat. 520: 589).

Ansonsten starben die Mammute in allen drei Kontinenten ihrer Verbreitung vor 12000 bis 10000 J aus, die letzten kontinentalen Funde aus Amerika und Europa sind ca. 12000 J., aus Sibirien (ex Wrangel-Funde) 9600 J. alt; in Alaska 11500 +/- 150 RCJ, in Großbritannien 14000 Kalenderjahre.

Durch den Anstieg des Meeresspiegels wurde die Wrangel-Insel vor ca. 13/12000 J. vom Festland isoliert; die dort lebenden Mammuts konnten eine eigene Rasse bilden, < 3 m hoch (Festlandmammuts > 4 m). Vor der Isolation erreichten auch die Wrangel-Mammuts Normalgröße. Es besteht eine Fossilücke bis 7000 BP; zu diesem Zeitpunkt hatten alle Wrangel-Mammuts schon die Zwergform erreicht. Allerdings verkleinerten sich vor 12000 J auch die Mammute auf dem Festland als Ausdruck einer sich verschlechternden Nahrungssituation, da das Klima wärmer und feuchter wurde und die artenreiche Steppentundra mit Gräsern, Seggen und Kräutern durch ärmeren, weniger produktiven Nadelwald und sumpfige Tundra abgelöst wurde. Auf der Wrangel-Insel blieb dagegen (bis heute) die ursprüngliche Mosaikvegetation erhalten, die anderswo während des Klimaoptimums, das in dieser Region vor 9500 bis 8000 J bestand, verloren ging; bis heute haben sich auf der Wrangel-Insel Relikte der pleistozänen Tundrasteppes mit ihrer hohen Diversität an Steppenpflanzen erhalten, während sich auf dem Festland diese reiche, mosaikartige Steppentundra in Sumpftundra und Nadelwälder verwandelte, wodurch die großen pleistozänen Steppentiere erloschen. Keine Anzeichen für die Beteiligung des Menschen

am Aussterben des Mammuts auf der Wrangel-Insel. Allerdings gibt es archäologische Hinweise auf eine menschliche Besiedlung der Wrangel-Insel mindestens ab 4300 BP, vor ca. 4000 J. breiteten sich die Denbigh-arktischen „small-tool-tradition-Leute“ auf dem Seeweg aus. Nach wie vor (auch in 2004) unerklärlich ist die Fossilücke auf der Wrangel-Insel zwischen 12000 und 8000 BP.

[Achtung; alle nachfolgenden Daten sind Radiocarbon-Jahre]:

Auf der St. Paul-Insel in der Bering-See wurde ein 7908 +/- 100 J. alter Mammutzahn gefunden. Das Aussterben der Mammutpopulation auf dieser Insel dürfte nicht auf menschliche Einflüsse zurückzuführen sein; die Insel wurde erst in jüngerer Zeit vom Menschen entdeckt. Durch den Anstieg des Meeresspiegels verkleinerte sich die Insel zunehmend, bis sie nicht mehr groß genug war, eine Mammutpopulation zu tragen (Inzucht usw.); man geht davon aus, dass eine Insel mindestens > 100 qkm groß sein muss, damit eine Rüsseltierpopulation dort auf Dauer überleben kann. Die St.-Paul-Insel liegt zwischen Sibirien und Alaska. Vor 7900 BP lag der Meeresspiegel um die St.-Paul-Insel noch 22 m tiefer. Vor 13000 BP (d.h. nach dem ersten Meeresspiegelanstieg, der Sibirien von Alaska trennte) waren diese Inseln (Pripilofs), einschl. derer, die heutzutage unter dem Meeresspiegel verschwunden sind, noch Höhenzüge auf einer großen Insel, die von kleineren Inseln begleitet zwischen Sibirien und Alaska lag. Und noch vor 7900 BP, bei einem Meeresspiegel 22 m tiefer als heute, war die St-Paul-Insel 5 – 10 x größer als rezent, erst vor weniger als 5000 BP (4 m unter rezent) wurde die Insel auf ihre heutige Ausdehnung (91 qkm) reduziert.

Auf dem Festland Alaskas erloschen die Mammute schon vor 11500 +/- 150 BP. Bering-See-Inseln, die vor 11500 J noch mit dem Festland verbunden waren und erst später zu Inseln wurden (wie St. Lawrence), haben bisher noch keine postpleistozänen Mammutfunde geliefert, offenbar waren die Mammute hier schon wie auf dem Festland, mit dem diese Inseln ja noch verbunden waren, im Pleistozän ausgestorben. Die Pripilof-Inseln (wie St. Paul) wurden dagegen schon vor ca. 13000 BP vom Festland isoliert (Meeresspiegel: - 88 m), also zu einem Zeitpunkt, als die Mammute noch weit verbreitet waren. Im nördlichsten Sibirien überlebten die Mammute auf dem Festland bis vor 10000 BP (naA 9600 BP). Die Wrangel-Insel weist aber eine Fossilücke zwischen 12000 BP (als sie noch mit dem Festland verbunden war) und 8000 BP (viele km vom Festland entfernt) auf. Offen ist daher die Frage der Rekolonisation versus taphonomischer Artefakt bei kontinuierlicher Besiedlung. Vermutlich haben die Mammute auch auf anderen, jetzt überfluteten Inseln der Bering-See länger überlebt als auf dem Festland (Nat. 429, 747).

Neue Daten belegen, dass die Mammute auf der St.-Pauls-Insel im Bering-See erst vor 5600 +/- 100 Jahren ausstarben. Ursache war ein Mangel an Süßwasser auf der sich verkleinernden Insel. Auch auf anderen Inseln in Beringia überlebten Mammuts länger als auf dem Festland. Die Vegetation der St.-Pauls-Insel war zur Zeit des Aussterbens des Mammuts stabil. Menschen erreichten die Insel erst im Jahr 1787. Zwischen 7850 und 5600 BP wurde das Klima auf der Insel trockener, die Süßwasservorräte gingen zurück. Der Süßwassersee, der die Mammuts mit Wasser versorgte, verdunstete zu einem Salzsee, wohl durch langanhaltende Trockenheit, möglicherweise gefördert durch den Wasserverbrauch der Mammuts selbst. Mangel an Süßwasser könnte bei Extinktionsereignissen auf Inseln eine größere Rolle spielen als bisher angenommen. Mammut-DNA und Fäkalienpilze bezeugen, dass der Süßwassersee von den Mammuts bis vor 5600 Jahren als Wasserquelle genutzt wurde; danach reißt der Nachweis von Mammut-DNA und den betreffenden Pilzen ab. Das die Tiere dehydrierten, belegen auch Untersuchungen an mehreren fossilen Knochen. Die Mammuts von St. Pauls sind offenbar verdurstet (PNAS 113: 9310; Nat. 536: 128).

Genetische Vergleiche zwischen einem 45000 Jahre alten Festland-Mammut aus Sibirien und einem 4300 Jahre alten Wrangel-Mammut sprechen dafür, dass die letzten Mammuts schädliche Mutationen akkumulierten (vor allem Deletionen), die sowohl Aussehen wie Verhalten verändert haben könnten. Vor 4300 Jahren dürfte die Populationsgröße nur noch ungefähr 300 Exemplare betragen haben. Verhalten und Geruchssinn dürften beeinträchtigt gewesen sein, das Fell transluzent und glänzend (PLoS Genet. 13; e1006601).

Eine aDNA-basierte Studie aus dem Jahr 2010 (NYSTRÖM V. et al., Proc Roy Soc. B. 2010) kam zu dem Ergebnis, dass die Mammuts auf der Wrangel-Insel (die durch den steigenden Meeresspiegel vor 9000 Jahren vom Festland abgeschnitten war) vor 3700 Jahren in vermutlich kürzester Zeit ausstarben, offenbar aufgrund einer (unbekannten) Katastrophe wie evtl. einer schnellen Klimaveränderung, einer Krankheit oder Einwanderung von Menschen (zu einem früheren Zeitpunkt als bisher dokumentiert). Erbkrankheiten können nicht verantwortlich gewesen sein, denn trotz geringer Genvielfalt sei die Population stabil gewesen und die genetische Variabilität nahm in den letzten Jahrtausenden vor dem Aussterben sogar wieder leicht zu. Die jüngsten Daten von der Wrangel-Insel sind 3685 ± 60 Jahre für einen Zahn und 3730 ± 40 Jahre für einen Stoßzahn (RC-Jahre umgerechnet auf BP); der erste Nachweis menschlicher Besiedlung der Wrangel-Insel datiert auf 3360 ± 155 Jahre.

Im späten Pleistozän waren Mammute noch häufig im nördlichen Eurasien; da sich nur wenige Mammutfossilien aus dem späten Pleistozän auf der Wrangel-Insel finden, nimmt man an, dass Mammute die Wrangel-Region, die später zur Insel wurde, nur gelegentlich besuchten. Dazu passt die hohe genetische Variabilität der Wrangel-Mammute > 12000 Jahre, die für eine große Population spricht, die eine kontinuierliche Tundra-Steppen-Region besiedelte.

Die letzte Verbindung der Wrangel-Insel mit dem Festland ging vor ca. 9000 Jahren verloren. Zwischen 12000 und 9000 Jahren finden sich keine Mammutfossilien auf Wrangel; ab < 9000 Jahren ist die genetische Diversität der Wrangel-Mammuts deutlich geringer und die genetische Zusammensetzung abweichend von den Funden > 12000 Jahre. Dies spricht für ein Aussterben der lokalen Population vor 12000 Jahren und eine Rekolonisierung der Wrangel-Insel etwa 3000 Jahre später, oder es gab mindestens einen demographischen Bottleneck (da der dominierende Haplotyp > 12 TA auch < 9 TA erhalten blieb). Jedenfalls scheint das Fehlen von Mammutfossilien zwischen 12 und 9 TA auf einem demographischen Event und nicht auf einer Überlieferungslücke zu beruhen.

Die Haplotypen < 9 TA stehen in einem sternförmigen Muster des Haplotyp-Netzwerks – ein Hinweis auf die Expansion der Populationsgröße nach einem Bottleneck durch einen Gründerevent. Die genetische Diversität nahm dann sogar wieder leicht zu, wohl durch Mutationen ausgehend von einem einzelnen Haplotyp der Gründerpopulation.

Die Population blieb genetisch und von der Stärke her bis vor ca. 3700 Jahren stabil, auch in Einklang mit der Fossilüberlieferung, und die Extinktion muss plötzlich erfolgt sein. Möglicherweise traf der Mensch früher auf Wrangel ein als bisher überliefert?

Im Jahr 2020 zeigte dann eine Studie, dass sich bei den letzten Wrangel-Mammuts aufgrund von Inzucht (bei stark zurückgehender Populationsstärke) krankhafte Mutationen angesammelt hatten (homozygoter Zustand für diese Allele), die u.a. neurologische Entwicklung, Insulin-Signalwege, Fruchtbarkeit und Geruchssinn beeinträchtigten. In vitro wurden diese Mutationen nachgebaut und geprüft, welche Auswirkungen die auf diese Weise fehlerhaften Proteine, die diese Zellen dann bildeten, haben; damit sollte geklärt werden, ob die Mutationen tatsächlich funktionsverändernd sind. Veränderungen im NKD1-Gen könnten die Fruchtbarkeit der Männchen vermindert haben (Oligozoospermie), Mutationen im HYL5-1-Gen weitreichende Entwicklungsstörungen (HYL5 ist für die Bildung von Zellfortsätzen [Zilien] erforderlich, die für die Entwicklung der Wirbeltiere eine große Rolle spielen). Mutationen im OR5A1-Gen nahmen die Fähigkeit, den blumigen Geruch vieler Pflanzen (via Beta-Ionone) zu riechen, Mutationen in NEUROG3 führten über den (hypermorphen) Einfluss auf Beta-Zellen des Pankreas zu Diabetes. Die letzten Mammuts waren offenbar sehr krank und nicht mehr in der Lage, Blumen zu riechen. Gegenstand der Studie waren ein ca. 45 TA altes Mammut (Mammuts damals weit verbreitet), ein ca. 20 TA altes Mammut

(Beginn des Rückgangs) und ein 4300 Jahre altes Wrangel-Mammut sowie drei moderne asiatische Elefanten.

Als minimale Populationsstärke, um in Wildpopulationen den Verlust an genetischer Diversität zu vermeiden, gelten 500 Individuen, während 1000 Individuen benötigt werden, um die Akkumulation schädlicher Mutationen zu unterbinden. Die effektive Populationsstärke des Wrangel-Mammuts wurde auf 300 – 500 geschätzt; die Insel konnte auch nur 150 bis 800 Individuen verkraften. Die Populationsgröße lag damit unterhalb der Schwelle, ab der die Akkumulation schädlicher Mutationen vermieden werden kann.

(Genome Biology and Evolution 2020; doi.: 10.1093/gbe/evz279).

Südamerikanische Huftiere: die letzten bekannten Vertreter lebten vor > 21000, aber < 44000 RCJ in Bolivien (Altiplana) (*Toxodon*, *Macrauchenia*; letzterer sogar < 27000 RCJ) (Natwiss. 94, 288).

Tapire:

Riesentapir *Tapirus (Megatapirus) augustus* (3,5 m Kopf-Rumpf-Länge, 1,5 m Schulterhöhe, 25 % größer als der heutige Schabrackentapir als größter moderner Tapir). Gegen Ende der Eiszeit starb er in seinem Verbreitungsgebiet (China, Vietnam) weitgehend aus, aus einigen chinesischen Fundstellen gibt es aber Hinweise auf Restpopulationen bis ins mittlere Holozän.

***Teratornis merriami*:** einer der größten flugfähigen Vögel aller Zeiten (> 3 m Flügelspanne) starb vor ca. 12000 Jahren in Nordamerika aus wie auch ein großer „westlicher schwarzer Geier“, während der Kalifornische Kondor bis heute überlebte. Isotopenstudien an Kollagen in Knochen (die auf die Ernährung schließen lassen) von allen drei Taxa (also auch >12000 J. alten fossilen kalifornischen Kondoren) aus dem obersten Pleistozän Südkaliforniens ergaben, dass sich die beiden ausgestorbenen Taxa nur von den Kadavern von Landtieren ernährten, während sich der kalifornische Kondor auch von Kadavern von Meerestieren wie Seehunden und von anderen Meerestieren ernährte; dies sicherte ihm in Kalifornien das Überleben, denn die Meeressäuger waren bei weitem nicht so vom Faunenschwund betroffen wie die großen Landsäuger. In Mexiko und Florida starb der Kondor dagegen auch aus --- die Isotopenuntersuchungen bestätigten, dass er sich dort nur ausschließlich von Landtieren ernährte (aufgrund der Meeresströmungen werden in Florida viel weniger große Säuger angespült als in Kalifornien). Die auf Landtiere spezialisierten Geier und *Teratornis* hatten insofern dasselbe Schicksal wie z.B. die Säbelzahniger (Sci. 306, 1466).

Zahnarme:

Riesenfaultiere wurden in Patagonien evtl. als Haustiere gehalten. Daten zum Aussterben s. Pliozän (Nordamerika: um 11000 BP; Südamerika: um 10000 BP; Karibik: 4400 BP).

Funde von *Megatherium americanum*, die bisher auf < 9000 Jahre datiert worden waren, wurden später auf 10600 (Spanne: 10250 – 12730) BP redatiert. Ein anderer Fundplatz aus Argentinien datiert auf 10440 – 9400 BP.

In der White Sands Wüste (Neumexiko) fand man 10 – 15 TA alte Spuren von einem Riesenfaultier, das von Menschen gejagt wurde und in einem Szenario endete, das auf einen Kampf deutet (es stellte auch auf die Hinterbeine) (www.antropus.de)

Glyptodonten bzw. Riesengürteltiere in Südamerika noch in histor. Zeit? (Legenden patagonischer Indianer).

Für *Glyptodon* liegen direkt datierte Funde vor, die 25500 Jahre alt sind, und jüngere Daten zwischen 9600 und 10500 Jahre für begleitende Holzkohle, wobei es nicht gesichert ist, dass die *Glyptodon*-Reste das gleiche Alter wie die Holzkohle haben. *Doedicurus* überlebte mit Gewissheit ins Holozän; 8400 BP für ein Fragment eines Oberarmknochens von Buenos Aires und 7500 BP für umfassende Funde aus La Moderna in NO-Argentinien (Wikip.).

Holmesina (Südamerika und südl. Nordamerika, 2 m lang, ca. 1,1 m hoch, 230 kg), ad Pampatheriidae

Insgesamt waren die Ozeane, Afrika und Südostasien nicht oder nur minimal von der oberpleist. Extinktion betroffen, Europa erlitt moderate Aussterberaten. Amerika, Australien (60 Wirbeltierarten erloschen!), Madagaskar und viele ozeanische Inseln erfuhren dramatische Extinktionen; so erloschen in Nordamerika 73 % aller Gatt. > 44 kg, überwiegend zwischen 12500 und 11000 J, d.h. in einer Phase starken Klimawandels in Nordamerika, aber auch der ersten menschlichen Besiedlung. So erloschen allein in Nordamerika 30 Gatt. von Grasfressern > 50 kg (alle Mammute, Mastodonten, Riesenfaultiere, Glyptodonten, Pferde, Tapire, Kamele, Pekaris = Nabelschweine, Hirsche ieS., Säbelzahnkatzen), in Südamerika viele Edentata, Caviomorpha, Pekaris (Nabelschweine); alle Säbelzahnkatzen, Hirsche, Pferde, Mastodonten; viele Kamele; insgesamt sind in den 1000 J. zwischen 11000 und 10000 BP in Gesamtamerika 57 große Säugerarten erloschen. Je größer die Art war, desto wahrscheinlicher starb sie aus. Auch alle Pflanzenfresser Australiens, Amerikas und Europas mit > 1000 kg starben vor ca. 10000 J. aus; 75 % aller Pflanzenfresser zwischen 100 und 1000 kg, 41 % zwischen 5 und 100 kg und 2 % aller Pflanzenfresser < 5 kg.

In Australien verschwanden viele Raubbeutler, Riesenbeutler (Diprotodonten), Ameisenigel und Känguruhs.

Europa, Asien und besonders Afrika kamen glimpflicher davon: nur Mammuts, Riesenhirsche und Wollnashörner starben aus, alle anderen (Hyänen, Löwen, Pferde, Flußpferde) zogen sich nur aus Europa zurück. Geparden sind irgendwann zwischen 13000 und 3000 J. durch einen genetischen Flaschenhals gegangen sind wären beinahe ausgestorben; gleiches gilt für den Großen Panda.

Ursachen des Aussterbens:

Am Ende des Pleistozäns/im frühen Holozän erloschen mehr als die Hälfte aller 167 Gattungen großer Landsäuger (> 44 kg).

BENTON (2007) gibt folgende Zusammenfassung:

Nordamerika: 73 % der Großsäuger (33 Gattungen): alle Rüsseltiere, Pferde, Tapire, Kamele, Bodenfaultiere, Glyptodonten; diverse Raubtier- und Hirschtaxa

Südamerika: 80 % der Großsäuger (40 Gattungen): alle Litopterna, Notoungulata, Pferde, Mastodonten; diverse Taxa der Zahnarmen, Nagetiere, Carnivoren, Pekaris, Kamele, Hirsche (nach neueren Angaben: 52 Gattungen, entsprechend 83 % der Megafauna)

Australien: 55 Arten, darunter Taxa der Ameisenigel, Raubbeutler, Wombats (alle Diprotodonten), Wallabys und Känguruhs

Europa: „nur“ Mammut, Riesenhirsch, Wollnashorn (Pferd, Moschusochse, Hyäne und Saigaantilope verlegten lediglich ihre Verbreitungsgebiete)

Afrika und Asien waren nur geringfügig vom Aussterben betroffen.

Die Korrelation der Aussterbewahrscheinlichkeit mit der Größe soll mit der Fortpflanzungsrate zusammenhängen: erloschene Arten pflanzten sich langsam fort, überlebende Arten pflanzen sich schneller fort und lebten eher zurückgezogen in Wäldern oder Gebirgen.

Relativ gesehen wurde die Megafauna auf Inseln sogar stärker reduziert als auf den Kontinenten (bei geringerer Ausgangsgröße der jeweils größten Taxa). In Südamerika stellten die Gomphotheren mit 7,58 t die größten Fruchtfresser; rezent ist der Tapir (300 kg) dort der größte Fruchtfresser. Auf Madagaskar erfolgte dagegen eine Reduktion in der Größe des größten Fruchtfressers um fast 98 %: vom Madagaskarstrauß (450 kg) auf 10 kg bei einer dort noch lebenden Schildkrötenart; in Mauritius von 100 kg (Riesenschildkröte) auf 0,54 kg (eine fruchtfressende Fledermaus) (Sci. 324, 42).

Eurasien (mit einigen Hinweisen auf Nordamerika):

Populationsstärke und Aussterben von Megafauna-Herbivoren (Nat. 479, 359):

Bison (*Bison priscus* / *Bison bison*):

gradueller Rückgang der genetischen Diversität zwischen 50 und 30 TA

Wollnashorn:

kein Hinweis auf Abnahme der genetischen Diversität als Ursache für das Aussterben;
weit verbreitet in Eurasien bis zu seinem Aussterben vor 14000 Jahren BP

Mammut:

kein Hinweis auf Abnahme der genetischen Diversität als Ursache für das Aussterben; plötzlicher Rückgang der genetischen Diversität lange Zeit vor dem Aussterben, danach genetische Stabilität bis zum Aussterben

Moschusochse (*Ovibus moschatus*):

gradueller Rückgang der genetischen Diversität zwischen 50 und 30 TA

Höhlenbär:

gradueller Rückgang der genetischen Diversität zwischen 50 und 30 TA (letzter direkter RC-datierter Nachweis lt. Wikipedia vor 24000 RC-Jahren = 27800 Kalenderjahren)

Höhlenlöwe:

plötzlicher Rückgang der genetischen Diversität lange Zeit vor dem Aussterben, danach genetische Stabilität bis zum Aussterben

Bei Bison, Moschusochse und Höhlenbär kam es zu einem graduellen Rückgang der genetischen Diversität zwischen 50 und 30 TA, während beim Mammut und Höhlenlöwen die genetische Diversität schon lange vor dem Aussterben einbrach und dann aber bis zur Extinktion konstant blieb. Für Pferd, Rentier, Bison und Moschusochse fand sich eine positive Korrelation zwischen der Größe des verfügbaren geeigneten Lebensraum und der genetischen Diversität. Insgesamt ließ sich zeigen, dass das Klima eine wesentliche Triebkraft für Veränderungen in der Populationsstärke der Megafauna in den letzten 50 TA darstellte.

Vor ca. 34000 Jahren nahm die Populationsstärke von Pferd, Rentier und Moschusochse in Eurasien zu. Das Mammut nahm in Eurasien und das Pferd in Nordamerika dagegen erst vor dem LGM vor 26000 Jahren zu; dies gilt vermutlich auch für das Mammut in Nordamerika und das Wollnashorn Eurasiens; die Population der nordamerikanischen Bisons ging dagegen zurück.

Vor 34000 Jahren ging das relativ warme MIS3-Stadium in kalte, aride voll-glaziale Bedingungen über (MIS 2, ab 30000 BP). In Nordamerika gab es zu diesem Zeitpunkt keine Menschen, aus dem Norden Sibiriens gibt es ebenfalls nur wenige Besiedlungsnachweise. Die demographischen Veränderungen der Säugerfaunen in diesem Zeitraum müssen also dem Klima zugeschrieben werden.

Das Wollnashorn blieb bis zuletzt in Eurasien weit verbreitet und verschwand plötzlich – ohne vorausgehenden Einbruch der genetischen Diversität – vor ca. 14000 Jahren, während sich das Mammut nach Norden zurückzog. Die Populationen beider Arten wurden wahrscheinlich zunehmend fragmentiert (für das Mammut statistisch nicht gesichert), wobei dann zunehmende Isolationseffekte eine Rolle spielten. Dies gilt möglicherweise auch für den Moschusochsen, der vor 2500 Jahren in Eurasien verschwand, und das Steppenbison in Nordamerika, das möglicherweise dort bis vor einigen Jahrhunderten überdauerte.

Keine Isolationseffekte lassen sich dagegen bei Wildpferden Eurasiens und nordamerikanischen Rentieren (Karibus) nachweisen; ihre Populationen blieben offenbar miteinander verbunden (panmiktisch).

Welchen Einfluss hatte der Mensch auf die Extinktionen?

Wollnashorn und das eurasische Mammut erfuhren eine fünf- bis zehnfache Zunahme der Populationsstärke zwischen 34000 und 19000 Jahren BP; damit überlappen sie sich mit dem modernen Menschen für mindestens 10000 Jahre, was gegen ein Blitzkrieg-Szenario oder Infektionskrankheiten („Hyper-Disease“) spricht.

Auch gibt es keine Hinweise darauf, dass die Menschen relevanten Einfluss auf die Populationen der **Moschusochsen** nahmen; Reste von ihnen finden sich nur an 1 % der archäologischen Fundstellen in Europa und 6 % in Sibirien. Zwischen 21000 und 6000 BP nahm der potentielle Lebensraum für Moschusochsen um ca. 60 % ab, außerdem besteht eine enge Korrelation zwischen Klimaveränderungen und der genetischen Diversität des Moschusochsen. Die Demographie der Moschusochsen wurde also allein vom Klima bestimmt, wobei eine Rolle spielen dürfte, dass der Moschusochse wegen seiner extremen Temperaturempfindlichkeit ein sehr sensibler Indikator für Erwärmungen ist: er verträgt keine hohen Sommertemperaturen und die 10-Grad-Sommer-Isotherme begrenzt sein heutiges Verbreitungsgebiet nach Süden.

Beim **Wollnashorn** gibt es nach dem LGM nur geringe räumliche Überlappungen mit paläolithischen Menschen; weniger als 11 % der archäologischen Fundstellen in Sibirien beherbergen seine Reste. Er diente in Sibirien offenbar nicht als regelmäßige Nahrungsquelle. In Europa, wo sich das Wollnashorn nur in den letzten 2000 Jahren vor seinem Erlöschen mit dem Menschen überschneidet, kann dagegen nicht ausgeschlossen werden, dass der Mensch das endgültige Aussterben lokal besiegelte. Allerdings erlosch es in Europa und Sibirien zur gleichen Zeit.

Reste vom **Mammut** finden sich dagegen an 40 % aller archäologischen Fundstellen in Europa und 35 % in Sibirien; nach dem LGM ging dieser Anteil aber in Sibirien zurück, wohl als Folge des Rückzugs der Mammuts nach Norden – noch bevor der Mensch weiter nach Norden vordrang. In Südsibirien spezialisierten sich die Menschen dann auf andere Beutetiere.

Für die sibirischen Mammuts vermutet man eine Kombination aus Klimaveränderung und Bejagung. Die Untersuchung von 23000 Mammutknochen zeigte, dass viele an Kalziummangel und Osteoporose litten – wohl als Folge der veränderten Vegetation nach Ende der Eiszeit. Das machte sie empfindlich für Knochenbrüche – ein falscher Schritt reichte. Dies dürfte sie zu einem einfacheren Jagdwild für Menschen gemacht haben als zu früheren Zeiten. Die Osteoporose schränkte die Mobilität der Tiere ein. Diese ungünstige Entwicklung begann vor ca. 20 TA. Wie ein Einzelfund aus Sibirien zeigte, wurden sie mit einem Wurfspeer mit einer Spitze aus Quarzgestein gejagt. Insgesamt gesehen sind direkte Hinweise für die Mammutjagd aber nur selten zu finden. (nach www.antropus.de)

Für das **Wildpferd** bot sich im mittleren Holozän ein weiter Lebensraum quer durch Eurasien; das Aussterben in der Wildnis lässt sich nicht mit Klimaveränderungen erklären. Der Rückgang der genetischen Diversität beim Wildpferd (ebenso beim Bison und in geringerem Umfang beim Rentier) könnte die Folge der Ausbreitung der Menschen in Europa und Asien sein. Diese drei Arten dürften in viel größerem Umfang vom Menschen beeinflusst worden sein als die vorher behandelten Arten. Bison und Pferde finden sich an den meisten archäologischen Fundstellen (Pferd: 58 % in Europa; 66 % in Sibirien), außerdem überlappten sich ihre Verbreitungsgebiete nach dem LGM in Europa und Sibirien großflächig mit denen der Menschen.

Beim **Bison** reduzierte sich die genetische Diversität ab 35000 BP in enger Korrelation mit dem Klima als Grund für demographische Veränderungen. Die Populationsstärke ging um vier Fünftel zurück; die Populationen waren vor 11000 Jahren in Nordamerika bereits stark fragmentiert. Dies korreliert zeitlich mit den massiven Klimaveränderungen am Übergang Pleistozän/Holozän, aber auch der zunehmenden Populationsstärke bei den potenziellen Konkurrenten (Elch, Hirsch). Der beschleunigte Rückgang der genetischen Diversität setzte allerdings bereits vor 16000 Jahren ein, was mit der ersten menschlichen Besiedlung Nordamerikas zeitlich zusammenfällt. Das Bison war als Nahrungsquelle sehr beliebt (Nachweis an 77 % der archäologischen Fundstellen in Sibirien).

Rentiere waren ebenso beliebte Beutetiere in Nordamerika und Eurasien und finden sich beispielsweise an 67 % aller sibirischen Fundstellen. Im Gegensatz zu Bison und Wildpferd verkleinerte sich aber ihr potenzieller Lebensraum zwischen 21000 und 6000 BP um 84 %. Domestizierte Rentiere besiedeln den arktischen Raum. Der Erfolg des Rentiers könnte auf seiner hohen Fruchtbarkeit beruhen, ebenso auf ökologischer Flexibilität. Im Gegensatz zu allen anderen Vertretern der Cervidae besitzen beim Rentier beide Geschlechter Geweihe. Rentiere stellen die einzige voll domestizierte Art unter den Cervidae. Genetische Untersuchungen fanden als Anpassung an die Verhältnisse in der Arktis spezielle Genvarianten für Vitamin-D-Metabolismus, modifizierte Bildung und Transport von Fetten,

Störungen des Tagesrhythmus sowie die Differenzierung und Wanderung von Neuralleistenzellen; letztere werden auch mit der Zähmheit der Rentiere in Verbindung gebracht (Sci. 364: 1131).

Insgesamt gesehen reagierte also jede Art anders auf die Herausforderungen von Klimawechsel, Neuverteilung der Lebensräume und menschliche Bejagung. Das Aussterben von Moschusochsen und Wollnashörnern dürfte allein dem Klima anzulasten sein (mit möglichen Ausnahmen für das Wollnashorn in manchen Gegenden Europas), eine Kombination aus klimatischen und anthropogenen Gründen für das Verschwinden von Wildpferd und Steppenbison. Unklar sind dagegen bislang noch die Gründe für das Verschwinden des Mammuts (Nat. 479, 359).

Aussterben der Höhlenbären (Sci. Nat. 103: 92)

Bei den Höhlenbären unterscheidet man drei Arten. Sie stammen von der mittelpleistozänen Art *Ursus deningeri* ab. In Europa entwickelten sich zwischen 414 und 173 TA *Ursus ingressus* (syn. *U. kanivetz*) (Süd-, Mitteleuropa bis Ural) und *U. spelaeus* (überwiegend Westeuropa, aber auch östlich bis zum Altai: mehrere Unterarten). Hinzu tritt *Ursus kudarensis* aus dem Kaukasus und Ostsibirien.

Kladogramm:

--- *U. arctos*

--- *U. (deningeri) kudarensis*

--- *U. spelaeus* + *U. ingressus* (+ vor 25600 bzw. 24800 Jahren)

Der Rückgang der Höhlenbären begann nach paläogenetischen Untersuchungen schon vor 50.000 Jahren, das Erlöschen in Europa erfolgte aber nahezu gleichzeitig < 30.000 BP. Bejagung, Konkurrenz um Höhlen mit den Menschen, aber auch die Jagd auf überwinternde Höhlenbären durch Höhlenlöwen und Höhlenhyänen (*Crocota crocuta spelaea*) werden als mögliche Gründe vermutet. Die zunehmende Kälte während des LGM führte zu längerem Winterschlaf und damit auch erhöhter Vulnerabilität gegenüber Beutegreifern und Menschen.

Der jüngste sichere Höhlenbärennachweis stammt aus einem Karstgebiet nördlich der Karpaten in Südpolen (20930 +/- 140 RC-Jahre, entspricht 26100 – 24300 Kalenderjahre BP). Es gibt zwar einige wenige als (z.T. deutlich) jünger geltende Funde, die aber entweder nicht genetisch als Höhlenbären bestätigt sind, oder deren Datierung unsicher ist (z.B. Geissenklösterle, Bärenloch). Kritische Daten stammen auch aus Spanien (Rebolal Höhle, 13785 BP) und Ural (16470 BP). Ein Überleben über 25000 – 26000 BP hinaus ist also nicht sicher auszuschließen, bedarf aber genetischer Bestätigung und zuverlässiger Datierung.

Das vermutliche Aussterben des Höhlenbären vor 25 – 26 TA fällt damit in die kälteste Phase der letzten Eiszeit (Grönland Stadial 3), so dass die Klimaverschlechterung das Erlöschen begründen dürfte: die verringerte Produktivität der Pflanzen ist besonders für einen reinen Herbivoren wie den Höhlenbären kritisch. Der Höhlenbär benötigte Wälder; Steppen, Tundren und offene Landschaften waren für ihn kein brauchbarer Lebensraum.

Offenbar kam es vor dem endgültigen Aussterben zu einer Fragmentation der Restpopulation in Europa. Im Karst-Hochland nördlich der Karpaten fanden sich mehrere der jüngsten sicher datierten und genetisch bestätigten Höhlenbären; günstiges, milderes Mikroklima, ständiger Zugang zu fließendem Wasser und eine günstigere Vegetation könnten die Region zu einem

„kryptischen nördlichen Refugium“ gemacht haben. Selbst auf dem Maximum der letzten Vereisung stoppten die Gletscher 200 km nördlich dieser Region.

Es gibt inzwischen auch mehrere andere, indirekte Indizien für einige „kryptische nördliche Refugien“, vor allem aufgrund genetischer Untersuchungen moderner Populationen einiger Arten (*Clethrionomys glareolus*, *Microtus arvalis*, *Vipera berus*).

Zur gleichen Zeit wie die Höhlenbären (26 – 25 TA) starben auch der Kurzschnauzenbär *Arctodus simus* in Ost-Behringia und *Palaeoloxodon naumanni* in Japan aus. Das zweite Cluster periglazialer Extinktionen findet sich dann erst deutlich nach dem LGM vor 14000 – 11000 BP. In Asien starben die Höhlenbären wohl schon deutlich früher aus (jüngster Nachweis vor 35800 Jahren im Ural).

Alter der jüngsten unstrittigen Funde:

Stajnia Höhle Polen: *U. ingressus*, 25267 (25648 – 24807) BP

Grotta Sopra Fontana Marella, Italien, nicht genetisch untersucht; 26058 (26516 – 25712) BP

Stajnia Höhle Polen: *U. ingressus*, 26101 (26360-25905) BP

Vindija Höhle Kroatien: *U. ingressus* 26221 (26516 – 25985) BP

Szeleta Höhle Ungarn: nicht genetisch untersucht, 26317 (26681 – 26006) BP

Wenig älter sind auch Funde aus Spanien, Frankreich (27934), Schweiz (28216) Österreich (28249 BP).

Indien:

In Indien überlebten 20 von 21 Großsäugerarten in den letzten 100 TA (teilweise sogar seit 200 TA); die meisten Arten konnten sich an die Fragmentierung ihrer Habitate anpassen, es kam lediglich zu einigen Veränderungen der Verbreitung innerhalb Indiens (PNAS 111: 5848).

Nordamerika:

Computerberechnungen für das Mammut Nordamerikas sprechen dafür, dass es vor 11000 J. ausgerottet wurde (s.u.). Für das Aussterben des Riesenbären *Arctodus simus* (der etwa zeitgleich verschwand) kann der Mensch dagegen kaum verantwortlich gemacht werden, da Indianer bis zum Eintreffen der Europäer aus Furcht selbst die kleineren Grizzlys nicht bejagten und deren Lebensräume gar nicht besiedelten; umso mehr hätten sie sich vor dem Riesenbären fürchten müssen, den sie kaum hätten bezwingen können. Man vermutet sogar, dass das Aussterben von *Arctodus simus* die Voraussetzung dafür war, dass überhaupt Jägerstämme von Sibirien nach Nordamerika vordringen konnten.

In einem im Moor konservierten Mastodon (Ohio, 11000 J) fand man als Mageninhalt Seerosen, Sumpf- und Riedgras und führt daher das Aussterben auf trockeneres Klima mit dem Verschwinden der bisher zahlreichen Sumpf- und Seengebiete zurück. (Im Darm fand man sogar lebende und kultivierbare Bakterien der Art *Enterobacter cloacae*; die Möglichkeit der rez. Kontamination wurde mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen).

Ein rein klimatisch begründetes Aussterbemodell ist aber insofern unzureichend, weil es nicht erklärt, wieso viele Tierarten ähnliche Klimaänderungen in den vorausgehenden Zeiträumen unbeschadet überstanden hatten; die eiszeitlichen Säuger zeigten 2 MA lang eine enorme klimatische Toleranz.

Eine Hypothese (in Anlehnung an rezente Beobachtungen über den Einfluß der afrikan. Elefanten auf Flora, Biotopbildung und Begleitfauna) nimmt an, daß die anthropogene Ausrottung bestimmter Schlüsselspezies (besonders Mastodonten, Mammuts) zur Umkehrung des positiven Einflusses dieser Tiere auf die Landschaftsbildung führte; offenes Waldland und Savannen verdichteten sich in geschlossene Wälder oder bildeten uniforme Hochgrassteppen, was dann in einem Dominoeffekt zum Aussterben von Tieren führte, die vom Menschen gar nicht bejagt wurden.

Befunde aus dem Ice Core Drilling Projekt in Grönland sprechen andererseits für wichtige klimatische Gründe: die früheren Zwischeneiszeiten waren durch erhebliche kurzfristige Klimaschwankungen gekennzeichnet, so dass die mosaikreiche, artenreiche Steppentundra persistierte (mit Birken als dominierender Baumart und erheblicher Graskomponente). Die homogene strenge Zonierung der Tundra und Borealwälder im Holozän führte dann aber zum Aussterben der Megafauna, da die konstanten Klimaverhältnisse eine Durchmischung der Flora und mosaikartige Komposition verhinderten. Die Megafauna war an eine produktive Mosaikvegetation angepaßt, dominiert von Grasland. Heute gibt es kein Analogon zu dieser Mosaikvegetation; nur auf der Wrangel-Insel, wo sie am längsten als Reliktbiotop persistierte, überlebten auch die Mammuts am längsten.

Bis vor 14000 J bewohnte *M. primigenius* ganz **Nordeurasien**; zu diesem Zeitpunkt breitete sich aufgrund der Erwärmung der Wald weiter nordwärts aus, das Mammut zog sich ins arktische Sibirien zurück. Seit ca. 11500 J verschwand dann auch dort die klassische Mosaikvegetation, einhergehend mit Befunden aus dem Grönlandeis, dass es vor 11500 J zu einem weiteren Temperaturanstieg kam, der dann bei 10000 J ein Plateau erreichte. Vor 10500 J (naA 9600 J) waren dann die Mammute auch in Sibirien ausgestorben (Ausnahme: Wrangel-Insel).

Eine Computersimulation (Sci. 292, 1893) konnte demgegenüber ein anthropogenes „Overkill“- bzw. „Blitzkrieg“-Szenario für das Aussterben der großen **nordamerikanischen** Herbivoren (30 von 41 Arten) eindeutig *bestätigen*, auch wenn verschiedene Variablen in größerem Umfang variiert wurden und obwohl man von nur langsamem Bevölkerungswachstum der Menschen (Fixpunkt: 13400 BP ältester sicherer Besiedlungsnachweis, kurz vor dem fossilen Nachweis der ersten Extinktionen), gleichmäßiger (zufälliger) Bejagung aller relevanten Arten und relativ geringen Bejagungsaktivitäten ausging. Die Studie kam zu dem Schluss, dass die Extinktionen nahezu zwangsläufig erfolgen mussten und es eher überraschend ist, wieso drei größere herbivore Arten wie Elch, Bison und Hirsch (*Cervus elaphus*) überhaupt überlebten, während ähnliche, nahe verwandte Arten erloschen. Möglicherweise war deren Verbreitungsgebiet weit nach Norden in Kanada ausgedehnt, und das Bison könnte überlebt haben, weil die menschliche Besiedlungsdichte in der trockenen Steppe und Prärie niedriger war.

Die jüngsten nachgewiesenermaßen kalibrierten (korrigierten) C-14-Daten der ausgestorbenen Megafauna betragen 12260 BP; der mediane Extinktionszeitpunkt nach dem Computermodell betrug 1229 Jahre nach dem Eintreffen der Menschen, je nach Art zwischen 801 und 1640 Jahren. Die Modellergebnisse passen also gut zu den geologischen Daten, wie auch in dem Modell für 32 von 41 Arten richtig vorhergesagt wurde, ob sie überlebt haben oder ausgestorben sind. Die

Extinktion der Herbivoren muss erhebliche ökologische Auswirkungen gehabt haben: Änderungen der Vegetation, des Wasserhaushalts, der Insekten- und Kleinsäugerfaunen usw.

Erlöschene Arten: *Palaeolama mirifica*, *Tapirus veroensis* (beide Arten begrenzt auf die küstennahen Ebenen der Golfregion); weit verbreitete (nach dem Computermodell eigentlich überlebende, relativ kleinwüchsige) Arten: *Capromeryx minor*, *Mylohyus fossilis*, *Platygonus compressus*, *Stockoceros conklingi*; mit überlebenden Arten nahe verwandte, geographisch überlappende, morphologisch sehr ähnliche Arten: *Bison priscus* (überlebend: *Bison bison*), *Cervalces scotti* (überlebend: *Alces alces*).

Gegen die Overkill-Hypothese spricht aber die Beobachtung, dass die Großsäuger Nordamerikas von Süden nach Norden ausstarben (evtl. parallel zum Rückzug der Gletscher), während die menschliche Besiedlung in umgekehrter Richtung vordrang (s. BENTON 2007).

Eine andere Hypothese geht davon aus, dass die von den Hunden, die mit den Menschen über die Beringbrücke kamen, eingeschleppten Infektionskrankheiten zum Aussterben in Amerika beitrugen; so bestanden in den Hochlandbecken Mexikos auch vor 11000 J. noch hervorragende ökologische Bedingungen für amerikanische Mammutarten (Riesenmammut, s.o.), und es gilt als unwahrscheinlich, dass die Einheimischen die Mammutherden jagten; es wurden nur aufgeschlagene Knochen von bereits toten Tieren gefunden, aber keine Anzeichen für eine aktive, direkte Mammutjagd. Dann wäre die Infektionshypothese eine plausible Erklärung, da weder Klimawechsel noch Bejagung das Aussterben hier plausibel erklären können. Bemerkenswert sind viele missgebildete Backenzähne und Knochen bei den ca. 11000 J alten Riesenmammuts Mexikos; dies deutet auf Stress, z.B. durch Infektionskrankheiten, die von den Hunden der Clovis-Menschen (als Jagdbegleiter) übertragen worden sein könnten, z.B. Tollwut oder Staupe, die auch Artgrenzen überspringen können, evtl. könnten auch Flöhe bei der Übertragung eine Rolle gespielt haben (Doku-Film „Tiere der Vergangenheit“).

Rolle der **Tuberkulose?** (Natwiss. 93, 557; 93, 565): Knochentuberkulose führt zu typischen Läsionen, u.a. im Fußskelett, aber auch an den Rippen. Bei einem 17000 J alten Bison konnten die Fußläsionen durch Sequenzierung der fossilen DNS unmittelbar mit *Mycobacterium tuberculosis* in Verbindung gebracht werden. Untersuchungen an 113 Skeletten des nordamerikanischen Mastodon (*Mammut americanum*) zeigten in 52 % der Fälle typische tuberkulogene Resorptionen im Fußskelett (25 % von diesen hatten zusätzlich Periostreaktionen an den Rippen); wenn man berücksichtigt, dass nur ein Teil der mit Tuberkulose infizierten Tiere tatsächlich an Skelettmanifestationen erkrankt, ist davon auszugehen, dass die gesamte Population des Mastodons – zumindest in Nordamerika - von Tuberkulose betroffen war (Mammuts – *M. primigenius* - waren dagegen nicht betroffen!). Die Quote der Individuen mit Knochenläsionen war unabhängig von Körpergröße (als Indiz für Alter) oder geographischer Region. Es handelte sich also nicht nur um eine Epidemie, sondern um eine Pandemie (mindestens) im gesamten Nordamerika. Die Pandemie persistierte über viele Jahrtausende; seit mindestens 34000 BP bis zum Aussterben des Mastodons vor ca 10000 J. Daher kann die Pandemie nicht direkt zum Aussterben beigetragen haben, und offenbar hatten sich die Mastodons an die Infektion „angepasst“, so dass sie pandemisch, aber nicht fatal verlief. Dennoch könnte die Tuberkulose zum Aussterben des Mastodons am Ende des Pleistozäns beigetragen haben: Vom Menschen ist bekannt, dass eine latente Infektion mit Tuberkuloseerregern (also eine „Anpassung“) in Stresssituationen dekompenziert und in eine manifeste symptomatische Erkrankung – unbehandelt oft mit Todesfolge – übergeht. Da am Ende des Pleistozäns zahlreiche Stressoren auf die Mastodonpopulation einwirkten (Klimaveränderungen, Vegetationsveränderungen; Menschen), könnte der damit verbundene Verlust des Latenzzustandes der Infektion zu einer erhöhten Mortalität der Mastodonten beigetragen haben.

Der Tuberkuloseerreger selbst war dabei von Rindern (Boviden) nach Nordamerika eingeschleppt worden. Abgesehen von Mastodonten fand man tuberkulosetypische Knochenläsionen bei pleistozänen Säugern Nordamerikas lediglich bei Bovidentaxa, die aus Eurasien nach Nordamerika eingewandert waren; es

fanden sich keinerlei Hinweise bei Camelidae, Merycoidodontidae, Equidae, Rhinocerotidae und Carnivora aus dem Oligozän bis Plio-Pleistozän, Antilocapridae, Cervidae, Suidae und Tayassuidae aus dem Plio-Pleistozän, Brontotheriidae aus dem Oligozän und Chalicotheriidae aus dem Miozän. Bei Boviden des Pleistozäns blieb der Anteil der erkrankten Tiere im Zeitverlauf etwa gleich hoch, was für eine Anpassung (wie beim Mastodon) spricht, so dass die meisten infizierten Tiere nicht an der Infektion verstarben. Offenbar war die Tuberkulose im Pleistozän holarktisch verbreitet, wobei die Boviden als Vektoren fungierten, wobei sich tuberkulose-typische Läsionen bei folgenden Bovidenarten in Nordamerika fanden: Moschusochsen, Bighornschafen, Bisons, nicht aber bei den Antilocapridae (Gabelböcken). Auch bei Boviden Europas und Asiens fanden sich entsprechende Knochenveränderungen. Der Anteil der Funde mit tuberkulose-typischen Knochenveränderungen bei Boviden variiert im holarktischen Raum zwischen 9 und 50 %, aber ohne Korrelation zum geologischen Alter, Geographie oder Art. Der älteste Nachweis derartiger Läsionen erfolgte bei einem 500000 J alten *Bubalus* in China; Nordamerika muss die Tuberkulose vor mindestens 75000 J erreicht haben. Boviden entstanden im Miozän in der Alten Welt, erreichten Nordamerika zwar schon im O-Miozän (wo sie zu den in Nordamerika endemischen Antilocapridae führten), die typischen „modernen“ Boviden wie Schafe, Moschusochsen und Bisons trafen in Nordamerika aber erst im mittleren bis späten Pleistozän ein; frühpleistozäne Nachweise sind in Nordamerika sehr selten. Somit ist die Tuberkulose nicht mit den frühen Boviden des Miozäns, sondern erst mit den modernen Bovidentaxa im Laufe des Pleistozäns in Nordamerika eingeschleppt worden. Mammuts (*M. primigenius*) waren dagegen nicht betroffen.

(Nach molekularkladistischen Untersuchungen an verschiedenen Arten von Mykobakterien trennte sich die Linie zum Tuberkuloseerreger von derjenigen zum Lepraerreger vor 36 MA, wahrscheinlich in einem Primatenvorfahren der Menschenlinie. Die Tuberkulose muss dann aber später vom Menschen auf die Boviden übersprungen sein und nicht – wie bisher angenommen – umgekehrt. Dies muss schon vor ca. 100000 Jahren, also zeitlich weit vor der Domestikation von Rindern erfolgt sein. Afrikanische Stämme von *M. tuberculosis* weisen eine erhöhte genetische Diversität auf. Zu diesen neuen genetischen Daten passen vermeintliche TB-bedingte Knochenläsionen an einem 500000 J. alten archaischen Menschen aus der Türkei. Der Übergang vom Menschen auf Rinder verlangt nicht zwingend einen langanhaltenden, engen Kontakt; Primaten in Zoos können sich an TB anstecken, wenn sie von erkrankten Menschen angespuckt werden) (Sci. 320, 608). Nach einer Hypothese wurde die Tuberkulose zu einer für Menschen ansteckenden Krankheit, als die Menschen gelernt hatten, das Feuer zu kontrollieren (PNAS 113: 9051).

Neuerdings zeichnet sich jedoch eine andere Geschichte der Tuberkulose in Amerika ab: die Analyse des Genoms der Tuberkuloseerreger aus 1000 Jahre alten Skeletten in Peru ergab, dass sich die indigenen Amerikaner erstmals mit dem Erreger infizierten, als sie Seelöwen und Seehunde jagten. Der LUCA der 1000 Jahre alten Tuberkuloseerreger aus Peru und der modernen Tuberkelbakterien lebte vor ca. 6000 Jahren möglicherweise an der Küste Westafrikas, wo sich Meeressäuger infizierten; von dort gelangte der Erreger dann vor spätestens 5000 Jahren zu Einwohnern Südamerikas. Demnach trifft es nicht zu, dass die ersten Einwanderer von Nordasien nach Nordamerika die Tuberkulose nach Amerika einschleppten (Nature Epub 20.8.2014).

Inzwischen geht man davon aus, dass der Komplex von *Mycobacterium tuberculosis* vor 75000 Jahren entstand und vor 48000 Jahren in moderne Linien evolvierte (durch Verlust der Tbd1-Genregion), die sich leichter ausbreiteten (Zunahme an Infektiosität). Man geht inzwischen nicht mehr davon aus, dass es sich um eine zoonotische Infektion handelte, die von einem Vorfahren von *M. bovis* ausging, sondern dass der umgekehrte Fall zutrifft. *M. tuberculosis* entstand vor ca. 75 TA aus einem apathogenen Mykobakterium aus der Umwelt, und zwar beim modernen Menschen. Das wird mit der Nutzung kontrollierter Feuer, Rauch und erhöhtem physischen Kontakt an den Lagerfeuern in Verbindung gebracht. Zu der Zeit, als sowohl die „alten“ wie die „neuen“ Linien entstanden, lebte der Mensch als nomadischer Jäger-Sammler in kleinen Gruppen von ca. 50 Individuen; die Menschen hatten einen guten Gesundheitszustand dank eines Lebensstils mit abwechslungsreicher Nahrung, wenig Arbeit und moderater Bewegung, einhergehend mit einer Lebenserwartung von ca. 33 Jahren. Die Populationsdichte blieb recht konstant infolge geringer Geburtenraten und weil nur 57 % bis zu einem Alter von 15 Jahren überlebten. Von denen aber, die das 15. Lebensjahr erlebten, wurden 67 % mindestens 45 Jahre alt. Dadurch blieb trotz des guten Lebensstils die Populationsgröße für Hunderttausende von Jahren stabil (Wachstum 0,003 % oder weniger). Die geringe Geburtenrate im Paläolithikum war eine Folge des späten Abstillens.

Mit der neolithischen Revolution stieg das Bevölkerungswachstum auf 0,1 % p.a. Jahr; der Lebensstil wurde mehr sessil, die Geburtenraten stiegen, die Lebensqualität nahm aber ab, die Sterblichkeit stieg an. Die Tuberkulose dürfte jene neolithischen Gemeinschaften positiv selektiert haben, die zum frühen Abstillen übergingen – womöglich aus Schamhaftigkeit (und daher höhere Geburtenraten hatten), während jene, die am späten Abstillen festhielten und daher eine niedrigere Geburtenrate hatten, ausstarben.

Die modernen, ab 48 TA entstandenen Bakterienlinien könnten davon betroffene Populationen zur Extinktion getrieben haben, was nur durch extremes Bevölkerungswachstum (Faktor 20 in 100 Jahren) überwunden werden könnte. Frauen besitzen eine etwas höhere Widerstandsfähigkeit gegenüber dem Erreger (daher 64 % aller Infektionen bei Männern), einschl. einer geringeren Progressionswahrscheinlichkeit bei Frauen. Es ließen sich populationsdynamische Modelle berechnen, unter welchen Voraussetzungen es möglich war, dass sowohl die Erreger wie die Menschen selbst überleben konnten (allein in den letzten 200 Jahren sollen eine Milliarde Menschen an Tuberkulose verstorben sein; jetzt jährlich 1,5 Millionen Todesfälle). Dabei spielte die erhöhte Widerstandsfähigkeit eine wichtige Rolle, dass sowohl Menschen wie Erreger überleben konnten.

Die alten Linien umfassen größere Bakterien; was dazu führt, dass sie weniger effektiv durch feines Aerosol übertragen werden können. Die Wahrscheinlichkeit der Progression zu aktiver TB ist zwar größer als bei den modernen Linien, aber sie breiten sich weniger effektiv aus. Daher finden sich alte Linien heutzutage nur in manchen Regionen der Erde. Die Infektion einer Person in einer Gruppe von 50 Jäger-Sammlern (ohne Bevölkerungswachstum) dürfte diese Gruppe innerhalb von 100 Jahren zum Erlöschen gebracht haben – nur das Populationswachstum in Asien vor 45 TA (mit Wachstumsraten auf dem Niveau des Neolithikums) erklärt das Überleben der Menschen in dieser Region, und dass sowohl Menschen wie Erreger bis heute überleben konnten.

Das Auftreten der modernen Linien vor ca. 48 TA ging einher mit einer starken Populationszunahme in Asien (von 10.000 auf 1.000.000 Menschen), während die Populationsstärke in Afrika zu jener Zeit konstant blieb (1.000.000) (Sci. Rep. 10: 42).

Große Unsicherheit war immer mit der Frage nach klimatischen Einflüssen verbunden, da es bisher nicht richtig gelang, das Aussterben zeitlich mit der 1000jährigen Klimaverschlechterung vor 11000 Jahren zu korrelieren. In einem neuen Ansatz wurde in verschiedenen Profilen nicht direkt nach Fossilien gesucht, sondern nach viel häufigeren Indikatoren: den Sporen eines Pilzes, der auf dem Dung großer Pflanzenfresser lebt, als Indikator für das Ausmaß der Besiedlung mit großen Pflanzenfressern; winzige Reste von Holzkohle als Indiz für vom Menschen veranlasste Feuer (als Indikator für menschliche Besiedlung), und Pollen von Bäumen als Indikator für das jeweilige Klima. Anhand dieser Indikatoren ließ sich die Entwicklung in verschiedenen Profilen in Amerika chronologisch nachvollziehen, wobei sich stets derselbe Ablauf zeigte: die Sporen als Indikatoren für Dung der Megafauna gingen erst rasch auf ein Zehntel zurück, bald danach nahm die Holzkohle als Indiz für menschliche Besiedlung um das 10-Fache zu (die Grundbelastung kann von natürlichen Bränden stammen); die Klimaverschlechterung erfolgte dagegen erst - deutlich zeitlich abgesetzt (!) - später (vor 11000 J BP). Die allerletzten megafaunalen Knochenfossilien finden sich allerdings erst zu Beginn der Abkühlungsphase, d.h. der Aussterbeprozess erfolgte nicht abrupt, die Megafauna konnte sich in stark reduziertem Umfang noch für ca. 1000 J halten. Ob das endgültige Aussterben dann auf weiterer Bejagung, der Kälte, veränderter Landschaft oder anderen Stressfaktoren beruht, ist offen. Dieselbe Sequenz aus Abnahme der Pilzsporen – Zunahme der Holzkohle – Kollaps der Megafauna lässt sich in Madagaskar feststellen, und zwar während der letzten 2000 J, und dies ohne jegliche Klimaveränderung. Die Indizien sprechen für eine absolut dominierende Rolle des Menschen beim Verlust der Megafauna Nordamerikas (Sci. 300, 885).

Verantwortlich für das Aussterben wären danach die Clovis-Menschen gewesen. Das Problem besteht nur darin, dass man nur sehr wenige Fundstellen kennt, an denen Mammute oder Mastodonten von Clovis-Menschen geschlachtet wurden (12 – 15 für Mammute, 2 – 7 für Mastodonten), das sind 3 – 4 % aller Fundstellen von Mammutfossilien (358) und Mastodontenfossilien (218) aus der Clovis-Zeit; von den anderen 33 gleichzeitig erloschenen Gattungen größerer Säuger findet sich unter 2000 Fossilfundstellen aus der Clovis-Zeit nicht eine einzige mit Hinweisen, dass Tiere geschlachtet worden sein könnten (Sci. 300, 1373).

Andererseits war die Clovis-Spitze die modernste Waffe der damaligen Zeit (bis 20 cm lang, symmetrisch, messerscharf); auf lange Speere fixiert, konnten so auch große Tiere gejagt werden; in einem Mammut fanden sich acht Clovis-Spitzen!

Neueste Datierungen der Clovis-Fundplätze (Sci. 315, 1122; anno 2007) bestätigen einen sehr engen zeitlichen Zusammenhang zwischen dem Aussterben der Rüsseltiere und der Clovis-Kultur: die letzten Mammute lebten in den USA vor ca. 10900 RCJ – dies entspricht dem Höhepunkt der Cloviskultur, die in der betreffenden Arbeit auf 11050 bis 10800 RCJ redatiert wurde. An 7 gut datierten Clovis-Fundstellen fanden sich Reste von Mammuten und/oder Mastodonten. An jüngeren Clovis-Stellen (< 10900 Jahre) – ebenso wie an Non-Clovis-Plätzen – fanden sich dann nur noch Reste von anderen ausgestorbenen Arten und Bisons. An einer sehr frühen Clovis-Fundstelle (11550 RC-Jahre = ca. 13390 Kalenderjahre) in NW-Mexiko (eine der ältesten und südlichsten Clovis-Fundstellen) wurde auch *Cuvieronius* bejagt (PNAS 111: 10972).

Ein rein ökologisches Modell ergibt sich dagegen für das Erlöschen der Pferde zumindest im Untersuchungsgebiet **Alaska** (Nat. 426, 169). Sie dominierten Nordamerika noch im oberen Pleistozän mit mehreren Arten und geographisch sowie individuenmäßig weiter Verbreitung, keine einzige Art überlebte ins Holozän. Sie starben in Alaska vor 12500 Radiokarbonjahren aus, ca. 1000 RC-Jahre (1300 Kalenderjahre) vor den Mammuts. Vor dem Aussterben wurden sie deutlich kleiner (die Metakarpallänge sank von 220 mm vor 35000 RC-Jahren auf ca. 190 mm vor 12500 RC-Jahren, wobei sich der Rückgang seit 20000 RC-Jahren beschleunigte). Wären Menschen direkt für das Aussterben verantwortlich, so hätten die Pferde länger überleben müssen als das wollige Mammut. Und auch die Theorie, dass das Aussterben des Mammuts (durch den Menschen) zu einer so dramatischen ökologischen Veränderung geführt hätte, dass infolge dessen dann die anderen Großsäuger, auch Pferde, ausstarben, scheidet ebenfalls daran, dass die Pferde zumindest in dieser Region mehr als 1000 Jahre vor den Mammuts erloschen. Auch die kontinuierliche Größenreduktion lässt sich nicht mit dem Einfluss des Menschen erklären, sondern mit einer Verschlechterung der Lebensumstände (auch die Bisons erfuhren eine solche Verkleinerung, sogar noch stärker und noch schneller, allerdings später!). Das Aussterben der Pferde wird daher in dieser Untersuchung auf den Wechsel des Klimas und der Vegetation nach dem LGM (last glacial maximum) zurückgeführt, nicht auf einen Overkill durch den Menschen oder Infektionskrankheiten. Die Umweltfaktoren, die die Verkleinerung auslösten, könnten dieselben sein, die auch zum (lokalen) Aussterben geführt haben. Die Veränderung der Landschaft, die sich den Pollendaten zufolge vor 13000 – 12500 RC-Jahre BP vollzog, umfasste: Entstehung von Seen, Mooren, Buschtundra, Wäldern, Böden mit niedrigem Nährstoffgehalt, für Herbivoren ungeeignete, abwehrstarke Pflanzen. Daher lässt die nordische Vegetation heutzutage auch nur eine sehr geringe Biomasse an großen Herbivoren und praktisch keine Grasfresser zu. Pferde sind aber nahezu obligatorische Gräser; die nördlichen Pferde waren von allen großen Säugern dieser Region am meisten auf das Leben in der Grastundra spezialisiert, was dann auch erklärt, weshalb sie vor dem Mammut erloschen, während sie im Laufe des LGM sehr profitiert hatten, da sie sehr gut an die kalt-aride Mammutsteppe adaptiert waren; als diese allmählich verschwand, waren sie die ersten, die (lokal) ausstarben; das wollige Mammut war etwas weniger

obligat auf diese Steppe angewiesen, konnte sich daher ca. 1300 Kalenderjahre (1000 RC-Jahre) länger halten.

Eine Pferdeart (sehr ähnlich dem rez. *Equus hemionius* aus Zentralasien, aber phylogenetische Zusammenhänge unklar) erlosch in Alaska bereits vor ca. 31400 ± 1200 BP, also vor dem LGM, während caballoloide Pferde (die wahrscheinlich von dem eurasischen Artenkomplex um *Equus ferus* stammen, wofür auch mtDNS-Daten sprechen) bis vor 12500 RC-Jahren in Alaska und Yukon lebten (RC-Datierung von 220 Fossilien); an ihnen wurde die o.g. Größenabnahme festgestellt; auch von eurasischen und beringischen Pferden ist eine Größenreduzierung im späten Pleistozän belegt, die genaue Datierung aber unsicher.

Für Alaska und das Yukon-Territorium ergaben jedenfalls die umfangreichen Datierungen von Fossilien und archäologischen Fundstellen für *diese* Region ein Szenario, das für ein komplexes Aussterbegeschehen und gegen einen „Blitzkrieg“ spricht. Chronologische Darstellung der Befunde:

Vor 15000 Jahren herrschte hier eine sehr trockene kalte Steppe mit kurzem Rasen aus wenig wasserbedürftigen Grasarten, Binsen, Salbei; die häufigsten pflanzenfressenden Großsäuger waren Mammuts und Pferde, da symbiotische Mikroorganismen im Magen auch wenig nahrhafte Pflanzenkost zuließen; Bisons nur sehr vereinzelt.

Die Erwärmung vor 13000 bis 11500 Jahren (jeweils RC-Jahre) führte zu einer radikalen Veränderung der Landschaft: feuchter, Moore, Seen, reiche Graslandschaften mit Gebüsch und kleinen Bäumen, besonders *Salix* mit sehr nahrhaften Blättern. Diese reiche Landschaft ging dann aber in die heute übliche Tundra über mit vielen Pflanzen, die schwer verdaulich oder giftig sind. Die Pferde wurden mit Beginn der Erwärmung immer kleiner; sie erloschen vor 12500 RCJ (also ca. 1000 J vor dem Auftreten des Menschen in dieser Region). Auch Mammuts wurden in der Zeit der Erwärmung seltener, sie erloschen in diesem Gebiet vor 11500 RCJ. An menschlichen Siedlungsplätzen findet man Stoßzähne und Werkzeuge aus Elfenbein, wobei es aber unklar ist, ob diese von aktiv gejagten oder bereits tot aufgefundenen Tieren stammen. Es gibt keine Anzeichen, dass das Aussterben des Mammuts sekundär zur Veränderung der Vegetation führte, da diese Veränderungen schon begannen, als Mammuts noch häufig waren.

Die ältesten Hinweise auf menschliche Besiedlung finden sich in dieser Region bei 12000 RC-Jahren; *Mammuthus* erlöscht vor 11500 RC-Jahren, *Equus* schon früher (12500 – 12800 RC-Jahre). Das Bison (*B. priscus*, das zum *B. bison* evolvierte) findet sich bis vor 13500 RC-Jahren selten und tritt ab 13500 RC-Jahren sehr häufig auf; in der Erwärmungsperiode vermehrte es sich zunächst sehr stark, ging dann aber später wieder zurück.

Cervus (Wapiti-Hirsch) findet sich in dieser Region vor > 13000 RC-Jahren überhaupt nicht (was aber ein lokales Phänomen sein dürfte) und wird dann zwischen 13000 und 12000 RC-Jahren (reiche Übergangsperiode von der trockenen Kaltsteppe zur Tundra) sehr häufig, anschließend aber wieder seltener. *Alces* findet sich vor > 12500 RC-Jahren ebenfalls (lokal) nicht und ist ab 12500 – 12300 RCJ nachweisbar; vor etwa 10000 RCJ nahm ihre Zahl vorübergehend sehr stark zu. Der Mensch ist ab ca. 12300 RC-Jahren nachweisbar, mit deutlicher Zunahme ab 12000 RC-Jahren. Bison, Wapiti und Elch wurden regelmäßig gejagt, ohne dass dies zur Ausrottung oder Gefährdung geführt hat.

Bison, Wapiti (*Cervus canadensis*) und – in geringeren Umfang – Elch nahmen also zu einer Zeit zu, bevor die menschliche Besiedlung begann, wobei die Zunahme aber auch nach Auftreten des Menschen weiterging; die Zunahme der drei Taxa begann vor der regionalen Extinktion von Pferd

(*Equus ferus*) und Mammut (*M. primigenius*). Dieser zeitliche Ablauf spricht – zumindest für diese Region – gegen (a) Blitzkrieg, (b) Erlöschen einer Schlüsselart (Mammut) durch menschlichen Einfluss, dadurch Vegetationsveränderungen und (c) Krankheiten. So starb das Pferd ca. 1000 J vor dem Mammut aus, was dem Schlüsselart-Konzept widerspricht. Gegen das Blitzkrieg-Szenario spricht eine Koexistenz von Mensch und Mammut im regionalen Kontext von ca. 1000 Jahren. Im Gegensatz zu Europa gibt es auch keine Hinweise, dass Menschen in Alaska oder in Sibirien Pferde bejagten; stattdessen gibt es archäologische Hinweise aus Alaska, dass Bison und Wapiti bejagt wurden. Außerdem verkleinerten sich die Pferde in Alaska schon vor Ankunft des Menschen; der Mensch könnte ihr Aussterben lediglich in der terminalen Phase beschleunigt oder zu Ende gebracht haben. Zahlreiche andere Arten erloschen in dieser Region schon eindeutig vor Ankunft des Menschen: eine andere Pferdeart (*Equus sp.*), *Cervalces*, *Camelops*, Riesensiber *Castoroides*, Riesenfaultier *Megalonyx*, eine erloschene Moschusochsenart (*Praeovibos*), Mastodon (*Mammut*), der kurzgesichtige Bär *Arctodus* und die Säbelzahnkatze *Homotherium*: keine dieser Arten wurde in Alaska nach dem letzten Eiszeitmaximum vor 18000 Jahren nachgewiesen.

Die beiden Graser Wapiti und Bison waren sehr selten oder fehlten in den 5000 J vor der Übergangsperiode: die Bedingungen der Mammutsteppe waren für sie zu extrem: Dünenfelder, dicke Lössablagerungen, sehr windig, kurze baumlose Grasnarbe; dieser Futtermangel könnte die Lücke im Nachweis von Bison und Wapiti erklären, ebenso der ökologische Vorteil der konkurrierenden caecaliden Graser:

Die „caecaliden“ Graserspezialisten Mammut und Pferd (das große Caecum gibt den Elefanten, Pferden, Nashörnern und anderen „Caecaliden“ die Möglichkeit große Volumina extrem minderwertiger Nahrung zu tolerieren), im angrenzenden Sibirien auch das Wollhaarnashorn, waren daher besser adaptiert an die ausgelaugten Wintergraminoiden, die die Mammutsteppe dominierten. Außerdem ist die Dauer des Winters der limitierende Faktor für die Besiedlung nördlicher Breiten durch Herbivoren: sieht man einmal von den Caecaliden ab, gab es keine ausgeprägte Extinktion großer Herbivoren in Nordeurasien und Beringia.

Pollenrekord in Alaska: vor 13500 RC-Jahren erste erhebliche Veränderungen der Flora (Beginn der Zunahme von *Salix*, Gramineae, Cyperaceae, *Artemisia*). Als erste Art nimmt das Bison jetzt stark zu; Wapitis fehlten in den 5000 J zuvor und wanderten jetzt vermutlich aus dem nördlichen Eurasien ein. Menschen und Elche treten erst später auch (auch in Sibirien), was dafür spricht, dass beide Arten gleichzeitig aus entfernteren mittelasiatischen Gebieten nach Sibirien und Alaska vordrangen.

Ab 13500 RCJ nahmen Feuchtigkeit und Sommertemperaturen leicht zu, Wiesen und Graminoiden nahmen zu, Baumweiden wurden häufiger. Die verwendbare Energie und der Nährstoffgehalt von jungen Weidenblättern ist höher als der aller anderen nördlichen Pflanzen; Baumweiden sind zwingend erforderlich für Elche (obligatorische Blattäser); auch Wapitis und Bisons ernähren sich aber gern (wenn auch nicht obligatorisch) von Weidenblättern.

Die Daten aus Alaska/Yuton-Territorium sprechen eher für einen ökologischen Wandel mit subtilerer Rolle des Menschen an den Extinktion (Nat. 440, 207).

Auch Isotopenuntersuchungen an Mammutzähnen (C-, O-, Sr-Isotope) sprechen dagegen, dass die Menschen in größerem Umfang zum Aussterben der Mammut in **Nordamerika** beigetragen haben bzw. dass sie zumindest nicht ganze Herden vernichteten, denn die Isotopzusammensetzung der Zähne hängt stark von der Ernährung ab, ähnelt sich daher stark bei Tieren der gleichen Herde,

variiert aber deutlich zwischen den Herden (C-Isotope: abhängig von Ernährung, lokaler Vegetation; O: Klima; Sr: örtliche Bodenchemie). Bei drei verschiedenen Fundstellen, bei denen eine Ausrottung durch Clovis-Jäger vermutet wurde, konnte gezeigt werden, dass es sich um Tiere aus unterschiedlichen Zeiten handelte (starke Abweichungen bei den Isotopen!), die Tiere konnten also nicht als gesamte Herde den frühen Jägern zum Opfer gefallen sein (während an einer Fundstelle, von der bekannt war, dass dort durch natürliche Einflüsse eine ganze Herde verstorben war, kaum eine Variation im Isotopgehalt festzustellen war). (Natw. R. 8/2004 S. 459).

Neuerdings ermöglichen Sporen eines Pilzes, der auf dem Dung großer Herbivoren gedeiht, Aussagen zur Aussterbekinetik. Die Sporenfossilien gingen vor 10800 Jahren plötzlich und drastisch zurück - ein Hinweis auf einen massiven Einbruch in der Biomasse der großen Säuger. Schon wenige Jahrzehnte später gibt es dann Hinweise auf die Zunahme von Feuern (Sci. 324, 1518).

Impakthypothese (2007; Nat. 447, 256; Sci. 316, 1264): Es fanden sich in jüngerer Zeit zahlreiche Indizien, dass der Beginn der 1000-jährigen Abkühlung (jüngere Dryas) vor 12900 Kalenderjahren (= 10900 RC-Jahre; Alleröd-Dryas-Grenze), das plötzliche Verschwinden der Clovis-Kultur (bereits 200 Jahre nach ihrem Erscheinen) und die zeitlich damit assoziierten megafaunalen Extinktionen in Nordamerika mit einem Impaktereignis vor 12900 Jahren zusammenhängen könnten. Mit Beginn der jüngeren Dryas nimmt die Häufigkeit von Clovis-Spitzen stark ab, was als Indiz für einen Kollaps der Population interpretiert wird (allerdings scheinen andere Bevölkerungsgruppen, die gleichzeitig in Nordamerika lebten, offenbar keinen solchen Einbruch erlebt haben; als die Clovis-Leute verschwanden, traten andere Völker an ihrer Stelle auf).

An 25 Fundplätzen (davon 9 Clovis) quer durch Nordamerika sowie einer Fundstelle in Belgien wurden Indizien für einen Impakt gefunden: Iridiumanomalie; Kügelchen aus Kohlenstoff, z.T. glasig aufgrund des Aufschmelzens während des Impaktes; unregelmäßig geformte Metallkügelchen, einige extrem titanhaltig; magnetische Mikrosphaerulen; Nanodiamanten; Fullerene mit extraterrestrischem Helium an Clovis-Plätzen; schwarze C-reiche Schichten als Folge ausgedehnter Waldbrände an der Basis der jüngeren Dryas. An einer Clovis-Stelle (Murray Springs) fanden sich 0,15 – 2,5 mm große Kohlenstoffkügelchen direkt unter der schwarzen Schicht, die aus den Waldbränden resultierte und die zeitlich mit dem Beginn der jüngeren Dryas zusammen fällt. (Ähnliche Kügelchen sollen auch in einem Krater in Deutschland gefunden worden sein).

Auch im Grönlandeis finden sich Marker für ausgeprägte Waldbrände zu Beginn der jüngeren Dryas. Ein Impaktkrater war zwar bisher nicht nachweisbar (ein möglicher Kandidat wurde aber im Jahr 2018 entdeckt: Hiawantha in Grönland), allerdings könnte der Impakt direkt in das nordamerikanische Eisschild erfolgt sein und hätte sich dann geologisch nicht durchgeprägt, oder der Impaktor explodierte in der Luft und hinterließ keinen Krater. Ein Komet oder Asteroid von bis zu 5 km Durchmesser könnte über oder auf der nördlichen Eiskappe explodiert sein, vergleichbar Shoemaker-Levy im Jahr 1994 auf dem Jupiter. Nachdem der Komet in mehrere große Fragmente zerbrochen war, explodierten diese in der Atmosphäre über Nordamerika, bevor sie den Erdboden erreichten. Die damit verbundenen Druckwellen und Hitze verwüsteten die Landschaft; die Hitze könnte viel Eis des Eisschildes geschmolzen haben.

Der Impakt könnte so erklären, wieso sich eine große Menge Süßwasser (Schmelzwasser infolge impaktbedingter Eisschmelze) in den Nordatlantik ergoss und damit die Strömungsverhältnisse so veränderte (Abschwächung des Golfstromes), dass eine tausendjährige Kaltphase resultierte (bisher

ging man davon aus, dass sich der Agassiz-See plötzlich in den Nordatlantik entleerte und dadurch die jüngere Dryas ausgelöst wurde).

Zwar sind noch nicht alle Forscher von der Impakthypothese überzeugt; so könnte – auch ohne ein Impaktereignis – allein eine Veränderung der Ozeanströmungen z.B. infolge der plötzlichen Entleerung des Agassiz-Sees die Abkühlung (jüngere Dryas) erklären, die dann ihrerseits zum Verschwinden der Clovis-Jäger und Megafauna – sofern sie nicht schon zuvor ausgerottet oder durch eingeschleppte Krankheiten hingerafft war – führte. Iridium könnte auch durch verlangsamte Sedimentation oder durch Algen akkumuliert worden sein; Holzkohle könnte von Feuern stammen, die die Clovis legten, z.B. Lagerfeuern. Rätselhaft sind besonders die hohen Titanlevel in einzelnen Metallkugeln und die Nanodiamanten, die in geschmolzenem Kohlenstoff eingebettet sind.

Und die Untersuchung an Grönlandeisproben ergab, dass ein gewisses Maß an Abkühlung schon vorher eingesetzt hatte.

Im Jahr 2009 wurden schock-synthetisierte hexagonale Nanodiamanten (Ionsdaleit) aus Sedimenten der Alleröd-Dryas-Grenze (12950 ± 50 Kalenderjahre) aus Kalifornien (Arlington Canyon, Santa Rosa Island) berichtet. Ionsdaleite sind bisher nur aus Meteoriten und Impaktkratern bekannt. Daneben fanden sich nanometergroße Diamant-Polymorphe, Holzkohle, Kohlenstoffkugeln und Ruß. Zeitgleich kam es regional zu einem überdurchschnittlichen Verbrennen von Biomasse und zum Aussterben von *Mammuthus exilis* (Zwergmammut) auf den Channel Islands. Simultanes Vorkommen von Nanodiamanten, Ruß und Extinktionen findet sich sonst nur an der KTG (PNAS 106, 12623). Weitergehende Untersuchungen sowohl in Belgien wie an 3 Fundstellen an der Basis der YD in Nordamerika konnten das Vorkommen hexagonaler Nanodiamanten allerdings nicht bestätigen, und Material, das den ursprünglich berichteten Nanodiamanten ähnelte, erwies sich als graphitartige Kohlenstoff-Aggregate (Sci. 329, 1141).

Eine kritische Revision aller Befunde konnte einen Impakt aber zunächst nicht bestätigen (Sci. 319, 1331); es fehlten alle sicheren, klassischen Impaktzeichen; die verbleibenden Marker waren nicht diagnostisch für einen Impakt. Die kohlenstoffreichen Ablagerungen trafen keine Aussagen über die Ursache der Waldbrände. Helium-gefüllte Fullerene ließen sich in zahlreichen Wiederholungsversuchen nicht bestätigen, die Bedeutung und Diagnose der Nanodiamanten ist strittig, Iridiums-Peaks konnten nur bedingt bzw. überhaupt nicht bestätigt werden, magnetische Mikrosphaerulen finden sich auch auf modernen Hausdächern (unklar, ob sie von geschmolzenen, Ir-reichen Mikrometeoriten stammen, die kontinuierlich auf die Erde herabregnen, oder durch industrielle Prozesse unter hohen Temperaturen entstehen); die magnetischen Partikel sind außerdem zu titanhaltig, als dass sie von einem Impakt stammen könnten.

Es fehlen jegliche Anzeichen für ausgedehnte Brände in Pollen- und Holzkohlenachweisen von 35 Fundstellen, und der vermeintliche Nachweis von magnetischen Mikrokugeln (von 25 Stellen) konnte an anderen (sowie zwei gleichen) Stellen nicht reproduziert werden (Nat. 461, 861; PNAS 106, 18155).

Die Auswertung von ca. 1500 RC-Daten archäologischer Fundstellen aus dem Zeitraum zwischen 9000 und 15000 BP aus Kanada und USA ergab ebenfalls keinerlei Hinweise auf einen Bevölkerungsrückgang der Paläoindianer vor 12900 ± 100 BP: ein weiteres Indiz gegen die Impakthypothese (PNAS 105, 11651).

Auch eine weitere Studie u.a. mit Elementen der Platingruppen und Osmium-Isotopen spricht schließlich eindeutig gegen einen Impakt an der Bölling-Alleröd/Jüngere-Dryas-Grenze (PNAS 106, 21505). Weder erhöhte Platingruppen-Elemente noch erhöhte Ir-Werte, sowohl in Nordamerika wie in Belgien. Und schließlich erwiesen sich auch die behaupteten hexagonalen Nanodiamanten als Fehlbestimmung (PNAS 107, 16043; Sci. 329, 1141). **Keiner der ursprünglich behaupteten 12 Indizien für einen Impakt hielt damit einer kritischen Revision stand** (Sci. 329, 1141).

Demgegenüber fand sich im Jahr 2012 anlässlich der Untersuchung von See-Sedimenten des Lake Cuitzeo in Zentralmexiko eine anomale, 10 cm dicke, C-reiche, 12900 Jahre alte Schicht; ähnliche Anomalien (einschl. Veränderungen der Lebewelt) finden sich zur gleichen Zeit in anderen Bohrproben aus See-Sedimenten in der Region; insgesamt gesehen handelt es sich um die deutlichste Grenzschicht im jüngeren Quartär. Die Schicht enthält zahlreiche Impaktmarker wie verschiedene Typen von Nano-Diamanten (einschl. Ionsdaleit), C-haltige Kügelchen, magnetische Kügelchen. Alle Impaktindizien erreichen ihre maximale Häufigkeit unmittelbar unterhalb der Schicht mit dem größten Holzkohlegehalt. Zeitlich fällt diese Schicht mit der C-reichen Schicht an der Grenze zur frühen Jüngeren Dryas zusammen, die aus Nordamerika, Grönland und Westeuropa berichtet wurde. Die Befunde sprechen – nach Ausschluss anderer Erklärungsmöglichkeiten – nun also doch für einen extraterrestrischen Impakt mit mehreren Explosionen oberhalb der Erdoberfläche und/oder Einschlägen auf dem Boden vor 12900 Jahren (PNAS 109, E728).

Eine andere neue Studie deutet auf das genaue Gegenteil: an 6 von 10 Originalfundstellen vermeintlicher Impaktmarker fanden sich erhöhte Konzentrationen dieser Marker in Verbindung mit schwarzen Mattenhorizonten aus dem Zeitraum des Beginns der Jüngeren Dryas. Schwarze Matten entstehen typischerweise in Feucht- und Marschgebieten. Sowohl im SW der USA wie in der Atacama-Wüste Nordchiles ließen sich schwarze Matten nachweisen, die über einen Zeitraum von 6 bis mehr als 40 TA abgelagert wurden. An 10 von 13 untersuchten Fundstellen enthielten die schwarzen Matten erhöhte Konzentrationen von Iridium, magnetischen Kügelchen und/oder Titanmagnetit-Körnchen entweder innerhalb der Matte oder an deren Basis. **Dies spricht dafür, dass erhöhte Konzentrationen dieser vermeintlichen Impaktmarker von Prozessen herrühren, die in Feuchtgebieten ablaufen, und damit keinen katastrophischen extraterrestrischen Impakt beweisen** (PNAS 109, 7208).

Eine weitere Studie unter Berücksichtigung von 18 Grenzlokalitäten zur Jüngeren Dryas aus Nordamerika, Europa und Asien (alle mit Nachweis von Microsphaerulen, während sich über und unter den Grenzhorizonten keine oder nur wenige Sphaerulen finden) sowie Vergleiche mit den Schmelzprodukten von einem gesicherten Impaktkrater und einer Atombombenexplosion kamen dagegen zu der Erkenntnis, dass die Befunde nur mit einem kosmischen Impakt kompatibel sind, wobei die weite geographische Verbreitung bestimmter Impaktindikatoren (silikathaltiger blasiger Objekte, die bei hohen Temperaturen entstehen, und die neben Nordamerika auch in Syrien gefunden wurden) sogar für multiple Impaktoren spricht (PNAS 109, E 1903).

Eine alternative Erklärung für die YD (und die dominierende Erklärung bis zum Aufkommen der Impakthypothese) ist eine Abkühlung durch große Schmelzwassermengen, die von Nordamerika aus in den Nordatlantik gelangten, wobei man zunächst von einer plötzlichen Entleerung des Lake Agassiz über die Großen Seen und das St. Lawrence Valley in den Nordatlantik ausging, sich

jedoch in späteren Simulationen herausstellte, dass das Schmelzwasser weiter nördlich über das Mackenzie Valley in den Arktischen Ozean geströmt sein muss, um die Strömungen im Nordatlantik so beeinflussen zu können, dass eine plötzliche starke Abkühlung getriggert wurde (PNAS 109: 19928).

In den Niederlanden fanden sich bei Untersuchungen des Usselo-Bodenshorizonts bei Geldrop-Aalsterhut, der während Alleröd/jüngerer Dryas gebildet wurde, zwar Nanodiamanten, die aber nach (!) und nicht bei Beginn der jüngeren Dryas entstanden waren. Ionsdaleit war nicht nachweisbar. Auch die Belege für Feuer sind jünger; insgesamt sprechen diese Befunde gegen einen Impakt zu Beginn der jüngeren Dryas (PNAS 109, 7648).

Im Jahr 2013 ergab eine Untersuchung der an der YD-Grenze (12900 BP) in Pennsylvania und New Jersey gefundenen Sphaerulen, dass diese vermutlich auf einen Impakt in 1,5 MrA alte Gesteine in der Grenville Provinz (Quebec) im nordöstlichen Nordamerika zurückgehen, indem dort silikatisches Material durch den Impakt aufgeschmolzen wurde (Impaktejekta). Der Gehalt an Osmium und das Verhältnis der Osmium-Isotope untereinander entspricht jenem der kontinentalen Kruste. An der YD-Grenze in Pennsylvania finden sich 2 bis 5 mm große Kügelchen, die u.a. Suessit enthalten, das sich nur bei Temperaturen über 2000 Grad bildet. Dies spricht zusammen mit anderen Merkmalen der Kügelchen dafür, dass es sich um Impaktauswurf handelt, wobei das Osmium aber terrestrischen Ursprungs ist. Andere seltene Erden wie Sr und Nd-Isotope deuten dabei auf die Herkunft aus den 1,5 MrA alten Gesteinen der Grenville Provinz (PNAS 110, E3557).

In Bohrproben im Grönlandeis fand man eine größere Platin-Anomalie an der YD-Grenze, aber ohne deutliche Iridium-Anomalie. Das Verhältnis zwischen Platin und Iridium ist sogar größer als sonst von terrestrischen oder extraterrestrischen Quellen bekannt. Weder Erdmantelmaterial noch Chondriten kommen daher als Ursache infrage. Hinweise für besondere vulkanische Aktivitäten (wie Sulfatspitzen) finden sich ebenfalls nicht. Man spekuliert daher über eine extraterrestrische Quelle für den Platin-Eintrag wie z.B. einen eisenarmen Eisenmeteoriten. In diesem Fall wäre es aber unwahrscheinlich, dass dieser in der Luft explodierte oder ausgedehnte Brände auslöste (wovon die YD-Impakthypothese aber ausgeht) (PNAS 110: 12917).

Geochemische und morphologische Analysen (Röntgen-Spektroskopie, Elektronenmikroskop-Scans) von ca. 700 Sphaerulen von 18 Fundstellen der YD-Grenze von drei Kontinenten (Nordamerika, Europa, Mittlerer Osten) ergaben, dass diese durch Aufschmelzen von oberflächennahen Sedimenten bei Temperaturen von über 2200 Grad entstanden sein müssen; eine Bildung durch Vulkanismus, anthropogen, Blitzschlag oder durch Ablösung von Meteoriten konnte ausgeschlossen werden. Der Impakt dürfte ca. 10 Millionen Tonnen geschmolzenes Sphaerulenmaterial generiert haben, das über eine Fläche von 50 Millionen Quadratkilometern über vier Kontinente verteilt wurde. 12 der 18 Lokalitäten betreffen bedeutende archäologische Fundstellen, an denen die YD-Grenze mit einer Unterbrechung oder wesentlichen Veränderung der menschlichen Besiedlung einhergeht. Im Labor ließen sich Sphaerulen auch durch Verbrennung von Holz herstellen, allerdings erst bei Temperaturen über 1730 Grad. Die durch den Impakt verursachte Einäscherung von Biomasse könnte somit ebenfalls zu den Sphaerulen beigetragen haben wie geschmolzenes Sediment vom Impaktort (PNAS 110: E2088).

Im Jahr 2014 wurde das häufige Vorkommen von Nanodiamanten an einer Fundstelle der YD-Grenze (Bull Creek, Oklahoma) bestätigt; das Formenspektrum der gefundenen Diamanten (Fehlen hexagonaler Diamanten) spricht allerdings dafür, dass die Fundstelle recht weit vom Impaktort entfernt war. Allerdings fanden sich Nanodiamanten an dieser Fundstelle auch wieder ab dem späten Holozän (bis rezent) (PNAS 111: 1726).

Eine Neudatierung der 29 Fundstellen Nord-, Südamerikas, Europas und im Mittleren Osten, an denen um die Jüngere-Dryas-Grenze herum vermeintliche Impaktindikatoren gefunden worden waren, die angeblich auf 12800 +/- 150 Jahre datiert worden waren, kam im Jahr 2014 zu dem Ergebnis, dass nur drei Stellen in dieses Zeitfenster fallen; an allen anderen Stellen waren die Impaktindikatoren entweder nicht datierbar oder signifikant älter oder jünger als das Zeitfenster. Entweder gab es also mehrere Impakte (der letzte dürfte dann erst 500 Jahre alt sein), oder – als viel wahrscheinlichere Erklärung – die vermeintlichen Impaktindikatoren sind nicht extraterrestrischen Ursprungs. Damit wurde die Impakthypothese als Anlass für die Jüngere Dryas-Zeit (vor 12800 Jahren) als hinfällig betrachtet (PNAS 111, E2162).

Im Jahr 2015 wurde dann allerdings die Synchronizität des Beginn des Jüngeren Dryas in 12 Ländern auf vier Kontinenten gezeigt (354 Daten aus 23 Sedimentfolgen aus 12 Ländern): **12835 – 12735 Kalenderjahre BP**. Mit 95 % Wahrscheinlichkeit ist die den Beginn der YD kennzeichnende Sedimentlage (mit ihren spezifischen, als impaktbedingt bewerteten Merkmalen) auf der Nordhalbkugel synchron. Die Daten passen auch zum extraterrestrischen Platin-Peak in Grönland (s.o.) **und stützen damit die Impakthypothese** (PNAS 112: E4344).

Im Jahr 2018 wurde eine unstrittige Impaktstruktur in Grönland (Hiawatha) entdeckt – ein 31 km großer Krater, der auf einen 1,5 km großen Impaktor zurückgeht, eindeutig bewiesen u.a. durch geschockte Quarzkörner. Der Krater kann nicht sehr alt sein, seine Datierung ist aber unsicher (wohl > 11700 Jahre). Die Koinzidenz mit dem Beginn der YD ist möglich, aber nicht bewiesen.

Ein Impakt dieser Größe erfolgt nur einmal im Abstand von einigen MA. Abgesehen von einer Platinanomalie an der Grenze zur YD in einer Eisbohrprobe aus Grönland finden sich aber in den bisherigen Grönlandeisproben keine Hinweise auf einen Impakt in den letzten 100.000 Jahren. Dies könnte man damit erklären, dass der Impakt in einen Gletscher einschlug und das schmelzende Eis den üblichen Auswurf von Impaktdebris behinderte. Die starke Eisschmelze durch den Impakt und den lokalen Treibhauseffekt könnten dann zur Freisetzung riesiger Mengen Süßwasser in die Ozeane geführt haben, mit den oben beschriebenen Auswirkungen auf die ozeanische Zirkulation (einschl. Golfstrom) auf der Nordhalbkugel, u.a. in den Labrador-See, der eine wichtige Pumpe für die Zirkulation des Atlantiks darstellt (allerdings finden sich dort in Sedimentproben keine Hinweise auf einen verstärkten Einstrom von Süßwasser), oder in den Arktischen Ozean über West-Kanada. Die Temperatur sank um 8 Grad wieder zurück auf eiszeitliche Verhältnisse, und das für 1000 Jahre anhaltend. Es ist aber nicht zwingend, dass ein Impakt die YD ausgelöst haben muss, denn die YD passt in einen Zyklus zahlreicher Störungen der atlantischen Zirkulation (insgesamt 25 Dansgaard-Oeschger-Events), von denen die YD lediglich der ausgeprägteste Event war. Es gab also einen grundlegenden Mechanismus, der immer wieder zu Störungen der nordatlantischen Strömungsverhältnisse führte (Sci. 362: 738).

Im Jahr 2019 wurden Befunde aus Chile publiziert, die dafür sprechen, dass es vor 12800 Jahren nicht einen einzelnen großen Einschlag gab (daher auch keinen großen Krater), sondern ein Flächenbombardement mittelgroßer Himmelskörper (aus einem auseinander gebrochenen

Eisenmeteoriten oder Kometen), die sowohl die Nord- wie die Südhalbkugel trafen, aber dort unterschiedliche Auswirkungen hatten. In Chile (Pilauci) fand sich eine schwarze Sedimentschicht als Folge gewaltiger Waldbrände, verbunden mit kleinen Mineralkugeln (reich an Eisen und Chrom, unter hohen Temperaturen gebildet) sowie hohe Konzentrationen von Platin, Gold und nativem Eisen; in den hangenden Sedimenten fehlen Überreste von Menschen und großen Säugern, die es zuvor an der Stelle noch gab. Die ausgestorbene Megafauna findet sich bis zur Grenze (ca. 12750 MA); darüber finden sich nur noch Fossilien nicht erloschener Taxa. Über mehrere Jahrhunderte findet sich keinerlei *Sporormiella* (Pilz als Indikator für Dung, vor der schwarzen Schicht dagegen sehr häufig und kontinuierlich nachweisbar). Ein Pilzsporenpeak unmittelbar vor Beginn der YD belegt, dass die Megafauna plötzlich erloschen ist und nicht allmählich zurückging. Auch andernorts findet sich ein solcher Peak direkt zu Beginn der YD. Modellationen ergaben, dass die Megafauna bis vor 12720 +/- 25 Jahren stark zugenommen hatte von und dann innerhalb von wenigen Jahrhunderten um ca. 60 % einbrach.

Die Trümmer des Meteoriten oder Kometen schlugen in Nordamerika, Südamerika, Europa und Westasien an. Die Feuersbrünste sollen das Aussterben der quartären Megafauna in Amerika und das Verschwinden der Clovis-Kultur (mit) erklären. Die Nordhalbkugel kühlte stark ab und es bildeten sich erneut Gletscher, die Südhalbkugel erfuhr einen Temperaturanstieg. Anlass für diesen Wipp-Effekt waren unterschiedliche Luftströme. In Europa und Vorderasien kam es zu extremer Kälte und Trockenheit (nach www.antropus.de/3/19; Sci. Rep. 9: 4413).

Stabilität der nordamerikanischen Fauna vor Eintreffen des Menschen: um herauszufinden, welchen Einfluss frühere Klimaveränderungen auf die nordamerikanische Fauna hatten, wurden über 20000 Säugerfossilien aus dem mittl. Pleistozän der Porcupine Höhle (Colorado; mindestens 127 Wirbeltierarten) ausgewertet. Die Fossilien umspannen den Zeitraum zwischen 1,0 und 0,6 MA und damit mehrere Eiszeit-Zwischeneiszeit-Übergänge. Erwärmungen beeinträchtigten vor allem kleinere Tiere aus dem unteren Abschnitt der Nahrungskette. Abgesehen von kleineren Veränderungen bei den kleineren Arten blieb die Gesamtstruktur der Säugergemeinschaften für mehr als 600000 J – vor Eintreffen des Menschen – erstaunlich konstant (PNAS 101, 9297).

Eine flugunfähige Gänseart (*Chendytes lawi*), die im Küstenbereich Südkaliforniens und Umgebung lebte, wurde bereits seit ca. 11000 BP bejagt, starb aber erst zwischen 2720 und 2350 BP infolge Überjagung aus, wurde also kein Opfer eines „Blitzkrieg-Szenarios“ (PNAS 105, 4105).

Im Gegensatz zu umfangreichen Daten von Tieren existieren bisher kaum Hinweise auf ein Aussterben von Pflanzen zwischen 16000 und 9000 RCJ BP. Lediglich eine Fichtenart (*Picea critchfieldii*) – dominierend in der Flora des unteren Mississippi-Tals während des LGM und allgemein weit verbreitet im östlichen Nordamerika – starb während des Rückzugs der Gletscher aus, und zwar ohne direkten Bezug zu Aktivitäten des Menschen (PNAS 96, 13847).

Im Jahr 2009 wurde eine Studie auf der Basis von Sporen des Pilzes *Sporormiella* aus Nordamerika publiziert, wo 34 Großtiergattungen (> 50 % aller Säugerarten über 32 kg) ausgestorben waren, darunter alle 10 Arten mit einem Gewicht von über 1 Tonne. *Sporormiella* bildet Sporen nur im Dung von großen Herbivoren (und einigen Vogelarten); die Menge an *Sporormiella*-Sporen korreliert daher mit der Biomasse an großen Herbivoren (nach dem Aussterben der Megafauna, also das Holozän hindurch, blieben sie selten und stiegen in der Häufigkeit erst wieder massiv an, als domestizierte Gräser eingeführt wurden). Die Sporen akkumulieren im Sediment der Teiche und Seen. Sedimentuntersuchungen erlauben daher eine direkte zeitliche Korrelation von (a) *Sporormiella*-Sporen = Biomasse an großen Herbivoren, (b) Vegetation (Pollen) und (c) Feuer (Ruß, Holzkohle).

In dem betreffenden Gebiet in Indiana begann demnach der Rückgang der Megafauna vor 14800 Kalenderjahren (etwa zeitgleich mit dem Beginn der Bölling-Alleröd-Warmphase); er dauerte ca. 1000 Jahre an bis vor etwa 13700 Jahren (regional; andernorts überlebte die Megafauna länger). Erst nach dem Rückgang der Megafauna kam es zu einer Veränderung der Vegetation und einer Zunahme von Feuern (die Megafauna hat Einfluss auf die Häufigkeit von Feuern: in afrikanischen Savannen reduzieren Megaherbivoren Buschfeuer, indem sie sowohl die Verfügbarkeit von Brennstoffen reduzieren als auch das Wachstum weniger entflammbarer Arten erleichtern). Die Megafauna erlosch dann endgültig in diesem Gebiet zwischen 13300 und 12900 Kalenderjahren; betrachtet man Nordamerika insgesamt, klustern die jüngsten datierten Knochen der Megafauna zwischen 13000 und 11500 Kalenderjahren. Zwischen dem Beginn des Rückgangs (14800) und dem endgültigen Aussterben (11500) vergingen also mehr als 3000 Jahre!

Eine Klimaveränderung als primäre Ursache für den Rückgang der Megafauna ist unplausibel, denn sie wäre von einer Veränderung der Vegetation begleitet gewesen; die Vegetationsveränderung erfolgte aber erst nach dem Rückgang der Fauna. Der Rückgang der Megafauna begann weit vor Beginn der jüngeren Dryas.

Auch die Clovis-Menschen können nicht allein für den Rückgang der Megafauna verantwortlich sein; deren endgültiges Aussterben fiel zwar exakt in das Clovis-Intervall, der Rückgang begann aber schon 1500 Jahre früher. Allenfalls könnten Pre-Clovis-Menschen für den Rückgang verantwortlich sein, und es verdichten sich die archäologischen Hinweise darauf, dass die ersten Menschen etwa zu der Zeit in Nordamerika eintrafen, als der Rückgang der Megafauna begann. (In SO-Wisconsin datierten Knochen geschlachteter Mammut auf 14800 – 14100 Jahre). Dann wäre der größte Teil der Extinktion von Jägern verursacht, die – im Gegensatz zu den Clovis – weder zahlreich waren, noch technologisch auf die Großwildjagd spezialisiert waren. Die technische Perfektion der Clovis könnte dann die Reaktion darauf sein, dass die restliche Megafauna seltener, scheuer und schwerer zu jagen geworden war.

Die Extinktion der Megafauna führte zu einer drastischen Veränderung der Landschaft. Aus grasdominiertem Parkland mit einzelnen großblättrigen Laubbäumen (und ohne Feuersbrünste) wurde vor 13700 Jahren ein dichter Wald mit großblättrigen Bäumen und Fichten, die Biomasse nahm stark zu (zuvor hatte die Megafauna die Ausbreitung großblättriger Bäume (Hartholz) in Grenzen gehalten, da gerade diese Bäume stark beweidet wurden, bieten die großen Blätter doch einen höheren Nährstoff- und Wassergehalt). So entstand ein Waldland aus Fichten und großblättrigen Laubbäumen, für das es heute kein Äquivalent mehr gibt. Seit etwa 14300 Jahren traten für mehrere tausend Jahren wiederholte große Feuer hinzu. Diese Veränderungen (Feuersbrünste ab 14300 J; Vegetationsveränderung) betrafen nicht nur Indiana, sondern waren in Nordamerika weit verbreitet. Der oben beschriebene Übergangswald bestand zwischen 13700 und 11900 Jahren; danach folgten erst Kiefern-, dann Eichenwälder im frühen Holozän (Sci. 326, 1100 + 1072).

Datierung des Aussterbezeitpunktes der nordamerikanischen Megafauna: Insgesamt starben 35 Gattungen aus; die letzten makrofossilen Nachweise für 16 Gattungen liegen zwischen 12000 und 11000 RC-Jahren, also 13800 bis 11400 Kalenderjahren BP. Offen ist, ob die anderen 19 Gattungen schon zuvor erloschen waren. Die Analyse der Aussterbechronologie weist allerdings darauf, dass der sampling error dafür verantwortlich sein dürfte, dass sich für 19 Gattungen keine Belege mehr aus diesem Intervall finden, also tatsächlich alle 35 Gattungen (und nicht nur 16)

dieses Zeitintervall erreichten. Die Extinktion der Megafauna ist daher als synchron zu bezeichnen (PNAS 106, 20641).

DNA-Untersuchungen (mtDNA aus Faeces, Urin, Hautzellen, Haaren) in sicher datierten und permanent gefrorenen, ungestörten (!) Sedimenten Zentralalaskas (Yukon-Gebiet; nach verschiedenen Methoden, darunter makrofossilen Pflanzenresten, zwischen 11000 und 8000 Kalenderjahren BP alt) lieferten aber ein völlig anderes Bild: sowohl Wollhaarmammut wie Pferd – von denen man aufgrund der Makrofossilien angenommen worden war, dass sie in dieser Region zwischen 15000 und 13000 Kalenderjahren BP ausgestorben waren – **überlebten hier bis vor mindestens 10500 Kalenderjahren* (genau: bis irgendwann in dem Intervall zwischen 10500 und 7600 BP! - und damit ins Frühholozän hinein!)**. Sie überlappten sich damit aber auch Jahrtausende mit der Besiedlung in dieser schon früh (auf dem Weg von Asien nach Afrika) vom Menschen erreichten Region. Die jüngsten Makrofossilnachweise in NW-Nordamerika lagen für das Wollhaarmammut bei 13100 – 13710 Kalenderjahren und für ds Pferd bei 14180 – 14960 Kalenderjahren (kalibrierte Kalenderjahre, 95-%-Konfidenz). Weiter im Süden Nordamerikas fanden sich die letzten Mammutfossilien bei 11770 – 12650 BP, die letzten Pferde bei 12815 – 12910 BP.

Das lange Überleben in der Yukon-Ebene Zentralalaskas mag damit zusammen hängen, dass in diesem störungsanfälligen Habitat gute Voraussetzungen dafür bestanden, dass sich die Mammut-Steppe lange halten konnte.

Ein Aussterben der Megafauna durch einen Blitzkrieg innerhalb weniger Jahrhunderte oder später infolge der weit entwickelten Clovis-Jagdkultur ist damit auszuschließen. Auch eine vom Menschen oder Hunden eingeschleppte Epidemie (Hyperdisease-Hypothese) oder ein rasches Aussterben infolge der abrupten Klimaveränderungen am Ende des Pleistozäns ist mit den Ergebnissen nicht kompatibel. Es ist zwar durchaus möglich, dass die genannten Faktoren zur drastischen Verminderung der Anzahl von Mammuts und Pferden beigetragen haben, keine der Hypothesen kann aber den definitiven Todesstoß erklären.

*Aus einer Schicht, die zwischen 10500 und 7600 Jahren BP (Datierungsunsicherheit) datiert wurde, konnte Mammut-DNS (von mindestens 2 Individuen aus bekanntermaßen lange überlebenden Mammut-Clades) und Pferden gewonnen werden. Sedimentäre alte DNS bleibt stationär und wird nicht über größere Distanzen transportiert, da es sich weitgehend um extrazelluläre, freie Moleküle handelt, die durch Exposition gegenüber UV, Wasser oder freier Sauerstoffradikale degradiert würde. Wichtig ist, dass die Sediment permanent oder zumindest in jüngerer Zeit ständig gefroren waren und dass sie ungestört und nicht umgelagert sind (PNAS 106, 22352).

Kleinsäugerfauna Nordamerikas: Die Kleinsäugerfauna blieb von Total-Extinktionen zwar komplett verschont, es kam aber zu regionalen Extinktionen und Verschiebungen der Verbreitungsgebiete, auch änderte sich die Zusammensetzung der Faunen. Dies wird nicht auf den Einfluss des Menschen zurückgeführt, sondern auf die klimatischen Veränderungen (Studien in Nordkalifornien; Nat. 465, 771). Im Pleistozän waren die Individuen gleichmäßiger auf die verschiedenen Arten verteilt, es gab weniger seltene Arten. Veränderungen traten vor allem zwischen 15000 und 14000 J BP (Verschiebungen in der Häufigkeit der einzelnen Arten) auf; vor 11000 und 7500 Jahren kam es neben weiteren Häufigkeitsverschiebungen auch zu lokalen Extinktionen. Die gleichmäßige Häufigkeit der einzelnen Arten wurden mit Beginn der raschen Erwärmung im Böllig-Alleröd-Stage beeinträchtigt; zwei Arten (*Aplodontia rufa*, *Thomomys cf. mazama*) verschwanden lokal und sind heute in kühleren Regionen zu finden. *Peromyscus* – der erfolgreichste Generalist unter den kleinen Säugern heutzutage in Nordamerika – nahm dagegen drastisch zu; die Art toleriert rasche Klima- und Habitatveränderungen sehr gut. Der

Pleistozän-Holozän-Übergang war von raschen Klimaschwankungen gekennzeichnet, die für die Fauna insgesamt sehr kritisch sind. Der lokale Rückgang der Diversität wird mit dem Übergang von einem kühleren glazialen zu einem wärmeren Klima und den damit verbundenen Habitatänderungen erklärt. In der Region ist die Diversität der kleinen Säuger im wärmeren Süden auch heutzutage niedriger als im Norden; kleine Säuger, die kühlere, gemäßigte Wälder bevorzugten und mit der Erwärmung verschwanden, wurden *nicht* ersetzt durch Säuger aus wärmeren Habitaten.

Eine Studie aus dem Jahr 2016 fand eine enge Korrelation zwischen den RC-Daten ausgestorbener Taxa und dem Eintreffen des Menschen in der betreffenden Region Amerikas südlich von Beringia: die Extinktion in Beringia erfolgte vor 15000 – 13300 BP, diejenige in den USA vor 13200 – 12900 BP und in Südamerika vor 13900 – 12600 BP. Die Daten sprachen zugunsten der Overkill-Hypothese (PNAS 113: 886).

Modellierung der Aussterbeursachen nach RC-Daten und archäologischen Daten (USA, Südkanada) (Nat. Comm. 9: 5541) (anno 2018):

Komplexe Korrelationen zwischen RC-Daten von Fossilien (wobei die Häufigkeit RC-datierbarer Fossilien als Proxy für deren Populationsdichte angenommen wird), Daten zur menschlichen Besiedlung und Klimadaten ergaben im Jahr 2018 ein taxonomisch und regional komplexes Bild der Aussterbeursachen (beschränkt auf die Region der heutigen USA und Südkanada; 521 direkte RC-Daten der Megafauna und 938 archäologische Daten aus der Zeit zwischen 15 und 10 TA, von denen auf die menschliche Besiedlungsdichte geschlossen wurde).

In Ost-Beringia starb das Mastodon schon vor ca. 40 TA aus, und daher mit Gewissheit unabhängig vom Menschen.

Bei allen in der Studie untersuchten Megafauna-Taxa (Mastodon, *Mammuthus*, Bodenfaultiere, Pferd, *Smilodon* - für alle anderen Taxa lagen nicht genügend RC-Daten vor) nahm die Population während der Bölling-Alleröd-Zeit zu und brach entweder während der Clovis-Zeit oder in der folgenden Jüngeren Dryas (YD) zusammen.

Die Clovis werden in dieser Arbeit mit 13150 – 12850 BP angegeben, die jüngere Dryas dauerte vom Ende der Clovis-Kultur bis etwa 11700 BP. An 15 Fundstellen wurden Clovis-Werkzeuge zusammen mit Faunaresten gefunden, davon 80 % *Mammuthus*; an keiner Fundstelle gibt es überzeugende Belege für die Bejagung der Faultiere.

An Klimafaktoren gelten sowohl die warmen Interstadiale in Verbindung mit Dansgaard-Oeschger-Intervallen wie Bölling-Alleröd (14700 – 12900 BP) wie die plötzliche Kälte und Trockenheit der Jüngeren Dryas als Krisenzeiten. Für Eurasien und Beringia konnte gezeigt werden, dass diese beiden Krisenphasen die höchsten Aussterberaten der letzten 25 TA bedingten. In Nordamerika überlebten aber viele heutzutage ausgestorbene Taxa das Bölling-Alleröd, so dass als Klimafaktor vor allem die Jüngere Dryas in Betracht zu ziehen ist (Rückkehr zu eiszeitlichen Temperaturen, sehr kalte Winter bei relativ heißen Sommern, starke Jahreszeitlichkeit, kürzere Vegetationsperiode, verringerter Nährstoffgehalt der Pflanzen wegen hohem CO₂-Gehalt der Atmosphäre). Zu Beginn der Jüngeren Dryas nahm die menschliche Population geschätzt um mehr als ein Drittel ab und blieb bis zum Ende der YD auf diesem niedrigen Niveau, um sich kurz danach (ca. 11000 BP) wieder auf das Maximum der Clovis-Zeit vor der YD zu erholen. Im Bereich der Great Lakes ging die Bevölkerung dagegen um etwa $\frac{3}{4}$ zurück.

Wiederkäuer, die Pflanzen effektiver entgiften können (die jüngere Dryas ging aufgrund der höheren CO₂-Werte auch mit einem erhöhten Gehalt an toxischen Substanzen in den Pflanzen bei gleichzeitig niedrigerem Nährstoffgehalt einher) und aufgrund des Wiederkauens auch mit kürzeren Vegetationsperioden klarkommen, hatten eine größere Überlebenschance als monogastische Taxa wie Faultiere und Rüsseltiere. Die überlebenden Taxa erfuhren in der YD eine Verkleinerung der Körpergröße als Indiz für Unterversorgung mit Nahrung. Das Bison erlebte sogar einen Populationspeak während der frühen YD; als junger Einwanderer aus Eurasien war es aggressiv und sehr fortpflanzungsaktiv; es lebte in Herden und könnte andere Herbivoren, die sich aus klimatischen Gründen oder wegen menschlicher Bejagung ohnehin schon auf dem Rückzug befanden, durch Wettbewerb verdrängt haben. Allerdings nahm während der YD auch beim Bison die Körpergröße ab (wohl durch Nahrungsmangel, denn eigentlich wäre angesichts der abfallenden Temperaturen mit einer Größenzunahme zu rechnen gewesen).

Die Modellierungen aufgrund der Datensätze aus RC-Daten, menschlichen Besiedlungsdaten und Klimadaten ergaben:

- Das Mammut starb in den USA durch Bejagung aus (im Südwesten der USA aber durch eine Kombination aus Bejagung und Klimawandel – hier erlosch das Mammut regional vor ca. 12 TA gegen Ende der YD, wobei Post-Clovis-Menschen eine Rolle gespielt haben dürften),
- Pferd und Smilodon starben ebenfalls durch Bejagung aus (durch Clovis)*,
- das Mastodon und die Bodenfaultiere (sowohl in Gesamt-USA wie im Südwesten) starben dagegen durch den Klimawandel im Rahmen der YD aus, ebenso wie Mammut und Mastodon an den Great Lakes, wo die Daten keinerlei Hinweise auf ein Aussterben durch Bejagung während der Clovis-Zeit oder auch danach liefern.

*Pferd und Mammut dürften direkt bejagt worden sein, *Smilodon* starb dann mangels Nahrungsgrundlage aus.

Mammut: US: Mensch (+**13014**); SW: Mensch und Klima/YD (+12044); Great Lakes: YD (+12573)

Mastodon (US): YD (+12639); Great Lakes: YD (+11912)

Bodenfaultier: US: YD (+12659); SW: YD (+12680)

Pferd: US Mensch (+**12944**)

Smilodon: US Mensch (+**13028**)

Jahre BP; SW = Südwesten der USA, YD = Jüngere Dryas

Letzte Nachweise in den USA/südl. Kanada laut Suppl. Daten in Nat. Comm. 9: 5541; für viele Taxa gibt es aber nur ein einziges oder sehr wenige RC-Daten, so dass in die Auswertungen nur eingingen: *Mammuthus*, Mammut (Mastodon), Bodenfaultiere, Pferde und *Smilodon*:

Glossotherium (Kalifornien, Rancho La Brea): 19480 RCJ = 22358 – 24980 J

Megalonyx (Ohio): 11740 RCJ = 13454 – 13714 J

***Nothrotheriops* (Nevada): 8051 RCJ = 8042 – 10157 J (Holozän)**

Zweitjüngster: (Nevada): 8692 RCJ = 8560 – 11185 J

Paramylodon (Oregon): 12333 RCJ = 14104 – 14602 J

Castoroides (New York St.): 10140 RCJ = 11501 – 12050 J (Holozän ?) (Riesenbiber)

Mammut (Mastodon) (Illinois): 7910 RCJ = 8420 – 9122 J (Holozän);

Zweitjüngster (Ohio): 9520 RCJ = 10205 – 11614 J

Mammuthus (Utah): 7333 RCJ (“Sandy Mammoth”) = 7827 – 8455 Jahre (Holozän)

Zweitjüngster (New York St.): 10300 RCJ = 11830 – 12400 J

Arctodus (Kansas): 9630 RCJ = 10767 – 11186 J (Holozän)

Canis dirus (Kalifornien): 11820 RCJ = 13560 – 13741 J (Prä-Clovis)

Homotherium (Minnesota): 22250 RCJ = 26121 – 26956 J

Panthera leo atrox (Alberta): 11355 RCJ = 13087 – 13300 J

Smilodon (Tennessee): 9410 RCJ = 10266 – 11135 J (Holozän)

Zweitjüngster: 10750 RCJ, eng gefolgt von vielen anderen Exemplaren

Equus (Kalifornien, Rancho La Brea): 10940 RCJ = 11317 – 13972 J (Holozän ?)

Euceratherium (Kalifornien): 8250 RCJ = 8421 – 10138 J (Holozän)

(Bovidae: Caprini; rinderähnliches Aussehen)

Oreamnos harringtoni (Arizona): 10140 RCJ = 10428 – 13049 J (Holozän?)

(Bergziege; rezente Art *O. americanus* lebt nördlich des Verbreitungsgebietes von *O. harringtoni*).

Bootherium (Utah): 11690 RCJ = 13147 – 13971 J (Prä-Clovis) (Moschusochse. syn.

Symbos, verwandt mit *Ovibus*)

Cervalces (New York St.): 10800 RCJ = 12660 – 12760 J (YD) (Cervidae: Capreolinae)

Navahoceros (Nevada): 37750 RCJ = 41465 + 42700 J (Cervidae: Odocoileinae)

Platygonus (New York State): 10750 RCJ = 12599 – 12743 J (Artiodactyla: Tayassuidae)

Camelops (Oregon): 9955 RCJ = 10875 – 12110 J (Holozän ?)

Hemiauchenia (Nevada): 36320 RCJ = 40264 – 41606 J (Camelidae: Lamini)

(Hinweis: von *Hemiauchenia* sollen die modernen Lamini abstammen, die heute mit 2 Gattungen – *Llama*, *Vicugna* – und vier Arten, jeweils 2 pro Gattung, in

Südamerika vertreten sind. Die vier Arten sind so nahe miteinander verwandt, dass sie sich kreuzen und fertilen Nachwuchs erzeugen können; ausgestorbene Gattungen der Lamini:

Hemiauchenia, *Palaeolama*)

Palaeolama (Florida): 12390 RCJ = 14146 – 14788 J

Arktisches Nordamerika

In den **arktischen Gebieten Nordamerikas** spielten dagegen Klimaschwankungen und die Möglichkeit zur Wiederbesiedlung aus Refugien eine entscheidende Rolle für das Überleben der Megafauna. Datierete Knochenfunde und Klimadaten aus den nördlichen Gebieten Alaskas zeigen eine ausgeprägte Korrelation zwischen der Häufigkeit und Verbreitung von Mammuten, Pferden und Bisons mit den schnellen Klimaveränderungen in der Eiszeit. Die höchste Besiedlung wurde in der Übergangsphase zwischen einer kalten und einer warmen Phase erreicht. Bei ungünstigem Klima starben die Taxa lokal aus – und wurden später durch weit entfernt lebende Populationen (aus Refugien) wiederbesiedelt. Dieser Zyklus aus starker Populationszunahme --- Rückgang --- lokalem Aussterben --- Wiederbesiedlung über größere Distanzen aus Refugien war typisch für

die arktischen Regionen während der Eiszeit und die Voraussetzung dafür, dass die Säuger-Megafauna dort überhaupt langfristig überleben konnte.

Als die Eiszeit zu Ende ging und der Meeresspiegel stieg, wurden verschiedene Wanderungsrouten unterbrochen; hinzu trat ausgedehnte Torfbildung, wodurch Lebensräume unbrauchbar wurden und auch nicht mehr als Wanderungsrouten taugten. Arktische Säuger sind aber nur dann widerstandsfähig gegenüber Umweltveränderungen, wenn ihre Habitate miteinander verbunden bleiben und eine Wiederbesiedlung aus Refugien erlauben. Im Norden Alaskas lebten zum Zeitpunkt des Aussterbens der Megafauna nur wenige Menschen. Das Verbreitungsgebiet der arktischen Megafauna wurde durch steigenden Meeresspiegel und die Ausbreitung von Torfgebieten dauerhaft fragmentiert, was zum Aussterben der Megafauna in dieser Region entscheidend beigetragen haben dürfte, oder sogar die alleinige Ursache darstellte (PNAS 112: 14301).

Südamerika:

In Südamerika starben insgesamt 52 Gattungen der Megafauna aus, das sind 83 % der Megafauna.

Patagonien: In Patagonien (wo die fossile Überlieferung wesentlich besser ist als im restlichen Südamerika, so dass sich diese Region für nähere Untersuchungen eignet) erfolgte neuen Datierungen (mittels Ultrafiltration) zufolge die **Extinktion der Megafauna in Patagonien synchron in einem sehr kurzen Zeitraum zwischen 12280 ± 110 BP.** Betroffen waren *Lama gracilis* (Schwestergruppe des überlebenden Vikunja, d.h. mit dem Vikunja näher verwandt als mit dem Guanako), *L. guanacoe* (patagonische Form – eine eigene Unterart, genetisch getrennt von den modernen Guanakos, die erst im frühen Holozän in Patagonien aus dem Norden einwanderten), *Panthera onca mesembrina* (eine eigene ausgestorbene Unterart, genetisch getrennt vom modernen Jaguar), *Hippidion saldiasi* (ein Pferd), *Mylodon darwini* (ein Riesenfaultier), *Arctotherium sp.*. Entgegen früherer Annahmen starben die Carnivoren nicht vor den Herbivoren aus.

Die heutigen Guanakos gehen auf eine Population zurück, die vor 10550 ± 170 Jahren aus dem Norden einwanderte, nachdem *L. gracilis* und die genetisch eigenständige (patagonische) Population von *L. guanacoe* ausgestorben waren. Die Einwanderer aus dem Norden ermöglichten das Überleben der Art bis heute (alle heutigen Guanakos gehen auf diese Einwanderer zurück). Ähnliche Prozesse, dass ausgestorbene Populationen durch Einwanderer derselben Art (aber ggf. genetisch getrennter Linien) ersetzt wurden, finden sich auch in Nordamerika.

Die jüngsten Nachweise der Säbelzahnkatze *Panthera populator* liegen dagegen noch vor dem Ende des Antarctic Cold Reversal (d.h. bei 12800 – 13000 Jahren), allerdings lagen von dieser Art auch nur drei datierbare Fossilien vor.

Der Mensch war in der Region schon mit Sicherheit 1000 Jahre vor der Extinktion eingetroffen, möglicherweise bis zu 3000 Jahre früher. Das Aussterben erfolgte nach einer starken Erwärmung nach Ende des Antarctic Cold Reversal, so dass ein Zusammentreffen von menschlicher Bejagung und plötzlicher Klimaveränderung (und nicht der Mensch allein) für das Aussterben der Megafauna Patagoniens verantwortlich sind. Die Menschen waren kurz vor dem Antarctic Cold Reversal eingetroffen, aber erst nach dessen Ende starb die Megafauna aus.

Die maximale Ausdehnung der Gletscher war in Südamerika schon vor 28500 Jahren erreicht; daran schloss sich eine Erwärmung an, die vor 14400 – 12700 Jahren durch eine erneute Abkühlung (Antarctic Cold Reversal) unterbrochen wurde. Die Eiszeitbedingungen herrschten bis vor 12600 Jahren, danach setzte eine rasche Erwärmung mit Rückzug der patagonischen Gletscher ein; vor 12300 Jahren breiteten sich die *Nothofagus*-Wälder aus, vor 11400 Jahren wurde ein Wärmemaximum erreicht.

Menschliche Besiedlung lässt sich erstmals in Chile vor 14600 Jahren (Monte Verde) nachweisen, das zentrale Plateau Patagoniens war vor > 13200 Jahren besiedelt, Südpatagonien zwischen 13200 und 12900 Jahren. Das Zentralplateau war recht stark besiedelt, Südpatagonien zunächst recht schwach (Zunahme im frühen Holozän).

Untersuchungen von Seesedimenten zeigten, dass das Klima in Patagonien nach dem Ende des Antarctic Cold Reversals trocken und windig war (Sommertrockenheit), und zum Zeitpunkt der Aussterbewelle vor 12300 Jahren breiteten sich rasch die *Nothofagus*-Wälder aus.

Damit unterscheidet sich die Extinktion grundlegend von jener in Nordamerika. Letztere verlief protrahierter; verschiedene Extinktionen erfolgten zwischen 14600 und 12800 BP während des warmen Grönland Interstadials 1; im sich daran anschließenden kalten Grönland Stadial 1 wurden die Extinktionen unterbrochen. Die letzten Extinktionen erfolgten dann < 11600 Jahren im frühen Holozän. In Südamerika geschahen die Extinktionen dagegen synchron um 12300 BP (also in einer Zeitphase, in der Nordamerika von Extinktionen verschont blieb), aber ebenfalls in einer Phase rascher Erwärmung, während in dem vorausgehenden Stadial (Kaltphase) keine Extinktionen erfolgt waren (sieht man einmal von dem schlecht belegten *Panthera populator* ab).

In beiden Regionen (Nordamerika und Patagonien) führten also das Zusammentreffen von menschlicher Bejagung und Erwärmung zu Extinktionen, während Kaltphasen (Stadiale) von Extinktionen verschont blieben. Ein Blitzkrieg-Szenario lässt sich demnach nicht bestätigen, das Zusammenwirken von menschlicher Bejagung und Klimaerwärmung/Ausbreitung der Wälder (und damit Verlust der Lebensräume) passt zu dem beobachteten Zeitverlauf. Unklar ist, ob die Erwärmung auch mit einer starken Zunahme der menschlichen Besiedlungsdichte einherging. (Science Advances Vol. 2, No. 6, e1501682).

Australien:

In **Australien** erloschen insgesamt 60 Wirbeltierarten, > 85 % aller terrestrischen Gattungen mit mehr als 44 kg Körpermasse, überwiegend Beuteltiere (darunter bizarre Formen, die an riesige Faultiere, übergroße Capybaras erinnerten; fleischfressende Känguruhs), aber auch der straußengroße flugunfähige Vogel *Genyornis newtoni* (daneben auch Laufvögel bis hinab zu 1 kg), eine behörnte große Landschildkröte (*Meiolania*) (2,5 m lang) und 2 weitere große Reptilarten, darunter ein 7 m langer Waran (*Megalania prisca*) sowie ein riesiges landgängiges Krokodil. Bei den Beuteltieren starben alle 19 Arten > 100 kg und 22 von 38 Arten zwischen 10 und 100 kg aus. Andere Arten der Megafauna, die überlebten, erfuhren Verzweigung oder Einschränkungen in ihrem Lebensraum. Unter den 60 erloschenen megafaunalen Arten Australiens waren alle großen Blattäser, während Gräser wie die Riesen-Känguruhs weniger betroffen waren.

Man geht heute davon aus, dass das Aussterben nicht so schnell erfolgte wie z.B. in Nordamerika, sondern sich über einen längeren Zeitraum (? 20000 J.; kontra: s.u.) erstreckte. Hierbei dürfte auch die geringe Besiedlungsdichte Australiens eine Rolle gespielt haben; bis zur Ankunft der Europäer hatte Australien bei der Größe der USA niemals mehr als 300000 – 600000 Einwohner.

Bisher nahm man an, dass die Megafauna erst vor 20000 J. erlosch, als das Klima 9 Grad kälter als rezent war bei extremer Trockenheit, dass fast alle Bäume aus dem Inland verschwanden; 40 % von Australien waren ein ausgedehntes aktives Dünenfeld, und selbst Teile von Tasmanien beheimateten Wüstenarten.

Datierungen von Eierschalresten von *Genyornis newtoni* und - zum Vergleich – dem Emu ergaben, dass *Genyornis* in drei ökologisch sehr verschiedenen Regionen von > 100.000 bis ca. 50.000 J ununterbrochen lebte und dann plötzlich gleichzeitig in allen drei Regionen vor 50000 +/- 5000 J. erlosch.

Da *Genyornis* die verschiedenen Klimaveränderungen im Pleist. bisher unbeschadet überlebt hatte, ist es unwahrscheinlich, klimatische Gründe für das plötzliche Aussterben verantwortlich zu machen, zumal zum Zeitpunkt des Aussterbens nur eine graduelle Klimaveränderung stattfand. Andere Elemente der austral. Megafauna sind bisher nicht exakt datiert worden, *Genyornis* findet sich aber zusammen mit den jüngsten Elementen dieser Fauna (und keine anderen megafaunalen Elemente überlebten *Genyornis*), so dass das Aussterben von *Genyornis* wahrscheinlich mit demjenigen der übrigen Megafauna zeitlich zusammenfällt; jedenfalls gibt es keinen einzigen Hinweis auf ein Überleben megafaunaler Elemente vor < 40000 J.

Dieser Zeitraum fällt zusammen mit den weitestgehend akzeptierten TL-Datierungen der ältesten austral. Steinwerkzeuge (55000 +/- 5000 J bzw. 53000 bis 60000 J); ältere Datierungen aus NW-Australien wurden zwischenzeitlich als irrtümlich zurückgenommen.

Genyornis hatte die doppelte Masse (80-100 kg) wie der Emu und war sicherlich weniger agil (kurze, dicke Beine: langsamerer Läufer). Hinweise auf eine direkte Bejagung durch Menschen finden sich aber nur an einer Fundstelle; auch für die übrige Megafauna gibt es nur wenige direkte Hinweise auf Bejagungen. C4/C3-Studien ergaben, dass *Genyornis* weitgehend ein C3-Äser war, während der Emu eine breitere Nahrungstoleranz aufwies, also auch C4-Gräser. Diese große Adaptationsfähigkeit könnte dem Emu das Überleben während der Aussterbephase der Megafauna ermöglicht haben. Auch die Schnabelanatomie von *Genyornis* spricht für einen Äser, der auf ausgedehntes Buschland angewiesen war. Eine Theorie geht davon aus, dass vom Menschen ausgelöste Brände sich hinsichtlich Häufigkeit und Zeitpunkt (im Jahresablauf) von den natürlichen Feuern so unterschieden, dass sich die Ökosysteme veränderten, verbunden mit einer massiven Abnahme der Baum- und Strauchvegetation im Landesinnern. Dieser ökolog. Streß und die ökolog. Veränderungen, verbunden mit einer moderaten Zunahme der Trockenheit und vielleicht auch etwas direkter Bejagung, könnten zum Aussterben der Megafauna (*Genyornis*, aber auch den anderen megafaunalen Elementen) geführt haben. Die meisten der ausgestorbenen Arten waren Äser, und die meisten früheren Verbreitungsgebiete dieser Arten sind heute Buschwüste oder Spinifex-Grasland, ein Indiz für einen erheblichen Vegetationswechsel. Arten mit Nahrungspräferenzen wie *Genyornis* hatten dabei ein höheres Aussterberisiko als Opportunisten wie der Emu. Beutegreifer an der Spitze der Nahrungskette erloschen dann ihrerseits aus Mangel an Beutetieren.

Beim Emu lässt sich ein rascher Wandel der Ernährung zwischen 50000 und 45000 Jahren feststellen (von einer gemischten Kost mit starker C4-Komponente hin zu einer C-3-dominierten Ernährung). Auch *Genyornis* ernährte sich von einer Kombination aus C3- und C4-Pflanzen, aber die Ernährung war weniger variabel als beim Emu.

Man vermutet daher, dass eine Mosaikvegetation aus Waldland mit viel Gras in ein monotones Buschland umgewandelt wurde, oder dass nahrhafte Gräser durch wenige nahrhafte Arten ersetzt wurden. Auch Whombats zeigen gleichzeitig entsprechende Veränderungen im Zahnschmelz von 40 – 100 % C4-Pflanzen (> 50000 J) hin zu C3-Büschen (<45000 J). Da zwischen 60000 und 40000 BP ein stabiles Klima in Australien herrschte, kann nur der Mensch diese Veränderungen der Vegetation in der semiariden Zone Australiens verantworten; die viel stärkeren Klimaveränderungen zwischen 140000 und 50000 BP haben die beiden Vogelarten nicht beeinträchtigt und auch zu keinen Veränderungen in der Zusammensetzung ihrer Ernährung geführt; auch nach 45000 J blieb dann die Ernährung des Emus wieder stabil, trotz der sich anschließenden Klimaveränderungen des LGM.

Vermutlich zerstörten Feuer das Mosaik aus Waldland und Grasland; die Mosaikvegetation wurde ersetzt durch feueradaptierte Büsche und Spinifex-Grasland (ein feuerförderndes, schlecht schmeckendes Gras), monotones Buschland mit minderwertigen Gräsern; spezialisierte Herbivoren und Blattäser verloren ihre Nahrungsgrundlage, die Habitate der großen Herbivoren wurden zerstört. Theoretisch ist auch der andere Weg möglich, dass die Menschen die großen Herbivoren ausrotteten und sich dadurch die Mosaikvegetation nicht länger halten konnte; in Afrika behindern die großen Herbivoren die Ausbreitung von Büschen und Wäldern. Eine Überjagung könnte auch in Australien die Ausbreitung von Buschland (bei Reduktion fruchtbarer Gräser) gefördert haben, also den Übergang von einem

trockenheitsadaptierten Mosaik aus Bäumen, Sträuchern und nahrungsreichem Grasland in ein modernes, feueradaptiertes wüstenhaftes Buschland sowie Spinifex-Grasflächen. Nährstoffarme Böden könnten den Ersatz der nährstoffreichen C4-Gräser durch das Spinifex-Gras (ebenfalls C4) gefördert haben; dieses Gras fördert die Ausbreitung von Feuern und ist adaptiert an nährstoffarme Böden. Dazu passt, dass alle großen Äser erloschen, während große Gräser wie die großen roten und grauen Känguruhs überlebten (Sci. 309, 255 + 287).

Eine neuere umfangreiche Analyse der Aussterbezeitpunkte der australischen Megafauna (erloschen sind 28 Gattungen mit 55 Arten) mittels neuer, verlässlicher Datierungen von 28 Fundstellen ergab, dass die Extinktion vor ca. 46400 Jahren (95 % Konfidenz: 39800 bis 51200 J.) erfolgte; die jüngsten Megafaunenfundpunkte waren 47 (+ 4) und 46 (+ 2) TA alt; einzelne weitaus jüngere Daten mit nichtartikulierten Fossilien (bis 2000 J.) dürften auf sekundärer Umlagerung beruhen. An den beiden (ca. 46 TA alten) jüngsten Fundstellen wurden noch *Diprotodon*, *Phascolonus*, *Thylacoleo*, *Procoptodon*, *Protemnodon*, *Simosthenurus* nachgewiesen, und mindestens 12 der 20 megafaunalen pleistozänen Gattungen des gemäßigten Australiens überlebten bis mindestens 80000 J BP. Bis zur Extinktion der Megafauna blieb die Diversität der Megafauna also relativ hoch. Die Extinktion erfolgte (etwa) gleichzeitig in West- und Ostaustralien. Und auch die Megafauna-Fossilien von Cuddie Springs wurden inzwischen auf mehr als 50000 J datiert (die Steinwerkzeuge und Holzkohle an der Fundstelle sind jünger).

Damit kann die extreme Aridität während des letzten Eiszeitmaximums [erst vor 19000 – 23000 J, also viel jünger] als Ursache für das Aussterben sicher ausgeschlossen werden; da die Extinktion dagegen etwa 5 – 15 TA nach Ankunft des Menschen erfolgte, ist insofern ein Zusammenhang naheliegend, sei es im Sinne eines Blitzkrieg-Szenarios oder als Folge der Veränderung der Ökosysteme unter dem Einfluss des Menschen (so durch das Abbrennen der Landschaft durch Aborigines; das Aussterben großer Pflanzenfresser durch Überjagung führt zum Erlöschen der großen Räuber usw.) (Sci. 292, 1819 + 1889; Nat. 411, 755). Hierfür spricht:

a) das Aussterben erfolgte in einem kurzen Zeitintervall gleichzeitig in allen Habitaten, Klimazonen, Breiten- und Längengraden; (b) das Aussterben erfolgte in einer Phase günstigen, feuchten Klimas, 25000 J. vor der Trockenphase während des letzten glazialen Maximums; (c) der Zeitzusammenhang zwischen dem Aussterben (46000 +- 5 TA) und der Ankunft des Menschen (56000 +- 4 TA)

Alle 17 Gattungen von Landsäugetern, Reptilien und Vögel > 100 kg und 6 von 7 Gattungen mit einer Körpermasse zwischen 45 und 100 kg erloschen im oberen Pleistozän Australiens:

Reptilien: *Meiolania sp.*, *Megalania prisca*; *Wonambi naracoortensis*; *Pallimnarchus sp.*, *Quinkana sp.*

Vögel: *Genyornis newtoni*; *Progura naracoortensis*

Beuteltiere: *Megalibgwilia ramsayi*, „*Zaglossus*“ *hacketti*, *Diprotodon optatum*, *Diprotodon sp.*, *Maokopia ronaldi*, *Zygomaturus trilobus*, *Zygomaturus sp.*, *Palorchestes azael*, *Phascolonus gigas*, *Thylacoleo carnifex*, *Propleopus oscillans*, *Borongaboodie hatcheri*, *Macropus ferragus*, *M. sp.*, *Procoptodon goliath*, *P. sp.*, *Protemnodon anak*, *P. brehus*, *P. hopei*, *P. roechus*, *P. sp.*, *Simnothenurus baileyi*, *S. browni*, *S. gilli*, *S. maddocki*, *S. newtonae*, *S. occidentalis*, *S. pales*, *S. sp.*, *Sthenurus atlas*, *St. atlas*, *St. stirlingi*, *St. tindalei*, *St. sp.*

Überlebende Megafauna-Säuger: *Macropus giganteus*, *M. fuliginosus*, *Sarcophilus harrisii*; fossil jedoch deutlich größer (dentale Dimensionen + 30 % im Vergleich zu rezenten Formen: *M. g. giganteus*, *S. h. lanarius*); *Vombatus hacketti* und *Wallabia kitcheneri* erloschen nur in Westaustralien und überlebten in Ostaustralien.

Der Mensch gestaltete durch das Feuer Australien völlig um: da viele Baumarten die häufigen Brände nicht überstanden, verwandelte sich Australien in eine Grassteppe. Nur die Känguruhs profitierten hiervon, sie konnten sich erheblich ausbreiten und wurden nach dem Aussterben der Megafauna zur Hauptnahrungsquelle der Eingeborenen Australiens. Viele Baumarten wurden seltener, manche starben ganz aus. Nur der feuerresistente Eukalyptus profitierte von dieser

Entwicklung und konnte sich ausbreiten. Nicht so sehr die direkte Jagd, sondern die Umgestaltung der Buschlandschaften durch die zahlreichen vom Menschen gelegten Feuer zur Grassteppe (Outback) führte dann zum Erlöschen der Megafauna; mit der Ankunft der Menschen nimmt der Nachweis von Holzkohle deutlich zu. Der Outback, die trockene Grassteppe, die heute für Australien so typisch ist, wurde also vom Menschen geschaffen! Ursprünglich bestand hier ein von Megafauna besiedeltes Buschland!

Riesenkänguruhs: Mit der Zunahme offener Landschaften infolge von Trockenheit und zunehmender Jahreszeitlichkeit breiteten sich im späten Miozän die Känguruhs stark aus und wurden zum ökologischen Äquivalent der Ungulaten auf anderen Kontinenten. Die Diversität der Känguruhs erreichte im Pleistozän ihr Maximum, brach aber vor 45000 Jahren ein, als 90 % der größeren Arten ausstarben. Kombinierte Daten (kraniodentale Morphologie, Isotope, Abnutzungsspuren an Zähnen) zeigten, dass sich das größte Känguruh aller Zeiten (*Procoptodon goliath*) von Chenopoden ernährte, besonders von Salzbüschchen (*Atriplex*), einem der wenigen Dicoten mit C4-Photosynthese. Salzbusch- und Chenopoden-Buschländer sind schwer entzündlich, so dass es unwahrscheinlich ist, dass vom Menschen gelegte Brände für das Aussterben verantwortlich sind. Auch die Trockenheit als solche kann der Art nicht geschadet haben, denn sie hatte sich ja gerade infolge der Trockenheit entwickelt und verschwand in einem relativ feuchteren Intervall. Somit scheint die Bejagung durch den Menschen (und nicht die ökologische Umgestaltung durch Nutzung des Feuers) für das Aussterben der großen Känguruhs verantwortlich zu sein (PNAS 106, 11646).

Kenntnisstand (anno 2007) über die klimatischen und ökologischen Veränderungen in Australien (Natw. Ru. 6/07, 317):

Die Besiedlung Australiens vor ca. 55000 J erfolgte in einer Periode deutlicher Klimaverschlechterung, die vielleicht auch dazu geführt haben könnte, dass die Menschen in der Region neue Lebensräume suchten. Zuvor herrschte ein sehr günstiges Klima in SO-Asien, was zu einem starken Bevölkerungswachstum geführt haben dürfte. Die Klimaverschlechterung zu Beginn der letzten Eiszeit reduzierte die pflanzlichen und tierischen Nahrungsgrundlagen der Jäger und Sammler (was das Aufsuchen neuer Regionen ausgelöst haben könnte). Nach Pollenuntersuchungen an Seesedimenten in Queensland traten mit Beginn der Eiszeit drastische Veränderungen der Vegetation auf; die araucariendominierten Regenwälder und die Mangrovenwälder der Küstenregionen wurden von Eukalyptuswäldern verdrängt, die die bei trockenem Klima typischen Waldbrände besser überstanden. In diese Phase fällt auch das Aussterben einiger großer herbivorer Beuteltiere. Es wird vermutet, dass die Klimaveränderung zum Aussterben von Pflanzenarten führte, von denen sich die großen Pflanzenfresser ernährten; unbekannt ist, ob die Menschen zur damaligen Zeit in Australien überhaupt über geeignete Waffen verfügten, derartige Tiere zu jagen. Umgekehrt gibt es aber auch die Hypothese, dass das Aussterben der großen Pflanzenfresser – die sich gern von jungen Eukalyptusbäumen ernährten – überhaupt die Voraussetzung für die Ausbreitung der Eukalyptuswälder darstellte.

Seit über 40000 J sind die klimatischen Verhältnisse in Australien dagegen relativ stabil, es kam lediglich zu klimabedingten Verschiebungen von Verbreitungsgebieten, aber nicht mehr zu einem nennenswerten Aussterben von Tier- und Pflanzenarten, wenn man einmal vom Beutelwolf absieht. Eine Extinktionswelle an der Pleistozän-Holozän-Grenze besteht jedenfalls in Australien – im Gegensatz zu anderen Kontinenten – *nicht*, und auch die Menschen in dem großen, dünn besiedelten Kontinent haben die durch Klimawandel bedingten Probleme besser überstanden als andere Gesellschaften, die häufig durch Klimawandel kollabierten. Das Klimaoptimum vor 6000 bis 4000 Jahren führte dann zum Aufblühen der australischen Gesellschaften und starkem Bevölkerungswachstum. Vor 4000 Jahren verschlechterten sich die Klimaverhältnisse durch ein besonders lang andauerndes El-Nino-Ereignis; erst dies führte dann wieder zu einem größeren Artensterben, ebenso wie die verwilderten Dingos zur Ausrottung großer

pflanzenfressender Beuteltiere beitragen. Erst als die herbivoren Beutetiere abnahmen, gingen auch die Dingos zurück; dadurch konnten sich dann in den letzten Jahrhunderten die Känguruhs stark ausbreiten.

(Kritisch zu dieser Zusammenfassung ist anzumerken, dass die mögliche Rolle des Menschen bei der Umgestaltung der Landschaft durch Feuer nicht einbezogen wurde).

Im Jahr 2010 unterstrich eine Studie von der Fundstelle Tight Entrance Cave (SW-Australien), die sich von anderen Lokalitäten dadurch abhebt, dass sie die Entwicklung der Säugerfauna über einen langen Zeitraum von > 150000 J dokumentiert, die Rolle des Menschen an der Extinktion der Megafauna. Trotz der vor ca. 70000 J einsetzenden Klimaveränderung (zunehmende Aridität) blieb die Megafauna in über 100.000 J vor dem Eintreffen des Menschen in der Region (vor 49000 J) stabil. Innerhalb der ersten 10000 J nach Ankunft des Menschen erlosch die Megafauna mit Ausnahme des Beutelwolfs und Riesenmärluhs (*M. giganteus*). Die Extinktionen erfolgten damit noch vor der kritischsten Klimaphase mit maximaler Trockenheit. Die Autoren gehen dennoch von einem multikausalen Modell für die Extinktionen in SW-Australien aus, primär durch den Menschen, aber erleichtert durch Veränderungen des Klimas und Zunahme der Feuer (PNAS 107, 22157). Unter anderem sank der Wasserspiegel der Binnenseen zu der Zeit, als die Megafauna ausstarb, stark ab. Dies könnte zu einem Rückgang von Pflanzen und herbivoren Tieren geführt haben (Nat. 518: 277).

Für das **tropische Australien (Queensland)** konnte im Jahr 2012 gezeigt werden (Sci. 335; 1452 + 1483), dass ausschließlich der Mensch für das Aussterben der Megafauna (insgesamt 55 Arten in ganz Australien) verantwortlich ist. Grundlage boten zwei sich zeitlich überschneidende Bohrkerne (130000 – 24000 BP und 54000 – 3000 BP) aus einem ehemaligen vulkanischen Maar (Lynch's Crater), wobei mit einer engen zeitlichen Auflösung (100 Jahre) u.a. der Gehalt an *Sporormiella*-Pilzsporen (Indikator für Herbivoren-Dung), Holzkohle, Pollen usw. untersucht wurden.

Große Herbivoren üben erheblichen Einfluss auf die Gestaltung der Landschaft aus: offene, fleckige, mosaikartige Landschaften werden von ihnen geschaffen und aufrechterhalten; Pflanzenmaterial, das als Brennstoff für Steppen- oder Buschbrände dienen würde, wird beseitigt, der Nährstoffzyklus wird beschleunigt, Samen werden verteilt. Für Nordamerika konnte bereits gezeigt werden, dass der Zusammenbruch der Megafauna zu einem Florenwechsel und vermehrten Feuern geführt hatte; so nahmen breitblättrige Wälder mit einer bisher unbekanntem Artenzusammensetzung kurz nach dem Rückgang der Megafauna zu – wohl als Folge stark reduzierter Herbivorie. Auch in modernen Savannenlandschaften führt der Rückgang von Elefanten, Nashörnern und anderen großen Herbivoren dazu, dass im ersten Schritt Lichtungen in den Wäldern verbuschen. Kommt es dann aber zu Buschbränden, werden diese Gebiete in Graslandschaften verwandelt – und diese fördern Brände dann noch mehr. Große Herbivoren reduzieren durch das Abweiden das Risiko ausgedehnter Brände.

Wegen des engen zeitlichen Zusammenhangs mit dem Klimawandel am Ende des Pleistozäns ließ es sich in Nordamerika aber nicht so präziser herausarbeiten, ob Klimawandel, Mensch oder beide Faktoren zusammen für den Zusammenbruch der Megafauna verantwortlich waren.

In Australien lässt sich diese Frage besser untersuchen, weil der Verlust der Megafauna vor >40000 Jahren hier in eine Phase relativer klimatischer Stabilität fiel, während die Megafauna zuvor (vor Ankunft des Menschen) mehrere drastische Klimawandel überstanden hatte. Unklar war die Kausalkette: hatte der Mensch durch von ihm gelegte Brände die Vegetation verändert, so dass die Megafauna an der veränderten Vegetation und Landschaft, an die sie nicht angepasst war,

zugrunde ging, oder hat der Mensch die Megafauna direkt ausgerottet, und die Veränderung der Vegetation wäre dann eine Folge des Verlustes der Megafauna, und die Zunahme der Feuer eine Folge der veränderten Vegetation und des vermehrt zur Verfügung stehenden Brennmaterials, das jetzt nicht mehr von Herbivoren beseitigt wurde?

An dem Maar finden sich direkt keine archäologischen Funde, die Besiedlung der Umgebung begann aber vor 49000 Jahren; vor 40000 Jahren war menschliche Besiedlung in der Region weit verbreitet.

Wie die Bohrproben belegen, wurde das Klima vor 120000 Jahren kühler und trockener; dieser Effekt nahm vor 75000 Jahren nochmals zu. Beide Klimaveränderungen gingen einher mit einem Rückgang der Regenwald-Angiospermen und Zunahme sklerophyller Taxa (wie Eukalyptus) und Regenwald-Gymnospermen. Die Menge an *Sporormiella*-Sporen beweist aber, dass diese gravierenden Klimaveränderungen keinen Einfluss auf den Besatz mit Megafauna hatten!

Zwischen 60000 und 55000 Jahren spricht ein hoher Anteil von Regenwald-Gymnospermen für etwas feuchtere und wärmere Bedingungen; nach 55000 Jahren nehmen Sumpf- und Wasserpflanzen zu, es entsteht ein flacher See. Die Landschaft bestand zu dieser Zeit aus einem Mosaik aus Grasland und Seggen zwischen gemischten Wäldern und Buschland; große Herbivoren lebten in Seenähe (*Sporormiella*). Diese Verhältnisse blieben bis vor 41000 Jahren stabil, dann sank der *Sporormiella*-Nachweis fast auf Null. Holzkohle und Gräser sowie sklerophylle Pflanzen nahmen zu, Regenwald-Angiospermen und besonders -Gymnospermen nahmen ab. Beide Bohrproben zeigen dieselbe Entwicklung absolut synchron; klimatische Veränderungen scheiden als Erklärungen im kritischen Zeitraum zwischen 43000 und 38000 Jahren, der detaillierter untersucht wurde, aus. Zwischen den Pilzsporen und der Holzkohlemenge besteht eine negative Korrelation, nicht dagegen zwischen Pilzsporen bzw. Holzkohle und Vegetationswandel. Die Veränderungen der Vegetation erfolgten also zeitlich nach dem Rückgang der Pilzsporen und der Zunahme der Holzkohle. Dadurch kann man ausschließen, dass Feuer für die Extinktion der Megafauna verantwortlich waren, denn dann hätte der Vegetationswechsel (der die vermehrten Feuer ermöglicht hätte) zeitlich vor dem Verschwinden der Megafauna (also vor dem Verschwinden der Pilzsporen) erfolgen müssen.

Der Vegetationswechsel war zunächst durch eine Zunahme von Gras charakterisiert, daneben graduelle Zunahme sklerophyller Waldpflanzen (eukalyptus-dominierte Hartlaubwälder). Schließlich entwickelten sich eintönige sklerophylle Eukalyptus-Wälder mit Gras auf dem Grund – wo früher eine vielfältige Mosaiklandschaft vorherrschte.

Die genaue zeitliche Auflösung ergab, dass die Zunahme der Holzkohle etwa 100 Jahre nach dem Rückgang der Pilzsporen einsetzte; 300 Jahre nach dem Rückgang der Pilzsporen nahm der Grasanteil zu, weitere 100 Jahre später nahmen die Sklerophyllen zu. 1600 Jahre nach dem Sporenrückgang hatten sich dichte sklerophylle Wälder etabliert.

Daraus ergibt sich folgende Kausalkette: Am Anfang stand das Erlöschen der Megafauna durch Bejagung. Da nun mehr „Brennstoff“ für Feuer zur Verfügung stand, nahmen Buschfeuer (ausgelöst durch Blitze) um mindestens eine Größenordnung zu. Die Flora war an solche Feuer noch nicht adaptiert; vor allem die Regenwald-Koniferen kamen damit nicht zurecht und erloschen. In den tropischen Gebieten hatte es vorher keine oder nur selten Feuer gegeben, d.h. die Feuer trafen auf eine völlig unadaptierte Flora. So konnten sich die Sklerophyllen durchsetzen, evtl. überlebende Herbivoren erloschen dann durch Habitatverlust.

In südlicheren, trockeneren Gegenden Australiens wurde dagegen an Trockenheit bereits adaptiertes Busch- und Grasland durch die häufigen Feuer in Chenopoden-Buschland verwandelt (Sci. 335, 1452 + 1483).

Für Südost-Australien konnte in einer kleinräumigen zeitlichen Auflösung der (lokalen) Extinktionsereignisse und menschlichen Besiedlung (nach Parzellierung) (Nat Comm. 10: 5311) ein Zusammenwirken klimatischer und menschlicher Einflussfaktoren gezeigt werden, wobei der Zugang zu Süßwasserquellen einen limitierenden Faktor für die kleinen mobilen Gruppen von Ureinwohnern darstellte, während klimatische Faktoren dafür sorgten, dass die Primärproduktion in der Region ebenfalls limitiert war. Lokale Extirpationen der Megafauna begannen in SO-Australien in den südöstlichen Küstenebenen und an der Südküste vor 48000 Jahren. Sie breiteten sich dann nordwärts aus und erreichten zwischen 46000 und 42000 Jahren weitere Gebiete; die Koexistenz zwischen Megafauna und Menschen betrug regional unterschiedlich zwischen 1000 und 8000 Jahre. In manchen Regionen erschienen die Menschen aber auch erst, nachdem die Megafauna schon 5000 – 9000 Jahre zuvor ausgestorben war.

In der Gesamtschau ergibt sich ein additiver Effekt aus Klimaveränderungen, konkret verfügbarem Süßwasser, und menschlicher Bejagung in Südostaustralien. Habitatveränderungen durch klimatische Faktoren (Temperatur, Niederschlagsmenge) stellten einen wichtigen Einflussfaktor dar, der die Auswirkungen der Menschen auf die Megafauna verstärkte (ähnliche Effekte finden sich in Südamerika, wo Megafauna-Extinktionen auch erst auftraten, als sowohl Klimaerwärmung und das Erscheinen der Menschen zeitlich zusammentrafen; die Menschen waren vermutlich dafür verantwortlich, dass sich die Arten nach dem klima-bedingten Stress nicht mehr erholen konnten).

Da 75 % der Fläche Australiens arid oder semiarid sind, waren Menschen ebenso wie die Megafauna von Süßwasserquellen angezogen; Menschen und Tiere konkurrierten um dieselben Süßwasserquellen, und diese boten den Menschen Gelegenheit, Tiere zu jagen. Der Mensch wird in diesem Szenario nicht als „Super-Jäger“ gesehen, sondern als ein zusätzlicher Stressor in Ergänzung zum klimabedingten Stress. Auch die geringe Produktivität der Landschaft (noch geringer nach dem Aussterben von Megafauna-Arten) dürften die menschliche Besiedlung limitiert haben; die Bevölkerungsdichte stieg erst nach dem Eiszeitmaximum (23 – 19 TA) und im mittelholozänen Klimaoptimum (7 – 5 TA) an. In Gebieten, die der Mensch noch nicht besiedelt hatte (wie Tasmanien), erklären sich die dort vor Eintreffen des Menschen erfolgten Extinktionen durch eine Verringerung der Primärproduktion durch Landpflanzen, wobei die Niederschlagsmenge (zunehmende Trockenheit) eine größere Rolle für lokale Extirpationen spielte als die Temperatur. Zumindest für Südost-Australien konnte modelliert werden, dass Klimawandel die verfügbaren Ressourcen für Megafauna und Menschen limitierte, dass die Menschen aber einen wichtigen Faktor für die Megafauna-Extirpationen in vielen Kleinregionen spielten, stellenweise die Klimafaktoren aber auch in Abwesenheit des Menschen zu Extirpationen führten (Tasmanien) (Nat. Comm 10: 5311).

Tasmanien: während der Eiszeiten bei niedrigem Meeresspiegel vorübergehend mit Australien verbunden; eine menschliche Besiedlung war daher erst ab 43000 BP möglich (Eintreffen des Menschen irgendwann zwischen 43 und 41 TA). Die gravierenden Klimaveränderungen (Abkühlung) vor 110000 Jahren und die damit verbundenen faunalen Veränderungen hatten keinen negativen Einfluss auf die tasmanische Megafauna: alle 7 Großtaxa (darunter 2 m hohe und 100 – 150 kg wiegende Känguruhs sowie ein riesiger Ameisenigel), die während der klimatisch günstigen Verhältnisse vor 127000 J in Tasmanien lebten, fanden sich auch noch vor 56000 J. Das

2 m hohe Riesenmäuse *Protemnodon anak* fand sich auch noch vor 41900 ± 1000 J zeitgleich mit den ältesten archäologischen Hinweisen auf menschliche Besiedlung (die anderen 6 Taxa sind allerdings für diesen Zeitpunkt bisher nicht nachgewiesen); in Australien war es schon vor 46000 J erloschen – zusammen mit 90 % der Megafauna. Da in Tasmanien (im Gegensatz zu Australien) Hinweise auf ausgedehnte Brände fehlen, ist davon auszugehen, dass das Känguruh dort direkt bejagt wurde und nicht infolge einer vom Menschen (durch Brände) ausgelösten Veränderung der Vegetation unterging. Auch für Australien wird inzwischen diskutiert, ob vom Menschen entfachte Feuer die Ursache für die Veränderung der Vegetation und damit für das Aussterben der Megafauna sind, oder aber ob umgekehrt das Erlöschen der herbivoren Megafauna (infolge Bejagung) die Vegetation so veränderte, dass sie anfälliger für Brände wurde (Nat. 454, 835).

Nach Nat. Comm. 10: 5311 erlosch die Megafauna in Tasmanien schon vor Eintreffen des Menschen, bedingt durch klimatische Veränderungen (Trockenheit, verminderte Verfügbarkeit von Süßwasser, geringes Pflanzenwachstum durch Kälte – 4 Grad kühler als während des LGM – und niedrige CO₂-Werte). In Tasmanien und der gegenüberliegenden Küstenregion Südaustraliens gab es keine Koexistenz zwischen Megafauna und Menschen; die Megafauna war lokal schon 5000 - >10000 Jahre erloschen, als die Menschen in diesen Regionen eintrafen

Neuseeland: wurde erst vor ca. 700 Jahren besiedelt; hier starben in kurzer Zeit alle 11 Moa-Arten infolge von Bejagung und Feuer (Brandrodung) aus; als Folge des Aussterbens der Moas erlosch dann auch ihr Beutegreifer, der Riesenadler *Harpagornis moorei*, mit 3 m Spannweite der größte Greifvogel und Adler aller Zeiten, 10 – 14 kg, Klauen groß wie beim Tiger. Er jagte auch Moas, sogar den 3,5 m großen Riesenmoa. Die eingeschleppten Ratten führten dann zum Erlöschen von 21 bodenbrütenden Vogelarten. Neuseeland bot bis vor 700 J die Besonderheit, dass es sozusagen belegte, wie die Welt ausgesehen hätte, wenn anstelle der Säugetiere die Vögel das Erbe der Dinosaurier angetreten hätten, denn bis auf eine Fledermausart lebten dort keinerlei Landsäugetiere, auch keine Beuteltiere, weil sich Neuseeland schon sehr früh von Australien getrennt hatte und daher nie von Säugetieren erreicht wurde. Der Riesenadler ist nach Molekularkladistik verwandt mit den kleinen Adlern des südpazifischen Raumes; die neuseeländischen Riesenadler haben wohl rasch an Größe zugenommen, nachdem sie Neuseeland besiedelten, da sich die neu ankommenden Adler wohl direkt an der Spitze der Nahrungskette befanden, ohne Konkurrenz durch andere Beutegreifer.

Afrika:

Die Diversität der Megaherbivoren begann in Ostafrika bereits vor 4,6 MA (95%-KI: 3,3 – 5,9 MA) zurückzugehen – weit bevor Homininen die Megaherbivoren bejagen konnten. Es handelt sich nicht um einen plötzlichen, sprunghaften, sondern um einen gleichmäßigen Rückgang, der sich auch nicht mit dem Erscheinen von HE oder dem vermeintlichen Beginn aktiver Jagd zwischen 2 und 1 MA beschleunigt.

Finden sich heute maximal fünf Megaherbivorenarten in einem Lebensraum, waren es im späten Miozän und frühen Pliozän (der Studienzeitraum begann bei 7 MA) bis zu 10 Taxa. Es könnte sogar sein, dass Elefanten und andere Megaherbivoren eine günstige Rolle für den Menschen gespielt hatten, indem sie für die Öffnung waldiger Landschaften sorgten und damit jene Mischung aus Wald und Grasland herstellten, die für die Evolution der Homininen eine zentrale Rolle spielte. Die Homininen des Pliozäns Ostafrikas lebten in einer von Rüsseltieren dominierten

Landschaft. Grasländer breiteten sich immer mehr aus; auch *Elephas* passte sich in Afrika im Pleistozän an die sich verändernde Landschaft an und wurde ein dominierender Herbivor; er war geographisch weit verbreitet und häufig, starb aber am Ende des Pleistozäns aus (überlebte in Asien), während *Loxodonta* nach dem frühen Pliozän selten wurde und erst im mittleren und späten Pleistozän als Äser und gemischter Fresser wieder erfolgreich wurde.

Die Ausbreitung der C4-Grasländer, die Abnahme der CO₂-Konzentration und der Wettbewerb mit kleineren äsenden Herbivoren dürften dazu beigetragen haben, dass der Artenreichtum der Megaherbivoren zurückging. Auch die zunehmende Verbreitung von Feuern ab dem späten Miozän könnte die Landschaft zulasten der großen Herbivoren verändert haben. Carnivora könnten in Phasen starker Trockenheit verstärkt junge Rüsseltiere bejagt haben. Die Ursachen für den Rückgang der Megaherbivoren sind komplex und wahrscheinlich variabel in Ort und Zeit. Statistisch korreliert der Rückgang der Diversität sehr gut mit der Abnahme der CO₂-Konzentration sowie der Zunahme des Prozentanteils der C4-Biomasse und des Anteils der C4-Gräser unter den Ungulata in den ostafrikanischen Faunen. Keine Assoziation mit der Aridität als solches.

Der Rückgang der Diversität der Megaherbivoren beruht im Wesentlichen auf dem Rückgang von Äsern und Mischfressern, die sich von C3-Pflanzen einsch. Bäumen, Sträuchern und Kräutern ernährten – als Folge der Expansion der C4-Grasländer im Plio-Pleistozän zulasten von C3-Nahrung. Auch in Pakistan ging die Ausbreitung von C4-Grasländern (dort schon vor 8,5 – 6,0 MA) mit einem starken Rückgang von C3-Konsumenten einher und führte dazu, dass (zumindest lokal) fünf Nashornarten, eine Rüsseltierart, und je eine Art der Sivatherien und Chalicotherien ausstarben.

Ging man früher davon aus, dass sich die C4-Grasländer in Ostafrika wegen zunehmender Aridität ausbreiteten, ist inzwischen klar, dass die Aridität erst seit ca. 1,5 MA zunahm. Daher wird der CO₂-Rückgang für die Expansion verantwortlich gemacht; bei CO₂-Werten unter 450 ppm breiten sich C4-Gräser aus; Trockenheit mag unterstützend wirken. Afrikanische Elefanten und *Diceros bicornis* unterstützten dann die Ausbreitung der C4-Grasländer, indem sie holzige C3-Pflanzen (Bäume, Sträucher) fraßen, synergistisch mit Feuern.

Der abnehmende CO₂-Gehalt der Atmosphäre verringerte außerdem die Vorteile großer Körpermasse; die große Körpermasse erlaubte es aber den Megaherbivoren, minderwertigere Pflanzen zu konsumieren im Vergleich zu ihrer kleineren Konkurrenz.

In den letzten 7 MA starben mindestens 28 Megaherbivoren-Linien aus. Moderne Gemeinschaften umfassen maximal 5 Megaherbivoren; dies sind die einzigen übrig gebliebenen Arten (*Loxodonta africana*, *Giraffa*, *Hippopotamus*, *Diceros bicornis* und *Ceratotherium sinum*).

Unklar sind die Auswirkungen auf die großen Carnivoren. Bisher ging man davon aus, dass der Mensch durch Konkurrenzausschluss zum Aussterben großer Carnivoren führte, indem er in ihre Nische eindrang. Einige pleistozäne Carnivoren wie Säbelzähntiger waren aber auf junge Megaherbivoren spezialisiert. Da die Diversität der großen Carnivoren eng mit der Diversität der großen Herbivoren korreliert, könnte der Rückgang der Megaherbivoren zum Aussterben der betreffenden Carnivoren auch direkt (ohne den „Umweg“ über den Menschen) beigetragen haben. (Sci. 362: 892 + 938)

AAFAR lebte beispielsweise im gleichen Lebensraum wie drei Giraffenarten, zwei Nashornarten, ein archaisches Flusspferd und sechs Elefantenarten. (nach www.antropus.de).

Inselfaunen:

Für **Inselfaunen** (Mittelmeerinseln, z.B. Zypern) und Madagaskar erscheint es dagegen wahrscheinlich, dass die speziellen Inselfaunen erst kurz nach Ankunft des Menschen ausgerottet wurden, z.B. die Zwergflußpferde Zyperns nehmen unmittelbar nach der Ankunft des Menschen drastisch ab. Die ersten Besiedler Zyperns vor 10500/10000 J, nach neuesten Angaben wahrscheinlich sogar 12000 Jahren (Sci. 317, 188), hatten noch keine Haustiere und jagten die einheimische Fauna; der Anteil der Flußpferdknochen mit Hinweisen auf Nahrungsrest-Status (Feuerspuren, Exartikulation) ist anfangs hoch und nimmt dann schnell ab, während der Anteil der Mollusken und Vögel an der Nahrung zunimmt. Daneben fanden sich auch Knochen von Zwergelentem, die zur gleichen Zeit auf Zypern verschwanden. Die Flußpferde waren nur schweinegroß; jüngster datierter Flußpferdknochen: 9040 J BP.

Auch für Korsika und Sardinien gibt es Anzeichen, daß die Megafauna erst kurz nach Ankunft des Menschen erlosch.

In Madagaskar wurden Knochen von mittelgroßen (kuhgroßen) Flußpferden gefunden, die offenbar als frische Knochen von Menschen bearbeitet wurden und ca. 4000 Jahre alt sind (daher muss Madagaskar schon früher besiedelt gewesen sein als bisher angenommen). Auf Grund der Größe der Insel und des Tatbestandes, daß die ersten Siedler wahrscheinlich nicht primär Jäger, sondern Bauern und Fischer waren und die Jagd nur nebenher betrieben, dürfte sich erklären, daß sich die Ausrottung langsamer vollzog als auf den Mittelmeerinseln, und daß Riesenlemuren (wie die Palaeopropithecinae innerhalb der F Indriidae) auf Madagaskar noch im 13. Jhd. lebten. Später wurden sogar Spuren von Werkzeugen auf 10500 Jahre alten Knochen eines Elefantenvogels gefunden. Da diese frühen Siedler aber keinen Einfluss auf das Genom der heutigen Bewohner Madagaskars hatten, vermutet man, dass sie ausgestorben sind und Madagaskar später erneut besiedelt wurde.

Eine Revision aller Befunde aus NW-Madagaskar aus dem Jahr 2019 kam zu dem Ergebnis, dass nicht – wie manchmal angenommen – eine lange Dürreperiode für das Aussterben der Megafauna verantwortlich war; das Klima war zu jener Zeit sehr feucht und fruchtbar. Auch ein Overkill-Szenario ist unplausibel, auch wenn die Insel seit ca. 4000 Jahren besiedelt ist und vor 1500 Jahren eine weitere Einwanderungswelle erfolgte. Die Jagd schien über einige tausend Jahre hinweg keine gravierenden negativen Auswirkungen auf die Populationsgröße der Megafauna gehabt zu haben. Der Rückgang der Megafauna war bis ca. 700 n.Chr. schwach und beschleunigte sich danach; er erreichte sein Maximum in NW-Madagaskar 750 – 850 n.Chr.; kurz danach wurden Wälder (C3) durch C4-Grasland ersetzt. Um das Jahr 900 n. Chr. ging man von der Jagd großer, heutzutage ausgestorbener Säuger (wie großer Lemuren) zur Jagd kleinerer, noch heute lebender Arten über. Um 1050 n. Chr. war die Megafauna faktisch zusammengebrochen. Weder der Beginn des Rückgangs der Megafauna ab 700 n. Chr. noch die um 890 n. Chr. beginnende drastische Veränderung der Vegetation korrelierten mit Trockenphasen.

Allerdings veränderte sich das Ökosystem zwischen 700 und 900 n.Chr. gravierend durch den Übergang von Jäger-Sammlern zur Landwirtschaft und Brandrodung, Einwanderung neuer Bevölkerungsgruppen und Bevölkerungszunahme. Dichte Wälder wurden durch offene Graslandschaften ersetzt; es gab zahlreiche große Waldbrände. Offenbar gingen die Menschen in jener Zeitphase vom Jäger-Sammler-Dasein zur Landwirtschaft über (Reisfelder, Viehweiden). Die brandgerodeten Flächen waren nicht lange fruchtbar: übrig blieb eine ausgelaugte Landschaft.

Am Ende dürfte dann die Kombination aus Feuerrodung zur nicht-nachhaltigen Landwirtschaft und Bejagung das Aussterben der großen Säuger ausgelöst haben (nach www.antropus.de 4/19; J Hum Evol. 130: 126).

Südpazifik: auf Vanuatu überlebten die gehörnten Schildkröten (Meiolaniidae; ? Kreide; U-Eozän bis Holozän; älteste: *Niolamia*, Kreide oder Eozän Argentiniens – nicht sicher datierbar – sowie *Crossochelys*, Eozän Argentiniens) angeblich mit einer Art bis vor 3100 – 2800 Jahren. Man fand überwiegend Beinknochen; selten Panzerreste, stets ohne kraniale und kaudale Abschnitte, was belegt, dass die Schildkröten geschlachtet wurden. Einziges Taxon der Familie, das bis ins Holozän überlebte, sowie das erste Taxon, von dem gesichert ist, dass es erst nach dem Zusammentreffen mit dem Menschen erlosch (PNAS 107, 15512). NaA (Internetquelle) überlebten Reliktpopulationen von *Meiolania* (ab Oligozän) auf der Lord Howe Insel und in Neukaledonien sogar bis vor 2000 (naA 3000) Jahren. Sie wurden bejagt und starben etwa 300 Jahre nach Eintreffen des Menschen aus. Die Inselformen waren kleiner als die schon früher erloschenen *Meiolania* auf dem Festland.

Der Fund der Vanuatu-Insel (ca. 2900 Jahre) (? *Meiolania damelipi*) ist allerdings dringend revisionsbedürftig. Er scheint nicht zu den Meiolaniidae zu gehören und zeigt Affinitäten zu den Testudinidae, was in dieser Region aber auch höchst ungewöhnlich wäre. Es bleibt also fraglich und klärungsbedürftig, ob es sich tatsächlich um einen Vertreter der Meiolaniformes handelt. Als unstrittig gelten aber die Funde von Meiolaniidae indet. aus der Main Pindai Höhle aus dem Holozän Neukaledoniens (Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. 2015: 56: 21).

Die Besiedlung von Inseln führte aber nicht zwangsläufig zur Extinktion der Inselfauna; es zeigen sich deutliche Unterschiede. Auf Zypern erlosch das Zwergflusspferd vor 12000 Jahren offenbar sehr rasch – zumal es leicht bejagbar war (kannte keine Feinde) und eine kritische Klimaveränderung (kalt, trocken) gleichzeitig erfolgte.

Auf Flores gibt es dagegen keine Hinweise, dass HF für Extinktionen verantwortlich war – er war wohl weniger ein Jäger als ein Aasfresser und konnte selbst zur Beute werden. So lebte dort unter anderem ein 1,8 m hoher Riesenmarabu (*Leptoptilos robustus*), der womöglich den Neugeborenen des HF gefährlich werden konnte. Flugfähigkeit unbekannt.

In Sri Lanka ernährten sich die Menschen zwischen 36000 und 3000 BP vorwiegend von drei Affenarten – die heute noch dort leben; sie sind zwar inzwischen bedroht, aber nicht wegen Bejagung, sondern wegen Verlust des Lebensraumes. Auch Untersuchungen aus Tasmanien, den Philippinen, Kanal-Inseln und Taiwan zeigten, dass die pleistozänen Menschen dort nur einen geringen ökologischen Fußabdruck hinterließen. Frühe Ankömmlinge verfügten nicht nur über einfachere Technologie, sondern führten auch keine invasiven Species wie Hunde und Ratten ein. Dadurch ergibt sich ein differenziertes Bild, und menschliche Besiedlung führte nicht zwangsläufig zum Erlöschen der lokalen Inselfauna (Sci. 356: 674).

Zusammenfassende Darstellung über den aktuellen Kenntnisstand zu den spätpleistozänen Extinktionen auf den Kontinenten, Stand 2004 (Sci. 306, 70; Review-Artikel):

Während Extinktionen auf Inseln typischerweise schnell nach Ankunft des Menschen erfolgten (nur selten konnte gezeigt werden, dass Insel-Megafauna ohne menschliche Beteiligung aufgrund von Umweltveränderungen zugrunde ging), zeichnet sich auf den Kontinenten ein zeitlich und geographisch differenziertes Bild ab aus teils menschlicher Beteiligung, teils Klimafaktoren, wobei das Zusammenwirken beider Faktoren jeweils besonders gravierende Folgen hatte.

Vor 50000 Jahren gab es auf den Kontinenten mehr als 150 Gattungen der Megafauna (> 44 kg); vor 10.000 Jahren waren mindestens 97 dieser Gattungen verschwunden.

Als anthropogene Faktoren werden dabei diskutiert: Overkill, Blitzkrieg (schneller Overkill) und Sitzkrieg (Feuer, Habitatfragmentation, Einführung exotischer Arten, Krankheiten). Hierzu passt, dass fast alle überlebenden Arten mit niedrigen Fortpflanzungsraten in Australien, Eurasien, Amerika und Madagaskar entweder nacht- oder baumlebend sind, in großen Höhen oder tiefen Wäldern lebten. Diese Selektivität des Aussterbens spricht zugunsten von Overkill-Szenarien und gegen klimatische Veränderungen als alleiniger Faktor. Nur in Afrika überlebten in großem Umfang große, sich langsam fortpflanzende Tiere der offenen Landschaften.

Regionale Unterschiede:

a) Nordeuropa, Sibirien, Alaska: die Extinktionen erfolgten in zwei Phasen parallel mit Klimaveränderungen, zunächst Aussterben der wärmeadaptierten Arten zwischen 45000 und 20000 RC-Jahre BP, dann der kälteadaptierten Arten vor 12000 bis 9000 RCBP. Die erste Aussterbephase fällt allerdings auch mit der ersten Ausbreitung und dann Zunahme der Populationsstärke des HSS zusammen. Zwar hatten auch präsapierte Menschen seit mindestens 40000 Jahren in Europa die Megafauna bejagt, dies führte aber zu keiner einzigen Extinktion, evtl. aufgrund der geringen Bevölkerungsdichte. Den zweiten Aussterbeimpuls überlebten einige Arten im nördlichen Eurasien bis ins mittlere Holozän; in diesen Gebieten war die menschliche Besiedlung aber immer unbedeutend gewesen.

b) Im zentralen Nordamerika fallen die Extinktion der Megafauna, die Ankunft der Clovis-Jäger und drastische Klimaveränderungen allesamt in einen Zeitraum zwischen 11500 und 10000 RCBP; mindestens 15 Arten starben am Anfang oder während der jüngeren Dryas aus, vielleicht während des kurzen „Clovis-Fensters“ zwischen 11400 und 10800 RCBP. Offenbar kamen hier also sowohl klimatische wie menschliche Einflüsse vehement zusammen. Weiter nördlich (Mammute und Pferde in Alaska) erfolgten die Extinktionen parallel mit Klimaveränderungen sogar ohne signifikante menschliche Besiedlung.

c) Australien: Die Hauptaussterbewelle erfolgte hier früher als in der Nordhemisphäre; von 21 ausgestorbenen Megafaunaarten (die weitestgehend noch vor mind. 80000 J nachweisbar sind) lebten 6 Arten noch zwischen 51000 und 40000 Kalenderjahren BP; Menschen erreichten Australien irgendwann zwischen 71,5 und 44,2 Kalenderjahren. Die Datierung einer vermeintlichen jüngeren Fundstelle von Megafauna (Cuddie Springs, angeblich 28000 Kalenderjahre) musste später zurückgenommen werden (keines der Megafossilien von Cuddie Springs ist jünger als 50000 J!). Sowohl die Ankunft des Menschen wie das Erlöschen der Megafauna erfolgten somit vor den spätglazialen Klimaveränderungen in Australien, fielen also in eine Phase relativ stabilen regionalen und globalen Klimas. Insgesamt bestehen noch große Datierungsprobleme für die Ereignisse in Australien, Schlüsselereignisse weisen Unsicherheiten in der Datierung in der Größenordnung von +/- 10000 Jahren auf.

d) In Südamerika gilt eine menschliche Besiedlung der Küstenregionen Chiles und Patagoniens vor 12900 bis 12500 Kalenderjahren als gesichert. Die Megafauna erlosch im späten Pleistozän,

wahrscheinlich nach der Ankunft der Menschen und als das Klima sich veränderte, detaillierte Angaben stehen aber noch aus.

e) Für Afrika lassen sich noch keine Aussagen treffen; hier wird eine bessere zeitliche Auflösung der Ereignisse erforderlich, bevor man aussagen kann, ob die wenigen Extinktionen mit lokalen Umweltfaktoren oder menschlichen Einflüssen zusammenhängen.

Anhänger der Overkill-Theorie argumentieren, dass die Extinktionen in Afrika und Zentral-Eurasien milder ausfielen, weil die Menschen mit der Megafauna für Jahrhunderttausende koevolvierten, während der Mensch in Australien und Amerika eine invasive Art darstellte. Dies erklärt dann aber nicht, wieso es dennoch in Afrika zu Extinktionen kam, und weshalb Eurasien 36 % seiner Megafauna verlor.

| Kontinent | A | B | C | D |
|-------------|----|---|----|------|
| Afrika | 5 | 3 | 36 | 18 % |
| Australien | 14 | - | 2 | 88 % |
| Eurasien | 5 | 4 | 16 | 36 % |
| Nordamerika | 28 | 5 | 13 | 72 % |
| Südamerika | 49 | 1 | 10 | 83 % |

A: Nummer der Gattungen auf dem betreffenden Kontinent, die global ausstarben

B: Nummer der Gattungen, die auf dem betreffenden Kontinent ausstarben, andernorts aber überlebten

C: Nummer der Gattungen, die auf dem Kontinent zumindest in historischen Zeiten (nicht unbedingt rezent) noch lebten

D: Prozentsatz der Megafauna, die auf dem betreffenden Kontinent ausstarb

Hinsichtlich der klimatischen Extinktionsfaktoren gibt es drei Modelle: a) Rüsseltiere als Schlüsselspezies; b) koevolutives Ungleichgewicht, c) Mosaikpflanzen-Modell. Das Modell a) würde voraussetzen, dass die Rüsseltiere als erste verschwinden; in Eurasien, Alaska und wahrscheinlich auch im zentralen Nordamerika gehörten sie aber zu den zuletzt aussterbenden Arten. Die Modelle b) und c) setzen voraus, dass die Veränderungen von Klima und Ökosystem relativ wesentlich stärker ausfielen als in früheren Phasen des Pleistozäns, zumal frühere glazial-interglaziale Übergänge in Europa, Australien und Nordamerika nicht mit megafaunalen Aussterbewellen verbunden waren. Aber die Sauerstoffisotopstudien der letzten Jahre haben gezeigt, dass die letzte Enteisung weder schneller noch stärker ausgeprägt war als frühere Enteisungen oder Veränderungen während der letzten 700000 Jahre; und in Australien erfolgten die Extinktionen in einer stabilen Klimaphase. Pollenuntersuchungen ergaben, dass in manchen Regionen Vegetationsveränderungen mit den Extinktionen einhergingen, in anderen Regionen nicht, oder dass nur die Endphase der Extinktionswelle von einem Vegetationswechsel begleitet wird, nicht aber die Initialphase.

Insgesamt ist die Rolle des Menschen an den Extinktionen stärker einzuschätzen als noch vor einigen Jahren vermutet, aber ein Blitzkriegszenario kann für Westeuropa, Alaska, Sibirien und wahrscheinlich auch Australien und das zentrale Nordamerika ausgeschlossen werden; ohne die Klimaveränderungen hätten wahrscheinlich u.a. Pferde in Alaska, Mammute und Riesenhirsche in Zentraleurasien länger überlebt, auch in Anwesenheit von Menschen. Die Menschen beschleunigten zwar die Extinktionen, den Klimaveränderungen kommt aber eine zentrale Rolle

hinsichtlich des Timings, geographischer Details und evtl. des Ausmaßes der spätpleistozänen Extinktionen zu.

In Eurasien führten die Klimaveränderungen zu Veränderungen und Beschränkungen des Ausbreitungsgebietes der Megafauna; evtl. führte die Expansion des HSS ab etwa 30.000 Jahren zu einer Fragmentation der Verbreitungsgebiete der Megafauna, die schließlich auf Restpopulationen in nördlichen Refugien beschränkt wurde.

In Australien spielte der Mensch offenbar eine entscheidende Rolle, da die Megafauna nach seiner Ankunft, aber noch vor den größeren Klimaveränderungen verschwand.

In den USA, wo die Extinktionen schnell und ausgeprägt erfolgten, dürfte ebenfalls der Mensch eine führende Rolle gespielt haben; nachweislich wurden mindestens zwei ausgestorbene Arten gejagt; die Extinktionen erfolgten alle innerhalb der ersten 1500 J (und vielleicht in noch kürzerer Zeit) nach dem ersten Kontakt mit den Clovis-Menschen;

In Alaska dagegen erfolgte das Verschwinden der Megafauna ohne bedeutende Beteiligung des Menschen wohl aufgrund klimatischer Faktoren.

Für Nordamerika wird dabei in jüngster Zeit auch immer wieder die mögliche Rolle eingeschleppter Infektionskrankheiten hervorgehoben; neue Epidemien können sich sogar schneller ausbreiten als ihre ursprünglichen Träger, wenn Zwischenwirte wie Vögel oder Nager eingeschaltet werden. So könnte sich erklären, wieso einige amerikanische Großsäuger schon ausgestorben waren, als die Menschen auf ihrem Weg nach Süden ihre Region erreichten (BdW 3/08, 24).

Ein zusammenfassender Überblick anno 2008 (Nat. 454, 835) kommt zu dem Ergebnis, dass Überleben bzw. Aussterben der Großfauna (> 44 kg) wesentlich davon abhing, ob die Tiere den Menschen kannten (und sich vor ihm fürchteten) oder nicht. In Afrika und Eurasien, wo die Großfauna schon seit langer Zeit bejagt wurde und gelernt hatte, sich vor dem Menschen zu fürchten, überlebte die Großfauna weitgehend. In Australien erlosch dagegen die Großfauna vor 46000 Jahren (kontra: jüngere Daten s.o.), in Nord- und Südamerika vor ca. 13000 Jahren, in Neuseeland vor ca. 700 Jahren, also jeweils in engem zeitlichen Zusammenhang mit dem Eintreffen des Menschen. In diesen Gebieten waren die Großtiere offenbar ebenso zahm wie später die Tiere von Galapagos oder der Antarktis, als Menschen erstmals auf sie trafen.

Mammut-Steppe Sibiriens (Sci. 308, 796):

Das Verschwinden der Megafauna, speziell auch der Mammute, wird auch in Sibirien dem Menschen angelastet. Die Megafauna war gebunden an eine artenreiche Grassteppe; auch im Holozän und der Jetztzeit sind die klimatischen Bedingungen dort aber für eine Mammutsteppe günstig; es gibt keine klimatischen Gründe, die das Verschwinden der Mammutsteppe erklären könnten. Voraussetzung für den Bestand der Mammutsteppe ist eine hohe Anzahl von Herbivoren. Verschwinden diese, wird in kurzer Zeit die artenreiche Steppe durch Moose und Bäume ersetzt. Nur die Dezimierung der großen Herbivoren durch den Menschen kann daher zum Verlust der Mammutsteppe geführt haben.

Die Mammutsteppe Sibiriens war besiedelt von Mammuts, Wollnashörnern, Bisons, Pferden (*Equus caballus lenensis**), Rentieren, Moschusochsen, Elchen, Saiga-Antilopen, Yaks; Beutegreifer waren Höhlenlöwen und Wölfe. (* Diese Unterart wurde berühmt durch eine im

August 2018 im Batagaika-Krater Yakutiens gefundene perfekt erhaltene 41 – 42 TA alte Eismumie eines Fohlen).

Vor 10000 Jahren verschwand diese Mammutsteppe komplett und wurde in Nordsibirien durch Moos- und Baumtundra ersetzt. An Herbivoren konnten sich nur Rentiere (die sich von Flechten ernähren) und Elche (von Weiden ernährend) erhalten.

Grasländer sind die evolutionär jüngsten Ökosysteme, mit den höchsten Raten an biogeochemischem Recycling. Gräser nutzen Wasserquellen effektiver als ihre weniger produktive Konkurrenz, da sie keine Energie für die Herstellung von Dornen und Giften (als Schutz vor Fressfeinden) verschwenden. Wenn Gräser bereits einen erheblichen Anteil der Bodenoberfläche bedecken, fressen Herbivoren die Vegetation und trampeln auf dem Gras herum, das in regenreicher Zeit gewachsen ist, so dass die Nährstoffe durch ihre Fäces wieder rasch dem Boden zugeführt werden. Im Pleistozän bedeckten Gras-Ökosysteme etwa die Hälfte der weltweiten Landmasse.

Ging man früher davon aus, dass die Mammutsteppe zugrunde ging, weil am Übergang zum Holozän das trockene Steppenklimate feuchter wurde, so dass erst die Steppe und dann die Steppentiere verschwanden, so ergeben neuere Daten ein anderes Bild. Mammute lebten auf der Wrangel-Insel bis 7000 J *ins Holozän hinein*; Bisons, Pferde und Moschusochsen lebten in Nordsibirien ebenfalls im Holozän, Pferde und Moschusochsen bis in historische Zeiten, und in Alaska überlebte das Bison durchgehend. Das feuchtere Klima seit der Pleistozän-Holozän-Grenze kann daher das Aussterben bzw. lokale Aussterben der o.g. Tierarten nicht erklären. Außerdem vermehren sich heutzutage in die betreffenden Gebiete Alaskas, Westnorwegens und Nordsibiriens wieder eingeführte Arten (Bisons nach Alaska, Moschusochsen nach Alaska, Sibirien und Westnorwegen) trotz des feuchteren Klimas. Verwilderte Pferde stellen heute in Yakutien (Nordsibirien) mehr Biomasse als Rentiere; die Pferde leben dort heute ohne irgendeine Hilfe vom Menschen und sind somit an das heutige (feuchtere) Klima perfekt angepasst. Feuchteres Klima kann also nicht die Ursache für das Verschwinden derjenigen großen Herbivoren sein, die für den Erhalt der Mammutsteppe im Pleistozän gesorgt hatten.

Der Wechsel zu einem feuchteren Klima allein kann den Übergang von der Grassteppe in eine Moos- und Baumtundra nicht bewirkt haben; ähnliche Klimawechsel erfolgten nämlich auch in früheren Interglazialen, ohne entsprechende ökologische Konsequenzen. Und die Klimaverhältnisse während der letzten Eiszeit in Europa (Januartemperaturen – 25 bis – 35 Grad, Jahresregenmenge 200 – 250 mm) entsprechen den heutigen in Nordostsibirien; dort entspricht das Klima nach wie vor demjenigen einer ariden Steppe, und der Input an Sonnenstrahlung ist doppelt so stark, als nötig wäre, um die jährliche Niederschlagsmenge zu verdunsten. Unter klimatischen Aspekten müsste Sibirien daher weiterhin von einer Grassteppe bedeckt sein.

Die heutige unproduktive Moos- und Buschvegetation transpiert (im Gegensatz zu Gräsern) nicht genügend Wasser aus, um den Boden auszutrocknen. Moos hat nicht einmal Wurzeln. Das führt zu feuchten Bodenverhältnissen (während Gräser zum Austrocknen des Bodens führen), die wiederum das Wachstum von Moosen fördern, die einen erheblichen Anteil der Biomasse Sibiriens stellen. Wassergesättigte Böden behindern aber den Abbau der Biomasse und vermindern so die Verfügbarkeit der Nährstoffe, die für das Pflanzenwachstum erforderlich sind. Moose isolieren auch den Boden sehr effektiv; eine 20 cm dicke Mooschicht verhindert, dass der darunter liegende gefrorene Boden auftauen kann. Dies alles behindert den Zyklus von Nährstoffen durch das Ökosystem. Wenn sich Moosgemeinschaften erst einmal etabliert haben, schaffen und unterhalten sie die für sie günstigen Bedingungen selbst, ohne sehr sensibel auf Klimabedingungen zu reagieren. Sie selbst sorgen für ideale Bedingungen für sich.

Allerdings sind Moosgemeinschaften sehr empfindlich gegenüber physikalischen Störungen wie den Einfluss von großen Herbivoren: wenn Moose auf Lössboden zerstört werden, wird die Stelle innerhalb von 1 – 2 Jahren von Gräsern überwachsen; die Gräser trocknen dann den Boden aus (aufgrund ihrer höheren Transpirationsraten) und schaffen so selbst ein steppenartiges Ökosystem. Ist aber die Herbivorenpopulation gering, nimmt die Produktivität der Gräser binnen weniger Jahre ab, da sich abgestorbene (nicht abgeweidete) Grashalme auf der Bodenoberfläche ansammeln, wodurch der Boden beschattet und thermisch isoliert wird, die Fruchtbarkeit des Bodens nimmt ab. Dann werden Moose und Büsche, die geringere Ansprüche an die Nährstoffversorgung stellen als Gräser, wieder dominierend.

Millionen großer Herbivoren sorgten für die Stabilität der pleistozänen Grasländer. Im Winter fraßen die Tiere die Gräser, die im Sommer gewachsen waren. Sie gaben über ihre Ausscheidungen die Nährstoffe wieder an den Boden zurück und zertrampelten gleichzeitig die empfindlichen Moose und Büsche (während den Gräsern das Trampeln nichts ausmachte). Wären die großen Herden der pleistozänen Herbivoren erhalten geblieben, wären auch die nördlichen Grasländer bis heute erhalten.

Die Situation im Norden ist nämlich eine andere als in den südlicheren Steppen: dort erlaubt der wärmere Boden eine schnellere Dekompostierung der abgestorbenen Grashalme selbst in Abwesenheit von Herbivoren. Im Norden ist dagegen auch heutzutage der Boden zu kalt, um eine solche Dekompostierung zu bewirken, so dass ein Steppenökosystem nur mit der Hilfe vieler großer Herbivoren stabil bleiben kann, die die organische Masse in ihren Mägen dekompostieren und gleichzeitig die Moose zertrampeln. In Afrikas Savannen werden die Gräser durch Bäume und Büsche ersetzt, und ohne große Herbivoren würden die Savannen ganz verschwinden. Auch in einem Nationalpark in Kanada, in dem 60 Bisons je qkm leben, können Bäume nur durch künstliche Eingriffe des Menschen erhalten werden.

Die Klimaveränderungen zu Beginn des Holozäns können daher nicht das Verschwinden der Mammutsteppe erklären; zwar könnten sich die relativen Populationsstärken der einzelnen Arten dadurch verschoben haben, insgesamt hätte aber die Gesamtproduktivität und die Anzahl der Herbivoren im Holozän sogar zunehmen müssen. Das heutige Klima in Nordsibirien, besonders in der Nähe der heutigen Baumgrenze, ist somit nahezu optimal für eine Mammutsteppe.

In einem Großversuch soll dies nun in einem Pleistozän-Park von 160 qkm in Yakutien ausprobiert werden (heute 1/3 Wiese, 1/3 Wald, 1/3 Weidenbuschland). Viele der Tierarten des Mammutökosystems und viele der Grasarten sind in Nord-Yakutien noch vorhanden: Rentiere, Elche, Yakutische (verwilderte) Pferde, Hasen, Murmeltiere sowie kürzlich wieder angesiedelte Moschusochsen; Beutegreifer sind Wölfe, Bären, Luchse, Vielfraß, Füchse, Polarfüchse, Marder. Aufgrund des bisherigen starken Jagddrucks ist aber die bisherige Gesamtzahl an Tieren gering, ihr Einfluss auf die Vegetation ebenso. Daher soll zunächst die Megafauna (ohne Beutegreifer) in demjenigen Teilgebiet des Parklandes zusammengezogen werden, das noch heute relativ reich an Grasland ist. Die Herbivorendichte soll dann gesteigert werden, um Boden und Vegetation zu beeinflussen; ist die Dichte groß genug, wird der Zaun um das Herbivorengelände erweitert, um angrenzende Areale dem Einfluss der Herbivoren auszusetzen. Später sollen Bisons aus Kanada und schließlich Sibirische Tiger angesiedelt werden.

Auf diese Weise soll auch der Boden stabilisiert werden, der sonst (beim Auftauen durch die globale Erwärmung) riesige Mengen von Treibhausgasen freisetzen würde; der durchschnittliche C-Gehalt im Permafrostboden liegt bei 2,5 % (insgesamt 500 Gigatonnen, das 2,5-Fache aller Regenwälder zusammen). Dieser Kohlenstoff ist das relativ labile Produkt der Pflanzenwurzeln

der pleistozänen Steppenvegetation; sobald der Boden auftaut, wird durch die dann einsetzende Mikrobenaktivität hieraus CO₂ und (unter anaeroben Bedingungen) Methan, was den Treibhauseffekt verstärkt.

Eine Mammutsteppenvegetation würde dieses Szenario verhindern: das Wurzelsystem der Gräser stabilisiert den Boden; die Albedo einer Grassteppe ist hoch, eintreffendes Sonnenlicht wird besser reflektiert, die Erwärmung durch Sonneneinstrahlung wird reduziert. Die vielen Herbivoren zertrampeln den winterlichen Schnee, exponieren den Boden so gegenüber niedrigeren Temperaturen, verhindern das Aufschmelzen des Bodens im Sommer. So kann das Auftauen des Permafrostbodens trotz allgemeiner Klimaerwärmung verhindert werden (Sci. 308, 796).

Die großen Herbivoren stellten in diesem Sinne „Ökosystem-Ingenieure“ dar, indem sie den Baumwuchs behinderten und Pflanzensamen über ihren Darmtrakt über weite Strecken verbreiteten (in anderen Regionen, in denen die großen Herbivoren erloschen waren, übernahm schließlich der Mensch mit Ackerbau und Viehzucht eine ähnliche Rolle als Ökosystem-Ingenieure). Wo der Mensch dies aber nicht konnte, wie etwa im Bereich der ehemaligen Mammutsteppe, blieb ein Vakuum bestehen. Aus artenreichen Steppen wurden ohne die Eingriffe von Megaherbivoren oder Menschen artenarme boreale Wälder, die Diversität der Pflanzenwelt und damit auch der Tierwelt ging zurück. Die borealen Nadelwälder verringerten den Albedo-Effekt, denn das Grün der Wälder reflektiert die Sonnenstrahlung weniger als weiße Schneeflächen im Winter oder gelbe Grasflächen im Sommer und Herbst; dadurch erwärmt sich das Klima stärker. Außerdem waren die Böden der Mammutsteppe trockener, wodurch weniger Methan freigesetzt wurde. Die Megaherbivoren haben damit auch Einfluss auf das globale Klima. Die Ansiedlung von Megaherbivoren in derartigen Regionen könnte dazu beitragen, die Biodiversität zu erhöhen und die Klimaerwärmung abzuschwächen. Andererseits kann Methan aus Megaherbivoren aber auch zur Erwärmung beitragen (unter menschlichem Einfluss führten dann dagegen die Reisfelder und die Herden von Wiederkäuern zu erhöhter Methan-Freisetzung). Bis zum Jahr 1800 war die Biomasse der domestizierten Tiere aber viel geringer als die der pleistozänen Megaherbivoren.

Seit ca. 300 MA hatten die Megahervivoren wegweisenden Einfluss auf Ökosysteme. Wenn eine Gruppe von Megaherbivoren ausstarb, wurde sie durch eine andere Gruppe ersetzt, wobei es nach der KTG bis zu 10 MA dauerte, bis manche Säugergruppen sich so stark vergrößert hatten, dass sie die Rolle von Megaherbivoren einnehmen konnten. Im Känozoikum, aber auch im Pleistozän (außerhalb der Reichweite von HS) gab es immer mindestens eine Art von Megaherbivoren auf jedem Kontinent (abgesehen von Antarctica). Eine wichtige Rolle ist das Offenhalten von Landschaften (statt Wäldern); diese Funktion würde unter heutigen klimatischen Bedingungen weltweit gesehen auf 30 % der Festlandfläche zutreffen, wenn diese nicht vom HS beeinflusst wäre und die Megaherbivoren noch überall verbreitet wären. (<https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00003>).

Untersuchungen alter DNS aus Permafrostsedimenten der arktischen Steppen- und Tundraregionen ermöglichten inzwischen eine nähere Analyse der Flora dieser Regionen im Zeitverlauf. DNS erlaubt eine feinere stratigraphische Auflösung als Pollen und weniger Bias als Makrofossilien. Es zeigte sich, dass sowohl vor dem LGM (d.h. vor 50 bis 25 TA) wie während des LGM (25 bis 15 TA) die Flora von krautigen Gefäßpflanzen, die nicht zu den Graminoiden (Gräsern) gehören, dominiert wurde. Zwar nahm die Diversität der Steppentundren während des

LGM stark ab, die Dominanz der Nicht-Gräser blieb aber bestehen. Der Anteil der Gräser lag bei unter 20 %.

Auch die Megafauna profitierte von den vielen Kräutern; in Gebieten mit starker Besiedlung herbivorer Megafauna (Mammut, Wollnashorn, Pferd, Rentier, Elch) war der Kräuteranteil relativ höher als in Gebieten, in denen die Sedimente keine DNS von Megafauna lieferten. Auch Magen-, Darminhalt oder Koprothiten der o.g. Herbivoren bestätigten die Dominanz von Kräutern in deren Nahrung. Die Megafauna beschränkte sich also keinesfalls auf den Konsum von Gras, sondern ergänzte die Nahrung durch proteinreiche Kräuter.

Dabei ist auch eine Interaktion mit der Megafauna denkbar; das Trampeln der Megafauna könnte Kräuter begünstigt haben. Dank des Stickstoff-Inputs durch die Herbivoren könnten die Kräuter Vorteile im Wettbewerb mit den Gräsern gehabt haben. Sie sind auch nährstoffreicher und leichter verdaulich als Gräser.

Erst vor 10 TA wurde die Tundra feuchter, jetzt traten holzige Pflanzen auf (zwischen 50 und 12 TA waren holzige Pflanzen weitgehend auf *Salix* beschränkt), und Gräser wurden dominierend. Durch die globale Erwärmung nahm das C : N – Verhältnis zu; die Interaktion zwischen Kräutern und Megafauna wurde gestört; gleichzeitig nahmen die Megafauna-Populationen ab (Nat. 506, 47).

Aussterben von Waldelefanten und Wollnashorn (aus der Waldelefantenfauna): diese beiden typischen Taxa der Waldelefantenfauna erloschen auf dem Höhepunkt des letzten Glazials. VON KOENIGSWALD (Roots S. 99) hält es aber für sehr unwahrscheinlich, dass die menschliche Bejagung diese Tiere zum Aussterben brachte, auch weil die Jagd derartiger Tiere sehr gefährlich war. Er favorisiert klimatische Gründe, die dazu führten, dass auch die Rückzugsgebiete (Kerngebiete) der Waldelefantenfauna zusammenbrachen: auch im Mittelmeergebiet muss es Kälteperioden gegeben haben, denn die Mammutfauna mit Mammut und Wollnashorn drang zeitweise bis nach Granada und Neapel vor; diese für die Mediterranregion extremen Klimaverhältnisse führen dann zum Aussterben warmzeitlicher Arten im westlichen Mittelmeergebiet.

Kleintierfauna Europas: auch wenn die spätpleistozänen Extinktionen die Kleinsäugerfaunen anscheinend verschonte, zeigten Untersuchungen der genetischen Diversität fossiler DNS von Halsbandlemmingen (*Dicrostonyx torquatus*), einem Tundra-Spezialisten, von drei Fundstellen NW-Europas, dass diese Diversität in den letzten 50000 Jahren drastisch abnahm, und es lokal zu wiederholten Extinktionen und späteren Wiederbesiedlungen kam. Die Lemminge sind wichtige Beutetiere, und lokale Extinktionen dürften daher erheblichen Einfluss auf das Ökosystem der Steppentundra gehabt haben. Dies ist ein Hinweis darauf, dass nicht (nur) der Mensch, sondern (auch) Umweltveränderungen erheblichen Einfluss auf die spätpleistozäne Biodiversität hatten (PNAS 109: 20532).

Entwicklung der Körpergröße der terrestrischen Säuger im späten Pleistozän und Holozän

Die Abnahme der maximalen und durchschnittlichen Körpergröße der terrestrischen Säuger erfolgte nicht erst nahe dem Übergang zum Holozän, sondern setzte – regional unterschiedlich –

schon im Zeitintervall zwischen 125 und 70 TA und davor ein, um sich dann im weiteren Verlauf zu verstärken (Zeitintervalle: 125 – 70 TA; 70 bis 20 TA, 20 bis 10 TA, 10 bis 0 TA). Das erste Intervall korreliert mit frühen Wellen der Auswanderung von modernen Homininen aus Afrika, das zweite Intervall (70 bis 20 TA) mit der Expansion von Homininen in Eurasien und der Einwanderung in Australasien. So nahm beispielsweise die Bevölkerung in Europa vor ca. 40 TA beim Übergang vom HN zum HSS um das Zehnfache zu.

Die Extinktion der Landsäuger war extrem größensensibel; ausgestorbene Taxa waren durchschnittlich zwei bis drei Größenordnungen schwerer als Überlebende. Diese Selektivität des Aussterbens erfolgte auf allen Kontinenten und in den verschiedenen trophischen Gruppen. Herbivore waren aber besonders betroffen. Zeitliche Unterschiede im selektiven Aussterben korrelieren mit unterschiedlichen Besiedlungs- bzw. Expansionszeiten der Menschen auf den verschiedenen Kontinenten. Der Verlust der großen Säuger führte auch zur Homogenisierung von Ökosystemen – heute dürfte die Biomasse der Haustiere (ca. 4,5 Milliarden) größer sein als die der wilden Säugetiere im terminalen Pleistozän.

Seit der KTG gab es keine vergleichbaren Effekte mehr. Körpermasse spielte bis zum späten Känozoikum keine wesentliche Rolle für die Chance, zu überleben bzw. auszusterben, sondern war ein insoweit eher neutrales Merkmal. Lediglich im Oligozän gibt es vor 29 MA schwache Hinweise auf ein bevorzugtes Aussterben kleiner Säuger, was in Zusammenhang mit der Ausbreitung von Grasland und Prärien gebracht wird. Vor dem späten Pleistozän gingen auch Klimaveränderungen - über das gesamte Känozoikum hinweg betrachtet - nicht mit einer erhöhten Aussterbewahrscheinlichkeit für große Säuger einher. Weder Temperatur als solches noch das Ausmaß der Klimavariabilität beeinflussten die Extinktionsrisiko kleiner oder großer Säuger.

Die Daten sprechen dafür, dass Menschen das Extinktionsrisiko terrestrischer Säuger schon lange vor dem Ende des Pleistozäns beeinflussten, mit starker Präferenz für große Arten.

Die durchschnittliche Körpermasse der Säuger in Afrika lag schon > 125 TA bei etwa der Hälfte der durchschnittlichen Körpermasse in Eurasien oder Amerika. Das spricht dafür, dass schon vor mehr als 125 MA die Menschen in Afrika Einfluss auf die Säugerfauna genommen hatten und dieser Prozess der selektiven Extinktion großer Taxa schon vor weit > 125 TA in Afrika im Gange war. In den sich daran anschließenden 105 TA (zwischen 125 und 20 TA) fiel die durchschnittliche Körpermasse der Säuger drastisch ab, zuerst um 50 % in Eurasien und dann um eine ganze Größenordnung in Australien. In Amerika blieb die Größenverteilung bis ins späteste Pleistozän dagegen unverändert. Diese zeitliche Entkoppelung korreliert mit den unterschiedlichen Besiedlungs- und Expansionszeiten des HS. Amerika wurde sehr spät, dafür aber schon mit sehr fortschrittlichen Waffen besiedelt, einhergehend mit einem Aussterben von 11,5 % bzw. 9,7 % aller nichtfliegenden terrestrischen Säugerarten in Nord- und Südamerika und mehr als 10-facher Abnahme der durchschnittlichen und maximalen Körpermasse – ein viel steilerer Rückgang als andernorts. Die durchschnittliche Masse nicht-fliegender terrestrischer Säuger Nordamerikas fiel von 98 auf 7,6 kg. Würden alle heute bedrohten Säuger Nordamerikas auch noch aussterben, würde die durchschnittliche Körpermasse auf 4,9 kg absinken (ähnliches gilt für andere Kontinente). Der größte Landsäuger könnte in einigen Jahrhunderten die domestizierte Kuh sein (ca. 900 kg), das durchschnittliche Gewicht der terrestrischen Säugetiere würde dann auf 3 kg sinken und damit in den Bereich, wo es vor > 45 MA lag. Das verändert die Ökosysteme dramatisch, weil die kleinen Säuger nicht die ökologischen Aufgaben der Großsäuger übernehmen können.

Das selektive Aussterben seit dem Pleistozän führte dazu, dass sich die bimodale Größenverteilung in Richtung auf eine unimodale Verteilung entwickelte – ein Prozess, der sich

im Holozän fortsetzte und in der Zukunft fortsetzen wird. Der heute laufende Prozess des Verlustes an Biodiversität, insbesondere der selektive Verlust großer Säuger, ist daher seit bereits weitaus mehr als 125 TA am Laufen und hat in Afrika begonnen (Sci. 360: 310).

Von allen fossil bekannten Säugerfamilien sind heute 54 % ausgestorben, von den Gatt. 67%. Rezente Tierarten insgesamt: ca. 1,2 Mio. beschrieben, unter Berücksichtigung von Hochrechnungen zur tropischen Insektenfauna aber 30 – 50 Mio.

Metazoen-Fauna Deutschlands (VÖLKL & BLICK 2004: Die quantitative Erfassung der Fauna von Deutschland):

Metazoa: 26 Stämme, 44787 Arten (zzgl. 7 Stämme Protozoa, 3200 Arten)

(zum Vergleich: in Italien ca. 11000 Arten mehr, insbesondere wegen + 7500 Arthropoden und höherer Anzahl an Mollusken im Mittelmeer; Summe Metazoa Italien: 55619)

(Protozoa: Sarcomastigophora = Wurzelfüßer, Geißeltierchen ca. 1500 Arten
Labyrinthomorpha: 5 Arten
Apicomplexa = Sporentiere 212 Arten
Microspora = Kleinsporentiere 48 Arten
Myxozoa = Scheibensporentiere 30 Arten
Ascetospora: 5 Arten
Ciliophora = Wimpertierchen: ca. 1400 Arten)

Porifera: 2 Klassen, 7 Or (Or = Ordnungen), 9 Fam, 31 Arten (Italien: 477)

KL Calcarea (Kalkschwämme): 2 Or, 2 Fam, 17 Arten

KL Demospongia (Gemeinschwämme): 5 Or, 7 Fam, 14 Arten

Cnidaria: 3 Klassen, 8 Or, 32 Fam, 121 Arten (Nesseltiere) (Italien: 461)

KL Hydrozoa: 2 Or (Trachylina, Hydroidea), 22 Fam, 93 Arten

KL Scyphozoa: 3 Or, 5 Fam, 8 Arten (Quallen)

KL Anthozoa: 3 Or, 5 Fam, 20 Arten (Blumenpolypen)

Ctenophora: 2 Klassen, 3 Or, 3 Fam, 3 Arten (Rippenquallen) (Italien: 32)

KL Tentaculifera: 2 Or, 2 Fam, 2 Arten

KL Atentaculata: 1 Or, 1 Fam, 1 Art

Platyhelminthes: 5 Klassen, 16 Or, 1170 Arten (Plattwürmer) (Italien: 1317)

Gnathostomulida: 1 Klasse, 1 Familie, 3 Arten (nur 19 Arten weltweit!) (Italien: 6)

Nemertea: 2 Klassen (Anopla, Enopla), 4 Or, 49 Arten (Schnurwürmer) (Italien: 96)

Mollusca: 601 Arten (Italien: 2141)

KL Polyplacophora: 1 Or (Neoloricata), 1 Fam (Ischnochitonidae): 6 Arten

KL Gastropoda: 15 Ordnungen, 460 Arten

O Archaeogastropoda: 5 Fam., 13 Arten (Fissurellidae, Acmaeidae, Patellidae, Trochidae, Neritidae)

O Mesogastropoda: 25 Fam, 105 Arten

O Neogastropoda: 7 Fam, 13 Arten

O Allogastropoda: 1 Fam (Pyramidellidae), 7 Arten

O Cephalaspidea: 6 Fam, 13 Arten (Acteonidae, Retusidae u.a.)

O Acochlidioidea: 1 Fam (Microhedyldiae), 2 Arten

O Saccoglossa: 3 Fam, 8 Arten

O Anaspidea: 1 Fam, 1 Art

O Aplysiomorpha: 1 Fam, 1 Art

O Thecosomata: 1 Fam, 1 Art

O Nudibranchia: 17 Fam, 40 Arten (Nacktschnecken)

O Systemmmomatophora: 1 Fam, 1 Art

O Archaeopulmonata: 2 Fam (Ellobiidae, Cayrchiidae), 4 Arten

O Basammatophora: 4 Fam, 43 Arten (Wasserlungenschnecken)

O Stylommatophora: 32 Fam, 208 Arten (Landlungenschnecken)

KL Scaphopoda: 1 Or (Dentaliida), 1 Fam (Dentaliidae), 1 Art

KL Bivalvia: 8 Or, 35 Fam, 68 Arten

O Nuculoida: 2 Fam (Nuculidae, Nuculanidae), 3/2 Arten

O Arcoida: 1 Fam (Glycimeridae), 1 Art

O Mytiloida: 1 Fam (Mytilidae): 6 Arten

O Pterioida: 3 Fam (Pectinidae, Anomiidae, Ostreidae), 4/3/1 Arten

O Unionoida: 2 Fam (Margaritiferidae, Unionidae): 1/8 Arten

O Veneroida: 17 Fam., 75 Arten:

F Sphaeriidae: 14; F Arctidae: 1; F Dreissenidae: 2;

F Lucinidae: 2; F Montacutidae: 2; F Cardiidae: 6;

F Corbiculidae: 2; F Astartidae: 4; F Veneridae: 6;

F Petricolidae: 2; F Donacidae: 1; F Psammobiidae: 1

F Tellinidae: 7; F Scrobiculariidae: 1; F Semelidae: 4;

F Mactridae: 5; F Pharidae: 5

O Myoida: 5 Fam, 12 Arten:

F Hiatellidae: 3; F Corbulidae: 1; F Myidae: 2;

F Pholadidae: 3; F Teredinidae: 3

O Pholadomyoida: 4 Fam., 5 Arten (Lyonsiidae, Laternulidae, Cuspidariidae 1 Art, Thraciidae 2 Arten)

KL Cephalopoda: 3 Or, 6 Fam, 19 Arten

O Sepioida: 2 Fam (Sepiolidae, Sepiidae) mit 4/3 Arten (zus. 7 Arten)

O Teuthoida: 3 Fam (Loliginidae, Onychoteuthidae, Ommastrephidae) mit 4/1/5 Arten (zusammen 10 Arten)

O Octopoda: 1 Fam. (Octopodidae), 2 Arten

Sipuncula: 1 Klasse (Sipunculidea), 2 Or, 3 Fam, 5 Arten (Spritzwürmer) (Italien: 18)

Kamptozoa: 2 Or, 3 Fam, 10 Arten (syn. Entoprocta = Kelchtiere) (Italien: 16)

Echiura: 1 Klasse, 1 Or (Echiurinea), 1 Fam (Echiuridae), 1 Art (Stern-/Igelwürmer) (Italien: 5)

Annelida: 5 Klasse, 27 Or, 518 Arten (Italien: 1149)

KL Aphanoneura: 1 Or, 1 Fam, 6 Arten (früher zu Oligochaeta gezählt)

KL Branchiobdellea: 1 Or, 1 Fam, 4 Arten (früher zu Oligochaeta gezählt)

KL Hirudinea: 2 Or, 7 Fam, 47 Arten (Egel)

- KL Oligochaeta: 3 Or, 7 Fam, 171 Arten (Wenigborster)
- KL Polychaeta: 20 Or, 290 Arten (Vielborster)
- Tardigrada: 2 Klassen, 4 Or, 9 Fam, 105 Arten (Bärtierchen) (Italien: 244)
- Arthropoda: ca. 38400 Arten (Italien: 45888)
 - UST Chelicerata: 3783 Arten
 - KL Xiphosura: 1 Or (Limulida), 1 Fam (Limulidae), 1 Art
(Anmerkung: 1866 im Wattenmeer als Neozoon berichtet, aber wieder erloschen) (Wadden Sea Newsletter 1991-1).
 - KL Arachnida: 8 Or, 3770 Arten (Italien: 4662)
 - UKL Dromopoda:
 - O Opiliones: 5 Fam, 47 Arten (Weberknechte)
 - O Pseudoscorpiones: 8 Fam, 46 Arten (Afterskorpione)
(1,5 % der weltweiten 3064 Arten)
(Anm.: O Scorpiones kommt in Schweiz, Österreich, Tschechien vor, kann in D. im Freiland nicht überleben!;
O Palpigrada = Palpenläufer könnten als Höhlenbewohner im deutschen Alpenraum vorkommen)
 - UKL Micrura:
 - ÜO Acari: (Milben):
 - O Astigmata: 29 Fam, 255 Arten
 - O Oribatei: 80 Fam, 505 Arten
 - O Prostigmata: 67 Fam, 917 Arten
 - O Mesostigmata: 35 Fam, 974 Arten (Raubmilben)
 - O Ixodida: 2 Fam, 29 Arten
 - ÜO Megoperkulata:
 - O Araneae: 38 Fam, 997 Arten (Echte Spinnen) (2,6 % der weltweiten 38432 Arten)
 - KL Pycnogonida, O Pantopoda: 5 Fam., 12 Arten (Asselspinnen)
 - UST Crustacea: 4 Klassen, 25 Ordnungen, 1067 Arten (Italien: 3243)
 - KL Branchiopoda: 2 Or, 20 Fam, 125 Arten
 - UKL Phyllopoda (Blattfußkrebse)
 - O Diplostraca: 15 Fam, 117 Arten
 - O Notostraca: 1 Fam. (Triopsidae), 2 Arten
 - UKL Sarsostraca:
 - O Anostraca: 4 Fam (u.a. Artemiidae), 6 Arten (Kiemenfüße)
 - KL Malacostraca: 7 Or, 88 Fam. ca. 470 Arten (Höhere Krebse)
 - ÜO Eucarida:
 - O Decapoda: 25 Fam, 55 Arten (Zehnfüßer)
 - ÜO Peracarida:
 - O Amphipoda: 27 Fam, ca. 300 Arten (Flohkrebse)
 - O Isopoda: 25 Fam, 79 Arten (Asseln)
 - O Mysidacea: 1 Fam. (Mysidae), 14 Arten
 - O Cumacea: 6 Fam, 17 Arten
 - ÜO Syncarida:
 - O Bathynellacea: 1 Fam, 2 Arten
 - O Tanaidacea: 3 Fam, 3 Arten (Scherenasseln)
 - KL Maxillopoda: 13 Or, 317 Arten
 - UKL Branchiura (Fischläuse)
 - O Arguloidea: 1 Fam, 3 Arten
 - UKL Copepoda: (Ruderfußkrebse)
 - ÜO Gymnoplea:

- O Calanoida: 12 Fam, 40 Arten
- ÜO Podoplea:
 - O Cyclopoida: 1 Fam, 45 Arten
 - O Harpacticoida: 18 Fam, 16 Arten
 - O Monstrilloida: 1 Fam, 4 Arten
 - O Notodelphyoida: 2 Fam, 3 Arten
 - O Caligoida: 2 Fam, 14 Arten
 - O Lernaecoida: 3 Fam, 26 Arten
- UKL Pentastomida:
 - O Cephalobaenida: 1 Fam, 1 Art
 - O Porocephalida: 1 Fam, 1 Art
- UKL Thecostraca:
 - ÜO Cirripedia (Rankenfüßer):
 - O Thoracica: 4 Fam, 9 Arten
 - O Acrothoracia: 1 Fam, 1 Art
 - O Rhizocephala: 2 Fam, 4 Arten
- KL Ostracoda: 2 Or (Cladocopa, Podocopida), 20 Fam., 165 Arten
- UST Myriapoda: 4 Ordnungen, 216 Arten (Italien: 680)
 - KL Chilopoda: 57 Arten (Hundertfüßler)
 - KL Symphyla: 14 Arten (Zwergfüßler) (12 Beinpaare)
 - KL Pauropoda: 24 Arten (Wenigfüßler) (bis 2 mm, meist 9 Beinpaare)
 - KL Diplopoda : 121 Arten (Doppelfüßler)
- UST Hexapoda: 33 Ordnungen, 33305 Arten: (Italien: 37303)
 - KL Entognatha:
 - O Protura: 41 Arten (Beintastler)
 - O Collembola: 414 Arten (Springschwänze)
 - O Diplura: 18 Arten (Doppelschwänze)
 - KL Ectognatha:
 - O Microcoryphia: 8 Arten (F. Machilidae) (ad Thysanura)
 - O Zygentoma: 4 Arten (F. Lepismatidae + Ateluridae) (ad Thysanura)
 - O Ephemeroptera: 113 Arten (Eintagsfliegen)
 - O Odonata: 80 Arten (Libellen) (naA 81; europaweit: 120 Arten)
 - O Plecoptera: 123 Arten (Stein-, Uferfliegen)
 - O Dermaptera: 8 Arten (Ohrwürmer) (ad Orthoptera)
 - O Mantodea: 1 Art (Gottesanbeterinnen)
 - O Blattoptera: 6 Arten (Schaben)
 - O Isoptera: 1 Art (Termiten)
 - O Saltatoria: 85 Arten (Heuschrecken, Grillen) (ad Orthoptera)
 - O Psocoptera: 95 Arten (Holz-, Staubläuse)
 - O Phthiraptera: 436 Arten (Tierläuse)
 - O Thysanoptera: 226 Arten (Fransenflügler = Blasenfüßler)
 - O Auchenorrhyncha: 621 Arten
 - O Psylloidea: 119 Arten (Blattflöhe)
 - O Aleyrodoidea: 14 Arten (Mottenläuse = Weiße Fliegen)
 - O Aphidina: 733 Arten (Blattläuse)
 - O Coccina: 145 Arten (Schildläuse)
 - O Heteroptera: 865 Arten (Wanzen)
 - O Coleoptera: 6492 Arten (Käfer)
 - O Strepsiptera: 15 Arten (Fächerflügler)
 - O Raphidioptera: 10 Arten (Kamelhalsfliegen)
 - O Megaloptera: 4 Arten (Schlammfliegen)

O Neuroptera: 101 Arten (Netzflügler)
 O Hymenoptera: 9318 Arten (Hautflügler: Wespen, Ameisen)
 O Trichoptera: 313 Arten (Frühlings-, Köcherfliegen)
 O Lepidoptera: 3602 Arten (Schmetterlinge, Motten)
 O Siphonaptera: 72 Arten (Flöhe)
 O Mecoptera: 9 Arten (Schnabelfliegen)
 O Diptera: 9213 Arten (Zweiflügler) (Mücken, Fliegen)

Gastrotricha: 2 Or, 120 Arten (Bauchhaarlinge) (Italien: 228)

Nematoda: 2 Klassen (Phasmidia, Aphasmidia): 4 Or, 1997 Arten (Fadenwürmer)
 (Schätzungen gehen aber bis auf 4000 Arten!) (Italien: 1357)

Nematodomorpha: 1 Or (Gordioidea), 2 Fam, 46 Arten (Saitenwürmer) (Italien: 23)

Rotatoria: 3 Klassen (Seisona, Bdelloida, Monogonata), 4 Or, 682 Arten (Rädertiere)
 (Italien: 246)

Acanthocephala: 2 Klassen (Eo-, Metacanthocephala), 3 Or, 89 Arten (Kratzer)
 (Italien: 27)

Kinorhyncha: 3 Or, 21 Arten (Hakenfüßler; max. 1 mm) (Italien: 22)

Priapulida: 1 Klasse, 1 Fam, 2 Arten (4 Arten weltweit!) (Priapswürmer) (Italien: 3)

Tentaculata: 1 Klasse (Phoronida), 1 Fam (Phoronidae), 2 Arten (Kranzföhler) (Italien: 3)
 (syn. Hufeisenwürmer)

Bryozoa : 2 Klassen (Gymnolaemata, Phylactolaemata), 3 Or, 32 Fam, 85 Arten (Italien: 305)

Brachiopoda: in D. keine! (aber *Crania anomala* in europäischen Meeren weit verbreitet
 vom Mittelmeer über die Westküste Frankreichs und Nordsee bis
 in die Arktis; Thecideidida im Mittelmeer; Rhynchonellide
Hemithyris an der nordwest-norwegischen Küste;
Terebratulina mit 2 Arten in nördlichen europäischen Meeren:
 französ., britische, norweg. und schwedische Küsten, Nordatlantik
 bis Arktis; die Terebratellidina *Gwynia capsula* vor der englischen
 Küste, bei Holland und Frankreich; *Megathyris* im Mittelmeer und
 anschließenden Atlantikteil) (URANIA)

Chaetognatha: 1 Klasse (Chaetognatha), 1 O (Aphragmophora), 1 F (Sagittidae): 2 Arten
 (Pfeilwürmer) (Italien: 18)

Hemichordata: 1 Klasse (Enteropneusta). 1 Fam (Harrimaniidae): 1 Art (Eichelwürmer)
 (Italien: 5) (*Saccoglossum*, Helgoland)

Echinodermata: 4 Klassen, 6 Or, 14 Fam, 26 Arten (Italien: 118)

KL Holothuroidea: 2 O, 2 Fam, 4 Arten
 O Dendrochirota: 1 Fam (Cucumariidae), 2 Arten
 O Apoda: 1 Fam (Symaptidae), 2 Arten

KL Asteroidea: 2 Or, 5 Fam, 6 Arten
 O Spinulosa: 3 Fam (Asterinidae, Echinastridae, Solasteridae) mit
 2/1/1 = zus. 4 Arten
 O Phanerozonia: 2 Fam (Astropectinidae, Luidiidae), je 1 Art

KL Ophiuroidea: 1 Or (Ophiurae), 3 Fam (Ophiuridae, Ophiothricidae,
 Amphiuroidae) mit 5/1/4 = zus. 10 Arten

KL Echinoidea: 1 Or (Spatangoidea), 4 Fam (Brissidae, Spatangidae,
 Loveniidae je 1 Art, Echinidae: 3 Arten), zus. 6 Arten

Chordata: 729 Arten (Italien: 1419)

UST Tunicata: 3 Or, 8 Fam, 25 Arten:
 KL Appendicularia: 2 Fam, 2 Arten (= Copelata)
 KL Ascidiaceae: 2 Or, 6 Fam, 23 Arten (Seescheiden)

UST Acrania: 1 Or (Leptocardia), 1 Fam (Branchiostomatidae): 1 Art

UST Vertebrata: 703 Arten (gezählt ohne Irrgäste; 36 Wirbeltierarten in D. erloschen)

- (incl. erloschene Arten: 739; Verteilung der erloschenen Vertebrata: Knochenfische 10, Vögel 14, Säugetiere 12; keine Verluste bei Agnatha, Chondrichthyes. Amphibien, Reptilien). (Italien: 1255)
- KL Cyclostomata: 2 Or, 2 Fam, 5 Arten: (Italien: 5)
- O Petromyzontiformes (F Petromyzontidae): 4 Arten
 - O Myxiniformes (F Myxinidae) : 1 Art
- Gnathostomata: 259 Arten (+10 ausgestorbene): < 1 % des Weltartbestandes!
- KL Chondrichthyes: 5 Or, 15 Fam, 32 Arten: (Italien: 74) (einschl. Arten, die das deutsche Nordseegebiet kurzfristig oder unregelmäßig besuchen)
- O Hexanchiformes: 1 Fam. (Hexanchidae), 1 Art (Grauhaiartige)
 - O Lamniformes: 6 Fam, 11 Arten (Heringshaiartige)
 - O Squaliformes: 2 Fam (Squalidae, Squatinidae), 3 Arten (Dornhaiartige)
 - O Rajiformes: 4 Fam, 16 Arten (Rochenartige)
 - O Chimaeriformes: 1 Fam, 1 Art (Seedrachen)
- KL Osteichthyes: 20 Or, 69 Fam, 227 Arten (+10 Arten gelten als ausgestorben) (incl. ausgestorbener Arten: 237); 16 Arten neozoisch (Italien: 489);
- O Acipenseriformes: 1 Fam (Acipenseridae): 5 Arten (alle ausgestorben) (Störartige) (neuerdings Ostseestör wieder in der Oder ausgesetzt!)
 - O Anguilliformes: 2 Fam, 2 Arten (Aalartige)
 - O Clupeiformes: 2 Fam, 6 Arten (Heringsartige)
 - O Cypriniformes: 2 Fam, 40 Arten (Karpfenartige)
 - O Stomiatiformes: 1 Fam, 1 Art (Maulstachlerartige)
 - O Salmoniformes: 5 Fam, 26 Arten (Lachsartige)
 - O Siluriformes: 2 Fam, 3 Arten (Welsartige)
 - O Gobiesociformes: 1 Fam, 1 Art (Saugfischartige)
 - O Lophiiformes: 1 Fam, 2 Arten (Armflosserartige)
 - O Gadiformes: 3 Fam, 20 Arten (Dorschartige)
 - O Cyprinodontiformes: 3 Fam, 3 Arten (Zahnkarpfenartige)
 - O Atheriniformes: 1 Fam, 2 Arten (Ährenfischartige)
 - O Zeiformes: 2 Fam, 2 Arten (Petersfischartige)
 - O Gasterosteiformes: 2 Fam, 4 Arten (Stichlingsartige)
 - O Syngnathiformes: 2 Fam, 7 Arten (Seenadelartige)
 - O Scorpaeniformes : 5 Fam, 15 Arten (Panzerwangenartige)
 - O Lampridiformes: 2 Fam, 2 Arten (Glanzfischartige)
 - O Perciformes: 25 Fam, 77 Arten (Barschartige)
 - O Pleuronectiformes: 5 Fam, 17 Arten (Plattfischartige)
 - O Tetraodontiformes : 2 Fam, 2 Arten (Kugelfischartige)
- KL Amphibia: 2 Or, 6 Fam., 21 Arten: (< 0,5 % des Weltartbestandes) (Italien: 38)
- O Urodela: 1 Fam (Salamandridae), 7 Arten
 - O Anura: 5 Fam., 14 Arten (der in der Oberrheinebene etablierte Ochsenfrosch *Rana catesbiana* blieb unberücksichtigt)
 - F Discoglossidae (3 Arten) (Unken)
 - F Pelobatidae (1 Art) (Schaufelfußkröte)
 - F Bufonidae (3 Arten) (Kröten)
 - F Hylidae (1 Art) (Baumfrösche)
 - F Ranidae (6 Arten) (Echte Frösche)
- KL Reptilia: 2 Or, 5 Familien, 13 Arten (2017: 14) (< 0,5 % des Weltartbestandes) (Italien: 58)
- O Testudinata: 1 Fam. (Emydidae), 1 Art (europ. Sumpfschildkröte, einzige altweltl. Art der sonst neuweltlichen Fam. Emydidae)

- O Squamata: 4 Fam, 12 Arten (2017: 13)
 - F Lacertidae: 5 Arten (Eidechsen) (Kroatische Gebirgseidechse, die in D. gesichtet wurde, blieb unberücksichtigt; wohl ausgesetzt)
 - F Anguidae: 1 Art (Schleichen)
 - F Colubridae: 4 Arten (Nattern) (neuerdings 5 Arten: Barren-Ringelnatter ist eine eigene Art) (2017)
 - F Viperidae: 2 Arten (Ottern, Vipern)
- KL Aves: 20 Or, 63 Fam., 328 Arten (314 regelmäßig in D. vorkommend)
 - (davon 6 Neozoen) (14 ausgestorbene Arten; incl. ausgestorbene Arten 328 Arten);
 - in D. ca. 3,3 % des Weltartbestandes (Italien: 473)
 - Arten mit < 5 Beobachtungen/Jahr in D. blieben unberücksichtigt
- O Gaviiformes: 1 Fam., 2 Arten
 - F Gaviidae (Seetaucher): 2 Arten (Sterntaucher)
- O Podicipediformes: 1 Fam, 5 Arten
 - F Podicipedidae (Lappentaucher): 5 Arten (Hauben-, Zwergtaucher)
- O Procellariiformes (Sturmvögel): 1 Fam, 1 Art:
 - F Procellariidae (Sturmtaucher): 1 Art (Eissturmvogel als Teilzieher)
- O Pelecaniformes (Ruderfüßler): 2 Fam., 2 Arten
 - F Sulidae (Tölpel): 1 Art (Baßtölpel)
 - F Phalacrocoracidae (Kormorane): 1 Art
- O Ciconiiformes (Schreitvögel): 3 Fam, 11 Arten
 - F Ciconiidae (Störche): 2 Arten
 - F Ardeidae (Reiher): 7 Arten
 - F Threskiornithidae (Löffler, Ibis): 2 Arten (?welche; 1 Art in Holland vertreten)
- O Anseriformes: 1 Fam, 38 Arten
 - F Anatidae (Entenvögel): 38 Arten
- O Phoenicopteriformes (Flamingoartige): 1 Familie, 2 Arten
 - F Phoenicopteridae: 2 Arten (Neozoen)
- O Falconiformes (Greifvögel): 3 Fam, 23 Arten:
 - F Accipitridae (eigentl. Greifvögel): 16 Arten
 - F Falconidae (Falken): 6 Arten
 - F Pandionidae (Fischadler): 1 Art
- O Phasianiformes (=Galliformes) (Hühnervögel): 3 Fam, 10 Arten
 - F Tetraonidae (Rauhfußhühner): 4 Arten (Birk-, Auer-, Hasel-, Alpenschneehuhn)
 - F Meleagrididae (Truthühner): 1 Art (neozoisch)
 - F Phasianidae (Hühner): 5 Ar. (Wachtel, Rebhuhn; Jagdfasan eingeführt)
- O Gruiformes (Kranichartige): 3 Fam, 10 Arten
 - F Gruidae (Kraniche): 1 Art
 - F Rallidae (Rallen): 7 Arten (Wiesenralle, Sumpf-, Teich-, Blässhuhn)
 - F Otidae (Trappen): 2 Arten (Großtrappe; Zwergtrappe: lokal in Belgien, Frankreich)
- O Charadriiformes (Regenpfeiferartige): 10 Fam, 68 Arten (+2 ausgestorben)
 - F Haematopodidae (Austernfischer): 1 Art
 - F Recurvirostridae (Säbelschnäbler): 2 Arten
 - (F Burhinidae (Triele): 1 Art, ausgestorben)
 - (F Glareolidae (Brachschwalben): 1 Art, in D. ausgestorb., Südeuropa)
 - F Charadriidae (Regenpfeifer): 7 Arten (Kiebitz, Steinwälzer, Regenpf.)

- F Scolopacidae (Schnepfen): 26 Arten (Brachvögel, Ufer-, Strand-, Kampfläufer, Schnepfen)
- F Stercorariidae (Raubmöwen): 3 Arten
- F Lariidae (Möwen): 9 Arten
- F Sternidae (Seeschwalben): 10 Arten
- F Alcidae (Alken): 5 Arten (Trottellumme, Tordalk; als Zugvögel: Papageientaucher, Gryllteiste, Krabbentaucher)
- O Columbiformes: 1 Fam, 5 Arten
 - F Columbidae (Tauben): 5 Arten
- (O Pteroclitiformes, 1 Fam: Pteroclitidae = Flughühner, in D. ausgestorben)
- O Psittaciformes: 1 Fam. (Psittacidae), 3 Arten, Neozoen
- O Cuculiformes: 1 Fam. (Cuculidae) (Kuckucke), 1 Art
- O Strigiformes (Eulenvögel): 2 Fam, 10 Arten
 - F Tytonidae (Schleiereulen): 1 Art
 - F Strigidae (Eulen): 9 Arten
- O Caprimulgiformes (Schwalme): 1 Fam., 1 Art
 - F Caprimulgidae (Ziegenmelker): 1 Art
- O Apodiformes (Segler, Kolibris): 1 Fam, 2 Arten
 - F Apodidae (Segler): 2 Arten (Mauer-, Alpensegler)
- O Coraciiformes (Rackenvögel): 4 Fam, 4 Arten
 - F Alcedinidae (Eisvögel): 1 Art
 - F Coraciidae (Racken): 1 Art (Blauracke, selten in Ostdeutschland)
 - F Meropidae: 1 Art (Bienenfresser): in D extrem selten brütend
 - F Upupidae (Hopfe): 1 Art (Wiedehopf)
- O Piciformes (Spechte usw.): 1 Fam., 10 Arten
 - F Picidae (Spechte): 10 Arten (Spechte, Wendehals)
- O Passeriformes: 24 Fam, 122 Arten:
 - F Alaudidae (Lerchen): 4 Arten
 - F Hirundinidae (Schwalben): 4 Arten
 - F Motacillidae (Pieper, Stelzen): 10 Arten (Wiesenpieper, Stelzen)
 - F Bombycillidae (Seidenschwanz): 1 Art
 - F Cinclidae (Wasseramseln): 1 Art
 - F Troglodytidae (Zaunkönige): 1 Art
 - F Prunellidae (Braunellen): 2 Arten
 - F Turdidae (Drosseln): 16 Arten
 - F Sylviidae (Grasmücken): 24 Arten
 - F Muscicapidae (Fliegenschnäpper): 4 Arten
 - F Timaliidae (Bartmeisen): 1 Art (selten in Süddeutschl.)
 - F Aegithalidae (Schwanzmeisen): 1 Art
 - F Paridae (Meisen): 6 Arten
 - F Sittidae (Kleiber): 1 Art
 - F Tichodromadidae (Mauerläufer): 1 Art
 - F Certhiidae (Baumläufer): 2 Arten
 - F Remizidae (Beutelmeisen): 1 Art
 - F Oriolidae (Pirole): 1 Art
 - F Laniidae (Würger): 4 Arten (Würger, Neuntöter)
 - F Corvidae (Rabenvögel): 8 Arten
 - F Sturnidae (Stare): 1 Art
 - F Passeridae (Sperlinge, Webervögel): 4 Arten
 - F Fringillidae (Finken): 16 Arten (Finken, Zeisige, Girlitz, Kreuzschn.)
 - F Emberizidae (Ammern): 8 Arten

KL Mammalia: 8 Or, 25 Fam., 91 aktuell lebende Arten (+ 12 Arten ausgestorben; incl. ausgestorbener Arten 103 Arten; Wolf zählt nicht mehr als ausgestorben); in D. ca. 2,4 % des Weltartbestandes (Italien: 118)

O Insectivora: 3 Fam, 12 Arten

F Erinaceidae (Igel): 2 Arten (2. Art?: Wanderigel?, SO-Frankr.?)

F Soricidae (Spitzmäuse): 9 Arten

F Talpidae (Maulwurf): 1 Art (eine 2. europ. Art ist der Pyrenäen-Desman: Pyrenäen, NW der iberischen Halbinsel)

O Chiroptera: 2 Fam, 23 Arten

F Rhinolophidae (Hufeisennasen): 2 Arten

F Vespertilionidae (Glattnasen): 21 Arten

(ab Südalpen südwärts eine dritte europ. Familie, die Bulldoggfledermäuse Molossidae; nicht in Deutschland)

O Lagomorpha: 1 Fam, 3 Arten

F Leporidae (3 Arten) (Feldhase, Schneehase; Wildkaninchen in Mitteleuropa erst ab Mittelalter; ursprüngl. Nordafrika, Spanien)

O Rodentia: 8 Fam, 30 Arten

F Sciuridae (Hörnchen): 4 Arten (Murmeltier, Eichhörnchen; Europa: in SO-Mitteleuropa auch Ziesel)

F Castoridae (Biber): 1 Art

F Cricetidae (Hamster): 1 Art

F Arvicolidae (=Microtidae) (Wühlm.): 9 A. (auch Feldmaus, Bissamratte)

F Muridae (Langschwanzmäuse): 9 A. (Wald-, Zwerg-, Hausmaus, Haus-, Wanderratte)

F Gliridae (Bilche): 4 Arten (Schläfer, Haselmaus)

F Zapodidae (Spring-, Hüpfmäuse): 1 Art (Birkenmaus: Bayrischer Wald und ein Moor in Holstein)

F Myocastoridae (Biberratten; südamerikanisch): 1 Art (Nutria, aus Südamerika, verwildert)

[in Südeuropa außerdem:

F Spalacidae = Blindmäuse (SO-Europa)

F Hystricidae (Stachelschweine): Afrika, auch Nordafrika, in Europa zur Römerzeit eingeführt, heute in Süd- und Mittelitalien, Albanien, Nord-Griechenland]

O Cetacea: 1 Fam., 5 Arten (Fam. Delphinidae) (auch Schwertwal, Weißschnauzen-, Weißseitendelfin mitgezählt)

O Carnivora: 6 Fam., 18 Arten

F Canidae (Hunde): 3 Arten (Rotfuchs, Wolf; Marderhund: aus Ostasien, in Sowjetunion eingeführt, von dort nach Westen gewandert) (Europa: auf Balkanhalbinsel Schakal)

F Ursidae (Bären): 1 Art

F Procyonidae (Kleinbären): 1 Art (Waschbär, eingef. aus Nordamerika)

F Mustelidae (Marder): 9 Arten (Dachs, Hermelin, Mauswiesel, Iltis, Fischotter, 2 Marderarten, Nerz [fast ausgerottet, in Natur werden eher entwichene nordamerikan. Minks angetroffen]) Vielfraß nur NO-Europa und Skandinavien

F Felidae (Katzen): 2 Arten (Wildkatze, Luchs)

Europa: Pardelluchs auf der iber. Halbinsel und Südbalkan

(F. Viverridae: nicht in Deutschland; Europa:

Manguste in Südspanien und Südportugal wohl natürlich,

- in Dalmatien eingebürgert)
 Ginsterkatze *Givetta*: SW-Europa, gelegentlich bis Elsaß
 und Niederrhein vordringend)
 F Phocidae (Robben): 2 Arten (Seehund, Mönchsrobbe)
 O Perissodactyla: 1 Familie, 1 Art (Equidae)
 Anmerkung: europ. Wildpferd (Tarpan, *E. ferus*) 1871
 in Südrussland erloschen; in Gehegen rückgezüchtete
 Formen
 O Artiodactyla: 3 Familien, 11 Arten
 F Suidae (Schweine): 1 Art
 F Cervidae (Hirsche): 5 Arten (Rothirsch; Reh; Damhirsch eingeführt;
 Axis- und Sikahirsch in Gattern eingeführt, stellenweise
 verwildert)
 F Bovidae (Rinder): 5 Arten (Alpensteinbock, Gemse, Wisent: 1921
 in Wildnis erloschen; Mufflon (wild: Korsika, Sardinien)
 (Europa: Saiga-Antilope von der SO-Ukraine aus ostwärts)

Bei den Wirbeltieren leben in Deutschland 1,6 % des Weltartbestandes: bei den Fischen ca. 1 %, bei Amphibien und Reptilien < 1 %, bei den Säugern 2,4 %, bei den Vögeln 3,3 %.

| | in Deutschland lebende Arten | | Arten weltweit |
|---------------|------------------------------|--------------------|----------------|
| | aktuell in D.
lebend | in D. ausgestorben | |
| Cyclostomata | 5 | 0 | 50 |
| Knorpelfische | 32 | 0 | Fische gesamt: |
| Knochenfische | 227 | 10 | 21732 |
| Amphibien | 21 | 0 | 4000 |
| Reptilien | 13 | 0 | 6650 |
| Vögel | 314 | 14 | 9672 |
| Säugetiere | 91 | 12 | 4372 |
| Summe | 703 | 36 | 46431 |

Ausgestorbene Arten in den letzten Jahrzehnten (Sci. 330, 1508):

Vögel zwischen 1998 und 2008: 2 Arten: Kamao (*Myadestes myadestinus*), Hawaii;
 Alaotra-Taucher (*Tachybaptus rufolavatus*), Madagaskar;
 6 weitere Arten möglicherweise ausgestorben

Amphibien: zwischen 1980 und 2004 9 Arten, darunter *Incilius periglenes* (Goldkröte, Costa Rica) und die beiden Magenbrüter-Froscharten der Gattung *Rheobatrachus* aus Australien (eine der beiden Arten war bereits im Jahr nach ihrer Entdeckung verschollen!)
 95 weitere Arten möglicherweise ausgestorben

Säugetiere: Karibische Mönchsrobbe in den 50er Jahren; wahrscheinlich ausgestorben ist der Yangtse-Flussdelphin *Lipotes vexillifer*; in den ca. 50 Jahren dazwischen keine weiteren Säugerarten erloschen

Homi-homi plei

Kulturstufen (übernommen und nur gering modifiziert aus WIKIPEDIA, <http://de.wikipedia.org/wiki/Steinzeit>)*, ergänzt, kursive Daten nach HOFFMANN 2013

* einige Daten sind unrealistisch, werden hier aber trotzdem wiedergegeben, z.B. Protoacheulean vor 1,5 MA in Europa oder Chatelperronian 35000 – 30000 v.Chr.

• Paläolithikum

- Altpaläolithikum
 - **Afrika:** 2.500.000–1.000.000 BP
 - Oldowan 2.500.000–1.000.000 BP (*2.600.000 – 1.600.000, entwickeltes Oldowan 1.760.000 – 600.000 BP*)
 - Acheuléen 1.500.000–200.000 BP (*1.760.000 – 700.000*) (in Indien und auf der arabischen Halbinsel/Saffaqah bis MIS 6, d.h. bis ca. 170 TA)
 - **Europa:** 1.200.000–600.000 BP
 - Protoacheuléen oder Abbevillien 1.500.000–600.000 BP
 - Altacheuléen 600.000–350.000 BP
 - Jungacheuléen 350.000–150.000 BP
 - Spätacheuléen 150.000–100.000 BP
 - *Acheuleen insgesamt: 1.2/1.3 MA bis 300/200 TA*
- Mittelpaläolithikum 125.000–35.000 v.Chr.
 - **Europa** (*300/200 TA bis 45/35 TA, je nach Region*)
 - Micoquien 125.000–38.000 v. Chr. (**naA 130 – 60 TA; Eem/frühes Würm**)
 - Moustérien 125.000–38.000 v. Chr. (**naA 160 – 40 TA**, in der Gorham-Höhle/Gibralter und Uralgegend evtl. auch noch später) (in Nordafrika mit dem HS verbunden und schon ab 315 TA nachweisbar ; in der Levante ist das Mousterian des HN nicht vom Mousterian der Qafzeh-Menschen unterscheidbar)
 - Blattspitzen-Gruppe 50.000–35.000 v. Chr. (auf Deutschland beschränkt, syn. Altmühlgruppe oder Präsolutreen)
 - Szeletien 50.000–35.000 v. Chr.
 - **Nordafrika**
 - Atérien 40.000–18.000 v. Chr. (**naA 145 - 20 TA**)
 - Ibéromaurusien 17.000–8000 v. Chr.
 - Capsien 9000–3000 v. Chr.
- Jungpaläolithikum 35.000–8000 v. Chr.
 - **Europa** (*45/40 TA bis 10 TA v. Chr.*)
 - Aurignacien
 - Südost- und Mitteleuropa **45.000–25.000** v. Chr.
 - Frankreich und Spanien 30.000–25.000 v. Chr.
 - Châtelperronien/Perigordien 35.000–30.000 v. Chr.
 - Gravettien 26.000–19.000 v. Chr.
 - Solutréen (Spanien und Frankreich) 19.000–16.000 v. Chr.
 - Magdalénien

- Südwestfrankreich und Nordspanien 16.000–9500 v. Chr.
 - Deutschland 13.000–9500 v. Chr.
 - **Deutschland:**
 - Hamburger Kultur 13.000–12.000 v. Chr.
 - Federmessergruppe 10.000–8700 v. Chr.
 - Bromme-Kultur 9700–9000 v. Chr.
 - Ahrensburger Kultur 9500–8500 v. Chr.
 - **Dänemark**
 - Hamburger Zeit 13.000–10.000 v. Chr.
 - Lyngby Kultur 10.700–10.000 v. Chr.
 - Bromme-Kultur 11.700–9000 v. Chr.
 - Ahrensburger Kultur 9000–8000 v. Chr.
-
- **Mittelsteinzeit (Mesolithikum) 8000–4000 v. Chr.** (9500 – 5500 v. Chr., in Norddeutschland bis 4500 v. Chr.)
 - **Deutschland**
 - Beuronien 7700–5800 v. Chr.
 - Maglemose-Kultur
 - Duvensee-Gruppe 7000–5800 v. Chr.
 - Oldesloer Gruppe 6000–5000 v. Chr.
 - **Dänemark**
 - Maglemose-Kultur 8300–6000 v. Chr.
 - Gudenå-Kultur 8000–4000 v. Chr.
 - Klosterlund (Jütland) 8000–7000 v. Chr.
 - Kongemose-Kultur 6000–5200 v. Chr.
 - Ertebølle-Kultur (ältere) 5200–3000 v. Chr.
 - **Nordskandinavien**
 - Fosna-Kultur 9000–2000 v. Chr.
 - Komsa-Kultur 8000–3000 v. Chr.
 - Askola um 7500 v. Chr.
 - **Frankreich**
 - Sauveterrien 8000–4000 v. Chr.
 - Tardenoisien 4500–3500 v. Chr.
 - Campignien um 4000 v. Chr.
 - **Spanien**
 - Azilien 8500–5000 v. Chr.
 - Asturien (Kultur) 8500–5000 v. Chr.
 - **Nordafrika**
 - Natufien 12.000–7000 v. Chr.
 - Capsien 9000–3000 v. Chr.
-
- **Jungsteinzeit (Neolithikum)**
 - **West-, Mittel- und Nordeuropa**
 - Linearbandkeramik 5500–4500 v. Chr.
 - Stichbandkeramik 4900–4500 v. Chr.
 - Ertebølle-Ellerbeck-Kultur 5000–4300 v. Chr.
 - Rössener Kultur 4600–4300 v. Chr.
 - Michelsberger Kultur 4300–3500 v. Chr.
 - Trichterbecherkultur 4300–2700 v. Chr.
 - Kugelamphoren-Kultur 3100–2700 v. Chr.
 - Schnurkeramik 2800–2400 v. Chr.
 - Glockenbecherkultur 2500–2200 v. Chr.
 - Dolchzeit 2300–1600 v. Chr.
 - **Dänemark**
 - Jüngstes Ertebølle 3000–2000 v. Chr.
 - Streitaxtkultur 3000–2500 v. Chr.

- Dolchzeit 2500–1600 v. Chr.
- **Schweden und Norwegen**
 - Streitaxtkultur/Bootaxtkultur 2800–2300 v. Chr.
- **Frankreich**
 - Chasséen 4600–2400 v. Chr.
 - Tardenoisien 4500–3500 v. Chr.

Wichtige Vorbemerkung:

Die mehr oder weniger gut etablierten Daten der molekularen Uhren in der Entwicklungslinie zum Menschen sind seit neuerer Zeit stark infrage gestellt; deutlich wurden die Defizite vor allem ab dem Jahr 2012. Anlass war, dass neue, effektivere Sequenzierungsmethoden es erstmals erlaubten, die aktuelle Mutationsrate zu messen. So fand eine isländische Studie heraus, dass ein neugeborenes Baby über durchschnittlich 36 spontane Neumutationen verfügt. (Allerdings spielt das väterliche Alter eine wichtige Rolle; mit jedem zusätzlichen Lebensjahr des Vaters kommen durchschnittlich zwei Mutationen hinzu; Kinder 36-jähriger Väter haben doppelt so viele Neumutationen wie Kinder 20-jähriger Väter. Das mütterliche Alter spielt keine Rolle, da sich die Zellen der weiblichen Keimbahn nach der Geburt nicht mehr weiter teilen).

Verschiedene andere Studien bestätigten die Werte; die Mutationsrate beträgt $1,2 \times 10^{-8}$ pro Generation und Nucleotid. Umgerechnet auf eine durchschnittliche Generationsdauer von 29 Jahren entspricht dies $1 : 2.400.000.000$ p.a. (pro Nucleotid). Dies ist weniger als die Hälfte der Rate, die bisher zur Kalibrierung der molekularen Uhren zum Einsatz kam.

Legt man die neuen, reduzierten Mutationsraten zugrunde, erfolgte die Trennung zwischen HSS und HN vor 600000 bis 400000 Jahren (statt 435000 bis 272000 Jahren), was auch mit Fossilbelegen (*Homo heidelbergensis*, 600000 bis 350000 J) plausibel korreliert. Der dramatische genetische Bottleneck in der zum modernen Menschen führenden Population ist dann jedoch 120000 bis 100000 Jahre alt (statt 80000 bis 60000 Jahre) – und kann daher nicht mehr mit der Toba-Eruption vor 74000 Jahren erklärt werden (wofür auch Sedimentuntersuchungen am Malawi-See sprechen, die zeigen, dass Ostafrika durch den Vulkanausbruch keine relevante Klimaveränderung erfuhr (PNAS 110: 8025).

Der Mount-Toba-Ausbruch war das stärkste vulkanische Ereignis der letzten 2 MA; 2800 Kubikkilometer Magma (das 2000-Fache der Mount St. Helens-Eruption anno 1980).

Untersuchungen der Sedimente des Malawi-Sees (ca. 7000 km westlich des Mt. Toba) zeigten allerdings keine Hinweise auf größere Veränderungen in der Sedimentzusammensetzung oder deutliche Temperaturveränderungen. Die Eruption dürfte daher keinen relevanten Einfluss auf das Klima in Ostafrika gehabt haben und kann daher auch nicht den genetischen Flaschenhals des HSS aus jener Zeit erklären (PNAS 110: 8025).

Die Auswanderung der modernen Menschen aus Afrika müsste vor 130000 bis 90000 (statt < 70000) Jahren erfolgt sein – was zu den Fossilfunden aus diesem Zeitraum in der Levante sowie Werkzeugfunden im Osten der Arabischen Halbinsel passt.

Steht die neu kalibrierte molekulare Uhr mit den pleistozänen Fossil- und Werkzeugfunden also durchaus im Einklang, werden die älteren, d.h. basaleren Dichotomiedaten umso fragwürdiger, je älter sie sind. Die Dichotomie zwischen Schimpanse und Mensch reicht dann auf 8,3 bis 10,1 MA zurück, was bereits als zu früh eingeschätzt wird; die Dichotomie zwischen der Linie zum Orang-Utan und derjenigen zu den afrikanischen Menschenaffen würde bei 34 bis 46 MA liegen – was völlig unrealistisch ist, zumal Fossilien vermeintlicher Orang-Vorfahren zwischen 13,9 und 9 MA datieren.

Es wird daher angenommen, dass sich die Mutationsrate im Laufe der Primatenevolution verlangsamt, in einem ersten Schritt beim Übergang zu den afrikanischen Menschenaffen, später dann noch einmal im Rahmen der konkreten Entwicklung zum Menschen (hominoid slowdown). So führen verlängerte Generationsdauern zu geringeren p.a.-Mutationsraten. Die Generationsdauer bei Gorillas liegt bei 19 Jahren (Schimpansen: 25 Jahre; Menschen – wegen der älteren Väter: 29 Jahre). Bezieht man diese Unterschiede in der Generationsdauer ein, liegt die Dichotomie Schimpanse-Mensch bei 7 bis 13 MA, was (an der unteren Grenze) durchaus mit Fossilfunden korreliert. Bezieht man sich dagegen auf die Mutationsrate in der Mikrosatelliten-DNA (die eine höhere Mutationsrate aufweist), fällt die Trennung von den Schimpansen in den Zeitraum zwischen 3,7 und 6,6 MA; *Sahelanthropus* wäre dann aber zu alt, um auf der Linie zum Menschen zu stehen. Problematisch ist es in beiden Kalkulationen, den Effekt einzubeziehen, dass ältere Väter mehr Mutationen weitergeben, da man die Altersstruktur der Väter in der Vergangenheit nicht modellieren kann.

An Modellorganismen bis hin zu Pflanzen und Fliegen hat man außerdem beobachtet, dass große Genome und große Populationsstärken die Mutationsrate reduzieren. Umgekehrt würde dann ein genetischer Bottleneck (mit ca. 10000 erwachsenen Individuen) in der Population des HS in Afrika – noch vor Beginn der Auswanderung – die Mutationsrate vorübergehend ansteigen lassen. Umgekehrt stellt sich die Frage, ob die starke Zunahme der Populationsstärke nach Einführung der Landwirtschaft die Mutationsrate verringert hat, und wie repräsentativ damit die an modernen Babys ermittelten Mutationsraten überhaupt für die vielen Millionen Jahre der Evolution zum Menschen sind? Um dies zu klären, bräuchte man analoge Daten (d.h. Neumutationen pro Nucleotid und Generation) auch von Schimpansen und Gorillas – die liegen aber noch nicht vor.

Aufgrund dieser Unklarheiten ist eine verlässliche Neukalibrierung der molekularen Uhren in der Menschenlinie noch nicht möglich. **Soweit nicht konkret angegeben, beziehen sich die hier genannten Daten aus molekularen Uhren daher auf die "klassischen Werte", die von den alten, überholten Annahmen zur Mutationsrate beim Menschen ausgingen** (Sci. 338, 189).

Eine Studie aus dem Jahr 2016, die die Mutationsraten von vermeintlich selektionsneutralen Autosomenloci in kompletten Genomsequenzen von 10 verschiedenen Primatenarten verglich, kam zu dem Ergebnis, dass die **genetische Divergenz (*divergence time*) Schimpanse-Mensch schon 12,1 MA und die Dichotomie Gorilla-Mensch 15,1 MA zurückliegen soll; die Trennung der Populationen (*split*) erfolgte dagegen vor 7,9 (6,5 – 9,3) MA in Bezug auf den Schimpansen und vor 10,8 (9,4 – 12,2) MA in Bezug auf den Gorilla, was im Einklang mit fossilen Belegen steht (PNAS 113: 10607).**

Hominini:

Die Ökosysteme, unter denen sich die Hominini in Afrika entwickelten, unterschieden sich zunächst stark von den modernen Verhältnissen. Betrachtet man die letzten 7 MA, so unterscheidet sich die Zusammensetzung der großen Säugergemeinschaften seit 700 TA drastisch von jener im Zeitraum 7 MA bis 0,7 MA. Da große Säuger eine wichtige Funktion als Ökosystem-Ingenieure haben (Vegetationsstruktur, Hydrologie, Wildfeuer) und dabei Einfluss auf viele kleinere Arten haben, muss davon ausgegangen werden, dass die afrikanischen Ökosysteme während des größten Teils der menschlichen Evolution anders funktionierten als heutzutage. Die heutigen Verhältnisse in Afrika eignen sich daher nicht als Referenz für Modelle der Evolution der Hominini bis weit ins Pleistozän hinein. Großsäuger-Gemeinschaften > 700 TA sind durch einen größeren Reichtum von Nicht-Wiederkäuern und Mega-Herbivoren (> 1 t) gekennzeichnet. Gemeinschaften von modernem Charakter (ab 0,7 MA) gingen der Entstehung des HS um Hunderttausende von Jahren voraus. Ursachen dieser Veränderungen waren die Expansion der Grasländer sowie Phasen starker Trockenheit nach 1,0 MA (PNAS 116: 21478).

Entstehung typischer menschlicher anatomischer Merkmale (Spektr. Wiss. 3/2015: 60):

- 7 MA - kleine Eckzähne; vorverlagertes Hinterhauptsloch
- 4,1 MA - starkes Kniegelenk
- 3,7 MA - Fußgewölbe; kurze Zehen
- 3,2 MA - langer Daumen; kurzes, breites Becken
- 2,0 MA - gedrehter Oberarmknochen; niedrige Schultern
- 1,9 MA - lange, bewegliche Taille; vergrößerter Hüftkopf; lange Beine
- 1,4 MA - starke Handgelenke
- 1 MA - großes Gehirn
- 0,2 MA - Kinn

[Allgemeine Anmerkungen zu kranialen Merkmalen: Korrelationen zwischen genetischen Differenzen, Gesichts- und Schädeldachmorphologie moderner Menschen ergaben, dass letztere eng mit genetischen Faktoren verbunden ist, wobei sich besonders das Temporale für kladistische Untersuchungen eignet, da es stark mit genetischen Veränderungen korreliert, während die Morphologie des Gesichts auch deutlich klimatisch beeinflusst ist; beispielsweise haben Grönländer und Nordeuropäer, obwohl nicht eng verwandt, beide tendenziell flache Gesichter] (Sci. 307, 841).

Zu Beginn des Pleistozäns waren die grazilen **Australopithecinen** erloschen (zuletzt *A. sediba* als wahrscheinlicher AAFRI-Nachkomme in Südafrika; 1,977 MA), während die robusten Formen (*A. robustus*, *A. boisei*), die bis mindestens 1,04 MA (*A. robustus* im Limpopo-Gebiet, evtl. bis 0,6 MA) überlebten, ohne eine weitere Entwicklung durchzumachen.

Daneben existierte zu Beginn des Pleistozäns die **Homo**-Gruppe mit *Homo habilis* ieS. (typische Formen zwischen 1,9 und 1,7 MA, letzter Nachweis aber erst vor 1,44 MA) sowie frühe HE, speziell *Homo erectus ergaster*. *Homo* seit 2,8 – 2,75 MA in Ostafrika nachweisbar, Werkzeugfunde aus China (2,12 MA) dürften ebenfalls auf *Homo* zurückführbar sein.

Energetische Aspekte der Menschwerdung (Nat. 533: 390; Sci. 352: 639)

Aus energetischer Sicht stellt der Mensch ein Paradox dar: er pflanzt sich (sofern nicht durch Zivilisation beschränkt) häufiger fort als die großen Menschenaffen, produziert größere Neugeborene als jeder andere moderne Hominoide, hat das größte und damit am meisten Energie fressende Gehirn – und dennoch die größte Lebenserwartung. Das passt eigentlich nicht zusammen – normalerweise haben Arten, die sich stärker fortpflanzen, als es im Verhältnis zu ihrer Körpergröße zu erwarten wäre, eine geringere maximale Lebenserwartung, da ihr Energieverzehr stärker auf die Fortpflanzung als die Erhaltung des eigenen Körpers gerichtet ist. Sinngemäß dasselbe könnte man bei Primaten auch in Bezug auf die energetischen Erfordernisse größerer Gehirne erwarten.

Bisher hat man versucht, dieses Paradoxon durch Darmverkürzung und erhöhte Effizienz der Fortbewegung beim vollendeten aufrechten Gang zu lösen. Aber die Darmverkürzung reicht nicht aus, um genug Energie für ein so großes Gehirn freizustellen. Der aufrechte Gang ist zwar energieeffizient, aber traditionelle Jäger-Sammler streifen so weit umher, dass sie nicht weniger Energie für die Fortbewegung aufwenden als die Schimpansen, die sich nicht so energieeffizient fortbewegen können.

Auch veränderte Nahrungsgewohnheiten, Kochen der Nahrung, verbesserte Nahrungsaufschließung durch Werkzeuge und Versorgung der Mütter mit Nahrung in der Gruppe (u.a. um die Intervalle zwischen Geburten zu verkürzen), reichen nicht aus, um das Paradoxon zu lösen.

Erstmals wurde im Jahr 2016 von einer umfassenden Studie zum gesamten Energiebedarf sowie zum Ruheenergiebedarf der großen Menschenaffen berichtet. Es zeigte sich, dass Menschen einen höheren Gesamtenergiebedarf (nach multivariater Regression unter Berücksichtigung von Körpergröße und körperlicher Aktivität) haben, und zwar um 400 kcal/Tag höher als bei Schimpansen und Bonobos, 635 kcal/Tag höher als bei Gorillas und 820 kcal/Tag höher als bei Orang-Utans. Der größte Teil des erhöhten Gesamtenergiebedarfs ist dabei auf einen höheren Ruheenergiebedarf zurückzuführen (der besonders beim Orang-Utan sehr niedrig ist).

Außerdem verfügen Menschen über einen höheren Anteil an Körperfett (Frauen 41,1 %; Männer: 22,9 %; Schimpansen: 8,4 – 9 %; Gorillas: 13,9 – 15,2 %; Orang-Utans: 16,4 – 23,4 %). Der erhöhte Fettanteil wird beim Menschen angesichts des hohen Energiebedarfs zu Reservezwecken benötigt, um Phasen von Nahrungsmangel zu überstehen.

Die erhöhte Stoffwechselrate, insbesondere der erhöhte Ruheenergiebedarf, stellen daher Schlüsselereignisse der Menschwerdung dar – Anpassungen, die sowohl für ein großes Gehirn wie eine lange Lebenserwartung bei hoher Fortpflanzungsrate erforderlich waren. Es ist noch nicht bekannt, wann die erhöhte Stoffwechselrate etabliert wurde; Untersuchungen der Knochenstruktur (Knochenwachstum) könnten zur Klärung dieser Frage beitragen.

Was die Energiebilanz betrifft, stehen Schimpansen und Bonobos den Menschen am nächsten, sie weisen aber den geringsten Anteil an Körperfett auf. Orang-Utans haben sehr geringe Gesamt- und Ruhestoffwechselraten bei einem Fettanteil auf Gorilla-Niveau.

Die erhöhten Stoffwechselraten entwerfen damit nicht die Rolle von Darmverkürzung, effizienterer Fortbewegung, energiereicherer Ernährung (Fleisch/Wurzeln/Knollen; Werkzeuge; Kochen) und Versorgung von Müttern. Allerdings sind diese Faktoren jetzt im Kontext der

erhöhten Stoffwechselraten zu sehen: Der erhöhte Energiebedarf erhöht das Risiko von Mangelzuständen – und daraus folgt eine starke Selektion von Verhaltensweisen und anatomischen Veränderungen, die dazu beitragen, das Mangelrisiko zu mindern:

Darmverkürzung, effizientere Fortbewegung, höherer Fettanteil und veränderte Ernährungsstrategien sind daher als Anpassungen zu verstehen, den erhöhten Energiebedarf decken zu können und das Risiko von Mangelzuständen zu verringern – durch **erhöhte Energieaufnahme** auf der einen Seite (Fleisch, Wurzeln/Knollen; Kochen) und **verringerten Energieverbrauch bei** der Verdauung (Darmverkürzung), Nahrungsaufnahme (weniger Kauen dank Aufschließung durch Werkzeuge und Kochen) und Fortbewegung (effizienter aufrechter Gang) auf der anderen Seite. Das Teilen von Nahrung und das erhöhte Körperfett dienen zusätzlich als Puffer gegen Energiemangel, vor allem für Frauen in der reproduktiven Phase und für Kinder.

Dies erklärt auch die Neigung des Menschen zum Übergewicht, während Menschenaffen selbst in Gefangenschaft und bei geringer körperlicher Aktivität recht schlank bleiben. **Menschen wurden zu „Hochenergie-Affen“**. Sie verbrennen Kalorien 27 % schneller als Schimpansen.

Große Menschenaffen bewegen sich vergleichsweise wenig und benehmen sich wie lethargische Kreuzfahrtteilnehmer und faulenzten viel. Moderne Menschen sind dagegen auf viel mehr Bewegung angewiesen, um gesund zu bleiben und zu überleben. Schimpansen und Bonobos legen täglich ca. 3 km zurück, Gorillas und Orang-Utans noch weniger. Hinzu treten ca. 100 m klettern, was nochmals umgerechnet einer Laufstrecke von 1,5 km entspricht (bei Gorillas weniger). Ein Aktivitätsniveau von 10000 Schritten erreichen sie aber nie – bei Menschen steigt aber das Risiko von Herz-Kreislauf- und Stoffwechselerkrankungen bei weniger als 10000 Schritten pro Tag.

Menschenaffen bleiben auch als Zootiere mit wenig Bewegung schlank; sie erkrankten selbst dann selten an Diabetes oder Herz-Kreislauf-Krankheiten, der Blutdruck nimmt im Alter nicht zu, und die von Natur aus hohen Cholesterinwerte führen bei ihnen nicht zur Arteriosklerose (dadurch keine Herzinfarkte). Selbst Zootiere weisen nur 14 bis 23 % (Gorilla, Orang-Utan) bzw. < 10 % (Schimpansen) Körperfett auf, letzterer Wert entspricht Olympiade-Teilnehmern. Ihr Körper braucht im Gegensatz zum Menschen nicht viel Bewegung, um zu funktionieren.

Die Unterschiede zu den Menschenaffen bestehen dabei bis auf zellulärer und physiologischer Ebene. Der Übergang zwischen beiden Lebensweisen mit den entsprechenden physiologischen und zellulären Anpassungen (z.B. auf der Ebene der Signalwege) dürfte wahrscheinlich zwischen den Australopithecinen und *Homo* erfolgt sein. Australopithecinen bewegten sich zwar schon in recht moderner Weise zweibeinig fort, verbrachten aber immer noch eine erhebliche Menge ihrer Zeit stationär auf Bäumen, wo sie vielleicht auch schliefen, auch wenn sie schon moderne Füße und keine Greifzehe mehr hatten. Auch wenn sie in Habitats vordrangen, die für die baumlebenden Vorfahren unerreichbar gewesen sein dürften, waren ihre täglichen Strecken wohl noch recht gering und wurden von vielen Ruhepausen zur Verdauung der faserreichen Pflanzennahrung unterbrochen.

Erst *Homo* wurde zum Jäger, der die Beute wohl bis zur Erschöpfung jagte (hierfür sprechen skelettale Anpassungen des HE), Steinwerkzeuge nutzte, in Gemeinschaften lebte und viel Fleisch konsumierte; er musste Anatomie, Muskeln (Beinmuskulatur 50 % mehr als bei Schimpansen), Stoffwechsel und Energiehaushalt an die Jagd anpassen, was zu dem grundlegenden Wandel der energetischen und zellulären Prozesse führte, darunter ein erhöhter Kalorienumsatz der Zellen. Die

maximale Sauerstoffaufnahme liegt (bei maximaler Ausdauerbelastung) beim Menschen viermal so hoch wie bei Schimpansen.

Deshalb wirkt sich aber auch die physische Aktivität kaum auf den täglichen Gesamtenergieaufwand aus (Sammler und Jäger wie Hadza haben einen etwa genauso hohen Energieumsatz wie Stubenhocker) – daher ist es so schwierig, durch sportliche Betätigung abzunehmen. Sport führt aber zur Freisetzung neurotropher Substanzen; sie fördern das Nerven- und Gehirnwachstum, verbessern das Gedächtnis und verzögern den altersbedingten Gedächtnisabbau.

Muskeltraining setzt beim Menschen Hunderte von Signalstoffen frei, die auch den Ruhespiegel von Steroidhormonen senken (wie Testosteron, Östrogen, Progesteron – dadurch weniger hormonabhängige Tumoren der Geschlechtsorgane bei Personen mit regelmäßigem ausdauerndem Training), außerdem werden Körperzellen empfindlicher für Insulin (Senkung des Diabetes-2-Risikos), das Immunsystem kann infektiöse Erreger effektiver abwehren, und selbst leichte Aktivität fördert den Abbau von Blutfetten. Jäger und Sammler wie Hadza erkranken fast nie an Herzkrankheiten oder Diabetes, wobei es vor allem auf die Menge der Bewegung und nicht auf die Intensität ankommt. Frühere Menschen, die noch nicht über Pfeil und Bogen verfügten, legten wohl noch größere Strecken zurück. Jäger/Sammler legen auch heutzutage Gehstrecken von 9 bis 14 km pro Tag zurück (12 000 – 18000 Schritte, z.B. Hadza in Nordtansania) (BdW 1/20: 47).

Intelligenz-Hypothesen und Einflussfaktoren auf die Ontogenie der Körpergröße und Gehirnxpansion bei *Homo*

Das menschliche Gehirn ist sechsmal größer, als es für einen Placentalia dieser Körpergröße zu erwarten wäre. Man schätzt die Speicherkapazität des Neocortex des modernen Menschen auf ca. 600 TB.

Komplexe Modellierungen ergaben, dass für das Wachstumsmuster des modernen Menschen in Bezug auf Körper- und Gehirngröße 60 % ökologische Herausforderungen (Mensch gegen Natur), 30 % Kooperation (Menschen zusammen gegen die Natur) und 10 % der Wettbewerb zwischen Gruppen eine Rolle spielten, während der Wettbewerb zwischen Individuen für die Gehirnvergrößerung unbedeutend war (um 0 %). Jedenfalls konnte dieses Modell die Entwicklung von Gehirngröße und Körpergröße in der menschlichen Ontogenese am besten vorhersagen.

Ökologische Herausforderungen erwiesen sich dabei eher als gehirnvergrößernd, soziale als gehirnverkleinernd (z.B. sich auf andere verlassen). In der Evolution der Gattung *Homo* von frühen zu späten Taxa nahm dabei der Anteil ökologischer Herausforderungen zu:

- ökologische Herausforderungen führen zur Gehirnxpansion;
- Kooperation und Wettbewerb zwischen Gruppen verkleinern dagegen Gehirn- und Körpergröße (Kooperation vermindert die Gehirngröße, indem man sich auf andere verlässt, was man auch bei gemeinsam brütenden Vögeln und Säugern, auch Primaten, feststellen kann; auch die Körpergröße kann dann aus energetischen Gründen abnehmen);
- Wettbewerb zwischen Gruppen vergrößert den Encephalisations-Quotienten, indem die Körpergröße relativ stärker abnimmt als die Gehirngröße (auch beim Wettbewerb zwischen Gruppen nimmt die Gehirngröße ab, weil man sich auf die Fähigkeiten der Gruppenmitglieder verlässt; Wettbewerb zwischen Gruppen könnte auch die kleinere Gehirngröße jener Wale erklären, die in den größten Gruppen leben);

- Konkurrenz zwischen Individuen führt dagegen weder zu einer menschentypischen Körper- noch Gehirngröße

Relative Bedeutung:

H. habilis: Öko 10 %, Kooperation 60 %; Konkurrenz zwischen Gruppen 20 %, zwischen Individuen 10 %

H. ergaster: 50 % Öko; 50 % Kooperation

HE: 80 % Öko, 20 % Kooperation

H. heidelbergensis: 40 % Öko; 60 % Kooperation

HN: 80 % Öko, 20 % Kooperation (also wie HE!)

HS: 60 % Öko, 30 % Kooperation, 10 % Konkurrenz zwischen Gruppen

Die starke Zunahme der Encephalisation zwischen *H. ergaster* und *H. heidelbergensis* geht damit einher, dass die Energie-Extraktions-Effizienz (EEE), relativ zu den sich in der Ontogenese entwickelnden Fähigkeiten, beim HE mit steigendem Alter noch stark abnahm (wie beim HH und *H. ergaster*), ab dem *H. heidelbergensis* aber nur noch langsam abnahm (wie beim HN und HS). Darauf beruhen dann auch die Unterschiede in der Encephalisation zwischen HE und HN, trotz gleicher Prozentanteile der vier o.g. Einflussfaktoren (80 % Öko, 20 % Kooperation).

Komplexe soziale Beziehungen hatten demnach einen geringeren Einfluss auf die Größenzunahme des Gehirns als bisher angenommen. Es resultiert daraus ein ökosoziales Modell mit einem erheblichen Anteil an Kooperation (30 % gegen die Natur, 10 % gegen andere Gruppen). Dies könnte erklären, dass sich das Bewusstsein in Richtung auf Kooperation entwickelte: das menschliche Bewusstsein erleichtert Kooperation, auch wenn die Kooperation selbst nicht als direkter Treiber der Gehirnexpansion fungierte: weder Kooperation noch Wettbewerb waren für die Gehirnexpansion relevant.

Damit stellt sich die Frage, warum ökologische Herausforderungen nicht auch bei anderen Taxa zu einer vergleichbaren Gehirnexpansion führten. Die Erklärung dafür besteht darin, dass sich die menschliche Körper- und Gehirngröße im Laufe der Ontogenese (d.h. des Wachstums) nur unter leichter Abnahme der Relation zwischen Energie-Extraktions-Effizienz und Fähigkeiten entwickelt: d.h. junge Individuen erfahren parallel zur Zunahme ihrer Fähigkeiten weiterhin eine starke (sich in der Zunahmetendenz nur leicht abschwächende) Zunahme der Energie-Extraktions-Effizienz. Dabei dürften Kultur bzw. akkumulierte kulturelle Fähigkeiten eine wichtige Rolle spielen (Lernen aus dem Pool der Fähigkeiten der Gruppe); Sprache, soziales Lernen und Lehren könnten erklären, dass der Anstieg der Energie-Extraktions-Effizienz in der Ontogenese, relativ zu den Fähigkeiten, ab *H. heidelbergensis* wesentlich langsamer absinkt als bei basaleren Taxa. Längeres Lernen führt zu Fähigkeiten, die die Energie-Extraktions-Effizienz weiterhin erhöhen.

Offenbar war es die Kultur (bzw. akkumulierte kulturelle Fähigkeiten) – vermittelt über ihre Auswirkungen auf den Verlauf der EEE in Kindheit und Jugend –, die entscheidend dazu beitrug, dass die ökologischen Herausforderungen in den Linien oberhalb des HE zu einer so starken Hirnexpansion führten, während sich entsprechende Auswirkungen ökologischer Herausforderungen bei anderen Taxa (auch außerhalb der Primaten) dagegen nicht finden.

Gehirne sind energetisch sehr kostenaufwendig (metabolische Kosten) und gehen damit unter anderem auch zulasten der Körpergröße, machen den Menschen aber auch sonst anfälliger, weil sie sehr viel Energie erfordern. Dieser Widerspruch kann nur dadurch aufgelöst werden, dass die größeren Gehirne die Überlebens- und Reproduktionschancen erhöhten. Man ging bisher von einer ökologischen Intelligenz-Hypothese (verbesserte Nahrungsbeschaffung), einer sozialen

Intelligenz-Hypothese (Herausforderungen in Sachen Kooperation oder Konkurrenz) sowie einer kulturellen Intelligenz-Hypothese als Kombination aus den vorstehend genannten aus (soziales Lernen ökologisch relevanter Fähigkeiten; von anderen lernen und Wissen weitergeben). Die o.g. Modellierung spricht zugunsten der letzteren, wobei Kultur eine wichtige Rolle spielte (Nat 557: 496 + 554).

here-here plei

Homo-erectus-Gruppe (einschl. *Homo ergaster*)

Allgemeine Merkmale der HE-Gruppe im Vergleich zu „frühen“ Homo: Vergrößerung Hirnschädelsvolumen; veränderte Proportionen Hirn-/Gesichtsschädel, rundlichere Zahnbogenform, recht niedrige Stirn, kräftige Überaugenwülste, kräftige Bein- und Fußknochen; erstmals konnte nicht nur gegangen, sondern auch gerannt werden. Hohe Kraft und Ausdauer. Steigerung des Hirnvolumens von 800 – 900 ccm bei knapp 2 MA auf 1100 – 1200 ccm vor 0,5 MA. Vor 1 MA betrug das Volumen etwa 900 – 1000 ccm.

Problematisch ist immer noch (anno 2006, s. Roots S. 43) die phylogenetische Ableitung von *H. ergaster*/*H. erectus*; weder HH noch HRU können als direkte Vorfahren überzeugen. HH seinerseits wird am ehesten vom südafrikanischen *A. africanus* abgeleitet, HRU von ostafrikanischen grazilen Australopithecinen evtl. aus dem Umfeld von *Kenyanthropus platyops*, der ebenfalls den grazilen Australopithecinen zugeordnet wird.

Taxonomie, zeitliche und geographische Verbreitung der HE-Gruppe:

Weiteste Angaben von 2,0 bis > 0,1 MA, zuletzt auf Ostasien beschränkt. Auf dem Festland Ostasiens bis vor mindestens 350000 J.

Letzter Nachweis von HE: Ngandong (Java), neuerdings (2019) mit aufwendigen Untersuchungen auf 108 – 117 TA datiert.

In Afrika vor >1,7 bis 1,4 MA als *H. ergaster*.

Der jüngste bisher gefundene afrikanische HE war über lange Zeit > 1 MA alt (Olduvai), die jüngsten HE vom asiatischen Festland datieren zwischen 420.000 und 290.000 J (Spanne aufgrund unterschiedlicher Ergebnisse verschiedener Datierungsmethoden).

Die **ältesten Angaben zu HE s.l.** wurden im Jahr 2011 kritisch revidiert (Sci. 333, 1421):

Das älteste allgemein als HE s.l. akzeptierte Cranium (KNM-ER 3733) aus Koobi Fora/Kenia ist 1,78 MA alt, fragmentarische Reste (Schädelreste sowie ein einzelnes Os coxa) aus Koobi Fora datieren auf 1,88 – 1,90 MA. Funde aus Swartkans, die mit großer Wahrscheinlichkeit HE zugeordnet werden, sind 1,80 – 1,90 MA alt, ebenso Dmanisi/Georgien (1,78 – 1,85 MA). **Die Befunde sprechen dafür, dass HE s.l. vor etwa 1,9 MA entstand.**

Funde von *Homo*, die älter als 1,9 MA sind, werden nicht HE zugeordnet, sondern als „frühe *Homo*“ klassifiziert, ihre taxonomische Zuordnung ist unsicher. Hierzu gehört vor allem ein Oberkieferfragment A.L. 666-1 aus Äthiopien (2,33 MA). Die ältesten Fossilien, die verlässlich HH oder HRU zugeordnet werden können, sind ebenso alt wie das HE-Cranium KNM-ER 3733. **Sieht man also von dem Oberkieferbruchstück A.L. 666-1 ab, erschienen HE s.l., HH und HRU praktisch gleichzeitig!**

Ein Problem der Bewertung frühen *Homo*-Befunde besteht darin, dass von HRU das postkraniale Skelett völlig unbekannt ist, bei HH ist das Becken nicht bekannt, von HE weiß man sehr wenig über die Hand- und Fußknochen. Dies schränkt vor allem auch die Vergleichbarkeit mit ASEB ein (Nat. 478, 44).

Zu „HE“ im weiteren Sinne werden nach aktuellem Stand folgende Formen gezählt (2004; Nat. 431, 1044):

Homo antecessor (Spanien)

Homo cepranensis (Italien)

Homo erectus (i.e.S.)

Homo ergaster

Homo georgicus (Dmanisi, 1,7 – 1,8 MA) (Werkzeuge in Dmanisi ab 1,85 MA)

Homo mauritanicus

Homo soloensis

Homo floresiensis (?) – Stellung zu HE fraglich

wobei letztendlich unklar ist, ob sie alle eine einzige Art darstellen oder Artgrenzen existierten. Die Körpergröße (mit Ausnahme von *H. floresiensis*, < 1,06 m) variierte zwischen 1,55 und 1,78 m, das Hirnvolumen (*H. floresiensis*: 380 ccm) ansonsten zwischen 650 und 1260 ccm.

Nach Nat. 431 (S. 1043) ergibt sich folgender Stammbaum, ausgehend von *H. ergaster*:

Stammform der HE-Gruppe: *H. ergaster* (Afrika)

Aus diesem zentralen Stamm leiten sich ab:

--- *H. georgicus* (Kaukasus, ca. 1,7 MA) (blind endend)

--- *H. erectus* i.e.S. (erst in Südostasien, bald auch in Ostasien)

--- afrikanische Stammpopulation („afrikanischer H.E.“)

afrikanische Linie:

Aus der afrikanischen Stammpopulation, die sich ununterbrochen aus dem *H. ergaster* ergibt, zweigt dann zunächst

--- *H. antecessor*

als kleiner, blinder Seitenast ab; bisher nur in Spanien (Atapuerca) nachgewiesen, kein Nachweis in Afrika! Es ist daher offen, ob *H. antecessor* auch in Afrika lebte und dort ein Bindeglied zwischen HE und *H. heidelbergensis* darstellte, oder ob er eine isolierte Entwicklung (blind endend?) aus afrikanischen HE - also quasi ein Seitenast - ist. (Die 1,2 - 1,3 MA alten Orce-Werkzeuge sowie der Umstand, dass *H. antecessor* nur die Mode-1-Technologie beherrschte, *H. heidelbergensis* dagegen mit der Acheulean-Kultur verbunden ist, spricht allerdings für *H. antecessor* als eine separate Auswanderung aus Afrika, evtl. über einen langdauernden Umweg über Asien im Sinne der long-journey-Hypothese).

Die afrikanische Stammpopulation der Linie „*H. ergaster* - afrikanischer HE - *H. heidelbergensis*“ entwickelt sich dann in toto weiter zum

Homo heidelbergensis,

der auch in Europa auftritt und sich dort zum

H. neandertalensis

weiterentwickelt, während der afrikanische *H. heidelbergensis* dort (in Ostafrika) zum

Homo sapiens wird.

Asiatische Linie:

Der asiatische HE verzweigt sich in eine ostasiatische und eine südostasiatische Linie; sowohl die ostasiatische Linie wie die südostasiatische Linie überleben relativ lang (weit über 300.000 BP hinaus); die ostasiatischen HE erlöschen früher, die südostasiatische Linie differenziert sich (evtl. aufgrund Isolation auf den vielen Inseln Südostasiens) in zahlreiche einzelne Populationen, abgesehen von *H. floresiensis*, Insel Flores, bis mind. 60000 BP (nach Knochenfossilien bzw. 50000 BP nach Steinwerkzeugen, wobei *H. floresiensis* aber schon sehr frühzeitig von HE oder dessen Vorläufern abgezweigt war und lange Zeit eine isolierte Entwicklung durchlaufen hatte).

H. georgicus und *H. antecessor* werden also heute als kurzlebige, blinde Seitenlinien interpretiert (*H. georgicus* auf *ergaster*-Niveau, *H. antecessor* auf einem Niveau zwischen *H. ergaster* und *H. heidelbergensis*), die Erectus-Linie teilt sich nach einer grundlegenden Dichotomie zwischen einer ostasiatischen und südostasiatischen Linie vor allem im südostasiatischen Bereich in zahlreiche separate Linien auf (Isolation?).

hnal-hnal

Homo naledi

Im Jahr 2015 wurde von einer in den Jahren 2013/2014 in Südafrika (Rising Star Cave; bei Swartkans) entdeckten neuen Menschenart (*H. naledi*) berichtet. Es handelt sich um Skelette von mindestens 15 Individuen, die offenbar gezielt in einer Höhlenkammer abgelegt worden waren, die so schwer zugänglich war, dass sie auch nicht von Raubtieren erreicht wurde. Daraus resultiert die umfassende und qualitativ hochwertige Überlieferung dieser Art, die nichts Vergleichbares

kennt (1413 Knochen und 137 einzelne Zähne). Weiteres Material wurde in einer benachbarten Höhle gefunden, darunter ein fast kompletter Schädel.

Eine Datierung war zunächst nicht möglich; man vermutet aufgrund der Merkmale der Menschen ein Alter zwischen 1 und 2 MA. Es könnte sich aber auch um eine Reliktpopulation gehandelt haben, die lange überlebt hatte. Für letzteres sprechen Daten, im Jahr 2017 publiziert wurden; danach sind die Funde mindestens 236000 Jahre alt (optisch stimulierte Lumineszenz der Deckschicht über den Fossilien) und maximal 335000 Jahre alt (radioaktiver Zerfall von Uran in drei Zähnen) (Sci. 356: 571).

Auch ist der Status als eigene Art umstritten; es könnte sich auch um eine Population früher HE in Südafrika handeln. Es werden auch Ähnlichkeiten mit den HE aus Dmanisi diskutiert. In manchen Merkmalen erscheinen sie aber urtümlicher als HH und sogar als der 2,8 MA alte *Homo*-Unterkiefer aus Äthiopien. Vermutlich gehörte *H. naledi* zu einer archaischen Population, die seit mehr 1 MA separiert lebte, und war zu seiner Zeit bereits ein lebendes Fossil.

Dass die Toten (aller Altersklassen) aber gezielt in eine abgelegene Kammer der Höhle gebracht wurden, gilt als ziemlich sicher, weil sich die taphonomische Situation nicht anders erklären lässt (bewusste Beseitigung der Toten durch *H. naledi* selbst). Dies findet sich ansonsten erstmals bei den Menschen von Sima de los Huesos in Nordspanien (430.000 Jahre). Auch gab es keinerlei Licht in der Knochenkammer der Rising Star Höhle – beherrschten die kleinhirnigen Naledi-Menschen schon den Umgang mit Feuer?

Allerdings lässt sich nicht ausschließen, dass die Gruppe selbständig in die Kammer eindrang und dort ums Leben kam. Die Kammer war immer von den anderen Kammern der Höhle isoliert und hatte niemals eine direkte Verbindung zur Außenwelt. Sie war nur durch eine schmale Rinne erreichbar und die Bergung der Fossilien konnte nur durch besonders schlanke Personen erfolgen. Es fanden sich auch keinerlei Fossilien größerer Tiere und nur sehr wenige Reste von Mäusen und Vögeln, die zufällig in die Kammer gerieten.

Merkmale:

- Gewicht 40 – 55 kg, Körpergröße durchschnittlich 140 - 150 cm; graziler Körperbau, lange Beine
- kleines Hirnvolumen, ca. 450 – 550 ccm (Spektr. Wiss. 7/2016: 24), naA 460 – 555 ccm (Natwiss. Ru. 8/18: 426)
- postkraniales Skelett kleinwüchsigen Vertretern von *Homo* entsprechend
- Schädelmerkmale am ehesten vergleichbar mit HRu, HH, HE; Schädelform kugelförmig wie bei modernen Menschen (im Kontrast zum kleinen Hirnvolumen!)
- große Backenzähne und mehrwurzlige untere Prämolaren (ursprüngliche Merkmale), Eckzähne und Schneidezähne im Vergleich zu HH, HRu, HE aber recht klein; Frontzähne ähnlich modernen Menschen, Molaren deutlich primitiver. Zähne werden von vorn nach hinten größer (ähnlich HH), aber Zähne insgesamt sehr klein, Backenzähne mit einfachen Kronen mit weniger und flacheren Höckern als HH (eher wie spätere *Homo*)
- Hand, Handgelenk recht fortgeschritten; Fingerknochen aber gebogen und Daumenknochen verbreitert als Hinweis auf häufiges Klettern; Hände waren aber auch zur Werkzeugnutzung geeignet, aber gleichzeitig zeigen Merkmale der Finger und Schulter, dass er wie ein primitiver Hominine noch gut in den Bäumen kletterte. (Kombination aus primitiven Merkmalen wie krummen Fingern zum Klettern und modernem Handgelenk/moderner Handfläche mit Eignung zum Werkzeug-

Gebrauch).

- ungewöhnlicher äußerer Mittelhandknochen (an dem der Daumen sitzt): im Gegensatz zum HS nur unten schmal und oben dick (beim HS über die gesamte Länge dick); in Längsrichtung mit einer scharfen Leiste, seitlich dünne „Flügel“ (Spektr. Wiss. 7/2016: 24).
- Bein und vor allem Fuß recht modern; konnte lange Strecken zu Fuß zurücklegen (Fuß schon sehr ähnlich dem modernen Menschen). Fußproportion modern, große Zehe parallel zu den anderen Zehen gestellt. Aufrechter Gang sehr ähnlich modernen Menschen; evtl. konnte er auch ähnlich modernen Menschen laufen. Die Zehen sind aber leicht gekrümmt, Fußgewölbe etwas niedriger.
- Brustkorb, Schulter, Becken und kniegelenksnahe Anteile des Oberschenkelknochens mit ursprünglichen Merkmalen ähnlich AAFAR (trotz modernem Fuß!)
- Hüfte dürfte ähnlich wie bei AAFAR funktioniert haben (Oberschenkelhals länger, Gelenkkopf kleiner als bei modernen Menschen). Trotz des „modernen“ Fußes war das Gangbild daher anders als beim HS.
- Schultergelenks-Pfanne weist wie bei Menschenaffen und Australopithecinen nach oben (statt zur Seite) – eine Anpassung ans Klettern
- Die Merkmale sind sehr einheitlich und konsistent und die Besonderheiten bzw. Kombinationen moderner und primitiver Merkmale nicht das Ergebnis individueller Variation. Konnte gut lange Strecken laufen, aber auch geschickt auf Bäume klettern.

Der widersprüchliche Körperbau mit modernen (Zähne, Kiefer, Daumen, Handgelenk, Fuß) und primitiven (kleines Gehirn, gebogene Finger, flaches Mittelgesicht) Merkmalen könnte auf eine Restpopulation deuten, die während einer längeren teilweisen (aber unvollständigen) genetischen Isolation entstanden ist. Tierfossilien deuten darauf, dass verschiedene Regionen besonders im Süden Afrikas über lange Phasen biogeographisch vom übrigen Kontinent abgeschnitten waren. Der Genaustausch könnte daher in Südafrika weniger effektiv erfolgt sein als in Ostafrika. Intensiver Genaustausch verringert durch Vermischungen die Chance, dass sich manche Besonderheiten manifestieren (Spektr. Wiss. 7/2016: 28).

Es wurden bisher keine Werkzeuge, Hinweise auf Feuernutzung oder Kultur gefunden, die *H. naledi* zugeordnet werden könnten (Stand 2017; Sci. 356: 571).

<http://elifesciences.org/content/4/e09561>; Sci. 349: 1149

Das Hirnvolumen von *H. naledi* (HNAL) lag nur bei 555 ml (DH1) bzw. 460 ml (DH3) – sehr kleine Gehirne für eine Menschenart, die vor 236 – 335 TA (Datierungsspanne) zeitgleich mit frühen HS lebte. Endocasts ermöglichten eine detaillierte Untersuchung im Vergleich mit den Endocasts anderer Homininen.

Die Form des Endocraniums von HNAL zeigt gemeinsame Merkmale in der Organisation des Cortex mit HH, HRU, HF und HE. Diese Gemeinsamkeiten (besonders im unteren frontalen und seitlichen orbitalen Gyrus) dürften schon im letzten gemeinsamen Vorfahren von *Homo* vorhanden gewesen sein, der sich insoweit von ASED und AAFRI unterschied (ASED aber eventuell intermediär). Opercula finden sich nicht nur beim HS, sondern auch beim HE, HHEI, HNAL, möglicherweise auch beim HRU und HH.

HNAL und HF weisen Hirngrößen in der Spanne von *Australopithecus* oder knapp darüber auf; das Spektrum für HH reicht von 500 bis über 700 ml, von HRU kennt man nur zwei Messwerte

(752 und 830 ml), HE (inkl. Dmanisi und Ngandong) reicht von 550 bis über 1200 ml. Alle *Homo*-Arten zeigen trotz unterschiedlicher Hirngröße eine ähnliche Morphologie des Frontallobus, selbst Arten mit einer Hirngröße auf dem Niveau der Australopithecinen. Die Form der Frontallappen ist somit keinesfalls eine einfache allometrische Folge der größeren Gehirngröße.

Die Gehirnanatomie des HNAL war damit erstaunlich modern, linke und rechte Hirnhälfte waren wie beim modernen Menschen leicht gegeneinander verschoben (Asymmetrie im Bereich der frontalen und okzipitalen Petalia: Lateralisierung). Australopithecinen weisen dagegen noch eine Gehirnanatomie auf, die eher an Schimpansen erinnert; die Lateralisierung ist bei ihnen schwächer ausgeprägt. Die starke Asymmetrie bei *Homo* wird mit Rechtshändigkeit, aber auch Sprachvermögen und der Fähigkeit, sich auf neue Situationen einzustellen, in Verbindung gebracht.

HNAL hatte ein kleines, aber modernes Gehirn – kleine Gehirne haben den Vorteil, dass man weniger Nahrung und Energie benötigt. Der HNAL könnte sich in eine Richtung spezialisiert haben, möglichst wenig Ressourcen zu benötigen (kleine Körpergröße ca. 1,50 m; 40 kg; kleines Gehirn), was gewisse Parallelen zum HF und den Dmanisi-Menschen zeigt (www.antropus.de).

Die Unterschiede im frontalen Cortex zwischen Australopithecinen und *Homo* werden in Zusammenhang gebracht mit der Evolution von Werkzeugnutzung, Sprache und Sozialverhalten. Pars opercularis und Pars triangularis (mit den Brodmann-Regionen 44 und 45) werden benötigt für die Planung von Bewegungssequenzen, die sowohl für die Oldowan-Technologie wie für Sprache erforderlich sind. Pars orbitalis mit der Brodmann-Region 47 ist notwendig für Sprachverarbeitung und das Erkennen sowie Herstellen sozialer Gefühle, sozialer Hemmungen und für emotionales Leben. Alle diese Merkmale finden sich in der Gattung *Homo*, einschließlich kleinhirniger Arten wie *H. naledi*.

Es stellt sich die Frage, ob das kleine Hirnvolumen von HNAL eine Retention vom gemeinsamen Vorfahren von *Homo* (> 2 MA) darstellt, oder eine sekundäre Reduktion. Die abgeleiteten Merkmale scheinen auf den gemeinsamen Vorfahren von *Homo* zurückzugehen und sprechen daher nicht für eine nahe Verwandtschaft mit anderen *Homo*-Arten. Damit bleibt die vorstehend genannte Frage offen. Auch für HF wird inzwischen diskutiert, ob es um eine basale Abzweigung von der *Homo*-Linie handelt (und nicht um einen verzweigten abgeleiteten HE). Eine nahe Verwandtschaft zwischen HNAL und HF besteht aber nicht; beide Arten unterscheiden sich auch in ihren abgeleiteten Merkmalen.

Die kognitiven Fähigkeiten von HNAL sind dennoch schwer abzuschätzen; die Gehirnanatomie spricht aber für homo-typische Fähigkeiten wie Werkzeugnutzung, Sprache, Verhaltensplanung und Sozialverhalten. Die funktionale Differenzierung des Gehirns spielte offenbar eine relativ größere Rolle (im Vergleich zur Bedeutung der simplen Gehirngröße) als bisher angenommen (Natwiss. Ru. 8/18: 426).

Entgegen früherer Annahmen besteht auch keine strenge Korrelation zwischen Gehirngröße und Form und Größe der Seitenzähne. HNAL, HF und HSED haben allesamt kleinere Seitenzähne und kleinere Gehirne als HH und HE; HNAL hat aber eine sehr fortschrittliche Form der Hand und Faust, des Unterbeines und Fußes. Diese Merkmale stehen bereits auf dem Niveau von HS und HN, allerdings gibt es mangels geeigneter HE-Fossilien kaum Vergleichsmöglichkeiten mit HE.

Kleine und große Gehirne von *Homo*-Arten wiesen den Endocasten zufolge ähnliche Aspekte der Hirnorganisation auf, wohl aufgrund gemeinsamer Verhaltensweisen wie Werkzeugherstellung

und soziales Leben. Die Zunahme der Hirngröße erfolgte möglicherweise mehrfach konvergent und dürfte auf spezifische adaptive Muster in diesen Menschenlinien zurückgehen. Es besteht daher kein einheitlicher Trend der Zunahme der Gehirngröße in der Homo-Linie. Eine andere Arbeit (vgl. Nat 557: 496 + 554) deutet an, dass die Zunahme der Hirngröße in der Ontogenese mit kulturellen Faktoren (insbesondere dem Lernen und Lehren) zu tun hat, konkret einer kontinuierlichen Zunahme der Energie-Extraktions-Effizienz mit in Kindheit und Jugend ansteigenden Fähigkeiten, was nur durch Kultur (wie Lernen/Lehren) erklärbar ist, d.h. dass mit steigendem Alter zusätzliche Fähigkeiten erlernt werden können, die dafür sorgen, dass die Energie-Extraktions-Effizienz weiter ansteigt.

Beim Vergleich der Zähne der Homininen aus derselben Region (wie AAFRI, AROB, *Homo sp.*) stellte sich heraus, dass HNAL kleinere, aber höherkronige Zähne hatte, die stärker abrasionsresistent waren als Zähne von AAFRI und AROB; keine Unterschiede in der Schärfe und der Komplexität der Zähne. Insgesamt folgt daraus, dass sich HNAL von Nahrung mit ähnlicher Frakturmechanik ernährte wie AAFRI und AROB, seine Nahrung aber mehr abrasive Partikel (wie z.B. Staub) enthielt, evtl. als Folge von Veränderungen des Lebensraumes und/oder Nahrungsspektrums. Ähnliches gilt im Vergleich zu früheren *Homo*. HNAL dürfte eine andere ökologische Nische genutzt haben als die übrigen südafrikanischen Taxa, die vor ihm lebten. Alle genannten Taxa weisen schärfere Zähne im Vergleich zu den Menschenaffen auf. (J Hum Evol. 118: 14).

Bei einem HNAL fand sich eine proximale Karies im bukkalen Abschnitt der Mesialfläche des Zahnes 46 (und leichte Kontaktkaries an der Distalfläche von 45). Von der Ausdehnung her muss sich diese Karies über Jahre entwickelt und wohl auch Schmerzen verursacht haben.

HNAL scheint abweichend von allen anderen Menschen zu jener Zeit noch weitgehend auf Bäumen gelebt haben, was seine archaische, an Australopithecinen und HH anklingende Morphologie erklären könnte. Er war ein exzellenter Kletterer und lebte wohl als Jäger und Sammler. Entweder lebte er für lange Zeit isoliert oder ging dem Konkurrenzkampf mit den moderneren Menschenarten aus dem Weg, indem er wie die frühesten Vorfahren weitgehend auf den Bäumen lebte und dort eine Nische fand, die sein langes Überleben (als kleine, kleinhirnige Menschenart) sicherte. Es gibt bisher keine Werkzeugfunde, die ihm sicher zugeordnet werden können, obwohl seine Hand definitiv zur Werkzeugherstellung und -gebrauch geeignet war.

Hinweis: es gibt inzwischen Auffassungen, dass es sich bei den Funden aus der Rising Star Höhle um zwei verschiedene Menschentaxa handeln könnte.

herg-herg

Homo ergaster:

Frühe afrikanische Formen des HE werden als ***H. ergaster*** bezeichnet (ab ca. 1,9 MA bis 1,5 MA, naA bis 1,4/1,3 MA, z.B. 1,6 MA: Junge von Nariokotome, Turkana-Junge). Recht moderner Körperbau, mäßig großgesichtiger Schädel, ca. 1,80 m groß, lange, schlanke Gliedmaßen ähnlich der heutigen afrikanischen Bevölkerung der trockenheißen Regionen als Anpassung an das Leben in der offenen Savanne. (***H. ergaster*** = **afrikanischer Morphotyp von HE iwS.**). Die Veränderungen gegenüber den grazilen Australopithecinen und HH/HRU betreffen: kleinere Zähne und Kiefer, schmalere Hüften, enger Geburtskanal, deutlich gesteigerte Körperhöhe,

schlanke, lineare Körpergestalt; gesteigerte Körperkraft; daher erhöhter Bedarf an hochwertiger Nahrung. Erster Menschentyp, der dauerhaft in offene, trockene Biotope vordringen konnte! Effizienter Langstreckengeher und –läufer. Das Hirnvolumen von *H. ergaster* entspricht dem eines heutigen zweijährigen Kindes. Er war in jeder Hinsicht für die Eroberung der Welt optimal ausgestattet und hat erstmals völlig neue Ressourcen erschlossen und vergrößerte als erstes Taxon der Homininen seine ökologische Nische, wobei der Wechsel von der Herbivorie zur Omni-/Karnivorie (und nicht so sehr der Werkzeuggebrauch als solcher) den Schlüssel zur Hominisation darstellt, verbunden mit neuartigen sozialen Taktiken und Strategien als treibende Kraft für die Evolution von sozialer Kognition und Intelligenz. Die hochwertige Nahrung stellte dabei die energetischen Voraussetzungen für gesteigerte geistige Leistungen, erforderte offenbar aber auch arbeitsteilige Prozesse, die sich aus dem vorgegebenen Sexualdimorphismus entwickelten (Roots S. 45/46).

Die Linearität der Körpergestalt stellt einen optimierten Widerstand gegen Hitzestress dar. Einige heutige Savannenpopulationen zeigen eine große Ähnlichkeit in der Körpergestalt (extrem schlank und hochwüchsig). Es kann daher vermutet werden, dass *H. ergaster* wie diese heutigen Populationen über weitere Adaptationen an den Hitzestress verfügte wie Kraushaarigkeit, Dunkelfärbung der Haut, effiziente Schweißdrüsen (Roots S. 44).

Aktuelle Bewertung des **Jungen von Nariokotome (KNM-WT 15000)**: ca. 12 Jahre (naA 8 – 10 Jahre: Nat. 449, 308), 2. Molar im Durchbruch; Skelett noch nicht ausgewachsen (Wachstumsfugen noch offen); sehr lange Röhrenknochen; ausgewachsen hätte er eine Größe von > 2,00 m (naA 1,80 m) erreicht; alle HE waren so groß; größer und kräftiger als moderne Menschen (trifft für alle HE zu). Die Hirngröße (880 ccm; man schätzt, dass sie 909 ccm erreicht hätte, wenn er ausgewachsen wäre)) ist dabei in Relation zur Körpergröße/-masse zu bewerten; relativ zur Körpergröße war sie damit noch nicht deutlich über die Australopithecinen hinausentwickelt. Während der Innenausguss des Schädels zunächst auf das Vorhandensein eines Brocaischen Sprachzentrums (und damit auf ein recht modernes Sprachvermögen) deutete, sprechen sowohl die geringe relative Hirngröße wie der schmale Wirbelkanal (wenig Rückenmark: nur schwach entwickelte zentrale Feinsteuerung der peripheren Muskulatur) eindeutig gegen ein entwickeltes Sprachvermögen: die nervliche Feinsteuerung der an der Sprache beteiligten Muskeln fehlte. Im Grunde genommen handelte es sich um einen menschlichen Körper vom Hals an abwärts (aber größer und stärker) mit primitivem Gehirn. Aus der Ferne hätte man den Jungen auf jeden Fall als Mensch erkannt, aus der Nähe würde man sagen, er habe ein menschliches Gesicht, wenn man ihm aber gegenüberstehen würde, wäre es, als stünde man einem Tier gegenüber; es ist klar: hier gibt es keine Verständigung! Der Junge litt an verletzungsbedingter Skoliose (kommt bei Affen nie vor) und verstarb an einer Sepsis wohl infolge einer eitrigen, osteolytischen Zahninfektion, ausgehend von Wurzelresten eines Milchzahnes.

Eine Neubewertung des Jungen von Nariokotome führte allerdings zu einer Korrektur der Größenangaben: nach einer Kalkulation ergaben sich ausgewachsen 56 kg / 163 cm, in einer anderen 75 kg / 175 cm. Auch die Statur war nicht so schlank wie bisher angenommen, insgesamt breiter gebaut (s.u.) (Sci. 328, 413). Sein Gehirnvolumen wird neuerdings mit 880 cm angegeben (es gibt Hochrechnungen, dass er ausgewachsen 909 ccm erreicht hätte).

Die Eigenständigkeit des *H. ergaster* gilt aber immer noch als strittig, schließlich könnte es sich auch um unterschiedliche regionale Varianten derselben Art handeln. Der *H. ergaster* soll sich durch folgende Merkmale vom HE i.e.S. unterscheiden:

- dünnere Schädelknochen
- kleine, flachere Gesichter
- Körpergröße > HE
- grazilerer Körperbau (Turkana-Junge: 1,80 m/80 kg; typische HE: 1,60/70 kg) („groß und schlank“)
- größere Gehirne

- geringerer Geschlechtsdimorphismus
- nur schwach entwickelter Überaugenwulst
- lange, schmale Zähne
- deutlich vorstehende „Schnauze“

Letztendlich ist weiterhin ungeklärt, ob hier eine innerartliche (ggf. regionale) Variabilität vorliegt, oder ob der HERG eine eigene Art darstellt, die sich entweder parallel zum HE (ieS.) entwickelte oder dessen Vorläufer war (nach www.antropus.de 5/19).

Die 1,5 MA alten Fußspuren von Ileret deuten darauf, dass HE/*H. ergaster* als vermeintliche Urheber dieser Spuren zwar noch etwas sexualdimorpher waren als der HS heutzutage, aber viel weniger dimorph als z.B. die Australopithecinen; AAFRI, AAFAR, ABOI und AROB gelten als hochgradig dimorph (auf dem Niveau von Gorillas), als Indiz für Polygynie und agonistisches Verhalten der Männchen untereinander. Umfangreiche Fußspurenfundplätze eignen sich besser zu Aussagen über Sexualdimorphismus als einzelne, räumlich und zeitlich getrennte Fundstellen von Knochenfossilien. So kontrastieren auch die Fußspuren von Laetoli (3,7 MA) mit ihrem Hinweis auf starken Dimorphismus mit den 1,5 MA alten Ileret-Spuren, die eine deutliche Rückführung des Dimorphismus (wenn auch noch nicht auf das Niveau des HS) zeigen (Sci. Rep. 9: 7687).

Isotopanaysen zeigten, dass sich die Ernährungsweise in der *Homo*-Linie vor ca. 1,65 MA im Turkana-Becken in Richtung auf C4-Produkte (entweder Gräser und/oder Fleisch von Tieren, die diese Gräser konsumierten) veränderte. Untersuchungen der Begleitfauna von großen Säugern zeigten, dass diese Änderung nicht mit einer Vegetationsveränderung einherging und sich auch nicht bei anderen großen Säugern (einschl. *Paranthropus* und *Theropithecus*) findet (PATTERSON DB et al., Nat Evol Ecol. 2019).

Hinweis zu den Longgupo-Funden (keine Menschen!)

[Longgupo: Kieferbruchstücke aus 1,78 – 1,96 MA alten Schichten aus China (zusammen mit primitiven Werkzeugen) erinnerten – zunächst(!) - an *H. ergaster* oder evtl. sogar an HH, so dass die Besiedlung Asiens bereits auf der Stufe des *H. ergaster* oder sogar HH (und nicht erst des HE ieS) erfolgt sein könnte. Die Werkzeuge entsprechen primitiven Olduvai-Steinwerkzeugen (d.h. nur von rundlichen Geröllsteinen abgeschlagene scharfkantige Splitter ohne einheitliches Aussehen, d.h. noch keine Acheulean-Industrie); sie sind einfacher als jene, die man üblicherweise dem HE (ieS) zuordnet. Die erste Auswanderung von Menschen aus Afrika müsste demnach spätestens auf der Stufe des *H. ergaster* erfolgt sein.

Die chinesischen Funde liegen in einer Schicht gemeinsam mit *Gigantopithecus blacki*. In Vietnam wurden HE-Funde zusammen mit *Gigantopithecus* in 0,475 MA alten Schichten angetroffen, d.h. *Homo* und *Gigantopithecus* koexistierten in dieser Region für > 1 MA.

Die Körperfossilien von Longgupo wurden aber inzwischen Menschenaffen zugeordnet, die Steingeräte werden nicht allgemein akzeptiert. Die ältesten allgemein akzeptierten Steinwerkzeuge Chinas waren 1,66 MA alt, die ältesten Körperfossilien von Menschen 1,1 MA, bis im Jahr 2018 von 2,12 MA alten Steinwerkzeugen aus China berichtet wurde.

Den Longgupo-Zähnen entsprechende Zähne wurden inzwischen an verschiedenen anderen Fundstellen Chinas nachgewiesen; sie stammen von einer noch unbekanntem Menschenaffenart, aber sicher nicht von *Homo* (die Zähne würden von der Größe her am ehesten zu *Lufengpithecus* passen, dieser lebte aber vor 9 – 7 MA und damit viel zu früh); evtl. ein noch unbekannter

Nachfahre von *Lufengpithecus* ? (Nat. 460, 484). Abweichend von *Homo*, der offene Landschaften bevorzugte, lebte diese wohl etwa schimpansengroße Affenart in der subtropischen *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna, die neben *Gigantopithecus* auch Vorfahren des rezenten *Pongo* und *Hylobates* (Gibbon) umfasste. Die frühen HE-Funde Südostasiens (Zhoukoudian im Norden, ca. 780000 J; Sangiran im Süden, ca. 1,3 MA, maximal 1,45 MA; Mojokerto: < 1,5 MA) sind nicht mit der *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna assoziiert, sondern mit offenem Grasland, wo der Mensch grasende Säugetiere jagte. Der dichte subtropische Wald der *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna wurde dagegen nicht besiedelt, ebenso wie es weder aus Afrika und Asien Hinweise gibt, dass frühe *Homo* in tropischen oder subtropischen Wäldern lebten. Offenbar gab es im Pleistozän Südostasiens ebenso viele Menschenaffentaxa wie heutzutage in Afrika: ein sehr großer (*Gigantopithecus*), ein großer (*Pongo*), mindestens ein kleinerer Menschenaffe (die unbekannt Art von Longgupo u.a., evtl. mehrere Arten?) und als kleinste Menschenaffen die Gibbons. Die strittigen Steinwerkzeuge von Longgupo sind möglicherweise jünger (Umlagerung aus jüngeren Schichten) (Nat. 459, 910).

Unabhängig von der Bewertung der Longgupo-Funde beweisen aber die unstrittigen Dmanisi-Homininen und die bis 2,12 MA alten Werkzeugfunde aus Shangchen/China, dass die Auswanderung von *Homo* aus Afrika nicht an die Entwicklung besserer Werkzeuge gekoppelt war (die kamen mit dem Acheulean erst vor 1,76 MA in Afrika auf und erreichten den HE in Ostasien nie!), sondern mit der Entstehung des modernen Körperbaus auf *H. ergaster*-Niveau.

here-here plei

Homo erectus i.e.S.:

Typische Merkmale: dicke Schädel, Hirnvolumen 650 bis 1250 ccm, 145 bis 180 cm hoch, voll aufrecht gehend, moderne Gangweise. Torso im Vergleich zum HS deutlich voluminöser und tonnenförmig.

Die weltweite Populationsdichte des HE vor 1,2 MA wird nach Alu-Sequenzen auf 55000 Personen geschätzt, was 2200 Gruppen zu je 25 Personen entspricht (HOFMANN 2013).

Insgesamt ergaben sich bis zum Jahr 2004 für den **HE im engeren Sinne** folgende zeitliche Nachweise (Sci. 305, 54):

Eurasien:

(nur Körperfossilien, ohne Werkzeugfunde, ohne Dmanisi-Menschen)

Orce/Spanien (ergänzt): zwischen 1,02 und 1,73 MA (Datierungsunsicherheit)

Sima del Elefante/Atapuerca/Spanien (1,2 – 1,1 MA) (*H. ?antecessor*); nicht diagnostisch, daher nur als *Homo sp.* klassifiziert

Ceprano/Italien (0,9 – 0,8 MA) (1057 ml Hirnvolumen)

Gran Dolina/Atapuerca/Spanien (0,78 MA) (*H. antecessor*)

Trinil, Indonesien (1 – 0,7 MA, Holotyp)*

Sangiran, Indonesien (1,5 – 1,0 MA) (PNAS 98, 4866; statt 1,66 MA)*; die jüngsten HE-Funde von Sangiran sind ca. 790 TA alt (PNAS 108, 19563). Man unterscheidet in der Sangiran-Gegend eine ältere Fundgruppe (Sangiran 1b, 2, 4, 6a, 8, 22) und eine jüngere Fundgruppe; letztere ist aber nicht jünger als 790 TA.

Einige sehr robuste und große Funde aus Zentraljava (wie Sangiran 5 und 6a) ordnet man allerdings einer separaten Hominidenlinie zu (*Meganthropus*), die separat von *Homo*, *Gigantopithecus* und *Pongo* in der Region im U- und M-Pleistozän existierte. Lt. Sci. 367: 210 Sangiran wahrscheinlich 1,3 MA, maximal sind höchstens 1,45 MA möglich; Mojokerto < 1,49 MA

Lantian, China (ca. 1 MA)

Zhoukoudian, China (0,55 – 0,3 MA), nach neuer Datierung 770000 +- 80000 J (Sci. 323,1419). Aufgrund anatomischer Unterschiede gab es offenbar zwei Auswanderungswellen: eine frühere, südliche Wanderung Richtung Indonesien und eine spätere nördliche Route Richtung China.

* bemerkenswert ist die neue Erkenntnis, dass indonesische HE zweiwurzlige untere Prämolaren (in mesio-distaler Richtung) haben, was sich sonst niemals bei *Homo*, aber regelmäßig bei Australopithecinen findet. Mögliches Indiz für eine frühere Auswanderung vor den „modernerer“ HE (Spektr. Wiss. 9/2010, 69).

Afrika (HE i.e.S.):

Trotz zahlreicher Funde von Acheulean-Werkzeugen aus der Zeit zwischen 1,0 und 0,55 MA nur sehr wenige HE-Fossilien. Es wird vermutet (und der Fund von Olorogesailie bestätigt dies auch), dass die ostafrikanischen HE Hochlandregionen bewohnten (wo sie nicht fossilisierten) und das Tiefland nur vorübergehend zum Nahrungserwerb und Trinken aufsuchten, wobei sie aber dort zahlreiche Faustkeile usw. hinterließen

- a) Tighenif/Algerien (ca. 0,7 MA), Zahnmorphologie ähnlich Gran Dolina (partieller Unterkiefer)
- b) Daka (Bouri/Äthiopien) (ca. 1,0 MA) partieller Schädel
- c) Olorogesailie (Kenia) (0,97 – 0,90 MA), partieller Stirn- und Schläfenknochen; insgesamt sehr kleiner, aber adulter bis subadulter Schädel, geschätzt < 800 ccm und damit etwa in der Größe der Dmanisi-Menschen, die 0,8 MA älter sind. Indiz für erhebliche Variation nicht nur der Körpergröße, sondern auch des Hirnvolumens bei HE des frühen und mittl. Pleistozäns. Der doppelbogige supraorbitale Wulst zeigt Ähnlichkeiten zu den jüngeren Funden von Bodo (0,6 MA) und Kabwe (0,3 MA) in Ostafrika, ist aber weniger stark entwickelt als bei den beiden letztgenannten. Auch in anderen Merkmalen unterscheidet er sich stärker von asiatischen als von afrikanischen HE. Da der kleine Olorogesailie-HE zusammen mit großen Acheulean-Faustkeilen gefunden wurde, nimmt man an, dass große und kleine HE zusammen in der lokalen HE-Population vorkamen. Der Fund (KNM-OL 45500) deutet auch darauf, dass bestimmte Merkmale (z.B. Überaugenwülste) größenabhängig waren und dass auch relative Größenunterschiede in eng benachbarten Strukturen auftreten konnten. Daraus resultiert ein Potential an sehr variierenden Merkmalskombinationen, die es schwierig machen, spezie-spezifische Merkmale für den HE zu definieren (Sci. 305, 75).

Die Problematik des HE besteht darin, dass es überhaupt unklar ist, ob sich dahinter mehrere Arten oder eine einzige (polytypische) Art mit großem Variationsspektrum verbirgt. Jedenfalls ist die morphologische Diversität – auch im gleichen zeitlichen und regionalen Kontext – erheblich. Besonders die Funde aus Java (Trinil – der Holotypus –, Sangiran) unterscheiden sich sehr von den afrikanischen Funden; OH 9 (Olduvai Gorge, Tansania, 1,5 – 1,4 MA) gilt als ältester

afrikanischer HE (außerhalb von *H. ergaster*). Der HE von Daka ähnelt am ehesten dem HE von Ceprano/Italien (0,8 – 0,9 MA; neuerdings *H. cepranensis*). (Sci. 305, 54).

Beschreibung, Morphologie (HE i.e.S.):

***Homo erectus*:** >1,6 m, meist größer und kräftiger als HS. Hirnvolumen 950 – 1200 ccm (Funde des Pekingmenschen aus der Zeit von 600.000 bis 200.000 J lassen schließen, dass sich in dieser Zeit das Volumen des *HE pekinensis* von 900 auf 1100 ccm vergrößerte); frühe HE sogar z.T. nur 750 ccm, späte HE 1100 – 1200 ccm. Zum Vergleich: HRU hatte ein Hirnvolumen von durchschnittl. 751 ccm, HH ieS. von nur 610 ccm. Die absoluten Zahlen des Hirnvolumens werden aber dadurch teilweise relativiert, dass die Körpergröße und –masse größer als beim HS ausfiel, so dass die Enzephalisation relativ kleiner ist als es die absoluten Zahlen erscheinen lassen, je nach Körpergröße des betreffenden Individuums.

Ein 1,55 MA altes, sehr gut erhaltenes HE-Calvarium vom Turkana-See (Ileret) (KNM-ER 42700) ist dagegen erstaunlich klein, obwohl es von einem fast adulten Individuum mit ausgewachsenem Gehirn stammt; Hirnvolumen 691 cm (nach CT). Kleinster bisher bekannter adulter HE-Schädel (abgesehen von *H. floresiensis*) (Nat. 448, 688).

Aufgrund des Kieles auf dem Schädel und einiger anderer Merkmale zeigt das Ileret-Calvarium Affinitäten zu typischen asiatischen HE und spricht gegen eine strikte Trennung zwischen asiatischen und afrikanischen HE. Da der Schädel noch etwas kleiner ist als das juvenile Dmanisi-Cranium (dem er sonst aber sehr ähnelt), spricht dieser Fund auch gegen die Annahme, dass es sich bei den Dmanisi-Menschen (wegen der geringen Hirngröße) um ein Taxon unterhalb des HE-Niveaus handeln könnte. Die breite Spanne der Hirnvolumina des HE könnte auch Ausdruck eines ausgeprägteren Sexualdimorphismus im Vergleich mit modernen Menschen und Schimpansen (aber schwächer als beim Gorilla) sein. Der kleine Ileret-Schädel belegt ein Überlappen der Hirngröße zwischen frühen HE (z.B. Ileret, Dmanisi) und HH, wobei HH nach neuen Erkenntnissen zeitlich mit HE weit überlappte (frühe HH im weiteren Sinne: 2,33 – 1,65 MA; HH ieS.: 1,9 – 1,65 MA, s. Nat. 448, 688; 1,44 MA alte Funde werden aber neuerdings nicht mehr zum HH gestellt) und beide Taxa für 0,5 MA nebeneinander in derselben Region lebten, ohne dass es zu einer Vermischung oder einer kontinuierlichen Weiterentwicklung HH --- HE im Sinne einer Chronospezies kam.

Dies spricht dafür, dass HE *nicht direkt* von HH abstammt. Beide Arten gehen vermutlich auf einen gemeinsamen, noch unbekanntem Vorfahren zurück. Noch immer ungeklärt war im Jahr 2007 auch die Abstammung des HH; es ist weder bekannt, wo diese Art entstand, noch in welcher Beziehung HH zu den Australopithecinen steht. HH muss irgendwann zwischen 3 und 2 MA entstanden sein; aber wann genau, wo und von wem?

Damit bleibt aber auch die Abstammung von HE unklar. Für ein HH-ähnliches Taxon als wahrscheinlichen Vorfahren sprechen immerhin die Dmanisi-Fossilien, die einige Ähnlichkeiten mit HH zeigen und denen einige typische spätere HE-Merkmale fehlen (was sogar zu der Hypothese führte, HE könnte von einer nach Asien ausgewanderten Gruppe von HH abstammen und nach Afrika zurückgewandert sein). Das HE-Calvarium von Ileret mit seiner Mischung aus afrikanischen und asiatischen HE-Merkmalen spricht außerdem gegen eine strikte Trennung zwischen asiatischen HE i.e.S. und afrikanischen HE (sensu *H. ergaster*) und verschleiert damit auch die Unterscheidung zwischen HE und *H. ergaster*, so dass *H. ergaster* möglicherweise als

eigenes Taxon infrage zu stellen ist. Unabhängig davon sprach auch eine Untersuchung der Schläfenknochen von 15 HE-Schädeln aus Afrika und Asien gegen eine Trennung asiatischer und afrikanischer HE (Sci. 317, 733).

HE war den heutigen Menschen schon sehr ähnlich. Gehirnfelder, die der Sprache zuzuordnen sind, waren gut entwickelt (offenbar aber noch nicht bei *H. ergaster*: s.o., Junge von Nariokotome).

Neubewertung des Körperbaus (anno 2010) (Sci. 328, 413):

Nach dem Fund eines weiblichen HE-Beckens in Gona (Äthiopien) geht man davon aus, dass HE nicht so schlank war wie bisher angenommen. Außerdem ergaben neue Zahnuntersuchungen, dass HE schneller als HSS wuchs (eher auf dem Niveau der Wachstumsraten von Schimpansen). Dann wäre der Junge von Nariokotome schon stärker ausgewachsen gewesen als bisher angenommen, und seine Endgröße wurde nur noch auf 163 – 175 cm bzw. 56 – 75 kg kalkuliert (statt bisher 188 cm / 68 kg).

Die schlanke Statur, die man HE aufgrund des Jungen von Nariokotome bisher unterstellt hatte, hatte auch dazu geführt, dass man einen engen Geburtskanal und damit sehr unreife Neugeborene postulierte. Wenn – wie nun das Becken von Gona belegt – der HE insgesamt gesehen breiter gebaut war, konnten schon weiter entwickelte Babys geboren werden (keine Rotation des Kopfes während des Geburtsvorganges erforderlich).

Möglicherweise war HE geschlechtsdimorpher als bisher angenommen, findet man doch sowohl kleine (kurze) wie hochgewachsene Exemplare. Allerdings ist die Interpretation des (breiten) Beckens von Gona durchaus strittig, da keine begleitenden Knochen gefunden wurden; die kleine Körpergröße könnte auch darauf deuten, dass es von einem Australopithecinen stammt.

Langstreckenläufer, Dauerläufer: Der Körperbau des modernen Menschen ist nicht nur an den aufrechten Gang angepasst, sondern auch extrem gut an ausdauerndes Laufen. Gewichtsbereinigt können es trainierte Läufer beim Dauerlauf mit Ponys und anderen Tieren aufnehmen; kein Primat ist auch nur ansatzweise so gut an den Dauerlauf angepasst. Es ist anatomisch aufgrund der sehr unzureichenden Fundsituationen bei präerectiden Hominiden wie HH und *H. rudolfensis* nicht ganz klar, wann diese Dauerlaufeigenschaften voll entwickelt waren; der unsicher zum HH gestellte Fuß OH 8 (Alter: 1,8 MA) zeigt aber ebenfalls bereits Merkmale, die mit Langstreckenlauf korrelieren, ebenso das zu HH gestellte KMN-ER 1813-Cranium (1,9 MA; ca. 510 ccm). Dagegen fehlen allen Funden von Australopithecinen jene Merkmale, die mit Langstreckenlauf in Verbindung gebracht werden; ähnlich Schimpansen liefen sie wohl keine größeren Strecken.

Der *H. erectus* war aber auf jeden Fall schon hervorragend an den Dauerlauf angepasst; alle dauerlaufspezifischen Merkmale, die sich osteologisch nachweisen lassen, sind bei ihm schon präsent, während sie bei Australopithecinen noch fehlen. Für frühere *Homo* lassen sich aufgrund des geringen Fundmaterials kaum Aussagen hinsichtlich ihrer Adaptation an die Erfordernisse des Dauerlaufs treffen. Auch die Morphologie des modernen Menschen und seine Unterschiede zu den Australopithecinen sind letztlich als Adaptation an den Dauerlauf, nicht an den aufrechten Gang

an sich zu verstehen; für den aufrechten Gang reichte der Körperbau der Australopithecinen ja aus. Dass sich der Körperbau dann aber gegenüber den Australopithecinen so massiv verändert hat, wobei diese Veränderung schon beim HE voll manifestiert war (und vielleicht auch schon bei früheren *Homo*), kann nur durch die Anpassung an ein Leben als Langstreckenläufer erklärt werden. Das moderne Design des Menschen ist das eines Langstreckenläufers, nicht nur eines Gehers (das war auch schon *Australopithecus*); der Preis dafür war der Verlust der anatomischen Voraussetzungen für ein Leben in den Bäumen, das den Australopithecinen noch (fakultativ) möglich war.

Ein möglicher Grund für die Entwicklung der Fähigkeit zum Langstreckenlauf könnte weniger die Flucht vor Beutegreifern gewesen sein (denn die können im Kurzstreckenbereich schneller sprinten, so dass gute Dauerlaufeigenschaften hier keinen Vorteil bringen) als vielmehr eine Tendenz zu mehr fleischlicher Nahrung (nachdem die Steinwerkzeuge den Zugang zu Fleisch und Knochenmark ermöglichten), was damals aber nur als Aasfresser möglich war (keine Jagdwaffen), wobei die Menschen aber in Konkurrenz zu anderen Aasfressern wie z.B. Hyänen usw. standen; es kam darauf an, das Aas vor anderen Tieren zu erreichen. Letztendlich war Laufen ja anstrengender und energieaufwendiger als Gehen, also musste ein evolutionärer Nutzen mit dem Laufen verbunden sein. Wenn der Mensch rechtzeitig in Konkurrenz zu anderen Menschengruppen/-taxa und Tieren wie Hyänen und Wildhunden das Aas erreichen wollte, musste er in der Lage sein, auch über große Strecken zu laufen. Vielleicht folgte er so auch ziehenden Tierherden.

Der auf diese Weise ermöglichte erhöhte Fleischkonsum hatte wiederum einen positiven Einfluss auf das Hirnwachstum (bessere Aufnahme von Proteinen und Fett); das könnte erklären, wieso die Entwicklung der modernen menschlichen (Dauerläufer-) Anatomie der Vergrößerung des Gehirns voraus ging, und der HE diejenige Art ist, die im Verlauf ihrer Lebensdauer die entscheidenden Schritte der Hirnvergrößerung durchmachte. Der Langstreckenlauf erklärt somit den entscheidenden Übergang vom menschenaffenartigen Körperbau der Australopithecinen zum modernen menschlichen Körperbau, aber mittelbar auch die Vergrößerung des Gehirns. Schon frühe HE (*H. ergaster*) waren groß, schlank, mit langen Beinen und relativ kurzen Armen und damit an Langstreckenlauf adaptiert, möglicherweise aber doch nicht ganz in dem Umfang wie bisher angenommen (neue Interpretation des Körperbaus des Jungen von Nariokotome: kleiner, breiter).

Dauerlauf ist der einzige plausible Grund für den unterschiedlichen Körperbau bei *Homo* im Vergleich zu den Australopithecinen. Die Bedeutung des Langstreckenlaufs ging erst zurück, als der Mensch Jagdwaffen erfunden hatte.

Die Anpassungen, die für den Dauerlauf typisch sind, sind auf keinen Fall nur ein Nebenprodukt der Adaptation an den aufrechten Gang, denn viele dauerlaufspezifische Mechanismen (wie der Federmechanismus von Sehnen, thermoregulatorische Aspekte usw.) spielen beim aufrechten Gehen keinerlei Rolle. Viele anatomische Spezialisierungen sowohl zur Energieersparnis beim Laufen wie zur Stabilisierung von Kopf und Stamm wären bei einer nur gehenden, aber nicht dauerlaufenden Fortbewegung überhaupt nicht notwendig, z.B. vergrößerte Gelenkflächen, verbesserte Mechanismen zur Abgabe von überschüssiger Körperwärme (Schwitzen, Haarlosigkeit, kraniales Kühlungssystem) u.v.a.

Viele Säugetiere können nur 10 – 15 min lang laufen; Langstreckenlauf ist untypisch für vierbeinige Säuger abgesehen von sozialen Carnivora (wie Hunde, Hyänen) und wandernden Ungulaten (z.B. Pferde).

Laufen stellt aber kein schnelles Gehen dar, sondern verlangt völlig andere anatomische Anpassungen und Mechanismen. So speichern z.B. verschiedene Sehnen am Fuß, vor allem die Achillessehne, beim Auftreffen des Fußes auf den Boden ca. 50 % der Energie, die sie dann beim nächsten Schritt wieder

abgeben; die Sehnen wirken wie Federn und stellen damit einen Energiesparmechanismus dar, weshalb Laufen energetisch ab ca. 2,5 m/s günstiger ist als schnelles Gehen (und die meisten Menschen gehen daher bei dieser Geschwindigkeit intuitiv zum Laufen über); Spitzensportler erreichen Langstreckengeschwindigkeiten von 6,5 m/s, Jogger 3,2 – 4,2 m/s. Ein trotzendes vierfüßiges Tier mit 65 kg Gewicht käme auf eine Geschwindigkeit von 2,8 m/s, und der Übergang vom Trotten zum Galoppieren erfolgt bei 3,8 m/s; Ponys (mit 110-170 kg) trotten mit 3,1 m/s und gehen bei 4,4 m/s zum Galoppieren über. Spitzensportler erreichen somit (trotz niedrigeren Gewichtes) höhere Langstreckengeschwindigkeiten als galoppierende Ponys!

Und die Reichweiten laufender Menschen sind weitaus größer, als sie jeder andere Primat erreichen könnte. Allerdings sind die Energieaufwendungen beim Menschen 50 % höher (bei gleichem Gewicht) als bei typischen laufenden Säugern.

Schon der HE zeigt osteologische Hinweise für das Vorhandensein einer Achillessehne, die Affen und Australopithecinen aber fehlt. Derartige Federmechanismen sind wichtig für Dauerlauf; Sprinter benötigen sie nicht. Auch die spezielle länglich-bogige Fußform mit elastischen Strukturen am Fersenhaken dient als Federmechanismus (spart 17 % Energie ein); dieses Merkmal war bei den Australopithecinen zumindest noch nicht so weit, sondern allenfalls partiell entwickelt.

Ein wichtiger Faktor ist auch die Schrittlänge, die beim Menschen aufgrund der diversen Federmechanismen in Fuß und Sehnen, andererseits durch die relativ große Beinlänge bedingt wird; lange Beine erschienen zweifellos vor 1,8 MA mit den ersten HE, deren relative Beinlänge (Basis: Femurmessung) bis zu 50 % größer war als bei AAFAR. Die Beinlänge von HH und anderen *Homo* ab 2,5 MA ist allerdings noch nicht ganz geklärt.

Um die Belastung der Gelenke zu reduzieren, wurden die Gelenkflächen vergrößert; *Homo* hat daher im Vergleich mit Schimpansen oder Australopithecinen relativ zum Körpergewicht deutlich größere Gelenkflächen in den meisten Gelenken des unteren Körperabschnittes (auch Femurkopf, Knie).

Auch das elastische Nackenband entwickelte sich nur bei Tieren, die laufen (es fehlt bei Affen) und verhindert ruckweises Hin- und Herbewegen des Kopfes beim Laufen. Daneben wurden zum Zweck der Stabilisierung des Körperstammes bei *Homo* bestimmte Flächen des Sacrum und andere Muskelansätze sowie bestimmte Muskel (M. gluteus maximus) vergrößert.

Auch die Reduktion der Körperbehaarung könnte die Folge des Laufens sein, da dadurch die Abkühlung beim Laufen erleichtert wurde; parallel nahm die Zahl der Schweißdrüsen zu. Die Körperform wurde schlank und hoch, die venöse Zirkulation im Cranium verstärkt; Tendenz zur Mundatmung (für Affen ist eigentlich Nasenatmung üblich, die bietet aber beim relativ kleinen Nasopharynx des Menschen zu viel Widerstand, um eine ausreichende Atmung unter Anstrengung zu erzielen); auch durch die Mundatmung wird Überschusshitze beim Ausatmen abgegeben.

Abgeleitete Merkmale mit Relevanz beim Laufen:

Schon bei HH:

Besser balancierter Kopf, Nackenband, kurze Schnauze (alle 3 Merkmale dienen der Kopfstabilisierung); enggepacktes Calcaneocuboid-Gelenk (Energiesparen, Stabilität bei Plantarflexion), permanent adduzierter Hallux (Stabilität bei Plantarflexion), kurze Zehen (Stabilität bei Plantarflexion, distale Massenreduzierung).

Bei HE nachweisbar:

Vergrößerte Bogengänge (Kopf-/Körperstabilisierung); verbesserte venöse Zirkulation im Endocranium; schlanker, hoher Körperbau (Thermoregulation), diverse Vergrößerungen von Gelenkflächen und Muskelansätzen, lange Beine, kurzer Femurhals.

Evtl. schon bei frühen *Homo*:

Flaches Becken; lange Achilles-Sehne; Fersenhaken, vergrößerter Tuber calcaneus.

(Sci. 306, 1283; Nat. 432, 345).

Leider gibt es vom *H. ergaster* oder frühen HE - anders als vom AAFRI – keine Funde von Fußknochen, so dass über die Fußanatomie früher *Homo* lange Zeit nichts bekannt war. Bei Fußabdrücken klafft eine Lücke von über 2 MA zwischen den Fußspuren von Laetoli (3,75 MA) und den Spuren von Ileret (2 Spuren, 1,51 und 1,53 MA alt, sowie 1,43 MA alte Spuren von einer 45 km entfernt liegenden Fundstelle). Der Urheber dieser drei Ileret-Spuren ist nicht bekannt, den Größenproportionen zufolge muss es sich um *H. ergaster/HE* gehandelt haben. Die Fußanatomie und –funktion ist weitgehend modern, der Fußabdruck ist kaum vom modernen Menschen zu unterscheiden. Die große Zehe steht aber noch geringfügig ab (am oberen Rand des Verteilungsspektrum beim modernen Menschen), das Längsgewölbe an der medialen Fußunterseite ist bereits vorhanden (noch nicht bei Laetoli): der o.g. energiesparende Federmechanismus war also bereits entwickelt, wie sich aus der Druckverteilung bei der Entstehung des Fußabdrucks ergibt. Beim Menschen ändert sich beim Gehen die Nachgiebigkeit des Fußes, weil beim Bodenkontakt die Ferse wie ein Stoßdämpfer wirkt; beim Abdrücken dient sie als steifer Hebel. Die Vortriebskräfte gehen daher beim Menschen vom Vorderfuß aus (bei Menschenaffen vom Mittelfuß).

Insgesamt liegen in den 1,5 MA alten Schichten von Ileret 97 Fußabdrücke vor, die auf mindestens 20 Personen zurückgehen. Die Spuren müssen simultan entstanden sein (Gruppe). Aus den Spuren lässt sich auf das durchschnittliche Gewicht der Individuen schließen (48,9 kg +- 9,6 kg), was etwa modernen Menschen vom Stamm der Daasanach entspricht (52,6 kg), die heute in derselben Region leben. Die 800000 Jahre alten Spuren von Habbisburgh (*Homo antecessor*) liegen ebenfalls in diesem Bereich (48 – 52 kg), während die Spuren von *Australopithecus* in Laetoli auf ein Gewicht von nur 25 kg deuten.

Da in dieser Region vor 1,5 MA neben HE (*H. ergaster*) noch *Paranthropus boisei* lebte (und bis mindestens 1,65 MA auch HH), die beide eindeutig leichter waren als 49 kg, kommt nur HE als Erzeuger der Fußspuren von Ileret infrage. Dabei muss es sich um eine Gruppe von Männern gehandelt haben, die wahrscheinlich entlang eines Ufers ging. Eine einzige Spur dürfte auf ein etwa 9-jähriges Kind zurückgehen. Frauen waren offenbar nicht dabei, denn HE dürfte noch geschlechtsdimorpher gewesen sein als der moderne Mensch, so dass bei einer gemischten Gruppe größere Unterschiede im Körpergewicht (und eine zweizipfelige Gewichtsverteilung) zu erwarten gewesen wären, was aber – abgesehen von dem vermeintlichen Kind – nicht der Fall war. Die Indizien sprechen somit für gemeinsame Jagd von Männern und damit auch für eine geschlechterspezifische Arbeitsteilung, die bereits vor 1,5 MA etabliert war (Natwiss. Ru. 9/16: 470).

Der Fuß des modernen Menschen unterscheidet sich von dem der Menschenaffen u.a. durch kleinere Zehen, große Zehe parallel zu den kleinen Zehen, also nicht abgewinkelt (wie beim Klettern in den Bäumen erforderlich), mediales Längsgewölbe der Fußunterseite; wechselnde Nachgiebigkeit des Fußes beim Gehen (Federmechanismus – medialer Gewichtstransfer) (der Kletterfuß der Affen ist permanent nachgiebig); bei Menschenaffen ist der Fuß in Ruhe nach innen gedreht. Er ist insgesamt besser an die Fortbewegung in Bäumen angepasst.

Die Veränderungen in der Fußanatomie passen zu den sonstigen anatomischen (längere Beine) und ökologischen Veränderungen (z.B. Transport von Ressourcen über große Distanzen; geringerer Energieaufwand für die Fortbewegung) beim *H. ergaster/HE*. Die längeren Beine ermöglichten die Überwindung größerer Distanzen bei relativ geringem energetischen Aufwand.

(Sci. 323, 1174 + 1197; Natw. Ru. 4/09, 198).

Genetische Grundlagen des Ausdauerlaufs

Beim Menschen ist das Gen CMAH inaktiviert, wobei dies vor 2 – 3 MA erfolgt sein soll, womöglich im Zusammenhang mit dem Selektionsdruck, den ein Krankheitserreger auslöste, der bei inaktivem CMAH besser bekämpft werden konnte. Alle anderen Effekte der CMAH-Inaktivierung wären dann beiläufig, hätten den frühen Menschen aber große Vorteile geboten, den Stoffwechsel verändert und den Menschen zum Dauerläufer gemacht. Experimente mit Labormäusen, deren CMAH-Gen inaktiviert wurde, zeigten eine erhöhte Leistungsfähigkeit (sowohl im Tretrad wie beim freien Lauf) und Belastbarkeit, u.a. geringere Erschöpfbarkeit, mehr Muskelmasse an den Hinterbeinen sowie eine bessere Sauerstoffversorgung.

Sofern sich dies auf den Menschen übertragen lässt, führte die Inaktivierung von CMAH zu Änderungen im Zuckerstoffwechsel, einer Zunahme der Muskelkapazität, längeren Beinen und stärkeren Gesäßmuskeln und schaffte damit die Voraussetzungen für den Ausdauerlauf und die Besiedlung offener Landschaften. Bei Schimpansen ist CMAH noch aktiv (Proc Biol Sci. 285: 1886; www.antropus.de).

Der Verlust der CMAH-Aktivität bot bestimmte Vorteile in der Abwehr gegen pathogene Bakterien – ein Effekt, der über Makrophagen vermittelt wurde. Als der Mensch Werkzeuge nutzte und mehr Fleisch oder Aas konsumierte, dürfte die Abwehr gegen aufgenommene Bakterien eine größere Rolle gespielt haben als zuvor; daher dürfte der Verlust der CMAH-Aktivität einen Selektionsvorteil geboten haben und rasch fixiert worden sein. Möglicherweise spielte dabei auch eine konkrete, heute ausgestorbene Infektionskrankheit eine Rolle (J Immunol. 198: 2366).

Die aktuelle Bewertung des Homo erectus aufgrund von Neufunden (Stand 2002):

Lange Zeit umstritten war die Konspezifität der eurasischen/asiatischen und afrikanischen Funde von HE, bzw. von *H. ergaster* und HE. *H. ergaster* wurde oftmals als der Vorfahr des asiatischen HE und der afrikanischen Vertreter der HE-Gruppe interpretiert, während HE i.e.S. als eine außerafrikanische, (eur)asische Art verstanden wurde.

Ursächlich für diese Diskrepanzen war der Mangel afrikanischer Fossilien aus dem Zeitraum um 1,0 MA. Im Jahr 2002 (Nat. 416, 317; Sci. 295, 2192) wurde ein sehr gut erhaltener, ca. 1,04 MA alter Hominidenschädel aus Äthiopien („Daka Member“; Bouri, Awash-Gebiet, Äthiopien) beschrieben (Volumen: 995 ccm; Lebensraum: Savannenbiotop), dessen morphometrische Daten mitten in das Spektrum entsprechender Daten asiatischer HE passen („typischer HE“), u.a. mit starken, vorstehenden Überaugenwülsten wie sie für gleichaltrige asiatische HE typisch sind; gleichzeitig stellt er ein morphologisches Bindeglied zwischen älteren afrikanischen Funden (wie *H. ergaster*) und jüngeren afrikanischen Funden, aber auch jüngeren asiatischen und eurasiatischen Funden dar. Zusammen mit weiteren neueren Funden aus Afrika aus dem kritischen

Zeitraum **bestätigt er die Konspezifität der afrikanischen und außerafrikanischen HE-Funde, d.h. HE als eine weit verbreitete einheitliche Palaeospezies.** Als Bindeglied zwischen älteren und jüngeren Funden belegt er gleichzeitig den evolutionären Wandel der HE-Gruppe innerhalb von Afrika und seine Position als Vorfahr des HS.

Die morphologischen Befunde und dieses neue Konzept des HE als weit verbreitete, afrikanische und außerafrikanische Palaeospezies, die sich kontinuierlich weiter entwickelte, passt damit hervorragend zu den neuen genetischen Befunden im Sinne des „multiple-out-of-africa/not-complete-replacement-Modells“. Offenbar kam es nicht zu der früher postulierten tiefen Dichotomie des afrikanischen vom asiatischen HE (im Sinne einer genetischen Isolation), sondern HE blieb eine kontinuierlich sich weiter entwickelnde, weit verbreitete, moderat polymorphe und polytypische Art (Indiz für Genflow), zumindest zum Zeitpunkt vor ca. 1 MA. Es gibt keine Anzeichen für eine Differenzierung in verschiedene Arten zu diesem Zeitpunkt.

Die kontinuierliche Weiterentwicklung lässt sich z.B. an der Gehirngröße erkennen; die frühen afrikanischen HE (z.B. 1,78 MA) hatten kleinere Gehirnvolumina als die späteren Funde einschl. Daka; auch in Eurasien scheinen die frühen Funde von Sangiran und Dmanisi primitiver als spätere Vertreter aus den gleichen Regionen. In Ostafrika ist eine morphologische Kontinuität z.B. von KNM-ER3733 (Koobi Fora) – OH 9 (1,25 MA, Olduvai) – Daka (Bouri; 1,04 MA) – Buia (1,0 MA, Eritrea) – Bodo (0,6 MA) erkennbar (im Sinne einer einzigen sich entwickelnden Linie). In diesem Sinne ist es auch nicht angebracht, die frühen afrikanischen HE als *H. ergaster* zu separieren, allenfalls als eine (frühe) Chrono-Subspecies *H. erectus ergaster*, nicht aber als zwei separate Arten.

Der Ursprung der Linie *H.e.ergaster* – *H.e.e.* bleibt aber im Dunkeln; die Art muss abrupt vor > 1,8 MA erschienen sein (1,78 MA: Nariokotome in Kenia); weder Ort noch Zeitpunkt des Ursprungs von HE lassen sich zur Zeit festlegen, nicht einmal, ob HE von Afrika nach Asien auswanderte oder umgekehrt. Gegenüber potentiellen Vorfahren wie z.B. *H. habilis* (neben anderen) bestehen erhebliche Unterschiede. HE erscheint vor ca. 1,78 MA sehr abrupt im Fossilnachweis. Vor 1 MA besiedelte HE jedenfalls große Teile der Alten Welt, ohne sich in mehrere Arten aufgespalten zu haben.

Allerdings blieb die morphologische Einheitlichkeit des HE nicht unbeschränkt bestehen; vor 0,5 MA bestanden erhebliche Unterschiede zwischen den Hominiden der späten HE-Gruppe (z.B. zwischen Bodo und Zhoukoudian), die darauf deuten, dass zwischenzeitlich eine Differenzierung (im Sinne der Artbildung, d.h. genetischen Separation) erfolgt sein muss. Nach einer Hypothese könnte die Fragmentierung der bis dahin einheitlichen HE-Gruppe mit den vor 0,95 MA einsetzenden starken globalen klimatischen Schwankungen verbunden sein.

Lebensweise, Fähigkeiten (HE i.e.S.):

Sprachfähigkeit: Voraussetzung ist ein niedrig sitzender Kehlkopf, der einen geräumigen Rachenraum oberhalb der Stimmbänder ermöglicht. Die Lage des Kehlkopfes korreliert mit der Wölbung der Schädelbasis (flache Schädelbasis = hoher Kehlkopf, keine Sprachfähigkeit). Auch heute liegt bei Kindern bis 1,5 oder 2 J. der Kehlkopf so hoch wie bei anderen Säugetieren und Affen (gleichzeitiges Schlucken und Atmen möglich, Luft- und Speiseweg kreuzen sich nicht),

mit 2 J. steigt der Kehlkopf ab, die Luft- und Speisewege kreuzen sich, Gefahr des Verschluckens, kein gleichzeitiges Atmen und Schlucken mehr möglich.

Aufgrund von Untersuchungen der Schädelbasis lag bei *Australopithecus* der Kehlkopf noch hoch, die Lautbildung war ebenso eingeschränkt wie bei Menschenaffen. Vor 1,5 – 1 MA auf der Stufe des HE beginnt die Absenkung des Kehlkopfes (beginnende Wölbung der Schädelbasis); die Fähigkeit des HE, Laute zu formen, dürfte daher zwischen *Australopithecus* und HSS stehen.

Die vollständige Wölbung der Schädelbasis (d.h. rezente Kehlkopflage und anatomische Voraussetzung zur Sprachfähigkeit) wurde bei den frühen archHS vor 350.000 J. erreicht. Der Neandertaler steht hinsichtlich der Wölbung der Schädelbasis zwischen HE und HSS (aber näher bei HE; das gilt auch für junge Hochneandertaler). Man geht daher davon aus, dass sich der Neandertaler zwar sprachlich verständigen konnte, seine Sprache aber nicht die Komplexität des modernen HSS hatte. Nach anderen Meinungen soll der Neandertaler dagegen nur zu einem „nasalen Grunzen“ fähig gewesen sein.

Jedenfalls muss das Herabsteigen des Kehlkopfes (das den Nachteil hatte, dass Atmen und Trinken nicht mehr gleichzeitig möglich waren bis zum Risiko des Erstickungstodes) einen gravierenden Selektionsvorteil geboten haben, der aber nur in einer verbesserten Lautbildung liegen konnte, was umgekehrt bedeutet, dass ein gewisses Sprachvermögen schon vorhanden war, bevor die Larynxvergrößerung erfolgte (sonst wäre kein Selektionsdruck für den Kehlkopfabstieg vorhanden gewesen). Die Ansicht, Neandertaler hätten nicht sprechen können, ist daher schon aus grundsätzlichen evolutionären Prinzipien heraus mit Sicherheit falsch.

MRT-Untersuchungen an jungen Schimpansen zeigten nun überraschend, dass auch bei ihnen – wie bei Menschenkindern – der Larynx während der Ontogenie absteigt. Der Abstieg des Larynx erfolgt bei Schimpansen primär durch einen raschen Abstieg des Larynxskeletts relativ zum Zungenbein; das Zungenbein selbst steigt nicht mit ab. Ursache für diesen Abstieg könnten Veränderungen des Schluckmechanismus während der Ontogenese sein. Hieraus resultiert eine verstärkte Unabhängigkeit zwischen Phonation und Artikulation. Die morphologischen Grundlagen der Sprachfähigkeit entwickelten sich somit bereits teilweise in gemeinsamen Vorfahren von *Pan + Homo* (PNAS 100, 6930).

Untersuchungen der Brust- und Halswirbel der Dmanisi-Menschen sprechen dafür, dass dieser bereits über eine Atemmuskulatur verfügte, wie sie zum Sprechen erforderlich ist. Auch die Aufwölbung des Gaumens – als ein für das Sprechen notwendiges Merkmal – war schon beim HE vorhanden (nach www.antropus.de).

Ockernutzung:

Älteste Hinweise auf die Verwendung von Ocker: Gadeb / Äthiopien (etwas > 1,5 MA)

Haidershofen/Österreich (> 0,5 MA): zweiteiliger Farbmörser, bestehend aus Reibschale und Stößel; „Bearbeitungs- und Rötelspuren an der Kuppe des Quarzits lassen eine Deutung als Reibstein oder Stößel zum Zerkleinern und Zerreiben von Substanzen zu“ (HOFFMANN E.)

Werkzeuge:

Urheber der **Acheulean-Kultur** (in Afrika seit 1,76 MA bis 0,2 MA): erstmals werden Faustkeile hergestellt (die das Oldowan noch nicht kennt). Geschickter in Werkzeugherstellung als HH.

Acheulean-Kultur: größere, sorgfältig bearbeitete und deutlicher symmetrisch geformte, gewissermaßen standardisierte Geräte in Form von tropfenförmigen zweischneidigen Faustkeilen (hand axes: zweischneidige Faustkeile) sowie einschneidigen Spaltkeilen (cleaver: große Schneidewerkzeuge). Die Acheulean-Kultur fehlte nach früheren Auffassungen in Ostasien, was dafür sprach, dass der HE Ostasiens auf Auswanderer aus Afrika zurückgeht, die schon vor der Entwicklung der Acheulean-Kultur vor 1,76 MA Afrika verlassen hatten, oder die Auswanderer auf eine Population zurückgingen, die noch nicht über das Acheulean verfügte. In Europa erschien die Acheulean-Kultur vor ca. 500000 J. In Asien kam die Acheulean-Kultur entgegen früherer Annahmen doch über Indien hinaus (vor allem: Bose-Becken, China, ca. 0,8 MA, s.u.).

Dies spricht dafür, dass der kulturelle Austausch zwischen der afrikanischen und asiatischen Population offenbar abrisss und die ost-/südostasiatischen Populationen daher in der Olduvai-Technologie verharrten, während die afrikanischen Populationen (sowie diejenigen, die mit den afrikanischen im Austausch standen, z.B. in der Levante: Ubeidiya) das fortschrittlichere Acheulean praktizierten.

Faustkeile (hand axes) waren bis vor kurzem in Asien nur an Lokalitäten < 200.000 J. gefunden worden. Seit 1994 wurden allerdings in einer Region Südchinas erstmals Faustkeile gefunden, die zunächst auf 700000 – 800000 J. datiert wurden.

Nachdem nun Details publiziert wurden, ergab sich, dass diese Werkzeuge (einschl. zweischneidiger Faustkeile) aus dem Bosebecken (China) dieselbe Komplexität aufweisen wie afrikanische Acheulean-Werkzeuge und sich nur in Details vom afrikanischen Acheulean unterscheiden. Sie wurden auf 803000 +/- 3000 J. datiert und zusammen mit paläontologischen Hinweisen auf ausgedehnte Waldbrände sowie Impaktdebris (Tektite) aus einem auf dieselbe Zeit datierten Impakt in Südostasien gefunden. Dies deutet darauf, dass durch die impaktbedingten Waldbrände bzw. deren Folgen (Erosion usw.) in dem ansonsten dauerhaft bewaldeten Areal das Rohmaterial (große abgerundete Steine) für die Steinwerkzeugherstellung freigelegt wurde. Offenbar war zuvor kein Rohmaterial verfügbar, und dies könnte erklären, weshalb keine Steinwerkzeuge auf Acheulean-Niveau (die relativ große Steine als Rohmaterial erfordern!) zu dieser Zeit in Ostasien angetroffen wurden. Erst die Verfügbarkeit entsprechenden Rohmaterials offenbart somit die Fähigkeit der lokalen HE zu einer der Acheulean-Kultur Ostafrikas entsprechenden fortgeschrittenen Steinwerkzeugkultur.

Auch innerhalb des Bosebeckens ist eine räumliche Differenzierung feststellbar, d.h. große, fortgeschrittene Werkzeuge (bis 19 cm Länge, > 1 kg Gewicht) wurden auch nur in einem bestimmten Gebiet hergestellt, wo offenbar entsprechendes Rohmaterial (abgerundete Steine > 20 cm Länge) verfügbar war; in anderen Gebieten wurden nur einschneidige Werkzeuge erstellt, die kleinere Rohsteine erforderten.

Die Funde sind gleichzeitig die ältesten großen Schneidewerkzeuge Ostasiens, darunter Faustkeile, Spaltkeile sowie messer- und spitzenförmige Steinwerkzeuge. Wie die afrikanische Acheulean-Kultur unterscheiden sich auch die Funde aus dem Bosebecken durch ihre Größe (> 10 cm), Standardisierung der Werkzeugformen und -herstellung sowie hohe Anzahl von Abschlügen sowie eine differenzierte regionale Verteilung unterschiedlicher Werkzeugformen von der wesentlich primitiveren Oldowan-Kultur.

Die Funde belegen, dass der HE Ostasiens ebenso geschickt war wie seine Zeitgenossen in Afrika. Aufgrund von spezifischen Unterschieden (Fehlen der für das Acheulean typischen zweischneidigen tropfenförmigen Faustkeile) zum afrikanischen Acheulean lässt sich aber ausschließen, dass es sich bei den Werkzeugherstellern aus dem Bosebecken um „frische“ Einwanderer aus Afrika handelte, oder die Bewohner des Bosebeckens ihre Technik von „frischen“ Einwanderern abgeschaut haben könnten. Offenbar handelt es sich um eine autonome Entwicklung der lokalen Bevölkerung, nachdem entsprechendes Rohmaterial verfügbar wurde. Somit gibt es keine wesentlichen Unterschiede in der Biologie und Kultur des HE zwischen Afrika und Ostasien zu jener Zeit. Nicht nur die Endform, auch die Art der Herstellung und die Anzahl der Abschlüge (die in Afrika im Laufe des Acheulean zunahm) entspricht gleich alten Funden (990000 – 700000 J) aus Ostafrika. Der HE Ostasiens war in der Lage, aus ungewohnten Veränderungen seiner Umwelt Vorteile zu ziehen. Bis dahin hatten die HE vermutlich nur Werkzeuge aus Knochen und Holz hergestellt, die nicht überliefert sind.

Auch aus anderen Gegenden Chinas wurden fortschrittliche Steinwerkzeugkulturen berichtet, die sich zwar in der Ausführung, nicht aber in der Komplexität vom Acheulean unterscheiden, allerdings sind die Datierungen weniger gesichert (Dingcun, Luonan). Außerdem wurden große Schneidwerkzeuge (LCTs: Faustkeile und Cleaver) aus der Danjiangkou Reservoir Region in China beschrieben, die sich auf drei Flussterrassen fanden, die auf 0,8 MA (Terrasse 4, nur ein LCT), frühes M-Pleistozän (Terrasse 3, die Mehrzahl der LCTs) und Terrasse 2 (evtl. spätes Pleist.) datieren. Terrasse 3 ging mit relativ warmem, feuchtem und stabilem Klima einher. Die LCTs zeigen starke Ähnlichkeiten mit dem Acheulean; Unterschiede dürften vor allem der schlechten Qualität des Rohmaterials anzulasten sein, neben „kultureller Drift“ (J Hum Evol. 76: 129).

Sogar von mehreren Stellen Koreas wurden Faustkeile beschrieben; eine Fundstelle wurde auf 300 – 350 TA datiert. Allerdings sind sie nicht so fein bearbeitet wie jene westlich der Movius Linie, weshalb sie als „faustkeil-ähnlich“ beschrieben werden. Dies stellt die Bedeutung der Movius-Linie zwar grundsätzlich infrage, dennoch bleibt offen, warum die Menschen in Ostasien nicht so konsistent fein bearbeitete Faustkeile hergestellt haben, wie dies westlich der Movius-Linie in einem breiten regionalen und zeitlichen Kontext üblich war (J Hum Evol. 51: 527).

Daneben gab es schon immer einzelne Berichte von Acheulean-Werkzeugen aus Indien > 0,6 MA, die Datierung war aber strittig. Im Jahr 2011 wurden dann typische Acheulean-Werkzeuge von Attirampakkan (SO-Indien) berichtet. Datierung irgendwo zwischen 1,07 (Minimum!) und 1,77 MA, wahrscheinlich um 1,51 MA +/- 0,07 MA. Unter über 3500 Steinwerkzeugen fanden sich 70 Acheulean-Faustkeile und –Spaltkeile. Schon kurz nach der Entstehung der Acheulean-Kultur in Ostafrika muss sich diese also nach Südasien verbreitet haben. Erst viel später wurde das Acheulean vom *H. heidelbergensis* dann nord- und westwärts nach Europa getragen. Zwar ist nach wie vor nicht auszuschließen, dass es sich bei den Faustkeilen aus dem Bose-Becken um eine eigenständige Entwicklung handelt, der Zusammenhang mit den westlichen Kulturen ist nun aber wahrscheinlicher geworden. Die Attirampakkan-Werkzeuge waren aus dem regional verfügbaren grobkörnigen Quarzitgestein hergestellt worden. Kerne (Cores) zur Herstellung großer Abschlüge fanden sich nicht. Große Abschlüge wurden also an den Lagerplatz mitgebracht; weitere Nach- und Feinarbeiten an den Werkzeugen wurden aber vor Ort durchgeführt.

Damit ergeben sich jetzt folgende Erstnachweise für das Acheulean:

Ostafrika: 1,76 MA (Kokiselei, Kenia) (sicher datiert); fraglich datierte Stellen zwischen 1,6 und 1,4 MA; weitere sicher datierte Stellen ab 1,4 MA
Südafrika: ca. 1,6 MA (d.h. rasche Ausbreitung des Acheuleans innerhalb Afrikas)
Israel (Ubeidiya): ca. 1,4 MA; Gesher Benot Ya'aqov 0,7 - 0,8 MA (0,78 MA)
Bosebecken, China: ca. 0,8 MA
Pakistan (Potwar): 0,4 – 0,7 MA
Indien: zwischen 1,07 – 1,77 MA, wohl 1,51 MA

Fraglich war über lange Zeit, ob Südasien schon vor dem Acheulean besiedelt war. Artefakte aus Rivat werden mit ca. 2 MA angegeben, solche von Pabbi Hills in Pakistan mit 2,2 bis 0,9 MA (Sci. 331, 1597 + 1532). Im Jahr 2018 wurden unstrittige Steinwerkzeuge aus China berichtet, die 2,12 MA alt sind (auf Oldowan-Niveau, gleich alten afrikanischen Werkzeugen entsprechend).

Dem Faustkeil wird nach verschiedenen Untersuchungen von nervlichen Reaktionen auf Werkzeuge eine entscheidende Rolle bei der Entwicklung des menschlichen Gehirns zugeordnet: die Beschaffenheit des modernen Gehirns wurde von dem Gebrauch von Werkzeugen geprägt (z.B. größerer Scheitellappen). Die Vergrößerung des Scheitellappens erklärt auch die rundliche Form des HS-Schädels. Menschen sind damit von Anfang an Maschinenmenschen – „abhängig

von Geräten“, und „der heutige Faustkeil ist das Smartphone“, der Mensch ist ohne Werkzeuge gar nicht denkbar.

Nimmt man Werkzeuge wie Chopper, Faustkeile oder Schaber in der Hand, ändert sich die Leitfähigkeit der Haut; Muskeln und Nerven reagieren auf das Werkzeug und senden Botschaften ans Gehirn. Das In-die-Hand-Nehmen von Oldowan-Geräten beansprucht die Aufmerksamkeit aber weniger als Faustkeile und Schaber, was wohl damit zusammenhängt, dass der Daumen an einen Faustkeil oder Schaber mit größerer Präzision gesetzt werden muss. Nicht nur das Herstellen, sondern bereits das Ergreifen von Werkzeugen erzeugt komplexe Interaktionen mit dem Gehirn (BdW 7/19: 45).

Faustkeile in Europa

In Europa finden sich die ältesten Faustkeile ab 0,9 MA im Mittelmeerraum; nördlich der Alpen frühestens ab 0,6 MA (Boxgrove), naA ab 0,75 MA während des Cromer Complex (nur in England und Frankreich); erst im Abbevillien wurden sie häufiger.

Dabei wird nach Fundstellen in Frankreich das Abbevillien auf 600000 – 400000 J datiert, das Acheulean (i.e.S.) bis 150000 J, das Micoquien zwischen 130000 und 70000 J und das Mousterien zwischen 120000 und 40000 J. Faustkeile des Acheulean finden sich in Europa nach Osten nur bis zur Oder, späte Faustkeilformen und Geräte des Micoquien auch im östlichen Mitteleuropa und Osteuropa.

Bemerkenswert ist ein herzförmiger Faustkeil aus dem Oberschenkelknochen des Mammut von Rhede/NRW, der zeitlich dem HN zugeordnet wird (Wikipedia).

Die Faustkeile von Boxgrove (ca. 0,5 MA) setzten eine nahezu moderne Handanatomie und ein kräftigeres Zugreifen voraus, als dies bei früheren Werkzeugkulturen notwendig war, wie experimentelle Untersuchungen mit Sensoren zur Messung der Kräfte bei der Nachahmung der Boxgrove-Technologie zeigten. Handfossilien aus dieser Zeit sind extrem selten, weshalb man sich dieser Frage nur auf experimentellem Weg nähern konnte. Falls es sich bei dem Urheber der Werkzeuge um *H. heidelbergensis* handelte (was unbekannt ist, weil man nur taxonomisch nicht informative Fossilien fand), müsste schon dieser über kräftige, moderne Hände wie heutige HS verfügt haben (www.antropus.com).

Kleine Abschlüge (neben LCTs)

Früher ging man davon aus, dass kleine Abschlüge nur ein Nebenprodukt bei der Herstellung großer Schneidewerkzeuge waren. Untersuchungen an der Fundstelle Revadim in Israel (spätes Acheulean, 500 – 300 TA) belegen jedoch eindeutig, dass auch kleine Abschlüge (< 2 – 3 cm) genutzt und zweckbezogen hergestellt wurden. Es fanden sich an ihnen sogar noch Reste von Fett, Knochen und Kollagen. Sie dienten wohl für feinere Zerteilungsprozesse, nachdem das Tier schon grob geschlachtet worden war. Kleine Abschlüge finden sich schon an älteren Fundstellen des unteren Paläolithikums (wie Ubeydia, Fuente Nueva 3, Bizat Ruhama usw.), ihre Herstellung scheint sich aber vor 0,5 MA in der Levante zu intensivieren; sie wurden verwendet für die Gewinnung von Fleisch und Fett.

Die gezielte Produktion und Nutzung kleiner Abschläge scheint eine bedeutende Transformation darzustellen, die vor 0,5 MA zeitgleich mit Veränderungen der Umwelt, Fauna und der Differenzierung verschiedener menschlicher Linien einherging. Die Indizien sprechen dafür, dass LCTs und kleine Abschläge zusammen wohl geplant im Schlachtprozess zum Einsatz kamen; die Menschen wussten über den genauen Zeitpunkt und die Reihenfolge des Einsatzes der verschiedenen Werkzeuge, und es findet sich eine direkte Korrelation zwischen Form und Einsatzzweck der Werkzeuge. Auch experimentell konnte die Effizienz dieser kombinierten Werkzeugsätze gezeigt werden (Sci. Rep. 9: 13031).

Übergang zur Levallois-Technik

An die Acheulean-Technik (Mode 2) schließt sich viel später dann die Levallois-Technik (Mode 3) an, die sich vom Acheulean darin unterscheidet, dass der Kernstein (core) in einer bestimmten hierarchischen Reihenfolge sehr aufwendig präpariert wird, bevor durch einen gezielten Schlag der gewünschte Abschlag freigesetzt wird. Auf diese Weise lassen sich sehr dünne Abschläge mit umlaufend scharfen Kanten erzielen. So konnte mit knappem Rohmaterial sehr wirtschaftlich umgegangen werden. Neben Zielabschlägen ließen sich auch Klingen, Spitzen und Schaber herstellen.

Im Acheulean wurde ein Kernstein durch Abschläge solange bearbeitet, bis er die gewünschte Form (z.B. Faustkeil, Schaber) hatte. Die Stücke, die dabei abgeschlagen wurden, waren (massenweise) Abfall. Bei der Levallois-Technik wird die Oberseite eines flach liegenden Kernsteins so lange gezielt bearbeitet, bis man einen „fertigen“ Abschlag, der das Ziel des Herstellungsprozesses ist, mit einem gezielten Schlag ablösen kann. Der Abschlag ist also nicht Abfall, sondern das gewünschte Werkzeug. Den verbleibenden Rest des Kernsteins kann man dann weiter präparieren, um weitere Abschläge (als Werkzeuge) herzustellen.

Ging man früher davon aus, dass die Levallois-Technik taxonomisch gebunden ist und sich mit der Ausbreitung eines bestimmten Menschentyps weiter verbreitete, betrachtet man sie heute als Weiterentwicklung aus dem Acheulean, die in mehreren Gebieten und von verschiedenen Menschentaxa unabhängig erfolgte und zu einer technologischen Konvergenz führte. Lokal ging die Technologie auch wieder unter und wurde dann durch Mode 2-Technologie ersetzt.

In Armenien fanden sich klassische Acheulean-Werkzeuge und Levallois-Technik direkt nebeneinander (Alter ca. 325.000 Jahre), das älteste gemeinsame Vorkommen beider Technologien außerhalb Afrikas (Sci. 345: 1609). Ein kleiner Teil des Rohmaterials (es wurde nur Obsidian benutzt) stammte bis von 120 km Entfernung. Die Levallois-Technik war schon voll entwickelt; beide Untertechnologien („preferential“ und „recurrent“) waren etabliert. Die Bifaces-Werkzeuge entsprachen dem späten Acheulean Eurasiens.

In Westeuropa findet sich Levallois-Technik ab spätem MIS (= OIS) 9, also ab etwa 250 TA bis 300 TA, und eventuell schon früher, aber noch dominiert von spätem Acheulean und meist nur ein Subtyp des Levallois (d.h. kein oder wenig „preferential Levallois“).

In Europa hielt sich die Levallois-Technik bis vor 35000 Jahren; sie ist die typische Technologie des Neandertalers. Das Clactonian (Clacton-Technik), das bisweilen als Vorläufer des Levallois gesehen wird, kannte dagegen noch keine Levallois-Kerne und stellt eher einen primitiven Status des Acheulean dar.

Die Levallois-Technik gilt als großer Technologiesprung nach dem relativ konstanten Acheulean und beendet eine technologische Stase von mehr als 1 MA. Sie findet sich auch in Afrika, wo ein allmählicher Übergang von typischen zweischneidigen Geräten (Bifaces) zu unterschiedlichen hierarchischen Reduktionsstrategien des Kernsteins (darunter auch die aufkommende Levallois-Technik) zeitlich am Übergang von der frühen zur mittleren Steinzeit beobachtet wird.

Auch in Europa findet sich ein gradueller Übergang zwischen 300 und 200 TA. Das Aufkommen der Levallois-Technik läutet in Afrika und Europa die Mittlere Steinzeit ein. Es handelt sich nicht um eine Innovation, die an einem Ort erfolgte und sich dann über Afrika und Eurasien ausbreitete, sondern um eine graduelle Weiterentwicklung der Abschlagtechnik sowohl in Afrika wie in Eurasien. Zwischen 250.000 und 200.000 Jahren erlangte die Levallois-Technik dann immer mehr Bedeutung, ohne an bestimmte Menschentaxa gebunden zu sein (Sci. 345: 1609).

Während man davon ausging, dass die Levallois-Technik erst mit dem HS nach Ostasien gelangte, fand man schließlich in China (Gzanyindong Höhle) 45 Artefakte, die man dieser Technik zuordnet - Alter zwischen 80 und 170 TA. Die Technik wurde offenbar unabhängig voneinander in verschiedenen Kontinenten von verschiedenen Menschen entwickelt, in Afrika wohl vom archaischen HS oder seinen unmittelbaren Vorläufern, in Europa vom HN, in China ist der Urheber weniger klar (HHEI? HD?). Experimentelle Untersuchungen zeigten jedoch, dass es keineswegs immer eindeutig entschieden werden kann, ob ein Werkzeug der Levallois-Technik zugeordnet werden kann:

Levallois in Ostasien

Während Levallois (= Mode III-Technologie) in Afrika und Eurasien ab etwa 300 TA nachweisbar ist und in Indien zwischen 385 und 172 TA, fand es sich in Ostasien bisher erst ab 40 – 30 TA und ist dort dann mit dem HSS assoziiert. Erst im Jahr 2018 wurde erstmals Levallois aus einem Zeitraum zwischen 170 und 80 TA aus einer Höhle aus SW-China (Guanyindong Höhle) berichtet (5 von 204 zonierbaren Artefakten, darunter zwei Kerne und drei Werkzeuge, die allerdings aus verschiedenen Schichten stammen und belegen, dass die Levallois-Technik über den gesamten Besiedlungszeitraum der Höhle zur Anwendung kam). Insgesamt waren 45 von 2273 Steinartefakten (einschl. nicht zonierte) der Levallois-Technik zuzuordnen.

Die frühen Horizonte mit Levallois in Guanyindong datierten ins MIS 6 (180 – 130 TA) – eine Zeit, in der die Levallois-Technik in Eurasien und Afrika weit verbreitet war (MIS 6: kühlere Temperaturen und niedrigerer Meeresspiegel als heutzutage). In der Gegend war der Regenwald damals nicht so dicht wie heutzutage, also offener, mit Bambuswäldern und grasbewachsenen felsigen Regionen.

Möglicherweise wurde das Levallois von Menschen aus dem Westen (zeitlich vor der Immigration des HSS) mitgebracht; der 100 TA alte Schädel von Xuchang weist ein Mosaik aus eurasiatischen und neandertaliden Merkmalen auf. Alternativ könnte es sich beim Levallois von Guanyindong auch um eine eigenständige Entwicklung mit technologischer Konvergenz handeln. Menschenfossilien gibt es zur fraglichen Zeit aus SW-China nicht.

Im Südkaukasus konnte gezeigt werden, dass sie das Levallois dort aus dem lokalen Acheulean (= Mode 2) entwickelte. Es sieht also nicht danach aus, dass die Levallois-Technik auf eine einheitliche „frische“ Expansionswelle von archaischen HS aus Afrika zurückgeht, sondern an verschiedenen Orten isoliert und lokal aus dem Acheulean entstand (technologische Konvergenz). Die Seltenheit komplexerer Techniken in Ostasien zu jener Zeit könnte an der sehr geringen

Besiedlungsdichte und dadurch sehr schwachen bis fehlenden sozialen Verbindungen zwischen den mittelpleistozänen Gruppen Ostasiens liegen – im Unterschied z.B. zu Subsahara-Afrika.. Dies behinderte technologische Innovation, Weitergabe und Dauerhaftigkeit der neuen Errungenschaften (Nat. 565: 82).

Typisches Acheulean im Zentrum der Arabischen Halbinsel (Saffaqah)

Im Zentrum der Arabischen Halbinsel, mehr als 500 km vom Roten Meer und der Golfregion entfernt, fanden sich Artefakte auf typischem Acheulean-Niveau im engen räumlichen Zusammenhang mit einem damaligen Flusssystem (Saffaqah bei Dawadmi). Die Besiedlung war wohl in einer feuchten Phase erfolgt, indem die Menschen den Flüssen landeinwärts folgten. Es fanden sich vor allem große Bifaces, daneben kleinere Abschlüge aus transportablen diskusförmigen Kernen; beides typisch für Acheulean. Cleaver sind viel seltener im Vergleich zum Acheulean von Gesher Benot. Cleaver wurden wohl zur Verarbeitung von Holz benutzt; im Gegensatz zur Levante (Gesher) gab es im Zentrum der Arabischen Halbinsel wohl auch in feuchten Phasen eher wenige Bäume.

Es handelt sich um eine der größten Acheulean-Fundstellen in Arabien mit fast einer Million Artefakten (maximal 39 cm lang). Es wurde nur lokales Gesteinsmaterial verwendet und nicht besseres Material in der weiteren Umgebung gesucht. Die Menschen vermieden es, bei der Suche nach Rohmaterial Hügel hinaufzuklettern (kostet Energie) und von dort besser geeignetes Steinmaterial zu holen (Verletzungsrisiko beim Abstieg), suchten also den Weg des geringsten Widerstands für die Gewinnung des Rohmaterials, das sie dann an der Fundstelle direkt bearbeiteten, um nicht so viel schweres Material (Acheuleanwerkzeuge waren groß und schwer) transportieren zu müssen. Sie nutzten die kleineren erodierten Steine an der Basis der Hänge, anstelle deren Herkunftsgebiete direkt aufzusuchen. Man begnügte sich mit dem, was man am Fuß der Abhänge fand.

Die Werkzeuge sind relativ homogen hergestellt. Sowohl Abschlüge wie große Kerne wurden zu Bifaces verarbeitet, d.h. man reagierte flexibel auf das vorhandene Rohmaterial. Es sieht so aus, als ob Bifaces auf Vorrat und nicht für einen konkreten direkten (anlassbezogenen) Zweck hergestellt wurden. Sie stellten Multifunktionswerkzeuge für verschiedene zukünftige Zwecke dar.

Erhebliche Reduktionsarbeit wurde direkt an den Fundstellen der Steine geleistet; die so schon vorbearbeiteten Werkzeuge wurden dann mitgenommen. Die transportierten Werkzeuge waren stärker bearbeitet und reduziert als jene, die direkt an den Fund- und Verarbeitungsplätzen des Rohmaterials gefunden (gelassen?) wurden; letztere blieben wohl unvollendet oder wurden aus anderen Gründen zurückgelassen. Hammersteine fanden sich extremst selten, so dass es Sinn machte, Werkzeuge „zentral“ herzustellen und dann die besten von ihnen mitzunehmen. Die Faustkeile stellten aufgrund der Haltbarkeit ihrer Kanten ein ökonomisches Werkzeug dar, das man für verschiedene zukünftige Zwecke mit sich herumtrug.

Die großen Abschlüge (mit wenigen Hinweisen auf Fehlschläge) deuten auf große Kraft und Rechtshändigkeit der Menschen, was eine moderne Anatomie der Hand und des Handgelenks voraussetzt, um so hohe Kräfte aufzubringen.

Die Menschen lebten offenbar permanent in der Nähe des Süßwassers und verließen diese Region kaum (nur wenige Werkzeuge in angrenzenden Gebieten mit nur zeitweise wasserführenden

Wadis). Möglicherweise erklärt das starke Schwitzen und der damit verbundene Bedarf zu trinken diese Einschränkungen.

Es sieht so aus, als ob diese Population nicht in der Lage war, sich mit innovativen Verhaltensweisen an die lokalen Verhältnisse immer besser anzupassen. Solange die Lebensverhältnisse, an die sie angepasst waren, konstant blieben, waren sie aber sehr erfolgreich. Sie waren durchaus manuell geschickt, waren aber technologisch konservativ und versuchten, mit möglichst wenig Aufwand zu überleben. Über fünf (undatierte!) Fundhorizonte hinweg fanden sich keine Weiterentwicklungen z.B. der Größe (im Sinne einer Größenabnahme) oder beim Anteil der Bifaces, wie man es in einer Übergangskultur in Richtung auf das Mittelpaläolithikum/MSA erwarten würde. Es handelt sich wie in Gesher Benot um konservatives Acheulean.

Keine Hinweise auf Levallois-Technik; die Dominanz von Faustkeilen ist typisch für Kulturen, die keine Anzeichen für einen Übergang zur MSA zeigen. Auch die Größenverteilung der Artefakte liegt viel höher als im mittleren Paläolithikum. Es finden sich in der Gesamtregion nur extrem selten mittelpaläolithische Artefakte, und diese stehen in keinem Fundkontext mit dem artefaktreichen Acheulean.

Schließlich wurde Arabien entvölkert, wohl aufgrund zunehmender Trockenheit. Das Alter der Werkzeuge ist nicht genau bekannt, einige erwiesen sich in einer früheren Uran-Thorium-Datierung (aus den 80er Jahren) als > 200.000 Jahre alt und damit als älteste Fundstelle der arabischen Halbinsel. Neue Datierungen und nähere Aussagen zum Alter werden in der Arbeit nicht getroffen (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200497>).

Im Jahr 2018 wurde dann jedoch berichtet, dass diese Werkzeuge (große Abschlüge, Faustkeile, Cleaver; größtes Werkzeug: 31 x 28,5 cm) nur 188.000 Jahre alt sind und damit deutlich jünger als gedacht – eine für diese Zeit primitive Technologie, die weder dem HN noch dem HS zugeordnet werden kann (HE? HHEI?); das jüngste Datum für Acheulean in SW-Asien. Wahrscheinlich reichte die Besiedlung (und damit das Acheulean) in Saffaqah sogar bis ins MIS 6 (170 – 155 TA); jüngere Schichten mit Werkzeugen (B-C) ließen sich nicht sicher datieren wie die auf 188 +- 11 TA datierte Schicht D, die die meisten Funde lieferte.

Diese Technologie gilt zu jener Zeit als Mangel an Erfindergeist und Kreativität – dennoch müssen die Menschen sehr einfallreich und anpassungsfähig gewesen sein, um mit einer so einfachen Technologie in einer herausfordernden Landschaft zu überleben. Das arabische Acheulean endete daher erst kurz vor oder mit der Ankunft des HS in Arabien (in Israel fand sich ein HS-Kiefer, der auf 177 – 194 TA datiert wurde; Misliya Höhle).

Allerdings findet sich auch in Äthiopien (Mieso) Acheulean von etwa gleichem Alter und ähnlicher Ausführung (große Abschlüge, große Cleaver), allerdings wurden die bifacialen Werkzeuge in Mieso an den Rändern feiner bearbeitet. Möglicherweise hatten sich Menschen vom Horn von Afrika aus während des MIS 7 mit dem zu jener Zeit nach Nordosten migrierenden Monsun nach Arabien ausgebreitet. Auch in Indien findet sich Acheulean noch im MIS 6. (nach www.antropus.de; Sci. Rep. 8: 17165).

Mittelpaläolithikum in Indien (Attirampakkam) (Nat. 554: 97)

In Attirampakkam (ATM) tritt die mittelpaläolithische Kultur (gekennzeichnet durch die weitgehende Aufgabe typischer Acheulean-Elemente wie Faustkeile und Übergang zur Levallois-Technik) bereits vor 385 +/- 64 TA (449 – 321 TA) auf – viel früher als bisher für Südasien angenommen und etwa zur gleichen Zeit wie in Europa und Afrika. Die mittelpaläolithische Kultur persistierte in Attirampakkam bis vor 172 (+/- 41) TA.

Der Übergang vom Acheulean zum Mittelpaläolithikum ist gekennzeichnet durch

- gradueller Rückgang großer Acheulean-Werkzeuge (wie große Abschläge, Faustkeile, große Kerne)
- Tendenz zu kleineren Werkzeugen
- Entwicklung und Zunahme der Levallois-Technologie (als Reduktionsstrategie zur Herstellung von Abschlägen und Spitzen) – „recurrent“ und „preferential“ Levallois
- Entwicklung von Techniken zur Herstellung von Klingen

Dieser Übergang erfolgte in komplexer Weise in Raum und Zeit. In manchen Regionen wurden neben den Levallois-Werkzeugen weiterhin auch acheuleanische Faustkeile hergestellt, und man geht davon aus, dass sich das Levallois wahrscheinlich an mehreren Orten zu unterschiedlichen Zeiten unabhängig voneinander aus dem Acheulean entwickelte.

Radiometrische Daten für indisches Mittelpaläolithikum deuteten bisher auf eine Zeitspanne zwischen 140 und 46 TA, zeitlich überlappend mit möglichem spätem Acheulean vor 140 – 120 TA, wobei es schon bisher umstritten war, ob das indische Mittelpaläolithikum mit einer Ausbreitung moderner Menschen während der klimatisch günstigen Situation im MIS 5 (130 – 80 TA) in Verbindung steht. Alternativ könnte das indische Mittelpaläolithikum auf archaische Menschenarten zurückgehen, da HSS-typische Mikroklingen und andere kulturelle Errungenschaften in Indien nicht vor dem MIS 4 und 3 (71 – 57 TA) angetroffen werden.

In ATM findet sich in den Schichten 8 – 6 frühes Acheulean, das auf 1,7 bis 1,07 MA datiert wird; die Schichten 5 bis 1 umfassen das Mittelpaläolithikum. Wie im Acheulean wurden auch im Mittelpaläolithikum lokal verfügbare Quarzite genutzt, und, sofern nicht vor Ort verfügbar, in einer Umgebung von 5 – 10 km gesammelt. Als Besonderheit fand sich ein Werkzeug aus verkieseltem Holz und ein nicht modifizierter einzelner Quarzkristall (dieser aus Schicht 4).

Spätes Acheulean findet sich in ATM nicht (ist aber andernorts in Indien durchaus nachgewiesen), möglicherweise war diese Stelle zu jener Zeit nicht besiedelt. Zwischen Schicht 6 und 5 besteht außerdem eine stratigraphische Unkonformität (deren zeitliche Ausdehnung in der Arbeit aber nicht diskutiert wird).

Die älteste mittelpaläolithische Schicht (Schicht 5) datiert auf 376 +/- 64 TA und enthält fast keinerlei große Werkzeuge der Acheulean-Abschlag-Technologie (> 10 cm) mehr. Es finden sich nur noch selten Faustkeile (auch kleinere) und größere Abschläge. Die wenigen Funde sind aber ein Indiz für die lokale Persistenz von Acheulean-Komponenten in einer von mittelpaläolithischen Techniken stark dominierten Kultur (Entsprechendes findet sich auch im Mittelpaläolithikum von Europa und Afrika). Einige Faustkeile zeigen Hinweise darauf, dass sich die Levallois-Technologie aus acheulischen bifacialen Abschlagstechniken entwickelt haben dürfte. Dominierend finden sich bereits in Schicht 5 Levallois-Kerne und kleine Abschläge, und es finden sich auch bereits Levallois-Spitzen. Die Levallois-Technik war also bereits gut etabliert. Keine dieser Fähigkeiten findet sich im Acheulean der Schichten 6 bis 8. Ab Schicht 5 finden sich auch viele kleine retouchierte Abschläge wie Schaber und Spitzen (einschl. solcher, die durch beidseitige Abschläge produziert wurden). Schicht 5 korreliert zeitlich mit MIS 11, also einer Phase günstiger

Klimabedingungen ähnlich MIS 5e und Holozän, d.h. wärmere und feuchtere Bedingungen, die die Ausbreitung menschlicher Populationen gefördert haben dürften.

Schicht 4 (268 ± 68 TA) und 3 (210 ± 64 TA) zeigen die Weiterentwicklung der Levallois-Technologie aus Schicht 5 mit gesteigerter Kompetenz. Dies gilt auch für Schicht 2 (172 ± 41 TA). Schichten 3 und 4 überlappen sich zeitlich mit Fundstellen des späten Acheuleans in Indien. In diesen Phasen (Schicht 4 und 3) nimmt der Umfang der Reduktionsmaßnahmen bei der Klingengerstellung zu; außerdem wird jetzt bevorzugt feinkörniger Quarzit verwendet (im Vergleich zu Schicht 5).

Schicht 1 (74 ± 10 TA) enthält nur sehr wenige Werkzeuge, so dass sich keine sicheren Aussagen zum Technikinventar treffen lassen. Faustkeile finden sich jetzt überhaupt nicht mehr. Die Seltenheit von Werkzeugen in Schicht 1 spricht für einen plötzlichen starken Populationsrückgang zu dieser Zeit, der mit dem Toba-Ausbruch in Zusammenhang stehen könnte (auch wenn an der Fundstelle keine Aschehorizonte angetroffen wurden).

Zwischen Schicht 5 und 1 lässt sich eine kontinuierliche Weiterentwicklung des Mittelpaläolithikums beobachten.

Eine Zuordnung von Menschentaxa zu den Kulturen ist nicht möglich, da es in Indien aus dem fraglichen Zeitraum keine Menschenfossilien gibt, abgesehen von dem Narmada Cranium (ca. 236 TA alt, naA 150 – 300 TA; ca. 1280 ccm), bei dem es sich um einen späten Überlebenden einer archaischen Population handeln könnte.

Bisher ging man davon aus, dass MSA in Asien an die Ausbreitung des modernen Menschen geknüpft war. Möglicherweise haben frühe HS Afrika viel früher als bisher angenommen in Richtung Indien verlassen. Andererseits ist in Europa das Mittelpaläolithikum auch mit dem HN assoziiert (Mousterian und Micoquien, jeweils ab ca. 125 TA), so dass MSA nicht zwingend auf HS zurückzuführen ist.

Änderungen der Handanatomie

Die Acheulean-Kultur war mit Veränderungen der Handanatomie verknüpft. Ein einzelner 1,42 MA alter Handknochen (3. Metacarpale), der allerdings taxonomisch nicht zugeordnet werden kann (aufgrund des zeitlichen und örtlichen Kontext aber wohl von HE stammt), aus Kaitio (Turkana-See) belegt eine moderne Anatomie (u.a. mit Styloid-Fortsatz des 3. Metacarpale). Die Acheulean-Technik verlangte Veränderungen der Handknochen z.B. an der Basis des Daumens, beim Zeigefinger und dritten Finger, um einen kräftigen Präzisionshandgriff zu ermöglichen. Fossile Handknochen sind extrem selten. Bisher waren nur solche von *Australopithecus* bekannt, die noch keinen solchen Präzisionshandgriff erlaubten, und dann klaffte eine Fossillücke bis zum 0,8 MA alten *Homo antecessor*, der bereits die modernen Handmerkmale wie HN und HS aufwies. Der 1,4 MA alte Handknochen von Kaitio zeigt nun, dass die moderne Handanatomie damals bereits etabliert war – parallel zum Acheulean. Offenbar waren die Menschen auf HE-Niveau schon so abhängig von der Werkzeugtechnologie (einhergehend mit dem Aufkommen des Acheulean), dass die Selektion schon frühzeitig die moderne Handanatomie hervorbrachte, u.a. abgeleitete Merkmale des Daumens, der Karpo-Metakarpgelenke u.a.. Schon vor 1,42 MA waren jene Merkmale vorhanden, die die Hände von HSS und HN von den Händen der Australopithecinen unterscheiden (Sci. 340: 426; PNAS 111: 121).

Im Jahr 2015 wurde sogar von einem 1,84 MA alten recht modernen Fingerknochen (OH 86) von Olduvai Gorge/Tansania berichtet, der gerade und länger war als die Fingerknochen jener Australopithecinen und HH, die man in der Nähe gefunden hatte. Am stärksten ähnelt dieser Fingerknochen frühen HS. Offenbar lebten zu jener Zeit modern aussehende Homininen (jedenfalls mit moderner Handanatomie) neben primitiveren Homininen gleichzeitig in derselben Region (Nat. 524: 391).

Nach einer Theorie wurde die moderne Anatomie der Hand vor allem durch das Zerbrechen von Knochenmark beeinflusst, das sehr begehrt war, aber einen höheren Kraftaufwand erforderte als Nüsse zu knacken oder Fleisch zu zerkleinern. Experimente zeigten, dass sowohl das Aufbrechen von Knochen wie die Herstellung von Steinwerkzeugen mehr Kraft erforderten: allein die Kraft, die für das Zerknacken von Nüssen oder Zerteilen von Fleischstücken erforderlich war, hätte nicht ausgereicht, um die Anatomie der menschlichen Hand grundlegend zu verändern. Wesentlich mehr Kraft wird schon für das Herstellen von Faustkeilen benötigt, und am meisten Kraft für das Aufbrechen von Knochen. Der höchste Kraftaufwand entsteht dabei an Daumen, Zeigefinger und Mittelfinger. Der hohe Nährwert von Knochenmark oder Rückenmark könnte dann die Geschicklichkeit des Menschen weiter gefördert haben. Strittig ist, ob schon AAFRI eine menschenähnliche Hand hatte und sie auch so benutzte (nach www.antropus.de).

Feuer:

Früher wurde dem HE auch die **Nutzung des Feuers** ab 1,4-1,6 MA zugesprochen (so auch in Roots S. 56: Koobi Fora, Turkana-See, Nordkenia), neuerdings wird die nachgewiesene Erhitzung der Knochen auf über 500 Grad jedoch auf natürliche Ereignisse zurückgeführt (so z.B. bei Nachuntersuchungen in der Lokalität Zhoukoudian, China, 770.000 +/- 80000 J., die bisher als älteste sichere Feuerstelle galt; so fanden sich z.B. keine Aschen und Anzeichen für Feuerstellen, sondern nur angebrannte Tierknochen, die genauso auf einem natürlichen Feuer beruhen können). Eine Studie aus dem Jahr 2018 nach neuer dreijähriger Grabungskampagne belegte dann aber durch Asche, verbrannte Tierknochen und angekohlte Steine, dass der Pekingmensch hier tatsächlich vor ca. 600 TA Feuerstellen unterhielt.

Erst im Jahre 2004 wurden dann als gesichert und plausibel geltende Hinweise auf Feuernutzung (gezielte Feuerstellen, „Herde“) in 790.000 Jahre alten Ablagerungen in Israel (Gesher‘enot Ya aqov) publiziert. Die räumliche Verteilung der angebrannten Steinwerkzeuge bzw. -fragmente und des verkohlten Holzes bzw. verkohlter Samen (angesengte Steinwerkzeuge in Clustern) sowie der geringe Anteil von Holzresten und Steinwerkzeugen mit Feuerspuren deuten hier darauf hin, dass das Feuer vom Menschen gezielt (im Sinne von speziellen Feuerstellen) eingesetzt wurde. Nur weniger als 2 % der Reste von Holz und Steinwerkzeugen zeigen Feuerspuren, wogegen bei natürlich bedingten Feuern ein höherer Prozentsatz zu erwarten wäre; an bestimmten Stellen dominieren die Artefakte und Mikroartefakte mit Feuerspuren allerdings. Unklar ist der Urheber der Feuer (HE? keine Körperfossilien). Bekannt ist, dass die Menschen dort am Ufer eines Sees lebten, aktiv Tiere jagten, Fleisch verarbeiteten, Knochenmark aus Knochen gewannen, verschiedene Gesteine abbauten und transportierten (für Zwecke der Werkzeugherstellung) und Pflanzennahrung sammelten.

Fraglicher sind dagegen vermeintliche um 500.000 J alte Nachweise für Feuerstellen aus Europa und der Levante (Sci. 304, 663 + 725). In Europa fanden sich angekohlte Tierknochen und Holzkohlestückchen in der Höhle Sandalja I bei Pula/Istrien (Alter ca. 1,0 MA). 1,0 MA alt ist auch eine Feuerstelle in der Wonderwerk-Höhle in Südafrika.

Wie Experimente zeigten, sollen gezielt entfachte Lagerfeuer im Boden andere magnetische Signale hinterlassen als zufällige Buschfeuer. Nach dieser Methode wären 1,5 MA alte Feuerstellen in Asien und Afrika doch bereits als Lagerfeuer anzusprechen (wobei offen bleibt, ob der Mensch in der Lage war, diese selbst zu entfachen, oder sich aus natürlichen Feuerquellen bediente bzw. lediglich gelernt hatte, natürlich entstandene Feuer auf Dauer zu erhalten) (DAWKINS S. 60).

Immerhin wurde 1999 eine Theorie publiziert (Sci. 283, 2004), dass die plötzliche Zunahme des Hirnvolumens vor ca. 1,8 MA auf dem Genuss gekochter Wurzeln und Knollen beruhen könnte (was die kontrollierte Beherrschung des Feuers voraussetzen würde). Da sich nach neueren Befunden auch Australopithecinen schon von Fleisch ernährten (s. Pliozän, C3/C4-Studien an AAFRI), kann das plötzliche Gehirnwachstum nicht durch einen plötzlichen Übergang zu fleischlicher Ernährung z.B. als Folge der Werkzeugtechnologie erklärt werden, und eine Ernährung aus 60 % gekochten Wurzeln (wie bei rez. afrikan. Urvölkern), aber ohne Fleisch, ergibt 43 % mehr Kalorien als eine Ernährung aus Nüssen, Beeren und rohen Wurzeln, während eine Ernährung mit 60 % Fleisch nur einen Vorteil von 20 % erbringt. Entscheidend ist dabei aber das Kochen, da dies schwerverdauliche Kohlenhydrate in süße, leicht absorbierbare Kalorien verwandelt. Auch moderne Jäger-Sammler-Kulturen leben überwiegend von Pflanzen, und selbst Menschenaffen (z.B. Schimpansen in einer trockenen Region des Kongo) graben armtief in die Erde, um an Knollen zu gelangen. Das Sammeln, Bevorraten und Kochen könnte dann auch Einfluss auf die Familienstruktur und Geschlechterrollen gehabt haben, bis hin zur Abnahme des Sexualdimorphismus hinsichtlich der Körpergröße. Problematisch ist aber das Fehlen jeglichen fossilen Nachweises für frühe Feuerstellen, wobei allerdings Feuer zum Kochen von Wurzeln viel weniger Spuren hinterlassen haben könnten als solche zum Braten von Fleisch (z.B. übriggebliebene Knochen). Veränderungen an den Langknochen eines ca. 1,5 MA alten Fundes aus Koobi Fora sprechen für eine Hypervitaminose verursacht durch übermäßigen Konsum rohen Fleisches (PROBST 2002 S. 172).

Experimentell konnte gezeigt werden, dass die Energieausbeute sowohl beim Kochen von Fleisch wie auch von stärkereichen Knollen deutlich erhöht ist. Kochen beeinflusst das Energiebudget in erheblichem Umfang (PNAS 108, 19199).

Für einen recht frühen Übergang zu fleischlicher Ernährung sprechen auch molekular-kladistische Studien an den drei den Menschen befallenden Bandwurmart (*Taenia*: der mind. 10 m lange Rinderbandwurm, der bis 3 m lange Schweinebandwurm, und der mit dem Rinderbandwurm nahe verwandte *T. asiatica*, der von Schweinen und gelegentlich von Rindern übertragen wird). Da sich der Rinderbandwurm und die mit ihm nahe verwandte Art schon vor 0,78 bis 1,7 MA voneinander getrennt haben, müssen sie bereits damals den Menschen besiedelt haben; offenbar haben Menschen zweimal unabhängig voneinander im Rahmen ihres Fleisch- bzw. Aaskonsums Bandwürmer im subsaharischen Afrika aufgenommen; einmal die Linie zum Rinderbandwurm (aus der dann die zweite Art hervorging, wahrscheinlich nach der Auswanderung nach Eurasien) und einmal die Linie zum Schweinebandwurm. Die Haustiere sind also nicht die primäre Quelle dieser Bandwürmer, sondern wurden erst vom Menschen infiziert, der schon lange zuvor der Hauptwirt dieser Bandwürmer geworden war. Hierzu passt, dass alle den Menschenbandwürmern nahe verwandten Arten bei afrikanischen Raubtieren parasitieren (als Hauptwirt); Zwischenwirte für die Larvenstadien sind dagegen afrikanische Huftiere, besonders Antilopen, Kaffernbüffel. Wahrscheinlich aßen die Frühmenschen deren infiziertes Fleisch; allmählich passten sich die Bandwürmer immer besser dem Menschen an; er wurde dann zum Hauptwirt (im Sinne des „Raubtiers“), so dass die geschlechtsreifen Stadien dieser Bandwürmer in anderen Fleischfressern nicht mehr leben konnten (Spektr. Wiss. 10/2004 S. 110).

Neben dem Erhitzen von pflanzlicher Kost wird aber vor allem auch dem Erhitzen von Fleisch eine entscheidende Rolle bei der Gehirnvergrößerung zugesprochen (Natw. Ru. 12/07, 649). Bei einem neugeborenen Menschen benötigt das Gehirn 60 % des Grundumsatzes, beim Erwachsenen 25 %, bei Menschenaffen nur 8 %; dennoch haben Menschen keinen höheren Energiebedarf als gleich große Säuger mit kleinerem Gehirn; der Grundumsatz einer kleinen Frau entspricht dem eines großen Schimpansen. Der erhöhte Energiebedarf des Gehirns kann folglich nur durch höherwertige Nahrung (Fleisch) gedeckt werden; dadurch reichen geringere Nahrungsmengen, die gastrointestinalen Organe können verkleinert werden, die bei der Verdauung eingesparte Energie steht dem Gehirn zur Verfügung. Die zunehmende Gehirngröße ging dann einher mit einer Verzögerung der ontogenetischen Entwicklung; bei Primaten korreliert die Gehirnvergrößerung mit einer Verlangsamung der Stoffwechselraten und einer

Verlängerung der Jugendzeit sowie Verlängerung der Lebensdauer; schon bei HE zeigt die Gebissentwicklung eine Verlängerung der Kindheit an.

Die zusätzliche Energie für das Gehirn soll neben der Verkleinerung der Eingeweideorgane insbesondere durch bessere Nahrung gewonnen worden sein, wobei dem Erhitzen des Fleisches eine Schlüsselrolle zukommt (durch Erhitzen des Fleisches wird weniger Energie für die Verdauung benötigt). Für eine Schlüsselrolle des Erhitzens spricht der Umstand, dass die Hominiden schon vor 2,7 MA in der Lage waren, mit Steinwerkzeugen Tierkadaver aufzubrechen und Knochenmark zu gewinnen, die Gehirngröße sich aber erst 1,1 MA später (vor 1,6 MA) verdoppelt hatte. Der Konsum rohen Fleisches soll diese Verdoppelung nicht allein ausgelöst haben können, außerdem hatten sich beim HE die Zähne verkleinert; beides spricht für ein Erhitzen des Fleisches, das dadurch weicher und besser resorbierbar wird. Problematisch an dieser eigentlich plausiblen Theorie ist nur der Mangel an Feuerstellen entsprechenden Alters. Zwar gibt es 1,5 MA alte Fundstellen mit angekohlten Knochen und Steinwerkzeugen in Ost- und Südafrika, aber es lassen sich nirgends natürliche Feuer ausschließen, und hätte HE Feuer zum Braten von Fleisch regelmäßig benutzt, sollte es viel mehr derartige Fundstellen mit assoziierten Lagerfeuern geben. Man geht daher davon aus, dass der Mensch zwar schon vor 800000 J (naA: 1,0 MA: Wonderwerk-Höhle) das Feuer kontrollieren konnte, aber erst vor wenig mehr als 100000 Jahren zur Nahrungszubereitung nutzte; diese relativ junge Nutzung soll dann den letzten Schub der Gehirnvergrößerung beim HN und beim HS ausgelöst haben. Somit bleibt offen, in welcher zeitlichen Reihenfolge folgende vier Faktoren zur Gehirnvergrößerung beitrugen:

- höherer Fleischverzehr
- Reduktion der Verdauungsorgane
- Erhitzen der Nahrung (besonders des Fleisches)
- ggf. effizientere aufrechte Fortbewegung (Natw. Ru. 12/07, 649).

Eine andere Theorie (von Gehirnforschern) zur Vergrößerung des Gehirns geht dagegen davon aus, dass sie auf dem evolutionären Druck beruht, immer raffinierter schwindeln zu müssen (die Fähigkeit, Lügen anderer zu erkennen, und die gleichzeitige Perfektionierung der eigenen Lügen könnten danach die Triebfeder für die Entwicklung der Intelligenz gewesen sein). Ohne Täuschung und Irreführung sei komplexes Beziehungsleben undenkbar. Lügen ist eine beachtliche intellektuelle Leistung, die mit deutlich erhöhten Aktivitäten in bestimmten Hirnfeldern einhergeht. Täuschen und Tricksen soll bei Affen zur Entwicklung des Denkens beigetragen haben und auch die Intelligenzentwicklung des Menschen gefördert haben. Affen nutzen Tricks, um Artgenossen zu überlisten und sich Vorteile zu verschaffen, z.B. an bestimmte Früchte zu gelangen. Auf diese Weise können Nachteile für den Einzelnen in einer Solidargemeinschaft ausgeglichen werden, z.B. bei Konkurrenz um Nahrungsmittel oder Geschlechtspartner.

Der sozialen Kompetenz steht die asoziale Kompetenz gegenüber, d.h. die Fähigkeit, andere zum eigenen Vorteil zu manipulieren. Lügen sollen als „Wetzstein der Intelligenz“ die Hirnentwicklung vorangetrieben haben, und Studien mit Menschenaffen fanden eine positive Korrelation zwischen dem Anteil des Neocortex und der Fähigkeit, andere zu täuschen.

Lügen als wichtiger Bestandteil intellektueller Fähigkeiten bei Primaten hat auch positive Seiten: es erfordert, sich in Artgenossen hineinzusetzen („Gedankenleser“; „Lügendetektor“), was aber gleichzeitig die Grundlage für Empathie (Verstehen) ist und damit auch zur Sympathie (Mitleid) führen kann. Letzteres ist aber Voraussetzung für die Motivation, andere zu unterstützen (DAZ 157: 1460).

So könnten Lügen und Täuschen im Laufe der Zeit auch die Voraussetzungen geschaffen haben, dass sich Fähigkeiten entwickelten, die soziales Handeln und Altruismus ermöglichten.

Auch Schimpansen lügen gezielt, wie man an einer Schimpansin feststellte, die von Geburt an in einer Familie aufgewachsen war und eine einfache amerikanische Zeichensprache (140 Zeichen) gelernt hatte („Lucy“ in der Familie Temerlin). Der diesbezügliche Dialog ist zugleich ein Beweis für das Bewusstsein der eigenen Existenz (Wikip.).

50 % der Zunahme des Hirnvolumens erfolgte in dem Zeitraum zwischen 800.000 und 200.000 Jahren (Nat. 480, 43). Bisher ging man von einem komplementären Verhältnis zwischen Hirn- und Darmgröße aus; die für ein großes Gehirn notwendige Energie würde bei *Homo* und anderen Säugetieren durch Reduzierung der Darmgröße andernorts eingespart (expensive-tissue-Hypothese). Die Hypothese geht von einem hohen Energiebedarf des Darms aus, wobei die

Darmgröße bei Primaten negativ mit der Hirngröße korreliert. Einen reduzierten Darm können sich nur Primaten mit Zugang zu hochwertiger Kost leisten. Da sich die Qualität der Nahrung der frühen Menschen vor 2,5 MA verbesserte (Zugang zu Fleisch und anderen neuen Nahrungsquellen), konnte der Darm ab diesem Zeitpunkt kleiner werden. Die damit verbundene Energieersparnis erlaubte dann in einer positiven Rückkoppelung die Vergrößerung des Gehirns. Soweit die klassische Theorie.

Neue Untersuchungen an 100 Säugetierarten (darunter 23 Primatenarten) deuten dagegen darauf, dass das Fettgewebe anstelle des Darmes steht: eine negative Korrelation zwischen Hirngröße und Menge des Fettgewebes (aber keine Korrelation der Hirngröße mit der Masse von Darm, Leber oder anderen vermeintlich energetisch aufwendigen Organen).

Weder bei den Säugern als solchen noch an nicht-hominiden Primaten ließ sich eine negative Korrelation zwischen der Gehirngröße und der Größe des Darmsystems oder eines anderen energetisch kostspieligen Organs feststellen. Das macht es unwahrscheinlich, die menschliche Enzephalisation auf die Reduktion des Verdauungstraktes zurückzuführen.

Offenbar ist Energieersparnis im Verdauungssystem keine Voraussetzung für ein großes Gehirn. Es sieht stattdessen nun so aus, dass vermehrtes Körperfett oder vergrößertes Gehirn konkurrierende Strategien darstellen, sich vor dem Verhungern zu schützen. Körperfett ist eine energetisch relativ wenig aufwendige Strategie, Phasen von Futtermangel zu überleben. Die Anlage von Körperfett kann dagegen in Tiergruppen mit größeren Gehirnen reduziert werden, da die größeren Gehirne die Möglichkeit bieten, höherwertige Nahrung zu beschaffen oder die energetischen Kosten anderer Lebensfunktionen zu reduzieren.

Allerdings findet sich innerhalb der Primaten keine reziproke Korrelation zwischen Gehirngröße und Fettreserven, was die Autoren allerdings darauf zurückführen, dass sie ihre Untersuchungen an in Gefangenschaft gehaltenen Primaten durchgeführt hatten, sowie an abweichenden Methoden, wie die Primaten Fett speichern. HSS verfügt neben einem großen Gehirn auch über große Fettdepots – eine duale Strategie, sich vor dem Verhungern zu schützen (Nat. 480, 43).

Hinzu traten weitere Strategien und sich gegenseitig verstärkende Eigenschaften wie gemeinschaftliche Fürsorge, bessere Nahrung, Vorbeugung vor Mangelzeiten durch große Fettspeicher; energiesparender zweibeiniger Gang.

Fettspeicher sind nur moderat energieintensiv (einmal abgesehen von dem Energieaufwand, das Fett mit sich herum zu transportieren), ermöglichen es aber, Zeiten der Nahrungsknappheit zu überstehen. Sie werden ebenso wie das Gehirn (letzteres im Sinne „intellektueller“ Leistungen) als ein Puffer gegen das Verhungern gesehen. Früher diskutierte man Fett und Gehirn als Alternativen, heute sieht man den Effekt komplementär. Bei Primaten findet sich (im Gegensatz zu anderen Säugern) keine negative Korrelation zwischen der Gehirngröße und der Größe der Fettspeicher.

Menschen haben einen für Säugetiere dieses Körpergewichts normalen Grundumsatz. Die Fettspeicher sind aber größer als bei Schimpansen und Bonobos. Berechnet man nur den Grundumsatz des fettfreien Gewebes, ist dieser beim Menschen daher deutlich höher. Die Gehirnvergrößerung muss daher (neben der Zunahme der Fettgewebe) auch mit einer wachsenden Nettoenergieaufnahme verbunden gewesen sein. Frühe *Homo* deckten ihren steigenden Nahrungsbedarf durch verbesserte Nahrungsqualität (Fleisch, Knochenmark), aber auch durch kognitive Puffer wie Vorsorge und Teilen. Das Teilen entstand dabei im Rahmen der Kooperation bei der Versorgung der Kinder und im Zusammenhang mit dem jetzt erheblichen Fleischverzehr.

Von Untersuchungen an Säugetieren ist bekannt, dass die Unterstützung bei der Nahrungsbeschaffung für Dritte ein größeres Gehirn begünstigen kann. Menschenaffenmütter können nur alle 5 bis 8 Jahre ein Junges bekommen, da sie dieses ohne fremde Hilfe aufziehen.

Auch die zweibeinige Fortbewegung half, Energie zu sparen (im Vergleich zum Klettern oder vierfüßiger Fortbewegung). Die Senkung der energetischen Kosten der Fortbewegung stellt damit eine wichtige Grundvoraussetzung sowohl für die Gehirnvergrößerung wie für den großen Fettspeicher dar und ermöglichte so erst die beiden unterschiedlichen Überlebensstrategien für Zeiten des Nahrungsmangels. Die Vergrößerung des Gehirns beruht demnach auf dem Zusammenwirken folgender Faktoren:

- verbesserte Nahrungsqualität
- gemeinsame Aufzucht des Nachwuchses (Hilfe, Teilen)
- Senkung des energetischen Aufwands der Fortbewegung
- kognitive Pufferung von Situationen des Nahrungsmangels
- physiologische Pufferung von Situationen des Nahrungsmangels (Fettspeicher)

Aktive Jagd? Es ist nach wie vor (2010) strittig, ob frühe HE/*H. ergaster* bereits aktive Jäger waren oder als Aasfresser von der Beute der großen Raubtiere lebten. An vier 1,3 MA alten Fundhorizonten einer Fundstelle („BK“: Kanjera South, Kenia, → s.u.) in Olduvai fanden sich insgesamt über 1000 Stücke von Tierknochen, darunter von 30 *Pelorovis*-Rindern und zwei *Sivatherium*; beides Taxa > 400 kg. 181 Knochen wiesen Schnittmarken auf, 172 Marken deuten auf Hammerschläge; dem stehen lediglich 45 Bissmarken von Karnivoren gegenüber. Die Schnittmarken fanden sich an Knochen über den ganzen Körper des Tieres verteilt. Dies spricht dafür, dass das Tier als Ganzes von Menschen geschlachtet worden war. Außerdem fanden sich diese Marken auch an Knochen, an denen sie nicht zu erwarten gewesen wären, wenn die Menschen erst sekundär (nach den Karnivoren) Zugang zu den toten Tieren gehabt hätten. Im Kontext fanden sich auch einige Hominiden-Knochen, die unter Vorbehalt zu *H. ergaster* gestellt wurden. Möglicherweise hatten vor 1,3 MA kulturelle und demographische Entwicklungen (wie z.B. größere soziale Gruppen) die Voraussetzungen zur Jagd größerer Tiere geschaffen. Allerdings können die Befunde auch damit erklärt werden, dass die Frühmenschen in einem kollektiven Akt die Beutegreifer, die die Beute frisch geschlagen hatten, in die Flucht trieben, wie es noch heute bei den Hadza Tansanias üblich ist (Sci. 329, 1464).

Auf jeden Fall ist inzwischen bekannt, dass HE relativ mehr Fleisch verzehrte als HH und *Australopithecus*. Er führte wohl bereits ein primitives Jäger-Sammler-Dasein und nutzte wohl auch Aas. Der Kohlenhydrat-Anteil in der Nahrung war aber noch deutlich niedriger als heute: er liegt bei modernen Jäger-Sammler-Kulturen bei 35 % des Energiebedarfs. Erst mit dem Ackerbau stieg der Anteil auf 50 % (in modernen Agrargesellschaften).

Grundsätzlich gilt, dass die Homininen wie *Australopithecus* zunächst immer mehr C4-Pflanzen zu sich nahmen (Gräser, Seggen – diese Gräser breiteten sich in ariden, heißen Regionen Afrikas aus, als es in Afrika trockener wurde, während gleichzeitig der Anteil der C3-Pflanzen abnahm). Aus den Untersuchungen von Isotopen und Zahnabrasionsmustern folgert man nun, dass sowohl Australopithecinen wie frühe *Homo* vor allem in trockenen Zeiten überwiegend tierische Nahrung nutzten, wobei sich der Fleischkonsum allmählich steigerte, vor allem als sich **vor 1,8 MA die Savannen heutigen Typs ausbreiteten**, wovon die Huftiere profitierten; HE fand jetzt mehr Aas und Jagdwild (Spektr. Wiss. 10/2011, 62).

Wurfverhalten: Es stellt sich die Frage, seit wann die Menschen in der Lage sind, Gegenstände gezielt und mit hohen Geschwindigkeiten zu werfen. Voraussetzung dafür ist das Zusammentreffen mehrerer anatomischer Merkmale, die es ermöglichen, zunächst auf elastische Weise einen Energievorrat in der Schulter aufzubauen und dann plötzlich in Bewegungsenergie umzusetzen. Diese anatomischen Merkmale traten erstmals vor ca. 2 MA beim HE auf. Es gibt Hinweise, dass HE schon vor 1,9 MA große Beute jagte. **Das Jagen spielte offenbar eine große Rolle bei der Evolution der Gattung *Homo*, und die Fähigkeit, gut werfen zu können, könnte einen starken Selektionsvorteil bei den frühen Jägern ausgelöst haben** (Nat. 498, 483).

Der Mensch als Jäger (BdW 11/2014: 26 ff):

Älteste Hinweise auf aktive Jagd:

2,0 MA (Kanjera South, Viktoria-See, Kenia): Tausende Steinwerkzeuge; massenweise Tierknochen, die zur Markgewinnung aufgeschlagen waren; meist junge Antilopen, kaum Raubtierspuren. Das spricht dafür, dass die Menschen hier die eigene Beute zerlegten, denn Raubtiere hätten kleine Antilopen wohl gleich selbst vollständig gefressen. **Die Fundstelle gilt als der älteste überzeugende Hinweis auf menschliche Jagd.**

1,8 MA: eine Fundstelle in Tansania (ZFK Zinje) mit zahlreichen Resten herangeschleppter und geschlachteter Tiere (Wasserböcke, Gnus usw.), deren Altersverteilung für aktive Jagd spricht (würde es sich um Aas handeln, das andere Beutegreifer erbeutet hätten und dann von den Menschen übernommen worden wäre, würden die erlegten Tiere eine andere Altersstruktur zeigen – besonders Jungtiere und sehr alte Tiere). Das Altersprofil ähnelt jenem der Beutetiere heutiger Hadza (Tansania) und San-Buschleute, die mit Pfeil und Bogen jagen.

Wurfspeere wurden möglicherweise schon viel früher benutzt, als ihre Fossilüberlieferung andeutet. Während in Schöningen vor ca. 300 TA geschnitzte Holzspeere verwendet wurden, gibt es sehr konkrete Hinweise aus Afrika, dass fast zur gleichen Zeit (280 TA) in Äthiopien schon zusammengesetzte Wurfspeere im Einsatz waren, d.h. Holzschäfte mit daran gehefteten Steinspitzen aus Vulkanglas – die modernsten Waffen zu jener Zeit. Dies wäre ein Hinweis auf eine viel längere Tradition von Wurfspeeren. Zusammengesetzte Speere verringern auch das eigene Verletzungsrisiko bei der Jagd nach Beute. Umstrittene neue Daten legen den Beginn dieser Technik in Afrika sogar auf ca. 0,5 MA zurück (Kathu Pan, Südafrika, Steinwerkzeuge, die wie Pfeilspitzen aussehen, die an hölzerne Schäfte gebunden wurden).

Die anatomischen Voraussetzungen für das gezielte, weite Werfen entstanden schon viel früher. Menschenaffen können nur sehr hilflos, nicht weit und ungezielt werfen. Eine Präadaptation an das Werfen (wie schmale Hüfte, daher kann der Oberkörper besser gedreht werden, und weniger stark gedrehte Oberarmknochen) findet sich schon bei AAFAR, dürfte dabei aber lediglich dem aufrechten Gang und noch nicht dem gezielten Werfen gedient haben.

Wesentlich sind Veränderungen im Bau der Schulter, die sich ab etwa 2 MA finden, vor allem die seitlich gedrehte Schulterpfanne. Arm- und Schultermuskeln müssen viel kinetische Energie gewinnen, um sie dann plötzlich und stoßartig freizusetzen. Die Veränderungen, die dem Werfen dienen (wie z.B. die Änderungen im Schulterbereich) gehen mit Verschlechterungen im

Klettervermögen einher (das u.a. Schutz vor gefährlichen Tieren bot); eine solche Veränderung kann also nur positiv selektiert werden, wenn die damit verbundenen Vorteile die Nachteile (beim Klettervermögen) überwiegen. Dies spricht dafür, dass die Menschen schon vor ca. 2 MA mittels Wurfbjekten Tiere aktiv jagten (eigene Anmerkung: oder mit Steinwürfen Raubtiere von deren oder eigener Beute vertrieben?).

Die Jagd (bzw. die Selektion von Eigenschaften, die der Jagd dienlich waren) dürfte den entscheidenden Impuls für die Menschwerdung geliefert haben:

- z.B. Perfektionierung des aufrechten Ganges, Entwicklung zum Ausdauerläufer. Im Sprint sind zwar viele Tiere schneller, als Ausdauerläufer ist der Mensch aber überlegen und könnte beim Marathon sogar ein Pferd besiegen. Der Mensch konnte damit Tiere dank seiner Ausdauer zu Tode hetzen. Kurze Zehen, große Gelenkoberflächen im Bein und lange Achillessehnen als Indiz für Dauerläufer sind ab ca. 2 MA nachweisbar.
- Viele Schweißdrüsen, die der Abgabe der überschüssigen Wärme beim Ausdauerlauf dienen, dürften auf *Homo-ergaster*-Niveau etabliert gewesen sein (dem an Ausdauerlauf angepassten Körperbau nach zu urteilen), was dann auch bedeuten würde, dass schon *Homo ergaster* kein Fell mehr besaß.
- Fleischkonsum führt zur Vergrößerung des Gehirns, was dann positive Rückkoppelungseffekte (bessere Werkzeuge, bessere Zusammenarbeit/Koordination) usw. bedingt. (BdW 11/2014: 26 ff).

Zahnpflege: Interproximale Furchen zwischen allen Unterkieferzähnen eines auf 1,4 bis 1,3 MA datierten *H. ergaster* stammen wahrsch. von der Anwendung von Zahnstochern oder „Zahnseide“; älteste Hinweise auf Zahnstochergebrauch aber bei einem 1,84 MA alten HH (s. Pliozän) sowie einem ca. 1,77 MA alten Dmanisi-Menschen (wodurch eine lokale Parodontitis ausgelöst wurde).

Allerdings benutzen auch Schimpansen schmale Zweige zur Zahnreinigung und zur Entfernung lockerer Milchzähne, sowohl für sich selbst als auch zur Anwendung bei Artgenossen (Sci. 288, 1747).

Planendes Denken: früher nahm man an, dass sich vorausplanendes Denken erst vor 60.000 J. entwickelt hat: bis zu diesem Zeitpunkt wurden Steinwerkzeuge für das Aufschließen von Beute an Ort und Stelle neben dem Beutetier hergestellt und nicht als Vorrat mitgeführt (s. aber: Pliozän: 2,6 MA, Ostafrika, Fundstelle von *Homo*-artigen Extremitätenknochen und Steinwerkzeugen, die an das betreffende Seeufer mitgebracht worden sind, da lokal gar kein Rohmaterial verfügbar war).

Aber: **Plastik** einer weibl. Figur 233.000 – 800.000 J. alt (Golan-Höhlen), aufgrund mikroskopischer Analyse eindeutig handgefertigt. Aus Bilzingsleben (350000 – 400000 J., Datierungsspanne; naA 320000 J; begleitende Hominidenknochen: *Homo erectus* mit großer Ähnlichkeit zu „*Sinanthropus*“ und Arago II und XIII; naA. *H. heidelbergensis*) Knochen mit dekorativen parallelen Einschnitten. Wahrscheinlich mehrere Jahrhunderttausende alt sind zwei einfache Petroglyphen in einer Höhle in Indien. Steinwerkzeuge auf der Insel Flores (1,0 MA) sprechen für die Seetüchtigkeit des HE (Details s.u.). Auch die technisch perfekten Holzspeere von Schöningen erforderten auf jeden Fall planendes, vorausschauendes Denken.

Hüttenbau?: Im unteren Teil der geologischen Stufe (Bed) I der Olduvai-Schlucht (ca. 1,75 MA) wurde eine Struktur gefunden, die als ältester Hüttengrundriss bzw. Struktur für einen Windschirm interpretiert wurde, in Form eines rundlichen Areals (Ringes, 4,30 x 3,70 m) aus dicht beieinander liegenden Flussgeröllen (naA Basaltrümmern) mit einem Durchmesser von fast 5 m; im Inneren fanden sich Steingeräte und Tierknochen. Allerdings lässt sich nicht sicher sagen, ob es sich wirklich um eine Hütte handelte (als Basis einer Reisighütte?). Unklar ist auch, wer der Erbauer ist (HH? HE?) (Roots S. 56). Möglicherweise auch eine Steinmauer als Schutz vor Wind und Sonne oder aber die Stütze eines Windschirmes, der aus Ästen, Gras usw. hergestellt wurde (HOFFMANN E.).

Ein 1,6 MA alter Steinkreis (6 x 3 m) wurde aus Äthiopien berichtet (Melka Kunture); im Inneren Steinwerkzeuge und Tierknochen. Kleine Steinhaufen werden als Stützen für Äste für eine Hütte interpretiert, die mit Zweigen bedeckt war (HOFFMANN E.).

Daran schließt sich zeitlich der 650.000 Jahre alte Hüttenrest von Prezletice (Prag-Ost) an (s. unten unter „Homo heidelbergensis“; 3 x 2 m; an drei Seiten durch steile Felsen und an der anderen Seite durch Seeufer begrenzt).

Ontogenie/Zahnentwicklung:

Nach neueren Untersuchungen zum Wachstumsmodus des Zahnschmelzes verlief die Zahnentwicklung bei HE noch relativ schnell, der Durchbruch des 1. Molaren beim Jungen von Nariokotome etwa mit 4 Jahren (danach wäre der Junge schon mit 8 und nicht erst mit 12 Jahren verstorben), bei den HE von Sangiran (Java) bei 4,4 Jahren (2. Prämolare und 2. Molar mit 7,6 Jahren). Die Kronenbildung verlief am schnellsten bei *Paranthropus*, gefolgt von HE (Junge von Nariokotome, *H. ergaster*), gefolgt von *Australopithecus*, gefolgt (in großem Abstand) von HS. Neueste Daten deuten auf ein Alter des Jungen von Nariokotome von nur 8 Jahren in einer und 9 bis 10,5 Jahren in einer zweiten Studie (anno 2008; Sci. 322, 1040).

(Zum Vergleich: Durchbruchzeiten von M1 bei Menschenaffen: Orang 4,6 Jahre; Gorilla 3,8 Jahre; Schimpanse 4,0 Jahre; PNAS 107, 1035).

Nach anderen Erkenntnissen verlief die Zahnentwicklung bei HE allerdings nicht wesentlich langsamer als bei den Australopithecinen (*Australo-*, *Ardipithecus*, *Kenyanthropus*, *Paranthropus*) und *Homo habilis*, und HE steht in diesem Merkmal den Australopithecinen und HH sowie den modernen und fossilen Menschenaffen (einschl. *Proconsul*) näher als den modernen Menschen und HN. Und dass die Zahnentwicklung bei HE/*H. ergaster* sich nur geringfügig von derjenigen der Australopithecinen s.l. unterscheidet, passt zu dem Befund, dass die relative (!) Hirngröße bei HE ebenfalls nur geringfügig größer als bei Australopithecinen ausfällt. Man nimmt an, dass ein Zusammenhang zwischen der Zunahme des Hirnvolumens und der Verlängerung der postnatalen Entwicklungsperiode besteht (so existiert bei Primaten eine Korrelation zwischen Zahnentwicklung und der Größe von Gehirnkomponten, die mit Lernen und Bewusstsein zu tun haben). Wenn somit HE hinsichtlich seines Hirnvolumens und seiner Zahnentwicklung (d.h. Länge der postnatalen Entwicklung) noch nicht weit über die Australopithecinen fortgeschritten war, andererseits aber modernen Menschen in Bezug auf Körperhaltung, Beinproportionen und Körpergröße schon sehr ähnelte, so deutet dies auf eine Mosaikentwicklung, **wobei sich die menschentypische verzögerte Ontogenie und Hirngröße erst deutlich später entwickelten als**

die menschentypische Körperstruktur. Das langsame Schmelzwachstum, was für moderne Menschen typisch und mit einer verlängerten Wachstumsperiode assoziiert ist, wird erstmals bei HN beobachtet. Dies bedeutet andererseits aber auch, dass der dicke Zahnschmelz der modernen Menschen nicht homolog zum dicken Zahnschmelz früher Homininen ist, da der dicke Zahnschmelz des modernen Menschen in anderer Weise (verlängerte Schmelzbildungsdauer bei niedrigen täglichen Schmelzbildungsraten) entsteht. **Dicker Zahnschmelz bei frühen Homininen kann somit nicht mehr als ein fortschrittliches Merkmal interpretiert werden, das auf eine kladistische Nähe zum HS deutet** (Nat. 414, 595 + 628). Der Durchbruch des ersten Molaren liegt erstmals beim ca. 0,8 MA alten *Homo antecessor* von Gran Dolina in der Variationsbreite des modernen Menschen, das älteste Indiz für eine deutlich verlängerte Kindheit ähnlich derjenigen des HS.

Auch die Untersuchungen zum Gehirnwachstum beim HE sprechen für eine rasche postnatale Entwicklung, eher affen- als menschenähnlich. Der einzige gut erhaltene Kinderschädel eines HE ist der Schädel von Mojokerto (früher auf 1,81 +- 0,04 MA datiert, wahrscheinlich aber nur 1,43 – 1,49 MA alt), Java; CT-Untersuchungen ergaben, dass es sich um den Schädel eines 0,5 bis 1,5 J alten Kindes (ein Alter unter 0,5 J. kann aber nicht sicher ausgeschlossen werden) handelt, der bereits über 72 – 84 % der durchschnittl. endokranialen Kapazität eines erwachsenen HE verfügte. Der Verlauf des Gehirnwachstums entspricht damit dem der Menschenaffen, nicht der Menschen. Bei den Primaten verlangsamt sich das Gehirnwachstum kurz nach der Geburt, während bei den Menschen das Gehirn zum Geburtszeitpunkt noch relativ klein ist. Bezogen auf Gehirne Erwachsener haben Makaken bei der Geburt schon ein Hirnvolumen von 70 %, moderne Menschen von 25 %; es wächst im ersten Lebensjahr mit derselben Rate wie beim Fetus. Mit 1 Jahr ist dann 50 % der adulten Größe erreicht, mit 10 Jahren 95 %. Große Menschenaffen weisen zum Zeitpunkt der Geburt ein Hirnvolumen von 40 % der adulten Größe auf, 80 % nach Abschluss des ersten Lebensjahres (Schimpanse).

Aufgrund des verzögerten Hirnwachstums beim Menschen benötigen die Kinder längere elterliche Fürsorge; vorteilhaft ist aber, dass ein Großteil des Hirnwachstums in einer „reicheren Umgebung“ erfolgt, d.h. zu einem Zeitpunkt, wo das Individuum schon mit seiner Umgebung interagiert. Eine verlängerte Interaktion zwischen peripheren somatischen Gebieten und sich entwickelnden zugehörigen sensomotorischen Cortexarealen dürfte aber eine Voraussetzung für die Sprache sein.

Das Kind von Mojokerto liegt mit seinen 72 bis 84 % der adulten Hirngröße im Alter von 0 bis 1,5 Jahren auf dem Niveau der großen afrikanischen Menschenaffen (Mojokerto-Kind: 663 ccm; adulte etwa gleichaltrige HE: Dmanisi 600 bis 780 ccm; frühe afrikanische HE i.w.S. wie KNM-ER 3733, -3883, KNM-WT-15000: 804 bis 909 ccm; HE Indonesiens: 813 – 1059 ccm, wobei letztere aber jünger sind). Folglich entsprach die Hirnentwicklung bei 1,8 MA alten HE noch derjenigen der Menschenaffen; damit dürfte er aber keine kognitiven Fähigkeiten gehabt haben, die dem modernen Menschen vergleichbar sind, und die Befunde sprechen auch gegen ein (zumindest differenzierteres) Sprachvermögen (Nat. 431, 299).

Enzephalisation: ein wichtiger Indikator für die geistigen Fähigkeiten stellt die Enzephalisation (Quotient Hirnvolumen/Körpergewicht) dar. Dieser Quotient durchlief eine lange Zeit der Stase zwischen 1,8 MA und einem Zeitpunkt irgendwann zwischen 0,6 und 0,15 MA; irgendwann in dem letztgenannten Intervall nimmt die Enzephalisation stark zu. Dieses betrifft nicht nur die HS-Linie, sondern auch junge HE (vgl. die letzten HE auf Java: typische HE-Merkmale, aber größeres Hirnvolumen) und den HN, bei dem die Enzephalisation wegen des um 30 % höheren Körpergewichts als beim rez. Menschen aber etwas niedriger ausfällt trotz absolut größerer Hirnvolumina. Die Zunahme des Körpergewichts in der Entwicklung von *Homo* (die erst durch die Entstehung des modernen Menschen durchbrochen wird) ohne Zunahme des relativen Hirnvolumens über ca. 1,5 MA hinweg wird z.T. auf die Besiedlung höherer Breiten zurückgeführt, z.T. (da auch in niederen Breiten Fossilien mit hohen Körpergewichten

gefunden werden) auf Konkurrenz der Männer um Erfolg bei Frauen, da bei Affenarten große männliche Körpermassen die Folge einer solchen Konkurrenzsituation darstellen, und möglicherweise funktionierte dieser Selektionsmechanismus auch während der ersten 2 MA von *Homo*; die Zunahme des relativen Gehirnvolumens bei modernen Menschen würde dann teilweise auf einer Selektion zugunsten geringerer Körpermasse beruhen (Nat. 387, 126). Daneben gibt es Theorien, dass die Zunahme der Gehirngröße durch sexuelle Selektion (Partnerwahl) gefördert wurde (DAWKINS S. 229).

Wegweisende neue Erkenntnisse lieferte ein fast komplett erhaltenes weibliches Becken von Gona, Afar-Region, Äthiopien (Sci. 322, 1040 + 1089). Datierung sehr unsicher, irgendwann zwischen 1,77 und 0,16 MA; wahrscheinlich zwischen 1,4 und 0,9 MA; begleitend frühes Acheulean; nach Isotopenstudien semiaride Landschaft, dominiert von C4-Gräsern und grasenden Herbivoren. Aufgrund von Begleitfunden kann es sich nur um HE handeln. Im Gegensatz zu Australopithecinen ist das Becken weit und breit gebaut und ermöglicht die Geburt eines Kindes mit einem Hirnvolumen von 315 ccm, d.h. deutlich größer als bei Australopithecinen. Gleichzeitig war damit ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus in der Anatomie des Beckens etabliert; der Junge von Nariokotome hatte ein eher enges Becken. Allerdings stammt das Becken von Gona auch von einer kleinen Frau (geschätzte Größe zwischen 1,2 und 1,46 m), im Gegensatz zu dem großen Jungen von Nariokotome, der ausgewachsen wohl nach früheren Annahmen 1,85 m erreicht hätte (inzwischen geht man aber von einer geringeren Endgröße aus). Auch weitere Funde von HE (u.a. Dmanisi und andernorts) sprechen dafür, dass das Größenspektrum von HE breiter war als bisher angenommen.

Bereits beim HE hatte sich also die Anatomie des Beckens an die Geburt von Neugeborenen mit vergrößertem Hirnvolumen angepasst. Weder die Anpassung an die thermoregulatorischen Erfordernisse in offenen Landschaften noch an Dauerlauf waren damit für die Evolution der Beckenform bei HE bestimmend (wie man aufgrund des schmalen männlichen Beckens des Jungen von Nariokotome zunächst angenommen hatte), sondern – zumindest bei Frauen im Sinne des Sexualdimorphismus – das gesteigerte Hirnwachstum der Neugeborenen.

Die ältesten fossil erhaltenen weiblichen Becken (AAFAR, 3,2 MA; AAFRI, 2,5 – 2,8 MA) zeigen lediglich Anpassungen an den aufrechten Gang, aber keine speziellen Anpassungen in Hinblick auf den Geburtsvorgang.

Das HE-Becken von Gona ist aus geburtshilflicher Sicht in Relation zur Körpergröße weit gebaut, das Lumen innerhalb der Spanne moderner Frauen, manche Maße sogar größer als bei den meisten modernen Frauen. Da bei Hominoiden – abweichend von anderen Tieren – die Weite des Geburtskanals und die Kopfgröße des Neugeborenen nahezu identisch sind, lässt sich so das mögliche (maximale) Hirnvolumen des Neugeborenen auf 315 ccm berechnen, das sind 30 bis 50 % (Durchschnitt: 34 – 36 %) der adulten Hirngröße von frühpleistozänen HE (Spanne: 600 bis 1067 ccm; Durchschnitt: 880 cm bei N = 18). Diese Quote liegt zwischen derjenigen der Schimpansen (40 %) und modernen Menschen (28 %).

Das Alter des Kindes von Mojokerto wurde zwischenzeitlich auf 0,5 bis 1,5 Jahre reduziert (s.o.). Zusammen mit dem Becken von Gona sprechen beide Befunde dafür, dass **das pränatale Hirnwachstum von frühpleistozänen HE bereits demjenigen des modernen Menschen entsprach, während das postnatale Wachstum von Gehirn und Körper schneller (intermediär zwischen Schimpanse und Mensch) verlief.**

Das Becken von Gona zeigt auch in den *äußeren* Maßen eine große Breite (breiter als im Mittelwert moderner Frauen), was – bei dem kurzem Körper – für einen sehr breiten Körperstamm

und sehr breite Hüften spricht, wie man heute eher in kühleren Gegenden findet (im Gegensatz zu dem schlankeren Körperbau in semiariden oder ariden tropischen Zonen). Die Breite des Beckens von Gona wird nur von wenigen sehr großen (!) Individuen aus dem mittleren und oberen Pleistozän übertroffen.

Seit dem mittleren Pleistozän ist die Form des Beckens insgesamt schmaler geworden, die Form des Beckens hat sich seither deutlich verändert, bei konstanter Breite des Geburtskanals. Der älteste Nachweis des modernen Beckenbaus erfolgte erst in Skhul/Israel mit einem Alter von ca. 100 TA. Im Vergleich mit diesem modernen Beckenbau zeigt das Becken von Gona noch viele Merkmale der Australopithecinen, ist aber dabei weit abgeleitet in Hinblick auf die Anforderungen bei der Geburt großhirniger Neugeborener.

Daraus lassen sich folgende Schlüsse über die Entwicklung der „Kindheit“ ziehen:

Schimpansen können nach dem Abstillen (mit ca. 4 Jahren) selbständig leben; sie haben insofern keine „Kindheit“. Unversorgte moderne Kinder z.B. in Slumgebieten können sich frühestens mit 6 bis 7 Jahren selbst ernähren. Neandertaler hatten möglicherweise sogar noch eine längere Kindheit (umstritten).

Alter beim Abstillen: Schimpanse: 4 J.; AAFAR: ? 4 Jahre; HE: ?; HSS: 2,5 J.

Alter Eruption des 1. Molaren: Schimpanse 4 J., AAFAR: ? 4 J.; HE: 4,5 J.; HSS: 6,0 J.

Alter Eruption des 3. Molaren (korreliert mit erster Geburt):

Schimpanse: 11,5 J.; AAFAR: 11,5 J.; HE: geschätzt 14,5 J.; HSS: 19,3 Jahre

Lebenserwartung: Schimpanse und AAFAR: 45 J.; HE: geschätzt 60 J.

Beim Kind von Taung (AAFRI, ca. 2 MA) war im Alter von 3,5 Jahren der 1. Molar schon durchgebrochen, die Entwicklung also schimpansenähnlich. Dies entspricht auch den neuen Erkenntnissen von dem 3 Jahre alten AAFAR-Mädchen von Dikika/Äthiopien. (Bei *H. antecessor* aus Gran Dolina fiel dagegen die Eruptionszeit von M 1 in das Spektrum des modernen Menschen – ältester Nachweis für eine dem HSS entsprechende verlängerte Kindheit, s.u.).

Der Junge von Nariokotome war im Alter von 8 bzw. 9 bis 10,5 Jahren (zwei verschiedene aktuelle Altersbestimmungen) schon 163 cm groß und 50 kg schwer; eine ganz neue Arbeit kommt auf ein Alter von eher nur 8 Jahren. Der Junge hatte mit 8 Jahren wohl schon mindestens die Reife eines 13-Jährigen. Der dritte Molar (als Indiz für die erste Reproduktion) brach bei HE geschätzt schon mit 14,5 Jahren durch. Man vermutet daher, dass die HE-Familien kurzlebiger waren, die Kinder wuchsen schneller und waren früher unabhängig und geschlechtsreif.

Das Becken von Gona belegt nun, dass das pränatale Hirnwachstum von HE bereits dem des frühen Menschen entsprach. Nach der Geburt wuchsen HE aber schneller als moderne Menschen, also eher wie Schimpansen auf. Bezogen auf die Endgröße des Gehirns erfolgte ein proportional größerer Anteil des Hirnwachstums schon vor der Geburt. Die jungen HE waren damit weniger lange hilflos als moderne Menschen. Sie waren damit weder schimpansen- noch menschenähnlich, sondern standen irgendwo zwischen jungen Schimpansen und jungen HSS.

H. antecessor (0,8 MA, Atapuerca, Spanien) wuchs dagegen offenbar schon wie moderne Menschen auf. Im Jahr 2010 wurden Micro-CT-Untersuchungen eines juvenilen Unterkiefers aus dem TD-6-Level von Gran Dolina/Atapuerca präsentiert. Die Zahnentwicklung verlief wie beim modernen Menschen, d.h. deutliche Verlangsamung der Entwicklung des Molarenfeldes relativ zur Frontzahnregion. Der erste Molar dieses Individuums brach zum Zeitpunkt des Todes

(zwischen 5,3 und 6,6 J) gerade durch – also innerhalb des Zeitspektrums beim HSS. Da der Zeitpunkt der M1-Eruption als robuster Marker der Lebensgeschichte gilt, **deutet dies auf eine verlängerte Kindheit beim *H. antecessor* – innerhalb der Variationsbreite des HSS.** Dies aber würde bedeuten, dass die Verlängerung der Kindheit (auf die beim HSS übliche Dauer) in der Evolution von *Homo* der Entstehung jener neokorticalen Areale vorausging, die jene kognitiven Fähigkeiten ermöglichten, über die nach bisherigen Annahmen HSS allein verfügte (PNAS 107, 11739).

Des Weiteren entsprach die Entwicklung ca. 300000 J alter HS (Jebel Irhoud, Marokko) bereits dem modernen Verlauf (ältester Nachweis von HS). Die Verlängerung der Kindheit muss also irgendwann zwischen > 0,8 MA und 0,3 MA eingetreten sein.

Uneinheitlich sind die Daten für Neandertaler: Zahndaten aus Belgien sprachen dafür, dass HN rascher aufwuchsen als moderne HSS, andere Zahndaten für eine Entwicklung wie beim HSS. Die Gehirngröße eines neugeborenen HN sowie von zwei Kleinkindern befinden sich an der Obergrenze moderner Werte, was für ein schnelleres postnatales Hirnwachstum beim HN (im Vergleich zum HSS) spricht. Da die Endgröße aber beim HN größer war, bedeutet diese höhere Wachstumsrate keinesfalls, dass die Gehirne (und der Körper) früher ausgewachsen waren als moderne HSS.

Damit stellt sich die Frage nach dem Nutzen einer (verlängerten) Kindheit: verbessertes Lernen von anderen, Verbesserung der Überlebensstrategien. Allerdings führt ein größeres Gehirn nicht direkt zu verlängerter Kindheit; 95 % der adulten Hirngröße wird beim HSS bereits im Alter von 5 Jahren erreicht. Allerdings stellen große Gehirne sehr hohe metabolische Anforderungen; dies dürfte der Grund für die Verzögerung der Fortpflanzung sein (großes Gehirn erforderte lange Reifezeit). Menschen bekommen ihr erstes Kind durchschnittlich 8 Jahre später als Schimpansen; da die Menopause beider Arten etwa im gleichen Alter einsetzt, ist die fortpflanzungsfähige Periode beim Menschen im Vergleich zum Schimpansen 8 Jahre kürzer. Dies gleicht der HSS aber mehr als aus dadurch, dass nicht geburtenregulierende Populationen durchschnittlich alle 3,4 Jahre ein Kind bekommen, Schimpansen nur alle 5,9 Jahre. Die Geburtenrate menschlicher Jäger- und Sammlerkulturen liegt bei 0,31 p.a., bei Schimpansen nur bei 0,22 p.a. Möglich wird dies beim HSS durch soziale Netzwerke wie Familien und Großmütter (Sci. 322, 1040).

Kiefermuskulatur und Enzephalisation (Nat. 428, 415 + 373): Genetische Vergleiche zwischen dem modernen Menschen und allen anderen Primaten ergaben, dass in der Entwicklung zum Menschen vor ca. 2,4 +/- 0,3 MA eine Mutation des sarkomeren Myosins MYH16 erfolgt ist, das für ein spezielles Myosin kodiert, das speziell für die Kiefermuskulatur verantwortlich ist. Das durch das mutierte Gen kodierte Myosin führt zu einer wesentlich schwächeren, schlafferen Kiefermuskulatur; die Mutation verhindert die Akkumulation von MYH16-Protein. Alle rezenten Primaten außer den Menschen haben intakte MYH16-Gene und eine große Menge MYH16-Protein in der Kiefermuskulatur.

Bemerkenswert ist, dass extrahominine Primaten sowie auch alle Homininen bis vor 2,4 MA über eine extrem kräftige Kiefermuskulatur verfügten; mit dem Auftreten von *Homo* schwächte diese sich dann ab. Die Schwächung der Kiefermuskulatur gilt als Voraussetzung für das Schädel- und damit das Gehirnwachstum (Weichgewebe formt Hartgewebe), denn bei den Homininen mit kräftiger Kiefermuskulatur hätten die ausgeprägten Muskelansätze eine Expansion der Schädelkapsel behindert. Das Gehirn vergrößert sich nach der Geburt um das Dreifache; wenn kräftige Kiefermuskeln zwischen den einzelnen Gehirnschädelplatten ansetzen, wirken diese aber

als ein Wachstumshindernis. Speziell beim HE werden die Auswirkungen deutlich: die Gesichtsmerkmale wurden weicher, die Kiefer und Kiefermuskeln schrumpften, gleichzeitig vergrößerte sich das Gehirn.

Dies heißt nun nicht, dass die Mutation im Myosinogen direkt das Gehirnwachstum, das ja zu dieser Zeit einsetzte, auslöste; es beseitigte jedoch einen behindernden Faktor, der bisher dem Gehirnwachstum entgegengestanden hatte. Eigentlich war dies ja in Hinblick auf das Kauvermögen eine *ungünstige* Mutation; dass sie sich dennoch in der Population durchsetzen konnte, setzte voraus, dass gleichzeitig Veränderungen in der Lebensweise stattfanden, die kräftige Kiefermuskeln entbehrlich machten, wie z.B. Verwendung von Werkzeugen, Übergang von pflanzlicher zu vermehrt tierischer Nahrung, kleinere Zähne.

Die Mutation des MYH 16 ist gleichzeitig die erste funktionelle genetische Differenz zwischen Menschen und Menschenaffen, die entdeckt wurde. Allerdings ist durchaus strittig, ob eine kräftige Kaumuskulatur überhaupt das Gehirnwachstum hätte beeinträchtigen können, und auch der HN hatte massive Kiefermuskeln und dennoch ein sehr großes Gehirn. Kaumuskeln können auch kleiner werden, weil die Zähne kleiner werden (Natw. Ru 7/2004 S. 388). Die Konsequenzen der MYH-16-Mutation für das Gehirnwachstum sind also noch keinesfalls gesichert, sondern stellen lediglich eine (umstrittene) Hypothese dar.

Rolle von SRGAP2 für die Evolution des menschlichen Gehirns

Ein Gen, das für die Entwicklung des menschlichen Gehirns offenbar von großer Bedeutung ist und dieses z.B. von dem der anderen Primaten unterscheidet, ist SRGAP2. Primaten besitzen in jedem Chromosomensatz nur eine Version dieses Genes, Menschen dagegen an separaten Positionen auf dem Chromosom 1 vier leicht unterschiedliche Versionen, die auf Genduplikationen zurückgehen. Die erste Duplikation dürfte vor 3,4 MA erfolgt sein. Dabei entstand neben der Basis-Variante (A), die auch bei Menschenaffen vorkommt, Variante B. Diese duplizierte sich erneut, wodurch sich vor ca. 2,4 MA die Variante C und vor 1 MA die Variante D bildete.

Die Varianten B und D scheinen aber keine große Bedeutung zu haben, denn die von ihnen kodierten Proteine finden sich in wesentlich geringeren Mengen als jene der Varianten A und C. Außerdem ist die interindividuelle Diversität der Varianten B und D größer – ein Zeichen dafür, dass sie offenbar keine wichtigen Funktionen haben und schadlos mutieren können. Damit kommt vor allem der C-Form eine wichtige Rolle bei der Entwicklung des menschlichen Gehirns zu.

Das Gen SRGAP2 spielt bei der Hirnreifung eine wichtige Rolle. Die Grundvariante A fördert die Reifung von Dornfortsätzen auf der Oberfläche von Dendriten. Diese kleinen knopfförmigen Ausstülpungen sitzen auf der Außenmembran von Neuronen und spielen eine wichtige Rolle bei der Übermittlung von Nervensignalen, indem an ihnen die Fortsätze anderer Nervenzellen andocken. Diese Dornfortsätze finden sich im menschlichen Gehirn in größerer Zahl und Dichte als z.B. bei anderen Primaten oder Nagern. Variante A fördert die Reifung bereits bestehender Dornfortsätze an den Dendriten und hemmt gleichzeitig die Wanderung von Nervenzellen im sich entwickelnden Gehirn.

Die Variante C, die vor ca. 2,4 MA entstand, hat dagegen die gegenteilige Wirkung. Sie fördert die Wanderung der Nervenzellen im Gehirn und begünstigt die Bildung neuer Dornen. Die Größe

des Cortex nahm zu, ebenso Plastizität und Leistungsvermögen des Gehirns. Außerdem verlangsamt die C-Version die Gehirnreifung (spätere Reifung der dendritischen Dornen, stärkere und längere Wanderung von Nervenzellen); dadurch verlängert sich die Zeit, in der Umwelteindrücke die Entwicklung des Gehirns prägen können.

Manche psychiatrischen Erkrankungen sind mit Verdoppelungen oder Deletionen von A- und/oder C-Versionen dieses Genes verbunden. Das komplexere Gehirn führt zu einer erhöhten Anfälligkeit für neurologische Störungen (Spektr. Wiss. 2/2013: 12).

Rolle von NOTCH2NL

Ebenfalls eine wichtige Rolle bei der Gehirnexpansion spielte das Gen NOTCH2. Die Gene der NOTCH-Familie sind von zentraler Bedeutung beim Timing von Entwicklungsprozessen (auch bei Arthropoden).

Eine Variante, NOTCH2NL, findet sich nur beim Menschen, nicht bei Menschenaffen. Sie hat großen Einfluss auf die Anzahl der Nervenzellen, die bei der Gehirnentwicklung im Gehirn ausgebildet werden.

Im gemeinsamen Vorfahren der großen Menschenaffen kam es nach Abzweigung des Orang-Utan, aber vor Abzweigung des Gorillas (irgendwann in dem Zeitintervall zwischen 14 und 8 MA) zu einer fehlerhaften Replikation des originären NOTCH2-Gens, wobei ein Teil dieses Genes dupliziert wurde, aber nicht komplett (das ursprüngliche Gen NOTCH2 blieb dabei erhalten). Es entstand so eine zusätzliche, aber unvollständige und funktionslose Variante von NOTCH2 (Pseudogen NOTCH2NL) an anderer Stelle desselben Chromosoms.

Vor etwa 4 bis 3 MA – kurz vor Beginn der Expansion des menschlichen Gehirns – wurde ein zusätzliches Teil des intakten NOTCH2-Gens in diese unvollständige Kopie eingebaut, wodurch diese Kopie jetzt funktionstüchtig wurde – so entstand NOTCH2NL vor 3 – 4 MA. Dieses neue, jetzt funktionstüchtige Gen wurde nachfolgend zweimal kopiert; daher gibt es heute drei aktive NOTCH2NL-Gene in einer Reihe hintereinander am einen Ende des Chromosoms 1 und eine inaktive Kopie am anderen Ende. Auch HN und Denisovaner besitzen schon diese Konstellation. Die Duplizierung muss also in gemeinsamen Vorfahren aller drei Taxa erfolgt sein.

Schimpanzen besitzen 8 und Gorillas 3 NOTCH2NL-Pseudogene, die aber funktionslos sind. Der gemeinsame Vorfahr aller drei Taxa muss 2 verschiedene NOTCH2NL-Pseudogene aus fehlerhafter Replikation/unvollständiger Duplikation gehabt haben, von denen das eine dann in der menschlichen Linie verloren ging, während das andere durch ektopische Genkonversion aus dem originären NOTCH2-Gen zu einem funktionstüchtigen Gen wurde, indem ein Exon und ein Upstream-Promoter eingebaut wurden. Damit konnte ein Protein kodiert werden, das funktionell dem NOTCH2-Protein entspricht. Dieses neu rekonstruierte Gen (ab 4 – 3 MA) wurde danach zweimal dupliziert, weshalb Menschen (einschl. HD und HN) über drei nahezu identische NOTCH2NL-Gene am 1q21.1-Lokus verfügen (Defekte in dieser Chromosomenregion führen zu Fehlentwicklungen des Gehirns, psychischen Erkrankungen, Autismus, Schizophrenie).

Schimpanzen und Gorillas erfuhren zwar auch artspezifische Duplikationen von NOTCH2NL-ähnlichen Sequenzen, diese führten aber nicht zu funktionstüchtigen Genen. Letztendlich ist die heutige Konstellation beim Menschen die Folge von Genduplikationen, Rearrangements, Genverlusten und ektopischer Genkonversion.

Genkopien bieten ein besonderes Evolutionspotenzial, denn während eine Kopie ihre bisherigen Aufgaben weiterhin wahrnimmt, können die anderen Kopien andere Funktionen übernehmen. NOTCH2NL führt in kultivierten Hirnzellen dazu, dass mehr Stammzellen gebildet werden; das Gen ist hoch aktiv in fetalen Gehirnzellen. Das menschliche NOTCH2NL-Gen führt auch in sich entwickelndem Hirngewebe von Mäusen zu mehr Stammzellen. Das deutet darauf, dass es die Spezialisierung der Stammzellen hemmt, also dazu führt, dass mehr Stammzellen ausgebildet werden, somit eine Form von Neotenie in der menschlichen Entwicklung des Nervensystems. NOTCH2NL wird in der Keimzone des sich entwickelnden menschlichen Cortex exprimiert, vor allem in den äußeren Gliazellen, die mit der evolutionären Expansion des menschlichen Cortex in Verbindung gebracht werden.

Dies ist dann die Grundlage für eine deutlich erhöhte Anzahl von ausdifferenzierten Nervenzellen und die Gehirnexpansion. NOTCH2NL-Protein blockiert einen Signalweg, der normalerweise dazu führen würde, dass die Stammzellen aufhören sich zu teilen, und stattdessen mit der Differenzierung beginnen. Unter NOTCH2NL-Protein bleiben sie länger Stammzellen (d.h. Neotenie) und produzieren mehr „Nachwuchs“, also kortikale Vorläuferzellen, die schließlich zu Neuronen des Neocortex werden. Das Gen NOTCH2NL spielt offenbar eine wichtige Rolle in der Ontogenese des Cortex. Die Entwicklung des Neocortex wird für den HS als wichtiger angesehen als die Zunahme des Hirnvolumens für sich allein genommen (Sci. 360: 951; Cell 173: 1356). Allerdings fanden sich – neben NOTCH2 und seinen Varianten – insgesamt 35 für Menschen spezifische, durch Genduplikationen entstandene Loci, die bei der Ontogenese des Neocortex aktiv sind.

Vor 2,6 MA stellten die neuen, stark variablen Klimaverhältnisse die Urmenschen vor ständig neue, wechselnde Voraussetzungen. NOTCH2NL könnte eine wichtige Rolle gespielt haben, die für die Verbesserung der kognitiven Leistungen erforderlichen Anpassungen des Cortex (Vergrößerung des Neocortex) vorzunehmen (Spektr. Wiss. 119: 33).

Gehirngröße laut Fig. 2E in Cell 173: 1356 (nach HOLLOWAY et al. 2004):

(Gehirngröße in Relation zum Alter der Fossilien; nicht nach Körpermasse adjustiert)

Australopithecinen zwischen 3,3 und 1,4 MA: knapp **400 bis < 600 (ca. 550) ccm** ohne steigende Tendenz im Zeitverlauf

Homo, 1,9 – 1,5 MA: **500 bis 900 ccm** mit steigender Tendenz; zu Beginn dieses Zeitraums **500 bis 800 ccm**, in der zweiten Hälfte dieses Zeitraums **>600 bis 900 ccm**

Homo, 1,5 – 1,0 MA: **800 – 1100 ccm**; keine Tendenz erkennbar, weil Dokumentationslücke zwischen 1,5 und 1,3 MA (d.h. die 800 – 1100 cm beziehen sich auf 1,3 – 1,0 MA)

Homo, 1,0 – 0,5 MA: **> 700 bis < 1300 ccm**; Werte nahe 1200 ccm und darüber erst gegen Ende des Zeitraums und vor allem bei *H. heidelbergensis*

Homo, 0,5 – 0,0 MA: **850 – < 1800 ccm**; in den letzten 0,1 MA zwischen **1000 und 1800 ccm**, zwischen 0,5 und 0,2 MA **850 – 1550 ccm**

Die Kurve der Maximalwerte der Hirngröße von Homo steigt zwischen 1,9 und 0,2 MA linear an und erst danach beschleunigt. Australopithecinen zeigen über den Verlauf des ausgewerteten

Zeitraumes zwischen 3,3 und 1,4 MA dagegen keinen Trend (HNAL ist bei diesen Daten aus dem Jahr 2004 noch nicht berücksichtigt).

Rolle von Deletionen (von nicht-kodierenden Genen mit Schalterfunktion) bei der Menschwerdung

Von den 3,2 Milliarden Nukleotiden im menschlichen Genom unterscheiden sich 100 Millionen von denen der Schimpansen und Menschen. Die Übereinstimmung beträgt bei den proteinkodierenden Genen 99 % (allerdings machen diese weniger als 1 % des gesamten Genoms aus, und zwar ca. 20000 Gene), bei den nicht-kodierenden Abschnitten aber nur 96 %. Hatte man letztere früher als nutzlose Junk-DNA abgetan, ist inzwischen klar, dass manchen nicht-kodierenden DNA-Abschnitten wichtige genregulatorische Funktionen haben (Schalterfunktion zur Steuerung/Aktivierung von Proteingenen).

Im Vergleich mit den Schimpansen und anderen Säugetieren gingen den Menschen > 500 nicht-kodierende DNA-Abschnitte verloren – also Abschnitte, die bei Schimpansen wie bei anderen Säugern vorhanden sind und deren Verlust daher in Zusammenhang mit der Menschwerdung stehen dürfte. Da dieselben DNA-Abschnitte auch dem HN fehlen, muss der Verlust schon vor der Dichotomie in HS und HN erfolgt sein.

Drei dieser durch Mutationen (Deletionen) verlorenen Genschalter wurden bisher näher untersucht, wobei sich Assoziationen mit der Gehirngröße, der Skelettentwicklung und dem Paarungsverhalten zeigten.

Diese Deletionen fanden jeweils in nicht-kodierenden Genabschnitten in der Nähe wichtiger kodierender Gene statt.

Eine dieser Deletionen betrifft ein Schaltergen für den Androgenrezeptor. Versuche mit injizierten Schaltergenen (die mit „Farbgenen“ gekoppelt wurden) in befruchtete Mauseizellen belegten, dass es sich tatsächlich um einen Anschalter für das Gen zur Ausbildung des Androgenrezeptors handelt. Dabei stellte sich heraus, dass dieser Genschalter bei den Mausembryonen unter anderem an der Stelle aktiv wird, an der später die Penisstacheln entstehen. Wenn dieser DNA-Schalter fehlt, stellen diese Gewebe gar keine Androgenrezeptoren und damit auch keine Penisstacheln her (da Androgene an diese Zellen nicht andocken können).

Penisstacheln dienen Säugern unterschiedlichen Zwecken, so zu stärkerer sexueller Stimulation, Auslösung des Eisprungs, Entfernung von Sperma des Vorgängers oder zur Reizung der Vaginalschleimhaut in einer Art und Weise, dass das Weibchen das Interesse an Paarungen mit anderen Männchen verliert.

Der Verlust dieses Genschalters dürfte daher den Verlust der Penisstacheln erklären, über die Schimpansen noch verfügen. Bei ihnen dauert die Kopulation etwa 10 Sekunden (ähnlich wie bei anderen Primaten mit Penisstacheln); nach Entfernung der Penisstacheln verdoppelt sich die Kopulationsdauer. Der Verlust der Penisstacheln dürfte auf diese Weise entscheidend zur Paarbildung beigetragen haben – der Paarungsakt wird länger und inniger.

Davon könnten dann weitere Impulse für die Menschwerdung ausgegangen sein. Schimpansen und Bonobos versuchen unter Ausschaltung der Konkurrenz so viel Weibchen wie möglich zu begatten; außerdem produzieren sie große Spermamengen (Hoden dreimal so groß).

Der Verlust der Penisstacheln könnte damit einen entscheidenden Impuls zur Paarbildung ausgelöst haben, wobei sich dann auch die Männer um die Kinder kümmern und vor allem Nahrung für die Familie sammeln. Um die größeren Nahrungsmengen zu beschaffen, müssen sie ein größeres Gebiet absuchen und die gefundene Nahrung mit den Händen transportieren. Beides (größeres Streifgebiet, also größere Strecken; Transport mit den Händen) dürfte die Entwicklung des aufrechten Ganges gefördert haben.

Schimpansen überlassen die Jungenaufzucht komplett den Weibchen, die dadurch erst nach mehreren Jahren wieder schwanger werden können. Beim Menschen waren durch die Paarbildung und die damit verbundene Beteiligung der Männer an der Aufzucht eine frühere Entwöhnung der Kinder und daher ein kürzerer Geburtenabstand möglich.

Tatsächlich ging ein Genschalter in der Nähe eines Gens verloren, das für das Skelettwachstum im Bereich der hinteren Extremitäten eine Rolle spielt - vor allem für das Zehenwachstum. Die zweite bis fünfte Zehe sind beim Menschen kürzer als beim Schimpansen als Anpassung an den aufrechten Gang. Die Deletion dieses Genschalters dürfte das Zehenwachstum reduziert und damit zum aufrechten Gang beigetragen haben.

Eine dritte Deletion betrifft die Regulation der Neuronenbildung bei der Gehirnentwicklung. Während der Hirnentwicklung und -reifung bilden sich bei Säugetieren, auch Schimpansen, zunächst mehr Neuronen als benötigt, und diese überschüssigen Neuronen werden dann wieder vernichtet, woran ein bestimmtes Gen beteiligt ist. Ein Schaltergen für dieses „Vernichtungsgen“, das in bestimmten Abschnitten des unfertigen Gehirns aktiv wird, ging in der Linie zum Menschen verloren. Damit entfiel eine Bremse für das Hirnwachstum, so dass seither wesentlich mehr Nervenzellen gebildet werden können. Diese Deletion könnte an der starken Volumenzunahme des Gehirns beteiligt sein.

Die Kooperation der Eltern bei der Versorgung der Kinder ermöglichte eine Ausdehnung der Kindheits- und Jugendjahre über das Stillen hinaus, so dass mehr Zeit für das Lernen und die Entwicklung des Gehirns blieb. Nachdem das Schaltergen für die „Neuronenbremse“ verloren gegangen war, konnten sich dann auch größere Gehirne ausbilden.

Der Verlust eines Schaltergens in der Nähe des Gens für einen Androgenrezeptor – der unter anderem für die Ausbildung der Penisdornen verantwortlich ist – könnte damit am Anfang einer Entwicklung stehen, die zunächst das Paarungsverhalten veränderte und zur Paarbildung beitrug, die Rolle der Männer veränderte (Nahrungsbeschaffung für Frau und Kind) und damit den aufrechten Gang förderte (für dessen Etablierung ebenfalls Deletionen erforderlich waren). Die Paarbildung förderte auch die Kooperation zwischen den Eltern, so dass die Kinder länger behütet werden konnten und ein längerer Zeitraum fürs Lernen und die Gehirnentwicklung zur Verfügung stand. Voraussetzung für die Größenzunahme des Gehirns war dann wiederum die Deletion eines Genschalters, der bisher dafür gesorgt hatte, dass die Anzahl der Neuronen in bestimmten Gehirnabschnitten begrenzt wurde bzw. dass ein größerer Teil der Neuronen wieder vernichtet wurde.

(Spektr Wiss 2/18: 30)

Energetische Aspekte der Gehirnvergrößerung (s. Sci. 316, 1558):

Für die Zunahme des Gehirnvolumens werden unterschiedliche Faktoren verantwortlich gemacht, die möglicherweise – zu verschiedenen Zeitpunkten und in unterschiedlichem Umfang – allesamt an dem Prozess beteiligt waren:

(a) Fleischkonsum: es gilt als fraglich, ob dem Fleischkonsum die dominierende oder alleinige Rolle bei der Gehirnvergrößerung zukommt, da schon die ältesten Steinwerkzeuge (Gona, 2,6 bis 2,7 MA) mit Indizien für das Schlachten von Tieren (die von anderen Raubtieren erlegt worden waren) und die Nutzung von Knochenmark verbunden sind, aber es dauerte noch ca. 1 MA, bis sich die Gehirngröße verdoppelte. Zu jener Zeit schleppte HE auch die toten Tiere oder deren Reste zu seinen Lagerplätzen zwecks weiterer Verarbeitung bzw. Versorgung der Angehörigen. Zähne, Kiefer und der Darm wurden kleiner. Andererseits spricht die Verkleinerung der Zähne aber eher gegen die überwiegende Ernährung von rohem Fleisch, denn Karnivoren tendieren eher zu größeren Zähnen. Die Verkleinerung der Zähne spricht daher eher dafür, dass zwar die Vorfahren von HE rohes Fleisch aßen, HE aber dazu überging, das Fleisch zu rösten, entweder zusammen mit Gemüse/Wurzelknollen und dergleichen, oder dass letztere – ebenfalls erhitzt (gekocht) – wenigstens als Reserve dienten, wenn kein Fleisch zur Verfügung stand. (Die Verkleinerung des Darms ist aber mit dem Übergang zu fleischlicher Ernährung kompatibel, s.u.).

(b) Damit gerät das Kochen (s.o.) in das Zentrum des Interesses; durch Kochen wird die Nahrung weich und energiereich; es wird weniger Energie für den Verdauungsprozess benötigt; die so eingesparte Energie steht anderen Prozessen (z.B. Wachstum, auch des Gehirns) zur Verfügung. Mäuse, die nur mit gekochtem Fleisch ernährt werden, legen im Vergleich zur Kontrollgruppe (ungekochtes Fleisch) 29 % mehr Gewicht zu und wurden auch 4 % länger. Die Kochhitze gelatinisiert die Kollagenmatrix des Fleisches und öffnet die eng miteinander verbundenen Kohlenwasserstoffmoleküle der Pflanzen; beides führt zu einfacherer Absorption im Darm; die Zähne und Kiefer können verkleinert werden, der Zeitaufwand für das Kauen (Schimpansen: 5 Stunden/Tag; Jäger-/Sammlervölker, die ihre Nahrung kochen: 1 Stunde) verringert sich, der Darm kann (weiter) verkürzt werden.

Bei einem ruhenden Neugeborenen verbraucht das Gehirn 60 % der gesamten Energie, bei einem Erwachsenen in Ruhe 25 %, bei Affen nur 8 %. Aber Menschen konsumieren etwa die gleiche Menge an Kalorien wie andere Säuger vergleichbarer Körpermasse (kleine Frauen haben denselben Ruheumsatz wie große Schimpansen!). Der zusätzliche Energiebedarf muss also aus effektiverer Nutzung der Kalorien (z.B. durch Kochen) und/oder Energieersparnis an anderer Stelle (z.B. kleinerer Darm, geringerer Energieaufwand für die Verdauung) resultieren (s.o.).

Die morphologischen Unterschiede von HE im Vergleich zu den Australopithecinen wie

--- verkleinerte Kiefer und Zähne

--- Verkleinerung des Darms und (damit verbunden) des Brustkorbs

lassen sich also „elegant“ mit der Hypothese vom HE als „erstem Koch“ erklären. Da sich Gruppen, die ihre Nahrung kochten, erfolgreicher vermehrt haben dürften, müsste sich dieses Verhalten durch positive Selektion rasch durchgesetzt haben. Problematisch ist dagegen, dass es aus dem kritischen Zeitraum > 1,5 MA keinerlei Indizien für Feuerstellen gibt und die multiplen Hinweise auf 1,4 bis 1,5 MA alte Feuerstellen alle stark umstritten bzw. nicht von Wildfeuern abzugrenzen sind (die ältesten praktisch sicheren Indizien für Feuerstellen stammen aus Israel und sind nur 790000 J alt). **Außerdem ist eine ca. 1,0 MA alte definierte Feuerstelle aus der Wonderwerk-Höhle in Südafrika bekannt, allerdings ist nicht sicher, ob der Mensch das Feuer dort selbst entzündet oder dorthin mitgebracht hat.**

Aus diesem Grund gibt es auch Auffassungen, das Kochen sei zwar durchaus für die Gehirnvergrößerung (mit)verantwortlich, aber erst in jüngerer Zeit ab grob geschätzt 0,5 MA bzw. *Homo-heidelbergensis*-Niveau. Und erst vor < 200000 Jahren wurde das Untergesicht sowohl bei HN wie modernen Menschen kleiner, d.h. zu einer Zeit, als es sichere Indizien für das Kochen in „Erdöfen“ gibt. Demnach wären die Menschen zwar seit ca. 800000 J in der Lage, das Feuer zu kontrollieren, seine Nutzung für die systematische Zubereitung von Speisen entstand aber erst vor 200 bis 100 TA.

In diesem Sinne ergibt sich also ein mehrstufiges Modell für die Gehirnvergrößerung, wobei am Anfang eher der Fleischkonsum eine Rolle gespielt hat, verbunden mit der Verkleinerung des Darms (s.u.), evtl. effizienteres Gehen und Laufen (energiesparend) und schließlich – wohl erst zum Schluss – das Kochen.

c) Verkleinerung des Darms. Der Darm des Menschen ist nur 60 % so groß wie der eines Primaten vergleichbarer Größe. Da mit dem Fleischkonsum mehr Kalorien aufgenommen werden konnten, konnte sich der Darm verkleinern. Die dadurch (an der Verdauung) eingesparte Energie stand dann dem Gehirn zur Verfügung. Tatsächlich zeigt sich bei Säugern mit langsamem Wachstum (und nur bei diesen!) eine inverse Korrelation zwischen Hirn- und Darmgröße. Großhirnige Tiere haben kleine Därme und umgekehrt; entscheidend hierfür ist die Energiebilanz. Wird mehr Energie für die Verdauung benötigt, steht weniger Energie für das Gehirn zur Verfügung. Voraussetzung für große Gehirne ist aber stets eine Verlangsamung der Ontogenese (vermutlich ist die Geschwindigkeit des Gehirnwachstums limitiert; die Erzielung eines höheren Hirnvolumens setzt daher einen längeren Wachstumszeitraum und damit eine Verlangsamung der Ontogenese voraus). Beispielsweise haben Schweine kleine Gehirne und kleine Därme; denn sie wachsen schnell (und sterben früh), so dass es nicht zu der inversen Korrelation kommen kann. Bei den Primaten haben Kapuzineraffen (energiereiche Ernährung: Insekten, Vogelei) große Gehirne und kleine Därme, Brüllaffen (energiereiche Ernährung: Blätter, Früchte) kleine Gehirne und große Därme. Insgesamt haben 28 Primatenarten unterschiedlicher Größenklassen (von kleinen Lemuren bis großen Menschenaffen) ihre Stoffwechselraten verringert und dadurch die Ontogenese (einschl. Geschlechtsreife), aber auch die Lebensdauer verlängert. Voraussetzung für eine solche Entwicklung waren gute Überlebenschancen adulter Individuen der betreffenden Art. Erste Indizien bei drei juvenilen HE (einschl. dem Jungen von Nariokotome) deuten an, dass der Prozess der Verlangsamung der Ontogenese in dieser Art gerade eingesetzt hatte.

Ein vergleichbarer Mechanismus findet sich bei Vögeln in Form einer inversen Korrelation zwischen Darmgröße und Ausdehnung des Brustmuskels (wichtig für das Flugvermögen). Vögel mit der Fähigkeit zu langen Flügen haben kleine Därme und starke, große Brustmuskeln. Auch große Vögel, die kräftige Brustmuskeln benötigen, um überhaupt fliegen zu können (wie Truthühner), haben kleine Därme. Vögel mit größeren Gehirnen haben schwächere Brustmuskeln. Bei Vögeln wird also der zusätzliche Energieaufwand für größere Gehirne oder kräftigere Brustmuskeln ebenfalls im Darm eingespart!

Kritisch zu der o.g. Hypothese (Sci. 316, 1558), das Kochen sei für die „dramatische“ Expansion des Gehirns von HE verantwortlich, die zwischen 1,9 und 1,6 MA einsetzte, ist anzumerken, dass gleichzeitig eine erhebliche Vergrößerung des Körpers eintrat und die Enzephalisation daher in dieser Phase sogar einer Stase (zwischen 1,8 und 0,6 MA, s.o.) unterlag. Zwischen 1,9 MA und 0,2 MA verdreifachte sich das (absolute!) Hirnvolumen. Nach absoluten Größen berechnet, fand die erste Stufe der Hirnvergrößerung mit dem Erscheinen von HE vor ca. 1,9 MA statt, der zweite Sprung erst zwischen 0,5 und 0,2 MA. Die erste Stufe könnte mit dem Fleischkonsum,

Darmverkürzung und energieeffizienterer Gangweise (Vervollkommnung des aufrechten Ganges) zusammenhängen, die zweite mit der Nutzung des Feuers zur Nahrungszubereitung.

(d) An einer 1,95 MA alten Fundstelle der Koobi-Fora-Formation (Äthiopien) – zeitlich noch vor *H. ergaster/HE* – fanden sich eindeutige Hinweise auf die Nutzung aquatischer Tiere wie Schildkröten, Krokodile, Fische. Gerade diese Tiere liefern aber wichtige Komponenten für das Gehirnwachstum und die Nutzung dieser neuen Nahrungsressource könnte bei der Evolution des menschlichen Gehirns eine Rolle gespielt haben (PNAS 107, 10002).

Morphologische Aspekte der Hirnvergrößerung: Hinterhaupt vergrößerte sich (um für das größere Gehirn Raum zu schaffen), Gesicht flacher; Gesicht wurde eher nach unten unter den Hirnschädel (statt *vor* den Hirnschädel) verlagert; die vorspringende Gesichtspartie der Menschenaffen ging dadurch verloren. Damit verkürzten sich auch die Zahnreihen; durchgehender Zahnbogen ohne Lücke zwischen Schneide- und Eckzähnen (BENTON).

Varianz des Hirnvolumens beim modernen Menschen: Faktor > 1,5 zwischen den kleinsten und größten Gehirnen; Entsprechendes gilt auch für das Volumen des Cortex. Größere Gehirne zeigen überproportionale Expansionen in Regionen, die mit Kognition in Verbindung stehen und unterproportionale Expansion in Gebieten, die für sensorische, motorische und limbische Funktionen zuständig sind (zu letzteren gehören emotions- und affekt-bezogene Funktionen). Die Gehirne unterscheiden sich individuell; manche Regionen sind über-, andere unterdurchschnittlich expandiert (positives und negatives Scaling). Der IQ korreliert (nach Korrektur um Alter und Geschlecht) mit der Gesamtoberfläche des Cortex (Sci. 360: 1184).

Auch die Gehirne von Männern und Frauen unterscheiden sich (weibliche Gehirne sind im Durchschnitt 140 ccm kleiner, was aber in Relation zum niedrigeren Körpergewicht gesehen werden muss), aber nur bis zu 8 % der Menschen weisen voll geschlechts-konsistente Gehirne mit „nur“ weiblichen oder „nur“ männlichen Eigenschaften auf. Häufiger sind Mosaiksituationen mit männlichen und weiblichen Eigenschaften. Bei Männern sind die Verbindungen innerhalb der Hirnhälften stärker ausgelegt, bei Frauen besteht eine robustere Vernetzung zwischen den Hälften, was analytisches Denken und Intuition begünstigt, während Männer schneller und gezielter auf Wahrnehmungsreize reagieren können (Spektr. Wiss. 8/18: 45). Allerdings werden die Ergebnisse dieser Studie (PNAS 111: 823) auch infrage gestellt: bei den meisten Verbindungen zwischen den Hirnhälften wurden keine Geschlechtsunterschiede angetroffen; außerdem wurden weder Hirnvolumen noch pubertäre Reifungsprozesse als Confounder berücksichtigt; die Kontrolle dieser Confounder würde die (geringen) Unterschiede weiter reduzieren. Eine kritische Revision der aktuellen Evidenz geht davon aus, dass es keine effektiven Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Gehirnen gibt, abgesehen von (1) Unterschieden, die mit der Körpergröße korrelieren (größere Körpergröße → größere Gehirne) und manche Unterschiede zwischen weiblichen und männlichen Gehirnen letztlich auf Unterschieden der Körpermasse beruhen, und (2) Unterschieden, die durch Umweltfaktoren in der Ontogenese (hier: Erziehung, Sozialisation) zu suchen sind, wenn die Gehirne der Kleinkinder („cerebrale Schwämme“) in die eine oder andere Richtung programmiert werden (Nat. 566: 453).

Gehirnvergrößerung: Hypothese des kulturellen Antriebs (Spektr. Wiss. 1/19: 12)

Kernpunkt der Evolution des menschlichen Gehirns ist die Fähigkeit, Kenntnisse und Fertigkeiten von anderen zu übernehmen (Kopieren, aber auch Erneuern: soziales Lernen; Innovationsfähigkeit). Das Kopieren ist auch im Tierreich weit verbreitet (meist geht es dabei um Nahrungserwerb), es kommt aber auf die Genauigkeit an. Durch immer neue Innovationszyklen werden die Wissensgrundlagen immer mehr verfeinert. Auch im Tierreich gehen Nachahmungstrieb und Innovationsfähigkeit mit einem absolut und relativ größeren Gehirn einher, auch z.B. bei Vögeln. Die Fähigkeit, Neuerungen anderer nachzunahmen und/oder Probleme zu lösen bietet einen Selektionsvorteil. Da aber die Grundlagen dieser Fähigkeit neurobiologischer Natur sind, führt die Selektion auf gutes Nachahmungsvermögen und Innovationsfähigkeit zwangsläufig zu einer Selektion größerer Gehirne (auch wenn diese energieaufwendiger sind; Gehirnteil am Ruheumsatz des Menschen: 20 %, bei Schimpansen nur 8 bis 10 %). Es wird also nicht direkt auf ein größeres Gehirn selektiert, sondern auf Nachahmungsvermögen und Innovationsfreunde und damit nur mittelbar auf Gehirngröße.

Die Selektion begünstigt die Neigung zu qualitativ immer besserem sozialen Lernen, also immer besserem Nachahmen. Es werden daher konkret jene Gehirnstrukturen selektiert, die ein möglichst genaues Imitieren ermöglichen (.z.B. bessere visuelle Wahrnehmung, dadurch bessere Imitation feinmotorischer Bewegungen; bessere Verknüpfung zwischen sensorischen und motorischen Hirnstrukturen, damit sich Beobachtungen besser in Körperbewegungen umsetzen lassen). Somit unterliegt die soziale Lernfähigkeit einer positiven Selektion, was auch andere Aspekte des Sozialverhaltens beeinflusst. Mit der Größe der Gruppe und der Zeit, die miteinander verbracht wird, steigen auch die Gelegenheiten für soziales Lernen. Arten, die gut im sozialen Lernen sind, verfügen auch über effektivere Methoden der Nahrungssuche oder Werkzeugherstellung. Sie können sich vielseitiger oder in Krisenzeiten flexibler ernähren, was zu einer verlängerten durchschnittlichen Lebenserwartung führt. Dadurch haben sie längere Lebenszeit zum Lernen, aber auch zur Weitergabe des Wissens an Nachkommen. Gleichzeitig ermöglichte die bessere und vielfältigere Ernährung auch ein größeres Gehirn.

Der Triebeffekt der Evolution ist also nicht „mehr“; sondern „bessere“ Nachahmung. Dies führt zur positiven Selektion neurobiologischer Strukturen, die einhergehen mit

- besserer Wahrnehmung
- besserer Verknüpfung sensorischer und motorischer Hirnanteile
- Fähigkeit, sich in andere hineinzuversetzen
- Bewusstsein für Vergangenheit und Zukunft
- bessere Rechenleistung des Gehirns
- Zunahme der Innovationsfähigkeit

Die Selektion auf die neurobiologischen Grundlagen dieser Fähigkeiten führt mittelbar zu größeren Gehirnen; gleichzeitig resultieren:

- Sensibilität und Toleranz für andere
- verlängerte Jugendphase und Lebensdauer
- bessere/breitere Ernährung, verbesserte Strategie des Nahrungserwerbs

Jene Primatenarten, die sich besonders durch soziales Lernen und Innovationsvermögen auszeichnen, ernähren sich auch am vielfältigsten, benutzen Werkzeuge und zeigen komplexeres Sozialverhalten; bei den Menschenaffen weisen Schimpansen und Orang-Utans die höchste Primatenintelligenz auf, die wiederum mit Hirngröße und Lernleistung korreliert. Höhere Intelligenz entstand dabei konvergent bei Kapuzineraffen, Makaken, Menschenaffen und Pavianen.

Über den Faktor Ernährung erschließt soziales Lernen die notwendigen Voraussetzungen für ein energetisch teures Gehirn: soziales Lernen ermöglicht, auch an schwierig erreichbare, aber hochwertige Nahrung zu gelangen, deren Nährstoffe das Gehirnwachstum fördern.

Entscheidend ist die Genauigkeit der Informationsweitergabe. Die kumulative Kultur beruht auf dem Ansammeln und Weitergeben von Kenntnissen. Es muss ein bestimmter Schwellenwert in der Genauigkeit des Informationstransfers überschritten werden, dann nimmt in der Population die Übertragungsgenauigkeit im weiteren Zeitverlauf exponentiell zu, so dass es dann recht schnell zu wegweisenden kulturellen Veränderungen kommt (nur die Linie zum Menschen hat diesen Schwellenwert unter den Primaten überschritten). Essentiell ist dafür offenbar das Lehren. Einfache Nachahmung reicht dafür nicht; in der Natur kommt Lehren nur sehr selten vor. Das Lehren führte offenbar dazu, dass jener Schwellenwert in der Genauigkeit der Informationsvermittlung überschritten wurde, der dann einen selbstverstärkenden Prozess der kumulativen Kultur auslöste.

Erst das gegenseitige Beibringen/Lehren schafft aber auch die Rahmenbedingungen für die Entstehung der Sprache: durch Sprache verringert sich der Aufwand des Lehrens, während gleichzeitig die Genauigkeit zunimmt (z.B. dank der Eindeutigkeit der Sprache, aber auch der Möglichkeit des Verallgemeinerns). Anfangs dürfte die Sprache nur aus wenigen gemeinsam genutzten Symbolen bestanden haben; die Vorteile dieser einfachsten Vorsprache führten aber zu einem starken Selektionsdruck auf eine gute Sprachlernfähigkeit, aber auch eine leicht zu lernende Struktur der Sprache (d.h. Koevolution zwischen Sprache und neurobiologischen Strukturen). Parallel zur Sprache wurden Lern- und Rechenleistungen des Gehirns stark gefördert. In Kombination mit der kumulativen Kultur verbesserte sich so die Genauigkeit der Informationsweitergabe weiter.

Somit wurden Lehre und Sprache zu einem Wendepunkt, denn die anderen Primaten erreichten diese Schwelle nicht. Die Nahrungsbeschaffung wurde verbessert, die Überlebenschancen erhöht, die Umwelt konnte besser genutzt werden, Gehirne und Population wuchsen. Insgesamt gesehen ist die kulturelle Vererbung (kumulative Kultur, gefördert durch Lehren und Sprache) ebenso wichtig für die Evolution des Menschen wie die genetische Vererbung.

Zusammengefasster Kenntnisstand 2009 zur Ernährungsumstellung (BdW 7/09, 17):

Zwischen 2,5 und 1,2 MA wurde der Mensch vom Gejagten zum Großwildjäger. Ging man früher davon aus, dass *Homo* ein Aasfresser war, so ist dies inzwischen eindeutig widerlegt. Man vermutete, dass er quasi als letzter die Kadaverreste nutzte, die die Großkatzen übrig gelassen hatten. Man hatte dies aus zahlreichen Löchern in den knöchernen Überresten der Tiere geschlossen, von denen man aufgrund von Schnittmarken wusste, dass auch *Homo* von ihnen gegessen hatte. Inzwischen ist klar, dass diese Löcher nicht von den Zähnen der Großräuber, sondern von bakterieller Zersetzung stammen. Der Mensch war definitiv kein Aasfresser, sondern *Homo* hatte frühen Zugang zum Frischfleisch getöteter Tiere, wobei es aber unklar ist, ob er sie selbst erlegt hatte oder ob sie von Großkatzen erlegt wurden, der Mensch (als Gruppe) diese dann aber vertrieb. Dies gilt auch schon für sehr frühe *Homo*. So wie zehn Hyänen zwei Löwen von ihrer Beute vertreiben können, könnten auch zehn Steine werfende *Homo* die Großkatzen vertrieben haben. Dass der Mensch frühen Zugang zu den erlegten Tieren hatte, lässt sich aus den Schnittmarken an den Knochen erkennen; sie sind dort, wo man durch gezielte Schnitte maximale

Fleischstücke herausschneiden konnte (Aasfresser, die kleine übrig gebliebene Gewebereste von den Knochen abschaben, hinterlassen ganz andere Spuren).

Auch Schimpansen ernähren sich gelegentlich von fleischlicher Nahrung (Anteil 5 bis 10 %), allerdings nur von kleinen Tieren wie einem aus dem Nest gefallenem Jungvogel oder einem erjagten Colobusaffen. Im Gegensatz zum Frühmenschen mit seinem Werkzeugsatz sind sie nicht in der Lage, den Kadaver eines Elefanten oder Büffels aufzuschließen, trotz ihrer im Vergleich zum *Homo* relativ großen Eckzähne.

Wie die Schimpansen waren die frühen Menschen offenbar überwiegend Vegetarier, die aber Fleisch nutzten, wenn sich dazu die Chance bot. Dazu passt, dass an vielen Fundstellen massenweise Steinwerkzeuge ohne jeglichen Bezug zu Knochen von Beutetieren gefunden wurden; ein Hinweis darauf, dass diese zur Gewinnung oder Zerlegung pflanzlicher Nahrung genutzt wurden (Nüsse, hartschalige Wurzeln, Knollen).

Die vor 2,5 MA einsetzende Klimaveränderung führte zu einer Umwandlung von Feucht- in Trockensavannen, der Wald schrumpfte, es entstand ein Landschaftsmosaik mit knie- bis hüfthohem Gras und dornigen Sträuchern. Blätter wurden seltener und ledrig, Nüsse und Samen dicker und hartschaliger, Wurzeln und Knollen verholzten. Für Tiere, die an saftige Früchte und Gewächse der Feuchtsavanne gewohnt waren – so auch die Homininen –, war dies eine Katastrophe. Die robusten Australopithecinen passten sich mit massigen Kiefern, großen Zähnen und kräftiger Kaumuskulatur an die neuen Verhältnisse an, zogen sich wohl in übrig gebliebene Waldflecken zurück und spezialisierten sich dort auf harte, faserige Pflanzennahrung. Als vor 1,2 MA die letzten zusammenhängenden Waldgebiete verschwanden, erloschen auch sie (im Limpopo-Gebiet lebte AROB aber noch vor 1,04 MA, evtl. noch länger).

Die grazilen Homininen profitierten dagegen von ihrem Werkzeugsatz, den sie zunächst zur Verarbeitung der Pflanzennahrung entwickelt hatten. Mit ihm konnten sie nun auch an das Fleisch von großen Pflanzenfressern herankommen, die sich in den offenen Landschaften stark ausbreiteten; so erschlossen sie sich im Gegensatz zu der robusten Linie eine neue Ressource. Die grazilen Homininen wurden deshalb keinesfalls reine Fleischfresser, waren aber im Gegensatz zu den robusten Australopithecinen flexibel und konnten auf die Angebotslage reagieren. Gab es kein Fleisch, konnten sie mit Nüssen und Knollen überleben. Ihr Nahrungsspektrum war insofern mit dem von Schimpansen vergleichbar, der entscheidende Unterschied bestand nur darin, dass sie über scharfkantige Oldowan-Abschläge als Schneidewerkzeuge verfügten, mit denen sie sogar dicke Elefantenhaut durchtrennen und große Fleischstücke herausschneiden konnten – Schimpansen wären vor einem Elefantenkadaver verhungert. Die scharfkantigen Abschläge halfen ihnen auch, die Fleischstücke vor dem Verzehr zu zerkleinern (mangels Reißzähnen). Wie die Schnittspuren an den Knochen beweisen, hatten sie auf jeden Fall frühen Zugang zu großen Mengen Frischfleisch, auch wenn es offen ist, ob als Jäger oder indem sie die Raubtiere, die die Beute gemacht hatten, erfolgreich verjagten.

An älteren Fundstellen wurden zunächst kleinere Säugetiere bis Antilopengröße geschlachtet. Eine gut erhaltene 1,85 MA alte Fundstelle lag in einem Wäldchen, wo die Tiere mit Sicherheit nicht getötet und geschlachtet worden waren, sondern Teile von geschlachteten Tieren hintransportiert wurden, z.B. als Lagerplatz. Es handelt sich um die älteste Fundstelle, an der massenhaft Tiere zerlegt wurden. Fast alle Fundstellen zwischen 1,9 und 1,6 MA liegen an geschützten Orten mit geringer Konkurrenz z.B. durch Raubtiere.

Die jüngeren Fundstellen (z.B. bei 1,2 MA) liegen dagegen nicht mehr geschützt, sondern mitten im offenen Grasland, also in Gebieten mit hoher Konkurrenz; die Frühmenschen brauchten jetzt

offenbar keine Gegner mehr zu fürchten und konnten ungeschützt massenweise Großwild zerlegen. Vor 1,2 MA finden sich im Olduvaibecken auch erstmals Schnittmarken an den Knochen eines Boviden von der Größe eines heutigen Steppenbüffels, ein sehr wehrhaftes Tier. Zu dieser Zeit wagten sich die Menschen also bereits an echtes Großwild. Ob sie bereits Speere hatten, ist reine Spekulation. In Peninj/Tansania fand man an einem sehr gut erhaltenen 1,5 MA alten HE-Lagerplatz Faustkeile mit stark abgenutzten Schneiden, an denen Phytolithen aus Akazienholz hafteten. Dies beweist zwar lediglich, dass mit diesen Faustkeilen Holz verarbeitet wurde, lässt es aber möglich erscheinen, dass aus dem Holz auch Speere gefertigt wurden.

Auf jeden Fall hatte der HE irgendwann zwischen 1,6 und 1,2 MA die Kontrolle über die Region übernommen. Er war größer geworden (frühe *Homo* waren nur 1,45 m groß), war ein Dauer- und Langstreckenläufer, ideal für das Leben im offenen Grasland angepasst, hatte vielleicht schon Kontrolle über das Feuer (strittige Hinweise von Koobi Fora mit 1,5 MA; sichere von Swartkans mit 1,0 MA), verfügte evtl. schon über Speere (Akazienphytolithe, s.o.). Interessanterweise starben vor 1,2 MA die großen Säbelzahnkatzen *Meganthereon* und *Homotherium* im Olduvaigebiet aus. Sie dürften wie die heutigen Großkatzen Dämmerungsjäger gewesen sein, weil es ihnen tagsüber zu heiß war. HE konnte dagegen (weitgehend unbehaart, mit Schweißdrüsen zur Kühlung) tagsüber aktiv sein, während die großen Katzen schliefen. So konnte er tagsüber die „leichten“ Beutetiere (junge, schwache, kranke Tiere) erlegen, auf die es üblicherweise auch die Großkatzen abgesehen hätten. Für diese blieben dann in der Dämmerung nur die gesunden, starken Beutetiere übrig, die kaum zu erwischen waren. So starben die großen Säbelkatzen regional aus – durch Nahrungskonkurrenz mit dem HE, der als Jäger zu gut geworden war.

Dennoch dürfte auch beim HE – als erstem Großwildjäger unter den Menschen – der Fleischkonsum nur 10 bis 20 % der Gesamtkalorienzufuhr ausgemacht haben; dieser im Vergleich zu Schimpansen verdoppelte bis verdreifachte Fleischkonsum brachte aber erhebliche Vorteile und führte über Rückkoppelungseffekte zur raschen Selektion größerer Gehirne. Der erhöhte Fleischkonsum war einerseits Voraussetzung für ein stärkeres Gehirnwachstum; die größeren Gehirne erlaubten aber innovative Lösungen für die ums Überleben kämpfenden Homininen (verbesserte Werkzeuge; Sozialverhalten; Aufteilen der Ressourcen, verstärkte Kooperation, Sammel- und Jagdstrategien), die dann ihrerseits in positiver Rückkoppelung einen noch höheren Fleischkonsum ermöglichten und gleichzeitig zur positiven Selektion größerer Gehirne führten.

Der Energiebedarf von Gehirngewebe liegt beim 16-Fachen der Skelettmuskulatur. 20 – 25 % des Grundumsatzes eines Erwachsenen dienen dem Hirnstoffwechsel (Primaten: 8 –10 %; sonstige Säuger 3 – 5 %). Dennoch ist der Grundumsatz der Menschen nicht größer als derjenige anderer Säuger gleichen Gewichtes; daher benötigt der Mensch wesentlich energiereichere Nahrung als Primaten mit ähnlichem Gewicht. Gorillas beispielsweise sind viele Stunden mit dem Essen beschäftigt, da sie weitgehend geringwertige faserreiche Pflanzennahrung zu sich nehmen; sie haben zur Verdauung einen riesigen Dickdarm. Menschen haben einen kurzen Dickdarm und einen langen Dünndarm – wie Fleischfresser, als Anpassung an energiereiche, leicht verdauliche Kost. Sie benötigen daher nur kleine Nahrungsmengen (im Vergleich mit dem Gorilla), um ihren Energiebedarf zu decken und haben daher im Gegensatz zu den pausenlos fressenden Gorillas auch viel mehr Zeit für andere Aktivitäten außerhalb der Nahrungsaufnahme. Schon das 1,5 MA alte Skelett des Turkana-Jungen (Nariokotome) deutet auf einen kurzen Dickdarm (kurzer Rumpf). Der Körperbau spricht für einen weitgehenden Verlust der Behaarung (dafür Schweißdrüsen); kleine Zähne und Kiefer. *H. ergaster* nahm also bereits deutlich gehaltvollere Nahrung zu sich, und dies setzt einen Fleischanteil im Nahrungsspektrum zwingend voraus.

Menschen haben im Vergleich mit anderen Säugern einen höheren Anteil an Körperfett und einen geringeren Anteil an Muskelmasse. Fettgewebe hat einen geringeren Energiebedarf als

Muskelgewebe, daher steht dem Menschen mehr Energie für das Gehirn zur Verfügung. Bei knapper Nahrungsversorgung schafft das Fettgewebe aber auch Energiereserven für das Gehirn, besonders deutlich erkennbar bei Babys, bei denen 87 % des Grundumsatzes in den Hirnstoffwechsel fließen. Mit ihrem vielen Fett (im Vergleich zu den Babys anderer Säugetiere) überbrücken sie Notzeiten, damit das Gehirnwachstum nicht beeinträchtigt wird. Mangelernährte Kinder bleiben daher meist klein; bei leichter bis mäßiger Mangelernährung wird eher das Längenwachstum herunterreguliert, als Abstriche beim Gehirnwachstum in Kauf zu nehmen.

Außerdem enthält Fleisch bestimmte Fettsäuren, die für die Bildung neuen Hirngewebes zwingend erforderlich sind, vom Körper aber unzureichend selbst synthetisiert werden und in Pflanzen allenfalls in Spuren enthalten sind. Im Fleisch wild lebender Wiederkäuer, besonders Gehirn und Leber, finden sie sich aber in hohen Mengen (Docosahexaen- und Arachidonsäure). Daraus resultierte folgender Rückkoppelungskreis:

Verbesserter Zugang zu Fleisch --- verbesserte Versorgung mit Nahrungsenergie und den für das Gehirnwachstum wichtigen Fettsäuren --- stärkeres Gehirnwachstum --- verbesserte Lernfähigkeit --- komplexeres soziales Leben, innovative Werkzeuge (Acheulean), erfolgreichere Jagdstrategien --- verbesserter Zugang zu Fleisch ---... so wurde der HE schließlich zum Großwildjäger, der selbst die großen Säbelzahnkatzen durch Nahrungskonkurrenz zum (lokalen) Aussterben trieb.

Außerafrikanische Funde der HE-Gruppe:

In Israel wurden sehr alte Steinwerkzeuge entdeckt, deren angebliches Alter von 2,4 MA aber als problematisch gilt (Roots S. 39). Sicher sind dagegen Steinwerkzeuge in Israel (Erq el-Ahmar) aus der Zeitspanne zwischen 1,96 und 1,78 MA. Und in Ubeidiya/Israel (1,4 MA) finden sich erstmals Acheulean-Geräte außerhalb von Afrika (in Afrika ist das Acheulean schon vor 1,76 MA nachweisbar, korreliert also zeitlich mit dem *H. ergaster*).

Karni- bzw. Omnivorie erhöht die Mobilität, denn Karnivoren können ohne weitere anatomische oder physiologische Anpassungen stärker expandieren als pflanzenfressende Arten, egal ob als Aasfresser oder Wildbeuter. Fleischfresser haben eine deutlich geringere Biotopbindung. Die Expansion des HE könnte ganz einfach darauf beruhen, dass er seinen Beutetieren bei den Wanderungen folgte (Roots S. 45).

Schon sehr früh müssen frühe HE Afrika verlassen haben, da in China (Shangchen) bis 2,12 MA alte Steinwerkzeuge und im Kaukasus knapp 1,85 MA alte Fossilien von frühen HE entdeckt wurden (Dmanisi). Vor 1,5 – 1,6 MA lebten Urmenschen auch schon auf Java (neueste Datierungen der Funde von Sangiran, während der Kinderschädel von Mojokerto nur noch mit 1,43 – 1,49 MA angegeben wird). Allerdings sind die Altersangaben von Java auch im Jahr 2006 immer noch umstritten; man geht aber insgesamt davon aus, dass die Einwanderung in Java vor spätestens 1,5 MA erfolgt ist, auch dies wird aber gelegentlich bezweifelt (s. Roots S. 61); das Datum von 1,66 MA für Sangiran wurde in einer neueren Arbeit auf < 1,51 MA korrigiert (PNAS 98, 4866) und inzwischen noch weiter auf wahrscheinlich nur 1,3 MA (maximal 1,45 MA) reduziert (Sci. 367: 210).

In Südostasien blieben die HE wohl relativ isoliert und machten eine eigene Entwicklung durch, die parallel – wohl konvergent – zum HE/*H. heidelbergensis* in Afrika schließlich bei den späten HE in Süd-, Ost- und Südostasien (früher als „lokale archaische HS“ bezeichnet) zu Hirngrößen von 1200 bis 1250 ccm führte, nur 100 ccm unter dem modernen HSS.

Als ältester Nachweis von Menschen außerhalb Afrikas gelten die Steinwerkzeuge von Shangchen, die in 15 Horizonten zwischen 1,26 und 2,12 MA in Paläoböden des Lössplateaus gefunden wurden, wobei die ältesten Werkzeuge paläomagnetisch auf 2,12 MA datieren.

Aufgrund der Fundsituation kann aber nicht ausgeschlossen werden, dass es auch noch ältere Horizonte mit Steinwerkzeugen geben könnte, die bisher nicht erreichbar waren. Die Steinwerkzeuge ähneln gleich alten aus Afrika. Das Material wurde offenbar aus 5 – 10 km Entfernung aus einem Gebirge im Süden (oder dem dieses Gebirge entwässernden Fluss) herangeschafft. Da sich Abschlüge nicht miteinander oder mit Kernsteinen zusammenfügen ließen, könnten die Werkzeuge an anderer Stelle hergestellt und mitgebracht worden sein (was aber aufgrund des schwierigen Geländes nicht sicher zu beurteilen ist). Einige Abschlüge zeigen Anzeichen nachträglicher Nachschärfung.

Als 2,12 MA alt erwiesen sich sechs Werkzeuge: drei Schaber, eine Spitze, ein angespitztes Stück und ein Abschlag. Etwas jünger (2,09 – 2,12 MA) datieren drei Kerne, ein Kern und/oder Schaber, ein angespitztes Werkzeug und ein Abschlags-Werkzeug. Technik (Abschlagtechnologie und –produkte) und Rohmaterial (meist Quarzit oder Quarz) entsprechen den jüngeren werkzeugführenden Horizonten.

Die Bildung der Paläoböden, in denen man die meisten Werkzeuge fand, ging mit wärmeren und feuchteren, also günstigeren Klimabedingungen einher, als die Phasen der mächtigen Löss-Ablagerungen, in denen Werkzeuge seltener waren (bezogen auf den untersuchten Zeitabschnitt zwischen 1,26 und 2,12 MA) (Nat. 559: 480 + 608).

Damit ergeben sich im Jahr 2018 folgende Daten in Asien:

Shangchen: 2,12 MA (Werkzeuge)

Dmanisi: 1,85 – 1,78 (Werkzeuge und Fossilien)

Yuanmou, China: 1,7 MA (zwei Schneidezähne, die zu HE gestellt werden)

Nihovan, China: 1,66 MA (Werkzeuge Majuangou und Shangshazui)

Lantian (Gongwangling): HE-Cranium, 1,63 MA (Spanne: 1,65 – 1,59)

Sangiran, Indonesien: wahrscheinlich 1,3 MA (maximal möglich: 1,45 MA)

Mojokerto, Indonesien: < 1,49 MA (Korrektur von Sangiran und Mojokerto nach Sci. 367: 210)

Dmanisi-Menschen:

Bei späteren Ausgrabungen (nach dem ersten Fund eines Unterkiefers) wurde in Dmanisi noch ein Schädel eines erwachsenen Mannes (780 ccm) sowie ein Schädel einer jungen Frau (mit Teilen des Gesichtsschädels und der Maxilla mit 4 Zähnen; ca. 650 ccm) gefunden, schließlich ein komplettes Cranium von nur 546 ccm Hirnvolumen*, zusammen mit einem sehr robusten Unterkiefer. Insgesamt waren im Jahr 2013 fünf Schädel aus Dmanisi bekannt.

*Das Cranium, das zu dem im Jahr 2000 gefundenen robusten Unterkiefer gehört, wurde erst im Jahr 2013 beschrieben; das endokraniale Volumen eines leicht gebauten, geschlechtlich nicht sicher

zuordnungsfähigen Individuums beträgt nur ca. 546 ccm (was ungefähr dem Durchschnitt von HH entspricht und deutlich unter den üblichen Werten für HE liegt) (Nat. 502: 452).

Die untere (jüngste) Grenze der Datierung (die durch vulkanisches Gestein möglich wurde) liegt bei 1,7 MA; tatsächliches Alter zwischen 1,7 MA und wahrscheinlich knapp unter 1,77 MA (Olduvai-Matuyama-Grenze: Polaritätswechsel des Erdmagnetfeldes; Übergang Pliozän/Pleistozän vor Neufestlegung der Plio-Pleistozän-Grenze; **älteste unstrittig datierte Menschenfossilien außerhalb Afrikas**). Die Dmanisi-Menschen sind gleichzeitig die ältesten Menschen mit eindeutig „afrikanischen“ Merkmalen außerhalb Afrikas; die Steinwerkzeuge gehören zur primitiven Oldowan-Kultur (Mode 1), keine Faustkeile (Acheulean), keine fortgeschrittenen Oldowan-Werkzeuge; stattdessen:

chopping tools (einseitig abgeschlagene Geröllgeräte)

choppers (zweiseitig behauene Gerölle)

einige Schaber.

Der Stand der Technik entspricht damit 2,4 MA alten ostafrikanischen Werkzeugfunden (frühes Oldowan, Mode 1- Technologie).

Später wurden in Dmanisi sogar 1,85 MA alte Steinwerkzeuge gefunden – offenbar war der Kaukasus schon vor 1,85 MA besiedelt (Sci. 332, 1370). Nähere Untersuchungen ergaben, dass die Fundstelle bereits **kurz nach 1,85 MA erstmals besiedelt** war und es dann zwischen 1,81 und 1,78 MA zu wiederholten Nutzungen kam. Die Region war also schon wiederholt besiedelt gewesen, bevor die berühmten Körperfossilien (von denen man inzwischen ausgeht, dass sie tatsächlich 1,77 MA alt sind) abgelagert wurden. Offenbar handelte es sich um eine Kernregion für die weitere Besiedlung Eurasiens. Das etwas höhere Alter (1,85 statt 1,77 MA) erhöht die Plausibilität, dass Eurasien besiedelt wurde, bevor der HE (im engeren Sinne) in Ostafrika erschien (PNAS 108, 10432) (kontra: s.u., Definition des HE als weit umfassende Art, die auch frühe *Homo* mit einschließen könnte).

Die Dmanisi-Menschen ähneln *H. ergaster* (in Afrika zwischen 1,9 und 1,4 MA), z.B. wegen der geringen Hirngröße, der hohen Schläfenlinie, vorstehenden Überaugenwülsten und einer markanten Schädelverengung hinter den Bögen, und wurden zunächst vorläufig als *H. ex gr. ergaster* bezeichnet. Sie sind möglicherweise die Vorläufer des HE in Asien; da es aber mehrere Auswanderungswellen aus Afrika gegeben haben könnte, könnte die Entstehung des HE ieS. auch viel komplexer sein. Einige Forscher waren zunächst (nach den ersten Funden) der Auffassung, dass die Dmanisi-Menschen bereits stärker HE als *H. ergaster* ähneln. Die Originalpublikation nennt eine Reihe von Merkmalen, in denen sich die Dmanisi-Menschen in gleicher Weise wie *H. ergaster* von HE ieS. unterscheiden (geringere Ausprägung der supraorbitalen und nuchalen Tori, relativ größeres Schädeldach, relativ dünnere Schädeldachknochen, geringere Breite der Calvaria, geringeres Gehirnvolumen). Daneben bestehen aber auch Merkmale, die an asiatische HE anklingen.

Bedeutend ist, dass die primitiven Steinwerkzeuge der Dmanisi-Menschen (einfache Steinsplitter, Kratzer usw.) die Theorie widerlegen, erst die Acheulean-Kultur mit ihren fortschrittlichen, streng nach Plan symmetrisch geformten Werkzeugen habe die Expansion aus Afrika möglich gemacht. Der Körperbau (größere Körper, größere Gehirne, veränderte Ernährung: stärker karnivor als Australopithecinen) und *nicht* die Werkzeuge ermöglichten somit die Ausbreitung der Menschen: Karnivoren brauchen größere Territorien, um ihre Ernährung sicherzustellen (wie auch Studien an Primaten bestätigten, die eine Korrelation zwischen Reviergröße und Nahrungsqualität ergaben). Im Vergleich zu voll entwickelten HE waren die Dmanisi-Menschen aber klein.

Die Dmanisi-Menschen sind zugleich die (cf.) HE mit der größten Ähnlichkeit zu *H. habilis*, eines möglichen Taxon aus dem Umfeld der Stammgruppe von HE. Es wurde daher vermutet, dass die Vorfahren der Dmanisi-Menschen Afrika schon verlassen hatten, bevor dort Menschen des „vollen“ HE-Grades auftraten. Die zahlreichen Steinwerkzeuge von Dmanisi wurden aus lokalem Rohmaterial produziert, aber mit gezielter Selektion feinkörnigeren Materials wie Quarzit und Basalt. Insgesamt gesehen wurden aber 50 verschiedene Rohmaterialien verwendet, was zeigt, dass die Menschen nicht sehr wählerisch waren, sondern nutzten, was sie fanden (vgl. Sci. 354: 959). Die Technik entspricht der Mode-1-Industrie des Oldowan Ostafrikas.

Ein Dmanisi-Unterkiefer ähnelt stark demjenigen des Nariokotome-Jungen (*H. ergaster*). Cranium sehr klein, Hinterkopf abgerundet, Gesicht ähnlich KNM-ER 1813, besonders im Profil; zahlreiche Merkmale des Schädels machen ihn aber einem kleinen HE-Schädel ähnlicher als einem HH-Schädel. Insgesamt gesehen handelt es sich aber um die HE-Population mit der größten Ähnlichkeit zu *Homo habilis* z.B. von Olduvai, Koobi Fora, evtl. Hadar. Unklar ist, ob das geringe Hirnvolumen von 546 ccm (in einem Fall) ein Ausnahmefall war oder für die Dmanisi-Population eher typisch ist. Wenn letzteres der Fall wäre, dürften schon Menschen mit Hirnvolumina auf HH-Niveau (und deutlich unter dem Niveau typischer mittelpleistozäner HE) aus Afrika durch die Levante nach Asien gezogen sein. Auch unter Berücksichtigung der Körpergröße entsprach die Enzephalisation eher HH als HE. Möglicherweise entsprachen die ersten Menschen, die Afrika verließen, noch etwa dem Entwicklungsgrad des HH (i.e.S.) (Sci. 297, 85).

Die Dmanisi-Menschen (syn. *Homo georgicus*) sind die primitivsten, kleinhirnigsten Menschen, die außerhalb Afrikas gefunden wurden (abgesehen von *H. floresiensis*) und belegen somit, dass die Menschen Afrika auf einem niedrigeren Entwicklungsniveau verließen als bisher angenommen. Wenn man die Funde zu HE zuordnet, wären dies die primitivsten Vertreter von HE. Wenn die Forscher den letzten Schädel (mit nur 546 ccm) zuerst gefunden hätten, hätten sie ihn evtl. sogar HH zugeordnet. Die Abgrenzung der Funde von HE bzw. HH ist dadurch erschwert, dass zunächst keine postkranialen Knochen gefunden wurden; dies wäre aber sehr wichtig, denn HH ist kurzbeinig, HE dagegen die erste Art mit langen, schlanken Beinen. Manche Forscher waren sich nicht sicher, ob sie die Funde überhaupt als HH oder HE klassifizieren sollen, und die Funde stellten infrage, ob HE ieS. überhaupt in Afrika entstanden ist. Insgesamt reicht das Spektrum der Hirnvolumina der Dmanisi-Menschen von 546 bis 775 ccm (Sci. 354: 959: 546 – 730 ccm), wobei aber auch andere Merkmale der Dmanisi-Menschen (Größe und Robustheit der Schädel und Unterkiefer) eine große Variationsbreite zeigen.

Allerdings sind dann im Jahr 2003 die Dmanisi-Menschen wieder näher an den HE herangerückt: in Kenia (Ileret) wurde ein ca. 1,55 MA alter HE-Schädel gefunden, der als erster der afrikanischen HE-Schädel den für die asiatischen HE so typischen sagittalen Kamm (zum Muskelansatz) auf dem Schädeldach zeigt, zugleich aber ebenfalls ein sehr kleines Hirnvolumen aufweist (691 ccm) und dabei dem bis dahin kleinsten Schädel aus Dmanisi gleicht (der Dmanisi-Schädel mit 546 ccm wurde erst 2005 gefunden). Dem HE vom Turkana-See fehlen die für den Turkana-Jungen (Nariokotome: *H. ergaster*) und sonstige HE typischen starken Überaugenwülste; der Schädel ist viel kleiner als der des Turkana-Jungen.

In folgenden Merkmalen entspricht der neue Fund (Ileret) den Dmanisi-Hominiden: gekielter Schädel, in charakteristischer Weise gebogener Ohrknochen, im seitlichen Profil eher verlängerter Schädelumriss, keine prominenten Augenwülste. Der Grund für die geringe Größe des Ileret-Fundes sowie des kleinsten Dmanisi-Schädels ist noch offen: weiblich? Juvenil?

Da der Knochenkiel in der Schädelmitte bisher bei HE aus Afrika unbekannt war (und typisch für asiatische HE), dürfte der neue Fund von Ileret/Kenia möglicherweise ein wichtiges Bindeglied zwischen den kenianischen und georgischen Fossilien darstellen (Sci. 300, 893).

Insgesamt weisen die Dmanisi-Menschen eine erhebliche morphologische Diversität auf; aufgrund der Fundsituation ist es aber unplausibel, dass es sich um mehrere Arten handeln könnte. Wahrscheinlich war die morphologische Diversität der frühen Menschen größer als bisher angenommen, was auch Auswirkungen auf die Taxonomie von HE haben könnte. Man könnte die Funde von Dmanisi als Zwischenform zwischen HH und HE interpretieren. Unklar ist, ob sie die Vorfahren des späteren asiatischen HE sind, oder nur eine später wieder erloschene, nachfahrenlose Auswanderungswelle aus Afrika auf (technologischem) Oldowan-Niveau.

Dabei ist nachvollziehbar, wieso sich die vermutlich ältesten Auswanderer aus Afrika im südlichen Kaukasus aufhielten: mildes Klima (ähnlich heutigem Mittelmeer); lichte Wälder mit reicher Tierwelt; Dmanisi lag auf einer erhöhten Landzunge, an der zwei Flüsse zusammentrafen, an deren Ufern sich viel Wild einfand; die Landzunge stellte für die Tiere eine Falle dar, so konnten sie von Beutetieren leicht ergriffen werden (waren Dmanisi-Menschen Aasfresser, oder jagten sie aktiv?). An einigen Tierknochen fanden sich Schnittspuren, so dass die Dmanisi-Menschen wenigstens zeitweise Tiere zerlegten (Spektr. Wiss. 4/2004, 24).

Der Mensch war damals Teil des Biotops einer savannenartigen Graslandschaft mit vielen Tierarten (Südelefanten, Säbelzahnkatzen, Strauße, Gazellen, *Canis etruscus*, *Ursus etruscus*, *Homotherium*, *Panthera gombaszoegensis*, *Pachycrocuta perrieri*, *Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis*, *Equus stenonis*, *Dicerorhinus etruscus*, *Dmanisibos*, *Cervus perrieri*, *Dama nestii*, *Struthio dmaniensis*, *Eucladoceros*, Palaeotraginae). Bemerkenswert sind besonders zwei Säbelzahnkatzenarten und mehrere Leopardarten, ferner der eurasische Wolf. Die zahlreichen Großkatzen könnten sogar der Grund dafür sein, dass sich der Mensch überhaupt soweit ausbreiten konnte, denn sie lieferten den Frühmenschen genügend Aas zur Deckung des Proteinbedarfs (Roots S. 58). Keine Spuren von Feuernutzung in Dmanisi. Einer der Dmanisi-Schädel weist zwei Löcher auf, die nach Größe und Abstand von Säbelzahnkatzen stammen dürften.

Im Jahr 2005 wurde von neuen Dmanisi-Funden berichtet, darunter ein sehr gut erhaltener Schädel und zugehöriger Unterkiefer, wobei der Oberkiefer völlig zahnlos war und im Unterkiefer nur noch ein Eckzahn erhalten war. Die zahnlosen Kieferabschnitte waren atrophiert (komplette Resorption des Alveolarfortsatzes) und umgeformt, d.h. die betreffende Person hat mehrere Jahre mit einem einzigen Zahn überlebt. Der andere Unterkiefer Eckzahn muss allerdings erst kurz vor dem Tod verloren gegangen sein, alle anderen Zähne fehlten aber seit Jahren. Der Alveolarfortsatz des Unterkiefers war bis auf das Niveau des Foramen mentale resorbiert. Unklar ist die Ursache des Zahnverlustes. Bisher sind auch aus jüngeren Zeiträumen keine fossilen Homininen mit so ausgedehntem Zahnverlust bekannt, und nur extrem selten werden wilde Primaten mit vergleichbarer Kaubeinträchtigung in der Natur angetroffen.

Die Dmanisi-Menschen ernährten sich – zumindest im Winter – nachweislich (Tierknochen mit Schlagmarken von Steinwerkzeugen) von Fleisch; Fleischkonsum dürfte der Hauptgrund für ihr Überleben in den nördlichen Breiten gewesen sein, besonders im Winter. Dabei hatten die Menschen einen frühen Zugang zu Kadavern, was als Indiz entweder für eigene Jagd oder als dominierende Aasesser gewertet wird. Zwar gab es auch Carnivora als Konkurrenten um das Fleisch, diese zerlegten die Knochen aber nicht so weitgehend wie es heute vielfach durch Hyänen geschieht.

Offen ist, ob sich der Zahnlose von weichem Knochenmark und Gehirn sowie weichen Pflanzenprodukten ernährte und so über Jahre am Leben blieb, oder durch die Fürsorge anderer Menschen. Dies ist gleichzeitig der älteste Nachweis schwerer Beeinträchtigung des Kauvermögens bei Homininen (Nat. 434, 718).

(Aus Sangiran/Java ist ein ca. 12-jähriges Kind mit wohl unfallbedingter Unterkieferfraktur bekannt, die unregelmäßig verwachsen, aber gut verheilt war, was darauf deutet, dass der Unterkiefer zeitweise ruhiggestellt war und das Kind mit besonderer Nahrung versorgt wurde; Alter: ca. 0,7 MA; s. PROBST 2002 S. 176).

Im Jahr 2007 wurde dann erstmals umfangreiches **postkraniales Material von Dmanisi-Menschen** – von mindestens vier verschiedenen Individuen – publiziert, darunter ein partielles Skelett eines Jugendlichen (ca. 11 – 13 Jahre alt; zum Cranium D 2700 gehörig) und Beinknochen eines Erwachsenen, dem wohl auch der massive Unterkiefer D 2600 gehörte (Nat. 449, 291 + 305).

Die Proportionen der Beine sind recht modern: relativ langer Femur im Vergleich zum Humerus sowie in der Tibia-Humerus-Relation (entspricht europäischen HSS). Auch die Füße ähneln modernen Menschen und sind als solche abgeleitet, allerdings mehr medial orientiert und mit einer relativ gleichmäßigeren Gewichtsverteilung auf alle fünf Zehen im Vergleich zum HSS.

Die Arme waren dagegen noch primitiver als die Beine: der Humerus war nur schwach torquiert, das Ellbogengelenk daher noch nicht relativ zum Schultergelenk gedreht; die Handinnenfläche war damit mehr nach vorn gerichtet (bei weiter fortgeschrittenen HE und beim HS ist der Humerus stark torquiert, dadurch das Ellenbogengelenk im Vergleich zum Schultergelenk gedreht mit der Folge, dass die Handinnenfläche zum Körper zeigt; die moderne Orientierung des Oberarmes erlaubt das Werfen über den Kopf, aber auch das Klavierspielen). Auch die Schulteranatomie war damit in einigen Aspekten noch nicht modern; auch einzelne Merkmale des Schulterblattes waren primitiv. Der Schultergürtel dürfte daher stärker seitlich positioniert gewesen sein; das Spektrum der möglichen Armbewegungen dürfte vom modernen Menschen abgewichen haben. Die Morphologie der Arme dürfte insgesamt noch eher australopithecinenartig gewesen sein.

(Nach neuen Untersuchungen soll aber auch beim Jungen von Nariokotome ebenso wie bei *H. floresiensis* die Torsion des Humerus fehlen).

Das Größenspektrum reicht von 147 – 166 cm bzw. 48 – 50 kg für den größten der Erwachsenen, der Jugendliche (geschätztes Alter: 11 – 13 Jahre) dürfte 145 – 161 cm gemessen und 40 – 43 kg gewogen haben.

Als *primitive postkraniale* Merkmale der Dmanisi-Menschen gelten: kleine Körpergröße (reichten dem Jungen von Nariokotome nur bis zur Schulter; entsprechen aber dem 1,55 MA alten HE vom Turkana-See); niedriger Enzephalisationsquotient (am unteren Ende der Schätzung für den Jungen von Nariokotome und näher bei HH und Australopithecinen; 546 – 775 ccm Schädelkapazität, naA 546 – 730 ccm); keine so starke Torsion des Humerus (Handinnenfläche zeigte nach vorn; kein Überkopfwurfen möglich; ebenso: Junge von Nariokotome; *H. floresiensis*); mediale Ausrichtung der Füße;

abgeleitete Merkmale: HS-ähnliche Körperproportionen; lange Beine, geeignet für Gehen oder Laufen über weite Distanzen; große Zehe nicht opponierbar. Das Laufbild dürfte aber in gewisser Hinsicht noch etwas schimpansenähnlich gewesen sein (Sci. 354: 959).

Die Dmanisi-Menschen werden damit weiterhin als „frühe HE“ interpretiert, zusammen mit *H. ergaster* (Junge von Nariokotome) und dem 1,55 MA alten HE-Schädel von Ileret (s.o.). Frühe HE waren demnach sehr variabel (auch innerhalb der Dmanisi-Population erhebliche Variabilität) in Größe und Körpergewicht; möglicherweise als Folge eines stärkeren Sexualdimorphismus als für spätere HE angenommen (spätere HE i.e.S.: Männer 10 – 20 % größer als Frauen; Sexualdimorphismus ähnlich modernen Menschen). Ein stärkerer Sexualdimorphismus bei frühen HE wäre aber auch ein Indiz für ein weniger kooperatives, stärker konkurrierendes Sozialverhalten zwischen den Männern. In der Körpergröße liegen die Dmanisi-Menschen eher im Spektrum des HH als des HE, auch wenn sie sonst HE in vielen Merkmalen ähneln.

Frühe HE sind außerdem durch eine schnellere Entwicklung und kürzere Kindheit gekennzeichnet, die Enzephalisation früher HE liegt nicht deutlich über Australopithecinen oder HH, die Variabilität in Körper- und Gehirngröße ist hoch. Vermutlich repräsentieren die frühen afrikanischen HE (*H. ergaster*) und die Dmanisi-Menschen verschiedene Populationen derselben hochgradig variablen Art. Frühe HE hatten aber bereits kleine Zähne, was für eine eher moderne Ernährung spricht; die langen Beine waren für Gehen und Laufen geeignet. Die Zunahme der Hirngröße erfolgte aber erst innerhalb der Art HE, evtl. nachdem sie geschicktere Jäger geworden waren.

Die Vergleichbarkeit postkranialer Fossilien früher HE (wie Dmanisi, *H. ergaster*/Junge von Nariokotome) mit *frühen Homo*/ cf. *Homo habilis* ist dadurch eingeschränkt, dass von letzteren nur wenig und fragmentarisches postkraniales Material bekannt ist (Datierung dieser postkranialen Fossilien: 1,75 – 1,9 MA). Es besteht daher keine völlige Klarheit über die Statur und Beinproportionen in diesem Taxon. Sieht man einmal von den neuen Dmanisi-Funden ab, stellt der Junge von Nariokotome (ca. 1,55 MA) das älteste gut erhaltene postkraniale Material der Gattung *Homo* dar (!); seine Statur und Proportionen sind fast völlig modern. Die postkranialen Dmanisi-Fossilien verkleinern damit die Lücke zwischen den postkranial gut dokumentierten Australopithecinen und dem Jungen von Nariokotome (KNM-WT15000). Der Mangel an gut erhaltenem postkranialen Material früher *Homo* / HH / HRu stellt dagegen ein großes Defizit für die taxonomische Bewertung dar.

Vergleich der Körper- und Hirngröße:

früheste *Homo* / cf. *Homo habilis*: 125 – 157 cm; 32 – 52 kg; Gehirnvolumen: 614 +- 66 ccm
(N = 6)

Dmanisi-Menschen: 145 – 166 cm; 40 – 50 kg; 546 bis 775 ccm (naA bis 730 ccm)

Junge von Nariokotome: 151 – 169 cm; 45,5 – 70,6 kg; ausgewachsen hätte er aber etwa

1,8 m erreicht (Sci. 317, 1664) (nach neueren Schätzungen aber kleinere Endgröße!)

typische HE: 904 +- 100 ccm (N = 13)

Enzephalisationsquotient:

Gorilla: 1,14

Schimpansen: 2,4

Australopithecinen: 2,4 – 3,1

HH: 3,1

Dmanisi: 2,6 – 3,1 (bei dem Schädel von 546 ccm: 2,4)

Nariokotome: 2,7 – 3,8

Moderner Mensch: 6 - 7

Die Beinproportionen der Dmanisi-Menschen wirken modern, entsprechen aber auch – soweit bekannt – den frühesten afrikanischen *Homo* sowie dem ca. 2,5 MA alten *Australopithecus garhi* (sofern das postkraniale Material von der Fundstelle des *A. garhi* dem auf kraniale Fossilien

gegründeten Taxon zugeordnet werden kann; eigene Anm.). Die absolute Beinlänge ist größer als bei Australopithecinen und nahe modernen Menschen, was für eine Selektion zugunsten energetisch effizienterer Fortbewegung spricht. Auch Details der Wirbelsäule sprechen für Laufen und lange Wanderungen, während der Arm noch eher an Australopithecinen als an moderne Menschen anklagt. Die Fußmorphologie ist hinsichtlich ihrer biomechanischen Effizienz bei langen Wanderungen, aber auch hinsichtlich der Energiesparmechanismen (Federmechanismus) beim Dauerlauf (s.o.) bereits dem modernen Menschen gleichwertig; die große Zehen war nicht mehr ans Greifen und Baumklettern wie bei AAFAR adaptiert.

Sieht man aber einmal von den Anpassungen an Dauerlauf und weite Wanderungen ab, so ähneln die Dmanisi-Menschen in ihren postkranialen Merkmalen noch eher den *frühesten Homo* / cf. *Homo habilis* (schwache Humerus-Torsion, kleine Körpergröße, geringer Enzephalisationsquotient, medialere Ausrichtung des Fußes) (Nat. 449, 291 + 305).

Diversität der Dmanisi-Menschen

Die **große Diversität der Unterkiefermorphologie** der Dmanisi-Menschen lässt sich (nach vergleichenden Untersuchungen an modernen Jäger-Sammler-Populationen) funktionell mit den Folgen dentoalveolärer Remodellierung infolge der starken Zahnabrasionen erklären. Mit zunehmendem okklusalen und approximalen Abrieb traten die Zähne weiter aus dem Kiefer heraus, wanderten in mesiale Richtung, und die Schneidezähne wurden steiler gestellt. Sowohl die Form des Zahnbogens, die Höhe des Unterkieferkörpers und die Inklination der Symphyse verändern sich mit zunehmendem Zahnabrieb. Die unterschiedlichen Dmanisi-Unterkiefer repräsentieren daher die normale Variation innerhalb einer Population. Die starke Zahnabnutzung konnte zu verschiedenen Pathologien bis hin zum Zusammenbruch des normalen (kompensatorischen) Remodellierungsmechanismus und schließlich zum Zahnverlust und Verlust der Kaufunktion führen – was aber offenbar nicht letal war, sondern kulturell bzw. durch Verarbeitung der Nahrung (weiche Nahrung) kompensiert wurde (PNAS 110, 17278).

Zahnabrieb und dessen Folgen (Remodellierung des Knochengewebes) müssen daher in Betracht gezogen werden, wenn man isolierte Homininen-Unterkiefer miteinander taxonomisch vergleicht.

Ältester sicherer Hinweis auf den Gebrauch von **Zahnstochern** und dadurch ausgelöster lokalisierter Parodontitis (PNAS 110, 17278). (Allerdings gibt es auch bei einem 1,84 MA alten HH Hinweise auf Zahnstochergebrauch).

Weitere Erkenntnisse lieferte dann im Jahr 2013 die Beschreibung des im Jahr 2005 geborgenen Craniums D4500 (das zum Unterkiefer aus dem Jahr 2000 gehört) – das besterhaltene Cranium eines adulten Homininen aus dem frühen Pleistozän zwischen 2,6 und 0,8 MA! (Nat. 502, 452): Hirnvolumen 546 ccm (s.o.; kleinster HE-Schädel!).

Die Beschreiber (Sci. 342: 326) kommen zu dem Ergebnis, dass die Variationsbreite der Schädelmorphologie der Dmanisi-Menschen derjenigen der Schimpansen und modernen Menschen entspricht und daher die Dmanisi-Menschen einer einheitlichen Art zugeordnet werden können, die sie (ohne Anerkennung durch die Zoologische Nomenklatur) als *Homo erectus ergaster georgicus* bezeichnen. Sie gehen aber noch viel weiter, indem sie auch die frühen *Homo* Afrikas zusammen mit den Dmanisi-Menschen zu einer Linie mit hoher Variabilität zusammenfassen, die sie als HE bezeichnen; HH und HRU wären demnach zu HE zu stellen, was

allerdings keinesfalls allgemeine Zustimmung findet; insbesondere beziehen sie nicht die postkranialen Fossilien in ihre Überlegungen ein.

Die kleine Gehirngröße, das vorspringende Gesicht und die großen Backenzähne gelten als primitive Merkmale für HE (die sie mit ihren Vorläufern teilen), daneben finden sich aber auch abgeleitete Merkmale, die typisch für HE sind, sich aber nicht bei HH oder HRU finden: dicke, vorstehende Überaugenwülste, abweichende Form des Hinterhauptknochens und Schläfenbeins. Auch andere Dmanisi-Funde zeigen eine solche Kombination aus primitiven und abgeleiteten HE-Merkmalen, bei D4500 sind die primitiven Merkmale aber stärker ausgeprägt.

Eine solche Morphologie und Variationsbreite spricht dafür, dass die Dmanisi-Menschen kurz nach der Abspaltung des HE (Speziation von HE) von dem mehr generalisierten Typus des frühen *Homo* lebten. Dies steht im Einklang mit dem „zentrifugalen Modell der Artbildung“, nach dem die zentralen Populationen Afrikas weiter abgeleitet (fortschrittlicher) waren, während die peripherer stehenden gleich alten Populationen in Westasien und Südafrika (z.B. Swartkans) noch über primitivere Merkmale verfügten (Nat. 502, 452).

Die Kombination aus dem Cranium D 4500 (anno 2005 gefunden) und dem massiven Unterkiefer D 2600 (anno 2000 gefunden) stellen den komplettesten Hominidenschädel aus dem gesamten Unterpleistozän dar; wahrscheinlich gehören auch noch im Zusammenhang gefundene postkraniale Knochen zu dem Schädel; die postkranialen Knochen stammen von einem Erwachsenen mit nahezu modernen Körperproportionen. Der Schädel ist intakt und frei von Deformationen; der rechte Jochbogen zeigt einen disloziert verheilten Mehrfachbruch, das linke Kiefergelenk weist Hinweise auf eine degenerative Arthritis auf, die Zähne sind sehr stark abgenutzt, so dass sich die Kauflächenanatomie nicht mehr beurteilen lässt. Die Frontzähne zeigen (bei sagittal offenem Biss) Abrasionserscheinungen (Oberkiefer labial, Unterkiefer lingual), die auf eine Nutzung außerhalb der Abbeißfunktion (wie zum Greifen oder Halten) hinweisen. Alternativ kommt auch stark abrasive und faserreiche Pflanzennahrung infrage, wie sie die großen Menschenaffen nutzen.

Verteilung der fünf bisher gefundenen Schädel:

- Ein älterer zahnloser Mann
- zwei erwachsene Männer
- eine junge Frau
- ein Jugendlicher, Geschlecht unbekannt.

D 4500:

- Flache, aber relativ breite Schädelkapsel (546 +/- 5 ccm Hirnvolumen) (die anderen vier Dmanisi-Schädel liegen zwischen 601 und 730 ccm) (ältere Arbeiten sprachen von bis zu 775 ccm, wurde offenbar nach unten korrigiert);
zum Vergleich: HH: 509 – 687 ccm

- Großes prognathes Gesicht; eines der größten und am stärksten prognathen Gesichter früher *Homo*

Bau des Mittelgesichts zeigt Affinitäten zu den etwa gleich alten afrikanischen SK 847 und OH 65 sowie den etwas älteren ostafrikanischen KNM-ER 1470 und KNM-ER 6200, die auf ca. 2,0 bis 1,9 MA datiert werden

- Maxilla ähnlich frühem *Homo* von Hadar A.L. 666-1 (2,33 MA), der fraglich zu HH gestellt wird
- Ausgeprägte Überaugenwülste
- Massive Jochbögen
- Gaumen lang und gebogen; Foramen incisivum liegt in Höhe des 2. Prämolaren (P4) – ein Hinweis auf den extremen Prognathismus von Oberkiefer und Frontbezahnung
- Relativ große Molaren, Zunahme der Molarengroße in beiden Kiefern von M1 zu M3
- Stark vorstehende Oberkiefer-Schneidezähne
- Oberer 1. Prämolare (P3) dreiwurzlig, 2. Prämolare zweiwurzlig (aber mit 2 Kanälen in der bukkalen Wurzel) (diese Merkmale finden sich auch bei frühen *Homo*)
- Unterer 1. Prämolare zweiwurzlig (distale Wurzel mit 2 Kanälen), 2. Prämolare nicht erhalten
- Den postkranialen Knochen zufolge 146 – 166 cm groß und 47 bis 50 kg schwer – entsprechend der Variationsbreite früher *Homo* und am unteren Ende der Variation afrikanischer HE und moderner Menschen

Allerdings gibt es auch Auffassungen, dass es sich bei dem Schädel D 4500 um eine eigene Art handeln könnte (z.B. HH); wären die Dmanisi-Fossilien an verschiedenen Fundstellen Afrikas gefunden worden, hätte man sie verschiedenen Arten zugeordnet.

Die großen Ähnlichkeiten von D 4500 mit A.L.666-1, OH 65 und KNM-ER 1470 schließen eine Ableitung von frühen *Homo* von ASED aus.

Erster Beleg für einen frühen erwachsenen *Homo* mit geringer Gehirngröße (Enzephalisationsquotient ca. 2,4 und damit im Bereich von *Australopithecus*, z.B. AAFRI 340 – 515 ccm, ASED 420 ccm), aber Körpermasse, Statur und Beinproportionen im unteren Grenzbereich der Variationsbreite des modernen Menschen! Das im Vergleich zu Australopithecinen absolut größere Hirnvolumen des Dmanisi-Menschen D4500/D2600 beruht daher eher auf einer Zunahme der Körpergröße als auf einer Zunahme der Enzephalisation. Dennoch gelang es schon diesen kleinhirnigen Menschen, Afrika zu verlassen und eine stabile Population außerhalb Afrikas zu etablieren, und die morphologische Variationsbreite der Dmanisi-Menschen weist auf eine Populationsstärke > 10000 Individuen in Westasien hin (eine kleine Pioniergruppe hätte in der Isolation keine so große Variabilität entwickeln können).

Große Ähnlichkeiten mit den Java-Menschen (Trinil, Sangiran) als Hinweis für genetische Stabilität über große Entfernungen. Auch in Ostasien findet sich somit noch ein großer Teil jener Variationsbreite, die frühe *Homo* von Afrika bis Westasien auszeichnete (ebenfalls ein Hinweis für eine keineswegs zahlenmäßig unbedeutende Besiedlungsstärke in Ostasien).

Die komplette kranio-mandibuläre Morphologie früher *Homo* kannte man bisher nur von zwei Jugendlichen, bei denen die kranio-mandibuläre Entwicklung noch nicht abgeschlossen war (KNM WT15000=Nariokotome und D2700/D2735 von Dmanisi) und einem senilen Dmanisi-Menschen (D3444/D3900) mit starker Alveolarknochenresorption infolge von Zahnverlust.

Daher basierten die bisherigen Vorstellungen von frühen *Homo* auf jugendlichen Fossilien mit relativ orthognathen und relativ leicht gebauten Gesichtern. D 4500/2600 zeigt nun erstmals eine

adulte (aber nicht senile) Morphologie, und diese ist gekennzeichnet durch ein großes, stark prognathes, robust gebautes Gesicht und robusten Unterkiefer.

Die fünf Dmanisi-Menschen wurden vermutlich von Raubtieren (Säbelzahnkatzen, Riesen-Geparden) in Höhlen im Untergrund abgelegt und stammen alle aus der gleichen Zeit, höchstens wenige Jahrhunderte getrennt. Der außergewöhnliche Umstand, dass die Menschen alle zur gleichen Zeit am gleichen Ort lebten, gab auch die in dieser Form einmalige Gelegenheit, die morphologische Variabilität zu untersuchen und mit Schimpansen und modernen Menschen zu vergleichen, wobei sich diese als nicht größer erwies als bei den einzelnen Schimpansen-Unterarten, Bonobos bzw. modernen Menschen (und zwar weltweit betrachtet). In allen Fällen (Schimpansenarten/unterarten, moderne Menschen, Dmanisi-Menschen) beruht die Variation weitgehend auf interindividuellen Unterschieden in der Gesichtsgröße und dessen Orientierung relativ zur Gehirnkapsel. Bei den Dmanisi-Menschen reicht das Spektrum von relativ kleinen, orthognathen Gesichtern (typischerweise weiblich oder subadult) bis zu großen, relativ prognathen Individuen (typischerweise männlich).

Heranwachsende und weibliche Individuen dürften eher kleine, wenig vorspringende Gesichter besessen haben; ausgewachsene Männer hatten ein größeres, grobschlächtigeres Gesicht mit vorspringender Mundpartie. Diese gab den Männern primitive, affenähnliche Gesichtszüge.

Die Autoren sehen dieselbe Variabilität in den afrikanischen Schädelfossilien des frühen *Homo* und halten es daher für möglich, diese als ein Taxon zusammenzuziehen und die taxonomische Diversität in Ostafrika (frühe *Homo*, HH, HRu, frühe HE/*H. ergaster*) infrage zu stellen – als eine einzige evolvierende polymorphe Linie, die als HE bezeichnet wird, mit *H. ergaster* als *H. erectus ergaster* und den Dmanisi-Menschen als *H. erectus ergaster georgicus*.

Immerhin setzt die Bildung neuer Arten entweder eine räumliche und/oder ökologische Trennung (Anpassung an unterschiedliche Lebensbedingungen) voraus. Da dieses bei den frühen *Homo*-Arten aber offenbar nicht der Fall war, ist dies ein Argument zugunsten der Eine-Art-Hypothese (Natwiss. Ru. 12/2013, 647).

Die Besiedlung der Dmanisi-Fundstelle begann kurz nach 1,85 MA und ist bis 1,77 MA dokumentiert. Bemerkenswert ist, dass zu jener Zeit nur eine sehr geringe Ähnlichkeit zwischen den Faunen in Afrika und Dmanisi bestand, also nur schwacher Faunenaustausch zwischen Asien und Afrika vor 1,8 MA und mehr. Die Dmanisi-Menschen stellen die einzige aus Afrika stammende Art an der Fundstelle!

Frühe *Homo* unterschieden sich insoweit von anderen großen Säugern, auch anderen Hominiden, indem ihnen zu einer Zeit für einen Faunenaustausch offenbar ungeeigneter Bedingungen die Wanderung nach Westasien gelang – Gründe hierfür könnten sein: die moderne Bein- und Fußanatomie, Werkzeugnutzung zur Erschließung neuer Nischen in Hinblick auf Fleischnutzung, verbesserte Kooperation innerhalb der Gruppe, dadurch erhöhte Fortpflanzungsraten, Überlebenschancen und Mobilität und die Fähigkeit, größere, stabile Populationen außerhalb Afrikas zu etablieren, noch bevor es zu einer deutlichen Zunahme der Gehirngröße kam!

Insgesamt gesehen zeigen die Dmanisi-Menschen Affinitäten zu frühen *Homo* (HH und/oder HE) Afrikas (primitive craniomandibuläre Morphologie, kleines Hirnvolumen, moderate Körpergröße, Mosaik aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen), während andere Schädelmerkmale Affinitäten zu den HE Ostasiens andeuten (Sci. 342, 297 + 326).

Es gibt sogar die Hypothese, die Entwicklung zum afrikanischen HE sensu *H. ergaster* könnte auf die Rückwanderung von Dmanisi-Menschen zurückzuführen sein – der Kaukasus als „Menschenpumpe“ und Ort der Diversifizierung. Einige Dmanisi-Menschen könnten weiter nach Südostasien gezogen sein und sich dort zu den recht massiven Java-Menschen entwickelt haben (mit HF als Inselverzweigung), während andere nach Ostafrika zurückwanderten, wo vor 1,8 MA plötzlich HE ieS. (*H. ergaster*) wie aus dem Nichts auftrat – ein Rückwanderer auf Westasien? (BdW 9/2014: 64).

Aktueller Kenntnisstand (2016) (Sci. 354: 959):

Auch eine Konferenz in Georgien brachte im Jahr 2016 keine neuen Erkenntnisse zur Taxonomie der Dmanisi-Menschen. Bei breiter Definition reicht HE von 1,9 bis 0,3 MA, und obwohl die Hirngröße und Körpergröße der Dmanisi-Menschen eher auf HH-Niveau liegen, entsprechen Form von Schädel und Gaumen sowie die langen Beine und die modernen Körperproportionen dem HE. Es könnte sich um eine frühe, primitive Form des HE handeln, die von einem HH-ähnlichen Vorfahren abstammt und noch einige primitive Merkmale mit HH teilt.

Auch die Bezüge zu den wenig später in Ostasien nachgewiesenen Menschen bzw. Werkzeugen (Nordchina: 1,66 MA; Südchina: 1,7 MA, Indonesien: 1,66 MA) sind unklar.

Fest steht dagegen, dass frühe *Homo* Ostafrika schon sehr früh verließen. **Vor 2,4 MA finden sich in Nordalgerien (Ain Boucherit) die ältesten Werkzeuge außerhalb Ostafrikas (zusammen mit Schlagmarken an Tierknochen), gefolgt von den 2,12 MA alten Werkzeugen aus Shangchen/China.** Dies bedeutet, dass Menschen schon damals weit von ihrer Ursprungsregion gewandert waren und dabei die (damals feuchtere und grünere) Sahara durchquerten. Die Strecke nach Dmanisi ist von Ostafrika aus gesehen nicht weiter als die Strecke nach Nordalgerien.

Die Werkzeuge von Ain Boucherit sind 2,44 +/- 0,14 MA alt; das Rohmaterial (Kalkstein, Flint) stammte aus Flußbetten der Umgebung. Insgesamt wurden 7 Kerne, neun Abschlüge und ein retouchiertes Werkzeug in der 2,44 MA alten Schicht gefunden (und viel mehr Werkzeuge in einer 1,92 MA alten Schicht). Die Kerne wiesen unterschiedlich viele Narben auf – von 2 bis 29; Abschlüge 30 bis 58 mm lang, die meisten mit Resten des Cortex. Das retouchierte Werkzeug war ein Schaber in Form eines kortikalen Abschlags von Flint. 17 (d.h. 5,7 % der begleitend gefundenen) Tierknochen weisen Schlagmarken auf, die Hälfte von ihnen stammt von kleinen oder sehr kleinen Tieren. Hinweise auf die Gewinnung von Knochenmark sowohl aus den Knochen kleiner wie großer Tiere. Die Befunde sprechen dafür, dass die Menschen schon frühzeitig Zugang zu den Tierkadavern hatten (Sci. 362: 1297).

Falls die frühen Menschen Ostasiens und Indonesiens (mit ihren größeren Gehirnen) auf die Dmanisi-Menschen zurückgehen, so hätten sie die größeren Gehirne und Körpergröße konvergent und unabhängig von derjenigen HE-Linie entwickelt, die in Ostafrika weiter evolvierte.

Bemerkenswert ist, dass die Dmanisi-Menschen in der Region überlebten, ohne über Feuer zu verfügen (und wohl auch nicht über Kleidung), ohne große Gehirne und mit einem einfachen Mode-I-Werkzeugsatz, auch ohne bei der Auswahl des Rohmaterials wählerisch zu sein (50 verschiedene Rohmaterialien). Zur gleichen Zeit trat in Ostafrika dagegen erstmals das Acheulean auf (1,76 MA).

Offenbar reichte es für die Auswanderung aus Afrika und die Besiedlung der Dmanisi-Region schon aus, mit diesen einfachen Werkzeugen Fleisch zerlegen zu können. Die Nutzung von Pflanzen in einem neuen Lebensraum ist dagegen problematisch, weil man nicht weiß, welche

Pflanzen giftig sind. Allerdings konkurrierten die Menschen um das Fleisch mit den großen Carnivoren; es gibt sehr konkrete Hinweise, dass die Menschen diese mit Steinen bewarfen. Ein Vorteil für die Menschen könnte dagegen gewesen sein, dass ihre eigenen Beutetiere noch keine Menschen kannten und daher einfacher zu jagen waren, weil sie nicht flohen („naive Beute“). Sie waren nicht mit Menschen koevolviert.

Der Gebisszustand deutet allerdings auf schlechte Gesundheit und Mangelzustände. Ein Jugendlicher hatte Zahnkavitäten, Engstände und Schmelzhypoplasien; die Schmelzbildung war wegen Mangelerkrankung oder Krankheit gestört. Ein anderer Dmanisi-Mensch hatte eine schwere dentale Infektion im Kieferknochen, die möglicherweise zum Tode führte. Die Zähne wurden als Werkzeuge genutzt, u.a. um Knochen zu knacken, um an das Knochenmark zu kommen. Die Zähne waren auch dick mit Plaque besiedelt und die Entwicklung zur Zahnlosigkeit vorprogrammiert.

Dentognathe Pathologien an den 4 Unterkiefern der Dmanisi-Menschen (Am J Physical Anthropol. 2016; 160: 229)

Die Untersuchung der vier Unterkiefer von Dmanisi zeigte, dass Diversität (Spektrum) und Inzidenz dentognather Pathologien bei den Dmanisi-Menschen (Alter 1,77 MA; Besiedlung der Fundstelle ab ca. 1,85 MA) gleich häufig sind wie bei modernen Jäger-Sammler-Kulturen (49 Grönländer und 26 Australier jeweils unterschiedlicher geographischer Herkunft als moderne Vergleichsgruppen). Unterschiede bestehen insofern, dass bei den HD schon im jungen Alter der Zahnabrieb weiter fortgeschritten war, die Prävalenz von Pathologien größer ist, und im fortgeschrittenen Alter Hyperzementose eine erhebliche Rolle spielt (eine direkte Folge des starken Zahnabriebs). Auch Schmelzhypoplasien finden sich öfter. Schmelzabplatzungen sind dagegen bei modernen Grönländern häufiger; HD stehen hier zwischen Grönländern und Aborigines.

Auch bei modernen Jäger-Sammlern führt die Remodellierung des Unterkiefers durch die Kaufunktion bzw. starken Abrieb zu einer erheblichen Variationsbreite von Veränderungen im Gebiss. Dazu gehören kontinuierliche Elongation, Mesialwanderung, Ausdünnung der Zahnkronen der Frontzähne. In allen drei Gruppen korrelieren Pulpenkammerverkleinerung, lokale Infektionen und Zahnverlust mit dem Ausmaß der Zahnabnutzung.

Die vier Dmanisi-Unterkiefer:

D2735 (jüngstes Individuum; subadult; zzgl. einige separate Zähne, die postmortal aus dem Kiefer gefallen sind):

Nichtanlage Zahn 38,

zahnstocherbedingte zylinderförmige Läsion zwischen 46/47 mit leichter Atrophie des Alveolarkammes in diesem Bereich (lokale marginale Parodontitis: Knochentasche). Ausgeprägte lineare Schmelzhypoplasien in Form mehrerer getrennter Bänder, d.h. es muss zu wiederholten Mangelzuständen oder Infektionen während der Schmelzbildung gekommen sein.

Zahnstein, links mehr als rechts.

Moderater Zahnabrieb, asymmetrisch. Der obere linke zweite Prämolare (25) war missgebildet und um 90 Grad gedreht mit dem palatinalen Höcker nach mesial; der Zahn war nach palatinal hin durchgebrochen. Die damit verbundene Okklusionsstörung dürfte zu einem verstärkten Kauen und Zahnabrieb auf der rechten Kieferseite geführt haben.

D211 (mit Cranium D2282 assoziiert; junger Erwachsener):

Zahnstein, moderate Parodontitis, moderater okklusaler Zahnabrieb, aber erheblicher interproximaler Zahnabrieb.

Engstand im Bereich der Eckzähne (Drehung um 16 und 26 Grad), offenbar veranlasst durch die Eruption der beiden Weisheitszähne.

Leichte Schmelzhyoplasie der Eckzähne, deutliche Schmelzabsprünge.

D2600 (Erwachsener; mit Cranium D4500 assoziiert):

35, 45 fehlen (Zahnverlust). 35 muss kurz vor dem Tod verloren gegangen sein, Zahn 45 dagegen viel früher (starke Resorption), verbunden mit Elongation von Zahn 15 um 2,3 mm. Ob auch Zahn 36 schon kurz vor dem Tod verloren ging, bleibt unklar.

Sehr ausgeprägte Zahnabnutzung. Zweite Molaren bis zur Schmelz-Zement-Grenze abgekaut; massive Tertiärdentinbildung und Pulpenkammerfreilegung an Schneidezähnen, Eckzähnen und Molaren. Starker interproximaler Abrieb; linguale Schärfung der Frontbezaehlung. Schmelzausbrüche Zahn 46 mit Kronen-Wurzel-Fraktur mit Pulpenkammerbeteiligung. Hyperzementose an allen Zähnen.

Kiefergelenkspathologie (Osteoarthritis) links (Oberfläche der Kondyle erodiert und abgeflacht, Kondylenkopf in Größe reduziert).

Moderater Zahnsteinbefall.

Approximalkaries 46/47 (durch Abrasion von oben eröffnet; 4,6 mm lang und 2,1 mm breit, wenn man beide Läsionen zusammen misst).

Apikale Zysten (seitlicher Schneidezahn und erster Molar; Durchmesser jeweils ca. 6,5 mm). Freiliegende Bifurkationen

D3900 komplett zahnlos (mit zahnlosem Cranium D3444 assoziiert):

Zahn 33 als letzter eigener Zahn aber erst postmortal verloren gegangen. Alveolarkammresorption bis 16 mm; Restalveolarkamm nur noch im Frontbereich, wo der Zahnverlust später als in den hinteren Abschnitten erfolgt sein muss. Der Mensch muss mindestens 26 – 64 Monate (oder länger) ohne Zähne (bis auf den Zahn 33) überlebt haben.

Insgesamt fanden sich in den vier Unterkiefern (pro Kiefer gerechnet) 1 x Zahnrotationen, 1 x Engstand, 1 x Hypodontie (Weisheitszahn), 2 x Schmelzhyoplasien, 3 x Schmelzabsplitterungen, 1 x traumatische Zahnfrakturen, 1 x Hyperzementose, 1 x Pulpenkammerreduktion, 1 x Approximalkaries, 1 x pathologische Knochentaschen, 2 x lokale Infektionen, 3 x Zahnstein, 3 x freiliegende Furkationen, 3 x Parodontalkrankheit, 2 x Zahnverlust vor dem Tod, 2 x Knochenremodellierung des Alveolarfortsatzes nach Zahnverlust, 1 x Kiefergelenkserkrankung (Osteoarthritis).

Dentognathe Pathologien im Vergleich bei anderen Frühmenschen:

Parodontale Erkrankungen waren nach vorläufigen Erkenntnissen bei *Australopithecus* und *Paranthropus* häufiger als bei *Homo*, Karies dagegen bei *Homo* häufiger.

Paranthropus robustus aus Südafrika litt häufig an Schmelzbildungsstörungen in Form linearer Schmelzhyoplasien und vor allem grubchenförmiger Hypoplasien, die man als eine Form der Amelogenesis imperfecta interpretiert; betroffen waren 47 % aller Milchzähne und 14 % aller

bleibenden Zähne, im Vergleich zu 6,7 % bei AAFRI und 4,3 % bei ASED aus Südafrika. Die kleinen kreisförmigen Grübchen, einheitlich in Größe und Form, bei AROB betrafen nicht die Frontzähne, sondern nur Seitenzähne; sie übersäten aber oft die gesamten Kronen der Molaren und finden sich in dieser speziellen und gleichmäßigen Form bei keiner anderen Art. Es handelt sich dabei offenbar um einen (negativen) Nebeneffekt der positiven Selektion bestimmter Genvarianten, die wegen anderer Vorteile positiv selektioniert wurden, vermutlich des ENAM-Locus, der bei AROB in Verbindung mit der Entwicklung großer Molaren und dicken Zahnschmelzes einer raschen Evolution unterlag; Varianten dieses Gens sind aber auch bei modernen Menschen für die Amelogenesis imperfecta verantwortlich. Heute leiden weltweit nur ca. 0,1 % aller Menschen an Amelogenesis imperfecta, nicht jedoch an der für AROB beschriebenen vergleichsweise milden AROB-spezifischen Ausprägung (J Hum Evol. 129: 54).

H. ergaster (KNM-MW 15000; 1,5 MA): Nichtanlage 48 und 38; lineare Schmelzhypoplasien

Sima del Elefante (1,2 - 1,1 MA, naA 1,3 MA), Sima de los Huesos (0,3 MA): Zahnstein, Hyperzementose, lytische Läsionen am Alveolarfortsatz, Parodontalerkrankung, periapikale Infektionen, Osteitis

Broken Hill (Oberkiefer; 299 +/- 25 TA): Hyperzementose, multiple kariesbedingte Läsionen, Parodontitis, evtl. Hinweise auf zu geringe Speichelbildung

HN: lineare Schmelzhypoplasien, Zahnverlust, interproximale Defekte durch Nutzung von Zahnstochern; zahlreiche Nachweise von Karies; nur ein HN soll wahrscheinlich unter einer Parodontalerkrankung gelitten haben (El Sidron; vgl. Sci. Rep. 9: 17354).

Frühe HS:

Qafzeh 9: Kreuzbiss (94 – 115 TA) mit Mittellinienabweichung und rotierten Schneidezähnen; Skhul 2, Qafzeh 3, H4, 4, 7, 9, 11: Karies

Taforalt/Marokko (14000 BP): 51 % Kariesprävalenz (hoher Anteil stärkehaltiger Nahrung)

Der Gebisszustand der HN war stärker beeinträchtigt als derjenige der HS des frühen Oberpaläolithikums. Während des LGM verschlechterte sich dann aber der Gebisszustand der modernen Menschen.

Die Häufigkeit von Zahnverlust nimmt beim HS im Laufe des oberen Paläolithikums zu, was mit der Verlängerung der Lebenserwartung in Verbindung gebracht wird. Der Übergang zum Ackerbau führte dann zu einer Zunahme der Schäden im dentognathen System (bei der Übergangskultur der Natufier findet sich eine solche Veränderung allerdings nicht, was als Hinweis darauf gesehen wird, dass sich ihre Ernährungsweise nicht grundlegend geändert hat).

Wie Studien an modernen Jäger-Sammlern zeigen, können auch sie sehr kariesanfällig sein, wenn sie sich viel von Honig oder Sirup ernähren. So praktizieren die Hadza in Tansania unterschiedliche Lebensstile, wodurch sie zu einer idealen Studienpopulation für solche Fragestellungen werden. Die Männer, die als Jäger-Sammler leben und im Busch jagen, weisen am meisten Karies auf (52 % betroffene Zähne) – sie konsumieren große Mengen flüssigen Honigs. Frauen, die im Busch leben und sich von Pflanzen und faserreichen Knollen ernähren, haben die besten Zähne (16 % der Zähne mit Karies). Hadza-Frauen, die in Dörfern leben und dort im Rahmen einer bäuerlichen Kultur Mais und andere Kohlenhydrate essen, haben wesentlich mehr Karies (42 % der Zähne) als die Frauen im Busch. Indianer der Sonora-Wüste leiden ebenfalls stark unter Karies – die ernähren sich unter anderem von Sirup (Sci. 356: 362).

Paläo-Diät bietet also nicht unbedingt einen sicheren Schutz vor Karies, und kariöser Befall an Gebissen aus der Zeit vor Einführung der Landwirtschaft könnte unter anderem auf dem Konsum von Honig und Sirup beruhen.

Kieferorthopädisch relevante Fehlstellungen sind aufgrund inkompletter oder verdrückter Erhaltung nur sehr selten beurteilbar. Im Mittelalter waren solche Veränderungen jedenfalls bei Europäern viel seltener als heutzutage, schwächer ausgeprägt, und Frauen waren relativ stärker betroffen. Bei HN wird von der Rotation eines unteren Prämolaren berichtet (Krapina). Eingehenden Untersuchungen zugänglich ist Qafzeh 9 (ca. 100 TA) wegen der kompletten Erhaltung von Ober- und Unterkiefer, die gegeneinander in Okklusion gebracht werden können (wenn auch wegen kleinen Fehlern bei der Rekonstruktion durch ein Setup zu korrigieren). Aufgrund palatinaler Fehlstellung (verbliebene Staffelstellung) eines seitlichen Schneidezahnes aufgrund von Platzmangel im Sinne eines Engstands der Oberkieferfrontzähne kam es zu einer Kreuzbiss-Stellung dieses Zahnes, in deren Folge sich auch ein Kopfbiss/angedeuteter Kreuzbiss im Seitenzahnbereich derselben Kieferseite (vor allem Zahn 25 und 27) entwickelte. Entgegen früherer Annahmen waren somit schon frühe HS mit traditioneller Lebensweise von Engständen und einem Missverhältnis Zahn-/Kiefergröße betroffen. Heutzutage beträgt die Prävalenz von frontalem Kreuzbiss eines oder mehrerer Zähne 4 – 5 % (PLOS One 8: e80771).

Abgesehen von Karies stehen alle dentognathen Pathologien bei Dmanisi-Menschen, aber auch bei spätpleistozänen Menschen, in kausalem Zusammenhang mit Zahnabrieb. Dabei unterscheidet man Attrition (Zahn-gegen-Zahn), Abrasion (hartes Material gegen Zahn, z.B. Nahrungsbestandteile) und Erosion (chemische Auflösung von Zahnhartsubstanz).

Auch Quarzstaub aus der Umgebung (z.B. in der Nahrung) kann dabei eine erhebliche Rolle spielen, was dazu führt, dass sowohl die geographische Breite wie auch klimatische Faktoren und Fluktuationen das Ausmaß des Zahnabriebs mit beeinflussen – nicht nur Nahrung und paramastikatorische Aktivitäten oder technokulturelle Einflüsse.

Beim Vergleich mit den australischen Jäger-Sammlern fällt das Fehlen von Karies in den zum Vergleich ausgewählten Grönländern auf (Aleuten: 0 %; andere Grönländer: 1 – 5 %), wo sowohl die wenig kariogene, fleisch-/fischbasierte Ernährung (keine Stärke, keine Früchte) und der starke Zahnabrieb (beseitigt potenzielle okklusale Kariesläsionen) das Fehlen von Karies erklären. Stattdessen aber massiver Zahnsteinansatz, da die natürliche Reinigung durch Früchte und Gemüse fehlt.

Die Häufigkeit von linearen Schmelzhypoplasien bei den Dmanisi-Menschen wird mit Mangelzuständen in den ersten Lebensjahren erklärt, sei es durch Nahrungsmangel oder Infektionskrankheiten. Auch moderne Jäger-Sammler zeigen eine vergleichbare Prävalenz von linearen Schmelzhypoplasien, wobei der auslösende Stress bei Australiern meist zwischen 3 und 4,5 Jahren und bei Grönländern zwischen 2,5 und 5 Jahren terminiert wird, was etwa der Zeit des Abstillens entspricht. Bei den Dmanisi-Menschen sind die Hypoplasien schwach bei D211, aber stark ausgeprägt bei D2735. Kalibriert nach der Zahnentwicklung bei HN bzw. HS, dürften die Mangelzustände im Alter von 3,1 J (HN-kalibriert) oder 3,4 – 4,6 J (HS-kalibriert) eingetreten sein und werden ebenfalls mit dem Abstillen in Verbindung gebracht.

Das Klima von Dmanisi war gemäßigt, aber mit harten Wintern, was zu Hungerszeiten im Winter geführt haben könnte. Dies unterscheidet von den gleichmäßig günstigen Klimabedingungen für frühe *Homo* in Afrika. Grundsätzlich scheinen Dmanisi-Menschen aber nicht häufiger unter dentognathen Pathologien gelitten haben als afrikanische frühe *Homo*, aber auch HN. Die Dmanisi-Menschen waren offenbar in der Lage, mit den harten Lebensbedingungen zurecht zu kommen – offenbar mittels technokultureller Adaptation. Das breite Spektrum dentognather Pathologien könnte mit einem breiten, individuell variablen Nahrungsspektrum (viel Fleisch, aber auch stärkehaltige Pflanzen) erklärt werden. Erhebliche Zahnschäden entstanden auch durch die Nutzung der Zähne als Werkzeuge, und der Stress auf das dentognathe System war bei den Dmanisi-Menschen in jungen Jahren stärker ausgeprägt als bei modernen Jäger-Sammlern.

Einzelne Pathologien der Dmanisi-Menschen

Die **Nichtanlage von Weisheitszähnen** findet sich bei modernen Menschen mit einer Quote von 2 bis 41 %. Bei D2735 fehlt ein Weisheitszahn, während bei D211 beide Weisheitszähne vorhanden, aber verkleinert sind, ebenso der umgebende Alveolarfortsatz. Bei Omo 75-14 fehlte ein Weisheitszahn, bei dem Jungen von Nariokotome fehlten beide unteren Weisheitszähne. Die Verkleinerung des Gesichts und der retromolaren Region führten offenbar schon bei frühen Menschen zur Nichtanlage oder Größenreduktion der Weisheitszähne.

Das **Ausmaß des Zahnabriebs** bei den Dmanisi-Menschen ist individuell unterschiedlich. Auch Quarzstaub und andere harte Partikel, die die Nahrung kontaminieren, spielen dabei eine wichtige Rolle. Neben abrasiver Nahrung sind auch paramastikatorische Aktivitäten (Zähne als Werkzeuge) von großer Bedeutung.

Bei D 2735 ist der Zahnabrieb auf der rechten Seite stärker ausgeprägt (dafür auf der linken Seite mehr Zahnstein). Die Person kaute bevorzugt rechts; daher ist die linke Seite weniger durch harte Nahrung gereinigt worden und trägt mehr Zahnstein. Eine okklusale Anomalie aufgrund Fehlstellung des linken oberen Prämolaren könnte das rechtsseitige Kauen veranlasst haben; Kauen auf der linken Seite war unangenehm oder wenig effizient, so dass bevorzugt rechts gekaut wurde.

Freiliegende Bi-/Trifurkationen sind zwar ein Indiz für Parodontalerkrankungen, können aber auch die Folge von kontinuierlicher Zahneruption sein, um die okklusale Abnutzung zu kompensieren.

Streifen auf der Labialseite der Frontzähne stehen mit paramastikatorischen Tätigkeiten und der Händigkeit des Individuums in Verbindung. Sie betreffen Schneidezähne und in geringerem Umfang auch Eckzähne und sind bei allen HD-Kiefern zu finden.

Die Häufigkeit von **Schmelzabplatzungen** korreliert mit dem Ausmaß der Zahnabnutzung (durch Nahrung und paramastikatorische Aktivitäten).

Hyperzementose ist einer der Mechanismen, der der kontinuierlichen Zahneruption zugrunde liegt; sie wird durch starke okklusale Belastung getriggert. Bei Dmanisi-Menschen korreliert Hyperzementose mit fortgeschrittenem Zahnabrieb. Dies gilt auch für Pulpenkammer-Verkleinerung, die sehr ausgeprägt bei D2600 ist, bei D2735 und D211 aber fehlt (ebenso wie die Hyperzementose, die bei D2600 alle Zähne betrifft, in den beiden anderen Kiefern aber nicht angetroffen wird).

Die Seltenheit von **Karies** bei plio-pleistozänen Homininen wird mit niedriger Inzidenz erklärt, wobei aber auch der starke Zahnabrieb dazu beigetragen haben könnte, Kariesläsionen von den Kauflächen zu eliminieren. Kleinere Kariesläsionen könnten vor allem bei Funden mit durch die Fossilisation verfärbten Zähnen auch übersehen worden sein.

Das frühzeitige Auftreten **parodontaler Erkrankungen** bei Dmanisi-Menschen im Vergleich zu modernen Jäger-Sammler-Kulturen wird mit einer erhöhten Stressbelastung des dentognathen Systems bei den Dmanisi-Menschen erklärt.

Die beiden **periapikalen Zysten** (ein Schneidezahn und ein erster Molar) bei D 2600 werden mit extremem Zahnabrieb in Verbindung gebracht, gefolgt von Pulpa-Freilegung und anschließender Wurzelkanalinfektion mit apikaler Parodontitis. Entsprechendes fand sich auch bei Jäger-Sammler-Populationen aus Schweden und Sibirien sowie bei Natufiern.

Zahnstein findet sich bei den Dmanisi-Menschen nur supragingival und kann daher auch parodontal gesunde Menschen betroffen haben. Am meisten Zahnstein fand sich bei D2735, möglicherweise ein Indiz für verminderten Speichelfluss. Dieses Individuum scheint – auch in Hinblick auf andere dentognathe Pathologien und das junge Alter – insgesamt kränklicher gewesen zu sein als die anderen Dmanisi-Menschen.

Zahnverlust findet sich bei zwei Individuen (D2600 und D3900). Er beginnt typischerweise im hinteren Bereich, und die unteren Frontzähne gehen als letzte verloren (Ausnahmen können sich bei extremer Nutzung der Frontzähne als Werkzeuge ergeben, wie bei Jäger-Sammlern aus Grönland). Die Tendenz des Zahnverlustes von hinten nach vorn bei Jäger-Sammlern (wie auch bei modernen australischen Jäger-Sammlern) dürfte mit höherer Belastung durch Kaudruck (Abnutzung), aber auch erhöhten Kariesrisiken aufgrund der komplexeren Kauflächen einhergehen

Resorption des Alveolarfortsatzes heutzutage: in den ersten 6-7 Monaten am stärksten (3 - 3,3 mm in der Höhe und 3 – 4,5 mm in der Breite), danach verlangsamt; der Prozess ist nach etwa zwei Jahren abgeschlossen.

Der Verlust der beiden Zähne 35 und 45 bei D2600 (einer der beiden Zähne wohl schon Jahre vor seinem Tod) wird mit dem offenen Biss in Verbindung gebracht; die Prämolaren waren die vordersten Zähne, die beim Zusammenbeißen Kontakt hatten. Funktionelle Überlastung durch Kaudruck und paramastikatorische Aktivitäten könnten zu einer Überlastung parodontaler Strukturen geführt haben, wobei einer der Prämolaren auch durch die dünne bukkale Corticalis des Alveolarkamms nach außen gedrückt worden sein könnte, da die bukkale Corticalis komplett resorbiert war.

Die **Störungen im Kiefergelenksbereich** bei Jäger-Sammlern sind in der Regel die Folge von Zahnabnutzung und korrelieren daher mit dem Alter. Die Osteoarthritis bei D2600 dürfte aber eine Folge einer verheilten Fraktur des rechten Jochbogens sein (Cranium D4500). Die Fraktur dürfte das Kauen auf der rechten Seite behindert haben und zu einer Überlastung auf der linken Seite geführt haben, sowohl in der Heilungsphase wie auch danach.

Im Vergleich mit modernen Jäger-Sammlern aus Grönland und Australien weisen die Dmanisi-Menschen eine höhere Prävalenz (bei gleicher Inzidenz) und ein im Lebenslauf früheres Einsetzen von dentognathen Pathologien auf, obwohl sie sich im Grad der Zahnabnutzung nicht grundsätzlich unterscheiden. Bei vergleichbarem Grad an Zahnabnutzung waren die Dmanisi-

Menschen in größerem Umfang von dentognathen Pathologien betroffen als moderne Jäger-Sammler (Am J Physical Anthropol. 2016; 160: 229).

Weitere frühe außerafrikanische Funde:

Vorderasien / Levante / Ostasien

- 2,12 MA unstrittige Werkzeuge auf Oldowan-Niveau in China (Sengcheng)
[1,9 MA: **Longgupo Höhle**, China; eindeutig nicht *Homo* (nur Kieferfragment und zwei stark abgenutzte Molaren); sichere *Homo*-Fossilien aus China erst ab ca. 1,1 MA (Spektr. Wiss. 4/2004 S. 32); nach neuesten Daten (Nat. 438, 1099) stammen die Zähne von Longgupo nicht von Menschen, sondern von Menschenaffen]
- ? 1,9 MA: Riwat (Nordindien) (Sci. 367: 147)
- 1,85 MA: Dmanisi (Steinwerkzeuge ohne begleitende Knochenfunde)
- 1,77 MA: Dmanisi, Georgien (s.o.), Menschenfossilien
- 1,7 MA: Yuannou-Becken (West-China) (Sci. 367: 147)
- [1,66 MA: Majuangou, China, 40. Breitengrad: Steinwerkzeuge, bearbeitete Knochen (weitere Horizonte von dieser Fundstelle: 1,64 MA, 1,55 MA, 1,32 MA) Nach revidierten Daten aber deutlich jünger (s. Nat. 458, 153), ca. 1,3 MA].
- 1,6-1,1 MA: Nihewan-Becken, China (Sci. 367: 147)
- 1,5 MA: Ubeidiya, Israel (nur Steinwerkzeuge: frühes Stadium der Acheulean-Kultur mit Faustkeilen usw.; in Afrika ist Acheulean ab 1,76 MA nachweisbar) (naA Ubeidiya nur 1,4 bis 1,3 MA)
- < 1,5 MA: Java (Mojokerto): typische HE, aber Datierung nicht ganz sicher; eine vulkanische Schicht wurde zwar korrekt auf 1,8 MA datiert, die Funde stammen aber aus einer höheren Schicht. Neuere Datierungen von der zweiten Fundstelle (Sangiran) sollen aber ein Alter von 1,5 - 1,6 MA (und weitere Funde um 1,0 MA) bestätigen. Nach einer Arbeit aus 2004 (Nat. 431, 299) galten aber 1,81 +/- 0,04 MA für das Kind von Mojokerto als zuverlässig. Inzwischen hält man aber nur noch ein Alter von 1,49 - 1,43 MA für wahrscheinlich. Der Schädel von Mojokerto ist sehr hochgewölbt (und erinnert damit an HSS), dies hängt aber mit dem Alter des Kindes zusammen (0,5 - 1,5 Jahre); adult wäre er flacher.
Nat. 458, 153 nennt 1,6 MA für Java.
Sci. 354: 959 nennt 1,66 MA für Sangiran und Trinil in Indonesien, 1,7 MA für Yuanmou (Südchina) und 1,66 MA für das Nihewan-Becken in Nordchina (anno 2016).
2020 wurde Sangiran nur noch auf „wahrscheinlich 1,3 MA, maximal bis 1,45 MA“ datiert, Mojokerto > 1,49 MA (Sci. 367: 210).
- ca. 1,26 MA: Xiaochangliang, nördliches China (40. Grad nördlicher Breite) (Werkzeuge) früher auf 1,36 MA datiert, jetzt auf 1,26 MA revidiert. Ältester Nachweis menschlicher Besiedlung in Nordostasien (Nat. 458, 153).
- 1,22 MA: Gongwangling (NO-China; Werkzeuge) (Nat. 458, 153).
- 1,2 MA: Donggutuo (NO-China; Werkzeuge) (Nat. 458, 153).
- 1,1 MA: Cenjiawan (NO-China; Werkzeuge) (Nat. 458, 153).
- 1,02 MA (+/- 0,02 MA): Flores (Wolo Sege): Steinwerkzeuge (s.u.). (Menschenfossilien

aus Mata Menge sind 700000 Jahre alt)
770000 +- 80000 J (wahrsch. aber zwischen 780000 und 680000): sehr zahlreiche Körperfossilien von ca. 40 Individuen aus Zhoukoudian (Daten für den ältesten fossilführenden Level; jüngere Level bis 0,4 MA). Alle Körperfossilien sind aber bei einem Schiffstransport im 2. Weltkrieg verloren gegangen (Peking-Mensch).
700000 J: Philippinen, Hauptinsel Luzon:
Nashornknochen mit Werkzeugspuren eines geschlachteten Skeletts sowie Werkzeugfunde in der Nähe; die nächsten Nachweise für Menschen auf den Philippinen sind erst 67 TA alt und gehen auf eine eigene Menschenart (*H. luzonensis*) zurück (Funde von Callao). Die Philippinen verfügten seit 2,6 MA über keine Verbindung zum Festland mehr.
Offen ist, ob die Menschen damals die Seefahrt beherrschten oder durch eine Naturkatastrophe (z.B. Tsunami) dorthin verschlagen wurden
Persistenz der HE im kontinentalen Ostasien bis mindestens 0,35 MA

Sangiran (Java) (Sci. 367: 147 + 210):

Erstes Auftreten von Homininen in Sangiran wahrscheinlich vor 1,3 MA, maximal vor 1,45 MA nach neuen Datierungen mit verschiedenen Methoden. Das HE-Material, das bisher unter verschiedenen Bezeichnungen (*Pithecanthropus*, *Meganthropus*) geführt wurde, unterscheidet sich deutlich zwischen den älteren und jüngeren Horizonten, die durch eine Grenzbank getrennt sind.

Jüngere Gruppe: *Pithecanthropus* III (= Sangiran 3), VI (S. 10), VII (S. 12), VIII (S. 17) (alles Crania), Schädel *P.* IX sowie zwei Unterkiefer. Alter ca. 0,79 MA.

Ältere Gruppe: *Pithecanthropus* II (Sangiran 2), IV (S. 4), Sangiran 27, S. 31 (alles Crania), außerdem Maxilla, Unterkiefer (S. 1b, S. 9, S. 22) sowie zu *Meganthropus* gestelltes Material (Unterkiefer Sangiran 8). Alter ab ca. 1,27 MA, jedenfalls < 1,45 MA. Diese ältere Gruppe ist morphologisch sehr variabel mit primitiven Merkmalen, die an 1,4 – 1,7 MA alte HE (im Sinne von *H. ergaster*) aus Afrika erinnern. Zu beachten ist, dass die ältesten Funde der „älteren Gruppe“ bei 1,27 (maximal 1,45) MA beginnen („erstes Erscheinen“), aber nicht alle Funde so alt sind und sich die stratigraphische Reichweite bis zur Grenzbank erstreckt.

Die jüngeren Funde (ca. 0,79 MA) sind fortschrittlich, größeres Neurocranium, ausgeprägte dentognathische Reduktion, vergleichbar mittelpleistozänen HE Chinas.

Der Klimawechsel im M-Pleistozän zwischen 1,2 und 0,7 MA ging mit einem Wechsel von einem 41TA- zu einem 100TA-Klimazyklus einher, verbunden mit stärkerer Abkühlung, Vereisung und Freilegung von Schelfbereichen. Eine erste starke Abkühlungsphase erfolgte vor 900 TA (MIS 22), verbunden mit einer starken Zunahme des Eisvolumens. Die Grenzbank von Sangiran fällt zeitlich ins MIS 22 (ca. 900 – 866 TA). Die morphologischen Veränderungen in der HE-Population von Sangiran dürften mit diesem Klimawandel zusammenhängen; möglich wäre zwar auch eine Weiterentwicklung der lokalen Population vor Ort, wahrscheinlicher erscheint aber eine erneute Immigration, zumal MIS 22 erstmals mit einer Absenkung des Meeresspiegels um 120 m unter rezent einherging, wodurch im Sundaschelf eine große Landmasse entstand.

Möglicherweise lebten zu jener Zeit mehrere Hominien-Taxa (bis zu drei verschiedene) nebeneinander (außerdem *Pongo*).

Die Fauna, die mit den jüngeren Sangiran-HE verbunden ist (ca. 0,8 MA), weist jedenfalls auf einen massiven Austausch mit dem asiatischen Kontinent hin, während die Fauna der früheren Homininen-Gruppe unterhalb der Grenzbank einen mehr insulären Charakter zeigt (trotz einiger Hinweise auf faunale Verbindungen zum Festland).

Nachdem auch der Mojokerto-Schädel (Ost-Java) auf < 1,5 MA datiert wurde, scheinen sich die Homininen erst vor < 1,5 MA nach Java ausgebreitet haben, und die recht primitive Morphologie der frühen Java-HE beruht entweder auf Retention primitiver Merkmale oder auf abgeleiteten Merkmalen, die innerhalb dieser Linie erworben wurden.

Europa (westlich der Dmanisi-Menschen):

- 1,7–1,3 MA (Datierungsunsicherheit): Pirro Nord, Apulien, Süditalien (nur Werkzeuge, Mode-1-Technologie) (naA 1,6 - 1,3 MA; Datierung nach Vertebraten-Fossilien; mehr als 300 Stein-Artefakte)
- ~ 1,4 MA Barranco Leon bei Orce, Südspanien (jedenfalls > 1,22 MA) (Sci. Rep 9: 15408)
- ~ 1,4 MA Fuente Nueva-3 bei Orce, Südspanien (jedenfalls > 1,22 MA) (Sci. Rep 9: 15408)
- 1,3–1,1 MA Lezignan-la-Cebe (Mode-1, Frankreich)
- 1,2–1,1 MA Vallonnet-Höhle (Mode-1, Frankreich)
- 1,2–1,1 MA Sima del Elefante, Atapuerca, Spanien (200 km nördl. Madrid); einzelner Prämolare und Unterkieferfragment, fraglich zu *H. antecessor* gestellt (Nat. 452, 465); Mode-I-Industrie; nicht diagnostizierbares Material, daher nur *Homo sp.*
- 1,1 MA Pont-de-Lavaud (Mode-1, Frankreich)
- > 0,78 MA (zwischen 0,99 und 0,78 MA): Happisburgh bei Norfolk, Ostküste Englands, wohl 950 oder 840 TA (s. Nat. 466, 189).
Am Strand von Happisburgh wurden auch die ältesten Fußspuren außerhalb Afrikas (eines Mannes und mehrerer kleinerer Menschen, z.B. Frau und Kinder, also möglicherweise einer Familie) entdeckt, Alter ca. 1 MA bis 780 TA, ca. 50 Fußabdrücke – Körpergröße bis ca. 1,70 m. (Nach weniger als 2 Wochen von der Flut erodiert).
- 0,9-0,8 MA: Ceprano, Italien (1057 ml Hirnvolumen)
- 0,85 MA: Korolevo (Ukraine; Werkzeuge)
- 0,78 MA: Atapuerca, Spanien (noch immer Oldowan-Technologie, kein Acheulean!, nur Mode-1-Industrie!)
- (>) 0,7 MA: Sarstedt; große Ähnlichkeit mit asiatischen HE; älteste Knochenfossilien von Menschen in Deutschland
- 0,70 MA: England (Bytham River, Pakefield; evtl. aber etwas jünger)

Der 1,2 – 1,1 MA alte Fund von Sima del Elefante legt nahe, dass die Erstbesiedlung Südwesteuropas über Kleinasien erfolgte. Kieferbogen in der Aufsicht parabolisch und damit

stärker divergent als beim frühen afrikanischen *Homo* sowie bei den Dmanisi-Menschen (Natw. Ru. 6/2008, 300).

Neue Daten zur Besiedlung Europas Stand 2017 (Sci. Rep. 7: 10074)

Mukhai II (Russland): 2,1 – **1,77 MA** (geringe Datierungspräzision; Biostratigraphie und Paläomagnetismus) (Nordostkasus/Westrand Kaspisches Meer)
Kemek (2,1 – **1,8 MA**) (geringe Datierungspräzision; Biostratigraphie und Paläomagnetismus) (westlich des Kaukasus, nordöstlicher Rand des Schwarzen Meeres)
Dmanisi: **1,85 – 1,78 MA** (sicher datiert; Argon-Datierung)
Kozarnika (Bulgarien): 1,6 – **1,4 MA** (geringe Datierungspräzision, möglicherweise erster Hinweis auf Besiedlung in Richtung auf Westeuropa; Biostratigraphie)
Pirro Nord (Mittel-Italien): 1,6 – **1,3 MA** (geringe Datierungspräzision; Biostratigraphie)
Bogatyri, Rodniki (Asowsches Meer): 1,6 – **1,2 MA** (geringe Datierungspräzision; Biostratigraphie und Paläomagnetismus)
Fuente Nova-3 (Spanien): früher auf 1,19 MA datiert, jetzt > **1,2 MA**, wohl 1,50 MA (kosmogene Nuklide und Magnetostratigraphie)
Orce (Süd-Spanien): 1,5 – **1,4 MA** (sicher datiert)
Barranco Leon (Spanien): **1,4 MA** (sicher datiert) – ältester Nachweis in Westeuropa
Bois-de-Riquet (Süd-Frankreich/Mittelmeer): 1,3 – **1,1 MA** (Biochronologie; auf jeden Fall jünger als 1,57 MA)
1,2 – 0,9 MA: Epivillafranchian-Fauna in Süd-/Westeuropa
Vallonet Höhle (Südfrankreich/Mittelmeerküste): **1,2 – 1,1 MA** (sicher datiert, radiometrisch und Fauna)
Sima del Elefante (Nord-Spanien): 1,2 – **1,1 MA** (sicher datiert; kosmogene Nuklide und Paläomagnetismus) (*Homo antecessor*)
Lunery (Zentral-Frankreich): ca. **1,1 MA**; Olduvan/Mode 1
[Untermassfeld (südlicher Abschnitt der norddeutschen Tiefebene): ca. 1,1 MA; Olduvan/Mode 1*] - UNGÜLTIG
Monte Poggiolo (Nord-Italien): ca. 0,9 MA, Olduvan/Mode 1
Val Paradis (Nordost-Spanien): ca. 0,9 MA, Olduvan/Mode 1
Happisburg (England): ca. 0,9 MA, Olduvan/Mode 1 [minimal nördlicher als Untermassfeld)*]

Erste „Bifaces“ in Europa „wahrscheinlich nahe bei 0,7 MA“

*Die behaupteten menschlichen Bearbeitungsspuren und Steinwerkzeuge erwiesen sich Ende 2017 nach Publikation von Sci. Rep. 7: 10074 als unzutreffend.

Die Daten sprechen für eine weite Verbreitung von Homininen im nördlichen Mittelmeerraum und Südeuropa vor 1,2 MA, gefolgt von einer Kolonisation nördlicherer Gebiete vor ca. 1,0 MA, mit Zentralfrankreich (Lunery, ca. 1,1 MA) und Happisburgh (ca. 0,9 MA) als früheste Daten.. Spanien muss spätestens vor 1,5 - 1,4 MA erreicht worden sein.

Die ca. 1,4 MA alten Fundstellen Barranco Leon und Fuente Nueva-3 bei Orce enthalten Hinweise auf das Schlachten von Tieren, der Gewinnung von Knochenmark sowie große Ansammlungen von Mode-1-Artefakten überwiegend aus Flint (oft < 2 cm), seltener aus Kalkstein. Schnittmarken finden sich vor allem an den Diaphysen von Beinknochen und an der Außenseite von Rippen

mittelgroßer bis sehr großer Tiere, dagegen sehr selten in kranialen Skelettabschnitten. Etwa 2 % der gefundenen Tierknochen wurden durch menschliche Einwirkungen zerbrochen, wobei Pferde dominierten. Schnittmarken deuten auf das Abtrennen von Fleisch von Knochen, andere Marken deuten auf das Abtrennen von Sehnen sowie Disartikulation. Die Funde sprechen dafür, dass die Menschen jedenfalls gelegentlich frühen Zugang zu toten, weitgehend intakten Ungulaten hatten. Zerbrochene Knochen (zur Knochenmarks-Gewinnung) fanden sich häufiger als solche mit Schnittmarken. Das Zerbrechen von Knochen mit Hammersteinen wurde offenbar viel häufiger praktiziert als die Gewinnung von Fleisch. Keine direkten Hinweise auf die Nutzung von Nagetieren, Vögeln, Reptilien, Amphibien mit Ausnahme von zwei Schildkrötenpanzern, von denen Weichteile abgetrennt wurden (frühe Menschen ernährten sich nur selten von Schildkröten; es gibt 1,95 MA alte Funde aus Ost-Turkana und 1,2 MA alte aus TE9/Spanien). Bissmarken von Raubtieren finden sich viel seltener an den Knochen als Marken menschlicher Einflüsse, so dass den Raubtieren als Nahrungskonkurrenten des Menschen um Aas offenbar eine untergeordnete Rolle zukam. Es finden sich keine Hinweise auf aktive Jagd durch Menschen, und die kleinen Flintabschläge wären dazu auch nicht geeignet gewesen; offenbar waren die Menschen Aasfresser, und von Fuente Nueva gibt es Hinweise auf direkte Konkurrenz zwischen Menschen und *Pachyrocuta* um die Reste eines alten *Mammuthus meridionalis*.

Unklar bleibt der Umfang pflanzlicher Ernährung; es handelte sich um offene Ebenen mit Bäumen, kleinen Wäldern und Gebüsch bei 750 mm Niederschlag p.a. (heute: 300 mm) (Sci. Rep. 9: 15408).

Die ältesten eindeutigen HE-Fossilfunde:

Ostafrika: 1,8 MA (Koobi Fora)

Java: Mojokerto wohl 1,4 – 1,5 MA, Sangiran wohl 1,3 MA, maximal höchstens 1,45 MA möglich (verschiedene „Arten“)

Kaukasus: 1,77 MA (Dmanisi) (Steinwerkzeuge ab 1,85 MA)

Südafrika: ?1,5 MA (Swartkans)

Nordafrika: ?0,8 MA

Europa: fraglich, ob der HE (ieS) überhaupt je Europa betreten hat; für seine Präsenz in Europa scheint bisher lediglich ein bei Ceprano in Mittelitalien gefundenes Fossil (0,9 – 0,8 MA) zu sprechen.

Gesichert ist also, dass die HE-Gruppe vor > 1,8 MA in Ostafrika aufgetreten ist und sich bereits vor 1,8 MA nach Eurasien und Ostasien ausbreitete. Ob die Werkzeuge von Shangchen (2,12 MA) dem HE zuzuordnen sind, bleibt aber unklar.

Die Entstehung des HE wird mit einem weiteren Schritt der weltweiten Abkühlung und Austrocknung und damit der Entwicklung offenerer, trockenerer Landschaften in Verbindung gebracht, während die Entstehung des HH/HRU mit der globalen Abkühlung vor 2,8 – 2,4 MA assoziiert sein soll. Die Ausbreitung des HE fiel dagegen in eine Phase konstanter Klimaverhältnisse. Die frühe Auswanderung aus Afrika erklärt auch, weshalb in Asien nicht die moderneren Acheulean-Werkzeuge gefunden wurden, die für spätere afrikanische HE typisch sind (ab 1,76 MA, z.B. Faustkeile und weiter entwickelte Steinwerkzeuge), d.h. die Auswanderung muss vor dieser neuen Kulturphase erfolgt sein. (Allerdings wurden im Bosebecken Chinas ca. 803000 J alte Faustkeile gefunden, die zwar nicht mit der Technik des Acheulean identisch, aber vergleichbar komplex und weit entwickelt sind wie gleich alte Acheulean-Werkzeuge; s.o.).

Die Beobachtung, dass zu einer Zeit, als in Afrika die Acheulean-Kultur ubiquitär war (erstmals ab 1,76 MA nachgewiesen), außerhalb Afrikas noch das primitive Oldowan vorherrschte (Dmanisi – ab 1,85 MA; Atapuerca usw.; die meisten asiatischen Fundstellen; Acheulean wird außerhalb Afrikas nur extrem selten vor mehr als 0,5 MA angetroffen, z.B. in Israel bei 1,5 MA, in Europa ab 0,5-0,6 MA), führt zu der Frage, wieso Acheulean-Leute weniger mobil als Oldowan-Leute waren. Dies führte zu der „**Long journey Hypothese**“: die erste Gruppe von Oldowan-Menschen verließ Afrika vor > 2,0 MA in Richtung auf den Nahen und Mittleren Osten; Klima und Geographie hinderten sie an einer Ausbreitung nach Westen, stattdessen verbreiteten sie sich weiter nach Osten und erreichten schließlich auf einer eher südwärts gerichteten Route China und Java; danach breiteten sie sich weiter nach Norden aus und von dort aus westwärts bis nach Europa. Dies mag dann erklären, weshalb die Menschen von Atapuerca (1,2-1,1 MA und 0,78 MA) und Ceprano (0,9 – 0,8 MA) noch immer Oldowan-Werkzeuge nutzten.

In **Israel** datieren die ältesten sicher datierbaren menschlichen Artefakte auf 1,4 (naA 1,5) MA (Ubeidiya; bereits Acheulean), gefolgt von Evron Quarry (1,0 MA) und Gesher Benot Ya`aqov (0,78 MA; Isotopenstadium 19); letztere Fundstelle zeigt eine fortgeschrittene Acheulean-Kultur, die hier erstmals außerhalb Afrikas angetroffen wurde und sich später auch in Europa findet (Boxgrove, 0,5 MA). Es herrschte damals ein feuchteres Klima in Israel vor, von den 44 Pflanzenarten gedeihen heute 7 nicht mehr in Israel (tropisch-subtropische Formen: *Euryale ferox*, *Najas foveolata*; gemäßigte Zonen: *Nymphoides cf. peltata*, *Potamogeton coloratus/polygonifolius*; boreal-tropisch: *Trapa natans*, *Sagittaria sagittifolia*; ausgestorben: *Stratiotes intermedius*); zahlreiche genießbare Früchte bildende Arten wurden angetroffen: *Prunus sp.*, *Pistacia atlantica*, wilde Olive *Olea europaea*, *Trapa natans* [Wassernuß], *Euryale ferox* [Seerosengewächs mit essbaren Samen], Rohrkolben *Typha sp.* [vielfach verwendbar, auch zu Heilzwecken, Rhizome essbar], *Quercus*, *Ziziphus = Paliurus spina-christi*).

Insgesamt fanden sich 55 Pflanzen in Gesher Benot, die als Nahrung dienten, darunter Samen, Früchte, Nüsse, Gemüse, Wurzeln und Zwiebeln. Daneben wurden land- und wasserbewohnende Tiere konsumiert. Zur Verarbeitung von Pflanzen wurde auch Feuer genutzt, ggf. auch zur Entfernung giftiger Bestandteile. Die Funde sprechen für außerordentliche Fähigkeiten, sich an neue Umweltbedingungen anzupassen (PNAS 113: 14674).

Für die Herstellung von Steinwerkzeugen, darunter Faustkeilen, wurden selektiv drei verschiedene Rohmaterialien eingesetzt: Feuerstein, Kalkkiesel und Basalt; erstmals wurden außerhalb Afrikas systematisch große, von ihrer natürlichen Form her bereits faustkeilähnliche Basaltsteine gesammelt, die dann mit minimaler Modifikation in große Faustkeile umgearbeitet wurden; dies setzt komplexe kognitive Fähigkeiten voraus. Diese ca. 0,8 MA alte Kultur unterscheidet sich deutlich von der primitiven Acheulean-Kultur von Ubeidiya (1,4 MA) und deutet auf einen neuen, separaten Schub aus Afrika zu dieser Zeit (der diese fortschrittlichere Form der Acheulean-Technologie aus Afrika mitbrachte); diese Kultur muss sich dann aber weiter ausgebreitet haben, da die in Gesher Benot Ya`aqov erstmals außerhalb Afrikas nachgewiesene Technologie später charakteristisch für Eurasien wird (Sci. 289, 944). Neben Faustkeilen wurden auch Cleaver (Spaltkeile) und „percussors“ (Schlagsteine, also Steinhämmer) angetroffen; letztere finden sich später auch in Boxgrove. Das Rohmaterial stammte aus bis zu 10 km entfernt liegenden Lokalitäten. Die Kombewa- und Levallois-Technik (Herstellung von Basalt-Bifaces durch Produktion großer Abschläge) wurde in Gesher erstmals außerhalb Afrikas angetroffen (die Levallois-Technik findet sich in Europa bis vor 35000 J, wobei die Technik konstant blieb, d.h. ein mehrere hunderttausend Jahre alter Abschlag ist nicht von einem 35000 J alten Abschlag zu unterscheiden). Die Menschen von Gesher müssen daher eine spätere Auswanderungswelle aus

Afrika (auf einem höheren kulturellen Niveau) repräsentieren als die Menschen von Ubeidiya (1,4 MA), die auf einer primitiveren Stufe des Acheulean standen. (Der Begriff der Levallois-Technik wurde aber in der Vergangenheit sehr heterogen angewandt; bei strenger Definition im Sinne der Schildkerntechnik wird man die Funde von Gesher nicht als Levallois ansprechen können; Anm.).

In Gesher wurden auch erstmals essbare Nüsse (7 Arten; 5 Taxa noch heute vertreten, zwei aquatische Taxa heute in der Levante ausgestorben) im Zusammenhang mit Hämmern (mit einer Mulde) und Ambossen zum Knacken der Nüsse gefunden; vergleichbare Hämmer und Ambosse finden sich auch bei nussknackenden Schimpansen. Erster direkter Nachweis für pflanzliche Nahrung bei Homininen (PNAS 99, 2455). Weitere essbare Pflanzenreste waren: Eicheln, Samen der Wasserlilie *Euryale ferox*, Früchte der Wassernuss *Trapa natans*, wilder Wein (*Vitis silvestris*), Blätter der weißen Beete (*Beta vulgaris*) und Mariendistel (*Silybum marianum*). Nach Erhitzen im Feuer ließen sich die nicht essbaren Schalen der Nüsse leicht entfernen, außerdem wurde der Tanningehalt der Eicheln reduziert.

Außerdem fanden sich in Gesher Reste von Krabben und besonders viele Reste von Fischen, aber auch Süßwasserschildkröten, Damhirsch (*Cervus dama*) und anderen Paarhufern, Elefanten, Caniden, Nagetieren und Wühlmäusen, wobei die Säugerreste aber keine bestimmte räumliche Verteilung am Lagerplatz aufwiesen (im Gegensatz zu Pflanzen- und Fischresten).

Die menschlichen Aktivitäten wie Steinbearbeitung, Werkzeugnutzung, Verarbeitung von Pflanzen und Tieren waren in Gesher räumlich strukturiert in zwei Hauptarbeitsgebieten, wobei diffizile Arbeiten an Werkzeugen sowie die Verarbeitung von Nahrung in der Nähe der Feuerstelle ausgeführt wurden (auch das Aufschlagen der Nüsse unter Nutzung von Feuer, d.h. die Nüsse wurden erst erwärmt, bevor sie aufgeschlagen wurden; findet sich auch bei modernen Jäger-Sammler-Kulturen), die primäre Herstellung von Steinwerkzeugen an einem weiter entfernt liegenden Platz. Fische und Krabben wurden in der Nähe der Feuerstelle verzehrt. Dies deutet auf eine Konzeptualisierung des Lebensraumes (als Indiz für hochentwickeltes Bewusstsein), soziale Organisation und Kommunikation zwischen den Gruppenmitgliedern hin (Sci. 326, 1677).

Bemerkenswert ist, dass sich Einschnitte an Tierknochen in Ubeidiya (1,4 MA) vor allem an Hirsch- und Pferdeknochen finden und dass Hinweise auf Markgewinnung weitestgehend fehlen, während an zeitgleichen oder älteren Fundplätzen in Afrika die Markgewinnung eine zentrale Rolle spielte; letzteres wird damit erklärt, dass die Menschen in Afrika überwiegend nur zurückgelassene Kadaver nutzen konnten. Da in Ubeidiya aber Schnittspuren auch an Knochen gefunden wurden, die auf ein Abziehen des Fells deuten (Zehenglieder, Schädel), könnte dies ein Indiz sein, dass die Menschen von Ubeidiya bei Pferden und Hirschen häufig den ersten Zugriff hatten, was andeuten könnte, dass die Pferde und Hirsche von den Menschen bejagt wurden (Roots S. 60).

Ein weiteres wichtiges Ergebnis der Forschungen in Gesher Benot Ya'aqov besteht darin, dass es offenbar damals schon Arbeitsteilung gab und die Faustkeile von Spezialisten hergestellt wurden. Damit eignet sich die Variabilität des Inventars nicht dazu, die Größe der Population abzuschätzen (nach dem Motto: viele Abschlagstechniken → viele Menschen; wenig unterschiedliche Muster → kleine Menschengruppe). So zeigte sich, dass viele im gleichen Fundhorizont von Gesher gefundene Werkzeuge nahezu identische Schlagmuster aufwiesen (hohe technologische Variabilität bei hoher morphologischer Homogenität, d.h. gleichartige Werkzeuge sind praktisch identisch) und – auch nach Simulationen durch Experimental-Archäologen – eigentlich nur von derselben Person hergestellt worden sein können.

Nahm man bisher an, dass jeder Steinzeit-Mensch seine Werkzeuge selbst produzierte und dabei seine typische Handschrift hinterließ (Motto: „jeder konnte alles“), deutet die Fundsituation und Simulation nun auf Experten, die sich auf die Herstellung von Faustkeilen für die gesamte Gruppe spezialisiert hatten. Identische Handschriften bei der Faustkeilherstellung können daher nicht mehr als Beleg für eine kleine Menschengruppe gelten, sondern auch darauf zurückgehen, dass es Spezialisten gab, die die gesamte Bevölkerung mit Werkzeugen versorgten.

Arbeitsteilung findet sich normalerweise nur in großen und sozial komplexen Menschengruppen. Möglicherweise waren die Gruppen der frühen Menschen viel größer als bisher angenommen, und man erfasste über die Interpretation des Werkzeug-Inventars eben nicht die gesamte Population, sondern nur die Anzahl der Faustkeil-Spezialisten. Gesher Benot wurde abwechselnd von großen und kleinen Gruppen genutzt (wobei diese kleinen Gruppen aber wohl Bestandteil größerer, komplexerer Gruppen waren), was in Einklang steht mit Aggregations- und Dispersions-Mechanismen, wie man sie typischerweise von Jäger-Sammler-Gesellschaften kennt. (J Hum Evol. 128: 45 sowie www.antropus.de 5/19).

Sokrota (kleine Insel im Indischen Ozean 362 km vor der Arabischen Halbinsel):

Massenweise Steinwerkzeuge des Oldowan, als Oberflächenfunde nicht sicher datierbar, möglicherweise 1,0 – 1,5 MA alt. Nach derzeitigem Kenntnisstand hat es in den letzten 20 MA keine Verbindung zum Festland gegeben, wofür auch 200 endemische Tier- und Pflanzenarten sprechen. Es gibt bisher keine plausible Erklärung (frühe Seetüchtigkeit? Insel-Hopping bei niedrigem Meeresspiegel? Hinterlassenschaften des modernen Menschen, der keine Notwendigkeit sah, eine modernere Werkzeugkultur zu praktizieren? Allerdings fehlen Hinweise auf gemischte Inventare aus alten und modernen Techniken, wie man sie in einem solchen Fall vom modernen Menschen erwarten würde; es fand sich einheitlich nur Oldowan) (nach www.antropus.de).

China:

Im **Nordosten Chinas** wurde eine ca. 1,36 MA alte sehr primitive Steinwerkzeugkultur (Splitter; Schaber; freihändige Abschläge) auf dem 40. Grad nördlicher Breite gefunden (Xiaochangliang; dies entspricht etwa dem Breitengrad der noch älteren Funde von Dmanisi), allerdings ohne menschliche Fossilien. (Datierung sicher zwischen dem Olduvai- und Jaramillo-Event; der Wert von 1,36 MA wurde dann durch Annahme konstanter Sedimentationsraten interpoliert); nach revidierten Daten nur 1,26 MA alt (Nat. 458, 153). (Die ab 2,12 MA nachweisbare Besiedlung von Shangchen liegt weiter südlich etwa zwischen dem 33. und 34. Breitengrad).

Es handelt sich um die zu diesem Zeitpunkt nördlichste Ausbreitung des Menschen in Asien; um das Gebiet zu erreichen, musste HE (als vermeintlicher Urheber der Werkzeuge) das Tibetplateau überqueren und den Himalaya umgehen. Bemerkenswert ist, dass der HE mit vergleichsweise einfacher Werkzeugausstattung so große Entfernungen in schwierigem Gelände überwinden konnte. Ob es damals – wie heute – in dieser Gegend relativ kalt war, oder gerade eine relativ warme Periode herrschte, ist unbekannt. Etwas jünger (1,15 MA) ist eine 900 km weiter südlich gelegene Fundstelle in China (Lantian). (Sci. 293, 2368; Nat. 413, 413).

Schließlich wurden in Majuangou (Nordchina, 40. Breitengrad) vier Schichten mit Steinwerkzeugen sowie bearbeiteten Knochen (u.a. zur Knochenmarkgewinnung aufgehauen) gefunden, die auf 1,66, 1,64, 1,55 und 1,32 MA datiert wurden (die Daten wurden aber später revidiert, und man geht inzwischen nur noch von einer Besiedlung der Region vor 1,3 MA aus). Es handelt sich um eine Oldowan-Kultur, aber mit Abweichungen aufgrund andersartiger Steinmaterialien (Quarz, Sandstein, Andesit anstelle der in Ostafrika verwendeten Lavakiesel); der Materialgröße nach zu urteilen wurden die Steine andernorts (in unbekannter Entfernung) gewonnen, jedenfalls nicht an der Stelle, an der sie gefunden wurden. Begleitfauna: *Elephas sp.*, *Equus sanmeniensis*, *Pachycrocuta sp.*, *Coelodonta antiquitatis*, *Cervus sp.*, *Gazella sp.*, *Struthio sp.*

Zusammen mit Gongwangling (1,15 MA, revidiert 1,22 MA), Xihoudu (1,27 MA), Xiaochangliang (1,36 MA, s.o., nach revidierten Daten aber nur 1,26 MA) und Donggutuo (1,1 MA, nach revidierten Daten 1,2 MA) belegen diese Funde, dass frühe Menschen schon bald nach Dmanisi (1,77 MA; ebenfalls 40. Breitengrad; Steinwerkzeuge schon ab 1,85 MA) weiter nach Ostasien vordrangen und **nach den revidierten Daten vor ca. 1,3 MA Nordostasien besiedelten; etwas weiter südlich (ca. 34 Breitengrad) war China aber schon ab 2,12 MA besiedelt.**

Die Datierungsspanne für die ältesten menschlichen Fossilien in **Südostasien** liegt dagegen bei 1,66 bis 1,51 MA.

Im Nordosten Chinas konnten sich die Frühmenschen dann für mehr als 0,8 MA halten, bis zum Beginn der starken mittelpleistozänen Klimaschwankungen. Die ältesten Körperfossilien von HE in China datieren auf 770000 +/- 80000 J (wahrscheinlich zwischen 780000 und 680000 J*) (Peking-Mensch: Zhoukoudian, 40. Breitengrad). Die Funde im untersten Level sind nach einer neuen Datierungsmethode daher deutlich älter als bisher angenommen. Die jüngsten Funde aus der Zhoukoudian-Höhle sind etwa 0,4 MA alt, so dass man von einer kontinuierlichen Besiedlung in dieser Region von etwa 1,3 MA bis 0,4 MA ausgehen kann.

Detaillierte Untersuchungen der Zähne von Zhoukoudian zeigten, dass sich die Peking-Menschen grundsätzlich zu anderen Menschen des ostasiatischen mittleren M-Pleistozäns zuordnen lassen (wie Hexian und Yiyuan; Hexian: Longtan Cave, 412 +/- 25 TA; Yiyuan: 560 – 720 TA: neue Datierung nach Sci. Rep. 9: 6961). Die Zahnmerkmale bieten dabei ein Unterscheidungskriterium zwischen klassischen mittelpleistozänen ostasiatischen HE (wie Zhoukoudian, Hexian, Yiyuan) und anderen archaischen Menschen, mit denen diese sich zeitlich überlappt haben könnten. Eine auffällige Besonderheit stellt die stark krenelierte Schmelz-Dentin-Grenze dar, die sogar als dendritenartig beschrieben wird, und die sich bis auf das Pulpdach durchprägt. Eine solche Form der Schmelz-Dentin-Grenze ist bisher nur von mittelpleistozänen ostasiatischen Homininen bekannt. Zusammen mit den stämmigen Wurzeln und dem Taurodontismus (relativ starke Vergrößerung der Kronenpulpa relativ zur Wurzelpulpa, die sich erst weit apikal in die verschiedenen Äste aufspaltet) könnte dies darauf deuten, dass diese Zähne daran angepasst waren, sehr hohen biomechanischen Anforderungen zu widerstehen, trotz genereller dentognathischer Reduktion (auch der Kronengröße) (Sci. Rep. 8: 2066).

(* Die Kombination der kosmogenen Al- und Be-Daten [radioaktiver Zerfall von instabilen Al- und Be-Isotopen, die durch kosmische Bestrahlung im Quarz entstehen; Methode reicht bis ca. 3 – 5 MA zurück] mit Löss-Daten und solchen aus den marinen Isotopenstadien spricht für ein Alter zwischen 780000 und 680000 J für den untersten Level mit HE-Fossilien),

Die rasche Besiedlung Nordost- und Südostasiens dürfte in einer Phase warmen Klimas erfolgt sein, die den Menschen ermöglichte, über lange Zeit (> 0,5 MA) nördliche Breiten von Asien zu besiedeln (Nat. 431, 559).

Dabei handelt es sich offenbar um zwei separate Ausbreitungen bzw. Populationen, eine nördliche in China und eine südliche in Indonesien, die durch dichten Regenwald getrennt waren.

Für unterschiedliche Besiedlungswellen sprechen auch Zahnvergleiche: 600.000 Jahre alte Zähne des Peking-Menschen (Zhoukoudian) ähneln < 1,5 MA (nach neuen Angaben: ~ 1,3 MA) alten Zähnen aus Sangiran (Java) viel mehr als viel jüngeren Zähnen aus Ngandong (Java). Die Sangiran-Menschen gehen gemeinsam mit den Peking-Menschen offenbar auf eine frühere Einwanderungswelle zurück als die späteren Ngandong-Menschen. Der Pekingsmensch war demnach ein sehr ursprünglicher HE, der sich gegenüber seinen Vorfahren über fast 1 MA kaum veränderte, während wenig später auf den indonesischen Inseln (Java: Ngandong) schon viel modernere „HE“ lebten. Dazu passen der massive, ursprüngliche Schädel und die Oldowan-Kultur der Peking-Menschen. Es gibt auch keine Hinweise auf die Fähigkeit, Feuer zu machen, und er könnte Kannibale gewesen sein. Er war für seine Zeit also „zurückgeblieben“. Offenbar gab es mehrere Einwanderungswellen nach Asien und Südostasien; die HE-Populationen von Sangiran (1,3 MA, maximal 1,45 MA möglich) und Zhoukoudian (0,6 MA) haben offenbar einen anderen Ursprung aus afrikanischen oder westeurasiatischen Populationen als jene von Ngandong (nach www.antropus.de).

Die Säugerfauna von Zhoukoudian spricht für eine gemischte Steppe mit Waldanteilen mit im Laufe der Zeit zunehmendem Grassteppenanteil. Der unterste Level korreliert mit relativ milden glazialen Bedingungen; diese waren wohl eine Voraussetzung dafür, dass der HE in dieser Region (Nordchina) verbleiben konnte und in Zhoukoudian bis vor 0,4 MA nachweisbar ist. Die offenen Habitate, die mit dem Beginn der Eiszeitzyklen in Nordchina entstanden, waren vermutlich sogar günstig für das Überleben des HE (im Gegensatz zu dichten Wäldern). In solchen offenen Landschaften konnten sich große grasende Säuger ausbreiten, die eine Nahrungsgrundlage für den HE bildeten. Mindestens 10 Eiszeitzyklen überstanden die Menschen in NO-China (Löss = glazial; Paläosol = Interglazial), wobei die Besiedlung offenbar auch in den Glazialperioden anhielt. Das Klima entsprach dann dem heutigen südlichen Sibirien mit Schnee und eisigen Winden im Winter. Das Überleben unter diesen Bedingungen setzte zwingend den Gebrauch von Feuer voraus; der älteste direkte Nachweis für den Gebrauch von Feuer ist 700000 J alt und stammt aus einer Höhle in Frankreich (Natw. Ru. 5/09, 253), naA aber 1,0 MA (Swartkans: „sicherer Hinweis auf die Nutzung von Feuer“, evtl. sogar 1,5 MA [Kobi Foora]) (BdW 7/09, 17).

Bis vor 0,9 MA waren die Zyklen kürzer und weniger extrem; diese Bedingungen förderten die Entstehung der für den HE so günstigen säugerreichen offenen und gemischten Landschaften. Nachdem der HE etabliert war, konnte er sich dann auch an die sich später anschließenden längeren und extremeren Klimazyklen gewöhnen.

Hier zeigen sich Parallelen zu der Besiedlung in Indonesien; aus Sangiran sind Reste von ca. 80 HE-Individuen bekannt; die ältesten datieren auf ca. 1,3 MA (maximal möglich: 1,45 MA) ebenfalls zu Beginn eines frühen Eiszeitzyklus. Die niedrigen Meeresspiegel zu dieser Zeit führten dazu, dass einige Inseln mit dem Festland verbunden wurden.

Die äquatoriale HE-Population in Indonesien und die in gemäßigterem Klima lebende Population in NO-Asien waren offenbar nicht miteinander verbunden. Zwischen ihnen lag dichter subtropischer Wald mit *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna (Südchina, Indochina; einschl. Gibbons,

Gigantopithecus, Orang-Utan). Dieser dürfte eine undurchdringliche Barriere für die beiden HE-Populationen gebildet haben, die in offeneren Landschaften lebten und dort ähnliche Ressourcen (basierend auf grasenden Säugern) nutzten, während der dichte Wald für sie ökologisch unattraktiv war.

Die beiden asiatischen HE-Gruppen (NO-Asien vs. Indonesien) gehen möglicherweise auf unterschiedliche Ausgangspopulationen in Afrika oder SW-Eurasien (wie Kaukasus) zurück. Die südliche Gruppe nutzte wohl die Küstenroute, die nördliche Gruppe durchquerte Zentralasien und die südliche Mongolei, um in die gemäßigten Gebieten Nordostasiens zu gelangen (Nat. 458, 153 + 198).

Peking-Mensch (*H. erectus pekinensis*): 770 – 400 TA (Zhoukoudian-Höhle); umfassende Fossilfunde von 40 Individuen gingen bei einem wohl zur Rettung gedachten Schiffstransport im 2. Weltkrieg verloren; nur Zeichnungen, einige schlechte Abgüsse und wenige Zähne blieben erhalten.

Nach neuestem Kenntnisstand (2018) nicht so primitiv wie bisher angenommen; unterhielt in einer auf ca. 600 TA datierten Fundschicht schon Feuerstellen. Steine mit Feuerspuren dienten wohl dazu, die Feuerstellen zu sichern. Natürliche Brandursachen gelten als ausgeschlossen. Das Gehirn der Pekingmenschen konnte nach einer neuen Analyse bis zu 1300 ccm groß werden und entspricht damit dem europäischen *H. heidelbergensis*. Erstaunlich ist dann aber die primitive Werkzeugkultur auf dem Niveau 2,5 – 1,5 MA alter afrikanischer Werkzeuge (www.antropus.de).

Rätselhaft ist der Mensch der Hualong-Höhle (Hualongdong, SO-China, HLD 6), ca. 300 TA alt. Er weist eine Kombination aus Merkmalen des Peking-Menschen (langgezogenes, flaches Schädeldach, kräftiger Überaugenwulst, besonders medial; niedrige und breite Nasenöffnung) und vorweggenommenen HS-Merkmalen auf (flaches Mittelgesicht, erste Ansätze eines Kinns, vertikale Unterkiefersymphyse, einfache okklusale Morphologie) (PNAS 116: 9820).

Ersatz der HE durch Nicht-HE-Menschen in China als Folge der mittelpleistozänen Transformation?

Die Fundlage spricht dafür, dass im mittleren M-Pleistozän (600 – 400 TA) Ostasien nur noch kleine Gebiete Chinas vom HE besiedelt waren (nordchinesische Ebene, mittlere bis untere Yangtse-Ebene), möglicherweise als Folge der mittelpleistozänen Transformation (MPT) vor 0,9 bis 0,6 MA, als sich die Klimazyklen von einem 40 TA- auf einen 100-TA-Zyklus verschoben (wodurch der Klimakontrast zwischen Eiszeiten und Zwischeneiszeiten zunahm), während non-erectide mittelpleistozäne Homininen (NE-MPH; „archaischer HS“) zu jener Zeit viel weiter verbreitet waren (auch in Nord-Süd-Richtung). Die MPT könnte das Verbreitungsgebiet der chinesischen HE im Vergleich zum Unterpleistozän eingeschränkt haben. Während HE die kürzeren und nicht so extremen Klimaveränderungen des U-Pleistozäns tolerieren konnte, dürften die grundlegend veränderten Verhältnisse für den chinesischen HE eine kritische Herausforderung gestellt haben. Nach der MPT war der NE-MPH offenbar besser in der Lage, sich an verschiedene Klima- und Umweltverhältnisse anzupassen, evtl. aufgrund kultureller Fähigkeiten, darunter die Beschaffung großer Beute. Die grundlegende Veränderung des Klimasystems während der MPT dürfte erheblichen Einfluss auf die Evolution des Menschen in Ostasien genommen haben.

Generell gilt, dass NE-MPH-Fundstellen zwischen 200 und 500 TA datieren, während HE meist älter als 600 TA sind, etwas jüngere HE-Nachweise sind Zhoukoudian-Layer 1 und Hexian. Der Übergang (oder Ersetzung?) des HE durch NE-MPH erfolgte in Ostasien wahrscheinlich zwischen 600 und 400 TA (Sci. Rep. 9: 6961).

NE-MPHs:

Yujiayao: 160 - 200 TA oder 240 TA

Zhoukoudian 4: > 270 TA

Jinniushan: > 200 TA

Miaohoushan: > 500 TA

Dali: 269 – 270 TA

Chaoxian: 310 – 360 TA

Panxian: 130 - 200 TA,

Dadong: 190 – 300 TA

Maba: > 280 TA

Panlong: > 440 TA

HE:

Zhoukoudian 1, Schicht 3: > 400 TA

dto., Schicht 7 – 10: 770 – 800 TA

Chenjiawo (Lantian): ca. 650 TA

Bailong: < 760 TA / 510 TA

Hexian: 410 +- 30 TA

Tangshan: >580 TA

Yiyuan: 640 +- 80 TA

Philippinen (einschl. *Homo luzonensis*):

Ältester Nachweis menschlicher Besiedlung der Philippinen (Fundstelle: Kalinga) vor 607 TA (Spanne: 777 – 631 TA) in Form von 57 Steinwerkzeugen (6 Kerne, 49 Abschläge, 2 mögliche Hammersteine) in Verbindung mit einem fast komplett geschlachteten *Rhinoceros philippinensis* (daneben u.a. *Stegodon cf. luzonensis*, Hirsche, Warane, Süßwasser-Schildkröten). Recht einfache Werkzeugtechnik ohne intentionelle Retouchierung.

Die Philippinen könnten eine zentrale Rolle bei der Ausbreitung prämoderner Menschen südwärts nach Wallacea gespielt haben, ebenso wie für die Megafauna. Menschenfossilien finden sich auf den Philippinen erst ab 66,7 +- 1 TA (Callao Höhle; es handelt sich dabei um ein Metatarsale eines kleinen Homininen, der zunächst taxonomisch nicht näher bestimmt werden konnte). Nachdem zwölf weitere Funde in derselben Schicht gemacht wurden (7 Zähne, darunter 2 Prämolaren und 3 Molaren aus dem Oberkiefer, 2 Handknochen, 2 Fußknochen, 1 Oberschenkelknochen eines Kindes), stellte sich heraus, dass es sich um Menschen handelte, die primitive und abgeleitete Merkmale kombinieren und weder zu HS noch zu HF gestellt werden können; für sie wurde eine eigene Art (*Homo luzonensis*) aufgestellt, die wie HF die Wallace-Linie überquert hat. Das Mindestalter der Art beträgt 50 bis 67 TA, allerdings kam offenbar nur eine Datierungsmethode (Uran-Thorium) zum Einsatz. DNA konnte bisher nicht erfolgreich gewonnen werden. Die Funde stammen von mindestens zwei Erwachsenen und einem Kind.

Mosaik aus HS-ähnlichen und an Australopithecinen erinnernden Merkmalen. Die Zähne erscheinen teilweise modern, Hände und Füße erinnern noch an Australopithecinen. Viele gemeinsame Merkmale mit HF, vor allem auch der Füße. Die Unterschiede sind aber groß genug, dass man die beiden Arten nicht zusammenziehen kann.

Die Molaren sind ungewöhnlich klein (10 mm lang, 8 mm breit); die einfache Oberfläche der Kaufläche und die geringe Anzahl von Höckern erinnert an HS und HF. Der Verlauf der Schmelz-Dentin-Verbindung zeigt dagegen einige Ähnlichkeiten mit asiatischen HE, das Größenverhältnis zwischen Molaren und Prämolaren erinnert an *Paranthropus*. Der Verlauf des Schmelz-Dentin-Übergangs in der 3D-Analyse ähnelt je nach untersuchtem Molaren mal asiatischen HE, mal HS.

Die Prämolaren sind klein und erinnern in ihrer Form an HN, HF und HS, aber Merkmale der Krone, Schmelz-Dentin-Verbindung und Wurzel erinnern an *Australopithecus* und *Paranthropus*). Sie weisen zwei bis drei Wurzeln auf.

Der Metatarsalknochen unterscheidet sich von allen Menschenarten, der Zehenknochen ist praktisch identisch mit demjenigen von AAFAR und AAFRI. Fingerknochen ähneln jenen von Australopithecinen und frühen *Homo*. Die Finger waren gebogen, auch die Zehen waren noch leicht gebogen, was dafür spricht, dass Klettern eine große Rolle spielte. Dies könnte bedeuten, dass *H. luzonensis* auf frühe *Homo* und damit auf eine Auswanderung aus Afrika auf Prä-HE-Niveau zurückgeht, wie auch für HF angenommen wird. Alternativ könnte es sich um HE gehandelt haben, die sich an ein Leben in den Bäumen (statt Langstreckenlauf) anpassten und daher die Extremitäten in Richtung auf Merkmale der Australopithecinen zurück entwickelten, z.B. um die Nächte in den Bäumen zu verbringen. Die Körpergröße ist schwer einzuschätzen, dürfte aber im Bereich kleiner moderner Negrito-Völker der Philippinen (Frauen ca. 1,42 m, Männer ca. 1,51 m) gelegen haben (Nat. 568: 176 + 181).

Es musste mindestens ein Seeweg überquert werden, um die Philippinen zu erreichen – es gab keine Verbindung zum Festland; entweder von Borneo aus über Palawan, oder von China über Taiwan (Taiwan war bei niedrigem Meeresspiegel mit dem Festland verbunden). Bei der Ausbreitung der Menschen und Megafauna in der Region dürfte die Nord-Süd-Richtung dominiert haben, weil in dieser Richtung die oberflächlichen Meeresströmungen verlaufen (Nat. 557: 233).

Flores:

Auf der Insel **Flores** wurde eine Steinwerkzeugindustrie gefunden, die paläomagnetisch auf > 700.000 J. datiert wurde (Mata Menge; Daten: 0,88 +- 0,07 MA und 0,80 +- 0,07 MA, neueste Datierungen: zwischen 880 +- 70 und 800 +- 70 TA, eine andere Werkzeuglokalität 840 +- 70 TA; Nat. 441, 624). Im Jahr 2010 wurde dann sogar über **1,02 +- 0,02 MA alte Steinwerkzeuge** von einer anderen Lokalität des Soa Beckens (Wolo Sege) berichtet. Im Jahr 2016 wurde von Menschenfossilien (Unterkieferfragment, Einzelzähne) aus einem anderen, etwas jüngeren Niveau von Mata Menge berichtet, die auf 700.000 Jahren datiert wurden und eine Inselverzweigung sogar noch knapp unter das Größenniveau von HF belegten.

(Hinweis: auch auf den Philippinen finden sich 700000 Jahre alte Werkzeuge sowie ein geschlachtetes Nashorn; Distanz zu Flores: 1700 km. Dies wirft die Frage auf, ob evtl. durch eine Naturkatastrophe wie einen Tsunami die Menschen vom Festland auf Flores und die Hauptinsel Luzon der Philippinen verdriftet wurden. Auf den Philippinen starben die Menschen wohl bald

wieder aus – nächste Nachweise ab 67000 Jahren, wohl dann auf HS zurückgehend) (nach www.antropus.de).

Begleitende Fauna von Mata Menge: Stegodon (*S. trigonocephalus florensis*), Krokodile, Riesenratte (*Hooijeromis nusatenggara*), Komodowaran. Die Steinwerkzeuge zeigen mikroskopische Abnutzungsspuren an den Kanten, Polierflächen sowie Residuen von der Verarbeitung von Pflanzenmaterial. Das Vorkommen endemischer Inselarten auf Flores (-wenn auch z.T. an anderen und etwas älteren Fundstätten-) wie Zwergstegodon, Riesenschildkröten (*Geochelone*), Komodowaranen und Riesenratten spricht für eine Kontinuität des Inselstatus von Flores im frühen Pleistozän vor und gleichzeitig mit den ersten Anzeichen für eine menschliche Besiedlung. Zwergstegodonten, Riesenschildkröten und Komodowarane waren zum Zeitpunkt von Mata Menge bereits erloschen (um 0,9 MA dagegen noch vorhanden --- Folge der menschl. Bejagung?). Der Faunenwechsel zwischen 0,9 MA und 0,8 MA spricht also dafür, dass zu dieser Zeit menschliche Bejagung eine Rolle spielte. Stattdessen waren große Stegodonten erschienen, die die Insel wohl in Herden schwimmend erreicht hatten [zur Zeit des *Homo floresiensis* lebten aber jedenfalls wieder Zwergstegodonten auf Flores; s.u.].

Damit war der HE in der Lage, bereits vor 800000 bis 900000 J. Seereisen zu unternehmen, und zwar über tiefes, rasch strömendes Wasser. Selbst bei niedrigstem Wasserspiegel mussten sie zunächst 25 km von Bali nach Sumbawa und dann 19 km von Sumbawa nach Flores überbrücken (Wallace Line: 350 m tiefes Wasser, das auch während der Eiszeit nicht trockenfiel). Während Java und andere indonesische Inseln nordwestlich der Wallace Linie während der Höhepunkte der Eiszeiten auf dem Landweg erreichbar waren, traf dies für Flores und die anderen Inseln östlich der Wallace-Linie nicht zu; die Wallace-Linie ließ sich nur auf dem Wasserweg überqueren. Dies setzte den Bau von Booten oder Flößen voraus, was andererseits ein indirektes Indiz für Sprache ist. Skeptiker verweisen darauf, dass HE gewissermaßen unglücklichmäßig nach Flores verdriftet worden sein könnte oder eine noch unbekannt Landbrücke in dem tektonisch instabilen, vulkanisch geprägten Gebiet bestanden haben könnte. Die Befunde galten besonders auch deshalb bemerkenswert, weil die HE Asiens nur primitive Werkzeuge herstellten, die denen Afrikas vor > 1,5 MA entsprachen (kontra: s.o., Bosebecken Chinas: dem Acheulean sehr ähnliche und technologisch gleichwertige Werkzeuge vor 803000 +/- 3000 J). Dass die Funde von Flores aber echte Artefakte sind, folgt u.a. daraus, dass einige aus einem Gestein angefertigt wurden, das an dieser Fundstelle gar nicht vorkommt.

Immerhin waren die Vulkane von Flores schon von weitem sichtbar (im Gegensatz z.B. zu Australien). Die Insel Flores war zu keinem Zeitpunkt mit Java (wo der HE schon vor mind. 1,6 MA lebte) verbunden, die Besiedlung von Flores könnte aber im Sinne des „Inselnspringens“ über die Inseln Lombok und Sumbawa erfolgt sein (ausgehend vom kontinentalen Asien und Java). Ob es diese frühen Flores-Menschen waren, die verzweigten und sich zum *H. floresiensis* (Abk.: HF) entwickelten, ist unklar, da eine große Lücke an Werkzeugfunden auf Flores besteht (zwischen ca. 800.000 und 100.000 Jahren) und keine Menschenfossilien älter als 95000 – 74000 J. von Flores bekannt sind (abgesehen von den 700.000 Jahre alten Funden; dazwischen klafft eine Lücke).

Neue Studien (Sci. 312, 999; Nat. 441, 599) ergaben jedoch eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen den (recht einfachen) Werkzeugen von Mata Menge und jenen aus der Höhle des *H. floresiensis* (Redatierung der Werkzeuge in der Höhle zwischen 190000 - 50000 Jahre, der Knochenfossilien von HF zwischen 100000 und 60000 Jahren) sowohl was das Rohmaterial, die Größe wie auch die Art der Herstellung betrifft; die Werkzeuge des HSS, der skelettal in der Region Liang Bua ab 10500 J nachweisbar ist, unterscheiden sich deutlich (erweiterter Werkzeugsatz, neue Werkzeugtypen, Verschiebungen bei der Auswahl des

Rohmaterials). Auch symbolisches Verhalten (Perlenschmuck, Pigmente, Bestattung) treten erst mit dem HSS auf Flores auf (Nat. 441, 626).

Die 1,02 MA alte Fundstelle Wolo Sege geht unselektivem Massensterben (lokale Extinktion) des Zwergstegodonten (*S. sondaari*) und diverser Riesenschildkrötenarten (*Geochelone spp.*) voraus; ihr Erlöschen und der damit verbundene faunale Turnover steht daher wohl mit einem natürlichen Ereignis (Vulkanausbruch vor 0,9 MA) in Zusammenhang und hätte dann nichts mit der Ankunft des Menschen zu tun. (Nat. 464, 748).

Java:

Ein 1,5 MA altes Oberkieferfragment eines HE aus Zentraljava unterscheidet sich deutlich von jüngeren HE aus Beijing/NE-China und deutet damit auf zwei unabhängige Migrationswellen von HE nach Osten – zu unterschiedlichen Zeiten und mit unterschiedlichen geographischen Endpunkten. Der Fund aus Java ähnelt eher den Oberkiefern von HE aus Afrika und dem westlichen Eurasien als jenem aus China. Vermutlich nahm eine frühe HE-Population eine südliche Route ins äquatoriale Asien (bis Java), eine spätere Auswanderungswelle wählte eine nördliche Route bis nach Nordost-China (Nat. 478, 8).

Auf **Java** vor 700.000 J. vermeintliche „Riesenmenschen“ der HE-Gruppe (an Größe nur von *Gigantopithecus* mit weit über 2 m übertroffen) (allerdings waren HE i.e.S. ohnehin größer als der HSS).

Strittig war für lange Zeit die Frage der lokalen Weiterentwicklung des HE in Ostasien, z.B. auf Java. In 2003 wurde nun ein HE-Schädel (nicht genau datierbar; Hirnvolumen 1006 ccm) auf Java gefunden, der exakt zwischen die frühen HE auf Java und die späten Funde (zwischen 400.000 und > 100.000 J; Ngandong) passt und für eine kontinuierliche regionale Weiterentwicklung in der Region spricht; möglicherweise waren die Java-HE aber eine isolierte Population, die sich isoliert weiterentwickelte (Sci. 299, 1293+1385). Die morphologische Verschiedenheit der javanesischen HE von den übrigen HE nahm anscheinend im Laufe der Zeit zu, evtl. in Verbindung mit vorübergehenden Isolationen entsprechend dem Zyklus der Eiszeiten.

Nach einer aufwendigen neuen Datierung aus dem Jahr 2019 sind die Ngandong-Menschen nach zwischen 106 und 134 TA (Datierungsunsicherheit) alt, und das modellierte Alter liegt zwischen 108 und 117 TA*.

| |
|--|
| <p>* Die im Jahr 1996 publizierte Datierung der Ngandong-Menschen zwischen 53000 und 27000 Jahren (Sci. 274: 1870) hat sich damit erledigt, auch wenn sie immer noch zitiert wird (z.B. Sci. 361: 511); sie bezog sich auf zwei aus dem Fundkontext stammende Rinderzähne.</p> |
|--|

Europa:

Erste Besiedlung Europas sehr strittig; Orce (Südspanien, bei Granada) wird neuerdings „nur“ noch auf 1,2 – 1,3 MA datiert (alte Datierung: ca. 1,6 MA); ob die Knochenreste allerdings von Menschen oder Tieren stammen, ist unklar (Roots S. 64), die Steinwerkzeuge sind aber nicht umstritten und belegen die Anwesenheit des Menschen vor mindestens 1,2 MA im Süden der Iberischen Halbinsel (Andalusien). Dazu passt auch der im Jahr 2008 berichtete menschliche Prämolar und das zugehörige Unterkieferfragment aus Atapuerca (Sima del Elefante, 1,1 – 1,2 MA, evtl. sogar etwas älter).

Extrem fraglich ist die Datierung von angeblich 2,4 MA für Feuersteinwerkzeuge aus Galiläa. Unsicher datierte Werkzeuge auch aus Rumänien (1,5 – 2,0 MA?) und Heidelberg (ca. 1 MA).

Eindeutige Werkzeuge der Mode-I-Technologie (Kerne und Abschläge) wurden allerdings im Jahr 2007 aus **mindestens 1,3 MA (maximal 1,7 MA, naA 1,6 MA;** Datierungsunsicherheit) alten Karstfüllungen Apuliens (**Pirro Nord**, syn. Cava Pirro oder Cava Dell'Erba) berichtet; es handelt sich um eine sekundäre Lagerstätte, d.h. von andernorts in die Karstöffnung eingeschwemmtes Material. Die Alterseinstufung (jüngstes Villofranchian) erfolgte aufgrund der umfangreichen Begleitfauna (20 Arten von Amphibien, Reptilien; 47 Vogelarten, über 40 Säugerarten, darunter ein großer Pavian *Theropithecus sp.*, ein großes Stachelschwein *Hystrix refossa*, erster Nachweis von *Bison (eobison) deguili*, *Canis lycaonoides*, *Canis mosbachensis* und *Equus altidens* in Italien; außerdem *Vulpes sp.*, *Ursus etruscus*, *Megantereon whitei*, *Acinonyx pardinensis*, *Homotherium latidens*, *Pachycrocuta brevirostris*). Offene Landschaft in einem relativ ariden Klima (Beginn der ariden Verhältnisse, die über das Galerian anhielten), aber auch eingestreute Feuchtareale (*Triturus*, *Emys*, Anatidae, Charadriiformes). Aufgrund von Wühlmauszähnen ließ sich nachweisen, dass diese Fundstelle älter ist als die bisher ältesten Nachweise von Steinwerkzeugen in Europa (Barranco Leon 5, Fuente Nueva-3, Trinchera Elefante/Atapuerca, allesamt Spanien). Bei den Werkzeugen wurden lokal vorkommende Kreideflinte als Ausgangsmaterial verwendet; drei Kerne, sechs Abschläge wurden gefunden; ein Abschlag weist eine Retouchierung auf (Indiz für eine zweite Bearbeitungsserie); alle Abschläge wurden durch direkten Abschlag mit einem harten Steinhammer hergestellt. Mit Sicherheit keine Geoartefakte. Ähnlichkeit mit der Industrie von Dmanisi und den jüngeren spanischen Fundstellen (Mode 1 Technologie mit relativ kurzen Reduktionssequenzen) (Natw. 94, 107).

Spätere Grabungen ergaben mehr als 340 Stein-Artefakte und Tausende von Wirbeltierfossilien. An etwas mehr als 1 % der Knochen von Wirbeltieren fanden sich Schnitt- oder Schlagmarken; es wurden auch Knochen gezielt zerschlagen, um an Knochenmark zu gelangen. Alle Schnittmarken fanden sich an Knochen mittelgroßer bis großer Tiere, bevorzugt Hirsche und Pferde. In bestimmter Art und Weise polierte Stellen an Steinkwerkzeugen weisen darauf hin, dass diese zur Bearbeitung von Weichgeweben genutzt wurden.

Auch die Nachgrabungen konnten aber nicht sicher klären, in welcher Weise die Menschen an das Aas gelangten: ob sie primären Zugang (Jäger) oder sekundären Zugang (Aasfresser) hatten; die Indizien sprechen aber eher für sekundären Zugang. Auf jeden Fall konkurrierten sie aber mit Karnivoren. **Die älteste Stelle in Europa, von der man sicher weiß, dass die Menschen primären Zugang hatten, ist Sima del Elefante, und in der Vallonnet-Höhle finden sich primärer und sekundärer Zugang nebeneinander (sekundär für große Tiere wie *Bison schoetensacki*)** (Sci Nat. 106: 16).

Die Fundstelle wurde auch in der 2019er Arbeit als ältester Nachweis der Anwesenheit von Menschen in Europa (westlich des Kaukasus) erwähnt, während vor 1,9 – 1,6 MA der Mensch bereits China, Südasien, Südost-Asien und Nordchina erreicht hatte. Pirro Nord bietet nur Steinwerkzeuge und Spuren menschlicher Nutzung von Tierknochen, keine Körperfossilien von Menschen.

Die ältesten Körperfossilien von Menschen aus Europa (wenn man einmal von Dmanisi absieht) stammen aus **Sima del Elefante bei Atapuerca/Spanien** (200 km nördlich Madrid); Datierung nach paläomagnetischen, biostratigraphischen Daten sowie kosmischen Nucliden auf **1,2 – 1,1 MA**; warm-feuchtes Klima mit kühleren Episoden. Fragment einer Mandibula und isolierter unterer Prämolare. Foramen mentale zwischen P3 und P4. Provisorisch zu *H. antecessor* gestellt. Einfache Werkzeugtechnologie (Mode I); Schlagmarken an begleitenden Tierknochen z.B. von Boviden, auch Knochenmark wurde gewonnen (Nat. 452, 465)

Die Untersuchung anheftenden Zahnsteins/subgingivaler Konkremeinte ergab kein genetisches Material und keine chemische Signaturen, die Rückschlüsse auf die Ernährung oder das orale Mikrobiom zulassen (der älteste Nachweis genetischen Materials in Zahnstein datiert auf 300-400 TA und stammt aus der Qesem Höhle in Israel). Es fanden sich aber zahlreiche Mikrofossilien wie Stärkereste von zwei unterschiedlichen Pflanzen, darunter ein Gras der Triticeae oder Bromideae, sowie Fasern von Pflanzen und Fleisch. Die gesamte Nahrung wurde roh gegessen; auch die Stärkekörnchen waren intakt und unbeschädigt. Auch alle Fasern pflanzlicher oder tierischer Herkunft, die man im Zahnstein fand, waren nicht erhitzt worden. Die Nahrung wurde also komplett roh verzehrt (in Qesem finden sich dagegen Hinweise auf Feuer). Es gibt auch keine archäologischen Hinweise auf die Nutzung von Feuer in Sima del Elefante (Nachweis der Nutzung von Feuer in Europa erst vor 800.000 Jahren in Südspanien).

Nicht-essbare Holzreste in Zusammenhang mit einer interproximalen Vertiefung sprechen für die Nutzung von Zahnstochern (interproximale Gruben als Hinweis auf Zahnstochergebrauch finden sich bereits seit dem HH; bei einem 49000 Jahre alten HN konnten Koniferenfäsern im Zahnstein an einer solchen interproximalen Mulde unmittelbar mit der Nutzung von Zahnstochern in Verbindung gebracht werden) (Sci. Nat. 104; 2).

Eine weitere Fundstelle aus dem frühen M-Pleistozän ist Vallparadis bei Barcelona. Hier fanden sich tierische Makrofossilien mit Schnittmarken (keine Menschenfossilien selbst). Die Funde, zeitlich zwischen Orce und Acapuerca, deuten auf eine kontinuierliche oder zumindest wiederholte Besiedlung dieser Region in diesem Zeitraum (PNAS 107, 5762).

Zusammen mit dem gesichert 1,8 MA alten HE aus Dmanisi (Steinwerkzeuge ab 1,85 MA) besteht die Hypothese, dass *Homo* bereits vor > 2,4 MA (aufgrund der o.g., von der Datierung her sehr fraglichen Artefakte aus Israel) aus Afrika auswanderte und sich zunächst in den Savannengebieten südlich der großen Gebirge ausbreitete, die ökologisch der ostafrikanischen Heimat entsprachen (auch die Tierwelt von Dmanisi weist auf eine Savanne hin!). Da die Nutzung des Feuers noch unbekannt war, waren die Menschen auf warmes Savannenklima angewiesen und konnten sich daher nur über den Süden Eurasiens verbreiten (Spanien, Naher Osten, über Indien nach Indonesien und Südchina). Im Mittelmeergebiet lebten also schon vor deutlich mehr als 1 MA Menschen, während eine nennenswerte kontinuierliche (!) Besiedlung weiter nordwärts erst vor 600 – 500 TA stattfand. So vermutet man auch, dass bis vor ca. 0,5 MA Menschen nur in ziemlich offenen Biotopen zu überleben vermochten (Savannen, Prärien) und Schwierigkeiten hatten, sich auf das Leben während des mittl. Pleistozäns in den kühleren Wäldern einzustellen, evtl. spielten auch die zahlreichen großen Raubtiere in Europa eine Rolle als Nahrungskonkurrenz.

Damit konkludent sind die mind. 780.000 J alten Fossilien und Werkzeuge von **Atapuerca** (NE-Spanien). Evtl. entfernter Vorläufer des HN (s.u.). Die Werkzeuge sind ebenso primitiv wie

gleichalte asiatische (kein Acheulean; nur einfache randbehauene Steine), während in Afrika längst Faustkeile hergestellt wurden (seit 1,76 MA).

Anatomisch stehen die Atapuerca-Menschen dem *H. ergaster* näher als gleichalte HE aus Asien, die Gehirnvolumina sind aber größer, die Zähne haben primitivere Merkmale asiatischer und afrikanischen Formen. Insgesamt besteht eine gewisse Tendenz zu späteren europ. Formen, also in Richtung auf „*H. heidelbergensis*“ und HN, die Atapuerca-Menschen könnten eine primitive Form des „*H. heidelbergensis*“ darstellen (Datierung des Fundes von Mauer/Heidelberg: anno 2010 mit verschiedenen Methoden: 569000 bis 649000 Jahre: PNAS 107, 19726; **zweitältestes Menschenfossil nördlich der Alpen!**). An diesen Fund schließt sich dann als drittältester europäischer Knochenfund die Fibia von Boxgrove (GB, ca. 500000 J) an. Abgesehen von ihrer Beziehung zu *H. heidelbergensis* wurden die Atapuerca-Menschen aber als eigene Art (*Homo antecessor*) beschrieben und könnten den letzten gemeinsamen Vorfahren der Neandertaler und des modernen Menschen darstellen. Auffallend ist die moderne Morphologie des Mittelgesichts, die anderen Fossilien mit diesem Merkmal um 650.000 J vorausgeht und andeutet, dass die Morphologie des Mittelgesichts und der subnasalen Region der modernen Menschen die Retention einer juvenilen Ausbildung sein könnte, die bei *H. ergaster* noch nicht vorhanden war.

Abgesehen von den Dmanisi-Menschen klafft also eine große Fossilücke in Europa (bis 780.000 J), die aber durch zahlreiche Fundhorizonte von Steingeräten gefüllt wird:

Altpleistozäne Fossil-Fundorte Europas

- Dmanisi (Kaukasus): ca. 1,7 – 1,77 MA (Steinwerkzeuge ab 1,85 MA)
- Pirro Nord (Apulien, Süditalien): mind. 1,3 MA; maximal 1,7 MA (Datierungsspanne)
- Orce (Südspanien): zwischen 1,2 und 1,3 MA
- Atapuerca: mind. 1,2 MA (Einzelzahn) (fraglich, ob Vorfahr des *H. antecessor*) (Sima del Elefante)
- Le Vallonet + Solheilac (F): 0,99 – 1,07 MA
- Ceprano (Italien): 0,8 – 0,9 MA (Calvarium, als HE bestimmt)
- Gran Dolina, Atapuerca, Spanien: > 0,78 MA (“*Homo antecessor*”)
- Poggiolo (I): > 0,78 MA
- Iserna (I): ?> 0,78 MA
- Sarstedt (Schädelfragment; mind. 0,7 MA, Datierung gilt aber als nicht sicher)

Im Jahr 2005 zeichnete sich dann ein näheres Bild von der Besiedlung Europas nördlich der Alpen ab (südlich der Alpen war Europa schon früher besiedelt, zumindest vorübergehend, ab > 1,3 MA!): die ältesten Knochenfossilien sind nach vor wie vor um 0,7 MA alt (Sarstedt: „mindestens“ 0,7 MA; **Mauer/Heidelberg**, anno 2010 unter Anwendung von zwei voneinander unabhängigen Methoden auf 569000 bis 649000 J datiert: PNAS 107, 19726).

Die ältesten Steinwerkzeuge nördlich der Alpen datieren ebenfalls auf mindestens 0,7 MA. Steinwerkzeuge oberhalb der Hauptterrassenschotter der Mosel von Winingen, Bisholder, Kobern-Gondorf, Bleidenberg bei Oberfell, Ehrenbreitstein, Koblenz-Immendorf sowie Spay am Rhein werden auf 0,7 bis 0,8 MA datiert (geschätzt). Präziser ist die Datierung von Werkzeugen aus **Pakefield** in Südostengland (England war damals im Bereich des Ärmelkanals über eine breite Landbrücke mit Frankreich verbunden, nördlich davon die Nordsee, südlich der Atlantik); Datierung etwa 0,7 MA, mindestens aber 680 000 J., evtl. sogar 750 000 J; frühes Cromer-Interglazial. Recht primitive Werkzeuge, keine Faustkeile; auf der ältesten Flussterrasse gefunden. Das Klima war in dieser Region damals milder als heute: wärmere Sommer, mildere Winter,

jahreszeitlich-kontinentaler, zeitweise trocken, insgesamt von mediterranem Gepräge; mehrere Pflanzen- und Käferarten kommen heute dort nicht mehr vor; auch frostempfindliche Taxa waren vertreten. Allerdings ist die Datierung des Cromer-Interglazials umstritten, das Material aus Pakefield könnte auch etwas jünger sein (s. Roots S. 70).

Es handelte sich um eine Flusslandschaft mit Sümpfen, Auen, offenem Grasland und Eichen- sowie Hainbuchenwäldern auf trockeneren Standorten mit Flusspferden, Elefanten (*Mammuthus trogontherii*), Nashörnern (*Stephanorhinus hundsheimensis*), *Megaloceros dawkinsi*, *Bison cf. schoetensacki*, *Homotherium*, *Panthera leo*, *Canis lupus* (klein), *Crocota crocota*. Die Menschen hatten sich offenbar mit dem milden mediterranen Klima (vorübergehend) weiter nach Norden über die Alpen hinweg ausgebreitet, evtl. nur für einen kurzen Zeitraum, so lange die günstigen Klimabedingungen anhielten. Pakefield ist älter als Miesenheim I (zwischen 0,45 und 0,6 MA) und verschiedene Lokalitäten in England, da in Pakefield *Miomys* (Molaren bewurzelt) nachweisbar ist, an den anderen Lokalitäten (Waverley Wood) dagegen das Nachfolgetaxon *Arvicola terrestris cantiana* (wurzellose Molaren), das auch in Mauer und Boxgrove vorkommt.

Allerdings war England nicht kontinuierlich besiedelt (eine kontinuierliche Besiedlung ist erst seit ca. 12000 J nachweisbar)*. Die ersten Siedler folgten in einer Warmzeit wohl den Großtierherden nach England (die Tierfossilien deuten auf ein warmes Klima mit Tiergruppen, die heute in Afrika vertreten sind; Einwanderung in England über eine Landbrücke von Nordeuropa aus). verschwand aber wieder bei der nächsten Abkühlung. Der Boxgrove-Mann verfügte dagegen über Faustkeile (Acheulean), was dafür spricht, dass er auf eine separate, spätere Einwanderungswelle zurückgeht. Besiedlungslücken bestehen auch während der Höhepunkte der Eiszeiten vor 180000 – 130000 J (als England von riesigen Herden von Mammuten und Rentieren besiedelt war, aber es gibt kaum Hinweise auf Menschen); als es vor 130000 J wärmer wurde, erschienen auch wieder Flusspferde und Waldelefanten in England, aber HN sind erst seit 60000 J wieder nachweisbar; später kam der HSS, verschwand aber vermutlich wieder auf dem Höhepunkt der letzten Eiszeit zwischen 25000 und 17000 J; kontinuierliche Besiedlung Englands seit 12000 J. (Sci. 308, 490). Auch neueste Datierungen und zeitliche Korrelationen auf der Basis der Aminostratigraphie von Süßwasserschnecken belegen, dass England im Eem nicht besiedelt war.

* England war bis vor 8000 Jahren mit Kontinentaleuropa verbunden („Doggerland“). Vor 10000 Jahren erstreckte sich dies von NW-Frankreich bis etwa zur Elbmündung auf der Kontinentalseite und entlang der SW-Küste Englands auf der Westseite; in die Nordsee reichte es weit nach Norden hinein bis etwa in die Höhe der Südspitze Norwegens. Zunächst Tundra, dann wohl typische moderne nord-/mitteleuropäische Waldlandschaft. Anstieg des Meeresspiegels gegen Ende von „Doggerland“ wohl 1 – 2 m / 100 Jahre (Nat. 454, 151).

Aufgrund des mediterranen Klimas waren also seitens der Pakefield-Bewohner keine besonderen Anforderungen zu erfüllen bzw. Anpassungen zu leisten, um zu diesem Zeitpunkt Mitteleuropa besiedeln zu können. Offen ist, ob es sich nur um eine kurzzeitige Besiedlung handelte, oder ob eine Kontinuität zu den Menschen von Mauer und Boxgrove bestand (Nat. 438, 922+1007). Jedenfalls spricht man für die Gebiete südlich der Alpen von einer „langen Chronologie“ (> 600.000 Jahre), für die Gebiete nördlich der Alpen von einer „kurzen Chronologie“ (< 600.000 Jahre), auch wenn die letztgenannten Daten aufgrund der Werkzeugfunde entlang der Mosel- und Rheinhöhen sowie von Pakefield infrage gestellt werden müssen; evtl. aber nur kurzfristige Besiedlung vor mehr als 0,6 MA während besonders günstiger Klimaphasen.

Südeuropa bot dagegen dauerhaft ein warm-trockenes, mediterranes Klima, das zu Biotopen führte, die den Savannen Afrikas ähnelten; demgegenüber waren die Gebiete nördlich der Alpen dem Einfluss des Jahreszeitenklimas stärker ausgesetzt; das unproduktive Winterhalbjahr machte eine dauerhafte menschliche Besiedlung problematisch (Roots S. 64).

Noch älter als Pakefield sind die Steinwerkzeuge von **Happisburgh bei Norfolk** an der Ostküste Englands (Breitengrad ca. 52,5); spätes Unterpleistozän, aufgrund der Magnetpolarität > 780000 Jahre; möglicher Zeitraum zwischen 990000 und 780000 Jahren. Da aufgrund zahlreicher Indizien (Flora, Fauna, Pollen, Käfer als Klimaindikatoren) die klimatischen Verhältnisse exakt ermittelt werden konnten (später Abschnitt einer warmen interglazialen Periode), kommt eigentlich nur ein Alter von ca. **950000 oder 840000 Jahren infrage** (in anderen Zeitabschnitten des Zeitraums zwischen 990 und 780 TA passt das Klima nicht)! Recht große Abschläge (flakes – bis 145 mm lang), keine Faustkeile. Werkzeuge wurden nicht an der Fundstelle hergestellt, sondern mitgebracht. Im Jahr 2014 wurde von 800 TA alten Fußspuren am Strand von Happisburgh berichtet.

Flora, Fauna: *Tsuga* und *Ostrya* noch vorhanden, nach dem U-Pleist. sind beide Taxa in Nordeuropa nicht mehr nachweisbar; „Südmammut“ *Mammuthus cf. meridionalis*; *Equus suessenbornensis*, *Mimomys sp.* (2 ausgestorbene Arten), *Cervalces latifrons* (ausgestorbene Elchart), *Cervus elaphus*, fortschrittliche Form von *Microtus*. Datierung daher: spätes U-Pleistozän.

Zahlreiche Kiefern- und Fichtenpollen; regional koniferendominierter Wald mit geringem Anteil laubabwerfender Taxa. *Equus*, Bovidae, Hyänenkoprolithen und *Microtus* deuten auf Grasland. Makrofossilien von Käfern und Pflanzen deuten auf ein Uferhabitat eines langsam fließenden großen Flusses (daher auch Störfossilien *Acipenser cf. sturgeo*). Mittlere Sommertemperatur (zwischen 16 und 18 Grad) ähnlich oder etwas wärmer als heutzutage in Südengland; mittlere Wintertemperatur (zwischen 0 und – 3 Grad) aber mindestens 3 Grad kälter als heutzutage. **Situation vergleichbar dem heutigen Südkandinavien im Übergangsbereich zwischen der temperierten und borealen Vegetationszone (kaltgemäßigte Nadelwaldzone)**. Als Zeitraum für die menschliche Besiedlung kommen daher entweder

Ende MIS 21 866 – 814 TA oder
Ende MIS 25 970 – 936 TA

infrage.

Alle bisher bekannten sicher datierten unterpleistozänen Fundstellen Eurasiens liegen südlich des 45. Breitengrades und reichen von tropischen Wäldern Südostasiens über die Steppen Zentralasiens bis zu den mediterranen Gebieten Südeuropas. **Happisburgh ist der älteste Beleg für die Besiedlung nördlicher Wälder**. Diese stellten an die aus Südeuropa kommenden Populationen besondere Anforderungen: in den Interglazialen herrschten dichte Wälder vor, pflanzliche Nahrung war jahreszeitlich bedingt nur eingeschränkt verfügbar. Im Winter daher starke Abhängigkeit von tierischer Ernährung. Die Koniferenwälder boten nur wenig nutzbare Biomasse – wenig essbare Nahrung, wenige Herbivoren. Eingeschränkte Sammel- und Jagdmöglichkeiten im Winter bei kurzer Tageslänge.

In Happisburgh – nahe der damaligen Themse-Mündung - stellten sich die Verhältnisse dagegen vergleichsweise günstig dar: variationsreiches Habitat, Flussufer, Süßwassertümpel, Marsch, in der Nähe Salzmarsch und Meeresküste. Flussebene dominiert von Gras (viele Herbivoren), umgeben von koniferendominierten Wäldern. Dieses Mosaikhabitat bot also im Vergleich zu den ansonsten dominierenden Koniferenwäldern vergleichsweise günstige Lebensbedingungen, auch im Winter (Wurzeln, Knollen, Rhizome, Fische, Herbivoren).

Weniger sicher sind Datierungen um 1 MA herum von Fundstellen aus Deutschland und Nordfrankreich (Loire). Auf jeden Fall waren aber die ersten Mitteleuropäer adaptionsfähiger an die sich ändernden Klimabedingungen als bisher angenommen. Die jüngeren Funde von Pakefield bei Suffolk (ca. 700000 J) sind dagegen einer wärmeren Periode zuzuschreiben, wo in der Region

ein mediterranes Klima herrschte. Die Funde aus Happisburgh belegen nun, dass die ersten Besiedler Mitteleuropas keinesfalls so kältescheu waren wie bisher angenommen. (Nat. 468, 189 + 229)

Im Jahr 2019 wurde die historische Acheulean-Lokalität Moulin Quignon bei Abbeville in NW-Frankreich (knapp nördl. des 50. Breitengrades und damit minimal nördlicher als Mauer, aber südlicher als Koblenz) auf 670 – 650 TA (MIS 16) neu datiert. Es handelt sich um den **ältesten Nachweis von Acheulean in Europa nördlich des 50. Breitengrades**. Menschen mit bifacialer Technologie (vermutlich HHEI?) waren offenbar in der Lage, die kalten Klimabedingungen während des MIS 16 durchzustehen.

Wie oben schon dargestellt, war England bereits vor > 800 TA von Menschen erreicht worden (ebenfalls unter kalten Klimabedingungen), damals aber nicht mit Acheulean verbunden. Acheulean findet sich in Ostafrika ab 1,75 MA, in der Levante ab 1,4 MA, in Spanien nahe 1 MA, weiter Süden in Zentralfrankreich vor 700 TA, in Italien zwischen 670 und 610 TA. Aus Nordfrankreich und England war Acheulean bisher erst ab MIS 14 (ca. 550 TA) bekannt. Happisburgh und Pakefield sind mit Mode-1-Technologie verbunden. In Südengland findet sich Acheulean von ca. 560 (naA 500) TA bis 320 TA, im Somme-Becken von 670 – 650 TA bis ca. 300 TA. Die Fundstelle Moulin Quignon lag einst direkt neben der Somme und wurde bei einem Hochwasser überflutet. Da es sich um eine kalte Phase handelte, wurde die Gegend wohl nur für kurze Zeit im Sommer von Menschen aufgesucht. Die Abschlüge von Moulin Quignon ähneln dabei den älteren aus Happisburgh (900 TA) und Pakefield (700 TA) (Mode 1), während sich in Moulin Quignon aber auch fünf Faustkeile (sowie Abschlüge, die bei der Herstellung von Faustkeilen entstehen) finden. Die Faustkeile zeigen eine große Variationsbreite im Grad der Bearbeitung (von grob bis intensiv bearbeitet) und ähneln jenen, die früher als „Abbevillian“ bezeichnet wurden. Sie ähneln auch 700 – 650 TA alten Faustkeilen aus südlicheren Gegenden in Europa. Dies bedeutet, dass sich eine entwickelte bifaciale Technologie vor 700 – 600 TA gleichzeitig in NW-Europa wie auch in Südeuropa findet. Menschen auf dem Entwicklungsstand wohl des HHEI waren damit in der kalten Phase zwischen 670 und 650 TA in der Lage, weiter nach Norden vorzudringen – früher als bisher angenommen, und nicht auf günstigere interglaziale Perioden beschränkt (Sci. Rep. 9: 13091).

Besiedlung Europas – Zusammenfassung des Kenntnisstandes 2001 (Nat. 291, 1722) (stellenweise ergänzt/aktualisiert):

Nach Einwanderung in Asien (China: 2,12 MA; Java, wohl HE, mindestens vor 1,6 – 1,5 MA; Dmanisi/Georgien, >1,7 MA, Steinwerkzeuge ab 1,85 MA); Naher Osten: 1,5 MA: Ubeidiya/Israel) datieren die ältesten plausiblen Hinweise auf eine Besiedlung Südeuropas auf > 1,3 MA (Oldowan-Steinwerkzeuge von Pirro Nord, Süditalien) und Orce/Spanien (1,2 MA; naA 1,3 MA), wobei es unklar ist, welche bzw. wie viele Arten Südeuropa besiedelten, woher sie kamen und ob sie in irgendeiner Beziehung zu den späteren Europäern stehen. Das älteste Körperfossil Europas ist ein einzelner Zahn aus Atapuerca (1,2 MA).

Da die Meeresströmung von Gibraltar immer zu stark gewesen sein dürfte, als dass Frühmenschen sie überquert haben könnten, bleibt nur die Besiedlung Spaniens vom Nahen Osten aus übrig entlang des Südfußes der Alpen (Roots S. 62). Die angeblich über 2 MA alten Steinwerkzeuge aus

Südfrankreich (Zentralmassiv) entstanden auf natürliche Weise (Roots S. 62). Ab 1,1 MA gibt es dann eine größere Anzahl allgemein akzeptierte HE-Funde quer durch Asien.

Das Gebiet nördlich der Alpen war vor 1 MA wohl noch nicht von Menschen erreicht worden; an keinem einzigen der zahlreichen Säugetierknochen von den berühmten Werra-Fundstellen in Thüringen finden sich Schnittmarken; keinerlei Hinweise auf Steingeräte. Da hier an der Urwerra über einen längeren Zeitraum Großsäuger verendeten und zusammengeschwemmt wurden, ist davon auszugehen, dass auch der Mensch diese Ressource irgendwann genutzt hätte, wenn er damals schon in Mitteleuropa ansässig gewesen wäre (Roots S. 63).

Abgesehen von dem Zahn von Atapuerca (1,2 MA) datieren die ältesten Knochenfunde Europas (Calvarium) auf 0,8 bis 0,9 MA (Ceprano SE Rom; Skeptiker datieren den Fund aber auf 0,7 MA); der Schädel erinnert stark an HE und würde damit den einzigen plausiblen Nachweis von HE (ieS.) in Europa darstellen! Auf 780 MA datieren die Funde von Gran Dolina/Atapuerca, die von den Entdeckern als *H. antecessor* beschrieben und als gemeinsame Vorfahren von *H. heidelbergensis* (der dann zu *HS* und *HN* führen soll) interpretiert wurden, was andererseits aber auch heftig bestritten wird, da der Schädel nur unvollständig ist und noch dazu von einem Kind stammt.

Die Seltenheit von Fundstätten von Knochen und/oder Steinwerkzeugen aus dieser Zeit, noch dazu allesamt auf Südeuropa beschränkt, könnte damit erklärt werden, dass Menschen erstmals auf den Kontinent drangen, die Besiedlung aber letztlich – evtl. aus klimatischen Gründen – nicht dauerhaft war. Die Besiedlung Europas könnte daher zweiphasig erfolgt sein, zunächst – ggf. intermittierend – im Mittelmeerraum, gefolgt von einer dann beständigeren Besiedlung des Mittelmeerraums, von der aus dann intermittierende Besiedlungen der nördlicheren Gebiete (nördlich der Alpen und Pyrenäen) ausgingen (Sarstedt: wohl > 0,7 MA; Mauer/Heidelberg: ca. 0,6 MA; Boxgrove/Südengland: 0,5 MA; Arago 0,4 MA; Werkzeuge: Pakefield > 680.000 J, Happisburgh > 780.000 J). Anlass für diese Oszillationen in der Besiedlung Europas dürften die klimatischen Schwankungen während der Eiszeiten gewesen sein. In Atapuerca allerdings deutet die Stratigraphie der Höhle auf eine kontinuierliche Besiedlung (bis ca. 250.000 BP) über mehrere Interglazialzyklen; offenbar waren die Menschen dort befähigt, auch extreme Klimabedingungen auszuhalten.

Insgesamt ergibt sich eine erhebliche Zeitspanne zwischen Dmanisi und der Besiedlung Europas; offenbar bevorzugten die Auswanderer aus Afrika die östliche Richtung (klimatische Gründe; außerdem bestand im ob. Pliozän eine Landbrücke zwischen Afrika und Arabien am Südende des Roten Meeres, wodurch die Menschen automatisch nach Osten geleitet wurden). Zwar war vor 1,5 MA Israel besiedelt (Ubeidiya), die Taurus- und Zagros-Berge in der Türkei und im Iran stellten aber eine größere Barriere dar, um vom Nahen Osten aus Europa erreichen zu können.

Wichtige Hinweise über die Besiedlungswege geben auch die Werkzeuge. Obwohl Acheulean-Werkzeuge ab etwa 1,76 MA in Ostafrika nachweisbar sind, wurden sie außerhalb Afrikas erstmals in Ubeidiya (ca. 1,5 MA) angetroffen, in Europa dagegen erst vor 0,5 (naA 0,6) MA, u.a. in Boxgrove. In Miesenheim 1 (ca. 0,6 MA, auf jeden Fall älter als 464000 J) fehlen dagegen noch Faustkeile. Dafür wurden zwei verbrannte Steinartefakte als Hinweis auf die Nutzung des Feuers gefunden, wohl eine Grundvoraussetzung für die Besiedlung von Gebieten nördlich der Alpen.

Die lange Persistenz der Mode-1-Technologie (Oldowan) in Europa spricht für die „Long-journey-Hypothese“, wonach die frühen außerafrikanischen Menschen Afrika noch vor der Erfindung der Acheulean-Technik verließen, sich aus den o.g. Gründen zunächst aber in Asien (und nicht in Europa) ausbreiteten, und dann viel später über eine weiter nördlich gelegene Route über

Zentralasien nach Europa eindringen und dort dann eventuell zu den Menschen von Pirro Nord (Apulien, Süditalien), Orce und Atapuerca führten. Der HE von Sarstedt (> 0,7 MA) ähnelt dem HE Südostasiens. Der Befund, dass Faustkeile erst vor 0,5 MA in Europa auftauchen, in Israel dagegen schon vor 1,5 MA, deutet darauf, dass während dieses Zeitraumes keine Wanderung zwischen der Levante und Europa erfolgt sein kann. Dieses Szenario, dass die erste Besiedlungswelle Südeuropas aus Asien kam, passt auch zu der großen HE-Affinität des Schädels von Ceprano bei Rom. Nach einer anderen Theorie koexistierten Oldowan- und Acheulean-Kulturen über längere Zeit in Afrika; die Konkurrenz zwischen den beiden Kulturen könnte die Oldowan-Leute schon früh zur Auswanderung gezwungen haben, während die Acheulean-Leute dann erst viel später völlig unabhängig davon auswanderten.

Es wäre vielleicht sogar denkbar, dass Südeuropa auf dem Wasserweg direkt von Afrika aus besiedelt wurde; auf den Höchstständen der Eiszeiten war die Straße von Gibraltar nur 6–7 km breit (jetzt 13 km), und zwischen Tunesien und Sizilien befanden sich zahlreiche Inseln. (Afrikanische Tiere erreichten Sizilien aber nicht im U-Pleistozän, was die Bedeutung dieser Inselkette zwischen Tunesien und Sizilien infrage stellt). Zwar gibt es keine direkten Hinweise für die Seetüchtigkeit der frühen Menschen, die frühe Besiedlung Javas stellt aber einen indirekten Hinweis dafür dar.

Ab etwa 500000 J. erschien jedoch relativ plötzlich eine vermutlich neue Menschenart mit zahlreichen fossilen Hinterlassenschaften in Europa; sie besaßen die Acheulean-Kultur und breiteten sich auch nördlich der Alpen und Pyrenäen aus (z.B. Boxgrove: Tibia und Acheulean-Werkzeuge; Arago/Frankreich, 0,4 MA; Nordgriechenland, 0,3 MA). Das Hirnvolumen dieser Menschen betrug 1100–1300 ccm (im Gegensatz zu max. 1000 ccm für HE i.e.S.), sie verfügten über Faustkeile. Sie wurden offenbar besser als ihre Vorgänger mit den Klimaschwankungen fertig, evtl. aufgrund effektiverer Jagd. So wurden in Boxgrove neben den menschlichen Knochen auch Pferdeknöchel mit eindeutigen Schlachtpuren entdeckt, in Schöningen ca. (<) 310000 J. alte Holzspeere – die ältesten unstrittigen Jagdwaffen – zusammen mit Skeletten von über 50 Pferden (die aber nicht, wie ursprünglich angenommen, alle auf einmal geschlachtet worden waren).

Die Herkunft des *H. heidelbergensis* muss nicht zwangsläufig, wie von den Beschreibern von *H. antecessor* angenommen, auf die Atapuerca-Menschen zurückgehen. Immerhin gibt es ca. 600.000 J. (naA 640.000 J) alte Menschenfossilien aus Afrika (z.B. Bodo/Äthiopien), die *H. heidelbergensis* sehr ähneln bzw. neuerdings direkt als *H. heidelbergensis* bezeichnet werden (Natw. Ru. 54, 540). Die europäischen *H. heidelbergensis* könnten daher eine neue Welle von Auswanderern aus Afrika (auf *Heidelbergensis*-Niveau) darstellen; möglicherweise erfolgte die Auswanderung entlang des Jordan, wo in einer Höhle (Gesher) 780000 J alte Faustkeile gefunden wurden, die exakt jenen aus Afrika zu jener Zeit ähneln. *H. antecessor* wäre danach eine Seitenlinie (evtl. aus HE, die aus Asien in Südeuropa einwanderten), während der *H. heidelbergensis* direkt aus Afrika eingewandert wäre. Man geht dann davon aus, dass sich *H. heidelbergensis* in Europa zum HN weiterentwickelte; die 30 Skelette von Sima de los Huesos/Atapuerca (430.000 J.) gelten als intermediär zwischen *H. heidelbergensis* und HN (z.B. Form des Kinnes, Anordnung der hinteren Molaren). Präneandertaler waren hochmobil, blieben nur wenige Tage oder Wochen am gleichen Lagerplatz, meist in Gewässernähe.

Im klimatischen Kontext gesehen finden sich nach den bisherigen Funden in Mitteleuropa bis zum Saale-Glazial nur während der Warmzeiten Hinweise auf menschliche Besiedlung (Artefakte oder Fossilien), also zusammen mit der Waldelefantenfauna. Dies gilt für Mauer/Heidelberg (Nachweis des Flusspferdes beweist, dass im Winter Seen und Flüsse nicht zufroren); Bilzingsleben mit seiner Waldelefantenfauna (warmes Klima, allerdings kontinentaler als Mauer/Heidelberg) (zwischen Mauer und Bilzingsleben dürfte das Elster-Glazial gelegen haben), aber auch für Schöningen, wo die Fauna ebenfalls auf warmzeitliche Verhältnisse deutet. Das bedeutet aber,

dass – wie bei den Tieren – auch beim Menschen die Evolution nicht in Mitteleuropa selbst, sondern in den Kerngebieten erfolgte, aus denen in den Warmzeiten immer wieder Mitteleuropa besiedelt wurde. Diese Kerngebiete lagen aber im Mittelmeerraum (im weitesten Sinne). Erst mit Beginn der Saale-Eiszeit treten Spuren von Menschen auch erstmals in Verbindung mit der Mammutfauna auf; älteste Fundplätze aus diesem Zeitraum sind Markkleeberg bei Leipzig und Ariendorf am Rhein. Dies setzte zwangsläufig Nutzung von Feuer und fest schließende Kleidung voraus. Unbekannt ist, wie lange in die Saale-Eiszeit hinein sich die Menschen in Mitteleuropa halten konnten; auf dem Höhepunkt der Saale-Eiszeit war Mitteleuropa eine Kältewüste, aus der weder Tier- noch Menschenreste überliefert wurden, und auch aus der Zeit des LGM fehlen jegliche Hinweise auf menschliche Besiedlung in Mitteleuropa. In warmen Zwischenphasen der Saale-Eiszeit war der Mensch dagegen wieder nachweisbar (Steinheim/Murr, ca. 250 TA; Hirngröße ca. 1100 ccm; Weimar-Ehringsdorf, ca. 230 TA; in beiden Fällen Waldelefantenfauna; die Funde von Weimar werden einer Vorform des HN zugeordnet). Die vulkanische Osteifel repräsentiert eine späte Phase des Saale-Glazials; auch hier besiedelte der Mensch eine Mammutsteppe mit Pferd, Rentier, Steppenbison, Mammut, Wollnashorn; hierzu gehört auch der Schädel von Ochtendung, der als jüngerer Präneandertaler interpretiert wird (Wannenköpfe/Ochtendung, ca. 160000 J; mit 8 – 11 mm enorm dicke Schädelkalotte; er zeigt damit noch Anklänge an den *H. heidelbergensis*. Sekundäre Bearbeitungsspuren an den Rändern, Nutzung als Artefakt?; s. Roots S. 316).

Dass der HN den umherziehenden Tierherden folgte, ergibt sich daraus, dass Feuersteine aus dem Maasgebiet schon vor über 130000 J in die Vulkaneifel transportiert wurden (> 100 km). Man geht davon aus, dass die Tierherden im Winter eher im Flachland/Rheingebiet lebten und sich im Sommer in die Mittelgebirge, z.B. Eifel, zurückzogen, so dass das Frühjahr und der Herbst mit großen Herdenwanderungen verbunden waren. Hieraus resultierten große Schweifgebiete der HN bei kurzen Aufenthalten an den einzelnen Lagern. Diese waren nach neuen Erkenntnissen vorwiegend im Freien; Höhlen und Felsschutzdächer wurden in manchen Regionen vom HN wohl nur für Pausen oder kurze Aufenthalte benutzt: Freilandfundstellen sind aber wesentlich schwieriger nachweisbar, daher entstand zunächst das (unzutreffende) Bild vom „Höhlenmenschen“. (Roots S. 273).

Das Eem (126000 – 115000 BP) bot dann ohnehin wieder warmzeitliche Klimaverhältnisse mit Waldelefantenfauna (Wasserbüffel und Flusspferde am Rhein), ein „Wohlfühlklima“ für den HN. Der Meeresspiegel lag höher als rezent (durch eine Verbindung zwischen Ostsee und Weißem Meer war Skandinavien zeitweise eine Insel). Der HN drang bis nach Norddeutschland vor (z.B. Lehringen an der Aller (90000 BP); dort ein erlegter Waldelefant mit einer 2 m langen Eibenholzlanze zwischen den Rippen, obwohl Elefanten vom HN eher selten gejagt wurden, ggf. geschwächtes Tier?)*. Besonders zu Beginn des Eem, als in der Haselzeit lichte Wälder mit dichtem Unterwuchs dominierten (Sommertemperatur damals 2 Grad über rezent, Winter ebenfalls milder als rezent!; in Finnland Januartemperatur 4 Grad über rezent), war die Situation für den HN aufgrund der hohen Dichte an Großsäugern günstig. Im weiteren Verlauf – ab der Hainbuchen-Fichten-Zeit – wurde dann die Schattenholzphase erreicht; die dichten, dunklen Wälder ließen nur geringen Unterwuchs zu, die verfügbare Biomasse reduzierte sich, der Großsäugerbestand nahm im Vergleich zum frühen Eem jetzt ab (Roots S. 103).

* Der Fund wurde immer wieder als Beweis angeführt, dass HN Elefanten jagten; angesichts der Abrundung des unteren Teils der Lanze handelte es sich aber wohl nur um einen Grabstock, der an ganz anderer Stelle im See verloren gegangen und dann gegen den Kadaver gespült worden sein könnte.

Als sich dann mit Beginn des letzten Glazials die Mammutsteppe etablierte, zeigen zahlreiche Fundstellen, dass der HN mit den neuen klimatischen Verhältnissen durchaus zurechtkam. Unbekannt ist dagegen, ob der HN während aller Phasen des Früh- und Mittelweichsels (= -

Würm), also auch in den besonders kalten und trockenen Phasen, die durch das Vorkommen des Moschusochsen gekennzeichnet sind, in Mitteleuropa verblieb (zu geringe Funddichte für diesen Zeitraum). Schließlich gab es in der frühen Phase des Würm (bis 70000 BP) auch Interstadiale mit borealen Wäldern und Sommertemperaturen von 15 bis 16 Grad (z.B. im Zeitraum zwischen 80000 und 70000 BP; Steinwerkzeuge des HN in Königsau/Sachsen-Anhalt; Beutetiere waren typische Tiere der Mammutfauna, aber auch einige warmzeitliche Elemente) (Roots S. 105). Ab 70000 J kühlte es weiter ab, evtl. mit getriggert durch den Toba-Ausbruch vor 71000 J. (der aber jedenfalls in Ostafrika keine starken Auswirkungen hinterließ und dessen Rolle inzwischen sehr fraglich ist); erstes Kältemaximum vor 70000 – 60000 J.; aus diesem Zeitraum sind keine Menschen in Mitteleuropa nachweisbar.

Vor 60000 J erfolgte dann aber eine rasche Erwärmung; es folgte bis vor 34000 J das Interpleniglazial mit mindestens 5 gemäßigten Klimaphasen (dazwischen Kaltphasen), so dass eine Besiedlung Mitteleuropas wieder möglich wurde. Das Interpleniglazial war in Mitteleuropa nördlich der Alpen gekennzeichnet durch einen Wechsel zwischen Strauchtundren in feuchtmilderen Phasen und Steppentundren in trocken-kalten Phasen (für die Steppentundra findet sich kein rezentes Äquivalent; in ihr kommen vor: Silberröschen, Gletscherhahnenfuß, Krautweide, Beifuß-, Gänsefußgewächse; Strauchtundra: zahlreiche Steppenarten, zusätzlich niedrigwüchsige Gehölze wie Zwergbirke, Weiden, Sanddorn, Wachholder). Die Biomasse war in beiden Tundrenformen für Großsäuger (Mammut, Rentier, Wollnashorn) ausreichend, so dass der HN eigentlich genug Nahrung gefunden hätte; Problem war aber die Kälte (durchschnittl. Sommertemperatur um 10 Grad, Winter lang, Dauerfrost). Unbekannt ist, ob sich der HN nur in den günstigeren Strauchtundrenphasen ins nördliche Mitteleuropa ausbreitete; aus Salzgitter-Lebenstedt stammen Artefakte und ein HN-Schädelfragment mit einem geschätzten Alter von 50000 J; Feldhofer-Grotte (Neandertal): ca. 42000 BP (Roots S. 105 f.). Zu Beginn des Interpleniglazials ist jedenfalls die Bevölkerung angewachsen, Mitteleuropa wurde intensiver besiedelt als je zuvor („goldenes Zeitalter der eiszeitlichen Jäger“, Roots S. 154), und die Ausbreitung der HN erreichte ihr Maximum (Gibraltar bis England, norddeutsche Tiefebene, z.B. Salzgitter-Lebenstedt; bis Usbekistan, Krim, Kaukasus, Anatolien, Irak: Shanidar; Israel: Amud, Kebara; eine Fundstelle in Nordafrika gegenüber der Peleponnes; in den Alpen bis 2000 m Höhe: Salzofen/Totes Gebirge).

Dabei wurden sehr unterschiedliche Lebensräume besiedelt (Mittelmeerküste, Trockensteppen Osteuropas und Kleinasiens); bevorzugt wurden die Grensräume unterschiedlicher Landschaftszonen (z.B. Salzgitter: Südrand einer Tundrenlandschaft mit Vegetation ähnlich der heutigen Taymir-Halbinsel Nordsibiriens; Nordabhang des Krimgebirges in der Übergangszone zur südrussischen Steppe). Die Bevorzugung dieser Grenzregionen hängt vermutlich mit den Wanderrouten der Tierherden zusammen. Dabei folgten sie vermutlich auch Tierherden, denn aus der Herkunft der Rohmaterialien für die Werkzeuge lässt sich ablesen, dass die Schweißgebiete in West- und Mitteleuropa mindestens 80 km, in Osteuropa bis 200 km betragen (Roots S. 155).

Die Einwanderung des HSS erfolgte dann – eigentlich untypisch – nicht in einer Warmphase, sondern mitten im Weichsel-Glazial, wenn auch nicht gerade während des Maximums; die Einwanderer trafen also auf eine Mammutfauna, wie sie auch in den künstlerischen Darstellungen von Vogelherd zum Ausdruck kommt. Für das LGM zwischen 22000 und 18000 Jahren hat es nördlich der Alpen wohl eine Besiedlungslücke gegeben; es sind auch keine Faunen aus diesem Zeitraum nördlich der Alpen bekannt. In der Dordogne konnten sich dagegen Menschen und Tiere auch während des LGM halten (Magdalenien-Kultur); nach dem LGM wanderte die kaltzeitliche Mammutfauna wieder in Mitteleuropa ein, sowohl von Südwesten wie von Osten/Südosten. Nach dem LGM waren die Verhältnisse in Mitteleuropa zunächst sehr trocken und kalt (Moschusochse, Saiga-Antilope), dennoch drangen die Magdalenien-Menschen wieder nach Mitteleuropa vor und

nutzten das offene Land zur Jagd; allerdings hatte sich die Mammutfauna gegenüber der Zeit vor dem LGM jetzt verändert: Höhlenbär, Höhlenhyäne fehlten (ausgestorben), Mammut und Wollnashorn waren extrem selten geworden (aber den Magdalenien-Menschen bekannt: Darstellungen von Gönnersdorf, 15500 BP); Pferd und Rentier häufig (Jagdwild!). Das Ausdünnen der o.g. Arten belegt aber, dass das natürliche Verbreitungsgebiet der Mammutfauna in Mitteleuropa zunehmend zerfiel, wobei der Riesenhirsch aber kurz vor seinem Aussterben noch eine Blüte erfuhr, indem er die Pioniervegetation auf den frisch eisfrei gewordenen Grundmoränen nutzte; er hielt sich daher unmittelbar vor den abschmelzenden Gletschern auf (Irland, Dänemark, Mecklenburg). Später brach dann die Mammutsteppe auch weiter im Osten, schließlich sogar in Sibirien zusammen (Riesenhirsch noch vor 7700 Jahren in Westsibirien, Mammut noch vor 10000 (naA 9600) Jahren im festländischen Nordsibirien), wohl weil sich das vielfältige Mosaik kleinräumiger Biotope aus klimatischen Gründen in eine eintönige Tundra verwandelte (Roots S. 95 ff.).

Besiedlung der Schweiz während des LGM (26500 – 19000 BP): menschliche Besiedlung ist in der Schweiz in < 50 km Abstand vom Gletscherrand nachweisbar. Rentierknochen mit Schnittmarken aus der Kastenhöhle-Nord und Y-Höhle deuten aber darauf, dass die Besiedlung der Schweiz auf den Zeitraum zwischen 23400 und 22800 BP (Kalenderjahre) beschränkt war, d.h. während des Grönland Interstadials GI-2 (23300 – 22800 BP), einer kurzen Warmphase. Die Verhältnisse waren dennoch recht kalt, denn Isotopendaten deuten darauf, dass sich die Rentiere überwiegend von Flechten ernährt hatten. Dies fällt in eine Phase, als ein Rückzug des Gletschereises in den Alpen wegen veränderter Niederschlagsverhältnisse wieder in einen Eisvorstoß überging. Während des gesamten LGM war die Schweiz aber weitgehend eisbedeckt; nur eine kleine Region nördlich des Schweizer Jura-Gebirges blieb eisfrei (Sci. Rep. 10: 4694).

Besiedlung Europas – Rolle des Feuers? (PNAS 108, 5209):

Auch im Jahr 2011 ist nicht geklärt, wann der Mensch erstmals das Feuer nutzte. Die ca. 1,6 MA alten Nachweise aus Afrika sind nach wie vor umstritten, während gleichzeitig die Hypothese, dass gekochte Nahrung die Voraussetzung für die Vergrößerung der Gehirne darstellte, bereits für eine regelmäßige Nutzung des Feuers etwa zur Zeit der Auftretens von HE (s.l.), also vor 2,0 MA spricht. Spätestens die Besiedlung nördlicherer Regionen wie z.B. Europa (mit Temperaturen im Winter unter dem Gefrierpunkt) wird mit der Nutzung von Feuer in Verbindung gebracht, auch um Lücken zwischen Energiebudget und Verfügbarkeit von Nahrung im Winter zu schließen. Dies gilt besonders für die Besiedlung der borealen Zone vor 0,8 MA (England, Happisburgh 3). Die ersten Nachweise für den Gebrauch von Feuer (**unter freiem Himmel**) finden sich allerdings in Europa erstmals im Zeitraum von vor 0,4 bis 0,3 MA. Die ältesten wahrscheinlichen (aber nicht sicheren) Hinweise sind ca. 0,4 MA alt (Beeches Pit, England). Terra Amata (Frankreich) und Verteszöllös (Ungarn) zeigen sichere Hinweise auf Feuernutzung, sind aber jünger. Die Hinweise auf Feuerstellen in Schöningen konnten aber nicht bestätigt werden; dennoch müssen die Menschen damals Feuer benutzt haben (im Winter war es dort mindestens so kalt wie heutzutage).

Bemerkenswert ist das Fehlen jeglicher Hinweise auf Feuernutzung an älteren Fundstellen (**unter freiem Himmel**) wie der Orce-Region in Spanien, zwei Lokalitäten in Italien und Boxgrove. Zwar ließe sich das Fehlen von Indizien für Feuernutzung an diesen Fundstellen mit nur kurzfristiger Nutzung der Stelle oder Beseitigung der Residuen der Feuernutzung durch Wassertransport erklären, dann stellt sich aber die Frage, warum jüngere Fundstellen unter freiem Himmel (ab MIS 11) Feuerspuren aufweisen?

Auch in Höhlenlokalitäten aus dem frühen Paläolithikum (Treugol'naya/Russland; Kozarnika/Bulgarien, Visogliano/Italien, Sima del Elefante/Spanien; Arago/Frankreich, Gran Dolina/Spanien) fehlen jegliche Hinweise auf Feuergebrauch. An den letztgenannten vier Fundstellen finden sich Körperfossilien von *Homo*. Die Fundsituation in Arago und Gran Dolina ähnelt derjenigen in jüngeren Höhlenlokalitäten, die typischerweise Hinweise auf Feuernutzung enthalten. Lediglich im jüngeren Abschnitt von Arago (< 350000 J) wurden Feuerspuren gefunden. Gran Dolina und Arago wurden im frühen Paläolithikum über mehrere hunderttausend Jahre genutzt; das Fehlen jeglichen erhitzten Materials während dieses Zeitraumes ist daher besonders auffällig. **Fazit: ab dem Zeitraum zwischen ca. 400000 und 300000 Jahren gibt es zahlreiche Hinweise auf eine habituelle Feuernutzung; aus den vorausgehenden > 0,7 MA der menschlichen Besiedlung Europas fehlen dagegen bisher jegliche Hinweise der Feuernutzung!**

Ab MIS 9 finden sich umfassende Hinweise auf die Nutzung von Feuer innerhalb und außerhalb von Höhlen, in manchen Höhlen in jeder einzelnen Besiedlungsschicht. Neben Holz wurden auch Knochen als Befuerungsmaterial genutzt. Im mittleren Paläolithikum von Canalettes (Frankreich) wurde Lignit aus einer Entfernung von 8 bis 10 km herbeigeht.

Anzahl der Fundstellen mit guten Hinweisen auf Feuernutzung je 10.000 Jahre:

| | |
|--------------------------|---|
| ➤ MIS 11: 0 | > 424000 BP |
| ➤ MIS 11-9: 0,48 (N = 6) | (Dauer : 424000 – 300000 BP; Dauer: 124000 J) |
| ➤ MIS 8: 0,58 (N = 3) | (Dauer : 300000 – 243000 BP; 57000 J) |
| ➤ MIS 7: 1,92 (N = 10) | (Dauer : 243000 – 191000 BP; 52000 J) |
| ➤ MIS 6: 1,47 (N = 9) | (Dauer : 191000 – 130000 BP; 61000 J) |
| ➤ MIS 5: 5,25 (N = 31) | (Dauer : 130000 – 71000 BP; 59000 J) |
| ➤ MIS 4: 10,0 (N = 14) | (Dauer : 71000 – 57000 BP; 14000 J) |
| ➤ MIS 3: 20,91 (N = 46) | (Dauer : 57000 – 35000 BP; 22000 J) |

Die Neandertaler waren demnach fähig, Feuer zu entfachen, zu erhalten und auch zu transportieren, vergleichbar modernen Jäger-Sammler-Kulturen und den Verhältnissen im oberen Paläolithikum.

An der Lokalität Pinnacle Point (Südafrika) waren frühe moderne Menschen schon vor 164000 Jahren in der Lage, durch Hitzebehandlung die Qualität und Effizienz der Herstellung von Steinwerkzeugen zu verbessern. Dies gab Anlass zu der Vermutung, dass diese Fähigkeit, durch Nutzung von Feuer die Eigenschaften des verfügbaren Rohmaterials zu optimieren, den in Eurasien einwandernden HSS später Vorteile gegenüber den HN verschaffte. Allerdings: schon Jahrzehntausende früher waren HN in der Lage, Pech aus Birkenrinde herzustellen. Und es finden sich auch keine Anzeichen dafür, dass der HSS – nach seiner Ankunft in Europa (möglicherweise im Unterschied zu Australien) – Feuer zum Management des Ökosystems nutzte. Bohrproben vor der Küste von Spanien und Frankreich, die den Zeitraum zwischen 70 und 10 TA umspannen, belegen, dass weder die HN noch später die HSS das natürliche Feuerregime beeinflussten (Methode: Quantifizierung von Holzkohle-Mikroresten in den Bohrproben).

Auch in Israel datieren die ältesten Hinweise auf Feuernutzung auf den Zeitraum zwischen 400 und 200 TA – abgesehen von den sehr starken Indizien für wiederholte Feuernutzung an der 780 TA alten Acheulean-Stelle Gesher Benot Ya'aqov, die eine räumliche Differenzierung und Häufigkeit angebrannter Mikroartefakte zeigt, wie man sie sonst aus dem Magdalenien Westeuropas kennt. Die älteren Hinweise auf Feuer aus Afrika (1,6 MA: Swartkans;

Chesowanja/Kenia und Koobi Fora: 1,5 – 1,6 MA) belegen lediglich, dass durch Feuer veränderte Materialien in räumlichen Assoziationen mit Orten menschlicher Aktivität vorkommen. Es geht aus ihnen jedoch nicht hervor, dass die Menschen an der Herstellung oder Nutzung der Feuer beteiligt waren. Natürlich entstandene Feuer dürften in Afrika viel häufiger vorgekommen sein als in Europa; beispielsweise treten in Äquatornähe viel häufiger Blitze auf (78 % aller Blitze erfolgen zwischen dem 30 Grad nördlicher und südlicher Breite).

Der gewohnheitsgemäße und kontrollierte Gebrauch des Feuers beginnt in Europa also erst in der zweiten Hälfte des mittleren Pleistozäns zwischen 400 und 300 TA, was eine gelegentliche oder opportunistische Nutzung des Feuers zuvor aber nicht ausschließt. In Afrika, aber auch in Java könnten die durch Blitze oder vulkanische Aktivitäten ausgelösten häufigen natürlichen Feuer den wiederholten opportunistischen Gebrauch dieser natürlichen Feuer getriggert haben. Eine solche Nutzungsweise hinterlässt keine sicheren archäologisch nachweisbaren Spuren. Erst in Israel finden sich vor 780 TA plausible Hinweise auf eine wiederholte Feuernutzung an ein und derselben Stelle – möglicherweise eine sporadische Nutzung von Feuer. Offenbar benötigten frühe *Homo* kein Feuer, um den südlichen Kaukasus (Dmanisi, 1,7 – 1,85 MA) und Nordchina (1,30 MA; ursprünglich zunächst auf 1,66 MA datiert) zu besiedeln, obwohl die Wintertemperaturen den Gefrierpunkt unterschritten.

Wie konnten die frühen Menschen die kalten Winter ohne Feuer überstehen? Mögliche Erklärungen sind ein sehr aktiver Lebensstil sowie eine proteinreiche Ernährung, die den Grundumsatz erhöhten und so durch hohen Konsum rohen Fleisches oder aquatischer Tiere ohne die energetischen Vorteile des Kochens auskamen. Außerdem erfolgte eine substantielle und weitgehend ununterbrochene Besiedlung weiter Teile Europas und Asiens erst ab der zweiten Hälfte des M-Pleistozäns – also zu der Zeit, als der Gebrauch von Feuer üblich wurde. Auch in Europa (HN) wurde die Feuernutzung dabei zu einem wichtigen Bestandteil der Technologie für die Herstellung neuer Materialien, z.B. zum Ankleben von Steinwerkzeugen an Holzschäfte, und das Feuermanagement der HN Europas unterscheidet sich nicht grundlegend von demjenigen des HSS im oberen Paläolithikum.

Problematik der frühen Auswanderung von *Homo* aus Afrika: wann und auf welchem taxonomischen Niveau ist *Homo* erstmals in Asien aufgetreten (Nat. 438, 1099)?

Die ersten Nachweise von *Homo* in Asien sind die taxonomisch unterschiedlich interpretierten Dmanisi-Menschen (eigene Art *Homo georgicus*? früher *Homo ergaster*? HE i.w.S.? *H. ergaster* mit enger Beziehung zu *Homo habilis*?) mit 1,8 – 1,7 MA sowie die HE i.e.S. (Asiatischer HE) von Mojokerto (?1,81 MA +/- 0,04 MA, wahrscheinlich aber nur 1,4 – 1,5 MA) und Sangiran (ca. 1,3 MA, maximal 1,45 MA möglich). Der Unterkiefer von Longgupo (1,9 MA) in Südchina stammt dagegen wahrscheinlich von einem Menschenaffen (dort wurden nachgewiesen: *Gigantopithecus*, *Lufengpithecus*, *Macaca*, *Procynocephalus*). Der älteste Nachweis für menschliche Besiedlung in China sind aber 2,12 MA alte Werkzeuge (Shangchen): Nordchina war vor 1,30 MA besiedelt (Werkzeuge, die zunächst auf 1,66 MA datiert worden waren).

Unklar ist die Herkunft und Abstammung des *H. ergaster*. Die Unterschiede zum *H. habilis* sind so erheblich (Körpergröße, reduzierter Sexualdimorphismus, lange Beine, moderne Körperproportionen), dass sich *H. ergaster* von keinem bekannten Homininen aus Afrika direkt ableiten lässt – trotz der guten Fundsituation in Afrika. Er gilt als Homininer „ohne Vorfahr, ohne klare Vergangenheit“. Der Umstand, dass man (nur) ihm zutraut, vor 1,9 – 1,7 MA Afrika

verlassen zu haben, hängt mit seinen langen Beinen und modernen Körperproportionen zusammen; größeres Gehirn (dadurch in der Lage, mehr fleischreiche Kost zu beschaffen), effizientere Thermoregulation zur Vermeidung von Überhitzung in heißer Umgebung. Dies ist zwar logisch, aber auch die Australopithecinen besiedelten die Grasländer und Savannen quer durch Afrika schon vor 3,5 bis 2,5 MA – bis Südafrika und bis zum Tschad -, und der Savannengürtel zog sich über die Arabische Halbinsel bis weit nach Asien hinein; es gab also keine geographische oder ökologische Barriere zwischen Afrika und Asien, sondern ein einheitliches, durchgehendes Biotop („Savannahstan“ von Westafrika bis Nordchina). Die Wüstenbarrieren existierten noch nicht, und es gibt keinen Grund, weshalb die Australopithecinen nicht auch die Savannen Asiens besiedelt haben könnten. Die Habitate der Grasländer waren zu dieser Zeit überall sehr ähnlich; die afrikanischen und asiatischen *Homo* lebten vor 1,9 – 1,7 MA in einer vergleichbaren Savannenumgebung, ob nun in Koobi Fora (Kenia), in Algerien oder den etwas jüngeren Lokalitäten in Nordchina (Majuangou, ca. 1,3 MA) und Israel (Ubeidiya; 1,5, naA 1,4 MA; 3 Schneidezähne, die man zu HE iwS. stellt); Java war dagegen stärker bewaldet. Ökologisch standen die chinesischen Menschen vor ca. 1,3 MA den afrikanischen somit näher als den südostasiatischen!

Vielleicht haben Australopithecinen also auch in Asien gelebt, man hat sie bisher nur noch nicht gefunden? (a) erstens gibt es wenige geeignete Fundstellen in Asien (es gibt wenige durch feinkörnige Sedimente geeignete Wirbeltierfundstellen aus dem kritischen Zeitraum in SW-Asien; nur für die 1,9 MA alte Fauna von Longgupo in Südchina, wo man 68 Taxa, darunter 4 Primaten fand, kann das primäre Fehlen von HE iwS. als weitgehend gesichert angenommen werden); (b) zweitens wurde in Asien nicht so intensiv gesucht wie in Afrika. Die wenigen Fundstellen aus dem kritischen Zeitraum enthalten nur wenige Fossilien, und zwar jeweils nur von Großtieren oberhalb des Primatenlevels. Dies gilt für SW-Asien wie für den indischen Subkontinent. Die hervorragende Fossildokumentation der Homininen in Afrika hängt mit den speziellen Bedingungen des Rift Valleys zusammen, und dies betrifft auch die Funde in Israel, die ja in der Fortsetzung des Grabenbruchs stehen.

Steinwerkzeuge in Asien wurden bisher automatisch dem HE zugeordnet, undatierte Oldowan-Werkzeuge werden automatisch als „jünger als 1,9 MA“ klassifiziert (auch wenn sie in Afrika 2,6 MA alt sein können), Werkzeugfunde > 1,9 MA wurden (vor Shangchen) nicht akzeptiert. Dies führte zu einer verzerrt einseitigen Sichtweise. Auch der Automatismus, die Werkzeuge automatisch HE zuzuordnen, ist infrage zu stellen. Ähnliche Werkzeuge wie in Israel, Arabien, Algerien wurden in Ostafrika zu dieser Zeit von HH, *H. ergaster*, möglicherweise auch von *H. rudolfensis*, *Paranthropus*, *A. garhi* produziert. *H. ergaster* war somit nicht unbedingt der einzige Werkzeugmacher, der Afrika verließ.

Schließlich zeigt in bestimmten Merkmalen auch *H. floresiensis* Anklänge an die Australopithecinen – vielleicht lässt er sich ja von einem Einwanderer in Asien ableiten, dessen Vorfahren schon vor *Homo* Afrika verlassen haben? Und das Mojokerto-Kind zeigt angeblich einen affenähnlichen postnatalen Entwicklungsmodus – im Gegensatz zu *H. ergaster* (könnte demnach also nicht von *H. ergaster* abgeleitet werden). Und auch die Dmanisi-Menschen sind nicht so eindeutig auf *H. ergaster* zurückzuführen; vor allem die neuen Funde, darunter ein kleiner Schädel mit Affinitäten zu HH, legen nahe, dass die Dmanisi-Menschen auf Auswanderer aus Afrika zurückgehen, die Afrika schon vor dem Erscheinen des großwüchsigen *H. ergaster* verließen.

Könnte die unklare Ableitung des *H. ergaster* von afrikanischen Vorfahren vielleicht darauf beruhen, dass seine Wurzeln in Asien liegen, und *H. ergaster* von Asien nach Afrika eingewandert ist? Es gab damals – angesichts des durchgehenden Savannenbiotops – einen regen

Faunenaustausch zwischen Afrika und Asien, wobei die Einwanderer von Asien nach Afrika aber zahlenmäßig überwogen (u.a. Equiden, Boviden). Auch für die afrikanischen Funde OH 9 (Olduvai) und die von Daka (HE von Bouri/Äthiopien; 1,04 MA) wird eine Einwanderung aus Asien diskutiert. Demgegenüber gibt es keine Befunde für die Anwesenheit von Homininen im Niltal und keine Oldowan-Fundstellen in den mutmaßlichen Zugangsgebieten, über die *H. ergaster* Asien erreicht haben könnte (gemäß dem klassischen Modell der 1. Auswanderung).

Es gibt drei Fundstellen von Werkzeugen um 1,7 MA, deren Urheber effektiv nicht bekannt ist: Ain Hanech in Algerien; Riwayat in Pakistan; Majuangou (nur 1,3 MA) in Nordchina. Hier sind keine Knochenfossilien erhalten, der Werkzeugmacher also nicht identifizierbar. *Homo* ist zu dieser Zeit nachweisbar in Ostafrika als *H. ergaster*; im Kaukasus als „*H. georgicus*“, in Java als *H.E. ieS*, in Südafrika als *Paranthropus* und *Homo*. Die Region von Algerien bis Nordchina war durch einen ausgedehnten Grasland-/Savannengürtel ökologisch miteinander verbunden, es fand ein intensiver Faunenaustausch in beide Richtungen statt. Vor diesem Hintergrund ist das klassische Modell der einmaligen Auswanderung auf *H.ergaster*-Niveau und dessen Weiterentwicklung zum HE i.e.S. in Asien kritisch zu sehen. Die Auswanderung der Homininen aus Afrika könnte früher erfolgt sein, z.B. als vor 3,5 – 3,0 MA die Australopithecinen die afrikanischen Grasländer besiedelten oder als vor 2,6 MA die ersten Oldowan-Werkzeuge in Ostafrika hergestellt wurden (in Nordafrika/Algerien vor 2,4 MA und in China vor 2,12 MA)?

(Nat. 438, 1099; Natw. Ru. 8/2006 S. 436).

hflo-hflo plei

Homo floresiensis (HF):

Im Jahr 2004 wurde eine neue Menschenart von der Insel Flores (Lokalität: Liang Bua) beschrieben, die dort (nach skelettalen Funden) nach der ursprünglichen Datierung vor >74000 bis 12000 Jahren gelebt haben soll. Das besterhaltene Skelett von einer ca. 30-jährigen Frau (?, Geschlecht neuerdings fraglich!) wurde zunächst auf ca. 18000 J. datiert. Hinzu treten kleinere Reste von mindestens elf weiteren Skeletten (Stand Anfang 2008).

Ein einzelner Radiusknochen wurde in einer 74000 – 95000 J alten Schicht gefunden; bereits zu diesem Zeitpunkt muss die Verzweigung erfolgt gewesen sein. Die vermeintlich nur 18000 J alte Frau hatte etwa die Größe eines dreijährigen Kindes. Die Datierung von 18000 J erfolgte allerdings nicht direkt durch die C-14-Methode am Skelett, sondern nur durch verschiedene Methoden an den das Skelett umgebenden Sedimenten.

Eine Redatierung im Jahr 2016 ergab, dass die HF-Funde teilweise wesentlich älter sind. Alle Knochenfossilien von HF datieren zwischen 100.000 und 60.000 Jahren, die dem HF zuzuordnenden Steinwerkzeuge zwischen 190.000 und 50.000 Jahren. Ob der HF die 50.000-Jahre-Grenze überlebte und möglicherweise in Kontakt mit HSS kam (die Australien vor > 60000 Jahren erreichten), bleibt ungewiss. Die initiale Fehldatierung wird damit erklärt, dass die Ausgrabungen an den Kanten der Höhle begannen, wo Erosionserscheinungen die Sedimentschichten und ihre Datierungen beeinflusst hatten (Nat. 532: 366).

Auffällige technologische Kontinuität zur Werkzeugkultur von Mata Menge (Rohmaterial, Maximalgröße der Werkzeuge, Transport der Rohlinge, Abschlagstechnologie von den Rohlingen).

Es gibt keine Anzeichen für Kunst oder symbolische Handlungen (z.B. keine Nutzung von Pigmenten), Schmuck oder Bestattungen im Zusammenhang mit HF; verkohlte Tierknochen und kreisförmig arrangierte Steine mit Feuerspuren deuten aber auf die Nutzung von Feuer und vielleicht auch Kochen (Steinherde).

Schließlich sind auch die Knochen des Handgelenks so primitiv, dass es sich bei HF keinesfalls um einen HS handeln kann; drei solcher Knochen wurden beim HF gefunden (zum Holotyp LB 1 gehörig). Moderne Menschen besitzen im Handgelenk fünf Knochen, die so ineinander greifen, dass sie den Stress auf das Handgelenk reduzieren, wenn hohe Kräfte auf die Hand einwirken, z.B. beim Herstellen von Steinwerkzeugen. Dieser „Schock-Absorber-Komplex“ findet sich auch schon beim HN und – erstmals – bei den knapp 800 TA alten *Homo antecessor* von Atapuerca, nicht aber bei Affen oder 1,75 MA alten HH, obwohl letzterer schon Steinwerkzeuge herstellte. HF entspricht in diesem Merkmal frühen Homininen sowie der ursprünglichen Kondition in den afrikanischen Menschenaffen. Da die spezifische Form der Handknochen schon in den ersten 3 Monaten (11. Woche) intrauterin angelegt wird, kann die primitive Form beim HF nicht nachträglich z.B. durch Krankheit entstanden sein. Zwergen- oder riesenwüchsige moderne Menschen besitzen normal geformte Handwurzelknochen (Sci. 316, 34; Sci. 317, 1743; Natw. Ru. 3/08, 137).

Leider sind keine Handgelenksknochen von HE bekannt, so dass die Beziehung des HF zum HE bisher nicht aufklärbar ist. Die abgeleitete Form der Handknochen des HS, HN und der Atapuerca-Menschen im Sinne des Schock-Absorber-Komplexes muss irgendwann zwischen 1,8 und 0,8 MA entstanden sein; eine nähere Eingrenzung ist aufgrund fehlender Handknochen vom HE aber nicht möglich.

Ob der HSS, der diese Region ja schon vor > 50000 J. grundsätzlich erreicht haben könnte, auch schon zur Zeit des *H. floresiensis* die Insel Flores besiedelte bzw. mit dem *H. floresiensis* Kontakt hatte, ist unbekannt (Nachweis von HSS-Fossilien in der Region Liang Bua ab 10500 J.).

Die einzigen größeren Tiere, die zusammen mit *H. floresiensis* auf der Insel lebten, waren Zwergstegodonten (1 m hoch) und Komodowarane sowie ein weiterer großer Waran; nur die beiden letzteren konnten dem Zwergmenschen gefährlich werden. Man geht von einem guten Klettervermögen von HF aus, was erforderlich war, um den zahlreichen Komodowaranen zu entkommen, die (als erwachsene Tiere) ihnen nicht auf die Bäume folgen konnten.

Die Funde von *H. floresiensis* deuten darauf, dass es sich um eine Inselzwergform des frühen *Homo*/ggf. frühen *H. erectus* handelte. HE lebte auf der benachbarten Insel schon vor mindestens 1,6 MA. DNS-Untersuchungen stehen noch aus und sind unwahrscheinlich (in einem Stegodontenzahn derselben Höhle fand man leider keine DNS mehr). Typische HE-Merkmale des *H. floresiensis* sind u.a. die Überaugenwülste, ein leichter Kiel als Muskelansatz auf dem Kopf, kein Kinn (ein fliehendes Kinn kann aber auch bei modernen Austromelanesiern auftreten).

Insgesamt ähnelt der Schädel eher den frühesten HE-Fossilien Afrikas als den jüngeren, großhirnigen Formen der benachbarten Inseln. Becken breiter als bei modernen Menschen (australopithecus-artig), Arme relativ lang im Verhältnis zu den Beinen. Dies alles spricht gegen eine Abstammung des *H. floresiensis* vom HSS (vor allem: kein Kinn!). Das Gesichtsskelett wirkt dagegen klein und zart wie beim modernen Menschen; es steht nicht vor, sondern scheint gleichsam unter das Gehirn geschoben; Zahngröße etwa wie beim modernen Menschen; Proportionen und Form des Schädels dagegen wie bei frühen HE, u.a. flacher Schädel, starker Überaugenwulst, kinnloser Unterkiefer. Als HS-artige Merkmale gelten dagegen die kleinen

Zähne, schmale Nase, Form des Schädels, Dicke der Schädelknochen. Knochen des Schädeldachs dicker als bei Australopithecinen, etwa HE und HS entsprechend. Die Form der Überaugenwülste unterscheidet HF deutlich vom HE Javas.

Ob diese Verzweigung auf die Population zurückgeht, die schon vor > 1,0 MA auf dem Seeweg die Insel Flores erreicht hatte, ist dabei unbekannt, zumal von diesen frühen Einwanderern nur Werkzeuge, aber keine Fossilien bekannt sind. Verzweigungen können relativ schnell erfolgen, so verzweigten die Elefanten von Sizilien und Malta von 4 m auf 1 m Höhe innerhalb von nur 5000 Jahren! Vielleicht hat die Population ja auch schon kleinwüchsig die Insel erreicht (die Verzweigung wäre dann auf einer anderen Insel Südostasiens erfolgt), oder die ersten Vertreter dieser Population waren klein, als sie in die Gesamtregion vordrangen (auch in Ostafrika [Olorgesailie] wurde im Jahr 2004 ein relativ kleiner HE gefunden!, d.h. HE verfügte wohl über ein erhebliches Größenspektrum).

Erst im Jahr 2007 bestätigte eine Untersuchung an 39 auf Inseln endemischen Primatenarten und – unterarten, dass Primaten in Isolation auf Inseln dieselben Größenveränderungen erfahren wie andere Säugertaxa: kleine Primatentaxa werden größer, große Primaten werden kleiner (Biol. Lett. 3, 398).

Die Besiedlung von Flores muss auf jeden Fall auf dem Wasserweg erfolgt sein, da sich entlang der Wallace-Linie zwischen Java und Flores ein 350 m tiefer Unterseecanyon befindet, der auch während der Eiszeit nicht trocken lag, während Java damals mit dem asiatischen Festland verbunden war. Inzwischen wurde experimentell geprüft, dass es tatsächlich möglich ist, mit einfachen Flößen von Java nach Flores zu gelangen; man wird zwar zunächst von der starken Strömung der Meeresstraße nach Südwesten verdriftet, kommt dann aber aus der Strömung heraus und kann über einen Umweg (und nicht über die direkte, kürzeste Strecke) durch ruhigere Gewässer dann nach Flores gelangen. Wie der Tsunami von 2004 zeigte, könnte auch ein solches Ereignis zur Verdriftung auf Vegetationsmatten, Baumstämmen usw. über große Distanzen führen, wo manche Menschen überlebten, die über mehr als 150 km verfrachtet wurden.

Nach anderer Auffassung ist die Art und Weise, wie die Vorfahren der Zwergmenschen die Insel Flores erreichen konnten, dagegen nicht unbedingt so spektakulär, wie manchmal angenommen; in Phasen niedrigen pleistozänen Meeresspiegels könnten sie die Insel Flores durch Inselhopping über die Kette der Großen Sunda-Inseln erreicht haben, wobei Wasserstraßen in der Breite von 6 km (zwischen Bali und Penida), 19 km (Penida und Lombok+Sumbawa, die damals verbunden waren) und 3 km (zwischen Sumbawa und Flores+Loblen, ebenfalls verbunden) zu überwinden waren. Die Nachbarinseln waren über diese Entfernungen sichtbar, so dass sie gezielt angesteuert werden konnten, sei es durch aktive Bemühungen mit einem Boot oder Floß; sei es zufällig, indem ein Boot oder Floß durch Ozeanströmungen dorthin verdriftet wurde, oder vielleicht überwand die Menschen die Strecke sogar schwimmend (Stegodonten erreichten so Flores, Timor und Celebes, Affen und Büffel Celebes).

Dazu passt auch, dass keine erectus-artigen Hominiden in Australien und Neu Guinea gefunden wurden: selbst bei niedrigstem Meeresspiegels betrug die Distanz zwischen den östlichsten Inseln Indonesiens einerseits und Neu Guinea und Australien andererseits mindestens 87 km; Neu Guinea und Australien waren also von Indonesien aus nicht zu sehen. Diese Strecke war daher für präsapiente Hominide ebenso unüberbrückbar wie für Stegodonten, Affen, Büffel und Hörnchen.

Es handelt sich bei *H. floresiensis* auf keinen Fall um eine Pygmäen-Form des HSS; auch wenn letztere nur 1,4 – 1,5 m groß sind, ist ihr Hirnvolumen kaum reduziert, denn bei ihnen resultiert

die kleine Körpergröße aus einem vorzeitigen Wachstumsende in der Pubertät, also zu einem Zeitpunkt, wenn das Gehirn schon seine Endgröße erreicht hat. Ursache ist ein verminderter Level des Insulin-ähnlichen Wachstumsfaktors (IGF-1) während des Wachstums, bzw. eine verminderte Empfindlichkeit gegenüber diesem Wachstumsfaktor; die Kombination aus kleinem Hirnvolumen und kleiner Statur bei *H. floresiensis* kann daher nicht auf postnatale IGF-1-bedingte Wachstumsverzögerung zurückgeführt werden. Auch pathologische Verzerrungen sind auszuschließen. Bei modernen Populationen wird verkleinerte Körpergröße mit thermoregulatorischen Vorteilen assoziiert bei einem Leben in heißen, feuchten Regenwäldern. Pygmäen leben in äquatornahen Waldhabitaten Afrikas, Asiens und Melanesiens*. (Ein Beispiel für pathologischen Zwergwuchs ist ein nur 1 m großer 17jähriger Mann aus Süditalien, ca. 11000 J).

* Nach traditionellen Theorien stellen Pygmäen eine Adaptation an thermoregulatorische Erfordernisse, Leben in dichten Wäldern oder bessere Toleranz von Hungerperioden dar. Neuere Daten sprechen allerdings dafür, dass das vorzeitige Wachstumsende ein Nebenprodukt einer Selektion für eine frühe Fortpflanzung ist, die ihrerseits wegen hoher Mortalität in allen – auch jungen – Altersgruppen vorteilhaft war. Es erfolgte also keine positive Selektion für kleine Statur – diese ist nur ein Nebenprodukt der Selektion für frühe Fortpflanzungsfähigkeit bei hoher Gesamtmortalität (PNAS 104, 2016).

Da sie früh sterben, endet ihr Wachstum früher, damit die Geschlechtsreife früher einsetzt und sie sich trotz kurzer Lebenserwartung fortpflanzen können. Die kleine Körpergröße an sich bietet demnach also keinen evolutionären Vorteil, sondern ist ein Nebenprodukt verkürzten Wachstums. So stellen die Aeta auf den Philippinen mit 12 Jahren das Wachstum ein; ihre Lebenserwartung liegt bei durchschnittlich 16 bis 20 Jahren. Massai und Turkana (Ostafrika) werden dagegen durchschnittlich 40 Jahre alt und wachsen noch mindestens drei Jahre weiter.

Dieses Modell könnte auch den Kleinwuchs verschiedenen Homininenarten erklären (wie Australopithecinen, Dmanisi-Menschen, HNAL, HF). Erst mit längerer Lebenserwartung konnte man sich leisten, länger zu wachsen und später geschlechtsreif zu werden. Solche Anpassungen in der Lebenshistorie können relativ schnell erfolgen; so werden intensiv bejagte Wildschweine früher geschlechtsreif als andere Wildschweinpopulationen, dadurch aber auch kleiner, weil das Wachstum früher beendet wird (nach www.antropus.de).

Neuerdings erscheint der Kleinwuchs aber auch als Begleiterscheinung einer starken Immunität gegenüber ansteckenden Krankheiten. Ein bestimmtes Gen, das bei der Regulation des Immunsystems eine Rolle spielt und die Empfänglichkeit gegenüber Krankheiten wie Malaria und Tuberkulose mit bestimmt, hemmt bestimmte menschliche Wachstumshormone. Ein hoher Selektionsdruck in Bezug auf die Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten könnte den Kleinwuchs als „Nebenwirkung“ produziert haben (durchschnittliche Lebenserwartung der Pygmäen: 16 bis 24 Jahre) (Spektr. Wiss. 7/2012, 8).

In Afrika entwickelte sich der Pygmäen-Phänotyp mehrfach (komplett oder weitgehend) konvergent und stellte offenbar einen Selektionsvorteil für Jäger-Sammler-Kulturen in Regenwäldern in Afrika (und Südostasien) dar. Genetische Untersuchungen bei Pygmäen zeigten eine erhöhte Frequenz von SNPs, die mit Staturvariationen (auch bei Europäern) sowie Genen für Wachstumshormonrezeptoren und regulatorische Funktionen verbunden sind (PNAS 111: 3596).

H. floresiensis war nur ca. 1 m hoch und der einzige gefundene Schädel hatte ein Volumen von nur 426 ccm (Nat. 496, 401; war zunächst mit 380 und dann mit 417 ccm niedriger eingeschätzt worden; die neueste und präziseste Messung deutet aber jetzt auf 426 ccm). Das nahezu vollständige Skelett LB1 deutet auf eine Länge von 1,06 m, andere Einzelknochen deuten sogar

auf noch kleinere Individuen. Nach einer Neubewertung hält man allerdings auch eine Körpergröße von LB1 von bis zu 1,26 Meter für möglich (Natwiss. Ru: 10/2014: 531).

Problematisch ist, dass die Verzweigung bei Säugern normalerweise mit einer proportional viel schwächer ausgeprägten Verkleinerung des Gehirns verbunden ist; reduziert man ein HE-Gehirn von ca. 1000 ccm auf 400 ccm, dürfte das Gewicht der Flores-Menschen nur bei 11 kg (statt der geschätzten 16 – 29 kg für LB 1) gelegen haben. Das Problem lässt sich aber umgehen, wenn man annimmt, dass die Flores-Menschen nicht von fortschrittlichen HE abstammen, sondern vielleicht von frühen „HE“ auf Dmanisi-Niveau (vgl. Natw. Ru. 1/07 S. 35). Anderenfalls hat sich das Gehirn stärker verkleinert als der übrige Körper, bzw. der Körper weniger, als es nach der Gehirngröße zu erwarten gewesen wäre (Sci. 312, 983). Die Neukalkulation der Hirngröße von 426 ccm entschärft das Problem aber etwas (Nat. 496, 401) – demnach kommt eine Ableitung von HE durch extreme Insel-Verzweigung durchaus infrage.

Das Hirnvolumen hat also im Rahmen der Verzweigung relativ stärker abgenommen als die Körpergröße, die Enzephalisation hat sich somit sekundär wieder verringert. Da das Körpergewicht aber vermutlich nur zwischen 15 und 30 kg betrug, lag der Enzephalisationskoeffizient dennoch noch innerhalb des Spektrums der Gattung *Homo* (speziell HE!) und nicht so niedrig wie bei *Australopithecus* (naA doch auf dem Niveau von *Australopithecus*: s.u.). Daher ist auch die Zuordnung der gefundenen Steinwerkzeuge zu *H. floresiensis* mit dem niedrigen absoluten Hirnvolumen noch kompatibel; auch wenn das Gehirn absolut so klein war wie die kleinsten je bei Australopithecinen angetroffenen Gehirne, lag die Enzephalisation noch auf einem Niveau, das zu *Homo* passt. Die Verzweigung belegt, dass auch die Gattung *Homo* denselben evolutionären Regeln unterliegt wie andere Landtiere, wenn lokale Isolation, fehlende Beutegreifer, geringe Nahrungsressourcen und kleine Populationsstärke zusammentreffen. Der tropische Regenwald bietet dem Menschen nur wenige Kalorien, sofern er keine Landwirtschaft betreibt, d.h. die Ressourcen im Regenwald sind knapp; geringerer Energiebedarf bei kleinem Körperbau ist dann ein Selektionsvorteil.

Eine Inselverzweigung wurde zuvor noch nicht beim Menschen nachgewiesen. Die tasmanischen Ureinwohner, die nach der Isolation von Australien für 10.000 J isoliert auf der Insel lebten, wurden nicht kleiner; allerdings ist Tasmanien auch groß genug, dass (Regressionsanalysen zufolge) voll ausgewachsene Menschen dort leben können.

Aus historischer Zeit sind Verzweigungen außerhalb von Inseln bekannt geworden: im Nildelta fanden sich Skelettreste einer extrem kleinwüchsigen Population (Frauen: 1,37 – 1,45 m, Männer 10 cm größer) aus dem 13. Jhd. v. Chr. (Ramses II), wobei Unterernährung zu einem Wachstumstopp geführt hatte (BdW 6/06). In Höhlen auf Palau fand man 26 verzweigte Individuen, die dort vor 1000 bis 3000 Jahren lebten; es soll sich um echte Zwerge handeln (normale Gehirngröße!); die Skelette könnten aber auch von Kindern stammen, außerdem lebten Menschen normaler Größe in unmittelbarer Umgebung, so dass die Befunde äußerst strittig sind und nicht unbedingt als Indiz für Inselverzweigung gewertet werden können (Nat. 452, 133).

An anderen Stellen der Liang-Bua-Höhle wurden mind. 17 Exemplare des ebenfalls verzweigten *Stegodon* gefunden (das hier auf Flores am längsten überlebte, es erlosch erst mit dem Vulkanausbruch vor 12000 J.; andernorts war *Stegodon* schon früher ausgestorben), wobei ganz überwiegend Jungtiere gejagt wurden, 30 % waren sogar Neugeborene.

Während direkt mit den Körperfossilien von HF nur wenige Steinwerkzeuge (einfache Splitter) gefunden wurden, fanden sich bei den Stegodonten Tausende fortschrittlicher Steinwerkzeuge: bis 5500 je Kubikmeter; überwiegend einfache Splitter und Abschläge, aber auch Spitzen, Bohrer,

Klingen, Mikroklingen, die wahrscheinlich an Stiele angeheftet wurden (diese höherwertigen Werkzeuge ausschließlich in Verbindung mit den Stegodonten).

Neue Untersuchungen der Steinwerkzeuge der Liang-Bua-Höhle (Natw. Ru. 1/07, 35) ergaben dann auch, dass die Übereinstimmung der Abschlüge mit denen moderner Menschen zufällig entstanden sein könnte; insgesamt gesehen besteht aber eine große Ähnlichkeit mit den 800000 – 880000 Jahren alten Steinwerkzeugen von Mata Menge, sowohl in Typologie wie Herstellungsweise (in beiden Fällen längliche Abschlüge und zugespitzte Werkzeuge mit retuschierten Kanten); die Werkzeuge sind also bei weitem nicht so ausgefeilt wie ursprünglich angenommen und sprechen für eine kulturelle Kontinuität mit den Werkzeugen von Mata Menge.

Auch im Jahr 2007 war der Bewertung der Werkzeuge noch kontrovers (Sci. 317, 740): obgleich die Werkzeuge in der Nähe von Knochen von Zwergstegodonten gefunden wurden, ergab ihre nähere Untersuchung, dass sie überwiegend zur Bearbeitung von Holz und faserreichen Pflanzen verwendet worden waren (vielleicht für Holzspeere oder Fallen?), also letztendlich zur Herstellung anderer Werkzeuge.

Im Jahr 2009 zeigte eine umfassende Untersuchung von fast 12000 Werkzeugen aus allen Horizonten der Höhle (95000 BP bis Holozän), dass die Werkzeuge insgesamt gesehen nicht so fortschrittlich sind wie bisher angenommen (sie leiten sich von der Olduvai-Technologie ab und können durchaus plausibel auch von einem kleinhirnigen Menschen produziert worden sein). Selbst Bonobos konnten trainiert werden, ähnliche scharfe Werkzeuge (mit Schneidekanten) herzustellen.

Das Außergewöhnliche daran ist aber, dass aber auch der HSS, der ab ca. 11000 BP die Höhle besiedelte, dieselbe Technik anwandte, wenn auch mit teilweise besserem Rohmaterial (60 % statt 17 % hochwertiges Rohmaterial). Die Technik des HSS ist dieselbe wie bei den 95000 J alten Werkzeugen, die mit Sicherheit nicht vom HSS stammen können, auch was die Kombination der einzelnen Arbeitsschritte betrifft. Die Grobbearbeitung erfolgte außerhalb der Höhle, die Feinbearbeitung mit einem Hammerstein oder Amboss in der Höhle selbst (Sci. 324, 447).

Die letzten Steinwerkzeuge, die man in der Liang Bua Höhle dem HF zuordnen konnte, sind etwa 50000 Jahre alt, was die Frage aufwirft, ob sich HS und HF in Flores überhaupt jemals begegnet sind.

Bemerkenswert ist, dass der Zwergmensch trotz des absolut geringen Gehirnvolumens über eine hochentwickelte Kultur verfügte, zumindest sofern er der Urheber der fortschrittlichen Werkzeuge ist. Neben den dominierenden einfachen Abschlaggeräten (auf dem Niveau später Australopithecinen und ganz früher Homo-Arten) fanden sich ja auch zwischen den Elefantenknochen fein gearbeitete Spitzen, große Klingen, Ahlen (zum Löcherstechen) und kleinere Klingen (vielleicht als Speerspitzen?). Bei der Jagd auf erwachsene Zwergelafanten müssten mehrere Zwergmenschen koordiniert zusammengearbeitet haben, was dann auch eine sprachliche Kommunikation voraussetzte. Die verkohlten Tierknochen deuten darauf, dass sie Mahlzeiten mit Feuer zubereiteten. Sofern diese Leistungen von den Zwergmenschen erbracht wurden, stellt sich die Frage, inwieweit die Gehirngröße überhaupt die Intelligenz bestimmt? Immerhin sollen ja auch fortschrittliche Werkzeuge aus der Höhle bis zu 94000 J alt sein; dann kann der HS aber sicher nicht ihr Urheber sein (allerdings sind aus China – Liujiang – moderne Werkzeuge dokumentiert, die 67000 J alt sind und ebenfalls dem modernen Menschen zugeschrieben werden!). Wenn aber der Zwergmensch der Urheber der Werkzeuge ist, würde die Hirngröße keine großen Auswirkungen auf die Fähigkeiten haben; auch beim heutigen Menschen

gibt es hochintelligente Individuen mit nur 1000 ccm. Ab einem bestimmten Wert ist offenbar die Hirngröße selbst nicht mehr entscheidend, sondern die innere Organisation des Gehirns. Auch ist bisher nicht bekannt, ob sich größere Gehirne wegen des vermehrten Volumens anders falten und ob diese andere Faltung auch zu gesteigerten geistigen Fähigkeiten führt (Spektr. Wiss. 3/2005, 30).

Die Untersuchung eines virtuellen CT-Endocasts (echte Endocaste lassen sich bei dem brüchigen Material nicht erstellen) zeigten bemerkenswert fortschrittliche Merkmale des kleinen Gehirns (417 ccm, neuerdings mit 426 bzw. 430 ccm angegeben), die belegen, dass HF über komplexe kognitive Fähigkeiten verfügte. Der Endocast wurde verglichen mit mikrozephalischen modernen Menschen, einer modernen Frau, HE, Pygmäen und Schimpansen, anderen Primaten und ausgestorbenen Hominiden. Relativ zu seiner Größe (die Relation zwischen Gehirn- und Körpergröße entspricht Australopithecinen) verfügte das HF-Gehirn über sehr große Schläfenlappen (bei heutigen Menschen sind diese für das Hören und Sprachverständnis relevant) sowie hochgradig gefaltete und spiralgig gewundene Frontallappen, die auf höheres Bewusstsein/höhere Wahrnehmung schließen lassen. Zwei der großen Windungen wurden bisher noch nie auf Endocasten fossiler Hominiden gesehen (auch nicht bei HE), wobei die am stärksten gewundene Region auch die am meisten vorstehende Region des Frontallobus ist (frontaler Pol). Hier liegt die Region Brodmann 10, die beim HSS stark expandiert ist und für das Ergreifen von Initiative und die Planung zukünftiger Aktionen (vorausschauendes Denken) benötigt wird, also für Schlüsselmerkmale höheren Bewusstseins. Zwar sind die Frontallappen beim Menschen insgesamt nicht größer als bei Affen mit gleich großem Hirnvolumen (hochgerechnet) zu erwarten wäre, aber die Area 10 ist sowohl absolut wie relativ beim HS stark vergrößert im Vergleich mit den Menschenaffen.

Die Gesamtform des Gehirns von HF entspricht am ehesten chinesischen und javanesischen HE (besonders Zhoukoudian und Java). Das stark verwundene Gehirn ist weder eine miniaturisierte Form des Gehirns von HE noch von HS, aber die Ähnlichkeiten mit dem Gehirn von HE deuten auf einen phylogenetischen Zusammenhang zwischen HE und HF, sei es als eine Inselzergform des HE mit ungewöhnlichen Veränderungen in der Allometrie; rein theoretisch könnten aber HE und HF auch einen gemeinsamen, noch unbekanntem Vorfahren mit kleiner Körper- und Hirngröße gehabt haben (Sci. 308, 242).

Angesichts dieser Hirnanatomie war der HF gewiss fähig, die bei ihm gefundenen Werkzeuge (einschließlich Perforatoren zum Erzeugen von Löchern, Mikroklingen, Makroklingen) herzustellen, die eher auf dem Niveau prähistorischer moderner Menschen als des HE stehen. Modernes Verhalten, einschließlich der Herstellung fortschrittlicher Werkzeuge, erfordert nicht unbedingt ein großes Gehirn; dieselben Fähigkeiten können auch durch Reorganisation eines kleinen Gehirns erreicht werden (durch Oberflächenvergrößerung z.B. durch Windungen). Im Übrigen zeigen die Werkzeuge sehr gute Übereinstimmungen mit denen von Mata Menge (bis 840000 J alt, s.o.).

Auch sprechen die Endocast-Untersuchungen gegen die Annahme, es könne sich um einen pathologischen Fall (Mikrocephalie) handeln. Die Gesamtform des Gehirns ähnelt in dem oben erwähnten Vergleich gerade dem Mikrocephalen am allerwenigsten, aber auch nicht so sehr einem Pygmäen. Für das Gehirn eines Mikrocephalen hat der Endocast die völlig falsche Form. Gegen die Microcephalen-Theorie spricht inzwischen auch, dass Reste von sieben weiteren HF-Individuen in vergleichbarer Größe gefunden wurden. Leider ist bisher nur ein Schädel bekannt. Inzwischen wurden in mehreren unabhängigen Studien nicht nur ein, sondern jeweils mehrere Gehirne von Microcephalen mit dem Gehirn von HF verglichen; hierbei zeigten sich stets grundsätzliche Unterschiede zwischen HF und den Microcephalen, so dass die Microcephalen-

Theorie zunehmend geschwächt wurde (Sci. 315, 583). Eine endgültige, sichere Entscheidung kann aber wohl nur der Nachweis weiterer cranialer Fossilien liefern.

Die kladistische Position von HF bleibt auch nach der Publikation der neuen Skelettreste unklar. Multiple Foramina mentalia sind ein typisches Merkmal für asiatische HE. Die Unterkieferzähne entsprechen denen der HE/HS-Linie (Ausnahme: P3), die beiden Unterkiefer ähneln sich trotz der Altersdifferenz von 3000 Jahren stark (was ebenfalls gegen Pathologie spricht!), allerdings ähneln beide Unterkiefer stärker jenen früher HE aus Ostafrika und Georgien (Dmanisi) als den HE von China und Java, und die Symphysen ähneln sogar am ehesten AAFAR (und etwas weniger frühen ostafrikanischen HE wie KNM WT-15000 = Junge von Nariokotome). Die Extremitätenproportionen entsprechen ebenfalls am ehesten AAFAR: stämmiger Körperbau, lange Arme, kurze Beine, während das einzige bekannte HE-Skelett (KNM WT-15000) eine Körperform und Beinproportionen ähnlich HS aufwies; davon unterscheidet sich AAFAR durch recht kurze Beine, eine mehr tränenförmige Bruthöhle und ein seitlich glockenförmig aufgebautes Becken. Der Quotient Humerus/Femur von HF ist außerhalb der Spanne des HS, entspricht aber dem von AAFAR und liegt in der Mitte zwischen Schimpanse und HS. Die Beckenform des HF deutet auf eine Thoraxform, wie man sie auch bei AAFAR findet. Auch die Körperproportionen entsprechen AAFAR und unterscheiden sich von allen anderen Homininen, auch von HE. Die Beinknochen sind sehr robust gebaut; der Umfang des Humerus- und Femurschaftes ist größer als bei HS vergleichbarer Körpergröße und liegt beim Femur auf dem Niveau von Schimpansen, beim Humerus mittig zwischen HS und Schimpanse. Der Endocast der Hirnkapsel zeigt dagegen wiederum eine starke Ähnlichkeit mit HE und unterscheidet sich deutlich von HS, Australopithecinen und Schimpansen, während der Enzephalisationsquotient und die Körpergewicht-Hirngewicht-Relationen auf dem Niveau von AAFAR und *Pan* liegen.

Insgesamt können die HF-Funde damit weder zu HS noch zu HE gestellt werden; Zahngröße und Gesichtsmorphologie sprechen aber für eine Einordnung innerhalb von *Homo*. Körperstatur und –proportionen sowie das recht primitive Becken ähneln Australopithecinen, wobei es offen bleibt, ob letzteres auf Konvergenz beruht; jedenfalls ist HF kein allometrisch verkleinerter HE. Einige HF-Merkmale wie die (nur) leicht torquierte Form des Humerus (s.u.) sowie die Form der Ulna finden sich bei keiner bisher bekannten Homininenart.

Es gilt dennoch als unwahrscheinlich, HF direkt von Australopithecinen abzuleiten. Realistischere Kandidaten sind da schon frühe HE wie die Dmanisi-Menschen (1,4 m groß, 665 ccm Hirnvolumen); möglicherweise haben Abkömmlinge dieser frühen HE-Menschen Flores besiedelt und verzweigten dann (auf 106 cm und 380-417 ccm Hirnvolumen). Nach neueren Werkzeugfunden wurde Flores schon vor über 1,0 MA besiedelt (Wolo Sege).

Im Jahr 2006 erbrachten neue Untersuchungen weitere Erkenntnisse: der proximale Anteil der Oberarmknochen, die Schulter und das Schultergelenk unterscheiden sich vom HSS, zeigen aber typische Anklänge an den HE, speziell den Jungen von Nariokotome (der einzige HE, von dem die Schulter erhalten ist). Beim HSS ist der Humerus im Verhältnis zum Ellbogengelenk um 145-165 Grad gedreht; wenn man aufrecht steht, zeigt die Innenseite des Ellenbogens leicht nach vorn; dadurch kann man mit den Händen vor dem Körper arbeiten. Bei HF ist der Humerus nur leicht gedreht; da aber bei HF auch das Schulterblatt etwas anders orientiert war, wurde dieser Unterschied wieder ausgeglichen und der HF konnte die Unterarme ebenso ausrichten wie wir und mit den Händen vor dem Körper arbeiten. Und auch der Junge von Nariokotome sowie die Dmanisi-Menschen hatten einen nur leicht gedrehten Humerus (wie HF); dies ist ein phylogenetisches Signal, das HF mit frühen HE verbindet; allerdings wurde bisher von HF nur *eine* Schulter entdeckt. Die Entwicklung der modernen Schulter erfolgte also in zwei Schritten, wobei HE und HF den ersten Schritt repräsentieren (Sci. 312, 983). Eine nur schwache Torsion

des Humerus verbindet HF mit frühen HE (wie den Dmanisi-Menschen und den Jungen von Nariokotome).

Aber auch neue Untersuchungen des Beckens, das bisher – weil es zerbrochen war und erst rekonstruiert werden mussten – für Australopithecus-artig gehalten wurde, zeigten nun, das die Beckenschaufeln modern gebaut und orientiert sind. Auch dies stützt die Ableitung von HE anstelle von Australopithecinen (Sci. 312, 983).

Im Jahr 2007 ging man daher von einem „Prä-Erectus-Vorfahren“ in Form eines kleinen, kleinhirnigen, primitiven Hominiden aus, evtl. ein gemeinsamer Vorfahr mit dem 2 MA alten HH. Unpublizierte Arbeiten verbinden HF mit frühen *Homo* oder gar mit Australopithecinen, z.B. das Schultergelenk, australopithecus-artige Beinproportionen, Handgelenke und Füße (Tarsalia). Dies alles deutet auf einen Abzweig des HF von der Linie zum HSS vor 2 – 3 MA. Dann aber hätte vor HE schon ein früherer Hominide, also ein Australopithecine oder ein sehr früher *Homo*, Afrika verlassen! Allerdings bestand auch im Jahr 2007 noch kein Konsens, ob der HE sicher als Vorfahr des HF ausgeschlossen werden könne. Verzweigte Inseln sind nämlich häufig pädomorph (so besitzen inselverzweigte adulte Elefanten, Nilpferde und Hirsche kurze Schnauzen und kurze Beine). Zahlreiche Besonderheiten von HF scheinen auf Paedomorphie zu beruhen, z.B. flaches Gesicht, kurze Beine, fehlende Drehung am Oberende der Arm- und Beinknochen. Auch ein Vergleich mit den Dmanisi-Fossilien führte zu der Idee, HF könne als pädomorpher, verzweigter HE interpretiert werden (Sci. 317, 740).

Auch Vergleiche der Außenform des Craniums stellen HF in das Spektrum des HE iwS. und – in geringerem Umfang – HH, aber außerhalb des HS. Die Ergebnisse sprechen für eine Ableitung von frühen HE iwS. aus Ostafrika und /oder Dmanisi oder von HH (PNAS 105, 4650).

Die Anatomie der Füße und unteren Extremität ist sehr primitiv: Füße sehr groß und flach; Gangweise mit sehr hohen Schritten (ähnlich einer Person, die viel zu große Schuhe trägt); schlechter Läufer. Fuß hat 70 % der Länge des (sehr kurzen) Femur (moderner HSS: 55 %); große Zehe verhältnismäßig klein, übrige Zehen vergleichsweise groß; Fuß offenbar nicht gebogen. Die Fußanatomie zeigt Anklänge an 2 – 3 MA alte afrikanische Vorfahren wie HH und sogar AAFAR. Auch der Femur von LB 1 ähnelt demjenigen früher Hominiden. So gesehen könnte HF sogar aus einer noch unbekanntem sehr frühen Emigration aus Afrika hervorgegangen sein (Sci. 320, 433).

DNS konnte bisher nicht aus den Knochen isoliert werden; sofern weitere Knochen gefunden werden, sollen diese unter besonderen Kautelen geborgen werden, um die Chancen auf eine DNS-Extraktion zu erhöhen (Sci. 317, 740; Stand Sommer 2007).

Unklarheit besteht aber neuerdings über das Geschlecht von LB 1; im Vergleich mit anderen isolierten Knochen – die noch kleiner sind - könnte es sich beim Holotypus LB1 doch um einen ausgewachsenen Mann handeln. Der Fuß erwies sich als proportional ungewöhnlich groß.

(Nat. 431, 1055 + 1043 + 1029 + 1087; Sci. 306, 789 + 1116; Sci. 306, 2047 ; Spektr. Wiss. 3/2005 S. 30; Sci. 307, 1386; Sci. 308, 242; Nat. 437, 1012 + 935 + 957; Sci. 310, 208; Sci. 317, 740)

Kenntnisstand 2009:

Im Jahr 2009 wurde der vollständig erhaltene Fuß des Holotyps LB 1 beschrieben. Er zeigt ein eigenartiges Mosaik aus modernen und altertümlichen Merkmalen; die Merkmalskombination lässt sich nicht vom HS ableiten. Zahlreiche ursprüngliche Merkmale, z.T. unterhalb des HE-Niveaus, sprechen dafür, dass HF von einem frühen Menschen auf jeden Fall vor dem voll entwickelten HE abstammt, möglicherweise sogar von HH, einer Zwischenform zwischen HH und HE oder sehr frühen HE. Die modernen Merkmale hängen dann damit zusammen, dass der Fuß zwar gut an den aufrechten Gang angepasst war; allerdings war er weder zum schnellen noch zum ausdauernden Laufen geeignet; so fehlte der energiesparende Federmechanismus, der sich schon bei den 1,5 MA Fußabdrücken von vermeintlichen HE in Kenia findet.

Moderne Merkmale des Fußes: große Zehe parallel zu den anderen Zehen, modern geformte Metatarsale.

Primitive Merkmale: mit 20 cm Länge extrem langer Fuß (70 % der Länge des Oberschenkelknochens; HSS: 55 %); proportional so lang wie bei Bonobos, sogar länger als bei AAFAR; kurze große Zehe; lange gekrümmte robuste seitliche Zehen. Kein energiesparender Federmechanismus beim Laufen (kein medialer Längsbogen), sicher kein guter Läufer. Ähnlich wie mit Schwimfflossen mussten die Beine beim Gehen besonders weit hochgehoben werden.

Fehlendes Mittelfußgewölbe. Die Länge des Fußes insgesamt wie auch die langen, leicht gekrümmten Zehen dürften das Laufen (vor allem ausdauerndes Laufen) behindert und die Laufgeschwindigkeit beschränkt haben (wegen starker Torsionsbelastung der Zehengelenke beim Laufen). (Aber immerhin jagte HF Stegodonten und Komodowarane). Deutliche kinematische und biomechanische Unterschiede zum modernen Fuß trotz guter Anpassung ans aufrechte Gehen. Auch die Osteophyten an einigen Phalangen von LB 1 belegen starke Stressbelastung für die Zehen. Talus intermediär zwischen modernen Menschen und afrikanischen Menschenaffen.

Das Handgelenk ähnelt sogar dem der afrikanischen Menschenaffen. Os trapezoideum mit Pyramidenform (statt Stiefelform beim modernen Menschen) – die Stiefelform verbessert die Kraftverteilung in der Hand bei Fertigung und Gebrauch von Werkzeugen.

Kurzes, stark gebogenes Schlüsselbein.

Becken schalenförmig wie bei Australopithecinen (ab HE Trichterform).

Halsabwärts ähnelt LB1 stärker AAFAR als der Gattung *Homo*!

Ging man bisher davon aus, dass sich der moderne menschliche Fuß mit den kurzen Zehen und hohen medialen Längsbogen für die Erfordernisse des Gehens entwickelt hat, so belegt der primitive Fuß von HF, dass sich eine zum Gehen gut geeignete Fußanatomie bereits etabliert hatte, bevor eine Selektion in Richtung auf ausdauerndes Laufen erfolgte (das vor 1,5 MA bereits etabliert war, wie die Fußspuren aus Kenia belegen).

Auch die Hand ist viel zu primitiv, um *Homo* zugeordnet werden zu können; der Stress-Absorber-Mechanismus, wie er sich beim modernen Menschen, aber auch beim HN findet, war noch nicht entwickelt. Damit erfolgte noch keine effektive Kraftverteilung durch die Handknochen, ausgehend von der Daumenbasis (Sci. 332, 535).

Ein Mosaik aus primitiven und fortschrittlichen Merkmalen findet sich auch an anderen Stellen des Skeletts, die an frühe *Homo* oder Australopithecinen erinnern, z.B. relativ kurze, stark gebogene Clavicula (Scapula dagegen klein, aber modern); gerader Humerus, also keine Torsion zwischen Schulter und Ellenbogen (Hand daher um 90 Grad nach vorn gedreht); affenartiges

Handgelenk; flaches Ilium, relativ kurze Beinknochen, relative schwache Gelenke im Zusammenhang mit den unteren Extremitäten.

Damit scheidet der klassische HE aus Asien als Vorfahr aus. Möglicherweise geht HF auf HH zurück, von dem aber nur wenige Teile des postkranialen Skeletts bekannt sind, das aber soweit bekannt noch stark an Australopithecinen erinnerte. Alternativ könnte er auf einen sehr frühen HE zurückgehen, deutlich unterhalb der klassischen HE Asiens.

Das Gesicht (flach, keine Schnauze, dentale Merkmale) ähnelt dagegen HE. Analysen ergaben, dass der Schädel von HF sowohl von einem verzweigten HH wie von einem verzweigten HE stammen könnte.

Auch das zweite Problem, die überproportionale Verkleinerung des Gehirns, ist erklärbar geworden. Wäre LB 1 ein verzweigter moderner Mensch, wäre (nach klassischen Modellen) bei einem Körpergewicht von 30 kg ein Hirnvolumen von 1100 ccm zu erwarten; wäre er ein verzweigter HE, wäre immer noch ein Hirnvolumen von 500 bis 650 ccm zu erwarten gewesen (im klassischen Modell!). Unerklärbar war bisher die überproportionale Abnahme des Hirnvolumens bei HF relativ zur Abnahme der Körpergröße:

Wenn Säugetiere verzweigen, nehmen Hirngröße und die Größe der Sinnesorgane üblicherweise unterproportional ab im Vergleich zu anderen Skelettproportionen, da Gehirn und Sinnesorgane ihr Wachstum früher abschließen als der Rest des Körpers und daher ein früherer Wachstumsstop für sie geringere Auswirkungen hat.

Untersuchungen an kürzlich ausgestorbenen Arten von Zwergnilpferden (zwei Arten von *Hippopotamus*; nicht verwandt mit dem modernen Zwergflusspferd *Choeropsis liberiensis*, das sich vor 5 MA von der Linie zu *Hippopotamus* abtrennte) in Madagaskar ergaben, dass die Proportionsverschiebungen, die bei Größenveränderungen auf dem Festland gelten, nicht auf Inseln übertragbar sind. Bei den madagassischen Zwergflusspferden nahm die Gehirngröße im Rahmen der Verzweigung um 30 % stärker ab, als es bei Festlandpopulationen zu erwarten wäre. Ähnliche Effekte kannte man schon von mediterranen Zwergelafanten (*Palaeoloxodon falconeri* auf Malta und Sizilien, abstammend von *P. antiquus* auf dem Festland), waren dort aber statistisch nicht so robust (Gehirn 20 % kleiner als Erwartungswert).

(Hinweis: auch bei domestizierten Tieren nimmt die Hirngröße und die Größe der Sinnesorgane ab, auch ohne Abnahme der Körpergröße an sich! Bei HF und den Zwergflusspferden Madagaskars nahm die Orbitagröße aber offenbar nicht ab).

Die relativ stärkere Abnahme des Hirnvolumens bei Inselverzweigungen dürfte damit zusammenhängen, dass das Gehirn einen sehr hohen Energiebedarf hat. In Mangelsituationen wie auf Inseln ist es daher von Vorteil, wenn das Gehirn besonders stark verkleinert wird, um den Energiebedarf zu senken. Berechnungen auf der Basis der Nilpferddaten von Madagaskar ergaben, dass die Hirngröße von HF (417 ccm in LB 1) exakt den (nach den Nilpferdbefunden) erwarteten Proportionen entspricht, also dem Erwartungswert entspricht, wenn man die bei den Nilpferden gefundene Abnahme des Hirnvolumens entsprechend auf das Hirnvolumen früher HE (wie Dmanisi; Frauen: 40 kg; 600 – 650 ccm Hirnvolumen) oder HH (Frauen: klein, vielleicht auch nur 30 kg; kleinstes bekanntes Hirnvolumen von HH: 509 ccm) anwendet.

Fazit: entweder waren frühe HE diverser und anatomisch primitiver als bisher angenommen (Dmanisi, HF-Vorläufer), oder aber eine noch primitivere Art, vielleicht HH, wanderte ihrerseits (entweder zeitlich vor oder gleichzeitig mit HE) aus Afrika aus, hinterließ – außer auf Flores –

bisher aber keine Spuren! Es ist nicht möglich, das Mosaik aus primitiven und fortschrittlichen Merkmalen z.B. am Fuß oder im Skelettsystem im Allgemeinen mit der Inselverzweigung von HSS zu erklären. Bei keinem der verschiedenen Pygmäenstämme finden sich vergleichbare primitive Morphologien, Proportionen und Reversionen.

In dem kleinen Gehirn fällt u.a. die Vergrößerung der Area 10 auf, die mit komplexem Denken zu tun hat und erklären könnte, weshalb auch mit so einem kleinen Gehirn Steinwerkzeuge auf Oldowan-Niveau produziert werden konnten (Nat. 459, 41+81+85; Spektr. Wiss. 4/2010, 64).

Kladistisch steht HF nach einer aktuellen Analyse entweder bald nach HRU (und noch vor HH ieS), oder aber nach HH, aber noch deutlich vor HE. Die Linie zum HF muss also irgendwann zwischen 2,3 MA (HRU) und 1,8 MA (HE) abgezweigt sein! Und da frühe *Homo* (vor HE) auch klein waren (wie z.B. die Dmanisi-Menschen), ist die Kleinheit des HF nicht allein auf Inselverzweigung zurückzuführen, sondern ein ursprüngliches Merkmal seiner Linie, das dann nur noch ggf. durch Inselverzweigung verstärkt wurde.

Dazu passt auch die primitive, Oldowan-artige Werkzeugkultur. Die wenigen ausgeklügelt erscheinenden Werkzeuge könnten Zufallsprodukte bei der Massenanfertigung von Tausenden von Steinwerkzeugen gewesen sein. HF schlug von Felsen in Höhlennähe größere Stücke ab und brachte sie in die Höhle, wo dann kleinere Abschläge erstellt wurden – auf dieselbe Weise wie in Mata Menge auf Flores (880 MA). Die Artefakte ähneln den 1,9 bis 1,2 MA alten Funden aus der Olduvaischlucht in Tansania, die vielleicht von HH stammen. Und auch die Dmanisi-Menschen mit ihren für einen HE recht kleinen Gehirnen arbeiteten nach der Oldowan-Methode.

Kladogramm (zwei Alternativen):

```
--- AAFAR
--- AAFRI
--- HRU
--- HH
--- HF
--- Dmanisi-Menschen
--- HS
--- HE i.e.S.
--- H. ergaster + H. rhodesiensis
```

```
--- AAFAR
--- AAFRI
--- HRU
--- HF
--- HH
--- Dmanisi-Menschen + H. ergaster
--- HE i.e.S.
--- HS + H. rhodesiensis
```

(Spektr. Wiss. 4/2010, 64).

Waren bisher nur die Fußknochen von dem partiellen Skelett LB1 untersucht worden, wurde anno 2013 eine Analyse verschiedener Fußknochen anderer Exemplare aus der Höhle beschrieben; sie sind sogar noch kleiner als die von LB1 und zeigen Merkmale, die man weder bei HS noch bei HN findet, aber zum Beispiel bei Menschenaffen. Die Daten bestätigen die bisherige Annahme, dass es sich bei HF nicht um einen pathologischen modernen Menschen handelt (Nat. 494, 150).

Demgegenüber wurde im Jahr 2014 die Behauptung aufgestellt, es handle sich bei LB1 um einen modernen Menschen mit Down-Syndrom: das Hirnvolumen (mit 430 ml bemessen) entspreche Individuen mit Down-Syndrom aus modernen Populationen dieser Region mit kleinem Körperbau. LB1 verfüge über kraniofaciale und postcraniale Merkmale, die sich nicht bei den anderen (wesentlich fragmentarischer erhaltenen) Individuen der LB-Menschen finden; letztere ähneln modernen Menschen mit kleinem Körperbau aus der Region wie Bewohnern der Andamanen-Inseln, Palau oder Flores. Die bei LB1 gefundenen Merkmale wie Gesichtasymmetrie, kleines Hirnvolumen, Brachycephalie, disproportional kurze Femora, große Plattfüße, Beinproportionen (kurze Ober- und Unterschenkel), Taurodontismus usw. sprechen für Down-Syndrom (bezogen auf die anatomischen Proportionen der HSS der Region), das sich nicht nur bei modernen Menschen findet, sondern auch schon von Schimpansen und Orang-Utans bekannt ist. Etwa 20 Merkmale gelten mit der Down-Hypothese kompatibel (PNAS 111: 11967).

Allerdings fanden sich primitive Merkmale in den Handgelenkknochen und am Unterkiefer auch bei einem weiteren Exemplar (LB 6); auch dieser Unterkiefer ist klein, ohne Kinn und mit Merkmalen, die an > 2 MA alte Australopithecinen erinnern.

Auch im Jahr 2014 stehen sich daher mehrere Hypothesen gegenüber, die eigentlich nur durch neue Knochenfunde aufgelöst werden könnten. Bisher ist nicht einmal klar, wie ausgeprägt der Geschlechtsdimorphismus ausfiel, und ob z.B. ein männlicher HF viel größer und damit eher HE-artiger wäre als die Frau LB1?

Die Inselverzweigung auf HE-Niveau gilt nach wie vor als populärste Hypothese; sie erfordert allerdings eine Reversion zu primitiveren Merkmalen (auf Prä-HE-Niveau, z.B. Handgelenk, Unterkiefer) bei gleichzeitiger Konvergenz zu HSS in Bezug auf Zahngröße und -form.

Eine Ableitung von frühen HE wie den Dmanisi-Menschen verlangt weniger extreme Veränderungen (z.B. geringere Verzweigung) zwischen Ausgangs- und Endform (HF); auch dann wäre allerdings eine Rückentwicklung zu primitiveren Merkmalen hin erfolgt.

Unterkieferknochen, Körper- und Gehirngröße, Handgelenk und Körperform (kurze Beine, Form der Hüftknochen) passen eher zu HH oder Australopithecinen; allerdings erfordert dies (im Vergleich zum HE) dann eine noch viel stärkere Konvergenz zu HS-Merkmalen wie dickem Schädeldach, zurückgezogenem Gesicht und kleiner Zahngröße (Nat. 514: 427).

Stand 2016:

In Mata Menge wurden ca. 700.000 Jahre alte Fossilien (ein Unterkieferfragment, 6 Zähne; von mindestens 3 Individuen) gefunden, die HF sehr ähneln. Die Zähne und der Unterkiefer sind sogar noch etwas kleiner als jene von HF aus Liang Bua. Der Molar (unterer M1) ist primitiver als die Molaren von Liang Bua. Der Lebensraum in Mata Menge war offenes Grasland mit

mäandrierenden Flüssen mit Zwergeliefanten, Riesenratten, Komodowaranen und Süßwasserkrokodilen.

Die Werkzeugkultur von Mata Menge ähnelt derjenigen von Liang Bua, so dass davon auszugehen ist, dass die HF-Menschen von Liang Bua von jenen von Mata Menge abstammen. Die ältesten Werkzeuge von Flores sind 1,01 MA alt (Wolo Sege).

Der Werkzeugsatz aus der 700.000 Jahre alten Schicht, die die Körperfossilien lieferte, entspricht in Größe und anderen Details auch den 110000 Jahre älteren Werkzeugfunden von Mata Menge.

Der älteste Werkzeugsatz aus Flores (mindestens 1,01 MA alt) ähnelt ebenfalls den 0,81 und 0,70 MA alten Mata-Menge-Werkzeugen, mit der einen Ausnahme, dass sich in Wolo Sege auch noch große acheulean-typische „Hacken“ (picks) finden, die allgemein als fortschrittliche Werkzeuge gelten; diese finden sich später dann nicht mehr. Möglicherweise hat der Mangel an Rohmaterial dazu geführt, den Werkzeugsatz und seine Komplexität auf das unbedingt nötige Maß zu reduzieren, oder Klimaveränderungen (trockener) könnten technologische Anpassungen erfordert haben.

Wenn die ältesten Werkzeuge auf Flores (Wolo Sege) von den noch größeren Vorfahren der HF-Linie hergestellt wurden, wäre die Verzweigung innerhalb von 300.000 Jahren erfolgt. Das mag ungewöhnlich schnell erscheinen – Rothirsche auf der Jersey-Insel reduzierten ihre Körpermasse auf 1/6 des Ausgangswertes aber innerhalb von nur 6000 Jahren.

Die Unterkiefermolaren sind zwar primitiver als HF von Liang Bua, aber weiter abgeleitet als die von HH und *Australopithecus* und sprechen damit für eine Ableitung der HF-Linie von frühen asiatischen HE. (Unterkiefermolaren gelten als vergleichsweise gut geeignet, um Beziehungen zwischen Arten zu untersuchen). Der relativ dünne Unterkieferkörper und eine Leiste an einem der Molaren sprechen ebenfalls für eine Assoziation mit dem HE.

Die Argumentation, HF (Liang Bua) könne auch von Menschen auf Prä-HE-Niveau abstammen, ist aber auf postkraniale Fossilien gestützt, und diese liegen aus Mata Menge bisher nicht vor. Die eigenartige Kombination primitiver und fortschrittlicher Merkmale von HF (aus Liang Bua) könnte auch auf einen „Gründereffekt“ zurückgehen, indem die HF-Population aus einer sehr kleinen Gründerpopulation hervorging (die einst Flores erreichte und besiedelte), die aufgrund geringer Individuenzahl nicht mehr repräsentativ war für jene Ausgangspopulation, von der sie abstammte.

Das wahrscheinlichste Szenario besteht daher darin, dass HF von frühen javanesischen HE abstammt (> 1,2 – 0,8 MA), die vor > 1,0 MA Flores erreichten. HE ist seit mindestens 1,2 MA auf Java nachweisbar.

Zum Vergleich:

HH: 118 cm hoch; 33 kg Gewicht; 614 ccm Hirnvolumen

HE (frühe HE Indonesiens): 165 cm hoch; 51 kg Gewicht; 860 ccm Hirnvolumen

HF (Liang Bua): 106 cm hoch; 28 kg Gewicht; 426 ccm Hirnvolumen

(Nat. 534: 189 + 245 + 249).

Auch heute gibt es auf Flores Menschen von kleiner Statur (ca. 1,45 m); es handelt sich um die **Flores-Pygmäen**, die in unmittelbarer Nähe der Höhle leben, in der man den HF fand (Ort Rampasasa). Genetische Untersuchungen von 32 Individuen zeigten aber, dass sie zwar genetische Einflüsse des HN und in geringem Umfang auch vom HD enthalten, aber keine Genomanteile, die auf archaische Linien vor HN/HD zurückzuführen sind. Die Verkleinerung der Körpergröße erfolgte also bei den HS von Flores konvergent zum HF. Auch auf den Andamanen erfolgte eine Selektion hin zu geringerer Körpergröße.

Das Genom der Flores-Pygmäen zeigt eine Mischung aus dem jener Menschen, die vor ca. 50 TA Melanesien besiedelten, sowie Menschen, die vor 4000 - 3000 Jahren sowohl aus Ostasien wie aus Neu Guinea kamen. Der HD-Anteil im Genom beträgt 0,8 %; dies ist höher als in anderen Populationen aus der Inselwelt Südostasiens, aber viel geringer als bei Melanesiern.

Der durchschnittliche Anteil von HN-DNA liegt bei den Flores-Pygmäen bei 47,5 Mb (Ostasien: 54,4 Mb; Melanesier: 40,2 Mb), der Anteil der HD-DNA bei 4,2 Mb (Melanesier: 32 Mb); hinzu treten 1,8 Mb, die sich nicht sicher zu HN oder HD zuordnen lassen. **Dies zeigt gleichzeitig, dass die Einkreuzung der HD östlich der Wallace-Linie erfolgt war**, und dass die HD-Genomanteile später bei den Flores-Bewohnern verdünnt wurden durch Einkreuzung von asiatischen Bevölkerungsgruppen, die keine oder weniger HD-DNA in sich trugen.

Als genetische Besonderheiten tragen die Flores-Pygmäen eine altertümliche Variante des FADS-Genes (Fettsäuren-Desaturase). Diese Enzyme katalysieren die Bildung von langkettigen mehrfach ungesättigten Fettsäuren aus mittellangen pflanzlichen Fettsäurevorläufern. Auch andere südostasiatische Populationen tragen häufig dieses alte Allel, das für eine drastische Veränderung der Ernährungsgewohnheiten bei ihren Vorfahren spricht, die dieses alte Allel positiv selektionierte. Außerdem ist das Genom angereichert mit Allelen, die mit kurzer Körperhöhe einhergehen; diese Allele kommen zwar auch bei anderen Völkern in der Umgebung vor, aber seltener. Die Inselverzwergung beruht demnach auf polygener Selektion ausgehend von der Variationsbreite des Standardgenpools. Es kam also nicht zu neuen Mutationen, sondern im Standardgenpool bereits vorhandene Allele, die mit kleinerer Körperstatur in Zusammenhang stehen, wurden positiv selektioniert (Sci. 361: 511).

Aussterben des HF

Auch wenn die jüngsten Knochenfossilien des HF 60 TA alt sind, weisen Werkzeuge darauf, dass er bis vor 50 TA auf Flores überlebte. Damals erloschen auch *Stegodon florensis*, der Riesengeier *Trigonoceps* und der Riesenmarabu *Leptoptilos robustus*, drei auf Flores bis dahin sehr erfolgreiche Arten. Man vermutet daher einen Vulkanausbruch auf Flores oder umliegenden Inseln als Ursache, wodurch sich das Ökosystem auf Flores veränderte. Man spekuliert, dass zunächst *Stegodon* ausstarb, danach der HF, da *Stegodon* seine Hauptnahrungsquelle darstellte. Riesenmarabu und -geier waren Aasfresser und verloren vermutlich ebenfalls ihre Nahrungsgrundlage. 4000 Jahre später, vor 46000 J, tauchen dann auf Flores Werkzeuge aus Feuerstein (statt Lava) auf. Dabei ist es wahrscheinlich, aber nicht sicher, dass diese auf HS zurückgehen (nach www.antropus.de).

Fossilien von Ratten sprechen andererseits dafür, dass sich die Landschaft zwischen 100 und 60 TA völlig verändert hat und sich aus offenem Grasland (vor 100 TA) ein dichter Wald (vor 60 TA) entwickelte, wohl bedingt durch einen Klimawandel. Zu jener Zeit verschwanden auch Zwergelefanten, Riesenstörche, Geier, Komodowarane. Mit dem Lebensraum der offenen Graslandschaften verschwanden auch die Beutetiere des HF und dieser war nicht in der Lage, sich den neuen Bedingungen anzupassen (nach www.antropus.de 3/19).

hhei-hhei plei

Homo erectus --- Homo sapiens – Übergangsfeld; archaische Homo sapiens (archHS) / Homo heidelbergensis:

Klimatisch ist für diesen Zeitraum relevant, dass es in Südafrika zwischen 1,0 und 0,6 MA trockener wurde, und dass die Variabilität des Klimas zunahm. Als Reaktion auf die Ausdehnung von Eisschilden kontrahierten die feuchteren Zonen zu jener Zeit auf die Gebiete in Äquatornähe.

Die Abgrenzung zwischen späten HE und frühen archHS ist schwierig; es gibt in mehreren Regionen (Afrika, Ostasien, China, Europa) Übergangsformen, die sich nicht sicher zuordnen lassen und auch eine gewisse Mosaikentwicklung erkennen lassen, z.B. in China, wo Teile eines 280.000 J alten Skelettes gefunden wurden, das neben HE-Merkmalen auch an HS erinnernde Merkmale aufweist (Hirnvolumen 1390 ccm). Erschwerend kommt hinzu, dass unklar ist, ob durch Wanderungen Vermischungen zwischen primär isolierten Populationen stattfanden, so dass sich ein recht diffuses Übergangsfeld zwischen HE (iwS.) und dem frühen archHS ergibt:

| | |
|-------------|---|
| 1 MA | <i>Homo</i> -Cranium von Danakil (Afar) mit einer Merkmalskombination von HE und HS (Nat. 393, 458, 1998) |
| (>) 780000: | Atapuerca: primitive Werkzeugkultur; als eigene Art (<i>H. antecessor</i>) beschrieben, evtl. gemeinsame Vorfahren der Linien zum HN und modernen Menschen, d.h. des europ. <i>H. heidelbergensis</i> und des afrikan. frühen archHS (=afrikan. <i>H. heidelbergensis</i>), evtl. aber auch nur blind endende Seitenlinie. Kraniale Merkmale vorsichtig zu interpretieren, da nur ein kindlicher Schädel gefunden wurde. Nach anderer Theorie Nachkommen asiatischer HE im Sinne der Long-journey-Theorie: keine Acheulean-Werkzeuge |
| 600000 | späte HE mit 1000 – 1250 ccm Hirnvolumen |
| 640/550 TA | Übergangsformen zwischen HE ieS und frühen archHS in Afar |
| 600000 | Bodo (Äthiopien): früher archHS bzw. (syn.) afrikan. <i>H. heidelbergensis</i> |
| 600/500 TA | <i>H. heidelbergensis</i> in Mitteleuropa, wahrsch. auf der Linie zum HN (<i>H. heidelbergensis</i> wird mit 600.000– 200.000 J. angegeben; älteste Funde aus Nordafrika; in Europa zwischen 600/500 TA und 200 TA; außerdem in China; in Europa Vorfahr des Neandertalers)
Datierung des Fundes von Mauer sehr uneinheitlich:
783000 – 660000 J (Roots S. 36), 600000 J (Roots S. 75), naA 720000 – 600000 J, naA 560000 – 500000 J;
anno 2010 (2 unabhängige Methoden): 569000 – 649000 J |
| 500000 | „archHS“ in Südengland (Boxgrove) (<i>H. heidelbergensis</i>) |
| ?400000 | Präneandertaler in Italien |
| 400-300 TA | weitere frühe archHS in Ostafrika |
| 400-250 TA | in China Zwischenformen zwischen HE und vermeintlichen (!) „archHS“ |

| | |
|----------------|--|
| 326000+-10000 | Steinheim: „archaischer HS“/ (<i>H. heidelbergensis</i>), naA 250000
(s. Roots S. 314); ca. 1100 ccm |
| 300000 | <i>Homo heidelbergensis</i> in Atapuerca |
| ca. 300000 | letzte Vertreter der früharchaischen HS in Afrika |
| ca. 300000 | Jebel Irhoud, Marokko: früher moderner HS |
| 300/270 TA | „fast-moderner“ oder „spät-archaischer“ HS vom Turkana-See (neueste Datierung 1997, KNM-ER 3884 und 999); Hirnvolumen ca. 1400 ccm, Supraorbitalregion aber ähnlich früheren archHS. Ileret-Schädel schon fast modern, besitzt aber noch einen durchgehenden Wulst über den Augenhöhlen; sog. „früher spät-archaischer HS“ |
| 250000 | Laetoli: spätarchaischer HS (Datierungsspanne: 300000 – 200000) |
| 200000 | ältester vermeintlicher (!) „archHS“ in China (eigene Entwicklung aus lokalen HE?) |
| 200-100 TA | später archHS in Ostafrika |
| 250-100 TA | in Europa Anteneandertaler |
| 195000 +- 5000 | fast moderne Menschen (HSS) von Omo (früher moderner HSS) |
| 160000 | fast moderne Menschen (HSS) von Herto (früher moderner HSS) |
| 150000 | Fund aus dem Sudan, der dem anatomisch völlig modernen Menschen zugeordnet wird (Spektr. Wiss. 3/2003 S. 46) |
| 120000 | moderne HSS in Südafrika (Spektr. Wiss. 3/2003 S. 46) |
| 120-80 TA | erster HSS in Israel (92000 +- 5000 J, Qafzeh);
naA mehrere Funde zwischen 80000 und 120000 in Israel; ein zugeordneter Feuerstein wurde mittels Thermolumineszenz auf 119000 J datiert. Andere Datierungen für HSS in Israel (1993): 100000 +- 5000 J. |
| 70 – ?35 TA | Hochneandertaler in Europa; Hirnvolumen 100 ccm über HSS (wegen der großen Körpermasse aber geringere Enzephalisation) |

Klassifikation der Neandertaler:

- 1) Präneandertaler (?400000, Italien; 300000, Spanien), naA ab 350000 J.

--- bei 280000 J beginnt in Europa das Mittelpaläolithikum, verbunden mit gewissen Unterschieden bei den Steinwerkzeugen ---
- 2)
 - a) Anteneandertaler (250000 bis 100000) (vereinigt Merkmale des HE iwS mit denen des Hochneandertalers)
 - b) Hochneandertaler (100000 bis ?35000):
 - ba) „frühe Neandertaler“: 150000 – 80000, Hirnvolumen 1200 – 1450 ccm, naA „archaischer Neandertaler“ ab 127000
 - bb) „späte Neandertaler“: 80000 – ?35000, 1360 – 1700 ccm, naA stets über 1400 ccm, bei großen Männern > 1700 ccm
 - bc) „klassischer Neandertaler“: anatomisch sehr einheitliche Form des späten Neandertalers vor 75000 bis 40000 J

Nach neueren Vorstellungen vertritt der *H. heidelbergensis* den HE ieS. in Europa und Afrika (vgl. Nat. 388, 1997): *H. ergaster* ist danach gemeinsamer Vorfahr der HE-Gruppe, die sich aus *H. ergaster*, HE ieS (im engsten Sinne in Asien und SE-Asien) und *H. heidelbergensis* in

Europa und Afrika konstituiert; *H. heidelbergensis* leitet sich dabei entweder direkt aus *H. ergaster* (mit Fossilücke von ca. 0,6 MA) oder aus afrikanischen HE (wie Bouri/Dakar Member, 1,04 MA; Danakil, 1,0 MA) ab. In Afrika ist *H. heidelbergensis* zwischen 0,6 (Bodo) und 0,3 MA (Broken Hill) nachweisbar, in Südeuropa (Spanien) evtl. um > 780000 J. (sehr fraglich, da nur kindlicher Schädel und kein Acheulean!), in Mitteleuropa zwischen 0,6 MA (Mauer) und 0,3 MA. Eine Übergangsgruppe archaischer HS ist in Afrika zwischen 0,3 MA (Florisbad) und 0,2 MA (Guomde, Omo) nachweisbar. Offenbar werden neuerdings ältere afrikanische Formen, die früher dem „frühen archHS“ zugeordnet wurden, nun zum afrikan. *H. heidelbergensis* gestellt, oder man könnte sagen, der *H. heidelbergensis* vertritt in Ostafrika den frühen archHS. Dann könnten die europ. *H. heidelbergensis* aber auch auf eine Auswanderung afrikanischer *H. heidelbergensis* zurückgehen, und zu diesem Szenario passt sehr gut, dass mit dem „echten“ *H. heidelbergensis* (ohne die 780000 J. alten Atapuerca-Menschen) erstmals **in Europa** die Acheulean-Kultur assoziiert ist (während die Atapuerca-Menschen noch die Oldowan-Kultur nutzten und daher keine „frische“ Auswanderung aus Afrika repräsentieren dürften, sondern z.B. Nachkommen asiatischer HE im Sinne der Long-journey-Hypothese oder anderer, schon seit längerer Zeit auf Südeuropa beschränkter Populationen).

Auch eine Übersichtsarbeit aus dem Jahr 2009 (PNAS 106, 16022) kommt zu dem Ergebnis, dass die HN wahrscheinlich auf eine Population zurückgehen, die aus Afrika kam, das westliche Eurasien wiederbesiedelte und dabei vor ca. 0,6 MA die Acheulean-Technologie nach Europa brachte. Die Zunahme der Klimaunterschiede zwischen Eiszeiten und interglazialen Phasen könnte dabei eine Rolle gespielt haben (Für die großhirnigen Menschen in Afrika, auf die sowohl der HS wie die Stammlinie der HN in Europa zurückgehen, wird dabei der Name *Homo rhodesiensis* vorgeschlagen).

Verloren sich bisher die Spuren der HS-Vorfahren in Afrika zwischen 1,4 und 0,6 MA, so wurde 1998 ein **1 MA alter Schädel aus Eritrea (Danakil/Afar)** beschrieben, der eine Mischung aus alten und modernen Merkmalen darstellt und darauf deutet, dass Schädelmerkmale von HS früher als bisher angenommen aufgetreten sind. Zeitlich steht er zwischen dem jüngsten *H. ergaster* (1,4 MA), dem „typischen“ HE aus Daka (Bouri; 1,04 MA) und dem ältesten archHS (Bodo, 0,6 MA). Der Schädel ist erstaunlich flach mit größter Breite in der Nähe des oberen Endes (wie beim HS) anstelle des Unterendes (HE). Kranialindex 63,7. Geschätztes Hirnvolumen ca. 750 – 800 ccm. Ober- und Mittelgesicht leicht konkav, auffällige Prognathie in der subnasalen Region. Schmales, kurzes Gesicht; flacher, breiter und kurzer Gaumen. Von vorn gesehen fallen eine substantielle Anhebung der Stirn und das Fehlen des sagittalen Knochenkammes in der Schädelmitte auf.

Insgesamt belegt dieser Schädel, dass zwischen dem afrikanischen HE und dem archHS keine konkrete Grenze besteht (Sci. 280, 1525; Nat. 393, 458; anno 1998); der Schädel wurde daher bisher auch noch keiner bestimmten Art zugeordnet. Immerhin verdeutlicht er, dass sich HS-typische morphologische Merkmale bereits vor 1 MA herauszukristallisieren begannen, d.h. 0,3 MA früher als bisher angenommen.

Funde vom Turkana-See (300/270 TA; Ileret) zeigen erstmals den Übergang vom archHS zum späten archHS, so dass die Übergangsperiode von der HE-Gruppe zum frühen archHS (bzw. afrikan. *H. heidelbergensis* als Synonym für den frühen afrikan. archHS) bei 700000 bis 500000 J anzusiedeln ist und der Übergang vom frühen archHS (*H. heidelbergensis*) zum späten archHS bei 350000 bis 250000 J. Der Übergang vom späten archHS zum modernen HSS muss vor 150000 J abgeschlossen gewesen sein.

Klassifikation der afrikan. Funde aus dem HE-HSS-Übergangsfeld:

fortgeschrittene HE (HE iwS): Tighnif, 700000

frühe archaische HS (z.T. syn. *H. heidelbergensis*): Bodo, 600000; Saldanha, 430000; Nduetu, Sale und Thomas Quarry um 400000; Eyasi um 300000; Kabwe I 299000 +- 25000
späte archaische HS: Ileret (Turkana-See): 300/270 TA (Ileret); Florisbad 260000; Rabat 250000; Eliye Springs and Cave of Hearths 200000; Laetoli 18 und Omo 160000, Singa 140000
früher moderner HS: Jebel Irhoud, ca. 300000 J, Omo, 195000 +- 5000 J.; Herto, ca. 160000 J.
moderner HS: Omo I, 130000; Klasies und Mumba XXI 120000; Border Cave, Klasies und Dar-es-Sultane ca. 100000 J

Unklar ist, ob HE (ieS) jemals das eigentliche Europa erreicht hat (evtl. Ausnahme: Ceprano/Italien, 0,8-0,9 MA, evtl. nur 0,7 MA) oder ob die europäischen Funde, die ab ca. 0,6 MA auftreten (z.B. Mauer/Heidelberg), bereits (als europ. *H. heidelbergensis*) auf der Linie zum HN stehen.

Situation in Sibirien: Wahrscheinlich lebten in Europa nördl. der großen Gebirgsketten vor 0,6 MA noch nicht dauerhaft Menschen (vermutlich nur vorübergehende Besiedlung: Happisburgh; Pakefield; Umgebung von Koblenz; Sarstedt). In **Sibirien** auf 61 Grad nördl. Breite dagegen massenweise Steinwerkzeuge, aber ohne tierische und menschl. Fossilien. Unklar, ob sie auf HE zurückgehen, der zur gleichen Zeit 2500 km weiter südlich in China lebte. Klimaindikatoren fehlen ebenfalls. Sollte es dem rez. Klima entsprochen haben, würden damit ganz überraschende Fähigkeiten des HE zu verbinden sein (dem die Werkzeuge vermutlich zuzuordnen sind): spezielle Kleidung wie Halbhandschuhe, Stiefel; Feuerkontrolle, Überlebensstrategien für den Winter. Neuere Datierungen sprechen allerdings für ein Alter der Werkzeuge von lediglich > 260000 J, höchstens 370000 J (naA zwischen 240000 und 366000 J). Immerhin baute auch HE bekanntermaßen schon Hütten und unterhielt Feuerplätze. Der HSS hat erst vor ca. 25000 J die 60-Grad-Grenze nördl. Breite überschritten.

Im Nordosten Chinas (Jinniushan) lebten vor 260000 J archaische *Homo* (Merkmalsmix aus HE und HS), die recht groß waren (größtes Fossil eines weiblichen Menschen!) und Körperproportionen (Körperhöhe relativ zu Körperbreite; relativ kurze Beine) aufwiesen, die für kälteadaptierte Populationen typisch sind.

Gewicht 78,6 kg, Hirnvolumen 1330 ccm (zweitgrößtes weibliches Menschenfossil: Grotte du Prince, 100 TA, ca. 74 kg).

Die Körpergröße ist angesichts des Klimas der Fundstelle (40. Breitengrad) im Mittelpleistozän nicht überraschend; *Homo* erreichte sein Größenmaximum im M-Pleistozän und musste sich im Körperbau an das kalte Klima anpassend, weil die Technologie noch nicht so fortgeschritten war wie in späteren Zeiten (d.h. Anpassung durch Körperbau statt Technologie).

Der Enzephalisationsquotient (4,15) der Frau von Jinniushan ist typisch für das späte Mittelpleistozän (PNAS 103, 3552). Flaches, breites Gesicht; gewisse Ähnlichkeit mit Dali (graziler als Dali, Supraorbitale dünner als Dali, Hirnvolumen größer, evtl. als Folge von Geschlechtsdimorphismus; Dali ebenfalls mit breitem, flachen Gesicht).

Allgemein gilt, dass archaische Frauen sowie HN-Frauen modernen Frauen stärker ähnelten als archaische Männer bzw. HN-Männer modernen Männern (Wikipedia: Jinniushan).

hant-hant

Homo antecessor-Problem:

Die mind. 780000 J alten Funde aus **Atapuerca (Gran Dolina)** werden nach einer stark umstrittenen Theorie als Vorformen des *H. heidelbergensis* aufgefaßt, aber als eigene Art (*A. antecessor*) beschrieben, die den letzten gemeinsamen Vorfahren des HN und HSS darstellen soll. In Europa entwickelte sich *H. antecessor* nach einer Hypothese zum typischen *H. heidelbergensis* (0,6 – 0,3 MA, vor 300000 J. auch in Atapuerca), der dann zum HN überleitet (es ist aber eher plausibler, dass *H. heidelbergensis* in Afrika entstanden und dann nach Europa eingewandert ist).

Ein Zahn von *H. antecessor* aus der Fundschicht TD 6 von Gran Dolina/Atapuerca wurde mit zwei verschiedenen direkten Methoden inzwischen auf 772 – 949 TA datiert.

Eine Hypothese vermutet, dass sich *H. antecessor* in Afrika aus *H. ergaster* entwickelt haben und sich dann vor grob 1 MA in Afrika ausgebreitet haben könnte, aber auch nach Südeuropa.

Der *H. antecessor* selbst soll sich also direkt vom *H. ergaster* ableiten, da er durch einzelne Merkmale deutlich vom HE ieS unterschieden ist. Allerdings steht diese direkte Ableitung bisher auf schwacher Datenbasis (Wurzelanatomie der Prämolaren). Eine Ableitung aus afrikanischen fortgeschrittenen HE ist damit keinesfalls ausschließbar, wogegen allerdings die primitive Werkzeugkultur spricht. Nach dem zunächst präferierten Modell ist der HE ieS. (d.h. der asiatische HE) aus frühen *H. ergaster* abzuleiten, der *H. antecessor* eine fortgeschrittene, spätere Entwicklung aus *H. ergaster* kurz vor dessen Erlöschen vor 1,4 MA.

Merkmale, die den *H. antecessor* von *H. ergaster* und HE (ieS) unterscheiden: hoher, oben konvex begrenzter Schläfenknochen, graziler Unterkieferkorpus ohne alveoläre Prominenz, deutliche Gehirnxpansion, vollständig moderne Mittelgesichtsanatomie.

Merkmale, die *H. antecessor* mit *H. ergaster* verbinden: Wurzelsystem der unteren Prämolaren, bucco-linguale Expansion der vorderen Unterkieferzähne; Position der Linea mylohyoidea.

Merkmale, die *H. antecessor* mit *H. ergaster* und *H. erectus* verbinden: diverse Zahnmerkmale unterer Eckzähne und Prämolaren; daneben gibt es auch zwei primitive Merkmale (doppelbogiger supraorbitaler Torus, Styloidfortsatz), die bei HE (ieS) abgeleitet werden.

Da *H. antecessor* mehr Merkmale mit modernen HSS als mit europ. *H. heidelbergensis* teilt, hatte man zunächst vermutet, er könne an der Stelle der Dichotomie zum HN und HSS stehen. Die Anatomie des Mittelgesichts entspricht exakt den Erwartungen an den letzten gemeinsamen Vorfahren; Stirn und Unterkiefer sind dagegen noch primitiv. **Allerdings handelt es sich um einen juvenilen Fund, was die Aussagekraft einschränkt.** Das Mosaik aus primitiven und fortgeschrittenen Merkmalen unterscheidet den Fund von *H. heidelbergensis*, so dass die zunächst vorgeschlagene Einordnung zu *H. heidelbergensis* nicht beibehalten werden konnte.

Dieses gesamte theoretische Szenario steht aber unter erheblichen Vorbehalten; erstens sind keine adulten Schädel von *A. antecessor* bekannt, zweitens benutzte er noch die primitive Oldowan-Technologie, was gegen eine relativ kurzfristige Auswanderung aus Afrika spricht. Vermutlich handelt es sich eher um eine Seitenlinie oder den Endpunkt einer früheren Auswanderungslinie (long-journey-Hypothese), während die *H. heidelbergensis* aktive Jäger waren, die "frisch" aus Afrika in Europa eingewandert waren; evtl. repräsentiert Gesher in Israel (790000 J) diesen Auswanderungsschub.

In diese Richtung geht auch eine Untersuchung des ATD6-96 Unterkiefers von Atapuerca (Gran Dolina), der nach Größe und Form (sehr grazil) eher an entsprechende Funde aus Ostasien anknüpft (insbesondere an Zhoukoudian – Level 1, ca. 0,8 MA) und keine Beziehungen zu nord- und ostafrikanischen Unterkiefern aus diesem Zeitraum zeigt. Der Unterkiefer stammt wohl von einer erwachsenen Frau. Daneben zeigt auch das partielle Cranium Nanjing I (Mittelchina; ca. 0,6

MA) ähnliche Mittelgesichtsmerkmale wie die Atapuerca-Menschen. Möglicherweise haben die Atapuerca-Menschen und die etwas jüngeren chinesischen Funde einen gemeinsamen Vorfahren mit moderner Mittelgesichtsmorphologie und grazilem Unterkiefer. Ggf. ist auch das Ceprano-Calvarium (1057 ml Hirnvolumen) zu *H. antecessor* zu stellen (s.u.).

Dagegen zeigen die Atapuerca-Menschen in ihren Unterkiefermerkmalen keine Apomorphien der Linie des *H. heidelbergensis/HN*. Die letztgenannte Linie mit ihren robusten Unterkiefern und weiteren spezifischen Merkmalen stammt wahrscheinlich direkt aus Afrika. Die jüngeren Funde von Atapuerca (Sima de los Huesos, 430 TA) gehören zu *H. heidelbergensis* iwS. und sind mit Acheulean-Technologie verbunden. Die frühe Population Europas wurde also im M-Pleistozän durch eine andere Population, die offenbar „frisch“ aus Afrika kam (z.B. Arago, Atapuerca-Sima de los Huesos, Boxgrove, Mauer, Petralona) ersetzt oder genetisch absorbiert. Letztendlich bleibt die phylogenetische Position der Gran-Dolina-Homininen aber unklar, bis weitere Funde aus diesem Fundgebiet und gleichalter Homininen aus anderen Regionen vorliegen. Problematisch ist der Befund, dass einerseits beim *H. antecessor* Ähnlichkeiten zum HS (unter Ausschluss der Linie *H. heidelbergensis/HN*) bestehen, andererseits zu ostasiatischen etwa gleich alten oder etwas jüngeren *Homo* (PNAS 102, 5674), was aber auch damit zusammen hängen kann, dass es sich bei Atapuerca um einen kindlichen Schädel handelt.

(s. unten unter „Homo heidelbergensis“ unter „Sima-de-los-Huesos-Menschen“)

Bemerkenswert ist, dass – wie Mikro-CT-Untersuchungen eines juvenilen Unterkiefers des Levels TD6 von Gran Dolina belegen – die Zahnentwicklung bereits verzögert verlief: die Entwicklung des Molarenfeldes blieb im Vergleich zum Frontzahnfeld zurück, der M1 brach zwischen 5,3 und 6,6 Jahren durch (d.h. im Spektrum des HSS), was auf eine verlängerte Kindheit (ebenfalls in der Variationsbreite des HSS) deutet – die Verlängerung der Kindheit ging also offenbar der Entstehung der neuroanatomischen Grundlagen für die besonderen kognitiven Fähigkeit des HSS voraus (PNAS 107, 11739).

Strittig ist weiterhin, ob die *H. heidelbergensis* von *H. antecessor* abstammen. Möglicherweise ist *H. antecessor* ohne Nachkommen ausgestorben. Auch eine Ableitung von den Dmanisi-Menschen wird für möglich gehalten (long-journey-Hypothese). Es gibt auch sehr konkrete Hinweise, dass *H. antecessor* Kannibale gewesen sein dürfte (Knochen schwer beschädigt und zerbrochen, vermischt mit Knochen diverser anderer Tierarten und Steinwerkzeugen; identische Schnittspuren an homininen und nicht-homininen Knochen, z.B. durch Hacken, Kratzen, Schneiden mit Steingerät. Keine Anzeichen für spezielle z.B. rituelle Behandlung).

Das 1,2 MA alte Unterkieferfragment von Sima del Elefante (Spanien) wurde provisorisch zu *H. antecessor* gestellt und wäre damit dessen erster Nachweis (www.antropus.de).

Eine Studie an 14 neu entdeckten *antecessor*-Zähnen aus der TD6.2-assozierten Schicht von Gran Dolina sowie Micro-CT-Untersuchungen an in den bereits bekannten Kiefern noch versteckten (nicht durchgebrochenen) Zähnen fand (a) mehrere für *Homo* primitive Merkmale neben (b) Merkmalen, die für früh- und mittelpleistozäne eurasiatische Menschen spezifisch sind (sich also nicht in Afrika finden). Einige dieser Merkmale blieben bei mittelpleistozänen Europäern erhalten und wurden dann zu typischen Merkmalen der HN. Dagegen fanden sich keine Synapomorphien mit den Zahnmerkmalen moderner Menschen. Gleichzeitig bestehen eindeutige Unterschiede zum asiatischen HE, was die taxonomische Eigenständigkeit von *H. antecessor* rechtfertigt. Er könnte daher zu jener Ausgangspopulation gehören, auf die HN, HD und HS zurückgehen (J Hum Evol. 127: 93).

Ceprano-Cranium (800 – 900 TA): morphologische Merkmale sprechen für eine Mittelstellung zwischen *H. ergaster* und jüngeren *H. heidelbergensis* / *H. rhodesiensis*, insbesondere afrikanischen *H. heidelbergensis*, aus denen dann später der HS hervorging. Sofern Werkzeugfunde dem Ceprano-Menschen zugeordnet werden können, nutzte er wie die Atapuerca-Menschen nur die Mode-I-Technologie. Da das Cranium nicht direkt mit den Resten der Atapuerca-Menschen verglichen werden kann, bleibt offen, ob der Ceprano-Mensch zu *H. antecessor* gestellt werden kann (PNAS 98, 10011).

Proteom-Studie (Zahnschmelz): Die Analyse des Proteoms von *H. antecessor* aus Spanien und HE von Dmanisi zeigte, dass *H. antecessor* im Vergleich zu den Dmanisi-Menschen näher zu der Linie zu HN, HD und HS steht und eine nahe Schwestergruppe der Linie zu (HS + HD + HN) darstellt. Das modern wirkende Gesicht von *H. antecessor* stellt damit ein Merkmal dar, das schon recht früh in dieser *Homo*-Linie entstand, und die Gesichtsmorphologie des HN ist dann abgeleitet. Nicht das Gesicht des modernen Menschen, sondern das des HN stellt damit den abgeleiteten Zustand dar (WELKER F et al., Nature 2020).

hhei-hhei

Homo heidelbergensis:

Es besteht kein Konsens, ob man *H. heidelbergensis* als eine rein europäische Art (mit einem frühen Fund aus Israel) definieren soll, die zwischen afrikanischen HE/*H. ergaster* einerseits und dem HN, HD bzw. (HN+HD) andererseits steht, oder ob auch die afrikanischen Funde zwischen HE/*H. ergaster* und *H. sapiens* dem *H. heidelbergensis* zuzuordnen sind; alternativ werden diese gelegentlich als *H. rhodesiensis* ausgewiesen.

Zum *Homo heidelbergensis* sensu stricto (auf Europa beschränkt als Vorläufer des HN) zählen u.a. die Funde von Mauer, Boxgrove, Bilzingsleben, Vertesszolas, Arago, Steinheim, Sima de Los Huesos (430 TA), Petralona sowie die jüngeren Funde von Atapuerca [0,3 MA]; zu den „afrikan. *H. heidelbergensis*“ (syn. früher archHS) die Funde von Bodo, Broken Hill 1 und Dali. Auch für Asien (China) werden Funde von *H. heidelbergensis* neuerdings angegeben (Yunxian). So wurde im Jahr 2018 von einem bereits 1933 gefundenen Schädel aus China berichtet, der eindeutig zu HHEI gehören soll, aber bisher nicht eingehend beschrieben wurde.

Vorkommen in Europa: Deutschland, Frankreich, Griechenland, Spanien, England, Italien

Die Angaben, wann der *H. heidelbergensis* auftrat, variieren stark; die Spanne des Auftretens reicht von 1,0 bis 0,6 MA (d.h. manchmal werden afrikanische HE mit relativ modernen Merkmalen schon ab 1,0 MA zu *H. heidelbergensis* gestellt; z.B. Danakil), auf jeden Fall aber 0,6 MA (sowohl in Afrika – Bodo – wie außerhalb Afrikas, z.B. Mauer). Aufgrund des Status als Chronospezies ist es auch unklar, ab wann nicht mehr vom *H. heidelbergensis* die Rede sein kann; jüngste *H. heidelbergensis* sollen bis 150 TA „jung“ sein (Nat. 468, S.9 nennt als Spanne für *H. heidelbergensis* sogar 0,6 bis 0,1 MA, während der HN ab 0,25 MA angegeben wird).

Der Holotyp (Mauer; Datierung anno 2010: 569000 – 649000 J) zeigt eindeutige Neandertalermerkmale, Zahnform und –morphologie unterscheiden sich überhaupt nicht mehr vom HN. Andererseits werden die neandertaliden Merkmale des Mauer-Unterkiefers aber auch konsequent zurückgewiesen (Sci. 344: 1358).

Anatomisch unterscheidet sich der *H. heidelbergensis* vom HE z.B. in der Gesichtsmorphologie; die Wangenknochen verlaufen sehr eben von den Seiten nach vorn (anders als beim HE). Gehirngröße von *H. heidelbergensis* bei 1160 ccm (1000 – 1300 ccm) bei ca. 1,5 m Körpergröße und 50 – 60 kg Gewicht. Wegen des groben Gesichts wohl noch nicht zu einer feinen Mimik fähig; dafür massive Überaugenwülste mit vermutlich starken Augenbrauen, die evtl. eine zentrale Rolle in der Mimik spielten. Massiger Ober- und Unterkiefer mit kräftigem Gebiss. Starker Zahnverschleiss (? Kauen von Häuten erlegter Tiere). Ca. 350000 J alte in Knochenoberflächen eingravierte Ritzlinien (Bilzingsleben) könnten die ältesten Zeichnungen (Gravuren) darstellen (glatt polierter Schienbeinknochen eines Waldelefanten mit mehreren parallel eingravierten Linien); die Gravuren sind aber weniger komplex als die zweitältesten Gravierungen aus der Blombos-Höhle Südafrikas (99000 J). Andernorts Ockergebrauch (Körperbemalung?). Da der *H. heidelbergensis* ein aktiver Jäger war – schon vor 0,5 MA, vgl. Boxgrove! -, musste er auch sprechen können. Menschen konnten wegen der körperlichen Überlegenheit der Tiere nur koordiniert jagen; Jagd beim Menschen setzt daher grundsätzlich Sprache voraus!

Holotyp (Mauer): primitiver als HN; archaische Merkmale: Kinnregion; fliehendes Kinn; großer, breiter Unterkiefer; sehr kräftige Kaumuskulatur, sehr breiter aufsteigender Unterkieferast, kaum Mulde zwischen Processus condylaris und Proc. coronoideus; gleichbleibende Höhe des Unterkieferkörpers. Alter laut Roots S. 309: 0,6 MA. Ältestes Fossil eines Menschen in Deutschland (!) und nördlich der Alpen (Sarstedt ist aber wahrscheinlich noch älter!).

Lebenserwartung: Ein „*H. heidelbergensis*“ von Sima de los Huesos (SH Pelvis 1) erreichte ein Alter von > 45 Jahren. Fast komplettes Becken erhalten; dies entspricht dem primitiven Zustand in *Homo*, ein Indiz für Geschlechtsdimorphismus in der Form des Beckens und recht schwierige Geburten. (Hinweis: inzwischen werden die Sima-de-los-Huesos-Menschen nicht mehr als HHEI betrachtet, sondern als früher Vorläufer des HN).

Weniger ausgeprägte sagittale Biegung der Wirbelsäule bei *H. heidelbergensis* und HN im Vergleich zu HSS. Ältestes postkraniales Fossil eines gealterten Individuums in der *Homo*-Linie (PNAS 107, 18386).

Bereits die Funde von Boxgrove/Südengland, wo neben Menschenfossilien auch massenweise Steinwerkzeuge gefunden wurden, deuten einerseits auf eine fabrikmäßige Massenfabrikation von Steinwerkzeugen; andererseits deuten Werkzeugspuren an den Knochen darauf, dass die Tiere in aktiver Jagd erlegt wurden (wie auch die Wurfspeere von Schöningen). **In der aktiven Jagd unterscheidet sich der *H. heidelbergensis* von allen früheren Menschen, die eher Aasfresser waren.** Andererseits erforderte das Klima in Europa einen hohen Fleischkonsum, stand in den langen Wintern doch keine Pflanzennahrung zur Verfügung. Als Aasesser hätten die frühen europäischen Menschen aber die Konkurrenz der großen Wildtiere fürchten müssen, die damals in Europa lebten; Zeitgenossen des *H. heidelbergensis* waren Wölfe, Löwen, Leoparden, Tüpfelhyänen, Braunbären, Höhlenbären, 2 Elefantenarten. Ihnen blieb letztlich keine Alternative zu aktiver Jagd.

In Spanien wurden Tiere in Sümpfe (als Falle) getrieben (wo sie natürlicherweise nicht lebten) (Treibjagd). Mit den 9 hölzernen Wurfspeeren aus Schöningen wurden offenbar Wildpferde

erlegt; die Speere sind über 2 m lang, aus Stämmen kleiner Fichten geschnitzt, am unteren Ende (nicht – wie zu erwarten – am oberen Ende!) angespitzt, weil das Holz dort härter ist (nur ein einziger Speer stammt von einer Kiefer). Die Wurfspeere waren so ausbalanciert gearbeitet wie heutige Sportspeere (echte Präzisionswaffen) (Schöningen; nach neueren Datierungen aber nur 310000 J. oder noch etwas jünger).

Nachbauten der Schöninger Speere (mit Faustkeilen erstellt) zeigten, dass diese über 20 m weit geworfen werden könnten, ziemlich präzise ihr Ziel trafen und die Durchschlagskraft ausreichte, auch große Tiere zu töten (nach www.antropus.de, 1/19).

Die Werkzeugspuren an den Beutetierknochen von Boxgrove (0,5 MA) belegen, dass die Beutetiere sachkundig und vollständig zerlegt wurden. Hier wurde bereits ein Nashornschulterblatt mit einem kreisrunden Loch gefunden, das von einem Wurfspieß stammen könnte, fast 200.000 J vor Schöningen.

Aus der Größe des Hirnvolumens und der Korrelation zwischen Hirnvolumen und Durchbruch der ersten bleibenden Zähne (beim Schimpansen mit 3 J., beim HSS mit 6 J., bei *H. heidelbergensis* mit 5 – 6 Jahren) lässt sich eine lange Kindheit für *H. heidelbergensis* ableiten; eine lange Kindheit erfordert aber entsprechende Fürsorge und damit familienähnliche Verbände: das Fleisch wurde voll ausgenutzt, die Jagdbeute mit Artgenossen geteilt. Es bestanden also gegenseitige Beziehungen und Bindungen.

Von *H. heidelbergensis* sind Faustkeile bekannt, die einerseits so groß und schwer sind, dass sie für ihre Zweckbestimmung gar nicht geeignet waren, andererseits auch viel stärker bearbeitet und behauen waren als für ihre Funktion erforderlich. Bei diesem Werkzeug kann es sich nur um ein Demonstrationsobjekt oder Statussymbol gehandelt haben: dies belegt aber das Vorhandensein von Kommunikation und Sprache!

Die umfangreichen, gut erhaltenen *Heidelbergensis*-Funde von Sima de los Huesos bei Atapuerca (430 TA) weisen eine signifikant geringere Enzephalisation als HN auf (Atapuerca: 1125 – 1390 ccm, letzteres bei einem geschätzten Körpergewicht von 95 kg; der Enzephalisationsquotient beträgt zwischen 3,0 – 3,1 für das kleinste Cranium bis 3,7 – 3,8 für das größte Cranium; zum Vergleich: HSS 5,3 – 5,4; HN 5,0 ± 0,2). Demgegenüber erreicht das Hirnvolumen eines *H. heidelbergensis* aus Griechenland absolut gemessen fast die Ausmaße des HSS, allerdings bei größeren Körpermaßen und somit relativ geringerer Enzephalisation als beim HSS.

Die taxonomische Stellung von *H. heidelbergensis* bleibt umstritten, und selbst das Taxon als solches wird infrage gestellt (Sci. 345: 129). So ist offen, ob der Übergang von kleinhirnigen HE zu großhirnigen Homininen (mit ca. 1200 ccm) mehrfach unabhängig erfolgte, oder aber in Form einer einzigen, über drei Kontinente verbreiteten, intermediären Art (wie *H. heidelbergensis* aus Europa, Afrika und Asien)? Oder ob *H. rhodesiensis* in Afrika eine separate Art darstellte, die zum HSS führte?

Ein Teil der taxonomischen Probleme rührt aber auch daher, dass der Holotyp nur ein Unterkiefer (Mauer) ist und man eigentlich ein Typusexemplar benötigt, das sowohl Ober- wie Unterkiefer umfasst. Immerhin zeigte der Vergleich von 34 HE-Schädeln und 11 vermeintlichen HHEI-Schädeln, dass sich letztere tatsächlich von ersten ableiten und Ähnlichkeiten (starke Überaugenwülste, große Gesichter, abgeflachte Stirnknochen) nicht auf Konvergenz zurückgeführt werden können. Und aus Arago sind sowohl Unterkiefer wie Schädel erhalten; die Unterkiefer ähneln jenem von Mauer, die Schädel aber jenen anderer HHEI, so dass die Arago-Funde eine Verbindung zwischen dem Unterkiefer von Mauer und den HHEI-Schädeln aus

anderen Kontinenten darstellen könnten und damit das multikontinentale, monospezifische Konzept von HHEI bestätigen könnten (Sci. 345: 129).

Auch im Jahr 2018 blieb die Rolle des HHEI unklar (eigene Art oder Unterart des HE? Lebte er nur in Europa oder auch in Afrika und Asien?). Das Gehirn war größer, Gesicht flacher, Körperbau kräftiger, bessere Waffen und Werkzeuge als HE.

Anatomisch ähnliche Funde aus China (Dali, Jinniushan, Yunxian), Südafrika und Ostafrika (Sambia, Äthiopien) sprechen gegen die Annahme, dass der HHEI eine isoliert europäische Entwicklung sei. Man vermutet inzwischen, dass er in Afrika entstand und sich dort vor > 600 TA in zwei Linien aufspaltete, von denen eine nach Europa auswanderte (Vorfahren von HN und HD) und die zweite in Afrika blieb und sich dort zum HS entwickelte.

Es muss demnach eine Übergangsform zwischen dem afrikanischen HE und dem europäischen HHEI gegeben haben, vielleicht *Homo antecessor* aus Spanien. Hierzu würden auch der 900000 J alte Schädel aus Italien (*H. cepranensis*), die 800 TA alten Fußspuren von Happisburgh und 700 TA alte Werkzeuge aus Großbritannien (Pakefield bei Lowestoft) sprechen.

Im Jahr 2019 verschoben sich allerdings die Auffassungen, vor allem aufgrund der Neubearbeitung der Zähne der Sima-de-los-Huesos-Menschen. Es wird zunehmend unwahrscheinlicher, dass HHEI der Vorfahr des HN war. Dafür hatte der HHEI zu viele archaische Merkmale (die dem HN komplett fehlen), und ein fließender Übergang vom HHEI zum HN ist anatomisch nicht darstellbar. HN und HS müssen von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, der bereits deutlich moderner war als der HHEI (Europa), *H. rhodesiensis* (Afrika) oder *H. pekinensis* (Asien). Den HHEI betrachtet man daher eher als eine archaische Menschenart, die Europa einige Zeit dominierte, aber ausstarb, als sich der HN ausbreitete (nach www.antropus.de 5/19).

Prezletice (Prag-Ost):

Hinweise auf einen 600000 J alten Hüttenbau (ältester Hüttenbau Europas) in Form eines ovalen Walls aus Steinen und Lehm, mind. 30 cm hoch und 60 cm breit; Maße der Hütte: 3 x 2 m, schmaler Eingang. Der Platz, an dem die Hütte errichtet wurde, war an drei Seiten von steilen Felsen und an einer Seite teilweise von einem Seeufer begrenzt. Vor der Hütte eine Feuerstelle mit zahlreichen Steinwerkzeugen und Knochenabfällen der Jagdbeute (PROBST 2002 S. 184).

Bilzingsleben:

Alter: nach divergierenden Angaben 370000 bzw. 350000 – 400000 J, aber auch nur 320000 J laut Roots S. 72. Anno 2000 und 2004 von der Forschungsstelle Bilzingsleben aber als HE mit großer Ähnlichkeit zu *Sinanthropus*, also Pekingmenschen, sowie Javamenschen, Arago II und XIII, sowie OH 9 aus der Olduvai-Schicht publiziert!, als *H. e. bilzingslebenensis* bezeichnet; insgesamt werden die Funde mal als *H. heidelbergensis*, mal als HE, mal als später Prä-Neandertaler klassifiziert. Dies mag damit zusammenhängen, dass die Menschen in Europa in diesem Zeitraum eine große morphologische Variationsbreite aufwiesen; erkennbar ist das besonders an den *H. heidelbergensis* von Atapuerca: da dort Reste von ca. 30 Menschen gefunden

wurden, lassen sich für diese Fundstelle eher Aussagen zur Variabilität treffen: große Variationen im Skelettaufbau, mal graziler, mal robuster. Das Alter dieser Funde wird inzwischen mit 430 TA angegeben. Diese Variabilität mag erklären, warum die europäischen Funde aus diesem Zeitraum so schwierig zu klassifizieren sind und auch die Menschen von Bilzingsleben (dort Reste von 5 Schädeln) so unterschiedliche Interpretationen erfahren (s. Roots S. 75). Da es sich nur um kleine Schädelteile handelt, könnten die Schädel der Verstorbenen bereits damals eine solche Behandlung erfahren haben wie später bei den HN (z.B. Ochtendung). In Bilzingsleben wurden die Schädel der Ahnen möglicherweise gezielt zerschlagen und auf der Fundstelle verstreut.

Hirnvolumen > 1000 ccm, lang gestreckter Schädel mit zeltartigem Querschnitt, leicht angedeuteter Scheitelkiel, mächtige Überaugenwülste.

Aufteilung des Lagerplatzes von Bilzingsleben in Wohn- und Arbeitszonen; das Lager lag an einem Bach in der Nähe eines kleinen Sees und wurde dann nach einiger Zeit auf ein höheres Ufer verlegt, als der Seespiegel anstieg.

Sehr feine grazile Steinwerkzeuge; große Ambosse zum Aufschlagen von Elefantenknochen; echte Siedlung mit kreisförmigen Wohnhütten. Hütten von Bilzingsleben (3 Stück): 3 – 4 m Durchmesser, basal Steine in ovalen bis kreisförmigen Ringen angeordnet mit einer Aussparung nach Südosten (windabgewandte Seite), vor den Öffnungen Spuren von Feuerstellen. Wahrscheinlich waren die Wände der Hütten aus Ästen und Zweigen geflochten und am Grund mit schweren Steinen und Knochen stabilisiert; an den Außenseiten waren größere Gerätschaften aus Knochen, Stein, Geweih deponiert. Vor den Hütten lagen die Aufenthalts- und Arbeitsplätze der Bewohner mit zugehörigen Feuerstellen; Hitzespuren an Geröllen deuten darauf, dass mit diesen heißen Steinen Lebensmittel gedünstet wurden. Abgesehen von diesen „intimen“ Feuerstellen (=1. Arbeitsbereich) gab es dann vor den Hütten einen größeren, wohl gemeinsamen (2.) Arbeitsbereich in Form eines Halbkreises, 5 bis 8 m breit, mit etlichen Arbeitsplätzen (Werkstattzone) zur Herstellung und Nutzung von Gerätschaften aus Feuerstein, Geröll, Knochen und Geweih, wobei auch eine Spezialisierung der Arbeitsplätze erkennbar ist, so einige speziell für die Holzbearbeitung, u.a. wahrscheinlich auch für Lanzen und Speere. Ein weiterer (3.) Arbeitsbereich erstreckte sich in ganzer Länge des Terrassenufers mehrere Meter breit direkt am See entlang und diente dem Zerlegen von Tieren (die Menschen lebten weitgehend von Großwildjagd) sowie für Arbeiten, die Wasser erforderten. Die Abfälle aller Art, vor allem Tierknochen, landeten haufenweise im Wasser des breiten Schwemmfächers des Baches. Eine vierte Werkstattzone lag im südlichen Teil des Platzes zum Röhrichtsaum des Sees hin; mehrere Stellen dieser Flächen waren mit großen Steinen gepflastert; darauf waren große Travertinblöcke deponiert, die als Arbeitsunterlagen dienten; neben den Blöcken lagen andere schwere Steine, die Spuren starker Hitzeeinwirkung tragen. Die Funktion dieses Platzes ist noch nicht klar.

Im südöstlichen Teil der Siedlung ein fast runder Platz von ca. 9 m Durchmesser, dicht mit Steinen und flachen Knochenstücken gepflastert; im Gegensatz zu den anderen Werkplätzen kein Abfall, keine größeren Geräte; z.T. mit Brandrissen (hier wurden also auch Feuer entfacht). Im westlichen Teil des sonst freien Platzes ragte ein Quarzitblock aus dem Pflaster, der als Amboss zum Zerschlagen von Knochen gedient hatte (Knochenreste nachweisbar). Der Amboss steckte zwischen den Hornenden eines in das Pflaster eingelassenen Wisentschädels. Um diesen Amboss kamen auch die Menschenreste (Schädelreste) zutage. Vom Westen her führte eine gerade, 5 m lange Steinreihe aus großen Brocken zu diesem Platz; am Anfang und am Ende der Steinreihe wurde jeweils ein großer Elefantenstoßzahn (1,80 m) ausgegraben; dieser dürfte früher aufrecht gestanden haben.

Insgesamt können in den 3 Hütten max. 20 – 25 Menschen gelebt haben; damals – zwischen Elster- und Saale-Eiszeit – war es wärmer und trockener als rezent; Winter relativ warm, aber nicht frostfrei; Sommer trocken und sehr warm. In der Umgebung lichte, trockene Eichen-Buchsbaumwälder, daneben Gebüschfluren, Steppenwiesen; keine geschlossenen Wälder, sondern Parklandschaft; heute nicht mehr in Mitteleuropa verbreitet: Buchsbaum, Feuerdorn, Zürgelbaum, Köröser Flieder, Weinrebe, Strauchfingerkraut. Die abwechslungsreiche Landschaft bot Raum für eine artenreiche Tierwelt: Waldelefanten, Waldnashörner, Steppennashörner, Wildrinder, Wildpferde, Hirsche; Raubtiere: Löwe, Bär, Hyäne, Wolf. Hauptnahrung der Menschen waren die pflanzenfressenden Großtiere, besonders Wald- und Steppennashörner, Hirsche, Wildrinder, Wildpferde und Bären; von Waldelefanten töteten sie überwiegend Kälber. Großwild machte 60 % aus, Mittelwild (Hirsche usw.) 20 %, Niederwild nur 20 % (besonders Biber); Wildschweine und Löwen wurden wohl kaum erlegt. Da Schöningen (Holzspeer!) nur 100 km entfernt liegt, kann man davon ausgehen, dass auch die Menschen von Bilzingsleben über Speere, Wurfhölzer und Stoßlanzen verfügten; mit den Schöninger Wurfspeeren ließ sich auf eine Entfernung von 20 bis 30 m selbst größeres Wild töten. Über mehr als 2 m lange Holzstangen aus Bilzingsleben dürften ebenfalls Stoßlanzen oder Jagdspeeren sein.

Neben Resten von Großtieren fanden sich in Bilzingsleben aber auch Schalenstücke von Flussmuscheln, Reste von Vogeleiern, Kalzitausfüllungen von Kirschkernen. [Wegen medizinischen Anwendungen von Pflanzen in Bilzingsleben s.u. unter „Heilpflanzengebrauch“].

Bei den Steinwerkzeugen wurde gezielt zwischen verschiedenen Gesteinsarten differenziert, z.B. Feuerstein, der schon damals als baltisches Geschiebe in Thüringen verfügbar war (für steinerne Schaber, Messer, Bohrer, also kleines handliches Spezialwerkzeug); für grobe Arbeiten: Gerölle und Schuttbrocken aus Muschelkalk, Travertin, Quarzit, Kristallin; Schlagsteine aus Quarzgeröllen für die Feinbearbeitung von Feuerstein. Mehrere Typen von Bohrern aus Feuerstein – manche mit herausgearbeitetem Griff -, mit denen vermutlich organische Materie hergerichtet wurde, vielleicht auch Felle oder Häute. Zumindest im Winter dürften die Menschen hier schon Kleidung getragen haben; da menschliche Haut auf ungegerbte Felle und Häute mit schlimmen Ekzemen reagiert, könnten diese Frühmenschen schon Gerbverfahren gekannt haben. Auch aus Knochen z.B. von Elefanten wurde eine große Anzahl verschiedener Werkzeuge gefertigt; Schulterblätter und Beckenschaufeln wurden zu Arbeitsunterlagen umgearbeitet. Manche Holzobjekte tragen Ösen- und Hakenenden, andere enden schaufelförmig oder flach spatelartig.

Das Lager war dauerhaft über mehrere Jahre bewohnt (sonst ließen sich die großen Mengen an Tierknochen nicht erklären). Bemerkenswerterweise ohne Verbissspuren von den damals allgegenwärtigen Hyänen an den Knochen; es gelang offenbar, Raubtiere von dem Lager fernzuhalten, was voraussetzte, dass immer Personen im Lager anwesend waren. Offenbar erfolgte also schon eine Arbeitsteilung. Vielleicht hatte es die Funktion eines „Basislagers“, zu dem man auch bei längeren Streifzügen immer wieder zurückkehrte.

Die differenzierte Werkzeugherstellung, aber vor allem die Großwildjagd erforderten hohe geistige Beweglichkeit, Reaktionsvermögen und soziale Kommunikation; präzise Ortskenntnis, blitzschnelles Verstehen von Situationen, rasche Verständigung untereinander. Die Verwendung von Wurfspeeren erfordert nacheinander Wahrnehmen, Denken, Planen und Entscheiden. (Anmerkung: das Jagdlager von Schöningen ist etwas jünger und fällt in ein etwas ungünstigeres Klima. Berge von Fleischvorräten wurden dann von dort vermutlich ebenfalls in ein solches „Basislager“ weggeschafft; man unterscheidet also zwischen dauerhaften Basislagern und eher temporären Jagdlagern für vorübergehende Zwecke bei ausgedehnten Jagdzügen).

Gravuren auf Knochengeräten (z.B. 40 cm langes Gerät aus dem Knochenschaft eines Elefanten mit aufgefächerter Strichfolge aus 7 und 14 aufgespreizten Linien; daneben wurden aber auch noch weitere Gravuren gefunden); die 21 (bzw. 28 Linien, weil ein Teil des Knochens abgesplittert ist) könnten evtl. einen Mondkalender darstellen. Jedenfalls konnten diese Menschen abstrakt denken; die zusammen angeordneten Striche hatten irgendeinen Symbolgehalt, also waren diese Menschen auch schon zu symbolischem Denken fähig. **Es ist das älteste kulturelle Objekt dieser Art, das bisher gefunden wurde.** Da sich aber abstrakte Gedankengänge nur mit Wortsymbolen mitteilen lassen, liefern die Gravuren einen indirekten Hinweis, dass diese Menschen eine Sprache hatten! Die Funktion des eigenartigen gepflasterten Platzes ist zwar nicht bekannt, er hatte aber wohl eine herausragende Bedeutung; vielleicht war er gepflastert, damit für jeden erkennbar war, dass hier keine Alltagsarbeiten erledigt werden durften und keine Abfälle liegen bleiben durften. Evtl. Kultstätte; Indizien für postmortalen Schädelkult (Fundsituation von Schädelresten), evtl. frühester Hinweis auf rituelle, ideelle Handlungen. Mit der kleinen Siedlung, geschützt an einem See gelegen, hatten sich die Menschen einen abgeschirmten sozialen und kulturellen Raum zum Wohnen und Arbeiten und wohl auch für einfache ideelle Handlungen geschaffen. Ohne begriffliches Denken und Sprache ist eine Lebensführung wie in Bilzingsleben nicht vorstellbar (Spektr. Wiss. 10/2004 S. 38).

Schöningen:

Jagdlager von Großwildjägern an einem Seeufer (der See bestand dort – bei variierendem Wasserspiegel - über ca. 200.000 Jahre!), wo Wildpferde zur Strecke gebracht wurden mit technisch ausgefeilten Wurfspeeren. Man fand Reste von über 50 Pferden. Ursprünglich nahm man an, dass eine ganze Herde erlegt wurde; Untersuchungen der Isotopen im Zahnschmelz ergaben jedoch, dass die Pferde aus verschiedenen Gegenden stammten und zu unterschiedlichen Zeiten, möglicherweise über Jahrhunderte oder Jahrtausende hinweg, getötet worden waren. Von der organisierten Jagd nach einer großen Herde kann also (doch) keine Rede sein.

Die Wurfspeeren funktionierten wie heutige Wettkampfspeeren (schlank, Schwerpunkt im vorderen Drittel, flogen sehr weit). Schöningen ist etwas jünger als Bilzingsleben (liegt schon am Übergang zur nächsten Kaltzeit), Bilzingsleben lag im Optimum einer Warmzeit. Die zierlicheren unter den inzwischen 11 Speeren aus Schöningen könnten darauf deuten, dass auch die Frauen an der Großwildjagd beteiligt waren (die Länge der ersten acht gefundenen Speere variiert zwischen 1,80 und 2,50 m). Allein schon zum Schutz der Kinder vor Raubtieren benötigten die Frauen Speere.

Neben 10 Speeren und einem Fragment wurde ein 78 cm langer, beidseitig angespitzter Fichtenholzstab als Wirbelholz oder Wurfstock gefunden, womit Vögel und Kleintiere erlegt wurden (z.B. aufflatternde Enten). Die Speere von Schöningen waren aus speziellen jungen Fichten gefertigt, die auf einem trockenen Standort sehr langsam gewachsen waren und daher sehr hartes Holz entwickelt hatten (enge Jahresringe wegen langsamen Wachstums). Dies setzte hohe Kenntnisse mechanischer Eigenschaften, aber auch von Wuchseigenschaften der Bäume voraus. Nur ein Speer wurde aus Kiefernholz gearbeitet.

Nach Pollenanalysen kamen aber im Umfeld so gut wie keinerlei Fichten vor – die Speere waren offenbar andernorts gefertigt und mitgebracht worden. Die Äste, aus denen die Speere gefertigt wurden, waren mindestens 50 Jahre alt und besonders dünn (2,4 – 4,7 cm Durchmesser) - durch langsames Wachstum in kaltem Klima. Marken von Steinwerkzeugen belegen, dass sie komplett entrinde wurden; Knoten im Holz (z.B. von Astansätzen) wurden sorgfältig entfernt. Die Perfektion in der Bearbeitung der Speere deutet auf eine lange Tradition und Erfahrung in der Herstellung von hölzernen Werkzeugen und Waffen. In Versuchen mit Imitaten konnten die

Speere bis zu 35 m weit geworfen werden – wobei aber unklar ist, ob sie wirklich in dieser Weise genutzt wurden.

Außerdem wurde ein Bratspieß gefunden, 90 cm lang, mit angekohltem Ende, um Fleischstreifen zu rösten, und ein Grabstock. Die Felle wurden vermutlich als Kleidung und zur Abdeckung der Wohnbauten verwendet; es war damals kälter als heute, die warmzeitliche geschlossene Waldlandschaft war verschwunden, offene Wald- und Wiesenlandschaften hatten sich ausgebreitet. Die Schädel der Pferde wurden nicht zerschlagen (ein Erstbefund aus der Altsteinzeit), wohl aus rituellen Gründen (erfurchtsvolle Behandlung des erbeuteten Wildes), vergleichbar dem damals alio loco nachweisbaren Totenkult, dass die Schädel der Verstorbenen an Lagerplätze gebracht und eine zeitlang aufbewahrt wurden, um sie vor Aasfressern zu schützen (Spektr. Wiss. 10/2004 S. 48).

Die Datierung der Speere von Schöningen (zunächst zwischen 350000 und 400000 J. angegeben) wurde in jüngster Zeit auf 310000 J. oder sogar noch etwas jünger korrigiert (s. Roots S. 69).

Die ursprünglich älteren Altersangaben mögen damit zusammenhängen, dass es in Schöningen auch noch ältere Fundlagen gibt, die aus früheren Phasen der Reinsdorf-Warmzeit stammen; auch diese haben neben Steingeräten einige Holzgeräte geliefert, darunter an den Enden eingekerbte Tannenaststücke, die als Schäfte interpretiert werden (die ältesten Holzartefakte Europas). Es gibt in Schöningen eine sogar noch etwa 100000 Jahre ältere Fundlage, die zeitlich dem Beginn der Holstein-Warmzeit entspricht; aus dieser Zeit stammen Steinartefakte, z.T. mit Brandspuren.

Mindestens 90 % aller hölzernen Werkzeuge, die man aus dem M-Pleistozän (780 – 125 TA) kennt, stammen aus Schöningen – was mit den besonders guten Erhaltungsbedingungen in sehr feuchter Umgebung und bei niedrigem Sauerstoffgehalt in ihrem Umfeld erklärt wird. Sie gelten als ein „Wunder der Erhaltung“ (Sci. 344, 1080). Die kognitiven Fähigkeiten, Speere herzustellen, mögen schon mehrere Jahrhunderttausende älter sein – die hölzernen Werkzeuge sind allerdings normalerweise nicht überlieferungsfähig. Selbst Schimpansen wurden beobachtet, als sie Blätter von schlanken Ästen abzogen, sie zu einer Spitze umformten und dann mit ihnen nach Beute stöberten (Sci. 344, 1080).

Im Jahr 2016 wurde ein ca. 300 TA alter Wurfstock (64,5 cm lang, Durchmesser 2,9 cm; Fichtenholz) entdeckt, dessen Gebrauchsspuren eindeutig belegen, dass er als Jagdwaffe diente, eventuell um Wasservögel zu jagen oder größere Säugetiere vor sich her zu treiben. So könnten Pferde ausgeschreckt und in eine bestimmte Richtung getrieben worden sein. Heutige Naturvölker können mit solchen Stöcken bis zu 100 m weit werfen (die Speere von Schöningen konnten in Versuchen mit nachgebauten Exemplaren von trainierten Sportlern bis zu 20 m weit geworfen werden). Die Verwendungszwecke der zuvor ausgegrabenen Speere und anderen Holzwerkzeuge waren bisher unklar gewesen, weil sie keine geeigneten Gebrauchsspuren zeigten. Es handelt sich eindeutig um Fernwaffen, und dazu passt auch, dass auch Knochen von Enten und Schwänen als vermutliche Jagdbeute in derselben Fundschicht gefunden wurden (CONARD NJ et al., Nat. Ecol. Evol. 2020).

Clacton-on-Sea:

Noch älter als die Speere von Schöningen ist eine 39 cm lange Eibenholzspitze aus England (**Clacton-on-Sea**) aus der Holstein-Warmzeit, die auf ca. 420000 J datiert wurde (sowie das Pferdeschulterblatt von Boxgrove, dessen unnatürliche Perforation von einem Holzspeer stammen könnte; naA handelt es sich um ein Nashorn-Schulterblatt) (Roots S. 64 ff.). (Allerdings gibt es

auch Auffassungen, die Holstein-Warmzeit sei nur rund 320000 J. alt und damit wesentlich jünger, als bisher angenommen) (Roots S. 70).

Terra Amata/Nizza:

In Strandnähe ca. 350000 (naA 400000) J alte Hütten, 4 – 6 m breit, 7 – 15 m lang, aus Ästen (Stangen, Zweigen) und Laubwerk gebaut, mit funktioneller Einteilung in Feuerstellen und separate Arbeitsbereiche zur Herstellung von Steinwerkzeugen; im Frühjahr immer wieder an derselben Stelle am Strand aufgebaut. Ockerreste. Als Schlafunterlage dienten offenbar Tierhäute. Die Hütten dienten evtl. Elefantenjägern als Unterkunft, der Untergrund soll sogar teilweise gepflastert gewesen sein (s. PROBST 2002 S. 184). [Neuerdings aber skeptisch betrachtet, s. Roots S. 73].

Weimar-Ehringsdorf:

Von 230000 J alten „Vorformen des HN“ aus Weimar-Ehringsdorf ist eine fortschrittliche Werkzeugtechnologie belegt: Handspitzen und Schaber mit Parallelen im westeuropäischen Mousterien; zusätzlich beidseitig retouchierte Geräte und Klingen in größerer Zahl (Roots S. 312).

400000 – 200000 J, Qesem Höhle, Israel:

Eindeutige Indizien für gemeinsame, organisierte Jagd nach großen Ungulaten wie Damhirschen; Speiseplan wurde ergänzt durch Schildkröten. Die wertvollsten Fleischanteile wurden nicht sofort gegessen, sondern erst von den Knochen abgetrennt, nachdem die Beute in die Höhle gebracht worden war, was dafür spricht, dass das Fleisch mit anderen Mitgliedern der Gruppe geteilt wurde (PNAS 106, 13207).

Alles deutet also darauf, dass es sich bei *H. heidelbergensis* um eine Art handelte, die in Afrika aus dem späten *H. ergaster* bzw. afrikanischen HE entstand; es handelte sich um aktive Jäger mit hohem handwerklichen Geschick, Kommunikation und Sprache, erste Anzeichen für Symbolismus, indirekte Hinweise auf familienartige Verbände. Eine Teilpopulation wanderte aus Afrika nach Europa aus, ist in Europa ab ca. 0,6 bis 0,5 MA nachweisbar und entwickelte sich hier allmählich zum HN. Die afrikanischen *H. heidelbergensis* leiten allmählich zum späten archaischen HS und HSS über. Hierzu passt das mtDNA-kladistisch ermittelte Dichotomiedatum zwischen HSS und HN. *H. antecessor* wäre dann kein Vorläufer des *H. heidelbergensis* in Europa; möglicherweise repräsentiert er aber eine frühere Auswanderungswelle aus Afrika von Menschen aus dem Übergangsfeld zwischen *H. ergaster* und *H. heidelbergensis*, möglicherweise über den Umweg über Asien im Sinne der „long-journey-Hypothese“.

Stellte schon *H. heidelbergensis* zusammengesetzte Werkzeuge (Steinspitzen auf Speere gesetzt) her? (Sci. 338, 942):

In der Kapregion Südafrikas (Kathu Pan, KP 1) wurden in einer auf 511 bis 417 TA datierten Schicht, möglicherweise sogar noch älter (Datierung eines Pferdezahnes aus dieser Schicht: 682 bis 435 TA) Steinspitzen (überwiegend aus gebänderten Eisensteinen) gefunden, bei denen alle Merkmale darauf deuten, dass sie auf Speere gesetzt wurden – **der älteste Hinweis auf zusammengesetzte Werkzeuge** (von denen man bisher annahm, dass sie nach 300 TA auftraten).

Die Steinspitzen sind 28 bis 123 mm lang, symmetrisch, beidseits retouchiert (ähnliche Werkzeuge als Schaber, Kratzer oder Schneidewerkzeuge sind asymmetrisch und einseitig retouchiert), die Spitzen sind bei 14 % der Steinspitzen abgebrochen, wohl infolge des Einschlags (entspricht dem Anteil von mit Gewissheit auf Speeren benutzten Steinspitzen aus dem Holozän; ohne eine solche Nutzung wäre es wesentlich unwahrscheinlicher, dass die Spitze abbricht). Abgebrochene Spitzen gelten als diagnostisch für Einschläge.

Die Basis einiger Steinspitzen ist ebenfalls durch feine Abschlüge so modifiziert und ausgedünnt, dass sie sich zur Montage auf Speere eignen. Auch Versuche mit Kopien bestätigten die Interpretation als Speerspitzen.

Da später - in der mittleren Steinzeit - sowohl die afrikanische Linie zum HSS wie der HN in Eurasien wahrscheinlich derartige Speere nutzten, stellt sich bei dem Alter der Funde die Frage, ob schon *H. heidelbergensis* als gemeinsamer Vorfahr über diese Technologie verfügte?

Sima-de-los-Huesos-Menschen (SHM) (als eigenes Taxon?)

Die Datierung der SHM wurde inzwischen (2019) auf 455.000 ± 17.000 bis 440.000 ± 15.000 Jahren korrigiert (zuvor war man von 430 TA ausgegangen).

Insgesamt sind inzwischen 28 Skelette bekannt; 17 Schädel wurden einer eingehenden vergleichenden Untersuchung unterzogen (darunter 7 Neufunde) (Sci. 344; 1338 + 1358).

Es stellte sich heraus, dass die SHM in Hinblick auf die Merkmale des Kauapparates (Unterkiefer, Bezahnung, Gesichtsschädel, ventraler Teil des Schläfenknochens) schon sehr weit in Richtung auf den HN entwickelt waren, während die Schädelkapsel (Neurocranium) noch die ursprünglichen Merkmale zeigte; Schädelkapseln mit typischen neandertaliden Merkmalen finden sich erst ab 200 TA. Auch das Gehirnvolumen der HN war von den SHM noch nicht erreicht (Mittelwert der SHM: 1232 ccm); d.h. weniger als HN und pleistozäne HSS, mehr als asiatische HE; entspricht etwa gleich alten anderen Menschen aus Europa, die nicht zum HE im engeren Sinne gezählt werden. Auch der durchschnittliche Enzephalisationsquotient der SHM ist niedriger als bei HN und HSS.

Der supraorbitale Torus (in der Mitte ungeteilt, allenfalls eine leichte Delle in manchen Fällen) entspricht bereits weitgehend dem HN und unterscheidet sich von den Menschen von Arago, Ceprano, Kabwe. Die Wurzel des Zygomaticums liegt auf halbem Weg zwischen der Position beim HN und HSS. Der Zahnbogen im Oberkiefer ist fast quadratisch geformt mit parallelen Seitenzahnreihen und recht gerader Frontzahnreihe. Auch einige HN weisen diese Form auf, ebenso der Mensch von Petralona (bei Athen; Alter sehr umstritten).

Die Schädelbasis zeigt dagegen weitgehend primitive Merkmale, die noch nicht in Richtung auf den HN abgeleitet sind. Ein großer postglenoider Fortsatz, der sich auch bei HN und anderen europäischen Menschen des Mittelpleistozäns (Steinheim, Bilzingsleben) findet, bei den SHM aber noch stärker ausgeprägt ist, dürfte eine Folge der niedrigen Position der Unterkieferkondyle bei den SHM und damit funktionell bedingt sein – so wie auch der vordere Abschnitt des Schläfenknochens bereits die abgeleiteten Merkmale des HN aufweist, der hintere Abschnitt dagegen primitiv bleibt.

Der Unterkiefer der SHM zeigt bereits zahlreiche HN-spezifische Merkmale: größerer retromolarer Raum bei größeren Individuen; niedrige Kondyle; Bezahnung weitgehend neandertalid, daneben einige homoplastische Merkmale, die wohl auf die SHM-Population beschränkt waren – sie ähneln in dieser Hinsicht dem HSS, aber diese Merkmale finden sich nicht bei anderen archaischen *Homo*, wie kleine Backenzähne, ähnliche Größe der verschiedenen Molaren sowie bestimmte Kauflächenmerkmale (häufiges Fehlen von Hypoconulid und Hypocon; Höckerproportionen des oberen 1. Molaren).

Mittelgesicht, supraorbitaler Torus, Glenoid-Bereich sowie Unterkiefer und Bezahnung sind also bereits neandertalid ausgeprägt, was als funktionelle Einheit im Zusammenhang mit dem Kauapparat betrachtet wird. Der Hinterkopf ist noch nicht HN-artig, hier zeigt sich nur eine leichte Tendenz in Richtung auf den HN, der Schädelkapsel fehlen noch die typischen HN-Merkmale.

Die HN-Merkmale entwickelten sich also nicht als Block, sondern verschiedene anatomische und funktionelle Module entstanden (bzw. setzten sich durch) zu unterschiedlichen Zeiten auf dem Weg zum HN. Offenbar erforderten Veränderungen im Ernährungsbereich zunächst eine Anpassung des Kauapparates einschl. der Bezahnung, und andere Anpassungen erfolgten später.

Eine Zunahme des Gehirnvolumens ist konvergent auch in der Linie zum HSS in Afrika und späten asiatischen HE zu beobachten – ähnlicher Selektionsdruck (durch Technologie und komplexes Gruppenverhalten) dürfte in allen drei Linien und unter unterschiedlichen klimatischen Voraussetzungen die Gehirnvergrößerung getriggert haben, wobei sich die Gehirne aber unterschiedlich entwickelten: HN haben ein kleineres Kleinhirn, eine abweichende Anatomie im Schläfenbereich, kleinere Riechkolben und einen schmaleren orbitofrontalen Kortex als HSS, und das Wachstumsmuster in der Ontogenese weicht ebenfalls ab: beim HSS expandieren die Schläfenregionen und das Kleinhirn schon früh in der Kindheit während einer kritischen Phase für die Entwicklung kognitiver Fähigkeiten. Dies zeigt sich auch an genetischen Unterschieden: von den 87 Genen, die HSS und HN unterscheiden, betreffen viele die Gehirnfunktion und –entwicklung. Darunter sind Gene, die innerhalb der Primaten extrem konservativ sind und während der gesamten Primatenevolution unverändert blieben bzw. durch Selektion sogar stabilisiert wurden, bevor sie auf der Linie zum HSS (nach Abspaltung von der Linie zum HN) mutierten.

Die vergleichsweise schnelle Herausbildung der HN wird mit den klimatischen Verhältnissen und der geringen Bevölkerungsdichte erklärt. Die damit einhergehende geringe genetische Diversität förderte die rasche Fixation neuer Merkmale durch Gendrift. Schon vor 850 TA lebten archaische Menschen sporadisch im Grenzbereich der borealen Zone in Europa, wurden aber 200 TA später durch eine massive Vereisung stark zurückgeworfen, und kritische Klimaverhältnissen hielten dann 100 TA lang an. Die SHM lebten zu Beginn eines langen Interglazials, in dem sich die Menschen wieder weiter nach Norden (wie Britische Inseln und Deutschland) ausbreiteten. Klimatische Einbrüche führten immer wieder zu Zusammenbrüchen der Populationsstärke und genetischer Isolation. So konnten sich neue Merkmale rasch fixieren und durchsetzen.

Die (auf den Kauapparat bezogenen) HN-Merkmale der SHM sind in der SHM-Population recht homogen vertreten; an anderen Lokalitäten Europas etwa gleichen Alters finden sich die HN-Merkmale zu dieser Zeit weniger häufig; sie etablierten sich im westlichen Eurasien erst viel später endgültig, nachdem die archaische Population noch weiter ausgedünnt war.

Im Jahr 2018 belegte eine detaillierte Studie eine praktisch voll-neandertalide Bezahnung der SHM-Menschen, d.h. bezüglich der Zahnmerkmale hatten die SHM das Stadium des HN bereits erreicht (einschl. dünnem Schmelz, der ein spezifisches Merkmal der HN ist), ähnlich 130 TA

alten HN aus Krapina/Kroatien. Da schon die 780 TA alten Gran-Dolina-Menschen Tendenzen zu neandertaliden Zahnmerkmalen zeigen, könnte es sein, dass der HN gar nicht vom HHEI, sondern vom *H. antecessor* abstammt, und dass im mittleren Pleistozän zwei Menschenarten nebeneinander in Europa lebten (nach www.antropus.de). Ohnehin zeichnet sich in jüngster Zeit ab, den HHEI als einen archaischen Menschen zu betrachten, der aufgrund seiner vielen archaischen Merkmale nicht als Vorfahr des HN infrage kommt, sondern eine Zeitlang (ca. 500 – 300 TA) in Europa neben der zum HN führenden Linie lebte, und vom HN schließlich verdrängt wurde (nach www.antropus.de 5/19).

Postkraniale Morphologie:

Groß und breit gebaut, muskulär. Diese Statur findet sich in mittleren Breiten seit 1,5 – 1,6 MA. Große Femurköpfe bei einigen Individuen (erschieden erstmals im M-Pleistozän in Europa und Afrika). Geschlechtsdimorphismus auf dem Niveau der modernen Menschen. Viele gemeinsame Merkmale mit HN, teilweise als plesiomorphe Retention altertümlicher Merkmale, aber auch schon einige Apomorphien der HN vorhanden (Mosaikentwicklung). Noch keine voll ausgebildete HN-Morphologie.

Im Einklang mit den kranialen Daten sprechen auch die postkranialen Befunde für eine Schwestergruppenbeziehung der SHM zu den HN, wobei postkranial eine Mosaikentwicklung in Richtung auf den HN erfolgte (PNAS 112: 11524).

mtDNA:

Der Nachweis von Denisovaner-mtDNA in den SHM, nicht aber in HN, könnte mit (späteren) lokalen Extinktionen begründet werden: in späteren genetischen Flaschenhälsen auf dem Weg zum HN könnte die Denisovaner-mtDNA ausgestorben sein.

Entweder koexistierten zwei seit langer Zeit voneinander getrennte mtDNA-Linien in den SHM (von denen später nur die andere bei den HN fixiert wurde und die andere erlosch), oder Genflow von einer anderen Menschenpopulation (die nicht zur HN-Linie gehört) brachte die Denisovaner-mtDNA mit. In diesem Fall müsste es in Europa zu jener Zeit oder davor mindestens zwei verschiedene Homininen-Linien gegeben haben, was durchaus mit der fossilen Überlieferung vereinbar wäre.

Die SHM stellen die ältesten sicher datierten Menschen dar, die eindeutige neandertalide Apomorphien zeigen – die Dichotomie zwischen HN und HSS muss also mit Gewissheit früher erfolgt sein. Dass die abgeleiteten neandertaliden Merkmale der SHM allesamt in funktioneller Beziehung zum Kauapparat stehen, deutet darauf, **dass die Entstehung der HN mit einer Spezialisierung im Kauapparat einherging.**

Taxonomisch lassen sich die SHM aber noch nicht zum HN stellen, da ihnen für HN diagnostische Merkmale in verschiedenen Schädelregionen fehlen. Gegen eine Stellung zum *H. heidelbergensis*, der durch den Holotyp von Mauer definiert ist, spricht andererseits, dass dem Unterkiefer von Mauer alle neandertaliden Merkmale fehlen, während diese bei den SHM schon weitgehend entwickelt sind (abgesehen von einigen dentalen Homoplasien).

Die europäischen Menschen des frühen und mittl. Pleistozäns werden üblicherweise zum *H. heidelbergensis* gezogen, auch wenn sie einige abgeleitete Merkmale des HN aufweisen. Bei SHM gehen diese Merkmale aber schon viel weiter in Richtung auf den HN.

Die SHM unterscheiden sich deutlich von anderen Europäern des mittl. Pleistozäns wie Arago und Ceprano, denen neandertalide Merkmale fehlen. Offenbar existierten zu dieser Zeit zwei verschiedene Linien in Europa, von denen die SHM-Linie dem HN näher steht und dessen Schwestergruppe darstellt. Damit stellt sich die Frage nach der taxonomischen Eigenständigkeit der SHM-Menschen auf Art- oder Unterartniveau (Sci. 344; 1338 + 1358).

Eine neue Datierung der Sedimentschichten der SMH-Menschen spricht sogar für ein Alter von 448 (Spanne: 455 – 440; statt 430) TA; sie wären dann einer Kaltzeit zuzuordnen (MIS 12), während die HHEI-Funde aus Europa überwiegend aus der anschließenden Warmzeit (MIS 11) stammen. Möglicherweise hat sich der HN zu jener Zeit auf der iberischen Halbinsel in einer Phase kühleren Klimas herausgebildet. Das Auftreten der ersten HN-Merkmale (Unterkiefer, Zähne, Kiefergelenk) bei den SMH-Menschen wäre dann den ökologischen Verhältnissen auf der iberischen Halbinsel in dieser Kaltzeit zuzuordnen. Die SMH-Menschen sind die mit Abstand ältesten Menschen, die bereits HN-Merkmale aufweisen, darunter eine „neue“ Schädelanatomie, die sich von den HHEI-Funden aus Europa unterscheidet. Das lässt die Hypothese aufkommen, dass die Entwicklung zum HN vor ca. 450 TA während einer Kaltzeit in Spanien begann (nach www.antropus.de 4/19; J Hum Evol. 131: 76).

AROEIRA 3 (Mosaikfossil, ca. 400 TA; Spanne: 390 – 436 TA)

Im Jahr 2017 wurde ein partielles Cranium aus der Aroeira-Höhle in Portugal beschrieben (westlichstes mittelpleistozänes Cranium in Europa), das sicher datiert werden konnte. Es umfasst den größten Teil der rechten Hälfte des Calvariums – leider ohne Occipitalknochen, und ein Fragment der rechten Maxilla mit dem Nasenboden und zwei fragmentarischen Molaren.

Eines der frühesten Menschenfossilien in Europa in Verbindung mit Acheulean-Technologie und der kontrollierten Nutzung von Feuer (angebrannte Tierknochen).

Die ältesten menschlichen Schädel, die in Verbindung mit Faustkeilen des Acheulean in Europa gefunden wurden, sind 400 – 500 TA alt (Atapuerca: Sima de los Huesos; Swanscombe). Beide Fundstellen werden auf die Linie zum HN gestellt, während die Funde von Arago (ca. 450 TA) entweder einer sehr frühen Phase der Entwicklung zum HN, dem *H. heidelbergensis* oder einer Unterart des HE zugeordnet werden.

Bisher waren im europäischen Mittelpleistozän drei verschiedene Schädelmorphologien bekannt:

- voll entwickelte HN mit allen typischen HN-Merkmalen ab < 200 TA
- eine Kombination aus HN-Merkmalen im Gesicht, supraorbitalem Torus, Schläfenknochen, Unterkiefer wie bei HN, in Verbindung mit einer Form des Neurocraniums (sowohl von der Seite wie von hinten gesehen), das nicht dem HN entspricht, und für eine Mosaikentwicklung bei der Entstehung des Craniums der HN spricht. Hierzu gehören die Atapuerca-Menschen (Sima de los Huesos), deren Genom belegt, dass sie zur HN-Linie gehören. Auch Swanscombe (ca. 400 TA) gehört wohl zu dieser Gruppe, ist aber schon

etwas stärker in Richtung auf den HN abgeleitet und auch etwas jünger (Atapuerca: MIS 11 – 12; Swanscombe: MIS 11).

Aroeira 3 (MIS 11) zeigt ebenfalls Ähnlichkeiten mit dieser Kategorie (supraorbitale Morphologie, Glabella, Processus mastoideus), allerdings weicht die Merkmalskombination von den anderen Fossilien dieser zweiten Kategorie ab.

- Crania ohne HN-Merkmale wie Arago 21 (ca. 450 TA) und Ceprano (800 – 900 TA). Die Taxonomie dieser Crania ist unklar, ggf. eigene Art *H. heidelbergensis* zusammen mit Fossilien aus Afrika und Asien, die zur Ausgangsgruppe der HN in Europa wurde. Aroeira 3 zeigt auch einige Merkmale, die es mit dieser Gruppe verbinden.

Aroeira 3 ist insofern einzigartig, dass er eine Merkmalskombination aus der zweiten und dritten Gruppe darstellt: durchgehender und ausgeprägter supraorbitaler Torus wie in Bilzingsleben; kurzer Mastoidprozess wie in Steinheim, großer, dreieckiger Postglenoid-Fortsatz wie in Atapuerca (Sima des los Huesos).

Obwohl die Fossilien aus Aroeira, Atapuerca und Arago etwa gleich alt sind (400 – 450 TA) und allesamt aus SW-Europa stammen, zeigen sie deutliche Unterschiede, die auf eine komplexe Bevölkerungsdynamik in jeder Zeit deuten, eine Kombination aus unterschiedlichen Graden von Vermischung und Ersetzen. Archaische Populationen wie Ceprano könnten in öko-geographischen Refugien überlebt haben, während sich in anderen Regionen modernere Populationen (wie Atapuerca) mit neandertaliden Apomorphien etablierten.

In diese Zeitphase fallen auch die Ausbreitung der Acheulean-Kultur und die ersten Hinweise auf weit verbreitete, systematische und kontrollierte Nutzung von Feuer in Europa. Aroeira – im extremen SW Europas gelegen – belegt nun, dass sich diese Innovationen sehr schnell über den europäischen Kontinent ausbreiteten, und zwar unabhängig von der morphologischen Diversität der Populationen (allerdings wird ein Genflow von außerhalb Europas in Verbindung mit der Ankunft des Acheulean in Westeuropa nicht völlig ausgeschlossen). (PNAS 114: 3397)

Vergleiche der Zahnreihen/Zahnbogenform (Ober- und Unterkiefer) zwischen mittelpleistozänen Homininen („HHEI sensu lato“) mit 4 HE (s.l.), 1 *Homo antecessor*, 13 HN, 52 rezenten und 19 fossilen HS ergaben, dass

- die Form der Zahnbögen von HE s.l. und *H. antecessor* deutlich von HN und HS abweicht
- HS und HN dagegen nur subtile, aber konsistente Unterschiede in Zahnbogenlänge und –breite aufweisen
- die Variation innerhalb der „HHEI s.l.“ nicht größer ist als innerhalb anderer Arten, aber Individuen mit primitiverer und solche mit weiter abgeleiteter Morphologie umfasst. Alle Individuen ähneln aber stärker HN und HS als HE s.l.

Unter den „HHEI s.l.“ finden sich daher zwei Tendenzen: eine primitivere Form, die dem letzten gemeinsamen Vorfahren von HS und HN entsprechen könnte, und eine weiter abgeleitete Form, die den HN ähnelt. Die unterschiedlichen Formen der Zahnreihen könnten unterschiedliche Wege darstellen, auf mechanischen Stress (Kaubelastungen) zu reagieren (Am J Phys Anthropol. 168: 70).

Vergleiche zwischen den gleichaltrigen Zähnen von SMH (Spanien) und Arago (SO-Frankreich; jeweils ca. 450 – 430 TA) zeigten allerdings große metrische und morphologische Unterschiede, die infrage stellen, ob HHEI und HN Chronospecies darstellen (im Sinne einer flächendeckenden

Weiterentwicklung des HHEI zum HN). Die Zähne von Arago zeigen archaische Merkmale, die an HE erinnern, sind größer und plesiomorph mit nur einigen HN-Merkmalen, während die SMH-Zähne bereits große Ähnlichkeiten mit HN aufweisen. Arago- und SMH-Menschen scheinen auf unterschiedliche Vorfahren zurückzugehen, die möglicherweise auf mehrere (mindestens zwei) separate Einwanderungswellen aus SW-Asien zurückgehen. Es ist damit fraglich, ob alle Menschen, die im M-Pleistozän Europas lebten, zur gleichen Art gehören. Möglicherweise gab es eine einheitliche Ausgangspopulation in SW-Asien, von der aus Europa zweimal besiedelt wurde: die ersten Einwanderer hatten eine stärker plesiomorphe Morphologie, die zweite Einwanderungswelle war dem HN schon viel ähnlicher (nach www.antropus.de 3/19; Quart. Sci. Rev.; BERMUDEZ DE CASTRO JM et al.)

hnea-hnea

Neandertaler (HN):

Fundsituation (2003): > 70 Fossil(knochen)-Fundstellen, fossile Reste von insgesamt ca. 300 Individuen; > 20 partielle Skelette, > 300 archäologische Fundstellen mit Werkzeugen und aufgebrochenen Tierknochen. Frühe Neandertaler ab 350000 J., voll entwickelte Formen ab 130000 J; vor 80000 J dehnten sie ihr Verbreitungsgebiet von Europa nach Westasien (bis östl. des Kaspischen Meeres) und Sibirien aus. Für HN typische Merkmale erschienen bei europäischen Menschen bereits vor mindestens 400000 J (Nat. 449, 902). Der letzte gemeinsame Vorfahr der Hochneandertaler lebte vor ca. 250000 Jahren (mtDNA).

Die Gesamtbevölkerungszahl der HN dürfte zu keinem Zeitpunkt 100.000 überschritten haben, am höchsten (höchstens 100.000) dürfte sie vor ca. 50000 J gewesen sein, als auch das Verbreitungsgebiet am größten war. Vielleicht überschritt die Populationsstärke auch zu keinem Zeitpunkt 25000. Die Anzahl der gebärfähigen Frauen, die zur gleichen Zeit lebten, schätzt man auf 5000 bis 9000, in einem anderen Modell auf 3000 bis 12000. Die letzten Refugien der HN vor ihrem Aussterben lagen in Iberia, auf dem Balkan und eventuell auch in der Levante, nach neueren Datierungen aber wohl nur in Iberia südlich des Ebro. Nach neueren Angaben dürfte die Gesamtpopulation zu keinem Zeitpunkt 10.000 in Europa überschritten haben (MaxPlanckForschung 2/17: 18).

Der Vergleich proteinkodierender Gene von HN aus Spanien, Kroatien und Sibirien ergab, dass die genetische Diversität der HN viel geringer ausfiel als die des modernen Menschen heutzutage; die Besiedlungsdichte der HN war gering, und die Populationen waren isoliert. Gene, die mit der Skelettmorphologie in Zusammenhang stehen, evolvierten überproportional auf der HN-Linie, Gene, die mit Hautfarbe und Verhalten assoziiert sind, stärker auf der HSS-Linie (PNAS 111: 6666).

Als vor ca. 45000 J in einer Phase wärmeren Klimas der moderne Mensch in Südosteuropa einwanderte (Mittel- und Westeuropa erreichte er erst wenig später), verringerte sich die Bevölkerungszahl der HN. Am dichtesten war das heutige Südfrankreich vom HN besiedelt; östlich reichte seine Verbreitung bis Kasachstan, Usbekistan und sogar bis ins südliche Sibirien (Altai-Gebirge) (östlichster Fund: Okladnikov Höhle, Altai-Gebirge), südlich bis Israel, im Norden bis an den Gletscherrand. Asiatische Gebiete wurden nur sporadisch und wahrsch. auch erst gegen Ende ihrer Geschichte besiedelt. Im Norden z.B. bei Sarstedt/Leinetal und Salzgitter-

Lebenstedt (dort vor 57000 oder 48000 J; Micoquien-Kultur). Ein 40000 Jahre altes Steinwerkzeug, das dem HN zugeschrieben wird, stammt aus Holtland/Kreis Leer (Ostfriesland).

In Südpolen Nachweis 100 km nördlich der Karpaten; 200 TA alte Steinwerkzeuge finden sich entlang der Weichsel. Außerdem eine 60 TA alte Fundstelle in Schlesien (>17000 Steinwerkzeuge, die größte Ansammlung außerhalb eines Höhlenkontextes, weit und breit war keine Höhle; HN müssen dort lange Zeit unter freiem Himmel an einem Flussufer gelebt haben; widerspricht dem Bild vom „Höhlenmenschen“) (nach www.antropus.de 3/19).

Polen: HN-Funde aus Polen sind selten und stammen ausschließlich aus Südpolen. Dort fand man auch zwei Fingerknochen eines 6 - 7 Jahre alten HN-Kindes, das den Fundschichten zufolge vor 110 TA gelebt hat und dessen Fingerknochen den Zersetzungserscheinungen zufolge offenbar den Verdauungstrakt eines großen Vogels passiert haben. Ein DNA-Nachweis war aber nicht mehr möglich, Werkzeugfunde sprechen aber für HN. Es handelt sich um den ältesten HN-Fund aus Polen (nach www.antropus.de).

Verbreitung in der Levante: Kebara: 60000 (naA 50000) J; Amud: 40000 – 50000 J; Tabun: 100000 – 120000 J; die HN haben also entweder kontinuierlich über 50000 J oder aber zumindest intermittierend in mind. 2 Phasen in der Levante gesiedelt.

Allerdings war die Fundsituation in Asien über lange Zeit unzureichend, um definitive Aussagen über das Verbreitungsgebiet des HN in Asien zu treffen. Das östlichste Fossil stammte bisher aus Usbekistan, 1300 bis 2000 Meilen östlich der übrigen östlichen Funde wie Shanidar im Irak und Kook-Koba am Schwarzen Meer. Strittig waren sehr fragmentarische Funde aus dem Altai-Gebirge (Okladnikov-Höhle, Süd-Sibirien), die anatomisch nicht sicher zuordnungsfähig waren. mtDNA-Studien sowohl an den Funden von Usbekistan (partiell Skelett eines 8 bis 10 Jahre alten HN) wie einem auf 29500 bis 38250 unkal. RC-Jahre datierten Jugendlichen (4 postkraniale Knochen; zusammen mit Mousterian-Werkzeugen, die aber außerhalb Europas nicht diagnostisch für HN sind, weil sie in Afrika und im Nahen Osten auch zusammen mit dem HS gefunden wurden) aus der Okladnikov-Höhle bestätigten nun den HN-Status; die Studien wurden in zwei unabhängigen Laboren (Leipzig, Lyon) mit gleichem Ergebnis durchgeführt. Damit reichte die Ausbreitung der HN 2000 km weiter ostwärts, als bisher angenommen, und es kann nicht einmal mehr ausgeschlossen werden, dass sie auch noch weiter ostwärts, bis in die Mongolei oder sogar nach China hinein, lebten. Allerdings dürfte die Ausbreitung nach Osten erst relativ spät in der Geschichte der HN erfolgt sein, möglicherweise während eines besonders warmen Intervalls vor 125000 J, denn die östlichsten Funde fallen molekularkladistisch in die Variationsbreite der westeuropäischen Funde. Damals war das Kaspische Meer extrem geschrumpft, was die Ausbreitung des HN nach Osten erleichtert haben dürfte (Nat. 449, 902).

Ob Arabien und der indische Subkontinent besiedelt wurden, ist nicht nachgewiesen, aber aufgrund der mageren Fundsituation und Exploration dieser Gebiete auch nicht auszuschließen. Unklar ist auch die Datierung von Tabun C1 aus dem Nahen Osten; wenn dies wirklich – wie behauptet – in das Marine Isotopenstadium MIS 6 fällt, wäre der HN vor dem HSS im nördlichen Nahen Osten gewesen (HS: MIS 5), wieder gefolgt vom HN (in MIS 4).

In Shanidar (Nordirak) wurden bisher 12 Neandertaler entdeckt; die beiden letzten (2015 entdeckt) scheinen jünger zu sein, womöglich < 40000 Jahre; beide wurden unter einem großen Stein gefunden, möglicherweise als Ausdruck einer Bestattung. Die Höhle diente vermutlich auch als Friedhof. Ein früher Fund (Shanidar 1) stammte von einem ungewöhnlich alten Mann, der trotz zahlreicher schwerer Verletzungen lange gelebt hatte und für eine entwickelte Alten- und Krankenversorgung bei HN sprach. Das „älteste Blumengrab“ (Shanidar 4) gilt dagegen inzwischen als fraglich – die Pollen könnten von Insekten gesammelt worden sein. Shanidar umspannt einen Zeitraum von 65000 bis ~ 40000 Jahren.

Neandertaler in Israel: Die Neandertaler blieben zunächst auf Europa beschränkt und wanderten erst aufgrund der Eiszeit in der Levante ein. Die Werkzeuge der frühen levantinischen HSS entsprechen jenen der HN (Mousterien). Die HN scheinen im Nahen Osten keine Vorfahren zu haben. Eine neue Analyse (2003), basierend auf den C-Isotopen in den Zähnen der Beutetiere (Gazellen, Ziegen), die von HSS und HN in den Höhlen gegessen wurden, ließ allerdings sicher ausschließen, dass HN und HSS zeitlich in der Levante zusammentrafen. Unter interglazialen Klimabedingungen wanderte der HSS von Afrika aus in die Levante ein (110000 – 92000 J., Qafzeh, Skhul), die HN besiedelten die in der Nähe liegenden Höhlen (Kebara, Amud) dagegen vor 70000 – 50000 J, als sie die beginnende Eiszeit nach Süden vertrieb (Sci. 300, 893).

Der HSS erreichte Israel dagegen vor 194 – 177 TA (Misliya), vielleicht aber auch schon früher. Ein möglicher dem HSS nahe stehender Fund stammt aus der Zuttiyeh Höhle in Israel und ist zwischen 200 und 500 TA alt; er zeigt gewisse Ähnlichkeit mit Jebel Irhoud und Florisbad und könnte ein früher HS sein, wird aber alternativ auch als früher HN oder Vertreter der gemeinsamen Vorfahren von HN und HS interpretiert (Nat. 571: 487).

Allerdings müssen auch die levantinischen HSS (Qafzeh-Protocromagnoide) nicht zwangsläufig von kurz zuvor aus Nordostafrika dort eingewanderten Populationen abstammen: bei Amud wurde ein 250/200 TA altes Schädelfragment gefunden, das von einer Population zeugt, von der evtl. die Qafzeh-Skhul-Menschen abstammen könnten im Sinne einer regionalen Weiterentwicklung.

Russland: Unklar ist, ob die ca. 36000 - 37000 J. alten Steinwerkzeuge aus **Mamontovaya Kurya** (polare Uralregion, 66 Grad nördl. Breite) – die ältesten menschliche Besiedlung bezeugenden Funde aus so weit nördlich gelegenen Regionen – dem HN oder dem HSS zuzuordnen sind. Es wurden nur wenige Steinwerkzeuge sowie ein Mammutstoßzahn mit Schnittmarken von Steinwerkzeugen (unklar, ob unter Funktion als Amboss oder aus symbolischen oder künstlerischen Gründen angebrachte Markierungen?) gefunden, die keine eindeutige Zuordnung zu einem spezifischen Urheber zulassen.

Die Besiedlungszeit fällt in ein relatives warmes Interstadial (Hengelo-Interstadial, 39000 bis 36000 BP) kurz vor dem Beginn des Maximums der letzten Eiszeit. Zwischen 60000 und ca. 40000 BP gab es eine Phase starker Klimaschwankungen, die im kritischen o.g. Zeitraum noch zu einer letzten kurzen relativ warmen Phase (wenn auch wesentlich kühler als jetzt am gleichen Ort; in Grönland auf 72 Grad Nord ca. 10 Grad kälter als heute) führte, bis es dann dauerhaft und zunehmend kühler wurde. Weder damals noch auf dem Höhepunkt der Vergletscherung vor 21000 bis 18000 BP war die Region am nordwestlichen Rand des Urals vergletschert; wegen der Trockenheit und Kontinentalität des Klimas reichte das nordeuropäische Eisschild in dieser Region nicht so weit nach Osten und Süden wie früher angenommen. Vor ca. 36000 J. war die betreffende Region eine baumlose Steppe, evtl. mit einzelnen Weiden entlang der Flussufer; große Steppentiere sind in dieser Region zwischen >40000 und 22000 J nachgewiesen. Niederlande, Norddeutschland und die sich ostwärts anschließenden Gebiete waren zu diesem Zeitpunkt mit einer Strauchtundra (shrub tundra) bewachsen; der Nordrand des eurasischen Kontinents war zu diesem Zeitpunkt ebenfalls nicht vergletschert, im Ural gab es wahrscheinlich nur einige kleine Berggletscher. Skandinavien war zwar mit Eis bedeckt, aber das Eisschild war viel kleiner als im letzten glazialen Maximum.

Die nächstgelegenen Fundstellen sind Byzovaya, 300 km SW von Mamontovaya Kurya, ca. 8000 J jünger (28000 J), mit einer Werkzeugkultur des östlichen Szeletien mit Merkmalen des Aurignacien (wie an vielen anderen Fundstellen des ob. Paläolithikums in Osteuropa); Menschenfossilien sind aber auch nicht erhalten. Die ältesten Menschenfossilien stammen aus Sunghir NE Moskau, also deutlich südlicher als Byzovaya, ebenfalls 28000 J. alt, eindeutig dem HSS zuzuordnen. An der Stelle Kostenki IV am Westufer des Don (noch weiter südlich als Sunghir) wurden ca. 30000 J. alte Menschenfossilien gefunden. Die Werkzeugtechnologie von Byzovaya ähnelt sehr derjenigen von Sunghir und anderen Fundstellen des östlichen Szeletien, so dass die Werkzeuge von Byzovaya sicherlich auf den HSS zurückgehen. Aber es bleibt offen, wer die 8000 – 9000 J älteren Werkzeuge von Mamontovaya Kurya gefertigt hat. Wäre es der HSS, wäre dies bemerkenswert, weil dieser dann zeitgleich mit der Besiedlung Mittel- und Südosteuropas in so weit nördliche und klimatisch schwierige Gebiete vorgedrungen wäre; wäre es der HN, wäre dies genauso bemerkenswert, weil dies –aufgrund der schwierigen Lebensumstände in dieser Region – Fähigkeiten voraussetzten würde, die man bisher dem HN nicht zugetraut hätte; rezente Vergleiche (Inuit, Siberische Yukaghir)

belegen auf jeden Fall die Erfordernis einer hohen technologischen und sozialen Organisation unter diesen Lebensbedingungen.

Die Ursache für eine so weit nördlich gerichtete Besiedlung könnte in den starken Klimaschwankungen zwischen 60000 und ca. 36000 J liegen: auch die Pollenindizes deuten darauf, dass in dieser Zeit der Steppengürtel relativ rasch zwischen SO-Europa und dem Norden hin- und herwanderte; in den wärmeren Phasen driftete der faunareiche Steppengürtel (und die an ihn adaptierten Menschen) nach Norden ab, in den kälteren Intervallen wandelten sich sogar die ansonsten bewaldeten Gegenden Griechenlands in eine Steppe. Auf dem Höhepunkt der letzten Vereisung konnten Menschen nur im Süden Frankreichs (Dordogne) und ansonsten auf den mediterranen Halbinseln (Balkan, Italien, Iberien) überleben. Möglicherweise erklären diese klimabedingten Wanderungen auch die Expansion des HN in den mittleren Osten vor 60000 J. (Nat. 413, 33 + 64).

Im Jahr 2011 wurde dann allerdings eine **28500 RC-Jahre (= 31000 bis 34000 Kalenderjahre) alte Mousterian-Kultur von Byzovaya** (65. Grad nördlicher Breite, nördliche Uralregion) publiziert, die dem Werkzeugsatz zufolge typisch für Neandertaler wäre, wobei allerdings keinerlei Körperfossilien von Menschen nachzuweisen waren (nur von den geschlachteten Tieren, ganz überwiegend Mammut; Begleitfauna: Wollnashorn, Rentier, Moschusochse, Pferd, Braunbär, Wolf, Polarfuchs). 1000 km nördlicher als die nördlichste der bisher bekannten Mousterian-Fundstellen (55. Breitengrad). Es wurden 313 Steinwerkzeuge gefunden, darunter typische Levallois-Abschläge, aber keinerlei Werkzeuge aus dem oberpaläolithischen Werkzeugsatz des HSS wie z.B. Klingen, Wurfspitzen usw.

Das Mousterian von Byzovaya gilt damit weiterhin als ungelöstes Rätsel und wird als mögliches letztes Refugium der HN diskutiert.

Die Technologie entspricht den Traditionen des mittleren Paläolithikums Mittel- und Osteuropas aus den Stadien MIS 3 und 4. Die Besiedlung von Byzovaya erfolgte während des späten Abschnittes des MIS 3 (Marines Isotopenstadium 3); dieses Interstadial (zwischen 31000 und 24000 RC-Jahren) war etwas wärmer als die Zeit davor und danach, aber das Klima war in dieser Region dennoch deutlich kälter als heutzutage.

Schon mehr als 10000 Kalenderjahre vor der Mousterian-Kultur von Byzovaya findet sich an der Stelle Kostenki 14 (am Ufer des Don in Süßrussland) typisches eurasisches Oberpaläolithikum (Kostenki Layer IV; 45000 bis 41000 Kalenderjahre). In Zaozer'e (weiter nördlich als Kostenki) wurden oberpaläolithische Werkzeuge vor 39000 bis 37000 Kalenderjahren produziert. Im Zeitraum der Byzovaya-Funde finden sich in Sunghir und Garchi dreieckige Wurfspitzen. An gleichalten Fundstellen Eurasiens, bei denen – wie in Byzovaya – organisches Material erhalten blieb, finden sich Speerspitzen, Schmuck, Figürchen, Perlen usw. --- alle diese Indizien für die Anwesenheit des HSS bzw. Oberpaläolithikum fehlen in Byzovaya. Rohmaterial für die hochwertigen Steinwerkzeuge des Oberpaläolithikums wäre in Byzovaya in guter Qualität vorhanden gewesen und wurde an angrenzenden jüngeren, mesolithischen Fundstellen auch genutzt, wo perfekte Klingen hergestellt wurden.

Damit sprechen die Indizien zugunsten eines Refugiums des HN, wenn man davon ausgeht, dass das klassische Mousterian ausschließlich vom HN produziert wurde. Die nächst südlich gelegene Mousterian-Fundstelle liegt auf dem 55. Breitengrad (1000 km südlicher). Der HN hätte dann mehr als 10000 Jahre mit dem HSS in Russland koexistiert. Wer auch immer der Hersteller der Werkzeuge war, der HN oder eine andere menschliche Reliktpopulation, sie musste auf jeden Fall in der Lage gewesen sein, mit dem kalten Klima und dem dunklen Winter in den hohen Breiten zurecht zu kommen (Sci. 332, 841).

Allerdings ist die Annahme, die Mousterian-Kultur von Byzovaya gehe auf den HN zurück, nicht unumstritten. So stellten moderne Menschen in Afrika, im Nahen Osten und Westasien nicht selten mousterian-artige Werkzeuge her. In Kostenki wurden derartige Werkzeuge vom modernen Menschen (gesichert durch Körperfossilien) zum Schlachten von Pferden und anderen großen Säugern genutzt. Allerdings sollen diese im Endergebnis wie Mousterian aussehenden Werkzeuge im Herstellungsmodus vom typischen Mousterian von Byzovaya abweichen, und im Gegensatz zu Kostenki finden sich in Byzovaya keinerlei Indizien für Oberes Paläolithikum. Ohne Knochen- oder DNA-Nachweise wird das Rätsel von Byzovaya nicht zu lösen sein (Sci. 332, 778).

Skandinavien: In Skandinavien (einschl. Dänemark) wurden niemals Reste von HN entdeckt. Studien an Bohrkernen aus Dänemark ergaben, dass es durchaus Phasen gegeben hat, in denen HN in Dänemark hätten leben können; allerdings waren diese nur von kurzer Dauer (maximal 5000 Jahren), so dass eine dauerhafte Besiedlung nicht möglich war. Nicht ganz auszuschließen ist, dass HN bei Streifzügen kurzfristig auch Dänemark erreicht haben könnten (nach www.antropus.de).

Regionale Unterschiede: die HN der Levante wirken morphologisch archaischer als gleich alte HN aus Europa; sie bewahrten mehr ältere Merkmale, die in Europa auf dem Weg zum klassischen Neandertaler allmählich verschwanden. Die europäische Subpopulation war vermutlich stärker isoliert und konnte sich daher auffälliger weiterentwickeln. Insgesamt stellten sich inzwischen drei Untergruppen heraus: westliche Population (Europa), Mittelmeerraum und östliche Region, aber mit Wanderbewegungen und genetischem Austausch. Zentralasien wurde wohl schon vor 130000 Jahren besiedelt (genetische Untersuchungen; das Kaspische Meer hatte damals einen besonders niedrigen Wasserstand). Rückgang der Populationsstärke ab 50000 BP (Spektr. Wiss. 6/10, 54).

Neuerdings verdichten sich (genetische) Hinweise, dass die Evolution des HN womöglich vorwiegend in Asien stattfand, und dass Europa wiederholt von Mittel- und Westasien aus mit HN besiedelt wurde (Nat. 514: 170). Das sibirische Altai-Gebirge stellt die maximale Ausbreitung des HN nach Zentralasien dar; hier überlappte sich die Verbreitung der HN mit den HD, die sich nach Osten und Südosten anschlossen.

Zweifache Besiedlung Sibiriens (Altai)

Andererseits gab es vor ca. 60000 Jahren eine Wanderung von HN aus der Krim-/Kaukasus-Region nach Sibirien (3000 - 4000 km). In der Chagyrskaya-Höhle im Altai-Gebirge (100 km westlich der Denisova-Höhle) wurden 74 HN-Fossilien und 90000 Steinwerkzeuge ausgegraben; Tier- und Pflanzenreste aus den betreffenden Horizonten datieren auf 59 bis 49 TA. Die Werkzeuge ähneln sehr stark jenen von Krim und aus dem Nordkaukasus aus jener Zeit (Micoquian), und eine DNA-Studie bestätigte die enge Verwandtschaft der Chagyrskaya-HN mit europäischen HN wie Vindija und Mezmaiskaya (nicht aber zu den HN von Denisova, > 100 TA alt). Diesen fehlten auch micoquian-artige Werkzeuge. Die Denisova-HN gehen offenbar auf eine frühere Migration von HN nach Zentralasien zurück, und vor 60000 Jahren begaben sich erneut HN aus Osteuropa in diese Region. Das Zentrum des HN lag offenbar in Mittel- und Osteuropa, und von dort breitete er sich mindestens zweimal weit nach Osten aus.

Träger des Micoquian gelten als spezialisierte Pferde- und Bison-Jäger, die an Steppen adaptiert waren. Offenbar breiteten sich die HN von Osteuropa aus während der kühlen und ariden Bedingungen des MIS 4 zusammen mit der eurasiatischen Steppe weit nach Osten aus. Die erste Besiedlung der Altai-Region durch HN erfolgte vor oder während MIS 5 (noch ohne Micoquian: Denisova-HN). Micoquian erscheint in der Chagyrskaya-Höhle gegen Ende von MIS 4 oder am Beginn von MIS 3.

In der Denisova-Höhle lassen sich HN- und HD-Werkzeuge nicht voneinander unterscheiden; es findet sich aber im Zeitraum zwischen 59 und 49 TA in der Denisova-Höhle kein Micoquian. Die Befunde sprechen für zwei zeitlich deutlich getrennte Ausbreitungen von HN von Westen aus in die Altai-Region (PNAS 117: 2879).

Die **Lebenserwartung** der HN war aufgrund der schwierigen Lebensumstände gering; fast die Hälfte starb schon vor der Pubertät (z.T. mit Zeichen der Mangelernährung, z.B. an den Zähnen erkennbar), 80 % starben vor dem 41. Lebensjahr. NaA. erreichten die HN ein Durchschnittsalter von nur 30 Jahren. Der Holotyp aus dem Neandertal war allerdings entgegen früherer Angaben nur 40-42 Jahre alt, der alte Mann von La Chapelle (nur noch wenige Zähne) aber etwa 60 Jahre. Menschen, die das Erwachsenenalter erreichten, starben meist zwischen 30 und 40 Jahren (kein Unterschied zum modernen Menschen bis ins 19. Jhd. hinein!). Es gibt aber auch Einzelfunde, die auf ein noch höheres Alter als 60 J. schließen lassen.

Allerdings hatten auch die frühen modernen Menschen des mittleren und frühen oberen Paläolithikums keine bessere Lebenserwartung als die HN; wie beim HN wurden nur wenige Individuen älter als 40 Jahre. Es gibt keine Anzeichen dafür, dass der HSS in Sachen Lebenserwartung (und damit aber auch: soziale Stabilität, Transfer von Wissen, Erfahrungen usw.) dem HN überlegen war (PNAS 108, 1267).

An Tieren konnten den letzten HN vor < 40000 Jahren (in Frankreich) noch gefährlich werden: Wölfe, Leoparden, Höhlenbären, Höhlenhyänen.

Allgemein gilt (nicht *nur* für HN, sondern für **außerafrikanische** Menschen der letzten 200 TA insgesamt, ob nun aus China, Israel, Tschechien oder Italien), dass sie viel häufiger Missbildungen/Skelett-Anomalien und Geburtsfehler aufwiesen als dies heutzutage der Fall ist (Basis: Untersuchungen von 75 Skeletten, die meisten < 200 TA). Man erklärt dies mit Migrationsstress und Inzucht in den kleinen migrierenden Gruppen. Migrationsstress (z.B. Hungerperioden) könnte sich auf Schwangere ausgewirkt haben. Fast jeder fünfte Mensch besaß ein Handicap. Allerdings fehlt bisher ein Vergleich mit der Häufigkeit solcher Anomalien in vorgeschichtlichen und frühhistorischen Gesellschaften (nach www.antropus.de).

Neue Erkenntnisse zum Holotyp (Feldhofer-HN, 42000 J; Roots S. 117 ff.: naA 39900 ± 620 RCJ); Sterbealter 40 – 42 Jahre (ältere Angaben – bis 60 Jahre – unzutreffend). Bruch des linken Armes in der Nähe des Ellenbogengelenks; gut, aber disloziert verheilt, dadurch lebenslange Behinderung des linken Armes (langfristiges Überleben mit dieser Behinderung spricht für Pflege, Versorgung und Unterstützung durch andere Gruppenmitglieder [dieses Phänomen findet sich auch an anderen Fundstellen]). Als Folge der weitgehenden Funktionsbeeinträchtigung des linken Armes wurden – kompensatorisch – die Muskeln des rechten Schultergürtels bis hin zu Mikrotraumata überlastet. Gelenkstatus: leichte, aber altersgemäße Arthrose in den Extremitätengelenken und im Bereich der Wirbelsäule (starke Arthrose nur in den Gelenken, die wegen Funktionsbeeinträchtigung des linken Armes überlastet waren). Verheilte Verletzung oberhalb des Auges in der Stirn mit Heraustrennen eines kleinen Knochenstückchens; unklar, ob zeitgleich mit Armfraktur. Beide Verletzungen könnten bei der Jagd erfolgt sein, aber auch bei zwischenmenschlichen Auseinandersetzungen oder einem schweren Sturz; Stirnverletzung durch Sturz auf eine Steinkante oder aber auch durch eine Steinklinge. Äußerst aggressiver chronischer Entzündungsprozess in der Kieferhöhle, der zur Ausbildung multipler kleiner, bis max. 3 mm hoher, z.T. gestielter knöcherner, der Kieferhöhlenwand aufsitzender „Tumore“ führte. Daneben wahrscheinlich chronische Stirnhöhlenentzündung. Die schwere Erkrankung der Nasennebenhöhlen konnte die Körperabwehr schwächen und u.U. durch Sepsis sogar letal enden. In den langen Röhrenknochen massive, aktive Resorptionserscheinungen (weit über die Norm gesteigerte Aktivität der Osteoklasten), nicht osteoporotisch, entweder infolge einer Stoffwechselerkrankung oder Anfangsstadium eines malignen Prozesses. Die Knochen des Feldhofer-HN sind keine „Versteinerungen“, sondern unverändert erhalten („original“), keine diagenetischen Prozesse, ebenso wie HN von Krapina und Vindija, aber auch ein HE von Olduvai (OH 9).

An der Fundstelle des Holotyps wurde im Jahr 1997 ein zweites, wesentlich grazileres Individuum entdeckt.

Kulturgruppe: Keilmessergruppe (Micoquien): Keilmesser = beidseitig bearbeitete Schaber; einseitig bearbeitete Schaber; kleine Rundkratzer.

LUCA von HN und HSS:

Man geht überwiegend davon aus, dass sich der HN in Europa aus europäischen *H. heidelbergensis* entwickelte. Offen war aber die Frage nach dem letzten gemeinsamen Vorfahren von HS und HN. Alle Fossilien aus dem späten U-Pleistozän und M-Pleistozän aus Europa weisen bereits auf die Zahnmorphologie der HN; offenbar geht der HN auf eine europäische Menschenlinie zurück, die vor ca. 1 MA entstand, d.h. früher als nach molekularen Uhren erwartet (PNAS 110: 18196).

Eine virtuelle 3D-Rekonstruktion des LUCA-Schädels unter Berücksichtigung der Schädel pleistozäner Menschen zeigte jedoch, dass der letzte gemeinsame Vorfahr in Afrika gelebt haben müsste (*H. heidelbergensis* im weiteren Sinne, nicht der europäische *H. heidelbergensis*) (J Hum Evol. 91: 57). Die morphoanatomische Trennung zwischen HS und HN soll vor ca. 700 TA erfolgt sein; der LUCA muss demnach vor 800 – 900 TA gelebt haben (auch später ist es aber noch zu einem Genflow zwischen der HS- und HN-Linie gekommen, wie ein HN von der Schwäbischen Alb mit HS-Genomanteilen zeigt).

Nach genetischen Daten könnte es vor 1,2 MA zu einem genetischen Bottleneck in der Menschenlinie gekommen sein, den nur ca. 18500 Individuen überlebten. In dieser kleinen überlebenden Population könnte es dann zur Speziation gekommen sein.

Homo antecessor (Nordspanien, 0,8 – 0,9 MA) scheidet als LUCA aus, weil er zu wenig moderne Merkmale besitzt.

Nach der klassischen Theorie gilt der HN als ein europäischer HHEI, der sich im Rahmen des Klimawechsels an die eiszeitlichen Verhältnisse angepasst hatte (gedrungene Struktur, kürzere Unterschenkel, große Nasen; Mitochondrien, die Stärke nicht nur in Energie, sondern auch in Wärme umwandeln, wie heute nur Eskimos). Dennoch kam später der HS besser mit der Kälte klar als der HN; es gab Phasen der Koexistenz in Europa, in der der HS auch in nördlichere Gebiete vordrang, während der HN nur noch weiter südlich vorkam. Das gilt sowohl für West- wie Osteuropa. So besiedelte der HSS im frühen Oberpaläolithikum Gebiete zwischen Tundren-, Kaltsteppen- und Nadelbaumvegetation (Kostenki, Don), während der HN weiter südlich die wärmeren Grenzregionen zwischen Nadel- und Laubwaldvegetation nutzte.

Evolution des HN:

Die Entstehung des HN sowie seiner Vorstufen (europ. *H. heidelbergensis*) mit seinen morphologischen Eigenheiten wird mit den oszillierenden Klimaverhältnissen in Europa im mittl. und ob. Pleistozän in Verbindung gebracht. Die Warmphasen erlaubten mehrmals das Vordringen von Urmenschen nach Europa; die langen Kaltphasen dazwischen haben die Populationen aber wieder räumlich isoliert und stark dezimiert. Die Einschränkung der genetischen Vielfalt und Isolation führte dann zu der allmählichen, mosaikweisen Herausbildung des HN. Insbesondere

während der Eiszeiten wurden die Populationen stark geschwächt, in wenige noch bewohnbare Regionen abgedrängt, zerschnitten und von den asiatischen Populationen isoliert.

Die typische und sehr einheitliche Morphologie des Hochneandertalers entwickelte sich stufen- und mosaikweise. Erste Entwicklungstendenzen zu HN-typischen Gesichtsmerkmalen (Unterkiefer, Infraorbitalplatte) sind bei 450000 J. alten Fossilien aus Tautavel (französ. Pyrenäen) sowie (Wangen- und Nasenregion betreffend) von Petralona (Griechenl.) erkennbar, während das 480.000 J alte Schienbein von Boxgrove nicht neandertalid wirkte, sondern den afrikanischen Zeitgenossen ähnelte (Hinweis auf afrikanische Auswanderung auf *H. heidelbergensis*-Niveau).

Offenbar begann sich vor 500-400 TA in Europa eine eigene, von der afrikan. *Heidelbergensis*-Population verschiedene europäische Population auszubilden, die sich (durch häufige geographische Isolierungen und klimatisch bedingte Dezimierungen) schließlich vor ca. 100000 J. in den Hochneandertaler entwickelte. Die Isolierungen behinderten den genetischen Austausch mit der afrikanischen Stammpopulation. Das Kaspische Meer, das auf den Höhepunkten der Eiszeiten fast bis zum Ural reichte, bildete eine natürliche Grenze nach Osten. So erschienen die typischen Attribute der späteren HN erstmals vor 400000 – 500000 J. in einem Abschnitt mit besonders heftigen Klimaschwankungen.

Die zweite Entwicklungsphase zum HN verlief vor 400000 – 250000 J; zum Beginn dieser Phase zählen Swanscombe und Steinheim/Murr, wo erstmals die Ausprägung typischer Strukturen am Hinterhaupt erkennbar wird (u.a. das Inion, eine HN-spezifische ausgedünnte Eintiefung an der am weitesten nach hinten ausladenden Stelle des Schädels). Bei den Funden der Gran Dolina von Atapuerca (300000 J) waren Gesicht und Hinterkopf bereits eindeutig neandertalid, wenn auch noch nicht so ausgeprägt wie später. In diesen Kreis passen auch die Fossilien von Reilingen bei Schwertzingen und Bilzingsleben bei Halle (s.o.). Die HN-Merkmale waren damals an verschiedenen Orten und auch in derselben Population sehr verschieden stark ausgeprägt, besonders der Hinterschädel wirkte bei einigen Individuen moderner wie bei anderen. Die Zeit vor <300000 bis 130000 J. war durch eine Doppeleiszeit (Elster- und Saale-Eiszeit) gekennzeichnet, wobei es in dem dazwischenliegenden Interglazial relativ kühl war: in dieser Zeit traten die HN-Merkmale immer stärker hervor.

Vor 200000 J war dann die Evolution bzgl. der runden Schädelwölbung und Schläfenpartie noch etwas weiter in Richtung auf den klassischen HN fortgeschritten, 125000 J. alte Funde aus Italien (Saccopastore) und Kroatien (Krapina) sind bis auf einige Details schon im wesentlichen HN-typisch. Einzelne Individuen weisen aber immer noch ältere Merkmale, z.B. beim Bau des Unterkiefers auf. Die Evolution des HN besteht somit in einer allmählichen Anhäufung verschiedener neuer Merkmale, von denen sich jedes innerhalb der Populationen in eigenem Tempo und Ausmaß durchgesetzt hat. So hatte schließlich jeder moderne HN die Veränderungen am Hinterhaupt, aber nicht jeder alle charakteristischen Unterkiefermerkmale.

Morphologie des HN:

- große Bandbreite in Körperbau und Aussehen, größere Varianz als beim rez. Menschen; Unterschiede zum rez. Menschen geringer als innerartliche Unterschiede, sofern man den HN nicht über Extremfunde definiert. Unter heutigen Menschen findet man den Körperbautyp des Neandertalers nach metrischen Studien an Olympiadeteilnehmern am ehesten unter Gewichthebern, Ringern

und Wurfspielern

- Die 100.000 – < 40.000 J alten HN waren morphologisch viel einheitlicher als ältere Populationen, was für einen „Bevölkerungscrash“ mit genetischem Flaschenhals vor dieser Zeitperiode spricht.
- trotz absolut höheren Hirnvolumens der späten HN war das Verhältnis Hirnvolumen/ Körpermasse (Enzephalisation) etwas niedriger als beim modernen Menschen (Aussagen über Gehirngröße sind nur von Bedeutung, wenn sie in Relation zur Körpermasse gesetzt werden). Durchschnittl. Hirnvolumen: 1590 ccm
- 30 % mehr Körpergewicht als rez. Europäer gleicher Größe, Durchschnittsgewicht 75 kg, naA bis 90 kg; kleinere Körperhöhe, aber viel stärker. Körperbau – auch bei heutigen Völkern – umso kompakter, je kälter das Klima ist. Kräftige, untersetzte Statur, sehr stämmig. Gliedmaßen im Verhältnis zum Rumpf eher kurz, ähnlich heutigen arktischen Völkern, kurze Arme und Beine, tonnenförmiger Brustkorb. Der HN von Amud/Israel gehört mit 1,80 m Größe schon zu den größten HN, Hirnvolumen 1740 ccm. Angeblich der größte, der je gefunden wurde.
- eine der vielen Fußspuren (überwiegend von Kindern) am Strand von Le Rozel/FR deutet auf eine Körpergröße von 1,89 m für erwachsenen Mann (80 TA)
- als Anpassung an die harte Umwelt schwerer gedrungener Körperbau: kurze Unterarme und –schenkel minderten den Wärmeverlust (auch beim heutigen Menschen haben arktische Populationen ähnliche Anpassungen, die HN hatten aber noch massivere Körperstämme und kürzere Beine, obwohl sie niemals in arktischer Kälte lebten); dass sie sich körperlich stärker an die harten Bedingungen anpassten als die modernen Menschen, mochte ihre eingeschränkte Fähigkeit, sich kulturell zu adaptieren, kompensieren: der HSS konnte sich kulturell besser an die kalten Bedingungen anpassen, brauchte sich daher weniger stark körperlich anpassen als der HN
- robuster Körperbau findet sich konvergent bei rezenten Inuit: die Wärme abstrahlende Oberfläche und der Wärmeverlust sind dadurch geringer; gleichzeitig ermöglichte der kräftige Körperbau lange Fußmärsche und den Abtransport schwerer Beute
- vom HSS abweichendes Fußskelett aufgrund des stämmigen, muskulösen Körperbaus: kräftigere Fußknochen (nach www.antropus.de 2/19).
- zum robusten Körperbau gehören:
 - großer, breiter Brustkorb
 - breites Schulterblatt
 - großes Schultergelenk
 - großes Ellenbogengelenk
 - gebogene, kurze Unterarmknochen
 - breite Hüften
 - großes, nach außen gedrehtes Hüftgelenk
 - kräftige Hände, robuste Finger
 - breite Fingerkuppen
 - große, dicke Kniescheibe
 - Schienbein kurz, abgeflacht, dickwandig
 - Schienbein kürzer als Oberschenkelknochen (und nicht umgekehrt wie beim HS)
 - massives Sprunggelenk
 - breite, kräftige Zehenknochen
 - Schlüsselbein wie beim modernen Menschen, nicht länger
 - (nur *relativ* länger, wenn man es mit dem beim HN kürzeren Femur vergleicht)
- relativer Umfang des Gesichts größer als beim HSS, bedingt durch die Entwicklung

(PNAS 111: 4438)

großer Stirn- und Kieferhöhlen, die eine Gewichtsverringerung des Kopfes bedingten (mit dem Ziel, das Gleichgewicht oberhalb der Wirbelsäule durch Rückverlagerung des Schwerpunktes des Kopfes zu sichern).

Mit der starken Pneumatisierung gehen einher: Vergrößerung der Nasenregion, Zurücktreten der Eckzahngrube, Zurücktreten der Wangenknochen (Roots s. 328).

- Gesichtsschädel relativ größer als beim HSS, Bereich zwischen Augen und Oberkiefer stark in die Länge gezogen, Nasen- und Nasennebenhöhlen sehr geräumig; da diese Partie (Augen/Oberkiefer) vorsteht, erscheinen alle anderen Teile des Gesichtes zurückgezogen; Stirnregion relativ flach, starker Überaugenwulst, Hirnschädel eher niedrig, lang gezogen, in der unteren Hälfte verbreitert (HS: kurz und schmal, hoch und vorgewölbt; Stirn vorgewölbt). Beim HN liegt der größte Teil der Gehirnmasse unterhalb, beim HS oberhalb der Augenebene (Roots S. 149).
- hervorstehendes Mittelgesicht, flacher und rundlicherer Schädel, starke Überaugenwülste, flache und fliehende Stirn, hohe, gerundete Augenhöhlen, großes, vorspringendes Nasenskelett, fliehendes Kinn und zurückgezogenes Foramen mentale, fliehendes Wangenbein, rundes Profil der Hirnschale; schnauzenförmig zugespitztes Gesicht; kinnloser Unterkiefer.
Als für HN spezifische Schädelmerkmale gelten: Gesicht sehr flächig und hoch, von vorn gesehen nach unten hin aber schmal; große Nasenhöhle, vorspringendes Nasenskelett, fliehende Wangenknochen; von hinten halbrunde Schädel-silhouette; bestimmte anatomische Details im Schläfen- und Occipitalbereich des langgestreckten Hirnschädels.
- „Spitzgesicht“ (Mittelgesichtsprognathie); wird als Kälteadaptation gedeutet, um das kälteempfindliche Gehirn möglichst weit von der Nase zu entfernen; die großen Stirn- und Kieferhöhlen dienten dagegen der Erwärmung der Atemluft
- insgesamt fliehendes Gesicht; Zähne stehen stärker vor als der Unterkieferknochen
- große, breite, vorspringende Nase (Anwärmung der Luft zum Schutz der Lungen).
Die Anpassung der Anatomie der inneren Nase und der Dynamik des Luftstromes an die Anforderungen kalten Klimas erfolgte beim HN in anderer Weise als beim HS; beide Arten passten die Nasenanatomie auf artspezifische Weise an das Klima an (PNAS 114: 12442).
- frühe HN (wie Weimar-Ehringsdorf, ca. 230000 J) hatten noch nicht so stark ausgeprägte Überaugenwülste; Präneandertaler wiesen breitere Schädel und weiter auseinander liegende Augen auf und waren insgesamt aber etwas zierlicher als voll entwickelte HN. Schon die Anteneandertaler hatten aber Hirnvolumina von 1300 bis 1500 ccm (Hochneandertaler: um 1500 ccm)
- Fossa suprainiaca häufig beim HN, selten beim HSS (horizontale Eindellung im knotigen Hinterhauptsbein = Os occipitale)
- Foramen magnum oval
- keine Unterschiede zum HSS in Gestalt und Größe der Cochlea (HN-Funde in der – großen – Varianzbreite des HSS, s. Roots S. 331);
viele Arbeiten stellten jedoch Unterschiede bei den Bogengängen heraus, wobei die Situation bei HN abgeleitet ist, d.h. sich von anderen (frühen) *Homo* und HSS unterscheidet; allerdings gibt es auch einen oberpleistozänen Menschen aus Ostasien (Xujiayao 15) mit einem Bogengangsystem, das dem der HN entspricht, obwohl dieser Schädel sonst keine weiteren HN-spezifischen Merkmale zeigt (Alter: ca. 100.000 Jahre) (PNAS 111: 10509).
Inzwischen ist klar, dass sich beim modernen Menschen die Bogengänge ab der Geburt zwischen den Geschlechtern unterscheiden (geschlechtsdimorph) und man bei Skeletten ohne DNA-Nachweis mit einer Sicherheit von 91 – 93 % durch

dreidimensionale Rekonstruktion der Cochlea das richtige Geschlecht ermitteln kann. Die Gründe für diesen Geschlechtsdimorphismus der Cochlea (als Reaktion auf den Dimorphismus der Sprache? Größenunterschied der Glottis zwischen Männern und Frauen 50 – 60 %; Selektionseffekte: Frauen empfinden Männer mit einer männlicheren Stimme attraktiver) sind unklar. Insgesamt ist die Cochlea beim Menschen länger als bei Primaten vergleichbarer Körpergröße; man vermutet, dass dies vor 2 MA in HE entstand und mit der erhöhten Empfindlichkeit für niedrigere Frequenzen in Zusammenhang steht (Sci. Rep. 9: 10889).

- Zähne viel größer als beim modernen Menschen. Relation der Zahngröße von HN, europäischen HSS des Jungpaläolithikums und heutigen Europäern: Verhältnis 3:2:1 (Ursache der auch innerhalb des HSS anhaltenden Zahnverkleinerung: verbesserte Nahrungsaufbereitung, Zähne werden nicht mehr als Werkzeug benutzt). Die Zähne australischer Ureinwohner weisen noch heute etwa die Zahngröße der HN auf!
- typisches Zahnmerkmal der HN ist die retromolare Lücke (Lücke hinter dem Weisheitszahn) (Roots S. 323)
- Taurodontismus häufiger als bei modernen Menschen (modern: 4 %)
- Verdickung an Innenfläche des Unterkiefers
- geringe Tiefe des Rachen; der vertikale Abstand zwischen dem harten Gaumen und dem Foramen magnum ist beim HN viel kürzer als beim HSS; möglicherweise ist dies aber ein Nebenprodukt anderer neandertalider Merkmale: einerseits ein mehr HE-artiges Wachstumsmuster des Gesichtes, andererseits ein großes Gehirn; um das große Gehirn auf das primitivere Gesicht zu passen, musste das Wachstum so umprogrammiert werden, dass die Form der Hirnkapsel verändert wurde, was dann sekundär zum kurzen Rachen führte (umstritten)
- eventuell hatte der HN einen völlig anderen Bauplan der oberen Atemwege (einschl. Nasennebenhöhlen, Innenohr, Eustachische Röhre usw.), bedingt dadurch, dass die HN stärker auf Nasenatmung setzten (umstritten)
- bisher vollständigstes Skelett: Kebara 2, Israel, mit Zungenbein!; außergewöhnlicher robuster und großer (1,70 m) HN. Die Fundstelle Kebara diente zwischen 60000 und 48000 J immer wieder als Siedlungsstelle; > 25000 Artefakte der Levallois-Technik
- Geburt viel schwerer als beim HSS, da die Neugeborenen viel größer waren; aber auch das Becken war breiter*.
- Sexualdimorphismus wegen der Robustheit und Modellierung der Muskeln weniger ausgeprägt als beim HSS (außer in Bezug auf die Größe)
- frühere Zahn- und Knochenreife (umstritten; s.u.); nach neueren Angaben (2017) reiften die Kinder aber 1 – 2 Jahre schneller als beim modernen Menschen
- ökogeographische Variabilität: südliche Hochneandertaler wie El Sidron (Spanien, 43000 J) hatten breitere Gesichter und ein höheres Untergesicht (PNAS 103, 19266).
- die Körperproportionen der HN in wärmeren Gebieten (wie Südost-Spanien: Sima de las Palomas) entsprachen aber denen der nördlicheren HN, indem sie dieselben kälteadaptierten Eigenschaften zeigten (PNAS 108, 10087).

* Die virtuelle Rekonstruktion des Beckens des HN von Tabun, Israel ergab allerdings, dass die Geburt beim HN ähnlich schwierig wie beim modernen Menschen war, der Geburtsvorgang selbst gestaltete sich aber primitiver. Der moderne Geburtsvorgang mit seiner Serie von Drehungen entwickelte sich also erst nach der Abtrennung von der Linie zum HN (PNAS 106, 8151).

Anzahl und Umfang der morphologischen Unterschiede zwischen HN und HSS entsprechen Unterschieden zwischen anderen separaten Primatenarten und sprechen damit für den HN als eine eigenständige Art im taxonomischen Sinne (PNAS 101, 1147).

Wirbelsäule: entgegen früherer Annahmen waren die Wirbelsäulen von HSS und HN (konkret: La Chapelle-aux-Saints, 60 TA; CT-Rekonstruktion) nahezu identisch (S-förmige Wirbelsäule, Ausrichtung des Kreuzbeins wie beim HSS, d.h. gut entwickelte Lendenkrümmung). Belastung des Hüftgelenks und Ausrichtung des Beckens entsprachen damit dem HSS. Diese Befunde werden auch durch Fossilien anderer HN-Individuen gestützt (nach www.antropus.de; PNAS 116: 4923).

Körperbau:

Der kurze, stämmige Körperbau der HN gilt als Klimaadaptation. Die Gestalt der HN entwickelte sich demnach als Folge der Anpassung an das raue Klima der Eiszeit; uns würden die HN hässlich erscheinen (vielleicht ist ja das Aussehen auch eine relative Vermischungsbarriere gegenüber dem HSS gewesen?).

Der Körperbau von HN entsprach demjenigen von Kraftsprintern und nicht demjenigen von Ausdauerläufern, wodurch sie sich vom HSS unterschieden. Auch genetische Untersuchungen (Allele) sprechen für einen eher athletischen Bautyp. Dies passt dazu, dass die HN in stark bewaldeten Gebieten jagte, während der HS in offenen Savannen Tiere stundenlang verfolgen und Hetzjagd praktizieren konnte. HN waren dagegen darauf ausgerichtet, Beute mittels kurzer, schneller Sprints zu verfolgen; sie wurde dann durch einen gezielten Speerstoß getötet (nach www.antropus.de 1/2019).

Die HN lebten auch in gemäßigten Zonen im südlichen Eurasien und bevorzugten keinesfalls eiszeitlich geprägte Gebiete. Der Körperbautyp der HN wird daher neuerdings weniger als Anpassung an eiszeitliche Verhältnisse (wie bei Eskimos), sondern an Kurzstreckensprint in Waldhabitaten gesehen.

Ihre großen Nasen und Gesichter waren wahrscheinlich die Folge kräftigen Kauens und der Benutzung der Kiefer als Werkzeuge; alle anderen robusten Merkmale sind wohl sekundäre Folgen ihres hohen Körpergewichts bzw. der massiven Kräfte der Arme und Hände. Die Frontzähne waren stark abgenutzt von der Verarbeitung der Felle zur Kleidung usw., sie wurden quasi als Werkzeuge eingesetzt. Die großen Nasen mit ausgedehnten Schleimhautpolstern dienten der Erwärmung der kalten Luft, bevor diese in die Lungen kam, um die Lungen zu schützen.

Modellrechnungen ergaben allerdings auch, dass dieser spezielle Körperbau nur relativ geringe Vorteile in dem kalten Klima bot (im Vergleich zum HSS); die „untere kritische Temperatur“, ab der der Mensch seine interne Wärmeproduktion steigern muss (üblicherweise durch vermehrte Nahrungsaufnahme), um die Körpertemperatur konstant zu halten, lag bei ihm bei 27,3 Grad, beim modernen HSS bei 28,2 Grad und beim HE bei 28,5 Grad. Daraus ergibt sich zwangsläufig, dass der HN dicke Kleidung benötigte. Hierzu passt auch, dass der HN bevorzugt in Gebieten lebte, in denen die gefühlte Temperatur im Winter (also unter Berücksichtigung der Windverhältnisse) recht mild war, auch im Vergleich zum HSS. Betrachtet man die europäischen Fundstellen des HN und vergleicht diese mit jenen des HS zwischen 37000 und 22000 BP, so lag die mediane gefühlte Wintertemperatur an den HN-Stellen bei -16 Grad, an denen des HSS aber

bei -20 bis -23 Grad. Trotz weniger adaptierten Körperbaus kamen die HSS also mit der Kälte besser zurecht, und dies könnte ein Grund für das Aussterben der HN vor dem LGM sein; vielleicht bot die Kleidung der HN keinen so perfekten Kälteschutz wie die Kleidung der HSS. Eindeutige Nähnadeln sind zwar erst ab < 25000 J. nachweisbar (d.h. auch der HSS verfügte nicht schon früher über richtige Nähnadeln), aber auch der HN verfügte über Knochenahnen, die u.a. zum Durchstechen von Tierhäuten geeignet waren, auch wenn es sich nicht um Nadeln im eigentlichen Sinne handelte. Unstrittig ist, dass der HN Tierhäute verarbeitete (Sci. 306, 40).

Energetische Berechnungen ergaben, dass der Grundumsatz eines HN-Mannes in Ruhe mit 2000 kcal/Tag 25% über dem eines modernen Amerikaners lag. Eskimos, die in eisigem Gebiet auf Jagd gehen, benötigen das 2 - bis $2\frac{1}{2}$ -Fache des Grundumsatzes. Ein HN-Mann benötigte danach $4500 - 5040$ kcal/Tag zum Überleben (Eskimos: $3000 - 4000$). Isotopuntersuchungen an HN-Knochen (z.B. aus der Vindija-Höhle, Kroatien, nach neuen Angaben aber > 40000 kal. Jahre alt; s. PNAS 114, 10606) belegen, dass dieser sich fast ausschließlich von Fleisch ernährte mit einem Bedarf von 2 kg Fleisch pro Tag. Gerade gegen Ende des Winters, wenn Nahrung besonders knapp war, dürfte es daher kritisch für HN geworden sein; auch weisen Defekte an den Zähnen der HN auf Hungerperioden hin. Selbst moderne Jäger-Sammler-Kulturen verlieren in schlechten Jahreszeiten 10% ihres Gewichts (was zum Sistieren von Ovulation und Reproduktion führen kann). Das Leben der HN muss daher besonders im Winter sehr stressreich gewesen sein, nahe an der Grenze zum Verhungern bei enormem Fleischbedarf. Insgesamt gesehen war ihre adaptive Strategie aber über lange Zeit erfolgreich, allerdings war die Adaptation energetisch sehr aufwendig (Sci. 307, 840).

Auch der riesige Brustkorb und die großen Lungen (mit einem Atemvolumen von 19 l/min bereits in Ruhe!, das 2 - bis 3 -Fache von modernen Menschen) dürften mit dem hohen Energiebedarf zusammenhängen, d.h. hohem Sauerstoffbedarf, um die vielen Kalorien zu verbrennen (Sci. 307, 840).

Man vermutet, dass die Zunahme der Lungenkapazität einen wichtigen Trend in der Gattung *Homo* darstellt, und dass das Atmungssystem großen Einfluss auf die Körperform hatte; so unterscheidet sich *Homo* durch den an der Unterseite vorgewölbten Brustkorb (Ansatz der Muskulatur für das Zwerchfell) von seinen Vorfahren (www.antropus.de).

Abweichende Atmung: der HN hatte eine viel größere Nase und ein deutlich längeres Gesicht als HHEI und HS; das Mittelgesicht stand massiv hervor. Ursache dafür ist nicht ein kräftigerer Biss, sondern 3-D-Modellen zufolge eine abweichende Atmung: der HN hat ausschließlich durch die Nase geatmet, während heutige Menschen eine Kombination aus Mund- und Nasenatmung betreiben. Die Nase des HN pumpte doppelt so viel Sauerstoff in die Lungen als beim modernen Menschen. Dies soll dem HN geholfen haben, ausdauernd große Beutetiere zu jagen, und war von Vorteil im kalten Klima Europas. Die Veränderungen des Gesichtsschädels beim HN im Vergleich zum HHEI und HS sind eine Anpassung an die reine Nasenatmung (www.antropus.de).

HN hatten ein erheblich größeres Lungenvolumen als HS; bei Kebara 2 und El Sidron lag es bei 9 l, bei Tabun bei 6 l, wobei der Tabun-HN eine Frau gewesen sein soll (moderne Menschen: Männer 7 l, Frauen 5 l) (die Lungenkapazität der HN wurde rekonstruiert mit virtuellen 3D-Techniken).

Kebara 2 (60 TA alt) umfasst den vollständigsten Brustkorb, der bisher von einem HN bekannt ist. Nach CT-Untersuchungen und 3D-Rekonstruktion zeigte sich, dass der Brustkorb des HN sehr vom HS abwich. Die Rippen waren nach innen mit der Wirbelsäule verbunden; die Brusthöhle

war deshalb nach außen gedrückt, die Wirbelsäule leicht nach innen geneigt. Die Lage der Wirbelsäule weiter innen im Thorax sorgte für mehr Stabilität. Dies spricht für ein größeres Zwerchfell und eine größere Lungenkapazität. Da außerdem der Brustkorb unten breiter war und die Rippen horizontal ausgerichtet waren, vermutet man, dass der HN anders atmete als der HS. Er setzte zum Atmen bevorzugt das Zwerchfell ein, während der HS sowohl durch Erweiterung des Brustkorbs wie durch Nutzung des Zwerchfells atmet. Diese fundamentalen anatomischen Unterschiede sprechen dafür, den HN als eigene Art zu sehen (nach www.antropus.de).

Die größere Muskelmasse (+ 10 bis 15 %) und das größere Gehirn (+ 200 ccm) benötigten mehr Energie und damit auch mehr Sauerstoff. Man geht davon aus, dass der HN einen erheblich höheren Kalorienbedarf hatte (mindestens 4500 Kalorien am Tag – was 4 kg Fleisch entspricht; der HS benötigte 1000 Kalorien weniger, was ihm in der Konkurrenz mit dem HN einen erheblichen Vorteil einbrachte).

Eine Zusammenstellung aller HN-Fundstellen Europas und Asiens zeigte dann auch, dass der HN keinesfalls kalte Klimazonen bevorzugte. Das Kernland konstanter Besiedlung waren die mildesten Klimaregionen in Europa wie Spanien, Portugal, Südfrankreich, Italien und Krim; nach Norden breitete sich der HN nur vorübergehend in gelegentlichen Warmphasen aus, während umgekehrt HN-Populationen während der abrupten Temperaturstürze (Heinrich-Events) zwischen 60000 und 40000 Jahren wegweisend geschwächt wurden (BdW 7/2014: 71).

Gehörknöchelchen: Die Anatomie der drei Gehörknöchelchen weicht beim HN in nicht unerheblichem Umfang vom HSS ab. Beide Arten weisen – ausgehend vom Ausgangszustand der Menschenaffen – abgeleitete Gehörknöchelchen auf, aber in unterschiedlicher Weise. Dabei ist das Ausmaß der Ableitung beim HN stärker als beim HSS, was auch zu genetischen Daten passt, dass Gene mit Bezug zur Skelettmorphologie beim HN schneller evolvierten als beim HSS (d.h. stärker abgeleitet sind).

Die Abweichungen in Morphologie und Anordnung der Gehörknöchelchen wird damit erklärt, dass sich die Gehirngröße in den Linien zum HN und HSS konvergent vergrößerte, was zu Unterschieden in der Form der Paukenhöhle und damit der Form und räumlichen Konfiguration der Gehörknöchelchen führte. Die Funktionalität des Mittelohrs war aber bei beiden Arten gleichwertig, was ebenso für die Atapuerca-Menschen gilt. Die Tatsache, dass es in beiden Linien zu morphologisch unterschiedlichen, aber funktionell gleichwertigen Lösungen für die Anpassung des Mittelohrs an die Gehirnexpansion kam, spricht dafür, dass ein Selektionsdruck bestand, die Funktionalität und Empfindlichkeit des letzten gemeinsamen Vorfahren von HN und HSS *zu erhalten* (PNAS 113: 11479). Dies spricht indirekt für eine wichtige Rolle von Sprechen und Hören schon bei diesem gemeinsamen Vorfahren.

Evolution der neandertaliden Zahnmerkmale

Schon 800 – 900 TA alte *Homo antecessor* aus Nordspanien weisen einige der für HN typischen (spezifischen) strukturellen Zahnmerkmale auf, allerdings hatten sie noch nicht den sehr dünnen Zahnschmelz der HN. Sie besitzen auch noch Merkmale, die man später beim HS findet (Vergleich zwischen 17 Molaren von *H. antecessor* und 355 Molaren fossiler und rezenter *Homo*, ab HE beginnend).

Sowohl die absolute wie relative Schmelzdicke erwies sich dabei als durchschnittlich für *Homo*, abweichend von HN und einigen isolierten Funden. Der Prozentanteil von Dentin an der gesamten Molarenkrone liegt im Bereich des unteren Spektrums der modernen Werte, in den seitlichen Kronenabschnitten war der Dentinanteil aber höher (näher zu HN). Auch der Schmelz zeigt ein Verteilungsmuster, das eher HN als anderen *Homo* ähnelt (HN: Schmelz am dicksten in der Peripherie der okklusalen Mulde; andere *Homo* einschl. HS: dickster Schmelz an den Höckern). Die Molaren von *H. antecessor* waren kleiner als die früher afrikanischer und asiatischer *Homo*, d.h. der Prozess der Größenreduktion war bereits voll im Gange, und dies könnte zu einer reduzierten Dentinbildung in der Ontogenese geführt haben. (PLoS One; <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203334>).

450 TA alte Zähne von zwei Lokalitäten in Italien (Fontana Fanuccio SO Rom; Visogliano bei Triest) weisen dagegen bereits starke Ähnlichkeiten mit denen von HN auf und unterscheiden sich deutlich von den Zähnen des HS. Sie unterscheiden sich aber auch von allen anderen gleichaltrigen Zähnen aus Eurasien, was für mehrere Entwicklungslinien in Europa zu jener Zeit spricht (nach www.antropus.de). Dasselbe gilt auch für die Zähne der 430 TA alten Menschen von Atapuerca/Sima de los Huesos (s.o.).

Haut-/Haarfarbe: Im Jahr 2007 gelang es, ein Pigmentationsgen (*mc1r*) aus zwei HN (El Sidron, Spanien, 43000 J; Monti Lessini, Italien, 50000 J) zu sequenzieren. MC1R ist ein Membranrezeptor, der das quantitative Verhältnis zwischen rot-gelb-farbenem Phäomelanin und schwarz-braun-farbenem Eumelanin steuert. Heutige Menschen mit Allelen des betreffenden Gens, die dafür sorgen, dass der Rezeptor nur schwach arbeitet, haben rote Haare und blasse Haut (obwohl auch noch andere Gene für die Hautpigmentation relevant sind). Beide HN weisen eine Punktmutation im *mc1r*-Gen auf, die bei keinem von 3700 untersuchten rezenten Menschen gefunden wurde. Exprimiert man diese HN-Variante des *mc1r*-Gens in menschlichen Zellen, wird die MC1R-Rezeptor-Aktivität behindert; bei homozygoten Individuen resultieren dann rotes Haar und blasse Haut (typisch „irisches“ Aussehen). Mindestens 1 % aller HN dürften in dieser Hinsicht homozygot gewesen sein. Im Endeffekt führten also unterschiedliche Mutationen im *mc1r*-Gen beim HN und beim modernen Menschen in Europa zu gleichartigen Phänotypen. Dies schließt nicht aus, dass die HN – wie der moderne Mensch – unterschiedliche Varianten dieses Gens hatten und damit ein breiteres Spektrum an Haut- und Haarfarben (Sci. 318, 546). Heute sind 1 – 2 % der Weltbevölkerung rothaarig, in Schottland 13 %, in Irland und Wales 10 %.

Konvergenz bei Klimaanpassungen von HN und Mammuts

Sowohl HN wie Mammuts stammen von Vorfahren ab, die in wärmeren Gebieten lebten. Daher finden sich bei beiden Arten ähnliche und fast identische Mutationen und Genvarianten im Zusammenhang mit der Speicherung von Körperfett, Produktion von Keratin, Hautbeschaffenheit und Haare, z.B. Speicherung von mehr Körperfett, Veränderungen von Körperbehaarung und Hornsubstanz. Dies betrifft sowohl Anpassungen der Genetik wie der Epigenetik (nach www.antropus.de 4/19).

HN mit „Sapiens-Merkmalen“:

aus Frankreich (Fontchevade) wurden zwei Fragmente von Schädelkalotten aus einer Prämousterien-Schicht bekannt, die Sapiens-Merkmale aufweisen:

sehr hoch gelegene, nicht so breite Stirnhöhle;
 Stirn ohne Überaugenwulst
 geringe Dicke der Stirnschuppe
 bzw. (im zweiten Exemplar; ca. 1470 ccm):
 hohe Hinterhauptschuppe
 maximaler Querdurchmesser im oberen Teil der Wölbung
 fünfeckige Form des Hinterkopfes
 tiefe frontoparietale Kämme
 moderne Anordnung der Schläfe;
 ausgeprägte Knochendicke belegt aber archaischen Status!
 Datierung: auf jeden Fall in einer warmen Phase; entweder Interglazial
 Riss-Würm (< 100.000) oder Zwischenstadium von Riss oder Riss II
 (250 TA).
 Damit bestanden zu dieser Zeit – auch an anderen Stellen Europas, Fonte-
 chevade ist kein Einzelfall – Tendenzen zum Morphotyp des HS, was einst Anlass
 gab, für Europa ein Taxon „*Homo sapiens praesapiens*“ aufzustellen (s.
 Roots S. 315).

(Eigene Anmerkung: Möglicherweise bestand ja noch über längere Zeit ein genetischer Austausch mit Afrika bzw. eine Zuwanderung aus afrikanischen Populationen, die dort – in Afrika – dann später zum HS führten; der HN könnte also aus multiplen Auswanderpopulationen auf *H. heidelbergensis*/arch. HS-Niveau aus Afrika hervorgegangen sein. Erst später führte dann die genetische Isolation bzw. ein genetischer Flaschenhals in Europa zur Herausbildung des Hochneandertalers mit seiner sehr einheitlichen Morphologie; die Sapiens-Merkmale gingen dabei in Europa verloren? Dies könnte die „Präsapienten“ Europas erklären).

Eigene Erhebungen im Rahmen der Roots-Ausstellung (Bonn 2006):

1. Position des Foramen mentale / Kinn (Zahlen = Zahnposition)

Gorilla : 5 ; Lucy : 4 – 5 ; OH 13 (HH?, 1,7 MA): 4 – 5; UR 501: 4 - distale Hälfte;
 Mauer: 5 – 6, sehr groß;

HN: Ehringsdorf (Prä-HN, 230 TA): 6 – distale Hälfte, sehr groß; Kinn extrem fliehend

Vindija (>40 TA): 5-6 und 6 mesial; Kinn plan

Krapina/Kroatien (130 TA) : 5-6 bis 6-distale Hälfte, sehr groß; Kinn leicht bis stark fliehend

La Chapelle (50 TA) : Seitenzahnbereich zahnlos, F. mentale scheint recht weit vorn zu liegen;
 Kinn leicht fliehend

Spy II (40 TA) : 6-mittig; Kinn plan

Le Moustier I (40 TA): 4-mittig bis distal; andere Seite: 4-5, zwei Foramina (auf dieser Seite
 Zahn 33 retiniert und verlagert bei Persistenz des Milcheckzahnes); Kinn plan

Amud 1 (40 – 50 TA): 6-mittig und 6-distale Hälfte, sehr groß; Kinn leicht angedeutet!

Kebara 2 (60 T): eine Seite zwei Foramina: 6-mittig und 5-mittig; andere Seite: 6-mittig, sehr groß;
 Kinn plan

HS: Qafzeh (120-92 TA): 4-5, andere Seite 5-mittig bis 5-distal; Kinn deutlich

Tabun 2 (?100 TA, Taxonomie nicht ganz sicher, wird aber eher zu HS gestellt): 6-mesiale Hälfte;
 Kinnregion schlecht erhalten; mit leichtem Kinn rekonstruiert

Pestera cu Oase (35 TA): 5-mittig und 5-mesiale Hälfte; Kinn sehr deutlich

Combe Capelle (30 TA): 5-mittig und 5-distale Hälfte; Kinn sehr deutlich

Oberkassel (Magdalenien): 4-5 und 5-mesiale Hälfte

Marokko (Ifri n' Ammar, 16 TA): 6-mesiale Hälfte und 5-6

2. Weisheitszähne

Lucy: 8er ebenso groß wie 7er und 6er (Unterkiefer)
 OH 13: sehr große untere 8er, größer als 6er und 7er
 Mauer: 8er in voller Größe (daneben: Hinweise auf Parodontitis und Kiefergelenks-Arthritis)
 Steinheim (250 TA): recht kleine obere 8er
 Ehringsdorf: einer der beiden oberen Weisheitszähne deutlich kleiner
 Vindija, Krapina, Spy II: Weisheitszähne normal groß (d.h. wie 6er und 7er)
 Le Moustier I: 38 nach distal gekippt, teilretiniert (33 auch verlagert und retiniert)
 Amud 1: untere 8er normal groß, 18 recht klein
 Kebara 2: untere 8er normal groß

Qafzeh: untere 8er normal, obere 8er minimal kleiner
 Tabun 2: untere 8er normal groß
 Pestera cu Oase: untere 8er sehr groß, obere 8er nicht erhalten
 Combe Capelle: untere 8er normal groß, obere 8er etwas kleiner

Lt. PROBST (2002 S. 174) bei einem > 50000 J alten HN von Cotencher/Schweiz bereits Karies: von 10 erhaltenen, teilweise stark abgekauten Zähnen des Oberkiefers waren zwei kariös (Internetrecherchen zu dieser Frage verliefen negativ)

Fähigkeiten, Lebensweise:

- die jüngsten HN schmückten sich wie HSS mit Elfenbeinringen und Ketten aus Tierzähnen und –knochen. Ob sie die Techniken vom HSS abgeschaut hatten oder die Schmuckgegenstände durch Handel erwarben, ist unbekannt (s.u., Chatelperronien).
- keine fossilen Nachweise von Kleidung, aber stark abgekauten Zähne könnten darauf deuten, dass durch Kauen Leder gegerbt wurde. Wintertemp. von – 20 bis - 30 Grad setzen zwingend Kleidung voraus.
- keine „Höhlenmenschen“; Höhlen wurden nur im Winter aufgesucht, im Sommer waren Höhlen zu kühl (im Vergleich zur angenehmeren Außentemperatur)
- Indizien für Heilpflanzengebrauch zur Krankenbehandlung
- viele Verletzungen insbesondere im Kopf-, Schulter- und Armbereich; das Verletzungsmuster ist am ehesten mit Rodeoreitern vergleichbar. Als Ursache dafür galt, daß die HN mit langen schweren Lanzen auf Jagd gingen und sich daher nahe an die Beute heranwagen mussten, was das Verletzungsrisiko erheblich steigert. Dagegen fand eine spätere Studie (9/114 HN-Schädel und 12/90 HS-Schädel bzw. 14/295 HN-Schädelknochen und 25/541 HS-Schädelknochen, wenn man die Daten auf die Ebene der erhaltenen Knochen herunterbricht, mit Hinweisen auf akutes oder verheiltes Schädeltrauma; alle Funde aus dem Zeitraum zwischen 80 und 20 TA und aus der gleichen Region, d.h. aus dem westlichen Eurasien) entgegen den Erwartungen keine größere Häufigkeit von Kopfverletzungen bei HN im Vergleich zu HS des Jungpaläolithikums. Für beide Taxa gilt, dass Männer häufiger von Verletzungen betroffen waren als Frauen (Hinweis auf Arbeitsteilung). HN und HS dieser Studie unterschieden sich nicht grundlegend in Lebensraum und Lebensweise. Die Wahrscheinlichkeit einer Schädelverletzung bei einem fossilen HN wurde auf 4 – 33 % pro Individuum und 3 – 27 % pro erhaltenem Schädelknochen kalkuliert, für oberpaläolithische HS auf 2 – 34 % bzw. 2 – 12 %, adjustiert auf den Erhaltungszustand). Das spricht dafür, dass die HN nicht gewalttätiger waren

als der HS, nicht häufiger von Raubtieren angegriffen wurden und auch nicht riskanter jagten. Mammuts wurden wohl gejagt, indem man sie in natürliche Gruben und Schluchten stürzen ließ, wo man sie dann recht gefahrlos mit Stoßspeeren töten konnte. Allerdings fand sich ein Unterschied bei jungen Männern: diese waren beim HN einem höheren Risiko ausgesetzt, als Folge von Schädelverletzungen zu sterben, als gleichaltrige HS. Die Erklärung hierfür ist nicht bekannt: junge HN-Männer könnten häufiger Schädelverletzungen erfahren haben als junge HS-Männer, oder schädelverletzte junge HS-Männer hatten größere Überlebenschancen durch bessere Fürsorge und Behandlung. Möglicherweise unterschied sich also die langfristige Lebenserwartung von jungen Männern mit Schädelverletzungen zwischen HS und HN.

Insgesamt sprechen die Daten für recht sichere, wenn auch im Detail unterschiedliche Jagdmethoden bei HN und HS und dass auch der gesamte Lebensstil der HN nicht gefährlicher war als bei frühen modernen Europäern. Die Verletzungsquoten unterscheiden sich auch nicht von in der Literatur berichteten Schädelverletzungsquoten aus dem Meso- und Neolithikum, allerdings ist die direkte Vergleichbarkeit aus methodischen Gründen, besserer Erhaltungsqualität und anderer Umweltverhältnisse nicht so gut gegeben wie zwischen HN > 80 TA und HS Westurasien zwischen ca. 40 und 20 TA, die unter sehr ähnlichen Rahmenbedingungen lebten (Nat. 563: 634 + 686).

- viele gut verheilte Knochenbrüche und das lange Überleben auch schwerster Verletzungen deuten auf eine gute Versorgung und eine soziale Gemeinschaft, die sich um die Mitglieder kümmerte (wie auch beim Cro-Magnon). Nach einem Fund aus der Shanidar-Höhle (Shanidar I, Irak) hat ein Mann trotz schwerster Behinderungen ein Alter von 30 – 45 Jahren erreicht. Auch HN mit fehlenden Extremitäten konnten überleben aufgrund sozialer Unterstützung. (So gibt es die Vermutung, dass bei einem HN aus Shanidar ein Arm aufgrund von Verletzung oder Krankheit amputiert wurde; dies ist aber umstritten; sollte dies zutreffen, wäre dies die älteste Operation der Menschheitsgeschichte, s. PROBST 2002 S. 178).
- La Chapelle: 60-jähriger Mann mit nur noch wenigen Zähnen im Mund; alle Seitenzähne fehlten schon seit langer Zeit, Alveolarfortsatz im Seitenzahnbereich tiefreichend bis auf das Niveau der Wurzelspitzen atrophiert; muss lange Zeit ohne Seitenzähne gelebt haben und „gefüttert“ worden sein. In jungen Jahren muss ihm auch ein Raubtier in den Schädel gebissen haben, was überlebt wurde. Wegen eines Schadens an der Wirbelsäule muss er zuletzt querschnittsgelähmt gewesen sein, wurde also bei den Wanderungen „mitgetragen“, was indirekt auf einen hohen sozialen Status deutet. Obwohl man viele HN mit verheilten Knochenverletzungen gefunden hat, wurden niemals solche mit verheilten Beinverletzungen gefunden; dies wurde lange Zeit dahingehend gedeutet, dass man Menschen, die sich die Beine gebrochen hatten, an Ort und Stelle zurückließ; da üblicherweise nur die HN fossilisierten, die in Höhlen starben oder begraben wurden, hatten diese beinverletzte Verstorbene, die man unterwegs zurückließ, keine Fossilisierungschance (dies ist allerdings nur eine Theorie aufgrund der Unterrepräsentanz der Beinverletzten im Fossilmaterial, das üblicherweise aus Höhlen stammt – inzwischen sieht man dies als taphonomischen Bias, weil viele Höhlen schlecht erreichbar waren und Beinverletzte diese einfach nicht aufsuchen konnten – also dort auch nicht versterben konnten (s.u.)
- Aubesier 11: Verlust der Unterkieferbezahnung zeitlich deutlich vor dem Tod (PNAS 98, 11097)
- Abnutzungserscheinungen der Schneidezähne sprechen für eine Nutzung dieser

Zähne auch als „Werkzeug“ (Aubesier 4; PNAS 98, 11097) und für Arbeitsteilung zwischen Männern und Frauen

- Krankheiten: bei HN u.a. nachweisbar: Skorbut; Mineralisationsstörungen der Zähne als Hinweis auf einen Wachstumsstillstand/-störung infolge Mangelernährung; Verschleiß an Gelenken und Bandscheiben, Arthritis, osteolytische Metastasen.
- hoher Anteil aus fleischlicher Nahrung (nachweisbar über C- und N-Isotopzusammensetzung im Knochen) deutet auf einen hohen Grad an sozioökonomischer Adaptation, die wohl in fleischreichen und (nahrungs-)pflanzenarmen Umgebungen (wie eiszeitlichen Tundren) erforderlich war. Aus versteinerten HN-Koprolithen von Gibraltar weiß man, dass die Nahrung ganz überwiegend aus Fleisch bestand (heutiger Fleischanteil in Mitteleuropa: 12 %); beim HN wurde dagegen der Energiebedarf zu fast 90 % aus Fleisch gedeckt – vergleichbar mit Wölfen! Das Fleisch dürfte zur besseren Verdaulichkeit weitgehend gebraten gegessen worden sein. In den Höhlen gab es hinten oder an abgelegenen Stellen Abfallecken, in denen die Kadaverreste entsorgt wurden (um nicht Tiere anzulocken, wenn man die Reste vor der Höhle entsorgt hätte; diese Abfallecken dienten wohl auch als Toiletten).
- Untersuchungen am Knochenkollagen eines 4-6 J. alten, nicht datierbaren Kindes aus Belgien (Engis 2) ergaben, dass sich das Kind weitgehend vom Fleisch großer Pflanzenfresser (z.B. Mammut) ernährt hatte; alternativ ist der Befund aber auch damit kompatibel, dass es noch gestillt worden sein könnte (Roots S. 166; hierauf beruhten gelegentliche Angaben, Kinder seien bis ca. 5 Jahre gestillt worden, was aber nur eine (!) der Erklärungsmöglichkeiten für die Kollagenbefunde darstellt; schließlich ist der Fleischkonsum ja plausibel; vgl. auch unten unter „Ontogenese des Gebisses“); Stillen hätte einen zusätzlichen Energiebedarf von 1000 kal/Tag für die Mutter bedeutet.
- Die Untersuchung eines Molaren eines 8 Jahre alten Neandertalerkindes ergab, dass das Kind 7 Monate lang ausschließlich gestillt wurde und dann weitere 7 Monate Muttermilch neben zugeführter Nahrung erhielt (die Untersuchungen beruhen auf dem Bariumgehalt im Zahnschmelz; Barium wird über die Muttermilch in größeren Mengen zugeführt als über normale Ernährung) (Spektr. Wiss. 7/2013, 9).
- Mikrosuren auf den Kauflächen deuten aber darauf, dass trotz Dominanz fleischlicher Ernährung je nach regionalem Angebot auch häufig pflanzliche Kost genutzt wurde (BdW 8/2011, 12). Auch Studien an Zahnstein belegen eine reichhaltige pflanzliche Ernährungskomponente. HN waren keinesfalls reine Fleischesser. Es gab sogar Individuen, die sich überwiegend vegetarisch ernährten.
- in Südspanien (Gibraltar) jagten sie vor mehr als 90000 Jahren aber auch Meeressäuger wie Robben und evtl. Delphine (Sci. 293, 1980), nach neueren Angaben spielten in dieser Region marine Nahrungsquellen (Mollusken, Seehunde, Fische, Delphine) eine größere Rolle als bisher angenommen (vor allem Funde aus der Vanguard Höhle, Gibraltar, aber auch aus der Gorham-Höhle) (PNAS 105, 14319). Entsprechendes wurde später aus der Höhle Figueira Brava (Portugal) bei einem Alter zwischen 86 und 106 TA berichtet (30 km südlich Lissabon, damals 2 km von der Küste entfernt; konsumiert wurden dort Muscheln, Fische, Robben, Delphine, Krebse und Wasservögel. Dies spricht für einen hohen Konsum an Omega-3-Fettsäuren und anderen Fettsäuren, die für die Entwicklung von Hirngeweben wichtig sind. Vielleicht erklärt dies die besonderen Fähigkeiten, die HN in Iberia zeigten, so die frühen „Höhlenmalerien“ oder perforierte und bemalte Muscheln.
- in Italien (Grotta dei Mosverini) kochten HN vor 110000 Jahren marine Schalentiere (vergleichbare Hinweise beim HS Südafrikas datieren auf 164000 Jahre)

(Nat. 449, 794).

- Isotopenuntersuchungen an europäischen HN ergaben andererseits, dass diese nicht in relevantem Umfang Nahrung aus Seen und Flüssen des Inlands bezogen, während entsprechende Studien an frühen HSS Europas auf die Nutzung von Fisch und/oder Mollusken und/oder Wasservögeln – auch aus dem Süßwasser des Festlands – deuten. HN bezogen den größten Teil ihrer Proteinnahrung von terrestrischen Herbivoren. Das Nahrungsspektrum der frühen HSS Europas war somit viel breiter als das des HN (PNAS 98, 6528).
- Jagdbeute im Micoquien von Salzgitter: vor allem Rentier und Mammut, außerdem Wollnashorn, Steppenwisent, Wildpferd, Riesenhirsch; Ente, Schwan, Bisamspitzmaus, Hecht, Flussbarsch. Nach Kollagen-Untersuchungen des Knochens nutzten die HN Süßwasserfische aber nur in sehr geringem Umfang
- nicht in der Lage, lange Strecken zu laufen: kürzerer Calcaneus als beim HSS; die Länge des Calcaneus korreliert aber mit der Fähigkeit zum Langstreckenlauf. Die afrikanischen HS entwickelten vermutlich Füße, die es ihnen ermöglichten, Beutetiere bis zu deren Erschöpfung durch thermische Überhitzung zu jagen. Die HN im kühleren, bewaldeten Europa und Asien attackierten dagegen Beutetiere in ihrer näheren Umgebung (Nat 470, 439).
- die HN lebten in (weitgehend) autonomen Kleingruppen von ca. 10 – 20 Mitgliedern; zentrale Rolle spielte das Feuer (vor allem als Lagerfeuer; die HN lebten weitgehend in der offenen Landschaft und keineswegs aussch. in Höhlen) (kontra: s.u. unter „Feuernutzung“)
- unklar, ob die HN generell nur in kleinen Populationen lebten oder ob dies nur für den Spät-HN zutrif (vor rund 40000 J gab es nur wenige tausend HN in Europa!)*
- in Frankreich Indizien für gezielte Bestattungen (Körperhaltung, Art der Anlage der Gräber); insgesamt sollen mindestens 35 HN-Skelettreste aus „eindeutigen Gräbern“ (Roots S. 158) stammen; die ältesten sicheren Gräber sind 100000 J alt (Tabun); regelrechte Friedhöfe in Shanidar (Irak) und La Ferrassie (je 9 bzw. 8 Bestattete); längere Zeit nach der Bestattung wurde ggf. der Schädel wieder entnommen, und zwar so vorsichtig, dass das Zungenbein in situ verblieb (berühmtes Hyoid von Kebara). Grabbeigaben bisher nicht eindeutig nachgewiesen; Blumenbeigabe in Shanidar wohl zufällig (Roots S. 158).
Auch eine Früh-/Fehlgeburt wurde bestattet (Sesselfelsgrötte).
NaA bestatteten vor allem die jüngeren HN (beginnend vor 65000 J) gelegentlich ihre Toten, evtl. schon früher (Sci. 326, 784).
Die Bestattungen von La Ferrassie – die als das klassischste Beispiel für Bestattungen bei HN überhaupt galten – sind aber inzwischen umstritten; weitere Grabungen sollen offene Fragen klären (Sci. 337, 1443). Die Frage ist deshalb von grundsätzlicher Bedeutung, weil Bestattungen einen hohen Symbolwert haben.
12 Jahre lange Untersuchungen an der Fundstelle La Chapelle in Frankreich kamen zu dem Ergebnis, dass es sich dort eindeutig um eine Bestattung handelte (PNAS 111: 81), während ein anderes Team die Grabstelle für zu groß hält und eher an ein Überwinterungsloch für Braunbären denkt (Nat. 509: 536).
Insgesamt sind aber bisher nur etwa 30 – 35 HN in Schlafhaltung gefunden worden, die für eine gezielte Bestattung spricht. Auch der Feldhofer-HN war begraben, wegen des Permafrosts allerdings nicht tief.
- in Moustier wurde ein Jugendlicher mit einem Kissen aus Feuersteinen und einer schön geformten Axt in Reichweite der Hand bestattet; Auerochsenknochen in der Nähe deuten auf Proviant für die Reise ins Jenseits (BENTON 2007).
- Nutzung großer Federn von den Flügeln größerer Vogelarten (Fumane-Höhle,

Norditalien, 44000 Jahre), was nur mit symbolischem Verhalten erklärbar ist (PNAS 108, 3888).

- insgesamt gesehen aber nur wenige Anzeichen für Schmuck und Kunst; HN-Höhlen insgesamt ärmer an kulturellen Hinterlassenschaften, aber reicher an Knochen von anderen Höhlenbewohnern (wie Bären usw.) als Indiz für eine weniger dichte Besiedlung als beim Cro-Magnon. Ausnahme: Chatelperronian in Frankreich mit höherer Kulturstufe der HN (s.u.); diese Fundstelle enthält auch die einzige unstrittige Hausruine der HN (Sci. 299, 1526).
- in Gehirnausgüssen Broca- und Wernicke-Zentrum nachweisbar (Sprachfähigkeit); modernes Zungenbein (allerdings sind die knorpeligen Anteile nicht mehr erhalten), und das Zungenbein war erheblich massiver als das des HSS (allerdings haben auch Schweine Zungenbeine, die denen des Menschen ähnlich sind).
- manuell sehr geschickt, Pinzettengriff wie beim modernen Menschen.
- sie sind die letzten Hersteller der für das Acheulean so typischen Faustkeile: die letzten Faustkeile wurden vor ca. 50000 J vom HN in Europa produziert (Roots S. 308).
- kräftige rechte Oberarmknochen deuten auf handwerkliche Tätigkeiten wie z.B. eine intensive Bearbeitung von Fellen (Fellschaben). Experimentelle Untersuchungen zur Muskelaktivität beim Abschaben von Fellen sprechen dafür, dass gerade solche Tätigkeiten zu den kräftigen rechten Oberarmknochen führten. Vermutlich verbrachten sie erhebliche Zeit mit derartigen Tätigkeiten – passend zu den Kaltzeiten des Pleistozäns (BdW 9/2012: 8).
- sowohl osteologische Untersuchungen wie die Richtung von Kratzern (Abnutzungsspuren) an den Frontzähnen deuten auf Rechtshändigkeit. Dies aber ist ein Indiz für ein modernes Muster der linken Gehirnhälfte. Die Dominanz der linken Gehirnhälfte ist auch ein Indiz für die Fähigkeit zum Sprechen!
- Werkzeuge aus Holz vor 171000 Jahren (Poggetti Vecchi, Toskana): > 50 Grabstöcke, wie sie auch moderne Jäger-Sammler-Kulturen für verschiedene Zwecke nutzen; so zum Sammeln von Wurzeln und Knollen, als Mörser, aber auch zur Jagd auf kleine Wildtiere, wobei die Stöcke bei modernen Naturvölkern zum Inventar der Frauen gehören.
Die Stöcke waren aus Holz von *Buxus sempervirens*, > 1 m lang, an einem Ende als Griff abgerundet, am anderen angespitzt. Sie waren im Bereich der Griffe leicht angekohlt (Rußschicht mit Kratzspuren). Sie waren wohl ins Feuer gehalten worden, um sie leichter mit Steinwerkzeugen bearbeiten zu können (um Rinde, Astansätze leichter abzuschaben – auch dies wie bei modernen Naturvölkern). *Buxus sempervirens* ist wegen seiner Härte vorzüglich für diese Zwecke geeignet. Auch moderne Jäger-Sammler-Kulturen nutzen Grabstöcke dieser Größe und Form. (Bisher war diese Technik bis zu jener Zeit noch nicht nachgewiesen!) (PNAS 115: 2054).
- man geht heute davon aus, dass der HN ähnliche kognitive Fähigkeiten wie gleich alte HSS hatte und dass er Werkzeugtechniken vom HS übernahm. Die Überlegenheit des HS kam wohl dadurch zustande, dass dieser in der Lage war, Netzwerke über größere Distanzen zu bilden; außerdem nutzte der HS künstlerische und mythische Elemente zur Festigung der Gruppe (MaxPlanckForschung 2/17: 18)
(war der HS ein besserer Teamplayer und Netzwerker – und dadurch dem HN überlegen?)

* genetische Untersuchungen (mtDNA; Y-Chromosom-Assay) an 12 HN aus der El-Sidron-Höhle in Spanien (6 Erwachsene, 3 Jugendliche – 12 bis 15 J.; 2 Kinder – 5 bis 9 J.; ein Kleinkind 2 – 3 J.), die nach archäologischen und anderen Kriterien einer gleichzeitig lebenden HN-Gruppe angehörten und etwa zur gleichen Zeit verstorben waren (ca. 49000 Jahre alt; evtl. Opfer von Kannibalismus durch eine andere HN-Gruppe; alle Skelettreste zeigen anthropogene Einflüsse!), ergaben, dass die 12 Individuen auf drei verschiedene mütterliche Linien zurückgingen (7, 4 und 1 Individuum je mtDNA-Linie). Die drei erwachsenen Männer gehörten derselben mtDNA-Linie an, die drei erwachsenen Frauen unterschiedlichen Linien.

Die HN-Gruppen waren demzufolge klein, wiesen eine geringe genetische Diversität auf, und die Männer waren offenbar ortstabil, während ihre Partnerinnen „von außen“ kamen (in modernen Gesellschaften liegt der Anteil für dieses Verhalten [Patrilokalität] bei 70 %). Die Männer blieben also in ihren Gruppen zusammen, während sich ihnen Frauen aus anderen (nahe verwandten) HN-Gruppen anschlossen (= patrilokal).

Schon die Analyse anderer Fundstellen hatte auf kleine Gruppengrößen (8 bis 10 Individuen) für HN-Gruppen gedeutet. Die Befunde aus dieser Gruppe lassen außerdem die Annahme zu, dass die HN-Frauen etwa im Abstand von 3 Jahren Kinder bekamen – was etwa modernen Jäger-Sammler-Kulturen entspricht (3,4 Jahre) und mit der Dauer der Laktation korreliert (PNAS 108, 250: Natwiss. Ru. 3/2011, 143). Bei den inzwischen 13 Individuen von El Sidron (49 TA) fand man insgesamt 17 kongenitale Anomalien, die sich auf 11 verschiedene Formen von Anomalien verteilen, von denen eine sogar viermal vertreten war. Zusammen mit den genetischen Daten spricht dies für Inzucht und damit den beginnenden Kollaps der HN-Population (Sci. 9: 1697).

Computersimulationen (HomininSpace) ergaben, dass die HN-Gruppen sehr klein waren, dass die HN aber sehr fruchtbar waren. Eine Geburtenrate von 40 % gilt als wahrscheinlich (d.h. 40 % der Frauen bekamen pro Jahr ein Kind), und HN-Frauen hatten im Schnitt sechs Kinder (worauf Stresslinien an fossilen Zähnen deuten, die entstehen, wenn eine Frau bei der Geburt sehr starke Schmerzen hat). Die durchschnittliche Sippengröße dürfte bei 10 – 12 Personen gelegen haben (2-3 erwachsene Frauen, 2-3 erwachsene Männer, einige Kinder). Anzumerken ist, dass es sich nur um eine Simulation handelt, also nicht um Fakten, sondern lediglich um ein wahrscheinliches Szenario (nach www.antropus.de 5/19).

Seetüchtigkeit des HN?

Auf verschiedenen Inseln (Kreta, Naxos, Kefalonia, Zakynthos) wurden auf ca. 130 TA datierte Steinwerkzeuge gefunden, teils Acheulean, teils Mousterian. Acheulean wurde auch von HN praktiziert, Mousterian ist recht spezifisch für HN. Da keine Knochenfossilien gefunden wurden, bleibt der Urheber der Werkzeuge aber unbekannt (www.antropus.de).

Obsidian-Handel?

Obsidian stellt ein glasartiges Gestein dar, das nur bei Vulkanausbrüchen entsteht. Seine Zusammensetzung unterscheidet sich von Vulkan zu Vulkan, weshalb man die Herkunft des Gesteins genau ermitteln kann. HN nutzten Obsidian als kostbaren Rohstoff zur Herstellung extrem scharfer Messer und Schaber; Obsidian war Quarz und Kieselgestein weit überlegen. HN der Kaukasus-Region legten vor über 70000 Jahren entweder Hunderte von Kilometern zurück, um an Obsidian zu gelangen, oder handelten sogar damit. Denn selbst in HN-Höhlen, die mehrere hundert Kilometer auseinander lagen (NW-Kaukasus und Zentral-Kaukasus), wurde Obsidian vom gleichen Fundort genutzt. Die HN mussten mindestens 250 km zurücklegen, um den Obsidian zu gewinnen. Dies wirft die Frage auf, ob die HN-Populationen des NW- und

Zentralkaukasus jeweils separat zu den Obsidian-Vorkommen wanderten, um Nachschub zu holen, oder ob sie miteinander Kontakt hatten und Obsidian-Handel betrieben. Da sich die kulturellen Traditionen der HN im Zentral- und NW-Kaukasus aber deutlich unterschieden, wird dies eher als Argument gegen Handel und gegen regelmäßige Kontakte gesehen (nach www.antropus.de).

Hütten: nachdem schon der *H. heidelbergensis* die Fähigkeit zum Hüttenbau zeigte (s. Prezletice/Ost-Prag, 0,6 MA; Terra Amata/Nizza; Bilzingsleben), finden sich auch beim HN Nachweise von Hütten (PROBST 2002, S. 186):

Lazaret-Höhle bei Nizza (frühe HN, 0,3 bis 0,2 MA): Grundriss 3,5 x 11 m, markiert durch Anhäufung von Steinwerkzeugen und Jagdbeuteresten; Behausung war von Steinen begrenzt. Hütte vermutlich von Tierhäuten bedeckt. Unterbrechung der Steinbegrenzung deutet auf einen 0,8 m breiten Eingang. Hütte zweigeteilt mit einem Vorraum und einer Wohnfläche mit zwei Feuerstellen. In geringer Entfernung war eine Steinmauer aufgeschichtet, um den vom Meer kommenden Wind abzuhalten. Nicht zu verwechseln mit der Hütte von Terra Amata, die älter ist (s.o.) und nur ca. 1 km entfernt liegt.

Molodova/Ukraine (am Dnjestr) (ca. 44000 J): ovaler Grundriss von 5 x 8 m Durchmesser, begrenzt von Mammutresten (12 Schädel, 15 Stoßzähne, 34 Becken-, Schulterblattknochen, 5 Unterkiefer, 51 Röhrenknochen). Zwei gegenüberliegende Eingänge; insgesamt 15 Feuerstellen (aus einem längeren Nutzungszeitraum, nicht simultan). Urheber unbekannt (HN oder HSS?)

Aus Deutschland kennt man Reste einer HN-Hütte aus Edertal-Buhlen (ca. 50000 J), Grundriss 4 m groß.

NaA gibt es nur eine einzige unstrittige Hausruine des HN (Sci. 299, 1526); diese ist dem Chatelperronien zuzuordnen.

Höhlennutzung (Abric Romani, Spanien, 55 - 60 TA):

Indizien für warmes Wasser, Schlafräume und Werkstattbereich. Strukturierte Organisation, wobei im hinteren Höhlenbereich geschlafen wurde, während sich im Bereich des hellen Höhleneingangs die Werkstatt befand. Außerdem gab es einen Küchenbereich. Dort war ein kreisrundes Loch in den felsigen Höhlenboden geschlagen (30 – 40 cm Durchmesser, 10 cm tief), das von mehreren Feuerstellen umgeben war. Man vermutet die Funktion eines Wasserkochers, wobei in den umliegenden Feuerstellen Steine erhitzt wurden, die man dann in das Becken warf, um das Wasser zu erwärmen. Mit dem heißen Wasser wurde das Essen gegart, z.B. mit Tierhaut umwickelt oder auf einem Stück Birkenrinde liegend.

Aufgrund der Erhaltung unter einer Schlammlawine mit sehr kalkhaltigem Wasser wurden auch Küchengeräte aus Holz konserviert, darunter einfache Holzlöffel und Holzmesser. HN verfügten also über warmes Wasser und Besteck.

Eine Höhle in Italien war ähnlich strukturiert, wobei die HN dort über mehrere Etagen verfügten und Abfälle in einem speziell dafür reservierten Bereich der Höhle sammelten. Die Höhlen waren demnach sinnvoll strukturiert und wurden sauber gehalten. Hinweise auf ein Bad fand man aber nicht (IPHES; www.antropus.de).

Somit ergab die Untersuchung von Feuerstellen in Höhlen in Spanien (Abric Romani, > 50 TA) und am Jordan (s.u.), dass der Höhlenraum in sinnvoller Weise räumlich differenziert genutzt wurde, und zwar in vergleichbarer Weise, wie man es von gleich alten HS kennt. Kleine

Feuerstellen spendeten Licht und Wärme in der Nähe von Schlafstellen; größere, zentraler gelegene Feuerstellen enthalten zahlreiche Tierknochen und Steinwerkzeuge, standen im Zusammenhang mit Kochen und Werkzeugnutzung. Wurden dieselben Höhlen über Jahrtausende benutzt, veränderte sich zwar das räumliche Arrangement in der Peripherie, das Zentrum blieb aber konstant. Die HN organisierten ihr Leben also in regelmäßiger Weise um zentrale Feuerstellen herum. Untersuchungen von Material aus gut erhaltenen Feuerstellen SW-Frankreichs belegen einen hohen Anteil verkohlten Fettes als Indiz für das Kochen von Fleisch (erster direkter Hinweis darauf, dass die HN – wie schon immer vermutet – das Fleisch kochten!). Die Feuerstellen wurden regelmäßig gereinigt. In der französischen Höhle wurden einige Knochen so stark erhitzt, dass sie als Feuerung (anstelle von Holz) dienen konnten, um das Feuer aufrecht zu erhalten (Sci. 326, 1056).

In einer Höhle in Jordanien (Tor Faraj) - datiert zwischen 69000 und 49000 Jahren – fand sich aufgrund der räumlichen Anordnung von Steinwerkzeugen und anderen Artefakten eine deutliche Aufteilung der Höhle in Areale für das Schlachten von Tieren, Herstellung von Steinwerkzeugen, Arbeiten mit Knochen und Geweihen, Schlafen und Abfallentsorgung. Reste von Dattelpalmen und –kernen fanden sich um die zentralen Herde. Reste von Gräsern beschränkten sich auf die Regionen in Wandnähe und dienten wohl als Schlafunterlage (Sci. 326, 1056).

Erste Indizien für räumliche Differenzierung der Aktivitäten finden sich aber bereits an der 790000 J alten Fundstelle von Gesher Benot Yaaqov, Israel (s.o.).

Bruniquel-Höhle (SW-Frankreich; sicher auf $176,5 \pm 2,1$ TA datiert): in der großen Kammer einer Karsthöhle, 336 m vom Eingang entfernt und ohne Zugang zum Tageslicht, fanden sich zwei rundliche Steinwälle (6,7 x 4,4 m und 2,2 x 2,1 m) aus Stalagmitenfragmenten, daneben vier Sammelstellen mit Stalagmitenstücken (davon zwei im Zentrum der größeren Kreisstruktur) (Stalagmitenhaufen von 0,55 bis 2,6 m Durchmesser).

Insgesamt fanden sich 400 zumeist zerbrochene Stalagmiten (5 % komplette Stalagmiten); Durchschnittslänge der Fragmente: 34,4 cm für die große Ringstruktur und 29,5 cm für die kleinere. Die Länge der Bruchstücke ist jeweils sehr gleichmäßig (was für eine gezielte Dimensionierung spricht). Es handelt sich um Mittelstücke von Stalagmiten; Spitzen und Basen waren entfernt worden. Außerdem fand man Abbruchspuren, Splitter und auch einen möglicherweise vom Menschen ausgehöhlten Stalagmiten.

Gesamtlänge der 400 Stücke: 112,4 m; Gewicht: 2,2 t. Steinwall der großen Ringstruktur bis ca. 40 cm hoch, aus bis zu vier übereinander gestapelten Reihen von Stalagmiten, einige kleinere wurden zur Stabilisierung des Walles außenseitig angeordnet, darunter auch vertikal gegen die Hauptstruktur gerichtete Elemente als Stützen.

Rückstände von Flammen fanden sich auf den Stalagmiten, nicht aber auf dem Boden. Dies spricht gegen normale Feuerstellen und möglicherweise zugunsten ritueller Handlungen. Es wurden in diesem Kontext nur wenige kleine verkohlte Tierknochenfragmente gefunden.

Das Bauwerk zeigt auch, dass sich HN entgegen früherer Annahmen doch tief in Höhlen wagten (bisher ging man davon aus, dass sich HN nur im Tageslichtbereich von Höhlen aufhielten) und diese auch nutzten. Ältestes direkt (!) datiertes Bauwerk, das HN zugeordnet werden kann. Vergleichbare Bauwerke in Höhlen finden sich nicht mal im Aurignacien.

Die Wälle und Stapel blieben so gut und unzerstört erhalten, wie sie erschaffen wurden, weil sie schon kurz nach ihrer Erstellung von Calcit versiegelt wurden. Es handelte sich um eine

feuchtwarme Klimaphase innerhalb der Riss- oder Saale-Eiszeit, die eine kontinuierliche Calcit-Ablagerung ermöglichte, so dass die Bauwerke sofort mit Sintermaterial bedeckt und damit konserviert wurden. Unklar ist, warum manche Stalagmiten Feuerspuren aufweisen (und zwar an allen 6 Strukturen).

(Nat. 534: 44 + 111; Natwiss. Ru. 6/16: 318).

Feuernutzung: Die Hinweise auf die Nutzung von Feuern durch HN sind widersprüchlich, was auf regionale Unterschiede deutet. Leichte aromatische polyzyklische Kohlenwasserstoffe gelten als Indizien für Wildfeuer, schwere als Indizien für verbranntes Holz und damit für Lagerfeuer. An einer mittelpaläolithischen Fundstelle in Armenien (Lusakert-Höhle, vergesellschaftet mit Levallois, Alter vermutlich zwischen 60 und 40 TA, aber noch sehr unklar; man vermutet daher, dass die Höhle von HN genutzt wurde) korreliert die Konzentration der schweren aromatischen polyzyklischen Kohlenwasserstoffe statistisch mit der Werkzeugdichte (nicht aber mit Wildfeuern), was auf vom Menschen kontrollierte oder entfachte Feuer hinweist. In Frankreich stellte man dagegen fest, dass verbrannte Knochen und Feuersteine mit Feuerspuren vor allem in warmen Zeiten gefunden werden – also in Zeiten, in denen Wildfeuer häufig zu erwarten sind, und seltener in glazialen Phasen, in denen die Verwendung kontrollierter Feuer dringender und nützlicher gewesen sein dürfte.

Sollte es tatsächlich diese regionalen Unterschiede der Feuernutzung im Mittelpaläolithikum Europas gegeben haben, so spricht dies entweder dafür, dass Feuernutzung ein ursprüngliches Merkmal darstellt, das in verschiedenen mittelpaläolithischen Populationen verloren ging, oder dass sich die Feuernutzung in verschiedenen Populationen unabhängig voneinander etablierte (Sci. Rep. 9: 15368).

Jagdverhalten: Der Fund von Lehringen/Aller (90000 BP; Waldelefant mit einer Lanze zwischen den Rippen) wurde immer wieder als Beweis angeführt, dass HN Elefanten jagten; angesichts der Abrundung des unteren Teils der Lanze handelte es sich aber wohl nur um einen Grabstock, der an ganz anderer Stelle im See verloren gegangen und dann gegen den Kadaver gespült worden sein könnte. Die Steinwerkzeuge belegen zwar, dass die HN von dem Elefanten gegessen haben, die Lanze war aber nicht geeignet, ihn zu töten. Oder sie hatten mit ihr geprüft, ob er noch lebte? Es machte auch keinen Sinn, das extreme Risiko der Jagd auf erwachsene Elefanten oder Mammuts einzugehen. Da die HN in Kleingruppen von ca. 5 – 7 Personen lebten, hätten sie bei ausschließlicher Fleischnahrung in den 2 Wochen, die das Fleisch im Sommer höchstens hielt, letztlich nur 15 % verwerten können. Daher wählte man als Jagdwild Tiere bis 1 t Gewicht, idealerweise jungerwachsene Tiere, weil diese den relativ höchsten Anteil an Muskelfleisch boten. Auf der Krim jagten sie bevorzugt Saiga-Antilopen und Wildesel, im Rheinland Pferde, Rentiere und Steppenbisons.

Rüsseltiere wurden nur als Jungtiere gejagt. Dies belegt auch das Fundspektrum der Knochen an den Lagerplätzen. Dasselbe gilt auch für den HSS des Aurignacien und Gravettian, wie z.B. Funde aus den berühmten süddeutschen Höhlen belegen; im Mai und Juni jagte man Mammutkälber (die bekannte Elfenbeinplastik aus der Vogelherd-Höhle zeigt ein Mammutkalb), möglicherweise versammelte man sich hierzu von weither an den Wanderwegen der Mammuts. Die Tauperiode könnte dabei für natürliche Fallen gesorgt haben (BdW 3/08, 20).

Lochförmige Jagdverletzungen an zwei großen Damhirschen (*Dama dama geiselana*, 120 TA, Neumark-Nord 1/Geiseltal) belegen, dass sich die HN den Tieren bis auf sehr kurze Distanz

näherten; der hölzerne Speer wurde in einer Aufwärtsbewegung als Stoß-, nicht aber als Wurf-Waffe benutzt. Eine Perforation betraf die Darmbeinschaukel, die andere einen Halswirbel nahe der Luftröhre. Dies konnte mit modernen experimentellen ballistischen Methoden und modernster Bewegungssensorik eindeutig reproduziert werden: die Verletzungen in den Damhirschknochen stammen von „niedrig-geschwindigen hölzernen Speeren“, die in einer Aufwärtsbewegung in den Leib gerammt wurden. Der HN musste sich den Tieren bis auf kurze Distanz nähern. Dazu passen häufige Verletzungen der HN, die denen von Rodeo-Reitern ähneln, u.a. von Fußtritten. Die Jagd erfolgte somit aus dem Hinterhalt in einem dicht bewaldeten Gebiet, was nur durch sorgfältige Planung, Tarnung und enge Kooperation der Jäger möglich ist. Der HN näherte sich dem Tier von hinten. Entgegen bisheriger Annahmen war der HN also durchaus in der Lage, in bewaldeten Gebieten erfolgreich zu jagen.

Damit stellt sich die Frage, warum die HN das Risiko des Nahkampfes eingingen, wenn die viel älteren Funde von Clacton (ca. 400 TA, speerähnliches Objekt) und Schöningen (> 300 TA) zeigen, dass schon viel früher Wurfspeere existierten? Diese Funde werden aber dem *H. heidelbergensis* zugeordnet. Der Bau der Schulter des HN soll es ihm nicht erlaubt haben, Wurfspeere so gut zu nutzen wie der HS. Die Schulter war wohl weniger beweglich, daher waren HN schlechtere Speerwerfer. Ihnen fehlte angeblich eine rotierende Schulter; die Treffsicherheit wäre dann gering. Andererseits fand man in Frankreich einen HN-Oberarm, dessen Muskelansätze darauf deuten, dass er regelmäßig Wurfspeere genutzt hatte. Die Frage der Jagdtechnik bleibt damit weiterhin unklar, ggf. gab es regionale Unterschiede. Die Schöninger Speere sollen nach ihrer Form und der Lage des Schwerpunkts aber eher als Wurfspeere genutzt worden sein. (www.antropus.de; Natwiss. Ru. 7/18: 365).

Tauchen, Nutzung aquatischer Ressourcen

An ca. 10 Mousterian-Fundstellen in Italien, aber auch einer Fundstelle in Griechenland wurden Muschelschalen als Werkzeuge genutzt (an zwei Stellen systematisch, an acht Stellen nur Einzelfunde). An den zwei Stellen (Moscerini, MIS 5 bis frühes MIS 4; Cavallo; etwa gleich alt) finden sich retuschierte Schalenwerkzeuge in großer Anzahl (171 bzw. 126) (jeweils nur *Callista chione*). In Moscerini wurden 23,9 % der Exemplare als lebende Tiere vom Meeresboden geholt.

Bei HN findet sich recht häufig ein abnormales Knochenwachstum am äußeren Gehörgang, was darauf deutet, dass diese HN erhebliche Zeit mit Tauchen (Apnoe-Tauchen nach aquatischen Ressourcen) verbrachten.

Hinweise auf Fischkonsum aus Süßwasser finden sich an einer Mousterian-Fundstelle in Italien (Castelcivita Höhle: Forelle, Döbel, Aal) und jeweils einer Fundstelle in Frankreich (Payre), und Kaukasus (Kudaro) sowie von Abris du Maras (jeweils MIS 4), außerdem aus Spanien.

Für die Nutzung von Muschelschalen als Werkzeuge gibt es nur einen einzigen älteren Beleg: zwischen 0,54 und 0,43 MA durch HE in Java (Trinil), wobei eine von 166 Schalen von *Pseudodon vondembuschianus* eine Retouchierung am ventralen Rand aufwies (und eine andere Schale ein geometrisches Muster). Unretouchierte Schalenfragmente könnten beim Schlachten genutzt worden sein; hierfür gibt es Indizien durch entsprechende Marken auf Boviden-Knochen von Sangiran.

Danach finden sich Hinweise auf die Nutzung von Mollusken-Schalen als Werkzeuge erst wieder im Oberpaläolithikum, so von Altamira (Gravettian, Magdalenien; 26 – 17 TA; *Patella sp.*) sowie retouchierte Opercula von *Turbo marmoratus* aus Ost-Indonesien (32 – 28 TA). Die HN nutzten

in Italien und Griechenland ausschließlich *Callista chione* mit zwei Ausnahmen (Uluzzo C und Mario Bernardini), von wo bearbeitete Exemplare von *Glycimeris* berichtet wurden.

Außerdem sammelten die HN nahe der Westküste Italiens Bimsstein (auch in der Santa Lucia Höhle, Ligurien, in der Nähe der Ostküste gefunden); dieser stammt von Ischia oder Ausbrüchen der Phlegräischen Felder. Ein solches Verhalten war bisher nur aus dem O-Paläolithikum bekannt. Die gerundeten Bimssteine waren mit Meeresströmungen an den Strand gespült worden und wurden den Abrasionsspuren zufolge als Abschleifer genutzt. Im oberen Paläolithikum benutzte man Bimssteine nachweislich zur Politur zum Beispiel von Spitzen und Nadeln.

(<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226690>)

Krankenpflege, Geburtshilfe (nach SPIKINS et al. 2018)

Verschiedene Indizien sprechen dafür, dass sich Kranken- und Geburtshilfe nicht erst vor 60 – 40 TA entwickelten, sondern Teil der Überlebensstrategie der HN war, deren Wurzeln viel weiter zurückreichen, ggf. bis zum HE. So weisen ca. 80 % aller HN-Fossilien schwere Verletzungen auf (meist Knochenbrüche aus dem Kampf mit großen Tieren, die aber verheilten und nicht zum Tode führten) – die betroffenen HN müssen also bis zur Genesung/Defektheilung ernährt und versorgt worden sein. Nur wenige HN erreichten das Erwachsenenalter, ohne schwere Verletzungen erlitten zu haben. Es gibt Schätzungen, dass 80 bis 95 % der HN mindestens einmal in ihrem Leben eine schwere Verletzung erlitten. Verletzungen, Krankheiten und anhaltende körperliche Beeinträchtigungen waren daher ein gewohntes Element im Leben der HN, und ohne die Gewissheit, sich im Verletzungsfall auf die Hilfe der Gruppenmitglieder verlassen zu können, hätte sich wohl auch keiner auf die gefährliche Jagd für die Gruppe eingelassen. Gemeinsames (gefährliches) Jagen, Sorge für die Kinder, Tauschen und Weiterreichen von Nahrung und Krankenhilfe sind damit untrennbar verbunden und führen das Bild vom rohen HN, der seine Verletzten einfach sich selbst überließ oder zurückließ, ad absurdum.

Die Krankenpflege hat sich demnach nicht erst im Laufe der Zeit kulturell entwickelt, sondern war fester Bestandteil der Überlebensstrategie, denn in den kleinen HN-Gruppen war jedes Leben für die Fortpflanzung und den Erhalt der Gruppe wertvoll. Krankenpflege war daher wichtig, das Überleben der Gruppe zu sichern. Hinweise auf Krankenpflege gibt es schon vor 1,6 MA, das Verhalten reicht aber wohl noch weiter zurück.

Ein Beispiel für Krankenpflege liefert Shanidar 1 (45 – 70 TA), ein im Alter von 35 bis 50 Jahren gestorbener Mann. Durch einen Schlag ins Gesicht (vielleicht im jungen Erwachsenenalter) war er linksseitig erblindet oder hatte jedenfalls dort ein stark reduziertes Sehvermögen; frakturierter rechter Arm mit Verlust von Unterarm und Hand; Deformationen am linken Bein und Fuß. Die Verletzungen waren lange Zeit vor seinem Tod erfolgt; die Schäden am linken Bein und Fuß hatten zu Anpassungen des rechten Beines geführt. Hinzu traten eine fortgeschrittene degenerative Gelenkerkrankung und eine Hörbeeinträchtigung. Shanidar 1 war mit Sicherheit in seiner Beweglichkeit stark eingeschränkt, ebenso in seinen handwerklichen Fähigkeiten, im Sehen und Hören. Er konnte nur durch tägliche Unterstützung von anderen (über die Nahrungsversorgung hinaus) so lange überleben.

Dies ist aber nur ein Beispiel unter vielen. La Ferrassie 1 und 2 sowie Tabun 1 wiesen verheilte Brüche gewichttragender Knochen auf, Shanidar 3 eine Fraktur im Fuß, die zu Osteoarthritis führte. Andere HN weisen Verletzungen der Arme auf, die die Nahrungsbeschaffung behindert haben dürften, es gab Versteifungen der Wirbelsäule (Kiik-Koba) und Fälle von schwerer

Osteoarthritis und Frakturen der Schädel. Shanidar 3 wies eine Verletzung einer Rippe von einer Projektilspitze auf, was auf eine Interaktion mit modernen Menschen hindeutet. Zahnlosigkeit für sich alleingegenommen gilt nicht als sicheres Indiz für Hilfe durch andere, es sei denn, sie ging mit schweren Entzündungen einher (wie bei Guattari 1 oder Aubesier 11).

La Chapelle aux Saints (50 – 60 TA, männlich, 25 – 40 Jahre alt): massiver Zahnverlust, schwere chronische Parodontitis, Kiefergelenks-Arthritis; Osteoarthritis und Degeneration in verschiedenen Abschnitten der Wirbelsäule, Osteoarthritis der Schultergelenke, Rippenfraktur, degenerative Gelenkveränderungen im rechten Fuß; schwere Degeneration der linken Hüfte, wahrscheinlich chronische Osteomyelitis der linken Hüfte. Vor allem die obere Körperhälfte war funktionell schwer beeinträchtigt; er konnte sicherlich nicht an der Jagd oder am Transport beim Wechsel der Lager teilnehmen und man musste Maßnahmen ergreifen, dass er bei Wanderungen nicht zurückblieb. Wegen der Hüfterkrankung dürften Ortswechsel mit erheblichen Schmerzen verbunden gewesen sein, hinzu treten Probleme mit dem Gleichgewicht. Er war wahrscheinlich bis zu seinem Tod gehfähig. Lokalisierte und chronische Infektionen dürften seine Fähigkeit, für die Gruppe von Nutzen zu sein (sei es durch Nahrungszubereitung, Werkzeugherstellung oder Kümmern um die Kinder) zunehmend beeinträchtigt haben, dennoch blieb er bis zu seinem Tod Mitglied der Gruppe und wurde anschließend sorgfältig bestattet.

La Ferrassie 1 (45 - 43 TA, männlich, 40 - 55 Jahre alt) benötigte zunächst nach einem Bruch des großen Trochanter des rechten Femur für 2 bis 3 Monate Unterstützung, in dieser Zeit war auch seine Mobilität stark eingeschränkt. 2 bis 14 Monate vor seinem Tod erkrankte er an HPO (hypertrophe pulmonale Osteoarthropathie); in seinen letzten Monaten konnte er wohl nicht mehr zum Leben der Gruppe aktiv beitragen, sondern war völlig abhängig von der Hilfe durch andere. Möglicherweise konnte er nicht einmal mehr kurze Strecken ohne Hilfe zurücklegen. Auch er wurde kurz nach dem Tod bestattet.

In beiden vorstehend genannten Fällen muss den Gruppenmitgliedern irgendwann klar geworden sein, dass der Erkrankte keine Chance mehr hatte, sich zu einem nutzbringenden Gruppenmitglied zu erholen; die Hilfe war somit palliativ und rein energetisch gesehen eine Energieverschwendung, was beweist, dass Krankenhilfe eben nicht nur dann geleistet wurde, wenn dies einen (späteren) Nutzen für die Gruppe erbrachte, also nicht nur aus Eigennutz. Auch die Annahme, dass Personen zurückgelassen wurden, die durch Verletzungen der unteren Extremitäten (vorübergehend oder dauerhaft) gehunfähig geblieben waren, lässt sich nicht mehr halten; sie ist jedenfalls sehr fraglich geworden und beruht wohl auf einem taphonomischen Bias (viele Fundstellen sind schwer erreichbare Höhlen oder Felsvorsprünge, die von gehbeeinträchtigten Personen nicht aufgesucht werden konnten – daher finden sich in der Fossilüberlieferung unterproportional häufig Individuen mit schweren Verletzungen der unteren Extremitäten). Es gibt demgegenüber Fälle, wo solche Verletzungen wieder verheilt waren, was eben gerade für die Fürsorge der Gruppenmitglieder auch für (vorübergehend) immobile Personen spricht – es gibt mehrere HN, deren Beweglichkeit über größere Zeitabschnitte stark eingeschränkt gewesen sein muss, bevor sie sich wieder erholten.

Die Indizien sprechen dafür, dass Krankenhilfe nicht nur gewährt wurde, solange eine Person unbedingt für die Gruppe benötigt wurde, sondern wie bei modernen Menschen auch aus sozialen Motiven oder Beziehungen heraus über den Eigennutz für den Bestand der Gruppe als solches hinaus, z.B. auch in hoffnungslosen Fällen. Lange Zeit wurde die Frage diskutiert, ob Krankenpflege bei HN aus freien kulturellen Entscheidungen bzw./ oder als Folge sozialer Bindungen heraus erfolgte, oder ob sie nur eine schlichte Notwendigkeit für das Überleben der Gruppe darstellte. Es ist inzwischen eindeutig, dass Energie und Hilfe nicht nur in Personen investiert wurden, die in der Zukunft noch nützlich sein könnten.

Kurzzeitige Hilfe von anderen wie das Reinigen von Wunden oder das kurzzeitige Betteln verletzter Tiere um Nahrung findet sich bereits bei Menschenaffen. Hohe Heilungsraten und geringe Infektionsraten sprechen für eine hohe medizinische Kompetenz und Geschicklichkeit der HN (Heilpflanzen; Ocker als Wundantiseptikum; auch gibt es Hinweise auf das Kauen von Teer als Antiseptikum und für Gründe der Zahngesundheit).

Unklar ist, ob es bei den HN eine geschlechtstypische Arbeitsteilung gab. Abnutzungserscheinungen an Zähnen deuten darauf, dass Frauen häufiger die Zähne nutzten, um bestimmte Materialien (Leder?) zu kauen, im Übrigen sind die Verhältnisse aber unklar. Selbst in modernen Jäger-Sammler-Kulturen sind die Rollen eher gleichmäßig verteilt und ggf. je nach Situation auch wechselnd; üblicherweise jagen Männer und Frauen, und beide Geschlechter kümmern sich auch um die Kinder, wenn auch in unterschiedlichem Ausmaß. Das macht es unwahrscheinlich, für die in kleinen Gruppen lebenden HN eine systematische geschlechtsspezifische Arbeitsteilung anzunehmen oder nachzuweisen.

Untersuchungen an modernen Jäger-Sammler-Völkern zeigten, dass z.B. in Ecuador 50 % der Erwachsenen der Shiwiar irgendwann in ihrem Leben mindestens einen Monat lang durch Verletzungen oder Krankheit so beeinträchtigt waren, dass sie ohne Hilfe der anderen nicht überlebt hätten. Die Situation der HN war vergleichsweise viel kritischer, weil sie einerseits riskantere Jagdtechniken auf gefährliche Tiere anwandten, und auch sonst durch die Tierwelt größeren Bedrohungen ausgesetzt waren als heutige Naturvölker.

Demgegenüber scheinen keine Unterschiede in der Erwachsenen-Sterblichkeit zwischen HN und frühen modernen Menschen zu bestehen (TRINKAUS 2001, zitiert in SPIKINS et al. 2018).

Schon vor 1,6 MA war ein *Homo ergaster* mehrere Wochen lang versorgt und vor wilden Tieren geschützt worden, als er wegen Hypervitaminose A unter starken Schmerzen litt und bewusstlos war.

Auch der Turkana-Junge (1,6 MA; WT1500) wies Veränderungen der Wirbelsäule auf (juvenile Bandscheiben-Hernie) und konnte sich wohl nur langsam bewegen.

Riskante Jagdpraktiken waren vor mindestens 1,3 MA entwickelt; sie verlangten das Teilen von Nahrung und die gemeinsame Betreuung von Kindern.

Vor 430000 Jahren (Sima de los Huesos, N-Spanien) sind Hinweise auf Krankenhilfe unzweifelhaft: so überlebte ein Kind mit Craniosynostosis mehrere Jahre; eine andere Person war taub; ein älterer Mann konnte infolge eines Hüftschadens nur sehr schwierig und unter Schmerzen gehen.

Inzwischen sind über 30 Bestattungen von HN bekannt, darunter solche mit fraglichen Grabbeigaben, so Amud (10 Monate altes Kind, in einer kleinen Nische der Höhlenwand bestattet, mit Rothirschmaxilla auf dem Becken liegend), La Ferrassie (< 1 Jahr alt, mit 3 Flint-Schabern), Dederiyeh (Kleinkind; Steinplatte unter Kopf, kleiner Flint auf der Brust). (SPIKINS P et al., World Archaeol. 2018; doi: 10.1080/00438243.2018.1433060).

Außerdem waren HN-Frauen durch die Breite des Beckens und Kopfgröße des Neugeborenen ähnlichen Geburtsrisiken ausgesetzt wie moderne Frauen – es muss also schon eine Unterstützung bei der Geburt wie von Hebammen gegeben haben. Ansonsten wären die Todesraten bei Müttern

und Kindern so hoch gewesen, dass die kleinen HN-Gruppen keine Überlebenschancen gehabt hatten (nach www.antropus.de).

Ockernutzung (PNAS 109, 1889):

Ockernutzung findet sich (ebenso wie die Nutzung von Manganoxiden) häufig und stellenweise auch massenweise beim späten HN zwischen 60 und 40 TA; ältere europäische Fundstellen für Ockernutzung (wie Terra Amata, Becov in Tschechien und Ambrona in Spanien) sind dagegen umstritten.

Im Jahr 2012 wurde dann von einer mindestens 200000 – 250000 Jahre alten (und möglicherweise noch älteren) interglazialen Fundstelle aus den Niederlanden berichtet (Maastricht-Belvedere), an der sich Ocker (Hämatit) – wenn auch nur in geringen Mengen – zusammen mit Werkzeugen aus Flint nachweisen ließ, wobei der Ocker über größere Distanzen (mindestens 40 km) herantransportiert worden sein muss. Dies ist nicht überraschend, denn in der Osteifel (Lokalitäten Wannan und Schweinskopf) fanden sich einige Flintwerkzeuge aus der Maastricht-Region, die im MIS 6 (190000 – 130000 Jahre BP) in die Osteifel transportiert worden sein müssen; Hämatit könnte in umgekehrter Richtung von der Eifel nach Maastricht mitgebracht worden sein. Die Lokalität Maastricht-Belvedere ist allerdings älter (zwischen MIS 7 und MIS 9).

Somit wurde Ocker von frühen HN in Europa ebenso früh benutzt wie vom HS in Afrika. In Afrika findet sich Ockernutzung seit 160000 Jahren häufig, die älteste Fundstelle für Ockernutzung (Twin Rivers, frühe MSA) datiert aber ebenfalls irgendwann zwischen 300 und 200 TA (PNAS 109, 1889). Insgesamt gesehen nutzten HN aber häufiger Manganoxid als Pigment (im Vergleich zu Ocker).

Denken, Verhalten von HN (Nat. 479, 294):

Versuche, die Gedankenwelt der HN zu rekonstruieren, kamen zu folgenden Erkenntnissen:

--- HN waren fremdenfeindlich, resistent gegenüber Veränderungen und dogmatisch-direkt; sie waren wortkarg und einfalllos – wie sich an ihrem eintönigen Werkzeugsatz zeigt. Die Fremdenfeindlichkeit dokumentiert sich auch in der hohen Gewaltbereitschaft und hohen Sterblichkeit, und sie verließen kaum je ihr Heimatterritorium.

--- andererseits waren sie sehr pragmatisch,

--- stoisch,

--- risikobereit, wenn es darum ging, Nahrung zu beschaffen,

--- sie sorgten sich um Behinderte in ihrer Gemeinschaft, waren sympathisch und empathisch, einfühlsam und mitfühlend

In der modernen Gesellschaft könnten sie gut als Fischer oder Mechaniker arbeiten – dank ihrer enormen Kraft und Fähigkeit, die notwendigen motorischen Prozesse zu erlernen. Ihre empathischen Fähigkeiten würden sie eigentlich auch zu Ärzten eignen, allerdings würden sie mangels mathematischer Fähigkeiten niemals das Studium schaffen. Außerdem wären sie als Soldaten ideal – hohe Schmerztoleranz, gute Taktiker in kleinen Kampfeinheiten. Allerdings würden sie darüber keine Bücher schreiben.

(s. WYNN T, COOLIDGE FL, How to think like a Neandertal).

Im Jahr 2013 zeigten vergleichende Untersuchungen der Schädel von 21 HN und 38 > 27000 Jahre alter moderner Menschen, dass die Augenhöhlen der HN erheblich größer waren. Dies bedeutet aber auch größere Netzhäute und damit ein größeres Hirnareal für das Sehen. Adjustiert zur größeren Körpermasse blieb damit relativ gesehen weniger Gehirnmasse für andere Funktionen (außer dem Sehen) pro kg Körpermasse übrig, d.h. eine geringere adjustierte Enzephalisation als bei gleich alten HS. Dies dürfte dazu geführt haben, dass der HN weitaus weniger in der Lage war, komplexere Aufgaben wie z.B. Sozialverhalten zu bewältigen; weniger Kapazität für komplexe Denkprozesse. Dies erschwerte, große soziale Gruppen zu bilden. Er war nur in der Lage, in kleinen Gruppen zusammen zu leben, was es schwieriger machte, den harten Umweltbedingungen der Eiszeit zu trotzen. Dieser Effekt könnte zum Aussterben beigetragen haben (*Proc. R. Soc. B.* 2013 280 1758 20130168; doi:10.1098/rspb.2013.0168).

Geistige Fähigkeiten bei Neandertalern (Spektr. Wiss. 10/2015: 28) (Stand 2015) (Zusammenfassung zum Kenntnisstand 2015; weitere Details weiter unten)

HN hatten etwas größere, aber flachere Gehirne als HSS. Die Stirnlappen, die u.a. Problemlösen steuern, waren etwa gleich groß (bezogen auf ihre Oberfläche), was aber nicht bedeutet, dass sie genau gleich organisiert waren. Strittig ist, ob die größeren Augenhöhlen (Anpassung an das schwächere nördliche Licht?) und die damit verbundene größere Sehrinde einen größeren Anteil der Hirnmasse beanspruchte als beim HSS, oder das größere Hirnvolumen einfach eine Folge der größeren Körpermasse war. Die größeren Augenhöhlen könnten aber einfach daraus resultieren, dass HN größere Gesichter hatten.

Zahlreiche Indizien wie Gebrauchsspuren belegen, dass HN überwiegend Rechtshänder waren, was für ähnlich spezialisierte Hirnhälften wie beim HS spricht, woraus auf eine vergleichsweise gute Sprachkompetenz geschlossen wird.

Allerdings gibt es wichtige Unterschiede in der Ontogenese. Bei der Geburt sind die Schädelproportionen noch ähnlich wie beim HS, im ersten Lebensjahr wird der Kopf aber bei den Babys der HS rund, während er beim HN länglich blieb. Da die Schädelform dem Hirnwachstum folgt, spricht dies für grundlegende Unterschiede in der Ontogenie des Gehirns, und das große Gehirn der HN entstand erst lange nach der Dichotomie von der Linie zum HSS, wofür auch die Funde von Atapuerca (Sima de los Huesos; 430 TA) mit ihren kleineren Gehirnen sprechen. Wenn aber die Vergrößerung des Gehirns bei HS und HN konvergent erfolgte, ist naheliegend, dass auch manche Hirnstrukturen bzw. Verknüpfungen anders organisiert wurden.

Das Gen FOXP2, das für die Sprachfähigkeit wichtig ist, weil es die motorische Feinkoordination reguliert, zeigt starke Übereinstimmungen zwischen HS und HN, andere für die Sprachfähigkeit wichtige Gene unterscheiden sich aber (z.B. CNTNAP2). Aber selbst bei FOXP2 gibt es Unterschiede in der Nutzung (Expression) dieses Genes, also hinsichtlich der Methylierungen. Es gibt auch eine Gensequenz, die beim HS das FOXP2 einschaltet, dies beim HN aber nicht tut.

MRT-Untersuchungen von modernen Menschen mit bestimmten Genvarianten, die für HN typisch sind (35 bis 70 % des HN-Genoms sind im modernen Menschen noch konserviert, wenn auch in Portionen von 1,5 – 2,1 % auf viele Individuen verteilt), sprechen dafür, dass beim HN mehrere entscheidende Hirnregionen kleiner waren als bei modernen Menschen üblich, u.a. die Oberfläche der grauen Hirnsubstanz (Größe der Hirnrinde), die sehr wichtig für die Informationsverarbeitung

ist. Auch die für die Sprachfähigkeit wichtigen Gebiete Broca-Zentrum (Sprache) und die Amygdala (Steuerung von Motivationen und Gefühlen) dürften kleiner gewesen sein. Die weiße Hirnsubstanz war geringer, d.h. weniger Verbindungen zwischen verschiedenen Hirngebieten. Es gibt weitere Merkmale, die darauf deuten, dass das Lernvermögen schlechter war, dass sie sich Wörter nicht so leicht merken konnten, dass sie also „geistig nicht besonders beschlagen“ waren.

Dies schließt aber nicht aus, dass HN andere kognitionsrelevante Genvarianten hatten, für die es beim HS kein Analogon gibt und die daher bei derartigen Untersuchungen auch nicht entdeckt werden können. Solche Untersuchungen können daher nur die „Untergrenze“ der geistigen Leistungsfähigkeit der HN messen, lassen aber Potenzial nach oben offen. Ein ähnliches Problem findet sich an der Haut: HN waren hellhäutig, aber aufgrund anderer genetischer Mechanismen als beim HS. Würde man also nur Genvarianten berücksichtigen, die beim HS die Hautfarbe bestimmen, würde man zu der falschen Schlussfolgerung kommen, der HN wäre dunkelhäutig gewesen.

Immer mehr neue Funde zeigen nämlich, dass die HN „nicht blöd waren, sondern ganz schön pfiffig“ (D. FRAYER). So gibt es Funde aus der Zeit vor Ankunft des HS, die also nicht durch Nachahmung, Tausch, Diebstahl, Auffinden von HS-Hinterlassenschaften erklärt werden können:

Gemeinsam mit dem HS hatte der HN schon bestimmte Genvarianten des Gens ARHGAP11B. Diese Varianten bewirken, dass die menschliche Großhirnrinde (relevant für Denken und Sprache) dreimal so groß wird wie bei Schimpansen. Das Gen soll schon im Embryo Hirnwachstum stimulieren, indem es dazu führt, dass sich diejenigen Stammzellen öfter teilen, aus denen sich später das Großhirn entwickelt.

Symbolische Handlungen des HN

200000 – 250000: Farbspritzer (Ocker), Maastricht-Belvedere (NL)

176500 (+- 2,1 TA): Bruniquel-Höhle (Frankreich): Stalagmitenkreise

171000 (Toskana): viele Grabstöcke; einseitig ins Feuer gehalten, um sie leichter mit Steinwerkzeugen bearbeiten zu können

ab 130000: Steinadlerkult? (s.u.);

Adlerkralle von Krapina (130000), die als Schmuck getragen wurde

115000 (naA 115 – 120 TA; Cueva de los Aviones, Spanien): symbolische Nutzung von Molluskenschalen und Mineralpigmenten; komplexe Pigmentmischungen in Behältern, durchbohrte Muschelschalen, gelbe und rote Farbpigmente (iberische Halbinsel) – 20000 bis 40000 Jahre älter als entsprechende Funde aus der MSA Nord- und Südafrikas, da ähnliche Funde aus Israel und Algerien neuerdings angezweifelt werden (Natwiss. Ru. 3/18: 138)

100000 J: Pesturina Höhle, Serbien: in der Schicht, in der ein 100000 TA alter HN-Zahn gefunden wurde, fand sich ein Höhlenbärenknochen mit parallelen Ritzspuren, die nicht von einer Schlachtung stammen (www.antropus.de 4/19).

90000: gedrehte Schnüre; Nutzung von Pflanzen- und Tierüberresten, evtl. Wurfgeschosse (Abri du Maras, F)

90000: Adlerkrallen (Combe Grenal, F)

>64800 und > 66700): Höhlenmalerei (waagerechte und senkrechte Linien in Leiterform: La Pasiega-Höhle, >64800 Jahre; Handabdruck: Maltravieso-Höhle, > 66700 Jahre)

60000 – 50000: einfaches Holzbesteck (Holzlöffel, Holzmesser); Kochen von Wasser in künstlich angelegter Mulde im Höhlenboden

60000 – 40000: Adlerkrallen (Les Fieux, F)
60000: Bestattung (La Chapelle-aus-Saints, F)
53400 – 49400: Gerät zum Lederglätten (Pech-de-l'Aze, F)
47700 – 41000: Gerät zum Lederglätten (Abri Peyrony, F)
47600: bemalte Muscheln, große Federn (Grotta di Fumane, Italien); Schneckengehäuse aus mindestens 100 km entferntem Meer, das rot eingefärbt wurde, mit einem Faden durchzogen und als Anhänger getragen.

--- ab jetzt ist eine Beeinflussung durch den HS nicht mehr ausschließbar –

44500 – 40000: Schmuck, fortschrittliche Stein- und Knochenwerkzeuge (Arcy-sur-Cure, F)
ebenso: 42000 – 40500, Saint Cesaire (F) und 43300 – 41600, La Quina (F)
43500 – 37400: Farbpigmente an Muschelschalen (Cueva Anton, Spanien)
mind. 39000: Ritzungen an Felsen (Boden), große Federn (Gorham-Höhle, Gibraltar)

Steinadlerkult? Steinadler werden seit langem vom HS gejagt, um Federn und Krallen für religiöse und rituelle Zwecke zu nutzen, z.B. für Kopfbedeckungen (Federn) oder Schmuck (Krallen). Sie wurden wohl nicht wegen des Fleisches gejagt (wenig Fleisch, ungünstige Aufwand-Nutzen-Relation; Reste von Raben und Felsentauben sind Fundstellen daher viel häufiger). An 26 von 154 Fundstellen Europas, die man dem HN zuordnet, fand man ebenfalls Reste von Steinadlern, wobei Schnittmarken auf Flügelknochen belegen, dass die Federn sehr vorsichtig entfernt wurden, außerdem wurden die Klauen und Krallen abgetrennt. Schmuck mit Komponenten von Steinadlern ist vom HN zwar nicht bekannt, allerdings wurden 2015 mehrere Krallen eines Seeadlers berichtet, von denen vermutet wird, dass sie zu einer Halskette eines HN gehörten. Möglicherweise hat dann der HS in Europa den Steinadler-Kult vom HN abgeschaut und übernommen (nach www.antropus.de 4/19).

Etwa 130000 Jahre alt sind acht Adlerkrallen (*Haliaeetus albicilla*, Seeadler) von Krapina, die als Schmuck getragen wurden. Assoziiert mit Mousterian und HN-Fossilien, kommt nur der HN als Urheber infrage. Insgesamt wurden acht Krallen gefunden, auch eine Phalanx; die Krallen wirken an einigen Stellen poliert als Indiz dafür, dass sie tatsächlich als Schmuck getragen wurden. Die Krallen stammen von mindestens drei Vogelindividuen. Es handelt sich um den einzigen Fund mehrerer Krallen; sonst kennt man aus dem Mousterian und Chatelperronian immer nur Einzelkrallen, und selbst im oberen Paläolithikum und Mesolithikum wurden niemals acht Krallen zusammen gefunden. Die Krapina-Krallen weisen keine Bohrungen auf, um sie auf eine Kette zu ziehen, was aber auch nicht nötig ist, weil sie sich in einfacher Weise um die proximale Gelenkung anbinden lassen, und Schnittmarken in diesem Bereich belegen auch, dass dies tatsächlich erfolgt ist.

Versiegelt unter einer dünnen Silikatschicht (damit ist sekundärer Eintrag ausgeschlossen) fand sich eine Faser im räumlichen Zusammenhang mit einer breiten Schnittmarke und gelegentlichen Flecken aus rotem und gelbem Pigment (Ocker) sowie einigen schwarzen Verfärbungen (Holzkohle, intentionell oder akzidentell?). Die Faser erwies sich tierischen Ursprungs (Kollagen) und stammt vielleicht von einer Leder- oder Sehnen-Schnur. Da sich die Faser im Bereich einer Schnittmarke fand und dann dort versiegelt wurde, ist es nicht plausibel, dass sie vom Adler selbst stammen könnte (Sci. Rep. 10: 6329).

In Frankreich fand sich in einer HN-Höhle ein Bärenschädel auf einem Knochenstapel – möglicher Ausdruck eines Bärenkultes? In der Le Regourdou-Höhle (Frankreich) hat man um die Grabstätte eines 70 TA alten HN (1,72 m groß, ca. 65 kg, sorgfältig bestattet, mit schwerer Steinplatte bedeckt; anschließend wurde auf seinem Grab wohl ein Feuer veranstaltet) einen kleinen Graben gefunden mit zahlreichen Knochen und Schädeln von Braunbären, was ebenfalls auf einen Bärenkult deuten könnten (nach www.antropus.de 2/19).

Bereits vor (>) 115000 Jahren (naA 115 – 120 TA) nutzte der HN auf der iberischen Halbinsel Molluskenschalen und Mineralpigmente zu symbolischen Zwecken. In der Höhle Cueva de los Aviones (Küstenhöhle in SO-Spanien) fanden sich durchbohrte Muscheln, rote und gelbe mineralische Pigmente sowie Behälter mit komplexen Farbmischungen. Die Sinterterrassen, die die Ablagerungen bedeckten und beschützten, sind nach der Uran-Thorium-Methode ca. 115000 Jahre alt. Dies ist sogar älter als vergleichbare Funde aus Süd- und Nordafrika, die dem HS zugeordnet werden. Die 115000 Jahre stellen dabei das Mindestalter dar, denn datiert wurde das über den Behältern gesinterte Material.

Neue nicht-destruktive Datierungsmethoden (Uran-Thorium) von Karbonatkrusten auf Farbpigmenten erlaubten neue Aussagen zum Alter von Höhlenkunst in Spanien. Die Datierungsmethode funktioniert bis zu einem Alter von 0,5 MA. Die Höhlenkunst besteht aus roten Farbpigmenten, mit denen Linien, Punkte, Scheiben und Handabdrücke geschaffen wurden, z.B. senkrechte und waagerechte Linien in Leiterform, und ist (>) 64800 Jahre (La Pasiiega-Höhle) bzw. (>) 66700 Jahre (Maltravieso-Höhle: Mindestalter für den ältesten Handabdruck) alt. Die Höhlenkunst erforderte die Planung einer Lichtquelle und das Mischen der Pigmente, und es sind eindeutige Ausdrücke symbolischen Handelns. Auch die Handabdrücke sind nicht zufällig über die Höhlenwände verteilt, sondern genau geplant in Bezug zu den natürlichen Gegebenheiten in der Höhle.

In der Ardales-Höhle in Andalusien finden sich verschiedene Episoden von mit roter Farbe gemalten nicht-figürlichen Strukturen vor 68 TA, 63 TA, ca. 47 TA und 42-40 TA. Es handelte sich also um eine lange Tradition (ca. 25000 J lang). Auch in anderen Höhlen, in denen bisher noch keine neuen Datierungen nach der Thorium-Uran-Methode vorgenommen wurden, finden sich ähnliche Erscheinungen (nicht nur in Spanien, auch in Frankreich) (Sci. 359: 912).

Dies belegt, dass die HN schon vor Ankunft des HS abstrakt dachten und auch ästhetisch empfanden (z.B. Schmücken mit Federn). Auch einige 50000 Jahre alte Muschelschalen hatten Löcher, wurden evtl. als Schmuck verwendet. Andere dienten als Gefäße zum Aufbewahren oder Mischen von Farben (zum Schminken?). Zwischen 90 und 40 TA herrschte die Tradition, sich Adlerkrallen zu beschaffen, wobei die Schnittspuren belegen, dass es nicht um das Fleisch der Adler, sondern um deren Klauen ging – als Symbole.

Zu jener Zeit lagen also die kulturellen, symbolischen Leistungen des HN nicht unterhalb gleich alter Leistungen des HS. HN schienen in verschiedenen Bereichen das gleiche Potenzial wie der HS zu haben (Sci. 359: 852). Der kognitive Unterschied zwischen HN und HS muss geringer gewesen sein als bisher angenommen, und die Ursprünge entwickelten Denk- und Wahrnehmungsvermögens sowie der Sprache müssen daher bis zum gemeinsamen Vorfahren von HN und HS, d.h. > 0,5 MA, zurückreichen (Natwiss. Ru. 3/18: 138).

Farbspitzer von rotem Ocker aus Maastricht-Belvedere sprechen dafür, dass Ocker fein gemahlen und dann zu einer Flüssigkeit verrührt wurde, von der etwas auf den Boden tropfte; der Zweck ist unklar.

Dies alles deutet auf moderne kognitive Fähigkeiten, abstraktes Denken und Umsetzen von Symbolischem. Da Denken in Symbolen ein Merkmal der Sprache ist, ist dies auch ein Indiz, dass der HN sprechen konnte. Die Fähigkeit für abstraktes Denken muss schon in gemeinsamen Vorfahren von HN und HSS angelegt gewesen sein, wie die Ritzungen auf einer 500.000 J alten Muschelschale aus Java belegen.

Auch der Werkzeugsatz der HN war ausgefeilter als bisher angenommen; so fand man Glätter aus Hirschripenknochen, mit denen man Leder bearbeitete, um geschmeidiger, glänzender und dichter zu werden. Schon vor 90000 Jahren verdrillten die HN in Abri du Maras Pflanzenfasern, um Schnüre und Seile anzufertigen, vielleicht für Netze, Fallen, Taschen. Daneben fanden sich Spuren der Holzbearbeitung. Eine neuere Arbeit datiert allerdings ein Fragment einer dreilagigen Schnur aus Abri du Maras nur auf 41 bis 52 TA, aber unstrittig assoziiert mit Werkzeugsätzen des HN. Die Schnur war möglicherweise ursprünglich um ein Steinbeil gebunden. Sie besetzt aus Fasern, die aus der Innenseite der Rinde von Nadelbäumen gewonnen wurde und dann vielfach zu einer Schnur verdrillt wurde.

Kettenperlen aus Cueva Anton aus Spanien stellen dagegen mit einem Alter von mindestens 115 TA die ältesten indirekten Hinweise auf die Verarbeitung von Fasern zu Schnüren dar. (Sci. Rep. 10: 4889).

Chemische Analysen der Zähne belegen, dass die HN keinesfalls nur Großwild verspeisten, sondern auch kleinere Tiere wie Kaninchen und Fische, die schwierig zu fangen waren und geeignete Gerätschaften voraussetzen. Die Jagd nach Leporiden findet sich in Terra Amata bereits vor 380 TA und lässt sich in Südfrankreich und Iberia dann auch über die Zeit der HN hinweg als regelmäßige Nahrungsquelle nachweisen, wenn auch nicht in dem Umfang wie der Konsum von Ungulaten. Sie findet sich zwischen MIS 11 und 3 und ist nicht nur mit Mousterian, sondern auch mit Acheulean vergesellschaftet, und zwar in Terra Amata (MIS 11) und Lazaret (MIS 6).

Die Jagd von Leporiden setzt spezielle Techniken wie Fallen oder einfache Schlingen voraus. Allerdings scheint es sich um eher um ein regionales Phänomen zu handeln, dass vor allem Menschen im NW-Mittelmeerraum (HN-Vorläufer, HN) ein breiteres Nahrungsspektrum hatten als andernorts, das auch Kaninchen mit einschloss (vor allem in Spanien auch Vögel; in S-Frankreich ist das seltener der Fall, kommt aber auch vor); ab dem frühen Oberpaläolithikum war dies dann großräumig etabliert. Dabei könnte eine Rolle spielen, dass Kaninchen im M- und O-Pleistozän in Iberia, Südfrankreich und Italien sehr häufig waren. Demgegenüber waren weiter nördlich Kaninchen selten, während es große Ungulatenherden gab (wie Bisons und Rentiere), während im NW-Mittelraum Ungulaten eher allein und nicht in großen Herden lebten (wie Rothirsch, Damhirsch, Steinbock). Im Norden waren Leporiden vor allem durch Hasen vertreten, im Süden (NW-Mittelmeergebiet) durch Kaninchen (Hasen wurden in verschiedenen Regionen erst ab dem späten Oberpaläolithikum bejagt, daneben stellenweise sogar Füchse). Ungulaten waren aber überall die dominierende Nahrung der Prä-HN und HN; Kaninchen und (vor allem in Spanien) Vögel ergänzten diese nur (Sci Adv. 5: eaav9106).

Die HN sammelten auch verschiedene essbare Pflanzen und Pilze (in Südfrankreich Pastinaken und Klee). Untersuchungen im Zahnstein von HN aus Belgien und dem Irak lieferten Indizien für eine große Vielfalt an Pflanzennahrung. Man erhitze sogar Getreide, das nahe mit Weizen oder Gerste verwandt war, aß stärkehaltige Knollen und Datteln. Es ergibt sich kein wirklicher Unterschied zwischen HN und HS, was die Ernährungsgewohnheiten betraf.

Damit wird zunehmend weniger die technologische Überlegenheit des HS mit dem Aussterben des HN assoziiert. Eher dürfte die größere Populationsstärke des HS eine Rolle gespielt haben, die es leichter macht, Erfindungen oder Spezialkenntnisse zu tradieren und zu erhalten – was in den

kleinen, verstreut lebenden Gruppen der HN schwieriger war. Die HS-Gruppen waren auch stärker untereinander vernetzt.

Es gibt heute Auffassungen, dass die HN nicht tatsächlich ausgestorben sind, sondern dass ihr Genpool in der quantitativen Übermacht des modernen Menschen einfach verschluckt wurde, mit denen sich die letzten HN gemischt hatten „Das Schicksal der HN muss nicht bedeuten, dass sie zu dumm, zu wenig kulturbegabt oder nicht anpassungsfähig waren“ (D. FRASER) (Spektr. Wiss. 10/2015: 28).

Die neuen Funde und Datierungen belegen unstrittig, dass auch der HN symbolisch denken konnte und kognitiv nicht von gleichaltrigen HS zu unterscheiden ist. Die Ursprünge von Sprache und menschlichem Wahrnehmungs- und Denkvermögen sind daher mehr als 0,5 MA zurück zu datieren, auf gemeinsame Vorfahren von HN und HS. Beim Vergleich von HN und HS spricht man heute zunehmend von „*different, non inferior*“.

Zusammenhang zwischen (fehlender) Distanzjagd und (fehlender) Höhlenmalerei?

Hirnphysiologisch könnte ein Zusammenhang zwischen dem Fehlen von „echten“ Höhlenmalereien und Distanzwaffen wie Wurfspeeren beim HN bestehen. Die Herstellung von Felszeichnungen und die Jagd mit Distanzwaffen verlangt ähnliche geistige Fähigkeiten, die von derselben Hirnregion gesteuert werden. Der HN war demnach auch kein so guter Jäger wie der HS (was in der Krisensituation der heraufziehenden Eiszeit zu seinem Aussterben beigetragen haben könnte).

Die Höhlenmalereien des HS stellen häufig Tiere und Jagdszenen dar. Man vermutet daher, dass der HN dagegen nicht in der Lage war, Tiere und Jagderlebnisse aus einem Arbeitsgedächtnis heraus zu visualisieren und „mentale Muster in koordinierte Bewegungsmuster zu übertragen“; letzteres wäre aber zum Malen erforderlich. Die geistigen Fähigkeiten zur Höhlenmalerei sind fast identisch mit jenen, die man benötigt, um die Flugbahn eines Speeres zu berechnen. Dies verlangt die Abstraktion von Bildern und Ereignissen, die man im Gedächtnis gespeichert hat. Hirnregionen für das Malen und die Nutzung von Wurfspeeren waren demnach beim HN unterentwickelt (Mangel an visuomotorischer Koordination). Dabei könnte eventuell sogar ein reziproker Effekt bestehen: das Zeichnen als solches fördert das Beobachtungsvermögen, und daher könnten die Felszeichnungen dem HS geholfen haben, die Jagd zu konzipieren.

Für diese Unterschiede zwischen HS und HN werden unterschiedliche Lebensräume verantwortlich gemacht. Der HN hatte in Europa gelernt, sich von Beutetieren zu ernähren, die er mit Stoßspeeren im Nahkampf erlegte und benötigte daher keine Distanzwaffen; diese Beutetiere wurden aber im eiszeitlichen Europa knapp. Interessanterweise wurden viele Beutetiere des HN vom HS später domestiziert, was für die Beutetiere des afrikanischen HS nicht zutrifft

Der HS, der sich im offenen Grasland Afrikas entwickelt hatte, war dagegen auf Wurfspeeren angewiesen; er musste dazu die Flugbahn berechnen (unter Berücksichtigung von Wind und Distanz der Beute). Die dazu benötigten Fähigkeiten ermöglichten ihm als Nebeneffekt auch die Höhlenmalerei: der Distanzjäger wurde zum Höhlenmaler.

Die Unterschiede finden sich sogar in der Schädelanatomie: infolge der Selektion für effektives Jagen mit Distanzwaffen vergrößerte sich der parietale Cortex beim archaischen HS und modernen HS zunehmend; in diesem Hirnbereich findet die visuomotorische Koordination statt.

Die Vergrößerung des parietalen Cortex (und damit die verbesserten Fähigkeiten der visuomotorischen Koordination) erklärt die kugelförmige Gestalt des Craniums beim HS, die dem HN fehlt (RG. COSS, Evolutionary Studies in Imaginative Culture Vol. 1 No. 2; nach www.antropus.de).

Sprachfähigkeit des HN: grundsätzlich gegeben, zumal es indirekte Hinweise auf Kommunikation schon bei >400000 J alten *H. heidelbergensis* gibt (s. dort), aber das Ausmaß des Sprechvermögens wird weiter kontrovers diskutiert. Die Wölbung der Schädelbasis (als Kriterium für die Kehlkopflage) spricht für ein intermediäres Sprachvermögen zwischen HE und HSS, aber deutlichen Einschränkungen im Vergleich zum HSS; z.B. hätten einige Vokale nicht ausgesprochen werden können. Kürzlich wurde aber ein zerfallener HN-Schädel (La Chapelle) neu zusammengesetzt (an ihm waren die ursprünglichen Untersuchungen zur Wölbung der Schädelbasis durchgeführt worden): nach dieser Rekonstruktion lag die Krümmung der Schädelbasis innerhalb der Spanne anderer Schädel aus dem oberen Paläolithikum und Mittelalter.

Computerberechnungen hatten (zunächst) ergeben, daß der Larynx des HN demjenigen eines kleinen Kindes entsprochen haben soll und damit keine schnelle, leicht verständliche Sprache möglich war. So lassen der Abstand zwischen dem harten Gaumen und der Wirbelsäule darauf schließen, daß es den HN unmöglich war, mit der Klarheit moderner Sprache zu sprechen (nach Messungen an dem Schädel von Chapelle-aux-Saints). Der obere Vokaltrakt des HN weicht vom HSS daher durch einen längeren Gaumen und höheren Kehlkopf ab; daher könnte er nicht so gut artikuliert haben wie moderne Menschen (Natw. Ru. 11/06 S. 535; s.o.).

Man vermutete daher (1999), dass der HN nur eine einfache Ursprache mit einfachen, sehr kurzen Sätzen sprach, vergleichbar mit der eines 2-jährigen Kindes. Andererseits bedeutet ein eingeschränktes Spektrum möglicher Lautkombinationen (dass bestimmte Vokale nicht artikuliert werden konnten) nicht unbedingt, dass darunter die Sprachinhalte leiden mussten (auch moderne Sprachen unterscheiden sich in Vokabel- und Lautreichtum) (Roots S. 160).

So konnte man simulieren, dass HN keine Eckvokale bilden konnten (A, I, U). Diese dienen als Referenzpunkte, mit denen man Größe und Form des Sprechapparates des Gegenübers abschätzt und sich das Ohr darauf einstellt: dies garantiert, dass ein A immer als A gehört wird, unabhängig von Größe oder Geschlecht des Menschen bzw. ob erwachsen oder Kind. Ein Neandertaler-E würde für einen HS wie das Blöken eines Schafes klingen. Umgekehrt dürften die HN keine Unterschiede zwischen den verschiedenen I-Lauten des HS gehört haben (z.B. zwischen bitten und biegen).

Der Nachweis eines zum HN gehörigen Zungenbeins (identisch mit dem des HSS) weist andererseits wieder auf eine dem HSS vergleichbare Sprachfähigkeit. Das Hyoid gleicht bis ins Detail dem des HSS; an ihm setzen für die Artikulation wichtige Bänder und Muskeln an; demnach könnte der HN dieselben Fähigkeiten zur Lautbildung gehabt haben wie der HSS (Roots S. 201).

Simulationen des Sprechvermögens auf der Basis der Anatomie des Vokaltrakts ergaben eine unpräzisere Aussprache z.B. von „e“ in „see“. Die Frequenzen, die vom HN am klarsten gesprochen werden konnten, unterscheiden sich von denen, die der HSS am klarsten sprechen kann. HN konnten nicht so präzise und schnell Phoneme bilden wie moderne Menschen. Allerdings hatte auch ein 100000 J alter früher HS aus Israel (Skhul 5) noch denselben Vokaltrakt

wie HN! Dies könnte ein Indiz sein, dass die anatomischen Voraussetzungen für ein vollmodernes Sprechvermögen erst zwischen 100000 und 40000 BP entstanden (Sci. 320, 609).

Das Sprach-Problem ist also weiterhin ungelöst, wobei es aber nicht mehr um das Sprachvermögen an sich, sondern nur noch um die Qualität der Sprache geht.

Neue Aspekte lieferte die Entdeckung der HSS-Variante des FOXP2-Gens in zwei HN-Knochen von El Sidron, Spanien (43000 J). Das Ergebnis war insofern überraschend, weil molekularkladistische Untersuchungen zunächst ergeben hatten, dass die moderne Variante des Sprachgens (Menschen mit einer Mutation in diesem Gen haben Sprachstörungen) erst vor ca. 200000 J entstanden sein soll. Eine rezente Kontamination gilt aufgrund begleitender Kontrollen als sehr unwahrscheinlich (aber nicht 100%ig sicher auszuschließen [eine Reanalyse der Daten lässt eine Kontamination möglich erscheinen: s. Sci. 321, 212]); auch ein genetischer Einfluss des HSS gilt als unwahrscheinlich (Untersuchungen am Y-Chromosom sprechen gegen eine Vermischung mit dem in Europa einwandernden modernen Menschen). Wenn der HN über dieselbe Variante des FOXP2-Gens wie der moderne Mensch verfügte, bedeutet dies nicht zwangsläufig, dass er wie moderne Menschen sprach; er dürfte dann aber zumindest über die zugrunde liegenden Fähigkeiten verfügt haben (Sci. 318, 546).

Außerdem unterscheidet sich das menschliche Gehör von dem der Schimpansen und anderen Anthropoiden durch eine erhöhte Empfindlichkeit für Frequenzen zwischen 2 und 4 kHz; dieser Bereich hat eine hohe Relevanz für das Verstehen der menschlichen Sprache. Skelettanatomische Untersuchungen an 5 *H. heidelbergensis*/Frühneandertalern aus der Sima de los Huesos (Sima-de-los-Huesos-Menschen; 430 TA) von Atapuerca deuten nun darauf, dass Frequenzen von bis zu 5 kHz durch das äußere und mittlere Ohr wie bei modernen Menschen übertragen wurden und die HN damit über dasselbe Hörvermögen in diesem Frequenzbereich verfügten wie moderne Menschen (PNAS 101, 9976).

Ernährung

Im Zahnstein von HN aus Shanidar/Irak sowie Spy Cave/Belgien fanden sich direkte Hinweise darauf, dass die HN auch pflanzliche Nahrung nutzten (Phytolithe und Stärkekörner). Einige der Pflanzen, die zum Nahrungsspektrum des HN gehörten, werden auch heute genutzt (wie *Phoenix*-Palmen, Grassamen der Familie Triticeae, Hülsenfrüchte); andere werden heute kaum noch genutzt, obwohl sie essbar sind. Viele Gras-Stärkekörner zeigen Hinweise darauf, dass sie gekocht worden waren. Die Ergebnisse belegen, dass sowohl im warmen östlichen Mittelmeerraum wie im kalten NW-Europa die HN die lokal verfügbaren Pflanzen nutzten und durch Kochen in leicht verdauliche Lebensmittel überführten. Annahmen, die HN wären zu stark auf Fleisch spezialisiert gewesen und deshalb wegen der schweren Lebensbedingungen in der letzten Eiszeit und der Konkurrenz mit modernen Menschen (u.a. um Fleisch) ausgestorben, sind damit unzutreffend. Die HN waren in der Wahl ihrer Nahrungsmittel flexibler und anpassungsfähiger als bisher angenommen (PNAS 108, 486).

Mikroskopische und gaschromatographische Untersuchungen von Zahnstein von fünf El-Sidron-Neandertalern (Alter: 47300 bis 50600 Jahre) ergab sowohl Nachweise pflanzlicher Mikrofossilien wie Stärkekörnchen (aus gekochter stärkehaltiger Nahrung) und Phytolithen wie molekulare Hinweise auf eingeatmeten Rauch aus Lagerfeuern (brennendem Holz) sowie Bitumen oder Öl aus Ölschiefern (verwendet vermutlich zur Herstellung zusammengesetzter Werkzeuge; die nächste Fundstelle für diese Materialien ist 15 km entfernt), aber auch molekulare Hinweise

auf eventuelle Arzneipflanzen (Natwiss. 99, 617). Letzteres war aber schon deshalb zu erwarten, weil alle höheren Primaten bestimmte Pflanzen arzneilich nutzen. So fanden sich im Zahnstein eines adulten HN (an Zahn 27) Molekülfossilien der Schafgarbe und Kamille.

Bei einem anderen El-Sidron-HN fanden sich im Zahnstein Pigmente und bitter-schmeckende Appetitzügler aus bitter schmeckenden Pflanzen ohne Nahrungswert – auch dies wieder ein Indiz für Selbstmedikation.

Molekulare Hinweise auf Nüsse, Gräser, ggf. sogar grünes Gemüse deuten darauf, dass die HN pflanzliche Nahrung in größerem Umfang nutzten als bisher aufgrund von Isotopen-Analysen im Zahnschmelz angenommen wurde. Auch HN verfügten (nach einer genetischen Analyse eines El-Sidron-HN) über das Gen für die bittere Geschmacksempfindung – ebenfalls ein Indiz für die Nutzung pflanzlicher Nahrung, denn nur dann macht dieses Gen Sinn, weil es vor Toxinen warnt. Auch das Kochen ließ sich eindeutig nachweisen (Nachweis gekochter Kohlenhydrate aus aufgebrochenen Stärkekörnchen).

Elektronenmikroskopisch ließen sich sogar fossilisierte Bakterien nachweisen (am häufigsten längliche filamentöse, seltener kugelförmige). Offenbar bestanden aber individuelle Unterschiede – im Zahnstein von Kebara² dominierten die kugelförmigen (Natwiss. 99, 617).

Die Annahme, dass HN richtige Treibjagden auf Mammuts veranstalteten (wie Mammutknochenhaufen an der Fundstelle La Cotte/Insel Jersey vermuten ließen), war in weitergehenden Untersuchungen nicht zu bestätigen. HN gingen sowohl in La Cotte wie andernorts ganz opportunistisch vor. Sie nutzten meist mittelgroße Pflanzenfresser (z.B. Wildrinder, Pferde); Mammute dienten in diesem Sinne als „Nahrungsergänzung“, die es ermöglichte, auf Klima- und Umweltschwankungen zu reagieren (J Hum Evol. 78: 181).

Untersuchungen der Isotopenzusammensetzung in Knochen von frühen europäischen HS auf Krim (Buran-Kaya-Höhle) zeigten, dass sich auch der HS – ebenso wie der HN – dort überwiegend von Mammutfleisch ernährte und damit in direkter Konkurrenz zum HN stand. Allerdings war beim HS der pflanzliche Nahrungsanteil deutlich größer. Fische spielten entgegen früherer Annahmen den Isotopenuntersuchungen zufolge beim HS der Krim keine relevante Rolle. Daraus resultiert die Hypothese, dass die Nahrungskonkurrenz um Mammutfleisch zum Aussterben des HN beigetragen haben könnte (*eigene Anmerkung*: der untersuchte HS lebte aber wohl schon zeitlich nach dem Aussterben des HN; das Alter der Menschenfossilien in Buran Kaya wird mit 31,9 TA/Gravettian angegeben, die Höhle war aber schon früher besiedelt, u.a. findet sich auch Szeletian und Micoquien) (nach www.antropus.de).

Untersuchungen an zwei Spätneandertalern aus Frankreich (Les Cottés und Grotte du Renne) zeigten, dass diese HN Großwildjäger waren und sich nicht, wie zunächst angenommen, auch von Fischen ernährten (zumal man niemals Fischreste in den Höhlen gefunden hatte). Daten von Stickstoff-Isotopen in Zähnen und Knochen, die auf Fischkonsum deuteten, erwiesen sich als unzutreffend interpretiert; die Isotope aus bestimmten Aminosäuren stammen nicht von Fischen, sondern von großen Pflanzenfressern. Die Isotopzusammensetzung erinnert an Top-Prädatoren wie Wölfe. Diese einseitige Ernährung änderte sich auch nicht, als der HSS in Europa auftauchte und in direkter Konkurrenz um die großen Herbivoren stand. Auch Pflanzennahrung spielte für den HN eine untergeordnete Rolle (nach www.antropus.de, 2/19; PNAS 116: 4928).

Eine isotopen-basierte Studie (Knochenkollagen von Menschen- und Tierknochen) an Fundstellen in Belgien (Spy, Goyet, Scladina) und Deutschland (Lommersum) zeigte keine Unterschiede im Beutespektrum und der Ernährung später HN und früher HS; in beiden Fällen und im untersuchten

Zeitraum (bis 25 TA) dominierte das Mammut als Jagdwild; auch Wollnashorn und Rentier spielten eine große Rolle, also Großsäuger, die an die Kältsteppe angepasst waren (wie auch andere Fundstellen in Europa andeuten). HN konsumierten auch pflanzliches Material, während der HS (ebenso wie der HN) keine aquatischen Ressourcen nutzten. Auch insofern ergeben sich keine Unterschiede in der Ernährung zwischen HN und HS. Allerdings dürfte der HS – wohl aufgrund seiner größeren Bevölkerungsdichte – im Gegensatz zum HN einen Einfluss auf die sich nur langsam reproduzierende Mammutpopulation und damit auch auf die Struktur des Ökosystems genommen haben.

Verschiedene HN-Gruppen unterschieden sich in ihrer Mobilität sowohl untereinander wie vom HS. In Goyet finden sich Hinweise auf Kannibalismus. Die HN von Spy waren ortsständig, ihre Beutetiere stammten aus dem näheren Umkreis; die HN von Goyet offenbar eingewandert, ein Großteil der von ihnen aufgenommenen Nahrung stammte aus anderen Regionen. Die Befunde sprechen dafür, dass die HN in kleinen, nicht miteinander vernetzten Gruppen lebten, die keinen Kontakt zueinander hatten und sich womöglich sogar feindlich gegenüberstanden; HS waren geselliger und mobiler (Sci. Rep. 9: 4433).

Ernährung und orales Mikrobiom (Nat. 544: 357)

Bei drei (El Sidron 1, El Sidron 2, Spy/Belgien II) von fünf untersuchten HN konnte aus Zahnstein aDNA gewonnen werden, die Aussagen zum oralen Mikrobiom und zur Ernährungsweise ermöglichte. Zahnstein der HN Spy I und Breuil Grotta (Italien) eigneten sich nicht für eingehende Analysen (Breuil Grotta lieferte keine amplifizierbaren Sequenzen, Spy I war zu stark modern kontaminiert) (Nat. 544: 357). Die drei verbliebenen HN wiesen in den Zahnsteinproben durchschnittlich folgende Sequenzanteile auf:

- 93,8 % Bakterien
- 5,9 % Archaea
- 0,27 % Eukaryonten
- 0,06 % Viren,

was in Einklang steht mit bisher bekannten Daten aus modernen und alten Zahnsteinproben. Die sechs dominierenden Bakterienstämme des modernen menschlichen oralen Mikrobioms dominierten auch bei jedem der drei HN (Actinobacteria, Firmicutes, Bacteroidetes, Fusobacteria, Proteobacteria, Spirochaetes); durchschnittlich fanden sich 222 Bakterienarten pro HN-Individuum.

In Spy ernährten sich die HN vorwiegend von Fleisch von Steppentieren (Wollnashorn, Mufflon), aber auch Pilzen (*Coprinopsis cinerea*). Der Pilz (ein Tintling) ist essbar, muss aber schnell nach dem Sammeln gegessen werden. Auch Isotopenstudien hatten schon zuvor darauf hingewiesen, dass Spy-HN regelmäßig Pilze aßen. In der Spy-Höhle fanden sich Knochen von Wollnashorn, Rentier, Mammut und Pferden.

Bei den beiden El Sidron-HN (Spanien) fanden sich keine Hinweise auf fleischliche Ernährung von großen Herbivoren, stattdessen Pilze (*Schizophyllum commune*, Gemeiner Spaltblättling; gilt nicht als Speisepilz), Moose (*Physcomitrella patens*; Kleines Blasenmützenmoos) und Kiefernnsamen (*Pinus koraiensis*, Korea-Kiefer, wird heute wegen der ölhaltigen, essbaren Samen regional angebaut), die in Wäldern gesammelt wurden. Gene von pathogenen Pilzen sprechen dafür, dass die HN möglicherweise angeschimmelteres krautiges Pflanzenmaterial konsumierten.

El Sidron 1 könnte damit einen Zahnabszess behandelt haben. Nur bei ihm fanden sich im Zahnstein aus der unmittelbaren Nachbarschaft des Abszesses Sequenzen der Westlichen Balsampappel (*Populus trichocarpa*), die schmerzlindernde Salicylsäure liefert. Außerdem fanden sich Sequenzen von antibiotikum-produzierendem *Penicillium* aus schimmelndem pflanzlichen Material. Beim gleichen HN fanden sich Sequenzen des intrazellulären Eukaryonten *Enterocytozoon bieneusi* (ad Mikrosporidien), ein Erreger von akutem Durchfall. Offenbar kannten sich die HN im Gebrauch von Heilpflanzen z.B. zur Schmerzlinderung oder Entzündungshemmung aus.

Die pflanzliche Ernährung in El Sidron widerspricht Annahmen, HN wären genauso karnivor wie Eisbären oder Wölfe gewesen. Abriebspuren auf Zähnen hatten aber schon immer darauf hingewiesen, dass sich HN den jeweiligen ökologischen Bedingungen und der Verfügbarkeit der Nahrung anpassten und dass sie auch viele Pflanzen nutzten, einschließlich solchen mit medizinischen Wirkungen.

Die Ernährung hatte auch Einfluss auf die Zusammensetzung des oralen Mikrobioms. Es lassen sich unterschiedliche Mikrobiomgemeinschaften differenzieren, wobei die beiden El-Sidron-HN in der Zusammensetzung des bakteriellen Mikrobioms nahe mit den Schimpansen und modernen afrikanischen Wildbeutern gruppieren, während Spy II davon weit entfernt steht, zusammen mit europäischen Jäger-Sammlern und frühen europäischen Farmern; er steht auch dem modernen oralen Mikrobiom näher als die beiden El-Sidron-HN. Der Fleischkonsum hatte offenbar einen wegweisenden Einfluss auf die oralen Mikrobiota der frühen Homininen, analog karnivoren und herbivoren Säugetieren.

HN-Mikrobiota enthielten weniger potenziell pathogene gramnegative Arten, die zu verstärkter Besiedlung des Zahnschmelzes, Plaquebildung und Parodontalerkrankungen führen (18,9 % gram-negative Bakterien in HN, 77,6 % bei modernen Menschen). Das im Vergleich zum modernen Menschen geringere Vorkommen von Fusobacteria könnte erklären, warum HN niedrigere Anteile immunstimulierender gram-negativer Bakterien aufwiesen: Fusobacteria erleichtern die Bindung von gram-negativen Mikroorganismen an die gram-positiven Erstkolonisatoren („Pioniere“), die sich an den Zahnschmelz heften (wie *Streptococcus*, *Actinomyces*, *Methanobrevibacter*). Die erhöhte Diversität gram-negativer immunstimulierender Taxa beim modernen Menschen wird mit einer Vielzahl von typischen Erkrankungen des modernen westlichen Lebensstils in Verbindung gebracht.

An oralpathogenen Bakterien fand man bei den drei HN

--- *Streptococcus mutans* (0,08 – 0,18 %)

--- parodontalpathogene Keime wie:

Porphyromonas gingivalis (0 – 0,52 %)

Tannerella forsythia (0,05 – 2,4 %)

Treponema denticola (0 – 1,87 %),

wozu der Nachweis von Karies und Parodontalerkrankungen bei HN passt. Insgesamt gesehen litten HN aber weniger an Plaquebildung und Zahnfleischerkrankungen.

Man fand auch weitere pathogene Arten (*Bordetella parapertussis*, *Pasteurella multocida*, *Neisseria gonorrhoeae*, *Streptococcus pyogenes*, *Corynebacterium diphtheriae*), die sich aber nicht eindeutig von nahe verwandten symbiontischen bzw. harmlosen oralen Arten unterscheiden ließen.

Außerdem konnte fast das komplette Genom des Archaeons *Methanobrevibacter oralis* aus dem HN-Zahnstein sequenziert werden – mit 48000 Jahren das älteste mikrobielle Genom, das bisher nahezu komplett vorliegt. Die Art fand sich besonders bei El Sidron 1 (14,7 %), seltener bei El Sidron 2 (1,4 %) und Spy II (1,2 %). Sie unterscheidet sich von der modernen Art des HSS und wurde als *M. oralis ssp. neandertalensis* bezeichnet. Von dem betreffenden Stamm, der den Mund des HSS kolonisiert, muss diese Unterart vor 143000 – 112000 Jahren (am ehesten vor 126000 Jahren) abgezweigt sein, d.h. lange nach der genomischen Divergenz zwischen HN und HSS (450000 – 750000 Jahre). Es muss also nach dieser Dichotomie der beiden Menschen-Linien zu Kontakten gekommen sein, die dazu führten, dass ein *Methanobrevibacter-oralis*-Stamm zwischen HSS und HN ausgetauscht wurde – möglicherweise erfolgte dies im Nahen Osten.

Kannibalismus: in einer Höhle in Frankreich (Moula-Guercy) wurden menschliche Knochen von zwei Individuen gefunden, die ebenso behandelt (und zur Knochenmarkgewinnung gezielt in Hammer-Amboss-Technik geöffnet) wurden wie Rehknochen (ca. 100.000 J. alt). Alle Befunde, auch die Vergleiche mit den gemeinsam gefundenen Rehknochen, sprechen für ein „systematisches Schlachten“ zur Gewinnung von Knochenmark und Fleisch. Marklose Knochen waren bei beiden Arten nicht geöffnet. Die Knochen zeigen nur wenig Feuerspuren, das Fleisch wurde vermutlich roh gegessen oder gekocht. Es fehlen alle Hinweise auf einen spezifischen Totenritus.

Ähnliches wird aus Belgien (Goyet, Alter: 40500 – 45500 BP) berichtet. Fleisch und Knochenmark waren von den Knochen entfernt worden; es gibt sogar Spuren, die darauf deuten, dass die Fingerknochen mit den Zähnen abgeknabbert wurden (analog Rentier- und Pferdeknochen an der gleichen Stelle). Einige der Knochen wurden danach wohl auch dafür benutzt, Steinwerkzeuge nachzubearbeiten. Der HSS war zu jener Zeit in dieser Region noch nicht eingetroffen (Sci. 353: 205).

Auch aus Kroatien (Vindija-Höhle; s.u. unter mtDNA; Krapina-Höhle, 130000 J.) sind deutliche Hinweise auf Kannibalismus bekannt, während in anderen Gebieten solche Hinweise völlig fehlen oder es auch Anzeichen für Bestattungen gibt (in fetaler Position in halbkreisförmigen Gräbern). Vermutlich handelt es sich bei den Hinweisen auf Kannibalismus um regionale Besonderheiten bzw. Ausdruck einer kulturellen Vielfalt. Abgesehen von Moula-Guercy beruht die Hypothese vom Kannibalismus aber auf Schnittspuren an den Schädelknochen (z.B. Krapina, Vindija), die aber auch auf ein Totenritual zurückgehen könnten*.

Bereits bei den 800.000 J. alten vermeintlichen (stark umstrittenen) HN-Vorfahren aus Atapuerca (*Homo antecessor*) gibt es Hinweise für Kannibalismus (neben Wildkonsum wie Hirsche, Wisente, Nashörner): gleiche Bearbeitungsspuren an Menschenknochen wie an Tierknochen, große Röhrenknochen und Schädel aufgeschlagen.

Gleiches gilt für 49000 J alte HN-Knochen in der Höhle El Sidron; hier waren u.a. auch Menschenknochen aufgebrochen worden, um Knochenmark zu gewinnen. Dentale Hypoplasien und Knochenmerkmale der El Sidron-HN deuten darauf, dass die HN dort unterernährt waren (Sci. 326, 1057).

*Neuere Untersuchungen an den HN-Knochen der Krapina-Höhle führten aber zur Erkenntnis, dass die Knochen nicht zur Fleischgewinnung, sondern bei einer Art „Leichenritual“ gesäubert worden sein müssen (Spektr. Wiss. 12/2005 S. 46). Aus England wird dagegen ritueller

Kannibalismus bei 15000 J alten HS berichtet (Zahnabdrücke auf Armknochen, daneben aber ungewöhnliches Zick-Zack-Muster, das rituelle Bedeutung haben dürfte) (Nat. 548: 263).

Neuere Daten von Fundstellen aus Kroatien, Belgien, Spanien und Frankreich weisen darauf hin, dass im Rahmen der Klimaerwärmung vor 120 TA HN stellenweise zum Hunger-Kannibalismus übergingen, basierend auf Funden aus der Gaume-Höhle (Font-de-Gaume) in Südfrankreich (DEFLEUR A, DESCLAUX E, J Archaeol Sci. 2019). Durch den Temperaturanstieg verschwand im Rhonetal das Jagdwild der HN (Mammuts, Bisons, Rotwild), offenes Grasland mit großen Pflanzenfressern wurde zu dichten Wäldern mit kleinen Tieren. Schnitt- und Bissspuren an mehreren Fossilien der Gaume-Höhle belegen, dass die HN jedenfalls dort Kannibalismus praktizierten; dies hatte nichts mit Bestattungsritualen zu tun (www.antropus.de 3/19).

„Fortschrittliche Steinwerkzeuge“: in Rheindahlen B 1 (Mönchengladbach) wurden auf einem organisierten Siedlungsplatz mit Feuernutzung, verschiedenen Arbeitsplätzen und Anzeichen für Behausungen u.a. ca. 100000 J alte fortschrittliche Steingeräte gefunden, die teilweise ans Jungpaläolithikum (also Geräte < 40000 J) erinnern: bearbeitete Klingen und Lamellen, gestielte Geräte, Stichel, Bohrer, Schaber, Kostenki-Kerne, Kostenki-Enden, Kostenki-Messer (benannt nach dem jungpaläolithischen Fundplatz in Russland!). Ähnlichkeiten mit Tönchesberg 2 B (Ostefel) und Wallertheim D (Rheinhessen) sowie dem Micoquien und den Keilmessergruppen. Für das Alter von 100.000 J erstaunlich fortschrittliche Steintechnologie! (Roots S. 311).

Fortschrittliche Knochenwerkzeuge: von drei Mousterian-Fundstellen der Acheulean-Tradition aus der Dordogne-Gegend Frankreichs wurden im Jahr 2013 standardisiert hergestellte Werkzeuge aus den Rippen von Rothirschen und Rentieren beschrieben („lissoirs“), wie sie bisher in identischer Form aus dem Chatelperronien, Uluzzian, Proto-Aurignacian, Araugnacian, Gravettian, Magdalenian, aber auch oberen Oberpaläolithium (bis modern) bekannt waren; eine der Fundstellen wurde auf 51400 +/- 2000 Kalenderjahre BP datiert (hier fand sich auch ein Neandertalerzahn), die andere auf 41 bis 47 TA. Die Technologie war als schon vor der Ankunft des modernen Menschen etabliert; entweder handelte es sich um eine autonome Erfindung der HN, oder der moderne Mensch beeinflusste die Kultur der europäischen HN schon viel früher als bisher angenommen. Es ist nicht einmal auszuschließen, dass die oberpaläolithischen modernen Menschen in Europa diese Tradition vom HN übernahmen.

Es gab allerdings schon einige andere Hinweise auf ähnliche Knochenwerkzeuge von HN, die aber mangels Standardisierung nicht als eigenständige Technologie anerkannt wurden (so Salzgitter-Lebenstedt) und eher Steinwerkzeuge imitierten und in einem ähnlichen Verfahren wie Steinwerkzeuge hergestellt wurden. Die Lissoir-Knochengeräte sind dagegen streng standardisiert, sie wurden anschließend poliert, und dienten einem spezifischen Zweck bei der Behandlung von Tierhäuten und Fellen; durch gezielte Druckanwendung mittels dieser an der Spitze abgerundeten Knochenwerkzeuge wurden diese derber, dichter und undurchdringlicher sowie glänzender. Kein anderes Werkzeug konnte dieser Zweckbestimmung so gut dienen.

Älteste spezialisierte Knochenwerkzeuge Europas. Spezialisierte Knochen-Technologie hatte sich zunächst in Afrika entwickelt und war dann im Oberpaläolithium in Europa weit verbreitet. (PNAS 110: 14186).

Manuelle Geschicklichkeit und Arbeitsteilung:

Anatomisch-funktionelle Untersuchungen der Fingermorphologie von HN haben gezeigt, dass die Geschicklichkeit der HN nicht signifikant von derjenigen des HSS abweicht (z.B. Fähigkeit zum Pinzettengriff wie beim HSS). Das Aussterben der HN kann daher nicht damit erklärt werden, dass er physisch unfähig gewesen wäre, fortschrittliche oberpaläolithische Werkzeuge herzustellen, so dass die anatomischen Befunde in Einklang mit den archäologischen Befunden (Chatelperronien) stehen (Nat. 422, 395).

Man unterscheidet zwei Griffarten: den Präzisionsgriff (meist mit Daumen und Zeigefinger) und den Kraftgriff, bei dem die ganze Hand genutzt wird (z.B. um einen Hammer zu halten). Die erheblich robusteren Handknochen des HN gaben bisher Anlass zu der Annahme, dass der HN eher grobmotorisch veranlagt war und die Hände nicht so filigran nutzen konnte wie der HS. Untersuchungen der Muskelansätze an den Handknochen von sechs HN und sechs frühen HS zeigten dann allerdings, dass alle sechs untersuchten HN überwiegend den Präzisionsgriff nutzten, während bei einigen der frühen HS der Präzisionsgriff, bei anderen der Kraftgriff dominierte (Methode: dreidimensionale Analyse der Abdrücke der Muskelansatzmarken). Der Nachweis des Präzisionsgriffes als dominierende Handnutzung bei HN löst auch den bisher bestehenden Widerspruch zwischen den robusteren Handknochen und filigranen Werkzeugen der HN.

HN: 4 Männer, 2 Frauen; ältester: Tabun 1 (138-106 TA); jüngster: 2 x La Ferrassie (45 – 43 TA)
HS: 4 Männer, 2 Frauen; ältester: Qafzeh 9 (130 – 92 TA); jüngster: Arene Candide 2 (ca. 11 TA)

Offenbar bestand schon bei frühen HS eine **Arbeitsteilung**, während HN „Allrounder“ waren, bei denen jeder alles konnte und keine grundlegenden Unterschiede zwischen den Individuen bestanden. Die arbeitsteilig organisierten (und größeren) HS-Gruppen waren offenbar moderner organisiert als die viel kleineren HN-Gruppen, was dem HS vor ca. 40 TA einen Überlebensvorteil gesichert haben könnte (nach www.antropus.de; Sci. Adv. Vol. 4 (9), eaat2369).

Dennoch gibt es auch Hinweise auf Arbeitsteilung beim HN: Untersuchungen von 99 Zähnen von 17 HN-Individuen aus drei Lokalitäten (Sidron/Asturien; L'Hortus/Frankreich; Spy/Belgien) belegen die Nutzung des eigenen Gebisses als Werkzeug und „dritte Hand“. Ungleiche Abnutzung der oberen Zähne (Abschliffe, Rillen im Zahnschmelz usw.) zwischen Männern und Frauen zeigten dabei, dass die Männer das Schleifen von Steinwerkzeugen übernahmen, während die Frauen Kleidung fertigten. Auf Großwildjagd gingen sie aber gemeinsam, während mehrere Aufgaben des täglichen Lebens geschlechtsspezifisch organisiert waren (Fossilien 3/2015: 4).

Aus Gesher Benot (ca. 800 TA) gibt es dagegen sehr konkrete Hinweise, dass die Acheulean-Werkzeuge dort von wenigen Spezialisten hergestellt wurden, also das Motto „jeder konnte alles“ nicht zutrif. Wenige Handwerker versorgten die gesamte Gruppe mit Steinwerkzeugen (J Hum Evol. 128: 45; s.o.)

Levallois-Technik: komplexe Technik, bei der aus einem Kernstein durch gezielte Schläge ein oder mehrere Abschläge von genau vorbestimmter Form und Größe abgelöst werden; erfordert viel Geschick sowie planendes, vorausschauendes Denken (Schildkerntechnik, soll sich z.B. aus der Clacton-Technik entwickelt haben); seit ca. 300.000 J., gilt als „Quantensprung“. Der Übergang zur Klingentechnik des Jungpaläolithikums gilt lediglich als Weiterentwicklung der Levallois-Technik (Natw. Ru.11/06 S. 535). Die Levallois-Technik findet sich in Europa bis vor ca. 35000 Jahren.

An einer ca. 325000 J alten Fundstelle in Armenien finden sich zweiseidige Geräte (Bifaces) vom älteren Typ (Mode 2) und komplexere Levallois-Geräte (Mode 3) nebeneinander (ältestes gemeinsames Vorkommen außerhalb Afrikas) (Sci. 345: 1609).

Chatelperronien: „Hochkultur“ der HN (?) SW-Europas kurz vor ihrem Erlöschen, ab < 40000 J (naA ab 45000 J). Weit über die typisch neandertalide Mousterian-Kultur (die aber auch von den anatomisch modernen Menschen einige Jahrzehntausende praktiziert wurde, bevor sich die modernen Menschen zum Aurignacien weiterentwickelten) hinaus entwickelt. Nach einer ca. 200000 J anhaltenden technologischen Stase der HN nun erstmals persönliche Schmuckstücke (Ketten aus Tierzähnen und –knochen: Elfenbeinringe, perforierte Tierzähne); erstmals Werkzeuge aus Knochen und Klingen*. Definierend ist ein spezielles Steinmesser mit diagonalen Schneidekanten, z.B. von St. Cesaire. Der Boden der Aufenthaltsplätze wurde mit pulverisiertem rotem Ocker bestreut; daneben Spuren von Hütten und Feuerstellen. Einzige unstrittige „Hausruine“ der HN (Sci. 299, 1526). Neben rotem Ocker wurde auch schwarzes Magnesiumoxid beim HN nachgewiesen.

(* Neuere Funde – siehe oben – belegen aber, dass der HN zumindest gelegentlich auch schon viel früher zu fortschrittlichen Technologien und symbolischen Handlungen in der Lage war, wenn auch nur vereinzelt und zeitlich/lokal begrenzt und nicht in dieser Konzentration wie im Chatelperronien).

Neuere Studien ergaben, dass das Chatelperronien unabhängig vom HSS entstanden sein soll und weder auf Imitation noch auf Handel oder anderweitiger Aneignung der Gegenstände beruht, da Abfälle von der Herstellung belegen, dass die Gegenstände in situ gefertigt wurden. Da sie nicht direkt dem Aurignacien ähneln, können sie auch nicht auf direkter Imitation beruhen, die Produktionsabfolge war auch nicht identisch mit der des Aurignacien (so dass die Technik auch nicht vom HSS abgeschaut worden sein konnte) und stellt keinen Bruch mit der bisherigen Technologie der HN dar (so bohrten die HN in Schmuckanhänger für die Schnur meist kein Loch, sondern kerbten die Zähne an der Wurzel ringartig ein; in diese ringförmige Kerbe, die die Zahnwurzelspitze umgab, wurde dann die Schnur gebunden; wenn sie aber doch einmal ein Loch erstellten, bohrten sie zunächst eine feine Öffnung und erweiterten diese nachträglich, während die frühmodernen Menschen diese Stelle zunächst dünn schabten und dann durchbohrten). Die ringförmigen Kerben zum Aufhängen als Kettenanhänger sind ein typisches Merkmal für den Chatelperronien-Schmuck der HN; der HS nutzte diese Technik nie.

Auch bei den Steinabschlagetechniken in Frankreich, Italien und Spanien ist kein Einfluss des Aurignacien erkennbar, es prägten sich stattdessen die örtlichen Traditionen durch. Die typischen spezifischen Chatelperronien-Schmuckstücke (z.B. die gekerbten Tierzähne) wurden aber nur an insgesamt 3 Fundstellen nachgewiesen, so dass es sich beim Chatelperronien um eine regional sehr begrenzte Kultur gehandelt haben muss.

Das Chatelperronien stellt demnach eine eigenständige lokale kulturelle Weiterentwicklung des HN dar. Die Techniken zur Perforation der Zahnwurzeln waren an verschiedenen Fundstellen identisch, aber sehr unterschiedlich vom Aurignacien. Ebenso lassen sich auch Steinwerkzeuge des Aurignacien und Chatelperronien sicher voneinander unterscheiden und sie treten niemals gemeinsam an einer Fundstelle auf. Letztendlich ist in der betreffenden Gegend das Chatelperronien dem Aurignacien vorausgegangen und nicht umgekehrt, wie der Fall wäre, wenn das Chatelperronien nur eine Kopie des Aurignacien wäre (Aurignacien in dieser Gegend erst sicher ab 36500 J.).

Nach kritischer Revision aller Lokalitäten, für die ein simultanes Nebeneinander von Aurignacien und Chatelperronien angenommen worden war, blieb in letzter Zeit nur noch die Grotte des Fees bei Chatelperron übrig. Die Reanalyse der Stratigraphie ergab – wie an anderen Stellen SW-Europas –, dass das Aurignacien auf das Chatelperronien folgte (Aurignacien-Elemente waren in Chatelperronien-Niveaus intrudiert worden); **dies bestätigt das Chatelperronien als eigene, unabhängige Entwicklung der HN** (PNAS 103, 12643).

Offenbar wurden die kulturellen, technologischen und symbolischen Fähigkeiten der HN bislang unterschätzt; möglicherweise triggerten die ersten Kontakte der HN zum HSS die Nutzung von Symbolen (z.B. Schmuck) auf beiden (!) Seiten, vielleicht durch die Probleme der persönlichen, sozialen und biologischen Identität infolge dieses Kontaktes. Dies ist aber noch keine Akkulturation der HN zum HSS, da die Techniken für die Erstellung eigenen Schmucks selbst erfunden wurden, und auch keine Nachahmung. Dennoch kann es gut sein, daß es ohne die Ankunft des HSS nicht zum Chatelperronien gekommen wäre, aber auch, dass der HSS ohne den HN zu diesem Zeitpunkt keine kulturelle Explosion in Europa (oberpaläolith. Übergang, s.u.) erfahren hätte. Das Chatelperronien belegt die Fähigkeit des HN zum Symbolismus (symbolische Gegenstände, die am Körper getragen wurden, wie in vielen heutigen traditionellen Kulturen), was wiederum für das Vorhandensein diverser sozialer Rollen spricht.

Problematisch sind die Datierungsunsicherheiten aus dieser Zeit des HN/HSS-Übergangs, die multipler Korrekturen bedürfen. Auch liefert Holzkohle aus derselben Schicht oftmals andere C-14-Daten als offenbar gleich alte Knochen. Wenn die Datierungsmethoden rekali­briert sind, werden sich möglicherweise manche chronologischen Inkongruenzen aus der Übergangszeit aufklären (s. Nat. 413. 791).

Sachstand 2004 (Sci. 306, 40, Kongress): ging man bisher eher davon aus, dass das Chatelperronien erst nach dem Kontakt mit dem HSS aufgekommen ist im Sinne von Imitation und Akkulturation, so zeichnete sich zunächst verstärkt ab, dass das Chatelperronien mit seinen weiterentwickelten Werkzeugen und persönlichem Schmuck doch eine eigenständige Entwicklung der HN ohne Bezug zum HSS sein könnte.

So unterscheiden sich die Techniken des Chatelperronien von denen des Aurignacien (HN erstellten Kettenglieder aus perforierten Tierzähnen, der HSS aus Knochen oder Schalen und verwendete andere Perforationstechniken). Und in der Renne-Höhle in Frankreich, die zuerst vom HN und später vom HSS besiedelt war, erstellten die HN ausgefeilte Knochenahnen viel früher und in größerer Anzahl als der HSS.

Allerdings ist inzwischen bekannt, dass der HSS Westeuropa früher erreichte als bisher angenommen (Nachweis in Kents Cavern vor 42000 – 43000 Jahren; Spanne: 44200 – 41500 Jahre, naA aber nur 40500 – 42500 Jahre), was auch zu einem früheren Kontakt mit dem HN geführt haben dürfte.

Bemerkenswert sind Datierungen der Grotte des Fees bei Chatelperron; hier sind fünf Besiedlungshorizonte nachweisbar (unterste: Chatelperronien, zweitunterste: Aurignacien einschl. Schmuckstücke aus Raubtierzähnen; 3. bis 5.: Chatelperronien!). Die tiefste Schicht ist 40000 - 39000 unkalibrierte RC-Jahre alt, die Aurignacien-Schicht datiert zwischen 39000 und 36000 Jahren, die drei jüngeren Chatelperronien-Niveaus zwischen 36000 und 34500 Jahre. Das Spektrum der Chatelperronien-Daten passt gut zu Datierungen anderer Chatelperronien-Lokalitäten in Frankreich, die einen Zeitraum von 40000 bis mindestens 34/35 TA (wohl aber bis hinab zu 33000) uncal. RC-Jahre umspannen (von 25 anderen Chatelperronien-Lokalitäten in

Frankreich gibt es nur ein einziges Datum, das einschließlich der Standardabweichungen > 40000 J liegt: $45000 \text{ J} \pm 2000 \text{ J}$; bei allen anderen Daten liegt der Mittelwert zwischen 40000 und < 33000 [letztere Daten bis 31000 J , aber wohl infolge Kontamination durch „modernen“ Kohlenstoff], nur bei 2 der 24 verbleibenden Daten reicht die Standardabweichung über die 40000 uncal-J-Grenze hinweg; sieht man von dem einen Ausreißer-Wert ab, begann das Chatelperronien recht zuverlässig vor 40000 uncal RC-Jahren).

Das tatsächliche kalendarische Alter wurde korreliert mit Sauerstoffisotopen aus einem Tiefseebohrkern, der seinerseits wieder mit der Zeitskala aus Grönlandeistiefbohrungen korreliert. Dadurch werden die Besiedlungsdaten etwas älter als die uncal. RC-Daten, rücken aber auch näher zusammen: das erste Chatelperronien-Niveau datiert demnach auf $43000 - 42000$ Kalenderjahre, das Niveau des Aurignacien auf $42000 - 41000 \text{ J}$ und die drei folgenden Chatelperronien-Niveaus auf $41000 - 40000 \text{ J}$.

Es handelt sich dabei um den ältesten Nachweis von Aurignacien in Frankreich, aber zeitgleich mit anderen Lokalitäten im westlichen Mitteleuropa wie Geißenklösterle und Keilberg Kirche in Süddeutschland und Willendorf II in Österreich.

Die Aurignacien-Phase fällt nach Korrelation mit Grönlandeisproben mit einem Kälteeinbruch zusammen; offenbar wanderten die HN damals in wärmere Gegenden nach Süden oder Westen ab; in dieser Zeit bezog der HSS die Höhle, da dieser mit der Kälte besser zurecht kam. HN wanderte offenbar während dieses Kälteeinbruchs von Mitteleuropa aus weiter westwärts, weil das Klima dort milder war (die kältere Phase war insbesondere durch kältere Winter gekennzeichnet; die Winter waren aber im Westen milder). Als es wieder wärmer wurde, zogen die HN wieder zurück nach Norden (Nat. 438, 51).

Neue Zweifel an der Annahme, das Chatelperronien sei eine Kultur des HN, kamen im Jahr 2010 auf, als eine Neudatierung von Knochenwerkzeugen, Geweihen und Schmuckstücken aus Tierzähnen aus der Grotte du Renne von Arcy-sur-Cure ein Altersspektrum von 49000 bis 21000 Jahren ergab. Etwa $1/3$ aller Fundstücke datieren außerhalb des Chatelperronien, was dahingehend interpretiert wird, dass es zu einer Vermischung der verschiedenen Horizonte kam und auf diese Weise Werkzeuge und Schmuckstücke, die später vom HSS hergestellt worden waren, in ältere Horizonte gelangt sein könnten. Neben der Grotte du Renne gibt es nämlich nur noch eine einzige unbestrittene Chatelperronien-Fundstelle, an der persönlicher Schmuck (und zwar nur in geringerer Zahl als in der Grotte du Renne) im Zusammenhang mit Körperfossilien des HN (in der Grotte du Renne überwiegend Zähne vom HN) gefunden wurde (Sci. 330, 439; PNAS 107, 20234).

Im Jahr 2016 wurde von neuen Menschenknochenfragmenten aus den Chatelperronian-Schichten der Grotte du Renne berichtet. Sie sind zwar anatomisch (morphologisch/taxonomisch) uninformativ, mtDNA sowie Proteomdaten (archaische Kollagensequenz; aus einem dieser Knochen) belegen sicher, dass diese Knochen dem HN zuzuordnen sind. RC-Daten (42000 Jahre) der Knochenfragmente (wohl vom Schädel eines Kindes) bestätigten, dass die Knochen aus der Zeit der Chatelperronian-Kultur in Frankreich und Nordspanien stammen. Das Kollagen der HN wies eine andere Aminosäuresequenz auf und war asparaginreicher. Offenbar waren auch die HN in der Lage, persönlichen Schmuck anzufertigen. (PNAS 113: 11162).

Das **Aurignacien** ($40000 - 32000 \text{ J}$) ist gekennzeichnet durch langschmale Klingen, erstmals breites Spektrum von Knochengeräten, Schmuckanhänger, plastische Kunst (z.B. Vogelherd,

Geißklösterle); älteste Höhlenmalereien. Da aber zwischen den ersten Nachweisen des Aurignacien und den ersten Knochenfossilien des HSS vermeintlich eine zeitliche Lücke von 5000 J klaffte, stellte sich die Frage, ob das Aurignacien überhaupt eine Kultur des HSS oder aber stattdessen des HN ist? Körperfossilien des modernen Menschen waren in Europa erst am Ende des Aurignacien nachgewiesen, erstmals in Pesteră cu Oase/Rumänien (ca. 35000 J), dann ab ca. 32000 J (Mladeč, Cro-Magnon); mit dem frühen und mittl. Aurignacien ließen sich über lange Zeit keine HSS-Funde verknüpfen.

Inzwischen ist die Verknüpfung des Aurignacien mit dem HSS aber zeitlich plausibel, da der HSS vor 42000 – 43000 Kalender-Jahren (Spanne: 44200 – 41500 Jahre; naA 42500 – 40500 Jahre) schon England erreicht hatte (Kents Cavern) und sogar schon vor 43000 – 45000 Jahren in Apulien (Grotta del Cavallo, zusammen mit der Uluzzian-Kultur) nachweisbar ist. In Nordspanien findet sich Aurignacien ab 41000 BP.

Das Aurignacien wird inzwischen als eine eigene Industrie des HSS angesehen, die dieser kurz nach seiner Ankunft in Europa entwickelte. Projektilspitzen aus Elfenbein und Knochen waren damals „Jagdtechnologie vom Feinsten“ (MaxPlanckForschung 2/17: 18).

In Frankreich wurde das Mousterian dagegen bald nach 38000 J vom Chatelperronien abgelöst, das sich mindestens 4000 J hielt, teilweise gleichzeitig mit dem regionalen Aurignacien; beide Kulturen bestanden also in der gleichen Region nebeneinander oder lösten sich mehrfach ab. Das Chatelperronien ist an den beiden CP-Stellen, an denen Menschenreste überliefert sind (Arcy-sur-Cure, St. Césaire), mit dem HN assoziiert (Roots S. 211).

NaA ist die Grotte du Renne (Arcy-sur-Cure) die einzige Fundstelle, an der Chatelperronien direkt mit HN-Knochen assoziiert ist. Kritiker der Annahme, das Chatelperronien sei eine Kultur der HN gewesen, verweisen auf die Möglichkeit, dass eine Vermischung der Ablagerungshorizonte nachträglich zu der Assoziation von HN-Fossilien, Chatelperronien-Kultur und persönlichem Schmuck geführt haben könnte. Um dies zu klären, wurde ultrafiltriertes Kollagen aus Knochenfragmenten des späten Mousterian, Chatelperronien und Proto-Aurignacien der Grotte du Renne RC-datiert. Eine zeitliche Vermischung des Materials konnte damit ausgeschlossen werden; **das Chatelperronien lässt sich zeitlich den letzten HN Westeuropas zuordnen. Gleichzeitig zeigte sich aber auch, dass die Produktion von Körperschmuck im Chatelperronien erst erfolgte, nachdem der HSS angrenzende Gebiete Europas erreicht hatte – der Körperschmuck der HN könnte also eine Folge des Kontaktes mit dem HSS sein (kulturelle Diffusion)** (PNAS 109: 18743).

Eine Revision der Befunde unter besonderer Berücksichtigung der Höhlen in SW-Deutschland (Vogelherd, Hohlenstein usw.) kam allerdings auch zu dem Ergebnis, dass es keine plausiblen Hinweise gibt, dass der HN (a) figürliche Kunst, (b) Malerei, (c) Musik betrieb; (d) organische Materialien (Knochen, Geweihe, Elfenbein) wurden vom HN nur extrem selten zur Werkzeugherstellung benutzt (sehr häufig dagegen im Aurignacien); einzig allein für Schmuck gibt es auch beim HN Hinweise in Form des Chatelperroniens in Frankreich, nicht dagegen für die HN in SW-Deutschland, die die vorstehend genannten Höhlen vor dem Eintreffen der Aurignacien-Menschen bewohnten (Roots S. 230 ff.). Dies deutet auf erhebliche regionale Unterschiede in der Kultur des späten HN.

Schmuck und Symbolismus beim HN

Schmuck: an zwei ca. **50000 Jahre** alten Fundstellen auf der iberischen Halbinsel fanden sich am Umbo perforierte, z.T. mit Pigment gefärbte Muschelschalen mariner Taxa (*Acanthocardia*, *Glycimeris*, *Spondylus*, *Pecten*). Eine *Spondylus*-Schale enthielt verschiedene Farbpigmente. Eine perforierte *Pecten*-Schale, die auf der äußeren weißen Seite mit einem orangen Mix aus Goethit und Hämatit bemalt worden war, war (60 km von der Küste entfernt) weggeworfen worden, nachdem sie zerbrochen ist. Die Funde belegen, **dass sich die europäischen HN in dieser Hinsicht (Körperschmuck) nicht von gleich alten afrikanischen HSS unterschieden** und zu Symbolismus befähigt waren. Dies spricht **gegen genetik-basierte Erklärungen für das Erscheinen symbolischer Fähigkeiten und Verhaltensweisen** und zugunsten demografischer und sozialer Theorien (PNAS 107, 1023) (Details s. unten unter „Symbolismus“).

Im Jahr 2010 wurden **Muschelschalen mit verschiedenen Hinweisen auf symbolische Funktionen** aus Südostspanien (Cueva de los Aviones und Cueva Anton) berichtet (s. auch oben unter Stichwort „Schmuck“), die mit verschiedenen Methoden auf 45000 bis 50000 Jahre (RC-Methode, Aviones) bzw. 43000 bis 37000 Jahre (Holzkohle, Anton Rock) datiert wurden – auf jeden Fall zeitlich *vor* dem Eintreffen des HSS in dieser Region: (a) perforierte Muschelschalen wohl für Halsketten (die Perforationen von 4,5 – 6,5 mm Durchmesser waren zwar nicht vom HN vorgenommen worden, die Muschelschalen waren aber gezielt mit Perforationen in der für eine Halskette idealen Größe ausgesucht worden); (b) eine unperforierte Austernschale mit Resten von rotem und schwarzem Pigment, die offenbar als Behälter für das Pigment benutzt worden war, (c) eine perforierte Kammmuschel, die an der Außenseite mit orangem Pigment angemalt war, so dass die Außenseite der natürlicherweise roten Innenseite ähnelte (s.o.).

In der Fumane-Höhle in Norditalien fanden sich 44000 Jahre alte Reste von recht großen Vögeln (z.B. Geiern, Adler, Falken, Tauben usw.), die belegen, dass die Vögel nicht aus Gründen des Nahrungserwerbs oder anderer Nutzfunktionen von den HN verarbeitet worden waren, sondern ausschließlich die großen Federn von den Flügeln entfernt wurden. Wert und Nutzen dieser Federn kann nur im Kontext symbolischer Handlungen gesehen werden und spricht daher für modernes (symbolisches) Verhalten bei diesen HN (PNAS 108, 3888). Auch in Gibraltar gibt es Hinweise (durch Schnittmarken an Vogelknochen), dass manche Vögel von HN gegessen wurden; strittiger ist, ob auch die Federn genutzt wurden. Die Vogeljagd erforderte vom HN erhebliche Fähigkeiten, die man bisher nur dem HS zugetraut hätte. In der Gegend lebten damals 160 Vogelarten, d.h. 30 % aller für jene Zeit aus Europa bekannten Arten (Nat. 566: 35).

Außerdem fand sich in der Fumane-Höhle ein Schneckenhaus der Art *Aspa marginata*, die im Miozän und Pliozän lebte und vor > 45 TA in die Höhle gebracht wurde; sie war einst leuchtend rot eingefärbt und wohl an einer Sehne aufgefädelt und diente demnach als Schmuckanhänger. Das nächste fossile Vorkommen dieser Schnecke ist über 100 km entfernt. Die Bodenschicht, in der die Schnecke gefunden wurde, ist 47600 bis 45000 Jahre alt (Mousterian). Die rote Farbe (Hämatit) stammte, wie elektronenmikroskopische Untersuchungen zeigten, von einem reinen, fein gemahlten Hämatitpulver, das mit Kraft außen eingerieben worden war; die Schnecke wurde dann wohl durchbohrt, um als Schmuck getragen zu werden.

Die Autoren geben auch einen Überblick über andere Hinweise auf symbolisches Verhalten bei HN (<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0068572>)

- Begräbnisse von Erwachsenen und Kindern außerhalb Europas
- Grabbeigaben in Form von Tierresten, Stein- und Knochenwerkzeugen, gravierten Knochen (Frankreich, Ostasien)
- Sammeln seltener Objekte wie Kristalle und Fossilien an Mousterian-Fundstellen wie Combe Grenal und Chez Pourre-Chez-Comte; so wurde im Mousterian einer Höhle in Frankreich eine

noch unbekannte Muschelart (*Glyptoactis sp.*) aus dem Maastricht oder Paläozän gefunden, Herkunft wahrscheinlich mehrere hundert Kilometer entfernt; in Arcy-sur-Cure der Steinkern einer großen Schnecke und eine Koralle in Verbindung mit fortgeschrittenem Mousterian,

(daneben gibt es noch zwei Berichte von Brachiopoden – Rhynchonellidae, Terebratulidae – von zwei benachbarten Fundstellen in Frankreich, eine aus dem Acheulean der Riss-Kaltzeit, d.h. irgendwann zwischen 350 und 120 TA, die andere aus dem Mousterian, wobei sich aber in diesen Fällen ein natürlicher Eintrag nicht völlig ausschließen lässt; Ref. 13 in o.g. Quelle)

- von Natur aus perforierte, mit Ocker versehene marine Schalen von Cueva de Los Aviones und Cueva Anton (Iberische Halbinsel, ca. 50000 J alt) (s.o.)
- Nutzung von Federn in Höhlen aus Spanien, Italien und Frankreich (s.o.)
- Nutzung von Pigment seit 250-200 TA, weit verbreitet ab 60 TA, einschl. Werkzeuge zur Pigmentverarbeitung und Pigment-Behältnisse

In der Gorham-Höhle in Südspanien wurden im Jahr 2014 mehrere, sich übereinander projizierende kreuzförmige (rechtwinklige) Einkerbungen entdeckt, die über 39000 Jahre alt sein müssen – vor der Ankunft des HSS in dieser Region. Sie finden sich auf einer etwa 1 qm großen natürlichen Plattform 40 cm über dem damaligen Höhlenboden. Geochemische Analysen datieren die unterste Deckschicht über der Gravur auf 39000 Jahre – die Symbole selbst müssen also noch älter sein (älter als Mousterian Schicht IV). Die Deckschicht selbst enthielt Mousterian-Werkzeuge. Die Entstehung als Gebrauchsspuren ist auszuschließen; es handelt sich um dekorative Muster. Für die tiefste Rille benötigte man nach vergleichenden Versuchen mindestens 54 Schläge mit spitzen Steinwerkzeugen, für die insgesamt 13 Rillen (8 größere, 5 kleinere) zwischen 188 und 317 Schläge. Die mineralische Härtung des Kalksteins durch aus der Deckschicht in die oberste Schicht des Kalksteins einwandernde P- und Mg-Ionen konservierte die Felsgravuren (PNAS 111: 13301).

Grundsätzlich verfügte der HN also wohl doch über ähnliche symbolische Fähigkeiten wie der HS zu jener Zeit; dass dies so selten zum Ausdruck kam, könnte am Mangel an sozialen Netzwerken, der fehlenden Notwendigkeit symbolischer Kommunikation innerhalb der Gruppe und zwischen Gruppen, sowie der geringen Populationsdichte gelegen haben. Auch frühe HSS nutzten symbolisches Verhalten nur, wenn es für sie vorteilhaft war und die Bevölkerung langfristig so stabil war, dass Traditionen am Leben gehalten werden konnten (Sci. 327, 255).

Wie konnte sich eine Kultur entfalten, wenn nur jeweils wenige tausend Individuen über Europa verteilt siedelten und die meisten nicht einmal 30 Jahre alt wurden?

Auch im Jahr 2013 ist die Frage nach den intellektuellen und symbolischen Fähigkeiten des HN kontrovers. Immerhin stellten sie vor 120.000, naA 200.000 Jahren in einem schwierig zu reproduzierenden Verfahren unter Luftabschluss Birkenrindenpech her, um scharfe Steinabschläge an Holzgriffe zu kleben.

Die vermeintlichen Begräbnisse (70 bis 50 TA; La Ferrassie) werden von Skeptikern als natürliche Ereignisse interpretiert. Die Rolle der Ockernutzung (bei HN ab 250.000 Jahren an einer niederländischen HN-Fundstelle nachweisbar) bleibt unklar – es ist keinesfalls gewiss, dass Ocker der Körperbemalung diene. Aber bereits kurz vor der Ankunft des HS scheinen HN Anhänger aus gefärbten Muschelschalen getragen haben.

Das HN-Genom zeigt einige Unterschiede in Bereichen, die mit der Gehirnfunktion in Zusammenhang stehen. Die Gehirne waren stärker auf Sehen und die Kontrolle der schwereren Körper ausgerichtet – dadurch könnte dem HN weniger Gehirnkapazität für soziale Fähigkeiten und Interaktionen verblieben sein. „If you image a Neanderthal in modern society, there would still be differences” (STRINGER) (Nat. 497: 302).

Neue Datierungen (2011; Sci. 333, 623):

Chatelperronien: ca. 40250 – 44400 Jahre BP

Aurignacien: ca. 35000 – 40250 BP (naA 28000 bis 43000 J: BdW 11/2013, S. 38)

Ontogenie des HN:

Ontogenie des Schädels, Geburt: Die CT-Rekonstruktion des Schädels eines 1 bis 2 Wochen alten Neugeborenen (komplettester Fund eines HN-Neugeborenen; Alter: 63000 – 73000 J, Mezmaiskaya Höhle, Krim) ergab ein Hirnvolumen von 381 bis 416 ccm, was demjenigen gleich alter moderner HSS entspricht. Das rasche Hirnwachstum in utero muss daher schon im gemeinsamen Vorfahren von HSS und HN etabliert gewesen sein!

Das Hirnvolumen von zwei 19 bzw. 24 Monaten alten HN aus der Dederiyeh Höhle in Syrien liegt sogar an der oberen Grenze des modernen Spektrums. Vor der Geburt wuchs das HN-Gehirn also ebenso schnell wie bei modernen Kindern, nach der Geburt sogar etwas schneller. Die Geburt muss daher ebenso schwierig gewesen sein wie beim HSS; die Spitze des weiblichen Beckens war zwar (an einem Exemplar ausgemessen) minimal breiter als beim HSS, sowohl beim HSS wie beim HN begrenzte die Beckenanatomie aber das Hirnvolumen des Neugeborenen auf ca. 400 ccm, und auch beim HN musste sich der Fetus vor dem Eintritt in den Geburtskanal drehen. Aufgrund des starken Gehirnwachstums hatten die HN-Kinder von vornherein einen hohen Energiebedarf. Der HSS, dessen Körper- und Gehirngröße in den letzten 40000 J zurückging, könnte daher – so eine Hypothese – energetische Vorteile im Vergleich zum HN gehabt haben, insbesondere das langsamere Gehirnwachstum der Neugeborenen, was die Mütter des HSS relativ zum HN entlastete. Das größere Hirnvolumen des HN entstand also durch höhere Wachstumsraten des Gehirns in der frühen Kindheit, nicht durch verlängertes Wachstum. Insgesamt gesehen dürften die HN daher nicht früher erwachsen geworden sein, jedenfalls mussten die Mütter mindestens so lange (und möglicherweise länger) als beim HSS die Kinder versorgen (Sci. 312, 1429; PNAS 105, 13764).

Nicht nur beim Schädel, sondern auch im postkranialen Skelett zeigten sich deutliche Unterschiede zwischen den Neugeborenen von HN und HSS. HN zeigten schon als Säuglinge typische HN-Merkmale, wie Untersuchungen der beiden vollständigsten Skelette von Neugeborenen (Mezmaiskaya 1, Russland; Le Moustier 2, Frankreich) zeigten, darunter den kurzen, stämmigen Körperbau, lange Schambeine und robuste Langknochen. Die Skelettunterschiede zwischen HN und HSS waren schon bei der Geburt weitgehend etabliert (PNAS 113: 6472).

Ontogenese des Gesichtsschädels: die charakteristischen Formunterschiede zwischen den Schädeln der HN und HSS entstanden schon sehr früh in der Ontogenie (möglicherweise pränatal, spätestens aber nach

dem Durchbruch des Milchzahns und vor der vollständigen Ausbildung der Krone des ersten bleibenden Schneidezahnes) und blieben im Verlauf der weiteren ontogenetischen Entwicklung dann unverändert erhalten. Die morphologischen Unterschiede beruhen auf Unterschieden im Zeitpunkt der Aktivierung sowie unterschiedlichen Aktivitätsraten spezifischer Wachstumsfelder (Modifikationen der Wachstumsprozesse besonders der Schädelbasis spielten eine wesentliche Rolle bei der Bildung evolutionärer Neuheiten im Hominidencranium). Die HN-typische Mittelgesichtsprognathie resultiert dabei wahrscheinlich aus einer schwächeren Flexion der Schädelbasis in der prä- oder frühen postnatalen Ontogenese. Diese Unterschiede sprechen dafür, dass es sich bei HN und HSS um zwei verschiedene Arten handelt (Nat. 412, 534; Natw. Ru. 54, 665).

Daher lässt sich die Schädelform des HSS nicht auf dem Wege der Neotenie aus dem kindlichen Schädel des HN herleiten; entsprechende Simulationen sind immer fehlgeschlagen. Die typischen Proportionsunterschiede im Erscheinungsbild setzen sich über alle Entwicklungsstadien fort. So war in allen Altersstadien das untere Gesicht stets länger, der Schädel auf Augenhöhe breiter, ansonsten in der Längsachse länger und flacher. Die Schädel wuchsen bei HSS und HN nach unterschiedlichen Schemata: beim HN verlängerte sich zwischen Kleinkindalter und 9 Jahren vor allem die Gesichtspartie unterhalb der Augenbrauen, das Untergesicht versetzte sich deutlich nach vorn. Beim HSS weitet sich in dieser Altersphase der Bereich um die Augen stärker. Zwischen 9 und 13,5 Jahren verbreiterte sich beim HN dann der Bereich um die Augen stärker, auch die Partie unterhalb der Nasenöffnungen wuchs vergleichsweise kräftiger. Beim HSS streckt sich in dieser Phase das gesamte Gesicht in die Länge. Ab 13,5 Jahre setzte sich das relativ stärkere Längen- und Weitenwachstum des HN fort, wodurch die Mundpartie noch mehr vorsprang (Spektr. Wiss. 7/2005, 110). Die dreidimensionale Rekonstruktion des „Teenagerschädels“ von Le Moustier (Hirnvolumen: mit 1600 ccm überdurchschnittlich) spricht für eine im Vergleich zum HSS überdurchschnittlich rasche Schädelentwicklung (Indiz für frühere Selbständigkeit?) (Roots S. 149).

Die Schädel des anatomisch modernen HS sind durch zwei generelle strukturelle Autapomorphien gekennzeichnet: das Zurückweichen (Retraktion) des Gesichts und die Halbkugelform des Neurocraniums. Diese Veränderungen stehen zumindest teilweise im Zusammenhang mit der Vergrößerung der Temporallappen und ggf. auch der Stirnlappen im Gehirn; ihre Grundlage wird früh in der Ontogenese gelegt und unterscheidet den modernen HS vom archaischen *Homo* wie HN, was zugunsten des HN als einer eigenständigen Art spricht (PNAS 99, 1134). Es zeigte sich auch, dass der Schädel des HN nicht „lang“ ist, sondern der Schädel des HSS „kurz“. Die Kürze des modernen Schädels (und nicht der langgestreckte Schädel des HN) ist das abgeleitete Merkmal.

Ontogenese des Gehirns (Sci. 330, 900): vergleichende Studien zeigten, dass sich die Gehirne von HN und HSS im ersten Lebensjahr sehr unterschiedlich entwickelten. Beim HSS expandieren in diesem Zeitraum bestimmte Gehirnregion, wodurch sich die spezifische kugelförmige Form des modernen Gehirns ergibt; hierzu gehören die Expansion der parietalen und temporalen Region sowie des Kleinhirns. Schimpansen und Neandertalern fehlt diese Phase der regionenspezifischen Expansionen im ersten Lebensjahr - das Gehirn adulter HN ist daher länglicher und weniger kugelförmig als beim modernen Menschen.

Zum Zeitpunkt der Geburt ähnelt die (längliche) Form des Gehirns beim modernen HSS derjenigen des HN (obwohl das Gesicht der Neugeborenen beim HN bereits größer ist). Im Alter von einem Jahr verfügen menschliche Babys dagegen bereits über die typische kugelige Form des Gehirns. Beim HN vergrößerte sich in diesem Zeitraum das Gehirn dagegen gleichmäßig, ohne präferentielle Expansion der parietalen Regionen und des Kleinhirns. Gerade diese Gebiete spielen aber eine Schlüsselrolle bei der Integration sensorischer Funktionen und der Bildung abstrakter Repräsentationen der Umwelt im Gehirn. Dies bedeutet aber auch: das Verhalten des HN unterschied sich fundamental vom modernen Menschen.

Allerdings basiert die Analyse des Gehirnwachstums beim HN bisher nur auf zwei (mehr oder weniger unvollständigen) Schädeln von Neugeborenen sowie eines älteren Babys; weitere Funde wären sinnvoll, um diese Daten zu untermauern. Simuliert man ein Gehirnwachstum beim modernen Menschen ohne das spezifische Stadium des kugelförmigen, lateral expansiven Wachstums, so resultiert am Ende des Prozesses ein Gehirn, dessen Form auch bei adulten HN gefunden wird (Sci. 330, 900).

„Neanderoide Neuronen“: es gelang inzwischen, Stammzellen zu züchten, in die die neandertalide Variante des Gens NOVA1 (durch Austausch eines Basenpaares mittels CRISPR) eingebaut wurde. Daraus ließ man Organoide wachsen, die frühe Phasen der Entwicklung des Cortex nachahmen. Die neandertaliden Organoide hatten eine andere Form (Oberfläche) und bildeten weniger synaptische Verbindungen zwischen den Neuronen. Einige dieser Abweichungen finden sich auch bei Autisten und werden beim modernen Menschen mit Störungen der Hirnentwicklung in Verbindung gebracht. Verringerte neuronale Netzwerke in den neandertaliden Organoiden könnten auf eine verringerte Fähigkeit zur Sozialisation schließen lassen. Die Studien befinden sich aber noch in einem sehr frühen Stadium und lassen noch keine weitreichenden Schlüsse zu (Sci. 360: 1284).

Kind El Sidron J1 (Spanien)

Studien an dem (nach Zahndaten) 7,7 Jahre alten Kind von El Sidron J1 (49 TA) weisen dagegen darauf hin, dass das Gehirn der HN längere Zeit brauchte als beim HS, um die volle Größe zu erreichen. Das Gehirn des 7,7 Jahre alten Kindes umfasste weniger als 90 % eines durchschnittlichen adulten HN-Gehirns. Knochenresorptionen im Hinterhauptsbereich deuten darauf, dass die Hirnexpansion noch im Gange war; besonders Regionen des occipitalen Lobus und des Kleinhirns nahmen noch an Größe zu. Das Hirnvolumen wurde auf 1330 cm³ ermittelt, d.h. 87,5 % der mittleren adulten Größe beim HN (1520 cm³). Moderne Kinder erreichen im Alter von 5 Jahren schon 90 % und von 7 Jahren 95 % der adulten Hirngröße.

Auch die Wirbelsäule war noch nicht so weit entwickelt wie bei gleichaltrigen HSS, sondern –was verschiedene Fusionen betrifft – eher auf dem Niveau von 4- bis 6-Jährigen. Das führte zu der Vermutung, dass sich einige Körperbereiche bei HN langsamer entwickelten, damit mehr Energie für das Wachstum des großen Gehirns zur Verfügung stand. Die Körpergröße lag bei El Sidron J1 dagegen im modernen Rahmen, wobei sich bereits die typischen Merkmale der neandertaliden Körperform zeigten.

Die Variation in der Zahnentwicklung war bei HN ähnlich groß wie bei modernen Menschen. Bei El Sidron J1 lag sie voll im Spektrum moderner Menschen, und zwar für jeden einzelnen Zahn isoliert betrachtet. Auch die Ossifikationen von Hand, Ellbogen, Faust, Knie usw. entsprechen dem HS (Spanne 6 – 10 Jahre, Durchschnitt 7,6 +/- 2 Jahre).

Bei anderen HN-Kindern fand sich dagegen eine schnellere Zahnentwicklung.

Ein ca. 2,0 MA alter früher *Homo* (StW 151) war – bei gleichem Entwicklungsstand der Zähne – mindestens 2,7 Jahre jünger, also höchstens 5 Jahre alt!

Auch bei dem 7,6 – 8,8 Jahre alten HE „KNM WT 15000“ (Turkana Boy, Nariokotome) waren sowohl Zahnentwicklung wie Wachstum und Ausbildung der adulten Körperstatur im Vergleich zum HS und HS beschleunigt.

Demgegenüber entspricht die Zahnentwicklung von El Sidron J1 sehr gut dem 315 TA alten *Homo sapiens* aus Jebel Irhoud (Marokko), der fast gleichaltrig war (7,78 Jahre), und der bereits die verlängerte dentale Entwicklung heutiger Menschen repräsentierte.

(Zahnstadien bei El Sidron J1, Unterkiefer: seitlicher Schneidezahn im Stadium des Durchbruchs; M2 im Stadium des Abschlusses der Kronenentwicklung; M3-Anlage bereits erkennbar. Die bisherige Annahme, bei allen HN wäre der 2. Molar im Alter von 8 Jahren durchgebrochen, ist damit nicht mehr haltbar).

In frühen Phasen der Ontogenie – im Alter von 1,5 – 2 Jahren – entsprach der Entwicklungsstand der Wirbelsäule beim HN noch demjenigen moderner Menschen (HN: Dederiyeh 1). Erst im weiteren Verlauf kam es, wie El Sidron J1 nun zeigt, zu Verzögerungen in der Reifung der Wirbelsäule. Ursache könnte die charakteristische Form des (verlängerten) neandertaliden Torso sein, oder ein länger anhaltendes Wachstum der „Nervenachse“ (Gehirn/Rückenmark). Im Vergleich zum HS kam es jedenfalls beim HN zu einer Verzögerung des Wachstumsmusters im neuronalen Bereich (Gehirn, Wirbelsäule) relativ zur Zahnentwicklung. Dabei könnte der höhere Energiebedarf für das (im Vergleich zum HS) größere Gehirn eine Rolle spielen. (Nat. 549: 435; Sci. 357: 1282).

Ontogenese des Gebisses: Studien der Retzius-Streifen (Perikymatien) an Frontzähnen, die bei allen höheren Primaten im Abstand von ca. 7 bis 11 Tagen (meist 9 Tagen) im Zahnschmelz gebildet werden, ergaben zunächst, dass die Bildung des Zahnschmelzes (und zwar speziell in der unteren Kronenhälfte, nicht im oberen Teil) bei den HN deutlich schneller erfolgte als beim HSS, aber auch schneller als beim *H. antecessor* und *H. heidelbergensis* (0,5 – 0,4 MA) von Atapuerca; beim HSS erfolgt sie am langsamsten. Es besteht bei Primaten eine Korrelation zwischen dem Timing der Zahnentwicklung (Zahnreifung, Zeitpunkt und Folge des Zahndurchbruchs) und dem Gehirnvolumen. In der zeitlichen Abfolge *H. antecessor* --- *H. heidelbergensis* --- *HSS* nimmt das Gehirnvolumen zu, die Zahnreifung dauert zunehmend länger. Beim HN kehrte sich diese Entwicklung bzgl. der Zahnreifung (scheinbar) um, mit wieder beschleunigtem Zahnwachstum (Autapomorphie der HN, d.h. abgeleitetes Merkmal).

Die Befunde, die allerdings an Frontzähnen gewonnen wurden, wurden damals in folgender Weise interpretiert: Die gesamte Zahnbildung sollte beim HN etwa 15 % schneller als beim HSS erfolgt sein, was auf eine frühere Reife schließen lässt (adult mit 15 statt mit 18 Jahren). Allerdings wurden die Untersuchungen nur an Frontzähnen durchgeführt. Die Zahnbildung dürfte sogar noch schneller erfolgt sein als 15 %, wenn man berücksichtigt, dass der HN etwas dünneren Schmelz hatte. Insofern käme es beim HN zur Umkehrung jener Entwicklung im Rahmen der Menschwerdung, bei der die Zunahme der Gehirngröße parallel zur Verlangsamung von Reifung und Wachstum und somit parallel auch einem verlangsamten Zahnwachstum verlief; beim HN beschleunigte sich die Zahnentwicklung wieder, während die Gehirngröße Maximalwerte (1200 – 1620 ccm) erreichte, es käme also zu einer Entkoppelung der bisher miteinander gekoppelten Entwicklung aus höherer Hirngröße / langsamerer Reife = langsames Zahnwachstum. Als Ursache wird die hohe Erwachsenenmortalität beim HN angenommen (40 % starben zwischen 20 und 40 Jahren), die es erforderte, möglichst früh reif und fortpflanzungsfähig zu sein, und damit einen Selektionsdruck auf frühzeitiges Erwachsenensein implizierte. Die Perikymatien in der unteren Kronenhälfte liegen beim HSS (sowohl rezente wie fossile HS aus dem Zeitraum zwischen 20000 und 8000 J) viel dichter aneinander (als Zeichen für langsames Wachstum) als bei den anderen drei o.g. fossilen Arten, wobei die Abstände beim HN aber am größten sind, als Hinweis auf besonders schnelles Wachstum des Zahnschmelzes. Im oberen Teil der Krone bestehen dagegen keine Unterschiede. Bei *Paranthropus* sind die Perikymatien sogar über die gesamte Kronenlänge gleichmäßig verteilt, während allen untersuchten *Homo*-Arten gemein ist, dass die Extensionsrate (= Differenzierung neuer Ameloblasten über die gesamte Kronenhöhe) nach der Bildung der oberen Kronenhälfte abnimmt. Einschränkend ist allerdings festzustellen, dass Aussagen über den Zeitpunkt der Eruption der 1. Molaren in dieser

Hinsicht noch aussagekräftiger wären, ebenso Aussagen zum Wurzelwachstum. Bisher können die Befunde an den Perikymatien nur als Indiz für eine beschleunigte Entwicklung beim HN gewertet werden (Nat. 428, 904 + 936).

Ein breiter angelegter Vergleich, in dem sowohl Front- wie Seitenzähne von HN (Altersspanne: 150000 – 40000 J) mit drei verschiedenen Gruppen moderner Menschen (Inuit, Briten und Südafrikanern) verglichen wurden, führte dagegen zu völlig andersartigen Ergebnissen. Die HN-Zähne wuchsen zwar schneller als bei den Inuit, aber ebenso schnell wie bei den Briten und sogar langsamer als bei Südafrikanern. Im Rahmen der individuellen Schwankungen des Zahnwachstums liegt damit das Wachstum der untersuchten HN-Zähne in der beim modernen Menschen üblichen Schwankungsbreite. Ob deshalb allerdings auch die Kindheit der HN ebenso lange dauerte wie beim modernen Menschen, ist noch offen, da nicht gesichert ist, ob die Zahnschmelzbildung der Frontzähne mit der Länge der Wachstumsperioden in der Kindheit korreliert. Das Wachstum der Backenzähne korreliert mit der Dauer der Schwangerschaft, dem Alter bei der Entwöhnung, dem Alter der weiblichen sexuellen Reife und der Lebenszeit (PNAS 102, 14197).

Neue Erkenntnisse zur Zahnreifung (Nat. 444, 748): ließ die Untersuchung (u.a. der Perikymatien) mittlerer oberer Schneidezähne und Eckzähne zunächst eine raschere Entwicklung als bei (manchen) modernen Menschen erkennen (s.o.), belegen verschiedene, u.a. mikrocomputertomographische Untersuchungen eines unteren zweiten Milchmolaren sowie eines bleibenden unteren ersten Molaren eine Gebissentwicklung innerhalb der für den HSS typischen Spanne. Sowohl die Zahnentwicklung bei Geburt (Lage der Neonatallinie des Milch- und bleibenden Molaren) wie der Zeitpunkt des Abschlusses der Kronen- und Wurzelentwicklung entsprechen dem HSS. Die Neonatallinie ist bedingt durch eine Störung und Verlangsamung der Schmelzbildung während und direkt nach der Geburt. Die Gesamtdauer der Kronenbildung bei den beiden HN-Zähnen liegt im Rahmen des HSS (Milchmolar: 1041 Tage, bleibender Molar: 865 Tage, jeweils bis zum Zahnhals gemessen; moderne HSS afrikanischer Abstammung: 1117 +- 55 und 936 +- 55 Tage).

Der Durchbruchzeitpunkt der ersten bleibenden Molaren ist ein verlässlicherer Indikator für die Zahnentwicklung (als die Frontzähne) und bei anthropoiden Primaten eng mit der Gehirngröße korreliert (zum Zeitpunkt des Durchbruchs des 1. Molaren beträgt die Hirngröße etwa 90 %). Aufgrund der Wachstumsraten der Wurzel des HN-Molaren ließ sich ein Durchbruchzeitpunkt von 6,7 Jahren errechnen (HSS: 6,2 +- 0,8 Jahre, 0,8 J = s.d.). In Kombination mit der HSS-konformen Neonatallinie ergibt sich ein HSS-typischer Bezahnungsverlauf.

Dagegen bestehen deutliche anatomische Unterschiede bei Molaren: typisch für HN ist eine Metaconid- bzw. Mittrigonid-Leiste (diagnostisch für HN-Molaren, selten im HS; sie verbindet die beiden mesialen Höcker; d.h. eine bukkolingual verlaufende Leiste, die die beiden Höckerspitzen verbindet, etwa parallel zur Randleiste). Die Leiste findet sich auch an der Schmelz-Dentin-Grenze abgebildet, wird also schon früh in der Zahnentwicklung angelegt. Insgesamt zeigt die Schmelz-Dentin-Grenzfläche beim HN eine komplexere Topographie (relativ zur Schmelzoberfläche) sowohl bei Milch- wie bei bleibenden Molaren; die Grenzfläche ist dabei (relativ zur Schmelzoberfläche gemessen) etwa 10 % größer, bedingt durch die höhere Komplexität.

Auch die Molarenwurzel hat eine abweichende Form: langer gemeinsamer Wurzelstamm, die Bi-/Trifurkation erfolgt erst recht weit apikal (taurodont). Das Wurzelwachstum des unteren M1 war aber – wie beim HSS – mit ca. 8,7 Jahren abgeschlossen. Dabei unterscheiden sich aber auch die

Raten des Wurzelwachstums: im Wurzelstamm erfolgte das Wachstum beim HN langsamer als bei HSS; kurz nach Ausbildung der Bifurkation beschleunigte sich das Wachstum stark.

Allerdings sind die Befunde zur Gebissentwicklung der HN noch immer uneinheitlich. Die Untersuchung der Perikymatien an einem aufgeschnittenen oberen ersten Molaren eines 8 Jahre alten HN aus Belgien (Scladina; Alter: zwischen 127 und 80 TA) (und weiterer nicht aufgeschnittener Zähne desselben Individuums) deuten wiederum auf eine schnellere Entwicklung als beim HSS; so brach der zweite Molar einige Jahre früher durch. Letztendlich wird erst die nicht-destruktive Untersuchung der Zähne vieler Individuen (mittels Synchrotron-Teilchenbeschleuniger) endgültige Klarheit in dieser Frage erbringen (Sci. 318, 1546).

Insgesamt erweisen sich Frontzähne als ungeeigneter Indikator für die ontogenetische Entwicklungsgeschwindigkeit; ihr Wachstum erfolgt sogar bei Menschenaffen langsamer als beim modernen Menschen und ist auch innerhalb der modernen menschlichen Population stark variabel. Innerhalb der Primaten stellt der Durchbruch der bleibenden Molaren den besten Indikator dar.

Die Kronenentwicklung des ersten oberen Molaren des Scladina-Kindes dauerte ähnlich lang wie bei Schimpansen; kürzer als im Mittelwert des HSS. Die seitlichen Schneidezähne bildeten sich dagegen langsamer als beim HSS, was aber damit zusammenhängen dürfte, dass diese Zähne beim HN größer sind. Die kürzeren Bildungszeiten für die Molarenkronen korrelieren dagegen mit der geringeren Schmelzdicke der Höcker (60 bis 90 % im Vergleich zum HSS); die tägliche Schmelzbildungsrate kann also durchaus dem HSS entsprochen haben. Das Alter von 8 Jahren (ca. 2939 Tagen) ergab sich aus den Perikymatien beim Vergleich von Phasen von Mineralisierungsstörungen (Entwicklungsstress) an den verschiedenen Zähnen und wurde bestätigt durch Retzius- und Andresen-Linien. Sowohl der Beginn wie die Beendigung der Kronenbildung erfolgten generell in einem jüngeren Alter als bei modernen HSS (allerdings bestehen Ähnlichkeiten mit einem modernen Afrikaner). Im Vergleich mit modernen Europäern war das Scladina-Kind aber 2-3 Jahre jünger als ein moderner HSS gleichen dentalen Entwicklungsstadiums; der zweite Molar stand bereits kurz vor dem Gingiva-Durchbruch (moderner HSS, global: 10 bis 13 Jahre). Besonders die Kalzifizierung des dritten Molaren war bereits weit fortgeschritten (ca. 75 % der kompletten Krone); ein früher Beginn der Mineralisierung der dritten Molaren findet sich aber auch in modernen Südafrikanern.

Es ist nicht genau bekannt, wann der erste Molar beim Scladina-Kind durchgebrochen ist; aufgrund seiner Abnutzung muss er aber schon länger als zwei Jahre in Gebrauch gewesen sein; auch das Wurzelwachstum war bereits abgeschlossen. Der Zahn muss daher in einem Alter < 6 Jahren durchgebrochen sein. Insgesamt gesehen steht die Zahnentwicklung des Scladina-Kindes zwischen HE (wie Nariokotome) und HSS. Das Scladina-Kind entwickelte sich daher schneller als moderne Kinder (PNAS 104, 20220).

Im Jahr 2010 wurde dann der bisher umfassendste Vergleich der Zähne mittelpleistozäner juveniler *Homo* (inkl. HN) mittels virtueller (non-destruktiver) Synchrotron-Histologie vorgenommen (90 bleibende Zähne von 28 HN, 39 permanente Zähne von 9 mittelpleistozänen HS, 464 permanente Zähne von > 300 rezenten Menschen). Es zeigte sich, dass die Schmelzdicke im Bereich der Zahnhöcker beim HN niedriger ausfällt als beim rezenten Menschen; da die Schmelzbildungsrate selbst etwa konstant ist, bedeutet dies aber auch, dass der Schmelz beim HN in kürzerer Zeit ausgebildet wurde. Zwischen fossilen und rezenten HS bestehen dagegen keine großen Unterschiede (bei einigen Seitenzähnen fossiler HS war der Schmelz sogar dicker als bei rezenten HS).

Demnach wuchsen die Zahnkronen der HN schneller als beim modernen HSS; dies trifft auch für die Zahn- und Gebissentwicklung als Ganzes zu. Zwei belgische Kinder (Engis 2, Scladina) zeigten dabei – auch im Vergleich zu anderen HN-Kindern – eine besonders beschleunigte Zahn-/Gebissentwicklung.

Mittelpaläolithische HS-Kinder zeigten dagegen eine größere Ähnlichkeit zum Wachstumsmuster des modernen HSS (überschneidend, in manchen Individuen sogar längere Gebissentwicklung als beim rezenten HS).

Die schnellere Gebissentwicklung des HN resultiert vor allem aus einer beschleunigten Entwicklung der Molaren. Beim modernen Menschen beginnt die Kalzifizierung von M1 2 bis 3 Wochen vor der Geburt, die Kronenbildung ist mit 3 Jahren abgeschlossen. Beim HN begann die Kalzifizierung ebenfalls 2 bis 3 Wochen vor der Geburt, die Kronenbildung des M1 war aber schon mit 2 ½ Jahren beendet – und die Wurzelbildung begann somit früher. Die Initiation der Kronenkalzifizierung des M3 im Oberkiefer begann beim Scladina-Kind bereits mit 5,9 Jahren (2 bis 4 Jahre vor der Initiation der Unterkiefer-M3 beim rezenten Menschen) (keine verfügbaren Daten für Unterkiefer-M3 beim HN und Oberkiefer-M3 beim rezenten Menschen). Der Durchbruch des M1 beim HN erfolgte in der unteren Hälfte des Spektrums des modernen HS (4,7 bis 7,0 Jahre global). Zwar wurde für einen isolierten HN-M1 (La Chaise) ein Durchbruchsalter von 6,7 Jahren berichtet, die Kalkulationsgrundlagen (Wurzellänge) gelten aber als unsicher. Der M2 des Unterkiefers erschien – jedenfalls beim Scladina-Kind – 2 bis 5 Jahre früher als beim modernen HS.

Die beschleunigte Gebissentwicklung entstand offenbar *nach* HE. Immerhin zeigten aber schon frühe *Homo* eine beschleunigte Entwicklung der postkaninen Bezahnung im Vergleich zu den Frontzähnen – ein Phänomen, das sich auch beim HN findet. Die Dauer der Kronenbildung des unteren M1 von Sangiran S7-37 wurde auf 2,5 Jahre geschätzt (2. Prämolare: 2,7 Jahre), was etwa dem HN entspricht (2,6 Jahre für M1, 2,9 Jahre für P4 = 2. Prämolare). Für Sangiran wurde das Eruptionsalter des M1 auf 4,4 und des M2 auf 7,6 Jahre geschätzt – dies ist etwas später als bei Afrikanischen Menschenaffen und Australopithecinen. Beim HN erschien der M1 dagegen bereits später als bei den frühen *Homo* von Sangiran, während das Eruptionsalter des M2 beim (allerdings sich besonders schnell dental entwickelten) Scladina-Kind mit 8 Jahren auf dem Niveau früher *Homo* liegt.

Wenige Erkenntnisse liegen vor zu *Homo*, die zwischen HE und HN stehen, wie *H. antecessor* und *H. heidelbergensis*. Die Entwicklung der Frontzähne (nach der Anzahl der Perikymatien) entsprach bei ihnen wohl mehr dem HN als dem HSS, d.h. schnellere Kronenbildung (zu Molaren liegen keine Daten vor).

Insgesamt gesehen fand eine deutliche Verlängerung der Gebissentwicklung erst in der Linie zum HS, also nach der Dichotomie von der Linie zum HN, statt, auch wenn erste leichte Tendenzen zu einer Verlangsamung – speziell im Molarenbereich – schon bei frühen *Homo* erkennbar sind (PNAS 107, 20923).

Betrachtet man die Situation in Acapuerca und Sima de los Huesos, so fällt hinsichtlich der Anzahl und räumlichen Verteilung der Perikymatien im Zeitraum zwischen 1,2 und 0,4 MA auf, dass sich im Vergleich mit dem HS drei Cluster abzeichnen: (a) *H. antecessor* (TE9, Sima del Elefante; TD6.2, Gran Dolina), (b) Sima-de-los-Huesos-Menschen und (c) fossile und rezente HS.

Einige Merkmale der Zahnentwicklung von *H. antecessor* ähnelten eher modernen HS (im Vergleich zu Sima-de-los-Huesos), was insgesamt für eine Mosaikentwicklung und gegen einen linearen Prozess spricht. Problematisch in Bezug auf weitreichende Schlussfolgerungen erweist sich auch die starke individuelle Variabilität in der Mikrostruktur des Schmelzes innerhalb derselben Population. Insgesamt ist aber festzustellen, dass untere Eckzähne von *H. antecessor* weniger Perikymatien aufweisen als spätere Populationen; HS verfügt über dicht gepackte Perikymatien in den Dezilen 8 bis 10 (enger als in jeder anderen frühen Population). Die Veränderungen zwischen U- und M-Pleistozän (*H. antecessor* vs. Sima-de-los-Huesos) waren bei den Unterkieferzähnen stärker ausgeprägt als bei den Oberkiefer-Zähnen, was sich dadurch erklärt, dass die Zahnentwicklung im Unter- und Oberkiefer von unterschiedlichen genetischen Programmen gesteuert wird. Dadurch ergibt sich auch eine größere Variation in der Unterkieferbezaehlung von plio-pleistozänen Homininen im Vergleich zum Oberkiefer.

Bei modernen Menschen liegt die Peridiozität der Perikymatien zwischen 8 – 10 Tagen (mit seltenen Ausnahmefällen zwischen 6 und 12 Tagen), bei fossilen HS liegen die Werte zwischen 7 und 10 Tagen (Jebel Irhoud 3: 10 Tage; Skhul II und Qafzeh 10: 8 Tage; Hofmeyr, Qafzeh 15: 7 Tage). Im Vergleich dazu lag die Peridiozität bei Sima del Elefante TE9, Gran Dolina TD6 und Sima de los Huesos sowie bei HN unverändert bei 7 (Modalwert). Somit ergibt sich ein Anstieg zwischen diesen Taxa (7 Tage) über fossile HS (durchschnittl. 8 Tage) zu modernen HS (8 – 9 Tage), wenn man die Modalwerte zugrunde legt.

Geringe Modalwerte der Peridiozität in Verbindung mit einer geringeren Perikymatienzahl deuten auf schnellere Schmelzbildung in *H. antecessor* und Sima-de-los-Huesos-Menschen hin. Durchschnittlich weist HS 11,3 % bzw. 16,18 % mehr Perikymatien und 15,63 % bzw. 10,38 % höhere Peridiozitätswerte auf als *H. antecessor* bzw. die Sima-de-los-Huesos-Menschen (wenn man für den HS 8 Tage als Durchschnitt annimmt). Allerdings verfügt *H. antecessor* über 2,75 % mehr Perikymatien und eine um 6,22 % geringere Peridiozität als Sima-de-los-Huesos-Menschen. Dies deutet auf keine gravierenden Unterschiede während der Zeit von bis zu 0,8 MA zwischen diesen beiden Menschentypen, auch wenn die phylogenetischen Beziehungen zwischen den beiden Taxa unklar sind (Sci. Rep. 10: 4665).

Karies an einem ausgefallenen oberen ersten Milchmolaren von Aubesier 5, wobei aufgrund der exakten Lokalisation der Karies aber wohl ein kleiner hypoplastischer Defekt zur Kariesentwicklung prädisponierte; es handelte sich um eine kleinere Läsion, die keine Beschwerden verursacht haben dürfte. Daneben zwei weitere Nachweise von Karies beim HN: ein unterer M 3 des Banyoles 1 Unterkiefers (zwei kleine Läsionen von Fissurenkaries) sowie ein isolierter seitlicher Schneidezahn mit einer 2,6 mm großen erosionsbedingten Kavität in der zentralen Grube des stark schaufelförmigen Zahnes. Die Prävalenz von Karies (bezogen auf die Anzahl der bisher gefundenen Zähne von HN) lag damit unter 1 %.

Auch bei frühen modernen HS des Nahen Ostens und Europas blieb Karies selten (aber z.B. in Qafzeh 3 und Skhul 2 sowie Cro-Magnon 4, Les Rois R50-4, Les Rois R51-15) und nahm erst in jüngeren Jäger-Sammler-Kulturen Eurasiens zu (blieb aber unter 10 %, wie auch bei den Inuit vor dem Kontakt mit Europäern). In Afrika fand sich Karies dagegen (selten) bei *Paranthropus robustus* (s.o., Swartkans, 1,8 – 1,5 MA), frühen *Homo* (Swartkans), archaischen *Homo* (Broken Hill) (299 +- 25 TA) sowie oberpaläolithischen Nordafrikanern.

Bei HSS > 20000 Jahren findet sich Karies in weniger als 2 % der Zähne – ein Zustand, der auch noch bei traditionell lebenden australischen Aborigines in den 1940er Jahren angetroffen wurde, die lediglich im hohen Alter gelegentlich kariöse Kavitäten aufwiesen (Sci. 336, 973).

Immerhin findet sich Karies auch bei 12,7 % der Schimpansen im mittleren Alter (und 30,6 % in älteren Tieren), 4,1 % der Bonobos, 2,7 % der Gorillas und 0,9 % der Gibbons (jeweils im mittleren Alter). Bei Alt- und Neuweltaffen reichten die Raten in einer anderen Studie von 0 bis 11,4 % (mittleres Alter), bei Kapuzineraffen waren sogar 26,2 % der Individuen betroffen (J Archaeol Sci. 27, 1017; anno 2000). Im Gombe-Nationalpark wiesen dagegen 63 % von 19 aus natürlichen Gründen verstorbenen Schimpansen aktive Karies oder Abszesse auf (8/19 im Unterkiefer, 10/19 im Oberkiefer), und 18/19 hatten mindestens einen Zahn verloren (Sci. Rep. 9: 17354).

DNS-Untersuchungen an verkalkten Zahnbelägen meso-/neolithischer und mittelalterlicher Skelette zeigten deutliche Verschiebungen der oralen Mikroflora im Zeitverlauf. Im Neolithikum enthielt die Flora in den Agrargesellschaften im Vergleich zu den vorausgehenden oder gleich alten (mesolithischen) Jäger-Sammler-Populationen mehr Bakterien, die mit Erkrankungen wie Gingivitis in Zusammenhang gebracht werden; Ursache dürfte der Übergang zur kohlenhydratreichen Ernährungsweise der Bauerngesellschaften gewesen sein.

Die Zusammensetzung der Mikroflora blieb dann über das Neolithikum und das Mittelalter hinweg konstant, bis im Zusammenhang mit der Industriellen Revolution die kariogenen Bakterien dominierend wurden, was auf die hohe Verfügbarkeit von Zucker zurückgeführt wird. Die Diversität der modernen oralen Mikroflora ist erheblich erniedrigt im Vergleich zu früheren Zeiten.

Der „Aufstieg“ von *Porphyromonas gingivalis* begann mit dem Neolithikum, der Aufstieg von *Streptococcus mutans* erst mit der Industriellen Revolution (nicht in Proben aus dem Meso- und Neolithikum, selten in der Bronzezeit und im Mittelalter) (Nat. 494: 405; <http://dx.doi.org/10.1038/ng.2536>).

Allerdings findet sich Karies bereits an 51,2 % aller Zähne Erwachsener bei jungpleistozänen Jäger-Sammlern Marokkos (Grotte des Pigeons; Mittlere Steinzeit und Spätere Steinzeit – Iberomaurusian; Datierung der Makroreste von Pflanzen: 15000 bis 13700 BP). Diese Quote entspricht modernen Industriegesellschaften mit einem hohen Anteil raffinierter Zucker und verarbeiteten Cerealien in der Nahrung (pflanzliche Nahrung mit einem hohen Anteil fermentierbarer Kohlenhydrate).

Ging man bisher davon aus, dass der Aufstieg von *Streptococcus mutans* mit der Sesshaftigkeit und Landwirtschaft begann, zeigen die marokkanischen Funde, dass auch Gesellschaften, die kariogene Wildpflanzen sammelten, genauso von Karies betroffen werden konnten wie später die Agrargesellschaften. Die Menschen der Grotte des Pigeons ernährten sich unter anderem von Eicheln und Pinienkernen. Ältester Nachweis einer Bevölkerung mit starkem Kariesbefall. Der Übergang zu einer Nahrung, die reich an fermentierbaren Kohlenhydraten war, dürfte die Mundflora verändert haben. Hohe Kariesraten sind somit nicht an Agrargesellschaften gebunden, allerdings vermutet man aufgrund der neuen Daten einen relativ sesshafteren Lebensstil für das Iberomaurusian als bisher angenommen (PNAS 111: 954).

Stillen: Der Bariumgehalt im Schmelz und Dentin von Milchzähnen ermöglicht Aussagen zum Stillen: vor der Geburt wird kein Barium in die Zähne eingebaut (Barium ist nicht placentagängig), in der Stillphase viel Barium; sobald zugefüttert wird (früher: vorgekaut, um breiartige Konsistenz zu erreichen), verringert sich der Bariumeinbau, und nach dem Abstillen wird nur noch wenig Barium in die neu gebildete Zahnschmelz aufgenommen (geringer Gehalt und geringe Bioverfügbarkeit von Barium in fester Nahrung).

Beim modernen Menschen ist die Stilldauer einige Jahre kürzer als bei Menschenaffen; Schimpansen füttern ab 6 Monaten zu, stillen aber erst nach 5 Jahren ab (in dieser Zeit können sie auch nicht erneut schwanger werden). Beim HSS zeigt die Stilldauer bei nicht-industrialisierten Kulturen eine große Variabilität; Jäger und Sammler stillen nach ca. 2 ½ Jahren ab.

Der erste HN-Zahn, der auf Bariumgehalt untersucht wurde, ist ein Milchzahn des 8-jährigen Kindes von Scladina/Belgien (ca. 100 TA alt). Das Kind wurde 7 Monate nur gestillt, dann 7 Monate zugefüttert, dann plötzlich abgestillt – wobei man letzteres darauf zurückführt, dass der Mutter etwas zugestoßen ist, was das weitere Stillen verhinderte (es finden sich Indizien in Form von Isotopsignalen und Wachstumslinien, die man von Makakenjungens kennt, die plötzlich von der stillenden Mutter getrennt werden). Damit bleibt offen, ob das frühe Abstillen ein Indiz dafür ist, dass sich HN-Kinder schneller entwickelten. Untersuchungen an viel mehr Zähnen wären erforderlich, um diese Fragen zu klären (Natwiss. Ru. 9/2013, 474).

Schwere Kindheit

Untersuchungen der Wachstumslinien sowie Isotop-Untersuchungen im Zahnschmelz von zwei HN aus Frankreich (Payre, Rhone-Tal, ca. 250 TA alt) zeigten, dass diese vor allem im Winter häufig krank und Umweltgiften aus Trinkwasser (Blei) und/oder dem Rauch von Lagerfeuern ausgesetzt waren. Die Stresslinien traten im Winter gehäuft auf (Störung des Schmelzwachstums); es fanden sich auch Hinweise auf Gewichtsverlust während einer akuten winterlichen Erkrankung. Die Kinder lebten in der Nähe moderner Bleiminerale; daher vermutet man, dass sie das Blei über Trinkwasser, Essen oder den Rauch von Lagerfeuern aufgenommen haben; dies erfolgte jeweils kurzzeitig im Winter und/oder frühen Frühjahr.

In anderer Hinsicht verlief das Leben aber nicht viel anders als bei 5400 Jahre alten HS-Kindern aus derselben Region. Allerdings hatten die HS-Kinder viel weniger Stresslinien; das Klima war auch im Winter vor 5400 Jahren viel angenehmer. Zu den Zeiten, als die HN-Kinder von Payre lebten, war das Klima kühler und stärker jahreszeitlich geprägt (kühle, trockene Phase zu Beginn von MIS 7). Die HN-Mütter müssen sich sehr intensiv um die Kinder gekümmert haben, damit sie unter diesen schwierigen Bedingungen aufwuchsen. Die HN-Kinder wurden 2,5 Jahre gestillt (Barium-Marker im Zahnschmelz) (Sci. Adv. 4: eaau9483).

Aussterben des HN:

Jüngste „historische“ HN-Daten in verschiedenen Regionen (nach Roots S. 164, ergänzt) – neuerdings umstritten und teilweise auch definitiv widerlegt:

Nordfrankreich: 37000 J

Westfrankreich: 36000 J

Portugal: ca. 30000 J

Südspanien: ? 32000 J

(nach neueren Angaben: 28000 RC-Jahre: Gorham-Höhle**, Gibraltar; s.u.; Mousterian ohne Körperfossilien von Menschen)

Balkan (Kroatien): 29000 J*

Krim: ca. 30000 J.*

Mousterian von Byzovaya (65. Breitengrad, Ural): 28500 RC-Jahre = 31000 – 34000 Kalenderjahre (Urheber?)

*inzwischen mit Sicherheit unzutreffend, alle anderen Daten sind inzwischen mit Fragezeichen zu versehen

** ebenfalls bezweifelt

Für lange Zeit stand fest, dass im Süden Spaniens die HN noch mind. 5000 bis 10000 J. nach Ankunft des HSS in den angrenzenden Regionen Nordspaniens und der Mittelmeerküste überlebten (z.B. Furninha-Höhle, Portugal); ein typischer HN-Unterkiefer wurde in Andalusien (Zafarraya) gefunden und mit zwei unabhängigen Methoden auf 30000 J. datiert; den HN dort zugesprochene Werkzeuge wurden sogar nur auf 28000 J datiert. Der Cro-Magnon erreichte schon vor mindestens 34000 J Südspanien, wenn auch später als andere Regionen Europas. Typische Mousterian-Kulturen wurden an anderen Stellen Südspaniens und Portugals auf ca. 28000 – 30000 J. datiert, während Aurignacien-Fundstellen Nordspaniens bereits 38000 – 40000 J. alt sind. Ursache für diese lange Phase der Koexistenz ist vermutlich die ökologische Grenze des Ebro-Tals (wie für viele andere Arten), so dass der HSS zunächst nicht an die Verhältnisse im südl. Spanien adaptiert war und Südspanien erst vor ca. 34000 J. erreichte. Interessanterweise gibt es keine Hinweise, daß die südspanischen HN Verhaltensweisen oder technische Innovationen von ihren nördl. Nachbarn übernahmen (keine Chatelperronien-Technologie) – ganz im Gegensatz zu den Gebieten nördl. der Pyrenäen (s.o.: Chatelperronien). Offenbar gab es also vor 30000 J. noch Reliktpopulationen in abgelegenen Regionen, wobei die letzten HN Spaniens in den Höhlen am Felsen von Gibraltar lebten (30000 J.).

Im Jahr 2013 geriet diese Interpretation allerdings stark ins Wanken. Neue Datierungen unter Anwendung der Ultrafiltrationsmethode ergaben, dass das Mousterian von Jarama VI und die HN-Fossilien von Zafarraya mindestens 10.000 RC-Jahre älter sind, als bisher angenommen. Als einzige Lokalität, die möglicherweise ein Indiz für ein längeres Überleben der HN in Südiberia liefert, blieb somit Cueva Anton (PNAS 110, 2781).

In Portugal (Lagar Velho) wurde 1999 ein Skelett eines 24500 J. alten Kindes gefunden, dessen Unterkiefer kombinierte Merkmale von HSS und HN zeigt (mtDNA bisher nicht verfügbar!), während „echte“ HN in dieser Gegend schon ca. 4000 J. zuvor erloschen waren.

Die früher angegebenen jungen Daten für HN aus der Vindija-Höhle in Kroatien (28000 J., evtl. sogar 27000 J.; mit modernen Überaugenwülsten und angedeutetem Kinn, relativ grazilen Knochen; ggf. mit HSS-Einfluss in ihrer Ahnenlinie; s. unten: Artgrenzen- und Vermischungsproblematik; mt-DNS-Daten sind aber eindeutig neandertalid) werden aber neuerdings nicht mehr akzeptiert (nach aktuellen Angaben stattdessen > 40000 kalibrierte Jahre, darunter 46200 +/- 1500 BP für einen Knochen, für den mtDNA-Sequenzen vorliegen; s. PNAS 114: 10606).

Das HN-Kind aus einer Höhle im Kaukasus (Mezmaiskaya), das zunächst auf 29.195 +/- 965 J. datiert wurde, ist inzwischen auf 36000 RC-Jahre korrigiert; einer aktuellen Analyse zufolge (anno 2011) sind die HN von Mezmaiskaya sogar nicht jünger als 39000 Kalenderjahre (PNAS 108,

8611). Neudatierungen der HN-Funde aus Höhlen im Kaukasus sprechen neuerdings sogar dafür, dass der HN den Nordkaukasus schon vor 39000 und den Südkaukasus vor 37000 J verlassen hat; offenbar kam es hier nicht zu einer Koexistenz mit dem HSS (Nat. 492, 10).

Bemerkenswert ist weiterhin die auf 28500 RC-Jahre datierte Mousterian-Kultur von Byzovaya (65. Grad nördlicher Breite), was 31000 – 34000 Kalenderjahren BP entspricht (s.o.).

Neueste Erkenntnisse zu den letzten Neandertalern (Stand 2006; Nat. 443, 850):

Die RC-Daten der jüngsten HN sind infrage zu stellen, da infolge rezenter C14-Kontamination davon auszugehen ist, dass die RC-Daten einige tausend Jahre zu jung ausfallen. Das Problem kann mit der Methode der Ultrafiltration (s.u.) umgangen werden.

Unter Berücksichtigung dieser Umstände gelten die RC-Daten der Gorham-Höhle in Gibraltar als jüngster Nachweis des HN. Es wurden zwar keine HN-Fossilien gefunden, aber eine typische Mousterian-Kultur und sehr zahlreiche Knochen von Tieren, die eindeutig als Nahrung dienten. Interessanterweise gab es hier keine moderne HN-Übergangskultur wie z.B. Chatelperronien, keine Kopie von HSS-Kulturen. Holzkohle zwischen den Werkzeugen wurde auf 23000 – 33000 RC-Jahre (Cluster bei 28000 RC-Jahre) datiert; allerdings gelten die Daten jünger als 28000 RC-Jahre als weniger verlässlich; wegen des Clusters bei 28000 RC-J ist aber davon auszugehen, dass die Höhle vor 28000 RC-Jahren noch vom HN besiedelt wurde. Auch eine jüngere Besiedlung (bis etwa 24000 RC-Jahre) ist nach diesen Daten statistisch immerhin *möglich*.

Auf eine Umrechnung auf Kalenderjahre wurde verzichtet, da die Kalibrierungskurve im Zeitbereich um 26000 Jahre Unsicherheiten zeigt, **die Kalenderjahre könnten einige tausend Jahre höher ausfallen.**

Zu jener Zeit herrschten dort milde Temperaturen, Gibraltar war umgeben von küstennahem Feuchtland, Sandflächen, Wäldern, Küsten usw.; hohe ökologische Diversität könnte das lange Überleben des HN in dieser Region gefördert haben. Klima subhumid.

Dabei bestand eine gewisse regionale Koexistenz mit dem HSS: eine HSS-Lokation (Aurignacien) ca. 100 km entfernt wurde auf 32000 uncal. RC-Jahre datiert, etwas jünger sind einige Gravettian-Fundstellen. Der HN verschwand also nicht unmittelbar nach Erscheinen des HSS in diesem Gebiet. Pioniergruppen des HSS und Reliktgruppen des HN besiedelten also in einem mosaikartigen Prozess eine hochgradig heterogene, ökologisch diverse Region über mehrere Jahrtausende – bei insgesamt sehr geringer Populationsdichte – gleichzeitig; kleine Grüppchen beider Taxa waren offenbar über mehrere Jahrtausende in dieser Region ansässig. Das Fehlen von Übergangsindustrien spricht für einen nur sehr begrenzten Kontakt beider Arten in dieser Region.

In der Gorham-Höhle selbst finden sich über dem Mousterian-Horizont zwei jüngere Besiedlungshorizonte (Solutreen und Magdalenien); Aurignacien und Gravettian fehlen. Zwischen Mousterian und Solutreen liegen mindestens 5000 Kalenderjahre.

Unter Berücksichtigung der rezenteren C14-Kontamination bei Verzicht auf Ultrafiltration erweisen sich ansonsten alle anderen bisher für den HN publizierten RC-Daten von weniger als 30000 J als entweder unsicher, oder sie sind bereits widerlegt; Hyena Den (England) wurde auf > 30000 RC-Jahre redatiert, Vindija (Kroatien) auf > 40000 kal. Jahre, Mezmaiskaya (Russland) auf 36000

RC-Jahre. **Die Gorham-Höhle galt 2006 als jüngster Fundplatz für HN weltweit** (Sci. 313, 1557; Natw. Ru. 2/07, 91).

Um klimatische Einflüsse auf das Aussterben der letzten HN zu eruieren, wurden die RC-Daten der Gorham-Höhle *direkt* mit Klimadaten (C14-basierte Klimadaten aus planktonischen Foraminiferen aus dem Ocean Drilling Program vor Venezuela) korreliert (unter Umgehung der in diesem Zeitfenster sehr problematischen Kalibrierung mit Kalenderjahren). Dabei wurde davon ausgegangen, dass der HN vor 32000 – 30000 RC-Jahren noch mit Gewissheit, vor 28000 RC-Jahren noch mit recht hoher Wahrscheinlichkeit und vor 24000 RC-Jahren noch möglicherweise in der Gorham-Höhle lebte. Die ersten beiden Daten sind mit für das gesamte Zeitintervall typisch instabilem Klima verbunden, aber ohne die extremen Verhältnisse der sog. Heinrich-Events; dies spricht dafür, dass das Klima nur einen begrenzten Einfluss auf das Aussterben des HN hatte. Das jüngstmögliche Aussterbedatum von 24000 RC-Jahren korreliert dagegen mit einer erheblichen Klimaverschlechterung, verbunden mit der Expansion des globalen Eisvolumens und einer Zunahme des Temperaturgradienten zwischen hohen und niedrigen Breiten. Sollte der HN tatsächlich erst vor 24000 RCJ ausgestorben sein (was eher unwahrscheinlich, aber nach den Gorham-Daten immerhin möglich ist), hätte das Klima dabei eine größere Rolle gespielt, mittelbar oder unmittelbar durch einen verstärkten Wettbewerb mit aus dem Norden zuwandernden HSS. Der Heinrich-2-Event hat dagegen auf keinen Fall (wie bisher manchmal behauptet) mit dem Aussterben des HN zu tun (mit ca. 21000 RCJ viel zu jung) (Nat. 449, 206).

Eine Arbeit aus dem Jahr 2011 kommt sogar zu dem Ergebnis, dass es unter Berücksichtigung der neuesten Datierungstechniken keine sicher datierten HN-Fossilien (Körperfossilien!) aus dem westlichen Eurasien – einschließlich Kaukasus (Mezmaiskaya Höhle) - gibt, **die jünger als 39000 bis 40000 Kalenderjahre sind!** (PNAS 108, 8611). Neue direkte RC-Daten aus der Vindija-Höhle bestätigten dies (PNAS 114: 10606) (Details s. weiter unten).

Ein Überleben der HN in der Gorham-Höhle bis vor 29000 Jahren gilt als sehr strittig. Auch im Jahr 2019 bestand in dieser Frage keine Einigkeit (nach www.antropus.de, 2/19).

Mögliche Ursachen des Aussterbens:

Modellrechnungen ergaben, daß bereits eine um 1 % höhere Kindersterblichkeit im Vergleich zum HSS nach 30 Generationen dem HSS einen uneinholbaren Vorsprung einräumen würde. Nach anderen Berechnungen reichte bereits eine um 2 % höhere Gesamtsterblichkeit im Vergleich zum HSS. Nachweislich hatten Cro-Magnon-Menschen eine höhere Lebenserwartung (weniger Verletzungen; seltener Mangelernährung, Gelenkverschleiß, andere Erkrankungen; schlanker Körper war bei Nahrungsknappheit vorteilhaft; feingliedrige Hände handwerklich geschickter; wahrscheinlich besseres Vorstellungsvermögen, bessere Überlappung der Generationen, dadurch intensivere Tradierung)

Man vermutet, daß die HN vom HSS allmählich in randliche und ungünstigere Lebensräume abgedrängt wurden, wo sie allmählich schwächer wurden (Klima, Hunger, Krankheiten, ggf. mangelnde Resistenz gegen vom HSS aus Afrika eingeschleppte Infektionskrankheiten, gegen die HSS resistent war?) und schließlich ausstarben (beispielsweise führte der Kontakt zwischen Indianern und Europäern vor 500 Jahren zu einem genetischen Bottleneck in den indigenen Populationen; die genetisch effektive Populationsstärke der Frauen nahm nach mtDNA-Daten vorübergehend um die Hälfte ab!; PNAS 108. 20444).

Einzelne Hinweise einer regionalen Koexistenz von HSS und HN in Europa sprechen allerdings eher gegen die Hypothese, dass Infektionskrankheiten eine entscheidende Rolle gespielt haben könnten. Außerdem hatte der HN aufgrund seines Körperbaus und aktiven Lebensweise einen höheren Energiebedarf im Vergleich mit dem energetisch effizienteren HSS, was ihn im Wettbewerb mit dem HSS angesichts der aufziehenden letzten Eiszeit ebenfalls anfällig machte. Die HN hatten den doppelten Energiebedarf eines heutigen Schwerarbeiters (Kälte, anstrengende Jagd). Es gibt Auffassungen, dass die Populationsdichte sowohl des HN wie des HSS in Europa zu gering war, als dass sie untereinander einem strengen Wettbewerb ausgesetzt worden sein konnten (Sci. 293, 1980). Daneben gibt es Auffassungen, der HSS wäre besser an offene Landschaften (wie sie in der Eiszeit dominierten, als sich die Wälder zurückzogen) angepasst als der HN und besiedelte deshalb die Habitats, die die HN freigaben, als sie sich in die verbliebenen Restwaldhabitats (bei genereller Rückzugstendenz der Wälder) zurückzogen, ohne dass es zu einem direkten Wettbewerb zwischen HSS und HN kam, während wieder andere Auffassungen ein Zusammenwirken von klimatischer Instabilität und Konkurrenz zwischen HSS und HN (z.B. um Nahrungsressourcen) als Ursache für das Aussterben des HN präferieren (Nat. 413, 791).

Die Überlegenheit des HSS über den HN könnte aber auch auf einer effektiveren Werkzeugnutzung beruhen: der Vergleich der internen Struktur (CT, Röntgen) von Oberarmknochen von HSS und HN weist darauf, daß HN öfter und stärkere Kräfte aufwenden musste (weniger effektive Werkzeuge?); der Vergleich der Hüftanatomie deutet darauf, daß die Kinder des HN aktiver und mobiler waren als die des HSS, offenbar weil sie viel mehr umherziehen mussten, während die Kinder des HSS mehr besittet wurden. Frontzähne des HN zeigen stärkere Abnutzungserscheinungen als beim HSS als Ausdruck einer schlechteren Vorbehandlung der Nahrung. Andererseits werden auch effektivere soziale Netzwerke beim HSS im Vergleich zum HN für das Aussterben des HN unter den schwierigen Klimabedingungen der letzten Eiszeit verantwortlich gemacht; die HN waren zwar vom Körperbau her besser an das Klima adaptiert, der HSS verfügte aber über komplexere soziale Netzwerke, die gerade unter schwierigen Bedingungen von besonderer Bedeutung sind. Der HSS war auch räumlich flexibler und konnte sich leichter ausbreiten; der HN war ziemlich ortstreu; dies lässt sich z.B. aus den Entfernungen ableiten, aus denen das Rohmaterial für die Steinwerkzeuge stammt. So gibt es eine Vermutung, dass es zunächst zu lokalen Populationsabnahmen bzw. Extinktionen kam, als sich die Klimabedingungen verschlechterten, und dass der kumulative Effekt dieser lokalen Extinktionen schließlich zum Aussterben der gesamten Art führte. Für die schwierigen Bedingungen spricht auch, dass ältere HN-Skelette (> 40 Jahre) stark unterrepräsentiert sind. Daneben werden auch modernere Techniken der Nahrungsaufbereitung bei HSS für den Erfolg dieser Art verantwortlich gemacht: so führt z.B. das Kochen von Tierknochen dazu, dass die doppelte Menge an Fett gewonnen werden kann, als wenn die Knochen nur einfach zerbrochen werden (Sci 293, 1980). Inzwischen ist allerdings klar, dass auch der HN eine „Küchenkultur“ mit Kochmulden im Steinboden und einfachem Essbesteck (Löffel, Messer aus Holz) hatte (s.o.).

Möglicherweise steht das Aussterben der HN in Verbindung mit dem Einsetzen der zweiten Hauptphase der letzten Eiszeit (nach wärmeren Interstadialen, besonders vor 38000 J), als sich die Konkurrenz mit dem HSS um den knapper werdenden Lebensraum verschärfte und die HN den Neuankömmlingen mit fortschrittlicherer Kultur und überlegenem Sozialverhalten schließlich unterlagen. Das Zusammenwirken von Klimakrise und Konkurrenz mit dem HSS könnte somit zum endgültigen Aussterben – auch der Reliktpopulationen – geführt haben.

Andererseits waren die HN mit 200.000 J Kaltzeiterfahrungen gegenüber den Neuankömmlingen eher im Vorteil; Landnutzungsmuster und Werkzeugkultur des späten Paläolithikums zeigen einen hohen Organisationsgrad, z.B. Keilmesserkultur (Micoquien); die beidflächig bearbeiteten Geräte wurden während der Herstellung bis zu 30 x modifiziert, und es wurden dieselben Tierarten bejagt wie von den HS des Jungpaläolithikums. Im Laufe der Zeit kamen zu den Micoquien-Werkzeugen weitere hinzu: Bohrer, Kratzer, Stichel; Kleingeräte, die zwangsläufig zu zusammengesetzten, geschäfteten Werkzeugen gehören. Untersuchungen in Krim zeigten, dass auch die Siedlungsmuster (Lager usw.) denen jungpaläolithischer HS entsprechen. Schon vor dem Eintreffen des HS experimentierte der HN also mit kultureller Variation und unterschiedlichen Anpassungsformen (Roots S. 160).

Neue Impulse zu der Aussterbediskussion ergab auch zunächst die Datierung der jüngsten bekannten HN-Körperfossilien (mit einigen an HSS erinnernden Einzelmerkmalen) mittels Beschleunigermassenspektrometrie in der Vindija-Höhle (Kroatien) mit 28000 J (allerdings inzwischen auf > 40000 BP korrigiert, s.o.). Offenbar konnten die HN also nicht nur in Reliktarealen länger überleben, sondern auch in einer der lebensfreundlichsten Regionen Mitteleuropas; sie ließen sich also nicht überall einfach in Randgebiete oder lebensfeindliche Gebiete abdrängen, sondern konnten sich lange neben dem HSS behaupten. Bemerkenswert ist, dass in der Höhle in derselben Schicht, aus der die HN-Knochen stammen, auch Werkzeuge der Mousterien- und Aurignacien-Kultur nebeneinander gefunden wurden; entweder haben die HN die modernen Geräte selbst hergestellt oder von HSS erhandelt.

Vielleicht gerieten die HN nur allmählich immer mehr ins Hintertreffen, weil der frühmoderne Mensch minimal innovativer war, sich an die plötzliche Veränderung der Umwelt etwas schneller anpassen konnte oder ein weiter reichendes soziales Netz besaß. Dann wäre auch genug Zeit und Gelegenheit für eine Vermischung mit dem HSS verblieben, wofür kombinierte Merkmale einiger später europäischer HN und früher europäischer HSS sprechen. Danach wären die HN als eigenständige Gruppe verschwunden, weil sie der HSS zahlenmäßig übertraf; sie gingen in anderen viel größeren Populationen auf, ihre anatomischen Charakteristika verloren sich allmählich (so wie auch in der australischen Bevölkerung in 1000 Jahren die europäischen Merkmale dominieren werden, aber nicht wegen der besseren Anpassung der Europäer, sondern wegen ihrer Überzahl). Der Fund des vermeintlichen (!) Mischlingskinds aus Portugal (24500 J.) deutet darauf, dass die letzten überlebenden HN vielleicht vom HSS „absorbiert wurden“.

Dabei wurde im Jahre 2001 folgendes Szenario favorisiert: die Koexistenz von HN und HSS war bis zum Beginn der letzten Hauptvereisung offenbar relativ problemlos, es fehlen aber aus dieser Zeit auch eindeutige Anzeichen für Vermischungen. Offenbar blieben anfangs beide Arten noch relativ isoliert, trotz gewisser kultureller Interaktionen (vgl. Chatelperronien). Als es dann seit 35000 J. zunehmend kälter wurde und sich die Wälder aus den Hochlagen in die Täler und dann immer mehr zurückzogen, verschlechterte sich die Lage des HN: er war gewohnt, in den Wäldern zu jagen; der HN folgte jetzt den Waldtieren in die Täler. Mit dem Rückzug der Wälder verkleinerte sich auch sein Lebensraum und der HN geriet zunehmend in Isolation (während verschiedene Populationen des HSS über große Distanzen miteinander kommunizierten und sich austauschten, wie man anhand von Schmuckstücken nachweisen kann; so finden sich z.B. Muscheln und Schnecken der Atlantik- und Mittelmeerküsten auch weit im europäischen Inland, wo sie – durchlöchert – auf Ketten aufgezogen wurden; die Schmuckstücke spielten offenbar eine sehr große Rolle auch beim Austausch zwischen verschiedenen regionalen HSS-Populationen). Der HSS war anpassungsfähiger und wurde mit den veränderten ökologischen Verhältnissen besser fertig; sein Lebensraum blieb nicht auf die Wälder beschränkt. Möglicherweise ging unter diesen schweren Bedingungen die Populationsstärke und –dichte des HN immer weiter zurück. Verbliebene, isolierte Restpopulation mussten sich dann aber mit dem HSS in irgendeiner Weise auseinandersetzen oder arrangieren und wurden schließlich genetisch von ihm absorbiert. Der HN wäre dann in Portugal bis an die Küste gelangt – weiter konnte er sich nicht zurückziehen. Spätestens jetzt *musste* er sich mit dem HSS auseinandersetzen und arrangieren – und dies führte vielleicht nicht zur Vernichtung des HN, sondern zur Vermischung mit dem HSS; aufgrund des ungleichen Zahlenverhältnisses zwischen HN und HSS wurden dabei die letzten HN vom HSS „absorbiert“, gingen im HSS auf, die neandertaliden Merkmale – vor 24500 J beim vermeintlichen Mischlingskind aus Portugal wohl noch teilweise vorhanden – verloren sich allmählich.

Auch die Lebensweise der HN könnte mit für das Aussterben verantwortlich gewesen sein. Sie lebten der Fundsituation in den Höhlen zufolge in Familien bzw. Clans mit höchstens 25, wohl aber normalerweise deutlich weniger (manchmal < 8) Personen. Diese hatten feste Jagdgebiete, waren wenig mobil. Die Clans lebten sehr isoliert und in großen Abständen voneinander; jeder Clan brauchte ein großes Jagdgebiet, um genügend Beute zu machen. Allerdings muss es gelegentlich zu Kontakten zwischen Clans gekommen sein, denn sonst wären die HN an Inzucht sehr rasch zugrunde gegangen; vielleicht wechselten Frauen in andere Clans. Für eine starke Isolation zwischen den Clans sprechen auch die Werkzeuge, die zwischen den Clans sehr unterschiedlich waren (was für wenig Kontakt zwischen den Gruppen spricht); kaum Austausch zwischen den Clans. Dies könnte auch erklären, warum die Werkzeuge der HN über 250.000 J fast unverändert blieben und nur wenig Weiterentwicklung (Ausnahme: Levallois-Technik: spezielle Abschlagtechnik mit Feuersteinen, die Abschläge hinterlässt, die schärfer als chirurgische Skalpelle sind; s.o.) zeigten. Die Lanzen der HN mussten aus nächster Nähe auf die Tiere geworfen werden (was den Jagderfolg minderte und die Risiken für die Jäger erhöhte), im Gegensatz zu den Wurfspeeren der HSS; ob die HN Wurfspeere hatten, die über größere Distanzen geworfen werden konnten, ist unbekannt. Der Energiebedarf der HN betrug 4000 kcal/Tag, im Winter bis > 7000 kcal. Der HSS lebte in größeren Gruppen (bis 100 Personen); er besiedelte bei seiner Einwanderung in Europa zunächst die fruchtbaren und klimatisch angenehmeren Tallagen und Niederungen, während sich die HN in ungünstigere Randlagen zurückzogen. Die Population dünnte weiter aus, der genetische Austausch zwischen den Clans wurde noch schwieriger.

Modellrechnungen auf der Basis von Lokalitäten, Werkzeugfunden und –funddichten sowie Säugerknochen als Nahrungsresten des Menschen lassen den Schluss zu, dass sich die Bevölkerungsdichte in der Untersuchungsregion (Südfrankreich, Aquitaine-Region) beim Übergang vom HN zum modernen Menschen, also dem Zeitraum zwischen 45000 und 35000 Jahren (MTA: 55000 – 44000 BP; Chatelperronien: 44400 – 40250 BP; Aurignacien: 35000 – 40250 BP), fast verzehnfachte, so dass allein die numerische Überlegenheit des HSS eine große Rolle beim Verschwinden des HN gespielt haben dürfte. In der Untersuchungsregion erhöhte sich die Anzahl von Fundstellen in Höhlen und unter Felsüberhängen von ca. 26 in der MTA, ca. 30 im Chatelperronien auf ca. 108 im Aurignacien; Fundstellen im Freien: ca. 7 im Chatelperronien, 39 im Aurignacien. Daneben nahmen die Anzahl der Werkzeuge je qm und 1000 Jahre sowie die Menge von Nahrungsresten zu. Neben der rein demografischen Übermacht des HSS gegenüber dem HN könnten kritische Klimafaktoren eine weitere Rolle beim Untergang der HN gespielt haben, vor allem die Abkühlung vor ca. 40000 Jahren (Heinrich Event 4) (Sci. 333, 623).

Es gibt auch eine Hypothese, dass vor 41000 Jahren das Magnetfeld der Erde für einige Jahrhunderte instabil wurde (< 25 % der üblichen Stärke), wodurch die HN einer starken UV- und kosmischen Strahlung ausgesetzt waren. Der moderne Mensch konnte diese Phase besser überstehen, denn er besaß andere AH-Rezeptoren (Aryl-Hydrocarbon-Rezeptor), weil er sich im heißen Afrika entwickelt hatte, die ihn besser vor der Strahlung schützten. Allerdings wird diese Hypothese auch stark kritisiert; allerdings könnten UV-Schäden eine bereits ohnehin stark geschwächte HN-Population zusätzlich unter Stress gesetzt haben (nach www.antropus.de 6/19).

Kleidung: HN unterschieden sich in ihrer Kleidung von frühen europäischen HSS des Aurignacien oder Gravettian. Man korrelierte die Taxonomie der Tierknochen an den Fundstellen von HN und frühen europäischen HSS mit Erfahrungen über die Nutzung von Säugetierfellen in jüngerer (historischer) Zeit. Knochen von Tierarten, die sich für Kaltwetter-Kleidung eignen, fanden sich sowohl bei HN wie bei frühen europäischen HSS. Letztere nutzten aber häufiger

Hasenartige, Füchse und Marder. Knochen von Hirschen und Rindern fanden sich bei HN und HSS dagegen gleich häufig. Dies spricht dafür, dass HN einfachere, umhang-artige Kleidung aus Tierhäuten trugen, während HSS speziellere Kleidung für kaltes Wetter fertigte (wie Kleidungsstücke mit Pelzbesatz aus Fuchs oder Marder) (Nat. 536: 377).

Das Aussterben des HN wird daher auch mit **schlechter wärmender Kleidung** beim HN im Vergleich zum HS in Verbindung gebracht: Vergleicht man die an den Fundplätzen vorkommenden Knochen gejagter oder geschlachteter Tiere zwischen 60 TA und 20 TA bzw. zwischen HN- und HS-Fundplätzen (insgesamt 493 Lagerplätze), so fällt auf, dass sich an den HS-Plätzen vermehrt Knochen von kleineren Tieren (Canidae: Wolf, Wildhund, Fuchs; Leporidae: Hasen, Kaninchen; Mustelidae: Wiesel, Otter, Dachs, Iltis) fanden, die zum Essen teilweise kaum geeignet waren (wie Wolf oder Wiesel, deren Fleisch als ungenießbar gilt) und die offenbar wegen ihres Felles gejagt wurden. Kleinere Tiere haben ein dichteres Fell, das auch besser wärmt. Auerochse, Hirsch und Bären lieferten dagegen große Häute, in die sich die Menschen einwickeln konnten, die aber nicht so stark wärmten.

Man vermutet, dass die HN nur Fell und Leder von großen Tieren trugen, während der HS auf diese großen Felle noch die dichteren Felle von kleineren Tieren nähte, was eine viel bessere thermische Isolation bewirkte – einen hervorragenden Kälteschutz. Dies spielte eine wichtige Rolle, wenn man in der Kältsteppe lange auf der Lauer liegen musste, z.B. bei der Jagd. Zur Zeit der letzten HN fiel die Temperatur auf unter – 20 Grad; seine Kleidung bestand wohl nur aus groben Fell- und Lederstücken. Aus jener Zeit kennt man aber auch vom HN Werkzeuge zur Herstellung von Kleidung (z.B. Schaber zur Bearbeitung des Leders); es fehlen aber meist Steinklingen zum Schneiden von Häuten sowie Ahlen zum Stechen von Löchern und Zusammennähen.

Windkälte ist noch kritischer als kalte Lufttemperatur. Locker sitzende Kleidung (wie Umhänge) schützte vor eisigen Winden viel weniger effektiv als die aufwendige Kleidung des HS. In Abri du Maras (Südfrankreich) fand man neben HN-Werkzeugen pflanzliche Fasern von 0,7 mm Länge, deren Fäden ineinander verdreht waren, wodurch eine Art Zwirn entstand, womit aber vermutlich Steinspitzen an Holzschäfte gebunden wurden. Ob der HN auch Fellstücke aneinander nähte, ist unbekannt.

Vor 30000 Jahren wurde dagegen in Sungir (=Sunghir) (Russland) ein ca. 50 Jahre alter HS im Prunkornat bestattet – 2000 Perlen aus Mammutelfenbein waren auf die Kleidung genäht. Dafür reichten einfache Ahlen nicht aus; man benötigte dazu Nadeln mit Öhr.

Es sieht daher so aus, dass die HN dem HS nicht oder kaum bei der Herstellung von Stein- und Holzgeräten oder beim Feuermachen unterlegen waren, aber vor allem bei der Herstellung von Kleidung. Dies erklärt auch, warum der HN die Gebiete im Süden Europas bevorzugte (BdW 10/18: 36). (Eigene Anmerkung: fehlte ihnen aufgrund ihrer vom HS abweichenden Jagdtechnik womöglich auch die Fähigkeit, kleine Tiere in den für die Herstellung gut wärmender Kleidung benötigten Mengen erfolgreich zu jagen?).

Stand der Aussterbediskussion 2005 (Bild der Wiss., 6/2005 S. 16 ff.):

Die Neandertaler waren nicht so kälterestistent wie bisher angenommen; sie waren etwa genauso kälterestistent und wärmeliebend wie die ersten modernen HSS Europas und scheinen sogar ein wärmeres Klima bevorzugt zu haben als der europäische HSS! Der HN ertrug

Umgebungstemperaturen bis + 8 Grad ohne auszukühlen (früher moderner HSS: 10,5 Grad). Unterhalb von 27,3 Grad (früher moderner HSS: 28,2 Grad) musste der Körper mittels Nahrungskalorien „aufgeheizt“ werden; diese Unterschiede sind zu klein, als dass man daraus auf markante Vorteile des HN über den HSS in der kaltzeitlichen Umwelt schließen könnte.

Neuere Untersuchungen ergaben, dass in den Kaltphasen die HN-Bevölkerung drastisch abnahm; ein weiteres Indiz, dass der HN an milderes Klima angepasst war. Schon während des ersten großen Kältemaximums vor 65000 J starben die HN in Zentraleuropa nördlich der Alpen aus, nur wenige überlebten im milden Süden (Mittelitalien, Südfrankreich, Iberische Halbinsel).

Vor 59000 – 44000 J herrschte eine lange stabile Warmphase, in der die überlebenden HN von Süden aus entlang der großen Flusssysteme wieder nach Norden expandierten (bis Norddeutschland).

Zwischen 43000 und 34000 J wurde es zunehmend kühler, die HN zogen sich in mildere Regionen zurück: Ardennen, S-, SW-Frankreich, Iberische Halbinsel, Ukraine, Krim. Zu Beginn dieser Periode traten aber auch die ersten Aurignacien-Menschen am Ostrand Europas auf; sie bevorzugten denselben Lebensraum wie die HN. Erste Kunstwerke: Statuetten aus Mammut-Elfenbein, erste Flöten (Schwäbische Alb: Geißenklösterle, mindestens 40000 J. alt)

Den nächsten Kälteeinbruch, der vor 38000 J begann, aber sich besonders zwischen 33000 und 29000 J verschlechterte, überstanden weder die HN noch die Aurignacien-HSS; erst die Gravettien-HSS (< 30000 J) waren der subarktischen Umwelt gewachsen. Die letzten HN sind auf zwei voneinander isolierte Refugien reduziert (Südfrankreich/Iberische Halbinsel; nordöstliche Schwarzmeerregion). Auch die Aurignacien-Menschen ziehen sich nach kurzer Blüte nach SW-Frankreich und in die russische Ebene zurück und verschwinden dann ebenfalls – wie die HN – komplett. Nach dem Verschwinden der Aurignacien-Menschen tritt eine neue Kultur, das Gravettien auf, wahrscheinlich entstanden aus Aurignacien-Siedlungsplätzen in Tschechien. Im Gegensatz zum HN und Aurignacien kommen die Gravettien-Menschen gut mit der Kältesteppe zurecht; wahrscheinlich hatten sie neue Jagdstrategien mit Sommer- und Winterlagern entwickelt und folgten den Wanderungen von Rentier und Mammut bis ins subarktische Russland. Nicht die HN waren extrem kälteadaptiert, sondern die Gravettien-Menschen!

Zwischen 28000 und 22000 J nahmen die Gravettien-Siedlungsplätze stark zu; erst nach (!) dem letzten Kältemaximum vor 22000 J dünnte auch diese Bevölkerung aus. Dieses letzte Kältemaximum selbst kann die HN aber nicht mehr betroffen haben, denn sie waren schon 7000 J zuvor erloschen.

Somit führte der extreme Klimastress, der vor 38000 J begann und sich vor 30000 Jahre verschärfte, zunächst die letzten HN in den Abgrund (sofern damals überhaupt noch HN gelebt haben, was inzwischen sehr fraglich ist), aber auch der größte Teil der Aurignacien-HSS (also die erste Welle moderner Zuwanderer) fiel dem extremen Klima zum Opfer.

Das Problem der Epoche vor ca. 30000 J lag dabei nicht in den Jahresdurchschnittstemperaturen, auch nicht in den absoluten Tiefsttemperaturen, sondern im raschen Wechsel von Wärme- und Kaltphasen in den Dansgaard-Oeschger-Oszillationen vor 38000 bis 28000 J mit über 25 starken Schwankungen kurz hintereinander, wobei innerhalb weniger Jahrzehnte die Jahresdurchschnittstemperaturen um bis zu 7 Grad schwankten. Diese raschen Wechsel erforderten sehr schnelle Anpassungen an das neue Klima, die Vegetation und die Fauna. Die gesamte Ökosphäre Europas nördlich der Alpen verarmte massiv; die Biomasse wurde insgesamt reduziert. In Kältephasen wurde der Wald nach Süden abgedrängt, subarktische Tundra breitete sich aus; kaum

hatte sich die Tierwelt wieder in Zahl und Artzusammensetzung an die neue Situation angepasst, lief derselbe Prozess in Gegenrichtung ab. Typische waldbewohnende Großsäuger wie Waldelefanten (*Elephas antiquus*), Waldnashorn (*Stephanorhinus kirchbergensis*) starben aus, ebenso der HN und der größte Teil der Aurignacien-Menschen. Es ist sogar wahrscheinlich, dass der HN schon zuvor in jeder großen Vereisung in Europa – außerhalb der Refugien - erloschen ist und dann aus Refugien neu einwanderte. Dass eine Rekolonisation aus den HN-Refugien in Spanien und der Krim zuletzt nicht mehr erfolgt ist, könnte dagegen am HSS gelegen haben in Form des sog. Konkurrenzausschlusses: wenn zwei Arten in einem Ökosystem auf Dauer dieselbe ökologische Nische besetzen, und beide in ihren Bedürfnissen ähnlich sind und auf dieselben, begrenzten Ressourcen angewiesen sind, wird eine der beiden Arten aussterben, wobei das größere Nahrungsspektrum dem HSS einen Vorteil verschafft haben könnte. Das Verschwinden der HN in den Refugien beruht danach auf Verdrängung durch Konkurrenzausschluss.

Auch heute finden solche Prozesse noch bei Jäger-Sammler-Kulturen statt (z.B. Datog zulasten der Hadza heutzutage in Afrika; Pama-Nyungan-Leute vor 6000 J in Australien); auffällig ist jeweils das größere Know-how der Einwanderer, mehr Nahrungsquellen zu erschließen als die Eingesessenen. So nutzten die Pama-Nyungan-Leute in Australien erstmals Gras- und Baumsamen, u.a. Cycadeensamen. Ein Volk, das mit neuen Ideen mehr Nahrungsquellen erschließen kann als die Eingeborenen, wird letztere bald überflügeln. Sie eroberten fast ganz Australien und verdrängten ihre Vorgänger.

HN und HSS hielten sich in gleichen Gegenden (stark gegliedertes Hügelland aus Flusstälern und benachbarten Grasebenen) auf, konkurrierten um dasselbe Großwild, besonders die großen Pflanzenfresser des Graslands wie Pferde, wie Knochenfunde beweisen, wobei Unterschiede in der Jagdmethode nicht auszumachen waren --- klassische Bedingungen für einen Konkurrenzausschluss. Dennoch nutzten die HSS die Tierressourcen besser: an Fundstellen der HSS (Aurignacien) sind ab ca. 32000 J immer mehr Knochen von kleinen Tieren wie Hasen und Rebhühnern zu finden; es ist aufwendig, diesen Tieren nachzustellen und setzt ausgefeiltere Fangmethoden wie Fallen und Netze voraus. Dieses Kleingetier bietet aber einen Überlebensvorteil in Zeiten, wenn Großwild ausbleibt. Das breitere Nahrungsspektrum dürfte den HSS auch erlaubt haben, in bisher unbesiedelte Gebiete vorzudringen wie die von den HN gemiedene nordeuropäische Tiefebene.

Bemühungen der HN, sich den HSS anzuschließen, könnten aus denselben Gründen gescheitert sein wie heute bei den Hadza, die sich den Datog anschließen wollen: sie blieben verachtete Fremde ohne Unterstützung der alten Gruppe. Verharrten sie dagegen in ihrem alten Leben und ihrer alten Gruppe, verhungerten sie mangels Großwild, dessen Jagd ihre Welt gewesen war.

Chatelperronien-Problem: inzwischen an über 100 Fundplätzen in Frankreich und Nordspanien (in Frankreich etwa von südlich der Loire bis in die Pyrenäen-Gegend) aus dem Zeitraum zwischen 38000 und 30000* J nachgewiesen: kultureller Mix aus althergebrachten Mousterien-Werkzeugen und fortschrittlichen Geräten des Jungpaläolithikums [das Mousterien begann vor ca. 125000 J als typische Feuerstein-Werkzeugkultur der HN; das HSS-assoziierte Aurignacien erreichte vor 33000 J seinen Höhepunkt: neue Produktionsverfahren; materialsparend wurden längliche, schmale Klinge erzeugt; deutlich erweitertes Spektrum an neuen und normierten Geräten; Werkstoffbasis jetzt außer Feuerstein auch Knochen, Geweih, Elfenbein].

Aber auch die HN stellten schon seit ca. 100.000 J immer wieder vereinzelt progressives Gerät aus Feuerstein oder Knochen her (60000 J alte knöcherne Speerspitze aus der Großen Grotte bei Blaubeuren), aber erst vor 38000 – 32000* J blühte das zuvor nur gelegentlich aufblitzende Potential an kultureller Modernität bei den HN wirklich auf.

Mögliche Ursachen hierfür:

- a) Kontakt mit Aurignacien-Menschen, z.B. dass einzelne (fossil nicht überlieferte) HSS an den Chatelperronien-Wohnplätzen lebten und die HN in der Herstellung von verbessertem Werkzeug und Schmuck unterwiesen; diese HSS könnten z.B. von den eigenen Clans Verstoßene oder isolierte Überlebende nach Hungerwintern sein. Echte Mischkulturen dürfte es aber nicht gegeben haben. Allerdings hat man bisher in West- und Südfrankreich keine Skelette des HSS gefunden, die älter als 33000 J sind, während das Chatelperronien dort schon vor 38000 J begann.
- b) ohne direkten Kontakt: die HN fanden ein verlassenes Lager des HSS mit dessen Hinterlassenschaften;
- c) HN-Clans könnten sich durch Frauenraub mit den Aurignacien-Menschen gemischt haben. Es dürfte in Europa vor 35000 J* ein Mosaik aus getrennt lebenden Gruppen der beiden Kulturen bestanden haben; vielleicht tauschte man mal was aus, stahl etwas oder raubte ein Mädchen (wie zwischen weißen Siedlern und Indianern in Nordamerika), aber es gab kein Miteinander.
- d) HSS-Handlungsreisende versorgten die HN mit Schmuck und Klingen; hiergegen spricht, dass erst seit ca. 6000 J ein Feuersteinhandel quer durch Europa zweifelsfrei nachweisbar ist, aber es gibt auch keine anderen validen Gegenargumente.
- e) als am wahrscheinlichsten gilt aber, dass die HN innovativ genug waren, aus eigener Kraft das Chatelperronien zu entwickeln, und zwar ohne den Kontakt zum HSS.

* Diese Daten müssen neuerdings als fraglich („zu jung“ angesehen werden). Mousterian noch in der Gorham-Höhle von Gibraltar (28000 RCJ BP) und Byzovaya (28500 RCJ BP = 31000 – 34000 Kalenderjahre). Selbst wenn man die RC-Daten von Gorham und Byzovaya als korrekt akzeptiert und das Mousterian an beiden Orten vom HN produziert wurde, würde dies ja nach Kalibrierung der RC-Daten bedeuten, dass die letzten HN vor 33500 bis 34000 Kalenderjahren gelebt haben könnten, im günstigsten Fall vor 30000 bis 31000 Jahren (mit der Option, in Gorham möglicherweise auch noch länger, da vereinzelte RC-Daten aus Gorham jünger sind als das Cluster um 28000 RCJ).

Allerdings werden die jungen Daten für Gorham neuerdings auch infrage gestellt (vgl. Heliyon; 3(11): e00435). Gesichert ist, dass die HN noch vor maximal 37100 Jahren (oder jünger) in der Cueva Anton lebten, und aus Nordostitalien (Riparo Mezzana) wurde im Jahr 2012 ein HN-Unterkiefer mit einigen HS-Merkmalen (mtDNA aber neandertalid) auf 34500 ± 655 Jahre datiert (s.u.). Wenn man also Gorham (und Byzovaya in Russland) ignoriert, hat der HN noch bis vor mindestens 37100 Jahren in Südspanien und bis vor mindestens 35000 Jahren in Italien gelebt, eventuell auch darüber hinaus.

Hinweis: die neuen Erkenntnisse, dass der HSS schon viel früher Westeuropa erreicht hat (Kents Cavern, England: 42000 – 43000 Kalenderjahre, Spanne: 44200 – 41500 Jahre, naA aber nur 42500 – 40500 Jahre) als bisher angenommen, machen einen wie auch immer gearteten Einfluss des HSS in Bezug auf das Chatelperronien wahrscheinlicher!

Koexistenz Neandertaler/Cro-Magnon: Zusammenfassung des Kenntnisstandes 2001 (Sci. 291, 1725):

Es sieht neuerdings so aus, dass die Neandertaler nicht in einem „Blitzkrieg-Szenario“ von den modernen Menschen vernichtet wurden, sondern zumindest in manchen Regionen über längere Zeit eine Koexistenz bestand, die beide Seiten (!) zur kulturellen Weiterentwicklung beflügelte. Es gab genug Platz in Europa für beide Gruppen, und eine zunehmende Konkurrenz konnte erst aufkommen, als sich die Klimabedingungen verschlechterten. Zwar zogen sich die Neandertaler schließlich in Rückzugsgebiete in Süditalien, Griechenland, Iberia, Balkan und Kaukasus zurück, dies könnte aber auch klimatische Gründe gehabt haben.

Kulturell übertrafen die Cro-Magnon zwar rasch die HN; erstere produzierten Knochennadeln, Speerspitzen mit Widerhaken, schnitzten Tiere aus Elfenbein, produzierten vielerlei Schmuck und fertigten Höhlenmalerei; die HN produzierten weiterhin einfachere Werkzeuge, d.h. der Einfluss der Cro-Magnon auf die HN war – die Länge der Kontaktzeit berücksichtigt – relativ gering. Beide Gruppen behielten ihre kulturelle Identität für Jahrtausende.

Ursprünglich verhielten sich die modernen Menschen nicht anders als die HN, wie die Funde von Qafzeh und Skhul (92000 J., Israel) für HS und Kebara (ca. 50000 J., nur 100 m von Skhul entfernt!) für HN beweisen: sie benutzten dieselben Werkzeuge, jagten dieselben Tiere (Wildrinder, Rehe), nutzten dieselben Kleintiere und Pflanzen, beerdigten ihre Toten. Vor 45000 J. begannen dann die HS in der Levante, ihre Werkzeuge weiter und feiner zu bearbeiten, um sie auf die Spitze von Speeren zu setzen; Perlen erschienen vor 42000 J. in Afrika und der Südosttürkei. Möglicherweise breiteten sich diese levantinischen HS (mit diesen neuen Fähigkeiten) dann weiter nach Europa aus, brachten diese neuen Techniken mit und verfeinerten sie in Europa. Ab ca. 44000 J., mit dem Einwandern des HS aus Westasien, beginnt in Europa eine kulturelle Explosion mit einer großen Anzahl von „Übergangskulturen“, die aber nicht nur dem HSS zuzusprechen sind (wie das Aurignacien), sondern auch dem HN (Chatelperronien).

Da die Übergangstechnologien alle zeitlich nahe mit dem Einwandern des HS auftreten, könnte der Impuls für diese kulturelle Weiterentwicklung von dem Kontakt des HN mit dem HS ausgehen – sei es als Kopieren, eine subtilere Imitation oder nur die Nutzung bisher brachliegender Fähigkeiten des HN in der Konkurrenzsituation mit dem HS. Beispiele für solche Übergangstechnologien sind das Chatelperronien (s. dort; nach neueren Datierungen 44400 – 40250 BP: Sci. 333: 623) in Frankreich, aber auch in anderen Gebieten entwickelten sich eigene Übergangskulturen, indem die HN mit moderneren Werkzeugen und Verhaltensweisen experimentierten (z.B. in Italien, Griechenland, Mitteleuropa). Allein aus Mitteleuropa sind 20 verschiedene Technologien bekannt aus der Zeit zwischen 45000 und 30000 J, wobei man aber nicht direkt beweisen kann, ob sie auf den HN oder HS zurückgehen. 45000 J. alte Werkzeuge aus Moravien (Bohunician-Kultur) wurden wegen der mousterian-artigen Herstellungsweise früher als HN-assoziiert angesehen, neuerdings aber dem HS zugeordnet. Die Hersteller der Szeletian-Kultur (Ungarn, Slowakei) waren dagegen vermutlich HN, die Kontakt mit dem Aurignacien erfahren hatten: Szeletian-Werkzeuge wurden an Aurignacien-Fundstellen in der Slowakei entdeckt, andererseits Aurignacien-Knochenspitzen an Szeletian-Fundstellen. In Norditalien erschien das Aurignacien vor ca. 37000 J; gleichzeitig veränderte sich die Zusammensetzung des Mousterian-Werkzeugkits der HN; die HN verließen Norditalien und wanderten südwärts, wo sich eine weitere Übergangskultur (Uluzzian) etablierte, die wegen ihrer großen Unterschiede zum Aurignacien zunächst auf den HN zurückgeführt wurde, bis im Jahr 2011 von einer Uluzzian-Lokalität in Apulien zwei Milchmolaren des HSS beschrieben wurden, die die Interpretation des Uluzzian grundsätzlich veränderten und damit auch andere bisher dem HN zugeschriebene Übergangskulturen infrage stellten (Nat. 479, 525).

Auf der iberischen Halbinsel erschien das Aurignacien vor 36500 J und koexistierte einige Zeit mit dem Mousterian.

Offen ist, ob der Rückzug der HN aus den ehemaligen Siedlungsgebieten in die südlichen Refugialräume durch den HS ausgelöst wurde oder rein klimatisch bedingt war. Möglicherweise führte die klimatische Verschlechterung dazu, dass die Konkurrenz zwischen den beiden Menschen(arten) zunahm und die HN veranlasst wurden, Veränderungen (der Kultur, der Werkzeuge, aber auch der Siedlungsgebiete) vorzunehmen. Gleichzeitig soll aber auch der HS von dem Kontakt und der Konkurrenz mit dem HN kulturell beflügelt worden sein. Dies erklärt, warum die komplexeste paläolithische Kunst und Kultur vom HS ausgerechnet in Europa entwickelt wurde und nicht auf anderen Kontinenten, die der HS sogar teilweise schon früher erreicht hatte.

Das Erlöschen des HN ist damit nicht die Folge eines „Blitzkrieges“; klimatische Faktoren müssen eine wichtige Rolle gespielt haben. Als das Klima deutlich schlechter wurde, konnten schon subtile Vorteile des HS (z.B. bessere Sprache, bessere abstrahierende Fähigkeiten, kürzere Zeiten bis zur Fortpflanzungsreife, daher effektivere Fortpflanzung usw., höhere Fortpflanzungsraten, geringere Kindersterblichkeit; ? Inzuchtprobleme in kleinen isolierten HN-Restpopulationen) für den Unterschied zwischen Überleben und Aussterben verantwortlich sein, sofern die HN überhaupt „ausgestorben“ sind. Selbst wenn sie sich mit den modernen Menschen lokal doch fortpflanzten und in diesem Sinne nicht wirklich ausstarben, wären ihre Merkmale im Laufe der Zeit weitestgehend erloschen, weil die Populationsstärke des HSS viel größer war und sich daher morphologisch stärker durchprägte.

Zusammenfassender Kenntnisstand zu den Gründen des Aussterbens des Neandertalers (Spektr. Wiss. 11/09, 69):

Multifaktorielles Modell mit Zusammentreffen verschiedener Ursachen:

- a) Klimaveränderungen, wobei nicht die Abkühlung an sich das zentrale Problem war (der HN hatte schon mehrere Eiszeiten überstanden), sondern die Instabilität des Klimas mit den starken Oszillationen, so dass sich im Laufe eines Lebens die Landschaft völlig verändern konnte; Wälder wurden zu baumlosen Graslandschaften. Die raschen Schwankungen ließen nicht genügend Zeit, damit sich die Population nach Klimakrisen wieder erholen konnte.
- b) Infolge der Klimainstabilität zerfällt die Population in isolierte Untergruppen in Westeuropa, Südeuropa und Westasien (mtDNA-Studien)
- c) In der Ernährung waren die HN weitgehend auf Großtiere fixiert, die immer seltener wurden. Die Analyse von Isotopen aus HN-Knochen ergab, dass diese weitgehend von Großsäugern lebten, während der HSS ein breiteres Nahrungsspektrum aufwies. (Ausnahme aber z.B. in Südspanien, wo Vögel, Fische, Robben, Delphine, Kaninchen, Schalentiere genutzt wurden). „Die HN machten alles auf ihre typische Weise, und das war genug, solange sie nicht mit den modernen Menschen in Konkurrenz treten mussten.“ Dies könnte auch erklären, weshalb die HN in der Höhle „Hohle Fels“ mit weniger Werkzeugtypen zurechtkamen als kurze Zeit später der HSS, obwohl sie im Wesentlichen die gleichen Tätigkeiten in der Höhle ausführten. Sie kamen offenbar auch ohne die „modernen“ Gerätschaften zurecht („um eine Grapefruit zu essen, braucht man keinen Grapefruitlöffel“).
- d) Der HN benötigte aufgrund seines Körperbaus 32 % mehr Energie für die Fortbewegung als der HSS; insgesamt 100 bis 350 cal/d Mehrbedarf gegenüber HSS im gleichen Klima. Der HSS nutzte also seine Nahrung effizienter.

e) plötzliche Zunahme der Lebenserwartung des HSS vor 30000 Jahren (Grund unbekannt), dadurch längere Fortpflanzungsfähigkeit, aber vor allem auch verbesserte soziale Netzwerke, Wissenstransfer, Weitergabe von Kenntnissen. Beim kurzlebigeren HN gingen Kenntnisse dagegen häufig wieder verloren.

f) Die Kluft im Verhalten zwischen HN und HSS war relativ klein*, aber angesichts der instabilen Klimabedingungen und der Konkurrenz zwischen den beiden Menschengruppen könnten schon kleine Vorteile von großer Bedeutung gewesen sein. So nutzte der HSS im Gegensatz zum HN Nadeln (genähte Kleidung und Zelte boten besseren Schutz gegen Kälte) und vollzog im Gegensatz zum HN Arbeitsteilung (Männer jagten, Frauen sammelten Früchte, Nüsse). HN konzentrierten sich dagegen auf große Tiere, Frauen und Kinder mussten sich an der Jagd beteiligen (z.B. bei der Treibjagd). Der HSS konnte dagegen die Kinder besser ernähren und schützen, so dass seine Population auf Kosten der HN wuchs.

g) Nach Zersplitterung der HN-Population waren das weitere Schicksal und die Gründe für das Aussterben regional unterschiedlich; ggf. kamen Krankheiten und Inzucht hinzu.

*Indizien für modernes Verhalten beim HN (Spektr. Wiss. 11/09, 72):

häufig: Farben

gelegentlich: rituelle Bestattungen, Mikrolithe, Knochenwerkzeuge, Klingen,
Nutzung des Meeres, Vogeljagd

unsicher: Kunst, Schmuck*, Handel über große Distanzen

fehlt: Pfeilspitzen, Nadeln, Arbeitsteilung

(* nachdem ca. 50000 Jahre alte am Umbo perforierte Muschelschalen, 60 km von der Küste entfernt, mit Pigment gefärbt, gefunden wurden, ist „Schmuck“ in die Kategorie „gelegentlich“ hochzugruppieren)

Im Jahr 2016 wurden Modellrechnungen vorgelegt, die zeigten, dass die kulturelle Überlegenheit einer kleinen Gruppe von Invasoren in ein HN-Gebiet dazu führen konnte, dass die HN-Population allmählich durch Wettbewerbsnachteile erlosch, ohne dafür Infektionskrankheiten usw. als Ursache annehmen zu müssen. Der Effekt war besonders ausgeprägt, wenn das Bevölkerungswachstum der Invasoren relativ schnell erfolgte, in Relation zu kulturellen Veränderungen/Anpassungen bei den HN (PNAS 113: 2134).

Korrelation des Aussterbens des HN und Ausbreitung des HS in Europa mit Klimadaten aus Rumänien (PNAS 115: 9116)

In einer Studie aus dem Jahr 2018 wiesen Klimadaten aus Rumänien (aus Untersuchungen von Stalagmiten in Höhlen) darauf hin, dass es vor 44000 J (GS 12; GS = Grönland Stadial) und 40800 J (GS 10) zwei starke Kälteeinbrüche (besonders ausgeprägt in Mittel-/Osteuropa) gab; der erste dauerte 1000 Jahre und der zweite 600 Jahre. Die Temperaturen sanken um bis zu 10 Grad, außerdem herrschte starke Trockenheit. Landschaft und Nahrungsangebot veränderten sich, der Wald ging zurück und wurde durch tundrenähnliche Graslandschaft ersetzt. Genau in diesen Kälte- und Trockenperioden ging sowohl im Donau-Tal wie in Frankreich die Häufigkeit von Knochenfossilien von HN sowie HN-Werkzeugen deutlich zurück, was darauf deutet, dass die Population der HN extrem schrumpfte. Die dann weitgehend oder komplett entvölkerten Gebiete

wurden anschließend vom HS besiedelt; dieser könnte evtl. von besseren Jagdtechniken profitiert haben. In Westeuropa dominierte in den Kaltphasen (Stadialen) das Rentier als Jagdwild (in den wärmeren Phasen wurden eher Bovinae bejagt).

Im GS 12 und 10 reichte der Permafrost bis in die obere Donauregion und die östlichen Karpaten. Abkühlung und Trockenheit erfolgten dabei in Mitteleuropa sehr schnell innerhalb weniger Jahrzehnte. Dies erschwerte die Anpassung oder rechtzeitiges Migrieren in passendere Lebensräume.

Sterile Fundhorizonte in verschiedenen Gegenden Mitteleuropas korrelieren zeitlich mit GS 12 und GS 10. In Geissenklösterle liegt eine fast sterile Schicht zwischen Mousterian und Aurignacien; diese Schicht wird auf etwa 42,9 – 42,1 TA datiert. In der Sesselfelsgrötte besteht eine völlig sterile Schicht zwischen zwei Mousterian-Horizonten (45,8 – 44,3 TA und 42,2 – 40,5 TA); diese Gegend wurde also vom HN nach dem GS 12 wiederbesiedelt. Beide Fundstellen zählen zur oberen Donau.

Auch für die Hohle Fels-Höhle wird eine sterile Schicht zwischen HN und HS berichtet. Untersuchungen der Tierfossilien und Pflanzenpollen zeigten, dass das Klima nicht abrupt, aber langsam kälter wurde und sich schließlich eine arktische Umwelt entwickelte. Als der HN die Region besiedelte, gab es ausgedehnte Wälder, Flüsse, Teiche, Wiesen und Feuchtwiesen; mit zunehmender Abkühlung entwickelte sich daraus eine karge Tundra. Diese allmähliche Abkühlung (und kein plötzlicher Klima-Event) dürften dazu geführt haben, dass die HN die Region des Ach-Tals deutlich vor Ankunft des HS verließen. Aurignacien ist in Hohle Fels ab 41,7 – 39 TA (kal.BP) nachweisbar (der mögliche Maximalwert liegt aber bei 44,0 TA) (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215172>).

In der mittleren Donauregion finden sich die letzten Hinweise auf HN bei ca. 45 TA, d.h. kurz vor GS 12, während sich direkt nach GS 12 zwei Aurignacien-Fundplätze finden (Keilberg-Kirche, 43,6 – 41,7 TA; Pes-kö: 43,8 – 41,2 TA).

Dies spricht (mit Ausnahme des Altmühltals) für eine Entvölkerung des oberen und mittleren Donaubegebietes durch HN während GS 12 und eine Neubesiedlung mit Trägern des Aurignacien direkt nach Ende des GS 12.

Eine ähnliche Situation und Assoziation mit GS 12 findet sich in Norditalien, allerdings sind die Datierungen dort nicht so eindeutig. GS 12 geht in Italien mit dem Übergang vom Mousterian zum archaischen Uluzzian und dann zum entwickelten Uluzzian einher, in Westeuropa mit dem Übergang vom Mousterian zum Chatelperronian. In Westeuropa war der Einfluss des GS 12 aber insgesamt weniger gravierend als weiter im Osten.

Sterile oder fast sterile Horizonte finden sich dann erneut im Zusammenhang mit GS 10. Zu jener Zeit verschwand der HN in Westeuropa. In diese Zeit fällt auch das Chatelperronian (mit geringer Artefaktdichte). In Horizonten oberhalb des GS 10 findet sich dann nur noch Aurignacien als Ausdruck der Expansion des HS in Europa (oder Neubesiedlung durch HS in Europa), jetzt aber unter Bedingungen stärkerer Trockenheit als vor GS 10.

Im Bereich der Pyrenäen finden sich auch noch sterile Schichten im zeitlichen Zusammenhang mit GS 11; sie trennen dort Chatelperronian vom (Proto-)Aurignacien. Auch GS 11 ging mit Abkühlung und Trockenheit in Europa einher; in den rumänischen Stalagmiten ließ sich dies aber nicht nachweisen.

Man vermutet, dass die HN während Kälte und Trockenheit Probleme mit der Nahrungsbeschaffung hatten; im offenen Grasland waren sie auf das Fleisch von terrestrischen Tieren angewiesen, während HS auch Pflanzen sowie Nahrung aus Gewässern nutzten. Die sterilen Schichten sprechen gegen einen direkten Ersatz der HN durch HS (bzw. gegen direkten Wettbewerb), stattdessen für eine erhöhte Empfindlichkeit des HN gegenüber Trockenheit und Kälte in der offenen Landschaft. In der mittleren und oberen Donauregion starben die HN schon im GS 12 fast komplett aus (Ausnahme: Altmühltal). Der HS kam mit der expandierenden Steppe in Mitteleuropa besser zurecht. Dasselbe Szenario wiederholte sich dann im GS 10 in Westeuropa. Der Grund für diese zeitliche Verzögerung mag darin liegen, dass GS 12 im Westen nicht so dramatische Auswirkungen hatte wie in Mittel- und Osteuropa.

Weniger klar ist, ob GS 13 vor ca. 47 – 48 TA ähnliche Effekte hatte und die HN dezimierte und damit die Einwanderung von HS in Europa getriggert haben könnte (Steinwerkzeuge des Bohunician in Morawien/Mähren). Die Abkühlung in Mittel- und Osteuropa war damals nicht so ausgeprägt wie in den späteren Stadien, und ausgeprägte Trockenheit herrschte nur viel weiter im Südosten Europas (Ägäis) und in der Levante. In Mähren und weiter östlich kam es während des Interstadials GI12 (GI = Grönland Interstadial) offenbar zu unmittelbarer Nähe der HN (Szeletian) und HS (Bohunician). Entsprechendes gilt für das Interstadial GI11-10 für die obere Donau (Sesselfelsgrötte, Keilberg-Kirche: Mousterian und Aurignacien) und die mittlere Donau (Szeletian und Aurignacien) (Szeleta Höhle und Pes-kö Höhle). In diese Zeit fällt auch die lokale Kreuzung zwischen HN und HS (vor sechs Generationen), dokumentiert durch den Fund in der Oase-Höhle.

Die betreffende HS-Linie von Oase konnte sich aber offenbar in Europa nicht halten und wurde zweimal hintereinander durch neue HS-Linien ersetzt, die eine viel frühere Einkreuzung von HN erfahren hatten: Zunächst die Linie des Menschen von Goyet (Belgien), ca 35 TA alt und mit spätem Aurignacien vergesellschaftet (zeitgleich mit GI7). Dieser Wiederbesiedlung war ein 4000 Jahre anhaltendes kaltes Intervall (GS10-9), das nur von einem kurzen Interstadial (GI9, 250 Jahre) unterbrochen war, vorausgegangen.

Es folgte ein ausgeprägtes, kaltes, 1000 Jahre anhaltendes Stadial GS 7; anschließend dominierte dann ein genetisch anderer Zweig des HS vor ca. 34000 Jahren Europa, der Träger des Gravettian. Auch die Gravettian-Menschen besiedelten Europa in einer Phase mit sehr geringer Bevölkerungsdichte.

Damit zeichnet sich ein Entvölkerungs- und Wiederbesiedlungsszenario im Zusammenhang mit langen und/oder klimatisch sehr extremen Stadien, d.h. Kälte-/Trockenheits-Phasen und damit verbundenen Expansionen von Steppen in Europa ab:

GS 13 (48000 - 47000 BP): Auswirkungen auf HN unklar, Triggerfaktor für Einwanderung des HS in Europa? Nicht so kalt und trocken wie nachfolgende Stadien.

Anschließend Koexistenz von HN und HS im Umfeld von Mähren und weiter östlich (Bohunician / Szeletian)

GS 12 (44000 BP, 1000 J anhaltend): fast komplettes Erlöschen des HN an der mittleren und oberen Donau (Ausnahme: Altmühltal) und wohl auch in Norditalien. Nach sterilen oder fast-sterilen Schichten folgt Aurignacien bzw. in Norditalien zunächst archaisches Uluzzian.

In Frankreich findet sich während des GS 12 der Übergang vom Mousterian zum Chatelperronian; die Auswirkungen des GS 12 waren im Westen nicht so gravierend wie weiter östlich.

Besiedlung im oberen und mittleren Donaugebiet durch HS direkt nach GS 12. HN nach dem GS 12 innerhalb des Donaugebietes nur noch im Altmühltal nachweisbar.

GS 11 trennt Chatelperronian vom Proto-Aurignacien im Pyrenäen-Gebiet (in Rumänien ist GS 11 nicht nachweisbar)

GS 10 (40800 BP, 600 Jahre anhaltend): Erlöschen des HN in Westeuropa; In der Grotte-du-Renne vorübergehende Chatelperronian-Besiedlung (in einer Schicht mit insgesamt geringer Artefaktdichte).

Auch der Mischling von Oase fällt in diese Zeit (die betreffende HS-Linie stirbt in Europa aber offenbar wieder aus)

Oberhalb GS 10 nur noch HS

GS 10 bis GS 9: 4000 Jahre Kälte und Trockenheit (nur durch ein Interstadial von 250 Jahren Dauer unterbrochen)

35 TA, Goyet/Belgien: spätes Aurignacien; genetisch eigenständige HS-Linie im Vergleich mit Oase

GS 7: 1000 Jahre Kälte und Trockenheit

34 TA: Gravettian (neue, eigenständige genetische Linie im Vergleich mit Goyet)

(Hinweis: die Arbeit erwähnt und diskutiert nicht die Frage eines eventuellen längeren Überlebens des HN in Refugien wie Spanien oder Kroatien über das GS 10 hinaus.

Sie diskutiert auch nicht eine mögliche Rolle des Ausbruchs der Phlegräischen Felder bei Neapel vor 39300 Jahren – eines von ca. 20 Supervulkanen weltweit. In der betroffenen Region sollen nach dem Ausbruch keinerlei Hinterlassenschaften des HN mehr gefunden worden sein, während der HS in der verwüsteten Region überlebte. Dabei sollen weitreichende soziale Netzwerke eine Rolle gespielt haben; so finden sich Werkzeuge aus Feuersteinen, die aus mehreren hundert Kilometer Entfernung stammen. Die sozialen Netzwerke machten es einfacher, auch schwere regionale Katastrophen zu überstehen) (www.antropus.de).

Bei der Überlegenheit des HS gegenüber dem HN mag auch eine Rolle spielen, dass der HSS ab dem Proto-Aurignacien in Europa schon Wurfspieße mit filigranen Steinspitzen nutzte, die der HN nicht kannte. Diese tauchen in Europa übrigens 3000 Jahre früher auf als in der Levante (dort: Ahmarian Industrie), was Anlass zu der Hypothese gab, dass die ersten Europäer nicht direkt (über die Levante) aus Afrika kamen, sondern über Asien nach Europa (www.antropus.de).

Rolle der Lebenserwartung und Großeltern (nach R. CASPARI, Spektr. Wiss. 4/2012, 24):

Erst im Rahmen des oberpaläolithischen Übergangs wurden die Menschen so alt, dass viele noch die Gelegenheit hatten, Großeltern zu werden. Nach Analysen von Zahndurchbruch und -abnutzung, aber auch Sekundärdentinbildung (nicht-destruierend mittels 3D-Mikrocomputertomographie) war beispielsweise keiner der 77 Krapina-Neandertaler (Kroatien) über 30 Jahre alt, als er starb. Die HN-Vorläufer von Atapuerca starben ebenfalls überwiegend als

Jugendliche oder junge Erwachsene; wenige erreichten das dortige Höchstalter von 35 Jahren. Auch wenn man ein größeres Spektrum von Fossilmaterial verschiedener Fundorte einbezog, bestätigten sich diese Daten.

Und auch wenn man es nicht am absoluten Alter, sondern am relativen Alter (definiert über die Dentition) festmacht, ergab die Analyse von 768 Zahnfossilien der letzten 3 MA, dass es zwischen (a) den Australopithecinen vor 3 bis 1,5 MA, (b) frühen *Homo* zwischen 2 und 0,5 MA (Afrika, Asien, Europa) und (c) den HN zwischen 130000 und >(?)30000 Jahren nur einen leichten Anstieg des durchschnittlichen Sterbealters gab, dagegen einen großen Sprung im späten Paläolithikum (ca. 30000 bis 20000 Jahre alte Fossilien). Das Verhältnis alt : jung stieg dabei um das Fünffache. Bei HN kamen auf 10 jung Verstorbene nur vier Personen, die älter als 30 Jahre wurden; im Jungpaläolithikum kamen dagegen jetzt auf 10 jung Verstorbene 20 ältere Personen, die also potentielle Großeltern waren (wenn man bei einem Alter von 30 Jahren die Untergrenze für die Großelternschaft ansetzt).

Die längere Lebenserwartung trat also nicht zeitgleich mit der Entstehung des modernen Menschen auf, sondern viel später. HSS und HN standen über lange Zeit auf etwa derselben Technologiestufe; beide versuchten sich gelegentlich, aber zunächst nicht nachhaltig, an höheren Kulturstufen.

Aufschlussreich ist die Lebenserwartung der Menschen, die im mittleren Paläolithikum vor 110000 bis 40000 Jahren in dem damals klimatisch am meisten begünstigten Vorderasien lebten: Hier bestanden in der Lebenserwartung zwischen HN und HSS keine deutlichen Unterschiede im Verhältnis der Sterbefälle jung : alt (und damit beim Anteil potentieller Großeltern). Mehr HN erreichten hier unter den günstigeren Lebensbedingungen also ein höheres Alter als in Europa, der HSS hatte aber noch nicht die Lebenserwartung wie später im Jungpaläolithikum. Beide Gruppen glichen sich hier also in der Lebenserwartung an, was gegen rein biologische Gründe als Ursache für Unterschiede in der Lebenserwartung zwischen verschiedenen Populationen und in unterschiedlichen Zeiträumen spricht. Die höhere Lebenserwartung der HN in Vorderasien ist dabei im Vergleich zu den harten Lebensbedingungen in Europa nicht wirklich überraschend; viel erstaunlicher ist, wieso die HSS dann wenig später in Europa trotz (!) der schwierigen Lebensbedingungen in der Eiszeit eine deutlich höhere Lebenserwartung hatten als ihre Vorläufer im mittleren Paläolithikum Vorderasiens (das Verhältnis alt : jung wurde mehr als verdoppelt zwischen dem HSS des mittl. Paläolithikums Vorderasiens und den frühen modernen Europäern).

In Jäger-Sammler-Völkern spielen Großeltern eine wichtige Rolle. Das Vorhandensein von mehr älteren Leuten wirkt sich günstig auf die Lebensumstände aller aus; die Überlebenschancen der Enkel steigen. Großeltern fördern und stärken Beziehungsgeflechte, vermitteln Sachverstand und Erfahrungen sowie technisches Knowhow (z.B. giftige Pflanzen; Wasserstellen bei Dürrezeiten). Wichtige Zusammenhänge werden beim Zusammenleben mehrerer Generationen besser übermittelt. In einem Selbstverstärkungsprozess führte damit die steigende Lebenserwartung zu einem Populationszuwachs. Die Populationsdichte ist aber eine wesentliche Voraussetzung dafür, dass einmal erreichte kulturelle Komplexität überhaupt erhalten bleibt. Gleichzeitig fördert sie Merkmale der Gruppenidentität wie Schmuck, Körperbemalung, Kunst – also Symbolismus, der im jüngeren Paläolithikum geradezu explodierte. Die Populationszunahme förderte auch die menschliche Evolution, weil in einer größeren Bevölkerung auch mehr günstige Mutationen auftreten und sich leichter auf Folgegenerationen ausbreiten können. So ermöglichten diese Mutationen später auch die Anpassung an neue Lebensweisen z.B. in Verbindung mit Landwirtschaft oder klimatisch andersartigen Gebieten - wie z.B. Gene für Hautfarbe oder Verdauungsenzyme (Laktose). Die Großelterngeneration dürfte also im Zentrum der Entstehung von Modernität und modernem Verhalten stehen (nach R. CASPARI, Spektr. Wiss. 4/2012, 24).

Neue Datierungen der letzten europäischen HN (Ultrafiltration) – kein Nachweis in Europa vor < 39000 Jahren (BdW 11/2013, 22)

Die Methode der Ultrafiltration führt zur Elimination von Verunreinigungen „jüngerer“ Kohlenstoffs und verschiebt damit die Altersdatierungen nach hinten. Nach dieser neuen Methode sind alle klar definierbaren HN-Knochenfossilien in Europa mindestens 39000 Jahre alt. Danach muss die Geschichte des HN und der Interaktion mit dem HSS in Europa völlig neu geschrieben werden, wenn man mal davon absieht, dass es auch Forscher gibt, die allen RC-Daten > 30000 Jahren kritisch gegenüber stehen.

Neudatierungen:

Zafaraya-Höhle, Südspanien: 45000 statt 28000 J (HN)

Jarama-Höhle, Nordspanien: 45000 statt 30000 J (HN)

El Sidron-Höhle, Nordspanien: 48400 Jahre (statt 50000 bis 10000 J) (HN)

Saint-Cesaire, Südfrankreich: 42000 bis 40500 Jahre (HN)

Grotte du Renne, Mittelfrankreich (Schmuck): 41000 bis 35500 Jahre (HN)

Kleine Feldhofer-Grotte, Neandertal: 40000 J (HN)

Kalamakia-Höhle, Südgriechenland: 39000 J (HN)

Mezmaiskaya-Höhle, Russland (nördlich Schwarzes Meer): 39000 statt 29000 J (HN)

El Castillo-Höhle (roter Fleck): 40800 Jahre (Urheber unbekannt)

Molodova, Hütte aus Mammutknochen: 44000 Jahre (Urheber unbekannt)

Höhlen der Schwäbischen Alb (Kunstobjekte, Musikinstrumente): 43000 J (Urheber unbekannt)

Grotta del Cavallo (Italien): Milchzahn: 43000 J (HSS)

Kent's Cavern (England): 41000 statt 35000 Jahre (HSS)

Nach den aktuellen Daten ist davon auszugehen, dass die ersten HSS vor 43000 Jahren nach Mittel-/Westeuropa infiltrierte, während die europäische HN-Population vor 39000 Jahren (Ausnahme: südliches Iberia, wo ein Überleben bis mindestens vor 37100, evtl. länger, gesichert ist). Damit verkürzt sich die Zeit der Koexistenz auf 4000 Jahre. Genetische Untersuchungen der letzten HN deuten auf eine sehr geringe genetische Diversität und damit auf eine extrem geringe Populationsdichte; der HN war bereits auf dem Rückzug und nahezu erloschen, als der HSS Europa betrat.

Klimatische Faktoren (wie die Heinrich-Events seit 60000 Jahren, in denen bei einem Basisklima, das schon 6 Grad kälter war als heutzutage, die Temperaturen an den Rändern Europas nochmals um weitere 10 Grad abkühlten) hatten den HN zu diesem Zeitpunkt bereits an den Rand des Aussterbens gebracht. Ursache waren Störungen in den Strömungen des Nordatlantiks. Für Jahrzehnte kühlten sich die Ränder Europas dadurch extrem ab; es war dann im Jahresdurchschnitt 16 Grad kälter als heutzutage – und dies über Jahrzehnte! Viele HN dürften diese Kältephasen nicht überlebt haben; nach dem Heinrich-Event 5 vor 48000 Jahren zeigt sich nur noch extrem wenig genetische Varianz in den westeuropäischen HN – ein Indiz, dass die HN-Population

Westeuropas bereits damals stark geschwächt war. Als der HSS dann einige tausend Jahre später in diese Regionen vorstieß, war der HN „wohl nur noch ein Schatten seiner selbst“.

Untersuchungen der Artverteilung der Tierknochen in Abfallhaufen der Paläolithiker Iberiens zeigten, dass es ab 50000 J immer schwieriger wurde, Großwild zu jagen; der Anteil der Kleintiere nahm zu. Kaninchenknochen treten aber fast ausschließlich an Lagerplätzen des HSS auf, was darauf deuten könnte, dass der HN seine Jagdtechniken nicht umstellen konnte und es daher nicht schaffte, die reichlich vorhandenen Nagetiere als gefahrlos bejagbare Eiweißquelle zu nutzen.

Selbst in den „besten Zeiten“ dürften zwischen Iberischer Halbinsel und Balkan höchstens 50000 HN gelebt haben, vielleicht waren es (in den besten Zeiten !) aber auch nur 20000. Als dann die HSS nach Europa vordrangen, war die Chance, dass sich anatomisch moderne Menschen und HN überhaupt noch begegneten, extrem gering. Verdrängung oder Vernichtung der europäischen HN durch den HSS gelten damit als extrem unwahrscheinlich. Genetische Untersuchungen der letzten HN zeigen auch keinerlei Anzeichen eines genetischen Einflusses des HSS.

Auch die Chronologie der Höhlen in Europa spricht gegen einen unmittelbaren Kontakt zwischen HN und HSS in Europa; zwischen den Besiedlungen durch HN und HSS klafft eine „sterile Schicht“, so in den Felsgrotten der Schwäbischen Alb, aber auch an allen anderen HN-Fundstellen Europas (außer Krim); auf die HN folgt stets eine Besiedlungslücke von mehreren tausend Jahren.

Auch sieht es jetzt nicht mehr danach aus, dass Spanien als Ganzes ein Refugium für die letzten HN war; ganz im Gegenteil, scheinen sie in Spanien eher erloschen zu sein als in Griechenland (Kalamakia, Peloponnes; 39000 J) und Südrussland (Mezmaiskaya; 39000 J). Eine Einschränkung besteht darin, dass nicht alle HN-Knochen datierbar sind, und vor allem bei den HN Südeuropas der Kollagengehalt nicht ideal ist, um C14-Datierungen durchzuführen. Dies löst gewisse Vorbehalte gegenüber den neuen Datierungen aus (inzwischen ist aber gesichert, dass HN in Iberia bis mindestens vor 37100 Jahren überlebt haben, evtl. länger, selbst wenn man die Gorham-Höhle außer Acht lässt. Und ein Unterkiefer aus Nordostitalien mit mtDNA wurde im Jahr 2012 auf 34500 ± 655 Jahre datiert [Riparo Mezzana]).

Anders stellt sich die Situation in der Südukraine (Krim) dar: an den 45 Fundplätzen fehlen die sterilen Schichten zwischen HN- und HSS-Besiedlung; HSS besiedelten Höhlen der HN und umgekehrt (Buran Kaya III): hier finden sich Steingeräte einer jüngeren Kulturstufe unter denen einer älteren Kulturstufe, was dahingehend interpretiert wird, dass die HN die Höhle nach den HSS nutzten. Hier gab es also ein zeitliches Neben- und Nacheinander, anders als in der menschenleeren Mammutsteppe Europas (BdW 11/2013, 22).

Neudatierung von 40 Mousterian-Fundstellen (2014) (Nat. 512; 260 + 306):

Im Jahr 2014 ergab die Neudatierung von 40 europäischen Mousterian-Fundstellen von der Atlantikküste bis zum Schwarzen Meer (keine Fundstellen außerhalb Europas einbezogen) mittels stark verfeinerter RC-Methoden (u.a. Ultrafiltration), dass das Mousterian vor 41030 – 39260 kalibrierten Jahren (95,4 % Konfidenz) in Europa erlosch (genauer: 40800 bis 40000 Jahren bei 68,2 % Konfidenz).

Das Chatelperronien endete exakt in derselben Zeitspanne. Allerdings verschwanden die HN in unterschiedlichen Gebieten zu unterschiedlichen Zeiten; je nach Region überlappten sich HSS und HN für 2600 bis 5400 Jahre – genügend Zeit für Akkulturation, kulturellen Austausch, aber auch

genetische Vermischung (die in Europa aber bei späten HN bisher nie direkt paläogenetisch nachweisbar war, im Gegensatz zum HS in Form des HS von Oase cu Pestera).

Zwischen 45000 und 40000 Jahren bestand in Europa eine mosaikartige Verteilung der beiden Populationen bei sehr geringer Bevölkerungsdichte, und von einer massiven und plötzlichen Einwanderung von HSS in Europa kann in dieser Phase keine Rede sein (möglicherweise fand eine stärkere Einwanderungswelle erst mit den Aurignacien-Menschen statt, und die HSS, die vor den Aurignacien-Menschen Europa besiedelten, waren eher kleine, versprengte Gruppen, u.a. die Uluzzian-Menschen in Süd-/Mittelitalien und Süd-Griechenland oder die HSS der Kent-Höhle in England; d.h. kleinere, womöglich versprengte Pioniergruppen, die nach Europa von Osten aus vorgedrungen waren, gefolgt von einer breiter basierten Einwanderung im Aurignacien?)

In Fumane/Italien schloss sich an das Mousterian vor 44800 – 43950 kalibrierten Jahren direkt das Uluzzian an; in Mochi an der italienisch-französischen Grenze findet sich das Mousterian bis vor 41460 – 40500 Jahren; nach einer Pause ohne Werkzeugnachweis folgt dort direkt das Aurignacien. Auch in Nordspanien hielt sich das Mousterian länger als in Fumane. Vor 40000 Jahren fanden sich der HN dann in Europa nur noch in Frankreich/Nordspanien, abgesehen von der unklaren Situation in Südspanien, für die es aber bisher auch keine zweifelsfreien Belege für ein Überleben > 40000 Jahre gibt. Die Annahme, die HN hätten in Südspanien länger überlebt, beruht lediglich auf Werkzeugfunden, aber es ist keinesfalls sicher, dass alle Mousterian-Fundstellen dem HN zuzuordnen sind, denn in der Levante und Afrika stellten HSS ähnliche Werkzeuge her. (Inzwischen wurden aber HN-Hinterlassenschaften in der Cueva Anton auf maximal 37100 Kalenderjahre datiert, d.h. vor 37100 Jahren lebte der HN noch auf jeden Fall im Süden von Iberia. Danach werden die Daten fraglich; s.u.).

Kritiker wenden ein, dass in den Knochen aus wärmeren Gebieten kein Kollagen erhalten blieb, so dass das Reinigungsverfahren (Ultrafiltration) nicht so gut funktionieren soll. Damit bleibt die Frage nach den letzten HN in Südspanien weiterhin offen – und damit die Frage, ob die HN dort überhaupt länger überlebten als andernorts in Europa. (Nat. 512: 242).

An Stellen, an denen das Chatelperronien nachweisbar ist, folgt es stets dem Mousterian; stellenweise setzt es aber ein, bevor das Mousterian an anderen Stellen verschwindet. Wenn HN sowohl das Mousterian wie das Chatelperronien erschafften, gab es in dieser Übergangszeit erhebliche regionale Kulturunterschiede innerhalb der HN-Population.

Fasst man Chatelperronien und Mousterian zusammen, erloschen die HN in Europa vor 40890 – 39220 Jahren, also kein Unterschied zu den Daten, die man auf Basis des Erlöschen des Mousterian allein generiert.

Beginn und Ende von Chatelperronien fallen aber auch eng mit Beginn und Ende des Uluzzian zusammen – vielleicht doch ein Hinweis auf Akkulturation?

Das Erlöschen des Uluzzian vor 39000 bis 40000 Jahren lässt sich evtl. mit einer Eruption der Phlegräischen Felder bei Neapel vor 39400 Jahren erklären, die aber keine Auswirkungen auf Kulturen weiter westlich in Frankreich gehabt haben dürfte, wo etwa zeitgleich der Chatelperronien verschwand.

Unabhängig von der Frage der Urheberschaft des Chatelperronien überlappten sich die beiden Populationen zeitlich über einige Jahrtausende in Europa, die Populationen des HSS waren zunächst aber räumlich mehr oder weniger begrenzt. Ein rasches Ersetzen der HN-Population

durch HSS hat jedenfalls nicht stattgefunden; über mehrere Jahrtausende bestand ein Mosaik aus räumlich begrenzten Populationen und Kulturen beider Arten in Europa.

Skelettale (anatomische) Hinweise auf einen Genflow zwischen HN und HSS finden sich erst ab 45000 – 35000 Jahren, während nach genetischen Daten der stärkste Genflow vom HN zum HSS vor 77000 bis 114000 Jahren erfolgt sein soll; diese Entkoppelung zwischen genetischen und anatomischen Daten ist erklärungsbedürftig (Nat. 512; 260 + 306).

Für Europa geht man vom HN als Urheber des Mousterian aus (160000 – 40000 J); späte Fundstellen des Mousterian sind Gorham-Höhle (Gibraltar, Schicht IV, angeblich 28 TA alt, möglicherweise teilweise noch jünger, neuerdings aber wieder sehr strittig) und Byzovaya (65. Grad nördlicher Breite, entspricht Island!) im westlichen Vorland des nördlichen Urals; Alter: 28500 RC-Jahre = 31000 – 34000 Kalenderjahre. In beiden Fällen gibt es keine direkten Hinweise auf den Urheber des Mousterian.

Vorläufer des Mousterian in Europa war das Levallois, teilweise als Levallois-Mousterian ins Mousterian integriert.

In Nordafrika geht das Mousterian auf den HS zurück (schon vor 315 TA); in der Levante ist das Mousterian des HN nicht von dem der HS auf Qafzeh-Niveau unterscheidbar. In Nordafrika vom Aterian (145 - 20 TA) abgelöst.

Aus diesen neuen Datierungen ergeben sich auch Konsequenzen hinsichtlich der kulturellen Leistungen des HN (BdW 11/2013, 31 + 36):

Problemkreise:

- Grotte du Renne / Frankreich: hier fanden sich Ahlen zur Lederbearbeitung sowie 36 durchlochte Wolfs- und Rentierzähne als Schmuckanhänger/Amulette neben Knochen vom HN. Man ordnete diese Funde daher dem HN zu, aber die kleinen Objekte könnten auch aus einem jüngeren Horizont in die HN-Schicht hineingeraten sein. Die direkt neben den Ahlen und Amuletten gefundenen Tierknochen konnten mit der neuen Methode auf 35500 bis 41000 Jahre datiert werden – so dass sowohl HN wie HSS als Urheber infrage kommen. 300 km weiter südlich (Saint-Cesaire) haben vor 42000 bis 40500 Jahren jedenfalls noch HN gelebt. Wenn die Funde der Grotte du Renne tatsächlich vom HN stammen, handelt es sich vermutlich um Akkulturation.
- Das Uluzzian Süditaliens ähnelt in seinen Steinwerkzeugen dem Chatelperronien Frankreichs. Nachdem man aber zwei HSS-Milchzähne neben Uluzzian-Steingeräten in der Grotta del Cavallo/Apulien fand, wird das Uluzzian dem HSS zugeordnet. Selbst wenn das Chatelperronien dem HN zuzuschreiben ist, spricht dies dann für eine kulturelle Verbindung zwischen beiden Menschenformen.
- Wandkunst in der Höhle El Castillo/Nordspanien (roter Fleck, Handabdrücke). Der rote Fleck wurde auf mindestens 40800 Jahre datiert (oder älter!). Es findet sich eine deutliche Diskrepanz zwischen dieser minimalistischen Kunst (Punkte, Striche, Handabdrücke) und den realistischen

Tierporträts jüngerer Datums. Auch hier bleibt die Frage der Urheberschaft ungeklärt – der HSS hatte zu diesem Zeitpunkt Europa schon erreicht, der HN war fast verschwunden.

- Hütten von Molodova/Ukraine (am Fluss Dnestr): 2500 Mammutknochen, einige in einem Kreis angeordnet. Diesen Kreis sah man als Überreste einer HN-Behausung aus großen Rippen, Stoßzähnen, Schenkelknochen, Schädeln, zwischen die vermutlich (nicht erhaltene) Tierhäute gespannt wurden. Alter: spätestens 44000 Jahre. Auch hier stellt sich jetzt die Frage nach dem Urheber.
- Flöten der Schwäbischen Alb (43000 bis 42000 J): keine begleitenden Menschenfossilien. Unklar, ob sie für Musik verwendet wurden, oder um Locklaute auf der Vogeljagd zu produzieren.
- Die Markasit-Knolle zur Feuerherstellung von der Schwäbischen Alb (ca. 40000 J) steht eindeutig im Fundzusammenhang mit dem Aurignacien und damit mit dem HSS. Knollen zur Feuerherstellung sind an HN-Fundplätzen nie nachgewiesen worden. Damit ist unklar, wie (und ob ?) der HN Feuer erzeugen konnte.
- Die Aurignacien-Menschen hinterließen trotz reicher Werkzeugfunde fast keinerlei Knochenfossilien; ein Indiz, dass sie keine (Erd-)Bestattungen vornahmen („Volk ohne Knochen“, BdW 11/2013 S. 36 ff.). Aus 14000 Jahren zwischen 43000 und 30000 kennt man kein einziges Grab, aus der Zeit zwischen 30000 und 10000 Jahren dagegen etwa 100 eindeutige Bestattungen in Europa. Es gibt aus dem Aurignacien nur einige Fragmente von Ober- oder Unterkiefern, einige einzelne Zähne und ein paar Schädel aus Tschechien und Rumänien, aber teilweise ohne Fundzusammenhang mit dem Aurignacien oder aus schlecht dokumentierten Altgrabungen. Lediglich am Don fand man ca. 33000 Jahre alte Skelettreste eines ca. 20-jährigen Mannes, der dort beerdigt wurde (Kostenki 14).

Kritische Revision der Theorien zum Aussterben des HN (2014) (PLOS One 30.4.2014; DOI: 101371/journal.pone.0096424):

Eine systematische Analyse der archäologischen Hinterlassenschaften von HN und gleich alten HSS ergab keinerlei Hinweise, die auf eine Überlegenheit des HSS als Anlass für das Aussterben des HN deuten. Die Unterschiede zwischen HN und HSS in den aus archäologischen Befunden ableitbaren Fähigkeiten sind nicht groß genug, um Aussterben durch Unterlegenheit zu begründen. Offenbar verschwand – in Einklang mit genetischen Daten – die typische neandertalide Morphologie in einem komplexen Prozess aus Vermischung und Assimilation. Alle Theorien, die von einer Unterlegenheit der HN ausgingen, basierten auf einer Datenbasis, die weitaus schwächer war, als diejenige, die heute zur Verfügung steht. So ist inzwischen beispielsweise klar, dass HN schon Ocker, persönlichen Schmuck, spezialisierte Knochenwerkzeuge und komplexe Verbindungstechniken (zusammengesetzte Werkzeuge) nutzten, bevor sie mit dem HSS in Kontakt traten, so dass diese Technologien nicht erst durch Nachahmung, Assimilation, Handel oder Raub in die Hände von HN kamen – sie sind Bestandteil des originären Repertoires der HN.

Es gibt daneben Hinweise, dass sich innovative Technologien des Proto-Aurignacien und Aurignacien, also des frühen Spätpaläolithikums, aus einer mittelpaläolithischen Basis entwickelten, also eine gewisse Tradition haben. Einige Komponenten wie Pigmentnutzung, symbolische Objekte, umfassender Transport von Rohmaterialien, Knochenwerkzeuge sowie die Produktion von Klingen (Bladelets) aus dafür vorgesehenen Kernen, finden sich sporadisch und episodisch auch bei HN. Gerade Bladelets galten früher als diagnostisch für HSS; dies trifft nicht

mehr zu; sie finden sich ebenso wie mikrolithische Spitzen auch im späten Mousterian verschiedener Fundstellen Frankreichs, z.T. 60000 Jahre alt. Zwar machten Klingen und Kerne für deren Produktion nur einen geringen Anteil im Werkzeugrepertoire aus (5 % in Combe Grenal, Schichten 29 – 30), beweisen aber die diesbezügliche Fähigkeit der HN, auch wenn die Methoden zur Herstellung kleiner Klingen von jenen des HSS abwichen, also z.B. zwischen Mousterian und Proto-Aurignacien. Der Unterschied zwischen HN und dem HSS jener Zeit bestand lediglich darin, dass letzterer solche Klingen in viel größerem Umfang herstellte. Das Vorkommen spezieller Klingen (Dufour bladelets, die im Proto-Aurignacien und Aurignacien häufig als Elemente von Wurfaffen genutzt wurden), deren Herstellung eine sehr komplexe Technologie erforderte, im Chatelperronien von Quincay wird allerdings auf niedrig-gradige Kontakte zwischen HN und HSS zurückgeführt.

Während in der Levante der jüngste HN-Fund auf 53 ± 8 TA datiert, ist eine zeitliche Überlappung des HN und HSS über einige Jahrtausende in Europa inzwischen gesichert:

HSS sind nachgewiesen in der Grotta del Cavallo in Italien vor 45010 – 43380 BP, gefolgt von Kents Höhle (Oberkieferfragment; etwa 43 – 42 TA, maximal 44,2 TA; naA 42,5 – 40,5 TA), und Aurignacien in Geissenklösterle (ca. 42000 BP, strittig). Proto-Aurignacien-Fundstellen finden sich zwischen 41500 und 39900 BP, das Cranium von Oase 2 in Rumänien wird auf ca. 40000 J datiert.

Auch die Urheber des Proto-Aurignacien sind eindeutig HS, wie die Untersuchung von zwei Milchzähnen aus der Fumane-Höhle (41110 – 38500 BP) und Brombini-Höhle (40700 – 35649 BP) ergab, wobei die taxonomische Zuordnung der Zähne im ersten Fall aufgrund von mtDNA und im zweiten Fall aufgrund der relativen Schmelzdicke erfolgte, die sich deutlich vom HN unterscheidet (Sci. 348: 793).

Demgegenüber datieren die jüngsten HN auf 37400 BP (kalibriert) (Cueva Anton, SE-Spanien) sowie zwischen 36870 und 40490 für Spy (Belgien). Das Chatelperronien der Grotte du Renne wird auf 44000 – 41000 J datiert, der Saint-Cesaire-HN auf 41900 – 40600 J (jeweils kal. BP). Für Vindija wurde ein Alter > 40000 BP festgestellt (46200 +/- 1500 BP: PNAS 114: 10606).

Bei einigen späten HN (wie Vindija, St. Cesaire, Riparo Mezzana) finden sich einige Merkmale, die an den HSS erinnern, und bei einigen frühen Exemplaren des HSS in Europa finden sich neandertalide Merkmale – als Hinweis auf eine gewisse Vermischung zwischen beiden Gruppen.

Der partielle Unterkiefer von Riparo Mezzana (Monte Lessini, Nordostitalien) soll nur 34500 +/- 655 Jahre alt sein (Datierung von 2012); seine mtDNA ist eindeutig neandertalid (Kerngenom wurde nicht sequenziert). Seine Form liegt im Rahmen des Morphospace des HS (mit Andeutung eines Kinns), zeigt aber auch starke Ähnlichkeit mit einigen HN-Individuen. Zwar unterscheiden sich grundsätzlich die Unterkiefer von HN und HS, es gibt aber Überlappungen zwischen beiden Taxa. Auch andere späte HN wie Spy I, Saint Cesaire, Amud 1 und Tabun II zeigen ein angedeutetes Kinn, allerdings keine eindeutig moderne Gesamtmorphologie. Diese anatomischen Veränderungen bei den späten HN könnten Ergebnis einer geringgradigen Einkreuzung von HS sein. Die mütterliche Linie von Mezzana ist aber eindeutig neandertalid. In der betreffenden Region lebten schon vor 40000 – 41000 Jahren moderne Menschen (nachgewiesen als Proto-Aurignacien der Fumane-Höhle). Die Werkzeuge von Riparo Mezzana sind dem Mousterian (Charentian) zuzuordnen (PLOS ONE 9(1): 10.1371).

Inzwischen wurde der Anteil der HN am modernen Genom der Europäer auf 1,5 – 2,1 % konkretisiert – er war ursprünglich größer, ein Teil des genomischen Beitrags der HN wurde in über 2000 Generationen wegselektiert, z.B. Gene, die die Fruchtbarkeit von Männern reduzierten.

Das „Verschwinden“ der HN ist daher am ehesten mit unterschiedlichen Populationsstärken zu erklären, wobei die HSS die schwache HN-Population absorbierten (belegt durch die geringe mtDNS-Diversität der HN im Vergleich zur Diversität beim europäischen HSS zwischen 38000 und 4500 BP, von Kostenki 14 bis Ötzi, die 1,5-mal höher ausfällt). Die Autoren sehen ein komplexes Szenario mit geringer Populationsstärke des HSS, etwas Vermischung und kulturellem Kontakt, möglicherweise Unfruchtbarkeit männlicher Mischlinge, Verkleinerung des Verbreitungsgebietes der HN, schließlich genetische Überschwemmung und Assimilation durch die immer erdrückender werdende Anzahl moderner Menschen.

Wann lebten die letzten HN? (Stand 2018)

Auch im Jahr 2018 bestand aufgrund von Datierungsunsicherheiten kein Konsens, ob die HN in südlichen Refugien (wie Spanien südlich des Ebro bzw. Gibraltar und Kroatien bzw. Balkan) länger überlebten als andernorts in Europa. Die recht jungen Altersannahmen von Gibraltar und Kroatien (bis < 30.000 Jahre) ließen sich jedenfalls nicht halten, die Funde wurden auf 40 – 47 TA redatiert und es war in ihnen auch kein zusätzlicher („frischer“) Genflow vom HS in den HN nachweisbar.

Im Jahr 2017 wurde allerdings von drei Höhlen mit HN-Werkzeugen und dekorierten Muschelschalen aus Süd-Iberia berichtet, die mindestens 3000 Jahre jünger sind als die bisher jüngsten HN-Funde West- und Osteuropas. Möglicherweise stellte der Ebro für den HS eine Ausbreitungsbarriere nach Südspanien dar. Außerdem dürfte der Ausbruch eines Supervulkans unter den Phlegräischen Feldern vor 39850 Jahren die sich damals expandierende HS-Population so stark reduziert haben, dass sich ihre Ausbreitung in Spanien verzögerte, weil z.B. aufgrund geringerer Populationsstärke der Expansionsdruck für einige Zeit entfiel (nach www.antropus.de).

Das Ebro-Becken stellte offenbar schon früher eine geographische Barriere dar, auch für die HN selbst: nördlich des Ebro praktizierten die HN vor 42 TA das Chatelperronian, südlich des Ebro klassisches Mousterian. Dies spricht für eine Isolation der südlichen Population. Im Jahr 2017 wurde die Mousterian-Schicht in Cueva Anton auf *maximal* 37100 Jahre datiert (d.h. auch ein jüngeres Datum, bis hinab zu ca. 35000 TA, ist möglich). Das Aurignacien erscheint südlich des Ebro erstmals vor 37100 - 36500 Jahren (Boja-Höhle).

Die Daten sprechen für eine Persistenz des HN in Süd- und West-Iberia bis vor ca. 37000 Jahren.

Für die HN-bezogenen Funde aus der Gorham-Höhle (Gibraltar) hatte sich zwar nach Kalibrierung zunächst ein Alter von 36000 – 37800 Kalenderjahren ergeben, andere Methoden sprechen aber für ein Alter > 40000 Jahren. Es sieht jedenfalls nicht mehr danach aus, dass die Gorham-Funde zu den jüngsten HN-Nachweisen gehören.

Dagegen wurde die mousterian-haltige Schicht 8 der **Gruta da Oliveira Höhle** in Portugal auf **35,3 bis 38,2 TA** (Kalenderjahre) datiert. **Foz do Enxarrique** (eine einzelne reiche Mousterian-Fundstelle unter freiem Himmel nahe der Grenze zwischen Portugal und Spanien) datiert auf 34,1 (+- 1,3) bzw. **38,5 (+- 1,6) TA** nach Korrektur um eine Anomalie, und Cueva Anton auf maximal **37,1 TA** (oder jünger) und ist damit der jüngste HN-Nachweis, gemessen an der Obergrenze der

Datierungsspanne. Vor 37,1 MA muss es also noch mousterian-produzierende Menschen in Süd-Iberia gegeben haben, eventuell auch noch hinab bis in einen Zeitraum zwischen 35 und 36 TA, was aber weniger klar ist.

Voll entwickeltes Aurignacien (Aurignacien II) findet sich südlich des Ebro erstmals im Zeitintervall zwischen 37100 und 36500 Jahren (Datierungsspanne). In dieser Zeit müssen HS nach Süd-Iberia vorgedrungen sein; sie könnten die HN dann in kürzester Zeit assimiliert oder (z.B. durch Infektionskrankheiten) zum Aussterben gebracht haben (nach Heliyon; 3(11): e00435).

Fazit zu den letzten HN (Stand 2018):

Gruta da Oliveira, Portugal: 38200 – 35300 Jahre (Datierungsspanne; Mousterian)

Cueva Anton, Südspanien, ältestens **37100 Jahre** (oder jünger)

Riparo Mezzana, Nordostitalien (Unterkiefer, mtDNA des HN, aber einige HS-Merkmale):

34500 ± 655 Jahre

→ **vor 35000 Jahren muss es also noch HN gegeben haben**

Byzovaya: 31000 – 34000 Jahre (Datierung wird nicht bestritten) – Mousterian-Kultur, aber unklar, ob der HN wirklich der Urheber ist (isolierte Reliktpopulation?)

Völlig konträr dazu stehen neue RC-Daten aus einer Höhle Südspaniens (Bajondillo Höhle bei Malaga), nach denen der HN dort schon vor ca. 46 bis 43 TA, spätestens jedenfalls vor 43000 Jahren, erlosch (letztes Mousterian) und durch Aurignacien ersetzt wurde, d.h. deutlich vor dem Heinrich-Event 4 (40,2 – 38,3 kal. TA BP). Die Südspitze Spaniens wurde vom HS demnach genauso schnell erreicht wie andere Regionen Europas, vermutlich weil sich der HS entlang der Küsten des Mittelmeers ausbreitete (die Höhle liegt in Küstennähe), wobei eine mögliche Rolle des Seewegs über die Straße von Gibraltar sowohl für HN wie für HS noch völlig ungeklärt ist (Nat. Ecol. Evol. 3: 207).

In der Bajondillo-Höhle bei Malaga muss der Übergang von HN zum HS (d.h. vom Mousterian zum oberen Paläolithikum) zwischen 45 und 43 TA erfolgt sein, möglicherweise war die Gegend zwischenzeitlich unbesiedelt. Sofern die Ausbreitung nicht von Nordafrika erfolgte (was aber völlig hypothetisch wäre), müssen sich die frühen HSS sehr schnell vom Osten nach Westen über Europa ausgebreitet haben, was angesichts der komplexen Landschaft jedenfalls in Iberia dann nur über die Küstenlinie denkbar ist. Eine solche Ost-West-Ausbreitung findet sich ebenfalls für den Technokomplex des Gravettian und den Übergang vom Magdalenian zum Azilian (in Westeuropa am Beginn des Bölling-Alleröd-Interstadials) und im Verlauf des Epigravettians in Südeuropa.

In der Bajondillo-Höhle findet sich das letzte Mousterian vor ca. 46 TA, wobei sich in der Region eine technologische Stase seit 160 TA abzeichnet (d.h. keine Modernisierungstendenzen im Mousterian). Aurignacien taucht in der küstennahen Höhle (die zu keiner Zeit mehr als 5 km von der Küste entfernt lag) erstmals vor 43,4 – 40,0 TA (Datierungsspanne) auf, wobei es sich aufgrund der geringen Anzahl von Werkzeugen nicht sicher dem Proto-Aurignacien oder frühen „echten“ Aurignacien zuordnen lässt; es fehlen auch Knochenwerkzeuge und symbolische Elemente. Auch die Feuernutzung änderte sich: verbrannten die HN ausschließlich Gräser und erreichten damit niemals Temperaturen von 500 Grad, nutzten die Aurignacien-Leute häufiger Holz und erreichten somit Temperaturen > 550 Grad.

Nachdem in Südspanien das Mousterian von Zafarraya auf > 43000 Jahre BP datiert wurde, Abrigo 3 auf ca. 43000 BP, verbleiben somit nur Cueva Anton (> 37100 BP) und Gorham (ca. 32500 BP, jeweils nach Kalibrierung) als jüngere Mousterian-Fundstellen in Südspanien. Im weiter nördlicheren Europa wird Spy (Belgien) als jüngster HN genannt (41000 – 39100 BP).

Frühes Aurignacian findet sich in Italien (Riparo Mochi; 43000 – 42500 BP) und Mitteleuropa (ca. 43500 BP). Der Übergang vom Mittel- zum Oberpaläolithikum in Nord- und Mittelspanien vollzog sich ebenfalls in der Zeitspanne, die für die Bajondillo-Höhle ermittelt wurde. An der Küste Lybiens erschien Oberpaläolithikum/LSA vor 43000 Jahren, in Maghreb aber erst vor < 30000 Jahren (Grotte des Pigeons).

Mit diesen neuen Daten aus Südspanien (Zafarraya, Abrigo 3, Bajondillo) lässt sich die Hypothese von der Ausbreitungsbarriere des Ebro nicht mehr halten, und der HSS muss sich sehr schnell über Europa ausgebreitet haben. Eine so schnelle Ausbreitung setzte wahrscheinlich menschenleere oder –arme Korridore voraus. Für manche Gegenden Südspaniens vermutet man, dass sie zu jener Zeit völlig entvölkert waren, oder dass die Populationen des HN jedenfalls schon sehr ausgedünnt waren.

Diese frühe und schnelle Expansion des Aurignacian fällt zwischen Heinrich-Event 5 und 4; damals dominierte in großen Teilen Westeuropas und im iberischen Hinterland eine Kältesteppe. Küsten und angrenzende Gebiete boten mildere und produktivere Lebensbedingungen für Pflanzen und Tiere, was die Präferenz früher Aurignacian-Fundstellen an der Küste oder in Küstennähe erklärt. Auch die HN bevorzugten eigentlich die Küstenregionen; in der Provinz Malaga verschwindet das Mousterian aber vor ca. 45000 Jahren synchron in Küstennähe (Bajondillo, Abrigo 3) wie im Inland (Zafarraya). Der Umstand, dass späte HN-Fundstellen eher im ungünstigen Hochland (> 400 m) liegen (während die HN zuvor die Küstenregionen bevorzugten), wenn man die regionale Verteilung rein quantitativ betrachtet, könnte möglicherweise einen Wettbewerb mit frühen HSS andeuten (Rückzug der HN aus Küstenregionen).

Anzumerken ist, dass diese Arbeit die Daten von Gorham (ca. 32500 BP) nicht infrage stellt und die Gorham-Problematik nicht diskutiert (Nat. Ecol. Evol. 3: 207).

Neandertaler in Deutschland (nach RICHTER J., *Quaternary International*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2016.01.018>)

Das Mittelpaläolithikum begann in Deutschland nach Ende des Holstein-Interglazials (MIS 9) vor 300.000 Jahren.

Klemmschäfte und Speere aus Schöningen datieren noch ins frühe Paläolithikum (MIS 9), ebenso Bilzingsleben. Das Holsteinian (= MIS 9) gehört in Mitteleuropa zum Früh-Paläolithikum und ist assoziiert mit Fossilien von *H. heidelbergensis*. In Westeuropa ist dies verbunden mit Faustkeilen des Acheulean und einfachen Abschlägen (Clactonian), in Mitteleuropa nur mit einfachen Abschlägen (Clactonian). Allerdings finden sich auch in dieser Phase schon gelegentlich Werkzeuge vom Mousterian-Typ, also mittelpaläolithischer Technologie.

Frühes Mittelpaläolithikum (Saalian s.l.; MIS 8 – 6, 300000 – 121000 Jahre; maximale Eisausdehnung vor 150 TA im Drenthe-Stadium, gefolgt von 140 TA im Warthe-Stadium).

Im Zeitraum zwischen 300 und 121 TA gibt es 45 Fundplätze in Deutschland, d.h. **0,28 pro 1000 Jahre.**

Im MIS 8 finden sich in Europa die ersten mittelpaläolithischen Fundplätze, typischerweise in Levallois-Technik. Auf 250 TA datieren die Levallois-Werkzeuge von Ariendorf 1. Kurz danach kommt es zur Fuhne-Vereisung; *möglicherweise war Deutschland in dieser Phase unbesiedelt (wie auch zwischen 150 und 121 TA und dann wieder zwischen 70 und 60 TA und später während des letzten Eiszeitmaximums um 20 TA).*

Die meisten Fundstellen des frühen Mittelpaläolithikums finden sich in Moränengebieten Norddeutschlands im Elbe-Saale-Gebiet, in Löss-Ablagerungen am Mittelrhein und im Ruhrgebiet, sowie westlich der Weser zwischen Hannoversch-Münden und dem Wiehengebirge; wenige Stellen über Süddeutschland verteilt. Entlang der Elbe findet das frühe Mittelpaläolithikum seine nördlichste Ausdehnung, wo die Elde in die Elbe mündet, erreicht aber nicht Hamburg (endet nach Norden etwa in der geographischen Breite von Lüneburg). Diese Fundstellen datieren ins MIS 7 (240 – 200 TA) und frühe MIS 6.

Im Rheingebiet datieren Tönchesberg, Ariendorf 2, Wannan, Schweinskopf 2 sowie das Schädelfragment von Ochtendung ins frühe MIS 6 (Rheindahlen ist MIS 7). Zur Zeit des frühen MIS 6 findet sich im Mittelrheingebiet eine Mammutsteppenfauna mit einigen Werkzeugen aus Maasflint, die aus mehr als 100 km Entfernung stammen müssen. Werkzeugtechnisch typisches Mousterian, große Variation in Zeit und Raum ohne eindeutiges chronologisches Muster.

Zwischen 150 TA (Drenthe-Stadium) und dem Beginn des Eemian vor 121 TA (also spätes MIS 6) dürfte Deutschland weitgehend oder vollständig unbevölkert gewesen sein.

Eemian (MIS 5e):

Das Eemian dauerte von 121 bis 110 TA; es gibt 16 Fundplätze, d.h. **1,45 /1000 Jahre.**

Klima ähnlich wie heute oder sogar etwas wärmer. Relativ viele Fundstellen gibt es auch in Südpolen, Tschechien, Slowakei; ansonsten in Europa selten, obwohl die Besiedlung wohl bis in die Yenisei-Gegend in Sibirien reichte.

Rasche Klimaverbesserung zu Beginn des Eem, Ausbreitung von Wäldern auf den früheren Steppenhabitaten. Als Tiernahrung dienten zunächst *Dicerorhinus kirchbergensis*, *Palaeoloxodon antiquus*, *Bos primigenius*, Bären, Rothirsch. In Bayern findet sich im Eem der Zahn eines Makaken!

Technologie: Levallois-Technik, zweiseidige Geräte selten. Gezähnte Steinwerkzeuge kommen vor und gelten als typisch für mildes, gemäßigtes Klima, um Holz, Pflanzen, aber evtl. auch Knochen zu verarbeiten. Gegen Ende des Eemian und im frühen Weichselian besteht eine Tendenz zu kleineren (mikrolithischen) Levallois-Geräten (gelegentlich als Taubachian bezeichnet, dies ist aber keine eigene Kultur).

Körperfossil von HN in Taubach (12 - 14 J altes Kind). Evtl. gehört auch der HN von Ehringsdorf in diese Zeitphase.

In der ersten Hälfte des Eem siedelten die HN in relativ offenen Landschaften mit Birken, Kiefern und Hainbuchen vor allem in der Nähe von Seen und ernährten sich von Großsäugern. Im weiteren Verlauf des Eem nahmen Kieferwälder zu.

Am Ende des Eem (E5, *Carpinus*-Stadium) starb die Megafauna aus Elefanten und Nashörnern in Mitteleuropa wohl aus, in E6 und E7 (= spätes MIS 5e bis frühes MIS 5d) dominierten Rothirsch und Auerochse als Jagdwild. Die Region war jetzt stark bewaldet (das Aussterben der Elefanten könnte die Waldbildung gefördert haben); jetzt erfolgte auch der Übergang zu einem stärker mikrolithischen Charakter der Levallois-Technologie.

Fundstellen wiederum häufig im Elbe-Saale-Gebiet (aber nicht so weit nördlich wie im frühen Mittel-Paläolithikum), sehr vereinzelt in Süddeutschland (etwa von Mainz südwärts), sowie eine Stelle in der Nähe der Mündung der Aller in die Weser.

Frühes Weichselian (MIS 5d – 5a; 110000 – 70000 Jahre).

In dieser Zeit finden sich nur 4 Fundstellen (**0,1 /1000 Jahre**; entlang des Mittelrheins, an der Saale und in Bayern) (Tönchesberg/110 TA und Wallertheim; Bayern: Sesselfelsgrötte).

MIS 5d und 5b waren Kaltphasen, 5c und 5a Warmphasen. In Kaltphasen wurden Koniferenwälder stellenweise durch Steppen ersetzt.

Artefakte variabel, auch zweischneidige.

Nachdem im Eem eine größere Vielfalt an Tierarten genutzt wurde, wurde jetzt vor allem das Bison bejagt. Unklar ist, ob Micoquien/Keilmessergruppen schon im frühen Weichselian einsetzen oder nicht; es gibt jedenfalls keine Keilmesserfundstelle, die sich mit Gewissheit ins frühe Weichselian datieren lässt. Im frühen Weichselian lassen sich drei Werkzeugphasen auf Basis der Levallois-Technologie erkennen.

Zwischen MIS 5a und 4 erscheint das Mammut in der Region.

Mittleres Weichselian (MIS 4 – 3; 70000 – 43000 J)

94 Fundstellen; **5,87 / 1000 Jahre**. Nördlichste Fundstelle (wie im frühen Mittelpaläolithikum) nahe der Mündung der Elde in die Elbe (geographische Höhe von Lüneburg); die meisten Fundstellen finden sich im Ruhrgebiet und von dort aus weiter nach Osten am Fuß der Mittelgebirge bis ostwärts über die Weser hinweg; im Süden entlang der Donau; nur wenige Fundstellen entlang von Rhein, Elbe und innerhalb der Mittelgebirge. Die norddeutsche Tiefebene war (mit Ausnahme der erstgenannten Fundstelle an der Elbe) bis nördlich des Ruhrgebiets und an den Rand der Mittelgebirge nicht besiedelt.

Das mittlere Weichselian beginnt mit einem ersten Eisvorstoß (MIS 4) vor 70 – 60 TA; Mitteleuropa dürfte zu dieser Zeit fast oder ganz unbesiedelt gewesen sein; keinerlei Fundstellen aus dieser Zeit.

Die Erwärmung im MIS 3 (MIS 3 = 60000 – 28000 J) ging dann mit einer massiven Einwanderung von Menschen einher; 85 % aller mittelpaläolithischen Fundstellen in Deutschland datieren in die erste Hälfte von MIS 3. Diese erste Hälfte des MIS 3 endet vor 43000 Jahren in Mitteleuropa mit dem Eintreffen des Oberpaläolithikums (Aurignacien). Die zweite Hälfte von MIS 3 fällt ins Oberpaläolithikum (Aurignacien, Gravettian).

Bei Klimaverbesserungen im MIS 3 wurden Tundragebiete zu Steppen; dadurch wurden große Grasländer miteinander verbunden, unterbrochen durch Flecken mit Nadelbäumen. Bei Klimaverschlechterungen zogen sich die Steppenpflanzen und Nadelbäume in Refugien zurück, z.B. entlang der Flüsse. Die von den Menschen bevorzugten Steppenhabitats wurden dadurch zerrissen, die Verbreitungsgebiete von Steppenfauna und Menschen beschränkten sich auf günstigere „Inselhabitats“.

Die günstigeren Zeitabschnitte waren charakterisiert durch die klassische Mammutsteppe (mit Wollnashorn, Pferden, Rentier, Bison, Steinbock, aber auch Lemmings und Steppenlemmings, in kalten und trockenen Gebieten auch Halsbandlemmings). Die hohe Produktivität dieser Landschaft erlaubte eine sehr hohe Populationsdichte von Huftieren. Sowohl die späten HN (vor 43 TA) wie die frühen modernen Menschen (nach 43 TA) profitierten davon; allerdings wurde in der zweiten Hälfte von MIS 3 (also im Oberpaläolithikum) das Klima zunehmend instabiler und die Klimazyklen kürzer.

Im mittleren Weichselian technologisch einheitlich Mousterian, optional Micoquien/Keilmessergruppen (MMO) (=„Mousterian optional mit Micoquien“).

Das frühe MMO (MMO-A) beginnt direkt nach dem Ende des ersten Eiszeitmaximums des Weichselian und fällt in das Interstadial zwischen 60 und 50 TA. Kein Levallois; zweischneidige Werkzeuge, Micoquien-Faustkeile, einfache zweischneidige Messer, Halbkeile, Faustkeilblätter.

Daran schließt sich gegen Ende desselben Interstadials das MMO-B an. Einschneidige Werkzeuge ausschließlich in Levallois-Technik; zweischneidige Messer und Schaber, ebenfalls Halbkeile und Faustkeilblätter, viele mikrolithische Elemente. Die Herstellungsprozesse der zweischneidigen Werkzeuge unterschieden sich zwischen MMO-A und MMO-B.

Das späte MMO in Süddeutschland und West-/Mitteldeutschland zeigt keinerlei Hinweise auf Akkulturation mit dem Aurignacien, und es gibt keine Übergangsindustrie. Vermeintliche Übergangskulturen („Altmühlian“) beruhen auf funktionellen und jahreszeitlichen Variationen der MMO-Kultur.

Micoquien- und Mousterian-Werkzeuge wurden von denselben Gruppen hergestellt. Die verschiedenen Werkzeuge bzw. ihre quantitative Verteilung sind im Rahmen eines Besiedlungszyklus, also im funktionellen Kontext, zu sehen. Mousterian gehört zum Initialinventar, Micoquien zum weiteren Verlauf eines Besiedlungszyklus. Micoquien-Werkzeuge finden sich eher in größeren, länger bestehenden Camps.

Man unterscheidet (a) kurze Haltestationen bei der Jagd, (b) vorübergehende Camps (einer kleinen Gruppe – vielleicht nur einer Familie – zum Beispiel während einer Jahreszeit) und (c) größere,

dauerhaftere Lager für größere Menschengruppen, z.B. an Wanderrouen von Tierherden. Bifaciale Werkzeuge finden sich bevorzugt in (a) und (b), Micoquien in (c).

Kurze Haltestationen gehen mit hoher Diversität des Rohmaterials, aber geringer technischer Diversität einher, kurzzeitige Camps mit weniger Diversität des Rohmaterials, stärker differenziertem Werkzeugspektrum, und langfristige, größere Camps mit geringer Diversität des Rohmaterials, starker Differenzierung des Werkzeugspektrums und Micoquien-Anteilen. Daraus resultiert die Klassifizierung als „Mousterian optional mit Micoquien (MMO).“

Frühes und spätes MMO dauerten insgesamt nur 17000 Jahre, und das späte MMO (50 bis 43 TA) ist die einzige Phase, die in Mitteleuropa durch einen in Raum und Zeit charakteristischen Werkzeugsatz gekennzeichnet ist, darunter Keilmesser, kleine Faustkeile und Faustkeilblätter neben einschneidigen Werkzeugen nach dem Levallois-Konzept (letztere fehlen im frühen MMO). MMO findet sich auch in Belgien, Österreich, Ungarn, Nordrumänien, Tschechien, Slowakei, Polen.

Mehr als 50 % aller mittelpaläolithischen Fundstätten fallen in diese Phase. Innerhalb von weniger als 1000 Jahren erlosch dann vor 42000 - 43000 Jahren das Mousterian in Deutschland – wenige Jahrtausende nachdem die HN vor 50000 Jahren ihr absolutes Bevölkerungsmaximum erreicht hatten.

Die meisten berühmten HN-Funde (Fuhlrott, Salzgitter-Lebenstedt) stammen aus dem mittleren Weichselian.

Das Aurignacien setzt in Süddeutschland eher ein als in Mitteldeutschland und Polen.

Insgesamt sah das Mittelpaläolithikum glaziale Maxima vor 150 (und 140) sowie vor 70 – 60 TA; Phasen, in denen Deutschland nicht besiedelt war. Es gab aber auch Phasen mit starker Bewaldung (240 – 190 TA und 130 – 70 TA), in denen die Biomasse an Huftieren stark zurückging, was sich ebenfalls ungünstig auf die HN-Populationen auswirkte.

Dies alles führte zur wiederholten Einwanderung, Fragmentation, Emigration und regionalen Extinktion sowie Wiederbesiedlung, woraus ein Flickenteppich in Raum und Zeit an Herstellungstechnologien und Werkzeugsätzen resultierte. Bestimmte Werkzeugtypen wie Keilmesser oder spezielle Levallois-Methoden erscheinen mehrfach und an verschiedenen Orten im Zeitverlauf. Mit Ausnahme des charakteristischen späten MMO können daher Werkzeugsätze und Technologien nicht in einen chronologischen Kontext eingeordnet werden, erlauben also für sich allein genommen auch keine zuverlässige Datierung oder Einordnung.

DNS-Studien an Neandertalern

mtDNA-Untersuchungen des Holotyps (Feldhofer-Grotte; Alter ca. 42000 J.; PÄÄBO 1997) bestätigten, daß es sich beim HN um eine eigene Art handelt; die Trennung von der Linie zum HSS soll nach der molekularen Uhr vor ca. 555/690 TA (naA 317/741 TA bzw. vor 465000 J.)

erfolgt sein. Außerdem ergab sich, daß die rez. afrikanischen (subsaharischen) Menschen (z.B. die !Kung) den Neandertalern z.T. genetisch etwas näher stehen als alle übrigen (also auch die europäischen) Menschen, was wiederum der OOA-Hypothese für den HSS (mit genetischem Flaschenhals in der Auswandererpopulation) entspricht und beweist, daß zumindest bei den Vorfahren des Neandertaler-Holotyps noch keinerlei (lokale) Vermischung mit dem HSS erfolgt ist (was spätere Vermischungen nicht ausschließt, da der Holotyp aus der Zeit vor dem Eintreffen des HSS in Mitteleuropa stammt!). Auch ist zu bedenken, daß zunächst nur mtDNA sequenziert wurde und keine Kerngene, so daß lediglich festgestellt werden konnte, daß die mütterlichen Vorfahren des Holotyps ausschließlich Neandertaler waren.

Nach neuen Erkenntnissen dringen auch Mitochondrien aus dem Spermium in die Eizelle ein und rekombinieren dort sogar mit der mütterlichen mtDNA, was erklärt, warum manche Individuen zwei verschiedene Sätze der mtDNA aufweisen. Beim Menschen ist dieses Phänomen zwar bisher nur als Ausnahme nachgewiesen; man entdeckte 2018 drei nicht miteinander verwandte Familien, in denen dieses Phänomen vorkommt. Auch die Verbreitung einer seltenen Mutation in der mtDNA in Bevölkerungsgruppen der pazifischen Inseln ist aber nur so plausibel erklärbar.

Falls auch in der Vergangenheit eine Rekombination von mtDNA beim Menschen erfolgt wäre, wäre eine größere Diversität der mtDNA in der Vergangenheit und eine größere Disparität zwischen fossilen und rezenten Sequenzen zu erwarten als in Abwesenheit der Rekombination. Dann aber könnten die HN näher mit dem HSS verwandt sein (d.h. späteres Dichotomiedatum) als es die mtDNA-Daten zur Zeit erwarten lassen. Andererseits wäre keine „mitochondrinale Eva“ kladistisch berechenbar, wenn es derartige Rekombinationen beim Menschen (abgesehen von extremen Ausnahmen) gäbe. Bei interspezifischen Kreuzungen zwischen verschiedenen Mausarten wird die väterliche mtDNA anscheinend während der frühen Embryogenese eliminiert.

Die mt-DNA-Unterschiede des untersuchten Abschnittes (379 BP) sind zwischen HN und modernem Menschen dreimal größer als innerhalb der modernen Menschen (durchschnittl. 25,8 vs. 8 Basenunterschiede). Die größte Differenz zwischen 2 (von 986) HSS-Sequenzen waren 24 Basenpaare, die kleinste Differenz HN-HSS 20 Basenpaare. Morphologisch stellen dagegen die Form des Unterkiefers und die Morphologie des Innenohres spezielle Eigenschaften der HN dar, die sich erst nach der Trennung von der Linie zum HS entwickelt haben müssen.

Im Jahr 2000 wurde dann eine zweite mtDNA-Studie, diesmal von dem 2500 km entfernt gefundenen HN-Kind aus der kaukasischen Höhle (Mezmaiskaya; ursprüngliche Datierung: 29.195 +- 965 J.; nach neuen Angaben aber 36000 RC-Jahre bzw. > 39000 Kalenderjahre s.o.) publiziert (Nat. 404, 490); es handelt sich um ein Mitglied der östlichen Neandertalerpopulationen, Skelettmerkmale weisen aber auf eine enge Verwandtschaft mit den Neandertalern West- und Mitteleuropas.

Nach der OOA-Hypothese (und ohne Vermischung zwischen HN und HSS) müssten zwischen Neandertaler- und HSS-Sequenzen gleich große Abstände bestehen. Tatsächlich wurden zwischen den Neandertalern und 300 randomisiert selektierten Afrikanern, Ostasiaten und Kaukasiern paarweise Differenzen (in dem betreffenden 256-bp-mtDNA-Abschnitt) von 23,09 +- 2,86, 23,27 +- 4,06 und 25,45 +- 3,27 beobachtet; innerhalb der Kaukasier betragen diese Unterschiede nur 5,28 +- 2,24, innerhalb der Ostasiaten 6,27 +- 2,29, innerhalb der Afrikaner aber 8,38 +- 3,2.

In einer anderen Studie (Nat. 449, 902) ergaben sich folgende (paarweise) Differenzen:
HN über ihr gesamtes Verbreitungsgebiet (Westeuropa bis Südsibirien): 5,5 Substitutionen

Moderne Afrikaner: 8,1

Moderne Asiaten: 6,3

Moderne Europäer: 4,0

Die mtDNA-Diversität innerhalb der gesamten HN-Population lag damit in der Größenordnung der heutigen Europäer und Asiaten und unterhalb der heutigen Afrikaner!

Der letzte gemeinsame Vorfahr der ersten beiden sequenzierten HN wurde auf 151000 – 352000 J datiert, die Divergenz zwischen HN und HSS auf 365000 – 853000 J (bei gleicher Methode: letzter gemeinsamer Vorfahr des rez. HSS: 106000 – 246000 J).

Kladistische Stellung der beiden zuerst sequenzierten HN:

Außengruppe: Schimpansen

--- Abzweigung zu den beiden HN (Feldhofer = Neandertal; Mezmaiskaya)

ab jetzt: Linie zum HSS

--- Abzweigung einiger subsaharischer Völker, z.B. !Kung

--- terminal: alle übrigen Afrikaner, Asiaten, Europäer

Schließlich wurde auch der HN aus der Vindija-Höhle in Kroatien sequenziert (als dritter HN mit mtDNA-Sequenzen).

Alle drei Sequenzen (Neandertal/Düsseldorf, Vindija, Kaukasus) ähneln sich trotz der großen geographischen Distanzen. Dabei ist von Bedeutung, dass die HN der Vindija-Höhle morphologisch recht moderne Merkmale haben, die an HSS anklingen (s.o.).

Insgesamt wurde bis Anfang 2004 mt-DNA von fünf Neandertalern sequenziert, bis Mitte 2007 13 (davon zwei von Feldhofer; Nat. 444, 330; Nat. 449, 902), bis Anfang 2009 schon 70 (Natwiss. Ru. 6/2009, 312). U.a. wurden sequenziert: Vindija, Engis, La Chapelle (sowie als frühe HSS aus Europa zum Vergleich: Cro-Magnon, Mladec, Abri Pataud, La Madeleine), wobei die bisherigen Ergebnisse in der Tendenz bestätigt wurden (Natw. Ru. 11/06 S. 537).

Die Untersuchung der mtDNA des Vindija-HN(Vi-80), von dem später auch das komplette nucleäre Genom sequenziert wurde (s.u.), ergab (auf mt-DNS-Basis) ein Dichotomiedatum HN/HSS zwischen 825000 und 461000 Jahren. Eine frühere Datierung auf mtDNA-Basis derselben Arbeitsgruppe (Pääbo) an Material vom Holotypus (Feldhofer 1) hatte einen Zeitraum zwischen 741000 und 317000 J ergeben. Anno 2007 kam PÄÄBO allerdings zu dem Ergebnis, dass der HN schon vor ca. 800000 Jahren von der Linie zum HS abgezweigt sein muss (Sci. 316, 967).

Neuerdings wird die Dichotomie zwischen HN und HSS aber etwas jünger gesetzt: Analysen von molekularkladistischen Datensätzen von Vögeln und Primaten zeigten, dass in Zeiten < 1 bis 2 MA die Mutationsrate zunimmt, also die molekulare Uhr schneller läuft. Ursache sind leicht bis moderat schädliche Mutationen, die nicht sofort ausgelöscht werden. Letale Mutanten verschwinden sofort; moderat ungünstige Mutanten benötigen aber eine längere Zeit, um ausselektiert zu werden. Bei Zeiträumen > 1 – 2 MA sind auch leicht bis moderat schädliche Mutationen verschwunden, es ergibt sich dadurch eine niedrigere Mutationsrate, da nur neutrale oder positive Mutanten „überlebt“ haben. Je kürzer aber die Zeiträume unterhalb dieser Grenze, umso größer der Anteil noch nicht ausselektierter leicht bis moderat schädlicher Mutanten, und dadurch steigt die Anzahl der Sequenzunterschiede/Zeiteinheit und damit die messbare Mutationsrate zunehmend an.

In der Konsequenz wurde die Dichotomie zwischen HN und HSS nur noch auf 354000 J (Spanne: 222000 – 705000 J) datiert (frühere Spanne: 317000 – 853000 J), der letzte Split zwischen den beiden zuerst sequenzierten HN (s.o.) lag bei 108000 J (Spanne: 70000 – 156000 J) (bisherige Kalkulation: 151000 – 352000 J). (Nat. 436, 183).

War zunächst nur ein einziges mitochondriales Genom komplett sequenziert (Vindija, Kroatien; Kosten für ein mtDNA-Genom: 400 Mio. USD), konnten mit einer neuen Methode (ca. 8000 USD je Genom) weitere komplette mt-Genome aus der Zeitspanne zwischen 38000 und 70000 J analysiert werden. Insgesamt lagen im Jahr 2009 sechs komplette mtGenome vor (2 von Vindija, einer ca. 38000 Kalenderjahre alt, der andere älter; Feldhofer 1, Feldhofer 2; El Sidron/Spanien, ca. 39000 J.; Mezmaiskaya/Russland, ca. 60000 - 70000 J). Sie variierten an insgesamt 55 Loci (bei 16565 Basen); der paarweise Vergleich ergab einen Unterschied von 20 Basen (moderner Mensch weltweit: 60; moderner Mensch außerhalb von Afrika: ca. 30). Auch im Vergleich zu modernen Europäern hatten die HN eine um 37 % geringere mtDNS-Diversität. Dabei waren die Unterschiede zwischen den westlichen HN und dem HN von Mezmaiskaya mit durchschnittl. 44 paarweisen Differenzen größer als beim paarweisen Vergleich der 5 westlichen HN (8,4). Die Sequenzen von einem Feldhofer-HN und einem Vindija-HN – obwohl 850 km entfernt gefunden – waren sogar völlig identisch.

Da der HN von Mezmaiskaya deutlich älter war als die westlichen Individuen, wurde für einen jüngeren HN (41000 J) aus Mezmaiskaya noch ein Teilgenom (ca. 13500 BP) sequenziert. Hier lagen die Differenzen auf dem Niveau der westlichen HN, was dafür spricht, dass sich der HN als eine einheitliche Population darstellte. Der letzte gemeinsame mitochondriale Vorfahr der sequenzierten HN lebte vor ca. 110000 J (85000 bis 139000 J), der letzte gemeinsame Vorfahre der mtDNS des HSS vor 136000 J (95000 bis 179000 J).

Die genetische Diversität (der mtDNA) war also deutlich geringer als beim modernen Menschen, was gegen die Annahme spricht, der HN sei in separate regionale Populationen aufgesplittet gewesen. Die genetisch effektive Populationsstärke wurde auf 3500 fortpflanzungsaktive HN-Frauen kalkuliert, was aber durchaus einer Bevölkerungszahl von 70000 HN entsprechen könnte. Diese geringe Populationsstärke machte den HN empfindlich für kritische, aussterberelevante Ereignisse wie z.B. Klimawandel. Die Daten sprechen für eine geringe Populationsstärke des HN über einen langen Zeitraum (repräsentieren also nicht nur einen Bottleneck); man muss davon ausgehen, dass zumindest der späte HN nur über eine geringe Populationsstärke verfügte. (Sci. 325, 252 + 318).

Nucleäre DNS: Nucleäre DNS macht nur etwa 0,05 % des DNS-Gehalts der Zellen aus (99,95 % ist mitochondriale DNS), daher galt die Sequenzierung fossiler nucleärer DNS für lange Zeit als unmöglich. Im Jahr 2006 wurde erstmals von der Sequenzierung nucleärer DNS beim HN berichtet (Nat. 444, 254 + 275 + 330). Etwa 1 Mio. BP (0,03 % des gesamten Genoms) wurden von einem 38310 +/- 2130 RC-Jahren alten Mann (Vi-80) aus der Vindija Höhle bei Zagreb, Kroatien, sequenziert. Dabei erwies sich der Unterschied zwischen dem neandertaliden Y-Chromosom und dem Y-Chromosom der Menschen und Schimpansen als relativ größer als die Unterschiede bei den Autosomen. Dies spricht gegen genetischen Austausch mit dem HSS jedenfalls bei den jüngeren HN. Eine Vorabanalyse von 75000 BP (der insgesamt ca. 1,0 Mio. BP) ergab, dass der HN von der Linie zum modernen Menschen erst vor ca. 315000 J divergierte (Nat. 443, 261). Bis zum Herbst 2006 erhöhte sich das von der Pääbo-Gruppe sequenzierte Genom von Vi-80 auf ca. 5 Millionen BP (von 3 200 Millionen des menschlichen Genoms; zum Vergleich:

das Genom des HSS unterscheidet sich dabei vom Schimpansen nur in ca. 35 Millionen Nucleotiden).

Als besonders geeignet für DNS-Sequenzierungen gelten HN-Knochen, die auf Kannibalismus bzw. Abtrennung der Weichgewebe in einem Totenritus zurückgehen (die Knochen sind besser erhalten, da Weichgewebe und damit die destruiierend wirkenden Mikroorganismen abgetrennt wurden); Langknochen wurden aufgeschlagen, um das Knochenmark zu erreichen; auch dies soll die Erhaltung der DNS gefördert haben. Dies könnte erklären, weshalb die Vindija-Knochen (Kroatien) erfolgreich sequenziert werden konnten, da von dieser Fundstelle Kannibalismus bzw. Abtrennung der Weichgewebe von den Knochen berichtet wird. Allerdings erwiesen sich nicht alle Knochen aus Vindija gleichermaßen geeignet zur DNS-Extraktion, wohl abhängig von dem Umfang, in dem die Knochen in der Höhle dem Wasser ausgesetzt waren. Auch zwischen verschiedenen Fundorten sind die Erhaltungsbedingungen der neandertaliden DNS sehr unterschiedlich. Der Vi-80-HN erwies sich als der für die DNS-Sequenzierung am besten geeignete HN aus einer Auswahl von über 70 HN-Knochen Europas und Westasiens; zunächst wurde die Aminosäuren-Razemisierung* untersucht; sechs Funde erwiesen sich danach als vielversprechend. Von diesen wurde dann zunächst das relative Verhältnis von moderner und neandertalider mtDNS untersucht, um die Knochen mit geringster HSS-Kontamination zu ermitteln. In drei Proben fand sich nur ca. 1 % neandertalide mtDNA, in einer Probe aus Kroatien fand sich ein Anteil von 5 % und in einer Probe aus Spanien von 75 %; den besten Wert mit 99 % bzw. 94 % (für zwei unterschiedliche DNS-Segmente) lieferte der Vi-80-Mann. (Die Rubin-Gruppe [s.u.] kam sogar nur auf einen Anteil von 2 % moderner mtDNA).

(* eine Studie aus 2009 ergab allerdings, dass der Razemisierungsgrad entgegen früherer Annahmen keinesfalls eng mit der Qualität der DNA korreliert ist; Nature, 4.6.2009, 618).

Insgesamt erhielt man mit dem Pyrosequenzing-Ansatz 254933 Sequenzen (aus 100 – 200 mg Knochensubstanz); davon entfielen 6,8 % auf Actinomycetales (bodenlebende Bakterien), gefolgt von 6,2 % (15701 Sequenzen) von Primaten. Aus diesen konnten ca. 0,04 % der autosomalen Gensequenz generiert werden (zwischen 0,025 und 0,042 % für die einzelnen Autosomen, 0,022 % für das X-Chromosom und 0,016 % für das Y-Chromosom). (Pyrosequenzing-Maschinen analysieren 25 Mio. Basenpaare innerhalb von 4 Stunden).

Vergleich HSS / Schimpanse / HN:

736941 Basen bei allen drei Taxa identisch

10167 Basen identisch bei HSS + HN, abweichend vom Schimpansen

(Veränderungen entweder in der Schimpansenlinie oder in der Menschenlinie vor der HN-HSS-Dichotomie)

3447 Basen, bei denen der HN vom HSS + Schimpansen abweicht; HSS + Schimpanse stimmen überein (Veränderungen in der HN-Linie nach der Dichotomie HSS/HN, aber auch großer Anteil von „Fehlern“ durch Schäden an der neandertaliden DNS und Sequenzierungsfehler; bevorzugt finden sich in fossiler DNS Fehler in Form von Basenwechselln von C zu T und G zu A)

434 Basen, bei denen der HSS vom HN + Schimpansen abweicht (HN + Schimpanse stimmen überein; Veränderungen in der HSS-Linie nach Divergenz vom HN)

51 Basen, die bei allen 3 Taxa abweichen

Weiterhin wurden die 12 verschiedenen Möglichkeiten von Basenwechselln ermittelt. Die schimpansen- und HSS-spezifischen Veränderungen zeigen dabei das typische Verteilungsmuster, während dasjenige des HN dominiert wird von Verschiebungen C zu T und G zu A; diese

Verschiebungen sind charakteristisch für PCR fossiler DNS und beruhen auf Läsionen der fossilen DNS (Sequenzierungsfehler spielen demnach eine geringere Rolle als Veränderungen im fossilen Material). Die Mehrzahl der Basenwechsel in der HN-Linie (3447) ist daher als Artefakt zu bewerten (zumal sich beim HSS nur 434 Basenwechsel seit der Dichotomie vom HN ereigneten). Die HN-spezifischen Basenwechsel wurden daher bei der weiteren Auswertung nicht weiter berücksichtigt; HN-spezifische Basenwechsel wurden nur dann als originär anerkannt, wenn sich an dieser Stelle das HSS- und Schimpansengenom unterscheiden und die HN-Base entweder der des HSS oder des Schimpansen entspricht. Damit ließ sich errechnen, dass sich 7,9 % der Basenwechsel zwischen HSS und Schimpanse seit der Dichotomie vom HN ereigneten. Setzt man die Dichotomie zwischen Schimpanse und HSS bei 6,5 MA an, so liegt die Divergenz zwischen HSS und HN bei 516000 J (95 % Konfidenz: 569000 – 465000 J). Die Daten sind also präziser als die mittels mtDNA ermittelten, allerdings stellt das Dichotomiedatum zwischen HSS und Schimpansen hier einen relativ großen Unsicherheitsfaktor dar. Zum Vergleich wurde DNS-Material von einem etwa gleich alten HSS mit identischer Methode sequenziert; hier erwiesen sich 7,1 % der Veränderungen (seit HSS/Schimpanse-Divergenz) als spezifisch für den Zeitraum nach der Trennung vom HN, das Dichotomiedatum zum HN liegt bei 459000 J (95 %-Konfidenz: 498000 – 419000 J). Die effektive Populationsgröße des HN (und etwa auch des HS) zum Zeitpunkt der Dichotomie betrug ca. 3000 Menschen; als effektive Populationsgröße bezeichnet man die Anzahl der Individuen, die unter idealen Bedingungen benötigt werden, um das Ausmaß der genetischen Diversität innerhalb einer Population zu erklären.

Die Rubin-Gruppe (Sci. 314, 1068 + 1113) kam mit einem anderen methodischen Ansatz (u.a. metagenomisch, wobei besonders interessierende Genomregionen „gezielt angesteuert“ werden können, aber auch mit Pyrosequenzierung sowie mit Klonierung innerhalb von Bakterien; es wurden also insgesamt drei verschiedene Methoden eingesetzt) bei insgesamt (kombinierte Ergebnisse der drei Methoden) 65250 BP vom gleichen HN-Fossil (Vi-80) zu einem Dichotomiedatum von ca. 370000 J. (Spanne: 670000 – 120000 J) ohne Hinweise auf einen Genflow zwischen HS und HN. Dabei unterschieden sie zwischen dem letzten gemeinsamen Vorfahren (MRCA) (dem Dichotomiedatum zwischen den autosomalen Sequenzen des HN und HSS), der auf 706000 J berechnet wurde (Spanne: 468 – 1015 TA, wobei HN-spezifische Basenveränderungen nicht berücksichtigt wurden, da sie auf DNS-Schäden beruhen könnten). Die Aufspaltung in zwei separate Populationen wurde in einer Modellrechnung auf 370000 J. kalkuliert, wobei dieses Datum aber von einigen Annahmen ausgeht (z.B. zur Populationsstärke), sich aber auch bei Veränderungen der Populationsstärke als relativ robust herausstellte. Wie die Pääbo-Daten gehen auch die Rubin-Daten aber von einer Dichotomie Schimpanse-Mensch vor 6,5 MA aus, was als weiterer Unsicherheitsfaktor einget.

Auch RUBIN et al. bestätigten eine Übereinstimmung zwischen dem HSS- und HN-Genom von mindestens 99,5 %. Die Abweichung lag beim Pyrosequenzierung bei 0,47 %, beim Sanger Sequenzierung bei 0,49 %, was gegen die bisherige Annahme spricht, dass das Pyrosequenzierung mit einer erhöhten Fehlerrate einhergeht. Die durchschnittliche Länge der erhaltenen DNS-Abschnitte betrug 52 BP (im Vergleich zu 69 BP bei einem gleich alten Höhlenbären, während die menschlichen Kontaminanten der Höhlenbär-DNS durchschnittlich 116 BP lang waren).

Der Vergleich der modernen SNPs des International HapMap Konsortiums mit den Sequenzen des HN gab in den Rubin-Daten keine Hinweise auf eine Vermischung. Wäre es zu einer Vermischung gekommen, müssten einige SNPs des HSS, die nur bei Europäern gefunden werden, im HN-Genom zu finden sein. Allerdings war der Umfang der Rubin-Sequenzen damals noch zu klein, um endgültige Schlüsse zu ziehen; es konnte lediglich gesagt werden, dass die HN keinen wesentlichen Betrag zum modernen Genom leisteten.

*Die Pääbo- und Rubin-Daten unterscheiden sich sowohl hinsichtlich des Alters des letzten gemeinsamen Vorfahren (Pääbo: 516000 J; Rubin: 706000 J) wie der Indizien für eine spätere Vermischung mit der HSS-Linie in Europa (Pääbo: pro Vermischung; Rubin: keine Anzeichen für Vermischung). Die Unterschiede werden inzwischen – auch von Pääbo – auf rezente Kontamination in den Pääbo-Daten zurückgeführt; seit Ende 2006 (also nach Publikation der Daten) wurde daher das Prozedere im Labor geändert und Kontrollen eingeführt. Demnach lag die Kontaminationsquote bei 30 %. Diese erklärt auch die HSS-typischen SNPs im Neandertalergenom. Eine unabhängige Reanalyse bestätigte das Rubin-Datum für den letzten gemeinsamen Vorfahren (MRCA = most recent common ancestor; 706000 J) (Nat. 449, 7).

Die ca. 38000 Jahre alten Vindija-Knochen waren die ältesten Knochen, aus denen bis dahin (Stand Juli 2006) nucleäre DNS extrahiert werden konnte. Mitochondriale DNS von Neandertalern konnte dagegen inzwischen (Stand 7/2006) aus 100.000 J alten Knochen aus der Scladina-Höhle in Belgien isoliert werden. Die bis dahin älteste fossile DNS stammte von einem 400.000 J alten Höhlenbären aus Atapuerca (mtDNA); bei den beiden letztgenannten Sequenzierungen waren die Fragmente allerdings sehr kurz: bei dem 100.000 J alten HN aus Belgien 123 Basenpaare und bei dem Höhlenbären 41 Basenpaare (Nat. 442, 238). Im Jahr 2007 wurde dann von der Sequenzierung eines 800000 J alten 43-BP-Fragments eines „*Elephas creticus* von Kreta berichtet (s.o.).

Stand 2009 (Sci. 323, 866): Die Pääbo-Gruppe hat inzwischen ca. 3 Mrd. Basen der Vindija-HN sequenziert (insgesamt wurden 69 Milliarden Basen sequenziert; 96 % mikrobieller Genese), wobei es sich herausstellte, dass die Proben von zwei verschiedenen Frauen stammen. Wegen Überschneidungen geht man aber davon aus, dass erst 60 % des gesamten Genoms erfasst sind. Für umfassende Vergleiche mit dem Genom des Menschen und Schimpansen ist es allerdings erforderlich, dasselbe Genom mehrfach zu erfassen (um z.B. Sequenzierungsfehler und Fehler durch Degradierung der DNS zu erkennen) und – um Kontaminanten zu erkennen – auch das Genom mehrerer Individuen zu sequenzieren. Es wurden umfangreiche Vorkehrungen getroffen, die das Risiko von moderner Kontamination deutlich reduzieren; ganz ausschließen lässt es sich aber nicht. Man rechnet mit etwa 1000 und 2000 Aminosäuredifferenzen (also in kodierenden Genomabschnitten) zwischen HN und HSS, im Vergleich zu 50000 zwischen HSS und Schimpansen.

Das komplette mitochondriale Genom der Vindija-HN ist bereits zuverlässig bekannt und wurde 2008 publiziert; ca. 200 Basendifferenzen gegenüber dem HSS, was für zwei separate Spezies spricht. Die Sequenzierung des kompletten mtDNS-Genoms wurde inzwischen 35 x wiederholt, so dass das Genom jetzt als zuverlässig zu bewerten ist. Nach den mtDNS-Daten des kompletten Genoms resultiert ein Dichotomiedatum von 660000 +/- 140000 J (also 800000 bis 520000 J). Unter den 13 mt-kodierten Proteinen hat sich eines (COX₂) in der Linie zum HSS schneller entwickelt und mehr Substitutionen erfahren.

Es wäre daher wichtig, auch von anderen Fundstellen nucleäre HN-DNS zu gewinnen; dies erwies sich aber bisher als sehr schwierig. Das Vindija-Material bietet den Vorteil, dass es unter kühlen, trockenen Bedingungen begraben wurde und dass es sich um unspektakuläre Knochenstücke handelt, die daher wenig in die Hand genommen und kontaminiert wurden.

Nach den neuen Daten begannen die Linien zum HSS und HN vor ca. 0,8 MA zu divergieren.

Hinweise auf eine Vermischung mit dem HSS fanden sich bei den beiden recht jungen Vindija-Frauen (38000 J) *nicht*. Die zunächst für das Vindija-Material proklamierten Indizien für Vermischungen in den ersten Berichten der Pääbo-Gruppe (die von der Rubin-Gruppe ohnehin nicht bestätigt werden konnten) erwiesen sich inzwischen als Folge moderner Kontamination (11 % der damaligen Probe stellte moderne Kontamination dar!); das Verfahren wurde inzwischen aber geändert, um das Kontaminationsrisiko zu minimieren. Etwa 1 Mrd. Basenpaare der Vindija-HN wurden inzwischen mit einem europäischen und einem afrikanischen Genom verglichen. Auch hier zeigten sich keine Hinweise auf einen genetischen Beitrag des HN zum Genom des europäischen HSS.

Es fand sich auch kein Hinweis darauf, dass die moderne Microcephalin-Gen-Variante (die mit dem Gehirnwachstum in Zusammenhang steht und beim HSS erst vor 37000 Jahren auftrat) zunächst beim HN evolvierte und dann vom HN auf den HSS übersprang.

Die alte MAPT-Gen-Variante, das sich vorwiegend bei Europäern findet und heutzutage zumindest bei Frauen in Island mit einem Fortpflanzungsvorteil verbunden ist (wobei die Funktion der Variante aber noch unbekannt ist), findet sich beim HN ebenfalls nicht. Man hatte bisher vermutet, dass es sich um eine alte Genvariante handelt, die vom HN auf den HSS übergesprungen war. Im Vindija-Genom fand sich diese MAPT-Variante aber nicht.

Die moderne Variante des FOXP2-Sprachgens fand sich auch in dem Vindija-HN, was die Befürchtung, die beiden bisherigen Nachweise des modernen FOXP2 beim HN könnten auf moderner Kontamination beruhen, deutlich schwächt.

In Beinknochen zweier männlicher HN von El Sidron fand sich inzwischen die Blutgruppe O; das Null-Allel in der Version 0-01 findet sich auch beim modernen Menschen (während sich das entsprechende Null-Allel des Schimpansen unterscheidet).

Das Gen TAS2R38 kodiert Proteine auf der Zunge, die es ermöglichen, u.a. das bittere Phenylthiocarbamid zu schmecken (ein Inhaltsstoff vieler Pflanzen). Die Fähigkeit ist wichtig, um potentielle Gifte zu meiden. Der HN von El Sidron verfügte über zwei Varianten dieses Gens; er dürfte Bitterstoffe geschmeckt haben. Wie beim modernen Menschen dürfte es aber auch beim HN Individuen mit zwei Mangelmutanten gegeben haben, die diese Stoffe nicht schmecken konnten (Spektr. Wiss. 6/10, 54).

Stand 2010 (Sci. 328, 680 + 710 + 723): das nucleäre HN-Genom ist inzwischen 1,3-fach sequenziert, allerdings ist etwa ein Drittel immer noch lückenhaft. Völlig überraschend, aber methodisch abgesichert ergab sich, dass der HN 1 bis 4 % zum Genpool des HSS Eurasiens beitrug (unter der Annahme, dass der Genflow zwischen 80000 und 50000 J erfolgte; am ehesten liegen die Werte zwischen 1,3 und 2,7 % basierend auf Vindija und Mezmaiskaya), nicht dagegen zum HSS aus Subsahara-Afrika.

[Eine andere Studie auf der Basis der Verteilung der genetischen Variation beim HSS schätzte den Anteil archaischen Genflows auf 14 %, allerdings bezieht sich diese Aussage nicht konkret auf den Genflow seitens des HN, sondern schließt andere, d.h. auch frühere, archaische Homo mit ein].

Der HN teilt mehr SNPs mit Europäern und Asiaten (einschl. Papua) als mit Afrikanern. Der Genflow muss erfolgt sein, bevor sich die Population des HSS in die verschiedenen Linien aufteilte, die Europa, Asien oder Neuguinea besiedelten.

Vermutlich hatte sich nur eine kleine Gruppe von HN mit dem HSS vermischt, aufgrund der starken Bevölkerungsexpansion der HSS konnten sich die HN-Gene aber weiter verbreiten und blieben erhalten. Wenn eine sich expandierende Population auf eine lokal residierende Population trifft, kann schon eine geringe Anzahl von Vermischungen an der Frontlinie der Expansion zu einer deutlichen Integration von Genen der lokal residierenden Bevölkerung in das Genom der Expansoren führen.

In Israel, wo der HSS schon vor 100 TA und der HN irgendwann später – vielleicht aber schon vor 80000 J – erschien, nutzten HN und HSS sogar dieselben Höhlen, wenn auch zu unterschiedlichen Zeiten (Tabun), hatten viele Gemeinsamkeiten, nutzten ähnliche Werkzeuge (allerdings könnten die HN zu jener Zeit die besseren Speerspitzen produziert haben!), jagten in dieser Gegend dieselben Tiere (Rehe, Gazellen).

Auch Fossilfunde hatten zuvor schon für eine Vermischung auf niedrigem Niveau gesprochen, da einige HN in der Region (so aus Tabun) weniger robust wirkten wie die HN in Asien und Europa. Allerdings könnten diese Vermischungen auch später stattgefunden haben, als eine weitere Gruppe moderner Menschen vor ca. 60000 Jahren aus Afrika kam und möglicherweise auf HN traf, die die Höhlen im Mittleren Osten bis vor 50000 Jahren bewohnten.

Da auch Papua die HN-Gene tragen, also weit außerhalb des Verbreitungsgebietes des HN, muss der Genflow in der Phase der Koexistenz von HN und HSS in Vorderasien erfolgt sein, die auf den Zeitraum zwischen 80000 und 50000 J datiert wird, d.h. vor der Ausbreitung des HSS nach Europa und weiter nach Asien hinein. **Damit ist der HN nicht komplett ausgestorben, sondern hat in geringem Umfang genetisch überlebt.** Er steht allen Nicht-Afrikanern genetisch näher als den Subsahara-Afrikanern. Dabei fand sich nur ein Genflow vom HN zum HS, nicht (oder fast nicht) in umgekehrter Richtung. **Inzwischen konnte der Zeitpunkt, zu dem die HS-Linie im Nahen Osten HN-Gene aufnahm, auf den Zeitraum zwischen 90000 und 65000 Jahren eingegrenzt werden (Nat. 476, 136); später wurde jedoch ein jüngerer Zeitraum (zwischen 65000 und 45000 Jahren) berechnet (Sci. 333, 1084).**

Der geringe Umfang der Introgression des HN-Genoms in das des HSS könnte darauf beruhen, dass es nur selten oder nur in einer kleinen Teilregion zu einer Vermischung kam; er könnte aber auch auf Fortpflanzungsbarrieren biologischer, sozialer oder demographischer Art deuten (s. Sci. 335, 1317).

Im mt-Genom fanden sich dagegen bisher keine Hinweise auf eine Vermischung.

Das im Jahr 2010 im Internet publizierte HN-Genom beruht auf den Sequenzen von drei weiblichen HN aus der Vindija-Höhle (datiert zwischen 38310 +- 2130 und 44450 +- 550 unkalibrierten RC-Jahre); zudem wurden kleinere Teile des Genoms von drei weiteren HN (El Sidron, Spanien, 49000 BP, männlich; Feldhofer, Deutschland, 42000 BP; Mezmaiskaya, Kaukasus, 60000 – 70000 BP) herangezogen. Keiner der drei zusätzlichen HN differierte in seinem Genom – soweit untersucht – von den drei kroatischen HN.

Rezente Vergleiche aus Frankreich, China (Han), Papua-Neuguinea, San (Südafrika), Yoruba (Westafrika) (beides zwei alte afrikanische Linien).

Übereinstimmung HN/ HSS: 99,84 %.

Nur 87 Proteine trennen die beiden Arten (die meisten mit Bezug zur Funktion und Entwicklung des Gehirns) (MaxPlanckForschung 2/17: 18).

Divergenz zwischen HN und HSS nach diesen neuen Daten erst **zwischen 440000 und 270000** Jahren! (= Divergenz der Populationen, das ist der jüngste Zeitpunkt, zu dem die beiden Populationen noch Gene miteinander austauschten; dieser Zeitpunkt ist jünger als die DNS-Divergenz; Punktschätzung für die Divergenz autosomaler DNS: 825000 J.). Die Populationsdivergenz von 440000 bis 270000 J ergibt sich unter der Voraussetzung, dass sich HS und Schimpanse vor 8,3 bis 5,6 MA trennten.

Gene, die in der HSS-Linie nach der Trennung vom HN evolvierten: insgesamt wurden nur 78 bzw. naA 88 Nucleotidveränderungen (in 83 Genen) angetroffen, die die Proteinkodierung der betreffenden Gene veränderten (also Aminosäuresequenzen veränderten) und beim modernen HSS **fixiert** sind, während beim HN der ursprüngliche Zustand (wie beim Schimpansen) vorlag. Dies betrifft Gene für Proteine

- die bei der Wundheilung beteiligt sind (PCD16)
- für das Schlagen der Geißel der Spermien (SPAG17)
- für Genexpression (TTF1, wichtig für die ribosomale Gentranskription)
- Repetin (Gen. RPTN), ein extrazelluläres Matrixprotein, das in der Haut, ganz besonders in Schweißdrüsen, in der inneren Schicht von Haarwurzeln und in den filiformen Papillen der Zunge expremiert wird
- Hautpigmentierung
(drei der fünf Gene, die mehr als eine Substitution tragen, betreffen die Haut, offenbar haben sich Hauptmorphologie und –physiologie seit der Trennung vom HN verändert!)

Nicht alle diese Veränderungen müssen von funktioneller Relevanz sein; es kann sich auch um neutrale Änderungen haben, die sich durch Gendrift akkumuliert haben.

Für viele Genomregionen liegen die HN in der Variationsbreite des HSS, d.h. die HN teilen sich abgeleitete SNP-Polymorphismen mit dem HSS.

Neben den o.g. 78 (naA 88) Fixierungen fanden sich aber 15 Regionen mit 1 bis 12 Genen, die beim HSS Anzeichen für eine positive Selektion zeigen, indem **Veränderungen in diesen Regionen bei einigen Populationen des HSS große Verbreitung gefunden haben** (aber eben noch nicht fixiert sind); diese betreffen Stoffwechsel, kognitive und skelettale Entwicklung (Schlüsselbein, Brustkorb):

Die größte veränderte Region findet sich auf Chromosom 2 und enthält das THADA-Gen. Die Region ist beim modernen Menschen variabel und wird mit Typ-2-Diabetes in Verbindung gebracht. Veränderungen im THADA-Gen könnten den Energiehaushalt des HSS beeinflusst

haben (bei Typ-2-Diabetikern ist die Expression im Vergleich zu gesunden Kontrollen verändert). Beim HN finden sich in dieser Region dagegen keine abgeleiteten Allele.

Andere Mutationen betreffen Gene, die bei der kognitiven Entwicklung eine Rolle spielen. Mutieren diese Gene beim HSS, tragen sie zum Down-Syndrom, Schizophrenie und Autismus bei.

Mutationen von RUNX2 führen beim HSS zur cleidocranialen Dysplasie mit verspätetem Schluss der kranialen Suturen, hypo-/aplastischen Schlüsselbeinen, einem glockenförmigen Brustkorb und dentalen Anomalien (der HN hatte wie andere archaische Homo einen solchen glockenförmigen Brustkorb und auch eine abweichende Anatomie der Schlüsselbeine!). Veränderungen bei RUNX2 beim frühen HS könnten also bei der Form des Oberkörpers und Craniums eine Rolle gespielt haben.

SCML1, ein Gen, das bei der Spermatogenese eine Rolle spielt und offenbar positiver Selektion beim Menschen, aber auch bei vielen anderen Primaten unterlag.

Die Annahme, dass der D-Haplotyp des MICROCEPHALIN-Gens vom HN auf den HSS übertragen wurde, bestätigte sich *nicht*; der betreffende Haplotyp fand sich überhaupt nicht beim HN. Für FOXP2 fand sich – wie bereits bekannt - beim HN der abgeleitete Zustand.

Seit 7.5.2010 ist das HN-Genom auf Ensembl und dem UC Santa Cruz Browser zugänglich. Der zugrunde liegende technische Fortschritt (array-based sequence capture) ermöglichte die Analyse fossiler DNS der Zielart selbst dann, wenn nur 0,2 % der DNS von der Zielart stammt. Durch 4- bis 5-fache Sequenzierung können Sequenzierungsfehler und moderne Kontamination durch menschliche DNS minimiert werden. Die enzymatische Entfernung von Uracil-Residuen, die sich häufig in alter DNS finden, reduziert die Fehlerquote weiterhin auf ein Fünftel.

Stand 2011: Inzwischen liegen die ersten Interpretationen und Vergleiche einzelner Gene zwischen HN und HSS vor (Nat. 476, 136):

--- wie der HSS besaß auch der HN keine Penisdornen (= Penisstacheln; verhornte Papillen); der Verlust der Penisdornen geht mit einer Verlängerung des Geschlechtsaktes einher

--- die HS-Linie übernahm von den HN und Denisovanern bestimmte Gene, die Schutz vor Krankheiten bieten (bestimmte HLA-Antigene, die sich beim HS in Europa und Asien, aber nur seltener in Afrika finden). HLA-Antigene helfen dem Immunsystem Pathogene zu erkennen. Archaische Allele trugen demnach erheblich zum Immunsystem des modernen Menschen bei. Es wird geschätzt, dass die Europäer 50 % der Varianten einer bestimmten Klasse von HLA-Genen von archaischen Menschen wie den HN übernahmen, die Asiaten 70-80 % und die Einwohner von Papua-Neuguinea und Aborigines sogar bis zu 95 %. Ein Teil der Menschheit hätte somit Immunfunktionen von HN übernommen. Weil die Allele vorteilhaft war, konnten sie sich rasch in der modernen Population ausbreiten.*

Allerdings entstanden die meisten HLA-Gene vor der Dichotomie HS/HN, so dass die o.g. Häufigkeitsverteilung auch zufallsbedingt aufgetreten sein könnte.

--- HN und Denisovanern fehlten bestimmte Gene, die dem HS helfen, sich gegen bestimmte Infektionskrankheiten wie z.B. Masern zu wehren. Dies ist damit erklärbar, dass aufgrund der

geringen Populationsdichte der HN und Denisovaner diese kaum von Infektionskrankheiten bedroht gewesen sein dürften

--- Denisovaner hatten keine roten Haare.

* So erhielten moderne Menschen beispielsweise das HLA-B*73-Allel von den Denisovanern. Verschiedene archaische HLA-Haplotypen mit funktionell unterschiedlichen Allelen wurden in das Genom moderner eurasischer und ozeanischer Populationen aufgenommen. Einige dieser Allele kodieren bestimmte Liganden für Rezeptoren natürlicher Killerzellen (NK-Zellen); sie repräsentierten heutzutage mehr als die Hälfte der HLA-Allele moderner Eurasier und wurden später auch in Afrika eingeführt. Die adaptive Einbeziehung archaischer Allele hatte somit einen erheblichen Einfluss auf das moderne Immunsystem. Die Vermischung mit Denisovanern beeinflusste besonders stark das Immunsystem der Asiaten und Amerindianer.

Die archaischen Menschen, die Eurasien seit mehr als 200000 J besiedelt hatten, bevor der HSS auf sie traf, hatten ihr Immunsystem inzwischen gut an lokale Pathogene angepasst. Derartige Anpassungen gehen mit Änderungen in der HLA-Klasse I einher. Migrierende kleine HSS-Populationen stellten einen genetischen Flaschenhals mit geringer HLA-Diversität dar. Die Vermischung mit archaischen Populationen erhöhte bei ihnen die HLA-Diversität und ermöglichte es für sie neue, vorteilhafte HLA-Varianten aufzunehmen, die an die lokal vorhandenen Pathogene angepasst waren. Beispielsweise stellt HLA-A*11 einen häufigen archaischen Allotyp in modernen asiatischen Populationen dar; er erlaubt einen T-Zell-vermittelten Schutz gegenüber bestimmten Stämmen des Epstein-Barr-Virus. Andere archaische Allele spielen eine Rolle bei der Kontrolle der NK-Zellen (wichtig für die Immunabwehr), wieder andere spielen eine Rolle bei der T-Zell-vermittelten Immunität (Sci. 334, 89).

Die Kreuzung der HSS mit archaischen Menschen verlieh ihnen wohl die von Hybriden typischerweise bekannte erhöhte Vitalität, die es dem HSS erleichterte, die Welt zu erobern. Der moderne Mensch verdankt demnach einen großen Teil seiner immunologischen Widerstandskraft den HN. Andererseits fehlen HN und Denisovanern Gene, die beim modernen Menschen der Abwehr epidemisch auftretender Infektionskrankheiten wie z.B. Masern dienen (wegen der geringen Besiedlungsdichte von HN und Denisovanern spielten solche Krankheiten damals keine Rolle). Die Denisovaner besaßen dagegen keine Genvarianten, die mit Zöliakie (einer Autoimmunkrankheit) in Zusammenhang stehen. Möglicherweise hat sich der HSS die höhere Widerstandskraft gegen Masern und andere Seuchen mit einer größeren Anfälligkeit für Allergien erkauft (Spektr. Wiss. 11/2011, 12).

Der geringe genetische Beitrag der HN zum Genom der Eurasiaten von 2-3 % deutet aber auf eine erhebliche Reproduktionsbarriere zwischen HN und HSS. Modellrechnungen ergaben, dass der Anteil von Vermischungen unter 2 % lag. Entweder vermieden HN und HSS sexuelle Kontakte miteinander, oder der Nachwuchs hatte geringere Fitness. Somit bestanden offenbar recht effektive Barrieren gegenüber einem möglichen Genflow vom HN zum HSS (PNAS 108, 15129).

Stand 2013:

Im Jahr 2013 wurde das komplette Kerngenom eines HN-Zehngliedes aus der Denisova-Höhle entschlüsselt, das bereits aufgrund der mtDNA einem HN zugeordnet worden war (Name des Individuums: „Altai-HN“). Das Kerngenom bestätigte den HN-Status. mtDNA hatte bereits gezeigt, dass dieser HN am nächsten mit dem Kind 1 der Mezmaiskaya-Höhle (Kaukasus; ca. 60 – 70 TA alt) verwandt war, was das Kerngenom dann bestätigte. Die kroatischen HN aus der Vindija-Höhle stehen weiter außerhalb.

Sowohl genetische Befunde wie die Fundsituation sprechen dafür, dass das Zehnglied des Altai-HN älter ist als bereits einige Jahre zuvor komplett sequenzierte Fingerglied der Denisovaner-Frau.

Die Kernsequenz des Altai-HN und der Vergleich mit Denisovanern, anderen HN (Vindija, Mezmaiskaya) und modernen Menschen führte zu folgenden Erkenntnissen:

- Die Trennung der Populationen zwischen der Linie zum HSS und zum (HN + HD) erfolgte vor 553 bis 589 TA, die Trennung zwischen HN und HD vor ca. 381 TA.

Legt man eine Mutationsrate von 1 pro 1000.000.000 Positionen und Jahr zugrunde, erfolgte die Trennung HSS/(HN+HD) vor 275 – 383 TA; bei 0,5 pro 1000.000.000 vor 550 bis 765 TA;

die Trennung zwischen HN und HD erfolgte dann vor 190 – 236 TA bzw. vor 381 – 473 TA.

(Mutationsrate 1 = klassischerweise zugrunde gelegte Mutationsrate; Mutationsrate 0,5 nach modernen Untersuchungen über die Mutationsrate zwischen Eltern und ihren Kindern).

- Das Genom des Altai-HN enthielt mehrere lange homozygote Abschnitte, was auf Inzucht deutete. Die nähere Analyse ergab, dass die Eltern Halb-Geschwistern gewesen sein könnten, auf jeden Fall muss es sich aber um engste Verwandtschaft gehandelt haben. Weitere Analysen zeigten, dass Inzucht insgesamt in dieser Population eine große Rolle spielte; es ist offen, ob dies auch für die HN in anderen Regionen gilt.

- Das Ausmaß der Heterozygotität ist ein Maß für die Populationsstärke. Die Heterozygotität war sowohl bei HN wie bei HD geringer als bei modernen Menschen (2 Sequenzdifferenzen pro 10.000 Nucleotide bei homologen Chromosomen – das entspricht nur ¼ des HSS) und gehört zu der niedrigsten, die man bisher überhaupt bei Organismen gefunden hat.

Gesichert ist eine Reduktion der Populationsstärke vor mehr als 1 MA; danach nahm die Populationsstärke der Linie, die zum HSS führte, zu, während sich die Populationen der Vorfahren des Altai-HN und HD verringerten (also schon *vor* der Lebenszeit der beiden Individuen!). Die geringe Populationsstärke muss angesichts des großen Verbreitungsgebietes zur Folge gehabt haben, dass die Besiedlungsdichte extrem gering war – vielleicht befanden sich der HN und HD schon im Prozess des Aussterbens, bevor der HSS in ihrem Lebensraum erschien? (Nat. 505: 32).

- Das Ausmaß des Genflow vom HN zum außerafrikanischen HSS, der irgendwo in der Levante/Naher Osten erfolgt sein soll, ließ sich nun auf 1,5 bis 2,1 % präzisieren. Außerdem ergab sich, dass die HN-DNA, die vom HN auf den HSS überging, stärker jener des Kindes von Mezmaiskaya ähnelte, also dem Altai-HN oder den Vindija-HN aus Kroatien. Der Genflow vom HN in die außerafrikanische Population des HSS erfolgte also zu einer Zeit, als sich verschiedene HN-Populationen schon voneinander getrennt hatten, also die Linie zum Altai-HN und den Vindija-HN bereits abgespalten war.

- Neben dem Genflow vom HD nach Papua-Neuguinea, Australien und einem Teil der Philippinen findet sich auch ein sehr marginaler Genflow nach Europa und Amerika. In modernen Genomen aus Sardinien und Frankreich findet sich zwar HN-DNA, aber keine oder sehr geringe Einflüsse vom HD. Bei Han-Chinesen, Dai (Südchina), Karitiana (Amerika) und Mixe (Amerika) findet man dagegen neben Genomregionen, die vom HN stammen, auch solche vom HD, aber etwa 4x mehr als in Europa. Außerdem zeigen diese vom HD stammenden Genomregionen eine engere Verwandtschaft zum HD von Denisova als die extrem seltenen in Europäern identifizierten Genomregionen denisovaler Herkunft.

Dennoch ist der genetische Beitrag des HD zum Genom der Festland-Asiaten und Uramerikaner mit 0,2 % nur etwa 1/25 des genetischen Einflusses auf die Bevölkerung in Papua-Neuguinea und Australien (3 – 6 %).

Und bei dem 40.000 Jahre alten HSS aus Beijing fand sich keinerlei HD-DNA.

Allerdings lässt sich nicht ausschließen, dass der genetische Einfluss von ca. 0,2 % in Festland-Asiaten (und Uramerikanern) nicht direkt von HD in diese Populationen getragen wurde, sondern durch Genflow von Vorfahren derjenigen HSS, die nach der Vermischung mit HD Ozeanien besiedelten.

Zusätzlich zu dem kleinen Beitrag der HD (0,2 %) enthalten Populationen aus Asien und Amerika auch mehr HN-DNA als europäische Populationen.

- Die Diskrepanz der DNA-Sequenzen zwischen dem Altai-HN und jenen HN, die sich mit den HSS in Vorderasien mischten und zur Introgression von DNA in die modernen Eurasier führten, beträgt 1,35 % der Differenz zwischen HSS und Schimpansen; die Diskrepanz zwischen dem Denisovaner-Genom und den Denisovanern, die DNA für die heutigen Papuas und Australier lieferten, dagegen 3,18 %.

Daraus errechnet sich die Auftrennung der Population zwischen den introgredierenden HN und dem Altai-HN auf 77-114 TA und zwischen den introgredierenden HD und dem HD-Genom aus der Denisova-Höhle auf 276-403 TA. Dazu passt, dass die HD-Population größer, diverser und stärker untergliedert war als die HN und die HD ein größeres Gebiet besiedelten.

- Des Weiteren erfolgte ein Genflow vom HN in den HD; mindestens 0,5 % des HD-Genoms stammt vom HN. Die in den HD introgressierten HN-Genomanteile ähneln dabei stärker dem Altai-HN als den HN des Kaukasus und Kroatiens. Der Genflow vom HN zum HD erfolgte also von einer Population, die näher mit dem Altai-HN verwandt war. Ein Genflow vom HD zum HN war nicht festzustellen.

Vom Genflow vom HN zum HD waren besonders Gencluster der HLA- und CRISP-Gruppe betroffen (bestimmte Haplotypen dieser Gene haben beim Altai-HD und Altai-HN einen gemeinsamen Vorfahren wenige Jahrzehnttausende zuvor). HD profitierten möglicherweise von diesen HN-Genclustern, die mit Immunabwehr und Spermienfunktion zu tun haben, ebenso wie HLA-Allele vom HN und HD auch beim HSS funktionelle Relevanz erhalten haben.

- Afrikanische Genome weisen 7 % mehr abgeleitete Allele gemeinsam mit dem HN-Genom im Vergleich zum HD-Genom auf; dies gilt besonders für abgeleitete Allele, die bei Afrikanern fixiert sind: dabei teilen sie sich mit HN 13-16 % mehr Allele als mit HD.

Nach Abwägung von Alternativen lässt sich dies nur damit erklären, dass 2,7 – 5,8 % des Denisovaner-Genoms von einem archaischen Menschen stammen, der vor 0,9 – 1,4 MA abgezweigt war. Mit einer anderen Methode errechnete sich dieser Anteil auf 0,5 bis 8 % und eine Abzweigung vor 1,1 bis 4 MA. Diese Einkreuzung einer sehr archaischen Menschenlinie steht in Einklang mit der Beobachtung, dass die mtDNA der HD von der mtDNA anderer Homininen schon vor 0,7 – 1,3 MA divergierte.

In das HD-Genom wurde also eine Linie eingekreuzt, die sich zuvor vom gemeinsamen Vorfahren von (HSS + HN + HD) abgezweigt hatte, möglicherweise HE (wobei sich die Population des asiatischen HE erst vor ca. 1 MA vom afrikanischen HE definitiv getrennt haben soll).

Geht man davon aus, dass HSS, HN und HD vom afrikanischen HE (< 1,0 MA) abstammen, so wurde hier offenbar DNA eingekreuzt, die auf Populationen zurückgeht, die aus der Zeit stammen, bevor sich vor ca. 1,0 MA afrikanischer und asiatischer HE definitiv voneinander trennten.

- Der genetische Unterschied zwischen HN und allen HSS beträgt lediglich 96 fixierte proteinkodierende Aminosäuresubstitutionen, die insgesamt nur 87 Proteine betreffen, sowie ca. 35000 Differenzen in nicht-kodierenden DNS-Abschnitten, von denen einige aber Einfluss auf die Genregulation nehmen dürften. Man schätzt daher, dass ca. 3000 fixierte Unterschiede möglicherweise die Genexpression beeinflussen.

Proteine mit veränderter Aminosäuresequenz werden dabei besonders bei der Gehirnentwicklung expremiert, vor allem im mittleren Fetalstadium, und zwar in der ventriculären Zone des sich entwickelnden Neocortex. Sie haben vor allem Einfluss auf die Mitoseprozesse, konkret die Lage der Teilungsebene bei Vorgängerzellen der Nervenzellen während der Entwicklung des Cortex. Ein anderes Gen mit abweichender Sequenz sorgt dafür, dass in der subventriculären Zone auch beim Erwachsenen Nerven-Stammzellen erhalten bleiben.

Zusammenstellung des Genflows im späten Pleistozän:

- 0,5 – 8,0 % von einem unbekanntem archaischen Homininen zu frühen HD
- > 0,5 % vom HN (Altai) zum HD (Altai)
- 1,5 – 2,1 % vom HN (am nächsten dem HN-Kind von Mezmaiskaya) zu außerafrikanischen HSS; die Population des Altai-HN und der Vindija-HN war zu diesem Zeitpunkt schon abgetrennt

- 3 – 6 % vom HD zu HSS Ozeaniens (Papua, Australier)
- ca. 0,2 % vom HD zu HSS Festlandasiens (und mit ihnen nach Amerika), wobei es unklar ist, ob es sich um eine direkte Introgression ausgehend vom HD handelt oder um Genflow aus jener HSS-Gruppe, die zuvor die 3 – 6 % Genomanteile von HD aufgenommen hatte

(Nat. 505, 43)

Stand 2014:

(Sci. 343: 471; Sci 343: 1017; Na. 507: 354).

Es zeichnet sich ab, dass HN und HSS bereits genetisch so weit auseinander lagen, dass sie sich zwar grundsätzlich erfolgreich miteinander fortpflanzen konnten, dabei aber nahe der Grenze biologischer Inkompatibilität, also einer genetischen Reproduktionsbarriere standen; die Mischlinge waren weniger fruchtbar, dadurch nahm der Anteil der HN-Sequenzen im Laufe der Zeit ab.

(Die komplette genetische Isolation dauert bei mittelgroßen Säugern mindestens 1,4 MA; Sci. 344: 1338).

Krankheiten wie Lupus, primäre biliäre Leberzirrhose, Morbus Crohn (2 Allele betroffen), Typ-2-Diabetes werden mit Allelen, die von HN stammen, in Verbindung gebracht, daneben Variationen im Keratin von Haut und Haaren, Hautpigmentierung, Interleukin-18-Spiegel, Variationen im Rauchverhalten, Größe der Sehnervenscheibe usw.

In 60 % von 1004 ostasiatischen und europäischen Genomen fand man eine Neandertaler-Version eines Genes, das die Funktion des Keratins von Haut, Nägeln und Haar beeinflusst. Keratin macht die Haut wasserdicht, empfindlich für Hitze und Kälte, und blockiert Pathogene. Das Neandertaler-Allel könnte den HSS geholfen haben, sich rasch an die Kälte in Asien und Europa anzupassen.

Für das Gen BNC2 findet sich der HN-Haplotyp in 70 % der Europäer (aber 0 % der Ostasiaten). Es kodiert ein Zinkfinger-Protein, das in Keratinozyten und anderen Geweben gebildet wird und für die Hautpigmentierung der Europäer mit verantwortlich ist.

POU2F3 ist ein Homeobox-Transkriptionsfaktor, der in der Epidermis expremiert wird und Proliferation und Differenzierung der Keratinozyten steuert; der HN-Haplotyp findet sich in 66 % der Ostasiaten, aber weniger als 1 % der Europäer.

In 6 Genomregionen fanden sich introgressierte HN-Haplotypen, die sowohl bei Europäern wie Ostasiaten Anteile von mehr als 40 % der modernen Population erreichten, u.a. auch ein Keratin-Gen betreffend. Offenbar trugen die HN in erheblichen Umfang zu adaptiven Varianten von Hautphänotypen der Europäer und Ostasiaten bei. Die HN halfen dabei den modernen Menschen, ihre Haut und Haare den Bedürfnissen der außerafrikanischen Umwelt anzupassen (z.B. dickere Haut, mehr Haare, weniger Poren).

Andere HN-Allele machten die HSS allerdings empfänglicher für die oben genannten Krankheiten, einschließlich der Sucht zu Rauchen. Es kann sein, dass diese Allele den HN selbst gar nicht schädeten, sondern nur den modernen Menschen, in deren Genpool sie integriert wurden, da sie nicht mit diesem Genpool koevolviert waren.

Die neuen Studien bestätigten einen Beitrag der HN von 1 bis 3 % im Genom der modernen Europäer und Ostasiaten; da aber sehr unterschiedliche Gene vom HN stammen können, ließen sich in einer Studie mit 1004 Probanden und in einer weiteren mit 665 Probanden insgesamt gesehen 20 % des gesamten HN-Genpools nachweisen, d.h. der genannte Anteil des gesamten HN-Genoms findet sich verteilt auf diese Probanden. (Praktisch bedeutet dies, dass ein großer Teil des Genpools der HN noch vorhanden ist; er ist nur in sehr kleine Portionen auf sehr viele einzelne Individuen verteilt; insgesamt geht man von 35 bis 70 % des gesamten HN-Genoms aus, das im modernen Menschen erhalten ist – aber eben nicht das komplette Genom).

Von den 665 Probanden stammen 379 aus Europa und 286 aus Ostasien; insgesamt konnten mehr als 15 Gigabasen introgressierter HN-Sequenzen gewonnen werden, die sich auf 600 Megabasen (Mb) des HN-Genoms verteilen, was etwa 20 % des gesamten HN-Genoms entspricht. Die HN-Sequenzen in Europäern und Ostasiaten überschneiden sich nur zu ca. 25 % (149 Mb); Ostasiaten wiesen 21 % mehr HN-Sequenzen auf. Durchschnittlich fanden sich 23 Mb HN-DNS pro Individuum, die durchschnittliche Länge der einzelnen introgressierten Haplotypen beträgt 58 Kilobasen.

Manche Chromosomenarme enthalten aber keine oder nur extrem selten HN-DNS (wie 8q und 17q). Offenbar war der Unterschied in den Sequenzen in manchen Genomregionen schon so groß, dass ein Genflow in diese Genabschnitte unmöglich geworden war bzw. so schädlich war, dass er herausselektiert wurde. Hierzu gehörte auch eine Region um das Gen FOXP2, das mit Sprechen und Sprache assoziiert ist – offenbar war die neandertalide Version dieses Genomabschnittes ebenfalls für den modernen Menschen schädlich und wurde wegselektiert.

Bei Europäern fanden sich 4 und bei Ostasiaten 14 Genomabschnitte von 10 Mb Länge, in denen der Anteil introgressierter HN-DNS unter 0,1 % liegt.

Die Daten deuten darauf, dass es nicht eine einzige Vermischung mit HN gab, sondern Genflow zwischen HN und HSS mehrfach (mindestens 2 x) erfolgte; die Modelle sprechen dafür, dass es einen ersten Genflow in den gemeinsamen Vorfahren von Ostasiaten und Europäern gab, und später einen zweiten, kleineren Genflow (zusätzliche 20,2 %) in die ostasiatische Population kurz nach deren Abspaltung von den Europäern.

Das X-Chromosom weist nur 1/5 x so viele HN-Anteile auf als alle anderen Chromosomen; dies gilt auch für Gene, die bevorzugt im Hoden exprimiert werden. Männer, die HN-Allele von Genen hatten, die bevorzugt im Hoden benötigt werden, hatten offenbar eine geringere Chance, sich fortzupflanzen (Hybridsterilität). Diese negative Selektion führte dazu, dass mindestens 1/3 der HN-DNS, die ursprünglich introgressiert war, verloren ging. Dies kalkuliert man daraus, dass in den Genomabschnitten mit dem höchsten HN-Anteil die HN-Sequenzen 54 % mehr ausmachen als im Genomdurchschnitt. Falls die HN-Sequenzen wenigstens in diesen Abschnitten im Laufe der Zeit nicht durch Herausselektieren vermindert wurden, dürfte der HN-Anteil kurz nach der Introgression über 3 % betragen haben – statt der ca. 2 % heutzutage.

Dass der HN-Anteil in Ostasiaten höher ist, wird von der PÄÄBO-Arbeitsgruppe allerdings damit erklärt, dass die Populationsgröße der Ostasiaten ursprünglich geringer war als der Europäer, und dadurch nachteilige HN-Allele weniger gut herausgefiltert werden konnten – also geringerer

Selektionsdruck gegen HN-Sequenzen (während VERNOT und AKEY einen zweiten, separaten Genflow in die Ostasiaten modellierten).

Der HN-Anteil auf den Autosomen vs. X-Chromosom (Nat. 507; 354):

Europäische Populationen: 1,07 bis 1,20 % (X: 0,19 – 0,25 %)

Ostasiatische Populationen: 1,37 bis 1,40 % (X: 0,26 – 0,30 %)

Amerikanische Populationen: 1,05 bis 1,22 % (X: 0,20 – 0,22 %)

Menschen afrikanischer Herkunft im SW der USA: 0,34 % (X: 0,07 %)

Luhya in Webuye, Kenia: 0,08 % (X: 0,04 %)

Die Standardabweichung im HN-Anteil zwischen Individuen derselben Population beträgt 0,06 bis 0,10 %.

Aus Tierstudien kennt man solche Prozesse, wenn sich zwei Unterarten in separate Arten aufteilen. Hybrid-Männchen (mit nur einem X-Chromosom) werden dabei früher unfruchtbar als Hybrid-Weibchen, die über zwei X-Chromosomen verfügen. Das X-Chromosom enthält bei vielen Arten Gene, die bei Kreuzungen zwischen Arten zur Unfruchtbarkeit der Männchen führen können. So entstand ein starker Selektionsdruck gegen HN-Sequenzen auf dem X-Chromosom der HSS.

Daher wird jetzt geprüft, ob der europäische und asiatische HSS mehr HN-DNS von HN-Frauen als von HN-Männern aufweist. Auf jeden Fall standen HSS und HN an der Grenze genetischer Reproduktionsbarrieren.

Aber auch autosomale Gene, die mit männlicher Fertilität in Zusammenhang stehen, sowie Gene für hochkonservierte zelluläre Prozesse weisen unterdurchschnittlich häufig HN-Sequenzen auf.

In modernen Mischlingspopulationen gibt es keinerlei Hinweise auf negative Selektion von Allelen einer der beiden Ausgangspopulationen (also auch keine Hinweise auf reduzierte Fruchtbarkeit). Die Dauer der Separation zwischen HN und HSS ist 5 x größer als die Zeit der Separation von Europäern und Westafrikanern.

Allerdings gibt es auch alternative Auffassungen, dass die geringe Anzahl von HN-Vorfahren relativ zur großen Überzahl der HSS dafür gesorgt habe, dass die HN-Allele, besonders jene auf dem X-Chromosom, allmählich aus der Population verschwanden (Sci. 343: 471).

Ust-Ishim-Mann (ca. 45000 Jahre, Sibirien):

Im Jahr 2014 wurde ein isoliert gefundener Femur eines direkt datierten, ca. 45000 Jahre (95%-Konfidenz: 46880 – 43210 Jahre) alten männlichen HSS aus Ust-Ishim (Irtysh-Fluss) aus Westsibirien sequenziert, gleichzeitig die zu diesem Zeitpunkt älteste komplette Kernsequenz eines HSS (gleichzeitig der älteste direkt datierte HSS außerhalb Afrikas). Ernährung nach Isotopenanalysen von C3-Pflanzen oder Tieren, die diese konsumierten, außerdem Proteine aquatischer Herkunft, wohl von Süßwasserfischen.

Ust-Ishim liegt in der geographischen Breite von Stockholm, allerdings war es damals etwas wärmer (Grönland Interstadial 12), was die Expansion des HSS (übrigens auch nach Europa hinein!) gefördert haben dürfte.

Der Ust-Ishim-HSS hatte nur wenig mehr Genomanteile des HN als moderne Europäer und Asiaten (Ust-Ishim: 2,3 %, Spanne 2,0 – 2,6 %; moderne Ostasiaten: 1,7 – 2,1 %; moderne Europäer: 1,6 – 1,8 %). Es fanden sich keine genetischen Einflüsse der Denisovaner.

Die HN-Anteile verteilten sich aber auf andere Genomabschnitte und waren 1,8 – 4,2-mal länger als bei modernen Menschen, weil sie noch nicht in diesem Umfang wie heutzutage durch meiotische Rekombinationen zerteilt worden waren. Ust-Ishim lebte kurz nach dem Vermischungs-Ereignis zwischen HSS und HN, das jetzt auf 50000 bis 60000 Jahre geschätzt wurde (noch vor 49000 J lebten in der Levante HN), d.h. 7000 bis 13000 Jahre vor dem Ust-Ishim-Mann (232 – 430 Generationen nach der HN-Einkreuzung; unterstellte Generationsdauer 29 Jahre). Damit lässt sich der Zeitraum, der bisher für die Einkreuzung von HN in die HSS-Population kalkuliert wurde (37000 – 86000 Jahre), weiter eingrenzen (50000 – 60000 Jahre).

Daneben fanden sich aber auch längere HN-Fragmente, die andeuten könnten, dass eine zusätzliche Einkreuzung von HN sogar noch nach der initialen Vermischung erfolgt sein könnte. Andererseits belegen die neuen Daten, dass die Einkreuzung von HN in die HSS-Population später erfolgte als zur Zeit der frühen HSS-Besiedlung der Levante, wie sie durch die Funde von Skhul und Qafzeh belegt ist.

Die autosomale Mutationsrate der letzten 45000 Jahre wurde auf 0,44 bis $0,63 \times 10^{-9}$ pro Jahr kalkuliert (für nicht-afrikanische Genome: $0,43 \times 10^{-9}$ pro Jahr), für das Y-Chromosom auf 0,7 bis $0,9 \times 10^{-9}$ pro Jahr, für die Mitochondrien $2,53 \times 10^{-8}$ pro Jahr. Heutzutage wird die autosomale Mutationsrate der modernen Menschen auf $0,5 \times 10^{-9}$ pro Jahr geschätzt.

Heterozygotität an 7,7/10.000 Positionen (zum Vergleich: 9,6 – 10,5 bei modernen Afrikanern, 5,5 – 7,7 bei modernen Nicht-Afrikanern); der Ust-Ishim-Mann unterlag also demselben genetischen Flaschenhals wie die modernen außerafrikanischen Menschen. Seine mtDNA-Sequenz gehört zu einem Haplotyp, der heute in Eurasien verbreitet ist, ebenso das Y-Chromosom. Nach molekularen Uhren ergibt sich ein Alter von 49000 Jahren (Spanne: 31000 – 66000) für den Knochen. Ust-Ishim weist größere genetische Ähnlichkeiten in seinen Allelen mit modernen Non-Afrikanern als mit Afrikanern auf, und mehr mit modernen Ostasiaten als Europäern. Vergleiche mit dem Genom eines 8000 Jahre alten Westeuropäers (La Breda) und des 24000 Jahre alten Mal'ta-Jungen zeigten aber, dass der Ust-Ishim-Mann zu einer Population gehörte, die abgezweigt war, bevor oder während sich die westeurasiatischen und ostasiatischen Populationen trennten. Die Population des Ust-Ishim-Mannes hat offenbar keine modernen Nachkommen hinterlassen.

Es besteht eine größere genetische Ähnlichkeit mit dem 8000 Jahre alten La-Breda-Menschen als mit den modernen Europäern. Dies belegt, dass die modernen Europäer über genetische Einflüsse verfügen, die später hinzukamen und nicht auf die initiale Ausbreitung der HSS nach Europa und Asien zurückgehen (Sci. 343, 1417; Nat. 514: 443).

Ust-Ishim hat keinen genetischen Beitrag zu den heutigen Menschen in Europa und Asien geleistet; seine genetische Linie ist ausgestorben. Seine Population dürfte sich von den Vorfahren heutiger Westeurasier und Ostasiaten abgespalten haben, bevor diese sich selbst voneinander trennten. Die Trennung zwischen den Vorfahren der Westeurasiaten auf der einen Seite und der Ostasiaten auf der anderen Seite dürfte vor 50000 – 45000 Jahren erfolgt sein. Ust-Ishim war

offenbar Mitglied einer Pioniergruppe, die nach Norden gewandert und im sumpfigen Tiefland Westsibiriens (östlich des Urals) gestrandet war (BdW 7/2015: 50).

HN-Genomanteile und Krankheitsrisiken

Genetische Einflüsse des HN nehmen auch Einfluss auf Krankheitsrisiken; so zeigten sich Unterschiede in bestimmten Merkmalen und Krankheiten zwischen Menschen mit der HSS-versus HN-Version bestimmter Gene. HN-Varianten scheinen das Risiko für Osteoporose, Störungen der Blutgerinnung und Nikotinsucht leicht zu erhöhen, daneben finden sich Zusammenhänge mit Depressionen, Fettsucht und verschiedenen Hautkrankheiten – teilweise aber auch ein vermindertes Erkrankungsrisiko. Insgesamt bleibt der Effekt der Genvarianten auf das Erkrankungsrisiko aber gering. HN-Varianten von Genen können auch dafür verantwortlich sein, warum ein Mensch ein Abend- statt Morgen-Mensch ist, anfällig für Glatzenbildung, Sonnenbrand oder Depression (Sci. 363: 21).

Der Fettstoffwechsel der Europäer scheint von HN-Genen beeinflusst zu sein; Europäer besitzen dreimal mehr HN-Varianten in den am Fettabbau beteiligten Genen als Asiaten und Afrikaner; die HN-Allele könnten Selektionsvorteile geboten haben. Die HN-Allele scheinen auch Veränderungen der Fettkonzentration und der Bildung von Stoffwechsellenzymen im Gehirn bedingt zu haben. Allerdings ist unbekannt, wie sich die veränderte Fettkonzentration im Gehirn auswirkt (Pressemitteilung).

Blutgerinnungsstörungen können mit bestimmten Immungenen der HN in Zusammenhang stehen, die andererseits dem HS aber halfen, Resistenz gegen Infektionskrankheiten zu entwickeln, mit denen der HSS außerhalb Afrikas konfrontiert wurde. So führen HN- und HD-Genvarianten zu einer höheren Expression von Toll-like Rezeptoren (TLRs), die an einer raschen Immunantwort beteiligt sind. Solche Genvarianten gehen auch mit einem verringerten Risiko von *Helicobacter pylori*-Infektionen, aber höheren Allergieraten einher. Auch Autoimmunerkrankungen und Entzündungen werden auf diese Weise gefördert.

Beim (europäischen) HS finden sich 152 Gen-Fragmente, (> 100 kb), die auch der Altai-HN besaß und die in irgendeiner Weise mit Viren, vor allem RNA-Viren, interagieren. Man vermutet, dass der HS diese bei der genetischen Vermischung mit dem HN geerbt hat und dass diese ihm ermöglichten, mit Virusinfektionen klarzukommen, die es in Afrika nicht gab, die aber in Europa und Asien verbreitet waren. Allerdings fanden sich speziell gegen RNA-Viren gerichtete Genvarianten nur bei Europäern, nicht bei Ostasiaten. Möglicherweise gab es in Europa andere Virusstämme als in Asien (demgegenüber hatte der Altai-HN nur 19 VIPs über 100 kb Länge vom HS geerbt: HS → Altai-HN: 19 VIPs > 100 kb; Altai-HN → HS: 152 VIPs > 100 kb).

Die Ergebnisse sprechen für ein „Poison-Antidot-Modell“ in dem Sinne, dass die mit den HN in Kontakt tretenden HS zwar gegenüber neuen Viren exponiert wurden, gleichzeitig aber von HN durch Genflow mit adaptiven Allelen für VIPs versorgt wurden, die ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber diesen Viren erhöhten (VIPs = Proteine, die mit Viren interagieren). Vor allem VIPs, die sich gegen RNA-Viren richten, wurden in das Genom der Europäer integriert. RNA-Viren führen leichter zu adaptiver Introgression, weil sie leichter von einer Art auf eine andere Art überspringen können. Besonders betroffen sind bei Europäern Proteine, die Interaktionen mit HIV (Lentivirus) und Influenza A (Orthomyxovirus), aber auch Hepatitis C (Flavivirus) eingehen.

So introgredierte ein Polymorphismus am PPIE-Lokus (Cyclophilin E), der zu einer vermehrten Expression von PPIE in verschiedenen Geweben (auch der Lunge) führt und zur Hemmung der Replikation des Influenza-Virus A beiträgt. Ein Allel des TLR2 (toll-like receptor 2) führt möglicherweise zu einem gewissen Schutz vor HIV: HIV-Protein ENV bindet an TLR2 und hemmt dessen Aktivität. Ein vom HN introgrierter SNP von TLR2 geht mit einer erhöhten Expression von TLR2 einher, so dass Lentiviren diesen TLR2 nicht so stark hemmen können wie TLR2s ohne diesen SNP.

Allerdings ist noch nicht untersucht, ob VIPs, die auf HN zurückgehen, tatsächlich zu unterschiedlicher Empfänglichkeit der modernen Menschen gegenüber *modernen* Viren führen.

Man schätzt, dass der Anteil der HN-DNA im Genom der Eurasiaten zunächst bei 10 % lag und dann rasch auf die heute üblichen 2 bis 3 % fiel. Man schätzt außerdem, dass 30 % der Protein-Adaptationen in der menschlichen Linie im Zusammenhang mit Interaktionen mit Viren stehen. Von allen langen (ab 100 kb) und hochfrequenten (heutiger Anteil ab 15 %) introgrierten Segmenten vom HN dürften 32 % (54 von 171) bei Asiaten und 25 % (27 von 105) bei Europäern in Interaktion mit Viren positiv selektiert worden sein. Hinsichtlich der VIPs gegen RNA-Viren sind Europäer aber viel stärker betroffen als Asiaten. Man vermutet, dass es weitere Vermischungen mit HN nach der Aufspaltung in Europäer und Asiaten gab, die dieses Verteilungsmuster erklären. (PETROV D et al.; Cell 175: 360).

Viele Merkmale, die einst vorteilhaft waren, könnten aufgrund der veränderten Lebensumstände heute als ungünstig angesehen werden – unterlagen aber unter den Lebensumständen vor Zehntausenden von Jahren zunächst einer positiven Selektion. Erst der moderne Lebensstil oder die lange Lebenserwartung heutzutage könnten manche ursprünglich positiv selektionierte Genvarianten ins Gegenteil umkippen (Nat. 523: 512; Sci. 351: 648). Von vornherein ungünstige Genvarianten wurden nämlich offenbar komplett ausgeradiert – deshalb finden sich auf dem X-Chromosom und dem q-Arm des Chromosoms 7 kaum HN-Allele.

Beispiele für Genvarianten, die erst durch den modernen Lebensstil ungünstige Auswirkungen erfuhren (unabhängig davon, ob die nun konkret vom HN stammen oder nicht), sind CHRN3 (Männern mit einer bestimmten Variante dieses Gens fällt es schwerer, mit dem Rauchen aufzuhören, und sie haben daher eine geringere Chance, mehr als 75 Jahre alt zu werden). Und weniger Frauen mit einer bestimmten Variante von ApoE4 werden 80 Jahre alt; diese Variante fördert Herz-Kreislauf-Erkrankungen, und ein aktiverer Lebensstil in früheren Zeiten könnte die negativen Auswirkungen dieser Variante früher teilkompensiert haben. Genvarianten für frühe Pubertät gehen ebenfalls mit geringerer Lebenserwartung einher (Sci. 363: 21).

Überlebende HN-Allele dürften zumindest früher eher einen günstigen Effekt gehabt haben, der erst in jüngerer Zeit zu einem möglichen Nachteil (z.B. Krankheitsrisiko) geworden sein könnte. Dies gilt besonders für solche HN-Allele, die sich in größerer Häufigkeit finden, als es allgemein zu erwarten gewesen wäre, wenn sie selektionsneutral gewesen wären.

Beim Vergleich der bisher bekannten HN- und HD-Genome mit 1000 Genomen aus der 1000 Genomes Database fand man 12000 HN-Genversionen, die noch in modernen Europäern oder Asiaten erhalten sind. Mehr als 6000 der HN-Haplotypen wurden mit genetischen Daten und Gesundheitsdaten (Phänotypen) von 28416 US-Amerikanern europäischer Herkunft abgeglichen (Sci. 351: 737). Dabei fanden sich 12 HN-Genvarianten, die signifikant mit Krankheitsrisiken moderner Menschen assoziiert waren, so mit aktinischer und seborrhöischer Keratose, Stimmungsschwankungen und Depressionen, Übergewicht/Adipositas und Konorarsklerose.

Verschärfte man die Kriterien, blieben noch Depressionen, Stimmungsschwankungen und aktinische Keratose übrig.

Eine Genvariante macht das Blut dickflüssiger und ermöglicht eine schnellere Gerinnung. Dem HN verbesserte dies die Überlebenschancen bei schweren Verletzungen auf der Jagd oder bei starkem Blutverlust bei der Geburt; dass dadurch auch das Risiko für Blutgerinnsel, Herzinfarkte und Schlaganfälle steigt, spielte bei der geringen Lebenserwartung der HN noch keine Rolle.

Das HN-Allel rs3917862 fand sich bei 6,5 % der Europäer und führt zu verstärkter Blutgerinnung und Entzündungen (es kodiert ein Zelladhäsionsprotein auf der Oberfläche von endothelialen Zellen und Blutplättchen) und erhöht das Risiko für venöse Thromboembolien.

Bestimmte HN-Genvarianten sind statistisch mit Depressionen assoziiert, wobei gestörte zirkadiane Rhythmen eine Rolle spielen könnten, andere mit aktinischen Keratosen. Sowohl Gehirnchemie wie die Reaktion der Haut auf Sonnenlicht dürften als Anpassung an den Lebensstil im prähistorischen Europa verstanden werden; sie waren an natürliches Licht und den Tag-Nacht-Rhythmus adaptiert, passen aber nicht mehr zu modernen Menschen, die weitgehend unter künstlichem Licht leben. Gene im Zusammenhang mit der zirkadianen Uhr und der Sonnenlichtexposition dürften sowohl mit Depressionen/Stimmungsschwankungen wie auch mit der Keratinozyten-Differenzierung sowie verschiedenen Immunfunktionen im Kontext der Entstehung der aktinischen Keratosen in Zusammenhang stehen.

Ein anderes HN-Allel reguliert den Transport von Vitamin B1. Da die heutige Nahrung nicht mehr so reich an B1 ist, könnten Menschen, die die HN-Variante dieses Gens besitzen, zu B1-Mangel neigen (SNP rs12049593; 5,0 % bei Europäern; Thiamin-Transporter).

Eine weitere Genvariante korreliert mit Inkontinenz, Blasenbeschwerden und Störungen der Harnwege (rs11030043; 9,0 % in Europäern; STIM1; spielt bei intrazellulären Kalziumsignalwegen eine Rolle). Das HN-Allel führt zu einer reduzierten Expression von STIM1 in den Basalganglien, die mit Blasendysfunktionen in Zusammenhang stehen, vor allem bei neurologischen Erkrankungen wie Parkinson).

Eine andere Genvariante (mit dem Austausch einer einzelnen Base) fördert Nikotinsucht (rs901033; 0,5 % in Europa) (daneben gibt es weiteres HN-Allel, das Nikotinsucht bewirkt).

Die Introgression von HN-Allelen führte zu einer überdurchschnittlichen Zunahme von gehirnbezogenen Phänotypen und damit einhergehenden neurologischen und psychiatrischen Phänomenen, ebenso wie Phänotypen im Urogenitaltrakt und im muskuloskelettalen Bereich sowie für bestimmte Neoplasien, während der Einfluss von HN-Allelen auf Phänotypen im Zusammenhang mit dem Verdauungssystem eher unterrepräsentiert ist (Sci. 351: 737).

Auch nehmen HN-Allele Einfluss auf den Stoffwechselabbau von Fetten im Gehirn. Die Auswirkungen der dadurch veränderten Fettkonzentrationen im Gehirn sind noch nicht bekannt (BDW 5/2016: 63).

Zusammenfassung der HN-Einflüsse (aus BDW 5/2016: 63):

- Anfälligkeit für Depressionen
- Nikotinsucht
- Licht-Keratose
- Gestärktes Immunsystem bei erhöhter Anfälligkeit für Allergien

- Diabetes mellitus Typ 2
- Morbus Crohn
- Verstärkte Blutgerinnung (dadurch erhöhtes Risiko für Schlaganfälle und Lungenembolien)
- Hohe Keratinproduktion (Nägel, Haare)

Pestera cu Oase (Oase 1, Unterkiefer; 42 – 37 TA, naA 40500 J)

HN-Anteil im Genom zwischen 4,8 und 11,3 %; die Länge der HN-Genomabschnitte (darunter ein halbes Chromosom Nr. 12; mehrere HN-Segmente sind mehr als 50 Millionen BP lang) deuten darauf, dass der neandertalide Vorfahr nur 4 bis 6 Generationen, also < 200 Jahre, zuvor lebte. **Erster und bisher einziger direkter Hinweis auf eine Vermischung von HSS und HN innerhalb Europas.** Der Oase-Unterkiefer ist anatomisch modern, aber mit einigen Merkmalen, die mit einer Einkreuzung von HN vereinbar sind. Ein separat gefundenes Cranium (Oase 2) zeigt ebenfalls einige Merkmale, die auf eine Vermischung mit HN hindeuten.

HN haben mehr gemeinsame Allele mit Ostasiaten und indigenen Amerikanern als mit Europäern, was auf zusätzliche Vermischungen (nach dem Event in der Levante oder Vorderasien) mit der östlichen, nicht aber mit der europäischen Linie deutet. Insofern stellt der Oase-Fund eine Besonderheit dar.

Allerdings steht der Oase-Mensch auf einem evolutionär toten Ast, d.h. seine Linie findet sich nicht mehr in modernen Europäern, während der 39000 – 36000 Jahre alte Armknochen Kostenki 14 aus Russland genetisch zu den modernen Europäern passt. Oase 1 ähnelt genetisch eher den frühen Asiaten als Kostenki 14 oder modernen Europäern. Jedenfalls hat Oase 1 nicht mehr Allele mit Europäern als mit Ostasiaten gemeinsam und kann daher nicht substanziell zu den späteren Europäern beigetragen haben. Allerdings passt dazu, dass die modernen Europäer teilweise auf eine „basale eurasiatische Linie“ zurückgehen, die sich frühzeitig von der Linie abspaltete, die sich dann später in die frühen (!) Besiedler Europas und in die Asiaten trennte. Oase 1 ist daher mit paläolithischen/mesolithischen Europäern (also Europäern vor Einwanderung der „basalen europäischen Linie“) im gleichen Umfang verwandt wie mit modernen Ostasiaten und indigenen Amerikanern – aber er ist weniger verwandt mit modernen Europäern.

Oase 1 ist der HSS mit dem bisher höchsten bekannten HN-Anteil im Genom. Die plausibelsten Schätzungen liegen zwischen 6,0 und 9,4 %. Die kalkulierte Anzahl von Allelen, die vom HN stammen, liegt bei Oase 1 bei 3746, bei Ust'-Ishim bei 1586 und bei Kostenki 14 bei 1121; zum Vergleich: 1322 bei modernen Chinesen und 1033 bei modernen Europäern.

1,6 bis 6,3 % des Oase-Genoms stammen von seinem unmittelbaren neandertaliden Vorfahren. Dass darüber hinaus weitere HN-Anteile im Genom gefunden wurden, deutet auf eine mögliche zusätzliche, zeitlich weiter zurückliegende Einkreuzung eines HN (was aber nicht gesichert ist). (Nat. 523: 216; Sci. 348: 847).

Methylom

Inzwischen ist es sogar möglich geworden, epigenetische Untersuchungen an archaischen Genomen durchzuführen, d.h. Methylierungsmuster (Methylome) zu analysieren und damit Aussagen über Genaktivitätsmuster zu treffen, wobei zu beachten ist, dass diese aber auch von Alter, Geschlecht, Gewebetyp abhängig sein können. Soweit aus der Untersuchung von erst zwei Individuen (ein HN, ein HD) bekannt, stimmen das Methylom von HN, HD und HSS zu ca. 99 % überein, wobei die Übereinstimmung 100 % beträgt für Gene, die für Zellfunktionen essentiell sind und deren Aktivitäts- und Regulationsmuster sich daher während der Evolution des HSS auch nicht verschoben haben dürften. Die Promotoren dieser 3804 für die Zellfunktionen überlebenswichtigen Gene sind durchgängig hypomethyliert; hier zeigen sich keinerlei Unterschiede zwischen HSS, HN und HD (obwohl diese Gene ca. 10 % des gesamten Genoms ausmachen).

An insgesamt 2000 Stellen (bei HN und HD jeweils ca. 1100) unterscheiden sich aber alte (HN, HD) und moderne Methylome (DNMRs = unterschiedlich methylierte Regionen, also Regionen, in denen sich die Methylierung zwischen den Taxa unterscheidet). Bisher wurde das komplette Methylom eines HN und eines HD untersucht. Die Trennung der HSS von (HN + HD) wird in dieser Arbeit auf 550000 bis 765000 Jahre datiert. Man geht heute davon aus, dass viele Unterschiede zwischen den Taxa eine epigenetische Ursache haben.

Die Methylierung erfolgt an den Cytosinen; bei Promotern der Genaktivität geht die Methylierung mit einer Abnahme der Genexpression einher; in Regionen zwischen Genen beeinflusst die Methylierung die Aktivität von Modulatoren der Genaktivität. In fossiler DNS lässt sich der Methylierungsgrad direkt messen, weil im Rahmen der Deaminierung der Cytosine unmethylierte Cytosine im Laufe der Zeit zu Uracil abgebaut werden, methylierte Cytosine aber zu Thyminen.

In beiden alten Methylomen fanden sich starke Methylierungen (und damit Abschaltungen) von bestimmten Entwicklungsgenen (HOXD) (Hypermethylierung im HOXD9-Promoter und im HOXD10-Gen – beim HSS sind diese Regionen hypomethyliert; Hypomethylierung im HOXD9-Gen beim HD). Deren Rolle ist noch nicht gut bekannt, aber von einigen Studien an Säugern weiß man, dass eine reduzierte Funktion von HOXD-Genen mit Skelettveränderungen einhergeht, die jenen ähneln, die HN von HSS unterscheiden, z.B. größere Hände und Finger, breitere Enden des Hüftknochens, kürzere Beine, breitere Ellbogen- und Kniegelenke. Aus Versuchen mit Mäusen weiß man, dass Änderungen im HOXD-Cluster genau diese Merkmale beeinflussen. Offenbar spielen Veränderungen im HOXD-Cluster eine Schlüsselrolle bei der Evolution der Beinanatomie des HSS.

DNS-Methylierung beeinflusst auch die Bindung von Transkriptionsfaktoren, und letztere beeinflussen auch wiederum die Methylierung. Änderungen an einem einzigen Transkriptionsfaktor können daher multiple DMRs hervorrufen. Hier fanden sich Unterschiede bei einem Regulator des Lipidstoffwechsels (HN), einem Rezeptor für Umwelttoxine (HN), Early Growth Response 3 (EGR3) mit Einfluss auf Biorhythmus, Muskelentwicklung, Lymphozyten und Neurone (HSS) sowie einem Regulator der Beinentwicklung (HSS).

Transkriptionsfaktoren stehen also teilweise kausal hinter DMRs, und da ein Transkriptionsfaktor für mehrere DMRs verantwortlich sein kann, könnte dies ein Mechanismus für sprunghafte Evolutionsschritte darstellen, **indem ein einzelner Evolutionsschritt (beim Transkriptionsfaktor) dazu führt, dass mehrere Gene ihre Aktivität verändern und sich damit der Phänotyp in multipler Weise verschiebt.**

Gene, die sich beim HSS in ihrer Methylierung von den archaischen Genomen unterscheiden, sind zweimal häufiger mit Krankheiten assoziiert als Gene, die keine DMRs aufweisen (18,1 % vs.

10,8%). 30 von 81 dieser beim HSS von DMRs betroffenen Gene haben mit neurologischen oder psychischen Krankheiten zu tun. Möglicherweise beruhen viele dieser Erkrankungen auf erst kürzlich in der Evolution des HSS erfolgten Veränderungen der Genregulation (Sci. 344, 245 + 523).

Phänotypische Unterschiede zwischen HN bzw. HD und anatomisch modernen Menschen beruhen in erheblichem Umfang auf Unterschieden in der Genregulation; so wurden im Jahr 2019 766 Gene identifiziert, die bei HN abweichend reguliert wurden (z.B. im Zusammenhang mit der Form des Rippenkorbs und den Überaugenwülsten sowie der Zahnmorphologie), es fanden sich aber auch Zusammenhänge mit Spontanaborten, polycystischem Ovar-Syndrom, Herzinfarkt und Melanomen sowie dem Immunsystem. Phänotypische Unterschiede lassen sich somit durch Unterschiede in der Genregulations-Architektur erklären (COLBRAN LL et al., Nat. Ecol. Evol. 2019).

Stand 2016:

Die genetische Untersuchung eines HN aus dem Altai zeigte, dass in dessen Linie schon vor ca. 100.000 Jahren frühe HS eingekreuzt wurden; ca. 0,1 – 2,1 % seines Genoms gehen auf eine frühe Linie des HS zurück, die wohl unterhalb oder in Höhe der San (also vor oder an der Basis der HS-Kronengruppe) abgezweigt war. Da die Abzweigung der San auf etwa 200.000 Jahre (!) datiert wird, bedeutet dies, dass auch die HS-Linie, die sich in die Altai-HN einkreuzte, vor etwa 200.000 Jahren abgezweigt sein dürfte (Spanne: 100.000 – 230.000 Jahre). Im Genom der Altai-HN finden sich „afrikanische“ HS-Haplotypen, die etwa 100.000 Jahr alt sein dürften, was für eine Einkreuzung von HS zu jener Zeit spricht.

Möglicherweise erfolgte diese Einkreuzung im Nahen Osten (Levante, Arabische Halbinsel) in eine HN-Linie, die später ins Altai-Gebiet zog. Wahrscheinlich verbreiteten sich die HN im Eem von Europa aus nach Osten; sowohl die Levante (HS in Skhul, Qafzeh; HN in Tabun) wie auch Südarabien könnten Orte gewesen sein, wo HN und HSS koexistierten, und möglicherweise erreichten HS schon vor 120.000 Jahren China (vgl. Nat. 426: 696). Diese Begegnungen boten Gelegenheiten zu einem Genflow vom HS in den HN, noch vor der Auswanderungswelle der heutigen Menschen OOA.

Bei späten HN aus Spanien und Kroatien finden sich keine Genomanteile von frühen HS – sie sind also „reinrassig“ neandertalid. Die Gene, die die Altai-HN vom frühen HSS übernahmen, betreffen u.a. einen Transkriptionsfaktor, der für die Leberentwicklung von Bedeutung ist, und ein Segment des FOXP2-Genes, das einen Transkriptionsfaktor für die Sprachentwicklung kodiert. Reinigungsprozesse (die auf dem X-Chromosom stärker ausfallen als auf den Autosomen) deuten darauf, dass viele Allele der jeweils anderen Art aber nicht toleriert und daher wegselektiert wurden.

Dies ist der bisher einzige Nachweis eines Genflow vom HS zum HN. Ein Genflow vom HS zum HD konnte noch nicht gezeigt werden.

Das HN-Genom von Altai spricht dafür, dass sich die Linie der HN vor 550.000 – 765.000 Jahren von der Linie zum HS abgespalten hat. Denisovaner und HN trennten sich nach Genomen aus dem Altai-Gebirge vor 381.000 – 473.000 Jahren. Die Altai-HN trennten sich von der Linie zu den europäischen HN (wie Vindija und El Sidron) vor 110.000 Jahren (Spanne: 68000 – 167000 Jahren). Die frühen HSS (aus der Basis der afrikanischen HSS-Linien) sind daher nur in die Linie

zu den Altai-HN eingekreuzt. Der Altai-HN ist über 50000 Jahre alt und hat keine Genomanteile aus der jüngeren Vermischung zwischen HS und HN, die zur Introgression von HN-Sequenzen in alle Außerafrikaner führte. El Sidron ist 49000 Jahre alt, Vindija etwa 44000 Jahre. Verschiedene HN-Populationen unterschieden sich also in der Frage der Introgression von HS-Genomanteilen. Die europäischen HN (Vindija, El Sidron) sind aber näher mit den Altai-HN verwandt als jene HN, die sich vor 67000 und 45000 mit modernen HSS mischten.

Damit sind jetzt folgende Genflow-Events bekannt:

Von **frühen Menschen (wohl auf HE-Niveau) in HD**: 0,2 – 1,2 % (diese Linie müsste vor mehr als 1 MA von der Linie zum HS abgezweigt sein). Als Folge dessen weist der Altai-HN 5,4 % mehr abgeleitete Allele gemeinsam mit modernen Afrikanern auf als der Altai-HD.

Von **frühen HS (nahe der Basis der HS-Kronengruppe) in den Altai-Neandertaler**: 0,1 – 2,1 % (nicht in die Gesamtpopulation der HN, nicht in die europäischen HN)

Von **fortgeschrittenen HN (nach Abzweig der Altai-HN) in außerafrikanische HS**: 0,3 – 2,6 % (der Event, der auf 47000 bis 65000 BP datiert wird)

Von **HD in Han-Chinesen**: 0,1 – 1,6 %

Von **HD in Papua/Australier**: 2,3 – 3,7 %

Von **Altai-HN in HD**: 0 – 1,8 %

Die genetischen Daten erlauben auch Aussagen zur Populationsstärke. Insgesamt zeigt sich ein Rückgang der effektiven Populationsstärke bei HN und HD seit ihrer Abspaltung von den Vorfahren des HS, während aber die Populationsstärke in der Linie zu den Vindija-HN zugenommen haben dürfte. Die kleine Altai-Population könnte eine lange Zeit der Isolation im Altai-Gebirge durchgemacht haben (Nat. 530: 429).

Effektive Populationsstärke:

Stammlinie von HS und (HN + HD): 17300 – 17900

Stammlinie von HN + HD: 3900 – 10100

HD: 2300 – 2700

HN: 3000 – 3900 (Stammlinie vor Aufteilung in europäische und Altai-HN)

Altai-HN: 400 – 1000

Stammlinie zu El Sidron und Vindija: 200 – 1600

Linie zu Vindija: 9200 – 22700 (Expansion !)

Basis der afrikanischen HSS (Yoruba): 26700 – 28500

Der überwiegende Teil der archaischen DNS in Melanesiern stammt von HD. Die HN-Anteile der Melanesier stammen allesamt aus dem ersten Genflow von HN in HSS kurz nach der Auswanderung aus Afrika (wie sie alle außerafrikanischen Menschen aufweisen).

Genetische Überbleibsel von einem zweiten Kontakt mit HN finden sich dann nicht mehr bei Melanesiern, aber bei Europäern, Süd- und Ostasiaten. Diese Einkreuzung von HN (nach Abzweig der Melanesier) erfolgte vermutlich in Mittelasien, bevor sich die Linien der HSS in Europäer, Süd- und Ostasiaten trennten.

Bei den Vorfahren der Ostasiaten kam es dann noch einmal zu einem (dritten) Kontakt mit HN, vermutlich irgendwo in Asien – offenbar nach ihrer Trennung von den Europäern und Südasiaten. Europäer und Südasiaten zeigen keine HN-Einflüsse, die auf diesen dritten Kontakt deuten.

Durchschnittlicher Umfang archaischer Sequenzen (in Mb):

Melaniesier: 48,9 von HN; 42,9 von HD; 12,2 nicht sicher zuzuordnen

Ostasiaten: 65,0 (überwiegend HN, < 1 % von HD)

Südasiaten: 55,2 (überwiegend HN; < 1 % von HD)

Europäer: 51,2 (nur HN)

Von den HN oder HD wurden bei den Melanesiern 21 Genregionen adaptiv übernommen und positiv selektioniert, und zwar 14 von den HN, 3 von den HD, 3 von zweifelhafter Herkunft, und bei einer findet sich sowohl der HN- wie der HD-Haplotyp.

Dies betrifft unter anderem mehrere Immungene, die der Erkennung von Viren dienen; Gene, die von Interferon induziert werden und Teil des angeborenen Immunsystems sind; sowie für den Stoffwechsel relevante Gene wie GCG (erhöht den Blutzuckerspiegel) und PLPP1 (ein Zellmembranprotein, das bei der Zerlegung von Fetten eine Rolle spielt). Diese archaischen Gene könnten den HSS bei der Anpassung an „neue“ Infektionskrankheiten und veränderte Ernährungsweisen geholfen haben.

Andere archaische Genvarianten (sowohl vom HN wie vom HD) wurden dagegen komplett eradiziert, darunter solche, die mit Sprache (FOXP2), Gehirnentwicklung (Entwicklung von Cortex und Striatum) und Autismus in Zusammenhang stehen, aber auch mit der Fortpflanzung. Genvarianten mit diesen Bezügen wurden nicht toleriert und konsequent wegselektiert (Sci. 351: 1250; Sci. 352: 235).

Neue Erkenntnisse zur Fortpflanzungsbarriere HN / HS

Im Jahr 2016 wurde erstmals ein Y-Chromosom eines HN sequenziert (El Sidron; 49000 Jahre alt). Alle zuvor sequenzierten HN waren Frauen. Das Y-Chromosom des HN unterscheidet sich vom Y-Chromosom des HSS. Auf modernen Y-Chromosomen finden sich keinerlei genetische Überbleibsel des HN.

Der El-Sidron-HN wies Mutationen in drei Immungenen auf. Eines dieser Gene produziert Antigene, die eine Immunantwort in schwangeren Frauen auslösen, die dazu führt, dass männliche Föten mit dieser Variante des Immungens abgestoßen werden oder zu einer Fehlgeburt führen.

HN-Männer dürften mit HSS-Frauen daher nur weiblichen Nachwuchs produziert haben, während HSS-Männer mit HN-Frauen sowohl Jungen wie Mädchen bekommen konnten (Sci. 352: 275).

Neue Erkenntnisse zum Aussterben des HN („Gemetzel im Genom“) (BdW 5/2016: 56)

Nachdem der Unterkiefer von Pestera cu Oase (40500 Jahre alt; 6 – 9,4 % HN-Anteil; die HN-Einkreuzung muss 4 – 6 Generationen zuvor erfolgt sein) gezeigt hat, dass es auch nach dem initialen Aufeinandertreffen von HN und HSS (vor ca. 50000 – 60000 Jahren) zu Vermischungen beider Populationen kam, ist auch das Aussterben der HN in einem anderen Licht zu sehen. Der Unterkiefer von Pestera wies als neandertalide Merkmale eine extreme Breite des aufsteigenden Kieferastes auf, außerdem große Molaren, die nach hinten immer größer wurden, und einen

Knochengrat, der die Lücke vor dem Kieferast überbrückt – neben einem modernen Kinn und einem relativ dünnwandigen Kieferbogen als moderne Merkmale.

Damit stellt sich auch die Frage, ob andere europäische Fossilien (Schädelfragmente, Zähne) mit gemischten Merkmalen auf solche Vermischungen zurückgehen, wie Cioclavina-1, Muierii-1, Oase-2 (alles Rumänen), Mladec-1, -3, -5, -6 (Tschechien) sowie von einigen französischen Fundstellen.

In Simulationen ging man davon aus, dass die genetisch effektive Populationsgröße (= sich tatsächlich und erfolgreich fortpflanzende Personen) des HN im Verbreitungsgebiet des HS nur 1000 Personen betrug. *(Zwischen Portugal und Zentralasien sollen zu keinem Zeitpunkt mehr als 20000 HN gleichzeitig gelebt haben).*

Ein Problem der HN war auch Inzucht, wie der Zehenknochen einer HN-Frau aus dem Altai (Denisova-Höhle) zeigte. Dadurch dürften sich genetische Schäden in der Population gehäuft haben. Der durchschnittliche HN verfügte demnach über mindestens 40 % weniger „genetische Fitness“ als ein durchschnittlicher HS.

HN-Männer hatten es den genetischen Simulationen zufolge recht oft auf HS-Frauen abgesehen (was nicht unbedingt friedlich erfolgt sein muss – evtl. Frauenraub, Überfälle), während HN-Frauen nur selten Kinder mit HS-Männern zeugten. Es gab etwa dreimal mehr Kreuzungen zwischen HN-Männern und HS-Frauen als umgekehrt. Dies spricht dafür, dass die HN den HS keinesfalls grundsätzlich unterlegen waren. Beide Taxa lebten als nomadisierende Kleingruppen von 10 bis 25 Personen – hatten also auch einen ähnlichen Lebensstil. Äußerlich unterschieden sie sich stark: HN als untersetzte Muskelpakete mit hellen Augen und heller Haut, HS dunkelhäutig mit langgestrecktem Körper und Extremitäten.

Die Computersimulationen von zwei unabhängigen Arbeitsgruppen kamen zu dem nahezu gleichen Ergebnis, dass eine starke und schnelle Selektion gegen die meisten HN-Allele erfolgte. Der Selektionseffekt war in den ersten 10 Generationen am stärksten. Nach etwa 20 Generationen wurde das Aussortieren von HN-Allelen eingestellt – der Anteil der HN-DNS war jetzt in den Simulationen auf ca. 3 % geschrumpft. Ein solcher Anteil wird von modernen Genomen offenbar toleriert (was nahe an den „tatsächlichen“ 2,5 % HN-DNS bei HS außerhalb Schwarzafrikas liegt).

Innerhalb von 20 Generationen war das HN-Genom also fast vollständig eradiziert – bis auf einen Rest von 3 % (in der Realität etwas weniger), der dauerhaft erhalten blieb. Vor allem auf dem X-Chromosom und in den für die Hodenfunktion relevanten Genomabschnitten sind wenig HN-Anteile erhalten geblieben. Mischlinge mit einem HN-X-Chromosom oder HN-„Hodengen“ dürften häufig unfruchtbar gewesen sein.

Besonders intensiv wurden HN-Gene auch in hochkonservierten Bereichen aussortiert.

Die HN können daher aufgrund der Überzahl der einwandernden HS genetisch „aufgezehrt“ und aufgesogen worden sein – der Anteil der HN-DNS ging von 50 % in der ersten Hybridgeneration auf 3 % in der 20. Generation zurück. Die verminderte genetische Fitness der HN infolge der Inzucht könnte dabei einer der Gründe dafür sein, dass HN-Genomanteile so schnell aus den Hybridgenomen entfernt wurden.

Mitochondriale DNA der HN von frühen Vertretern der Sapiens-Linie (Sci. 356: 14; BdW 10/17: 24; Natwiss. Ru. 9/17: 460)?

Die mtDNA der HN unterscheidet sich stark von derjenigen der HD und ähnelt derjenigen der HS – was nicht zu der 600 (765 – 550 TA) alten Divergenz zwischen HN und HS passt.

Die mtDNA eines ca. 125 TA alten HN (laut molekularer Datierung) aus Süddeutschland (Hohlenstein-Stadel) ähnelt sehr stark derjenigen früher moderner Menschen. Der Vergleich mit der mtDNA von 17 anderen HN, 3 HD und 54 modernen Menschen ergab folgendes Szenario:

Eine Frau der HS-Linie kreuzte vor mehr als 220 TA (Spanne: 470 – 220 TA) in die HN-Linie ein; ihre mtDNA breitete sich in der HN-Linie allmählich aus, und nach längerer Zeit hatte ihre afrikanische mtDNA komplett die ursprüngliche neandertalide mtDNA ersetzt.

Die mtDNA vom HN von Hohlenstein-Stadel unterschied sich nicht nur stark von HD, sondern auch von Proto-HN wie Sima de los Huesos (430 TA). Sie unterschied sich aber auch von derjenigen anderer HN und ermöglichte so die Rekonstruktion der Evolution der mtDNA der HN.

Dabei trennte sich die mtDNA von Hohlenstein-Stadel vor mindestens 220000 TA (wahrscheinlich aber schon 270 TA) von der mtDNA aller anderen HN. Es ist unklar, wann die frühe HS-mtDNA in die HN-Linie aufgenommen wurde; auf jeden Fall < 470 TA und > 220 TA. Die Proto-HN von Sima de los Huesos bzw. deren gemeinsame Vorfahren mit der HN-Linie verfügten jedenfalls noch nicht über diese modernen mtDNA-Sequenzen. In der Vorfahrenlinie des 124 TA alten HN von Hohlenstein-Stadel findet sich somit eine Sapiens-Vorfahrin und damit eigentlich eine „Afrikanerin“.

Im Kerngenom der HN (wie Hohlenstein-Stadel) finden sich dagegen keine Hinweise auf eine solche frühe Einkreuzung. Die vom HS eingekreuzten Kerngenomanteile konnten sich also nicht durchsetzen, im Gegensatz zur mtDNA. Die Proto-HN Eurasiens verfügten somit über den mtDNA-Typ der HD, der dann in der HN-Linie durch Introgression afrikanischer mtDNA der Sapiens-Linie verdrängt wurde.

Dieser Befund löst das seit längerer Zeit bestehende Rätsel, dass mtDNA-basierte Stammbäume zu einem jüngeren Dichotomiedatum zwischen HN und HS führen als nukleäre Stammbäume (nukleär: mindestens 550000 Jahre, wahrscheinlich sogar 650000 Jahre; mtDNA: frühestens 470000, ggf. sogar später).

Die mtDNA von Hohlenstein-Stadel spricht allerdings auch für eine frühe Abspaltung dieser Linie von der Linie zu den späten HN (mindestens 220 TA, eher nahe 400 TA). Die Übernahme der HS-Mitochondrien muss aber schon zuvor erfolgt sein. Die genetische Vielfalt der HN war demnach über lange Zeit größer (und demnach die Anzahl der HN-Individuen in dieser Zeit auch höher), als man bisher annahm. In der Endphase der HN („Hoch-Neandertaler“) scheint deren genetische Diversität und Populationsstärke im Vergleich zum M-Pleistozän zurückgegangen sein.

Die Einkreuzung könnte im Mittleren Osten erfolgt sein, den frühe HS aus Afrika bereits frühzeitig erreicht haben könnten. Allerdings könnte auch der Steinheim-Mensch einen Kandidaten für eine frühe Migration von Vorfahren der HS-Linie direkt nach Europa hinein darstellen (leider fand sich im Schädel keine DNA mehr).

Der Prozess ist nicht ungewöhnlich, sondern findet sich vielfach im Tierreich vor allem bei sehr kleinen Populationen. So wurde die mtDNA mancher Grizzlybär-Populationen komplett durch die mtDNA von Eisbären ersetzt.

Vindija-Genom (Neandertalerfrau, 52000 Jahre alt) (Sci. 358: 21; Sci. 359: 635).

Im Jahr 2017 wurde von einem weiteren HN-Genom berichtet (Vindija, 52 TA), eines der beiden bisher am tiefsten sequenzierten HN-Genome überhaupt.

Das erste komplette HN-Genom war noch eine Synthese aus drei verschiedenen Individuen der Vindija-Höhle gewesen (1,2-fach sequenziert; Vindija 33.16, 33.25, 33.26), danach wurden noch zwei weitere Genome komplett sequenziert, darunter eines in sehr guter Qualität aus dem Altai-Gebirge (122 TA, aus der Denisova-Höhle; ca. 50 x sequenziert) und eines in schlechter Qualität (Mezmaiskaya-Höhle, Kaukasus, 0,5-fach, später auf 1,9-fach verbessert).

Das neue (weibliche) Vindija-Genom (Vindija 33.19) steht zeitlich und räumlich jenen HN näher, die sich vor 50 – 60 TA mit modernen Menschen – wohl im Mittleren Osten – kreuzten. **Es handelt sich – neben dem Altai-Genom – um das zweite HN-Genom, das in sehr hoher Qualität (30 x) sequenziert wurde (durchschnittliche Länge der Genomabschnitte: 53 Basenpaare).**

Dazu passt, dass das neue Vindija-Genom näher mit heutigen Europäern und Asiaten verwandt ist als das Altai-Genom.

Viele DNA-Sequenzen des HN dürften für HS schädlich gewesen und bald aussortiert worden sein; einige waren aber vorteilhaft und wurden positiv selektiert. Eine große Rolle spielen HN-Allele hinsichtlich der Empfänglichkeit oder Widerstandsfähigkeit gegenüber Krankheiten.

Das Vindija-Genom erlaubte die Identifikation von 15 % mehr Genvarianten, die vom HN auf den modernen Menschen übergingen, darunter solche mit Einfluss auf Cholesterin- und Vitamin-D-Spiegel; andere beeinflussen das Risiko von Essstörungen, Schizophrenie, viszeraler Fettansammlung und rheumatoider Arthritis, den LDL-Cholesterin-Spiegel sowie die Wirkung antipsychotischer Drogen. Die Abstammungsanteile von HN beeinflussen damit das Krankheitsrisiko moderner Menschen besonders in Bezug auf neurologische, psychiatrische, immunologische und dermatologische Phänotypen.

Die Heterozygotität von Altai und der Vindija 33.19 liegt auf dem Niveau von einem Fünftel der Heterozygotität der heutigen Afrikaner und ein Drittel der heutigen Eurasiaten:

Vindija (52 TA) und Altai (122 TA): $1,6 \times 10^{-5}$

Denisovaner (72 TA): $1,8 \times 10^{-5}$

Moderne Eurasiaten: 4,5 bis 8×10^{-5} (maximale Spanne: 2,1 bis 8,5)

Moderne Afrikaner: 7 bis $11,5 \times 10^{-5}$ (maximale Spanne: 5,2 bis 11,8)

Dies ist ein Indiz für kleine, isolierte Gruppen der HN mit einer effektiven Populationsstärke von insgesamt 3000 Individuen.

Dichotomiedaten (Abtrennung der Populationen):

Vindija – HS: 530 – 630 TA

HN – HD: 390 – 440 TA (Alter des sequenzierten HD-Genoms: 72 TA)

Vindija – Altai: 130 – 145 TA (Alter des sequenzierten Altai-HN: 122)

Vindija – Mezmaiskaya: 80 – 100 TA

Die Dichotomiedaten gehen dabei von einer Trennung Mensch/Schimpanse vor 13 MA (!) aus („human-chimpanzee divergence“).

Auch konnte dank des neuen Genoms – das zeitlich der Vermischung zwischen HS und HN näher steht als das Altai-Genom – der Anteil der neandertaliden DNA im HSS neu bestimmt werden: In Ostasien beträgt dieser 2,3 – 2,6 %, in Westasien und Europa 1,8 – 2,4 %.

Das Vindija-Genom erlaubte es, etwa 10 % mehr HN-DNA-Sequenzen pro Person (moderner Eurasiaten) zu identifizieren als das Altaigenom (also z.B. 40,4 Mb HN-DNS in Europäern statt bisher 36,3 Mb nach den Daten aus dem Altai-Genom). Bei Melanesiern stiegen die erkennbaren HN-Sequenzen sogar um 20 % und liegen jetzt auf dem Niveau der Europäer. Südasien liegen minimal höher, Ostasien am höchsten.

99 – 100 % der HN-Genomanteile in modernen Menschen stehen näher zu Vindija als zu Altai. Fast die gesamte HN-DNS der modernen Menschen entstammt daher HN-Populationen, die sich von der Linie zu (Vindija + Mezmaiskaya) abzweigten, bevor diese Linie sich vor 80 – 100 TA selbst aufspaltete.

Außerdem stellte sich heraus, dass der 122 TA alte Altai-HN bereits Genomanteile von HS in sich trug, d.h. dass es eine Introgression von HS-DNA in HN vor > 120000 Jahren gegeben haben könnte. Allerdings unterscheiden sich Altai und Vindija 33.19 nicht signifikant in Genomanteilen, die sie mit Afrikanern teilen, so dass es wohl keine Unterschiede gibt zwischen Vindija und Altai im Ausmaß der bisher erfolgten Interaktion mit frühen modernen Menschen. Im Gegensatz zur Analyse des Genom eines einzelnen Chromosoms (21) aus Vindija 33.19 zeigte nämlich nun die Analyse des kompletten 33.19-Genoms, dass der Genflow von frühen modernen Menschen in die HN zeitlich vor dem letzten gemeinsamen Vorfahren von Altai und Vindija erfolgt ist. Es gab also einen Genflow von frühen modernen Menschen in die HN hinein, dieser erfolgte aber nicht, wie bisher angenommen, auf der Linie zum Altai-HN, sondern in der gemeinsamen Stammlinie, die sich später zu Altai und Vindija aufteilte, d.h. die Introgression muss mehr als 130 – 145 TA zurück liegen. Daneben dürfte es noch einen Genflow von einer tiefer abgezweigten homininen Linie in die HD gegeben haben. Ganz sicher ist dieses Szenario nicht, es geht nur um Wahrscheinlichkeiten. Die Kombination aus zwei Genflows (tief abzweigende hominine Linie in HD und zusätzliche frühe HS in die HN-Vorfahren von Altai und Vindija) ist das plausibelste Szenario, möglicherweise gab es aber auch nur den ersten Schritt (in HD), und am wenigsten wahrscheinlich ist, dass es nur den zweiten Schritt, aber keinen ersten gab.

Man vermutet inzwischen, dass es mehrere Genflows zwischen verschiedenen Menschentaxa im späten Pleistozän gab; je mehr Genome in hoher Qualität zur Verfügung stehen, umso mehr solcher Genflows werden sich entdecken lassen.

Die starke genetische Ähnlichkeit zwischen dem Vindija- und Altai-HN ließ kalkulieren, dass die genetisch effektive Populationsstärke des HN nur jeweils etwa 3000 Individuen im geschlechtsreifen Alter betrug.

Kern- und mt-Genom von fünf späten HN (39000 – 47000 Jahre alt) (Nat. 555: 652)

Im Jahr 2018 wurden die Genome von fünf europäischen HN aus dem Zeitraum vor 47000 bis 39000 Jahren aus

- Belgien (Goyet Q56-1: 43000 – 42000 J; Spy 94a: 39150 – 37880 J),
- Frankreich (Les Cottés Z4-1514: 43740 – 42720 J),
- Kroatien (Vindija87; Alter > 44000 unkalibrierte RC-Jahre; erwies sich als zugehörig zu demselben Individuum wie Vindija 33.19)
- und dem russischen Kaukasus (Mezmaiskaya 2: 44600 – 42960 J) präsentiert.

Darunter befinden sich einige der letzten bekannten HN (außer Vindija sind alle Jahresangaben kalibriert).

Damit stieg die Anzahl sequenzierter HN zu Beginn des Jahres 2018 auf 10 (wobei allerdings zwei Genome zu demselben Individuum aus Vindija gehören, so dass effektiv nur neun HN sequenziert sind; zu einem dieser neun Genome trugen drei Individuen aus Kroatien bei [Komposit-Genom]).

Dabei zeigte sich, dass die späten HN (einschl. Mezmaiskaya 1, 60 – 70 TA) näher mit jenen HN verwandt waren, die (einmalig oder mehrfach) zum Genom des HS beigetragen haben, als frühere HN wie z.B. der Altai-HN (120 TA). Die HN-Population, aus der die in den HS introgredierte HN-DNA stammte, muss sich daher vor mindestens 90000 Jahren abgetrennt haben von der Linie zu den fünf neu sequenzierten HN, aber nach der Abspaltung der Linie zum Altai-HN, die vor 150000 Jahren erfolgte (d.h. Zeitfenster: 150 – 90 TA; die 90 TA als Untergrenze ergeben sich aus der Abtrennung von Mezmaiskaya 1).

Die fünf neu sequenzierten späten HN trennten sich

- vor 150 TA (142 – 186 TA) vom letzten gemeinsamen Vorfahren mit dem Altai-HN (ca. 120 TA alt)
- vor 400 TA (367 – 484 TA) vom letzten gemeinsamen Vorfahren mit den HD
- vor 530 TA (503 – 565 TA) vom letzten gemeinsamen Vorfahren mit den HS

Die Jahresangaben sind eher proportional als absolut zu sehen, da die absoluten Werte von den Modellannahmen (wie z.B. Mutationsrate) beeinflusst werden.

Kladogramm (Kern-DNA)

```
--- HS
--- HD
--- Altai
--- Mezmaiskaya 1 (ca. 60 – 70 TA)
--- Mezmaiskaya 2
--- Vindija
--- Les Cottés (F)
--- Goyet + Spy
```

Kladogramm (mt-DNA, vereinfacht):

- Sima de los Huesos + HD
 - HS
 - Hohenstein-Stadel
 - Altai
 - Mezmaiskaya 1
 - alle übrigen HN

Außerdem erfolgte gegen Ende der Lebenszeit der HN ein Bevölkerungsaustausch der HN, zumindest im Kaukasus. Man folgert das daraus, dass Mezmaiskaya 2 mehr abgeleitete Allele mit den westeuropäischen und kroatischen HN teilt als mit Mezmaiskaya 1.

Grundsätzlich gilt für die späten HN, dass sich diese genetisch umso ähnlicher waren, je näher sie geographisch zueinander lebten. Der genetische Bruch zwischen Mezmaiskaya 1 (60 – 70 TA) und Mezmaiskaya 2 (43 – 45 TA) zeigt aber auch, dass sich verschiedene HN-Populationen gegen Ende ihrer Geschichte verschoben oder ersetzt haben. Unklar ist, ob die früheren Kaukasus-HN von einer HN-Population ersetzt wurden, die mit den westlichen HN verwandt war, oder ob Verwandte von Mezmaiskaya 2 weiter nach Westen zogen. Zeitlich fallen diese Veränderungen zusammen mit MIS 3 (ab 60 TA; bis 24 TA). In diesem eiszeitlichen Stadium könnten extrem kalte Perioden zum Aussterben von HN-Population in nördlichen Regionen geführt haben, die dann in klimatisch günstigeren Phasen von HN-Populationen aus Refugien im Süden oder Westasien wiederbesiedelt wurden.

Vier der fünf sequenzierten HN lebten zu einer Zeit, als der HS bereits in Europa angekommen war. Sie wiesen aber keinerlei nachweisbare Mengen moderner HS-DNA auf. Offenbar wurde DNA zu jener Zeit nur in einer Richtung (vom HN zum HS) weitergegeben (wie Oase 1, 42 – 39 TA alt), nicht in umgekehrter Richtung.

HN brachten den außerafrikanischen HS beim Auswanderungs-Bottleneck verlorene Allele zurück

Die Analyse von mehr als 20000 modernen Genomen zeigte, dass die Einkreuzung der HN in die außerafrikanischen HS (d.h. in die HS-Auswanderer-Population, die zu den Vorfahren aller Eurasiaten wurde) wieder Genvarianten zurückgab, die die Auswanderer im Rahmen des genetischen Bottlenecks der offenbar kleinen emigrierenden Population (vor 60 bis 80 TA) zunächst verloren hatten. Über die HN kehrten also alte archaische, afrikanische Genvarianten in die modernen Eurasiaten zurück. Manche dieser Genvarianten waren vorteilhaft, andere nachteilig (Nikotinsucht, breitere Taillen).

Nicht alle Genvarianten, die die außerafrikanischen HS vom HN aufnahmen, waren somit HN-spezifische Genvarianten, sondern teilweise handelte es sich um altertümliche Genvarianten ihrer afrikanischen Vorfahren, die gleichzeitig auch die gemeinsamen Vorfahren von HS und HN trugen.

Ein Teil der genetischen Diversität, die bei der Auswanderung aus Afrika verloren ging (darunter auch viele günstige Genvarianten), wurde auf diese Weise zurückerlangt. Neben günstigen Varianten nahmen die HSS aber auch (leicht) ungünstige Allele von den HN auf (die dann ggf. später ausselektiert wurden). Chromosomenabschnitte, die moderne Menschen von den HN ererbten, tragen alte Allele oder Mutationen, die man bei allen modernen Afrikanern findet (z.B. auch Yoruba, Esan, Mende). Bei modernen Eurasiaten finden sich diese Allele aber nur in direkter Nähe zu Neandertal-Genen, was dafür spricht, dass diese alten Allele gleichzeitig mit den HN-Genen auf den HS übergingen – als sich HN und HS vor ca. 50000 Jahren kreuzten. Die HN gaben daher nicht nur ihre eigenen, HN-spezifischen Gene an die Eurasiaten weiter, sondern auch alte afrikanische Gene der gemeinsamen Vorfahren der HS und HN, die in Afrika persistierten (und immer noch persistieren), den HS-Auswanderern aber verloren gegangen waren. Dazu gehören auch günstige Allele, die die Immunantwort boostern.

Für das Gen FOXP2 finden sich bei modernen Menschen dagegen keinerlei Varianten, die vom HN oder von archaischen Menschen (als gemeinsamen Vorfahren von HS und HN) stammen. Die HN-Version des Gens muss also nach der Einkreuzung der HN in die außerafrikanischen HS wieder schnell beseitigt worden sein. Die neandertalide Version des Gens FOXP2 wurde viel schwächer translatiert, als dies für dieses Gen in modernen Gehirnen der Fall ist. Es gibt eine seltene Mutation dieses Gens, die dazu führt, dass nur halb so viel FOXP2-Protein gebildet wird als üblicherweise, was mit schweren Sprechstörungen einhergeht. **Eine Zunahme der FOXP2-Expression dürfte daher eine entscheidende Rolle bei der Entwicklung der Sprache der modernen Menschen gespielt haben (Sci. 358: 431).**

Genetischen Daten (Altai-HN, Altai-HD, Phase I des 1000-Genom-Projekts) zufolge muss die Population, die sich vor > 600 TA von der Linie zum HS abspaltete und sich zu den (HN + HD) entwickelte, in den ersten 10000 Jahren ihrer Geschichte (nach Dichotomie von der HS-Linie) sehr klein gewesen sein (100 – 1000 Individuen). Schon kurz danach (nach ca. 300 Generationen) spaltete sich diese Linie in zwei regionale Populationen, die HN und HD; die HN erfuhren dann eine erhebliche Bevölkerungszunahme und zerplitterten in weitgehend isoliert lebende lokale Gruppen. Bei einer Mutationsrate von 5×10^{-10} pro Nukleotid pro Jahr erfolgte die Trennung in HD und HN vor knapp 25660 Generationen bzw. 616000 Jahren (oder 744000 Jahren, je nach zugrunde gelegter Mutationsrate). Die 430 TA alten Menschen von Sima de los Huesos standen den HN näher als den HD. Neandertalide Merkmale entwickelten sich graduell in Europa seit 600 – 500 TA.

Ein Problem dieses Modells liegt allerdings darin, dass sich die Populationsstärke der HN auf mehrere Zehntausende berechnet – was im Widerspruch zu manchen anderen Modellen und Kalkulationen steht, wobei auch die Häufigkeit schädlicher Mutationen eine Rolle spielt und als Indiz für eine geringe effektive Populationsstärke des HN gewertet wurde. Dieser Widerspruch lässt sich aber auflösen, indem man annimmt, dass die HN viele isolierte Populationen bildeten, zwischen denen es kaum zu einem genetischen Austausch kam. Die bisher verfügbaren genetischen Daten, die als Ausdruck einer geringen Populationsstärke der gesamten eurasiatischen HN-Population betrachtet wurden, könnten daher lediglich Ausdruck des geringen Umfangs der einzelnen lokalen HN-Populationen (und sehr geringem genetischen Austausch mit anderen lokalen HN-Populationen) sein. Immerhin gibt es Hinweise auf große genetische Unterschiede zwischen unterschiedlichen HN-Populationen, und auch der reiche und geographisch weit gestreute Nachweis von HN passt nicht zu der Annahme einer geringen Populationsstärke von beispielsweise nur 3000 fortpflanzungsfähigen Individuen.

Die Ausgangslinie der HN + HD waren offenbar großhirnige Homininen (*Homo heidelbergensis*), die aus Afrika in Europa eingewandert waren und das Acheulean mit nach Europa brachten. Dies

würde auch die sehr geringe Populationsstärke in den ersten 10000 Jahren ihrer Geschichte erklären und zeigt damit eine deutliche Parallele zu der späteren Auswanderung einer kleinen Gruppe von HS aus Afrika und dem damit ebenfalls verbundenen ausgeprägten genetischen Bottleneck (PNAS 114: 9859).

Unterschiede in der Populationsstruktur zwischen HN und HS

aDNA-Studien an HN auf der einen Seite und frühen europäischen HS auf der anderen Seite ermöglichten Aussagen zu Unterschieden in Bevölkerungsstrukturen und Reproduktionsverhalten zwischen beiden Taxa. Moderne Jäger-Sammler-Kulturen weisen regelmäßig einen begrenzten genetischen Austausch zwischen den Gruppen auf (und damit Verwandtschaft über die einzelnen Gruppen hinaus), um Inzucht zu vermeiden.

Die kompletten Genome von vier 34000 Jahre (Spanne: 33 – 35 TA BP) alten anatomisch modernen Menschen (HSS) aus Sunghir (Russland) weisen darauf hin, dass es sich um eine Bevölkerung von geringer effektiver Populationsgröße handelte, die wie moderne Jäger-Sammler begrenzte Verwandtschaft zu anderen Gruppen und eine gewisse Vermischung zeigte. Die sozialen Netzwerke entsprachen damit modernen Jäger-Sammlern (Sci. 358: 659). Es gibt sogar eine Hypothese, dass die obere Grenze in der Anzahl der sozialen Beziehungen, die ein Mensch unterhalten kann (was an neurophysiologische Voraussetzungen geknüpft ist), durch die Gruppengröße bei den paläolithischen Vorfahren limitiert wurde (Sci. 368: 586).

Sunghir III (34000 J) zweigte vor ca. 38000 Jahren (KI: 35 – 44 TA) von der Linie ab, die zu den heutigen Europäern führte; effektive Populationsstärke um Sunghir III: 297 (KI: 158 – 901). Ust-Ishim (45000 J, Sibirien) trennte sich dagegen vor 48000 Jahren (KI: 45 - 55 TA) von der asiatischen Linie, kurz nach der basalen Aufspaltung der Eurasiaten vor 52500 Jahren (49 – 57 TA), wobei Ust-Ishim aber auf eine größere effektive Populationsstärke hinweist (1203; KI: 253 – 7098).

Die Vermischung aller Eurasiaten mit den HN dürfte vor 55000 Jahren (52 – 60 TA) erfolgt sein, allerdings finden sich auch Hinweise auf multiple Einkreuzung von HN sowohl bei Sunghir III (vor 36000 Jahren, KI: 34 – 42 TA) wie Ust-Ishim (vor 47000 Jahren; Spanne: 44 – 51 TA), wobei diese spätere Introgression zusätzliche 0,6 % (KI: 0,002 – 1,53 %) HN-DNA in Sunghir III lieferte. Allerdings ist es nicht ganz sicher, ob es sich tatsächlich um zusätzliche Introgressionen handelte, oder ob dieser Befund das Ergebnis verstärkter Selektion gegen HN-Genomanteile aus der früheren Introgression darstellt. Sofern alle vier Sunghir-Individuen gleichzeitig lebten, dürfte die Vermischung (zwischen HN und „allen“ Eurasiaten) 770 Generationen zuvor erfolgt sein, was einem Zeitraum zwischen 53600 und 58300 Jahren entspricht (Sci. 358: 659).

Die Genomdaten von HN weisen darauf hin, dass diese in kleinen, schlecht miteinander vernetzten Gruppen lebten. Der Altai-HN (der erste in sehr hoher Qualität sequenzierte HN; 122 TA) zeigte ausgeprägte Inzucht. Seine Eltern waren miteinander verwandt auf dem Niveau von Halbgeschwistern, und der Hintergrundlevel an genetischer Diversität war viel geringer als bei modernen Menschen. Die viel jüngere Vindija-Frau, der zweite sehr hochkarätig sequenzierte HN, zeigte ebenfalls eine sehr geringe genetische Diversität, aber ohne Anzeichen von Inzucht in jüngerer Zeit. Allerdings finden sich auch im Vindija-Genom große homozygote Genomschnitte, wie sie auch in manchen isolierten eingeborenen amerikanischen Stämmen vorkommen.

Fortpflanzung zwischen nahen Verwandten war also kein generelles Merkmal von HN, während sich die kleine Gruppengröße und niedrige genetische Diversität sowohl im Altai- wie Vindija-HN findet und typisch für HN im Allgemeinen gewesen sein dürfte.

Ganz anders stellt sich die Situation bei den vier Sunghir-Menschen (34 TA) dar. Sie lebten offenbar gleichzeitig und gehörten derselben Gruppe an (zwei waren im gleichen Grab beigesetzt), aber keine der vier Personen war miteinander so nahe verwandt, als dass man sie als Mitglieder derselben Familie auffassen würde. Auch bestehen keine Hinweise auf Inzucht in jüngerer Zeit. Die Gruppen der Jäger-Sammler des HS bestanden demnach aus weiter entfernt verwandten Menschen, wobei Netzwerke zwischen diesen Gruppen bestanden, wie man sie auch bei heutigen Jäger-Sammlern findet. Solche Netzwerke zwischen den Gruppen fehlten offenbar den HN. Unterschiedliche soziale Strukturen könnten daher eine Rolle beim Aussterben der HN gespielt haben. Demographische Modellationen ergaben, dass HN-Gruppen klein und schlecht miteinander vernetzt waren, während die Gruppen der modernen Menschen groß genug und ausreichend gut vernetzt waren, dass sich Technologien und Kultur ausbreiten und über Generationen erhalten konnten. Die kleinen, schlecht vernetzten Gruppen der HN führten auch nachweislich zu einer höheren Anzahl schädlicher Mutationen (Sci. 358: 586).

Eine Studie mit mtDNA von 13 HN aus dem Jahr 2012 kam zu dem Ergebnis, dass die HN die östlichen Teile Europas kontinuierlich besiedelten, während sie in West- und Mitteleuropa schon vor ca. 50 TA vorübergehend ausstarben, gefolgt von einer Wiederbesiedlung aus dem Osten vor ca. 48 TA für weitere knapp 10.000 Jahre, die dann mit wesentlich geringerer genetischer Diversität verbunden war. Die west-/mitteleuropäischen HN-Populationen < 48 TA weisen eine erheblich geringere mtDNA-Diversität auf als die älteren west-/mitteleuropäischen HN und die (jüngeren und älteren) östlichen HN. Dies spricht für eine Kontinuität der östlichen HN-Population, während die westliche erlosch und im frühen MIS 3 (vor Ankunft des HS) durch Einwanderer aus dem Osten ersetzt wurde (Mol Biol Evol. 29; 1893).

Der HN ist gar nicht ausgestorben

Inzwischen (2018) ist bekannt, dass etwa 50 % des Genoms der HN, d.h. 15000 verschiedene Gene, noch vorhanden sind, auf viele Menschen verteilt. Der HN ist damit weder ausgerottet noch verdrängt, sondern genetisch assimiliert, d.h. im Genpool des modernen Menschen aufgegangen. HN wurden in die modernen Europäer integriert (PÄÄBO).

Die Verringerung des Anteils neandertalider DNA in Europäern seit der Vermischung vor ca. 55 TA beruht nicht nur auf negativer Selektion sapiens-ungünstiger Gene, sondern auch auf Verdünnungseffekten durch Genflow zwischen Europäern und Afrika (wobei es nicht nur um Genflow von Afrika nach Westeurasiaten geht, sondern auch in umgekehrter Richtung). Der Anteil neandertalider DNA in modernen Eurasiaten ist sapiens-kompatibel, er hat sich bewährt und unterliegt keiner negativen Selektion mehr; ein weiterer Rückgang wäre daher nur dann zu erwarten, wenn in größerem Umfang Afrikaner einkreuzen (die allerdings andere „archaische“ DNA mitbringen könnten).

Der Anteil des eingekreuzten HN-Genoms wurde nicht nur aufgrund negativer Selektion geringer, sondern auch durch die genannten Verdünnungseffekte durch Genflow zwischen West-Eurasiaten und Afrikanern. Die negative Selektion dürfte weitgehend nach 100, weitestgehend aber nach 700 Generationen nach der Vermischung vor ca. 55 TA zum Abschluss gekommen sein, wobei der größte Teil bereits in den ersten 10 Generationen aussortiert wurde; später spielte nur noch

Verdünnung durch Genflow mit Populationen ohne HN-Anteil eine Rolle. Seit 45000 Jahren dürfte es keine negative Selektion gegen HN-Genomabschnitte mehr gegeben haben. Dazu passt, dass der HN-Anteil im 40000 Jahre alten Tianyan-Menschen aus Ostasien mit neuer Methode auf 2,1 % (statt bisher 5 %) berechnet wurde und damit bereits im modernen Spektrum lag.

Die Linie basaler Eurasiaten war bereits vor der Einkreuzung der HN abgezweigt. Die spätere Einkreuzung basaler Eurasiaten in die europäische Population hatte offenbar aber keinen (deutlichen) Einfluss auf den HN-Anteil (HN-Anteil in Menschen mit Genomanteilen basaler Europäer: 2,31 %; in Menschen ohne Genomanteile von basalen Europäern: 2,38 %), obwohl ein kleiner Unterschied zwischen beiden Gruppen aus statistischen Gründen (geringe Anzahl sequenzierter Individuen) nicht ausgeschlossen werden kann. Moderne Menschen im Nahen Osten weisen weniger HN-DNA auf (2,03 statt 2,33 % in Europäern), bei stärkerem Signal einer Vermischung mit einer basalen HSS-Linie (ohne oder mit weniger HN-Anteilen, was aber auch auf einer simplen Vermischung mit Afrikanern beruhen kann).

Überproportional wurden regulatorische Sequenzen, konservative nicht-kodierende Sequenzen sowie die konservativsten Anteile proteinkodierender Genen der HN negativ wegselektiert. Dies spricht dafür, dass regulatorische Unterschiede zwischen HS und HN extremer (und damit weniger kompatibel) waren als protein-kodierende Sequenzen. **HN dürften sich von HS stärker in regulatorischen (wie Promoter-) als in protein-kodierenden Sequenzen unterscheiden haben.** Dazu passt, dass überlebende introgressierte HN-Sequenzen überwiegend Einfluss auf die Genregulation haben. Am höchsten ist der Anteil von HN-Sequenzen in Enhancern, gefolgt von proteinkodierenden Sequenzen (Unterschied zu Enhancern aber insignifikant); Promoter überlebten etwa nur halb so häufig; konservative Abschnitte proteinkodierender Gene stehen dazwischen.

Neandertalide Einflüsse auf die Schädel- und Hirnanatomie der Europäer

Es wurde inzwischen auch der Anteil der HN-DNA in modernen Menschen mit der Schädel- und Hirnanatomie korreliert. Menschen mit einem hohen Anteil von HN-DNA besitzen eine dem HN ähnlichere Schädelform (Sci. Rep. 7: 6308).

MRI-Bilder (Magnetresonanz) von 221 gesunden Männern und Frauen europäischer Abstammung wurden in Bezug auf neandertalide Phänotypen des Schädels und Gehirnbau untersucht und mit dem individuellen HN-Anteil im Genom korreliert. Letzterer wurde auf der Basis von SNPs kalkuliert (sog. NeanderScore), d.h. %-Anteil der neandertaliden SNPs (d.h. SNPs in Allelen, die vom HN stammen) an der Gesamtzahl der neandertaliden + nicht-neandertaliden SNPs (ermittelt aus dem Genom der Yoruba, die keinen HN-Anteil aufweisen, und non-sapienten Primaten. Beispiel: Yoruba und Primaten haben Genotyp A, HN hat Genotyp B, das untersuchte Individuum hat dann entweder Genotyp A oder B an diesem konkreten SNP). 100156 SNPs wurden als neandertalid klassifiziert.

Daraus ergab sich ein NeanderScore von durchschnittlich 5,4 % (Standardabweichung 0,38; Spanne: 3,9 – 6,5 %). Dies ist deutlich mehr als der 1,15 % HN-Anteil, der sonst für Europäer angegeben wird (Asiaten bis 20 % mehr*, wobei sich die introgressierten Genomregionen bei Europäern und Asiaten nicht immer überlappen), der auf der Basis des Gesamtgenoms kalkuliert wurde. Der NeanderScore fragt also, wie groß der Anteil der SNPs, die vom HN stammen, an allen SNPs ist, während der sonst angegebene 1,15 % HN-Genomanteil (Standardabweichung

0,08) auf die Gesamtanzahl der Nucleotide abstellt, von denen man ausgeht, dass sie vom HN auf den HS übergangen.

Die längliche (statt kugelförmige) Schädelform gilt als das charakteristischste Schädelmerkmal, in dem sich der HN vom HS unterschied. Bei der Schädelgröße fand sich eine signifikante Korrelation ($p < 0,003$) mit dem NeanderScore bei einem moderaten Korrelationskoeffizienten (R) von 0,24.

Auch die hintere Breite des Schädels korrelierte mit dem HN-Score (posterolaterale Verbreiterung vom Os occipitale bis zum unteren Teil der Schläfenknochen; $p < 0,0001$). Vor allem die parietalen und occipitalen Knochen waren somit vom neandertaliden Phänotyp betroffen (die Form der Stirn und die Überaugenwülste waren nicht Gegenstand dieser Untersuchung).

Die äußere Form des Schädels korreliert – jedenfalls in europäischen Populationen – mit regionalen Variationen in der Gehirnmorphologie. Da sich signifikante Beziehungen zwischen NeanderScore und Merkmalen des knöchernen Craniums fanden, untersuchte man in einem zweiten Schritt, ob der HN-Score auch mit Abweichungen in der Gehirnmorphologie korreliert.

Es fanden sich:

- regionale Sulcustiefe (wie tief jede Falte des Gehirns in den darunterliegenden Hirnmantel hinabreicht):

hier fand sich eine positive Korrelation zwischen HN-Score und der Sulcustiefe im rechten intraparietalen Sulcus (IPS; $p < 0,001$) direkt unterhalb der Region, in der auch die hintere Schädelform die größte Abweichung zeigte. Der Effekt war aber auf diese Gehirnregion begrenzt. Der IPS expandierte in der Evolution der Hominiden und spielt eine Rolle bei der visuospatialen Verarbeitung. Es handelt sich dabei um eine Hirnregion, die beim modernen Menschen kritische Auswirkungen auf die Werkzeugverarbeitung hat.

- lokaler Gyriifikations-Index (LGI; Maß für die Komplexität der Faltung des Cortex):

Der HN-Score korrelierte dabei positiv mit dem LGI in frühen visuellen Regionen der linken Hemisphäre (ebenfalls direkt unter der beim neandertaliden Phänotyp abweichenden Schädelregion); der erhöhte LGI fand sich konkret im primären visuellen Cortex V1 und V2.

Diese Gehirnabschnitte sind verantwortlich für die ersten Verarbeitungsschritte visueller Informationen; von hier aus werden Informationen an weitere Gehirnabschnitte gesandt, wobei der IPS eine wichtige Rolle für die weitere Verarbeitung dieser Signale spielt. Dies ist relevant für Objekterkennung und visuospatiale Objektlokalisierung.

Die relative Größe des visuellen Cortex ist bei modernen Menschen kleiner als sonst bei Primaten üblich. Relativ zu anderen Primaten ist der visuelle Cortex beim modernen Menschen somit reduziert, und beim HN bzw. neandertaliden Phänotyp scheint diese Reduktion weniger stark ausgeprägt zu sein. Dazu passen auch kraniale Fossilfunde von HN, die auf ein stärker ausgeprägtes Sehsystem beim HN deuten im Vergleich zum HS.

- rechter oberer temporaler Sulcus: die kortikale Komplexität und damit die Oberfläche des Cortex ist im rechten oberen temporalen Sulcus positiv mit dem HN-Score korreliert

- Abweichungen des Volumens der grauen und weißen Masse in den einzelnen Gehirnregionen fanden sich in der rechten oberen Schläfenregion angrenzend an den intraparietalen Sulcus: der NeanderScore korreliert positiv mit einem höheren Volumen an grauer und weißer Masse in dieser Region.

In einer Region, die sich mit dem primären visuellen Cortex (mit dem erhöhten Gyrfikations-Index) überschneidet, ging ein höherer NeanderScore mit mehr Volumen von grauer Masse einher (weiße Masse war nicht erhöht).

Dagegen fand sich eine inverse Korrelation mit der weißen Masse im orbitofrontalen Cortex (diese Region scheint auch nach Fossildaten bei HN im Vergleich zum HS zur Seite hin stärker begrenzt zu sein).

- es fand sich keine Korrelation zwischen NeanderScore und dem frontotemporalen Volumen oder der Länge der anterioren Extension der Temporalloben, wohingegen kraniales Fossilmaterial von HN auf ein verringertes frontotemporales Volumen und kürzere anteriore Extensionen der Temporalloben bei HN deuten.

Es gelang sogar die genetischen Grundlagen für diesen neandertaliden Phänotyp von Schädel und Gehirn zu lokalisieren: mehrere (bis zu 18) SNPs im Gen GPR26 im 53 kb großen LD-Block des Chromosoms 10, der sich mit einer Region überlappt, von der man schon bisher angenommen hatte, dass sie vom HN introgressierte. GPR26 kodiert einen Rezeptor für das G-Protein, der besonders im menschlichen Gehirn exprimiert wird, und vor allem in der Zeit um die Geburt herum, wenn das Sehsystem erstmals herausgefordert wird. Der Rezeptor scheint eine Rolle in der Ontogenese des menschlichen Sehsystems zu spielen.

Allerdings vermutet man, dass es sich bei den neandertalid wirkenden Schädel- und Gehirnmerkmalen um polygene Merkmale handelt und noch weitere Gene mit neandertaliden SNPs für diese Abweichungen mit verantwortlich sind, wofür es auch deutliche Hinweise gibt, die allerdings statistische Signifikanz verfehlten, was mit der Größe der Stichprobe erklärt wird.

Die funktionellen Auswirkungen des neandertaliden Geno- und Phänotyps im Vergleich zum sapiens Phänotyp wurden bisher noch nicht untersucht. Auf jeden Fall sind Auswirkungen auf die Neuroentwicklung des visuospatialen Systems mit Bezügen zur visuospatialen Integration und dem Management von Werkzeugen anzunehmen (Sci. Rep. 7: 6308).

*Der 12 bis 20 % höhere HN-Anteil in den Ostasiaten im Vergleich zu den Europäern wird damit erklärt, dass sich die in Eurasien ausbreitenden modernen Menschen nicht nur einmal, sondern mehrfach mit HN kreuzten, d.h. zu verschiedenen Zeiten an verschiedenen Orten. Nicht ganz auszuschließen ist allerdings, dass sich der geringere HN-Anteil in den Europäern teilweise (aber auf keinen Fall vollständig) dadurch erklären lässt, dass sich die Europäer (nach Abspaltung der Linie zu den Ostasiaten) noch mit einer weiteren aus Afrika einwandernden Population vermischten, die keinen Kontakt mit HN gehabt hatte, was den HN-Anteil dann in den Europäern verdünnt haben könnte (Verdünnungs-Hypothese). Die unterschiedlichen Allel-Frequenzen von HN-spezifischen Allelen in Europäern und Ostasiaten sprechen aber eindeutig dafür, dass es mehrere Episoden von Genflow zwischen HN und HS gegeben haben muss (Modell der regionalen Vermischung) (Nat Ecol Evol. 2018: doi: 10.1038/s41559-018-0735-8).

Eine andere Studie (GUNZ P et al.) korrelierte MRI-Scans der Schädel von 4468 modernen Menschen aus Europa (sowie 5 HN und 2 HHEI) mit den Genomdaten der 4468 Teilnehmer (Erfassung der neandertaliden SNPs). Es bestätigte sich in Vorab-Vergleichen zwischen HE, HN und modernen HSS, dass sich die Gehirn- und Schädelform des HSS deutlich vom HN unterscheidet (als Indiz für Unterschiede in der Gehirnorganisation, z.B. in der Verbindung verschiedener Hirnbereiche), aber dass auch die Kugelform (Globularität) der HSS-Schädel einer

breiten statistischen Verteilung (Glockenkurve) folgt, an deren Enden HSS-Schädel mit signifikanter Abweichung vom HS-Standard stehen; diese Schädel am einen (linken) Ende der Glockenkurve sind nicht so rund, sondern flacher und langgezogen.

Menschen mit dieser ungewöhnlichen Schädelform (d.h. reduzierter Kugelform) besitzen häufiger HN-DNA-Sequenzen (Allele) auf dem Chromosom 1 und 18, die die Aktivität der in der Nähe dieser nicht-kodierenden Sequenzen liegenden Gene UBR4 und PHLPP1 verändern. Dies sind Gene, die Einfluss auf die Gehirnentwicklung und Bildung von Nervenzellen sowie Myelinscheiden haben (die SNPs selbst betreffen nicht-kodierende Sequenzen, die selber keine eigenen Proteine kodieren, aber die Expression benachbart liegender Gene steuern).

Die neandertaliden Allele führen zu

- Downregulation von UBR4 im Putamen; schon kleine Veränderungen in der Aktivität dieses Gens haben funktionelle Konsequenzen, denn UBR4 reguliert die Neurogenese im sich entwickelnden Neocortex und fördert die Migration von Neuronen
- Hochregulation von PHLPP1 im Cerebellum. PHLPP1 kodiert einen negativen Regulator eines Wachstumsfaktors, der die Myelinbildung steuert (experimentelle Überexpression von PHLPP1 führt daher zu Hypermyelinisierung, da der Wachstumsfaktor nicht gedämpft wird). Der betreffende Signalweg fördert das Gehirnwachstum und die Ausbildung von Myelinscheiden. PHLPP1 ist auch ein Tumorsuppressor, weil er diesen wachstumsfördernden Signalweg schwächt.

Bei Vorliegen des neandertaliden SNPs ist die Expression von PHLPP1 im Kleinhirn etwas stärker ausgeprägt, der Signalweg zur Myelinisierung im Kleinhirn daher etwas stärker gehemmt, was zu einer etwas geringeren Globularität der Gehirnforn führt. Allgemein gilt bei modernen Europäern, dass eine erhöhte Globularität mit vermehrter grauer Masse in manchen Abschnitten des Kleinhirns einhergeht und verminderter grauer Masse in anderen Abschnitten.

Die stärksten Auswirkungen auf die Genaktivität entfalten diese beiden HN-Sequenzen im Putamen (gehört zu den Basalganglien) und im Kleinhirn. Das Kleinhirn unterlag bei Menschenaffen und in der Evolution der Menschen starken Veränderungen.

In der Gesamtschau gehen die beiden neandertaliden Allele in der Nähe von UBR4 und PHLPP1 mit einer verringerten neuralen Proliferation im Putamen bzw. Cerebellum einher. Dies dürfte zu einer veränderten neuroanatomischen Morphologie einiger subkortikaler Strukturen und des Cerebellums beitragen, die sich dann auf die Globularität des Gehirns auswirken und dieses in Richtung auf die verlängerte Hirnform der HN entwickeln lassen. Die zugrunde liegenden Mechanismen haben somit Einfluss auf Neurogenese und Myelinisierung.

Heterozygote Träger der HN-SNPs in der Nähe von UBR4 oder PHLPP1 waren in der Ausprägung des Globularitätsindex intermediär zwischen jenen HSS, die den modernen Genotyp aufwiesen, und jenen den 6 bzw. 8 HSS (d.h. jeweils $< 0,2\%$), die homozygot für den betreffenden neandertaliden SNP waren. Da die Globularität ein Merkmal ist, das durch viele Gene beeinflusst wird, war die Effektstärke der neandertaliden SNPs auf die Globularität nur gering ausgeprägt, aber aufgrund der großen Stichprobe dennoch statistisch eindeutig zu eruieren.

Polymorphismen des Gens GPR26 erwiesen sich in dieser Studie nicht als mit der Globularität korreliert.

Putamen und Kleinhirn erhalten unmittelbare Signale aus dem Motorkortex, und sie sind am

- Vorbereiten
- Lernen und

- an der Koordination von Bewegungen

beteiligt.

Daneben spielen die Basalganglien auch eine Rolle bei kognitiven Funktionen (Gedächtnis, Aufmerksamkeit, Planung, Erlernen von Fähigkeiten, evtl. auch Sprachentwicklung).

Neben dem Cerebellum sind auch der präfrontale Cortex sowie die temporalen und occipitalen Loben beim HSS relativ größer als beim HN.

In einer separaten Analyse überlappten sich die Globularitäts-Scores von HN und HE komplett, d.h. HN zeigt hier kein abgeleitetes Merkmal, sondern den Ausgangszustand wie bei HE.

Bei modernen HSS besteht keine Korrelation zwischen Globularität und Hirnvolumen. Allerdings nimmt die Globularität bei modernen Menschen im Alter leicht zu, wahrscheinlich durch regional unterschiedliche, nicht streng allometrisch erfolgende Auswirkungen der altersbedingten Hirnatrophie.

Neugeborene weisen noch die längliche Schädelform wie bei HN auf; im ersten Lebensjahr verdoppelt sich fast die Hirngröße und der Schädel wird jetzt kugelförmig.

Die frühen HSS von Jebel Irhoud hatten zwar ein modernes Gesicht und moderne Zähne, die Schädelkapsel war aber noch länglich wie beim HN und anderen frühen Menschen. Die Kugelform entwickelte sich dann graduell durch Reorganisation im Kleinhirnbereich und in den seitlichen temporal-parietalen Regionen. In der Ontogenie entsteht die Kugelform des HSS um die Geburt herum zu einer Zeit starken Gehirnwachstums, das die Form der Schädelkapsel bestimmt.

Stärker ausgeprägte Globularität geht einher mit mehr Volumen an grauer Masse in den temporalen Regionen, Vermis und angrenzenden Regionen des Kleinhirns sowie subkortikalen Strukturen wie Hippocampus, Thalamus, Amygdala, Caudate und Putamen sowie einem verminderten Volumen an grauer Masse in großen Teilen der frontalen, temporalen und occipitalen Gyri, in Teilen des Cerebellums, aber auch in Teilen von Hippocampus, Thalamus und Putamen.

Ob die von neandertaliden SNPs betroffenen Menschen besondere Fähigkeit oder Schwächen haben, ist bisher unbekannt. Verstärkte Verbindungen des Kleinhirns mit präfrontalen, Prämotor-, und parietalen Cortexregionen (die auch ins Putamen projizieren) dürften aber für die kognitiven Fähigkeiten von Bedeutung sind, ebenso wie die Basalganglien für (s.o.). Allerdings dürften die Effekte von HN-Allelen bei heutigen Menschen gering ausfallen, da viele Gene für die Form und Funktion des Gehirns verantwortlich sind (Sci. 362: 1229).

Weitere Details:

In der PCA (Principal Component Analyse) der endocranialen Form (nach MRI-Scans) ergaben sich zwei eindeutig separate ovale Cluster für 5 HN einerseits und mehrere tausend moderne HSS andererseits. Das HN-Cluster ist längsoval, das HSS-Cluster breitoval ohne Überschneidungen mit dem HN-Cluster. Es gibt auch keine einzelnen HSS, die außerhalb des HSS-Clusters liegen. Die beiden Ovale liegen etwa parallel; da das HSS-Cluster breitoval ist, gibt es aber Individuen am linken Rand des HSS-Clusters, die dem rechten Rand des HN-Cluster nur etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$ so weit entfernt stehen wie HSS vom anderen, vom HN abgewandten Rand des HSS-Ovals. Die beiden HHEI (Petalona, Kabwe) stehen dagegen zwischen den beiden Ovalen, aber etwas näher zu den HN und insgesamt etwas exzentrisch.

Die Häufigkeitsverteilung eines quantitativen Globularitäts-Index (der so kalibriert wurde, dass er die Unterschiede zwischen 19 modernen Europäern und 7 HN quantitativ erfasst)** zeigt eine typische

Glockenkurve für den HSS auf der Basis von MRI-Scans (CT-Daten sind etwas vom HN weiter weg rechtsverschoben), nach links schließt sich eine Lücke an, die etwa 1/5 der Breite der Basis der Glockenkurve des HSS misst, dann folgt nach links (d.h. in Richtung auf verminderte Globularität) zunächst der HHEI von Petralona, dann nach einer kleineren Lücke der HHEI von Kabwe, daran schließen sich dann direkt sehr eng einige HN an (Le Moustier, La Ferrassie 1, Gibraltar 1), dann folgen in größerem Abständen Guattari 1 (etwa so groß wie der Abstand zwischen Petralona und dem extremsten linken HSS) und in kleinerem Abstand, an der linken Position, La-Chapelle-aux-Saints. Der Abstand zwischen La-Chapelle-aux-Saints und Petralona ist etwa so groß wie der Abstand zwischen dem linken und rechten HSS, der Abstand zwischen Petralona und dem linken HSS wie bereits erwähnt etwa 1/5 bis 1/7 der Breite des Verteilungsspektrums der HSS einerseits bzw. der HN+HHEI andererseits. Die Exklusion der beiden HHEI verringert die Breite des Spektrums von HN nur geringfügig, es ist dann aber eindeutig schmaler als das des HSS; wobei zu berücksichtigen ist, dass dann auch nur 5 HN den insgesamt 6575 HSS (überwiegend Europäer) gegenüberstehen. (Bei einer größeren Anzahl von HN dürfte die Breite der Verteilung des Globularitäts-Scores beim HN auch größer ausfallen, denn es ist unwahrscheinlich, dass sich unter den 5 HN ausgerechnet die Extremwerte finden).

** Der Wert „0“ des Globularitäts-Scores entspricht dem Median des modernen europäischen HSS; der Index reicht von -12 bis + 18 beim HSS; Petralona (HHEI) steht bei -18, Kabwe (HHEI) bei -21, HN beginnen bei -22 (LM1), dicht gefolgt von LF1 und GI (zwischen -23 und -25); Guattari 1 liegt bei -33 und La-Chapelle-aux-Saints bei -38.

Der Analyse der HN-SNPs lagen 4468 Individuen überwiegend aus den Niederlanden und aus Deutschland zugrunde, für die ebenfalls MRIs zur Verfügung standen. 50507 archaische SNPs mit einer Allel-Frequenz von mindestens 1 % wurden einbezogen (diese machen zusammen 42 % der bekannten HN-Haplotypen aus, wobei diese Arbeit davon ausgeht, dass ca. 40 % des HN-Genoms im modernen Menschen konserviert sind). (Current Biol. 2019; 29; doi:10.1016/j.cub.2018.10.065).

In einer weiteren Studie wurden 3D-Scans von 4 HN (Amud 1, 50 – 70 TA; La-Chapelle-aux-Saints, 47 – 56 TA; La Ferrassie I, 43 – 45 TA; Gibraltar 1, undatiert), 4 frühen HS (Qafzeh 9, 90 – 120 TA; Skhul 5; 100 – 135 TA; Mladec 1, 35 TA; Cro-Magnon 1, 32 TA) und 1185 MRI-Aufnahmen von Menschen aus Amerika, Japan und Großbritannien verglichen (BdW 3/19: 76). Es bestätigte sich ein 10 % größeres Hirnvolumen bei HN (allerdings sind nur 26 HN-Schädel bekannt, die so gut erhalten sind, dass sich das Hirnvolumen abschätzen lässt), mit Amud 1 (1740 ccm) als Ausreißer nach oben (Mittelwerte: HN: 1430 ccm; HSS: 1300 ccm)

Die größten Unterschiede zwischen HN und HSS fanden sich auch in dieser Studie im Kleinhirn (dies hat beim HS nur 1/6 des Volumens des Großhirns, aber 3,6 mal mehr Neuronen dank starker Fältelung). Das Kleinhirn steuert Motorik, Koordination, Feinabstimmung der Bewegungen/Muskelspannung, Gleichgewicht. Balancieren, Tanzen, Klavierspielen fordern das Kleinhirn daher besonders. Dort sitzt aber auch das Arbeitsgedächtnis (wichtig zum Beispiel zum Verstehen langer Sätze) und die Koordination der Sprachmotorik. Das Kleinhirn arbeitet dabei jeweils mit der entgegengesetzten Großhirnhälfte zusammen. Verletzungen der rechten Kleinhirnhälfte führen daher zum abgehackten Sprechen oder Wortfindungsstörungen sowie Problemen mit der Verarbeitung abstrakter Begriffe wie z.B. der Bedeutung von „Freiheit“ und „Liebe“.

Beim HN war das Kleinhirn relativ zur Gesamtgröße des Gehirns kleiner, und die rechte Kleinhirnhälfte war kleiner als die linke (zwischen frühmodernen und modernen Menschen fand sich dagegen kein Unterschied). Aufgrund der kleineren rechten Kleinhirnhälfte muss der HN anders als der HS gesprochen haben, trotz gut entwickelten Broca-Areals (Sprachzentrum der Großhirnrinde). Die Sprachfähigkeit des HN steht aber außer Frage; fraglich ist dagegen, ob er

musikalisch war (es wurden auch niemals Musikinstrumente im Zusammenhang mit dem HN gefunden).

Der Hinterhauptslappen hatte dagegen beim HN einen höheren Anteil am Gesamtvolumen; dort liegt das Sehzentrum, hier werden nicht nur Bilder generiert, sondern auch interpretiert. Bei Schäden in diesem Bereich fällt das Lesen schwer; die Wörter werden zwar gesehen, es fällt aber schwer oder ist unmöglich, sie mit ihrer Bedeutung in Zusammenhang zu bringen.

Es lässt sich mit den bisher vorliegenden Erkenntnissen zur Neuroanatomie nicht entscheiden, ob der HN ein guter Tänzer war, Klavierspielen hätte können, einen Text lesen und sich darüber unterhalten können? Alle diese Fragen sind offen. (BdW 3/19: 76).

HN-Anteile in afrikanischen Genomen

Untersuchungen von 2504 modernen Genomen aus dem 1000 Genomes Projekt, die auch Genome von fünf afrikanischen Subpopulationen umfassen, ergaben einen HN-Anteil von 0,3 % in subsaharischen Afrikanern; es fanden sich auch konkrete neandertalide Gene, die positiv selektioniert worden waren: solche, die die Immunfunktion boostern, sowie für den Schutz gegen UV-Strahlung.

Die Hälfte des neandertaliden Genom-Anteils stammt von Euopäern, die in den letzten 20000 Jahren nach Afrika zurückwanderten. Die andere Hälfte dürfte dagegen gar nicht originär neandertalid sein, sondern es handelt sich um DNA frühmoderner Menschen, die in Afrikanern und frühen Eurasiaten erhalten geblieben war und dann von HN aufgenommen wurde z.B. im Rahmen gescheiterter Migrationsversuche von HN in den Mittleren Osten vor über 100000 Jahren.

Damit klärt sich auch die Frage, wieso Ostasiaten 20 % mehr HN-DNA aufweisen als Europäer. HN-Sequenzen, die sich bisher in Europäern und Afrikanern fanden, wurden als „modern“ interpretiert und nicht als neandertalid erkannt. Tatsächlich handelt es sich aber um neandertalide Sequenzen, die die Europäer in den letzten 20000 J nach Afrika getragen hatten. Die neue Studie fand nun nahezu gleiche Mengen neandertalider DNA in Europäern (51 Mb) und Asiaten (55 Mb) (Afrikaner: 17 Mb). (Sci. 367: 497).

HN-Anteile in Isländern

In den kompletten Genomen von 27566 Isländern fanden sich 14,4 Millionen vermeintliche archaische Chromosomenfragmente; es handelt sich um 56388-112709 unterschiedliche Fragmente, die zusammengenommen insgesamt 38,0-48,2 % des gesamten Genoms ausmachen. 84,5 % der Fragmente ließen sich Altai- oder Vindija-HN zuordnen, 3,3 % HD (mehr als erwartet) und 12,2 % sind in ihrer Herkunft unklar. Unbekannt ist, ob die HD-Fragmente direkt vom HD in die Linie zu den Isländern gelangten oder über den Umweg der introgredierenden HN. Trotz ähnlicher Mutationsraten zwischen HS und HN fanden sich Unterschiede in den relativen Häufigkeiten von bestimmten Mutationstypen – vielleicht infolge unterschiedlicher Generationsdauern von Frauen und Männern. Daraus konnte man schließen, dass HN-Mütter im Durchschnitt älter waren als HS-Mütter; HN-Väter waren dagegen im Schnitt jünger. Auch zeigte die Studie, dass die Genabschnitte von HN einen recht geringen Effekt auf Aussehen und

Gesundheit der heute lebenden Menschen haben, darunter ein leicht verringertes Risiko von Prostatakrebs, eine etwas geringere Körpergröße und eine leicht erhöht Blutgerinnung. (SKOV L et al. Nature 2020).

hden-hden

Denisovaner (Abk: HD – ohne dass damit ein Artstatus zum Ausdruck gebracht werden soll)

In einer Höhle (Denisova Cave, Altai-Gebirge) Sibiriens wurde ein höchstwahrscheinlich > 50000 Jahre altes* Fingerknochenfragment eines Mädchens (ein nur wenige mm großes Endglied) gefunden, dessen mtDNA an 385 Positionen (HN: 202) vom HSS abweicht (und an 1462 Positionen vom Schimpansen). Zwischen zwei modernen Menschen beträgt der Unterschied ca. 100 Positionen. Später konnte aus dem winzigen Fingerglied sogar das komplette nucleäre Genom gewonnen werden. Die Situation war außergewöhnlich günstig, da 70 % der im Fingerknochen enthaltenen DNA originär von dem Mädchen stammte (statt üblicherweise < 1 %).

Er repräsentiert ein neues Fröhmenschentaxon, die Denisovaner. Inzwischen wurden auch zwei (ungewöhnlich große und anatomisch von HN und HS abweichende) Molaren gefunden, deren genetische Analyse ebenfalls bestätigte, dass sie von Denisovanern stammen. Ein Zehenknochen aus derselben Höhle stammt dagegen von einem HN. Die Zahnkrone des Oberkiefermolaren misst 13,1 x 14,7 mm (moderner Mensch: zwischen 10,5 und 12 mm), der zweite Molar ist sogar noch größer – er ist in einer Museumssammlung gefunden worden, wo er als Backenzahn eines Höhlenbären etikettiert war. Denisovaner hatten offenbar extrem massive Kiefer (BdW 5/2002, 22). Unklar ist, ob sie auch sonst besonders groß waren. Es ist daher unklar, ob die HD insgesamt sehr groß waren (und deshalb große Zähne hatten), oder ob ihre Zähne überproportional groß waren.

Die Höhle selbst wurde seit 280 TA immer wieder vorübergehend von Menschen genutzt. Das Fingerknochenfragment wurde in einer Schicht (Layer 11) gefunden, die auf ca. 50 TA datiert wurde; die Schicht enthielt auch Mikroklingen sowie Körperschmuck aus polierten Steinen (typisch für die oberpaläolithische Industrie, die auf den HSS zurückgeführt wird), aber auch Steinwerkzeuge wie Schaber oder Levallois-Werkzeuge, die für frühes Mittelpaläolithikum sprechen. Die nähere Analyse ergab, dass Layer 11 kulturelle Reste aus zwei verschiedenen Perioden enthielt, die ältere > 50000 Jahre, die jüngere 30000 - 16000 Jahre. Das Fundareal des Fingerknochens war wahrscheinlich gestört. Die Kleinheit von Fingerknochen und Zahn machen eine C14-Datierung unmöglich. Letztendlich wird daher vermutet, dass Fingerknochen und Zahn aus der älteren Phase, also > 50000 Jahre, stammen; sichern lässt sich dieses aber nicht.

In derselben Höhlenschicht fand sich ein poliertes Armband mit einem gedrillten Loch aus einem Mineral, das Hunderte von Kilometern entfernt gefunden wurde; Steinklingen, die auf Speere gesetzt wurden; Anhänger aus Zähnen von Fuchs, Wisent und Hirschen.

In der weiteren Umgebung lebten im fraglichen Zeitraum aber auch HN und HS. Die Höhle war bisher durch Mousterian- und Levallois-Artefakte bekannt, die dem HN zugeschrieben werden. Weniger als 100 km entfernt fanden sich im gleichen Zeitintervall HN-Fossilien (mittels mtDNA eindeutig bestimmt), in der Höhle ein HN-Zehenknochen.

Werkzeugfunde sprachen andererseits schon länger dafür, dass der moderne Mensch das Altai-Gebirge vor 40000 Jahren auch schon erreicht hatte. Möglicherweise waren also drei genetisch verschiedene Linien ungefähr zur gleichen Zeit in der Region vertreten (Nat. 464, 473; Sci. 327, 1567; Nat. 464, 839 + 894).

Inzwischen zeichnet sich für die Besiedlung der Altai-Region folgendes Szenario ab:

Primitive Werkzeuge („Kiesel“-Werkzeuge) finden sich bereits vor 0,8 MA und werden dem HE zugeschrieben. Wegen des kalten Klimas zogen sich die Menschen aus der Region zunächst wieder zurück; sie kamen erst vor 300000 Jahren zurück; seither blieb das Gebiet kontinuierlich – wenn auch durch unterschiedliche Taxa – besiedelt.

Vor 80000 – 70000 Jahren kam es zu einem Technologieschub (Kara Bom, Ust-Karakol); 10 % der Werkzeuge waren jetzt Klingen und Stichel, möglicherweise erste Hinweise auf modernes menschliches Verhalten. Vor 50000 bis 30000 Jahren jagten die Menschen Bären, Luchse und Wildschweine; im Sommer lebten sie in Lagern, im Winter kehrten sie in Höhlen wie Denisova zurück, die eine gute Aussicht über den Anui-Fluss und alle Menschen und Tiere, die vorbeizogen, bot. Um diese Zeit herum unterscheiden sich die lokalen Kulturen von Kara Bom und Ust-Karakol; sie wurden bisher aufgrund ihrer Fortschrittlichkeit traditionell dem HS zugeordnet, ebenso wie die fortgeschrittenen Werkzeuge der Denisova-Höhle (s.o., Steinklingen auf Speere; Armband; Anhänger aus Fuchs-, Wisent- und Hirschzähnen). **Letztendlich besteht aber nun auch die Möglichkeit, dass sie auf Denisovaner zurückgehen** (Sci. 333, 1084) [Anm.: wenn die Denisovaner ebenfalls eine Tendenz zu modernem Verhalten zeigten, könnte dies dann erklären, wieso schon vor 80000 – 70000 Jahren in der Region Werkzeuge gefunden wurden, die man normalerweise eher mit dem HS in Verbindung bringen würde].

Aber auch Neandertaler lebten zu dieser Zeit in der Region; auch in Denisova sowie anderen Höhlen der Umgebung fanden sich typische Werkzeuge von ihnen. In 100 – 150 km entfernt liegenden Höhlen wurden diese HN-Werkzeuge auf 45000 J datiert; vor 40000 J verschwanden Knochen und Werkzeuge des HN aus der Region (Sci. 333, 1984).

(* Es gibt auch Auffassungen, die Sedimente um den Knochenrest herum könnten bis zu 100.000 J alt sein: Sci. 329, 149).

Inzwischen fand sich DNA von HN und HD in älteren Höhlensedimenten (ohne Knochenfossilien von Menschen), was belegt, dass beide Taxa die Höhle schon Jahrzehntausende früher nutzten als bisher angenommen (Sci. 356: 363; Sci. 356: 605).

Das Fingerknochenfossil, das von einem Kind stammt, war ansonsten anatomisch zunächst nicht informativ; lediglich die mtDNA-Daten deuteten zunächst auf ein eigenes Taxon, das rechnerisch vor etwa 1 MA von der Linie abgespalten sein müsste, die zu HS+HN führte, also vor der Expansion des *H. heidelbergensis* out of Africa, aber nach (!) HE. Das Dichotomiedatum von 1,04 MA (95% Konfidenz: 779 – 1313 TA) wurde kalibriert auf eine Dichotomie HS/Schimpanse vor 6,0 MA. Letzter gemeinsamer mtDNA-Vorfahr von HSS und HN nach dieser Methode: 465700 J (95 %-K.: 321 – 618 TA).

Erst später stellte sich heraus, dass der Finder den Fingerknochen geteilt hatte und ein Stück an PÄÄBO und das andere an RUBIN zur Sequenzierung gesandt hatte; das zweite Stück gilt zur Zeit als nicht auffindbar, dank umfangreicher Fotodokumentation konnte der Fingerknochen aber

virtuell rekonstruiert werden. Dabei stellt sich überraschend heraus, dass er schlanker war als die Fingerknochen von HN und den Fingerknochen des HS ähnelte – obwohl die Zähne von HD keine Ähnlichkeiten mit HS aufweisen. Die breiteren Fingerknochen der HN scheinen daher einen abgeleiteten Zustand darzustellen.

Die drei bisher bekannten und sequenzierten Denisovaner, alle aus derselben Höhle, weisen mehr genetische Diversität auf als die HN zwischen Westeuropa und Sibirien (Sci. 333, 1084).

Die DNS-Erhaltung in der Denisova-Phalanx ist außergewöhnlich gut; der Anteil endogener DNS relativ zu mikrobieller DNS lag bei 70 % (in allen bisher untersuchten HN-Knochen unter 5 %, meist unter 1 %). Auch waren die DNS-Fragmente durchschnittlich etwas länger als bei bisher untersuchten HN-Proben. Die Denisova-Phalanx ist trotz des gemäßigten Klimas molekular so gut erhalten, wie man es sonst üblicherweise von Knochen aus dem Permafrost kennt. Die Gründe hierfür sind unbekannt, zumal in dem Molaren der Anteil endogener DNS nur bei 1,7 % und damit im üblichen Rahmen lag.

Die Untersuchung nucleärer DNS (1,7-fach) revidierte die aus den mt-DNS-Daten gezogenen Schlussfolgerungen partiell; danach sind die Denisova-Menschen näher mit dem HN verwandt als mit dem HSS und stellen die Schwestergruppe des HN.

- Schimpanse
- HS
- Denisovaner + HN

Die Denisovaner waren genetisch variabler als der HN; die genetische Variation dürfte im östlichen Eurasien daher während des Pleistozäns größer gewesen sein als im Westen. Das stellt auch die Frage, wo sich der HN nun eigentlich entwickelte – in Südeuropa oder in Asien (Sci. 335, 1317)? Aus einer Expansion der Denisovaner-Population nach Westen?

Auch aus den inzwischen zwei Molaren aus dem Layer 11 der Denisova-Höhle – größer als die Zähne vom HN - konnte DNS gewonnen werden und gezeigt werden, dass sie zu einem Denisova-Menschen gehört. Einer der Zähne stammt von einem jungen Erwachsenen und damit von einem anderen Individuum (Fingerknochen von einem Kind). Nach mt-DNS-Daten lebte der letzte gemeinsame Vorfahr der beiden Denisovaner 7500 Jahre (95 %-Konfidenz bis 16000 Jahre) vor diesen beiden Individuen. Unklar, ob 2. oder 3. oberer Molar. Sehr groß (mesiodistaler Durchmesser 13,1 mm, bukkolingualer Durchmesser 14,7 mm). Wäre er ein 3. Molar, läge er damit außerhalb der normalen Größenverteilung der 3. Molaren aller *Homo* außer HH und HRU, aber Australopithecinen vergleichbar (und auch im Spektrum von HH und HRU). Wäre er ein zweiter Molar, so wäre er größer als die 2. Molaren von HN und frühmodernen Menschen, aber ähnlich HE und HH. In jedem Fall zeigt die Anatomie der Kaufläche Abweichungen vom HN. Auch der zweite Molarenfund ist sehr groß, ähnelt weder den Molaren der HN noch der HS; hat viele ungewöhnliche Höcker.

Auch die Zähne fossiler chinesischer mittelpleistozäner *Homo* zeigen keine engen Beziehungen zu dem Denisova-Molaren; die wenigen erhaltenen 3. Molaren sind kleiner. Die 2. Molaren haben zwar ebenfalls eine trapezartige Form wie der Denisova-Molar, unterscheiden sich aber in anderen Merkmalen. Die primitiven Merkmale des Denisova-Molaren sprechen dafür, dass sich die Denisovaner von der HN-Linie trennten, bevor diese die typischen Zahnmerkmale der HN

entwickelte (> 300000 J). Selbst 430 TA alte Zähne von Atapuerca (Sima de Los Huesos) zeigen bereits HN-typische Merkmale.

Letztendlich lässt sich aber nicht ausschließen, dass die primitive Form des Denisova-Molaren auf Reversion beruht. Theoretisch ist aber auch möglich, dass die primitiven Merkmale der Denisova-Menschen (wie die 1,0 MA alte mtDNS-Linie und die Zahn Anatomie) auf Genflow aus einer noch älteren Population in die Denisovaner-Population hinein zurückgehen könnten.

Im Jahr 2019 wurde dann von zwei Schädelknochenfragmenten gefunden (zusammen 8 x 5 cm groß; Fragmente des Scheitelbeins), die nach aDNA-Daten vom HD stammen und > 50000 Jahre alt sein müssen, da sie mit der RC-Methode nicht datierbar sind. Die Fragmente stammen von einem anderen Individuum als die Zähne und bisher gefundenen Knochenfragmente (nach www.antropus.de 3/19).

Beim Vergleich von HD-Sequenzen mit dem modernen Genom stellte sich heraus, dass die Melanesier (Papua-Neuguinea) und die Aborigines Australiens einen Anteil von 4 - 6 % ihres Genoms von den Denisovanern geerbt haben (dagegen keine Hinweise in Thailand oder der Mongolei, trotz größerer Nähe zum Fundort).

Bei der Auswanderung der modernen Menschen aus Afrika auf ihrem Weg nach Norden und Osten kreuzten sich offenbar im Nahen Osten zunächst die Neandertaler s.str. ein. Eine Gruppe, die weiter nach Osten wanderte und dann vor 45000 Jahren Papua-Neuguinea besiedelte, vermischte sich irgendwo und irgendwann auf ihrer Wanderung in moderatem Umfang mit den Denisova-Menschen, was gleichzeitig belegt, dass die Denisova-Menschen eine weitere Verbreitung hatten, als durch die bisher einzige Fundstelle (Altai, Süd-Sibirien) bisher bekannt. Damit verfügen die Melanesier über einen Anteil von **ca. 6,6 bis 8,2 % nucleärer DNS von archaischen Menschen**: wie alle außerafrikanischen Menschen etwa 1 - 4 % (inzwischen präzisiert auf 1,9 bis 3,1 %) vom HN, der offenbar im Nahen Osten in das Genom des modernen außerafrikanischen Menschen gelangte, und weitere 4,3 bis 5,3 % durch Genflow von den Denisovanern (Sci. 333, 1084).

Während der Kaltphasen breiteten sich die Steppen Asiens weiter nach Süden bis in die subtropischen Regionen Südostasiens aus; der Lebensraum der Denisovaner könnte auf diese Weise nach Süden expandiert sein (so wie sich auch Ziesel und Saiga-Antilopen in Kältephasen ausbreiteten). So könnten sie auf den HSS getroffen sein (Sci. 335, 1317).

Das Verbreitungsgebiet der Denisovaner war möglicherweise größer als das des HN. Ggf. erfolgte die Trennung in HD und HN im Nahen Osten; die Vorfahren der HN wären dann nach Europa gelangt, die Vorfahren der HD nach Asien.

Der Schwerpunkt der Verbreitung der HD könnte aber auch in Südostasien gelegen haben, in klimatisch günstigen Phasen konnte er sich dann nach Südsibirien (Denisova-Höhle) ausbreiten. Dafür sprechen auch genetische Unterschiede zwischen den HD von Denisova und den viel weiter südlicher lebenden HD, auf deren Genom man nur deshalb Rückschlüsse ziehen kann, weil es in die Linie zu den Melanesiern introgredierte und so erhalten blieb („ein Genom sucht ein Fossil“) – denn es gibt von den südlichen HD bisher keine Fossilien, oder sie wurden nicht als solche erkannt. Es gab offenbar verschiedene HD-Populationen, und es gab Genvarianten mit dunkler Haut, braunen Haaren und braunen Augen (wie heutige Melanesier).

Südostasien selbst war zwischen 110.000 und 12.000 Jahren BP ein günstigerer Lebensraum für Menschen als heutzutage, weil eine offene Graslandschaft (kühler, trockener) statt dichtem Wald vorherrschte. Jäger und Sammler fanden vor allem an den Küsten gute Lebensbedingungen; Borneo und Sumatra waren mit dem Festland verbunden, Neuguinea mit Australien.

Auch über die Wallace-Linie muss sich der HD ausgebreitet haben; jedenfalls spricht der Befund dafür, dass nicht alle Melanesier HD-DNA tragen. Wäre die HD-DNA schon auf dem südostasiatischen Festland eingekreuzt worden (bzw. auf den Inseln, die während der Eiszeit mit dem Festland verbunden waren, also nördlich der Wallace-Linie), dann wäre anzunehmen, dass alle Melanesier HD-DNA aufweisen, was aber nicht der Fall ist. Bei Festland-Asiaten findet sich fast gar keine HD-DNA (es gibt Ausnahmen, z.B. bei Tibetern) (Spektr. Wiss. 12/2014: 68).

Die Überquerung der Wallace-Linie ist dabei nicht an Hochseetüchtigkeit gebunden; auch Naturkatastrophen könnten zur Verdriftung über die Wallace-Linie führen, so wie manche Menschen beim Tsunami von 2004 auf Flößen aus Pflanzenmaterial bis zu 150 km verdriftet wurden und dies überlebten.

Nachgewiesen sind auch sexuelle Kontakte zwischen HN und HD nach der ursprünglichen Separierung der beiden Linien: der HN-Zehenknochen aus der Denisova-Höhle enthielt Anteile von HD-DNA. Andererseits enthielten die sibirischen HD-Menschen mindestens 0,5 % HN-DNA, und zusätzlich einen kleinen DNA-Anteil, der auf eine andere, sehr alte Menschengruppe zurückgeht – vielleicht *H. heidelbergensis* oder asiatische HE (Spektr. Wiss. 12/2014: 68).

Möglicherweise könnten die Denisovaner bzw. ein Genflow ausgehend von ihnen auch eine Erklärung für die kontroversen ostasiatischen *Homo*-Fossilien liefern, die sich bisher schwierig einordnen ließen und oft als „frühe HS“ bezeichnet wurden. Einige von ihnen ähnelten dem HN (so Maba), andere *H. heidelbergensis* (z.B. der 200000 J alte Dali-Schädel aus Zentralchina).

Ein Genflow von Denisovanern in europäische oder asiatische moderne Genome (westlich der Wallace-Linie) ist dagegen nicht nachweisbar, von Ausnahmen abgesehen (Tibeter). Zwar besteht zwischen Denisovanern und diesen eine größere Ähnlichkeit im Vergleich mit subsaharisch-afrikanischen Genomen, aber in einem Ausmaß, wie es der Einkreuzung des HN in die außerafrikanische Population entspricht. Aufgrund der engeren Verwandtschaft von Denisovanern und HN dürfte es sich bei diesen Ähnlichkeiten also um die Gene handeln, die der HSS OOA von den HN übernommen hat und die somit auf den gemeinsamen Vorfahren von HN und Denisovanern zurückgehen.

Insgesamt gesehen zeigen die genetischen Befunde, dass ein simples „OOA-Total replacement“-Modell zu einfach ist. Bisher ließen sich immerhin zwei Episoden begrenzten Genflows von archaischen *Homo*-Arten in die Population des modernen Menschen außerhalb Afrikas nachweisen; die erste betrifft alle außerafrikanischen Menschen (vom HN), die zweite nur die Melanesier und Aborigines (von den Denisovanern). Das OOA-Modell wäre damit zu modifizieren zu einem „OOA with replacement but limited gene flow“-Modell bzw. „replacement with hybridization“ oder „leaky replacement“, ggf. auch ein Assimilationsmodell (Sci. 331, 392).

Geht man von einer Mensch-Schimpanse-Dichotomie von 6,5 MA aus, so lässt sich aufgrund der Kern-DNS die **Dichotomie zwischen Denisova-Menschen und modernen Afrikanern auf 804000 Jahre und zwischen Denisova-Menschen und HN auf 640000 Jahre kalkulieren.**

Der gemeinsame Vorfahr so weit entfernter HN wie Vindija und Mezmaiskaya lebte vor 107000 bis 173000 Jahren (autosomale DNS); dies passt zur geringen mitochondrialen Diversität der Hochneandertaler (auch im Vergleich zur mtDNA-Diversität beim modernen Menschen). Vindija- und Mezmaiskaya-HN stammen also von einer gemeinsamen Ausgangspopulation ab, die einen oder mehrere drastische genetische Flaschenhälse irgendwann nach der Trennung von den Denisova-Menschen erfahren hat.

Nach dieser Trennung gingen beide Populationen offenbar völlig getrennte Wege. Hierfür spricht neben der Zahnanatomie auch u.a. der genetische Flaschenhals (einer oder mehrere!) in der Population der sequenzierten HN. Trotz der weiten geographischen Verbreitung der späten HN war ihre genetische Diversität äußerst gering.

Zur Verbreitung der Denisovaner lassen sich noch keine Aussagen treffen. Lebten sie in großen Teilen Ostasiens, während der HN Europa und Westasien besiedelte? Da sich keine genetischen Spuren in heutigen Chinesen oder Mongolen finden, müssen die Denisovaner jedenfalls irgendwann einmal in einer Region gelebt haben, wo sie in Kontakt mit den Vorfahren der Melanesier und Aborigines kamen (und dies wohl nicht in Südsibirien!) (Nat. 468, 1012 + 1045 + 1053). Dies lässt erwarten, dass die Denisovaner einst ein großes Gebiet besiedelten und eine vergleichsweise große Bevölkerungsstärke hatten. Die Einkreuzung der Denisovaner in die Linie zu den Melanesiern und Aborigines muss vor 60000 – 40000 Jahren erfolgt sein (Sci. 333, 1084). Es wird sogar darüber spekuliert, ob die abweichende Zahnmorphologie und die Malariaresistenz einiger Australasiaten auf die Denisovaner zurückgehen (Nat. 485, 425).

Melanesier, Aborigines und Negrito-Menschen sind nahe miteinander verwandt. Denisovaner-DNS fand sich aber nur bei Melanesiern und Aborigines sowie einigen Negrito-Gruppen; nicht bei den Andamanen und Jehai in Malaysia, die ebenfalls zu den Negrito zählen. Dies spricht dafür, dass diese Negrito-Linien abgezweigt sind, bevor die Auswanderungsgruppe auf die Denisovaner traf. Das bedeutet aber, dass die Denisovaner damals auch direkt in Südostasien (und nicht nur irgendwo weiter westlich auf der Wanderroute) lebten und demnach von Südsibirien bis nach Südostasien verbreitet waren. Die Han-Chinesen, die auf eine separate Ausbreitung (ausgehend von derselben Grundpopulation in Vorderasien, aus der sich zuvor die Linie der Negrito/Melanesier/Aborigines herausgelöst hatte) zurückgehen, weisen keine Denisovaner-DNA auf (Sci. 33, 1689).

Das komplette Denisovaner-Genom wurde am 6.2.2012 online gestellt. Im Durchschnitt wurde jede Position des Genoms dabei 30 x kartiert (Nat. 482, 281) (der durchschnittliche Deckungsgrad beim HN-Genom liegt nur bei 1,3). Die DNA-Ausbeute aus dem Fingerknochen war ungewöhnlich ergiebig, so dass Methoden angewandt werden konnten, die auf einzelsträngiger (statt – wie sonst üblich – doppelsträngiger) DNS beruhen. Dies erlaubte nicht nur den 30-fachen Deckungsgrad, sondern auch Kenntnisse zum Bruchverhalten und zur Modifikation alter DNS. So zeigte sich, dass die Ketten besonders vor und hinter Guanosinresten brechen – diese gehen demnach überdurchschnittlich häufig verloren. Die Fehlerrate bei der Sequenzierung des Denisova-Genoms lag bei 0,13 %, die Verunreinigung mit moderner HSS-DNS bei 0,5 %.

Für den Zeitpunkt, zu dem sich die Linie zum HSS von der zum Denisovaner trennte, wurden 800.000 Jahre kalkuliert; für den Zeitpunkt, an dem der Genfluss zwischen beiden Taxa zum Erliegen kam, aber 700.000 bis 170.000 Jahre (große Spanne, je nach zugrunde gelegter Mutationsraten bei modernen Menschen). Das Alter des Fingerknochens wurde anhand der Sequenzierungsdaten und angenommenen Mutationsrate auf 74000 bis 82000 Jahre geschätzt.

Die Kreuzung mit den Linien, die zu den modernen Melanesiern, Aborigines und anderen Inselvölkern führten, ließ sich bestätigen, nicht dagegen die zunächst vermutete Verwandtschaft mit den südchinesischen Dai.

Bei den Papua weisen die Autosomen eine größere Übereinstimmung mit dem Denisovaner-Genom auf als die X-Chromosomen, was darauf beruhen könnte, **dass vor allem Denisovamänner in die HSS-Population einkreuzten**. Unterschiedliche Mobilität der Geschlechter oder natürliche Selektion könnten hierbei eine Rolle gespielt haben.

Weitere Analysen zeigten, dass die Population der Denisova-Menschen drastisch abnahm, als sich der HSS ausbreitete. Kleine Populationen sind aber anfällig für die Anhäufung schädlicher Mutationen und so könnte Inzucht-Depression das Aussterben der Denisova-Menschen gefördert haben.

Denisova-Menschen verfügten wahrscheinlich über dunkle Haut, braune Augen, braunes Haar. Unterschiede zum HSS beruhen u.a. darauf, dass es in der jüngeren Entwicklung in der HSS-Linie zu Änderungen in der Physiologie der Augen, der Haut und Anatomie der Zähne kam. Betroffen sind auch Gene für die Entwicklung und Funktionsweise des Nervensystems (vor allem des Gehirns) (Natwiss. Ru. 11/2012, 588).

Weitere Knochen aus der Denisova-Höhle

Im Jahr 2013 wurde von drei weiteren Genomen aus Knochen der Denisova-Höhle berichtet:

Ein Zehenknochen gehörte zu einem HN; 60 % der in diesem Knochen nachweisbaren DNA stammte vom HN, was eine durchschnittlich 50-fache Sequenzierung des Genoms ermöglichte. Über lange Strecken hinweg entspricht sich das Genom auf beiden elterlichen Chromosomen, ein Indiz für Inzucht; der HN könnte der Nachkomme von Cousins sein. Die HN-Population von Denisova war genetisch deutlich getrennt von den HN aus Kroatien oder dem Kaukasus. Die größte Übereinstimmung zwischen den DNA-Abschnitten neandertalider Herkunft in modernen Menschen besteht dabei zu den HN aus dem Kaukasus (statt Kroatien und Denisova).

Auch aus den beiden Denisovaner-Zähnen, die in unterschiedlichen Horizonten der Höhle gefunden wurden, konnte DNA gewonnen werden, sowohl Kern-DNA wie mtDNA. Beide Zähne stammen der Kern-DNA zufolge eindeutig von Denisovanern, aber die mtDNA eines Zahnes wich in 80 Positionen von den beiden anderen mtDNA-Genomen aus der Höhle (Fingerknochen, anderer Zahn) ab. Die Denisovaner derselben Höhle (wenn auch zu verschiedenen Zeiten) waren damit genetisch ebenso divers wie zwei moderne Menschen von unterschiedlichen Kontinenten, und diverser als die HN über ihr ganzes Verbreitungsgebiet hinweg betrachtet. **Die hohe genetische Diversität deutet darauf, dass die Denisovaner eine relativ große Population stellten und jedenfalls irgendwann in ihrer Geschichte die HN zahlenmäßig übertrafen. Etwa 17 % der Denisovaner-DNA stammte von lokalen HN, und 4 % von einer anderen, älteren, bisher unbekannt menschlichen Population**, so dass sich anstelle eines strengen Kladogramms eher ein Netzwerk darstellen würde (Sci. 340, 799).

Die Denisova-Höhle wurde offenbar nur selten und sporadisch von Menschen genutzt, wie mikrostratigraphische Untersuchungen zeigten. Sporadische Feuernutzung und Trampelspuren wahrscheinlich ab ca. 259 (+- 28) TA, sicher ab 203 (+- 14) TA, verstärkt während der HN-Besiedlung etwa zwischen 200 und 180 TA (Schicht 14: Neandertaler-aDNA sowie Werkzeuge

des frühen Mittelpaläolithikums) und erneut zwischen 120 und 70 TA zusammen mit Werkzeugen des mittleren Paläolithikums und dem HD-Fingerknochen („Denise“). Die Höhle wurde überwiegend von Höhlenhyänen (viele Koprolithen), aber auch (seltener) Wölfen und Bären genutzt (Sci. Rep. 9: 13785).

Kenntnisstand Ende 2013 (Sci. 342: 321):

Bis Ende 2013 waren insgesamt drei mt-Genome von Denisovanern aus der Denisova-Höhle sequenziert; Alter > 50000 Jahre, aufgrund der geringen assoziierten Fauna nicht genau datierbar. Die große Diversität der drei mt-DNA-Genome deutet darauf, dass die durchschnittliche Populationsstärke der Denisovaner über lange Zeiten größer war als die des HN. Offenbar waren die HD auf dem Festland Ostasiens einst weit verbreitet. Erstaunlicherweise hat man bisher auf dem Festland Asiens aber noch keinen modernen Menschen entdeckt, dessen Genom Anteile von Denisovaner-DNS hat. Denisovaner-DNS fand sich bislang nur bei Menschen östlich der Wallace-Linie: die höchsten Anteile bei Eingeborenen Neu-Guineas und Australiens (3-4 %) und noch kleinere Anteile in einer Reihe von Populationen auf der Inselwelt Südostasiens, von denen man annimmt, dass sie von frühen südostasiatischen Jäger-Sammler-Populationen und späteren neolithischen Bauern abstammen.

Was terrestrische Säuger anbelangt, gelang es neben anatomisch modernen Menschen und HF nur Nagetieren, die Wallace-Linie zu überqueren. Problematisch ist ein ca. 67000 Jahre alter Fußknochen von Callao (Nord-Philippinen, ebenfalls knapp östlich der Wallace-Linie), der von einem kleinen Homininen unklarer Taxonomie stammt. HF und der Callao-Fußknochen belegen aber, dass auch andere Homininen vor dem HSS in der Lage waren, die Wallace-Linie zu überqueren (selbst während niedriger Meeresspiegel stellte diese eine starke Meeresströmung dar!).

Die vermeintlich große Populationsstärke der Denisovaner würde zu ausgedehnten Savannenhabitaten auf dem trocken gefallenen Sundaschelf in den Kaltzeiten des Pleistozäns – als potenzielles Refugium für die Denisovaner (Abk: HD) – passen. Parallel zu den Klimazyklen hätten die Denisovaner in Ostasien nach Süden bzw. Norden wandern können.

Zuerst ging man davon aus, dass der Genflow von den HD zum HSS irgendwo auf dem Festland Asiens erfolgt war, und dieses genetische Signal dann aber auf dem Festland Asiens von einwandernden Populationen aus Ostasien völlig ausgeradiert wurde – außer auf der Inselwelt Südostasiens. Dagegen spricht aber, dass eingeborene Negrito-Jäger-Sammler-Gruppen auf dem Festland Malaysias und auf den Andamanen-Inseln keinerlei HD-DNS aufweisen; die Andamanen-Inseln waren über lange Zeit isoliert und zeigen daher keinen genetischen Einfluss aus Ostasien, hier hätte ein HD-Signal also nicht von Ostasiaten überschrieben werden können.

Auch ein früher HSS aus China (Tianyuan; ca. 40000 J alt) zeigt keinerlei HD-DNS. Offenbar gab es also auf dem asiatischen Festland gar keine Introgression von HD-DNS in HSS, die dann später von ostasiatischen Einwanderer vollkommen überschrieben worden wäre. Demnach erfolgte die Introgression also östlich der Wallace-Linie, und das Fehlen genetischen Einflusses der HD westlich der Wallace-Linie ist damit erklärbar, dass keine HSS-Populationen über die Wallace-Linie zurückwanderten. Spätere Einwanderer aus Ostasien sowie neolithische moderne Menschen verdünnten dann den HD-Einfluss außerhalb Australiens und Neu-Guineas, trugen aber auch zur Weiterverbreitung eines schwachen HD-Signals im pazifischen Raum bei.

Problematisch sind die Daten zur Divergenz des HD vom HSS: nach mitochondrialen Daten vor ca. 1 MA, nach Genomdaten aber erst vor 170000 bis 700000 Jahren. Möglicherweise mag dies davon beeinflusst sein, dass die HD wiederum erhebliche Anteile introgressierter HN-DNS aufweisen, was die Divergenzdaten beeinflusst. Möglicherweise könnten die alten mitochondrialen Divergenzdaten aber auch die Folge eines Genflow von einer noch älteren asiatischen Bevölkerung in das Genom des HD sein?

Die Vermutungen gehen daher dahin, dass es sich bei HF um eine endemische Art handelte, deren Linie vor mindestens 1 MA entstand und die auf ein kleines Gebiet in Wallacea beschränkt blieb, während die HD erst irgendwann im M-Pleistozän (nach 600 TA) dort ankamen und sich in der Region weiter verbreiteten. Funde von HD östlich der Wallace-Linie sind aber nicht bekannt, vielleicht gehört der Callao-Fußknochen zu ihnen (spekulativ), ebenso wie rätselhafte Homininenfunde westlich der Wallace-Linie wie Narmada (Indien), Dali, Jinniushan, Maba und Xujiayao (China). Xujiayao zeigt mehrere Ähnlichkeiten mit den Zähnen der HD (vgl. Sci. Rep. 9: 2347).

Das Denisovaner-Genom (von Denisova) enthält einen kleinen Genomanteil einer anderen, noch unbekannt archaischen Population unbekannter Herkunft (vielleicht HE, *H. antecessor*, späten Überlebenden von *H. heidelbergensis* in Asien?). Dieser altertümliche Genomanteil könnte von einer Population stammen, die schon früher – vielleicht vor mehr als 1 MA – Afrika verlassen hatte. Diese Einkreuzung einer sehr archaischen Population in die Denisovaner, nicht aber in die HN, könnte erklären, weshalb die modernen Menschen in Subsahara-Afrika mit den HN näher verwandt sind als mit den HD.

Es stellt sich auch die Frage, warum die Introgression von HD-DNS überwiegend oder (nach aktuellen Daten) *nur* östlich der Wallace-Linie erfolgte? Da die Wallace-Linie schwer zu überqueren war, dürften nur kleine Gruppen moderner Menschen in das von HD besiedelte Gebiet östlich der Wallace-Linie vorgedrungen sein. Dies erhöht die Wahrscheinlichkeit von Vermischungen, und/oder die Wahrscheinlichkeit, dass genetische Signale von Vermischungen erhalten blieben. Die Genomdaten deuten darauf, dass der Genflow von HD zu HSS weitgehend durch HD-Männer vermittelt wurde.

Außerdem dürfte die rasche Ausbreitung des HSS im tropischen Wallacea dazu geführt haben, dass die HSS mit einer Fülle neuer pathogener Keime konfrontiert wurden; die Hybridisierung mit eingeborenen Populationen ermöglichte so, Allele aufzunehmen, die Resistenzen gegen diese Keime vermittelten, und waren daher von Selektionsvorteil; Nachkommen von Hybriden HD-HSS könnten besser gegen Infektionskrankheiten geschützt gewesen sein (Sci. 342, 321).

Völlig überraschend zeigte sich dann, dass das mitochondriale Genom (leider nicht 100%ig komplett rekonstruiert) eines **430.000 Jahre alten Femurs aus Sima de Los Huesos (Atapuerca)/Spanien** demjenigen der Denisovaner näher steht als dem der HN und modernen Menschen. Die taxonomische Zuordnung der Funde war bisher unklar – entweder sehr frühe HN oder *H. heidelbergensis* (in der Höhle sind über 6000 Knochen von mindestens 28 Individuen gefunden worden).

Kladogramm der mtDNA-Sequenzen (Nat. 505; 403):

- (Sima de Los Huesos) + Denisovaner
 - HN
 - Afrikanische moderne HSS

--- asiatische und europäische HSS

Die Trennung zwischen den mt-DNA-Sequenzen der Sima-de-los-Huesos-Menschen und Denisovaner muss irgendwann zwischen 400.000 und 1.060.000 Jahren erfolgt sein (Punktschätzer: 700 TA).

Merkmale der Sima-de-los-Huesos-Menschen weisen dagegen eindeutig auf die Linie zum HN, und das einzige brauchbare Merkmal der HD, das man bisher kennt (der große Molar), unterscheidet sich deutlich von den Molaren der Sima-de-los-Huesos-Menschen (kleiner, reduzierte Höcker). Im Schädelbereich finden sich erste Andeutungen typischer HN-Merkmale wie die Anfänge der starken Überaugenwülste.

Die Analyse der Kern-DNS von zwei ca. 430 TA alten Sima-de-los-Huesos-Menschen belegte dann im Jahr 2016 aber unstrittig, dass es sich um frühe Neandertaler kurz nach der Abtrennung der Linie zu den HD handelte. Von einem dieser beiden Menschen wurde auch das mtDNA-Genom analysiert, und – wie schon in der früheren Studie – stand dies den HD näher (Nature 531: 504).

Dies spricht dafür, dass das mitochondriale Genom der HD – ebenso wie das der frühen HN – demjenigen der letzten gemeinsamen Vorfahren von HD und HN ähnelte, und dass sich das spezifische mitochondriale Genom der HN erst später in der Evolution der HN herausbildete – möglicherweise durch mitochondrialen Genflow aus Afrika. So deutet das Erscheinen der acheulean-typischen Faustkeile in Europa vor 500.000 Jahre auf mögliche Kontakte zwischen Afrika und Westurasien, ebenso die Ausbreitung der Mode-3-Technologie (Levallois) vor etwa 250.000 Jahren (die stellenweise, z.B. Indien, aber auch schon früher aufgetreten war). Ein Genflow aus Afrika könnte auch erklären, warum einigen mittelpleistozänen Menschen aus Europa (Ceprano und Mala Balanica; Unterkiefer von M. B. zwischen 525 und 397 TA alt) keine abgeleiteten HN-Merkmale aufwiesen.

So könnte die alte europäische Mitochondrienlinie, die noch die HD und die Sima-de-los-Huesos-Menschen (als frühe HN) aufwiesen, verschwunden sein, indem sie ersetzt wurde durch eine fremde Mitochondrienlinie, die aus Afrika stammte und sich dann bei den HN etablierte. Die beiden Technologieschübe in Europa vor 500.000 und vor 250.000 Jahren scheinen jedenfalls aus Afrika zu stammen und sprechen damit für einen Kontakt mit Populationen aus Nord- oder Ostafrika zu jener Zeit (Spektr. Wiss. 5/2016: 14).

Nach Kerngenom-Sequenzen hatten sich HN und HD vor 473 – 381 TA voneinander getrennt (also kurz vor den Sima-de-los-Huesos-Menschen), wenn man eine Mutationsrate von $0,5 \times 10^{-9}$ pro Basenpaar und Jahr zugrundelegt. Die Trennung der Linie vom HS von derjenigen zu (HD+HN) erfolgte nach derselben Methodik vor 765 – 550 TA. Dies macht es unwahrscheinlich, dass jüngere Funde wie Arago oder Petralona (die oft als *H. heidelbergensis* bezeichnet werden) zu einer alten Population gehören, die die gemeinsamen Vorfahren von HS und HN hervorbrachte (Nat. 531: 504).

Aus fossilen *Homo*-Resten aus Ostasien (China) ließen sich – wider Erwarten – bisher noch keine HD-Sequenzen isolieren; ursächlich ist dabei aber die schlechte Erhaltung der DNA in den darauf untersuchten Knochen (Sci. 342, 1156).

Kenntnisstand 2015 (Sci. 349: 1270)

Während die mtDNA der Sima-de-los-Huesos-Menschen eine enge Assoziation mit den Denisovanern nahegelegt hatte, gelang es im Jahr 2015, Kern-DNS aus diesen Knochen zu extrahieren. Diese belegt nun, dass diese Menschen, die man bisher dem Formenkreis des *H. heidelbergensis* (600.000 - 250.000 J.) zuordnete, bereits auf der Linie zum HN stehen, nach Abzweigung der HD von der HN-Linie. Die Sima-Menschen teilen sich viel mehr genetische Marker mit HN als mit HD.

Die Sequenzierung war schwierig, die DNS-Fragmente waren nur 25 bis 40 Nucleotide lang, insgesamt wurden 1 bis 2 Millionen BP innerhalb von zwei Jahren sequenziert. **Dies ist die älteste menschliche DNS, die jemals sequenziert wurde (300.000 Jahre älter als bisher sequenziertes Material).** Das Material stammt aus einem Zahn und einem Beinknochen. Die Sima-Menschen stellen damit frühe HN dar, oder sind mit frühen HN verwandt.

Die Abspaltung des HSS von der Linie zu (HN + HD) muss damit schon früher erfolgt sein als bisher angenommen, wahrscheinlich zwischen 550.000 und 765.000 Jahren, und die Sima-Fossilien stehen auf der HN-Linie.

Genetischer Einfluss früher Homininen auf den HD

In die Linie zum HD soll sich – nach Abspaltung der Linie zu den HN – ein Genomanteil von 4 % eingekreuzt haben, der von basaleren Homininen (also einer älteren Auswanderungswelle aus Afrika) stammt. Das Genom der HD besteht also zu 4 % aus einem sehr archaischen Element, und zu 96 % aus Genomanteilen, die von dem letzten gemeinsamen Vorfahren der HN und HD stammen (Nat. 538, S. 204, Fig.3).

Besiedlung der Denisova-Höhle (Sci. 349: 1270):

Neuere Erkenntnisse gibt es auch über die Besiedlung der Denisova-Höhle: der Fingerknochen des HD-Mädchens ist mindestens 50000 Jahre alt. Andere HD-Funde (3 Molaren) sind aber mindestens 110.000 Jahre alt, möglicherweise bis zu 170.000 Jahre. Das Mädchen, von dem der Fingerknochen stammt, lebt also mindestens 65000 Jahren nach jenen HD-Individuen, die die drei Molaren hinterließen.

Außerdem wurde die Höhle auch von HN und HSS genutzt. Die HD-Menschen lebten also zu verschiedenen Zeiten in dieser gut zugänglichen und für Menschen attraktiven Höhle, bzw. kamen wiederholt zur Höhle zurück. Insgesamt gelang es, Kern-DNS von vier Molaren aus zwei Horizonten zu sequenzieren. Drei Zähne erwiesen sich als HD, einer als HN (daneben gibt es noch einen Zehenknochen von einem HN) (PNAS 112: 15696).

Die Kern-DNS belegt, dass die HD-Menschen nicht eng miteinander verwandt waren; die drei Individuen wiesen mehr genetische Variation auf, als zwischen allen sechs HN besteht, die bis dahin sequenziert worden waren. Allerdings ist die Variation geringer als bei modernen Menschen. Die mtDNA eines der Molaren hatte weniger Substitutionen akkumuliert als die

mtDNA der beiden anderen HD-Individuen, was dafür spricht, dass die HD über längere Zeit in der Region lebten (PNAS 112: 15696).

Tochter einer HN-Mutter und eines HD-Vaters (F1-Hybride)

In der Denisova-Höhle wurde ein ca. 90000 Jahre altes Knochenfragment einer mindestens 13 Jahre alten Frau („Denny“; Denisova 11) gefunden, deren Mutter ein HN und deren Vater ein HD war. Die mtDNA war schon zuvor sequenziert worden, weshalb der Knochen zunächst einem HN zugeordnet wurde (Nat. 560: 417). Die Mutter war dabei näher mit westeuropäischen HN verwandt als mit dem Altai-HN, der früher in der Denisova-Höhle gelebt hatte (120 TA).

Der Vater des Den11-Mädchens war ein HD, hatte aber mindestens einen HN in seinem Stammbaum, wahrscheinlich aber mehrere HN-Verfahren, etwa 300 – 600 Generationen vor ihm. Er ist verwandt mit jüngeren HD derselben Höhle. Die HN in der Vorfahrenlinie des HD-Vaters stammen aus einer anderen HN-Population als die HN-Mutter. Die Linie zum Vater von Den11 trennte sich ca. 7 TA zuvor von der Linie zu Den3.

Offen bleibt, warum die Mutter sehr nahe mit HN verwandt ist, die später in Westeuropa lebten, als mit dem älteren Altai-HN. Entweder wanderten irgendwann nach 90 TA Neandertaler aus Sibirien in Westeuropa ein, oder HN aus Westeuropa waren vor mehr als 90 TA in Sibirien eingewandert und hatten die lokale HN-Population ersetzt.

Die Linie der HN, zu der die Mutter gehört, spaltete sich etwa 20 TA vor dem Altai-HN von der Linie zum Altai-HN ab.

Falls es häufiger zu Kreuzungen zwischen HN und HD kam, stellt sich die Frage, wieso die beiden Populationen über Jahrhunderttausende genetisch getrennt blieben – möglicherweise waren die Hybride unfruchtbar oder von geringerer Fertilität und Fitness? Andererseits könnte die Vermischung auch genetische Vorteile gebracht haben, weil HN (für sich allein genommen) ebenso wie HD (für sich allein genommen) genetisch weniger divers waren als moderne Menschen, so dass die Vermischungen die genetische Diversität erhöhten und Inzuchtrisiken verringerten.

Aus der Denisova-Höhle sind bekannt und sequenziert:

- drei reinrassige HD (Den2, 4 und 8)
- ein HD mit kleinen HN-Anteilen (Den 3)
- ein HD-HN-F1-Hybride (Mädchen Den11)
- ein reinrassiger HN (Altai-HN = Den5), 120 TA alt

Die HN aus Westeuropa und Krim (bisher 14 Individuen sequenziert) zeigen keine HD-Anteile.

(Aus der Denisova-Höhle wurden inzwischen vier weitere Knochenfragmente (mittels Kollagenuntersuchung: Sequenzierung der Peptide) als menschlich identifiziert. Die meisten Knochen sind dort durch Hyänen zerbrochen).

Mit diesem Fund ergibt sich folgendes Kladogramm mit Kreuzungen (Nat. 560: 417; Nat. 561: 113):

--- unbekannte Menschenart (> 1 MA), die irgendwann (jedenfalls > 90000 Jahre) einen Genflow zum HD lieferte (ca. 4 % des HD-Genoms)

--- Linie zu (HD + HN)

- HD erhielten Genomanteile von der unbekannt archaischen Menschenart (s.o.) und gaben Genomanteile an die asiatische Linie des HSS
- HN kreuzten in Sibirien mit HD (vor ca. 90000 Jahren: „Denny“)
- HN erhielten Genflow von einer frühen HS-Linie (die vor der Aufspaltung in die heutigen HS-Linien abgespalten war)
- HN lieferten Genflow in alle außerafrikanischen modernen Menschen
- HN lieferten zusätzlich Genflow in frühe europäische HS (Oase, Rumänien), die jedoch nicht die Vorfahren der heutigen Europäer wurden

--- frühe HS (lieferten Genflow in HN, s.o.)

--- moderne Afrikaner

--- moderne Europäer und Asiaten

- die gemeinsame Linie zu Europäern und Asiaten erhielt Genflow von den HN, s.o.
- die Asiaten (nach Abzweig der Europäer) erhielten Genflow von den HD

Es gibt auch die Hypothese, dass es sich bei den HD gar nicht um ein eigenes Taxon handelte, das sich vor ca. 640 TA von den HN abspaltete, sondern um eine Linie aus frühen HN, die Südsibirien erreicht hatte, als dort noch archaische Menschen (HE? HHEI?) lebten, mit denen sie sich dann vermischt. Diese archaische Art starb später aus, während andere HN aus dem Westen nach Sibirien wanderten, die „reinrassige“ HN waren, so dass in Sibirien schließlich HN mit archaischen Genomanteilen und reinrassige HN nebeneinander oder miteinander lebten. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass die beiden HD-Zähne sehr altertümlich sind und weder zu HN noch zu HHEI passen, sondern am ehesten denen von HE und HH ähneln (Y. KAIFU; nach www.antropus.de).

Man vermutet heute, dass der gemeinsame Vorfahr von HN und HD („Neandersova“) mit einer ausgestorbenen „superarchaischen“ Menschenart (wie HE) in Eurasien Kontakt hatte (vor > 700 TA) (Sci. 364: 12). Die Linien zu HN und HD sollen sich vor 731 TA getrennt haben – im Sinne einer Aufspaltung in eine westliche und eine östliche Population; der Vorfahr der Linie zu HN+HD soll aus Afrika stammen.

Als diese Neandersovas aus Afrika kommend Europa und Asien besiedelten, vermischt sie sich mit einer „superarchaischen“ Population, die bereits sehr lange in Eurasien lebte und die sich schon vor 2 MA entwickelt haben könnte. Es ließ sich errechnen, dass diese superarchaische Population aus 10000 bis 46000 Individuen bestand. Diese Vermischung mit einer superarchaischen Population könnte auch erklären, warum die HN/HD noch einige archaische Merkmale wie kräftige Überaugenwülste und flache Schädel besaßen, die sich in der afrikanischen Linie zum HS nicht mehr finden (nach www.antropus.de 6/19).

Im Jahr 2018 wurde von Resten eines 45 – 50 TA alten Stirnreifs aus der Denisova-Höhle (aus gebogenem Mammutelfenbein) berichtet, neben drei Ringen, Perlen, Teilen von Armbändern und Pfeilspitzen aus Elfenbein. Der Hersteller ist unbekannt; die Größe des Stirnreifs könnte aber dafür sprechen, dass er für einen HD-Mann hergestellt wurde. Aufgrund der großen Zähne nimmt man an, dass die HD auch große Schädel hatten. Letztendlich bleibt es aber spekulativ, ob diese Funde auf HD zurückgehen.

Insgesamt waren 2018 vier Individuen von HD und ein Mischling („Denny“) aus der Denisova-Höhle bekannt.

Des Weiteren könnten Zähne aus der Yanhui Höhle (240 – 172 TA) in China vom HD oder aus dessen Umfeld stammen; sie waren bisher weder dem HE noch dem „archaischen HS“ zuzuordnen und wurden als Tongzi-Menschen bezeichnet. Die Zähne sind zu fortschrittlich, um als HE (wie Zhoukoudian, Hexian und Yiyuan) eingeordnet zu werden. Es dürfte demnach im M-Pleistozän Chinas zwei Menschenarten gegeben haben, von denen eine noch zum klassischen HE zu stellen ist, die zweite aber zu einer jüngeren, bisher nicht näher definierbaren Menschenlinie gehört (es handelt sich bei den Nachweisen der Tongzi-Menschen nur um vier Einzelzähne) (J Hum Evol. 130: 96).

Oberpaläolithikum in der Denisova-Höhle - Urheber?

In der Denisova-Höhle wurden fortschrittliche Artefakte gefunden (wie Knochenschmuck, Speerspitzen aus Elfenbein, verzierte Werkzeuge), die als typisch für HSS gelten, aber aus einer Schicht stammen, die auf 49 - 43 TA datiert wurde. Allerdings wurden in dieser Schicht weder Knochenfossilien von menschliche DNA gefunden (nach www.antropus.de 2/19).

Wesentlich plausibler, wenn auch ebenfalls fraglich dem HD zuzuordnen (da keine begleitenden menschlichen Fossilien gefunden wurden) sind zwei Tierrippen mit Einritzungen von einer Siedlungsstelle aus China (Alter 105 – 125 TA). Es handelt sich um fast parallele Linien, die mit einem scharfen Werkzeug in alten (nicht frischen) Knochen geritzt wurden; ein Knochen weist auch Ockerflecken auf. Die Ritzungen können nicht durch Schlachten entstanden sein. Man vermutet, dass in dieser Region Chinas damals Denisovaner lebten (Nat., August 2019).

Denisovaner-Unterkiefer aus Tibet (> 160 TA)

2019 wurde vom ersten HD-Fund außerhalb der Denisova-Höhle berichtet, einem halben Unterkiefer (mit zwei kompletten Molaren) aus der Baishiya Karst-Höhle, Xiahe, Gansu, China (Tibet-Plateau). Die Zuordnung zum HD erfolgte auf der Basis von Proteinsequenzen (Kollagen aus Dentin; brauchbare DNA war nicht mehr vorhanden)*. HD passte sich demzufolge den sauerstoffarmen Bedingungen in großer Höhe an (die Höhle liegt in 3280 m Höhe, die Denisova-Höhle dagegen nur 700 m hoch). Dies bedeutet, dass vor 40 – 30 TA, als moderne Menschen das tibetische Plateau erreichten, dort noch HD lebten, die die für Tibeter und Sherpa typische Variante des Gens EPAS1 trugen und diese an die modernen Tibeter weitergaben. Möglicherweise trennte sich der HD von den HN und adaptierte sich an ein Leben in großer Höhe (wie dem Tibet-Plateau), bevor er wieder in flachere Gebiete (wie Denisova) hinabstieg.

Inzwischen ist auch klar, dass die Tibeter ihre HD-DNA-Anteile von zwei verschiedenen, separaten Vermischungen erhielten (Sci. 364: 12).

*Kollagensequenzen konnten auch aus älterem Material gewonnen werden und bieten daher Optionen in Bezug auf frühere *Homo* und Australopithecinen, von denen keine DNA-Sequenzen mehr gewonnen werden können. So gelang die Identifizierung von Kollagensequenzen von einem 1,8 MA alten

Stephanorhinus aus Dmanisi, einem 3,4 MA alten Kamel aus der Arktis sowie 3,8 MA alten Straußeneischalen aus Tansania (Laetoli) – als Indiz, dass Kollagensequenzen im Gegensatz zu aDNA auch in heißem Klima erhalten bleiben können. Die Kollagensequenzen zeigten, dass *Stephanorhinus* nahe mit dem Wollhaarnashorn *Coelodonta antiquitatis* verwandt war – eine zuvor ungeklärte Frage. In diesem Fall stammte das Kollagen aus dem Zahnschmelz (bei dem chinesischen HD dagegen aus Dentin), wobei Schmelz als „geschlossenes System“ ein besonders gutes Erhaltungspotenzial bietet (Nat. 57: 433).

Rekonstruktion des Aussehens des HDs (trotz Mangel an Fossilien)

Epigenetische Untersuchungen an aDNA aus dem Fingerknochen von „Denise“ (74 - 82 TA) zeigten, dass die HD im Gesicht den HN ähnelten, aber einen breiteren Unterkiefer und Schädel hatten. Zwar degradieren die Methylgruppen nach dem Tod, allerdings lassen sich jene Abschnitte der aDNA feststellen, die zu Lebzeiten methyliert waren (Methylierungsgrad als Proxy für Genaktivität). Eine Zunahme der Methylierung von Promoter-Sequenzen geht in ~ 90 % der Fälle mit einer reduzierten Genaktivität des Zielgens einher.

In einer israelischen Studie wurde nach Genomregionen gesucht, in denen sich das Methylierungsmuster von HD und HN vom modernen Menschen unterscheidet. Hunderte von Genen unterscheiden sich im (gewebespezifischen) Expressionsniveau zwischen archaischen und modernen Menschen. Genutzt wurden dazu Knochen-Methylome. In aDNA kann zwischen methyliertem und unmethyliertem Cytosin unterschieden werden. Dabei erwies es sich als günstig, dass sich die Methylome verschiedener Knochen desselben Individuums kaum voneinander unterscheiden (einschl. Cranium und Zähne). Die Methylierung kann sich zwar in der Ontogenese ändern, wird aber vor allem in Promoter-Regionen im Erwachsenenalter stabil. Es wurden nur Gene berücksichtigt, die Knochen und Zähne betreffen, und deren Methylierung von Alter und Geschlecht unabhängig sind.

Den Phänotyp aus der aDNA selbst zu rekonstruieren ist dagegen problematisch, da sich der HS an weniger als 100 fixierten non-synonymen Stellen (Substitutionen) in kodierenden Genen vom HN und HD unterscheidet. Dem stehen ca. 30000 fixierte Substitutionen in nicht-kodierender DNA sowie synonym kodierende SNPs gegenüber. Viele nicht-kodierende Gene dürften in ihren Auswirkungen neutral sein, andere aber über ihren Einfluss auf die Genexpression erhebliche Auswirkungen auf die Anatomie nehmen. Die hohe Stirn des HS ist die Folge der Hypermethylierung der Promoter der Gene LETM1 und SOX9, während die Promoter der Gene FGFR3 und NELFA bei archaischen Menschen hypomethyliert waren. Alle vier Unterschiede in der Genaktivität erklären unidirektional die hohe Stirn des HS.

Bei der Rekonstruktion der HD-Frau ging man davon aus, dass reduzierte Genexpression von Genen bei HD (im Vergleich zu HS) – also Hypermethylierung von Promotern – analoge phänotypische Folgen hat wie genetische Mutationen in den betreffenden Zielgenen, die man von heutigen Menschen kennt (d.h. welche Auswirkungen auf den Phänotyp entstehen, wenn durch eine Mutation beim HS die Funktion des betreffenden Gens verloren geht, dessen Promoter beim HD hypermethyliert war → dadurch geringere Genexpression). Die Vergleiche im Aussehen sind qualitativer, aber nicht quantitativer Art. So kann man z.B. sagen, ob die Finger länger waren, aber nicht um wie viel. Für die Rekonstruktion des HD wurden nur solche Merkmale genutzt, für die sich die Vorhersage der Merkmale aus dem Methylierungsmuster beim HN als korrekt erwiesen hatte.

Das Verfahren wurde zunächst am HN getestet, dessen Anatomie man aus Fossilfunden sehr gut kennt (außerdem am Schimpansen). Für HN fand man 33 Merkmale, die man aus dem

Methylierungsmuster vorhersagen konnte – davon erwiesen sich 29 aus Knochenfunden als korrekt (z.B. breitere Gesichter, flachere Köpfe). Unzutreffend war dagegen die Annahme, dass die Schädel-Suturen beim HS breiter seien als beim HN.

Nachdem sich die Methode mit einer Genauigkeit von ca. 85 % am HN und Schimpansen bewährt hatte, wandte man sie auf den HD an. Es fanden sich viele Merkmale, in denen der HD dem HN entsprach (z.B. niedrige Stirn, breiter Brustkorb). Die bekanntermaßen große Molarengroße der HD korreliert mit der aus dem Methylierungsmuster generierten Vorhersage, dass sie lange Zahnbögen hatten. 8 der vorhergesagten Merkmale ließen sich am 160 TA alten Unterkiefer aus Tibet überprüfen – 7 der 8 Merkmale trafen zu.

Schädel der HD breiter als beim HN; Körpergröße wie HS (höher als HN). Breites Becken wie HN. Auch der Xuchang-Schädel (100 – 130 TA) wäre nach diesem Modell dem HD zuzuordnen.

Diskrepanzen ergeben sich bei den Fingerspitzen: die epigenetische Vorhersage spricht für dicke Fingerspitzen wie beim HN, die Rekonstruktion des Fingerknochens aus der Denisova-Höhle für schlanke Fingerspitzen wie beim HS.

Insgesamt fand man nach Anwendung mehrerer Filter 56 Merkmale, in denen sich der HD vom HS und/oder HN unterschied; in 32 Fällen konnte die Richtung des Unterschieds festgestellt werden. 21 der 32 Merkmale finden sich auch beim HN. Bei den 11 Merkmalen, in denen sich der HD vom HN unterschied, sind jene zu unterscheiden, die sich in der HD-Linie entwickelten (verlängerte Zahnbögen; vergrößerte Unterkiefer-Kondyle; Zunahme des Abstands zwischen den Parietalknochen des Craniums), und jene, die sich in der HN-Linie entwickelten und in denen daher die HD den HS stärker ähneln dürften als den HN (breitere Temporalknochen; vorzeitiger Verlust bleibender Zähne). Alle drei Arten unterscheiden sich dagegen in der Mineraldichte des Knochens; Gesichtsbreite; Breite von Metaphysen und Diaphysen; Prognathismus/faciale Protrusion; Größe des Schulterblattes; Zeitverlauf der Skelettreifung. Merkmale, in denen sich die HD sowohl von HN wie von HS unterscheiden, dürften vor allem auffallend breite Gesichter und sehr lange Kieferbögen gewesen sein. Flihende Stirn, langes Mittelgesicht und breite Becken teilten sie sich dagegen mit den HN.

(Cell 179: 180 – 192).

Zwei HD-Populationen, zwei Introgressionen (BdW 4/19: 62)

Man geht inzwischen davon aus, dass es eine nördliche und eine südliche Population der HD gab. Die Nordgruppe reichte vielleicht vom Altai im Westen bis nach China oder gar zur Ostküste Asiens, die Südgruppe umfasste vielleicht Indien und Südostasien. Man folgert dies daraus, dass Ostasiaten andere Genomanteile vom HD übernommen haben als die Melanesier und Aborigines, wobei der Genomanteil des HD in den Ostasiaten auch nur 0,2 % beträgt, in Melanesiern aber 5 % erreicht. Genvarianten für Höhen- und Kältetoleranz passen auch nicht zu der HD-DNA, die sich in Papua und Aborigines findet, die in Äquatornähe leben.

Der Vergleich des Genoms von Denisova 3 mit 5639 Genomen moderner Menschen bestätigte, dass es mindestens zwei verschiedene Introgressionen von HD-DNA in moderne Menschen gegeben hat, und dass mindestens zwei genetisch unterschiedliche Untergruppen von HD existierten. Chinesen und Japaner weisen Genomanteile beider HD-Gruppen auf, Südasiaten und Ozeanier nur von einer Gruppe. Amerikanische Ureinwohner („Amerindianer“) zeigen ein schwaches genetisches Signal der Südgruppe, entgegen den Erwartungen dagegen keine Einflüsse

der Nordgruppe. Möglicherweise waren die Vorfahren der Amerikaner zum Zeitpunkt der zweiten Introgression schon zu weit in Ostsibirien/Beringia isoliert, dass sie nicht mehr am zweiten Introgressionsereignis teilgenommen haben. Wenn das zutrifft, könnte dies bedeuten, dass das zweite Ereignis (zwischen den HD der Nordgruppe und den HS) erst vor < 30000 Jahren stattgefunden hat und dass HD der Nordgruppe so lange überlebt haben könnten.

Drei HD-Populationen?

Im Rahmen von Genomanalysen von 161 Menschen aus 14 Volksgruppen auf Neuguinea und Indonesien fanden sich 60 Personen mit Denisova-DNA; allerdings unterscheidet sich diese DNA stark von derjenigen der sibirischen HD, und weist auch untereinander so große Unterschiede auf, dass sie auf zwei verschiedene Unterpopulationen der HD zurückgehen muss. Man bezeichnet daher die sibirische Population als D0 und die beiden (süd)ostasiatischen als D1 und D2. Der letzte gemeinsame Vorfahr von D0 und D2 muss vor 363 (334 – 377) TA gelebt haben, der letzte gemeinsame Vorfahr von D1 (Neuguinea) und D2 (Indonesien und Neuguinea) vor 283 (261 – 297) TA. Die genetischen Unterschiede zwischen den HD-Gruppen sind dabei so groß wie zwischen HD und HN. Die Daten sprechen für reproduktive Separation zwischen den verschiedenen HD-Populationen über mehrere Jahrhunderttausende.

DNA der D1-HDs findet sich nur in Neuguinea, und die erhebliche Größe der betreffenden Chromosomabschnitte deutet darauf, dass die HD-Gene erst vor ca. 30 TA (und evtl. erst vor 14,5 TA) in den modernen Menschen gelangt sind. Dies würde bedeuten, dass HD in den Bergen Neuguineas oder auf Inseln Indonesiens viel länger überlebt haben als bisher angenommen. Der Punktschätzer für die D1-Introgression liegt bei 29,8 TA (nach www.antropus.de 3/19; JACOBS GS et al., Cell 177). Es gibt aber auch andere Interpretationen zu diesem „jungen“ Datum: die modernen Menschen könnten sich mit HD vermischt haben, dann hätte sich diese Population getrennt, und jeder Zweig hätte eine andere Zusammenstellung von HD-Genen behalten. Als die beiden modernen Populationen wieder aufeinander trafen, hätten sie die beiden Sätze von HD-Genen wieder zusammengebracht (Sci. 364: 12).

Betroffen sind Gene wie TNFAIP3 (ein Immungen, steht in Bezug zu Autoimmunerkrankungen) und WDFY2 (hat mit Ernährung zu tun; steht im Zusammenhang mit Adipozyten). Die Daten zeigen, dass die HD nicht nur in der Lage waren, die Wallace-Linie zu überqueren, sondern auch sehr unterschiedliche Lebensräume besiedelten, die von Steppen gemäßigter Klimazonen bis zu äquatorialen Inseln reichten. Ihre Gene könnten zur Diversität der modernen Adaptation an immunologische Anforderungen und Ernährungsweisen beigetragen haben.

Kladogramm (HS-Linie):

--- Afrikaner

--- Papua (Abzweigung der Papua vor 51 TA; Introgression von D2 vor 46 TA; weitere Introgression von D1 vor <30 TA, aber > 14,5 TA, aber nur in Neuguinea, nicht in Indonesien, was bedeutet, dass die HD Neuguinea erreicht haben und damit die Wallace-Linie überquert haben)

--- Ostasiaten (Introgression von D0) – die erst vor relativ kurzer Zeit stattgefunden haben dürfte (die Introgression von D0 erfolgte in Ostasiaten und Sibirier; genauere Zeitschätzungen liegen aber nicht vor, in einer Graphik wird der Zeitraum grob zwischen 20 und 10 TA geschätzt, aber auch native Amerikaner enthalten Genomanteile von D0)

--- Europäer

HD-Linie (Linie zum Altai-HD):

--- Abzweigung von D2 (363 TA)

--- Abzweigung von D1 (283 TA) (findet sich nur bei Menschen aus Neu-Guinea)

--- Abzweigung von D0

Altai-HD

HD-/HN-Anteil im Genom moderner Südasiaten/Südost-Ostasiaten (Nat. 576: 106):

Genomsequenzen von 1739 Individuen aus 219 Populationen und 64 Ländern ergaben HD-Anteile zwischen durchschnittlich 0,1 % und 0,33 % in Süd- bzw. Südost-Asien; am niedrigsten in pakistanischen Indo-Europäern, am höchsten in Stämmen ohne Bezug zu Indo-Europäern (Adivasi). In allen untersuchten Gruppen, z.B. Kasten, wiesen die indoeuropäisch sprechenden Gruppen geringere HD-Anteile auf. Indo-Europäer (ohne HD-Anteile) wanderten von Nordwesten in die Region ein und vermischten sich mit indigenen Südasiaten (Süd-Indiern), wodurch deren HD-Anteil verdünnt wurde. Noch heute gehen indo-europäische Sprache sowie ein höherer sozialer Status (Kaste) mit einem geringeren HD-Anteil einher.

Die höchsten HD-Anteile fanden sich in Melanesiern und Aeta; im mittleren Bereich stehen die Ati und Gruppen aus Flores. Bezogen auf die Negrito-Gruppen fanden sich hohe HD-Anteile bei den philippinischen Negritos, nicht aber bei den Negritos von den Andamanen und aus Malaysia (passend zu SNP-basierten Studien).

Ergebnisse nach Großregionen:

Afrika (5 Völker): HN-Anteil 0,00 % (Dinka), 0,04 % (LUH), 0,05 % (Bantu) bis 0,45 % (JUH); HD-Anteil: in vier Völkern 0,00 %, in JUH 0,74 %

West-Eurasien (10 Völker): HN-Anteil zwischen 1,61 und 2,03 %, HD-Anteil nur 0,00 bis 0,02 %

Süd-Asien (54 Völker): HN-Anteil: 1,90 bis 2,49 %; HD-Anteil: 0,08 % (BRA) bis 0,40 %, überwiegend im Bereich zwischen 0,20 und 0,35 %

Südost-Asien (14 Völker): HN-Anteil: 2,42 bis 2,66 %; HD-Anteil: 0,21 bis 1,47 %; Ausnahme, die völlig aus dem Rahmen fällt: Aeta mit 3,59 % (bei gleichzeitig 2,64 % HN-Anteil, dem zweithöchsten in SO-Asien) (Aeta leben auf der Insel Luzon der Philippinen).

Es muss sich hier um einen eigenständigen Kreuzungs-Event in Südost-Asien handeln, nachdem sich die Aeta von den Melanesiern getrennt hatten. Dazu passt, dass die HD-Haplotypen, die nur bei Aeta gefunden werden, im Durchschnitt länger sind als diejenigen HD-Typen, die Aeta und Papua gemeinsam aufweisen oder nur bei Papua gefunden werden; auch dies deutet auf eine separate und zeitlich jüngere Einkreuzung der HD in die Aeta-Linie.

Nordost-Asien (8 Völker): HN-Anteil: 2,48 bis 2,63 %; HD-Anteil: 0,20 – 0,26 %

Ozeanien (4 Völker): HN-Anteil: 2,70 – 2,82 %; HD-Anteil: 2,92 bis 4,00 % (4 %: Papua; zugleich mit 2,82 % der höchste HN-Anteil!)

Indigene Amerikaner (3 Völker): HN-Anteil: 2,39 – 2,50 %; HD-Anteil: 0,18 – 0,21 %

Dichotomiezeiten: südasiatische Populationen trennten sich von den Vorfahren der Europäer vor 24 – 33 TA; die Strukturierung der südasiatischen Populationen erfolgte zwischen 12 und 24 TA. Südostasiatische und ostasiatische Populationen trennten sich von den Vorfahren der Europäer vor 24 bis 44 TA.

Melanesier und Negrito-Populationen in Ozeanien und SO-Asien trennten sich dagegen schon viel früher. Die älteste Dichotomie liegt zwischen Papuas (Baining) und Negrito-Vorfahren vor 32 – 42 TA. Ihre gemeinsamen Vorfahren müssen daher Südost-Asien vor mehr als 40 TA erreicht haben. Die Andamanen-Negritos (Onge) trennten sich vor 23-31 TA, die philippinischen Negritos (Aeta), die malayischen Negritos (Kensiu) und die Austronesier (Igorot) trennten sich vor 17 – 24 TA voneinander. Vor 10 – 20 TA stieg der Meeresspiegel dramatisch an; die Philippinen wurden vom Festland separiert. Welche Konsequenzen diese recht jungen Daten für die Abtrennung der Aeta für das Überleben der HD haben, wurde in der Arbeit nicht diskutiert. Die Linie zu den Aeta ist offenbar die letzte Linie des HS, die eine Einkreuzung der HD erfuhr.

Die nativen Amerikaner zweigten von den gemeinsamen Vorfahren der Austronesier und Nordostasiaten vor 22 – 30 TA ab. Austronesier trennten sich von den Mongolen vor 16 – 22 TA, Nordostasiaten von den Mongolen vor 12 – 16 TA (Nat. 576: 106).

Neben SNPs introgredierte auch Varianten der Kopienzahl bestimmter Gensequenzen, wie sie durch Deletion oder Duplikation entstehen. Bei Untersuchungen im Genom von Melanesiern (die recht hohe Anteile archaischer DNA aufweisen) fanden sich positive Selektionen für bestimmte archaische Kopienzahl-Varianten (von HD oder HN) insbesondere für Gene, die mit Metabolismus, Zellzyklen, Signalwegen und Immunantwort zu tun haben. Diese archaischen Kopienzahl-Varianten spielten eine wichtige Rolle bei der Adaptation der lokalen Populationen und erreichen heute Frequenzen von bis zu 79 % für eine bestimmte Kopienzahl-Variante des HD; sie ist also nicht völlig fixiert, wurde aber positiv selektiert. Nach molekularen Uhren dürfte sie vor 170 – 60 TA in die Linie zu den Melanesiern eingekreuzt worden sein, während HN-Varianten auf eine Einkreuzung vor 120 – 40 TA deuten (Sci. 366: 324).

Artgrenzen- und Vermischungsproblematik des HN s. unter Homo sapiens sapiens

Die neuen genetischen Erkenntnisse zum Genflow der HN in die Population der Eurasier insgesamt sowie der Denisovaner in die Linie zu den Melanesiern und Aborigines wirft – angesichts des relativ geringen Anteils der archaischen Menschen im modernen Genom – die Frage auf, ob die Vermischung zwischen archaischen und modernen Menschen nur *selten erfolgte*, oder ob sie möglicherweise relativ häufig erfolgte, die Nachkommen aber eine geringere Fitness hatten und sich daher seltener fortpflanzten? Oder wurden die genetischen Spuren anderer Vermischungen von späteren Einwanderungswellen wieder ausradiert?

Dies berührt auch die Frage nach dem Artbegriff, die PÄÄBO bewusst vermeidet (immerhin sind von 330 nahe verwandten Säugerarten mindestens ein Drittel in der Lage, fertilen Nachwuchs zu zeugen). Die Fähigkeit, fertilen Nachwuchs zu zeugen, ist daher nicht unbedingt ein geeignetes Abgrenzungskriterium zwischen den Arten, wenn z.B. deutliche anatomische oder ontogenetische Unterschiede bestehen wie z.B. zwischen HN und HSS, aber auch zwischen HN und Denisovanern (Zahnmorphologie!). Der genetische Unterschied zwischen HN und Denisovanern

ist nur 9 % größer als zwischen modernen Franzosen und modernen San-Buschmännern aus Afrika. Dies spräche für sich alleingegen dafür, die Denisovaner zu den HN zu ziehen. Andererseits stellen die HN eine genetisch sehr homogene Population von Spanien bis nach Russland dar; *dies* macht den genetischen Abstand zu den Denisovanern so bedeutend (Sci. 331, 394).

Aktueller Kenntnisstand zur Vermischung des HSS mit archaischen Populationen (BdW 5/2012, 22 + BdW 5/2012, 30 – „Planet der Mischlinge“) – Stand Anfang 2012:

a) Denisovaner

Weitere genetische Untersuchungen moderner Populationen ergaben, dass auch noch andere Völker der südostasiatischen Inselwelt Denisovaner-Gene tragen; **alle diese Völker liegen aber auf der australischen Seite der Wallace-Linie, die die asiatische von der australischen Fauna trennt:**

Afor: 2,5 % (Denisovaner-Anteil am Genom; zzgl. zu den ca. 2,5 % vom HN)

Flores: 2 %

Rota: 1,25 %

Timor: 2,5 %

Mamanwa (Süd-Philippinen): 5 %

Hiri: 2 %

Temate: 2 %

Papua-Neuguinea: 5 %

Bougainville: 4 %

Dieser Verbreitungsmodus spricht dafür, dass die Einkreuzung der Denisovaner erst innerhalb der südostasiatischen Inselwelt und nicht schon auf dem Festland erfolgte, sondern etwa im Bereich der Wallace-Linie. Dabei muss es zu mindestens zwei voneinander unabhängigen Kreuzungen gekommen sein; Aborigines und Papuas weisen andere Denisova-Sequenzen auf als die Mamanwa (Philippinen).

Das Verbreitungsgebiet der Denisovaner muss also noch vor < 50000 Jahren vom Altai bis in die SO-asiatische Inselwelt gereicht haben, wobei es noch keine gesicherten Belege aus China gibt (s.u.). Das Altai-Gebiet stellte möglicherweise ihre nordwestliche Ausbreitungsgrenze dar; dort überschritten sie sich räumlich mit den Neandertalern – wenn auch u.U. mit zeitlichen Verschiebungen, aber auch Überschneidungen, wie die F1-Hybrid-Frau Denny (Den11) belegt. Die Einkreuzung der Denisovaner in die sich in der südostasiatischen Inselwelt ausbreitenden HSS muss vor spätestens 45000 Jahren erfolgt sein.

Die Denisovaner vertraten offenbar den HN im Osten; möglicherweise spaltete sich die gemeinsame Stammgruppe von HN und Denisovanern in eine westliche Population (HN, bis Westasien) und eine östliche Population (Denisovaner) auf.

Aus China sind drei Schädel bekannt, die weder richtig zum HSS noch zum HN passen. Sie datieren zwischen 200.000 und 130.000 Jahren (Jinniushan-Mensch, Mandschurei; Dali-Mensch, Zentral-China; Maba-Mensch, Guandong, Südchina). Bisher leitete man sie vom chinesischen HE, dem Peking-Menschen, ab, wogegen aber deutlich fortschrittlichere Merkmale im Vergleich zum

chinesischen HE sprechen: höhere Schädel, senkrecht stehende Scheitelbeine, verbreitertes Stirnbein; Gesichter graziler (besonders Jinniushan). Das Entwicklungsniveau liegt deutlich höher als beim HE, während viele Gemeinsamkeiten zwischen diesen Schädeln und archaischen HS aus Europa und Afrika bestehen (weshalb diese chinesischen Funde manchmal auch als „archaische HS“ bezeichnet wurden und zeitweise als Indizien für eine regionale Weiterentwicklung des HE zum HSS in Ostasien im Sinne des multiregionalen Modells gedeutet wurden), so dass sich folgendes Szenario abzeichnet:

Vor ca. 800000 Jahren entstand in Afrika im Rahmen eines Artbildungsprozesses aus dem HE der archaische HS (sensu *H. heidelbergensis* sensu lato). Irgendwann danach, vielleicht schon vor 600000 Jahren (die Genetiker gehen dagegen von jüngeren Daten aus!), breitete sich dieser in Richtung Westasien und Europa aus und entwickelte sich dort zum HN. Parallel dazu expandierte der archaische HS auch nach Zentral- und Ostasien und wurde dort zum eigenständigen Denisovaner.

Archaische HS, *H. heidelbergensis*, HN und Denisovaner repräsentieren in diesem Sinne eine Entwicklungsstufe zwischen dem HE Afrikas und dem sich aus dem afrikanischen archaischen HS entwickelnden HSS. Artgrenzen bestanden dabei nicht und sind auch nicht zu erwarten, denn bei Säugetieren dauert es zwischen 2 und 10 MA, bis sich zwei Arten derselben Gattung so weit auseinander entwickelt haben, dass sie miteinander keinen fruchtbaren Nachwuchs mehr zeugen können. In den letzten 2,5 MA hat keine einzige Primatenart eine neue Reproduktionsbarriere etabliert. Und selbst Wölfe und Kojoten oder Tiger und Löwen können fortpflanzungsfähige Nachkommen zeugen.

Das Fehlen von Reproduktionsbarrieren erleichtert die **adaptive Introgression**: Allele können über Populations-, Unterart- oder Artgrenzen hinweg wandern (Introgression). Bieten sie ihrem neuen Träger Überlebensvorteile, werden sie dank der Selektion bevorzugt weitergegeben und ihre Häufigkeit kann in einer Population rasch ansteigen. Vorteilhafte Gene des archaischen Genpools konnten sich somit in den Genpool des modernen Menschen verbreiten. In diesem Sinne wurde vor allem das moderne menschliche Immunsystem (HLA-I-Antigensystem) durch adaptive Introgression stark geprägt. 50 % der Immungene der Europäer sind archaisch, bei den Asiaten sind es mehr als 70 %, bei manchen Menschen in Papua-Neuguinea sogar 95 %. Die auf die Denisovaner zurückgehenden Allele finden sich in Südostasien und Melanesien, die auf den HN zurückreichenden Allele des HLA-I-Systems dagegen in ganz Eurasien. Diese HLA-I-Gene hatten sich über Jahrhunderttausende an die jeweiligen örtlichen Krankheitserreger angepasst. Da Immungene erhebliche Überlebens- und Reproduktionsvorteile bieten, stellen sie einen idealen Kandidaten für adaptive Introgression.

Daher sagen diese Daten auch nichts über die Häufigkeit von sexuellen Kontakten zwischen HSS und archaischen Menschen aus. Schon wenige Paarungen mit einheimischen archaischen Menschen können reichen, damit sich eine neue vorteilhafte HLA-Variante rasch in der Population ausbreitet. Der Kontakt muss auch nicht auf friedlich-sozialer Ebene erfolgt sein. Jäger- und Sammler-Kulturen sind meist nicht sehr friedlich, so dass auch an aggressive Übergriffe, Frauenraub usw. zu denken ist (viele Schädel aus dem mittleren und späten Pleistozän, sowohl archaischer wie moderner Menschen, zeigen craniale oder postkraniale Traumen; auch wenn abgesehen vom Saint-Cesaire-1-Cranium die Ursachen im Einzelfall nicht zu klären sind und auch Unfälle nicht ausgeschlossen werden können, deuten die Befunde in der Gesamtschau doch auf ein erhebliches Maß zwischenmenschlicher Gewalt; erstaunlich ist andererseits, dass auch schwere craniale Traumen langfristig überlebt werden konnten) (PNAS 108, 19558).

Und im Bereich der Wallace-Linie könnte eine kleine Gruppe moderner Einwanderer auf ein oder zwei Denisovaner getroffen sein. blieb die kleine Gruppe nach der Vermischung isoliert, besiedelte beispielsweise eine Insel, so ging der Anteil der Denisovaner-DNA zwar schon in vier bis fünf Generationen auf 5 % zurück, fand sich jetzt aber in allen Mitgliedern der Population. Erfolgte kein Zuzug von außen (wie auf abgelegenen Inseln möglich), blieb dieser Prozentanteil bis heute erhalten. (Ein solcher Prozess muss sich aber mindestens zweimal vollzogen haben).

Fazit: die heutige Menschheit stimmt genetisch nicht mehr mit dem anatomisch modernen Menschen überein, der vor ca. 60000 Jahren Afrika verließ, wobei vor allem das Immunsystem von der Introgression von Immungenen der archaischen Populationen profitierte.

Weitere genetische Untersuchungen an modernen Menschen (5639 komplette Genome aus Eurasien und Ozeanien) zeigten, dass es zweimal unabhängig voneinander zum Genflow vom HD in den HS Ost- und Südasiens sowie von Papua kam, ausgehend von zwei verschiedenen HD-Populationen. Die beiden HD-Populationen, die sich mit dem HS kreuzten, waren unterschiedlich eng mit dem Altai-HD verwandt (Cell 173: 58).

Denisovaner-DNS in Hochland-Tibetern (Nat. 512: 194)

Das tibetische Plateau (> 4000 m Höhe) ist für Menschen eigentlich auf Dauer nicht besiedelbar; dennoch haben sich Tibeter erfolgreich an ein Leben in dieser Höhe angepasst, u.a. durch geringe Kindersterblichkeit und erhöhte Fruchtbarkeit (im Vergleich zu akklimatisierten Frauen aus niedriger gelegenen Gebieten). Während Menschen, die sich an solche Höhen akklimatisieren müssen, üblicherweise mehr Hämoglobin bilden (was die Blutviskosität und damit das Risiko für akute Herz-Kreislauf-Ereignisse erhöht und die Fitness reduziert), zeigen Tibeter nur einen geringen Anstieg der Hämoglobinwerte.

Genetische Untersuchungen zeigten, dass mehrere Gene an der Anpassung der Hochlandtibeter an die speziellen Lebensbedingungen in großer Höhe beteiligt sind, besonders aber ein bestimmter Haplotyp des Transkriptionsfaktors EPAS 1 (der unter hypoxischen Bedingungen induziert wird) bei den Tibetern einer besonders strengen Selektion ausgesetzt war; EPAS 1 korreliert mit Unterschieden in der Hämoglobin-Konzentration bei Menschen, die in großen Höhen leben. Der bei den Tibetern positiv selektierte Haplotyp fand sich beim Vergleich mit 1000 weltweiten modernen Genomen ansonsten nirgends – mit Ausnahme von 2 von 40 Han-Chinesen, außerdem bei Denisovanern, nicht dagegen bei HN, auch nicht dem HN aus dem Altai. 15 von 20 SNPs einer speziellen 32,7-kb-Region erwiesen sich zwischen Tibetern und Denisovanern als identisch, 5 von ihnen finden sich ansonsten nirgendwo (außer 2 SNPs, die sich selten auch bei Han-Chinesen finden). Man spricht auch vom „Athleten-Gen“.

Weitere Untersuchungen zeigten, dass dieser Haplotyp von den Denisovanern oder einer mit diesen verwandten Population in die Tibeter introgressiert sein muss und dann einer starken positiven Selektion unterlag. **Die Vermischung mit Denisovanern ermöglichte den Tibetern somit später, sich an das Leben auf dem Hochplateau anzupassen.** Schätzungen, wann diese Vermischung erfolgt ist, wurden nicht angegeben.

Die Introgression erfolgte entweder vor der Trennung der Tibeter von den Han-Chinesen (und wurde nur bei den Tibetern positiv selektiert), oder die geringe Quote introgressierter SNPs bei Han-Chinesen beruht auf einer Vermischung mit Tibetern in jüngerer Zeit. Bei Melanesiern findet

sich der für die Tibeter so vorteilhafte Haplotyp des EPAS 1 dagegen überhaupt nicht – trotz ihres relativ hohen Denisovaner-Anteils im Genom.

Demnach haben sich Denisovaner-Menschen wiederholt mit asiatischen HSS gekreuzt; ihre DNS wurde je nach den lokalen Selektionsbedingungen in regional unterschiedlichem Ausmaß bis heute erhalten (Natwiss. Ru. 10/2014: 532).

Besiedlungsgeschichte von Tibet

Das Hochplateau von Tibet war trotz seiner Höhe von über 4500 m schon vor mindestens 40000 Jahren besiedelt – bei halb so hohem Sauerstoffgehalt wie auf Meeresniveau. Die ältesten archäologischen Besiedlungsspuren datieren dagegen erst auf 39000 – 33000 Jahre. Die Analyse des kompletten Genoms von 38 ethnischen Tibetern zeigte aber erstaunliche Ergebnisse, darunter ein hohes Alter mancher für Tibeter typischer Konsequenzen, die auf Vorfahren zurückgehen, die irgendwann in der Zeitspanne zwischen 62000 und 38000 Jahren lebten.

In der Folgezeit – wohl als Folge der harten Klimabedingungen und Eisschilde – dürfte der genetische Kontakt zu den damaligen Tibetern für mehrere zehntausend Jahre völlig unterbrochen worden sein – offensichtlich wanderten keine Menschen zu. Erst vor 15000 bis 9000 Jahren sind dann in großem Umfang wieder Menschen in dieses Gebiet vorgedrungen – sie prägten überwiegend den Genpool der modernen Tibeter. Mutationen, die den Tibetern das Leben in der dünnen Luft erleichterten, begannen sich vor 12800 bis 8000 Jahren zu etablieren.

94 % des Erbguts der modernen Tibeter stammt vom HSS, der Rest von HN, HD und einer oder mehreren noch nicht bekannten früheren Menschenarten.

Bezogen auf den modernen Anteil (als 100 %), stammen 82 % des Genoms aus Ostasien, 11 % aus Mittelasien/Sibirien und 6 % aus Südasien. Es fanden sich auch genetische Spuren des 45000 Jahre alten Ust-Ishim-Menschen (Westsibirien).

Man vermutet aufgrund bestimmter Sequenzen, dass die Population, die während des LGM in Tibet lebte, aus Hybriden zwischen den erwähnten ausgestorbenen Arten und frühen modernen Linien hervorgegangen war – man bezeichnet diese hypothetische hybride Menschenform als SUND (frühe Sibirier wie Ust-Ishim, Unknown, Neandertaler, Denisovaner). Danach kreuzten moderne Einwanderer aus der Zeit zwischen 15000 und 9000 Jahren ein und dominierten das Genom. Die bis heute fortgesetzte Weitergabe von Erbgutsequenzen der SUND-Menschen belegt, dass Tibet selbst in den härtesten Phasen der Eiszeit besiedelt war – womöglich dienten große Flusstäler und warme Quellen als Refugien (Spektr. Wiss. 5/2017: 22).

Denisova-Allele in Inuit

Inuit stellen eine Teilgruppe der Eskimos. Dass sie in arktischer Kälte leben können, verdanken sie wohl Genvarianten (von WARS2 und TBX15), die sie vom HD erhielten. Es handelt sich um Gene, die den Mitochondrien der Inuit erlauben, Körperfett in Wärme zu verwandeln, und die damit die Kältetoleranz erhöhen. Bei Europäern und Südasiaten finden sich diese Gene sehr selten, in Ostasien häufiger, in Afrikanern überhaupt nicht. Die Genvarianten (Allele) ähneln Allelen, die man bei HD (nicht aber bei HN) fand. Bei den Inuit sind diese Allele dagegen fast schon fixiert. Die positive Selektion dieser Allele dürfte in frühen Phasen der Besiedlung Amerikas – wohl noch

in Sibirien oder Beringia – begonnen haben bei den damals noch gemeinsamen Vorfahren der indigenen Amerikaner und der Inuit. Daher verfügen auch viele indigene Amerikaner über diese Gen-Varianten.

Die Yakut, Even und Naxi in Nordostasien verfügen sogar noch über einen längeren vom HD introgressierten Abschnitt in der betreffenden Genomregion. Die Yakut und Even wanderten vom Baikalsee und der Transbaikalregion nördlich der Mongolei nach NO-Sibirien. Die Naxi wanderten von NW-China in die Vorebene des Himalaya. Man vermutet, dass diese längeren Versionen der introgressierten HD-DNA in diesen drei Völkern Überreste des ursprünglich introgressierten Haplotyps sind, die dann später durch meiotische Rekombination verkürzt wurden, bevor sie sich mit hoher Frequenz in anderen Populationen (die zu den indigenen Amerikanern + Inuit führten) ausbreiteten. Nach Europa kam der (in Europa seltene) Haplotyp wohl erst durch die neolithische Migration aus den östlichen Steppen.

Die TBX15/WARS2-Region hat Auswirkungen auf die Differenzierung von Fettgewebe, Körperfett-Verteilung, Gesichtsmorphologie, Statur, Ohrmorphologie, Haarfarbe, Skelettentwicklung. Die Allele haben Einfluss auf Expressionslevel und Methylierungsgrad in benachbarten Genregionen (Mol Biol Evol. 34: 509; www.antropus.de).

Allgemeine eigene Anmerkung: Diese Beispiele werfen grundsätzliche Fragen zur Evolution auf. Es ist schon lange klar, dass Evolution komplexer ist als neue spontane (vorteilhafte) Mutationen, die in einer Population entstehen und sich durchsetzen. Wesentliche weitere grundsätzliche Mechanismen sind Heterochronie/Pädomorphose sowie Veränderungen von Genexpressionsmustern und Methylierungen, teilweise im Zusammenhang mit Heterochronie.

Ein weiterer durchaus wichtiger Mechanismus scheint aber auch die Aufnahme von Fremdgenen zu sein. In frühen Stadien der Evolution erfolgte dies durch Endosymbiosen, ist aber keinesfalls an diese gebunden. Bei Bakterien ist lateraler Gentransfer geradezu „üblich“ (Beispiel: Überspringen von Antibiotikaresistenzen von einer Art auf eine andere). Pflanzen haben dies teilweise bis ins Extreme getrieben und sich Gene durch lateralen Gentransfer von weit entfernten Taxa einverleibt.

Bei höheren Tieren ist das zwar nicht ganz so einfach. Hier scheinen vor allem Viren eine Rolle zu spielen, die einverleibt und später möglicherweise zu bestimmten Zwecken genutzt werden; aber auch Gene von nahe verwandten Arten, mit denen man sich noch kreuzen kann und die möglicherweise der Art, in die sie einkreuzten, Vorteile bieten oder dieser Art die Möglichkeit geben, Fähigkeiten zu entwickeln oder in Lebensräume vorzudringen, was sie ohne diese aufgenommenen Gene nicht oder schlechter könnten. Sie bringen der Art, in die sie aufgenommen wurden, in einem (neuen) Lebensraum oder unter neuen Lebensumständen Vorteile, so dass Individuen mit der introgressierten Fremd-DNA einen Selektionsvorteil haben. In diesem Zusammenhang sind auch Genvarianten des Immunsystems der HN zu nennen, die die Widerstandsfähigkeit gegen bestimmte Infektionskrankheiten bei HS Eurasiens erhöhen.

Analoges stellte man bei Schmetterlingen in Nordamerika vor, wo sich viele Arten Gene durch Kreuzungen mit nahe verwandten Arten verschafft hatten (Nat. 575: 427).

Mit anderen Worten: man kann an „neue“, vorteilhafte Gensequenzen nicht nur durch spontane, zufällige Mutationen kommen, sondern auch, wenn man sich mit nahe verwandter Art kreuzt. Dies mag besonders nützlich sein, wenn man in einen neuen Lebensraum vordringt, den die andere Art schon seit längerer Zeit besiedelt hat, und an den diese andere Art schon besser angepasst ist: dann ist es ein viel „schnellerer“ Weg, sich mit dieser Art zu kreuzen und für diesen

Lebensraum/diese Lebensumstände günstige Allele zu übernehmen, als auf Spontanmutationen zu warten. Eine Barriere gegen diesen Mechanismus stellen aber wohl in der lokalen Population zirkulierende Infektionskrankheiten dar, an die sich die ortsansässige Art schon adaptiert hat, die neu hinzu tretende Art aber noch nicht. Gensequenzen, die von der ortsansässigen Art auf die eindringende Art bei Kreuzungen übertragen werden, können aber dafür sorgen, dass diese Infektionskrankheiten binnen weniger Generationen auch in der einwandernden Art unter Kontrolle kommen. Dazu müssen gar nicht gleich alle Individuen die insoweit günstigen Genvarianten tragen: wenn dies bei einem Teil der Individuen der Fall ist, steigt die Chance, dass Infektionsketten unterbrochen werden, vergleichbar einer Herdenimmunität.

b) Afrika (BdW 5/2012, 30 und andere Quellen) - Einkreuzung archaischer Menschen

Nachdem Genflow von HN und Denisovanern in außerafrikanische HSS-Populationen nachgewiesen wurde, wurde im Jahr 2011 gezeigt, dass es auch innerhalb von Afrika zu einer Vermischung des HSS mit archaischen Populationen gekommen ist. Einige relativ isolierte Jäger-Sammler-Kulturen Afrikas (Pygmäen und Nicht-Pygmäen in Zaire, Kamerun, Kongo) verfügen über ungewöhnliche Segmente in der nicht-kodierenden (also kaum durch Selektion beeinflussten) DNA. Kalkulationen sprechen dafür, dass diese auf (geringgradige) Vermischung mit archaischen Menschen in Zentralafrika zurückzuführen sind, möglicherweise erst vor 35000 Jahren (Spanne: 60 bis 20 TA).

Der Anteil archaischer DNA in der afrikanischen Bevölkerung wird auf bis zu 2 – 3 % geschätzt. Wegen des raschen Zerfalls fossiler DNA im (sub-)tropischen Afrika kann man sich allerdings hier nicht auf aDNA stützen, sondern muss auf genetische Studien an modernen Populationen zurückgreifen. 3 von 61 untersuchten Genloci stammen demnach von archaischen Menschen, die vor ca. 35000 Jahren in das Genom der heutigen Afrikaner gelangt sind. Paarungspartner war eine Menschenform, die sich vor etwa 700000 Jahren von der Linie zum HSS abtrennte, also Populationen aus dem Übergangsfeld zwischen HE und früharchaischem HS etwa auf dem Niveau des Bodo-Schädels (PNAS 108, 15123).

Am häufigsten finden sich diese archaischen Sequenzen in den Baka und Mbuti (Pygmäen Zentralafrikas) bei durchschnittlich 1,6 bis 3,6 % Genomanteil, gefolgt von den San Südafrikas (Buschmänner). Die einzige Population, die alle drei archaischen Sequenzen aufweist, sind aber die Mbuti, was die Vermutung begründet, dass die eingekreuzte archaische Menschenform in Zentralafrika lebte.

Einen Hinweis auf lange überlebende archaische Populationen in Afrika liefert auch der Iwo-Eleru-Schädel aus SW-Nigeria (Alter ca. 13000 Jahre; Spanne: 11700 bis 16300 Jahre) mit einem ungewöhnlichen Mix moderner und archaischer Merkmale (modern: kleiner Überaugenwulst; archaisch: langgestrecktes, flaches Schädeldach in Form eines Rugby-Balls – wodurch das Fossil viel älter wirkt als es tatsächlich ist; robuster Kiefer). Der HSS ersetzte also keinesfalls rasch die archaischen Populationen Afrikas komplett. Entweder stammen die Iwo-Eleru-Fossilien tatsächlich von lange überlebenden archaischen Menschen, oder einem Mischling zwischen archaischen und modernen Menschen. Zur gleichen Zeit wurde in Göbekli Tepe mit dem Bau des ersten Großtempels begonnen! Es handelt sich bei Iwo-Eleru um eine Bestattung (erhalten sind Calvarium, Unterkiefer, einige postkraniale Knochen).

DNS konnte nicht gewonnen werden. Damit ist auch unklar, ob es sich um Fossilien archaischer Menschen handelt, oder um Nachkommen einer schon zu einem früheren Zeitpunkt erfolgten Vermischung zwischen HSS und archaischen Menschen (Sci. 334, 167).

Insgesamt gesehen steht der Schädel zwischen (HE und HN) einerseits und modernen Menschen andererseits; er liegt außerhalb der Variationsbreite moderner Menschen; am nächsten stehen späte archaische HS aus Afrika sowie die frühmodernen Menschen von Skhul und Qafzeh (PloS One 2011; e24024).

Inzwischen ergaben genetische Untersuchungen an Pygmäen Kameruns, Hadza und Sandawe (beide Tansania) Hinweise auf einen Genflow von inzwischen erloschenen Menschenarten vor vermutlich mehr als 40000 Jahren (Nat. 488: 8).

Offenbar gab es also in Afrika bis irgendwann zwischen 40 und 20 TA noch archaische Menschenarten neben dem HS, die mit dem HS noch so eng verwandt waren, dass sie gemeinsam Nachwuchs zeugen konnten. Es ist unklar, ob es sich um HE, HHEI oder eine noch völlig unbekannt Art handelte.

Und in einer Studie mit sieben kompletten Genomen von modernen westafrikanischen Pygmäen fanden sich Hinweise auf 265 Genomregionen, die durch Genflow von einer anderen (früheren) Menschenart akquiriert wurden. Es handelt sich um mindestens einen Genflow-(Vermischungs)-Event, der innerhalb der letzten 30000 Jahre stattgefunden hat, **möglicherweise erst vor ca. 9000 Jahren** (Nat. 531: 10).

Eine Studie aus dem Jahr 2017 deutet darauf, dass sie subsaharischen Afrikaner noch sehr lange mit einer archaischen Population zusammen lebten, mit denen sie Kinder zeigten. Grundlage ist eine Variante des Gens für das Proteins MUC7 (kodiert Speichelprotein Mucin-7). Die Introgression der archaischen Variante von MUC7 soll vor ca. 150 TA erfolgt sein, wobei sich die Menschen, auf die diese introgressierte MUC7-Variante zurückgeht, schon vor 1,5 MA von der Linie zum HS getrennt haben sollen, bevor es zu der Introgression kam (Mol Biol. Evol. 34: 2704).

Es kam also in Afrika zu mehreren, zeitlich und räumlich unterschiedlichen Events der Introgression archaischer DNA in den modernen HS. Dies wirft auch die Frage auf, ob es sich bei dem HD tatsächlich um eine eigene Art handelte, oder ob die HD in Wirklichkeit HN waren, die sich mit einer archaischen Menschenart gekreuzt hatten, auf die HN getroffen waren, als sich die HN weiter nach Osten ausbreiteten.

Jedenfalls ist inzwischen klar, dass sich der HS nicht nur mit dem HN und HD vermischt, sondern verschiedene afrikanische Populationen sogar Genomreste viel älterer Homininen in sich tragen, die auf Introgressionen zu verschiedenen Zeiten zurückgehen, als sich der HSS schon als eigene Art herausgebildet hatte, teilweise ≤ 40000 Jahre (nach www.antropus.de).

c) Unbekannte Menschenart aus Asien ?

Gene von Asiaten und Ozeanern deuten darauf, dass es in den letzten 50000 Jahren auch noch zu einer Vermischung mit einer weiteren Art (neben HN und HD) kam. Heutige Asiaten und Ozeanier weisen Gensequenzen auf, die weder direkt vom HN noch vom HD stammen können; sie stimmen aber mit Genproben aus dem Altai-Gebirge überein, die man beim HN-HD-F1-Hybriden (Denny) fand. Diese „vierte“ Art (bzw. dritte, mit der sich der HS kreuzte), könnte entweder durch

Vermischung von HN und HD (etwas näher zu HD als zu HN stehend) entstanden sein, oder sich vor langer Zeit von der Linie zu den HD abgespalten, oder in einer Trichotomie mit HN und HD stehen. Die Untersuchungen sind aber noch nicht abgeschlossen; es handelt sich lediglich um erste Hinweise auf eine vierte Art. So könnte sich auch erklären, warum asiatische Populationen mehr Genomanteile von HN und HD haben als Europäer (nach www.antropus.de: Nat. Comm. 10: 246).

Menschliche Besiedlung vor 190000 Jahren und vor 71000 Jahren (Sci. 341, 465):

Aktuelle Modellvorstellungen gehen davon aus, dass es vor **190000 Jahren** folgende Menschengruppen gab:

Europa, westliches Eurasien, Türkei: Neandertaler

Östlich daran anschließend: Denisovaner

Ostafrika fast von der Südspitze bis in den Tschad: moderne Menschen

in einem zentralafrikanischen Ost-West-Gürtel eventuell archaische Afrikaner

Indischer Subkontinent und Südostasien: archaische „Indier“

Vor **71000 Jahren** hatten sich die Neandertaler noch etwas weiter nach Süden in die Levante ausgebreitet und noch etwas weiter nach Osten, wo sie in Kontakt mit den Denisovanern traten (und deren Gebiet verkleinerten?)

Moderne Menschen waren einerseits nach Südafrika gewandert, eine Population blieb in Ostafrika, die andere war nach Indien/Südasiens/Südostasien gewandert (südlich des Denisovaner-Gebietes) bis in die Inselwelt Südostasiens, hatte aber Neuguinea und Australien noch nicht erreicht. Unklar ist, ob der zentralafrikanische Gürtel archaischer Afrikaner noch bestand. Die archaischen „Indier“ waren offenbar verschwunden, allerdings findet sich die moderne Mikroklingen-Technik in Indien mit 45000 Jahren später als in Afrika, China und Malaysia (Sci. 341, 465).

Xuchang-Menschen (105000 – 125000 J, Datierungsspanne)

Im Jahr 2017 wurden zwei partielle Crania aus Lingjing/Xuchang (Provinz Henan/China) beschrieben. Alter 105000 – 125000 Jahre, mit begleitenden Werkzeugen gefunden. Es sind keine Anteile des Gesichtsschädels oder des Unterkiefers erhalten.

Ungewöhnliche Merkmalskombination aus regionalen Merkmalen archaischer mittelpleistozäner Menschen Ostasiens (flache Schädeloberseite, sehr breiter Schädel) im Sinne der regionalen Weiterentwicklung der lokalen archaischen Population und HN-Merkmalen (Form der Bogengänge, neandertalertypische Mulde im Hinterhauptsknöchel – Fossa suprainiaca, stark ausgeprägte Überaugenwülste). Das Hirnvolumen eines der beiden Schädel lag mit 1800 ccm am oberen Ende von HSS und HN, das zweite Gehirn war ebenfalls sehr groß.

Die Form des Hinterhaupts mit der Fossa suprainiaca war bisher spezifisch für HN; zwar findet sich der damit verbundene Merkmalskomplex auch bei anderen Menschen; die Vollausbildung des Komplexes aber nur bei HN und den beiden Xuchang-Crania. Die Form der Bogengänge der

Xuchang-Menschen ist ebenfalls recht HN-spezifisch: sie findet sich in den meisten HN und ansonsten nur im Temporalknochen von Xujiayao 15 – ein 100000 Jahre alter Schädel, der 850 km weiter nördlich gefunden wurde.

Die Überaugenwülste sind mäßig dick (ähnlich HN und frühen HS), die Schädelknochen sind aber dünner, als man das von HN kennt; eher wie bei frühen HSS und manchen asiatischen Fossilien.

Die Schädelknochen sind zu leicht gebaut und die Gehirne zu groß, als dass man die Xuchang-Menschen als späte Überlebende des HE oder *H. heidelbergensis* ansehen könnte.

Die breite Schädelbasis und das flache Plateau an der Schädeloberseite finden sich aber auch bei manchen asiatischen Schädeln aus der Zeit zwischen 600 TA und 100 TA.

Xuchang 1 stellt den breitesten menschlichen Schädel des gesamten Pleistozäns dar. Dabei wird die größte Breite weit unten in Höhe des Temporalknochen erreicht (wie bei den meisten frühen Crania) und nicht im Parietalbereich wie bei den meisten modernen HS und HN. Der Mastoidfortsatz ist kurz und fällt nach innen ein; bei HS und einigen HN ist er länger und vertikaler. Das hintere Profil ähnelt ebenfalls demjenigen früher Crania und unterscheidet sich vom runden Hinterhauptprofil der HN und dem lateral vertikalen der modernen Menschen.

Die Xuchang-Menschen zeigen also eine Mischung aus Merkmalen archaischer ostasiatischer Menschen im Sinne einer regionalen Kontinuität bis ins frühe Oberpleistozän hinein, aber auch ausgeprägte HN-Merkmale sowie Merkmale (Leichtbau der Schädelknochen), die an den HS, aber auch an einige asiatische Fossilien erinnern, was auf ein Vermischungsszenario entlang der Ost-West-Achse Eurasiens deutet. Zunehmende Enzephalisation und Grazilisierung der Knochen im supraorbitalen und Nacken-Bereich finden sich zu jener Zeit quer durch Eurasien.

Völlig unklar ist, ob Assoziationen zum HD bestehen, da der HD nicht durch zu Vergleichszwecken geeignete Körperfossilien (außer Molaren) bekannt ist, sondern nur durch aDNA definiert ist („der HD ist eine DNA-Sequenz“). Aus den Xuchang-Schädeln ließ sich aber trotz intensiver Bemühungen keine aDNA gewinnen. Der Fundort liegt mehr als 4000 km von der Denisova-Höhle entfernt.

(Sci. 355: 899 + 969)

„Mosaik-Kind“ aus Nordchina (Xujiayao 1: 6,5 Jahre alt, Hemimaxilla mit sieben sich entwickelnden bleibenden Zähnen; Alter: 104 – 224 TA)

Datierung unklar, es gibt Schätzungen auf entweder 104 – 125 oder 161 – 224 TA. Kombination aus moderner Zahnentwicklung auf HSS-Niveau (Perikymatien, Durchbruchzeit M1) bei ansonsten altertümlichen Merkmalen. Ältestes Fossil Ostasiens mit einem dem HSS vergleichbarem Zahnwachstum. Mit Ausnahme von zwei Zähnen fällt das Wachstum der Perikymatien bei Xujiayao 1 außerhalb der Spannbreite bei HN, liegt aber für alle Zähne voll in der Spannbreite von modernen Menschen, ganz besonders modernen Südafrikanern. M1 dürfte mit 6,0 Jahren durchgebrochen sein, was ebenfalls in der Spanne des HS (5,1 – 7,0 Jahre für obere M1), aber auch HN liegt (Daten für drei Individuen: 5,1, 5,5 und 6,7 Jahre), aber später als bei HE (s.l.).

Die Zahnentwicklung von HE (s.l.) war allerdings bereits langsamer als bei Australopithecinen. Selbst frühe *Homo* und HE fallen bereits in das breite Spektrum der Zahnentwicklung der

modernen Menschen, allerdings zum „schnellen“ Ende hin verzerrt. Auch HN stehen noch innerhalb der „schnellen“ Seite des modernen Spektrums, einige Individuen entwickelten sich aber auch langsamer als der Median der modernen Menschen; die Durchbruchzeit von M1 scheint aber beim HN bereits dem modernen Menschen zu entsprechen. Jebel Irhoud 3 liegt bereits voll im modernen Spektrum, was Kronenbildung und Eruption betrifft, das Wurzelwachstum war allerdings noch beschleunigt. Dies entspricht auch der Situation von Xujiayao 1, der ebenfalls einen modernen Zeitablauf von Kronenbildung und Eruption bei beschleunigter Wurzelbildung zeigt, und auch bei der Verteilung der Perikymatien gruppiert er mit HS und nicht mit HN.

Größe des Schädels, Robustheit und Größe der Zähne und der massive Knochenbau des Craniums sprechen aber eindeutig dagegen, dieses Kind als HS ansprechen zu können.

Hohe und gerundete Temporalschuppe, einfache okklusale Morphologie und glatte bukkale Oberfläche der Oberkiefer-Prämolaren, symmetrischer Umriss von P3 mit stark reduziertem lingualen Höcker gelten als moderne Merkmale der Xujiayao-Menschen. Das knöcherne Labyrinth eines anderen Individuums (Xujiayao 15) fällt aber in die Variationsbreite von HN und unterscheidet sich damit von allen anderen *Homo*-Taxa. Die Größe der Zahnkronen und -wurzeln der Xujiayao-Zähne könnte dagegen zu HD passen, so dass es eine Hypothese gibt, dass es sich um HD handelt.

Jedenfalls stellt Xujiayao den ältesten Nachweis eines modernen Zahnentwicklungsmusters in Ostasien, was als Indiz für eine dem HS entsprechende Lebenshistorie (lange Kindheit, verzögerte erste Fortpflanzung, lange Lebenserwartung – „live slow and die old“) gilt (Sci. Adv. 5: eaau0930).

a(mt)DNA in Höhlensedimenten

Selbst in Höhlen, in denen keine menschlichen Fossilien gefunden wurden (wie El Sidron), lässt sich unter Umständen menschliche aDNA nachweisen. C-zu-T-Substitutionen am Ende der aDNA-Fragmente weisen auf alte DNS hin (durch Deaminierung von Cytosin). In Höhlen aus einer Altersspanne zwischen 14000 und 550000 Jahren machte Säugetier-DNA einen Anteil zwischen 0,05 und 10 % aus. In 47 von 52 Sedimentproben aus dem O-Pleistozän und 14 von 33 Sedimentproben aus dem M-Pleistozän konnten mtDNA-Fragmente gewonnen werden, die mindestens *einer* Säugetierfamilie zugeordnet werden konnten. Insgesamt ließen sich 12 Familien nachweisen, am häufigsten Hyänen, Boviden, Pferde, Hirsche und Caniden.

Menschliche amtDNA aus den Proben stammte entweder von einem einzigen oder zwei Individuen. Die Anzahl der mtDNA-Fragmente im Sediment unterscheidet sich dann nicht wesentlich von Knochen: im Knochen liegt sie bei 28 – 9142 amtDNA-Fragmenten pro mg (*menschlicher* amtDNA), im Sediment bei 34 bis 4490 amtDNA-Fragmenten von *Säugetieren* (pro mg Sediment).

Wenn menschliche amtDNA gefunden wird, bestehen keine großen Konzentrationsunterschiede zwischen verschiedenen Teilproben derselben Gesamtprobe – die Verteilung der mtDNA scheint also recht gleichmäßig zu sein. Auch scheint sich die amtDNA nicht vertikal zwischen jüngeren und älteren Schichten zu bewegen, sondern ortsstabil zu sein.

Auch Proben, die über mehrere Jahre unter Raumtemperatur gelagert wurden, eignen sich zur Analyse des amtDNA-Gehalts, was die Möglichkeit eröffnet, auch Sedimentproben, die für ganz andere Zwecke (z.B. Datierung) gewonnen worden waren, für genetische Studien zu nutzen.

In den mittelpleistozänen Schichten der Arago-Höhle (Caune de l'Arago) und Chagyrskaya Höhle wurde keine identifizierbare aDNA gefunden. Insgesamt waren 15 Proben aus diesen beiden Höhlen untersucht worden (Arago: 13, Chagyrskaya: 2). Das Alter dieser Proben lag jeweils > 300.000 J. In der Denisova-Höhle fand sich Säuger-aDNA in 14 von 18 mittelpleistozänen Proben (Sci. 356: 605).

hsap-hsap

Sapiens-Frühformen/Homo sapiens sapiens: **„Archaischer HS“**

Der „archaische HS“ (ein schlecht definiertes bzw. unterschiedlich interpretiertes Taxon) soll sich nach einer **älteren Auffassung** multizentrisch aus Vorfahren innerhalb der HE-Gruppe (iwS) entwickelt haben; dieses Konzept gilt inzwischen als überholt.

Die Übergänge vom HE zu archaischen Formen des HS galten besonders in Java und China gut dokumentiert; allerdings war die Relevanz der Merkmale, die als Weiterentwicklung des HE in Richtung auf den HS interpretiert werden, strittig; einige Autoren hielten die behaupteten Übergangsformen auch weiterhin für primitiv und lehnten das Konzept der multizentrischen Entwicklung vollständig ab.

Schädel aus China (Yunxian, 350000 J) zeigen angeblich Merkmale, die zwischen dem HE und dem (non-neandertaliden) archHS stehen sollen; das Mittelgesicht entspricht demjenigen einiger ober-pleistozäner archHS in Eurasien und Afrika sowie demjenigen häufiger archHS aus dem O-Pleistozän Ostasiens. Dies wurde so gedeutet, daß auch in China ein Zentrum der Evolution des archHS lag und eine gewisse Verbreitung des dort entstandenen archHS-Typs nach Westen hin erfolgte. Neue Untersuchungen belegen aber, dass auch die chinesischen Fossilien, die zeitlich auf HE (ieS) folgen und als „archaische HS“ bezeichnet wurden, keinesfalls eine kontinuierliche Weiterentwicklung zum modernen Menschen belegen; zwischen den archaischen und den ältesten modernen Menschen Chinas weist die Fossilreihe einen offensichtlichen Sprung auf; und die Schädelform dieser ersten HSS Chinas ähnelt nicht den modernen Chinesen, sondern mehrere zehntausend Jahre alten HSS Afrikas und Europas; und selbst heutigen Afrikanern und Europäern sahen diese ersten HSS aus China ähnlicher als heutigen Chinesen. Eine regionale Entwicklung vom HE zum modernen HSS in China ist somit auszuschließen (Spektr. Wiss. 3/2003 S. 38).

Ein **aktuelles Modell** geht davon aus, daß sich HE(iwS) vor ca. 2 MA von Afrika nach Asien verbreitete und sich dort dann viel später (ggf. unter Vermischung mit relativ moderneren Menschengruppen, die stoßweise aus Ostafrika auswanderten) zum lokalen „archHS“ (taxonomisch aber ein HE) weiterentwickelte (in Europa und Vorderasien dagegen zum Neandertaler anstelle des archHS, wobei die HN wohl aus einer separaten Auswanderung von *H. heidelbergensis* vor > 500000 J. aus Afrika hervorgingen). Der HSS selbst stammt dann aber von archHS aus Ostafrika; er verdrängte schließlich (ggf. nach Phasen der Koexistenz wie z.B. mit

Neandertalern) die archHS (i.e.S.) in Afrika und die „archHS“ in Asien sowie die Neandertaler in Europa/Vorderasien.

Die ältesten („echten“) archHS sind vielleicht schon der 640/550 TA alte Schädel von Afar sowie die äthiopischen Funde von Tighenif (0,7/0,6 MA) und Bodo (0,6 MA).

Neuerdings weitet man die Art *H. heidelbergensis* auch auf afrikanische Funde aus; der europ. *H. heidelbergensis* soll dabei auf der Linie zum Neandertaler stehen, während der afrikan. *H. heidelbergensis* zum archaischen HS in Afrika führen soll, aus dem sich dann der HSS entwickelt (Nat. 388, 226). Möglicherweise kommt also dem *H. heidelbergensis* die Schlüsselfunktion der Dichotomie zwischen HN und HSS zu. Das molekularkladistische Dichotomiedatum (MRCA nach neueren Angaben vor 706000 Jahren) passt gut in diese Theorie, während die Dichotomie der rez. Menschen (incl. subsaharische Menschen) nach damaligen Berechnungen bei 150 - 120 TA liegt.

Für Europa wurden in früheren Arbeiten erste frühe „Sapiens-Formen“ vor 300000 - 350000 J. angegeben; es sei dabei streng zu trennen zwischen Präsapien und Präneandertalern. Der Fund von Steinheim (326000 +/- 10000 J, naA 250000) wurde den Präsapien zugeschrieben (Hirnvolumen 1150 ccm), ebenso der Fund von Swanscombe (Kent; 225000, naA 270000 J) und Boxgrove (500000 J). Heute werden alle diese Funde meist zum *Homo heidelbergensis* zusammengezogen. Da sich die HN-Merkmale mosaikweise in der *Heidelbergensis*-Population entwickelten (s.o., Neandertaler), mag man früher dazu verleitet worden sein, im M-Pleistozän Europas zwei verschiedene Linien zu erkennen: eine, die zum HN führt, und eine weitere, die „archaische Formen des HS“ darstellen soll. Auch heute ist dieses Konzept immer noch aktuell, dass möglicherweise nicht nur ein Menschentyp zu jener Zeit in Europa lebte. Und immerhin wurde kürzlich ein archaischer HS aus einer Küstenregion in Griechenland berichtet (geschätztes Alter: 200.000 J, unsicher), so dass sich nicht ausschließen lässt, dass auch nach dem *H. heidelbergensis* immer mal wieder Menschen aus dem Übergangsfeld früher-archHS(=Heidelbergensis) / später-archHS / früher HSS in Südeuropa einwanderten (vgl. Funde von Amud/Israel).

Unbekannt ist, welche Menschen vor 400000 bis 150000 J die Levante besiedelten, da zwar reiche Werkzeuge, aber niemals menschliche Fossilien gefunden wurden. Zwischen > 382000 J (?400.000) und > 160000 J. findet sich hier die Acheulo-Yabrudian-Kultur, die durch neue technologische Entwicklungen gegenüber dem klassischen Acheulean charakterisiert ist, so die systematische Produktion von Klängen und die starke Abnahme der Faustkeile, die nur noch sehr selten und nicht in allen Werkzeugansammlungen angetroffen werden. Die frühesten Mousterien-Kulturen finden sich in der Levante ab 207.000 Jahren. Die reinen Acheulean-Kulturen der Levante (die älter als das vor ca. 0,4 MA beginnende Acheulo-Yabrudian sind) gehen vermutlich auf HE (i.w.S.) zurück, die Mousterien-Kulturen (ab 207000 J), die auf das Acheulo-Yabrudian folgen, auf HN und anatomisch moderne Menschen. Unklar ist aber, wer das Acheulo-Yabrudian erzeugte; diese Frage ist von besonderer Bedeutung, da sich die Lokalitäten im OOA-Korridor befinden (Nat. 423, 977) (OOA = out of Africa).

Insgesamt besteht in Afrika ein Kontinuum von *Ergaster*-Formen über archaische HS (syn. *H. heidelbergensis*) zum HSS, so dass hier keine sauberen Artgrenzen gezogen werden können. Archaische HS persistierten in Afrika neben dem modernen HSS bis spätestens vor 100.000 Jahren, möglicherweise noch viel länger (vgl. Iwo Eleru, 13000 Jahre alt, als Bindeglied zu archaischen HS).

Insgesamt weist der „archaische HS“ etwas niedrigere Hirnvolumina (Durchschnitt 1200 – 1300 ccm) auf (Verteilungsspektrum überlappt sich aber mit dem modernen HSS). Robusterer Körperbau, dickere Schädel, stärker ausgeprägte Überaugenwülste, weniger stark ausgeprägtes (fliehendes) Kinn; intermediäres Aussehen zwischen HE und HSS. Auch außerafrikanische

Formen (wie der „Dali man“ aus China oder der Heidelberg-Mensch Europas) werden gelegentlich als „archaische HS“ bezeichnet, was mit der mittleren Expansion (MOOA) aus Afrika im Modell von TEMPLETON (s.u.) korrelieren könnte (vgl. DAWKINS S. 56).

s. oben unter: *Homo heidelbergensis*

Selbstzähmung des Menschen? (Sci. 346: 405).

Aussehen und Verhalten des modernen Menschen dürften das Ergebnis eines durch natürliche Selektion gelenkten Selbstdomestikationseffektes sein:

Ausgeprägte Überaugenwülste und größere Zähne deuten darauf, dass *H. heidelbergensis* über höhere Testosteronspiegel verfügte als moderne HSS. Reduzierte Kiefer, flachere Gesichter, geringere männliche Aggression erinnern an Veränderungen, die sich bei Hunden, Pferden, Kühen usw. während der Domestikation manifestierten. Die damit einhergehenden Verhaltensänderungen könnten es ermöglicht haben, eine differenziertere Sprache zu entwickeln, in Städten zusammenzuleben, zusammenzuarbeiten und komplexe Kulturen zu entwickeln. Die Parallelen zu den Veränderungen domestizierter Tiere sprechen dafür, dass sich die Menschen quasi selbst domestiziert haben. So wie manche Tiere Stress und Angst verlieren, wenn sie neben oder mit Menschen leben (Seehunde, Katzen), könnten dies auch Menschen, die mit anderen Menschen lebten, so empfunden haben. Dies könnte erfolgt sein, als die Menschen begannen, näher zueinander zu leben, mehr voneinander abhängig wurden und soziale Netzwerke die Überlebenschancen erhöhten. Tolerantere, weniger antagonistisch handelnde Personen waren hier im Vorteil, in solche überlebensfördernden Netzwerke eingebunden zu werden – und hatten bessere Überlebenschancen. Beides veränderte durch natürliche Selektion sowohl Aussehen wie Verhalten.

Wenn man bei der Züchtung von Tieren auf Zahmheit achtet und stets die zahmsten Tiere miteinander paart, erhält man ähnliche morphologische und verhaltensmäßige Nebeneffekte, auch die Gehirne werden kleiner. Es entsteht ein „Domestikationssyndrom“ mit kurzen Schnauzen, ggf. schlaffen Ohren (Hunde), die Schädel der männlichen Tiere sind nicht mehr viel größer als die der weiblichen.

Die Analyse von Überaugenwülsten, Gesichtsform und Hirnvolumen von 13 frühen HSS (ca. 80 TA), 41 modernen HSS (28000 – 10000 Jahren) und modernen Schädeln (ab 1367) zeigte, dass die Überaugenwülste in den letzten 80000 Jahren kleiner und die Gesichter kürzer wurden – parallel zur Entwicklung symbolischen Verhaltens und der weltweiten Ausbreitung des HSS. Außerdem nahm das Gehirnvolumen ab, verstärkt nach der Entwicklung des Ackerbaus vor ca. 10000 Jahren. Im Rahmen dieser Entwicklung wurden männliche Gesichter weiblicher, was mit niedrigeren Testosteronspiegeln in Verbindung steht. Die Selektion für ein höheres Niveau an sozialer Toleranz führte zu niedrigeren Testosteron- und Stresshormonspiegeln besonders bei den Männern (dadurch Feminisierung des Gesichts). Von Hunden weiß man, dass Gene, die das Aggressionsverhalten beeinflussen, auch die Gesichtsform prägen.

Sowohl Hormonspiegel wie craniofaziale Merkmale gehen auf Zellen der Neuralleiste zurück. Domestizierte Tiere entwickeln sich langsamer, Domestikation verlängert die Entwicklung – und damit auch die Zeit, in der die Jungtiere besonders lernfähig sind. Es gibt eine Hypothese und einige Hinweise aus dem Tierreich, wonach die langsamere Entwicklung auch dazu führt, dass

weniger Neuralleistenzellen ihr Ziel erreichen (dadurch z.B. kleinere Nebennieren, geringere Länge der Schnauze), d.h. dass das Domestikationssyndrom das Ergebnis langsamerer Entwicklung und geringerer Wanderung von Neuralleistenzellen ist, was letztendlich zu neotenen Merkmalen führt: reife Hunde sehen aus wie Wolfswelpen, Menschen ähneln Schimpansenkindern mehr als erwachsenen Schimpansen.

Die natürliche Selektion dürfte die verlangsamte Entwicklung und reduzierte Aggressivität getriggert haben; sie bevorzugte Männer, die in der Lage waren, zusammenzuarbeiten. Allerdings weisen sowohl Bonobos wie Menschen nicht alle typischen Merkmale des Domestikationssyndroms auf (z.B. fehlen hängende Ohren und pigmentlose Abschnitte im Gesicht). Einige Merkmale der Selbstdomestikation müssen also auf andere Mechanismen als verlangsamte Entwicklung der Neuralleistenderivate zurückzuführen sein.

Auf Neuralleistenzellen gehen u.a. Pigmentzellen, Kieferknorpel, Knochen/Muskeln des Schädels, Seh- und Hörnerven zurück; sie haben auch Einfluss auf den Hormonhaushalt und damit auf das Verhalten von Tieren.

In dem russischen Experiment mit Silberfüchsen bestand die Selektion lediglich darin, dass man nur die friedlichsten Tiere miteinander paarte. Nach wenigen Generationen verhielten sich diese auch als Erwachsene wie Welpen (wedelten mit dem Schwanz, wenn sie einen Menschen sahen, leckten die Hände der Pfleger, rollten sich zum Spielen auf den Rücken). Immer mehr Individuen entwickelten Knickohren, gebogene Schwänze, geflecktes Fell und welpenhafte Gesichter mit kürzeren und breiteren Schnauzen. Inzwischen sind die Füchse so zahm, dass sie in Familien mit kleinen Kindern leben können, eignen sich aber wegen eines strengen Geruchs, Nachtaktivität und fehlender Stubenreinheit nicht als Haustiere (BdW 12/2018: 44).

In der frühen und mittleren Bronzezeit wurden im Nordosten Spaniens neben Hunden auch Füchse als Haustiere gehalten, wie man daraus folgert, dass sie mit Menschen zusammen bestattet wurden, dieselbe Nahrung wie Hunde und die mit ihnen bestatteten Menschen erhalten hatten und ein alter Fuchs eine verheilte Fraktur aufwies, die darauf deutet, dass das Bein während des Heilungsprozesses vom Menschen immobilisiert worden war (nach www.antropus.com 2/19).

Auch wilde Hausmäuse domestizieren sich selbst, wenn sie häufig mit Menschen Kontakt haben und gefüttert werden. So werden in Zürich seit 15 Jahre wilde Hausmäuse, die in einer Scheune leben, gefüttert, ohne ihr Verhalten sonst zu beeinflussen. Die Mäuse wurden mit jeder Generation zahmer, das Fell bekam weiße Flecken, die Schädel und Schnauzen wurden kürzer. Die geringere Aggressivität zahmer Tiere beruht auf kleineren Nebennieren (Nebennieren bilden die Stresshormone Adrenalin und Cortisol). Die Nebennieren gehen ebenso wie die Melanozyten und verschiedene Zellen des Kopfskeletts auf die Neuralleiste zurück. Allein der häufige Kontakt mit Menschen reicht aus, um diese Veränderungen herbeizuführen (R Soc Open Sci. 5: 172099).

Genetische Hinweise auf die Selbstdomestikation des Menschen

Inzwischen gibt es auch genetische Hinweise auf eine Selbstdomestikation beim HS (im Gegensatz zum HN und HD).

Domestizierte Tierarten besitzen spezielle Genvarianten, die sie von den wild lebenden Verwandten unterscheiden. Solche finden sich auch beim HS, aber nicht beim HN und HD. HS hat sich damit in ähnlicher Weise von den Vorfahren oder Schwestergruppen (wie HN, HD) entfernt wie der Hund vom Wolf oder das Rind vom Wisent. Der heutige Mensch ist damit eine

domestizierte Variante des Urmenschen („Hausschwein-Effekt“). Grundlage der Domestikation war sexuelle Selektion: friedliche, soziale Charaktere („sozialer Instinkt“) hatten mehr Erfolg bei der Partnersuche und daher mehr Nachwuchs – ihre Gene wurden daher stärker verbreitet. (Dennoch soll sich auch der HN fürsorglich um Nachwuchs gekümmert, Alte und Kranke gut versorgt und Tote zivilisiert bestattet haben).

Ähnliche Effekte (Merkmale eines Domestikationssyndroms) fand man bei Bonobos, die deutlich friedfertiger und sozialer als Schimpansen sind, was sich nicht allein mit Unterschieden im Lebensraum und Selektionsdruck erklären lässt.

Die unterschiedliche Entwicklung („Selbstzähmung“) des HS im Gegensatz zu HN und HD wird damit erklärt, dass er in deutlich größeren Gruppen lebte, wo andere Qualitäten gefragt waren als in einer 10-köpfigen HN-Gruppe. Die Gruppengröße wirkt sich nach Computersimulationen auf das Sozialverhalten einer Population aus; große Menschengruppen begünstigen die Entwicklung einer fortschrittlichen Kultur (nach www.antropus.de; PLoS One 12: e0185306).

Bei domestizierten Tieren entwickeln sich viele typische Domestikations-Merkmale unabhängig davon, ob sie vom Menschen speziell positiv herangezüchtet werden oder nicht. Man geht inzwischen davon aus, dass sie auf Selbstzähmung beruhen, d.h. auf positiver natürlicher Selektion auf dem Weg in die ökologische Nische als Haustier.

41 orthologe Genvarianten wurden identifiziert, die sowohl beim HS (im Vergleich zu Außengruppen des HS wie HN und HD) wie bei mindestens einer Haustierart (im Vergleich zu dessen Vorfahren) unter positiver Selektion standen. Wegen der Verfügbarkeit kompletter Genome wurde verglichen mit den vier Haustieren Katze/Hund/Pferd/Hausrind (vs. deren Vorfahren) sowie Menschenaffen, HN und HD. Fünf der Genvarianten wurden beim HS und bei jeweils zwei Haustierarten in gleicher Weise positiv selektioniert. Am stärksten waren Katze (15 x) und Hund (15 x) betroffen, gefolgt vom Rind (9 x) und Pferd (7 x). Weitere statistische Tests arbeiteten jedoch besonders enge Zusammenhänge bei Hund und Rind heraus.

Manche dieser Gene stehen in Beziehungen zur Hypophyse (RNPC3) und Neuralleiste (BRAF, HER4, ERBB4 u.a.), zur Plastizität der Synapsen, Lernen und Gedächtnis (BRAF, GRIK3), Lernen von Sprache (ebenfalls GRIK3, ein Glutamat-Rezeptor).

Vor allem neuronale Entwicklung, synaptische Plastizität und verbessertes Lernen scheinen mit Domestikation einhergehen, woraus verbesserte Kommunikationsfähigkeit und schließlich die Fähigkeit, Sprache zu lernen, resultieren.

Der HS unterscheidet sich in mehreren neuralleisten-orientierten Genvarianten vom HN, wobei die sapiente Kondition völlig oder fast völlig fixiert ist.

Die Neuralleisten-Hypothese (Störung bzw. Veränderungen im Entwicklungsprogramm der Neuralleiste, in Einklang mit vielen der o.g. genetischen Befunde) muss nicht zwingend für alle Fälle von Domestikation gelten, scheint aber auch besonders gut auf Hunde zuzutreffen, die als besonders stark selbst-gezähmt gelten. In gutem Einklang mit der Hypothese stehen neuralleistenbedingte bzw. -bezogene Unterschiede in phänotypischen und genetischen Merkmalen des HS im Vergleich zum HN und HD, d.h. die Selbstdomestikation in der HS-Linie kann erst nach der Abtrennung von der Linie zu HN+HD erfolgt sein. Eine andere Arbeit hatte Assoziationen mit abgeleiteten neandertaliden Genvarianten (Allelen) mit Skelettmorphologie und aggressiven Phänotypen gefunden.

Für die o.g. Haustiere sind die Indizien für Selbstzähmung am stärksten (auch für Füchse, Schafe und Hühner wird aber Selbstzähmung angenommen, diese waren aber nicht Gegenstand der Studie). Bei Silberfüchsen, die einzig und allein nach dem Merkmal „Zahmheit gegenüber Menschen“ gezüchtet wurden, bildeten sich schon nach zwei Jahrzehnten Merkmale des Domestikationssyndroms heraus. Dies zeigt, dass allein die Selektion in Hinblick auf Zahmheit ausreicht, um Merkmale des Domestikations-Syndroms hervorzubringen, von denen sich viele auch beim HS finden. Beim Menschen dürften sie die Folge eines intraspezifischen Selektionsdrucks für prosoziales Verhalten, d.h. Zahmheit gegenüber Mitmenschen, sein. Bei der Domestikation des Hundes dürfte neben dem Selektionsdruck für Zahmheit noch ein sozioökologischer Faktor eine Rolle gespielt haben.

Neben den anatomischen und physiologischen Merkmalen des Domestikations-Syndroms können sich auch besondere Verhaltensweisen entwickeln; so übertreffen Hunde und domestizierte Füchse alle lebenden Primaten (außer den HS) in Testverfahren zur kooperativen Kommunikation. Bestimmte domestizierte Vögel entwickelten komplexere Gesänge, die sowohl von domestizierten wie wilden Artgenossen bevorzugt werden, was gewisse Parallelen zum Zusammenhang zwischen Selbstdomestikation und der menschlichen Sprache aufwirft.

Domestizierte Tiere zeichnen sich u.a. durch folgende Merkmale aus (wobei nicht immer alle diese Merkmale zusammen vorkommen):

- schwächere Pigmentierung (Depigmentierung)
- kleinere, schlaffere Ohrmuscheln
- kleinere Nase (weniger weit nach vorn reichender Nasenknochen)
- kürzere Schnauze
- kleinere Zähne
- kleineres Hirnvolumen
- Pädomorphyse
- juveniles (neotenisches) Verhalten
- Abnahme des Sexualdimorphismus durch Feminisierung der männlichen Individuen
- häufigere Östrogenzyklen

Man bezeichnet diese Merkmale als Domestikations-Syndrom und bringt sie mit milden Defiziten in den Neuralleistenzellen in Verbindung (s.o.). Beim Vergleich zwischen HS und HN fallen unterschiedliche ontogenetische Entwicklungsrichtungen auf, die zu Unterschieden in der kraniofazialen Morphologie führen, mit einem grazileren und „jüngerem“ Profil in HS im Vergleich zum HN; auch die Prognathie ist beim HS stärker reduziert. Überaugenwülste, Nase, Zahngröße und Hirnvolumen sind ebenfalls beim HS vermindert. Das Profil des HS gilt im Vergleich zum HN als feminisiert und trägt zur Reduktion des Sexualdimorphismus bei, einhergehend mit niedrigeren Androgen- und erhöhten Östrogenspiegeln infolge verringerter Reaktivität der Hypothalamus-Hypophyse-Nebennierenrinden-Achse. Die Schwächung dieser Achse gilt als wichtiger Prozess im Rahmen der Domestikation. Die relative Länge der Finger gilt als Maß für die pränatale Androgenexposition; danach hatten HN eine höhere pränatale Androgenexposition. Das Merkmal „Depigmentation“ ist beim HS und HN dagegen durch geographische Belange (UV-Exposition) überlagert und kann daher in dieser Hinsicht nicht bewertet werden.

Merkmale der Selbstdomestikation finden sich schon in den frühesten Exemplaren von HS, auch wenn sich dieser Prozess in der weiteren Evolution der Art fortgesetzt haben dürfte, als diese demographisch und geographisch expandierte. (PLoS One 12: e0185306).

Rolle und Verlust der Überaugenwülste

Die Funktion der Überaugenwülste ist noch immer nicht ganz klar. Nach früheren Annahmen sollten sie der Stabilität des Schädels dienen; mittels Computersimulationen hat man diese Hypothese aber als unwahrscheinlich verworfen; die dienten wohl als Merkmal sozialer Dominanz (d.h. des sozialen Ranges, der sozialen Signalgebung).

Der HS hat diese Wülste verloren; stattdessen entwickelte er eine glatte hohe Stirn und bewegliche Augenbrauen, um Emotionen auszudrücken für Zwecke der sozialen Kommunikation. Eine zunehmende Bedeutung von Kooperation und anderen sozialen Tätigkeiten gelten als treibende Kraft für die Evolution des menschlichen Gesichts. Die vertikal beweglichen Augenbrauen ermöglichten im Gegensatz zu permanenten Wülsten einen freundlichere Emotionen erweckenden Ausdruck und erleichterten soziale Bindungen.

Für dreidimensionale Computerrekonstruktionen wurde Kabwe 1, ein ca. 300.000 J alter HHEI (naA „früher archaischer HS“ bzw. „*Homo rhodesiensis*“) (Datierung anno 2020: 299 +/- 25 TA) verwendet. Es handelt sich bei diesem Individuum (auch als „Broken Hill 1“ bezeichnet) um den Homininen mit den (relativ gesehen) stärksten Überaugenwülsten; Hirnvolumen ca. 1230 ccm, naA 1300 ccm. Ca. 175 cm, 60 - 70 kg.

Es zeigte sich, dass die wulstigen Knochenverdickungen weder notwendig waren, um die Hirnschale stabil mit den Knochen des Gesichtsschädels zu verbinden, noch um die Belastungen beim festen Zubeißen zu mindern. Simulationen mit Schädeln mit starken bzw. schwachen Wülsten zeigten keine relevanten statischen Unterschiede. Strukturelle oder mechanische Ursachen dürften daher allein nicht ausreichen, um die Wülste zu erklären, so dass letztendlich nur soziale Signalgebung (Rang, Dominanz) als Erklärung übrig bleibt, zumal die Ausbildung der Wülste von Testosteron gesteuert wird.

Erst die glatte Stirn ermöglichte gut sichtbare und stark bewegliche Augenbrauen, die den Artgenossen unterschiedliche Emotionen vermittelten, auch z.B. im Kontext von Sympathie, Traurigkeit, Ärger, Beurteilung von Vertrauenswürdigkeit - wichtig für kooperatives Verhalten in der Gruppe (Nature Ecology and Evolution, DOI:10.1038/s41559-018-0528-0).

Ein ähnlicher Effekt findet sich bei Hunden; im Rahmen der Domestikation änderte sich die Anatomie der Gesichtsmuskulatur spezifisch für die Zwecke der Kommunikation mit dem Menschen. So findet sich bei allen Hunden ein Muskel (Levator anguli oculi medialis), um die innere Augenbraue stark anzuheben, nicht aber bei Wölfen. Auch heben Hunde die Augenbrauen viel häufiger und intensiver an als Wölfe. Diese Bewegung gehört zum pädomorphen Merkmalskomplex und ähnelt dem Gesichtsausdruck trauriger Menschen. Die ausdrucksreichen Augenbrauen der Hunde dürften die Folge der Selektion nach menschlichen Präferenzen sein, d.h. Hunde mit ausdrucksvollen Augenbrauen hatten Selektionsvorteile (PNAS 116: 14677).

Ältester sicher datierter Nachweis für MSA / komplexes modernes Verhalten in Afrika vor 320000 Jahren (Olorgesailie/Kenia)

Das Profil von Olorgesailie (Kenia) bildet einen Zeitraum seit 1,2 MA ab, leider mit einer Lücke im entscheidenden Zeitraum zwischen 499 und 320 TA (Erosionslücke). Damit bleibt unklar, wann das moderne Verhalten im Sinne der MSA das Acheulean abgelöst hat – irgendwann während der Erosionslücke.

Chronologie von Olorgesailie:

1,2 MA: Beginn der Acheulean-Sequenz, die 0,7 MA anhält. Faustkeile und andere große Werkzeuge, 98 % des verarbeiteten Steinmaterials stammt aus einem Umkreis von 5 km

0,9 MA: Schädel eines HE; große Acheulean-Faustkeile und Schaber, um Fleisch zu verarbeiten

0,8 MA Beginn stärkerer Klimafluktuationen mit Tendenz zu trockenerem Klima; Landschaft wird arider und mehr Grasland

615 TA: jetzt werden kleinere Acheulean-Werkzeuge hergestellt, die man einfacher und weiter mit sich herumtragen kann; außerdem wird das Rohmaterial sorgfältiger ausgesucht (Basalt); vielleicht wurden die Jagdstrategien in der veränderten Umwelt angepasst, einhergehend mit stärkeren Fluktuationen der Landschaft, z.B. was die Seen und tektonische Aspekte betrifft. Diese neuen Werkzeuge zeigen schon Anklänge an die MSA. Der Anteil des von weiter her transportierten Rohmaterials (Quarzit, Obsidian, Hornstein) ist jetzt drei- bis sechsmal höher als in den älteren Horizonten des Acheulean und erreicht dabei das Niveau der späteren MSA-Horizonte.

499 TA: letzter Faustkeil an der Fundstelle

499 – 320 TA: Erosionslücke; während dieser Zeit hat die Variabilität des Klimas stark zugenommen, es wurde insgesamt arider, es breitete sich Grasland weiter aus und es entstand in der Region eine Landschaft, die eher der heutigen entspricht. Die Fauna änderte sich stark, manche Arten wurden durch andere Taxa ersetzt, die von Süden aus einwanderten. Große Säuger wie *Palaeoloxodon recki*, *Equus oldowayensis*, *Theropithecus oswaldi* starben lokal aus und wurden durch Taxa mit kleinerer Körpergröße ersetzt. Auch an anderen Stellen in Südkenia ist ein faunaler Turnover zwischen 330 und 320 TA nachgewiesen; zu dieser Zeit erloschen auch die großen mittelpleistozänen Säuger Ostafrikas.

Schon ab 0,8 MA hatten die Klimafluktuationen zugenommen, insbesondere was die Seen angeht, und es bestand eine Tendenz zu mehr Aridität. Isotopdaten zeigen eine kontinuierliche Zunahme des Anteils von Grasland seit 0,8 MA. Diese Veränderungen (mehr Aridität, stärkere Variabilität zwischen trockenen und feuchten Phasen in Verbindung mit tektonischen und dadurch bedingt topographischen Veränderungen) dürften auch den Faunenwechsel erklären. Nur 7 von 30 Taxa aus der Acheulean-Sequenz finden sich auch in der MSA-Sequenz, und von 23 Taxa der MSA-Sequenz waren 16 Taxa in den Acheulean-Horizonten noch nicht vorhanden.

320 TA (Oltulelei Formation): Landschaft drastisch verändert; starker Wechsel zwischen feuchten und trockenen Phasen. 80 % der ehemaligen Säugerarten sind nicht mehr nachweisbar, stattdessen andere Arten. Flüsse von Bäumen gesäumt (Galeriewälder).

320 – 295 TA: Typische MSA-Werkzeuge, darunter recht ausgefeilte Klingen sowie Steinspitzen, die wohl an Speere geheftet wurden (daran erkennbar, dass die Basis einiger Spitzen ausgedünnt wurde oder in eine andere typische Form gebracht wurde, um sie an Speeren zu befestigen). Außerdem finden sich Perforatoren (Bohrer), Seiten- und Endschaber sowie gezähnte Werkzeuge.

Die Werkzeuge sind nicht nur kleiner (meist unter 5 cm lang), sondern auch viel genauer und einheitlicher hergestellt als jene des Acheulean und verlangten abstraktes Denken (Levallois). Große Schneidewerkzeuge wie Faustkeile finden sich hier nicht mehr.

Faustkeile behalten die ursprüngliche Form des Steins, während die neue Technologie verlangt, die zukünftige Form bereits im Voraus zu visualisieren (wie die Levallois-Technik).

Die kleinen Werkzeuge waren aus hoch selektiertem Rohmaterial, so blankem schwarzen Obsidian und weißem und grünem Hornstein hergestellt, die aus größerer Entfernung (Obsidian bis 90 km; 78 % aus einer Entfernung zwischen 25 – 50 km Luftlinie; insgesamt 7 Herkunftsquellen in fünf verschiedenen Richtungen) herangeschafft wurden, so dass man sogar an die Möglichkeit von Handelsnetzwerken und komplexer sozialer Organisation denkt. Die tatsächlich zu überwindenden Distanzen dürften aufgrund der komplexen Topographie des Geländes wesentlich länger gewesen sein als die Luftlinie. An einer der Stellen waren 42 % der Artefakte aus Obsidian, das lokal nicht verfügbar war.

Heutige Jäger-Sammler in ähnlichen Landschaften (Kalahari) ziehen im Jahresverlauf in einem Umkreis von 20 km umher, unterhalten aber Kontakte mit Tauschpartnern bis zu einer Entfernung von 100 km. Sollte dies auch für die frühen Menschen in Südkenia gelten, würde dies bedeuten, dass sie das weiter entfernt gefundene Rohmaterial von anderen Menschengruppen erhandelt oder getauscht haben. Das Obsidian-Rohmaterial stammt jedenfalls aus einer Entfernung, die größer ist als der Lebensraum moderner Jäger-Sammler-Familien der Kalahari.

Die Verarbeitung erfolgte vor Ort, wie über 46000 < 2 cm große Splitter belegen. Es wurden also keine fertigen Werkzeuge über große Distanzen transportiert, sondern das Rohmaterial. **Jedenfalls ist dies der älteste Hinweis für Ferntransport (ggf. über Handelsnetzwerke) von Rohmaterial – 80 bis 100 TA vor dem nächsten Nachweis.** In dem ältesten MSA-Horizont stammt das Rohmaterial aus mindestens zwei Quellen, in den jüngeren aus vier bis sechs Quellen. **Dies spricht für erweiterte soziale Netzwerke (über den Familienverband oder die kleine Gruppe hinaus) – typisch für Jäger-Sammler unter unvorhersehbaren Lebensbedingungen. Erweiterte soziale Netzwerke könnten auch eine mögliche Erklärung für die zunehmende Encephalisation im M-Pleistozän darstellen.**

Schwarze Klumpen (Konkretionen) aus weichem schwarzen Mineral und roter Ocker wurden mit scharfen Steinen zu Pigment zerkleinert, vermutlich zur Körperbemalung – Hinweise auf symbolisches Verhalten und individuelle bzw. Gruppen-Identität, ein weiteres Indiz für hohe soziale Organisation. In einen der roten Steine wurde ein Loch reingeböhrt. Auch dieses Material stammt nicht aus der unmittelbaren Umgebung, sondern muss von weither herantransportiert worden sein, aus ästhetischen Gründen (wegen der glänzenden roten und schwarzen Farbe) und zur Herstellung von Pigment. Es handelt sich um einen der ältesten Nachweise für die Nutzung von Pigment und den ältesten Nachweis für die versuchte Perforation eines Steines.

Dieser Nachweis für MSA ist mindestens 20000 Jahre älter als die nächstjüngeren Hinweise und fällt in eine Zeit, als die Klimavariabilität stark zunahm. Die begleitenden Faunenreste zeigten außerdem, dass sich die MSA-Menschen auch von kleineren Tieren ernährten, die sie offenbar selbst jagen mussten. Als Aasesser hätten ihnen die Beutegreifer von diesen kleinen Tieren kaum genügend Reste übrig gelassen.

Erhöhte Variabilität der Lebensverhältnisse sowie größere Unvorhersehbarkeit der Nahrungsverfügbarkeit führt bei Jäger-Sammlern zu erhöhter Mobilität, verstärkter Ansammlung von Informationen und stärkerem Investment in soziale Netzwerke zum Austausch von

Ressourcen. Dadurch steigt die Effizienz der Nahrungsbeschaffung, Risiken werden reduziert und Fitness und Überlebenschancen gesteigert. Der Übergang zur MSA in Kenia vor 320 MA (oder früher) dürfte daher die Folge der erhöhten Variabilität der Lebensumstände und der damit verbundenen Unsicherheiten über die Nahrungsbeschaffung sein. Bereits in der Zeit zwischen 615 und 499 MA zeigten die Menschen des Acheuleans ähnliche Verhaltensweisen (erhöhte Mobilität, Gewinnung von Rohmaterial aus größeren Entfernungen), aber noch innerhalb der Grenzen der acheuleanischen Technologie der großen Schneidewerkzeuge. Verhaltensweisen, die später für den HS typisch wurden, finden ihre Basis also schon im lokalen Acheulean ab 615 TA. Die Funde aus dem Zeitfenster zwischen 320 und 295 TA belegen Innovation, Standardisierung und neue kognitive Fähigkeiten. Der Übergang zu diesem modernen Verhalten muss irgendwann zwischen 500 und 320 TA erfolgt sein.

(Sci. 359: 1200; Sci. 360: 86 + 90 + 95).

Späte Acheulean-Fundstellen in Ostafrika:

Herto (unteres Niveau): 262 +- 32 TA; Äthiopien; große Schneidewerkzeuge vorhanden

Mieso: 208 +- 16 TA (oberhalb und unterhalb des mit 208 TA datierten Tuffs);

Äthiopien; große Schneidewerkzeuge vorhanden

Kapthurin: 512 +- 18 TA bis 286 +- 24 TA; Acheulean mit Klängen; keine großen Schneidewerkzeuge; Pigment; Kenia (MSA?)

Ologesailie Member 14: 499 +- 2 TA; große Schneidewerkzeuge vorhanden; Kenia

Frühe MSA-Fundstellen in Ostafrika (außer Ologesailie):

Omo Kibish KSH level 2 +3 : 197 +- 4 TA; MSA, aber große Schneidewerkzeuge vorhanden; Äthiopien

Gademotta (Unit 9 und 10): mindestens 274 +- 2 TA oder älter; keine großen Schneidewerkzeuge; Äthiopien (frühes MSA)

Gademotta (Unit 12): jünger als 274 +- 2 TA; große Schneidewerkzeuge vorhanden Äthiopien (frühes MSA);

ebenso: Gademotta Unit 15, jünger als 182 + 10 TA (frühes MSA)

Kapthurin K4: 286 +- 24 TA; MSA, keine großen Schneidewerkzeuge

Kapthurin (oberes K4): 237 +- 4 TA; MSA, keine großen Schneidewerkzeuge

(vereinfacht nach Sci. 360: 97).

Rolle des Klimawandels in Ostafrika in der Evolution des HHEI bzw. frühen HS

Untersuchungen der Sedimente aus dem Magadisee (Kenia) deuten darauf, dass vor 575 TA eine Klimaveränderung einsetzte, die 200 TA anhielt und zu einer nachhaltigen Veränderung des Lebensraums der Menschen führte: das Klima wurde zunehmend trockener, aber auch wechselhafter und unberechenbarer, wobei es Perioden mit sehr starken Niederschlägen gab. Säugetierfauna und Werkzeug-Technologie änderten sich zeitlich parallel zu den Klimaveränderungen.

Eine zunehmende Austrocknung erfolgte in der Region zwischen 525 und 400 TA; seit 350 TA persistierten die trockenen Lebensbedingungen bis in die Gegenwart. Zwischen 500 und 400 TA starben auch zahlreiche Säugerarten im südkenianischen Riftgebiet aus.

Steinwerkzeuge aus der Umgebung des Magadi-Sees zeigten zwischen 1,2 MA und 0,5 MA fast keine Veränderungen; vor ca. 500 TA finden sich die letzten Acheulean-Werkzeuge. Danach kam es zu einer auffälligen Modernisierung, während gleichzeitig das Hirnvolumen der Menschen zunahm. Werkzeuge der MSA traten vor 320 TA in der Region auf („Fund-Lücke“ zwischen 500 und 320 TA).

Zwischen 500 TA und 300 TA änderten sich Anatomie und Verhaltensweisen der Menschen stark. Die Gehirne und Gruppen wurden größer, Werkzeuge und Waffen moderner; vermutlich entstand zu jener Zeit die erste komplexe Sprache; der Klimawandel in Ostafrika führte zu einer anatomischen und kulturellen Anpassung (nach www.antropus.de; PNAS 115: 11174).

Jebel Irhoud, 300.000 J („vormoderne, protomodernere Phase“ des *Homo sapiens*):

Im Jahr 2017 wurde von Fossilien von mindestens 5 Individuen aus Jebel Irhoud (Marokko; 100 km westlich von Marrakesch) berichtet (darunter Schädelteile und Zähne), die sicher auf 300.000 J datiert wurden und unstrittig dem *Homo sapiens* zugeordnet werden. Auch das 260.000 J alte Schädelfragment von Florisbad in Südafrika ist demnach zum HS zu stellen. Die Ausbreitung auf dem afrikanischen Kontinent muss also schon weitaus früher erfolgt sein als bisher angenommen. Da viele Steinwerkzeuge erhitzt worden waren, konnte zur Datierung der Jebel-Irhoud-Menschen die Thermolumineszenzmethode zur Anwendung kommen.

Das Gesicht der HS von Jebel Irhoud war bereits voll modern ausgeprägt, während der Hinterkopf noch deutlich länger war und früheren *Homo* ähnelt. Die Form der Gesichtsknochen hat sich daher schon in der Frühphase der Evolution des HS etabliert; die Form des Gehirns hat sich dagegen erst im weiteren Verlauf der Entwicklung der Art verändert – und damit womöglich auch seine Funktion. Die kugelförmige Form der Schädelkapsel entstand erst später (erstmalig bei Herto-Menschen vor 160 - 154 TA nachweisbar). Die Funde stellen eine „vormoderne“ Phase in der Evolution des HS dar mit einer Kombination aus modernem (weniger vorstehendem) Gesicht und altertümlicher, länglicher (statt kugelförmiger) Schädelkapsel. Die Veränderung der Form der Schädelkapsel spricht auch für funktionelle Veränderungen der Hirnanatomie und –funktion.

Bisher konnte kein brauchbare aDNA aus den Fossilien gewonnen werden.

Auch das bisher auf 160.000 J datierte Kind von Jebel Irhoud (Irhoud 3) – das ein modernes Wachstumsverhalten zeigte, gemessen an der Zahnentwicklung – wurde auf 281 TA (318 – 252 TA) redatiert (direkte Datierung eines Zahnes).

Die neuen Funde stammen von mindestens fünf Individuen, darunter ein partieller Schädel mit Teilen des Gesichtes (Irhoud 10), ein fast kompletter Unterkiefer (Irhoud 11), ein Oberkiefer, mehrere postkraniale Elemente und zahlreiches Zahnmaterial.

3 Erwachsene, ein Jugendlicher, ein Kind ca. 7,5 Jahre. Alter der neuen Funde ca. 315 TA (281 – 345 TA). Diese Datierungen beruhen aber auf begleitenden Werkzeugen, während von Irhoud 3 ein Zahn direkt datiert wurde.

Die Funde von Herto und Omo Kibish I stellen im Vergleich zu Jebel Irhoud schon weiter abgeleitete frühe moderne Menschen (EMH = early modern humans) dar; so war der Schädel der Herto-Menschen schon kugelförmig ausgeprägt, was für eine moderne Hirnanatomie spricht. Die Autoren bezeichnen die Irhoud-Menschen daher als „*frühe Homo sapiens*“, die Herto- und Omo-Menschen dagegen als „frühe anatomisch moderne Menschen“.

Die begleitenden Werkzeuge, überwiegend in Levallois-Technik, mit vielen retouchierten Werkzeugen und Spitzen, gehören zur mittleren Steinzeit in Afrika (MSA, ca. 320 – 40 TA), weder Acheulean noch Aterian. Viele Flinte waren erhitzt (37 %). Es finden sich Hinweise auf kontrollierte Feuernutzung (Holzkohle) und modifizierte Tierknochen z.B. zur Knochenmarkgewinnung.

Jebel Irhoud ist die älteste Fundstelle, an der MSA-Werkzeuge zusammen mit *H.sapiens*-Fossilien gefunden wurden. (In Ogorsailie/Kenia findet sich bereits vor 320 TA ein voll entwickeltes MSA, allerdings ohne Körperfossilien).

Andere frühe MSA-Fundstellen im Maghreb-Gebiet liegen bei 254 +- 17 TA, in Äthiopien bei 275 +- 6 TA, in Kenia bei 284 +- 12 TA, in Südafrika (Kathu Pan) sind sie älter als 291 +- 45 TA.

Weltweit gesehen war die Levallois-Technik vor ca. 300 TA bzw. kurz nach dem MIS-9-Stadium (337 – 300 TA) in großen Teilen Afrikas und Eurasiens verbreitet; in Afrika ist sie nun mit den ältesten Nachweisen von HS verbunden. Dies spricht dafür, dass die MSA in Afrika eine Technik des HS und nicht – wie bisher angenommen – des *H. heidelbergensis* war.

Vor ca. 330 TA war die Sahara für eine kurze Zeit ergrünt und ermöglichte eine ökologische Kontinuität zwischen Nord- und Subsahara-Afrika, was auch durch faunale Übereinstimmungen vor allem im M-Pleistozän bestätigt wird. Eine Ausbreitung der modernen Menschen über die Sahara war in klimatisch günstigen Phasen immer wieder möglich.

Die Irhoud-Menschen müssen nicht direkt in der Vorfahrenlinie zum rezenten Menschen stehen; sie dürften aber zu einer großen, genetisch miteinander vernetzten Population gehören, die sich kurz zuvor über Afrika ausgebreitet hatte. Die Evolution von *H. sapiens* erfolgte demnach nicht in geographischer Isolation, sondern kontinentweit (Anmerkung: der afrikanische Genpool des frühen HS muss dann später durch einen genetischen Flaschenhals eingeschränkt worden sein).

Der Unterkiefer von Jebel Irhoud (Abk.: JI) ähnelt dem des modernen Menschen, ist aber viel größer. Auch die Zähne sind größer, die Weisheitszähne haben aber schon begonnen, in ihrer Größe abzunehmen. Erhebliche Variation findet sich im JI-Material hinsichtlich der Augenbrauenwülste, was aber auch auf Geschlechtsunterschieden beruhen könnte.

Während das Gesicht der JI-Menschen bereits modern war (z.B. die Form der Wangenknochen; Gesicht kurz und unter den Hirnschädel zurückgezogen), zeigt die Schädelkapsel noch archaische Merkmale (länger, weniger hoch); die Schädel der modernen Menschen ab 130.000 J waren „moderner“ (kürzer). Auch die Innenform (Endocast) des Schädels wich von modernen Menschen ab. Die Schädelform war weniger kugelförmig als bei späteren HS (ab 130 TA). Die JI-Menschen repräsentieren eine „vor-moderne“ Phase der Evolution des HS.

Der frontale Teil des Schädels zeigt eine moderne vertikale Orientierung und eine deutliche Konvexität im Vergleich zu archaischen mittelpleistozänen Menschen. In der Form des Hirnschädels gruppieren Irhoud 1+2 mit Laetoli H18 und Qafzeh, aber auch jüngeren Individuen wie Mladec und Zhoukoudian (obere Höhle) aus dem Oberpaläolithikum. Diese beiden jüngeren Individuen weisen noch längere und niedrigere Hirnschädelproportionen auf als rezente HS.

In der Form des Endocraniums unterscheidet sich der rezente HS von HN und archaischen mittelpleistozänen Menschen insoweit, als dass letztere einen größeren Neocortex entwickelten, aber im Gegensatz zum rezenten Menschen ohne proportionale Zunahme des Kleinhirns. Irhoud 1 und 2 stehen in dieser Hinsicht zwischen HE und HN, noch außerhalb des Spektrums des modernen Menschen.

Der Gesichtsschädel der JI-Menschen entspricht einer vergrößerten Version des modernen Gesichtsschädels, wobei es die Hypothese gibt, dass die Gesichtsform der modernen Menschen durch Vorfahren aus einer nicht-sapiens-Linie in die Linie zum HSS gelangte. Auch beim HN findet sich ein ähnliches Phänomen: 400.000 J alte HN-Vorfahren aus Spanien hatten bereits HN-artige Gesichter, aber ebenfalls noch den verlängerten, archaischen Hirnschädel. Dies spricht für eine „Face-First-Theorie“, dass sich sowohl in der HS- wie in der HN-Linie zunächst die für das jeweilige Taxon typischen Gesichter entwickelten, während andere Merkmale erst später evolvierten. Es ist unbekannt, welcher Selektionsdruck dahinter steht (Sci. 356: 993). Dennoch blieben langgezogene, nicht-kugelförmige Schädel ein typisches Merkmal der HN, in dem sie sich von modernen HS unterscheiden.

Alle Rekonstruktionen des Gesichts von Irhoud 10 (ebenso wie von Irhoud 1) fallen in die Variationsbreite des heutigen HS.

Die Ähnlichkeiten mit dem 260 TA alten Florisbad-Schädel könnten auch auf paralleler Retention ursprünglicher Merkmale beruhen und müssen nicht zwangsläufig eine Verwandtschaft quer durch Afrika belegen. Außerdem bestehen Ähnlichkeiten zu 300000 J (Spanne: 200 – 500 TA) alten Funden in Israel (Zuttiyeh, Tabun); auch in Ost-West-Richtung könnten vorübergehend Ausbreitungskorridore bestanden haben.

Die Funde sprechen dafür, dass sich sowohl Schädel- und Gehirnform wie auch Hirngröße parallel bei HN und HS über einen Zeitraum von mindestens 400 TA entwickelten, was es wahrscheinlich macht, dass sich in diesem Kontext auch erhebliche kognitive Unterschiede zwischen beiden Linien etablieren konnten.

Einige frühe HS aus Afrika und der Levante haben noch deutliche Überaugenwülste; diese sind aber in der Mitte schon geteilt in einen medianen superciliären Bogen und zwei laterale supraorbitale Bögen. Bei Irhoud I ist der Überaugenwulst stark ausgeprägt und kaum geteilt, also ursprünglich. Irhoud 2 ist moderner, die Wülste sind weniger stark vorstehend, eine Furche zwischen beiden ist deutlich erkennbar. Irhoud 10 zeigt, sofern erhalten, keine Hinweise auf einen Überaugenwulst und erscheint damit am modernsten.

Der sehr große Unterkiefer zeigt noch eine vertikale Symphyse wie bei einigen frühen HS aus der Levante und Nordafrika. Beide Unterkiefer von JI zeigen aber schon einige abgeleitete Merkmale in der Kinnregion. Aber selbst die frühen levantinischen HS hatten noch nicht durchgängig die moderne Unterkiefermorphologie des rezenten HS erreicht.

Die Frontzähne der JI-Menschen wiesen nicht die Expansion auf, die man von mittelpleistozänen Homo außerhalb der Sapiens-Linie und HN kennt. Die Eckzähne sind reduziert im Vergleich zu

älteren Homininen. Der obere M3 ist bereits kleiner als in manchen frühen HS. Die Kronenmorphologie ähnelt stärker modernen HS als nicht-sapienten mittelpleistozänen Homininen und HN. Molaren komplex und ähnlich den großen Molaren früher afrikanischer HS, mit einem 6. und 7. Höcker und einen Protostylid auf den unteren Molaren und einem 5. Höcker auf den oberen Molaren. Abgeleitete Kronenmerkmale der Molaren gruppieren IJ 11 mit frühen HS aus Nordafrika und der Levante.

Untere Schneidezähne und Eckzahnwurzel sehr groß, aber Form bereits im Verteilungsspektrum des modernen HS. Wurzelkonfiguration der unteren Molaren ähnlich Qafzeh. Irhoud 3 zeigt ein Wachstumsmuster ähnlich modernen HS.

Frühe HS stellen kein simples Zwischenstadium zwischen archaischen afrikanischen Menschen des Mittelpleistozäns und rezenten HS dar. Schon vor 300000 J war die Gesichtsmorphologie in der Sapiens-Linie fast nicht vom heutigen Menschen zu unterscheiden, Unterkiefer und Zahnmorphologie standen auf dem Niveau früher HS. Die Endocast-Morphologie des Hirnschädels zeigt unterschiedliche Entwicklungslinien zwischen frühen HS und archaischen mittelpleistozänen Menschen Afrikas (und HN).

Auch beim HN etablierte sich die spezifische Gesichtsmorphologie schon früh, und die Entwicklung in den weiteren 300 TA betraf dann vor allem den Hirnschädel. Gleichzeitig fanden in der HS-Linie genetische Veränderungen statt, die die Verbindungen im Gehirn, die Gehirnorganisation und die Hirnentwicklung in der Ontogenese beeinflussten. (Nat. 546: 213 + 289 + 293).

aDNA-Studien an sieben südafrikanischen Skelettfunden ermöglichten eine Kalkulation des Zeitpunktes, zu dem sich die Linie zum HS von der Linie der archaischen Vorfahren trennte. Dies erfolgte irgendwann zwischen 350 und 260 TA (BdW 12/2017: 11). Dies erfolgte aber nicht an einem bestimmten Ort wie z.B. Nordafrika, sondern war ein pan-afrikanischer Prozess mit einem Nebeneinander von alten und neuen Merkmalen (zur selben Zeit lebte noch ein neuroanatomisch so primitives Taxon wie *H. naledi*).

Mosaikentwicklung / multiregionale Herausbildung des HS

Man versteht heute die Mosaikentwicklung so, dass bestimmte Merkmale in voneinander isolierten Populationen entstanden und sich in dieser Population ausbreiteten. Wenn verschiedene Populationen dann aufeinander trafen, bestand aber noch keine Reproduktionsbarriere, so dass sie Nachkommen hatten, die eine Neukombination aus neueren und älteren Merkmalen aufwiesen, die dann wiederum der Selektion unterlagen. In Afrika kam es bis vor etwa 20000 Jahren noch zu mehreren Schüben von Genflow von sehr archaischer DNS in die modernen Menschen. Bis vor 20000 Jahren müssen daher noch sehr urtümliche Menschenformen in Afrika gelebt haben (BdW 12/2017: 11). Yoruba sollen nach knapp 8 % archaische Sequenzen aufweisen (BdW 4/19: 30).

Es war lange unklar, ob sich der HS in einem bestimmten Gebiet in Afrika (gewissermaßen in genetischer Isolation) herausbildete und evolvierte, oder ob es sich um eine panafrikanisch vernetzte Entwicklung im Sinne eines „multiregionalen“ Modells (dabei aber auf Afrika beschränkt) handelte. Ein Grund dafür ist, dass sich bisher keine > 15000 Jahre alten Genome aus Afrika sequenzieren ließen (Sci. 1360: 1286).

Eine neue Studie (Trends Ecol Evol. 33: 582) auf der Basis der Chronologie und Diversität der pleistozänen Fossilien und Werkzeuge aus Afrika spricht für eine multiregionale Entwicklung im Sinne einer polyzentrischen Entstehung des modernen Menschen in Afrika in Kombination mit Persistenz regional unterschiedlicher Kulturen. Es gibt also keine isolierte Gründerpopulation des HS, stattdessen entstand er durch Vermischung zahlreicher lokal verstreuter Menschengruppen. Daher findet sich in den letzten 300 TA eine komplexe Vermischung aus modernen und archaischen Merkmalen an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten. Der Trend zum modernen Menschen ist kontinentweit erkennbar, wobei aber verschiedene Merkmale an verschiedenen Orten zu verschiedenen Zeiten auftreten und archaische Merkmale noch bis vor kurzem existierten. Auch die genetischen Daten der modernen Menschen und die aDNA-Befunde (bis < 15000 Jahre zurück) lassen auf eine einzige afrikanische Urbevölkerung schließen.

HS entstand durch Interaktion und Vermischung lose miteinander verbundener Bevölkerungsgruppen, wobei es auch immer wieder zu Phasen der Isolation kam, die zur Herausbildung eigener Kulturen und anatomischer Merkmale aufgrund lokaler Anpassungen führten; zwischen diesen Isolationsphasen gab es Phasen kultureller und genetischer Vermischung zwischen den Stämmen. Die Entwicklung des HS in Afrika erfolgte also multiregional, die Abstammung ist multiethnisch, die materielle Kultur entwickelte sich multikulturell (www.antropus.de). Auch die Werkzeugkulturen unterschieden sich, z.B. zwischen Nordafrika und Südafrika. Beispielsweise gibt es zwischen 130 TA und 60 TA in Nordafrika Steingeräte mit typischen Stielen, an denen vermutlich Handgriffe befestigt waren, während sich in Südafrika schlanke, blattförmige Werkzeuge finden, die aus erhitztem Gestein hergestellt wurden (Pyrotechnologie).

Die Linie zum HS bildete sich in Afrika vor mindestens 500000 Jahren heraus, die frühesten morphologischen Hinweise auf HS finden sich ab 300000 Jahren, wobei sich aber keine lineare Progression hin zu modernen HS nachweisen lässt. HS entstand offenbar aus separaten, über Afrika verteilten Populationen, zwischen denen es zu sporadischem Genflow kam, evtl. auch unter Beteiligung älterer (archaischer) Linien außerhalb des frühen HS.

Ökologische Veränderungen (und damit u.a. die eiszeitbedingten Klima-Oszillationen der letzten 0,5 MA) dürften bei den Isolations- und Kontakt-/Genflow-Ereignissen eine Schlüsselrolle gespielt haben. Wichtige Einflussfaktoren für das Klima sind die Eiszeiten vor allem im Norden und tiefen Süden, die Präzession (21000-Jahre-Zyklus) sowie Änderungen der Zirkulation im Atlantik sowie die Richtung und Stärke des Monsuns. Diese unterschiedlichen Einflussfaktoren führen dazu, dass Aridität und feuchte Phasen keinesfalls synchron in Afrika auftraten, sondern räumlich differenziert. Auch in der Tierwelt zeigt sich eine Differenzierung der Populationen zwischen West-/Zentral-Afrika und Süd-/Ost-Afrika als zwei ökologisch relativ stark getrennte Großräume, bei manchen Arten zeigt sich eine weitere Differenzierung zwischen Ost- und Südafrika. Viele subsaharische Tierarten zeigen dieselben Muster phylogenetisch-räumlicher Verteilung.

Die frühen HS-Populationen waren durch große Entfernungen und/oder ökologische Grenzen über Jahrtausende separiert, wobei hyperaride Gebiete oder Regenwälder Ausbreitungs- und Kontaktbarrieren dargestellt haben könnten. Fragmentation, Refugien, Expansionen aus Refugien spielten offenbar eine wichtige Rolle.

Beispiele für die Mosaikentwicklung sind Jebel Irhoud mit modernem Gesicht und Hirnvolumen, aber archaischem (nicht-kugelförmigem) Hinter Schädel, aber auch die morphologische Disparität zwischen Florisbad (260 TA), Omo Kibish (195 TA) und Herto (160 TA; kugelförmige Schädelkapsel, aber großes Gesicht: *H. sapiens idaltu*), obwohl die beiden letztgenannten aus

Äthiopien stammen. Auch Herto steht noch außerhalb der Variationsbreite des modernen Menschen. Auch die Unterschiede zwischen den o.g. Funden sind größer als die Variationsbreite des modernen Menschen.

Jebel Irhoud besaß noch die Schädelform und damit den Gehirnaufbau archaischer Menschen (kleinerer Scheitellappen, der sensorische Reize verarbeitet; kleineres Kleinhirn und dadurch verminderte Fähigkeiten in Sachen Sprache und zwischenmenschlicher Kognition). Auch seine Werkzeuge hatten noch nicht alle Merkmale der MSA erreicht. Er war damit nicht weit über das Niveau von HN und HHEI hinaus entwickelt, es gibt keinerlei Spuren symbolischer Ausdrucksfähigkeit; abgesehen von dem modernen Gesicht weist nichts auf den späteren Erfolg des HS hin. Dies begründet auch Zweifel, ob Jebel Irhoud wirklich schon zu HS gestellt werden kann (BdW 4//19: 30).

Der komplette Satz an modernen kranialen Merkmalen manifestierte sich erst vor 100 – 40 TA.

Damit verschwimmt die bisherige Differenzierung in „archaische HS“ und „anatomisch moderne HS“, wobei letztere durch eine kugelförmige Schädelkapsel als Synapomorphie gekennzeichnet sind.

Die panafrikanische Mosaikentwicklung des HS könnte das Geheimnis seines Erfolges im Vergleich mit den anderen Homininenarten sein und das breite Adaptationsvermögen und letztendlich die Überlegenheit gegenüber anderen Menschenarten erklären. Hybridisierung (ob nun mit regionalen, optimal an die lokalen Verhältnisse angepassten Stämmen der eigenen Art oder nach der Auswanderung aus Afrika auch mit anderen Arten wie HN und HD) spielt in der Evolution allgemein eine wichtige Rolle, erhöht Variationsbreite und Anpassungsfähigkeit. Es geht viel schneller, günstige Gene/Allele/SNPs von anderen Stämmen oder Arten aufzunehmen, wo sie sich schon bewährt und durchgesetzt haben, als zu warten, bis sie durch spontane Mutationen im eigenen Stamm entstehen und sich manifestieren. Der HS ist das Ergebnis des Wechselspiels verschiedener Abstammungslinien (BdW 4/19: 30).

Man könnte auf dieser Basis theoretisieren, dass es die besondere geographische und klimatische Situation in Afrika war (mit den damit verbundenen Isolationen, aber auch Wanderungen und Kontaktaufnahme-Möglichkeiten nach Isolationsphasen), die überhaupt erst die Voraussetzungen für die panafrikanische Mosaik-Evolution des HS schafften, während die abweichende geographische und klimatische Situation in Eurasien (mit Eiszeiten und zum Teil unüberwindlichen geographischen Barrieren) einer solchen komplex in Zeit und Raum vernetzten Mosaikentwicklung des HN oder HD eher hinderlich war.

Die (mindestens) drei verschiedenen HD-Populationen (DO, D1, D2) waren offenbar dauerhaft geographisch isoliert (genetischen Daten der introgridierten DNA zufolge). Der HN musste mit den Eiszeiten und dem Rückzug in Refugien (und anschließender Re-Expansion aus Refugien) kämpfen, evtl. verbunden mit starken Populationseinbrüchen in einzelnen Subpopulationen, und war damit auch nicht einer vernetzten Mosaikentwicklung in Raum und Zeit zuträglich, wie sie zur gleichen Zeit in Afrika stattfand, weil passender Raum und Zeit in Europa zu begrenzt waren, auch angesichts der offenbar ökologisch wesentlich eingeschränkteren Möglichkeiten des HN im Vergleich zum HD, wie sie sich in Sibirien in der Denisova-Höhle offenbaren, die der HN nur in günstigen Klimaphasen (warm, feucht; Eichen- und Lindenwälder) besiedelte, der HD dagegen auch in Kaltphasen. Der HN war demnach „empfindlicher“ als der HD.

Die zweite Voraussetzung für diese panafrikanisch vernetzte Mosaikentwicklung dürfte die Fähigkeit zur nonverbalen Kommunikation sein, die den HS auszeichnet und den Unterschied

zwischen dem modernen, kleinen Gesicht des HS und den Gesichtern aller anderen Menschenarten erklärt. Schon Jebel Irhoud verfügte über ein modernes Gesicht und könnte daher zu nonverbaler Kommunikation in der Lage gewesen sein. Nonverbale Kommunikation ist besonders wichtig, wenn Menschen verschiedener Stämme aufeinandertreffen, die bisher isoliert lebten und sich nicht mit Sprache verständigen können. HN oder HHEI waren dem Gesichtsaufbau nach zu urteilen nicht zu nonverbaler Kommunikation über den Gesichtsausdruck in der Lage. Das moderne Gesicht (ab Jebel Irhoud) und die damit verbundenen nonverbalen Kommunikationsmöglichkeiten waren vermutlich eine wichtige Voraussetzung für die panafrikanische Mosaikentwicklung, weil sie nach Isolationsphasen (mit den damit verbundenen evolutionären Innovationen) auch wieder Kontaktaufnahmen und Genaustausch zwischen bisher isolierten Gruppen/Stämmen erleichterten.

Die anatomische Veränderung des Gehirns und der Schädelform dürften dann u.a. durch die Vergrößerung des Kleinhirns verursacht worden sein, das für die zwischenmenschliche Kognition eine wichtige Rolle spielt. Das moderne Gesicht und die damit verbundenen Möglichkeiten der nonverbalen Kommunikation könnten der Treiber für die Vergrößerung des Kleinhirns gewesen sein, und damit auch einer Gründe für die Umgestaltung und Modernisierung der Schädelform. Dies könnte erklären, wieso der moderne Gesichtsschädel dem modernen Hirnschädel vorausging, und Jebel Irhoud repräsentiert dieses Zwischenstadium mit modernem Gesicht und archaischem Hirnschädel. (Eigene Anmerkung).

H. naledi (335 – 236 TA) und Broken Hill 1 (*Homo heidelbergensis*, Datierung 299 +/- 25 TA) belegen, dass zusammen mit frühen HS noch weitere Menschentaxa in Afrika lebten. Aber nur der HS war auf Dauer erfolgreich.

Der Aufgabe der großen Schneidewerkzeuge und der Übergang in die MSA erfolgte in Afrika an verschiedenen Orten nahezu gleichzeitig vor ca. 300 TA (wie Jebel Irhoud und Olorgesailie in Ostafrika) sowie 280 TA (Florisbad), aber später in Westafrika (ca. 180 TA, aber die Datenlage für Westafrika ist bisher unzureichend). Wenn MSA mit Menschenfossilien vergesellschaftet in Afrika gefunden wird, handelt es sich immer um HS. *H. naledi* und *H. heidelbergensis* persistierten aber wahrscheinlich in die Zeit der MSA in Afrika.

Starke regionale Differenzierungen in der Werkzeugkultur finden sich in Afrika seit der MSA, was aber auch auf ökologischen Unterschieden und unterschiedlichen Bevölkerungsdichten beruhen kann. Nur Ostafrika zeigt eine relative Kontinuität und Homogenität der MSA im Zeitverlauf. In einigen Regionen Afrikas blieb die weitgehend unveränderte Ausprägung der MSA bis über die Pleistozän-Holozän-Grenze erhalten. Die MSA ging in den meisten Regionen Afrikas zwischen 60 und 20 TA in die LSA über, die LSA hielt bis vor 5 TA an (LSA: kleine Werkzeuge, geometrische Mikrolithe).

Das Ende der MSA-Kultur war offenbar ebenso raum-zeitlich differenziert und mosaikartig wie ihr Beginn. Auch die LSA zeigt – trotz des allgemeinen Trends der Miniaturisierung der Werkzeuge – eine ähnliche Differenzierung, wie man sie aus der MSA kennt, als Ausdruck einer komplexen Populationsdynamik, die auch im Holozän nicht zu einer weitreichenden Homogenisierung führte. Die Situation wurde in jüngerer Zeit komplexer durch die Expansion von Bantu-sprechenden Völkern ausgehend von Westafrika (vor 1,5 – 2 TA) sowie Rückwanderungen aus Europa und SW-Asien in verschiedene Regionen Afrikas hinein.

Apidima 1 (Griechenland; 210 TA)

In der Apidima-Höhle in Süd-Griechenland wurden in den 1970er Jahren zwei Crania gefunden. Virtuelle Rekonstruktionen der inkompletten und verdrückten Fossilien zeigten im Jahr 2019, dass Apidima 2 (ca. 170 TA) den HN zuzuordnen ist (mit besonderer Nähe zu Gibraltar 1 und Spay), während Apidima 1 ca. 210 TA ist und eine Mischung aus modernen HS-Merkmalen und primitiven Merkmalen zeigt, jedoch keine Merkmale des HN aufweist. In einer Analysenserie steht er sehr nahe zu Qafzeh 6 und Skhul 5 und nur sehr knapp außerhalb der Variationsbreite der modernen Afrikaner; Jebel Irhoud steht in dieser Analyse viel weiter entfernt und gruppiert mit HN. In einer anderen Analyse steht Apidima 1 sogar Nezet Khater 2 (Oberpaläolithikum von Ägypten) am nächsten. Eindeutig gerundetes Cranium.

Die Ergebnisse sprechen dafür, dass in der Region zunächst eine frühe *Homo-sapiens*-Population lebte, später gefolgt von HN, analog den Verhältnissen in der Levante. Offenbar sind frühe *Homo sapiens* mehrfach aus Afrika ausgewandert. **Apidima 1 ist der früheste Nachweis von frühen *Homo sapiens* in Eurasien.** (Nat. 571: 500).

Allerdings gibt es auch kritische Stimmen, u.a. was die Datierung betrifft, die letztendlich eine Spanne von 300 TA bis < 40 TA umfasst. Und es handelt sich bei Apidima 1 nur um den hinteren Abschnitt der Schädelkapsel; seine Merkmale gelten nicht als ausreichend, um sie sicher HS zuzuordnen, zumal die Form des Hinterschädels nicht immer mit der Form des Gesichts korreliert (vgl. Jebel Irhoud: archaischer Hinterschädel, modernes Gesicht) (Sci. 365: 111).

Eine Übersicht aus dem Jahr 2019 gibt folgende frühe Nachweise von HS (Nat. 571: 486):

afrikanisch:

320 TA: Werkzeuge von Olorgesailie, die dem HS zugeordnet werden (MSA)

315 TA: Jebel Irhoud, Marokko

260 TA: Florisbad, Südafrika

außerafrikanisch:

500 – 200 TA (Datierungsunsicherheit): Zuttiyeh-Höhle, Israel: möglicherweise früher HS, aber auch als früher HN oder Mitglied der gemeinsamen Vorfahren von HS und HN interpretiert

(>)210 TA: Apidima 1, Griechenland (?, Datierung und Zuordnung)

> 200 TA alte genetische Komponente einer Einkreuzung von HS in HN

194 – 177 TA: Misliya Höhle, Israel

Im Jahr 2019 wurde versucht, den letzten gemeinsamen Vorfahren aller modernen Menschen aus Fossilien des späten afrikanischen Mittelpaläolithikums 3D aus schädelanatomischen Merkmalen zu modellieren (berücksichtigt wurden u.a. KNM-ES 11693, Florisbad, Irhoud I, Omo II und LH18). Omo I und Herto stellen dabei die ersten Menschen vom modernen Phänotyp dar; kein anderes Fossil aus dem späten M-Pleistozän zeigt eine Kombination moderner Merkmale, während der modellierte gemeinsame Vorfahr bereits über die kombinierten modernen Merkmale verfügte. Als Ergebnis wurde daraus gefolgert, dass nicht alle afrikanischen Linien zum modernen HS beitragen; der moderne Mensch scheint entstanden zu sein aus dem Zusammenwachsen einer südafrikanischen und ostafrikanischen Gründerpopulation. Nordafrikanische Menschen könnten

dagegen eine Population darstellen, die im späten M-Pleistozän in den HN introgredierte und zur „modernen“ mtDNA des Hochneandertalers führte.

Das späte Mittelpleistozän ging mit einer extremen morphologischen Diversität der Menschen in Afrika einher: LH18 aus Ostafrika zeigt die geringste Ähnlichkeit mit den modernen Menschen und dem modellierten letzten gemeinsamen Vorfahren der modernen Menschen; Irhoud 1 steht zwischen HS und HN, und Florisbad scheint einen dritten Morphotypus darzustellen. Florisbad (Südafrika) und KNM-ES 11693 und Omo II zeigen die geringsten morphologischen Distanzen zu modernen Menschen. Kurze Distanzen finden sich zwischen Florisbad und frühen HS, zwischen KNM-ES 11693 und San sowie zwischen Omo II und frühen HS. Irhoud 1 gruppiert je nach Analyse mal eher zu HS, mal eher zu südeuropäischen HN. Florisbad ähnelt von allen Fossilien am meisten dem modellierten letzten gemeinsamen Vorfahren der modernen Menschen.

Offenbar kam es vor 350 bis 200 TA zu einer ersten Phase der phänotypischen Diversifikation, wobei sich lokale Morphotypen des Prä-HS bildeten. Dieser Phase dürfte eine Phase der Fragmentierung und Expansion einzelner Populationen gefolgt sein, im Rahmen derer es auch zu Hybridisierung bzw. dem Zusammenwachsen von Gruppen kam, wodurch sich morphologisch abgeleitete Populationen moderner Menschen herausbildeten (vor 200 – 100 TA; z.B. Herto, Skhul, Qafzeh). Die Expansion moderner Populationen scheint vor 194 TA oder früher begonnen zu haben und war vor 130 TA klar etabliert. Auch mögliche HS in Ostasien, die im Rahmen von Datierungsspannen bis 120 TA zurück datieren, könnten Teil dieser frühen Expansion gewesen sein.

Nicht alle spätmittelpleistozänen Populationen trugen demnach gleichermaßen zum anatomisch modernen Menschen bei. So könnten einige Populationen, die vom afrikanischen HHEI abstammen, zusammengewachsen sein, um sich zum HS zu entwickeln, während andere Menschen des späten M-Pleistozäns (wie *H. naledi*) überhaupt nicht zum HS beitrugen. Diese Linien könnten während der harten Klimabedingungen des MIS 6 ausgestorben sein.

Die Situation von Irhoud ist dagegen komplex. Irhoud 1 zeigt eine gewisse Nähe zu HN. Der Unterkiefer Irhoud 11 zeigt zwar abgeleitete Merkmale, ihm fehlt aber ein vollmodernes Kinn (ebenso wie dem juvenilen Irhoud 3). Das fragmentarische Obergesicht Irhoud 10 ähnelt dem Obergesicht Irhoud 1; beide fallen in den Grenzbereich der Verteilung moderner menschlicher Gesichtsmorphologien und zeigen eher Ähnlichkeiten mit einem hypothetischen gemeinsamen Vorfahren von HN + HS als mit dem modellierten gemeinsamen Vorfahren der modernen Menschen.

Da die ursprüngliche mtDNA der HN, wie sie sich bei HD und Sima de los Huesos-Menschen findet, später durch afrikanische mtDNA ersetzt wurde (irgendwann zwischen 460 und 219 TA), könnte diese ursprünglich aus Nordafrika stammen. Die Ähnlichkeit von Irhoud 1 sowohl mit HN wie mit frühen modernen Menschen lässt es möglich erscheinen, dass die Irhoud-Menschen lokale Abkömmlinge einer Population darstellen, von der eine Linie während der grünen Sahara-Phase des MIS 9 aus Afrika auswanderte und in europäische Linien des HN introgredierte und dabei zur Evolution des klassischen HN beitrug (Nat. Comm. 10: 3406).

Kladogramm (nach Schädelform):

- HH + (*H. ergaster* + *H. georgicus*)
- frühe HN + (nahöstliche HN + [süd- + westeurop. HN])
- frühe HS (wie Skhul, Qafzeh)
- San + Khoikhoi

- Mbuti-Pygmäen + Bayaka-Pygmäen (Gabun)
- übrige subsaharische Afrikaner (West-, Zentral-, Ost-, Südafrika)
 - Australier + Papua
 - Nordafrikaner
 - Südeuropäer + Nordeuropäer
 - Südasiaten
 - Südostasiaten
 - Japaner
 - Chinesen
 - Grönland-Inuit + Alaska-Inuit
 - Nordamerikaner

Ursprung der Kronengruppe der modernen Menschen

Im Jahr 2019 war immer noch umstritten, ob die anatomisch modernen Menschen in Süd- oder Ostafrika entstanden waren. Skelettale Reste sprechen für eine Entstehung in Ostafrika, aber in Südafrika leben heutzutage noch Populationen, die die ältesten noch lebenden Abzweigung der HSS-Phylogenie darstellen. Mitogenom-Untersuchungen von heutigen Südafrikanern zeigten eine geographische Isolation von L0d1'2, L0k und L0g KhoeSan-Abkömmlingen südlich des Sambesi.

Die L0-Linie entstand im früheren Makgadikgadi-Okavango-Feuchtland Südafrikas vor ca. 200 TA (Spanne: 240 – 165 TA). Dort blieb die L0-Linie für 70.000 Jahre isoliert, bevor sie sich zwischen 130 und 110 TA nach Nordosten und Südwesten ausbreitete. Erhöhte Feuchtigkeit eröffnete zu jener Zeit grüne Korridore, zuerst nach Nordosten und später nach Südwesten. Feucht-Trocken-Zyklen und eine wahrscheinliche Adaptation an marine Nahrungsquellen ermöglichte den Gruppen, die nach Südwesten gewandert waren, eine Zunahme der Bevölkerungsgröße (viele Fundpunkte an der Südküste), während die nachfolgende Trockenphase im ursprünglichen Verbreitungsgebiet dafür sorgte, dass die Bevölkerungsdichte dort konstant blieb, also nicht weiter zunahm. Die Befunde sprechen für die Entstehung der anatomisch modernen Menschen in Südafrika, wobei sie zunächst lange in ihrer Entstehungsregion verharren bevor es zu Wanderungen in andere Regionen kam, die offenbar klimatisch (durch lokale Klimaveränderungen) getriggert wurden (Nat. 575: 185).

Homo sapiens sapiens:

Ab ca. 195000 +- 5000 J (Äthiopien, Omo I, Omo II), gefolgt von Misliya/Israel (194000 – 177000 J) und Herto-Menschen (160.000 J).

Eine kritische Bewertung im Jahr 2019 ergab (nach www.antropus.de 3/19):

- die ältesten zweifelsfrei als HS anzusprechenden Menschen sind die Herto-Menschen (160 TA)
- genetische Daten sprechen aber für einen früheren Ursprung des HS (200 TA), wozu die 195 TA alten Menschen Omo 1 und 2 passen, wobei es aber umstritten ist, ob es sich wirklich schon um moderne Menschen handelt
- Jebel Irhoud (300 TA) hat einen modernen Gesichtsschädel, aber langgezogenen Hirnschädel

(wie HE), außerdem wurde der Schädel aus tausend Fragmenten virtuell zusammengesetzt; daher bleibt die Einordnung als moderner Mensch strittig

- der moderne Mensch geht wahrscheinlich nicht auf eine einzelne kleine Gründerpopulation zurück, sondern auf die Vermischung mehrerer afrikanischer Stämme, von denen jeder für sich einige moderne Merkmale entwickelt hatte

Die Ursache für die Herausbildung des HSS wurde in starken Klimaveränderungen gesehen, die vor 250000 J begannen und auch Afrika betrafen. Innerhalb eines Jahrhunderts konnte sich das Klima in Afrika massiv ändern, von sehr kalt und trocken zu sehr heiß und feucht, und vice versa. Unter diesen wechselnden Bedingungen kam es für die Vorfahren des HSS nicht darauf an, sich an eine bestimmte Bedingung anzupassen (an welche?), sondern vielmehr, mit raschen Wechseln fertig zu werden (increasing ability to deal with change): erforderlich war eine gesteigerte Plastizität als Antwort auf wechselnde Umweltbedingungen, u.a. die Fähigkeit zur kreativen Lösung neuer Probleme (Sci. 295, 219).

Omo (Kibish) I und II:

Älteste HSS (abgesehen von Jebel Irhoud): Omo I und II aus der Kibish Formation, S-Äthiopien, Kibish Member 1, früher auf 130000 J datiert, nach neuesten Datierungen etwa **195000 +- 5000 J alt**; Nat. 433, 733). Omo I und Omo II gelten nach den neuen Datierungen als gleich alt, auch wenn die Omo-I-Menschen etwas moderner aussehen.

Bereits 195 TA alte Steinspitzen von Omo Kibish zeigen einen hohen Grad an Modernität auf und sprechen damit gegen ein Konzept allmählich zunehmender oder sogar später plötzlich einsetzender Modernisierung beim HSS („these were people just like me“, J. SHEA: Sci. 339: 642, bezogen auf Omo Kibish). Bereits frühe HSS (wie Omo Kibish) oder sogar deren Vorläufer bis 284 TA zurück nutzten in Afrika schon einen so breiten Werkzeugsatz wie später die Menschen des frühen Oberpaläolithikums Europas. Das Problem mit dem „Modernitätsbegriff“ besteht darin, dass dieser in der Regel an spektakulären Funden aus dem europäischen oberen Paläolithikum wie z.B. Werkzeugen aus geschnitzten Knochen, persönlichem Schmuck oder Höhlenmalereien festgemacht wird. Modernere Konzepte gehen daher davon aus, dass symbolisches, künstlerisches oder technisch modernes Verhalten schon viel länger zurückreicht und immer mal wieder vorübergehend – je nach den Lebensumständen und dem jeweiligen Bedarf dafür – aufflackerte. Die frühen *Homo sapiens* hatten offenbar schon das kognitive Niveau der modernen Menschen erreicht. Unterschiede in den Werkzeugsätzen würden demnach nicht auf unterschiedlichen Levels kognitiver Fähigkeiten beruhen, sondern auf abweichenden Umwelthanforderungen und sozialen Bedingungen (Sci. 339: 642).

Omo 1: Hirnvolumen 1435 ccm. Moderne Merkmale: lange, gewölbte Scheitelbeine; kurzes breites Gesicht, hohe Stirn. Oberkiefer mit modernem, U-förmigen Gaumen; Unterkiefer mit Kinn. Zwei erhaltene Zähne ähneln in Form und Größe dem HS.

Omo 2: Hirnvolumen >1400 ccm. Ähnlichkeiten mit Kabwe 1 (Broken Hill, 299 +- 25 TA), aber als moderne Merkmale finden sich die für HS typische Trennung der Augenbrauenbögen und des Überaugendreiecks; Scheitelbeine lang und gewölbt, Schädeldach oben breiter als an der Basis.

Alttertümliche Merkmale: kräftiger gebaut als Omo 1, abweichende Muskelansätze, abgewinkeltes Hinterhauptbein; Stirn fliehend.

Erste HS außerhalb Afrikas: Misliya-Höhle, Israel (Mt. Carmel), 194 – 177 TA

Im Jahr 2018 wurde von einem partiellen linken Oberkiefer aus der Misliya-Höhle berichtet, der zuverlässig auf 194 – 177 TA datiert werden konnte. Abgesehen von einem abgebrochenen mittleren Schneidezahn (nur Wurzel vorhanden) umfasst er die komplette Bezahnung der linken Kieferseite bis einschließlich Weisheitszahn. Er ist unstrittig HS, die Merkmale u.a. der Zähne unterscheiden sich eindeutig von HN und anderen mittelpleistozänen Homininen außerhalb des HS; auch von einer möglicherweise vorhandenen zweiten Menschenlinie neben den HN Eurasiens, deren Existenz für das M-Pleistozän diskutiert wird. Zwar finden sich Einzelmerkmale des/der Misliya-Kiefers/Zähne durchaus auch bei mittelpleistozänen Homininen Europas, Asiens und Afrikas, nicht aber diese Kombination abgeleiteter, HS-typischer Merkmale. Besonders die Kombination aus Schneidezahn- und Eckzahnmerkmalen findet sich nur beim HS.

Die Zähne zeigen starke Ähnlichkeiten mit Jebel Irhoud, aber auch Qafzeh und Skhul, wobei Qafzeh in einem Merkmal (Reduktion des Hypocon) sogar noch weniger fortgeschritten ist.

Die Insertion der Wurzel des Jochbogens liegt ziemlich weit vorn in Höhe des ersten Molaren wie bei modernen HS, aber auch wie bei den Fossilien von Jebel Irhoud und Herto. Die Größe des Kiefers liegt in der Spanne heutiger Menschen (tendenziell kleiner als sonst im M-Pleistozän üblich), die Zahngröße liegt im oberen Bereich des Spektrums heutiger Menschen, Wurzelgröße und -form entsprechen heutigen Menschen. Auch die vordere Lage des Foramen incisivum im Gaumen und die Form des Zahnbogens entspricht dem HS.

Der Kiefer war vergesellschaftet mit voll entwickelten Levallois-Werkzeugen (frühes levantinisches Mousterian, Tabun D), die hier zum ersten Mal außerhalb Afrikas in Zusammenhang mit dem HS gefunden werden, in der Fundregion aber zwischen 250 und 140 TA vorkommen (Lokalitäten: Tabun, Misliya, Hayonium; vor 260 – 190 TA in Tabun in Verbindung mit HN-Knochen), was die hypothetische Option eröffnet, dass der HS noch früher in der Region war und diese Technologie mitbrachte. Ähnliche Technologien finden sich aber zu gleicher Zeit und auch früher in der MSA Afrikas, z.B. Jebel Irhoud in Nordafrika (dort mit HS assoziiert) sowie Gademotta und Kulkuletti in Äthiopien, Kapthurin in Kenia und Kathu Pan in Südafrika. Das Levallois ist eine Technologie, die sowohl vom HS wie vom HN genutzt wurde, also keinesfalls HN-spezifisch, vom HS zum Beispiel in Jebel Irhoud. Die Levallois-Technik (Schildkern-Technik) erfordert abstraktes Denken: erst muss ein Kernstein sorgfältig präpariert werden, von dem durch gezielte Abschlüge dann allseits scharfe Klingen gewonnen werden. Bei Misliya handelt es sich um den ältesten Nachweis der Levallois-Technik beim HS außerhalb von Afrika.

Zwischen 244 und 190 TA gab es in der Region immer wieder klimafreundliche, feuchte Phasen, die die Ausbreitung des HS in diese Region gefördert haben könnten; unterbrochen aber von sehr ariden Bedingungen. Daher geht man *nicht* davon aus, dass die Region kontinuierlich besiedelt war und eine Kontinuität zu den Funden von Qafzeh und Skhul bestehen könnte.

Die Funde eröffnen die Möglichkeit, dass der HS auch schon früher über die Levante hinaus gewandert sein könnte, wozu „alte“ HS-Spuren in HN-Genomen sprechen, die weit vor dem Zeitintervall zwischen 50 und 60 TA introgressiert sein müssen, und die für die Möglichkeit einer Auswanderung von HS aus Afrika schon vor ca. (>) 220 TA sprechen – so jedenfalls genetische Daten aus Hohlenstein-Stadel und Denisova, wobei man diese frühe Introgression von HS-DNA in HN auf 219 bis 460 TA schätzte. So gesehen könnte Misliya bereits eine „spätere“ Auswanderung auf HS-Niveau aus Afrika darstellen, und in früheren feuchten Klimaphasen

könnten schon primitivere Linien des HS aus Afrika nach Westasien eingewandert sein und sich dort mit HN gekreuzt haben. Nachweise für HS in China (Zhiren, Daoxian) datieren aber erst zwischen 130 und 80 TA.

Zhiren: mindestens zwischen 106 und 116 TA alt (Datierung der über den Fossilien liegenden Schicht); Reste von 3 Individuen. Zhiren 2 zeigt Merkmale an den unteren Schneidezähnen, die sonst nur von HS bekannt sind. Zhiren 3 weist eine Mischung aus modernen und archaischen Merkmalen auf, darunter ein modernes Kinn. Möglicherweise der früheste moderne Mensch in Ostasien.

Daoxian: 47 moderne Zähne zwischen 120 und 80 TA

Direkte Vergleiche innerhalb der Region (SW-Asien) sind schwierig, weil mittelpleistozäne Funde dieser Region (Qesem Höhle und Zuttiyeh) eine Mischung aus HN- und HS-Merkmalen zeigen, die eine taxonomische Zuordnung erschweren. Qesem zeigt jedenfalls in der Frontbezahnung deutliche Anklänge an HN. Qesem (einzelne Zähne) und Zuttiyeh (partieller Schädel) werden auf grob 400 TA geschätzt (naA 400 – 200 TA für Qesem, 500 – 200 TA für Zuttiyeh) und zeigen primitive Merkmale, von denen einige später in HN oder HS angetroffen werden (Sci. 359: 456 + 389).

Formal zu Asien gehörig, stellt Israel eigentlich ein Übergangsgebiet und Korridor zwischen Nordostafrika und Westasien dar und verbindet Lebensräume; auch viele afrikanisch-arabische Tiere leben dort oder lebten dort noch vor kurzer Zeit (wie Zebras, Leoparden und Löwen) – quasi als eine Extension des afrikanischen Lebensraumes nach Asien hinein (Nat. 554: 15).

Die Qesem-Höhle enthält die **älteste „Werkzeugschule“**, wo an bestimmten Stellen (um Lagerfeuer/Herde herum) konzentriert Werkzeuge bzw. Kerne gefunden wurden, die darauf hinweisen, dass hier Personen mit sehr unterschiedlicher Geschicklichkeit arbeiteten und offenbar die Herstellung von Werkzeugen übten – manche waren eindeutig Anfänger. Man erkennt sogar verschiedene Stadien des Lernprozesses. Das Material, das in Qesem verarbeitet wurde, stammte aus 5 bis 15 km Entfernung. Eine solche „Schule“ setzte auch Sprache voraus. Eine experimentelle Studie zeigte, dass man selbst einfachere Abschlagstechniken nicht nur durch Imitation erlernen kann.

Außerdem wurde in der Qesem-Höhle schon vor 400 TA ein **„Recycling“ von Werkzeugen** betrieben, indem abgenutzte oder beschädigte Feuerstein-Werkzeuge nicht einfach weggeworfen wurden; sie wurden stattdessen in kleine Schaber und Klingen zerlegt, mit denen dann Fleisch und Pflanzen zerkleinert wurden. Die detaillierte chemische und mikroskopische Analyse der auffällig kleinen Feuersteinklingen führte zu dieser Erkenntnis: sie waren mal Bestandteil größerer Steinwerkzeuge. Dabei scheint es aber keinen Mangel an Rohmaterial (Feuerstein) in der Region gegeben haben; **das Recycling stellte offenbar ein ganz bewusstes Verhalten dar, das nicht aus Not (Feuersteinmangel) geboren war. In anderen Regionen wurden Feuersteinklingen erst ab 130 TA verwendet.** Die Menschen der Qesem-Höhle (400 – 200 TA) waren offenbar sehr fortgeschritten (ausgewogene Ernährung, Feuer zur Nahrungszubereitung, Nutzung von Feuersteinklingen, Recycling). (nach www.antropus.de 5/19).

Herto-Menschen (Sci. 300, 1641; Nat. 423, 742+747+692):

Es gibt ein weites Übergangsfeld von Funden aus Afrika aus dem Zeitraum zwischen 300.000 (naA 280000) und 130.000 Jahren, die den Übergang zum modernen HS (anatomisch moderner *Homo sapiens*) dokumentieren; das Problem war bisher nur, dass die Funde entweder gut datiert, aber schlecht erhalten und in kritischen Merkmalen kaum beurteilbar waren, oder umgekehrt, gut erhalten, aber schlecht datiert. Die ältesten wirklich sicher datierten modernen Menschen im Sinne des HSS stammten daher auch nicht aus Afrika selbst, sondern aus Israel (Qafzeh-Menschen) und waren ca. 115000 Jahre alt; die ältesten modernen HSS aus Afrika waren noch jünger (ca. 100000 J., Klasies). Klarheit schafften nun die Neudatierung der Funde Omo I und Omo II aus Äthiopien (195000 +/- 5000 J) sowie neueste Funde von drei Schädeln (zwei männliche Erwachsene, ein Kind ca. 6-7 Jahre) aus Herto/Äthiopien, die auf 160000 – 154000 J datiert wurden und direkt an der Grenze zum modernen HSS stehen; die Autoren stellten die Herto-Menschen zwar in eine eigene Unterart (*H. s. idaltu*), wobei aber umstritten ist, ob dies notwendig ist. Sie ähneln sehr stark den Qafzeh-Menschen, sind in einigen Punkten aber noch etwas primitiver (weit auseinander liegende Augen!, Schädel stärker gestreckt, Gesicht länger, Überaugenwülste etwas stärker ausgeprägt) und stellen ein Bindeglied zwischen den älteren HS („*Homo rhodesiensis*“) und den Qafzeh-Menschen dar.

Moderne Merkmale: breites Obergesicht, kugelförmiges Cranium, unterbrochene Überaugenwülste, flaches Mittelgesicht; ungewöhnlich das große Hirnvolumen (1450 ccm) des besterhaltenen Schädels; pentagonale Kontur der Hinteransicht des Schädels; mäßig gewölbte Stirn wie frühmoderne Menschen (Qafzeh, Skhul).

Das Volumen des zweiten erwachsenen Schädels war offenbar noch größer, lässt sich aber nicht mehr bestimmen; die 1450 ccm liegen an der oberen Grenze der Volumenspanne des rezenten Menschen. Keine Merkmale verbinden die Herto-Menschen mit HN, und die Herto-Menschen haben abgeleitete Merkmale, die man weder bei HE noch bei früheren afrikanischen HS-Vorläufern (wie Bodo, Saldanha, Kabwe) findet; die Herto-Menschen sind somit über die Formen von Bodo usw. („afrikan. *H. heidelbergensis*“) hinaus entwickelt. Beim metrischen und non-metrischen Vergleich mit rezenten Crania zeigen die Herto-Menschen aber keine spezifischen Affinitäten zu rezenten afrikanischen Crania. Die rezenten Menschen mit Crania, die den Herto-Menschen am meisten ähneln (bezogen auf Gesamtschädelmorphologie, Größe und Robustheit des Gesichtes), finden sich bei einigen australischen und ozeanischen Individuen, die sich aber in anderen Merkmalen auch deutlich von den Herto-Menschen unterscheiden. Es gibt also keine konkreten Affinitäten zwischen den Herto-Menschen und bestimmten rezenten Menschengruppen. Hinsichtlich der supraorbitalen Morphologie, Gestaltung und Robustheit des Hinterhauptknochens unterscheiden sich die Herto-Menschen auch von den Menschen von Klasies und Qafzeh, die bisher als die ältesten modernen HSS galten. Andererseits zeigen ältere afrikanische Funde, die zeitlich intermediär zwischen frühen Formen (wie Bodo und Kabwe = „frühe archaische HS“) und modernen HSS stehen, erhebliche morphologische Diversität; als zeitliche Zwischenformen zwischen den früharchaischen HS (wie Bodo) einerseits und den Herto-Menschen gelten: Ngaloba, Omo 2, Eliye Springs, Jebel Irhoud/Marokko; sie wurden auch als „späte archaische HS“ bezeichnet. Die Herto-Menschen stehen also zwischen den späten archaischen HS einerseits und den modernen HS von Qafzeh, Skhul und Klasies. Die Herto-Crania stehen intermediär in einer Serie afrikanischer Crania, die ein Kontinuum zwischen 600000 und 100000 J belegt; sie stehen an der Grenze der anatomischen Modernität, sind aber noch nicht voll modern. Die Aufstellung einer eigenen Unterart für die Herto-Menschen wird von den Autoren damit begründet, dass sie morphologisch in einigen metrischen und nichtmetrischen Merkmalen etwas außerhalb der Spannbreite des rezenten HS stehen und sich auch von allen anderen fossilen Hominiden unterscheiden. Es wird dabei vermutet, dass „*H. rhodesiensis*“ (Bodo, Kabwe) (=früher archaischer HS) ein Vorläufer der Herto-Menschen (= *H. sapiens idaltu*) ist, während letzterer zum anatomisch modernen HSS führt.

Primitive Merkmale (vorstehende Überaugenwülste; großer Abstand zwischen den Orbitae; Transversalkamm des Hinterhaupts und dessen Knick; nach vorn versetzte Zähne; kurzes Hinterhaupt; stark gewölbter Occipitalknochen; der Occipetalwinkel ist mit 103 Grad spitzer als bei fast allen modernen Menschen, mit einer sehr prominenten, massiven externen Protuberanz = Transversalkamm) verbinden die Herto-Menschen mit älteren afrikanischen Fossilien (z.B. Elandsfontein, Broken Hill, die als *H. rhodesiensis* bzw. *heidelbergensis* bezeichnet werden). Die Craniumlänge (219,5 +- 2 mm: Glabella – Okzipetale – Abstand) ist außergewöhnlich groß, größer als bei den meisten anderen Frühmenschen (einschl. Skhul, Qafzeh) und größer als bei 3000 weltweit gesammelten rezenten Schädeln. Insgesamt gesehen besteht aber die größte Ähnlichkeit mit Jebel Irhoud (Marokko, ca. 300000 J), Qafzeh (ca. 115000 J) und Omo Kibish (s.o.).

Merkmale, die die Herto-Menschen mit den frühmodernen Menschen (z.B. Qafzeh, Skhul) teilen: tief liegende Nase, flaches Gesicht, mäßig aufgewölbte Stirn.

Der Vergleich mit etwa gleich alten afrikanischen Fossilien (wie Ngaloba, Singa, Eliye Springs) deutet auf eine Ära mit starker anatomischer Variation in Afrika, vielleicht eine innerafrikanische Version des Multiregionalismus-Modells, indem sich die moderne Morphologie in verschiedenen Populationen über den Kontinent hinweg allmählich entwickelte (s.o. → Mosaikentwicklung).

Aus der Diagnose der Herto-Menschen: Unterschiede zum modernen HSS: größere kraniofaziale Robustheit, größere antero-posteriore Schädelnlänge, große Distanz Glenoid – Okklusionsebene.

Unterschiede zu *Homo rhodesiensis* (Bodo): größeres Hirnvolumen, vertikalere Stirn, kleineres Gesicht, markantere Mittelgesichtsmorphologie.

Ökologische und verhaltensmäßige Aspekte der Herto-Menschen:

Lebensraum: Rand eines Süßwassersees; Ernährung von Flusspferden, Rindern usw. (entsprechende Werkzeugspuren an Knochen).

Werkzeugkultur: intermediär zwischen Acheulean und mittlerer Steinzeit: dominierend ist die Levallois-Methode; Faustkeile selten und wurden andernorts hergestellt (keine Abschläge aus der Herstellung von Faustkeilen); einige Werkzeuge sind gezähnt und ähneln aurignacischen Formen; viele überarbeitete Werkzeuge. Die Kultur ist reicher als das Acheulean und gilt als finales oder Übergangs-Acheulean (zur MSA), wie sie auch an anderen Stellen in Äthiopien (Garba III) angetroffen wird. Schon vor 280.000 J begannen acheuleanische Kulturen in Äthiopien und Kenia, neue, für die mittlere Steinzeit (MSA) typische Elemente aufzunehmen; die Herto-Kultur zeigt einen noch weiter entwickelten Mix aus acheuleanischen und MSA-Elementen.

Totenkult: alle drei Crania zeigen kulturelle Modifikationen in Form von scharfen Einritzungen, die wohl der Entfernung von Weichgewebe dienten, aber deren Anordnung nicht für Kannibalismus spricht; das kindliche Cranium wurde an den parietalen Oberflächen sowie an der Stelle, an der die Hinterhauptregion abgebrochen ist, geglättet und poliert. Ein ähnlicher Totenkult mit Schnittmarken (der Weichgewebsablösung) vom Cranium, Dekorationen und Polituren findet sich bei einigen Crania aus Neu Guinea. Die ältesten Hinweise auf kulturelle Modifikation der Toten finden sich in Form von Werkzeugmarken im Rahmen von Disartikulationen bei frühen *Homo* aus Sterkfontein. Auch das Bodo-Cranium zeigt Werkzeugspuren der Weichgewebsablösung, nicht aber Dekoration. Die Herto-Menschen modifizierten die Crania der Toten wohl im Rahmen eines Totenkultes oder Bestattungsritus.

Zeitraum nach den Herto-Menschen:

Im letzten Interglazial vor mind. 125000 +- 7000 J war die Küste des Roten Meeres in der Region Eritrea bereits besiedelt (Datierung fossiler Korallenreste aus Schichten, die massenweise Steinwerkzeuge enthalten). Die frühen Menschen bewohnten bereits damals die Küstenzone und nutzten küstennahe marine Nahrungsquellen. Dies ist der älteste Nachweis menschlicher Anpassung an Küstenhabitate (es gibt noch einen Nachweis des archaischen HS von den Küsten Griechenlands, aber das geschätzte Alter von 200.000 J ist nicht gesichert, auch wurden keine Werkzeuge gefunden). Schon unterhalb der datierbaren Schicht (also > 125 +- 7 TA) wurden Steinwerkzeuge aus Obsidian gefunden; es bleibt unklar, wieviel älter diese Artefakte sind. Die Steinwerkzeuge dürften einer Ernährung von Muscheln (z.B. Austern) und Crustaceen sowie großen Landsäugetieren gedient haben. Ungewöhnlich ist das gemeinsame Vorkommen von typischen Steinwerkzeugen der frühen Mittelsteinzeit mit acheulean-typischen Faustkeilen (üblicherweise fehlen Faustkeile in Kulturen mit Steinwerkzeugen vom Typus der frühen Mittelsteinzeit). Da keine Körperfossilien gefunden wurden, ist unklar, ob der moderne HSS oder der späte archaische HS der Urheber der Werkzeuge vom Roten Meer ist.

Es wird vermutet, dass die starke Aridität in Afrika gegen Ende der vorletzten Eiszeit (vor ca. 150000 J.) sowie auf dem Höhepunkt des Interglazials die frühen Menschen veranlasste, die nun instabilen Habitate im Landesinneren zu verlassen und die Küsten zu besiedeln. Die Süßwasservorräte (Seen, Flüsse) Ostafrikas schrumpften. Die großen Landsäuger stellten keine Konkurrenz bezüglich der marinen Nahrungsquellen dar. Diese Veränderungen veranlassten die Menschen, sich an Küstenhabitate zu adaptieren. Es kann dann vermutet werden, dass die Ausbreitung der Menschen über Afrika hinaus (a) entlang der Küsten erfolgte und (b) durch den Konkurrenzkampf der Menschen um die marinen Nahrungsquellen der Küstenhabitate (wahrscheinlich während hyperarider Phasen, als im Landesinnern die Nahrungsquellen schrumpften) initiiert wurde, so dass weitere Küstenhabitate besiedelt wurden, bis schließlich andere Kontinente erreicht wurden; auf dem Maximum der letzten beiden Eiszeiten bestand am Südpol des Roten Meeres eine Landbrücke zwischen Afrika und Arabien. Auch moderne Menschen vor ca. 100-115 TA in Südafrika (Klasies, Herolds Bay) und Neandertaler (Vanguard Höhle, Gibraltar; Moscerini Höhle, Italien, 110000 J) nutzten marine Nahrungsquellen im mittleren Paläolithikum.

Im Jahr 2007 wurde die Besiedlung einer küstennahen Höhle (**Pinnacle Point**, Mossel Bay, südliches Südafrika; mit Blick auf den Indischen Ozean) und die Nutzung mariner Nahrungsquellen (Schalentiere) bereits für ein Alter von **164000 +- 12000 J** nachgewiesen, allerdings ohne menschliche Fossilien, so dass die taxonomische Zuordnung unklar bleibt (Nat. 449, 793 + 805; Sci. 318, 277; Natw. Ru. 2/08, 88). Es fanden sich roter Ocker (Hämatit) in Form abgenutzter Klumpen (bevorzugt wurden tiefrote Ockerklumpen verwendet), Nahrungsreste mariner Schalentiere (Muscheln, Schnecken, Entenmuscheln, darunter ein Exemplar, das auf Walen lebt und von einem gestrandeten Wal abgesammelt worden sein muss) sowie – neben der für die mittlere Steinzeit typischen Levallois-Technik – Mikroklingen (ähnlich späteren Projektilen) mit einer Breite von < 10 mm, wie sie ansonsten erst in wesentlich jüngeren Fundstellen vorkommen (und in späterer Zeit an Wurfaffen montiert wurden). Da sie sich allerdings an der unteren Grenze eines kontinuierlichen Verteilungsspektrums der Klingen finden, bleibt unklar, ob sie gezielt für einen bestimmten Zweck hergestellt wurden; auch fehlt ihnen eine spezifische geometrische Formgebung. Mikroklingen finden sich andernorts in Süd- und Ostafrika erst ab 71000 BP; ihre Nutzung im Zusammenhang mit Wurfgeschossen ist ab 40000 BP in Afrika dokumentiert. Mikroklingen und Ockergebrauch wurden außerdem von Twin Rivers (Tansania)

irgendwann zwischen 141000 und > 400000 J (Datierungsspanne) dokumentiert, **roter Ocker** von der **Kapthurin Formation Kenias** für > **285000 Jahre!**

Ocker könnte durchaus zur besseren Haltbarkeit und Verarbeitbarkeit von Leim (Mastixharz) zur Herstellung zusammengesetzter Werkzeuge verwendet worden sein, also um Steinklingen an Knochen- oder Holzschäfte anzubringen. Dagegen spricht aber die strenge Bevorzugung besonders leuchtkräftigen roten Ockers (die sich auch an anderen, jüngeren Fundstellen findet), denn zur Stabilisierung von Leim wäre der Farbton des Ockers bedeutungslos. Daher wurde der Ocker wohl eher auch zur Körperbemalung oder Färbung/Politur von Werkzeugen benutzt, wobei allerdings die Schutzfunktion des Ockers für die Haut nach heutiger Kenntnis gering ist. Einige Ockerklumpen sollen sogar Einkerbungen ähnlich den jüngeren von Blombos haben, vielleicht zur verbesserten Nutzung, zur Dekoration oder zwecks irgendeiner Kennzeichnung (Nat. 449, 794; steht so konkret *nicht* in der Originalarbeit Nat. 449, 905).

Unabhängig davon beweisen die Funde, dass Indizien für modernes Verhalten (Nutzung mariner Ressourcen [beim HN übrigens vor 110000 J in Italien nachweisbar: Kochen von Schalentieren]; roter Ocker, sei es zu symbolischen und/oder funktionellen Zwecken wie Verbesserung von Leimen; Herstellung von Kleinklingen) schon vor 164000 +/- 12000 Jahren bestanden. **Ältester Nachweis der systematischen Nutzung von Schalentieren** (die Erweiterung des Nahrungsspektrums um Schalentiere stellt die jüngste Ergänzung der menschlichen Ernährung vor Einführung von Haustieren und Kultivierung von Pflanzen dar!)*. Dabei wird die Nutzung mariner Schalentiere mit Noternährung in Hungerszeiten aufgrund der Klimaverschlechterung in Afrika zwischen 195000 und 130000 J (kühler, trockener; MIS6-Periode) in Verbindung gebracht. Marine Schalentiere stellten in dieser Situation eine verlässliche, bei Ebbe einfach erreichbare Nahrungsquelle dar. Komplexes Verhalten entwickelte sich demnach graduell in der mittleren Steinzeit (285000 bis 45000 Jahren) und eben *nicht* „plötzlich“ vor 45000 Jahren.

(* Fischfang scheint sich dagegen – wohl aufgrund des Mangels geeigneter Technologien – relativ spät etabliert zu haben; jedenfalls ergaben Untersuchungen an der Fundstelle Ysterfontein 1 an der Atlantikküste Südwestafrikas im Einklang mit Daten von Fundstellen von den Küsten Südostasiens, dass die Küstenbewohner vor > 50000 J noch keinen routinemäßigen Fischfang betrieben; PNAS 101, 5708. In Osttimor gibt es allerdings umfangreiche Belege für intensiven Fischfang im offenen Meer vor 42000 Jahren: Sci. 334, 1117). Allerdings gibt es inzwischen auch ältere Hinweise auf Fischfang (s.u., → Blombos-Höhle).

Möglicherweise war die menschliche Population in dieser für Südafrika kritischen klimatischen Phase auf die Küstenregionen konzentriert. Das Sammeln von Schalentieren geht oft einher mit einem für Jäger-Sammler-Kulturen typischen kulturellen und sozialen System mit höherer Komplexität und geringerer Mobilität; in einer solchen Situation könnten symbolische Ausdrucksformen eine erhöhte Bedeutung erhalten haben wie z.B. Körperbemalung oder die Färbung anderer organischer Oberflächen. Die Bevorzugung der am stärksten rot leuchtenden Pigmente ist auch typisch für den Zeitraum ab 120000 Jahren, als die Ocker Verwendung drastisch zunahm.

Die Fundstelle Pinnacle Point ist insofern außergewöhnlich, weil küstennahe Höhlen aus diesem Zeitraum entweder während des nachfolgenden Meeresspiegelanstiegs im Eem ausgewaschen wurden oder seit dem letzten Anstieg des Meeresspiegels seit der letzten Eiszeit erodiert wurden; die Höhle konnte sich nur erhalten, weil sich dieses Gebiet seit der damaligen Besiedlung erheblich gehoben hat (Nat. 449, 905). Der weitgehende Verlust potenzieller von frühen HS genutzter Höhlen führt zu einer dramatischen Dokumentationslücke.

Nachdem die Menschen an das Leben in Küstenregionen adaptiert waren (wobei die Nutzung der verlässlich verfügbaren Schalentiere eine entscheidende Rolle gespielt haben dürfte), konnten sie sich über die Küsten Arabiens nach Südasien ausbreiten, evtl. schon während oder kurz nach dem letzten Interglazial. Indonesien konnten sie entlang der Küstenlinien in Zeiten niedriger Meeresspiegel auf dem Landweg erreichen. Die Ausbreitung entlang der Küsten könnte erklären, weshalb die modernen Menschen nicht unverzüglich die archaischen Populationen im Inland ersetzten (z.B. in Indonesien). Unbekannt ist, wann sich die modernen Küstenbewohner erstmals über das offene Meer ausbreiteten; die Besiedlung Australiens spricht dafür, dass dies vor mindestens 50000 J (naA 60000 J). der Fall war. Die Fähigkeit zur Schifffahrt könnte sich entwickelt haben, um bei der Ausbreitung entlang der Küsten Flussmündungen zu überqueren, oder z.B. zur Erschließung küstenfernerer Nahrungsquellen. Südasien wurde auf diese Weise ein wichtiges sekundäres Zentrum für die Ausbreitung des modernen Menschen.

Der Besiedlung von Küstenhabitaten kommt also eine zentrale Rolle in der frühen Entwicklung des HSS zu. Auch in Südafrika wurden an zwei > 100000 J. (Blombos) bzw. 90000 J. (Klasies-Mündung) alten Höhlenlokalitäten direkt an der Küste Skelett- bzw. Kulturreste des HSS entdeckt:

Blombos: perfekte Steinwerkzeuge mit messerscharfen Klingen aus einem besonders harten Stein, der nur aus einer 30 km entfernt liegenden Lokalität gewonnen werden kann; Ahlen zum Durchstechen von Leder als Indizien für die Herstellung von Kleidung, perfekt gearbeitet, von hoher Komplexität; Knochenwerkzeuge als Meißel; Ernährung von Schalentieren und Fischen (große Fischknochen); Fischfang setzt komplexe Zusammenarbeit und Planung voraus, z.B. Köder, Harpunen usw.; Ockerstücke wurden – als sehr wertvolles, rares Material - in speziellen Nischen in der Höhlenwand deponiert und aufgehoben. (Roter Ocker dient auch heute noch bei einigen afrikanischen Völkern zur Körperbemalung bei zeremoniellen Anlässen, also eindeutig symbolischen Handlungen). Ocker wird auch zum Gerben von Häuten oder zum Schutz der eigenen Haut benutzt. Die Kante eines Ockerstückes (aus dem der pulverisierte Ocker hergestellt wurde) ist mit feinen Gravuren, die ein rautenförmiges Muster ergeben, verziert --- erste Indizien für Kunst (s.u.). **Alter: 77000 +- 6000 Jahre. Später wurden 13 weitere Ockerklumpen mit Gravuren gefunden, die (sicher datiert) bis auf 99000 J zurückreichen** (Sci. 323, 569).

Der HSS wusste also schon vor über 160000 J die Ressourcen des Meeres zu nutzen; Meeresressourcen sind verlässlicher. Dies mag erklären, weshalb der HSS die Küstenhabitats bevorzugte, und in dem Maße, wie die Populationsstärke zunahm, breitete sich der HSS entlang der Küsten aus, da ein Küstenabschnitt immer nur eine begrenzte Anzahl von Menschen ernähren konnte. Auf der Küstenroute muss sich der HSS dann bis nach Südostasien/Australien ausgebreitet haben. Der Küstenstreifen bot den Vorteil konstanter Lebensbedingungen, also eine Zone, an die man bereits gewohnt war. Die Welt war für die meisten der frühen HSS wohl nur ein langer Küstenstreifen, und eben diese Situation führte relativ rasch und geradezu zwangsläufig zu einem Auswandern aus Afrika.

60.000 J. alte Werkzeug- und Skelettfunde (aus einem Geröllfeld, das als „Steinbruch“ zur Gewinnung von Rohmaterial für Steinwerkzeuge benutzt wurde) aus Ägypten (Taramsa-Berg) belegen jedoch auch eine Besiedlung des Inlandes zu diesem Zeitpunkt (wie auch der Mungo-Mann in Australien bereits im Inland, allerdings an einem See, lebte; der Mungo-Mann wird allerdings neuerdings nur noch auf 40 +- 2 TA datiert; s.u.). Über Nordostafrika, wahrscheinlich entlang des Nils – der gleichsam eine große, lange Oase darstellte – verlief vielleicht eine zweite Auswanderungsrouten, die in den Nahen Osten und schließlich nach Europa (?) führte (s.u.).

Man geht also heute davon aus, dass es zwei wesentliche Auswanderungsrouten young out of Africa (YOOA) gab: eine entlang der Küsten Afrikas zu den Küsten Südasien und Südostasiens und schließlich nach Australien; eine zweite über die Nilregion in die Levante und von dort aus

dann weiter nach Eurasien (Y-Chromosom-Marker deuten aber darauf, dass die erste Besiedlung des HSS in Europa, die sich heute noch genetisch durchprägt, über den Umweg über Zentralasien erfolgt ist, s.u.).

[Nach Erkenntnissen auf mtDNA-Basis soll eine Reduzierung der Populationsstärke des HSS vor 70000 – 80000 Jahren erfolgt sein; während des „bottleneck“ betrug die Populationsstärke weltweit nur etwa 5000 bis 10000 Individuen. Dies korreliert zeitlich mit der Explosion des Supervulkans Toba auf Sumatra vor 74000 Jahren; diese Explosion war ca. 10000 x stärker als der St. Helens-Ausbruch 1991 (der zu einer weltweiten Temperatursenkung von 0,5 Grad geführt hat). Die Toba-Explosion soll (über die verstärkte Zurückstrahlung des Sonnenlichtes durch vulkanischen Staub und Gase in der Atmosphäre) zu einer weltweiten Senkung der Durchschnittstemperatur um 5 Grad geführt haben; dies bedeutet aber eine Senkung in den mittleren Breiten um ca. 15 Grad. DAWKINS (S. 337) geht von einem 6 Jahre anhaltenden „vulkanischen Winter“ aus, gefolgt von einer tausend Jahre anhaltenden Eiszeit.

Damit wurde aber die Ernährungsgrundlage der Menschen für viele Jahre schwerst beeinträchtigt. Die Toba-Explosion könnte daher die Ursache für den genetischen Bottleneck des Menschen sein: der HSS, der sich zu diesem Zeitpunkt schon über Afrika hinaus in die Levante ausgebreitet hatte, konnte diese Krise nur in tropischen Refugien überleben, von wo er sich dann vor ca. 60000 – 55000 J. erneut ausbreitete; die Levante musste er nach der Toba-Explosion verlassen; hier wanderte jetzt der HN von Norden aus ein, der an kühleres Klima angepasst war, aber aufgrund der plötzlichen Klimaverschlechterung teilweise nach Süden auswich.

Die Toba-Explosion war die letzte Explosion eines Supervulkans in der Geschichte. (Der Yellowstone-Park ist ein weiterer Supervulkan, der in einem 600.000-Jahre-Rhythmus explodiert; da die letzte Explosion bereits 600.000 J. her ist, ist in absehbarer Zeit mit einer neuen Explosion zu rechnen, die weltweite Auswirkungen haben würde, da Magma aus einer Magmakammer von ca. 40 km Durchmesser und 10 km Höhe freigesetzt würde).

Kontra: Nach Untersuchungen am Malawi-See war Ostafrika aber nicht von einer Klimaveränderung infolge des Vulkanausbruchs betroffen, so dass dieser Ausbruch nicht den genetischen Bottleneck erklären kann (PNAS 110: 8025; s.u. → Toba-Irrtum)].

(Des Weiteren wurden Berechnungen angestellt, wie groß die Gruppe des HSS war, die aus Afrika abwanderte und die Gründerpopulation aller Nichtafrikaner darstellt: aufgrund genetischer Veränderungen im Blutfarbstoff errechnete man eine Gründerpopulation von 600 Individuen in 20000 J., also einem Paar in 60 J.; andere Schätzungen auf mtDNS-Basis ergeben immerhin 4000 Individuen innerhalb von 20000 J. als „Flaschenhals“ der auswandernden Population).

Die Toba-Supereruption konnte inzwischen mit der Argon-Methode präzise auf $73,88 \pm 0,32$ TA datiert werden. Sie fällt damit in die Mitte eines kalten Intervalls zwischen den Dansgaard-Oeschger Events 19 und 20. Im Grönlandeis findet sich zu dieser Zeit eine „Sulfatspitze“, gefolgt von um 10 Grad verminderten Oberflächentemperaturen in Grönland für einen Zeitraum von ca. 150 Jahren. Da Asche und Sulfataerosole sowohl auf der Nord- wie Südhalbkugel verbreitet wurden, bietet diese präzise Datierung einen wichtigen Kalibrierungspunkt.

Die Argon-Datierung erfolgte an Material aus dem Lenggong Valley in Malaysia (350 km vom Eruptionsort entfernt), ganz in der Nähe einer Fundstelle von Steinwerkzeugen, die unter einer Ascheschicht begraben waren und von denen angenommen wird, dass diese vom HSS stammen könnten („has been suggested“) (PNAS 109: 18684).

„Der Toba-Irrtum“

Der Toba-Ausbruch (vor 73800 +/- 320 Jahren) hatte weit weniger gravierende Folgen für die Menschheit als bisher angenommen. Der Toba-Ausbruch war, gemessen an der ausgeworfenen Masse, zwar 100 x schwerer als der Pinatubo-Ausbruch (1991). Von letzterem hatte man dann die Menge der ausgestoßenen Schwefelgase (Schwefeldioxid) hochgerechnet (x 100) und daraus eine

weltweite Temperaturabnahme von 8 bis 17 Grad für die ersten 6 Jahre nach dem Ausbruch und einen 1000 Jahre anhaltenden eiszeitlichen Kälteschub kalkuliert, mit dramatischen Auswirkungen auf die Menschheit („nahe am Aussterben“) und einem genetischen Bottleneck. Die Toba-Asche (Tephra) lagerte sich in Indien etwa 5 cm dick ab, ist aber auch in Ostafrika noch nachweisbar.

Tatsächlich wurden aber nur sechsmal so viel Schwefelgase ausgestoßen wie vom Pinatubo, was für eine Temperatursenkung von höchstens 1,5 Grad reichte, in Einklang mit Bohrproben aus dem Malawi-See. Die siliziumreiche Lava, die der Toba ausspie, setzte viel weniger Schwefel frei als die Lava des Pinatubo. Der S-Ausstoß dürfte nur wenig über demjenigen des Tambora-Ausbruchs (1815) gelegen haben, der den Menschen der Nordhalbkugel im Folgejahr ein „Jahr ohne Sommer“ bescherte, u.a. mit Missernten.

Signifikante Auswirkungen auf die Vegetation in Ostafrika lassen sich in den Bohrproben aus dem Malawi-See nicht nachweisen, dessen Sedimente eine sehr gute zeitliche Auflösung bieten, weder auf der Basis der Phytolithe noch der Holzkohlepartikel (ein Indiz für Buschfeuer und damit für trockenes Klima). Selbst temperaturempfindliche Algen und andere Wasserorganismen zeigen in den Bohrproben des Malawi-Sees keine Auffälligkeiten. Die Befunde zeigen lediglich eine kurze zweijährige Dürreperiode und ein Schrumpfen der Bergbambus-Bestände im Hochland im Norden des Sees. Tiefer gelegenes Grasland mit kleinen Baumgruppen blieb weitgehend intakt, und die Menschen und Tiere im Flachland dürften weiterhin genügend Nahrung gefunden haben. Lediglich der Bergwald im Norden des Sees hatte stärker gelitten. An zwei niederschlagsarme Jahre (dadurch viel Totholz, das sich durch Blitze entzündete und Holzkohle lieferte) folgten dann zwei oder drei regenreiche Jahre. Von einem vulkanischen Winter kann keine Rede sein.

Die Bohrkernbefunde stehen auch im Einklang mit den Werkzeugfunden aus dem Jerreru-Tal in Indien, wo sich ober- und unterhalb der Toba-Tuffschicht nahezu identische Steinwerkzeuge fanden, die für eine Kontinuität der Besiedlung sprechen.

Das Problem der effektiven Populationsgröße und des genetischen Flaschenhalses, das gern auf den Toba-Ausbruch bezogen wird, erklärt sich aus dem Missverständnis, dass die genetisch effektive Populationsgröße unter realen Bedingungen weniger als ein Zehntel der Kopfzahl beträgt. Für die MSA kalkuliert man die effektive Populationsgröße in Afrika auf 10000 bis 34000 Individuen, was mit dem Faktor 10 bis 15 zu multiplizieren ist, um die Bevölkerungszahl zu erhalten. Zur Zeit des Toba-Ausbruchs (gegen Ende der MSA in Afrika) dürften mindestens 500.000 Menschen in Afrika gelebt haben – es gab also keinen Flaschenhals als Folge des Toba-Ausbruchs. Die außerafrikanischen Menschen haben zwar 20 % weniger Allele als die subsaharischen Menschen (was als genetischer Flaschenhals interpretiert werden kann), was aber dem Gründer-Effekt auswandernder Populationen anzulasten ist, u.a. auch durch Verlust genetischer Vielfalt in der Auswandererpopulation durch Todesfälle infolge unbekannter Infektionskrankheiten oder gefährlicher Tiere (BdW 6/18: 44).

Anstelle der Toba-Explosion könnten aber auch die drastischen klimatischen Verhältnisse im tropischen Afrika im frühen Oberpleistozän eine Rolle bei der regionalen Verteilung des modernen Menschen und seiner Expansion aus Afrika gespielt haben: zwischen 135000 und 75000 J kam es mehrfach zu Phasen extremer Trockenheit im tropischen Afrika (viel trockener als während des LGM!), das Wasservolumen des Malawisees war in diesen Phasen um > 95 % reduziert, der See war nur 125 m (statt heutzutage 706 m) tief, schwache Pollenproduktion deutet auf geringe Vegetation, semiaride Verhältnisse mit < 400 mm Niederschlag p.a. Seit 70000 Jahren nahm dann die Feuchtigkeit wieder deutlich zu, die Verhältnisse wurden wieder stabiler.

Die deutlich feuchteren Verhältnisse ab 70000 J könnten die Expansion und Migration früher HSS-Populationen stimuliert haben (PNAS 104, 16416 + 16422).

MAREAN (Spektr. Wiss. 12/2010, 58) sieht den genetischen Bottleneck des HSS ebenfalls nicht im Zusammenhang mit der Toba-Explosion, sondern viel früher im MIS-Stadium 6 – irgendwann zwischen 195000 und 123000 Jahren. In der Kaltzeit herrschte in Afrika trockenes, kühles Klima, Wüsten waren weiter ausgebreitet, weite Landstriche für Menschen unbewohnbar, das vom Menschen benötigte Gras- und Buschland verschwand.

Die genetisch effektive Population dürfte von > 10000 Individuen auf wenige hundert geschrumpft sein – der HS stand kurz vor dem Aussterben. Alle modernen Menschen stammen nach genetischen Studien von einer sehr kleinen Bevölkerungsgruppe ab, die irgendwo in Afrika die Kältephase überlebte, wobei es bisher unklar ist, in welcher Region Afrikas dies erfolgte. Ein möglicher Kandidat ist die afrikanische Südküste; hier fanden sich über das ganze Jahr hinweg reichlich essbare Pflanzen (z.B. Knollen, Zwiebeln der Fynbos-Vegetation, die auch einer geringeren Nahrungskonkurrenz durch Tiere unterlagen als oberirdische Pflanzenteile wie z.B. Samen; außerdem enthalten diese unterirdischen Pflanzenteile hochkonzentriert Kohlenhydrate), großer Artenreichtum (der Tafelberg weist heutzutage mehr Pflanzenarten auf als die Britischen Inseln!). Die kalten, nährstoffreichen Strömungen stellen die Grundlage für eine große Menge an Schalentieren wie Muscheln, Schnecken, Krebse (Proteine!), die in der Gezeitenzone Muschelbänke, Schneckenkolonien usw. gedeihen ließen. In kühlen Klimaphasen gedieh diese Küstenfauna sogar noch besser. Die Funde von Pinnacle Point belegen, dass diese marinen Ressourcen auch tatsächlich schon vor 164000 Jahren von den Menschen genutzt wurden, gelegentlich wurden sogar größere Meeressäuger wie Robben oder gar Wale verspeist. Vor 110000 Jahren kamen Napfschnecken, Sandmuscheln und weitere Taxa hinzu. Um allerdings an die Schalentiere an der brandungsreichen Felsenküste heranzukommen, bedurfte es gewisser Planungen wie z.B. Ausrichtung der Sammelaktivitäten nach einem Mondkalender. Auch der Umstand, dass die Höhle vor 164000 J zwei bis fünf km von der Küste entfernt lag, dürfte genaue Planungen der Sammelzüge erforderlich gemacht haben. Auch die Mikroklingen werden als Indizien für erhebliches technologisches Können (zusammengesetzte Werkzeuge: Befestigung der Klingen an Holzschäften) interpretiert. Die Klingen sind aus feinkörnigem Kieselkonglomerat (Kieselkruste, Silcrete) gefertigt, das erhitzt wurde, um es besser zu bearbeiten – eine Technik, die sich dann erst wieder vor 20000 Jahren im Solutreen findet und auch in modernen Zeiten noch von Ureinwohnern Nordamerikas und Australiens praktiziert wurde. Vor 72000 Jahren war diese Technik in Pinnacle Point fest etabliert, Belege für diese Technik reichen aber bis 164000 J hinab. Der Prozess war kompliziert: es musste eine Sandgrube gebaut werden, um das Kieselkonglomerat abzuschirmen; die Erhitzung auf 350 Grad musste langsam erfolgen, die Temperatur einige Zeit gehalten werden, danach langsames Abkühlen.

Verwendung roten Ockers deutet auf symbolische Handlungen (wobei die rote Farbe möglicherweise durch Erhitzung der üblicherweise gelben Ockerstücke erzielt wurde). In 110000 J alten Ablagerungen der Pinnacle-Point-Höhle finden sich Schalen von Muscheln und Schnecken, die nicht in der Küstenregion, sondern im tiefen Meer lebten. Sie können nicht als Nahrungsgrundlage gedient haben, denn die Weichteile sind längst verwest, wenn solche Schalen an die Küste angespült werden. Sie wurden wohl nur wegen ihrer Schönheit gesammelt.

Die Verhältnisse an der Küste Südafrikas – reiche lokale Verfügbarkeit von Meeresfrüchten, Knollen und Wurzeln der Fynbos-Zone – boten den Vorteil, dass die Menschen nicht mehr ständig nomadisch leben mussten. Sie konnten mehr Kinder bekommen, die Gruppengröße nahm zu; dies könnte symbolisches Verhalten und komplexere Technologien gefördert haben. Je nach

Meeresspiegelstand lag die Höhle Pinnacle Point zeitweise aber bis zu 95 km landeinwärts, in Warmzeiten dagegen nahe am Meer. Je nach Klima wurden also unterschiedliche Standorte besiedelt, die Höhle Pinnacle Point wurde nur mit Unterbrechungen genutzt.

Allerdings ist es bisher eine reine Hypothese, dass HS nur an der südafrikanischen Küste (also *nur* dort!) die Klimakrise des MIS 6 überlebt haben könnte und diese HS-Population zur Ausgangspopulation aller modernen Menschen wurde. Nicht auszuschließen ist, dass mehrere isolierte Gruppen die harten Zeiten überstanden – wobei allerdings aber auch in diesem Fall die modernen Menschen nur auf eine einzige dieser Populationen zurückgehen sollen (Spektr. Wiss., 12/2010, 58). *Anmerkung:* Diese Schlussfolgerung muss inzwischen als überholt angesehen werden, da sich basale, noch heute lebende afrikanische Linien schon früher abtrennten.

MAREAN entwickelte diese Hypothese dann weiter, um eine Erklärung für die Überlegenheit und schnelle nahezu globale Verbreitung des HS zu liefern. Dabei spielen zwei Aspekte eine Rolle: die Entstehung des hyperprosozialen Verhaltens (bzw. die Herausselektion der genetischen Basis dieses Verhaltens) und die (ab 71000 J) nachweisbare Entwicklung der Mikropoints, zunächst für Projektilwaffen vermutlich in Form von Speerschleudern, später in Verbindung mit Pfeil und Bogen (Spektr. Wiss. 6/2016: 48).

Als hyperprosoziales Verhalten bezeichnet man ein spezielles genetisch basiertes Sozialverhalten: die Bereitschaft zur Kooperation mit Personen, mit denen man nicht verwandt ist, d.h. hochkomplexe koordinierte Handlungen selbst mit völlig Fremden. So wäre es bspw. unmöglich, 100 Schimpansen wie Passagiere in einem Flugzeug zu transportieren – sie würden sich die ganze Zeit bekämpfen. Koordiniertes gemeinsames Handeln findet sich von wenigen speziellen Ausnahmen abgesehen nur beim Menschen. (Inzwischen gibt es aus Beobachtungen an zwei sich im Sozialverhalten stark unterscheidenden Pavianpopulationen Hinweise darauf, dass Unterschiede im Sozialverhalten durch Neurotransmitter wie Dopamin gesteuert zu sein scheinen. So könnte für das Überleben vorteilhaftes Sozialverhalten den damit assoziierten Dopaminspiegel unter Selektionsdruck gesetzt haben; vgl. PNAS 113: 6178).

Gene für dieses Verhalten konnten sich im Kontext von Gruppenkonflikten schnell ausbreiten: Kommt es zu Konflikten mit fremden Gruppen, ist jene Gruppe von Vorteil, die ein besseres kooperatives Verhalten zeigt. Die entsprechenden Gene haben also mehr Chancen, in die nächste Generation übertragen zu werden. So kann sich prosoziales Verhalten rasch vor allem in kleinen Populationen durchsetzen, weil es Selektionsvorteile (Überlebensvorteile) bei Gruppenkonflikten mit fremden Gruppen bringt.

Die umherziehende Lebensweise der HS-Clans in Afrika mit den locker verstreuten, knappen, sporadisch vorhandenen, unregelmäßigen, kaum vorhersehbaren Nahrungsressourcen bot wenig Anlass zu Konflikten zwischen Gruppen – und damit aber auch wenig Anlass zu ausgeprägter gruppeninterner Kooperation im Sinne von Hyperprosozialität. Auch moderne Jäger/Sammler Afrikas kümmerten sich kaum um Grenzverteidigungen ihres Gebietes, mit Ausnahme von Küstenabschnitten mit reichen Muschelbänken. Auch in historischen Zeiten führten Jäger/Sammler, die von lokal begrenzten marinen Ressourcen lebten, mehr Kriege gegen andere Gruppen (z.B. an der Pazifikküste Nordamerikas).

Die Nutzung von Meeresfrüchten setzte in Südafrika schon vor ca. 160000 Jahren ein. Grund könnte eine Klimaabkühlung sein, die vor 195000 Jahren begann (bis vor 125000 Jahren) und die Ernährungslage im Inneren Afrikas verschlechterte. Küstenabschnitte mit ihren Muschelbänken boten reiche Refugien: in nur einer Stunde lässt sich Nahrung mit 4500 Kilokalorien gewinnen.

Der Kampf um Territorien mit besonders günstig gelegenen Muschelbänken könnte die Selektion hyperprosozialen Verhaltens ausgelöst haben.

Dies allein reichte für den Siegeszug des HS aber nicht aus; hierfür bedurfte es einer neuen Technologie. Angefangen mit immer perfekteren hölzernen Wurfspeeren, schließlich mit aufgesetzter Steinspitze (dadurch stark erhöhte Durchschlagskraft), gefolgt von der Erfindung der Speerschleuder, wodurch der Speer doppelt so weit fliegen konnte; schließlich Pfeil und Bogen.

Da eine messerscharfe Steinspitze eine schwere Wunde reißt (während ein von einem angespitzten Holzspeer getroffenes Tier nur langsam verblutet), sank so auch das Risiko für die Jäger. Schon vor 500.000 Jahren wurden kleine scharfe Steinspitzen in Südafrika (Kathu Pan 1) wohl an Speere fixiert; konkretere Hinweise auf Wurfspeere mit Steinspitzen finden sich sowohl beim HS wie beim HN ab 200.000 Jahren. Aber diese Speere konnten noch nicht weit geschleudert werden – eine echte Fernwaffentechnologie (wie Speerschleudern) wurde erst mit den Mikrolithen möglich (das sind wenige Zentimeter lange Steinspitzen und –klingen; ab 71000 Jahre, älteste: Pinnacle Point). Durch Erhitzen erhalten die brüchigen Kieselkonglomerate glasartige Konsistenz und sind dann präziser zu bearbeiten. Dies ermöglichte erst die Mikropoint-Technologie.

Dabei könnte die Entwicklung der Mikropoints und Speerschleudern abermals durch einen Klimawandel ausgelöst worden sein. Der Meeresspiegel sank im Rahmen einer Vereisungsphase vor 74000 Jahren, es entstanden in Südafrika ausgedehnte Küstenebenen mit wandernden Tierherden, die saisonalen Futterangeboten folgten. Mit den neuen und leichten Waffen könnten die Menschen diese Herden bejagt haben. Welche Distanzwaffen tatsächlich benutzt wurden, um die Mikrolithe einzusetzen, ist nicht sicher bekannt. Es ist nur eine Vermutung, dass Speerschleudern (da technisch einfacher) der Nutzung von Pfeil und Bogen zeitlich vorausgingen. Vielleicht wurde auch schon Gift benutzt (was das Risiko für die Jäger weiter verringerte).

Die Kombination aus leichten Projektilwaffen und hyperprosozialem Verhalten sicherte dem HS eine enorme Überlegenheit und könnte auch erklären, weshalb die Population nicht erneut einbrach, als sich vor 74000 – 60000 Jahren das Klima in Afrika stark abkühlte und weite Bereiche Afrikas unbewohnbar wurden. In Südafrika breitete sich der HS trotz dieser schwierigen Bedingungen weiter aus. Umweltkrisen wurden jetzt mit prosozialem Verhalten und angepassten Technologien gemeistert, und damit waren auch die Grundlagen für eine erfolgreiche Besiedlung anderer Kontinente geschaffen (Spektr. Wiss. 6/2016: 48).

Synchronisierung der Hirnaktivität

Experimente mit Puzzlespielen zeigten, dass Zusammenarbeit die Hirnaktivität kooperierender Probanden im präfrontalen Cortex synchronisiert. Lösen zwei Personen dasselbe Puzzle separat, tritt keine Synchronisierung ein. Erst die Fähigkeit der Kooperation ermöglichte die gemeinsame Lösung komplexer Aufgaben, z.B. bei der Jagd von Großwild (DAZ 158: 3538).

Ontogenie des frühen modernen HSS

Ein ca. 280000 Jahre alter Unterkiefer eines juvenilen frühen *Homo sapiens* aus Marokko (Jebel Irhoud 3; 9 Jahre alt) zeigt eine Zahnentwicklung auf dem Niveau moderner europäischer Kinder gleichen Alters (Synchrotron-Mikrotomographie); dabei war die Kronenbildungszeit der bleibenden Zähne sogar länger als im Mittel bei modernen Menschen, die Wurzelbildung dagegen beschleunigt. Es handelt sich um den bisher ältesten *Homo* mit einer Gebissentwicklung (Durchbruchzeit, Dauer der Kronenbildung usw.), die dem modernen HSS näher steht als frühen *Homo*. Dies deutet darauf, dass korrespondierende biologische und kulturelle Veränderungen erst relativ spät in der Entwicklung des Menschen auftraten (PNAS 104, 6128).

Das Alter zum Zeitpunkt des Durchbruchs des ersten Molaren konnte zwar nicht ermittelt werden, dürfte aber aufgrund des ansonsten modernen Zeitablaufs der Gebissentwicklung dem modernen HSS entsprochen haben. Der Molarendurchbruch ist der am engsten mit der körperlichen Entwicklung korrelierte Indikator; selbst die Größen- und Gewichtszunahme des Menschen in letzter Zeit aufgrund verbesserter Lebensbedingungen hatte kaum einen Einfluss auf den Zeitpunkt des Zahndurchbruchs.

Bislang gab es nur wenige Fixpunkte, die die Länge der Kindheit abschätzen ließen. Der 1,6 MA alte **Junge von Nariokotome** (KNM-WT 15000) war nach dem Stadium der Schmelz- und Wurzelbildung 8 bis 9 Jahre alt, nach den skelettalen Indikatoren aber fast 13 Jahre, möglicherweise noch älter. Zahn- und Skelettalter weisen hier noch eine große Diskrepanz auf. Er war also weiter (d.h. schneller) entwickelt, als es seinem Zahnalter entspricht, wohl aufgrund schnelleren Wachstums; die Kindheit war also verkürzt. Das langsamere Wachstum von Kindern (wie beim HSS) reduziert den Energiebedarf für die Aufzucht der Kinder und ermöglicht es daher den Eltern, gleichzeitig mehrere Kinder großzuziehen. Hätten Menschen dieselben Wachstumsraten wie Schimpansen, müssten moderne Jäger-Sammler-Frauen ca. 1300 bis 1500 kcal/Tag mehr an Nahrungsenergie beschaffen, um ihren Nachwuchs großzuziehen. Offenbar wuchs der Junge von Nariokotome also schneller, die Wachstumskurve ähnelte eher einem Schimpansen. Man schätzt das Alter beim Durchbruch des 1., 2. und 3. Molaren bei HE auf 4 ½, 9 und 14,5 Jahre, die Lebenserwartung könnte ca. 15 Jahre mehr betragen haben als bei Schimpansen.

Für die frühen Menschen von **Atapuerca** (0,8 MA) soll es Hinweise auf eine verlängerte Kindheit geben, diese Annahmen sind aber bisher nicht durch detaillierte Zahnuntersuchungen objektiviert.

Zahnentwicklung von **HN**: s.o.

Jebel Irhoud 3: Der etwa 280000 J alte Unterkiefer wurde zunächst in Zusammenhang mit Neandertalern gebracht, erst neuere Untersuchungen zeigten eine Reihe von Synapomorphien mit dem *Homo sapiens sensu strictu*. Weitere Funde von fünf Individuen aus Jebel Irhoud bestätigten dann den Status als frühe moderne HS. Zum Todeszeitpunkt war der erste Molar durchgebrochen, die seitlichen Schneidezähne im Durchbruch, der Eckzahn noch nicht im Durchbruch.

Die Dauer der Schmelzbildung lässt sich aus der Zählung periodischer Linien (Retzius-Streifen intern, Perikymatien extern), multipliziert mit ihrer jeweiligen Bildungsdauer, berechnen (die Bildungsdauer ergibt sich aus den täglich gebildeten Querstreifen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Retzius-Streifen). Die Periodizität dieser Linien lag bei Jebel Irhoud 3 bei 10 Tagen (der höchste Wert bisher bei einem fossilen Homininen), was mit der großen Körper- und/oder Zahngröße zusammenhängen könnte. Bei modernen Menschen beträgt der Mittelwert 8 Tage (Spanne: 6 – 12).

Die Anzahl der Perikymatien war höher als im Mittelwert bei ostafrikanischen frühen Homo, südafrikanischen HS der mittleren Steinzeit, HN und zwei modernen Populationen, aber im Rahmen der modernen europäischen Bevölkerung. Die längere Kronenbildungszeit in Irhoud 3 könnte mit der größeren Zahngröße zusammenhängen (Eckzähne größer als die Mittelwerte von HN, *H. antecessor*, frühe und moderne HS); da die Sekretionsraten bei Affen und Menschen relativ konstant sind, ist es nicht unerwartet, dass die Ausbildung größerer Zahnkronen entsprechend länger dauert. Aber auch heutzutage bestehen bzgl. der Kronenbildungszeit regionale Unterschiede; bei modernen Japanern dauert die Kronenbildung sogar noch länger als bei Irhoud 3. Bei *H. antecessor*, *H. heidelbergensis* und HN bildeten sich die Frontzähne schneller als bei modernen Menschen, bei HN ist dies auch für die Molaren nachgewiesen (s.o.), bei Irhoud 3 – wohl wegen der größeren Endgröße der Zähne – aber langsamer.

Aus diesem Grund ist auch das Alter beim Zahnbruch, besonders der Molaren, ein wesentlich robusterer Marker für die „Lebensgeschichte“ (life history) als die Dauer der Zahnkronenbildung selbst. Für Jebel Irhoud 3 konnte dieser Zeitpunkt zwar nicht berechnet werden, der Zeitpunkt des Durchbruchs der unteren Schneidezähne entsprach aber modernen europäischen HSS. Die Mineralisierung der Weisheitszähne hatte noch nicht begonnen (im Gegensatz zu modernen Afrikanern gleichen Alters, allerdings bei großer Variabilität).

Die verlangsamte Entwicklung, wie sie Jebel Irhoud 3 erstmals (deutlich) gezeigt, ist ein Indikator für soziale, biologische und kulturelle Veränderungen, die notwendig sind, um über einen langen Zeitraum ein Kind großzuziehen, und bietet gleichzeitig eine länger anhaltende Gelegenheit für soziales Lernen in der frühen Kindheit (PNAS 104, 6128 + 6093).

Die Verlangsamung der Lebenshistorie des HSS findet sich auch in molekularen Uhren, da letztere von der Generationsdauer beeinflusst werden; die molekulare Uhr des Menschen ist im Vergleich zu anderen Hominoiden verlangsamt. Da die Anzahl der fixierten Unterschiede (an Nucleotidsubstitutionen) zwischen Schimpansen und Menschen sehr gering ist, spricht dies dafür, dass die Verlängerung der Generationsdauer erst vor relativ kurzer Zeit in der Evolution des Menschen erfolgte. Bei Schimpansen erfolgte die molekulare Evolution langsamer als bei Gorilla und Orang-Utans (PNAS 103, 1370).

Entwicklung des HSS innerhalb Afrikas (Spektr. Wiss., 7/2008, 14):

Nach neuesten genetischen Daten (mt-DNS-Studien an Afrikanern) lebte die Urmutter aller modernen Menschen vor ca. 200.000 J in Ostafrika. Vor der Ausbreitung des HSS OOA war *Homo sapiens* jedoch über 100.000 J lang in zwei geographisch getrennte Populationen aufgeteilt. Ursache für die Separation sollen schwierige Umweltbedingungen gewesen sein wie die Serie schwerer Dürren in Ostafrika zwischen 135000 und 90000 J, die die Menschen aus ihrer Urheimat vertrieb; eine Teilpopulation wanderte nach Südafrika, die andere nach Westen. Die Aufspaltung der beiden Linien erfolgte vor ca. 150000 J; erst vor 40000 J vermischten sich die beiden Zweige wieder. Dabei durchlief die gesamte menschliche Population vor 70000 J einen genetischen Bottleneck; die Zahl der *Homo sapiens* war auf weniger als 2000 Individuen geschrumpft. Erst nach Verbesserung der klimatischen Bedingungen breitete sich der HS über ganz Afrika und dann schließlich über Afrika hinaus aus.

Frühe moderne Menschen wiesen eine besonders große Variabilität der Schädelformen auf, ähneln dem rezenten Menschen aber mehr als dem HN oder anderen archaischen Menschen. Schon vor der Auswanderung des HSS aus Afrika hatte sich dieser dort in räumlich getrennte Fraktionen aufgespalten. Die Besiedlung Eurasiens erfolgte durch verschiedene Populationen in mehreren Migrationswellen (Spektr. Wiss. 5/09, 12).

Hinweise und Beweise für das (klassische) OOA-Modell (Out of Africa) des HSS:

Studien über den letzten gemeinsamen Vorfahren aller heutigen Menschen (incl. Afrikaner) auf Basis des gesamten mtDNA-Genoms (16500 Basen) ergaben:

- die afrikan. Stämme zeigen erwartungsgemäß die höchste Diversität
- der letzte gemeinsame Vorfahr aller heutigen Menschen lebte vor 143000 +/- 18000 J (d.h. 161-125000 J);
- die nicht-afrikan. Stämme trennten sich vor ca. 121000 J. von den Afrikanern.

Nucleäre Daten (Alu-Locus) sprechen für eine Trennung zwischen Afrikanern und Nichtafrikanern vor 141000 J. Populationen in Australien und Neu-Guinea stehen dabei den afrikanischen am nächsten, so dass offenbar die ersten HSS „out of Africa“ nach Südostasien wanderten (was auch klimatisch naheliegender ist).

Frühere Schätzungen zum letzten gemeinsamen Vorfahren aller heutigen Menschen:

- Proteinpolymorphismus (1974): 117000 J
- Teilsequenzen der mtDNA (1991): 200000 – 130000 J
- Teilsequenzen der mtDNA (1993): 256000 – 126000 J
- Teilsequenzen der mtDNA (1993): 160000 J
- gesamte mtDNA (1995): 161000 – 125000 J
- Kern-DNS, 30 Mikrosatellitensequenzen (1995): 112000 J.
- Y-Chromosom (1995): 188000 J.

Chromosomale DNS, Chromosom 12, CD-4-Locus: hohe Polymorphie im subsaharischen Afrika, niedrige Polymorphie in NE-Afrika; keine Polymorphie außerhalb Afrikas: spricht für eine Auswanderung (Flaschenhals der Auswanderer) vor max. 100000 J. (oder weniger); sehr starkes Argument gegen die multizentrischen Theorien zur Entwicklung des rez. HSS.

Die Mehrzahl der molekularen Daten konvergiert zu ca. 130000 J. als letztem gemeinsamen Vorfahren aller heutigen Menschen.

Noch im Jahre 2001 bestand aber eine erhebliche Diskrepanz insofern, dass der mtDNA zufolge die gemeinsame Urmutter aller Menschen vor 143000 J, der gemeinsame Urvater aufgrund von Y-Polymorphismen aber erst vor 59000 J. in Afrika lebte. Diese Diskrepanz kann nur damit erklärt werden, dass die Evolutionsgeschichte einzelner Teile des menschlichen Erbgutes unterschiedlich verlaufen ist. Die Datierung mit Y-Polymorphismen ist besonders kritisch zu bewerten, seit festgestellt wurde, dass Gorillas eine geringere Diversität im Y-Chromosom als HSS haben (trotz viel größerer Diversität bzgl. mtDNA und nucleärer DNS); dies resultiert aus dem Fortpflanzungsverhalten mit Haremstrukturen, dass ein Männchen sein Y-Chromosom an zahlreiche Nachkommen weitergibt, also nur ein relativ kleiner Anteil der männlichen Population genetisch aktiv ist. Die mtDNA ist dagegen für Datierungszwecke viel zuverlässiger!

Inzwischen wurde aber festgestellt, dass das Y-Chromosom der heute lebenden Männer einen viel früheren Ursprung hat als bisher angenommen (bisher: Most recent common ancestor des Y-Chromosoms: 60 – 140 TA). So entdeckte man bei einem Afroamerikaner ein stark abweichendes Y-Chromosom, und man fand dann 11 Männer in einem Dorf in Kamerun vom Stamm der Mbo, die ebenfalls über dieses Y-Chromosom verfügen (von 6000 untersuchten Afrikanern). Frequenz dieses Y-Chromosoms in Subsahara-Afrika: 0,19 %.

Der MRCA des Y-Chromosoms der modernen Menschen muss demnach schon vor 338 TA (95 % KI: 237 – 581 TA) gelebt haben. Da HSS aber erst vor ca. 195 TA in Afrika erschien (frühmoderne HS dagegen vor mindestens 280 TA: Jebel Irhoud), spricht das „alte“ Y-Chromosom für eine spätere Vermischung des HSS mit einer älteren Menschenart (Introgression). In diesem Kontext ist interessant, dass die Fundstelle von Iwo Eleru (13 TA) in Nigeria, ein moderner HSS mit archaischen Merkmalen und ein weiteres Indiz für eine Vermischung moderner HSS mit archaischen Menschen in Afrika, nur ca. 800 km von den Mbo Kameruns entfernt liegt (Am J Hum Genet. 92: 454).

Wesentlich ist, dass umfangreiche genetische Untersuchungen zur (extrem geringen) Diversität der DNS des rez. Menschen (auch im Vergleich zur Diversität bei den Menschenaffen und ihren Subspezies) inzwischen klarstellen, dass die extreme genetische Uniformität des rezenten HSS nur damit erklärt werden kann, dass die Art insgesamt (und nicht nur die Auswandererpopulation) innerhalb der letzten 200000 Jahre (oder weniger) einen genetischen Flaschenhals durchlaufen ist. Der genetische Flaschenhals muss in einer größeren, genetisch diverseren Population eingetreten sein und diese zu einer viel kleineren, homogeneren Populationen reduziert haben; die Ursachen sind unbekannt (Artbildungsereignis, d.h. Fortpflanzungsbarriere?, Krankheiten, Klima-, Habitatwechsel?); die überlebende Population expandierte wieder relativ schnell, hatte aber nicht mehr die hohe genetische Diversität der Gründerpopulation vor dem Flaschenhals. Studien an einem 10000-BP-Segment nichtkodierender (und damit konstant mutierender, nicht der Selektion unterliegender) nucleärer DNS des X-Chromosoms deuten darauf, dass die starke Expansion der Population des HSS zwischen 190000 bis 160000 J begann; der genetische Flaschenhals muss also zeitlich kurz zuvor, d.h. um 200000 J oder kurz danach, angesetzt werden (von diesem genetischen Flaschenhals des HSS insgesamt ist jener zu unterscheiden, der durch die Auswanderung aus Afrika bedingt ist und erklärt, weshalb die genetische Diversität der subsaharischen Afrikaner größer ist als die genetische Diversität aller nicht- und nordafrikanischen Völker) (s. Sci 291, 627).

Auch die dreidimensionale Morphologie des knöchernen Labyrinthsystems zeichnet die Auswanderung aus Afrika und die sich daran anschließenden Wanderungen und Bevölkerungsdifferenzierungen nach. Dies hängt damit zusammen, dass die Entwicklung des Labyrinthsystems schon bei der Geburt abgeschlossen ist und daher seine Form nicht mehr durch postnatale Faktoren (phänotypische Plastizität) beeinflusst werden kann. Außerdem ist das Os petrosum mit seiner dichten Knochenstruktur fossil oft sehr gut erhalten (auch eine sehr gute Quelle für aDNA). Die Form des Labyrinthsystems korreliert mit genetischer und geographischer Distanz im Sinne eines „Isolation-durch-Distanz“-Modells. Die Form des Schädels und Beckens lässt zwar prinzipiell auch auf die Ausbreitung aus Afrika schließen, unterliegt aber im Gegensatz zum Labyrinthsystem Einflüssen lokaler Adaptationen sowie phänotypischer Plastizität in der individuellen Ontogenese (PNAS 115: 4128).

Keine Diskrepanz zwischen dem MRCA (most recent common ancestor) auf Y- und mt-Basis

Neuere Untersuchungen konnten die vermeintlich große Diskrepanz zwischen den Y-Daten und mt-Daten schließen – also das Paradoxon auflösen, dass der letzte mütterliche Vorfahr aller modernen Menschen dreimal älter sein sollte als der letzte gemeinsame väterliche Vorfahr.

Studien an 1204 Männern aus Sardinien deuten darauf, dass die verschiedenen männlichen Linien (Y-basiert) ihren gemeinsamen Ursprung vor **180000 bis 200000 Jahren hatten**, eine andere Studie mit 69 Männern aus 9 Populationen deutete auf einen Wert zwischen 120000 und 156000 Jahren. Eine ältere Studie mit nur 36 Männern hatte ein Alter von 115000 Jahren für den MRCA des Y-Chromosoms ergeben. Damit entspricht das Altersspektrum des letzten gemeinsamen Vorfahren des Y-Chromosoms aller modernen Männer jenem des letzten gemeinsamen mütterlichen Vorfahren, und Y- und mt-DNS-Daten stehen wieder in Einklang miteinander.

Mit derselben Methode, mit der der **MRCA des Y-Chromosoms auf 138 (120 bis 156) TA bestimmt wurde, wurde der MRCA der mtDNS auf 124 (99 bis 148) TA ermittelt**. Die San erwiesen sich als die basalste Linie des Y-Chromosoms, und spalteten sich schon sehr früh weiter auf, d.h. die Aufspaltung der Y-Linien der San erfolgte früher als die Aufspaltung der Nicht-San-Linien der Afrikaner. Die Y-Daten bestätigen damit auch das OOA-Modell und die San als basalste Abspaltung innerhalb der rezenten Menschen.

(Hinweis: das Y-Chromosom enthält den längsten Abschnitt nicht-rekombinierender DNS im gesamten Genom. Ältere Untersuchungen hatten noch für einen MRCA des Y-Chromosoms von 50 bis 115 TA und des mt-Genoms von 150 bis 240 TA gesprochen. Diese alten Berechnungen basierten auf Mutationsraten, die beim Vergleich verschiedener Arten miteinander kalkuliert worden waren, während die neuen Berechnungen die Abnahme der mitochondrialen Mutationsrate im Laufe der Zeit einkalkulierten, und Y- und mt-Mutationsraten innerartlich kalibrierten. Aus methodischen Gründen könnte selbst mit dem neuen Verfahren das Alter des MRCA des Y-Chromosoms noch unterschätzt worden sein.

Die sardinische Studie, die ein Alter von 180 bis 200 TA für den MRCA des Y-Chromosoms ergeben hatte, war dagegen auf die initiale Ausbreitung der sardinischen Bevölkerung vor 7700 Jahren – gemäß archäologischen Daten – kalibriert worden). (Sci. 341: 465 + 562 + 565).

San: machen nur 2 % der Bevölkerung Namibias aus, die Gesamtzahl im gesamten südlichen Afrika wird mit ca. 100.000 angegeben (Botswana: 49000; Namibia: 38000; Südafrika: 4500; Angola: 6000; Sambia: 1600; Simbabwe: 1200); naA 200.000 Buschmänner.

Sie wurden von einwandernden Herero und Nama in die Wüstenregion der Kalahari gedrängt und auch später verfolgt. Wenige von ihnen leben noch das traditionelle Leben der Vorfahren (kleine Familienclans von 5 bis 15 Familien bzw. bis 60 Personen); viele arbeiten heute auf Farmen oder als touristische Führer. Nur ein geringer Teil hat guten Zugang zu Bildungseinrichtungen (einige haben Studium abgeschlossen). Jagd mit Speeren und kleinen Jagdbögen mit vergifteten Pfeilen mit 25 m Reichweite. Früher schufen sie viele Felsbilder.

Die San, besonders die südafrikanische Population der !Kung innerhalb der San, lassen sich morphologisch deutlich von ihren Nachbarvölkern abgrenzen; anders als bei anderen menschlichen Populationen gibt es keine fließenden Übergänge.

Die genetische Vermischung mit Nachbarn blieb relativ klein, allerdings ließen sich in heutigen San auch genetische Einflüsse von Westeuropäern finden (mit Nähe zu Italienern und spanischen Basken). San weisen eine sehr hohe genetische Variabilität auf, die weltweit einzigartig ist. Die San stellen die Reste einer genetisch diversen frühen afrikanischen Population des HSS dar. Die Vorfahren der San gelten als 100.000 Jahre lang von anderen Populationen genetisch isoliert.

Früher reichte ihr Verbreitungsgebiet bis nach Äthiopien und Somalia, wurden dann aber vor allem ab dem 15. Jahrhundert durch Bantu-Gruppen immer mehr zurückgedrängt.

Kleine Körpergröße (140 – 160 cm; haben aber nichts mit Pygmäen zu tun), gelblich-braune Hautfarbe, vorstehende Backenknochen, runzlige Haut, Pfefferkornhaar; sie gelten als Anpassungen an das Wüstenklima. Sie können möglicherweise keinen Alkohol dehydrogenieren, so dass Alkoholismus ein großes Problem darstellt (nach WIKIPEDIA).

Neue genetische Studien sprechen dafür, dass die Populationen der San und der Baka-Pygmäen vor 40000 Jahren weiter ausgedehnt waren und dass sich deren Verbreitungsgebiete überschneiden und es auch zu genetischen Vermischungen kam (Nat. 563: 13).

In einem umstrittenen Buch (Richard Lynn, Race Differences in Intelligence; 2006), wobei aber offenbar mehr die Schlussfolgerungen als die Datenbasis unter Kritik stehen, wird der durchschnittliche IQ der San (Buschmänner) und Pygmäen jeweils mit 54 angegeben (zum Vergleich: Eingeborene Australiens: 62; subsaharische Afrikaner, außer Buschmänner: 67; Südasien und Nordafrikaner: 84; Pazifische Inseln: 85; eingeborene Amerikaner: 87; Südasiaten: 87; Inuit: 91; Europäer: 100; Ostasiaten, d.h. China, Japan: 105; basierend auf einer Metaanalyse aus ca. 814.000 Testkandidaten aus 620 veröffentlichten Studien). Durchschnittlicher IQ weltweit: 90.

Aber auch Buschmänner können erfolgreich an der Universität von Windhoek studieren und danach eine Anstellung finden (s. Unternehmen Buschmänner e.V.), was schon belegt, dass die Schlussfolgerungen so nicht aufrechterhalten werden können. Auch stellen sich Fragen nach Methodik der Intelligenztests, Confounder (wie „Vorbereitung“ durch schulische Bildung usw.).

Einen Teil der IQ-Unterschiede erklärt LYNN mit schlechter Ernährung; so liege der durchschnittliche IQ der Afrikaner in Afrika bei 67, bei Afrikanern in den südlichen USA, wo die Vermischung mit Europäern gering ausfiel, aber bei 80 (der Wert von 80 repräsentiert laut LYNN die „genotypische Intelligenz“). Das Maximum wird von Ashkenazi-Juden mit 108-115 (in den USA und auf den Britischen Inseln lebend) erreicht; in Israel erreichen Ashkenazi-Juden 103.

LYNN führt die höhere Intelligenz von Menschen, die aus Afrika auswanderten, auf das Problem der kälteren Winter ohne Pflanzennahrung zurück, besonders während des letzten LGM. Hier zu überleben, erforderte mehr Intelligenz als im tropischen oder semitropischen Afrika (WIKIPEDIA).

Inzwischen sinkt der durchschnittliche IQ weltweit, auch in den entwickelten Ländern wie den USA. Einen Grund für den niedrigeren IQ in Zentralafrika (z.B. Mosambique, Kamerun, Äquatorialguinea, Gabun) sollen Infektionskrankheiten wie Malaria darstellen: wenn Kinder an Infektionskrankheiten leiden, braucht der Körper viel Energie für das Immunsystem, so dass weniger Energie für die Entwicklung des Gehirns zur Verfügung steht, die enorm viel Energie verlangt. Zu den Ländern mit höchstem IQ zählen Singapur, Südkorea, China, Japan und Italien – dort spielen Infektionskrankheiten in der Kindheit keine große Rolle (nach www.antropus.de).

Archaische Sequenzen in modernen Westafrikanern und anderen Afrikanern? Genetische Untersuchungen an modernen Westafrikanern deuten darauf, dass einige von ihnen Reste einer Geisterlinie aufweisen, die von der Gründerpopulation des HS schon abgezweigt war, bevor alle anderen afrikanischen Gruppen abzweigten (Nat. 547: 149).

Auch eine andere Studie kam zu dem Ergebnis, dass einige afrikanische Stämme (und zwar nicht nur in Westafrika) DNA einer unbekanntem Art enthalten, die sich vor ca. 528 TA (95%: 230 – 700 TA) von der Linie zum HSS abgespalten haben soll. Da diese Genomanteile nur in subsaharischen Afrikanern gefunden werden, muss die Einkreuzung nach Auswanderung der Nicht-Afrikaner, also vor < 70000 Jahren, erfolgt sein. Ihr Anteil liegt bei den Khoisan bei 3,8 %, bei den Mbuti-Pygmäen bei 3,9 % und bei den Mandenka (Westafrika) 5,8 %.

Insgesamt fanden sich folgende Dichotomiedaten:

HS ↔ archaische Eurasiaten (wie HN, HD): 603 TA (496 – 797 TA)

HS ↔ archaische afrikanische Geisterlinie: 528 TA (230 – 700 TA)

HN ↔ HD: 426 TA (333 – 538 TA)

Der Genomanalyse zufolge lassen sich vier genetische Hauptgruppen in Afrika identifizieren: Khoisan, Pygmäen, subsaharische Jäger-Sammler und Nordafrikaner. Die Bauern Subsahara-Afrikas sind genetisch recht homogen, wohl als Folge der Bantu-Expansion. Nordafrikaner sind nahe mit Nicht-Afrikanern verwandt, das Mittelmeer stellt keine bedeutende Barriere zwischen Afrika und Eurasien (im Gegensatz zur Sahara als intraafrikanische Barriere). Die genetische Diversität nimmt in Afrika mit zunehmendem Abstand ab, die vier Hauptgruppen sind aber nicht völlig isoliert, es fanden sich aber auch Hinweise auf Inzucht (z.B. Yoruba).

Nordafrikaner weisen Gene von HN und HD auf und müssen sich regelmäßig mit Europäern vermischt haben. Der Anteil der HN-DNA in modernen Europäern wurde in dieser Studie sogar auf 3,8 % kalkuliert, wenn man die Existenz einer XAf-Population (subsaharische Geisterlinie) zugrunde legt, denn diese hat Einfluss auf die Außengruppe für die Kalkulation des HN-Anteils im eurasischen Genom. Rechnet man diesen XAf-Effekt heraus, ergibt sich ein HN-Anteil von 1,1 % im Einklang mit früheren Studien.

1,2 % Genomanteile dürften HN von archaischen HS erhalten haben, allerdings liegt in diesem Fall 0 % innerhalb des Konfidenzintervalls (0 – 4 %) (Genome Biol. 20: 77).

Älteste Divergenzen der modernen Menschen in Afrika (Sci. 358: 652)

Die Sequenzierung von sieben bis zu 2000 Jahre alten Individuen aus Südafrika ergab überraschende Ergebnisse hinsichtlich der Geschichte der modernen Menschen in Afrika. Drei ca. 2000 Jahre alte Jäger-Sammler (KwaZulu-Natal – eine Region, die seit der mittleren Steinzeit, also > 100.000 Jahren, besiedelt war) erwiesen sich als nahe verwandt mit heutigen südlichen San-Gruppen. Vier ca. 300 bis 500 Jahre alte Menschen der afrikanischen Eisenzeit ähnelten heutigen Bantu-Sprechern. Für die aktuell lebenden Khoe-San kalkulierte sich daraus ein Anteil von 9 bis 30 % fremder Genomanteile, die sie von Ostafrikanern und Eurasiaten aufgenommen haben. Die ersten Abzweigungen innerhalb der modernen Menschen müssen schon zwischen 350 und 260 TA erfolgt sein, und nicht, wie bisher für die Khoe-San angenommen, erst zwischen 160 und 100 TA (wobei man letztere Werte allerdings unter Berücksichtigung veränderter Annahmen zur menschlichen Mutationsrate bereits auf 250 – 300 TA korrigiert hatte).

Die 2000 J alten Khoe-San (KwaZulu-Natal) stehen in der Hauptkomponentenanalyse (PCA), einer Form der Clusteranalyse, weit entfernt von anderen Afrikanern und Nicht-Afrikanern.

Moderne Khoe-San (einschl. der Ju'hoansi) sind in der PCA dagegen näher an die anderen Afrikaner und Nicht-Afrikaner geschoben. Dies geht auf eine Vermischung der Khoe-San in den letzten 2000 Jahren zurück, und zwar mit einer Population, die bereits eurasiatischen und ostafrikanischen Einfluss im Verhältnis 31 : 69 % aufgenommen hatte, etwa vergleichbar mit den modernen Anhara Ostafrikas.

Am geringsten ist dieser fremde Einfluss bei den modernen Ju'hoansi ausgefallen (9 – 14 %), die als Jäger-Sammler leben, gefolgt von den Nama (23 – 30 %, lebten als Hirten). Bezogen auf alle modernen Khoe-San liegt die Quote zwischen 9 und 30 %. Die Vermischung muss vor ca. 50 Generationen (ca. 1500 Jahren) bei den Ju'hoansi und vor ca. 44 Generationen (1300 Jahren) bei den Nama erfolgt sein. Dazu passt, dass sich ostafrikanische Hirten vor mehr als 1500 Jahren mit steinzeitlichen Jäger-Sammlern vermischten.

- Abzweigung der Khoe-San vor 260 – 350 TA von den übrigen Afrikanern (Auftrennung in nördliche und südliche Khoe-San vor 170 – 260 TA)
- Abzweigung der Zentralafrikanischen Jäger-Sammler vor 210 – 260 TA
- Abzweigung der Westafrikaner vor 130 – 190 TA von den Ostafrikanern
- Ostafrikaner (davon Abzweigung der Außerafrikaner vor ca. 80 TA)

Dichotomiedaten (2 Methoden):

HS (3 afrikanische Stämme) versus HN: 535 – 545 TA* bzw. 560 – 639 TA

Balito BoyA** versus Dinka: 336 bzw. 265 TA

Balito BoyA versus Madenka: 356 bzw. 256 TA (Madenka: Westafrikaner)

Moderne Dinka versus San: 282 bzw. 255 TA

Moderne Madenka versus San: 298 bzw. 261 TA

Balito BoyA versus San: 185 bzw. 165 TA

OOA: Sardinier versus Dinka: 115 bzw. 76 TA

*Unsicherheitsspanne bei der ersten Methode 8 oder 9 TA bei den Dichotomiedaten zum HN und von 6 oder 7 TA innerhalb HS; bei der zweiten Methode 26 – 33 TA gegenüber HN und 5 – 6 TA innerhalb des HS.

** Balito Boy A war ein Jäger-Sammler, der etwa im 1. Jhd. n. Chr. lebte und nicht durch Vermischung mit Hirten aus Ostafrika, Bantu-sprechenden Bauern aus Westafrika oder eurasiatischen Immigranten beeinflusst war.

Die Trennung des knapp 2000 Jahre alten Balito Boy A von den heutigen Menschen (ohne Ju'hoansi) erfolgte vor 285 und 356 TA (356 TA in Relation zu den Mandenka Westafrikas). Nimmt man stattdessen die modernen (nicht mehr reinrassigen) Ju'hoansi zum Vergleich, werden diese Daten um etwa 55000 Jahre jünger (als Folge der Einmischung von 9 bis 14 % fremder DNA von Ostafrikanern und Eurasiaten).

Die tiefgreifendste Dichotomie innerhalb der modernen HS liegt somit zwischen 350 und 260 TA zurück. Sollte es aber schon vor mehr als 2000 Jahren einen Genflow von anderen Gruppen in die südafrikanischen Jäger-Sammler hinein gegeben haben, wären selbst diese Daten noch unterschätzt, d.h. die frühesten Dichotomien wären noch älter als 260 – 350 TA. Selbst ohne einen solchen zusätzlichen Effekt liegt die tiefste Dichotomie der modernen HS nur etwa halb solange zurück wie die Dichotomie zwischen HS und HN, und ist etwa so tief wie die Dichotomie zwischen HN und HD.

Die Kalkulationen beruhen auf einer Mutationsrate (pro Basenpaar und Generation) von $1,25 / 10^8$

Es ist daher nicht gerechtfertigt, die modernen San (auch nicht die Ju'hoansi unter ihnen) als reinrassige Populationen anzusehen. Sie entsprechen nicht mehr der Population, die sie noch vor 2000 Jahren darstellten.

Die tiefe Dichotomie von 260 – 350 TA passt zum Beginn der mittleren Steinzeit in Subsahara-Afrika und zu archaischen HS-Fossilien in Südafrika (z.B. Florisbad, 259 +/- 39 TA). Bei der Evolution des modernen Menschen scheint Südafrika eine wichtige Rolle gespielt zu haben (Sci. 358: 652).

Gründe für die Auswanderung aus Afrika

Als Ursache für die Auswanderung des HSS aus Afrika werden Klimaänderungen (Wüstenausbreitung der Sahara), Verfolgung der Wanderungen von Tierherden (die sich ggf. aufgrund klimatischer Veränderungen verschoben), aber auch Krankheiten (Parasiten, Malaria*/eiszeitbedingte Verschiebungen des Tsetse-Gürtels) diskutiert. Es wird dabei angenommen, daß vor 100000 – 60000 J. erhebliche Fortschritte im Bereich der Werkzeugentwicklung erfolgt sein müssen, die die Expansion erleichterten; es bildeten sich lokale Kulturen heraus, die zu einer technischen und sprachlichen Differenzierung führten. Vor > 50 TA müssen Flöße oder Boote existiert haben, um Australien zu besiedeln. Populationsgröße am Ende des Paläolithikums: 1 bis 10 Millionen.

Da genetischen Untersuchungen zufolge die Auswandererpopulation aber ziemlich klein gewesen sein muss (sonst wäre es nicht zu einem genetischen Bottleneck mit umfangreichen Verlusten an genetischer Diversität gekommen, die durch die Kreuzung mit HN später teilweise wieder ausgeglichen werden konnten), darf man sich die Auswanderung aus Afrika nicht als einen Massenexodus in einer Krisensituation vorstellen.

*[Inzwischen lässt sich die Vermutung, Malaria könnte eine Rolle gespielt haben, widerlegen: der Malariaparasit selbst existiert nach genkladistischen Studien zwar schon mindestens seit der Dichotomie Schimpanse/Mensch, hat aber zunächst allenfalls leichte Erkrankungen beim Menschen hervorgerufen; die weltweite Ausbreitung von *Plasmodium falciferum* erfolgte nach molekularkladistischen Untersuchungen irgendwann zwischen 50000 und 100000 J, also mit der Ausbreitung des Menschen aus Afrika (YOOA) (Sci. 300, 318).

Erst seit ca. 7000 - 12000 J. ist der Erreger aber für den Menschen wirklich richtig gefährlich geworden: ab diesem Zeitpunkt müssen sich jene Mutationen im menschlichen Genom ausgebreitet haben, die trotz ihrer Nachteile (Anämie: Sichelzellanämie) für den Menschen vorteilhaft waren, weil sie das Erkrankungsrisiko an schwerer Malaria auf die Hälfte reduzierten (Mangel an Glukose-6-Phosphat-Dehydrogenase). Dass sich diese Mutation so rasch ausbreiten konnte, ist nur damit erklärbar, dass Malaria zu diesem Zeitpunkt eine häufige tödliche Erkrankung geworden war. Diese Entwicklung dürfte mit den klimatischen Änderungen zu jener Zeit im subsaharischen Afrika zusammenhängen, die den Lebensstil der Menschen veränderten: vor ca. 12000 J. verwandelte sich die Sahara von einem ariden nutzlosen Land in eine grüne Savanne mit vielen Seen und Teichen; die Bewohner fischten, hielten Tiere in Herden und bildeten erstmals dichtere Siedlungen an den Ufern von Seen – also in unmittelbarer Nähe zu den Brutplätzen von *Anopheles*. Unter diesen Umständen konnte sich die protektive Mutation, die zur Sichelzellanämie führt, rasch ausbreiten (Datierungsspanne für das Auftreten der Mutation: 3840 – 11760 J); das mediterrane Allel entstand dagegen erst vor 1600 bis 6640 Jahren im Mittelmeerraum oder im Mittleren Osten, vielleicht als Reaktion auf die Ausbreitung der tödlichsten Malariaform (*P. falciparum*) nach Norden. (Sci. 292, 628)].

Das neue Out-of-Africa-Modell: Multiple-YOOA seit 120 TA (Sci. 358: 1269)

Die neueren Fossilfunde sowie einige genetische Befunde sind mit einer einmaligen Auswanderung des HS aus Afrika (YOOA) vor 50 – 60 TA nicht mehr vereinbar. Es ist inzwischen klar, dass es seit (mindestens) 120 TA mehrere (wohl schwächere) Auswanderungen aus Afrika gegeben haben muss. So finden sich HS-Fossilien an mehreren Stellen in Süd- und Mittelchina, die zwischen 120 und 70 TA datieren; SO-Asien und Australien wurde schon vor mehr als 60 TA erreicht.

Die genetischen Studien an modernen Menschen zeigen dagegen weiterhin, dass alle modernen nicht-afrikanischen Populationen auf eine Auswandererpopulation zurückgehen, die Afrika vor ca. 60000 Jahren (oder sogar etwas jünger) verließ. Offenbar gab es also mehrere kleinere Auswanderungen seit 120 TA und eine größere vor (<) 60 TA.

So fanden sich inzwischen auch schwache genetische Spuren früheren Auswanderer auf HS-Niveau in modernen Genomen. Die „große“ Auswanderung, auf die die modernen Genome aber weitestgehend zurückgehen, erfolgte dann vor 60000 Jahren oder sogar noch etwas später (jünger).

Die frühen Auswanderungen dürften über die Südroute (Arabische Halbinsel) erfolgt sein (ca. 120 – 90 TA) und sich dann bis nach China ausgebreitet haben, während die Auswanderung nach Eurasien vor (<) 60 TA über die Levante erfolgt ist (dort auch Vermischung mit HN), gefolgt von weiteren Vermischungen mit HN in Europa und Asien.

Kulturelle Entwicklung:

a) allgemein

Die ältesten Holzspeere der Welt wurden in Europa (Schöningen/Elm) gefunden und zunächst „sicher“ auf 400/380 TA datiert (Reinsdorf Interglazial); sie können daher nicht dem HSS zugeordnet werden, fallen aber in die Zeit des *H. heidelbergensis* in Mitteleuropa. Nach neuen Datierungen sollen die Speere aber nur 310000 J alt sein, vielleicht noch etwas jünger, werden aber weiterhin ins Reinsdorf-Interglazial gestellt (Roots S. 69).

Es handelt sich um präzise gearbeitete hölzerne Wurfspere (bis 2,3 m lang) als die ältesten bekannten komplett erhaltenen Jagdwaffen; sie belegen bereits für präsapiente Menschen systematische Jagdtechniken, Voraussicht und Planung; die zweitältesten Speere stammen ebenfalls aus Niedersachsen (Lehringen, 125000 J., aus *Taxus* gearbeitet). Außerdem wurden in Schöningen vermeintliche Holzgriffe zum Halten von Steinwerkzeugen gefunden. Allerdings wurde bereits in Boxgrove (England, 500000 J) ein Nashornschulterblatt mit einem kreisförmigen Loch gefunden, das von einem Wurfspere stammen könnte. Aktive Jagd könnte daher für die Nahrungsbeschaffung im mittl. Pleistozän eine größere Rolle gespielt haben als bisher angenommen.

b) in Afrika:

In **Kenia wurden 240000 J alte Steinklingen** gefunden, die gezielt aus dem Muttergestein herausgearbeitet worden waren (erst im Mutterstein geformt, 10 x 1 cm groß, dann zum Schluß herausgeschlagen; bearbeitete Muttersteine ebenfalls gefunden; andere Technik als später in Europa üblich!), an anderen Stellen finden sich Hinweise auf sorgfältige Planung der Rohstoffnutzung und Jagd, in Tansania auf Transport der Rohstoffe über weite Distanzen. Die modernen Werkzeugkulturen Afrikas blieben aber isoliert (?Kommunikationsmangel).

Der Unterschied der fortschrittlichen afrikanischen Kulturen zu den späteren (oberpaläolithischen) europäischen besteht aber darin, daß sich die moderne Kultur in Europa explosionsartig vor ca. 40000 J. ausbreitete („oberpaläolithischer Übergang“: plötzliche Modernisierung der Werkzeuge in ganz Europa innerhalb kürzester Zeit), während die einzelnen frühen Hochkulturen Afrikas regional beschränkt blieben, jüngere Kulturen z.T. wieder primitiver ausfielen, d.h. keine Anzeichen von Ausbreitung und lokaler Weiterentwicklung zeigen. Ursächlich sind wahrsch. Unterschiede in der Kommunikation oder Kommunikationsfähigkeit. Auch unterscheidet sich die Technologie in Afrika grundsätzlich von derjenigen des oberpaläolithischen Übergangs in Europa, so daß auch insoweit keine Kontinuität besteht. Immerhin sind die 240000 J alten Steinklingen aus Kenia hinsichtlich ihrer Datierung gesichert; sie stammen aus einem vulkanischen Material (Phonolith), das extrem schwer zu bearbeiten ist. Unklar ist auch der Urheber dieser hochentwickelten Technologie vor 240000 J.

Die afrikanischen HSS vor >130000 – 50000 J waren anatomisch zwar modern, ihr Verhalten ähnelte aber zu dieser Zeit nach archäologischen Befunden noch den HN.

Grundsätzlich wurden hinsichtlich der kulturellen Entwicklung (einschl. Symbolik) in Afrika zwei verschiedene Theorien diskutiert: ein spätes und plötzliches Auftreten vor 50000 – 40000 Jahren (entsprechend dem oberpaläolithischen Übergang in Europa) oder aber eine frühere und graduellere Entwicklung, die in der mittleren afrikanischen Steinzeit einsetzt, die dort zwischen 250000 und 40000 J. datiert wird. Zumindest im subsaharischen Afrika bestätigt sich zunehmend das zweite Modell (Steinwerkzeuge von standardisierter Form, Fischfang, Muschelfang, systematische Nutzung roten Ockers an fast allen Stellen < 100.000 J), wobei es Indizien gibt, dass der Ocker nicht nur bestimmten direkten Funktionen (Hautschutz, Tarnung usw.) gedient hat, sondern auch symbolischen Funktionen.

In einer Höhle Südafrikas (Blombos Cave) wurden unter > 8000 Ockerstücken zwei Exemplare mit eindeutigen (und 7 weitere mit nicht ganz so eindeutigen) regelmäßigen kreuzweisen Eingravierungen von Strichen und Linien (in bestimmten, regelmäßigen Abständen und Winkeln) gefunden, die sicher auf 77000 +/- 6000 J. datiert werden konnten; es handelt sich um abstrakte Zeichen, die aus symbolischem Anlass gefertigt wurden und damit ein Indiz für modernes menschliches Verhalten (und indirekt auch für eine voll entwickelte syntaktische Sprache) sind. Somit war der HSS zumindest in Südafrika vor 77000 J. bereits in seinem Verhalten „modern“ (Sci. 295, 1278). Aus etwa gleich alten Schichten (ca. 70000 J.) derselben Höhle (Blombos Cave) wurden auch sorgfältig gearbeitete Werkzeuge aus Knochen geborgen.

Es gibt auch die Auffassung, dass es sich bei den regelmäßigen Strichen und Linien auf den Ockerstücken um ein „Zählwerk“ handelt, also irgendetwas dort dokumentiert und „gezählt“ wurde. Hierfür sprechen der abgenutzte Zustand des Ockerstückes sowie die verdoppelten Linien (jeweils stark ausgeprägte Linien unmittelbar neben schwachen Linien, die durch Abschleifen des Ockerstückes nur unvollständig ausgelöscht wurden). Offenbar wurde die erste Schicht von Eingravierungen durch Abschleifen weitgehend (aber nicht vollständig) ausgeradiert und dasselbe Stück Ocker dann in exakt der gleichen Weise wieder benutzt; so kommen die kräftigen Linien unmittelbar neben den schwachen Linienresten aus der darüberliegenden Ockerschicht, die nicht

vollständig, aber weitgehend abgeschliffen wurde, zustande. Es liegt somit nahe, dass die Linien irgendeine Zählfunktion hatten (Sci. 296, 468). Insgesamt reicht die Interpretation von Kunst bis Kritzelei; Vorbereitung der Oberfläche, Lage der Gravuren, Technik der Ausführung und Design sind aber bei beiden Ockerstücken sehr ähnlich, was darauf deutet, dass sie mit Absicht, gezielt und wohldurchdacht eingeritzt wurden.

In Diepkloof (westliche Kapregion) wurden zwischen 75000 und 60000 J datierte Wassergefäße aus Straußeneischalen mit gleichartigen kreuzförmigen Einkerbungen berichtet (Sci. 313, 798).

[Die allerältesten, allerdings einfacheren Gravuren stammen aus Bilzingsleben (Thüringen; 350000 J., dem *H. heidelbergensis* zugeordnet; mehrere parallel eingravierte Linien auf dem glatt polierten Knochen eines Waldelefanten)]. Die komplexeren Gravuren von Blombos stellen die zweitältesten Gravuren dar (wenn man von der Ritzung auf einer Muschelschale von Trinil absieht). Ihre Bedeutung liegt darin, dass sie helfen, zwischen zwei Theorien über die Entstehung des modernen menschlichen Verhaltens zu unterscheiden (s.o.).

Im Jahr 2009 wurden dann 13 weitere Ockerstücke mit Eingravierungen berichtet, viele von ihnen sicher auf 99000 Jahre datiert. Bei einigen könnte es sich nur um Abnutzungsspuren aus der Ockernutzung handeln, andere zeigen aber deutliche Kreuzschraffierung wie bei den beiden 77000 Jahre alten Exemplaren, andere fahnen-, fächer- oder wellenartige Muster. Mikroskopische Untersuchungen ergaben, dass diese Gravierungen mit einem spitzen Steinwerkzeug unter feiner Kontrolle der Hand erfolgten. Zumindest einige der Muster dienten also anderen Zwecken als zum Abkratzen des Ockerpulvers. 8 der 13 Ockerstücke sind ca. 99000 J alt.

Ähnliche Muster finden sich auch an einigen Stein- oder Knochenobjekten aus Afrika, die vermutlich ähnlich alt sind. Es handelt sich also nicht nur um eine gedankenlose Kritzelei, sondern eine **über 25000 Jahre anhaltende Tradition einer symbolischen Ausdrucksweise**. Der symbolische Charakter dieser Gravuren wird sich aber mit wissenschaftlichen Mitteln nie sicher beweisen lassen (Sci. 323, 569; Natwiss. R. 6/09, 314).

Die Ockergravuren vom Blombos gelten als die ältesten Hinweise auf modernes Verhalten im Sinne abstrakter und bildlicher Darstellungen in Afrika; die nächstältesten, mit Ocker ausgeführten abstrakten oder bildlichen Darstellungen sind nur ca. 40000 J. alt. In Eurasien kommen abstrakte bildliche Darstellungen erst im Jungpaläolithikum vor.

Im Jahre 2004 wurden aus der **Blombos-Höhle 41 in identischer Weise gelöcherte Schneckenschalen (*Nassarius*) gefunden**, die wie Perlen zu einer Kette aufgereiht gewesen sein müssen (wie entsprechende Abnutzungsspuren zeigen); die Datierung ergab 75,6 +/- 3,4 TA (Sci. 304, 369 + 404). In Tansania wurden gelochte, zu einer ringförmigen Struktur bearbeitete Straußeneifragmente gefunden (leider nur 2 Stück), die ebenfalls als Anhänger bzw. „Perlen“ einer Kette gedient haben müssen; hier ist allerdings die Datierung unsicher (110000 bis 45000 J., Datierungsspanne) (Sci. 304, 369). Offenbar haben sich moderne Verhaltensweisen (wie die Nutzung äußerer Symbole) in Afrika allmählich und nicht plötzlich entwickelt, und modernes menschliches Verhalten war in Afrika früher als in Europa weit verbreitet, wo es dann erst durch die aus Afrika einwandernden Menschen plötzlich installiert wurde (Sci. 304, 369).

Die Indizien mehren sich zugunsten der letzteren (gradualistischen) der beiden o.g. Theorien, wobei die geringe Anzahl von Nachweisen höherer kultureller Leistungen mit der geringen Anzahl von Fundstellen aus diesem Zeitraum in Afrika in Verbindung gebracht wird.

Im Jahr 2011 wurde schließlich von einer regelrechten „Ocker-Werkstatt“ in der **Blombos-Höhle berichtet (Alter: 101000 +- 4000 Jahre)**, in der eine ockerhaltige Paste hergestellt und in *Haliotis*-Schalen (deren Löcher vermutlich verkittet waren) aufbewahrt wurde. Es fanden sich: Ocker, Knochen, Holzkohle, Schleif- und Hammersteine (die nächstjüngere bekannte Ocker-Werkstatt datiert auf 60000 Jahre). Neben Ocker wurden für die Paste zerkleinerter spongiöser Knochen (der zuvor offenbar angebrannt worden war) sowie Holzkohle verwendet. Der zerkleinerte spongiöse Knochen könnte wegen seines hohen Gehaltes an Fetten und Mark als Bindemittel gedient haben. Außerdem fanden sich Quarzkörnchen, die mit Ockerpulver bedeckt waren. Die Schneckenschalen wurden wenige hundert Meter von der Höhle entfernt an der Küste gesammelt, Ocker und Silkret waren aber erst in mehreren km Entfernung verfügbar.

Herstellung der Paste: Ockerstücke (Hämatitkristalle, die aus einem Eisenoxid bestehen) wurden offenbar auf Steinplatten aus Quarzit zu einem feinen roten Pulver zerrieben, einige Ockerstücke wurden auch mit Steinwerkzeugen (Abschlägen) zerbrochen und dann mit Hammersteinen aus Quarzit und Silkret weiter zerkleinert. Mittelgroße Säugerknochen wurden (vermutlich mit einem Steinhammer) zerschlagen; die Knochen wurden wohl zuvor erhitzt, was die Extraktion von Fett und Knochenmark erleichterte. Das Ockerpulver, Holzkohle, der zerschlagene (gemahlene) spongiöse Knochen, feine Stein-Chips und Quarzkörner wurden dann in die Schneckenschalen eingebracht und vorsichtig verrührt. Möglicherweise wurde als Flüssigkeit für die Paste Urin benutzt (BdW 1/2012, 9). Die Quarzit-Chips und -körner könnten beim Zerschlagen des Ockers entstanden und zufällig in die Paste gelangt sein.

Der Zweck der Paste ist unbekannt; sie enthielt weder Harz noch Wachs, offenbar diente sie also nicht als Klebemittel. Ein in diesem Zusammenhang gefundenes Knochenstäbchen mit Ockerresten diente möglicherweise als Rührer und/oder um einen Teil der Paste aus der Schale zu entnehmen. Mindestens einige Komponenten des Werkzeugsatzes wurden mehrfach verwendet. Indizien sprechen dafür, dass die Fundstelle als Werkstatt diente und kurz nach der Herstellung der Paste aufgegeben wurde; äolischer Sand wurde bald danach in die Höhle geweht und bedeckte den Werkzeugsatz. Unbekannt ist, ob die Menschen sich selbst oder Gegenstände mit der Paste bemalten, ob sie zu Schmuckzwecken oder als Schutzschicht diente (Sci. 334, 219).

Eine Arbeit aus dem Jahr 2009 (Spektr. Wiss. 12/09) kommt nach neuen Datierungen mit einheitlichen Methoden zu dem Ergebnis, dass in **Südafrika** in der mittleren Steinzeit (mittlere Steinzeit in Südafrika: 180 bis 22 TA) **zwei kurzfristige kulturelle Blüten bestanden, die Stillbay-Kultur vor 72000 bis 71000 Jahren (Dauer ca. 1000 Jahre)* und etwa 7000 Jahre später die Howiesons-Poort-Kultur vor ca. 65000 Jahren (über ca. 5000 Jahre anhaltend, bis 60000)*** - ohne zeitliche Überlappung der beiden Kulturen. Diese Kulturen waren jeweils weit über Afrika verbreitet und deuten auf eine dichte Besiedlung mit intensiven Kontakten und einem engen Netzwerk (Fernhandel?); durch Bevölkerungsrückgang gingen die Kulturen unter, die Netzwerke lösten sich wieder auf.

Unklar sind die Gründe für das Verschwinden der Stillbay-Kultur und die Lücke von 7000 Jahren: Klimawandel; Abwanderung in andere Gebiete? Als die Stillbay-Kultur verschwand, nahm die globale Temperatur ab, die Eisschilde zu, der Meeresspiegel sank ab, große Schelfgebiete fielen trocken und wurden zu produktiven Ebenen und günstigen, küstennahen Lebensräumen; das Buschland war reich an essbaren Früchten und Beutetieren und bot an den Küsten marine Ressourcen. Wanderten die Stillbay-Menschen einfach in diese neu entstandenen Küstenebenen

aus? Falls ja, wird sich dieses schwierig nachweisen lassen, weil diese Gebiete durch den Meeresspiegelanstieg der letzten 15000 Jahre nicht mehr zugänglich sind. Allerdings brach genetischen Daten zufolge die gesamte (damals ja noch auf Afrika beschränkte) Population moderner Menschen etwa um diesen Zeitraum herum zahlenmäßig zusammen (genetischer Bottleneck) – als sie sich danach wieder erholte, begann der Mensch, in andere Kontinente auszuwandern (Nat. 482, 290).

[* Eine im Jahr 2009 publizierte Datierung ergab dagegen überraschend, dass die Stillbay-Periode bereits vor 130000 Jahren begonnen und vor 92000 Jahren geendet haben soll, die Howiesons-Poort-Kultur vor 87000 bis 55000 Jahren; diese neuen Daten werden aber mit Skepsis betrachtet; Sci. 330, 1775; kontra s. auch Sci. 332, 658 und Nat. 482, 290].

Die **Stillbay-Kultur (Blombos-Höhle)** umfasst sorgsam gearbeitete zweischneidige flache Spitzen, wohl Speerspitzen, lanzettförmig, besondere Fertigkeiten der Hersteller erfordernd. Die Howiesons-Poort-Industrie ist gekennzeichnet durch Steinklingen mit stumpfer Kante, die in Holzgriffe gesetzt wurden. Vergleichbar hochwertige Werkzeuge traten in Afrika erst in der Spätsteinzeit (< 22 TA) wieder auf, in Europa im oberen Paläolithikum.

In die Zeit dieser Kulturen fallen auch gravierte Ockersteine in Blombos und Klein Kliphuis/Ostküste, mit Netzmustern verzierte Straußeneischnalen aus Diepkloof (65000 – 55000 Jahre, 270 Fragmente gefunden!), Knochenspitzen (Durban), perforierte Perlen aus Schneckenschalen (Durban und Blombos).

Da zu jener Zeit auch in Nordafrika und wohl auch in Ostafrika ähnlich komplexe Steingeräte und Schmuckperlen angefertigt wurden, deutet dies darauf, dass sich die menschliche Population damals ausbreitete und stark vermehrte. Dies und die kulturellen Neuerungen könnten auch die Auswanderung aus Afrika ausgelöst haben.

Die **Howiesons-Poort-Industrie** zeigt indirekte Hinweise auf zusammengesetzte Werkzeuge (mit Schäften aus Holz oder Knochen), Nutzung von Pfeil und Bogen sowie von Schlingen und Fallen, um Tiere zu jagen (Sci. 332, 1261; Funde aus der Sibudu-Höhle):

a) 64000 Jahre alte Steinwerkzeuge könnten als Pfeilspitzen genutzt worden sein (ältester Hinweis auf die Nutzung von Pfeil und Bogen); die Nutzung von Pfeil und Bogen begründet einen großen Fortschritt, erlaubt sie doch, große Tiere aus sicherem Abstand zu jagen

b) einige Werkzeuge zeigen Ockerspuren an den Kanten, so als seien sie an knöcherne oder hölzerne Schäfte geklebt gewesen. Mischt man Akazienbaumharz, Bienenwachs und Ocker in einer bestimmten Prozedur (die auch Erwärmung mit einschließt), so erhält man in einem bestimmten Mischungsverhältnis eine gute Klebmasse, um Steinwerkzeuge fest an Schäften zu verankern.

c) großer Anteil von Resten von Tierarten, die – außer mit Fallen oder Schlingen – schwer zu jagen sind, darunter kleine waldbewohnende Antilopen oder das aggressive Wildschwein *Potamochoerus larvatus*. Beide Taxa sind schwer zu jagen, fallen aber leicht in vom Menschen gebaute Fallen (heutige Jäger-Sammler-Kulturen nutzen Fallen, um ähnliche Tiere zu fangen).

Dies alles sind Indizien für ein fortgeschrittenes Bewusstsein und planendes Denken, denn dies erforderte Planungsvorgänge über Tage hinweg.

Der Unterschied zwischen der Stillbay-Kultur (76 – 71 TA) und der Howiesons-Poort-Kultur (66 – 59 TA) wird heute mit einem Nischenwechsel in Verbindung gebracht, wobei die Nische der HP-Leute breiter war. Ursache könnte eine zunehmende Trockenheit im Rahmen des MIS 4 (72 – 60 TA) darstellen, besonders ausgeprägt vor 60 TA. Der Wechsel der ökologischen Nische dürfte mit der Entwicklung flexiblerer Techniken einhergegangen sein, darunter zusammengesetzten Werkzeugen und neuen Strategien, kulturelles Wissen weiterzugeben: einer Tendenz vom Kopieren von Prozessen mehr hin zum Kopieren von Produkten (PNAS 114: 7869).

Die Menschen in Südafrika tauschten sich zur Zeit der Howiesons-Poort-Kultur kulturell intensiv aus, wie Vergleiche der Funde zweier Höhle (Klipdrift Shelter, Südkap und Diepkloof Rock Shelter, Westkap, Distanz 300 km Luftlinie) über einen Zeitraum von 7000 Jahren (66 – 59 TA) hinweg zeigten. Es gab sehr starke Parallelen in der Werkzeugtechnologie und gleichzeitige Technologiewechsel in beiden Höhlen. Die Gruppen müssen über Jahrtausende Kontakt miteinander gehabt haben und Wissen ausgetauscht haben.

Mobilität und Geselligkeit könnten dem HS Vorteile gegenüber seinen Vorgängern verschaffen haben, denn der HE war eher bodenständig und verließ das Umfeld nur dann, wenn gravierende Umweltveränderungen dazu zwangen. Unklar ist, warum Klipdrift Shelter vor ca. 59 TA aufgegeben wurde; die letzten Werkzeuge vor der Aufgabe der Stelle waren deutlich einfacher als jene aus den vorausgehenden Jahrtausenden. Es soll sich um einen langsamen Niedergang gehandelt haben, dessen Beginn sich schon viel früher abzeichnete, so dass man nicht von einer abrupten Klimakatastrophe ausgehen kann. Es gilt als Rätsel, warum eine für die damalige Zeit sehr fortschrittliche Technologie von einer viel schlichteren abgelöst wird – ähnliche Phänomene gab es aber auch in historischen Zeiten (z.B. nach Zusammenbruch des Römischen Reiches) (nach www.antropus.de).

An der Fundstelle des MIS5-4-datierten Still Bay- und Howiesons Poort Komplexes von Diepkloof (DRS) fanden sich zahlreiche Reste von Feliden einschließlich Phalangen, Tarsale und Metapodiale mit Schnittmarken. Dies spricht dafür, dass ihnen das Fell abgezogen wurde und Pelze gewonnen wurden; dabei fokussierte man sich auf nachtlebende, einzeln lebende und meist auch gefährliche Felinae (Leopard, Caracal, Serval, afrikanische Wildkatze). Diesen Fellen kam offenbar eine große kulturelle/symbolische Bedeutung zu (Sci. Rep. 10: 6424).

Die vier etwa gleich alten Fundpunkte DRS, Sibudu Cave, Blombos Cave und Klipdrift Shelter aus der südafrikanischen MSA weisen auf die große Bedeutung von Markierungen von Objekten, Plätzen oder auch von sich selbst, besonders in der Still Bay und Howiesons Poort Phase. Die Menschen markierten sich, ihren Besitztum, ihre Umgebung. Dazu gehören die geometrischen Markierungen auf Eischalen (DRS, Klipdrift) mit einer offenbar für die damaligen Menschen erkennbaren Bedeutung (wahrscheinlich Besitz-Markierung). Perforierte Perlen aus marinen Schalen (Still-Bay-Phase von Blombos sowie Sibudu) belegen persönlichen Schmuck. Die Plätze unter Felsschutz und Felsvorsprüngen oder Höhlen waren räumlich organisiert mit Schlaf- und Herd-Plätzen in DRS und Sibudu (Sci. Rep. 10: 6424).

In der Sibudu-„Höhle“ schliefen die Menschen schon vor 77000 Jahren auf dem Boden auf Betten aus Gräsern und Schilf:

Die mittlere Steinzeit (MSA) Afrikas korreliert mit einem genetischen Bottleneck vor 80000 bis 60000 Jahren und einer sich anschließenden Zunahme der Bevölkerungsdichte. In diese Zeit fallen die Nutzung von Molluskenschalen als Perlen, Gravuren, neue Werkzeugtechnologien, zusammengesetzte Werkzeuge, die Hitzebehandlung von Steinmaterial zur besseren Verarbeitbarkeit sowie Hinweise auf Schlingen sowie Pfeil und Bogen. Vor 77000 Jahren lassen sich an einer Fundstelle (einem Felsunterstand in Südafrika, der zwischen 77000 und 38000 BP häufig genutzt wurde – Lokalität Sibudu) auch erstmals „bedding planes“ („Matratzen“) nachweisen. Damit ist gemeint, dass der Boden mit Pflanzenmaterial (von Monokotyledonen wie Seggen, Gräsern usw.: vor allem Cyperaceae und Juncaceae) ausgelegt wurde – als eine Oberfläche, auf der man arbeitete und schlief. Die Schicht wurde immer wieder erneuert und mit frischem Material ergänzt und nach oben hin mit aromatischen Blättern von *Cryptocarya woodii* (Kapquitte) abgedeckt, die auch heute noch in der traditionellen Medizin genutzt werden und Chemikalien mit insektiziden und larvenabtötenden Eigenschaften enthalten und z.B. Moskitos abhalten, die für viele endemische Krankheiten in Afrika verantwortlich sind. Die Nutzung dieser Pflanzen könnte den damit befassten Menschengruppen Selektionsvorteile verschafft haben.

Ab 73000 BP lässt sich nachweisen, dass diese Pflanzenböden regelmäßig systematisch abgebrannt wurden – wohl um Parasiten abzutöten und Müll zu beseitigen und damit die Stelle als Lagerplatz erhalten zu können (anschließend neuer Pflanzeneintrag). Die monokotylen Pflanzen wurden aus dem benachbarten Tal herangeschafft; in unmittelbarer Nähe des Felsunterstandes war es für sie zu trocken. Die nächsten archäologischen Hinweise für Fußböden aus Pflanzenmaterial („bedding planes“) sind 29000 bis 26000 Jahre alt (ebenfalls Südafrika sowie Spanien) und 23000 Jahre (Israel). Noch heute werden in KwaZulu-Natal solche Pflanzenböden als Grundlage fürs Arbeiten und Schlafen genutzt.

Vor 58000 BP nahm dann die Nutzung der Stelle weiter zu (wobei weiterhin Pflanzenböden gebaut und auch wieder systematisch verbrannt wurden); es finden sich auch Hinweise darauf, dass Asche von Feuerstellen beseitigt und gekehrt wurde. Entweder wurde die Stelle jetzt länger, öfter oder von größeren Gruppen benutzt als vor ca. 70000 Jahren. Dies gilt generell für Südafrika – offenbar als Folge des Bevölkerungswachstums nach dem genetischen Flaschenhals vor 80000 – 60000 Jahren, einhergehend mit der Expansion innerhalb und außerhalb Afrikas vor ca. 56000 Jahren (Sci. 334, 1388).

Rätselhaft ist das plötzliche Verschwinden der Stillbay- und Howiesons-Poort-Kultur; klimatische Veränderungen reichen als Erklärung allein nicht aus, denn die Kulturen entstanden und verschwanden offenbar gleichzeitig in einem Verbreitungsgebiet von insgesamt 2 Mio. qkm, also unter ganz unterschiedlichen klimatischen und ökologischen Verhältnissen. Erst ca. 3000 Jahre nach Ende der Howiesons-Poort-Industrie tauchen erneut Reste mittelsteinzeitlicher Kulturen auf, allerdings auf niedrigem Niveau. Es folgten mehrere weitere Kulturen jeweils in recht warmen Phasen, aber stets mit viel größeren Steinwerkzeugen, ohne Zeichen von Schmuck und Symbolik.

Älteste Mikrolithe: Pinnacle Point, 71000 BP (Nat. 491, 590 + 531).

Mikrolithe gelten wegen ihres komplexen Herstellungsprozesses, vor allem aber wegen ihrer Anwendung in komplexen, zusammengesetzten Werkzeugen (z.B. mit Mikrolithen besetzten Holzpfeilen für das Jagen mit Pfeil und Bogen) als Hinweise auf modernes Verhalten. Strittig

(auch von der Datierung her) sind vermeintlich ca. 250 TA alte Mikrolithe von Twin Rivers und Kalambo Falls (kleine Anzahl, Alter strittig).

Die ältesten unstrittigen Mikrolithe waren bisher 65 bis 60 TA alt (Howiesons Poort Kultur; s.o.); danach schien die Technologie in der Region zunächst wieder in Vergessenheit geraten zu sein. Von verschiedenen Fundstellen Ostafrikas datieren Mikrolithe ab etwa 60 TA (Olduvai Gorge, Mumba u.a.: 59 +/- 5 TA, 62 +/- 5 TA, 57 +/- 5 TA). Mikrolithe finden sich nicht im Mittleren Paläolithikum Eurasiens, gelten aber auch in der Mittleren Steinzeit Afrikas (300 bis 45 TA) als untypisch. Weltweit finden sie sich ab dem mittleren Holozän.

Die zahlreichen Mikrolithe von Pinnacle Point (Stellen 5 und 6) beginnen bei ca. 71 TA und belegen eine kontinuierliche Nutzung der Technologie über ca. 11000 Jahre in der Region. Die Kerne (überwiegend Silkret) wurden zuvor hitzebehandelt (eine Technologie, die sich in der Region seit 162000 Jahren fand: Pinnacle Point 13B). Diese Hitzebehandlungstechnologie persistierte über 100.000 Jahre und mehr.

Mikrolithe sind definiert als Abschlüge unter 50 mm Länge. Ihre Herstellung und Anwendung verlangt komplexe Fähigkeiten: Sammeln des Silkret-Materials, Sammeln von Material für Feuerstellen; kontrolliertes Erhitzen des Silkrets; Herstellung der Kerne, schließlich Herstellung der Abschlüge; Retouchierung der Abschlüge zur Herstellung der definitiven geometrischen Form der Mikrolithe; Herstellung von Geräten aus Holz oder Knochen, an die die Mikrolithe angebracht wurden, und Fixierung der Mikrolithe. Die Herstellungsweise wurde in der Region über 11000 Jahre weitergegeben und weiterentwickelt. Möglicherweise war die Technologie auch regional viel stärker verbreitet und häufiger als bisher angenommen; es fehlt bisher an geeigneten Fundstellen, um dies zu prüfen.

Ein Teil der Mikrolithe von Pinnacle Point unterscheidet sich von denen der Howiesons Poort Kultur und ähnelt in seinen Dimensionen jenen Mikrolithen, die für das Holozän typisch sind. Im Holozän wurden diese Mikrolithe an die Spitze von Pfeilen gesetzt, so dass diese Mikrolithe von Pinnacle Point ein Hinweis darauf sein könnten, dass schon damals Pfeil und Bogen benutzt wurden. Allerdings könnten die Mikrolithe auch auf die Spitzen von Wurfspeeren gesetzt worden sein. Effektive Waffen mit Mikrolithen ermöglichten das Erlegen von Beute (oder Gegnern) auf größere Distanzen, erhöhten die Erfolgsraten bei der Jagd und verringerten das Risiko für eigene Verletzungen. Sofern diese Technologie schon von der Auswandererpopulation aus Afrika genutzt wurde, brachte sie dieser einen erheblichen Vorteil gegenüber den damaligen außerafrikanischen Menschenpopulationen, z.B. in der Konkurrenz um Nahrung, aber auch in zwischenmenschlichen Konflikten z.B. mit Neandertalern, die lediglich mit Wurfspeeren ausgestattet waren, die mit der Hand geworfen wurden. (Eigene Anmerkung: dann stellt sich die Frage, ob der „Siegeszug des HSS out of africa“ gerade auch in der Konkurrenz mit den lokal ja sehr gut und über lange Zeit adaptierten außerafrikanischen Menschenpopulationen nicht letztendlich sogar durch den Vorteil dieser Technologie bedingt war, oder dass diese Technologie in einer multikausalen Gemengelage zur erfolgreichen und raschen Ausbreitung des HSS zulasten der lokalen archaischen Menschenpopulationen beigetragen hat?).

Daneben sprechen diese Befunde auch deutlich gegen Hypothesen, moderne kognitive Fähigkeiten seien erst vor 40 bis 50 TA infolge einer Mutation entstanden, die sich dann rasch erfolgreich ausbreitete.

Als weitere Indikatoren für modernes Verhalten gelten:

- Gravuren (ab 99000 BP; Blombos; Diepkloof);

- Nutzung von Pigmenten (Ocker: Kaphurin Formation, ca. 270 TA; ? Twin Rivers, ca. 230 TA; Pinnacle Point, ca. 162 TA; Klasies, ca. 110 TA); Ockerwerkstatt vor 101 TA (Blombos)
- persönlicher Schmuck (Ketten mit Anhängern, Perlen: Skhul, ca. 110 TA, gefolgt von Taforalt und Blombos zwischen 70 und 80 TA).

Dass die Mikrolithe von Pinnacle Point allerdings für das Jagen mit Pfeil und Bogen benötigt wurden, wird nur vermutet, ist aber nicht sicher beweisbar. Sicher ist aber, dass sie für zusammengesetzte Werkzeuge genutzt wurden, da es anderenfalls keine Verwendung für diese kleinen Werkzeuge gibt („strongly suggests that the inhabitants used the bow and arrow ...“) (Nat. 491, 590 + 531).

Beginnend zwischen 44000 und 42000 Jahren findet sich in der Border Cave eine Technologie und Kultur, die als direkter Vorläufer der modernen San betrachtet werden kann (s.u.). Sie enthält einige neue Elemente sowie Elemente, die sich in der vorausgehenden Mittleren Steinzeit Afrikas nur selten finden. Anders als in Europa war dieser Wechsel aber weder durch eine plötzliche technologische Revolution noch durch Ankunft einer neuen Art verursacht; die Entwicklung vollzog sich eher graduell. Zwei Besiedlungsebenen der Border Cave, eine > 49000 BP und eine zwischen 49000 und 45000 BP, zeigen eine graduelle Weiterentwicklung der Technologie und Werkzeugtypen (Übergangsindustrien). Zwischen 44000 und 42000 Jahren setzt dann die Jungsteinzeit (LSA) in Südafrika ein (bipolare Abschlüge; zusammengesetzte Werkzeuge mit Mikroklingen; Teer aus *Podocarpus*-Rinde als Haftmittel; bearbeitete Stoßzähne von Wildschweinen; Perlen aus Straußeneischalen; Grabstöcke; Pfeile aus Knochen; Gravuren auf Knochen usw). Die LSA Südafrikas entwickelte sich also graduell durch innere Evolution aus der MSA – und dieser Entwicklungsprozess begann irgendwann zwischen 56000 und > 49000 BP (PNAS 109, 13208).

Ernährung in Südafrika: Untersuchungen in den Klasies River Höhlen zeigten, dass die Menschen dort schon vor 120 bis 65 TA viel Stärke in Form von Wurzeln und Pflanzenknollen konsumierten. Mehrere Feuerstellen zeigten, dass die dort gefundenen Pflanzenreste offenbar gekocht oder gegart worden waren. Pflanzliche Nahrung spielte demnach eine größere Rolle als bisher angenommen. Die stärkereiche Ernährung begann offenbar nicht erst mit der Landwirtschaft, sondern ist vielleicht so alt wie die Art HS selbst. Etwa die Hälfte ihres Energiebedarfs deckten die Menschen von Klasies mit Pflanzen. Die Menschen von Klasies selbst weisen ein Mosaik aus modernen und archaischen Merkmalen auf. Drei Fußknochen passen nicht in die Variationsbreite des anatomisch modernen Menschen, während die Gesichtsanatomie als modern gilt (nach www.antropus.de 5/19).

Buschmann-Kultur (San) seit > 40000 Jahren? (irgendwo zwischen 44000 und 42000 BP beginnend)

Bis vor kurzem ging man von einer riesigen Lücke im modernen Verhalten in Südafrika aus; erst vor ca. 20000 Jahren sei es wieder zurückgekehrt, und zwar mit Menschen, die kulturelle Verbindungen zu den **San (Buschmännern)** zeigen; sie produzierten gravierte Knochen und andere komplexe Artefakte. Funde von Perlen aus marinen Schalentieren und Straußeneischalen, eine ockergefärbte Spitze usw. aus der **Border Cave, 39000 bis 44000 Jahre alt**, sowie Pfeilspitzen aus Flint aus der Umgebung der Höhle, deuten auf modernes, symbolisches Verhalten

auch zu dieser Zeit. Vorläufer der San-Kultur erschienen somit früher als bisher angenommen (Nat. 488, 133).

Manche Artefakte entsprechen bereits jenen, die die Buschmänner noch in historischen Zeiten oder zum Teil sogar noch heute nutzen; unter den Funden sind:

- Knochenwerkzeuge, darunter eines mit einer spiralförmigen Verzierung entlang des Schaftes, gefüllt mit rotem Pigment
- Perlen aus Straußeneischalen (in historischer Zeit trugen junge San-Frauen solche Perlen als Zeichen dafür, dass sie noch unverheiratet waren) (direkte Datierung: 42000 BP)
- Grabstöcke, wie sie noch heute benutzt werden, um Wurzeln und Knollen auszugraben (direkte Datierung: 39000 BP)
- ein Stöckchen, das einem Werkzeug ähneln, mit dem die San ihre Pfeilspitzen mit Gift versehen; mit Spuren eines Giftes, das aus einer bestimmten Bohne gewonnen wird (direkte Datierung: 24000 BP)
- vier Knochen mit Einkerbungen; sie dienten wohl zum Zählen (Zählstock)

Die Lücke von 20000 Jahren bis zu den nächsten Werkzeugen, die den Buschmännern zugeordnet werden, wird mit klimatischen Gründen erklärt. Insgesamt deuten die Funde auf eine Kontinuität im Werkzeugsatz und Lebensstil der Buschmänner von > 40000 Jahren bis heute. Allerdings verwenden moderne San keine Zählstöcke (Sci. 337, 512; PNAS 109, 13214).

Expansion der afrikanischen Bevölkerung auf der Basis von mt-DNS-Daten

Von den vier mitochondrialen Typen, die in Afrika vorkommen (L0, L1 bis L3), erfuhr zunächst nur die jüngste Linie (L3), die vermutlich in Ostafrika entstanden war, ein starkes Bevölkerungswachstum (zwischen 86000 und 61000 Jahren), und auf die L3-Linie gehen auch die Auswanderer OOA zurück. Der Toba-Ausbruch dürfte auf die afrikanischen HS keinen negativen Einfluss gehabt haben (BdW 6/18: 44). Die anderen (älteren) afrikanischen Linien expandierten erst vor maximal 20000 Jahren. Möglicherweise verfügten Mitglieder der L3-Linie über kulturelle Errungenschaften oder komplexeres Verhalten. Die L0-Linie ist besonders alt, auf sie gehen die Khoisan (darunter die Buschleute = San) zurück; diese Völker wurden schon vor 90000 Jahren genetisch isoliert; erst in der späten Steinzeit erhielten sie wieder Kontakte zu anderen Gruppen. Die Pygmäen Äquatorialafrikas (zur L1-Linie) wurden vor mindestens 74000 Jahren getrennt; vor 40000 Jahren endete ihre genetische Isolation wieder.

Gegen eine Ausbreitung des HSS (OOA) nach Südasien vor dem Toba-Ausbruch sprachen – jedenfalls für lange Zeit - sowohl genetische wie archäologische Befunde aus Afrika *und* Asien. Diese weisen auf eine Ausbreitung moderner Menschen aus Ostafrika entlang der Küstenroute nach Südasien vor 60000 bis 50000 Jahren, wobei diese Menschen eine mikrolithische Kultur aus Afrika mitbrachten, die analog der Howiesons Poort-Kultur (und ähnlicher Kulturen) gesehen wird, ergänzt um „moderne“ kulturelle/symbolische Errungenschaften wie ausgefeilte Knochenwerkzeuge, persönlichen Schmuck, abstrakte Kunst, Mikroklingen usw. - vergleichbar der Kulturstufe, die gleichzeitig oder etwas später im westlichen Eurasien die Kultur der HN ersetzte (PNAS 110: 10699).

Unklar war bisher die Entwicklung der Bevölkerungsdichte in Südafrika in der Mittleren Steinzeit Afrikas (MSA, ca. 320 TA bis 50 TA) und beim Übergang zur LSA (< 50 TA). Die Größenverteilung der an archäologischen Fundplätzen an der West- und Ostküste Südafrikas gefundenen Schneckenschalen (z.B. von Napfschnecken), die im Wattbereich (intertidal) gesammelt worden waren, könnten hierfür ein Proxy liefern, denn bei größerer Bevölkerungsdichte ist zu erwarten, dass auch kleinere Schnecken mitgenommen worden wären (wegen intensiverer Sammeltätigkeit). Tatsächlich nahm die Größe der Schneckengehäuse aber erst mit Beginn der LSA ab, was für eine niedrige Besiedlungsdichte/gegen ein Bevölkerungswachstum während der MSA spricht; erst mit dem Übergang zur LSA setzte ein Bevölkerungswachstum ein.

Auch in der MSA zeigte der moderne Mensch bereits symbolisches Verhalten (perforierte Schneckenschalen als Schmuckobjekte, Ockerklumpen mit Gravuren). Dieses moderne Verhalten wurde bisher oft mit einem Bevölkerungswachstum kausal verlinkt. Dies trifft aber offenbar für Südafrika nicht zu, d.h. zeitliche Entkoppelung zwischen modernen (symbolischen) Verhaltensweisen und Bevölkerungszunahme (PNAS 110: 10910).

Die Rolle des Toba-Ausbruchs für den HS in Afrika wurde bisher überschätzt (vgl. BdW 6/18: 44). Gesichert ist durch eingehende stratifizierte Untersuchungen, dass die Population an der Fundstelle Pinnacle Point 5-6 an der Südspitze Afrikas durch die Toba-Eruption nicht zusammenbrach (Entfernung zur Eruption: ca. 9000 km). Es gelang, die Schicht des Toba-Ausbruchs (Tuff) zu identifizieren; die Dichte der Werkzeugfunde (der MSA) an der Fundstelle ging nach dem Ausbruch nicht zurück, sondern nahm sogar zu. Auch finden sich kurz nach dem Toba-Ausbruch Innovationen wie zur Bearbeitung erhitzte Steine und fortschrittliche Mikroklingen.

Unklar ist aber, ob Pinnacle Point 5-6 ein günstiges Refugium für die Menschen war, wo sie z.B. aufgrund der Nähe zum Meer und der Verfügbarkeit mariner Nahrungsquellen überlebten. Die Fundstelle trifft also keine Aussagen zur Situation in anderen, möglicherweise weniger günstigen Lebensräumen Südafrikas. Es ist also unklar, ob Pinnacle Point ein Refugium darstellte; dafür könnte sprechen, dass die Stelle nach dem Toba-Ausbruch noch mehr genutzt wurde als zuvor, und dass sich kurz nach dem Ausbruch technologische Innovationen finden, die lokal über Jahrtausende persistierten (eigene Anmerkung: *vielleicht wurden sie von Menschen mitgebracht, die in dieses Refugium zogen?*). Möglicherweise erlaubten die reichen Ressourcen von Pinnacle Point, in Verbindung mit modernen Verhaltensweisen, ein Überleben in dieser kritischen Phase, zumal sich an den Toba-Ausbruch die eiszeitlichen Verhältnisse des MIS-4 direkt anschlossen. Es ist unbekannt, ob die Population von Pinnacle Point die einzige Population war, die den ursprünglich vermuteten vulkanischen Winter und die anschließende Klimaverschlechterung des MIS 4 überlebte, oder ob auch andere Populationen in Afrika überlebten (Nat. 555: 511). Inzwischen ist aber klar, dass es nach dem Toba-Ausbruch keinen vulkanischen Winter gab und dass die Auswirkungen in Ostafrika minimal waren (BdW 6/18: 44). Dies schließt nicht aus, dass die Klimaverschlechterung des MIS 4 zu jenen Effekten führte, die bisher dem vermeintlichen vulkanischen Winter nach dem Toba-Ausbruch angelastet wurden.

Regionale „Hochkultur“ in Nordafrika vor 130 – 40 TA (Aterian, zur MSA gehörig)

Nicht nur in Südafrika (Blombos, Pinnacle Point, Stillbay), auch in Nordafrika bildete sich unabhängig und frühzeitiger eine fortschrittliche Kultur aus mit Werkzeugen, die filigraner

bearbeitet waren und neue Werkstoffe wie Tierknochen nutzten – eine eigenständige Entwicklung in Nordafrika.

So fand man in Marokko ein 12 cm langes Knochenmesser aus einer Säugerrippe, das wohl dazu genutzt wurde, recht weiche Materialien zu schneiden (wie Tierfelle) und ca. 90000 Jahre alt ist. Es unterscheidet sich erheblich von ähnlich alten Werkzeugen aus Südafrika, ähnelt aber Funden aus der El Mnasra Höhle in Marokko. Offenbar entwickelte sich in Nordafrika eine eigene, einheitliche Knochentechnologie. Zu jener Zeit nutzte der HS in Südafrika noch Herstellungsverfahren und Materialien aus der Zeit des HE. Man vermutet eine Klimaveränderung in Nordafrika als Auslöser, um spezialisiertere Werkzeuge und Waffen zu produzieren, um überleben zu können. Diese Technologie war zu jener Zeit einzigartig in Nordafrika, denn die Herstellung solcher Knochenmesser verlangte sehr komplexe und kontrollierte Handlungen.

Die Funde fallen in das Aterian (hauptsächlich 130 TA bis 40 TA). Die ältesten Funde des Aterian finden sich schon vor 145 TA in Marokko (Ifri n'Ammar), ab 130 TA war es dann in Nordafrika weit verbreitet, zuletzt bis vor 20000 Jahren noch in NW-Afrika.

Das Aterian ist charakterisiert durch deutlich leichtere und kleinere Stielspitzen, Kratzer, Schaber und Bohrer als man in Subsahara-Afrika fand. Sie bestanden aus Feuerstein und wurden an Holzschäften befestigt. Diese Technik existierte in Nordafrika bereits ab ca. 130000 TA; ab 100 – 90 TA wurden zusätzlich dann auch Tierknochen als Werkstoff benutzt (nach www.antropus.de).

Modernisierung in Ostafrika

In feuchten waldreichen Küstenregionen Kenias sind die Lebensverhältnisse seit über 70000 Jahren recht konstant geblieben (Mosaik-Habitat aus tropischem Flachland-Wald und Savanne) (MIS 4 – 1), was auch damit zusammenhängen dürfte, dass die Küstennähe starke klimatische Veränderungen abpuffert.

Die Höhle Panga ya Saidii (PYS) dokumentiert menschliche Besiedlung in den letzten 78 TA (bis ins Holozän), allerdings mit einer Besiedlungslücke zwischen 73 und 67 TA. Nach der Lücke finden sich modernere Kulturelemente (im Vergleich zum Werkzeugsatz zwischen 78 und 73 TA), so kleinere, kryptokristalline Werkzeuge und verschiedene andere Indizien modernen Verhaltens, die in nicht-linearer Weise in verschiedenen Zeitphasen < 67 TA auftreten. Die Besiedlungsdichte nahm ab 60 TA bis ins Holozän zu, zwischen 78 und 73 TA war sie noch gering. Der Übergang von der MSA zur LSA gilt in Afrika allgemein mit einer Bevölkerungszunahme assoziiert.

Im Zeitraum zwischen 78 und 73 TA finden sich große Abschlüge (in Variationen der Levallois-Technik hergestellt) und große retouchierte spitze Messer; gleich altem MSA an anderen Stellen Afrikas entsprechend.

Ab 67 TA werden die Werkzeuge kleiner und aus anderem Material (statt mikrokristallinem Kalkstein jetzt kryptokristalliner Quarz und Hornstein), wobei die Größenreduktion alle Arten von Steinwerkzeugen und verwendeten Gesteinstypen betrifft. Gleichzeitig nimmt die Anwendung bipolarer Techniken zu. Kleinere Werkzeuge und bipolare Technik gelten andernorts als charakteristisch für die LSA Afrikas, ebenso wie der Übergang von Levallois-Technik zur Herstellung von Werkzeugen mit Rücken.

In PYS finden sich dagegen Levallois und Werkzeuge mit Rücken gemeinsam sowohl in 51 bis 48 TA alten Schichten wie in Schichten, die auf 14 bis 1 TA datieren. Bipolare Klingen und Levallois-Klingen finden sich häufig zwischen 25 und 1 TA. Der Werkzeugsatz zeigt also keine konsistente Weiterentwicklung.

Schmuckstücke finden sich im Laufe der Sequenz mit zunehmender Häufigkeit, beginnend mit einer (Ketten)-Perle in Form einer *Conus*-Schalenspitze, die zwischen 67 und 63 TA datiert; am häufigsten werden solche Perlen vor 33000 Jahren. Perlen aus Straußeneischalen erreichen ihr Maximum vor 25 TA. Zwischen 25 und 48 TA finden sich modifizierte Ockerfragmente sowie Knochen- und Stoßzahnfragmente mit parallelen Ritzungen. Diese Funde mit Symbolcharakter sind alle typisch für die LSA.

Somit zeigt sich auch nach 67 TA ein zeitlich differenziertes Neben- und Nacheinander von MSA- und LSA-Elementen, ohne eine eindirektionale Verdrängung von MSA durch LSA. Es findet sich innerhalb der letzten 67 TA kein drastischer kultureller Wandel, der mit Migration oder einer plötzlichen kognitiven oder technologischen Revolution korreliert werden könnte. Eine grundlegende Modernisierung fand lediglich zwischen 73 und 67 TA statt, danach finden sich sowohl LSA- wie MSA-Elemente, wenn auch in unterschiedlicher und zeitlich variierender Häufigkeit (Nat. Comm. 9: 1832).

Einwanderer aus Südafrika nach Ostafrika; Ausgangspopulation YOOA

Es bestand sowohl im Aussehen wie in den Fähigkeiten eine Diskrepanz zwischen den HS, die dem Oberpaläolithikum oder vergleichbaren Kulturen vorausgehen, und den späteren, „voll-modernen“ HS. Dies gab früher Anlass zu der Hypothese, dass es vor ca. 50 bis 45 TA zu einer Mutation gekommen sei, die erst den Menschen zum modernen Menschen gemacht habe, und die sich dann schnell und weltweit ausgebreitet habe. Diese Hypothese ist nicht zu halten.

Allerdings findet sich in der mtDNA moderner Afrikaner ein genetisches Signal, dass die voll-modernen Menschen tatsächlich erst vor 70 – 60 TA entstanden, und zwar in Ostafrika durch Zusammentreffen von zwei Menschengruppen aus unterschiedlichen glazialen (MIS-6-)-Refugien (Süd- und Ostafrika).

Vor 100 bis 70 TA lebten an der Südküste Südafrikas (Diepkloof, Blombos, Pinnacle Point) bereits Menschen, die den heutigen Menschen kulturell sehr ähnlich waren und weiter entwickelt waren als gleich alte Menschen; erste Hinweise auf moderne kulturelle Elemente reichen hier sogar > 150 TA zurück (Pinnacle Point, 165 TA).

Die fortschrittliche Entwicklung, die dann in den Funden von Blombos zwischen 80 und 70 TA kulminierte und die Stillbay und Howiesons Poort Kultur umfasst, ist aber keinesfalls einzigartig.

Ähnliche symbolische und technologische Ansätze finden sich in Nordafrika und im Nahen Osten (und sogar bei HN); es ist daher wahrscheinlich, dass diese Menschen etwa gleiche kognitive Kapazitäten hatten, die Südafrikaner also keineswegs ihnen überlegen waren. Aber die Entwicklungen in Nordafrika und im Nahen Osten gingen wieder verloren, als vor 75000 Jahren das Klima härter wurde (es sei denn, es wäre entlang eines ostafrikanischen Korridors zu Wanderungsbewegungen vor > 75 TA gekommen).

Bei der südafrikanischen Population handelte es sich um Menschen, die sich im MIS 6 (ca. 200 – 130 TA) in ein eiszeitliches Refugium entlang der Südküste zurückgezogen hatten. Vor allem ab 90 TA wurden die Lebensbedingungen in der Region wieder günstiger (feuchter). Die günstigen Klimabedingungen in Südafrika führten zu einer Expansion der dortigen fortschrittlichen Bevölkerung. Eine kleinere Gruppe (von wohl nur wenigen tausend Menschen) wanderte nach Ostafrika – und zwar in dem einzigen Zeitfenster, in dem das klimatisch überhaupt möglich war. Vor ca. 70 TA war die einzige Zeit in den letzten 135 TA, in der das Klima im gesamten Subsahara-Afrika feucht war (starke Trockenheit in den Tropen seit 135 TA).

Ob es auch anatomische Unterschiede zwischen diesen „modernen“ Südafrikanern und gleich alten Menschen z.B. in Ostafrika gab, ist nicht bekannt. MtDNA-Daten sprechen für eine Migration von Südafrika nach Ostafrika vor ca. 70 - 65 TA. Die Zeit um und nach 70 TA war der einzige Zeitraum in den letzten 200 TA, in dem feuchtes Klima das südliche und tropische Afrika verband. Die kulturellen Elemente, die die Südafrikaner mit nach Ostafrika gebracht hatten, könnten dann einen Trigger für die Expansion OOA dargestellt haben.

In Ostafrika finden sich Mikrolithe und symbolisches Verhalten erst nach 70 TA (erste Perlen und Mikrolithe in Kenia zwischen 67 und 63 TA); Mikrolithe treten fast gleichzeitig in Süd- und Ostafrika auf, symbolisches Verhalten aber viel früher in Südafrika.

Die Einwanderer aus Südafrika ersetzten nicht die Ostafrikaner, sondern bildeten mit ihnen ein Patchwork, wie es sich auch in der archäologischen Überlieferung nachweisen lässt. Es besteht die Hypothese, dass sich mit dem Symbolismus auch die moderne, voll-syntaktische Sprache von Südafrika nach Ostafrika und von dort aus weiter ausbreitete. L0-Haplotypen (aus dem südafrikanischen Refugium) machen in Ostafrika heute nur 5 bis 15 % aus, was dafür spricht, dass die Gruppe, die aus Südafrika in Ostafrika einwanderte, nicht sehr groß war. L0 entstand in Südafrika, und das Vorkommen in Ostafrika ist nur durch Genflow von Süd- nach Ostafrika erklärbar.

HS beider Regionen (Südafrika und Ostafrika) waren zu jener Zeit kognitiv modern und würden nicht deplatziert wirken, wenn man sie in modernen Gesellschaften aufwachsen ließe.

Wanderungen innerhalb Afrikas waren zu jener Zeit sehr selten. Man kennt sonst nur noch die Wanderung von Vorfahren der L2-Haplogruppe von Ost- nach West-/Zentralafrika vor 100 – 85 TA.

Nach der grundlegenden Aufteilung der afrikanischen HS-Population vor > 150 TA lassen sich nur drei Wanderungen feststellen: die oben genannte von Ost- nach West-/Zentralafrika (L2), diejenige vor ca. 70 – 60 TA von Süd- nach Ostafrika (L0) (während einer panafrikanischen Feuchtphase) und viel später (< 25 TA) eine mögliche Wanderung von Südafrika nach Tansania (L0d3); alle anderen Wanderungen, die die moderne Bevölkerungsstruktur Afrikas begründen, fallen ins Holozän.

Die YOOA-auswandernde Population aus Ostafrika dürfte daher einen kleinen genetischen Anteil aus Südafrika getragen haben, der mit der Auswanderung verbundene genetische Bottleneck war aber so stark, dass sich dieser nicht mehr nachweisen lässt; die mütterlicher Linie YOOA könnte auf eine einzige ostafrikanische mtDNA-Sequenz zurückgehen, der Wurzel der Haplogruppe L3. Kerngenomanteile aus Südafrika wurden durch Rekombination ins Unerkennbare verdünnt.

Die 70 TA alten Südafrikaner haben daher keinen großen Einfluss auf das Genom der heutigen Menschen. Die moderne mtDNA-Diversität der Menschen hat viel tiefere Wurzeln. Sie hat ihre Basis am Übergang zwischen dem Interglazial MIS 7 und dem Glazial MIS 6 vor ca. 190 TA:

Es finden sich zwei tiefreichende afrikanische Zweige, die sich zwischen 190 und 150 TA voneinander trennten. Von diesen führte der südliche zu den südafrikanischen Jäger-Sammlern wie die Khoe-San, der nördliche spaltete sich später in einen östlichen und einen west-/zentralafrikanischen Zweig auf (West-/Zentralafrika: L1).

Auf den ostafrikanischen Zweig, der sich später in L2, L3, L4, L5 und L6 spaltete, gehen viele moderne Afrikaner und alle Nicht-Afrikaner zurück, indem sich vor allem die L3-Haplogruppe < 70 – 60 TA sowohl innerhalb Afrikas wie außerhalb Afrikas ausbreitete.

Mindestens zwei Refugien des MIS 6 (Süd- und Ostafrika) trugen daher zur modernen Diversität der mtDNA bei, wobei der größere Anteil aber aus Ostafrika stammt. Mit anderen Worten: die nach Ostafrika gewanderten Südafrikaner lieferten einen recht geringen genetischen, aber einen großen technologischen/kulturellen Beitrag zu jener 70 – 60 TA alten ostafrikanischen Patchwork-Population, die dann sowohl die Gründerpopulation der Nichtafrikaner hervorbrachte, sich aber auch in erheblichem Umfang in Afrika ausbreitete (Sci. Rep. 9: 4728).

mtEva

- L0 (Südafrika); Diversifizierung von L0 innerhalb Südafrikas; mehrere L0-Subgruppen
Wanderten später nach Ostafrika (L0a, L0b, L0f2, L0f3)
- L1 (West-/Zentralafrika)
Ab jetzt: ostafrikanische mtDNA
- L5
- L2 (wanderte nach West-/Zentralafrika)
- L6
- L4 + L3 (L3 breitete sich stark aus; YOOA)

Synopse der OOA-Hypothese

Konsensual ist der afrikanische Ursprung des rez. HSS; noch etwas strittig ist die Frage, wann der letzte gemeinsame Vorfahr gelebt hat; wann die außerafrikanische Population (aufgrund des genetischen Flaschenhalses eine sehr kleine Gruppe von Auswanderern!) Afrika verlassen hat und ob bzw. welche Vermischungen mit älteren außerafrikanischen Populationen erfolgt sein könnten. Das klassische Eva-Modell der mtDNA-Studien ist nur ein denkbares vieler möglicher Szenarien, die in dem oben abgesteckten Rahmen liegen, allerdings korreliert es gut mit Sprachanalysen und Studien an Kerngenen. Auch unabhängig von den mtDNA-Studien galt das Eva-OOA-Modell als durchaus mögliches Szenario innerhalb des grundsätzlich konsensuellen Rahmens, wurde aber inzwischen weiter entwickelt (s.u.) und gilt in seiner strengen, reinen Form durch neue Haplotyp-Stammbäume als überholt.

(Haplotyp: langlebiger, recht stabiler Abschnitt eines Chromosoms, aus mehreren Genen bestehend, der im Rahmen der meiotischen Rekombination im relevanten geologischen Zeitabschnitt üblicherweise nicht aufgebrochen, sondern in toto weitergegeben wird).

Gegen die multizentrische Hypothese und für das OOA-Modell im Grundsätzlichen sprechen folgende Befunde:

- 1) extreme genetische Uniformität des rez. HSS; 84 % des Proteinpolymorphismus ist interindividuell, nur 10 % rassistisch bedingt
- 2) die durchschnittl. interindividuelle mtDNA-Abweichung der rez. Menschen beträgt 0,3 %; die geringste interindividuelle Abweichung bei Menschenaffen beträgt 0,6 % (bei einer Subspecies des Gorilla); die beiden Orang-Unterarten differieren sogar um 5 %
- 3) subsaharische Populationen sind um ca. 50 % genetisch stärker different als alle außer-afrikan./nordafrikan. Populationen untereinander; vermehrter Polymorphismus bei nukleären Genen der subsaharischen Afrikaner
- 4) Proteindaten sprechen für eine Dichotomie Afrikaner/Nichtafrikaner vor 110000 J., Europäer/Asiaten vor 41000 J.
- 5) Berechnungen der Rate des Genflow ergaben, daß ein vorteilhaftes Gen 400000 J. benötigen würde, um sich von Südafrika nach China durchzusetzen, ganz abgesehen von diversen Barrieren gegen Genflow. Die genetische Homogenität des HSS spricht aber dagegen, daß periphere menschl. Populationen so alt sein könnten.
- 6) während des M-Pleistozäns starke Unterschiede zwischen *Homo*-Fossilien Europas und Ostasiens (Europa: *H. heidelbergensis* – HN; Ostasien: HE, „archHS“ und Übergangsformen, die für eine regionale Weiterentwicklung HE --- „archHS“ sprachen); spätmittelpleist. und oberpleist. chinesische *Homo* zeigen dann aber stärkere Anklänge an europ. und afrikan. Formen und unterscheiden sich signifikant von ihren vermeintlichen „Vorgängern“ aus dem M-Pleistozän, was gegen eine regionale Weiterentwicklung archHS --- HSS in Ostasien spricht.
- 7) älteste moderne HSS-Fossilien in Afrika und in der Levante.
- 8) der moderne HSS zeigt eine viel geringere interindividuelle und interregionale hartgewebsanatomische Varianz als die alt- und mittelpleistozänen *Homo*. Beim multizentrischen Modell hätte die im Alt- und M-Pleist. bestehende hohe Varianz persistieren bzw. sich noch verstärken müssen.
- 9) erst mit dem modernen HSS erscheinen „afrikanische“ morphologische Eigenschaften in Eurasien; insbesondere gibt es keine Anzeichen für einen Gradualismus im Sinne eines Genflows in die neandertalide Population hinein
- 10) eindeutige Übergangsfossilien zwischen archHS und HSS wurden nur in Afrika gefunden (Florisbad, Südafrika; Nhaloba, Tansania; Omo Kibish, Äthiopien; Djebel Irhoud, Marokko). Die frühen HSS-Fossilien aus Afrika und der Levante ähneln einander sehr stark, ebenso die frühen HSS-Fossilien Nordafrikas, Australiens und Eurasiens. Von großer Bedeutung ist, daß die oberpleistozänen nordafrikan. HSS regionale Einheiten früher eurasischer HSS miteinander verknüpfen, was beweist, daß viele vermeintliche regionale Merkmale in Europa, Asien und Australien damals Bestandteil der normalen Variationsbreite des HSS waren. In außerafrikanischen Regionen tauchte der moderne Mensch plötzlich und übergangslos auf.
- 11) CD-4-Locus, Chromosom 12: starke Polymorphie im subsaharischen Afrika, niedrigere Polymorphie in NE-Afrika, keine Polymorphie außerhalb Afrikas.

Studien am Y-Chromosom: dabei steht das Y-Chromosom von 5-10 % der Äthiopier und Sudanesen sowie 15 % der Khoisan (Südafrika) dem letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten HSS am nächsten (Polymorphie-Marker M 42). Vor 100000-200000 J. erfuhr dieser Marker eine Mutation, die von der außerafrikanischen Gründerpopulation nach außen getragen wurde und auch in Afrika jetzt dominiert. Auch ein anderer Polymorphielocus wird in der Ursprungsform (die derjenigen der Schimpansen entspricht) nur in Afrika, und zwar besonders häufig bei den Khoisan, angetroffen (die Khoisan schließen Gruppen wie die Hottentotten und Buschmänner ein!).

Eine umfangreiche Studie am gesamten mitochondrialen Genom (16500 BP) von 53 Menschen unterschiedlichster Herkunft (Nat. 408, 652+708, Dez. 2000) zeigte, dass die mtDNA-Diversität unter Afrikanern mehr als doppelt so groß ist als bei Nichtafrikanern. Afrikanische mtDNA-Linien sind tief verzweigt. Die außer-afrikanische Phylogenie weist dagegen auf einen Populationsengpass, möglicherweise in Zusammenhang mit der Kolonisation von Eurasien. Die mtDNA der Afrikaner deutet auf eine konstante Populationsstärke, diejenige der Nichtafrikaner auf eine relativ zeitnahe Expansion, die vor ca. 1925 Generationen begann, was (bei einer Generationsdauer von 20 J.) etwa 38500 J. entspricht und damit mit dem Kultursprung vor 35000 bis 40000 J. korreliert. Das Alter der letzten gemeinsamen Vorfahren aller Menschen (afrikanisch + außerafrikanisch) wurde in dieser Studie auf 171500 +/- 50000 J. berechnet; die jüngste Linie, die sowohl afrikanische wie außerafrikanische Menschen enthält (nach Abzweigung der älteren afrikanischen Linien) ist danach 52000 +/- 27500 J. alt, wobei allerdings einige afrikanische Sequenzen genetisch weiter von den übrigen afrikanischen Linien entfernt sind und einen gemeinsamen Vorfahren mit allen nichtafrikanischen Menschen aufweisen. Offenbar handelt es sich bei diesen Afrikanern um Abkömmlinge jener Stammpopulation, aus der auch die Nichtafrikaner hervorgingen. Da diese Afrikaner heute in verschiedenen Regionen Afrikas leben, lässt sich nicht entscheiden, aus welcher spezifischen Region die Auswanderer stammen. Sie sind näher mit Eurasiern verwandt als mit anderen Afrikanern!

Mitochondrialer Stammbaum nach der o.g. Studie (Nat. 408, 709):

--- Außengruppe: Schimpansen

--- 1. Abzweig: Hausa + Mbuti + San (afrikan.)

--- 2. Abzweig: Ibo + Mbenzele + Biaka + Kikuyu (afrikan.)

--- 3. Abzweig: Effik + Mandenka (afrikan.)

--- Trichotomie (afrikan. + außerafrikan.), wobei drei Linien zu unterscheiden sind:

a) afrikanisch: Mkamba + Ewondo + Bamileke + Lisongo + Yoruba

b) ostasiatisch: asiatische Indianer + Chinesen + PNG-Küste + Australier + (Evenki + Buriat + Khirgisen + Warao) + (Sibirische Inuit + Guarani + Japaner)

c) (Chukchi + Australier + Piman + Italiener) + (PNG-Hochland + PNG-Küste) + (Deutsche + Georgier) + Uzbeken + Saam + Krimtataren + (Holländer + Franzosen) + Engländer + Samoaner + Koreaner + Chinesen

(PNG = Papua-Neuguinea)

Nach neueren Studien entstanden die ältesten Versionen der heute noch vorhandenen mtDNA-Typen vor 170000 Jahren; sie werden bei den Sandawe-Leuten in Tansania und den !Kung San der Kalahari gefunden; beide Gruppen stammen aber aus Nordostafrika.

Hätte sich der HSS in Asien entwickelt (aus „archHS“ Ostasiens) oder hätten sich HSS-Afrikaner, die nach Asien wanderten, mit der dortigen lokalen „archHS“-Bevölkerung vermischt, so müßten die mtDNA-Gene der heutigen Asiaten eine größere Vielfalt aufweisen. Möglicherweise stand das Sprachproblem der Vermischung entgegen. HSS-Afrikaner, die bereits ein hohes Niveau sprachlicher Verständigung erreicht hatten, wären auf – aus ihrer Sicht – „sprachlose“ Europäer und Asiaten („archHS“) gestoßen. Nach einer Theorie von WILSON wird die Fähigkeit, sich sprachlich auszudrücken, nur mütterlich vererbt: erobernde Afrikaner, die sich mit einheimischen „archHS“-Frauen zusammentaten, ließen nur „sprachlose“ Kinder zurück.

Neuere genetische Studien ergaben jedoch ein komplexeres Bild in dem Sinne, daß es mehr als eine einmalige Auswanderung aus Afrika gegeben hat, andererseits, daß auch Teile asiatischer HSS-Populationen wieder nach Afrika zurückgekehrt sein könnten: ein Marker auf dem Y-Chromosom (YAP-Region) zeigt in Asien eine größere Diversität als in Afrika, was bedeutet, daß dieser Marker in Asien entstanden sein muß; sein Vorkommen bei einigen Afrikanern ist ein

Hinweis, daß einige frühe Asiaten wieder nach Afrika zurückgewandert sein sollen (Sci. 276, 535). Skeptiker verweisen aber darauf, daß dieser Marker durchaus auch in Afrika entstanden sein kann.

Beta-Globulin-Gen, Chromosom 11: Haplotyp B2 (ältester Haplotyp) entstand vor 800000 J. in Afrika, Haplotyp c entstand aber vor ca. 200000 J. in Asien aus B2 und ist heute häufig in Asien, aber selten in Afrika anzutreffen. Einige asiatische Marker sind also älter als afrikanische. Offenbar gab es also schon vor 200000 J weit verstreute menschliche Populationen (Afrika und Asien), die beide zum Genpool der modernen Menschen beitrugen (Sci 278, 805).

Abgesehen von möglichen geringfügigen Vermischungen deuten aber nach wie vor (2007) sowohl genetische wie morphologische Daten auf die Abstammung des modernen HSS aus Afrika (Nat. 448, 346). So nimmt sowohl die genetische Diversität wie auch die morphologische Diversität mit zunehmender Entfernung (in km gemessen) von Zentralafrika bzw. Zentral-/Südafrika ab; Diversitätsabnahme ist stets mit genetischen (Populations-) „Flaschenhälsen“ verbunden. Der allmähliche Verlust an genetischer Diversität kann nur mit einer raschen Expansion in Kombination mit einer Reihe kleinerer genetischer Flaschenhälse erklärt werden. Die Heterozygotität reduziert sich zwischen Ostafrika und Südamerika auf 64 % der ostafrikanischen Variabilität: die Entfernung von Afrika erklärt dabei mehr als 87 % der Varianz in der Heterozygotität neutraler Mikrosatellitenmarker.

Dieselben Befunde (wenn auch mit schwächerer Korrelation wegen Selektion; s.u.) ergaben sich, als man 37 morphometrische Schädelmerkmale von 4666 männlichen Schädeln aus 105 Populationen (höchstens 2000 Jahre alt; korrigiert um klimatische Einflüsse auf die Schädelmaße) verglich; das Ausmaß der Entfernung von Afrika ist für durchschnittlich 19 bis 25% der erblichen Variation kranio-metrischer Merkmale verantwortlich (34 der 37 Merkmale zeigten eine Abnahme der Variabilität mit zunehmender Entfernung von Afrika). Eine entsprechende Untersuchung an 1579 weiblichen Schädeln bestätigte die Zusammenhänge. Mit anderen Worten: mit zunehmendem Abstand von Zentralafrika nimmt nicht nur die genetische, sondern auch die phänotypische Variabilität ab. Die höchste phänotypische Variabilität kranio-metrischer Merkmale wurde in Zentral- und Südafrika gefunden (genetische Variabilität: Maximum nur in Zentral-/Ostafrika). Sowohl genetische wie kranio-metrische Daten sprechen damit ganz entschieden gegen das multiregionale Modell, denn letzteres wäre mit einer monotonen, kontinuierlichen Abnahme der genetischen und phänotypischen Variabilität ausgehend von einem Zentrum (im mittleren Afrika) nicht vereinbar. Der einzige Unterschied besteht darin, dass genetische Daten Südafrika als Ursprungsregion des modernen HSS ausschließen (nach kranio-metrischen Daten wird Südafrika nicht ausgeschlossen, die Ursprungsregion liegt danach irgendwo zwischen Zentral- und Südafrika). Die Daten erlauben allerdings keine Aussage, ob nur eine einzige oder mehrere Auswanderungswellen aus Afrika erfolgten.

Dass 87 % der Varianz der Heterozygotität neutraler Mikrosatellitenmarker, aber nur durchschnittlich 19-25 % der Variabilität (klimakorrigierter) kranio-metrischer Merkmale und nur 17–35 % der Varianz in Klasse-1-Histokompatibilitätsgenen mit der Entfernung von Afrika erklärbar ist, hängt damit zusammen, dass – im Gegensatz zu neutralen Mikrosatellitenmarkern – sowohl kranio-metrische Merkmale als auch die Histokompatibilitätsgene starken Selektionsdrücken unterliegen: die Histokompatibilitätsgene durch Infektionskrankheiten, die Schädelform durch klimatische (und ggf. weitere) Faktoren (Nat. 448, 346). (Wie neuere Erkenntnisse später belegten, wurden ein Teil der Histokompatibilitäts-Gene von HN in das Genom der Eurasiaten introgressiert).

Aktuelles Kladogramm anno 2009 (Spektr. Wiss. 9/09, 58):

- San (Buschmänner)*
- Mbuti-Pygmäen
- Biaka-Pygmäen
- Bantu + (Yoruba + Mandinka)
- Mozabiner
- Beduinen
- Palästinenser

- Drusen
- europäische Linie: --- Toskaner
 - Sarden + Italiener
 - Basken
 - Franzosen
 - Orkadier + Russen

- Adygen
- Belutschen + Brahui + Makrani
- Sindhi
- Paschtunen
- Kalash
- Burusho
- Hasara
- Uiguren
- Papuaner + Melanesier
- indigene Amerikaner
- Yakuten
- ab jetzt: diverse ostasiatische Völker

* Buschleute (Khoisan, zu denen auch die San gehören) waren offenbar 100000 J lang von anderen Menschen genetisch isoliert.

Die amerikanischen Ureinwohner und die Yakuten haben gemeinsame Vorfahren.

Das neue „multiple-out-of-Africa/not-complete-replacement“-Modell (2002):

Das neue „multiple-out-of-africa/not-complete-replacement“-Modell (2002, TEMPLETON, Nat. 416. 45) basiert auf mehreren (mindestens 2, wahrscheinlich 3) out-of-Africa-Bevölkerungsexpansionen, kombiniert mit Genflow, aber nicht völliger Extinktion (Replacement) der älteren außerafrikanischen Populationen. Es korreliert damit mit dem „Assimilation Model“ (SMITH et al. 1989), dem multiregionalen Modell mit Expansion, gefolgt von Vermischung nach WOLPOFF et al. (1994) sowie dem „mostly out of Africa Model“ von RELETFORD (2001).

Anlass für das Abweichen von einem strikten „OOA-Modell“ (mit Expansion out of Africa vor < 100.000 Jahren) mit komplettem Replacement sämtlicher vorbestehender außerafrikanischer Populationen hin zu einem komplexeren Modell mit inkomplettem Replacement und Genaustausch (wenn auch durch Entfernungen stark eingeschränkt) (recurrent genflow restricted by distance) zwischen afrikanischen (bzw. frisch aus Afrika auswandernden) und außerafrikanischen Populationen sind die steigende Anzahl verfügbarer Haplotyp-Stammbäume für mtDNA, Y-DNS, X-chromosomale Regionen und autosomale Regionen. Die „Metaanalyse“

und Zusammenführung der einzelnen Stammbäume führte TEMPLETON zu folgenden Schlussfolgerungen:

Afrika hat die entscheidende, dominierende Rolle bei der Formung des menschlichen Genpools: nach der ersten Auswanderung vor ca. 1,8 MA erfolgten mindestens zwei weitere Expansionen aus Afrika, und zwar vor ca. 600000 J. (Spanne: 0,84 – 0,42 MA nach genetischen Daten) und vor ca. 100000 Jahren (Spanne: 150000 – 80000 J.) (*Anmerkung: inzwischen geht man von einer vorübergehenden Expansion in die Levante vor ca. 100.000 Jahren und einer deutlich späteren Auswanderung YOOA vor 60000 – 50000 Jahren aus*). Auch die Auswanderungswelle vor 600.000 Jahren hat ihre genetischen Spuren hinterlassen und ist somit genetisch nicht völlig erloschen (*Anmerkung: was zu dem Genflow vom HN und regional zusätzlich auch vom HD in die außerafrikanischen Populationen des HS passt*).

Zweitens lässt sich ein genetischer Austausch zwischen den verschiedenen Populationen nachweisen, sowohl in Form von wiederholtem Genflow (in einem durch große Distanzen allerdings stark eingeschränkten Umfang) wie in Form von großen (geographischen) Bevölkerungsexpansionen, die zu Vermischungen (mit vor Ort lebenden Menschen aus früheren OOA-Expansionen) führten, also *nicht* zu einem vollständigen Ersatz (Replacement) der älteren Populationen (*Anmerkung: vgl. 1- bis 3-%iger HN-Anteil im Genom des HSS OOA*).

Anders als beim originalen OOA-Modell (Populationen in Afrika, Europa und Asien entwickelten sich zunächst unabhängig voneinander ohne genetischen Kontakt; der moderne HSS entstand in Afrika, und in einer vor ca. 100.000 J beginnenden Expansion des HSS wurden die früheren außerafrikanischen Populationen komplett ersetzt und ihr Genpool erlosch vollständig) deuten die neuen genetischen Daten auf eine Annäherung an ein multiregionales Gitter-Modell („multiregional trellis model“), wobei grundsätzlich ein genetischer Kontakt zwischen afrikanischen und außerafrikanischen HE (s.l.)-Populationen stattfand, wenn auch durch die Isolation infolge großer Entfernungen sehr stark eingeschränkt. Aufgrund dieser relativen Isolation („by distance“) konnten sich die Populationen voneinander unterschiedlich entwickeln, aber ein gewisser Genaustausch (Genflow) verband doch diese Populationen und verhinderte eine langanhaltende unabhängige Evolution der außerafrikanischen Populationen, so dass sich die Menschen als eine einheitliche evolutionäre Linie weiter entwickelten.

Nicht sicher zu klären ist bisher, ob auch die erste Auswandererlinie vor > 1,7 MA bereits einen Genaustausch mit afrikanischen Populationen beibehielt oder ob diese sich tatsächlich isoliert weiter entwickelte. Dies kann nur vermutet werden, ist aber aus den Stammbäumen bisher nicht beweisbar.

Spätestens aber ab der zweiten Auswanderungswelle (Expansion) aus Afrika vor ca. 600.000 Jahren ist ein solcher wiederholter Genflow (Genaustausch) nachweisbar (Xq13.3, Hämoglobin β , ECP, EDN, PHDA1), und die jüngste Auswanderungswelle vor < 100.000 (YOOA) Jahren führte nicht zu einem kompletten Ersatz außerafrikanischer Populationen; anderenfalls hätten 9 verschiedene genetische Signaturen (drei aus der älteren Expansion vor 600.000 Jahren und 6 aus wiederholtem Genflow zeitlich zwischen den beiden Auswanderungen) vollständig ausgelöscht werden müssen. Die Hypothese eines totalen Replacement durch die Expansion aus Afrika vor < 100.000 Jahren kann damit sicher zurückgewiesen werden (!).

Ob dies für den früheren OOA-Expansions-Event vor 840 000 bis 420000 J ebenfalls gilt, ist unklar, aber wahrscheinlich: Die Wahrscheinlichkeit eines „recurrent gene flow“ vor mehr als 0,84 MA beträgt nach den bisherigen Daten 78 %. Bei totalem Replacement durch die Expansion vor 0,84 – 0,42 MA hätte dieses genetische Signal ebenfalls völlig ausgelöscht werden müssen.

Y-DNS- und beta-Globulin-Daten bestätigen eine jüngere out-of-Asia-Expansion vor ca. 21000 Jahren, die ebenfalls nicht ältere genetische Signaturen zum Erlöschen brachte, und daher ebenfalls als Expansion/Vermischungs-Event interpretiert werden muss. Diese Expansion findet sich nicht in den mt-DNS-Daten, da diese Expansion weitgehend von den Männern getragen wurde.

Auch andere Daten deuten auf genetische Kontakte zwischen verschiedenen Populationen nach der letzten OOA-Expansion vor < 100000 Jahren. Der einzige Fall einer signifikanten Fragmentation (langanhaltende genetische Isolation) betrifft Amerika; nach der initialen Kolonisation Amerikas entstand eine genetische Isolation gegenüber allen außeramerikanischen Menschen.

Fazit:

Die afrikanischen und eurasischen Populationen waren durch wiederholten Genaustausch mindestens seit der zweiten Expansion vor 0,42-0,84 MA genetisch weiter miteinander verbunden, wahrscheinlich auch schon vor der zweiten Expansion. Dieses Genflow-Gitter (in seiner Ausprägung war der Genflow sicherlich relativ schwach wegen der großen Entfernungen, „restricted by distance“) wurde überlagert von mehreren großen Expansionen aus Afrika und Asien heraus, die den Genaustausch durch Vermischung dann verstärkten. Nach der letzten Expansion aus Afrika heraus wurde dann die geographische Reichweite der Art erweitert (Nordasien, Pazifik, Amerika).

Der moderne Genpool wurde also geformt durch Genflow und Expansionen in Verbindung mit Vermischung.

Auch fossile Belege bestätigen dieses Modell. Nach der initialen Expansion des HE aus Afrika heraus blieb das Hirnvolumen zwischen 1,7 MA und 0,7 MA relativ konstant; zwischen 0,5 und 0,4 MA kommt es zu einer erheblichen Zunahme; diese Zeit überlappt sich mit dem zweiten (mittleren) OOA-Expansions-Event.

Viele moderne Merkmale des HSS (wie hohe, gerundete Schädel; kleine Überaugenwülste, vertikale Stirn, deutliches Kinn) erscheinen zunächst in Afrika vor >130000 J und expandierten aus Afrika heraus vor > 90.000 Jahren. Sie wurden von dieser großen OOA-Expansion nach Eurasien getragen; sie sind insofern auch noch mit einem strikten OOA-Replacement-Modell vereinbar. Aber es gibt andere Merkmale in den eurasischen Populationen, die keine wesentlichen Änderungen vor, während oder nach dieser OOA-Expansion zeigen; die Persistenz dieser Merkmale passt daher nicht zu einem Total-Replacement-Modell, sondern deutet auf Vermischung. Und selbst die heutigen Menschen sind noch polymorph in Bezug auf die „modernen“ Merkmale, und die Häufigkeit der verschiedenen „modernen“ Merkmale variiert zwischen verschiedenen geographischen Regionen; auch dies ist mit dem totalen Erlöschen des „archaischen“ Menschentyps durch den HSS „young out of africa“ nicht vereinbar.

Unbestritten ist der afrikanische Einfluss auf den modernen Genpool sehr groß als Folge von mindestens 3 Expansionen out of africa; es gibt Berechnungen, wonach ca. 90 % aller menschlichen Haplotyp-Stammbäume (des Kerngenoms) ihre Wurzeln in Afrika haben; bei der totalen Replacement-Theorie müssten aber 100 % aller Haplotypen, die vor > 100.000 Jahren auftraten, in Afrika entstanden sein. („Humans expanded again and again out of Africa, but these expansions resulted in interbreeding, not replacement, and thereby strengthening the genetic ties between human populations throughout the world.“)

Zusammenstellung der wichtigsten Expansionen, die genetisch oder fossil nachgewiesen sind:

1,7 MA: Expansion OOA nach Südasien (Fossilnachweis) (*inzwischen auf > 2 MA zu datieren*)

danach: wahrscheinlich gitternetzartiger wiederholter Genflow zwischen Afrika, Südeuropa und Südasien (Hinweise: Xq13.3, bet1-Hämoglobin, ECP, EDN, PDHA1)

0,84-0,42 MA: zweite große Expansion OOA nach Südasien (belegt durch beta-Hämoglobin, MS 205, MC1R) (MOOA-Expansion)

danach: gitternetzartiger wiederholter Genflow zwischen Afrika, Südeuropa und Südasien

< 0,1 MA: dritte große Expansion OOA nach Südasien (Nachweis: Y-DNS; mt-DNS)
(YOOA-Expansion)

danach: gitternetzartig wiederholter Genflow zwischen Afrika, Südeuropa, Südasien

Expansion aus Asien heraus nach Afrika (Y-DNS, beta-Hämoglobin) (ca. 50000 J., naA 21000 J)

Expansion von Südeuropa nach Nordeuropa

Expansion von Südasien nach Nordasien und Pazifik

Expansion von Nordasien nach Amerika, dort Isolation (mt-DNS)

danach: gitternetzartiger Genflow zwischen allen benachbarten Regionen mit Ausnahme Amerikas
(s. Nat. 416, 32 + 45).

Es gab also drei große Emigrationswellen aus Afrika (DAWKINS S. 53):

OOOA = old out of Africa; ca. 1,8 MA, auf HE-Niveau; ob diese ein genetisches Signal in der modernen Population hinterlassen haben, ist nicht ganz gesichert, aber wahrscheinlich

MOOA = middle out of Africa, ca. 60000 J (420 - 840 TA), durch genetische Signale in drei von 13 untersuchten Haplotypen auch heute noch nachweisbar

YOOA = young out of Africa, ursprünglich zwischen 150000 und 80000 J. angesetzt, nach neuen Daten aber jünger (zwischen 60000 und 50000 J), durch mtDNA- und Y-Daten belegbar

Hinzu kommt eine größere Rückwanderung von Asien nach Afrika vor ca. 50000 J (mt, Y).

Zwischen diesen 3 – 4 größeren Migrationswellen bestand ein (wenn auch schwacher) gitternetzartiger Genflow zwischen Afrika, Südasien und Südeuropa, wobei dieser Genflow nur

durch eine gewisse Vermischung der migrierenden Populationen mit indigenen Populationen zustande kommen konnte.

Dieses Szenario steht nach BRÄUER (2003) nicht im Widerspruch zu dem klassischen OOA-Modell (BRÄUER hatte das OOA-Modell im Jahr 1982 als erster entwickelt, noch bevor genetische Daten dafür sprachen!). Das OOA-Modell implizierte ausdrücklich, dass sich die modernen Menschen bei ihrer Ausbreitung mit ansässigen archaischen Bevölkerungen kreuzen konnten und tatsächlich auch ein Genfluss stattfand (während das multiregionale Modell einen ständigen genetischen Austausch zwischen den verschiedenen Entwicklungslinien unterstellte, um die nahe Verwandtschaft aller Menschen in den verschiedenen Regionen der Erde zu erhalten). Auch beim OOA-Modell gelten lokale Vermischungen als wahrscheinlich; nach statistischen Erwägungen könnten die Mitochondrienlinien archaischer Populationen im Laufe von Jahrtausenden verloren gegangen sein (Spektr. Wiss. 3/2003 S. 38).

Ganz neue Aspekte ergaben Studien an Kopfläusen (*Pediculus humanus*), die nur auf Menschen leben und nur durch direkten Kontakt von Mensch zu Mensch übertragen werden können (z.B. Kämpfe, Sex). Die Molekularkladistik der Kopfläuse spricht für ein intermediäres Szenario zwischen dem OOA-Total-replacement-Modell und dem multiregionalen Modell: der moderne Mensch breitete sich von Afrika kommend aus, vermischte sich außerhalb Afrikas mehr oder weniger intensiv mit lokalen archaischen Populationen, aber (aufgrund der rein quantitativen Überzahl) setzten sich dann die afrikanischen Gene durch (Sci. 306, 210).

6 Lausarten (2 vom Menschen, darunter die Kopflaus, drei von anderen Primaten, eine von Nagetieren) wurden kladistisch untersucht (mtDNA + morphologische Merkmale). Da die Läuse den Menschen nie verlassen, erlauben sie zuverlässige Aussagen zur menschlichen Evolution. Nach molekularkladistischen Daten trennten sich die menschlichen Läuse von den Schimpansenläusen vor 5,6 MA. Die menschliche Lauspopulation erlitt vor ca. 100.000 Jahren einen erheblichen Populationseinbruch (bottleneck), analog zu den menschlichen Genen. Besonders bemerkenswert ist aber, dass vor ca. 1,18 MA zwei genetisch verschiedene Linien der Kopflaus *P. humanus* entstanden; eine dieser Unterarten ist nun weltweit verbreitet und infiziert entweder den Kopf oder die Körperbehaarung, die andere Unterart kommt nur in der neuen Welt vor und lebt nur auf dem Oberkopf. Die beiden Unterarten haben sich lange Zeit isoliert entwickelt, etwa ab der Zeit, wo sich zwei menschliche Linien (wie der asiatische HE ieS. und die afrikanischen Vorfahren des HS) voneinander trennten. Dass sich die beiden Unterarten genetisch so weit auseinander entwickeln konnten, deutet darauf, dass sie über lange Zeit ganz oder weitestgehend isoliert waren – was eine ebensolche Isolation der beiden menschlichen Linien bedeutet. Ein permanenter, vielfacher, anhaltender Gen-flow zwischen den menschlichen Populationen – wie ihn das multiregionale Modell impliziert – ist damit ausgeschlossen.

Irgendwann müssen dann aber die beiden Menschenlinien wieder in Kontakt gekommen sein; denn heute gibt es nur eine Menschenart, aber zwei Unterarten der Kopfläuse. Die Unterart, die auf HE lebte, muss also nach langer Isolation irgendwann auf den HS überggesprungen sein, bevor HE ausstarb, wobei dieses Überspringen zumindest Hautkontakt (im Kampf, beim Sex o.ä.) voraussetzt. Weitere Aufklärung in dieser Frage könnten nur Studien an nur sexuell übertragbaren Läusen, die auf die Schambehaarung beschränkt sind, geben. (Sci. 306, 210).

Noch weitergehende Argumente für eine Vermischung mit lokalen Populationen aus früheren Auswanderungswellen lieferten zwei unabhängige Studien mit Haplotypen auf X-Chromosomen

(Sci. 308, 490): ein bestimmter X-Haplotyp hat seine Wurzeln in Asien (er wird – wenn auch selten – von Europa bis Ozeanien, aber nie in Afrika gefunden) und soll vor ca. 1 MA entstanden sein.

Und ein ca. 2 MA alter RRM2P4-Haplotyp des X-Chromosoms ist häufig in Ostasien, aber verschwindend selten in Afrika, und dürfte in frühen asiatischen HE entstanden sein (Sci. 308, 490).

Auswanderung aus Afrika / Besiedlungsschübe des HSS

Die Besiedlungsschübe gehen einher mit schubweisen Zunahmen der Populationsstärke: Afrikaner expandierten vor 80000 J., Europäer vor 40000 J. In 12 untersuchten Populationen traten vor ca. 50000 J. erhebliche Schübe auf. Als Einflußfaktoren gelten: in Europa die Eiszeit, weltweit die Toba-Eruption in Sumatra (73900 J); der Entwicklungsschub in der Werkzeugherstellung vor > 40000 (zwischen 50000 und 40000) J dürfte einen weiteren Populationsschub bedingt haben. Speziell im Zeitraum vor 45000 bis 40000 J. gab es im westl. Eurasien einen gewaltigen technologischen Entwicklungsschub (oberpaläolith. Übergang); von Jahrhundert zu Jahrhundert und Region zu Region starke Unterschiede. Die Fortschritte in diesen 5000 J sind größer als jene in den 1 MA Jahren zuvor! Parallel mit der Auswanderung des HSS aus Afrika breitete sich auch die Malaria aus; neue molekularkladistische Untersuchungen an *Plasmodium falciparum* ergaben, dass die weltweite Ausbreitung nicht, wie bisher angenommen, vor 6000 J erfolgte, sondern schon viel früher (50000 – 100000 J.) (Sci. 300, 318).

Ausbreitung in Afrika:

Genetische Untersuchungen an 3194 Individuen aus 113 Populationen innerhalb Afrikas ergaben, dass die modernen Afrikaner auf 14 Ausgangspopulationen zurückgehen, die sich oft auch in Sprache und Kultur unterscheiden. Die heutigen Pygmäen und Jäger-Sammler-Kulturen haben gemeinsame Vorfahren vor 35000 Jahren. Die schnalzsprechenden Sandawe und Hadza Tansanias und Khoisan (Khoe-San) Südafrikas gehen zusammen mit anderen Jäger-Sammler-Völkern auf eine Gruppe gemeinsamer Vorfahren zurück, die sich vor mehr als 35000 Jahren abgespalten hatte. Auch die Pygmäen stammen von dieser Gruppe ab und sprachen vermutlich ursprünglich auch eine Schnalzsprache. Die San-Buschmänner Südafrikas weisen die größte DNS-Diversität auf, was mitochondriale und Y-Studien bestätigt, dass die San eine umfassende Ausbreitung in Afrika erfuhren (Sci. 324, 575).

Khoe-San als früheste Abspaltung innerhalb der modernen Menschen (>100.000 J):

Untersuchungen von ca. 2,3 Millionen SNPs an 220 Südafrikanern ergaben, dass sich die Khoie-San („Hottentotten“ und „Buschmänner“) schon vor 100.000 Jahren oder früher von allen anderen rezenten Populationen abspalteten. Auch frühere Schätzungen hatten einen Zeitraum zwischen 110000 und 160000 Jahren ergeben. Die tiefe Divergenz trennt die Khoie-San von den Bantusprechenden Völkern. Die Khoie-San besiedelten ursprünglich große Gebiete Afrikas südlich des

Äquators und wurden in den letzten Jahrtausenden von den expandierenden bäuerlichen Bantu zurückgedrängt. Die Ausbreitung der Bantu stoppte dann zunächst am 25. Breitengrad, weil die von ihnen kultivierten Pflanzen wie Sorghum, Hirse, Yams südlich davon nicht gediehen.

Auch mitochondriale Daten hatten schon darauf hingewiesen, dass diese schnalzsprechenden Völker als erste abzweigten; sie haben außerdem eine sehr große genetische Diversität. Die komplexe Geschichte der Khoe-San verlief nach der basalen Dichotomie völlig getrennt von allen anderen menschlichen Populationen.

Die Diversifizierung innerhalb der Khoe-San erfolgte erst vor 25000 bis 43000 Jahren, als sich die Khoe-San in eine nördliche und eine südliche Population aufspalteten. Weiterhin ergab sich, dass es aufgrund genetischer Variation innerhalb der südafrikanischen Populationen nicht möglich ist, den Ursprung des rezenten HSS auf eine bestimmte Region Afrikas einzugrenzen (Vermischungen usw.).

Die nächstfolgende Dichotomie stellen die zentralafrikanischen Pygmäen dar; ihre Divergenz liegt aber bei nur 45 % der Divergenz der Khoe-San, d.h. bei 45000 Jahren (oder mehr); als drittes folgen dann die ostafrikanischen Jäger-Sammler-Kulturen und Massai:

- Khoe-San (100.000 Jahre oder mehr)***
- zentralafrikanische Pygmäen (45000 Jahre oder mehr)
- ostafrikanische Jäger-Sammler, Massai
- verschiedene Bantu-sprechende Gruppen
- “
- “

Gene für die Skelettentwicklung unterlagen in der Evolution des HSS einer starken Selektion. Der moderne, grazile Habitus des HSS erschien relativ plötzlich verglichen mit den langen Zeiträumen, in denen zuvor morphologische Veränderungen in der Menschenlinie erfolgten. Die Selektion auf der Basis einiger weniger morphologisch relevanter Gene könnte so relativ rasch zur anatomischen Modernität geführt haben; verschiedene Kandidaten für diese Gene ließen sich identifizieren. Da auch die Khoe-San schon die modernen Versionen dieser Genkandidaten tragen, also die moderne genetische Ausstattung in jenen Genen zeigen, die auf dem Weg zum rezenten HSS positiv selektiert worden waren, spricht dies dafür, **dass die anatomische Modernität des HSS bereits etabliert war, bevor sich vor > 100.000 Jahren die Khoe-San von der übrigen Linie trennten** (Sci. 338: 374).

(*** Allerdings findet sich in Genomen der Khoe-San auch 1 bis 5 % DNA, die nicht aus Afrika stammt: sie geht auf eine Rückwanderung aus Vorderasien vor ca. 3000 Jahren zurück; diese erfolgte zunächst nur bis nach Ostafrika, und vor 900 bis 1800 Jahren dann in einem zweiten Schritt nach Südafrika. Dies ist deshalb bemerkenswert, weil man die Khoe-San bisher immer für genetisch sehr isoliert hielt) (Nat. 500: 514). Die genetischen Einflüsse aus dem westlichen Eurasien gehen auf Europa oder den Mittleren Osten zurück.

In Ostafrika finden sich Populationen mit einem Genomanteil aus dem westlichen Eurasien von 50 % (Tygray, Amhara; beide semitisch sprechend), andere mit viel geringeren Anteilen bis herunter zu 0 % (Anuak). Erstere sind am nächsten mit Menschen verwandt, die vor 3000 Jahren (nicht heute!) im heutigen Syrien und Israel lebten. Die nächsten heutigen Verwandten der damaligen Einwanderer in Ostafrika findet man dagegen in Sardinien und an der spanischen Mittelmeerküste. Der Übergang von Asien nach Afrika dürfte dabei an der Meerenge am Südwestzipfel der Arabischen Halbinsel (Bab-al-Mandab) erfolgt sein.

In Südafrika finden sich die höchsten Genomanteile aus West-Eurasien bei den Nama (14,0 %) und Shua (5,4 %), beide mit Khoe-Sprachen, während die Bantu-sprechenden Tswana und Wambo einen Anteil von 0 % aufweisen.

Man geht daher davon aus, dass vor ca. 3000 Jahren semitisch sprechende Menschen aus dem westlichen Eurasien nach Äthiopien einwanderten und sich dort mit lokalen Populationen vermischten. Eine Gruppe aus dieser Mischpopulation wanderte dann vor ca. 1500 (Spanne: 900 bis 1800) Jahren nach Südafrika weiter (Nat. 500: 514; PNAS 111: 2632).

Es gab mehrere Wanderungsbewegungen von Asien zurück nach Afrika:

- die Vorfahren der Nordafrikaner (besonders der Berber) kamen vor 40000 bis 45000 Jahren aus dem Nahen Osten
- vor >12000 Jahren Genfluss aus dem Nahen Osten über ganz Nordafrika bis zur Atlantikküste
- vor 3000 Jahren Wanderung aus der Gegend Syrien/Israel nach Ostafrika (s.o.)

Im Jahr 2015 gelang es erstmals, aDNA aus Afrika zu gewinnen; es handelt sich um einen 4500 Jahre alten Jäger-Sammler aus einer Höhle aus dem Hochland SW-Äthiopiens (Mota). Die DNA wurde aus der Pars petrosa des Os temporale gewonnen – ein Knochenteil, von dem bekannt ist, dass er sich besonders gut zur Gewinnung von aDNA eignet. Das Genom war qualitativ gut erhalten. Die Höhle war allerdings auch relativ kühl, weil sie sich im Hochland befand.

Der Mann steht den heute noch im Hochland lebenden Ari am nächsten; es fehlt ihm aber ein Anteil von 4 bis 7 % jener DNA, die die heutigen Ari aufweisen. Diese Genomanteile weisen auf eine Population im Mittleren Osten, aus der heraus auch vor 8000 Jahren Europa durch neolithische Farmer besiedelt wurde.

Neben einer Wanderung von Mesopotamien oder Anatolien nach Nordafrika, die schon länger vermutet wird, wanderten also irgendwann zwischen 4500 und 3000 BP auch Menschen aus dem Mittleren Osten in Ostafrika ein, und ihr genetischer Einfluss verbreitete sich weiter südwärts bis zu den Khoisan Südafrikas und Pygmäen des Kongo. Hierzu passen auch 3000 bis 3500 J alte Getreidekörner mittelöstlicher Herkunft, die man in Afrika fand (Sci. 350: 149). Selbst bei den Yoruba und Mbuti – die als afrikanische Referenzpopulationen galten – fanden sich 6 – 7 % Genomanteile eurasischer Herkunft (Sci. 350: 820).

Später wurde von aDNA von sieben 15100 bis 13900 Jahre alten Individuen aus Marokko (Taforalt) berichtet (dies sind die ältesten Kerngenome, die bis 2018 aus Afrika bekannt wurden; die Gewinnung der aDNA war wohl deshalb erfolgreich, weil sie aus dem Os petrosum stammte). Die Genome belegen eine enge Verbindung der nordafrikanischen mit der levantinischen Population (den Vorfahren der Natufier) mindestens 4000 Jahre vor dem Übergang zum Neolithikum, während sich ein bisher vermuteter Einfluss von Südeuropa (Epigravettien) nicht bestätigen ließ. Außerdem stammte ein Drittel des Genoms der Taforalt-Population aus Subsahara-Afrika (dabei handelt es sich um eine Mischung aus genetischen Komponenten, die sich heute noch in West- und Ostafrika – konkret den Hadza – finden), wobei es aber unklar ist, ob dies eine lokale Besonderheit der untersuchten Population ist oder für die Nordafrikaner jener Zeit insgesamt gilt. So ergab sich ein Verhältnis von 63,5 % Natufier-Genomanteil und 36,5 % Subsahara-Genomanteil bei 0 % aus Südeuropa. Der genetische Beitrag der Subsahara-Afrikaner

zu den Taforalt-Menschen war viel höher als der Beitrag der Subsahariker zu den modernen Nordafrikanern.

Die Population, die offenbar vom westlichen Nordafrika bis in den Nahen Osten reichte, ist gekennzeichnet durch mikrolithischen Rückenmesserchen, die sich in der Region seit mindestens 25000 Jahren finden. Diese iberomaurische Technologie findet sich in Maghreb früher als in NO-Afrika und zeitlich noch vor dem frühen Natufian in der Levante (ältester Nachweis dieser Kultur in NW-Afrika: 25845 – 25270 BP). Das Zentrum der Bevölkerungsexpansion, die Nordafrika und den Nahen Osten besiedelte, bleibt aber unbekannt. Die Eurasiaten sind mit den Natufiern enger verwandt als mit den Taforalt-Leuten (Sci. 360, 548 + 964).

Der südeuropäische Einfluss in die nordafrikanische Population erfolgte erst erheblich später. So gingen Marokkaner des frühen Neolithikums (5000 v.Chr.) aus der ortsständigen älteren Population (Maghreb-Komponente) hervor, die ihrerseits eine entfernte Verwandtschaft mit den Natufiern (Jägern und Sammlern aus der Levante, 9000 v. Chr.) zeigt. Neolithische Traditionen und Techniken (wie Ackerbau) wurden von den frühen neolithischen Marokkanern von benachbarten Völkern übernommen, es erfolgte offenbar zu jener Zeit keine Völkerwanderung in die Region. Bei Marokkanern ab 3000 v. Chr. finden sich dagegen genetische Einflüsse von Iberia, wobei es sich um dieselbe genetische Komponente handelt, die um 5500 v. Chr. die iberische Halbinsel von Osten kommend erreicht hatte (PNAS 115: 6774).

Die **Bevölkerungsstruktur Subsahara-Afrikas** veränderte sich in den letzten 1000 – 2000 Jahren dramatisch. Wie aDNA-Daten von 16 Personen (zwischen 8100 und 400 BP) aus Subsahara-Afrika zeigten, besiedelte einst eine genetisch recht einheitliche Jäger-Sammler-Population Süd- und Ostafrika. Diese wurde dann vor 1000 – 2000 Jahren weitgehend durch Bantu-sprechende Bauern ersetzt, die sich aus Westafrika kommend ausbreiteten (Nat. 549: 434).

Ausgangspopulation der Auswanderer aus Afrika (Sci. 315, 226; Natwiss. Ru. 7/2007, 370):

Es gilt als gesichert, dass die Population, die im späten Pleistozän aus Afrika auswanderte, aus dem subsaharischen Afrika stammt; passende Fossilien wurden aber bisher nicht gefunden. Im Jahr 2007 wurde der bereits 1952 gefundene Schädel von Hofmeyr/Südafrika neu datiert (36200 +/- 3300 Jahre) und morphometrisch mit anderen fossilen und rezenten Schädeln verglichen. Er zeigt einige archaische Merkmale (z.B. durchgehender Überaugenwulst; nur leicht angedeutete Stirnhöhle trotz prominenter Glabella und gut entwickelten Kieferhöhlen; große Molaren), ähnelt aber insgesamt gesehen den Eurasiern des Oberpaläolithikums stärker als modernen subsaharischen Populationen. In seinen archaischen Merkmalen (breite Nase, durchgehender Überaugenwulst) unterscheidet er sich aber auch von den oberpaläolithischen Eurasiern, d.h. er steht kladistisch basaler. Mit dem eurasischen Oberpaläolithikum verbindet Hofmeyr ein Trend zu relativ längeren Crania und relativ kürzeren Orbitae im Vergleich zu den modernen Populationen der jeweiligen Regionen.

Dies spricht für eine Abstammung der oberpaläolithischen Eurasier von einer Population, die im ob. Pleistozän im subsaharischen Afrika lebte (dagegen besteht keine Übereinstimmung zwischen oberpaläolithischen Eurasiern und modernen subsaharischen Völkern). Außer dem Hofmeyr-Schädel gibt es keine weiteren brauchbaren Funde aus dem subsaharischen Afrika aus dem kritischen Zeitraum (ein kindlicher Unterkiefer aus Südafrika ist nur 20000 J alt oder etwas älter); nur aus Nordafrika gibt es mehrere Schädel funde zwischen 20 und 40 TA. Der Hofmeyr-Schädel

stammt also vermutlich aus der Population, aus der auch die Auswanderer hervorgegangen sind; er besitzt noch einige archaische Merkmale, lebte aber bereits nach erfolgter Auswanderung, ist also vermutlich ein Relikt der Ausgangspopulation der Auswanderer.

Kladistische Position nach kranio-metrischen Daten:

- Neandertaler
- frühe HSS (Skhul)
- **Hofmeyr + eurasiatisches Oberpaläolithikum**
- subsaharisches Afrika/Bantu-Sprachige + subsaharisches Afrika: Khoe-San (rez.)
- Nordafrika (mesolithisch)
- Westurasien (rez.)
- Ostasien/Neue Welt + Ozeanien (jeweils rez.) (Sci. 315, 226).

In der Zusammenschau dieser neuen Erkenntnisse ergab sich dann im Jahr 2007 (Sci. 312, 194) folgendes Szenario:

Die Auswanderung aus Afrika erfolgte später als bisher angenommen, also nicht schon vor 100000 J, sondern ungefähr um 60000 BP, evtl. erst im Zeitraum zwischen 50000 und 60000 BP.

Die Ausgangspopulation lebte im subsaharischen Afrika, konkret in Ostafrika. Ausgehend von dieser ostafrikanischen Population erfolgte sowohl eine Wanderung nach Südafrika (repräsentiert durch den Hofmeyr-Schädel) wie nach Nordosten über das Horn von Afrika und das Rote Meer nach Südarabien; ein Teil der Auswanderer blieb in Südwestasien und Indien, die übrigen wanderten weiter entlang der Küstenlinie nach Südasien, Südostasien und Australien, das zwischen 50000 und 45000 BP erreicht wurde. Zunächst breitete sich der moderne Mensch also in Westasien aus, um dann von dort aus vor 50000 bis 45000 BP nach SO-Asien und nach Norden zu wandern.

Erst 5000 bis 10000 J später (vor 35000 bis 45000 BP), als sich die klimatischen Verhältnisse verbesserten, wanderten dann Populationen, die in SW-Asien verblieben waren - evtl. unterschiedliche Populationen aus diesem Gebiet - über die Levante nach Nordafrika und nach Europa sowie - getrennt - nach Osteuropa (Kostenki) und Sibirien (Baikal-See). Die südwestasiatische Population breitete sich zu diesem Zeitpunkt also massiv in verschiedene Richtungen aus. Auch Südsibirien wurde vor 45000 J erreicht (etwa zeitgleich mit Kostenki), ebenso die eurasischen Steppen Zentralasiens (Mongolei: Tolbor-16; Oberpaläolithikum 45 TA), das arktische Sibirien vor 30000 Jahren.

Da die frühe oberpaläolithische Kultur von Kostenki (45000 - 42000 J, Datierungsspanne) nicht nur älter ist als das älteste Oberpaläolithikum sonstwo in Europa, sondern sich auch vom Aurignacien unterscheidet, handelt es sich hier um eine Pioniergruppe, die nicht über die Levante und Mitteleuropa nach Osteuropa gewandert war (Aurignacien-Leute), sondern eine eigenständige Wanderung aus dem inneren Westasien über den Kaukasus oder aus einer noch weiter östlich gelegenen Gegend. Dies entspricht früheren Hypothesen, dass die modernen Europäer auf mehrere, verschiedene „regionale Enklaven“ Westasiens zurückgehen. [Zum Zeitpunkt der CI-Tephra vor ca. 40000 Jahren wurde dann Kostenki aber offenbar von Aurignacien-Leuten besiedelt, also der Linie, die sich von der Levante ausgehend zunächst nach Südosteuropa verbreitete und z.B. durch die Funde von Rumänien - Pestera - repräsentiert ist]

Wie der Hofmeyr-Schädel (ca. 36000 J) belegt, lebte vor 35000 J von Europa bis zur Subsahara eine recht einheitliche Menschenpopulation, die sich vom heutigen Menschen unterscheidet. Sie scheint daher von denselben Vorfahren abzustammen, die vor ca. 60000 J in Ostafrika lebten.

Diese 60000 J alte ostafrikanische Population war der Ausgangspunkt sowohl für die Einwanderung nach Südafrika wie auch nach Eurasien, also die Ausgangspopulation der YOOA-Menschen. Die eurasische Auswanderungsgruppe breitete sich dann zunächst in Westasien aus und bildete dort verschiedene regionale Populationen; auf eine dieser regionalen westasiatischen Populationen gehen die Europäer zurück; eine andere besiedelte Russland und eine weitere über die Levante Nordafrika. (Sci. 312, 194; Natwiss. Ru. 7/07, 370).

Untersuchungen von mehr als 580000 SNPs verschiedener moderner Jäger-Sammler-Kulturen wie Hadza, Sandawe, südafrikanische Buschmänner u.a. belegen einerseits die bereits bekannte breite genetische Diversität (als Folge der basalen Position im HSS-Stammbaum) zwischen den Völkern, **deuten aber auch auf eine Entstehung der modernen Menschen in Südafrika (statt Ostafrika)**. Auch wenn die genetische Diversität der afrikanischen Jäger-Sammler-Populationen durch Vermischung mit Bauern und Hirten während der letzten 5000 Jahren beeinträchtigt wurde, weisen sie auch heutzutage noch den weltweit höchsten Grad an genetischer Diversität auf (PNAS 108, 5154).

Neuere kladistische Untersuchungen (Sci. 308, 965; anno 2005) ergaben folgendes Szenario der Auswanderung aus Afrika:

Nach Entstehung des HSS erfolgte zunächst eine frühe Kolonisation innerhalb Afrikas, dokumentiert durch alte mtDNA- und Y-Linien in den Buschmännern oder Khoisan der Kalahari-Wüste sowie bestimmten Pygmäen-Stämmen im zentralafrikanischen Regenwald. Recht früh wurde auch schon die Levante besiedelt (90000 J, Skhul, Qafzeh), wohl aber nur vorübergehend.

Die erste Ausbreitung nach Norden wie z.B. Israel (ausgehend von einer Entstehung des modernen Menschen im subsaharischen Afrika vor 150 – 200 TA) erfolgte vermutlich während einer feuchten Phase zwischen 130 und 117 TA (MIS 5e = Marine Isotop-Stadium 5e) in einem feuchten, süßwasserreichen Korridor westlich des Nils, in dem zur damaligen Zeit (heute ausgetrocknete und unter Sand begrabene) Flüsse zum Mittelmeer verliefen. Aus diesem Korridor sind auch vereinzelte Werkzeugfunde aus der Mittleren Steinzeit bekannt, die Werkzeugen aus östlicheren und nördlicheren Gebieten (bis hin zur Mittelmeerküste) entsprechen (PNAS 105, 16444). Auch die Sahara selbst stellte – wie Seesedimente belegen – während des letzten Interglazials einen grünen Korridor dar, war also keine Ausbreitungsbarriere für die Menschen (PNAS 108, 458).

Vor 85000 Jahren breiteten sich dann als nächste Stufe einer Expansion die L2- und L3-mtDNA-Typen innerhalb Afrikas aus; es kam zu diesem Zeitpunkt zu einer erheblichen Bevölkerungsexpansion in Afrika. L2- und L3-mtDNA-Typen repräsentieren heute mehr als 2/3 der weiblichen Linien der meisten Gebiete Afrikas. Der Grund für diese plötzliche innerafrikanische Expansion ist unklar, aber sie führte direkt zu der oberpleistozänen, sehr erfolgreichen Migration out of Africa, die nach mtDNA-Daten zwischen 85000 und 55000 J erfolgt sein muss (auch Y-Daten fallen in diesen Zeitraum).

Wichtige Daten:

90000 J Skhul, Qafzeh: kurzfristiger Vorstoß aus Afrika* (naA 95000 J)

85000 J innerafrikanische Expansion

zwischen 85000 – 55000 J (Datierungsunsicherheit): Auswanderung einer kleinen Population des HSS aus Afrika [über die Südroute entlang der Küsten des Indischen Ozeans] (=YOOA)

Nach anderen Angaben (Roots S. 29):

Qafzeh bei Nazareth: 120000 – 100000 J bzw. 120000 – 92000 (Datierungsspanne, s.

Roots S. 320). Völlig moderne Merkmale, aber 1554 ccm Hirnvolumen (rezent:

Durchschnitt 1350 ccm)*; naA 137000 - 101000 TA (Sci. 331, 453)

Skhul bei Haifa: 100000 – 80000 J (Datierungsspanne)*; naA 94000 - 68000 TA (Sci. 331, 453); der Vorstoß in die Levante wäre also demnach schon vor mindestens 100.000 J erfolgt.

* Die funktionelle Handanatomie der Skhul- und Qafzeh-Menschen ist völlig modern und unterscheidet sich deutlich vom HN (im Sinne funktioneller Adaptationen), was für ein Repertoire an handwerklichen Fähigkeiten spricht, das bereits dem Niveau des oberen Paläolithikums entspricht und einen deutlichen Unterschied zur Handgeschicklichkeit der HN darstellt (PNAS 98, 2979).

Die ältesten gesicherten Körperfossilien des HSS außerhalb Afrikas und der Levante fanden sich (nach dem Stand 2005) in Australien (Mungo-Mann, 42000 J) und in der Niah-Höhle auf Borneo (> 45000 J), aber auch schon recht früh in Europa (Kents Cavern, 43 – 42 TA, Spanne: 95%-KI: 44,2 – 41,5; naA 42,5 - 40,5 TA; Grotta del Cavallo, Apulien: 45 – 43 TA).

Dabei stellt sich die Frage, welche Route die Menschen auf dem Weg nach Australien und Südostasien genommen haben. Da keine Fossilien von den fraglichen Wanderungsrouten vorliegen, lässt sich dies nur durch Studien an rezenten (Relikt-)Populationen wie den Andamanesen (auf den Andamanen-Inseln) sowie mala2897yischen Ureinwohnern klären (diese unterscheiden sich erheblich von ihren „modernen“ asiatischen Nachbarn, die erst später dort einwanderten).

Die mtDNA-Typen der Andamanesen entstanden vor 65000 J., der malayischen Ureinwohner vor 60000 J; die betreffenden Populationen sind unabhängig von anderen süd- und südostasiatischen Populationen entstanden.

(Hinweis: Die äußerliche Ähnlichkeit der Andamanesen mit Papuas und australischen Aborigines beruht auf Konvergenz. Andamanesen unterscheiden sich in Aussehen und Sprache deutlich von anderen Asiaten: kleinere Körpergröße, dunkle Haut, krauses Haar (ähnlich Melanesiern und Aborigines). Die gemeinsamen Genomanteile dieser modernen Völker mit archaischen Hominiden (HE?) jenseits von HN/HDEN können bezüglich dieser Merkmale aber keine entscheidende Rolle gespielt haben, da sich entsprechende Merkmale nicht auf dem indischen Festland finden, wo ebenfalls dieses alte Genom eingekreuzt wurde.

Offenbar waren bei allen drei Völkern (Andamanesen, Melanesiern, Aborigines) gleiche oder funktionell ähnliche Gene besonderer Selektion unterworfen, vor allem solche, die Körpergröße/-gewicht/-form im Sinne eines Inseleffektes beeinflussen (wie Inselverzweigung). Begrenzte Nahrungsangebote führen zu einer Inselverzweigung, wie man sie auch bei den Sarden und dem fossilen HF findet (Natwiss. Ru. 11/16: 594).

Dies spricht dafür, dass die Auswanderer aus Afrika ausgehend von Ostafrika vor 50000 bis 60000 Jahren entweder die Enge am Südende des Roten Meeres (26 km; kleine Boote ?) oder aber im Norden den Sinai überquerten und sich dann entlang der Küste des Indischen Ozeans ostwärts ausbreiteten, mit einer hochgerechneten Geschwindigkeit von 0,7 – 4 km/a (dies entspricht ungefähr auch der Geschwindigkeit von Migrationsbewegungen während der Eiszeiten). Jedenfalls erreichten die Auswanderer die Küste des Indischen Ozeans schon kurz nach dem Verlassen Afrikas, wobei aber offen bleibt, ob sie die nördliche Route über den Sinai/Levante oder

die südliche Route über den Isthmus im Süden des Roten Meeres genommen haben; beide Routen treffen sich ohnehin am Persischen Golf und folgen dann der Küste des Indischen Ozeans. Die Besiedlung des westlichen Eurasiens geht auf eine frühe Abspaltung von der Südroute zurück, gefolgt von einer längeren „Wartephase“, bis die klimatischen Verhältnisse eine Kolonisation der Levante und Europas durch den HSS zuließen.

Grundsätzlich gilt für die Kinetik der Ausbreitung außerhalb Afrikas, dass immer nur eine kleine Gruppe weiterwanderte; daher verkleinerte sich mit zunehmendem Abstand von Äthiopien der Genpool immer stärker. Wurde ein bestimmtes Gebiet erreicht, blieben die meisten Menschen dort ansässig und vermehrten sich; nur eine kleine Gruppe daraus zog dann weiter (Spektr. Wiss. 9/09, 58).

Man konnte sogar abschätzen, wie viele Frauen Afrika vor 60000 Jahren verlassen haben, je nach Modell ca. 600 bzw. 500 – 2000.

Rolle Nordafrikas bei der Auswanderung? Aterianer? (Sci. 331, 20) (anno 2011)

Nordafrika gerät aufgrund neuer Funde in jüngerer Zeit zunehmend in den Fokus der Forschung, wobei grundlegende Fragen aber noch ungeklärt sind. Es war wohl schon früh vom modernen HS besiedelt, wie die großen Zähne in einem 108000 Jahre alten Fund von der Atlantikküste Marokkos (Schädel und partielles Skelett) andeuten. Möglicherweise stammt ein (Groß-?)Teil der Menschen, die Afrika vor 130000 Jahre Richtung Levante verließen, aus Nordafrika. Große Ähnlichkeit zwischen nordafrikanischen Funden und Fossilien von Auswanderern aus dem Zeitraum zwischen 130000 und 40000 Jahren. Der 80000 Jahre alte Schädel von Dar es-Soltan ähnelt am meisten zwei 100 TA alten Qafzeh-Schädeln sowie den ca. 300000 J alten Funden von Jebel Irhoud. Daneben findet sich eine aterianer-typische Bezahnung (sehr große Molaren, spezielles Höckermuster) auch bei den Menschen von Qafzeh und Skhul. Daneben besteht eine große Ähnlichkeit mit den ersten Europäern von Pestera cu Oase (Rumänien). Nach späteren genetischen Untersuchungen stellte sich heraus, dass es sich bei den Menschen von Pestera cu Oase um eine separate, frühe Einwanderungswelle nach Europa handeln, ohne nähere Verwandtschaft zu den heutigen Europäern. TRINKAUS hielt die Oase-Menschen sogar für eine Mischung aus HN und modernen Menschen, was sich später auch für Oase 1 bestätigte.

In der Gesamtschau sah es aber im Jahr 2011 so aus, dass Nordafrika im kritischen Zeitraum über das richtige Klima und Menschen mit passender Anatomie und passendem symbolischen Verhalten verfügte, die sich als Kandidaten für die Auswanderung aus Afrika – zumindest einige der Auswanderergruppe, nicht unbedingt *alle* – qualifizieren.

Nordafrika könnte insoweit die Schlüsselrolle sowohl bei der frühen Auswanderung ab 130000 Jahren (mindestens bis in die Levante) wie bei den späteren Migrationen zukommen. Unklar ist aber, ob Nordafrika selbst die Ausgangspopulation der Auswanderer beherbergte, oder nur eine evolutionäre Sackgasse im Sinne einer Seitenlinie derjenigen Population, auf die auch die Auswanderer zurückgehen. Genetische Studien sprechen zwar dafür, dass die Auswanderer (vor > 50 TA) aus Subsahara-Afrika stammen, aber vielleicht ist ja auch eine Teilpopulation der Aterianer vor 60 TA zunächst nach Süden und Osten ausgewichen, als die Sahara trockener und heißer wurde. Die Bevölkerung, die heutzutage südlich der Sahara lebt, könnte nach Auffassung führender Genetiker auf die Aterianer zurückgehen.

Modernes Verhalten findet sich in Nordafrika ebenso früh wie in Südafrika. Eine fortschrittliche Werkzeugkultur (Aterian), an über 100 Stellen quer durch Nordafrika einschl. der heutigen Sahara nachweisbar, beinhaltet u.a. auch dreieckige Objekte, die als Pfeil- oder Speerspitzen interpretiert werden. Diese Kultur beginnt nach neuen Datierungen bereits bei mindestens 145000 Jahren (Ifri n'Ammar, Marokko) und hielt sich bis vor 40000 J. Neben den geschickt hergestellten Werkzeugen findet sich persönlicher Schmuck (Perlen aus *Nassarius*-Schalen: 82000 Jahre, Marokko; älter als entsprechende Perlen von Blombos, dort 75000 Jahre alt). In Israel (Qafzeh) sind *Nassarius*-„Perlen“ mindestens 100000 Jahre alt. Auch an der o.g. Fundstelle an der marokkanischen Atlantikküste (108000 J) finden sich perforierte *Nassarius*-Schalen. Die Aterianer waren offenbar keine isolierte Population, sondern Teil eines größeren sozialen Netzwerks, wobei die verschiedenen Gruppen über größere Entfernungen miteinander in Kontakt gestanden haben dürften.

Angesichts der feuchten Sahara war Nordafrika vor 100000 und mehr Jahren viel besser mit dem Rest Afrikas verbunden als in moderner Zeit. Vermutlich bestand ein Netzwerk frühmoderner Populationen quer durch Afrika, manchmal eng verbunden, manchmal separiert.

Vor 130000 J war die Sahara eine wasserreiche Region; viele Seen und Flüsse. Flusskorridore z.B. vor 120000 J könnten menschliche Migrationen erleichtert haben. Vor 120000 Jahren nahm der Baumbestand in der Sahara erheblich zu. Allerdings breitete sich vor 50000 Jahren auch schon die Wüste stark aus; innerhalb der Sahara finden sich daher seit 60000 J keine Aterian-Fundstellen mehr, während in der Küstenregion das Aterian bis vor 40000 J nachweisbar blieb.

10 % der Fläche Libyens dürfte vor 120000 J von Seen bedeckt gewesen sein – ebenso im Tschad, Tunesien, Ägypten. Zwischen 130 und 120 TA war eine der feuchtesten Zeiten der Sahara – und zu dieser Zeit verließen (erstmalig?) moderne Menschen Afrika Richtung Levante.

Kontaktzone zwischen HS und HN in der Levante über Jahrzehntausende – Rolle von Infektionskrankheiten?

Es wurde eine Hypothese entwickelt und durch mathematische Modellationen untermauert, dass die Ausbreitung der modernen Menschen out of Africa für Jahrzehntausende in der Levante gestoppt wurde, weil es hier zum Kontakt mit HN kam und Infektionskrankheiten des HN, gegen die der HN immun/tolerant war, in dieser Kontaktzone die weitere Ausbreitung des HS zunächst behinderten. Ausgangspunkt ist die Überlegung, dass (a) die Levante genau der Raum war, in dem HS und HN in Kontakt gerieten; (b) warum die Levante so lange Zeit eine Ausbreitungsgrenze für HS darstellte, (c) dass aber nach Überwindung dieses Ausbreitungshindernisses die Ausbreitung dann sehr schnell und erfolgreich erfolgte, zumal auch jenseits der Levante mit einem Kontakt mit HN (oder HD) zu rechnen war, und dass (d) der HN niemals Gebiete südlich der Levante besiedelte.

Es ist unklar, ob in der Kontaktzone permanent oder nur zeitweise Kontakt zwischen beiden „Arten“ bestand. In der Kontaktzone dürfte es mehrfach zu Vermischungen geringer Intensität gekommen sein.

Man geht dabei davon aus, dass Infektionskrankheiten für beide Seiten ein Ausbreitungshindernis darstellten; für HN nach Süden in vom HS besiedelte Gebiete, und für HS nach Norden in vom HN besiedelte Gebiete. Dass letztendlich der HS obsiegte, könnte daran liegen, dass eine

Asymmetrie bei der Belastung durch Pathogene bestand. (Die Anzahl der Pathogene nimmt mit niedrigerer geographischer Breite zu):

HS waren den afrikanischen (tropischen, subtropischen) Pathogenen ausgesetzt gewesen und an diese adaptiert (immun/tolerant) und wurden jetzt mit den Erregern der gemäßigten Zonen konfrontiert. In den Hunderttausenden von Jahren separater Entwicklung von HS und HN dürften sich auch Immunität und Toleranz gegenüber verschiedenen Erregern unterschiedlich entwickelt haben. (Viele Pathogene, die damals übertragen wurden, könnten heute gar nicht mehr als solche existieren).

Sich weiter in HN-Gebiete ausbreitende HS-Pioniergruppen wurden in besonderer Weise von HN-Pathogenen bedroht. Opfer von Infektionskrankheiten auf beiden Seiten der Kontaktzone dürften dazu beigetragen haben, dass die Besiedlungsdichte in der Nähe der Kontaktzone besonders gering war. Geringe Besiedlungsdichte dürfte die Motivation für Wanderungen in fremde Gebiete weiter abgesenkt haben (bzw. es bestand unter diesen Bedingungen geringer Besiedlungsdichte gar kein Anlass zu migrieren). Kontakte zwischen den beiden Arten erfolgten daher nur selten oder gelegentlich und führten nur selten zu sexuellen Kontakten.

Da in tropischen/subtropischen Zonen mehr Erreger vorkommen als in gemäßigten Zonen, war das Risiko für die HN der Kontaktzone noch höher als für HS: HN trafen durch Kontakte mit HS auf mehr für sie neue Erreger als HS. Um zu obsiegen, hätten sich HN also genetisch stärker verändern müssen als HS. Die genetische Anpassung erfolgte dabei (fast?) ausschließlich durch adaptive Introgression von Allelen von Genen des Immunsystems; de-novo-Entstehung von Genvarianten dürfte keine oder eine sehr marginale Rolle gespielt haben. Da HN weniger Erreger aus den gemäßigten Zonen mitbrachten als HS aus dem Süden, gelang es den HS schneller, die notwendigen Genvarianten zu integrieren, die erforderlich waren, um mit diesen für sie neuen Erregern fertigzuwerden. In der Levante mit seinem „mittleren“ Klima zwischen Nord und Süd dürften nämlich die Erreger beider Gruppen von Relevanz gewesen sein. HN hätten sich demnach an mehr für sie neue Erreger anpassen müssen als HS, um in HS-Gebiete vorzudringen oder schließlich die Ausbreitung des HS zu stoppen.

Erst als sich der HS an die relevanten Erreger durch adaptive Introgression angepasst hatte, konnten sich die HS weiter nach Norden, Nordwesten und Nordosten ausbreiteten und wurden auch nicht mehr durch Kontakte mit weiteren HN- oder HD-Gruppen gestoppt, da die den genetischen Werkzeugsatz, mit den Erregern der gemäßigten Zonen zurechtzukommen, in der langen Zeit des Verharrens in der Kontaktzone akquiriert hatten. Während sich HN der Kontaktzone teilweise (wenn auch schlechter als HS) an die Pathogene des HS angepasst haben dürften, ist dies für weiter von der Kontaktzone entfernt lebende HN nicht zu erwarten, so dass der HS nach Durchbruch der Kontaktzone auf HN-Populationen stieß, die (im Gegensatz zu den HN der Kontaktzone) überhaupt nicht auf die neuen, vom HS aus dem Süden mitgebrachten Pathogene angepasst waren.

Dazu passt, dass es vor allem neandertalide Gene im Zusammenhang mit Immunsystem und Infektionsabwehr sind (z.B. MHC), die nach der Introgression neandertalider DNA in die modernen außerafrikanischen Menschen positiv selektiert wurden. Umgekehrt dürften vom HS mitgebrachte Pathogene afrikanischen Ursprungs, gegenüber denen die HN/HD nicht immun waren, die Ausbreitung des HS zulasten der HN/HD erleichtert haben, die über keinen genetischen Werkzeugsatz verfügten, mit diesen Pathogenen fertigzuwerden. In den kleinen Populationen der Kontaktzone dürften sich günstige Allele der Infektabwehr schnell ausgebreitet haben (wegen des hohen Selektionsdrucks und der geringen Populationsstärke).

Das Modell erklärt die schnelle Ausbreitung der HS über die Levante hinaus in einem Zeitraum (50 – 40 TA), der weder durch große ökologische Veränderungen noch durch grundlegende kulturelle Veränderungen des HS gekennzeichnet ist, die plötzlich dem HS gegenüber dem HN Vorteile verschaffen könnten. Nur ein auf Infektionskrankheiten basierendes Modell kann die Populationsdynamik mit dem plötzlichen Ausbruch aus der Kontaktzone erklären, nicht eine plötzliche Überlegenheit des HS aus ökologischen Gründen (im Sinne einer für den HS günstigeren Umweltveränderung in der Region) oder kulturelle Errungenschaften.

Ähnliche Phänomene kennt man auch von dem Kontakt der Europäer mit den Indianern; die Europäer wiesen mehr für Indianer pathogene Erreger auf als umgekehrt; die Ursache war diesmal nicht klimatisch bedingt (Breitengrad), sondern die höhere Bevölkerungsdichte in Europa und die vielen Haustierarten. Ein ähnliches Phänomen findet man bei nach England importierten Grauhörnchen: sie entwickelten in der Isolation in Nordamerika Immunität gegen einen Pockenvirus, während die roten Eichhörnchen, die sich damit jetzt in England infizieren, sterben; die Grauhörnchen übernehmen erfolgreich die Nische der zurückgehenden Eichhörnchen-Population und breiten sich aus.

Im Falle der HS/HN-Interaktion dürfte auch eine Rolle spielen, dass der HS genetisch diverser war (passend zum Ursprung des HS in einem panafrikanischen multiregionalen Netzwerk) und daher von vornherein kompetenter im Umgang mit neuen Pathogenen.

Das Modell lässt sich auch übertragen auf multiple Kontaktzonen oder multiple Expansionen von HS nach Eurasien (GREENBAUM G et al., Nat. Comm. 10, anno 2019).

Südroute über den Süden der Arabischen Halbinsel und die Straße von Hormuz am Persischen Golf?

Im Jahr 2011 wurde von ca. 127000 bis 123000 J alten Werkzeugen (keine Knochenfossilien!) von Jebel Faya im SO der Arabischen Halbinsel – 55 km von der Straße von Hormuz entfernt – berichtet. Die Werkzeuge (kleine Faustkeile, Blattspitzen, Schaber, Kratzer, retouchierte Stücke) ähneln – umstritten! – gleich alten aus Ost- und Nordostafrika, unterscheiden sich aber von gleichalten Werkzeugen aus der Levante. Daraus leitet sich die Vermutung ab, dass der moderne Mensch bereits zu diesem Zeitpunkt den Südosten der Arabischen Halbinsel besiedelt haben dürfte (über die Südroute am südlichen Eingang des Roten Meeres). Es ist dann auch möglich, dass er dann bei eustatisch niedrigem Meeresspiegel die Straße von Hormuz überquert haben und in Küstennähe Richtung Indien gewandert sein könnte (zeitlich wäre der Übergang vom MIS 6 zum MIS 5 dafür günstig).

Die Besiedlung der Levante vor 130000 bis 120000 (Datierungsspanne) bis vor ca. 75000 Jahren gilt als gesichert, wird aber inzwischen als räumlich und zeitlich beschränkt angesehen (die Population überdauerte in diesem Gebiet bis vor ca. 75000 Jahren). Sie dürfte über das Niltal erfolgt sein. Die Fundstelle Jebel Faya deutet nun auf eine davon getrennte Auswanderung über die Bab al-Mandab Straße (Südende des Roten Meeres). Immerhin war vor 125000 J der Meeresspiegel besonders niedrig, und die klimatischen Verhältnisse in Südarabien waren damals günstig für Jäger-Sammler-Kulturen; wegen zahlreicher Flüsse und Seen bot auch das Binnenland geeigneten Lebensraum, der Süden der Arabischen Halbinsel war damals wasser- und wildreich. Die humiden Verhältnisse herrschten hier zwischen 135000 und 120000 Jahren und dann erneut

zwischen 82000 und 78000 Jahren. Nicht technologische Fortschritte, sondern das humide Klima dürften die Expansion nach Südarabien veranlasst haben (Natwiss. R. 6/2011, 308).

Die Befunde gelten aber als strittig: unter dem Horizont mit den beschriebenen Werkzeugen finden sich noch ältere, bisher unbeschriebene Werkzeuge; auch wird bestritten, dass die ca. 125 TA alten Werkzeuge auf den HSS bzw. auf ostafrikanischen Ursprung zurückzuführen sind. Allerdings unterscheiden sie sich deutlich von Werkzeugen des HN, der nach derzeitiger Kenntnis soweit südlich aber ohnehin nicht vertreten war.

Technisch weisen die Werkzeuge auf verschiedene Fertigungstechniken hin, darunter auch die Levallois-Technik, aber auch flache Klingen, Schaber, kleine Faustkeile, Blattspitzen. Dabei deuten die Werkzeuge auf eine lokale Kontinuität zwischen dem Horizont C (ca. 125 TA) und A (ca. 40 TA) – möglicherweise war hier eine eigene Kultur der Steinwerkzeugherstellung entstanden, wogegen dann aber wieder die langen Besiedlungslücken sprechen (Horizont B ist nicht präzise datierbar); außerdem wäre eine kontinuierliche Besiedlung nicht mit genetischen Untersuchungen kompatibel. Eine Mikroklingenkultur, die ursprünglich aus Südafrika stammt und die mit der Auswanderungswelle vor ca. 65000 J OOA verbunden ist (deren Genom ganz überwiegend das Genom aller außerafrikanischen heutigen Menschen prägt), wurde jedenfalls nicht gefunden.

(Sci. 331, 453 + 387; Nat. 470, 50; Spektr. Wiss. 4/11, 16).

Neuere Daten und Klimasimulationen zeigen, dass die Wüsten im Norden fast permanent eine Ausbreitungsbarriere für Menschen darstellten; erst vor rund 70.000 Jahren öffnete sich nach langer Pause erneut für wenige Jahrtausende ein kurzes Zeitfenster auf der Arabischen Halbinsel, in dem dieser Lebensraum für Menschen besiedelbar und passabel wurde. Es war in dieser Zeit feucht genug, um Jäger und Sammler zu ernähren.

Über den trockengefallenen Persischen Golf konnten die Menschen damals von der Arabischen Halbinsel aus die Region Irak/Iran erreichen. Computermodellierungen genetischer Daten zeigen, dass vor 50000 bis 45000 Jahren Menschen ausgehend vom heutigen Iran Südostasien und Australien erreichen konnten, während eine Wanderung nach Norden schon vor 55000 Jahren möglich war – zu beiden Seiten des Schwarzen Meeres in Richtung auf Europa sowie eine weitere Route nach Zentralasien (BdW 9/2014: 64).

Das älteste direkt datierte HS-Fossil (ein Handknochen) außerhalb von Afrika oder der Levante stammt aus der Nefud-Wüste Saudi-Arabiens (Al Wusta-1) und ist 85000 Jahre alt (Nat Ecol Evol. 2: 800). Die Besiedlung erfolgte in einer feuchteren Phase und ging mit MSA-Technologie und weitgehend afrikanischen Fauna einher. Die Ausbreitung des HS gelang also nicht nur in der durch winterliche Regenfälle gekennzeichneten Region entlang der Mittelmeerküste (Levante), sondern in Phasen verstärkter (Monsunbedingter) Feuchtigkeit auch in die semiariden Grasländer Arabiens hinein.

Allerdings war die Nefud-Wüste im Norden Saudi-Arabiens auch schon früher (irgendwann zwischen 300 und 500 TA) besiedelt, wie Steinwerkzeuge und Knochen von Beutetieren belegen. Älteste bisher bekannte Fundstelle auf der Arabischen Halbinsel. Damals herrschte dort ein Savannen-Biotop wie in Ostafrika, so dass keine Anpassung an trockene Landschaften notwendig war; der ostafrikanische Lebensraum dehnte sich bis nach Saudi-Arabien aus. Da keine Fossilien

von den Menschen gefunden wurden, bleibt unklar, welche Menschenart damals Saudi-Arabien besiedelt hatte (nach www.antropus.de).

Südostasien (Laos) erreichte der moderne Mensch nach neuen Datierungen bereits vor (maximal) 63000 Jahren: Bruchstücke eines eindeutig modernen Schädels aus der Tam Pa Ling Höhle in Laos (Altersbestimmung mit der Uran-Thorium-Methode); die umgebenden Bodenschichten der Höhle erwiesen sich als 46000 bis 51000 Jahre alt; wahrscheinlich wurde der Schädel erst später ins Innere der Höhle (also die „jüngeren“ Schichten) gespült. Spätestens vor 50000 Jahren war daher eine definitiv moderne Population auf dem **küstenfernen Festland** in Südostasien etabliert. Die Bruchstücke galten im Jahr 2012 als **älteste eindeutige HSS-Fossilien in Südostasien** (Spektr. Wiss. 10/12: 9; PNAS 109: 14375).

Südchina, zwischen 120000 und 80000 Jahren

Im Jahr 2015 wurde von 47 HS-Zähnen aus der Fuyan-Höhle (Daoxian) in Südchina berichtet, die zwischen 80000 und 120000 Jahre alt sein sollen. Das Mindestalter stammt von einem Stalagmiten (80100 +/- 1200 Jahre) und gilt daher als zuverlässig, das Höchstalter von Tierfossilien aus der Schicht, die auch die Zähne lieferte. Damit wäre der HS mindestens 30000 (bis 70000) Jahre früher als bisher angenommen in dieser Region angekommen. Die Zähne sind klein und unterscheiden sich kaum von denjenigen moderner Chinesen und oberpleistozänen Europäern, Form und Abnutzungserscheinungen sind völlig modern. Sie sind kleiner als oberpleistozäne Zähne aus Afrika oder andernorts aus Asien. Auch die ersten Molaren von Qafzeh sind primitiver. Eine Weiterentwicklung aus lokalen HE-Populationen ist auszuschließen. Keine Steinwerkzeuge nachweisbar. Begleitfauna u.a. mit fünf Großsäugern wie *Ailuropoda baconi*, *Crocota ultima*, *Stegodon orientalis*, *Megatapirus augustus*. Allerdings wird das hohe Alter der Zähne auch infrage gestellt; sie sind sehr gut erhalten.

Die Daten sprechen dafür, dass Südchina viel früher vom HSS besiedelt wurde als Nordchina, wobei die Route nach Südchina möglicherweise über Arabien führte, wo 125 TA alte Steinwerkzeuge gefunden worden waren, die man technologisch dem HSS zugeordnete. Nordchina wäre dann erst wesentlich später ausgehend vom östlichen Mittelmeerraum besiedelt worden, aus derselben Gründerpopulation, die auch Europa besiedelte. Die verzögerte Besiedlung im Norden könnte mit den klimatischen Verhältnissen erklärbar sein. Schließlich war HSS in Tropennähe entstanden, und so ist es naheliegend, dass er zunächst ostwärts und nicht nordwärts wanderte, wo die Wintertemperaturen unter den Gefrierpunkt fielen. Daneben wird die Hypothese vertreten, dass der HN eine ökologische Barriere für die Besiedlung Europas durch HSS darstellte, und dass der HSS erst nach Europa eindringen konnte, nachdem der Rückgang des HN eingesetzt hatte.

Die ältesten HSS-Nachweise aus Nordchina datieren auf ca. 40 TA (Tianyuan Höhle bei Beijing); zur Zeit der Daoxian-HSS lebten in nördlichen Breiten noch primitivere Menschen.

Es gibt einige weitere Hinweise auf frühe HSS in Südchina, die aber als unsicher gelten; so ein HSS-Unterkiefer aus der Zhiren-Höhle Südchinas (datiert zwischen 110 und 55 TA), der aber auch von einem späten HE stammen könnte*. Ansonsten finden sich HSS zwischen 40 und 50 TA noch in Borneo (Niah Höhle; Datierungsspanne: 45 – 39 TA) und Australien (s.u., → Besiedlung Australiens) (Nat. 526: 696 + 647; Sci. 350: 264).

Aus Liujiang / Guangxi (China) wurden 67000 (+- 6000 J) alte vermeintliche HS-Reste berichtet. Problematisch ist, dass bei der Bergung des Schädels keine genaue Dokumentation der Fundschicht vorgenommen wurde. Die Datierung von 67 +- 6 TA bezieht sich daher auf das Gestein, von dem man vermutet, dass das Fossil dort eingebettet war. Der Liujiang-Mensch zeigt Ähnlichkeiten mit dem 16 bis 18 TA alten Minatogawa-Menschen auf einer japanischen Insel.

*Zhiren-Höhle: Ein *Homo*-Unterkiefer aus China mit einem schwach ausgeprägten Kinn (im Gegensatz zum fliehenden Kinn der HE), der auf ca. 110000 Jahre datiert wurde, zeigt hinsichtlich des Kinns einen intermediären Status zwischen HE und HS (Vermischung?). Die Bedeutung dieser Fossilien ist allerdings unklar (gab es eine frühere Auswanderungswelle von HS aus Afrika?) (Sci. 326, 655).

Dieser inkomplette Unterkiefer (vorderer Abschnitt erhalten) sowie zwei Molaren aus der Zhiren-Höhle (Zhirendong, Südchina) wurden im Jahr 2010 beschrieben (PNAS 107, 19201; Natwiss. Ru. 2/2011, 85). Die Datierung als > 100000 J gilt als sicher (100000 bis 113000 Jahre, möglicherweise noch älter; u.a. aber auch durch Begleitfauna bestätigt, darunter *Pongo* – inzwischen in dieser Region erloschen – und der Riesentapir *Megatapirus*; 25 % der Großsäuger aus der begleitenden Fauna sind inzwischen ausgestorben). (Kontra: siehe oben, danach nur 55000 – 110000 Jahre alt). Diese Funde werden als älteste Nachweise des HSS in Ostasien interpretiert.

Der anteriore Unterkiefer zeigt die abgeleiteten Merkmale des modernen HSS u.a. im Bereich der anterioren Symphyse (in der Seitenansicht fast senkrechte Symphyse), eine Kinngrube (leicht vorstehendes Kinn), der in der Vorderansicht erkennbare senkrechte Kiel in der Unterkiefermitte und weitere Merkmale, die ihn deutlich von den Unterkiefern später „archaischer HS“ unterscheiden. Die Form der lingualen Symphysenregion wie auch die Robustheit des Unterkieferkörpers stehen dagegen den „archaischen HS“ oder späten HE des späten Pleistozäns in dieser Region nahe. Leider gibt es keine Funde aus dem späten Mittelpleistozän Chinas (zwischen 300000 und 150000 Jahren), so dass unbekannt ist, wie genau die Unterkiefer der archaischen *Homo* in dieser Region in diesem Zeitraum waren, ob also beispielsweise die lokale Population konvergent zum modernen Menschen eine Entwicklung in Richtung auf gracilere Unterkiefer durchmachte.

Die beiden Molaren von Zhiren sind weniger informativ; sie sind klein und entsprechen post-neandertalischen Menschen des Oberpleistozäns Westeurasiens (also HSS), aber es fehlt an ostasiatischem Vergleichsmaterial, so dass man nicht mit Gewissheit sagen kann, dass sie dem modernen Menschen zuzuordnen sind.

Der Fund spricht für eine frühere Ausbreitungswelle des HSS nach Asien als üblicherweise angenommen wird (ca. 60000 J; nach genetischen Daten erschien HSS vor 50000 bis 60000 Jahren in Südasien), verbunden mit einer gewissen Vermischung bzw. Genflow aus der archaischen lokalen Population und stellt auch die Frage nach einer längeren Koexistenz von späten archaischen und frühen modernen Menschen in Eurasien. Möglicherweise haben die Menschen dieser früheren (hypothetischen) Auswanderungswelle nicht zum Genpool der modernen Menschen beigetragen und sind daher im Genom der modernen Menschen auch nicht nachweisbar. Dies ist nicht unplausibel, haben doch die ersten HSS in Europa (wie Oase in Rumänien) ebenfalls *nicht* zum Genpool der heutigen Europäer beigetragen, sondern stellen (im Gegensatz zu den folgenden Aurignacien-Menschen) eine komplett erloschene Linie dar.

Grundsätzlich lassen sich die Befunde von Zhirendong in zweifacher Weise interpretieren: die lokale HE-Population wurde zunehmend graziler und entwickelte konvergent moderne Kiefermerkmale, oder moderne Menschen (OOA) erreichten Südchina schon vor mehr als 100000 Jahren und vermischten sich mit der indigenen Population. Der älteste unstrittige Nachweis des modernen Menschen in SO-Asien datiert auf 45 - 39 TA (Niah Cave-Cranium, Borneo), und Australiens Norden wurde offenbar schon vor > 60 TA besiedelt. Genetische Analysen moderner Menschen sprechen für eine Besiedlung Südasiens vor 60 – 50 TA. Allerdings fanden sich an einer > 74000 J alten Fundstelle in Indien (Jerreru) Werkzeuge, die gleich alten Werkzeugen Ostafrikas entsprechen und darauf deuten, dass zu diesem Zeitpunkt bereits Indien erreicht worden sein könnte, wie auch einige genetische Analysen darauf deuten, dass der moderne Mensch Südasien schon vor der Toba-Eruption erreicht hatte (Nat. 468, 512). Und falls der moderne Mensch tatsächlich schon vor ca. 125000 Jahren den Osten der Arabischen Halbinsel unmittelbar westlich der Straße von Hormuz erreicht hatte (Sci. 331, 453 + 387; Nat. 470, 50) – was jedoch mangels Körperfossilien aus dieser Region strittig ist -, dürfte es dann auch keine grundsätzlichen Barrieren mehr gegeben haben, die die weitere Ausbreitung nach Osten behindert hätten (Natwiss. Ru. 2/2011, 85).

Da es in Indien keine Menschenfossilien aus dem fraglichen Zeitraum um die Toba-Eruption herum gibt, verweist mtDNA heutiger Populationen Indiens darauf, dass Indien eine wichtige Rolle für die weitere Besiedlung Australasiens durch HS spielte. Umstritten war bisher, ob (1) der HS (aus Afrika kommend) in Indien schon vor dem Toba-Ausbruch erreichte, wobei man ihm in diesem Fall eine nicht-mikrolithische afrikanische MSA-Technologie aus Levallois und Steinspitzen unterstellen würde, oder (2) ob der HS den indischen Subkontinent erst zwischen 60 und 50 TA erreichte und dann die Howiesons-Poort-Mikrolithen-Industrie mitbringen würde.

Es gibt nur wenige Fundstellen zwischen 80 und 50 TA in Indien. Die Debatte über die Besiedlung Südasiens beruht daher im Wesentlichen auf Steinwerkzeugen, moderner DNA und wenigen Fundstellen mit gravierten Straußeneischalen und Knochenwerkzeugen.

Die Dhaba-Fundstelle (Nordindien, mittleres Son River Valley) ermöglicht eine detaillierte archäologische Aufnahme für den Zeitraum zwischen 80 und 40 TA und steht damit zwischen dem frühen Mittelpaläolithikum/späten Acheulean von Patpara, Nakjhar Khurd, Sihawal und Bamburi 1 (140 - ~ 104 TA) und dem klingen-basierten Oberpaläolithikum der Baghor-Formation, das man bisher (allerdings strittig) auf 39 TA datierte.

Dhaba zeigt eine unveränderte Werkzeugindustrie zwischen $79,2 \pm 3,2$ und $65,2 \pm 3,1$ TA, also über den Toba-Ausbruch hinweg (ca. 74 TA). Die Industrie entwickelte sich im Zeitverlauf weiter, vor 48 TA kamen Mikrolithe (Mikroklingen mit Rücken) hinzu, wobei sich Levallois und mikrolithische Industrie für kurze Zeit ($48,6 \pm 2,7$ und $47,5 \pm 2,0$ TA) überlappten.

Die Industrien ähneln stark der MSA Afrikas und Arabiens sowie den ältesten Steinwerkzeugen Australiens. MSA-analoge Technologien (die auf HS zurückgeführt werden) waren in Indien daher schon vor dem Toba-Ausbruch vorhanden, und entwickelten sich im Zeitverlauf weiter. Auch das Fehlen von Mikrolithen vor ca. 59-65 TA in Australien – in Anwesenheit zentripetal bearbeiteter Kerne sowie retouchierter Spitzen – spricht für enge Verbindungen mit SO-Asien, Indien und Ostafrika, denn dies entspricht den Technologien, die sich zwischen 100 und 47 TA in Ostafrika finden. Auch die Untersuchung der Kerne spricht für eine technologische Kontinuität von Afrika bis Australien. **Die Ausbreitung des HS über Arabien hinaus muss daher schon vor mehr als 74 TA erfolgt sein.** Dhaba stellt eine Brücke zwischen ostafrikanischen und weiter östlich vertretenen Industrien dar (Nat. Comm. 11: 961).

Das „China-Problem“ (Stand 2016)

Jenseits der oben genannten jüngeren Funde mit vermeintlichen Assoziationen zum HSS zeigen auch die älteren Menschenfossilien aus China problematische Beziehungen zu den klassischen Vorstellungen von der Evolution zum Menschen, und spielten in Multiregionalismus-Modellen eine wichtige Rolle.

Zwischen 900.000 und 125.000 J finden sich in Ostasien Fossilien mit Merkmalen, die irgendwo zwischen HE und HS stehen, z.B. der 780.000 J alte Peking-Mensch. Diese Menschen waren weiter entwickelt als der HE, passen aber in keine klassische Kategorie. Die ältesten Fossilien dieses Typs (zwei Schädel aus Yunxian) datieren auf 900.000 J.

Dies gab Anlass zu der Hypothese, dass *H. heidelbergensis* (massive Überaugenwülste, kein Kinn, aber kleinere Zähne und größere Gehirnkapsel als HE und in dieser Hinsicht schon dem HS ähnelnd) in Asien entstanden sein könnte. Allerdings zeigen die chinesischen Fossilien auch Unterschiede zu europäischen und afrikanischen *H. heidelbergensis*. So hat der 250.000 J alte Dali-Mensch (Shaanxi) eine größere Gehirnkapsel, ein kürzeres Gesicht und niedrigere Wangenknochen als *H. heidelbergensis* und erscheint damit fortschrittlicher.

Solche „Übergangsformen“ existierten über Hunderttausende von Jahren in China, bis schließlich Menschen mit eindeutig modernen Merkmalen auftraten (wie Zhirendong). Der Zhirendong-Unterkiefer wirkt zwar eindeutig modern, weist aber noch einige altertümliche Merkmale des Peking-Menschen auf (wie ein robusteres und weniger stark vorstehendes Kinn).

Die Werkzeugkultur blieb erstaunlicherweise in China – im Gegensatz zu Europa und Afrika – unverändert: **die Menschen in China nutzten dieselben einfachen Werkzeuge zwischen 1,7 MA und 10.000 BP!** Dies spricht für einen geringen Einfluss von fremden Populationen und eine Kontinuität der lokalen Population. Aber auch wenn die Fossil- und Werkzeug-Überlieferung für eine kontinuierliche Entwicklung vom HE zum HSS in China spricht, sprechen genetische Daten gegen ein solches Modell: 97,4 % des Genoms der modernen Chinesen entspricht demjenigen der frühen HSS Afrikas (YOOA), der Rest stammt von HN und HD. Ein signifikanter Einfluss eines hypothetischen chinesischen HE lässt sich nicht nachweisen.

In diesem Sinne könnten die Zhirendong-Menschen eine frühere Auswanderung aus Afrika darstellen. In dieses Modell passen auch die 47 modern aussehenden Zähne von Daoxian, die mindestens 80000 Jahre alt sind (und evtl. 120000 Jahre). Diese frühen HSS-Immigranten könnten sich mit archaischen Populationen entlang ihres Wanderweges oder in Asien vermischt haben, was dann die primitiven Merkmale der Zhirendong-Menschen erklären könnte.

Eine alternative Erklärung für die schwer einzuordnenden Fossilien wie den 250.000 J alten Dali-Schädel könnte darin bestehen, dass es sich um Denisovaner handelt – denn man weiß noch nicht, wie die HD überhaupt ausgesehen haben. In Xujiayao wurden neun Zähne und ein partieller Kiefer aus der Zeit zwischen 125 und 100 TA ausgegraben – die Molaren waren sehr massiv mit robusten Wurzeln und ähneln denen der HD vom Altai-Gebirge.

Eine dritte Hypothese sieht den Mittleren Osten sogar als Zentrum der Menschentwicklung. Ausgehend von den ersten Auswanderern aus Afrika vor 1,8 MA soll sich im günstigen Klima des Mittleren Ostens eine Population etabliert haben, von der aus immer mal wieder

Menschengruppen mit „Übergangsmerkmalen“ auswanderten, so eine Gruppe nach Indonesien, eine andere wanderte nach Nordwesten und bildete die HN (430 TA), eine weitere nach Norden und Nordosten und entwickelte sich zu den HD, und eine andere Subpopulation migrierte vor > 600 TA zurück nach Afrika und entwickelte sich dort über den *Homo heidelbergensis* zum HS. Die Übergangsformen zwischen 900 und 125 TA in Ostasien wären dann ebenfalls Abkömmlinge dieser zentralen Population Mittelasiens.

Paläogenetische Untersuchungen (aDNA) sind dringend vonnöten, um diese Fragen zu klären (Nat. 535: 218).

Rotwildhöhlen-Menschen (Maludong/Yunnan, China): ca. 14000 Jahre alte Menschenfossilien (Spanne: 11200 – 14500 Jahre; Schädelfragmente, einzelne Zähne, einige postkraniale Knochen aus zwei Höhlen) mit flachem, breitem Gesicht und relativ schmalen Nasenbein. Es handelt sich zwar um HS, aber möglicherweise um eine gesonderte Gruppierung, die früher oder getrennt von den Vorfahren der heutigen Chinesen Südchina besiedelte, Sie weisen auch archaische HS-Merkmale auf sowie Ähnlichkeit mit dem Zhirendong-Menschen. Es gelang nicht, DNA zu gewinnen (Wikip.).

Noch extremer ist das nur 11500 J alte Cranium von **Longlin** aus derselben Gegend (LL1, unterstes Holozän), das eine ungewöhnliche Mischung aus HS-Merkmalen und archaischen Merkmalen zeigt (jedoch ohne spezielle Affinität zu HN) und keinem frühmodernen Menschen Ostasiens ähnelt. Ein im Fundzusammenhang entdecktes Sphenotemporalfragment (von dem aber sicher nicht ist, ob es zum gleichen Individuum gehört) enthält allerdings ein Bogengangsystem, das eindeutig dem modernen Menschen zuzuordnen ist und sich massiv von dem der HN unterscheidet.

LL1 könnte ein Indiz für eine späte lokale Vermischung von HS mit archaischen Menschen (bisher unbekannter Taxonomie) sein. In gewisser Hinsicht zeigt das LL1-Cranium Parallelen zu Oase 2, aber die Merkmalsmischung ist noch ausgeprägter als Oase 2, und es fehlen die neandertaliden Autapomorphien, die sich in Oase 2 finden. Es gibt kein zweites Cranium mit einer so ausgeprägten Merkmalsmischung. Vom Festland Südostasiens sind aber keine sicher datierten archaischen Menschen < 100.000 Jahre bekannt (Sci Rep.23:12408).

Dushan 1: 15000 Jahre alter HSS aus Südchina (partiell Cranium, Kieferfragmente, Einzelzähne) mit ungewöhnlichem Mosaikcharakter der Zähne (sehr groß, cingulum-artige Strukturen mit Dentinbeteiligung an den hinteren Zähnen usw.), typisch für mittelpleistozäne archaische Menschen, konkret HE, eventuell als Introgression aus einer lange überlebenden archaischen Population (wie z.B. HD). Alternativ könnte er ein später Überlebender der frühesten HS Chinas sein, die in dieser Region möglicherweise lange in Isolation überlebten.

Zahngröße auf dem Niveau mittelpleistozäner Menschen Asiens, eindeutig größer als HS des Oberpleistozäns oder Holozäns. Größenverhältnis unterer M1/M2/M3 wie bei oberpleistozänen HS und ähnlich mittelpleistozänen Menschen, im Unterschied zu M1>M2>M3 wie bei modernen Menschen. Akzessorisches randliches Tuberculum der oberen Prämolaren (heute nur noch bei 15 – 20 % der Menschen, dagegen bei 94 % der Atapuerca-SH-Menschen). Dreiwurzliker unterer erster Prämolare (heute extrem selten); zweiwurzliker oberer zweiter Prämolare (zum Vergleich: 0 % im O-Pleistozän Chinas, 4,3 % bei modernen Chinesen; 87,5 % Atapuerca Sima de los Huesos). Komplexe Morphologie der Schmelz-Dentin-Grenze auf der Okklusalfäche der Molaren wie bei asiatischen HE (heutige Chinesen: 5,2 %).

Von insgesamt 25 dentalen Schlüsselmerkmalen erwiesen sich 13 als typisch für eurasiatische archaische Menschen, 4 für frühe afrikanische Homininen und nur 10 für moderne HS.

Allgemein gilt SW-Asien aufgrund alter mtDNA- und Y-Linien in modernen Südwestasiaten als Hotspot menschlicher Diversität (Sci. Rep 9: 2347).

Wurzeln bei unteren Prämolaren:

Ffast alle *Australopithecus* hatten **zweiwurzlige erste untere Prämolaren**, ebenso 55,6 % der frühen afrikanischen *Homo* (wie HH) und 50 % der HE von Java. Im M-Pleistozän Chinas bisher nicht nachweisbar, aber Tomes-Wurzeln in Zhoukoudian.

Alle frühpleistozänen Menschen Europas weisen zweiwurzlige untere Prämolaren auf (Tomes-Wurzeln in Sima del Elefante oder eindeutige Bifurkation in Gran Dolina -TD6).

Mittelpleistozäne europäische Menschen und HN hatten normalerweise einwurzlige untere erste Prämolaren.

Moderne Menschen: 3,6 % zweiwurzlige untere Prämolaren (Spanne 1,0 - 6,6 % je nach Population).

Dreiwurzlige untere erste Prämolaren sehr selten bei fossilen und rezenten Menschen; bei großen Menschenaffen und Hylobatiden aber mit Frequenzen zwischen 1 und 50 %; bei Homininen nur bei AAFAR, AAFRI und AROB.

Dreiwurzlige obere erste Prämolaren bei modernen Menschen 0,2 % (Sci. Rep. 9: 2347).

Tomes-Wurzeln der unteren ersten Prämolaren heutzutage am häufigsten in Subsahara-Afrika (> 25 %); in Australien und Südost-Asien 15 - 25 %, bei Europäern und Ostasiaten 5 - 15 %.

Auswanderung aus Afrika, Review über den Kenntnisstand 2006 (Sci. 313, 796):

Die erste Auswanderung in die Levante vor > 100.000 Jahren war letztlich nicht dauerhaft und erfolgreich; die zweite Auswanderung erfolgte vor ca. 60000 Jahren, wobei sich die (genetischen) Indizien verdichten, dass es nur ein einziges erfolgreiches Auswanderungsereignis gab. Je mehr genetische Daten verfügbar werden, um so schwieriger wird es, hieraus auf zwei oder mehr Besiedlungswellen young out of Africa zu schließen. Und die genetische Diversität der modernen menschlichen Populationen nimmt mit zunehmender Entfernung von Ostafrika (in km gemessen) ab.

Die Ausbreitung erfolgte rasch entlang der Küstenlinien Süd- und Südostasiens; Malaysia und die Andamanen-Inseln wurden vor mindestens 55000 Jahren erreicht, evtl. schon vor 65000 und 60000 J. (wobei neuere mt-DNS-Daten aber gegen die letztgenannten frühen Daten sprechen). Weniger sicher ist die Datierung der Besiedlung von Neuguinea und Australien (damals miteinander verbunden als „Sahul-Landmasse“).

In Neuguinea war eine in 2000 m über NN liegende Talregion bereits vor mindestens 43000 (max. 49000) kalibrierten Jahren besiedelt (mehrere Besiedlungshorizonte; ältester datiert zwischen 49000 und 43000 J). Die Menschen ernährten sich von den stärkehaltigen Früchten von Schraubenbäumen (*Pandanus*) und Yams, wobei angesichts des kühleren Klimas (im Vergleich zu heute; Vegetationszonen komprimiert; auf dem Höhepunkt des LGM waren die Hochlagen dann gar nicht mehr besiedelt, vermutlich, weil der Schraubenbaum *Pandanus* nicht mehr dort gedeihen konnte) Yams nur in tieferen Lagen wuchs und offenbar dort gesammelt und mitgebracht wurde. Stark abgenutzte Steinäxte (wobei Wasserläufe als Quelle für Rohmaterial dienten) weisen darauf, dass vermutlich Wälder gelichtet oder gerodet wurden, damit mehr Sonnenlicht den Boden

erreichte und für die Ernährung nützliche Pflanzen besser gedeihen konnten. Bestimmte Rohmaterialien für Steinwerkzeuge stammten aus 20 km Entfernung. Außerdem wurden kleine Tiere (nicht näher identifizierbar) gejagt (Sci. 330, 41 + 78). Vor 20000 Jahren führten die Menschen dann wilde Tiere (wie Wallabys und Ratten) auf Papua-Neuguinea ein, wohl als Proteinlieferanten, weil ihr Lebensraum bisher arm an jagbaren Tieren war. Vor 9000 Jahren finden sich dann im Hochland (über 1000 m über NN) erste Hinweise auf Landwirtschaft (s.u.). (Sci. 330, 41).

Auf Borneo sind moderne Menschen vor 41000 J (naA < 45000 J) nachweisbar, Australien war nach älteren Angaben vor spätestens 45000 J (Lake Mungo 3; neue Datierung aber nur 38000 – 42000 J) besiedelt, nach neueren Erkenntnissen schon früher. Spekulativ ist auch die Besiedlung Malaysias vor 74000 Jahren vor dem Toba-Ausbruch in Sumatra, die ebenfalls noch archäologischer Bestätigung bedarf. Insgesamt gesehen betrug die Wanderungsgeschwindigkeit zwischen Afrika und Australasien mindestens 1 km/Jahr. Werkzeugkulturen aus Indien und Sri Lanka zeigen große Ähnlichkeit mit solchen aus Süd- und Ostafrika (dort zwischen 65000 und 55000 BP), ihr Alter beträgt aber zur Zeit nur 34000 J (könnte aber älter sein). In diesem Zusammenhang fanden sich auch perforierte Perlen aus Straußeneiern und ein Fragment einer Straußeneischale mit kreuzförmigen Einkerbungen ganz ähnlich den 77000 J alten Einkerbungen in einem Ockerstein der Blombos Höhle.

In der westlichen Kapregion Südafrikas fanden sich ebensolche Einkerbungen in Wassergefäßen aus Straußeneischalen, die zwischen 75000 und 60000 J datiert wurden (Diepkloof) (naA: 65000 bis 55000 J: Spektr. Wiss. 5/2010, 13).

Die Steinwerkzeugkultur Australiens galt für lange Zeit als erstaunlich primitiv, ohne die typischen oberpaläolithischen Elemente der mittleren Steinzeit Afrikas und der frühesten Fundstellen in SW-Asien und Europa; Klingen fehlen völlig, ebenso der typische oberpaläolithische Werkzeugsatz. Die primitive Steinwerkzeugkultur hielt in ganz Australien bis vor 7000 – 5000 J BP an! Wie konnte sich diese primitive Kultur aus den weit fortgeschritteneren in Afrika und Indien entwickeln? Ursachen könnten sein: (a) Mangel an geeignetem Rohmaterial in den meisten Gebieten Ost- und Südostasiens, so dass die fortgeschrittene Technologie verlernt wurde; (b) die Technologie in Ostasien könnte mehr auf Holz oder Bambus basiert gewesen sein und wurde daher fossil nicht überliefert; (c) da die primäre Besiedlung SO-Asiens und Australiens entlang der Küsten erfolgte, konnte sich die Technologie primär den Anforderungen an die Erschließung von Nahrungsquellen im Küstenbereich (Fische, marine Säuger, tropische Pflanzen) angepasst haben; große Landsäuger spielten dabei eine untergeordnete Rolle. Hochwertige Steinwerkzeuge wurden aber primär für die Jagd und das Zerlegen großer Landsäuger sowie die Herstellung von Kleidung und Zelten benötigt; dies alle spielte im warmen Küstenklima aber keine wichtige Rolle; (d) zunehmender Verlust von kulturellen und technologischen Eigenheiten und Fähigkeiten mit zunehmender Entfernung vom Ausgangspunkt der „Reise“ (wie exemplarisch für die Besiedlung Tasmaniens vor 35000 J. eindeutig nachgewiesen), vergleichbar dem Verlust an genetischer Diversität mit zunehmender Entfernung von Ostafrika (s.o.). Und während die Steinwerkzeugkultur Australiens bis weit ins Holozän hinein primitiv blieb, waren andere Verhaltensweisen der frühen Siedler Australiens modern: Begräbnisrituale, persönlicher Schmuck, häufige Verwendung roten Ockers, fortschrittliche Steinäxte bereits in Zusammenhang mit den ältesten Fundstellen in Australien.

Europa wurde sowohl nach archäologischen wie DNS-Daten dagegen erst zwischen 45000 und 40000 BP besiedelt. Dabei ist ungeklärt, ob sich die Linie nach Europa bereits bald nach der Überquerung der Südspitze des Roten Meeres (Bab el Mandeb Straße) abzweigte, entweder durch Zentralarabien oder entlang der Ostküste des Roten Meeres, oder ob die Abzweigung nach Europa

weiter östlich (Ostarabien oder Iran) erfolgte. Für eine Durchwanderung des Niltals nach Norden hin gibt es bisher keine ausreichenden Indizien, alles spricht bisher für die Überquerung der Südspitze des Roten Meeres.

Nähere Erkenntnisse erbrachten dann im Jahr 2006 mtDNA-Daten (Sci. 314, 1767). Sie belegen eine Rückwanderung von Populationen aus SW-Asien nach Nordafrika vor 45000 – 40000 J (Haplotypen M1 und U6), also zeitgleich mit der Besiedlung Europas. Offenbar schafften veränderte Klimabedingungen zu diesem Zeitpunkt Zugang zur Levante; über die Levante und mediterranes Gebiet (und *nicht* über die Route südlich des Roten Meeres, die für die Auswanderung aus Afrika relevant gewesen sein dürfte) erfolgte die Rückwanderung nach Nordafrika, aber – über die Levante – auch die Besiedlung Europas. Das nordafrikanische Dabban und das europäische Aurignacien stammen demnach von einem gemeinsamen Vorläufer aus der Levante.

Die Datierung der Rückwanderung nach Nordafrika ist aber nicht gesichert; auch ein Zeitraum zwischen 25000 und 30000 Jahren wäre noch möglich (was durchaus dazu passen würde, dass die mtDNA-Marker grob mit der Verbreitung der afro-asiatischen Sprache korrelieren). Andere Auffassungen (erst vor 16000 bis 2000 Jahren) sind mit den mtDNA-Daten nicht kompatibel; unstrittig sind aber multiple Wanderungsbewegungen vom Nahen Osten nach Nordafrika im Neolithikum, die weitere mtDNA-Haplotypen mitbrachten.

Westeurasiern fehlt nahezu komplett die Haplotypgruppe M, die sonst in Asien dominiert. Die Besiedlung des westlichen Eurasiens war im Sinne einer Long-journey-Hypothese verzögert – vermutlich saß die Population, aus der später die Westeurasier hervorgingen, in der Region des Persischen/Arabischen Golfes, die sie über die Südroute erreicht hatte. Erst als sich das Klima verbesserte, drangen die Menschen in die Levante und dann nach Europa vor. Vor mehr als 50000 J. dürfte eine Wanderung aus der Golfregion nach Europa allein schon wegen der großen Wüste unmöglich gewesen sein, die sich bis dahin von Nordafrika nach Zentralasien erstreckte.

Der Haplotyp M1 findet sich dagegen häufig am Horn von Afrika und ist überwiegend afrika-spezifisch; er entstand vor ca. 37000 +/- 7000 Jahren, sein Subtyp M1b (der auf das Mittelmeergebiet beschränkt ist) vor 23000 +/- 6000 Jahren. Der Haplotyp U6 entstand vor 45000 +/- 7000 Jahren, der Untertyp U6a vor 37500 +/- 4000 Jahren. U6 ist die Schwestergruppe des europäischen Haplotyps U5, der auf 41400 +/- 9000 Jahre datiert wird und offenbar von den ersten Europäern mitgebracht wurde. Der Ursprung der Haplogruppe U liegt in Westasien.

Die Daten ergaben, dass vor 45000 – 40000 Jahren eine Migration nach Nordafrika erfolgte, die beide Haplogruppen betraf. Die Vorläufer der Nordafrikaner (M1, U6) und Europäer (U5) lebten demnach ungefähr in derselben Region SW-Asiens, ggf. räumlich aber getrennt. Die Fragmentierung der riesigen Wüste ermöglichte ihnen dann zunächst die Levante zu besiedeln, danach Europa. Wenn die Klimabedingungen aber die Besiedlung der Levante zuließen, so war auch Nordafrika wieder zugänglich; die M1- und U6-Populationen erreichten Nordafrika über den mediterranen Raum. Das Grönland-Interstadial (44000 – 48000 BP) dürfte hierfür geeignete Klimabedingungen geschaffen haben, sowohl für die Besiedlung der Levante wie auch weiter nach Nordafrika. M1 und U6 differenzierten sich in die wichtigsten Subclades, während sie sich noch im Mittelmeergebiet aufhielten; M1b blieb auf diese Region beschränkt, M1a breitete sich weiter aus, bestimmte U6-Typen wanderten nach Ostafrika, evtl. entlang des Nils (Sci. 314, 1767).

Südinrien?

Im Widerspruch zu den im Jahr 2007 als weitgehend konsentiert zu betrachtenden Auffassungen, dass die Auswanderung des modernen Menschen aus Afrika (abgesehen von der vorübergehenden

Besiedlung der Levante) erst vor 60000 J. oder kurz danach erfolgte, stehen überraschende **Werkzeugfunde aus Südindien** (Jwalapuram), die zeitlich dem mittleren Paläolithikum zuzuordnen sind: in der betreffenden Fundregion finden sich Werkzeugansammlungen sowohl kurz vor wie kurz nach der Toba-Supereruption (74 TA) (**prä-Toba-Fundstellen: 83 – >74 TA alt; post-Toba: <74 bis 67 TA**), wobei zwischen dem Prä- und dem Post-Toba-Werkzeugsatz eine technologische Kontinuität bestehen soll. Die Industrie zeigt größere Ähnlichkeiten zur afrikanischen mittleren Steinzeit (mit dem HSS als Urheber) als zum gleich alten europäischen Mittelpaläolithikum mit seiner typischen Levallois-Technik (mit dem HN als Urheber). Sowohl die Parallelen zur afrikanischen Mittelsteinzeit (des HSS) wie die Fähigkeit, die Toba-Eruption in dieser Region zu überstehen, **sprechen indirekt dafür, dass der moderne Mensch schon vor der Toba-Eruption in Südindien lebte**. Dies passt auch zur angenommenen südlichen Route „out of africa“ ausgehend von Ostafrika über das Horn von Afrika (Sci. 317, 114). Bewertung: die Befunde sind insofern sehr bemerkenswert, weil (a) der HSS offenbar doch etwas früher aus Afrika ausgewandert ist als in jüngerer Zeit angenommen und (b) die Toba-Eruption offenbar keine so gravierenden Auswirkungen auf den HSS hatte als gelegentlich postuliert (vgl. BdW 6/18: 44).

Die Frage, ob der HSS Indien schon vor dem Toba-Ausbruch erreichte, bleibt aber weiterhin umstritten. Die Bewertung der Prä-Toba-Werkzeuge aus Indien (Jerruru-Tal) ist kontrovers: einige meinen, sie könnten von archaischen Menschen hergestellt worden sein, andere bringen sie in Verbindung mit der Howiesons Poort-Kultur, die in Süd- und Ostafrika vor 65000 bis 50000 Jahren verbreitet war und eindeutig dem HSS zuzurechnen ist – und gerade diese Innovationen hätten die Ausbreitung nach Osten erleichtert. Allerdings sind die ältesten unstrittigen mikrolithischen Werkzeuge in Südasien nicht älter als 40000 Jahre – was aber auch eine Folge des Meeresspiegelanstiegs sein kann, durch den frühe Zeugnisse der Küstenroute verloren gegangen sein könnten.

Unstrittig ist, dass in Indien unterhalb der Toba-Asche 77000 bis 74000 Jahre alte relativ einfache Werkzeuge gefunden wurden, die von archaischen Menschen, auch vom HN gemacht worden sein könnten (allerdings gibt es keine Hinweise auf HN in Indien), andererseits deuten eben Ähnlichkeiten mit südafrikanischen Werkzeugen auch auf eine mögliche Urheberschaft des HSS. Mikroklingen wären dann aber erst von späteren Einwanderern mitgebracht oder später von den früheren Einwanderern de novo entwickelt worden.

Allerdings gibt es aus den genetischen Untersuchungen moderner Populationen keinerlei Hinweise auf eine Migration des HSS von Afrika nach Asien vor mehr als 60000 Jahren. Immerhin sollen aber mtDNA-Studien aus Indien Hinweise darauf geben, dass bestimmte genetische Varianten dort seltener auftreten als sie eigentlich zu erwarten wären, was darauf deuten könnte, dass die ersten modernen Menschen in Indien Opfer einer Katastrophe wurden, die die Population fast ganz (aber eben nicht zu 100 %) zusammenbrechen ließ. Ob dies der Toba-Ausbruch war, ist aber nur Spekulation, denn der L3-Haplotyp, der mit den Auswanderern aus Afrika verbunden ist, entstand wahrscheinlich erst nach der Toba-Explosion. Allerdings reicht die 95%-Konfidenzspanne für die Entstehung dieses Haplotyps bis auf 79000 Jahre hinab, könnte also doch eventuell dem Toba-Ausbruch vorausgehen.

Immerhin hatten sich in der Prä-Toba-Zeit mindestens zweimal moderne Menschen bis auf die Arabische Halbinsel ausgebreitet: (a) 125000 Jahre alte Artefakte aus Jebel Faya ähneln jenen Werkzeugen, die moderne Menschen in Ostafrika fertigten, und (b) 106000 Jahre alte Werkzeuge aus Oman (u.a. lange Speerspitzen, absolut diagnostisch für HSS) erinnern an eine Technologie, die zunächst aus Nubien (südlicher Sudan) bekannt geworden war. Diese breitete sich demnach 2000 km weiter ostwärts (über das Rote Meer hinaus) aus, was insofern nicht überraschend ist,

weil die Arabische Halbinsel damals eine feuchte Savanne mit reichem Jagdwild darstellte und damit derjenigen Landschaft entsprach, an die die Bevölkerung aus Nubien gewohnt war. Allerdings gibt es keinerlei Hinweise, dass diese Menschen weiter bis in den Iran oder nach Indien wanderten. Ein ähnliches Szenario zeichnet sich auch für Israel ab, wo der HSS ja auch wieder verschwand. Die Pioniere aus Nubien zogen sich entweder nach Afrika zurück oder starben aus, als es vor ca. 75000 Jahren in Arabien kühler und trockener wurde. Es gibt nicht den geringsten Hinweis auf nubische Technologie in Indien!

Ebenso ist unklar, ob die Menschen, die vor 125000 Jahren in Jebel Faya lebten, weiter nach Osten (Richtung Iran) vordrangen. Theoretisch wäre das möglich gewesen, als sich vor 110000 Jahren die Gletscher ausdehnten und der Meeresspiegel fiel, wodurch die Straße von Hormuz schmaler wurde.

Das Problem der Prä-Toba-Werkzeuge in Indien bleibt damit bis auf weiteres ungeklärt, es zeichnet sich aber eine Tendenz ab, dass sie von einer bisher unbekanntem Population archaischer Menschen hergestellt wurden (Nat. 485, 24).

Inzwischen ist dagegen klar, dass der moderne Mensch vor 63000 Jahren bereits Südostasien (Laos) erreicht hatte (s.o.). Das passt in einen Trend, die molekularen Uhren der Menschheitsevolution langsamer laufen zu lassen und die Auswanderung aus Afrika früher als bisher angenommen zu datieren (Nat. 489, 343).

Bemerkenswert ist die primitive Werkzeugkultur in Südostasien bis weit hinein ins Holozän, z.B. Vietnam. Die Industrien wie Hoabinhian, Sonvian, Bacsonian bestehen aus primitiven, grob bearbeiteten Geröllgeräten; es finden sich keine ausgefeilten Steinwerkzeuge. Die drei Industrien sind einander ähnlich und wohl nur Varianten derselben Industrieform; sie stellen kein Kontinuum einer Weiterentwicklung dar. Flusskiesel, Gerölle oder Felsgestein wurden grob bearbeitet, indem man nur wenige Teile vom Ausgangsstein abtrennte und diese nur selten weiter verarbeitete.

Hoabinhian-Werkzeuge reichen bis > 43000 Jahre zurück. Diese primitiven Industrien hielten sich bis ca. 2500 v. Chr. und werden funktionell dem Paläolithikum zugeordnet; das Neolithikum begann in Vietnam erst um ca. 2500 v. Chr. Wahrscheinlich spielten Holz und Bambus eine wesentlich größere Rolle als Werkstoff als Stein, wie auch heutzutage noch. Vietnamesische Ureinwohner stellten auch im letzten Jahrhundert noch Kochgefäße, Messer, Speere und Grabstöcke meist aus Bambus und Holz her.

Während des LGM lag die Durchschnittstemperatur in Vietnam nur 3 bis 4 Grad niedriger als heutzutage (im Norden bei 20 Grad, im Süden bei > 24 Grad), es herrschten also weiterhin subtropische bis tropische Verhältnisse, wenn auch bei geringerem Niederschlag. Flora und Fauna unterschieden sich kaum von der heutigen, die Nahrungsgrundlagen der Menschen blieben also fast konstant, z.B. mit immergrünen Laubwäldern und dichten Bambusbeständen. Günstiges Klima und reiche Nahrung erforderten daher keine diffizilen technischen Innovationen wie in Europa; Bohrer, gestielte Spitzen, Stichel usw. waren nicht erforderlich; Kleintiere wurden mit den Händen ergriffen. Eine richtige Jagd gab es selbst bei den Ureinwohnern (wie den Phi Tong Luang) im letzten Jahrhundert nur selten. Es bestand demnach kein Anlass für größere Wandlungsprozesse bis vor etwa 4500 Jahren; daher finden sich auch keine „Kulturen“, sondern nur Varianten eines gleichförmigen, einfachen Steinwerkzeugspektrums (Spektr. Wiss. 10/17: 70).

Synopse anno 2013: Die Rolle Arabiens im OOA-Prozess (BdW 2/2013: 20; Sci. 345: 994)

Im klassischen Modell ging man davon aus, dass (abgesehen von einer vorübergehenden Besiedlung der Levante vor ca. 120 – 90, naA 80 TA) eine Population des modernen Mensch vor höchstens 70000 Jahren Afrika verließ und sich dann relativ rasch entlang der Küstenlinie über Südasien bis nach Australien ausbreitete, wobei das Binnenland aber zunächst nicht besiedelt wurde, d.h. direkt die Küstenroute genommen wurde. Das Fehlen entsprechender Nachweise (z.B. Werkzeuge) entlang der Küstenroute wurde mit dem Meeresspiegelanstieg erklärt.

Eine Reihe neuer Erkenntnisse erschüttert neuerdings dieses Szenario; sie deuten auf Arabien als „Sprungbrett für die Expansion moderner Menschen nach Eurasien“

- Eine aktuelle Studie stellte fest, dass die Mutationsrate beim HSS heutzutage nur etwa halb so hoch ist wie bisher kalkuliert --- wodurch sich nach der molekularen Uhr datierte Ereignisse im Alter verdoppeln können. Die Auswanderung des modernen Menschen könnte daher nicht erst vor 70000 Jahren (oder später), sondern schon vor 130000 Jahren begonnen haben (womit dann auch die Funde aus der Levante eine Linie oder Subpopulation dieses Auswanderungsprozesses darstellen könnten und keine isolierte, vorübergehende Expansion).

Im Inland Südostasiens (Tam La Ping, Laos) wurde ein Schädel gefunden, der zweifelsfrei dem modernen HSS zuzuordnen ist (Schädel kugelig, Mundpartie gerade, Überaugenwulst fehlt), und zwischen 63000 und 46000 Jahren datiert (je nach Datierungsmethode), wobei aber ersteres Alter plausibler ist: Der Mann war außerhalb der Höhle verstorben und erst später (möglicherweise nach Jahrtausenden) ist sein Schädelrest in die Höhle gespült worden. Der Schädel selbst wurde auf 63000 J datiert, das umgebende Sediment auf 51000 bis 46000 Jahre. Aus den vorstehend genannten Gründen ist das ältere Datum das plausiblere, da das umgebende Sediment jünger sein muss. **Ältester Nachweis der modernen Morphologie in Südostasien!**

Dies belegt, dass sich der HSS nicht (nur) entlang der Küstenroute ausbreitete, sondern auch schon das Inland nutzte bzw. eine Wanderroute über das Inland nahm. Vielleicht mied er sogar die Küstenroute, weil er auf Süßwasser angewiesen war, und folgte den Flüssen und Seeufern im Binnenland – was auch zu einem typischen Jäger- und Sammlerverhalten passen würde. Und es ist keinesfalls so, dass alle Abschnitte der ehemaligen Küstenroute jetzt unter dem Meeresspiegel liegen. Hätte er die Küstenroute genutzt, müsste dies eigentlich stellenweise nachweisbar sein.

- Die über lange Zeit strittigen südindischen Steinwerkzeuge (Jurreru-Tal), die die regionale Kontinuität der Besiedlung durch dieselbe Population vor und nach dem Toba-Ausbruch vor 74000 Jahren belegen, passen ebenfalls zu einer früheren Auswanderung aus Afrika. Den Toba-Ascheregen haben die Menschen in Südindien offenbar überlebt. Die Werkzeuge ähneln sehr stark gleich alten Werkzeugen aus dem subsaharischen Afrika, wo zu jener Zeit schon unstrittig moderne Menschen lebten. Auch das Jurreru-Tal liegt fern der Küste und ist nicht mit einer auf die Küsten beschränkten Expansionsroute vereinbar.

- In Südostarabien finden sich Werkzeuge, die auf moderne Menschen deuten, schon vor 125 TA (Dschebel Faya, am Persischen Golf) und 106 TA (Dhofar, Aybut al-Auwal; Jemen). Die letztgenannten Steinwerkzeuge entsprechen dem Late Nubian Complex aus dem Sudan und

Oberägypten, den der moderne Mensch vor > 100 TA im oberen Niltal praktizierte. Aufwendige Herstellungstechnologie (Levallois), sorgfältig hergestellte, fehlerfreie Objekte, nur bestes Rohmaterial (nur die allerbesten Feuersteinknollen wurden ausgewählt), darunter lange Speerspitzen für Stoßwaffen.

Auf der arabischen Halbinsel herrschte vor 130000 bis 115000 Jahren ein feuchtes Klima; wald- und wildreich. Zwischen 105000 und 92000 Jahren war das Klima erneut dort sehr attraktiv: große Flüsse, Grasland mit riesigen Wiederkäuerbeständen, subtropische Wälder, Buschland, Mangrovesümpfe. Vor 74000 bis 57000 Jahren wurde die Region zu einer trockenen Steppe, viele Tiere und die Menschen konnten nur in Refugien an den Rändern der Halbinsel überleben, möglicherweise im heutigen Persischen Golf, der damals trockengefallen war, aber zahlreiche Seen und Süßwasserquellen aufwies.

Daraus resultiert das Modell von Arabien als einer „Menschenpumpe“: in guten Zeiten zog Arabien die Jäger und Sammler an, in schlechten Zeiten wanderten die Menschen in alle Richtungen aus (auch zurück in den Tropengürtel Afrikas). Auch der Aufbruch nach Europa und Innerasien vor ca. 40000 Jahren (*Anm.: nach neuen Daten aber einige TA früher*) soll in Arabien seinen Ausgang genommen haben (Arabien als „Wiege der kulturellen Evolution der Menschheit“).

Das Rote Meer war leicht zu überwinden, z.B. vor 135000 Jahren, als der Meeresspiegel 120 m tiefer lag und der Bab al-Mandeb nur einen Kilometer breit war, so dass man das andere Ufer sehen und mit einfachsten Flößen übersetzen konnte. Die arabische Seite bot dann den Vorteil, dass es dort keine Löwen gab (Hauptfeind des HSS).

Nach Überquerung des Roten Meeres konnten sich die Menschen nach Norden, Nordosten oder Osten weiter ausbreiten. Die Nordroute entlang des Mittelmeeres dürfte nur begrenzt genutzt worden sein; erstens stießen sie dort auf den HN, der an die recht kühlen Winter Palästinas schon besser angepasst war, und vor 92000 Jahren wurde es kühler; die ausgewanderten Afrikaner hatten aber noch keine passende Kleidung und Behausungen entwickelt. Skhul und Qafzeh (105000 bis 95000 Jahre) gelten als Hinweise auf diesen Vorstoß nach Norden.

Im Süden Arabiens war das Nejd-Plateau in Oman eine große Hürde (von dem die 106 TA alten Steinwerkzeuge stammen), aber in der feuchten Klimaphase vor 130000 Jahren ließ es sich überwinden. Die Menschen erreichten dann vor spätestens 125000 Jahren die Straße von Hormuz (Dschebel Faya), wobei diese Werkzeuge gleich alten aus Ostafrika (die dort sicher vom HSS hergestellt waren) ähneln. Die Fundstelle ist 160 km von der iranischen Seite des Golfs entfernt. Als vor 110000 Jahren der Meeresspiegel aufgrund erneuter Vergletscherung sank, könnten die Menschen dann nach Asien eingewandert sein. Allerdings fehlen bisher Werkzeuge aus angrenzenden Regionen wie Iran, Pakistan und Indien, die an frühere arabische Werkzeugtraditionen anknüpfen; auch die Jurreru-Werkzeuge gehen nicht auf arabische Techniken zurück. Ein weiteres Problem besteht noch darin, dass bestimmte Werkzeuge, die sich vor 75000 Jahren in Nordarabien finden, sowohl vom HSS wie vom HN genutzt wurden.

Möglicherweise war der Persische Golf einst eine fruchtbare Oase vor allem während der Kaltphase der letzten Eiszeit, als die Umgebung wegen des hyperariden Klimas unbewohnbar und trockene Steppe war. Noch heute finden sich dort viele Süßwasserquellen, die jetzt unterirdisch münden. 60000 Jahre lang war der Persische Golf trockengefallen; dann floss Meerwasser über den Urschatt, die Verlängerung von Euphrat und Tigris, in die Seebecken, die sich im Persischen Golf befanden und zwischen 13000 und 11500 Jahren vom Meer vereinnahmt wurden. Das Land südlich der Urschatt-Rinne blieb aber bis vor 9000 Jahren Festland und damit fruchtbarer, von

Flüssen durchzogener Lebensraum. Vor 9000 bis 8000 Jahren brach das Salzwasser dann rasch ein und die Küstenlinien verschoben sich schneller als 1 km/Jahr. Über 1000 Jahre hinweg wurden die Menschen immer wieder vertrieben, so dass auch dieses Ereignis die Grundlage für die Sintflut-Legende darstellen könnte. Entlang der Golfküste finden sich ab 7500 BP zahlreiche Neuansiedlungen von Menschen einer höheren Kulturstufe (also keine Steppenjäger) – offenbar Flüchtlinge aus den überfluteten Regionen. Schon vor 7000 Jahren findet sich am iranischen Ufer der erste Tiefland-Bewässerungsfeldbau – ohne lokale Vorläufer aus dem iranischen Hinterland und als Schrittmacher für die Entstehung von Hochkulturen. Allerdings gibt es auch die Auffassung, die neolithischen Siedler wären Einwanderer aus dem Norden. Auf jeden Fall war das Golfbecken aber bis vor 8000 BP eine Verlängerung des fruchtbaren Halbmondes nach Süden (BdW 2/2013, 28).

Die kombinierte (parallele) Analyse genomischer und morphologischer (kranialer) Daten weist ebenfalls auf eine frühere Expansion des HSS aus Afrika hin. Die initiale Einwanderung in Asien über die südliche Route dürfte vor ca. 130 TA begonnen haben, gefolgt von einer separaten Ausbreitung nach Nordeurasien vor ca. 50000 Jahren. Plesiomorphe genetische und phänotypische Merkmale bei modernen Australiern und Melanesiern gehen demnach auf Merkmale der subsaharischen Populationen aus der Zeit vor 130 TA zurück. Die Südroute nach Asien wurde offenbar schon im späten Mittelpleistozän eingeschlagen, völlig getrennt von der viel späteren Route nach Nordwesteuropa.

Die Australier-Melanesier sind relativ isoliert stehende Abkömmlinge dieser ersten Auswanderungswelle vor ca. 130 TA; andere asiatische Populationen stammen dagegen entweder komplett von einem späteren Auswanderungsevent ab, oder gehen auf ausgeprägte Vermischungen zwischen der ersten und zweiten Auswanderungswelle zurück (PNAS 111: 7248).

Keine Körperfossilien aus Arabien

Allerdings kennt man noch keine Körperfossilien von Menschen aus der Region und kann die zahlreichen Werkzeugfunde (Hunderte von Fundplätzen) weder taxonomisch noch – in vielen Fällen – zeitlich zuordnen. Die ältesten datieren immerhin auf 211 bis 125 TA; es gibt aber auch Werkzeuge aus dem Acheulean (Nefud-Flussbett). In Jubbah sind die ältesten Werkzeuge 211 TA alt, die meisten datieren aber zwischen 90000 und 74000 Jahre. Auch HN oder Denisovaner werden als Urheber für möglich gehalten, sogar eine Ausbreitung von Menschen von Südasien nach Arabien wird als nicht unmöglich erachtet (Sci. 345: 994).

Ohne nähere Angaben wird von „Steinbrüchen“ des HE auf der Arabischen Halbinsel berichtet, als diese eine mit Seen überzogene Savanne darstellte (MaxPlanckFoschung 2/17: 34).

Dichte Wälder im Libanon und Westsyrien als Ausbreitungsbarriere nach Norden

Paläobotanische Untersuchungen (eingewehte Pollen) an Bohrproben aus dem Toten Meer zeigten, dass in der Region (Libanon, Westsyrien) vor 130 – 90 TA ein dichter, undurchdringlicher Urwald herrschte, der für die Menschen als Steppenbewohner keinen Lebensraum z.B. zur Jagd bot. Daher stockte im Norden Israels die Weiterwanderung des Menschen vor 100 TA. Südlich der Urwaldzone, also in Israel und Jordanien, fanden sich dagegen

offene Landschaften mit Gräsern, einzelnen Baumgruppen und Steppen-Beifuß – ideal für die Jagd.

Erst als das Klima vor 60000 – 50000 Jahren in der östlichen Mittelmeerregion trockener wurde und sich die Waldlandschaften weiter im Norden auch in Steppen verwandelten, konnte der Mensch diese Gegend besiedeln und damit auch weiter nordwärts wandern.

Zusammenstellung früher HS-Nachweise in Asien:

Arabische Halbinsel: Werkzeuge vor **125 TA** (Dschebel Faya, am Persischen Golf) und **106 TA** (Dhofar, Aybut al-Auwal; Jemen). Die letztgenannten Steinwerkzeuge entsprechen dem Late Nubian Complex aus dem Sudan und Oberägypten, den der moderne Mensch vor > 100 TA im oberen Niltal praktizierte

Fuyan-Höhle (China): HS-Zähne (modern), 80 – 120 TA (**mindestens 80 TA**)

Zhiren (Zhirendong; Unterkiefer und Molaren): Mosaikmerkmale zwischen HS und archaischeren Menschentypen; Alter strittig, wohl **100 – 113 TA** (naA aber irgendwo zwischen 55 und 110 TA)

Jerruru Tal, Indien: **um 74 TA**: Werkzeuge, die jenen ähneln, die zur gleichen Zeit vom HS in Afrika produziert wurden (Ähnlichkeit mit der jüngeren Howiesons Poort Kultur).

Urheber der Werkzeuge aber nicht sicher. Keine Mikrolithe.

Liujiang / Guangxi (China): **67000 (+- 6000) J**; HS-Schädel, Datierung aber nicht sicher, weil die Fundschicht nicht dokumentiert wurde, aus der der Schädel stammt und man nur die Schicht datieren konnte, die man als Quelle vermutete. Ähnlichkeit mit 16 – 18 TA alten Menschen einer japanischen Insel stellt die korrekte Datierung infrage

Laos, Tam La Ping (Schädel): HS, Alter **wahrscheinlich 63 TA, aber mindestens 46 TA** alt

Borneo, Niah-Höhle (Schädel): HS, **45 - 39 TA**

Südaustralien wurde bereits vor **49000 J** erreicht (Warraty, Flinders Ranges), gefolgt von 47800 +- 1500 Jahre für Devil's Lair, SW-Australien.

Besiedlungszeiten in Teilregionen Asiens nach Sci. 358: e9067 (Stand 2017, ergänzt):

Westasien:

HN: vor ca. 125 TA (Tabun), dann Besiedlungslücke, dann von ca. 70 - <50 TA (Amud, Shanidar, Kebara)

HS: Skhul und Qafzeh (120 – 90 TA), dann Lücke, dann ab ca. 55 TA (Manot 1: 54700 +- 5500 J)

Nordasien:

Denisovaner: 200 TA bis 50 TA (in der Denisova-Höhle)

HN: ca. 100 bis < 50 TA (Denisova Höhle bis Okladnikov)

(Datierung von Okladnikov problematisch, wohl 45 bis 38 TA BP)

HS: ab Ush-Ishim, ca. 45000 J BP (kal.) (Spanne: 46.880 bis 43.210 Jahre), gefolgt von Pokrovka und Mal'ta

Neue Daten für die Nutzung der Denisova-Höhle:

> 287 TA: Steinwerkzeuge unbekannter Urheber (spätes M9); diese Werkzeuge unterscheiden sich von jenen der HN in anderen Höhlen Sibiriens und dürften daher auf HD zurückgehen
HD: 200 bis 50 TA (DNA von HD erscheint in den Höhlensedimenten etwas früher als DNA von HN)

HN: ?193 bis 97 TA mit Maximum bei 120 TA (damals war es relativ warm) (Aufgrund DNA in Sedimenten)

Zwischen ca. 150 und 100 TA haben HN und HD die Höhle gemeinsam bewohnt; sie gingen wohl auch gemeinsam auf Jagd und zeugten Mischlinge. Vor 100 TA wurde es dann kälter, die HN verschwanden und waren wohl weniger kälteadaptiert als die HD. Das Zeitfenster der HN in der Denisova-Höhle war offenbar deutlich kürzer als jener der HD.

Die Denisovaner waren offenbar anpassungsfähiger an das Klima. Sie blieben in Sibirien auch während mehrerer kalter Episoden (nachweisbar durch Pollen). HN lebten in der Höhle nur, wenn die Umgebung recht warm und feucht war, z.B. Pollen von Eichen und Linden vorkamen.

HS: keinerlei Körperfossilien! Schmuck, der eindeutig dem Oberpaläolithikum zuzuordnen ist, datiert ebenso wie Knochenwerkzeuge auf 49 – 43 TA (Spanne). Zwei Knochenwerkzeuge wurden auf 42660 – 48100 bzw. 41590 – 45700 J datiert, was zeitlich zum weiter nordöstlich lebenden Ust-Ishim-Menschen (43200 – 46880 J) passt und daher keinen Anlass gibt anzunehmen, dass diese typisch oberpaläolithischen Hinterlassenschaften auf den HD zurückgehen müssen (aber Mischlinge zwischen HD und HS als Urheber auch nicht definitiv ausschließt, schließlich scheint der HD in der Region länger überlebt zu haben als der HN). Ein 45,9 – 50 TA altes Knochenfragment (Den 14) eines Menschen enthielt keine aDNA zur taxonomischen Zuordnung.

Nach Datierungen aufgrund molekularer Uhren (mtDNA-basiert; statt direkter Datierung) lebten die drei HN der Denisova-Höhle (Den 5, 9, 15) in dem relativ engen Zeitfenster zwischen 150 und 90 TA (maximale Spreite aller drei Konfidenzintervalle; minimal: 130 – 119 TA), die vier HD (Den 2-4, Den 8) zwischen 51600 und 194400 J (maximale Spreite; minimal: 76 bis 123 TA), Denny (Den 11) vor 79 bis 118 TA.

Der jüngste HD lebte danach mit 52 - 76 TA eindeutig vor dem Oberpaläolithikum von Denisova, das auf 43 – 49 TA (Spanne) datiert, auch wenn es Hinweise gibt, dass sich das frühe Oberpaläolithikum der Denisova-Höhle aus dem lokalen Mittelpaläolithikum entwickelt haben könnte (auch die Möglichkeit von Mischlingen zwischen HS und HD wird hypothetisiert, um diesen Konflikt der scheinbaren lokalen Weiterentwicklung und dem Auftreten von Schmuck und Knochenwerkzeugen aufzulösen).

Eine andere auf Kombination verschiedener Datierungsmethoden einschl. aDNA basierte Studie geht von einer Besiedlung durch HD zwischen 200 und mindestens 55 TA (frühes MIS 3) aus, bei ebenfalls deutlich kürzerer Besiedlung durch HN (spätes MIS 7 oder frühes MIS 6 bis MIS 5, also um 100 TA herum).

Die genetische Vermischung von HD mit HS wird neuerdings auf 50 – 44 TA bzw. 50 – 31 TA datiert und impliziert daher ein längeres Überleben der HD, als es die bisherigen Daten aus der Denisova-Höhle ausweisen.

Zentralasien:

HN: ca. 70 bis ca. 40 TA (?) (Fundstellen: Obi Rakhmat: 90 – 60 TA, naA 70 TA; Teshik Tas, Altersstellung sehr unklar)

HS: ca. 25 TA (Kulbulak), allerdings werden von Maibulak (Kasachstan) Mikroklingen mit (Microblades) von einer Fundstelle mit einem Alter von 34970 +/- 665 Jahre BP berichtet
ergänzt:

ca. 34 – 35 J BP (Salkhit, Ost-Mongolei, einziger fossiler Mensch aus der Mongolei, früher als „Mongolanthropus“ bezeichnet): archaische Merkmale wie stark ausgeprägter Überaugenwulst (daher zunächst als HN oder HE interpretiert). Neue Datierung kollagenbasiert (Hydroxyprolin).

Nach mtDNA (komplette mtDNA) eindeutig HSS, wohl Cro-Magnon. Einige Cro-Magnon wiesen noch ausgeprägte archaische Merkmale auf. Begleitend fand sich levallois-artige Technologie.

Haplogruppe N, heute in Eurasien weit verbreitet (Nat Comm. 10: 274).

ergänzt:

Tibet wurde vor >30 bis 40 TA besiedelt (Datierungsunsicherheit; mindestens 30 TA) (Fundstelle Nwya Devu, Höhe: 4600 m ü.NN.); damals lebten dort Herden von Gazellen, Pferden, Yaks und evtl. Wollnashörnern; die Lebensbedingungen für die Menschen müssen sehr hart gewesen sein. Keine Knochenfunde, daher kann HSS als Urheber der >30 TA alten Werkzeuge nur vermutet, aber nicht bewiesen werden (fortschrittliche Klingentechnologie).

Genetische Untersuchungen sprechen für zwei Migrationen auf das Tibetplateau, im O-Paläolithikum und Neolithikum, wobei die heutigen indigenen Bewohner nur genetische Anteile aus diesen Migrationen aufweisen (Sci. 362: 992 + 1049)

ergänzt:

Mongolei (Tolbor-16; Steppe) vor 45000 Jahren (Spanne: 42,5 – 45,6 TA) frühes Oberpaläolithikum während einer gemäßigten Klimaphase (GI 12). Die Fundstelle verbindet Sibirien (u.a. die Altairegion) mit der nördlichen Mongolei. GI 12 korreliert zeitlich auch mit der Wiederbesiedlung Europas und dem Bohunician (ebenfalls frühes Oberpaläolithikum). Die Besiedlung des Tales der Tolbor-Fundstelle brach dann mit dem Heinrich-Event 4 (ca. 40 TA) ab (Sci. Rep. 9: 11759).

Altairegion:

ergänzt:

Gorni Altai (z.B. Kara-Bom): frühes Oberpaläolithikum vor 47 – 45 TA. (Sci. Rep. 9: 11759).

Nordostsibirien (ergänzt):

HS: erste Besiedlung > 40000 Jahre. Die Analyse von 34 alten Genomen (31 TA bis 600 Jahre alt) aus NO-Sibirien und Beringia ergab eine komplexe Bevölkerungsdynamik mit drei größeren Migrationsevents: (a) die Besiedlung durch eine paläolithische Bevölkerung „Ancient North Siberians“ (ANS), die entfernt mit frühen westeurasiatischen Jäger-Sammlern verwandt war, aber offenbar eine dritte Linie neben frühen Asiaten und Europäern darstellte; diese lebten schon vor

31000 Jahren an der Fundstelle Yana Rhinoceros Horn (Yana RHS); (b) die Ankunft einer Population von Menschen, die mit Ostasiaten verwandt sind („Ancient Palaeo-Siberians“, APS); diese ist nahe verwandt mit modernen Völkern aus dem fernen Nordostsibirien (wie den Koryaks), aber auch den Besiedlern Amerikas, und (c) eine holozäne Migration von anderen Völkern aus Ostasien („Neo-Sibirier“), auf die viele moderne Sibirier zurückgehen. Jede dieser drei Bevölkerungsexpansionen ersetzte weitgehend die vorausgehende Bevölkerung; letztendlich resultierte das genetische Mosaik der modernen Einwohner der Region.

In Zentralsibirien lebten schon vor 45 TA moderne Menschen. Die älteste „größere“ Einwanderung nach Nordostsibirien stellten die heutzutage ausgestorbenen ANS dar, die vor ca. 38000 Jahren kurz nach dem basalen Split zwischen Westeurasiaten und Ostasiaten diversifizierten. Sie manifestieren sich archäologisch an der Fundstelle Yana RHS. Dies fällt in eine Phase schneller Expansion moderner Menschen über Eurasien.

Vor 18 – 20 TA gelangten dann Menschen mit Herkunft aus Ostasien in die Region und vermischten sich mit den Nachfolgern der ANS-Leute; so entstanden die Ancient Palaeo-Sibirier (APS) und die Linie, die zu den nativen Amerikanern führt. Ostasiaten trugen 75 % zum Genom der APS bei und 63 % zu den nativen Amerikanern; die beiden Gruppen trennten sich wohl vor ca. 24000 Jahren.

Archäologisch geht die Ankunft der APS-Leute mit der Ausbreitung von Mikroklingen einher, die zeitgleich mit der Kontraktion der Mammutsteppe nach dem LGM (23 – 19 TA) auftritt; die Yana-RHS-Kultur verschwand zu jener Zeit. Mammut-Elfenbein wurde selten.

Im frühen bis mittleren Holozän wurden diese Gruppen dann weitgehend ersetzt durch Neo-Sibirier, die aus dem Süden kamen. Neo-Sibirier erhielten Genomanteile aus der Verwandtschaft der ANS auf indirekte Weise durch Vermischung mit APS-Gruppen vor 13000 Jahren und möglicherweise auch durch Bronzezeit-Gruppen aus den zentralasiatischen Steppen ab 5000 BP. Der Ersatz bzw. die Vermischung der APS-Leute mit Neosibiriern erfolgte zwischen 11000 und 4000 BP.

Ein Signal aus Australasien, wie es sich in manchen modernen und früheren südamerikanischen Populationen findet, war in den 34 untersuchten sibirischen und beringischen Proben nicht nachweisbar.

Die ANS-Leute (Yana RHS-Fundstelle) waren also nicht die direkten Vorfahren der indigenen Amerikaner und modernen Sibirier, auch wenn sie genetische Spuren in alten und modernen Genomen in Amerika und Nord-Eurasien hinterließen. Die Landbrücke nach Amerika bestand zwischen 34 und 11 TA.

Zu den ANS gehören auch Mal'ta und Afontova Gora. Die ANS vermischten sich dann mit einer Gruppe ostasiater Herkunft zu den APS; auch diese hatten wohl noch eine weite geographische Verbreitung in Nordasien (im Gegensatz zu der heutigen Zersplitterung der Bevölkerung und dem genetischen Mosaik). Heute finden sich genetische Einflüsse der APS nur noch in einigen Gruppen in NO-Sibirien, aber auch in Amerikanern. Das Genom der Amerikaner entstand wohl in NO-Sibirien und nicht wie bisher angenommen in Süd-Zentralsibirien.
(Nat. 570: 182)

Ostasien:

HS: Fuyan (ab 120 TA) bis Huanglong (Datierung problematisch, geschätzt „um 100 TA herum“); dann Dokumentationslücke; erneuter Nachweis des HSS ab Tianyuan (42 – 39 TA), dieser gehörte zu einer Population, auf die heute noch viele Asiaten und amerikanische Ureinwohner zurückgehen; weitere Nachweise: Yamashia-Cho sowie Zhoukoudian-obere Höhle

Südasien:

HS: ab Fa Hien (33 TA), gefolgt von Batadomba (28,5 TA), beides Sri Lanka

Südostasien:

HF: Liang Bua

HS: Tam Pa Ling (wahrscheinlich 63 TA, evtl. jünger; aber nicht jünger als 46 TA; Laos); Tabon (Philippinen, 47 +/- 11 TA); Niah-Höhle (Borneo, 45 – 39 TA)

(die 67 TA alten Funde von Callao wurden inzwischen einer eigenen Art zugeordnet, die als *Homo luzonensis* bezeichnet wird; sie zeigen eine Kombination aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen und können weder HS noch HF zugeordnet werden – eine zweite Art, die die Wallace-Linie im Pleistozän überquerte) (Nat. 568: 181)

Nach mtDNA-Daten moderner Menschen wurden die Philippinen schon vor mehr als 60000 Jahren besiedelt, und zwar vermutlich sowohl über eine nördliche wie eine südliche Migrationsroute, wobei die südliche etwas wahrscheinlicher ist angesichts des niedrigeren Meeresspiegels und der Sunda-Landmasse im Süden, während eine Besiedlung von Norden aus fortschrittlichere Navigationstechniken voraussetzte, über die aber offenbar auch schon der HE verfügte. Die Umweltbedingungen waren dort offenbar sehr günstig für Menschen, so dass es zu einem im Vergleich mit anderen Regionen Asiens stärkeren Bevölkerungswachstum kam; die Etablierung von Technologien, sich von marinen Quellen zu ernähren (angesichts der >7000 Inseln der Philippinen), könnte ebenfalls zu diesem Erfolg beigetragen haben. Die ältesten eindeutigen Fossilien moderner Menschen finden sich auf den Philippinen zwischen 40 und 50 TA, *Homo* unsicherer Zuordnung (*H. luzonensis*) sind bis zu 66700 Jahre alt. Eine Expansion aus der Gegend von Bangladesch erfolgte nach mtDNA-Daten vor 60 – 68 TA, und nach Modellrechnungen erfolgte die Besiedlung der Philippinen ausgehend von diesem Expansionszentrum dann durch Long Distance Dispersal etwa 200 Generationen nach Beginn dieser Expansion, d.h. ca. 5000 Jahre später, also zwischen 63 und 55 TA (Sci. Rep. 10: 4901).

Australien (ergänzt):

HS: ca. 65 TA, mindestens aber 59,3 MA als jüngstmögliches Datum: Madjedbebe

Kranio-morphometrischen Untersuchungen von 89 Populationen sowie fossilen Funden zufolge wurde das östliche Asien in zwei Wellen vom HSS besiedelt: der erste Schub erfolgte vor 65 - 50 TA entlang der Küstenroute durch eine Population, die nahe mit Andamanen, Papuas, Australiern und Jomon-Gruppen verwandt ist und Ostasien ausgehend von Südostasien (also in Süd-Nord-

Richtung) besiedelte; sie ist mit dem Hoabinhian-Werkzeugkomplex assoziiert. Nördlichstes Vorkommen ist die obere Zhoukoudian-Höhle. Die Hauptausbreitungsrichtung war nach Süden Richtung Sahul/Australien gerichtet; ein kleinerer Zweig breitete sich entgegen dieser Tendenz nordwärts aus, erreichte aber nach bisheriger Erkenntnis in Zhoukoudian seinen nördlichsten Punkt.

Ein zweiter Schub zeigt große kraniomorphologische Ähnlichkeiten mit Sibiriern; er findet sich vor 9000 Jahren in Zentralchina und breitete sich vor < 4000 Jahren nach Südostasien aus. Zwischen beiden Gruppen fand zunächst wenig genetischer Austausch statt; die zweite Gruppe zeigte ein stärkeres Bevölkerungswachstum, offenbar weil Landwirtschaft, Töpferei und andere „neolithische“ Fähigkeiten dieser Gruppe höhere Besiedlungsdichten ermöglichten.

Zwischen beiden Schüben liegt eine tiefreichende Divergenz. Der zweite Schub dürfte die Nordroute (nördlich des Kaspischen Meeres) genutzt haben und vor 45000 Jahren schon Zentral-Sibirien und vor 40000 Jahren Ost-Sibirien erreicht haben, breitete sich aber erst viel später nach Süden (Zentralchina: vor 9000 J) aus und erreichte schließlich sogar die Philippinen. Die frühe Geschichte dieser Nordroute einschließlich Migrationsweg ist aber recht hypothetisch; auf jeden Fall waren sie mit einer Mikroklingen-Technologie assoziiert. Der Himalaya dürfte eine natürliche Barriere zwischen beiden Routen und Populationen dargestellt haben (Sci. Rep. 9: 1451).

Einmal oder mehrfach YOOA? – offene Fragen anno 2016

Der Begriff „YOOA“ (young out of africa) bezieht sich auf die Auswanderung auf dem taxonomischen Niveau des HSS aus Afrika. Allgemein akzeptiert ist eine frühe Besiedlung der Levante vor etwa 120000 – 80000 Jahre Jahren sowie im Süden der Arabischen Halbinsel. Von letzterer sind aber keine Körperfossilien bekannt, so dass man nur aus der Werkzeugtechnologie schließen kann, dass es sich um HSS gehandelt haben dürfte. Von der Besiedlung der Levante und eventuell Arabiens nahm man bisher an, dass diese nicht auf Dauer erfolgreich waren, und vor allem auch nicht zu einer Expansion weiter nach Asien führten.

Die moderne außerafrikanische Population soll nach klassischen Vorstellungen auf einen einzigen Auswanderungsereignis (YOOA) zurückgehen, der zu einer Gründerpopulation führte, von der alle Nicht-Afrikaner abstammen. In diese Gründerpopulation kreuzte sehr früh nach der Auswanderung der HN ein, so dass alle modernen außerafrikanischen Menschen Genomanteile von HN in sich tragen, die auf diesen Vermischungsereignis zurückzuführen sind.

Diesem Modell stehen aber einige Körperfossilien und Werkzeugfunde aus Indien, Laos und China gegenüber, die schon für eine frühere Besiedlung durch HSS in Süd- und Südostasien sprechen, d.h. für eine frühere Besiedlungswelle des HSS, die – so sie existierte – inzwischen komplett ausgestorben ist und auch in den modernen Menschen keinerlei genetische Spuren hinterlassen hat.

Damit stellt sich die Frage, ob es schon frühere Auswanderungswellen des HSS out of Africa gegeben hat, die über die Levante bzw. Arabische Halbinsel hinausgingen mit Expansion bis nach Süd-/Südostasien (entlang der südlichen Küstenroute), die

- entweder erfolglos waren und nachkommenlos ausgestorben sind, bevor die Auswanderungswelle erfolgte, die zu den modernen außerafrikanischen Menschen führte (so dass keine Vermischung möglich war)
- nach Kontakt mit dieser „modernen“ Auswanderungswelle OOA erloschen sind (z.B. durch Infektionskrankheiten oder andere Gründe, wie z.B. auch die HN binnen weniger Jahrtausende nach Auftreten der HSS in Europa erloschen)
- durch die zahlenmäßige Übermacht der „modernen“ Auswanderungswelle, mit der sie sich mischten, genetisch so „verdünnt“ wurden, dass sie in dem Genom der heutigen Menschen nicht mehr nachweisbar sind
- der genetische Einfluss dieser früheren Auswanderer YOOA nicht völlig verloren ging, sondern in manchen Völkern erhalten blieb.

Vier Studien aus dem Jahr 2016 beschäftigten sich nahezu zeitgleich mit diesen und verwandten Fragestellungen (Nat. 538: 92: Klima als treibender Faktor für die Migrationen des HSS; Nat. 538: 201: Simons Genome Diversity Project; 300 Genome aus 142 Populationen; Nat. 538: 207: Genome von 83 australischen Aborigines und 25 Papuas aus dem Hochland von Neu-Guinea; Nat. 538: 238: Estonian Biocentre Human Genome Diversity Panel: 483 Genome von 158 Populationen weltweit, darunter 379 neue Genome aus 125 Populationen).

Die Ergebnisse sind teilweise widersprüchlich und lassen viele Fragen offen bzw. werfen neue Fragen auf, lassen sich jedoch in Grenzen auch zu einem einheitlichen Modell zusammenführen:

Simons Genome Diversity Project (300 Genome aus 142 Populationen) (Nat. 538: 201)

Während das 1000-Genom-Projekt nur 26 weit verbreitete Populationen aus Europa, Ostasien, Südafrika, Amerika und Subsahara-Afrika beprobt hatte, wurden kleinere Völker bisher ignoriert. Um diese Lücke zu füllen, wurden 300 Individuen aus 142 bisher eher weniger oder nicht beprobten Völkern sequenziert.

- Es zeigte sich dabei, dass die Nicht-Afrikaner eine um 5 % höhere Mutationsrate (Akkumulation von Mutationen) aufweisen als die Afrikaner, seit sie sich von letzteren getrennt hatten. Eine mögliche Erklärung könnte darin bestehen, dass die Generationsdauer in Nicht-Afrikanern abgenommen hat, verglichen mit Afrikanern.
- Einige moderne Populationen hatten sich schon vor mehr als 100.000 Jahren abgetrennt – also bevor moderne Verhaltensweisen archäologisch nachweisbar sind.

• Die Hypothese, dass eine oder einige Mutationen in neurologisch relevanten Genen vor ca. 50000 Jahren zu verhaltensmäßigen (sozialen) und technologischen Innovationen im Sinne des oberpaläolithischen Übergangs führten, ließ sich nicht bestätigen: Keines der hierfür infrage kommenden Allele hat einen gemeinsamen Vorfahren vor < 100.000 Jahren, wie es der Fall sein müsste, wenn eine genetische Innovation in diesen Allelen zu den vermuteten plötzlichen Verbesserungen der kognitiven oder sozialen Fähigkeiten geführt hätte. Die Hypothese genetischer Innovationen als Ursache für den oberpaläolithischen Übergang kann damit verworfen werden.

● Aborigines, Neu-Guineaner und Andamanesen stammen nicht aus einer früheren Expansionswelle aus Afrika, sondern gehen auf dieselbe Ausgangspopulation zurück wie alle anderen Nicht-Afrikaner auch. Sie stellen eine Linie innerhalb des Clades der Festland-Ostasiaten.

● Der höchsten HN-Genomanteile finden sich heutzutage in Ostasiaten.

● Einige Südasiaten weisen höhere HD-Anteile auf als andere Eurasiaten. Dies ist insofern eine neue Erkenntnis, weil Südasiaten bisher kaum sequenziert worden waren. Die HD-Introgression beschränkt sich also keinesfalls auf die Australo-Melanesier, die allerdings den höchsten HD-Anteil aufweisen.

● Die Dichotomie der Nicht-Afrikaner von den KhoeSan erfolgte vor 131000 Jahren (95 % Konf.: 82 bis 173 TA), von den Mbuti vor 112000 Jahren (95 % Konf.: 66 – 171 TA).

● Innerhalb Afrikas trennten sich die Yoruba von den KhoeSan vor 87000 Jahren (KI: 58 – 120 TA), von den Mbuti vor 56000 Jahren (32 – 84 TA) und von den Dinka vor 19000 Jahren (KI: 9 – 25 TA). Die nördlichen und südlichen KhoeSan trennten sich relativ schnell vor 21000 Jahren (KI: 21 – 26 TA), evtl. aufgrund von Isolationsphänomenen im Rahmen des letzten glazialen Maximums. Die westlichen (Biaka) und östlichen Pygmäen (Mbuti) trennten sich vor 38000 Jahren (KI: 27 bis 44 TA).

● Innerhalb der Nichtafrikaner datieren die frühesten Abzweigungen auf ca. 50000 Jahre, entweder während oder kurz nach dem genetischen Flaschenhals der OOA-Population, der zu einem Zeitpunkt irgendwann zwischen 60 und 40 TA erfolgt war.

Kladogramm des modernen HSS (Nat. 538: 202; vereinfacht):

I--- Ju-hoan Nord

I--- Khomani-San (nicht gegeneinander aufgelöst)

--- Mbuti

--- Biaka

--- BantuTswana

--- Linie zu: BantuHerero + Lemanda + Yoruba + Esan + (Igbo + Mende)

--- Mandenka + Gambia

--- Luhya + (BantuKenia + Luo)

--- Dinka

--- Massai

--- Mosambiker

--- Saharawi (bis hier subsaharisches Afrika)

Ab jetzt: Nichtafrikaner

--- Beduinen + Yemeniten (Jew)

--- Palästinenser

--- Iraker (Jew) + Jordanier

--- Iraner

--- Griechen + (Türken + Georgier)

--- Europäische Linie*

--- Abchasier + (Armenier + Drusen)

--- Adygei + Nordosseten

--- Lezgin

- süd-/zentralasiatische Völker**
 - Saami
 - indianische Linie***
 - Hazara (Afghanistan)
 - Uygur
 - Kirgisen + Tubalar
 - Onge=Andamanesen + (Bougainville + ((Aborigines + Papua)))
 - Kusunda (Nepal)
 - Burmesen + (Kambodschaner + Thai)
 - Yakut + (Hezhen, Even, Orogen, Ulchi)
 - Daur
 - Sherpa + Tibeter
 - Mongolen
 - Tu
 - Xibo
 - Japaner + Koreaner
 - Lahu + Naxi
 - Han + Yi
 - Dai + (Dusun, Ami, Igorot)
 - Kinh
 - She
 - Miao + Tujia

*Europäische Linie:

- Kreter + Toskaner
- Sardinier
- Bergamo
 - (Bulgaren + Esten)
 - Engländer
 - Finnen + Russen
- Basken + Spanier
- Franzosen
- Ungarn
- Isländer + Bewohner der Orkney-Inseln

** Tajik, Brahui, Makrani, Balochi, Kalash, Burusho, Pathan, Sindhi, Brahmin, Punjabi, Yadava, Bengali u.a.

*** indianische Linie:

- Mansi (indigenes Volk in Russland)
- Tlingit (Nordamerika, Na-Dene-Sprache)

- Aleuten
- Cree (Indianervolk Nordamerikas)
- Eskimos
- alle anderen indianischen Völker

Aborigines-Studie (Nat. 538: 207)

- Eine unbekannte Population (Geistlinie) aus der Verwandtschaft der Yoruba erwies sich den genetischen Daten zufolge als Ausgangspopulation des oder der OOA-Events (d.h. selbst für den Fall, dass es zwei YOOA-Migrationswellen gegeben hätte, wäre die afrikanische Ausgangspopulation dieselbe). Diese Ausgangspopulation spaltete sich schon vor etwa 127000 Jahren (KI: 83 – 170 TA) von der Linie zu den Yoruba ab, d.h. lange vor ihrer Einwanderung in Eurasien.

Diese Population durchlief einen genetischen Bottleneck vor ca. 72000 Jahren. Danach trennen sich die Modelle:

a) Gab es nur eine einzige Auswanderung aus Afrika, kreuzte in diese Linie vor etwa 60000 Jahren (KI: 55 – 64 TA) der HN ein (mit einem Genomanteil von 2,3 %), noch bevor sich diese Gründerpopulation vor etwas weniger als 60000 Jahren in verschiedene Linien differenzierte.

Danach teilte sich diese Ausgangspopulation in zwei basale Linien; eine wanderte wohl entlang der Südküsten Asiens Richtung Australien (Aborigines, Papua), ohne weitere HN-DNS aufzunehmen. Vor ca. 44000 Jahren nahmen sie aber 4 % HD-DNS auf.

Die zweite Linie nahm in einem separaten Event vor 51000 Jahren (KI: 40 – 59 TA) nochmals 1,1 % (KI: 0,2 – 2,7 %) DNS von HN auf und teilte sich später (vor 42000 Jahren; KI: 29 – 55 TA) in eine europäische und eine ostasiatische Linie.

b) Gab es dagegen zwei Auswanderungswellen aus Afrika, so erfolgte die erste kurz nach dem genetischen Bottleneck der Ausgangspopulation, der auf 72000 J (KI: 60 – 104 TA) datiert wird, d.h. vor der Vermischung mit dem HN. Diese erste Auswanderungswelle erreichte Südosten/Sahul, wo sie noch heutzutage minimale genetische Spuren (mindestens 1,9 % bei den Papua gemäß EDGP; s.u.) hinterlassen hat.

- Die Linie zu den (Aborigines + Papua) trennte sich vor 58000 Jahren (KI: 72 – 51 TA) von der Linie zu den Eurasiaten, und vermischte sich danach mit archaischen Populationen. Die Vermischung mit den Denisovanern muss vor der Trennung in Aborigines und Papua erfolgt sein, und zwar vor etwa 44000 (95 % Konf.: 31000 – 50000) Jahren. Der Anteil der HD am modernen Genom dieser Völker wird je nach Methode auf 4 bis 5 % kalkuliert.

Hinzu treten die 2,3 % Genomanteile des HN, die schon in die gemeinsame Linie aller Nicht-Afrikaner eingekreuzt worden waren (vor ca. 60000 Jahren; 95 % Konfidenz: 55000 – 84000 Jahren). Der Zeitraum seit der Einkreuzung der HN ist etwa 11 % größer als der Zeitraum seit Einkreuzung der HD. (Die Linie zu den Eurasiaten erfuhr dann vor ca. 51000 Jahren einen

weiteren HN-Impuls in der Größe von etwa 1,1 %, an dem die Australo-Melanesier nicht mehr teilnahmen, weil sie schon zuvor abgezweigt waren).

- Demnach hat es also eine HN-Einkreuzung im Umfang von 2,3 % (1,1 – 3,5 %) in die Gründerpopulation aller modernen Nichtafrikaner vor ca. 60000 Jahren gegeben; die Linie zu den Eurasiaten erfuhr dann vor ca. 51000 Jahren eine weitere Einkreuzung von HN im Umfang von 1,1 % (0,2 – 2,7 %), die Linie zu den (Aborigines + Papua) stattdessen vor ca. 44000 Jahren eine Einkreuzung von HD im Umfang von 4,0 % (3,3 – 5,0 %).

Die Linie zu den (Aborigines + Papua) trennte sich also frühzeitig von den anderen Nichtafrikanern ab, so dass sie an der zweiten Vermischungswelle mit den HN vor ca. 51000 Jahren nicht mehr teilnahm.

- Aborigines und Papua aus dem Hochland Neu-Guineas trennten sich vor ca. 37000 Jahren (95 % KI: 40000 – 25000 Jahren), obwohl zu diesem Zeitpunkt Australien, Neu-Guinea und Tasmanien noch miteinander verbunden waren (Kontinent Sahul), was dafür spricht, dass die Bevölkerung schon biogeographisch/genetisch getrennt war, als sie noch auf einem ungeteilten Kontinent lebte. Die archäologisch/paläontologische Fundlage spricht dafür, dass Sahul vor 55000 bis 47000 Jahren besiedelt wurde; vor 45000 – 40000 Jahren waren Menschen in Australien schon weit verbreitet.

Die Landbrücke zwischen Australien und Neu-Guinea ging erst vor 14500 – 7000 Jahren verloren. Die Trennung der beiden Populationen erfolgte möglicherweise durch den großen Carpentaria-See (500 x 250 km), der sich vor 40000 Jahren bildete, als der Meeresspiegel fiel. Zwar blieben Australien und Neu-Guinea weiterhin verbunden, die Flutung des Carpentaria-Beckens und der zunehmende Salzgehalt in dem See könnten aber die beiden Populationen separiert haben.

- Alle untersuchten Populationen der Aborigines gehen auf einen gemeinsamen Vorfahren zurück, der vor ca. 31000 Jahren (KI: 10 – 32 TA) lebte. Die Populationen der Wüste im Südwesten haben sich von jenen im Nordosten schon vor ca. 31000 J (Spanne: 10 – 32 TA) getrennt; danach erfolgte zwischen beiden Gruppen nur noch ein sehr schwacher Genflow, weitgehend entlang der Küsten, während das Innere Australiens eine Migrationsbarriere darstellte. Ein schwacher Genflow (in nur einer Richtung) erfolgte von den Papua Neu-Guineas in die nordostaustralischen Aborigines.

Eine andere Studie zeigte, dass die rasche Ausbreitung des HH in diesem trockensten aller Kontinente dadurch möglich war, weil auch im Inneren Australiens permanente Wasserquellen zur Verfügung standen (und stehen), die zum Zeitpunkt der Ausbreitung des HSS so miteinander vernetzt waren, dass sie „feuchte Korridore“ auch im trockenen Inneren Australiens bildeten, die als Lebensräume und Wanderrouen infrage kamen. 84 % aller > 30000 Jahre alten Fundstellen befinden sich weniger als 20 km von auch heute noch vorhandenen permanenten (!) Wasserressourcen entfernt. Die rasche Ausbreitung des HSS könnte dadurch gefördert worden sein, dass die limitierten Nahrungsressourcen (wie Beutetiere) in diesen regional begrenzten „feuchten“ Korridoren recht schnell aufgebraucht waren (z.B. durch lokale Ausrottung von Beutetieren), dass die Menschen aus Nahrungsmangel gezwungen waren, weiter zu ziehen (PNAS 113: 11477). So könnte sich die rasche Extinktion der Megafauna nach Eintreffen des Menschen in Australien erklären.

- Wahrscheinlich expandierte eine Population der Aborigines im Nordosten Australiens während des frühen Holozäns seit ca. 10000 Jahren; ein begrenzter Genflow erfolgte davon ausgehend in andere Regionen Australiens, und die Pama-Nyungan-Sprachen breiteten sich aus. Obwohl Aborigines vor 40000 – 45000 Jahren schon weit verbreitet waren, hat entweder nur eine Gruppe von ihnen bis heute überlebt und wurde zum Vorfahren aller modernen Aborigines, oder andere Gruppen haben auch überlebt, wurden bisher aber noch nicht durch genetische Untersuchungen identifiziert. Man benötigt weitere Genome insbesondere von Tasmaniern und aus den Nordregionen Australiens, um zu klären, ob es noch Völker gibt, die nicht auf diese recht späte Expansion einer bestimmten Aborigines-Gruppe zurückreichen.
- Die Aborigines zeigen genetische Adaptationen (Selektionen), die vorteilhaft für ein Leben in der Wüste sind. So wird angenommen, dass wüstenbewohnende Aborigines nächtliche Minusgrade durchstehen, ohne dass – wie bei Europäern – die Stoffwechselraten ansteigen. Die Schilddrüsenhormon-Level sind an kalte Wüsten angepasst, erhöhtes Serum-Urat (Harnsäuresalz) schützt vor Dehydratation.
- Außerdem findet sich ein ca. 50000 Jahre alter genetischer Bottleneck, der darauf zurückzuführen sein dürfte, dass nur eine kleine Gruppe den Kontinent Sahul besiedelte.
- Vor etwa 4000 Jahren kreuzten sich Menschen aus Indien in die Aborigines ein, und etwa zu jener Zeit wurde auch der Dingo eingeführt.
- Aborigines zeigen – im Gegensatz zu anderen Völkern – eine deutlich höhere Variation der mtDNA als im Y-Chromosom, was dafür spricht, dass eher die Männer zum Herkunftsort ihrer Frauen zogen, als umgekehrt.

Estonian Biocentre Human Genome Diversity Panel (EGDP) (Nat. 538: 238):

483 Genome von 158 Populationen weltweit, darunter 379 neue Genome aus 125 Populationen

Die modernen Papua (und philippinischen Negritos) weisen einen Anteil von mindestens 1,9 % in ihrem Genom auf, der aus einer früheren und offenbar (bis auf diesen Genomanteil) ansonsten inzwischen erloschenen Expansionswelle moderner Menschen (YOOA) stammt, d.h. einer Wanderungswelle aus Afrika, die jener Expansion vorausging, auf die alle modernen Nicht-Afrikaner zurückgehen.

Dazu passt auch, dass die Dichotomie Papua – Yoruba (Afrika) etwa 90000 Jahre zurück liegt, die Dichotomie zwischen Festland-Eurasiaten und Yoruba dagegen nur 75000 Jahre. Dies ist nur damit erklärbar, dass Genomanteile einer zu früherer Zeit von der HSS-Linie abgezweigten Population eingekreuzt sind. Es ließ sich rechnerisch abschätzen, dass diese hypothetische Linie, die schon früher aus Afrika ausgewandert sein muss, vor etwa 120000 Jahren von den übrigen Afrikanern abgezweigt ist.

Die Papua besitzen daher nicht nur HN-Anteile (aus der Hauptauswanderungswelle YOOA) und HD-Anteile im Genom, sondern auch Anteile einer HSS-Population, die vor grob 120000 Jahren von den anderen Afrikanern abzweigte und schon vor der Hauptauswanderungswelle nach Osten

gewandert sein muss. Dazu passen auch mDNS- und Y-Chromosom-Daten sowie Schädelmerkmale aus Ozeanien.

Haplotypen aus den Papua-Genomen, die auf diese frühere HSS-Auswanderung aus Afrika zurückgehen, sind etwa 1,5 mal älter als eurasiatische Haplotypen in Papua-Genomen, während Denisovaner-Haplotypen viermal älter sind als die eurasiatischen Haplotypen. Die betreffenden Allele aus der frühen HSS-Auswanderungswelle finden sich in Genomen von Papua, nicht aber in Afrikanern.

Weitere Hinweise auf eine frühere HSS-Expansion aus Afrika stellen die HSS-Anteile im Genom des Altai-HN dar. Diese gehen zeitlich der Abtrennung der YOOA-Menschen von den Afrikanern vor ca. 75000 Jahren voraus. Noch nicht untersucht wurde, ob die HSS-Anteile im Altai-HN und die „alten“ HSS-Anteile in den Papua auf dieselbe Population früher HSS-Auswanderer aus Afrika zurückgehen; es gibt aber Indizien in diese Richtung.

Spuren archaischer Hominiden in Genomen von Andamanesen, Indern und Papuas (Ost-Neuguinea).

Die genannten Völker weisen 2 – 3 % weniger Sequenzübereinstimmungen mit Afrikanern auf, wobei sich Sequenzvarianten finden, die sich keiner modernen Population zuordnen lassen. Nach Computersimulationen ist dieser Effekt am ehesten durch die Vermischung mit einer sehr frühen Menschenart erklärbar, nicht aber mit HN oder HDEN, denn hinsichtlich der Genomanteile von HN und HDEN finden sich keine Unterschiede zwischen Andamanesen und Ostasiaten (HN-Anteile sind in allen Populationen etwa gleich groß).

Man vermutet daher HE oder eine unbekannt archaische Menschenart als Urheber dieser Genomanteile, mit einem Ursprung dieser Art > 300.000 Jahre. Das Gesamtvolumen dieser archaischen DNA macht etwa 15 Megabasen aus, bei durchschnittlichen Sequenzabschnitten von 65 Kilobasen Länge.

Bei den australischen Aborigines war die Sequenzabweichung zu den Afrikanern noch größer (6 – 7 %), die Datenqualität war aber für nähere Aussagen unzureichend. (Natwiss. Ru. 11/16: 594).

Klima als Triebfaktor menschlicher Wanderungen (Nat. 538: 92):

Die Auswanderung aus Afrika über Arabien war abhängig von der Eignung der arabischen Halbinsel als Lebensraum für den HSS. Dies korrelierte mit Klimaveränderungen, die von den Richtungsveränderungen (Taumeln) der Erdachse (Präzession) veranlasst waren. Alle 21000 Jahre kommt es durch die damit verbundenen zirkulatorischen Veränderungen zu verstärkten Niederschlägen in Nordafrika, der Arabischen Halbinsel und der Levante, wodurch ein Savannenkorridor entsteht, der von Menschen besiedelt und für Wanderungen von Afrika nach Eurasien (und umgekehrt) genutzt werden kann.

Nach komplexen Klimasimulationen fanden sich geeignete Zeiträume für solche Wanderungsbewegungen

- zwischen 130 bis 118 TA (ergänzt nach: Nat. 538: 49)
- in eingeschränktem Umfang zwischen 115 und 106 TA (via Küstenlinie Nordostafrikas, Bab-el-Mandeb)
- zwischen 106 und 94 TA (feuchte Phase, Migration über die arabische Halbinsel und den Sinai-Korridor möglich) (warmes Substadium in MIS 5)
- zwischen 89 und 73 TA (ebenso) (warmes Substadium in MIS 5)

--- zwischen 71 und 60 TA eine sehr trockene Phase, MIS 4 ---

(diese trockene Phase dürfte zu einer genetischen Isolation zwischen den Populationen in Nordostafrika und jenen, die sich möglicherweise rasch nach Osten in Richtung Südasien ausbreiteten, geführt haben)

- zwischen 59 und 47 TA (Hauptmigrationswelle OOA) (frühes MIS 3)
- zwischen 45 und 29 TA

Die zentrale, unstrittige Auswanderungswelle (YOOA), die die Basis aller modernen außerafrikanischen Populationen bildet und in die der HN frühzeitig einkreuzte, erfolgte nach diesem Modell zwischen 59 und 47 TA.

Zwischen 47 und 29 TA könnte dagegen eine Rückwanderung nach Afrika erfolgt sein.

Rasche Erwärmungen oder Abkühlungen (Dansgaard-Oeschger-Variationen) hatten zwar Einfluss auf die Populationsdichte; das grundlegende Wanderungsverhalten der Populationen z.B. aus Afrika (oder nach Afrika zurück) wurde davon nicht beeinflusst. **Die Wanderungsbewegungen wurden stattdessen allein durch die Präzession der Rotationsachse der Erde gesteuert.**

Die Klimasimulationen machen einen früheren Auswanderungsschub aus Afrika (im MIS 5) möglich, mit schneller Ausbreitung entlang des Südrandes von Asien nach Südchina/Südostasien und dann eventuell weiter nach Australien während MIS 3 und MIS 4. Die Modellationen ergaben ein erstes Eintreffen von HSS sowohl in Südchina wie auch in Europa vor 90 bis 80 TA. Während es in China dazu passende Fossilfunde gibt, und auch die HSS-Anteile im Altai-HN damit in Einklang stehen, fehlen jegliche Hinweise für eine Ankunft des HSS vor mehr als 45 TA in Europa. Möglicherweise war die nördliche Route Richtung Europa durch die biologische und kulturelle Interaktion zwischen HSS und HN beeinflusst (und behindert?), während die Südroute entlang des Südrandes Asiens nicht (oder nicht in gleichem Umfang) durch archaische Populationen beeinträchtigt wurde? Vielleicht wurde eine kleine Gruppe von HSS-Einwanderern in Europa auch von der Übermacht der HN zunächst assimiliert, und erst die nächste Einwanderungswelle von HSS aus der Levante (deren Vorfahren Afrika erst vor 60 – 47 TA verlassen hatten) war kulturell, zahlenmäßig oder auch genetisch in der Lage, sich in Europa neben und/oder zulasten der HN etablieren.

(eigene Anmerkung: vielleicht halfen ihnen dabei die HN-Genomanteile, die sie durch die frühe Einkreuzung von HN in die Gründerpopulation der Außer-Afrikaner erhalten hatten und die eine bessere Adaptation an die klimatischen und gesundheitlichen Voraussetzungen für ein Leben in Europa und ein vorübergehendes Zusammen- oder Nebeneinander-Leben mit den HN ermöglichten, z.B. in Sachen Immunsystem, Infektionsabwehr, denn damit in Zusammenhang stehende HN-Allele wurden ja bei den Außerafrikanern positiv selektioniert. Das Immunsystem der Außerafrikaner – was Infektabwehr betrifft – stammt teilweise vom HN).

Synopse (2016) (vgl. dazu auch Nat. 538: 49 + 179 und Sci. 353: 1352):

Die verschiedenen Studien widersprechen sich nicht grundlegend. Gemeinsam ist die Erkenntnis, dass die Aborigines, Negritos oder Papua als solche nicht auf eine separate, frühere Auswanderung aus Afrika zurückgehen, sondern aus derselben Ausgangspopulation stammen, die – nach Einkreuzung der Neandertaler – alle Eurasiaten und damit alle Nicht-Afrikaner hervorbrachte, d.h. aus jener Expansion OOA, die vor 60 – 50 TA erfolgt sein muss und auf eine Population zurückging, die sich vor etwa 75 TA von den übrigen Afrikanern abgespalten hatte (*Anm.*: eine Vorstellung, die die geringgradige Einkreuzung älterer Linien aber nicht ausschließt).

Vor 71 bis 60 TA herrschte in Arabien eine sehr trockene Phase – eine Auswanderung OOA war in jenem Zeitraum gar nicht möglich. Ab 59 TA öffnete sich wieder ein Zeitfenster mit erhöhten Niederschlägen und savannenartigen Verhältnissen auf der arabischen Halbinsel und in der Levante, so dass Teile dieser afrikanischen Ausgangspopulation ihre Wanderung nach Eurasien antreten konnten, wo sie bald auf HN stießen, mit denen sie sich vermischten, so dass alle modernen außerafrikanischen Menschen Genomanteile aus dieser Einkreuzung von HN in sich tragen (um 2,3 %). Weiter nach Osten wandernde Populationen kreuzten offenbar noch einmal (in geringerem Umfang) Neandertaler ein, nach Südostasien wandernde Populationen Denisovaner, wobei der höchste Anteil von HD-Genomanteilen in Aborigines und Papua gefunden wird. Eine Arbeit weist darauf hin, dass diese zweite Einkreuzung von HN (um 1,1 %) die gemeinsame Linie aller Eurasiaten nach Abzweig einer basalen Linie (zu Australo-Melanesiern) betraf, eine andere Arbeit sieht sie auf die östlichen Populationen beschränkt. Hier bestehen offenbar Unklarheiten, welche Linien sich ein zweites Mal mit HN paarten. (Alternativ könnte der geringere HN-Anteil in Europäern/Westeurasiaten auf einer „Verdünnung“ des HN-Genom-Anteils durch spätere Vermischung mit Populationen z.B. aus Nordostafrika oder dem östlichen Mittelmeerraum beruhen, deren Vorfahren nicht an der Kreuzung mit den HN teilgenommen hatten).

Unsicherheit besteht auch darüber, ob die Linie zu den Aborigines, Papua und philippinischen Negritos sehr früh von der zentralen Auswandererpopulation abzweigte (aber auf jeden Fall erst nach der ersten und stärksten Einkreuzung von HN mit 2,3 % Genomanteil), und sich dann relativ schnell entlang der Küstenlinie nach Südostasien ausbreitete und auf dem Sahul-Kontinent einwanderte, oder ob diese Population lediglich eine Seitenlinie innerhalb des Ostasiaten-Clades darstellt. D.h. besteht eine basale Dichotomie zwischen (Aborigines und Papua) einerseits und allen anderen Eurasiaten, oder aber zwischen westlichen und östlichen Eurasiaten, mit den (Aborigines und Papua) als eine Linie innerhalb der östlichen Eurasiaten?

Fossilien und Werkzeuge hatten in jüngerer Zeit bereits angedeutet, dass es offenbar schon eine frühere HSS-Auswanderung aus Afrika über die Levante und die arabische Halbinsel hinaus gegeben haben muss, darunter die HSS-Genomanteile im Altai-HN, HSS-Fossilien aus Laos (partielles Cranium und Unterkiefer), die maximal 63000 Jahre alt sind, sowie auf mindestens 80000 Jahre datierte sehr modern wirkende HSS-Zähne aus China.

Bisher fanden sich hierfür aber keinerlei genetische Spuren in modernen Populationen. Dies könnte andeuten, dass die Linie der ersten Auswanderer komplett ausgestorben sein könnte, ggf. bevor sie sich mit der unumstrittenen Auswanderungswelle YOOA (die < 60 TA erfolgt sein muss) vermischen konnten. Die Genome der Papua zeigten aber nun, dass sie einen Anteil von mindestens 1,9 % von diesen frühen HSS-Auswanderern in sich tragen. Diese frühen Auswanderer, die vor ca. 120000 von den anderen afrikanischen Populationen abzweigten und denen mehrere Zeitfenster zur Passage Arabiens (106 – 94 TA oder 89 – 73 TA) zur Verfügung standen, könnten also zumindest in bestimmten Regionen noch überlebt haben, als die unstrittige YOOA-Welle (< 60000 Jahre) die betreffenden Regionen erreichte. Diese frühen Auswanderer

wurden dann offenbar von der Linie, die zu den Papua führte, genetisch assimiliert. Dabei ist es offen, ob es sich um eine Reliktpopulation handelte, die in der Region lebte, in die die Papua-Menschen vordrangen, oder ob die Einkreuzung dieser schon früher ausgewanderten HSS irgendwo auf dem Wanderungsweg der Papua-Leute erfolgte. Dazu müsste geklärt werden, ob sich diese Genomanteile auch in anderen Völkern, z.B. Aborigines, finden.

Diese frühere HSS-Auswanderer-Linie würde für ein „multiple-dispersal-Modell“ sprechen. Sie dürfte von Äthiopien aus über das Rote Meer und dann der südlichen Route entlang der Küstenlinie Arabiens folgend den indischen Subkontinent, Südostasien und schließlich Sahul erreicht haben.

Vor 44000 Jahren (Spanne: 50000 – 31000 Jahre) kreuzte die damals noch gemeinsame Linie von (Aborigines und Papua) die HD ein (Genomanteil ca. 4 %). Damit stellt sich auch die Frage, ob drei verschiedene Populationen in dieser Region oder auf dem Weg in diese Region lebten: Denisovaner, HSS aus einer frühen Auswanderung aus Afrika, und schließlich kamen die HSS aus der „modernen“ Auswanderung OOA hinzu.

Artgrenzen- und Vermischungsproblematik (mit Schwerpunkt HN/Europa):

Sowohl in Europa (HN) wie in Ostasien (lokaler „archHS“) wird eine Phase der Koexistenz mit dem aus dem Nahen Osten einwandernden modernen HSS angenommen. (Der lokale ostasiatische „archHS“ soll sich dabei regional aus späten lokalen HE entwickelt haben, ist also strenggenommen ein HE und eben kein „archHS“ – neuerdings wird es aber auch für möglich gehalten, dass die betreffenden Schädel aus China von Denisovanern stammen, allerdings liegen noch keine DNA-Daten vor und es gilt als sehr fraglich, ob es gelingt, aus diesen Schädeln DNA zu gewinnen).

Für eine genetische Eigenständigkeit (allerdings nicht im Sinne des biologischen Artbegriffs) spricht auch der Umstand, dass auch schon sehr juvenile Skelette sicher zu HN oder HSS zugeordnet werden können (die Skelettunterschiede sind größer als zwischen gleich jungen Gorillas und Schimpansen!).

Man verglich die Unterschiede/Variabilität der Schädelform (morphometrisch, ohne konkrete Bewertung spezieller anatomischer Merkmale) zwischen HN und HS einerseits, zwischen modernen Menschenpopulationen sowie verschiedenen Unterarten afrikanischer Primaten (auch Menschenaffen und Pavianen) andererseits. Dabei wichen fast alle der untersuchten Unterarten (derselben Art) in Bezug auf die Schädelform weniger voneinander ab als der HN vom HS. Die Unterschiede in der Schädelform sind also zwischen HS und HN größer, als man sie zwischen Unterarten von Primaten erwarten würde; dieser rein morphometrische (also nicht genetische!) Ansatz spricht damit zugunsten des Status des HN als eigene Art. Daneben erwies sich in der morphometrischen Schädelanalyse keine der Populationen des HSS als signifikant näher gegenüber dem HN als eine andere (zwar wurde eine größere Nähe mit den HSS des späten Paläolithikums festgestellt, aber nicht statistisch signifikant) (Roots S. 135).

Mit den jüngsten HN-Funden in Frankreich (Arcy-sur-Cure) sind fortgeschrittene Chatelperronien-Werkzeuge (Knochen- und Elfenbeinindustrie, persönlicher Schmuck wie Elfenbeinringe, perforierte Tierzähne) verbunden. Die Chatelperronien-Kultur soll sich aus der lokalen Mousterian-Kultur entwickelt haben. Der Schmuck ähnelt stark gleich alten, in der Nähe liegenden Aurignacien-Fundstellen. Zunächst glaubte man, dass der Schmuck vom HSS angefertigt worden war, bis eine CT-Nachuntersuchung eines kleinen Knochenstückes aus der Ohrregion eines ca. einjährigen Kindes (das einzige menschl. Knochenfossil von Arcy) ergab, dass es eindeutig von einem HN stammt, dessen Gleichgewichtsorgan eine andere Form hatte als HSS.

In Nordspanien erschien die Aurignacien-Kultur, die mit dem Cro-Magnon in Verbindung gebracht wird, plötzlich vor 40000 J. Der Wechsel vom Mousterian zum Aurignacien erfolgte in dieser Gegend extrem schnell, was auf einen raschen Wechsel vom HN zum HSS schließen lässt, während in anderen Gebieten Europas, so in Frankreich, möglicherweise beide Gruppen längere Zeit koexistierten (Übergangskultur der HN: Chatelperronien). Nach allgemeiner Auffassung drangen moderne Menschen mit der Aurignacien-Kultur vor spätestens 43000 J. in SE-Europa ein.

Ein Problem ist, dass für längere Zeit (2004: Nat. 420, 198) – wenigstens rein formal gesehen – noch nicht einmal sicher war, dass die Aurignacien-Kultur wirklich dem HSS zuzuordnen ist. Die Zuordnung zwischen frühem Aurignacien und dem HSS galt bisher hauptsächlich durch die Funde aus der Vogelherdhöhle gesichert, wo die Kombination von frühem Aurignacien sowie figürlicher Kunst (36000 – 30000 RC-Jahre) mit HSS-Fossilien als Indiz für den HSS (im Rahmen der Donau-Korridor-Theorie: Einwanderung über die ggf. zeitweise zugefrorene Donau) als Urheber des frühen Aurignacien diente. Nun ergaben neueste direkte Datierungen der Menschenfossilien, dass es sich um 3500 – 5000 J alte Begräbnisse handelte, die gefundenen Knochen also gar nichts mit der Aurignacien-Kultur und figürlichen Kunst in der Vogelherdhöhle zu tun haben. Es gibt zwar noch einige andere Fundstellen, die auf eine Assoziation zwischen HSS und frühem Aurignacien deuten (z.B. Mladec/Tschechen, 34000 – 35000 RC-Jahre). Die neueste direkte Datierung von Mladec ergab 31000 – 31500 (Maximalwert: 31100 – 31920) unkalibrierte RC-Jahre, dies entspricht mittlerem bis späten Aurignacien (Nat. 435, 332) (s. auch unten unter „Besiedlung Europas durch den HSS und Urheberschaft des Aurignacien“).

Gesichert ist ein HSS-Unterkiefer aus der Pestera-cu-Oase-Höhle in Rumänien, ca. 35000 J. (unkalibrierte RC-Jahre) alt (entspricht ca. 40500 Kalenderjahre!), aber ohne begleitende Werkzeuge; außerdem wurde ein weitgehend komplettes Cranium (Oase 2) gefunden. Der HSS-Schädel von Hahnöversand, der früher auf 36000 J datiert wurde, ist nach jüngsten Datierungen nur 9500 J alt, und der Cro-Magnon-Mensch aus der Dordogne, das Leitfossil des Aurignacien, nur etwa 27700 J; auch die Knochen von Velika Pecina (Kroatien) wurden wie die Knochen von Vogelherd und Hahnöversand ins Holozän datiert, Koneprusy ins Magdalenian, Cro-Magnon und La Rochette ins Gravettian. Damit hatte sich die Datenlage für frühe HSS und insbesondere ihre Assoziation mit dem Aurignacien deutlich weiter verschlechtert (Spektr. Wiss. 9/2004). Am besten war die Beweislage noch durch die Mladec-Funde (Tschechien) gesichert, die zusammen mit Aurignacien-Geräten gefunden wurden; die Funde waren zunächst nicht direkt datiert, aber für die darüber liegenden Schichten gab es zunächst neuere RC-Messungen, die ein Alter von 34000 – 35000 J ergaben; die Menschenknochen müssen also noch etwas älter sein. Die direkte Datierung der Knochen und Zähne selbst ergab dann aber ein jüngeres Alter von ca. 31000 unkalibrierten RC-Jahren, was aber immer noch mit dem höheren Aurignacien korreliert und – da anders als bei den rumänischen Funden mit den Mladec-Fossilien auch Aurignacien-Werkzeuge verbunden sind – letztendlich dann doch wieder für den HSS als Urheber des Aurignacien spricht (Nat. 435, 322).

Damit ergaben sich für HSS in Europa folgende älteste Nachweise (**Stand 2005**, Nat. 435, 322):

Pestera cu Oase (Rumänien): ca. 35000 RC-Jahre (Unterkiefer, Cranium; keine Werkzeuge), d.h. 40500 Jahre BP. Die relativ großen Molaren erinnern an archaische HS in Afrika. Nach einer aktuellen Studie weisen die beiden Funde von Pestera cu Oase neben zahlreichen modernen Merkmalen aber auch einige archaische Merkmale auf (sehr große Molaren, die nach distal hin größer werden; komplexe okklusale Morphologie des oberen dritten Molaren, recht weit vorn positionierte Jochbögen), was auf eine komplexe Populationsdynamik bei der Ausbreitung des HSS nach Europa deutet und darauf verweist, dass die Evolution des HSS noch signifikant weiterging, nachdem der HSS Europa besiedelt hatte (PNAS 104, 1165). Die Gesamtform des Unterkiefers Oase 1 ähnelt eher früheren europäischen *Homo*, zahlreiche Einzelmerkmale (medial positionierte Kondyle, mesiales Foramen mentale, enger Corpus u.a.) verbinden aber mit dem frühen HS, weitere Merkmale sind intermediär. Ramus sehr breit, Weisheitszahn extrem groß. Okklusalflächen ohne HN-spezifische Merkmale. Foramen mandibulae auf einer Seite mit der für HN typischen lingualen Knochenbrücke (ein abgeleitetes Merkmal des HN). Insgesamt ergibt sich ein Mosaik aus Merkmalen von archaischen *Homo*, frühen HSS und HN-typischen Merkmalen (PNAS 100, 11231).

Im Jahr 2015 wurde für den Unterkiefer Oase 1 ein HN-Anteil im Genom zwischen 4,8 und 11,3 % berichtet; die Länge der HN-Segmente (darunter das halbe Chromosom 12) spricht dafür, dass die Einkreuzung eines HN 4 bis 6 Generationen zuvor erfolgt war (Sci. 348; 847).

Auch etwas jüngere Funde aus Rumänien (Pestera Muierii; 30150 RC-Jahre bzw. ca. 35000 kalibrierte Kalenderjahre) zeigen Hinweise auf archaische bzw. neandertalide Merkmale, so ein moderat niedriger Stirnbogen, Merkmale des Hinterhaupts, hoher Coronoid-Fortsatz und weitere Merkmale im aufsteigenden Unterkieferast sowie eine enge Glenoid-Grube (Gelenkpfanne des Schulterblatts). Diese Form der Glenoidgrube steht dabei im Widerspruch zu den Armbewegungen, die für die assoziierte Wurftechnologie erforderlich wären (PNAS 103, 17196). Weiblich, hohe Stirn, kleiner Kiefer, kleine Supraorbitalleisten (moderne Merkmale), aber deutliche Kuppelbildung des Hinterhauptbeins wie bei HN. Schrofne Gesichtszüge.

Mladec (Tschechien): ca. 31500 RC-Jahre (umfangreiche Fossilien zahlreicher Individuen, zusätzlich Aurignacien-Kultur; HSS-Fossilien mit einigen Merkmalen, die auf eine Vermischung mit HN deuten könnten, mtDNA-Untersuchungen an zwei Exemplaren ergaben aber keinen Hinweis auf neandertalide mtDNA).*

Kent`s Höhle, England: ca. 31000 RC-Jahre (Unterkiefer) (*Neudatierung: 42 – 43 TA Kalenderj.*)

Pestera Muierii (Rumänien): ca. 30150 +/- 800 RC-Jahre entspricht ca. 35000 J BP (Schädel) (s.o.)

Pestera Cioclovina: ca. 29000 RC-Jahre (Neurocranium), naA 28000 RCJ = 32500 J BP; ebenfalls mit einer Hinterhauptsmorphologie, die an HN erinnert (wie P. Muierii)

Die Mladec-Fossilien sind die ältesten Knochenfossilien des HSS in Europa, die mit Werkzeugfunden assoziiert sind.



Erst die Neudatierung des Unterkieferrests von Kents Cavern (42 - 43 TA, naA 42,5 - 40,5 TA), verbunden mit einigen Aurignacien-artigen Werkzeugen, und die Zuordnung der Milchzähne aus der Grotta del Cavallo (Apulien; 45 – 43 TA) zum HSS (anstelle wie bisher zum HN), verbunden mit der Uluzzian-Kultur, führen im Jahr 2011 zu einer grundsätzlich neuen Sichtweise (s.u.).

* Beispiele für frühmoderne HSS mit **vermeintlichen** HN-Merkmalen:

a) Vogelherdhöhe (Stetten, Baden-Württemberg, früher auf 32000 J. datiert): Schädelform entspricht modernem Menschen, aber einzelne HN-Merkmale: retromolare Lücke; Abstand zwischen letztem Molar und aufsteigendem Unterkieferast; Form des Foramen mandibulare. Aber: neueste Datierungen (2004) ergaben, dass die menschlichen Fossilien in der Vogelherdhöhle (im Gegensatz zu der frühen Aurignacien-Kultur und der figürlichen Kunst) nur 3500 – 5000 Jahre alt sind; es handelt sich um Begräbnisse, die in die älteren Ablagerungen hinein erfolgten und damit ein höheres Alter vortäuschten (Nat. 430, 198). Dies ist damit eher ein Hinweis darauf, dass auch vergleichsweise sehr junge Schädel Merkmale aufweisen können, die an HN erinnern und damit eine Vermischung vortäuschen

b) Mladec (Tschechien; 34000 – 35000 J): frühmoderne Menschen mit einigen angeblich (!) typisch neandertaliden Schädelmerkmalen; eine spätere Überprüfung ergab aber kein einziges eindeutiges HN-Merkmal; falls überhaupt vorhanden, wären in dieser Fundserie die HN-Einflüsse äußerst schwach (Spektr. Wiss. 3/2003 S. 43). Nach neuen Datierungen 31000 – 31500 unkalibrierte RC-Jahre. Die Diskussion über neandertalide Einflüsse bei den Mladec-Menschen war auch im Jahr 2005 noch nicht abgeschlossen (Nat. 435, 322). Erhebliche morphologische Variabilität mit Anklängen auch an HN, insbesondere bei den robusteren, männlichen Skelettresten, abgemildert auch bei weiblichen Funden: Merkmale Hinterhauptsregion; Überaugenregion; Zahndimensionen; große Gelenke. Allerdings könnte das breite morphologische Spektrum auch auf einem verstärkten Sexualdimorphismus beruhen. mtDNA-Studien an 2 Exemplaren aus Mladec ergaben allerdings keinerlei Hinweise auf neandertalide mtDNA.

Beispiele für HN mit vermeintlichen HSS-Merkmalen:

a) Neandertaler von Vindija/Kroatien: relativ geringe Robustheit in Bezug auf das Gesicht, insofern Anklänge an den HSS; mt-DNS erwies sich aber als neandertalid (Roots S. 344; s.u.)

b) Neandertaler Amud 1 (Israel, 50000 – 40000 J): Hirnvolumen 1740 ccm (eines der größten HN-Gehirne); ansonsten aber kein klassischer HN, sondern Anklänge an die Menschen von Skhul und Qafzeh: Überaugenwulst schmaler; Ränder der Orbita besitzen eine scharfe Kante und sind nicht wie beim HN sonst üblich abgerundet; angedeutetes Kinn. Schädel einerseits breit und aufgewölbt (wie HSS), andererseits langgezogen (wie HN) (Roots S. 333).

c) Ein 30000 J alter HN aus einer Höhle in Rumänien; Schädel mit schwachen Überaugenwülsten wie beim modernen Menschen, aber der typischen Eindellung (Fossa suprainiaca) am Hinterkopf wie bei HN (Nat. 444, 126).

Überraschenderweise treten viele angeblich einzigartige HN-Merkmale auch bei späteren Europäern auf (THORNE et al. 1992), so z.B. die Knochenbrücke über dem Foramen mandibulare (HN: 53 %; Europäer des frühen Jungpaläolithikums: 44 %; danach allmähliches Absinken auf 6 %; Asien und Afrika: sehr selten; afrikanische frühe HSS: niemals).

Nahezu alle HN und frühmodernen Europäer besitzen eine Ausbuchtung am Os occipitale (Hinterhauptsknötchen), die bei modernen HSS aus dem Nahen Osten regelmäßig fehlt, obwohl diese als Vorfahren der frühmodernen Europäer gelten.

Im Jahr 2007 wurde ein umfassender morphologischer Vergleich früher europäischer HSS (bis einschl. Gravettian) vorgelegt (PNAS 104, 7367). Sie weisen zwar die abgeleitete Morphologie der frühesten (mittelpaläolithischen) afrikanischen HSS auf, aber auch einen variablen Satz an Merkmalen, **die entweder für HN typisch sind und/oder als plesiomorphe (ursprüngliche) Merkmale gelten, die bei den afrikanischen HSS des Mittelpleistozäns bereits verloren gegangen waren.** Zu diesen Merkmalen gehören: Aspekte der Form des Neurocraniums und

Basicraniums, des Ramus mandibulae, der Unterkiefersymphyse, Zahnform und -größe, Zahnproportionen in anterioposteriorer Richtung, aber auch postkraniale Merkmale (Clavicula, Scapula, Metacarpalia). Dieses (regional) weit verbreitete, aber im Einzelnen variable Auftreten dieser Merkmale in frühen europäischen HSS ist nur erklärbar mit einem moderaten Ausmaß an Assimilation von Neandertalern in die moderne Population hinein, die sich in Europa ausbreitete.

Es besteht daher eine Hypothese bzw. Vermutung, daß die Beziehungen zwischen HSS und HN „in verschiedenen Gebieten verschiedene Formen angenommen haben“, d.h. in einigen Gebieten könnte es zu Vermischungen gekommen sein, in anderen nicht. Da die Cro-Magnon-Menschen in Europa vor 10000 J. von den aus Kleinasien einwandernden Bauernvölkern verdrängt bzw. genetisch (durch Vermischung) „ausgedünnt“ wurden, wären mögliche Neandertalereinflüsse (aus hypothetischen Vermischungen) wieder weitgehend verlorengegangen; so könnte sich womöglich erklären, weshalb erst **nach** dem frühen Jungpaläolithikum die Häufigkeit der Knochenbrücke über dem Foramen mandibulare drastisch abnahm.

Grundsätzlich gilt, dass sich HN in einer ganzen Reihe von Merkmalen vom frühmodernen Menschen unterscheiden, dies aber nur die Häufigkeit der Merkmale betrifft, nicht die Merkmale per se.

So zeigen auch die relativ jungen HN aus der Vindija-Höhle in Kroatien „eine Assimilation einiger frühmoderner Merkmale“ (modern ausgeprägte Überaugenbögen, schwach ausgebildetes Kinn). Theoretisch könnten diese Ähnlichkeiten mit dem HSS auch konvergent entstanden sein. Bemerkenswert ist, dass die betreffende Gegend in Kroatien kein „Reliktareal“ einer möglichen Verdrängung (wie die Ränder der iberischen Halbinsel) war, sondern ein Gebiet, das gute Lebensbedingungen bot und wo sich die HN offensichtlich dennoch lange halten konnten. In der Höhle fanden sich in der Schicht mit den HN-Resten Mousterien- und Aurignacien-Werkzeuge (s. oben unter „HN“).

Eine statistische Analyse nichtmetrischer Merkmale von Schädeln von HSS des mittleren/späten Aurignacien aus Morawien (Mladec-Höhle), wobei diese Merkmale einerseits mit HN, andererseits mit älteren HSS aus Afrika (Omo, Laetoli) und der Levante (Skhul, Qafzeh) verglichen wurden, ergab beim paarweisen Vergleich der Merkmale (und einer entsprechenden Rangfolgeerstellung) aller in die Studie involvierten 25 Schädel eine intermediäre Stellung, allerdings wurde statistische Signifikanz verfehlt (Mladec 5 ist mit 14,8 Unterschieden gegenüber den HN von diesen etwa ebenso weit entfernt wie von den Funden aus dem Nahen Osten mit 14,0 Unterschieden; Mladec 6 weist nur 7,8 Differenzen zu HN, aber 11,6 Differenzen zu den HSS des Nahen Ostens auf); Kritiker weisen darauf hin, dass andere Schlussfolgerungen hätten gezogen werden müssen, wenn nicht nur Schädel-, sondern auch Merkmale des knöchernen Gesichtes berücksichtigt worden wären. DNS-Studien an zwei Mladec-Fossilien ergaben aber keine neandertalide mtDNA. Die hohe Variabilität in der Mladec-Population könnte teilweise auch auf einem ausgeprägteren sexuellen Dimorphismus (robustere Männer, weniger robuste Frauen) beruhen (Nat. 433, 332).

Mit derselben Methode, allerdings unter Erreichen der Signifikanz, erwies sich der Schädel eines ca. 14000 J. alten Australiers als näher zu den Ngandong-Menschen (Java), die mal als archaische HS, mal als späte HE interpretiert werden, als zu den (älteren) HSS aus Afrika und der Levante (s. Sci. 291, 231+293: 3,7 paarweise Differenzen zu Ngandong-Menschen, aber 9,3 zu afrikanischen und 7,3 zu levantinischen HSS). Verfechter des OOA-Modells kommen allerdings durch die Analyse der gleichen Schädel zu anderen Schlussfolgerungen und kritisieren die Auswahl der Merkmale und untersuchten Schädel (Natw.Rundsch. 4/01 S. 200). Die Ngandong-Menschen sind

nach neuesten Datierung (2019) zwischen 108 und 117 TA alt und damit die letzten Nachweise für HE.

Die mtDNA-Analyse des ältesten Australiers (Lake Mungo, LM 3), der neuerdings nur noch auf 40000 +/- 2000 J datiert wird und anatomisch eindeutig ein moderner HSS war (graziler als spätere Australier zwischen 8000 und 15000 BP mit robusterer Morphologie, aber eindeutig moderner mtDNA, wobei deren robuste Morphologie außerhalb des Spektrums moderner indigener Australier steht), ergab zunächst ein überraschendes Ergebnis. Die Sequenz war so primitiv, dass sie mit einem strengen YOOA-Modell nicht vereinbar galt. Eine neuere Untersuchung konnte diese „alte“ mtDNA-Sequenz aber nicht bestätigen und sieht sie als Folge von Kontamination; stattdessen fand sich mtDNA der Haplogruppe S2 der australischen Aborigines (PNAS 113: 6892). Inzwischen geht man aus, dass die Mungo-DNA auf Kontamination von fünf modernen Europäern zurückgeht. Vergleichende Untersuchungen mit aDNA von anderen frühen Australiern konnten dann im Jahr 2018 zeigen, dass die Aborigines tatsächlich die ersten Besiedler Australiens sind, also auf die erste Besiedlungswelle Australiens zurückgehen (nach www.antropus.de; LAMPERT D und Mitarbeiter).

Umstritten ist ein 1999 bekannt gewordenes 24500 J. altes Skelett eines vierjährigen Kindes aus **Abrigo do Lagar Velho**, Portugal, das in dem für diese Zeit typischen Gravettienstil rituell bestattet war (auf Bett aus verbrannten Pflanzen liegend, mit rotem Ocker bedeckt; Grabbeigaben: durchbohrte Hirschknochen, Meeresmuschel) und das von einigen Paläoanthropologen für ein Mischlingskind gehalten wird.

Frühmoderne Merkmale des Kindes von Abrigo do Lagar Velho: ausgeprägtes Kinn, weitere Unterkieferdetails, kleine Frontzähne, Daumenanatomie, schmale Vorderseite des Beckens; Merkmale des Schulterblatts und Unterarms. Modernes Begräbnis im damaligen HSS-Stil. Schmuckstück (Schnecke mit Loch sowie 4 bearbeitete Zähne eines Hirsches als Kettenanhänger).

Neandertalide Merkmale: Frontpartie des Unterkiefers flieht trotz Kinn nach unten (ausgeprägtes Kinn, aber Unterkiefer stark zurückgezogen); Ansatz des Brustmuskels, Knochen sehr kräftig und robust; Knieproportionen; Arme sehr muskulös; kurze, kräftige Unterschenkelknochen (vor allem im Vergleich zu anderen Gravettian-Menschen, die morphologisch recht einheitlich waren); Armproportionen (Relation Ober-/Unterarmknochen), Beinproportionen: Schienbeine kurz wie bei kälteadaptierten HN im Gegensatz zu den langen Schienbeinen der aus Afrika stammenden HSS (lange Knochen von Tropenbewohnern), Rückseite der Schneidezähne mit angedeuteter Schaufelform (typisch für HN); als neandertalspezifisches Merkmal gilt die Fossa suprainiac (eine Eindellung [„depression“] an der Rückseite des Schädels; gilt als diagnostisches Merkmal für HN). Das Kind war altersgemäß entwickelt, so dass die Abweichungen vom HSS-Typ nicht auf Fehlbildungen beruhen können, sondern für eine gemischte Ahnenschaft sprechen. Die gedrungenen Körperproportionen könnten zwar auch eine Anpassung an ein kühleres Klima darstellen (also konvergent zu HN entstanden sein), doch sind aus jener Zeit aus Europa keine HSS-Populationen mit derartigen Proportionen bekannt. Problematisch ist, dass man allerdings nichts über die Variabilität der Kinder in den einzelnen Altersstufen zu der damaligen Zeit weiß.

Mikrotomographische Untersuchungen der Zähne im Vergleich mit HN, dem Kind von La Madeleine (Magdalenien) sowie rezenten Menschen ergaben ein Merkmalsmosaik; keine einfache Merkmalsdichotomie HN/HSS. Einige Aspekte des Zahnreifungsmusters sowie der inneren Strukturorganisation von Lagar Velho 1 finden sich bisher nur bei HN, nicht bei dem Kind von La Madeleine oder modernen Menschen – ein Indiz, dass die Evolution des HSS zur Zeit von Lagar Velho 1 noch voll im Gange war (PNAS 107, 1338).

Möglicherweise kam es also durchaus zu Vermischungen zwischen HN und Cro-Magnon, wobei die HN-Merkmale aber im Laufe der Zeit verloren gingen, weil die Populationsgröße des HSS

deutlich größer war (s. Sci. 291, 1726). Allerdings war auch im Jahr 2003 noch nicht entschieden, ob das Kind von Lagar Velho wirklich eine Vermischung mit HN beweist; das Kind war zwar stämmig und hatte kurze Unterschenkel, dabei könnte es sich aber auch an eine Anpassung an das Eiszeitklima handeln, innerhalb der normalen Streubreite des HSS (Spektr. Wiss. 3/2003 S. 43). Auch computertomographische Daten reihen das Kind in die normale Entwicklungsreihe des HSS ein (Roots S. 118), mtDNA wurde bisher nicht gefunden. Die Knochen zeigen Indizien für Mangelernährung, auch dies könnte die abweichenden Proportionen erklären. Es gibt inzwischen viele Einwände gegen die Hybriden-Hypothese, und man betrachtet das Kind heute als „stämmiges Gravettian-Kind“. Letztendlich sind auch die neuen Daten zum Erlöschen der HN in Iberia sowie Modellationen der Abnahme des HN-Anteils im Genom vermischter Populationen mit einer Hybridenhypothese für Lagar Velho mehr.

Ostasien/Ozeanien:

Eine Studie mit Y-Chromosom-Markern von 12127 ostasiatischen/ozeanischen Männern aus 163 Völkern ergab allerdings (für den ostasiatischen Bereich), dass alle Männer eine Mutation an einem der biallelischen Marker (YAP, M89 und M130) trugen; diese drei Mutationen (YAP+, M89T und M130T) finden sich nur innerhalb der Population mit der M168T-Mutation, die vor 44000 J. (95 % Konfidenz: 35000 – 89000 J.) in Afrika entstand und die bei allen heutigen nichtafrikanischen Populationen (und einigen, aber nicht allen heutigen afrikanischen Populationen) auftritt. Innerhalb Afrikas bestehen dagegen zwei Cluster sehr unterschiedlicher und schon seit langer Zeit separierter Y-Chromosomen, also eine tiefe Dichotomie.

Die M168T-Linie gliedert sich somit in die Unterlinien mit den drei o.g. Polymorphismen. Die Daten geben somit **nicht den geringsten Hinweis auf eine Beteiligung älterer asiatischer Populationen am rezenten HSS** in dieser Region, ganz im Gegensatz zu den vermeintlichen „Übergangsfossilien“, die gerade im ostasiatischen Raum immer für eine regionale Weiterentwicklung (vom HE zum [vermeintlichen] archaischen HS) gesprochen haben. Offenbar wurden die älteren Populationen Ostasiens vollständig vom modernen HSS young out of Africa (YOOA) ersetzt.

In einer ähnlichen Studie wurden 43 Marker des Y-Chromosoms in 2858 Männern aus 50 weltweit (!) ausgewählten Populationen untersucht: es bestätigte sich dasselbe Muster, dass alle Y-Chromosomen auf einen „Urvater“ in Afrika zurückgehen. Dabei zeigte sich weiter, dass zunächst Asien besiedelt wurde und von dort aus (!) Europa und Amerika. Afrika ist somit die Quelle aller nachweisbaren Y-Diversität, der rezente Y-Gen-Pool bildete sich aber in jüngerer Zeit durch Auswanderungen aus Asien (!) heraus. Dem Out-of-Africa-Szenario des modernen HSS folgten somit eine Diversifikation und ein Auswanderungsszenario aus Asien; Asien ist der Kontinent, von wo aus dann der HSS die übrigen Kontinente (Amerika, Europa, Australien) besiedelt hat. Alle Wege zu den übrigen Kontinenten führen genetischen Studien zufolge über Asien.

Dies schließt nicht definitiv eine (geringe) initiale Vermischung der alten asiatischen mit der einwandernden Population aus Afrika aus, archaische Y-Chromosomen könnten im Laufe der Zeit einem Selektionsdruck und der Gendrift zum Opfer gefallen sein, hier spielt auch die Überzahl des HSS out of Africa eine Rolle; auch ein minimaler Beitrag einer lokalen weiblichen Bevölkerung kann nicht ausgeschlossen werden (Sci 292, 1051 + 1151).

Es gibt also offenbar keine alten Y-Linien und keine alten mtDNA-Linien im heutigen Menschen, jedenfalls wurden noch nie welche gefunden! (Sci. 292, 1051).

Eine andere wichtige Frage ist, ob es spezifische Merkmale gibt, mit denen sich der HSS sicher von Frühformen abgrenzen lässt. Eine schärfere Biegung der Schädelbasis wurde bisher nur bei HSS festgestellt (allerdings fehlen noch ausreichend vollständig erhaltene Schädel von frühen archaischen HS, an denen man dieses Merkmal untersuchen könnte); jedenfalls hatten der HN und die früheren gemeinsamen Vorfahren einen flacheren, weniger scharfen Winkel der Schädelbasis, wie alle früheren Homininen auch (die Schädelbasis ist beim HSS in einem viel größeren Winkel gebogen). Die Ursache hierfür liegt in Unterschieden im Wachstum der Knochen, die die Schädelbasis bilden, während der prä- oder frühen postnatalen Entwicklung. Dadurch wird das vordere Segment der Schädelbasis beim modernen Menschen um 15 – 20 % länger (relativ zur Gehirngröße) als bei allen ausgestorbenen Arten (einschl. HN). Der Grund für diese längere vordere Schädelbasis und den größeren Biegungswinkel ist die relative Expansion der frontalen und temporalen Gehirnlappen beim HSS; die Expansion dieser Lappen ist beim HSS relativ stärker als die gesamte Gehirnexpansion. Der Frontallappen wird dabei mit kreativem Denken, Kunst, Planung und Sprache assoziiert, der Temporallappen mit Hören und Gedächtnis. Die Expansion dieser Lappen führt zur Verlängerung des vorderen Teils der Schädelbasis und bringt gleichzeitig das Gesicht in eine vertikalere Position (Studien an Kindern mit Gehirndeformationen belegen, dass die Form des Gehirns die Form der knöchernen Gehirnkapsel beeinflusst, und nicht umgekehrt). Die natürliche Selektion wirkte somit offenbar direkt am Gehirn, dem sich die Schädelform dann anpasste. Offenbar besteht somit ein fundamentaler Unterschied im ontogenetischen Wachstumsmuster der Schädelbasis bei HSS im Vergleich zu allen früheren Arten.

Diskussionsstand zur Vermischungsproblematik im Jahr 2005 (Konferenz; Sci. 307, 841):

Falls es zu einer Vermischung gekommen ist, wären die Nachkommen wahrscheinlich zumindest teilweise fertil; ca. 1/3 aller Säugerhybride sind fertil, z.B. auch zwei Pavianarten in Äthiopien, die sich in einem schmalen Überlappungsgebiet kreuzen (auch diese beiden Arten sind nach molekularen Daten vor 300000 – 500000 J divergiert).

(*Nachtrag*): Inzwischen hat man sogar festgestellt, dass verschiedene Pavianarten gesunden und fortpflanzungsfähigen Nachwuchs miteinander zeugen können, obwohl sie sich deutlich voneinander unterscheiden und ihre genetische Trennung vor 1,5 MA begann. Nur ihr unterschiedliches Sozialverhalten verhindert es, dass sie wieder zu einer einheitlichen Art zusammenwachsen. In einigen Arten herrschen dominante Männchen, die jeden fremden Nachwuchs töten. Andere Arten tolerieren mehrere fremde Männchen. Aus diesem Grund gehen sich die Pavianarten meist aus dem Wege. Alle sechs Arten können sich aber miteinander fortpflanzen, obwohl die unterschiedliche Anatomie es rechtfertigt, von verschiedenen Arten zu sprechen. Eine Artgrenze ist daher nicht unbedingt eine Fortpflanzungsgrenze, wie klassischerweise unterstellt. (nach www.antropus.de).

Mathematische Überlegungen ergaben: wenn nur ein einzelner HN-Mann Kinder mit HSS-Frauen hatte, so hätte er eine erhebliche Chance, ein gemeinsamer Vorfahr aller heutigen Europäer zu sein, selbst wenn sein genetischer Beitrag inzwischen vollkommen verloren gegangen wäre.

Vielleicht haben manche Europäer sogar viele HN als Vorfahren (es ist ja zu unterscheiden zwischen Gen-Stammbäumen und den Stammbäumen von Individuen)?

Stand 2013: Modell der gelegentlichen Hybridisierung außerhalb Afrikas in Kombination mit multiregionaler Evolution innerhalb Afrikas (HAMMER MF, Spektr. Wiss. 7/2013, 24 ff):

HAMMER gibt einen Überblick über die bisher vorliegenden Erkenntnisse zur Hybridisierung des HSS mit älteren Menschenlinien:

- Einkreuzung des HN (1 bis 4 % des Erbguts der Außerafrikaner) vor 80 bis 50 TA im Nahen Osten
- Einkreuzung der Denisovaner in eine sich nach Osten ausbreitende Population, aus der die Melanesier, australischen Ureinwohner, Polynesier und einige verwandte Gruppen des Westpazifiks hervorgingen (1 bis 6 % des Erbguts); moderne Eurasier und Afrikaner haben dagegen keine Genomanteile von den Denisovanern; auch eine zweite Verbreitungswelle des HSS nach Ostasien zeigt keine Vermischung mit Denisovanern.

Aufgrund der geringen Chancen der DNS-Erhaltung in afrikanischen Menschenfossilien lassen sich Rückschlüsse auf Vermischungen innerhalb Afrikas nur durch Vergleiche der Gensequenzen moderner Afrikaner ziehen.

- In drei subsaharischen Bevölkerungsgruppen fanden sich ca. 2 % Genomanteile aus einer heute ausgestorbenen Population, die sich vor ca. 700.000 Jahren von der Linie abzspaltete, die zum HSS führte. Erst vor 35000 Jahren vermischten sich Vertreter dieser inzwischen ausgestorbenen Population mit dem HSS.
- Bei einem Afroamerikaner (in den USA lebend) fand sich ein Y-Chromosom, das bisher bei Menschen unbekannt war und eine Erblinie des Y-Chromosoms darstellt, die sich vor über 300.000 J von der Linie des Y-Chromosoms des HSS abzspaltete. Abgleiche mit Y-Chromosomen von 6000 Afrikanern ergaben schließlich 11 Männer von diesem Typ, allesamt aus einem kleinen Gebiet in Westkamerun. Damit ist der letzte gemeinsame Vorfahr des Y-Chromosoms aller rezenten Männer ca. 100 TA älter als bisher angenommen. Auch hier könnte es zu einer Kreuzung mit einer noch unbekannt archaischen Menschenlinie in Westafrika gekommen sein.
- Der 13000 Jahre alte Schädel Iwo Eleru (Nigeria) wirkt wie ein Bindeglied zwischen archaischen Menschen und modernen Menschen, ebenso Knochen von Ishango (Kongo).

Unklar ist, ob in Afrika archaische und moderne Populationen bis in jüngere Zeiten nebeneinander lebten, oder ob sich über lange Zeit Populationen hielten, die sowohl alte wie moderne Merkmale aufwiesen. Möglicherweise bestand zwischen 200 TA und 35 TA von Nord- bis Südafrika „eine bunte Vielfalt von Menschengruppen“ – im Sinne einer **multiregionalen Evolution in Afrika**.

Was die Situation außerhalb Afrikas betrifft, schließt HAMMER mit einem bemerkenswerten Satz:

“Diese archaischen Menschen gelten oft als unsere früheren Rivalen. Vielleicht waren sie aber in Wirklichkeit das Geheimnis unseres Erfolgs.“

So verfügen 5 % der Europäer und Asiaten über einen Polymorphismus des Gens STAT2 auf Chromosom 12, das einen wichtigen Signalfaktor bei der angeborenen Immunabwehr (Interferonantwort) gegen Viren kodiert, der offenbar vom HN stammt. Bei Melanesiern findet sich diese Variante 10 x häufiger als in Ostasien, in Schwarzafrika überhaupt nicht.

Auch ein Abschnitt der HLA-Region bei Eurasiern stammt wohl vom HN; Selektionsvorteile haben dann für die relative Häufigkeit dieses Allels heutzutage gesorgt - Vorteile bei der Abwehr von Infektionserregern. Die sich von Afrika ausbreitenden HSS profitierten somit von den regionalen Genversionen, die sich an die lokal relevanten Infektionserreger schon über Jahrtausende angepasst hatten. Diese vorteilhaften HN-Gene breiteten sich rasch über Europa und Asien aus.

Außerdem dürfte das Gen BNC2 vom HN stammen, das für die helle Haut der Europäer sorgt und damit eine vermehrte Vitamin-D-Synthese ermöglicht, ebenso wie Gene, die die Haut gegen Abrasion und vor Wasserverlust schützen.

Andere HN-Gene mögen unter den damaligen Umständen günstig gewesen sein, sind aber unter heutigen Lebensumständen nachteilhaft. So verfügen die Mayas in Mexiko, einige eingeborene Amerikaner und 25 % der Asiaten über ein Allel vom HN, das ihr Diabetesrisiko erhöht. Das Gen spielt eine Rolle beim Abbau von Fetten und hatte einen günstigen Effekt in Mangelzeiten, da es dafür sorgte, Fett effizienter zu speichern.

Insgesamt unterscheidet sich das moderne Genom an 31000 Stellen (SNPs) vom HN (Sci. 349: 362).

Besiedlung Europas durch den HSS

Kulturstufen in Europa:

Aurignacien: 38000 – 29000 BP

Gravettian: 29000 – 23000 BP

Magdalenian: 20500 – 13000 BP

Magdalenian: von der iberischen Halbinsel bis nach Polen. Körpergröße der Menschen: 1,6 – 1,75 m. Starke Bevölkerungsexplosion in dieser Kulturphase am Ende der letzten Eiszeit; das Landschaftsbild Europas prägten Steppen, Tundren, Prärien; schneller Anstieg des Meeresspiegels. Wahrscheinlich jagten die Menschen schon mit Pfeil und Bogen (wobei die Bögen fossil i.d.R. nicht überliefert wurden; ältester bekannter Bogen stammt aus einem dänischen Moor, 8000 BP; naA ältester Bogen 11000 J alt). Massenweise Geschosspitzen aus Rentiergeweih, seltener Hirschgeweih, Knochen, Mammutelfenbein; aus einer einzigen Rentiergeweihstange konnten bis zu 20

Spitzen hergestellt werden. Organische Spitzen brechen nicht so schnell wie solche aus Feuerstein. Aufrauungen an der Basis vieler Spitzen deuten auf Klebung. In manche Geschosspitzen aus Rentiergeweih wurden seitlich noch Feuersteinlamellen eingearbeitet; sie wurden auf ihrer gesamten Länge an die Spitzen angeklebt. Ab etwa 16000 Jahren wurden Geweihspitzen auch mit ein oder zwei Reihen von Widerhaken versehen; sie sind in der jüngeren Phase des Magdalenien charakteristisch. Sie sollten in der Beute stecken bleiben; offenbar war die Harpune erfunden, die Beute konnte nicht mehr fliehen. Harpunen halfen auch bei der Jagd auf Kleinwild und Vögel. Dafür kamen im jüngeren Magdalenien Speerschleudern wohl außer Gebrauch, was vermuten lässt, dass zu jener Zeit Pfeil und Bogen erfunden waren und die Speerschleudern mehr oder weniger ersetzt (Spektr. Wiss. 11/06, S. 84 ff).

Besiedlung Europas durch den HSS und Urheberschaft des Aurignacien (Stand 2004; Nat. 432, 461):

Ging man bisher wie selbstverständlich davon aus, der aus Afrika über die Levante in Westasien und Europa einwandernde HSS sei der Träger der Aurignacien-Kultur gewesen, so ist dieser Zusammenhang in jüngerer Zeit infrage gestellt worden, nachdem Neudatierungen von Skelettfunden, die zusammen mit Aurignacien-Werkzeugen erfolgt waren, ergeben hatten, dass diese Skelettfossilien viel jünger sind als bisher angenommen, da es sich um Bestattungen handelte, die nachträglich in die tieferen und älteren (Aurignacien-)Schichten von oben hinein erfolgt waren (Velika Pecina in Kroatien; Vogelherd). Dadurch kamen Hypothesen auf, das Aurignacien könne auch auf den HN zurückgehen.

Eine kritische Bewertung aller Befunde steht aber dieser Hypothese entgegen und bestätigt weiterhin die Assoziation von HSS und Aurignacien. Dabei ergab sich im Jahr 2004 folgender Kenntnisstand:

Die Aurignacien-Kultur breitete sich kontinuierlich vom Nahen Osten (Israel, Libanon, Syrien) nach Ost- und Mitteleuropa und schließlich bis nach Spanien, Frankreich und zur Atlantikküste aus, in einem Zeitraum zwischen 40000 und 35000 unkalibrierten RC-Jahren (43000 – 40500 Kalenderjahren gemäß der neuesten Kalibrierung).

Typisch für diese Kultur sind:

- komplexe, sorgfältig geformte Werkzeuge aus Knochen, Geweihen, Elfenbein
- persönlicher Schmuck in Form perforierter Tierzähne, von weit entfernten Küsten stammenden Meeresmuscheln, sorgfältig hergestellten Elfenbein- und Steinperlen
- abstrakte, figurative Kunst (zumindest in Mittel- und Westeuropa), einschl. Elfenbeinstatuetten, Höhlenmalereien

Die Aurignacien-Kultur ist von Kleinasien bis Westeuropa erstaunlich einheitlich, der Bruch zu der vorausgehenden HN-Kultur damit besonders eindrucksvoll. Auch die Ausbreitung von Ost nach West spricht eindeutig für den HSS als Urheber des Aurignacien.

Unkalibrierte RC-Daten für Aurignacien-Kulturen (Kalenderjahre sind ca. 2000 – 4000 Jahre höher!):

- Levante: 47000 – 45000
- Bulgarien/Rumänien: 43000 – 40000
- Ukraine: 37000
- Norditalien: 38000 – 37000
- Süddeutschland (Donaugebiet): 38000
- Südfrankreich, Nordspanien: 36000

Auch nach Ausschluss der o.g. späteren Bestattungen in Aurignacien-Schichten hinein gibt es noch mindestens 5 bis 6 Lokalitäten in Europa und Westasien, an denen eindeutig HSS-Fossilien (Cro-Magnon) mit einem Alter nachgewiesen sind, das zum Aurignacien passt (Rumänien, 35000 RCJ, Pestera cu Oase Cave; Libanon, Ksar Akil, > 40000 RCJ; Devonshire, Kents Cavern, frühere Datierung 30900 +/- 900 RCJ (*Anm.: neuerdings 42000 – 43000 Kalenderjahre, naA 42500 – 40500 Kalenderjahre*); Westfrankreich, Les Rois, 32000 – 35000 J; vermutlich moderne HSS von Bacho Kiro in Bulgarien, 39000 – 43000 RCJ, nur Unterkieferfragmente, daher Bestimmung nicht ganz eindeutig; Tschechien, Mladec, 31000 uncal. RC-Jahre). Die HSS-Funde von Mladec sind eindeutig verknüpft mit typischen Aurignacien-Knochenwerkzeugen. Und auch mt- und Y-DNS-Studien belegen, dass Europa vor mindestens 35000 Jahren und wahrscheinlich schon vor mehr als 40000 Jahren von vollmodernen Menschen afrikanischen Ursprungs besiedelt wurde. Die RC-Messungen an Knochen können dabei das wahre Alter der Fossilien noch unterschätzen, nicht nur bei fehlender Kalibrierung (Kalibrierung ergibt + 2000 bis + 4000 Jahre), sondern auch die Kontamination der Proben mit modernem Kohlenstoff verringert die ermittelte Altersangabe (eine 40000 J alte Probe, die mit 1 % modernem Kohlenstoff kontaminiert ist, datiert 6000 Jahre jünger!). Alle RC-Daten sind somit – selbst nach Kalibrierung – nur Mindestwerte.

Erst neueste Daten von Körperfossilien (Kents Cavern, 42 – 43 TA; KI: 44,2 – 41,5 TA; naA 42,5 – 40,5 TA; Grotta del Cavallo, Apulien, 45 – 43 TA) belegen, dass der HSS zeitgleich mit dem Aurignacien oder sogar schon vor dem eigentlichen Aurignacien West- und auch Südeuropa erreicht hatte.

Feine Unterschiede in der Aurignacien-Kultur belegen allerdings, dass die Besiedlung Europas durch den HSS auf zwei verschiedenen Routen erfolgte; ausgehend von Kleinasien nahm eine Route den nördlicheren Weg über den Bosphorus, Rumänien und dann einerseits in die Ukraine, andererseits entlang der Donau nach Süddeutschland und weiter nach Westeuropa (Südfrankreich), die andere Route führte ebenfalls über den Bosphorus, dann aber über den Balkan nach Norditalien und von dort aus ebenfalls nach Südfrankreich und nach Südspanien. Die erstgenannte, nördliche Route repräsentiert die klassische, sehr uniforme Aurignacien-Technologie; im Osten tritt sie früher auf als im Westen, es zeigt sich eine Kontinuität in Raum und Zeit; Ursprünge liegen im Libanon (Ksar Alil) und Bulgarien (Bacho Kira, Temnata); allesamt > 40000 RCJ.

Die zweite, den Mittelmeerküsten folgende Route geht mit einer abweichenden Aurignacien-Technologie einher (auch als „Proto-Aurignacien“ bezeichnet, obwohl nicht älter!); auch ihre Herkunft lässt sich in der Levante lokalisieren (Libanon und Südisrael, 40000 – 38000 RCJ). Sowohl die klassische wie die südliche („archaische“) Aurignacien-Kultur gehen auf die Ahmarian- und Emiran-Technologie im Nahen Osten zurück, die im Libanon (Ksar Akil) zwischen 47000 und 45000 J nachweisbar ist, dort verbunden mit dem Begräbnis eines eindeutig modernen Menschen.

Bemerkenswert ist, dass diese zwei Routen dann bei der Ausbreitung der neolithischen Ackerbaukulturen vor 10000 – 6000 Jahren kopiert wurden, ebenfalls mit einer nördlichen Route entlang der Donau und einer südlichen Route entlang der Mittelmeerküste.

Das Chatelperronien in Zentralfrankreich wird als Folge der Interaktion der lokalen HN mit dem eindringenden HSS interpretiert (vergleichbar den Beobachtungen beim Kontakt moderner Völker in vergleichbaren Situationen). Das Ausmaß möglicher genetischer Vermischung der Chatelperronien-Urheber mit dem HSS bleibt unklar.

Der adaptive Vorteil des HSS (zum Schaden des HN) wird mit einer komplexeren Sprache und anderen Formen symbolischer Kommunikation in Verbindung gebracht, über die der HN nicht verfügte, weil sich ein fortgeschrittener Symbolismus erst beim HSS in Afrika (vor mind. 70000 J. oder mehr) entwickelt hatte.

Eine wichtige Rolle bei der Besiedlung Europas (sowie überhaupt der Expansion aus Afrika und dem oberpaläolithischen Übergang) könnten spitze, kleine Wurfgeschosse gespielt haben, mit denen Großwild auf viel weitere Distanzen als mit Wurfspeeren (die schon seit ca. 400000 J nachweisbar sind und über die auch die HN verfügten) gejagt werden konnte. Solche Projektile waren vor 40000 J weit verbreitet (der älteste erhaltene Bogen ist zwar nur 11000 J alt, das ist aber kein Gegenargument, weil Bogen aus leicht verrottbarem Material gefertigt sind). Unklarheit besteht, wann und wo sie erstmals auftauchten, da die Abgrenzung zu den Projektilen, die an der Spitze von Wurfspeeren befestigt wurden, nicht immer ganz sicher möglich ist, obwohl es spezifische Unterschiede gibt, die sich aber bei älterem Material überlappen. Sicher ist ihr Nachweis vor 40000 J., ältere Projektile sind nach einer Studie nicht sicher von Projektilen auf Wurfspeeren unterscheidbar, während – nach einer anderen Studie - in Afrika an drei Stellen zwischen 90000 und 50000 J Projektile gefunden wurden, die die Kriterien für Wurfgeschosse (nicht: Projektile für Wurfspeere) erfüllen. Offenbar entstand diese Technologie also in Afrika; sie machte den HSS zu einem weitaus effektiveren Jäger als den HN und könnte die Expansion aus Afrika gefördert haben; ob der HSS die Projektile zu aktiver Kriegsführung gegen die HN verwendet hat, ist unklar; auch auf indirektem Wege könnte diese Technik (die vom HN erst adaptiert wurde, als es zu spät für ihn war) zum Aussterben der HN geführt haben, indem der HSS auf diese Weise die mit Beginn der Eiszeit weniger verfügbaren Beutetiere effektiver bejagen konnte (Sci. 308, 491). Dass der HSS vor 25000 Jahren mit Speeren auch Mammute jagte, belegt eine Mammutrippe, in der eine wenige Millimeter große abgebrochene Steinspitze (die Verletzung war nicht tödlich, aber das Tier wurde dann auf andere Weise erlegt, was man daran erkennt, dass die Knochenwunde nicht mehr verheilte) (nach www.antropus.de).

Neueste Datierungen zur Ankunft des HSS in Europa (Nat. 439, 931):

Aufgrund der Neukalibrierung der C-14-Kurve im Bereich um 40000 RC-Jahre herum sowie neuer Methoden der Aufbereitung von Knochenproben haben sich die kalendarischen Werte nach hinten verschoben. Knochenproben sind häufig von jüngerem Kohlenstoff kontaminiert, wobei schon eine geringe Kontamination mit „modernem“ C die Altersangaben um mehrere tausend Jahre verringert. Neuerdings werden die Proben einer speziellen Filtration unterworfen, um die kleineren Fraktionen und solche mit niedrigem Molekulargewicht zu eliminieren, die überwiegend für die rezente Kontamination verantwortlich sind; dadurch ergeben sich um 2000 – 7000 J ältere Daten als ohne diese Ultrafiltration. Außerdem ergab die Rekalibrierung eine verbesserte Auflösung im kritischen Zeitraum: 40000 RC-Jahre entsprechen 43000 Kalenderjahren, 35000 RC-Jahr entsprechen 40500 Jahren, d.h. die 5000 RC-Jahre zwischen 40000 und 35000 Jahren entsprechen knapp 3000 Kalenderjahren, d.h. die zeitliche Auflösung wird verbessert; der Zeitraum, der bisher für 5000 Jahre gehalten wurde, entspricht nur noch 2500 – 3000 Jahren.

Danach zeichnet sich für Europa folgendes Szenario ab: Die Besiedlung mit dem HSS (ausgehend von einer Auswanderung aus Afrika vor 50000 – 60000 J) erfolgte schneller als angenommen, und die Phase der Koexistenz mit den HN war wesentlich kürzer. Die jüngsten „knöchernen“ HN-Daten sind vor dem Hintergrund der neuen Methodik in Frage zu stellen (Kontamination mit modernem C?); sie müssten nach der Methode der Ultrafiltration überprüft werden.

Israel und Libanon waren demnach vor 49000 – 47000 J Kalenderjahren vom HSS besiedelt, Bulgarien und Tschechien vor etwa 46000 J, Österreich und Norditalien vor etwa 45000 – 43000 Jahren, Süddeutschland vor 42000 Jahren, Frankreich und Nordspanien vor 41000 J, England aber auch schon vor 43 – 42 TA (KI: 44,2 – 41,5 TA) (Kents Cavern; naA 42,5 - 40,5 TA).

Manot (Israel):

Im Jahr 2015 wurde vom partiellen Cranium eines ca. 55000 (50 – 60 TA) Jahre alten HSS aus der Manot Cave in Israel berichtet; zu dieser Zeit lebten in dieser Region (Südlevante) auch HN. Es ähnelt dem Cranium der frühesten Europäer und ist damit moderner als die Schädel von Qafzeh und Skhul. Die Südlevante ist die einzige Region, in der HSS und HN über viele tausend Jahre zusammen vorkamen. Hier und zu dieser Zeit, als der Manot-Cave-Mensch lebte, könnte die Vermischung des HSS mit HN erfolgt sein, die neuerdings auf 50 bis 60 TA datiert wird. Das Cranium zeigt ein Mosaik aus archaischen und modernen HSS-Merkmalen. Fossilien mit entsprechenden Merkmalskombinationen finden sich in Subsahara-Afrika und der Levante bis vor mindestens 35000 Jahren, ggf. sogar später.

Fossile DNS wird sich im Cranium aber voraussichtlich nicht finden lassen, und die in der Höhle an anderen Stellen gefundenen Steinwerkzeuge sind deutlich jünger (Nat. 517: 541; Nat. 517: 527; Nat. 520: 216). Bei Manot 1 könnte es sich um einen Mischling zwischen HSS und HN handeln; allerdings reichen die Merkmale der Kalotte nicht aus, dies zu entscheiden.

Die Schädelkalotte ähnelt modernen afrikanischen Schädeln sowie europäischen Schädeln des frühen Oberpaläolithikums (wie Mladec 1, ca. 35000 kalibrierte Jahre). Die Unterschiede zu den älteren HSS-Schädeln der Levante (wie Skhul) schließen eine Weiterentwicklung von levantinischen HSS zwar nicht völlig aus, lassen es aber plausibler erscheinen, dass Manot 1 von einer HSS-Population stammt, die, von Afrika kommend, zu jener Zeit in die Levante eingewandert ist. Hierzu passt, dass die Linie zum HSS in Afrika kontinuierlich evolvierte, während zwischen Funden wie Shkul/Qafzeh und Manot (d.h. zwischen 90000 und 55000 J) in der Levante eine Besiedlungslücke von HSS zu bestehen scheint. Während dieser Lücke, aber auch zu Zeiten von Manot, lebten HN in unmittelbarer Nähe zu HSS in der Levante. Genetische Daten sprechen dafür, dass die Vermischung HSS/HN zu Zeiten von Manot erfolgte, und nicht schon zu Zeiten von Skhul/Qafzeh. Ausgehend von der Manot-Population könnte dann die frühe Besiedlung Europas mit HSS erfolgt sein.

In der Gesamtschau der Befunde dürfte es sich also bei Manot 1 am ehesten um frische Einwanderer aus Afrika in die Levante handeln (und *nicht* um eine lokale Weiterentwicklung aus Skhul/Qafzeh), die sich dann mit den lokal bereits ansässigen HN vermischten, und aus dieser Population heraus entwickelte sich dann eine Gruppe, die später nach Europa vordrang (Nat. 520: 216).

Ebenfalls im Jahr 2015 ergaben RC-Datierungen von als Schmuck verwendeten Meeresschnecken aus Ksar Akil (Libanon), dass der älteste Nachweis von Oberpaläolithikum (IUP = initial upper palaeolithic) in der Levante mehr als 45900 Jahre alt ist. Oberpaläolithische Werkzeuge finden sich damit in der Levante früher als HSS-Körperfossilien in Europa. Die Schnecken von Ksar Akil wurden in Verbindung mit Körperfossilien des HSS sowie Werkzeugen des initialen und frühen Oberpaläolithikums gefunden (IUP und Maxilla „Ethelruda“: > 45900 kal. BP; EUP und Skelett

„Egbert“: 43200 – 42900 kal. BP). Die Befunde sprechen für eine levantinische Route für die Besiedlung Europas durch Oberpaläolithiker (PNAS 112: 7683).

Bacho Kiro Höhle (Bulgarien)

Die Höhle umspannt mittleres und oberes Paläolithikum einschließlich dem initialen Oberpaläolithikum, das mit dem ersten Erscheinen von HS in Europa in Verbindung gebracht wird. C14-Datierung ergab eine mittelpaläolithische Besiedlung > 51000 BP, gefolgt von einer Lücke von über 3000 Jahren; danach folgt die Besiedlung durch HS, die sich bis 34000 BP nachweisen lässt. Das initiale Oberpaläolithikum, das mit direkt datierten HS-Fossilien verbunden ist, liegt innerhalb der Spanne von 45820 und 43650 Jahren (95,4 % Wahrscheinlichkeit), beginnt wahrscheinlich aber schon bei 46940 BP (95,4 % Wahrscheinlichkeit) (FEWLASS H, Nat. Ecol. Evol). Die HS-Reste (Zahn, Knochenbruchstücke) konnten durch mtDNA und Proteom-Untersuchungen dem HS zugeordnet werden. Es fanden sich zahlreiche Knochenwerkzeuge sowie Höhlenbärenzähne als Kettenanhänger, wie sie auch später von den letzten HN Westeuropas in ähnlicher Weise genutzt wurden. **Gilt als ältester Nachweis von HS in Europa!**

Aurignacien in Europa:

Das frühe Aurignacien von Willendorf II (Horizont AH 3) konnte im Jahr 2014 mit verschiedenen indirekten Methoden auf ca. 43500 Jahre datiert werden (Beginn des Grönland-Interstadials 11), was sich mit direkt datierten HN-Fossilien zeitlich überschneidet und damit die Koexistenz von HN und HSS in Europa zur Zeit des frühen Aurignacien belegt. Die Landschaft bestand in der Region damals aus einer mittelmäßig kalten Steppe mit einigen borealen Bäumen entlang der Täler (PNAS 111: 14394).

Die Durchwanderung Europas komprimiert sich damit auf einen Zeitraum von 5000 J. zwischen 46000 und 41000 Jahren, was einer Wanderungsgeschwindigkeit von 0,4 km/Jahr entspricht, ähnlich der Ausbreitung der Bauernkulturen vor 10000 – 6000 Jahren. Auch die Ausbreitungsrouten waren jeweils grob identisch: eine entlang der Mittelmeerküste von Israel bis Nordspanien, die andere entlang des Donautals über den Balkan nach Süddeutschland und evtl. weiter nach Westfrankreich. Die rasche Ausbreitung (rascher als bisher angenommen) wurde offenbar erleichtert durch verbesserte klimatische Bedingungen zwischen 43000 und 41000 Kalenderjahren (Hengelo-Interstadial); die Sommer- und Winterisothermen haben sich in diesem Intervall um etwa 1000 km nach Westen verschoben. Die ältesten Chauvet-Höhlenmalereien datieren nach neuesten Daten auf 35300 bis 38827 Kalenderjahre BP, andere Chauvet-Bilder klustern um 35000 Kalenderjahre herum (Sci. 336, 1409). Im Jahr 2016 wurde die Besiedlung der Chauvet-Höhle mit großem Aufwand und über 250 RC-Daten allerdings auf 37000 – 33500 Jahre datiert (und eine zweite Besiedlungsphase zwischen 31000 und 28000 Jahren) (PNAS 113: 4670).

Die frühesten Aurignacien-Kulturen in Mittel- und Westeuropa datieren auf ca. 41000 J.

Gleichzeitig verkürzt sich die Koexistenz mit dem HN auf höchstens 6000 Jahre zumindest in Mitteleuropa, in einzelnen Regionen (wie Westfrankreich) auf Zeiten von möglicherweise nur 1000 – 2000 Jahren; die lokalen HN-Populationen erloschen offenbar viel schneller als angenommen unter der Konkurrenz der expandierenden HSS. Dabei fällt das endgültige Erlöschen

des HN in vielen Regionen Europas mit dem Beginn kühleren und trockeneren Klimas (Heinrich-4-Event) vor 40500 Kalenderjahren zusammen (nach neuer Methode; entspricht 35000 RC-Jahren); große Eisberge brachen vom Nordatlantischen Eisschild ab, wodurch Meeres- und Landtemperaturen in weiten Teilen Europas stark absanken. Der technologisch und kulturell überlegene HSS kam mit diesen Konditionen besser zurecht, der HN unterlag in Mittel- und Westeuropa dem ökonomischen und demographischen Wettbewerb mit den Einwanderern. Ein vermutlich wesentlich längeres Überleben des HN in südlicheren Gebieten (zwischen 31000 und 28000 J wie Zafarraya, Spanien und Vindija, Kroatien; für Südspanien inzwischen bereits korrigiert: PNAS 110: 2781) bedarf der erneuten Überprüfung mit den verfeinerten Methoden der RC-Datierung, sofern es sich um Körperfossilien handelt:

Knochenkollagen von Begleitfauna (Jarama VI) bzw. HN (Zafarraya) erwies sich nach Ultrafiltration als mindestens 10000 RC-Jahre älter als bisher angenommen – damit reduzieren sich die Hinweise auf ein längeres Überleben der HN im Süden der Iberischen Halbinsel auf eine einzige *mögliche* Fundstelle (Cueva Anton) (PNAS 110: 2781).

Besiedlung Europas durch den HSS und die Rolle der „Übergangskulturen“ - Kenntnisstand 2011 (Nat. 479, 521; Nat. 479, 525; Nat. 479, 483):

Bislang gab es im Konzept der Besiedlung Europas durch den HSS mehrere Inkongruenzen: (a) das frühe Aurignacien ist älter als der älteste Fossilfund des HSS in Europa (Pestera cu Oase, 42000 – 37800 Kalenderjahre BP), (b) mit dem Fund von Pestera waren keine Werkzeuge vergesellschaftet; (c) an das Aurignacien anklingende Übergangskulturen z.B. mit Schmuck (wie Chatelperronien, Szeletian, Uluzzian) wurden meist dem HN zugeordnet im Sinne einer Akkulturation, Handel oder Aufleben bisher begrabener Fähigkeiten im Kontakt oder auch Konkurrenz zum HSS. Das Uluzzian wird aber neuerdings dem HS zugeordnet.

Im Uluzzian finden sich auch die ältesten komplexen Wurfaffen in Europa: mit Rücken versehene Steinwerkzeuge/Steinspitzen, die mit komplexen Klebstoffen befestigt waren und als Wurfaffen zur Jagd dienten (Grotta del Cavallo) (Nat Evol Evol. 3: 1409).

Ein Oberkieferfragment, das sicher dem HSS zugeordnet werden kann (auch unterstützt durch mitochondriale Daten) aus der **Kent's Cavern** in England wurde auf **42000 – 43000** Kalenderjahre BP (Spanne: 44200 – 41500: naA 42500 – 40500) datiert; im stratigraphischen Kontext fanden sich zwei Werkzeuge, die zum frühen Aurignacien passen (Nat. 479, 521). Von 23 Zahnmerkmalen waren 16 eindeutig HSS, 7 zweifelhaft, 3 deuteten eher auf HN – letztere könnten auf primitive gemeinsame Merkmale mit dem HN, Genflow mit HN oder unzureichende Berücksichtigung der Varianz beim HSS zurückzuführen sein. Damit schließt dieser Fund die zeitliche Lücke zwischen dem frühen Aurignacien und den ältesten HSS-Fossilien in Westeuropa und macht es nun auch vom Zeitablauf her plausibel, dass das Aurignacien von Anfang an eine Kultur des HSS darstellt.

Zwei Milchmolaren aus der **Grotta del Cavallo** in Süditalien (Apulien), die in Schichten mit Uluzzian-Funden entdeckt wurden, erwiesen sich aufgrund eingehender morphologischer Untersuchungen mit zwei verschiedenen Methoden einschl. Mikrotomographie als mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit (in der Kombination der Merkmale betrachtet) dem HSS zugehörig (sie waren ursprünglich dem HN zugeordnet worden). Begleitend gefundene

Schmuckstücke aus Molluskenschalen wurden neu datiert und ergaben ein Alter von 45000 – 43000 Jahren; **die beiden Milchmolaren sind damit der älteste Nachweis von HSS in Europa.**

Die Schalen (*Dentalium*, *Nuculana*, *Cyclope*) waren durch Löchern oder Einschnappen als Kettenperlen genutzt worden. Datierung: **45000 – 43400** Jahre BP (68,2 % Wahrscheinlichkeit) oder 47500 – 43000 BP (95,4 % Wahrscheinlichkeit) – sie fallen damit in eine lange warme Phase nach dem Heinrich-Event 5.

Auch die Fumane-Grotte – eine andere typische Uluzzian-Fundstelle – wurde neu datiert und ergab dabei für den dort gefundenen Uluzzian-Technokomplex ein Alter von 44800 – 43900 Jahren BP (Nat. 479, 525).

Daraus ergeben sich folgende Konsequenzen:

(a) Das Uluzzian ist dem HSS zuzuordnen.

(b) Das Uluzzian ist älter als der Beginn des Aurignacien; an allen Fundstellen, die beide Technologien beherbergen, geht das Uluzzian dem Aurignacien voran; die ersten modernen Menschen, die an diesen Fundstellen eintrafen, verfügten also noch nicht über das Aurignacien. Das Uluzzian weist persönlichen Schmuck in Form mariner Schalen als Kettenperlen auf, die Nutzung von Farbstoffen (Ocker, Limonit) sowie bearbeitete Knochen als Werkzeuge. Kulturtechnisch besteht eine größere Nähe zum Aurignacien als zum vorausgehenden Mousterian, wobei zwischen Mousterian und Uluzzian regelmäßig eine „sterile“ Schicht (sei es durch Vulkanasche, Diskontinuitäten in den Ablagerungen usw.) besteht – auch dies ein Hinweis darauf, dass das Uluzzian auf den HSS zurückgeht. Das Uluzzian nimmt einige Errungenschaften vorweg, die im Aurignacien zur vollen Blüte reifen.

(c) Der HSS muss Europa sehr schnell besiedelt haben, wenn er vor 45000 – 43000 Jahren schon Süditalien, vor 44800 – 43900 Jahren schon Norditalien (Fumane Höhle, Verona) und vor 43000 – 42000 Jahren schon England erreichte. Da das Uluzzian nur in Italien gefunden wurde (und zwei Fundstellen in Süd-Griechenland), gab es hierfür wohl eine eigene Ausbreitungsroute.

Damit zeichnet sich folgendes Szenario ab (Nat. 479, 484):

Libanon (Ksar Akil): 49000 oder 47000 Jahre BP (Uluzzian-artige Kultur!)

Aufteilung in drei Wanderungsrouten nach Europa möglicherweise schon in der Türkei:

a) südliche Route: Uluzzian-Menschen (Funde des Uluzzian auf der Peloponnes, in Mittel- und Süditalien). **Süditalien wird vor 45000 – 43000 Jahren erreicht (Grotta del Cavallo; älteste Körperfossilien des HSS in Europa).** Norditalien (Fumane) vor 44800 – 43900 Jahren.

b) eine mittlere Route, die südlich der Gebirgsketten entlang führt über den nördlichen Balkan (ca. 43000 J) nach Norditalien (42000 J), dort ein Abstecher nach Süden (räumliche Überschneidung mit der Ausbreitung des Uluzzian, zeitlich aber wohl etwas später), entlang der nördlichen Mittelmeerküste/Südfrankreich südlich der Pyrenäen nach Nordwestspanien (41000 Jahre).

c) eine nördliche Route, die vor 46000 Jahren den Bosphorus überquerte und sich dort teilte in eine Linie, die entlang der Westküste des Schwarzen Meeres nach Osten führte (Ukraine, 41000 Jahre), während die Hauptlinie die Donau hinauf wanderte (43000 Jahre, Rumänien, Ungarn, Tschechien) und vor 42000 Jahren Süddeutschland erreichte. Hier zweigt eine Linie nach England ab (42000 – 43000 Jahre, naA 42500 – 40500 Jahre), die andere führt nach Mittelfrankreich (42000 Jahre) und weiter nach SW-Frankreich nördlich der Pyrenäen (40000 Jahre).

Werkzeuge, die an das Uluzzian erinnern, fanden sich in Ksar Akil im Libanon, aber auch vor 60000 – 50000 Jahren in Ostafrika, von wo die Auswanderung nach Eurasien ausging. Außer dem Uluzzian gibt es auch noch andere **Hinweise auf Prä-Aurignacien-Menschen**, die nach Europa einwanderten: das Bohunician im östlichen Tschechien und das Bacho-Kirian in Bulgarien, wobei die RC-Daten etwa denen des Uluzzian der Grotta del Cavallo entsprechen.

Die Aurignacien-Menschen waren also nicht die ersten HSS in Europa; es gab bereits Prä-Aurignacien-Kulturen in Griechenland/italienische Halbinsel, Bulgarien und Tschechien.

Proto-Aurignacien

Die Eigenständigkeit des Proto-Aurignacien im Vergleich zum Aurignacien ist strittig. Urheber ist aber gewiss HSS, wie zwei Milchzähne, die in der Fumane-Höhle bzw. Bombrini-Höhle in Norditalien im Zusammenhang mit Proto-Aurignacien gefunden wurden, beweisen. Der entsprechende Horizont der Fumane-Höhle datiert auf 41110 – 38500 BP, der Bombrini-Höhle auf 40700 – 35640 BP. Die HS-Zugehörigkeit der Milchschneidezähne ist im Falle des Zahnes aus der Fumane-Höhle mittels mtDNS und im anderen Fall durch die relative Schmelzdicke (die sich bei HS und HN unterscheidet) gesichert.

Die mtDNS gehört zur Haplogruppe R, wie auch der 45000 Jahre alte HS von Ust'-Ishim aus Westsibiren. Die Haplogruppe R ist in Eurasien weit verbreitet; die meisten europäischen HSS aus der Zeit vor der Einführung der Landwirtschaft gehören zu diesem Typ. Fumane 2 steht der mtDNS zufolge nahe Ust-Ishim, aber auch nahe zu Chinesen, Koreanern, Samoanern und Usbeken.

Menschenfossilien, die mit dem Proto-Aurignacien vergesellschaftet sind, beschränken sich auf diese beiden Zähne und eventuell nicht weiter diagnostizierbare Fragmente eines Fetus aus Le Piage/Frankreich.

Das Proto-Aurignacien ist gekennzeichnet durch viele Klagen unterschiedlicher Größe, die sich allerdings in Details der Herstellung vom eigentlichen Aurignacien unterscheiden. Die Technik zeigt gewisse Verbindungen zum Ahmarian der Levante und ist möglicherweise Ausdruck einer Nordwestwärtsbewegung von Trägern dieser Kultur aus dem Nahen Osten.

Das Proto-Aurignacien enthält auch schon gelegentlich Schmuck und Werkzeuge aus organischem Material. Hierzu gehören auch die Therianthrop-Zeichnung auf einem Kalkblock von Fumane, retuschierte Spitzen, gezähnte Schaber, Hirschzähne mit Kerben.

Nach dem älteren Uluzzian (Süditalien) ist nun auch für das Proto-Aurignacien Norditaliens belegt, dass es mit Sicherheit vom HS erschaffen wurde; das Proto-Aurignacien findet sich dabei

im Vergleich zum Aurignacien bevorzugt im mittelmeeernahen Europa. Abgesehen von der abweichenden Herstellungsweise der Klingen weist das Proto-Aurignacien aber auch weniger Werkzeuge aus Knochen, Geweihen und Elfenbein auf, und weit weniger symbolische Gegenstände im Vergleich zum Aurignacien, das durch dreidimensional gestalteten persönlichen Schmuck, körperliche Figuren, mythische Bilder und Musikinstrumente gekennzeichnet ist. Knochenspitzen mit geteilter Basis und gezähnte Schaber – die eigentlich als charakteristisch für das Aurignacien gelten – finden sich aber auch im Proto-Aurignacien.

Das Proto-Aurignacien erschien vor 42000 BP in Südwest- und Südmitteleuropa; es ist damit nicht zwangsläufig älter als das Aurignacien. Im oberen Donaugebiet wie Geißenklösterle und Willendorf II ist das Aurignacien fast 43000 Jahre alt und damit etwas älter als das Proto-Aurignacien. In Le Piage und Isturitz in Frankreich liegt das Proto-Aurignacien dagegen unter dem Aurignacien. Gemischte Fundstellen mit Aurignacien und Proto-Aurignacien finden sich in Krim, Rumänien und im Baskenland, was die Eigenständigkeit des Proto-Aurignacien infrage stellt.

Was die ältesten HS-Fossilien in Westeuropa betrifft, werden die beiden Milchzähne aus Norditalien lediglich übertroffen von der Maxilla aus der Kent-Höhle und den 45000 – 43000 Jahre alten Zähnen aus der Grotta del Cavallo, die mit der Uluzzian-Kultur assoziiert sind.

Das Proto-Aurignacien in Norditalien korreliert mit einer kalten Phase am Beginn des Heinrich-Stadials 4. Die beiden Zähne sind die ältesten HS-Fossilien, die in einem Aurignacien-nahen Kontext gefunden wurden – der Oberkiefer von Kent's Höhle ist nicht mit Werkzeugen assoziiert, die Zähne von Grotta del Cavallo mit Uluzzian. Offensichtlich hatten sich vor ca. 41000 Jahren Aurignacien-nahe Kulturen entlang der Mittelmeerküste nach Europa ausgebreitet.

Diese Kulturen sind gleich alt oder etwas älter als die Körperfossilien von Pestera cu Oase (ca. 40000 BP, ohne Werkzeuge), Kostenki 14 Schicht III (ca. 38000 BP, möglicherweise mit Aurignacien), Kostenki 1 Schicht III (ca. 38000 BP, typisches Aurignacien).

Auffällig ist die enge zeitliche Überschneidung des Proto-Aurignacien mit den jüngsten Datierungen des Mousterian (41030 – 39260 BP) und Chatelperronian (ca. 45000 bis 40000 BP), also den jüngsten Kulturen des HN, was für einen kausalen Zusammenhang (*direkt oder indirekt*) mit dem Erlöschen des HN zumindest in Norditalien spricht (Sci. 348: 754 + 793).

Bevölkerungszahl des HS in Europa zwischen 42 und 33 TA

Modellationen ergaben, dass im Zeitraum zwischen 42 und 33 TA – also noch vor dem LGM – nur durchschnittlich 1500 Menschen in West- und Mitteleuropa (von Nordspanien bis zur oberen Donau, ohne Südspanien, Italien, Balkan gerechnet) lebten; mindestens 800, maximal 3300. Zum frühen Gravettian nahm die Durchschnittszahl von 1500 (Aurignacian) auf 2800 zu.

Diese Menschen verteilten sich auf fünf Kerngebiete (Nordostspanien/Pyrenäenraum und Umgebung; SW-Frankreich; Belgien; Tschechien; oberer Donauroaum); der Abstand zwischen den Zentren der fünf Kerngebiete betrug jeweils ca. 400 km. In diesen Kerngebieten lebten die meisten Menschen (81 %); zwischen diesen Zentren gab es nur kleinere Gruppen, deren Bevölkerungszahl keine dauerhafte Besiedlung erlaubte (Satellitengruppen, evtl. nur saisonal).

Die Menschen waren sehr mobil, wie man aus Steinwerkzeugen und Schmuckstücken schließt, die aus anderen Regionen stammten, so dass die einzelnen Populationen miteinander Kontakt hatten und dazu großen Distanzen zurücklegten.

Die Schätzungen beziehen sich nur auf West- und Mitteleuropa (Nordspanien/Pyrenäen-Region; Atlantikküste Frankreichs bis vor die Karpaten im Osten, nördlich der Alpen; ohne Alpen, Italien, Balkan, Rest von Iberia).

Die Bevölkerungsdichte nahm während des Aurignacian und in der frühen Phase des Gravettian zu; im frühen Gravettian waren die europäischen sozialen Netzwerke dann voll entwickelt und die kulturelle und demographische Entwicklung erreichte ein erstes Maximum. Der Übergang vom Aurignacian zum Gravettian erfolgte in Ost- und Mitteleuropa früher als in Westeuropa.

Man kalkulierte für diese Region eine Bevölkerungsdichte von $1/100 \text{ km}^2$ (Spanne: 0,6 – 2,5); die Dichte wäre noch geringer, wenn man die im Aurignacian „leeren“ Regionen wie England und Südiberia mit einbeziehen würde, die erst im späten Aurignacian oder gar erst im frühesten Gravettian besiedelt wurden (frühes Gravettian in Mittelportugal, Solutrean an der Südküste von Iberia). (Hinweis: die neueren Erkenntnisse zu einer frühen Besiedlung Südiberias durch Aurignacian-Menschen werden in dieser Arbeit nicht diskutiert; vgl. Nat. Ecol. Evol. 3: 207).

Moderne Jäger-Sammler-Populationen bestehen häufig aus 100 bis 200 Personen, und Populationen von ca. 150 Personen gelten auch langfristig (über viele Generationen hinweg) als demographisch stabil und in der Lage, sich selbst zu erhalten. Auch in dieser Studie zeigte sich für lokale Populationen (Kerngebiete), für die eine Populationsstärke von > 150 kalkuliert wurde, eine Stabilität vom frühen bis ins späte Aurignacian und darüber hinaus. Zunahmen der Bevölkerungszahl finden sich im späteren Aurignacian vor allem in SW-Frankreich und Moravien. Die Besiedlung der oberen Donau expandierte im frühen Gravettian nach Osten.

81 % der Menschen lebten in den fünf Kernregionen. Bei den kleineren Gruppen (< 80 Personen) handelte es sich offenbar um Satellitengruppen der Kernpopulationen, deren Überlebensfähigkeit von ihrer Verbindung mit den Kerngruppen abhängig; der Abstand der Zentren der Satellitengruppen von den Zentren der Kerngruppen betrug ca. 200 km; womöglich handelte es sich bei den dezentralen Gruppen um jahreszeitliche Ansiedlungen. Die Assoziationen zwischen den Gruppen ließen sich durch den Transport von Rohmaterial für Steinwerkzeuge nachweisen. Rohmaterial stammte zwar meist aus derselben Kernregion, selten aus Regionen außerhalb der eigenen oder einer anderen Kernregion, und wurde auch meist im derselben Kernzone verarbeitet, in der es gefunden worden war, wurde aber auch häufig in andere Kernzentren transportiert.

Die Satellitengruppen etablierten sich in größerem Umfang aber erst im frühen Gravettian; im Aurignacian finden sie sich nur um einige Kernregionen, z.B. nicht in Belgien und nicht an der oberen Donau.

Was Schmuck anbelangt, ließen sich drei Regionen mit unterschiedlichen Schmuckdetails unterscheiden: (1) nördliches Mitteleuropa; (2) Spanien und SW-Frankreich; (3) Griechenland, Österreich, Italien, Rhone-Tal, mit Überschneidungen zwischen Frankreich und den Regionen (1) und (3), während sich zwischen (1) und (3) selbst keine Gemeinsamkeiten finden. Enge Beziehungen dürfte es vor allem zwischen der Rhone-Region und der Po-Ebene gegeben haben, ebenso wie zwischen Österreich und Moravien.

Im frühen Gravettian stieg die durchschnittliche Bevölkerungszahl auf 2800 Menschen; es etablierte jetzt sich eine neue Population in der Bourgogne (was sich schon im Aurignacian andeutete), und es entstanden neue Satellitenpopulationen u.a. auch in Belgien.

Ähnliche Strukturen dürften die Populationen auf dem Balkan und in Italien aufgewiesen haben, die Datenlage reicht aber für nähere Analysen nicht aus. Die stärkste Besiedlung lässt sich im Aurignacian aber für SW-Frankreich nachweisen.

Unklare Übergangskulturen, deren Hersteller nicht eindeutig bekannt sind, blieben in der Studie unberücksichtigt; Proto-Aurignacian wurde berücksichtigt. Es gingen 488 Fundstellen in die Analyse ein, davon 382 mit eindeutiger Zuordnung zu Technokomplex und Alter; 117 betrafen Proto-Aurignacian und frühes Aurignacian (PLoS One 14: e0211562).

Besiedlung Osteuropas (Sci. 315, 223):

In Kostenki am Westufer des Don, 400 km südlich Moskau, finden sich oberpaläolithische Fundplätze aus der Zeit von ca. 45000 bis > 30000 Jahren. Die Datierung basiert auf einer vulkanischen Asche (CI Tephra, argondatiert auf 41000 – 38500 J, korreliert mit dem Beginn des Heinrich-Event 4, *naA aber 45000 – 42000 J alt; s.u.*) als weit verbreitetem stratigraphischen Marker in Süd- und Osteuropa. Die ältesten oberpaläolithischen Level liegen unterhalb dieser Asche und repräsentieren frühes Oberpaläolithikum (noch kein voll entwickeltes Aurignacien). Bereits diese frühen Level enthalten persönlichen Schmuck, oberpaläolithische Werkzeugformen, geschnitztes Elfenbein (vermutlich ein nicht vollendeter Menschenkopf), fossile Muschelschalen, die wohl aus > 500 km Entfernung (Schwarzes Meer) importiert wurden, sowie Rohmaterial, das aus 100 – 150 km Entfernung herantransportiert wurde. Menschenfossilien in diesen älteren (prä-CI-)Fundplätzen beschränken sich auf zwei isolierte Zähne, die vermutlich zu HSS gehören (jüngere Fundplätze, mind. 30 TA alt, enthalten vollständigere Reste von HSS). Diese ältesten artefakhaltigen Prä-CI-Fundplätze korrelieren mit einer Phase maximaler Wärme und dem GIS 12-Stadium im Grönlandeisprofil, ca. 45000 J alt. Daraus ergibt sich das maximal mögliche Alter für die ältesten Fundplätze von Kostenki; diese gelten noch nicht als eigentliches Aurignacien und gehen dem lokalen Aurignacien voraus. Es fehlen diagnostische Werkzeuge des Aurignacien (z.B. Knochenspitzen mit gesplitteter Basis; gezähnte Schaber); andererseits finden sich Objekte, die im typischen Aurignacien fehlen oder selten sind (bifaziale Messer; perforierte fossile Muschelschalen als Schmuck).

Typisches frühes Aurignacien findet sich dann innerhalb der CI-Tephra (ca. 40 TA; Aurignacien wird in Osteuropa allgemein selten angetroffen); hier kommt Schmuck aus Muscheln und Knochen vor. Jüngeres Aurignacien findet sich oberhalb der Tephra (ca. 30 TA alt).

Aber schon der älteste Fundplatz (prä-CI; > 41000 bis 38500 J; *naA 45000 – 42000 J*) enthält Knochenspitzen, Knochenahlen, Werkzeuge aus Geweihmaterial, die unvollendete Elfenbeinskulptur eines Menschenkopfes, perforierte Muschelschalen (Columbellidae) (s.o.) und perforierte Steine als Schmuck; die Steine waren mit einem Bohrer perforiert worden; der älteste Nachweis für das Vorhandensein von Drehbohrern. Die Fundstelle enthält zahlreiche Reste kleiner und mittelgroßer Säuger wie Hase, Polarfuchs, Wolf, einige Vogelreste; erster Nachweis für die Jagd nach kleinen Tieren.

Die Werkzeugtechnologie an diesen beiden Fundstellen (Kostenki 14, 17) unterhalb der CI-Tephra stellt einen klaren Bruch zum regionalen Mittelpaläolithikum dar und keine Übergangsform, sondern etwas „ganz neues und anderes“: ein komplett entwickelter oberpaläolithischer Technokomplex ohne Analog in Europa und ohne Basis im lokalen russischen Mittelpaläolithikum.

Abschläge vom mittelpaläolithischen Typ sind selten, und die meisten Rohsteine wurden aus 100 - 150 km Entfernung importiert. Andere Fundstellen in Kostenki unterhalb der CI-Tephra enthalten dagegen überwiegend typisch mittelpaläolithische Werkzeuge; ihnen fehlen auch importierte Rohmaterialien, Werkzeuge aus Knochen, Geweih und Elfenbein, Kunst, und die Tierreste beschränken sich auf Großsäuger. Diese Fundplätze gehören zur lokalen Strelets-Kultur, die den „Übergangskulturen“ des oberen Paläolithikums in West- und Mitteleuropa entspricht, besonders dem Szeletian; die Hersteller dieser Übergangskulturen sind nicht sicher bekannt; wenigstens einige von ihnen gehen aber wohl auf Neandertaler zurück. Die Urheber der Strelets-Kultur sind unbekannt (nirgendwo Menschenfossilien). Möglicherweise stellen die prä-CI-Fundplätze vom mittelpaläolithischen Typ nur eine andere Variante der Kostenki-Kultur dar, die sich auf das Schlachten großer Tiere beschränkt hatte, und wären dann aber vermutlich ebenfalls dem HSS zuzuordnen. Jüngere Strelets-Fundstellen finden sich oberhalb der CI-Tephra.

Die fortschrittliche (d.h. nicht transitionale) oberpaläolithische Industrie in den frühesten Besiedlungsniveaus (Kostenki 14 und 17; Alter 45000 – 42000 J., Datierungsspanne) repräsentiert ein Vordringen moderner Menschen in das zentrale Osteuropa schon einige tausend Jahre vor der Ausbreitung moderner Menschen ins übrige Osteuropa. Es ist nicht bekannt, ob Neandertaler die Ebenen im zentralen Osteuropa zu dieser Zeit ebenfalls besiedelten (in anderen Gebieten Osteuropas sind sie aber nachweisbar). Die oberpaläolithische Kultur von Kostenki ähnelt zwar grob dem Oberpaläolithikum in anderen Regionen, könnte aber auf einem separaten Besiedlungsschub mit separater Route beruhen (Sci. 315, 223).

Sibirien/Arktis:

Die **europäische Arktis** war vor mindestens 42000 – 39000 J besiedelt (Datierungsspanne); aus diesem Zeitraum aber nur Werkzeugfunde; da die Kultur aber derjenigen der Europäer um einige Jahrtausende vorausseilt, kann man davon ausgehen, daß die Werkzeuge auf HSS zurückgehen (Mamontovaya Kurya in der Nähe des Polarkreises, 66 Grad nördl. Breite; nördliche Uralregion; Datierung naA zwischen 37000 und 36000 J, d.h. innerhalb des relativ warmen Hengelo-Interstadials [39000 bis 36000 BP]).

Westsibirien:

Aus Westsibirien wurde ein menschliches Fossil mit einem frühmodernem Genom berichtet und auf 45000 RC-Jahre BP datiert; Fundstelle 55 Grad nördlicher Breite (Ust-Ishim).

Ostsibirien:

Anfang 2004 wurden Werkzeuge einer ca. 30000 Kalenderjahre (27000 C-14-Jahre) alten Kultur in Ostsibirien, 100 km südlich der Yana-Mündung, ca. 70,4. Grad nördlicher Breite, 500 km nördl. des Polarkreises, publiziert. Keine Knochenfossilien der Menschen, nur Artefakte. Ahle aus dem Metatarsus eines Wolfes; reiche Steinwerkzeuge sowie drei Schäfte von Speeren (einer aus dem Horn eines Wollnashorns, zwei aus Mammutelfenbein) für auswechselbare Speerspitzen [abgebrochene Speerspitzen konnten direkt ersetzt werden und der Speer direkt weiter verwendet werden] (wie sie später auch die Clovis-Menschen in Amerika hatten; diese könnten derartige Schäfte aber auch unabhängig entwickelt haben; solche Schäfte kamen während der letzten Eiszeit an vielen Orten in Europa und Westasien vor). Dies sind aber auch die einzigen Assoziationen mit der Clovis-Kultur, die Steinwerkzeuge zeigen keine deutlichen Ähnlichkeiten mit den Clovis-Spitzen, von denen sie aber ohnehin über 16000 J. getrennt sind, so dass die Fundstelle Yana RHS keine Aussagen hinsichtlich der Besiedlung Amerikas zulässt, abgesehen davon, dass Ostsibirien und damit Gebiete in relativer Nähe zur Bering-Brücke bereits vor dem LGM besiedelt waren. Immerhin belegt Yana RHS damit, dass die grundsätzliche Fähigkeit zur Besiedlung von Nordamerika schon vor dem LGM gegeben war.

Damals herrschte in der Yana-Region ein trockenes, kaltes Klima mit typischer Steppenfauna (Mammut, Wollnashorn, Rentier, Pferd *Equus caballus*, Polarfuchs, Wisent, Moschusochse, Wolf, Vielfraß, Pleistozäner Hase [heute ersetzt durch Polarhasen], Höhlenlöwe, Braunbären), bewachsen von Lärchen und Birken, keine öde Tundra; Klima aber kälter als heutzutage. Das Gebiet war niemals richtig vergletschert. Nahrungsgrundlage waren überwiegend Rentier, ferner Pferde und Vögel, Mammut fraglich. Von den pleistozänen Tieren leben heute in dieser Gegend nur noch Wölfe und Rentiere, Vielfraße und Bären kommen gelegentlich in der Nähe vor, das Wollnashorn ist in diesem Gebiet schon vor 14000 – 15000 C14-Jahren ausgestorben. Die Besiedlung von Yana RHS erfolgte zu einer Zeit des Übergangs vom wärmeren Kuranakh-Sala-Stadium (terminales Stadium des Mittel-Wisconsin-Intervalls) zu einer kühleren Phase (Sartan/Late Wisconsin Glacial); die Umgebung des Yana-Deltas entwickelte sich von einer offenen Wiesenlandschaft zu einer Tundra; die Lebensbedingungen blieben aber günstig für große Herbivoren (Sci. 303, 33+52).

Zentralsibirien:

An einem im Jahr 2012 entdeckten Mammutkadaver (Sopohnaya Karga), direkt datiert auf 44570 +950/-700 RC-Jahre (= 49150 bis 47100 Kalenderjahre) aus Zentralsibirien (72. Grad nördlicher Breite), wurden unzweifelhafte Belege gefunden, dass das Tier gejagt und geschlachtet worden war; auch die Stoßzähne wurden genutzt, ein Stoßzahn fehlte ganz. Werkzeuge wurden nicht gefunden. Es muss sich – der Größe des Fetthöckers nach – um ein gesundes männliches Tier gehandelt haben. Die Jagdmethode, die sich aufgrund der Schlagmarken bis ins Detail nachvollziehen ließ, wird heute noch von afrikanischen Elefantenjägern praktiziert. Gleichartige Schlachtmethode sind von jüngeren Mammutkadavern (wie Yana RHS) bekannt.

Die Bearbeitung des Schädels deutet darauf, dass man auch die Zunge herausgeschnitten und gegessen hat. Elfenbein wurde offenbar zu Schneidewerkzeugen verarbeitet (die an der Fundstelle aber nicht nachgewiesen wurden), da es in der Gegend kein Rohmaterial für Steinwerkzeuge gab.

Zu jener Zeit waren die Lebensbedingungen in der sibirischen Zentralarktis vergleichsweise günstig. Das Eisschild des MIS 4 betraf die sibirische Arktis kaum; im folgenden Interglazial (MIS 3) konnten die Populationen großer Herbivoren in der Region kräftig anwachsen, und am Ende des MIS 3 breiteten sich die Mammute auch in zuvor vereiste Gebiete im Westen aus und

bildeten eine verlässliche Nahrungsgrundlage für Menschen in der europäischen und sibirischen Arktis; die höchste Besiedlungsdichte an Mammuts wurde in Zentralsibirien zwischen 44 und 42 TA erreicht. Der Mammutkadaver von Sopochnaya Karga stammt aus einer frühen Phase des MIS 3, als die Mammutpopulation anstieg.

Ähnlich alt (frühes MIS 3) ist eine Fundstelle in Ostsibirien (Bunge Toll), an der sich ein Wolfs-Humerus mit einer penetrierenden Verletzung fand, die nur von einer scharfen Waffe stammen konnte. Direkte Datierung: 44650 ± 950/-700 RC-Jahre. Dies weist darauf hin, dass die sibirische Arktis schon zu Beginn des freundlichen MIS-3-Stadiums großräumig (aber wahrscheinlich sehr dünn) von Menschen besiedelt war. Die Menschen hatten die Arktis also schon viel früher besiedelt als bisher angenommen, allerdings finden sich keine Werkzeuge (Mangel an steinernem Rohmaterial?). Innovationen bei der Mammutjagd könnten es den Menschen ermöglicht haben, in diesen Gebieten zu überleben (Sci. 351: 260).

Weitere arktische Fundstellen:

--- Berelekh (70. Grad; 13000 C-14-Jahre)

--- Aldan-Tal, NE-Asien, deutlich südlich des Polarkreises, Datierung 32000 – 33000 J., aber Datierung aus den mittl. 70er Jahren nicht allgemein akzeptiert.

Sequenzierung von Kostenki-14 (Alter: 38700 – 36200 Kalenderjahre = 33250 ± 500 RCJ) (Sci. 346: 1113 – 1118)

- Nahe verwandt mit dem Mal'ta-Jungen (24000 J) aus Westsibirien (der aber als Besonderheit auch starke Affinitäten mit der amerikanischen indigenen Bevölkerung zeigt), mesolithischen Jäger-Sammlern aus Europa (besonders Loschbour and La Brana), einigen modernen Westsibiriern und vielen Europäern. Sibirier stehen zu den modernen Europäern aber näher als zu K14.
- Konkret besteht die größte genetische Ähnlichkeit (im Vergleich mit allen fossilen und modernen Menschen) mit Loschbour und La Brana, was für einen intensiven Genflow innerhalb der westeurasiatischen Population im Oberpaläolithikum und/oder Mesolithikum spricht. Auch das Y-Chromosom gehört zu einem Haplotyp, der sich auch bei La Brana findet (einem Jäger-Sammler des späten Mittelpaläolithikums aus Nordspanien, nur 7000 Jahre alt)
- Beim Vergleich mit modernen Populationen stehen die Europäer K14 am nächsten, besonders die Nordeuropäer
- Keine Verwandtschaft von K14 mit Ostasiaten
- Das K14-Genom weist auch Anteile einer Population auf, die basal zu allen Eurasiaten steht und die sich ebenfalls in späteren neolithischen Farmern findet
- Die Aufspaltung in West-Eurasiaten und Ostasiaten muss schon vor Kostenki 14 erfolgt sein, K 14 steht auf der westlichen Linie.

- Die Genomstruktur der modernen Europäer geht bereits auf das Obere Paläolithikum zurück; zu dieser Zeit bestanden in der Region nicht (wie bisher angenommen) isolierte Völker, sondern eine Metapopulation von Europa bis Mittelasien.

Die betreffende Arbeit weist bemerkenswerterweise darauf hin, dass es zwei Auswanderungswellen aus Afrika gegeben haben könnte: die Vorfahren der modernen Euasiaten scheinen Afrika vor 50 – 60 TA verlassen zu haben, die Vorfahren der Australo-Melanesier ggf. schon 30 – 40 TA früher (also vor 80 – 100 TA).

Alle heutigen Nichtafrikaner (mit Ausnahme der Australo-Melanesier) stehen entweder dem Mal'ta-Jungen oder aber den mesolithischen Jäger-Sammlern näher als K14; dies bedeutet, dass K14 basal zu mesolithischen Jägern und frühen Nordeurasiaten (zu den Mal'ta gehört) steht, aber auch genetische Einflüsse hat, die sich heute in Mittelasien/Kaukasusregion, aber auch neolithischen Genomen finden – Einflüsse, die im Mal'ta-Jungen sowie bei mesolithischen Jäger-Sammlern fehlen. Es handelt sich dabei um genetische Einflüsse einer alten, basalen eurasiatischen Linie, die in Mal'ta und mesolithischen Jägern-Sammlern nicht vorkommen, aber von den neolithischen Farmern wieder aufgenommen wurden. Die alte Linie wurde wohl im mittleren Osten konserviert, fehlt im Mesolithikum in Europa, war aber in K14 schon vorhanden und wurde dann später mit den neolithischen Farmern, die ebenfalls diese ursprüngliche, im mittleren Osten überlebende Linie aufgenommen hatten, nach Europa eingeführt.

Oberpaläolithische Industrien finden sich in Eurasien erstmals in der Levante (ca. 48000 Jahre alt), die Expansion nach Europa erfolgte in mehreren Schritten vor ca. 40000 Jahren mit Nachweisen anatomisch moderner Menschen in Russland, Georgien, Bulgarien, Südeuropa und Großbritannien – bei recht hoher morphologischer Variabilität der wenigen Fossilien. Im westlichen Eurasien findet sich Aurignacien erstmals vor 43500 Jahren (Willendorf, Österreich); vor 39000 Jahren ist es dominierend.

Kladogramm (modifiziert, vereinfacht)

--- Mbuti (Afrikaner)

Ab jetzt: NICHT-AFRIKANER

--- Australo-Melanesier

--- Abzweigung der „basalen Eurasiaten“

K14 geht sowohl auf die basalen Eurasiaten wie die oberpaläolithischen West-Eurasiaten zurück

Genomanteile der „basalen Eurasiaten“ werden von den neolithischen Farmern aufgenommen, die später aus einer Kombination aus späteren West-Eurasiaten und basalen Eurasiaten entstehen

--- Divergenz in oberpaläolithische Westeurasiaten und Ostasiaten

(spätere Mischung von Ostasiaten mit Westeurasiaten führt zu sibirischen Völkern wie den Yenisei)

Diese Divergenz muss schon vor K14 erfolgt sein!

Das Tianyuan-Genom aus China (ca. 40 TA) steht ebenfalls schon auf der ostasiatischen Linie, was für eine Divergenz > 40 TA spricht

--- Die oberpaläolithischen Westeurasiaten teilen sich in frühe Nordeurasiaten und Westeurasiaten

Frühe Nordeurasiaten führen direkt zu Mal'ta1 (24000 Jahre); später vermischen sie sich mit mesolithischen Jäger-Sammlern (die zu den Westeurasiaten gehören),

und diese gemeinsame Linie aus Nordeurasiaten und Westeurasiaten kreuzt dann später die neolithischen Bauern ein und führt damit zu den modernen Europäern.

Die Westeurasiaten geben eine Linie ab, die sich mit basalen Eurasiaten zu den neolithischen Bauern vereinigt; eine weitere Linie (mesolithische Jäger-Sammler) vermischt sich zunächst mit frühen Nordeurasiaten (bevor diese gemeinsame Linie dann die neolithischen Bauern aufnimmt), und eine dritte Linie der Westeurasiaten vermischt sich mit Ostasiaten und führt zu sibirischen Völkern wie den Yenisei.

Moderne Europäer sind damit eine Kombination aus (mesolithischen Jäger-Sammlern + frühen Nordeurasiaten) + Neolithikern; die Neolithiker ihrerseits sind eine Kombination aus ursprünglichen post-oberpaläolithischen Westeurasiaten und basalen Eurasiaten. Mesolithische Jäger-Sammler und Mal'ta1 haben dagegen keine genetischen Anteile der basalen Eurasiaten, d.h. diese wurden unabhängig voneinander sowohl von der Linie zu K 14 wie dann später von der Linie zu den Neolithikern aufgenommen.

Die genetischen Beiträge des Oberpaläolithikums (d.h. der oberpaläolithischen Westeurasiaten) sind heutzutage in Nordeuropa größer als in Südeuropa (wo der Anteil der Neolithiker höher ist, die von Südosten vor 9000 bis 6000 Jahren infiltrierten).

Die Uralisch sprechenden Menschen stellen eine frühe Mischung zwischen europäischen und ostasiatischen Linien dar. Insgesamt zeichnet sich ab, dass es nicht einige wenige, separate Migrationsereignisse von Asien nach Europa gab, sondern dass die Westeurasiaten eine große Metapopulation darstellten, in der sich immer wieder und evtl. sogar kontinuierlicher Genflow in verschiedenen Richtungen ereignete.

Hinweis: die umfassende Analyse von 51 Genomen aus dem Zeitraum zwischen 45000 und 7000 Jahren konnte die Hypothesen im Zusammenhang mit den „basalen Eurasiaten“ sowie die Verbindung von Kostenki 14 mit Mal'ta1 nicht mehr bestätigen (s. Nat. 534: 200).

Relation von Kostenki 14 zum HN:

Ebenso wie der viel jüngere La-Brana-Mensch (spätes Mesolithikum; 7000 Jahre) wies K14 einen leicht erhöhten Anteil von HN-DNA auf (2,4 +- 0,4 %; La Brana: 2,5 +- 0,4 %), das ist mehr als Loschbour mit ca. 2,0 % und Mal'ta1 mit ca. 1,9 %; auch alle anderen Funde (wie Stuttgart, Ötzi usw.) liegen im modernen Bereich zwischen etwa 1,3 % und 2,0 %. Die Länge der HN-Sequenzen ist bei K14 sowohl im Durchschnitt wie im Maximalwert größer als bei anderen frühen HSS zwischen 30000 und 11000 Jahren (auch La Brana). Die Introgression der HN-DNA in die Linie zu K14 dürfte vor ca. 54000 Jahren erfolgt sein. Hinweise auf Introgression von Genomanteilen anderer Menschen (wie HD) fanden sich bei K14 nicht.

Nordasien:

- Ust-Ishim (Westsibirien, östlich des Urals): Armknochen, 45000 Jahre alt; gehörte zu einer ausgestorbenen Linie des HSS, die von der Linie zu den Westeurasiaten und Ostasiaten abzweigte, bevor sich Westeurasiaten und Ostasiaten vor 50000 bis 45000 Jahren voneinander trennten. Keine assoziierten Werkzeuge. Y-Haplogruppe K, mt-Haplogruppe R.
- Kara-Bom (Altai-Gebirge): 47000 Jahre alte schmale Feuersteinklingen des Initial Upper Palaeolithic (IUP). Das IUP löste in Eurasien das Mousterian ab.
- Fundstellen rund um den Baikalsee: IUP-Steinwerkzeuge zwischen 45000 und 42000 J alt
- Tolbor 16 (Mongolei): schmale Klingen und durchbohrte Straußenei-Perlen (zum IUP gehörend), 45000 Jahre alt

An keinem der o.g. IUP-Fundstellen fanden sich menschliche Fossilien, es wird aber angenommen, dass sie auf HSS zurückgehen, denn das relativ milde Klima im Grönland-Interstadial 12 vor 48000 bis 45000 Jahren könnte den Vorstoß nach Norden erleichtert haben. (BdW 7/2015: 50).

Sri Lanka:

Bereits vor 45000 Jahren besiedelten HSS Regenwälder in Sri Lanka und jagten dort arboreale und semi-arboreale Affen- und Hörnchenpopulationen mit komplexen Technologien, die sowohl auf Knochen z.B. von Affen wie Mikrolithen beruhten, wobei die Affenknochen mit ausgefeilten Techniken bearbeitet wurden (Fa-Hien Lena Cave; ältester Nachweis des HSS in Sri Lanka). Dies belegt, dass der HSS viel anpassungsfähiger war als der HN oder HE; entsprechende Lebensräume hätten HN und HE niemals erobern können.

Im Zentrum der Besiedlung des südostasiatischen Regenwalds stand dabei die Jagd auf Affen. Auch in anderen Regionen Südasiens, Südostasiens und Melanesiens begann die Besiedlung tropischer Regenwälder vor mindestens 45000 Jahren, was erforderte, dass sich der Mensch auch Kleinsäugetern als Nahrungsquelle bediente, was ihn vom HN oder HE unterschied und ihm einen entscheidenden Vorteil einbrachte (Nat. Comm. 2019: 739; www.antropus.de 2/19).

Ostasien/China

Ein früher moderner HS aus der Tianyuan Höhle, Zhoukoudian, China, wurde auf 39000 – 42000 Kalenderjahre datiert; neben vollmodernen Merkmalen weist er einige Merkmale später archaischer *Homo* auf (u.a. Zahnproportionen, aber auch im postkranialen Skelett, z.B. Phalangen). Die Merkmalskombination spricht *gegen* eine einfache Ausbreitung moderner Menschen aus Afrika (YOOA) (PNAS 104, 6573). In Südasiens kam es nach mtDNA-Studien an der rezenten Population vor ca. 30000 – 35000 Jahren zu einer starken Expansion der menschlichen Besiedlung, einhergehend mit dem Erstauftreten einer mikrolithischen Kultur (kleine Klingen) auf dem Kontinent. Noch vor Beginn des Hochglazials konnten auf diese Weise ökologisch vorteilhafte Zonen besiedelt und unterschiedliche Nahrungsressourcen genutzt werden (PNAS 106, 12261).

Hinweis zum Epikanthus medialis (sichelförmige Hautspalte am inneren Randwinkel des Auges der Asiaten, vor allem Ostasiaten von Sibirien bis Thailand, aber auch Zentralasien): kein eingeschränktes Sichtfeld. Offenbar Anpassung an klimatisch ungünstige Bedingungen, da die damit verbundene Verengung der Lidspalte Vorteile gegenüber starker Sonneneinstrahlung und Wind bot. Kommt auch bei anderen Völkern (in Amerika, Südafrika und Nordeuropa, vor allem Finnland) vor.

Südasiens

Moderne Südasiaten gehen auf eine Mischung aus (a) Jäger-Sammlern aus dem Iran, (b) einer Vorläuferpopulation der Andamanen, und (c) Hirten aus eurasiatischen Steppe (Yamnaya) zurück. Die ersten beiden Populationen, noch ohne Einfluss der Yamnaya, bildeten die Grundlage für die frühe Bevölkerung des Indus-Tals. Nachdem diese Population ihre Blütezeit überschritten hatte, vermischte sie sich im Norden mit den Yamnaya (die offenbar die indoeuropäische Sprache mitbrachten), im Süden mit südostasiatischen Gruppen. So könnten sich auch Gemeinsamkeiten zwischen indoiranischen und balto-slavischen Sprachen erklären.

Einige südasiatische Populationen erfuhren dann später zusätzlich Einwanderungen aus anderen Populationen.

Die bronzezeitliche Ausbreitung der Yamnaya (in ihrem Zentrum nordöstlich des Schwarzen Meeres schon vor 3300 v. Chr. nachweisbar) erfolgte sowohl nach Europa (bis zur Westküste: England 2400 v.Chr., Portugal 2300 v.Chr.; Mitteleuropa schon 2700 – 2500 v.Chr.) wie auch nach Osten entlang des Steppengürtels, aber auch mit einer südlichen Route nach Nordindien, das vor 1900 – 1500 v.Chr. erreicht wurde, wo durch Vermischung mit der Indus-Population die „frühen Nordindier“ (Ancestral North Indians, 15 - 20 % Yamnaya-Anteil) entstanden. Diese Yamnaya brachten dabei auch eine neolithische Komponente aus Europa mit.

Die „Ancestral South Indians“ (2000 – 1000 v. Chr.) weisen keine Yamnaya-Anteile auf; ihre direkten Nachfahren leben heute in Stämmen Südindiens (Sci. 365: 981 + 999).

Besiedlung Südasiens

Bisher ging man von zwei Einwanderungswellen und Besiedlungsrouten aus, einmal entlang der südlichen Küsten nach Osten, eine zweite Route durch die eurasiatischen Steppen. Die bisher umfassendste genetische Untersuchung von Populationen Süd-, Südost- und Ostasiens (> 50000 SNPs von > 1900 Personen aus 73 Populationen) bestätigte aber nun, dass die heutige Bevölkerung zumindest weitgehend auf die Küstenroute zurückgeht, also eine Migration entlang der Küsten erst (über Indien) nach Osten, dann im Osten von Insel zu Insel zum Pazifik und zu den Philippinen und entlang der Pazifikküste dann nach Norden. Nach Norden hin nimmt die genetische Diversität deutlich ab. Viele SNPs ostasiatischer Populationen finden sich auch in SO-Asien, was dafür spricht, dass Ostasiaten von Südasiaten abstammen, die allmählich nach Norden wanderten und sich dabei an das immer härter werdende Klima anpassten. Zwar kann ein gewisser genetischer Beitrag über eine nördlichere Steppenroute nicht ganz ausgeschlossen werden, die genetischen Indizien dafür könnten aber auch auf Genflow entlang alter Handelswege (anstelle größerer Migrationen) zurückgehen.

- San
- Mbuti-Pygmäen
- Biaka-Pygmäen
- Yoruba
- Europäer Russen + (Franzosen + [Basken + Italiener])
- Ozeanier Papua + Melanesier
- Negrito
- Negrito
 - ... (mehrere Negrito-Linien, z.B. Philippinen, Malaysia)
 - Yakuten + (Mongolen + [andere Ostasiaten, u.a. Han = Chinesen])
 - ab jetzt: Amerikaner
 - Maya + Pima
 - Kolumbianer
 - Surui + Karitiana

- Yoruba (Nigeria)
- Europäer
- Inder (Tamil, Bhili, Bengali, Hindi, Marathi)
- Inder (Spiti)
- Inder (Pehari)
- Thailänder
- Malaysier, Indonesen, Taiwan, Philippinen
- Thailänder + Chinesen
- ...
- ... (mehrere Linien abwechselnd zu Thailändern, Chinesen und Taiwan)
 - Koreaner
 - Japaner

(Sci. 326, 1470 + 1541).

Die Besiedlung Polynesiens erfolgte entgegen früherer Annahmen von Ostasien (China) aus; erst später mischten sich die Polynesier (ostasiatischer Abstammung) mit ankommenden Melanesiern (nur oder überwiegend Männer). Die ersten Polynesier waren Bauern, die von Ostasien aus zunächst Taiwan, dann die Philippinen und schließlich (als Träger der Lapita-Kultur) vor 3000 Jahren Polynesien (wie Vanuta oder Tonga) erreichten; sie brachten auch Schweine und Hühner mit. Sie passierten auf ihrem Weg nach Ozeanien zwar Neu Guinea, mischten sich dort aber nicht mit der einheimischen Bevölkerung (eine Beobachtung, die man auch andernorts machte: Bauern vermischen sich nicht mit Jäger-Sammler-Kulturen).

In 300 Jahren wurden 2300 km zurückgelegt. Dazu passen auch die Sprachen, die sich von Ostasien nach Ozeanien ausbreiteten. Die Vorfahren 2300 bis 3100 Jahre alter Polynesierfrauen lebten auf Taiwan und den Philippinen; diese Frauen hatten noch keinen genetischen Einfluss aus Melanesien.

Heutige Polynesier weisen dagegen erhebliche Genomanteile von Melanesiern auf, die (der Länge der DNS-Abschnitte nach zu urteilen) erst vor 2500 bis 500 Jahren einkreuzten, wobei sich melanesische Männer mit polynesischen Frauen mischten (Sci. 354: 24).

Ostpolynesien (15 Archipele, darunter Neuseeland, Hawaii) wurde umfangreichen Datierungen zufolge erst ab ca. 1025 – 1120 n.Chr. besiedelt; die Besiedlung der letzten Inseln dieser Region war erst 1190 bis 1290 n.Chr. abgeschlossen (PNAS 108, 1815).

Japan

Die kleine Okinawa-Insel im Süden Japans wurde bereits vor ca. 35000 Jahren vom Menschen erreicht und immer wieder genutzt. In einer Höhle (Sakitari Höhle) fanden sich Werkzeuge aus Schalen mariner Tiere, Perlen sowie die weltweit ältesten Angelhaken. Die recht kleine, ressourcenarme und geographisch isolierte Insel war in diesem Zeitraum wiederholt besiedelt, die Nachbarinseln vor 30000 Jahren. Die Anpassung an eine maritime Lebensweise war im oberen Pleistozän in der westpazifischen Region offenbar weiter verbreitet als bisher angenommen. (PNAS 113: 11184).

Vor 13000 Jahren gelangten dann die Jomon von der sibirischen Arktis aus nach Japan; sie sind nahe verwandt mit den Menschen, die in Nordamerika einwanderten. Sie waren dunkelhäutig mit hellbraunen Augen und krausem Haar, jedenfalls eine einzelne Frau, deren Genom man untersucht hat. Vor 13000 Jahren bestand wohl eine Landbrücke zur Hauptinsel Honshu. Die Jomon verschwanden erst vor 2000 Jahren; damals besiedelten neue Bevölkerungsgruppen aus Korea und Südostasien die japanischen Inseln. Die Jomon hatten auch eine Genvariante, die es ihnen erlaubte, große Mengen fett zu verdauen (z.B. von Seelöwen), was ebenfalls dazu passt, dass ihre Vorfahren in der Arktis lebten und sie ihren Ursprung in Nordsibirien hatten. Vor 10000 Jahren entwickelten sie eine Keramikultur, vor 8000 Jahren bildeten sie Dörfern mit rund 200 Einwohnern; sie blieben aber immer Jäger und Sammler und betrieben niemals Landwirtschaft. Es ist unklar, ob die Jomon ausgestorben sind, als Reisbauern aus Korea einwanderten, oder ob sie sich mit nachfolgenden Migrationswellen mischten und zu den Vorfahren der Ainu gehören (nach www.antropus.de 5/19).

Homo erectus – Homo sapiens – Problem auf Java (Ngandong-Menschen):

Eine Parallele zum HN/HSS-Problem Europas sah man in SE-Asien, wo der HE auf Java nach früheren Annahmen bis 27000 +/- 3000 J überlebt haben soll (Ngandong-Menschen). Mehrere HE-Fossilien aus verschiedenen, nahe beieinander liegenden Fundstellen datierten nach verschiedenen Methoden angeblich reproduzierbar auf 27000 bis 53000 J. Morphologisch wirken die Fossilien älter, und eine aufwändige Neudatierung aus dem Jahr 2019 ergab ein Alter zwischen 108000 und 117000 Jahren, die Altersangaben zwischen 53 und 27 TA sind daher zu verwerfen. Letzter Nachweis des HE.

Zum Vergleich: Die jüngsten festländischen HE Südasiens werden nach verschiedenen Methoden auf 420 - 290 TA datiert.

Die vermeintlich „jungen“ HE von Java weisen zwar einen für HE relativ großen Hirnschädel auf, haben aber ansonsten typische Merkmale des südostasiatischen HE, die sie deutlich von frühen australischen HSS abgrenzen.

Besiedlung Australiens:

Dem HSS zugeordnete Artefakte ab etwas mehr als 50000 J., zunächst in West- und Nordaustralien (Stand 2003; Nat. 421, 837). 2003 ergab eine erneute Datierung des beerdigten HSS-Skeletts vom Mungo-See (LM 3) nur noch ein Alter von 40000 \pm 2000 J.; Werkzeuge aus derselben Region wurden zwischen 50100 (\pm 2400) und 45700 (\pm 2300) J datiert; tiefere Horizonte (52400 \pm 3100J) sind frei von jeglichen Hinweisen auf eine menschliche Besiedlung.

Südaustralien wurde bereits vor 49000 – 45000 Jahren erreicht (Warraty, Flinders Ranges) bzw. 47800 \pm 1500 Jahre für Devil's Lair, SW-Australien. Die initiale Besiedlung Australiens erfolgte also sehr schnell – ausgehend von einer einzigen, einheitlichen Gründerpopulation und nicht in mehreren Schüben – innerhalb weniger Jahrtausende und ging der Extinktion der Megafauna voraus (*Zygomaturus*, ein Diprotodontide, findet sich noch vor 42000 Jahren südlich von Flinders Ranges) (Nat. 544: 180).

Die Untersuchung von 111 modernen Mitogenomen aus historischen Haarproben von Aborigines belegte eine rasche Besiedlung entlang der West- und Ostküste, wobei Südaustralien vor 49000 – 45000 Jahren erreicht wurde. Nach der kontinentweiten Besiedlung blieben die einzelnen Populationen der Aborigines – über alle klimatischen und kulturellen Veränderungen hinweg – weitgehend ortstreu und damit genetisch weitgehend von anderen Aborigines-Gruppen isoliert. Manche Linien der Aborigines scheinen seit 50000 Jahren in derselben Region verblieben zu sein. Wären die Stämme nämlich weitergewandert, wäre es zu genetischen Vermischungen gekommen. Dies erklärt auch, weshalb sich viele Sprachen der Aborigines über sehr lange Zeit isoliert entwickelt haben.

Während des LGM kam es zu weitreichenden Abkühlungen und Trockenheit; man ging daher bisher von starken Kontraktionen der Populationen aus, und nahm an, dass weite Gebiete des Kontinents von den Menschen aufgegeben wurden. Die Mitogenome zeigen nun aber, dass die Aborigines diese Veränderungen ohne weitreichende Wanderungen überlebten (abgesehen von einer Re-Expansion in die westlichen Teile der zentralen Wüste vor 15000 Jahren). Es gibt auch keine Hinweise auf gravierende genetische Bottlenecks. Viele Populationen überlebten die kritische Zeit offenbar in lokalen Refugien, die bisher archäologisch nicht überliefert wurden.

Auch moderne Aborigines zeigen eine „nomadische Sesshaftigkeit“ mit stabiler Bindung an eine bestimmte Region. Diese Ortstreu dürfte auch erklären, weshalb es nicht zu einem Austausch zwischen mitochondrialen Linien Australiens und Neu-Guineas kam, obgleich bis vor 9000 Jahren eine Landbrücke bestand. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei südamerikanischen Völkern und zeigen, dass Jäger-Sammler in der Lage sind, langfristigen Regionalismus aufrechtzuerhalten, zumindest was die weiblichen Linien betrifft.

Die modernen Mitogenome sprechen gegen kerngenomische Daten, wonach eine einzige Ursprungspopulation erst vor 32 – 10 TA begann, sich zu differenzieren, und sie sprechen ebenfalls gegen eine Vermischung mit HD vor 43 TA. Die Vermischung mit HD muss schon vor der Besiedlung von Sahul, also vor 50000 Jahren oder früher, erfolgt sein (Nat. 544: 180).

Bei Mungo III handelt es sich um eine zeremonielle Beerdigung (mit rotem Ocker bedeckt, spezielle Körperhaltung). Der Körperbau des Mungo-Skeletts ist graziler als jüngere Skelette, die (vor ca. 15000 J) sehr robust gebaut waren.

Australien war niemals mit Asien verbunden; selbst bei tiefstem glazialen Meeresspiegel betrug die Seewegdistanz mind. 70 km. Australien konnte also auch auf dem Höhepunkt der Eiszeiten

nur auf dem Seeweg erreicht werden. 1,02 MA alte Steinwerkzeuge auf der Insel Flores (Wolo Sege) beweisen aber, daß selbst der HE schon seetüchtig war (s. HE).

Als beste Näherung galt im Jahr 2003, dass der HSS Australien vor 48000 – 45000 J erreichte, evtl. früher. Auch paläontologische Daten deuteten auf eine frühere Ankunft als 45000 J; so kam es vor 130000 J und 45000 J zu einer starken Zunahme von Holzkohle (als Indiz für Brände), wobei der Peak vor 45000 J mit weit verbreiteten menschlichen Aktivitäten in Verbindung gebracht wird. Auch mtDNA-Studien deuten auf eine frühere Ankunft in Australien, und zwar auf zwei verschiedenen Routen: eine Route über die Küsten entlang Südindiens und SE-Asiens nach Australien, die andere von China aus; die betreffenden beiden Haplotypen sind 60000 – 90000 J. alt. **Die Ergebnisse des Dual-Entry-Modells nach Australien werden auch von Y-Chromosom-Daten gestützt.**

--- Malaysia und Neu Guinea: wahrsch. vor 40000 J. vom HSS besiedelt; älteste HSS-Reste auf Java: 10000 J

--- Ozeanien: erst vor 3000 J (Fiji) und von dort aus allmählich die anderen Inseln; die Herkunft der Menschen bleibt unklar, wahrscheinlich von Menschen aus Südostasien (China, ?Taiwan), die sich zunächst entlang der Küste von Neu-Guinea ausbreiteten, sich dort mit Melanesiern vermischten, und dieses Mischvolk besiedelte dann allmählich Ozeanien; so erklären sich Hinweise auf melanesische genetische Marker bei linguistischen Hinweisen auf eine Abstammung aus Südostasien/Taiwan.

Umfangreiche Studien an mtDNS und Y-Chromosomen von indigenen Australiern und Melanesiern sprechen gegen eine Vermischung der YOOA-Population mit älteren (südostasiatischen) HE-Populationen vor der Einwanderung in diese Region: Alle australischen mtDNS- und Y-Linien gehen auf den Exodus moderner Menschen aus Afrika vor 70000 – 50000 Jahren zurück; keinerlei Hinweise auf archaische mütterliche oder väterliche Linien in Australien (im Gegensatz zu einigen Fossilfunden). Australien und Neu Guinea wurden von derselben Ausgangspopulation vor ca. 50000 J besiedelt. Dagegen bestehen große Unterschiede zwischen Australiern und anderen Populationen aus der Umgebung des Indischen Ozeans (außer Neu Guinea), so dass sich die Australier offenbar über lange Zeit isoliert entwickelten. Nachträglicher Genflow (nach der initialen Besiedlung Australiens) nach Australien hinein war nur schwach ausgeprägt und dürfte erfolgt sein, bevor die Landbrücke nach Neu Guinea vor ca. 8000 Jahren überspült wurde (PNAS 104, 8726).

Neue Erkenntnisse ermöglichte die Sequenzierung des kompletten Genoms eines australischen Ureinwohners (eine ca. 100 Jahre alte Haarprobe) (Sci. 333, 1689). **Die Aborigines stellen danach eine der ältesten kontinuierlichen Populationen außerhalb Subsahara-Afrikas.** Sie gehen auf die erste moderne HSS-Auswanderung aus Afrika vor > 75000 – 60000 Jahren zurück. Die Population, die zu den Melanesiern und Aborigines führte, breitete sich rasch entlang der Küsten Asiens und auf dem Seeweg aus und erreichte Australien vor ca. 50000 Jahren.

Am meisten ähneln sich die Genome der Australier und Melanesier; beide Gruppen ähneln aber auch mehr den Europäern und Asiaten als den Afrikanern, was belegt, dass die Vorfahren der (Aborigines + Melanesier), Europäer und Asiaten Afrika zunächst noch als gemeinsame Gruppe verließen. Diese noch gemeinsame Gruppe blieb offenbar zunächst in Vorderasien stecken. Eine

Teilgruppe machte sich dann vor 75000 bis 60000 Jahren auf den Weg nach Südosten – entlang der Südküste Asiens. In diesem Kontext werden auch die ca. 75000 Jahre alten Steinwerkzeuge in Indien gesehen. Australien wurde vor ca. 50000 Jahren erreicht. **Obwohl man bisher in 38 Völkern danach gesucht hat, fand man Denisovaner-Gene nur in Neu Guinea, bei Aborigines und einigen Negrito-Gruppen (die nahe mit Melanesiern und Aborigines verwandt sind). Andere Negrito-Gruppen wie die Andamanesen oder die Jehai in Malaysia weisen keine Denisovaner-Gene auf. Dies spricht dafür, dass die Vermischung mit den Denisovanern vor Ort in Südostasien (und nicht auf dem Weg dorthin) erfolgt war. Früh abzweigende Linien wie Andamanesen und Malaysier waren offenbar nie auf Denisovaner getroffen. Offenbar lebten Denisovaner zu jener Zeit in Südostasien.**

Europa und West- und Mittelasien (bis nach China) wurden dagegen erst später besiedelt – von derselben Ausgangspopulation in Vorderasien, die zunächst die Linie hervorgebracht hat, die nach Südostasien und Australien gewandert war und dabei erst weit im Südosten auf die Denisovaner getroffen ist (Sci. 333, 1689). Die zweite Besiedlungswelle, die zu den modernen Asiaten führte, erfolgte nach genetischen Daten erst vor 25000 bis 38000 Jahren. Vor der Abzweigung der nativen Amerikaner von den Asiaten kam es zu einem Genflow zwischen den beiden Dispersionswellen, also der Welle, die zu den frühen Südasiaten führte (aus der sich die Aborigines/Melanesier abzweigten), und der Linie zu den modernen Asiaten (wie z.B. den Han-Chinesen):

--- Linie zu den Melanesiern/Aborigines (62000 – 75000 Jahren)

--- Linie zu den Han-Chinesen (vor 25000 – 38000 Jahren von der Linie zu den Europäern abzweigend) (Ostasiaten)

Vorfahren der Aborigines verbreiteten sich also vor 62000 bis 75000 Jahren (= Datum der Dichotomie von der Ausgangspopulation der Eurasier) von Vorderasien aus nach Südostasien / Australien und vermischten sich auf ihrer Wanderung mit den Denisovanern. Australien wurde von ihnen vor ca. 50000 Jahren erreicht. Offen ist, ob die Vermischung mit den Denisovanern erst in Melanesien oder schon in Eurasien im Verlauf der ersten Migrationswelle erfolgt war. Neben den Aborigines gehen noch Völker aus dem Hochland von Papua-Neuguinea und evtl. Aeta auf die erste Migrationswelle zurück. **Genetische Untersuchungen belegen, dass die modernen Aborigines tatsächlich die direkten Nachfahren der ersten Menschen sind, die vor ca. 50000 Jahren Australien besiedelten.**

Eine zweite Linie – ausgehend von Vorderasien – wanderte vor 25000 – 38000 Jahren nach Ostasien (u.a. Han-Chinesen), wobei es aber zu Vermischungen mit lokalen Populationen kam, die aus der ersten Migrationswelle (die zu den Aborigines führte) in Südasien steckengeblieben waren. Diese Vermischung zwischen der zweiten und Resten der ersten asiatischen Migrationswelle erfolgte bevor sich vor 15000 bis 30000 Jahren die Asiaten von den nativen Amerikanern trennten (Sci. 334, 94).

Außerdem erreichten vor ca. 4000 Jahren Menschen aus Indien den australischen Kontinent. SNP-Studien bestätigten frühere Daten auf der Basis von Y-Chromosomen, die eine Verbindung zwischen Indien sowie Sri Lanka und Australien im mittleren Holozän bezeugen. Die SNP-Studien zeigten einerseits genetische Verbindungen der Aborigines mit den Bewohnern des Hochlands von Neu-Guinea und mit den Mamanwa (einer Negrito-Gruppe der Philippinen) (mit Divergenzzeiten von 36000 Jahren, die aber zu jung kalkuliert sein müssen, weil sich die modernen Menschen schon vor 45000 Jahren über den Sunda-Schelf ausbreiteten) sowie nach Indien, wobei der Genflow aus Indien vor ca. 141 Generationen erfolgt sein soll (woraus ca. 4230 Jahre kalkuliert wurden) (Später, etwa um 1640 n.Chr., kam es dann noch zu einem Genflow von

Seegurken-Fischern [Macassan], was Auswirkungen auf Sprache, Kunst und Kultur der Aborigines hatte).

Dingos sind in Australien ab 3450 BP nachweisbar; nach genetischen Untersuchungen stammen sie von ostasiatischen und nicht von indischen Hunden ab, wurden offenbar unabhängig von dem Kontakt mit den Menschen aus Indien in Australien eingeführt. Sie sind eng verwandt mit den viel kleineren Singenden Hunden Neu-Guineas.

Moderne mikrolithische Werkzeuge (in Indien ab 34000 BP belegt) sind in Australien mindestens seit 6000 BP (Carpertee 3) oder möglicherweise noch früher (15000 BP: Walkrunder Arch) nachweisbar. Weder Dingos noch moderne mikrolithische Werkzeuge gehen demnach auf den Kontakt mit Menschen aus Indien zurück (Nat. 494, 316; PNAS 110: 1803).

Neue Datierungen (optisch stimulierte Lumineszenz = OSL) einer Fundstelle im Norden Australiens (Halbhöhle Madjedbebe) mit mehr als 10.000 Artefakten belegten schließlich, dass Nordaustralien bereits vor ca. 65000 Jahren bei einer Unsicherheit von nur 3 – 4 TA besiedelt war; bei konservativer Kalkulation jedenfalls vor mindestens 59300 Jahren. Die Besiedlung fiel damit in eine Phase niedrigeren Meeresspiegels, als es in Nordaustralien kühler und trockener war. Dennoch gab es keine Landverbindung mit Asien; es mussten also seetüchtige Flöße gebaut werden.

Daraus ergeben sich zahlreiche Konsequenzen, u.a. passt dieser Zeitpunkt dazu, dass der HS für das Aussterben der australischen Megafauna verantwortlich ist (es bleiben dafür dann ca. 20000 Jahre, also genügend Zeit, ohne ein Blitzkrieg-Szenario anzunehmen müssen). Auch die Auswanderung aus Afrika und die Einkreuzung der HN und HD müssten schon vor > 60000 Jahren, wahrscheinlich > 65000 Jahren erfolgt sein. Annahmen, der HSS sei erst vor 60 – 50 TA aus Afrika ausgewandert, sind dann nicht mehr zu halten. Außerdem überlappte sich der HSS zeitlich mit dem HF in Flores (letzte Nachweise vor 60 TA) und möglicherweise auch mit spät überlebenden HE in Südostasien und Australasien (Nat. 547: 285 + 306). Die Datierung gilt als sehr robust.

Die ersten Siedler hatten einen umfassenden Werkzeugsatz fortschrittlicher Steinwerkzeuge (auch Mahlsteine und älteste Steinbeile mit geschliffener Kante), sie nutzten auch viel Ocker und erstmals mit Blattglimmer auch eine reflektierende Substanz (fraglich, ob zur Körpermalerei oder zum Schmücken der Höhlenwände).

Es finden sich Hinweise auf das Zerkleinern von Samen (Schleif- und Mahlsteine, um Samen zu pulverisieren), die Verarbeitung von Pigment und Steinspitzen, die als Speerspitzen gedient haben könnten (Nat. 547: 306; Sci. 357: 238). Die Menschen von Madjedbebe nutzten auch ein breites Spektrum pflanzlicher Nahrung aus verschiedenen Habitaten der unmittelbaren Umgebung (von aquatisch bis Wald), die teilweise verarbeitet werden musste (z.B. Kochen; mühsame Extraktion der Kerne von *Pananus spiralis*) (Nat Comm. 11: 924).

Allerdings könnte es sich auch um eine frühe Besiedlungswelle gehandelt haben, die später von den heutigen Aborigines als einer zweiten Einwanderungswelle ersetzt wurde. So gilt als „sicher“, dass die Einkreuzung der HN und HD in die Linie zu den Aborigines erst vor 45 – 53 TA erfolgte – also „zu spät“. Wenn die neuen Daten über die Besiedlung Australiens zutreffen, müssen sie auf eine Population zurückgehen, die ganz oder weitgehend durch spätere Einwanderer nach Australien und Neuguinea abgelöst wurde. Weitere Aufschlüsse könnten genetische Untersuchungen an nördlichen Aborigines oder deren Vorfahren geben, die bisher fehlen (Sci.

357: 238). Andererseits deuten DNA-Daten heutiger Aborigines auf eine Ankunft vor 50 bis 70 TA und stehen damit in Einklang mit den neuen Datierungen von Madjedbebe (Natwiss. Ru. 11/17: 633). Andere Autoren halten ein Datum von > 50000 Jahre für Madjedbebe aber für unplausibel (PNAS 115: 8482).

Im Jahr 2018 ergaben Nachgrabungen in Karnatukul (einer Wüstenregion in NW-Australien, 1000 km von der damaligen Meeresküste entfernt), dass diese Wüste schon vor 47800 Jahren besiedelt war. Die Menschen hatten bereits eine erstaunlich innovative Technologie (spitz zulaufende Mikrolithe, wohl als Speerspitzen); eventuell nutzten sie auch schon Klebstoff. Vor etwa 20000 Jahren bricht die Besiedlungsgeschichte in der Region ab; auf dem Höhepunkt der Eiszeit wurde es wohl zu trocken. Es gilt als Rätsel, warum die Menschen Wüstengebiete besiedelten, die schließlich nur 20 % des australischen Kontinents ausmachen. Da genetische Studien ergaben, dass Australien in mehreren Wellen besiedelt wurde, könnten sich Vertreter früherer Migrationswellen ins Landesinnere zurückgezogen haben, um Konflikten mit späteren Ankömmlingen zu entgehen – analog zum Verhalten der Aborigines, als die ersten Europäer nach Australien kamen (nach www.antropus.de).

An der Fundstelle Point Ritchie wurden verbrannte Steine entdeckt, deren Anordnung auf zwei Feuerstellen deutet, sowie Ansammlungen von Muschelschalen, die nicht natürlich entstanden sein sollen. Datierungsspanne: 100 – 130 TA, am ehesten 120 TA. Allerdings fanden sich keine Steinwerkzeuge und keine Knochen von Beutetieren; verbrannte Steine können auch durch Buschfeuer entstehen. Jedes Beweisstück für sich allein genommen kann angezweifelt werden, nur das Gesamtbild deutet auf eine mehrfach genutzte Feuerstelle hin, an der Muscheln gebraten oder gegart wurden (nach www.antropus.de 3/19).

Sumatra:

Ebenfalls im Jahr 2017 wurde eine Neudatierung von menschlichen Zähnen aus der Lida Ajer Höhle im Padang Hochland **Sumatras** berichtet. Die Zähne, die aufgrund der Morphologie des Schmelz-Dentin-Übergangs, der Schmelzdicke und äußerer Merkmale eindeutig dem anatomisch modernen HS zuzuordnen sind, datieren auf 73 – 63 TA (Nat. 548: 322). Da die Region bereits damals von einem Regenwald bedeckt war, ist dies das älteste Indiz, dass moderne Menschen den Regenwald besiedelten, trotz aller damit verbundenen Schwierigkeiten (jahreszeitlich variable Nahrungsgrundlagen, wenig fettreiche Fauna, Mangel an kohlenhydrat-reichen Pflanzen) – insbesondere für Homininen, die sich in offenen Landschaften entwickelt hatten und an diese adaptiert waren. Das Leben im Regenwald erforderte die Fähigkeit komplexen Planens und technologische Innovationen. Gleichzeitig zeigt es, dass die Menschen schon kurzfristig nach ihrer Ankunft in Südost-Asien in der Lage waren, von der Küste aus das Binnenland zu besiedeln.

Die Zähne sind kleiner als jene von fossilen Orang-Utans, die sich in Lida Ajer häufig finden, und kleiner als Zähne von südostasiatischen HE/archaischen HS und sie unterscheiden sich auch von jenen des HF. Es finden sich auch abgeleitete HS-Merkmale wie die Schaufelform der Schneidezähne; sie gehören unstrittig zu anatomisch modernen Menschen.

Auf genetischen Daten basierte Schätzungen sprechen dafür, dass anatomisch moderne Menschen schon vor der jüngeren Toba-Eruption (nach neuen Daten nur 71,6 TA alt) in Asien lebten.

Mitochondriale Daten sprechen dafür, dass der anatomisch moderne Mensch bereits vor 79 – 75 Südasien erreicht hatte (Nat. 548: 322).

Besiedlung Inneraustraliens

Entgegen bisheriger Annahmen war das trockene Innere Australiens schon kurz nach der Ankunft des Menschen in Australien besiedelt. Eine Fundstelle im Süden des trockenen Areals (Warraty Rock Shelter) umfasst vier archäologische Niveaus (das älteste datiert zwischen 46 und 49 TA, das zweitälteste zwischen 33 und 40 TA, das drittälteste zwischen 24 und 30 TA) und belegt eine Besiedlung ab etwa 49 TA.

Man geht davon aus, dass die Menschen den Platz nicht dauerhaft besiedelten, sondern phasenweise als Refugium aufsuchten, z.B. bei sehr trockenem Klima, oder als vorübergehenden Lagerplatz. Das erste Niveau enthält auch Reste der Megafauna (z.B. Knochen von *Diprotodon*) und ist die einzige Fundstelle, wo Werkzeuge und Megafaunareste in einem stratigraphischen Kontext zusammen vorkommen. Insgesamt fanden sich 16 Säugerarten und eine Reptilart, und die Knochenansammlung kann nur mit menschlicher Aktivität erklärt werden. Es handelt sich gleichzeitig um die einzige Fundstelle, die eine Koexistenz von Menschen und Megafauna im trockenen Inneren Australiens belegt (insgesamt überlappten sich mindestens 22 Arten später ausgestorbener Megafauna zeitlich mit dem Menschen in Australien und Neuguinea, es gab aber zuvor nur zwei Fundstellen, an denen sich Megafaunareste und kulturelle Hinterlassenschaften des Menschen stratigraphisch im selben Niveau finden; und vor der Entdeckung von Warraty gab es keinen *direkten* Beleg für eine Interaktion zwischen Mensch und Megafauna).

Zwischen den einzelnen Niveaus veränderten sich die Werkzeuge sowie das Steinmaterial, aus dem diese erstellt sind (zuerst Quarz, später Hornstein und Silket). Die beiden unteren Niveaus weisen überwiegend komplette oder retouchierte Abschlüge auf, die beiden oberen Niveaus zusammengesetzte und „backed“ tools (s.u.) (ab 24 – 30 TA). Die ersten zusammengesetzten Werkzeuge (mit Harzresten) finden sich schon früher (38 – 35 TA):

- ältester Nachweis von Ockergebrauch in Australien/Südostasien in Zusammenhang mit Knochen und Artefakten (> 46 – 49 TA) (bisher ältester Nachweis: 42,8 TA)
- Gipspigment (die nächste Fundstelle für Gips lag 12 – 15 km entfernt) (40 – 33 TA), offenbar zur Herstellung von weißem Pigment
- Knochenwerkzeuge (ab 40 – 38 TA) (Knochenspitze aus einer Känguruh-Fibula, die als Nadel oder Ahle gedient haben könnte, um Tierhäute zu verarbeiten) (bisher ältestes Knochenwerkzeug: 29 TA, Tasmanien)
- an Schäfte angeklebte Steinwerkzeuge (ab 38 – 35 TA) (bisher älteste: 9 – 10 TA)*
- “backed tools” (ab 24 – 30 TA) (bisher älteste: 8,5 TA) (Rückenmesser bestehen meistens aus einem großen unifacialen klingenförmigen Abschlag; eine Längskante ist abgestumpft und in unterschiedlichem Umfang retouchiert, die gegenüber liegende Längskante bildet die Messerschneide. Neben Messern mit retouchiertem Rücken gibt es auch Messer mit natürlichem Rücken).

*Die ältesten an Schäfte geklebten Steinwerkzeuge in Australien und Südostasien waren bisher auf 10 – 9 TA datiert.

Die Besiedlung war vermutlich auf direktem Weg von Norden kommend erfolgt und nicht über die Küstenroute. Die Warraty-Menschen nutzten moderne Technologien viel früher als andernorts in Australien und Südostasien nachgewiesen.

Der bisher angenommene Mangel an kultureller Innovation in Australien bis ins frühe Holozän hinein – im Vergleich zu Europa oder Afrika – kann mit diesen Funden daher nicht mehr aufrechterhalten werden (Nat. 539: 280).

AMERIKA

Besiedlung Amerikas

Das konventionelle, inzwischen nicht mehr aktuelle Besiedlungs-Szenario ging von drei Schüben aus, beginnend vor 35000 J über Nordamerika nach Südamerika (strittig, s.u.), 2. Schub verblieb in Nordamerika (Clovis); 3. Schub vor 12000 J (Eskimos) (naA vor 7000 – 5000 J).

Diese Dreiteilung wurde zunächst zwar teilweise durch mtDNA-Studien an heutigen Amerikanern bestätigt; die Situation wurde aber weitaus komplexer, wenn man fossile DNS mit berücksichtigt. Gegen das Drei-Stufen-Modell spricht ein Allel des autosomalen Mikrosatelliten-Locus D9S1120, das sich in allen indigenen nord- und südamerikanischen Populationen (auch NaDene und Aleut-Eskimos) sowie in verwandten Gruppen der westlichen Bering-Region (insgesamt mit einem durchschnittl. Anteil von 31,7 %) findet, aber in keiner anderen Population weltweit, auch nicht in möglichen asiatischen Stammpopulationen. Die einheitliche Verbreitung dieses Allels quer durch Amerika deutet darauf, dass eine bestimmte Gründerpopulation (auf die dieses Allel zurückgeht) einen erheblichen Anteil an *allen* indigenen amerikanischen Populationen hat, was gegen eine strenge Trennung von NaDene, Aleut-Eskimos und Amerind-Leuten spricht (wie sie auf der Basis von Sprachen angenommen wurde) (Biol. Lett. 3, 218; BdW 4/08, 68).

Umfangreiche Studien mit modernen Mitogenomen (mtDNA) bestätigten inzwischen, dass ein Drei-Wellen-Modell für die Besiedlung Amerikas zu kurz greift und die Verhältnisse viel komplexer sind. Zwar stammen die meisten mtDNA-Varianten von der ersten Besiedlungswelle über Beringia, die sich dann über die pazifische Küstenroute nach Süden verbreitete. Daraufhin erfolgte ein Migrationsevent ins Inland Nordamerikas (der auch alle Amerind-Gruppen im nördlichen Nordamerika betraf). Viel später erfolgte eine Migration nach Alaska und von dort aus westwärts nach Sibirien und ostwärts in die polnahen Gebiete Kanadas: Der Haplotyp A2a (typisch für Eskimo-Aleuten und Na-Dene, aber auch die östlichsten sibirischen Gruppen) entstand vor 7000 bis 4000 Jahren in Alaska, gefolgt von einer ersten Besiedlung von Nordkanada und Grönland durch Paläo-Eskimos; dieser Haplotyp trug aber auch zum Genpool der Na-Dene bei. Außerdem kam es zu einem erheblichen Genfluss über Beringia in die Amerind-Population des nördlichen Nordamerikas hinein, der sowohl Na-Dene wie Nicht-Na-Dene-Leute betraf (PNAS 101: 14308).

Die Ausgangspopulation für die Besiedlung Amerikas lebte über Jahrtausende isoliert in Beringia (Beringian-Standstill-Modell), wobei offenbar nur Teilpopulationen später nach Amerika

weiterzogen. So fanden sich in Zentralalaska zwei ca. 11500 Kalenderjahre alte Mitogenome, die heute im nördlichen Nordamerika nicht mehr oder nur noch extrem selten vertreten sind (B2, C1b). Sie gehören demnach zu einer Population Beringias (wenige Jahrtausende nach dem Aufbruch von Beringianern zur Besiedlung Amerikas), die nicht an der weiteren Besiedlung Amerikas teilnahm; die genetische Diversität der Beringianer war also größer als die der späteren indigenen Amerikaner (PNAS 112: 13833). Die Menschen fingen in dieser Region zu jener Zeit (11500 BP) bereits wandernde Lachse in Flüssen (Laichaufstieg), 1400 km von der Küste entfernt. Die Lachsjagd könnte eine wichtige Rolle für die dortige Bevölkerung gespielt haben (PNAS 112: 12344). Noch vor 9000 Jahren lebten „alte Beringianer“ auf der Seward-Halbinsel Alaskas (Zahn eines 1,5 J alten Kindes) – die Lebensverhältnisse waren damals in der Region gut genug, dass sie nicht weiterzogen. Das Kind gehört demnach zu einer Population, die im Rahmen des Beringian-Standstill-Modells in Alaska verblieb und nicht nach Süden weiterzog (nach www.antropus.de).

Genetischen Studien (2012)

Inzwischen (2012) geht man nach umfangreichen genetischen Untersuchungen (52 Gruppen nativer Amerikaner, 17 Gruppen aus Sibirien, ca. 365000 SNPs) weiterhin von drei Besiedlungsschüben aus (aber alle drei über die Bering-Straße kommend!), wobei sich diese drei Gruppen aber später intensiv vermischt. Die ersten Amerikaner entsprechen damit ungefähr der Gruppe, die man bisher als „Amerind-Population“ bezeichnete. DNA dieser ersten Besiedlungswelle findet sich (in unterschiedlichen Anteilen!) heutzutage in **allen** amerikanischen Ureinwohnern – von der Nord- bis zur Südspitze Amerikas. Diese Einwanderungswelle hatte den mit Abstand größten genetischen Einfluss.

Sie drangen vor mindestens 15000 Jahren nach Amerika vor und breiteten sich rasch (wohl entlang der Küste) nach Süden aus; jedenfalls favorisieren genetische Marker die Küstenroute. Nach und nach zweigten von dieser Linie dann einzelne Völker ab; nach diesen Divergenzen erfolgte dann nur noch wenig Genflow zwischen diesen Völkern, vor allem in Südamerika.

Die beiden anderen Gruppen überquerten die Bering-Straße zu einem späteren Zeitpunkt:

(1) die Eskimo-Aleut-sprechenden Völker im Norden (einschl. der Aleuten Alaskas). Auf sie gehen auch die Inuit Grönlands zurück; sie breiteten sich also eher nach Osten als nach Süden aus. Einige Menschen der Eskimo-Aleut-sprechenden Gruppe kehrten genetischen Markern zufolge sogar westwärts nach Asien zurück – aber erst nach der genetischen Vermischung mit der ersten Besiedlungswelle. Die Gene der Eskimo-Aleut-sprechenden Gruppen gehen zu ca. 50 % auf die zweite Auswanderungswelle zurück.

(2) Na-Dene-sprechende Chipewyan aus Kanada haben ca. 10 % ihrer DNA von einer dritten Einwanderungsgruppe aus Asien, die näher mit den Han Chinesen verwandt war. Auch sie gehen aber genetisch zu 50 % und mehr auf die erste Einwanderungswelle zurück.

Das „Drei-Wellen-Modell“ steht auch im Einklang mit Merkmalen der Zahnmorphologie und (kontrovers diskutierten) linguistischen Daten, allerdings bestätigen die genetischen Daten eine massive genetische Vermischung zwischen den drei Einwanderungswellen. (Sci. 337, 144; Nat. 488, 370).

Polymorphiestudien am Y-Chromosom ergaben, daß ein einzelner Mann vor grob geschätzt 22500 J. (Spanne: 58700 – 13700 J.) der gemeinsame Vorfahr von mind. 85 % aller Eingeborenen Südamerikas und fast 50 % aller Eingeborenen Nordamerikas war; daneben gibt es noch einen zweiten häufigen Y-Chromosom-Typ, der auf einen anderen Mann zurückgeht.

Die ältesten direkt datierten menschlichen Knochen in Amerika sind nur 11000 RC-Jahre (ca. 12900 Kalenderjahre) alt und fallen damit in die Clovis-Phase. Menschliche Koprolithen aus Oregon konnten aber auf 12300 RC-Jahre (14000 – 14300 Kalenderjahre) datiert werden. Die dort nachgewiesene mtDNA gehört zu den bekannten Haplogruppen A2 und B2 der nativen Amerikaner (Sci. 320, 786).

Chile war evtl. schon vor > 33000 J. (extrem strittig!), mit Sicherheit vor 14500 J., naA 14700, naA 15000 J besiedelt [Monte Verde, ältester sicher datierter Siedlungsplatz in Südamerika; nach neuen Grabungen und Datierungen sogar 18500, evtl. bis 19000 Jahre alt; (damals lebten dort noch Gomphotherien)] (Prä-Clovis-Kulturen). Die Besiedlung dieser mittleren Breite von Chile, wo es schon während der Eiszeit feuchte Wälder gab, erfolgte somit etwa 1500 Jahre bevor die aus Sibirien (?) stammenden Großwildjäger der Clovis-Kultur diese Gegend erreicht hatten. Etwa 15600 Jahre alt ist ein menschlicher Fußabdruck von Pilauco (Nord-Patagonien, Chile; *Hominipes modernus*) – was auf ca. 3500 Jahre Koexistenz mit der später ausgestorbenen Megafauna deutet.

Vor 13500 J. lebten bereits Menschen in den Urwäldern Brasiliens (ihre Kultur beruhte nicht auf Großwildjagd) (BdW 4/08, 69). Ältere Daten (aus TL-Datierungen) bleiben dagegen umstritten (Pedra Furada, Brasilien; geschätzt: 30000 J). Die Monte-Verde-Leute (14700 J bzw. 12500 RCJ; Chile) bauten Zelte aus einem Gerippe aus Pfosten und aus Tierhäuten und ernährten sich von Mastodonten, wilden Tomaten und Heilkräutern. (Allerdings beruhte die Datierung von 12500 RCJ für Monte Verde zunächst nur auf einer einzigen Datierungsmethode; eine Absicherung durch weitere Methoden erschien wünschenswert). Neue RC-Daten von Pflanzen- und Tierknochenmaterial aus Monte Verde ergaben dann sogar ein Alter bis 18500 (und evtl. 19000) Jahre (Sci. 350: 898).

Zwischen 13000 und 9000 BP stieg die Besiedlungsdichte Südamerikas stark an, stabilisierte sich aber dann vor 9000 Jahren und oszillierte um das damals erreichte Niveau bis vor 5000 Jahren, als ein weiterer Anstieg einsetzte. Die Ergänzung des Jäger-Sammler-Daseins durch Ackerbau und Viehzucht hatte nur einen geringen Einfluss auf die Besiedlungsdichte. Erst mit der weiten Verbreitung dauerhafter Sesshaftigkeit seit ca. 5500 Jahren (zwischen 5500 bis 3500 BP je nach Region) endete das Plateau in der Besiedlungsdichte, und die Bevölkerung nahm wieder stark zu.

Allerdings könnten viele frühe Fundorte aus der initialen Besiedlung Südamerikas inzwischen überflutet sein, da zu jener Zeit der Meeresspiegel etwa 100 m tiefer lag und man davon ausgeht, dass die Besiedlung entlang der Küstenroute von Nord nach Süd erfolgte (wofür auch genetische Befunde der modernen Populationen sprechen). Die meisten erhaltenen frühen Fundstellen liegen aber in Patagonien – was damit erklärbar ist, dass die anderen und zeitlich älteren Fundstellen der Küstenroute heute unter dem Meeresspiegel liegen (Sci. 352: 232).

Im Jahr 2005 wurde von Fußspuren in 40000 J. alter Vulkanasche nahe der zentralmexikanischen Stadt Puebla berichtet; die Datierung erfolgte mit drei verschiedenen Methoden (Bild der Wiss. 9/2005). In neueren Übersichtsarbeiten (vor allem der erschöpfenden Arbeit in Sci. 319, 1497 – anno 2008) aber nicht erwähnt bzw. verworfen (Nat. 485, 30). K. MORENO erwähnt sie 2019 als „though contested“; sie entsprechen in der Größe den ca. 15600 Jahre alten Spuren aus Nordpatagonien (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213572>).

Wenn vor 14600 Kalenderjahren schon die Spitze Südamerikas besiedelt war, dann mussten die Menschen schon von Südalaska aus südwärts gewandert sein bevor sich die Gletscher aus dem Inneren Nordamerikas zurückzogen; dies spricht für eine Besiedlung über die Küstenroute (Nat. 412, 9).

Neben der Vorstellung, die ersten Siedler Amerikas kämen über die Beringbrücke, gibt es noch mehrere alternative Modelle, die jeweils von der Nutzung von Booten ausgehen. So könnten Migranten aus dem südostasiatischen Raum in kleinen Booten der Küstenlinie gefolgt sein; so könnten sich die Menschen auch nach Südamerika relativ rasch (viel schneller als auf dem Landweg) ausgebreitet haben. Schließlich könnten Einwohner Australiens und der südpazifischen Inseln ostwärts bis nach Südamerika gefahren sein; zwar gibt es hierfür kaum Beweise, allerdings bestehen gewisse Ähnlichkeiten in den Schädelformen der Ur-Amerikaner und den Vorfahren der Polynesier und japanischen Ainu. Der Kenewick-Mann (9500 J., Nähe Westküste Nordamerikas gefunden) ist anthropologisch eher den Polynesiern oder Ainu als heutigen Indianern zuzuordnen; genetische Untersuchungen aus dem Jahr 2015 zeigten dann allerdings, dass er eindeutig zu den Indianern Nordamerikas gehört und am nächsten mit den heutigen Confederated Tribes of the Colville Reservation verwandt ist.

Die frühesten Südamerikaner ähneln in ihren Schädelmerkmalen eher rezenten Australiern, Melanesiern und subsaharischen Afrikanern (u.a. enge, lange Neurocrania; Prognathie; relativ niedrige und breite Orbitae und Nasen). Der Vergleich von 81 Schädeln aus der Lagao Santa Region zeigt enge Beziehungen zwischen südamerikanischen Paläoindianern und rezenten Australo-Melanesiern, was für eine separate Besiedlung Amerikas aus der australo-melanesischen Region spricht (PNAS 102, 18309).

mtDNA aus einem alten Schädel eines Botocudo-Indianers (heute fast ausgestorben; geringe Restpopulationen von ca. 600 Personen in Minas Gerais) ließ sich einer polynesischen Haplogruppe zuordnen (in zwei Laboren unabhängig voneinander bestätigt), während 12 andere Botocudo-Individuen dem typischen C1-Haplotyp der Amerid-Populationen zuzuordnen sind (PNAS 110: 6465).

Auch der Schädel der 11500 Jahre alten Luzia aus Brasilien, nur 1,5 m groß, wies Merkmale auf, die an Aborigines, Melanesier und Negritos erinnern und dafür sprach, dass ihre Vorfahren nicht über die Bering-Brücke aus Asien kamen, sondern auf dem Seeweg über dem Südpazifik. Genetische Untersuchungen zeigten allerdings, dass auch sie von den Clovis abstammt.

Das komplette Genom eines 11500 Jahre alten Kindes aus Zentralalaska (Upward Sun River; USR 1), das zu Beringia gehörte, ermöglicht nähere Aussagen zur Besiedlung Amerikas (Sci. 359: 14; Nat. 553: 203). Das Kind gehört zu einer Gruppe, die mit den heutigen eingeborenen Populationen Amerikas verwandt ist (und zwar gleichermaßen mit Nord- und Südamerikanern), die aber nicht deren direkter Vorfahr ist. Die modernen Amerikaner und die Population, zu der dieses Kind gehörte, hatten gemeinsame Vorfahren, die vor ca. 25000 Jahren in Beringia eingewandert waren. Vor etwa 20900 Jahren spalteten sich diese in mindestens zwei separate Gruppen auf: eine, zu der das Kind gehörte, und eine andere, die zu den Vorfahren der heutigen Amerikaner wurde. Dies spricht für eine Isolation in Beringia und das „Beringia Standstill Modell“. Da das Kind mit nord- und südamerikanischen Populationen in gleichem Ausmaß verwandt ist, deutet dies darauf, dass Nord- und Südamerikaner auf die gleiche Ausgangspopulation in Beringia zurückgehen.

Im Kladogramm steht das Kind unterhalb aller heutigen oder historischen (subfossilen) nativen Amerikaner. Weitere Berechnungen auf der Basis des kompletten Genoms ergaben, dass die gemeinsame Ursprungspopulation sowohl der nativen Amerikaner wie derjenigen Beringianer, zu denen das Kind gehörte, sich bereits vor 36000 (37500 – 34500) Jahren von den Ostasiaten getrennt hatte, mit den Ostasiaten aber bis vor 25000 (+- 1100 Jahren) durch Genflow verbunden blieb. Dies geschah offenbar in Nordostasien – es gibt keine Hinweise auf eine Besiedlung von Beringia zu dieser Zeit. Vor spätestens 24000 Jahren setzte eine Isolation derjenigen Population ein, auf die die alten Beringianer und nativen Amerikaner zurückgehen – zeitlich parallel zu einer starken Abnahme des Besiedlungsnachweises in Sibirien, wohl bedingt durch das heraufziehende LGM.

Zwischen 25000 und 20000 BP kam es dann zu einem Genflow von Nordeurasianern in die Ausgangspopulation der nativen Amerikaner. Letztere trennten sich von den alten Beringianern vor ca. 20900 (22000 bis 18100) Jahren (Divergenz zwischen USR 1 und nativen Amerikanern), allerdings gab es auch nach 20900 Jahren noch Genflow zwischen alten Beringianern und nativen Amerikanern. Die Abspaltung der nativen Amerikaner von den alten Beringianern erfolgte entweder in Nordostasien (man nimmt das einfach aus dem Grund an, weil es in Beringia keine menschlichen Spuren gibt, die sicher datiert älter als 14000 – 15000 Jahre sind), während genetische Daten dafür sprechen, dass diese Trennung doch in Ost-Beringia (also Alaska) erfolgte, weil nur auf diese Weise der kontinuierliche Genflow zwischen alten Beringianern und nördlichen/südlichen nativen Amerikanern, der sich in den Genomen nachweisen lässt, erklären lässt, indem man eine geographische Nähe dieser Gruppen (zwischen 20,9 und 11,5 TA) annimmt (bei gleichzeitiger Isolation von sibirischen Populationen ab 24 TA).

Die basalen Linien der Nord- und Südamerikaner (einschl. „südliche“ Linien der Nordamerikaner, z.B. Anzick 1) trennten sich vor 17500 bis 14600 Jahren, und diese Aufspaltung erfolgte wahrscheinlich südlich des nordamerikanischen Eisschildes (nördliche Linie = Athabasken und nördliche Amerindianer; südliche Linie = südliche Amerindianer). Vor weniger als 11500 Jahren kam es zu einem Genflow von sibirischen Populationen (nahe verwandt mit den Koryaks; nicht dagegen Inuit, Paläo-Eskimos und Kets) in die nördlichen Amerikaner (später kam es aber zu einem Genfluss von den nördlichen Amerikanern in die Inuit).

Die Besiedlung des nördlichsten Nordamerikas erfolgte später durch eine Rückwanderung von ursprünglich weiter südlich siedelnden Nordamerikanern, die die im hohen Norden ursprünglich anässige Population der „alten Beringianer“, zu denen das 11500 Jahre alte Kind vom Upward Sun River gehörte, entweder ersetzte oder absorbierte. Die alten Beringianer sind jedenfalls erloschen und die modernen Einwohner der Region gehören zu der Linie der nativen nördlichen Amerikaner; sie sind irgendwann wieder nordwärts gewandert.

Alle nativen Amerikaner lassen sich damit auf eine einheitliche Gründerpopulation und einen einmaligen Gründungs-Event zurückführen, während Abkömmlinge der ursprünglichen Beringianer noch vor 11500 Jahren in Ost-Beringia lebten. Als sich die Nord- und Südamerikaner voneinander trennten, stellten die Eisschilde noch eine erhebliche Barriere dar und trugen vermutlich dazu bei, dass isoliert von den Vorfahren der modernen nativen Amerikaner im hohen Norden noch Nachkommen der alten Beringianer überlebten – allerdings nicht komplett isoliert, wie der Genflow zwischen alten Beringianern und nativen Amerikanern vor < 20900 Jahren beweist (Nat. 553: 203).

Ausbreitung entlang der Küsten?

Unabhängig von der Art und Weise, in der Amerika erreicht wurde, dürften Boote bei der Ausbreitung der Menschen *innerhalb* Amerikas auf jeden Fall eine zentrale Rolle gespielt haben; so finden sich auch manche Clovis-Fundstellen beiderseits von Flüssen, und Menschenknochen auf den Channel Islands vor Kalifornien (nur etwas jünger als die ältesten Clovis-Werkzeuge) belegen, dass die frühen Amerikaner auch das Meer befuhren. Mittels Booten konnte entlang der Küsten relativ schnell auch Südamerika erreicht werden. Da erst vor 15700 Jahren die Durchquerung von Alaska und Kanada möglich war, Monte Verde (Chile) aber schon vor 14700 J. (bzw. 12500 RCJ) – und nach neuen Daten sogar vor 18500 Jahren - besiedelt war, spricht dies für die Nutzung von Booten, um den gesamten amerikanischen Kontinent in kurzer Zeit zu besiedeln. Wegen des postglazialen Meeresspiegelanstiegs wären aber alte Siedlungsplätze an den Küsten nicht mehr nachweisbar. Die relativ schnelle Besiedlung Südamerikas spricht jedenfalls für die

Bootshypothese (über Land wäre das Vordringen langsamer erfolgt); an der Südküste Ecuadors fanden sich Reste sehr großer Fische, die man nur mit Booten fangen konnte (8800 – 8100 v. Chr.); an der peruanischen Küste lebten um 10000 v. Chr. Fischer, von denen man unverhältnismäßig viele Reste kleiner Fische fand, die auf eine weit entwickelte Netztechnik schließen lassen (Spektr. Wiss. 11/2002 S. 56). 12000 Jahre alt sind Steinwerkzeuge auf der Insel Cedros vor Kalifornien (damals eine Halbinsel), die sich zur Herstellung von Angelrouten und Netzen aus Pflanzenfasern (z.B. Agaven) eigneten. Auch ein Angelhaken (aus einer Schneckenschale geschnitzt) fand sich dort (Sci. 357: 542).

Nach neuesten geologischen Kartierungen gab es nämlich erst vor ca. 12000 J (und nicht schon – wie bisher angenommen – vor 13000 J) einen eisfreien Korridor zwischen der Beringstraße und dem mittl. Nordamerika; erst vor ca. 12000 J. entstand in Alberta ein eisfreier Durchgang – also zu spät für eine transkontinentale Besiedlung von Sibirien her. Wesentlich plausibler ist die Besiedlung Nordamerikas über den breiten, heute bis zu 200 m unter der Wasseroberfläche liegenden Küstenstreifen an der Westküste; schon während des Maximums der Vereisung war er vermutlich begehbar; unter Wasser wurden inzwischen zahlreiche botanische und archäologische Hinweise dafür gefunden, dass dieser Küstenstreifen nicht nur gangbar, sondern wegen des Reichtums an marinen und terrestrischen Nahrungsmitteln geradezu einladend war. Demnach wäre Nordamerika nicht über den Kontinent, sondern über den Küstenstreifen besiedelt worden. Hierzu passen Flutmythen von Ureinwohnern Britisch-Kolumbiens, die man mit dem rapiden Fluktuieren des Meeresspiegels im Spätpleistozän erklärt (wobei sich regionale tektonische Schwankungen mit der postglazialen Hebung des Meeresspiegels überlagerten und teilweise verstärkten). (Naturw. Ru. 12/2004, 695).

Für die Rolle der Küsten (wenn auch nicht zwingend für die Besiedlung über die Küstenroute) bei der Besiedlung Amerikas sprechen Nahrungsreste von Monte Verde (Südchile): obwohl die Siedlung Monte Verde damals 15 km (naA 90 km!) von der nächsten Küste entfernt lag, fanden sich zahlreiche Reste von 9 verschiedenen Algenarten, darunter auch 2 Arten, die nicht essbar sind, sondern nur zu medizinischen Zwecken Verwendung finden können. Auch können einzelne Arten nur zu unterschiedlichen Zeiten gesammelt werden, was – neben der Häufigkeit der Algenreste - für ein systematisches Sammeln der Algen (und nicht zufällige einmalige Mitbringsel von der Küste) spricht. Einige Arten stammen von der 15 km entfernten damals schwer zugänglichen felsigen Küste einer weit ins Inland reichenden Bucht, andere von einer damals 95 km entfernten Sandküste.

Ein Steinwerkzeug wies Reste einer Alge auf und wurde offenbar zur Verarbeitung der Algen genutzt. Die umfassende Nutzung von Algen zur Ernährung und zu medizinischen Zwecken ist ein indirektes Indiz, dass die Menschen, die jetzt im Inland siedelten, umfangreiche Erfahrungen aus dem Leben in Küstenregionen hatten, was auch ein indirektes Indiz für die Küstenroute bei der Eroberung Amerikas darstellen könnte. Datierung der Algen: 14220 – 13980 Kalenderjahre (12310 – 12290 C-14-Jahre). Daneben fanden sich andere Produkte der Küsten: scheibenförmige Kieselsteine, die zu Werkzeugen verarbeitet wurden; Bitumen, um Steinwerkzeuge an Holzschäfte zu kleben; marine Fossilien. Die Algenreste fanden sich u.a. auf dem Grund einer Hütte, die als medizinische Hütte interpretiert wird, und eines Wohnzeltes. Die medizinisch relevanten Algentaxa verbessern den Cholesterinmetabolismus, erleichtern die Kalziumaufnahme in die Knochen, verbessern die Infektabwehr; antibiotische Effekte. Noch heute nutzen die Eingeborenen der Region dieselben medizinisch relevanten marinen und terrestrischen Pflanzen, die man schon in Monte Verde fand. Neben den marinen Pflanzen wurden auch zahlreiche terrestrische Pflanzen genutzt, darunter wilde Kartoffeln. Nichtsdestotrotz müssen die Menschen von Monte Verde erhebliche Kenntnisse über marine Ökosysteme besessen haben (Sci. 320, 784).

Genetische Untersuchungen an südamerikanischen Skeletten aus der Zeit vor dem Kontakt mit Europäern sprechen dafür, dass die ersten Amerikaner vor 16000 Jahren aus Beringia expandierten (Stand 2016). Sie haben sich dann vermutlich rasch entlang der Küsten ausgebreitet und vor 14500 Jahren Chile erreicht. Viele Indizien und Funde sprechen neuerdings für die Küstenroute (nördliches Nordamerika/Britisch Kolumbien: Triquet Insel, 14000 Jahre; Gaadu Din Höhlen, 12700 Jahre; Calvert Insel: 13000 Jahre – darunter 29 Fußabdrücke von mindestens 3 Individuen, die auf 13000 J datiert wurden; mittleres bis südliches Nordamerika: Paisley Höhlen, 14300 Jahre; Channel Islands, 13000 Jahre; Cedros Insel, 12600 Jahre; Südamerika: Huaca Prieta: 15000 Jahre; Monte Verde: mindestens 14500 Jahre) (Sci. 357: 542).

Clovis

Die Clovis-Leute waren Großwildjäger und lebten in großen Teilen der heutigen USA und in Mexiko (vor allem in den USA, aber in geringem Umfang auch in Mexiko und möglicherweise Venezuela). Man vermutet, dass die Clovis-Leute den wandernden Großtierherden (z.B. Mammut) folgten und vor 14000 bis 15000 J. über die damals trockenliegende Beringbrücke in Nordamerika einwanderten; zu dieser Zeit waren die Gletscher gerade so weit zurückgewichen, dass sie einen Landweg durch Kanada freigaben. Sie waren aber nicht nur Großwildjäger; es wurden auch Körbe (zum Transport pflanzlicher Nahrung), Fallen für Kleinwild, knöcherne Ahlen zur Bearbeitung von Textilien und Leder ausgegraben (Alter dieser Funde ca. 12900 J.). Offen ist aber noch, wo die Clovis-Leute herkamen. Wenn sie über die Beringstraße kamen, muss dies sehr schnell erfolgt sein; die älteste Fundstelle der Bering-Völker (Nenana-Kultur) ist nämlich nur 14000 J. alt (Broken Mammoth, Alaska). Vielleicht besteht aber auch kein Zusammenhang zwischen den Nenana und Clovis, und die ersten Menschen erreichten Nordamerika schon vor dem Eiszeitmaximum vor 24000 J? (was genug Zeit lassen würde, Monte Verde zu erreichen). Die neu entdeckte Yana Rinoceras Horn-Fundstelle in Nordsibirien, die mind. 25000 J. alt sein soll (naA 32000 J: Sci. 319, 1497), könnte darauf deuten, dass auch Amerika schon viel früher besiedelt wurde. Kürzlich wurden in Cactus Hill, Virginia, clovis-artige Werkzeuge (die aber besonders dem Solutrean Nordspaniens ähneln) gefunden, die 18000 J. alt sein könnten; die Datierung ist aber noch umstritten (Sci. 301, 450), nach neueren Angaben 15900 – 16000 BP. Prä-Clovis-Fundstellen in Nordamerika: Meadowcraft (19000 J), Cactus Hill (15000 J), Bluefisch Caves/Yukon (16500 J), Kenosha (13500 J), Debra L. Friedkin Site in Texas (13500 – 15500 J). Die Werkzeuge der Prä-Clovis-Menschen unterscheiden sich deutlich von den Clovis-Menschen. Auch bei den Funden der Friedkin Site handelt es sich aber um beidseitig geschärfte Klingen, aber deutlich von Clovis-Klingen verschieden.

Im Jahr 2019 wurde eine ca. 16000 Jahre (Spanne der ältesten Fundschicht: 16560 – 15280 Kalenderjahre) alte Fundstelle aus West-Idaho (Cooper's Ferry) beschrieben, ca. 500 km von der Küste entfernt, verbunden mit Werkzeugen der WST (Western Stemmed Technology) und gewissen Ähnlichkeiten mit 16 bis 13 TA alten Werkzeugsätzen aus Japan. **Ältester sicher datierter Fundplatz in Nordamerika** (Gault in Texas ist auch 16 TA alt, die Datierung beruht aber auf optischer Lumineszenz statt RC und ist daher weniger präzise), ca. 1000 Jahre bevor vor 14800 Jahren ein eisfreier Korridor durch Kanada passabel wurde und damit ein sehr starkes Indiz, dass die Besiedlung entlang der Pazifischen Küste erfolgte. Die ersten Flüsse, die südlich des Eispanzers mündeten, wurden dann flussaufwärts/landeinwärts gefahren (z.B. Columbia River). Werkzeuge der WST gelten als Hinterlassenschaften der ersten Menschen, die Amerika erreichten, und sie beruhen auf asiatischen Traditionen, auch wenn sie an vielen Fundstellen in Sibirien nicht nachweisbar sind (Sci. 365: 848 + 891).

Ging man bisher davon aus, dass eine Besiedlung Nordamerikas von Asien aus um das LGM herum nicht möglich gewesen sei, ergaben Untersuchungen von Sedimentkernen des nordwestlichen Pazifischen Ozeans im Zeitraum zwischen 18000 und 15000 PB drei länger anhaltende wärmere Perioden (von jeweils 500 bis 1500 Jahren Dauer mit einem Anstieg der ozeanischen Oberflächentemperatur im untersuchten Bereich um 5 Grad), in denen wenigstens in den Sommermonaten die Küstengebiete des Bering-Meeres und der Aleuten eisfrei waren, so dass ein Vordringen der Paläoindianer – wahrscheinlich mit kleinen Kanus – entlang der Küstenlinie möglich gewesen wäre; so könnten sich die bis 18000 (naA 19000) J alten archäologischen Funde in Nordamerika erklären. (In Europa und im Nordatlantik bestand zu dieser Zeit dagegen eine besonders kalte und trockene Periode [Heinrich-Event]). Die Schelfgebiete des Bering-Meeres lagen damals weitgehend trocken (Natw. Ru. 2/07, 92).

Die Ähnlichkeiten der Steinwerkzeuge von 14700 J. alten Prä-Clovis-Menschen in Chile (Monte Verde; neue Datierungen mindestens 15300 Jahre, womöglich bis 18500 Jahre, evtl. sogar 19000 Jahre) mit der 18000 – 23000 J alten Kultur der Solutreans-Menschen in Süd-Frankreich, Spanien und Portugal gab früher Anlass zu Spekulationen, dass diese über den Atlantik nach Amerika gezogen seien und sich dort dann (über die Prä-Clovis in Chile) zu den Clovis-Menschen entwickelt hätten (s.u.). Dafür sprach, dass sich die älteren Werkzeugfunde aus Sibirien (das man ursprünglich als Urheimat der Clovis annahm) und Alaska extrem von den viel grazileren Werkzeugen der Clovis-Menschen (die vor 11500 RCJ ganz Nordamerika mit Ausnahme der nördlichen vereisten Gebiete besiedelten) unterscheiden. Die Technologie der Prä-Clovis-Menschen aus Chile (14700 kalib. J BP) und Clovis-Menschen Nordamerikas (11500 RCJ BP bzw. ca. 13100 – 12800 Kalenderjahren) ist dagegen auch in vielen Details sehr eng verwandt mit den Solutreans. Die Solutreans könnten auf dem Höhepunkt der Eiszeit immer mehr westwärts in Richtung auf die Westküste Europas abgedrängt worden und schließlich ausgewandert sein. In Pennsylvania wurde eine 16000 J alte Kultur entdeckt, die intermediär zwischen den Solutreans und den Clovis stehen könnte.

Daneben wurden auch einige skelettale Merkmale gefunden, die Paläoindianer mit Europäern verbinden. Es gibt allerdings bisher keine Anzeichen für Schiffbau und Tiefseefischerei bei den Solutreans Südwesteuropas (*Hinweis: inzwischen ist die Assoziation mit den Solutreern widerlegt; s.u.*).

Es gibt nur ein einziges (wenn auch schlecht erhaltenes) menschliches Skelett, das eindeutig mit Clovis-Werkzeugen vergesellschaftet ist, der Junge von Anzick in Montana (12600 Kalenderjahre); Bestattung mit ockerbedeckten Werkzeugen. Die Erhaltung ist zu schlecht, als dass man detaillierte craniofaziale Vergleiche anstellen konnte, aber das komplette mitochondriale und nucleäre Genom wurde sequenziert (zugleich das älteste Genom eines Amerikaners, das komplett sequenziert ist).

Seine mt-DNS findet sich heute selten (1,4 %) bei eingeborenen Amerikanern, allerdings häufiger bei den ältesten Bewohnern Amerikas und heute eigentlich nur noch entlang der Pazifikküste Nord- und Südamerikas. Der mt-Haplotyp war wohl früher weiter verbreitet, auch im Inland.

Der Genotyp seines Y-Chromosoms findet sich dagegen auch heute noch häufig bei eingeborenen Amerikanern. Das nucleäre Genom insgesamt gesehen zeigt, dass der Junge näher verwandt ist mit eingeborenen amerikanischen Völkern als allen anderen Völkern, und relativ näher zu modernen sibirischen als zu anderen eurasiatischen Populationen steht. Die Solutreer-Hypothese ist damit definitiv zurückzuweisen.

Die genetischen Studien bestätigen weiterhin das Drei-Wellen-Modell der Besiedlung Amerikas mit drei unabhängigen Einwanderungen aus Sibirien. Es gibt keine Hinweise auf Einwanderungen aus Eurasien. Insgesamt zeigt sich folgender Zeitablauf: Nordwest-Beringia wurde vor 32000 Jahren von Sibirien aus besiedelt; irgendwann zwischen 26000 und 18000 BP wanderten Menschen nach Ostberingia und entwickelten dort bestimmte genetische Merkmale, die sich nur bei Ureinwohnern Amerikas finden. Vor 17000 Jahren erlaubte dann der Rückzug der Gletscher an der Pazifischen Küstenlinie eine Wanderung entlang der Küste nach Süden. Die mt-Linie des Anzick-Jungen findet sich vor allem entlang der Pazifikküste. Einige mt-Studien deuten auf eine zweite Migrationswelle durch den eisfreien Korridor im Inneren Nordamerikas, der sich vor 13500 Jahren öffnete.

Danach wanderte eine zweite Gruppe von Sibirien nach Nordamerika; auf sie gehen die modernen Chipewyans und möglicherweise einige andere nordamerikanische Gruppen zurück. Eine dritte Welle aus Sibirien brachte die Vorfahren der Neo-Eskimos nach Nordamerika, die sich dann vor 800 bis 1000 Jahren weiter nach Osten ausbreiteten.

Anzick-1 gehörte zu einer Meta-Bevölkerung, die zu den Vorfahren vieler moderner eingeborener Amerikaner zählte; nahe verwandt mit allen modernen indigenen Amerikanern. Aus dieser Bevölkerung gingen die Bewohner Nord-, Mittel- und Südamerikas hervor, allerdings erwies sich Anzick-1 als etwas näher verwandt mit Mittel- und Südamerikanern. Die geringfügig größere Distanz zu den modernen indigenen Nordamerikanern dürfte darauf beruhen, dass sich die nordamerikanische Population später noch mit weiteren Einwanderern aus Sibirien mischte.

Die modernen indigenen Völker sind damit direkte Nachkommen jener Menschen, die die Clovis-Werkzeuge herstellten. Die Clovis-Menschen sind also nicht ausgestorben. Es trifft auch nicht zu, wie kraniale Daten andeuteten, dass die amerikanische Urbevölkerung aus Clovis-Zeiten später von jüngeren Einwanderern assimiliert wurde. Anzick 1 ist der bisher einzige menschliche Fund aus Cloviszeiten, und seine zeitliche Stellung zur Clovis-Kultur konnte mit aufwendigen Datierungen sichergestellt werden (PNAS 115: 7000).

Amerika wurde somit mehrere tausend Jahre vor den Clovis besiedelt, und die modernen Ureinwohner sind die Nachkommen dieser ersten Menschen, die erfolgreich Amerika in zwei Schüben besiedelt hatten (in Nordamerika genetisch etwas „verdünnt“ durch spätere Einwanderer aus Sibirien).

Schon vor Anzick-1 hatten sich aber verschiedene Populationen amerikanischer Ureinwohner abgespalten. Anzick-1 zeigt außerdem Genflow vom sibirischen Mal'ta-Menschen (24000 Jahre alt); dieser Genflow muss erfolgt sein, bevor sich die amerikanischen Ureinwohner in die nord- und südamerikanischen Populationen aufspalteten. (Nat. 506: 162 + 225; Sci. 343: 716).

Baja-Indianer, Paläoamerikaner, Prä-Clovis-Menschen

Nach neuesten Studien an spätholozänen Schädeln aus Baja California (Südspitze Kaliforniens) sollen dort Vertreter einer ersten Einwanderungswelle („Paläoamerikaner“) noch lange isoliert überlebt haben, möglicherweise, weil sie durch die Wüstenbildung (Sonora-Wüste) im mittl. Holozän (in der Mitte der Halbinsel) von den modernen Amerind-Leuten isoliert wurden und kein Genflow stattfand; jedenfalls deuteten cephalometrische Messungen darauf. Bei Baja California handelte es sich offenbar bis in historische Zeit um ein Refugium, in dem die Nachkommen der

Paläoamerikaner räumlich, genetisch und vielleicht auch kulturell von den Amerind-Leuten des Festlandes isoliert blieben (Nat. 425, 23 + 62).

Die Baja-Indianer und frühen Paläoamerikaner haben ähnlich lange und schmale Hirnschädel und relativ kurze, schmale Gesichtsschädel (hyperdolichocephal) und weisen auf eine gemeinsame Herkunft mit den Einwohnern Südasiens und des südlichen Pazifikrandes hin. Die o.g. Baja-Leute lebten als Pericu-Stamm bis ins späte 18. Jahrhundert isoliert an der Südspitze von Baja California; sie ernährten sich von dem, was das Meer ihnen bot, und von Kakteen. Die Kultur war bereits 1768 erloschen, ein Teil ihres Genoms könnte vielleicht in lokalen Mischlingskulturen persistieren.

Die Hypothese der Abstammung der Baja-Leute aus Südasien/Südpazifik (aufgrund der Schädelmorphologie) wurde aber infrage gestellt, als DNS-Studien auf eine nordasiatische Abstammung (wie bei den modernen Amerindianern) deuteten (eine einzige DNS-Probe mit Maori-entsprechender DNS konnte nicht repliziert werden und war wahrscheinlich eine Kontaminante von Maori-Proben aus demselben Labor). Man vermutet jetzt, dass die Baja-Indianer deshalb längliche Schädel bekamen, weil sie ihre Zähne als Werkzeuge für die Arbeit mit Fischernetzen und -leinen benutzten. Gleichzeitig stellen diese Erkenntnisse die Werthaltigkeit der Schädelmorphologie zur Analyse von Verwandtschaftsbeziehungen infrage. **Eine südasiatische Herkunft der Baja-Indianer muss jedenfalls als widerlegt betrachtet werden** (Nat. 433, 454).

Im Jahr 2014 wurde von einem 11750 bis 12910 Kalender-Jahre alten Skelett mit paläoamerikanischen kraniofazialen Merkmalen von der Yucatan-Halbinsel (Hoyo Negro) berichtet (Begleitfauna: *Smilodon fatalis*, *Cuvieronius*, *Nothrotheriops*, Megalonychidae, *Tremarctos*; in Nordamerika waren Säbelkatzen, Gomphotherien und Riesenfaultiere vor 13000 Jahren bereits weitgehend erloschen).

Es gehört zur mtDNA-Haplogruppe D1 und geht damit auf Einwanderer über Beringia zurück. Die morphologischen Unterschiede zwischen Paläoamerikanern (längere, höhere Crania; kleinere, kürzere, stärker vorspringende Gesichter; Merkmale, wie sie sich bei modernen Menschen in Afrika, Australien und Südpazifikraum finden) und anderen eingeborenen Amerikanern (breitere, rundere Schädel) beruhen also *nicht* auf separater Abstammung (also nicht *auf* einer eigenen Einwanderungslinie), sondern entstanden offenbar durch in-situ-Evolution. Die D1-Linie war in Beringia entstanden, nachdem sich die Menschen von anderen asiatischen Populationen getrennt hatten, und ist eine der Gründerlinien Amerikas. D1 kommt heute in 10,5 % der nativen Amerikaner vor, darunter 29 % bei jenen aus Chile und Argentinien. Menschen mit paläoamerikanischer Morphologie stellen somit eine frühe Ausbreitungswelle aus Beringia dar (die bis weit nach Südamerika reichte). Paläoamerikaner und andere native Amerikaner gehen auf dieselbe Ausgangspopulation in Beringia zurück. Die kraniofazialen Unterschiede der Paläoamerikaner entwickelten sich demnach erst nach der Divergenz der Beringia-Menschen von ihren sibirischen Vorfahren – vielleicht während des jahrtausendelangen Stillstands in Beringia.

Nebenbefund: Schwerer Kariesbefall bei geringer Zahnabnutzung bei dem ca. 15 bis 16 Jahre alten Mädchen von 149 +- 4 cm Körpergröße. (Sci. 344, 750).

Im Jahr 2019 wurde von 15000 Jahre alten Fallgruben für Mammuts nördlich von Mexiko-Stadt berichtet, um die Jagd auf Mammuts erleichtern; 1,7 m tief und 23 m im Durchmesser groß. Neben Resten von 14 Mammuts fanden sich auch Reste eines Pferdes und eines Kamels (Presseartikel).

Weitere Erkenntnisse lieferte im Jahr 2005 die mtDNA- und Y-DNS-Sequenzierung aus den Zähnen eines ca. 10300 Jahre alten Höhlenmenschen von der Nordspitze der Prince of Wales Insel (vor Südalaska), die Übereinstimmungen mit zahlreichen über ganz Amerika verteilten Stämmen zeigte, die heute in Illinois, Kalifornien, Mexiko, Ekuador und Chile leben. Der Höhlenmann gehörte zur Linie „D“, einer der fünf Gründerlinien, die sich vor mehr als 10000 J in Amerika etablierten. Linie D soll in Asien entstanden sein, mit engen Beziehungen zu den Han von Qingdao in Ostchina (Nat. 436, 163).

Eine weitere Bestätigung des Konzeptes der „Prä-Clovis-Leute“ lieferten neue Datierungen von Clovis-Fundstellen (Sci. 315, 1067 + 1122). Demnach dauerte die Clovis-Kultur nur ca. 200 Jahre und ist mit ca. 13000 Kalenderjahren auch etwas jünger als bisher angenommen. Ging man bisher davon aus, dass der Höhepunkt der Technologie vor 11500 – 10900 RC-Jahren (kalibriert: 13300 – 12800 Jahren) lag, führte die Neubewertung von Daten (unter Weglassen von 11 Fundplätzen mit „problematischen“ RC-Daten) zu dem Ergebnis, dass die verbliebenen Fundstellen allesamt zwischen **11050 und 10800 RC-Jahren** datieren (d.h. etwas jünger, aber vor allem kürzer als bisher angenommen; kalibriert **je nach Methode 13250 – 12800 oder 13125 bis 12925 Kalenderjahre**). Die neue Methode (Accelerator Mass Spectrometry) ermöglicht Altersbestimmungen mit der Genauigkeit von +- 30 RC-Jahren.

Die Befunde sprechen dafür, dass (a) die Clovis-Menschen nicht die ersten Menschen in Amerika waren, da es zeitgleiche (und ältere) Non-Clovis-Fundplätze in Nord- und Südamerika gibt, (b) dass es sich bei den Clovis-Menschen möglicherweise gar nicht um die Ausbreitung einer bestimmten Population handeln könnte, sondern um die Ausbreitung einer Technologie, die von unterschiedlichen Kulturen Nordamerikas aufgegriffen wurde. Allerdings sind die Daten noch provisorisch, da sie noch nicht alle Clovis-Fundplätze einbeziehen (vor allem die Fundplätze im Osten der USA sind unterrepräsentiert).

Grundsätzlich lassen die neuen, relativ jungen Clovis-Daten eine Besiedlung Nordamerikas durch einen eisfreien Korridor (der ab 11500 RC-Jahren problemlos zu durchqueren war) zu; die neuen Daten erfordern daher nicht zwingend eine Ausbreitung entlang der Küsten. Die Werkzeuge von Broken Mammoth, Alaska (Nenana-Industrie, 11770 +- 210 RC-Jahre) sind mindestens 300 Jahre älter als die ältesten neu datierten Clovis-Werkzeuge; sie zeigen große Ähnlichkeit mit den späteren Clovis-Werkzeugen. Es könnte also sein, dass Nenana-Leute durch den eisfreien Korridor nach Süden wanderten und sich dann südlich der Gletscher ausbreiteten, wobei sie ihre Technologie zur Clovis-Technologie weiterentwickelten. Die extrem rasche Ausbreitung der Clovis-Kultur spricht aber gegen einen solchen Prozess. Außerdem dürfte es 600 bis 1000 Jahre gedauert haben, bis die Paläoamerikaner auf dem Landweg die Nordspitze Südamerikas erreicht haben dürften; zwischen den ältesten möglichen Clovis-Daten und den frühesten gesicherten Daten für das südliche Südamerika liegen aber höchstens 200 – 350 Jahre. Alle diese Indizien sprechen dafür, dass es Prä-Clovis-Leute in Amerika gab, u.a. auch Steinwerkzeuge und geschlachtete Mammuts vor 12500 RCJ in Wisconsin, geschlachtete Mammute um 13500 RCJ an einer anderen Stelle in Wisconsin; in Südamerika weist Monte Verde (12500 RCJ) auf Prä-Clovis-Menschen (neuerdings sogar 18500 Kalenderjahre, evtl. sogar 19000 Kalenderjahre).

Fazit: Die Clovis-Menschen waren nicht die ersten Menschen in Amerika, und möglicherweise repräsentiert Clovis nicht einmal eine konkrete Population, sondern eine Werkzeugtechnologie, die sich rasch über präexistente Kulturen und Populationen ausbreitete (und von einigen, aber nicht allen Kulturen übernommen wurde, wie gleichzeitige Non-Clovis-Daten belegen) (Sci. 315, 1122). Eine andere Auswertung desselben Datensatzes ließ allerdings einen (wenn auch sehr „schnellen“) zeitlichen Gradienten – von Norden aus kommend – bei der Ausbreitung der Clovis-

Kultur erkennen, was als Indiz für eine rasche, von Norden vordringende Besiedlungswelle interpretiert wurde (PNAS 104, 15625).

Zugunsten von Prä-Clovis-Kulturen spricht auch der Befund, dass eine Zuwanderung aus Asien offenbar viel früher möglich war als bisher angenommen (s.o.: Bohrkerne aus Meeresböden südlich der Aleuten zeigten, dass es in diesem Gebiet zwischen 18000 und 15000 BP drei deutlich wärmere Perioden von jeweils 500 – 1500 Jahren Dauer gab, in denen diese Region im Sommer eisfrei war, so dass Zuwanderer sowohl auf dem Seeweg als zu Lande über die Aleuten nach Amerika gelangt sein könnten) (Natw. Ru. 9/07, 490).

Das offenbar plötzliche Verschwinden der Clovis-Kultur korreliert mit dem Einsetzen der jüngeren Dryas. Neben den Auswirkungen der Klimaverschlechterung als solcher wurde dabei in neuester Zeit auch ein Impakt in den Eisschild der Nordhemisphäre diskutiert (s.o., **Impakthypothese**; Nat. 447, 256; Sci. 362, 738).

Die strittige Frage einer Prä-Clovis-Besiedlung Amerikas wurde im Jahr 2011 dann endgültig geklärt, als reiche Steinwerkzeugfunde von einer verlässlich auf ab 15500 Jahre datierten Fundstelle aus Texas (Buttermilk Creek) berichtet wurden. Der älteste der werkzeugführenden Horizonte datiert mehr als 2000 Jahre vor den ersten Clovis-Fundstellen; die Fundstelle umfasst insgesamt den Zeitraum von 15500 bis 13200 Jahren (Clovis: 13100 – 12800 Jahre).

Die Prä-Clovis-Leute nutzten die Werkzeuge, um z.B. Knochen, Holz und Elfenbein zu bearbeiten. Allerdings zeigen die Klingen gewisse Ähnlichkeiten mit den späteren Clovis-Klingen und können als deren Vorläufer betrachtet werden, auch was die Herstellungstechnik betrifft.

Die Funde lösen das Problem, dass niemals Clovis-Spitzen in NE-Asien (der vermeintlichen Ausgangspopulation der Clovis) gefunden wurden; in Alaska finden sich zwar selten ähnliche Spitzen, aber von anderer Technologie und jünger als die Clovis-Kultur. Der Clovis-Werkzeugsatz wurde also nicht „mitgebracht“, sondern in Nordamerika selbst entwickelt.

Weitere Prä-Clovis-Fundstellen: Gault/Texas; Schaefer und Hebior/Wisconsin (14,8 – 14,2 TA, zusammen mit Mammutresten); Meadowkraft/Pennsylvania (15,2 – 13,4 TA), Paisley Cave/Oregon (14,1 TA); Page-Ladson/Florida (14,5 TA). Möglicherweise noch einige TA älter sind die Fundstellen Cactus Hill/Virginia und Miles Point/Maryland – mit gleicher Technologie wie die anderen vorgenannten Prä-Clovis-Fundstellen. Angesichts der frühen Besiedlung Nordamerikas blieb dann auch genügend Zeit, Südamerika (Monte Verde in Chile: 14,6 – 14,1 TA; nach neuen Angaben sicher auf 14800 J datiert: Sci. 344, 567; neuere Grabungen deuten auf eine Besiedlung schon vor 18500, evtl. 19000 Jahren: Sci. 350: 898) zu erreichen, den Clovis-Werkzeugsatz zu entwickeln und eine zahlenmäßig ausreichende Bevölkerungsdichte zu schaffen, um die Clovis-Kultur rasch und weit verbreiten zu können.

Das südliche Südamerika war somit vor 14800 Jahren (und wahrscheinlich sogar viel früher!) erreicht, die Ostküste Nordamerikas (Page-Ladson/Aucilla River/Florida) vor 14500 Jahren (Sci. 331, 1512 + 1599; Sci. 344, 567).

In den peruanischen Anden war eine Stelle in 4500 m über NN bereits vor 12000 bis 12500 Jahren besiedelt (höchste pleistozäne Fundstelle weltweit*, ca. 2000 Jahre nach Monte Verde). Hier fanden sich menschliche Schädelreste neben Knochen von Vicunas, Guanacos und Tarukas

(Andenhirsche) als Nahrungsreste (Lokalität: Cuncaicha). Eine weitere Fundstelle in unmittelbarer Nähe (7 km; Pucuncho) liegt 4355 m hoch (heutige Durchschnittstemperatur: +3 Grad).

[* in Äthiopien findet sich menschliche Besiedlung unter einem Felsüberhang in 3470 m Höhe (Fincha Habera) im damals vereisten Bale-Gebirge bereits in der Zeitspanne zwischen 47 und 31 TA; die Stelle wurde mehrmals bewohnt, um die Ressourcen der vereisten Gebirgslandschaft zu nutzen und einen endemischen Hasen zu jagen. An fünf Stellen (in < 10 km Entfernung) wurde in 4200 m Höhe Obsidian gewonnen. Vermutlich bot die feuchte und ökologisch stabilere Gebirgswelt Refugien für Tiere, Pflanzen und Menschen in Zeiten, in denen in den Ebenen Trockenheit herrschte)] (Sci. 365: 583).

An beiden Stellen wurden lokal vorkommender Obsidian, Andesit und Jasper gesammelt und verarbeitet. Brennmaterial wurde von Sträuchern gewonnen, stärkereiche Knollen und Wurzeln (deren verkohlte Reste sich fanden) wurden aus tieferen Regionen mitgebracht. Cuncaicha war offenbar ein Basiscamp. Die Altersstruktur der gejagten Beutetiere spricht für eine jahreszeitliche Besiedlung am Ende der Regenzeit.

Da sich Werkzeuge aus demselben Material (Obsidian) 150 km entfernt an der Küste fanden (Alter dort: 13400 – 10200 Jahre), spricht dies dafür, dass die Bergregion gezielt jahreszeitlich aufgesucht wurde, unter anderem, um Obsidian zu gewinnen und zu verarbeiten. Dies ist bemerkenswert u.a. angesichts der geringen Verfügbarkeit von Brennmaterial, einem Sauerstoffgehalt von weniger als 60 % gegenüber NN, und einem doppelt so hohen Kalorienbedarf (im Vergleich zu NN).

Die Pazifische Küste war bereits vor 13500 – 12100 Jahren BP besiedelt, vor 12700 – 11300 Jahren wurden Höhlen in ca. 2600 m Höhe in Zentralperu und in ca. 3300 m Höhe in der Atacama-Wüste Norchiles genutzt. In NW-Argentinien finden sich mehrere Fundstellen zwischen 3400 und 3800 m Höhe um ca. 12000 Jahre (evtl. 12800 Jahre). Höhen über 4000 m in den Anden wurden ab 9000 Jahren in größerem Umfang besiedelt, seit 7100 Jahren auch dauerhaft (d.h. auch im Winter) (Sci. 346: 466).

Auch in Mexiko (Chiquihuite Cave) findet sich eine Fundstelle in 3000 m Höhe, die sogar älter als 14000 Jahre sein könnte (Sci. 344, 567; Sci. 346: 466).

Im Jahr 2011 wurde dann von einem geschlachteten Mastodon berichtet (Manis-Fundstelle, Washington), in dessen Rippe eine Knochenspitze (aus Mastodonknochen hergestellt) steckte, die auf 13800 Kalenderjahre (d.h. 800 Jahre vor der Clovis-Kultur) datiert wurde. Entsprechende Wurfspitzen aus Knochen oder Elfenbein finden sich auch schon früher bei den Bewohnern von Beringia und später bei den Clovis und auch noch danach. Zusammen mit der o.g. Mammut-Fundstelle (*M. primigenius*) aus Wisconsin belegen diese Funde, dass Rüsseltiere zeitlich schon vor der Clovis-Kultur bejagt wurden, wozu Sporenbefunde des Pilzes *Sporormiella* passen, nach denen die Megafauna (jedenfalls regional) schon vor 14800 bis 13700 Jahren zusammenbrach – ein Indiz gegen einen „Clovis-Blitzkrieg“. Die Erfindung und Ausbreitung neuer Jagdwaffen durch die Clovis-Leute dürfte dann den Rückgang der Megafauna aber weiter beschleunigt haben. Die Manis-Lokalität liegt in Küstennähe und spricht damit zumindest nicht gegen die Hypothese der Ausbreitung der Menschen entlang der Küsten – allerdings gibt es auch Prä-Clovis-Fundstellen weiter im Inland, so dass die Frage der Besiedlung Amerikas entlang der Küsten keinesfalls so naheliegend ist (Sci. 334, 351 + 302).

Die Clovis-Technologie verbreitete sich nicht über ganz Nordamerika; in Oregon herrschte vor 11070 bis 11340 C14-Jahren eine andere Werkzeugkultur (Western Stemmed Tradition) –

während sich an der betreffenden Fundstelle keinerlei Hinweise auf Clovis-Werkzeuge fanden. Eine WST-Vorläufer-Kultur war schon zuvor in Ostasien und Sibirien verbreitet; die Grundformen der WST-Kultur könnten Amerika erreicht haben, bevor die Clovis-Technologie entwickelt wurde. Parallel zur Clovis-Kultur stellt die WST-Technologie eine Entwicklung innerhalb der Neuen Welt dar, deren technologische Basis aber bereits in der Alten Welt entstanden ist. WST und Clovis waren zeitlich weitgehend parallel – WST im Westen, Clovis in den Great Plains und im Südosten Nordamerikas (Sci. 337, 223).

Die WST-Technologie stellt eine spezielle Methode her, gestielte Steinspitzen aus einem Kern herauszuarbeiten, die überhaupt nichts mit der Herstellung der Clovis-Spitzen zu tun hat. Vor allem die Kerne und der Abfall sind sehr spezifisch. Die WST-Spitzen wurden auf Speere montiert. Neuere Erkenntnisse zeigen, dass die WST-Technik weit verbreitet war und sich offenbar mit den ersten Siedlern entlang der pazifischen Küstenroute ausbreitete, zeitlich schon deutlich vor der Clovis-Kultur. Die ältesten WST-Spitzen sind wohl mehr als 14000 Jahre alt, die Datierung ist aber noch nicht ganz gesichert. Sie finden sich auch an einer fast 13000 Jahre alten Fundstelle auf einer Insel vor der Küste von Baja California. Im Gesamtkontext passt die WST-Technik gut zu sibirischen Artefakten und einen Formenkreis gestielter Spitzen, der sich von Japan bis Peru findet (Sci. 356: 13).

Inzwischen wird die Clovis-Kultur aber als etwas weniger spezifisch angesehen. So fanden sich an einer 13000 Jahre alten Fundstelle in Uruguay verschiedene Steinspitzen, darunter auch solche, die sehr an den Clovis-Typ erinnern – bis zu 10.000 km entfernt von den klassischen Clovis-Fundstellen. Sowohl die Clovis-Kultur wie die südamerikanischen Kulturen gehen offenbar auf eine gemeinsame Ausgangskultur zurück, die bereits zweischneidige Steinspitzen nutzte. Die Clovis-Leute selbst waren nicht nach Süden gewandert (Sci. 344, 567).

Eine **aktuelle Übersicht zur Besiedlung Amerikas** (Sci. 319, 1497; anno 2008) bestätigt diesen Befund. Die wesentlichsten Ergebnisse:

(1) Die Besiedlung Amerikas geht auf eine einzige Ausgangspopulation in Südsibirien (zwischen Altai und Amur) zurück. Das arktische Sibirien war vor spätestens 32000 J besiedelt (Yana Rhinoceros Horn Site in NW-Beringia); die Wanderung von Beringia nach Amerika erfolgte nach genetischen Studien vor weniger als 22000 Jahren, wahrscheinlich irgendwann nach 16600 J (Gründerpopulation < 5000 Individuen); sicher datierte Fundstellen in Nord- und Südamerika existieren ab 15000 J (Südamerika: ab 14600 J/naA inzwischen sicher auf 14800 J datiert: Monte Verde). Eine so frühe Kolonisation kann dabei nur entlang der kurz zuvor enteisten pazifischen Küstenlinie erfolgt sein, da der Landkorridor noch 1000 Jahre länger durch Eismassen versperrt war. Seit 24000 Jahren war das Eisschild groß genug, um beide Passagen zu blockieren; der Küstenkorridor war dann vor mindestens 15000 Jahren wieder offen, der Landkorridor (östlich der Kanadischen Rocky Mountains) erst vor 14000 bis 13500 Jahren. Die Besiedlung der Santa-Rosa-Insel vor der Küste Kaliforniens vor 13100 bis 13000 Jahren belegt außerdem, dass die ersten Amerikaner Boote nutzten.

(2) Alle genetischen Marker (mtDNA, Y) verweisen darauf, dass **alle** indigenen Amerikaner auf **eine** Ausgangspopulation in Südsibirien zurückgehen (Altai- bis Amurregion). Alle eingeborenen Amerikaner haben außerdem ein spezifisches Allel an einem Mikrosatellitenlocus, das sich abgesehen von den Koryak und Chukchi in West-Beringia sonst nirgendwo in der alten Welt findet; ein weiteres Indiz für eine einheitliche Ausgangspopulation für alle Amerikaner.

Auch fossile DNS früher Amerikaner (skelettal und aus Koproolithen) belegt ihren Ursprung in Asien. Es finden sich weder in fossiler DNS noch in moderner DNS Anzeichen für die Solutrean-Hypothese (also einen europäischen Beitrag). Zwar unterscheiden sich die frühesten Amerikaner (Paläoamerikaner, z.B. Kennewick) in kranio-metrischen Merkmalen deutlich von moderneren indigenen Amerikanern; dies dürfte aber auf Gendrift und natürlicher Selektion beruhen (Der Kennewick-Mann gehört nach genetischen Untersuchungen aus dem Jahr 2015 eindeutig zu den nordamerikanischen Indianern).

Die DNS der Paläoamerikaner gehört zu denselben Haplotypen (und sogar Subhaplotypen) wie moderne indigene Amerikaner. Nicht sicher ist dagegen, ob Amerika nur in einem Schub oder in mehreren Schüben über die Beringstraße besiedelt wurde; dies lässt sich genetisch deshalb nicht unterscheiden, weil die sibirische Ausgangspopulation auf jeden Fall dieselbe wäre, selbst wenn die Besiedlung in mehreren Schüben erfolgt wäre.

(3) Zeitlicher Ablauf: nach molekularen Daten wurde Zentralasien vor ca. 40000 Jahren vom HSS besiedelt. Die ältesten menschlichen Körperfossilien aus Sibirien sind zwar nur 24000 J alt (Mal'ta), Ostasien war aber schon vor 36000 bis 39000 vom HSS besiedelt, und archäologische Hinweise deuten darauf, dass der HSS Sibirien bereits vor 45000 bis 40000 erreicht hatte. NW-Beringia (Yana Rhinoceros Horn Site) war vor 32000 J besiedelt. Die Verbreitung ins arktische Sibirien erfolgte relativ kurz nach der Ankunft des Menschen in Südsibirien in einer Phase relativ warmen Klimas. Nach molekularen Uhren lebte der letzte gemeinsame Vorfahr der amerikanischen und zentralasiatischen Haplotypen vor 25 bis < 20 TA. Die Besiedlung Amerikas südlich des kontinentalen Eisschildes erfolgte nach genetischen Daten aber Tausende von Jahren nach dem Splitting zwischen den asiatischen und amerikanischen Linien.

Es gibt bisher keine sicheren Hinweise, dass sich die Menschen von Yana (NW-Beringia; 32000 J) rasch weiter nach Osten, also auf die Bering-Brücke und weiter nach Alaska und NW-Kanada ausbreiteten. Es gibt zwar fragliche indirekte Indizien in Form möglicherweise bearbeiteter Mammutknochen im Yukon-Territorium (28 TA) und noch älteres Material aus der Umgebung (Old Crow River); da aber keine begleitenden Steinartefakte gefunden wurden, könnten die Modifikationen an den Mammutknochen auch auf natürliche Prozesse zurückgehen. Die ältesten verlässlichen Hinweise auf die Besiedlung Ost-Beringias sind nur 14000 J alt (Swan Point, Alaska).

(4) Die Clovis lebten zwischen 13200/13100 bis 12900/12800 J im späten Alleröd und verschwanden rasch zu Beginn der Jüngeren Dryas. Ihre qualitativ hochwertigen Werkzeuge (aus hochwertigen Materialien wie z.B. Obsidian) waren multifunktional und wurden weit transportiert; zwischen der Fundstelle des Werkzeugs und der Herkunft des Materials liegen oft Hunderte von Kilometern. Clovis-Spitzen werden oft im Zusammenhang mit Mammuts und Mastodonten gefunden; man kennt mindestens 12 entsprechende Schlachtplätze allein aus der kurzen Clovis-Zeit (zum Vergleich: 6 im gesamten europäischen Oberpaläolithikum); Clovisleute bejagten die Rüsseltiere also regelmäßig. In Mittel- und Südamerika finden sich nur wenige Clovis-Fundstellen. Unklar ist, ob die Clovis südlich des kontinentalen Eisschildes aus einer vorhandenen Prä-Clovis-Population hervorgegangen sind, oder ob sie eine zweite Einwanderungswelle aus Beringia darstellen (aus dem gleichen Genpool wie die erste Einwanderungswelle), nachdem der innere Korridor vor 13500 Jahren geöffnet war.

(5) Eine Besiedlung Amerikas vor den Clovis-Menschen („Prä-Clovis“) ist inzwischen unstrittig, so Monte Verde in Chile (14600 J, naA 14800 J, nach neueren Grabungen mindestens 15300 Jahre, sogar 18500, evtl. sogar 19000 Jahre gelten als möglich) sowie mehrere Fundstellen in Nordamerika zwischen 15500 und 14000 Jahren (z.B. zwei Fundstellen in Wisconsin, die die Jagd

auf Rüsseltiere zwischen 14800 und 14200 Jahren nahe des Südrands des kontinentalen Eisschildes belegen). An einer anderen Fundstelle in Wisconsin finden sich sogar 16000 J alte Mammutknochen mit (vermeintlichen) Schnittmarken, allerdings fehlen begleitende (beweisende) Steinwerkzeuge. Weitere Fundstellen datieren auf 14600 Jahre, in Meadowcroft finden sich sogar Steinwerkzeuge in Sedimenten, die 22000 bis 18000 Jahre alt sein könnten. Es gibt noch einige weitere unsichere Daten > 15000 Jahren (Cactus Hill: Steinwerkzeuge, die möglicherweise 20000 bis 18000 J alt sind, Datierung aber unsicher; La Sena und Lovewell: vermeintlich bearbeitete Mammutknochen zwischen 22000 und 19000 Jahren, aber ohne Steinwerkzeuge oder Hinweise auf Schlachtung; die Knochen waren zwar in einer auch für Clovis- und Beringia-Populationen typischen Weise zerschlagen, normalerweise finden sich aber in diesem Zusammenhang dann einige Steinwerkzeuge, was in La Sena und Lovewell nicht der Fall ist). Fazit: eine Besiedlung Nordamerikas vor ca. 20000 Jahren ist bisher nicht sicher beweisbar, die Indizien sind unsicher; um 15000 BP war Amerika aber spätestens besiedelt! Theoretisch wäre eine Besiedlung schon vor 32000 Jahren möglich gewesen, als West-Beringia besiedelt war (Yana-Region), da zu dieser Zeit kein Eispanzer die Passage durch Kanada behindert hätte; es fehlen aber alle sicheren archäologischen Hinweise für eine so frühe Besiedlung. In Einklang mit genetischen Befunden ist dagegen eine Besiedlung Amerikas um ca. 15000 BP unmittelbar nachdem die pazifische Küstenlinie eisfrei war, wobei wohl Boote benutzt wurden.

(6) Die Eskimos der Aleuten stellen eine eigenständige (holozäne) Einwanderung aus NO-Asien dar.

(Sci. 319, 1497; etwas ergänzt).

Alle Einwanderer nach Amerika stammen aus Sibirien und der heutigen Mongolei; die fünf Abstammungslinien, auf die alle nativen Amerikaner zurückgehen, entstanden dort vor 15000 bis 20000 Jahren. Die jenesische Sprachfamilie Zentralsibiriens ist verwandt mit den Sprachen der Na-Dene-Indianer Nordamerikas; aus der gemeinsamen Ursprache entstanden mindestens 150 moderne Indianersprachen.

Genetische Studien sprechen für eine einzige Einwanderungswelle (nach genetischen Daten irgendwann zwischen 23000 und 15000 Jahren), Anthropologen gehen dagegen von zwei bis drei Migrationswellen aus. Die früheste von ihnen müsste per Boot entlang der Pazifikküste erfolgt sein und zunächst Mittel- und Südamerika besiedelt haben (bis Chile: Monte Verde), denn die Bering-Straße wäre zwar damals als Landbrücke zugänglich gewesen, spätestens an der Grenze zwischen Alaska und Kanada wären die Einwanderer aber auf unüberwindbare Gletscher gestoßen. Der Landweg öffnete sich daher erst später. Monte Verde war also auf dem Seeweg erreicht worden (Zelte aus Tierhäuten, Holzwerkzeuge, Steinschleudern, Abdruck eines Backenzahnes in angekautem Seetang; Reste essbarer Pflanzen deuten auf ganzjährige Besiedlung; eindeutig Prä-Clovis). Als Wasserfahrzeuge dienten wohl ausgehöhlte Baumstämme oder Kanus aus Tierhäuten; die Route verlief von Nordostasien immer in Küstennähe entlang der japanischen Inselkette – Kurilen – Kamtschatka – Aleuten – Alaska. Die geschlossenen Kelbwälder, die es mit Ausnahme der Tropen überall entlang des Pazifikkogens gab, boten eine reiche Nahrungsgrundlage für Jäger und Fischer. 13000 J alte Körperfossilien auf den Channel Islands (damals in 15 km Entfernung vor der Küste Kaliforniens) belegen jedenfalls, dass die Paläo-Indianer zu Clovis-Zeiten über Boote verfügten (BdW 6/2011, 60).

Der Landweg über das Landesinnere Nordamerikas wurde erst zu Clovis-Zeiten als eisfreier Korridor passierbar. Die Clovis-Kultur mit ihren charakteristischen „Clovis points“ (lorbeerblattförmige Spitzen; Einkerbung an der Basis, um sie in Speerstücke einzupassen) – an 3000 Fundstellen nachgewiesen – entwickelte sich offenbar in Nordamerika aus Vorgängerkulturen; schon an der 15500 Jahre alten Fundstelle Buttermilk Creek finden sich gewisse Parallelen der Abschlagtechnologie (BdW 6/2011, 60).

Große genetische Diversität

Die Analyse der mtDNA von fünf Individuen, die älter als 8000 Jahre sind, darunter ein 14000 Jahre alter Mensch aus der Paisley Höhle in Oregon, zeigte fünf verschiedene mt-Haplotypen. Die hohe genetische Diversität wird damit erklärt, dass die Beringia-Region bereits viele tausend Jahre lang besiedelt war, bevor die Menschen begannen, sich von dort aus nach Amerika auszubreiten. Die Beringia-Menschen wurden nach genetischen und archäologischen Daten vor ca. 30000 Jahren von den Festland-Asiaten isoliert, blieben aber in Beringia für ca. 15000 Jahre. Erst dann wanderten sie nach Osten und Süden und entwickelten sich zu den Paläoindianern und den nativen Amerikanern. Schon vor 5000 Jahren war die moderne geographische Verteilung der Völker Amerikas etabliert, d.h. es kam zu keinen größeren Völkerwanderungen.

Dies wird mit der Nord-Süd-Ausdehnung Amerikas erklärt: es ist einfacher, Technologie und domestizierte Tiere in Ost-West-Richtung als in Nord-Süd-Richtung zu transportieren, weil sich bei Wanderungen in Nord-Süd-Richtung Umwelt und Klima stark verändern. So erleichterte zum Beispiel auch die Ost-West-Orientierung Eurasiens die Ausbreitung von Technologien in Eurasien; so konnte Eurasien technologische Dominanz erlangen.

Bei der Untersuchung der genetischen Diversität von 39 eurasischen und 29 nativen amerikanischen Völkern stellte sich heraus, dass die amerikanischen Völker mehr genetische Diversität aufwiesen: geringere Völkerbewegungen führen zu einer gewissen genetischen Isolation und damit erhöhter genetischer Variation. Demzufolge gibt es mehr genetische Variation entlang der Nord-Süd-Achse von Amerika als entlang der Ost-West-Achse Asiens und Europas (Sci. 333, 1692).

Eskimos: Palaeo-Eskimos traten vor 4500 Jahren auf und wurden vor ca. 1000 Jahren durch Neo-Eskimos ersetzt, von denen wahrscheinlich die modernen Eskimos, z.B. Inuit, abstammen. MtDNA-Untersuchungen an 4000 Jahre alten Haaren eines Palaeo-Eskimos aus Westgrönland belegen aufgrund eines bestimmten genetischen Markers (D2a1), dass diese nicht mit den Indianern oder modernen Eskimos verwandt sind (ihnen allen fehlt dieser Marker, ebenso den Europäern), sondern eine eigenständige Einwanderung aus der Bering-Region darstellen, wo heute noch kleine Völker mit entsprechendem genetischen Marker leben (wie Aleuten-Eskimos und Sibirische Eskimos), der sich sonst nirgendwo findet (Sci. 320, 1146).

Frühe Besiedlung Amerikas, Kenntnisstand 2012 (Nat. 485, 30; Spektr. Wiss. 6/2012, 50):

Das genetische Profil der indigenen Bevölkerung Amerikas ähnelt am ehesten demjenigen der Völker Südsibiriens (zwischen dem Altai-Gebirge im Westen und dem Amur im Osten). Die Einwanderer aus Asien pausierten im Bereich der Bering-Brücke für geschätzt 5000 Jahre oder mehr, was auch zu genetischen Unterschieden zu anderen asiatischen Populationen führte. Sie

waren vermutlich von ihren asiatischen Verwandten abgeschnitten (Isolation), weil das Klima vor 22000 Jahren kälter wurde; die verwandten Populationen Sibiriens wichen daher nach Süden aus. (größte Ausdehnung des Eisschildes in Nordamerika: 22000 – 19000 BP). In Beringia selbst lebten die Menschen aber nicht schlecht: sehr trocken, kaum Schnee, keine Eisdecke; viele Gräser, Seggen und damit große Pflanzenfresser wie Mammuts, große Bodenfaultiere, Steppenbisons, Moschusochsen, Rentiere; Stellersche Seelöwen entlang der Südküste.

Vor 19000 Jahren wurde es langsam wärmer. Als die Gletscher, die ihnen den Weg nach Nordamerika versperrten, allmählich schmolzen, begaben sich die Bering-Leute nach Süden – entweder auf dem Seeweg oder über Land – oder möglicherweise beides. Man schätzt, dass dies vor ca. 16500 Jahre erfolgte.

Ältere Spuren von Menschen in Amerika (> 16500 Jahre) sind unplausibel. Eine reiche Fundstelle von Steinwerkzeugen ist Buttermilk Creek (15500 Jahre), wobei die Arbeitstechniken von Buttermilk Creek als Vorstufe zu den späteren Clovis-Klingen (bis 21 cm lang) betrachtet werden können – als Indiz für eine technologische Kontinuität. Die Clovis haben sich demnach südlich des Eisschildes aus den dort bereits siedelnden Paläoindianern entwickelt und stellen keine eigene Einwanderungswelle aus Asien dar.

(ergänzt): Im Jahr 2019 wurde von ca. 16000 (Spanne: 16500 bis 15300 J für den ältesten Horizont) alten Werkzeugen (Speersitzen usw.) von einer Fundstelle in Idaho (Cooper's Ferry) berichtet, die 13 – 16 TA alten Werkzeugen aus Japan ähneln. Dies ist eine der ältesten, wenn nicht sogar die älteste Fundstelle in Nordamerika und belegt, dass die Besiedlung nicht durch einen eisfreien Korridor auf dem Festland (den es erst ab 13- 12,6 TA gab), sondern entlang der Pazifikküste erfolgt sein muss.

Auch die Hypothese, die ersten Amerikaner kämen als Solutrean-Leute aus Europa, gilt nur noch als Außenseitermeinung. Genetische Untersuchungen schließen eine Abstammung sowohl der heutigen Indianer wie der Paläoindianer von Europäern aus; außerdem wäre es unplausibel, wieso die Solutreer nicht die Höhlenmalerei mit nach Amerika brachten.

Die erste Welle der Einwanderer aus Beringia drang offenbar entlang der Westküste vor, um sich dann nach Osten ins Landesinnere auszubreiten. Die geographische Verteilung der verschiedenen genetischen Gruppen blieb dann über Jahrtausende stabil, wie der Vergleich moderner und alter DNS zeigt. Zugunsten einer Migration entlang der Küsten spricht auch die Besiedlung der Kanalinseln Kaliforniens vor 12200 (naA 11800) Jahren (was die Fähigkeit zum Bau und zur Nutzung von Booten belegt), wie auch die intensive Exploration mariner Nahrungsquellen in Monte Verde/Chile. Daneben wird auch die Möglichkeit diskutiert, dass die Menschen sowohl entlang der Westküste wie im Inland (in einem eisfreien Korridor) nach Süden vordrangen.

Die Küstenroute liegt nahe, weil diese schon vor mindestens 16000 Jahren selbst im Bereich von British Columbia eisfrei war und sich grüne Refugien mit Nadelwald die Küsten entlangzogen; dort fand sich reichlich Nahrung (Fische, Wasservögel, Rentiere u.a.). Auf der Insel Santa Rosa vor Kalifornien (11800 J, s.o.) fanden sich zierliche gestielte Steinspitzen ähnlich Weihnachtsbäumen (vermutlich an Wurf Pfeilen befestigt), die sich deutlich von der gleichzeitig auf dem Festland herrschenden Clovis-Kultur unterscheiden. Solche Steinspitzen kommen sonst nur am nördlichen Pazifikrand vor (Korea, Ostrussland, Japan), wobei die ältesten (südlichsten) Funde auf 15000 Jahre datieren und dann immer jünger werden, je weiter sie sich von Ostasien entfernen (Oregon: 14000 Jahre; kalifornische Kanalinseln, Baja California und Küste Südamerikas: 12000 Jahre). Offenbar markieren diese Werkzeuge eine Route entlang der Küsten, die durch reiches Nahrungsangebot gekennzeichnet war, u.a. Kelpwälder mit ihrer reichen Fauna.

Solche Algenwälder existierten wahrscheinlich sogar entlang der Südküste Beringias, da das Meer dort vor 18000 Jahren nur während der Wintermonate vereist war, Kelp aber mehrere Monate unter Meereis überleben kann.

Daneben entstand vor ca. 15000 Jahren oder früher ein eisfreier Korridor zwischen dem Laurentidischen Eisschild, der sich nach Osten in breiter Front zurückzog, und dem Eisschild der Kordillere im Westen. So öffnete sich östlich der Rocky Mountains eine eisfreie, fast 1900 km lange Passage von Alaska bis in die Südstaaten. Der Nachweis von Dünenbildungen vor ca. 15000 Jahren führte zu der Erkenntnis, dass zu diesem Zeitpunkt (entgegen früherer Annahmen) bereits ein eisfreier Korridor bestand. Allerdings sind die ältesten Belege für Menschen in diesem Korridor nur 12000 Jahre alt. Hunde könnten bei der Passage auf dem Landweg eine wichtige Rolle gespielt haben. Sibirische Jäger hatten schon vor 33000 Jahren Wölfe domestiziert (*Anm.: umstritten!*). Die Hunde könnten nicht nur bei der Jagd geholfen, sondern auch als Packtiere gedient haben (wie den späteren Indianern in den Prärien, bevor die Europäer Pferde einführten). So könnten die Paläoamerikaner den eisfreien Korridor innerhalb weniger Monate passiert haben. Am Ende boten sich ihnen paradiesische Zustände mit grasbewachsenen Ebenen mit Herden von Mammuts, Bisons, Pferden, Sumpfland, Seen, der Ozean – und ohne menschliche Konkurrenten (Spektr. Wiss. 6/2012, 50).

Mangels Fossilfunden > 12000 Jahren aus dem Gebiet des Korridors ist diese Route aber noch eine reine Hypothese, während die Indizien für eine Besiedlung mit kleinen Booten entlang der Westküste sehr plausibel sind. Die älteste Fundstelle an der Küste ist zwar auch nur 14600 Jahre alt, viele Fundstellen dürften aber inzwischen unter dem Meeresspiegel liegen. Die beiden Eisschilder Nordamerikas waren vor 23000 Jahren zusammengewachsen und blockierten die Passage bis vor mindestens 15000 – 14000 Jahren.

Immerhin konnte man sich dieser Frage durch genetische Untersuchungen an fossilen Bisons nähern. Diese waren durch das Eisschild in zwei Populationen getrennt worden (eine nördliche und eine südliche), die sich genetisch im Laufe der Zeit eindeutig unterschieden. Vor etwa 13000 Jahren mischten sich diese Populationen aber wieder – zu jener Zeit muss es also wieder einen eisfreien Korridor gegeben haben. Der Korridor war zwischen 23000 und 13400 BP geschlossen; seit 13400 Jahren breiteten sich Bisons vom Süden aus, ab 13000 Jahren auch vom Norden. Der Korridor muss demnach vor 13000 Jahren auch für Menschen passabel geworden sein – kurz bevor die ersten Clovis-Spitzen erschienen. Die Prä-Clovis-Fundstellen können dagegen nicht durch die Besiedlung über den eisfreien Korridor erklärt werden – sie wurden offenbar von der Pazifikküste aus besiedelt und erreicht (Sci. 352: 1256; PNAS 112: 8057).

Eine andere Studie (u.a. mit Pollenanalysen und aDNA in Seesedimenten von Schmelzwasserseen aus dem Korridor) zeigte allerdings, dass der kanadische Korridor erst vor 12600 Jahren begehbar war. Bis vor 12700 Jahren fanden sich nur wenige Gräser und Seggen, danach verwandelte sich die Landschaft in eine Steppe (Prärie) mit Beifuß, Birke und Weide.

Tierwelt:

Ab 12700: Gräser, Seggen

Bis > 12600 BP keine Säugetiere nachweisbar

12600 BP: Bison, Hase (Präriegras, Steppen-Beifuß, kleine Birkenwälder)

12500 BP: Bison, Hase, Wühlmaus

12400 BP: zusätzlich Mammut, Hirsch, Adler; Pappeln und Weiden jetzt häufig.

12200 BP: auch Elch

Ab 10000 BP ähnelte der Korridor den borealen Nadelwäldern, wie man sie heute kennt.

Das Zeitfenster für eine Passage von Menschen öffnete sich damit vor 12600 Jahren und schloss sich wieder vor 10000 Jahren, denn die Koniferenwälder wären für Menschen undurchdringlich, und vor allem gab es in ihnen kein Jagdwild wie Bisons und Mammuts, das die Menschen benötigten. Damit scheidet der Korridor auch als Besiedlungsrouten für die Clovis-Menschen aus, so dass nicht nur Prä-Clovis, sondern auch Clovis entlang der Küstenroute das Festland besiedeln haben müssten, denn die Clovis lebten schon vor 13400 – 12800 Jahren, wobei allerdings für das Erscheinen der Clovis unterschiedliche Daten angesetzt werden: 13400 Jahre für eine „liberale“ Schätzung und 13000 Jahre für eine „konservative“ Schätzung.

Die Studie mit Bison-DNA war dagegen grenzwertig mit einer Passage der Clovis-Menschen durch den eisfreien Korridor vereinbar gewesen und hatte nur die Prä-Clovis-Menschen von der Möglichkeit der Passage ausgeschlossen, während die Studie aus der Analyse der Seesedimente auch unwahrscheinlich macht, dass die Clovis-Menschen durch den Korridor eingewandert sind. Die Autoren weisen auf die Möglichkeit hin, dass die Passage der nördlichen Bisons nach Süden schon vor > 23000 Jahren erfolgt sein könnte, als der Korridor noch offen war. Erst vor 12600 Jahren hätte sich eine Landschaft ausgebildet, die den Menschen einen Lebensraum bot, in dem sie sich mit Nahrung versorgen konnten, um den etwa 1500 km langen Korridor zu passieren (Nat. 537, 43 + 45).

Fazit:

Die Theorie von der Besiedlung Amerikas durch einen eisfreien Korridor zwischen dem Kordillereischild im Westen und dem viel größeren Laurentidischen Eischild in der Mitte und im Osten Nordamerikas hat sich damit endgültig erledigt. Funde in Nordamerika (Buttermilk Creek, Texas, 15500 Jahre alte Steinwerkzeuge), im nördlichen Südamerika (Werkzeuge von Taima-Taima: 15300 Jahre) und südlichen Südamerika (Monte Verde, mindestens 15300 Jahre, möglicherweise älter) belegen, dass die Besiedlung Amerikas erfolgte, weit bevor ein eisfreier Korridor verfügbar war. Und noch mehrere Jahrhunderte nachdem der 1500 km lange Korridor eisfrei geworden war, war er für den Menschen nicht nutzbar. Erst vor 12600 Jahren hatte sich auf dem felsigen Gletschergrund wieder eine Flora und Fauna etabliert, die Nahrungsquellen für Paläoindianer bot – viel zu spät für die Clovis, die zwischen 13400 und 12800 BP existierten.

Inzwischen gibt es auch zunehmend Funde aus dem Bereich der Pazifikküste, die die Küstenroute belegen, so 13200 Jahre alte Pfeilspitzen am Ufer des Salmon Rivers in Küstennähe, die gleichalten Pfeilspitzen aus Sibirien ähneln (Cooper's Ferry); eine Fischfalle aus reusenartig aufgerichteten Steinen auf dem Haida-Gwaii-Archipel 100 km vor der Küste von British Columbia (13800 Jahre) sowie fossile Fußspuren im Schlick von Calvert Island nahe Vancouver (13200 Jahre) (BdW 2/17: 60).

Europäischer/westasiatischer genetischer Einfluss bei eingeborenen Amerikanern:

Immer wieder fanden sich bei genetischen Untersuchungen, aber auch phänotypischen Merkmalen moderner Ureinwohner Amerikas Hinweise auf europäische Einflüsse (prä-kolonial), und auch „Fossilien“ wie der 9000 Jahre alte Kennewick-Mann (nach aDNA aber eindeutig ein nordamerikanischer Indianer) zeigten einige europäische Merkmale. Dies wurde zeitweise als Bestätigung der Solutreer-Hypothese (die heute aber als obsolet gilt) interpretiert. Das Genom

eines 24000 Kalenderjahre alten Jungen (Mal'ta / Belaya River, schmuckvolle Bestattung mit Feuersteinwerkzeugen, Ocker, Schmuckanhängern, Perlenhalskette) aus Sibirien zeigte nun sowohl Verbindungen zur amerikanischen Urbevölkerung wie auch nach Europa oder Westasien (Y-Chromosom der Y-Haplogruppe R, mt-Haplogruppe U; heute finden sich beide Haplogruppen ausschließlich in Europa und Westasien westlich des Altai); keine genetischen Beziehungen zu den Ostasiaten. So findet sich die Haplogruppe U im Jungpaläolithikum von Oberkassel bei Bonn, Hohle Fels/Achtal, Dolni Vestonice (Südmähren), Kostenki-14 (südlich Moskau).

Insgesamt ergibt sich daraus, dass die Gene der heutigen amerikanischen Urbevölkerung zu 1/3 aus Europa oder Westasien und zu 2/3 aus Ostasien stammen. Und eine andere Studie zeigte, dass Populationen, die zum Genpool der Ureinwohner Amerikas beitrugen, auch Einfluss auf die Bevölkerungen Nordeuropas hatten.

Offenbar splittete sich eine Ausgangspopulation vor mehr als 24000 Jahren in eine Linie auf, die (nach Mischung mit Ostasiaten) nach Amerika einwanderte, während eine andere Population nach Westen wanderte. Der Junge ist mit heutigen Indianern, nicht aber mit Asiaten verwandt. Die Verwandtschaft besteht in gleichem Umfang mit Indianern Nord- und Südamerikas.

Der Mal'ta-Junge entstammt offenbar dieser Ausgangspopulation, bevor sich diese mit Ostasiaten mischte; eine Gruppe dieser Mischpopulation wanderte dann später nach Nordamerika ein. Die europäischen Einflüsse der indigenen Bevölkerung Amerikas gehen damit nicht auf eine Wanderung direkt von Europa nach Amerika zurück, sondern auf eine gemeinsame Ausgangspopulation in Asien, die sich teils nach Nordeuropa verbreitete, teils (nach Mischung mit Ostasiaten) nach Nordamerika. So ist auch das Vorkommen der mt-Haplogruppe X bei heutigen Indianern und westlichen Eurasiaten (und ihr Fehlen bei Ostasiaten) erklärbar. (Sci. 342: 409; Natwiss. Ru. 1/2014: 26).

Spirit Cave Man (10600 Jahre, Nevada) ist die älteste natürlich entstandene Mumie der Welt. Genetische Untersuchungen zeigten, dass er ein Indianer und kein Paläo-Indianer ist und ein früher Vorfahre der heutigen Ureinwohner; er ist auch sehr nahe mit einem 10400 Jahre alten Menschen aus Südost-Brasilien verwandt. Die Ureinwohner Amerikas, die sich ausgehend von der Beringian-Standstill-Population nach Süden verbreiteten, waren alle eng miteinander verwandt, was gegen das Modell einer separaten vorausgehenden Besiedlung mit „Paläo-Indianern“, aber für eine sehr rasche Besiedlung spricht (nach www.antropus.de; Nat. 563: 303).

Südostasiatischer Einfluss auf südamerikanische Populationen (Population Y)?

Bestimmte Ureinwohner im Amazonasgebiet und Zentralbrasilien sind näher mit Südostasiaten (wie Bewohnern von Neu-Guinea, Australien, Andamanen) verwandt als mit den Völkern, die über die Bering-Brücke von Sibirien aus nach Amerika eingewandert waren (und dabei möglicherweise bis zu 8000 Jahre lang dort eingeschlossen waren, bis sie weiter ortswärts wandern konnten) („Population Y“).

Dazu passen auch einige Skelette früher Amerikaner, die einige Affinitäten zu australasiatischen Gruppen zeigen; sie sind meist jünger als 10.000 Jahre und stammen aus Brasilien, wo auch heute noch die Surui, Karitiana und Xavante leben, die nach genetischen Daten die stärksten genetischen Übereinstimmungen mit Australasiaten zeigen (allerdings gelang es noch nicht, aDNA aus diesen alten Skeletten zu gewinnen).

Es soll demnach eine zweite Gründerpopulation (genannt „Population Y“) gegeben haben. Völlig unklar ist, wann und wie diese Population Südamerika erreichte. Es muss sich um eine separate Migration nach Mittel- und Südamerika handeln (getrennt von derjenigen, die z.B. zu den Clovis führte). Allerdings muss die Ankunft dieser Population auch schon viele tausend Jahre zurückliegen, denn die genetische Distanz zu den Andamanesen, Australiern und Neu-Guineanern ist recht groß, und es besteht keine bevorzugte Verwandtschaft mit einer konkreten modernen Gruppe, d.h. die Ausgangspopulation der Population Y scheint in Eurasien nicht mehr vorhanden zu sein. Eine Einwanderung in den letzten paar tausend Jahren ist auch aufgrund populationsgenetischer Daten (Vermischungsdynamik) auszuschließen (Nat. 525: 104).

Ein 10400 Jahre alter Fund von Lagoa Santa (Brasilien) geht nach aDNA-Daten auf Australier oder Südasiaten zurück, die aber keine genetischen Spuren im Genom heutiger Ureinwohner hinterließen; diese Population muss also wieder ausgestorben sein. Diese „Paläoindianer“ scheinen nur eine kleine Population gewesen sein, die keinen Kontakt zu Vorfahren heutiger Ureinwohner hatte. Man spekuliert, dass diese Menschen vor ca. 12000 Jahren mit Schiffen aus dem pazifischen Raum nach Südamerika kamen. Zu den aDNA-Daten aus Lagoa Santa passen anatomische Merkmale der 11000 Jahre alten Luzia, die in der Nähe von Lagoa Santa gefunden wurde und australischen Aborigines ähnelte. Für Luzia konnte dagegen aufgrund von aDNA gezeigt werden, dass sie von den Clovis abstammt und zu jener ersten Migrationswelle nach Süd- und Mittelamerika gehört, die vor ca. 9000 Jahren erloschen ist und von einer zweiten Welle aus Nordamerika ersetzt wurde, die aber wiederum auf die Population zurückgeht, zu der auch die Clovis gehörten. Eine kleinere Migrationswelle erfolgte dann noch vor 4500 Jahren. Aber auch die Studie, die nordamerikanische (Clovis-)Wurzeln für Luzia nachwies, fand mysteriöse Gene, die nach Australasien weisen. Somit gab es in Südamerika drei Besiedlungswellen mit Bezügen zu den Clovis-Indianern bzw. deren Nachfolgern in Nordamerika, und eine rätselhafte mit Bezügen nach Australasien (nach www.antropus.de).

Lagoa Santa (10400 BP) ist allerdings das einzige Fossil, das auf aDNA aus dem australasiatischen Raum weist, neben genetischen Spuren in einigen heutigen Völkern aus dem Amazonas-Gebiet. Daraus ergibt sich die Frage, ob die australasiatische Abstammung auf eine kleine Population sibirischer Einwanderer beschränkt blieb, die während der gesamten Reise durch Beringia und Amerika genetisch von den Nativen Amerikanern getrennt blieb, also den ganzen Kontinent durchquerte, ohne sich zu vermischen? (Sci. 362: 627; vgl. auch 362: 1128).

Im Jahr 2018 wurde eine umfassende Analyse aller archäologischen Daten aus Patagonien erstellt, in der Werkzeug-Technologie und Lebensräume mittels künstlicher Intelligenz miteinander in Zusammenhang gebracht und zwei Technologie-Pakete identifiziert wurden: eines von typischen Jäger-Sammlern, die sich nur an Land aufhielten. Sie hatten Patagonien schon vor 12000 Jahren besiedelt, jagten Tiere und sammelten Beeren und Früchte. Vor 6000 Jahren erschien ein weiterer Menschentyp, der Kanus und Harpunen kannte, Fische fing und Schmuck aus Muschelschalen herstellte. Diese Menschen kamen wahrscheinlich aus dem Südpazifik und breiteten sich auf Wasserwegen auch ins Innere Patagoniens aus. In einigen Regionen dürften die beiden Kulturen sich begegnet sein, wobei sie wahrscheinlich Wissen und Technologien austauschten (nach www.antropus.de).

| |
|---|
| Zusammenfassender Kenntnisstand 2015 (Sci. 349: 841) |
|---|

Umfassende Untersuchungen sowohl moderner (Amerika, Sibirien, Ozeanien) sowie archaischer Genome zeichnen inzwischen ein recht klares Bild der Besiedlung Amerikas:

1. Die indigenen Amerikaner (Athabasken und Amerindianer) trennten sich vor ca. 20000 Jahren, auf keinen Fall aber vor mehr als 23000 Jahren, von ihren sibirischen Vorfahren. Die Isolationsphase in Beringia kann daher kaum länger als 8000 Jahren gedauert haben.
2. Die Athabasken (nördlicher Zweig der Amerikaner) und nördlichen nordamerikanischen Amerindianer trennten sich von den südlich-nordamerikanischen, mittel- und südamerikanischen Populationen (südlicher Zweig) vor ca. 13000 Jahren. (Zu dem letztgenannten Zweig gehört auch das 12600 Jahre alte Clovis-Kind Anzick 1). Diese grundlegende Aufspaltung in zwei amerikanische Linien fand innerhalb Amerikas statt und nicht schon vor der Einwanderung in Amerika. (Neuere Datierungen sprechen aber für eine Trennung der beiden Linien schon vor 17500 bis 14600 Jahren, was auch besser zur Besiedlung von Monte Verde vor > 14500 Jahren passt) (Sci. 360: 394).
3. Des Weiteren besteht in manchen Regionen Amerikas genetische Kontinuität zwischen alten und modernen indigenen Populationen in derselben Region zumindest während der letzten 8500 Jahre (über weiter zurückliegende Zeiträume liegen noch keine Daten vor).
4. Daneben lässt sich ein Genflow zwischen einigen eingeborenen Amerikanern sowohl aus Nord- wie Südamerika einerseits und Menschengruppen, die mit Ostasiaten und Australo-Melanesiern verwandt sind, andererseits nachweisen; offenbar gab es eine kleine weitere Einwanderungswelle über Ostasien, auf die auch die Besiedler der Aleuten zurückgehen dürften.

Eingeborene Amerikaner aus historischen Zeiten wie Pencues und Fuego-Patagonier stellen keine Relikte der Paläoamerikaner dar. Dies spricht gegen eine direkte, frühe Migration von Populationen australo-melanesischer Abstammung nach Amerika.

Die Datenlage spricht also für eine einmalige Einwanderungswelle nach Amerika, auf die alle indigenen Amerikaner zurückgehen, in Verbindung mit einem späteren Genflow von Populationen, die mit Ostasiaten oder – indirekt – Australo-Melanesiern verwandt sind. Die zunächst einheitliche Einwandererpopulation spaltete sich dann vor ca. 13000 Jahren in einen nördlichen und einen südlichen Zweig auf.

Inzwischen wird aber eine zweite Einwanderungswelle (aus Australien und Melanesien) als unplausibel abgelehnt. Die genetischen Ähnlichkeiten der Surui und Karitiana im Regenwald Amazoniens mit Ureinwohnern von Neuguinea und Australien werden damit erklärt, dass Stämme, die in menschenleere Gebiete vorgedrungen sind und dort bis heute isoliert blieben, uralte DNA-Sequenzen in Reinkultur erhalten haben könnten, die bei den übrigen Einwanderern Amerikas bis zur Unsichtbarkeit ausgedünnt wurden (BdW 2/17: 64).

Regionale genetische Kontinuität an der nördlichen NW-Küste Nordamerikas

Das Paläogenom des 10300 Jahre (BP) alten „Shuka Kaa“-Menschen in SO-Alaska korreliert mit jüngeren Genomen (6075 bis 1750 BP) und modernen indigenen Genomen dieser Region. Shuka Kaa steht auf einer anderen genetischen Linie als andere Nordamerikaner aus dem späten Pleistozän oder frühen Holozän wie Anzick-1 oder Kennewick. Offenbar gehen die modernen

indigenen Einwohner an der nördlichen NW-Küste Nordamerikas auf eine separate genetische Linie zurück, die sich schon früh im Rahmen der Besiedlung Amerikas entlang der pazifischen Küstenroute abzweigte (PNAS 114: 4093).

Aussterben der ersten Südamerikaner vor 9000 Jahren

Genetische Untersuchungen zeigten inzwischen, dass die ersten Amerikaner, die über die Beringstraße eingewandert waren, auch rasch bis nach Mittel- und Südamerika vorgedrungen sind, dann aber vor 9000 Jahren in Mittel- und Südamerika komplett ausstarben und durch eine andere Population ersetzt wurden (aDNA von 49 Individuen aus Nord-, Mittel- und Südamerika).

Die Menschen, die vor 11000 bis 9000 Jahren in Südamerika lebten, stammen direkt von den 13000 Jahre alten Nordamerikanern ab, die die Clovis-Kultur hinterließen. Ab 9000 BP verschwinden aber die Gene der Clovis-Menschen völlig aus dem Erbgut der Bewohner Mittel- und Südamerikas; weder bei Fossilien < 9000 Jahre noch bei heutigen Ureinwohnern aus Chile, Brasilien oder Belize lassen sich genetische Einflüsse der Clovis nachweisen. Es muss sich damals eine neue Bevölkerung ausgebreitet haben, die nicht mit den Clovis verwandt war; die heutigen Ureinwohner stammen von dieser Population ab, wobei es zu einem vollständigen Bevölkerungsaustausch kam. Unklar ist, ob dabei Infektionskrankheiten eine Rolle spielten, gegen die die erste Besiedlungswelle keine Abwehrkräfte besaß (nach www.antropus.de).

130000 Jahre alte Hinweise auf Menschen in Nordamerika?

Im Jahr 2017 wurde von einer Mastodon-Fundstelle aus dem Jahr 1992 berichtet (Cerutti Mastodon, ein junges erwachsenes Mastodon, nahe San Diego), die verlässlich auf 130700 ± 9700 Jahre datiert wurde (MIS 5e), d.h. zu Beginn einer günstigen, warmen und feuchten interglazialen Klimaphase (Eem). Die Mastodonknochen sind in einer Art und Weise aufgeschlagen, wie Menschen es taten, um an Knochenmark zu gelangen oder die Knochen selbst in scharfe Werkzeuge umzuwandeln; außerdem finden sich Schlagmarken an den Knochen, die zu einem Aufschlag mit einem runden Stein passen, und Knochensplinter, wie sie bei solchen Schlägen typischerweise anfallen und sich in die Knochen zurücksetzen lassen. Begleitend fanden sich fünf unbearbeitete Steine von 10 bis 30 cm Durchmesser (Hammersteine und Ambosse), die Abnutzungsspuren aufweisen, die darauf deuten, dass sie zum Aufschlagen der Knochen verwendet wurden. Es gibt auch Steinfragmente, die sich in die Schlagnarben zurücksetzen lassen. Die Steine selbst sind aber nicht bearbeitet, haben also nicht einmal Merkmale des Oldowan. Es fanden sich auch keinerlei Abschläge, wie man dies selbst von Menschen auf HE-Niveau erwarten würde, und es fanden sich keine Hinweise, dass Tiere geschlachtet wurden.

Experimentell ließen sich die Prozesse, die zu solchen Knochenfrakturen führen, nachstellen. Die Funde lagen auch zu tief im Boden, als dass man die Effekte auf die Bauarbeiten an der Straße zurückführen könnte. Die Funde und ihre Urheber bleiben bis auf Weiteres höchst rätselhaft.

Das Arrangement der Steine, Knochen- und Zahnfragmente kann nicht durch natürliche Prozesse erklärt werden. Es handelte sich um eine Flusslandschaft mit niedriger Fließenergie, die nicht in der Lage gewesen wäre, so große Steine zu transportieren – das Umfeld ist sandig und feinkörnig, wie auch die darüber- und darunterliegenden Flusssedimente. Weder die Knochen noch die Steine können fluviatil transportiert worden sein. Die zerbrochenen Knochen zeigen ein spirales Bruchmuster, wie es beim Zerschlagen mit Hammersteinen auf einem Ambossstein als

Torsionsbruch entsteht. Dies ist ein Indiz, dass die Knochen in frischem Zustand zerbrochen wurden.

Das Zerschlagen der Knochen muss durch Rechtshänder erfolgt sein. Systematische Nutzung von Rüsseltierknochen findet sich auch andernorts in Afrika, Eurasien und Nordamerika.

Die beiden größten Steine (aus lokalem Rohmaterial) waren jeweils von Konzentrationen zerschlagener Mastodonknochen und -molaren umgeben – sie dienten wohl als Amboss und zeigen dazu passende Politurspuren. Die beiden Femurköpfe lagen in einer der beiden Ansammlungen nahe beieinander; beide Femora müssen daher auf demselben Amboss zerschlagen worden sein. Einer der beiden Stoßzähne steckte vertikal im Sediment, wohin er mit Kraftanstrengung intentionell hineingesteckt worden sein muss.

Wolf- und Pferdeknochen in der Umgebung zeigten keine entsprechenden Bearbeitungsspuren. Keiner der pleistozänen Carnivoren wäre in der Lage gewesen, frische Rüsseltierknochen in der Mitte ihres Schaftes zu knacken. Die perfekte, unveränderte Erhaltung fragiler Rippen und Wirbel beweist, dass die Knochen auch nicht durch Zertrampeln (z.B. durch schwere Rüsseltiere) zerbrochen sein können.

Es gibt einige weitere, allesamt aber umstrittene Hinweise auf eine frühe Besiedlung Amerikas (Calico Hills, Kalifornien; 50000 bis 80000 Jahre oder sogar älter; Pedra Furada in Brasilien, 20000 bis 40000 Jahre; Old Crow, Yukon, Kanada); in allen diesen Fällen kann aber nicht ausgeschlossen werden, dass die werkzeugähnliche Form der Steine auf natürliche Weise entstanden ist, und auch die Datierung ist nicht gesichert.

Was die Datierung von Cerutti betrifft, gilt diese dagegen als zuverlässig, zumal auch mit einer völlig anderen Datierungsmethode (optisch stimulierte Lumineszenz) ein Mindestalter von 60 – 70 TA belegt ist; danach war die Sättigungsgrenze dieser Methode erreicht, d.h. das genaue Alter konnte mit dieser Methode nicht bestimmt werden, aber es muss > 60 – 70 TA sein. Die Datierung auf 130.700 +/- 9400 Jahre erfolgte dann mit der Uran-Thorium-Methode.

Rein spekulativ ist, was aus diesen frühen Bewohnern Südkaliforniens geworden ist und ob sie in Beziehung stehen zu der rätselhaften „Population Y“, die entfernte Verwandtschaft mit Bewohnern Australiens, der Andamanen und Neuguineas zeigt und deren Reste sich im Genom mancher südamerikanischen Indianer finden.

(Sci. 356: 361; Nat. 544: 420; Original: Nat. 544: 479; Natwiss. Ru. 7/2017: 358).

EUROPA:

Der weitere Verlauf der Besiedlung Europas (durch HSS) (nach dem Aurignacien):

Inzwischen geht man davon aus, dass Europa bereits vor dem Cro-Magnon vom HSS besiedelt war (Funde von Combe Capelle; „Proto-Cro-Magnon“). Die ältesten Körperfossilien von HSS aus Europa stammen aus Kents Cavern, England (ca. 42 – 44 TA, naA 42,5 - 40,5 TA) sowie aus Grotta del Cavallo, Apulien (ca. 43 – 45 TA).

Der Cro-Magnon als Träger des Aurignacien wanderte vor mehr als 40000 J. (evtl. etwas früher) in SE-Europa ein und breitete sich vor 40000-35000 J. in ganz Europa aus; wahrscheinlich wurde auch Nordspanien schon vor 40000 J erreicht (plötzliches Einsetzen der Aurignacien-Kultur).

Das Proto-Aurignacien erschien vor 42000 BP in Südwest- und Südmittleuropa; Aurignacien lässt sich im oberen Donaugebiet (Geißenklösterle) und Willendorf II aber auch schon vor fast 43000 Jahren nachweisen und ist damit sogar etwas älter als das Proto-Aurignacien.

Der Cro-Magnon wurde dann nach der klassischen Hypothese (*kontra: s.u.*) vor 10000 J durch die nach Europa vordringenden Ackerbauern aus Kleinasien verdrängt, die aus Anatolien stammen und bereits Getreide anbauen konnten. Nur die Basken blieben nach dieser veralteten Hypothese von den Ureuropäern (und dem Schub der Cro-Magnon-Leute) übrig (s.u.).

Genetische Vergleiche zwischen acht 5500 – 3500 Jahre alten Nordspaniern und modernen Basken sprechen allerdings gegen die Hypothese, dass die Basken auf späte Jäger-Sammler-Gruppen zurückgehen; sie stammen offenbar von den ersten Farmern ab, die Spanien vor ca. 7000 Jahren erreichten. Ihre ursprüngliche Sprache könnte ein Relikt von den ersten Farmern Spaniens sein (Nat. 525: 160; PNAS 112: 11917). (Details s.u.) Eine Studie aus 2020 fand dann jedoch einen Anteil von 33,9 % mittelpaläolithischer Jäger-Sammler im Genom der Basken, weitaus mehr als sonst in Spanien (21,1 %) (DAS R, GHATE S).

mtDNA-Studien an einem 10000 J. alten Cro-Magnon aus England (Cheddar) ergaben nur 1 Basenabweichung vom modernen Menschen, so daß der Cro-Magnon in die rezente Variationsbreite einzuordnen ist. Der Cro-Magnon kam aus Südosten nach Europa und war den heutigen Europäern schon sehr ähnlich, aber kräftiger gebaut; Größe und Körperproportionen wie bei jetzigen Afrikanern. Dunkle Haut, größeres Hirnvolumen als moderne Menschen (Cro Magnon 1, 30 TA alt: 1600 ccm). Der Cro-Magnon stammt ursprünglich wohl aus tropischen Gegenden und gehört zu unseren direkten Vorfahren.

Während des Höhepunktes der letzten Eiszeit (der HN war schon erloschen) war für mehrere Jahrtausende das Gebiet nördlich der Alpen nicht besiedelt. In Westeuropa dienten der SE und SW Frankreichs sowie die küstennahen Regionen der Pyrenäen als Rückzugsgebiete für den Cro-Magnon. Die räumliche Trennung (die sich auch in der Evolution der Tierwelt bemerkbar macht, z.B. bei Rentieren und Saiga-Antilopen in SW-Frankreich, die von der übrigen Population abgeschnitten waren und eigene Merkmale entwickelten) zwischen West- und Osteuropa leistete auch einer getrennten kulturellen Entwicklung Vorschub, die seit dem Höhepunkt der Eiszeit vor 18000 J. zu verzeichnen ist.

Nachdem ein 31 km großer Meteoritenkrater in Grönland entdeckt wurde, gibt es die Hypothese, dass der starke Rückgang des Cro-Magnon vor 12000 Jahren mit diesem Ereignis zusammenhängt; eine genaue Datierung des Kraters steht aber noch aus. Der Krater muss irgendwann in den letzten 2,5 MA entstanden sein und auf einen Meteoriten von ca. 1,5 km Durchmesser zurückgehen. Immerhin stellt sich allgemein die Frage, weshalb die allgemeine Klimaverschlechterung zur damaligen Zeit dem Cro-Magnon für sich allein genommen (ohne die akuten Effekte eines Meteoritenimpakts) so zugesetzt haben sollte, nachdem er seit > 40 TA viel kritischere Klimasituationen überstanden hat bzw. in der Lage war, ihnen durch Migration in günstigere Gebiete auszuweichen. (nach www.antropus.de).

Die neolithische Besiedlungswelle:

Nostratisch, die gemeinsame Ursprache der Asiaten und Europäer, kennt keine Worte für Kulturpflanzen. Erst die indoeuropäischen Sprachen, deren Urform vor 10000 J in Anatolien entstand, unterscheiden Kulturpflanzen von wilden Gewächsen.

Die anatolische Bauernzivilisation (Tierhaltung, Getreide) soll sich vor 10.000 Jahren mit einer Geschwindigkeit von ca. 1 km/J ausgebreitet haben, und zwar durch direkte Ausbreitung der Farmer und nicht (nur) durch Akkulturation von Nachbarvölkern. Ein zweites Zentrum agrarischer Kultur soll in Kirgisien gelegen haben, von wo aus sich die Agrikultur in den mittelasiatischen Raum ausbreitete; diese soll aber jünger sein (6000 bis 4500 J).

Nach neueren Erkenntnissen besteht vermutlich keine so enge Assoziation zwischen der Ausbreitung von Sprachen und Getreide wie bisher angenommen. Wahrscheinlich spielen Sprachverschiebungen (lingual shifts) eine größere Rolle in dem Sinne, dass eine Gruppe eine von außen auf sie treffende Sprache adaptiert, ohne genetische Vermischung. So verbreiteten sich z.B. ungarische und türkische Sprachen über Europa erst Jahrtausende nach der Ausbreitung der Landwirtschaft. Und Jäger-Sammler-Kulturen verteidigten offenbar ihre Jagdgründe gegen die fortschreitenden Farmer, wofür der erhebliche Anteil von genetischen Markern aus der Zeit vor der Ankunft der Agrikultur in Europa in heutigen modernen europäischen Genotypen spricht. Dies alles schwächt die klassische „Farming-Language-Hypothese“ (Sci. 294, 988; Details s.u.).

Möglicherweise hat auch die plötzliche Auffüllung des **Schwarzen Meeres** um 150 m im Zeitraum irgendwann zwischen 8350 und 8230 J (neueste Datierung; BdW 4/08, 67) (als der Seespiegel um 15 cm pro Tag stieg und sich die Küstenlinie täglich um 1 km verschob) bei der Ausbreitung der Landwirtschaft nach Europa eine Rolle gespielt, indem die im Bereich des Schwarzen Meeres siedelnde Bevölkerung wegziehen musste. Die ältesten Fossilien von salztoleranten Muschelarten, die aus dem Mittelmeer eingewandert waren, wurden zunächst auf 7550 +/- 100 J. datiert. Bis zu diesem Zeitpunkt war das Schwarze Meer ein viel kleinerer und flacherer Süßwassersee, der in der Eiszeit und noch lange danach vom Mittelmeer getrennt war (aber: neue Datierung des Salzwassereinbruchs s.o.). Bis zu 155000 qkm Land wurden dabei überflutet. Die Ausbreitung des Schwarzen Meeres erfolgte dabei nach Nordwesten; zuvor reichte es nur bis zur Südspitze der Krim; von dort aus verlief die Küstenlinie quer durch das heutige Schwarze Meer bis nach Südbulgarien; das Gebiet zwischen Nordbulgarien und der Südspitze von Krim war Festland. Von der Südspitze der Krim entlang des Kaukasus und der Türkei bis zum Bosphorus entsprach dagegen die Küstenlinie des ehemaligen Süßwassersees bereits etwa dem rezenten Verlauf; nur das Asowsche Meer und sein Mündungsbereich ins Schwarze Meer waren noch Festland (BdW 4/08, 67).

Dies könnte eine Völkerwanderung ausgelöst haben in Richtung Mitteleuropa, Ägypten und Mesopotamien, die Zusammenhänge sind aber noch nicht gesichert. So hatte die Ausbreitung der Landwirtschaft (Ackerbau, Viehzucht) vor 8200 J. Griechenland und den Balkan einschl. Rumänien und Bulgarien erreicht und hielt dann zunächst inne; die Ausbreitung weiter westwärts nach Mitteleuropa östlich des Rheins erfolgte dann etwa zur Zeit der Schwarzmeerflut. Die Atlantikküste wurde erst vor 7000 Jahren erreicht. Der genetische Beitrag der aus der Schwarzmeergegend auswandernden Bauern war (DNS-Untersuchungen an neolithischen Skeletten aus Deutschland, Österreich und Ungarn zufolge) aber gering (BdW 4/08, 67).

Im Jahr 2000 wurden dann in 91 m Tiefe im Schwarzen Meer ca. 20 km vor der türkischen Küste erstmals Reste (Holzbalken, Verstrebungen) eines für damalige Verhältnisse in diesem Gebiet typischen Gebäudes (mit Lehm versehenes Flechtwerk) sowie begleitende Steinwerkzeuge und Keramikfragmente entdeckt. Allerdings wird auch dieser Fund bestritten (Sci. 317, 886), wie überhaupt die behauptete Schwarzmeerflut auch im Jahr 2007 noch höchst umstritten war. So ist auch strittig, ob das Schwarze Meer vor ca. 10000 Jahren überhaupt 100 m unter dem rezenten Meeresspiegel lag, oder doch größer und „höher“ war. Andere Forscher gehen von einer langsamen, sanften Auffüllung des Schwarzen Meeres ohne Katastrophenszenario aus (Sci. 317, 886). Insbesondere die Dauer der Flut und die Stärke des „Wasserfalls“ bleiben umstritten; Kalkulationen reichen von 300 Tagen bis über 33 Jahre. Unklar ist auch die Anzahl der Bauern, die ihre Heimat verloren; maximal 145000 bei unterstellter hoher Populationsdichte (BdW 4/08, 67).

Die neolithischen Einwanderer in Europa erschienen dann in einem Prozeß, der vor 10000 J in Anatolien begann und mind. 4000 J andauerte, wobei sich die expandierenden Farmer entlang der Küsten des Mittelmeeres und Balkans

nach Frankreich, England und Skandinavien ausbreiteten und sich dabei mit den lokalen Sammler/Jägerpopulationen vermischten. Bei der Ausbreitung nach Europa erreichten die neolithischen Farmer zunächst Griechenland, Italien und Spanien; im zweiten Schritt wanderten sie nach Nordwesten durch Europa Richtung Norddeutschland/NW-Europa und England. Eine zweite Komponente in der europäischen Bevölkerung sind die Lappen und andere „Uralic people“ in Finnland und Nordrussland, wobei Nord-Süd-Wanderungen und Selektion durch klimatische Faktoren eine Rolle spielten. Eine dritte Komponente ist durch Einwanderungen aus den Steppen der unteren Wolga und Don durch frühe Nomaden (die als erste Pferde domestizierten) repräsentiert. Keltische Populationen stellen eine vierte und die Basken eine fünfte Komponente dar.

Untersuchungen craniofazialer Dimensionen sprechen dafür, dass alle modernen Europäer von Skandinavien bis Osteuropa, vom Mittelmeergebiet und bis zum Mittleren Osten nahe miteinander verwandt sind. Die neolithische Bevölkerung Europas und ihre Nachfolger in der Bronzezeit ähneln dagegen nach diesen metrischen Daten nicht (!) den modernen Europäern; die größten Ähnlichkeiten bestehen dabei noch im Süden Europas. **Basken und die Bevölkerung der Kanarischen Inseln sind den modernen Europäern zuzuordnen; es zeigten sich keine Beziehungen zu den Cro-Magnon** (vgl. dazu auch Nat. 525: 160, wo dies durch genetische und aDNA bestätigt wird). Die Daten sprechen für eine Völkerwanderung von Neolithikern aus dem Nahen Osten in das Mittelmeergebiet und nach Europa und Vermischung mit der lokalen spätpleistozänen Bevölkerung, die in diesen Gebieten bereits lebte, bei gleichzeitiger Übernahme der Landwirtschaft. Erstaunlicherweise ergab sich außerdem, dass die Natufier Israels, von denen die neolithische Völkerwanderung ausgegangen sein soll, eindeutige Verbindungen ins subsaharische Afrika zeigen (PNAS 103, 242).

Neuere Erkenntnisse zur Besiedlung Europas

Während Studien der Sprachen, Blutgruppen und anderer Proteine dafür sprechen, daß die meisten Europäer auf die neolithischen Bauern Mittelasiens vor 10000 J. zurückgehen, deuten mtDNA-Studien schon auf eine frühere Auswanderung aus Asien vor 30000 J, also lange vor den neolithischen Bauern. Der auch heute am meisten in Europa verbreitete mtDNA-Typ dürfte vor 30000 J entstanden sein (auch Ötzi und Skelette aus dem ob. Paläolithikum SW-Englands gehören dazu). Die mtDNA von zwei 23000 – 25000 J alten Cro Magnon fällt jedenfalls in die Variationsbreite moderner Menschen und unterscheidet sich scharf von derjenigen des HN (PNAS 100, 6593).

Offenbar sind also doch nicht alle modernen Europäer auf die Radiation anatolischer Farmer vor 10000 J. zurückzuführen, d.h. bereits etablierte HSS-Populationen wurden nicht so weitgehend von neolithischen Farmern ersetzt wie bisher angenommen. Eine Studie der mtDNA von 6000 Europäern unterschiedlichster Länder ergab, dass ihre mtDNA auf nur sieben (!) verschiedene Frauen zurückgeht, die vor ca. 45000 J. lebten und sieben unterschiedliche Clans gründeten - ein Indiz für einen genetischen Flaschenhals bei der Besiedlung Europas.

Im Jahre 2000 konnten Studien im europäischen und angrenzenden Raum auf der Basis der Y-Chromosom-Polymorphismen (in Kombination mit bereits verfügbaren mtDNA-Daten) die Besiedlung Europas weitgehend aufklären (Sci. 290, 1080 + 1155):

An der heutigen Bevölkerung Europas beteiligten sich drei Wanderungsschübe: der erste, der mit dem Y-Marker M 173 verbunden ist, kam aus Zentralasien und dürfte etwa auf 30000 bis 35000 J datieren; damit korreliert er wahrscheinlich mit dem Aurignacien. Ein zweiter Wanderungsschub mit dem Marker M 170 kam aus dem Nahen Osten vor ca. 25000 J. über den Balkan nach Mitteleuropa; er korreliert zeitlich mit dem Gravettian. Neolithische Y-Marker datieren auf 5000 – 9000 Jahre; dies korreliert mit der Ausbreitung der neolithischen Farmer aus Anatolien; ihre Ausbreitung erfolgte überwiegend entlang der Mittelmeerküsten (wohl mit Booten) und weniger nach Mitteleuropa hinein. Vor ca. 8000 Jahren war erstmals Agrikultur in Griechenland nachweisbar (Reste von Weizen, Gerste, Schafen und Ziegen in der Franchthi-Höhle in

Südgriechenland); sie breitete sich in den folgenden 3000 Jahren weiter entlang der Mittelmeerküsten aus und brachte die typischen Schlammsiegelhäuser mit.

80 % aller europäischen Männer haben ihr Y-Chromosom von den beiden paläolithischen Wanderungsschüben zwischen 40000 und 25000 J geerbt und nur 20 % von den neolithischen Farmern. Das Erbgut der europäischen Männer geht somit primär auf die ersten Einwanderer (~ Aurignacien) zurück und wurde durch die späteren Einwanderer nur modifiziert, aber nicht verdrängt. Dieses Szenario entspricht weitgehend den mtDNA-Daten.

Die Y-Polymorphismen der Europäer lassen sich 10 verschiedenen Chromosomenvarianten (= Haplotypen) zuordnen. Vier Haplotypen, die insgesamt 80 % aller europäischen Männer aufweisen, stammen von zwei inzwischen verschwundenen Haplotypen ab; einer davon (M 173) entstand vor > 40000 J. aus einem noch älteren Marker (M 45); letzterer war in Asien verbreitet, andere Abkömmlinge von M 45 werden heute in Sibirien und eingeborenen Amerikanern angetroffen. M 173 ist somit ein alter eurasiatischer Marker, der vor 35000 – 40000 J. in Europa einwanderte, also zu Beginn des Aurignacien, das in Westeuropa vor 35000 J seinen Höhepunkt erreichte (Fels-/Höhlenmalerei, hoch entwickelte Werkzeuge auch aus Knochen und Elfenbein). Der M 173-Marker deutet darauf, dass die Aurignacien-Leute aus Zentralasien in Europa einwanderten. Zur gleichen Zeit erschien das Aurignacien auch in Sibirien. Heute weisen etwa die Hälfte aller europäischen Männer noch die genetische Signatur dieser frühen Einwanderer auf! (Die Aurignacien-Leute kamen also nicht direkt aus Afrika über die Levante nach Europa, wie früher manchmal angenommen, sondern aus dem asiatischen Raum!).

Der Marker M 173 wird bei zwei verschiedenen Haplotypen angetroffen (Eu 18 und Eu 19), die 50 % aller europ. Y-Chromosomen repräsentieren. Die Häufigkeit von Eu 18 nimmt von West nach Ost ab (maximal bei den Basken), während Eu 19 in Westeuropa fehlt und nach Osten an Häufigkeit zunimmt, mit Maximum in Polen, Ungarn und der Ukraine (während in diesen Gegenden Eu 18 fast völlig fehlt). Diese Differenzierung dürfte die Folge unterschiedlicher Refugialräume in der Eiszeit sein: der Eu-18-Haplotyp entstand während der Isolation auf der iberischen Halbinsel, der Eu-19-Haplotyp in der Ukraine. Eu 19 wird auch noch relativ häufig in Nordindien und Pakistan sowie Zentralasien angetroffen; dies mag mit der Expansion der Yamnaya- bzw. Kurgan-Kultur, die damals in der Südukraine beheimatet war und sich einerseits nach Europa, andererseits nach Osten ausbreitete, zusammenhängen.

Die nächste Einwanderung erfolgte dann vor ca. 25000 - 20000 Jahren (mit dem Marker M 170, dessen Alter auf 22000 J datiert wird, assoziiert) aus dem Mittleren Osten; dies korreliert zeitlich mit dem Gravettian, das durch kleine Venusfiguren und zarte, feine Klingen ausgezeichnet ist; diese Kultur erreichte zunächst den nördlichen Balkan, Österreich und Tschechien.

Die Marker deuten darauf, dass die Aurignacien-Leute (M 173) in West- und Südeuropa, die Gravettian-Leute (M 170) in Ost- und Zentraleuropa dominierten. M 170 ist auf Europa beschränkt (Eu 7); der Marker ist heute am häufigsten in Mitteleuropa, kommt aber auch bei Basken und Sardinern (Eu 8, eine Mutation von Eu 7, die in der westlichen paläolithischen Population auf dem Eiszeitmaximum als lokale Differenzierung der M170-Linie entstand; heute selten bei Basken, häufig bei Sardinern) vor. Die Aurignacien- und Gravettian-Leute koexistierten über mehrere Jahrtausende, ohne ihre jeweilige kulturelle Identität aufzugeben.

Während des Eiszeitmaximums (vor 20000 bis 13000 Jahren) mussten die mitteleuropäischen Bewohner in die südlicher gelegenen Refugien (iberische Halbinsel; Balkan; Ukraine) abwandern; Westeuropa war von Mitteleuropa isoliert. Die Männer mit dem M-173-Marker („Aurignacien-Marker“) bevorzugten dabei die Refugien auf der iberischen Halbinsel und in der Ukraine, die M-170-Männer den Balkan; eine Epi-Gravettian-Kultur konnte sich auch während des Eiszeithöhepunktes im Gebiet Tschechien/Österreich/nördl. Balkan halten; nach der Verbesserung des Klimas verbreitete sich diese Kultur dann nord- und ostwärts (Haplotyp Eu7) und ist heute in Mitteleuropa dominierend. Nach Ende der Eiszeit breiteten sich die Menschen wieder rasch nach Norden aus; die beiden Marker M 170 und M 173 werden heute bei 80 % aller europäischen Männer angetroffen.

Erst mit großem zeitlichen Abstand begann dann vor ca. 9000 J. die Einwanderung der neolithischen Farmer aus dem Mittleren Osten, gekennzeichnet durch 4 neue Mutationen (Haplotypen Eu 4,9,10,11); nur 20 % der europäischen Männer tragen heute diese Marker, bevorzugt im Süden (in Zentral- und Nordeuropa werden diese neolithischen Marker seltener angetroffen), was auf eine Ausbreitung der neolithischen Farmer zumindest teilweise auf dem Seeweg entlang der Mittelmeerküste deutet. Die Küsten von Mittelitalien bis Portugal wurden um 5400 v. Chr. besiedelt; die extrem schnelle Ausbreitung der Neolithiker entlang der Küsten des westlichen Mittelmeers innerhalb von < 6 Generationen spricht für eine Ausbreitung auf dem Seeweg (PNAS 98, 14180).

Auch bei den europäischen Frauen gilt dieselbe Verteilung: 80 % paläolithische Marker, 20 % neolithische, wobei letztere aber nicht so stark entlang der mediterranen Küsten konzentriert sind wie bei den Männern, wohl als Ausdruck einer stärkeren Wanderung der Frauen als der Männer (Frauen folgen den Männern; daher ist weltweit die Y-Diversität geringer als die mtDNA-Diversität; daher lassen sich auch Y-Mutationen schwieriger bzw. nur mit größeren Konfidenzintervallen datieren). Die mtDNA-Daten weisen ebenfalls auf ein glaziales Refugium auf der iberischen Halbinsel und (in geringerem Umfang) andernorts in Südeuropa.

Schließlich erfolgte dann noch vor ca. 4000 Jahren eine Einwanderung aus der Uralgegend nach Nordeuropa (M 178); interessanterweise wird der M178-Marker aber nicht in Ungarn angetroffen, obwohl dort eine uralische Sprache gesprochen wird.

Somit lassen sich bezüglich der rezenten Y-Chromosomen folgende Gruppen nahe verwandter Völker bilden:

- a) Udmurts, Mari, Saami (M178)
- b) Basken und Westeuropäer (Katalanen, Norditaliener, Franzosen, Andalusier, Holländer; etwas näher in Richtung auf die Tschechen stehend: Deutsche)
- c) Sardinier, Griechen, Albaner
- d) Kroaten, Ukraine, Ungarn, Polen
- e) etwas isoliert: Tschechen zwischen Deutschen, Mazedoniern und Kroaten
- f) etwas isoliert: Mazedonier, in der relativen Nähe von Tschechen, Kroaten, Ukrainern
- g) Kalabrier, Syrer, Libanesen, Türken, Georgier (letztere vier sehr eng verwandt)

Die regionale Verteilung der Y-Marker deutet darauf, dass Völkerwanderungen (und nicht natürliche Selektionsmechanismen) das Verteilungsmuster beeinflussen. Diskrepanzen zwischen Y- und mtDNA-Daten können auf geschlechtsspezifischem Wanderungsverhalten beruhen: so gehen 50 % der Y-Chromosomen (M 173), aber nur 7 % der europäischen mtDNA-Haplotypen auf den zentralasiatischen Genpool zurück (~Aurignacien-Leute, Sibirier, Amerikaner).

Haplotyp Eu 7 (~Gravettian): Kroatien 44,8 %; Saami 41,7 %; Deutschland 37,5 %; Polen 23,6 %; Frankreich 22,2 %; Mazedonien 20,0 %; Tschechen+Slowaken: 15,6 %, Ukrainer: 18 %.

Haplotyp Eu 18 (~Aurignacien; Refugium iberisch): Span. Basken 88,9 %; Französ. Basken 86,4 %; Katalanien 79,2 %; Andalusien 65,5 %; Niederlande 70,4 %; Mittel-/Norditalien 62,0 %; Franzosen 52,2 %; Deutschland: 50,0 %

Haplotyp Eu 19 (~Aurignacien; Refugium Ukraine): Ungarn 60 %; Polen 56,4 %; Ukraine 54,0 %; Udmurt 37,2 %; Mazedonien 35 %; Deutschland: 6,2 %.

Haplotyp Eu 4 (neolithisch): Libanon: 25,8 %; Griechen: 22,4 %; Albaner: 21,6 %; Deutsche: 6,4 %

Haplotyp Eu 9 (neolithisch): Türken: 40 %, Georgier 33,3 %; Libanesen: 29,0 %; Albanier: 23,5 %; Kalabrier: 21,6 %; Deutsche: 0 %

Haplotyp Eu 10 (neolithisch): Syrer 30 %; Libanesen 16,1 %; Kalabrier 10,8 %; Deutsche 0 %

Haplotyp Eu 11 (neolithisch): Georgier 30,1 %, Sardinier 14,2 %; Nord-/Mittelitalien: 10,0 %; Deutsche: 0 %

Haplotyp Eu 14 (uralisch): Mari 65,2 %; Saami 41,7 %; Udmurt 27,9 %; Ukraine 6,0 %

Dominierender Haplotyp:

| | |
|--------------------|---|
| Andalusier | Eu 18 (65,5 %); Eu 4 (10,3 %) |
| Basken | Eu 18 (87 – 88 %) |
| Katalanen | Eu 18 (79,2 %); Eu 11 (8,3%) |
| Franzosen | Eu 18 (52,2 %), Eu 7 (17,4 %), Eu 9 (13,0 %), Eu 4 (8,7 %) |
| Holländer | Eu 18 (70,4 %), Eu 7 (22,2 %) |
| Deutsche | Eu 18 (50,0 %), Eu 7 (37,5 %); Eu 4 + Eu 19 je 6,2 % |
| Tschechen, Slowak. | Eu 18 (35,6 %); Eu 19 (26,7 %); Eu 7 (15,6 %); Eu 9 (8,9 %) |
| N-,M-Italien | Eu 18 (62,0 %), Eu 9 (14,0 %), Eu 11 (10,0 %), Eu 7 (8,0 %) |
| Kalabrien | Eu 18 (32,4 %), Eu 9 (21,6 %), Eu 4 (13,5 %), Eu 10 (10,8 %), Eu 11 (8,0 %) |
| Sardinien | Eu 8 (35,1 %; Mutation von Eu 7); Eu 18 (22,1 %), Eu 11 (14,2 %), Eu 4 (10,4 %) |
| Kroatien | Eu 7 (44,8 %), Eu 19 (29,3 %), Eu 18 (19,3 %), Eu 4 (6,9 %) |
| Albanien | Eu 9 (23,5 %), Eu 4 (21,6 %), Eu 7 (19,6 %), Eu 18 (17,6 %), Eu 19 (9,8 %) |
| Griechen | Eu 18 (27,6 %); Eu 4 (22,4 %), Eu 9 (21,0 %), Eu 19 (11,8 %) |
| Mazedonier | Eu 19 (35,0 %), Eu 7 (20,0 %), Eu 4 + Eu 9 je 15 %; Eu 18 (10,0 %) |
| Polen | Eu 19 (56,4 %), Eu 7 (23,6 %), Eu 18 (16,4 %); Eu 4 (3,6 %) |
| Ungarn | Eu 19 (60,0 %), Eu 18 (13,3 %), Eu 7 (11,1 %), Eu 4 (8,9 %) |
| Ukraine | Eu 19 (54,0 %); Eu 7 (18,0 %); Eu 9 + Eu 14 jeweils 6,0 % |

| | |
|-----------|--|
| Georgier | Eu 9 (33,3 %), Eu 11 (30,1 %), Eu 18 (14,3 %), Eu 19 (7,9 %) |
| Türken | Eu 9 (40,0 %), Eu 4 (13,3 %), Eu 11, 18 und 19 je 6,6 % |
| Libanesen | Eu 9 (29,0 %), Eu 4 (25,8 %), Eu 10 (16,1 %), Eu 19 (9,7 %), Eu 18 (6,4 %) |
| Syrer | Eu 10 (30 %); Eu 9 + 18 je 15 %; Eu 3 + 4 + 19 je 10% |
| Saami | Eu 7 (41,7 %); Eu 14 (41,7 %), Eu 18 + 19 je 8,3 % |
| Udmurt | Eu 19 (37,2 %); Eu 14 (27,9 %); Eu 18 (11,6 %) |
| Mari | Eu 14 (65,2 %); Eu 19 (13,0 %) |

Nächste Verwandte im Cluster-Modell auf Y-Polymorphie-Basis (der Reihenfolge nach, d.h. von näher nach entfernter verwandt):

Albaner: Griechen, Sardinier

Basken: Katalanen, Holländer, Norditaliener + Andalusier, Deutsche + Franzosen

Deutsche: Holländer, Tschechen, Kroaten, Basken

Franzosen: Norditaliener, Andalusier, Katalanen, Sardinier, Basken

Griechen: Albaner, Sardinier, Franzosen

Holländer: Deutsche, Basken

(Nord-) Italiener: Franzosen + Andalusier, Katalanen, Sardinier

Kroatien: Ungarn, Ukrainer, Polen, Mazedonien, Tschechen, Deutsche

Polen: Ungarn, Ukrainer, Kroaten

Tschechen: Mazedonier, Deutsche, Kroaten

Türken: Libanesen, Georgier, Syrier

Ukrainer: Ungarn, Kroaten, Polen

Ungarn: Ukrainer, Polen, Kroaten, Mazedonier, Tschechen

Im Jahr 2008 wurde dann eine umfangreiche genetische Analyse von 3192 Europäern unter Berücksichtigung von jeweils 500000 SNP-Loci publiziert. Nach Ausschluss von Individuen, deren Großeltern nicht alle aus demselben Gebiet stammten, blieben 1387 Individuen übrig. Die Verteilung der Genotypen entspricht nahezu exakt der geographischen Karte Europas. Individuen derselben Region bilden Cluster, größere Populationen können eindeutig voneinander unterschieden werden. Geographisch aneinandergrenzende Populationen ähneln einander, auch geographische Besonderheiten Europas wie die Halbinseln, Zypern und Türkei werden deutlich. Es lassen sich sogar Unterschiede zwischen den drei sprachlichen Gruppen in der Schweiz sowie zwischen Irland und England erkennen. Die genetische Variation ist am stärksten entlang einer NNW-SSE-Achse. In einem Multiregressionsmodell kann man 50 % aller Individuen in einem Radius von 310 km korrekt lokalisieren, 90 % in einem Kreis mit einem Radius von 700 km.

Im Zentrum der beiden Achsen stehen die Schweizer, minimal nach Westen verschoben die Franzosen, leicht nach Norden die Belgier. Im SW clustern sehr eng und überschneidend Spanier und Portugiesen. Die Deutschen stehen leicht nach Nordosten verschoben, ihnen nahe stehen Dänen (nach Norden), Niederländer und Schotten (nach NW) sowie Belgier (nach W). Knapp nördlich der Dänen die Norweger und eng dabei die Schweden, stärker nach NE abgesetzt die Finnen, noch viel weiter nach NE abgesetzt die Letten. Litauer und Weißrussen blieben unberücksichtigt. Unterhalb der Letten nahe beieinander Polen und Russen, beide deutlich östlich der Gruppe der Deutschen/Dänen/Norweger/Schweden, Abstand zwischen Deutschen und Polen/Russen fast so groß wie zwischen Deutschen und Spaniern/Portugiesen! Die Ukrainer stehen mäßig weit abgesetzt SE der Russen, etwa so weit von den Russen entfernt wie die Letten im Norden. Am nächsten stehen den Ukrainern (1) die Russen, dicht gefolgt von (2a) Polen und (2b) Kroaten, mit größerem Abstand folgen (3a-c) Tschechen, Ungarn, Bosnien-Herzegovina und (4) Letten. Der Abstand Ukrainer-Deutsche ist vergleichbar mit Deutsche-Italiener oder Deutsche-Portugiesen und nur wenig kleiner als der Abstand Deutsche-Griechen. Von Deutschland aus ergibt sich nach Osten hin folgende Reihenfolge (von nah nach fern): (1) Tschechen, Ungarn, (2) Polen, (3) Russen, (4) Ukrainer (bzw. nach Norden in gleicher Entfernung Letten).

Östlich der Deutschen, etwa in der Mitte zwischen Deutschen und Polen, aber etwas weiter südlich der Verbindungslinie stehen die Tschechen und diesen extrem nahe die Ungarn. Etwas SE von ihnen stehen verschiedene Gruppen aus Ex-Jugoslawien. Österreicher liegen in der Mitte zwischen Deutschen und diesen nordjugoslawischen Gruppen wie z.B. Kroaten. Weitere Gruppen von Ex-Jugoslawen schließen nach Süden hin an.

Italiener liegen weit entfernt im Südsüdosten des Zentrums (Schweiz), innerhalb des großräumigen Clusters der Italiener liegen auch erstaunlich weit südlich die Slowaken, östlich folgen die Griechen und noch weiter östlich die Türken, weit südlich der Griechen die Zyprioten (Nat. 456, 98).

Die **Wiederbesiedlung Europas nach der Eiszeit** erfolgte aus den Refugien auf der iberischen Halbinsel/Südfrankreich („Vaskonen“) und daneben aus der Ukraine*; die Vaskonen sind mit den heutigen Basken verwandt und bewohnten nach der Eiszeit fast ganz Europa (Vaskonen = lat. Bezeichnung für Basken). Die Basken stellen keine isolierte genetische Gruppe dar; ihr Erbgut ist in Europa weit verbreitet („wir Europäer sind alle Basken“). Die Vaskonen stellen ein vorindogermanisches Volk dar (Spektr. d. Wiss. 5/2002).

(*Ähnliche Szenarien mit **nacheiszeitlicher Expansion nach Norden** finden sich in Amerika und Asien: In Ostasien ergibt sich bei der mtDNS ebenfalls eine Zweiteilung in Nord- und Südtypen (Grenze etwa nördlich von Korea); im Südosten gibt es 6 Expansionstypen der mtDNS, die über 30000 Jahre alt sind und an der Erstbesiedlung Amerikas beteiligt waren; im Norden Asiens finden sich aber nur davon abgeleitete Linien, die alle jünger als 16000 J sind. Diese Menschen kamen also erst nach der Eiszeit in den Norden und haben dort die Spuren der Indianer-Vorfahren in Ostsibirien verwischt. (Spektr. Wiss. 5/2002, 32).)

Die Vaskonen-Hypothese wird einheitlich durch linguistische und genetische Studien belegt. Die Menschengruppen, die dann später aus Zentralasien oder dem Nahen Osten in den letzten 10.000 Jahren nach Europa einwanderten, brachten zwar die Landwirtschaft und die indogermanischen Sprachen mit, trugen aber relativ wenig zum Erbgut der Europäer bei. Die Ackerbauern aus dem Südosten begannen erst vor 7000 J. nach Mitteleuropa vorzudringen; Mitteleuropa war aber nach dem Rückzug des Eises schon viel früher wieder besiedelt; **die älteste dauerhafte nacheiszeitliche Siedlung im Raum Freiburg/Breisgau („Toskana Deutschlands“) ist 18000 Jahre alt.**

Linguistische Befunde: viele geographische Namen vor allem von Gewässern, aber auch Siedlungen usw. nördlich und südlich der Alpen quer durch Europa (bis Großbritannien und Südsandinavien) gehen auf topographische Begriffe des Vaskonischen (als Vorläufer des Baskischen) zurück, indem die Vaskonen den Gewässern usw. keine echten Eigennamen gaben, sondern nur topographische Namen (wie „Fluss“ usw.), diese wurden dann von den späteren Menschen in deren Sprachen übernommen und nur abgewandelt, wie es auch heute noch bei zugewanderten Menschengruppen in anderen Teilen der Welt üblich ist. Das erklärt, weshalb viele Siedlungsnamen in fast ganz Europa (und z.T. Nordafrika) ein einheitliches Gepräge aufweisen.

Beispiele: Flüsse gehen oft auf is (auch in eis) zurück (baskisches iz mit scharfem S bedeutet Wasser, Gewässer), oder auch auf ur (Wasser), ura (Gewässer, Bach), aur, var (ver), sal (salm) oder al (alm). „Aran“ bedeutet im Baskischen Tal; viele Siedlungen in Tallage oder Täler haben dies als Namensbestandteil (Aar). Offenbar hatten die vorindogermanischen nacheiszeitlichen Alteuropäer, die diese Namen vergaben, eine mit dem Baskischen verwandte Sprache. Sie hatten die Eiszeit in einem südlichen Refugium überstanden und dabei eine gemeinsame Sprache entwickelt; in Westeuropa kommt als ein solches Refugium nur SW-Frankreich/NW-Spanien infrage (pyrenäisches Baskenland). Weiterer Hinweis ist die 20er-Zählweise, die heute noch in einigen Regionen existiert (Basken; Vigesimalssystem der Altfranzosen; Dänen); die Indoeuropäer brachten dagegen die 10er-Zählweise mit.

Als vor 18000 J die Gletscher abschmolzen, breiteten sich die Vaskonen nach Norden und Osten aus; die von ihnen besiedelten Gebiete waren fast oder ganz menschenleer; Flüsse, Berge, Täler usw. wurden in ihrer Sprache mit Naturnamen benannt. Ihre Kultur (Magdalenien) breitete sich im Osten bis nach Mähren und Thüringen aus; in Norddeutschland entwickelte sich eine Rentierjägerkultur, die bis nach Pommern und England reichte. Auch in Nordafrika wurden

baskische Elemente gefunden (die Straße von Gibraltar war in der Eiszeit schmaler und leichter zu überqueren) (in Marokko gibt es einen Berberdialekt, in dem man im 20er-System zählt; viele Geschichten der Berber ähneln Grimms Märchen; in Marokko gibt es Orte und Flüsse mit vaskonischen Namen; helle Haut und blaue Augen mancher Berberstämme; in Algerien zu 8 % europäische Linien). Im Norden weisen selbst die Lappen trotz des asiatischen Einschlags im Erbgut eine bestimmte mt-DNS-Variante (Typ V) auf, die ansonsten im Baskenland wesentlich häufiger als sonst in Europa ist (bei jedem 5. Basken, aber jedem 20. Deutschen).

Die genetischen Untersuchungen ergaben dazu konkludent, dass der größte Teil der heutigen Europäer Vorfahren hat, die schon während der Eiszeit in Europa lebten, und dass die Wiederbesiedlung Europas nach der Eiszeit hauptsächlich aus dem o.g. Refugium SW-Frankreich/NW-Spanien erfolgte. Genetisch unterscheiden sich die Basken im Grunde nicht von anderen europäischen Populationen.

Nach anderen Untersuchungen stammen sogar mindestens 75 % der heutigen Europäer in weiblicher Linie (mtDNS) direkt von den Alteuropäern (Vaskonen) ab, die bereits vor dem Höhepunkt der letzten Eiszeit (> 20000 J) aus dem Nahen Osten eingewandert waren; die ältesten europäischen mtDNS-Typen dürften vor 50000 – 80000 J in Vorderasien entstanden sein; sie gehen alle auf moderne Linien des HSS und nicht auf den HN zurück. Die Wiederbesiedlung West-, Nord- und Mitteleuropas erfolgte dann überwiegend (laut genetischer Datierung vor 15000 – 10000 J) aus SW-Europa. Die im Neolithikum neu zugewanderten Menschengruppen trugen entgegen früherer Vorstellungen zum Erbgut der europäischen Bevölkerung nur relativ wenig bei; weniger als ¼ aller Europäer haben in weiblicher Linie Vorfahren, die vor weniger als 10000 J nach Europa einwanderten. Bei diesen Einwanderern sind wiederum mehrere separate Schübe bekannt, ein ca. 10000 J alter in Westeuropa und ein ca. 6000 J. alter in Mitteleuropa. Die ersten Ackerbauern kamen danach entlang der Mittelmeer- und Atlantikküste nach Europa (und nicht über den Balkan); dies erklärt, wieso Westeuropa eher erreicht wurde als Mitteleuropa.

Da die mtDNS-Studien nur Auskunft über die weiblichen Vorfahren geben und Männer mobiler sein könnten und daher die neolithischen männlichen Einwanderer einen stärkeren Anteil zum Erbgut beigetragen haben könnten, sind auch Studien am Y-Chromosom von analoger Relevanz (s.o.). Aber auch hier scheinen nur 20 % der Y-Linien erst in jüngerer Zeit in Europa aufgetaucht zu sein, und auch hier dürfte wieder eine Ausbreitungswelle von Westen von der iberischen Halbinsel gekommen sein, was konkludent zu den mtDNS-Befunden geht, dass die neolithischen Einwanderer von den Küsten her kamen.

Und auch im Jahr 2010 blieb die Rolle neolithischer Einwanderer unklar (Spektr. Wiss. 8/2010, 50): die Untersuchung von 26 Skeletten der frühesten Ackerbauern Ostmitteleuropas (Linienbandkeramiker, ca. 7500 BP) hatte ergeben, dass sich Jäger/Sammler und Bauern genetisch stark unterschieden – statistisch gesehen weiter entfernt als australische Ureinwohner und Europäer. Daraus lässt sich folgern, dass die Linienbandkeramiker – die ersten Ackerbauern Europas – eingewandert waren. Auch ihr verarmter Genpool spricht für eine kleine, isolierte eingewanderte Gruppe. Und die mtDNA-Typen der Jäger-Sammler-Kulturen finden sich heute noch häufig in Europa (U4 – zwar selten in Deutschland, aber häufig in Osteuropa und Tadschikistan; U 5 macht in Europa 11 % aus). Die Linienbandkeramiker zeigten dagegen eine abweichende Genverteilung als die modernen Europäer: ihre Variante H ist zwar heute bei Europäern weit verbreitet, N1a gibt es dagegen heutzutage in Europa fast gar nicht.

Dies deutet auf zwei verschiedene Migrationsereignisse: erst kamen Bandkeramiker und verdrängten Jäger/Sammler mit U4/U5. Eine spätere Einwanderungswelle (Steppenvölker aus dem

Osten?) drängte dann aber die Bandkeramiker so stark zurück, dass der Typ N1a praktisch verschwand. Dabei bleibt unklar, ob die Bandkeramiker oder die späteren Steppenvölker die indoeuropäische Sprache nach Europa brachten.

Neben den Bandkeramikern in Mitteleuropa gab es in Südeuropa entlang des Mittelmeeres eine zweite, weniger entwickelte Kultur, teils Höhlenbewohner; Keramik mit Muschelabdrücken, daher Cardia-Kultur genannt: zunächst in Griechenland nachgewiesen, später entlang der nördlichen und südlichen Küste des Mittelmeers bis zum Atlantik. Der Ursprung der Cardia-Kultur lag wohl im Libanon, der Linienbandkeramiker dagegen im westlichen Donaauraum. Die Cardia-Kultur steht damit in einer direkteren Beziehung zum Orient als die Linienbandkeramiker. Auch die Träger der Cardia-Kultur kommen also als (3.) Kandidaten infrage, die indoeuropäische Sprache mitgebracht zu haben – neben Linienbandkeramikern und Steppenvölkern.

In Portugal fanden sich dagegen keine so großen Unterschiede zwischen Jägern und Bauern; ihre mtDNA ähnelte am meisten heutigen Basken, Galiziern und Katalanen. Die erste Landwirtschaft wurde im westlichen Mittelmeerraum offenbar von der indigen Bevölkerung praktiziert – anders als in Mitteleuropa und weiter östlich im Mittelmeergebiet. Daher kommt der westliche Mittelmeerraum nicht als Ursprung des Indoeuropäischen infrage.

Fazit: Man sah im Jahr 2010 keinen paläogenetischen Beweis, die frühen Bauern seien aus Anatolien eingewandert. Die Bandkeramiker lassen sich nur bis in den Donaauraum zurückverfolgen. Zwischen Bandkeramikern und heutigen Mitteleuropäern fehlt eine direkte genetische Kontinuität, was für spätere, weitere Migrationen spricht.

Diese Ansicht wurde im Jahr 2016 aber zurückgewiesen. Paläogenetische Untersuchungen an 5 Neolithikern aus Nordgriechenland und der NW-Türkei zeigten, dass nicht nur Wissen und Kultur der frühen Ackerbauern nach Europa weitergegeben wurden, sondern dass die frühen Farmer (Aegean) aus Nordwest-Anatolien und Griechenland auch tatsächlich nach Mittel- und Südwesteuropa migrierten und damit zum Genpool der Neolithiker und modernen Europäer beitrugen: es besteht ein direkter genetischer Link zwischen den frühen Ackerbauern Mittel- und SW-Europas und den frühen Bauernkulturen in Anatolien und Griechenland (Aegean) (PNAS 113: 6886).

Im Jahr 2012 wurden aDNA-Daten (Kerngenom, 2 bis 5 % des gesamten Genoms sequenziert) von ca. 5000 Jahre alten Begräbnissen aus Südschweden (Gotland sowie dem 400 km entfernt gelegenen Gokhem) berichtet. Zu diesem Zeitpunkt (ca. 5500 BP) hatte der Ackerbau Nordwesteuropa (Südsandinavien) erreicht – nachdem er vor ca. 8400 Jahren erstmals in Südosteuropa aufgetreten war.

Die 5300 bis 4400 Jahre alten Begräbnisse von Gotland stammten von einer Jäger-Sammler-Kultur, das 4900 Jahre alte Begräbnis von Gokhem nach allen Indizien von einer Bäuerin. Diese Studie unterscheidet sich von vielen früheren Studien, weil nucleäre DNS und nicht nur mtDNA oder Y-Chromosomen zugrunde gelegt wurden. Die Jäger-Sammler-Genome ähnelten den Genomen moderner Nordeuropäer (besonders Finnen, aber weniger den heutigen Schweden), während das Genom der Bäuerin jenem der heutigen Südost-Europäer (besonders: Griechenland, Zypern) ähnelt. Man schließt daraus, dass der Ackerbau zumindest in Skandinavien durch eine eigene, immigrierende Bevölkerung mitgebracht wurde, deren Ursprünge im Südosten lagen. Bereits eine frühere Studie hatte gezeigt, dass die mitteleuropäischen neolithischen Farmer am engsten mit modernen Populationen in der Türkei und im Nahen Osten verwandt sind.

Nicht die Technologie wurde weitergegeben und von den lokalen Jäger-Sammler-Kulturen übernommen, sondern sie kam zusammen mit den Menschen. Dieser Befund ist auch in Einklang mit einigen neueren mtDNA- und Y-Studien. Andere Studien hatten außerdem schon angedeutet, dass der Genpool der modernen Finnen teilweise auf lokale Jäger-Sammler-Kulturen zurückgehen dürfte.

Der Ackerbau wurde offenbar zunächst in Süd- bzw. Südosteuropa etabliert und verbreitete sich dann von dort durch migrierende Populationen quer durch Europa nach Skandinavien. Zwar wurde bisher nur das Genom einer einzigen Bäuerin aus Skandinavien untersucht, da aber hierbei viele verschiedene Gene mit jenen moderner Populationen verglichen wurden, ist dies aussagekräftiger als wenn man von vielen Individuen nur mit mtDNA- oder Y-Daten vergleichen würde. Zwei Routen der Besiedlung durch Farmer werden angenommen: eine entlang der Mittelmeerküste und eine in den Balkan hinein sowie die Donau aufwärts nach Mitteleuropa. Die genetischen Daten sprechen dabei für ein „Bocksprung-Modell“ der Ausbreitung: mancherorts vermischten sich die ausbreitenden Farmer mit lokalen Jäger-Sammler-Populationen, andernorts umgingen sie diese ohne genetische Vermischung. Die Bäuerin aus Gokhem spricht jedenfalls dafür, dass sich ihre Vorfahren noch nicht mit lokalen Jäger-Sammlern gemischt hatten. Im Laufe der Zeit muss es dann allerdings zu Vermischungen gekommen sein, denn nur so lässt sich erklären, dass die meisten modernen europäischen Völker genetisch intermediär zwischen den beiden neolithischen Gruppen (Jäger-Sammler und Farmern) stehen. Wie die Funde aus Südschweden zeigen, blieben aber – zumindest über einen Zeitraum von fast 1000 Jahren – die beiden neolithischen Gruppen zumindest in manchen Regionen noch genetisch isoliert (Sci. 336, 401 + 466).

Im Jahr 2014 wurde das komplette Genom eines ca. 7000 Jahre alten (7940 – 7690 kalibrierte Jahre BP) mesolithischen Europäers (La Brana, Leon/Spanien) beschrieben – aus der Zeit der Jäger-Sammler vor der Etablierung der Landwirtschaft (Nat. 507: 226).

Das Genom unterscheidet sich deutlich von modernen europäischen Genomen, am meisten ähnelt es noch Schweden und Finnen, eine engere Verwandtschaft besteht dagegen mit neolithischen Jägern und Sammlern und auch neolithischen Bauern wie Ötzi. La Brana gehört zu einem einst weit verbreiteten Genpool, dessen Reste sich heutzutage noch in einigen nordeuropäischen Populationen wie Schweden und Finnen finden. Selbst das Kind von Mal'ta (Sibirien, 24000 Jahre) steht deutlich näher zu La Brana als zu modernen Asiaten und Europäern. Dies deutet auf eine einstmalige genetische Kontinuität zwischen Westeuropa und Zentralasien, wofür auch kulturelle Gemeinsamkeiten in diesen Regionen während des oberen Paläolithikums sprechen, u.a. die Venus-Figuren, die sich in Europa, aber auch Russland (einschl. Mal'ta) finden.

Das Ausmaß der Heterozygotität im La-Brana-Genom lag mit 0,042 % niedriger als in modernen Asiaten (0,046 – 0,047 %), Europäern (0,051 – 0,054 %) und Afrikanern (0,066 – 0,069 %), was für eine globale Reduktion der Populationsstärke im Vergleich zu modernen Europäern um 20 % spricht.

Das La-Brana-Genom enthält u.a. das altertümliche Allel für Lactoseintoleranz und fünf Kopien des Speichelamylasegens AMY1; diese Anzahl spricht für starke-arme Ernährung. La-Brana-Jäger und Sammler konnten also sowohl Milch wie Stärke schlecht verdauen.

Die zwei wichtigsten Allele für die Hautpigmentation in Europäern sind bei La Brana altertümlich; sie finden sich heute überhaupt nicht bzw. sehr selten (0 % bis 3 %) in Europäern. Zwar lässt sich nicht exakt feststellen, welche Hautfarbe damit verbunden aber, aber funktionelle

Experimente deuten darauf, dass diese Allelkombination zu dunkler Haut und dunklen oder braunen Haaren geführt hat. Die Augen waren aber nicht braun, sondern wahrscheinlich blau. Diese Kombination aus dunkler Haut und nicht-braunen Augen findet sich heutzutage nicht mehr in Europa.

Die adaptive Ausbreitung der Allele für helle Hautfarbe war im Mesolithikum in einigen europäischen Populationen demnach noch nicht abgeschlossen; die Allele für helle bzw. blaue Augenfarbe hatten sich offenbar schneller verbreitet als Allele für helle Hautfarbe.

Dagegen verfügte La Brana bereits über 24 abgeleitete (moderne) Allele für Gene des Immunsystems und im Zusammenhang mit dem Risiko bakterieller Infektionen (u.a. intrazelluläre Rezeptoren für virale Nucleinsäuren, Cytokine, Cytokinrezeptoren, Chemokine, Chemokinrezeptoren, intrazelluläre Modulatoren u.v.a.). Damit waren bereits 60 % der wichtigsten Gene des Immunsystems in der modernen Version ausgeprägt.

Entgegen früherer Annahmen breiteten sich viele adaptive Innovationen von Genen des Immunsystems, die heute bei Europäern häufig sind, nicht erst im Neolithikum aus, sondern lagen schon im Mesolithikum in der modernen, heute dominierenden Form vor. Allele im Zusammenhang mit zoonotischen Infektionen, die mit der Landwirtschaft in Verbindung standen, breiteten sich dagegen erst später aus; hier zeigt La Brana den ursprünglichen Zustand (Nat. 507: 226).

Rolle von Hirtenvölkern aus den Steppen nördlich des Schwarzen Meeres (Sci. 347: 814)

Neueste Studien mit aDNA deuten darauf, dass Hirtenvölker aus der osteuropäischen Steppe nördlich des Schwarzen Meeres (Yamnaya) erheblichen Einfluss auf das Genom der modernen Europäer hatten. Unklar ist, ob möglicherweise sogar erst sie (und nicht schon die anatolischen Bauern, was bisher als Konsens galt) die indoeuropäische Sprache mit nach Europa brachten? Die Yamnaya hatten braune Augen, braune Haare und helle Haut.

Die Einwanderung dieser Steppenbewohner nach Europa erfolgte erst vor 4500 Jahren und hatte erheblichen Einfluss auf die modernen Genome. Erst mit der Bronzezeit war damit das moderne europäische Genom etabliert. Den neuen Erkenntnissen liegen partielle Kerngenome von 69 Europäern zwischen 3000 und 8000 Jahren zugrunde, wobei 400.000 besonders variable Genompositionen untersucht wurden.

Dieser umfangreiche Datensatz zeigte, dass vor 8000 bis 5000 Jahren zwei verschiedene Populationen von Jäger-Sammlern in West- und Osteuropa lebten und sich unabhängig voneinander weiterentwickelten. Vor 8000 bis 7000 Jahren tauchten dann nahe miteinander verwandte Menschen in Deutschland, Ungarn und Spanien auf – die Bauern aus dem Mittleren Osten.

In Russland und Osteuropa persistierten Jäger-Sammler-Kulturen bis vor 6000 Jahren, während sich nördlich des Schwarzen Meeres die Yamnaya-Kultur entwickelte. Diese züchteten Rinder und andere Tiere, verfügten möglicherweise schon über Räder (was ihre rasche Ausbreitung über die Steppen erklären könnte) und begruben ihre Toten in sog. Kurgans.

Die Schnurkeramiker Mitteleuropas gehen genetisch zu einem großen Teil auf die Yamnaya zurück. Die Schnurkeramiker, die vor ca. 4500 Jahren aufkamen, breiteten sich dann rasch nach

Nord- und auch weiter innerhalb Mitteleuropas aus und trugen auf diese Weise genetische Merkmale der Yamnaya bis nach Skandinavien. Fast alle modernen Europäer tragen genetische Einflüsse dieser Steppenbewohner.

Die Ausbreitung der anatolischen Farmer war somit nicht die einzige bedeutende Migrationswelle nach Europa, und dies eröffnet die Möglichkeit, dass die indoeuropäische Sprache auch von den Steppenbewohnern mitgebracht worden sein könnte. Während die genetischen Daten über den Beitrag der Steppenbewohner zum modernen europäischen Genom sehr solide sind, bleibt die Frage nach der Herkunft der indoeuropäischen Sprache offen. Vielleicht sprachen die Yamnaya-Leute nicht das Proto-Indoeuropäische als Urform aller indoeuropäischen Sprachen, sondern bereits eine abgeleitete indoeuropäische Sprache, aus der sich dann die balto-slavischen Sprachen entwickelten wie das Polnische und Russische?

Die neuen genetischen Daten deuten also darauf, dass es keinesfalls selbstverständlich ist, dass die indoeuropäische Sprache von den anatolischen Bauern seit etwa 9000 Jahren nach Europa getragen wurde (anatolische Hypothese), auch wenn diese Hypothese durch phylogenetische Untersuchungen der Sprachen gestützt wird. Dem steht die Hypothese gegenüber, dass die indoeuropäische Sprache erst später aus der pontisch-kaspischen Steppe (zwischen Russland, Ukraine und Kasachstan) nach Europa kam: während der Kupferzeit und frühen Bronzezeit, d.h. 3700 – 2000 v.Chr., von berittenen Nomaden (mit Wagen mit Rädern) (Yamnaya-Kultur bzw. den Schnurkeramikern als Abkömmlingen der Yamnaya).

So zeigen die Schnurkeramiker Mitteleuropas (ca. 2500 v.Chr.) große genetische Ähnlichkeiten zur Stepenkultur der Yamnaya. Die Yamnaya ihrerseits stammen von einer nordeurasiatischen Kultur ab, die auch genetische Beiträge zur Besiedlung Amerikas lieferte (und genetische Übereinstimmungen zwischen Europäern und amerikanischen Ureinwohnern erklärt). Die Stepenkultur der Yamnaya expandierte aber nicht nur nach Westen, sondern auch nach Osten (Afanasievo-Kultur Zentralasiens), und es gab auch eine Rückwanderung von Schnurkeramikern aus Europa zurück ins Uralgebiet.

Die genetischen Daten deuten darauf, dass die Völkerwanderungen der Bronzezeit einen großen Einfluss auf die genetische Zusammensetzung der modernen Bevölkerung Eurasiens hatten. Zu dieser Zeit breitete sich auch die Laktosetoleranz in Europa aus (später als bisher angenommen) – noch in der Bronzezeit war sie selten. Die Yamnaya wiesen dagegen sehr häufig Laktosetoleranz auf – sie bzw. die Schnurkeramiker dürften diese Eigenschaft daher nach Europa eingeführt haben (Nat. 522: 164; Nat. 522: 140).

Das Genom der modernen Europäer besteht damit aus drei Komponenten (BdW 7/2015: 56):

- den Jägern und Sammlern der jüngeren Altsteinzeit, die vor ca. 45000 Jahren in Europa eintrafen
- den nahöstlichen Bauern, die vor 7500 Jahren den Ackerbau auch nach Mitteleuropa brachten
- einer dritten Komponente, die auf das frühbronzezeitliche Hirtenvolk der Yamnaya aus der Steppe zwischen dem Schwarzen und Kaspischen Meer zurückgehen soll; sie findet sich erstmals bei den Menschen der Glockenbecherkultur (2600 – 2200 v. Chr.), die bereits genetisch den modernen Mitteleuropäern entsprachen. Das moderne Genom der Europäer ist wegweisend geprägt von einer massiven Einwanderung von Nomaden aus Nordosteuropa im dritten Jahrtausend vor Christus, wobei man annimmt, dass die Invasoren mit den Schnurkeramikern (2900 – 2200 v.Chr.) identisch sind, die ihrerseits entweder ein eng mit dem Yamnaya verwandtes Volk darstellen, oder eine nördliche Untergruppe der Yamnaya

Die ältesten genetischen Signale dieser „dritten“ Komponente finden sich bei dem 24000 Jahre alten Jungen von Mal'ta nordwestlich des Baikalsees sowie einem 17000 Jahre alten Skelett aus Afontova Gora am Jenissei. Beide Individuen haben Erbgut sowohl zu den Europäern wie zu den indigenen Amerikanern beigetragen. Vor knapp 5000 Jahren gelangten dann diese ursprünglich sibirischen Gene mit der Schnurkeramiker-Welle nach Europa. Die Schnurkeramiker sind zu 75 % mit dem Yamnaya identisch, so dass beide Gruppen entweder enge Nachbarn waren, oder die Schnurkeramiker waren eine nordöstliche Untergruppe der Yamnaya. Die Yamnaya selbst (im engeren Sinne, Grubengrab-Kultur, 3100 – 2500 v. Chr.) drangen nur geringfügig in Europa vor (Rumänien).

Expansionen von Nomadenvölkern werden überwiegend von Männern getragen; so könnten die restlichen 25 % im Genom der Schnurkeramiker auf den genetischen Einfluss lokaler Frauen zurückzuführen sein; in der mt-DNS ist die alteurasische („dritte“) Komponente nämlich weniger stark durchgeprägt als in der Kern-DNS, und am stärksten ist sie beim Y-Chromosom. Innerhalb weniger Jahrhunderte um 2500 v.Chr. herum dominierten plötzlich die Y-Haplotypen (R1a, R1b) der Schnurkeramiker von Nordindien über den Iran bis ins Rheinland.

Europaweit macht diese dritte Komponente durchschnittlich 10 % des Gesamtgenoms aus; bei Russen, Balten und Polen etwa 20 % (Maximalwerte in Europa), in Sardinien 1 % (Sarden sind fast reinrassige Nachkommen der Bauern, die sich entlang des Mittelmeers vor 7000 Jahren verbreiteten). aDNA der ältesten Sardinier (mittleres Neolithikum) weist auf enge Verbindungen zu den westmediterranen Neolithikern; es fand sich eine genetische Kontinuität bis etwa 1000 v. Chr.; mit Beginn der phönizischen Ära gibt es dann aber Hinweise auf eine Vermischung mit Menschen aus dem östlichen und nördlichen Mittelmeerraum (Nat. Comm. 11: 939).

Inzwischen geht man davon aus, dass die Schnurkeramiker zumindest jene indoeuropäischen Sprachen mitbrachten, aus denen sich später die slawischen, baltischen und germanischen Regionalsprachen bildeten. Als alteuropäische Sprachen gelten heute dagegen noch das Baskische und die Kartwelischen Sprachen des Kaukasus – sie gehören nicht zu den indoeuropäischen Sprachen (BdW 7/2015: 56).

Und der Umstand, dass genetische Spuren der Yamnaya auch noch im Altai-Gebirge (2900 – 2500 v.Chr.) gefunden wurden, könnte erklären, warum indoeuropäische Sprachen so weit nach Asien hinein gesprochen werden.

Die zweite Welle, die neolithischen Bauern aus dem Nahen Osten, haben Europa genetischen Untersuchungen zufolge zunächst – von Anatolien aus – über die mediterrane Küstenroute bevölkert: über Kreta, Dodecanesien (eine griechische Inselgruppe) und die festländische Mittelmeerküste, und sind von dort aus dann nach Norden und Nordwesten vorgedrungen. Die Küstenroute war der dominierende Weg der neolithischen Bauern nach Europa (PNAS 111: 9211).

Die Ausbreitung der frühen Neolithiker (Bauern) über Europa wurde (entgegen früherer Annahmen) gleichermaßen von Frauen und Männern getragen (was für eine Massenmigration ganzer Familien und Gruppen spricht), während die Wanderungsbewegung aus der pontischen Steppe im späten Neolithikum und der Bronzezeit sehr stark von Männern dominiert war (5 – 14 migrierende Männer kommen auf eine einzige migrierende Frau), und das über mehrere Generationen hinweg (also kein „einmaliger“ armee-artiger Einfall einer großen Anzahl von Männern) (PNAS 114: 2657).

Zusammenfassende Darstellung des Einflusses der Yamnaya:

- vor > 4500 Jahren wurde Europa von einem nomadischen südrussischen Steppenvolk überrollt, in wenigen Jahrhunderten die Hälfte der europäischen Bevölkerung durch Yamnaya ersetzt, vor allem der männliche Teil der Urbevölkerung. In Großbritannien, das vor 4500 Jahren erreicht wurde, wurden sogar 90 % (Männer und Frauen!) ersetzt*. Man vermutet, dass sie dort Krankheiten eingeschleppt hatten, die die britische Urbevölkerung hinrafften.
- Spanien: aus dem rasch erfolgten Verlust des einheimischen Y-Chromosoms aus dem Genpool (und Ersatz durch das Yamnaya-Y-Chromosom) ist zu schließen, dass in Spanien alle einheimischen Männer ausgerottet (oder versklavt) wurden, was für eine aggressive Eroberung spricht. Die Yamnaya-Männer vermischten sich dann mit den lokalen Frauen.
- Die Yamnaya breiteten sich von der Mongolei bis zu den Westküsten Europas aus. Sie waren vor ca. 5000 Jahren in Südrussland im Bereich nördlich des Schwarzen Meeres entstanden. Sie schafften Hügelgräber und schienen den Europäern der frühen Bronzezeit technologisch überlegen gewesen sein, u.a. durch domestizierte Pferde und das Rad, was ihre hohe Mobilität erklärt. 90 % der Zuwanderer waren Männer, die sich dann mit einheimischen Frauen paarten.
- In Asien waren sie weniger erfolgreich und hinterließen nur geringe Spuren im Erbgut der lokalen Bevölkerung. Offenbar konnte ihr Eroberungsverhalten dort gestoppt werden.
- So entstand in der frühen Bronzezeit eine völlig neue Bevölkerungsstruktur in Europa, die weitgehend jene ersetzte, die zu einem großen Teil auf die Ackerbauern zurückging, die vor ca. 8000 Jahren aus Kleinasien eingewandert waren (nach www.antropus.de, nach einer Konferenz in 2018).

* Die britischen Inseln waren zunächst von mesolithischen Jäger-Sammlern besiedelt (mit persistierenden genetischen Affinitäten zu westeuropäischen Jäger-Sammlern, z.B. Cheddar Man, 11600 BP), die um 4000 v. Chr. (1000 Jahre später als üblicherweise in Europa) von Bauern ersetzt wurden, die vom Kontinent kamen. Die Jäger-Sammler verschwanden offenbar komplett, es kam (im Gegensatz zum Kontinent) zu keiner Vermischung, es gibt keine Spuren der Ur-Briten im Erbgut der Neolithiker. Dies schließt eine Vermischung nicht völlig aus; die genetischen Spuren der Ur-Briten könnten im Laufe der Zeit aufgrund der Überzahl der Bauern verloren gegangen sein.

Genetische Affinitäten der britischen Neolithiker mit iberischen Neolithikern deuten darauf, dass die britischen Neolithiker weitgehend von Farmern aus der Ägäis abstammen, die sich entlang des Mittelmeeres ausgebreitet und Iberia erreicht hatten (Basis: Genomdaten von 6 Mesolithikern und 67 Neolithikern zwischen 8500 und 2500 v. Chr. aus GB). (BRACE S. et al., Nat. Ecol. Evol. 2019). Auf diese „zweite“ Population trafen dann um 2500 v. Chr. die südrussischen Steppenbewohner.

Bevölkerung Indiens:

Die moderne Bevölkerung Indiens geht auf drei Populationen zurück: lokale Jäger-Sammler Südasiens, Bauern aus dem Mittleren Osten (Iran, Pakistan) und Hirten aus den zentralasiatischen Steppen, die nach Süden wanderten. Die indoeuropäische Sprache entstand dabei vermutlich in den asiatischen Steppen.

Um 4700 – 3000 v.Chr. vermischten sich zunächst Bauern aus dem Iran mit indigenen Jäger-Sammlern Südasiens. Später wanderten Hirten aus den asiatischen Steppen nach Süden und vermischten sich mit der Bevölkerung in der Umgebung des Indus. Die Nachkommen dieser Vermischung mit den Steppenhirten gehören heute eher höheren Kasten an und sprechen indoeuropäische Sprachen (wie Hindi und Urdu). Danach kam es zu weiteren Vermischungen der bereits gemischten Populationen.

Dies ähnelt dem Szenario in Europa, wo sich auch zunächst einwandernde Bauern aus Anatolien (statt Iran) mit einheimischen (europäischen) Jäger-Sammlern mischten (ab 7000 v. Chr.). Ab 3000 v. Chr. wanderten Hirtenvölker aus den asiatischen Steppen sowohl nach Westen (Europa) wie auch nach Südasien (Nordindien), wobei sie das Rad (Wagen) mitbrachten. Die Yamnaya brachten wahrscheinlich auch die indoeuropäische Sprache nach Europa (Sci. 360: 252).

Expansion der Steppenbewohner (Yamnaya) nach Europa und nach Asien?

aDNA-Studien von 74 Individuen und 41 Genome von modernen Menschen aus 17 zentralasiatischen Ethnien ergaben ein differenziertes Bild über die Völkerwanderungen der frühen Bronzezeit.

Während sich die Yamnaya in der frühen Bronzezeit – wohl dank Pferden und Wagen – aus der pontisch-kaspischen Steppe nach Westen ausbreiteten und dabei auch die indoeuropäische Sprache nach Europa trugen, ist ihr genetischer Einfluss in Anatolien, Mittel- und Südasien gering.

Nachfahren der oberpaläolithischen Jäger-Sammler Zentralasiens persistierten bis in die Bronzezeit (existieren heute aber nicht mehr als separate Linie). Dazu gehören auch die Botai als erste Pferdezüchter. Die Botai selbst sind mit Mal'tal verwandt und daher genetisch weit entfernt von den Steppen-Nomaden der westlichen (pontisch-kaspischen) Steppe wie den Yamnaya. Die Botai bildeten mit Zentralasiaten und Baikalgruppen einen West-Ost-Gradienten mit gradientabhängigem Ausmaß des genetischen Einflusses von östlichen Jäger-Sammlern und frühen Ostasiaten.

Westeurasiaten expandierten zweimal nach Südasien, einmal vor der Expansion der Yamnaya nach Westen und ein weiteres Mal zu einem späteren Zeitpunkt gegen Ende der Bronzezeit. Die erste Welle geht auf kupferzeitliche Namazga (Bauern aus der südlichen Steppe) zurück. Die zweite Welle stammt ebenfalls aus der Steppe und findet sich vor allem im Norden und Westen Südasiens. Mit dieser zweiten Welle wurde die indoeuropäische Sprache nach Südasien getragen.

Die Anatolier der Bronzezeit weisen keine genetischen Beiträge der Steppenbewohner auf. Sie weisen eine genetische Kontinuität zu den Anatoliern der Kupferzeit auf, bei erheblichem Einfluss kaukasischer Jäger-Sammler, aber ohne direkte Einmischung von Steppenbewohnern. Dies weist darauf, dass der früheste Zweig der indoeuropäischen Sprache in der Region nicht auf eine Völkerwanderung aus der Steppe nach Anatolien zurückgeht (Sci. 360: 1422).

Kenntnisstand zur jüngeren Besiedlung Europas 2018; Abstammung der Basken (BdW 1/18: 24):

Die nacheiszeitliche Einwanderung in Mitteleuropa erfolgte in drei Schüben:

- vor 14000 Jahren, wohl aus dem Nahen Osten kommend (Jäger und Sammler)*
- vor 8000 Jahren wanderten erste Ackerbauern aus Anatolien ein; Beginn des Neolithikums; die Jäger-Sammler-Kulturen gehen allmählich in Ackerbauer-Populationen auf
- vor 5000 Jahren Einwanderung der Schnurkeramiker aus Zentralasien (überwiegend Männer, der Anteil der Frauen lag zwischen 7 und 20 %) (Schnurkeramik: 2800 – 2200 v. Chr.). Sie (und nicht die Neolithiker!) brachten die indoeuropäische Sprache mit nach Europa. Auch sie waren Bauern, brachten aber Wagen, Pferde und große Viehherden mit und verdrängten damit die zuvor eingewanderten Bauern. Die Einwanderung erfolgte über mehrere Generationen.

Die modernen Mitteleuropäer besitzen in ihrem Genom einen Anteil von ca. 50 % von den jungsteinzeitlichen Bauern, 40 % von den altsteinzeitlichen Jäger-Sammlern und 10 % von den zentralasiatischen Schnurkeramikern.

Die Besonderheit der Basken besteht darin, dass sie weitgehend auf die neolithischen Bauern (vermischt mit lokalen Jäger-Sammlern) zurückgehen und der Einfluss der Schnurkeramiker bei ihnen sehr gering ausfiel. Ihre Sprache, das Euskara, geht daher auf die Ursprache der Neolithiker zurück und gehört nicht zu den indoeuropäischen Sprachen, die erst die Schnurkeramiker einführten. Die genetische Konstellation konnte durch aDNA aus der Felsenbeinpyramide von 14 menschlichen Überresten aus Portugal (4200 – 1400 v.Chr.) geklärt werden.

Die Basken sind damit die letzten lebenden Zeugen der ersten bäuerlichen Einwanderer. Die spanische Mittelmeerküste wurde von diesen vor 7650 – 7550 Jahren erreicht, das Innere der iberischen Halbinsel vor 7350 bis 7250 Jahren und die Atlantikküste vor 7300 – 6800 Jahren. Bei der zweiten bäuerlichen Migrationswelle ab 5000 BP drangen dann jedoch die Schnurkeramiker nur in geringem Umfang bis zur Westküste der iberischen Halbinsel vor, und sie erreichten diese auch erst in der Bronzezeit.

3500 bis 5500 Jahre alte Menschen aus Nordspanien waren genetisch mit den heutigen Basken näher verwandt als mit jeder anderen Bevölkerungsgruppe in Europa (BdW 1/18: 24).

*Zwischen 13000 und 6000 Jahre alte Fossilien (mtDNA) aus Iberia zeigten, dass die Jäger-Sammler-Population, die dort vor 19 bis 15 TA lebte (Magdalenian, eng verwandt mit dem 15000 J alten Goyet-Q2), nicht – wie andernorts in Europa – komplett durch neue Einwanderer (Villabruna-Menschen) ersetzt wurde, sondern sich ihre Spuren noch im Genom iberischer Neolithiker (und damit auch moderner Menschen) in Spanien und Portugal finden. Andernorts (wie Belgien, Deutschland) überlebten die genetischen Einflüsse der Magdalenien-Leute dagegen so gut wie nicht und wurden völlig von den Villabruna-Menschen überschrieben.

Außerdem gab es in Iberia von vornherein (d.h. schon mit dem 18700 Jahre alten El Miron-Menschen) genetische Verbindungen zwischen den iberischen Magdalenien-Leuten und jener Population, die sich dann vor 14000 Jahren in ganz Europa durchsetzte (Villabruna-Cluster) und wohl auf ein Refugium in Italien zurückgeht. El Miron stellt bereits eine Mischung beider Linien (Magdalenien + Villabruna) dar. Offenbar gab es schon frühzeitig (> 18700 Jahren) Kontakte zwischen Jäger-Sammler-Gruppen des Magdalenien aus Iberia und Jäger-Sammlern des

Villabruna-Clusters in Italien, also zwischen beiden Refugien. Nur das Villabruna-Cluster setzte sich später europaweit durch (vor ca. 14 TA), in Iberia überlebten aber auch genetische Einflüsse der Magdalenien-Leute, weil sich die beiden Cluster (Magdalenien und Villabruna) dort vermischten. Diese gemischte Jäger-Sammler-Population mit Magdalenien- und Villabruna-Vergangenheit vermischte sich dann später vor ca. 7600 Jahren mit den Neolithikern aus West-Anatolien (und trug auch zur neolithischen Besiedlung der Britischen Inseln bei). Neolithiker Iberias (und ganz besonders in Süd-Iberia/Andalusien) weisen einen höheren Anteil Goyet-Q2- (also Magdalenien-)Verwandtschaft auf als Neolithiker andernorts in Europa.

Die Jäger und Sammler, die vor 19 bis 15 TA in Iberia lebten, als Iberia ein Refugium während des LGM darstellte, sind also nicht komplett ausgestorben und ersetzt worden (VILLALBA-MOUCO V et al., Curr. Biol. 2019).

2500 – 2000 v. Chr. wurde dann 40 % des Genoms der Mischpopulation aus Jäger/Sammlern (Magdalenien + Villabruna) und anatolischen Neolithikern in Iberia durch Genome aus der pontischen Steppe ersetzt (Y-Chromosom: fast 100 %), und dies betraf auch die Basken. Heutige Basken entsprechen etwa der typischen Population der Eisenzeit in Iberia zuzüglich eines gewissen Anteils aus der pontischen Steppe. Auch Basken waren also vom pontischen Einfluss betroffen, behielten aber ihre Sprache bei und entwickelten sich dann später genetisch recht isoliert von den übrigen Iberiern.

Eine andere Studie untersuchte die Bevölkerungsstärke in Iberia. Sie fand eine exponentielle Zunahme zwischen 16600 und 12900 J.v.h. (oberes Magdalenien bis Beginn der jüngeren Dryas), gefolgt von einem Bevölkerungsrückgang, der mit Beginn der jüngeren Dryas vor 12900 Jahren einsetzte und die erste Hälfte des frühen Holozäns hinweg anhielt, gefolgt von einem Bevölkerungswachstum ab 10200 Jahren, das sich dann vor 8000 Jahren stabilisierte, besonders ausgeprägt mit Beginn des Mesolithikums vor 10200 – 9800 Jahren.

Mesolithische Populationen persistierten im Ebro-Tal und im Mittelmeergebiet Iberias bis vor 7600 – 7300 Jahren; in atlantischen Gebieten lebten Jäger/Sammler bis vor 7200 – 7000 Jahren, in Kantabrien bis vor 6200 – 5900 Jahren.

Die Menschen Westeuropas vor 19 bis ca. 15 TA gehörten zum Miron-Cluster, das mit dem Magdalenien in Verbindung gebracht wird; sie wurden später ersetzt durch das Villabruna-Cluster, das den Zeitraum zwischen 14 und 7 TA umspannt und mit dem Azilian, Epipalaeolithikum und Mesolithikum korreliert. Während ein Populationseinbruch und der Wechsel von Miron-aDNA zu Villabruna-aDNA andernorts in Westeuropa bereits vor 14500 Jahren stattfand, kam es in Iberia erst etwas später zu einem starken Einbruch der Populationsstärke (Beginn des Einbruchs zwischen 13,5 und 12,7 TA), was aber auch ein Sampling Artefact darstellen könnte.

Der jüngste Nachweis von Miron-aDNA stammt aus Deutschland (14 TA), der älteste Nachweis von Villabruna-aDNA ist etwa gleich alt und stammt aus Italien. Einen signifikanten Beitrag von Villabruna-aDNA findet sich in Iberia erstmals vor 12,0 TA (und zwar in NE-Iberia); diese aDNA wird dann dominierend im späten und finalen Mesolithikum Kantabriens vor 7,9 – 7,1 TA. Mischpopulationen mit Miron-Anteilen finden sich weit verbreitet in Spanien noch bis < 8 TA (Nat. Comm. 10: 1872).

Zusammenhang zwischen Klima und Ausbreitung sesshafter Kulturen: (GRONNENBORN, Spektr. Wiss. 2/05, 56):

Im Nahen Osten existierten nach Ende der Eiszeit erste sesshafte, dörfliche Gemeinschaften, die jedoch noch von Jagd, Fischerei und Sammeln lebten; seit 15500 BP breiteten sich im Nahen Osten Wälder und Grassteppen als reiche Biotop aus; zahlreiche Tierarten und große Wildgetreidevorkommen machten hier Sesshaftigkeit möglich. Um 12800 BP kappten aber Schmelzwasser des abtauenden nordamerikanischen Eisschildes den Golfstrom für mehrere Jahrtausende; in Europa und im Nahen Osten herrschten wieder fast eiszeitliche Verhältnisse (jüngere Dryas). Nichtsesshafte Populationen wurden hiervon nicht so stark betroffen, sie mussten nur Jagdpraktiken umstellen. Bewohnern fester Siedlungen drohte Hunger durch Schwund der Wälder und Grassteppen; wahrscheinlich ist dies der Grund, weshalb die Menschen begannen, jene Pflanzen anzubauen, die sie vorher in der Wildnis sammeln konnten.

Um 11500 BP stabilisierte sich der Golfstrom, es wurde wärmer, es entstanden erste Zentren mit aufwändiger Architektur; die Bewohner lebten anfänglich ebenfalls noch weitgehend als Sammler und Jäger, die Landwirtschaft gewann aber allmählich an Bedeutung (Anbau von Getreide, Hülsenfrüchten wie Erbsen, Linsen, Linsenwicken; Domestikation von Schafen und Ziegen, später Rindern).

Um 9000 BP erreichte das Bauerntum Europa; ausgehend von der west- und südtürkischen Küste über die Ägäis zu den fruchtbaren Ebenen Griechenlands; diese waren vermutlich weitgehend menschenleer, da in den archäologischen Befunden eine Lücke zwischen den Jäger- und Sammlerkulturen und den ersten Bauern klafft. Von Griechenland aus erfolgte eine Expansion nach Norden; vor 8000 – 8200 J entstanden die ersten Dörfer in Ungarn und Rumänien. Aber schon vor 8500 J., also etwas früher, hatte sich die Kenntnis über den Getreideanbau im Voralpenraum, West- und Südfrankreich verbreitet (Pollenanalysen), aber ohne Indizien für großflächige Rodungen und großflächigen Anbau, auch ohne passende landwirtschaftliche Geräte. Auch gab es zu diesem Zeitpunkt keine Dörfer in den dichten mittel- und westeuropäischen Wäldern; Getreide wurde vermutlich nur in kleinen Gärten angebaut. Das Wissen über den Getreideanbau wurde vermutlich nicht durch Einwanderer, sondern über Handelskontakte nach Mitteleuropa transportiert (Schmuckschnecken und Feuersteine belegen Handelskontakte zwischen Mitteleuropa und dem Karpatenbecken [Ungarn, Rumänien] zwischen 8500 und 8000 BP).

Diese frühe, experimentelle Landwirtschaft in Mittel- und Westeuropa wurde vor 8200 J unterbrochen, als Schmelzwasser vom nordamerikanischen Eisschild erneut kurzzeitig den Golfstrom kappten; auch im Nahen Osten wurden viele große Siedlungen für 200 bis 300 J. verlassen.

Über 200 Jahre hinweg fielen die Wintertemperaturen um 2 bis 4 Grad niedriger aus, verbunden mit Trockenheit in der Nordhemisphäre. In der Türkei wurden zu dieser Zeit neue kleine Bauernsiedlungen gegründet, während in Zypern die Landwirtschaft für 1000 Jahre eingestellt wurde. Gleichzeitig drangen die ersten Bauern nach Südosteuropa vor, möglicherweise auf der Suche nach günstigeren Lebensbedingungen. Im Nahen Osten nahm die Zucht von Rindern, Ziegen und Schafen (zulasten der Schweine) zu, und Tierfasern wurden verstärkt zu Textilien verarbeitet (nachweisbar durch Zunahme der Anzahl der gefundenen Spindeln). Die Menschen interessierten sich offenbar verstärkt für sekundäre Tierprodukte wie Milch oder Textilien, die vielleicht dazu beitrugen, besser mit dem klimatischen Stress umzugehen (Sci. 329, 1465).

Als sich vor 8000 J die Verhältnisse wieder normalisierten, siedelten Kolonisten in kurzer Zeit entlang der Küsten den westlichen Mittelmeerraum bis nach Italien, Südfrankreich, Spanien, Nordafrika (Bocksprungkolonisation; viele Regionen wurden über die Küstenrouten nahezu gleichzeitig besiedelt). Ab 8000 BP lebten Bauern in Süditalien, ab 7700 – 7800 BP auch in Südfrankreich und Spanien; von Südfrankreich aus breitete sich die in diesen Gebieten praktizierte Mischform aus Jagd, Viehzucht und Ackerbau nach Norden über die Alpen hinweg aus (entlang

der Flüsse wie Rhone, Rhein, Mosel). Die mitteleuropäische Bevölkerung übernahm die Anregungen aus Südfrankreich und lebte seit 7600 BP neben der Jagd auch schon von Schaf- und Ziegenzucht; Getreideanbau war ihnen ja schon seit ca. 5000 Jahren bekannt und wurde wie bisher weiterhin in kleinen Gärten praktiziert. Sie waren nicht wirklich sesshaft, sondern zogen in kleinen Gruppen von Lagerplatz zu Lagerplatz und begannen, Keramik herzustellen (La-Hoguetten-Keramik, ab 7600 BP in Mitteleuropa). 200 Jahre später (naA vor 7500 J.) erreichte die Bandkeramikkultur (LBK) aus dem Osten (NW-Ungarn) die mitteleuropäische Bevölkerung. Auch Steinwerkzeuge aus dem Karpatenbecken (mit spezifischen Radiolariten) traten zu dieser Zeit in Mitteleuropa auf. Umstritten ist, ob diese osteuropäische Kultur durch Migration von Personen oder durch Technologietransfer Mitteleuropa erreichte; wahrscheinlich eine Synthese von beiden, denn Befunde belegen die Koexistenz unterschiedlicher Kulturen, z.B. La-Hoguetten-Keramik neben Bandkeramik zwischen 7350 und 7150 BP in der Wetterau. Untersuchungen an Strontiumisotopen an den Zähnen [Strontium wird während der Zahnbildung fest eingebaut und reflektiert die Strontiumaufnahme während der Zahnbildung - abhängig von Nahrungsgewohnheiten und Trinkwasser - und macht daher Aussagen über den Aufenthaltsort in der Kindheit] eines Friedhofs bei Schwerzingen (Neckar, 7150 bis 7000 BP) weisen darauf hin, dass 30 % der Frauen und 19 % der Männer zugewandert waren. Das enorme Anwachsen der Dörfer und Weiler zwischen 7500 und 7000 BP (Verzehnfachung) ist ohne Zuwanderung schwer erklärbar; und auch molekularbiologische Studien an der modernen Bevölkerung sprechen für eine multikulturelle Gesellschaft zu diesem Zeitpunkt; der Anteil der aus Vorderasien eingewanderten Personen lag im Neolithikum wohl nur bei unter 20 %. Allerdings beruhen diese Erkenntnisse auf Studien an der rezenten Bevölkerung; endgültige Aufklärung kann nur die Gewinnung fossiler DNS aus dieser Zeit erbringen.

mt-DNA-Studien an Knochen von 24 Individuen der Linearbandkeramikkultur aus Deutschland, Österreich und Ungarn (LBK vor 7500 – 7000 BP in Mitteleuropa; charakterisiert durch große Langhäuser mit 3 – 4 Feuerstellen und spezifische Keramikmuster; älteste Bauernkultur Mitteleuropas!; sie entstand vor 7500 J in Ungarn und Slowakien und breitete sich dann von dort aus innerhalb von 500 Jahren bis ins Pariser Becken und die Ukraine aus) wiesen zu 25 % einen mt-DNA-Haplotyp N1a aus, der heute nur noch zu 0,2 % vorkommt. Diese 25 % gehören dabei allesamt zum europäischen Unterzweig des Haplotyps N1a, der heute prozentual sehr selten, aber geographisch weit verbreitet in Europa und angrenzenden Gebieten Asiens und Nordafrikas vorkommt. Die mt-DNA-Haplotypen der 18 Individuen sind dagegen typisch westeurasisch (heutzutage weit verbreitet in Europa, Naher Osten, Mittelasien). (Allerdings ist noch nicht klar, ob bzw. wie häufig die Farmer des Nahen Ostens und die lokalen Jäger-Sammler-Kulturen Mitteleuropas diesen Haplotyp aufwiesen). Die Befunde widersprechen Y-Chromosom-Daten, die z.T. (*kontra: s.o.*) für eine massivere Einwanderung von Farmern aus dem Nahen Osten sprachen. Der Widerspruch ist am ehesten damit erklärbar, dass vor allem Männer nach Westen wanderten und sich dort mit den Frauen der lokalen Jäger-Sammler-Kulturen vermischten. Nach dieser Y-Studie trugen die lokalen Jäger-Sammler-Kulturen weniger als 50 % zum Genpool der modernen Europäer bei. Andere Y-Daten (*s.o.*) deuten jedoch auf einen geringeren Anteil der Kolonisation aus dem Nahen Osten (20 %); danach soll sich die Landwirtschaft weitgehend durch Akkulturation ausgebreitet haben und nur lokal eine begrenzte Kolonisation durch Einwanderer erfolgt sein; nach einer Studie soll daher weniger als 25 % der mtDNA der modernen Europäer auf die Kolonisation durch frühe Bauern aus dem Nahen Osten (*syn. neolithische Farmer*) zurückgeführt werden. Generell gilt: mtDNA-Studien sprechen eher für eine Ausbreitung der Kulturtechnik ohne erhebliche Kolonisation durch Völker aus dem Nahen Osten, Y-Daten sprechen z.T. eher für eine Völkerwanderung selbst. Die Vermischung von Farmern mit lokalen Frauen aus den Jäger-Sammler-Populationen kann diese Widersprüche erklären und auch den Anteil des Haplotyps N1a im Laufe der Zeit reduzieren. Möglicherweise drangen auch nur kleine Pioniergruppen von Bauern aus dem Osten nach Europa vor; die sie umgebenden Jäger-Sammler-

Kulturen übernahmen die Landwirtschaft, vermehrten sich daraufhin stark und reduzierten damit die mtDNA-Haplotypen der Einwanderer auf die niedrigen heutigen Werte (N1a von 25 % bei den LBK-Leuten auf heute 0,2 %). Möglicherweise hatten Männer der Linearbandkeramiker auch mehrere Frauen; die langen Häuser mit typischerweise 3 – 4 Herdstellen könnten darauf deuten. Die neolithischen bäuerlichen Einwanderer haben daher nur einen geringen genetischen Anteil an der modernen Bevölkerung Mitteleuropas (Sci. 310, 964 + 1016).

Ganz andere Ergebnisse lieferte allerdings eine aktuellere Studie (anno 2009) auf der Basis kompletter mtDNA von 25 Skeletten früher Bauern und 20 Skeletten aus Jäger-Sammler-Kulturen aus dem Zeitraum zwischen 15000 und 4300 BP (aus Deutschland, Russland, Polen, Litauen) sowie 484 modernen Europäern derselben Gebiete. (Die Landwirtschaft hatte sich vor 7500 Jahren – ausgehend von Zentren in Ungarn und der Slowakei – innerhalb von wenigen Jahrhunderten über Mitteleuropa ausgebreitet, im Westen bis Frankreich, im Osten bis zur Ukraine. Rechteckige Häuser waren von Kuhweiden und Feldern mit Weizen und Gerste umgeben).

Die mtDNA-Sequenzen der Bauernvölker unterschieden sich stark von den Jäger-Sammler-Kulturen (Farmer: Marker N1a und H; Jäger-Sammler: U4, U5; keine Überschneidungen zwischen beiden Gruppen). Die ersten Bauern waren demnach also Immigranten, die zunächst für sich isoliert blieben und sich nicht gleich mit der ortsständigen Jäger-Sammler-Population vermischten (jedenfalls *nicht* im Untersuchungsgebiet). Vergleicht man die mtDNA mit modernen Europäern, so hatten die Jäger-Sammler-Populationen nur einen geringen Einfluss auf den Genpool der modernen Bevölkerung; die meisten modernen Europäer stammen also von der immigrierten Bauernpopulation ab. Allerdings sind auch die genetischen Unterschiede zwischen modernen Europäern und der fossilen mtDNA der Immigranten größer als erwartet, so dass sich eine komplexere Abstammung der modernen Europäer (wie Einmischung zusätzlicher Migrationswellen sowie spätere Vermischung mit Jäger-Sammler-Völkern) ergibt. Eine einfache Kontinuität der Bevölkerung ist auszuschließen. 82 % der Jäger-Sammler-mtDNA ist charakterisiert durch mtDNA-Typen, die heutzutage in Mitteleuropa sehr selten sind. Die fossilen mtDNA-Typen beider Gruppen finden sich zwar unter modernen Europäern, aber in viel geringerer Frequenz, so dass sich die moderne mtDNA-Diversität nicht einfach durch Vermischung beider Bevölkerungsgruppen erklären lässt, sondern weitere Völkerwanderungen eine Rolle spielen müssen (vgl. Yamnaya). Auch die Herkunft der Linienbandkeramiker ist noch unklar; bevor sie Mitteleuropa erreichten, siedelten sie zunächst in Westungarn und SW-Slowenien, Vorläufer evtl. im Südosten Europas (Starcevo-Kris-Kultur).

Der genetische Austausch zwischen indigenen Jäger-Sammler-Kulturen und den vordringenden Farmern (Linienbandkeramikern) war also zunächst (zumindest was mtDNA, also die weibliche Seite betrifft) stark eingeschränkt, und dies trotz einer gewissen Kontinuität der Werkzeugkultur (Austausch von Werkzeugen zwischen beiden Gruppen?) zwischen dem mitteleuropäischen Mesolithikum und den ersten Siedlungen der Linienbandkeramiker.

Einwände gegen die Studie sind (a) regionale Begrenztheit (eigene Anm.), (b) Fallzahl, (c) keine Kontrolle in einem Zweitlabor, deshalb Kontamination der mtDNA nicht ausschließbar (Sci. 325, 1189; Sci. 326, 137).

Die bisher umfassendste Studie zur Besiedlung Europas (anno 2014) (Nat. 513: 409; Sci. 345: 1106) geht von der **Vermischung von drei Populationen** aus: den westeuropäischen Jäger- und Sammlerkulturen (als „Ureinwohner“, die auf die Einwanderer aus dem Aurignacien zurückgehen), den aus Anatolien seit 9000 BP vordringenden Bauern, und einer dritten Linie aus

asiatischen Nomaden, die vor 4000 bis 5000 Jahren nach Zentraleuropa vordrangen. Letztere stammen aus NW-Asien, möglicherweise aus den Steppen Westasiens oder Osteuropas. Sie gelten als „Geisterlinie“, weil es keine reinrassigen Abkömmlinge dieser Population mehr gibt.

Diese dritte Linie geht auf gemeinsame Vorfahren mit den Uramerikanern zurück und erklärt, warum Europäer (vor allem aus Nordeuropa) und die indigene Bevölkerung näher miteinander verwandt sind.

Die neuen Fortschritte auf diesem Gebiet stammen von der Sequenzierung einer 7000 Jahre alten Bäuerin aus Stuttgart und von 8 Jäger-Sammlern aus Luxemburg und Schweden, die vor 8000 Jahren lebten, verglichen mit 2345 modernen Menschen aus 192 Populationen.

Die Jäger-Sammler aus Luxemburg, aber auch aus Spanien hatten helle oder blaue Augen, dunkle Haare und recht dunkle Haut. Die Bäuerin von Stuttgart hatte braune Augen, dunkle Haare und hellere Haut.

Eine überraschende Erkenntnis aus dieser Studie ist, dass die ersten Bauern, die in Europa einwanderten, zu 44 % auf eine Linie zurückgehen, die sehr früh von den Auswanderern aus Afrika abzweigte – schon vor ca. 60000 Jahren. Die Abspaltung dürfte in Arabien, der Levante oder im mittleren Osten erfolgt sein – jedenfalls repräsentierten die kulturell so fortschrittlichen Bauern zu 44 % (34 – 54 %) eine sehr urtümliche Linie der OOA-Menschen, kurz nachdem die modernen Menschen Afrika verlassen hatten. Basale Eurasiaten mischten somit 44 % (+- 10 %) Genomanteile in die frühen Farmer ein, die damit eine Mischung aus Westeurasiaten und basalen Eurasiaten darstellen.

Die dritte Linie (die Geisterlinie aus Westasien) findet sich nicht bei den Jäger-Sammlern aus Luxemburg und Spanien und auch nicht bei den ersten Bauern, allerdings bei frühen Jäger-Sammlern in Skandinavien (8000 Jahre). In modernen Europäern findet sich ein Genomanteil dieser dritten Linie zu durchschnittlich 20 % (29 % in Mittel- und Nordeuropa, besonders Estland, Litauen, Skandinavien), während Südeuropäer nur sehr geringe Anteile dieser dritten Linie aufweisen. Ein Großteil ihres Genoms geht auf die frühen Bauern zurück (bis zu 90 % in Sardinien). Im Baltikum ist der Anteil der frühen Bauern mit 30 % am geringsten.

Der 24000 Jahre alte Mal'ta-Junge aus Sibirien zeigt dagegen große Ähnlichkeiten mit den Sequenzen der dritten Linie, ebenso wie Ureinwohner Amerikas. Einige Nachkommen dieses Volkes, dem der Mal'ta-Junge angehörte, wanderten später über Beringia nach Nordamerika ein; andere erreichten vor 8000 Jahren Skandinavien (aber nicht Mittel- oder Westeuropa). Erst später wanderten Menschen derselben Linie auch nach Mittel- und Westeuropa, was erklären dürfte, warum es vor 4000 bis 5000 Jahren zu erheblichen Verschiebungen in den mtDNA-Typen in Europa kam. Sie waren Nomaden, die Rinder züchteten, ursprünglich wohl aus der Gegend nördlich des Schwarzen Meeres stammten und um 2500 v.Chr. dann große Gebiete Nordost- und Mitteleuropas besiedelten.

(Hinweis zur Besiedlung Skandinaviens: Südschweden war schon vor 10000 Jahren besiedelt. aDNA-Untersuchungen an gekautem Birkenpech von Huseby-Klev von der Westküste Schwedens zeigten, dass die ersten Jäger-Sammler-Fischer aus Osteuropa/Russland kamen. Auf sie stießen später Einwanderer aus Westeuropa. Die beiden Völker haben sich zwar genetisch nicht vermischt, aber die Menschen westeuropäischer Abstammung haben offenbar die fortschrittlichere Werkzeugkultur der Leute osteuropäischer Abstammung übernommen. Der Birkenpech war als Klebstoff genutzt worden und wurde dazu gekocht und gekaut, um ihn weich zu machen; nach www.antropus.de/5/19).

Kladogramm:

--- Mbuti

Ab jetzt: NICHT-AFRIKANER

--- Basale Eurasiaten

--- östliche Nicht-Afrikaner

--- Frühe Nord-Eurasiaten (führen zum Mal'ta-Jungen sowie einer westasiatischen Population, die vor 8000 Jahren in Skandinavien und vor 5000 – 4000 Jahren in Mittel- und Westeuropa einwanderte)

--- Westeurasiaten: teilen sich in die frühen westeuropäischen Jäger/Sammler und eine Linie, die sich mit basalen Eurasiaten (34 – 54 % Anteil) vermischt und zu den frühen Bauern führt. Westeuropäische Jäger/Sammler, frühe Bauern und einwandernde frühe Nord-Eurasiaten vermischen sich zu den modernen Europäern.

Südeuropäer erhielten ihren genetischen Einfluss der frühen Jäger/Sammler im Wesentlichen über die frühen Bauern, die diesen Einfluss mitbrachten, während Nordeuropäer bis zu 50 % genetischen Einfluss der frühen Jäger/Sammler direkt von diesen erwarben, d.h. über den Einfluss hinaus, den die frühen Bauern von Jäger/Sammlern ohnehin schon mitbrachten.

In Europa dominiert der genetische Einfluss der frühen Jäger/Sammler über die dritte Linie, im Nahen Osten finden sich dagegen keinerlei genetische Einflüsse der westeuropäischen Jäger/Sammler, während die dritte Linie im Kaukasus zu 29 % vertreten ist. Praktisch alle modernen Europäer haben aber heute Einflüsse dieser dritten Linie.

Daneben gibt es einige moderne europäische Völker, die außerhalb dieser Abstammungslinien stehen. Sizilianer, Malteser und Ashkenazi-Juden haben rein rechnerisch gesehen einen Anteil der frühen Bauern von über 100 %, d.h. sie haben mehr genetischen Einfluss aus dem Nahen Osten als durch Vermischung mit frühen Farmern erklärt werden kann.

Finnen, Mordwinen und Russen aus NW-Russland passen ebenfalls nicht in das Drei-Linien-Modell, weil sie genetische Einflüsse aus dem östlichen Eurasien aufweisen. Sie sind wie die Chuvash und Saami näher mit Ostasiaten verwandt, als durch Einmischung der dritten Linie erklärt werden könnte. Offenbar gab es einen separaten Genflow aus Sibirien nach Nordosteuropa.

Im Jahr 2016 wurde eine Analyse der eiszeitlichen Besiedlung Europas auf der Basis der Genome von 51 Eurasiaten zwischen 45000 und 7000 BP vorgestellt (Nat. 534: 200; Spektr. Wiss. 7/2016: 6). Die wichtigsten Ergebnisse:

- Der Genom-Anteil der HN verminderte sich von 3 – 6 % (Ausnahme: Oase 1) auf Werte um 2 % (1,1 – 2,2 % oder 1,8 – 2,3 %) bei modernen Europäern.
- Es gibt keine Hinweise, dass die allerersten modernen HS in Europa (wie Ust-Ishim und Oase 1) zum Genpool der heutigen Europäer beitrugen.
- Alle untersuchten Individuen aus der Zeit zwischen 37000 und 14000 Jahren stammen von derselben Gründerpopulation ab, die noch heute zum Genom der Europäer beiträgt. Die Gründerpopulation war Träger des Aurignacien.
- Ein 35000 Jahre alter HS aus Belgien (GoyetQ116-1) gehört zu einem frühen Zweig dieser (aurignacischen) Gründerpopulation. Dieser frühe Zweig verschwand dann großräumig wieder (und wurde durch Vertreter der Gravettian-Kultur verdrängt, die sich zwischen 34 und 25 TA nachweisen lässt – verbunden mit der Abkühlungsphase vor den maximalen Vereisungen).

Vor 19000 Jahren auf dem Höhepunkt der Eiszeit drangen Nachfahren der frühen Linie (also Nachfahren der Aurignacien-Kultur) wieder in das nun weitgehend menschenleere Europa vor (El Miron, 19000 – 14000 Jahre, zum Magdalenien gehörend); sie verbreiteten wohl von SW-Europa aus die Magdalenien-Kultur. Cueva del Miron im Kantabrischen Gebirge gilt als ältester Nachweis für Magdalenien auf der Iberischen Halbinsel (18700 BP).

- Während der Erwärmungsphase ab 14000 Jahren breitete sich eine genetische Komponente über Europa aus, die mit heutigen Menschen im Nahen Osten verwandt ist. Diese genetische Komponente steht außerhalb der europäischen Gründerpopulation, die vor > 37000 Jahren aufkam. Ursache ist entweder eine Einwanderung aus dem Nahen Osten in Europa, oder Verschiebungen innerhalb Europas zwischen Populationen mit unterschiedlichen genetischen Anteilen aus dem Nahen Osten.
- HERC2 (ein Locus, dessen abgeleitetes Allel von großer Bedeutung für die helle Augenfarbe der Europäer ist) erschien gleichzeitig vor 14000 – 13000 Jahren in Italien und im Kaukasus und deutet auf eine genetische Verbindung zwischen dem Osten und Westen, wie auch die „östliche“ Y-Haplogruppe R1b in Villabruna (14000 Jahre, Italien) und Spanien (7000 Jahre) – von der man annahm, dass sie erst durch Wanderungen aus den Steppen Osteuropas während der Bronzezeit nach Westeuropa kam und sich dann dort durchsetzte und dominierend wurde.
- Muierii2 (33000 J, Rumänien) weist eine basale Version der Haplogruppe U6 auf; abgeleitete Versionen dieser Haplogruppe finden sich heute in Nordafrika und werden als Rückwanderung aus Westurasien nach Afrika interpretiert.
- Die mit der Sequenzierung von Kostenki 14 aufgestellten Hypothesen u.a. über eine teilweise Abstammung von Kostenki 14 von basalen Eurasiaten (die sich von den Vorfahren der Europäern und Ostasiaten trennten, bevor sich letztere voneinander trennten) sowie einer mit Mal'tal verwandten Linie, ließen sich nicht bestätigen (s. oben unter „Kostenki-14“). Weder geht Kostenki 14 auf „basale Eurasiaten“ zurück, noch trug die Linie von Mal'tal zu oberpaläolithischen Europäern bei. Mal'tal steht außerhalb der Gründerpopulation, die Europa vor 37000 bis 14000 Jahren allein besiedelte und noch heute zum Genom der Europäer beiträgt.

Neue Erkenntnisse zur Vermischung zwischen einheimischen Jäger-Sammlern und einwandernden Bauern in Osteuropa lieferten genetische Daten 5400 bis 9100 Jahre alter Menschen aus Spanien und Rumänien. Die frühen Funde aus Rumänien ähneln genetisch sehr stark gleich alten Menschen aus Spanien und Jäger-Sammlern aus Nordeuropa – sie stammen noch aus der Zeit vor der Ankunft der Bauern in Rumänien. Die jüngsten Funde aus Rumänien zeigen dagegen eine genetische Vermischung zwischen europäischen Jäger-Sammlern und Bauern anatolischer Herkunft. Im Donaubecken kam es über Generationen hinweg zu Vermischungen zwischen beiden Populationen. Während in Westeuropa die Bauern die Jäger-Sammler-Kulturen vertrieben haben dürften, kam es weiter im Osten offenbar zu engen Interaktionen zwischen beiden – trotz großer kultureller Unterschiede. In diesen Gebieten erfolgte der Übergang zur Bauernkultur sowohl durch die Ausbreitung von Menschen, die diese Kultur mitbrachten, als auch durch Transfer von Wissen (Nat. 546: 10).

Eine Analyse der aDNA von inzwischen 180 Individuen, darunter 100 aus Ungarn (6000 – 2900 v.Chr., 42 aus Deutschland (5500 – 3000 v. Chr.) und 38 aus Spanien (5500 – 2200 v. Chr.), zeigte regional auch im zeitlichen Verlauf und ihrer Dynamik sehr unterschiedliche Vermischungsprozesse von Farmern mit lokalen Jäger-Sammler-Kulturen, wobei es nicht nur direkt nach dem initialen Kontakt, sondern über viele Jahrhunderte hinweg zu einem weiteren

Genflow von Jäger-Sammlern in die einwandernden Bauernpopulationen hinein kam. Jede Region zeigt ein eigenes Muster – auch was den Zeitverlauf anbetrifft – der Interaktion zwischen beiden Gruppen (Nat. 551: 368).

Kenntnisstand zu den Migrationswellen in Europa Stand 2018 (nach BdW 12/2018: 26)

Ab 43500 J: mehrfaches Vordringen von HS aus einem Bevölkerungsreservoir im Nahen Osten zwischen Kaukasus im Norden, Levante im Süden und der Türkei und Schwarzen Meer im Westen. Wegen der zunächst kritischen klimatischen Bedingungen können sich die Menschen aber erst ab 14500 BP dauerhaft in Europa halten.

9000 v. Chr.: Erfindung von Ackerbau und Viehzucht durch die Natufier (fruchtbarer Halbmond)

Als die Böden erschöpften und die wachsende Bevölkerung nicht mehr ernähren konnten, breiteten sich die Ackerbauern auf der Suche nach neuem Ackerland aus und wanderten **im 7. und 6. Jahrtausend v. Chr.** in Europa ein; im 6. Jahrtausend v. Chr. erreichten sie Mitteleuropa (ältere Linearband-Keramiker).

Im 3. Jahrtausend v. Chr. breiteten sich frühbronzezeitliche Halbnomaden aus den Steppen nördlich des Schwarzen und Kaspischen Meeres (Jamnaja = Yamnaya) nördlich und südlich der Karpaten nach Westen aus und vermischten sich mit in Osteuropa ansässigen jungsteinzeitlichen Bauern. So entstanden um 2800 v. Chr. in Osteuropa die Schnurkeramiker, die sich nach Norden und Westen ausbreiteten und auch Mitteleuropa erreichten. Mehr als 70 % der jungsteinzeitlichen Gene (der Bauern) wurden durch Steppen-Gene ersetzt. Die Schnurkeramiker lebten in Mitteleuropa, vor allem im nördlichen und nordöstlichen Teil, auch im Baltikum und südlichen bis mittleren Skandinavien.

Um **2500 v. Chr.** entwickelte sich in Mitteleuropa die Glockenbecher-Kultur, die von Schnurkeramikern und lokalen Bauern abstammt. Die Glockenbecher-Leute waren sehr mobil und metallurgisch versiert (Kupfer schmelzen und verarbeiten). Sie besiedelten ganz Frankreich und die iberische Halbinsel und wanderten 2450 v. Chr. auf den Britischen Inseln ein, wo die lokale Bevölkerung zu 90 % zugrunde ging (Infektionen?). So gelangten die Steppen-Gene am weitesten nach Westen.

Etwa **2300 v. Chr.** flutete eine Migrationswellen nach Osten zurück; Menschen mit einer Kombination aus Steppen- und mitteleuropäischen Genen breiteten sich nach Westsibirien aus (Andronowo-Kultur, 2300 v. Chr.; Sintashta-Kultur, 2000 v. Chr., Erfinder des Streitwagens). Um 1500 v. Chr. wanderten diese Menschen auch in Nordindien ein.

Genomanteile eines typischen Mitteleuropäers:

- 1,5 – 2 % vom HN
- ca. 15 % von Jäger/Sammlern des Mesolithikums; Migranten aus Afrika und Nahost, die zwischen 13000 und 6000 v. Chr. in Europa einwanderten, also den frühen Einwanderern nach Ende der Eiszeit

- ca. 50 % von nahöstlichen Bauern der Jungsteinzeit (Herkunft: Nordsyrien, Anatolien; eingewandert im 7. und 6. Jahrtausend v. Chr.). Bei küstenfern lebenden Sarden beträgt dieser Anteil noch 85 %. Sie sind damit die letzten fast reinrassigen Nachfahren der nahöstlichen Bauern.
- ca. 35 % „Steppen-Gene“: von Halbnomaden der Jamnaja-Kultur aus den kaspisch-pontischen Steppen, eingewandert im 3. Jahrtausend v. Chr. (Dieser Anteil erreicht im Norden und Nordosten Europas 50 %, so bei Norwegern, Balten, Russen, und sinkt nach Süden und Südwesten graduell; bei den Sarden nur 5 %).

Alphabetische Zusammenstellung Homo/HSS-relevanter Themen

Ackerbau/Landwirtschaft: unabhängig voneinander entstanden in mindestens 12 Regionen – weltweit betrachtet – Zentren der Domestikation und Landwirtschaft. Ging Darwin noch davon aus, dass der Mensch bei der Kultivierung der Pflanzen – bewusst oder unbewusst – bestimmte Merkmale selektierte, betrachtet man heute die Domestikation als „genetisch determinierte physikalische und physiologische Veränderungen, die eine Pflanze als Antwort auf menschliches Verhalten durchgemacht hat“, also genetische Veränderungen, die sich als Folge der Kultivierung entwickelten (Sci. 316, 1830).

Nach genetischen Studien ging die Einführung der Landwirtschaft in den Untersuchungsregionen (Europa, SE-Asien, Subsahara-Afrika) mit einer deutlichen Bevölkerungszunahme (im Vergleich zu Jäger-Sammler-Kulturen) - etwa um das Fünffache - einher. In den jeweiligen Regionen korreliert das Bevölkerungswachstum zeitlich eng mit den ersten archäologischen Hinweisen auf Landwirtschaft (PNAS 108, 6044).

Ging man bisher davon aus, dass Notlagen durch Klimaverschlechterung, also Hunger, den Anlass zur Landwirtschaft gaben, so deuten Korrelationen zwischen Bevölkerungsentwicklung in den betreffenden Regionen während der letzten 21000 Jahre und Klimadaten nun darauf, dass die Entstehung der Landwirtschaft in allen 12 Zentren mit einem angenehmen und fruchtbaren Klima einherging, in dem es Pflanzen und Tiere im Überfluss gab und Jäger und Sammler ein angenehmes, sorgenfreies Leben hatten. Wegen des Überflusses mussten die Menschen nicht mehr den ganzen Tag mit der Nahrungssuche verbringen; sie hatten Zeit für Müßiggang, und die Bevölkerungsdichte nahm zu. Die Kombination aus vielen Menschen, die miteinander Zeit verbringen, und dieser „vielen Zeit“ führt dann zur Entwicklung neuer Ideen (ein „Luxus“) und damit zu Innovationsschüben. Allerdings ist diese Kausalität bisher nicht bewiesen, sondern nur eine statistische Korrelation und Arbeitshypothese (nach www.antropus.de).

Bereits Neandertaler aßen Wildgerste und andere Gräser Samen (Shanidar III, Nordirak, mindestens 44000 Jahre); auf den Zähnen der HN fanden sich Stärkekörner. Einige davon waren offenbar erhitzt worden, was für Kochen spricht.

In 40000 Jahre alten Schichten in Israel (Gesher Benot Ya'aqov) fanden sich Überreste von Hülsenfrüchten, Weintrauben, ggf. Oliven, an anderen gleich alten Fundstellen in Israel (Amud Höhle, Kebara Höhle) Linsen, Pistazien, Eicheln. In Europa finden sich Stärkepartikel auf Mahlwerkzeugen und Mörsern (als Indiz für Nutzung von wildem Getreide oder Hülsenfrüchten) ab dem Jungpaläolithikum.

Älteste systematische Nutzung von Wildgetreide: Ohalo II (Israel, 23000 Jahre); Abu Hureyra, 13000 Jahre (Roggen mit Merkmalen von Domestikation).

Getreidekörner mit einer Größe, die derjenigen von Kulturpflanzen entspricht, finden sich vor 11500 Jahren in Syrien (Abu Hureyra). Und am Fuß des Zagros-Gebirges im Nordiran ließ sich die Kultivierung von Wildgerste im gesamten Zeitraum zwischen 11400 und 9600 BP nachweisen. Dies spricht für eine eigene Tradition der Kultivierung von Wildgetreide im Osten des Fruchtbaren Halbmondes.

Getreide mit Merkmalen gezielter Züchtung findet sich innerhalb des Fruchtbaren Halbmondes zwischen 10300 und 9700 BP.

Man vermutet, dass die Domestikation eher zufällig erfolgte, indem Wildgetreide mit brüchigen Ähren immer seltener in Erntegefäße und damit auch zur Aussaat gelangte, so dass allmählich jene Mutanten überwogen, die stabile Ähren bildeten – was den Ernteertrag steigerte. Wann die aktive Züchtung ertragsreicherer Sorten begann, ist unbekannt.

Nach neuen Erkenntnissen erfolgte der Übergang zum Ackerbau unabhängig voneinander in verschiedenen Teilen des Fruchtbaren Halbmondes – dieser reicht von der westlichen Levante über das Grenzgebiet zwischen Nordsyrien/Türkei in den Nordirak und den nordwestlichen Iran und ist gekennzeichnet durch reiche Niederschläge im Winter. Man geht auch nicht mehr von einem einzelnen Faktor als Auslöser für den neolithischen Übergang aus, sondern einem komplexen Geflecht von Ursachen (daher auch zu etwas verschiedenen Zeiten an verschiedenen Orten). Auch nach Aufkommen der Landwirtschaft behielten die Menschen aber das Sammeln und Jagen bei.

Südliche Levante:

Sammeln von Wildpflanzen: Ohalo (23000 BP), ansonsten ab 14200 BP

Kultivieren: ab 10800 BP (Emmer, Gerste, Einkorn)

Domestikation: ab 9700 BP (Emmer, Gerste, Einkorn, Nacktweizen)

Nordmesopotamien, nördliche Levante:

Sammeln von Wildpflanzen: ab 13000 BP

Kultivieren: ab 11400 BP (Gerste, Einkorn)

Domestikation: ab 10400 BP (Einkorn, Gerste, Emmer, Nacktweizen, Roggen)

Nordirak, Westiran:

Sammeln von Wildpflanzen: ab 12200 BP

Kultivieren: ab 11400 BP (Gerste)

Domestikation: ab 10000 BP (Gerste, Emmer, Einkorn)

(Spektr. Wiss. 4/2014: 64).

Die Gründe für den Übergang zum Ackerbau waren auch im Jahr 2011 noch immer nicht abschließend geklärt. Immerhin stellt Ackerbau eine schwerere Arbeit dar als das Jäger- und Sammler-Dasein und war wahrscheinlich zunächst weniger produktiv. Selbst in der Kalahari benötigen Sammlerkulturen weniger Zeit, um ihre Nahrungsbasis zu sichern, als prä-industrielle Ackerbauern. Landwirtschaft bedeutete also zunächst: mehr Arbeit, weniger abwechslungsreiche Ernährung, mehr Krankheiten. Und wenn man nur einfache Handwerkzeuge verwendet, liegt die Produktivität nur bei ca. 60 % im Vergleich zum Sammeln wilder Spezien. Damit stellt sich die Frage nach den Vorteilen des Ackerbaus? Er ermöglichte eine sesshafte Lebensweise, geringeren Aufwand beim Aufziehen der Kinder und stimulierte Bevölkerungswachstum; über den Eigenbedarf hinaus produzierte Nahrung ermöglichte neue gesellschaftliche Interaktionen (Nat. 473, 163).

Schon vor 50000 Jahren brannten Menschen in SE-Asien die Vegetation nieder, um die Produktivität der Pflanzen zu erhöhen (Nat. 473, 163).

Getreidevorräte: schon vor 11300 – 11175 Kalenderjahren wurden in Dhra im Jordantal Getreidespeicher angelegt (noch vor der Domestikation von Getreide), was dafür spricht, dass zu diesem Zeitpunkt bereits wilde Cerealien kultiviert wurden. Die Getreidespeicher hatten einen höhergelegten Boden zwecks Belüftung und Schutz vor Nagern. Sie gingen der Domestikation und der Entstehung größerer sesshafter Gemeinschaften um mindestens 1000 Jahre voraus (PNAS 106, 10966).

Getreide:

An einer 105000 Jahre alten Lokalität in einer Höhle in Mosambik finden sich an den Steinwerkzeugen massenweise Stärkekörner von Hirse (*Sorghum spp.*), die auch heute natürlicherweise in dieser Gegend wild wächst. Menge und Verteilung der Stärkekörner belegen aber, dass die Hirsekörner nicht zufällig in die Höhle gelangt sein können, sondern tatsächlich dort verarbeitet wurden; an den Steinwerkzeugen fanden sich um den Faktor 270 mehr Stärkekörner als an Kontrollsteinen innerhalb der Höhle. Die Erhaltung der (artspezifisch gestalteten und damit bestimmbaren) Stärkekörner über einen so langen Zeitraum setzt voraus, dass sich durch Adsorption ein molekularer Schutzfilm über die Steinwerkzeugoberfläche gelegt hat, der verhinderte, dass die Stärke von Mikroorganismen verwertet wurde. 89 % aller Stärkekörner stammten von Hirse, daneben Stärke aus den Samen/Früchten von Fabaceae, Malvaceae, Apocynaceae, dem Stamm der Palme *Hyphaene petersiana* sowie von der falschen Afrikanischen Banane *Entese ventricosum*. Die Befunde sind nur damit erklärbar, dass die Menschen stärkehaltige Pflanzenbestandteile mit in die Höhle brachten und dort verarbeiteten (problematisch ist aber die Altersangabe: im Abstract wird beschrieben, dass die Nutzung von Grassamen, darunter Hirse, vor mindestens 105000 Jahren einsetzte, im Text selbst wird die Altersspanne der Ablagerungen, in denen die betreffenden Steinwerkzeuge gefunden wurden, aber auf 105000 bis 42000 J datiert) (Sci. 326, 1680).

Nach neuesten Erkenntnissen wurden einige Getreidearten bereits vor der kompletten Abhängigkeit von der Landwirtschaft kultiviert, d.h. es gab eine lange Phase des Nebeneinanders

zwischen Kultivierung/Ackerbau und Jäger-Sammler-Dasein; und es besteht kein enger zeitlicher Zusammenhang zwischen Ackerbau und festen dörflichen Siedlungen (s. unter „Siedlungen“). Letztere können dem Ackerbau vorausgehen (s. Asikli, ca. 10000 J.) oder erst in großem Zeitabstand folgen (vor allem in Südamerika). So soll im Nahen Osten schon vor 13000 J Roggen von Jäger-Sammler-Kulturen kultiviert worden sein, die aber noch viele Jahrhunderte parallel dazu weiter jagten und eine stetig abnehmende Anzahl wilder Pflanzen sammelten; erst vor 10500 J. wurden sie echte Bauern, die in Dörfern wohnten. Der Übergang vom Jäger/Sammler zum Ackerbauer war also ein langsamer Prozess. Die Wiege der Landwirtschaft liegt in einer kleinen Region der SO-Türkei und Nordsyriens, wo die genetischen Ausgangspopulationen für **Einkorn, Erbsen und Linsen** vorkamen. Diese Pflanzen wurden nur ein einziges Mal kultiviert, was erklärt, weshalb die genetische Variabilität der kultivierten Arten geringer ist als die der Ausgangspopulation (Ausnahme: evtl. Gerste). Allerdings wurde über mehrere Jahrtausende hinweg neben dem Kulturweizen (der sich in bestimmten Mutationen unterscheidet) auch noch wilder Weizen angebaut; die „Kultur-Mutante“ mit nicht-brüchigen Ährenspindeln (s.u.) findet sich erstmals vor 9250 J BP.

Die ältesten Hinweise, dass Samenkörner von **wilder Gerste** und anderen Gräsern zu einem mehlartigen Pulver zerstampft wurden (das dann vermutlich, aber nicht nachweisbar, zu Teig verarbeitet und gebacken wurden), sind 19000 kalibrierte RC-Jahre Jahre alt (Ohalo II; Sci. 311, 1886) [naA sogar 23000 J: PNAS 101, 9551; lt. Wikipedia Ohalo II 20500 – 18500 BP bzw. 18550 – 16550 v. Chr.] und stammen aus dem Lager Ohalo II am SW-Ufer des Tiberias-Sees im oberen Jordantal. Man fand Überreste von sechs aus Zweigen, Reisig und Blättern errichteten Laubhütten, Feuerstellen, Steinwerkzeuge und ein Grab; in einer der Hütten fand sich ein flacher Basaltstein, der als Amboss zum Zerstampfen der Graskörner diente; das fossil überlieferte mehlartige Pulver aus Stärkekörnchen ließ (aufgrund Größe und Form der Stärkekörnchen) Rückschlüsse auf die verarbeiteten Grasarten zu: von 150 Körnchen stammten 127 von Grassamen, darunter mindestens 23 von wilder Gerste. Zerstampft wurden nur recht große Körner (von wilder Gerste und vermutlich auch von wildem Weizen); kleine Samenkörner wurden anscheinend unzerstampft auf heißen Steinen geröstet. Die größeren Körner wurden also bereits „gemahlen“, um Mehl herzustellen, und vielleicht wurde auch schon Teig an den ofenähnlichen Feuerstellen gebacken. Bemerkenswert ist, dass neben Cerealien wie wilder Geste und wildem Weizen auch Grasarten mit kleinen Samenkörnern einen großen Anteil unter den über 90000 gefundenen Pflanzenresten bildeten. Im Laufe der folgenden 15000 Jahre wurden dann die kleinkörnigen Gräser immer mehr durch Cerealien ersetzt, bis sie endgültig aus dem Nahrungsspektrum der Levante verschwanden (PNAS 101, 9551). Anhand der Stärkekörnchen konnte gezeigt werden, dass wilder Weizen mit Schleifsteinen in Ohalo II gemalen wurde (Sci. 329, 28).

Fazit:

Nach neueren Angaben wurde Getreide also schon vor 19000 BP im Nahen Osten gesammelt (Sci. 311, 1886). Unter 90000 Resten von Wildpflanzen (darunter Eicheln, Pistazien, wilde Oliven) fanden sich auch zahlreiche Reste von wildem Weizen und wilder Gerste. Samenkörner von Gräsern wurden also nicht nur gegessen, sondern auch zu Speisen verarbeitet, wodurch mehr Energie aus den Samen gewonnen werden konnte (durch Verarbeitung als Teig und durch Backen: + 72 %).

Die Körner wurden in der Wildnis gesammelt, vermutlich nicht nur zum sofortigen Verbrauch, sondern auch als Vorrat für den Winter. Die Körner, die dabei auf den Boden fielen und auskeimten, dürften dazu geführt haben, dass der Mensch erkannte, dass es sich um Samen

handelte. Dabei ist es dann aber erstaunlich, dass es noch mehr als 10000 J dauerte, bis man begann, diese Samen gezielt anzubauen. Wahrscheinlich war letzteres zunächst aber nicht notwendig, weil es genügend Wildgräser in der Wildnis gab, die man sammeln konnte; erst als sich aufgrund der Klimaveränderungen die Verbreitungsgebiete der Pflanzen und Tiere verschoben, befürchtete man wohl, nicht mehr genügend Wildgräser sammeln zu können, und begann Samen von Gerste und Weizen gezielt anzubauen (Natw.Ru. 12/2004, 692). Dazu passt, dass in den ersten Ortschaften im Nahen Osten keinerlei Hinweise auf kultiviertes Getreide gefunden wurden, sondern nur – massenhaft – Wildpflanzen. Unstrittige Nachweise für Domestikation sind lediglich 10500 J alt; sie wurden im Zusammenhang mit größeren Siedlungen mit komplexerer sozialer Organisation und veränderter Architektur angetroffen, und es dauerte noch mehrere Jahrtausende, bis sich die Kulturpflanzen gegenüber den gemeinsam mit ihnen angebauten bzw. gesammelten Wildtypen durchsetzten: Zwischen 10500 und 7500 BP erhöhte sich der Anteil domestizierter (stabiler) Getreidespindeln von 10 % (10500 BP, Nevali Cori) auf 36 % um 8500 BP (Syrien) und 64 % um 7500 BP (Syrien). Wildtypen wurden also nur graduell durch Kulturformen ersetzt. Die Menschen übten also nur einen sehr schwachen Selektionsdruck auf das Getreide aus, daher dauerte der Prozess der Domestikation so lange. Ursprünglich dachte man, dass die Verwendung von Sicheln (die schon seit 15000 J nachweisbar sind) die Getreidepflanzen mit nicht-brüchigen Spindeln positiv selektionierte; dann aber hätten sich die nicht-brüchigen Spindeln viel schneller durchsetzen müssen. Vielleicht wurde das Getreide auf andere Weise gesammelt (Auflesen vom Boden?), und die ersten Sicheln dienten ganz anderen Zwecken (z.B. zum Abschneiden von Schilf; zwischen den ältesten Sicheln und dem ältesten domestizierten Getreide liegen 4500 J!). Archaeobotanische Befunde sprechen ebenfalls dafür, dass die Gras- bzw. Getreidekörner z.B. von wildem Weizen und wilder Gerste zunächst vom Boden aufgesammelt wurden. So erkannte man dann auch, dass die auf den Boden gefallenen Samen die Quelle für neue Pflanzen waren, die im Herbst erschienen (PNAS 101, 2692).

Eine andere Hypothese für den sehr langsamen Übergang von Wild- zu Kulturformen könnte darin bestehen, dass in harten, knappen Jahren das Saatmaterial mit Samen von Wildformen angereichert wurde. Erst als sich der Ackerbau ausbreitete und die domestizierten Pflanzen außerhalb ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete angebaut wurden, waren sie physiologisch und genetisch von ihren wilden Vorfahren isoliert; jetzt konnte sich der Prozess der Domestikation beschleunigen.

Getreidekulturen:

Die ältesten Hinweise auf **Roggenkulturen** stammen aus Abu Hureyra (nahe Aleppo, Syrien); die Einwohner waren dort zumindest halbsesshaft, der Erntezeit der über 150 dort gefundenen Pflanzenarten zufolge mindestens vom frühen Frühjahr bis zum späten Herbst; darunter Körner von kultiviertem Roggen, ca. 13000 J. alt (naA kultivierter Roggen und Hülsefrüchte von Abu Hureyra erst 8900 – 8600 BC). Noch zeitlich vor dem ersten Nachweis von kultiviertem Roggen kommt es zu einer starken Zunahme der Reste von Samen von Ackerwildkräutern, ein indirekter Hinweis auf noch früheren Ackerbau. Allerdings ist es fraglich, ob die gefundenen Roggenkörner von Abu Hureyra tatsächlich domestiziert sind (Dokumentationslücke für domestizierten Roggen von mehreren TA); es handelt sich nur um wenige relativ große Roggenkörner.

Die ersten Hinweise für die Kultur von **Gerste und Weizen** im Nahen Osten sind nämlich nur 10500 J. alt, d.h. nach Ende der jüngeren Dryas. Der Anlass könnte darin bestanden haben, dass sich Jäger- und Sammlerkulturen in festen Siedlungen niedergelassen hatten und im Laufe der Zeit die Bevölkerungszunahme einerseits und die Abnahme der Wildpflanzen in der Umgebung andererseits zum Ackerbau zwangen. Nach einer langen Phase des Nebeneinanders von Jäger- und Sammlerdasein und Ackerbau entstanden die ersten echten Ackerkulturen vor 10500 J. im Nahen

Osten, vor 7000 J. in China und erst deutlich später in Amerika und Afrika. Domestizierte Formen von **Einkorn- und Emmerweizen** sowie **Gerste** sind seit ca. 9500 J (Tell Abu Hureyra 2A, Cafer Höyük) nachweisbar.

Das wesentlichste Zentrum der Agrikultur im Nahen Osten war die Osttürkei (Karacadag-Gebirge); hier wurden Einkorn (zu Einkornweizen), Kichererbse, Bittererbse kultiviert; von etwas weiter südlich stammen Weintrauben und Oliven; aus noch unbekanntem Gebieten des vorderen Orients stammen Emmerweizen, Gerste, Linsen, Flachs und Erbsen; und aus Hybriden zwischen dem Wildgras *Aegilops squarrosa* und dem kultivierten Emmerweizen entstand der echte Weizen* (s.u.). Entscheidend für die zentrale Rolle des Nahen Ostens bei der Entwicklung der Agrikultur war also auch die Verfügbarkeit vieler geeigneter Wildpflanzen auf engem Raum. Die Ausbreitung nach Westen wurde dann durch die Ost-West-Achse Eurasiens erleichtert, so daß die Farmer und Pflanzen sich in derselben geographischen Breite ausbreiten konnten, ohne dass weitergehende Anpassungen erforderlich wurden. In der Umgebung der Karacadag-Berge wurde der Anbau domestizierten Einkorns bereits vor 9800 – 9500 Jahren (BP) praktiziert (Abu Hureyra), gefolgt von Cafer Höyük (9600 – 8200 PB), Cayönü (9500 – 8700 BP) und Nevalı Cori (9200 BP). Diese Schlüsselregion im Bereich des oberen Euphrat und Tigris beherbergte eine wohlhabende Gesellschaft mit ausreichend Nahrung, eindrucksvoller Architektur, Bildern und anderen Prestigeobjekten (Cayönü, Nevalı Cori, Göbekli Tepe), die Siedlungen waren größer als in anderen Gebieten des vorderen Orients. In Jericho wurde zur gleichen Zeit ein 9 Meter hoher Turm gebaut.

Der Prozess der Domestikation von Weizen und Gerste soll dabei etwa 1000 Jahre gedauert haben (Natwiss. Ru. 12/2006 S. 677). **Vor ungefähr 19000 J sollen im Nahen Osten erstmals Getreidearten gesammelt worden sein** (s.o.). **Der Beginn der Landwirtschaft wird auf 10500 bis 9500 BP in der SO-Türkei und Nordsyrien datiert** (noch heute wachsen dort Wildeinkorn und Wildemmer). Beim wilden Weizen zerbrechen die Ähren nach der Samenreife, die Ähren fallen mit den eingeschlossenen Samen auf den Boden. Natürliche Mutanten führten zu nicht-brüchigen Ährenspindeln; diese lassen sich erstmals vor 9250 J nachweisen. Weizen mit brüchigen Ähren wurde aber schon vorher (schätzungsweise 200 J vorher) kultiviert; der Anteil domestizierter (nicht-brüchiger) Ähren nahm nur allmählich zu. Sinngemäß dasselbe gilt für Gerste: der Anteil stabiler Ähren stieg von 30 % (um 9300 BP) auf 50 % an. Der Umstand, dass sich die Mutanten mit zähen Ähren nur so langsam (mind. 1000 J) durchsetzten, lässt erkennen, dass die Bauern die Ähren von Weizen und Gerste noch vor dem Beginn ihres Zerfalls ernteten, um Ernteverluste zu vermeiden; der Anbau von Pflanzen mit zähen Ähren brachte daher keinen unmittelbaren Vorteil (Sci. 311, 1886).

Außerhalb dieser Schlüsselregion sind domestizierte Cerealien und Hülsenfrüchte erst seit 9300 – 9000 Jahren nachweisbar. In Israel ist Einkornweizen seit 8900 J, Linsen seit 8800 J nachweisbar (Israel liegt außerhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes dieser Pflanzen).

Einige Gerstesorten Chinas zeigen Verwandtschaft zu wilder Gerste aus Tibet. Die Linie der tibetischen Wildgerste trennte sich aber schon vor 2,8 MA von derjenigen des Nahen Ostens. Dies spricht für einen weiteren, unabhängigen Domestikationsevent in Tibet oder Umgebung (PNAS 109: 16969).

* Domestikation des Weizens (Sci. 316, 1862): Einkorn ist diploid, wilder Emmer tetraploid (*T. turgidum*), Durumweizen tetraploid, gewöhnlicher Weizen hexaploid; beide Weizentaxa gehen auf interspezifische Hybride zwischen 2 bzw. 3 verschiedenen diploiden Arten zurück. Der Erfolg der domestizierten polyploiden Taxa korreliert mit dem Erfolg polyploider Wildpflanzen, die mehr als 70 % aller Pflanzenarten darstellen und tendenziell eine weitere geographische Verbreitung aufweisen als ihre nächsten diploiden Verwandten. Genetische Vergleiche zwischen wildem und kultivierten Einkorn und Emmer deuten auf die SO-Türkei (Region westlich Diyarbakir) als den wahrscheinlichsten Ort ihrer Domestikation; von hier aus breiteten sich domestizierter Einkorn (*Turgidum monococcum*, diploid, Genom AA) und domestizierter Emmer (*T. turgidum ssp. dicoccon*, tetraploid, Genom BBAA) nach Asien, Europa und Afrika aus. Bis zur frühen Bronzezeit blieb Emmer im Nahen Osten das am meisten kultivierte Getreide; erst dann wurde seine dominierende Rolle vom Weizen abgelöst. Der domestizierte Emmer aus dem Norden trat in Genaustausch mit der südlichen Subpopulation des Wilden Emmers.

Der Weizen geht auf domestizierten Emmer (BBAA) zurück, der sich (kultiviert) von seiner Ursprungsregion nach Nordosten ausbreitete und dort auf das Wildgras *Aegilops tauschii* (diploid, Genom DD) traf; durch interspezifische Hybridisation entstand der gewöhnliche Weizen (*Turgidum aestivum*, hexaploid, BBAAADD), und zwar irgendwo in dem Korridor zwischen Armenien und der SW-Küste des Kaspischen Meeres.

Die Domestikation muss sich über mehrere Jahrtausende hingezogen haben; so nahm der Anteil nicht-brüchiger Ährenspindeln beim Einkorn in Nordsyrien und der SO-Türkei zwischen 9250 und 6500 BP nur graduell zu (s.o.). Weitere Merkmale des Domestikationssyndroms sind u.a. vergrößerte Samenkörner, aufrechterer Wuchs, reduzierte Keimruhe. Wahrscheinlich kultivierte der Mensch aber Wildgetreide Tausende von Jahren, bevor die Pflanzen Veränderungen im Sinne des Domestikationssyndroms zeigten. In Nevalı Cori (Türkei; 10500 BP) wuchsen wilde und domestizierte Pflanzen auf denselben Feldern und tauschten vielleicht Gene aus. Frühere Annahmen, die Domestikation sei in 200 oder weniger Jahren vollzogen worden, sind völlig unrealistisch (Sci. 316, 1830).

Einkorn (2n), Emmer (4n), Durum-Weizen (*T. turgidum durum*; 4n) und gewöhnlicher Weizen (6n) verdeutlichen die Vorteile der Polyploidie: in allen Gebieten, wo Einkorn und Emmer gemeinsam kultiviert wurden, setzte sich der Emmer durch (im Nahen Osten bis zur frühen Bronzezeit). Hexaploider gewöhnlicher Weizen fand weitere Verbreitung als der Durum-Weizen (heute: 95 % / 5 %), wobei der gewöhnliche Weizen heute vom 65. Grad nördlicher Breite (Russland) bis zum 45. Grad südl. Breite (Argentinien) reicht, in den Tropen und Subtropen aber nur in größeren Höhen angebaut werden kann. Dieser Erfolg – wie auch der Erfolg der polyploiden Wildpflanzen – hängt damit zusammen, dass die Polyploidie in den meisten Fällen durch Hybridisierung zwischen unterschiedlichen Arten entsteht (Allopolyploidie); dadurch treffen in einem Organismus zwei Genome zusammen, die zuvor an unterschiedliche Umgebungen angepasst waren; daher kann sich die neu entstandene polyploide Pflanze an ein größeres Spektrum von Umgebungsbedingungen anpassen als ihre Vorfahren. Der hexaploide gewöhnliche Weizen weist im Unterschied zum tetraploiden Durum-Weizen eine größere Adaptationsfähigkeit an unterschiedliche Photoperioden und Keimbedingungen auf; erhöhte Toleranz gegenüber Salz, saurem Boden, Aluminium und Frost sowie erhöhte Widerstandsfähigkeit gegen Gifte und Krankheiten. Andererseits führt die Polyploidisierung auch zu einem „Polyploidie-Bottleneck“ der genetischen Diversität, weil nur eine geringe Anzahl von Pflanzenindividuen zur neuen polyploiden Pflanze beiträgt. Neben diesem Polyploidie-Bottleneck findet sich in allen domestizierten Pflanzen (also unabhängig vom Ploidie-Status) ein Domestikations-Bottleneck (reduzierte genetische Diversität) (Sci. 316, 1862).

Eine Übersicht aus dem Jahr 2013 kommt zu dem Ergebnis, dass die Kultivierung wilder Cerealien im Nahen Osten in mehreren Zentren etwa zeitgleich begann:

Südliche Levante, Nordsyrien: 11500 BP
Zagros-Gebirge: 11300 BP
SO-Türkei: 11000 BP
Zypern: 10600 BP
Zentralanatolien: 10300 BP

Funde von Cerealien oder Hinweise auf die Nutzung von Cerealien ohne Hinweise auf deren Kultivierung:

Südliche Levante: 23000 BP (Mörser und Pistill: 14000 BP, Wadi Hammeh, Südliche Levante)
Nordsyrien: 13000 BP (Mahlsteine: 11300 BP)
Nordirak: 11900 BP
Zagros: 11700 BP
Südost-Türkei: 11500 BP

Die Kultivierung (s. obere Liste) begann nahezu zeitgleich in fünf Clustern, allerdings wurden unterschiedliche Getreide genutzt. Insgesamt gibt es für den Zeitraum zwischen 11500 und 11000 BP 11 Fundstellen. An manchen Stellen lässt sich für diesen Zeitraum bereits eine starke Nutzung kultivierten Getreides beobachten, so in Form von ausgedehnten Lagermöglichkeiten und zahlreichen Mahlsteinen. Zur gleichen Zeit finden sich große öffentliche Gebäude mit imposanter Architektur, wobei sich der Baustil von Cluster zu Cluster unterscheidet. Die ältesten rechteckigen Gebäude finden sich im frühen Holozän; alle Gebäude des Pleistozäns waren kreisförmig. Rohmaterialien wurden aus großer Entfernung herbeigeschafft. Ihre Verbreitung und Verwendung deutet auf Kontakte zwischen den Clustern. Die kulturelle und landwirtschaftliche Entwicklung unterschied sich dennoch erheblich zwischen den Clustern.

Die „morphologische Domestikation“, d.h. die Errungenschaft, Samen nicht mehr abzuwerfen, sondern in der Ähre zu behalten, begann in den westlichen Clustern zwischen 10500 und 10000 BP, in der Zagros-Region dagegen erst vor 9800 Jahren. Auch Ziegenbeherdung findet sich im Westen früher als in den Zagros-Bergen (dort ab 9800 BP). Und die Kultivierung von Gerste erfolgte nach genetischen Untersuchungen in der Zagros-Region (östlich Euphrat und Tigris) separat.

Allerdings finden sich Mahlsteine schon im späten Pleistozän der Zagros-Berge. Pleistozäne Nachweise für Cerealien selbst stammen aus dem Nordirak (12000 BP) und Nordsyrien (13000 BP), der südlichen Levante (23000 BP); dort finden sich auch 14000 Jahre alte Häuser (ähnlich jenen des frühen Holozäns) mit Mörsern und Pistillen, die wohl zur Verarbeitung von Cerealien genutzt wurden. Alle diese Funde (>11500 J) erlauben aber keine Unterscheidung, ob die Cerealien gesammelt oder kultiviert worden waren (Sci. 341, 39).

aDNA der ältesten Bauern

aDNA-Studien mit Kerngenen (aus Felsenbeinen gewonnen) stellten inzwischen klar, dass Ackerbau und Viehzucht im Nahen Osten nicht von einem einzigen Volk erfunden oder betrieben wurden, sondern dass mehrere genetisch voneinander überraschend weit separierte Völker darin involviert waren (Sci. 353: 207 + 499; Nat. 536: 419). Mehrere räumlich nahe beieinander lebende (aber sehr unterschiedliche) Völker hatten das Glück, zur richtigen Zeit am richtigen Ort zu sein, wo Pflanzen und Tiere lebten, die zur Domestikation geeignet waren.

Nur eine dieser Gruppen, die West-Anatolier, brachten die Bauernkultur nach Europa; sie sind die direkten Vorfahren der ersten Bauern Europas (der Linearbandkeramiker). Heutzutage sind die Sardinier noch am nächsten mit der alten Ausgangspopulation in West-Anatolien verwandt.

Die frühen Bauern des Zagros-Gebirges (darunter die weltweit ersten Ziegenhirten vor 10000 Jahren) zeigen dagegen genetische Beziehungen zu den heutigen Pakistanern, Afghanen und bestimmten Gruppen im Iran (Zoroastrismus-Anhänger), in der Reihenfolge: Zoroastrianer, Fars (Iran), Balochi (SO-Iran, Pakistan, Afghanistan), Brahui (Pak., Afg.), Kalash (Pak.), Georgier.

Die beiden Gruppen von Farmern (West-Anatolier/Vorfahren der europäischen Farmer einerseits versus „neolithische Iraner“ = Vorläufer der „Zoroastrianer“ im Iran andererseits) lebten nur 2000 km und 2000 Jahre voneinander entfernt, gehen aber auf unterschiedliche Gruppen von Jäger-Sammlern zurück, die sich vor 46 – 77 TA voneinander getrennt haben müssen.

„West-Anatolier/Europäische Farmer“ versus „Europäische Jäger-Sammler“ trennten sich dagegen erst vor 39000 – 33000 Jahren (wobei die effektive Populationsstärke der europäischen Jäger/Sammler nur 10 – 20 % derjenigen der neolithischen Farmer ausmachte).

Die Menschen, die in der Zagros-Region Landwirtschaft betrieben hatten, expandierten demnach nach Osten und Südosten, hatten aber keinen Anteil an der Migration von Farmern nach Europa. Die Zagros-Bauern verbreiteten sich in die Eurasiatische Steppe und nach Südasien.

Eine dritte, genetisch weit entfernt stehende Gruppe stellen die frühen Bauern aus Israel und Jordanien dar.

Die Zagros-Ziegenhirten (Ganj Dareh, 10000 Jahre) stammen von einer Gruppe basaler Euroasiaten ab, die sich von der Linie zu allen anderen außerafrikanischen Populationen vor 50000 – 60000 Jahren getrennt haben muss, und zwar bevor alle anderen Nicht-Afrikanern die HN einkreuzten. Dadurch haben die Zagros-Ziegenhirten weniger HN-DNS in ihrem Genom als die West-Anatolier, die sich dann später auf den Weg nach Europa aufmachten. Die basalen Eurasiaten zweigten ab vor der Linie zu den Han-Chinesen und vor dem 45000 J alten Sibirier Ust-Ishim. Es ist unklar, ob die basalen Eurasiaten überhaupt HN-Anteile in ihrem Genom hatten (wenn, dann auf jeden Fall in sehr geringem Umfang).

Basale Eurasiaten trugen ca. 66 % zum Genom der mesolithischen Iraner und 48 % zum Genom der neolithischen Iraner bei, aber auch 44 % zum Genom der Natufier in der Levante.

Die frühen Bauern der Levante (Israel, Jordanien) wanderten dagegen wahrscheinlich später nach Ostafrika, wo sich entsprechende genetische Einflüsse heutzutage finden.

Unklar ist, ob Ackerbau und Viehzucht voneinander abgeschaut wurden, oder unabhängig voneinander entwickelt. Unterschiedliche Getreidesorten und Werkzeuge sprechen für unabhängige Erfindungen (zumindest zweimal an den gegenüberliegenden Rändern des fruchtbaren Halbmondes). Andererseits handelten die Völker mit Obsidian, was es nahe legt, dass auch Saatgut und Kulturtechniken ausgetauscht wurden. Bestimmte Werkzeuge der Nahrungszubereitung finden sich zuerst in der Levante, was dafür spricht, dass sich Ackerbau von dort aus ausbreitete und von den Menschen am Fuß der Zagros-Berge übernommen wurde. Man vermutet, dass Ackerbau einen so großen Vorteil darstellte, dass sich als erstes die Idee als solches ausbreitete, dann aber – vor allem an der Grenze zu Europa – auch die Bauernvölker selbst (Sci. 353: 207 + 499).

Die Anatolier stellten eine der ersten Gruppen von Farmern *außerhalb* des fruchtbaren Halbmonds (Ost-Irak bis West-Iran); Zentral-Anatolien erreichte der Ackerbau vor ca. 10300 Jahren. Aus Westanatolien wanderten dann Bauern nach Europa; diese Population westanatolischen Ursprungs macht heute den größten Anteil am Genom der Europäer aus.

Unklar war lange, wo diese ersten Bauern Anatoliens herkamen: waren sie Bauern, die aus dem Fruchtbaren Halbmond eingewandert waren, oder waren es lokale Jäger-Sammler, die zur Agrikultur übergewechselt waren? aDNA-Daten eines ca. 15000 – 15600 Jahre alten anatolischen Jäger-Sammlers sowie von frühen akeramischen neolithischen anatolischen Farmern (9800 – 10300 BP) sowie frühen neolithischen Farmern aus der Levante (8700 bis 9700 BP; Israel und Jordanien) zeigten, dass die anatolischen Bauern im Wesentlichen (80 – 90 %) auf die lokalen Jäger-Sammler und nicht auf Einwanderer zurückgehen (das entspricht auch der Situation im Fruchtbaren Halbmond, wo ebenfalls die lokalen Jäger-Sammler zu Ackerbauern wurden). Frühe, akeramische anatolische Neolithiker erhielten dann 10 % ihres Genoms aus der Gegend des Nordirans/Kaukasus, spätere keramik-herstellende anatolische Bauern erhielten 20 % Genomanteil aus einem Genpool, der levantinischen Neolithikern nahe stand.

Außerdem fand sich ein noch nicht näher erklärbarer genetischer Link zwischen Südosteuropäern und anatolischen Jäger-Sammlern > 15000 Jahre; eventuell gab es einen Genflow in beiden Richtungen > 15 TA. Die mesolithischen Jäger-Sammler des Balkan gingen weitgehend (d.h. zu 60 – 80 %) auf westliche Jäger-Sammler zurück, zu 10 bis 30 % auf nahöstliche Jäger-Sammler (ca. 25 % Anatolier oder 11 % Natufier) und nur zu ca. 10 % auf osteuropäische Jäger-Sammler (Nat. Comm 10: 1218).

Ausbreitung der Agrikultur nach Europa (Sci. 278, 1243):

- 8000 v. Chr.: Ostküste des Mittelmeeres, Südosttürkei/Nordsyrien
- 7000 v. Chr.: mittl. Türkei bis Mesopotamien im Norden und Osten bzw. Israel im Süden
- 6000 v. Chr.: Sizilien, Süditalien, Griechenland, Türkei, südl. Kaukasus im Norden; Nordägypten (Nildelta) im Süden; Pakistan im Südosten
- 5000 v. Chr.: mediterranes Spanien und Südfrankreich, Mittel- und Süditalien, Mitteleuropa etwa mit Ausnahme Norditaliens/Burgunds
- 3800 v. Chr.: Europa mit Ausnahme Dänemarks, Skandinaviens, Portugals, NW-Spaniens und Nord-, Mittelenglands
- 2500 v. Chr.: Europa mit Ausnahme Norwegens (außer Südspitze) und Schwedens (außer südl. Drittel)

Eine Bohrprobe vom inzwischen vom Meer (Ärmelkanal) bedeckten Bouldnor Cliff wies aDNA von 8000 Jahre altem Weizen nach, der allerdings nicht (direkt) an der Fundstelle angebaut worden war. Bisher war man davon ausgegangen, dass das Rheinland und Westfrankreich erst vor 7500 Jahren von den Bauernkulturen erreicht worden waren, und die ältesten Hinweise auf Weizenkultur im modernen Britannien sind nur ca. 6000 Jahre alt. Auf dem Balkan wurde Weizen dagegen schon vor 9000 bis 8000 Jahren kultiviert. Aufgrund des Meeresspiegelanstiegs verzögerte sich das Vordringen der Landwirtschaft auf die Britischen Inseln.

Die Pollenanalyse der Fundstelle gab keine Hinweise auf Weizenpollen und damit auf Weizenanbau, und die aDNA zeigt keine Verwandtschaft mit den Weizensorten, die später auf den Britischen Inseln angebaut wurden, sondern mit Weizen aus dem Nahen Osten. Offenbar wurde der Weizen vor 8000 Jahren über Handelskontakte aus dem Nahen Osten nach Britannien importiert; möglicherweise könnte dazu eine Landbrücke genutzt worden sein, da der Meeresspiegel erst danach anstieg (Sci. 347: 945; Natwiss. Ru. 5/2015: 255).

Im Mittelmeerraum breiteten sich seetüchtige Menschen entlang der Küsten und zu den Inseln schon mehrere Jahrtausende vor der Etablierung des Ackerbaus in dieser Region aus; Zypern wurde nach (prä-neolithischen) Werkzeugfunden zu urteilen schon vor 12000 J besiedelt, was eine Seeüberquerung von 60 km erforderte (allerdings sind die Berge der Insel stellenweise vom türkischen Festland sichtbar) (gesicherte Daten bestehen aber erst seit 8200 v. Chr.)* Die Ausbreitungsrate von 1 km/Jahr für den Ackerbau gilt nur für das europäische Festland. Bei einer Ausbreitung der Farmer auf dem Seeweg würde man eigentlich erwarten, dass sich der Ackerbau im Mittelmeergebiet rascher als auf dem Kontinent etablierte, aber das Gegenteil ist der Fall. In Kreta finden sich Hinweise auf Bauern erst ab 9000 BP, in Süditalien sogar noch 1000 J später. Die Küstenregionen boten den frühen Siedlern so gute Lebensbedingungen als Jäger und Sammler, dass sie keiner Landwirtschaft bedurften. **Es ist also keinesfalls so, dass die Landwirtschaft als überlegener Lebensstil überall sofort etabliert wurde; letztendlich setzte sie sich nur durch, weil sie höhere Bevölkerungsdichten ermöglichte. Aber Küstenregionen sind nicht so gut geeignet für Ackerbauern; da die Küsten schon von einer stabilen Kultur umherziehender Jäger, Sammler und Fischer besiedelt waren, konnte sich die Landwirtschaft zunächst nicht entlang der Küsten und auf den Inseln des Mittelmeers etablieren** (Sci. 317, 188).

* Dörfer waren auf Zypern schon zwischen 11100 und 10600 BP (Datierungsspanne) etabliert. Die Dorfbewohner bauten Häuser aus Steinen, darunter ein Gemeinschaftsgebäude von 10 m Durchmesser. Die Bautechnik ähnelt derjenigen auf dem Festland. Getreide wurde aus der Levante eingeführt, als Jagdwild diente das einzige Huftier auf der Insel, die indigene zypriotische Wildziege. Katzen und kleine domestizierte Hunde wurden vom Festland mitgebracht. Die Besiedlung Zyperns spricht für gute nautische Fähigkeiten; sie dürfte kurz nach dem Beginn der Landwirtschaft auf dem Festland erfolgt sein (PNAS 109, 8445).

Eine Arbeit aus dem Jahr 2016 fasste den aktuellen Kenntnisstand zur Besiedlung Zyperns zusammen (BdW 8/16: 68): während die Menschen schon vor 10500 v. Chr. Ausflüge in die Ägäis vornahmen, um dort schwarzen Obsidian

von der Kykladen-Insel Milos zu gewinnen, finden sich erste Spuren von Menschen auf Zypern erst 9700 v. Chr.: Feuersteingeräte und Knochen von Zwergflusspferden. Es handelte sich offenbar um Jagdausflügler vom Festland.

Ab 9000 v. Chr. erste dörfliche Ansiedlungen. Wohnhäuser als Rundhäuser mit einem Steinkreis als Fundament, darauf wahrscheinlich lehmverputztes Flechtwerk; erster Ackerbau auf Zypern. Um 8500 v. Chr. wurden Weizen und Gerste angebaut; Ziegen, Schafe, Hausschweine, Hausrinder (8000 v. Chr.) wurden importiert, aber auch Wildtiere wie Damhirsche (als Jagdwild) und Füchse (wurden nicht gegessen; evtl. religiöse Bedeutung). Die Überfahrt mit Wiederkäuern musste mit stehenden Tieren erfolgen (Gärgas hätte sich bei liegenden Tieren in Bauchlage gestaut).

Von der türkischen Südküste konnte man durch Rudern bei Nordwind (bei einer Geschwindigkeit von 4,5 km/h) die Überfahrt nach Zypern in 14 Stunden schaffen; man landete dann an der Nordküste. Da die Tierknochenfunde über Jahrhunderte keine Inzuchtzeichen zeigen, müssen immer wieder neue Tiere vom Festland eingeführt worden sein. Die Rückreise war wegen Gegenwind auf derselben Route ausgeschlossen; von der Südostküste Zyperns gelangte man aber mit dem Westwind zur libanesischen Küste und konnte hier in Landnähe zurück zur türkischen Südküste paddeln („Zypern-Shuttle-Hypothese“).

Ursache für die Auswanderung dürften Konflikte gewesen sein, denn es gibt Hinweise, dass zu Beginn des Neolithikums gewaltsame Konflikte zunahm, bedingt durch steigende Bevölkerungszahlen und rasch ausgelaugte Böden (Dünger war unbekannt), gefolgt von den damit verbundenen Verteilungskämpfen.

Weitere Erstnachweise für Ackerbau und/oder Viehzucht entlang des Seeweges:

Zypern: 8500 v. Chr.

Kreta: 7000 v. Chr.

Ostküste Griechenlands: 6600 v. Chr.*

Südküste Griechenlands: 6300 v. Chr.

Sizilien, Westküste Griechenlands, Adria: 6000 v. Chr.

Südfranzösische Küste: 5900 v. Chr.

Katalonische Küste: 5800 v. Chr.

Atlantikküste: 5400 v. Chr.

Unabhängig von der Ausbreitung entlang der Küsten erfolgte die Ausbreitung auf dem Landweg über die Donauregion nach Nordwesten (BdW 8/16: 68).

* Untersuchungen von Stärkekörnern in Zahnsteinresten zeigten allerdings, dass kultiviertes Getreide schon mindestens 6600 v. Chr. (spätes Mesolithikum) auf dem zentralen Balkan konsumiert wurde – also mindestens 400 Jahre vor dem Eintreffen der Landwirtschaft um 6200 v. Chr. in dieser Region. Die Stärkekörner gehören zu den Getreidearten *Triticum monococcum*, *Triticum dicoccum* und *Hordeum distichon*, den typischen Getreidearten des frühen Neolithikums in Südosteuropa. Offenbar gab es soziale Netzwerke (Handelsbeziehungen) zwischen den frühen Farmern der Ägäis-Küste und den Jäger-Sammlern des küstenfernen Hinterlands auf dem Balkan (PNAS 113: 10298).

Gründe für den (allmählichen) Übergang zum Ackerbau könnten im Klimawechsel, speziell der Jüngeren Dryas, bestehen, wobei die Trockenheit während der jüngeren Dryas der Schlüsselfaktor gewesen sein soll, der zu einem drastischen Einbruch beim Wildgetreide führte. In Abu Hureyra lebten die Einwohner zunächst von wilden Getreidearten als Stärkequelle, wobei sich im Laufe der Zeit eine Tendenz zu zunehmend trockenheitsresistenten Arten erkennen lässt, deren Häufigkeit schließlich aber auch abnahm. Die Kältephase der jüngeren Dryas erreichte den Nahen Osten allerdings etwas später (13000 bis 11500 J, naA 11000 bis 10000 RC BP), es scheint daher, dass die Einwohner von Abu Hureyra mit der Roggenkultur schon kurz vor dem Beginn der jüngeren Dryas anfangen, d.h. am Ende des warmen, feuchten Intervalls, das ihr vorausging. Allerdings werden die wenigen 13000 J alten Roggenkörner, die man dort fand, nicht allgemein als domestiziert anerkannt (s.o.). Abu Hureyra war von Jägern und Sammlern schon vor 13500 J – also vor der Jüngeren Dryas – besiedelt.

Damit fällt der Übergang zur Domestikation und Ackerbau in verschiedenen Regionen der Erde im weiteren Sinne mit dem Pleistozän-Holozän-Übergang zusammen; allerdings kann die

Klimaveränderung zu dieser Zeit nicht der alleinige Grund sein, denn in manchen Gebieten (wie im östlichen Nordamerika) begann der Ackerbau erst vor 5000 Jahren.

Mögliche Gründe für Domestikation und Ackerbau (Sci. 316, 1830):

- Kälteeinbruch der Jüngeren Dryas vor 13000 Jahren; die Verfügbarkeit von Wildpflanzen war stark eingeschränkt und existenzbedrohend; die Jäger-Sammler-Kulturen könnten den Ackerbau entwickelt haben, um die Versorgung mit Getreide sicherzustellen.
- Da andererseits die ältesten sicheren kultivierten Getreide nur 10500 J alt sind (13000 J alter kultivierter Roggen von Abu Hureyra ist strittig), sieht es aber eher danach aus, dass sich der Ackerbau erst durchsetzte, als im frühen Holozän stabilere Klimaverhältnisse herrschten.
- Während der eiszeitlichen Bedingungen des Pleistozäns dürfte ein bäuerlicher Lebensstil unmöglich bzw. nicht erfolgversprechend gewesen sein, insbesondere wegen sehr niedrigen CO₂-Gehalts; erst mit Beginn des Holozäns stieg dieser innerhalb weniger Jahrtausende von 180 auf 280 ppm, was die Photosynthese begünstigte und die Produktivität der Pflanzen erheblich verbesserte.
- In den Tropen der Neuen Welt expandierten die Regenwälder in zuvor offenere Areale; dadurch verschob sich die Verfügbarkeit von Tieren und Pflanzen. Berechnungen ergaben, dass zunächst das Jäger-Sammler-Dasein vorteilhafter war, seit 10000 Jahren dagegen der Ackerbau (das entspricht dem Zeitpunkt, zu dem die ersten Kulturpflanzen in dieser Region dokumentiert sind)
- Im Nahen Osten könnte auch die zunehmende Bedeutung religiöser Symbole das Verhältnis der Menschen zur Natur verändert haben und so aus kultureller Sicht den Ackerbau ermöglicht haben.
- Vielleicht wurde der Ackerbau auch von besonders ambitionierten Jäger/Sammlern erfunden, um z.B. mehr Prestige, Wertschätzung oder Reichtum in der Gemeinschaft zu erlangen.

Kultivierte Pflanzen in anderen Regionen:

Amerika:

Entgegen früherer Annahmen zeigen neue Funde, dass die Landwirtschaft und Domestikation in Mittel- und Südamerika etwa zur gleichen Zeit wie im Nahen Osten einsetzte. Auch die Sesshaftigkeit setzte in Südamerika früher ein als bisher vermutet; so fand man in Nordperu in einem tropischen relativ trockenen Regelwaldtal Reste von Häusern aus Stein und Schilf (erst rund, später auch rechteckig), Vorratsräume, Steinhacken, Mahlgeräte, aufgepflügte Gartenstücke, Erdwälle und kleine Bewässerungsgräben aus einem Zeitraum zwischen 9240 und 5500 RC BP (ca. 10400 bis 6000 BP kal.). Vor Beginn des Gartenbaus lebten die Jäger und Sammler in dieser Region halb-sesshaft in verstreuten Lagern (zwischen 10800 und 9000 BP); zwischen 9000 und 7000 BP bildeten sie engere und organisiertere Gemeinschaften im Abstand von 200 bis 400 m voneinander, betrieben Gartenbau mit wenigen Kulturpflanzenarten, abhängig von den jahreszeitlichen Regenfällen, lebten aber gleichzeitig weiter auch als Jäger und Sammler. Vor 7000 bis 6000 BP existierte dann eine entwickelte Landwirtschaft mit einer hohen Anzahl verschiedener Kulturpflanzen und Bewässerungssystemen (Unabhängigkeit von Regenzeiten).

Die kultivierten Pflanzen (u.a. Erdnuss, Kürbis, Baumwolle, Reismelde = *Chenopodium quinoa* = Quinoa; die Samen der Reismelde verlieren ihre Keimfähigkeit nach einem Jahr, d.h. die Pflanze musste jedes Jahr neu ausgesät werden) stammen nicht aus diesem Gebiet, sondern wurden importiert und hatten bereits morphologische (also auch genetische) Veränderungen durchgemacht, so dass ihre Domestikation im Ursprungsgebiet noch länger zurückliegen muss (Sci. 316, 1890).

Im Jahr 2020 wurde berichtet, dass Phytolith-Studien zufolge Landwirtschaft schon vor mehr als 10000 Jahren im Südwesten des Amazonasgebietes (Moxos-Ebene) betrieben wurde, und zwar mit Maniok (ab 10350 BP), Kürbis (ab 10250 BP) und Mais (ab 6850 BP). Dabei veränderten die Menschen die Landschaft, indem sie ca. 4700 Erdhügel anlegten, die heute als Waldinseln in einer baumlosen Savanne herausragen; die Erdhügel werden während der

Regenzeit nicht überflutet. Nur auf den Erdhügeln wachsen Bäume, weil diese in der Ebene die Extreme (3 Monate Überflutung, danach extreme Trockenheit) nicht überstehen würden. Damit wurde schon vor 10000 Jahren die Landschaft grundlegend umgestaltet. Eines der frühesten Zentren der Landwirtschaft weltweit. Auch Erdnüsse sowie einige Sorten von Chili-Pfeffer und Bohnen gehen genetisch auf Wildpflanzen aus dieser Region zurück

Kürbis (*Cucurbita*) wurde an der tropischen Küste Ecuadors schon vor 9000 – 10000 J (Phytolithstudien) kultiviert, in Kolumbien vor 9300 – 8000 J (ebenfalls Phytolithstudien), in Mexiko vor 8700 J (ebenfalls Phytolithstudien), deutlich vor den ersten Hinweisen auf feste Siedlungen in diesen Regionen. In Ecuador starb infolge der Klimaveränderung nach der Eiszeit (weil sich trop. Regenwald wieder in die Region ausbreitete) viel Wildbret aus, so dass die Einwohner begannen, ihre eigenen Pflanzen zu kultivieren. In Mexiko datieren die ältesten Samen einer anderen kultivierten Kürbisart (Pepo-Kürbis) auf 9975 J (die Samen waren größer als diejenigen der Wildform, die noch heute in dieser Region wächst), in Nordperu von einer weiteren Art auf 9240 RC BP (kal.: 10403 – 10163 BP). Äußerlich völlig identische Samen finden sich bei der heutigen traditionellen Kürbisrasse *C. moschata* in Nordkolumbien. Die Wildform hierzu wurde bisher nicht gefunden. Auch im östlichen Nordamerika wurden Kürbisse – unabhängig von den oben genannten Regionen – kultiviert. Im Jahr 2020 wurde dann der älteste Nachweis für die Kultur des Kürbis auf 10250 Jahre datiert (Amazonasgebiet).

Ohne die Kultivierung durch den Menschen wären manche Kürbislinien komplett ausgestorben: Wild-Kürbisse schmecken extrem bitter und sind daher für Menschen und die rezenten Säugetiere Amerikas ungenießbar. Die Megaherbivoren wie Mastodonten hatten aber weniger Bitter-Rezeptoren, verzehrten die Kürbisse und verteilten ihre Samen (im Dung von Mastodonten nachgewiesen). Die kleineren Säugetiere, die in Amerika überlebten, verfügen über mehr Bitter-Rezeptoren und verzehren keine Wild-Kürbisse. Auch waren die Wild-Kürbisse schlecht an eine Landschaft ohne große Herbivoren angepasst; sie benötigten die Mosaik-Landschaft, wie sie durch Megaherbivoren geschaffen und erhalten wurde. Mit dem Aussterben der Megaherbivoren gingen die Wildpopulationen der Kürbisse zurück. Einige Vorläuferarten kultivierter Kürbisarten sind selten geworden, andere ganz unbekannt (also offenbar ausgestorben) (PNAS 112: 15107).

Flaschenkürbis (*Lagenaria siceraria*) findet sich als domestizierte Pflanze (erkennbar an den stabileren, dickwandigeren Früchten, die als Gefäße benutzt werden) schon vor 10000 BP im Hochland im Inneren Mexikos, obgleich der Flaschenkürbis indigen nur in Afrika (!) vorkommt. In Ostasien ist er seit 9000 – 8000 BP nachweisbar (China, Japan). Die amerikanischen Flaschenkürbisse gehen nach Studien an fossiler DNS auf die domestizierten Flaschenkürbisse Asiens zurück und können somit nur – wie Hunde – mit den entlang der Südküste der Beringbrücke einwandernden Menschen (entweder zu Fuß oder mit küstennah agierenden Booten) mitgebracht worden sein, und zwar als Samen oder Früchte mit Samen, denn eine Kultivierung war in dieser Zone nicht möglich. Um 8000 BP war der Flaschenkürbis in der neuen Welt dann weit verbreitet. Allerdings wurden noch keine Reste von Flaschenkürbissen im direkten kulturellen Kontext mit Paläoindianern gefunden.

Die Domestikation müsste in der alten Welt demnach schon vorher, vielleicht vor 12000 – 13000 Jahren, erfolgt sein. Flaschenkürbisse dienen ja nicht der Ernährung, sondern als Gefäße. Diese früheste Domestikation diente (analog Tieren: Hunde) somit nicht der direkten Produktion von Nahrungsquellen, sondern funktionellen Zwecken im Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb (Hund als Helfer bei der Jagd; Flaschenkürbis als Gefäß). Wilde Flaschenkürbisse eignen sich nicht so gut als Gefäße, weil sie zu dünnwandig und fragil sind (PNAS 102, 18315).

Genetische Daten deuten aber auf ein anderes Szenario: In Ostasien findet sich der in Afrika beheimatete Flaschenkürbis möglicherweise ab 11000 BP, in Amerika ab 10000 BP. Studien an Plastiden-DNS von rezenten und archäologischen Flaschenkürbissen zeigten dann aber, dass alle amerikanischen Flaschenkürbisse aus der Zeit vor Kolumbus sehr nahe mit den afrikanischen Vorfahren verwandt sind; wilde Flaschenkürbisse dürften im ausgehenden Pleistozän nach Amerika verdriftet worden sein, wo sie keimten und dann durch Großsäuger in den Neotropen verbreitet wurden. Diese wilden Populationen wurden dann an verschiedenen Orten Amerikas (Nord-, Mittel- und Südamerikas) mehrfach unabhängig voneinander domestiziert (PNAS 111: 2937).

Mais wird in Amerika seit mind. 8700 J. kultiviert (Mexiko) (PNAS 106; 5019). Die Kultivierung von Mais erforderte allerdings erheblich größere biologische Veränderungen als beim Weizen (aus Einkorn), was ebenfalls erklären mag, weshalb feste, dicht besiedelte Siedlungen in Amerika erst viel später als im vorderen Orient entstanden; feste Siedlungen sind in Amerika frühestens ab 5000 J. nachweisbar, d.h. die Entstehung der Landwirtschaft ging in Amerika festen Ansiedlungen Jahrtausende voraus (Ausnahme: s.o., Nordperu).

Nach neuesten molekularbiologischen Befunden war Teosint der Vorfahr des heutigen Mais; die beiden Pflanzen sehen sich so wenig ähnlich, dass man zunächst an der Abstammung zweifelte. Teosintähren besitzen nur 5 – 12 Kerne, Maisähren (einstielig) bis über 500 Kerne. Teosintkerne sind von einer Hülle umschlossen, Maiskerne liegen

frei. So gibt es die Vermutung, dass der unappetitliche Teosint zunächst zwecks Herstellung alkoholischer Getränke aus den zuckerhaltigen Stielen domestiziert wurde (Sci. 316, 1830).

Die Kombination nur weniger Allele, die vorteilhafte Eigenschaften bedingen, führte zum Mais, und zwar in einem einzigen Domestikationsevent, vermutlich schon vor ca. 9000 J. im Balsas River Becken in Süd Mexiko. 6200 J. alte fossile Maiskolben aus einer Höhle 500 km vom Balsas River entfernt sehen zwar noch nicht wie moderne Maiskolben, aber auch nicht mehr wie Teosintkolben aus; die Maiskörner waren wie beim modernen Mais sehr fest mit dem Kolben verbunden, d.h. die Pflanzen konnten sich (wie moderner Mais) ohne Hilfe des Menschen nicht mehr selbst vermehren (fertile Teosintkolben lassen ihre harten Körner von selbst frei). Vor 4400 J., noch bevor die Maiskultur Nordamerika erreichte, waren die für modernen Mais typischen Allele schon herausgezüchtet (fest haftende Körner, Pflanzenarchitektur, stärkereiche Körner); schon die frühen Farmer hatten somit einen stark homogenisierenden Effekt auf die allele Entwicklung der drei entscheidenden Gene, die den modernen Mais vom wilden Teosint unterscheiden (Sci. 302, 1158). Im Jahr 2020 wurde dann der älteste Nachweis für die Kultur des Mais auf 6850 Jahre datiert (Amazonasgebiet).

Maniok und Pfeilwurz wurden erstmals vor 6000 – 7000 Jahren im Regenwald Panamas kultiviert (Nachweis artspezifischer Stärkekörnchen an Steinwerkzeugen) [naA 9000 – 8000 BP: Sci. 315, 1798], daneben auch Mais, was für eine differenzierte, artenreiche Agrikultur in dieser Gegend während dieses Zeitraumes spricht. Da genkladistische Untersuchungen für einen Ursprung des kultivierten Manioks in SW-Brasilien sprechen, muss sich die Maniokkultur zu diesem Zeitpunkt schon von Süd- nach Mittelamerika ausgebreitet haben. Im Jahr 2020 wurde dann der älteste Nachweis auf Maniok auf 10350 Jahre datiert (Amazonasgebiet).

Sonnenblumen (*Helianthus annuus*) wurden zuerst wahrscheinlich in Mexiko kultiviert (4700 J. BP). Molekularkladistische Untersuchungen ergaben allerdings, dass die heute kultivierten Sonnenblumen von Wildformen aus dem östlichen Nordamerika und nicht von mexikanischen Wildformen abstammen, die Sonnenblumen also offenbar mehrfach unabhängig voneinander domestiziert wurden (Stammform: *H. annuus*). Die Linie zu den Sonnenblumen erfuhr eine Verdoppelung des kompletten Genoms vor ca. 29 MA (Nat. 546: 148)

Chilli-Pfeffer (*Capsicum*) wurde insgesamt fünfmal (aus fünf verschiedenen Arten) in verschiedenen Regionen (Mexiko/nördl. Mittelamerika, Karibik, Amazonien, Bolivien, südliche Anden) kultiviert; schon vor 5600 bis 6250 Jahren (Datierungsspanne) finden sich an verschiedenen Fundstellen (außerhalb der originären Kultivierungsgebiete) Stärkekörnchen, die mit Sicherheit von domestiziertem Chilli-Pfeffer und nicht von Wildformen stammen (Wildformen finden sich an den Fundplätzen nicht), zusammen mit Stärkekörnchen von Mais. Die Kultivierung des Chilli-Pfeffers muss daher schon früher und andernorts erfolgt sein. Kultivierung von Mais und Chilli (immer zusammen!) ging in einigen Regionen Südamerikas sogar der Töpferei voraus (Sci. 315, 946 + 986).

Erdnüsse (*Arachis sp.*) sind in Nordperu (Nanchoc Tal) vor 7840 RC BP (kal.: 8640 – 8435 BP) als Nahrungsmittel nachweisbar; Kürbisreste im gleichen Fundkontext wurden auf 9240 bis 7660 RC BP (kal.: 10403 – 10163 bzw. 8535 – 8342 BP) datiert, Baumwolle auf 5490 RC BP (kal. 6278 – 5948 BP) (Sci. 316, 1890). Die Erdnuss selbst stammt aus einem Gebiet östlich der Anden (SO-Bolivien, NW-Argentinien, N-Paraguay, Mato Grosso Region Brasiliens), kam also natürlicherweise gar nicht in Nordperu vor.

Baumwolle (*Gossypium barbadense*) kommt natürlicherweise in den Küstenebenen SW-Ecuadors und NW-Perus vor. Die Baumwolle wurde zunächst für Fischernetze und wahrscheinlich andere Jagdnetze, als Taschen zur Lagerung und für Kleidung verwandt. An der o.g. Fundstelle findet sich Baumwolle erst gegen Ende des dokumentierten Zeitraumes (5490 RC BP).

Südostasien:

Reis: In China fanden sich in einer Höhle bei einem Alter von 13000 J. nur Reste von wildem Reis (Phytolithen; naA 12000 J: Sci. 324, 730). Verkohlter Reis findet sich zusammen mit 10000 J alten Topfresten in der unteren Yangtse-Region.

Vor 12000 J. verschwanden zunächst die Reisreste, vermutlich, weil aufgrund kühleren Klimas der Wildreis aus dieser Region erlosch (jüngere Dryas: 13000 bis 11500 J.). Pollenstudien in Seesedimenten deuten darauf, dass sich die wärmeliebende Vegetation in dieser Region vor ca. 12000 J. zurückzuziehen begann. Als es dann wieder wärmer wurde, kehrte der Wildreis in diese Region zurück, und die Menschen begannen, Reis zu kultivieren. Gleichzeitig

waren die Höhlenbewohner weiterhin Jäger und Sammler (viele Tierknochen in der Höhle). Erst vor 7000 J. – also 4000 J. später – überflügelte kultivierter Reis den Wildreis als Nahrungsquelle. Sicher ist, dass Reis schon vor 11500 J. am Jangtse angebaut wurde. Daneben wurden auch für viele Jahrtausende weiterhin wilder Reis und andere Nahrungspflanzen gesammelt. Die Merkmale des kultivierten Reises waren erst nach mehreren tausend Jahren genetisch fixiert, d.h. es kam immer wieder zu Kreuzungen mit Wildreis. Jahrtausendlang stand der Genaustausch mit Wildpflanzen der genetischen Fixierung der gewünschten Eigenschaften entgegen (Sci. 324, 730).

Nach molekularen Daten wurde Reis nur einmal domestiziert, und zwar zwischen 8200 und 13500 Jahren (abhängig von der Kalibrierung der molekularen Uhr); nach archäologischen Daten erfolgte dies im Yangtse-Tal (PNAS 108, 8351).

Direkt datierte Reis-Phytolithe belegen, dass Reis in China jedenfalls vor 9400 – 9000 Jahren schon domestiziert war; die Phytolithe entsprechen in ihrer Form eher jenen des domestizierten Reis als denen von Wildreis (PNAS 114: 6486).

Hirse wurde erstmals vor 11500 - 11000 J. in Nordchina kultiviert (PNAS 109, 3726).

Die **Banane** wurde in Neu-Guinea seit > 9000 Jahren genutzt und vor 7000 - 6500 J. intensiv kultiviert, auch **Zuckerrohr** stammt wohl aus dieser Gegend. Ein einfacher Ackerbau mit Drainagegräben existierte im sumpfigen Hochland von Neu-Guinea schon vor 9000 J., die ältesten Kulturen an den Rändern der Sümpfe datieren auf 10229 – 9910 BP (mit einfachen Drainagekanälen) (Sci. 301, 180).

Die Domestikation der Banane erforderte die Hybridisierung zwischen verschiedenen Arten und Unterarten, die durch die Migration der Menschen begünstigt wurde, und die Selektion diploider und triploider samenloser, parthenokarpischer Hybride, die dann vegetativ vermehrt wurden (Nat. 488, 213).

Gurken und **Melonen** wurden ebenfalls in Asien kultiviert (PNAS 107, 14269).

Feige:

Als potenziell älteste kultivierte Pflanze erwies sich der Feigenbaum (Sci. 312, 1372; Natw. Ru. 9/07, 488), noch 700 – 900 Jahre älter als das älteste kultivierte Getreide (10500 BP). In Gilgai im unteren Jordantal fand man 9 verkohlte Früchte und zahlreiche Kernchen (Steinfrüchte aus dem Fruchtmantel), die 11200 bis 11400 Jahre alt sind und eindeutig von kultivierten Bäumen stammen. Wilde Feigen schmecken nicht so gut; sie vermehren sich durch Samen. Kultivierte Feigen gehen dagegen auf eine Mutation zurück; die Körner sind embryolos (Parthenokarpie); die Früchte reifen ohne Bestäubung und ohne Befruchtung, es entstehen in ihnen keine Samen. Diese Feigen sind weich und süß und wohlschmeckend aufgrund der Persistenz der Synkonien. Diese Mutante kann nicht durch Samen vermehrt werden, aber völlig problemlos durch Stecklinge, da diese extrem schnell Wurzeln bilden (dies gilt für die parthenokarpische und die normale Variante), schneller als jeder andere Obstbaum. Die Untersuchung der zahlreichen Kernchen belegt, dass diese embryolos sind und dass es sich um die parthenokarpische Variante handelt, die nur mit Hilfe des Menschen durch Stecklinge überleben kann. Es fanden sich auch keinerlei Spuren von Wespen, die normalerweise als Bestäuber fungieren. Damit wurden Feigen noch vor dem ersten Getreide kultiviert. Die kultivierten Feigen finden sich an der Fundstelle zusammen mit wildem Hafens, wilder Gerste und Eicheln. Die Feigen waren vermutlich getrocknet worden. Weitere Feigenreste finden sich in Gilgal III (11700 – 11260 Jahre), Gesher (11300 J) und drei anderen etwas jüngeren Fundstellen im Jordantal, aber auch von einer Fundstelle im Euphrattal. Die Kultivierung der Feigen war offenbar zu dieser Zeit weit verbreitet und trug ebenso zur Ernährung bei wie das Sammeln wilder Cerealien. Eine Mutante der wilden Feige hatte offenbar die parthenokarpische Variante mit den gut schmeckenden Früchten hervorgebracht; die Menschen müssen dann versucht haben, diesen Baum vegetativ zu vermehren, da sich aus den samenlosen Früchten keine neuen Pflanzen entwickelten.

Dattelpalmen (*Phoenix dactylifera*) werden seit > 5000 Jahren kultiviert (i.d.R. durch klonale Vermehrung durch Sprösslinge, daher hochgradig konservierter Genotyp). Nach neueren Angaben wurde die Dattelpalme vor ca. 7000 Jahren im Nahen und Mittleren Osten domestiziert, wobei die Hybridisierung zwischen der Dattelpalme und der im östlichen Mittelmeerraum endemischen wilden *Phoenix theophrasti* eine wichtige Rolle für die Ausbreitung der kultivierten Dattelpalme nach Nordafrika spielte (d.h. nordafrikanische haben im Gegensatz zu asiatischen Exemplaren ca. 18 % Genomanteile von *P. theophrasti*). Reste der Dattelpalme finden sich im Niltal ab 5000 BP, weiter westlich (z.B. Libyen) aber erst < 3000 Jahre (PNAS 116: 1651).

Einer von drei Dattelsamen aus dem Palast des Herodes keimte (nach spezieller Vorbehandlung) innerhalb von 8 Wochen nach ca. 2000 Jahren zu einer gesunden Pflanze (die ersten Blätter waren allerdings sehr schwach); in 26 Monaten 1,20 m hoch (Sci. 320, 1464). (Für Lotussamen war zuvor bereits eine Keimung nach 1300 Jahren nachgewiesen worden). Die Palme wurde dann im Garten des Instituts ausgepflanzt (ab 2011 im Kibbutz Ketura) und bildete im Jahr 2011 (6 Jahre nach der Aussaat) erstmals Blütenstände; die Palme erwies sich als männliches Exemplar, das aber weibliche Dattelpalmen erfolgreich befruchten kann.

Es gibt auch noch Berichte von viel älteren Samen, die erfolgreich gekeimt sind, allerdings ist deren Datierung nicht so gesichert wie bei den Dattelsamen, bei denen sowohl Reste der Hülle der gekeimten Samen wie auch weitere im gleichen Fundkontext gefundene Samen RC-14-datiert wurden. So keimten *Nelumbo*-Samen, die im Zusammenhang mit einem 3000 Jahre alten Kanu in der Nähe von Tokio gefunden wurden.

[Es keimten auch Samen der arktischen Lupine (*Lupinus arcticus*), die in einem Lemmingbau offenbar seit dem späten Pleistozän deponiert waren. Die Samen wurden 3 – 6 m unter einer Oberfläche aus gefrorenem Schlamm im Jahr 1955 bei Bergbauarbeiten im kanadischen Yukon-Gebiet entdeckt. Ein Schädel von *Dicrostonyx groenlandicus* fand sich ebenfalls in dem Bau; moderne Verwandte leben in kühleren Gebieten. Das in diesem Zusammenhang angegebene RC-Datum von 14860 +/- 840 Jahren stammt aber nicht von dieser Fundstelle, sondern von in vergleichbarer Weise erhaltenen Bauten aus Zentralalaska. Kein einziger der ca. 25 entdeckten Lupinensamen wurde RC-datiert. Damit ist nicht gesichert, dass die Samen wirklich aus dem oberen Pleistozän stammen (Sci. 322, 1789). Inzwischen hat sich aber herausgestellt, dass es sich bei diesen Samen um eine rezente Kontamination handelte!]

Die einzige **Palme**, die heute im Outback von Australien wächst (*Livistona mariae*), wurde genetischen Untersuchungen zufolge offenbar von den Aborigines in den Outback gebracht; es handelt sich nämlich nicht, wie bisher angenommen, um eine eigene Art, sondern um *Livistona rigida* aus dem Norden des Landes. Die beiden Populationen trennten sich irgendwann zwischen 7000 und 31000 Jahren BP; in diesen Zeitraum fallen mehrere Migrationen von Aborigines von Nord- nach Zentralaustralien, die offenbar Samen der Palme mit in den Outback brachten (Nat. 483, 248).

Prinzipiell sind zwei verschiedene „Niveaus“ der Agrikultur zu unterscheiden: (a) ohne menschliche Intervention, indem man einfach zuließ, dass bestimmte Pflanzen (wie Flaschenkürbis; ab ca. 12000 BP, s.o.) in menschlicher Umgebung gediehen und dann die Früchte erntete; (b) das gezielte Kultivieren z.B. durch Abschneiden und Transplantieren von Zweigen (Feigen ab 11400 BP im Nahen Osten, Banane um ca. 10000 BP in SO-Asien). Pflanzen mit stärkereichen unterirdischen Teilen (wie Maniok, Pfeilwurz) wurden (ab 9000 – 8000 BP; Südamerika) domestiziert, indem man Teile der Elternpflanze in Bezug auf gewünschte Merkmale (wie z.B. Größe der Knollen) selektierte und dann zurückpflanzte. Nicht alle Domestikationsversuche verliefen erfolgreich; sowohl im Nahen Osten wie in Amerika wurden Ansätze zur Kultivierung oder Züchtung von Pflanzen – aus unbekanntem Gründen – wieder aufgegeben; die betreffenden Pflanzen wurden dann erst Jahrtausende später erfolgreich domestiziert (Sci. 315, 1798).

In mindestens 10 Gebieten entwickelte sich die Agrikultur unabhängig voneinander, darunter auch in Afrika, Südindien und Neu-Guinea (Liste nach Sci. 316, 1833):

--- Naher Osten:

? Roggen 13000 BP ? (sehr fraglich, nur Hinweis von einer Fundstelle; es dauerte dann mehrere tausend Jahre, bis erneut kultivierter Roggen nachweisbar ist)

Feige: 11400 BP

Einkornweizen: 10500 BP

Emmerweizen: 10000 BP

Gerste: 10000 BP

--- China:

Reis: 8000 BP (naA Jangtse, Yellow River Becken, schon 9000 BP)
Stachelseeose (*Euryale ferox*): 8000 BP
Hirse (2 Taxa): ab 11500 – 11000 BP (lt. PNAS 109, 3726).

--- Südindien:

Bohnen, Pferdebohnen : 4500 BP
Hirse: 4500 BP

--- Neu Guinea Hochland:

Banane: 7000 BP
Yamswurzel (*Dioscorea*): ? 7000 BP
Taro (Wasserbrotwurzel: *Colocasia esculata*): ? 7000 BP

--- Afrika:

Mohrenhirse: 4000 BP
Hirse: 3000 BP
Afrikanischer Reis: 2000 BP
(Vor allem Westafrika gilt als ein Zentrum der Domestikation, so von afrikanischem Yams, Perlhirse, afrikanischem Reis, Mohrenhirse stammt wohl aus Ostafrika) (Sci. 364: 222).

--- südöstl. Nordamerika:

Pepo-Kürbis: 5000 BP
Sonnenblume: 5000 BP
Melden: 4000 BP

--- nordwestl. Südamerika:

Kürbis: 10000 BP
Calathea allouia (ad Marantaceae, Knollen essbar): 10000 BP
Pfeilwurz (ad Marantaceae): 9000 BP
Yamswurzel (andere Art derselben Gattung als in Neu Guinea): 6000 BP
Baumwolle: 6000 BP
Lima-Bohne: 6500 BP
Süßkartoffeln: 4500 BP

--- westl. Südamerika (etwas südlicher als vorgenanntes Gebiet):

Kartoffel: ? 7000 BP
Quinoa (Reismelde): 5000 BP

--- Mittelamerika (Mexiko):

Pepo-Kürbis: 10000 BP
Mais: 10000 – 8000 BP
Gewöhnliche Bohne: 4000 BP

--- Zentrales Südamerika:

Erdnuss: 8500 BP
Maniok: 8000 BP
Chilli-Pfeffer: 6000 BP

Alle Kontinente außer Australien und Europa waren also betroffen. Da die Landwirtschaft erhebliche Vorteile gegenüber Jäger-Sammler-Kulturen bedingte, breiteten sich die Bauernkulturen aus und verbreiteten dabei auch ihre Kultur und ihre Sprache. Der „Selektionsvorteil“ von Bauernkulturen bestand dabei einerseits darin, dass bei ihnen viel höhere Bevölkerungsdichten möglich sind; zweitens konnten sie Nahrungsvorräte ansammeln, drittens sprangen zwar Infektionskrankheiten von domestizierten Tieren auf die Bevölkerung über (wie Masern, Windpocken), wogegen diese Bevölkerung aber im Laufe der Zeit eine gewisse Immunität entwickelte, die die Jäger-Sammler-Kulturen nicht hatten, wenn sie plötzlich mit den Erregern konfrontiert wurden. So konnten die Bauernkulturen allmählich die Jäger- und Sammler-Kulturen ersetzen. Dies führte nicht unbedingt zum Aussterben der betreffenden Jäger- und Sammler-Völker; mehrere Mechanismen wurden bekannt:

- a) meistens kam es zu Kreuzungen, insbesondere von Jäger-Sammler-Frauen mit Bauernmännern; die Mischpopulation, in die immer wieder im Laufe der Zeit nach und nach Bauernmänner einkreuzten, behielt dabei weitgehend die genetische Zusammensetzung der Jäger-Sammler-Population. Dieser Mechanismus wird angenommen für die SO-NW-Ausdehnung der anatolischen Farmer in Europa. Die moderne Population in Westirland besitzt daher zu ca. 99 % noch die Gene der ursprünglichen europäischen Jäger-Sammler-Völker und nur zu 1 % der anatolischen Farmer, auch wenn Irlands Sprache, Getreide, Nutztiere, Religion und Schrift weitgehend aus dem ostmediterranen Raum stammen und die originäre Kultur der Jäger und Sammler Irlands fast völlig erloschen ist.
- b) Manchmal übernahmen auch Jäger-Sammler-Kulturen, die den Weg expandierender Bauern kreuzten, Elemente der Bauernkultur (wie Getreide, Tiere, Töpferei usw.), behielten aber ihre eigenen Gene und Sprache (z.B. Hottentotten in Südafrika, die Töpferei und Viehzucht von Völkern übernahmen, die vor 2000 J nach Südafrika wanderten)
- c) Rückwandlung von Farmern zu Jäger-Sammler-Völkern: wenn die expandierenden Farmer Gegenden erreichten, die nicht für Landwirtschaft geeignet waren (z.B. auf Inseln wie die südliche Neuseeland-Insel).

Generell gilt, dass die Ausbreitung von Menschen, Nutztieren und Getreiden in Ost-West-Richtung schneller erfolgte als in Nord-Süd-Richtung, u.a. wegen der unterschiedlichen klimatischen Bedingungen in verschiedenen Breiten.

Anatomische Folgen des Ackerbaus betreffen die Form des Unterkiefers (Abnahme des Kau-Stresses), dadurch verändertes Wachstum des Unterkiefers. Die Unterkiefer von Jäger-Sammler-Populationen sind länger und schmaler. Im Gegensatz zum Cranium wird die Form des Unterkiefers stark von Ernährungsgewohnheiten beeinflusst (PNAS 108, 19546).

Nachteile der neolithischen Revolution (nach D. CURNOE):

- angefangen vom Niederbrennen/kleiner Waldstücke für Äcker und Weiden bis zur Vernichtung ganzer Ökosysteme und Umgestaltung des Planeten
- Ernährung wurde einseitig (Jäger und Sammler ernähren sich von bis zu 150 Wildpflanzen)
- anatomische Veränderungen (Verkleinerung des Gesichtsschädels)
- Überbevölkerung (vor Erfindung der Landwirtschaft lebten ca. 8 Millionen Menschen)
- 75 % aller Infektionskrankheiten sind Zoonosen, die von Haustieren ausgehen
- 85 % der Genvarianten, die heute mit Krankheiten einhergehen, entstanden parallel zur bäuerlichen Lebensweise
- Sesshaftigkeit und Vorratshaltung führen zu Besitz und Reichtum und schafften so Anlass für Kriege

Hierzu passt, dass vor 7000 – 5000 Jahren die Y-Chromosomen einen genetischen Flaschenhals durchliefen. Die Menschen lebten damals in Clans, die von eng miteinander verwandten Männern geführt wurden (praktisch identische Y-Chromosomen), während Frauen auch von außen dazu kamen und den übrigen, nicht Y-gebundenen Genpool auffrischten.

Die Kriege zwischen Clans führten dann mit dem Erlöschen der männlichen Linie eines besiegten Clans auch zum Verlust der betreffenden Y-Linie. Rechnerisch war der genetische Kollaps der Männer so ausgeprägt, als wenn sich 17 Frauen einen Mann geteilt hätten (sog. neolithischer Y-Chromosomen-Flaschenhals). Viele männliche Genlinien erloschen zu jener Zeit. Die wenigen überlebenden Y-Linien stammen von Männern, die diese kriegerische Phase überlebt haben, und könnten damit einen Selektionseffekt darstellen (Überleben der „Tüchtigsten“ oder „Brutalsten“).

Es handelt sich um den ersten genetischen Flaschenhals, der von Menschen selbst ausgelöst wurde. Frühere Flaschenhälse, so vor 1,2 MA und vor 120000 Jahren in Afrika, sind dagegen durch Klimaveränderungen erklärbar (nach www.antropus.de).

Als der Mensch sesshaft wurde (Hütten, Ackerbau, Viehzucht, Anlage von Vorräten), wurde auch der Besitz erfunden – der Feinde anlockte und zu ersten „Kriegen“ führte; Hinweise finden sich in Syrien, Ägypten und Südamerika. Auch aus Kenia gibt es einen Hinweis auf einen brutalen Überfall in der Übergangsphase vor 10000 Jahren. Es ging damals zwar noch um Jäger und Sammler, Tonkrüge weisen aber darauf, dass sie schon Vorräte anlegten (Nataruk Massaker). Das passt zu der Hypothese, dass Vorräte (Besitz) und damit typische Merkmale neolithischer Lebensformen zu vermehrten kriegerischen Auseinandersetzungen führten. In Europa finden sich mehrere Massaker (Talheim/Deutschland, Asparn/Österreich) kurz nach Einzug der neolithischen Lebensweise vor 7000 Jahren (wobei aber in Europa die Frauen offenbar geschont wurden, es gab nur wenige weiblich Opfer) (nach www.antropus.de).

Grundsätzlich war ein Leben als Jäger und Sammler komfortabler: man musste weniger hart arbeiten, die Gesundheit war besser, die Ernährung ausgewogener. Insofern überrascht es, dass verschiedene Völker völlig unabhängig voneinander zu einem sesshaften Lebensstil mit Landwirtschaft übergingen. Forschungen aus Nordamerika (Nord-Alabama) über den Zeitraum der letzten 13000 Jahre hinweg weisen darauf, dass die Menschen aus Nahrungsmangel (aufgrund von Klimawandel) auch angesichts der zunehmenden Bevölkerungsgröße zur Landwirtschaft übergingen. In Alabama (einer der frühesten Bauernkulturen Nordamerikas) ernährte man sich vor Einführung der Landwirtschaft offenbar aus Not von kleinen Schalentieren (statt Wasservögeln und großen Fischen wie in früheren Zeiten), und das Rotwild (eine typische Jagdbeute) war immer seltener geworden. Nur durch Anbau von Getreide und Viehzucht konnte der Nahrungsmangel bei steigender Bevölkerungsdichte beseitigt werden (nach www.antropus.de, 4/19; WEITZEL E, American Antiquity 2019).

Alkoholika/Bier/Wein (BdW 3/17: 58)

Man geht heute davon aus, dass das erste Getreide angebaut wurde, um Bier zu brauen. Rückstände an den Wänden von Gefäßen ermöglichten entsprechende Rückschlüsse. Bier ist einfacher herzustellen als Brot; letzteres wurde erst später entwickelt.* Bier ist nahrhaft, aufgrund seines Alkoholgehaltes keimfrei/keimarm und könnte – da bewusstseinsverändernd – auch zur Entstehung von Religion, Kunst und Kultur beigetragen haben.

Vermutlich entdeckten schon die Frühmenschen den Geschmack und die Wirkung von Alkohol durch den Genuss von Fallobst, wie dies auch einige Primaten praktizieren, die gezielt überreife, gegorene Früchte fressen.

Indirekte Hinweise auf das Bierbrauen stammen aus Wadi Kubbaniya, ein ausgetrocknetes Flussbett in Ägypten. Hier fanden sich 18000 Jahre alte Mahlsteine mit Rückständen von Stärke, Palmfrüchten und Kamille. Aus diesen Zutaten ließ sich Bier brauen (was aber noch kein Beweis ist, dass sie tatsächlich dazu verwendet wurden).

In der Rafeket-Höhle in Israel entdeckte man 13000 Jahre alte Steinmörser der Natufier, die genutzt wurden, um Bier zu brauen (die Natufier waren halb-sesshaft, betrieben aber noch keine neolithische Lebensweise mit Ackerbau und Viehzucht). Reste an den Steinmörsern belegen, dass Weizen und Gerste genutzt wurden, um Bier zu brauen. Als weitere Zutaten dienten Hafer, Hülsenfrüchte, Bastfasern. Es gibt sogar die Vermutung, dass man Getreide zunächst für Zwecke der Bierherstellung anbaute, und nicht zur Ernährung. Möglicherweise spielte Bier als Rauschmittel bei zeremoniellen Festen eine wichtige Rolle („am Anfang war das Bier“) (nach www.antropus.de).

Die Brotherstellung erforderte ein zusätzliches Gerät, um Spelzen aus dem Getreide zu mahlen oder zu sieben, während sich beim Bier Getreidereste entweder abschöpfen ließen, oder man nutzte lange Trinkhalme aus Schilfrohr (wie sie in Mesopotamien im 3. Jahrtausend v.Chr. auf Siegeln abgebildet wurden).

9000 Jahre alte Scherben aus China enthielten Rückstände eines Gemisches mit 10 % Alkoholgehalt; Zutaten waren Trauben, Weißdornfrüchte, Reis und Honig. Das Getränk war ein Gemisch aus Bier, Wein und Met. Honig lieferte Hefe für den Gärungsprozess sowie die höchstmögliche Konzentration an Zucker. In dem Dorf fanden sich auch die ältesten domestizierten Reispflanzen aus Nordchina, sowie zahlreiche Flöten aus Kranichknochen, was zu der Hypothese führt, dass Alkohol die Menschen „kulturfähig“ werden ließ und dass Musik, Höhlenmalerei und Schamanismus durch Rauschzustände entstanden sein könnten, die durch alkoholische Getränke wie Bier ausgelöst wurden. „Bier brachte den Menschen ... Kunst und Religion“ (BdW 3/17: 58).

Schon 3400 v. Chr. gab es Nordchina eine Brauerei. Dort fand man auch Gerste, die in der Region erst 3000 Jahre später kultiviert wurde. Sie muss aus dem Nahen oder Mittleren Osten bis nach Nordchina gelangt sein, und mit ihr die Kunst des Brauens („Rohstoffe reisten immer mit der Kenntnis der dazu gehörigen Technologie“) (BdW 3/17: 58). Daher vermutet man, dass das Wissen über das Bierbrauen und die Gerste gemeinsam nach China kamen.

Frühes Bier war trüb, leicht prickelnd, schmeckte wie Cidre; Getreidespelzen schwammen in ihm herum.

In Ägypten finden sich Reste 5700 Jahre alter riesiger Braukessel (Hierakompolis), und in einer 5400 Jahre alten Siedlung in Nordsyrien gab es in jedem Haus an einem einheitlich definierten Platz ein Biergefäß.
(BdW 3/2017: 58).

Aus alten Tongefäßen, die man in Israel und Ägypten gefunden hatte, gelang es, Reste der Bierhefe aus den Ritzen der Gefäße zu gewinnen (Alter: 5000 bis 2400 Jahre); die Hefe konnte reaktiviert werden und man konnte mit ihr Bier brauen. Das Bier hat einen erdigen weizenartigen Geschmack und Alkoholgehalt von 6 %. Die Hefe ähnelt nach genetischen Untersuchungen heutigen Hefesorten, die man in Afrika verwendet (z.B. zur Herstellung des äthiopischen Honigweins Tei) (nach www.antropus.de 5/19).

Älteste Nachweise für die Herstellung von Wein (chemische Analyse organischer Moleküle; große Gefäße für Fermentierung, Reifung und Lagerung) finden sich in Georgien (Süd-Kaukasus) zwischen 6000 und 5800 v. Chr. (PNAS 114: E10309). Die genetische Linie zum kultivierten Wein (der durch Ableger, also klonal, fortgepflanzt wird) trennte sich vor ca. 22000 Jahren von der Linie zum wilden Wein, wobei die kultivierte Linie danach einen kontinuierlichen Rückgang der Populationsstärke erfuhr, wohl als Folge einer Kultivierung in geringer Intensität vor dem Einsetzen der Domestikation. Die klonale Fortpflanzung nach der Domestikation führte dann zur Ansammlung schädlicher rezessiver Mutanten (PNAS 114: 11715).

***Ältestes Brot:** vor 14400 - 14200 Jahren in NO-Jordanien (Fundstelle Shubayqa) (frühe Natufier), nachgewiesen als Brotreste aus Wildweizen-, -roggen, -hafer, Hirse sowie Wurzelorganen der Strandsimse, evtl. Wildgerste. Es handelte sich wohl um ein einfaches Fladenbrot, 4000 Jahre älter als die Einführung der Landwirtschaft in dieser Region. Die Herstellung war aufwendig und erfolgte daher wohl nur zu besonderen Anlässen. Im Epipaläolithikum (23000 – 11700 BP) wurden Cerealien nämlich nur selten genutzt; die pflanzliche Nahrung bestand überwiegend aus Früchten, Nüssen und Knollen sowie kleinsamigen Gräsern; die Nutzung von Cerealien nahm graduell zwischen 11500 und 9000 BP zu; erst ab 9000 BP finden sich domestizierte Cerealien weit verbreitet in SW-Asien ebenso wie Brotreste und spezielle Backöfen.

Blumenschmuck: Es ist unbekannt, wann Blumen als Schmuck oder zu kulturellen Zwecken genutzt wurden. Fraglich in dieser Hinsicht ist das NH-Grab Shanidar IV (s. unter → Neandertaler).

Unzweifelhaft ist die Auskleidung/Dekorierung von mehreren Gräbern der Natufier, die auf 13700 bis 11700 J datiert wurden (Mt. Carmel), mit Blumen. Es wurden besonders farbenreiche und aromatische Blumen ausgesucht. Die ältesten Friedhöfe in der Levante gehen auf die Natufier Nordisraels zurück und sind zwischen 15000 und 11500 J alt (PNAS 110: 11774).

Cro-Magnon: Der Begriff „Cro-Magnon“ bezeichnet aus heutiger Sicht nicht eine spezielle Linie oder Stamm des HSS, sondern allgemein frühe europäische HS vom Aurignacien bis zum Mesolithikum und umfasst mehrere Kulturstufen. Hinter dem Begriff stehen wohl mehrere separate Einwanderungswellen von Trägern des Jungpaläolithikums; so gibt es einen hochwüchsigen, robusten Typus mit eher archaischen Merkmalen und einen gracilen Typus mit moderneren Merkmalen, aber auch Individuen, die zwischen diesen Typen stehen.

Die ältesten Funde von Cro-Magnon stammen aus der Grotta del Cavallo in Apulien und Kents Cavern in England, gefolgt von Pestera cu Oase in Rumänien.

Der Cro-Magnon zog zunächst als Jäger und Sammler umher, permanent besiedelte Lagerplätze sind ab Gravettian bekannt, z.B. aus Mähren.

Die Cro-Magnon gingen in der jüngeren Dryas-Zeit vor ca. 12 000 Jahren stark zurück, starben aber offenbar nicht komplett aus, sondern ihr Genpool lässt sich auch noch im Mesolithikum (ab ca. 11600 BP) nachweisen. Erst im frühen Neolithikum wurden sie durch neue Populationen abgelöst. Dies findet seinen Ausdruck in der Ablösung der Haplogruppe U der Jäger und Sammler – also der Cro-Magnon bzw. deren Abkömmlingen – durch die Haplogruppe H, die seit dem Frühneolithikum dominiert.

Domestikation von Nutztieren (Viehzucht): Hinweise auf Domestikation geben Geschlechtsverhältnis und Alter der Tiere beim Schlachten; männl. Tiere werden üblicherweise jünger geschlachtet. Größenangaben erlauben dagegen nicht immer eine sichere Differenzierung zwischen Wild- und domestizierten Tieren. Nach entsprechenden Untersuchungen waren vor 9800 J. schon Ziegen domestiziert (Ganj Dareh, Iran/Irak: Böcke wurden meist < 24 Monaten geschlachtet, fast alle weibl. Tiere wurden > 36 Monate alt), Schweine vor 10000 bis 10500 (aber noch nicht vor 11500) Jahren (Hallan Chemi), noch vor den ersten kultivierten Ackerpflanzen in dieser Region.

Studien an Ziegen (moderne Wildziege: *Capra hircus aegagrus*) ergaben, dass schon vor dem Auftreten morphologischer Veränderungen (Verkleinerung, veränderte Hornform), die ab 8900 – 9500 J. (Dat.-spanne) nachweisbar sind (und zwar in einem Gebiet, in dem Ziegen nicht natürlicherweise vorkommen), eine Herdenhaltung stattgefunden hat mit selektiver Schlachtung junger Männchen und alter Weibchen. Man geht neuerdings davon aus, dass der Domestikation zunächst eine Phase der Jagd, dann der Beherdung vorausgingen. Im Rahmen des Herdenmanagements kontrollierten die Menschen zunächst die Bewegung der Herden, dann kontrollierten sie das Geschlechtsverhältnis, die Fortpflanzung und die Altersstruktur der Herde. Morphologische Veränderungen manifestieren sich in dieser Phase noch nicht, zumal ggf. noch Paarungen mit „Wildtieren“ außerhalb der Herde möglich sein können. Erst mit effizienter Selektion der Fortpflanzung entstehen anatomische Veränderungen (Hornform, Beinlänge, Fellfärbung, Verkleinerung), d.h. das Herdenmanagement geht anatomischen Veränderungen voraus und lässt sich archäologisch nicht anatomisch nachweisen, sondern nur durch Analyse des Alters- und Geschlechtsverhältnisses der Knochen (junge Männchen werden früh geschlachtet). In der Ganj Dareh Hochlandregion, dem natürlichen Verbreitungsgebiet der Wildziegen, wo diese schon seit mind. 40000 J. bejagt werden, begann das Herdenmanagement (ohne anatomische Veränderungen, aber mit selektiver Schlachtung junger Männchen, verlängertem Überleben der Weibchen) vor 10000 J. BP; in der Tieflandregion (Siedlung Ali Kosh), wo Ziegen natürlicherweise nicht verbreitet waren, waren dann vor 9500 – 8900 J (Datierungsspanne) auch schon die morphologischen Veränderungen nachweisbar (Hornform, Verkleinerung).

aDNA-Studien an 83 Ziegen aus dem Nahen Osten (vom Paläolithikum bis Mittelalter) zeigten, dass zu verschiedenen Zeiten in verschiedenen Regionen verschiedene Populationen von Wildziegen domestiziert wurden; im Neolithikum bestanden daher geographisch unterschiedliche Hausziegen-Populationen, die unterschiedlich große genetische Beiträge zu den modernen Ziegen Asiens, Afrikas und Europas lieferten. Die genetisch und geographisch differenzierten Ziegenpopulationen spiegeln dabei entsprechende Differenzierungen in den menschlichen Populationen des Neolithikums und auch den Getreidearten wider. Beherdungsstrategien von Wildziegen finden sich in verschiedenen Regionen des Nahen Ostens im mittleren bis späten 11. Jahrtausend (Anatolien, Iran, Levante), domestizierte Phänotypen erscheinen im 10. Jahrtausend (zuerst in Anatolien), wobei die frühe Zuchtwahl vor allem Fellfarbe, Statur, schnellere Fortpflanzung, Milchleistung und Anpassung an Ernährungsumstellungen betraf. (Sci. 361: 85)

In Zentralanatolien (Asikli Höyük) lassen sich die ersten Stufen der Domestikation von Caprinae (vor allem Schafen) beobachten. Es handelt sich um die älteste Fundstelle präkeramischen Neolithikums in der Region (Architektur mit Rundhäusern, 9000 bis 8200 v. Chr.). Innerhalb weniger Jahrhunderte gegen Ende des Zeitraumes erhöhte sich der Anteil von Caprinae (besonders Schafe) an der Ernährung; Dungreste zwischen den Gebäuden zeigen, dass die Tiere innerhalb der Anlage gehalten wurden und damit isoliert von Wildpopulationen (PNAS 111: 8404).

In Nordafrika wurden vor 40000 J. bevorzugt Berberschafe bis fast zu ihrer Ausrottung bejagt. An einer 20000 J alten Fundstelle in Ostalgerien ähnelt die Altersstruktur der Knochen derjenigen eines Herdenmanagement, d.h. selektive

Schlachtung junger Männchen und alter Weibchen. Offenbar wurde in Nordafrika schon vor 20000 J. Herdenmanagement betrieben; allerdings wurden die Berberschafe niemals wirklich und endgültig domestiziert, da keine anatomischen Veränderungen aufgetreten sind (die bei selektiver, gesteuerter Fortpflanzung zwangsläufig auftreten müssten).

Nach derzeitigem Kenntnisstand wurden das Lama in Ecuador, Rinder (s. oben in der Systematik der Tiergruppen), Schweine, Schafe im Nahen Osten, Rinder evtl. auch in Ägypten, Ziegen in Mesopotamien domestiziert.

Domestikation von Pferden s.o. unter „Unpaarhufer“.

Zusammenstellung nach PROBST (2002), ergänzt:

Haushunde ab Magdalenien, z.B. Oberkassel/Bonn, aber auch 13000 J alte Funde aus der Ukraine, 12000 J alte

Funde aus dem Irak [naA/nach neueren Angaben Hunde vor 14000 J in SW-Asien erstmals nachweisbar]

Hausziegen ab > 6500 v.Chr. in Jericho und im Iran; sie haben damals die wilden Gazellen als

Hauptfleischlieferanten verdrängt [naA 7800 v.Chr. im Iran/Irak]. Nach neuen Daten waren die Zentren der Domestikation sowohl das zentraliranische Plateau wie auch Ostanatolien (PNAS 105, 17659).

Hausschafe ab > 6000 v. Chr. in Abu Hurreira/Syrien [naA ab 7000 v.Chr., Wolle liefern sie aber erst seit 6000 J.; die ersten domestizierten Schafe waren haarig und nicht wollig!]

Hausschweine nach neueren Angaben seit 10000 bis 10500 Jahren*

Hausrinder ab > 6260 v.Chr. in Can Hasan/Türkei, vor > 6000 v.Chr. in Argissa Magua/Griechenland

[naA: Zeburinder seit ca. 6000 J im Indus; in Afrika wurden Rinder schon vor grob 10000 J domestiziert]

Hausrinder, -ziegen, -schafe in Deutschland ab der Linienbandkeramik (5500 – 4900 v.Chr.) nachweisbar

Die Hausrinder Afrikas waren genetischen Untersuchungen zufolge im Mittleren Osten gezüchtet und vor ca. 10.000 Jahren nach Afrika eingeführt worden, wo sie mit einheimischen, wilden Rindern gekreuzt wurden.

So entstanden die heutigen afrikanischen Hausrindrassen (Nat. 508: 11).

Hauspferde um 4000 v.Chr. in der Ukraine (schon als Reitpferde genutzt), in Deutschland vor > 3000 J. v. Chr.

nachweisbar (Trichterbecherkultur), naA bereits in der Altheimer Kultur in Bayern vor 3900 – 3500 v.Chr.

Hausesel, gezähmte Esel vor > 3000 v.Chr. in Ägypten bzw. vor ca. 3000 J. v.Chr. in Mesopotamien

Hausgänse ab ca. 3000 v.Chr. in Ägypten

Gezähmte Pfaue um 2500 v.Chr. in Indien

Hauskatzen um 7500 v.Chr. in Zypern (ergänzt)

Gezähmte Yaks um 1500 v.Chr. in Sibirien

Seide von Seidenraupen: seit 2570 v. Chr. in China, zwischen 2450 und 2000 v.Chr. auch erstmals in Indien nachweisbar (Nat. 457, 945).

* In einigen Gebieten SW-Asiens finden sich domestizierte Schweine plötzlich vor ca. 10500 Jahren, in anderen Gebieten sind sie dagegen offenbar das Resultat des langfristigen Managements von Wildschweinen seit dem oberen Pleistozän. Die Analyse von Knochen von Aetokremnos (Zypern), dem ältesten Nachweis menschlicher Besiedlung auf Mittelmeerinseln, ergab, dass kleine Suiden vor 11700 – 11400 Jahren auf Zypern lebten. Sie waren vom Menschen eingeführt worden und ihre kleine Körpergröße dürfte die Folge der Isolation auf der Insel gewesen sein. Auf dem Festland müssen Wildschweine schon vor ihrer Einführung auf Zypern beherdet (gemanagt) worden sein, mindestens 1000 Jahre bevor sich die ersten morphologischen Veränderungen manifestierten (PNAS 106, 16135).

Fischzucht (Karpfen) bereits vor 8000 Jahren in China.

Nutzung und Verarbeitung von Milch: Wiederkäuer wurden zunächst zum Schlachten und zur Gewinnung von Fellen domestiziert; Nutzung und Verarbeitung von Milch erfolgten erst später. Für die Milch von Wiederkäuern spezifische Fettsäuren lassen sich ab dem 7. Jahrtausend v. Chr. (Datierungsspanne des ältesten Nachweises: 7200 – 6000 v. Chr., SE-Anatolien) nachweisen; etwa zeitgleich mit der ältesten Keramik in diesem Gebiet. Die Häufigkeit von Milchfettsäuren an Tongefäßen ist regional sehr unterschiedlich; in NW-Anatolien spielte Milch eine große Rolle

(obwohl außerhalb des Ursprungsgebietes der domestizierten Wiederkäuer wie Rinder, Schafe, Ziege), in anderen Gebieten Anatoliens, aber auch in Griechenland spielte Milch (im 6. bis 4. Jahrtausend v.Chr.) eher eine untergeordnete Rolle. In Catalhöyük (Zentralanatolien; Nachweis von Milchsäuren zwischen 7000 und 6000 v. Chr.) wurden fast alle jungen Schafe und Ziegen getötet, was ebenfalls dafür spricht, dass diese Tiere ganz überwiegend zur Fleischproduktion gehalten wurden, ganz im Gegensatz zu NW-Anatolien, wo die Milchproduktion dominierte.

Es ließ sich auch nachweisen, dass die Milch von vornherein (d.h. > 6500 v. Chr.) weiterverarbeitet wurde; dies ermöglichte einerseits das Anlegen von Vorräten z.B. für den Winter, andererseits konnte damit auch das Problem der Lactoseintoleranz umgangen werden, da verarbeitete Milch auch für Lactoseintolerante besser verträglich ist (Nat. 455, 528).

In Europa (Polen) finden sich Reste von Milch ab dem 7. Jahrtausend BP. Zwischen 7400 und 6800 BP lässt sich auch erstmals die Herstellung von Käse nachweisen (bei Linienbandkeramikern in Polen). Die Untersuchung durchlöcherter Tonscherben identifizierte diese als Siebe, wie sie z.B. für die Produktion von Butter nicht erforderlich gewesen wären. Stellenweise ließ sich Bienenwachs nachweisen, wohl um das Material wasserabweisend zu machen. Die Siebe dienten dazu, geronnene Milchbestandteile von der Molke zu trennen. Käse ist haltbarer als Milch und enthält nur einen geringen Lactoseanteil – und im frühen Neolithikum litten die Einwohner Nordeuropas noch unter Lactoseintoleranz. Zur Zeit der Linienbandkeramiker nahm die Häufigkeit des Alleles, das die Persistenz der Lactase auch im Erwachsenenalter ermöglicht, in Nordeuropa dann zu (Nat. 493, 522; Spektr. Wiss. 3/2013: 8).

Aktuelle Kenntnisse zur Laktasepersistenz (Nat. 500, 20):

Während der letzten Eiszeit wäre Milch für Erwachsene weltweit noch wie ein Gift gewesen. Alle kleinen Kinder weltweit produzieren dagegen Lactase, um die Lactose der Muttermilch verdauen zu können. Bei 65 % der Weltbevölkerung geht diese Fähigkeit aber mit 7 bis 8 Jahren verloren; das Gen, das Lactase produziert, wird abgeschaltet. Milchkonsum führt dann zu bedrohlichen Durchfällen.

Auch die ersten Viehzüchter (ab ca. 11000 Jahren) konnten mangels Lactasepersistenz die Milch nur eingeschränkt nutzen: sie mussten sie zu Käse und Joghurt verarbeiten, die weniger Lactose enthält; Hartkäse ist fast lactosefrei. So erklären sich beispielsweise zwischen 7400 und 6800 Jahre alte Siebfragmente aus Töpferware in Polen – ältester Nachweis für Käseherstellung weltweit.

Die Lactasepersistenz ist – durch unterschiedliche Mutationen – in verschiedenen Regionen der Welt entstanden, so auch unabhängig voneinander in Westafrika, im mittleren Osten, Südasien und Südafrika. In Südostasien und Südwestafrika fehlt sie dagegen fast völlig.

Die Farmer, die von Anatolien aus nach Europa vordrangen, verfügten noch nicht über Lactasepersistenz, obwohl Wiederkäuer offenbar von Anfang an (ab ca. 10500 bis 11000 Jahren) auch für Zwecke der Milchproduktion domestiziert worden waren – das kann man an dem Alter erkennen, in dem die Tiere geschlachtet wurden; die Kälber wurden dann noch im ersten Lebensjahr geschlachtet, damit die Mütter gemolken werden können. Für Fleischproduktion lässt man die Tiere auswachsen.

Und die nach Europa wandernden Farmer brachten ihre Kühe offenbar mit, denn die subfossilen europäischen Kühe sind viel näher mit den Kühen des Mittleren Ostens verwandt als mit den indigenen Aurochs. Auch dies ein Indiz, dass die neolithischen Farmer als Volk einwanderten und nicht durch Akkulturation aus lokalen Jäger-Sammler-Gesellschaften hervorgingen.

Die Mutation für die europäische Lactasepersistenz (ein einzelner Basenaustausch in einer Genomregion nahe dem Lactase-Gen) ist wahrscheinlich vor 7500 Jahren in Ungarn aufgetreten und hat sich erst langsam, später rasch durchgesetzt (man kalkuliert, dass die Lactasepersistenz zu 19 % mehr zur Fortpflanzungsfähigkeit überlebenden Kindern führt).

Vor 7400 bis 6800 Jahren machten Milchprodukte nur einen unbedeutenden Bestandteil der Nahrung in Europa aus, weil die meisten Menschen sie nur verdauen konnten, wenn sie sie in Käse umgewandelt hatten. Erst mit der Ausbreitung der Lactasepersistenz wurde die Milchwirtschaft zu einem dominierenden Wirtschaftszweig. Es dauerte aber zuerst einige Zeit, bis sich die Mutation ausbreitete.

Zu jener Zeit waren Mittel- und Nordeuropa noch nicht (bzw. Mitteleuropa nicht *dicht*) besiedelt. Nach Mitteleuropa und Nordeuropa vordringende Farmer brachten daher die Lactasepersistenz gleich mit – in Norddeutschland findet sie sich in fossiler DNA erstmals vor 6500 Jahren. Heute verfügen 90 % der Skandinavier und Briten über sie. Es wird auch diskutiert, ob der hohe Vitamin-D-Gehalt der Milch die Lactasepersistenz förderte – allerdings kann er nicht erklären, wieso sich diese auch im sonnigen Spanien etablierte.

Südeuropa und die Mittelmeerküsten waren dagegen zu jener Zeit schon besiedelt, als die Lactasepersistenz in Europa entstand. Insofern konnte sie hier schwieriger und langsamer infiltrieren, und nicht in dem Ausmaß wie in Nord- und Mitteleuropa, wohin sie „direkt mitgebracht“ wurde. Griechen und Türken weisen daher nur zu < 40 % Lactasepersistenz auf.

Die Vorteile aus der Lactasepersistenz (z.B. bei Hungersnöten) waren erheblich und es ist kaum eine andere Mutation bekannt, die sich so schnell mit einem solchen Erfolg durchgesetzt hat. Sie ermöglichte den Bauern und Viehzüchtern die rasche Ausbreitung in Europa, wo sie die bisherigen Jäger-Sammler-Kulturen ersetzten. Ein großer Teil der Europäer stammt daher von den frühen Viehzüchtern mit der Lactasepersistenz-Mutante ab bzw. hat diese in ihrem Stammbaum.

Vor 5000 Jahren hatte sich die Lactasepersistenz dann in Mittel- und Nordeuropa durchgesetzt, Milchwirtschaft hatte eine enorme Bedeutung erlangt.

Allerdings ist Laktasepersistenz keine Voraussetzung für eine milchbasierte Ernährung. Mongolen nutzen Milch von sieben Tierarten, trotzdem sind 95 % der Erwachsenen laktosetolerant, und dies war nach aDNA-Daten auch schon vor 3300 Jahren der Fall, als die Mongolen ebenfalls stark von Milchprodukten abhängig waren. Sie umgehen das Problem der Laktoseintoleranz, indem sie Bakterien die Aufgabe überlassen, Laktose abzubauen, und die Milch zu Joghurt, Käse und weiteren bei uns unbekanntem fermentierten Milchprodukten verarbeiten. (Auch in Catalhöyük wurde vor 9000 Jahren schon Milch verarbeitet - 4000 Jahre vor Entstehung der Laktasepersistenz). Nicht in allen Kulturen, die Milch als Nahrungsquelle nutz(t)en, wurde also auf Laktasepersistenz selektiert bzw. setzte sich letztere durch. Es gibt also eine kulturelle und eine genetische Lösung, das Problem der Unverdaulichkeit der Laktose bei Erwachsenen zu lösen. Milch-basierte Ernährungsstrategien und Laktasepersistenz können also entkoppelt sein. Die Mongolen haben kaum genetische Einflüsse von den Yamnaya, was nicht ausschließt, dass sie Kulturelemente (wie die Nutzung von Milchprodukten) von ihnen

übernommen haben. Die Yamnaya selbst waren zu etwa einem Drittel laktasepersistent (Sci. 362: 626).

Laktoseintoleranz (nach Wikipedia):

Maximal in Südostasien (98 %), China (94 %), Aborigines (85 %), Eskimos (80 %), Zentralasien (80 %), Afroamerikaner (79 %) (Weiße US: 12 %)

Höchste Quote in Europa: Sizilien (71 %), gefolgt von Südfrankreich (65 %), Süditalien (52 %)

Niedrigste Quote in Europa: Schweden (2 %), Dänemark (5 %), Großbritannien (5 – 15 %), Österreich (10 – 15 %), Deutschland (15 %; Nord-Süd-Gradient, seltener im Norden), Nordfrankreich (17 %).

Europa: Landschaft und jüngere Geschichte (< 10000 Jahre)

Europa erlebte in den letzten 10000 Jahren zwei große Migrationswellen. Bis vor 8500 Jahren war es überwiegend von Jäger-Sammlern bei geringer Populationsdichte besiedelt. Dann wanderten Populationen aus dem Mittleren Osten über Anatolien ein und brachten die Landwirtschaft mit (neolithische Revolution in Europa), wobei es zwei Routen gab: einmal entlang der Mittelmeerküste und einmal nordwärts nach Europa hinein (Linearbandkeramiker).

Zu Beginn der Bronze-Zeit erfolgte ausgehend von der Pontischen Steppe eine zweite Wanderungsbewegung nach Europa (Yamnaya Kultur), die wahrscheinlich die Pferde und die Protoindoeuropäischen Sprachen mitbrachten, als sie nach Westen zogen; sie stehen in Verbindung mit der Schnurkeramikultur in Mittel- und Nordeuropa und der jüngeren Glockenbecher-Kultur in NW-Europa. Die Einwanderung erfolgte deutlich schneller als die der Neolithiker. Neben den Pferden könnte auch die „Landschaftsöffnung“ durch die vorausgehenden Neolithiker die Einwanderung beschleunigt haben.

Die Landschaft änderte sich in dieser Zeit massiv. Die Jäger und Sammler hatten offenbar wenig Einfluss auf die sie umgebende Flora und Fauna. Pollenbasierte Studien sprechen für eine drastische Reduktion von Wäldern mit breitblättrigen Bäumen seit 6000 Jahren; die Entwaldung beschleunigte sich vor 2200 Jahren. Wälder wurden ersetzt durch Gras- und Ackerland.

In Mitteleuropa begann eine starke Rodung der Laubwälder um 4000 BP, Südkandinavien erfuhr eine starke Reduktion der Wälder erst im Mittelalter. Vor der Bronzezeit hatte noch keine starke Entwaldung in Mittel- und Nordeuropa stattgefunden. Yamnaya-Abstammung korreliert negativ mit Laubwald und positiv mit Weide- und Ackerland, Klimaerwärmungen gingen ebenfalls mit Zunahmen von Buschland, Gras-/Weideland und Ackerland einher. Klimaveränderungen waren bis vor 4000 Jahren der dominierende Anlass für Vegetationsveränderungen, erst ab 4000 BP nahm der Einfluss der Eingriffe des Menschen zu.

Neolithiker führten dagegen noch nicht zu wegweisenden Veränderungen der Vegetation; wahrscheinlich waren diese zu kleinräumig, um mit Modellationen von Raum und Zeit erfasst zu werden (PNAS 117: 8989).

Evolution: Aktuelle Evolutionsprozesse innerhalb des HSS?

Es wurden Gene mit Relevanz zu Gehirnprozessen/neurologischen Fähigkeiten entdeckt, die seit der Dichotomie von den Schimpansen einer strengen Auslese unterlagen, die auch innerhalb des modernen HSS noch weiterwirkt, so „microcephalin“ und „ASPM“ (beide Gene verursachen Microcephalie) sowie ein Gen, das in der Microglia (=Immunzellen des Nervensystems) expremiert wird und dadurch ein Protein erzeugt, das nur beim Menschen gefunden wird. Das in der heutigen Population vorherrschende microcephalin-Allel entstand vor 37000 J (Konfidenz: 60000 – 14000 J), das vorherrschende ASPM-Allel vor 5800 (95%-Konfidenz: 500 – 14100) Jahren. Dass letzteres Allel weltweit verbreitet ist, spricht für einen starken Selektionsvorteil in der jüngeren Vergangenheit, vermutlich durch einen adaptiven Vorteil bei bestimmten mit dem Gehirn verbundenen Funktionen; offen ist aber noch, ob Menschen mit diesem Allel gewisse kognitive Vorteile zeigen. Allerdings kann keines der vorstehend genannten Allele erhebliche Auswirkungen auf die kognitiven Fähigkeiten haben, denn alle Menschen sind zur Sprache und symbolischer Ausdrucksweise befähigt, unabhängig von dem Vorliegen dieser Allele. Allerdings gibt es sowohl bei den dominierenden „microcephalin-“ wie „ASPM-“Allelen erhebliche regionale Unterschiede; so wird das dominierende microcephalin-Allel bevorzugt in Europa, Asien und Amerika gefunden, seltener im südsaharischen Afrika (Italien, Russland, Chinesen: 75 %; Kolumbien: fast 100%; < 10 % in den Zime Kameruns und den San Namibias; tansanische Massai: ca. 30 %). (Sci. 309, 1662).

Inzwischen ist bekannt (s. Sci. 313, 1908), dass das ASPM-Gen dazu beiträgt, dass der Cortex länger wachsen kann: ASPM hilft dabei, dass sich die Mikrotubuli für die Zellteilung richtig organisieren; reduziert man die Aktivität von ASPM, teilen sich embryonische neuroepitheliale Zellen (der Maus) nicht mehr symmetrisch in zwei Tochterstammzellen, sondern eine der Tochterzellen spezialisiert sich zu einem Neuron; dies vermindert die Expansion des Cortex. ASPM trägt also –zusammen mit zwei anderen neu entdeckten Genen – dazu bei, dass der Cortex lange wächst und die neuroepithelialen Zellen für lange Zeit als Stammzellen verbleiben, also nicht zu früh in fertige Neuronen differenzieren.

Genetische Studien an modernen Menschen belegen insgesamt eine starke Beschleunigung positiver genetischer Selektion in den letzten 40000 Jahren, die mit dem Bevölkerungswachstum in Zusammenhang stehen dürfte: in größeren Populationen entstehen mehr neue, positiv selektierende Mutationen (PNAS 104, 20753).

Laktosetoleranz: Säuglinge bilden im Darm Laktase, um Milchzucker zu zerlegen, damit dieser im Darm aufgenommen werden kann. Im Erwachsenenalter stellt das Laktasegen dann aber normalerweise (also im ursprünglichen Zustand) seine Aktivität ein, Milchzucker wird unverdaulich (Bauchbeschwerden, Blähungen, Durchfälle). Bevölkerungsgruppen, die traditionell Milch trinken, entwickelten aber rasch Laktose-Toleranz, d.h. das Gen bleibt auch im Erwachsenenalter aktiv. Nordeuropäer sind laktosetoleranter als Südeuropäer. Bewohner Ostasiens und Schwarzafrikas, deren Völker kein Milchvieh halten, vertragen keine Laktose. Die Laktose-Toleranz entstand durch Mutationen in regulierenden Genen in der Nähe des Laktase-Gens. Bevölkerungsgruppen Nord- und Ostafrikas, die vor ca. 10000 Jahren zur Ziegenzucht übergingen, entwickelten die Laktosetoleranz mehrfach konvergent.

In der frühen Jungsteinzeit vertrugen (Skelettuntersuchungen zufolge) die ersten Bauern Europas Milch wohl nur in der Kindheit; als die Viehwirtschaft aufkam, breitete sich die Laktosetoleranz infolge starker Selektion (Hungersnöte bei Nahrungsmangel? Winter?) rasch aus. Kulturwandel

und Veränderungen im Erbgut gingen hier Hand in Hand; sehr selten setzt sich ein neues Merkmal so schnell durch, der Selektionsdruck für die Ernährung mit Milch war offenbar extrem hoch.

In Nordeuropa und im Nahen Osten dürfte die genetische Anpassung vor 10000 bis 6000 Jahren erfolgt sein. Die Römer tranken dagegen keine Milch, daher ist Laktoseintoleranz in Südeuropa auch heute noch stärker verbreitet. In Saudi-Arabien existieren zwei genetische Varianten der Laktosetoleranz, die auf die Domestikation des Dromedars vor 6000 Jahren zurückgeführt werden. Drei andere Mutationen im Umfeld des Laktasegens, die ca. 7000 Jahre alt sind, finden sich in Tansania, Kenia und im Sudan.

In verschiedenen Regionen der Welt entwickelte sich die Laktosetoleranz also unabhängig voneinander mindestens 5 x (verschiedene, unabhängigen Mutationen in den regulatorischen DNA-Abschnitten im Umfeld des Laktasegens; u.a. bei drei Völkern Afrikas südlich der Sahara mit langer Tradition von Rinderhaltung, außerdem in Arabien und eine fünfte von Irland bis Indien mit Schwerpunkt in Nordeuropa). Chinesen/Südostasiaten und Südafrikaner sind heutzutage noch zu über 80 % im Erwachsenenalter (manche schon als Kinder ab ein oder zwei Jahren) laktoseintolerant (China: 91 – 100 %). Vor 5000 Jahren war die Laktosetoleranz in Mitteleuropa dagegen noch nicht verbreitet; selbst bei Ötzi fehlt sie (Spektrum Wiss. 10/2011, 62; 6/2015: 58).

Arsentoleranz:

In der Atacama-Wüste in Chile gibt es eine sehr arsenreiche Region (100 x mal mehr als nach Grenzwerten erlaubt). Die Menschen, die dort seit Jahrtausenden leben, verfügen über eine Mutation in der Arsenmethyltransferase, die dieses Enzym effizienter macht und zur Entgiftung des Arsens beiträgt. Etwa 70 % der lokalen Bewohner haben diese Enzymvariante, die sonst viel seltener ist. So bildete sich innerhalb von höchstens 7000 Jahren die Arsentoleranz der exponierten Bevölkerung heraus (<http://doi.org.bz4s>).

Verlust (Deletion) nicht-kodierender regulatorischer DNA-Sequenzen auf der Linie zum Menschen (nach der Dichotomie von der Schimpansen-Linie): insgesamt finden sich im menschlichen Genom 510 solcher Deletionen von regulatorischen Genen, die bei Schimpansen und anderen Säugern vorhanden sind. Von den Deletionen sind besonders jene regulatorischen Regionen betroffen, die sich in der Nähe von Genen befinden, die im Zusammenhang mit Steroid-Hormon-Signalwegen und neuronalen Funktionen stehen.

Eine dieser Deletionen führte zum Verlust eines sog. Enhancers („Verstärkers“) vom Androgenrezeptor-Gen; dies hatte zur Folge, dass beim Menschen (im Gegensatz zu Schimpansen und anderen Säugern) keine sensorischen Vibrissae (Spürhaare) und keine Penisdornen ausgebildet werden. Spürhaare finden sich noch bei Affen wie Makaken, aber auch Schimpansen. Die Entwicklung der Vibrissae ist dabei androgenabhängig; Kastration führt zur Verkürzung der Vibrissae.

„Penisdornen/-stacheln“ (Wolluststacheln) sind verhornte Papillen auf der Eichel, die zu einer starken Reizung der darunter liegenden Rezeptoren führen. Sie finden sich noch beim Schimpansen. Bei Primaten korreliert eine vereinfachte Morphologie des Penis mit monogamen Fortpflanzungsstrategien. Der Verlust der Penisdornen beim Menschen reduziert die taktile Sensibilität des Penis und führt so zu einer Verlängerung der Dauer des Geschlechtsverkehrs (z.B. im Vergleich mit Schimpansen). Der Verlust der Penisdornen wird im Zusammenhang mit

anderen Merkmalen gesehen (wie Feminisierung der Eckzahnmorphologie, kleinere Hoden, geringere Spermienbeweglichkeit, permanent vergrößerte Brustdrüsen), die mit Paarbildung und erhöhter elterlicher Sorge um den Nachwuchs in Verbindung gebracht werden. Die Gene für die Penisdornen selbst sind zwar noch vorhanden, aufgrund der Deletion des Enhancers kommen diese aber ebenso wenig zur Ausbildung wie die Spürhaare.

In anderen Fällen führte die Deletion von Enhancern zu einer *Expansion* von geweblichen Strukturen, indem z.B. Hindernisse für die Expansion des cerebralen Cortex beseitigt wurden (Nat. 471, 216).

Mehr dazu: → **Rolle von Deletionen (von nicht-kodierenden Genen mit Schalterfunktion) bei der Menschwerdung (*weiter oben*).**

Übergewicht und Neigung zu Diabetes hängen mit einer Genvariante zusammen, die von Jäger/Sammlern der Steinzeit stammt und für diese damals vorteilhaft war. Etwa die Hälfte der modernen Menschen besitzen noch die archaische Genvariante des Gens CLTCL1 (die andere Hälfte hat eine moderne Genversion, die den Blutzuckerspiegel besser regulieren kann, Fett und Zucker besser abbauen kann). Die moderne Variante hat sich mit der Ernährungsumstellung durch Ackerbau und Viehzucht entwickelt.

CLTCL1 kodiert ein Protein, das Zucker aus dem Blutkreislauf entfernt und in Muskelzellen oder als Körperfett speichert. In der archaischen Variante funktioniert dies wie bei Jägern und Sammlern, die wenig Nahrung zu sich nahmen und sich viel bewegten. Die neue Variante ist an die moderne Lebensweise angepasst und entstand wohl vor ca. 10000 Jahren mit Ackerbau und Viehzucht. Alle untersuchten aDNA-Proben von Jäger/Sammlern besaßen die archaische Variante. Sie half ihnen, den Blutzuckerspiegel auch in nahrungsarmen Zeiten hoch zu halten – wichtig für die Entwicklung größerer Gehirne. In der heutigen Zeit mit kohlehydratreicher Ernährung ist dagegen die moderne Variante vorteilhaft. Wer die neue Genvariante hat, kann herzhaft in Zuckertörtchen beißen, ohne ein schlechtes Gewissen haben zu müssen (nach www.antropus.de 6/19).

Verkleinerung der Zähne: noch vor 10000 Jahren waren die Zähne der Menschen in Europa, Asien und Nordafrika mehr als 1/10 größer als heute (Spektr. Wiss. 6/2015: 58).

Außerdem weisen schon die frühen Bauern eine weniger robuste kraniofaciale Morphologie auf als Jäger-Sammler, insbesondere in Bezug auf solche Merkmale, die direkt mit der Kauleistung zusammenhängen. Der Einfluss der Ernährungsweise auf die Schädelmorphologie ist dennoch relativ schwach, aber nachweisbar (PNAS 114: 9050).

Mehr Kopien des für Speichelamylase erforderlichen Gens AMY1: die heutigen Nachfahren von Ackerbauern verfügen im Vergleich zu Jägern und Sammlern über mehr Genkopien, was es ihnen erleichtert, Stärke schon im Speichel in kleinere Zuckereinheiten zu zerlegen. Traditionell lebende Völker besitzen weltweit nur wenige Kopien dieses Gens. Offenbar lohnt es sich, dass Stärke schon beim Kauen gut aufgeschlossen wird (Spektr. Wiss. 6/2015: 58).

Starkes, glattes Haar der Ostasiaten beruht hauptsächlich auf einer Mutation des EDAR-Genes, die vor ca. 30000 Jahren erfolgte. Das Gen spielt eine Rolle bei der Steuerung der frühen Entwicklung von Haut, Haaren, Zähnen und Nägeln. Die amerikanischen Ureinwohner verfügten bereits über die abgeleitete Variante (Spektr. Wiss. 6/2015: 58). Allerdings fand sich diese Variante vor 7700 Jahren auch in Skandinavien häufig (Nat. 522: 140).

Blaue Augen beruhen auf einer Variante des HERC2-Genes, die vor > 9000 Jahren auftrat, die helle Haut der Europäer auf einer Abweichung des Gens SLC24A5, wobei sich die Hellhäutigkeit in Europa sehr schnell ausgebreitet haben muss (Spektr. Wiss. 6/2015: 58). Diese Variante findet sich aber auch schon vor 14000 – 13000 Jahren in Italien und im Kaukasus sowie ca. 10000 Jahre alten akeramischen Farmern in Anatolien (Nat. Comm. 10: 1218).

Körpergeruch: eine Mutation des Gens ABCC11, die vor 30000 – 20000 Jahren erfolgte, geht mit vermindert unangenehm riechendem Achselschweiß einher. Die ursprüngliche Variante steht mit klebrigem, feuchten Ohrenschmalz und unangenehmem Achselschweiß in Verbindung, die abgeleitete führt auch zu trockenem, schuppigen Ohrenschmalz, der vor allem in Ostasien verbreitet ist (Spektr. Wiss. 6/2015: 58).

Malaria-Resistenz: Mutation des DARC-Genes (dadurch fehlt der Rezeptor für *Plasmodium vivax* auf den roten Blutkörperchen); entstand vor ca. 45000 Jahren in Afrika. In Subsahara-Afrika kommt die protektive Variante des DARC-Genes bei 95 % der Menschen vor, in Europa und Asien nur bei 5 % (Spektr. Wiss. 6/2015: 58).

Migräne: Migräne steht in statistischem Zusammenhang mit dem Gen TRPM8, die Bauanleitung für einen Kälterezeptor. Anpassung an kalte Temperaturen scheint mit einem höheren Migränerisiko einherzugehen. Migräne ist häufiger in Europa und Amerika als in Afrika und Asien (Migräne in Deutschland: 8 – 10 % der Männer, 10 – 25 % der Frauen). Die mit der Anpassung an kühleres Klima verbundene Variante dieses Gens wurde in den letzten 25000 Jahren bei der Bevölkerung im Norden immer häufiger; heute haben 5 % der Menschen mit nigerianischen Vorfahren, aber 88 % der Finnen diese Variante. Wahrscheinlich spielen aber mehrere Gene beim Migränerisiko eine Rolle.

In der zukünftigen Evolution des Menschen könnten vor allem Hitzeschockproteine eine Rolle spielen, die Zellen vor stressigen Umwelteinflüssen (wie erhöhten Temperaturen, UV, Schadstoffen) schützen; auch Gene für das Immunsystem, Schweißdrüsen, Skelett, Muskeln und Nervensystem dürften besonders der Selektion unterliegen. Insgesamt rechnet man mit einer parallelen Gen-Kultur-Evolution, einer Mischung aus natürlicher Selektion, kulturellen Prozessen und Epigenetik (BdW 1/2015: 14)

Stabilisierende Evolution: Eine Studie auf der Basis der UK Biobank-Daten (500.000 Teilnehmer), die molekulargenetische Daten und phänotypische Daten umfasst, erlaubt Aussagen zur Evolution der modernen Population in UK. Genetische Varianten z.B. mit Einfluss auf das Alter bei der ersten Geburt (bei Frauen) oder den BMI bei Männern korrelieren mit dem Fortpflanzungserfolg. Menschen mit extremen Ausprägungen bestimmter Merkmale haben dagegen reduzierte Fitness – ein Indiz für eine stabilisierende Selektion. Letztere reduziert die

genetische Varianz in einer Population, ohne notwendigerweise den Durchschnitt zu verschieben. Stabilisierende Selektion ist beim Menschen weit verbreitet, aber relativ schwach im Vergleich zu anderen Arten (PNAS 115: 151).

Evolutionstendenzen der Europäer in den letzten 8500 Jahren:

Im Jahr 2015 wurden Genomdaten von 230 Eurasiaten aus dem Zeitraum zwischen 6500 und 300 v.Chr. berichtet, die Aussagen über Selektionsmechanismen in diesem Zeitraum – im genetischen Vergleich zu modernen Europäer – zuließen, darunter 26 Genome von anatolischen neolithischen Farmern (aus dem Os petrosom gewonnen, was eine um ein bis zwei Größenordnungen verbesserte Ausbeute von aDNA erbringt) (Nat. 528: 499).

Die anatolischen Farmer standen genetisch nicht den modernen Bewohnern des Nahen Ostens nahe, sondern waren genetisch den frühen europäischen Farmern aus Deutschland, Ungarn und Spanien ähnlich. Allerdings unterscheiden sich die frühen europäischen Farmer durch eine um 7 – 11 % stärkere Einmischung von westlichen Jäger-Sammler-Populationen von den neolithischen anatolischen Farmern, sind also genetisch etwas mehr „westwärts“ orientiert als die anatolischen Neolithiker.

Die modernen Europäer unterscheiden sich in ihren Allelfrequenzen deutlich von der Spanne der Allelfrequenzen der frühen (neolithischen) Populationen Europas, was bedeutet, **dass die Europäer vor 4000 Jahren noch deutlich phänotypisch von den modernen Europäern abwichen**, trotz überwiegend ähnlicher Abstammung. Denn die meisten modernen Europäer gehen auf eine Vermischung von drei alten Populationen zurück: der westlichen Jäger-Sammler-Kulturen, der frühen europäischen Farmer (abstammend von den neolithischen anatolischen Bauern), und den Steppennomaden (Yamnaya) aus dem Osten, die westwärts nach Mitteleuropa vorgedrungen waren.

Starke Selektionssignale wurden beobachtet u.a. für:

- Laktasepersistenz in Europa seit etwa 4000 Jahren (ältester Nachweis des Gens für Persistenz in Europa erfolgte bei einem Mitglied der Glockenbecherkultur vor 2450 bis 2140 Jahren v.Chr.) (stärkstes aller nachgewiesenen Selektionssignale)
- Fettsäurenmetabolismus (verringerte Triglyceridspiegel) (eine davon unabhängige Selektion für dieses Merkmal erfolgte auch in außereuropäischen Populationen); wichtig für die Anpassung an bestimmte Ernährungsstile
- Vitamin-D-Spiegel
- Ein selektiertes Allel im Ergothionein-Transporter schützt vor Ergothionein-Mangel in Ackerbauern, geht aber mit erhöhtem Risiko für Zöliakie, ulzerative Kolitis sowie Reizdarkerkrankungen einher
- helle Hautfarbe (zwei verschiedene Gene betroffen, zweitstärkstes Selektionssignal). In modernen Europäern sind beide Allele fixiert, in den frühen Populationen war eines von ihnen aber viel weniger häufig. Das zweite Gen für helle Hautfarbe war aber schon in den anatolischen Bauern fixiert; dass es sich schon in fast allen frühen europäischen Farmern fand, wäre dann der Migration aus Anatolien zuzuschreiben.
- ein abgeleitetes Allel für helle Augen war schon zu 100 % in europäischen Jäger-Sammler-Kulturen fixiert. Die Spanne der Häufigkeitsverteilung dieses Alleles in modernen Populationen

entspricht erstaunlicherweise derjenigen in den alten Populationen – im Gegensatz zu den anderen Allelen mit Selektionssignal.

--- Gene, die die Resistenz gegen Mykobakterien (z.B. Tuberkulose-, Lepraerreger) fördern

Schwedische Jäger-Sammler zeigten genetische Assoziationen mit Ostasiaten in Bezug auf das EDAR-Gen, das Zahnform und Haardicke beeinflusst. Das Allel findet sich heute häufig in Ostasiaten und nativen Amerikanern, während es in modernen Europäern (Ausnahme: Skandinavien) fast völlig fehlt.

Genetische Signale zur Körpergröße zeigten, dass die Steppenpopulationen besonders groß waren, und der moderne Süd-Nord-Gradient der Körpergröße beruht demnach auf einem unterschiedlich großen Anteil der Einmischung der Steppenvölker (Yamnaya) (stärker im Norden als im Süden) sowie einer Selektion für kleinere Körpergröße bei frühneolithischen Migranten nach Südeuropa.

Bemerkenswerte Evolutionstendenzen weisen auch die Inuit auf: obwohl sie viel tierisches Fett und kaum Kohlenhydrate verzehren (Jagd, Fischfang), leiden sie nicht an den mit einer solchen Ernährungsweise typischerweise verbundenen Zivilisationskrankheiten. Das Fett in ihrer Nahrung ist sehr reich an Omega-3-Fettsäuren, aber ärmer an Omega-6-Fettsäuren. Wegen Mutationen in drei Fettsäure-Desaturasen (FADS1 bis FADS3) synthetisieren die Inuit mehr physiologisch aktive mehrfach ungesättigte Fettsäuren (Eicosapentaensäure, Docosahexaensäure, Arachidonsäure) als andere Menschen. Dadurch fallen u.a. die LDL-Cholesterinspiegel niedriger aus. Außerdem ist das Gen, das Angiopoietin-like 6 kodiert, überaktiv; das schützt bei fettreicher Ernährung vor Übergewicht und Insulinresistenz. Die hohen PUFA-Konzentrationen sollen auch die geringe Körpergröße erklären, da sie bestimmte Wachstumsfaktoren hemmen (Sci. 349: 1343).

Evolutionstendenzen der Briten in den letzten 2000 bis 3000 Jahren (Sci. 354: 760):
Veränderungen der Allelhäufigkeiten erfolgten

- in Bezug auf Laktosetoleranz (die Selektion zugunsten von Laktosetoleranz persistierte bis in die letzten 2000 Jahre hinein)
- HLA-Komplex
- blonde Haare/blau Augen;

in Bezug auf komplexe, polygen bedingte Merkmale (absteigend geordnet):

- die Zunahme der männlichen und weiblichen Körpergröße (ein Prozess, der Nordeuropäer im Vergleich zu Südeuropäern bereits in den letzten 5000 Jahren betrifft)
- gefolgt von der Zunahme des Kopfumfanges der Neugeborenen,
- Faktoren des Glukosestoffwechsels/Insulin,
- Zunahme der weiblichen Hüftgröße,
- Abnahme des BMI bei Männern,
- Zunahme der Taillen/Hüft-Relation bei Frauen,
- Zunahme des Alters bei der Menarche,
- Zunahme von Geburtsgewicht und Geburtslänge

Die häufige Anwendung des Kaiserschnitts bei Disproportion zwischen fetaler Kopfgröße und der Breite des Geburtskanals soll bereits evolutiv zu einer Zunahme der Häufigkeit dieser Disproportion um 10 bis 20 % geführt haben (PNAS 113: 14680). Der Selektionsdruck auf ein breites Becken (um eine sichere Geburt zu gewährleisten) hat nachgelassen, es resultiert ein Trend zu immer schmalere Becken und immer größeren Babys. Bei Fortsetzung dieses Trends wird es

in absehbarer Zeit nur noch wenige Frauen geben, die zu einer normalen Geburt in der Lage sind. Die moderne Medizin wird so zu einem Motor der Evolution (nach www.antropus.de).

Farbgebrauch, Ocker (Bild der Wiss. 6/04): Schon vor ca. 300/280 TA sammelte der archaische HS in Zentral- und Ost-Afrika farbige Gesteinsbrocken (Ocker); in einer Höhle wurden aus dieser Zeit über 300 Stück gefunden, die gezielt gesammelt worden waren, einige mit Gebrauchsspuren (Twin Rivers Cave; naA Datierungsspanne zwischen 141000 und > 400000 Jahren). Ockernachweis in der Kapthurin Formation Kenias vor > 285000 Jahren (Nat. 449, 905).

Das Ocker wurde vermutlich pulverisiert, mit Wasser oder Fett gemischt und zur Körperbemalung verwendet (vielleicht auch Felsbilder, die über die lange Zeit nicht erhalten blieben?). Auch in Europa finden sich Ockerfunde aus der Zeit von vor 250000 J. und früher (Karlsbad in Tschechien; Terra Amata bei Nizza; Ambrona bei Torralba/Spanien); an einer 250.000 J. alten Lokalität an einem Schutzfelsen (Unterstand) in Tschechien wurde ein Ockerbett und ein Reibestein zur Pulverisierung des Ockers gefunden.

Ocker-Klumpen mit Kratzspuren (für Höhlen- oder Körperbemalung?) neben gelöcherten *Glycimeris*-Schalen (Schmuck) und Gräbern in 90000 – 100000 J alten Höhlenablagerungen Israels (Qafzeh); vier Muschelschalen mit Perforationen am Umbo, allerdings keine Anzeichen dafür, dass diese Perforationen vom Menschen erstellt wurden (sie kommen auch natürlich vor); auch die Größe und anhängendes Pigment sprechen eher gegen die Nutzung als Schmuck und eher als Behälter für Ocker (Sci.312, 1785).

Strittig ist, ob die Farben für rituelle Zwecke verwendet wurden (dann wäre dies ein direktes Indiz für symbolisches Handeln und damit auch für eine hoch entwickelte Sprache), wie heute bei nichtindustriellen Gesellschaften (San-Buschleute verwenden roten Ocker, um Brautleute zu überpudern; Aborigines Australiens verwenden Ocker bei Initiationsriten und Reinigungszeremonien).

Universelle Verbreitung fanden die Farbpigmente dann beim Neandertaler (an 35 Fundstellen), weitgehend schwarze Manganoxid-Mineralien, aber auch Ocker- bzw. Rötelbrocken, oftmals mit eindeutigen Reibeflächen oder Facetten vom direkten Farbauftrag auf Oberflächen. In Arcy-sur-Cure bei Paris sind die Böden der Wohnplätze tiefrot von pulverisiertem Rötel.

Die Grabstätten des frühen HSS (Gravettien, Solutreen, Magdalenien) sind mit Ocker und Rötel geradezu durchtränkt, ab dem Gravettien ist alles knallrot. Gräber und Siedlungsplätze tragen die purpurne Kennung der „Menschenfarbe“.

Anstelle einer symbolischen, rituellen Bedeutung könnten die Pigmente aber auch rein praktischen Zwecken gedient haben:

--- Oberflächen aus Elfenbein, Muscheln und Schnecken (nicht aber Knochen!) werden durch Polieren mit Ocker seidenglatt und glänzend; dies dürfte der Grund sein, weshalb die figürliche Kunst (z.B. Vogelherd, Löwenmensch; 33000 J) aus Elfenbein und nicht aus Knochen erstellt wurde; die Menschen des Aurignacien wünschten sich den seidigen Griff und den Glanz, was sie nur in der Kombination Elfenbein/Ockerpulver erreichen konnten (Ocker also als Schleif- und Poliermittel?)

--- gemahlener Ocker mit Tierfett zu einer Paste vermengt eignet sich zum Gerben von Tierhäuten, um sie in Leder zu verwandeln

--- eine Ocker-Fett-Paste hält Parasiten ab

- die in dieser Paste enthaltenen Eisenoxid-Kristalle schirmen UV-Strahlung ab (rote Sonnencreme)
- die Paste wirkt antibakteriell (Steinzeit-Deo) (noch heute bei dem Hirtenvolk der Himba in Namibia als Geruchscreme)
- die Überstreuung der Toten könnte der Verlangsamung des Verfalls bzw. Geruchsminderung gedient haben.
- Ocker verbessert die Haltbarkeit und Verarbeitbarkeit von Leimen auf Harzbasis zur Herstellung zusammengesetzter Instrumente, z.B. Kleben von Steinklingen an Schäfte aus Holz oder Knochen

In der Höhle „Hohle Fels“ findet sich Ockernutzung kontinuierlich zwischen 44000 und 14500 kal. J BP, beginnend im frühesten Aurignacian. Von 869 Ocker-Artefakten zeigten 27 Spuren anthropogener Modifikation, wobei modifizierte Artefakte aus dem Gravettian und Magdalenian mit der Herstellung von Ockerpulver in Zusammenhang stehen, während das einzige modifizierte Ockerartefakt aus dem Aurignacian ein graviertes Motiv sein könnte. Im Gravettian und Magdalenian wurden hämatitreiche, spiegelnde Ockerstücke sowie feinkörnige tiefrote tonfeine Eisenoxide bevorzugt, während man im Aurignacian weniger wählerisch war. Ockernutzung war damit bereits zu Beginn des Aurignacians von Hohle Fels etabliert, erlangte im weiteren Verlauf aber noch größere Bedeutung.

Die ältesten Nachweise von Aurignacian im Schwäbischen Jura datieren auf 43751 ± 654 kal. J BP, wobei das Schwäbische Aurignacian (44 – 34 TA BP) durch seine figurative Kunst, Musikinstrumente, Werkzeuge aus organischem Material und spezielle kleine Klingen eine Sonderstellung einnimmt; es folgen Gravettian (34 – 30,5 TA BP) und Magdalenian (16,5 – 14,5 TA BP); in Hohle Fels findet sich ein fraglicher Hiatus zwischen Aurignacian und Gravettian (34,5 – 32,5 TA BP). Zwischen Mittelpaläolithikum und Aurignacian findet sich auf jeden Fall eine sterile Schicht.

Im Aurignacian wurde überwiegend lokal vorkommender Jurahornstein als Ockerquelle genutzt, in späteren Zeiten sowohl lokales Material wie solches aus weiterer Entfernung. Einerseits dürfte verstärkte Erosion nach Zurückweichen von Wäldern in den kälteren Phasen nach dem Aurignacian (das recht warm und feucht war) die Verfügbarkeit von Ockermaterial erhöht haben, außerdem scheinen im Gravettian und Magdalenian intensivere überregionale soziale Netzwerke bestanden haben, wie sich (im Vergleich zum Aurignacian) in einer einheitlichen pan-mittleuropäischen Kultur zeigt. So ist zum Beispiel auch die figurative Kunst im Gravettian viel mehr standardisiert. Die sozialen Gruppen des Aurignacian waren offenbar kleiner, aber auch flexibler und ließen mehr Spielraum für individuelle Ausdrucksformen. Die ockerhaltigen Steine wurden im Aurignacian wohl eher individuell gesammelt, später kam es dann zu standardisierten Massenaufsammlungen bestimmter Ockertypen an speziellen Fundplätzen.

Ocker wurde in Hohle Fels genutzt zur Herstellung von Ockerpulver, zum Malen geometrischer Motive und wahrscheinlich zum Färben von persönlichem Schmuck und Faunenresten. Ocker spielte im Leben der Menschen von Hohle Fels daher seit dem frühesten Aurignacian eine wichtige Rolle (PLoS ONE 13(12): e0209874).

Bei den HN im Mittelpaläolithikum Europas spielte allerdings Manganoxid eine größere Rolle als Ocker. Auch wenn es einige Ockerfunde im Zusammenhang mit HN gibt (u.a. im Chatelperronian), bevorzugten HN Manganoxid-Knollen zur Produktion von Pigmenten.

Fell/Verlust des Fells: nach einer Theorie (s. unter „Hautfarbe“) konnte der Frühmensch in heißen Klimazonen ohne Fell seine Körpertemperatur besser regulieren; möglicherweise (s. Spektr. Wiss. 8/2003) diente Nacktheit vor allem der Vermeidung von Parasiten, da sich diese aus dem Fell nur schwer entfernen lassen, während befallene Kleidung rasch und einfach zu reinigen ist. Ging man nach der ersten Theorie davon aus, dass das Fell schon vor ca. 2 MA verloren ging, wäre nach der Parasitentheorie das Fell erst vor ca. 0,5 MA verloren gegangen, als der Mensch gelernt hatte, mittels Behausungen, Feuer, Kleidung für eine angenehme Hauttemperatur zu sorgen.

Des Weiteren spricht die ausgeprägtere Haarlosigkeit der Frauen möglicherweise für Zusammenhänge mit der Partnerwahl (Selektion). Haarlosigkeit könnte als Indikator für Parasitenfreiheit vorteilhaft gewesen sein (ein fellfreier Körper wird weniger von Ektoparasiten besiedelt; Ektoparasiten bevorzugen Haut mit Fell; evtl. Ektoparasiten lassen sich von nackter Haut leichter entfernen). Hautpflege (in Form der Entfernung von Parasiten) spielt bei Primaten eine große Rolle und wird mit hohem Zeitaufwand betrieben.

Außerdem ließ der Zustand der Haut – der nur bei Haarlosigkeit sichtbar war – auch Aussagen über den Gesundheitszustand zu. Achsel- und Schambehaarung blieben dagegen erhalten, da sie der Konzentration und Verbreitung von Pheromonen nützlich waren (s. DAWKINS S. 225).

Primaten führen überschüssige Wärme hauptsächlich durch Schwitzen ab. Die klassische Theorie geht davon aus, dass der HE der erste Langstreckenläufer war; als dieser musste er aber stark schwitzen; die Anzahl der Schweißdrüsen wurde erhöht, das Fell ging damit schon zu diesem frühen Zeitpunkt (also > 1,5 MA) verloren. Neue Untersuchungen sprechen auch weiterhin dafür, dass das Verlassen des Waldes und das Gehen und Laufen in offenen Landschaften (z.B. zum Sammeln von Nahrung, Gewinnen tierischer Nahrung usw.) geradezu zwingend den Verlust des Felles voraussetzten. Gehen und Laufen bedingen im heißen, sonnigen Klima Afrikas ein hohes Hitzeschlagrisiko; nur durch starkes Schwitzen konnte die Wärme, die im Körper infolge der Muskelaktivität entsteht, abgeführt werden. Säugetiere verfügen über drei Typen von Schweißdrüsen (Talgdrüsen, apokrine Drüsen, merokrine = ekkrine Drüsen). Talgdrüsen und apokrine Drüsen dominieren bei Säugern; sie sitzen bzw. münden am Haarfollikel. Das Fell behindert dabei die Abgabe der Körperwärme, denn ein schweißnasses Fell hat nur eine geringe Kühlwirkung. Ekkrine Drüsen sondern dagegen dünne Flüssigkeit ab und stehen nicht im Zusammenhang mit Haarfollikeln; sie ermöglichen daher in Abwesenheit von Fell eine effektive Kühlung und können beim Menschen pro Tag insgesamt bis zu 12 Liter Schweiß produzieren. Im Vergleich zu felltragenden Säugern sind die ekkrinen Schweißdrüsen beim Menschen stark vermehrt. Sie geben den Schweiß über Poren ab; er verdunstet direkt auf der Haut. Verlust des Felles und Zunahme der ekkrinen Schweißdrüsen stehen in kausalem Zusammenhang. Daneben dienten auch die langen Extremitäten (Vergrößerung der Körperoberfläche relativ zum –Volumen) einer verbesserten Wärmeabgabe. Derartige Anpassungen erfolgen wohl auch noch heutzutage (z.B. langbeinige Dinka im extrem heißen Südsudan).

Frühe Hominiden hatten wahrscheinlich unter dunklem Fell eine rosarote Haut wie Schimpansen. Mit dem Verlust des Felles entstand die Notwendigkeit der Hautpigmentierung als Schutz vor der Sonnenstrahlung. Eine Genvariante des MC1R-Gens (das an der Hautpigmentierung entscheidend beteiligt ist), die alle dunkelhäutigen Afrikaner tragen, ist ca. 1,2 MA alt. Spätestens zu diesem Zeitpunkt muss die Körperbehaarung schon stark reduziert gewesen sein.

Außerdem evolvierten in der Linie zum HSS (im Vergleich zum Schimpansen genom) jene Gene, die Proteine kodieren, die die Hauteigenschaften beeinflussen; dadurch wurde die Haut

widerstandsfähiger, besser gegen Wasser und Abschürfungen geschützt, z.B. eine neuartige Form von Keratin sowie Involucrin (wichtig für die Verhornung). Die Genvarianten dürften ebenfalls im Zusammenhang mit dem Verlust des Fells aufgetreten sein.

Kopfhaar blieb erhalten, weil es den Schädel vor Überwärmung schützt; frühe HSS Afrikas trugen wahrscheinlich dichte Locken, weil diese die Dicke der schützenden Luftschicht zwischen schwitzender Kopfhaut und den Haaren erhöhen und eine Ventilation erlauben.

Der Verlust des Felles war auch eine der Voraussetzungen für das Gehirnwachstum; als temperaturempfindliches Organ konnte es sich erst vergrößern, nachdem Mechanismen etabliert waren, die eine Überhitzung von Körper und Blut durch kräftiges Schwitzen verhinderten (Spektr. Wiss. 10/2010, 60).

Mit zunehmendem Verlust des Fells konnten die Frühmenschen auch zunehmend tagsüber in heißen, offenen Landschaften aktiv sein. Gehen ist nämlich thermoregulatorisch anspruchsvoller als Stehen. Außerdem bietet es weniger Möglichkeit, stets im Schatten zu bleiben. Das aufrechte Stehen entwickelte sich vermutlich unabhängig von thermoregulatorischen Vorteilen oder Bedürfnissen. Der allmähliche Fellverlust erlaubte dann zunächst Aktivitäten in offenen Landschaften während des Morgengrauens und in der Abenddämmerung, ohne Überhitzung zu erleiden. Mit zunehmendem Fellverlust und steigendem Schwitzvermögen konnten die Frühmenschen dann über längere Zeit – also auch tagsüber – in offenen, schattenlosen Umgebungen ihren Aktivitäten nachgehen (PNAS 108, 20965).

Letztendlich ist immer noch nicht klar, wann das Fell verloren ging. Aufgrund der genetischen Variation am MCR1-Lokus muss die Körperbehaarung schon vor 1,2 MA stark reduziert gewesen sein (Current Anthropol. 45: 105). Phylogenomische Daten zu Filzläusen sprechen dagegen dafür, dass die Reduktion des Fells schon vor 3 MA eingesetzt haben könnte (Mol Biol Evol. 28: 29). Kopfläuse beschränkten sich dagegen nach dem Verlust des Fells auf die Kopfhaare (was mit einem genetischen Flaschenhals in der Kopflauslinie einhergeht, sofern der Flaschenhals nicht durch eine geringe Anzahl von Menschen als solches bereits bedingt ist). Aus den Kopfläusen entwickelten sich dann nach Etablierung der Kleidung später die Kleiderläuse. Ein großer Teil der Kopflauspopulation wurde dabei zu Kleiderläusen. Die Abspaltung der Kleiderläuse erfolgte in der HS-Linie vor ca. 170 TA bei sehr breiten Konfidenzintervallen (29 – 691 TA). Allerdings lässt sich nicht ausschließen, dass frühe außerafrikanische Menschen auch schon Kleiderläuse hatten – diese Linien wären dann ausgestorben und stehen nicht für phylogenomische Untersuchungen zur Verfügung. Das Dichotomiedatum von 170 TA bezieht sich daher nur auf jene Kleiderläuse, die die Kleidung der modernen Menschen befallen. Das Alter von 170 TA korreliert mit dem Beginn einer Eiszeit (MIS 6, 190 – 130 TA), was die Notwendigkeit für die regelmäßige Nutzung von Kleidung durch HS außerhalb der Tropen erforderlich gemacht haben könnte. Kleidung könnte auch Voraussetzung für die Einwanderung in nördlichere Gebiete außerhalb Afrikas gewesen sein, z.B. in die Levante oder über diese hinaus.

Feuer: für lange Zeit galten kontrollierte Feuer erst ab 250.000, naA 300.000 J als sicher nachweisbar. Ältere Datierungen waren unsicher, da sie nur auf angebrannten Tierknochen beruhen und keine Feuerstellen nachweisbar sind (Näheres s. HE). Ein Kandidat für die älteste Feuerstelle war Vertesszöllös in Ungarn (Datierung zwischen 400000 und 200000 J., zu *H. heidelbergensis* gehörend); die angebrannten Knochen waren radial angeordnet wie bei einem Lagerfeuer.

Die Fähigkeit, ein womöglich natürlich entstandenes Feuer zu unterhalten, bestand aber wohl schon früher: aus Zhoukoudian/China (0,5 MA, nach neuen Daten 770000 +/- 80000) ist eine 6 m dicke Ascheschicht bekannt, die darauf deutet, dass dort über sehr lange Zeit, ggf. Jahrtausende, das Feuer gebrannt haben muss. Allein aus klimatischen Gründen müssen die HE von Zhoukoudian aber das Feuer beherrscht haben, denn sie lebten nach neuen Datierungen in einer milden Eiszeitperiode ähnlich dem kalten, trockenen Klima im heutigen Südsibirien; ohne Feuer wäre ein Überleben unter diesen Bedingungen nicht denkbar (Sci. 323, 1419).

Auch nach neuerem Kenntnisstand (2007; s. Sci. 316, 1559) datieren die ältesten unzweifelhaften Feuerstellen (mit kreisförmig angeordneten Steinen oder Knochen) auf 250000 J (mehrere Fundstellen in Südeuropa); indirekte Indizien für Feuerstellen wie angekohlte Knochen, Steine, Aschen und Holzkohle finden sich an 300 bis 500 TA alten Fundstellen in Ungarn, Deutschland und Frankreich und vergleichbare Indizien für Feuerstellen auch vor 790000 J in Israel (Gesher).

Ältere Indizien für Feuerstellen (z.B. vor 1,5 MA in Tansania und Kenia, vor 1,5 MA in Südafrika – Swartkans, vor 1,4 MA in Kenia) sind dagegen umstritten. Als mögliches Unterscheidungskriterium zwischen Lagerfeuern und natürlichen Feuern gilt die erreichte Temperatur: Feuer zum Kochen sind 600 bis 800 Grad heiß und sollen andere (fossile) Spuren hinterlassen als Buschfeuer, die oft nur Temperaturen um 100 Grad erreichen.

Die Frage nach den ersten Feuerstellen ist von besonderer Bedeutung in Hinblick auf die Frage, wann die Menschen das Kochen erfanden, das in einer Hypothese kausal mit der Gehirnvergrößerung in Verbindung gebracht wird (s. „*Homo erectus*, Gehirnvergrößerung“).

Im Jahr 2012 wurde dann von einer auf 1,09 – 0,99 MA datierten Feuerstelle in der Wonderwerk-Höhle Südafrikas berichtet; es soll sich um unzweideutige Hinweise auf kontrollierte Feuer handeln. Gräser, Zweige und Blätter wurden als Brennmaterial genutzt. Große Holzstücke fanden sich nicht, Holz diente offenbar nicht als Brennmaterial.

Da das Feuer tief in der Höhle lag (30 m hinter dem Höhleneingang), scheiden natürliche Ursachen für das Feuer aus. Es gibt aber keine Indizien, dass die Urmenschen das Feuer selbst entzündeten. Es handelte sich auch nicht um eine klar umgrenzte Feuerstelle.

Die Knochen und Sedimente wurden zu keinem Zeitpunkt heißer als 700 Grad (FTIR-Spektroskopie); sie erreichten ein Temperaturmaximum irgendwo zwischen 400 und 700 Grad. Zusammen mit der Art des verbrannten Materials belegt dies, dass die Menschen das Feuer in der Höhle kontrolliert und erhalten haben (aber nicht unbedingt selbst entzündet!). Dies spricht dafür, dass HE bereits vor 1 MA erhitzte Nahrung zu sich genommen hat, z.B. Fleisch.

Mit diesem Fund werden nun auch die knapp 800.000 Jahre alten Hinweise auf kontrollierte Feuer aus Israel (Gesher Benot Ya'aqov) plausibler, bei denen man bisher mit hoher Wahrscheinlichkeit (aber gewisser verbliebener Unsicherheit) davon ausging, dass es sich um kontrollierte Feuer handelte (PNAS 109, E1215).

(Die Besiedlungsspuren in der Wonderwerk-Höhle reichen bis 1,4 MA zurück und sind dann in der untersten Schicht mit Oldovan-Werkzeugen verbunden; es ist noch offen, ob vermeintliche Asche in dieser Schicht ebenfalls auf vom Menschen kontrollierte Feuer zurückgeht) (Nat. 485, 586).

Kulturelle Bedeutung des Feuers: Untersuchungen an modernen Jäger-Sammler-Kulturen zeigen, dass sich die Kommunikation am abendlichen Lagerfeuer grundsätzlich von der

Kommunikation tagsüber unterscheidet, die von funktionellen Erfordernissen im Sinne rascher Verständigung aus ökonomischen Erfordernissen geprägt ist. Am abendlichen Lagerfeuer wurden dagegen Geschichten erzählt, intimere/emotionalere Themen berührt, Erinnerungen geweckt und komplexe Netzwerke geknüpft; singen, tanzen, religiöse Zeremonien. Die Nutzung des Feuers könnte daher zu einem erheblichen Kulturschub beigetragen haben. Noch heute finden sich Residuen der alten Bedürfnisse in Form von Sehnsucht nach Lagerfeuer oder abendlichen Geschichten (PNAS 111: 14027).

Feuerzeuge: das älteste Schlagfeuerzeug wurde in der Vogelherdhöhle gefunden, ca. 32000 RC-Jahre alt (in derselben Schicht wurden auch Kleinkunstwerke aus Elfenbein gefunden), bestehend aus einer eiförmigen Schwefelkiesknolle als Funkenspendler (aktives Schlagen führt zum Funkenflug). Nach neueren Angaben ist die Markasit-Knolle allerdings 40000 Kalenderjahre alt; der Fundzusammenhang ist eindeutig Aurignacien (BdW 11/2013, S. 35).

Schwefelkiesfunde sind im Mittel- und Jungpaläolithikum Europas zwar häufig, ihre Nutzung war aber bisher nicht eindeutig klar, während der Vogelherdfund unstrittig ist (Roots S. 341). An HN-Fundstellen wurden bisher niemals Knollen aus Schwefelkies entdeckt, was die Frage aufwirft, ob der HN möglicherweise nur Feuer hüten und weitergeben konnte, die auf natürliche Weise (z.B. Blitzeinschläge) entstanden waren? (BdW 11/2013, S. 35) (eigene Anm.: aufgrund des Klimas in Europa unplausibel).

Nutzung von Feuer zur Herstellung von Steinwerkzeugen (Pyrotechnologie): Bestimmte Materialien, insbesondere eher minderwertige Gesteine wie verkieselte Gesteine (Silcrete) eignen sich besser zur Herstellung von Werkzeugen und Abschlägen, wenn sie zuvor kontrolliert für eine bestimmte Zeit auf eine Temperatur von einigen hundert Grad erhitzt wurden. Silcrete sind hitzetoleranter als z.B. Feuerstein oder Hornstein. Die Abschlagtechnik wird erleichtert und präziser, die Abschläge werden länger; da Abschläge in einem Winkel fast parallel zur Oberfläche möglich werden, sind auch besonders dünne, scharfe und lange Abschläge möglich; bei unerhitztem Material wäre letzteres unmöglich. Hitzebehandlung erhöht die Homogenität des Materials, ermöglicht eine bessere Kontrolle und Präzision der Abschläge und vermindert die Fehlerrate. Durch die Hitzebehandlung bekommen die Gesteine nahezu obsidianartige, also höherwertige Qualität. Ursächlich sind Rekristallisationen sowie die Heilung von Mikrofrakturen in dem kieselsäurehaltigen Material. Trotz der verbesserten Qualität der Werkzeuge ist allerdings auch die Haltbarkeit reduziert und Kantenfrakturen treten häufiger auf. Außerdem werden die Steinwerkzeuge optisch schöner und wirken höherwertiger, z.T. mit Farbveränderung. Vor allem für die Herstellung von Wurfspitzen spielt die Hitzebehandlung eine wichtige Rolle. Außerdem können von hitzebehandelten Steinen auch in einer speziellen Drucktechnik (statt Abschlagtechnik) Klingen gewonnen werden, und zwar – im Vergleich zur Abschlagtechnik – vier bis fünfmal mehr aus demselben Rohmaterial („Pressure-flaking“; s.u.).

Pyrotechnologie wurde daher weltweit und überall bis in jüngste Zeit (z.B. Kimberleys, NW-Australien) genutzt, um die Qualität und Effizienz der Herstellung von Steinwerkzeugen zu verbessern. In Europa finden sie sich allerdings nur extrem selten vor mehr als 14000 Jahren.

In Südafrika finden sich erste Hinweise auf Pyrotechnologie vor 164000 Jahren (Pinnacle Point; allerdings wurde damals nur ein Teil der Steinwerkzeuge aus hitzebehandeltem Rohmaterial gefertigt; dies gilt auch für eine 79000 bis 86000 Jahre alte Schicht am gleichen Fundort); vor 72000 Jahren waren dann aber die meisten Steinwerkzeuge auf diese Weise hergestellt, u.a. auch die fortschrittlichen Steinwerkzeuge von Blombos Cave.

Eine Hitzebehandlung erleichtert auch das sog. „Pressure-Flaking“, bei dem auf die Kanten von zunächst roh behauenen Steinwerkzeugen mittels Tierknochen oder anderer Werkzeuge ein so starker Druck ausgeübt wird, dass dünne Steinplättchen absplittern. Damit dieses Verfahren angewandt werden kann, müssen manche Gesteinsarten wie z.B. Silcrete zuvor erhitzt werden. Die so hergestellten Spitzen wurden an Schäften befestigt und dienten als Jagdwaffen. Das Pressure-Flaking ist erstmals vor ca. 75000 Jahren (Bombos Cave, Still-Bay-Level) nachweisbar, geriet dann aber wohl wieder in Vergessenheit; der nächstfolgende Nachweis ist im Solutreen Westeuropas vor 20000 J (Sci. 330, 659).

Möglicherweise trug die Pyrotechnologie dazu bei, dass Menschen ausgehend von dem recht angenehmen Lebensraum Südafrikas auch in weniger einladende Gegenden, z.B. das kühlere Europa, einwandern konnten. Die Neandertaler verfügten offenbar nicht über diese Technik, was dem HSS in Eurasien einen Vorteil gegenüber dem HN gebracht haben könnte. Pyrotechnologie ermöglichte die Nutzung qualitativ minderen Rohmaterials. Voraussetzung war auch ein stark kontrollierter Umgang mit Feuer und eine ausreichende Verfügbarkeit von Brennstoff, da die Steine über mehrere Tage erhitzt werden mussten (3 – 4 Tage). Die frühe Verfügbarkeit der Pyrotechnologie in Afrika könnte die weit fortgeschrittenen Steinwerkzeuge in der mittleren afrikanischen Steinzeit erklären, die im vom HN beherrschten mittleren Paläolithikum Eurasiens noch fehlten (Sci. 325, 620 + 659).

Experimentelle Untersuchungen zeigten, dass durch Pyrotechnologie (300 Grad und 350 Grad) weniger Kraft aufgewendet werden muss, um Abschläge zu produzieren, also den Bruch im Gestein auszulösen. Die Qualität und die Form der Abschläge änderte sich allerdings nicht (Sci. Rep. 9: 14591).

Fossilsammlungen, frühe:

ca. 180000 J: Faustkeile aus England mit einer Muschel (*Spondylus*) und einem Seeigel in der Mitte, wobei die Faustkeile aus Feuerstein wohl gezielt so bearbeitet waren, dass sich das Fossil in der Mitte befindet. Außerdem Werkzeuge aus fossilen Korallen in England, wobei das Rohmaterial aus einem 200 km entfernt liegenden Aufschluss kam.

Eem-Zwischeneiszeit (100000 – 75000 J): in Siedlungsresten bei Stetten/Württemberg fossile *Glycimeris*-Schalen und ein Lias-Ammonit; an seinem Außenrand waren eine Reihe tiefer Einschnitte eingebracht. Die *Glycimeris*-Schalen waren als Schminkschalen verwendet worden.

Burgund: kleine, > 50.000 J. alte Fossilsammlung in einer burgundischen Höhle (erwähnt bei IVANOV 2001) (Anmerkung: wohl sehr kritisch zu sehen!)

Gelöcherte Belemnitenrostren als Kettenanhänger: Kostenki 17/II, Russland, 40000 bis 41000 kal J BP (neue Datierung 2019). Vier Kettenanhänger von *Belemnitella mucronata*; Perforation durch Bohrungen von einander gegenüberliegenden Oberflächen. Künstliche transversale Inzisionen auf der Belemnitenoberfläche, die die natürlicherweise vorhandenen Strukturen imitierten. Zwei weisen eine transparente, glänzende Oberfläche auf, die beiden anderen sind matt. Dies spricht für irgendeine chemische Vorbehandlung der beiden erstgenannten Exemplare. Daneben fanden sich Kettenanhänger aus fossilen Schalen und Korallen aus dem Devon, die in der Gegend häufig vertreten sind. Kostenki

17/II gilt als Proto-Aurignacian.

In etwas jüngeren Horizonten (Kostenki 14, vulkanische Asche, Aurignacian) wurde ein fossiler Seeigelstachel vom *Cidaris*-Typ als Kettenanhänger gefunden (SINITSYN 2012).

Cro-Magnon-Mensch (30000 – 20000 BP): turmförmige Schnecken und Trilobiten als Halskettenanhänger und Amulette, naA (PROBST 2002) auch durchbohrter Ammonit (Vogelherdhöhle); auch im Gravettien wurden mehrfach durchbohrte Ammoniten nachgewiesen

Yonne/Zentralfrankreich („trilobite grotto“): ein dalmanitider Trilobit (komplett ohne Kopf) wurde vor 15000 Jahren als Kettenanhänger getragen (perforiert). Fundort muss andernorts in Zentral- oder NW-Frankreich gelegen haben. Oberfläche abgenutzt.

Gönnersdorf bei Neuwied (Bölling-Zeit; lt. Museum Monrepos 15000 bzw. 13500 BP): in der Siedlung fanden sich beieinander ein Haifischzahn aus dem Tertiär des Mainzer Beckens, ein Knochen einer damals schon ausgestorbenen Nashornart aus dem Plio-Pleistozän (evtl. aus dem Neuwieder Becken), ein kleiner halber Ichthyosaurierwirbel (vielleicht aus dem lothringisch-luxemburgischen oder süddeutschen Jura). Tertiäre Schnecken aus dem Mainzer Becken wurden als Schmuckstücke an der Kleidung getragen, ebenso marine Schneckenhäuser und Dentalien, die vom Atlantik und Mittelmeer stammen müssen (Kette aus längs angeordneten rezenten Dentalien). Außerdem wurde evtl. eine Fossilimitation gefunden: eine zylindrische Elfenbeinschnitzerei könnte einen Crinoidenstengel nachahmen.

[Die Menschen von Gönnersdorf lebten in einer relativ warmen Phase der Nacheiszeit (Ende des Bölling-Interstadials), das Klima war aber kühler und trockener als heute, und es schloss sich für 200 – 300 J. dann wieder eine noch kühlere Periode an. Zu dieser Zeit lebten in dieser Gegend noch Mammut (?), Wollnashorn, Wildpferd, Ren, Gemse, Elch, Saiga-Antilope, Wisent, Wolf, Eisfuchs und Großkatzen (als Ritzzeichnung auf einer Platte aus Hunsrückschiefer, die vielleicht einen Löwenkopf darstellt). Landschaftsbild: Steppe mit lockeren Baumgruppen aus Kiefern und Birken, dadurch parkähnliches Aussehen („ältere Parktundrenzeit“).

Nach anderen Angaben (Dr. Justus, Monrepos, 2004) 15500 Jahre alt; Mammut damals in dieser Region schon ausgestorben, die Menschen zeichneten aber das Mammut, weil sie es von anderswoher kannten; auch Robben wurden gezeichnet, auf einer Platte ist sogar eine Frau mit einem Kind auf dem Rücken gemalt (das in einer Vorrichtung auf dem Rücken getragen wurde); stark stilisiert, älteste Darstellung eines Kindes überhaupt. Die Menschen lebten damals in großen Zelten mit > 20 Personen in Rheinufernähe und waren Pferdejäger in einer recht offenen Landschaft].

Jungsteinzeit (7000 – 5000 BP): Ufer des Ladoga-Sees bei Petersburg: hier wurden Knochen, Jagd- und Hausgeräte sowie eine kleine Fossilsammlung gefunden, bestehend aus ordovizischen Cephalopoden, Echinodermen und karbonischen Korallen.

Etrusker-Tempel bei Bologna (4300 BP): Aufstellung eines Bennettiteen-Stammes (*Cycadeoidea etrusca*)

Jungbronzezeit (3100 BP): in einer Aschenurne bei Berleburg (NBL) wurde eine Sammlung oligozäner Muscheln (58 Arten mit je 1 – 2 Exemplaren) zusammen mit einigen rezenten Mittelmeerschnecken gefunden.

Megalodon-Zähne wurden von Steinzeitmenschen für Speerspitzen genutzt sowie zu Pfeilspitzen und anderen Werkzeugen weiterverarbeitet.

Im Rahmen der Geomythologie-Forschung hält man es sogar möglich, dass schon frühe Menschen die Bedeutung von Fossilien (als ausgestorbene Lebewesen) verstanden und manche dieser Lebewesen sogar in Felszeichnungen zu visualisieren versuchten. Als Beispiele gelten die Felsmalerei der Mokhali Höhle (ein Fußabdruck eines Dinosauriers, wohl inspiriert von versteinerten Dinosaurierspuren im Umfeld der Höhle) und Felskunst am südafrikanischen Nordkap, die Lebewesen zeigt, die permischen Therapsiden ähneln. Allerdings ist das Thema umstritten und wird auch als Überinterpretation gewertet (nach www.antropus.de, 1/2019).

Gehirngröße, Abnahme

Abnahme (in Europa und Nordafrika) seit 10000 Jahren um ca. 10 % (aktueller Durchschnitt: 1349 ccm, Spanne 900 bis 2100 ccm). Seit der Mittelsteinzeit hat das Hirnvolumen bei Männern aus Europa und Nordafrika um 10 % abgenommen, bei Frauen um 17 %.

Dies bedeutet aber nicht zwangsläufig weniger Intelligenz, da die Korrelation zwischen Intelligenz und Hirngröße umstritten ist (so beträgt das Hirnvolumen bei Frauen durchschnittlich 200 ml weniger, obwohl Frauen nicht weniger intelligent sind). Mögliche Ursachen der Abnahme:

- wärmeres Klima, dadurch Abnahme der Körpermasse aus thermischen Gründen (auch die Hüften der Frauen schrumpften dadurch, wodurch Babys mit kleineren Köpfen im Vorteil waren)
- externe Datenspeicher (Höhlenmalerei, Schrift) führten dazu, dass sich die Gehirne des Einzelnen nicht mehr so viel merken mussten. Da das Gehirn viel Energie verbraucht, war es dann energetisch günstiger, das Gehirn schrumpfen zu lassen
- Selbstdomestikation (analog domestizierten Wildtieren) im Rahmen des Domestikations-Syndroms. In einer zunehmend auf Arbeitsteilung ausgelegten Gesellschaft hatten kooperative, besonnene Menschen größere Überlebenschancen. Die Gene, die die entsprechenden Persönlichkeitsmerkmale steuern (z.B. Hunde zutraulicher und weniger scheu machen), haben auch Einfluss auf körperliche Eigenschaften (kleinere Körpergröße, kleinere Gehirne). (n-tv.de)

Genealogie: letzter gemeinsamer genealogischer Vorfahr des modernen Menschen:

Da die Anzahl der Vorfahren jedes einzelnen heutigen Menschen mit jeder Generation exponentiell ansteigt, ergibt sich rein rechnerisch, dass bei der heutigen Populationsstärke der Menschen vor 33 Generationen (also vor 800 Jahren) alle heutigen Menschen dieselben Vorfahren hatten, d.h. für alle heutigen Menschen wären die gemeinsamen Vorfahren vor 800 Jahren identisch gewesen. Dieses Rechenmodell gilt allerdings nur für eine einheitliche Population ohne – auch vorübergehende – Isolationseffekte. Man hat daher komplexere Modelle entwickelt, die

auch Isolation und Migration berücksichtigen. Aber auch in diesen komplexeren und damit realitätsnäheren Modellrechnungen ergibt sich, dass alle heutigen Menschen vor einigen tausend Jahren (der genaue Termin hängt von den jeweiligen Modellannahmen ab) dieselben Vorfahren hatten. Und ein großer Teil der damaligen Bevölkerung (geschätzt 80 %) stellte zusammen den MRCA (most recent common ancestor) dar, abgesehen von den Linien, die später ausgestorben sind.

Zu einem „identical ancestor point“ IAP (ein bestimmter Zeitpunkt) können die Menschen also in zwei Gruppen aufgeteilt werden: entweder sie gehören zu den gemeinsamen Vorfahren aller heutigen Menschen (ca. 80 % der Population zum Zeitpunkt des IAP), oder ihre Linien sind später ausgestorben. In einer Modellrechnung lebte der „universal ancestor“ vor 2300 Jahren (76 Generationen), der „identical ancestor point“ lag bei 5000 J. (169 Generationen). Jeder, der zu diesem Zeitpunkt lebte und dessen Linie nicht ausgestorben ist, steht somit im Stammbaum *jedes* rezenten Menschen. Auch ein noch komplexeres Modell, das auch unterschiedliche Populationsdichten in verschiedenen Regionen berücksichtigt, kommt nicht zu wesentlich höheren Schätzwerten.

(Definition: *universal ancestor*: die Population, die den gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Menschen darstellt; *identical ancestor*: die gesamte Population – außer den später ausgestorbenen Linien – ist Vorfahr jeder heute lebenden Person; der identical ancestor point liegt vor der Zeit des universal ancestor).

Dies darf nicht mit den genetischen Vorfahren verwechselt werden; genealogische Vorfahren nehmen mit jeder Generation exponentiell zu, genetische nur langsam; schon ab ca. 6 Generationen zurück existieren Vorfahren im Stammbaum (genealogische Vorfahren), die nicht genetisch zu uns beigetragen haben. Ab der 6. Generation ist somit eine genetische Verwandtschaft nicht mehr gesichert (Nat. 431, 518 + 562).

Generationsdauer:

Die Generationsdauer des außerafrikanischen HSS – nach der Vermischung mit den HN – wurde für den Zeitraum zwischen 45000 und 12000 Jahren auf 26 – 30 Jahre kalkuliert (basierend auf einer Korrelation zwischen molekularen Uhren und RC-Daten) (PNAS 113: 5652).

Genetische Grundlagen der Menschwerdung (Nat. 422, 849; Sci. 313, 1908):

Tendenziell ist die Menschwerdung durch Zunahme der Körpergröße, größere Gehirne, relativ längere Extremitäten gekennzeichnet; von den Menschenaffen unterscheidet sich der Mensch durch Körper-, Thoraxform, Gehirngröße absolut und relativ, relative Beinlänge, längere Ontogenie und Lebenserwartung, kleine Eckzähne, Schädel auf der Wirbelsäule aufrecht balanciert, reduzierte Behaarung, verlängerter Daumen, verkürzte übrige Finger, Beckenmaße, Vorhandensein eines Kinns, S-förmige Wirbelsäule, Sprache, fortschrittliche Werkzeugherstellung, Topologie des Gehirns. Die Zunahme der Gehirngröße erfolgte dabei nicht kontinuierlich, sondern einmal im frühen Pleistozän, dann erfolgte eine Stase von ca. 1 MA, und dann wieder im mittleren Pleistozän, also insgesamt zweiphasig.

Die Schädel der menschlichen Neugeborenen sind größer, aber unreifer als bei gleich alten Schimpansen; die Reifung ist verzögert, Größenzunahme und Form ähneln juvenilen Formen der Vorfahren. Alle skelettalen Veränderungen, die mit dem Bipedalismus zusammenhängen, sind dagegen unabhängig von Neotenie. Das menschliche Gehirn ist somit nicht das Ergebnis einfacher Verschiebungen der Größenrelationen, sondern multipler, unabhängiger und sich gegenseitig überlappender Modifikationen. Auch die Zahnbildung erfolgte bei Australopithecinen und frühen Homo schneller als bei modernen Menschen.

Grundsätzlich ist für die menschliche Evolution nicht die Neuentstehung neuer Merkmale verantwortlich, sondern die Modifikation vorbestehender Strukturen und Entwicklungswege. Die genetischen Grundlagen sind im Wesentlichen:

- a) Genduplikationen: es gibt im menschlichen Genom Abschnitte, die bei Schimpansen nicht entsprechend gefunden werden; sie entstanden durch Duplikationen oder Insertionen in der Homininenlinie oder Deletionen in der Schimpansenlinie. Insgesamt ist die Evolution der Säugetiere weitgehend durch solche Verschiebungen gekennzeichnet; das Genrepertoire der Säugetiere ist rein qualitativ gesehen fast identisch; das Vorkommen oder Fehlen von Genduplikationen beruht offenbar auf adaptiv beeinflussten und gesteuerten Veränderungen. So ist beispielsweise eine proteinkodierende Domain, die sich zwar in vielen Zelltypen, besonders aber in menschlichen Gehirnzellen, insbesondere im Neocortex findet, beim Menschen 212 x, beim Schimpansen 37 x, bei Makaken 30 x, bei Mäusen und Ratten aber nur 1 x vorhanden. Diese Domain unterlag also einer massiven Dublierung in der Primatenlinie und könnte mit kognitiven Funktionen in Zusammenhang stehen (Nat. 443, 8).
- b) Veränderungen in der Genregulation haben einen größeren Einfluss auf die morphologische und verhaltensmäßige Evolution des Menschen als die Evolution in kodierenden Sequenzen, die direkt Proteine kodieren; nach modernen Schätzungen steht doppelt so viel nichtkodierende DNS unter Selektionsdruck als kodierende DNS.
- c) Untersuchungen der RNS-Expression in der Brodman-Area 9 (die mit kognitiven Funktionen in Verbindung gebracht wird) sowie des Neocortex zeigten eine Beschleunigung der Genexpression im menschlichen Gehirn im Vergleich mit anderen Arten oder anderem menschlichen Gewebe. Relative Veränderungen in dem Level der Gen- und Proteinexpression beschleunigten offenbar die Evolution des menschlichen Gehirns und betrafen zahlreiche Gene. Änderungen in der Genexpression spielen offenbar eine erhebliche Rolle bei der Divergenz von Arten; die nicht-kodierende DNS stellt dabei das Rohmaterial für evolutionäre Veränderungen der Genexpression.
- d) FOXP2: Mutationen an diesem Gen führen zu Sprech- und Sprachstörungen; das Gen kodiert einen Transkriptionsfaktor und spielt somit eine Rolle bei der Kontrolle der Aktivität anderer Gene. Es ist aber kein reines Sprachgen, sondern findet sich auch in anderen Arten; vom Gorilla und Schimpansen unterscheidet es sich nur an zwei Positionen, vom Orang-Utan an 3 und von der Maus an vier. Die Unterschiede sind also nicht groß, aber möglicherweise waren die 2 Veränderungen beim Menschen wichtig für die Entstehung der Sprache. Die quantitative Verteilung von Allelen von FOXP2 (reduzierte genetische Variabilität in neutralen Abschnitten von Allelen) deutet auf eine durch Selektion bedingte Verschiebung, d.h. es erfolgte eine natürliche Selektion in Bezug auf FOXP2. Die genetische Fixierung der beiden Aminosäurenwechsel (also ihr Durchsetzen in der Population) erfolgte innerhalb der letzten 200.000 Jahre. Allerdings dürfte FOXP2 nicht allein für die Sprache verantwortlich sein, aber man kann nicht abschätzen, in welchem relativen Umfang FOXP2 an der Entstehung der Sprache beteiligt ist. Das moderne Allel von FOXP2 wurde aber kürzlich auch aus zwei 43000 J alten HN-Knochen von El Sidron/Spanien nachgewiesen.
- e) Es wurden ca. 10 Gene mit Bezug zum menschlichen Gehirn gefunden, bei denen der Mensch im Vergleich zum Schimpansen besonders schnell evolvierte, u.a. HARIF („human

accelerated region 1 forward gene“ mit 18 Basenveränderungen in einem 118-Basen-Abschnitt (statt < 1 zu erwartenden Basenänderung innerhalb von 6 MA); HARIF selbst kodiert eine mRNA, die niemals in ein Protein translatiert wird, und ist besonders aktiv in den sich entwickelnden Gehirnen 2 bis 5 Monate alter menschlicher Embryonen, wenn sich die Neuronen bilden und durch das Gehirn wandern. Die betreffende mRNA (aus der Transkription des HARIF-Genes) spielt eine Rolle in der Genregulation und kontrolliert die Bildung eines Proteins, das an der Cortextentwicklung beteiligt ist. Der Schlüssel zu den Unterschieden zwischen Mensch und Schimpanse liegt demnach weniger in Unterschieden bei den kodierten Funktionsproteinen (Ausnahme: FOXP2), sondern in Unterschieden bei der Genexpression (wo, wann, wie stark?). So zeigte sich beim Vergleich zwischen Schimpansen und Menschen, dass die Expression der Gene im Gehirn relativ größere Unterschiede zeigt als die Expression von Genen in anderen Organen; veränderten Genexpressionsmustern kommt also eine Schlüsselrolle zu, wobei tendenziell die menschlichen Gene im Gehirn eine größere Aktivität zeigen als die der Schimpansen. Von 91 Genen aus dem zerebralen Cortex, die beim Menschen eine vom Schimpansen abweichende Aktivität zeigten, hatten 80 eine erhöhte Aktivität. Der Grund für die erhöhte Aktivität einzelner Gene beim Menschen kann dabei u.a. in einer erhöhten Zahl von Gen- oder Sequenzkopien liegen. Zwar weisen Schimpansen insgesamt gesehen mehr duplizierte Segmente auf als Menschen, beim Menschen ist die Variabilität aber erhöht. Extrakopien von Genen oder Sequenzen ermöglichen damit nicht nur eine erhöhte Quantität von mRNA oder Protein, sondern erhöhen auch die evolutionären Möglichkeiten, d.h. die Wahrscheinlichkeit von Innovationen steigt an. Ein bestimmter DNS-Abschnitt findet sich beispielsweise nur 1 x in der Maus, aber 212 x beim Menschen (s.o.). Es sind mindestens 134 Gene bekannt, die erst nach der Abtrennung von den Schimpansen duplizierten. Beispielsweise MGC8902: Menschen haben 49 Kopien, Schimpansen 10, Makaken 4, wobei dieses Gen zwar im gesamten Körper, besonders aber im Gehirn benötigt wird.

Genetische Vergleiche zwischen Maus, Schimpanse und Mensch führten zu der Erkenntnis, dass es spezifische Gene sind, die seit dem letzten gemeinsamen Vorfahren von Schimpansen und Mensch besonders stark verändert wurden; Gene für Geruch, Hören und Sprache (Forehead-Box P2 = FOXP2) haben sich beim Menschen besonders schnell entwickelt, bei den Schimpansen waren Gene des Skelettsystems besonders labil. Von 7600 untersuchten Genen haben 1547 menschliche und 1534 Schimpansen-Gene überdurchschnittliche Veränderungen erfahren, die mit einem Überlebensvorteil korrelieren dürften; darunter (in der Menschenlinie): FOXP2 (s.o.), 27 von 48 Proteinen, die für das Riechen von Bedeutung sind, und 21 Proteine für das Hören, während beim Schimpansen Gene für die Mesodermentwicklung und das Skelett im Vordergrund stehen. Gene für das Riechen könnten im Zusammenhang stehen mit Änderungen im Ernährungsverhalten, evtl. aber auch Partnerwahl. Aber auch 107 von 1000 Genen der Zellsignalübertragung und 11 von 78 Genen des Aminosäurenstoffwechsels haben sich beim Menschen stark verändert; letzteres mag ebenfalls mit Ernährungsänderungen (mehr Fleisch) in Verbindung stehen, so dass die Menschen darauf abgestimmte Enzyme benötigten (Sci. 203, 1876).

Studien an konservativen nicht-kodierenden Sequenzen (CNS) zeigten, dass beim Menschen insbesondere solche CNS eine beschleunigte (überproportionale) Veränderung erfahren haben, die in der Nähe von Genen für neuronale Zelladhäsionen liegen und damit beim Wachstum und der Gestaltung des Gehirns eine Rolle spielen, insbesondere für die Ausbildung von Verbindungen zwischen Hirnzellen. Dies ist zugleich das stärkste genetische Signal, das sich in der Evolution des Menschen abzeichnet (Sci. 314, 786; Nat 444. 130). Insgesamt gibt es beim Menschen 110549 solcher CNS; 992 von ihnen weisen beim Menschen eine beschleunigte Evolution auf. Beim Schimpansen fanden sich 1050 beschleunigt evolvierte CFS, von denen aber nur 34 mit den auch beim Menschen beschleunigt evolvierten CFS übereinstimmten; auch beim Schimpansen waren

allerdings mit 70 CFS etwas mehr CFS mit neuronaler Zelladhäsion verbunden als erwartet (erwartet = 54). Sowohl beim Menschen wie beim Schimpansen evolvierten also Funktionen im Zusammenhang mit der neuronalen Zelladhäsion beschleunigt; bei der Maus (mit 4607 akzelerierten CNS) fand sich keine einzige CNS im räumlichen Zusammenhang mit Genen zur neuronalen Zelladhäsion. Regulatorische und andere nicht-kodierende Veränderungen trugen also zur Entwicklung des menschlichen Gehirns – und damit des menschlichen Bewusstseins – bei. Auch andere Studien bestätigten inzwischen diese Tendenz; so fand sich unter 202 rasch evolvierenden (kodierenden und nicht-kodierenden) DNS-Sequenzen als am allerschnellsten evolvierte Sequenz ein DNS-Stück, das ein RNA-Molekül kodiert, das in sich entwickelndem Hirngewebe expremiert wird (vgl. HARIF; s.o.) (Nat. 444, 130).

Geschlechtsbestimmung an fossilen Zähnen: Amelogenin wird sowohl vom X- wie vom Y-Chromosom kodiert, allerdings mit kleinen Unterschieden in der Aminosäuresequenz, d.h. es gibt zwei verschiedene Isoformen. Die Analyse des Amelogenins in winzigen Schmelzproben von fossilen Zähnen (die minimal-destruktiv durch Anätzen gewonnen werden können) mittels spezieller massenspektrometrischer Verfahren erlaubt daher eine schnelle und kostengünstige Geschlechtsbestimmung selbst in den Fällen, in denen keine DNA erhalten geblieben ist oder vor allem auch bei juvenilen Fossilien, bei denen keine sichere Geschlechtszuordnung aufgrund anatomischer Skelett-Unterschiede im Kindesalter möglich ist (nur Amelogenin X: Frauen; nur Amelogenin Y: Männer). Problem ist allerdings eine hohe Mutationsanfälligkeit für Amelogenin, was in der Forensik schon zu Fehlbewertungen geführt hat.

Bei Erwachsenen bietet die anatomische Geschlechtsbestimmung immerhin eine Sicherheit von ca. 95 %, wenn *sowohl* Cranium *wie* Os coxae vorhanden sind. Dies ist aber bei Fossilien selten der Fall (PNAS 114: 13649).

Geschlechtsdimorphismus des HSS: Studien mit Engländern und Japanern (bei denen PC-gestützt Gesichter kontinuierlich maskulinisiert und feminisiert wurden) ergaben, dass feminisierte weibliche Gesichter gegenüber „normalen“ bevorzugt wurden, während bei Männern feminisierte Gesichter vor durchschnittlichen und letztere wiederum vor maskulinisierten Gesichtern bevorzugt wurden. Dieselben Präferenzen wurden auch bei der gegenseitigen Bewertung zwischen den beiden Völkern festgestellt, waren aber innerhalb desselben Volkes stärker ausgeprägt. Mit zunehmender Maskulinisierung nahmen negative Vorurteile zu, das Alter wurde höher eingeschätzt. Die so gefundenen Präferenzen weisen auf einen Selektionsdruck, der gegen ausgeprägte Geschlechtsdifferenzen im Gesichtsausdruck gerichtet ist; und da weiblicher wirkende Gesichter als jünger empfunden werden, fördern diese Präferenzen eine jugendliche, neotenische Erscheinung in der Art insgesamt (männlich und weiblich). Dieselben Präferenzen gelten – in abgeschwächter Form – auch zwischen verschiedenen Völkern (Nat. 394, 884, anno 1998).

Besondere Bedeutung haben schöne Gesichter – sie sind das evolutionäre Erbe des Wunsches nach einem perfekten Partner (Spektr. Wiss. 11/06 S. 28). Weltweit gelten dieselben Menschen als schön; Angehörige verschiedener Kulturen stufen dieselben Merkmale als attraktiv ein, besonders Merkmale, die sexuelle Reife ausdrücken. Kriterien für Schönheit und Attraktivität entstanden in der Evolution im Zusammenhang mit der Partnerwahl: das Aussehen als schnell einzuschätzendes Indiz, ob sich der potentielle Partner für gemeinsame Kinder eignete. Ein attraktives Erscheinungsbild lässt auf guten Gesundheitszustand und

Immunstatus schließen und damit mittelbar auf die genetische Ausstattung. Das menschliche Gesicht ist ein wichtiger Signalgeber geworden, mit dem man kaum betrogen kam; parallel dazu wurden scharfe Detektormechanismen entwickelt.

Bei Frauen gelten als attraktiv: (a) durchschnittliches Aussehen (aus mehreren gemittelten Gesichtern) sowie (b) symmetrische Gesichter, wobei aber sehr minimale Abweichungen der Symmetrie durchaus noch attraktivitätssteigernd wirken; andererseits können auch markante geschlechtsspezifische Züge im Gesicht den Schönheitsgrad erhöhen. Selbst in Tierversuchen stellte sich heraus, dass symmetrische Gesichter als attraktiver empfunden werden. Symmetrie und Mittelmaß werden in fast allen Kulturen hoch bewertet. Mittelmaß spricht – populationsgenetisch gesehen – für hohe Variabilität und Flexibilität, also eine große individuelle genetische Bandbreite (Mischung verschiedener Genvarianten/Allele); wer durchschnittlich ist, vermag aufgrund seiner genetischen Variabilität in Notsituationen besser zu reagieren (Gegenteil: Inzuchteffekt); jedenfalls ergaben sich entsprechende Zusammenhänge aus Studien im Tierreich.

Im Gegensatz zu Frauen werden gemittelte Gesichter bei Männern nicht als attraktiver empfunden; männliches Aussehen wird also nach anderen Kriterien bewertet als weibliches.

Die Unterschiede zwischen den Gesichtern von Männern und Frauen beruhen auf sexueller Selektion. Preisrichter fanden Frauen mit Gesichtsmarkmalen aus dem Kindchenschema als attraktiv (hohe Stirn, große, weit auseinanderstehende Augen; kleine Nase, schmales Kinn, volle Lippen); dies weckt bei den Männern Beschützerinstinkte, signalisiert aber auch Unterwürfigkeit/Fügsamkeit.

Untersuchungen an Angehörigen von 37 Kulturen ergaben aber auch andererseits, dass keinesfalls jüngere Partnerinnen bevorzugt wurden; Jugendlichkeit und kindliche Merkmale waren eher unerwünscht; höhere Chancen hatten Gesichtssignale für Erwachsenenheit und Reife: parallel zu bestimmten (!) kindlichen Merkmalen erzielten gute Punktwerte: schmale, leicht einfallende Wangen; hohe, etwas breitere Wangenknochen (Merkmale erwachsener Frauen). Als optimal gilt also eine Kombination aus bestimmten kindlichen Merkmalen kombiniert mit erwachsenen Merkmalen.

Bei Männern müssen dagegen geschlechtsspezifische Erwachsenenmerkmale noch stärker hervortreten als bei Frauen; ein Mann sollte nicht durchschnittliches Mittelmaß sein, kindliche Züge sind besonders ungünstig, Symmetrie ist aber auch beim Mann wichtig. Betont maskuline Züge wie kräftiges Kinn, kantige Gesichtsbildung bzw. fototechnisch stark maskularisierte Männergesichter werden von Frauen nur an den fruchtbaren Tagen bevorzugt, zu den übrigen Zykluszeiten dagegen etwas weichere, femininere Gesichtszüge. Maskulines Aussehen beruht auf frühem Einfluss von Testosteron; hohe Testosteronwerte schwächen aber das Immunsystem. Ein attraktives Männergesicht zeigt zugleich mentale Eigenschaften, die für Konkurrenzsituationen von Bedeutung sind (Durchsetzungsvermögen, Tendenz zur Dominanz); in Kombination können beide zu einem hohen sozialen Status führen. Der Sexualdimorphismus des Gesichts entstand dann dadurch, dass Frauen durch sexuelle Selektion die Entwicklung von gut sichtbaren Merkmalen förderten, die die o.g. Qualitäten gut erkennen ließen.

Neuere Untersuchungen deuten allerdings darauf, dass sich die Präferenz für spezifisch weibliche bzw. männliche (=aggressive) Gesichter erst in hoch entwickelten, urbanisierten Gesellschaften findet (die man für Untersuchungen bisher heranzog). Untersucht man dieselben Fragestellungen (Feminisierung bzw. Maskulinisierung von Gesichtern) in weniger entwickelten Gesellschaften, finden sich die entsprechenden Präferenzen (die man aus westlichen urbanisierten Gesellschaften kennt) entweder gar nicht, oder viel schwächer. Der Geschlechtsdimorphismus der Gesichtszüge hätte daher entgegen früherer Annahmen keine lange evolutionäre Tradition, und die Geschlechtspräferenzen für dimorphe Gesichter entstanden erst vor kurzer Zeit in westlichen, entwickelten, urbanen Gesellschaften (PNAS 111: 14388).

Eine Studie mit 1233 europäischen Gesichtern (3D-Bilder, gradiert nach dem Grad der Maskulinität/Feminität) fand keinerlei Korrelation mit der Immunkompetenz (Heterozygotität des MHC-Komplexes als üblicher Marker für Immunkompetenz). Männliche Gesichter korrelieren sowohl bei Männern wie Frauen positiv mit der adulten Körperhöhe, was darauf deutet, dass eine stärkere Maskulinität von Gesichtern nicht allein ein männliches Merkmal darstellt, sondern bei beiden Geschlechtern mit größerer Körpergröße verbunden ist (PNAS 116: 1633).

Einen wichtigen Indikator für den Gesundheitszustand stellt die Haut dar: Beschaffenheit der Hautoberfläche und farbliche Ebenmäßigkeit sind von großer Bedeutung für die Beurteilung von Attraktivität und Alter; in fotomechanischen Reihen konnte die Altersschätzung allein aufgrund von Unterschieden der Haut um bis zu 20 Jahre variieren (bei ansonsten unverändertem Gesicht!). (Spektr. Wiss. 11/06 S. 28-35).

Entstehung der neotenischen Morphologie:

Die neotenische Morphologie insbesondere der Frauen entwickelte sich nach einer Theorie von Desmond Morris (P.M. 12/94 S. 94) folgendermaßen: Die zum Überleben notwendige Zusammenarbeit der Urmenschen erforderte Kooperation gleichberechtigter Männer; anders als bei Menschenaffen war dies in einer Haremsstruktur mit einem dominanten, tyrannischen Männchen nicht möglich (das Haremssystem, wo das stärkste Männchen alle Frauen bekommt, taugt nicht zum kooperativen Handeln z.B. bei der Jagd). Voraussetzung für kooperatives Verhalten war also eine feste Paarbildung. Damit aber eine solche Paarbildung zustande kam (und die Männer von ihren Jagdzügen immer wieder zu ihren Frauen zurückkamen), mussten die Frauen attraktiv werden; dies geschah (a) durch eine juvenile, neotenische, infantile Morphologie, d.h. Entwicklungsverzögerung (glatte, haarlose Haut wie ein Baby; hohe Kinderstimme, Lippen aufgewölbt wie bei einem Schimpansenembryo, Stupsnase, also kleine Nase, flaches Gesicht, volle Lippen; große Augen; d.h. sie imitieren Babys), die wie bei Babys den Beschützerinstinkt weckte, (b) durch sexuelle Attraktivität. Weil Frauen geschützt werden wollten, haben sie ihr Aussehen immer mehr dem eines Babys angenähert (als zottige Monster würden sie keine Beschützerinstinkte auslösen); deshalb sind Frauen den Männern bei der Entwicklung der infantilen Morphologie voraus. Männer sind dagegen altmodischer geblieben: stärker behaart, längere Arme; Frauen sind körperlich moderner, jugendlicher.

Frauen mussten die sexuell attraktivsten und fortschrittlichsten Wesen werden; hierzu gehören: Orgasmus (haben Affen nicht!), lange anhaltende sexuelle Aktivität (bei Menschenaffen dauert der Geschlechtsverkehr nur wenige Sekunden), Selbstmimikry (wie er sich auch bei Fischen findet). War bei Affen der geschwollene Po (nur während des Eisprungs) ein starkes sexuelles Signal, so blieb dies auch bei Frauen der Po; die Entwicklung des menschlichen Busens wird aber als Selbstmimikry (Wiederholung des Pos) interpretiert; beim aufrechten Gang verlor der Po relativ an Bedeutung, der Busen ist sozusagen ein „vorn montierter Po“ als starkes Sexualobjekt; die menschlichen Lippen gelten als Selbstmimikry der Schamlippen (bei Schimpansen sind die Lippen nur embryonal angelegt und sind später nicht mehr sichtbar). Selbstmimikry bedeutet, dass bestimmte Körperteile an anderen Stellen des eigenen Körpers nachgeahmt werden. Der Busen der Frau ist im Gegensatz zum Affenbusen ständig gerundet; zwei Drittel der Brust macht das Fettgewebe aus, was nicht im Interesse der Babys ist, denn es ist nicht einfach, aus einem prallen Busen Milch zu saugen; dieser ist zum Stillen also nicht so gut geeignet wie ein schlaffer Busen; er dient also offenbar als Nachahmung der Gesäßbacken, und diese sind eines der stärksten Sex-Signale. Bei Affenweibchen ist die Schwellung des Hinterteils der wichtigste Stimulus für die Männchen; die Menschenfrauen gehen aber nicht auf allen Vieren, sondern stehen dem Mann meist frontal gegenüber; die zwei imitierten Gesäßbacken auf der Brust imitieren damit das ursprüngliche sexuelle Signal an den Partner, ohne den Rücken zudrehen zu müssen (Bei Menschenaffen gelten große Busen dagegen als unattraktiv, signalisieren sie doch eine Schwangerschaft).

Und die Menschen sind auch die einzigen Primaten mit großen, nach außen gestülpten, feuchten Lippen, die den Lippen eines 16 Wochen alten Affenfötus entsprechen; dieser verliert die vollen

Lippen noch vor seiner Geburt. Bei Frauen sind die Lippen stärker ausgeprägt als bei Männern. Wenn Frauen erregt sind, schwellen nicht nur die Schamlippen, sondern auch die Lippen an; ebenfalls ein Indiz für Selbstmimikry (und Neotenie).

Bei Affenfrauen ist es sichtbar, wenn sie Eisprung haben; nur dann sind sie sexuell aktiv. Beim Mensch dagegen dient der Sex nicht mehr allein der Fortpflanzung (deshalb ist der Eisprung auch nicht mehr sichtbar, und der weibliche Orgasmus entstanden)*, sondern der Sicherung der Paarbildung (mittels Liebe), damit die Männer zu ihnen und ihren Kindern nach den langen Wanderungen als Jäger und Sammler wieder zurückkamen. Emotionen und Liebe wurden möglich, als Frauen den Eisprung verbargen, Orgasmen bekamen (erst der Orgasmus machte es möglich, dass Menschenfrauen im Gegensatz zu Affenfrauen regelmäßig Sex haben wollen; regelmäßige Sexualität ist aber für die Paarbindung wichtig!; Paarbildung funktioniert nur mit Sexualität) und einen sexuell immer attraktiveren Körper entwickelten.

Frauen sind traditionell für soziale Belange zuständig, und dazu gehören auch Beziehungen und Sexualität; dafür haben sich die Frauen zu sexuell äußerst attraktiven Wesen entwickelt; dafür hat die Natur ihren Körper designt. Die Rundungen dienen allerdings dazu, dass sie doppelt so viel Fett einlagern können als Männer, um Fettreserven aufzubauen für Hungerzeiten, um auch dann noch Kinder austragen, stillen und aufziehen zu können; den Männern waren die Kurven der Frau ein Zeichen für ihre Gesundheit; deshalb finden Männer Rundungen attraktiv; ein mittlerer Frauentyp gilt statistisch gesehen als am attraktivsten. An dem kurvigen Körper konnte man auch schon aus der Ferne Frauen und Männer unterscheiden. Und so kam es zu einer generellen Entwicklung des Menschen hin zu einem kindlichen Aussehen; je kindlicher wir aussehen, desto moderner und attraktiver sind wir. Die Frauen künftiger Generationen werden sich noch weiter in die neotenische Richtung entwickeln: kleine Nase, große Augen, Stupsnase, glatte Haut.

*Der weibliche Orgasmus geht auf einen Mechanismus zurück, der bei frühen Eutheria den Eisprung während der Kopulation auslöste. Dieser Mechanismus findet sich heute noch bei manchen Säugern, z.B. Kaninchen (PNAS 116: 20267).

Wenn man einmal von Geschlechtsmerkmalen absieht, wird der Körperbau von Männern und Frauen einander immer ähnlicher (BdW 4/2016: 54). Skelett und Gesichtsschädel glichen sich seit der Altsteinzeit stark an; Frauen wurden immer stämmiger, ihre Gesichter wurden größer, bei den Männern nahm die Muskelmasse stark ab.

In den letzten 50000 Jahren (also etwa seit dem oberpaläolithischen Übergang) begannen die Augenbrauenwülste zu schrumpfen, der obere Gesichtsbereich wurde schmaler, die Köpfe wurden graziler. Die Veränderungen der Schädelknochen werden auf eine reduzierte Testosteron-Aktivität zurückgeführt, was nicht unbedingt mit einem erniedrigten Testosteronspiegel im Blut zusammenhängen muss; es könnte sich auch infolge einer Mutation die Anzahl der Testosteronrezeptoren im Gewebe verringert haben – und damit die Wirksamkeit des Hormons. Diese „Verweiblichung“, die vor ca. 50.000 Jahren eingesetzt haben dürfte, hätte (aufgrund abnehmender Testosteronsteuerung) die Menschen sanfter und sozial verträglicher gemacht, was den Zivilisationssprung des oberpaläolithischen Übergangs erleichtert oder gar erst möglich gemacht haben könnte. Durch den verringerten Testosteroneinfluss sind verschiedene „männliche“ Teile des Schädelknochens feiner und dünnwandiger geworden. Dies betraf aber nicht nur Schädelknochen, sondern auch das Gesamtskelett. Die Knochenstärke reduzierte sich zwischen 2 MA und 5000 BP um 15 %, und in den letzten 4000 Jahren dann nochmals um 15 %.

Ging man zunächst davon aus, dass die starken Überaugenwülste früherer Menschen statischen Zwecken gedient haben, um die Beißkräfte zu erhöhen, bestätigten 3D-Rekonstruktionen und Simulationen an

virtuellen 3D-Modellen von Schädeln von *Homo heidelbergensis*, darunter eines „*Homo heidelbergensis*“ von Broken Hill (Alter: 299 +/- 25 TA), dass der HS besser als *H. heidelbergensis* Muskelkraft in Kaukraft verwandeln kann. Bei gleichem Muskeleinsatz produziert HS mehr Kaukraft als der Mensch von Broken Hill. Bei gleichem Muskelquerschnitt resultiert dies aus unterschiedlichen Längenverhältnissen der Muskeln aufgrund des reduzierten Prognathismus im Mittelgesicht des HS. Parallel zu den höheren Kaukräften verformt sich auch das Cranium beim HS stärker. Die Verkleinerung des Gesichts beim modernen Menschen dürfte dennoch nicht das Ergebnis einer Selektion für erhöhte Effizienz beim Kauen sein; veränderte Nahrungszubereitung führte offenbar zu einer Entkoppelung zwischen Form und Funktion des Kausystems der modernen Menschen, und die Unterschiede in der Kaukraft, die sich aus der Reduktion des Gesichts ergeben (speziell des Prognathismus des Mittelgesichts), stellen eher ein evolutionäres Beiprodukt dar. Die Mittelgesichtsreduktion dürfte aus anderen Gründen (als Kaukraft) erfolgt sein und führte zu verschiedenen anderen Veränderungen des Aussehens, z.B. der Entstehung des Kinns (J Hum Evol. 2018; 118: 56 – 71).

Broken Hill weist noch den typischen Überaugenwulst auf, wie man ihn auch von Schimpansen kennt. Ging man bisher davon aus, dass dieser den Zweck erfüllt, dass die Nahtstelle zwischen Augenhöhlen und Schädeldecke den Kräften beim Beißen und Kauen standhält, zeigten die 3D-Simulationen, dass der Überaugenwulst von Broken Hill viel stärker ausgeprägt war, als er für diesen Zweck hätte sein müssen, und für die Statik des Schädels nur eine geringe Rolle spielte.

In den letzten 100 TA wurden die Gesichter der Menschen zunehmend kleiner, die Überaugenwülste wurden durch kleinere, horizontalere Brauen ersetzt. In den letzten 20000 TA hat sich der Prozess der Gesichtsverkleinerung beschleunigt – man führt das darauf zurück, dass die Menschen sesshaft wurden und mehr miteinander kommunizierten. Augenbrauen-Bewegungen erlauben es, komplexe Emotionen auszudrücken. Menschen, die aufgrund von Botox die Augenbrauen kaum bewegen können, erwiesen sich in Versuchen als beeinträchtigt, Gefühle anderer zu spiegeln und Mitgefühl zu entwickeln.

Der Feminisierung der Männer steht eine „Vermännlichung“ der Frauen gegenüber, die seit kurzer Zeit größeren Östrogenmengen ausgesetzt sind (Östrogen stimuliert den Knochenaufbau) – allerdings handelt es sich hierbei nicht um eine evolutionäre Entwicklung, sondern die Folge geringerer Kinderzahl, hormoneller Verhütungsmethoden usw. Frauen bilden daher heutzutage viel häufiger eine Hyperostosis frontalis interna aus (Verdickung im vorderen Schädelbereich, aber beschwerdefrei und normalerweise nicht zu sehen, weil sie den Schädelknochen nach innen verdickt), ausgelöst durch überdurchschnittlich viel Östrogen (Anfang des 19. Jahrhunderts: 11 % der Frauen zwischen 30 und 39 Jahren, heutzutage 40 %). Und kleine, kompakte Frauen mit relativ stämmigen Beinen bringen mehr Kinder zur Welt als grazile, große Frauen (günstigeres Hebelverhältnis für Austragung einer Schwangerschaft; längere Fruchtbarkeit wegen östrogenlastiger Hormonkonstellation). Daher geht man davon aus, dass Frauen in den nächsten 400 Jahren um 2 cm schrumpfen werden, bei gleich bleibender Körpermasse.

Bei den Männern reduzierte sich massiv die Muskelmasse. 20000 Jahre alte Fußspuren aus Australien deuten auf Laufgeschwindigkeiten von 37 km/h – was heute nur noch Spitzensprinter schaffen. Durch Abnahme der männlichen Muskelmasse werden Hüften breiter, Schultern schmaler. Männer hatten – zwecks verbesserter Sauerstoffversorgung ihrer Muskelmasse – in Europa eine um durchschnittlich 10 % größere Nase als Frauen; im Vergleich zur Steinzeit sind die Nasen der Männer aber inzwischen schon viel kleiner geworden.

Früher hatten Frauen kleinere Gesichter; seit dem 16. Jahrhundert sind sich weibliche und männliche Köpfe immer ähnlicher geworden, bei den Frauen hat die Gesichtsfläche zugenommen und wurde ebenso groß wie bei Männern. Die Gründe sind unklar (Hormone? bessere Ernährung? sexuelle Selektion?). Und sogar die Stimme der Frauen ist in den letzten 50 Jahren tiefer geworden: der Geschlechtsdimorphismus nimmt immer mehr ab. (BdW 4/2016: 54).

Allgemeiner Hinweis zum Geschlechtsdimorphismus: Wie Studien an Vögeln zeigten, entsteht Geschlechtsdimorphismus vor allem durch Änderungen der Genexpression und weniger durch Veränderungen kodierender Sequenzen. Letztere finden, wenn überhaupt, vor allem in „männlich kodierenden“ Genen statt. Sexuelle Selektion führt daher kaum zu einer Beschleunigung der Sequenzevolution, sondern zu einer Evolution männlicher Genexpressions-Level. Geschlechtsdimorphismus entsteht also vorwiegend durch Änderung der Genexpressions-Stärke bei den Männchen, jedenfalls bei Vögeln (PNAS 112: 4393).

Gesichtsmorphologie (Sci. 309, 234): die Form des Gesichts wurde vermutlich nur bis zum frühen *Homo* durch natürliche Selektion geprägt; seit 2,5 MA dürfte der größte Teil der Veränderungen der Gesichtsmorphologie auf Gendrift und nicht so sehr auf natürlicher Selektion beruhen; die Selektionsfaktoren der Gesichtsmorphologie verloren an Bedeutung, als der Mensch Werkzeuge benutzte und damit dem Kauen und Beißen eine geringere Bedeutung zukam; mit Abnahme des mastikatorischen Stresses konnten die Kaumuskeln kleiner werden, folglich wurden auch der Knochens kleiner; dies hat nichts mit Genetik zu tun, sondern reflektiert die große Plastizität des Knochens (Weichgewebe formt Hartgewebe). Dies erklärt den seit 10000 J anhaltenden Trend zu runderen, kleineren, grazileren Gesichtern und Kiefern.

Unterschiede in der Gesichtsmorphologie zwischen verschiedenen Populationen sind normalerweise nicht stärker, als bei zufälliger (random) Gendrift zu erwarten. Ausnahmen sind die breiten Schädel der Buriat-Leute in Sibirien; breite Schädel haben eine geringere Oberfläche und stellen daher eine Adaptation an kaltes Klima dar (ebenso bei Grönländischen Eskimos).

Die Nase ist beim Menschen umso schmaler und größer, je kälter und trockener das Klima ist (BdW 6/2011, 66).

Evolution des HS-Gesichts:

Das Gesicht des HS unterscheidet sich deutlich von allen Vorfahren (wie Australopithecinen und HE) und Schwestergruppen (wie HN). Relativ zur Gehirngröße sind die Gesichter des HS sehr kurz; der Überaugenwulst wurde durch bewegliche Augenbrauen ersetzt.

Einflussfaktoren sind:

- Ernährung: gekochte Nahrung, Getreide. Auch die Form des Gebisses beeinflusst die Schädelform
- veränderte Atmungsphysiologie, seit der Mensch nicht mehr als Jäger Beutetieren hinterhetzen muss bzw. Distanzwaffen einsetzen kann
- Klimafaktoren
- Mimik, nonverbale Kommunikation; sie erlaubten die Ausbildung sozialer Netzwerke und größerer Gruppen, die den kleinen Gruppen z.B. des HN rein zahlenmäßig überlegen waren. Mit Gesichtern lassen sich heute 20 verschiedene Kategorien von Emotionen ausdrücken; bei früherem Homininen waren Gesichtsform und Position der Muskeln anders, daher konnten sie keine Emotionen ausdrücken. Eine besondere Rolle spielt dabei die glatte Stirn mit den Augenbrauen. Außerdem wurden die Gesichter schlanker.

Die Fähigkeit zur nonverbalen Kommunikation könnte dem HS einen Vorteil gegenüber anderen Menschenarten geboten haben. Dank dieser war er in der Lage, Kontakte zu anderen HS-Gruppen aufzubauen, auch wenn er deren Sprache nicht sprach.

Man vermutet, dass der menschliche Gesichtsschädel weiter schrumpfen wird, da sich der Schrumpfungsprozess nach Erfindung der Landwirtschaft beschleunigt hat; allerdings wird dieser Prozess limitiert durch die Atmung, die eine ausreichend große Nasenhöhle voraussetzt (nach www.antropus.de 4/19).

Die Entwicklung des Gesichtsskeletts wird vor allem von spezialisierten pluripotenten Zellen, den cranialen Neuralleistenzellen, gesteuert. Keine der heutigen afrikanischen Menschenaffen verfügt ein Gesicht, das dem letzten gemeinsamen Vorfahren von Schimpanse und Mensch entsprochen hat. Alle heutigen Menschenaffen haben einen vorstehenden Knochenbogen über den Augen, wesentlich stärker ausgeprägt als der supraorbitale Torus mancher Menschenarten. Diese grundsätzlichen Unterschiede werden sowohl mit sozialen Schaustellungsmechanismen wie biomechanischen Aspekten in Verbindung gebracht.

Das Mittelgesicht früher Homininen ist kürzer mit einem vertikaleren Profil (von der Seite her gesehen); die Prämaxilla basaler Hominini bleibt war primitiv prognath, aber die Lücke zwischen seitlichem Schneidezahn und Eckzahn findet sich weniger häufig. Die maxillären und prämaxillären Komponenten des Mittelgesichts scheinen sich bei früheren Homininen voneinander unabhängig entwickelt zu haben im Sinne der Hypothese der modularen Entwicklung des Gesichts. Prognathe Gesichter wie bei Schimpansen und frühen Australopithecinen sind gekennzeichnet durch eine starke Knochenanlagerung, während bei modernen Menschen Resorptionsfelder an verschiedenen Stellen von Maxilla, Infraorbitalregion (Fossa canina) und vorderem Zygoma sowie der Kinnregion und dem Coronoid-Prozess dominieren, und dadurch zu einem zurückgezogenen, orthognathen Gesicht führen. Die abgeleitete Gesichtsform der frühen Homininen geht wohl auf die Verkürzung der Schädelbasis sowie die Verkleinerung der Eckzähne zurück.

Bei ARAM und AAFAR ist die Maxilla bereits wie bei späteren Homininen (einschl. HSS) vertikal kurz, das Mittelgesicht (Projektion des Mittelgesichts) ist reduziert, die supraorbitalen Strukturen sind topografisch in die Schädelkapsel integriert. Die Basicrania sind bei beiden Arten verkürzt und reduziert, der Sexualdimorphismus der Eckzähne ist nur noch moderat, die Schneidezähne sind kleiner. Allerdings bestehen zwischen den beiden Arten Unterschiede in der Verankerung der Kiefermuskeln; AAFAR hat sehr ausgeprägte Wangenknochen, ARAM hat wie Schimpansen vertikal kurze, leicht gebaute Wangenknochen/Wangenbogen. Die Situation bei AAFAR ist abgeleitet in Bezug auf ein kräftiges Kausystem und geht einher mit einem dicken Unterkieferknochen, hohem aufsteigenden Ast und Backenzähnen mit dickem Zahnschmelz. Auch *A. anamensis* weist schon mehrere dieser Merkmal auf, ernährte sich aber noch stark C3-basiert (Früchte, Blätter), während es in der Art AAFAR einzelne Individuen mit einer signifikanten C4-Komponente gab. Der Übergang zu einem robusteren Kausystem erfolgte offenbar noch unter C3-dominiertes Ernährung bei AANAM.

Gleichzeitig stellen die Unterschiede zwischen ARAM und AAFAR einen Hinweis auf die Modularität der Gesichtsanatomie: die ersten Veränderungen in der homininen Linie betrafen den zentralen und oberen Teil des Gesichts, eventuell im Zusammenhang mit der Rolle der suborbitalen Region für die soziale Signalgebung sowie einer veränderten Rolle der Eckzähne; spätere Veränderungen betrafen dann weitgehend den Kauapparat und damit das Untergesicht.

Australopithecus und *Paranthropus* sind dann gekennzeichnet durch eine relative Vergrößerung der Kauflächen von Prämolaren und Molaren, sehr robuste Unterkieferkörper und Vergrößerung sowie veränderte Position der Kiefer-Adduktor-Muskeln, um die vertikalen Kaukräfte zu maximieren. Man hielt dies für eine Anpassung an harte Pflanzennahrung während einer trockenen Periode am Ende des Pliozäns (<2,8 - 2,7 MA), allerdings finden sich Anfänge dieser Entwicklung schon bei AAFAR und *Kenyanthropus platyops* und damit unter relativ stabilen, wenn auch stark jahreszeitlich geprägten Klimabedingungen vor 3,5 – 3,0 MA. Extreme Vorverlagerungen der Muskelansätze des M. masseter und M. temporalis, Zunahme der Massivität des Jochbogens, deutliche Retraktion der Zahnbögen, zunehmende postcanine Megadontie und Schmelzdicke finden sich in mehreren Australopithecinen < 3,0 MA und kulminieren vor 2,6 MA in den Paranthropus-Arten. AAFRI Südafrikas (2,7 – 2,3 MA) und *A. garhi* (Ostafrika, ca. 2,5 MA) dürften frühe Stadien dieser Transformation darstellen. ASED hat gemeinsame faciale Merkmale mit AAFRI, unterscheidet sich aber im Remodellationsprozess.

Frühe *Homo* (2,1 – 1,7 MA, HH, HRU, frühe afrikanische HE/*H. ergaster*) weisen trotz gewisser Unterschiede weniger vorstehende Gesichter auf als Australopithecinen (vor allem in der prämaxillären Region), und sie zeigen eine Tendenz, dass die circumnasalen Platten, die äußeren Ränder der Orbita und die Jochbeine mehr zur Seite hin orientiert sind, während sie bei den Australopithecinen noch nach vorn orientiert waren. Frühe HE zeichnen sich durch einen starken supraorbitalen Torus aus, ihr Gesicht ist aber moderner als das von HH und HRU. Der Unterkiefer von frühen HE ist deutlich graziler als bei Australopithecinen; HH und HRU stehen dazwischen.

Die Veränderungen bei frühen HE sind teilweise in veränderten Ernährungsgewohnheiten zu suchen; seine Nahrung konnte mit geringeren postcaninen Kauflächen erschlossen werden; starke Kiefermuskulatur und robuste Unterkieferkörper wie bei Australopithecinen waren nicht mehr notwendig. Die Verwendung von Werkzeugen, vielleicht auch die Erhitzung von Nahrung dürfte eine Rolle gespielt haben. Mit dem Auftreten des afrikanischen HE ist auch ein Wechsel in Richtung auf C4-Nahrung zu beobachten (nicht dagegen bei HH und HRU). Die Isotopdaten von HH und HRU sprechen noch für eine gemischte C3-C4-Nahrung ähnlich AAFRI und AAFAR. Dazu passt, dass frühe afrikanische HE die ersten Homininen waren, die eine Verkleinerung des Gesichts erfuhren (neben Verkleinerung der Kauflächen und UK-Robustheit). Sie müssen über Methoden verfügt haben, die das Fleisch vor dem Essen weicher machten, ebenso wie Bodenfrüchte wie Wurzeln und Knollen.

Mittelpleistozäne Homininen enthalten auch den letzten gemeinsamen Vorfahren (LCA) von HS und HN, auch wenn letzterer noch nicht genau identifiziert ist. Die Homininen des Mittelpleistozäns weisen einige Merkmale auf, die man schon von früheren Homininen kennt, es kommen aber einige neue Merkmale hinzu. Einige Arten zeigen eine erhöhte Robustheit des Gesichts mit vergrößertem Mittelgesicht, stark ausgeprägten Überaugenwülsten und einer vergrößerten Schädelkapsel; alle diese Merkmale erscheinen um 600 TA.

Die moderne Morphologie des zygomaticomaxillären Bereichs unterscheidet sich deutlich von mittelpleistozänen Menschen wie frühen HN und den großen Crania, die HHEI zugeordnet werden (wie Petralona - Griechenland, Bodo 1 – Äthiopien und Broken Hill 1 - Sambia). Zu den modernen Merkmalen gehören die *Incisura malaris*, ein zygomaticomaxilläres Tuberkel und die *Fossa canina*.

Falls HHEI den LCA darstellt, wäre die zygomaticomaxilläre Morphologie ausgehend von diesen großen mittelpleistozänen Crania grazilisiert worden zu der Form, die sich heute beim HS findet, und ein zweiter Entwicklungsweg mit zunehmend vorstehendem Mittelgesicht und Ausdehnung der Maxilla würde dann zu der speziellen Gesichtsform der HN geführt haben. Allerdings stehen

diesen „robusteren“ HHEI auch Funde gegenüber, die ebenfalls gelegentlich zu HHEI gestellt werden, aber eine moderne Morphologie bei kleineren Individuen aufweisen, so Thomas Quarry (Marokko) und Ndotu (Tansania) sowie Broken Hill 2. Vielleicht handelt es sich um allometrische Unterschiede der zygomaxillären Morphologie zwischen größeren und kleineren Individuen im Rahmen von Sexualdimorphismus; Thomas Quarry 300-400TA/, Ndotu/350 TA und Broken Hill 2 könnten Frauen darstellen, Petralona/350 – 150TA, Broken Hill 1/299 +- 25 TA und Bodo/600 TA viel größere Männer. Das weiß man aber nicht und ist reine Spekulation. Bemerkenswerterweise ist die Morphologie des Mittelgesichts bei mittelpleistozänen Fossilien aus China (wie Zhoukoudian, Nanjing/500 TA, Dali, Jinniushan, Harbin) noch HS-ähnlicher als bei HHEI.

Falls HANT (ca. 850 TA, Gran Dolina) den LCA darstellt, wäre die moderne Gesichtsmorphologie des HANT in der HS-Linie erhalten geblieben (das moderne Gesicht also ein ursprüngliches Merkmal, das vom HANT stammt), während die Morphologie des HN abgeleitet wäre. Ursprünglich hatte man Bedenken, dass das moderne Aussehen des Gesichts von HANT damit zusammenhängen könnte, dass es sich bei ATD6-69 um ein juveniles Individuum gehandelt hat; allerdings fanden sich dann ähnliche Merkmale in fragmentarischen adulten Oberkiefern. Auch die Knochenmodellationsprozesse bei HANT konnten aufgeklärt werden, die es fanden sich resorptive Felder am Oberkiefer bei ATD6-69 wie bei subadulten HS. Demgegenüber zeigen die Oberkiefer von HN und den SMH-Menschen Kochenanlagerungsfelder ähnlich älteren pliozänen Homininen. SMH-Menschen und HN lassen sich daher von HANT ableiten, wenn man ontogenetische Veränderungen im Gesichtswachstum unterstellt, worauf juvenile Funde von SMH-Menschen deuten, wobei es sich aber nicht um eine simple evolutionäre Reversion handeln soll.

Die 17 Crania der SMH-Menschen belegen jedenfalls, dass die Entwicklung des Gesichts zu jener Zeit (ca. 450 TA nach neuester Datierung) damals bereits die ersten Schritte in Richtung auf den HN gegangen war. Große HHEI wie Petralona, Bodo und Broken Hill 1 wiesen gewisse Ähnlichkeiten im Gesichtsbau mit den SMH-Menschen und nachfolgenden HN auf. HHEI könnte aber auch nur eine blind endende Seitenlinie jener frühpleistozänen Linien Eurasiens gewesen sein, aus denen sich schließlich der HN in Europa und der HS in Afrika entwickelten.

Jebel Irhoud (300 TA, 2 Individuen) weist eine moderne Gesichtsmorphologie auf und ähnelt dabei Florisbad und Herto, aber auch den älteren Ndotu und Thomas Quarry sowie den undatierten Fossilien Eliye Springs (Kenia) und Broken Hill 2. Dies kontrastiert mit Bodo und Broken Hill 1 und weist damit auf eine taxonomische Divergenz im afrikanischen Mittelpleistozän.

In der Gesamtschau spricht einiges dafür, ein HANT-ähnliches Gesicht als primitiv für die Linie zum HS+HN anzusehen, und der HN hat sich dann von diesem Ausgangszustand abgeleitet. Dieses symplesiomorphe Gesicht des HANT fand sich dann auch zumindest teilweise bei chinesischen Homininen und vor ca. 500 TA innerhalb Afrikas in der Linie, die zum HS führt, während diese Morphologie in der Linie verloren ging, die sich zum HHEI/*H. rhodesiensis* und zum HN entwickelte. (*H. naledi* lässt sich mangels geeigneten Materials nicht einordnen, einmal davon abgesehen, dass er ein in der Breite flaches, aber insgesamt prognathes Gesicht aufwies).

Das Gesicht des HS unterscheidet sich von den Vorfahren durch:

- recht klein, nicht vorstehend
- Fossa canina unter der Orbita
- keine ausgeprägten supraorbitalen Strukturen
- kein alveolärer und mittelgesichtiger Prognathismus

Der Übergang von mittelpleistozänen Homininen zu modernen HS ging einher mit den o.g. Veränderungen und einer Grazilisierung des Gesichts.

Vergrößerte Mittelgesichter und starke Überaugenwülste werden in Verbindung gebracht mit einer Vergrößerung der Nasenhöhle sowie der Nebenhöhlen aufgrund energetischer/atmungstechnischer Erfordernisse, auch als Klima-Adaptation, aber auch bei der Jagd vor allem mit Nahwaffen, als Anpassung an Ernährung, paramastikatorische Aktivitäten oder die Zunahme der Körpergröße.

SMH-Menschen, HHEI und HN weisen große Nasenhöhlen und große Mittelgesichter auf, vielfach auch große Nasennebenhöhlen. Die größten Unterschiede zum HS finden sich dabei in der Nasenhöhle selbst. Die Verkleinerung des Mittelgesichts des HS könnte eine simple Folge sein, dass kein Selektionsdruck mehr für eine große Nasenhöhle bestand, z.B. durch kulturelle Anpassungen an Klima, Ernährung, Lebensstil. Die große Nasenhöhle scheint die wahre Ursache für das große, vorspringende Mittelgesicht der HN zu sein. Gendrift oder neutrale Prozesse könnten dann zu einer Abschwächung des Mittelgesichts geführt haben.

Alternativ könnte die Merkmalskombination aus großem Mittelgesicht, kinnlosem Unterkiefer und verstärkten Überaugenwülsten bei mittelpleistozänen Homininen auch eine Adaptation an Kau- oder paramastikatorische Aktivitäten darstellen.

Moderne Menschen weisen eine viel größere kraniale Variabilität auf als alle anderen Primatenarten, wobei das Gesicht einen erheblichen Beitrag zu dieser Variation liefert. So zeigt z.B. der HN eine viel geringere Variabilität als der HS (HN: große Nasenöffnung und große Nasenhöhle, vorstehendes Mittelgesicht, aufgeblähte Maxilla und Infraorbital-Region, doppelböiger, kontinuierlicher supraorbitaler Torus). Diese Merkmale werden manchmal in Verbindung mit extremer Kälte gebracht, es könnte sich aber auch um Merkmale handeln, die durch genetische Drift in kleinen, isolierten Populationen fixiert wurden, ohne spezifische umweltbedingte Selektionsprozesse voraussetzen zu müssen.

Generell gilt, dass das Aussehen des Gesichts stärker von klimatischen Faktoren abhängig ist als andere Teile des Craniums, vor allem in hohen geographischen Breiten. Die äußere Nasenform und die Nasenhöhle korrelieren mit Temperatur und Feuchtigkeit (in extremer Kälte muss im Naseninneren die Luft erwärmt und angefeuchtet werden). Das beeinflusst das Aussehen der Nasen und das Vorstehen der Nasenhöhle und äußeren Nase. Klimatische Faktoren dürften daher einen wichtigen Einfluss auf das Gesicht der mittelpleistozänen Menschen Eurasiens gehabt haben.

Die morphometrische Analyse (PCA) der Gesichtsdimensionen pleistozäner Fossilien und moderner Menschen (flaches, nach vorn gerichtetes Gesicht, abgewinkeltes Zygomaticum, grazile Überaugenwülste) ergab folgende Relationen:

- Moderne Menschen besetzen den mit Absrand größten Morphospace
- HN alle nahe beieinander (geringer Morphospace), aber deutlich getrennt vom modernen Menschen (keine Überschneidung, kein direktes Aneinandergrenzen)
- Der Abstand zwischen HN und vielen modernen Menschen ist dennoch viel geringer als der Abstand zwischen manchen modernen Menschen
- Bodo steht ganz am Rand des Morphospace der modernen Menschen, direkt an der Stelle, wo der Abstand zu den HN am kürzesten ist
- Petralona steht zwischen HN und Bodo, aber sehr nahe an HN
- Qafzeh 6 steht am Rand der modernen Menschen in der Nähe von Bodo
- Irhoud 1 steht ebenfalls am Rand des modernen Menschen, aber etwas weiter weg von den HN

- Qafzeh 9 steht etwas außerhalb der modernen Menschen, auch etwas weiter weg von HN
 - Broken Hill (299 +/- 25 TA) steht am Rand der HN, aber an der vom modernen Menschen abgewandten Seite
 - SMH-Menschen stehen nahe bei den HN (aber außerhalb) und sind vom modernen Menschen etwa ebenso weit entfernt wie die HN selbst
 - Arago 21 steht zwischen HN und Qafzeh 6 (außerhalb der HN und außerhalb der modernen Menschen)
 - Oberpaläolithische Eurasier umfassen nur einen kleinen Bereich des modernen Morphospace (ca. 10 – 15 %), der aber nicht randlich steht, sondern allumfassend vom modernen HSS umgrenzt wird (aber nur innerhalb der rechten Hälfte des HSS-Morphospace)
 - Iberomaurusier umfassen etwa 1/3 des modernen Morphospace und tangieren den Rand an der vom HN abgewandten Seite
 - Der Morphospace der HN ist viel kleiner als der Morphospace der oberpaläolithischen Europäer
- Im Grenzbereich der modernen Menschen, zu den mittelpleistozänen Menschen/HN hin stehen: Bodo, Qafzeh 9, Irhoud 1 (allesamt direkt an der Grenze des Morphospace der modernen Menschen)
- Ganz knapp außerhalb HN: Petralona, Broken Hill 1
 - Zwischen HN und modernen Menschen: SMH (seitlich der HN, aber nicht näher zu HS); Arago

Die Veränderungen des Gesichts seit dem M-Pleistozän werden neben Erfordernissen aus Klima und Atmung auch mit erhöhter sozialer Toleranz und reduzierter Testosteron-Aktivität in Verbindung gebracht. Das moderne Gesicht ist daher stärker skulpturiert und remodelliert und hat eine komplexere Topographie als bei allen anderen Homininen-Arten. Das topographische Relief ist daher umfassender als bei den aufgeblähten Mittelgesichtern der mittelpleistozänen Menschen wie z. B. Bodo, Arago 21, Petralona, Broken Hill, deren Gesichtsskelett eher auf eine steife Gesichtsmaske deutet als auf ein ausdrucksreiches menschliches Gesicht. Das moderne Gesicht evolvierte wohl, um mehr Möglichkeiten für nonverbale Kommunikation zu bieten. Dazu passt, dass die Mittelgesichtsreduktion mit reduzierten Überaugenwülsten einherging, die mit Dominanz und Aggression in Verbindung gebracht werden. Außerdem führte die Reduktion der Überaugenwülste und das Zurückziehen des Mittelgesichts unter den Stirnknochen dazu, dass das Ausmaß der sichtbaren Bewegungen der Augenbrauen erhöht wurde. Diese veränderte und verstärkte Beweglichkeit der Augenbrauen ermöglichte ein weites Spektrum subtilerer sozialer Signale und erleichterte soziale Kommunikation. Die Rolle des Gesichts im Rahmen der sozialen Signalgebung könnte einen wichtigen Beitrag für die spätere Evolution gehabt haben (wie auch schon in der Frühphase).

Die ersten Veränderungen zwischen Australopithecinen und frühen Menschen dürften nicht nur umweltbedingt gewesen sein, sondern auch in einem sozialen Kontext stehen; einige sexuell dimorphe Strukturen (Eckzähne, Überaugenwülste) verkleinerten sich. In jüngeren Menschen verringerte sich die Projektion des Mittelgesichts dann weiter, während die Hirngröße moderat aber kumulativ zunahm. Im M-Pleistozän evolvierte das Gesicht schneller als andere Komponenten des Craniums (z.B. hatte HANT ein modernes Mittelgesicht, während andere Komponenten des Craniums primitiv blieben); Analoges findet sich in Asien (z.B. Nanjing). Diese neuen Gesichter evolvierten weiter sowohl unter den Herausforderungen der Umwelt, wurden aber zunehmend beeinflusst von kulturellen und sozialen Faktoren. So wurde das Gesicht

schließlich grazil und erlaubte mehr Gesichtsausdrucksformen und erleichterte die non-verbale Kommunikation.

(LACRUZ SR et al., Nat Ecol. Evol. 2019).

Vergleiche der Methylierungsmuster von heutigen und fossilen modernen Menschen (HS), HN, HD und Schimpansen zeigten, dass sich starke Veränderungen der Methylierungsmuster auf der Linie zum modernen Menschen vor allem in Genen zeigten, die für die Anatomie des Gesichts, des Vokaltrakts (Kehlkopf, Stimmbänder) und des Gaumens verantwortlich sind; diese Veränderungen der Methylierungsmuster (im Sinne einer Hypermethylierung) müssen sich nach der Abzweigung von der Linie zu (HN + HD) entwickelt haben (besonders betroffen: Gene SOX9, ACAN, COL2A1, NFIX und XYLT1).

Zwar unterscheiden sich archaische Menschen und anatomisch moderne Menschen in ca. 30000 beim modernen Menschen fixierten SNPs, aber nur weniger als 100 fixierte Veränderungen betreffen die Aminosäuresequenz kodierender Gene. Viele der 30000 übrigen SNPs dürften funktionell neutral sein, andere jedoch die Genfunktion in regulatorischen Regionen wie Promotern und Enhancern betreffen und damit auch phänotypische Auswirkungen haben.

Der Studie lagen skelettale Methylierungsmuster von 69 Individuen zugrunde, neben sechs Schimpansen sowie heutigen Menschen auch vom Altai-HD, Altai-HN, Vindija-HN (52 TA), Ust-Ishim (45 TA), Loschbour (8 TA, Luxemburg), Stuttgart (7 TA), La Brana 1 (Spanien, 8 TA) und West-Anatolien (8,5 TA).

Insgesamt wurden 2825 unterschiedlich methylierte Regionen (DMRs) identifiziert. 873 erfolgten auf der Linie zum HS (nach Abzweig der Linie zu HD+HN), 939 erfolgten zwischen der Abzweigung des HS und der Diversifizierung in HD+HN, d.h. in der Stammlinie zu HD+HN, 443 weitere erfolgten spezifisch in der Linie zum HD und 570 in der Linie zum HN nach der Dichotomie von HN und HD.

Die 873 HS-spezifischen DMRs befanden sich mit 58mal höherer Wahrscheinlichkeit in der unmittelbaren Nähe von HS-spezifischen Sequenzänderungen, als es nach Zufall zu erwarten wäre, d.h. einige Methylierungsänderungen dürften im Zusammenhang stehen mit cis-regulatorischen Sequenzvarianten, die in der Linie zum HS entstanden.

Da manche abweichend methylierten Regionen (DMRs) dem gleichen Gen zuzuordnen sind, ließen sich 588 abweichend methylierte Gene (DMGs) beim HS (fossil und modern) identifizieren. Beim HS abgeleitete DMGs zeigten bevorzugt Assoziationen zum Skelettsystem (wie enchondrale Knochenbildung, Trabekelbildung, Entwicklung des Gaumens), daneben aber auch Assoziationen mit Muskel-, Herzkreislauf- und Nervensystem.

Zur funktionellen Zuordnung zu konkreten Organen nutzte man das Programm Gene ORGANizer, das Zusammenhänge zwischen einzelnen Genen und ihren phänotypischen Auswirkungen auf konkrete Organe beschreibt, basierend auf den organbezogenen Auswirkungen monogen bedingter Krankheiten. Die 588 Gene mit beim HS abgeleiteten Methylierungsstatus (DMGs) betrafen überproportional 11 Organe, davon 8 Skelett-Bezüge, die sich wiederum drei Regionen zuordnen lassen: Gesicht, Kehlkopf/Sprechapparat und Becken. Der am meisten überproportional ausgeprägte Organbezug der DMGs fand sich für den Kehlkopf, speziell Stimmbänder und Larynx, gefolgt von Gesichtsstrukturen (einschl. Zähne, Stirn, Kiefer) und Beckenknochen (Pelvis). Dazu passt, dass man für das Gesicht und das Becken die ausgeprägtesten morphologischen Abweichungen zwischen HS und HN annimmt.

Detailliertere Analysen zeigten, dass im Bereich des Larynx vor allem der supralaryngeale Sprechapparat (d.h. Rachen-, Mund- und Nasenhöhle) von den Methylierungsänderungen betroffen ist, d.h. die Orte, wo die Laute zu speziellen Frequenzen gefiltert werden. An zweiter Stelle stehen Gene für die kraniofaciale Entwicklung, an dritter Stelle für die Entwicklung des Gaumens.

Da man Skelett-Methylome untersucht hatte, war eine Verzerrung zu skelettbezogenen Organen zu unterstellen, und deshalb beschränkte man sich in einer weiteren Analyse auf DMGs mit funktionellen Auswirkungen auf das Skelett. Die Anreicherungen von DMGs für Vokalapparat und Gesicht blieben hoch signifikant bestehen, diejenigen für das Becken (Pelvis) verloren Signifikanz.

Keine der anderen Linien (Stammlinie zu HN+HD, HN, HD, Schimpanse) zeigten Anreicherungen von DMGs im Zusammenhang mit Larynx und Stimmbändern. HN- und HD-spezifische DMGs zeigten keinerlei Präferenz für irgendein Organ, DMGs aus der Stammlinie zu (HN+HD) zeigten überproportionale Assoziationen mit Kiefer, Lippen, Beinen, Schulterblättern und Wirbelsäule, aber nicht mit Kehlkopf und Stimmbändern. Bei Schimpansen fanden sich keine Anreicherungen im Zusammenhang mit Gesicht und Larynx.

Insgesamt fanden sich 56 DMRs in Genen mit Auswirkungen auf das Gesichtsskelett und 32 mit Auswirkungen auf das Kehlkopfskelett. Erstere stehen im Zusammenhang mit der Protrusion des Unter- und Mittelgesichts, der Größe der Nase und der Neigung der Stirn – also Merkmale, in denen sich HS und HN besonders stark unterscheiden. Die larynx-assoziierten Gene haben Einfluss auf krankhafte Phänotypen der Tonhöhe, Heiserkeit, bis hin zum kompletten Stimmverlust, wobei diese Gene weitgehend das Skelett des Vokaltrakts und Kehlkopfbereichs betreffen.

Die 5 oben genannten Gene SOX9, ACAN, COL2A1, NFIX und XYLT1 erwiesen sich als die Hotspots der Methylierungsabweichungen, und alle diese Gene betreffen entweder die Unter- und Mittelgesichts-Protrusion oder den Stimmapparat oder beides. Diese Gene sind aktiv in frühen Stadien der Osteochondrogenese (genomweit betrachtet betreffen nur 2 % aller Gene, d.h. 345, die Stimme, 726, d.h. ca. 3 %, die Unter- und Mittelgesichts-Protrusion, und weniger als 1 %, d.h. 182, beide Regionen).

Diese fünf Gene stellen die fünf am meisten abgeleiteten skelettalen Gene der HS-Linie dar, und ihre Herunterregulierung führte zu einem retrahierten Gesicht sowie einer veränderten Struktur des Larynx. Der Prozess des Abstiegs des Larynx in Evolution und Ontogenie ist gekoppelt an die Retraktion des Gesichts, wozu passt, dass die fünf Gene, die am meisten von DMRs betroffen sind, sowohl Einfluss auf die Protrusion des Gesichts wie die Anatomie des Larynx haben: beide Prozesse sind genetisch miteinander gekoppelt.

Strittig war bisher, ob HS und HN über eine ähnliche Anatomie des Vokaltraktes verfügten; da der Larynx weitgehend aus Weichgewebe und Knorpel besteht, ist fossil davon nichts überliefert außer einem abgelösten Zungenbein. Aus diesem lässt sich aber die gesamte Anatomie des neandertaliden Vokaltrakts nicht sicher rekonstruieren.

Abweichungen im Wachstumsmuster des Gesichts mit Auswirkungen auf das Ausmaß der Gesichtspronathie unterschieden sich bei archaischen vs. modernen Menschen nicht nur in der frühen Entwicklung, sondern auch noch in der Adoleszenz. Besondere Bedeutung kommt dem Gen NFIX1 zu: bei HN war es besonders stark aktiv, bei gesunden HS ist es weniger aktiv, und

beim Malan- sowie Marshall-Smith-Syndrom ist (heterozygot) eines der beiden Allele defekt; schon der heterozygote Zustand reicht für die damit verbundenen schweren Missbildungen aus. Der gesunde HS steht also in Genexpression von NFIX1 und Anatomie zwischen Patienten mit Malan- oder Marshall-Smith-Syndrom auf der einen Seite und dem HN auf der anderen Seite.

Starke Expression von NFIX1 (HN): niedrige Schädelkapsel; schräge, zurückgezogene Stirn; tiefe Orbita, prominenter Überaugenwulst/Nasenbrücke; lange Nase, hyperplastisches Mittelgesicht, hyperplastisches Os zygomaticum, spät schließende Suturen, niedriger Gaumen, großer Mund, große Zähne, vorstehendes Untergesicht, Mandibula makrognathisch, Kinn breit und fliehend (Nat. Comm. 11: 1189).

Malan-Syndrom: Großwuchs; Makrozephalie; Gesichtsdysmorphie mit hoher Stirn, hohem Haaransatz, schrägen Lidspalten, prominentem Kinn; Entwicklungsverzögerung, geistige Behinderung: Strabismus, Nystagmus, Skoliose, Trichterbrust; Häufigkeit 1 : 1000.000

Getreide: s. Landwirtschaft

Hautfarbe: Die Hautfärbung wird entscheidend vom Melanocortin-1-Rezeptor (MC1R) kontrolliert. Er veranlasst Pigmentzellen, Eumelanin zu bilden. Wenn dieser Rezeptor nicht richtig funktioniert, wird nur Phäomelanin gebildet (hellhäutig, rote Haare).

Die **Hellhäutigkeit der Kaukasier** ist die Folge der Ernährung, da nach Verbreitung des Ackerbaus vor 10000 J. die (damals noch dunkelhäutigen) Vorfahren die Ernährung stark auf Getreide umstellten, das kein Vitamin D enthält, aber ein Provitamin, das sich unter UV-Bestrahlung in Vitamin D umwandelt. In südlichen Breiten mit starker Sonneneinstrahlung ist das auch bei dunkelhäutigen Menschen möglich, im Norden überlebten nur die hellen Mutanten (CAVALLI-SFORZA). Das Risiko von Hautkrebs kann dagegen keinen Selektionsfaktor dargestellt haben, da dies erst im höheren Alter eine Rolle spielt und daher nicht evolutionswirksam ist.

Neuere Erkenntnisse (JABLONSKI et al., Spektr. der Wiss. 6/2003 S. 38 ff) ergaben, dass sich die Hautfarbe relativ rasch ändern und anpassen kann; sie wird heute nicht mehr als Rassenmerkmal betrachtet. Sie ist abhängig von der Lichteinstrahlung (Breitengrad), wobei zwei konkurrierende Einflüsse eine Rolle spielen: zur Vitamin-D-Synthese (wichtig für Ca-Aufnahme aus dem Darm, viele Funktionen im Knochenstoffwechsel) muss die Haut lichtdurchlässig und melaninarm sein; andererseits zerstört Sonnenlicht die Folsäure (nach starker Sonnenlichtexposition lässt sich ein reduzierter Folsäurespiegel im Blut hellhäutiger Personen messen; die Zerstörung erfolgt im Kapillarsystem der Haut), was mit verminderter Fruchtbarkeit (Fehlbildungen bei Embryonen einerseits; verminderte Spermienbildung andererseits) einhergeht (Folsäure wird bei der Zellteilung, besonders bei sich rasch teilenden Zellen, zur DNS-Synthese benötigt; daher wird bei Folsäuremangel die Spermiogenese beeinträchtigt, zumindest im Tierversuch). Somit bietet dunkle, melaninreiche, die Folsäure schützende Haut einen erheblichen Selektionsvorteil; in den Tropen reicht trotzdem die Sonneneinstrahlung für eine ausreichende Vit-D-Bildung, nicht dagegen außerhalb der Tropen; schon ab dem 30. Grad Breitengrad Nord und Süd ist für mindestens 1 Monat im Winter keine ausreichende Vit-D-Synthese mehr möglich, ab dem 50. Breitengrad für mehr als ein halbes Jahr --- und das selbst bei Hellhäutigen. In den Tropen ist daher die Dunkelhäutigkeit vorteilhaft (Schutz für Folsäure; Vitamin-D-Bildung reicht

hier wegen der starken Sonneneinstrahlung aus), in den polnäheren Gebieten erfordert die Vit-D-Synthese die Hellhäutigkeit, während hier das Folsäureproblem von geringerer Relevanz ist. Aus diesem Grund passt sich evolutiv die Hautfarbe relativ schnell an die lokalen Bedingungen an und eignet sich nicht als Rassenmerkmal. Eskimos sind relativ dunkelhäutig und passen so auf den ersten Blick nicht in das Konzept; aber sie sind erst vor ca. 5000 J in ihre jetzige Region eingewandert und nehmen genug Vit.D mit ihrer Fischnahrung auf, so dass für sie kein Vit.D-Problem besteht. Hottentotten und Buschleute, die immer schon im südlichen Afrika lebten, sind hellhäutiger als die aus dem zentralen Afrika stammenden Bantus, die vor höchstens 1000 J nach Südafrika kamen. Die Pigmentierung resultiert somit aus der Balance zwischen den beiden Vitaminen D und Folsäure; Folsäure wird durch UV zerstört, Vit. D aufgebaut. Dunkel pigmentierte Menschen aus Südasien oder Afrika leiden im Norden häufig an Rachitis und anderen Vit.-D-Mangelscheinungen.

Da die Haut der Schimpansen unter den Haaren hell ist (sie wird im Alter an den unbehaarten Stellen durch Melaninbildung dunkler), geht man davon aus, dass der gemeinsame Vorfahr von Affen und Mensch auch hellhäutig war. Erst mit Verlust des Fells bestand die Notwendigkeit der Dunkelhäutigkeit (zum Folsäureschutz). Wann das Fell verloren ging, ist unbekannt; da aber z.B. *H. ergaster* schon in moderner Weise aufrecht gehend große Strecken durch lichtdurchflutete Steppen zurücklegte und kein Waldbewohner mehr war, müsste er das Fell schon verloren haben, damit er ausreichend schwitzen konnte. Für ihn ist daher bereits Dunkelhäutigkeit zu unterstellen. Bei so viel körperlicher Anstrengung in der offenen Savanne wuchs die Gefahr des Hitzschlags, das Gehirn durfte nicht überhitzen; es war daher erforderlich, den Körper und das zirkulierende Blut durch kräftiges Schwitzen abzukühlen; die Zahl der Schweißdrüsen stieg an, und damit der Schweiß schnell verdunstete und Kühlung brachte, musste die Behaarung zurückgehen. Andererseits konnte die Sonne auf der nackten Haut aber ungeschützte Hautpartien verbrennen und die Schweißdrüsen zerstören. Die Melanine neutralisieren die giftigen freien Radikale, die durch UV-Strahlung entstehen, und fangen im übrigen auch die UV-Strahlung selbst ab; schon Schimpansen bilden im Laufe der Zeit an den sonnenexponierten Stellen braune Flecken, und beim Menschen gewannen diese Mechanismen wesentlich an Bedeutung. Die gelb- oder rotbraunen bis schwarzen Melanine sind ein natürliches Sonnenschutzmittel.

In der Konsequenz muss auch der frühe HSS in Afrika dunkelhäutig gewesen sein. Erst mit der Einwanderung in nördlichere Gebiete wurden die Menschen dann wegen des Vit.-D-Bedarfs wieder heller. Das erklärt auch, warum viele Menschen des hohen Nordens und nördl. Mitteleuropas gar nicht braun werden: ihre Haut sollte stets so viel Sonne wie möglich einfangen können. Bevölkerungen mittlerer Breiten sind im Winter regelmäßig heller als im Sommer, ihre Haut passt sich den Jahreszeiten an: im Winter nutzt sie das wenige Sonnenlicht, im Sommer schützt sie vor zuviel UV. In Äquatornähe ist die Strahlung so stark, dass ein kontinuierlicher Pigmentschutz dennoch eine ausreichende Vit.-D-Synthese ermöglicht. Frauen sind in allen Populationen blasser als Männer, wohl als Folge einer natürlichen Selektion aufgrund des höheren Bedarfs von Calcium und Vitamin D in Schwangerschaft und Stillzeit; sexuelle Auslese könnte dann diesen Effekt noch verstärkt haben.

Das Ausmaß der regionalen UV-Einstrahlung bestimmt 77 % der Variation der Hautreflektion (dunkle Haut reflektiert Sonneneinstrahlung besser als heller) in der Nordhemisphäre und 70 % auf der Südhemisphäre. Dabei hängt das Ausmaß der UV-Einstrahlung nicht nur von der geographischen Breite ab (in hohen Breiten geringer), sondern auch von der Höhe über dem Meeressniveau und der Luftfeuchtigkeit (atmosphärischer Wasserdampf in Form von Regen, Wolken oder Feuchtigkeit reduziert die UV-Einstrahlung; in trockenen Wüsten daher stärkere Einstrahlung als in feuchten Gebieten gleicher Höhe und Breite).

Offen bleibt, ob der Schutz vor Hautkrebs ebenfalls einen Selektionsfaktor darstellt; einerseits tritt dieser meist erst in höherem Alter auf (was gegen einen Selektionseffekt spricht), andererseits könnte die lange Abhängigkeit der Kinder von den Eltern nach der Geburt, die große Bedeutung von Großmüttern in Jäger-Sammler-Gesellschaften für die Versorgung der Enkelkinder, sowie das Wissen der Ältesten in Dorfgemeinschaften (vor Aufkommen der schriftlichen Überlieferung) durchaus hier von Relevanz sein, dass auch die Vermeidung von Hautkrebs *nach* der fruchtbaren Phase noch einen positiven Selektionseffekt darstellt.

Ausnahmen von der strengen Abhängigkeit der Hautfarbe von der UV-Einstrahlung sind erklärbar: grönländische Eskimos sind dunkler, als es nach der UV-Einstrahlung zu erwarten wäre; sie können sich das leisten, weil die hohe Vitamin-D-Aufnahme durch die fischreiche Nahrung dies kompensiert. Bei der heutigen Supermarkternährung leiden die Eskimos dagegen schwer an Vitamin-D-Mangel. In Relation zur UV-Einstrahlung unerwartet blasse Populationen leben im Inneren Asiens, fern von jeglicher Ernährung aus Seen oder Meeren.

Relativ zur UV-Einstrahlung zu dunkel sind Bantu-sprechende südamerikanische Völker; sie kamen vor 2000 J aus äquatornäheren Gebieten und hatten noch nicht genug Zeit, um die Haut aufzuhellen. Relativ zu hellhäutig sind Populationen auf den Philippinen, in Vietnam und Kambodscha, die erst im Laufe der letzten 1000 Jahre aus höheren Breiten nach Süden gewandert waren (Nat. 435, 283).

Im Jahr 2007 wurde schließlich ein Gen (SLC24A5) entdeckt, das mit der Hellhäutigkeit der Europäer (aber nicht bei Asiaten) verbunden ist. Es gibt zwei Allele dieses Gens, die sich nur in einer Aminosäure unterscheiden. Fast alle Afrikaner und Ostasiaten haben das eine Allel, 98 % von 120 untersuchten Europäern das andere Allel. Nach molekularkladistischen Daten (an flankierenden DNS-Abschnitten gewonnen) **breitete sich das „hellhäutige“ Allel wahrscheinlich erst vor 6000 bis 5300 Jahren aus** (aufgrund von Unsicherheiten der Methodik aber maximal 12000 J BP). Die Europäer waren also über Jahrzehntausende braunhäutig; als Jäger und Sammler, Viehzüchter oder Fischer reichte ihnen der Vitamin-D-Gehalt ihrer Nahrung. Erst als sich die Landwirtschaft ausbreitete, reichte die Vitamin-D-Aufnahme durch die Nahrung nicht mehr aus; die Menschen brauchten jetzt mehr Sonnenlicht, um Vitamin D in der Haut zu produzieren. Da aufgrund der Kleidung nur wenig Hautfläche (besonders im Winter) sonnenexponiert wurde, musste die Aufhellung der Haut überproportional erfolgen, um die Reduktion der exponierten Hautfläche durch Kleidung auszugleichen. Die erst vor kurzer Zeit etablierte Hellhäutigkeit der Europäer ist ein Beispiel dafür, dass der HSS auch in jüngster Zeit noch weiter evolvierte (Sci. 316, 364). Genetische Untersuchungen an zwei HN (Monti Lessini, Italien, 50000 J; El Sidron, Spanien, 43000 J) ergaben aber, dass diese ebenfalls blasse Haut (und rötliches Haar) hatten; nach statistischen Berechnungen muss mindestens 1 % der HN-Population diesen Phänotyp aufgewiesen haben (s.o. unter Neandertaler).

Die Hellhäutigkeit der HN – zumindest einiger Individuen – muss dabei aber auf einer konvergenten Entwicklung beruhen, d.h. der letzte gemeinsame Vorfahr von HN und HSS war noch dunkelhäutig, und die helle Haut des HSS ist infolge einer neuen Mutation des MC1R-Gens entstanden, die noch nicht lange zurückliegt (s.o., ca. 10000 bis 6000 Jahre).

Die Aurignacien-Menschen, die in Europa einwanderten, waren mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit dunkelhäutig. Die Selektion der Gene in Richtung auf Hellhäutigkeit erfolgte erst viel später, und drei Gene, die bei Menschen mit heller Haut gehäuft vertreten sind, haben sich frühestens (!) zwischen 19000 und 11000 Jahren unter den Europäern ausgebreitet (BdW 11/2013, S. 40).

Zur Entstehung der verschiedenen **Haar- und Augenfarben** gibt es dagegen bisher keine überzeugende Erklärung; da Gene der Hautpigmentierung auch Haar- und Augenfarbe beeinflussen, könnten die verschiedenen Haut- und Augenfarben nur als Nebeneffekt entstanden sein. Insgesamt gibt es 60 Genomabschnitte, die die Pigmentierung der Haut (und damit auch von Haaren und Augen) beeinflussen, indem sie vor allem auf die Melaninproduktion und –speicherung wirken, wobei aber jede der einzelnen genetischen Varianten nur einen relativ geringen Einfluss auf die Pigmentierung nimmt, wodurch offenbar die zahlreichen Varianten und Kombinationen in diesem Merkmal möglich wurden (Natw. Ru. 3/08, 138).

Kenntnisstand 2009 (BdW 6/09, 81): Die Augenfarbe Blau entstand aufgrund einer Mutation, die die Aktivität eines Gens bremst, das an der Entstehung des Eumelanins beteiligt ist. Es handelt sich um eine sog. Gründermutation, die zwischen 10000 und 6000 J auftrat: alle blauäugigen Menschen (10 % der Weltbevölkerung) stammen von dem einen Menschen ab, der diese Mutation trug; er lebte im Nahen Osten oder NW des Schwarzen Meeres. Die Augenfarbe lässt sich also an einer einzigen Mutation festmachen; anders die Haarfarbe. Das MC1R-Gen, das für die Haarfarbe Rot oder Rotblond zuständig ist, ist öfters mutiert (70 Allele); die Mutationen haben schon vor 40000 bis 20000 J stattgefunden.

Die Haarfarbe wird durch die relativen Mengenanteile von Eumelanin (dunkelbraun/schwarz) und Phaeomelanin (orange bis rot) bestimmt:

- dunkle Haare: viel Eumelanin, wenig Phaeomelanin
- blonde Haare: wenig Eumelanin, wenig Phaeomelanin
- rote Haare: wenig Eumelanin, viel Phaeomelanin

Da nicht genügend Rezeptormoleküle hergestellt werden können (Melanocortin-1-Rezeptoren), produzieren die Haarfollikelzellen bei Blonden und Rothaarigen kaum noch Eumelanin.

Die Ausgangspopulation des HSS, die Afrika verließ, war mit Sicherheit dunkelhäutig, dunkelhaarig und dunkeläugig. Auch in ihr dürften zwar Mutationen im MC1R-Gen erfolgt sein, die aber die Lebensfähigkeit stark beeinträchtigten. Die 5 (von 7) MC1R-Allele, die man in Afrika findet, führen zu genügend Rezeptoren und dunkler Pigmentierung, wirken sich also phänotypisch nicht aus. Die MC1R-Allele, die zu funktionell defekten Rezeptoren führen, sind am häufigsten in West- und Nordeuropa. In Afrika herrschte stets ein massiver Selektionsdruck auf intakte MC1R-Rezeptoren; in gemäßigten Breiten entfiel der Selektionsdruck der starken UV-Strahlung; mutierte MC1R-Allele konnten sich „ungestraft“ ausbreiten, boten sogar im Winter Vorteile (Vitamin-D-Synthese). Heute haben 2 % der Weltbevölkerung eine Haarfarbe zwischen Rot und Dunkelblond mit Zentrum in Mittelschweden, Finnland und Polen. Rothaarige gibt es am meisten in Schottland (13 %) und Irland (10 %). Anlagen für Rot und Blond sind rezessiv. Der Anteil der Blondinen wird im Laufe der Zeit abnehmen, aber nicht völlig verschwinden.

Daneben gibt es Hinweise, dass der MC1-Rezeptor an der Schmerzweiterleitung beteiligt ist und MC1R-Mutanten ein geringeres bzw. vermindertes Schmerzempfinden haben. Dies könnte Hellhäutigen in der Steinzeit einen Selektionsvorteil z.B. bei der Jagd und damit auch einen Vorteil bei der Partnerwahl geboten haben (BdW 6/09, 81).

Starke Pigmentierung schützt vor Folat-Photolyse, UV-Schäden der Haut und möglicherweise auch einer Schädigung von Immunglobulinen. Die Hautfarbe stellt eine ökologische Adaptation an die UV-Belastung dar, die allerdings überlagert wird durch sexuelle Selektion in Bezug auf Augen- und Haarfarbe. Polymorphismen von Genen der Melaninsynthese und –verteilung

(jeweils mehrere Gene sind daran beteiligt) erklären einen großen Teil der Variation der Hautfarbe beim Menschen.

Die Selektion bestimmter Allele, die mit Depigmentation einhergehen, begann nach molekularen Uhren irgendwann zwischen 19000 und 11000 Jahren BP (Anteil dieser Allele in Europa heute: 71 und 97 %), eines dritten Allels vor 6100 oder 15600 Jahren (je nach Methode; Anteil in Europa heute: 37 %; in Afrika: alle drei Allele 0 %, in Asien < 1 %).

aDNA von 63 Fundstellen aus der pontisch-kaspischen Steppe (überwiegend Ukraine) zwischen 6500 und 4000 BP ergab Anteile für diese depigmentierenden Allele von 16 % (statt 71 % bei modernen Europäern), 43 % (statt 97 %) und 4,3 % (statt 37 %) (bzw. statt 65 %, 93 % und 37 % bei modernen Ukrainern). Dies bedeutet, dass die Hautfarbe der meisten Menschen dieser Region vor 4000 bis 6500 Jahren noch deutlich von der modernen Hautfarbe zum Dunklen hin abwich. Genetische Untersuchungen sprechen dabei für eine weitgehende Kontinuität der Bevölkerung in der Untersuchungsregion – anders als bei den ersten neolithischen Bauern in Europa in Relation zu den modernen Europäern, zwischen denen eine erhebliche genetische Verwerfung liegt; allerdings waren die ersten neolithischen Bauern auch 500 bis 2000 Jahre älter als die in dieser Studie untersuchten Bewohner der pontisch-kaspischen Steppe.

Offen ist, ob die zwischen 6000 BP und rezent erfolgte weitere Depigmentation nur die Fortsetzung eines Selektionsprozesses darstellt, der seit dem Pleistozän läuft, oder um eine erst später einsetzende Selektion zugunsten von Depigmentation z.B. im Zusammenhang mit der Änderung der Ernährungsgewohnheiten mit Einführung der Landwirtschaft. So begann beispielsweise die Selektion für Laktasepersistenz in Europa (zwischen Balkan und Mitteleuropa) erst vor 7500 Jahren. Im Norden der pontischen Steppe dürfte auch der Vitamin-D-Mangel ein starker Treiber für die Depigmentation gewesen sein. Die untersuchten Menschen lebten 500 bis 2000 Jahre nach Ankunft des Ackerbaus nördlich des Schwarzen Meeres, und der Übergang zum Ackerbau ging einher mit einer Vitamin-D-armen Ernährung (statt z.B. öliger Fisch, Leber von Tieren). Die Nutzung von Fisch war in der Studienregion sehr unterschiedlich, und jedwede Reduktion im Anteil der Fischnahrung könnte einen Selektionsdruck für hellere Haut über Vitamin-D-Mangel ausgelöst haben.

Die Unterschiede in der Iris- und Haarfarbe lassen sich dagegen nicht mit dem Breitengrad erklären (blaue Iris findet sich fast ausschließlich in West-Eurasien). Hierfür wird sexuelle Selektion angenommen, zumal sich sogar bei Tieren beobachten ließ, dass seltene Varianten bei der Partnerwahl bevorzugt werden. Diese Präferenzen für seltene Varianten könnten beibehalten (tradiert) worden sein, nachdem blaue Iris (rezessiv), helle Haare oder helle Haut häufiger geworden waren. Der Selektionskoeffizient (pro Generation) für die drei im Kontext der Hautpigmentierung relevanten und untersuchten Allele der aDNA-Studie lag zwischen 2 und 10 % pro Generation – das sind mit die stärksten Selektionskoeffizienten, die man bei Menschen kennt (PNAS 111: 4832 – 4837).

Hautfarbe der Afrikaner, Entstehung von Genvarianten für helle und sehr dunkle Hautfarbe in Afrika:

Heutzutage besteht in Afrika ein breites Spektrum von tiefem Schwarz bei den Dinka im Südsudan bis zum Beige der San Südafrikas. Die dunkle Haut einiger Bewohner der Pazifischen Inseln geht auf Afrikaner zurück, während einige eurasiatische Genvarianten zurück nach Afrika migrierten. Einige Mutationen, die für die helle Haut der Europäer verantwortlich sind, entstanden einst in Afrika.

Man geht heute davon aus, dass Australopithecinen ebenso wie Schimpansen eine helle Haut unter ihrem haarigen Fell trugen, da sie dank ihres Fells keine dunkle Haut als UV-Schutz benötigten. Erst mit dem Verlust des Fells – vor vielleicht 2 MA – wurde dunklere Haut erforderlich. Die Hautpigmentierung der frühen Menschen dürfte intermediär zwischen der hellen Haut der Europäer und den dunklen Haut mancher heutiger Afrikaner gelegen haben.

Ein wichtiges Gen für blasse Haut, SLC24A5 (genauer gesagt: eine Genvariante dieses Gens), breitete sich dann in europäischen Populationen vor 6000 Jahren aus. Es findet sich aber auch in Ostafrika; in manchen äthiopischen Gruppen mit einer Häufigkeit von 50 %. Die „helle“ Genvariante von SLC24A5 entstand vor ca. 30000 Jahren und gelangte später nach Ostafrika über Menschen, die aus dem Mittleren Osten kommend in Ostafrika einwanderten. Dennoch haben die Ostafrikaner mit dieser Genvariante keine helle Haut, denn es handelt sich nur um eines von mehreren Genen, die für die Hautfarbe verantwortlich sind. In Ostafrika wurde die helle Variante von SLC24A5 erst vor ca. 5000 Jahren eingeführt.

Zwei benachbarte Gene, HERC2 und OCA2, sind ebenfalls für helle Haut, helle Augen und Haare bei Europäern mit verantwortlich, entstanden aber in Afrika. Sie finden sich vor allem bei den vergleichsweise hellhäutigen San. Man nimmt an, dass diese Genvarianten schon vor 1 MA in Afrika auftraten und sich dann später nach Europa und Asien ausbreiteten. Der komplette Verlust von OCA2 führt zu schwerem Albinismus, ein partieller Verlust der Funktion dieses Gens infolge verminderter Genexpression ermöglicht dagegen blaue (statt braune) Augen.

Das Gen DDB1 spielt eine wichtige Rolle bei der DNS-Reparatur nach UV-Einwirkung; ein SNP in unmittelbarer Nähe dieses Gens führt zu dunklerer Haut. Die Allele, die mit einer helleren Haut einhergehen, setzten sich dagegen außerhalb Afrika durch positive Selektion fast komplett durch (fast fixiert), wobei diese Allele vor etwa 60000 Jahren entstanden – also etwa zum Zeitpunkt der Auswanderung aus Afrika.

Bei Menschen mit sehr dunkler Haut findet man die höchste Häufigkeit von zwei Genvarianten des Gens MFSD12 mit zwei Mutationen; diese reduzieren die Expression dieses Gens. Dadurch produzieren die Melanozyten mehr Eumelanin. Diese sehr dunkle Genvariante entstand vor etwa 0,5 MA in Afrika. Daraus folgert man, dass die menschlichen Vorfahren bis dahin nur über eine moderat dunkle Haut verfügten und noch nicht so schwarz waren, wie es heute die Menschengruppen mit diesen Mutationen sind. Dieselben zwei mutierten Varianten finden sich auch in Melanesiern und Aborigines sowie einigen Indern. Offenbar ererbten diese Völker diese Varianten von Migrantinnen aus Afrika, die die südliche Route (Südküste Indiens, Melanesien, Australien) nahmen. Dies steht allerdings im Widerspruch zu Daten, wonach alle Australier, Melanesier und Eurasiaten auf eine einzige Migrationswelle aus Afrika zurückgehen. Daher könnte es auch sein, dass die Mitglieder dieser *einen* Migrationswelle unterschiedliche Varianten für helle und dunkle Haut mit sich trugen, und die dunkleren Varianten dann später in Euasiaten verloren gingen.

Allerdings erklären die vier Genpolymorphismen (MFSD12, OCA2, DDB1, SLC24A5) nur ein Drittel der Variation der Hautfarbe. Viele andere Gene scheinen auch noch eine Rolle zu spielen, wenn auch für sich allein genommen eine geringere. Ausgehend vom Ausgangszustand der frühen Menschen, sind SNPs in MFSD12, DDB1 und OCA2 mit einer dunkleren Haut, SLC24A5/SLC45A2 und TYRP1 mit einer helleren Haut verbunden.

Insgesamt gesehen haben die Gene, die mit der Hautfarbe in Verbindung stehen, verschiedene Grundfunktionen (wie UV-Reparatur oder Melanozyten-Physiologie), und sowohl Allele für helle wie dunkle Hautfarbe entstanden schon vor dem Auftreten des modernen Menschen. Die

Genvarianten, die mit dunkler Hautfarbe in Afrika verbunden sind, erklären auch die dunkle Hautfarbe mancher Südasiaten sowie der Australo-Melanesier (Sci. 358: 157; Sci. 358: 867).

Der Cheddar Man aus England (ca. 10000 J) hatte nach genetischen Untersuchungen eine dunkle Hautfarbe (etwa auf dem Niveau in Subsahara-Afrika), aber höchstwahrscheinlich blaue Augen. Hellhäutigkeit breitete sich nach dieser Studie erst vor ca. 4800 Jahren in Europa aus (Pressebericht). Cheddar Man ist wohl ein Nachfahre von Einwanderern aus dem Mittleren Osten, die vor 12000 Jahren nach der Eiszeit wieder in Europa eingewandert waren; nahe verwandte Menschen fand man auch in Spanien, Ungarn und Luxemburg.

KhoeSan: Die relativ helle Hautfarbe der KhoeSan geht auf ein Allel des Gens SLC24A5 aus Europa zurück, das erst vor ca. 2000 Jahren durch eine von Europa nach Afrika zurückwandernde Population eingekreuzt wurde, heutzutage aber mit 33 bis 53 % bei den KhoeSan sehr verbreitet ist und demzufolge einer intensiven positiven Selektion unterlag – ein seltenes Beispiel für eine ausgeprägte, aktuelle Adaptation in jüngster Vergangenheit und für adaptiven Genflow an einem menschlichen Pigmentloкус. Die KhoeSan leben in einer Zone mit reduzierter UV-Einstrahlung im Vergleich zu anderen subsaharischen Völkern (PNAS 115: 13324).

Eine Studie an Lateinamerikanern kam zu dem Ergebnis, dass die hellere Haut der Europäer und Asiaten keinen gemeinsamen Ursprung hat, sondern konvergent entstand. So findet sich eine bestimmte Variante des Gens MFSD12 nur bei Ureinwohnern Amerikas und Ostasiaten; sie ist wahrscheinlich mit der Einwanderungswelle aus Beringia nach Amerika gelangt. Die asiatische Variante von MFSD12 hat sich schon vor 40000 Jahren von der europäischen Variante abgespalten. MFSD12 hat Einfluss auf die Art und Weise der Melaninproduktion und seiner Speicherung in der Haut; seine im Vergleich zu Afrikanern abgeleitete Variante unterlag in Ostasien einer starken natürlichen Selektion aufgrund der geringeren Intensität der Sonneneinstrahlung (im Vergleich zu Afrika). Europäer und Ostasiaten entwickelten ihre helle Haut also konvergent, und Lateinamerikaner hatten schon vor Ankunft der Europäer einen variablen Hautton (nach www.antropus.de; Nat Commun. 2019; 10 (1):358; Sci. 363: 333).

Hausbau, Gebäude:

in Palästina ab 11000 BP nachweisbar (Natuf-Kultur: Rundbauten, die auf Steinmauern standen). Im Irak zur gleichen Zeit die ältesten Lehmziegelhäuser (Mlaffat; 9000 v. Chr.).

In Mitteleuropa sind Häuser erst ab der Linienbandkeramik (5500 – 4900 v. Chr.) nachweisbar, aber bereits um die 40 m (max. 45 m) lang und 5,5 – 7,5 m breit, mit durch Trennwände abgeteiltem Wohn- und Stallteil. Tragendes Gerüst aus Baumstämmen; Dachkonstruktion mit Schilf oder Stroh gedeckt; Außenwände aus dünnen Pfosten, Zwischenräume mit Flechtwerk aus Ruten geformt; Flechtwerk und Holzwände wurden mit Lehm verputzt, teilweise mit Kalk weiß getüncht. Aus dieser Zeit und Kultur stammen auch die ältesten Dörfer Mitteleuropas mit bis zu 40 Häusern (Siedlungen mit Ansammlungen mehrerer Hütten sind dagegen älter). Diese wurden auch schon befestigt (mit Gräben von mehreren Metern Breite und Tiefe umgeben, hinter denen sich Palisaden befinden), was auf Angriffe von außen deutet. Die Linienbandkeramiker errichteten auch den ältesten Tiefbrunnen (Kückhoven bei Erkelenz: 15 m tief, 3 x 3 m Querschnitt; Brunnenkasten in Blockbautechnik aus Eichenholzbalken; Alter ca. 5000 Jahre v. Chr.). Inzwischen wurden in Tschechien (Ostrav) ein noch älterer Brunnen dieser Art entdeckt (5300 v. Chr.).

Dagegen bestand schon um 7000 v.Chr. in Jericho eine stadähnlich befestigte Siedlung, durch Graben (7 m breit, 3 m tief) und Steinmauer (2 m breit, 6 m hoch; ein Rundturm war 9 m hoch) geschützt (vielleicht handelt es sich aber auch nur um Stützmauern?); ca. 2000 – 3000 Menschen lebten dort in bienenkorbartigen Häusern aus Lehmziegeln. Älteste Paläste vor knapp 3000 v. Chr. in Mesopotamien (PROBST 2002).

Bewässerungsanlagen in Ägypten um 5000 v. Chr., ältester Staudamm (100 m langer Damm aus Erde und Steinen) um 2900 v. Chr., älteste Kanäle vor > 2500 v. Chr. (Sumerer), Abwasserkanäle in Form durch Tonröhren abgedeckter Kanäle um 2500 v. Chr. (Industal, Pakistan), älteste Bäder (Industal) und Wasserklosetts (Sumerer, Mesopotamien) ebenfalls um 2500 v. Chr. (PROBST 2002).

Erstes komplexes, ausgedehntes, die Landschaft veränderndes hydraulisches „Wassermanagement“ mit Gräben, Dämmen usw. im Yangtse-Delta in China um 3100 v.Chr., verbunden mit Reisanbau und der Stadt Liangzhu (PNAS 114: 13637).

Heilpflanzen: s. Medizin

Hirnvolumen:

Das moderne Hirnvolumen von durchschnittlich 1330 ccm wurde vom HS vor ca. 100.000 Jahren erreicht (Spektr. Wiss. 6/2013: 22).

Es gibt auch Hinweise, dass das Gehirn des Menschen seit 20 – 30 TA wieder kleiner wird. HN, aber auch Cro Magnon hatten ein größeres Gehirn. Das Gehirn des Cro Magnon war um ca. 15 bis 20 % größer als das Gehirn des heutigen Menschen (Cro Magnon: 1450 – 1550 cm; heutiger Mensch: durchschnittlich 1350 ccm). Die Folgen sind unbekannt; möglicherweise muss das Gehirn nicht mehr so groß sein, weil es effektiver organisiert ist. Und da wegen der weicheren Nahrung nicht mehr so viel gekaut werden muss, könnte der Schädel geschrumpft sein: Kiefer und Kopf wurden kleiner, das Gehirn passte sich an.

Im direkten Vergleich mit dem Cro Magnon stellte man fest, dass einige Teile des Gehirns größer und andere kleiner wurden. So wurde das Kleinhirn (Koordination, Planung, Lernen) größer, während die Bereiche des Großhirns, die Informationen der Sinnesorgane verarbeiten und unbewusste Körperfunktionen steuern, kleiner wurden. D.h. Bereiche für bewusste Denkvorgänge wurden größer, Bereiche für unbewusste Körperfunktionen schrumpften (gewissermaßen eine Entwicklung vom „Instinkt“- zum „Kopfmenschen“).

Grundsätzlich korrelieren Gehirnvolumen und Intelligenz, aber nicht so stark wie früher angenommen. Der durchschnittliche IQ des Menschen sinkt seit den 1970er Jahren mit jeder Generation; man befürchtet eine Abnahme um 10 Punkte in den nächsten 100 Jahren. Ein Grund sollen „Umwelthormone“ sein (wie PCBs, Pestizide, Brandhemmer), aber auch Jodmangel in der Schwangerschaft und das Fortpflanzungsverhalten als solches (nach www.antropus.de, erweitert).

In den letzten 10000 Jahren ist das Hirnvolumen des HS um 10 % geschrumpft, was sich nicht vollständig mit einer Abnahme der Körpermasse gegenüber den kräftiger gebauten, schwereren HS der Eiszeit erklären lässt; das Gehirn ist erheblich mehr geschrumpft als die Körpermasse. Als Gründe für die Abnahme des Hirnvolumens werden vermutet:

- Spezialisierung/Arbeitsteilung: das Gehirn muss nicht mehr so viele Informationen speichern wie bei Jäger/Sammlern
- der Mensch hat gelernt, Informationen außerhalb des Gehirns zu speichern (Höhlenmalerei, Schriften, Bücher) (Entlastung der Speicherfunktion des Gehirns)
- Stress, schlechte Ernährung (einseitig durch Ackerbau), mangelnde Bewegung; die Körperfettmasse korreliert negativ mit der grauen Substanz des Gehirns
- das aktuelle Absinken des IQ wird damit erklärt, dass keine natürliche Selektion mehr stattfindet (Menschen mit weniger leistungsfähigeren Gehirnen haben größere Fortpflanzungschancen als in früheren Zeiten) (nach www.antropus.de 4/19).

Höhlenmalerei: s. Kunst, Schmuck

Kladogramm des rezenten HSS (Sci. 319, 1100; anno 2008):

Auf der Basis des Human Genome Diversity Panel wurde unter Berücksichtigung von ca. 650000 SNPs (Einzel-Nucleotid-Polymorphismen) von 938 nicht verwandten Individuen aus 51 Völkern die dahin (2008) umfassendste kladistische Analyse des rezenten HSS vorgelegt. Es ergab sich ein einheitlicher Ursprung im subsaharischen Afrika, gefolgt von einer Reihe von Gründereffekten innerhalb und besonders außerhalb Afrikas (serial founder model), wobei die außerafrikanischen Populationen eine „Kette von Kolonien“ darstellen. Die Ausbreitung der menschlichen Bevölkerung erfolgte dabei jeweils nur durch Auswanderung weniger Individuen aus dem bisher besiedelten Gebiet, d.h. durch kleine Gründerpopulationen, die neue Regionen kolonisierten (daher Abnahme der genetischen Diversität und SNP-Haplotyp-Heterozygotität).

Die genetischen Variationen an den SNPs der Autosomen erklären sich dabei zu
 88,9 % durch individuelle Unterschiede innerhalb der Population (X-Chr.: 84,7 %)
 2,1 % Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen derselben Großregion (X: 2,4 %)
 9,0 % Unterschiede zwischen den 7 untersuchten geographischen Großregionen (Afrika, Mittlerer Osten, Europa, Mittel-/Südasiens, Ostasien, Ozeanien, Amerika) (X-Chr.: 12,9 %).

(Auf Mikrosatellitenbasis betragen die betreffenden Prozentsätze für die Autosomen 94,0 %, 2,3% und 3,7 %, u.a. wohl aufgrund höherer Mutationsraten in der Mikrosatelliten-DNS).

Die genetische Diversität der Menschen beruht damit ganz überwiegend auf interindividuellen Unterschieden innerhalb derselben Population; dennoch lassen sich auch zwischen Populationen derselben geographischen Großregion subtile, aber nicht zufällig verteilte Unterschiede bei einer großen Zahl von SNP-Loci feststellen. Die genetische Variabilität nimmt mit der Entfernung von Äthiopien linear ab. Die Heterozygotität der SNP-Haplotypen ist im subsaharischen Afrika am höchsten und nimmt ebenfalls mit der Entfernung von dort ab (typisch für den o.g. „serial founder effect“, bei dem nur wenige Auswanderer ein neues Gebiet kolonisieren). Die genetischen Daten treffen aber keine Aussagen über die Ursachen und Verteilung der Variation im Phänotyp, da sie weitgehend auf ungesteuerter Gendrift neutraler Loci beruhen!

Kladogramm:

--- San

subsaharisches Afrika

--- Mbuti-Pygmäen

“

| | |
|---|---|
| --- Biaka-Pygmäen | “ |
| --- Bantu + (Yoruba + Mandenka) | ” |
| --- Mozabite | mittlerer Osten |
| --- Beduinen | ” |
| --- Palästinenser | ” |
| --- Drusen | ” |
| --- Europäer intern: --- Toskaner | |
| | --- Sardinier + Italiener (nicht aufgelöst) |
| | --- Basken |
| | --- Franzosen |
| | --- „Orcadian“ (Orkney-Inseln) und Russen |
| --- Adygei (Europa: Nordkaukasus) | |
| --- (Makrani + Brahui + Balochi) | Zentral-/Südasien |
| --- Sindhi + Pathan (nicht aufgel.) | ” |
| --- Kalash | ” |
| --- Burusho | ” |
| --- Hazara | ” |
| --- Uygur | ” |
| --- (Papua + Melanesier) | Ozeanien |
| --- (Maya + Pima) + (Kolumbier + Karitiana + Surui) | (Amerika) |
| --- Yakutier | ab jetzt: Ostasien |
| --- Oroqen | |
| --- Daur | |
| --- Hezhen | |
| --- Mongolen | |
| --- Xibo | |
| --- Tu | |
| --- (Naxi + Yizu) | |
| --- (Han + Japaner) | |
| --- Tujia | |
| --- She | |
| --- Miao zu | |
| --- Lahu | |
| --- Dai + Kambodschaner | |

Bei Palästinensern, Drusen und Beduinen finden sich genetische Beiträge aus dem Mittleren Osten, Europa und Süd-/Zentralasien. Hazara und Uygur haben genetische Einflüsse aus Süd-/Zentralasien, Ostasien und Europa (letztere wohl jüngeren Datums). In Ostasien haben nur die Yakuten schwache genetische Einflüsse aus Europa und Amerika. Die schwachen Gemeinsamkeiten der Yakuten und Russen mit indigenen Amerikanern gehen wohl auf gemeinsame Vorfahren aus der Zeit vor der Überwanderung der Bering-Brücke zurück (Sci. 319, 1100)

Klebstoff: mind. 36000 J alte Artefakte (beidseits behauene, klingenförmig zugespitzte Kratzer) aus Syrien weisen Reste von Bitumen auf, mit dem man sie wahrsch. an hölzerne Schäfte geklebt hat. (s. auch unter: Ocker)

Im Jahr 2010 fanden sich in der Nähe von Jülich an 83 Feuersteinklingen – Alter ca. 120000 J – Reste von Birkenpech. Die teerartige Klebemasse war nach damaliger Auffassung relativ kompliziert herzustellen; sie musste unter Luftabschluss bei hoher Temperatur (350 bis 400 Grad) aus Birkenrinde destilliert werden, wobei kein Sauerstoff in die klebrige Masse kommen darf, wozu man eigentlich einen luftdichten Behälter benötigt (es gelang aber experimentell, kleine Mengen Birkenpech auch ohne einen solchen Behälter zu produzieren). Birkenpech diente dazu, die schmalen Steinklingen seitlich an den Speeren zu befestigen. Birkenpech-Kleber war bisher schon

von einem ca. 80000 J alten Fundplatz in Sachsen-Anhalt (Königsau) bekannt. Zwei weitere verklebte Steinwerkzeuge aus Mittelitalien sind ca. 200000 J alt.

Neben der Fixation von steinernen Speerspitzen an Holzschäften wurde Birkenpech auch als antiseptische Medizin im Mund verwendet (Phenole im Birkenpech wirken antiseptisch und lindern Entzündungen im Mundraum). Mehrere Funde von Birkenpech weisen Zahnabdrücke auf, und daraus ist es dann auch gelungen, DNA zu isolieren (Birkenpech-Kaugummi, 11980 BP, Huseby Klev/Westschweden, von den ersten Menschen, die nach der Eiszeit Schweden wiederbesiedelten, wohl aus Osteuropa kommend) (nach www.antropus.de).

Im Jahr 2019 konnte allerdings experimentell gezeigt werden, dass sich Birkenpech auch auf einfache Weise und ohne Luftabschluss herstellen lässt. Es reicht, frisch abgeschnittene oder abgestorbene Birkenrinde auf glatten, flachen Flusskieseln zu verbrennen. Schon nach drei Stunden findet sich erster Birkenpech, der sogar eine bessere Haftfähigkeit aufweist als in einem komplizierten Verfahren unter Luftabschluss hergestellter Birkenpech und sich leicht von der Oberfläche der glatten, flachen Steine abkratzen lässt. Ein solches Verfahren könnte von den HN auch rein zufällig entdeckt worden sein (Feuer mit Birkenrinde nahe einer glatten Oberfläche von Steinen oder Knochen). Das Verfahren ist so simpel, dass es nicht mal unbedingt tradiert worden sein muss, sondern mehrfach neu entdeckt worden sein könnte. Jedenfalls ist der Birkenpech kein Indiz mehr für außergewöhnlich komplexe kulturelle oder höhere geistige Fähigkeiten des HN (PNAS 116: 17707). Im gleichen Jahr wurde von einem mit Birkenpech fixierten Flintwerkzeug von der niederländischen Nordseeküste berichtet, das auf 50 TA datiert wurde. Auch HN, die am nordwestlichen Rand ihres Verbreitungsgebietes in kleinen Gruppen lebten, beherrschten somit die Technologie – spezielle Technologien waren also nicht an eine bestimmte Mindestgröße der Gruppe gebunden (PNAS 116: 22018).

Kleidung: um die kalten Tropennächte durchzustehen, müsste der Mensch schon vor > 1 MA nach Verlust des Fells eine Kleidung z.B. aus Fellen oder Häuten von Wildtieren gehabt haben. Archäologische Hinweise auf Kleidung (Lendenschurz) finden sich aber erst in den Kunstwerken des Aurignacien. Aus dem Gravettien folgen dann bildnerische Hinweise auf Gürtel und eine kapuzenartige Kopfbedeckung. Direkte Hinweise auf Bekleidung finden sich aus Sunghir bei Vladimir unweit Moskau (Gravettien), wobei die Position des aufgenähten Schmuckes aus Tierzähnen, Mammutelfenbein, durchlöcherten Schneckenhäusern die Rekonstruktion von Ober- und Unterbekleidung ermöglichte: Jacke aus Pelz oder Leder ohne Vorderausschnitt; Hose aus Pelz oder Leder, leichte Schuhe ähnlich indianischen Mokassins. Hose an den Knien und Knöcheln durch eine mit Perlen geschmückte lederne Schärpe zusammengezogen. Kinderbestattungen mit perlenverzierten Pelzmützen, kurzgeschnittene Oberbekleidung, Pelzstiefel.

In einer Höhle in Georgien wurden im Jahr 2009 in einer 26000 bis 32000 RC-Jahre alten Fundschicht (36000 bis 31000 Kalenderjahre) sowie – in noch größerem Umfang – in den sich anschließenden jüngeren Schichten Flachfasern entdeckt, z.T. verwoben und geknotet und in verschiedenen Farben (schwarz, grau, türkis, pink) gefärbt (die Verschiedenheit der Farben spricht dagegen, dass die Färbung durch natürliche mineralische Prozesse nachträglich im Boden eingetreten sein könnte). Reste von hautbewohnenden Käfern, Mottenlarven, die Kleidung zerfressen, und Sporen eines Pilzes, der auf Kleidung wächst und diese zerstört, belegen weiterhin, dass es sich um Kleidungsfasern handelt. Daneben gab es auch einige gefärbte und verwebte Fasern von Wolle einer Ziegenart, deren Knochen sich in der Nähe der Höhle fanden. Offenbar wurden bereits farbige Kleidungsstücke hergestellt. Pflanzenfasern fanden sich auch an der etwas

jüngeren Lokalität Dolno Vestonice in Tschechien (32000 bis 29000 Kalenderjahre, wahrscheinlich von der Brennessel) (Sci. 325, 1329 + 1359).

Anatomische Studien an Fußknochen ergaben, dass schon vor 40000 Jahren Schuhe getragen wurden (das Tragen von Schuhen beeinflusst über muskuläre Einflüsse das Wachstum der Fußknochen).

Etwa 15000 Jahre alt sind Darstellungen von einer den ganzen Körper bedeckenden Bekleidung aus Sibirien (Buret und Malta): eng anliegende Bekleidung mit kopfbedeckender Kapuze. Knöpfe sind im Magdalenien (> 12000 J) nachweisbar (Petersfeld, Kreis Konstanz; aus fossilem Holz, Sandstein und Knochen hergestellt). Schuhe in Form geflochtener Sandalen aus Binsen, Gras und Salbei um 7000 v.Chr. in Nordamerika (aber auch schon im Gravettien von Sunghir bei Moskau, s.o.).

Gürtelverschlüsse seit ca. 5000 v. Chr. bei den Linienbandkeramikern nachweisbar, u.a. aus *Spondylus*-Muscheln. Kleidungsstücke aus Baumwolle ab 2500 v.Chr. im Industal. Nähnadeln mit Öhr vor etwa 20000 J nachweisbar (Frankreich: Solutreen; Osteuropa), hergestellt aus Langknochen; als Fäden benutzte man wohl Sehnen- und Darmfasern (nach PROBST 2002).

Knochendichte:

Ungewöhnlich im Vergleich mit anderen Primaten ist die geringe Knochendichte im Trabekelknochen der oberen und unteren Extremitäten des modernen Menschen. Diese entstand aber erst sehr spät in der Evolution des Menschen; selbst prä-holozäne HS weisen die Knochendichte auf, wie man sie auch sonst in Primaten und früheren Menschen findet. Möglicherweise ist die Abnahme der Knochendichte in jüngster Zeit die Folge häufigeren Sitzens sowie technologischer und kultureller Innovationen (PNAS 111: 366).

Körperbemalung

Wie experimentelle Studien mit bemalten Puppen zeigten, wirkt dunkle Haut extrem anziehend auf Stechmücken und andere Blutsauger; helle Körperbemalung schützt. Schwarz-weiße Streifen irritieren auch Raubtiere und stellen einen effektiven Schutz vor Blutsaugern dar. Bei gestreiften Puppen stachen Mücken nur 1/10 mal so oft zu wie bei brauner Hautfarbe, bei heller Hautfarbe halb so oft wie bei brauner Farbe. Auch bei Stämmen, die heute noch Körperbemalung praktizieren, besteht diese meist aus weißen Streifen. Auch die Ockernutzung der HN könnte der Körperbemalung gedient haben. D.h. nicht unbedingt, dass die Körperbemalung gezielt zur Insektenabwehr erfunden worden sein muss – es könnte sich zwar nur um einen Nebeneffekt gehandelt haben, dieser dürfte aber einen Selektionsvorteil geboten haben, denn mit abnehmendem Risiko von Insektenstichen sinkt auch das Risiko für das Versterben an einer Tropenkrankheit (nach www.antropus.de).

Kulturelle Leistungen I:

Zusammenfassende Darstellung über kulturelle Leistungen (Spektr. Wiss. 12/2005, 38):

Die Vorstellung, dass der menschliche Geist und die kulturelle Entwicklung plötzlich vor ca. 40000 Jahren entstand, in Afrika etwa 5000 bis 10000 Jahre früher, möglicherweise sogar durch eine Mutation, ist nach neueren Erkenntnissen nicht mehr zu halten. Einzelne Aspekte modernen Verhaltens erschienen zeitlich und räumlich gestreut Zehntausende von Jahren vor der afrikanischen späten Steinzeit an verschiedenen Fundstellen der afrikanischen mittleren Steinzeit.

Theorien zu den Anfängen des modernen Denkens:

- a) die Fähigkeit, Inhalte extern festzuhalten wie durch Schmuck, Kunst, Sprache, d.h. die intellektuellen Fähigkeiten zur Symbolik bestanden beim HSS vom Anbeginn, aber nur hin und wieder brach dieses Vermögen auch durch. Das volle Potential trat aber erst hervor, als Symbole zur Grundlage für organisiertes Verhalten (wie Handel, soziale Bündnisse) wurden.
- b) Naturkatastrophen oder sehr variable Klimaverhältnisse (z.B. im MIS 4 unmittelbar nach dem Toba-Ausbruch). Am ehesten überlebten Menschen, die miteinander kooperierten, Ressourcen teilten, auch mit Mitgliedern fremder Gruppen. Die Rolle des Toba-Ausbruchs selbst gilt dagegen inzwischen als minimal, jedenfalls in Ostafrika (BdW 6/18: 44).
- c) Populationsdruck: unterhalb einer kritischen Bevölkerungsdichte flackert modernes Verhalten selten auf; erst Konfrontation mit anderen Gruppen und das Wettstreiten um Ressourcen entflammten Symbolik und technische Innovation; und da jetzt mehr Menschen die neuen Fähigkeiten weitergaben, erhielten sich diese auch leichter.
- d) Mutation im Gehirn vor ca. 50000 J., die symbolisches Denken und eine Symbolsprache ermöglichte. Die Mutanten waren dann den Menschen ohne diese Mutationen gegenüber überlegen und verdrängten letztere rasch (diese Theorie ist nach heutigem Kenntnisstand obsolet).

Die Fundlage deutet darauf, dass modernes Denken zunächst nur hin und wieder aufgeflackert ist, was aber belegt, dass der HS von Anfang an höhere geistige Fähigkeiten besaß, sie aber nur nutzte, wenn ihm das auch Vorteile einbrachte wie z.B. bei höherer Bevölkerungsdichte: Verknappung und Wettbewerb (Nahrungsbeschaffung, Rohstoffgewinnung und -bearbeitung). Außerdem begegneten sich die Menschengruppen nun öfter: Körperbemalung, Perlenschmuck, kunstvoll angefertigtes Werkzeug könnten Klanzugehörigkeit oder Rang anzeigen und auch in harten Zeiten den Zugang zu Ressourcen regeln. Hübsche Dinge wie Perlen können Freundschaften begründen; Geschenke.

Wenn die Bevölkerung schrumpfte, konnten fortschrittliche Praktiken auch wieder untergehen, oder die betreffenden Gruppen starben tatsächlich aus. Wissen konnte auch verloren gehen, wenn es keinen Nutzen mehr einbrachte.

In Südafrika zeigen vor allem die Fundstellen zwischen 60000 und 30000 J nur sehr wenige Anzeichen von Modernität. Vor 60000 J. erlebte die Region einen Klimasturz, die Population brach damals ein, was zum kulturellen Rückschritt geführt haben könnte.

Die neuen Datierungen sowohl der Funde der Schwäbischen Alb (z.B. Geißenklösterle: Knochenflöten und figürliche Kunst mindestens 40000 Jahre alt) wie der Höhlenmalereien in Nordspanien (mindestens 40800 BP für abstrakte rote „Scheiben“ als wiederkehrendes Motiv, aber noch keine Tierdarstellungen zu dieser Zeit!) deuten nun aber darauf, dass bestimmte künstlerische Fähigkeiten nicht aus Afrika mitgebracht wurden, sondern in Europa, vor allem in Deutschland (Schwäbische Alb) entwickelt wurden:

Die ältesten Fundschichten von Geißenklösterle sind 43000 bis 42000 Jahre alt, die Flöten und die figürliche Kunst sind aber etwas jünger (aber mindestens 40000 Jahre alt). Möglicherweise sind diese Errungenschaften die Antwort auf neue Herausforderungen, die die Menschen erwarteten, als sie entlang der Donau aufwärts marschierten: Wettbewerb mit Neandertalern, kälteres Klima, vielleicht aber auch die Folge verstärkter sozialer Netzwerke aufgrund einer höheren Besiedlungsdichte (vielleicht war die niedrige Besiedlungsdichte des HN der Grund dafür, dass er keine Kunst fertigte) (Sci. 336, 1086).

Insgesamt werden zu dieser Zeit vier neue Kunstformen erstmals nachweisbar:

- mystische Bilder wie der Löwenmann;
- dreidimensional geschnitzte Perlen (anstelle nur natürliche Schalen und Zähne zu perforieren) (dreidimensionaler Schmuck)
- figürliche Kunst
- Musikinstrumente.

Im Rahmen der sog. „**Kulturpumpe-Hypothese**“ vermutet man, dass diese kulturellen Innovationen nicht schon „fertig“ von den Aurignacien-Menschen mitgebracht wurden, sondern dass sie im Gebiet des Schwäbischen Juras entstanden – also Schwabenland als Wiege des Aurignacien? Aus dieser Region sollen entscheidende Impulse für die Evolution komplexen symbolischen Verhaltens ausgegangen sein.

Die neuen Altersbestimmungen von Geißenklösterle belegen, dass der HSS nicht erst in einer relativ milden Phase nach dem Heinrich-4-Event die Donau aufwärts marschierte, sondern schon während des kalten Heinrich-4-Events die Region der oberen Donau besiedelt hatte. Vermutlich war der HSS schon in einer vorausgehenden milden Phase nach SW-Deutschland gelangt – und damit zu einer Zeit, zu der in dieser Region noch Neandertaler lebten. Die Begegnung mit diesen, aber auch das kältere Klima könnten dann die oben genannten vier kulturellen Innovationen angestoßen und so das **Schwabenland zum Kernland des Aurignacien** gemacht haben (Natw. Ru. 7/2012, 363).

In Afrika finden sich mythische Bilder erst 10000 Jahre später: Namibia, Lokation Apollo 11, eine Abbildung eines Wesens halb Tier, halb Mensch (30000 Jahre alt) (Sci. 336, 1086).

Zusammenstellung früher kultureller Leistungen nach Spektr. Wiss. 12/05, später ergänzt:

3.390.000 J, Dikika/Äthiopien: Tierknochen mit Schnittspuren sowie Schlagspuren zur Knochenmarkgewinnung (umstritten); Steinwerkzeuge wurden nicht gefunden, wären aber nicht lokal verfügbar gewesen, sondern hätten aus etwa 6 km Entfernung herbeitransportiert werden müssen

3.300.000 J, Lomekwi/Turkana-See: älteste selbst hergestellte Steinwerkzeuge (Kerne, Abschläge; größer als Oldowan, bis 15 kg; in bewaldeter Landschaft)

2.900.000 – 2.500.000 J, Makapansgat/Südafrika: ein *Australopithecus* (oder früher *Homo*?) nahm einen tennisballgroßen Jasperit-Stein (260 g schwerer Kiesel) über mehrere Kilometer mit

zu seinem Rastplatz. Der Stein könnte mitgenommen worden sein, weil er durch natürlichen Abrieb menschliche Gesichtszüge (2 Augen, Mund, Unterlippe, Stirn mit Haaransatz, Gesichtsform) auswies. Die Mitnahme dieses Steins wird von manchen Forschern als ältester Beleg ästhetischen Empfindens angesehen. In der Nähe wurden Fossilien von AAFRI gefunden, der in diesem Zeitraum in dieser Region lebte (BdW 8/2015: 74).

2.610.000 J, Bokol Dora 1 (Ledi Geraru), Äthiopien: Werkzeugkultur aus Hunderten von kleinen Steinabschlägen, wohl um Nüsse und Schalentiere zu zerkleinern in einer Landschaft, die sich von einer baumreichen Savanne in baumarmes Grasland wandelte, in dem selbst die Giraffen Gras fraßen. Wird als Variante des Oldowan interpretiert (mit 2,61 – 2,58 MA minimal älter als Gona, das auf 2,58 – 2,55 MA datiert), in mancher Hinsicht aber möglicherweise etwas primitiver als typisches Oldowan (PNAS 116: 11712).

2.580.000 J, Gona/Äthiopien: Steinwerkzeuge (aus einfachen Abschlägen) (Mode 1, Oldowan) (Steinwerkzeuge von der Fundstelle des *A. garhi*, die zusammen mit nicht taxonomisch bestimmbar postkranialen menschlichen Fossilien gefunden wurden, einhergehend mit bearbeiteten Tierknochen, müssen von andernorts mitgebracht worden sein, da an der Fundstelle selbst nicht einmal kleinste Kieselsteine vorkamen)

2.440.000 J, Ain Boucherit, Algerien: Steinwerkzeuge und Tierknochen mit Marken von Werkzeuganwendung (Mode 1); Beleg für weite Wanderungen in nördliche/nordwestliche Richtung durch die damals grüne Sahara

2.340.000 J, Lokalalei 2c/Turkana-See: hoch entwickelte Oldowan-Kultur; weiter fortgeschritten und stärker systematisiert als andernorts. Aus einem einzigen Steingeröll, meist aus Lava, wurden bis zu 20 scharfkantige Abschläge gefertigt, wobei die Rekonstruktion des Originalsteins aus den Abschlägen erkennen lässt, dass hier mit hoher Geschicklichkeit vorgegangen wurde, spezielle Winkel eingehalten wurden und die Kraft gezielt dosiert wurde. Insgesamt wurde der Grundbruchmechanismus des Gesteins von den Werkzeugherstellern gut kontrolliert. Systematische Werkzeugproduktion wohl auch vor Vorrat.

2.120.000 J, Shangchen/China: Steinwerkzeuge (auf dem technologischen Stand gleich alter Werkzeuge aus Afrika) belegen eine erste Auswanderung aus Afrika über eine Strecke von ca. 14000 km

ca. 2.000.000 J, Kanjera, Lake Victoria, Kenia: gezielte Auswahl bestimmter Gesteinsarten für die Herstellung von Werkzeugen; Transport des Rohmaterials über Distanzen von mindestens 13 km bis zu einer Stelle, an der Tiere geschlachtet wurden. Ein Drittel aller Steinwerkzeuge waren aus einem besonders harten Material (Rhyolith oder Quarzit) hergestellt, das aus mindestens 13 km Entfernung herantransportiert worden war. Die Kanten dieses Materials blieben länger scharf als bei dem lokal verfügbaren Kalkstein.

ca. 2.000.000 J, anatomische Veränderungen im Schulterbereich und Beinbereich sowie entsprechende Fundplätze (massenhaft kleine Antilopen) sprechen für aktive Jagd als Ausdauerläufer (Beinanatomie) und unter Nutzung von Wurfgeräten (sonst wären die mit dem Werfen verbundenen Änderungen in der Schulteranatomie nicht erklärbar).

1.950.000 J, Koobi Fora: Erstnachweis der Nutzung aquatischer Tiere als Nahrung (Fische, Schildkröten, Krokodile) (weitere Nachweise erst ab ca. 200 TA)

1.850.000 J, Dmanisi/Georgien: weiterer Nachweis von Mode-1-Werkzeugen außerhalb Afrikas (Körperfossilien von Dmanini-Menschen minimal jünger)

1.840.000 und 1.770.000: Hinweise auf Gebrauch von „Zahnstochern“ bei HH und Dmanisi-Menschen

1.760.000 J (Äthiopien und Kenia): frühestes Acheulean (erste Faustkeile, noch grob behauen) (**Mode -2 – Technologie**), weitere Fundstellen ab 1,75 MA (z.B. Konso-Gardula). 1,9 MA alte Werkzeugfunde aus Konso stellen noch reines Oldowan dar.

1.750.000 J (Bed I, Olduvai) und 1.600.000 J (Melka Kunture, Äthiopien): Kreise aus Steinen bzw. kleinen Steinhügeln als sehr hypothetische älteste Hinweise auf einfache Behausungen (mit Zweigen bedeckte Hütte aus Ästen? Steinmauer als Schutz vor Wind und Sonne?) (strittig)

1.500.000 J, Gadeb/Äthiopien: älteste Hinweise auf die Verwendung von Ocker

1.420.000 J, Kaitio/Turkana-See: die moderne Handanatomie (auf HS-Niveau) ist bereits etabliert. Schon vor 1,84 MA (OH 86, Olduvai Gorge/Tansania) finden sich recht moderne Fingerknochen

1.000000 J, Wonderwerkhöhle, Südafrika: kontrollierte Feuer (ältester plausibler Nachweis!) (PNAS 109, E1215).

780000 J: Atapuerca/Spanien: älteste Nachweise von Fellschabern (als mögliches, aber nicht zwangsläufiges Indiz für Kleidung) (J Hum Evol. 37: 653). Kleiderläuse entwickelten sich aber erst später aus Kopfläusen (nach molekularen Daten vor ca. 170 TA, allerdings bei sehr breiten Konfidenzintervallen) (Mol. Biol. Evol. 28: 29). Nadeln mit Nadelöhr finden sich erst ab 40 TA; sie sind aber erst für recht komplexe Kleidung erforderlich. Durchbruch des 1. Molaren mit 5,3 – 6,6 Jahren (im Spektrum des modernen Menschen) spricht für verlängerte Kindheit der Atapuerca-Menschen.

720000 – 680000 J (Casablanca, Marokko): ältester Nachweis von Tierschlachtung/-verarbeitung innerhalb einer Höhle (Schnitt-, Schlag- und Kaumarken an Tierknochen [Gazellen, Acelaphini, Zebras], daneben Werkzeugherstellung; Acheulean), gefolgt von weiterem Nachweis vor 550 – 520 TA in derselben Höhle. Beleg dafür, dass die Menschen den ersten Zugang zu den Tierkadavern der Herbivoren hatten. Knochen mit Zahnmarken von Menschen finden sich konzentriert an einer bestimmten Stelle (Sci. Rep. 10: 4761).

650000 J: Hütte von Prezletice (Ost-Prag), 2 x 3 m

615000 J, Olorgesailie/Kenia: Rohmaterial für manche Werkzeuge wird aus größerer Entfernung herantransportiert; der Anteil der Werkzeuge aus entfernt vorkommendem Rohmaterial nimmt an derselben Fundstellen gegenüber älteren Horizonten um das Drei- bis Sechsfache zu

510000 J; Baringo-See, Kenia: Steinklingen, die ansonsten als typisch für das Jungpaläolithikum gelten

ca. 500000 J (zwischen 550 und 425 TA; Unsicherheitsspanne), Trinil/Indonesien: Muschelschale (Süßwassermuschel *Pseudodon*) mit mehreren scharfen zickzackförmigen Ritzungen in einer Reihe. Die Muschelschale stammt aus einer Schicht mit zahlreichen ausgewachsenen Muscheln,

die nicht natürlicherweise an diese Stelle (Hauptknochenschicht) gelangt sein können (z.B. aufgrund der Größenverteilung: nur 8 bis 12 cm lang, keine kleinen Exemplare wie in einer natürlichen Population), und die zu 33 % Perforationen an der Stelle haben, wo innen der Schließmuskel ansetzt. Bissspuren sind dafür auszuschließen. Die unterschiedlichen Länge-Breite-Proportionen der Muscheln lassen erkennen, dass sie nicht alle an der gleichen Stelle gelabt hatten, sondern an verschiedenen Stellen des Flusses gesammelt worden waren (wo unterschiedliche ökologische Verhältnisse herrschten, was zu unterschiedlichen Länge-Breite-Relationen führten).

Die Perforationen entsprechen jenen, die viel später in der Karibik an Schnecken angebracht wurden, um diese gezielt durch Zerstörung des Adduktoren-Ligaments zu öffnen. Als Werkzeuge hierfür dürften die ebenfalls in der Hauptknochenschicht gefundenen Haizähne gedient haben, wie experimentelle Studien zeigten. Die Haizähne wurden genutzt, um mit rotierender Bewegung Löcher im Bereich des vorderen Adduktor-Ligaments zu produzieren. Wird dieser Muskel beschädigt, verliert das Tier die Kontrolle über den Muskel und die Schale öffnet sich. Hierfür sind ein hohes Maß an Geschicklichkeit sowie Kenntnisse der Muschel-anatomie erforderlich. Der Mensch ernährte sich also dort als Muschelschlürfer.

Auch die Ritzung dürfte mit einem Haifischzahn erfolgt sein; auf dem damals noch vorhandenen, jetzt fehlenden braunen Periostracum dürfte die Ritzung viel deutlicher zu sehen gewesen sein. Die Ritzung war tiefreichend; anderenfalls wäre sie mit dem Verlust der äußeren organischen Schalenschicht weggewittert.

Heute ist die fischgrätmusterartige Ritzung nur noch schwach zu sehen, auf der mit braunem Periostracum bedeckten Schale dürfte die weiße Linie aber ursprünglich sehr auffallend gewesen sein. Versuche zeigten, dass es sehr viel Kraft und kontrollierter Feinmotorik bedarf, ein solches Muster in eine Schale zu ritzen. Das ist fast unmöglich – man braucht sehr viel Kraft, und die Oberfläche der Schale ist hart, rau, gebogen. Es erfordert sehr viel Geschick, eine solche Ritzung vorzunehmen.

Eine einzelne Muschelschale war so zugeschliffen, dass sie zum Schneiden oder Schaben geeignet war (anheftendes Sediment beweist, dass diese Veränderungen nicht nachträglich entstanden sind). Die Kanten wurden zuerst abgeschlagen, dann nachträglich geschärft, so dass die Muschelschale als Klinge diente, um Nahrung zu zerkleinern, analog einem Küchenmesser. Die Nutzung von Muschelschalen als Werkzeug könnte auch erklären, warum eindeutige Steinwerkzeuge im U- und M-Pleistozän von Java fehlen; da es hier an Rohmaterial für Steinwerkzeuge mangelte, dürften die Menschen auf Muschelschalen ausgewichen sein – wie viel später (vor ca. 110 TA) HN in Griechenland und Italien. (Nat. 518: 228).

>**500000 J**, Haidershofen/Niederösterreich: Reibschale und Stößel zum Zerkleinern von Substanzen; mit Spuren von Ocker

500000 J, Boxgrove: perforiertes Schulterblatt eines Pferdes als indirektes Indiz für den **Gebrauch von Wurfspeeren zwischen 511 und 417 TA** (Datierungsunsicherheit) [nach anderer Datierungsmethode (Pferdezahn) sogar 682 bis 435 MA].

500000 J, Kathu Pan (KP1, Kapregion, Südafrika): Steinspitzen (28 bis 123 mm lang), die allen Indizien zufolge an die Spitze von Speeren montiert wurden; die spitzen Enden teilweise (in ca. 14 %) als Folge ihrer Nutzung abgebrochen. **Ältester Hinweis auf zusammengesetzte Werkzeuge.** Da später - in der mittleren Steinzeit - sowohl die afrikanische Linie zum HSS wie der HN in Eurasien derartige Speere nutzten, stellt sich bei dem Alter der Funde die Frage, ob schon *H. heidelbergensis* als gemeinsamer Vorfahr über diese Technologie verfügte (Sci. 338, 942)? Aber diese Speere konnten noch nicht weit geschleudert werden – eine echte

Fernwaffentechnologie (wie Speerschleudern) wurde erst mit den Mikrolithen möglich (das sind wenige Zentimeter lange Steinspitzen und -klingen; ab 71000 Jahre, älteste: Pinnacle Point).

zwischen 500000 und 300000 J, Venus von Tan-Tan (Marokko): 6 cm lange Quarzit-Figur, ähnlich einer menschlichen Figur mit kurzen Armen und Beinen, im Zusammenhang mit umfangreichen Steinwerkzeugen gefunden, aber **strittig**. Die Ähnlichkeit des Steines mit einer menschlichen Figur könnte auch auf einem Zufall beruhen (Sci. 323, 709). Es handelt sich um eine auf der Oberfläche des Quarzitsteines durch natürliche Erosion entstandene menschliche Körperform, die durch roten Ocker und die Verwendung eines Kratzwerkzeuges gezielt akzentuiert wurde (BdW 8/2015: 74).

ab 400000 J (bis 200000 J): Qesem-Höhle, Israel: Recycling von Feuersteinwerkzeugen (beschädigte Werkzeuge wurden nicht entsorgt, sondern in kleine Schaber und Klingen zerlegt, und dies obwohl kein Mangel an Rohmaterial herrschte. Bewusstes Recycling-Verhalten ohne Not durch Mangel an lokalem Feuersteinangebot! Feuersteinklingen sind andernorts erst ab 130 TA nachweisbar (nach www.antropus.de 5/19).

ab 385000 (bis 172000) J: Mode-3-Technologie (Levallois) in Indien; ab **325000 J** auch in Armenien (s.u.); in Europa und Afrika erst etwas später nachweisbar

400000, naA 380000 J, Terra Amata (Südfrankreich, MIS 11): Jagd von Kaninchen durch HHEI oder frühe HN, die verzehrt wurden (Schnittmarken an Knochen). Die Jagd setzte vermutlich spezielle Techniken wie z.B. Fallen oder Schlingen voraus, die man zu jener Zeit den Menschen bisher nicht zutraute. Auch in jüngeren Phasen (MIS 11 bis MIS 3), die teilweise dem HN zuzuordnen sind, finden sich regelmäßig Hinweise auf den Konsum von Kaninchen in Südfrankreich, vor allem in Spanien treten auch Vögel hinzu; Ungulaten spielten aber stets eine größere Rolle. Leporiden stellen einen regelmäßigen Bestandteil der Nahrung der Menschen im NW-Mittelmeerraum dieser Region über einen langen Zeitraum (Sci. Adv. 5: eaav9106).

370000 J., naA 350000 J., naA 320000 J, Lager von Bilzingsleben, das jahrelang bewohnt wurde (s.o.); dabei **älteste Gravuren** (parallele Einritzungen eines Linienmusters auf einem Knochen)

ca. 325000, Armenien: voll entwickelte Levallois-Technologie (Schildkerntechnik; mit beiden Subtypen vertreten) neben konventionellen Acheulean-Faustkeilen. Breitet sich zwischen 300 und 250 TA in Afrika und Eurasien weiter aus und wird ab 250 bis 200 TA zur dominierenden Kultur der HN und frühen HSS; hält sich in Europa bis 35000 BP

320000 J, Olorgesailie/Kenia: Ältester sicher datierter Nachweis der MSA in Afrika; kleine präzise Steinwerkzeuge wie Klingen und Steinspitzen, die wohl an Speere geheftet wurden. Levallois-Technologie. Hochselektiertes Rohmaterial (schwarzer Obsidian) bis aus 90 km Entfernung (Netzwerk? Handel?; 78 % aus 25 – 50 km Luftlinie). Erster Nachweis für den Ferntransport von Rohmaterial.

Herstellung von rotem und schwarzem Pigment (Körperbemalung?), darunter Ocker. Die glänzend schwarzen und roten Steine stammten ebenfalls aus großer Entfernung. Erster Versuch der Perforation eines (Ocker-) Klumpens.

Es besteht eine Schichtlücke zwischen 499 und 320 TA. Vor 499 TA noch Acheulean. Der Übergang vom Acheulean zur MSA muss in dieser Gegend irgendwann in dieser Zeitlücke erfolgt sein.

310000 J oder noch etwas jünger (s. Roots S. 69): **Schöningen, perfekte Wurfspieere** (s.o.); außerdem Bratspieß und Wurfstock wohl zur Jagd auf Vögel

285000 J. Kenia: große Mengen roten Ockers sowie Mahlsteine zum Zerreiben des Eisenerzes (Nutzung wohl zu symbolischen Zwecken, z.B. Anmalen der Haut, oder aber zum Einreiben und Desinfizieren von Fellen und Häuten oder zum Kleben von Klingen an Holzschäfte) (Kaphurin Formation, s. Nat. 491, 531).

280000 J, Äthiopien: Steinspitzen aus Vulkanglas an Wurfspieeren (zusammengesetzte Werkzeuge)

260000 J., Twin Rivers (Sambia): zusammengesetzte Werkzeuge: fein gearbeitete Klingen und andere Werkzeuge wurden an einer Kante so bearbeitet, dass sie auf Stiele (wohl aus Holz) gesetzt werden konnten (Sci. 323, 709). (laut Nat. 491: 531 aber mit Fragezeichen versehen; „Kontext und Datierung unsicher“)

233000 J (naA 250000 J, naA 280 – 250 TA): Berekhet Ram/Israel(Golan): figürchenartiges Objekt, könnte eine Frau, aber auch einen Phallus darstellen. Mikroskopische Untersuchungen ergaben, dass es tatsächlich mit Steinwerkzeugen behandelt wurde, es ist aber dennoch umstritten, ob man dies als „Kunst“ anerkennen kann. Einige Stellen des roten Tuffsteines waren mit Werkzeugen akzentuiert worden, wodurch sich grobe Körperformen abzeichnen.

> **200000 J**, Maastricht-Belvedere: Ockernutzung durch frühe HN; der Ocker muss aus größerer Entfernung herbeigeschafft worden sein (PNAS 109, 1889) (naA 250.000 J)

200000 J: HN: Herstellung von Birkenrindenpech (unter Luftabschluss), um scharfkantige Abschlüge („Steinmesser“) an Holzgriffe zu kleben (Spektr. Wiss. 6/2013: 22; naA aber erst vor 120.000 J: Nat. 497: 302; s. unten unter „120.000 Jahre“); zwei Steinwerkzeuge aus Mittelitalien, die mit Hilfe von Birkenpech befestigt wurden, sind aber 200.000 Jahre alt. Früher wurde ein komplizierter Herstellungsprozess von Birkenpech (350 – 400 Grad; ein Zutritt von Sauerstoff muss unbedingt vermieden werden) angenommen, inzwischen ist aber klar, dass die Herstellung von Birkenpech keine hohen geistigen Fähigkeiten verlangt: das Verbrennen frisch abgeschnittener oder abgestorbener Birkenrinde auf glatten, flachen Flusskieseln reicht aus, dass man nach 3 Stunden Birkenpech von der Oberfläche der glatten Steine abkratzen kann.

200000 J, Twin-Rivers-Höhle, Sambia: Ockerverarbeitung (Datierung sehr unterschiedlich angegeben)

175000 J, Bruniquel-Höhle, SW-Frankreich: zwei kreisförmige Steinwälle (bis 6,7 m bzw. 2,2 m Durchmesser) und vier Stapel aus Stalagmiten bzw. Stalagmitenfragmenten: größter Steinwall bis 40 cm hoch; insgesamt 400 Fragmente; von HN tief in der größten Kammer einer Karsthöhle (kein Tageslicht, 336 m vom Eingang entfernt) errichtet; Zweck unbekannt.

171000 J, > 1 m lange Grabstöcke des HN in der Toskana, wie sie auch heute noch von Jäger-Sammler-Kulturen (vor allem Frauen) verwendet werden. Einseitig angekohlt, um die Griffe besser mit Steinwerkzeugen bearbeiten zu können.

164000 +/- 12000 J, Pinnacle Point, Südafrika: Ockerverarbeitung; Nutzung mariner Nahrungsquellen (Schalentiere), Mikroklingen (< 10 mm breit), zufällig (untere Grenze des Größenverteilungsspektrums der Klingen) oder gezielt für zusammengesetzte Werkzeuge? Erster Nachweis der Nutzung von Feuer, um die Verarbeitung von Steinwerkzeugen zu erleichtern und

verbessern (Pyrotechnologie: Erhitzung von Kieselkonglomeraten in einem sehr komplexen Prozess auf 350 Grad, um sie besser bearbeiten zu können). Diese Tradition wird in der Region über mindestens 100.000 J beibehalten. (Nach Sci. Rep. 9: 14591 erster Nachweis systematischer Nutzung der Pyrotechnologie ab mindestens 72 TA).

135000 – 100000 J, Skhul, Israel: perforierte Meeresschneckenhäuschen als Perlen (ergänzt) (*Nassarius gibbosulus*); ebenso vor **108000** Jahren an der Atlantikküste Marokkos

130000 J, Mumba-Höhle, Tansania: Klingen aus Obsidian, der von einem ca. 320 km entfernt liegenden Vulkanfeld stammte

130000 J, Krapina: acht Adlerkrallen, die eindeutig als Schmuck getragen wurden (Schnittmarken und Polituren an den Stellen, wo sie angebunden waren) sowie versiegelter Faserrest, möglicherweise von einer Sehnen- oder Lederschnur (Sci. Rep. 10: 6329)

(400) 200 – 130 TA: Hitzebehandlung von Silcreten (MSA): diese Technik war in der MSA Afrikas regional beschränkt auf das südliche Südafrika und die westliche Kapregion, wurde aber seit der Still Bay-Industrie kontinuierlich praktiziert. Der älteste sichere Nachweis ist Hoedjiespunt 1 (119 – 130 TA). In Duinefontein 2 (200 – 400 TA) findet sich die Technik noch nicht, während sie in Hoedjiespunt 1 schon hoch entwickelt ist. Dies spricht für eine Entstehung irgendwann zwischen 200-400 und 130 TA – in diesem Zeitfenster wurde HS zur wichtigsten Homininen-Art im südlichen Afrika und die Nutzung von Silcret wurde ebenfalls in diese Zeit häufig und weit verbreitet in der Region (Palgrave Comm. 6: 73).

120000 J, Jülich: Kleber aus Birkenpech, mit dem schmale Steinklingen seitlich an Speere geklebt wurden (s.o.) (In Mittelitalien sind zwei miteinander verklebte Steinwerkzeuge aber möglicherweise 200000 J alt).

120000 – 100000 J: Tinsihmet/Israel: ältestes Begräbnis (taxonomisch noch unklar, welche Homininen-Art) (voll artikuliert in fetaler Position)

115000 – 120000 J: Cueva des los Aviones, Südostspanien: Muschelschalen mit Löchern sowie als Behälter für komplexe Pigmentmischungen; rotes und gelbes Pigment (HN)

>115000 J: Cueva Anton, Spanien: Kettenperlen als indirekte Indizien für geflochtene Schnüre/Bänder (HN) (vgl. Sci. Rep. 10: 4889).

110000 J: Pinnacle Point, Südafrika: Schalen von Muscheln und Schnecken, die nur im tiefen Meer lebten und nicht als Nahrung gedient haben könnten (sind längst verwest, wenn die Schalen an die Küsten gespült werden). Wurden wohl nur wegen ihrer Schönheit gesammelt.

105000 – 115000 J: Knochenwerkzeuge (Retouchers) aus China: Tierknochen, die benutzt wurden, um Steinabschläge herzustellen oder Steinwerkzeuge nachzubearbeiten („weiche Hämmer“) (Hersteller unbekannt)

101000 +/- 4000 Jahre: Blombos Cave: Ockerwerkstatt mit verschiedenen Werkzeugen zur Herstellung einer ockerhaltigen Paste und *Haliotis*-Schalen als Behälter („Malerpalette“)

100000 J., Klasies-River-Mouth-Höhle, Südafrika: zwei Fragmente eines womöglich absichtlich eingekerbten Knochens

99000 J., Blombos Cave, Südafrika: Ockerklumpen mit künstlichen Einritzungen (mit spitzen Steinwerkzeugen unter Feinkontrolle der Hand erzeugt; Kreuzschraffuren, wellenförmige Markierungen; Beginn einer 25000 J lang anhaltenden Tradition, die sich auch vor 77000 Jahren in der Blombos Cave, aber auch an einigen vermutlich ähnlich alten Stein- und Knochenobjekten in Afrika findet). (Sci. 323, 569).

100000 – 50000 J (Spanne), Tata/Ungarn: poliertes Plättchen aus Mammutzahn

90000 – 80000 J (Spanne), Südkongo: mit mehreren Widerhaken versehene Speerspitze aus einer Tierrippe; Fischabfälle deuten auf selektiven Fischfang (nur große, geschlechtsreife Fische) (Karanda, naA Katanda, Südkongo; Datierung gilt aber als umstritten). Knochenharpunen mit Widerhaken aufwändiger Herstellung (früher nahm man an, Knochen oder Elfenbein sei in Afrika erst in der jüngeren Steinzeit verwendet worden); daneben Reste großer Nilwelse, die auf Fischfang deuten

82000 J: perforierte Schnecken als Kettenglieder (*Nassarius gibbosulus*) in Taforalt/Marokko

80000 J: (spätestens jetzt) erste zusammengesetzte Geräte: Steingeräte in Holzgriffen geschäftet und Speere mit Spitzen bewehrt (Roots S. 202; ergänzt).

77000 +- 6000 J (naA 75600 +- 3400 J), Blombos Cave, Südafrika: 41 mit jeweils einem Loch (an der dünnsten Stelle!) perforierte kleine Schneckenhäuschen (*Nassarius kraussianus*. Netzreusenschnecke), die wahrscheinlich an einer 20 km entfernten Flussmündung aufgesammelt worden waren; alle Schalen gleich groß, an derselben Stelle ein rundes Loch, offenbar zu einer Kette aufgefädelt. Abnutzungsspuren an den Lochrändern lassen darauf schließen, dass die Schnecken aufgefädelt wurden. Ockerreste an den Schalen deuten darauf, dass die Kette an der mit Ocker bemalten Haut getragen wurde (Sci. 304, 369 + 404).

Außerdem: Knochenwerkzeuge, darunter feine Ahlen; zweischneidige Spitzen aus sehr schwer zu bearbeitenden Gesteinen wie z.B. Kieselkonglomeraten; einige von ihnen vermutlich als Spitzen von Geschosswaffen.

Der Umstand, dass Steinspitzen in sehr unterschiedlicher Qualität gefunden wurden, könnte darauf deuten, dass hier auch eine „Lehrwerkstatt“ betrieben wurde.

Skelettreste von großen Meeresfischen > 30 kg (gehen hinunter bis in eine wahrscheinlich über 130000 J alte Schicht der Höhle)

77000 J, Sibudu-Höhle: „Matratzen“ aus Blättern der Kapquitte, die gegen Stechinsekten und deren Larven schützen. Ab 73000 J wurden diese Matratzen systematisch abgebrannt und erneuert (heute noch bei KwaZulu-Natal üblich).

73000 J, Ocker-Zeichnung (Kreuzmuster) auf einem Schleifstein, Blombos-Höhle (älteste Zeichnung; ähnliche Strukturen aus älteren Zeiten stellen Ritzungen dar)

ab 71000 J, Pinnacle Point (Lokalitäten 5 + 6): große Mengen Mikrolithe aus erhitzten Silkreten; für zusammengesetzte Werkzeuge. Möglicherweise wurden die Mikrolithe auf Holzpfeile gesetzt (was dann ein Hinweis auf die Nutzung von Pfeil und Bogen wäre). Die Technik wird mit gewissen Modifikationen in der Region über 11000 J weitergegeben (indem sie sich in der Howiesons Poort Kultur fortsetzt, s.u.). **Ältester sicher datierter Nachweis von Mikrolithen** (Nat. 491: 531 + 590). In Ostafrika finden sich Mikrolithe ab ca. 60000 J.

70000 J., Loiyangalani/Tansania, Perlen aus Straußeneischale

(>) **66700 J:** einfache Höhlenkunst der HN in Spanien (Handabdruck in Maltravieso); rote leiterförmige Zeichnungen in La Pasiega mindestens 64800 Jahre alt.

64000 J., Howieson's-Poort-Kultur, Sibudu-Höhle: indirekte Indizien für die evtl. Nutzung von Pfeil und Bogen (Steinwerkzeuge, die wie Pfeilspitzen aussehen), zusammengesetzte Werkzeuge (Steinwerkzeuge, die mit einer erwärmten Mischung aus Akazienharz, Bienenwachs und Ocker an hölzerne oder knöcherne Schäfte geklebt wurden) sowie die Nutzung von Fallen oder Schlingen (hoher Anteil von Tierknochenresten, die von Tierarten stammen, die eigentlich nur durch Fallen zu fangen sind) (alles aber indirekte Indizien!) (Sci. 332, 1261).

65000 – 55000 J., Diepkloof/Südafrika: kreuzförmig eingeritzte Schalenstücke von Straußeneiern (über den gesamten Zeitraum beibehaltene Tradition: 270 Schalenbruchstücke von mindestens 25 Eiern; Bänder, schraffierte Linien und parallele Linien, die Bänder kreuzen. Über 10000 Jahre hinweg nahezu konstantes Dekor. Vermutlich handelte es sich um eine allgemein verständliche, allen bekannte Symbolik. Die stabilen Eierschalen dienten wohl als „Mehrwegflaschen“ wie heute bei Buschmännern der Kalahari. Auch sie gravieren die Eier zur Kennzeichnung von Besitzer oder Inhalt (Spektr. Wiss. 5/2010, 13; PNAS 107, 6180). Ältester Nachweis von Gravuren an Straußeneischalen.

Eine Studie über die Gravierungen von Ockerstücken in Blombos sowie die gravierten Straußeneischalen von Diepkloof deutet darauf, dass diese als Dekoration und kulturelle Tradition dienten, aber eher nicht als Symbole. Sie evolvierten über 30 TA hinweg, wurden hervorstechender für die Augen, ausdrucksvoller und leichter aus dem Gedächtnis reproduzierbar (PNAS 117: 4578).

60000 J., Quneitra, syrisch-israelisches Grenzgebiet: Feuerstein mit eingeritzten konzentrischen Bögen (naA 54000 J)

60000 J., Botswana: wahrscheinlich absichtliches Inbrandstecken von Grasflächen: Feuer fördert die Keimung nahrhafter Knollengewächse

60000 – 55000 J., Abric Romani (Höhle) in Spanien: einfache Küchengeräte aus Holz (Holzlöffel, Holzmesser), durch kalkhaltige Gewässer konserviert. Außerdem Herstellung kochenden Wassers in einer in den Fels gehauenen Mulde durch heiße Steine, die an Feuerstellen rings um die Mulde erhitzt und dann in das Wasser geworfen wurden (HN).

50000 J, Faustkeile des HN zum Feuerschlagen genutzt? (beim HS ist diese Technik erst ab 32 TA nachweisbar).

Feuerschlagen setzt neben einem Feuerstein auch ein eisenhaltiges Mineral wie Pyrit voraus (zwei Feuersteine gegeneinander zu schlagen, führt zwar auch zu Funken, die aber nicht heiß genug sind, um einen Zunderschwamm oder anderes leicht brennbares Material zu entzünden). Der HS nutzte diese Technik ab 32 TA (Vogelherdhöhle).

Es fanden sich 50000 J alte Feuersteine des HN, die Spuren zeigen, wie sie beim Feuerschlagen mit Pyrit typischerweise entstehen. Da allerdings keine Pyritreste direkt nachgewiesen werden konnten, bleibt die Nutzung zum Feuerschlagen letztendlich doch nur hypothetisch (www.antropus.de). Zweifellos nutzten die HN Feuer; vor der Erfindung des Feuerschlagens machte man Feuer, indem man zwei Hölzer kräftig gegeneinander rieb (sofern man nicht glühende Äste von Waldbränden sammelte und diese Feuer so lange wie möglich konservierte).

50000 – 45000 J, Denisova-Höhle: ältester Stirnreif (Tiara) aus Mammutfelbein, das durch spezielle Behandlung biegsam gemacht wurde. Der Träger ist unbekannt; lediglich die Größe der Tiara spricht indirekt dafür, dass sie von einem HD-Mann getragen worden sein könnte, da die großen Zähne der HD ein Indiz sind, dass HD auch große Köpfe gehabt haben müssten.

Es fanden sich insgesamt 30 Objekte aus Elfenbein, darunter 3 Ringe, Perlen, Teile von Armbändern, Pfeilspitzen. Zur Herstellung des Stirnreifs wurde das Mammutelfenbein in Wasser aufgeweicht und dann im rechten Winkel gebogen. Dann wurden Löcher in Einzelteile gebohrt und die Teile durch Lederbänder miteinander verbunden. Zahlreiche Verschleiß-Spuren deuten auf eine lange Nutzungsdauer, bis es zerbrach und in der Höhle weggeworfen wurde. Man fand auch Bruchstücke von Elfenbein, die vermutlich bei der Herstellung des Stirnbands übrig blieben (nach www.antropus.de). Tiaras aus Mammutelfenbein fanden sich viel später auch an der 20 bis 28 TA alten Fundstelle von Yana (Yakutien).

45000 J, Grotte du Renne (Frankreich): Ringe aus Elfenbein, durchbohrte Tierzähne in Verbindung mit HN-Knochen; unklar, ob von HS abgeschaut oder vom HN selbst entwickelte Technologien (Chatelperronian)

>**43900 J**, Sulawesi (Datierung der Deckschicht über einer der Figuren; **44400 ± 490 Jahre**): älteste figurative Höhlenmalerei: menschliche Figuren mit Tiermerkmalen (Therianthrope), die Tiere (Schweine, Wildrinder) mit Speeren jagen oder möglicherweise sogar mit Seilen einfangen.

- älteste figürliche Darstellung (zuvor: 40 TA, Wildrind, Kalimantan);
- älteste Therianthrope (bisher: Löwenmensch aus Hohlenstein-Stadel, 39 – 40 TA);
- älteste szenische, erzählerische Darstellung einer Jagdszene (bisher: Lascaux, 17 TA, Magdalenian).

43000 J, Enkapune Ya Muto, Rift Valley, Kenia: scheibenförmige Perlen aus Straußeneischalen mit einem Loch in der Mitte (neben grazielen daumennagelgroßen Schabern und Messern aus Obsidian)

42000 J., Ost-Timor: Fischfang im offenen Meer (pelagisch), u.a. Tunfisch, was komplexe Planung und weit entwickelte marine Technologien erforderte, zumal sich Tunfisch normalerweise nicht in Küstennähe aufhält. Zum Tunfischfang wurden wohl Netze benutzt, da überwiegend Reste von jungen Tieren gefunden wurden (junge Tiere können sich eher in den Netzen verfangen als erwachsene Tiere).

Hier fand sich auch ein Bruchstück eines Angelhaken, aus einer *Trochus*-Schale hergestellt, Alter zwischen 23000 und 16000 Jahren, allerdings nicht für pelagisches Fischen geeignet (Sci. 334, 1117). Die Funde aus Osttimor belegen den hohen Stand an mariner Technologie und Fähigkeiten der Menschen, die Wallacea besiedelten; dank Fischfang konnten offenbar faunal verarmte Inseln besiedelt werden, und diese Fähigkeiten erlaubten auch die frühe Besiedlung von Australien und des angrenzenden Ozeaniens auf dem Meeresweg (Sci. 334, 117)

Isotopen-Untersuchungen an Zähnen in einem Unterkiefer aus China (40 TA) deuten auf eine reiche Nahrung von Fisch und Meeresfrüchten.

Die ältesten Netzen sind 29000 Jahre alt und wurden in einer südkoreanischen Höhle gefunden; es handelt sich dabei um Steine, mit denen man Fischernetze beschwerte, um in Bächen und Flüssen kleine Fische zu fangen. Die Steine weisen tiefe Rillen auf, die in die Enden der Steine geritzt wurden, um den Schnüren Halt zu bieten.

Man diskutiert auch eine Rolle des Fisches in der Höherentwicklung der Intelligenz. Menschen, die mindestens einmal pro Woche Fisch essen, haben mehr graue Gehirnzellen und einen 14 % größeren Hippocampus (wichtig für Gedächtnis und Lernen), außerdem fördern Omega-3-Fettsäuren das Hirnwachstum. Die Einbeziehung von Fisch in den Ernährungsplan könnte daher den Kulturschub vor 40000 Jahren erklären. Allerdings ernährte sich auch der HN in Gibraltar vor

40000 Jahren von marinen Ressourcen, und der älteste Angelhaken aus Europa ist nur 19000 Jahre alt (was früheren Fischfang aber nicht ausschließt). Damit bleibt die Kausalität zwischen Fischfang und neuen Verhaltensweisen/Technologien beim HS weiterhin hypothetisch (www.antropus.de).

(Ältere Hinweise auf Fischfang wie in der Blombos-Höhle aus dem Zeitraum zwischen 140000 und 50000 Jahren betrafen nur Flachwasser-Arten, die man auch ohne Benutzung von Booten oder komplexen Technologien fangen konnte).

41000 – 52000 J (Datierungsspanne): Fragment einer dreilagig gewobenen Schnur (Abri du Maras; HN)

40800 Jahre (Mindestalter): „rote getüpfelte Scheibe“ als älteste Höhlenmalerei Europas (Nordspanien: Sci. 336, 1409) (41400 ± 570 Jahre)

Mindestens 40000 Jahre: älteste Knochenflöten (Geißenklösterle); gleich alte figürliche Kunst einschließlich mythologischer Figuren (naA sogar 43000 bis 42000 J für die Flöten aus Schwanenknochen und Elfenbein: s. Spektr. Wiss. 6/2013: 22); außerdem Knochenflöte aus der Vogelherdhöhle (Länge 42 mm, Durchmesser 9 mm), Alter 40000 Jahre.

ca. 40000 J: erste Drehbohrer (Kostenki, Westufer des Don)

40000 – 30000 J (Kostenki): Nähnadeln (naA Knochennadeln schon in der Blombos-Höhle!)

40000 Jahre (Borneo; Mindestalter): älteste figürliche Wandmalerei weltweit (!) (ein Wildtier, wohl ein vermeintliches Rind, mit orangefarbenem Ocker auf eine Felswand aus Kalkstein gemalt: ein großer Ungulate möglicherweise mit einem Speerschaft in der Flanke. Zusätzlich zwei Handabdrücke (mindestens 37200 Jahre alt) und ein weiterer Handabdruck, der auf 23600 - 51800 Jahre datiert wurde, ebenfalls allesamt mit orangefarbenem Ocker. Kontinuität des Stils der Höhlenmalerei auf Borneo bis vor ca. 20 TA; auf dem Höhepunkt des LGM kommt es zu einem Stilwechsel (Bevölkerungswechsel?); ab jetzt dunkelviolette Handabdrücke; vor mindestens 13600 Jahren wurde sogar ein Mensch gemalt, was im Pleistozän nur sehr selten der Fall war. Ein ähnlicher Stilwechsel hin zur Darstellung von Menschen findet sich etwa zur gleichen Zeit auch in Europa im Magdalenien (16,5 – 12 TA BP), wo Menschendarstellungen zahlenmäßig über Tierdarstellungen dominieren (Nat. 564: 254).

39900 Jahre (Mindestalter): Handabdruck (Blastechnik?) an einer Höhlenwand auf Sulawesi/Indonesien (Nat. 514: 223); figürliche Malerei (Tiere) in Sulawesi mindestens 35000 Jahre alt; in Nordspanien gleiche Blastechnik für Handabdrücke ab 37300 Jahre (Mindestalter; Sci. 336, 1409) (37630 ± 340 Jahre)

39000 Jahre (Mindestalter): kreuzförmige Gravuren in der Gorham-Höhle/Südspanien unklarer Bedeutung; als Urheber wird aus zeitlichen Gründen der HN vermutet

35700 Jahre (Mindestalter): älteste sicher datierte Tierzeichnung (wahrscheinlich Schwein): Sulawesi/Indonesien; 35400 Jahre (Mindestalter): Darstellung eines Hirschebers (Nat. 514: 223). In Westeuropa älteste figürliche Darstellung in der Chauvet-Höhle (32410 RC-Jahre; entspricht 35300 – 38827 Kalenderjahre) (Nat. 514: 170). Die Zeichnung von Sulawesi ist mindestens 400 Jahre älter als die ältesten Zeichnungen von Chauvet; allerdings erwiesen sich die figürlichen Tierdarstellungen von Borneo mit 40000 Jahren (Nat. 564: 254) nochmals als 4000 Jahre älter und stellen nun die ältesten figürlichen Darstellungen der Welt dar. Offenbar waren figürliche

Wandmalereien (Tierdarstellungen) zu jener Zeit in Südostasien weit verbreitet und stellen keine seltenen Einzelfälle, sondern eine Tradition dar.

> 35000 J (Kalenderjahre, max. 40000 J): Hohle-Fels-Höhle, Schwäbische Alb, unterste Aurignacien-Schicht an dieser Lokalität: älteste Venusfigur (sonst erst im Gravettian), fein gearbeitet, starke Betonung der Geschlechtsmerkmale wie bei den späteren Venusfiguren üblich

35000 J, Hohle-Fels-Höhle, Schwäbische Alb: Elfenbeinskulptur eines Wasservogels u.v.a.m.

seit 33000 J (Hochland Lesothos, späte MSA) tauschen die in dieser Region lebenden Völker (wie heute die !Kung San) Perlen aus Straußeneischalen aus, wie Strontiumisotopen-Untersuchungen der Perlen und ihrer Umgebung ergaben. Die sich rasch verändernden Lebensbedingungen im MIS 3 (59 – 25 TA) führten offenbar zu vergrößerten sozialen Netzwerken, und die Perlen, die als Körperschmuck verwendet wurden, spielten dabei offenbar eine große Rolle, z.B. als symbolische Geschenke. Noch heute nutzen die !Kung San solche Netzwerke zum Austausch, um ihre Versorgung zu sichern und Fortpflanzungsrisiken zu vermindern. Dieser Austausch erfolgte (der Herkunft der Perlen nach zu urteilen) schon in der späten MSA über Entfernungen von mehreren hundert Kilometern (PNAS 117: 6453).

32600 (\pm 400) J: Erstdnachweis der Nutzung von Mehl (Grotta Paglicci, Süditalien; frühes Gravettian) aus Flughafer (*Avena*). Komplexer Prozess; thermische Vorbehandlung vor dem Zermahlen mit einem Mahlstein, entweder um das Trocknen der Pflanzen zu beschleunigen oder sie leichter zerreibbar zu machen (PNAS 112: 12075).

30000 J: Domestikation von Hunden (Rentierjäger)

26000 J (naA 29000 J: Nat. 496: 302): Dolni Vestonice, Tschechien: Abdrücke von Texturen (Gewebe) auf Tonfragmenten belegen acht (!) verschiedene Webtechniken, Nähen, Herstellung von Netzen, Korbmacherei. Die differenzierten Techniken sprechen für eine längere Vorgeschichte in der Anwendung dieser Verfahren (Nat. 447, 34; ergänzt). **Älteste figürliche Keramik** (kleine Kunstobjekte aus gebranntem Ton) – aber noch keine Töpferei!

20000 J: Einführung wilder Tiere (wie Wallabys und Ratten) auf Papua-Neuguinea als Fleischlieferant

20000 – 19000 J: älteste Töpferei (China) (Herstellung von Tongefäßen, wahrscheinlich zum Kochen) (in der Sahelzone Westafrikas erst ab mind. 11400 BP, in Japan schon vor 15000 BP, in Mesopotamien im Mesolithikum B, d.h. 8500 – 6000 v. Chr.).

früheste bekannte Nachweise (Kurzfassung):

Klingen: 510 TA

Mahlsteine; Verarbeitung von Pigmenten: 285 TA

Steinspitzen: 250 TA

Erbeuten von Muscheln und Wasserschnecken; weiträumiger Tausch von Objekten: 140 TA

Ketten aus perforierten kleinen Meeresschnecken: 135 – 100 TA, ganz sicher ab 82 TA

Fischfang: 130 TA (pelagisch: 42000 Jahre, Angelhaken: 23000 – 16000 Jahre)

Gewollte Ritzungen auf Objekten; Knochengeräte; Abbau von Gestein: 100 TA

Spitzen mit Widerhaken: 80 TA

Kleine Steinklingen; Perlen: 75 TA

Töpferei: 19 bis 20 TA

Symbolismus:

Eine wesentliche Frage ist, ab welchem Zeitpunkt man von **symbolischem Verhalten** sprechen kann. Symbole erfordern eine allgemein in der Gruppe verstandene Bedeutung; das symbolische Objekt oder Verhalten muss mit einer Botschaft verknüpft sein. Einzelne Funde von vermeintlichen Figürchen (wie Tan-Tan in Marokko, 500 bis 300 TA, oder Berekhat Ram, Golan, 250 TA) sind daher noch kein Beweis für Symbolismus, selbst wenn der Hersteller eine Ähnlichkeit zwischen dem Objekt und einer menschlichen Figur erkannte.

Die Herstellung differenzierter Werkzeuge wird dagegen als sicheres Indiz für symbolische Fähigkeit gesehen, erfordert es doch ein abstraktes Konzept im Kopf. Für die einfachsten Werkzeuge (Olduvan) war ein solches Konzept noch nicht notwendig. Umstritten ist, ob die Herstellung der einfachen Faustkeile des frühen Acheulean (ab 1,7 MA) überhaupt abstraktes Denken, eine abstrakte mentale Schablone, verlangte; sie waren in ihrer Form noch sehr variabel. Ab etwa 500 TA finden sich viel symmetrischer und gleichmäßiger gestaltete Faustkeile; ihre Anfertigung setzte wohl eine mentale Schablone voraus, und man vermutet sogar, dass besonders fein gearbeitete Faustkeile eine symbolische Bedeutung hatten (z.B. Prestige; das andere Geschlecht beeindrucken). Die fortschrittlichen Werkzeuge fallen zeitlich mit dem Auftreten von *H. heidelbergensis* mit seinem (im Vergleich zum HE) deutlich größeren Gehirn zusammen. Schon wenig später findet sich in Afrika eine Vielfalt fein gearbeiteter Klingen und Wurfspitzen (Mittlere Steinzeit). Ihre Herstellung erforderte mit Gewissheit mentale Schablonen.

Vor 260000 J finden sich in Twin Rivers (Sambia) zusammengesetzte Werkzeuge. Fein gearbeitete Klingen und andere Werkzeuge wurden an einer Kante so bearbeitet, dass sie auf Stiele (wohl aus Holz) gesetzt werden konnten, ein sicheres Indiz für symbolische Fähigkeiten. Und die noch älteren Speere von Schöningen erforderten mindestens acht im Voraus geplante Arbeitsvorgänge, die sich über mehrere Tage erstreckten. In Twin Rivers fanden sich außerdem mindestens 300 Klumpen Ocker und anderer Pigmente unterschiedlicher Farben, z.T. von weither stammend. Ihre Bedeutung bleibt unklar (vermutlich Körperbemalung, aber keine eindeutigen Indizien dafür. Auch gibt es keine eindeutigen Indizien, dass sie zu Pulver verarbeitet wurden, wie für Körperbemalung notwendig wäre). Wenn sie dennoch der Körperbemalung dienten, spielte diese aber vermutlich eine Rolle bei der sozialen Identität (z.B. Gruppenzugehörigkeit) und wäre damit ebenfalls ein Indiz für Symbolismus. Letztendlich ist ungeklärt, wozu man Pigmente nutzte.

Die Funde der Blombos Höhle (ab 99000 J) sind dagegen eindeutig Indizien für Symbolismus, ebenso die 135000 – 100000 J alten „Perlen“ aus perforierten Meeresschneckenhäuschen von Skhul, die als persönlicher Schmuck interpretiert werden. In der 92000 J alten Fundstelle in der Qafzeh-Höhle zeigte sich bereits die starke Bevorzugung der Farbe Rot. Die symbolische Bedeutung dieser Farbe reicht offenbar schon sehr weit zurück. Damit ist unstrittig, dass Symbolismus mindestens vor 100000 J entwickelt war, möglicherweise aber schon viel früher.

Positronenemissionstomographische Untersuchungen an in der Herstellung von Steinwerkzeugen erfahrenen Archäologen zeigten, dass sowohl die Herstellung prä-acheulischer wie spätacheulischer Werkzeuge motorische und visuelle Hirnareale aktivierte. Hirnareale, die auch in Verbindung mit der Sprache stehen, wurden aber nur bei der Herstellung spätacheulischer Werkzeuge aktiviert (Sci. 323, 709) (s. unten unter „Sprache“).

Kultursprung durch höhere Bevölkerungsdichte und soziale Netze?

Gewaltige Kultursprünge erfolgten beim HS vor 90000 bis 60000 Jahren in Afrika und vor 40000 Jahren in Europa. Die Bevölkerungsdichte erreichte in Afrika bereits vor ca. 100.000 Jahren jenes Niveau, das im Jungpaläolithikum Europas herrschte. Mit dem Bevölkerungswachstum stieg die Häufigkeit von Begegnungen zwischen Gruppen. Außerdem ließ sich experimentell modellieren, dass in größeren Gruppen von Jägern und Sammlern die Wahrscheinlichkeit steigt, dass jemandem etwas Geniales einfällt und dieses auch tradiert wird – wie die Mikrolithenkultur von Pinnacle Point (71 TA), die länger als 10.000 Jahre in Südafrika Bestand hatte.

Es kommt nicht so sehr auf überragende Schlaueheit an, sondern engen Kontakt und Austausch mit Nachbarn sowie gute soziale Vernetzung. Simulationen zeigten, dass umfangreiche soziale Netze die Kreativität fördern (Spektr. Wiss. 6/2013: 22).

Kulturelle Leistungen II: Zubereitung von Speisen, Metallverarbeitung, Straßenbau/Verkehrsmittel, Körperpflege, Tempel/Religion:

Zusammenstellung kultureller Leistungen nach PROBST (2002) (Auswahl bevorzugt solche Themen, die hier nicht an anderer Stelle ausführlicher oder mit aktuellerem Datenmaterial erwähnt werden), ergänzt/aktualisiert:

Ernährung:

Erste Suppen in Europa im Magdalenien (Steine wurden im Feuer erhitzt und dann mit Hilfe von Astgabeln in mit Leder, Pferdemenagen oder Rentierblase ausgekleidete Gruben gelegt; darin wurde die Suppe gekocht).

Getreideanbau zwischen 9500 und 8500 v.Chr. in Ain Mallaha in Nordisrael und Abu Hurreira (Euphrat) um 8500 v.Chr., wo Wildgetreide angebaut wurde. An diesen Fundstellen auch die ältesten Ackerbaugeräte: Klingen, Teile von Sicheln zum Abschneiden der Getreidehalme; große steinerne Mörser zum Zerquetschen der Getreidekörner. Im Irak benutzte man steinerne Erntesicheln und Mahlsteine.

Geröstete Haselnüsse in Europa ab 8000 – 5000 v.Chr.

Kultivierung von Erbsen in Vorderasien ab 8500 v.Chr. (kultivierte Erbsen und Linsen unterscheiden sich von den Wildformen dadurch, dass die reifen Hülsen geschlossen bleiben, ähnlich wie beim Getreide)

Erste Milchspeisen wahrscheinlich vor > 6000 v.Chr.; die frühen Hausrinder und –ziegen gaben aber wohl noch wenig Milch.

Bier seit > 6000 v.Chr. in Mesopotamien, seit 5000 J auch in China – Weizen wurde nach China zunächst zum Zwecke der Bierstellung aus Westurasien eingeführt und erst später anderen Nutzungen zugeführt (PNAS 113: 6444)

Hirsespeisen seit > 6000 v. Chr. (Nordchina [naA: 5800 v.Chr.]); in Afrika ab ca. 5000 v.Chr.

Früheste Bauern in Griechenland (Emmer, Einkorn, Gerste, Linsen) um 6000 v. Chr., in Bulgarien (Weizen, Gerste, Wicke; Erntesicheln), Rumänien, Serbien und Ungarn nach 6000 v.Chr., in Deutschland ab 5500 v.Chr. (La Hoguette-Gruppe). Die sich daran anschließenden Linienbandkeramiker (5500 – 4900 v. Chr.) kultivierten Einkorn, Emmer, Gerste, Linsen, Erbsen, Schlafmohn; sie benutzten auch schon Mahlsteine (große Steinplatte als Unterlage, darüber länglicher Läuferstein zum Zerquetschen) und Erntesicheln (bogenförmige Holzfassung mit mehreren Feuersteinklingen)

Bohnen seit > 5000 v.Chr. (Mittelamerika)

Kartoffeln, Mais, Pfeffer, Kürbisse seit ca. 5000 v. Chr. (Südamerika) [nach neueren Angaben Kürbis seit 8000 – 7000 v.Chr., Mais wahrscheinlich seit 7000 v.Chr.; s.o.]

Stärkekörner von *Solanum jamesii* an Steinwerkzeugen aus Süd-Utah (Alter zwischen 10900 – 10100 BP) belegen die früheste Nutzung von Kartoffeln in Nordamerika, ebenso wie jüngere Stärkekörner an derselben Fundstelle (6900 BP) (PNAS 114: 7606).

Jagdtechniken:

Pfeil und Bogen in Deutschland ab Magdalenien. Älteste Speerschleuder im Solutrean (> 18000 J) in Frankreich; Speerschleudern sehr häufig im Magdalenien, Harpunen ab Magdalenien. Beile aus Rentiergeweih ab Gravettian. Stabförmige Angelgeräte (ohne Haken) ab Magdalenien. Angelhaken (aus Röhrenknochen oder Hirschgeweih), Fischreusen und Netze einschl. Netzschwimmern ab 7000 – 6000 v. Chr.

Pfeil und Bogen (BdW 8/07, 27): indirekte Hinweise aufgrund 40 typischer kleiner Feuersteinspitzen, die eigentlich nur im Kontext von mit Bogen abgeschleuderten Pfeilen Sinn machen, finden sich vor 20000 bis 18000 BP im späten Solutrean (Parpallo-Höhle bei Valencia, N-Spanien). Sie waren geflügelt und mit einem Dorn am unteren Ende zur Verankerung im Pfeilholz. Gleichartige Spitzen finden sich noch bis vor 2000 v.Chr. in der Frühbronzezeit bewiesenermaßen für Pfeile. Mit Wurfspieren (wie sie indirekt ab Boxgrove und direkt ab Schöningen nachweisbar sind) mussten sich die Menschen den Großtieren mindestens auf 15 m nähern, bei einer direkten Attacke mit einem Speer- oder Lanzenstoß sogar auf 3 m; so sollen sich die zahlreichen schweren Knochenbrüche der Neandertaler erklären, die Pfeil und Bogen noch nicht kannten (neuerdings wird ein höheres Verletzungsrisiko der HN aber infrage gestellt). Mit einem Pfeil mit einer Geweih- oder Knochenspitze kann man dagegen noch auf 50 m Distanz einen Auerochsen erlegen.

Die Entwicklung von Pfeil und Bogen im Solutrean – also während des LGM – wird mit den schwierigen Lebensbedingungen in Verbindung gebracht; das Klima in Süd- und Südwesteuropa entsprach dem heutigen Mittelschweden. In höchster Bedrängnis entwickelten die Menschen zahlreiche Innovationen, so spezielle Speerspitzen (Solutrean-Blattspitzen), Feuersteinmesser, die Speerschleuder (Ausdehnung des Wirkungsradius der Speere auf 30 m). Der Bogen dürfte dagegen zunächst nicht als Jagdwaffe, sondern als Musikinstrument gedient haben. Man bog einen Stock und verknotete die Enden mit einem Seil aus Pflanzenfasern oder einer Tiersehne, um Töne zu erzeugen, wie eine Felszeichnung nahelegt, auf der eine menschliche Gestalt mit einem Bisonkopf einen sehr kleinen Bogen in der Hand hält, der viel zu klein ist, um als Jagdwaffe genutzt zu werden; auch ist kein Pfeil zu sehen. Dies spricht für einen Musikbogen; Töne wurden durch Zupfen erzeugt.

Der älteste überlieferte Bogen selbst stammt aus Dänemark (Seeland) und ist 8000 J alt. Als Bogenholz diente zunächst Ulmenholz; nur Eibenholz ist noch besser geeignet, die Eibe wanderte aber erst in der Jungsteinzeit wieder nach Mittel- und Nordeuropa. Die Pfeile wurden meist aus dem druckstabilen Kernholz von Kiefernästchen hergestellt; die ältesten überlieferten Pfeile sind 11000 J alt (BdW 8/07).

Gefäße / Keramik / Töpferei:

Neandertaler nutzten wohl menschliche Schädeldächer als Trinkgefäße
Kochgefäße in Form kleiner Kochgruben, die mit Leder, Pferdemenen, Rentierblasen ausgefüllt wurden, ab Magdalenien (s.o.)

Von der **Töpferei** (Herstellung von Gefäßen, ab 19 bis 20 TA) ist die figürliche Keramik zu unterscheiden (Brennen von kleinen Tonfiguren), die schon älter ist (26 TA bzw. naA 29 TA, Tschechien).

Yuchanyan Höhle, Hunan-Provinz, China: Fragmente von Keramikgefäßen, zwischen 18300 und 15430 Kalenderjahre (PNAS 106, 9535).

Inzwischen wurden Keramikgefäße von einer anderen Fundstelle in China sogar auf 20000 bis 19000 BP datiert (Xianrendong Höhle; Sci. 336, 1644 + 1696). Auch an anderen Stellen Ostasiens (bis Ostrussland und Japan) findet sich Töpferei früher als in der Levante und anderswo. Sie geht in China der Landwirtschaft um ca. 10000 Jahre voraus; die Erfindung der Töpferei hat also nichts mit dem Übergang zum Ackerbau zu tun. Indirekte Indizien wie z.B. Rußspuren deuten darauf, dass die in China hergestellten Tongefäße zum Kochen dienten. Durch Kochen in Tongefäßen gewinnt man mehr Energie sowohl aus tierischer Nahrung wie aus stärkereicher Pflanzennahrung. Da sich an der Fundstelle der ältesten Tongefäße auch viele aufgeschlagene Knochen finden, könnten die Töpfe auch genutzt worden sein, um Knochenmark und Schmalz zu extrahieren. Es ist außerdem von modernen Jäger-Sammler-Kulturen bekannt, dass sie Töpfe zur Nahrungsherstellung und -lagerung, aber auch zum Brauen alkoholischer Getränke nutzen.

Die Erfindung der Töpferei fällt damit ins LGM (25 bis 19 TA), das in China mit mehreren Innovationen einherging: neben der Töpferei erstmals kleine Steinwerkzeuge (Microlithe) und erstmals Steine zum Schleifen oder Mahlen; Mikrolithe und Mahlsteine finden sich schon ab ca. 25000 Jahre (Longwangchan).

Die Xianrendong-Höhle wurde zwischen 29000 und 17500 BP mit nur kurzen Unterbrechungen kontinuierlich genutzt (dann wieder zwischen 14500 und 12000 BP). Die ältesten Keramikreste finden sich zwischen 20000 und 19000 BP (Kalenderjahre), was dafür spricht, dass dies der Zeitraum ist, in dem die Technik entstand (Spanne der

Daten aus der betreffenden Schicht: 20867 +/- 318 Jahre bis 19283 +/- 283 Jahre); 19000 Jahre stellen also die Untergrenze dar, mehr als 20000 Jahre sind immerhin möglich. Dies korreliert zeitlich mit dem Maximum des LGM.

Dies wird damit erklärt, dass unter den schwierigen Bedingungen des LGM so die knappen pflanzlichen und tierischen Ressourcen z.B. durch intensives Kochen und/oder Mahlen besser genutzt werden konnten. Wichtige Neuerungen, die üblicherweise mit dem Ackerbau assoziiert werden, sind in China also offenbar die Folge der Nahrungsknappheit während des LGM. Allerdings waren Mahlsteine erst ab 13000 BP weiter und in größerem Umfang verbreitet. Offenbar fand eine Funktionserweiterung statt. Möglicherweise waren die neuen Technologien ja zunächst für andere Zwecke entwickelt worden, als für die sie dann später genutzt wurden. So deuten Pflanzenreste an Mahlsteinen an, dass sie zunächst für das Zermahlen von Eichel- oder sogar anorganischen Materialien wie Pigmenten genutzt wurden, bevor man sie dazu einsetzte, wildes Getreide zu zermahlen – ähnliches ist auch aus der Levante bekannt, wo Mahlsteine auch zunächst anderen Zwecken gedient hatten.

Frühe Töpferei findet sich in Ostasien an vielen Stellen, während sie andernorts noch unbekannt war. Auch wenn sie mehrfach unabhängig voneinander erfunden worden sein könnte, spricht dies doch dafür, dass sich die Technologie innerhalb Ostasiens ausbreitete. Auffällig ist, dass die Töpferei in Ostasien der Landwirtschaft lange vorausging, während sie in der Levante erst nach dem Übergang zum Ackerbau eingeführt wurde (Sci. 336, 1644 + 1696).

In Japan findet sich Töpferei ebenfalls schon im ausgehenden Pleistozän ab etwa 16000 BP; sie breitete sich innerhalb von 4000 Jahren über die gesamte japanische Inselwelt aus (sogar mit einfachen Verzierungen: angedeutet z-förmigen umlaufenden Linien: Kuboderaminami, ca. 15000 BP). Die Analyse der anhaftenden Fette zeigte, dass die Gefäße überwiegend dazu benutzt wurden, Süß- und Salzwasserfische zu kochen. Allerdings blieben solche Kochgefäße selten und relativ klein. Es ist daher sehr fraglich, ob aquatische Nahrung wie Fische usw. grundsätzlich in solchen Gefäßen gekocht wurden, oder ob dies eher die Ausnahme war, z.B. aus zeremoniellen Gründen oder als eine Art „Prestige“. Die an Nahrungsquellen reichen Flussufer und Küstenebenen erlaubten den dort lebenden Menschen vielleicht eine geringere Mobilität und damit mehr Potenzial, sich mit Töpferei zu beschäftigen. Man kann daher im oberen Pleistozän von einer langen „experimentellen“ Phase der Töpferei sprechen. Erst nach dem Übergang zum Holozän wurde das Kochen in Gefäßen in Japan und andernorts in Ostasien weit verbreitet und tägliche Praxis, was die Ausbreitung der Technologie in andere Regionen erleichterte.

Auf jeden Fall waren es Jäger-Sammler zwischen Ostrussland, Japan und Südchina, die die Töpferei erfanden – während die älteste figürliche Keramik aus Tschechien stammt (Dolni Vestonice, 29000 oder 26000 BP) (Nat. 496: 302 + 351)

Tongefäße in anderen Regionen:

Keramikgefäße ab 14000 v.Chr. in Japan (Jomon-Kultur), in Nordwestafrika (z.B. Mali) schon vor mind. 9400 v. Chr. (in der heutigen Sahelzone; etwa gleich alte Funde im Niltal und in Niger); in Vorderasien ab 6900 - 6800 v.Chr. (Syrien); im Feuer hart gebrannt. In Europa zunächst vor 6000 v.Chr. in Griechenland nachweisbar, in Deutschland ab 5500 v.Chr. (La-Hoguette), gefolgt von den Linienbandkeramikern. In Amerika sind Tongefäße ab 3500 v.Chr. nachweisbar. Goldgefäße ab 2500 v.Chr. (Sumerer), in Deutschland ab der Bronzezeit.

In Nordwestafrika wurde die Keramik irgendwann zwischen 12500 und 11500 BP erfunden: durch den Klimawandel war es dort feuchter geworden, es gediehen nahrhafte Gräser, die vor Nagern geschützt aufbewahrt und gekocht wurden, um die Stärke in den Körnern aufzuschließen. Wegen der Zerbrechlichkeit der Tongefäße vermutet man, dass diese frühen Keramiker halb-nomadisch (also saisonal sesshaft) lebten. Auch die Mahlgeräte (ab 10000 J) belegen einen Wechsel der Ernährungsweise: größer und sorgfältiger gearbeitet als Mahlsteine der Altsteinzeit, die nicht der Zerkleinerung von Getreide, sondern der Herstellung von Farbpigmenten dienten. Keramikgefäße gingen somit in NW-Afrika dem Ackerbau voraus! In Mesopotamien wurde dagegen schon im Präkeramischen Neolithikum A (9000 bis 8500 v.Chr.) Getreide angebaut, es folgten dann Viehzucht und erst ab 6900-6800 v.Chr. die Keramik. Das Prinzip des Keramikbrennens besteht darin, Ton zu brennen und durch mineralische Zusätze die Schrumpfung zu verhindern (Spektr. Wiss. 8/08, 62).

Glasierung von Gegenständen (Schmuck, kleine Gefäße, Figuren) sowie aus Glas geformte Gegenstände ab ca. 4000 v.Chr. in Ägypten und Mesopotamien; frühestes Glas im engeren Sinne (aus Glasmasse erstellte Perlen und Anhänger) ab 2500 v.Chr. in Ägypten und Mesopotamien; Flaschen, Kelche und Töpfe aus Glas im 2. Jahrtausend v. Chr. in Ägypten. Glasperlen wurden um 2000 v.Chr. nach Europa importiert.

Sonnenuhren ab ca. 3000 v. Chr. (China)

Metallverarbeitung:

Kupferperlen als Schmuck im 7. Jahrtausend v.Chr. in Catal Hüyük/Anatolien; Kupfer wurde zunächst an der Erdoberfläche gewonnen und kalt mit Hämmern geformt. Die Kupferverhüttung wurde wohl bald darauf erfunden, vielleicht indem zufällig Erzstücke in Töpferöfen gerieten, die ab 7000 v. Chr. bekannt sind. Kupfergegenstände in Europa ab 5000 v. Chr. (Vinca-Kultur) aus Rumänien, Bulgarien, Serbien bekannt, in Deutschland ab > 4000 v.Chr.

Ältester Kupfertagebau um 4500 v.Chr. in Rumänien (Al-Bunai bei Zagora); bis zu 20 m tiefe und 100 m lange kammerartige Stollen; mehrere tausend Tonnen erzhaltigen Gesteins wurden abgebaut. Bei der Verarbeitung gab es bereits Gussmethoden mit dreiteiligen Formen.

Gold wurde um 4000 v.Chr. in Mittel- und Osteuropa verwendet und zu Schmuck verarbeitet (kalt gehämmert), z.B. Varne/Bulgarien (6 kg Goldfunde; 4000 v.Chr., ca. 3000 Schmuckstücke); in Deutschland seit der Trichterbecherkultur (ca. 3000 v.Chr.) nachweisbar.

Silberverarbeitung ab 2500 v.Chr. nachweisbar, die älteste Metalllegierung (Bronze: Kupfer mit Zusätzen von Arsen u.a.) um 3000 v.Chr. in den frühen Stadtkulturen Ägyptens und Mesopotamiens. In Europa beginnt die Bronzezeit etwa um 2000 v.Chr.

Gegenstände aus nickelhaltigem Meteor-Eisen wurden ab 3000 v.Chr. in Ägypten geschmiedet, um 2000 v.Chr. galt Eisen stellenweise als extrem wertvoll (viel wertvoller als Gold), erste Eisenverhüttung mit Holzkohlefeuern > 1300 v.Chr. in Anatolien und Syrien nachweisbar; Eisenprodukte in Mitteleuropa ab ca. 100 v.Chr.

Straßenbau/Fahrzeuge:

Ältester Bohlenweg Europas (1,8 km) in einem englischen Sumpfgebiet für Fußgänger und Tragetiere ca. 3800 v.Chr. Vor > 3500 v.Chr. sind schon lange, breite Bohlenwege in Mooren Europas nachweisbar, die von Wagen mit Scheibenrädern befahren wurden, gezogen von Hausrindern (naA. älteste Nachweise für Bohlenstraßen in Mooren, mehrere km lang und bis 4 m breit, um 3000 v.Chr.). NaA. erste Wagen mit hölzernen Scheibenrädern ab 3000 v.Chr. in Mesopotamien (Zugtiere: Rinder, Halbesel) und Europa (Rinder); im Meerhusener Moor bei Aurich mind. 3000 v.Chr.

Wagenmodelle aus Ton vor mind. 3000 v.Chr. in Ungarn. Die ältesten Radspuren von Scheibenrädern in Deutschland vor > 3000 v. Chr. (Trichterbecherkultur).

Schriftzeichen aus Uruk (3200 v.Chr.) geben Hinweise auf noch frühere Fahrzeuge in der Größe von Handwagen (aber zum Transport von Personen). Speichenräder kamen spätestens um 2000 v.Chr. auf.

Schlittenkufe in Finnland um 6000 v.Chr.

Reitpferde ab 4000 v.Chr. (Ukraine), erkennbar an Abnutzungen an den Backenzähnen, die typisch für die Einwirkungen von Zaumzeug sind. In Deutschland sind Reitpferde ab > 3000 v.Chr. (Trichterbecherkultur) indirekt nachweisbar (vermeintliche Seitenstange einer Pferdetränke als Grabbeigabe; wohl nicht ganz sicher); Hauspferde bereits in der Altheimer Kultur (3900 – 3500 v.Chr.) in Bayern; es ist jedoch nicht beweisbar, dass sie als Reitpferde genutzt wurden.

Körperpflege:

Ocker und Rötel s.o., wurde auch noch im Magdalenien verwandt (s. Oberkassel/Bonn, La Madeleine/Frankreich).

Erste Darstellungen von Frisuren auf Kunstwerken aus dem Gravettien, z.B. Dolni Vestonice/Tschechien; Venus von Willendorf/Österreich, Venusfigur von Gagarino/Russland.

Darstellungen von rasierten Männergesichtern ab dem Magdalenien (Frankreich, Gönnersdorf), an anderen Fundstellen zur gleichen Zeit aber bärtige Männergesichter (die Frage der Rasur wurde also individuell bzw. regional unterschiedlich gehandhabt). Metallische Rasiermesser ab der mittleren Bronzezeit um 1600 v.Chr. in Europa, eiserne Rasiermesser ab 600 v.Chr.

Kämme (kammartige Gebilde aus Knochen) < 8000 v.Chr. in Skandinavien, in Deutschland bei Linienbandkeramikern (ca. 5000 v.Chr.) in Bayern, wo mit dem Knochenkamm der Haarschopf im Nacken zusammengesteckt war.

Schminkgeräte (Schminkplatten, Rötel- und Feuersteinknollen, Knochenspachtel) wurden vor > 5000 J. Chr. bei den Linienbandkeramikern nachgewiesen.

Als „Klopapier“ wurden Moospolster benutzt (4000 v.Chr., Bodensee).

Spiegel (aus Kupfer) vor > 2800 v.Chr. in Ägypten; aus Bronze um 2000 v.Chr. im Iran, in Europa ab 1500 v. Chr. (Kreta, wohl auf dem Handelswege) nachweisbar. Glasspiegel erst ab 300 v.Chr. im Libanon. Nach neuen Angaben bereits in Catalhöyük (zwischen 9500 und 8500 BP) (s.u.)

Seifen zwischen 3000 und 2000 v.Chr. in Mesopotamien (Sumerer), nachweisbar durch das älteste Seifenrezept (1 Teil Öl, 5 ½ Teile Pottasche).

Pinzetten – wohl zum Entfernen lästiger Haare – ab mittl. Bronzezeit (1600 v.Chr.) (aus Bronze)

Älteste **Betten** in 23000 J alten Hütten eines Fischer-Jäger-Sammler-Camps (Ohalo II, an der Küste des Sees von Galiläa). Das Grasbett bestand aus Bündeln von *Puccinellia cf. convoluta*-Achsen und -Blättern, bedeckt von einer

dünnen Lehmschicht, und befindet sich auf einem eigens dafür hergerichteten Boden um die zentrale Feuerstelle herum. Die Hütte lässt drei Bereiche erkennen: Feuerstelle, spezielle Arbeitsstellen und ein komfortabler Schlafplatz (PNAS 101, 6821).

Gräber/Tempel:

Megalithgräber (Großsteingräber) um 4800 v.Chr. (Bretagne, Normandie), ab 4500 v.Chr. auf der Iberischen Halbinsel; über die aus Steinplatten erstellte Grabkammer wurde ein Erdhügel aufgeschüttet (Hügelgräber). In Deutschland ab 3400 v.Chr. (Trichterbecherkultur Norddeutschlands; bis max. 125 m lang)

Stufenpyramiden in Ägypten ab 2600 v.Chr..

Indizien für Schamanismus im Gravettien (Dolni Vestonice): ungewöhnliche Bestattung einer Frau, bei der das Grab mit zwei Mammutschulterblättern abgedeckt wurde, um ihre schützenden Kräfte so der Gemeinschaft zu erhalten. Die Mammutschulterblätter wurden mit zahlreichen Ritzlinien versehen. Darstellungen von Schamanen im Magdalenien (18000 – 11500 BP) von Frankreich (Wesen mit Wisent- bzw. Hirschmasken). Masken von Schamanen selbst sind ab der frühen Mittelsteinzeit (ca. 8000 v.Chr.) aus dem Erfttal bekannt (Rothirschgeweih mit teilweise anhaftendem Schädeldach; das Schädeldach weist zwei Löcher auf, durch die eine Schnur oder ein Lederband gezogen wurde). Der Kopfschmuck wurde – mit ggf. anhängendem Fell – bei ekstatischen Tänzen getragen.

Tempel ab > 7000 v.Chr. in Anatolien (Nevalı Cori) mit überlebensgroßer Skulptur eines Gottes aus hellem Kalkstein, außerdem 3 m hohe Pfeiler in Gestalt menschlicher Figuren, die – neben anderen Pfeilern – die Decke über dem Innenhof trugen.

In Amerika (Peru) Monumentalbauten ab 3400 v. Chr. (BDW 5/2007; ergänzt)).

Vor kurzem wurde sogar eine 11500 J [naA sogar **12000 J**: BdW 11/2010, 68] alte Kultanlage (mehrere Räume; Reliefe von Tieren und Fabelwesen auf den Quadern) in Südostanatolien entdeckt (Göbekli Tepe; BDW 2/07 S. 60 und 11/10, 68; Spektr. Wiss. 5/17: 12), gebaut von Jägern und Sammlern der anatolischen Steppen; sie kannten keine festen Häuser und keine Töpfe aus Keramik, bauten aber auf einem Bergsporn eine riesige Kultanlage aus Steinkreisen, vielleicht ein Tempel. Keine Spuren von Feuerstellen oder Wohnbauten auf der Bergkuppe, allerdings Häuserreste am Fuß des Hügels, die auf ein Lager oder eine Versorgungsstation für Pilger deuten.

Räume der „Tempelanlage“ bis 20 m Durchmesser; Pfeiler wurden in einem Stück aus dem Kalkstein gepickelt; sie sind bis 5 m hoch und wiegen bis 50 Tonnen. Bemerkenswert ist die Großarchitektur und Kunst lange vor der Sesshaftigkeit und 7000 J vor den Pyramiden! Ältester Tempel der Welt (zentrales Bergheiligtum).

Die Pfeiler stellen in T-Form und mit angewinkelten Armen stilisierte Menschenfiguren dar und sind mit naturalistischen Reliefs vieler Tierarten verziert (Leopard, Fuchs, Keiler, Schlange, Wildesel, Ente, Rind, Insekt, Gazelle, Kranich, Tausendfüßer, Frosch, Küken; ein riesiger, die Szene beherrschender Geier, ein großer Skorpion; ein Mensch ohne Kopf, mit erhobenen Armen und riesigem Phallus); an einem Pfeiler ist ein 70 cm langes Raubtier vollplastisch (dreidimensional herausgearbeitet) mit Kopf nach unten und gefletschten Zähnen dargestellt. Mit Steinwerkzeug sehr naturalistisch, aufwendig und sorgfältig in den Monolithen gehauen, mit der Brustseite zum Pfeiler hin, so als würde es den Pfeiler herablaufen. Und der große Geier mit gespreizten Flügeln auf dem Tierrelief - die „Hauptperson“ des Reliefs - zeigt eine Geste, wie man sie – 6000 Jahre später – von altorientalischen Herrscherbildern kennt. Einer der Pfeiler erwies sich als menschliche Statue mit Stola, Lendenschutz (Fuchsfell), Gürtel (mit „Hieroglyphen“ geschmückt); Finger/Daumen anatomisch exakt ausgearbeitet. Der 5,5 m hohe Pfeiler (über 10 t Gewicht!) steckte in einer Steinpfanne, die in den Felsboden gemeißelt worden war. Der Rand der Steinpfanne war mit einer kleinen Entenparade verziert. Ein anderer Pfeiler erreichte fast 6 m Höhe.

Auch andere Pfeiler waren offenbar mit derartigen Plastiken verziert, die aber später „bilderstürmerisch“ gewaltsam abgeschlagen wurden, wahrscheinlich, als die Kultanlage ca. 2000 Jahre später plötzlich aufgegeben wurde. Dabei wurde der Tempel auch zugeschüttet, vermutlich aufgrund veränderter religiöser Vorstellungen der inzwischen sesshaft gewordenen Bevölkerung, die jetzt Ackerbau und Viehzucht betrieb.

Außerdem finden sich erste Hinweise auf „neolithische Hieroglyphen“ in Form von Piktogrammen auf den Tempelstelen (neben den Tierreliefs, aber auch auf dem Gürtel der Menschenstatue) in Form von Balken, Sichern, H-Form, Kreisen sowie kleine Figuren wie Schaf, Fuchs, Schlange, Vogel, Skorpion - keine Schrift im eigentlichen Sinne, aber es wird deutlich, dass hier die Menschen anderen Menschen etwas mitteilen wollten (neolithisches Notationssystem, mit dem Nachrichten festgehalten und weitergegeben wurden). Manche dieser kleinen Bildzeichen hatten über Jahrtausende im Vorderen Orient Bestand. Während die Entwicklung in Ostanatolien aber stecken blieb, wurden in Ägypten aus einem solchen symbolischen Notationssystem zunächst die Hieroglyphen und schließlich die sprachgestützte Schrift (BdW 11/10, 74).

Den Menschen ging es offenbar gut, dass sie derartige Bauten errichten konnten, statt um das nackte Überleben zu kämpfen. Dabei waren Ackerbau und Viehzucht zu jener Zeit in der Region noch nicht etabliert, und man fand kein

einziges Haustier, sondern nur Knochen von Wildtieren (wie Gazelle, Auerochse, Wildesel, Hirsch, Wildschwein), außerdem Reste von Wildpflanzen. Die Urheber waren also Jäger und Sammler, die aber Wildpflanzen intensiv nutzten (und so wohl das Wissen erwarben für ein späteres Züchten von Nutzpflanzen und -tieren). Sie wohnten auch schon – zumindest saisonal – in festen Siedlungen, hatten aber keine Tongefäße („frühes akeramisches Neolithikum“, 9600 – 8600 v. Chr.).

Nur Spezialisten konnten derartige Leistungen erbringen. Viele Wissenschaftler vermuten, dass religiöses Empfinden die erste Triebkraft für die kognitive und kulturelle Evolution des Menschen war und nicht – wie bisher angenommen – der Kampf ums nackte Überleben (BdW 11/2010, 72). Allein die Logistik zur Versorgung der Arbeiter war eine Meisterleistung.

Die T-förmigen Pfeiler (der längste war 7 m lang, zerbrach aber beim Herausbrechen aus dem Gestein und wurde in situ liegengelassen) wurden aus dem am Berg anstehenden Kalkstein ausgemeißelt. Die Rohlinge wurden dann vermutlich mit Hebeln von der darunter liegenden Kalksteinschicht abgehoben. Man vermutet, dass man die Megalithen nur unter Nutzung hölzerner Rollen zum Aufstellungsort transportieren könnte. Dort dürfte man Seile benötigt haben, um sie aufzurichten. Allein der Transport dürfte 300 Männer erfordert haben.

Es handelte sich wohl um ein Bergheiligtum als zentrale Kultstätte. Später baute man in der Umgebung Kultstätten ähnlicher Bauart, aber viel kleiner und mit geringerem Aufwand (8600 – 8000 v. Chr.). Als sich das Leben in Dörfern etabliert hatte und Ackerbau und Viehzucht das Leben bestimmten, waren solche riesigen Monumentalbauten offenbar nicht mehr nötig. Göbekli Tepe wurde wohl gezielt zugeschüttet – so lässt sich die sehr gute Erhaltung der mehr als 11000 Jahre alten Skulpturen erklären (Spektr. Wiss. 5/2017: 12).

Inzwischen zeigten weitergehende Untersuchungen, dass in Göbekli Tepe wohl große Arbeits-Feste abgehalten wurden, um Arbeitskräfte zu rekrutieren. Es finden sich riesige Mengen von Reibsteinen, Läufern, Mörsern und Stößeln zur Verarbeitung von Getreide, es sind aber nur wenige Makro-Pflanzenreste erhalten und es finden sich keine eindeutigen Vorratslager. Das spricht dafür, dass Speisen nur zum unmittelbaren Verzehr während der Feste hergestellt wurden. Es gab am Göbekli Tepe wohl nur zeitlich begrenzte Feste und Treffen im Sommer und Herbst, passend zu den saisonal dort wandernden Gazellen, die in großem Umfang bejagt wurden (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215214>).

Die nächstjüngeren Monumentalbauten finden sich im 10. Jahrtausend vor Chr. (ca. 9650 v. Chr.) in Tell Qaramel nördlich von Aleppo (Syrien) in Form von sechs monumentalen Rundtürmen.

In Deutschland finden sich Tempelanlagen - aber unter freiem Himmel – ab 4500 v. Chr. (Stichbandkeramische Kultur), nur aus Gräben und Erdbrücken bestehend.

Die Megalith-Steinkreise wurden vor 7000 Jahren in NW-Frankreich erfunden und verbreiteten sich dann rasch innerhalb von 200 – 300 Jahren durch Seefahrer entlang der Seewege der Mittelmeerküste und des Atlantiks, was zugleich auf eine weiter entwickelte, hochseetüchtige Schifffahrt zu jener Zeit hinweist. Es gibt ca. 35000 solcher Steinkreise in Europa (in Küstenregionen), typischerweise 4500 – 2500 v. Chr. (nach www.antropus.de 2/19; PNAS 116: 3460).

Evolutionärer Nutzen der Religion [BDW 2/07, 36 ff.]: religiöse Rituale sind zeitlich und materiell aufwendig, ressourcenverbrauchend, müssen also einen evolutionären Nutzen und Selektionsvorteil bedingt haben. Religiosität ist zwar nicht angeboren, sondern wird im sozialen Umfeld erlernt, aber die Spiritualität [Selbst-Vergessenheit, Mystik, Identifikation mit einem großen Ganzen] hat eine genetische Komponente von fast 50 %, wie Zwillingstudien ergaben. Allerdings dürften Spiritualität und Religiosität keinen direkten Selektionsvorteil geboten haben, aber sie entstanden wohl als Nebenprodukt von psychischen Funktionen und deren zugrunde liegenden Mechanismen, die als solche Selektionsvorteile bedingten, z.B. das für Kinder überlebenswichtige Prinzip des „Glaubens, ohne zu hinterfragen“. Die Religiosität könnte aus der Vernetzung von vier genetisch angelegten kognitiven Domänen der menschlichen Psyche entstanden sein, die zunächst jede für sich allein eine eigene Selektions-/Anpassungsgeschichte durchliefen, deren Hauptkomponenten sich aber in nahezu allen Religionen finden:

- (a) Mystik; sie schafft Weltbilder zur Orientierung und als Entscheidungshilfen,
- (b) Ethik; sie erzeugt Sozialkompetenz als Voraussetzung für Kooperationen und wechselseitigen Altruismus. Menschen mit gleichen religiösen Überzeugungen arbeiten effektiver zusammen, und in historischer Zeit waren religiöse Gemeinschaften langlebiger als weltliche
- (c) (aufwendige) Rituale als Schutz vor Ausbeutung durch „Sozialschmarotzer“ im Rahmen des wechselseitigen Altruismus zur Ausgrenzung von Personen, die die Gutwilligen ausnutzen, ohne selbst zu helfen und damit das Unterstützungsprogramm unterlaufen. Der Altruismus bietet für die Mitglieder der Gruppe mehr Vor- als Nachteile. Die aufwendigen Rituale schrecken aber Trittbrettfahrer ab.

(d) Mythen, die soziale Identität erzeugen und zur Abgrenzung der Gruppe von anderen dienen. Gruppen haben gegenüber Einzelgängern Vorteile, z.B. bei Großwildjagd, Verteidigung, Nahrungssuche, Arbeitsteilung; Gruppen machen aber soziale Normen notwendig, wie sie die Religionen schaffen (6 der 10 Gebote sind soziobiologisch vorteilhafte Anweisungen).

So wird Religion als „biologisch wirksame Anpassung eines intelligenten Lebewesens an die Wirklichkeit des Lebens“ verstanden. Diskutiert werden erhöhter Fortpflanzungserfolg u.a. durch engere Bindung der Männer an die Frauen und Verringerung der Geschlechterkonkurrenz. Sexuelle Selektion könnte die Entwicklung der menschlichen Intelligenz und Kreativität entscheidend gefördert haben. Religiöser Aufwand kann in diesem Sinne als Fitness-Indikator für die sexuelle Selektion dienen (Männer praktizieren religiöse Rituale häufiger öffentlich als Frauen, sind also dabei sichtbarer, obwohl Frauen religiöser sind).

Eine umfassende Big-Data-Analyse von 414 Gesellschaften aus 30 Regionen der letzten 10000 Jahre zeigte, dass sich moralische und religiöse Regeln erst mit der zunehmenden Komplexität der Gesellschaften entwickelten; erst entstanden die großen Gesellschaften (Mega-Gesellschaften > 1 Mio. Menschen), danach die Religionen (im Sinne moralischschaffender Götter), die das Zusammenleben der Menschen steuerten. Standardisierte „religiöse“ Rituale gab es bereits, bevor Götter auftauchten, die für Moral sorgten (z.T. liegen Hunderte von Jahren zwischen den ersten Ritualen und dem Auftreten der Götter). Die Rituale/Doktrinen wirkten als sozialer Kleber und förderten die Kooperation. Kollektive Identitäten sind für die Zusammenarbeit in Gesellschaften demnach wichtiger als religiöse Überzeugungen. Erst nachdem die soziale Komplexität stark zugenommen hatte, kamen moralisierende Götter auf (früher nahm man an, dass Religion/moralisierende Götter Voraussetzung dafür waren, dass sich komplexe Gesellschaften überhaupt herausbilden konnten. Das ist aber nicht der Fall; dafür reichten auch Rituale). Moralisierende Götter sind keine Voraussetzung für komplexe Gesellschaften, aber sie helfen große, komplexe und multiethnische Gesellschaften zu stabilisieren und auszudehnen (www.antropus.de 3/19; Nat. 568: 226).

Kunst und Schmuck (einschl. Musikinstrumente):

Acheulean: manche Faustkeile sind wesentlich diffiziler und feiner bearbeitet, als es für ihre Funktion notwendig ist, d.h. ohne dass dies mit einer besseren Funktionalität einhergeht. Dies wirft Fragen nach künstlerischen Ambitionen oder Symbolismus auf. Dabei waren Faustkeile keinesfalls die von der Herstellung her schwierigsten Werkzeuge, aber die beeindruckendsten (Diskussion s. „hand axe“, Wikipedia). Vor allem bei späteren Faustkeilen ab ca. 0,8 MA finden sich nicht selten eine sehr ausgeprägte Symmetrie beider Achsen (Längs- und Querachse), sehr gerade seitliche Kanten und fein ausgearbeitete Spitzen. Andere Faustkeile weisen Fossilien in der Mitte auf (z.B. West Toft, Südenland).

In einem botswanischen Trockensee (Makgadikgadi) in der Kalahari fand man bisher nicht näher datierte Steinwerkzeuge, wobei sich unter Tausenden von kleineren Steinwerkzeugen und Abschlagspittern vier riesige Faustkeile von 30 cm Länge fanden. Es stellt sich die Frage nach dem Funktionswert dieser unhandlichen, aber sehr gut gearbeiteten Werkzeuge. Auch aus Syrien (Nahr Abrache) wurden Riesenfaustkeile (2,5 - 3,5 kg, bis 30 cm lang, schwer in der Hand zu halten) berichtet, aus Marokko Faustkeile bis 32 cm lang, 22 cm Breite, 7 cm Dicke, 4,15 kg Gewicht. Aus Isimila und Kalambo Falls sind ausgefeilt bifaziell bearbeitete Riesenfaustkeile mit 30 bis 60 cm Länge bekannt.

Post-Acheulean:

a) in Bezug zu Neandertalern:

Von **Neandertalern** sind (teilweise >40000 J. datiert) polierte Spangen aus Mammutelfenbein, Knochen mit dekorativen Gravierungen und Ockerpigment (zur Körperbemalung) bekannt.

Neuerdings werden ca. 25 gelöcherte und geritzte Tierzähne sowie Elfenbeinperlen, -ringe und -anhänger als Schmuckgegenstände aus der Grotte du Renne (Arcy-sur-Cure) dem HN zugeordnet. Auch die Steinwerkzeuge zeigen eine fortschrittlichere Technik (Chatelperronien). Zunächst bestanden Zweifel, ob diese Technik überhaupt zum HN gehört, die jedoch beseitigt wurden, als an einer anderen Fundstelle die Chatelperronien-Technik zusammen mit HN-Knochen vorgefunden wurde. Zwei Jahre später wurden dann auch in Arcy HN-Knochen nachgewiesen. Die Datierung von Arcy ist unsicher (evtl. auch 45000 J), so dass es unklar bleibt, ob und in welcher Weise (Imitation? Akkulturation) der HSS Einfluss auf diese Entwicklung genommen hat. Das älteste der möglichen Daten – 45000 J – würde bedeuten, dass die Entwicklung völlig unabhängig vom HSS erfolgte, der zu dieser Zeit in dieser Region noch nicht präsent war. Auch eine aktuelle Revision der Stratigraphie der Grotte des Fees belegte, dass das Chatelperronien an dieser Lokalität dem Aurignacien vorausging und sich nicht – wie bisher angenommen – mit diesem vermischt (s. oben unter „Chatelperronien“). Auf jeden Fall sind die Schmuckstücke der Neandertaler aber keine direkten Imitationen derjenigen des HSS, da andere Arten von Tierzähnen und andere Techniken verwendet wurden. (Allerdings erfordern die neuen Erkenntnisse, dass der HSS schon vor 42000 bis 43000 Jahren England erreicht hat, eine kritische Neubewertung dieser Argumentation; Anm.).

In Ungarn (Tata) wurden rätselhafte Spangen aus poliertem Mammutelfenbein gefunden, 50000 – 100000 J alt, die Risse mit rotem Ocker gefüllt. (Hinweise auf Ockerpulverisierung an anderen Orten schon vor >250000 J., s. unter „Farbgebrauch“). Roter Ocker wurde auch an vielen anderen Stellen in Verbindung mit dem HN gefunden, daneben auch schwarzes Manganoxid. Dies könnten indirekte Indizen für künstlerische oder symbolische Tätigkeit (?Körperbemalung) sein.

In Spanien ca. 50000 Jahre alte am Umbo perforierte Muscheln, 60 km von der Küste entfernt, z.T. mit Pigmenten bemalt; verschiedene Pigmente nachweisbar.

In Mähren wurde ein großer Faustkeil der HN gefunden, der aus einem Bergkristall gearbeitet worden war. Aus Kroatien ist von einem HN-Fundort ein Stück eines Bärenknochens mit vier Löchern in exakt demselben Abstand bekannt – möglicherweise eine Flöte. Die vermeintliche HN-Flöte aus Divje Babe, Slowenien, ist vermutlich auf natürliche Weise (durch Carnivoren) entstanden (Nat. 432, 952).

Die Funde von Flöten im Zusammenhang mit Neandertalern sind aber so fragmentarisch, dass über ihre tontechnischen Qualitäten keine Aussagen getroffen werden können. Die ältesten bekannten Musikinstrumente des HSS sind > 30000 RC-Jahre alt (Knochenflöte aus Geissenklösterle/Schwaben sowie Isturitz/Frankreich, s.u.). Die 19 cm lange Flöte vom Geißenklösterle ist nach neuesten Datierungen (unter Nutzung der Ultrafiltration) mindestens 40000 Jahre alt (aus Mammutelfenbein) und damit älter als viele andere Aurignacien-Stellen in Europa (Sci. 336, 1086).

b) in Bezug zum HSS

Im Jahr 2006 (Sci. 312, 1785) wurden zwei marine Schneckengehäuse (*Nassarius gibbosulus*) aus Skhul mit jeweils einer gleichförmigen Perforation im Zentrum der Dorsalseite beschrieben, die als Kettenperlen gedient haben dürften. Datierungsspanne von Skhul nach aktuellem Stand: zwischen 135000 und 100000 J. (für Skhul II aufgrund der neuen absoluten Datierung eines Molaren). Die Schnecken sind etwas größer als rezente Exemplare derselben Art, passen aber zu Exemplaren aus dem Eem.

Die beiden Schnecken wurden in Museumsschubladen entdeckt zusammen mit dem Ausgrabungsmaterial aus der Vorkriegszeit, durch präzise geochemische Untersuchungen des anhängenden Sediments konnte aber die Synchronizität mit den HSS-Fossilien bestätigt werden. In der o.g. Zeitspanne lag die Mittelmeerküste zwischen 3 und 20 km entfernt. Es ist nicht gesichert, ob die Perforationen vom Menschen vorgenommen wurden, oder gezielt entsprechende Schneckenhäuser mit bereits an dieser Stelle bestehender Perforation ausgesucht worden waren; nur 3,5 % aller Schneckenhäuser weisen natürlicherweise derartige Perforationen auf, so dass auch ein gezieltes Sammeln infrage kommt. Experimentell ließen sich allerdings mittels Feuersteinspitzen derartige Löcher herstellen, die Ausrundung erfolgte durch Drehung der Feuersteinspitze. Theoretisch könnten die beiden Schneckenhäuschen zwar auch „zufällig“ in die Skhul-Höhle mitgenommen worden sein, dies ist aber angesichts der Seltenheit derartiger Perforationen und der Entfernung von der Küste extrem unwahrscheinlich; außerdem fand sich eine ebenso perforierte Schnecke in > 40000 J altem, nicht näher datierbarem Ausgrabungsmaterial einer Lokalität Algeriens und – jeweils von der gleichen Schneckenart – ab 40000 J in der Türkei. Perforierte *Nassarius gibbosulus* ebenfalls an einer 82000 J alten Lokalität in Marokko (Taforalt); Abnutzungserscheinungen belegen, dass sie als Kettenglieder getragen wurden; mit rotem Ocker bedeckt (in Europa finden sich entsprechende Ketten erst 40000 Jahre später!; PNAS 104, 9964).

Eine andere Art der Gattung *Nassarius* findet sich als perforierte Kettenperlen in der Blombos-Höhle (75000 J). Die Blombos-Schnecken (*N. kraussianus*, 41 Stück) galten bislang als die ältesten Kettenperlen; sie wurden vom Menschen perforiert und zeigen Abnutzungserscheinungen vom Tragen in Ketten. Ab 40000 J werden derartige Kettenperlen in Afrika, Eurasien und Australien in größerem Umfang nachweisbar. Offenbar existierte eine lange bestehende und weitverbreitete Tradition der Perlenherstellung aus Schneckenhäuschen in Afrika und der Levante, bevor der moderne Mensch Europa erreichte, wobei die ca. 40000 J alten Schneckenperlen aus Ucagizli/Türkei (als erster Nachweis in Eurasien) zur gleichen Art und die Fundstücke aus der Blombos-Höhle zur gleichen Gattung gehörten.

In Israel wurde außerdem eine Feuersteinplatte mit abstraktem eingeritzten Muster in Form konzentrischer Bögen gefunden (54000 J., Quneitra).

Insgesamt sind **Hinweise auf Kunst und persönlichen Schmuck in Afrika** einige Jahrtausende früher zu entdecken als in Europa; so kam vor ca. 50000 J. in Afrika plötzlich Kunst auf („nobody made art before 50000 years ago, everybody did afterward“). An einer mind. 40000 J. alten Fundstelle in Kenia wurden als Reste eines persönlichen Schmucks Perlen aus Straußeneischalen, Rohlinge und Muschelfragmente gefunden; einige Perlen glänzen und wurden offenbar als Schmuck getragen. Sie sind ein sicheres Indiz für symbolisches Verhalten.

Europa:

Insgesamt ist auffällig, dass Kunst besonders dort sehr konzentriert ist, wo zu dieser Zeit der HN vom HSS ersetzt bzw. verdrängt wurde. Eventuell dienten Kunst und Schmuck zur Abgrenzung vom HN.

Älteste sichere Schmuckstücke des HSS in **Europa** sind Perlen und Anhänger aus Stein, Tierzähnen und marinen Fossilien (!; Belemnitenrostrum, mit einem Loch als Kettenanhänger versehen; Kostenki 17, Russland, 38000 J). Danach kam es zu einer wahren Explosion von Schmuck und Bildern: an einer 35000 J. alten Lokalität (einem als Schutz benutzten Felsen) finden sich auf wenigen qm mehr Schmuckstücke als in der gesamten Zeit zuvor weltweit,

darunter Tausende von Perlen aus Mammutelfenbein und Seifenstein in allen Stadien der Fabrikation. Zwischen 38000 und 33000 J. entwickelte sich auch die Plastik (Frauen gegen Ende der Schwangerschaft) und Höhlenmalerei entscheidend weiter, gipfelnd in virtuoson Bildern in der Chauvet-Höhle (nach neueren Datierungen 36000 Kalenderjahre = 31000 RC-Jahre alt). Für Halsketten wurden im Aurignacien u.a. durchlochte Zähne von Eisfüchsen und Steinböcken, durchbohrte Schnecken, Perlen aus Röhrenknochen von Schneehasen, Elfenbeinanhänger (Tierfiguren mit Öse, z.B. Wildpferd aus der Vogelherdhöhle) verwendet. Ältester Bernsteinanhänger (über Tauschgeschäfte) in Langmannersdorf/Österreich; > 30000 J. alt.

In Sunghir bei Moskau (Gravettien, > 21000 J.) Tausende von Knochenperlen, die die Kleidung reich verzierten (s. unter „Kleidung“). Armringe aus Elfenbein und Fingerringe (Knochen, Elfenbein) ab Gravettien. Kettenanhänger in Menschengestalt (aus fossilem Holz, Tierknochen, Geweih oder Elfenbein geschnitzt) ab Magdalenien.

Schmuckstücke aus Kupfer ab 7000 v.Chr. (kalt gehämmerte Perlen in Catal Hüyük), Menschenzähne als Kettenanhänger um ca. 6000 v. Chr. (Deutschland); bei Linienbandkeramikern wurde eine Halskette mit 29 durchbohrten Zähnen entdeckt, Alter > 5000 v.Chr.

Haarschmuck (in die Haartracht eingeflochtene Schneckenhäuser) und Schmuckscheiben aus Menschenschädeln > 5000 v. Chr. (Linienbandkeramiker, Deutschland). Linienbandkeramiker nutzten außerdem *Spondylus*-Muscheln für Schmuckstücke und Gürtel; die Muscheln wurden aus SO-Europa importiert. Schmuckstücke aus Gold ab ca. 4000 v.Chr. (Varna, Bulgarien: Arm- und Stirnreifen, Halsketten; auf die Kleidung genähte Anhänger aus Goldblech). Perlen mit Glasüberzug ab 4000 v.Chr. in Mesopotamien und Ägypten (nach PROBST 2002). Älteste im Meer ertauchte Perlen: 7500 BP, Vereinigte Arabische Emirate (BdW 9/2012, 10).

Älteste Plastiken:

- Plastik einer weibl. Figur (nach zwei mikroskop. Analysen eindeutig handgefertigt): mind. 233000, max. 800000 J. alt (Alter der begleitenden vulkanischen Tuffe), Fundort: Golan-Höhen (Berekhat Ram) (s. auch Nat. 432, 952).
- Knochen mit dekorativen parallelen Einschnitten von Bilzingsleben aus derselben Zeitspanne (ca. 370000 J, naA 350000 J, naA 320000 J).
- Figürliche Kunst von Geißenklösterle (Schwäbische Alb) ebenso wie die gleich alte Flöte neuerdings auf mindestens 40000 Jahre datiert! (Sci. 336, 1086). (Details s. u.)

Embleme?

Symbolische (dekorative?) Ritzungen in Knochen (meist Schulterblätter von Gazellen) im levantinischen Aurignacien (Hayonim Höhle, Stratum D) sind dort so häufig, dass man vermutet, dass sie ein Emblem für die dortige Bevölkerung zu jener Zeit darstellten. Es findet sich nichts Vergleichbares in der Mittleren Steinzeit oder im Oberpaläolithikum von Europa oder Afrika, obwohl das levantinische Aurignacien generell eine starke Ähnlichkeit zum westeuropäischen Aurignacien zeigt (enger als mit älteren oder jüngeren Kulturen in der Levante selbst). Zwar

gehören Ritzungen in Knochen allgemein zu den ältesten symbolischen Äußerungen von Menschen, treten aber in der Regel nur als Einzelfunde auf. Das Massenvorkommen in der Hayonim Höhle ist dagegen einzigartig und spricht für eine mögliche Rolle als Emblem (PNAS 115: 5145).

Älteste Höhlenmalerei:

Klassischerweise ging man davon aus, dass die Höhlenmalerei im Gravettian einsetzte. Neue Datierungen ergaben aber zahlreiche Hinweise für prä-gravettische Höhlenbilder. Prägravettische Bilder sind gekennzeichnet durch große Punkte, Scheiben, claviforme Symbole sowie Handabdrücke und finden sich in vielen Höhlen Europas bei allerdings regionaler Variabilität der benutzten Symbole (Sci. 336, 1409). Scheiben und Handabdrücke wurden in Blastechnik hergestellt.

Die technische und graphische Komplexität der Höhlenmalerei nahm im Laufe der Zeit zu. Die ältesten (prä-gravettischen) Darstellungen sind monochrom (rot) und noch ohne Figuren: rote Punkte, Scheiben, Symbole, Handabdrücke. Die Hersteller dieser Kunst (HSS oder HN?) sind nicht direkt belegbar, die Daten der Bilder passen aber zur Ankunft des HSS in Westeuropa vor ca. 41500 Jahren. Da es sich bei den Datierungen der Bilder aber um Untergrenzen handelt (die Bilder könnten auch deutlich älter sein!), lässt sich nicht einmal ausschließen, dass die frühesten Bilder einen symbolischen Ausdruck der HN darstellen könnten, die in Nordspanien (Kantabrien) bis vor mindestens 42000 Jahren lebten (Sci. 336, 1409).

(außerhalb Europas: Theriomorph in Apollo 11, Nambia, 30000 Jahre alt)

- In **Nordspanien** abstrakte „rote getüpfelte Scheibe“ mindestens 40800 Jahre alt (aber noch keine Tierdarstellungen) (Blastechnik)

Neuerdings werden dünne Karbonatschichten, die sich über manchen Höhlenbildern abgelagert haben, datiert, wodurch ein plausibles Mindestalter angegeben werden kann; tatsächlich sind die Bilder also älter als das Datum aus der Karbonatdatierung. In Nordspanien ließ sich so das Mindestalter für eine an die Wand geblasene rote, getüpfelte Scheibe auf 40800 Jahren bestimmen, für einen Handabdruck auf 37300 Jahre, für ein „calviformes“ Symbol auf 35600 Jahre. Dies sind die Untergrenzen aus der Karbonatdatierung; da das Karbonat nachträglich über die Bilder kam, können diese noch deutlich älter sein (also die Untergrenze der Datierung einer Schicht, die unter Umständen erst Jahrtausende später auf die Bilder kam!) – was zeitlich gesehen nicht einmal ausschließt, dass auch der HN an der frühen Höhlenkunst beteiligt gewesen sein könnte.

Der älteste Nachweis von Proto-Aurignacien in Nordspanien datiert auf 40000 bis 42800 (echte) Kalenderjahre. Aurignacien I findet sich ab 40000 Jahren, Aurignacien II ab 37000 Jahren. In Frankreich erlischt das Aurignacien bereits vor 37000 Jahren, in Kantabrien vor 34500 bis 35000 Jahren.

Das älteste Gravettian findet sich in Nordspanien vor 31100 bis 32500 Kalenderjahren, das letzte Gravettian vor 23300 bis 25000 Jahren. Das Solutreen findet sich erstmals irgendwann zwischen 23600 und 26900 Kalenderjahren.

20 % aller neuen Daten von Höhlenbildern fallen in die Zeit vor dem Magdalenian, d.h. > 21000 Jahre.

Die ältesten Mindestdaten aus einzelnen Höhlen (Datierung über dem Bild liegender Karbonatablagerungen)

El Castillo: rote getüpfelte Scheibe: 41400 +- 570 Jahre

El Castillo: Handabdruck: 37630 +- 340 Jahre (befindet sich auf demselben Wandfeld wie die rote Scheibe und könnte daher ebenso so alt sein!)

Altamira: claviformes Symbol: 36160 +- 610 Jahre

El Castillo: große rote Scheibe: 34250 +- 170 Jahre

Tito Bustillo: anthropomorphe Figur mit rotem Pigment: 30800 +- 560 Jahre oder 29650 +- 550 Jahre

El Castillo: roter Handabdruck: 24340 +- 120 Jahre

El Castillo: schwarzer Umriss eines nicht identifizierbaren Tieres: 22880 +- 270 Jahre

Altamira: roter gepunkteter Umriss eines Pferdes: 22110 +- 130 Jahre

Handabdrücke finden sich häufig in Höhlen in Frankreich und Spanien. Offenbar hielt man eine Hand an die Wand und blies Pigment auf die Hand. Bisher hielt man die Handabdrücke für ausschließlich gravettisch, in El Castillo sind sie aber älter als 37300 Jahre, d.h. Aurignacien oder noch früher. Auch die roten Scheiben wurden in Blastechnik produziert. Da sich der Handabdruck und die auf > 40800 Jahre datierte rote Scheibe auf demselben Wandfeld befinden, ist es gut möglich, dass die gesamte Kombination (aus Dutzenden von großen roten Scheiben, etwa 40 Handabdrücken, rechteckigen und ovalen Zeichen) mindestens 40800 Jahre alt ist. Dies sind die ältesten Nachweise für Höhlenmalerei des HSS in Europa! (Sci. 336, 1409) (abgesehen von den Wandstrukturen > 60000 Jahre aus Nordspanien, die den HN zugeschrieben werden).

- **Fumane-Höhle** NW Verona: Datierung zwischen 32000 und 36500J (Tierfiguren und Chimären aus Mensch und Tier: Menschenkörper mit Tierkopf; mit rotem Ocker an die Höhlendecke gemalt).
- **Chauvet-Höhle** (Frankreich, u.a. ebenfalls eine Chimäre aus Nashorn und Mensch); neueste Datierung nach jüngster C-14-Kalibrierung: 31000 C-14-Jahre, dies entspricht 36000 Kalenderjahren BP (Sci. 303, 179; Stand Ende 2003); frühere Datierungen nach kalibrierten C-14-Daten (zwischen 30000 und 38000 J.) gelten inzwischen als überholt (s. Sci. 303, S. 202 ff.). Die Datierung fällt damit ins Aurignacien; die Qualität der Kunstwerke entspricht dagegen bereits denen des nur halb so alten Magdalenien. Letztendlich war die Altersfrage aber auch im Jahr 2008 noch nicht endgültig geklärt (Sci. 321, 904): alle 7 Daten, die direkt von den Gemäldeproben gewonnen wurden, liegen zwischen 32000 und 30000 RC-Jahren; allerdings waren die Proben jeweils nur sehr klein; kritisch wird auch die Möglichkeit einer Kontamination von der Höhlenwand in Erwägung gezogen. Weitere Proben können aber von den Gemälden nicht gewonnen werden, ohne diese in sichtbarem Umfang zu beschädigen. Über 40 Holzkohleproben datieren auf 27000 – 32000 RCJ, allerdings ist nicht gesichert, ob diese wirklich aus der Zeit der Höhlenmalereien stammen. Auch wenn die Malereien

technisch auf dem Niveau des Magdalenien stehen, gibt es doch gewisse Unterschiede zu den Malereien des Magdalenien (12000 – 17000 BP), außerdem war der Höhleneingang ab 19000 BP verschlossen. Knochen von Höhlenbären finden sich zwischen 28850 und 30700 RCJ (sowie ein einzelner Knochen vom Höhlenboden mit 37000 RCJ); die Höhle könnte aber beispielsweise zu unterschiedlichen Jahreszeiten von Menschen und Bären genutzt worden sein (Höhlenbären im Winter zum Winterschlaf). Ein Höhlenbärenschädel wurde mit Absicht auf einem Kalksteinblock deponiert.

Inzwischen wurden mit neuen Methoden die Höhlenmalereien von Chauvet differenziert datiert: die ältesten Malereien auf 35300 bis 38827 Kalenderjahre, die meisten anderen Malereien klustern um 35000 Kalenderjahre herum (Sci. 336, 1409).

Im Jahr 2016 wurde die erste Besiedlungsphase der Chauvet-Höhle mit großem Aufwand und über 250 RC-Daten auf 37000 – 33500 Jahre datiert (und eine zweite Besiedlungsphase zwischen 31000 und 28000 Jahren). Höhlenbären suchten dort bis vor 33000 Jahren Unterschlupf (PNAS 113: 4670).

Die Chauvet-Höhle (1994 entdeckt) zeigt unzählige Abbildungen von Bären, Nashörnern, Löwen, Hirschen usw. in ausgezeichnetem Zustand und ausgezeichneter handwerklicher Qualität, z.B. bereits mit Schattenwurf oder Perspektiven. Untersuchungen von (jüngeren) Höhlenmalereien in Südfrankreich ergaben, dass keine symbolischen Tiere, sondern ganz bestimmte Individuen aufgrund individueller Beobachtungen und Jagdereignisse gemalt wurden. Insgesamt > 400 Tierdarstellungen. Das 6 qm große Paneel der Pferde zeigt eine sehr homogene Komposition der Bilder, die in kurzer Zeit von einem oder wenigen Künstlern angefertigt worden sein müssen und offenbar eine Geschichte erzählen (Natwiss. Ru. 11/2008, 584).

Die Höhlenmalerei nimmt um das LGM herum zu (mehr Symbolik, mehr Spiritualität, als die Lebensbedingungen schwieriger wurden).

- Australien: Fragment einer als solches nicht mehr vorhandenen Felsmalerei > 39000 J; kontroverse Datierung eines Felsanstrichs in Südaustralien: 43000 J.
- Borneo: weltweit älteste figürliche Wandmalerei: mehrere Tiere (darunter ein Rind) wurden mit orangefarbenem Ocker auf eine Felswand gemalt (mindestens 40000 Jahre alt); ein großer Ungulate möglicherweise mit einem Speerschaft in der Flanke.

[Indien: Petroglyphen in einer Höhle, die „älter als Acheulean“ sein sollen (wahrsch. mehrere Jahrhunderttausende alt)] (in neueren Arbeiten nicht mehr erwähnt)

Auffällig ist, dass die Höhlenmalerei europaweit einheitlichen Prinzipien folgte; es hat paneuropäische Normen gegeben, „wie etwas zu sein hat“ (Nomaden sind beweglich und hatten mehr überregionale Kontakte, als man vermutet); so sind europaweit (von Nordspanien bis zur Ukraine) in den Höhlenbildern nur sehr selten Menschen dargestellt. Insgesamt lassen sich verschiedene Phasen der Höhlenmalerei unterscheiden:

1. Aurignacien (älteste Höhlenmalereien)
2. Gravettien (27000 – 23000 BP, naA 29000 – 22000 BP): rote Tiersilhouetten, Hand-Negative (man legte die Hand an die Felswand und blies z.B. mit einem Halm oder hohlen Vogelknochen oder spie rotes Farbpulver darauf; fehlt in allen späteren Epochen!)

3. Solutreen (23000 – 17000 BP): dreidimensional dargestellte Tiere in Bewegung; gegen Ende des Solutreen kommt rot aus der Mode; schwarz wird bevorzugt.
4. Magdalenien (17000 – 10000 BP): dreidimensional dargestellte ruhende Tiere (in Schwarz), häufig mit hintereinander gekreuzten oder einander überdeckenden Beinen (Bild der Wiss., 6/04)

Die Handnegative vor allem des Gravettien, aber auch früherer und späterer Epochen, stammen überwiegend (75 %) von Frauen; man kann dies unterscheiden, weil bei europäischen Frauen Ring- und Zeigefinger etwa gleich lang sind, bei Männern ist der Ringfinger durchschnittlich 2 % länger. Dies gilt jedenfalls für Europa (z.B. nicht für indigene Populationen Amerikas), und der Dimorphismus war bei frühen Europäern häufiger als heute (d.h. weniger Überlappung; bei modernen Europäern lassen sich nur noch 60 % der Hände aufgrund dieses Merkmals dem richtigen Geschlecht zuordnen) (BdW 7/2014: 64).

Funktion der Höhlenmalereien: die besonders kunstvoll gemalten Bilder finden sich oft an Stellen, wo sie von vielen Menschen gesehen werden konnten; weniger spektakuläre Bilder eher abseitig. Vielleicht war es nur den besten Könnern erlaubt, besonders exponierte Flächen zu bemalen? Beispiel: Höhle von Lascaux; rote Kuh mit schwarzem Kopf. In Augenhöhe betrachtet wirkt das Tier gestreckt, vom Boden aus betrachtet aber normal proportioniert. Solche Umformungstechniken sind in der Höhlenmalerei weit verbreitet (Spektr. Wiss. 2/2011, 60).

„Kinoeffekte“ der Höhlenmalerei:

Schon bei den Höhlenmalereien versuchte man eine Art „Kino“ zu produzieren, indem man durch Licht und andere Darstellungstricks versuchte, Bilder in Bewegung darzustellen, z.B. in dem über 10 m breiten „Panneau der Löwen“ in der Chauvet-Höhle, das jagende Löwen zeigt. Tiere wurden äußerst sorgsam gezeichnet, was eine hohe Beobachtungsgenauigkeit belegt, während Menschen selten und wenn überhaupt dann nur grob angedeutet wurden. Die Betrachtung von Bildern aus unterschiedlichen Blickwinkeln bei schwachem, flackerndem Licht ergab Bewegung und Dynamik in der Szene, z.T. auch räumliche Tiefe (Bewegungssillusionen). 40 % aller Tiere wurden in Bewegung abgebildet.

Manchmal wurde sogar dasselbe Tier in verschiedenen Phasen der Bewegung hintereinander oder übereinander gezeichnet, was bereits an Filmbilder erinnert. Durch die Wiedergabe von Bewegungsabfolgen konnten kleine Geschichten erzählt werden. Diese Techniken waren in der Höhlenkunst Europas weit verbreitet, wobei auch auf mobilen Kleinkunstwerken mobile Bilder erzeugt wurden:

In der Abri de Laugerie-Basse in der Dordogne wurde eine 15000 Jahre alte Scheibe (Knochenplättchen, 3 cm breit, in der Mitte gelocht) gefunden, die auf der einen Seite eine stehende und auf der anderen eine liegende Gämse zeigt. Wird die Scheibe mit einer durchgezogenen, quer befestigten Schnur rotiert, steht das Tier abwechselnd auf und legt sich wieder hin (Wunderscheibe: Thaumatrope; im frühen 19. Jhd. „erneut erfunden“). In der Isturitz-Höhle (Pyrenäen) fand man ein Schieferplättchen mit einem stehenden, aber wohl verwundeten Rentier auf der einen Seite und einem liegenden auf der anderen Seite. Man kennt inzwischen mehrere Stein- und Knochenscheiben mit beidseits eingeritzten Tierbildern, die beim Rotieren mittels einer Schnur zeigen, wie ein Tier seine Position wechselt, wobei die Konturen auf beiden Seiten so zueinander ausgerichtet sein müssen, dass sie sich bei der Rotation überlagern (Spektr. Wiss. 4/13: 66).

Problem der „kurzen Finger“:

Bei ca. 200 Handabdrücken der europäischen Höhlenmalerei aus der Zeit zwischen 29 und 24 TA finden sich stark verkürzte Finger. Ein Abwinkeln von Fingern bei der Herstellung der Abdrücke ist dabei auszuschließen – dann wären die Ränder unscharf. Die jeweiligen Höhlenmaler hatten also tatsächlich verkürzte Finger, denen die vorderen Fingerglieder eines oder mehrerer Finger fehlten. Offen ist, ob es sich um Amputationen infolge von Erfrierungen 3. oder 4. Grades handelte, oder um rituelle Amputationen (wie man in Berichten über 121 ursprüngliche Jäger-Sammler-Kulturen aus Afrika, Asien, Amerika und Ozeanien fand, z.T. aus religiösen Gründen, zur Stärkung der Gruppenzugehörigkeit oder als Strafe; durch gezielten Hieb oder Abbeißen). In Polen fanden sich die Überreste eines Menschen, dem die vorderen Fingerglieder fehlten (nach www.antropus.de).

Untersuchungen in französischen und spanischen Höhlen (u.a. El Castillo) zeigten, dass drei Viertel der Handabdrücke an Höhlenwänden von Frauen stammen, andere von Kindern und Jugendlichen. In diesem Zusammenhang wird auch die Möglichkeit diskutiert, dass manche Figuren gar keine spirituellen Objekte darstellen, sondern als Kinderspielzeug dienten. In der Jungsteinzeit fand man winzig kleine Tongefäße und einen 19 cm langen Einbaum, an anderer Stelle kleine Werkzeuge, die nur für Kinderhände geeignet waren (nach www.antropus.de).

Fragliche Felszeichnung in der Blombos-Höhle vor 73000 Jahren?

In der Blombos-Höhle wurde ein Silikatstein gefunden, auf den mit einem Ockerstift 1,3 – 3,3 mm breite Zickzack-Linien aufgetragen worden waren. Man nimmt an, dass dieser Stein Teil einer größeren Zeichnung war, die nur als Fragment erhalten blieb. Der Stein war zuvor als Schleifstein für Ocker verwendet worden, wodurch sich eine glattere Fläche ergeben hatte. Die Zeichnung erfolgte aufgrund der Schmalheit der Striche offenbar mit einem speziell angespitzten „Ockerstift“; der gesamte Stein ist nur etwa 39 x 13 mm groß und war offenbar Teil eines größeren Ganzen. Es ließ sich auch die Malrichtung feststellen; der Stein wurde offenbar bei der Bemalung gedreht. 6 gerade, fast parallele Linien, dazu drei kreuzende, leicht gekrümmte Linien. Der Prozess ließ sich experimentell nachvollziehen. Die Zeichnung war ursprünglich kräftiger, und geschliffene Steinflächen erlauben kräftigere Zeichnungen als rohe Oberflächen. Man kann ausschließen, dass die Zeichnungen gemacht wurden, um auf diese Weise Ockerpulver zu gewinnen, weil sich experimentell nachvollziehen ließ, dass die auf diese Weise gewinnbare Pulvermenge viel zu gering ist (< 1 mg).

Auf jeden Fall handelt es sich um eine Zeichnung und nicht um eine Ritzung (im Unterschied zu der 540 TA alten Muschelschale von Trinil). **Dies ist der älteste Nachweis einer Zeichnung überhaupt** (alle älteren Strukturen von ähnlicher Zickzack-Gestaltung stellen Ritzungen dar, die ab 540 TA nachweisbar sind).

Höhlenkunst mit Ocker (offenbar von HN) aus Spanien ist 66 – 64 TA alt. Davon abgesehen sind alle bisher bekannten „echten“ Zeichnungen < 42000 Jahre alt (Chauvet, El Castillo, Apollo 11, Maros), während Zick-Zack-Ritzungen bis 540 TA zurückreichen (Trinil, Muschelschale), gefolgt von Bilzingsleben (370 TA; Knochen), Blombos (100 - 73 TA; Ocker), Qafzeh (90 TA, Rinde), Quneitra (60 TA, Rinde), Diepkloof und Klipdrift Shelter (65 - 59 TA, Straußeneischalen) sowie Gorham (> 40 TA; Felsgestein).

Figürliche Kunst war vor 73000 Jahren bei den Blombos-Bewohnern offenbar noch nicht entwickelt, obwohl die Menschen der Blombos-Höhle anderen Kulturen technologisch um Jahrzehntausende voraus waren. Die Zeichnungen und Gravierungen in Blombos zeigen aber, dass der HS in der Lage war, dieselben Muster mit verschiedenen Medien und Techniken zu kreieren.

Der Fund ist assoziiert mit der Stillbay-Kultur, die vor 77 bis 73 TA in Blombos nachweisbar ist (bifaciale blattförmige Spitzen, zu 12 % aus erhitztem Rohmaterial; Knochenahlen; Speerspitzen; parallele oder miteinander verbundene Gravuren auf Knochen; Perlen aus *Nassarius kraussianus*-Schalen, einige mit Ocker gefärbt), 8 Ockerstücke mit geometrischen Mustern, davon zwei in kreuzförmigem Design. Ockerpaste wurde schon fast 30 TA früher in derselben Höhle hergestellt und in einem Behälter aufgehoben – möglicherweise als Sonnenschutz oder zur Herstellung von Klebern.

Die vorausgehende Besiedlungsphase (82 – 85 TA) zeigt nur wenige Funde; keine Stillbay-Elemente und keine gravierten Ockerstücke.

Eine noch ältere Phase (101 – 94 TA) zeigte viele Reste von Ockernutzung und auch 10 Ockerstücke mit Gravuren, darunter drei mit Schraffuren. In diese Phase (datiert auf ca. 100 TA) fällt auch die „Werkstatt“ zur Herstellung einer Ockerpaste (s.o.). (Nat. 561: 149; Nat. 562: 115).

Zusammenfassender Kenntnisstand zu figürlicher Kunst, Höhlenmalerei und Musikinstrumenten (2003; Nat. 426, 774 + 830; sowie ROOTS 2006):

Unstrittige Beweise für Kunst aus der Zeit vor dem Cro-Magnon (Aurignacien) sind sehr selten und an den Fingern einer Hand abzuzählen (z.B. gravierte Steinrinden von Quneitra, Israel, ca. 50000 J alt). Die ältesten Hinweise auf figürliche Motive in Afrika („mobile rock art“) datieren auf 27500 bis 25500 J (Apollo 11, SW-Namibia; neuerdings aber auf **30000 Jahre** datiert!), die Felszeichnungen zeigen Tiere und eine mögliche Chimäre aus Mensch und Tier (Therianthrop).

In Europa tritt die figürliche Kunst früher auf als in Afrika; es zeigt sich dabei kein evolutiver Prozess einer allmählichen Verbesserung, sondern sie ist von vornherein hoch entwickelt. Sie ist verbunden mit dem Auftreten des Aurignacien, dessen Datierung in den letzten Jahren durch präzisere Methoden (Ultrafiltration) zurückverlegt wurde. Die ältesten (noch abstrakten) Höhlenmalereien Nordspaniens datieren auf mindestens 40800 Jahre (Untergrenze!), die Flöte und die figürliche Kunst von Geißenklösterle auf mindestens 40000 Jahre (Sci. 336, 1086).

Dabei wird das Aurignacien aber nicht nur durch Kunst definiert, sondern auch durch erhebliche Veränderungen der Werkzeugkultur; erstmals erlangen organische Materialien wie Knochen, Elfenbein, Geweihe dabei eine wichtige Rolle (vor dem Aurignacien nur als extreme Ausnahme!), ebenso neue Steinwerkzeuge; Belege für Schmuck und Musik.

Die richtige Datierung ist aber insofern von Relevanz, weil vor 40000 J eine sehr kalte Phase begann, an die sich dann vor 38500 J. eine sehr gemäßigte Phase anschloss. Wegen der Datierungsunsicherheiten des Aurignacien (nicht der Klimadaten) musste es lange offen bleiben, ob diese gemäßigte Phase mit dem Auftreten des Aurignacien (und der Einwanderung des HSS in Mittel- und Westeuropa?) korreliert, oder ob das Aurignacien erst später einsetzte? Zum Vergleich: der älteste fossile Nachweis des HSS in Europa datierte bis vor kurzem nur auf

mindestens 35000 J RC-Jahre (unkalibriert) (Pestera cu Oase, Rumänien), was ca. 40000 Kalenderjahren entspricht! Inzwischen ist es klar, dass der HSS schon früher Europa erreicht hat (Kents Cavern, England: 43000 bis 42000 Jahre, naA 42500 – 40500 Jahre); Süditalien sogar noch früher.

Inzwischen ist aber klar, dass sowohl der HSS wie das Aurignacien schon vor der gemäßigten Phase (ab 38500 BP) in Europa vertreten waren – also nicht die Warmphase die Einwanderung des HSS in Europa provozierte. Unklar ist aber weiterhin, ob die ersten HSS in Europa das Aurignacien „mitbrachten“, also bereits zur Kulturstufe des Aurignacien gehörten, oder ob das Aurignacien erst später entwickelt wurde, d.h. dass es „Vor-Aurignacien-HSS“ in Europa gab.

Leider sind weder die Funde von Oase noch andere Reste früher HSS (England, Frankreich, Tschechien) mit Werkzeugen verbunden, und an den Fundstellen des frühen Aurignacien finden sich keine Menschenfossilien.

Das Aurignacien ist keine einheitliche Kultur, sondern weist technologisch und stilistisch erhebliche regionale Unterschiede auf:

- in Nordspanien Tierdarstellungen ausschließlich einfarbig rot
- in der Dordogne Piktogramme auf Kalksteinblöcken
- in Norditalien (Fumane) rote Malerei auf Kalksteinen
- in Chauvet spektakuläre Höhlenmalerei (teils perspektivisch, s.u.)
- in SW-Deutschland sehr schöne Skulpturen aus Elfenbein, Knochen, Sandstein
- in Belgien (Trou Magrite) und Niederösterreich (Stratzing) etwas einfacher gearbeitete Skulpturen

Gemeinsamkeiten sind: Malerei an mehreren Fundorten; zapfenförmige Skulpturen aus Frankreich, Belgien und SW-Deutschland; Tierdarstellungen; Mischwesen in SW-Deutschland, Norditalien, Chauvet; Menschendarstellungen in SW-Deutschland, Belgien und Österreich; Penis- und Vulvendarstellungen bzw. – skulptur (Dordogne, Abri Blanchard); Handnegative und -abdrücke nur in Chauvet. Bei den Tierdarstellungen dominieren große, eindrucksvolle und gefährliche Tiere: Mammut, Nashorn, Bär, Löwe.

Die Aurignacien-Kunst findet sich von der Atlantikküste bis in den Donaauraum; ähnliche Kleinskulpturen wie in Vogelherd – aus der gleichen Zeit, aber kulturell nicht dem Aurignacien zugehörig – finden sich in Sunghir bei Moskau.

Es gibt keine Vorläufer- oder Übergangskultur zum Aurignacien; letzteres tritt in unterschiedlichen Regionen Europas als älteste figürliche Kunst plötzlich und praktisch gleichzeitig auf, auch wenn man das Aurignacien insgesamt als heterogene, mosaikartige Kultur mit einer älteren Phase der Herausbildung und einer jüngeren etablierten Phase begreift. Dabei gibt es auch Gemeinsamkeiten, die sich quer durch das europäische Aurignacien finden, so z.B. vor 34000 J Geschosspitzen mit gespaltener Basisgestaltung (verschwinden wieder zu einem späteren Zeitpunkt), aber auch die figürliche Kunst als solche (Roots S. 222 f.).

Erklärungsversuch zum Aurignacien (Roots S. 224): Im Gegensatz zum Gravettian, das vor 29000 J beginnt und in dem (dicke!) Frauenskulpturen vorherrschen (die von Sibirien bis Frankreich verbreitet und wohl Bestandteil eines Fruchtbarkeitskults waren), dominiert im Aurignacien die Darstellung großer, starker, Respekt einflößender Tiere, bei den Menschendarstellungen spielen Mischwesen und Geschlechtssymbole eine besondere Rolle. Waren die Kunstäußerungen des Aurignacien ein Mittel, mit dem sich der HS vom HN absetzen wollte? Ist es ein Zeichen der Stärke, sich mit eindrucksvollen, starken, mutigen und schnellen Tieren zu identifizieren, quasi als

Imponiergehabe? Mit Beginn des Gravettien wäre ein solches Imponiergehabe dann nicht mehr notwendig gewesen, denn der HN war erloschen. Allerdings gibt es zumindest für SW-Deutschland und den „Donaukorridor“ keine archäologischen Hinweise auf Begegnungen zwischen HSS und HN. Zwar wurden Höhlen wie Hohlenstein auch vom HN bewohnt, das Aurignacien beginnt aber in beiden Hohlenstein-Höhlen über einer fundfreien Zone, und auch alle anderen Höhlen liefern keine positiven Indizien für eine Begegnung/Überschneidung. Die Lebensweise in den Höhlen SW-Deutschlands war ähnlich: sowohl HN wie HSS nutzten sie überwiegend in der kühleren Jahreszeit (erkennbar an Knochen ungeborener Pferde, aktive Jagd auf Bären im Winterschlaf, Knochen und Zähne neugeborener Mammuts). Als Brennstoff dienten beiden Taxa neben Holz, Gras und Sträuchern auch Knochen. Die höhere Funddichte im Aurignacien spricht aber für längere Aufenthalte in den Höhlen und/oder höhere Anzahl von Bewohnern. Die Besiedlungsdichte in SW-Deutschland war im Aurignacien höher als zu früheren Zeiten. Keine Belege für Schmuck der HN in dieser Region (allenfalls perforierter Schwanzwirbelknochen eines Wolfes, könnte aber auch ein zufälliges Produkt sein, Schmuckstatus höchst fraglich!); mit dem Aurignacien werden als Anhänger perforierte Tierzähne, z.B. Bäreneckzähne, sehr häufig. Angaben, dass HN figürliche Kunst oder Musikinstrumente hergestellt haben (nicht in SW-Deutschland, sondern andernorts), sind höchst fraglich oder haben sich inzwischen als falsch erwiesen. Es sieht daher so aus, als habe der HN SW-Deutschland schon vor Ankunft des HSS verlassen, vielleicht infolge der Klimaverschlechterung vor 40000 Jahren. Es gibt keinerlei Indizien für eine kulturelle Kontinuität zwischen der Kultur des HN und dem Aurignacien oder für eine zeitliche Verzahnung beider in SW-Deutschland. Alles spricht daher dafür, dass der HSS der Urheber des Aurignacien ist, auch wenn sich die HSS-Fossilien in den Höhlen inzwischen als wesentlich jünger erwiesen.

Fazit: vom HN gibt es keine mehr oder weniger gut gesicherten Indizien für Malerei, Musik, figürliche Darstellungen; lediglich Schmuck (Chatelperronien). (Roots S. 230 ff.).

Aurignacien-Fundstellen:

Norditalien, Fumane Höhle (Grotta di Fuma bei Verona): Höhlenzeichnungen mit rotem Pigment (Ocker) an die Höhlendecke gemalt, darunter verschiedene Tiere (katzenähnliches Tier; abstrakte Gebilde, die tierische Elemente und Zeichen verbinden) und ein Therianthrop (Menschenkörper mit Tierkopf); Aurignacien, > 30.000 RC-Jahre, naA zwischen 32000 und 36500 Jahren.

Nordspanien, Asturien, Candamo-Höhle: Wandmalereien, strittiges Alter ca. 32000 J.

SW-Frankreich, Abri Cellier, La Ferrassie, Abri Blanchard, Abri Casranet: Eingravierungen und Zeichnungen (u.a. von Tieren und Vulvas), ca. 30000 J. alt. Details s.u. (*)

Niederösterreich, Stratzing: kleine menschliche Figur aus Stein; Aurignacien, 30000 – 32000 J. (naA 31800 J)

Südfrankreich, Chauvet-Höhle: berühmte Höhlenmalereien (s.o.), die Debatte über das Alter der Malereien hält aber noch an. Spektakulärste paläolithische Höhlenkunst: perspektivisch wirkende Bilder, Bewegung suggerierende Bilder, große geplante Kompositionen; aus Punkten zusammengesetzte Tiere; En-face-Darstellung von Tieren; Abkratzen der Höhlenwände in der Umgebung der Darstellungen zwecks Kontrastverbesserung (Roots S. 219).

Weitere Höhlenkunst, die man ursprünglich für jünger gehalten hat, nun aber auch auf > 30000 J datiert wird:

verschiedene Höhlen in Südfrankreich;

Kantabrien (Höhle La Garma und Grotta Pondra, ca. 30000 J);

Belgien, Troi (Trou) Margite (u.a. anthropomorphe Elfenbeinfigur)

Weitere Aurignacien-Kunst (nach Roots S. 218 ff.):

(*) Dordogne, vor allem Grand Abri von La Ferrassie: Indizien für Wandkunst in einem Niveau des älteren Aurignacien. 20 tief eingravierte Blöcke, in mehr als der Hälfte mit Penis- und Vulvendarstellungen. Abri Blanchard: Knochenstück mit punktförmigen Einstichen, die einen Mondkalender darstellen könnten; > 20 tief gravierte Blöcke mit Penis-, Vulven- und Tierdarstellungen; vermeintliche Phallusskulptur aus Horn; bemalte Blöcke als Indizien ehemaliger Deckenbemalung, daneben mehrere Höhlen mit ähnlichem Material.

Die reichsten und zugleich ältesten (!) Fundstellen für **figürliche Kunst** finden sich aber in Schwaben, wo aus vier Höhlen im Ach- und Lone-Tal (Vogelherd, Geissenklösterle, Hohlenstein-Stadel und Hohle Fels) mehr als 20 Elfenbeinfigürchen (Stand 2009: 25) geborgen wurden, die älteste figürliche Kunst weltweit, allesamt aus Mammutelfenbein.

Hohle Fels: 1 Pferdekopf; 1 Wasservogel (ausgestreckt wie im Flug oder beim Tauchen, enten- oder kormoranähnlich), 1 Therianthrop ähnlich dem Löwenmenschen von Hohlenstein, nur viel kleiner (4 cm hoch, wenige g schwer). RC-Alter: 31000 – 33000 J für Vogel und Löwenmensch, 30000 – 31000 J für den Pferdekopf. Die Höhle war seit mindestens 35710 +/- 360 RC-Jahren von Aurignacien-Menschen besiedelt, da an der Basis ein so alter Huftierhumerus mit Schlagmarken gefunden wurde. Im Jahr 2009 wurde die **älteste Venusfigur weltweit** von dieser Lokalität berichtet, unterste Aurignacien-Schicht an dieser Stelle, Alter **mindestens 35000 Kalenderjahre, möglicherweise deutlich älter (bis 40000 J möglich)**.

Venus von Hohle Fels: säuberlich aus Mammutelfenbein geschnitzt, 6 cm lang, Kopf nur als kleine Kugel (Ring) stilisiert, am Hals unter Funktion poliert, eindeutig in der Funktion als Anhänger; typische Venusfigurenmerkmale wie große abstehende Brüste, aufgeblähter Bauch und Hüften, stark vergrößerte und betonte Vulven; Arme und Beine vergleichsweise stark reduziert, aber Finger grazil herausgearbeitet. Aus heutiger Sicht an der Grenze zur Pornographie stehend. An der Oberfläche symbolische Markierungen von Linien/Strukturen, könnten Kleidung symbolisieren, finden sich aber in ähnlicher Weise auf anderen Figuren des Schwäbischen Aurignacien. Älteste eindeutige Venusfigur, evtl. älteste figürliche Darstellung eines Menschen und figürliche Kunst überhaupt. Evtl. etwas älter ist höchstens die Figur eines menschenähnlichen Wesens mit Tierhörnern aus der Fumane-Höhle in Norditalien.

Venusfiguren galten bisher als typisch für das Gravettian (von den Pyrenäen bis Südrussland) zwischen 29000 und 25000 BP. Außerhalb Europas finden sich die ersten Darstellungen von Menschen (keine Schnitzereien, sondern Zeichnungen auf mobilen Steinblöcken) in SW-Namibia (Apollo; 25500 – 27500 BP). Figürliche Kunst scheint also zunächst eine rein europäische Erfindung gewesen zu sein. Die figürliche Kunst stellt eine der Innovationen dar, die mit dem beginnenden Aurignacien in der Donauregion verbunden ist, findet sich die Venus doch direkt an der Basis des dicken Aurignacien-Blockes der Hohle-Fels-Höhle.

Auch die Venusfiguren des Gravettian zeigen eine starke Übertreibung der Geschlechtsmerkmale bei Reduktion von Armen und Beinen. Sexualsymbole wie Vulven finden sich bereits als Eingravierungen im Kalkstein französischer Höhlen, die auf 35000 bis 36000 Kalenderjahre datiert werden, ebenso wie gleichalte Phallusimitate, die aus Bisonhorn, Knochen oder Elfenbein geschnitzt waren; sexuell orientierte Darstellungen spielten zu dieser Zeit also überregional eine große Rolle; die Bedeutung der Venus von Hohle Fels besteht sowohl in der ersten figürlichen Darstellung eines Menschen überhaupt als auch in der ersten Venusfigur, die durch extreme Betonung der Geschlechtsorgane gekennzeichnet ist. (Nat. 459, 176 + 248).

Geissenklösterle: Mammut, Bär, Bovide; anthropomorphes Relief; RC-Alter: 30000 – 34000 J., TL-Alter ca. 37000 J; nach Roots S. 216: 35000 J., nach neuester, allgemein anerkannter Datierung (Ultrafiltration): **mindestens 40000 Jahre für die Flöte und die figürliche Kunst** – und damit die ältesten Nachweise für Musikinstrumente und figürliche und mythische Kunst.

Rückseite des Reliefs mit eingeritzten Punkten, wobei es sich um Zählungen handeln könnte, die mit astronomischen Kenntnissen in Zusammenhang stehen könnten (s.Roots S. 216). Daneben Indizien für Malerei (Kalkstein mit intentionellem Farbauftrag schwarz, rot, gelb); beidseitig bemalt, daher keine Höhlenmalerei, sondern Kleinkunstwerk. Daneben zwei Flöten (eine aus Schwanenknochen, die andere aus Elfenbein) und ein Flötenfragment.

Hohlenstein-Stadel: Löwenmensch, RC-Alter 31000 – 32000 J. (Länge ca. 30 cm, Gewicht ca. 750 g).
(Indiz für „frühe Religion“ – Spiritismus – evtl. Schamanismus)

Vogelherd: Anthropomorph; mehrere Feliden, Bovide, 2 Mammuts, Pferd, nicht identifizierbarer Vierbeiner; RC-Alter teils 30000 – 32000, teils 30000 – 36000 J. Hinweise auf Knochenflöte.

Die Figuren wurden öfters in der Hand gehalten, weshalb die Oberfläche abgenutzt (poliert) wurde. Die dargestellten Tiere (Mammut, Bär, Löwe) sind Arten, die nicht gegessen wurden (ein allgemeines Merkmal der ältesten Kunst), sondern die vielleicht vom Menschen gefürchtet oder verehrt wurden; die Gestalt der Figuren (Augen, Ohren) deutet darauf, dass besonders auf die Darstellung des aggressiven Verhaltens dieser Tiere Wert gelegt wurde. Auch deutet einiges auf die Darstellung von gemeinsamen Eigenschaften von Menschen und Tieren hin, daher die Therianthrope. Fasst man alle vier Fundstellen zusammen, steht an erster Stelle das Mammut (5); Löwen (3), Löwenmenschen, Pferd, Wisent, Menschen, Mischwesen je 2, wobei die Darstellungen ein großes künstlerisches Spektrum, also eine hohe Individualität der Darstellung zeigen. Gemeinsam ist allerdings das oberflächliche Anbringen von Kerben, Punkten, Kerbkreuzen, Rauten, Hakenzeichen. Mindestens 2 Figürchen haben Ösen (Schmuckanhänger!). Mit Ausnahme des großen Löwenmenschen von Stadel (der wohl im hinteren Teil der Höhle an einem besonders exponierten Platz stand) waren alle anderen Figuren sehr klein. Die Figuren sind teilweise auch Indizien für Schamanismus: Mischwesen; im Tauchvorgang dargestellter Vogel (spielen beide im Schamanismus eine große Rolle).

Zu allen RC-Daten ist anzumerken, dass die RC-Werte > 30000 J. höchstwahrscheinlich das kalendarische Alter unterschätzen, die Funde also in Wirklichkeit älter sind als angegeben! Die Höhlen im Ach-Tal wurden nach faunalen Belegen wiederholt im Winter und Frühjahr für jeweils relativ längere Zeit benutzt. Die Entdeckung eines zweiten Löwenmenschen deutet nun darauf, dass die Aurignacien-Leute eine Form des Schamanismus praktizierten. Die Aurignacien-Leute waren offenbar entlang der Donau von Südosten kommend ins Innere Europas gelangt (vielleicht diente die im Winter zugefrorene Donau als bequeme Wegstrecke nach Nordwesten in Richtung auf Mitteleuropa?). Das Aurignacien erschien in Schwaben plötzlich, ohne Vermischung mit dem Mittleren Paläolithikum und ohne Überschneidung mit diesem; an den entscheidenden Fundstellen, die wiederholt besiedelt waren, besteht eine Besiedlungslücke unterhalb des Aurignacien. Nach der „Populationsvakuum-Hypothese“ geht man davon aus, dass die modernen Menschen über den Donaukorridor im Schwabenland unmittelbar nach einer kalten, trockenen Periode einwanderten (vermutlich dem Heinrich-4-Event, der auf 40000 – 38000 J datiert wird und sehr plötzlich vor 38000 J. endete); daher kamen die modernen Menschen hier in eine völlig oder weitgehend entvölkerte Region. Dies könnte auch erklären, weshalb man nicht eine graduelle Evolution der Kunstfertigkeiten beobachten kann, sondern von vornherein ein hohes Stadium an Perfektion vorgefunden wird. Die neuen Datierungen (nach Ultrafiltration) belegen nun aber eine frühere Besiedlung des Schwabenlandes.

Der **älteste Nachweis für figurative Kunst/Anthropomorphe aus Europa** stammt aber aus der untersten Schicht von Kostenki 14 (> 40000 kal. J BP). Es handelt sich um einen im Prozess der Herstellung am Hals abgebrochenen Kopf, der dann nicht vollendet wurde, sondern zu anderen Zwecken genutzt wurde, wie Abnutzungsspuren zeigen (SINITSYN 2012).

Die ältesten Hinweise auf das **Brennen von Ton und auf Textilien** sind 26000 J alt (Pavlov und Dolni Vestonice in Tschechien); auch hier finden sich von vornherein fortschrittliche Techniken, so z.B. unterschiedliche Textilarten und sehr fein gearbeitete Tonfiguren. Viele tausend kleine Keramikstückchen deuten darauf, dass die Menschen hier die Rohmaterialien schon so beherrschten, dass sie vielleicht die Keramik in ihren Brennöfen „auf Kommando“ explodieren lassen konnten – die erste Pyrotechnik?

Musikinstrumente: In Geissenklösterle wurde das Fragment einer Knochenflöte gefunden, hergestellt aus dem Radius eines Schwanes, mit drei Fingerlöchern, außerdem eine ca. 19 cm lange Flöte aus Mammutelfenbein, Alter ursprünglich mit ca. 35000 J. angegeben, nach neuen Datierungen aber mindestens 40000 Jahre und damit älter als viele andere Aurignacien-Stellen in Europa (Nat. 486, 161; Sci. 336, 1086).

Mehr als 20 Exemplare gleichartiger Flöten etwas jüngeren Alters (ca. 30000 RC-Jahre) fanden sich in Isturitz (Frankreich). Nach mikroskopischen Untersuchungen handelt es sich um Rohrblattinstrumente (ähnlich der Oboe), also nicht um einfache Flöten. Diese hohe Komplexität deutet darauf, dass es sich nicht um die ältesten musikalischen Flöten handeln kann, auch wenn ältere fossil bisher nicht bekannt sind.

Flöte vom Geißenklösterle: Drei Löcher; ein Nachbau aus Holunderholz bewies, dass sie das Spielen komplexer Melodien erlaubte. Herstellung erforderte äußerste Kunstfertigkeit; der gekrümmte Stoßzahn musste gespalten werden, die beiden Hälften wurden sorgfältig ausgehöhlt, anschließend wurden die beiden Hälften wieder zusammengebunden und luftdicht miteinander verklebt (Natw. Ru. 4/2005 S. 224). Alter mindestens 40000 Jahre (Sci. 336; 1086) (Hinweis: die ältesten Aurignacien-Fundschichten von Geißenklösterle sind 43000 bis 42000 Jahre alt; die Kunstwerke und Musikinstrumente sind etwas jünger, aber mindestens 40000 Jahre alt).

Im Jahr 2009 wurden außerdem Flöten aus dem basalen Aurignacien der Hohle Fels Höhle beschrieben. Datierung auf jeden Fall > 35000 Kalenderjahre. Die Knochenflöte (22 cm lang, 8 mm dick; nicht in kompletter Länge erhalten) aus dem Radius eines Gängegeiers (Spannweite: 230 – 265 cm; Knochen ideal für Flöten!) weist 5 Löcher auf (möglicherweise hatte sie noch mehr Löcher, die nicht erhalten sind). Sehr exakt gearbeitet, an 4 der 5 Löcher finden sich Markierungen, die offenbar zuvor angebracht worden waren, um die Löcher an der richtigen Stelle zu positionieren. Das proximale Ende des Knochens wurde mit zwei Einkerbungen zum Mundstück umgestaltet. In der gleichen Schicht wurden außerdem drei Fragmente von Flöten aus Mammutelfenbein gefunden, die in der Herstellung wesentlich komplexer waren.

Da es sich um die älteste Aurignacien-Schicht handelt (Körperfossilien wurden aber nicht gefunden), ist angesichts der hoch entwickelten Technik der Flötenherstellung davon auszugehen, dass der Mensch schon über eine längere Tradition der Flötenproduktion verfügte, als er – wohl über den Donaukorridor kommend – die Schwäbische Alb besiedelte. Und schon davor dürfte es einfachere Musikinstrumente wie Trommeln oder Rasseln gegeben haben, die aufgrund des leicht zersetzbaren Materials nicht überliefert wurden (Nat. 460, 695 + 737).

Nach PROBST (2002) verfügten auch die HN schon über Musikgeräte in Form von Schwirrgeräten, die an einer langen Leine in der Luft kreisten und dabei summende Töne erzeugten (aus Holz- oder Knochenstücken hergestellt). Fundstellen: Pin Hole, Creswell Crags/England, Tata/Ungarn. In Deutschland sind Schwirrgeräte erst vor mehr als 10000 J (Ahrensburger Kultur) und damit dem HSS zugehörig nachweisbar. Allerdings ist nicht klar, ob die Schwirrgeräte der HN tatsächlich als Musikinstrumente oder nur als Signalinstrumente genutzt wurden.

Überblick über die ältesten Musikinstrumente (BdW 9/07, 55):

fraglich:

43000 J: 12 cm langes Stück vom Oberarmknochen eines jungen Höhlenbären aus einer slowenischen Höhle; da weder menschliche Bearbeitungsspuren noch dazu passendes Werkzeug gefunden wurden, könnte es sich bei den Löchern auch um Bissspuren eines anderen Höhlenbären handeln (vermeintliche Neandertaler-Flöte!)

40000 J oder etwas älter: Schwanenknochenflöte von Geißenklösterle; weitere Flötenreste (Mammut, Vogelknochen indet.) aus Geißenklösterle (neue Datierung s. Sci. 336, 1086)

> 35000 J: Knochenflöte aus Hohle Fels (aus dem Radius eines Gänsegeiers) sowie Fragmente von 3 Flöten aus Mammutelfenbein (sehr schwierig in der Herstellung)

--- insgesamt damit 6 Flöten aus dem Aurignacien der Schwäbischen Alb! ---

Nach neuen Datierungen sind die Flöten der Schwäbischen Alb bereits 43000 bis 42000 Jahre alt! (BdW 11/2013, S. 35). Allerdings wird auch die Möglichkeit in Betracht gezogen, dass sie für Lockrufe bei der Vogeljagd verwendet worden sein könnten (BdW 11/2013, S. 35).

9000 J. alte Flöten aus hohlen Kranichknochen südlich von Peking; 4500 J alte Leier aus Südmesopotamien, 4500 J alte Nachbildungen von Trommeln aus England; 3300 J alte Trompete (Bronze, goldbeschichtet) aus Ägypten.

Paläoindianer nutzten vor ca. 11000 Jahren in Nordamerika Schildkrötenpanzer vermutlich als Rasseln und Schlaginstrumente, worauf in diese gebohrte Löcher sowie Bruchstellen deuten, die durch Trommeln und Schütteln entstanden sein sollen. Derartige Schildkrötenpanzer finden sich an nordamerikanischen Fundstellen aus jener Zeit weit verbreitet und wurden bisher als Essensreste gedeutet (nach www.antropus.de).

Astronomische Bedeutung der Höhlenmalerei?

Es gibt Hinweise, dass viele Höhlenmalereien nur vordergründig Tiere und Jagdszenen zeigen, dabei aber astronomische Informationen enthalten wie Sternkonstellationen oder auch Kometeneinschläge, eventuell schon seit 40 TA. Die Tiersymbole in paläolithischer und neolithischer Kunst aus der Türkei, Spanien, Frankreich und Deutschland passen zu damaligen Sternkonstellationen. Die Wandmalerei von Lascaux (17200 Jahre BP) scheint zwar eine schief gelaufene Jagd (mit totem Jäger) darzustellen, es könnte aber auch um den für diese Zeit nachgewiesenen Kometeneinschlag gehen – wie übrigens auch die Tierfiguren von Göbekli Tepe, die als Denkmal für einen 13000 Jahre alten Kometeneinschlag aufgefasst werden, der die jüngere Dryas als „Mini-Eiszeit“ auslöste. Die Menschen schienen sogar gewusst zu haben, dass sich die Sternkonstellation im Laufe der Zeit verändert (Präzession, bedingt durch Verschiebung der Erdachse).

Die Tier- und Jagdszenen könnten sogar als Kalender gedient haben, der einen Zeitraum von bis zu 250 Jahren umfasst. Auch der 40000 Jahre alte Löwenmensch von Hohlenstein-Stadel passt in dieses alte Zeitmess-System. Das astronomische Wissen könnte auch die Navigation im offenen Meer erleichtert haben. In dieses Modell passen: Hohlenstein-Stadel (40 TA), Chauvet (35 TA), Lascaux und Altamira (17 TA) sowie Göbekli Tepe (13000 TA) und Catalhöyük (9 TA). (nach www.antropus.de; SWEATMAN/COOMBS, Athens J Hist. 2018).

Höhlenkunst aus Sulawesi/Indonesien (Nat. 514: 170 + 223):

In Karsthöhlen von Sulawesi (Maros) fand man 12 Handumrisse (Hand gegen die Wand gehalten und feuchtes rötliches Pigment um die Hand gesprüht), von denen der älteste auf mindestens 39900 Jahre (oder älter) datiert (Uran-Datierung einer darüber liegenden Kalksinterschicht). Ein weiterer Handabdruck ist mindestens 39400 Jahre alt. Die darunter liegende Schicht ist über 100.000 Jahre alt (so dass man das Maximalalter der Handabdrücke nicht näher festlegen kann). Andere Handumrisse aus anderen Höhlen der Region datieren auf 22900 – 27200 Jahre, so dass diese Technik über mindestens 13000 Jahre persistierte.

(Sulawesi war schon vor > 100.000 Jahren besiedelt; Mindestalter der dort gefundenen Steinwerkzeuge zwischen 194 und 118 TA (Lokalität Talepu); der HSS ist in der Region aber erst vor ca. 50000 Jahren eingetroffen. Unklar ist, welcher archaische Mensch die > 118 TA alten Steinwerkzeuge hinterlassen hat: HF, HE – der in der Region bis vor ca. 140 TA überlebte – oder gar HD? Aufgrund der Meeresströmungen nimmt man an, dass die Besiedlung Sulawesis wahrscheinlich von Borneo oder den Philippinen aus erfolgte; Borneo war bei niedrigem Meeresspiegel mit Festlandasien verbunden) (Nat. 529: 208).

Schon vor ca. 45000 Jahren lebte der Mensch in für ihn „schwierigen“ und wenig ergiebigen Ökosystemen wie Regenwäldern – so in Borneo und Neuguinea. Als Nahrung dienten Nüsse, Früchte, Wurzeln, Süßwasserschnecken und verschiedene Tiere (MaxPlanckForschung 2/17: 36).

Die ältesten figürlichen Darstellungen aus der Region sind mindestens 35700 Jahre alt und zeigen ein nicht näher bestimmtes Tier (wohl Schwein). Mindestens 35400 Jahre alt ist die Zeichnung eines Hirschebers (Suidae: *Babyrousa*). Jüngere Zeichnungen zeigen auch andere Tiere wie *Anoa sp.*, *Sus celebensis*.

Handabdrücke und/oder Tierzeichnungen findet man auch in Kalimantan (Borneo), auf dem südostasiatischen Festland und in Nordaustralien, wo die Bilder vermutlich auch erloschene Megafauna zeigen. Der Stil dieser Kunst entspricht der Höhlenkunst von Maros. Schon die ältesten menschlichen Fundstellen Nordaustraliens (zwischen 50 und 40 TA) enthalten Hämatit mit Abnutzungsspuren und andere Hinweise auf Ockernutzung. Höhlenkunst ist in Australien aber erst < 30000 Jahre nachweisbar.

Weitere Hinweise auf symbolisches Verhalten auf Sulawesi sind 30000 – 22000 Jahre alt (Leang Bulu Bettue Höhle), u.a. Schmuck und Verwendung von Pigmenten (PNAS 114: 4105).

Im Jahr 2019 wurde dann von einem 4,5 m langen Wandfeld aus Sulawesi (Höhle Leang Bulu'Sipong 4) berichtet, das rotbraune Formen zeigt, die 8 menschenähnliche Figuren (Therianthrope) darstellen, die lokale Tiere (Wildschweine, Anoa-Zwergriender = *Bubalus sp.*) jagen; außerdem Handabdrücke. Die Deckschicht über einem der Tiere (Schwein) wurde auf

mindestens 43900 Jahre datiert (exakt: 44,41 +- 0,49 TA)(eine andere über Anoa-Rindern auf > 40900 Jahre). Möglicherweise zeigt das Gesamtbild eine Jagdszene und wäre dann die erste Darstellung einer komplexen („erzählerischen“) Handlung – entsprechende Malereien in Europa datieren nur auf 21 bis 14 TA (Magdalenien). Die datierten Tierdarstellungen repräsentieren außerdem die älteste figürliche Kunst weltweit. (Zuvor waren eine 40 TA alte Abbildung eines wilden Rindes von Kalimantan und eine 35,4 TA alte Abbildung eines Wildschweins von Sulawesi bekannt; in Europa: abstrakte Scheiben, 40,8 TA, El Castillo/Spanien, aber nicht-figurativ).

Strittig ist, ob es sich um eine einheitliche Szene handelt, oder die Figuren im zeitlichen Abstand gemalt wurden. Die menschenähnlichen Figuren haben aber auch Tiermerkmale wie Schwänze (bei einem Exemplar) und Schnauzen (Therianthrope); sie sind stark stilisiert und es ist daher nicht klar, ob sie überhaupt menschliche Wesen darstellen. Vielleicht stellen sie Jäger dar, die maskiert waren, um nicht als Menschen aufzufallen, die sich also als Tiere verkleidet hatten. Bemerkenswert ist, dass die Therianthrope im Vergleich zu den Tieren (inselverzwergt) sehr klein dargestellt sind; *Bubalus* stellt mit 1 m Schulterhöhe das kleinste Wildrind überhaupt. Auf jeden Fall handelt es sich um eine sehr komplexe Szene; ob schamanischer Glaube dabei eine Rolle spielt, ist nicht zu entscheiden.

In einem Abschnitt wird ein Anoa von mehreren therianthrope Figuren umgeben, die Speere und möglicherweise auch Seile bei sich tragen. Die Konstellation spricht dafür, dass es um Jagd ging, aber auch um mythologische und übernatürliche Wesen vergleichbar dem ca. 39 - 40 TA alten Löwenmenschen aus Deutschland (dessen Alter aber als umstritten gilt; 31,1 cm hoch, Mammutelfenbein). Wahrscheinlich handelt es sich um die Abbildung einer Jagdstrategie: eine Treibjagd, bei der mindestens zwei Tierarten bejagt wurden und möglicherweise die Tiere aus ihrem Versteck in Richtung wartender Jäger gescheucht wurden. Falls tatsächlich Seile abgebildet sind, könnten die Jäger die Tiere lebend eingefangen haben (sehr gefährlich).

Therianthrop-Abbildungen in Lascaux sind 17 TA alt; ein Mensch mit einem Vogelkopf jagt ein Bison. Dies gilt als älteste erzählerische, szenische Darstellung in der europäischen Felsmalerei. Der Löwenmensch aus Hohlenstein-Stadel galt bisher als ältester Therianthrop (frühes Aurignacien). Aus Sulawesi und Kalimantan waren bisher keine Therianthrope bekannt, von Kalimantan Anthropomorphe sicher ab 14 TA und fraglich ab 20 – 21 TA.

Figurative Kunst ist somit nicht in Europa entstanden. Allerdings konnten nur die Tiere (> 43900 Jahre und > 40900 Jahre), nicht die Therianthrope datiert werden, weil sich über diesen keine Calcitsschicht fand, so dass sich nicht sicher ausschließen lässt, dass sie später hinzugefügt wurden. Andernorts in Europa sowie in Afrika und Nordamerika sind Darstellungen von Menschen neben Tieren erst ab ca. 10000 Jahren häufig, was indirekt dafür sprechen könnte, dass die menschlichen Figuren erst nachträglich gemalt wurden. Allerdings sind die Tiere und Therianthropen in exakt derselben Farbe und demselben Stil gemalt und gleichermaßen verwittert, szenisch stehen sie in einer funktionellen Beziehung zueinander, und auch alle übrige Höhlenkunst aus der Region stammt aus derselben Zeit. Dies spricht dafür, dass die Zeichnungen doch zeitgleich erfolgten. Sollten alle Darstellungen > 44000 Jahre alt sein, wären die Menschen, die in Südostasien ankamen, bereits in der Lage gewesen, symbolische Abbildungen und Geschichten darzustellen. Womöglich brachten sie diese Fähigkeiten schon aus Afrika mit. Es handelt sich gleichzeitig um die älteste figurative Kunst, die ältesten Therianthrope und die älteste erzählerische Darstellung einer komplexen Szene.

Altersvergleich mit Europa

Die **älteste Höhlenkunst** in Europa (Nordspanien) stellte noch keine Figuren dar. Die weltweit älteste datierte Höhlenkunst stammt aus El Castillo („rote Scheibe“) und ist mindestens 40800 Jahre alt (die älteste Höhlenkunst weltweit).

Der **älteste Handabdruck** aus Sulawesi ist mindestens 39900 Jahre alt, der älteste Handabdruck aus Westeuropa (ebenfalls El Castillo) mindestens 37300 Jahre alt. Die älteste figürliche Darstellung von Tieren (mit orangefarbenem Ocker auf einer Felswand aus Kalkstein) ist 40000 Jahre alt und stammt aus Borneo (älter als figürliche Darstellungen in Europa)

Da darüber liegende dünne Kalksinterschichten datiert wurden, dürfte das tatsächliche Alter aller dieser Gemälde noch etwas älter sein.

Mindestens 39000 Jahre alt sind kreuzförmige Eingravierungen in der Gorham-Höhle Gibraltars, deren symbolischer Charakter aber infrage gestellt wird (HN als Urheber?). Sie wurden sorgfältig mit einer Steinspitze eingeritzt und sind auf keinen Fall als Zufallsbildungen erklärbar. Datierung mit Gewissheit älter als Mousterian Schicht IV (PNAS 111: 13301).

Die **älteste figürliche Darstellung** in der Chauvet-Höhle (ein Nashorn) datiert auf 32.410 +- 710 RC-Jahre (ca. 35300 bis 38827 Kalenderjahre) auf der Basis von C14-datiertem Holzkohlepigment und fällt damit in das Altersspektrum der ältesten Tierdarstellungen von Sulawesi (35700 J), wobei letzteres aber ebenfalls ein Mindestalter darstellt. Fragmentarische Reste von Bildern (Steine mit Spuren roter Farbe) aus der Fumane-Höhle Italiens sind zwischen 36000 und 41000 Jahre alt.

Unklar ist, ob Höhlenkunst etwa zur gleichen Zeit unabhängig voneinander in Westeuropa und Indonesien/Südostasien entstand, oder ob dies schon von jenen HSS, die Afrika verließen, praktiziert wurde. Dies könnte bedeuten, dass schon die Aufwandererpopulation aus Afrika naturalistische Darstellungen von Tieren erstellt hätte.

Großskulpturen:

Eine heute noch 3,80 m hohe abstrakte menschliche Skulptur aus Holzbalken (Lärche) aus dem Ural (Shigir-Moor) wurde auf 11600 Jahre datiert und ist damit etwas älter als die 11000 Jahre alten Steinstelen von Göbekli Tepe in der SO-Türkei, über 2500 km entfernt. Älteste Holzskulptur der Welt. Holz mit Zickzack-Ornamenten und anthropomorphen Gesichtern. Die Skulptur stand längere Zeit aufrecht und diente wohl als ritueller Pfahl. Die ursprüngliche Länge dürfte 5 m betragen haben. Am oberen Ende ein stilisierter Kopf mit offenem, „O“ sprechenden Mund. Die Ritzungen auf der Vorder- und Rückseite zeigen stilisierte menschliche Gesichter und Hände, aber auch ein Zick-Zack-Muster, was als mögliches „Verbotszeichen“ interpretiert wird.

Zu jener Zeit waren solche Verzierungen zwar üblich, Menschen selbst wurden aber nur selten (als Strichmännchen) abgebildet. Entgegen bisheriger Annahmen waren Riten nicht an Ackerbauern gebunden, sondern wurden auch von Jäger-Sammlern praktiziert. In unmittelbarer Nähe fand man auch ein geschnitztes Geweih.

Zu jener Zeit breiteten sich die Wälder im wärmer werdenden postglazialen Eurasien aus. Figurative Kunst und Höhlenmalereien sowie Ritzungen von naturalistischen Tierfiguren in Stein finden sich seit dem Ende der Eiszeit nicht mehr; sie wurden durch schwer zu interpretierende

stilisierte Formen ersetzt. Die Menschen blieben Jäger-Sammler, hatten aber einen anderen Blick auf die Welt. Es gibt gewisse Ähnlichkeiten mit Totempfählen der nordwestpazifischen Region zur Ehre von Vorfahren oder Göttern, der Pfahl könnte aber auch Waldgeister und –dämonen darstellen oder vor einem gefährlichen Ort warnen, den man nicht betreten darf. Viele weitere Funde an dieser Stelle zeigen, dass die Menschen in der Lage waren, Holz perfekt zu bearbeiten, einschließlich Werkzeuge zur Holzbearbeitung. Möglicherweise gab es viele dieser Skulpturen, die nicht erhalten blieben (Sci. 360: 364).

Lachen: Auch andere große Menschenaffen „lachen“ (Schimpansen, aber auch Orang-Utans, wenn sie gekitzelt werden, aber nur das menschliche Lachen wird von stimmhaften und melodischen Silben beherrscht, die beim Ausatmen entstehen. Menschenaffen lachen, indem sie beim Ein- und Ausatmen stimmlos kichern und keckern; Ausnahme bilden Schimpansen und Bonobos, die manchmal auch stimmhaft lachen. Je näher die Affen mit dem Menschen verwandt sind, umso menschenähnlicher lachen sie. Schon der gemeinsame Vorfahr der großen Menschenaffen vor 10 bis 16 MA konnte offenbar lachen, aber wohl nur als sehr lautes, unstrukturiertes Geräusch (BdW 9/09, 6). Babys, die noch nicht sprechen können, lachen dagegen wie Schimpansen, wobei sie (im Gegensatz zu sprechenden Kleinkindern) ein- und ausatmen. Ab dem Erlernen des Sprechens ist Lachen nur noch mit Ausatmen verbunden (nach www.antropus.de).

Landwirtschaft: s. Ackerbau

Lebenserwartung: im frühen Oberpaläolithikum (vor ca. 30000 J) erfolgte eine deutliche Zunahme der durchschnittlichen Lebenserwartung (PNAS 101, 10895 + 10847). Über 3 MA hinweg wurde das quantitative Verhältnis junger Erwachsener/älterer Erwachsener ermittelt. Als junge Erwachsene galten Individuen, bei denen der dritte Molar durchgebrochen, aber noch kaum abgenutzt war; sie könnten bereits Eltern gewesen sein. Als ältere Erwachsene – alt genug, um Großeltern zu sein – galten Individuen, bei denen die dritten Molaren soweit abgenutzt waren, dass die betreffenden Personen zum Sterbezeitpunkt mindestens doppelt so alt waren als beim Durchbruch der dritten Molaren. Dann wurde das OY-Verhältnis bestimmt (Verhältnis älterer zu jüngeren Erwachsenen). Die Methode umgeht die Notwendigkeit absoluter Altersschätzungen und Bias durch unterschiedliche Lebenshistorien. Bei Primaten gilt allgemein, dass die Geschlechtsreife zeitlich eng mit dem Durchbruch des dritten Molaren verbunden ist.

Die Ergebnisse zeigten, dass erst mit dem frühen Oberpaläolithikum der Anteil älterer Erwachsener deutlich anstieg (4-fache Zunahme des Anteils der Personen, die Großeltern gewesen sein könnten).

Im Vergleich zu Australopithecinen findet sich schon bei frühen *Homo* eine leichte (aber signifikante) Zunahme von älteren Erwachsenen, wohl als Folge der Zunahme des Hirnvolumens und komplexeren Verhaltens. Auch bei Neandertalern findet sich eine kontinuierliche, aber ebenfalls nur schwache Zunahme im Anteil älterer Erwachsener. Aber erst im frühen Oberpaläolithikum mit einer vierfachen Zunahme dürften Großeltern eine erhebliche evolutionäre und kulturelle Rolle (kreative Explosion) gespielt haben.

Der höhere Anteil älterer Erwachsener könnte wesentlich zu den kulturellen Veränderungen („kreative Explosion“) sowie zur Zunahme der Populationsstärke und Bevölkerungsdichte beigetragen haben, wobei folgende Faktoren eine Rolle spielen könnten:

- größere Überlappung zwischen den Generationen, dadurch verbesserter Informationstransfer zwischen den Generationen; Wissen und Fähigkeiten konnten besser tradiert werden und gingen nicht mehr verloren; Erziehung und Ausbildung der Kinder und Jugendlichen. Das Gedächtnis der älteren Leute dürfte als eine lebende „Bibliothek“ für Informationen gedient haben; so erklärt sich die kreative Revolution mit Explosion von Symbolismus, Kunst, Ausdehnung des Verbreitungsgebiets, Handel, Besiedlung neuer ökologischer Nischen, persönlicher Schmuck, verschiedene neue Technologien usw.
- erhöhter Reproduktionserfolg durch längeres Überleben in der reproduktiven Phase
- erhöhter Reproduktionserfolg durch Unterstützung durch die Großelterngeneration; größere Familien (Großmutter-Hypothese).

(Studien mit Daten aus dem 17. Jhd. aus Quebec bzw. 18. und 19. Jhd. aus Finnland belegen, dass Mütter, die in der Nähe der Großmütter lebten, trotz der damals allgemein hohen Kindersterblichkeit mehr Kinder durchbrachten als deren Schwestern, die aus der Nähe der Großmütter weggezogen waren und daher ohne Unterstützung der Großmütter auskommen mussten. Gene der „langlebigen Omas“ hatten daher einen positiven Selektionsvorteil und konnten sich stärker ausbreiten, weil diese Omas mehr Enkel hatten bzw. mehr Enkel das Erwachsenenalter erreichten) (www.antropus.de, 2/19)

In einem positiven Feedback-Mechanismus könnte die erhöhte kulturelle Komplexität dann auch das Potential für ein längeres Überleben älterer Individuen weiter verbessert haben; Ursache-Wirkung-Beziehung sind dabei unklar, ein Selbstverstärkungsmechanismus aber möglich.

Hinweise zur Lebenserwartung:

Bei Primaten, auch Schimpansen, korreliert die Lebenserwartung mit der Fertilität der Weibchen. Bei den Schimpansen erreicht die Fertilität wie beim Menschen ihr Maximum vor dem 30. Lebensjahr und nimmt seit diesem Maximum kontinuierlich ab bis auf praktisch Null mit 45 Jahren. Die Überlebensraten der Schimpansen reduzieren sich parallel zur Fertilität, in der Wildnis sind weniger als 3 % der adulten Schimpansen über 45 Jahre alt. (Der Schimpanse Cheeta aus dem Tarzan-Film starb im Alter von 80 Jahren!).

Orang-Utans werden in der Wildnis 35 bis 45 Jahre alt, in Gefangenschaft auch älter als 55 Jahre (in Australien erreichte ein Weibchen 62 Jahre); längste Pause zwischen zwei aufeinanderfolgenden Geburten bei Säugetieren (durchschnittlich 8 Jahre).

Die längere Lebenserwartung der Menschen wird mit dem „Großmutter-Effekt“ erklärt: im Gegensatz zu allen Primaten (auch Schimpansen) sind Menschenkinder nach dem Abstillen nicht in der Lage, sich selbst zu ernähren, weil die menschliche Nahrung zu schwer zu handhaben ist. Frauen jenseits der Fertilität können daher zum Fortpflanzungserfolg ihrer Töchter (und Überleben ihrer Enkel) beitragen, wenn sie bei der Nahrungsbeschaffung helfen. Studien an historischen menschlichen Populationen der vergangenen Jahrhunderte bestätigten, dass die Dauer des postmenopausalen Überlebens mit dem Reproduktionserfolg der Töchter sowie dem Überleben der Enkel korreliert, wobei dieser Effekt aber erst nach dem Abstillen einsetzt. Die Hilfe der Großmütter führte so im Laufe der Evolution zur Langlebigkeit des Menschen, indem sie Familien mit einer zur Langlebigkeit führenden Genausstattung selektierte. Auch die Söhne profitierten von den Genen (z.B. zur Aufrechterhaltung der Zellfunktion und Reparatur), da diese Gene ja nicht geschlechtsgebunden sind. Man nimmt heute an, dass die längere Lebenserwartung der Frauen weitgehend (5 – 6 J.) durch die Lebensumstände bedingt ist und nur *ein Jahr* der längeren Lebenserwartung genetische Grundlagen hat (Nat. 428, 116 + 128).

Modellrechnungen auf der Basis von Affenpopulationen bestätigten die Großmutter-Hypothese für die Verlängerung der Lebenserwartung, wobei etwa 25 Jahre hinzugewonnen wurden. In einer theoretischen, modellierten Affenpopulation steigt die Lebenserwartung von einer affentypischen Spanne von 35 Jahren auf ca. 60 Jahre, wenn sich die älteren Frauen um den Nachwuchs ihrer Kinder kümmerten. Dadurch konnten die Töchter früher weitere Kinder bekommen, ohne die Chancen auf ein Überleben des bereits vorhandenen Nachwuchses zu reduzieren (Nat. 491, 162).

Die vergleichsweise lange Lebenserwartung der Primaten als solches (einmal ganz abgesehen von den Homininen) ist außerdem eine Folge ihrer Arborealität. Tiere entwickeln eine längere Lebenserwartung, wenn die extrinsische Mortalität (Tod durch Beutegreifer usw.) vermindert ist. So ist seit langem bekannt, dass Vögel und Fledermäuse, die Beutegreifern oder anderen lebensbedrohlichen Umweltumständen besser entgegen können als bodenlebende Tiere, eine längere Lebenserwartung haben als endotherme bodenlebende Tiere vergleichbarer Körpergröße. Auch baumlebende Säuger verfügen - bei gleicher Körpergröße - unabhängig von ihrer phylogenetischen Stellung über eine längere Lebenserwartung als Bodenbewohner. Der Effekt findet sich sowohl in Gruppen, die von vornherein arboreal lebten (wie Marsupialia, Euarchonta) (und bei denen Bodenbewohner erst sekundär auftraten) wie für Gruppen, die zunächst auf dem Boden lebten und von denen dann einige Linien zum Baumleben übergingen (PNAS 107, 4635).

Inzwischen wurden auch 25 Genvarianten (Punktmutationen) im Erbgut des modernen Menschen identifiziert, die weniger langlebigen Primatenarten fehlen und die für die längere Lebenserwartung des heutigen Menschen eine Rolle spielen könnten. Diese Mutationen befinden sich in Genbereichen, die im Zusammenhang mit Wundheilung, Blutgerinnung und Herzgesundheit/kardiovaskulären Pathways stehen. Länger lebende Arten benötigen eine anpassungsfähigere Kontrolle der Gerinnungsmechanismen. Es ist auch bekannt, dass sich im Alter die Wundheilung verlangsamt. Interaktionen zwischen altersbedingten Veränderungen der Blutgerinnung, Entzündungsantwort und bei kardiovaskulären Pathways spielen eine wichtige Rolle bei der kardiovaskulären Gesundheit und Lebenserwartung. Einige Genvarianten, die im Alter kardiovaskuläre Krankheiten fördern, dürften im jungen Alter vorteilhaft sein, was die genetische Variationsbreite beim heutigen Menschen in Bezug auf kardiovaskuläre Krankheiten im Alter erklärt.

Da das hohe Alter an sich keinen direkten Selektionsvorteil bietet, nimmt man an, dass die längere Lebenserwartung nur ein Nebeneffekt ist, der selbst ohne Selektionsdruck entstanden ist, während sich die Genmutationen für bessere Blutgerinnung, gesünderes Herz und schnellere Wundheilung unabhängig voneinander (unter Selektionsdruck) entwickelten.

In die Studie gingen 17 Primatenarten ein, deren komplettes Genom bekannt ist (inkl. Mensch, Schimpanse, Bonobo, Gorilla, Orang, aber auch Halbaffen und Neuweltaffen, also aus dem gesamten Spektrum der Primaten); von weiteren 8 Primatenarten ist das Genom teilweise bekannt und wurde insoweit auch berücksichtigt.

Die maximale Lebenserwartung von nicht-fliegenden Säugern und insbesondere bei Primaten korreliert grundsätzlich allometrisch mit Körpermasse, Alter bei der Geschlechtsreife der Weibchen, Schwangerschaftsdauer und Stillzeit, wobei die stärkste Korrelation mit dem Alter der Geschlechtsreife besteht, während die Varianz in der maximalen Lebenserwartung zu 60 % von der Körpermasse und nur zu 7 % vom Alter bei Geschlechtsreife erklärt wird.

Kriterium war die maximale Lebenserwartung, *nicht* die durchschnittliche Lebenserwartung, da diese von vielen Umwelteinflüssen abhängig ist. Nur die maximale Lebenserwartung ist daher ein

stabiles Kriterium innerhalb einer Art; in evolutionsrelevanten Zeiträumen gerechnet kann sie sich schnell entwickeln/verändern (evolutionäre Labilität).

Durchschnittliche maximale Lebenserwartung in den verschiedenen Primatenfamilien:

Hominidae (6 Arten): 68,2 Jahre (jeweils Durchschnittswert der einzelnen Arten)

Hylobatidae (10 Arten): 45,9 Jahre

Cebidae (24 Arten): 36,5 Jahre

Cercopithecidae (66 Arten): 30,9 Jahre

Lemuridae (12 Arten): 30,0 Jahre

Pitheciidae (7 Arten): 28,5 Jahre

Indridae (5 Arten): 25,8 Jahre

Daubentoniidae (1 Art): 23,3 Jahre

Callitrichidae (19 Arten): 20,5 Jahre

Loridae (5 Arten): 20,4 Jahre

Cheirogaleidae (6 Arten): 19,4 Jahre

Galagonidae (8 Arten): 17,6 Jahre

Tarsiidae (2 Arten): 16,2 Jahre

Unter den 25 untersuchten Primatenarten fanden sich drei Arten (neben dem Mensch *Macaca mulatta* und *Macaca fascicularis*), deren maximale Lebenserwartung oberhalb der Standardabweichung liegt, die sich aus der o. gen. Korrelation ergibt, die aus Körpermasse, Alter bei Geschlechtsreife usw. einen Erwartungswert für die maximale Lebenserwartung errechnen lässt.

Alle übrigen 22 Arten (unterdurchschnittliche Lebenserwartung oder überdurchschnittlich, aber < 1 Standardabweichung über dem Erwartungswert) wurden als Kontrollgruppe etabliert.

Die drei genannten Arten sind somit signifikant langlebiger (in Bezug auf die maximale Lebensdauer), als es dem Erwartungswert aus Körpergröße, Geschlechtsreife usw. entspricht. Für den Menschen gilt das unabhängig davon, ob man als maximale Lebenserwartung 122 Jahre oder nur 90 Jahre zugrunde legt (> 1 Standardabweichung über Erwartungswert).

Das Genom dieser drei Arten mit einer maximalen Lebenserwartung über dem Erwartungswert wurde dann mit den Genomen der übrigen 22 Arten verglichen und es wurde untersucht, in welchen Genvarianten (Austausch einzelner Aminosäuren/Nukleotide), d.h. in welchen parallelen Mutationen sich diese drei Arten gemeinsam von allen anderen 22 Arten unterscheiden. Auf diese Weise wurden unter 19000 untersuchten Genen 25 Gene entdeckt, die diesen Kriterien entsprachen (25 parallele Aminosäuren-Substitutionen). Dies lässt sich nicht mit Zufall erklären (Erwartungswert für zufällige parallele Mutationen in den drei Arten: zwischen 0 und 3 statt 25).

Bei 20 Genen ist die vermeintlich mit längerer Lebenserwartung assoziierte Variante beim Menschen fixiert (d.h. 100 % der untersuchten HSS tragen diese Variante); drei der übrigen 5 Genvarianten wiesen Häufigkeit > 1 % beim modernen Menschen auf (davon 4 als toleriert oder funktionell günstig eingestuft, eine als ungünstig/pathogenetisch).

Diese Genvarianten müssen sich unabhängig voneinander auch bei den beiden anderen langlebigen Primatenarten durchgesetzt haben (konvergent); sie fehlen bei den Menschenaffen und müssen daher in der Menschenlinie erst nach der Abzweigung von den Schimpansen aufgetreten bzw. fixiert worden sein. Die Arbeit trifft keine Aussage, ob sie sich auch bei HN oder HD finden. (Ein eigener Vergleich der 25 in der Arbeit angegebenen Sequenzen mit dem

Komposit-HN-Genom des Ensembl-Servers ergab allerdings, dass in allen 25 betrachteten Genvarianten die Situation beim HN derjenigen des modernen Menschen entsprach!).

Von 3 der 25 Gene war die Assoziation mit der Lebenserwartung schon aus früheren Studien an anderen Tieren bekannt (ATG 7, MNT, SUPV3L1). ATG 7 kodiert ein essentielles Enzym für Autophagie, das außerdem als Modulator für p53 wirkt in Zusammenhang mit dem Überleben bei metabolischem Stress. Inaktivierung dieses Gens führt zu reduzierter Lebenserwartung bei Modellorganismen; auch geht die Fähigkeit zur Autophagie verloren. MNT ist ein Tumorsuppressor und verlängert die Lebenserwartung von *Drosophila* und *Caenorhabditis*.

Beim modernen Menschen wird der Anteil der erblichen Komponente an der Lebenserwartung auf 25 % geschätzt. Manche Mutationen/Genvarianten, die einen Vorteil im jungen Lebensalter bieten, können sich im Alter nachteilig auswirken; (im Alter) schädliche Mutationen können positiver Selektion unterliegen, wenn sie in der frühen Ontogenese Vorteile bieten. Es gibt verschiedene Signalwege, die antagonistische Folgen auf Entwicklung und Altern haben; ein Beispiel ist die Entzündungsantwort, die einerseits vor Krankheiten schützt, aber auch Gewebe schädigt.

Auch nahe verwandte Arten können sich in der maximalen Lebenserwartung stark unterscheiden. Neuweltaffen umfassen Arten mit relativ kurzer und relativ langer Lebenserwartung, Halbaffen entwickeln sich schnell und sterben früh, Menschenaffen entwickeln sich langsam und haben die längste Lebenserwartung unter den Primaten.

(nach www.antropus.de; Mol. Biol. Evol. 35: 1990).

Letale rezessive Mutationen (sensu SNPs): die durchschnittliche Anzahl letaler Mutanten (im Sinne von single nucleotide polymorphismen), also SNPs, die im homozygoten Zustand tödlich wären, wird in einer Studie auf 3 – 5 pro Person geschätzt, in einer anderen auf bis zu 100. Insgesamt sind 38 % aller Mutationen, die zum Austausch einer Aminosäure im kodierten Protein führen, schädlich; so entstehen 1,6 schädliche Mutationen pro Individuum und Generation. Nach einer anderen Arbeit soll jede Person 500 bis 1200 schädliche Mutationen tragen. Obwohl subsaharische Afrikaner insgesamt eine größere genetische Diversität, also eine größere Nucleotidvariation zeigen, finden sich bei Europäern mehr schädliche Allele. Dies wird damit erklärt, dass die Expansion der afrikanischen Bevölkerung schon viel länger zurück liegt als die Expansion der europäischen Bevölkerung und daher in Afrika mehr Zeit zur Verfügung stand, durch Selektion die Häufigkeit schädlicher Mutationen zu reduzieren (Nat. 451, 994).

Medizin:

Heilpflanzengebrauch:

Bereits Schimpansen nutzen bestimmte Teile einiger afrikanischer Pflanzen als Arzneimittel, besonders gegen Nematoden (Blätter von *Aspilia mossambicensis*, *Ficus exasperata*; Stängelmark von *Vernonia amygdalia*); die erstgenannten Blätter fördern auch Uteruskontraktionen und werden vorwiegend von Schimpansenfrauen unzerkaut verzehrt.

Älteste Hinweise auf Heilpflanzengebrauch beim Menschen in Europa vor ca. 370.000 J (Bilzingsleben; naA 350000 oder sogar nur 320000 J). Die in der Nähe eines Sees angelegte Siedlung bestand aus 3 Wohnhütten und einem größtenteils mit Steinplatten gepflasterten Platz

(s.o.). Dabei fanden sich auch Hölzer, die nicht aus der unmittelbaren Umgebung des Sees stammen können: Buchsbaum (der damals auch in Mitteleuropa wuchs), Birnbaum, Hasel, Eibe, Kornelkirsche, Hartriegel, Esche, Pfaffenhütchen, Wolliger Schneeball und Vogelkirsche (als Kerne erhalten). Vermutlich wurden diese Pflanzen auch arzneilich verwendet; von den 14 Arten eignen sich 7 gegen Hautleiden, 6 gegen Durchfall und Fieber (z.B. Kornelkirsche), 5 gegen Harnwegserkrankungen, 4 gegen Rheuma/Gicht, 3 gegen Frauenleiden, Verstopfung, Atemwegserkrankungen und zur Desinfektion.

Vor 200.000 J. nutzten Präneandertaler in Ehringsdorf (Thüringen) Wildäpfel und Kornelkirschen; an anderen, > 50000 J. alten Siedlungsplätzen wurden Walnuss, Haselnuss, Esskastanien, Eicheln, Himbeeren, Holunderbeeren, Erdbeeren, Schlehen und Ebereschfrüchte gefunden. Alle(!) diese Pflanzen werden neuerdings auch als Heilpflanzen verwendet; Mittel gegen Blasenerkrankungen (N = 5) dominierten gegenüber Mitteln gegen Atemwegserkrankungen (N = 3). Von 11 Pflanzen, die man dem Präneandertaler und HN Europas (Spanne der Pflanzenfunde: 200000 – 50000 J.) zuordnet, wirken 9 gegen Durchfall, 5 gegen Harnwegserkrankungen und Hautleiden, 4 gegen Frauenleiden, je 3 gegen Fieber bzw. Atemwegserkrankungen bzw. zur Blutstillung. Tiermedizinisch relevante Pflanzen fehlten dagegen.

Einen weiteren Hinweis für die Nutzung von Arzneipflanzen liefert das 60.000 J. alte Neandertalergrab Shanidar IV in Kurdistan. Die massenhaft vorhandenen Pollen wurden ursprünglich als Blumenschmuck gedeutet, sind später aber als Heilpflanzen angesprochen worden. Es handelt sich um Schafgarbe, Kreuzkraut, Sonnenwend-Flockenblume, Eibisch, Traubenhyazinte und Meerträubel (*Ephedra altissima*); Pollen von 21 anderen Arten fanden sich dagegen nur in geringen, wohl zufälligen Spuren. Da kein anderes HN-Grab mehr als Pollenspuren enthält, muss es sich um eine sehr spezielle Grabbeigabe gehandelt haben. Die Verteilung der Pollen lässt vermuten, dass die erstgenannten 5 Pflanzen wohl mit Zweigen eines Nadelholzes kombiniert waren, während der Leichnam unmittelbar auf *Ephedra*- Zweigen gelegen haben muss. Der Mann war an schweren Verletzungen gestorben. Dass diese 6 Pflanzen nicht als Früchte oder Samen, sondern in blühendem Zustand beigelegt wurden, legt die Deutung der Nutzung als Heilpflanzen nahe. So dürften die Neandertaler schon die euphorisierende Wirkung von *Ephedra* (L-Ephedrin) gekannt haben. Möglicherweise diente auch das an vielen Fundstellen nachweisbare Ocker als Heilmittel, da es antiseptisch und adstringierend wirkt, was möglicherweise den Brauch der Körpermalung gefördert hat.

Vom Ende der letzten Eiszeit gibt es paläoethnobotanische Funde aus der Alten und Neuen Welt; so fanden sich an einem Siedlungsplatz im südl. Mittelchile vor 12000 – 13000 J. Überreste von 34 Heilpflanzen (für 10 der Pflanzen ist eine andere Nutzung als die als Heilpflanze gar nicht denkbar). 24 dienten der Wundheilung, 18 gegen Schmerzen bzw. gastrointestinale Störungen, 10 gegen Frauenleiden, je 9 als Stimulanzien und Diuretika, 8 gegen Bronchialstörungen. Heute finden auch noch bei uns Verwendung: Boldoblätter (Leber-Galle-Mittel, musste aus mind. 200 km Entfernung beschafft worden sein, weil es den Boldobaum soweit südlich nicht gab), Wintersrindenbaum (*Drimys winteri*), Tausendgüldenkraut; andere damalige Heilpflanzen gibt es bei uns als Zierpflanzen: Gauklerblume, Korallenbeere, Mammutblatt, Eskallonie, Gestreifte Klimme, Lumamyste. Chilenischer Mammutbaum (=Alerce, *Fitzroya cupressoides*; sein Harz aus Holz und Rinde wirkt entzündungshemmend).

Auffallende Übereinstimmungen in der volksmedizinischen Nutzung mancher zirkumpolar verbreiteter Pflanzen in Russland und im indianischen Nordamerika weisen auf das eiszeitliche Nordasien als gemeinsames Ursprungsgebiet ihrer traditionellen Verwendung hin (Schafgarbe, Fieberklee, Bärentraube, Doldiger Wintergrün, Ackerschachtelhalm, Sumpfdotterblume, *Artemisia*, Holunder, *Angelica*, Wacholder, Sumpfporst und Birke); es gibt statistische

Berechnungen, die darauf deuten, dass die Indianer diese Heilpflanzen schon aus Asien kannten. Mittel gegen Harnwegserkrankungen und Rheuma/Schmerzen sind dabei deutlich überrepräsentiert, Fiebermittel und Mittel gegen Atemwegserkrankungen dagegen im Vergleich zu Europa und dem 60.000 J. alten HN-Grab aus Kurdistan unterrepräsentiert, wohl weil die Indianer in ihrer Urheimat Nordostasien in einem relativ kalten, aber gesunden Klima gelebt hatten und nur einen Teil der Infektionskrankheiten (z.B. keine Pocken, Diphtherie usw.) nach Amerika einschleppten.

In der Eiszeit hatten Mittel gegen Harnwegserkrankungen einen höheren Stellenwert als heute, Mittel gegen Atemwegserkrankungen einen geringeren (extrem geringe Bevölkerungsdichte verhinderte die Ausbreitung grippaler Infekte).

An einem Siedlungsplatz in den Pyrenäen (11000 – 12000 BP) fand man Vogelkirsche, Schlehen, Eicheln, Hasel- und Walnüsse, an einem 10500 J. alten Platz auf den Peloponnes Pistazien, Wicken, Linsen, wilden Hafer, wilde Gerste und Mandeln. Die Pflanzen vom erstgenannten Platz könnten alle, die vom zweiten Platz teilweise auch als Heilpflanzen gedient haben (DAZ, Dt. Apotheker-Zeitung).

Chirurgie: erfolgreiche (zweimalige?) Schädeltrepanation mit nachfolgender Heilung und Überleben um Jahre bei einem ca. 50-jähr. Patienten (Elsaß, 5200 – 4900 BP). Vermutlich gewann man damals aus Pflanzen Antibiotika, um Infektionen zu verhindern. Aus der Trichterbecherkultur (4300 – 3000 v.Chr.) sind auch spezielle kleine Medizinfläschchen bekannt, gefüllt mit Schwefel. Überlebenschance bei Trepanationen in vorgeschichtlicher Zeit > 50 %, naA. sogar zu etwa 90 %, besonders im Zeitraum zwischen 4300 und 2400 v.Chr. (in einer bronzzeitlichen Kultur um 2000 v.Chr. lag die Erfolgsrate dann nur noch bei 72 %). Die Kunst der Schädeltrepanationen ist wahrscheinlich um 4500 v.Chr. entwickelt bzw. weiterentwickelt worden; eine misslungene Trepanation (mit noch im Schädel steckender Feuersteinklinge) ist aus der Linienbandkeramikkultur (5500 – 4900 v.Chr.) aus dem Elsaß bekannt (PROBST 2002).

Die ältesten Schädeldeckentrepanationen sind 9000 bis 7000 Jahre alt (Ukraine und Frankreich) (Sci. Rep. 5: 12150). In Asikli Höyük (10500 - 9400 v.h.) fand sich eine Frau mit einer Schädeltrepanation, die sie aber nur wenige Tage überlebt hatte.

„Zahnmedizin“: In neolithischen Gräbern Pakistans (Mehrgarh) wurden aus dem Zeitraum zwischen 7500 und 9000 BP insgesamt 11 erste und zweite Molaren mit Bohrlöchern gefunden, wie sie sich mit neolithischen Bohrern mit Flintbesatz innerhalb weniger als 1 Minute experimentell herstellen lassen (Holzstab mit eingelassener Feuersteinspitze und einer Bogensehne als „Motor“); die Löcher sind 1,3 – 3,2 mm im Durchmesser und 0,5 – 3,5 mm tief; ein Loch am distobukkalen Zahnhals eines unteren 1. Molaren, alle anderen im Schmelz oder Sekundärdentin der Okklusalfächen. Nur an vier Zähnen in Verbindung mit Karies – evtl. therapeutisch? -, aber es gibt auch Bohrungen an Individuen ohne Karies, und es gibt Individuen mit Karies, aber ohne Bohrungen. Unbekannt ist damit sowohl der Zweck der Bohrungen wie auch der Umstand, ob sie gefüllt wurden (was wahrscheinlich ist, da sensible Zahnstrukturen exponiert wurden, es gibt aber keine Hinweise auf Füllmaterial). Die konzentrischen Rillen an den Rändern stammen von dem Bohrgerät. Auch eine ästhetische Funktion kann ausgeschlossen werden (da nur Molaren betroffen waren). Die Praxis hielt über 1500 Jahre an und ist ab 7500 J nicht mehr nachweisbar (Dokumentationslücke zwischen 7500 und 6500 Jahren), obwohl die schlechte Zahngesundheit weiter persistierte. Die Bevölkerung baute Gerste und Weizen an, domestizierte Baumwolle und

züchtete Kühe, Ziegen, Schafe; Halbnomaden, älteste Ackerbauersiedlung Südasiens; einfache Gebäude aus getrocknetem Schlamm (Nat. 440, 755).

Bereits vor 14000 (14160 – 13820) Jahren wurde ein Backenzahn mit okklusaler Karies an Zahn 48 mit einer spitzen Steinklinge (kleinen Klingen oder Spitzen von bis zu 3 cm Länge) bearbeitet – nicht durch Bohren, sondern durch Schaben/Kratzen und Hebeln - wie elektronenmikroskopische Untersuchungen bestätigten (Skelett von Riparo Villabruna, Norditalien; Alter: ca. 25 Jahre) – der älteste bekannte zahnärztliche Eingriff. Kavitätengröße: 5,8 x 3,3 mm. Die anderen Zähne waren bis auf eine Initialkaries gesund. Es gibt schwache Hinweise, dass die Kavität mit Wachs gefüllt worden sein könnte; dies ist aber keinesfalls gesichert. Unklar ist, ob die Kratzspuren dem Zweck dienten, die Karies zu entfernen (was teilweise, aber nicht vollständig gelungen ist), oder störende Nahrungsreste aus der Kavität zu entfernen, die dort möglicherweise festsaßen und zu okklusalen Interferenzen führten.

Möglicherweise handelt es sich dabei um eine Weiterentwicklung initial ausgehend aus der interproximalen Zahnstocherverwendung (aus Holz oder Knochen), die schon bei HN und paläolithischen Menschen sehr weit verbreitet war (ggf. sogar idiopathisch), wie dadurch bedingte interproximale Defekte und Spuren belegen. Angesichts der weit verbreiteten Zahnstochernutzung war der Schritt zu anderen Manipulationen im Zahnbereich wie Kratzen und Schaben mit Steinspitzen nicht so extrem groß (Sci. Rep. 5: 12150).

Die älteste schmerzstillend-therapeutische Füllung bestand aus Bienenwachs – das sich heute noch eindeutig als solches nachweisen lässt – und fand sich in einem unteren Eckzahn eines wohl etwa 24- bis 30-jährigen Mannes in einer Höhle in Slowenien; Alter ca. 6500 Jahre (6655 bis 6400 Jahre). Der Eckzahn wies einen Riss im Zahnschmelz und Dentin bis zum Dach der Pulpenkammer auf. Allerdings ist nicht sicher, ob es sich wirklich um eine therapeutische Maßnahme handelte; das Bienenwachs könnte kurz vor dem Tod, aber auch nach dem Tod in den Zahn eingearbeitet worden sein (PlosOne 19.9.2012).

Menopause:

Bisher ging man davon aus, dass die Menopause entstand, weil es für den Reproduktionserfolg günstiger war, wenn die Großmütter ihren Töchtern bei der Aufzucht der Kinder halfen und Nahrung beschafften, als selbst noch Kinder zu bekommen („Grandmother hypothesis“). Statistische Untersuchungen an rezenten Völkern zeigten allerdings, dass dieser Hilfeeffekt (Großmütter helfen Töchtern und verzichten auf eigene Fortpflanzung) nicht ausreicht, um den Nachteil der fehlenden Fortpflanzung der Großmütter auszugleichen. Neue demographische Studien in Afrika zeigten nun aber, dass ältere Frauen (d.h. mit abnehmender natürlicher Fruchtbarkeit) weniger Chancen haben, Hilfe zu finden und z.B. mit Nahrung versorgt zu werden. So könnte sich in der Evolution der mit dem Alter natürlicherweise langsam fortschreitende Prozess der Abnahme der Fertilität extrem verstärkt haben (Mangel an Hilfe):

Die Nachteile für den Reproduktionserfolg durch den Mangel an Hilfeleistungen sind größer als die Vorteile der Großmütter für den Reproduktionserfolg ihrer Töchter. Der Evolutionsdruck führte dann dazu, dass es für den Reproduktionserfolg der Gruppe nützlicher war, wenn die Großmütter ihren Töchtern halfen, als selbst noch – ohne Unterstützung/Hilfe – eigene Kinder zu bekommen. Der **Wettbewerb um Hilfe** (sei es durch verwandte, aber auch nicht-verwandte Gruppenmitglieder: „es bedarf eines ganzen Dorfes, um ein Kind groß zu ziehen“) könnte somit eine **Schlüsselrolle bei der Entstehung der Menopause** gehabt haben (Nat. 483, 160).

Milch: s. Domestikation von Nutztieren

Mitteleuropa (neolithischer Übergang) (konkret: Mittelbe-Saale-Region)

MtDNA-Untersuchungen von 364 Individuen aus 25 Fundstellen der Region Mittelbe-Saale (einer Region, die von vielen Kulturen durchwandert wurde und in der mindestens 9 verschiedene Kulturen zwischen 7500 und 3500 BP lebten), ergaben folgende Besiedlungsschübe:

100 % Jäger-Sammler bis 6000 v.Chr. (Mesolithiker) (Haplotyp U, U4, U5, U8)

5500 v.Chr.: Ankunft der Linearbandkeramiker (Getreideanbau, Viehzucht, Töpferei); sie drangen aus dem Nahen Osten nach Mitteleuropa vor. Vor 5500 – 4500 v.Chr. ging der Anteil der Jäger-Sammler-Haplotypen in der Region auf 2,9 % zurück, die frühen Neolithiker der Linearbandkeramik-Kultur (LBK) machten 80 % der Bevölkerung aus. LBK: Haplotypen N1a, T2, K, J, HV, V, W, X; Beziehungen in den Nahen Osten, nach Anatolien und den Kaukasus.

Die nachfolgenden Kulturen des frühen und mittleren Neolithikums ähneln in der Zusammensetzung der Haplotypen der LBK, ebenfalls mit genetischen Affinitäten zu modernen Bevölkerungsgruppen des Nahen Ostens. Genetische Kontinuität in der Region über ca. 2500 Jahre.

Um 4100 v.Chr. verbreiteten sich mitteleuropäische Bauern nach Süd-Skandinavien, wo sie sich mit Jäger-Sammler-Haplotypen vermischten und die Trichterbecherkultur entstand. Talentierte Viehhirten, daneben Jagd und Fischfang. Die Haplotypen der Trichterbecherleute Skandinaviens bestanden zu 30 % aus Jäger-Sammler-Haplotypen und 60 % aus Neolithikern. Bäuerliche Pioniergruppen aus Mitteleuropa mischten sich also mit lokalen Jäger-Sammlern, die den bäuerlichen Lebensstil annahmen.

Um 3100 v.Chr. wanderten Jäger-Sammler-Haplotypen von Skandinavien zurück nach Mitteleuropa in die Mittelbe-Saale-Region: späte Vertreter der Trichterbecherkultur; dort 29,4 % Jäger-Sammler-Haplotypen, 47,1 % neolithische Linien; Haplotypzusammensetzung in der Mittelbe-Saale-Region jetzt ähnlich der skandinavischen Trichterbecherkultur, mit genetischen Bezügen zum Norden (statt, wie bisher, zum Osten).

Um 2800 v.Chr. erreichte vom Osten aus eine neue Welle von Ackerbauern Mitteleuropa (Haplotypen I und U2; U2 aus Russland stammend), auch mit genetischen Bezügen ins Baltikum und den Kaukasus und nach Y-Daten einem väterlichen Einfluss der Kurgan,

und 300 Jahre später wanderten metallverarbeitende Bauern der Glockenbecherkultur von der iberischen Halbinsel aus in Mitteleuropa ein (dominierender Haplotyp: H) und koexistierten mit den zuvor aus dem Osten gekommenen Gruppen über mehr als 300 Jahre. (In Westeuropa ist der Haplotyp H auch heute noch dominierend mit einem Anteil von 40 %; auf der iberischen Halbinsel seit dem Mesolithikum häufig). Die Glockenbecherkultur findet sich in Portugal ab 2800 v.Chr.

Diese beiden Wanderungen 2800 und 2500 v.Chr. hatten erheblichen Einfluss auf die moderne genetische Diversität der Europäer, und nur noch 30 % der modernen Europäer tragen die genetische Signatur der erster Farmer (5500 v.Chr.) – einmal abgesehen davon, dass die Studien nur die mütterliche Seite betreffen.

Ab 2200 v.Chr. Frühe Bronzezeit in der Untersuchungsregion

Der neolithische Übergang war damit ein sehr komplexer, nichtlinearer und keinesfalls einseitiger Prozess; manchmal lernten auch die einwandernden Ackerbauern von ansässigen Jäger-Sammlern, um an den Grenzen der europäischen Besiedlung mit den jeweiligen Lebensverhältnissen zurecht zu kommen.

Und sogar in Deutschland lebten Ackerbauern und Jäger-Sammler über längere Zeit als Nachbarn, so Funde in einer Höhle bei Hagen. Die ältesten Funde (11200 – 10300 J) stammen dort von Jäger-Sammlern (Haplogruppe U, typische Haplogruppe der europäischen Jäger-Sammler des Mesolithikums). Ein 5900 – 4900 J alter Horizont lieferte 20 neolithische Skelette; 8 von ihnen zeigten die genetischen Marker der neolithischen Farmer, aber 12 gehören zum Haplotyp U. Die Isotopenuntersuchungen zeigten, dass sich die 8 neolithischen Farmer von Produkten ihrer domestizierten Rinder ernährt hatten, während die 12 Menschen der Haplogruppe U überwiegend vom Fischfang gelebt haben, also Jäger-Sammler geblieben waren. Zwei verschiedene Gruppen nutzten dieselbe Höhle über 800 Jahre hinweg als Begräbnisstätte, und die Fischer hatten ihren Lebensstil mehr als 2000 Jahre lang behalten, nachdem erstmals Farmer (Linienbandkeramiker) in ihrer Region eingetroffen waren. Beide Gruppen lebten demnach sowohl genetisch wie kulturell (Lebensweise) getrennt über einen so langen Zeitraum hinweg nebeneinander (Sci. 342, 181 + 257).

Die heutige Bevölkerung Mitteleuropas geht auf folgende Haplotypen (mütterlicherseits) zurück:

16 % paläolithisch/mesolithisch (U, U4, U5, U8 – Jäger/Sammler)

31,2 % frühes/mittleres Neolithikum (Linearbandkeramiker: N1a, T2, K, J, HV, V, W, X)

5,8 % spätes Neolithikum/frühe Bronzezeit (I, U2, T1, R) – ebenfalls aus dem Osten stammend

47 % andere – überwiegend H (von der iberischen Halbinsel kommend)

Am Ende des Neolithikums waren alle modernen Haplotypen in Mitteleuropa vertreten.

BdW 8/19: 42, Genomanteile der Mitteleuropäer:

2 % HN

15 % altsteinzeitliche Jäger/Sammler

50 % jungsteinzeitliche Bauern aus dem Nahen Osten

35 % Halbnomaden der Yamnaja-Kultur (Schnurkeramiker)

Mittelrheingebiet (Besiedlung im Mittelrheingebiet):

Entstehung des Rheins vor ca. 15 MA (Fossilfunde von Sprendlingen).

Steinwerkzeuge auf dem Bleidenberg zwischen Alken und Oberfell sind ca. 0,8 MA alt; heute auf dem Berg, damals lag die Lokalität direkt am Ufer der Mosel (Hauptterrassenschotter), allerdings keine sehr genaue Datierung möglich. Daneben wurde ein Faustkeil aus Quarzit (10-15 cm) aus Winnigen (Alter 0,8 – 0,7 MA) bekannt, der oberhalb der Hauptterrassenschotter gefunden wurde; nach Internetangaben weitere Faustkeilfunde oberhalb der Hauptterrassenschotter von Kobern-Gondorf und Bisholder. Nur Einzelfunde, keine Werkplätze.

Bei **Immendorf** Material- und Werkplatz mit zahlreichen Fundstücken, der auf 600.000 bis 800.000 Jahre datiert wird; aber eher in der ersten Hälfte dieser Phase, aber < 780.000 Jahre, weil es zuvor zu kalt war (Günz-Kaltzeit) - also bevorzugt 700 bis 780 TA.

Einziges altpaläolithischer Fundplatz in Deutschland, an dem mangels örtlich anstehenden Gesteins ausschließlich Trümmerstücke Verwendung fanden (aus Sandsteinquarzit, Quarz und Tonschiefer – letzterer wegen seiner Blättrigkeit schwer zu bearbeiten). An anderen Fundstellen wurde überwiegend oder ausschließlich vor Ort abbaubares Material verwendet und eher selten Trümmer. Somit Anpassung der Bearbeitungstechnik an das lokal vorhandene Material. Aufgrund des begrenzten Materialvorkommens einfachere Technik und sparsamer Umgang mit dem Material, daher viele Geräte mit Doppelfunktion.

Einziges rechtsrheinischer Fundplatz (bis zum mittelpaläolithischen Ariendorf, ca. 250 TA). Später fand man noch einige Artefakte aus lokalem Quarzmaterial knapp 30 km entfernt von Immendorf in Schweighausen (Rhein-Lahn-Kreis). Man geht davon aus, dass das Schweifgebiet der Menschen damals etwa 30 km umfasste, so dass neben Schweighausen auch die vermutlich gleich alten Einzelfunde von Geröllgeräten auf den Moselhöhen oder Kärlich II auf Ausflüge ausgehend von Immendorf zurückgehen könnten. Linksrheinisch finden sich nur Geröllgeräte, die sich schnell und ohne langes Suchen aus den dort vielfach vorhandenen Flussgeröllen herstellen ließen.

Möglicherweise wanderte die Gruppe von Süden aus rheinaufwärts und war von Battenberg kommend mit dem dortigen Sandsteinquarzit vertraut, den sie im Immendorf dann auch vorfanden. Für gelegentliche Wanderungen abseits der üblichen Wanderrouten sprechen auch die HE-Fossilien von Sarstedt, die ebenfalls ca. 0,7 MA Jahre alt sind – vermutlich in einer günstigen Warmphase (HOFFMANN 2013).

Etwa gleich alte Material- und Werkplätze finden sich in:

- a) Reutersruh bei Schwalmstadt/Hessen: 0,8 bis 0,6 MA; auf einem Hügel mit einem Vorkommen aus Sandsteinquarzit, der dort ausschließlich verarbeitet wurde. Kerntechnik als Vorläufer der Levallois-Technik und erster Nachweis von Cleavern in Deutschland
- b) Münzenberg / Wetteraukreis: überwiegend Geröllindustrie; Sandsteinquarzit nur mit kleinem Anteil (ca. 13 % aller Artefakte aus diesem Quarzit); irgendwann zwischen 820 und 550 TA zu datieren (Günz-Mindel-Interglazial = Cromer)
- c) Battenberg südlich Grünstadt: Werkzeuge ausschließlich aus hartem quarzithaltigen Buntsandstein, der dort in großen Blöcken vorkommt. Umfangreiches Inventar, auch

- Faustkeile, Schaber, die wegen ihrer Größe nur mit 2 Händen zu führen sind. Alter: Cromer, 0,6 – 0,8 MA (größter dort gefundener bearbeiteter Abschlag: 37 x 34 x 7 cm, Gewicht 8,6 kg). Faustkeile kommen vor, aber extrem selten und vergleichsweise dürftig bearbeitet, bis auf einen kleinen, etwas differenzierter ausgearbeiteten Fund (mit eingearbeiteter Mulde für den Daumen zur Führung des Gerätes), außerdem Trieder (lange grobe Faustkeile mit dreieckiger Spitze zum kräftigen Durchstoßen aus dem frühen Acheulean)
- d) Mauer (in der Nähe von Battenberg, hat nichts mit Heidelberg zu tun): ca. 0,6 MA; Sandsteingeräte (verloren gegangen), später erneut ein Einzelfund
 - e) Dorn-Dürkheim bei Worms (0,8 MA)
 - f) Schmitshausen (Südwestpfalz): 0,8 – 0,6 MA (Grauwacke mit hohem Quarzanteil)
 - g) Bliesgau (Saar-Pfalz-Kreis): zahlreiche weit gestreute alt- und mittelpaläolithische Fundstellen; kleinformatige Werkzeuge aus devonischen Schottern der Blies; Alter zwischen 0,6 und 0,2 MA, wegen der Kleinformatigkeit typologisch nicht mit den anderen Fundstellen vergleichbar
 - h) Leitersberg, Pfälzer Wald: Artefakte aus Opaladern (einzigartig)
- (nach HOFFMANN 2013, ergänzt nach www.hobatt.de)

Charakteristisch für diesen Zeitraum ist, dass immer geeignetes lokales Material verarbeitet wurde und keine Steinwerkzeuge mittransportiert wurden.

Als nächstältester Nachweis am Mittelrhein galt früher ein ca. 600.000 J. altes fluviatil transportiertes Quarzartefakt aus den Moselschottern der Tongrube Kärlich, das aber inzwischen als natürlichen Ursprungs gilt. Nach neueren Angaben (Dr. Justus, Monrepos, 2004) stammen aber die ältesten Werkzeugfunde und vom Menschen aufgeschlagene Knochen von Riesenrehen in der betreffenden Region aus Miesenheim I mit einem Alter von > 450000 J. (zwischen 0,45 und 0,6 MA; die Fundstelle wird eher auf 0,6 MA geschätzt, wurde aber durch einen Vulkanausbruch vor 0,45 MA konserviert, so dass ihr Mindestalter 0,45 MA beträgt); Kärlich ist dagegen wesentlich jünger (> 215000 J., naA 400000 J.; Seeufer bei warm-gemäßigtem Klima). Angaben aus dem Jahr 2012 datieren die Funde aus der Tongrube Kärlich sowie aus Miesenheim auf 0,6 bis 0,5 MA. HOFFMANN geht davon aus, dass die Jäger und Sammler erst zu diesem Zeitpunkt wieder zum Mittelrhein zurückkehrten, also eine Besiedlungslücke nach den Funden von Immendorf, den Moselhöhen und Kärlich II klafft.

HOFFMANN (2013) gibt folgende Zeitschätzungen an:

Höhenlagen bei Bisholder, Winnigen, Kobern-Gondorf sowie Kärlich II: ca. 0,7 MA; Geröllgeräte, vorwiegend Chopper, ohne Hinweise auf Material-, Werk- oder Arbeitsplätze; wohl eher Ergebnis kurzfristiger Streifzüge; der Rhein konnte als langsam fließender, mäandrierender Fluss damals leicht durchquert werden. Durchquerung der Mosel war (bei Wanderungen von Immendorf aus) dazu nicht notwendig. Auf den (heutigen) Höhen der Mosel wurden die dort vorhandenen alten Flussgerölle (als Chopper) genutzt.

Mülheim-Kärlich: 0,6 bis 0,5 MA; nur 14 Artefakte, davon eines aus einem Sandstein, der in 16 km Entfernung ansteht

Miesenheim I: ca. 0,5 MA; 131 Artefakte, darunter zwei, die auf Nutzung von Feuer deuten

In der Ariendorf-Warmzeit (drittletzte Interglazial, 350000 – 300000 J) Siedlungsplätze in Ariendorf (HOFFMANN: 250 000 J) und Miesenheim, Geräte aus der Grube Kärlich. Artefakte auch im Löß der drittletzten Kaltzeit in der Grube Kärlich deuten darauf, dass sich der Mensch auch in der Kaltzeit im Neuwieder Becken aufhielt (Begleitfauna: Steppenelefant, Rind, Pferd). Reiche Funde im Kärlicher Interglazial (250000 – 200000 J) sowie (zur gleichen Zeit) erste Hinweise auf Menschen auch im Eifelbergland (primitiv behauene Gerölle). 200000 J alte Funde

von Steinwerkzeugen und Tierknochen vom Schweinskopf bei Bassenheim deuten darauf, dass die frühen HN zu 90 % Wollnashörner jagten. Bei Bassenheim wurden auch zwei Zähne von HN gefunden.

In der Riß-Eiszeit Frühformen des HN (Ariendorf: Steinwerkzeuge und Hirschgeweihe als Geräte). Aus der folgenden Eem-Warmzeit sind bisher keine Funde bekannt. Zu Beginn der Würmeiszeit Siedlungsspuren in Ariendorf (ca. 70000 J) sowie Metternich (Osthang des Kimmelberges), Ariendorf und Kärlich (jeweils ca. 60000 J), erstmals auch Feuersteine aus dem Maasgebiet und Westfalen. Dies macht bemerkenswerte Aussagen zum Qualitätsanspruch des Neandertalers; er transportierte oder erhandelte Feuersteine aus Westeuropa, an einer Stelle sogar nordischen Feuerstein, der von den Gletschern nach Norddeutschland (Westfalen) transportiert worden war.

Keine Funde im Rheingebiet aus der ersten Kälteperiode zwischen ca. 60000 und ca. 40000 J; offenbar Besiedlungslücke. Nach einer Erwärmung (Interstadial) vor 38000 J Fundpunkt am Südhang des Schwalbenberges südlich Remagen, dessen Werkzeuge den Übergang vom Mittel- zum Jungpaläolithikum zeigen. Aus der Zeit zwischen dem folgenden Interstadial (30000 – 27000 J) und dem Beginn des zweiten Kältemaximums stammen reiche Funde aus der Zgl. Weglau südl. Koblenz-Metternich. Danach schloss sich vor ca. 20000 J. ein kurzes Kältemaximum an (maximale Eisausdehnung des Würm), das die Besiedlung in ganz Mitteleuropa unterbrochen haben dürfte. Aus dem nachfolgenden Lascaux-Interstadial (18000 BP) fehlen Funde aus dem Rheinland.

Nach Angaben im Museum Monrepos stießen vor 23000 – 21000 J Jäger- und Sammlergruppen aus Osteuropa nach Mitteleuropa vor; vor 16000 J erfolgte dann eine Einwanderung aus dem Südwesten (Magdalenien), wozu auch die Kultur des Neuwieder Beckens gehört.

Gesichert ist die Besiedlung des Neuwieder Beckens im Bölling-Interstadial (Gönnersdorf und Andernach; wichtigste Jagdbeute war das Pferd); Datierung Gönnersdorf 15500 Jahre; damals Mammut hier bereits ausgestorben. Menschen lebten als Pferdejäger in einer offenen Landschaft in großen Zelten (> 20 Personen) (Gravierungen in Gönnersdorf zeigen: Wildpferd/74 x, Mammut/61x, Wollnashorn, Hirsch, Elch, Saiga-Antilope, Auerochsen, Wisent, Wolf, Höhlenlöwe, Fisch, Vogel, Robbe (PROBST 2002)). Vor 13000 Jahren wurde es dann noch wärmer, der Wald kam zurück, für die Menschen war das eher ungünstig, sie bewohnten jetzt kleinere Zelte, konnten nicht mehr wie die Pferdejäger mit dem Wurfspeer auf Jagd gehen, erfanden Pfeil und Bogen.

Keine Besiedlungsspuren in der kälteren jüngeren Dryas (die Siedlungsplätze Andernach und Gönnersdorf wurden schon vor dem Laacher-See-Ausbruch verlassen und mit Löß bedeckt), neuerdings wurden aber auch Funde gemacht, die die Anwesenheit des Menschen unmittelbar vor dem katastrophalen Ausbruch belegen (Niederbieber, Urbar). Bei Thür und Miesenheim fanden sich in von den Bimstufen verschütteten Buchenwäldern Artefakte, bei Thür auch an einem Baumstamm angebrachte Einkerbungen. Bisher wurde nur ein unmittelbares menschl. Opfer der Katastrophe (bei Weißenthurm) entdeckt. Nach der Eruption war das Neuwieder Becken über längere Zeit eine unbewohnbare Bimswüste; über die Wiederbesiedlung ist noch nichts bekannt (nach W. MEYER, Geologie der Eifel).

Weiter im Norden weist der Tagebau Garzweiler Besiedlungsspuren aus dem Zeitraum zwischen 60000 und 40000 J auf. Die Untersuchungen der Löss-Ablagerungen ergaben dabei folgendes Bild nach Abschluss des Eem (Roots S. 291 ff.): auch nach Ende des Eem herrschte bis vor 67000 J noch ein vergleichsweise milder, lebensfreundlicher Zeitabschnitt (Rhein-Interglazial-Komplex);

Artefakte allerdings in diesem Zeitraum selten. Zwischen 67000 und 60000 BP euglaziale Verhältnisse (erste große Kaltphase der letzten Eiszeit, aber unterbrochen von zwei humosen Waldböden); bezeichnenderweise stammt ein großer Teil der Artefakte aus dieser Phase (was eher untypisch ist, weil man für diese Zeit mit einer geringen Besiedlungsdichte rechnet). Allerdings deuten die Bodenbildungen auf mildere Bedingungen als bisher angenommen. Zwischen 60000 und 28000 BP folgt dann wieder eine wärmere Tundrenzeit (Ahr-Interstadial-Komplex), die von kurzen Kaltphasen unterbrochen wird, aber auch mindestens 8 wärmere Abschnitte mit mindestens Strauchtundrenvegetation umfasst. Noch vor 30000 J wuchsen entlang der Bachufer Kiefern, Hasel, Birken, Erlen.

Es folgt dann der Übergang ins LGM ab 25000 BP. Insgesamt deutet die Fundlage an, dass der HN mit den milden Phasen vor den Höchstständen der letzten Eiszeit gut zurecht kam, möglicherweise deshalb, weil es einfacher war, saisonal (kalkulierbar) umherziehende Tierherden zu jagen als das Standwild in den dichten Wäldern der Warmzeiten. Gejagt wurde überwiegend in der Nähe von Gewässern, wo die Tiere zum Trinken kamen bzw. die Rentierherden die Flüsse überqueren mussten.

Ende der Eiszeit im Rheinland/Nordfrankreich/Südbelgien (Spektr. Wiss. 1/17: 76)

Vor 14700 Jahren (spätes Magdalenien) stiegen die Höchsttemperaturen im Rheinland in kurzer Zeit von 9 auf 19 Grad. Die Gletscher bedeckten vor 14700 Jahren nur noch Südschweden, Nordengland und die Alpen, die Kältesteppe wich den sich ausbreitenden Wäldern, es gab kaum noch Permafrost.

Situation vor 16000 – 14700 J:

Klima sehr trocken, Jahreshöchsttemperatur 9 Grad, starke Staubstürme türmten meterdicke Lössablagerungen auf, Bäume und Sträucher gab es nur an geschützten und feuchteren Standorten; aber reichlich Nahrung für Menschen (Rentiere, Pferde, Wisente, Saiga-Antilopen); Mammute spielten in Westeuropa zu jener Zeit für die Nahrungsversorgung schon keine Rolle mehr, die naturgetreuen Abbildungen zeigen aber, dass die Künstler die Tiere noch selbst gesehen haben dürften.

14700 Jahre:

Schneller Temperaturanstieg (innerhalb von max. 150 Jahren wurde im Rheinland eine Höchsttemperatur von 19 Grad erreicht), mehr Niederschläge. Lichte Birkenwälder breiteten sich aus, ihre Baumdicke nahm zu. Rentiere verschwanden nach Norden und schließlich ganz aus Mitteleuropa, die Herden der Pferde wurden kleiner. Waldtiere (Wildschwein, Auerochse, Rothirsch, Elch) wanderten von Süden her ein.

Allerdings wurde die Entwicklung durch mehrere 100 bis 200 Jahre lang anhaltende Kälteeinbrüche (mit Höchsttemperaturen bis herunter zu 13 – 15 Grad) zunächst kurzfristig und vor 12750 Jahren dann anhaltend unterbrochen (Jüngere Dryas, Höchsttemperatur wiederum nur noch 9 Grad wie vor 16 – 14,7 TA). Permafrostböden und Krautsteppen breiteten sich in der Jüngeren Dryas wieder aus, Wälder überlebten nur an geschützteren Standorten.

Vor 13800 bis 13600 Jahren dominierte ein instabiler, lichter Pionierwald, gefolgt von stabilen lichten Wäldern ab 13600 bis 12700 BP. Daran schloss sich für 1000 Jahre bis 11700 BP wieder eine instabile Graslandschaft mit lichten Wäldern an, die dann vor 11700 Jahren von stabilem, lichten Wald ersetzt wurde. An den nördlichen Grenzen Rückkehr einer kalten Fauna zwischen 13000 und 11300 Jahren.

Plötzliche Erwärmung dann vor 11690 Jahren am Übergang zum Holozän; seitdem keine gravierenden Kälteeinbrüche vergleichbaren Ausmaßes mehr.

Kulturelle Entwicklung:

Die Magdalenien-Menschen hatten als Pioniere das Überleben in den kalten Steppen perfektioniert. Europaweit sehr einheitliche Kultur von der Atlantikküste bis nach Russland (Don): identische Kultur mit gleichen Zeichnungen, Malereien, Gravuren, Plastiken.

Zeichnungen von Robben deuten auf weite Reisen. Es bestand offenbar ein ganz Europa umspannendes soziales Netzwerk, in dem Ideen und Rohstoffe ausgetauscht wurden, darunter auch Schmuckschnecken. Das soziale Netzwerk erleichterte vermutlich das Überleben in Krisenzeiten, z.B. Hungersnöten.

Man jagte mit Speeren, die Köpfe aus Knochen, Elfenbein oder Geweih trugen, in die Steinmesserchen eingesetzt wurden. Überwiegend wurden Rentiere und Pferde gejagt, aber auch kleine Säuger. Knochen wurden zertrümmert und ausgekocht, um auch die letzten Fettreste zu nutzen (Fettsuppe). Behausungen unbekannt; es wurden aber Pfosten im Boden verankert (Pfostenlöcher) und der Boden gepflastert. Die Zelte wurden offenbar immer an der gleichen Stelle aufgebaut und die großen Plätze dienten für alle Lebensfunktionen (wohnen, kochen, essen, schlafen, Verarbeitung von Beute, handwerkliche Tätigkeiten, Kunst/Rituale).

Nach der starken und plötzlichen Erwärmung vor 14700 Jahren hielten die Menschen an diesen Gewohnheiten zunächst noch fest (z.B. in Form der großen Siedlungsplätze), modifizierten diese aber. Beispielsweise wurden die Behausungen jetzt nicht mehr exakt an derselben Stelle, sondern versetzt errichtet, anstelle den ursprünglichen Platz zu reinigen und neu zu nutzen.

Und je nachdem, wo sich die Grassteppe schon in Wald verwandelt hatte (im Pariser Becken früher als im Rheinland oder den Mittelgebirgen) und sich damit auch das Jagdwild hin zu Waldtieren änderte, wurde auch großzügiger mit den Ressourcen umgegangen. Kleine Säugetiere wurden weniger gejagt, Fettsuppe spielte keine Rolle mehr; Knochen wurden nicht mehr zerschlagen, um an das Knochenmark zu kommen. Das Anpirschen an einzelne Tiere im Wald erforderte andere Jagdwaffen; reine Steinspitzen (statt zusammengesetzte aus Stein und Geweih) dominierten jetzt. Unklar ist, wann Pfeil und Bogen in Gebrauch kamen (vage Hinweise bereits im Magdalenien); Pfeilspitzen sind einfacher zu fertigen als die Steinmesserchen der Speere des Magdalenien.

Bei den Federmessermenschen waren auch die Lagerplätze pragmatischer organisiert; die Differenzierung in Funktionsbereiche wurde fast aufgegeben. Auch große Gemeinschaftslager für mehrere Gruppen gab es über längere Zeit nicht mehr, und es gibt keine Hinweise mehr auf feste Unterkünfte. Einfache Feuerstellen deuten an, dass die Menschen nach Tagen oder Wochen weiterzogen. Die Zelte wurden dann neben dem Platz des Vorjahrs aufgeschlagen.

Die Menschen waren mobiler, legten aber insgesamt gesehen kürzere Distanzen zurück. Fernreisen wurden ggf. deshalb überflüssig, weil man auf hochwertiges Feuersteinmaterial verzichten konnte. Überregionale Kommunikationssymbole gingen ab 14700 J immer mehr zurück, die weitreichenden sozialen Netzwerke des Magdalenien verschwanden („Lokalkolorit“ statt europaweiter Einheitskultur). Die reichen Ressourcen ab 14700 J erlaubten es, die europaweit gültigen Regeln und Normen zu lockern.

Methoden gerieten auch in Vergessenheit. Als es vor 14000 Jahren wieder kalt wurde und sich die Trockensteppen erneut ausbreiteten, wurde das Auskochen von Knochen nicht wieder aufgenommen, und man wusste offenbar nicht mehr, wie man Treibjagden organisiert, um die wieder durch das Land ziehenden Rentierherden zu nutzen. Die damit verbundene Verknappung der Nahrung könnte die Menschen in eine ernsthafte Krise gestürzt haben, worauf deutet, dass man aus dieser Zeit nur wenige Funde kennt. Das angeschlagene Gesellschaftssystem des Magdalenien brach endgültig zusammen. Es kam jetzt vor allem darauf an, sich auf eigene Stärken zu verlassen.

Nach einer schwierigen Phase von 200 Jahren begann vor 13800 Jahren eine Neuorientierung (regional Beginn der Federmesser-Kultur; Federmesser: Steinklingen mit stumpfem Rücken). Die Wälder expandierten wieder, und die Menschen vollzogen einen Entwicklungsschub, indem sich Techniken, die in den letzten 1000 Jahren zuvor nur sporadisch auftraten, jetzt durchsetzen konnten (so wohl auch Pfeil und Bogen). Der Übergang zu den Neuerungen erfolgte raumzeitlich unterschiedlich; manche Gruppen fertigten schon früh Federmesser und jagten Rothirsche, während andernorts (Frankreich) Auerochsen mit anderen Waffen bejagt wurden (Patchwork verschiedener, aber prinzipiell ähnlicher Kulturausprägungen).

Nach Stabilisierung der klimatischen und ökologischen Verhältnisse nahmen die Einzelgruppen wieder miteinander Kontakt auf und etablierten innerhalb von 800 Jahren das Gesellschaftssystem der Federmessergruppen, das aber flexibler war in Bezug auf Entwicklungen und Entscheidungen als das Magdalenien.

Fazit: Der Gesellschaftswandel erfolgte nicht synchron mit den Klimaveränderungen, sondern mit einer Verzögerung von etwa 100 Jahren. Traditionelle Verhaltensmuster und Wertesysteme waren recht stabil. Individuelle Verhaltensänderungen zeigten zunächst erfolglos über Jahrhunderte hinweg Alternativen zum Etablierten auf, aber es mussten erst dramatische Kälteeinbrüche erfolgen, damit Traditionelles aufgegeben und die Neuerungen angenommen wurden. Die Phase des stärksten gesellschaftlichen Wandels findet sich zwischen 13800 und 13600 Jahren; sie setzt etwa 100 Jahre nach Ende einer etwa 100-jährigen kühleren Phase ein (Spektr. Wiss. 1/17: 76).

Musik: s. Sprache

Musikinstrumente: s. Kunst, Schmuck

Neotenie: s. Geschlechtsdimorphismus

Ocker: s. Farbgebrauch

Plastik: s. Kunst, Schmuck

Pygmäen: durchschnittliche männliche Körpergröße 150 cm oder weniger. Genetische Untersuchungen an 9 Pygmäen-Gruppen des westlichen Zentralafrika belegen eine gemeinsame Abstammung; Abzweigung von den anderen Menschen vor 54000 bzw. 90000 Jahren (je nachdem, ob man die größten Pygmäen, die Bongos, mit einbezieht). Die Pygmäen blieben aber eine genetisch einheitliche Population bis vor 2800 Jahren; seither führte die agrikulturelle Expansion der benachbart lebenden Nicht-Pygmäen-Gruppen zu einer raschen genetischen und

kulturellen Diversifizierung der Pygmäen infolge der damit verbundenen Isolation der Pygmäenvölker. Die Aufspaltung der Pygmäen erfolgte also erst vor ca. 2800 Jahren! (Hinweis: *Homo sapiens* ist seit mind. 30000 J im Kongobecken nachweisbar) (Nat. 457, 766; Natw. Ru. 8/2009, 433).

„Rassenbildung“: Die größte genetische Variation sowohl autosomaler wie mitochondrialer Gene liegt *innerhalb* einer Population („Rasse“), nicht zwischen Populationen („Rassen“). Innerhalb einer beliebigen Population sind 85 % der gesamten menschlichen Variation an autosomalen Genen und 81 % an mtDNA-Genen feststellbar (naA betragen die genetischen Unterschiede zwischen verschiedenen Rassen je nach angewandter Methodik sogar nur 6 bis 15 % der gesamten genetischen Diversität; s. DAWKINS S. 336). Differenzen zwischen Populationen auf demselben Kontinent machen weitere 6 % der Variation aus; Differenzen zwischen Populationen verschiedener Kontinente erklären nur 9 – 13 % der genetischen Variabilität. Da andererseits die Variabilität der Gene des Y-Chromosoms innerhalb einer Population nur 36 % (statt 85 %) beträgt und zwischen den Kontinenten 53 % (statt 9 – 13 %), folgt hieraus, dass die Frauen höhere Migrationsraten aufweisen als die Männer, wohl weil die Frauen sich eher zu dem Geburtsort der Männer begaben. Frauen verbreiteten Gene daher geographisch weiter als Männer. Auch wenn die Frauen der frühen Populationen real sich nicht weit von ihrem eigenen Geburtsort entfernten, akkumulieren die genetischen Effekte auch kleinerer Migrationen über Hunderte von Generationen. Außerdem sprechen Y-Chromosom-Daten dafür, dass genetische Grenzen an Sprachbarrieren eher auf männlicher als auf weiblicher Isolation beruhen. Der größte Teil der Variation im menschlichen Genom geht bereits der Migration des modernen Menschen (young) out of Africa voraus. Die Klassifikation der Menschen in Rassen stimmt somit nicht mit den genetischen Befunden überein.

Bei selektionsneutralen, nichtkodierenden Mikrosatellitensequenzen beruhen sogar 93 bis 95 % der genetischen Variation auf Unterschieden zwischen Individuen derselben Population und nur 3 bis 5 % auf systematischen Unterschieden zwischen größeren Volksgruppen (Sci. 298, 2342).

Die Diskrepanz zwischen dem Vorhandensein morphologisch deutlich unterscheidbarer Rassen einerseits und fehlender genetischer „Grundlagen“ andererseits (nur 6 – 15 % der gesamten genetischen Diversität ist rassistisch begründet) wird damit erklärt, dass die Rassenunterschiede wie Haar-, Hautfarbe und –struktur die Körperoberfläche betreffen und klimatische Selektionsfaktoren eine entscheidende Rolle bei der Herausbildung dieser Merkmale gespielt haben. Verschiedene Allele des Melanocortinstimulierenden-Hormon-Rezeptor-Genes sind allein für den größten Teil der möglichen Variationen der Haut- und Haarfarbe verantwortlich. Die Nucleotiddiversität dieses Genes ist viel größer als diejenige der meisten anderen menschlichen Gene; die Variabilität dieses Genes ist also eine adaptive Antwort auf die Selektion für bestimmte Allele unter unterschiedlichen Umweltbedingungen (z.B. Taglänge, Sonneneinstrahlung). Auch andere rassenbestimmende Gene dürften auf derartig strukturierten Selektionsprozessen beruhen, in die nur eine kleine Anzahl von Genen (mit regionaler Selektion bestimmter Allele mit vorteilhaften Eigenschaften für das Überleben in der jeweiligen Umwelt) involviert ist. Da nur sehr wenige Gene betroffen sind, sind keine größeren genetischen Differenzen zwischen den Rassen nachweisbar.

Genetisch ähnliche Gruppen (wie Nord- und Südeuropäer) können manchmal äußerlich recht verschieden sein, wenn sie völlig unterschiedlichen Selektionskräften ausgesetzt waren. Äußere Merkmale, die wie die Hautfarbe besonders stark der natürlichen Selektion unterliegen, eignen sich daher nicht, um die genetische Gruppenzugehörigkeit zu untermauern; hierzu müssen selektionsneutrale Polymorphismen (wie Alu-Polymorphismen, Mikrosatelliten) herangezogen

werden. Berücksichtigt man gleichzeitig 60 Alu-Polymorphismen, kann man eine Person mit einer Wahrscheinlichkeit von 90 % dem richtigen Kontinent zuordnen.

Moderne regionale (rassenspezifische) Merkmale finden sich noch nicht bei Schädeln, die mehr als 30000 J. alt sind, weder in Afrika noch auf anderen Kontinenten (Nat. 422, 460).

Dass sich in relativ kurzer Zeit (seit der jüngsten Auswanderung aus Afrika) eine große morphologische Disparität („Rassen“) beim HSS (bei nur geringen rassenspezifischen genetischen Unterschieden) herausgebildet hat, hängt damit zusammen, dass der HSS in kurzer Zeit ein sehr breites Spektrum an Habitaten besiedelte (was man bei Wildtieren in dieser Breite nicht finden würde), so dass die verschiedenen Völker in den verschiedenen Regionen und Lebensräumen sehr unterschiedlichen, z.T. extremen Selektionsdrucken ausgesetzt waren, insbesondere in Bezug auf die Haut (Vitamin D-Synthese versus Hautkrebschutz versus Zersetzung der Folsäure). Jäger in tropischen Regenwäldern Afrikas, Südamerikas und Südostasiens wurden relativ klein (kleine Körpergröße ist bei dichter Vegetation vorteilhaft). Diese durch äußeren Selektionsdruck bedingten Veränderungen und regionalen Differenzierungen der äußeren Morphologie dürften zusätzlich durch sexuelle Selektion (Partnerwahl) verstärkt und beschleunigt worden sein entweder (a) direkt, indem äußerliche Merkmale unmittelbar Selektionsvorteile oder –nachteile boten, und/oder (b) indirekt via kulturelle Traditionen (z. B. zur Abgrenzung; z.B. Sprache, Religion), dass Partner mit bestimmten für das betreffende Volk typischen Merkmalen („Insider“) bevorzugt wurden. (Sprache, Religion, kulturelle Tradition hatten danach dieselbe Funktion wie geographische Separation in Hinblick auf die Ausbildung von Rassen). Diese „weichen“ Faktoren spielen dagegen im Tierreich sonst keine Rolle, und dies könnte – neben den extrem unterschiedlichen Lebensräumen – erklären, warum sich beim Menschen in so kurzer Zeit aus der Kombination von geographischer Separation und „weichen Faktoren“ eine so große morphologische Disparität zwischen den „Rassen“ herausbilden konnte. Letztendlich könnte auch die frühkindliche Prägung (im Sinne von Konrad Lorenz) eine wichtige Rolle für die Abgrenzung der Rassen gespielt haben (DAWKINS S. 341 ff.).

Genetisch gesehen gibt es keine Rassen, sondern nur „geographische Gradienten“; daher gibt es bspw. keine konkrete Abgrenzung zwischen Asiaten und Europäern; nirgends zwischen Irland und Japan gibt es eine klare Trennlinie, hinter der alles anders ist (Spektr. Wiss. 9/09, 58).

Rheinland: s. Besiedlung im Mittelrheingebiet

Riechvermögen: Vergleiche der Schädel von HSS, HN und gemeinsamen Vorfahren (Messung der Dimensionen im Schädelinneren) ergaben Hinweise auf größere Riechkolben und Schläfenlappen beim HSS im Vergleich zum HN und früheren Homininen. Schläfenlappen spielen eine Rolle bei Gefühlen, Gedächtnis und sozialen Funktionen; sie erhalten ihren Input von den Riechlappen. Die Beobachtung, dass sich beim HSS sowohl Riechkolben wie Schläfenlappen vergrößerten, spricht für eine engere Beziehung zwischen Geruchssinn und sozialen Funktionen. Vielleicht wurden so Bindungen zwischen Gruppenmitgliedern gefestigt, das Verhalten moduliert oder soziales Lernen gefördert (Nat. 480, 417).

Schlaf: der Mensch schläft weniger und tiefer als Menschenaffen (Schimpanse: 9,5 Stunden/Tag) und andere Primaten (bis 17 h) und ist in diesem Merkmal einzigartig. Die Tiefschlafphasen (REM) sind dagegen beim Menschen viel länger. Der Schlaf ist dadurch effizienter, was auch Einfluss auf die Entwicklung des Gehirns haben könnte.

Man vermutet, dass der menschliche Schlaf vor 2,0 MA mit dem HE entstand. Da dieser aufgrund seiner Größe nicht mehr auf den Bäumen schlafen konnte, stieg das Risiko, im Schlaf Raubtieren zum Opfer zu fallen. Ein kürzerer Schlaf (der zum Ausgleich aber tiefer werden musste) ermöglichte längere Wachzeiten. In den Gruppen konnte daher immer jemand wach bleiben und bei Gefahr Alarm schlagen. Manche modernen Jäger und Sammler, darunter manche Hadza-Gruppen, leben noch heute nach diesem Prinzip; pro Nacht gab es durchschnittlich nur 18 Minuten, in denen alle Gruppenmitglieder gleichzeitig schliefen. Diese andere Art der Nachtruhe dürfte die Hirnentwicklung stark beeinflusst haben (nach www.antropus.de 1/19).

Schmuck: s. Kunst

Schrift:

Kalenderartige Aufzeichnungen sind bereits aus dem Aurignacien bekannt (**Geißenklösterle:** Plättchen aus Mammutelfenbein; 38 x 14 mm; auf der Vorderseite ein Mensch mit erhobenen Armen, auf der Rückseite ist der Rand ringsum gekerbt sowie Einstichreihen mit 13, 13, 12 und 10 Vertiefungen, die evtl. kalenderartige Aufzeichnungen darstellen könnten) (sog. „Adorant von Geißenklösterle“) (PROBST 2002).

Aus dem Gravettien der **Hohle-Fels-Höhle** (Alter: 35 – 30 TA) wurde eine Mammutrippe (44 cm lang, 5,1 cm breit, 2,1 cm dick) mit drei Reihen von Markierungen (parallelen Strichen, wie bei einer Strichliste, nur etwas weiter auseinander stehend und nicht gruppiert, sondern in etwa gleichmäßigen Abständen) berichtet. Es handelt sich um 83 und 90 Striche in zwei parallelen Reihen; an anderer Stelle befinden sich noch 13 längere, aber auch deutlich schwächere Striche. Möglicherweise waren Knochen mit solchen Markierungen gar nicht so selten; die meisten Knochen wurden aber als Ersatz für das in der Eiszeit knappe Brennholz verbrannt, so dass die Chancen der Überlieferung gering sind. Die Markierungen wurden aufgrund von Unterschieden in Länge und Tiefe wohl nicht in einem Durchgang geritzt. Man vermutet eine Rolle der Rippe als Informationsträger und dass dort etwas gezählt wurde. Die Zahlen passen allerdings nicht zu einer Funktion als Kalender (Pressemitteilung Juli 2018).

Auf einem Geweihstab aus der **Höhle La Rochette** aus der Dordogne (entweder Aurignacien oder Gravettian, d.h. Spanne des möglichen Alters reicht von 38000 – 23000 BP) könnte der Grundriss einer Höhle mit Sälen, Gängen und einem vor der Höhle fließenden Fluss dargestellt sein (Roots S. 338).

Untersuchungen der Höhlenmalereien Frankreichs ergaben Indizien für einen weit verbreiteten prähistorischen Zeichenkode, der schon vor 30000 Jahren etabliert war. Bestimmte Zeichen wie Halbkreise, Geraden, Zickzacklinien usw. waren über weite Regionen Südeuropas verbreitet; die Zeichen hatten einen hohen Symbolcharakter. Der „Kode“ dürfte allen

Stämmen verständlich gewesen sein, die damals im Bereich des heutigen Frankreichs – und möglicherweise auch angrenzender Gebiete – lebten. 146 französische Höhlen mit Malereien aus dem Zeitraum zwischen 35000 und 10000 Jahren wurden dazu untersucht; 26 Zeichen, stets im selben Stil gezeichnet, traten an mehreren oder vielen Orten in exakt derselben Weise immer wieder auf. Neben einfachen Zeichen wie Striche, Kreise und Dreiecke waren auch komplexere Zeichen mehrfach vertreten. Kombinierte Symbole (Zeichenpaare) dürften eigene Bedeutungen gehabt haben – ein Indiz für ein rudimentäres piktografisches Schriftsystem – womöglich die erste Grundform geschriebener Kommunikation; **die älteste Form, Informationen permanent zu speichern** und über die individuelle Lebenszeit hinaus Wissen auszutauschen. Vermutlich handelt es sich aber nicht um alltägliche Notizen, sondern Symbole von spiritueller Bedeutung.

Liste der Symbole:

Aviform; < 10 % der Fundorte, 35000 bis 13000 J (ähnlich einem fliegenden Vogel im Querschnitt)

Kreis; 20 % der Fundorte; alle Epochen

Claviform (1): 15 % der Fundorte; alle Epochen

Cordiform (dreieckiges Herz); 3 Orte; 30000 bis 150000 Jahre

Kreuzschraffur (#): 17 % der Fundorte; alle Epochen

Kreuz (x); 13 % aller Orte; alle Epochen

Cupule (fünf kreisförmig angeordnete Punkte): 15 % der Orte; alle Epochen

Punkte (mehrere verschiedener Größe): 42 % der Orte, alle Epochen

Fingerfurchen: 15 % der Orte, alle Epochen

Flabelliform (4-5 Striche von einem zentralen Punkt divergierend ausgehend): 18 % aller Orte, alle Epochen

Halbkreis: 18 % aller Orte; alle Epochen

Linie: 70 % aller Orte; alle Epochen

Negative Hand: 15 % aller Orte, 30000 bis 13000 J; besonders in der klimatisch warmen Periode des Gravettien vor 28000 bis 22000 Jahren (helle Hand auf dunklem Grund)

Offener Winkel: 42 % aller Orte, alle Epochen

Penniform (Stiel mit Pfeilen): 25 % aller Orte, ab 25000 J

Pectiform (Linie mit mehreren senkrecht abstehenden parallelen Strichen): 5 % aller Orte, ab 25000 J

Viereck (Rechteck): 20 % aller Orte, alle Epochen

Reniform (nierenförmig): selten; 35000 bis 13000 Jahre

Scalariform (wie IIII): 3 Orte, ab 25000 Jahre

Serpentiniform (zwei S untereinander verbunden): 7 % der Orte, 30000 bis 13000 Jahre

Spirale: zwei Orte, 25000 bis 15000 Jahre

Tectiform (Strich mit Dach darüber): 10 % aller Orte, 25000 bis 13000 Jahre

Dreieck: 20 % aller Orte, alle Epochen

Zickzacklinie: 7 Orte, 20000 bis 13000 Jahre

Häufigste Symbole: Linie; offener Winkel.

Als Ursprungsort der Zeichen gilt das Rhonetal, die Dordogne und die Region zwischen Bordeaux und Toulouse; von hier erfolgte die Ausbreitung über ganz Frankreich, abgesehen von Nordfrankreich, da dieses Gebiet über lange Zeit nicht bewohnbar war. Auf dem Höhepunkt der Eiszeit vor 18000 bis 21000 Jahren sammelten sich die Menschen in bestimmten Refugien; zu dieser Zeit starker Schub der Felsmalerei. Vielleicht inspirierten die langen Winter in den Höhlen zu den wundervollen Malereien. Allerdings: die Symbole traten schon vorher auf, $\frac{3}{4}$ von ihnen müssen schon vor mehr als 30000 Jahren entstanden sein, der Zeichencode war schon vor 30000 Jahren weitgehend etabliert.

Bestimmte Symbole lassen sich auch außerhalb Europas finden, so der offene Winkel in Gravierungen der Blombos-Höhle. Viele der Zeichen finden sich auch auf anderen Kontinenten, sogar in Australien. Es bleibt aber unklar, ob der Zeichencode schon von den Menschen, die Afrika verließen, beherrscht wurde, oder sich im Rahmen der kreativen Explosion in den verschiedenen Regionen unabhängig voneinander entwickelte.

Neben dem Zeichencode finden sich auch weniger abstrakte Zeichen, die Details einer größeren Figur darstellen (z.B. Mammutstoßzahn); ein Teil repräsentiert das Ganze (Synekdoche; typisch für piktografische Sprachen). Solche symbolischen Details resultieren aus Überlegungen, wie man seine Vorstellungen symbolisch statt realistisch darstellen kann, und könnten in der weiteren Entwicklung dann zu den abstrakten Symbolen des Zeichencodes geführt haben. Beispiele: keulenförmiges Zeichen als stilisierte weibliche Figur; Buckel eines Mammut; Steinbockhörner (Spektr. Wiss. 2/2011, 60).

Im Jahr 2019 war dann sogar von 32 Symbolen die Rede, die auch schon in Afrika zu finden sind, und auch die ca. 500 TA alte Ritzzeichnung des HE auf einer Muschelschale passt in diese Kategorie. Man vermutet, dass der HS den tieferen Sinn dieser geometrischen Formen schon kannte, als er Afrika verließ. Die Zeichen sind nahezu identisch in Afrika, Europa, Asien und (etwa später) in Amerika. Die extremste, aber auch sehr umstrittene Auslegung ist, dass die Menschen damals schon über eine symbolische Schrift verfügten (nach www.antropus.de 3/19).

Eine ca. **20000 J** alte Schnitzerei aus Mammutelfenbein (**Meshiritsch, Ukraine**) stellt vielleicht (umstritten!) eine Landkarte dar: ein Lageplan mit Bäumen, Behausungen aus Mammutknochen und einem Fluss (PROBST 2002).

[Die älteste eindeutige Landkarte aus dem Gebiet Westeuropas ist 14000 Jahre alt (Magdalenien): auf einem faustgroßen Felsbrocken in der baskischen Abauntz-Höhle sind Flüsse aus der Nähe des Fundortes, die Pyrenäen und Wanderrouten eingezeichnet. Die Höhle diente wohl gelegentlich als Jagdlager; BdW 12/09, 10].

In Glazel/Frankreich wurden menschliche Knochen mit schriftähnlichen Runen gefunden, die nach der C-14-Datierung 16000 J. alt sein sollen.

Abstrakte Piktogramme, aber auch kleine Bildzeichen neben Tierreliefs in einem 11500 Jahre alten Tempel in Südanatolien (Göbekli Tepe, s.o.).

Als früheste Vorform der Schrift gelten die symbolischen Ritzzeichen auf der Außenseite von Tongefäßen der Vinca-Kultur (5500 v.Chr.), einer Kultur von Ackerbauern und Viehzüchtern in Serbien, Siebenbürgen, Bulgarien. Die Zeichen sind weitgehend stark abstrahiert und damit vereinfacht, das Stadium der einfachen Bilderschrift ist also schon überschritten. Es gibt Vermutungen, die Zeichen könnten für Ideen stehen („Ideenschrift“). Die Zeichen der „Vince-Schrift“ gelangten auch in das Verbreitungsgebiet der zeitgleichen Linienbandkeramiker (Linienbandkeramik: Ukraine bis Frankreich). In Deutschland ist diese Schrift bei Linienbandkeramikern aus der Zeit > 5000 v. Chr. bekannt, ebenfalls auf der Außenseite von Tongefäßen. Eine Entzifferung war bisher nicht möglich (Geheimschrift? Schrift nur Priestern vorbehalten?) (PROBST 2002).

Die älteste bekannte (echte) Schrift als „Zeichensystem zur zwischenmenschlichen Kommunikation mit Hilfe optisch wahrnehmbarer, systematisch organisierter willkürlicher Zeichen“ aus der Zeit um ca. 3200 v.Chr. (PROBST: 3500 v. Chr.) wird den Sumerern in Mesopotamien zugeschrieben. Die graphischen Zeichen (Logogramme) stellten dabei ganze Wörter dar (Bilderschrift; „Keilschrift“ aufgrund der keilförmigen Griffeleindrücke im weichen Ton). Sie diente anfangs zur Auflistung von Nahrungsmitteln und Besitztümern, also Verwaltungszwecken, und nicht der Literatur. Aus den Bildern der Keilschrift gingen dann relativ schnell vereinfachte

Kombinationen hervor, also eine zunehmende Abstraktion. Die ersten Zahlen wurden ebenfalls von den Sumerern entwickelt (ca. 3000 v.Chr.), basierend auf Einern, Zehnern und einer Multiplikation mit dem 60-Fachen. Die ägyptische Hieroglyphenschrift ist ab ca. 3000 v.Chr. belegt. 3200 v. Chr. gibt es auch die ältesten Hinweise auf Mathematik (schriftliche Addition, System von Zahlendarstellungen), wahrscheinlich als Folge wachsender Verwaltungsaufgaben in den komplexer werdenden sozialen Strukturen in den Flusstälern von Nil, Indus, Euphrat/Tigris und Hwanghoi (China).

Die Schrift der Sumerer („Cuneiform“) mit mehr als 400 Zeichen (die ein Wort oder aber eine Silbe repräsentieren) ist zuletzt noch um 75 n.Chr. dokumentiert, hat sich also ca. 3300 J. lang erhalten, wie überhaupt Schriften im Gegensatz zu Sprachen sehr ausdauernd sind (so gibt es heutzutage nur etwa 100 Schriften, aber fast 7000 Sprachen). Und die ägyptische Hieroglyphenschrift ist bis 452 n.Chr. dokumentiert (Sci 305, 30).

Tinte ist seit 2600 v. Chr. nachweisbar (China, Ägypten; hergestellt aus Ruß, der bei der Verbrennung von Öl entstand und mit Wasser vermischt wurde; PROBST 2002).

In Europa ist Schrift erst ab 1800 v. Chr. (Kreta) nachweisbar, in Griechenland ab 1300 v.Chr., in Mitteleuropa kurz vor Christi Geburt. Hinweise auf Algebra finden sich in einer ägyptischen Handschrift um 1700 v. Chr. (PROBST 2002).

Seefahrt (Sci. 318, 288):

Älteste nachweisbare Boote (ausgehöhlte Baumstämme) sind ca. 10000 Jahre alt (Frankreich, Niederlande). Indirekte Hinweise für Seefahrt in Europa (Besiedlung von Zypern und Milos) seit 12000 – 13000 Jahren. Segelboote sind erst ab 5000 v. Chr. im Nahen Osten nachweisbar.

Die Besiedlung von Flores vor 1000000 Jahren wird eher als Zufall (Verdriftung) ohne qualifizierte Technologie angesehen; hierfür spricht, dass in der Folgezeit keine weitere Verbreitung über Flores hinaus erfolgte (zumal insbesondere Australien von Flores relativ einfach durch Inselhopping erreichbar gewesen wäre), wie zu erwarten wäre, wenn die hierzu notwendige Technologie wirklich etabliert gewesen wäre.

Aber auch hinsichtlich der späteren Besiedlung Australiens bleibt offen, ob dies ein „high-tech-Ereignis“ mit erfahrener Navigationstechnik war, oder lediglich ein zufälliges Abdriften, als der Mensch einfache Flöße oder Boote zur Nutzung in Küstennähe (z.B. zum Fischfang) baute, z.B. indem Menschen, die einfache Bambusflöße zur Überwindung von Flussmündungen nutzten, bei starkem Monsun aufs offene Meer hinausgezogen wurden. Und vor 45000 Jahren lag der Meeresspiegel um 50 m unter rezent, Inselhüpfen war daher einfacher: Australien, Neu-Guinea und Tasmanien bildeten einen zusammenhängenden Kontinent (Sahul), ebenso waren Borneo, Java und die Malayische Halbinsel zu einem Kontinent (Sunda) vereinigt. Die Erstbesiedlung von Sahul ist nach wie vor strittig, einige Inseln nördlich Sahul waren jedenfalls vor 42000 – 45000 RC-Jahren besiedelt. Vor 28000 Jahren waren die Menschen in der Lage, die 180 km entfernt liegende Insel Buka zu erreichen, vor 21000 Jahren die 230 km entfernt liegende Insel Manus.

Der Umstand, dass vor 45000 Jahren aber schon einige Inseln zwischen Sunda und Sahul besiedelt wurden, kann durchaus auch als Indiz für erhebliche Seetüchtigkeit bewertet werden: hierzu waren

Seeüberquerungen von 30 bis 70 km notwendig, manchmal entgegen der Meeresströmung; den meisten Tieren Asiens gelang dies niemals. An vielen Fundstellen auf Inseln > 40000 J fanden sich Nahrungsreste von Hochseefischen wie Haien und Thunfisch; die Siedler waren also schon zur Hochseefischerei fähig.

Nach demographischen Simulationen reicht zur erfolgreichen Kolonisierung einer Insel eine Gründerpopulation von 5 – 10 Frauen im Reproduktionsalter (und ähnliche Anzahl von Männern) aus. Das milde, günstige Klima vor 45000 Jahren und die weite Verbreitung großwüchsiger Bambus (ideal für Flöße) könnten dazu Anlass gegeben haben, mit Bambusflößen regelmäßig Lagunen und Korallenriffe zu befahren; derartige Flöße könnten ausgereicht haben, um so viele Menschen zu tragen, dass sie – zufällig verdriftet oder gezielt – eine Insel besiedeln konnten. Im Mittelmeergebiet – unter wesentlich ungünstigeren Bedingungen bei vergleichsweise geringen marinen Nahrungsquellen – entwickelte sich dagegen die Seefahrt erst viel später.

Im Jahr 2010 wurden allerdings **mindestens (!) 130000 J alte Steinwerkzeuge** (möglicherweise sogar 700000 J oder vielleicht sogar bis 1,5 MA alt!) von der SW-Küste **Kretas (Plakias)** berichtet (über 2000 Stück!), darunter Hammersteine und Faustkeile; typisches jüngeres Acheulean, das mit dem HE, aber auch *H. heidelbergensis* in Verbindung gebracht wird. Verwendet wurde einheimischer Quarz.

Da Kreta seit 5 MA eine Insel ist, kann die Insel nur mittels Booten erreicht worden sein – weit vor der Besiedlung Australiens von Indonesien aus und weit vor der Besiedlung von Zypern und Sardinien vor ca. 12000 Jahren (BdW 5/2010, 15). Selbst als der Wasserspiegel auf dem Höhepunkt der Eiszeiten um 120 m niedriger lag, war Kreta von der Ägäis oder von Anatolien aus nur auf dem Seeweg zu erreichen gewesen – durch Inselhüpfen mit mindestens 20 bis 40 km langen Teilstrecken. Diese waren nur mit lenkbaren Wasserfahrzeugen zu überbrücken. Es konnte experimentell gezeigt werden, dass sich mit Faustkeilen ausgehöhlte Baumstämme herstellen lassen, die sich zu diesem Zweck eignen (BdW 6/2011, 58).

Im Kontext der Steinwerkzeuge wird auch die Möglichkeit diskutiert, dass Europa von Nordafrika aus auf dem Seeweg erreicht wurde. Auch auf anderen Mittelmeerinseln gibt es Werkzeugfunde, die bisher nicht in das klassische Besiedlungsbild passen, so ein altsteinzeitlicher Faustkeil auf Zypern. Inzwischen gibt es auch Funde von der Nordküste Kretas.

Steinwerkzeuge aus importiertem Material finden sich aber erst seit der Besiedlung der Insel durch den HSS (Obsidian von der Nachbarinsel Milos wurde im Mesolithikum Kretas gefunden). Zu jener Zeit muss Kreta Teil eines Handelsnetzwerks gewesen sein, wobei die Schiffe zur Nachbarinsel mehr als 100 km zurücklegen mussten.

Sesshaftigkeit und Gesundheit

Das Aufkommen von Ackerbau und der damit verbundenen Sesshaftigkeit im Neolithikum führte zu einem starken Bevölkerungswachstum. Dies ist eigentlich paradox, da Infektionskrankheiten und Sterblichkeit unter diesen Bedingungen bekanntermaßen zunehmen. Untersuchungen an einer modernen Jäger-Sammler-Kultur (Agtá), die teils als Jäger-Sammler leben, teilweise aber auch sesshaft und ackerbauend, zeigten, dass die Zunahme der Fruchtbarkeit im Rahmen der Sesshaftigkeit die erhöhten Mortalitätsrisiken durch Infektionskrankheiten und Kindersterblichkeit überkompensiert. Mütter, die sesshaft leben und Ackerbau betreiben, pflanzen sich erfolgreicher

fort. Die Zunahme von Morbidität und Mortalität im Rahmen von Ackerbau und Sesshaftigkeit standen der Bevölkerungszunahme im Neolithikum also nicht entgegen.

Die Agta eigneten sich für diese Untersuchung, weil ihre Camps in unterschiedlichem Ausmaß mit Sesshaftigkeit und Ackerbau assoziiert sind. Blutproben der sesshaften Agta-Gruppen zeigten eine höhere Belastung mit Viren und Helminthen; hier fand sich auch eine signifikant erhöhte Kindersterblichkeit. Dennoch war der Fortpflanzungserfolg bei den sesshafteren Gruppen größer (PNAS 113: 4694).

Sexualität:

Während selbst bei Schimpansen und Bonobos der Eisprung und damit die Fruchtbarkeit durch auffällige Genitalschwellungen demonstriert wird, ist der „versteckte Eisprung“ beim Menschen erklärungsbedürftig. Die Hypothese, dass permanente Lust der Paarbildung diene, wird von der starken sexuellen Aktivität von Schimpansen und besonders Bonobos (mehrmals täglich) widerlegt, die ohne Paarbindung leben. Nach der „Papa-zu-Hause“-Theorie diene der versteckte Eisprung der Paarbindung, indem die Männer – als mobile Jäger – viele Tage und Nächte in der Nähe ihrer Frauen verbringen mussten, um überhaupt eine Chance zu haben, den Eisprung zu erwischen. Nach der „Viele-Väter-Theorie“ wird vermutet, dass die als Jäger mobilen Männer an verschiedenen Orten mit verschiedenen Frauen schliefen, so dass sie später nicht ausschließen konnten, dass einige der später herumspringenden Kinder von ihnen sein könnten. Das motivierte die Männer, diese Kinder zu schützen (und nicht etwa zu ermorden, wie dies im Tierreich gelegentlich vorkommt), und bot insofern einen Selektionsvorteil. Der versteckte Eisprung diene in diesem Fall der Verunsicherung des Mannes, der damit nicht mehr ausschließen konnte, dass ein Kind von ihm stammt. Möglicherweise treffen beide Theorien zu, indem frühe Vorfahren polygame Herumtreiber waren und damit die Entwicklung des versteckten Eisprungs auslösten (BdW 11/2001, 28).

Siedlungen, älteste feste Siedlungen:

Erste Siedlungen in Mitteleuropa: Vor ca. 24000 J. lag die Besiedlungsdichte in Mitteleuropa bei ca. 1 Mensch/100 qkm. Die ersten festen Siedlungen fanden sich vor 24000 J. in Mähren; diese Siedlungen umfassten um 100 Bewohner (während normale Jäger- und Sammlerkulturen keine Gruppen von mehr als 30 Menschen tragen konnten). Bei den Siedlungsplätzen in Mähren handelte es sich um feste Siedlungen (also nicht nur vorübergehende Lager) mit Hütten, die aus „Ziegeln“ gebaut waren, die aus Mammutknochen und Lehm hergestellt wurden. Es gibt dort auch die älteste figürliche Keramik (kleine figürliche Kunstobjekte aus Keramik). Gleichzeitig finden sich zu dieser Zeit (nicht nur in Mähren, auch andernorts, z.B. Frankreich) hochspezialisierte Steinwerkzeuge (Speerspitzen), die man nur nach jahrelanger Erfahrung und jahrelangem Üben so erstellen konnte (frühere Steinwerkzeuge waren einfacher und konnten von jedem erstellt werden): dies deutet auf erste Arbeitsteilung und Spezialisierung.

Sesshaft wurden einige Völker schon, bevor feste Ansiedlungen nachweisbar sind, z.B. die Natufier vor 14500 J im Jordantal (Natufier* zeigen nach craniofazialen Merkmalen Beziehungen zur Bevölkerung des südsaharischen Afrika: PNAS 103, 242). Dort fand man auch den ältesten Mordfall, einen Mann mit der Spitze eines Wurfgeschosses in der Wirbelsäule, das Herz und

Lunge durchbohrt haben dürfte; auch bei 17 anderen Skeletten aus derselben Höhle fanden sich Schädelbrüche und andere schwere Verletzungen; möglicherweise Hinweise auf einen kriegerischen Konflikt. Man nimmt an, dass mit dem Sesshaftwerden des Menschen die ersten kriegerischen Konflikte vorprogrammiert waren (Spektr. Wiss. 11/2004).

* Natufier lebten vor 14500 bis 11500 Jahren sowohl in größeren, dorfförmigen „Basislagern“ (auch mit steinernen Gebäuden) wie in kleineren, mobilen Camps. Das frühe Natufian war eher stärker durch Sesshaftigkeit und prunkvolle Bestattungen (mit Ocker und Schmuck) geprägt als das vor ca. 13000 J beginnende späte Natufian, dessen Beginn mit der Jüngeren Dryas (12900 – 11600 J) zusammenfällt. Letzteres ist durch kleinere Camps und ungeschmückte Bestattungen charakterisiert. Charakteristisch für die Natufier sind sichelförmige Flintwerkzeuge, entweder als Speerspitzen oder zum Schneiden von Pflanzen; daneben Mahlsteine, Mörser, Figürchen, Schmuck, Reste von Steingebäuden. Ca. 60 Fundstellen des Natufian bisher bekannt. Größere, dorffähnliche Basislager und kleinere, mobile Lager.

Der östliche Mittelmeerraum war ab ca. 20000 BP von kleinen Gruppen mobiler Jäger-Sammler-Kulturen, aus etwa 15 – 50 Personen bestehend, besiedelt. Sie jagten in einer weitgehend baumlosen Steppe Hirsche und Gazellen, sammelten Knollen und Nüsse. Vor 14500 Jahren wurde es plötzlich wärmer (Bölling-Interstadial), Eichen- und Pistazienbäume breiteten sich aus, Wälder kamen auf, wilder Weizen und Gerste wuchs in den ehemaligen Steppen. Die Jäger-Sammler in Israel, Jordanien, Syrien und Libanon wurden sesshaft, bauten Häuser aus Holz und Steinen, nutzten wilde Cerealien, deren Körner sie nach dem Mörser-Pistill-Prinzip zermahlen – Beginn des frühen Natufian. In den Resten eines abgebrannten Steingebäudes (zwischen 14 und 13 TA) fanden sich große Mengen Pflanzenreste, 90 % von Mandeln und Pistazien, aber auch wilder Weizen; aber keine Anzeichen für kultivierte Pflanzen. Berggazellen stellen 75 % der Tierknochen. Auch nach Beginn der Jüngeren Dryas hielt die intensive Jagd nach Gazellen an, was dafür spricht, dass die Population der Natufier durch die Jüngere Dryas nicht zusammenbrach, aber auch ein Indiz gegen ein schlechtes Klima an sich ist. Allerdings gingen die Natufier mit Beginn der Jüngeren Dryas wieder zu einem mobileren Lebensstil über.

Abgesehen von Abu Hureyra in Syrien, wo neun 13000 Jahre alte, große Roggenkörner als Indiz für Domestikation interpretiert werden, gibt es sonst aber nirgendwo Hinweise, dass der Beginn der Jüngeren Dryas die Domestikation von Pflanzen und den Ackerbau auslöste – wobei umstritten ist, ob die neun Roggenkörner wirklich Domestikation beweisen. Andererseits spricht auch der Nachweis von Linsen für deren Domestikation – in der Wildnis dürften sie in der trockenen Jüngeren Dryas in dieser Region nicht überlebt haben. Möglicherweise gab es ja eine „Prä-Domestikations“-Kultur, in der Pflanzen kultiviert wurden noch bevor sich morphologische Hinweise auf Domestikation manifestierten.

Unabhängig davon gehen die meisten Forscher aber heute davon aus, dass der Ackerbau in der Levante nicht aus der „Not“ der Jüngeren Dryas geboren wurde (die möglicherweise gar keine Not war, sondern an die sich die Natufier gut adaptierten, indem sie zu einem mobileren Lebensstil zurückkehrten), sondern erst später entstand, nachdem vor 11600 Jahren die wärmeren, feuchteren Bedingungen zurückkehrten. Der Ackerbau entstand also nicht aus der Not infolge Nahrungsverknappung während der Jüngeren Dryas! Das Natufian liefert Nachweise für die intensive Nutzung von Pflanzen, aber keine Hinweise auf deren Kultivierung.

Die zunehmende Populationsdichte, die Rückkehr zur Sesshaftigkeit und die attraktiveren Rahmenbedingungen für Ackerbau (die höhere Feuchtigkeit machte ihn attraktiver und weniger riskant) könnten die Menschen in der Region unter diesen günstigeren Bedingungen (und eben nicht während der ungünstigen Bedingungen der Jüngeren Dryas) zum Ackerbau getrieben haben. Die Natufier haben demnach den Ackerbau selbst noch nicht erfunden, möglicherweise aber schon mit der Kultivierung von Wildpflanzen experimentiert und damit die spätere Entwicklung vorbereitet.

Vor etwa 11500 Jahren – mit dem Ende der Jüngeren Dryas und des späten Natufians – erschienen erste neolithische Siedlungen in Form dicht besiedelter Dörfer mit Häusern aus Stein und Schlammeziegeln, zehnmal größer als die größten natufischen Fundstellen (Sci. 327, 404; Natwiss. R. 3/10, 139).

Die ältesten dörflich-seßhaften Ansiedlungen mit festen Haushütten gab es vor ca. 11000 J. in Syrien. Die Menschen lebten aber auch dort zunächst als Jäger und Sammler. Das älteste bisher bekannte Dorf liegt bei Jericho (10500 J., ein kleines Bauerndorf); die ersten richtigen Städte

entstanden erst vor 5500 J. (Uruk, Mesopotamien; wobei allerdings die ältesten Abschnitte von Uruk noch nicht ausgegraben sind, so dass ein früherer Ursprung möglich ist); noch älter ist Tell Brak (NO-Syrien). Die ältesten Gebäude wurden dort vor 6500 Jahren errichtet, 300 bis 500 Jahre vor Beginn des städtischen Wachstums von Uruk. Tell Brak war nachweislich eine **Stadt** (Kriterien für Stadt: gegliederte Gesellschaft, Spezialistentum, öffentliche Gebäude); als Prestigeobjekt fand sich ein Trinkbecher aus Marmor und Obsidian. Im Gegensatz zu Uruk fehlten in Tell Brak Schriftzeichen. In Uruk wurde die Schrift zur Verwaltung genutzt – in Tell Brak organisierte man die Arbeit offenbar ohne Schrift. Während für die Stadtbildung im südlichen Mesopotamien die Schrift offenbar entscheidend war, kamen die Städte im Norden ohne Schrift aus, was für eine indigene Entwicklung des Urbanisierungsprozesses dort spricht. Wesentlicher Unterschied ist außerdem, dass im Süden Mesopotamiens der Bewässerungsfeldbau, im Norden der Regenfeldbau zur Gründung von Städten führten. Vor 5500 Jahren wurde Tell Brak ebenso wie die benachbart liegende Stadt Hamoukar durch einen Krieg (den ersten nachweisbaren Krieg; massenweise Kugeln aus gebranntem Lehm zur Zerstörung des schützenden Lehmwalls) zerstört (BdW 10/2012, 74).

Ging man früher davon aus, dass der Ackerbau der Entstehung fester Siedlungen vorausging, ergibt sich neuerdings ein umgekehrtes Szenario. Eine der ältesten bekannten Siedlungen ist **Catalhöyük** (Türkei) im Süden von Anatolien nahe der heutigen Stadt Konya, 9500 J. alt (unterstes Niveau), > 1000 J. besiedelt (bis 8500 BP), ca. 10000 (naA 5000) Einwohner auf ca. 12 Hektar; die Häuser aus Schlammziegeln waren so dicht gebaut, dass sie durch Löcher im Dach betreten werden mussten; neuere Häuser wurden über die älteren gebaut, so dass die Stadt schließlich 20 m „hoch“ war. Inzwischen wird die Einwohnerzahl aber nur noch auf 1500 bis 2500 geschätzt.

Die ersten Häuser standen wohl weiter auseinander; erst als die Population wuchs, wurden die Häuser enger und schließlich bis 20 m hoch übereinander gebaut. Insgesamt scheint das Dorf von kulturellen Traditionen aus dem Süden und Osten beeinflusst zu sein, es gibt aber keine Anzeichen, dass die Bevölkerung von anderswoher eingewandert ist, auch nicht für Kriegsführung. Wahrscheinlich bauten die Familien ihre Häuser immer enger und höher auf Grundstücken von ihren Vorfahren. Tote wurden unter dem Fußboden beerdigt; die Wände mit Jagdszenen bemalt. Kindliche Gesichtsknochen sind auffällig porös, ein Anzeichen für Anämien, wahrscheinlich infolge von Mangelernährung. Catalhöyük erfüllt dennoch nicht die Voraussetzungen, als Stadt oder City bezeichnet zu werden, da öffentl. Gebäude, Tempel und Anzeichen für Arbeitsteilung (Hinweise auf unterschiedl. Berufe) fehlen und alle Einwohner als Bauern tätig waren (wobei sich eine Stadt gerade dadurch von einem Dorf unterscheidet, dass eben *keine* Bauern in der Stadt wohnen, sondern die Stadt von den außerhalb lebenden Bauern versorgt wird); Catalhöyük war eher ein übergroßes, egalitäres Dorf. Die Häuser in Catalhöyük wurden – bei prinzipieller Ähnlichkeit – nach individuellen Plänen gebaut; keine Anzeichen für arbeitsteilig spezialisierte neolithische Bauarbeiter; keine standardisierten Bautechniken, sondern große Variabilität der Baumaterialien. Und auch Kunstwerke aus Obsidian – darunter die ältesten Spiegel – wurden nicht in spezialisierten Werkstätten, sondern zuhause in unterschiedlichen Wohnungen erstellt. Vermutlich setzte sich die Bevölkerung von C.H. aus Großfamilien mit 4 – 5 zusammenhängenden Häusern zusammen, die ihrerseits ihren täglichen Aktivitäten autonom und unabhängig von anderen nachgingen, ohne Anzeichen von Arbeitsteilung. Es gab keine Straße, man erreichte die Häuser über die Dächer (auch der Nachbarn). Wohnfläche ca. 11 bis 50 qm, einige Häuser hatten separate Sanitärebereiche. Die ganze Stadt aus 2000 Häusern mit ca. 8000 Menschen befand sich auf 100.000 qm, also 14 Fußballfeldern, daher kein Platz für Wege. Die Einwohner jagten wilde Tiere, ergänzten die Nahrung durch Wildpflanzen und in zunehmendem Maße (von unten nach oben, also im Laufe der Jahrhunderte zunehmend) auch durch Kulturpflanzen; die Bedeutung der Frauen nahm zu, aber es wurden doch überwiegend Jagdszenen und Wildtiere abgebildet. Älteste Wandmalereien auf vom Menschen selbst geschaffenen Wänden. Gebäude stets rechteckig, einstöckig, Grundgerüst aus Holzbalken; Wände aus sonnengetrockneten Lehmziegeln, Ried und Gips. Hauptraum diente als Küche, Ess-, Wohn-, Schlafzimmer, Kochbereich beim Einstiegsloch, damit Rauch abziehen konnte. Nebenräume dienten als Lager, konnten meist nur kriechend/gebückt erreicht werden. Plattformen entlang der Wände dienten dem Sitzen, Arbeiten und Schlafen (Spektr. Wiss. 9/2004).

Bemerkenswert ist, dass die Ansiedlung auf einer kleinen Erhebung inmitten von Marschland lag; die Marschebene war wahrscheinlich 2 – 3 Monate im Jahr überflutet. Ton und Lehm war ausreichend vorhanden, um aus sonnengetrockneten Ziegeln Häuser herzustellen; kalkhaltiger Mergel diente als Mörtel zum Verputzen der Innenwände, die oft bemalt wurden (Leoparden, Geier, Jagdszenen); daneben Kunst in Form von Gipsskulpturen. Die Holzbalken der Häuser (Eichen-, Wacholderholz) müssen von weither herangeschafft worden sein, da es im Umkreis von 12 km keine Bäume gab (evtl. wurde während der Überflutungen das Holz herbeigeschafft). Aus Schilf wurden Körbe und Schnüre hergestellt.

Die Agrikultur befand sich zu diesem Zeitpunkt noch auf einem sehr niedrigen Niveau. Die Pflanzenfossilien deuten darauf, dass neben kultivierten auch noch wilde Pflanzen und Samen gegessen wurden, darunter Knollen, Wildgräser, Linsen, Pistazien, Eicheln. Wahrscheinlich wurden schon Gerste und Weizen kultiviert (wegen des feuchten Klimas war keine Bewässerung erforderlich), aber keine Anzeichen für Brotbacken. Tierknochen stammen überwiegend von Schafen (die früher als Rinder domestiziert wurden), daneben (25%) Rinder.

Bei den Rindern von Catalhöyük (9500 J.) handelte es sich nach neuen Erkenntnissen (Größe, Geschlechtsverteilung, Alter bei Schlachtung) aber um Wildtiere, zumindest während der ersten 3/4 der 1200-jährigen Besiedlungszeit (dazu passt, dass die Lehmziegelhäuser mit Hörnern und Schädeln der Tiere geschmückt wurden, was man wohl kaum mit domestizierten Tieren machen würde). Dies ist insofern überraschend, weil in Zypern Kühe schon vor über 10000 J in Herden gehalten wurden, und es gibt auch Anzeichen für noch etwas ältere Domestizierungen im Nahen Osten. (Sci. 310, 1421).

Die Weizen- und Gerstenkörner zeigen aufgrund ihrer Phytolithen (Silikateinschlüsse) an, dass das Getreide auf relativ trockenem Boden, also nicht im Marschland selbst, angebaut wurde, also viele Kilometer entfernt, wobei man nicht weiß, ob dort auch Siedlungen bestanden. Auch wurden viele Knochen von Schafen und Ziegen gefunden, die ebenfalls nicht auf überfluteten Gebieten geweidet haben, wohl auch nicht im Marschland. Vielleicht wurden die Tierherden von Hirten betreut, die ein nomadisches Leben fern der Siedlungen führten. Vielleicht war Catalhöyük auch das Zentrum eines Netzwerkes von Ansiedlungen, wobei die Hirten und Ackerbauern in kleinen Dörfern in der Nähe ihrer Felder und Weiden lebten? Vielleicht auch ein kultisches Zentrum, und die Nähe des kalkreichen Mergels (aus dem die Kultbilder erstellt wurden) war der entscheidende Grund, warum die Siedlung im Marschland errichtet wurde. Allerdings gab es auch in Griechenland neolithische Siedlungen im Marschland. Die ganzjährig gesicherte Wasserversorgung und die Nähe des Baumaterials gelten daher als Hauptgründe für die Ansiedlung im Marschland (Natw. Rundsch. 5/2002 S. 272).

Wie Studien von Urinsalzen von Schafen und Ziegen ergaben (die in dem trockenen Klima nicht ausgewaschen wurden), muss sich die Viehzucht viel schneller als bisher angenommen, innerhalb weniger Jahrhunderte, durchgesetzt haben. Ab 10400 Jahren v.h. stieg der Anteil der Urinsalze langsam, aber stetig an, vor 10000 – 9700 Jahren war er plötzlich 1000fach höher als Jahrhunderte zuvor. Die Nutztierhaltung begann vor 10400 Jahren und benötigte nur wenige Jahrhunderte, um sich als elementarer Ernährungsbestandteil zu etablieren. Die Ausbreitung der Landwirtschaft und Viehzucht ausgehend vom Fruchtbaren Halbmond (Irak, Syrien, Libanon, Israel, Jordanien) muss demnach viel schneller erfolgt sein als bisher vermutet (nach www.antropus.de 4/19).

Noch etwas älter als Catalhöyük (10500 - 9400 v.h.) ist **Asikli** (Zentral-Anatolien), ein Dorf für mehrere hundert Einwohner, komplexer gebaut als Catalhöyük; eine große Anzahl von Schlammziegelhäusern ist von einer Steinmauer umgeben, daneben eine Ansammlung von öffentl. Gebäuden (Tempelkomplex?) sowie eine Straße aus Kieselsteinen, die durch die Siedlung verläuft. In jeder aufeinanderfolgenden Siedlungsschicht wurde der Bauplan der darunterliegenden exakt kopiert. Die meisten Pflanzen- und alle Tierreste waren Wildformen. Dies bedeutet, dass Asikli eine große, stabile Siedlung war, die weitgehend auf Jagen und Sammeln beruhte! Entgegen früherer Annahmen deuten also große, stabile Siedlungen nicht zwangsläufig auf Landwirtschaft. Man fand auch eine Frau mit Schädeltrepanation, die sie aber nur wenige Tage überlebte.

Südostasien, Besiedlungsgeschichte des HSS

aDNA von 18 Menschen aus Vietnam, Thailand, Myanmar und Kambodscha (1700 – 4100 BP) zeigte, dass die heutige Bevölkerung Südostasiens auf drei Migrationswellen zurückgeht: die erste vor ca. 45000 Jahren (Jäger und Sammler), die zweite vor ca. 4500 Jahren aus China kommend. Diese zweite Welle vermischte sich mit den lokalen Jägern und Sammlern der ersten Welle und brachte die Landwirtschaft (wie Reisanbau) mit. Die dritte Welle erfolgte in der Bronzezeit; mit ihr kam die Metallverarbeitung in die Region. Die dritte Welle erreichte vor 3200 Jahren Myanmar, aber erst vor 1000 Jahren Thailand.

Dies ähnelt im Prinzip dem Zuwanderungsmuster in Europa, allerdings ist die genetische Vielfalt in Europa viel geringer (d.h. stärkere Vermischung der Migrationswellen). In Thailand, Malaysia und den Philippinen gibt es noch Menschen, die direkte Nachfahren dieser drei Einwanderungswellen darstellen. Die Synchronizität großer Migrationsströme sowohl in Europa

wie Südostasien deuten auf gravierende Klimaänderungen zu jenen Zeiten in Zentral- und Vorderasien, die Völkerwanderungen auslösten (nach www.antropus.de).

Sprache: (s. auch oben unter „Entstehung des Denkens und der Sprache“ nach TATTERSALL weiter unten):

Anatomische Grundlagen der Sprache:

- a) Broca-Areal im Stirnlappen des Neocortex: links größer als rechts; die Asymmetrie wurde mit dem Sprachvermögen korreliert, aber auch bei Schimpansen, Bonobos und Gorillas findet sich diese Asymmetrie; das neuroanatomische Substrat der Dominanz der linken Hemisphäre bei der Sprachbildung ging damit der Entstehung der Homininen voraus. Die linke Hemisphäre ist auch für die Rechtshändigkeit verantwortlich; in Gefangenschaft bevorzugten Menschenaffen ebenfalls die Rechtshändigkeit, besonders wenn Lautbildung mit Gesten kombiniert wird, was darauf deutet, dass der gesamte Kommunikationsprozess von der linken Hemisphäre gesteuert wird, d.h. dass die linke Hemisphäre schon bei den gemeinsamen Vorfahren von Menschenaffen und Menschen für die Kommunikation (Laute und Gestik) zuständig war. Wichtig ist, dass die Dominanz der linken Seite des Broca-Zentrums, die eigentlich auf die Sprachfähigkeit zurückgeführt wird, also schon bei Schimpansen anzutreffen ist: die neuroanatomischen Grundlagen der Sprachentwicklung sind also schon bei den gemeinsamen Vorfahren der Homininen entstanden. Die Unterschiede im Gehirn von Mensch und Menschenaffen müssen also subtiler sein, evtl. im mikroanatomischen Bereich, Verschaltungsmuster von Nerven, Aufbau der Nervenzellschichten o.Ä., d.h. die evolutionären Unterschiede zwischen Mensch und Menschenaffen beruhen eher auf quantitativen Abweichungen in speziellen Gehirnregionen als auf tatsächlichen anatomischen Neuerungen (Natw. Ru. 10/2003 S. 561).
- b) Wernickes hintere Sprachregion im Schläfenlappen (Planum temporale) gilt ebenfalls als bedeutend für die menschliche Kommunikation (Sprache und Gesten) und musikalisches Talent und zeigt ebenfalls eine Linksdominanz. Ein asymmetrisches Planum temporale findet sich aber ebenfalls bei HH, HE, HN, aber auch bei Schimpansen.
- c) Area 10 des präfrontalen Cortex, die für höhere kognitive Fähigkeiten verantwortlich sein soll, ist beim Menschen größer und spezialisierter als bei den Menschenaffen.

Fazit: die menschlichen kognitiven Eigenschaften beruhen offenbar nicht auf neuroanatomischen Neuentwicklungen, sondern auf qualitativen Veränderungen in bereits vorhandenen und auf Kommunikation spezialisierten Gehirnregionen.

Eine einfache, phonetisch limitierte, nasale Sprache konnte den anatomischen Gegebenheiten zufolge seit mind. 1 MA gesprochen werden. Die anatomischen Voraussetzungen für eine der heutigen entsprechenden Sprachfähigkeit des HS bestehen seit > 150 – 200 TA; seit mind. 200.000 J. ist die Schädelbasis der afrikanischen *Homo* identisch mit der rezenten, der Larynx ist abgestiegen. NaA. besaßen die Menschen schon vor 300.000 J einen soweit abgestiegenen Kehlkopf, dass sie ein großes Spektrum an Tönen erzeugen konnten.

Die Zungenbeine von AAFAR sahen noch affenähnlich aus; er gilt als „sicher nicht sprachfähig“. Vom HE fehlen relevante Funde, die Aussagen zur Sprachfähigkeit zulassen. Aber schon bei Schimpansen sind das Broca-Areal und das Wernicke-Areal in der linken Hirnhälfte deutlich größer als rechts; allerdings sind diese Regionen nicht nur für eine funktionierende Sprachmotorik unabdingbar, sondern auch (bei Rechtshändern) für die Spezialisierung der Motorik der rechten Hand. Dies bedeutet aber auch, dass schon der gemeinsame Vorfahr von Menschen und

Schimpanzen ausgeprägte linksseitige Broca- und Wernicke-Areale hatte. Für *Homo erectus* wird daher eine rudimentäre „Proto-Sprache“ angenommen (BdW 5/08, 20).

Seit mind. 200000 J (naA 300.000 J) muss daher nicht nur ein dem rezenten entsprechendes Sprachvermögen theoretisch existiert haben, sondern auch realisiert worden sein, denn der Abstieg des Kehlkopfes ist evolutionstheoretisch so nachteilig (er birgt das Risiko des Verschluckens, bietet aber außer der Sprache keine weiteren Vorteile, und die für die Sprache erforderlichen Gehirnareale benötigen sehr viel Energie), dass ohne die Realisierung des damit verbundenen Nutzens (Sprache) eine derartige Entwicklung keinen Bestand hätte. Das gute Sprachvermögen war hier der allein wirkende Selektionsfaktor, und insofern muss schon zu dieser Zeit eine differenzierte Sprache gesprochen worden sein. Sprachkladistische Untersuchungen sprechen dafür, dass die Sprache im heutigen Sinne vor der globalen Ausbreitung des HSS entstanden sein muss, also vor mindestens 110.000 J.

Indizien für Abstraktion und Symbolismus (wie Kunst und Schmuck) --- die quasi zwingend auf eine differenzierte Sprache schließen lassen – sind aber von wenigen Ausnahmen abgesehen erst seit der oberpaläolithischen Explosion vor ca. 40000 J. nachweisbar, Hinweise für Aufzeichnungen gibt es seit 13000 J., Schrift seit 6000 J. Mit der oberpaläolithischen Explosion gibt es zahllose Hinweise (Werkzeugtechnik, Begräbnisse, Kunst, Schmuck) auf Planung und Voraussicht, soziale Organisation und gegenseitige Hilfe, Ästhetik und Symbolismus. Die oberpaläolithische Explosion soll sich dabei rasch über alle Populationen des HSS ausgebreitet haben, indem kultureller Kontakt reichte, die damit verbundenen Vorteile zu übernehmen, da das genetische Potential zu diesen Fähigkeiten bereits beim HSS angelegt war, auch wenn es zunächst noch nicht genutzt wurde. Die oberpaläolithische Explosion setzt also nicht die Ausbreitung neuer Gruppen des HSS anstelle bereits etablierter HSS-Populationen voraus, sondern kann auch auf kulturellem Kontakt beruhen. In welchem Umfang dabei die Weiterentwicklung der Sprache und darauf begründeter Denkweisen und Symbolismen (ohne Sprache ist ein Denken, wie wir es kennen, gar nicht möglich) eine Rolle gespielt hat, ist unklar.

Für die Zeit zwischen den ersten Fossilien des HS und der oberpaläolithischen Explosion gibt es nur wenige Hinweise moderner Verhaltensweisen. Es besteht eine Diskrepanz zwischen den anatomischen Voraussetzungen für ein modernes Sprachvermögen einerseits und dem Fehlen von Zeichen, die mit einer komplexen Sprache assoziiert werden: komplexe Werkzeugtechnologie, andere Zeichen der Konzeptualisierung und Planung, Handel, Rituale, Kunst.

Im Mittleren Osten, wo HN und HSS (wohl nacheinander) in der gleichen Region lebten, wahrsch. ab >90000 J., bestanden keine wesentlichen kulturellen Unterschiede zwischen ihnen, wie man erwarten würde, wenn man dem HSS eine fortgeschrittene, dem HN nur eine primitive Sprache unterstellt.

Erst zur Zeit der oberpaläolithischen Explosion wurden standardisierte Werkzeuge für bestimmte Zwecke (z.B. die Jagd bestimmter Tierarten) hergestellt und neue Materialien (Elfenbein, Knochen) ausprobiert. Dies sind sichere Indizien für eine spezialisierte, fortgeschrittene Sprache.

Immerhin gibt es auch aus der Zeit vor > 40000 J vereinzelte Hinweise auf spezialisierte Werkzeuge, so die (nach neuen Datierungen aber wohl nur) 310000 J alten, aerodynamisch geformten Wurfspere aus Schöningen sowie eine wahrsch. 80-90 TA alte, mit mehreren Widerhaken versehene Speerspitze aus einer Tierrippe aus dem Südkongo, deren Technologie ebenfalls Zeichen einer komplexen Kultur einschl. Sprache nahelegt. Steinspitzen für Speere und Bogen waren vor > 100.000 J. an verschiedenen Plätzen Afrikas schon weit verbreitet (in Europa zu dieser Zeit noch sehr selten). Fischabfälle aus Karanda (Südkongo, 80-90 TA) deuten darauf,

dass die Fische selektiv zu einer bestimmten Jahreszeit (Laichzeit) bzw. nur große, geschlechtsreife Fische gefangen wurden, Reste junger Fische fehlen grundsätzlich. Allerdings ist die Datierung von Karanda nicht ganz unumstritten.

Weitere Hinweise auf Symbolismus s. oben (99000 und 77000 +/- 6000 J., Blombos Cave, Südafrika: Einritzungen in Ockerstücken).

An anderen Stellen in Afrika gibt es Anzeichen für ein Handelsnetz vor 130000 J. An zwei Fundstellen in Tansania wurde Obsidian (für Steinspitzen benötigt) gefunden, der von einer 300 km entfernten Lokalität stammt. Vor 80000 J waren die Steinspitzen in Afrika bereits so differenziert, dass man mit 80%iger Sicherheit aus ihrer Form auf die Fundstätte schließen kann.

In Israel weisen zwei (>) 90000 J. alte Begräbnisse des HSS auf rituelles Verhalten; in Qafzeh ist ein Kind zusammen mit einem Rehgeweih begraben, in Skhul drückt das Skelett den Unterkiefer eines wilden Keilers gegen die Brust.

Die Besiedlung Australiens, die selbst auf dem Stand des niedrigsten Meeresspiegels während der Eiszeit eine Meeresspassage von mind. 100 (naA 70) km erforderte, gilt als ein sicheres Indiz für eine hoch entwickelte Sprache. Es mußten stabile Boote gebaut werden, was neben technischem Fortschritt und Navigationsgeschick auch hohe Anforderungen an Planung und Kooperation stellte. Nach neuesten Daten (2003) kam HSS vor etwas mehr als 50 TA nach Nord- und Westaustralien; vor 50 – 46 TA wurde dann der gesamte Kontinent besiedelt. Die Mungo-Region (der Mungo-Mann aus Mungo III wie die Kremation aus Mungo I werden allerdings nur noch auf 40000 +/- 2000 J datiert!) war vor 45000 – 43000 J am dichtesten besiedelt, danach wurde es in dieser Region deutlich trockener (frühere Datierungen des Mungo-Mannes von 62000 J konnten nicht bestätigt werden; sie beruhen auf Material, das 300 m entfernt von der Fundstelle entnommen wurde!). (Nat. 421, 837).

Die Frage, weshalb Hinweise auf Symbolismus vor > 40000 J. so selten sind, obwohl eine hoch entwickelte Sprache (anatomisch) möglich war, bleibt ungeklärt, kann aber letztlich auch nur daran liegen, dass ältere Hinweise auf Symbolismus nicht überliefert sind. So hinterließen beispielsweise auch die Indianer Kaliforniens in historischer Zeit nur wenige Artefakte in Form von dauerhaften Materialien, obgleich sie eine komplexe Kultur hatten. Eine neue Theorie bringt das Aufblühen des Symbolismus mit einer Verlängerung der Lebenserwartung und der Rolle der Großeltern in Verbindung.

Letztendlich basiert die Sprache auf einer Kombination von (nicht-linguistischen) Fähigkeiten, die auch bei Tieren grundsätzlich angetroffen werden können (vgl. Sci. 314, 926); die drei entscheidenden Unterschiede zwischen Menschen und anderen Arten sind dabei:

- (a) ein größeres Vokabular
- (b) ein schnelles und robustes Transmissionssystem (Sprechapparat)
- (c) die Fähigkeit, ein begrenztes Set von Wörtern so zu kombinieren, dass sich daraus eine potentiell unbegrenzte Folge von Sätzen ergibt

(a) Die Fähigkeit, Wörter zu benutzen, ist nicht auf Menschen beschränkt. Es gibt Affenarten, die sich mit unterschiedlichen Alarmlauten vor Beutegreifern warnen. Die verschiedenen Warnrufe, jeweils artspezifisch bezogen auf den Beutegreifer, sind nicht angeboren, sondern werden von den jungen Affen gelernt, wobei dies einige Zeit benötigt, bis die Rufe auf den korrekten Alarmruf konvergieren [exakt dasselbe gilt für Präriehunde: Jungtiere sind bei Sichtung eines Beutegreifers

nur zu simplen, undifferenzierten Schreien in der Lage; später werden daraus in der Wildnis – nicht dagegen im Zoo! – strukturierte Rufe, die sich je nach Art des Beutegreifers und möglicherweise weiteren Merkmalen wie z.B. Farbe unterscheiden. Der einzelne, immer wieder wiederholte Rufton enthält u.U. soviel Information wie ein kurzer menschlicher Satz. Wie Experimente in der Wildnis zeigten, ist dies eindeutig das Ergebnis eines Lernprozesses; angeboren sind nur die simplen, undifferenzierten Schreie der Jungtiere, die sich im Zoo auch bei den Erwachsenen noch finden].

Und unter kontrollierten Bedingungen konnten Schimpansen (Washoe und Kenzi) ca. 150 bis 200 Wörter lernen, die sie in neuen Zusammenhängen zu verwenden vermochten. Affen – und dabei nicht nur Menschenaffen – sind also durchaus fähig, abstrakte Symbole mit Bezügen in der realen Welt in Verbindung zu bringen; es muss also auch schon bei ihnen einen einfachen „Vokabular-Mechanismus“ für protolinguistische Fähigkeit geben, der dann vom Menschen dazu genutzt wurde, das Vokabular extrem zu expandieren (erwachsene englischsprachige Menschen: 30000 – 60000 Wörter).

Delphine verfügen über ein eigenes Ich-Verständnis. Sie können sich nicht nur im Spiegel erkennen, sondern geben sich auch einen eigenen Namen, indem sie einen individuellen Ton entwickeln, um sich zu identifizieren. Wenn sie untereinander kommunizieren (wobei ihre Töne über Kilometer im Wasser übertragen werden), nennen sie zunächst mit diesem Ton ihren „Namen“, damit die Empfänger der Signale erkennen können, von wem die Töne stammen.

(b) Transmissionssystem: Menschen verstehen Sprache von einer Geschwindigkeit von 20 – 30 Sprechgeräuschen (Phoneme) pro Sekunde, während schon 10 – 15 andersartige Geräusche (keine Sprache) einen unentwirrbaren Lärm auslösen. Die schnelle Sprache wurde möglich einerseits durch Adaptationen des Sprechapparates, andererseits der Mechanismen zum Sprachverständnis. Fast alle Laute, die Menschen von sich geben, werden irgendwo auch im Tierreich angetroffen. Die Adaptationen des Sprechapparates betreffen Lage und Form der Zunge (dadurch bessere Aussprache von Vokalen möglich, wodurch das akustische Signal präziser und sicherer abgrenzbar wird). Und die Zuhörer nutzen ein mentales Modell des Sprechapparates („Repräsentationen“), um die Sprache besser zu verstehen. Auch dieser interne Mechanismus existiert aber schon bei anderen Arten, z.B. indem sie Informationen aus den ankommenden Lauten nutzen, um auf die Größe (und damit soziale Stellung) des Tieres zu schließen, das sie hören. Die Menschen nutzten dann diesen Mechanismus in neuer Weise, um die akustischen Prozesse („transitions“) zu dekodieren, die Phoneme definieren; so wurde die Datenübermittlung erheblich beschleunigt. Schnelle Sprache reduziert die Notwendigkeit für ein gutes Arbeitsgedächtnis (verringert das Risiko, den Anfang des Satzes schon vergessen zu haben, wenn man das Ende des Satzes hört).

(c) Sprache setzt voraus, eine limitierte Anzahl von Wörtern so zu kombinieren, dass eine praktisch unendliche Folge von Sätzen entstehen kann. Der evolutionäre Vorläufer der Grammatik könnte die Fähigkeit gewesen sein, komplexe Aktionen (und Gedanken) zu sequenzieren, wobei subcorticale Hirnregionen (Basalganglien) eine wichtige Rolle spielen, etwa vergleichbar dem Tanzen, wo eine begrenzte Anzahl von Bewegungsabläufen für eine Vielzahl von Darstellungsmöglichkeiten genutzt werden kann, so wie Wörter zu Sätzen zusammengebaut werden; auch beim Tanzen spielen die Basalganglien für die richtige Reihenfolge eine wichtige Rolle. Allerdings sind die Verhältnisse bei der Sprache aufgrund der hierarchischen Struktur komplexer (die Sequenzierung der Sprache dürfte daher noch andere Mechanismen benötigen als die richtige Reihenfolge von Tanzbewegungen). Bei der Sprache kommt es nicht nur auf die

richtige Sequenzierung (Reihenfolge) an, sondern auf die Fähigkeit, hierarchisch strukturierte Sequenzen zu produzieren und zu verstehen. Aber auch die Fähigkeit, hierarchisch organisierte Sequenzen zu lernen, findet sich gelegentlich im Tierreich (so beim europäischen Star *Sturnus vulgaris*, nicht aber bei *Sanguinus oedipus*, einem Neuweltaffen). Somit gibt es sogar evolutionäre Vorläufer für Grammatik im Tierreich.

Vögel und Wale kombinieren aus einzelnen Lauten komplex-filigrane Melodien (also eine Art „Syntax“) und können die Lieder von Artgenossen imitieren, können ihre Äußerungen aber niemals mit willkürlich zugeordneten, symbolhaften Bedeutungen belegen, verfügen also zwar über Syntax, nicht aber über Semantik! Affen vermitteln dagegen zumindest ansatzweise mit ihren Lauten auch eine Bedeutung. Der hoch liegende Kehlkopf der Schimpansen verhindert aber die Artikulation von Vokalen (BdW 5/08, 22).

Affen (wie Paviane) können den Strom von Lauten in einzelne Elemente dekodieren, deren Bedeutung erkennen und die Bedeutung zu einem satzartigen Gedanken kombinieren, so dass zumindest in Hinblick auf die Wahrnehmung und Deutung von Lauten die Fähigkeiten der Paviane sprachähnlich sind. Dies betrifft die Laute, die mit der hierarchischen Struktur der Gruppe im Zusammenhang stehen. Die hierarchische Struktur der Gruppe ist offenbar im Gehirn der Affen verankert: das Gehirn verfügt scheinbar über ein neuronales System, das Hierarchien erkennt und strukturiert, wobei diese Repräsentation der Sozialstruktur den hierarchischen Strukturen des Satzbaus ähnelt. Der Mensch könnte also das hierarchische Modul des Soziallebens dann später für den Syntax genutzt haben (BdW 5/08, 20).

Fazit: Einzelne Eigenschaften, die für die menschliche Sprache essentiell sind, finden sich also durchaus – zumindest ansatzweise – auch im Tierreich; aber erst die Kombination dieser Eigenschaften ermöglichte die in dieser Form einmalige menschliche Sprache (Sci. 314, 926).

Demgegenüber gibt es neuerdings aber auch ein **Zwei-Kanal-Modell**, wobei es sich bei der menschlichen Sprache teilweise doch um etwas ganz Neues handelt. Über den ersten Kanal, über den auch Affen und andere Säuger verfügen, werden unwillkürliche, emotionsgesteuerte akustische Signale vermittelt (beim Menschen: Lachen, Weinen); das zugehörige Nervennetzwerk liegt an der Innenseite des Stirnlappens. Bei den Affen ist dies der einzige Kanal für Vokalisation.

Beim HS wurde der Lach- und Weinkanal von einem zweiten Kanal, dem Sprachkanal, überbaut. Er nutzt wie der erste Kanal ebenfalls Kehlkopf, Zunge, Mundraum und Lippen zur Lautbildung, aber viel virtuoser. An der Steuerung sind weite Teile des Großhirns beteiligt, zusätzlich werden aber auch (1) die **Basalganglien als „Sequenziermaschinen“** daran beteiligt (auch Vögel benötigen die Basalganglien zum Singen, und auch bei anderen sequenzierten Vorgängen wie z.B. Fellpflege der Maus oder Sortieren von Spielkarten oder komplexen Gedankengängen spielen sie eine Rolle), ebenso (2) das **Kleinhirn**. Letzteres spielt bei Sprachprozessen eine Rolle, bei denen es um Millisekunden geht wie Unterscheidung von p/b oder t/d. Die Beteiligung des Kleinhirns an der Lautbildung findet sich – im Gegensatz zu den Basalganglien – nur beim Menschen. **FOXP2 ist vermutlich sowohl für die Installation der Basalganglien-Netzwerke wie auch bei der Kleinhirn-Verbindung von Relevanz** (FOXP2 ist ein Transkriptionsfaktor, also ein Regulatorgen) (BdW 5/08, 30).

Verborgenes Sprachtalent der Affen? (Spektr. Wiss. 10/17: 28).

Mit viel Mühe gelang es einem Forscherehepaar, einer adoptierten Schimpansin bis zum Alter von 2 ½ Jahren vier Wörter beizubringen (mommy, daddy, cup und up für „Huckepack“). Ging man in den 60er Jahren aufgrund von Abdrücken des Stimmtrakts toter Rhesusaffen davon aus, dass anatomische Gründe dafür verantwortlich sind, dass Affen nicht sprechen können, ergaben radiologische Untersuchungen bei verschiedenen Gesichtsausdrücken und bei Lautbildungen von Javaneraffen ein anderes Bild. Die räumlichen Verhältnisse im Vokaltrakt erlauben rein funktionell gesehen durchaus bis zu 99 verschiedene Konstellationen; diejenigen, die am stärksten voneinander abwichen, könnten theoretisch als „Affen-Vokale“ genutzt werden. Da auch viele menschliche Sprachen mit etwa 5 Hauptvokalen auskommen, wäre rein anatomisch gesehen eine Sprache also auch bei diesen Affen möglich; ihre fünf Vokale würden etwa klingen wie bit, bet, bat, but und bought. Das phonetische Potenzial der Javaneraffen ist damit etwa 8 mal größer als zuvor aufgrund der Untersuchungen der Rhesusaffen angenommen.

Wichtig für die Sprache sind aber neben den Vokalen auch Konsonanten, denn ohne sie leidet die Verständlichkeit der Sprache sehr. Affen produzieren aber auf vielfältige Weise eine Fülle von Stoßlauten (z.B. mit den Lippen oder in der Kehle, evtl. auch mit der Zunge) (Beim Menschen liegt die Zunge tiefer im Rachenraum, da der Kehlkopf permanent abgesenkt ist. Dadurch lässt sie sich auch freier bewegen).

Auch Affen senken ihren Kehlkopf ab, wenn er Laute von sich gibt. Dies kostet aber Energie und die Geräusche und Vokalisationen sind weniger präzise als beim Menschen; es würde befremdlich klingen, aber dennoch verständlich. Entsprechende Simulationen beruhten aber auf den Daten der Javaneraffen; bei Schimpansen dürfte es der Menschensprache schon stärker ähneln, weil ihr Vokaltrakt schon größer ist und ähnlich lang wie beim Menschen, und sie haben auch schon eine längere Zunge.

Beim HN war der Kehlkopf noch nicht ganz so weit abgesenkt wie beim HS; die Sprache dürfte daher fremdartig geklungen haben, und sie konnten wohl nicht alle für den HS typischen Laute bilden.

Das mangelnde Sprachvermögen der Affen ist also nicht primär anatomisch bedingt, denn sie wären anatomisch gesehen grundsätzlich fähig, verschiedene Vokale und Konsonanten zu äußern. Offenbar fehlen dem Gehirn die notwendigen Voraussetzungen für die Bildung von Wörtern und Silben, u.a. neuronale Schaltkreise für die Steuerung von Atmung und Vokaltrakt in Höchstgeschwindigkeit.

Orang-Utans können auf Kommando höhere und tiefere Grunzlaute abgeben. Sie können auch stimmhafte Alarmrufe und stimmlose Laute miteinander kombinieren. Dies sind Beispiele, dass sie ihren Lautapparat in gewissem Umfang durchaus willkürlich beeinflussen können.

Die motorischen Signale, die an den Kehlkopf geleitet werden, kommen beim Menschen aus dem Motorkortex, beim Affen dagegen hauptsächlich aus dem Mittelhirn. Ihnen fehlen die notwendigen Verbindungen zur motorischen Hirnrinde. Auch die Vernetzung zwischen Motorkortex und Hörrinde ist beim Menschen stärker ausgeprägt als beim Schimpansen; bei Makaken fehlt sie fast ganz.

Während dem potenziellen Sprechen bei Affen also sehr enge Grenzen gesetzt sind, ist ein Erlernen von Zeichensprache und ein Verstehen von Wörtern durchaus möglich. Das Gorillaweibchen Koko, das 2018 im Alter von 46 Jahren starb, hat eine modifizierte amerikanische Gebärdensprache mit über 1000 Zeichen erlernt, und es konnte fast 2000 englische

Wörter verstehen. Es bestand als einziger bekannter Gorilla auch den Spiegeltest. Koko wurde ab einem Alter von einem Jahr in Zeichensprache unterrichtet; ihr Vokabular erreichte dasjenige eines dreijährigen Kindes. Koko gilt als das erfolgreichste Beispiel, Tieren menschliche Sprache beizubringen. Allerdings nutzen sowohl frei- wie zoolebende Gorillas durchaus von sich aus bestimmte Zeichen, und für Koko kam hinzu, dass sie ihr erstes Jahr in einer englisch sprechenden Familie aufgewachsen war. Koko und ihr Bruder hatten dieselbe Geste für dieselbe Handlung (von einem Felsen herunterzuspringen), obwohl sie sich nicht kannten. Sie verstand auch über Zeit und Tod und trauerte noch Jahre über eine verstorbene Katze, mit der sie gespielt hatte.

Rolle der Musik beim Spracherwerb? (BdW 9/2007, 55):

Der Stimmapparat des Menschen ist originär an die Anforderungen des Singens adaptiert, da sein Frequenzbereich über 3 Oktaven reicht, während der Sprechbereich nur eine Quinte umfasst (also viel kleiner ist). Auch die Fähigkeit, Töne längere Zeit zu halten, wird beim Sprechen nicht benötigt. Der Kehlkopf ist also primär in Hinblick auf das Singen gebaut, und alle Sprachen der Welt nutzen nur einen kleinen Teil des anatomisch vorhandenen Potentials; das Singen stellt also wesentlich höhere anatomische Anforderungen als das Sprechen. „Wir können nicht singen, weil wir sprechen können, sondern wir können sprechen, weil wir singen können“. Offenbar müssen musikalische Fähigkeiten also einen Überlebensvorteil geboten haben. Dabei geht es primär nicht um das Spielen von Instrumenten (was dem Werkzeuggebrauch gleichzustellen wäre), sondern um das Singen als ursprüngliches musikalisches Verhalten. Die anatomischen Voraussetzungen für das Singen waren beim HS schon vor 300 bis 200 TA gegeben.

Man geht daher davon aus, dass die Musik einen wichtigen evolutionären Vorteil beim Spracherwerb darstellte. Säuglinge erfassen zunächst die „musikalischen Anteile“ der Sprache (Betonung, Rhythmus, Modulation), d.h. Sprache wird zunächst als melodischer Lautstrom wahrgenommen; in der kindlichen Sprachentwicklung entsteht die Melodie (sensu Intonation, Rhythmus) vor Vokabular und Syntax. Im Sinne Haeckels könnte man daraus schließen, dass in der Evolution des HS der Gesang vor der Sprache auftrat. Eine modifizierte Theorie geht dagegen davon aus, dass Sprache und Musik einen gemeinsamen Vorläufer („musilanguage“) haben; Indizien seien Gemeinsamkeiten wie Melodie, Betonung, Rhythmus sowie das Vorhandensein eines grundlegenden Regelwerks („Grammatik“). Die „musilanguage“ soll sich dann in zwei verschiedene Richtungen (Sprache und Singen) aufgeteilt haben, aber von vornherein dem Singen näher gestanden haben als dem Sprechen.

Der Mensch kommt bereits mit musikalischen Fähigkeiten zur Welt. Die Unfähigkeit, Melodien zu erkennen und/oder zu singen (Amusiker; dies sind Menschen, die mit gehörten Tönen nichts anfangen können) ist erblich, wobei mehrere Gene in unmittelbarer Nähe zu den Spracherwerbs-Genen als „Musik-Gene“ infrage kommen. Für genetische Grundlagen der Musik spricht auch der Befund, dass sechs Monate alte Säuglinge bereits auf dissonante Töne Missbehagen empfinden; die Unterscheidung zwischen harmonischen und disharmonischen Tonfolgen ist also bereits angeboren. Säuglinge im zweiten Lebensmonat reagieren mit Blickwechsel auf unterschiedliche Rhythmen. Im Gehirn liegen Sprache und Musik dicht beieinander; die zuständigen Regionen (jeweils in beiden Hirnhälften) überlappen sich. So wird vermutet, dass das Broca-Areal primär Musik verarbeitete und erst später zur Sprachverarbeitung herangezogen wurde.

Dies bedeutet aber, dass das Gehirn einen enormen Aufwand betreibt, um Musik zu verarbeiten; dies setzte aber voraus, dass das Gesangsvermögen dem frühen HS einen Fortpflanzungsvorteil erbracht haben muss. Nach einer Theorie (1) wäre das Singen ein Zeichen für Fitness und Gesundheit (man konnte sich den sinnlosen Luxus des Singens leisten im Sinne „überschüssiger Kräfte“), aber auch für kognitive und kreative Leistungsfähigkeit. Musikalische Ausdrucksfähigkeit könnten die Chancen des Mannes auf Fortpflanzung erhöht haben (Frauen finden Musiker begehrenswert). (2) Dann stellt sich aber die Frage, wieso auch Frauen singen können? Mütter sprechen mit ihren Säuglingen in einer gesangsähnlichen Stimme (Stimme höher, größerer Frequenzbereich, langsames Tempo, Sprachmelodie wird übertrieben). Mütterlicher Singsang könnte dazu gedient haben, den Nachwuchs zu beruhigen und auch ohne Körperkontakt mit ihm in Verbindung zu sein, z.B. bei der Nahrungssuche oder -verarbeitung. Mütterlicher Gesang senkt den Cortisolspiegel von Babys langfristig (mindestens 25 min Stagnation auf niedrigem Niveau), mütterliches Sprechen dagegen nur kurzfristig. Mütterliches Singen reduziert die Erregung des Kindes. Weltweit klingen alle Wiegenlieder sehr ähnlich, so dass ihre gemeinsame Wurzel in einer alten Singsangsprache der Mütter liegen könnte. (3) Schließlich hat Musik eine wichtige soziale Funktion und stärkt den Zusammenhalt einer Gruppe; dieser Zusammenhalt war für die Frühmenschen aber überlebenswichtig. Wahrnehmung der Musik wirkt unmittelbar auf motorische Zentren im Gehirn und stimuliert das Belohnungssystem; die dadurch ausgeschütteten Botenstoffe schaffen Wohlbefinden und Glücksgefühle; die Musik erregt dieselben Areale des limbischen Systems wie andere arterhaltende Dinge, z.B. Essen und Sex. Musizieren könnte als emotionaler Ausgleich beim Kampf ums Überleben gedient haben.

Neuroanatomische Voraussetzungen der Sprache (Spektr. Wiss. 1/2005, 24):

Das Sprechen setzt eine perfekte Beherrschung der Artikulationsmuskulatur voraus. Voraussetzung für eine differenzierte Motorik ist zunächst die Pyramidenbahn, die vom Vorderhirn direkt zum Rückenmark verläuft und die Bewegungszentren des Nachhirns umgeht; die Fasern der Pyramidenbahn der Säugetiere ziehen zunächst zu zentralen Mustergeneratoren im Rückenmark. Das Vorderhirn kann somit direkt auf diese Rückenmarkszentren Einfluss nehmen und Aktionen leichter und schneller steuern. Dieses Prinzip findet sich generell bei Säugern.

Bei Primaten kommt jedoch als weitere Verbesserung hinzu, dass Pyramidenfasern, die Hand- und Fingermuskeln steuern, die Mustergeneratoren umgehen und die motorischen Neuronen, die vom Rückenmark zu den Muskeln ziehen, selbst steuern; diese direkte Verbindung zwischen Hirnrinde und Muskelneuronen erklärt die besondere Handfertigkeit der Primaten; sie können Finger und Zehen einzeln und willentlich bewegen, was anderen Säugern nicht gelingt. Bei beschädigter Pyramidenbahn geht Affen die Geschicklichkeit der Finger verloren, sie können aber weiterhin laufen und klettern; werden dagegen die entwicklungs geschichtlich älteren Verbindungen über die Nachhirnkerne gestört, bleibt den Affen ihre Fingerfertigkeit erhalten, sie können aber nicht mehr gehen. Fortbewegung beruht also auf den „alten“ Nachhirnzentren, Fingermotorik auf der „modernen“ Pyramidenbahn.

Schon bei den Affen steuern die meisten Fasern der Pyramidenbahn jene Neuronen im Rückenmark, die die Hände und Finger kontrollieren; beim Menschen ist dieses Phänomen noch stärker ausgeprägt, außerdem erhalten bei ihm auch die Motoneuronen für Arm- und Schultermuskulatur direkte Befehle aus dem Vorderhirn über die Pyramidenbahn (deshalb kann der Mensch zielgenau werfen, Affen nicht; Affen können auch mit dem Hammerschlag keinen Nagel treffen). Die Beine werden über die Pyramidenbahn wesentlich sparsamer versorgt; beim „motorischen Homunkulus“ sind vor allem die Finger, besonders der Daumen, sowie das Gesicht

(besonders Mundregion, Lippe, Zunge, Artikulationsmuskulatur) riesengroß, Beine und Füße sind unterrepräsentiert. Das entsprechende Schema eines Schimpansen ähnelt dagegen eher den natürlichen Proportionen, lediglich Hände und Füße sind hier deutlich überrepräsentiert (Füße stärker als beim Menschen, Hände/Finger weniger stark).

Des Weiteren versorgt beim Menschen ein dicker Ast der Pyramidenbahn die Nerven der Gesichts-, Lippen-, Zungen- und Gaumenmuskulatur und (nur beim Menschen, sonst bei keinem Primaten!) die Muskulatur des Kehlkopfs. Aber schon beim Affen kontrollieren Fasern der Pyramidenbahn Gesichtsmuskeln, also auch die Mimik; beim Menschen ist dieser Effekt um ein Vielfaches verstärkt. Diese Feinsteuerung der Gesichtsmuskulatur ermöglichte überhaupt erst die Sprachlautbildung. Beim Menschen sind 2/3 der Oberfläche der motorischen Großhirnrinde für Gesicht und Hände zuständig, beim Schimpansen weniger als 50 %. Ein Schimpanse kann auch nicht wenigstens ein bisschen sprechen oder Klavier spielen lernen, weil diese Fähigkeiten mehr motorische Feinkompetenz sowie variabelere Bewegungsprogramme und wesentlich längere, zeitlich präzise abgestimmte Bewegungsketten verlangen, als das Schimpansenhirn zu leisten vermag.

Die Area F5 ist ein Bereich des Vorderhirngebietes, das bei Schimpansen bei bestimmten Hand- und Mundaktionen mitwirkt. Dieses prämotorische Areal generiert die konkreten Bewegungsabsichten und liefert dem motorischen Kortex die passenden neuronalen Programme. Die Area F 5 ist weitgehend deckungsgleich mit dem Broca-Areal, dem Sprachzentrum des Menschen. Dieses wird beim Menschen nicht nur beim Sprechen, sondern auch bei Hand- und Fingeraktivitäten involviert. Bei Affen hat die Area F5 dagegen nichts mit Lautäußerungen zu tun; die Neuronen der Area F5 feuern auch nicht bei jeder beliebigen Hand- oder Mundbewegung, sondern nur bei gezielten, gelernten Aktionen an und mit Objekten, insbesondere beim Greifen. Die Neuronen der Area F 5 stellen keine Bewegungsneurone, sondern Aktionsneurone für erworbenes, zielgerichtetes Verhalten dar; dieses Gebiet hält also einen Satz von Anweisungen für gängige Alltagssituationen bereit.

Bemerkenswert sind die Spiegelneuronen in der Area F 5 der Affen, die aktiv werden, wenn der Affe eine bestimmte gelernte Handlung durchführt, aber auch, wenn er jemand anderen beobachtet, der die gleiche Handlung ausführt, sofern es sich um eine gezielte Aktion an einem Objekt wie z.B. zugreifen handelt. Es muss sich aber um exakt die gleiche Bewegung handeln, die der Affe gelernt hat; nimmt das Gegenüber die Rosine nicht mit den Fingern (wie gelernt), sondern mit der Pinzette, bleiben die Spiegelneuronen stumm. Offenbar dienen diese Neuronen dazu, komplexe Handlungsabläufe durch bloße Imitation zu erlernen, evtl. einschließlich des Sprechens. Jedenfalls gibt es auch beim Menschen Spiegelneuronen im Broca-Areal; sie dürften beim ausgeprägten Nachahmungstrieb besonders der Kinder eine Rolle spielen. Möglicherweise bieten die Handlungsneurone der Broca-Area das Fundament, um über die Pyramidenbahn präzise abgestimmte, kleinste Bewegungen anzuweisen; die Spiegelneurone helfen dabei, die komplizierten Bewegungsabläufe überhaupt erst einmal zu erlernen. Defizite im Broca-Gebiet sind vermutlich der Grund, weshalb autistischen Kindern das Imitieren so schwer fällt; viele von ihnen sprechen wenig oder gar nicht, sie haben Schwierigkeiten, Handlungen zu planen. Das Broca-Areal ist bei Autisten weniger aktiv als üblich.

Das Sprechzentrum (Broca-Areal) des Menschen hat sich offenbar aus der Area F 5 der Affen entwickelt. In der Area F 5 werden für Anweisungen zu koordinierten Bewegungen auch visuelle Informationen verrechnet; Primaten sind Augentiere und handeln weitgehend unter visueller Führung; Kinder lernen sprechen nicht nur durch Hören, sondern auch durch Abschauen der Mundbewegungen; kleine Kinder erlernen daher die Gebärdensprache ebenso leicht wie die akustische Sprache.

Den Spiegelneuronen ähnelnde Mechanismen wirken vermutlich beim innerlichen Sprechen oder gedanklichen Planen mit; schon bei Affen sind die Spiegelneuronen aktiv, wenn eine Handlung nur beobachtet, aber nicht selbst ausgeführt wird, so als würde das Tier die Tätigkeit allein im Geiste mitvollziehen. Beim Menschen ist selbst beim reinen Denken die Motorik zugeschaltet, erkennbar an der Aktivität ausgedehnter Kleinhirnareale beim reinen Denken.

Die Laute der Affen werden nicht erlernt; sie sind angeboren, die Area F 5 ist für sie nicht zuständig. Die menschliche Sprache hat sich damit eindeutig nicht (!) aus der Lautbildung der Affen entwickelt, sondern ist eine echte Novation. Beim Affen werden die arteigenen Laute durch ein anderes Hirnareal (Gyrus cinguli) ausgelöst; die elektrische Reizung dieser Region beim Menschen löst dagegen emotionale Laute (Weinen, Lachen) aus, niemals aber Sprachelemente. Stimuliert man dagegen das prämotorische Gebiet, spricht der Mensch Silben und Wörter, beim Affen erfolgt keinerlei Lautäußerung. Für die angeborene Lautäußerung beim Affen ist die Hirnrinde damit verzichtbar; die Fähigkeit bleibt erhalten, wenn die Rindengebiete geschädigt sind.

Das Tor für die angeborenen Laute der Affen befindet sich also im Mittelhirn (Gyrus cinguli); Affen verfügen nur über diese angeborenen Laute und können keine Laute erlernen. Beim Menschen ist diese Region dagegen nur bei emotional gefärbten Lauten beteiligt, für Sprachelemente aber bedeutungslos, ganz im Gegensatz zu den motorischen und prämotorischen Rindengebieten, die die Programme für Aktionen liefern und die Gesichts- und Artikulationsmuskulatur kontrollieren. Impulse zum Sprechen entstehen außerdem noch in einem Gebiet oberhalb des Broca-Areals, das als ergänzendes Motorareal SMA bezeichnet wird; dieses ist für die Programmerstellung von absichtsvollen Aktionsmustern wichtig, d.h. für die Vorbereitung und Ausführung von Handlungen. Auch die elektrische Reizung dieses SMA-Gebietes beim Menschen führt zur Äußerung von Sprachelementen und Silben, ähnlich wie bei der Reizung der Broca-Area. Aber erst das Zusammenspiel der beiden Gebiete ermöglicht das Sprechen von Wörtern und Sätzen, d.h. das Zusammenfügen der Sprachelemente und Silben zu einem Ganzen. Dabei ist das SMA besonders für das spontane Sprechen bedeutend; ist das Areal zerstört, kann der Patient noch auf Fragen antworten, aber nicht spontan reden und keine Gedanken mehr äußern (es fehlt der Impuls zu sprechen). Beim Affen initiiert dieses Feld (wie beim Menschen) erinnerte Handbewegungen. Beim Menschen könnte dann dieses Feld eine Doppelfunktion erhalten haben: es holt sowohl gelernte Fingerfertigkeit wie auch Sprechbewegungen aus dem Gedächtnis.

Aus dieser Doppelrolle von SMA und Broca-Areal (Steuerung von Handlungen im wörtlichen Sinne und Sprechen) folgert man, dass sich die Sprache aus der zunehmenden manuellen Geschicklichkeit der Primaten entwickelte. Affen besitzen in der Area 5 (Vorläufer des Broca-Areals) neuronale Algorithmen, die Einzelbewegungen verknüpfen. Aber die resultierenden Bewegungsketten bleiben bei den Affen sehr kurz; ihnen fehlt die Möglichkeit, komplexe Bewegungen zeitlich präzise zu längeren Handlungsketten zusammenzufügen und zu erinnern.

Letztere Fähigkeiten sind aber erforderlich, um Klavier zu spielen oder Silben zu Wörtern und Wörtern zu Sätzen zusammenzufügen. Nur der Mensch verfügt offenbar über lokale Nervennetze (wohl in Broca-Area und SMA), die diese prinzipiell endlose Verkettung von Bewegungsabläufen ermöglichen, ohne die ein Sprechen nicht möglich wäre. **Demnach wäre das Sprechen eng mit der manuellen Geschicklichkeit verwandt.** Die Sprachzentren im Vorderhirn (besonders Broca-Areal) vermögen (im Gegensatz zu den Affen) Handlungselemente vor allem der Artikulationsmuskulatur schnell und sehr präzise zu beliebig langen Ketten zu verbinden. Diese Verkettung kann gelernten Regeln folgen, z.B. Grammatik (Spektr. Wiss. 1/2005, 24).

Werkzeugherstellung und Entstehung der Sprache ? (Sci. 336, 408)

Die Acheulean-Werkzeuge, die vor ca. 1,75 MA erstmals zunächst in Afrika auftraten, wurden immer mehr verfeinert und waren vor 0,7 MA hoch entwickelt. Nach einer **Hypothese** führten die kognitiven Fähigkeiten, die mit der Werkzeugherstellung verbunden waren, zur Entstehung „sprach-fähiger“ Gehirne. Die Sprache selbst entstand dann aus der Notwendigkeit, andere (z.B. die nächste Generation) in der Technologie der Werkzeugherstellung zu unterrichten. Gehirnstudien (z.B. mittels Positronenemissionstomographie) an Probanden, die paläolithische Werkzeuge herstellten, zeigten, dass sich die Gehirnareale, die mit Werkzeugherstellung verbunden sind, mit jenen für die Sprache überlappen.

Die Herstellung von Oldowan-Werkzeugen aktiviert den linken vorderen prämotorischen Kortex – eine Region, die bekanntermaßen für die Koordination manueller Greifbewegungen und für phonologische Abläufe (Verarbeitung) verantwortlich ist. Bei der Herstellung spätacheulischer Werkzeuge werden dieselben Gehirnregionen aktiviert, zusätzlich aber der untere frontale Gyrus, der bei Abstraktion und hierarchischer Organisation beteiligt ist (also für die verschiedenen Arbeitsschritte im Sinne von Zwischenzielen auf dem Weg zu einem fertigen Produkt), aber ebenfalls für die Sprachverarbeitung. Dies spricht für einen Link zwischen spezifischen Fertigkeiten in der Werkzeugherstellung und der Sprachverarbeitung, wobei auch dem **Lehren** dieser Fähigkeiten eine besondere Rolle zukommen soll:

Untersucht man (mit MRT-Technik) die Gehirne von Personen, die bei der Herstellung spätacheulischer Werkzeuge zuschauen, so findet sich nur bei den Personen, die selbst in der Lage sind, solche Werkzeuge herzustellen, eine Aktivität in den Hirnarealen, die dazu erforderlich sind, die Absicht der Werkzeughersteller zu verstehen. Nur bei ihnen verstand das Gehirn also das ultimative Ziel der Handwerker.

Bei denjenigen, die selbst *nicht* in der Lage waren, Werkzeuge herzustellen, wurden die betreffenden Hirnareale nicht aktiviert. Diese Diskrepanz im Verständnis dessen, was da mit welchem Ziel vor sich geht, könnte den Anlass dafür dargestellt haben, dass sich Sprache im Sinne einer „intentionellen vokalen Kommunikation“ entwickelt. Sprache überbrückt die Diskrepanz zwischen denen, die allein vom Zuschauen her verstehen, was mit welchem Ziel vor sich geht (weil sie das selbst beherrschen) und jenen, die es nicht verstehen, weil sie es selbst nicht beherrschen.

Kooptierung vorbestehender Fähigkeiten ist ein bekanntes Prinzip für evolutionäre Neuerungen. Daher ist es plausibel, dass (nach dieser Hypothese) die „**Pädagogik der Werkzeugherstellung**“ sowohl zum Ursprung **der Abstraktion wie des Syntax** wurde (Sci. 336, 408).

Entstehung des Denkens und der Sprache (TATTERSALL in: Spektr. Wiss. 4/2002 S. 56):

Als Hinweise auf symbolische Fähigkeiten gelten Plastiken, Gravuren, Malerei, Körperschmuck, Musik (Flöten ab mindestens 40000 J, evtl. noch älter [neue Datierung von Geißenklösterle, s. Sci 336, 1086]), abstrakte Zeichen, filigrane Verzierungen von Gebrauchsgegenständen, ausgeklügelte Bestattungsrituale: ihre gemeinsame Wurzel ist die Fähigkeit zu abstraktem, symbolischen

Denken. Obwohl der anatomisch moderne Mensch bereits vor 100000 – 150000 J. voll entwickelt war, treten diese symbolischen Handlungen erst relativ spät, dann aber sehr plötzlich und weit verbreitet auf, so dass klassische Evolutionsmodelle von Mutation und Selektion hier versagen. Die Fähigkeit zum Symbolismus muss also schon weit vorher (genetisch) angelegt worden sein, aber erst ab einem bestimmten Zeitpunkt dann auch wirklich genutzt worden sein (Exaptation: ein Merkmal, das nur zufällig oder als Nebenprodukt eines anderen bestand und dann viel später für einen neuen Zweck „entdeckt“ und adaptiert wurde, z.B. Federn bei Dinosauriern/Vögeln; die Strukturen entstehen nicht zielgerichtet für etwas Bestimmtes, sondern ergeben sich als zufällige Nebenprodukte; Exaptationen sind Merkmale, die spontan entstanden und zunächst nur potenziell zur Verfügung stehen, um im weiteren Verlauf der Entwicklung eine neue Funktion zu übernehmen). So besteht eine Diskrepanz zwischen dem Erscheinen des anatomisch modernen Menschen (mit dem modernen Gehirn vom aktuellen Bauplan) und dem Auftreten moderner Verhaltensweisen, die auf abstraktes, symbolisches Denken schließen lassen. Das Gehirn wurde offenbar schon viel früher ausgestattet für das Potential für abstraktes Denken, dieses vorhandene Potential wurde aber lange Zeit vernachlässigt, bis es dann eines Tages für das verwendet wurde, für das es exaptiert war. Zu unterscheiden ist also streng (1) zwischen der Entstehung des Potentials für abstraktes Denken und (2) dem Zeitpunkt der tatsächlichen Nutzung dieses Potentials.

Unklar ist, wie das Potential (als solches) entstanden ist. Das moderne Gehirn mit der modernen Schädelform war jedenfalls schon vor 100.000 – 150.000 J vorhanden. Die Nutzung des Potentials könnte dann z.B. vor 60000 bis 70000 J dadurch angestoßen worden sein, dass es in irgendeiner menschlichen Population zu einer kulturellen Neuerung kam, die das schon lange schlummernde Potential für abstraktes Denken im menschlichen Gehirn aktivierte; die schnelle Ausbreitung symbolträchtiger Handlungen ist dann mit kultureller Überlieferung (Akkulturation), also ohne genetische Prozesse, erklärbar.

Offen ist, worin diese kulturelle Neuerung bestanden hat, die das schon vorhandene (exaptierte) Potential zum abstrakten Denken aktivierte. Der beste Kandidat hierfür ist die Sprache, denn sie ist die Gehirnfunktion mit dem höchsten Abstraktionsgrad und ohne sie ist Denken (in unserem Sinne) nicht denkbar. Die Erfindung der Sprache ist daher der ideale Kandidat als Türöffner zum symbolischen Denken.

In diesem Zusammenhang stellt sich erneut die Frage nach der Sprachfähigkeit der HN: bei ihnen gibt es nur magere Hinweise auf symbolisches Denken, Symbole hatten bei ihnen (bis auf die späten Kulturen aus der Phase des Zusammentreffens mit dem HSS) keine große Bedeutung, dennoch hatten sie eine ausgefeilte Werkzeugkultur mit beachtlichen Leistungen und schienen die Natur besser zu beherrschen als alle ihre Vorgänger. Mit einer offenbar rein intuitiven Lebensweise (statt Abstraktion) haben sie die komplexeste Lebensweise erreicht, die mit Intuition überhaupt machbar ist. Versuche ergaben aber, dass die Werkzeugtechnologie der HN durch praktische, stumme Demonstration genauso gut und schnell gelernt werden konnte wie unter dem Einsatz von Sprache; manche Teilnehmer erlernten in *beiden* Versuchsgruppen die Werkzeugherstellung nicht: selbst für die Vermittlung anspruchsvoller Herstellungstechniken reicht ein stummes Vorführen aus. Dies soll nicht heißen, dass die HN keine Form der lautlichen Verständigung hatten, es gibt auch kaum Zweifel, dass die HN in einem allgemeinen Sinn gesprochen haben, sie kannten aber mit sehr großer Wahrscheinlichkeit keine Sprache in unserer heutigen Form.

Strittig ist, wie nun die (moderne, hoch entwickelte) Sprache – als Voraussetzung für abstraktes Denken und Symbolismus – entstanden ist. Nach einer Zeit der langen, ziellosen Vergrößerung und Neuordnung des Gehirns muss etwas aufgetaucht sein, das dem Erwerb von Sprache den Weg

ebnete; eine solche Neuerung kann nur auf dem Prinzip der Emergenz beruhen (= eine zufällige Kombination bereits existierender Elemente bringt etwas völlig Unerwartetes hervor; die Kombination von Exaptation und Emergenz stellt einen leistungsfähigen Evolutionsmechanismus dar: zufällig entstandene Innovationen werden in eine neue Richtung gelenkt).

Man vermutet daher bzgl. des abstrakten Denkvermögens, dass sich bei irgendeiner Population irgendein neuraler Mechanismus änderte; der Wandel war wohl aus genetischer Sicht nur geringfügig und stellte auch keine klassische Anpassung dar. Da sich in der Kindheit das Gehirn durch Bildung spezifischer Signalwege aus einer undifferenzierten Masse zunächst wahllos miteinander verknüpfter Nervenzellen selbst strukturiert (erst werden viele Verbindungen zwischen Nervenzellen aufgebaut, dann aber auch viele wieder gelöst, andere gefestigt: „selektiert“), beruht dieser fiktive neurale Mechanismus auf entwicklungssteuernden Reizen und fand somit evtl. auf epigenetischer Ebene (statt genetischer Ebene) statt.

Dieser fiktive neurale Mechanismus war dann die finale physische Komponente, die vorhanden sein musste, um abstraktes/symbolisches Denken zu ermöglichen. Nachdem diese Innovation erfolgt war, konnte das darin steckende Potential (im Sinne einer Exaptation) so lange brach liegen, bis es durch einen kulturellen Anstoß innerhalb einer bestimmten Population aktiviert wurde. Und eben dieser konkrete Anstoß soll die Erfindung der Sprache (gewissermaßen der „höheren“ Sprache, also über die vermeintliche Sprache der HN hinaus) gewesen sein. Der neuronale Boden der „höheren“ Sprache war also früher bereitet, als die „höhere“ Sprache dann benutzt wurde.

Über die Art und Weise, wie die „höhere“ Sprache dann erfunden wurde, gibt es ebenfalls nur Hypothesen; möglicherweise wurde die Urform nicht von Erwachsenen, sondern von Kindern erfunden, z.B. ein rudimentärer Vorläufer der Sprache in einer Gruppe von Kindern auf spielerische Weise (bestehend aus Lauten oder Worten), und wurde dann von der Gesellschaft als Ganzer aufgegriffen (so wie das Waschen versandeter Süßkartoffeln von strandlebenden Makaken, das auch von jungen Makaken erfunden wurde und dann von der ganzen Gruppe übernommen und tradiert wurde). Die Weiterentwicklung der Sprache kann dann in einem mehrstufigen Prozess im Laufe der Zeit erfolgt sein, analog der Phasen, wie Kinder sprechen lernen (erst sehr schneller Aufbau des Wortschatzes, dann Syntaxregeln; dann korrekte ganze, wohlstrukturierte Sätze). Dass die heutigen Sprachen weltweit eine gemeinsame Grundstruktur aufweisen, belegt, dass die Basis der modernen Sprache im modernen Menschen schon längst angelegt war, bevor die Sprache selbst aufkam.

Die anatomischen Voraussetzungen der artikulierte Sprache (Abstieg des Kehlkopfs zur Vergrößerung des Rachenraums, um den Preis dass gleichzeitiges Schlucken und Atmen unmöglich ist, und dem Risiko, beim Essen zu ersticken) waren schon längst erfüllt, wie Untersuchungen zur Krümmung der Schädelbasis zeigen: erste Anzeichen bei *H. ergaster*; schon vor 0,6 MA hatte die Schädelbasis bei *H. heidelbergensis* ihren heutigen Krümmungsgrad erreicht, der Sprechapparat war also morphologisch fertiggestellt. Somit kann dieser Stimmapparat keine Anpassung sein, die dem Sprechen im heutigen Sinne diente; vielleicht diente er einer primitiven Form der Lautverständigung oder bot Vorteile beim Atmen. Der Stimmapparat war jedenfalls schon fertig, als die moderne Sprache erfunden wurde.

Der 1,5 MA alte Turkana-Junge (*H. ergaster*) dürfte dagegen kaum zu qualifizierter Sprache befähigt gewesen sein: die Nerven, die für die motorische Feinkontrolle der Atembewegungen beim Sprechen erforderlich sind, waren so dünn (ausweislich der entsprechenden Löcher in der Wirbelsäule, durch die die Nerven hindurchführen), dass eine Feinkontrolle der Atmung im Sinne einer qualifizierten Sprache nicht möglich war (DAWKINS S. 60).

Auf genetischer Basis wurde festgestellt, dass sich der HSS von seinen nächsten rezenten Verwandten (einschl. Schimpansen) kaum in den Genen selbst unterscheidet; speziell im Gehirn bestehen aber erhebliche Unterschiede in der Genaktivität (bis 6x); es gibt zwischen Menschen und Schimpansen erhebliche Unterschiede in der Expression von Genen, die speziell im Gehirn aktiv sind, wobei die Schimpansen auf dem Aktivitätsniveau anderer Primaten liegen; das menschliche Gehirn evolvierte also ab einem bestimmten Zeitpunkt, der nach der Dichotomie von den Schimpansen liegt, schneller; in der menschlichen Linie war die Rate der Veränderungen der Regulation der Genaktivität höher: die menschliche Evolution ist gekennzeichnet durch ungewöhnlich rapide Veränderungen in der Genexpression (Sci 296, 235 + 340).

Nach einer anderen Theorie lässt sich die Sprache nicht an bestimmten Mutationen usw. festmachen, sondern entwickelte sich aus einer Kombination von (a) individuellem Lernen und (b) Informationsweitergabe von einem Individuen zu Artgenossen. Wenn diese beiden Systeme mit geeigneten biologischen Voraussetzungen verknüpft sind und ineinandergreifen, entsteht Sprache (BdW 4/19: 31).

Genetische Grundlagen der Sprache:

Im Jahr 2002 wurde ein Gen identifiziert (FOXP2), das in das Sprechvermögen (sowohl Sprache wie Artikulation) verwickelt ist (Sci. 297, 1105). Man entdeckte dieses Gen, als man eine Familie untersuchte, deren Mitglieder zur Hälfte an verbaler Dyspraxie leiden (Unfähigkeit, klar auszusprechen; betrifft sowohl Sprache wie auch Sprachverständnis).

Kladistische Untersuchungen dieses Gens, das in leicht abgewandelter Form auch bei allen anderen Säugern gefunden wird, ergaben, dass die rezente menschliche Form des Gens mit einer Wahrscheinlichkeit von 95 % vor 120.000 J in der menschlichen Population fixiert war („fixiert“ heißt, dass alle Mitglieder der Population die moderne Version des Gens beherbergten), mit Gewissheit aber nicht früher als vor 200.000 Jahren. Das bestätigt die Hypothese, dass die weltweite Expansion des HSS durch die voll entwickelte Sprache gefördert oder ausgelöst wurde. Die menschliche Version des FOXP2-Gens scheint sich – wie spezielle statistische Berechnungen ergaben – durch natürliche Selektion (also einen Selektionsvorteil) etabliert und fixiert zu haben. Allerdings ist es übertrieben, dieses eine Gen nun als jenes Gen zu betrachten, das überhaupt Sprache und Sprechen ermöglichte; es könnte aber die Fähigkeiten verbessert haben, die Mund- und Gesichtsbewegungen auszuüben, die für das Sprechen von Bedeutung sind, und könnte deshalb selektiert worden sein, weil es die sprachliche Kommunikation verbesserte, nachdem die Sprache als solche bereits entstanden war. (Die moderne HSS-Variante des FOXP2-Gens wurde allerdings auch in zwei 43000 J alten HN von El Sidron in Spanien nachgewiesen, allerdings bei nicht 100%ig sicher ausschließbarem Kontaminationsrisiko. Nachdem es aber zusätzlich bei einem HN aus Vindija/Kroatien nachweisbar war, gilt eine Kontamination als äußerst unwahrscheinlich).

Strittig ist, ob sich die menschliche Sprache aus tierischen Lautäußerungen (z.B. den Warnrufen der Primaten) entwickelt hat, oder aber aus motorischen Fähigkeiten, insbesondere der Imitation. So fanden sich in den Gehirnen von Makaken sog. Spiegelneurone in einer Region, die homolog zum Broca-Zentrum der Menschen ist. Diese Neurone werden aktiv, wenn Affen andere Affen (oder Menschen) bei Tätigkeiten beobachten, sind also die Voraussetzung für Imitation. Die

Spiegelneuronen bilden ein System, das Beobachtungen mit Ausführungen (z.B. Mund- oder Handbewegungen) verknüpft. Beim Menschen überlappen sich die neuronalen Strukturen für die Imitation mit den bekannten Sprachzentren (Broca, Wernicke). Dies deutet auf einen evolutionären Zusammenhang zwischen der Erkennung/Beobachtung von Aktion, Imitation und Sprache; die Spiegelneuronen sind das neurale Bindeglied zwischen Bewegung und Sprache. Wenn die Kinder die ersten Wörter imitieren, orientieren sie sich an der Gestik des Geräusches, d.h. an den Bewegungen des Mundes anstelle der akustischen Merkmale des Geräusches (im Gegensatz zu Papageien, die Geräusche imitieren). Es gibt bei den Makaken sogar audiovisuelle Spiegelneurone: einige Spiegelneurone sind aktiv, wenn Makaken eine bestimmte Tätigkeit beobachten, andere, wenn sie (ohne die Tätigkeit selbst zu sehen) ein für diese Aktion spezifisches Geräusch (z.B. beim Zerschlagen von Nüssen) hören. Diese Befunde sprechen somit dafür, **dass die neuronalen Strukturen für die Imitation später für die Sprache kooptiert wurden und die Sprache aus der Imitation motorischer Handlungen entstand.**

Computersimulationen zur Interaktion zwischen Genen und Sprache ergaben, dass die genetischen Grundlagen der Sprache nicht mit der Sprache selbst koevolviert sein können, weil sich Sprache (als kulturelle Konvention) viel schneller wandelte als Gene. Die genetischen Voraussetzungen für die Akquisition der Sprache (einschl. der Strukturierung der Sprache wie abstrakte syntaktische Prinzipien z.B. Satzstruktur, Bildung von Fällen usw.) müssen daher dem Auftreten der Sprache vorausgegangen sein (PNAS 106, 1015).

Versuche mit Makaken zeigten, dass Jungtiere über einige Jahre hinweg bestimmte antrainierte Laute produzieren können, diese Fähigkeit aber ab einem bestimmten Alter verlieren. Das gibt Anlass zu der Hypothese, dass sich in der Menschenlinie die sprachliche (lautbildende) Flexibilität der Jungtiere ins Erwachsenenalter ausdehnte (Nat. 534: 155).

Die Chomsky-Hypothese, dass die Sprache plötzlich bei den Menschen infolge einer einzelnen Mutation entstand, die sich in einer Population von maximal 15000 Personen dann fixierte, konnte durch mathematische Modellationen als unwahrscheinlich zurückgewiesen werden. Die Hypothese geht davon aus, dass diese Mutation mit einem erheblichen Fitness-Vorteil (und damit Selektionsvorteil) verbunden war. Die Modellationen ergaben, dass eine Makromutation zwar eine größere Wahrscheinlichkeit hat, fixiert zu werden; das wahrscheinlichere Szenario ist aber eine mittlere Anzahl von Mutationen mit mittleren Fitness-Vorteilen, deren Effekte akkumulieren. Außerdem wurden nur sehr wenige Mutationen bei modernen Menschen wirklich fixiert, darunter keine einzige, die spezifisch mit dem Phänotyp der Sprache in Verbindung steht, und auch die archäologischen Befunde sprechen gegen einen sehr jungen „Vorwärtssprung“, sondern deuten eher darauf, dass die Sprache älter ist und sich über lange Zeit entwickelte, was für das Modell der graduellen Akkumulation von Mutationen spricht, einschließlich einer wichtigen Rolle der Koevolution von Kultur und Genen (Sci. Rep. 10: 451).

[Schnalzsprache? : Die früheste Sprache könnte nach einer Hypothese nur aus Schnalzlauten bestanden haben (wie heute bei den Buschmännern), da Schnalzlaute keinen abgestiegenen Larynx benötigen. Genetische Untersuchungen ergaben, dass die (weitestgehend auf Afrika beschränkten) Völker, die Schnalzsprachen sprechen, von einem gemeinsamen Vorfahren vor mehr als 50.000 Jahren abstammen. Es ist plausibel, dass die Population, von der alle heutigen Menschen abstammen, in der Savanne lebte und Schnalzlaute gebrauchte (heute benutzen nur noch etwa 120000 Menschen Schnalzsprachen). Allerdings können diese Völker auch vokal sprechen, die tägliche Konversation wird aber bei mehreren Völkern dominiert von Schnalzlauten. Andere Völker nutzen die Schnalzsprache nur bei der Jagd (sie imitiert die natürlichen Geräusche im trockenen Grasland, so dass die Beutetiere nicht durch die menschliche Sprache

gewahrt werden). Die Schnalzsprachen, so einheitlich sie klingen, sind sehr unterschiedlich, manche halten sie für unterschiedlicher als z.B. Englisch und Japanisch; auch das könnte für ein hohes Alter dieser Sprachen sprechen. Schnalzsprachen werden gesprochen beispielsweise von den Khoe, San (zu denen die Kung! gehören), Sandawe. Die Hadzabe sind ein altes Volk (große Diversität der DNS), ebenso die schnalzsprachigen Sandawe. Die Hadzabe sind nicht mit den San verwandt; sie sind Abkömmlinge einer der ersten Gruppen, die sich aus dem alten Pool der Schnalzsprechenden abtrennte. Die Abspaltung der Hadzabe von den anderen schnalzenden Gruppen erfolgte vor 112200 +/- 41800 Jahren, also noch vor der Zeit der Auswanderung der modernen Menschen aus Afrika, wobei z.T. vermutet wird, dass letztere ebenfalls durch die Sprache gefördert wurde. Man vermutet, dass nur die Gruppen, die alte Jagdstile beibehielten, auch die Schnalzsprache aufrechterhielten, während ansonsten die Schnalzsprache in anderen Umgebungen ausstarb. Heutige Hadzabe nutzen die Schnalzsprache bei der Jagd, verzichten dann auf vokale Sprache (die Schnalzsprache imitiert raschelndes Gras) (Sci. 303, 1319). Dagegen spricht, dass die Sprache sehr kompliziert ist (141 Laute, damit die komplexeste Sprache überhaupt; normale Sprachen kommen mit 20-40 Lauten aus); eine Ursprache müsste eher aus den Lauten bestehen, die von den Kindern als erstes beherrscht werden (i, a, u, p, t, k, m, n, l). Alles spricht also dafür, dass die Schnalzsprache sekundär in Hinblick auf die jagende Lebensweise entwickelt wurde, zumal die Schnalzsprachen der beiden o.g. Völker keine Ähnlichkeiten aufweisen. Insgesamt gesehen gilt die Theorie von der Schnalzsprache als gemeinsamer Ursprache heutzutage als höchst unplausibel (Bild der Wiss. 6/04)].

Ausbreitung der modernen Sprachen:

Die Anzahl der Phoneme in einer Sprache korreliert mit der Größe der Population, die diese Sprache spricht; kleinere Bevölkerungsgruppen verfügen über eine geringere Anzahl von Phonemen. Kleine Gründerpopulationen (sog. „Flaschenhals-Populationen“) reduzieren damit die Diversität der Phoneme – parallel zur Abnahme der genetischen Diversität. Tatsächlich ließ sich bei der Untersuchung von 504 Sprachen zeigen, dass die sukzessive Folge von Gründerpopulationen im Rahmen der Ausbreitung des HSS mit einer zunehmenden Verringerung der Anzahl der Phoneme mit steigender Entfernung vom Ausgangspunkt (Mittel- oder Südafrika) einhergeht. Die Phonem-Diversität ist am höchsten in Afrika, gefolgt von Asien, Europa, Nordamerika, Südamerika und Ozeanien. 19 % der Varianz in der Phonem-Diversität werden durch den Abstand von Afrika erklärt; berücksichtigt man die Populationsgröße mit, ergeben sich sogar 31 %, d.h. Populationsgröße und Entfernung von Mittel-/Südafrika erklären 31 % der Varianz in der Anzahl der Phoneme. Die Ausbreitung der modernen Sprachen zeigt damit ein ähnliches Muster wie Genotyp und Phänotyp. Die zweithöchste Phonem-Diversität findet sich in SO-Asien, was dafür spricht, dass es unmittelbar nach der Auswanderung aus Afrika in diesem Gebiet zu einem deutlichen Bevölkerungswachstum kam, das relativ wenig von Flaschenhals-Effekten gekennzeichnet war.

Der Abstand von Afrika erklärt 19 % der Variation der Phonem-Diversität, aber 80 – 85 % der Verteilung neutraler genetischer Marker. Bei mtDNA liegt die Quote bei 18 %, bei phänotypischen Daten zwischen 14 und 28 %. Die Ausgangssprache, auf die die modernen Sprachen zurückgehen, muss *vor* der Auswanderung aus Afrika, also vor mehr als 50000 bis 70000 Jahren entstanden sein (Sci. 332, 346).

Vergleichende linguistische Studien deuten darauf, dass alle oder fast alle Sprachen von einer einzigen Ursprache abstammen, deren Satzaufbau aus Subjekt-Objekt-Prädikat bestand; daraus leitete sich dann später die Wortfolge Subjekt-Prädikat-Objekt ab (PNAS 108, 17290).

Die regionale Diversität der Sprachen korreliert positiv mit der Variabilität des Klimas. Wie eine Untersuchung von 6425 Sprachen zeigte, entwickeln Gruppen, die in Regionen mit ausgeprägter Jahreszeitlichkeit und unvorhersehbaren Regenfällen leben, auch über große Gebiete hinweg eher

eine gemeinsame Sprache als Gruppen, die unter stabilen Klimaverhältnissen leben. Stabile Verhältnisse unterstützen eher das Leben in kleinen Gruppen, instabile Klimaverhältnisse fördern die Bildung größerer Koalitionen von Gruppen (Nat. Com. 10: 2047).

Herkunft der indoeuropäischen Sprachen:

Die Herkunft der indoeuropäischen Sprache ist noch nicht klar. Bis 1492 AD wurde sie von West-Irland bis nach Indien und Westchina gesprochen. Die indoeuropäische Sprache besteht aus 144 Einzelsprachen in 11 Gruppen. Viele Sprachen sind ausgestorben, während andere Untergruppen sehr erfolgreich wurden (germanische, romanische, slawische, indo-iranische). Nach einer Hypothese wurde das Proto-Indoeuropäische von pferdereitenden Hirten (Kurgan) nördlich des Schwarzen Meeres gesprochen, die expandieren konnten, weil sie das Pferd domestiziert und vor 6000 BP das Rad erfunden hatten.

Die zweite Hypothese geht davon aus, dass ausgestorbene anatolische Sprachen am Anfang des Indoeuropäischen stehen, ausgehend von den anatolischen Farmern, die die Landwirtschaft nach Europa sowie im Osten bis zum Indus, im Norden und Osten bis Zentralasien brachten, beginnend vor 9000 bis 8000 J (s.u.). Dagegen spricht, dass die Rekonstruktion der alten Sprachen darauf deutet, dass das Proto-Indoeuropäische erst um die Zeit der ersten Räder und Wagen entstand (dies ergibt sich aus der Rekonstruktion der damit zusammenhängenden Wörter); auch Bezeichnungen für domestizierte Tiere und Pflanzen sprechen für eine jüngere Entstehung (Sci. 300, 597).

Eine umfangreiche vokabular-kladistische Studie mit 103 modernen und alten indo-europäischen Sprachen bestätigte im Jahr 2012 diese Hypothese; die indoeuropäischen Sprachen nahmen demnach vor 9500 bis 8000 Jahren ihren Ursprung in Anatolien. Es bestätigte sich folgender Stammbaum der Sprachen:

- Anatolisch
 - Tocharian + Armenisch
 - Indo-Iranisch + (Griechisch + Albanisch)
 - Balto-Slawisch
 - Germanisch
 - Italienisch + Keltisch,

wobei sich die fünf großen Subfamilien (Keltisch, Germanisch, Italienisch, Baltisch-Slawisch, Indo-Iranisch) vor etwa 6000 bis 4000 Jahren trennten – zeitgleich mit einer Reihe von kulturellen Expansionen (zu denen auch die Kurgan gehören). Innerhalb der einzelnen Subfamilien diversifizierte die einzelnen Sprachen erst vor 4500 bis 2000 Jahren, also deutlich nach der Ausbreitung der Landwirtschaft (Sci. 337, 902 + 957).

Die Ausbreitung der indoeuropäischen Sprachen ausgehend von der heutigen Osttürkei am Nordrand des Fruchtbaren Halbmondes würde daher mit der Ausbreitung der Landwirtschaft (also der Neolithisierung) zusammen fallen – was auch für andere Weltregionen und Sprachfamilien gilt (aber nicht für alle!). Das auf die Etablierung der Landwirtschaft folgende Bevölkerungswachstum führte zur Erschließung neuer Gebiete, deren indigene Populationen verdrängt oder assimiliert wurden; ihre Sprachen verschwanden, während sich die mitgebrachte Sprache der Neuankömmlinge in den neu von ihnen besiedelten Gebieten unabhängig voneinander veränderte und so die Diversität der indoeuropäischen Sprache, aber auch anderer Sprachfamilien erklärt

(Spektr. Wiss. 8/2014: 70). Die Ausgangssprache jener indoeuropäischen Sprachen, die heute in Europa gesprochen werden, wurden aber nach neuen Erkenntnissen erst von den Steppenbewohnern (Yamnaya) nach Europa getragen.

Kladistik der indoeuropäischen Sprachen (Nat. 426, 435+391):

Die indoeuropäische Sprache gehört zum Nostratischen, das die Sprachfamilien Indo-Europäisch, Uralisch (NE-Asien), Nordafrikanisch, Semitisch, Dravidisch (S-Indien) und Altaisch (Zentralsien) umfasst. Das alte Nostratisch wurde vor ca. 12000 J gesprochen.

Phylogenetisch-kladistische Methoden wurden auf lexikostatistische Daten der indoeuropäischen Sprachen angewandt, um einen Stammbaum der Sprachen zu erstellen und auch Dichotomiezeiten zu ermitteln. Danach entstanden die indoeuropäischen Sprachen vor ca. 8700 Jahren in einheimischen Bauerngesellschaften Anatoliens. Europa erreichte die Agrikultur nach radiokarbondatierten neolithischen Fundstellen zunächst irgendwann zwischen 9000 und 8000 BP in Griechenland. Schottland wurde erst vor 5500 BP erreicht.

Von der proto-indoeuropäischen Ursprache zweigte zunächst vor ca. 8700 +/- 700 J. das Hittitische (anatolisch) ab (vielleicht als Ausdruck einer ersten Migration aus Anatolien); vor ca. 7900 J zweigte das Tocharian ab (wurde in Westchina gesprochen), vor 7300 J die Linie zum Griechischen und Armenischen. Vor 6900 Jahren zweigte dann die Linie, die zum Albanischen, Persischen und Indischen führt, ab. Innerhalb dieser Linie steht das Albanische basal; die Trennung zwischen der indischen und persischen Linie erfolgte vor ca. 4500 Jahren. Innerhalb der persischen Linie trennte sich das Persische (darunter: Belutschi, Tadschikisch, Persisch, Wakhi, Ossetisch) vom Afghanischen vor ca. 2500 Jahren, in der indischen Linie fand seit 2900 Jahren eine starke Radiation statt. Basal in dieser Radiation steht Kaschmiri, gefolgt von (Singhalesisch + Romani), dann die weiteren Sprachen der indischen Linie.

Vor 6500 Jahren trennten sich dann die übrigen indoeuropäischen Sprache in zwei große Blöcke auf, den slavisch-osteuropäischen und den westeuropäischen.

Osteuropäische Sprachen (slavisch-baltisch): Vor 3400 Jahren trennte sich das (Lettische + Litauische), vor 1300 Jahren fand eine starke Radiation statt; eine Linie führt zum Slovenischen, Mazedonischen, Bulgarischen, Serbokroatischen; die andere zum Russischen, wobei folgende Linien nacheinander abzweigten: Sorbisch, (Slowakisch + Tschechisch), Polnisch; Russisch; am Ende stehen Ukrainisch und Weißrussisch.

Westeuropäische Sprachen: Vor ca. 6100 Jahren zweigt zunächst die Linie zum Irischen + (Walisischen und Bretonischen) ab (keltische Gruppe). Vor 5500 Jahren erfolgt dann eine Dichotomie in eine süd- und eine mittel-/nordeuropäische Linie.

Südeuropäische Linie (romanische Sprachen): Vor 1700 Jahren erfolgte eine starke Radiation, zunächst zweigt das Sardinische ab, gefolgt vom Italienischen, (Walachisch [Rumänien!] + Ladinisch), (Katalanischen + Spanischen), gefolgt von Provence + (Französisch + Wallonisch).

Mittel-/Nordeuropäische Linie (nord- und westgermanische Gruppe): Vor 1750 Jahren zweigt zunächst die Linie zum Schwedischen und Dänischen ab; auf der anderen Linie zweigt zunächst das Englische ab; danach erfolgt eine Dichotomie in Deutsch (und „Pennsylvaniadeutsch“) einerseits und eine Linie zu Friesisch, Flämisch und „Dutch Lis + Afrikaans“ auf der anderen Seite.

Alle verschiedenen Auswertungsvarianten der kladistischen Methodik ergeben folgende Gemeinsamkeiten: basal steht immer das Anatolische (=Hittitische), gefolgt vom Tocharian. Griechisch und Armenisch folgen entweder sukzessiv oder sind Schwestergruppen. Albanisch und Indisch-iranisch folgen dann entweder

sukzessiv oder sind Schwestergruppen. Darauf folgen auf jeden Fall die slavisch-baltischen Sprachen und der große Block der westeuropäischen Sprachen mit den drei Großgruppen der keltischen, romanischen und germanischen Sprachen.

Gegen die anatolische Herkunft (farming-dispersal-Hypothese) wird eingewandt, dass die PIE (Proto-indoeuropäische Sprache) die Sprache einer Gesellschaft sein muss, die Kupfermetallurgie und Fahrzeuge mit Rädern kannte; das könnte aber frühestens vor 6000 J. der Fall gewesen sein (als sich die anatolischen Farmer schon längst ausgebreitet hatten), und es gibt keine Hinweise auf Räder vor mehr als 5500 Jahren (alle indoeuropäischen Sprachen haben eine einheitliche Wurzel für das Wort „Rad“). Dies gilt auch für die Wolle; obwohl Schafe vor 9000 J. domestiziert wurden, liefern sie doch erst seit <6000 J. Wolle (frühe domestizierte Schafe waren haarig, aber nicht wollig!). Farmer, die vor knapp 9000 Jahren von Anatolien nach Griechenland wanderten, kannten noch keine Wolle. Aber dieser gemeinsame Stammbegriff könnte ja auch früher eine andere Bedeutung gehabt haben (z.B. „drehen“ statt Rad), so dass diese Argumentation letztendlich nicht zwangsläufig gegen die farming-dispersal-Hypothese spricht.

Und unabhängig von der o.g. Studie, die die Entstehung der indoeuropäischen Sprachen auf 8700 J datiert, kam auch eine andere Studie zu dem Ergebnis, dass die erste Ausbreitung der indoeuropäischen Sprachen nach Europa vor 10100 +/- 1900 J erfolgte. Vor 6500 J. kam es nach dieser Studie zu einer raschen Diversifizierung der indoeuropäischen Sprachen (zum Romanischen, Keltischen, Balto-Slavischen). Dies korreliert zeitlich mit der Besiedlung der baumlosen Steppen nördlich des Schwarzen Meeres mit den Kurgan, die später als nomadisches Reitervolk die Sprachen möglicherweise auch weiter verbreiteten, bis nach Ost- und Mitteleuropa hinein. Die anatolischen Farmer verbreiteten die protoindoeuropäischen Sprachen initial, die Kurgan könnten sie dann noch weiter getragen haben. Die Kurgan waren Nomaden mit Schaf- und Ziegenherden, sie zähmten Wildpferde; nachdem sie 1000 J. in der Steppe verbracht hatten, breiteten sie sich dann mit Pfeil und Bogen, Bronzedolchen und Speeren 2000 J. lang (also etwa zwischen 5500 und 3500 BP) in verschiedene Gegenden aus (O-, Mitteleuropa, Anatolien, Westasien) und könnten so zu einer weiteren Verbreitung und Diversifizierung der indoeuropäischen Sprachen beigetragen haben (Sci. 303, 1323). Sie waren nicht die Erfinder dieser Sprachfamilie, forcierten aber ihre Verbreitung und Diversifizierung.

Die Rolle der Kurgan bzgl. der Besiedlung Europas (neben Einwanderern aus Anatolien) wird auch durch das Lactosetoleranzgen unterstrichen. Normalerweise sind nur Babys laktosetolerant, ältere Kinder und Erwachsene können keine Lactose verdauen und keine Milch tolerieren; nur ein bestimmtes Gen ermöglicht die Lactosetoleranz, und dieses entwickelte sich vor ca. 4800 – 6000 Jahren bei den Udmurts, Mokshas und Ezras zwischen Ural und Wolga, denn diese zeigen die größte Variabilität in den Lactasegenmutationen (diese Völker erhielten eine alttümliche Variante der Lactosetoleranzgen-Mutation vermutlich durch Vermischung mit Völkern, die aus den asiatischen Steppen einwanderten). Die Uralgruppen verbreiteten dann das Gen nach Europa, besonders Nordeuropa (wo heute die höchste Lactosetoleranz herrscht) und den Mittleren Osten. Dies stützt die Hypothese, dass die nomadischen Herdenhalter (Kurgan) vor 4500 – 3500 J vom Süduural nach Europa expandierten und dabei die indoeuropäischen Sprachen mitbrachten. Offenbar gab es also nicht nur eine, sondern zwei Farmergruppen, die nach Europa vordrangen.

Indoeuropäer wanderten nach Europa also offenbar in zwei Wellen ein, zunächst aus der Türkei und später aus dem Süduural. Nachdem also Menschen aus den asiatischen Steppen im Süduural eingewandert waren und sich dort mit der ortsansässigen Bevölkerung gemischt hatten, breitete sich diese (laktosetolerante) Mischpopulation sowohl nordwestlich ins nördliche Europa wie auch nach Süden und Südosten ins Mittlere Asien aus (Sci. 309, 1285).

Ein Problem der Sprachkladistiken auf der Basis einzelner Wörter ist die relative Kurzlebigkeit der einzelnen Wörter; die Halbwertszeit eines Wortes (die Zeit, bis 50 % aller Wörter durch ein völlig neues Wort ersetzt sind) beträgt durchschnittlich 2343 Jahre (Median 1449 Jahre); die Spanne reicht von 660 bis 19600 Jahren, d.h. eine kleine Anzahl von Wörtern hat eine Halbwertszeit > 10000 Jahren. Es gibt Indizien, dass man mittels Grammatik, Syntax, Lauten (anstelle lexikalischer Wörter) aber eine tiefer reichende zeitliche Auflösung erzielen könnte (Sci. 309, 2007).

Kladogramm der indoeuropäischen Sprachen nach Nat. 449, 665:

Vier große Linien:

1. anatolische Sprache (darunter hittitisch)
2. kelto-italo-tocharisch; drei Zweige:
 - protokeltisch: irisch + schottisch
walisisch, bretonisch + cornisch
 - ab jetzt: italisch
 - osco-umbrianisch
 - ab jetzt: lateinisch
 - romanische Sprachen (ital., franz., span., rumän.)
3. balto-slavo-germanische Linie:
 - 3a) balto-slavische Linie: --- baltisch (altpreussisch, litauisch, lettisch)
 - Trichotomie in:
 - westslavisch: (polnisch, tschechisch)
 - protorussisch --- ukrainisch +
[weißrussisch + russisch]
 - südslavisch (serbokroatisch, slowenisch, bulgarisch)
 - 3b) protogermanische Linie:
 - ba) westgermanisch: - flämisches + (holländisch + niederdeutsch)
 - hochdeutsch
 - friesisch
 - englisch
 - bb) nordgermanisch: gotisch + skandinavisch (dänisch, schwedisch, isländisch, norwegisch)

Urwörter in modernen eurasiatischen Sprachen („lebende Wortfossilien“) (PNAS 110: 8471):

Die modernen Sprachen Eurasiens (außer China, Südostasien) lassen sich sieben Sprachfamilien zuordnen, die auf eine gemeinsame eurasiatische Ursprache (Super-Sprachfamilie) zurückgehen, die irgendwo in den Steppen Vorderasiens vor ca. 15000 Jahren gesprochen wurde (als gemeinsamer Vorfahr dieser 7 Sprachfamilien) und dann nacheinander in die 7 Sprachfamilien aufsplittete, die sich dann mit dem Rückzug des LGM in Europa und Asien ausbreiteten. Einige heutige Wörter gehen also auf das Ende des LGM zurück!

Die Halbwertszeit der meisten Wörter beträgt nur 2000 bis 4000 Jahre, bis diese Wörter durch völlig andere Wörter mit gleicher Bedeutung ersetzt werden. Vergleiche zwischen diesen sieben Sprachfamilien zeigten aber, dass es Wörter gibt, die mit Wörtern gleicher Bedeutung in anderen Sprachfamilien verwandt sind – diese Wörter müsste es also schon gegeben haben, bevor sich die betreffenden Sprachfamilien voneinander trennten. Dabei zeigte sich weiter, dass die Häufigkeit der Verwendung in der gesprochenen Alltagssprache mit der Wahrscheinlichkeit korreliert, dass sich verwandte Wörter in anderen Sprachfamilien finden. Wörter mit einer Häufigkeit von > 1/1000 Wörter in der gesprochenen Alltagssprache haben eine 7- bis 10-mal

höhere Wahrscheinlichkeit, sehr alt zu sein. Seltener genutzte Wörter finden sich dagegen meist nur in 1 oder 2 Sprachfamilien. Häufig genutzte Wörter evolvieren langsamer; ab einer Häufigkeit von 1 : 1000 finden sie sich oft in mehr als 2 Sprachfamilien.

23 verwandte Wörter gleicher Bedeutung fanden sich in mindestens 4 der Sprachfamilien:

7 Sprachfamilien: thou (you)

6: I

5: not, what, we, to give, who

4: this, what, man/male, ye (“ihr”), old, mother, to hear, hand, fire, to pull, black, to flow, bark, ashes, to split, worm

Die kalkulierten Halbwertszeiten (d.h. die Zeit, in der eine 50 %-Wahrscheinlichkeit besteht, dass die Bedeutung des Wortes durch ein völlig neues Wort ersetzt wird) waren am längsten für „I“ und „who“ (77 TA), gefolgt von „we“ (19 TA), „what, thou, to give“ (9 bis 11 TA), „not“ und „hand“ (ca. 8,5 TA) und „ye“ (ca. 5 TA).

Zahlenwörter finden sich hier nicht; sie entwickelten sich zwar in der indoeuropäischen Sprache sehr langsam, finden sich aber sonst nur in durchschnittlich zwei Sprachfamilien als verwandt.

(Zählen im Tierreich: Bienen haben ein Konzept von „Null“, Rhesusaffen können bis vier zählen, Kormorane, die man in China zum Fischen einsetzt, angeblich bis sieben) (Spektr. Wiss. 3/19: 34).

Kladogramm:

Gemeinsame Ursprache: ca. 15000 J

--- Abzweig Proto-Dravidisch (vor ca. 15000 J) (Richtung Afghanistan/Pakistan und Südindien)

--- Abzweig Proto-Kartvelisch (vor ca. 13000 J) (Kaukasus-Gegend)

Gemeinsame Ursprache der restlichen 5 Sprachfamilien vor ca. 13000 – 12500 Jahren*

--- Abzweig zu Proto-Uralisch + Proto-Indoeuropäisch vor ca. 12000 Jahren, kurz danach Aufspaltung in Proto-Uralisch und Proto-Indoeuropäisch

--- Abzweig zu Proto-Altaiisch vor ca. 11000 Jahren

--- Aufspaltung zu Proto-Chukchi-Kamschatkisch einerseits und Proto-Inuit-Yupik andererseits vor ca. 10000 Jahren (Ostsibirien bzw. Alaska)

* Diese Kerngruppe der 5 Sprachfamilien teilte sich damit in eine westliche Linie (Proto-uralisch, Proto-indoeuropäisch) und eine östliche Linie mit den anderen drei Sprachfamilien.

Unklar ist, ob Proto-Dravidisch oder Proto-Kartvelisch die Außengruppe darstellt; falls ersteres, liegt das Alter der Basis des Stammbaums bei 14450 Jahren (KI: 11720 bis 18380 Jahre), anderenfalls (Proto-Kartvelisch) bei 15610 Jahren (KI: 11720 bis 20400 Jahre). Nach genetischen Daten stellen die dravidischen Völker eine frühe Expansion von Zentral- nach Südasien dar, die mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit vor der Ankunft der Indoeuropäer erfolgte.

Sprachklang, Phoneme: Trockenheit wirkt sich ungünstig auf die Bewegungen der Stimmbänder aus; Sprachen, die sich unter kalten oder trockenen Bedingungen entwickelten,

weisen eine weniger komplexe Tonalität einschließlich erhöhter Unschärfe auf – bestätigt durch Untersuchungen an über 3700 Sprachen. Unter trockenen Bedingungen sind die Bewegungen der Stimmbänder weniger genau, was Einfluss auf die Evolution der Sprache hat. Alle Sprachen mit komplexer Tonalität haben sich weder unter kalten noch unter sehr trockenen Bedingungen entwickelt. Auch innerhalb von Kontinenten oder derselben Sprachfamilie zeigen sich entsprechende Unterschiede (PNAS 112: 1322).

Lippenlaute wie „f“ und „v“ (Labiodentale) entstanden erst vor relativ kurzer Zeit im oder nach dem Neolithicum, als der Mensch zu weicher Nahrung überging und sich dadurch sein Gebiss veränderte. Laute wie „m“ und „a“ sind dagegen schon alt. Solange harte Nahrung gekaut wurde, dominierte der Kopfbiss; erst mit der Dominanz weicher Nahrung setzte sich der Überbiss durch, und diese neue Zahnstellung ermöglichte dann die Bildung neuer Laute wie „f“ und „v“, bei denen die oberen Schneidezähne die Unterlippe berühren müssen. Frühe Sprachen müssen daher anders geklungen haben (nach www.antropus.de 3/19).

Während Erwachsene vor der Einführung des Ackerbaus aufgrund der Abrasion über Kopfbiss verfügten (im Sinne der sekundären Progenie durch Bissenkung, aber auch Wachstumsimpulsen für einen großen, langen Unterkiefer), behielten die Ackerbauern den juvenilen Überbiss bei, den zuvor nur die Kinder und Jugendlichen hatten. Erst dieser Überbiss ermöglichte Laute wie „f“ und „v“ (Konsonanten, Labiodentale). Diese neuen Laute triggerten dann die Diversifikation der Sprache in den letzten > 4000 Jahren in Europa und Asien; dies ermöglichte auch Buchstabenwechsel von Lateinisch „pater“ zu alt-englisch „faeder“.

Die Sprache von Jäger-Sammlern weist keine oder wenige Labiodentale auf. Die Abrasion führt auch zu einem größeren Unterkiefer und die Molaren wachsen mit dem sich vergrößernden Unterkiefer nach vorn, so dass ein Kopfbiss entsteht. Der macht es schwierig, mit den oberen Schneidezähnen die untere Lippe zu berühren, was für die Aussprache von Labiodentalen aber entscheidend ist. Mit einem Überbiss verlangt die Produktion von Labiodentalen 29 % weniger Kraftanstrengung als bei Kopfbiss. Jäger-Sammler haben nur ¼ so viele Labiodentale wie Bauerngesellschaften. Je mehr Erwachsene Überbisse behielten, um so mehr begannen zufällig „f“ und „v“ zu sagen. Im frühen Indien und Rom könnten Labiodentale ein Indiz für weiche Nahrung und damit für den Sozialstatus gewesen sein. Die Konsonanten verbreiteten sich dann durch andere Sprachgruppen und finden sich heute in 76 % der indoeuropäischen Sprachen. Demgegenüber verfügten nur 3 % der Proto-Indoeuropäischen Sprachen vor 6000 bis 8000 Jahren über Labiodentale (Sci. 363: 1134 + 1192).

Untersuchungen der Unterkieferform und -größe in der Levante (10 Natufier, 14900 – 11750 BP, Jäger/Sammler; 6 frühe neolithische Farmer vor Beginn der Töpferei: 12175 – 8450 BP; 9 chalcolithische Farmer, 16 Personen aus römisch-byzantinischer Zeit und 63 moderne Menschen) zeigten große Unterschiede im Verlauf des Holozäns, weitgehend zwischen den prä-agrarischen Natufiern und den folgenden Populationen, aber auch zwischen prä- und postindustriellen (modernen) Menschen. Der Übergang zur Agrarwirtschaft ging mit einer Reduktion der Kiefergröße einher, die meisten Regionen des Unterkiefers erfuhren aber auch Formveränderungen (kaufunktionelle Hypothese) (Sci. Rep. 9: 8799).

Steppe in Europa (Steppenrelikte)

Die Relikte der Steppe in Europa („extrazonale Steppe“ im Vergleich zum großen zonalen Steppengürtel in Asien) erwiesen sich in einer umfangreichen Untersuchung mit 6 Schlüsseltaxa (3 Pflanzen-, 3 Tierarten) als Relikte einer ursprünglichen Steppenvegetation in Europa, deren Ursprünge (wie auch molekulare Divergenzen innerhalb der betrachteten Taxa zeigen, konkret für eine Ameisen- und eine Grashüpferart) bis ins frühe Pleistozän zurückgehen (Grashüpfer *Plagiolepis taurica*: 1,5 MA; 95% KI: 0,92 – 2,08 MA; Ameise *Omocestus petraeus*: 2,42 MA; KI: 1,0 – 4,52 MA). Schlüsselarten bei den Pflanzen waren *Astragalus onobrychis* = Esparsetten-Tragant*, *Euphorbia seguieriana* = Steppen-Wolfsmilch („kontinentale Trockenrasen“); Gras *Stipa capillata* = Haar-Pfriemengras**).

*In Deutschland Neophyt in Mittel- und NW-Bayern, ist inzwischen wieder ausgestorben; in Österreich aber im Burgenland, Wien, Niederösterreich, SW-Kärnten, N-Tirol. Im pannonischen Gebiet häufig bis zerstreut, auch im Etsch- und Eisacktal in Südtirol.

** Westgrenze im Oberrhein- und Rhonegebiet; in Mitteleuropa nur an den trockensten und wärmsten Stellen z.B. Pfalz, Rheintal zwischen Neckar und Mosel.

Die Steppen expandierten dann in Kaltphasen und kontrahierten mit der Ausbreitung der Wälder in Warmphasen und im Holozän. Es bestehen kaum taxonomische Überschneidungen mit der zonalen Steppe Asiens (und wenn, dann nur durch lokale Vermischung), was dafür spricht, dass es sich bei der europäischen Steppe um eine eigene Bildung handelt und nicht um Relikte von vorübergehenden Expansionen der asiatischen Steppe nach Westen. Die Klimazyklen trugen dann zur Diversität und Differenzierung der europäischen Steppen bei.

Pleistozäne Refugien beherbergen eine erhöhte genetische Diversität und seltene Allele. Es muss im Pleistozän stabile Warm- und Kaltphasen-Refugien für extrazonale Steppen gegeben haben, räumlich getrennt von den heutigen Reliktarealen, zum Teil sehr kleine Refugien. Expansionen erfolgten dann ausgehend von diesen kleinen Refugien aus und nicht wie bisher angenommen von dem größeren, eher kontinuierlichen Steppengürtel im Pannonischen Becken oder den Pontischen Ebenen. Außer-pannonische Refugien spielten bei der Evolution und Diversifikation der europäischen Steppenbiota demnach eine wichtige Rolle.

Jeder Steppenrest weist heute seine Besonderheiten auf, und um das Biom der eurasischen Steppen im Ganzen zu erhalten, muss jedes einzelne Steppenbiotop als eine wichtige und im wesentlichen von anderen unabhängige Einheit betrachtet werden, das sich für die meiste Zeit seiner Geschichte in Isolation entwickelt hat.

Beprobte Fundstellen: 320 Lokalitäten in Europa und Westasien; 26 in Deutschland, darunter Kaiserstuhlgegend; Nahetal südlich Traisen; 1,3 km östlich Traisen an der Spitze des Rotenfels; Ölberg 1,4 km WSW Wöllstein; Mainzer Sand; Sandhausener Dünen; Zellingen SE Thüngersheim; Gungolfinger Wachholderheide; Muhlhausen; Bad Frankenhausen; Timmenrode; Unstrutgebiet; östliches Harzvorland E Eisleben; Rothenburg; Trebnitz; Deetz; Stolpe; Mallnow. Sieht man einmal von einem großen Gebiet zwischen Alpen und den Karpaten (Ungarn, Slowenien, NW-Rumänien) ab, bestehen Steppenreste in Deutschland vor allem entlang einer schrägen Achse Südwesten-Nordosten, kleine Gebiete in Tschechien, große Gebiete in West-Spanien, minimale, sehr kleine Gebiete nur in Südfrankreich (sonst nirgendwo in Frankreich oder Benelux), winzige Gebiete in den Alpen, Südpolen, Mittelitalien, westlicher Balken, Griechenland; größeres Gebiet in Süd-Bulgarien.

Mit Abstand nördlichstes Vorkommen: ausgedehntes Gebiet entlang der deutsch-polnischen Grenze über das gesamte Mecklenburg-Vorpommern und den Norden Brandenburgs. (Nat. Comm. 11: 1968).

Symbolismus: s. unter „Kulturelle Leistungen I“

Viehzucht: s. Domestikation

Zahngröße: Die Zahngröße der HSS des Jungpaläolithikums lag zwischen derjenigen der HN und derjenigen der heutigen Europäer. Die Reduktion der Zahngröße gilt aber nicht für die gesamte Weltbevölkerung: die Zähne der australischen Ureinwohner haben noch eine Größe auf dem Niveau der Neandertaler.

Die Zahngröße korreliert auch mit der Zeit, die für die Nahrungsaufnahme aufgewendet wird; adjustiert auf die Körpergröße, beträgt diese 4,7 % der täglichen Aktivität beim modernen Menschen im Vergleich zu 48 % bei anderen Primaten. Möglich wurde dies durch verschiedene Formen der Nahrungsverarbeitung, u.a. auch das Kochen. Der Zeitaufwand für das Essen hat sich somit seit der Dichotomie vom Schimpansen extrem verkürzt (PNAS 108, 14555).

Die Reduktion der Molarengöße in frühen *Homo* (HH, HRU) lässt sich allein durch Phylogenie und Körpergröße erklären, setzt also keine veränderte Nahrungsaufbereitung voraus.

Beim HE verkleinerten sich dann die Molaren stark, gefolgt von einer graduellen weiteren Verkleinerung beim HS. Die Veränderungen der Molarengöße beim HE, HN und HS sind nicht mit craniodentaler Evolution oder Körpergröße erklärbar. Dies spricht dafür, dass Veränderungen der Nahrungsaufnahme (kürzere Esszeiten, kleinere Molaren) nach der Evolution von frühen *Homo*, aber vor oder während der Evolution des HE (also vor ca. 1,9 MA) eintraten (PNAS 108, 14555).

biom-biom

Rezente Biomasse (PNAS 115: 6506)

Die aktuelle Menge an Biomasse auf der Erde (berechnet als Gigatonnen organischer Kohlenstoff) beträgt ca. 550 Gt (1 Gt = 1 Milliarde t) (Unsicherheit Faktor 1,7).

Dies teilt sich auf in:

470 Gt terrestrisch, 6 Gt marin, 70 Gt tief unter der Erdoberfläche, bei etwa gleich großem Ausmaß der Primärproduktion zwischen Land und Meer.

Mikroben machen 70 % der marinen Biomasse aus (überwiegend Bakterien und Protisten); der Rest von 30 % entfällt überwiegend auf Arthropoden und Fische.

Ca. 15 % der gesamten Biomasse finden sich tief unter der Erdoberfläche (überwiegend Bakterien und Archaea).

Der Schwerpunkt der pflanzlichen Biomasse findet sich an Land; weniger als 1 Gt der pflanzlichen Biomasse ist marin (Grünalgen, Seegras). Auch Pilze finden sich zu > 95 % auf dem Land. Protisten 45 % Land / 55 % Meer; der größte Teil der tierischen Biomasse findet sich dagegen im Meer (75 %), der größte Teil der Biomasse der Bakterien und Archaea tief unter der Oberfläche (jeweils > 85 %).

An Land dominieren Primärproduzenten (450 Gt Produzenten, 20 Gt Konsumenten), im Meer dagegen nur 1 Gt Primärproduzenten, aber 5 Gt Konsumenten. Die Ursache für die geringe Biomasse der Primärproduzenten im Meer ist der rasche Turnover der marinen Primärproduzenten (z.B. einzellige Algen) im Vergleich zur Langlebigkeit zum Beispiel von Fischen.

Von den 550 Gt Biomasse in allen drei Lebensräumen zusammen entfallen heutzutage:

450 Gt auf Pflanzen, dominiert von Embryophyten (Unsicherheit Faktor 1,2) (die pflanzliche Biomasse hat seit Beginn der menschlichen Aktivitäten um das Zweifache, also ca. 900 Gt, abgenommen; der Getreideanbau macht dagegen nur 10 Gt aus, d.h. ca. 2 % der rezenten pflanzlichen Biomasse).

70 Gt auf Bakterien (Faktor 10)

12 Gt auf Pilze (Faktor 3)

7 Gt auf Archaea (Faktor 13)

4 Gt auf Protisten (Faktor 4)

2 Gt auf Tiere (Faktor 5)

0,2 Gt auf Viren (Faktor 20)

(die hohen Unsicherheitsfaktoren sind aber zu beachten!)

Die 2 Gt Tiere (überwiegend marin) verteilen sich wie folgt:

1 Gt marine Arthropoden (darunter die antarktische Krillart *Euphausia superba* mit 0,05 Gt und damit ähnlich Menschen, Kühen oder allen Termitenarten zusammen; letztere: 0,05 Gt)

0,2 Gt terrestrische Arthropoden (davon 0,05 Gt Termiten)

0,7 Gt Fische (Abnahme durch menschlichen Einfluss um 0,1 Gt; vor dem Einfluss des Menschen waren es daher 0,8 Gt)

0,2 Gt Mollusken

0,2 Gt Anneliden

0,1 Gt Cnidaria

0,1 Gt Nutztiere (überwiegend Rinder und Schweine; 0,005 Geflügel)

0,06 Gt Menschen (angesetzt mit 7,5 kg Kohlenstoff pro Mensch bei 50 kg Gewicht)

0,007 Gt wilde Säugetiere; darunter:

0,003 Gt wilde Landsäugetiere (vor der endpleistozänen/holozänen Extinktion: geschätzt 0,02 Gt, d.h. Reduktion um 6/7 seit dem Pleistozän)

0,004 Gt Meeressäuger (vor der Waljagd geschätzt 0,02 Gt, Reduktion um 4/5)

0,17 Gt Säugetiere gesamt (inkl. Menschen und Nutztiere); vor dem Einfluss des Menschen waren es 0,04 Gt: d.h. Zunahme der Biomasse der Säugetiere um das Vierfache bei Abnahme der wilden (terrestrischen + marinen) Säugetiere um 5/6.

0,002 Gt Vögel

0,002 Gt Nematoden

Da Bakterien und Archaea (zusammen ca. 77 Gt) weitgehend unter der terrestrischen Oberfläche bzw. unter dem Meeresgrund leben, verbleiben ca. 6 Gt Biomasse im marinen Kontext (oberhalb des Meeresbodens), während die terrestrische Biomasse (ca. 470 Gt, dominiert von Landpflanzen) fast zwei Größenordnungen größer ausfällt. Die globale marine Biomasse enthält viel mehr Konsumenten als Produzenten.

Die Biomasse über dem Boden beträgt 320 Gt (ca. 60 %), die Biomasse im Boden und tiefer in der Erde 130 Gt (Pflanzenwurzeln) und 100 Gt Mikroben.

70 % der pflanzlichen Biomasse besteht aus Stämmen und Ästen, die metabolisch weitgehend inert sind. 90 % der bakteriellen Biomasse findet sich ebenfalls in der Tiefe und weist sehr niedrige Stoffwechselraten auf. Metabolisch aktive Biomasse der Pflanzen liefern vor allem die Wurzeln und Blätter (150 Gt) sowie die 9 Gt marine und terrestrische Bakterien.

Zusammensetzung der Biomasse der drei Kompartimente:

Terrestrische Biomasse (insgesamt 470 Gt): Pflanzen: 450; Pilze 12; Bodenbakterien 7; terrestrische Protisten: 1,6; Boden-Archaea: 0,5; terrestrische Arthropoden 0,2; Anneliden 0,2; Nutztiere 0,1; Menschen 0,06; wilde Säuger 0,007; terrestrische Nematoden 0,006; wilde Vögel: 0,002

Marine Biomasse (insgesamt 6 Gt): marine Protisten 2,0; marine Bakterien 1,3; marine Arthropoden: 1,0; Fische: 0,7; marine Pilze: 0,3; marine Archaea: 0,3; marine Mollusken: 0,2; Cnidaria 0,1; marine Nematoden: 0,01

Tief unter der Oberfläche (70 Gt): terrestrische Bakterien tief unter der Oberfläche: 60; marine Bakterien tief unter der Oberfläche: 7; terrestrische Archaea tief unter der Oberfläche: 4; marine Archaea tief unter der Oberfläche: 3.

Sieht man von den metabolisch weitgehend inaktiven Ästen und Stämmen der Pflanzen sowie den tief unter der Oberfläche lebenden Mikroorganismen ab, ergibt sich noch eine Biomasse von ca. 178 Gt, die sich wie folgt aufteilt:

Pflanzen ohne Stämme und Äste: 150 Gt, Pilze 12 Gt, Bakterien (ohne tief unter Oberfläche lebende Formen): 9 Gt; Protisten: 4 Gt; Tiere: 2 Gt; Archaea (ohne tief unter der Oberfläche lebende Formen): 1 Gt; Viren 0,06 Gt.

Geschätzte Anzahl rezenter Individuen (ausgewiesen als Exponent von Zehnerpotenzen):

Bäume 13 (d.h. 10^{13}) (machen 450 Gt C)

Bakterien: terrestrisch tief unter der Oberfläche: 30; marin tief unter der Oberfläche: 29; Boden 29; marin: 29; **gesamt: 30** (machen insgesamt 70 Gt C aus)

Pilze: 27 (machen insgesamt 12 Gt C aus)

Archaea: terrestrisch tief unter der Oberfläche: 29; marin tief unter der Oberfläche: 29; Boden 28; marin: 28; **gesamt: 29** (machen insgesamt 7 Gt C aus)

Protisten: 27 (machen insgesamt 4 Gt C aus)

Tiere: gesamt 21 (machen insgesamt 2 Gt C aus)

Chordaten: Fische 15; Nutztiere 10; Menschen: 10; Wildvögel: 11

Arthropoden: terrestrisch 18; marin 20

Anneliden: 18

Mollusken: 18

Cnidaria: 16

Nematoden: 21

Viren: 31 (machen insgesamt 0,2 Gt C aus)

(PNAS 115: 6506).

zuku-zuku

Die Zukunft des Lebens

(Spektr. 10/2004 S. 52; BdW 11/07, 46+52):

In 6,5 MrA entwickelt sich die Sonne zu einem Roten Riesen; sie wird sich massiv aufblähen, ihre Leuchtkraft verdoppeln und Merkur, Venus und in 7,59 +/- 0,05 MrA auch die Erde verschlucken.

Das Gleichgewicht, das seit langer Zeit die Temperatur auf der Erde ungefähr konstant hält, wird aber schon viel früher zerstört werden. Der natürliche Thermostat der Erde ist der globale Karbonat-Silikat-Kreislauf, der extreme Klimaschwankungen verhindert:

Bei steigenden Temperaturen beschleunigt sich die Verwitterung von Silikaten (60 % der irdischen Minerale sind Silikate); CO₂ aus der Luft, das sich im Regenwasser gelöst hat, entzieht dem Silikatgestein dabei Calcium und wird als Ca-Hydrogenkarbonat ins Meer gespült, wo es als Kalk abgeschieden wird, entweder direkt oder über den Umweg des Einbaus in die Kalkschalen von Organismen; im Sediment bleibt das CO₂ über lange Zeit gebunden. Erst nach Subduktion in den Erdmantel und bei den dort herrschenden hohen Drucken und Temperaturen bildet sich das Silikatgestein zurück, CO₂ wird wieder freigesetzt und entgast im Rahmen vulkanischer Prozesse in die Atmosphäre.

Zukünftig wird dieser Thermostat aber nicht mehr ausreichen, da der Variationsspielraum der CO₂-Konz. in der Atmosphäre nicht mehr reicht, die zunehmende Aufheizung durch die alternde Sonne zu kompensieren; dazu müsste der CO₂-Gehalt nämlich sinken, und dabei irgendwann die Minimalkonzentration unterschreiten, die für die Photosynthese erforderlich ist. Für die C3-Pflanzen liegt diese bei 150 ppm, für die C4-Pflanzen aber nur bei 10 ppm (C4-Pflanzen fixieren Kohlenstoff bei der Photosynthese effizienter; sie erhöhen die CO₂-Konz. im Gewebe, so dass sie das Gas auch dann noch verwerten können, wenn sein Anteil in der Außenluft sehr gering ist). In Zukunft dürften daher C4-Pflanzen (wie Zuckerrohr, Mais, Hirse) einen Vorteil gegenüber C3-Pflanzen (Getreide, Kartoffeln) haben und diese allmählich verdrängen, und vielleicht ist die Evolution des C4-Mechanismus in mehreren nicht verwandten Pflanzengruppen (also konvergent)

schon heutzutage eine Anpassung an die sinkenden CO₂-Konzentrationen in der jüngeren Erdgeschichte; noch dominieren aber die C3-Pflanzen.

Der zunehmende Übergang von C3-Pflanzen zu C4-Pflanzen wird es ermöglichen, dass auch bei steigenden Temperaturen und sinkendem CO₂-Gehalt höheres pflanzliches Leben länger auf der Erde möglich ist, als es nach einfachen Rechenmodellen, die nur von C3-Pflanzen ausgehen, der Fall wäre (danach würde nämlich schon in 100 MA alles Leben zugrunde gehen!).

Ein weiterer Ungunstoffaktor ist allerdings, dass die plattentektonischen Prozesse, die ja auch zur vulkanischen Aktivität und damit zur CO₂-Ausgasung führen, mit zunehmender Erkaltung im Erdinnern immer mehr zurückgehen; die geodynamischen Prozesse verlangsamen, vulkanische Aktivität und CO₂-Ausgasung nehmen ab. Parallel nimmt die Gesamtausdehnung der Kontinente (die schon im bisherigen Verlauf der Erdgeschichte zugenommen hat) weiter zu, dadurch wird vermehrt Silikatgestein freigelegt und verwittert, was ebenfalls zur CO₂-Abnahme führt.

Die Summe dieser Faktoren führt dann dazu, dass trotz Übergangs zu C4-Pflanzen je nach Wahl des Modells für das Kontinentwachstum die Flora in 500 bis 600 MA an CO₂-Mangel (Unterschreitung von 100 ppm) zugrunde gehen wird.

In einem noch komplexeren geodynamischen Modell wird weiterhin berücksichtigt, dass die biogene Verwitterung nur von höheren Lebensformen ausgeht; sie sorgen für einen zusätzlichen Rückkoppelungsprozess im C-Kreislauf und beeinflussen die Umwelt am stärksten; jede der drei Lebensformen (Prokaryonten, einfache Eukaryonten, höhere Organismen) kann aber nur in einem bestimmten Bereich globaler Oberflächentemperaturen existieren. Aus den damit verbundenen Wechselwirkungen (auf Verwitterung usw.) ergeben sich weitere Konsequenzen für die weitere Entwicklung des Lebens. Die drei Organismengruppen werden in der umgekehrten Reihenfolge ihres Auftretens wieder aussterben. Allerdings werden die höheren Organismen dabei nicht sprunghaft aussterben, wie es ein Spiegelbild der kambrischen Explosion wäre.

Nach diesem komplexeren Modell würden in 800 bis 900 MA die höheren Lebensformen verschwinden, besonders die Pflanzen; das um 300 MA längere Überleben gegenüber dem einfacheren Modell beruht darauf, dass sich die biogen angetriebene Verwitterung (und CO₂-Absenkung) mit der Zeit abschwächt, weil bei steigenden Temperaturen die Bioproduktivität nachlässt; es verbleibt mehr CO₂ in der Atmosphäre, der Mindestwert für die Photosynthese der C4-Pflanzen (10 ppm) wird erst in 1,6 MrA erreicht.

Dafür nimmt die globale Oberflächentemperatur aber schneller zu (relativ mehr CO₂ als im einfacheren Modell), so dass schließlich die hohen Temperaturen in 800 bis 900 MA selbst (und nicht der CO₂-Gehalt) zum limitierenden Faktor für die höheren Organismen werden; die kritische Grenze für höhere Lebensformen liegt bei 30 Grad (als globale Mitteltemperatur).

Einfache Eukaryonten sind nicht so wärmeempfindlich, können noch bis zu einer globalen Mitteltemperatur von 45 Grad überleben, sterben deshalb erst in 1,2 bis 1,3 MrA aus. Nach dem Aussterben der höheren Eukaryonten breiten sich die einfachen Eukaryonten aber zunächst in Form von Matten weitflächig in Form von schleimigen, gallertigen Gebilden auf den Gesteinen aus, bis auch sie in 1,2 – 1,3 MrA verschwinden.

Prokaryonten überleben noch 300 MA länger, sterben dann aber nicht durch die hohe Oberflächentemperatur aus (die bei 1,6 MrA noch bei unter 60 Grad liegt), sondern an dem Erlöschen der Photosynthese bei der Unterschreitung von 10 ppm CO₂ bei 1,6 MrA (die Sonne wird dann 15 % heller sein). Cyanobakterien können dann keine Photosynthese mehr betreiben.

Jetzt, jenseits der 1,6 MrA, können allenfalls extrem angepasste Mikroorganismen überleben, die nicht auf Photosynthese und CO₂ angewiesen sind. Die Kontinente sind bis dahin durch Erosion eingeebnet. Flüsse werden zu diesem Zeitpunkt die treibende geologische Kraft sein, die alles einebnen, allerdings werden sie viel weniger Wasser führen und sehr langsam fließen, die Gebirge verschwinden. Die UV-Strahlung nimmt zu, zersetzt die Wassermoleküle in der Atmosphäre; der leichte Wasserstoff entweicht ins Weltall, der schwerere Sauerstoff bleibt zurück, wobei der Luftdruck mehrere hundert mal höher ausfällt als heutzutage. Eisen im Gestein wird oxidiert, die Erde zu einem rostigen Planeten ähnlich dem Mars.

Schließlich verdampfen die Ozeane zu trockenen, weiten Salzwüsten, so dass auch die Lebensgrundlage für die zunächst noch überlebenden, extrem angepassten, photosyntheseunabhängigen Mikroorganismen verloren geht; die besten Überlebenschancen haben dann nur noch extremophile Mikroorganismen in Gesteinen tief unter der Erdoberfläche.

In 6,0 MrA beginnt die Aufblähung der Sonne zum roten Riesen, in 7,5 MrA wird die Sonne das 250-Fache ihres heutigen Radius einnehmen; zuvor hat sie schon Merkur und Venus verschlungen. Die Erde wird sich dann nicht mehr relativ zur Sonne drehen; eine Seite der Erde wird immer der Sonne ausgesetzt sein, die andere Seite einer ununterbrochenen Nacht. Dazwischen gibt es Zonen mit Zwielicht, in denen sich möglicherweise noch längere Zeit Wasser halten kann. Auf der sonnenzugewandten Seite wird der Magmazoan 2200 Grad heiß sein; Magma beginnt zu verdampfen, die Erde wird wie ein Stern glühen. Auf der Erdrückseite könnten die Temperaturen dagegen auf – 240 Grad abfallen. Auf der heißen Seite verdampfen Eisen, Silizium und Magnesium aus dem Magmasee, in der Zwielichtzone kondensieren sie zu einem Eisenregen und vielleicht Siliziummonoxid-, Natrium- und Kaliumschnee. Auf der kalten Seite würde sich dagegen durch Ausfrieren von Schwefeldioxid, Kohlendioxid und Argon eine riesige Polkappe mit Stickstoff- und Argoneis bilden.

Das Aufblähen der Sonne kommt dadurch zustande, dass die Kernfusion in der Sonne das Sonneninnere aufheizt und damit einen Druck gegen die umgebende kühlere Materie schafft; diese strebt aufgrund der Schwerkraft nach innen. Dies führt dazu, dass der zentrale Bereich der Sonne, in dem die Kernfusionen erfolgen, langsam kontrahiert, wodurch die Fusionsprozesse effektiver werden, weshalb die Materie ringsum expandiert; dadurch nimmt die Leuchtkraft der Sonne in den nächsten 6,5 MrA kontinuierlich und fast linear zu. Wenn fast der gesamte Wasserstoff im Sonnenzentrum zum Helium verschmolzen ist, erlöschen die Kernfusionsprozesse im Zentrum der Sonne, während es in der Hülle noch viel Wasserstoff gibt. Der Kern der Sonne zieht sich zusammen, die Hülle heizt sich aber auf und expandiert, wobei dieser Prozess – der zum Roten Riesen führt – in ca. 6 MrA beginnt. In 1 MrA (bis 7,0 MrA) nimmt der Durchmesser dann um das 10-Fache zu, in den folgenden 70 MA sogar nochmals um das 25-Fache. Gleichzeitig verlangsamt sich die Umdrehung der Sonne (von zur Zeit 27 Tagen auf einige tausend Jahre).

Da die sich aufblähende Sonne durch den Sonnenwind viel Masse ins All verliert (bis zur maximalen Größe als roter Riese immerhin ein Drittel!) und dadurch ihre Anziehungskraft abnimmt, vergrößern sich die Bahnradien der Planeten; dennoch wird Merkur in 3,8 MrA (3,8 MrA vor der Erde) und Venus in 6,6 MrA (1,0 MrA vor der Erde) von der Sonne verschluckt; der Mars bleibt dagegen verschont. Wäre die Erde 22,5 Millionen km weiter von der Sonne entfernt, würde sie auch verschont werden. Der notwendige Abstand würde beispielsweise erreicht, wenn alle 6000 Jahre ein Planetoid in 10000 km Entfernung an der Erde vorbeiziehen würde; dadurch ließe sich die Erdbahn nach ca. 1 Million solcher Passagen auf das 1,5-fache des bisherigen Sonnenabstandes vergrößern.

Wenn die Erde verschluckt wird, verdampft erst das Gestein der Erdkruste, dann löst sich der Erdmantel auf, innerhalb weniger zehntausend Jahre verglüht die Erde. Es verbleibt dann nur ein um ca. 0,01 % erhöhter Metallgehalt in der äußeren Sonnenhülle zurück.

Die lebensfreundliche Zone des Sonnensystems – in der es Wasser gibt - verschiebt sich im Laufe der Zeit immer weiter nach außen: während es auf der Erde in 1,6 MrA zu heiß für das Leben wird, erreicht der Mars erst in 7 MrA für – nur – 100 MA erdähnliche Temperaturen, gefolgt von tödlicher Hitze. Angenehme Temperaturen herrschen in 7,4 MrA auf dem Jupitermond Europa und kurz danach auf dem Saturnmond Titan und Uranusmond Oberon. Wenn die Sonne im Alter von 12,17 MrA (z.Zt. 4,58 MrA, also in 7,59 MrA) zum voll entwickelten Roten Riesen geworden ist, kommt es zu einer drastischen Abkühlung; das Sonnensystem wird dann Hunderte von Eismonden, Riesenplaneten und eisigen Zwergplaneten umfassen; auf vielen von ihnen wird es flüssiges Wasser geben, aber diese Wasserwelten halten nur wenige hundert Millionen Jahre an; wenn die Sonne endgültig erloschen ist, wird es so kalt, dass flüssiges Wasser für immer undenkbar wird (BdW 11/07, 46).

Praktische Auswirkungen des Szenarios:

Mit sinkender CO₂-Konzentration nimmt die Produktion der Biomasse stetig ab, die Vegetation wird spärlicher. Trotz CO₂-Abnahme steigen die Oberflächentemperaturen aber an, die Pflanzenwelt der Kontinente zieht sich in Nischen zurück, bis sie sich auch dort nicht mehr halten kann. Die Böden werden stark erodiert, in die Ozeane gespült, auf dem Festland verbleibt nacktes Gestein. Die letzten höheren Tiere, die sich noch anpassen konnten, verhungern durch Zusammenbrechen der Nahrungsketten. Ohne die weidenden höheren Organismen breiten sich dann aber mikrobielle Matten über das Gestein aus; schleimige, gallertige Gebilde. Sie können sich einige 100 MA nach dem Untergang der Landpflanzen auf dem Festland halten, bis sie an den steigenden Oberflächentemperaturen zugrunde gehen.

In den Meeren ist die Situation zunächst noch etwas günstiger; aber pro- und eukaryontische Algen und andere komplexe Wasserpflanzen können nur in den sonnendurchfluteten oberen Wasserschichten existieren, die aber durch den enormen Schwebstoffeintrag durch die starke Erosion der Kontinente getrübt werden und sich auch schnell erwärmen; daher gehen auch viele Meerespflanzen und –tiere zugrunde; nur diejenigen, die an ein Leben in großen, dunklen Tiefen angepasst sind, können sich noch einige Zeit von absinkendem toten organischen Material ernähren. Auch schrumpft die Masse der oberflächennahen Algen durch den Mangel an Phosphat und Nitraten, die heute überwiegend aus den verrotteten Landpflanzen und verwitternden Böden stammen und über die Flüsse in die Meere gelangen. Und schließlich wird sich die obere Ozeanschicht so stark aufheizen, dass selbst die letzten eukaryonten Algen, die auch noch mit dem Mineralstoffmangel zurecht kamen, aussterben; alle Lebewesen, die sich direkt oder indirekt in ihrer Nahrungskette von diesem Phytoplankton ernährten, erlöschen dann ebenfalls. In 1,3 MrA gibt es dann an der Oberfläche der Ozeane und Kontinente nur noch primitive Prokaryonten; nur in den tiefen Meeresschichten herrschen noch akzeptable Temperaturbedingungen; hier könnten dann auch noch einige höhere Organismen leben, die sich von Bakterien ernähren.

Durch die intensive Erosion werden die Kontinente eingeebnet; in 1,6 MrA beträgt die durchschnittliche globale Oberflächentemperatur 60 bis 70 Grad; dabei können noch bestimmte Bakterien überleben, sofern sie nicht bald durch den CO₂-Mangel zugrunde gehen. Übrig bleiben dann thermophile Prokaryonten (Bakterien, Archaea), die extrem hohe Temperaturen vertragen und unabhängig von CO₂ und Sonnenlicht existieren, z.B. Chemoautotrophe. Sie werden auch noch jenseits von 1,6 MrA leben können, allerdings wird ihr Überleben dadurch begrenzt, dass die

Ozeane verdunsten; da Wasser ein sehr effektives Treibhausgas ist, wird es zunehmend heißer, dadurch wird die Verdunstung weiter in einem Teufelskreis angeheizt, bis die Ozeane ausgetrocknet sind und riesige Salzebenen verbleiben; die Oberflächentemperatur beträgt dann ca. 250 Grad. Und selbst wenn speziell angepasste Mikroben diese Temperatur aushalten würden (was höchst unwahrscheinlich ist), würden sie an Wassermangel zugrunde gehen.

Während die Oberfläche immer heißer wird, kühlt das Innere der Erde immer mehr aus, die tektonischen Prozesse kommen zum Erliegen, auch der Vulkanismus; die Kontinentaldrift hört auf. Ohne flüssiges Wasser gibt es aber auch keine Verwitterung. Das wenige CO₂, das noch ausgast, reichert sich jetzt wieder an, die CO₂-Konz. steigt wieder an und bewirkt neben dem Wasserdampf einen weiteren Treibhauseffekt, der Temperaturanstieg wird beschleunigt. In der oberen Atmosphäre spaltet die zunehmend stärkere Sonne das Wasser in Wasserstoff und Sauerstoff; ersterer entweicht in den Weltraum (weil die Schwerkraft der Erde nicht ausreicht, den leichten Wasserstoff zu halten), der Sauerstoff oxidiert das Eisen der Gesteine, die Erdoberfläche wird rot wie der Mars. Und in 3,5 bis 6 MrA könnte es so heiß werden, dass Magmaozeane entstehen, das Gestein beginnt bei Temperaturen über 1000 Grad zu schmelzen. In etwa 7,59 MrA wird der Radius der zu einem Riesenstern aufgeblähten Sonne etwa die heutige Erdbahn erreichen, wobei inzwischen fest steht, dass die Erde verschlungen wird. Bisher ging man davon aus, dass durch den starken Sonnenwind die Erde erheblich an Masse und Schwerkraft verlieren wird und daher bis auf das 1,7-Fache ihres heutigen Abstandes von der Sonne weggewandert sein wird. Neuere Modelle (s. BdW 11/07) kommen aber zu dem Ergebnis, dass die Erde von der Sonne in 7,59 +/- 0,05 MrA komplett verschlungen wird.

klad-klad

ABSCHNITT IV:

Zusammenfassender Stammbaum (betrachtet wird die Linie zum Menschen)

(synthetisiert aus zahlreichen Einzelkladogrammen; in umrandeten Kästchen sind zusätzliche Kladogramme z.B. von Seitenästen der Hauptlinie oder alternative Kladogrammabschnitte für die Hauptlinie dargestellt)

--- = Abzweigung von der Hauptlinie

Einwanderung der Yamnaya aus den Steppen nördlich des Schwarzen Meeres (vor allem Männer); mit Pferden und Wagen, wahrscheinlich Überbringer der indoeuropäischen Sprache (frühe Bronzezeit)

Einwanderung von neolithischen Bauern aus West-Anatolien; Vermischung mit lokalen Jäger-Sammlern

Während des LGM ziehen sich die Europäer in Refugien zurück (Iberia: Magdalenien; Italien: Villabruna); danach (ab mindestens 18,5 TA) Vermischung der Populationen aus den beiden Refugien (Magdalenien, Villabruna)

Mehrere Einwanderungswellen in Europa; die HS von Oase tragen nicht zum Genpool der späteren Europäer bei (Linie erlischt wieder)

Einwanderung von HSS in Europa ab etwa. 45 TA (Proto-Aurignacian), wohl ausgehend von der Levante; Erstdnachweis von HS-Körperfossilien in Italien (Grotta Cavallo) und England (Kent's Cavern)

Auf Dauer erfolgreiche Auswanderung von HSS (young out of) Afrika vor > 55000 und < 85000 Jahren (tendenziell eher das jüngere Datum); die Gründerpopulation (genetischer Flaschenhals) trifft dabei auf Neandertaler; diese tragen 1 bis 4 % (Durchschnitt 2,5 %) zum Genpool aller außerafrikanischen Menschen bei. In Asien erfolgt auch eine Einkreuzung von Denisovanern, die sich offenbar in eine Nord- und eine Südgruppe aufgespalten hatten, die sich genetisch unterschieden. Ostasiaten (Chinesen, Japaner) erhielten 0,2 % HD-DNA von der Nord- und Südgruppe, Melanesier/Aborigines/Papua (jenseits der Wallace-Linie) 5 % HD-DNA ausschließlich der Südgruppe. Europäer haben keine HD-Anteile.

Zentralafrika: Einkreuzung archaischer Afrikaner vor ca. 35000 Jahren (bis 3 % des Genpool einiger rezenter afrikanischer Völker)

Die Mischpopulation in Ostafrika wird zum Ausgangspunkt der meisten heutigen Afrikaner sowie der Außer-Afrikaner (L3).

Auswanderung einer kleinen Teilpopulation der technologisch/symbolisch fortschrittlichen Südafrikaner nach Ostafrika vor 70 - 65 TA, in einer besonders günstigen, feuchten Klimaphase, als diese Wanderung klimatisch möglich wurde; Mischung mit den lokalen Ostafrikanern (genetischer Einfluss der Südafrikaner recht gering, 5 - 15 %, aber starker technologischer/kultureller Einfluss; zwischen 67 und 63 TA erstmals modernes Verhalten in Ostafrika). Südafrikaner brachten ggf. die voll-syntaktische Sprache mit. Mikrolithe gleichzeitig in Süd- und Ostafrika.

Fossile Hinweise auf frühere Auswanderungen von HSS aus Afrika nach Asien > 100 TA

Ab 135, vor allem ab 90 TA Verbesserung der Klimaverhältnisse (Ende der Super-Trockenheit vor 135 TA; ab 90 MA deutlich angenehmer; Weiterentwicklung des modernen Verhaltens in Südafrika; Symbolismus ab 100 TA: Blombos). Modernes Verhalten jetzt auch in Nordafrika.

Entwicklung moderner Technologien in dem Refugium an der Südküste (ab 165 TA, Pinnacle Point)

Genetischer Bottleneck (in Afrika) in Verbindung mit den glazialen Verhältnissen des MIS 6 (200 – 135 TA) – Rückzug der Menschen in Refugien z.B. Südküste Südafrikas und Ostasien

Mitochondriale Eva vor ca. 190 TA; vor 190 – 150 TA Aufteilung in zwei grundlegende Linien: eine führt zu den südafrikanischen Jäger-Sammlern wie z.B. Khoe-San (mt-Haplotyp L0), die andere teilt sich in eine west-/zentralafrikanische Linie (L1) und eine ostafrikanische Linie auf. Auf letztere gehen später L2 – L6 zurück.

Vereinzelte Hinweise auf modernes Verhalten schon ab ca. 250 TA (z.B. Karanda, Kongo)

Panafrikanische Weiterentwicklung des HHEI/archHS zum HS, Erstnachweis von HS vor ca. 300 TA in Marokko (Jebel Irhoud). Gesicht schon modern, Hinterkopf/Schädelform noch archaisch.

Übergangsformen junger archaischer *Homo sapiens* / *Homo sapiens sapiens* in Ostafrika zwischen 200000 und 130000 J., protomoderne HS bereits vor ca. 300000 J in Marokko

Späte archaische HS ab 300000/270000 (Turkana-See) bis > 120000 J.

Übergangsfeld frühe arch. HS (*H. heidelbergensis*) / späte archaische HS in Ostafrika zwischen 350000 und 250000 J.

Frühe archaische HS in Ostafrika: 600000 bis > 250000 J. (syn. *H. heidelbergensis afr.*)

--- **europäischer *Homo heidelbergensis*** ---- führt zum Neandertaler und Denisovaner (eine Auswanderung; die ausgewanderte Population differenziert sich dann in Eurasien in die Linie zum HS und die Linie zum Denisovaner)

alternativ:

--- zwei separate Auswanderungen von früharchaischen HS (afrikanischen *H. heidelbergensis*) führen zu HN und Denisovanen

Neuerdings werden Funde, die früher als „frühe archHS“ in Ostafrika galten, auch als afrikanischer *H. heidelbergensis* (0,6 – 0,3 MA) bezeichnet; aus diesem soll sich dann der späte archHS (ca. 0,3 – 0,2) MA entwickelt haben, der zum modernen Menschen führt).

Über den europ. *H. heidelbergensis* entwickelt sich in Europa der Neandertaler (bis 28000 RCJ?), Allerdings trug der HN 1 – 4 % (Durchschnitt: 2,5 %) zum Genpool der modernen außer-afrikanischen Menschen bei (so 50 % der Gene des HLA-I-Antigensystems der Europäer), wohl durch Einkreuzung in der frühesten Phase der Expansion des HSS OOA vor 80000 – 50000 Jahren, da alle außerafrikanischen Populationen diese Signatur des HN tragen.

Die Denisovaner vertreten den HN in Mittel- bis Südostasien. Zeitliche Verbreitung unklar, Nachweis ca. 200 TA bis ca. 50000 Jahre.

Vor > 45000 Jahren Einkreuzung in den HSS wohl in der südostasiatischen Inselwelt im Bereich der Wallace-Linie. Jenseits der Wallace-Linie tragen die Völker Denisovaner-Gene (bis zu 5 %), diesseits ist das nicht der Fall (Ostasien: 0,2 %). Bis zu 95 % der HLA-I-Gene sind jenseits der Wallace-Linie archaisch (d.h. vom HN und Denisovaner). Unklar ist, ob sich die Denisovaner aus einer gemeinsamen Stammform auf *Heidelbergensis*-Niveau erst in Eurasien entwickelten oder auf eine separate Auswanderung von früharchaischen Menschen aus Afrika – parallel zu der Linie, die dann zum HN führte – zurückgehen, die eine östlichere Wanderungsrouten gewählt hatte.

Übergangsfeld HE (ieS.)/früher archaischer HS (syn. *H. heidelbergensis africanus*) vor 700000 bis 500000 J (Afrika)

Homo heidelbergensis/früher archaischer HS: auf Europa und Afrika beschränkt, Weiterentwicklung aus *H. ergaster*/afrikanischen HE. Wohl in Afrika entstanden und nach Europa ausgewandert; führt erstmals moderne (Acheulean-)Werkzeuge in Europa ein. Typische *H. heidelbergensis* in Europa zwischen 0,6/0,5 und 0,3 MA (z.B. Atapuerca, 300000 J.), in Afrika bei etwas über 0,6 MA (Bodo) bis etwas über 0,3 MA (Broken Hill). (Früher bezeichnete man diese afrikanischen Funde als „frühen archHS“ sowie auch als *H. rhodesiensis*). Europäische *H. heidelbergensis* (früher als „europäische HE“ bezeichnet) leiten fließend zum Neandertaler über, afrikanische *H. heidelbergensis* fließend zum späten archaischen HS.

?--- *Homo antecessor* (0,8 MA) (nur Spanien) (kein Acheulean; daher möglicherweise ältere Auswanderung aus Afrika im Sinne der Long-journey-Hypothese)

Homo antecessor (Atapuerca, >780000 J): sehr strittig als Vorfahr des *H. heidelbergensis*; scheinbar fortschrittliche faciale Merkmale könnten auch darauf beruhen, dass nur ein juveniler Schädel gefunden wurde. Abstammung evtl. direkt vom *H. ergaster*. Bisher nur in Südspanien gefunden, könnte die Aufspaltung aber auch in Afrika erfolgt sein. Im weiteren Sinne zur *H.-heidelbergensis*-Gruppe zu stellen. Die Atapuerca-Funde könnten eine frühere separate Auswanderung aus Afrika auf *Prä-Heidelbergensis*-Niveau darstellen (also etwa aus dem weiten Übergangsfeld zwischen *H. ergaster* und frühen afrikanischen *H. heidelbergensis*). Andererseits spricht die primitive Oldovan-Technologie (also das Fehlen von Acheulean) für die Long-journey-Hypothese und gegen eine kurzfristige Auswanderung aus Afrika.

--- ***Homo erectus ieS.*** (in Afrika bis ca. 1,0 MA, in SE-Asien bis 420000 - 290000 [Datierungsspanne])

Homo erectus ieS: allmähliche Zunahme des Hirnvolumens ausgehend von ca. 900 – 1000 ccm bei Frühformen auf 1100 – 1200 ccm bei späteren HE, noch mehr bei der javanischen Reliktpopulation. Letzte HE ieS. in Ostafrika vor ca. 1 MA, im festländischen SE-Asien vor 420/290 TA (unterschiedl. Datierungsmethoden),

als *Homo floresiensis* bis 60000 bzw. 50000 Jahre (Körperfossilien bzw. Steinwerkzeuge). Allerdings muss die Linie zum HF schon sehr frühzeitig abgezweigt sein, auf jeden Fall noch unterhalb HE ieS., evtl. sogar noch unterhalb von *H. ergaster*.

Möglicherweise ist der HE im engsten Sinne eine rein asiatische Art, wobei prä-erectide Hominide (etwa auf *ergaster*-Niveau) in Asien einwanderten, die sich dort zum HE ieS weiterentwickelten. Der HE ieS tritt später auf als der *H. ergaster* und bleibt – im engsten Sinne definiert – auf Asien und SE-Asien beschränkt, in einem etwas weiteren Sinne ist er aber auch in Afrika vertreten; vor allem ca. 1 MA alte HE Afrikas ähneln sehr den gleich alten asiatischen Formen. Aufgrund dieser neuen Funde ist die Sichtweise, bei HE ieS. handle es sich um eine auf Asien beschränkte Art, zumindest für den Zeitraum um 1 MA herum nicht zu halten.

Nach Europa kam der HE (ieS.) entweder nie oder nur im Rahmen der Long-journey-Hypothese (s. Ceprano, Italien, 0,7 – 0,9 MA, Datierungsspanne).

--- *Homo (erectus) ergaster*, 1,9 – 1,4 MA (= früher afrikanischer *H. erectus*)

Frühe HE/ *Homo (erectus) ergaster* als erster Vertreter der HE-Gruppe und Vorläufer des afrikan. HE ieS;

erste *H. ergaster* ab 2,0/1,9 MA (bis ca. 1,5 MA, naA 1,4/1,3 MA). Abstammung wohl aus der Basis, die auch HRU (und HH?) hervorbrachte. Vorkommen: Ostafrika.

Auswanderung der ersten Urmenschen aus Afrika auf einem anatomischen Niveau unterhalb des HE ieS., z.T. *ergaster*-ähnlich, z.T. mit postkranialen Anklängen an HH (Dmanisi Kaukasus, 1,8 MA; Java 1,8 MA oder jünger;

nach Galiläa evtl. schon vor 2,4 MA: vermeintliche Werkzeugfunde in Galiläa, Alter sehr umstritten;

Kaukasus als „zentrale Verteilungsstelle“?

Steinwerkzeuge in Nordafrika bereits vor 2,4 MA (Ain Boucherit, Algerien, zusammen mit Schlagmarken an Tierknochen). In China ab 2,12 MA (Shangchen).

Linie zum HE: die Merkmalskombinationen von HRU und HH ieS. sprechen dafür, daß sich die HE-Gruppe nicht aus fortgeschrittenen HRU oder HH ieS ableitet, sondern aus derselben Basis, der auch HRU und HH ieS entstammen (also Parallelentwicklung!), wobei aber der HRU eher in der Linie zum HE steht als der HH ieS, der nur noch als blinder Seitenzweig gilt (der sich evtl. von AAFRI ableitet).

HRU erscheint allerdings auch zunehmend als direktes Bindeglied zwischen AAFAR und HE; die Kieferform erinnert an AAFAR, die Ultrastruktur und Anatomie der Zähne dagegen an HE.

Man geht daher von einer Radiation der HH/HRU-Gruppe vor ca. 2,5 MA oder mehr aus, aus der mind. 3 Unterarten hervorgingen: HRU, HH ieS. und *H. ergaster* (der den frühen afrikanischen HE repräsentiert). HRU steht dabei nahe der Basis der Radiation und auch in der Nähe der gemeinsamen Vorfahren der gesamten *Homo*-Gruppe, also auch des *H. ergaster*, der entweder aus derselben Wurzel wie der HRU (und ganz nahe bei HRU) entspringt oder sich direkt aus dem HRU ableitet. HH könnte dagegen eine isolierte Entwicklung aus einer Gruppe südafrikanischer AAFRI darstellen, die nach Nordosten wanderten.

--- ? *H. floresiensis* bis vor 60000, Werkzeuge des HF bis 50000 J) – Auswanderung aus Afrika auf einem Niveau unterhalb des voll entwickelten HE, evtl. HH-Niveau

--- ? *Homo habilis* ieS. (1,9 – 1,65 oder 1,6 MA) (Seitenlinie des *H. rudolfensis*?) (oder Abstammung von *A. africanus*?)

***Homo habilis* ieS** (1,9 bis 1,65/1,60 MA): Kauorgan modern, postkraniales Skelett noch auf dem Niveau von AAFAR (extrem lange Arme, schimpansenähnlich disproportioniert), durchschnittl. Hirnvolumen nur 610 ccm. HH ieS tritt etwas später als HRU auf und überlebt ihn deutlich. Evtl. von *A. africanus* abstammend, indem eine Subpopulation dieser Art Südafrika verließ und nach Nordosten wanderte.

--- ***Homo rudolfensis*** (ab 2,5 MA)

Homo rudolfensis: älteste Funde bei 2,5 MA (bis ca. 1,8 MA) zeitgleich mit ersten Werkzeugen (Schaber mit bis zu 5 Abschlägen); Hirnvolumen um 750 ccm. Offenbar auf der Linie zu HE/HS stehend. Modernes postkraniales Skelett (im Gegensatz zum HH ieS), aber eine Bezaehlung, die eher an robuste Australopithecinen erinnert (Konvergenz bei ähnlicher Lebensweise?).

--- ***Homo sp.*** (2,75 – 2,8 MA) (Ledi-Geraru)

Aus mittelalten AAFAR (ca. 3 MA) wurde früher die *Homo*-Gruppe abgeleitet. Letztendlich ist der Ursprung der *Homo*-Gruppe noch unklar, möglich ist auch eine Abstammung aus dem Umfeld von *A. garhi* oder als ***Praeanthropus africanus*** bezeichneten Funden Ostafrikas, zu denen auch einige bisher als AAFAR klassifizierte Funde gestellt werden (**grazile Australopithecinen Ostafrikas**).

--- ? *A. garhi* (2,5 MA) (wahrsch. Werkzeughersteller!)

Australopithecus garhi: ca. 2,6 MA, Äthiopien; Art wurde über kraniale Fossilien definiert; ob separat gefundene postkraniale Fossilien, die Anklänge an *Homo* zeigen und mit Steinwerkzeugen sowie Tierknochen mit eindeutigen Spuren von der Anwendung von Werkzeugen vergesellschaftet sind, ebenfalls zu *A. garhi* oder einer getrennten Linie, die zu *Homo* führt, gehören, ist unbekannt. *A. garhi* könnte ein Verbindungsglied zwischen *A. afarensis* und frühen *Homo* darstellen und überbrückt auch zeitlich die Kluft zwischen AAFAR und HRU/HH. So könnte *A. garhi* sich aus der Linie entwickelt haben, die von AAFAR zu AAFRI führt, und aus dem Umfeld der zu *A. garhi* führenden Linie könnte sich der gemeinsame Vorfahr der HH/HRU-Gruppe ableiten.

--- ? *Praeanthropus africanus* (3,4 – 1,9 MA; non-robuste Australopithecinen Ostafrikas)

--- ? *Australopithecus africanus* (Südafrika); eine nach NO wandernde

Teilpopulation führte evtl. zum *Homo habilis*, während sich der *A. africanus* in Südafrika zum *A. sediba* (Südafrika, 1,977 MA) weiter entwickelte.

Australopithecus africanus: Stellung umstritten, Mosaik von Merkmalen primitiver *Homo* und *Australopithecus robustus*; *A. africanus* erscheint daher zu spezialisiert, um ein Vorfahr einer der beiden Gruppen zu sein und gilt daher als blind endende Entwicklung aus frühen AAFAR. Auf Südafrika beschränkt, evtl. entwickelte sich aus einer Population des *A. africanus*, die von Südafrika nach Nordosten wanderte, der HH.
Aus AAFRI entwickelte sich dagegen sehr wahrscheinlich innerhalb von Südafrika ***Australopithecus sediba*** (1,977 MA) mit einigen vor allem postkranialen Konvergenzen im Bezug zu *Homo*, evtl. in der Nähe der Abzweigung zu HH stehend, falls HH auf AAFRI zurückgeht

--- spätestens von *A. afarensis*, evtl. schon von früheren Taxa, Abzweigung der robusten Australopithecinen über *A. aethiopicus* (2,7-2,2 MA) zu *A. robustus* (Südafrika, bis 1,0 MA, evtl. bis 0,6 MA) und andererseits zu *Australopithecus boisei* (hyper-robust, 2,5 – 1,2 MA) (allerdings könnte sich die robuste Morphologie in den drei Linien auch konvergent entwickelt haben, und sie wären dann nicht so eng verwandt wie bisher abgenommen)

Aus frühen *A. afarensis* bzw. Vorläufern desselben die **Paranthropus-Gruppe** (*P. aethiopicus*, *P. robustus*, *P. boisei*), wobei *P. aethiopicus* als Basisform und Schwestergruppe der beiden anderen Arten gilt. Nicht ganz auszuschließen ist, daß die *Paranthropus*-Gruppe bereits auf *A. anamensis* zurückgeht. Die *Paranthropus*-Gruppe stirbt als blinder Zweig robuster Pflanzenfresser vor ca. 1 (? 0,6) MA aus und hat Afrika nie verlassen. *P. aethiopicus* und *P. boisei* in Ostafrika, *P. robustus* in Südafrika. Möglicherweise aber keine enge Verwandtschaft, sondern Konvergenz aufgrund ähnlicher Lebensweise und daraus folgender Zahngrößen: die Kombination aus kleinen Frontzähnen und großen Molaren führt zwangsläufig zu den Gesichtsmerkmalen, die für robuste Australopithecinen typisch sind

? ***Kenyanthropus platyops***, 3,5 MA, Kenia: eigenartiges Mosaik fortgeschrittener und primitiver kranialer Merkmale: fortschrittliches, relativ flaches Gesicht, daneben aber auch sehr primitive Merkmale (z.B. des Porus acusticus externus). Könnte Vorfahr von *Homo* (*Kenyanthropus*) *rudolfensis* sein. Kladistische Rolle in der Linie zu *Homo* völlig unklar. Einziger Zeitgenosse von AAFAR. Nur ein einziges Fossil bekannt; extreme Matrixdistortion; möglicherweise handelt es sich nur um eine Variante des AAFAR, oder die Abweichungen von der Linie *A. anamensis* --- *A. afarensis* beruhen auf postmortalen Fossilisationsprozessen. Daher ist es sehr strittig, ob es sich bei *Kenyanthropus* überhaupt um ein eigenes Taxon handelt.

--- *Australopithecus afarensis* (3,9 – 3,0 MA)

***Australopithecus afarensis* (3,9 – 3,0 MA)**: sicher aufrecht, aber guter Kletterer.
Noch kein Werkzeuggebrauch nachweisbar (ein strittiger Hinweis in Form von 3,4 MA)

alten vermeintlichen Werkzeugmarken an Knochen an einer einzigen Fundstelle, für die aber auch eine andere Genese diskutiert wird). Hirnvolumen nur geringfügig größer als bei Schimpansen (um 400 ccm). Verbreitung: Äthiopien und Tansania. Abstammung wohl direkt von *A. anamensis*.

Von der Linie zwischen *A. anamensis* und *A. afarensis* stammt möglicherweise *A. barelghazali* (Tschad, ca. 3,5 MA) als Seitenlinie ab.

--- *Australopithecus anamensis* (4,2 – 3,9 MA)

Australopithecus anamensis (4,2 – 3,9 MA, Kenia): jüngere Exemplare mit Sicherheit biped, ältere Exemplare ohne postkraniale Fossilien. Vorläufer von *A. afarensis*, evtl. in separater Linie auch des *Australopithecus (Paranthropus) aethiopicus*.

--- *Ardipithecus ramidus* (4,4 +/- 0,1 MA) ("Ardi"), führt möglicherweise zum Burtele-Homininen (3,4 MA, Zeitgenosse von AAFAR im gleichen Gebiet, aber wohl ökologisch separiert)

Ardipithecus ramidus (4,4 +/- 0,1 MA): primitiver aufrechter Gang. Betont schimpansenähnlich, geringfügig stärkere Ähnlichkeit zu *A. afarensis* als zu *Pan* (Verbreitung: Äthiopien). Schädelbasisanatomie spricht indirekt für aufrechten Gang. Schwestergruppe der Australopithecinen, d.h. aus einer gemeinsamen Basis mit *A. anamensis* stammend. Erster Hominide, der auch offenere Landschaften bewohnte.

Burtele-Hominine (3,4 MA): Zeitgenosse des AAFAR im gleichen Gebiet; aber ähnlich *Ardipithecus ramidus*; stärker arboreal orientiert als AAFAR; offenbar ökologische Differenzierung zwischen Burtele-Homininen (auf *Ardipithecus*-Niveau verblieben) und AAFAR

--- *Ardipithecus kadabba* (5,8 – 5,2 MA, Äthiopien)
anatomische Hinweise (Fuß) für aufrechten Gang; Bewohner waldreicher Habitate. Eckzahnmorphologie spricht dafür, dass er (knapp) nach der Dichotomie der Schimpansen steht

--- ? *Sahelanthropus* (6,8 – 7,2 MA)

--- ? *Orrorin* (6 MA)

Ab jetzt: Indizien für aufrechten Gang

HOMININAE

--- ***Pan*** (Abzweig vor ca. 9 MA, naA zwischen 5,5 und 8 MA); neuere Arbeiten gehen aber von niedrigeren Mutationsraten und von einer Abzweigung schon vor 13 MA aus

--- ***Gorilla*** (Abzweig vor mindestens 8 MA; basales Mitglied der Gorilla-Linie ist

wahrscheinlich *Chororapithecus*, 8,0 MA; Äthiopien); evtl. zur Gorilla-Linie gehört *Nakalipithecus*, 9,8 MA, Kenia; dann wäre diese Linie schon vor mindestens 10 MA abgezweigt

--- ? Kiefer von Samburu Hills (9 MA) (oder schon auf der Linie zum Gorilla?)

Evtl. Rückwanderung aus Europa und dem vorderen Asien nach Afrika als Refugium bei Klimaverschlechterung in Europa, aber kein (!) Hominoidenvakuum in Afrika während des höheren Miozäns; offenbar kontinuierliche Besiedlung Afrikas durch Hominoiden

--- *Graecopithecus/Ouranopithecus*-Gruppe (8 – 10 MA)/*Dryopithecus branchoi* (10,5 MA/Ungarn), ? *Ankarapithecus* (9,7 +0,2 MA): Europa und Türkei; wohl von basalen *Dryopithecus* bzw. *Dryopithecus*-Vorläufern abstammend, wahrsch. in der Stammlinie zur Kronengruppe, evtl. schon in der Nähe zum Gorilla stehend, wogegen aber ihre geographische Verbreitung spricht. Eher Radiationsgruppe, aus der (wohl getrennt) die Linien zum Gorilla und *Pan/Homo* hervorgingen.

„PRAEHOMININAE“

--- *Dryopithecus*-Gruppe (9 – 12 MA) (Europa!)

--- Abzweigung zu *Sivapithecus* und **Pongo**; *Dryopithecus* selbst steht – je nach Art – evtl. auch schon näher zu *Sivapithecus/Pongo* als zu der noch unbekanntenen Parallellinie aus basalen *Dryopithecus* oder *Dryopithecus*-Vorläufern, die zu den großen afrikanischen Menschenaffen führt.

Pongo-Clade: ? *Griphopithecus* (16-14 MA, Europa), ? *Lufengpithecus* (10 – 3 MA, Ostasien), ? *Ankarapithecus* (9,7 +0,2 MA), *Sivapithecus* (12,5 – 8,5 MA), *Gigantopithecus* (7- 0,5 MA), *Khoratpithecus* (2 Arten, 13,5-10 MA/Datierungsunsicherheit bzw. 9 – 7 MA, nächste Pongo-Vorläufer; *Pongo* ab Pleistozän) (Ramamorphe!)

Der Abzweig des Pongo-Clade ist auf ca. 20 MA zu schätzen!
? --- ? *Lufengpithecus* (10 MA – 3 MA), ? *Ankarapithecus* (9,7 +0,2 MA) (wohl zu den Ramamorphen und damit zum Pongo-Clade zu ziehen)

--- ? *Oreopithecus* (ca. 9, naA 7 MA) (Italien), inc. sed.

--- ? *Pierolapithecus* (12,5 – 13 MA) (Spanien)

Szenario nach Nat. 548: 169 (anno 2017):

Ab jetzt: Altweltaffen

--- *Catopithecus*

--- *Aegyptopithecus*

--- Pliopithecoide:

- (*Pliobates* + *Dionysopithecus*)
 - *Lomorupithecus*
 - *Pliopithecus*
 - *Epipliopithecus* + *Laccopithecus*
 - “Dendropithecoide I”
 - *Limnopithecus evensi*
 - *Dendropithecus*
 - *Limnopithecus legetet*
 - “Dendropithecoide II”
 - (*Simiolus* + *Micropithecus*)
 - *Saadanius* + Cercopithecoide:
 - *Victoriapithecus*
 - *Presbytis*
 - (*Cercopithecus* + *Macaca*)
 - Ab jetzt: HOMINOIDEA
 - Proconsulinen:
 - *Ekembo heseloni*
 - *Kalepithecus*
 - *Proconsul major* + *P. africanus*
 - *Ekembo nyanzae*
 - *Equatorius*
 - *Afropithecinen* + *Nyanzapithecinen**
 - Hylobatidae
 - Ab jetzt: Hominidae
 - Trichotomie (nicht aufgelöst):
 - *Kenyapithecus* + *Sivapithecus* + *Pongo*
 - *Lufengpithecus* + (*Pierolapithecus* + *Hispanopithecus*)
 - *Ouranopithecus* + (*Gorilla* + *Pan*)
- * *Afropithecinen* + *Nyanzapithecinen*:
- *Morotopithecus* + *Afropithecus* (= *Afropithecinen*)
 - Ab jetzt: *Nyanzapithecinae*
 - *Rangwapithecus*
 - *Turkanapithecus*
 - *Rukwapithecus* + *Oreopithecus*
 - *Nyanzapithecus* (4 Arten)

HOMINIDAE

- Abzweigung der **Hylobatidae** (Gibbons, Siamangs) entweder aus der Gruppe der Proconsuliden oder aus Übergangsformen zwischen Proconsuliden und der *Dryopithecus*-Gruppe, aber sicher noch vor der *Dryopithecus*-Gruppe. Abzweigung etwa aus der Gruppe um *Morotopithecus* (20,6 MA), aber wohl von eurasischen Taxa!, evtl. über *Dendropithecus* (20 – 15 MA). Auf der Linie zu den Gibbons stehen *Aelopithecus* und *Limnopithecus*. ÜF Hylobatoidea ab Miozän nachweisbar. Abzweigung muss nach div. Angaben vor 18, 16, 14,9 +- 2,0 MA erfolgt

sein; Abstammung wohl von *Proconsul*-Nachfolgern, die in Eurasien einwanderten. Falls allerdings der *Pongo*-Clade wirklich schon vor 20 MA abgezweigt wäre, müssten die Hylobatidae noch früher abgezweigt sein!

KRONEN-HOMINOIDEN

(Ende der paraphyletischen „Proconsuliden“)

Einwanderung in Eurasien (Annäherung Afrika --- Europa über arabische Halbinsel) auf breiter taxonomischer Basis mit Taxa aus dem Formenkreis der Afropithecinen und Kenyapithecinen, z.B. *Heliopithecus* als Afropithecine auf der Arabischen Halbinsel; Einwanderung erfolgte in einem Zeitfenster von 0,5 MA zwischen 17 und 16,5 MA (ältester Nachweis in Europa ist ein 16,5 MA alter *Griphopithecus*); seit diesem Zeitpunkt spielt sich bis vor ca. 10 MA die Hominoidenentwicklung *auch* in Eurasien ab; die in Afrika verbliebenen basaleren Taxa (Proconsuliden) sind vor mehr als 10 MA erloschen. Kein Hominoidenvakuum in Afrika.

- Kenyapithecinen (15 – 12 MA)
- Afropithecinen (18 – 15 MA) + *Morotopithecus*

LINIE ZU DEN KRONEN-HOMINOIDEN

- “Nyanzapithecinae” (= *Turkanapithecus*, *Rangwapithecus*, *Rukwapithecus*, *Nyanzapithecus*) + *Equatorius* (15 MA) (nicht gegeneinander aufgelöst)
Rukwapithecus (25,2 MA) ist der älteste sichere Hominoide!

- “Proconsulinae”

[*Proconsul* von 27/24 bis 18/17 MA (Datierungsspanne; ältester: *P. (Xenopithecus) hamiltoni*, Dat.spanne zwischen 24,3 und 27,5 MA)]

STAMM – HOMINOIDEA

HOMINOIDEA

- **Cercopithecoidea (Hundsaffen)** (mit dem 25,2 MA alten *Nsungewepithecus*, O-Oligozän, als ältestem Vertreter) von einem gemeinsamen Vorfahren mit den Proconsuliden, wobei dieser unbekannt gemeinsame Vorfahre aber nach *Aegyptopithecus* steht, d.h. *Aegyptopithecus* steht noch in der gemeinsamen Stammlinie. Molekularkladistische Untersuchungen sprechen für eine Abspaltung der cercopitheciden Linie vor 37 MA.
(Nach *Victoriapithecus* spalten sich dann die Cercopithecidae im höheren Miozän vor 15 - 10 MA in die UF Colobinae und UF

Cercopithecinae)

- ?? *Parapithecus* (s.u.)
- ? nach *Aegyptopithecus/Moeripithecus* als Seitenzweig die Linie zu den obereozänen südostasiatischen Anthropoiden (*Siamopithecus*, *Pondaungia*, *Amphipithecus*, aber ex *Eosimias*, der kladistisch basaler steht): südostasiatische Anthropoidenradiation. Die Einwanderung des Vorfahren dieser Gruppe in Asien muß vor dem Ende des M-Eozäns erfolgt sein.
- *Aegyptopithecus* (unteres Oligozän, bereits catarrhiner Ast), zur Familie **Propliopithecidae**
- *Propliopithecus*
- ? *Moeripithecus*
- ? Oligopithecidae (*Oligopithecus* + *Catopithecus*)

CATARRHINI

- *Parapithecus* (IO **Parapithecoidea**, Fam. **Parapithecidae**, z.B. *Apidium*, *Parapithecus*, *Simonsius*, *Serapia*, *Arsinoea*, *Qatrania*, allesamt aus Fayum/Ägypten; O-Eozän/U-Oligozän-Übergang)
- ?? *Aegyptopithecus* (unt. Oligozän) (Propliopithecidae) (s.o.)
- **Platyrrhini (Breitnasen)** (Nachweis ab O-Eozän/U-Oligozän: *Perupithecus*)
- ?? *Catopithecus* (37 MA, Fam. Oligopithecidae); zu dieser Familie gehören ebenso *Oligopithecus* (oberstes Eozän), *Proteopithecus* (s.o.)
- ?? *Proteopithecus* (s.o.)

Übergang von Fruktivorie/Insectivorie zu verstärkter Blattnahrung

- ? *Serapia*
- ? *Arsinoea*
- ? Amphipithecidae (*Amphipithecus*, *Pondaungia*: ob. M-Eozän SE-Asiens, *Siamopithecus*, O-Eozän)
- Eosimiidae (*Anthrasimias*: frühes U-Eozän Indiens; *Eosimias*, *Bahinia*) (ob. M-Eozän Chinas)

ANTHROPOIDEA

- ? Afrotarsiidae (*Afrotarsus*, U-Oligozän Afrikas)
- ? Tarsiidae (ab M-Eozän) (alternativ)
- Tarsiiformes: Omomyidae (unterstes Eozän – Oligo.) + Tarsiidae (ab M-Eoz.) (präferiert)

--- *Teilhardina asiatica* (54,97 MA) + *T. belgica* (ad Omomyiden)

HAPLORHINI

--- **Strepsirrhini:** Adapiformes (U-Eozän – Oligo.) + Lemuriformes
(aus kladistischen Gründen ab U-Eozän, Nachweis ab U-Oligo.)

EUPRIMATEN (Augenhöhlen konvergierend, Skelettsystem ans Springen adaptiert)
(Kronengruppenprimaten ab ca. 56 MA nachweisbar; nach molekularen
Uhren um die KTG herum oder im Paläozän entstanden)

--- **Carpolestidae** (ad «Plesiadapiformes») (unt. bis oberstes Paläozän)

? **EUPRIMATEN** (Greiffuß mit opponierbarer Zehe, Augen noch klein, nicht
konvergierend)

--- “Plesiadapiformes” (z.B. Micromomyidae, ? Paromomyidae)

EUPRIMATEFORMES (= Plesiadapoidea + Euprimates)

--- **Dermoptera** (+ ? **Paromomyidae**)

ab jetzt: **PRIMATOMORPHA**

--- **Scandentia** (= Tupaiidae + Ptilocercidae)
Scandentia: ?Eozän, ab U-Oligozän

(oder: --- Scandentia + Dermoptera)

Position der Scandentia immer noch unklar (2016), evtl. auch auf der
Linie der Glires vor Abzweig der Lagomorpha!

ab jetzt: **EUARCHONTA**

--- **Glires** (Lagomorpha + Rodentia)

ab jetzt: **EUARCHONTOGLIRES** (Clade III)

Kladogramm der Laurasiatheria:

--- 1. Abzweig: Maulwürfe + [Igel + Spitzmäuse] (zusammen das Monophylum
Eulipotyphla).

ab jetzt: SCROTIFERA:

--- 2. Abzweig: Linie zu den Paarhufern und Walen (Cetartiodactyla):

--- Abzweig der Schwielensohler (Kamele)

--- Abzweig der Schweineartigen

--- Abzweig zu [Giraffenartigen +
Wiederkäuern]

(Okapi, *Tragelaphus*)

--- [Flusspferde + Wale]

ab jetzt: PEGASOFERAE:

--- 3. Abzweig: [Fledermäuse + Flughunde] = Chiroptera (monophyl)

Dichotomie in die Linie zu den Carnivoren/Pholidota und Unpaarhufern

A. Linie zu den Carnivoren

A.1 --- Abzweig der Pholidota = Schuppentiere

Ab jetzt: CARNIVORA

A.2 --- Abzweig der [Bären und Hunde]

A.3 --- Abzweig zu *Panthera*

--- *Felis* + *Leopardus*

B. Linie zu den Unpaarhufern

--- Abzweig der Pferde

--- Nashörner + Tapire

Über die Beziehungen innerhalb der Laurasiatheria bestehen nach wie vor Unsicherheiten!

Kladogramm von 2016:

Ab jetzt: LAURASIATHERIA

--- §Eulipotyphla

Ab jetzt: SCROTIFERA

--- §Chiroptera

--- §Ferae (= Pholidota + Carnivora)

Ab jetzt: EUUNGULATA

--- §Perissodactyla (Unsicherheiten!)

Ab jetzt: CETARTIODACTYLA

--- Kamele

--- Schweine

--- Wiederkäuer + Wale

--- **LAURASIATHERIA** (s.o.)

ab jetzt: **BOREOEUTHERIA** (auf der Nordhemisphäre entstanden) (basale Dichotomien innerhalb der Boreoeutheria zwischen 88 und 79 MA?)

(Die Stammlinie der Boreoeutheria muss genauso alt sein wie die der Atlantogenata, d.h. Entstehung der Boreoeutheria vor ca. 90 MA)

Kladogramm der Afrotheria:

--- 1. Abzweig: Elefantenspitzmäuse (Rüsselspringer) (Macroscelidae)

--- 2. Abzweig: Röhrenzähler (Erdferkel) + [Tenreks + Chrysochloridae (Goldmulle)]

ab jetzt: PAENUNGULATA

--- 3. Abzweig: Schliefer (Hyracoidea)

ab jetzt: TETHYTHERIA

--- Sirenen (Sirenia) und Rüsseltiere (Proboscidea)

--- **ATLANTOGENATA** (= Xenarthra + Afrotheria)

(Abzweigung der Atlantogenata vor ca. 90 MA, Spanne 84 – 97 MA)

KRONENGRUPPENPLACENTALIA (wahrsch. in Laurasia entstanden;
ab 93 MA, Spanne 86 – 100 MA)

Dieser Abschnitt des Kladogramms zwischen den basalsten Eutheria und den Kronengruppenplacentalia ist extrem umstritten; betroffen von der in den einzelnen Kladogrammen zum Teil drastisch abweichenden Positionierung sind sie nachfolgend mit (#) gekennzeichneten Taxa.

Die mit (*) gekennzeichneten Taxa wurden bisher meistens für Kronengruppenplacentalia gehalten, was aber neuerdings fraglich ist.

Nach neuesten Erkenntnissen (s. Nat. 450, 1011) gehört keiner der kretazischen Eutheria zur Kronengruppe der känozoischen Placentalia. *Deccanolestes* wird zu den Adapisoriculidae gestellt und steht neuen Erkenntnissen deutlich unterhalb der (Kronen-)Placentalia.

Die Reihenfolge der nachstehend genannten Taxa ist zufällig und ohne kladistische Bedeutung:

- # *Protungulatum* + *Oxyprimus* (ad „Condylarthra“)*
- # *Montanolestes* (Apt-Alb-Grenze, Nordamerika)
- # Zhelestidae
- # *Euzhelestes* (+) *Paranyctoides*
- # *Gypsonictops** + Leptictidae* + Pseudorhyncocyonidae* (G.: Maastricht Nordamerikas)
(=Ordnung Leptictida: Maastricht bis O-Oligozän)
- # Zalambdalestidae
- # Palaeoryctidae* (z.B. *Cimolestes*, Maastricht Nordamerikas), neuerdings eigene Familie Cimolestidae* --- von den Cimolesta leiten sich die Taeniodonta ab (Maastricht bis Lutet; Fam. Stylinodontidae)
- # *Daulestes* (Coniac)
- # Asiorytitheria (Kennalestidae, Asiorcytidae): ?Barreme, Apt – Campan:
Ukhaatherium + (*Kennalestes* + *Asioryctes*)

--- *Eomaia* (M-Barreme) + *Murtoilestes* (Barr.-Apt-Grenze) + *Prokennalestes* (Apt-Alb-Grenze) (Stammeutheria, alle Asien)
Eomaia: vivipar, aber keine Placenta (sehr kleine Junge wg. Beckenanatomie)

alternativ:

Daulestes + [*Montanolestes* + (*Prokennalestes* + *Murtoilestes* + *Eomaia*)]

alternativ (inkl. *Juramaia*, 165-160 MA):

Juramaia (ob. Dogger/Dogger-Malm-Grenzbereich) +
Montanolestes +

Eomaia (M-Barreme) + *Murtoilestes* (Barr.-Apt-Grenze) + *Prokennalestes*

(Apt-Alb-Grenze)

(die drei Linien nicht gegeneinander aufgelöst; Nat. 476, 442)

ab jetzt: **EUTHERIA** (ob. 165-160 MA: *Juramaia*, ob. Dogger / Dogger-Malm-Grenzbereich)

Kladogramm der Metatheria:

- *Holoclemensia* + *Sinodelphys* (S. nach neuen Erkenntnissen aber ein Eutheria!)
- *Deltatheridium* + *Atokatheridium* (nicht aufgelöst)
- *Sulestes*
- *Marsasia*
- nicht aufgelöst: *Kokopellia*, *Asiatherium*, *Anchistodelphys*, *Albertatherium*,
Didelphodon, *Pedimys*, *Turgidodon*, *Mayulestes*, *Pucadelphys*,
Andinodelphys
- Ab jetzt: **MARSUPIALIA**
- *Didelphys* + *Marmosa* (nicht aufgelöst)
- *Caenolestes*
- *Dasyurus* + *Perameles* (nicht aufgelöst)
- *Dromiciops*
- *Thylacomyidae*
- *Acrobates*
- *Petauroides* + *Pseudocheirus* + *Phalanger* (nicht aufgelöst)
- *Macropus*
- *Phascolarctos* + *Vombatus*

--- **Metatheria** (ab Alb Nordamerikas, in Asien 20 MA später)

THERIA i.e.S.

- *Slaughteria* + *Pappotherium* (beide: Alb)
- *Potamotelses* (Coniac)
- ? *Aegialodon*
- *Kielantherium* (basaler Boreosphenide; Apt/Alb) + ? *Aegialodon* (Berrias)

BOREOSPHENIDA = TRIBOSPHENIDA i.e.S. (ab ob. Dogger)

- *Peramus* (Purbeck/Berrias) (ad Peramuridae: ?Dogger, Kimm. – U-Barreme)

ZATHERIA (?Dogger, Malm – U-Barreme)

- *Nanolestes* (Dogger-Malm-Grenze)
- *Vincelestes* (Hauterive); ad Stamm-Zatheria
- *Amphitherium* (Bathon)

STAMM-ZATHERIA (Bathon bis Apt/Alb)

PROTOTRIBOSPHENIDA sensu strictu (ab Bathon)

- *Dryolestes* (Malm) (Dryolestiden i.e.S.)
- *Henkelotherium* (Malm) (ad Dryolestida, ? Bathon, Malm – O-Kreide)

EUPANTOTHERIA (? Bathon, ab Malm; fossile Gruppen bis O-Kreide)

CLADOTHERIA

- Spalacotherioidea (Dogger bis Campan, z.B. *Zhangheotherium*, Barreme, Symmetrodont, ca. 125 MA); Symm. i.e.S. = ?Toarc, ? Dogger, Malm bis Campan, ?Paläozän (*Chronoperates*); Meridiolestida von Cenoman bis U-Miozän (*Necrolestes*)

ab jetzt: „**PANTOTHERIA**“ s.l. (ab M-Dogger)

ARCHAISCHES THERIA

TRECHNOTHERIA

- *Tinodon*
- (Plagiaulacidae + Cimolodontidae) = **Multituberculata**: wahrsch. ab Dogger, sicher Kimmeridge bis O-Eozän, max. Malm – Paläozän, überstanden die KTG unbeeinträchtigt; wohl vivipar

THERIIFORMES

- Gobiconodontidae (U-Kreide, ad “Triconodonta”)
- *Amphilestes* (Dogger) + „Triconodonten“ (?Lias, Bathon - Campan) (*Jeholodens* + *Priacodon*)
- *Fruitafossor* (mittl. Malm, Morrison-Form.) (grabende Lebensweise!)
- *Volaticotherium* (?Dogger, ?Malm, auf jeden Fall älter als Jehol-Biota) (Reihenfolge *Fruitafossor* / *Volaticotherium* unklar)
- Shuotheriiden + **Australosphenida** (Bathon bis unt. Apt, konvergent tribosphenisch; beginnend mit *Ambondro*, Bathon); führen zu den **Monotremata** (ab unt. Apt); inneres Kladogramm dieser Linie:
 - Shuotheriiden (pseudotribosphenisch, Dogger/Malm)
 - Asfaltomyliden (Dogger, tribosphenisch)
 - Ausktribospheniden (ob. U-Kreide)
 - Stamm-Monotremen (ob. U-Kreide)(*Fruitafossor* evtl. Schwestergruppe der Linie zu Shuotheriiden + Australosphenida, s. Nat. 558: 108)

? KRONENGRUPPEN-MAMMALIA (? Lias, ab Dogger)

- *Hadrocodium* (Sinemur, ca. 195 MA)

[komplette Trennung des Mittelohrs vom Unterkiefer; Expansion des
Craniums]

--- *Tikitherium* (Keuper) + Docodonta (Dogger – U-Kreide)

Docodonta z.B. *Haldanodon* (ob. Malm) + *Castoroconda*
(naA stehen die Haramiyida in der Nähe der Docodonta, nicht
gegen sie aufgelöst)

--- ? *Kuehneotherium*

--- ? *Dinnetherium*

--- *Morganucodon* (Rhätolias) + *Megazostrodon* (Keuper, Lias).

[Promontorium voll entwickelt; säugertypische Incus-Aufhängung]

(Morganucodontidae: ? Carn, ob. Nor – Bathon; wahrscheinlich
Laktation)

I --- Haramiyiden (Keuper bis ob. O-Kreide) (Position laut LUO 2007; nicht
aufgelöst gegenüber *Sinoconodon*, aber unterhalb der
Morganucodonten) (falls Gondwanatheria zu den Haramiyida
gehören: bis Lutet)

I --- *Sinoconodon* (unt. Lias) (falls nicht auf einem Ast mit *Adelobasileus*)

[Umwandlung des Doppelgelenks zum TMJ beendet]

--- *Adelobasileus* (Carn) (evtl. + *Sinoconodon*)

[Beginn der Entwicklung des Promontorium partis cochlearis petrosae]

MAMMALIAFORMES (ab Carn/Mittl. Keuper/225 MA)

(LUO 2007: --- Brasilodontidae
--- Trithelodontidae: *Pachygenelus*
--- Tritylodontidae
--- Probainognathidae)

--- ? *Brasilitherium* (Brasilodontidae) (säugte wohl die Jungen mit Zitzen)

--- *Prozostrodon*

--- *Riograndia* (Carn oder unt. Nor) + Tritheledontidae (falls nicht auf einem
Ast mit u.g. Taxa) (*Tritheledon*: Keuper)

(naA Tritheledontidae + Tritylodontidae als Monophylum)

[Beginn der Transformation vom doppelten Kiefergelenk zum ausschl.
temporomandibulären Gelenk]

--- ? Therioherpetidae + ? Brasilodontidae (*Brasilodon*, *Brasilitherium*)

--- *Probelesodon*

--- *Probainognathus* (ob. M-Trias, Fam. Chiniquodontidae)

?+ Tritylodontidae (Keuper bis Dogger; ad UO Ictidosauria, O-
Trias bis Valangin/Hauterive)

?+ Tritheledontidae (ad UO Ictidosauria)

ab jetzt: doppeltes Kiefergelenk

--- *Lumkuia* (M-Trias, basalster Probainognathia)

ab jetzt: PROBAINOGNATHIA

--- *Diademodon*

--- *Cynognathus* (alternativ: Cynognathia als Monophylum einschl. *Ecteninion*, *Cynognathus*, gomphodonte Cynodontia)

--- *Thrinaxodon* (U-Trias) [Verkleinerung Rippen, Aufteilung in Brust- und Leibeshöhle, ? Zwerchfell ; zur Fam. Galesauridae: oberstes Perm bis U-Trias]

--- *Procynosuchus* (O-Perm, Fam. Procynosuchidae; primitiver Cynodontia)

CYNODONTIA (unt. O-Perm bis Valangin/Hauterive, max. in M-Trias)

[Verkleinerung – Größe meist unter 60 cm – deutet auf Homoiothermie; säugerartiges Gebiss mit Schneide-/Eck-/Reißzähnen, Entwicklung des Vordergaumens (gleichzeitig atmen und kauen), empfindl. Schnurrhaare an Schnauze als Indiz für komplettes Haarkleid, Reduktion der Unterkiefer-Knochen; komplexe Strukturen auf den Backenzähnen, Entstehung der Okklusion; im Laufe der Zeit immer kleiner im Gegensatz zur Copeschen Regel]

--- *Theriognathus* (ad “Therocephalia”)

--- Therocephalia (M-Perm bis M-Trias) (paraphyletisch)

ab jetzt: sekundärer Gaumen, Trennung Nahrungs-/Atemwege

--- Dicynodontia (incl. Titanosuchia) (M/O-Perm bis O-Trias)

--- Gorgonopsia (M/O-Perm)

--- Dinocephalia (M/O-Perm)

--- Biarmosuchia

--- *Tetraceratops* (höheres Rotliegendes)

ab jetzt: **THERAPSIDA** (M-Perm bis Valangin oder Hauterive)

--- Sphenacodontinae (U-Perm)

ab jetzt: Säugergang statt reptiler Kreuzgang

--- *Cutleria*

--- *Pantelosaurus*

--- *Palaeohatteria*

--- *Haptodus* (unt. U-Perm, ad Sphenacodontia)

--- *Dimetrodon*

--- *Edaphosaurus* (Westfal – M-Perm)

--- *Ophiacodon* (U-Perm)

? --- *Varanops* (U-Perm) (Stellung der Varanopsidae in die synapside Linie neuerdings strittig!)

- *Eothyris* + *Casea* (U-Perm)
- *Archaeothyris* (Westfal)

ab jetzt: „**PELYCOSAURIER**“ (O-Karbon/Westfal bis O-Perm, max. U-Perm)
(paraphyletisch)

SYNAPSIDA

Kladogramm der Reptilien ohne Synapsida und ohne Schildkröten nach Nat. 399, S. 245, ergänzt:

- Außengruppe: Synapsida
 - Mesosauridae
 - Parareptilien: --- Millerettidae (Parareptilien: oberstes Karbon bis Nor)
 - *Acleistorhinus* + Lanthanosuchidae
 - *Macroleter*
 - *Owenetta*
 - *Procolophon*
 - Captorhinidae (U-Perm bis PTG)
 - *Paleothyris* (O-Karbon)
 - (ab jetzt: **DIAPSIDA**)
 - Araeoscelida (Westfal bis M-Perm), z.B. *Petrolacosaurus*, Westfal
 - *Claudiosaurus* [O-Perm] (naA basaler Sauropterygier!)
 - Younginiformes
 - Dichotomie in (1) und (2):
 1. Linie zu
 - a) *Placodus* + Eosauropterygia
 - ab jetzt: LEPIDOSAURIA
 - b) *Kuehneosauridae* (ad Eolacertilia)
 - c) *Rhynchocephalia* + Squamata
 2. Linie zu
 - a) Choristodera
 - b) Prolacertiformes
 - c) Archosauriformes
 - d) *Rhynchosauria* + *Trilophosaurus*

Kladogramm der basalen Eureptilien (von unten nach oben zu lesen):

- *Petrolacosaurus* (Westfal) (ad Araeoscelida)
 - ab jetzt: DIAPSIDA
 - *Paleothyris* (OK)
 - Captorhinidae (UP – OP) (anapsid)
 - Protorothyrididae (z.B. *Hylonomus*, Westfal) (Pr.: Westf. – MP)

--- [Mesosauridae + Parareptilien obOK - OT] + **Eureptilia**

basale Eureptilia sind die Captorhinomorpha (syn.
Protorothyromorpha) (Westfal – O-Perm) (s.o.)

--- ? **Diadectomorpha** (Abzweigung von der Linie zu den Synapsiden erst oberhalb der reptilen Linie?);

Diadectomorpha stellen Stammamniota (ad Reptilomorpha)

AMNIOTA (sicher ab Westfal B)

- ? *Westlothiana*
- ? *Casineria* (M-Vise) (erster Amniot?)

AMNIOTA?

- ? *Westlothiana* (ob. Vise)
- *Microbrachis* + *Saxonerpeton*

ab jetzt: **STAMM-AMNIOTA**

Wichtiger Hinweis: insgesamt ist das Übergangsfeld zwischen den Stammtetrapoden und der Aufteilung in Reptilien (inkl. Parareptilien), Synapsida und Diadectomorpha sehr umstritten; in den zahlreichen publizierten Clades lässt sich nicht einmal in Grundsatzfragen ein Konsens erkennen!

alternativ:

Supertree (zusammengesetzt aus mehreren Einzelstammbäumen) nach RUTA et al. (Proc. R. Soc. Lond. B. 270, 2507-2516, 2003):

- Außengruppe
- *Eusthenopteron*
- *Panderichthys*
- *Elpistostege* (evtl. umgekehrte Reihenfolge: *Livon.* / *Elpistostege*)
- *Livoniana*
- *Elginerpeton* + *Obruchevichthys*
- *Ventastega*
- *Metaxygnathus* (evtl. *Ventastega* + *Metaxygnathus*)
- *Acanthostega*
- *Ichthyostega*
- *Hynnerpeton*
- *Tulerpeton*
- *Pederpes* + *Whatcheeria* = Whatcheeriden
- *Crassigyrinus*

bis hier herrscht – mit Ausnahme der beiden angegebenen möglichen Abweichungen – ein guter Konsens, egal, ob man die zugrunde liegenden Clades gleichrangig oder gewichtet einbringt; ab jetzt nur gewichtet:

- Colosteiden + *Greererpeton*
- Baphetiden
- AB JETZT: KRONENGRUPPENTETRAPODEN
- Dichotomie I / II:

I: --- *Caerorhachis*

Dichotomie:

- a) --- Gephyrostegiden + (Eoherpetoniden + Embolomeres)
 - Seymouriamorpha
 - **Kronenamnioten I (s.u.)**
 - "Diadectomorpha"
 - **Kronenamnioten II**
- b) --- "Microbrachomorphe"
 - „Tuditanomorphe“
 - „Microbrachomorphe“
 - "Tuditanomorphe"
 - Adelospondyle
 - Aistopoda
 - Lysorophia
 - Nectridea z.B. *Diplocaulus*

(nach Nat. 453, 515 gehen aus den Lepospondyli die Caecilia hervor!)

II. --- Edopoiden z.B. *Edops*

- Trimerorhachoiden z.B. *Dvinosaurus*, *Balanerpeton*, *Dendrerpeton*
- Eryopoiden + („Dissorophoiden“ + **Kronen-Lissamphibia**) (Diss.: U-Perm – U-Trias)
- „Archegosauroiden“ z.B. *Sclerocephalus*
- Rhinesuchiden
 - Mastodontosauroiden + (Metoposauroiden + Trematosauroiden)
 - Rhytidosteidae
 - Chigutisauridae z.B. *Siderops*
 - Plagiosauridae
 - Brachyopidae z.B. *Brachyops*, *Batrachosaurus*

Kronen-Lissamphibia:

- Eocaecilia
- *Albanerpeton* + *Celtdens*
- *Triadobatrachus*
- *Karaurus* + *Valdotriton*

(nach Nat. 453, 515 gehen aus den Temnospondyli, konkret: Amphibamidae, die Batrachia = Caudata + Salientia hervor; Caecilia leiten sich von Lepospondyli ab und sind deren letzte Überlebende!)

Linie zu den Amnioten (detailliertes Kladogramm zu Ia):

- Seymouriamorpha
- *Casineria* („Kronenamnioten I“)
- *Westlothiana* („)
- *Ophiacodon* („)
- *Diadectes* + *Limnoscelis* (ad "Diadectomorpha")
- *Captorhinus*
- *Paleothyris*
- *Tseajaia* (ad « Diadectomorpha »)
- *Eocaptorhinus* (« Kronenamnioten II »)
- *Petrolacosaurus* („)

Stand 2017 nach Mikro-CT-Untersuchungen von *Lethiscus* (Aistopoda) (Nat. 546: 642). Die Dichotomie in die Linien zu den Lissamphibia und Amniota muss demnach bereits vor dem O-Vise erfolgt sein:

- *Eusthenopteron* (OD)
- *Panderichthys* (OD)
- *Tiktaalik* (OD)
- *Ventostega* (OD)
- *Ymeria* (oOD)
- *Ichthyostega* (oOD)
- *Acanthostega* (oOD)
- *Lethiscus* (uVise) + *Coloraderpeton* (oOK)
- *Whatcheeria* (uVise) + *Pederpes* (uVise)
- *Crassigyrinus* (oVise, Sepk)
- *Greererpeton* (Sepk)
- *Proterogyrinus* (Sepk) + *Archeria* (Penns., Cisuralian)
- *Eucriotta* (oVise) + *Baphetes* (Sepk., uPenns.)
- **Linie zu den Lissamphibia***
- **Ab jetzt: STAMM-AMNIOTA**
- *Seymouria* (Cisuralian)
- *Limnoscelis* (oPenns., uCisur)
- **Ab jetzt: AMNIOTA**
- **Synapsida** (ab uPenns.)
- *Captorhinus* (oCisur) + **Diapsida** (ab uPenns.)
- *Ophistodontosaurus* (oCisur)
- Odontolepidae (oCisur)
- Rhynchonikidae (oCisur)
- Gymnarthridae (uPenn – oCisur)
- Brachystelechidae (uPenn – oCisur) + *Lysorophia* (uPenn – oCisur)

* Linie zu den Lissamphibia:

- *Edops* (oPenn) + *Eryops* (oPenn, Cisur)
- *Dendrerpeton* (uPenn) + *Balanerpeton* (oVise)
- Trematopidae (Penn, Cisur)
- Branchiosauridae (oPenn, Cisur)
- *Eoscopus* (oPenn)
- *Platyrrhinops* (mPenn)
- *Tersomius* (uCisur)
- *Doleserpeton* (oCisur)
- *Amphibamus* (uPenn)
- *Gerobatrachus* (mCisur) + **Lissamphibia**

- ?--- *Proterogyrinus* (UK) + *Pholiderpeton* + *Archeria* +
Eoherpeton (UK) + *Silvanerpeton* (M-Vise)
+ *Eldeceon* (M-Vise) (alle ad Anthracosaurier)
- ?--- *Gephyrostegus* + *Bruktererpeton* (ad Anthracosaurier)
- *Silvanerpeton* (M-Vise) (ad Anthracosauria)

REPTILOMORPHA (ab M-Vise)

- *Balanerpeton* + *Dendrerpeton* (nicht aufgelöst)
- Baphetiden = Loxommatiden (ab O-Vise)
 - d.h. *Eucritta* + [*Loxomma* + (*Megalocephalus* + *Baphetes*)]
- *Crassigyrinus* (O-Vise-Namur, Nachzügler der Stammtetrapoden)
- *Greererpeton* (UK)
- *Pederpes* (ob. Tournai) + *Whatcheeria* (Vise)
- Aistopoda (z.B. *Lethiscus*, unt. Vise, und *Coloraderpeton*, ob. O-Karbon)
- ?--- *Tulerpeton* (M/O-Famenne)
- *Hynerpeton* (ob. Famenne)
- *Ichthyostega* (ob. Fam. 2b)
- *Acanthostega* (ob. Fam., 2 b – Tn 1a)
- *Metaxygnathus* (ob. Frasné)
- *Ventastega* (ob. Famenne, 2d + Tn 1 a)
- *Densignathus* (OD)
- *Elginerpeton* + *Obruchevichthys* (beide: oberstes Frasné)

ab jetzt: TETRAPODA

- *Tiktaalik* (unt. Frasné)
- ? *Livoniana* (evtl. "über" *Elpistostege*)
- *Elpistostege*/unt. Frasné (+?) *Livoniana*/oberstes Givet oder Givet-Frasnè-Grenze bis unt. Frasné {Position der beiden Taxa untereinander nicht klar}
- *Panderichthys* (ad „Panderichthyiformes“) (unt. Frasné)
- *Gogoniasus* (unt. Frasné)

Kladogramm der Tristichopteridae (von unten nach oben zu lesen):

- *Eusthenodon* (Famm.)
- *Mandageeria* (OD)
- *Cabonnichthys*
- *Eusthenopteron* (oberstes Givet/unt. Frasné)
- *Tristichopterus*

- Tristichopteridae (ad Osteolepiformes) (s.o.):
- *Gyroptychius* (ad Osteolepididae)
- *Canowdrina* + *Koharalepus* + *Beelarongia* (ad Osteolepididae)
- *Medoevia* (ad Osteolepididae)
- *Ectosteorhachis* + *Megalichthys* (UK-UP) + *Cladarosymblema* (ad Osteolepididae)
- *Osteolepis* (ab mittl. Eifel – mittl. Givet: naA unt./mittl. Givet)

ab jetzt: „OSTEOLEPIFORMES“ (MD – UP) (paraphyletisch)

- Rhizodontida (überw. OD) (Rhizodontimorpha)
 - basalster: *Gooloogongia*

- *Kenichthys* (ob. Ems, ältester Tetrapodomorphe; kladistisch
basalster Nachweis von Choanen = inneren Nasenöffnungen)

ab jetzt: **TETRAPODOMORPHA**

| | |
|---|--|
| Kladogramm der Dipnomorpha (von unten nach oben zu lesen):
rezente Lungenfische: | <ul style="list-style-type: none"> --- <i>Protopterus</i> (afrik.) + <i>Lepidosiren</i> (südamer.) --- <i>Neoceratodus</i> (austral). |
| fossile Lungenfische: | <ul style="list-style-type: none"> --- <i>Dipterus</i> + <i>Uranolophus</i> + (<i>Dipnorhynchus</i> + <i>Speonesydrion</i>)* (U.+S.: mittl./höheres Siegen; <i>Dipnorh.</i>:Ems; <i>Dipterus</i>: Givet) |
| | <ul style="list-style-type: none"> ab jetzt: LUNGENFISCHE (DIPNOA) (ab U-Siegen) --- <i>Diabolepis</i> (ob. Gedinne) --- <i>Youngolepis</i> (mittl./ob. Gedinne, Siegen) --- <i>Powichthys</i> (ob. Gedinne) --- Porolepiformes (unt. Siegen - OD; <i>Porolepis</i>: Sieg.- mittl.Ems) + <i>Glyptolepis</i> (Givet, unt. Frasne) |

--- **Dipnomorpha (s.o.)**

ab jetzt: **RHIPIDISTIA** (ab U-Siegen)

- ? *Styloichthys*
- ? Onychodonten (Onychodontiformes: Gedinne bis O-Devon)
- *Styloichthys* (ob. Lochkov, 414 MA)
- **Coelacanthiformes** (=Actinista) (ab ob. Siegen oder unt. Ems)
(Onychodonten und Coelacanthiformes evtl. auf einer gemeinsamen Linie)

ab jetzt: **KRONENGRUPPEN-SARCOPTERYGII**

- *Guiyu* (ob. Ludlow, 419 MA) + [*Achoania* (ob. Lochkov) + *Psarolepis* (Pridoli, Lochkov)]
- *Meemannia* (ob. Gedinne)
- ? *Lingulalepis* (unt. Ems, nur fragmentarisch bekannt)

ab jetzt: **SARCOPTERYGII**

| | |
|---|--|
| Kladogramm der Linie der Actinopterygii (von unten nach oben zu lesen): | <ul style="list-style-type: none"> --- Teleostei (ab U-Trias) --- Holostei (ab M-Perm)
(rez.: <i>Amia</i>, <i>Lepisosteus</i>) --- <i>Acipenser</i> (ad „Chondrostei“) --- <i>Polypterus</i> + Scanlepiformes (Trias) --- „Palaeoniscen“ (paraphyletisch, mehrere Linien) --- <i>Cheirolepis</i> (mittl. Givet bis unt. Frasne) --- <i>Dialipina</i> (unt. Lochkov bis ob. Ems, 414 – 398 MA) |
|---|--|

ab jetzt: ACTINOPTERYGII

--- **ACTINOPTERYGII** (s.o.)

--- *Androlepis* (ob. Ludlow, unt. Pridoli; 420 – 418 MA)

--- *Lophosteus* (ob. Ludlow bis Lochkov, 421 – 413 MA)

ab jetzt: **OSTEICHTHYES** (ab O-Gotl.)

--- **Acanthodii** (?M-Caradoc, U-Gotl. – MP)

(evtl. paraphyletisch, eine Linie an der Basis der Knorpelfische, eine andere an der Basis der Knochenfische, s. Nat. 457, 305).

--- **Chondrichthyes** (ab M-Caradoc)

oder: (Chondrichthyes + Acanthodii)

ab jetzt: Zähne

Kladogramm der Placodermen:

--- Acanthothoraci

--- Rhenanida (UD – OD)

--- Antiarchi (sicher ohne Zähne) (MD + OD)

--- Petalichthyida (nicht bekannt ob Zähne) + Ptyctodontida (sicher keine Zähne) (OD)

ab jetzt: ARTHRODIRA (ab jetzt: Zähne!) (?UG, OG – MK)

--- Actinolepida

--- Phyllolepida (OD)

--- Phlyctaeniida + Eubrachythoracida

neuerdings aber als paraphyletisch zu betrachten!

--- **? Placodermen** (basale Taxa zahnlos; Zähne in den „höheren“ Placodermen konvergent entwickelt) (U-Gotl. bis U/M-Karbon)

(wohl paraphyletisch, mehrere Linien an der Basis der Gnathostomata, s. Nat. 457, 305)

ab jetzt: **GNATHOSTOMATA** (ab jetzt Kiefer) (ab M-Caradoc)

[„Ende“ der „Agnatha“ (paraphyletisch)]

[„Ende“ der „Ostracodermen“ (paraphyletisch)]

--- (?) Pituriaspida (UD – MD)

--- (?) Osteostraci (UG – OD) Reihenfolge Pituri./Osteostr. unklar

--- Galeaspida (UD- MD)

--- Thelodonten (OO – OD)

--- Astraspida* MO-OO + [Arandaspida* UO + Heterostraci*
oberstes O-Kambr - OD] * = Pteraspidomorpha

--- LINIE ZU DEN CYCLOSTOMI

KRONEN-VERTEBRATA

- *Metaspriggina* (M-Kambrium)
- *Haikouichthys* + *Mylokunmingia* (U-Kambrium, Atdabanian)
- *Haikouella* (U-Kambrium, Atdabanian)

STAMM-VERTEBRATA

ab jetzt: dreiteiliges Gehirn

ab jetzt: voll entwickelte Neuralleiste

- **Urochordata (= Tunicata)**
= [Appendicularia + (Asciacea + Thaliacea)]

OLFACTORES

- **Cephalochordaten** (multiple Kiemenspalten) (ab Ukambr.) (rez. *Amphioxus*)
(syn. **Acrania**, rez. 24 Arten; fossil: *Cathaymyrus*, Atdabanian;
Pikaia, M-Kambr.)

ab jetzt: Notochord, Myomere

CHORDATA (ab U-Kambr.)

(--- ?? Vetulicolia, s.u.)

Kladogramm der Ambulacraria:

- Verlust der anterioren Segmentierung
- Hydropore
 - diffuses Nervensystem
 - Abzweig zu den HEMICHORDATA
 - ab jetzt: ECHINODERMATA
 - Reduktion der Kiemenspalten
 - Darm auf vorderen Körperabschnitt beschränkt
 - Vetulocystida (U-Kambr., Stamm-Echinoderm.)
 - kalkiges Stereom
 - Stylophora
 - Wassergefäßsystem
 - andere Homalozoa
 - Verlust des Schwanzes
 - Verlust der Kiemenspalten
 - Pentaradialität
 - Kronengruppenechinodermen

--- **Ambulacraria** = [Hemichordata + Echinodermata] (s.o.)
Yunnanozoa incl. *Haikouella* wahrsch. ad Hemichordata!

--- ? Vetulicolia (UKambr, MKambr, ?O-Karbon: Pipisciden): Stamm-Deuterostomia,
5 Pharyngeal=Kiemenspalten; evtl. incl. Yunnanozoa

ab jetzt: Kiemenspalten

? basal: primitiver sessiler Armstrudler; Segmentation, zweigeteilter Körperbau

ab jetzt: **DEUTEROSTOMIA**

Kladogramm der Protostomia (nach DAWKINS S. 314 ff.):

Außengruppe: Deuterostomia

ab jetzt: Protostomia

--- Superphylum Ecdysozoa (häutend)*

--- Superphylum Platyzoa*** = Gnathifera & (Platyhelminthes + Gastrotricha) & z.B. Rotifera

ab jetzt: Superphylum Lophotrochozoa**

--- Brachiozoa (Brachiopoda + Phoronida) (ad "Lophophorata")

--- Entoprocta

--- Bryozoa (ad "Lophophorata")

--- Nemertea

--- Mollusca

--- Annelida + Sipunculoidea

[daneben gibt es aber auch die Auffassung, die Brachiopoden und Anneliden wären Schwestergruppen und die Mollusken schon eher innerhalb der Lophotrochozoa abgezweigt, also Mollusken + (Brachiopoden + Anneliden)]

* Kladogramm innerhalb der Ecdysozoa:

--- Chaetognatha

--- Cephalorhyncha + (Nematoda + Nematodomorpha) [nicht segmentiert!]

--- Tardigrada + (Onychophora + Arthropoda)

**Reihenfolge der Abzweigung der sieben Linien der Lophotrochozoa sehr unsicher, ganz besonders gilt dies für die lophophoraten Gruppen (Brachiopoda, Phoronida, Bryozoa).

*** Superphylum Platyzoa noch nicht so weitgehend akzeptiert wie die beiden anderen Superphyla

Kladogramm der Ecdysozoa und Lophotrochozoa nach der anno 2008 umfassendsten genkladistischen Studien mit durchschnittlich 76 berücksichtigten Genen je Taxon (Nat. 452, 475):

Ecdysozoa:

--- (Priapulida + Kinorhyncha) + (Nematoda + Nematodomorpha) = Cycloneuralia

- Tardigrada
ab jetzt: PANARTHROPODA
- Onychophora
ab jetzt: ARTHROPODA

Lophotrochozoa (Spiralia):

- Platyhelminthes
- Mollusca
- Nemertea + (Brachiopoda + Phoronida)
- Annelida (inkl. Echiura, Sipuncula)

--- Abzweig der **Protostomia**:

- a) Ecdysozoa (Onychophoren, Arthropoden, Nematoden, Priapuliden)
- b) Lophotrochozoa = SPIRALIA (Plattwürmer, Blutegel, Nemertea, Mollusken, Brachiopoden, Bryozoen)

„URBILATERALIA“

- Eigenschaften:
- Radiale Teilung, Enterocoel
 - Photorezeptorkomplex (Pax 6, Opsine)
 - Auswüchse (Körperanhänge) (DII)
 - Seriation (engrailed, hairy/her 1)
 - Hox-Cluster-Expansion
 - indirekte Entwicklung, set-aside-cells
 - dorsoventrale Polarität (TGF-B, sog/chordin)

TRIPLOBLASTEN = BILATERALIA

(Typ 1 Embryogenese, Mesoderm, Bilateralsymmetrie, determinierende Embryonalteilung)

Nach Nat. 530:89 (anno 2016):

Dichotomie Deuterostomia / Protostomia

Ab jetzt: Nephridien (NEPHROZOA)

--- Xenacoelomorpha = *Xenoturbella* + (Nemertodermatida + Acoela)

Ab jetzt: BILATERALIA

--- Cnidaria

--- Placozoa (*Trichoplax*) (gemäß Genomsequenzierung zwischen
Porifera und Cnidaria stehend: Sci. 321, 1028) (Placozoa = Scheibentiere)

--- Ctenophora

--- Porifera (vgl. hierzu PNAS 112: 15402)

EUMETAZOA

(zunächst: nicht-determinierende frühe Embryonalteilungen, oral-aboreale Achse, Mesoglea, blind endender Darm)

--- Kalkschwämme (keine Nerven, keine Muskelfasern) +
Kieselschwämme (keine Nerven, keine Muskelfasern)
(Demospongia + Hexactinellida)

? [--- Placozoa (*Tricoplax*) (PNAS 103, 875)]

METAZOA

--- Choanoflagellaten (Kragengeißeltierchen)

--- Filasterea (= *Capsaspora* + *Ministeria*)
(bereits Cadherine, Transkriptionsfaktoren, Integrine, Zelladhäsions-
und Signalübertragungsproteine!)

FILOZOA

--- Mesomycetozoea (= Ichthyosporea)

HOLOZOA

--- Abzweig der **Pilze** (Holomycota = Fungi; incl. Mikrosporidien)

OPISTHOKONTA

[Opisthokonten: eine einzige basale Geißel an reproduktiven Zellen; flache mitochondriale Cristae (die meisten anderen Eukaryonten haben röhrenförmige mitochondriale Cristae)]

---- Apusozoa

--- ? Abzweigung der **Amoebozoa** (einschl. der meisten Schleimpilze) (vgl.
DAWKINS)

UNIKONTA

--- Abzweig der **Bikonta (s.u.)**:

Kladogramm der Bikonta:

--- ? Amoebozoa
ab jetzt: BIKONTA (definiert durch zwei Zilien pro Zelle; sicher monophyl)
--- Excavata = Heliozoa + (Loukozoa + Euglenozoa + Percolozoa +
Metamonada + Parabasalia) + (Foraminifera + Radiolaria) +
Cercozoa [Anm.: Monophylie und interne Kladistik der Excavata]

nicht gesichert]

--- Chromalveolaten (enthalten: Dinoflagellaten, Sporozoa, Protalveolaten, Ciliophora, Cryptophyta, Heterokonta, Haptophyta + Rappemonaden; ihnen gemeinsam ist die symbiogenetische Implantation einer Rotalgenzelle in eine heterotrophe Wirtszelle an der Basis der Chromalveolaten-Linie

jetzt: symbiontische Aufnahme von Chloroplasten

--- Glaucophyta

--- Viridaeplantae (**u.a. Grünalgen, Landpflanzen**)

--- Rhodophyta (eine Rotalgenzelle wurde dann in die Linie zu den Chromalveolaten aufgenommen und führte damit zur Entstehung der Chromalveolaten); die Rhodophyten sind somit älter als die Chromalveolaten, auch wenn deren Linie schon früher abzweigt.

--- ? Amoebozoa (oder auf der Linie zu den Bikonten?)

PROTOZOA

EUKARYONTA (innerhalb der Archaea positioniert)

--- (?) Heimdallarchaeota (als nächste Schwestergruppe?)

ASGARD-ARCHAEA

ARCHAEA

--- Bacteria

Alternativ:

Oben: Eukaryonten

Oben links: Proteobacteria

oben rechts: Eocyten (ad Archaea)

Cyanobacteria

Mittig links: Bacilli

mittig rechts: Euryarchaea

Basis: LUCA

(Ring of life, Nat. 431, 182, anno 2004)

bota-bota

ANHANG PALÄOBOTANISCHE ANMERKUNGEN

AKTUELLE STATISTIK DER EMBRYOPHYTEN (www.theplantlist.org)

(nur rezente Taxa)

| | Familien | Gattungen | Artnamen | davon akzeptierte
Artnamen | Synonyme* |
|---------------|----------|-----------|----------|-------------------------------|-----------|
| Bryophyten | 165 | 1473 | 71614 | 15344 | 33162 |
| Pteridophyten | 35 | 568 | 46428 | 9294 | 15876 |
| Gymnospermen | 14 | 88 | 4588 | 1088 | 3290 |

| | | | | | |
|--------------|-----|-------|--------|--------|--------|
| Angiospermen | 406 | 14038 | 904649 | 273174 | 421698 |
|--------------|-----|-------|--------|--------|--------|

* Rest noch ungeklärt (Stand 2/2011)

MODERNE KLADISTISCHE KONZEPTE DER LANDPFLANZEN NACH KENRICK & CRANE 1997 (EINSCHL. DORT ZITIERTER ARBEITEN) u.a.

I. SYSTEMATIK der Landpflanzen nach KENRICK und CRANE (1997, leicht vereinfacht):

(Plesion: ausgestorbene Gruppe, besonders unter Berücksichtigung wichtiger monotypischer Taxa in der Stammgruppe rezenter Linien)

Infrareich EMBRYOBIOTA:

Superdivision Marchantiomorpha

Division Marchantiophyta

Klasse Marchantiopsida (Lebermoose)

- O Sphaerocarpales
- O Monocleales (incertis sedis)
- O Marchantiales (incertis sedis)
- O Calobryales
- O „Metzgeriales“
- O Jungermanniales

Superdivision Anthoceromorpha

Division Anthocerophyta (Hornmoose)

Klasse Anthocerotopsida

Superdivision Bryomorpha

Division Bryophyta

Klasse Bryopsida (Laubmoose)

Subklasse Sphagnidae

Subklasse Andreaeidae

○ Takakiales

○ Andreaeales

○ Andreaeobryales

Subklasse Tetrarchidae

Subklasse Polytrichidae

Subklasse Buxbaumiidae

Subklasse Bryidae

Superdivision Polysporangiomorpha

Plesion Horneophytopsida

Plesion *Aglaophyton major*

Division Tracheophyta

Plesion Rhyniopsida (*Taeniocrada*, *Stockmansella*, *Rhynia*, *Huvenia*)

Subdivision LYCOPHYTINA

Klasse Lycopsidea

Plesion Drepanophycales

Ordnung „Lycopodiales“

Plesion Protolpidodendrales

Ordnung Selaginellales

Ordnung Isoetales

Plesion Zosterophyllopsida (*Zosterophyllophyceae*)

Plesion *Zosterophyllum divaricatum*

Plesion Sawdoniales (Familien sedis mutabilis)

Plesion Sawdoniaceae

Plesion Barinophytaceae

Plesion „Gosslingiaceae“

Plesion Hsuaceae

Subdivision EUPHYLLOPHYTINA

Plesion *Eophyllophyton bellum*

Plesion *Psilophyton dawsonii*

Infradivision Moniliformopses (Klassen sedis mutabilis)

Plesion „Cladoxylopsida“ (Subklassen sedis mutabilis)

Plesion „Cladoxyliidae“

Plesion Stauropteridae

Plesion Zygopteridae

KLASSE EQUISETOPSIDA

KLASSE FILICOPSIDA (Subklassen sedis mutabilis)

Subklasse Ophioglossidae

Subklasse Psilotidae

Subklasse Marattiidae

Subklasse Polypodiidae

Infradivision Radiatopses

Plesion *Pertica varia*

Superkohorte LIGNOPHYTIA (Kohorten sedis mutabilis)

- Plesion „Aneurophytales“
- Plesion „Archaeopteridales“
- Plesion „Protopityales“
- Kohorte Spermatophytata
 - Plesion „Calamopityaceae“ (incertis sedis)
 - Plesion „Hydraspermaceae“
 - Plesion „Lyginopteridaceae“
 - Plesion Medullosaceae
 - Subkohorte Euspermatoclitides (Infrakohorten sedis mutabilis)
 - Infrakohorte Cycadatae
 - Plesion Callistophytaceae
 - Infrakohorte Coniferophytatae
 - Plesion Cordaitida
 - Superklasse Coniferidra (Pinidra)
 - Plesion Glossopteridaceae
 - Plesion Czekanowskiaceae (=Leptostrobaceae)
 - Infrakohorte Ginkgoatae
 - Plesion „Peltaspermaceae“
 - Plesion „Corystospermaceae“ (=“Umkomasiaceae“)
 - Plesion Caytoniaceae
 - Infrakohorte Anthophytatae (Superklassen sedis mutabilis)
 - Plesion Pentoxylales
 - Plesion Bennettitales
 - Superklasse Gnetidra
 - Superklasse Magnolidra
 - Klasse „Magnoliopsida“ (Magnoliophyceae)
 - Klasse Liliopsida (Liliophyceae)
 - Klasse Hamamelidopsida (Hamamelidophyceae)
 - Subklasse Ranunculidae
 - Subklasse Hamamelididae (Infraklassen sedis mut.)
 - Infraklasse Caryophyllidna
 - Infraklasse „Rosidna“
 - Infraklasse „Dilleniidna“
 - Infraklasse Lamiidna
 - Infraklasse Asteridna

II. Abstammung der Tracheophyten; basale Tracheophyten (nach KENRICK AND CRANE 1997):

- Ab jetzt: Chlorobionta (Grünalgen)
- Abzweigung der Ulvobionta: „Ulvophyceae“ + (Chlorophyceae + Pleurostrophyceae)
- Ab jetzt: Charophyceae** (=Streptobionta ex Embryophyta)
- Abzweigung der Chlorokybales
- Abzweigung der Klebsormidiales
- Abzweigung der Zygnematales
- Abzweigung von *Chaetosphaeridium*

--- Abzweigung der Charales

--- Abzweigung der „Coleochaetales“

(Anmerkung: nach einer 4-Gen-Studie aus dem Jahr 2001 stellen die Charales die Schwestergruppe der Embryophyten dar, und die Coleochaetales stehen eine Position tiefer als Schwestergruppe von Charales+Embryophyten) (Sci. 294, 2351).

(Ende Charophyceae)

Ab jetzt: Embryophyten (Schwestergruppe der Charales [statt Coleochaetales]; während die Charophyceen einen haploiden, haplobionten Lebenszyklus hatten, entsteht mit den Embryophyten der diplobiontische Lebenszyklus:

1. Gruppe: Lebermoose (z.B. *Haplomitrium*, *Sphaerocarpos*; letzteres mit Sporangien-dehiszenz)

internes Kladogramm der Lebermoose:

1. Zweig: Sphaerocarpaceae

2. Zweig: Marchantiales + Monocleales

3. Zweig: Calobryales

4. terminal: „Metzgeriales“ + Jungermanniales

ab jetzt: Stomata, Columella vorhanden

----- Abzweigung der Hornmoose (*Anthoceros*)

ab jetzt: hoch entwickelte Sporangio-phore

----- Abzweigung zu den Laubmoosen (*Sporogonites* +; *Polytrichum*; letzteres mit Sporangien-dehiszenz)

internes Kladogramm der Bryopsida:

1. Zweig: Sphagnales

2. Zweig: Takakiales + Andreaeales

(lt. Nat. Comm. 10: 1485 stehen wahrscheinlich die

Takakiophytina basal und unterhalb der Sphagnophytina)

3. Zweig: Tetraphidales

4. Zweig: Polytrichales

Kronengruppe: Buxbaumiales + Bryales

ab jetzt: Polysporangiophytes: Verzweigung des Sporophyten; Protoxylem

----- Abzweigung der Horneophytosida [*Tortilicaulis* und (*Caia* + *Horneophyton*)]

(*T.* + *C.*: Pridoli; *H.*: Siegen)

ab jetzt: keine Columella mehr vorhanden

----- Abzweigung zu *Aglaophyton* (Siegen)

ab jetzt: Tracheophyta: Tracheidenverdickungen

----- Abzweigung zu den Rhyniopsida [*Huvenia* + (*Rhynia* + *Stockmansella*; letztere ohne Protoxylem)]

(*H.*, *R.*: Siegen; *S.*: Siegen, Ems)

ab jetzt: Eutracheophyta: Stereome; Tracheidenzellwand widerstandsfähiger; Sporangien-dehiszenz; zumindest einfache kleine Vertiefungen in der Tracheidenwand („pitting“ = Tüpfelung)

----- **Abzweigung der Linie, deren Kronengruppe die Lycopsida darstellen;** innerhalb dieser Linie spalten ab:

(1) --- Linie zu *Cooksonia pertonii* + „C“. (*Aberlemnia caledonica* (Gedinne)

(2) --- Linie zu [*Uskiella* + *Yunia* + *Sartilmania*] (Siegen, *S.* auch noch im Ems)

ab jetzt: Protoxylem weiterentwickelt

(3) --- Linie zu *Cooksonia cambrensis* (Pridoli)

(4) --- Linie zu *Renalia* (ob. Gedinne bis Ems)

ab jetzt: **Lycophytina**; verändertes Sporangienattachement

(5) --- *Hicklingia*

dann Dichotomie in zwei Linien (6a und 6b):

(6a): **Zosterophylloidsida** (“circinate vernation”; spezif. Sporangiotaxis):

--- *Zosterophyllum llanoveranum* (Siegen),

Z. divaricatum

--- Sawdoniales: *Hsua* + *Sawdonia* + *Gosslingia*
+ Barinophytaceae

(*H.*: Ems; *G.*: Siegen; *S.*: Siegen bis Frasn; Barinophytaceae: U-Devon bis Tournai)

Hsuaceae: *Hsua*

Barinophytaceae: *Barinophyton* + *Protobar.*,

Thrinophyton

Gosslingiaceae: *Gosslingia*, *Oricilla*, *Tarella*

Sawdoniaceae: *Deheubarthia*, *Crenaticaulis*
+ *Serrulacaulis*

Konioria + *Anisophyton*

(6b): --- paraphyletisch bzw. nicht aufgelöst zweigen jetzt (getrennt voneinander) ab:

Huia, *Zosterophyllum myretonarium*, *Gumuia*, *Discalis*,
Adoketophyton, *Rebuchia*, *Z. fertile*

sowie – aus derselben Basis -

eine Linie zu *Z. deciduum* + (paraphyl.) *Nothia* (*N.*: keine
Tracheidenverdickung mehr; Siegen) + Lycopside

Kronengruppe: **Lycopside*** (multizelluläre Anhänge; andere
Sporangiotaxis, spezifische Xylemstrangform):
(*Asteroxylon* +, *Huperzia*)

ab jetzt: Euphyllphytina (spezif. Verzweigungstyp/-form; „circinate vernation“; multizellul.

Anhänge; dichotome fiederartige Anhänge; spezialisierte fertile Zone)

----- Abzweigung von *Euphyllphyton* (Siegen, wohl schon unterstes Siegen)

ab jetzt: Metaxylem-Tracheid-Pitting (=Tüpfelung)

----- Abzweigung zu *Psilophyton crenulatum* (Ems)

----- Abzweigung zu *Psilophyton dawsonii* (Ems)

----- letzter gemeinsamer Vorfahr der Lignophyten und (Farne + Sphenopsida);

hiervon zweigt ab:

(a) Linie zu den Lignophyten; ab jetzt: Xylemstrahlen (*Pertica*; *Tetraxylopteris*)

(*P.*: Ems bis Givet; *T.*: Givet bis Famenne);

intern: 1. *Pertica* (ein Trimerophyt);

2. *Tetraxylopteris* (ein Progymnosperm)

3. „Nacktsamer“ (seed plants) (über aneurophytale
Progymnospermen)**

(b) Linie zu den Farnen und Sphenopsida, von dieser zweigen ab:

--- zunächst *Ibyka* (Givet) + alle übrigen **Sphenopsida** (ab höherem Famenne)

inneres Kladogramm der übrigen Sphenopsida:

1. Zweig: Sphenophyllales

2. Zweig: *Archaeocalamites*

3. Zweig: *Calamites*

Kronengruppe: *Equisetum*

--- ab jetzt: **Farne**

--- 1. Abzweig: *Rhacophyton* (Frasne und Famenne, naA höh. Famenne)

--- 2. Abzweig: *Pseudosporochnus* (Givet)

Kronengruppe (nicht aufgelöst): Marattiales + Ophioglossales
+Leptosporangiate Farne

* weitere Auflösung der Lycopside:

Außengruppe: Zosterophyllopsida: *Z. Ilanoveranum* + Sawdoniales + *Z. myretonianum*

Ab jetzt: Lycopside

--- 1. Abzweig: Drepanophycaceae (*Asteroxylon* + *Baragwanathia* + *Drepanophycus*)

--- 2. Abzweig: Lycopodiaceae: *Huperzia* + [*Phyloglossum* + (*Lycopodium* + *Lycopodiella*)]

internes Kladogramm der rezenten Formen:

1. Zweig: *Huperzia* + *Phlegmariurus*

2. Zweig: *Lycopodium* + *Diphasiastrum*

3. Zweig: *Pseudolycopodiella*

4. terminal: *Palhinhaea* + *Lycopodiella*

ab jetzt: ligulate Lycopside

--- 3. Abzweig: Protolepidodendrales (*Leclercqia* + *Minarodendron*)

ab jetzt: heterospore Lycopside:

Dichotomie in Selaginellales und Isoetales = rhizomorphe Lycopside

a) Selaginellaceae: *Selaginella selaginoides* + (*Stachygynandrum* + *Tetragonostachys*)

interne Kladogramm der rezenten Arten (ca. 420 rez. Arten):

1. Zweig: 2 *Selaginella*-Arten

2. Zweig: *Ericetorum* (3 Arten)

3. Zweig: *Tetragonostachys* (ca. 50 Arten)

4. terminal: *Selaginella lepidophylla*, *S. flabellata*, „artikulate Gruppe“, ca. 300 Arten; *Heterostachys*: ca. 60 Arten

Die Selaginellen stammen evtl. getrennt von der Linie zu den Lepidodendrales/Isoetales von Protolepidodendrales ab

b) Isoetales (rhizomorphe Lycoposiden):

initial bisexuelle Zapfen; hölzerne Stammbasis und Rhizomorph mit *Stigmaria*; ligulat, heterospor. Früheste Vertreter: *Lepidosigillaria*, *Cyclostigma* (O-Devon)

---? **fraglich**: zuerst Abzweig von *Nathorstiana* (Neokom) + Isoetaceae? [(rezente Vertreter der Isoetaceae: *Stylites* + (*Isoetes* + *Coromandelina*)] (Isoetaceae nach div. Angaben ab Trias oder Neokom)

--- 1. Zweig: *Paurodendron* (O-Karbon) + *Oxroadia* (U-Karbon) (beide krautig)
ab jetzt: baumförmiger Habitus; aufrechter Stamm mit minimaler Kronenentwicklung

--- 2. Zweig: *Anabathra* (= *Paralycopodites*) (baumförmig)

--- 3. Zweig: *Chaloneria* (kurz, aber aufrecht) (O-Karbon)
ab jetzt: unisexuelle Zapfen, d.h. entweder nur Mikro- oder nur Megasporophylle

--- 4. Zweig: *Sigillaria*

ab jetzt: Reduktion zu einer einzigen funktionellen Megaspore

--- 5. Zweig: *Diaphorodendron* + *Synchysidendron* (baumförmig)

ab jetzt: laterale Expansion des Megasporophylls

--- 6. Zweig: *Hizemodendron* (krautig)

--- 7. Zweig: *Lepidodendron*

ab jetzt: Verschluss des Megasporophylls zu einer samenartigen Struktur

--- 8. (terminal) *Lepidophloios*

****Abstammung der Samenpflanzen:**

Modell a (geringfügig plausibler, Samenpflanzen monophyletisch)

--- 1. Zweig: *Aneurophyton* (Progymnosperm)

--- 2. Zweig: *Archaeopteris* (Progymnosperm)

ab jetzt: Samenpflanzen (basale Stammgruppe)

--- 3. Zweig: basale „Pteridospermae“

terminal: *Cordaites* + Peltaspermaeae + *Callistophyton* + Samenpflanzenkronengruppe

Modell b (Samenpflanzen diphyletisch):

--- *Aneurophyton* (Progymnosperm)

danach Aufspaltung in zwei separate Linien I und II

I: --- 1. Zweig: *Archaeopteris* (Progymnosperm)

Ab jetzt: Samenpflanzen I

--- *Cordaites* + *Ginkgo* + Koniferen

II.: ab jetzt: Samenpflanzen II

--- basale Samenfarne + Cycadeen + Peltaspermaeae + *Callistophyton* + Anthophyten

III. Molekulare Kladistik der rezenten Farne und *Equisetum* nach Molekularkladistik (rbcL) (nach KENRICK AND CRANE 1997):

Außengruppe: Lycopodiaceae

- Psilotaceae (*Psilotum*) + Ophioglossaceae (*Botrychium*)
- Marattiaceae (*Angiopteris*)
- Equisetaceae (*Equisetum*)
- ab jetzt: leptosporangiate Farne
 - Hymenophyllaceae (*Cephalomanes*)
 - Osmundaceae (*Osmunda*)
 - Gleicheniaceae (*Diplazium*, *Stromatopteris*)
 - Matoniaceae (*Matonia*)
 - Dipteridaceae (*Dipteris*) + Cheiroleuriaceae (*Cheiroleuria*)
 - Plagiogyriaceae + rezente Baumfarne (1. Zweig: Cyatheaceae mit *Cyathea*;
2. Zweig: Metaxyaceae mit *Metaxya*; terminal: Dicksoniaceae mit *Dicksonia* und *Calochlaena*)
 - heterospore Farne (Azollaceae, Salviniaceae und Marsileaceae) (*Azolla*,
Salvinia, *Marsilea*)
 - + Schizaeoide Farne (Lygodiaceae, Schizaeaceae und Anemiaceae)
(*Lygodium*, *Actinostachys*, *Anemia*)
 - *Lindsaea* (ad „Dennstaedtiaceae“)
 - *Lonchitis* (ad „Dennstaedtiaceae“)
 - weitere „Dennstaedtiaceae“ (*Monachosorum*, *Microlepia*, *Dennstaedtia*,
Pteridium, *Histiopteris*, *Blotiella*)
 - + Vittariaceae (*Vittaria*)
 - + Parkeriaceae (*Coniogramme*)
 - + Pteridaceae (*Adiantum*, *Acrostichum*, *Ceratopteris*,
Taenitis, *Pteris*, *Platyozoma*)
 - Aspleniaceae (*Asplenium*) + (Thelypteridaceae + Blechnaceae + *Onoclea*)
 - „Dryopteridaceae“: *Elaphoglossum*, *Rumohra*
 - „Dryopteridaceae“: *Nephrolepis*
 - „Dryopteridaceae“: *Davallia*
 - „Polypodiaceae“: *Loxogramma*
 - „Polypodiaceae“: *Polypodium*
 - Grammitidaceae (*Micropolypodium*)

Kladogramm der rezenten leptosporangiaten Farne nach TOLWP:

- Osmundaceae
- Hymenophyllaceae + Gleicheniaceae (Reihenfolge nicht aufgelöst)
- Matoniaceae + (Dipteridaceae + Cheiroleuriaceae) (Reihenfolge nicht aufgelöst)
- Trichotomie:
 - a) Schizaeaceae + (Marsiliaceae + *Hydropteris* + *Azolla* + Salviniaceae)
 - b) Plagiogyriaceae + (Metaxyaceae + Lophosoriaceae + Loxsomataceae + Dicksoniaceae + Cyathaceae)
 - c) --- Lindsaeaceae
 - Dennstaedtiaceae
 - Vittariaceae + Pteridaceae
 - Aspleniaceae + Thelypteridaceae + Blechnaceae + Dryopteridaceae + (Nephrolepidaceae + [Davalliaceae + {Grammitidaceae + Polypodiaceae}]) (nicht aufgelöst)

IV. Kombinerter Stammbaum der Landpflanzen aus 4 Genen + Morphologie (PRYER et al., Nat. 409, 618) [insgesamt 5072 BP]:

--- Außengruppe: Bryophyta

--- 1. Abzweig: Lycophyta: *Huperzia* + (*Isoetes* + *Selaginella*)

ab jetzt: EUPHYLLOPHYTINA

--- 2. Abzweig: Spermatophyta

innerhalb Spermatophyta:

basale Dichotomie: a) Angiospermen

b) [*Ginkgoales* + Cycadeen] + [*Pinus* + *Gnetum*]

[alternativ: bei maximal parsimony *Gnetum* als Schwestergruppe von allen anderen (Gymnospermen + Angiospermen)]

ab jetzt: MONILIFORMOPSES

--- Kronengruppe: Farne, Schachtelhalme und Psilotidae

--- Dichotomie: a) [Ophioglossidae] + [*Psilotum* + *Tmesipteris*]

b) alle weiteren Farne + Equisetophyten:

---b1) [Marattiidae] + [*Equisetum sp. 1* + 2]

alternativ: erst --- Marattiidae

dann --- Equisetophyta (als Schwestergruppe der Leptosporangiata)

ab jetzt: POLYPODIIDAE = Leptosporangiata

---b2) *Osmunda*

---b3) *Hymenophyllum*

---b4) [*Phaneroglossum* + *Gleichenia*]

---b5) *Lygodium*

---b6) Heterospore Wasserfarne (*Salvinia*, *Marsilea*)

---b7) terminal:

b7a) Baumfarne (*Cyathea*, *Dicksonia*, *Plagiogyria*) +

b7b) Polypodiaceen (*Pteridium*, *Blechnum*)

Ergebnisse: Samenpflanzen, Lycophyten und Eusporangiata+Leptosporangiata+Equisetophyta+Psilotatae sind jeweils monophyl; innerhalb der Farne sind Psilotidae am nächsten mit den Ophioglossidae verwandt; [alle anderen Farne + die Equisetophyten] sind die Schwestergruppe der [Ophioglossidae + Psilotidae].

V. Kladistik der Samenpflanzen:

Kladogramm innerhalb der Samenpflanzen nach DOYLE und DONOGHUE (1992) unter Berücksichtigung nur rezenter Gruppen:

--- Außengruppe: Ophioglossales

--- Filicophyta

- ab jetzt: SPERMATOPHYTA (fossile Gruppen: basale Samenfarne: *Calamopitys*, *Hydraspermum*, *Lyginopteris*, *Medullosa*)
- Cycadales
 - ab jetzt: CLADOPHYTA (fossile Gruppen: höhere Samenfarne: *Callistophyton*, *Caytonia*, *Corystospermum*, *Glossopteris*)
- Ginkgoales
 - ab jetzt: MESOPHYTA (fossile Gruppe: Cordaitales)
- Pinales
 - ab jetzt: ANAPHYTA (fossile Gruppen: Bennettitales, Pentoxylales)
- Gnetales
 - Anthophyta

Kladogramm der Spermatopsida nach KENRICK und CRANE (1997):

Ab jetzt: SPERMATOPSIDA

- Calamopityaceae + Hydraspermaceae
- Lyginopteridaceae
- Medullosaceae
 - Cycadales (ab einschl. Cycadales nicht aufgelöst):
 - + Callistophytaceae
 - + (Cordaiten + Koniferen)
 - Koniferen:
 - Pinaceae + Sciadopityaceae + Araucariaceae
 - + Podocarpaceae + (Taxaceae + Cupressaceae + Cephalotaxaceae).
- + Glossopteridaceae
- + Czekanowskiaceae (= Leptostrobaceae)
- + Ginkgos
- + Peltaspermaceae
- + Corystospermaceae
- + Caytoniaceae
- + (Pentoxylales + Bennettitales + Gnetales* + Angiospermen)

*Gnetales: *Ephedra* + (*Welwitschia* + *Gnetum*)

VIa. KLADISTIK DER REZENTEN PFLANZEN NACH DEM DEEP GREEN PROJECT, RESEARCH CLADE, STAND 7/03:

- Charales + Coleochaetales (aus derselben Basis; nicht festgelegt, was näher zu den Moosen steht)
- Lebermoose
 - Hornmoose
 - Laubmoose
- TRACHEOPHYTEN
 - Lycopodiales *
 - Dichotomie Moniliformopsis ** /Lignosae ***

* LYCOPODIALES :

- Lycopodiaceae = *Hyperzia* + (*Lycopodium* + *Lycopodiella*)
- Selaginellales + Isoetales

**MONILIFORMOPSES :

Außengruppe : Lignosae***

- Ophioglossales (*Ophioglossum* + *Botrychium*) + Psilotaceae (aus derselben Basis, nicht festgelegt, was näher zur Basis der Moniliformopses steht)
 - Sphenopsida (= *Equisetum*)
 - Marattiaceae (= *Danaea* + [*Angiopteris* + *Marattia*])
 - ab jetzt: LEPTOSPORANGIATA
 - Osmundales (= *Osmunda* + [*Todea* + *Leptopteris*])
 - Gleicheniales = Mationaceae + Gleicheniaceae + [Dipteridaceae + Cheiropleuraceae] (alle drei Linien aus einer Basis)
 - Schizaeales = Lygodiaceae + Schizaeaceae + Anemiaceae (alle drei Linien aus einer Basis)
- Trichotomie: a) Hydropteridales (Marsileaceae, Salviniaceae)
b) Cyatheaales
c) Polypodiales

*** LIGNOSAE:

Außengruppe: Moniliformopses

- Gnetopsida = Gnetaceae + Welwitschiaceae + Ephedraceae (innere Kladistik nicht aufgelöst)
- Angiospermae *****
- Cycadales = Cycadaceae + [Stangeraceae + Zamiaceae]
- *Ginkgo*
- Pinaceae
- Araucariaceae + Podocarpaceae
- Taxales = Taxaceae + Cephalotaxaceae
- *Cunninghamia*
- *Taiwana*
- *Metasequoia* + [*Sequoia* + *Sequoiadendron*]
- Cupressaceae
- *Cryptomeria*
- *Taxodium* + *Glyptostrobus*

***** ANGIOSPERMAE:

- *Amborella*
- Nymphaeaceae
- *Austrobaileya* + [Illiciaceae + Schisandraceae]
- Magnoliden = Magnoliales + Laurales + Piperales + Chloranthales + Monocotyledonae (innere Kladistik der fünf Gruppen nicht aufgelöst)
- Ceratophyllaceae
- Ranunculales
- Saliales
- Proteaceae
- Buxaceae + Trochodendrales
- Santanales + Caryophyllales + Berberidopsidales + Myrothamnaceae + Gunneraceae (alle 5 getrennt aus einem basalen Punkt, nähere

- Reihenfolge nicht aufgelöst
- Rosiden *
 - AB JETZT: ASTERIDEN
 - Cornales + Ericales (beide getrennt aus einem basalen Punkt,
 - nähere Reihenfolge nicht aufgelöst)
 - Euasteriden I = Garryales + [Laminales + Solanales + Gentianales]
 - AB JETZT: EUASTERIDEN II
 - Aquifoliales
 - Apiales + Dipsacales + Asterales

* ROSIDEN :

- Saxifragales
 - Myrtales + Geraniales + Crossosomatales (alle 3 getrennt aus einem basalen Punkt,
 - nähere Reihenfolge nicht aufgelöst)
 - Eurosiden II = Brassicales + [Malvales + Sapindales]
- AB JETZT: EUROSIDEN I
 - Trichotomie:
 - a) Zygnophyllales
 - b) Celastrales + Oxalidales + Malpighiales
 - c) Fabales + Rosales + [Fagales + Cucurbitales]

Vib. Kladogramm nach der bisher umfangreichsten Analyse von Kerngenen (Stand 2014) (PNAS 111: E4859)

- Chlorophyta
 - Ab jetzt: STREPTOPHYTA
 - Mesostigmatales
 - Klebsormidiales + Chlorokybales
 - Charales
 - Coleochaetales
 - Zygnematophyceae
 - Ab jetzt: EMBRYOPHYTA
 - Moose (unklar, ob Monophylum oder Grad; falls Grad, stehen die Hornmoose wahrscheinlich basal)**
 - Ab jetzt: TRACHEOPHYTEN
 - Lycophyten (Selaginellen + Lycopodien)
 - Monilophyten (Farne, Schachtelhalme)
 - Gymnospermen*
 - Ab jetzt: ANGIOSPERMEN
 - *Amborella* (ANA-Grad)
 - *Nuphar* (“)
 - *Kadsura* (“)
 - Monokoten

- Magnoliiden
- Chloranthales
- Eudicoten

*** Gymnospermen:**

Version 1:

- Ginkgo + Cycadeen (*Zamia* basal zu *Cycas*)
- Pinaceae + Gnetales (*Ephedra* basal in Gnetales)
 - *Prumnopitys*
 - *Sciadopitys*
 - *Taxus*
 - *Juniperus* + *Cunninghamia*

Version 2:

- Ginkgo + Cycadeen (*Zamia* basal zu *Cycas*)
- Gnetales (*Ephedra* basal in Gnetales)
 - Pinaceae
 - *Prumnopitys*
 - *Sciadopitys*
 - *Taxus*
 - *Juniperus* + *Cunninghamia*

**** Moose:**

Version 1:

Moose als Grad:

- Hornmoose
- Leber- und Laubmoose
 - (dann folgen die Tracheophyten)

Version 2:

Moose als Monophylum:

- Hornmoose + (Lebermoose + Laubmoose)

Eine umfangreiche molekularkladistische Analyse mit 852 Kerngenen aus dem Jahr 2014 (der größte Satz von Kerngenen, der jemals in der Pflanzenphylogenie bis dahin verwendet wurde) konnte viele bisherigen Annahmen bestätigen, lieferte aber auch einige neue Erkenntnisse und warf auch einigen neue Fragen auf.

- Die Zygnematophyceae konnten als Schwestergruppe der Embryophyten bestätigt werden; die Coleochaetales und Charales stehen jeweils tiefer und sind nicht die unmittelbare modern noch vertretene Schwestergruppe der Landpflanzen. Die Zygnematophyceae (einzellige oder filamentöse Streptophyten-Algen, die sich durch Konjugation sexuell vermehren) haben sich offenbar im Laufe ihrer Evolution sekundär vereinfacht und damit Merkmale verloren, die Embryophyten, Charales und Coleochaetales miteinander teilen, wozu auch der Fortpflanzungsmodus der Zygnematophyceae passt

- Die klassische Vorstellung, die Lebermoose seien die basalste modern noch vertretene Linie der Landpflanzen, die Hornmoose und Laubmoose folgen darüber und sind zusammen (oder die Laubmoose allein) die Schwestergruppe der Tracheophyten, ließ sich nicht bestätigen; wahrscheinlicher sind alternative Szenarien, in denen die Moose ein Monophylum darstellen (mit Hornmoosen als basaler Linie) oder aber einen Grad mit zwei Linien, wobei die Hornmoose die basale Linie repräsentieren und die Linie zu (Lebermoosen + Laubmoosen) darüber abzweigt und damit die Schwestergruppe der Tracheophyten wäre. Letztere Hypothese passt auch zu morphologischen und ontogenetischen Daten, steht aber im Widerspruch zu mitochondrialen Introns und mitochondrialen phylogenomischen Analysen, die die klassische Hypothese stützten.

Dies beinhaltet die Möglichkeit, dass sich der multizelluläre Sporophyt der Landpflanzen mehrfach unabhängig voneinander entwickelt haben könnte: einmal in Hornmoosen (mit interkalarem Wachstum), ein weiteres Mal in Laubmoosen und Tracheophyten (mit apikalem Wachstum). Lebermoose weisen weder interkalares noch apikales Wachstum auf.

Je nach Methodik zeigen sich folgende Verwandtschaftsverhältnisse:

- Hornmoose
- Leber- und Laubmoose
- Gefäßpflanzen

in den meisten ML-Analysen (maximal likelihood) von Nucleotid- und Aminosäuresequenzen;

- Lebermoose + Laubmoose
- Hornmoose
- Gefäßpflanzen

in PhyloBayes-Analysen von Aminosäuren;

- Hornmoose + (Leber- und Laubmoose)
- Gefäßpflanzen

(also Moose als Monophylum) in Supertree- und ASTRAL-Analysen von Aminosäuren und einigen Aminosäure-Supermatrix-Analysen

und

- Laubmoose
- Lebermoose
- Hornmoose
- Gefäßpflanzen

in PhyloBayes-Analysen der 1. und 2. Kodon-Positionen

Weitere Ergebnisse:

- Die Position von *Equisetum* innerhalb der Monilophyten erwies sich als variabel je nach Analysemethode
- Marattiales (*Angiopteris*) erwiesen sich überraschenderweise konsistent als Schwestergruppe von (Ophioglossales + Psilotales)
- Die Position der Gnetales erwies sich ebenfalls stark methodenabhängig (Schwestergruppe aller rezenten Gymnospermen, Schwestergruppe der Koniferen oder Schwestergruppe der Pinaceae). Am häufigsten fand sich aber die Gnetifer-Hypothese, d.h. Gnetales als Schwestergruppe der Coniferales und damit Monophylie der Koniferen.
- Inkonsistenzen ergaben sich auch in der Position der Monokoten (basal von Magnoliiden + Chloranthales + Eudicoten oder aber Schwestergruppe der Eudicoten + Ceratophyllaceae und damit bereits oberhalb der Magnoliidae stehend).

(PNAS 111: E4859)

Im Jahr 2020 wurde das Genom des Hornmooses *Anthoceros angustus* publiziert. Es bestätigte die Monophylie der Bryophyten, wobei die Hornmoose basal stehen und die Schwestergruppe der (Lebermoose + Laubmoose) darstellen.

VIc. Kladogramm nach der Analyse von 1124 vegetativen Transkriptomen von Archaeplastida (anno 2019) (One Thousand Plant Genomes Initiative)

- Außengruppe
- Rotalgen
- Glaucophyten
- Chlorophyta

--- ? Prasinococcales

Ab jetzt: GRAD STREPTOPHYTA

--- Mesostigma + (Chlorokybus + Spirotaenia)

--- Klebsormidiales

--- Chara

--- Coleochaetales

--- Zygnematophyceae (Ende Grad Streptophyta)

Ab jetzt: EMBRYOPHYTA

--- Hornmoose + (Laubmoose + Lebermoose) = BRYOPHYTA

--- LYCOPHYTEN

--- Equisetidae + (Ophioglossidae + [Marattiidae + Polypodiidae]) = FARNE

--- GYMNOSPERMEN: --- Cycadeen + *Ginkgo*

--- Gnetaceae

--- Pinaceae

--- Araucariales + Cupressales

Ab jetzt: ANGIOSPERMEN

--- *Amborella*

--- Nymphaeales

--- Austrobaileyales

--- Monocoten:

--- *Acorus*

--- Alismatales

--- Dioscoreales + Pandanales

--- Commeliniden

--- Liliales + Asparagales

--- Magnoliiden + Chloranthales

--- *Ceratophyllum*

--- Ranunculales

--- Proteales

--- *Buxus* + *Trochodendron*

--- *Gunnera* + *Dillenia*

--- Caryophyllales + (Berberiidopsidales + Asteriden)

--- Santalales

--- Vitales

--- Saxifragales

--- Kern-Rosiden

Umfassende Expansionen von Genfamilien erfolgten jeweils vor der Entstehung der Grünpflanzen (Viridiplantae; 450.000 – 500.000 Arten), Landpflanzen (Embryophyten) und Gefäßpflanzen, während die Evolution der Blütenpflanzen und Farne durch mehrfache komplette Genom-Duplikationen charakterisiert war. In der Evolution der Viridiplantae finden sich insgesamt 244 solcher kompletten Genom-Duplikationen (wovon 180 auf die Angiospermen entfallen). Den meisten Linien der Angiospermen gingen 3 – 4 Duplikationen voraus, den Farnlinien 2 bis 4, Moosen (Ausnahme: Laubmoose) und Gymnospermen eher weniger (1 – 2). Außer bei den Lebermoosen und den meisten *Selaginella*-Arten zeigten aber alle anderen Landpflanzenlinien mindestens eine Genom-Duplikation in der Nähe ihrer Basis. Die meisten Algen-Linien wiesen dagegen keinerlei Genom-Duplikationen auf, mit Ausnahme der Zygnematophyceae (der Schwestergruppe der Landpflanzen) mit der höchste Dichte von Genom-Duplikationen innerhalb der Algen, allerdings weitgehend beschränkt auf die Desmidiales innerhalb der Zygnematophyceae. Genom-Duplikationen gehen einher mit der Entstehung neuer Genfunktionen (so stehen beispielsweise duplizierte MADS-Box-Gene in Zusammenhang mit der Entstehung der

Angiospermen) und Eudicoten. Allerdings besteht keine enge Korrelation zwischen Vollgenom-Duplikationen und Diversität auf Artniveau.

Expansionen und Kontraktionen von Genfamilien gehen dagegen einher mit der Evolution metabolischer, regulatorischer und signalgebender Netzwerke (u.a. Transkriptionsfaktoren, Transportprozesse u.a.). Die stärkste Expansion von Genfamilien findet sich zwischen der Entstehung der Viridiplantae und der Gefäßpflanzen. Die Evolution und Radiation der Angiospermen ging dagegen nicht mit einer Expansion von Genfamilien einher. Expansionen von Genfamilien spielten offenbar vor allem eine entscheidende Rolle bei der Adaptation an terrestrische Habitate; im weiteren Verlauf stabilisierten sich dagegen die Genfamilien, während die Evolution der Gefäßpflanzen von nun an durch Genduplikationen und Genverlust gesteuert wurde.

Die Genomgröße variiert um den Faktor 2340 bei Landpflanzen und den Faktor 4680 bei Chlorophyten und Streptophyten. Die Phylogenien, die aufgrund von Kerngenen erstellt wurden, stimmten weitgehend mit jenen überein, die auf der Basis der Plastiden-Gene konstruiert wurden. Diskrepanzen zwischen beiden Phylogenien können auf sehr rascher Diversifikation, netzwerkartiger Radiation, Genduplikation oder Genverlust beruhen.

Die primäre Aufnahme von Plastiden erfolgte in einem gemeinsamen Vorfahren der Kronengruppen-Archaeplastida. Glaucophyta und Viridiplantae stellen Schwestergruppen dar. Die Linie zu den Rotalgen verlor die Geißeln und die Peptidoglykan-Biosynthese (wohl in Verbindung mit einer Abnahme der Genomgröße). Die Peptidoglykan-Biosynthese ging außerdem unabhängig davon in der Linie zu den Chlorophyten und Angiospermen verloren.

Die Entstehung der Viridiplantae ging einher mit dem Verlust licht-aufnehmender Phycobilisomen und der Evolution des zusätzlichen Photosynthesepigments Chlorophyll b mit seinem abweichenden Licht-Absorptionsspektrum im Vergleich zu Chlorophyll a. Außerdem wurde die Stärkebildung und -ablagerung innerhalb der Plastiden entwickelt.

Innerhalb der monophyletischen Viridiplantae zweigen zunächst die Chlorophyta und dann die paraphyletischen Streptophyta ab. Unstabil ist die Position der pikoplanktonischen Prasinococcales.

Die Position der einzelnen Familien innerhalb der Chlorophyta ist ebenfalls unsicher (abhängig von der Analyseverfahren); unstrittig ist dagegen, dass Multizellularität mehrfach innerhalb der Ulvophyceae entstand, wobei unklar ist, ob Ulvophyceae ein Monophylum oder einen Grad darstellen. Komplette Genom-Duplikationen spielten bei Chlorophyten eine geringe Rolle.

Die Evolution der Streptophyten ging einher mit mehreren Adaptationen an terrestrische Habitate. Die im obigen Kladogramm dargestellte Reihenfolge der Abzweigungen erwies sich in verschiedenen Analysen als stabil mit Ausnahme der Relation zwischen Coleochaetales, Zygnematophyceae und Embryophyten; es könnte auch sein, dass (Coleochaetales+Zygnematophyceae) gemeinsam die Schwestergruppe der Embryophyten darstellen. Ausgeschlossen wurden dagegen die Coleochaetales (allein) als Schwestergruppe.

Schlüsselinnovationen der Embryophyten stellen geschützte Fortpflanzungsorgane (Archegonien und Antheridien) sowie die Entwicklung der Zygote im Archegonium zu einem Embryo, der von der Mutterpflanze versorgt wird.

Bryophyten erwiesen sich in dieser Analyse sowohl auf der Basis von Kerngenen wie der Analyse des Plastoms als Monophylum (und nicht als Grad); Hornmoose stellen die Schwestergruppe der (Leber- und Laubmoose). Keine der Analysemethoden bestätigte die frühere Vorstellung, dass die Lebermoose die Schwestergruppe aller anderen Landpflanzen seien. Die Entstehung der Landpflanzen und Evolution der Bryophyten (d.h. die Linie zwischen Streptophyten und Bryophyten) ging mit der umfangreichsten Expansion von Genfamilien einher, während sich keine Hinweise auf Vollgenom-Duplikationen in diesem Abschnitt des Stammbaums finden.

Abgesehen von der basalen Position der Equisetales sind die Beziehungen innerhalb der Farn-Linie nicht gesichert; leptosporangiate Farne erfuhren mehr Vollgenom-Duplikationen als alle anderen Viridiplantae abgesehen von den Angiospermen, u.a. im gemeinsamen Vorfahren aller modernen Farne und an der Basis der Farn-Subclades.

Die Entstehung der Samenpflanzen ging sowohl mit Vollgenom-Duplikationen (darunter einer an der Basis aller modernen Samenpflanzen) wie zahlreichen Expansionen von Gen-Familien einher. Alle Analysen fanden (Cycadales + *Ginkgo*) als Schwestergruppe der übrigen Gymnospermen. Unsicher ist die Position der Gnetales; Plastom-Daten sprechen für die „Gnecup“-Hypothese (Gnetales als Schwestergruppe der Araucariales + Cupressales), andere Datensätze für die „Gnetifer“-Hypothese, wonach die Gnetales und die Koniferen insgesamt Schwestergruppen darstellen, und eine andere Analyse von Kerndaten für die „Gnepine“-Hypothese mit Gnetales und Pinales als Schwestergruppen. Vollgenom-Duplikationen finden sich in den Vorfahren von *Welwitschia*, den Pinaceae, den Cupressales sowie der Podocarpaceae.

Bei den Angiospermen (> 370.000 Arten) wurden die basalen Positionen bestätigt, unklar ist die Position von *Ceratophyllum*. Monokoten, Magnoliidae, Chloranthales, Ceratophyllales und Eudicoten müssen sehr rasch hintereinander abgezweigt sein. 70 % aller Angiospermen gehören zu den Pentapetalae. Die Reihenfolge der Abzweigungen der höheren Angiospermen ist in den verschiedenen Analysen nicht stabil; an der Basis der Kern-Eudicoten kam es nach zwei Vollgenom-Duplikationen zu einer raschen Diversifikation.

Aber auch schon in der Stammlinie der Angiospermen muss es zu Vollgenom-Duplikationen gekommen sein. Insgesamt fanden sich 180 Vollgenom-Duplikationen innerhalb der Angiospermen (132 in Eudicoten, 35 in Monocoten). Expansionen von Genfamilien spielten dagegen keine Rolle; es kam bei der Entstehung der Angiospermen sogar zur Verkleinerung von drei Gen-Familien. Die Innovationen der Angiospermen gehen demnach auf eine funktionelle Kooptierung von Genen zurück, die schon früher in der Evolution der Samenpflanzen dupliziert worden waren. Orthologe zu MADS-Box-Genen, die bei der Blütenbildung eine Rolle spielen, finden sich schon in der Stammgruppe der modernen Samenpflanzen vor ca. 300 MA; die Entstehung der Angiospermen-Blüte nutzte demnach entwicklungsregulatorische Prozesse, die es schon in den Vorfahren der Samenpflanzen gab.

Grundlagen der Landnahme

Die Grundvoraussetzungen für die Landnahme durch Landpflanzen erfolgten schon in streptophyten Grünalgen, die sowohl im Süßwasser wie terrestrischen Umgebungen gedeihen können, wie z.B. *Mesostigma viride* (sekundär zurück ins Süßwasser) und *Chlorokybus atmophyticus* (terrestrisch; monospezifische Art, selten; einzige Art ihrer Klasse; aus zwei terrestrischen Habitaten Österreichs bekannt; sarkinoide, multizelluläre Kolonien unter einer

dicken gelartigen Bedeckung; kann Austrocknung, Frost und UV-Strahlung überleben; Fortpflanzung durch biflagellate Zoosporen; sexuelle Fortpflanzung noch nicht beobachtet).

(Streptophyta sind die Schwestergruppe der Chlorophyta und stellen einen „Grad“ auf dem Weg zu den Embryophyten dar).

Es handelt sich bei den beiden Arten um Schwestertaxa; der gemeinsame Vorfahr beider Taxa (und damit der Streptophyten überhaupt) hatte bereits Eigenschaften entwickelt, die mit einem Leben im terrestrischen Kontext bzw. oberhalb der Wasseroberfläche verbunden waren, wie embryophyten-typische Photorespiration, spezielle Landpflanzen-Photoreceptor-Phytochrome sowie verschiedene Phytohormone und Transkriptionsfaktoren als Reaktion auf Umgebungsstress, außerdem Gene für Cellulose-Synthase und ähnliche Gene, wie sie sich bei Embryophyten finden. Die Genome der beiden Taxa unterscheiden sich dennoch stark in ihrer Größe, wohl als Folge der Adaptation an sehr unterschiedliche Umgebungen; so könnte der Vorfahr von *Mesostigma viride* verschiedene Genomanteile verloren haben, als er von einem subaerischen/terrestrischen Habitat ins Süßwasser übergang (die Art lebt im Benthos kleiner, flacher Tümpel). *Chlorokybus atmophyticus* ist eine terrestrische Alge, die sich zwischen Moosen, auf Steinen oder auf dem Boden findet.

Der molekulare Werkzeugersatz für terrestrisches Leben war also bereits in Streptophyten vorhanden, und Homologe von Genen, die man bisher für embryophyten-spezifisch hielt, fand man auch bei Streptophyten, darunter in Zusammenhang mit symbiontischen oder pathogenen Interaktionen mit Bodenmikroben, Signalwege durch Phytohormone, Austrocknung, Stress, Signalwege zwischen Plastiden und Kern, Zellwand-Metabolismus. Embryophyten-typische Transkriptionsfaktoren entstanden in Streptophyten und expandierten auch auf dem Grad der Streptophyten. Schon der gemeinsame Vorfahr der Streptophyten war damit die ersten Schritte auf dem Weg zur Landbesiedlung gegangen (WANG S et al. 2019; Nat. Plants).

Nach einer neuen Hypothese lebten Streptophyten-Algen schon zeitlich deutlich vor dem Auftreten der Landpflanzen terrestrisch. So hatten morphologische und physiologische Untersuchungen an Charophyceen ergeben, dass deren Vorfahren bereits an Land gelebt hatten, und zwar schon einige Zeit vor dem Auftreten der Landpflanzen. Die Evolution des abweichenden Lebenszyklus der Landpflanzen hat demnach primär gar nichts mit der Landnahme zu tun, sondern erklärt, wieso die frühen Landpflanzen evolutionär so erfolgreich wurden. Der alternative Lebenszyklus war keine Voraussetzung für die Landnahme, sondern die Grundlage für den Erfolg der Embryophyten im Vergleich zu ihren Vorfahren vom Streptophyten-Grad (Trends Plant Sci. 21: 96).

Die Adaptationen an terrestrische Lebensweise erfolgten zwar schrittweise in der Evolution der streptophyten Algen; dies war aber kein linearer Weg, da es wiederholt auch dazu kam, dass Linien wieder das Süßwasser besiedelten (z.B. auch *Chara*) und dann die mit terrestrischer Lebensweise verbundenen Gegensätze verloren (WANG S et al. 2019; Nat. Plants).

VII. Zeitliche Verteilung silurischer und devonischer Schlüsseltaxa (auch CHALONER & SCHEERIN 1979; zitiert in KENRICK und CRANE 1997) (Modifikationen in Klammern)

Mikrofossilien:

Sporentetraden (lebermoostypisch): ab unt. M-Ordovizium (mittl. Arenig Argentinien)

Trilete Sporen (polysporangiophytenotypisch): ab unt. Ashgill (nur regional, je nach Region zwischen mittl. Katian = Caradoc/Ashgill-Grenze und frühem Wenlock; zuerst in Gondwana, von dort Ausbreitung weltweit)

Erstnachweise von Landpflanzen (Sci. 324, 353, Stand 2009):

Älteste Kryptosporen: Darriwilian (mittl. Arenig = unt. M-Ordovizium)

Älteste Mesofossilien von Sporangien mit Kryptosporen: mittl. Katian / oberstes Caradoc

Älteste hilate und **trilete** Sporen: ab dem mittl. Katian (etwa Caradoc-Ashgill-Grenze) von Saudi-Arabien, sowohl 5 ornamentierte wie 2 nicht-ornamentierte Taxa; laevigate (nicht-ornamentierte) trilete und hilate Sporen im Hirnantian (ob. Ashgill) auch in der Türkei

Älteste Megafossilien von Gefäßpflanzen: Homerian (= ob. Wenlock)

Älteste Megafossilien von Gefäßpflanzen mit erhaltenen Leitbündeln: Pridoli

Die Kryptosporenflora in den ersten 30 MA nach deren Erstnachweis im M-Ordov. ist weltweit einheitlich und eintönig als Indiz für eine artenarme, kosmopolitische Flora; über 30 MA kaum regionale oder taxonomische Variation der Kryptosporenflora.

Trilete Sporen gelten dagegen als diagnostisch für Gefäßpflanzen; zwar produzieren auch wenige rezente Bryophyten trilete Sporen, dies aber wohl entweder ohne Funktion oder konvergent. Die ältesten Nachweise hilater und trileter Sporen finden sich im ob. Ordov. von Gondwana (Saudi-Arabien). Vermutlich sind die Gefäßpflanzen in Gondwana entstanden und kolonialisierten (nach der Hirnantian-Eiszeit?) die anderen Kontinente (Sci. 324, 353).

POLYSPORANGIOPHYTA:

Unsichere Taxa/Problematica:

? *Pinnatiramosus*: ob. Llandovery (wohl Wurzeln permischer Pflanzen)

Horneophytosida: Pridoli bis O-Siegen

Caia: Pridoli

Tortilicaulus: Gedinne

Horneophyton: Siegen

Aglaophyton: Siegen

TRACHEOPHYTA:

Psilopsida sensu latu:

„Rhyniales“: Ludlow/Pridoli-Grenze bis Ems/Eifel-Grenze; *Taeniocrada* fragl. im Famenne

Cooksonia: Ludlow-Pridoli-Grenze bis Ems/Eifel-Grenze (Rhyniophyten iwS. ex Rhyniopsida) (Eutracheophyt)

C. cambrensis: Pridoli; basale Eutracheophyten in der Nähe der Basis der Lycophytina

C. pertonii, “*C.*” (*Aberlemnia*) *caledonica*: Gedinne (basalste Eutracheophyten)

C. hemisphaerica: wahrsch. Pridoli und Gedinne

Steganotheca: Ludlow u/o Pridoli

Eogaspesia: U-Devon indet.

Renalia (Rhyniophyten iwS. ex Rhyniopsida): ob. Gedinne bis Ems (Eutracheophyt); basale Eutracheophyten in der Nähe der Basis der Lycophytina

Huvenia: Siegen (ad Rhyniopsida) (auch Unterems, z.B. Alken)

Uskiella (Rhyniophyten iwS. ex Rhyniopsida): ob. Gedinne bis Siegen; basale Eutracheophyten

Yunia (Rhyniophyten iwS. ex Rhyniopsida): ob. Siegen (Eutracheophyt); basale Eutracheophyten

Sartilmania (Rhyniophyten iwS. ex Rhyniopsida): Siegen, Ems (Eutracheophyt); basale Eutracheophyten

Salopella: oberstes Lochkovian, unteres Siegen

Gumuia: ob. Siegen (basale Lycophytina außerhalb der Zosterophyllopsida ieS.)

Adoketophyton: ob. Siegen bis unt. Ems (basale Lycophytina außerhalb der Zosterophyllopsida ieS.)

Huia: Siegen (basale Lycophytina außerhalb der Zosterophyllopsida ieS.)

Trichopherophyton: Siegen

Stockmansella: ob. Siegen bis mittl./ob. Ems (ad Rhyniopsida)

Taeniocrada: unt. Siegen bis Ems, fraglich im Famenne (ad Rhyniopsida)

Rhynia: Siegen (ad Rhyniopsida)

Hicklingia (M-Devon): Schwestergruppe der Lycophytina oder basale Lycophytina

Die Rhyniopsida stehen basal und gehören zu den Tracheophyta, nicht aber zu den Eutracheophyta. Alle übrigen (Rhyniophyten ex Rhyniopsida) gehören bereits zu den Eutracheophyten und stehen insofern höher als die Rhyniopsida.

LYCOPHYTINA:

Zosterophyllales: Pridoli/Gedinne-Grenze bis mittl. Frasn (Frasne = unt. O-Devon) (incl. Barinophytales bis Tournai, s.u.) (ad Lycophytina)

Zosterophyllum: Gedinne bis Ems

- Z. llanoveranum*: Siegen (basale Zosterophyllopsida ieS.)
Z. fertile: Gedinne (basale Zosterophyllopsida ieS.) (ab unteres Lochkovian)
Z. divaricatum: U-Ems
*Z. deciduum**: Ems
*Z. myretonianum**: Gedinne (ab Basis des Lochkovian)
 * diese beiden Arten stehen außerhalb der Zosterophyllopsida ieS. und gehören zu den basalen Lycophytina; insbesondere *Z. deciduum* steht in unmittelbarer Nähe der basalen Lycopsida, noch näher als *Nothia*)
Rebuchia: Siegen u/o Ems (basalste Zosterophyllopsida ieS.)
Discalis: ob. Siegen (basalste Zosterophyllopsida ieS.)
Krithodeophyton: Siegen (Beziehung zu Barinophytales?)
Deheubarthia: ob. Gedinne bis Siegen
Sawdonia: Siegen bis Frasn, vorwiegend Siegen und Ems
Gosslingia: mittl./ob. Siegen (Gosslingiaceae), frühester Nachweis: ob. Lochkovian
Konioria: Ems (Sawdoniaceae)
Anisophyton: M/O-Ems (Sawdoniaceae)
Bathurstia: Siegen
Serrulacaulis: Givet und unt. Frasn (letzte Gattung der Sawdoniaceae!)
Crenaticaulis: Oberems (Sawdoniaceae)
Hsua: Ems (Hsuaceae)
Tarella: Siegen (Gosslingiaceae)
Oricilla: wahrsch. Ems (Gosslingiaceae)
Thrinophyton: oberstes Gedinne oder Siegen (zwischen Sawdoniaceae und Barinophytaceae stehend)
 Barinophytales: Siegen bis Tournai
 (von KENRICK & CRANE zu den Zosterophyllopsida, Ordnung Sawdoniales gestellt):
Krithodeophyton: mittl./ob. Siegen
Barinophyton: Siegen-Ems-Grenze bis Devon-Karbon-Grenze
Protobarinophyton: U-Devon bis Tournai
- Nothia***: Siegen (basale Lycophytina in unmittelbarer Nähe der Lycopsida)
- Lycopsida**: mindestens ab Gedinne/Siegen-Grenze
Sugambrophyton: U-/M-Siegen
Baragwanathia: ?Ludlow, ?Pridoli (Diskussion s. Lycophyten-Kapitel), im U-Devon mindestens im Siegen und mit einer anderen Art im mittl. bis ob. Ems (in Laurantia erst im Ems nachgewiesen!)
Drepanophycus: oberstes Gedinne bis M-Frasn
 (Erstauftreten: im obersten Gedinne des Rheinlands = spätestes Lochkovian)
Asteroxylon: O-Siegen bis höheres Ems
Protolepidodendron: höheres U-Ems bis ob. Givet (incl. *Estinnophyton* auch O-Siegen!; Einordnung von *E. fraglich*: Linie zu den Sphenopsiden?); Lt. GFMB aber Bärlapp!
Haskinsia: Givet bis frühes Frasn
Leclerqia (al. *Protolepidodendron scharyanum*): M-Devon (auf jeden Fall Givet); falls synonym mit *Protol. scharyanum* aus dem Rhein. Schiefergebirge, dann schon ab Oberems
Minarodendron (al. *Protolepidodendron scharyanum*): Givet Chinas
Colpodexylon: Givet bis Famenne
Lycopodites: M-Eifel bis Jungpaläozoikum
Archaeosigillaria: oberstes Givet bis U-Karbon

Lepidodendropsis: oberstes Givet bis unterstes U-Karbon
Lepidosigillaria: gesamtes Frasn
Cyclostigma: höheres Famenne bis tiefes U-Karbon

EUPHYLLOPHYTINA:

„**Trimerophytales**“: wohl ab unterstes Siegen; mittl. Siegen bis M-Givet
Eophyllophyton: Siegen (wohl schon unterstes Siegen)
Psilophyton: mittl. Siegen bis M-Givet, vorwiegend Ems
Pertica: mittl. Ems bis mittl. Givet bzw. naA (nur) Ems
Trimerophyton: ob. Ems
Chaleuria: unt. Eifel

Cladoxylales: ab Ems/Eifel-Grenze

Hyenia: Ems/Eifel-Grenze bis oberes Givet
Calamophyton: Ems/Eifel-Grenze bis oberes Givet
Pseudosporochnus: mittl. Eifel bis mittl. Frasn, naA gesamtes Givet
Cladoxylon: Eifel-Givet-Grenze bis U-Karbon

Coenopteridales: **mind. ab Famenne**

Rhacophyton: mittl. Famenne bis tiefes U-Karbon, naA Frasn und Famenne, naA Famenne

Progymnospermopsida: mind. ab Ems/Eifel-Grenze

Rellimia: Ems-Eifel-Grenze bis ob. Givet, naA Givet
Aneurophyton: mittl. Eifel bis mittl. Famenne
Crossia (Progymnospermenholz): ?ob. Eifel
Svalbardia: Givet
Tetraxylopteris: Givet bis ob. Famenne, naA O-Devon
Archaeopteris: gesamtes O-Devon (Givet-Frasn-Grenze bis Devon-Karbon-Grenze)

„**Pteridospermales**“: ab Famenne

Archaeosperma: mittl./ob. Famenne
Spermolithus: mittl./ob. Famenne
Sphenopteris: mittl. Famenne bis O-Karbon/U-Perm

Sphenopsida: mind. ab Givet

Ibyka: mittl. Givet
Pseudobornia: mittl./ob. Famenne
Eviostachya: mittl./ob. Famenne

Sphenophyllum: mittl. Famenne bis Perm

VIII. Erst- und Letztauftreten höherer Taxa nach KENRICK & CRANE (1997)*

- Embryobiota:** Mikrofossilien ab mittl. Arenig (unt. M-Ordov.); Makrofossilien ab M-Silur (*Cooksonia*, ob. Wenlock)
- Marchantiopsida (Lebermoose):** U-Silur: *Dyadospora*, vermeintl. Mikrosporen
Sicheres Makrofossil: *Pallavicinites* = *Hepaticites*, O-Devon (Frasne)
- Stomatophyta:** Mikrofossilien (trilete Sporen) ab O-Ordovizium (mittl. Katian, etwa Caradoc-Ashgill-Grenze)
Makrofossilien und Cutikula ab Pridoli (O-Silur)
- Anthocerotopsida (Hornmoose);** vermeintl. Sporen ab O-Silur (Ludlow)
Fragliche Makrofossilien ab U-Kreide, sichere Sporen und Mikrofossilien ab O-Kreide (Maastricht)
- Clade [Bryopsida + Polysporangiomorpha]: M-Silur (Wenlock): Makrofossilien von *Cooksonia*
- Bryopsida:** fraglich: Makrofossilien von *Sporogonites* (Siegen = Pragian)
sicher: U-Karbon (Vise): Makrofossilien von *Muscites*
- Polysporangiomorpha:** ab M-Silur (ob. Wenlock): Makrofossilien von *Cooksonia*.
Sehr fraglich: *Pinnatiramosus* aus dem ob. Llandovery (U-Gotl.) von China
(wohl Wurzelsystem permischer Pflanzen!)
- +Horneophytidsida:** Pridoli (Makrofossil von *Caia*) bis Siegen (*Horneophyton*)
- Tracheophyta:** fraglich ab Ludlow (unsichere Datierung des Makrofossils von *Baragwanathia*); sehr fraglich ab U-Silur (*Pinnatiramosus*, ob. Llandovery); sicher ab U-Devon (unterstes Lochkovian = unterstes Gedinne)
- +Rhyniopsida:** Siegen (*Rhynia*), naA unterstes Gedinne bis – fraglich – Famenne (*Taeniochrada*)
- Eutracheophyta:** fraglich ab Ludlow (unsichere Datierung v. *Baragwanathia*); sicher ab Lochkovian (=Gedinne)
- Lycophytina:** fraglich ab Ludlow (unsichere Datierung v. *Baragwanathia*); sicher ab unterstes Gedinne (Lochkovian = Gedinne), zunächst isospore Formen wie Zosterophyllen und Drepanophycales
- Lycopsidea:** wie Lycophytina
- +Drepanophycales:** fraglich ab Ludlow (unsichere Datierung v. *Baragwanathia*);
sicher ab U-Devon (Lochkovian = Gedinne); bis Frasne (*Drepanophycus*)
- Lycopodiales:** fraglich ab O-Devon (*Lycopodites*)
- Ligulate Lycopsiden:** ab Givet (*Leclercqia*)
- +Protolepidodendrales:** M-Devon (*Leclercqia*) bis (?) O-Devon (*Archaeosigillaria*) (letzte bis U-Karbon!)
- Heterospore Lycopsida:** ab O-Devon (*Cyclostigma*, *Bisporangiostrabus*);
nach neueren Angaben Givet Kasachstans (*Atasudendron*) und Chinas (*Chamaedendron*)

- Selaginellales:** fragl. im U-Karbon (*Selaginellites resimus*); sicher ab O-Karbon (*Selaginellites suissei*), beide makrofossil nachgewiesen
- Isoetales:** Makrofossil ab O-Devon (*Lepidosigillaria*) (ab Frasn);
- “baumförmige Lycopsiden” mind. ab Givet (*Atasudendron*, 2-3 m hoch; 28 cm lange „*Sigillaria*“-Blätter aus Gilboa, wobei die Datierung unsicher ist (höheres Eifel oder Givet?))
- + **Zosterophylloids:** fragl. Makrofossilien ab Ludlow (*Yarravia*, unt. Ludlow); sichere Makrofossilien ab unterstes Gedinne (Lochkovian = Gedinne); bis U-Karbon (ob. Tournai: *Protobarinophyton*; Tournai = tiefes U-Karbon)
- + **Sawdoniales:** fragliche Makrofossilien ab Ludlow; sichere Makrofossilien ab U-Devon (Lochkovian = Gedinne); bis Tournai (*Protobarinophyton*)
- + **Sawdoniaceae:** Lochkovian (Gedinne) bis O-Devon (*Serrulacaulis*)
- + **Barinophytaceae:** ob. U-Devon (*Barinophyton*) bis (sicher) Tournai (*Protobarinophyton*)
- + **Gosslingiaceae:** Lochkovian (Gedinne) bis höheres U-Devon (*Oricilla*)
- + **Hsuaceae:** nur U-Devon
- Euphyllphytina:** ab unterstes Siegen (*Eophyllophyton*, später *Psilophyton*)
- Moniliformopses:** ab Givet (*Ibyka*)
- Equisetopsida:** ab Givet (*Ibyka*)
- Polypodiidae/Filicopsida:** ab Devon/Karbon-Grenze bzw. unterstem U-Karbon
- Radiatopses:** ab M-Devon (*Crossia*)
- Lignophytia:** ab M-Devon (*Crossia*) (etwa ab ob. Eifel)
- Spermatophyta:** ab O-Devon (Famenne) (*Elkinsia*)

Aus kladistischen Gründen müssten Eutracheophyten, Rhyniopsida, Lycophytina, Euphyllphytina spätestens im ob. Silur als separate Linien existiert haben, Lignophyten und die Farn/Equisetophyten-Linie spätestens im oberen Siegen.

* teilweise modifiziert/ergänzt

IX. Nachweis von Pflanzenmegafossilien aus dem Silur (nach GENSEL und EDWARDS 2001, Editors):

- Llandovery (?Telychian) (Maine, USA): *Eohostimella heathana*
- Homerian (=ob. Wenlock) (Irland): *Cooksonia* sp.
- Ob. Wenlock/Ludlow (Bolivien): sterile Rhyniophyten
- Gorstian (= unt. Ludlow) (Wales): *Cooksonia pertoni*, *Cooksonia* sp.
- Ludfordian (= ob. Ludlow) (Wales): *C. sp.*, *Steganotheca striata*
- ? Ob. Ludlow (Australien): *Baragwanathia longifolia*, *Salopella australis*, *Hedeia* sp.,
Zosterophyten
- Ludlow/? Ludfordian (Nordgriechenland): *Salopella* sp.
- ?Ludlow/Pridoli (Bolivien): *Cooksonia* cf. *caledonica*
- basales Pridoli (England): Rhyniophytoiden
- Pridoli (?frühes) (England): *Cooksonia pertoni*

frühes Pridoli (Wales): *Cooksonia pertoni*, "C." (*Aberlemnia*) *caledonica*, *C. cambrensis*, *C. hemisphaerica*, *Tortilicaulis transwalliensis*, *Psilophytites* sp., *Steganotheca striata*

Pridoli (bouceki) (Kasachstan): *Cooksonia* sp., *Zosterophyllum* sp.

spätes Pridoli (Kasachstan, China, USSR): *Cooksonella* sp., ? *Baragwanathia* sp., *Taenio-crada* sp., *Jugumella burubaensis*, *Cooksonia pertoni*, *C. hemisphaerica*, *Eorhynia* (*Salopella*) sp., ? *Zosterophyllum* sp., *Lycopodolica* sp., *Junggaria spinosa*, *Salopella xinjiangensis*, *Zosterophyllum* sp.

(Anmerkung zu ? *Baragwanathia* aus China: Emergenzen 3 mm lang, leicht geschwollene Basis, ähnlich mikrophyllen Lycopoden; keine fertilen Organe bekannt, daher nicht sicher den Lycophyten zuzuordnen; Synonyme: *Lycopodolica*, *Protosawdonia*).

Pridoli, oberstes (England): *Cooksonia pertoni*, *C. cambrensis*, *Salopella*, *Pertonella dactylethra*, *Caia langii*

... und aus dem Lochkov:

uniformis-Zone (Böhmen): *C. hemisphaerica*

unt./mittlere *micronatus-newportensis*-Zone (Schottland, England): *Zosterophyllum fertile*, *Z. myretonianum*, "Cooksonia" (*Aberlemnia*) *caledonica*, *C. pertoni*, *C. hemisphaerica*, *C. cambrensis*, *Salopella marcensis*, *Tortilicaulis transwalliensis*, *Resilitheca*, *Uskiella reticulata*, *Tarrantia salopensis*

micronatus-newportensis-Zone unspezifiziert (England): neben mehreren bereits oben genannten Taxa: *Tortilicaulis offaeus*, *Resilitheca salopensis*, *Grisellatheca salopensis*, cf. *Sporogonites*, *Pertonella* sp., *Fusitheca fanningiae*, *Culullitheca*, *Tarrantia salopensis*

Obere *micronatus-newportensis*-Zone (Belgien): *Z. fertile*

Breconensis-zavallatus-Zone (Wales, Belgien): *Salopella allenii*, *C. cf. caledonica*, *Deheubarthia splendens*, *Gosslingia breconensis*, *Z. fertile*, *Uskiella* sp.

Oberes Gedinne (England, Rheinland): *Z. fertile*, *Salopella allenii*, ? *Taenio-crada* sp., *Drepanophycus spinaeformis*, *Zosterophyllum rhenanum*

X.1 Systematik der paläozoischen Landpflanzen nach CLEAL (1993)* (modif. durch Ausschluss der antiquierten Angaben zu den „psilophyten“ Taxa):

(*C.J. CLEAL 1993 in: The Fossil Record 2, Chapman & Hall, London; Editor: M. BENTON)

KL Lycopsidea

○ Drepanophycales

 F Drepanophyceae

○ Protolapidodendrales

 F Protolapidodendraceae

- F Eleutherophyllaceae
- O Lycopodiales
 - F Lycopodiaceae
- O Selaginellales
 - F Selaginellaceae
- O Lepidocarpales
 - F Cyclostigmatiaceae
 - F Flemingitaceae
 - F Sigillariostrobiaceae
 - F Lepidocarpaceae
 - F Spenceritaceae
 - F Caudatocarpaceae
 - F Pinakodendraceae
 - F Sporangiostrubaceae
 - F Pleuromeiaceae
- O Miadesmales
 - F Miadesmaceae
- O Isoetales
 - F Isoetaceae
 - F Chaloneriaceae

KL Equisetopsida

- O Pseudoborneales
 - F Pseudoborniaceae
- O Bowmanitales
 - F Bowmanitaceae
 - F Eviostachyaceae
 - F Cheirostrobaceae
- O Equisetales
 - F Archaeocalamitaceae
 - F Calamostachyaceae
 - F Tchernoviaceae
 - F Gondwanostachyaceae
 - F Equisetaceae
 - F Echinostachyaceae

KL Filicopsida

- O Cladoxylales
 - F Cladoxylaceae
- O Ibykales (!)
 - F Ibykaceae
- O Coenopteridales
 - F Rhacophytaceae
 - F Zygotpteridaceae
 - F Stauropteridaceae
 - F Coryneopteridaceae
 - F Biscalitheaceae
- O Botryopteridales
 - F Psalixochlaenaceae
 - F Tedeleaceae
 - F Botryopteridaceae

- F Sermeyaceae
- O Urnatopteridales
 - F Urnatopteridaceae
- O Crossothecales
 - F Crossothecaceae
- O Marattiales
 - F Asterothecaceae
 - F Marattiaceae
- O Osmundales
 - F Osmundaceae
- O Filicales
 - F Gleicheniaceae
 - F Cynepteridaceae
 - F Matoniaceae
 - F Dipteridaceae
 - F Polypodiaceae (!)
 - F Dicksoniaceae

KL Progymnospermopsida

- O Aneurophytales
 - F Aneurophytaceae
 - F Protokalonaceae
 - F Protopityaceae
- O Archaeopteridales
 - F Archaeopteridaceae
- O Noeggerathiales
 - F Noeggerathiaceae
 - F Tingiostachyaceae
- O Cecropsidales
 - F Cecropidaceae

Division Gymnospermophyta:

KL Lagenostomopsida

- O Lagenostomales
 - F Elkinsiaceae
 - F Genomospermaceae
 - F Eospermaceae
 - F Lagenostomaceae
 - F Physostomaceae

KL (unbenannt)

- O Calamopityales
 - F Calamopityaceae
- O Callistophytales
 - F Callistophytaceae
- O Peltaspermales
 - F Peltaspermaceae
 - F Cardiolepidaceae
 - F Umkomasiaceae
- O Leptostrobales

- F Leptostrobaceae
 - O Arberiales (Glossopteriden)
 - F Arberiaceae
 - F Caytoniaceae
 - O Gigantonomiales (Gigantopteriden)
 - F Emplectopteridaceae

- KL Cycadopsida
 - O Trigonocarpales („Medullosa“)
 - F Trigonocarpaceae
 - F Potonieaceae
 - O Cycadales
 - F Cycadaceae

- KL Pinopsida
 - O Cordaianthales
 - F Cordaianthaceae
 - F Ruffloriaceae
 - F Vojnovskyaceae
 - O Dicranophyllales
 - F Dicranophyllaceae
 - F Trichopityaceae
 - O Pinales („Koniferen“)
 - F Emporiaceae
 - F Utrechtiaceae (O-Karbon bis Perm: *Walchia*, *Lebachia*)
 - F Majonicaceae
 - F Ullmanniaceae
 - F Voltziaceae

X.2 Klassifikation der Pflanzen nach TAYLOR et. al. 2009:

VIRIDAEPLANTAE:

- ST CHLOROPHYTA (Grünalgen)
 - KL Prasinophyceae
 - O Pyramimonodales
 - KL Charophyceae
 - O Charales
 - O + Moellerinales
 - O + Sycidiales
 - O + Trochiliscaceae
 - O + Chovanellaceae
 - O + Pinnopotamenaceae
 - O Zygnematales
 - O Coleochaetales
 - KL Chlorophyceae

- O Chlorococcales
- O Tetrasporales
- O Chaetophorales
- O Volvocales
- KL Ulvophyceae
 - O Cladophorales
 - O Dasycladales
 - O + Cyclocrinales
 - O Caulerpales
 - O Ulvales

LANDPFLANZEN

+ Nematophytes inc. sed.

ST Anthocerotophyta (Hornmoose)

ST Bryophyta

UST Marchantiophyta (Lebermoose)

UST Bryophytina (Laubmoose)

ST + Rhyniophyta

ST + Zosterophyllophyta

ST + Trimerophytophyta

ST LYCOPHYTA

O + Drepanophycales

O + Protolpidodendrales

O + Lepidodendrales

(F: Lepidodendraceae, Diaphorodendraceae, Sigillariaceae)

O Lycopodiales (F Lycopodiaceae)

O Selaginellales (F Selaginellaceae)

O + Pleuromeiales

O Isoetales (F: + Chaloneriaceae, Isoetaceae)

ST SPHENOPHYTA

O + Pseudoborniales

O + Sphenophyllales

O Equisetales

F + Calamitaceae

+ Tchernoviaceae

+ Gondwanostachyaceae

Equisetaceae

ST PTERIDOPHYTA

KL + Cladoxylopsida

O + Pseudosporochnales

O + Iridopteridales

+ Frühe farnähnliche Pflanzen (keine formale Gruppe!)

O + Rhacophytals

O + Stauropteridales (F Stauropteridaceae)

O + Zygopteridales (F Zygopteridaceae)

Eusporangiate Farne (keine formale Gruppe!)

O Marattiales (F: + Psaroniaceae, Marattiaceae)

O Ophioglossales

Leptosporangiate Farne (keine formale Gruppe!)

O Osmundales (F: + Guaireaceae, Osmundaceae)

O Filicales (Ordnungsname nicht allgemein akzeptiert)

- F + Botryopteridaceae, + Anachropteridaceae,
 + Kaplanopteridaceae, + Psalixochlaenaceae,
 + Sermayaceae, + Tedeleaceae, + Skaarpteridaceae,
 + Tempskyaceae,
 Schizaeaceae, Hymenophyllaceae, Gleicheniaceae,
 Dicksoniaceae, Cyatheaceae, Matoniaceae,
 Loxsomateaceae, Dipteridaceae
- O Polypodiales
 - Basal: Dennstaedtiaceae, Pteridaceae;
 - Eupolypodiales: Onocleaceae, Blechnaceae, Polypodiaceae
- O Salviniiales (heterospor) (F: Marsileaceae, Salviniaceae)

ST + PROGYMNOSPERMOPHYTA

- O + Archaeopteridales
- O + Aneurophytales
- O + Protospityales

ST + PTERIDOSPERMOPHYTA

- O + Calamopityales
- O + Buteoxylonales
- O + Lyginopteridales
- O + Medullosales
- O + Callistophytales
- O + Glossopteridales
- O + Peltaspermales
- O + Caytoniales
- O + Corystospermales
- O + Petriellales

ST CYCADOPHYTA

- O Cycadales
- O + Bennettitales (F Cycadeoidaceae, Williamsoniaceae)

ST GINKGOPHYTA

- O Ginkgoales
 - F: + Karkeniaceae
 - + Umaltolepidiaceae
 - + Yimaiaceae
 - + Schmeissneriaceae
 - Ginkgoaceae

ANDERE GYMNOSPERMEN:

- O + Gigantopteridales
- O + Vojnovskyales
- O + Czekanowskiales (= Leptostrobales)
- O + Iraniales
- O + Pentoxylales
- O + Hermanophytales
- O Gnetales
- F + Dirhopalostachyaceae

CONIFEROPHYTES

- O + Cordaitales
- O + Voltziales
 - (F: Utrechtiaceae, Thucydiaceae, Emporiaceae, Majonicaceae,
 Ullmanniaceae, Bartheliaceae, Ferugliocladaceae,
 Buriadiaceae)
- O Coniferales
 - F + Palissyaceae

- + Cheirolepidiaceae
- Podocarpaceae
- Araucariaceae
- Cupressaceae
- Sciadopityaceae
- + Pararaucariaceae
- Pinaceae
- Cephalotaxaceae
- Taxaceae

ANGIOSPERMEN

Basale Angiospermen: Amborellaceae, Hydatellaceae, + Archaeofractaceae,
 Chloranthaceae
 O Nymphaeales (F Nymphaeaceae)
 O Austrobaileyales (F Austrobaileyaceae, Iliciaceae,
 Schisandraceae)
 O Ceratophyllales (F Ceratophyllaceae)

Magnoliiden

- O Canellales (F Winteraceae)
- O Laurales (F Calycanthaceae, Lauraceae)
- O Magnoliales (F Annonaceae, Magnoliaceae, Myristicaceae)
- O Piperales (F Lactoridaceae, Saururaceae)

Monocotyledonten

- O Alismatales (F Alismataceae, Araceae,
 Hydrocharitaceae, Zosteraceae)
- O Asparagales (F Agapanthaceae, Hemerocallidaceae,
 Orchidaceae)
- O Dioscoreales (F Dioscoreaceae)
- O Liliales (F Petermanniaceae)
- O Pandanales (F Pandanaceae, Triuridaceae)

Commeliniden

- O Arecales (F Arecaceae = Palmae) (Arecaceae: ca. 2600 Arten)
- O Commelinales (F Commelinaceae)
- O Poales (F Cyperaceae, Poaceae)
- O Zingiberales (F Musaceae, Zingiberaceae)

Eudicoten

- F Buxaceae
- F Trochodendraceae
- O Proteales (F Nelumbonaceae, Proteaceae, Platanaceae)
- O Ranunculales (F Berberidaceae, Ranunculaceae)

Core Eudicoten

- O Gunnerales (F Gunneraceae)
- O Caryophyllales (F Phytolaccaceae)
- O Saxifragales (F Cerciphyllaceae, Haloragraceae,
 Hamamelidaceae, Iteaceae, Saxifragaceae)

Rosiden

- F Vitaceae
- O Myrtales (F Lythraceae, Trapaceae, Myrtaceae, Onagraceae)

Eurosiden I

- O Fabales (F Fabaceae = Leguminosae)
- O Fagales (F Betulaceae, Casuarinaceae, Fagaceae,
 Juglandaceae, Myricaceae, Nothofagaceae)
- O Malpighiales (F Clusiaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae,
 Malpighiaceae)
- O Oxalidales (F Cunoniaceae, Elaeocarpaceae)
- O Rosales (F Moraceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Ulmaceae)

Eurosiden II

- O Brassicales (F Capparaceae)

| | |
|-------------------------------|---|
| | O Malvales (F Tiliaceae, Sapindales, Anacardiaceae, Meliaceae, Rutaceae, Sapindaceae) |
| Asteriden | O Cornales (F Cornaceae, Curtisiaceae, Hydrangeaceae, Ericales, Ebenaceae, Ericaceae, Theaceae) |
| Euasteriden I | F Icacinaceae
O Garryales (F Eucommiaceae)
O Gentianales (F Gentianaceae, Rubiaceae)
O Lamiales (F Avicenniaceae, Byblidaceae, Lentibulariaceae, Oleaceae)
O Solanales (F Solaniaceae) |
| Euasteriden II (Campanuliden) | (Genomverdreifachung an der Basis der Euasteriden II)
F Bruniaceae
F Quintiniaceae
O Apiales (F Araliaceae)
O Aquifoliales (F Aquifoliaceae)
O Asterales (F Asteraceae = Compositae; Menyanthaceae)
O Dipsacales (F Caprifoliaceae) |

XIa. Phasen in der frühen Entwicklung der Landpflanzen (nach GENSEL und EDWARDS 2001, Hrsg.):

Grundsätzlich lassen sich für die Entwicklung der Landpflanzen folgende Phasen erkennen:

1. initiale Radiation der Embryophyten im Ordovizium, offenbar auf Niveau von Lebermoosartigen
2. Auftreten der Tracheophyten (einschl. Lycophyten) im Silur (entsprechende Sporen aber bereits ab der Caradoc-Ashgill-Grenze nachweisbar!)
3. Zunahme axialer Pflanzen mit terminalen Sporangien um die Silur-Devon-Grenze herum; Zunahme der Höhe und Sporangien/Achsen-Größe bei *Cooksonia* im Wenlock, ab Pridoli werden die Landpflanzen noch etwas größer. Im ob. Silur zeigen größere Rhyniophytoiden auch erstmals (abweichend von der isotomen Verzweigung mit terminalen Sporen) den pseudomonopodialen Verzweigungstyp mit lateralen Sporangien, wobei die Gesamtgröße aber noch derjenigen der größeren Cooksonientaxa entspricht. Der Vorteil dieses Wachstumsmusters und der lateralen Sporangien besteht darin, dass mehr Sporen gebildet werden können, und die Sporenbildung über einen größeren Zeitraum verteilt werden kann.
4. im oberen Silur sterile Fragmente von zosterophyllenartigen Pflanzen (mangels fertiler Sprosse nicht sicher zuordnungsfähig) (glatt oder mit Emergenzen), die erste Anzeichen für ein rhizomatöses Wachstum zeigen, wodurch ein größeres Areal von derselben Pflanze besiedelt wurde.
5. erste größere Radiation der Zosterophyllopsida am Ende des Lochkov/Gedinne (fertile Strobili ab Lochkov nachweisbar, sterile Achsen schon älter); Zosterophyllen sind durch erhöhte Sporenbildungskapazität (durch Sporangienähren) und verlängerte Dauer der Sporenbildung fortschrittlicher als z.B. basale Cooksonien
6. neben diesen fortschrittlichen Pflanzen persistieren im U-Devon auch Rhyniophyten vom Wachstumstyp der kleinen Cooksonien mit stark limitiertem Wachstum und terminalen

- Sporangien, aber dennoch Weiterentwicklung und Diversifikation in Bezug auf die fertilen Organe und Sporen, so dass es sich nicht nur um „lebende Fossilien“ handelte, sondern um tracheophyte Äquivalente zur Moosflora, vielleicht in ökolog. Nischen zusammen mit den echten Moosen.
7. im obersten Lochkov ist die für das Siegen/Pragian typische Vegetationsstruktur bereits etabliert
 8. Im ob. Ludlow (?) von Australien, in Laurantia erst im Gedinne: erste stärker diversifizierte Floren von Landpflanzen (Drepanophycales: *Baragwanathia*; Zosterophyllen; später Trimerophytales); Beginn erster komplexer Ökosysteme; diese Phase endet mit dem Auftreten von Bäumen im späten M-Devon/O-Devon.
 9. mit *Baragwanathia* (in Australien wohl schon im ob. Ludlow) erfolgt erstmals ein Übergang zu Pflanzen mit erhöhter Produktivität und auch größerem Einfluss auf den Erdboden, auf dem sie wuchsen (bei den isotom verzweigenden Pflanzen fehlt jeder Hinweis auf ein Wurzelsystem, allenfalls Rhizoide in den obersten Bodenschichten oder auf oder knapp unter dem Boden kriechende Achsen). Jüngere *Baragwanathia* haben nachweisbar Adventivwurzeln, und auch von *Drepanophycus spinaeformis* (ab ob. Gedinne) sind Wurzeln bekannt, die mehrere cm tief durch das Sediment verlaufen und sich dichotom verzweigen.
 10. im Siegen/Pragian Erscheinen und Diversifikation der Trimerophyten, die im Ems an Größe und Höhe zunehmen

Genexpressionsstudien an Zygnematophyceae – der nächsten Schwestergruppe der Embryophyten – und anderen Streptophyten zeigten Präadaptationen an terrestrische Stressfaktoren innerhalb dieser Algengruppe. So finden sich schon bei Zygnematophyceae stress-signalisierende Systeme und die Fähigkeit zu einer intensiven Kommunikation zwischen Plastiden und Zellkern. Typische terrestrische Stressoren wie hohe Sonneneinstrahlung und Trockenheit stehen in engem Zusammenhang mit der Biologie der Plastiden. Schon die Streptophyten unter den Algen reagieren auf Stressoren wie Kälte oder hohe Lichtbelastung mit der Expression von Genen, die auch Landpflanzen auf Stressbelastung hin aktivieren, z.B. zu Signalzwecken. Am ausgeprägtesten war der Effekt bei Zygnematophyceae (*Zygnema*), u.a. in Form einer hohen Anzahl von landpflanzentypischen Genen für die Kommunikation zwischen Plastiden und Zellkern. Je näher bestimmte Streptophytengruppen mit den Landpflanzen verwandt sind, umso ähnlicher ist ihre Fähigkeit zur Reaktion auf Plastid-Stressoren. Die Feinregulierung der Reaktionsfähigkeit auf Plastid-Stressoren dürfte eine Präadaptation für die erfolgreiche Besiedlung des Festlands dargestellt haben (PNAS 115: E3471).

XI.1b Evolution des Sporophyten

Die Grünalgen haben einen haplontischen Lebenszyklus, d.h. eine einfache multizelluläre sexuelle Phase (Gametophyt) und eine einzellige diploide Zygote. Beim Übergang zu den Embryophyten, also zum Landleben, wurde die einzellige diploide Zygote ebenfalls vielzellig und entwickelte sich schließlich zum morphologisch hoch diversen, Sporen bildenden und ausschüttenden Sporophyten. Bei Moosen beschränkt sich dieser auf eine gestielte Kapsel, deren Versorgung noch völlig vom blattförmigen oder inkrustierenden Gametophyten abhängig ist. Bei Gefäßpflanzen ist der Sporophyt groß, trägt Blätter und ist freilebend, d.h. vom Gametophyten unabhängig. Bei den Gymnospermen und Angiospermen ist der weibliche Gametophyt auf die Ovule (Eizelle) in einem

Zapfen oder einer Blüte beschränkt, und der männliche Gametophyt ist auf ein bewegliches Spermium reduziert, oder aber auf einen winzigen Pollenschlauch, der aus einem Pollenkorn wächst. Farne und Bärlappe repräsentieren ein Zwischenstadium, in dem nach einer kurzen Phase der Embryonalentwicklung die beiden Lebenszyklen (Gametophyt und Sporophyt) voneinander unabhängig werden. Der Sporophyt ist groß, hat ein Gefäßsystem, Blätter und Wurzeln, der Gametophyt ist winzig. Er kann an der Oberfläche leben und photosyntheseaktiv sein, oder unterirdisch und heterotroph, auf jeden Fall ist die Ausbildung von Geweben im Gametophyten aber stark eingeschränkt im Vergleich zum Sporophyten.

Von vier der sechs Landpflanzenarten aus Rhynie sind Gametophyt und Sporophyt bekannt. Beide lebten unabhängig voneinander (abweichend von Moosen), aber abweichend von Farnen und Bärlappen war der Gametophyt relativ hoch entwickelt mit Gefäßsystem, Wurzeln und sogar Stomata. Obwohl also Gametophyt und Sporophyt der Rhynie-Pflanzen einen ähnlich hohen Organisationsgrad und Gewebevielfalt (inkl. Wurzeln und Stomata) aufwiesen, jeweils achsial wuchsen und blattlos waren, unterschieden sie sich doch im Aussehen; der Sporophyt war größer, was aber mit einem höheren Verzweigungsgrad und –potenzial zusammenhängen dürfte. Dennoch waren sich Sporophyt und Gametophyt der Rhynie-Pflanzen ähnlicher als bei jeder modernen Pflanze. Einige Rhynie-Pflanzen hatten schon echte Tracheiden.

Auf entwicklungsbiologischer Ebene folgt daraus, dass sich viele Merkmale des Bauplans der Landpflanzen zunächst auf dem Niveau des Gametophyten entwickelt hatten, damit sich dieser aus der einfachen mulizellulären sexuellen Phase der Algen zu einer freilebenden Pflanze entwickeln konnte (auf Moos-Niveau). Die histologische Ähnlichkeit zwischen den Sporophyten und Gametophyten von Rhynie spricht nun dafür, dass für die Entwicklung des Sporophyten Entwicklungsmechanismen kooptiert wurden, die ursprünglich für den Gametophyten entwickelt worden waren, d.h. für Gewebe, die einst dem Gametophyten dazu verholfen hatten, als freilebende Pflanze leben zu können. Der Sporophyt musste also keine neuen Gewebe und Entwicklungswege entwickeln, um eine freilebende, autotrophe Pflanze zu werden, sondern konnte das Entwicklungs-Kit (alte Gene und Genregulations-Netzwerke) nutzen, das schon der Gametophyt entwickelt hatte. In eingeschränktem Umfang erfolgte dies auch in umgekehrter Richtung (vom Sporophyten zum Gametophyten: z.B. Stomata).

Dafür spricht, dass ähnliche Gennetzwerke die Entwicklung von Wurzelhaaren in Angiospermen steuern wie von Rhizoiden in Moos-Gametophyten. Die Entwicklung von wasserleitenden Zellen wird in Moos-Gametophyten von ähnlichen Transkriptionsfaktoren gesteuert wie bei Angiospermen-Sporophyten. Dies erklärt, warum bei den Rhynie-Pflanzen Rhizoiden und Gefäße in beiden Lebenszyklen ausgebildet werden konnten.

Ein und dasselbe Genom bildet also die Grundlage für zwei verschiedene Ontogenien. Diese waren sich bei den Rhynie-Pflanzen noch sehr ähnlich, während bei den heutigen Pflanzen das Entwicklungsprogramm für den Gametophyten von den Sporophyten komplett unterdrückt werden muss, und *vice versa*. Dafür sind bei Moosen zwei Gene zuständig: KNOX2 im Sporophyten (zur Unterdrückung des Gametophyten) und PRC2 im Gametophyten. Bei den Rhynie-Pflanzen war die gegenseitige Hemmung bei weitem nicht so ausgeprägt wie bei den Moosen. Offenbar wurden beide Genkomplexe in den Rhynie-Pflanzen herunterreguliert.

Offenbar spielten Verschiebungen in der Genexpression eine entscheidende Rolle bei der Veränderung der Lebenszyklen. Sie brachten auch verschiedene Gewebe- und Zelltypen zusammen, die sich zunächst unabhängig voneinander entweder im Gametophyten oder im Sporophyten entwickelt hatten. Von Stomata nimmt man an, dass sie in Sporophyten entstanden, deren Ernährung noch abhängig vom Gametophyten war (wie bei Moosen), und dass ihre

originäre Rolle zunächst darin bestand, die Verbreitung von Sporen zu erleichtern. Sie wurden erst später zum Gasaustausch in Landpflanzen kooptiert. Rhizoide und Gefäße hatten sich dagegen im Gametophyten selbst entwickelt. Die Verschiebung der Lebenszyklen hin zu den Landpflanzen brachte es dann mit sich, dass Rhizoide, Gefäße und Stomata in ein und demselben Lebenszyklus zusammengebracht wurden. Der Sporophyt wurde immer dominierender, während der Gametophyt immer mehr reduziert wurde und Gewebe verlor wie z.B. Gefäßsystem und Stomata (Sci. 358: 1538).

XII. Kladistische Grundprinzipien der frühen Landpflanzen (in Anlehnung an KENRICK und CRANE 1997, ergänzt)

Alle lebenden grünen Pflanzen gehören zu einem der beiden Phyla: den Streptophyta (Landpflanzen + Charophyten) und den Chlorophyta (alle übrigen Grünalgen). Bisher waren keine Grünalgen bekannt, die vor der Dichotomie Streptophyta/Chlorophyta stehen; Chloroplastgenom-Analysen der grünen biflagellaten einzelligen Prasinophyceae *Mesostigma* ergaben dann jedoch, dass es sich um eine primitive Grünalge handelt, die noch vor der o.g. Dichotomie steht. Eine neuere 4-Gen-Studie stellt die Mesostigmatales allerdings an die Basis der Charophyten, nach der Dichotomie von den Chlorophyta (Sci. 294, 2351).

Die Schwestergruppe aller Embryophyten sind nach konventioneller Auffassung die Charophyceen, und, genauer genommen, unter den rezenten Vertretern der Charophyceen, die Coleochaetales, die rezent mit 2 Gattungen vertreten sind. (Die Charales ihrerseits wären die Schwestergruppe der Coleochaetales + Embryophyten; die Charophyceen sind ein Oberbegriff, der mehrere Ordnungen umfasst, u.a. die Charales und Coleochaetales).

Nach einer neuen Multigenanalyse (4 Gene) stellte sich allerdings heraus, dass die Charales die Schwestergruppe der Landpflanzen sind, während die Coleochaetales nur die Schwestergruppe von (Charales + Embryophyten) darstellen (Sci. 294, 2351, 4-Gen-Analyse: 2 Plastiden-, 1 Kern- und 1 Mitochondriengen):

Außengruppe: Glaucocystophyta

--- Abzweig der Chlorophyta (hierzu gehört u.a. *Volvox*) (Grünalgen s. str.)

ab jetzt: Charophyta

--- Abzweig der Mesostigmatales (*Mesostigma* als basalste rezente Charophyta)

--- Abzweig der Chlorokybales

--- Abzweig der Klebsormidiales

--- Abzweig der Zygnematales

--- Abzweig der Coleochaetales

--- Charales + Embryophyten

Charales sind heutzutage weitgehend erloschen, fossil ab 420 MA nachgewiesen. Die Abzweigung der verschiedenen Ordnungen der Charophyten, die mit Ausnahme der Charales fossil nicht oder höchst fragmentarisch nachgewiesen sind, muss nach molekularkladistischen Daten vor über 470 MA erfolgt sein. Die Schwestergruppenbeziehung der Charales zu den Landpflanzen (statt der bisher favorisierten Coleochaetales) wird neben den molekularen Daten auch durch folgende Gemeinsamkeiten gestützt: Spermienmorphologie und -ultrastruktur, zahlreiche scheibenförmige Chloroplasten in den einzelnen Zellen; protonemale Filamente, keine Zoosporen (Spermien sind die einzigen begeißelten Zellen; Umhüllung der Eizelle durch sterile Hüllzellen vor der Befruchtung).

(Sci. 294, 2351).

Die ältesten vermeintlichen Grünalgen ähneln rezenten unizellulären filamentösen Arten und stammen aus der Bitter Springs Formation Australiens (? 900 MA). 700 bis 800 MA alte Grünalgen aus Spitzbergen ähneln bereits der rez. *Coelastrum* und *Cladophora*.

Die Grünalgen gliedern sich in die Ulvobionta und Streptobionta; letztere umfassen die Charophyceae und Embryophyten. Ulvophyceae (innerhalb der Ulvobionta) sind mit den kalkigen Dasycladaceen seit dem Mittelkambrium nachweisbar. Der älteste fossile Nachweis der Charales geht auf Gyrogonite (verkalkte Oogonien) aus dem Pridoli zurück; der Fossilnachweis spricht dafür, dass die Charales ihre erste große Diversifikation im Silur und Devon durchliefen. Mit Ausnahme der kalzifizierten Oogonien ist jedoch der Fossilnachweis der Charophyceae gering; immerhin ähnelt die obersilurische und unterdevonischen Süßwasseralge *Parka decipiens* der rez. Coleochaetale *Coleochaete orbicularis*, aber viele kladistisch wichtige Einzelheiten von *Parka* sind noch unbekannt. *Nitella*-ähnliche Reste aus dem Siegen von Rhynie stellen dagegen einen eindeutigen Beweis für die Existenz moderner Charophyten im Unterdevon dar und belegen weiterhin, dass die Differenzierung in verschiedene charophytische Linien zum Zeitpunkt der Silur-Devon-Grenze bereits erfolgt war.

Parka (scheibenförmiger Thallus von bis zu 3 cm Durchmesser aus 2 – 3 Zellschichten; auf der Oberfläche der Scheibe zahlreiche kleine rundliche Strukturen, die die Sporen enthielten) war offenbar besser als *Coleochaete* in der Lage, trockenere Phasen zu überstehen, denn sie findet sich auch in Schichten mit Austrocknungsrisen im Schlamm. Offenbar lebte sie in flachen Tümpeln, die periodisch austrockneten. Die Sporen wurden dann vermutlich in einer solchen Austrocknungsphase freigesetzt; so konnten sie in andere Tümpel geweht werden und die Alge sich ausbreiten. CLEAL/THOMAS (2009) betrachten *Parka* daher als einen Abkömmling jener Pflanzengruppe, aus der auch die Landpflanzen (Embryophyten) hervorgingen.

Die Charophyten umfassen mindestens 5 Ordnungen von Süßwasseralgen und stellen die Schwestergruppe der Grünalgen (Chlorophyta) dar, die fast alle anderen grünen Algen umfassen. Nachdem nun durch multigenkladistische Studien klargestellt ist, dass die Charales die Schwestergruppe der Landpflanzen sind, kann man sich auch ein gewisses Bild von dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Landpflanzen machen: ein verzweigter, filamentöser Organismus mit einem haplobiontischen Lebenszyklus und oogamer Reproduktion. Die frühen ontogenetischen Entwicklungsstadien der Charales umfassen die Bildung protonemaler Filamente ähnlich einigen Moosen und anderen Landpflanzen, was darauf deutet, dass eine ähnliche heteromorphe Entwicklung auch beim letzten gemeinsamen Vorfahren der Landpflanzen erfolgt sein könnte (Sci. 294, 2351). Jedenfalls handelte es sich dabei um eine recht komplexe Alge.

Den entscheidenden Schritt von den Grünalgen zu den Embryophyten stellt der Übergang vom haplobiontischen (d.h. gametophyt-dominierten) Lebenszyklus der Charophyten zum diplobiontischen der Landpflanzen dar. Wesentliche Stufen waren dabei die Entstehung einer modifizierten multizellulären Struktur zunächst zur Retention der großen, unbeweglichen weiblichen Geschlechtszellen, dann der Eizelle und schließlich der Zygote, womit das Archegonium entstand. Die Sporophytengeneration der Landpflanzen entwickelte sich durch zunehmende „Sterilisation“ und damit einhergehend „Verlängerung“ der Ontogenie des Sporophyten. Die Multizellularität des Sporophyten entstand durch Verzögerung der zygotischen Meiose und Einfügung mitotischer Zellzyklen in die diploide Phase des Zellzyklus (Gametophyt = haploid, Sporophyt = diploid). Während der ökologischen Transformation vom Wasser- zum Landleben wurde somit die Sporophyten-Generation zwischengeschaltet und zur dominierenden

Lebensform der Landpflanzen, während bei den Charophyten der haploide Gametophyt im Mittelpunkt steht. Die Charophyten sind ausschließlich haplobiontisch und oogam.

Die haploide Gametophytenalge entlässt Spermatozoiden aus ihren Antheridien; diese gelangen zu den Oogonien und befruchten die Eizellen; die Zygote verbleibt im Oogonium und die gesamte Struktur (Oogonium mit Zygote) wird von der gametophytischen Pflanze abgeworfen (*Chara*). Andere Charophyten haben bewegliche Zoosporen; auch hier fehlt aber eine diploide Sporophytengeneration. Die befruchtete Eizelle (diploid) durchläuft Reifeteilungen und wird somit wieder zum haploiden Gametophyten. Der Sporophyt ist somit unizellulär (Sporophyt = diploide Zygote). Die meiotischen Zellteilungen erfolgen innerhalb der Zygosporangiumwand.

Der multizelluläre Sporophyt der Embryophyten entstand durch mitotische Zellteilungen der Zygote nach der Befruchtung und Verzögerung der Reifeteilungen. Die Meiose erfolgt erst bei der Sporenbildung.

Diese sog. Antithetische Theorie nach BOWER wird u.a. durch die Einfachheit im Bau der Sporophyten aller drei Moosdivisionen und die enge Assoziation von Sporophyt und Gametophyt bei den Moosen gestützt.

MADS-box-Gene – extrem wichtig für die Ontogenese von Landpflanzen einschließlich der Ausbildung der Fortpflanzungsorgane - lassen sich bereits bei Charophyceen (wie *Chara*, *Coleochaete*) nachweisen, erfuhren aber erst nach Abzweigung der Landpflanzen von den Charophyceen eine starke Diversifizierung. Vorläufer der MADS-box-Gene der Landpflanzen dienten in den Charophyceen der Differenzierung der haploiden Geschlechtszellen; sie wurden dann während der Evolution der Landpflanzen auch für die diploide Generation (Sporophyt) herangezogen (PNAS 102, 2436).

Präadaptationen an den Stress des Landlebens bei höheren Streptophyten

Landpflanzen sind Strahlung, Wassermangel und starken Temperaturschwankungen ausgesetzt. Dies erforderte die Etablierung zahlreicher Signalketten der Stresswahrnehmung unter Beteiligung der Plastiden. Streptophytische Algen, die in der Nähe der Landpflanzen stehen (wie *Zygnema* und *Coleochaete*), reagieren auf Lichtstress oder Kälte mit der Aktivierung von Genen, deren Orthologe bei Landpflanzen ebensolche Reaktionen und Signalketten auslösen. Dabei geht es um Kommunikation zwischen Zellkern und Plastiden in beiden (!) Richtungen.

Wahrnehmungen von Stress beginnen bei Landpflanzen meist in Plastiden, die Signale zum Zellkern senden. Gleichzeitig wurden im Laufe der Evolution der Streptophyta die Plastiden aber auch immer mehr vom Zellkern abhängig. Diese Effekte sind bei landpflanzennahen Gruppen (ZCC: Zygnematophyceae, Coleochaetophyceae, Charophyceae) ausgeprägter als bei den entfernter stehenden Klebsormidiophyceae, Chlorokybophyceae und Mesostigmatophyceae. So bilden bereits höhere streptophytische Algen bei Kälte Proteine, die bei Landpflanzen die Stresstoleranz gegen Kälte oder Trockenheit erhöhen. Kälte verstärkt auch Signale von den Plastiden zum Kern hin. Diese Algen verfügen auch schon über Proteine und Signalketten, die auf hohe Lichtintensität reagieren (Natwiss. Ru. 7/2018: 371).

Entstehung des multizellulären Sporophyten

Die Embryophyten sind durch einen **multizellulären Sporophyten** gekennzeichnet, der bei Charophyten *nicht* angetroffen wird. Der Sporophyt ist dabei zunächst hinsichtlich seiner Nahrungsversorgung vom Gametophyten abhängig (über seinen „Fuß“ erhält er Nahrung aus dem Gametophyten), im Verlauf seiner weiteren Ontogenie entwickelt er aber rasch völlige Unabhängigkeit vom Gametophyten. Bei Moosen verbleibt der Sporophyt aber während der Sporenproduktion noch in engem Kontakt zu Gametophytengewebe. Ein weiteres Merkmal der Embryophyten, das bei Grünalgen grundsätzlich fehlt, bei Moosen manchmal sehr dünn ausgeprägt sein (und evtl. fehlen) kann, ist die Kutikula. Sie dient dem Schutz vor Austrocknung und – vor allem im frühen Paläozoikum noch sehr wichtig – als UV-Schutz!

Zwischenzeitlich konnten wesentliche genetische Mechanismen des Übergangs von gametophyten- zu sporophytendominierten Pflanzen aufgeklärt werden (Sci. 316, 1477). **Die ersten 100 MA der Landbesiedlung der Pflanzen waren durch den Aufstieg der diploiden Phase des Lebenszyklus (Sporophyt) gekennzeichnet** (bei Moosen dominiert noch der Gametophyt!). Der Gametophyt (= haploide Phase) der frühesten (moosartigen) Landpflanzen war – wie bei Grünalgen - morphologisch komplexer als die kleinere diploide Phase (Sporophyt). In den folgenden 100 MA wurde der Sporophyt immer größer und komplexer, einhergehend mit der enormen Zunahme der morphologischen Diversität (Morphospace) ab dem Devon.

In aquatischen Algen dominiert die Gametophyt. Dies gilt auch noch für Moose; die thalloiden oder blattförmigen Pflänzchen stellen den Gametophyten dar, der Sporophyt beschränkt sich auf die sporentragende Kapsel und ggf. die zugehörige Achse, die sich aus einem befruchteten Embryo (aus einem Archegonium des Gametophyten) entwickelten. Nur wenige Moos-Sporophyten zeigen etwas eigene photosynthetische Aktivität; ansonsten sind die Sporophyten der Moose hinsichtlich der Nährstoffversorgung völlig vom Gametophyten abhängig und können ohne ihn nicht existieren. Erst bei den Tracheophyten wird der Sporophyt zur dominierenden Phase des Lebenszyklus. Bei den ersten frühen Tracheophyten waren die Sporophyten vermutlich noch etwa ebenso groß wie die Gametophyten, wurden dann aber rasch immer mehr reduziert (s. CLEAL/THOMAS S. 57)

Es konnte nun gezeigt werden, dass die Gene (Transkriptionsfaktoren), die die Entwicklung von Wurzelhaaren und Rhizoiden in Angiospermen steuern, ebenfalls für die Ausbildung von Zellen mit ähnlichen Funktionen (Rhizoide) beim haploiden Gametophyten in Moosen verantwortlich sind. Dies gilt als ein Beispiel dafür, dass Regulatorgene, die in frühen Landpflanzen Funktionen im Zusammenhang mit dem (dominierenden) haploiden Gametophyten hatten, im weiteren Verlauf der Evolution für (entsprechende) Funktionen im Sporophyten rekrutiert wurden. Wurzelhaare dienen der Vergrößerung der Oberfläche der Pflanze zwecks Aufnahme von Nährstoffen, aber auch Verankerung im Substrat. Beides dürfte für die Kolonisierung des Festlands von entscheidender Bedeutung gewesen sein (fossilisierte Rhizoide ließen sich daher auch bei einigen der ältesten Landpflanzen nachweisen). Hinzu trat die Modifizierung der Funktion von Genen, die schon in Moosen sporophytspezifisch waren (wie LFY). Beide Mechanismen zusammen (Rekrutierung von Regulatorgenen der haploiden Phase für den diploiden Sporophyten; Modifikation der Funktion originär sporophytenspezifischer Gene) dürften die massive Ausweitung des Morphospace der Tracheophyten erklären (Sci. 316, 1477).

Im Jahr 2008 wurde erstmals das komplette Genom eines Mooses (Laubmoos *Physcomitrella*) analysiert und mit einzelligen Grünalgen und Angiospermen verglichen. Dies ermöglichte Einblicke in die genetischen Veränderungen bei der Landnahme der Embryophyten (Sci. 319, 44; Natw. Ru. 5/08, 242):

- umfangreiche Genduplikationen, wahrscheinlich wurde das gesamte Genom dupliziert
- Zunahme der Komplexizität von Genfamilien
- Verlust von Genen, die mit der aquatischen Umgebung der Grünalgen zusammenhängen (z.B. für die Geißeln der männlichen Gameten)
- Entstehung von Genen, die Toleranz gegenüber terrestrischen Stressoren (z.B. Variation von Temperatur und Wasserverfügbarkeit; Lichtstress) ermöglichen
- Entstehung von Signalwegen zur Koordination multizellulären Wachstums und Reaktion auf Austrocknung

Die primäre Adaptation an terrestrischen Lebensraum erforderte eine verbesserte Osmoregulation und -protektion, Toleranz gegenüber Austrocknung und Frost, Schutz vor Hitzestress und Lichtstress („Sonnenschutz“), verbesserte DNS-Reparatur-Mechanismen. Bei den frühesten moosartigen Landpflanzen dominierte vermutlich die haploide Phase; ihre Fortpflanzung war noch wasserabhängig bei beweglichen männlichen Keimzellen (Verlust auf dem Weg zu den Gefäßpflanzen). *Physcomitrella* fehlen noch die Cytochrom-P-Gene für die Ligninbildung, während diejenigen für die Cutinbildung schon vorhanden sind. Erheblich mehr Hitzeschockprotein-Gene als bei Algen (Faktor 9).

Genetische Veränderungen beim Übergang zum Landleben:

--- Grünalgen

jetzt:

- * Aufgabe des Dynein-vermittelten Transportsystems
- Erschaffung neuer Signalwege (Auxin, ABA; Cytokine)
- Zunahme der Komplexizität der ABC-Transporter-Genfamilie §
- Zunahme der Komplexizität des Photorezeptor-Signalwegs &&
- Zunahme der Austrocknungs- und Stresstoleranz §§
- Duplikation des gesamten Genoms

--- Lebermoose

- **Laubmoose** * auf der Linie zu den Laubmoosen:
 - effizientere DNS-Reparatur
 - Anpassung an Schatten
 - Anpassung an Re-/Dehydratation \$
 - Zunahme in Redundanz und Vielseitigkeit des Metabolismus

--- Hornmoose

jetzt:

- * keine beweglichen Gameten mehr (Verlust der Gene für die hierzu erforderlichen Geißeln)
- Abnahme der vegetativen Austrocknungstoleranz #
- Entstehung weiterer Signalwege

--- Eutracheophyten

§ membrangebundene Transporter für Lipide, Hormone, Metalle, sekundäre Metabolite usw.

Gefäßpflanzen weisen eine gute Austrocknungstoleranz reproduktiver Strukturen auf, im Gegensatz zu den Bryophyten ist die Austrocknungstoleranz vegetativer Strukturen aber gering. Die Entwicklung der Austrocknungstoleranz vegetativer Strukturen war offenbar von Bedeutung, um die Landbesiedlung zu erleichtern, ging aber später bei den Gefäßpflanzen verloren. Die

genetischen Netzwerke der Austrocknungstoleranz entstanden wohl im letzten gemeinsamen Vorfahren aller Embryophyten. Scheinbar vertrocknete, braune Moose ergrünen wieder, wenn sie genügend Feuchtigkeit erhalten.

§ Cutin schützt Landpflanzen vor Austrocknung; es findet sich bereits in Laubmoosen, nicht aber in Grünalgen; die Cutinsynthese dürfte essentiell für das Überleben an Land gewesen sein

&& Phytohormone und morphogenetisch relevante Lichtrezeptoren der Angiospermen finden sich auch schon im sequenzierten Laubmoos, nicht aber in einzelligen Grünalgen.

§§ z.B. Expansion der Hitzeschockprotein-Genfamilie

Wichtigste Synapomorphien der Embryophyten (Embryobiota): multizellulärer Sporophyt; Cuticula; Archegonien, Embryos, Antheridien, Sporangien (Sporenmasse, von einer sterilen zellulären Wand umgeben), Sporopollenin in den Sporenwänden.

Älteste Fossilien von Embryophyten: Sporentetraden des frühen M-Ordovizium (mittl. Arenig) von Argentinien, ab Llanvirn dann weit verbreitet.

Die Embryophyten sind monophyl, die Bryophyten (Moose) paraphyletisch in Hinblick auf die Polysporangiophyten, die Leber-, Horn- und Laubmoose aber jeweils für sich genommen monophyletisch.

Die basalste Stellung innerhalb der Embryophyten nehmen die Lebermoose ein; sie sind evtl. die Schwestergruppe der Hornmoose, und (Lebermoose + Hornmoose) wären dann die Schwestergruppe der (Polysporangiophyten + Laubmoose). Sicher ist jedenfalls die Monophylie der (Polysporangiophyten + Laubmoose). Unsicher ist die Position der Hornmoose; sie könnten auf einem gemeinsamen Ast mit den Lebermoosen stehen, oder aber die Schwestergruppe der (Polysporangiophyten + Laubmoose) sein und insoweit „zwischen“ Lebermoosen und (Laubmoosen + Polysporangiophyten) vermitteln. Auf jeden Fall stehen aber die Laubmoose den Polysporangiophyten näher als die Lebermoose und Hornmoose*. Für die Schwestergruppenbeziehung zwischen Laubmoosen und Polysporangiophyten sprechen folgende Synapomorphien: axiale Gametophyten, terminale Gametangien, Perinschicht auf den Sporen, dauerhafte und histologisch im internen Bau differenzierte Sporophyten mit „Xylem“, umgeben von „Phloem“. Für die basale Stellung der Lebermoose und ein Monophylum der [Hornmoose + Laubmoose + Polysporangiophyten] spricht auch eine neue kladistische Studie mit mitochondrialen Introns, die nur bei Lebermoosen fehlen (sofern sie bei höheren Taxa nicht sekundär verlorengegangen sind).

* Neuere umfassende genkladistische Untersuchungen bestätigten zwar sicher die basale Stellung der Lebermoose, nach Multigen- und Chloroplastgenomdaten ergab sich jedoch, dass wahrscheinlich die Hornmoose die Schwestergruppe der Polysporangiophyten stellen. Damit würden die Hornmoose (und nicht die Laubmoose) in der Nähe des Übergangs von der Dominanz des haploiden Gametophyten (Moose) zum diploiden Sporophyten (Gefäßpflanzen) stehen! (PNAS 103, 15511).

Moossporen (Sporentetraden), insbesondere mit Affinitäten zu den Lebermoosen, sind ab dem M-Ordovizium (mittl. Arenig) nachweisbar. Ab dieser Zeit muss sich eine Landflora auf dem Niveau der Bryophyten, besonders Lebermoose, ausgebreitet haben. Diese Sporentetraden werden im unt. Silur (ob. Llandovery) abrupt von trileten Sporen (als indirektes Indiz für das Vorhandensein von Polysporangiophyten) abgelöst (älteste trilete Sporen bereits im unt. Ashgill!); Makrofossilien

deuten dagegen auf eine Entstehung der Polysporangiophyten erst im mittl. Silur, gefolgt von einer Radiation im oberen Silur und Devon. Die drei großen Gruppen der Moose müssen aus kladogenetischen Gründen schon vor den Tracheophyten existiert haben, d.h. die drei Moosgruppen müssen als separate Linien schon spätestens seit dem M-Silur koexistieren.

Die Sporentetraden ähneln jenen von Lebermoosen, besonders den Sphaerocarpaceles*, die die basalste Linie der rezenten Lebermoose darstellen. Die ab M-Ordovizium nachweisbaren Sporentetraden scheinen daher von moosähnlichen Pflanzen zu stammen, nicht notwendigerweise den direkten Vorfahren der modernen Lebermoose; makrofossil sind Lebermoose sicher ab Devon belegt, bei obersilurischen *Sporogonites* könnte es sich um Lebermoose handeln.

* in Deutschland zur Zeit durch das Kugelträgermoos *Sphaerocarpos michelii* vertreten: SW-Europa, Nordafrika, zerstreut im Oberrheintal; Thallus 0,5 – 1 cm im Durchmesser, gelbgrün, unregelmäßig gelappt; besonders auf lehmigen Äckern und in Lößgebieten. Sporentetraden 0,1 mm groß.

Neuerdings verdichten sich die Hinweise, dass die Sporentetraden tatsächlich von Lebermoosen stammen:

- keine rezente Algengruppe (einschl. Charophyceen) produziert Meiosporen mit sporenpolleninhalten Wänden
- ultrastrukturelle Ähnlichkeiten zwischen Dyaden des unt. Silurs und modernen Sphaerocarpaceles
- nur wenige moderne Moose bilden Sporentetraden; das kladistisch basalste rez. Lebermoos *Sphaerocarpos* bildet aber Sporentetraden; er ist der basalste rezente Embryophyt
- es wurde ein unterdevonisches Megafossil mit Merkmalen moderner Lebermoose bekannt, das obligate Sporentetraden bildete, die den frühen Sporentetraden des Ordoviziums ähneln
- die Sporangienepidermis einiger moderner Lebermoose ist ebenfalls resistent gegen Zersetzung und Hydrolyse und ähnelt frühem Phytodebris (zelluläre Schnitzel = „Cuticula“, gebänderte Röhrchen = Nematoklasten), der manchmal mit den fossilen Sporen assoziiert ist; die ältesten kutikulaartigen Reste stammen aus dem Caradoc (O-Ordov.), die ältesten Nematoklasten (z.T. tracheidenartig) aus dem Silur; beide Mikrofossltypen persistieren bis ins Devon.

Vergleiche mit rezenten Lebermoosen ergaben, dass die o.g. Mikrofosslilien („cellular sheets“ = zelluläre Schnitzel; gebänderte Röhrchen) zum Teil durchaus von Lebermoosen stammen können; die Hydrolyse bestimmter rezenter Lebermoose ergab gebänderte Röhrchen analog den Nematoklasten. Die zellulären Schnitzel und Röhrchen könnten also u.a. resistente Sporangienepidermis moosartiger Pflanzen darstellen. Insbesondere wurden bei diesen ältesten Mikrofosslilien Parallelen zu den Sphaerocarpaceles (= die basalsten rezenten Lebermoose) sowie zu *Sphagnum* (das ist die kladistisch basalste Linie der Laubmoose!) festgestellt. Wenn die frühen Embryophyten so wie die rezenten gebaut waren, wovon auszugehen ist, würden sie sich rasch zersetzen und fragmentieren und dabei unkenntliche Bruchstücke hinterlassen. Diese ab Caradoc nachweisbaren Mikrofosslilien verschwinden im Obersilur und Devon, als die frühen Embryophyten von Prätracheophyten und Tracheophyten verdrängt wurden; diese Phase beginnt mit dem Übergang von den Sporentetraden zu den isolierten triletten Sporen ab unterem Ashgill. Vermutlich erloschen einzelne Linie der Sporentetradenbildner zu dieser Zeit.

Den Lebermoosen fehlt die Columella, Horn- und Laubmoose weisen eine Columella (sterile Zellansammlung) im Sporangium auf. Den Lebermoosen fehlen grundsätzlich Spaltöffnungsapparate (Stomata), die bei einigen Horn- und Laubmoosen sowie den meisten Gefäßpflanzen angetroffen werden. *Sporogonites* aus dem Devon von Wales weisen Stomata auf,

ebenso basale Polysporangiophyten (*Horneophyton*, *Aglaophyton*). Der **älteste fossile Nachweis von Stomata** gelang an sterilen rhyniophytoiden Achsen aus Shropshire/England von der Ludlow-Pridoli-Grenze.

Der Sporophyt der Leber- und Hornmoose ist stets unverzweigt, so dass sich als Ergebnis einer Befruchtung auch nur ein einzelnes Sporangium bilden kann. Mit wenigen Ausnahmen gilt dies auch für Laubmoose; nur wenige Arten bilden hier durch eine einfache Dichotomie des Sporophyten zwei Sporangien aus. Die Polysporangiophyta sind dagegen dadurch gekennzeichnet, dass durch Verzweigungen des Sporophyten mehrere Sporangien gebildet werden können; das Produkt einer einzelnen Befruchtung sind somit mehrere Sporangien. Dies trifft für alle Tracheophyten zu, aber auch für basalere Taxa, die noch keine Tracheiden, sondern andere wasserleitende Systeme aufweisen (wie *Aglaophyton*, *Horneophyton*, *Nothia*).

Für eine Schwestergruppenbeziehung zwischen den Polysporangiophyten und Laubmoosen spricht auch die grundsätzliche Ähnlichkeit des inneren Baues der Sporophyten; weisen Leber- und Hornmoose keine innere Differenzierung auf, zeigen Laubmoose eine Differenzierung in xylem-ähnliches Hydrom und phloem-ähnliches Leptom. Die wasserführenden Zellen der Laubmoose (Hydroide) haben viele Gemeinsamkeiten mit den Tracheiden der Gefäßpflanzen und wasserführenden Zellen basaler Polysporangiophyten.

Wichtigste Synapomorphien der Polysporangiophyten: achsialer, verzweigter Sporophyt, der mehrere Sporangien trägt. Die Polysporangiophyten umfassen sowohl Tracheophyten wie einige frühe Pflanzen mit anderen wasserleitenden Systemem (ohne Tracheiden). Unabhängigkeit des Sporophyten vom Gametophyten. Die ältesten Hinweise auf Polysporangiophyten stammen aus dem M-Silur von Laurussia, sehr fraglich ist *Pinnatiramosus* aus dem unt. Silur (ob. Llandovery; wohl permische Wurzeln) Chinas. In Gondwana gibt es (aufgrund von Graptolithen ins Ludlow datierte) diverse frühe Floren mit Rhyniophyten, Lycopsiden (*Baragwanathia*) und Zosterophyllen, im obersten Silur waren Polysporangiophyten aber mit Sicherheit weit verbreitet.

Älteste Fossilien, die auf Polysporangiophyta deuten: isolierte trilete Sporen, nachweisbar ab dem frühen Ashgill (regional, zunächst Saudi-Arabien/Gondwana); ihr Erstauftreten variiert je nach Region zwischen frühem Ashgill (mittl. Katian) und frühem Wenlock. Cuticula, die höheren Landpflanzen (also oberhalb der Moose) zugeordnet wird, findet sich seit dem U-Silur. Die zeitliche Diskrepanz zwischen dem Nachweis von Sporen (Ordovizium) und Makrofossilien (Cuticula von Landpflanzen ab U-Silur) könnte darauf beruhen, dass die Cuticula erst später entwickelt wurde, um in trockeneren Umgebungen zu überleben; die Cuticula erhöhte dann die Chancen auf Fossilisation. Im U-Silur finden sich allerdings nur Cuticula-Fragmente in palynologischen Präparaten (CLEAL/THOMAS 2009 S. 61).

Die basalste Stellung innerhalb des Monophylums Polysporangiophyta nehmen die Horneophytosida (Nachweis von Pridoli bis O-Siegen) ein, die durch *Horneophyton*, *Caia* (Pridoli) und *Tortilicaulis* repräsentiert sind. Ihnen fehlen noch die Verdickungen in den Zellwänden der wasserleitenden Zellen. Zwar wurden bei *Horneophyton* tracheidenähnliche Strukturen in basalen Regionen gefunden, die vermeintlichen Wandverdickungen sind aber hochgradig unregelmäßig und nur schwach ausgebildet. **Definierend für Horneophytosida** sind: verzweigte Sporangien; kleine multizelluläre Protuberanzen auf der Sporangienoberfläche; Sporangienmorphologie ähnelt stark vegetativen Achsen. *Horneophyton* hat eine spezifische, einmalige Form eines verzweigten Sporangiums sowie eine noch gut entwickelte Columella (wie Horn- und Laubmoose), bei *Aglaophyton* ist eine eindeutige Columella bereits nicht mehr

nachweisbar (C. = steriles Gewebe innerhalb der Sporenmasse im Sporangium). Stomata sind vorhanden.

Eine Stufe höher zweigt *Aglaophyton major* (früher: *Rhynia major*) aus dem Siegen ab; sie ist die Schwestergruppe des Monophylums Tracheophyta, das durch Tracheidenwandverdickungen gekennzeichnet ist. Bei *Aglaophyton* ist die bei *Horneophyton* noch nachweisbare Columella verschwunden; die wasserführenden Zellen sind noch nicht verdickt, d.h. es bestehen noch keine Tracheiden. Der Verlust der Columella führt dazu, dass *Aglaophyton* „eine Stufe höher“ steht als die Horneophytosida.

Die Horneophytosida werden zu den Protracheophyta gestellt, die daneben auch *Aglaophyton* und einige nonvaskuläre *Cooksonia*-artige Fossilien umfassen. Die Protracheophyten sind paraphyletisch in Hinblick auf die Tracheophyten; die Polysporangiophyten stellen die monophyletische Basis dar.

Untersuchungen an frühen *Cooksonia*-artigen Fossilien ziehen neuerdings in Zweifel, ob diese frühen Pflanzen schon intensive Photosynthese betrieben. Berücksichtigt man den Volumen- und Platzbedarf für Funktionen wie Austrocknungsresistenz und Transportfunktionen, so hatten die kleinen Sporophyten mit ihren dünnen einfachen Achsen nicht genug Raum übrig für extensives photosyntheserelevantes Gewebe; möglicherweise waren sie also physiologisch von einem noch unbekanntem bzw. nicht erhaltenen Gametophyten abhängig. Die Anatomie der Achsen spricht – wie bei Moosen – eher dafür, dass sie so konstruiert waren, dass sie auch im Falle der Austrocknung noch die Verbreitung der Sporen sicherstellen konnten, als für photosynthetische Unabhängigkeit. Mehrere *Cooksonia*-artige Taxa variieren in ihrer Achsenbreite um mehr als eine Größenordnung und umfassen damit ein Spektrum, das (an der Untergrenze) geradezu zwangsläufig eine physiologische Abhängigkeit vom Gametophyten fordert, während breitere Achsen potentielle photosynthetische Kompetenz belegen könnten (Paleobiol. 34, 179).

Tracheiden wurden bisher nur in devonischen *Cooksonia* gefunden; ob die silurischen *Cooksonia* auch über solche Gefäße verfügten, ist noch unklar, so wie *Cooksonia* überhaupt ein Sammelbecken (eher Morphogenus) verschiedener Pflanzen mit unterschiedlichen Sporen darstellt (CLEAL/THOMAS 2009).

Begrifflich unterscheidet man daher zwischen **Rhyniophyta (mit Tracheiden)** und **Rhyniophytoiden**; letztere sehen Rhyniophyten ähnlich, allerdings konnten bei letzteren bisher **keine Tracheiden** nachgewiesen werden (wie z.B. silurische *Cooksonia*; *Steganotheca*: etwas robuster als *Cooksonia*, bis 45 mm lang; abweichende Sporangienmorphologie). Nach CLEAL/THOMAS (2009) erloschen die echten Rhyniophyta bereits am Ende des Unterdevons, während rhyniophytoiden-artige Reste bis ins Oberdevon reichen.

Auch *Aglaophyton majus* gilt als Rhyniophytoid, da er keine echte Stelen hatte.

Auf *Aglaophyton* folgen als nächstes Monophylum die **Tracheophyten**, die durch annuläre oder helikale Wandverdickungen der wasserleitenden Zellen (Tracheiden) definiert sind (Synapomorphie); eine weitere mögliche Synapomorphie könnte die Ligninablagerung an der inneren Oberfläche der Tracheidenzellwand sein. Im Gegensatz zu *Horneophyton* oder

Aglaophyton haben die Tracheiden der Tracheophyten gut entwickelte annuläre oder helikale Verdickungen und resistente Wände.

Die ältesten völlig eindeutigen (bzw. eindeutig datierten) Tracheophyten sind aus dem Lochkov (Gedinne) bekannt, wenn man einmal von den unsicher datierten gondwanischen Funden (*Baragwanathia* und Begleitflora) sowie der äußerst unsichere untersilurischen *Pinnatiramosus* aus China absieht.

Als basalste Linie innerhalb der Tracheophyten zweigen die **Rhyniopsida** ab. Dabei handelt es sich um eine sehr kleine Gruppe mit *Rhynia gwynne-vaughani* (Siegen), *Stockmansella langii* (O-Siegen, U-Ems), evtl. weitere „*Taeniocrada*“-Formen (*T.* = unterstes Siegen bis Ems, ?Famenne); *Huvenia* (Siegen, Unterems). Sie haben schon echte Tracheiden, deren Bau sich aber erheblich von dem der meisten anderen Landpflanzen unterscheidet (S-Typ Tracheiden). Typisch sind weiterhin der dichotome Verzweigungsmechanismus und die terminalen Sporangien; spezifisch für die Rhyniopsida sind: S-Typ-Tracheiden, eine besondere Form von Nebenverzweigungen, eine Isolationsschicht an der Basis des Sporangiums, Sporangien an einem „Gewebebolster“ befestigt. Eindeutige Rhyniopsida sind erst aus dem höheren Siegen von Rhynie bekannt, sie dürften aber bis ins Lochkov (Gedinne) zurückreichen. Entsprechend dem Erlöschen von *Taeniocrada* im O-Devon dürften damit auch die Rhyniopsida erloschen sein.

Die Rhyniopsida stellen die Schwestergruppe der **Eutracheophyta** dar, d.h. die Eutracheophyten sind alle Tracheophyten mit Ausschluss der Rhyniopsida. Die Eutracheophyten sind gekennzeichnet durch eine sehr fäulnis- und zerfallsresistente, dicke Tracheidenzellwand und kleine Grübchen zwischen den Verdickungen oder zwischen den größeren Öffnungen in den Tracheidenwänden. Spezifisch ist außerdem die Reduktion der Sporangienendehiszenz zu einem einzigen gut definierten Schlitz und das Vorhandensein von Stereomen. Die Sporangien der Eutracheophyten sind nicht mehr spindelförmig/radialsymmetrisch, sondern zunächst elliptisch/bilateralsymmetrisch (später bei Euphyllophytina reuertiert). Eine weitere wahrscheinliche Synapomorphie der Eutracheophyten ist der Sporangienöffnungsmechanismus (statt mehrerer unregelmäßiger Schlitze bei den Rhyniopsida ein wohl definierter singulärer Schlitz bei Eutracheophyten).

Die Gruppe der **Rhyniophyten und „Rhyniales“ im früheren Sinne** stellt somit kein Monophylum dar und kann im kladistischen Sinne nicht aufrechterhalten werden. Die Rhyniophyten beschreiben eher eine bestimmte Entwicklungsstufe. Sie verteilen sich auf die Horneophytosida, *Aglaophyton* und die Rhyniopsida; viele weitere Taxa, die bisher den Rhyniophyten zugeordnet wurden, stehen aber auch schon auf der Linie zu den Zosterophyllophytina und sind damit zu den Lycophytina „aufgerückt“. Im kladistischen Sinne haben die Rhyniophyten daher keinen Bestand.

Die **Eutracheophyten** (fraglich ab Ludlow, sicher ab Gedinne) teilen sich in zwei Linien auf: einerseits die (1) Euphyllophytina (ab unterstem Siegen), wobei diese Linie zu den Farnen, Sphenopsiden und Samenpflanzen führt, und andererseits in eine Linie (2), die – nach Abzweigung einiger weiterer Gattungen (2a-d: *Cooksonia pertonii*; „*C.*“ (*Aberlemnia caledonica*; *C. cambrensis*; *Uskiella*, *Sartilmania*, *Yunia*, *Renalia*; allesamt zwischen Pridoli und Ems) zu den Lycophytina (2e) (fraglich ab Ludlow, sicher ab Gedinne) führt, die sich ihrerseits in zwei Linien spalten: die Lycopsida (2e1b) (nach vorherigem Abzweig von *Nothia*, 2e1a) und die Zosterophylloidsida (2e2).

Die Lycophytina bestehen somit aus den Lycopsiden, *Nothia* und den Zosterophyllopsida; rezent sind die Lycophyten nur noch durch 3 Familien (Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Isoetaceae) vertreten und machen weniger als 1 % der rezenten Landpflanzenarten aus.

Nothia ist ein plesiomorphes Mitglied der Lycophytina; das Fehlen ornamentierter Tracheiden ist am ehesten als Verlust zu werten, da die übrigen Merkmale (Sporangienform, -dehiszenz, -anordnung) für die Nähe zu den Lycopsiden und Zosterophyllopsiden sprechen. Auch die dicken, resistenten Tracheidenzellwände sprechen für eine Einordnung innerhalb der Eutracheophyten.

Die **Lycophytina** werden definiert durch den Wechsel von terminalen zu lateralen Sporangien (außer *Hsua*); weitere Synapomorphien der Lycophyten-Stammgruppe umfassen exarche Xylem-Differenzierung, isovalvate Deshiszenz am distalen Sporangienrand und nierenförmige Sporangien, Dorsoventralität der Sporangien, Sporangien an kurzen, lateral inserierten Stielchen.

Die Lycophytenstammgruppe umfasst zahlreiche Arten, die früher als Rhyniophyten interpretiert wurden (s.o.); Sporangienmorphologie und –dehiszenz sprechen dabei zugunsten der Einordnung bei den basalen Lycophytina.

Zwischen der Abzweigung zu den Zosterophyllopsida und den Lycopsida zweigen in mehr oder weniger unklarer Reihenfolge ab: *Huia*, *Zosterophyllum myretonianum*, *Gumuia*, *Discalis*, *Adoketophyton*, *Rebuchia*, *Z. fertile*. Die Lycopsiden selbst entstammen auch aus dieser Radiation.

Die **Zosterophyllopsida** (Gedinne bis Tournai) selbst sind definiert durch zirkinales Wachstum („circinate vernation“, farnwedelartige – uhrfederartige - Entrollung) und zweireihige (gelegentlich auch einreihige) Anordnung der Sporangien, evtl. auch elliptische Xylemstränge. Sie sind weiterhin charakterisiert als blattlose, krautige Pflanzen mit lateralen, nierenförmigen Sporangien und exarchen Protostelen. Sie hatten einen erheblichen Anteil an den frühen Landfloraen, besonders im Unterdevon (mit Abstand dominierende Pflanzengruppe des Unterdevons); unter Einbeziehung der Barinophyten verlängert sich ihre Lebensdauer bis ins tiefste Karbon (O-Tournai). 16 Gattungen gehören unstrittig zu den Zosterophyllophyten i.e.S. (*Anisophyton*, *Bathurstia*, *Gosslingia*, *Crenaticaulis*, *Deheubarthia*, *Discalis*, *Gumuia*, *Konioria*, *Oricilla*, *Rebuchia*, *Sawdonia*, *Serrulacaulis*, *Tarella*, *Thrinophyton*, *Trichopherophyton*, *Zosterophyllum*; letztere Gattung mit 18 Arten aus zwei Untergattungen); dazu treten vermeintliche Zosterophyllen (*Hsua*, *Hicklingia*, *Huia*, *Nothia*, *Adoketophyton*, *Krithodeophyton*) und die heterosporen Barinophyten (*Barinophyton*, *Protobarinophyton*; überwiegend im Oberdevon und untersten Karbon vertreten; aber ab ob. U-Devon); evtl. gehört auch *Pectinophyton* zu den Barinophytales.

Zosterophyllum selbst wird in zwei Untergattungen unterteilt: *Zosterophyllum* (*Z.*) mit helikaler Anordnung der Sporangien in einer terminalen Ähre; und *Z. (Platyzosterophyllum)* mit Sporangien in zwei Reihen in einer dorsiventral ausgerichteten Ähre. Die Gattung *Z.* ist wahrscheinlich paraphyletisch; Arten mit einer reihenweisen Anordnung der Sporangien und farnwedelartiger Entrollung sind wohl basale Zosterophyllopsiden, Arten mit helikaler Anordnung der Sporangien und ohne farnwedelartige Entrollung stehen wohl den Lycopsiden näher (z.B. *Z. myretonianum*).

Sporangienform und –position sprechen für eine Nähe der Zosterophyllen zu den Lycopsiden; sie unterscheiden sich aber von den Lycopsiden durch: völlige Blattlosigkeit, einfache, unlobierte Protostele; viele Zosterophyllen haben außerdem (in Abweichung zu den Lycopsiden) planare Verzweigungssysteme, farnwedelartige Einrollung der Astenden sowie eine lineare Anordnung der Sporangien. Die Zosterophyllen mit ausgeprägter bilateraler Symmetrie gelten als

Monophylum. Nackte Formen gelten als basaler, solche mit multizellulären „Dornen“ als höher stehend (Sawdoniaceae) (mit Ausnahme der basalen *Discalis*, die ebenfalls Dornen aufweist und diese wohl konvergent entwickelt hat).

Die Zosterophyllophytina iwS. sind paraphyletisch im Verhältnis zu den Lycopsiden; die monophyle Basis stellen die Lycophytina dar.

Die Zosterophyllopsida werden eingeteilt in die große Gruppe der Sawdoniales (U-Devon bis Tournai) sowie *Zosterophyllum*-ähnliche Pflanzen (*Z. divaricatum*, *Rebuchia*, *Discalis*), die in die Stammgruppe der Sawdoniales gehören könnten.

Die **Sawdoniales** selbst werden definiert durch ein pseudomonopodiales Verzweigungssystem (konvergent zu den Euphyllophytina), eine Planation des Verzweigungssystems (Ausnahmen durch Reversion) und ein spezifisches subordiniertes Verzweigungssystem sowie evtl. eine Verteilung der Sporangien über mehrere Verzweigungsordnungen. Die Sawdoniales bestehen aus drei eindeutigen Familien (Sawdoniaceae, Gosslingiaceae, Barinophytaceae sowie *Hsua* und problematische Taxa wie *Thrinophyton*).

Die **Sawdoniaceae** sind dabei durch multizelluläre Dornen gekennzeichnet (*Sawdonia*, *Anisophyton*, *Deheubarthia*, *Crenaticaulis*, *Serrulacaulis*, *Konioria*), die **Barinophytaceae** durch Heterosporie (Mega- und Mikrosporen in einem gemeinsamen Sporangium, einmalig innerhalb der Zosterophyllopsida!), einen sehr kompakten, unverzweigten Strobilus, eine besondere Form „umgreifender“ Sporangienorientierung und Veränderungen im Dehiszenzmechanismus (*Barinophyton*, *Probarinophyton*). Ihr Tracheidentyp (G-Form) ist dagegen bei Zosterophyllopsiden und frühen Lycopsiden weit verbreitet. Durch den Einschluss der Barinophytaceae verlängert sich die Lebensdauer der Zosterophyten bis zum O-Tournai (ohne Barinophyten: Frasn), und die Diversität der Zosterophyten im Oberdevon nimmt deutlich zu.

Die **Gosslingiaceae** sind charakterisiert durch eine „ohrartige“ Sporangienorientierung (*Gosslingia*, *Tarella*, *Oricilla*), die **Hsuaceae** durch Seitenäste mit terminalen Sporangien als Ausdruck einer Reversion (nur eine Art: *Hsua robusta*).

Die **Lycopsida** (?Ludlow, ? Pridoli, ganz sicher ab Gedinne) sind charakterisiert durch Mikrophyllie, Blattvaskularisierung, Sporophylle, Verlust der Sporangienvaskularisierung; andere mögliche Synapomorphien der Stammgruppe der Lycopsiden umfassen helikale Phyllotaxis, sternförmige Xylemanatomie und eine Sporangienverteilung über mehrere Verzweigungsordnungen (parallel zu den Sawdoniales). Rezente Taxa sind gekennzeichnet durch laterale reniforme Sporangien, exarche Protostelen und mikrophyllie Blätter. Rezent bestehen 3 Familien mit insgesamt 700 – 1000 Arten. Unterscheidungsmerkmale von Zosterophyten sind: mikrophyllie Blätter bei Lycopsiden (Zosterophyten nackt oder mit Dörnchen); außerdem die reihenweise Sporangienanordnung und farnwedelartige Entrollung bei den meisten Zosterophyten.

Die Lycopsiden entwickelten sich aus basalen Formen *Zosterophyllum*-artiger Lycophytina. Die Schwestergruppen der Lycopsiden sind die Zosterophyllopsida und einige plesiomorphe *Zosterophyllum*-ähnliche Taxa (*Z. myretonianum*, *Z. deciduum*, *Nothia aphylla*, *Adoketophyton*); möglicherweise ist *Z. myretonianum* die unmittelbare Schwestergruppe der Lycopsiden. Die Beziehungen dieser Zosterophyten mit ausgeprägter radialer Symmetrie in Bezug auf die Lycopsida oder Zosterophyllopsida sind nicht endgültig abgeklärt. Sie stehen wohl in der Nähe der Dichotomie zu den Lycopsida. Daraus folgt aber auch, dass die Mikrophyllie der basalen Lycopsiden keine direkte Weiterentwicklung der multizellulären Dornen der Sawdoniales darstellen, da nach kladistischen Analysen die Sawdoniales selbst zu spezialisiert sind, um die Vorfahren der Lycopsiden zu sein, und die Lycopsiden viel eher auf nackte, *Zosterophyllum*-ähnliche basale Zosterophyllophytina zurückgehen. Frühe fossile Lycopsiden zeigen größere

Ähnlichkeit mit Zosterophyllen als mit rezenten Lycopsiden. Zwischen den vaskularisierten Mikrophyllen der Lycopsiden und den Dornen der Sawdoniales besteht somit keine Homologie. Weiterhin konnte durch die kladistischen Analysen die früher häufig postulierte Polyphyly der Lycopsiden ausgeschlossen werden.

Die Lycopsiden werden in 5 – 7 Ordnungen eingeteilt:

- Drepanophycales: fraglich ab Ludlow, sicher ab Gedinne, bis O-Devon (Frasne)
- Lycopodiales (fraglich ab unt. O-Devon – Lokalität Oos; sicherer ab U-/O-Karbon)
- Protolpidodendrales (fraglich ab O-Siegen; im Sinne KENRICK & CRANE ab Givet bis U-Karbon)
- Selaginellales (fraglich ab Vise; ab O-Karbon)
- Isoetales (incl. „Pleuromeiales“, „Lepidodendrales“): ab O-Devon
- Miademales (fakultativ) (O-Karbon)
- Lepidocarpales (fakultativ) (O-Karbon)

Innerhalb der Lycopsiden stellen die Drepanophycaceae die erste Linie (mit *Drepanophycus**, *Asteroxylon*, *Baragwanathia*), gefolgt von den rezent noch vertretenen Lycopodiaceae (wohl paraphyletisch mit *Huperzia* und *Lycopodium*+*Lycopodiella*+*Phylloglossum*). Die Lycopodiaceae stellen die Schwestergruppe der ligulaten Lycopsiden dar. Sicher monophyl sind die Lycopsiden, ligulaten Lycopsiden, Selaginellaceae, rhizomorphen (baumförmigen) Lycopsiden = Isoetales s.l.; nicht sicher ist dagegen die Monophylie der Lycopodiaceae (eigene Linie zu *Huperzia*?) sowie der heterosporen Lycopsiden (Isoetales, Selaginellales). Auf jeden Fall sind die Lycopodiaceae monophyletisch oder paraphyletisch zu den ligulaten Lycopsiden. Für die Monophylie der Lycopodiaceae spricht die Morphologie der Sporenwandoberfläche; dies ist das wahrscheinlichere Szenario.

* es wird aber bestritten, dass *Drepanophycus* im Sinne von *D. spinaeformis* wirklich ein Bärlappgewächs ist; so sitzen entgegen früherer Auffassungen die Sporangien von *D. spinaeformis* nicht auf Blättern, sondern an Stielen den Achsen an. „*Drepanophycus*“ *gaspianus* ist dagegen wegen der typischen Blattpolster als Bärlappgewächs anerkannt (GFMB).

Sofern die Lycopodiaceae im Verhältnis zu den ligulaten Lycopsiden paraphyletisch wären, ist wahrscheinlich die *Lycopodium-Lycopodiella-Phylloglossum*-Linie die Schwestergruppe der ligulaten Lycopsiden, die *Huperzia*-Linie zweigt schon basaler ab. Die Synapomorphie der LLP-Linie mit den ligulaten Lycopsiden wäre dann das Vorhandensein eines Zapfens (Strobilus) (fehlt bei *Huperzia*), der dann aber bei den Protolpidodendrales wieder sekundär verloren worden wäre.

Innerhalb der ligulaten Lycopsiden sind die (homosporen) Protolpidodendrales entweder die Schwestergruppe zu den heterosporen Lycopsiden (Selaginellales, Isoetales) insgesamt oder aber *nur* zu den Isoetales.

Innerhalb der basalen Lycopsiden kam es zu Abänderungen der Sporangienmorphologie der *Zosterophyllum*-artigen Vorfahren: die Vaskularisierung des Sporangiengewebes ging verloren, es entwickelte sich ein Sporophyll. *Asteroxylon* und *Drepanophycus* besaßen aber noch Gefäßstränge in den Stielchen der Sporangien. Die Drepanophycales sind die Schwestergruppe der rezenten Lycopsiden, die in Hinblick auf die Drepanophycales ein Monophylum bilden. Die Monophylie der Drepanophycales wird unterstrichen durch das Vorhandensein von Bulbillen bzw. kleinen lateralen Knospen (parallel zur rez. *Huperzia selago*), die kauline Anordnung der Sporangien (anstatt foliar = im Zusammenhang mit einem Sporophyll), den abweichenden Tracheidentyp (G-Typ), Vaskularisierung der Sporangien, Verzweigungstyp.

Die Kronengruppe der Lycopside ist gekennzeichnet durch eine enge Assoziation zwischen Sporangium und Mikrophyll (d.h. durch Sporophylle), den spezifischen Bau der Tracheiden sowie den Verlust der Vaskularisierung des Sporangiums, die Lycopside (= Kronengruppe + Drepanophycales insgesamt) durch Mikrophyll und sternförmige Xylemstränge.

Innerhalb der sicher monophyletischen ligulaten Lycopside stellen die (isosporen) **Protolpidodendrales** die erste Abzweigung dar; alle weiteren Lycopside sind heterospor (eine Ligula wurde erstmals bei dem homosporen Protolpidodendralen *Leclercqia* aus dem Givet entdeckt). Die Ligula entwickelte sich also noch vor der Heterosporie. Bei den Protolpidodendrales findet sich die Ligula noch in einigem Abstand von der Blattbasis.

Möglicherweise sind die Protolpidodendrales aber auch die Schwestergruppe *nur* der Isoetales, d.h. die Selaginellales wären dann schon eher abgezweigt und die Heterosporie hätte sich bei ihnen unabhängig entwickelt. Die heterosporen Lycopside teilen sich im erstgenannten Fall auf in die Selaginellaceae und die Isoetales (gemeinsame Merkmale sind die Heterosporie und die Ligula); im zweitgenannten Fall wären die heterosporen Lycopside nicht monophyletisch. Statistisch ist der erstgenannte Fall allerdings wahrscheinlicher.

Für eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Protolpidodendrales und Isoetales (unter Ausschluss der Selaginellales) sprechen die Sporangiensymmetrie und –dehiszenz; dann aber wäre die Heterosporie bei Isoetales und Selaginellen entweder unabhängig voneinander entstanden oder aber einmal entstanden und bei den Protolpidodendrales wieder verloren gegangen. Die Sporengröße spricht dagegen eher dafür, dass die Protolpidodendrales die Schwestergruppe eines monophyletischen heterosporen Stammes (Isoetales + Selaginellales) sind.

Die Monophylie der **Protolpidodendrales** (*Leclercqia*, *Minarodendron*, *Colpodexylon*, *Archaeosigillaria*, *Haskinsia*) ist bisher statistisch nicht gesichert und wird lediglich nahegelegt durch die (nur bei diesen vorkommenden) gegabelten Mikrophyll sowie eine Reversion der zapfenförmigen fertilen Zone (Strobilus) in Richtung auf eine weiter ausgedehnte, weniger dichte fertile Zone; mögliche weitere Synapomorphien sind: anisotome Verzweigung, Position der Ligula weiter entfernt von der Blattachse als bei anderen ligulaten Lycopside.

Nonligulate homospor Lycopside sollten daher den Drepanophycales, ligulate homospor Lycopside den Protolpidodendrales zugeordnet werden. Die ersten ligulaten Lycopside traten nach KENRICK & CRANE im Givet auf.

Problematisch ist die vermeintliche Stellung von *Estinnophyton* zwischen Rhyniophyten und der Linie [Protolpidodendrales + heterospore Lycopside] aufgrund von Abweichungen in der Blatt- und Sporangienmorphologie. Möglicherweise steht *Estinnophyton* in der Nähe der Sphenopsiden (Equisetophyten). Laut GFMB aber Bärlapp!

Die **Selaginellales** sind monophyl (Synapomorphie: mehr oder weniger kugelförmige Sporangien). Die Stellung der Miadesmales ist unklar (in der Nähe der Selaginellales oder Isoetales s.l., d.h. rhizomorphe Lycopside?). *Paurodendron* (*al. Selaginella*) *fraipontii* ist wahrscheinlich kein Selaginellaler, sondern ein basaler rhizomorpher Lycopside in enger Verwandtschaft mit der pseudoherbazösen *Oxroadia* aufgrund von: Wurzelsystem, bipolarem Wachstum, Kambium, Xylemanatomie der Wurzel, longitudinale Sporangien-dehiszenz.

Die **Isoetales** umfassen die ausgestorbenen baumförmigen Formen und die Isoetaceae. Die ersten Vertreter der Isoetales (= rhizomorphe Lycopsiden) stammen nach älteren Angaben aus dem O-Devon (*Lepidosigillaria*, *Cyclostigma*), neuerdings sind aber auch schon Funde aus dem Givet bekannt (*Atasudendron*, *Chamaedendron*; s.u.); aus ihnen entwickeln sich sowohl die großen Bärlappbäume des Karbons wie – vermutlich aus einer recht basalen Linie – die rezenten Isoetaceae (ab U-Kreide: *Nathorstiana*; rezent: *Isoetes*, *Stylites*; naA Isoetaceae bereits ab Trias). Für die Monophylie der Isoetales (incl. der baumförmigen jungpaläozoischen Formen) sprechen: einschichtiges Kambium, pseudobipolares Wachstum (einschl. des rhizomorphen Wurzelsystems) und der spezielle Xylemstrang der Wurzeln. Eine besonders enge Beziehung soll zwischen *Isoetes* und den klein- bis mittelgroßen baumförmigen ausgestorbenen Gattungen *Chaloneria*, *Pleuromeia*, *Takhtajanodoxa*, *Nathorstiana* bestehen.

Rhizomorphe Gattungen mit zweigeschlechtlichen Zapfen (*Chaloneria*, *Paurodendron*, *Oxroadia*, *Paralycopodites*) stellen eine schlecht auflösbare basale, paraphyletische Gruppe dar, innerhalb der sich eine Linie mit eingeschlechtlichen Zapfen entwickelte. Diese Linie stellt andererseits ein deutliches Monophylum mit drei gut abgrenzbaren Familien dar: Sigillariaceae, Lepidodendraceae, Diaphorodendraceae. Die fortschreitende Reduktion der Megasporenanzahl im Sporangium führt schließlich zu einer samenähnlichen Fortpflanzung bei den Lepidodendraceae („Lepidocarpales“) und Diaphorodendraceae.

Vermutliches Kladogramm:

- Außengruppe: Protolpidodendrales oder Selaginellales
 - ab jetzt: rhizomorphe Lycopsiden syn. Isoetales;
 - Eigenschaften: hölzerne Stammbasis; Rhizomorph mit Stigmaria-artigen Würzelchen, Ligula, heterospor
 - *Paurodendron* + *Oxroadia* (klein, krautig, verzweigt, zweigeschlechtliche Zapfen)
 - ab jetzt: baumförmig, schlanker aufrechter Stamm, kleine Krone
 - *Paralycopodites* (= *Anabathra*): groß, baumförmig, zweigeschl. Zapfen
 - *Chaloneria* (klein, aufrecht, unverzweigt)
 - ab jetzt: eingeschlechtliche Zapfen
 - *Sigillaria* (groß, baumförmig, aufrecht, wenig verzweigt)
 - ab jetzt: Reduktion zu einer einzelnen funktionalen Megaspore
 - *Diaphorodendron* (groß, baumförmig, stärker verzweigt) und *Synchysidendron* (groß, baumförmig, lepidodendron-artig mehrfach verzweigt)
 - ab jetzt: seitliche Expansion des Megasporophylls
 - *Hizemodendron* (klein, krautig, verzweigt)
 - *Lepidodendron*
 - ab jetzt: samenartige Struktur durch Einschließen des Sporangiums im Megasporophyll
 - Lepidocarpales

Nach neuen Funden sind heterospore „baumförmige“ Lycopsiden schon im Mitteldevon vertreten, und zwar mit *Longostachys* und *Chamaedendron* aus dem Givet Chinas, die schon baumförmig, aber noch sehr klein (0,5 bis 1,5 m hoch) waren, *Chamaedendron* sicher heterospor. Im Givet Kasachstans *Atasudendron*, 2 – 3 m hoch, heterospor, mit kompakten Blütenzapfen mit Mikro- und Megasporophyllen. Im M-Devon von Gilboa (Givet, evtl. aber auch Eifel) 28 cm lange Blätter („*Sigillaria*“? *gilboense*), die bereits ebenfalls auf das Vorhandensein von baumförmigen Lycopsiden deuten, Hauptachsen und Höhe sind aber nicht bekannt. Im unteren Frasn folgt dann *Lepidosigillaria whitei*, die sich erst in einer Höhe von 5 m verzweigte. *Protolpidodendropsis* aus dem Givet Spitzbergens war ein kleiner Baum mit dichotomer Krone (4 m hoch, waldbildend an feuchten Standorten).

Die **Euphyllphytina** (sicher nachgewiesen ab M-Siegen) stellen – neben den Lycophytina mit Lycopsida und Zosterophyllopsida – die zweite große Gruppe der Eutracheophyten dar; sie

umfassen mehr als 99 % aller rezenten Landpflanzen; sie sind durch 6 Synapomorphien gekennzeichnet: pseudomonopodiale oder monopodiale Verzweigung; vom Grundprinzip her helikale Anordnung der Seitenäste; kleine, fiederblättchenartige vegetative Äste (in basalen Arten noch nicht planiert), Rückkrümmung der Astspitzen; Sporangien paarig gruppiert in terminalen Bündeln; multizelluläre Anhänge (Dörnchen).

Innerhalb der Euphyllophytina stehen *Eophyllophyton** (fraglich!, s.u.) und darüber einige *Psilophyton*-Arten an basalster Stelle (*Ps. dawsonii*, *Ps. crenulatum*) (diese basalen Taxa sind gekennzeichnet durch Metaxylem-Pitting (Tüpfelung), Reversion zu spindelförmigen Sporangien mit radialer Symmetrie, Verlust der multizellulären Dörnchen); bei *Eophyllophyton* treten auch erstmals Tracheiden vom G-Typ auf. Die frühen, basalen Euphyllophyten wurden früher als „Trimerophytina“ bezeichnet (*Psilophyton*, *Dawsonites*, *Trimerophyton robustius* u.a.).

Die Sporangien-Cluster von Pflanzen wie *Psilophyton* stellen die älteste Nachweise von komplexen Pflanzenorganen mit einer **determinierten (als fixen) Konfiguration** dar. Dieses neu entstandene Wachstumsmuster war vermutlich die Voraussetzung für die Entstehung von Organen wie Blättern oder Synangien in fortschrittlicheren Pflanzen. Gleichzeitig wurde auf diese Weise die Fähigkeit zur Freisetzung von Sporen maximiert (CLEAL/THOMAS 2009).

Über das Stadium der Trimerophyten (das durch *Psilophyton* repräsentiert wird) hinaus entwickelt sind die *Pertica*-artigen Pflanzen und *Gothanophyton*, die bereits gelapptes (lobiertes) Xylem besitzen. *Gothanophyton* aus dem höheren Ems des Rheinlands scheint den Aneurophytales – den Vorfahren der Gymnospermen – nahe zu stehen.

*[Die Stellung von *Eophyllophyton bellum* aus dem Siegen Chinas zu den Euphyllophyten ist aber keineswegs so sicher, wie KENRICK und CRANE unterstellen: die G-Typ-Tracheiden sind typisch für Zosterophyten und einige Lycopsiden, die kugel- bis nierenförmigen Sporangien werden ansonsten bei Zosterophyten angetroffen; dies alles deutet auf eine Verbindung mit den Lycophytina. Die Einkrümmung der Blätter ist dagegen ein sehr fortschrittliches Merkmal, das an sterile und fertile Organe von Aneurophytales wie *Aneurophyton*, *Tetraxylopteris* erinnert. Gegen eine kladistisch hohe Position innerhalb der Euphyllophyten spricht dagegen wiederum die primitive Stammhistologie (centrarche Protostele), die typisch für unterdevonische Pflanzen ist. Hier besteht also ein Mosaik aus Lycophyten-Merkmalen, sehr fortschrittlichen Euphyllophyten-Merkmalen und einer primitiven Stammhistologie, so dass bei kritischer Betrachtung *Eophyllophyton bellum* als *incertae sedis* zu bewerten ist].

Nach diesen basalen Taxa kommt es zu einer Dichotomie der Euphyllophyten: einerseits das Monophylum der Lignophyten (UKL Radiatopses: Progymnospermen, Samenpflanzen, fortgeschrittene „Trimerophyten“; mit Gemeinsamkeiten in der Xylemontogenie), andererseits eine zunächst noch gemeinsame Linie, die zu den Farnen und Sphenopsiden führt (=UKL Moniliformopses). Die Lignophyten sind monophyl. Es gibt also eine basale grundsätzliche Dichotomie zwischen der Farnlinie (incl. Equisetophyten und Psilotidae) einerseits und den Samenpflanzen andererseits, wobei diese Dichotomie schon im U-Devon, spätestens im Ems erfolgt sein muss. Die Psilotidae stehen somit oberhalb der Dichotomie zwischen Farnen und Samenpflanzen auf der Linie der Farne.

Zweilagiges (bifaziales) Kambium und andere Merkmale von Sekundärxylem sind allerdings keine Synapomorphie der Lignophyten, sondern bei den Euphyllophyten weiter verbreitet; so findet sich Kambiumaktivität auch bei einigen Farnen (*Ophioglossum*, *Zygopteris*, *Rhacophyton*) und einigen Sphenopsida (Calamitaceae, Archaeocalamitaceae, *Sphenophyllum*), Xylemstrahlen bei *Rhacophyton* und Calamitaceae. Hinweise auf beginnende Kambialaktivität finden sich bereits bei *Psilophyton* (radial angeordnete Metaxylemelemente).

Die Monophylie der Moniliformopses wird durch die Protoxylemhistologie bestätigt, die sich grundsätzlich von derjenigen der Linie zu *Pertica* und den Lignophyten unterscheidet.

Der Begriff der „Trimerophyten“ stellt dagegen – wie die „Rhyniophyten“ - kein Monophylum im kladistischen Sinne dar, sondern eine Entwicklungsstufe, die an der Basis bzw. im unteren Bereich der Euphyllophyten steht. Einige Trimerophyten leiten zu Lignophyten über, andere zu den [Equisetophyten + Filicopsida]. Die Trimerophyten in diesem Sinne sind paraphyletisch in Bezug auf die Moniliformopses und Radiatopses; die monophyle Basis stellen die Euphyllophytina dar.

Die spezialisierte fertile Zone in *Psilophyton*-Arten (z.B. *P. dawsonii*) in Form dichter terminaler Büschel paariger Sporangien wurde offenbar zu peltaten Sporangiphoren bei den Sphenopsiden, zu sporentragenden Blättern bei den Filicopsiden sowie in Pollenorgane und samenhaltige Cupulae bei den frühen Samenpflanzen umgewandelt.

Bei den Nachfahren der „Trimerophyten“ lassen sich zwei Gruppen identifizieren:

--- die „radiate protoxylem group“ (Protoxylembündel zweigen vom zentralen Protoxylem-Strang ab und laufen nach außen durch das Metaxylem und andere Stammgewebe hindurch, um in die seitlichen Anhänge in einer 1:1-Relation auszustrahlen); hierzu gehören: *Pertica*, *Gothanophyton*, aneurophytale Progymnospermen, Stenokoleales, primitive Samenpflanzen.

--- die „permanent protoxylem group“ (die Protoxylemfortsätze, die in die seitlichen Anhänge verlaufen, entstehen durch die Teilung einzelner Protoxylem-Säulen): Iridopteridales, z.B. *Ibyka*; Sphenopsiden (Equisetopsiden).

Die Dichotomie in diese beiden Linien ist offenbar phylogenetisch und ontogenetisch fundamental.

Die „Permanent protoxylem group“ (=Moniliformopses) ist im M-Devon durch die Iridopteridales (*Ibyka*, *Anapaulia*, „*Hyenia*“-Arten) sowie *Metacladophyton*/ *Protopteridophyton* (Givet und Givet/Frasne Südchinas, systematische Affinitäten noch unklar; monopodiale Hauptachsen, evtl. enger Zusammenhang mit den Iridopteridales) vertreten und führt möglicherweise zu den Equisetopsida und den Zygoteridalen Farnen, die „Radiate protoxylem group“ (=Radiatopses) umfasst im M-Devon die Progymnospermopsida und Stenokoleales; sie führen vermutlich zu den Samenfarnen. Unsicher ist die Position der mitteldevonischen Cladoxylopsida, die möglicherweise zu den anderen Farngruppen (außer Zygoteridales) führen:

| | | |
|-----------------|--|--|
| Moniliformopses | M-Devon: Iridopteridales,
<i>Metacladophyton</i> ,
<i>Protopteridophyton</i> | mögliche Nachfahren: Equisetopsida,
Zygoteridales |
| Incertiae sedis | Cladoxylopsida | andere Farngruppen |
| Radiatopses | Progymnospermopsida
Stenokoleales | ? Samenpflanzen
? Samenpflanzen |

Die **Stenokoleales** (Eifelium bis U-Karbon) sind eine rätselhafte Gruppe von Landpflanzen, z.B. mit Sekundärxylem, die aufgrund der Achsenhistologie von einigen Autoren neben den Progymnospermen als Vorläufer der Samenpflanzen diskutiert werden; es fehlt aber bisher jegliches morphologische Konzept zum Aussehen dieser Pflanzen (whole-plant-concept), und ohne nähere weitere Daten können keine Aussagen zur kladistischen Position und Bedeutung getroffen werden (Stand 2001). Auch TAYLOR et al. (2009) lassen diese Frage offen, verweisen aber darauf, dass eine *Stenokoleos*-artige Holzanatomie in basalen Gymnospermen wie *Elkinsia* angetroffen wurde, was darauf hinweist, dass *Stenokoleos* zu den Progymnospermen gehören

könnte. Da nach wie vor keine reproduktiven Pflanzenteile gefunden wurde, bleibt die Stellung von *Stenokoleos* weiterhin ungeklärt.

Die Position der **Cladoxylopsida** (?Unterems, Oberems bis Unterkarbon, z.B. *Pseudosporochnus*, *Calamophyton*) ist unsicher, da es nicht klar ist, ob sie zur radiaten oder permanenten Protoxylem-Gruppe der Trimerophytenabkömmlinge gehören. Es ist nach wie vor unklar, ob sie die primitivsten Filicales bzw. deren Vorläufer darstellen. In letzter Zeit geht man allerdings mehrheitlich davon aus, dass sie auf der Linie der Farne und nicht der Progymnospermen stehen.

Die Entwicklung in der Linie zu den Lignophyten erfolgt nach der Dichotomie (von der Linie zu Farnen und Sphenopsiden) über den „Trimerophyten“ *Pertica* als basalste Art und Schwestergruppe des Progymnospermen *Tetraxylopteris*, der seinerseits eine Schwestergruppe der Samenpflanzen darstellt.

Von der Linie zu (Farnen + Sphenopsiden) gabelt sich dann zunächst die Linie zu *Ibyka* (Givet) und damit zu den Sphenopsiden ab, die andere Linie führt zu den Farnen (z.B. *Rhacophyton*, O-Devon; *Pseudosporochnus*, M-Devon). Erster Abzweig innerhalb der Farne (nach dem Abzweig der Sphenopsiden) ist *Rhacophyton*, es folgt *Pseudosporochnus* (ad Cladoxylopsida), danach die Kronengruppe mit den Marattiales + Osmundales + leptosporangiaten Farnen. Die Equisetopsida (Archaeocalamitaceae, Calamitaceae, Equisetaceae) sind die Schwestergruppe der (monophyletischen) Filicopsida. Equisetopsida sind ab Givet (*Ibyka*) nachweisbar, bei fraglichen Affinitäten von *Estinnophyton* (ab O-Siegen) zu den Equisetophyten. *Ibyka* wurde in die Ordnung Irdiopteridales gestellt (mit *Arachnoxylon*, *Asteropteris*, *Iridopteris*). Eindeutige Filicopsida (aus den Gruppen Cladoxylales und Coenopteridales) sind nach KENRICK & CRANE erst ab Famenne nachweisbar, Marattiales wahrsch. ab Vise, schizaeaceae-artige Sporangien ab Tournai (Schizaeaceae aber erst ab Jura!), Gleicheniales und Osmundales wohl ab O-Karbon. Zur möglichen Integration der Equisetophyten innerhalb der eusporangiaten Farne s. unten.

Pseudosporochnus (M-Devon) ähnelt basalen Farnen wie Marattiales, einigen Ophioglossales, Osmundaceae und Schizaeaceae im Aufbau des Gefäßsystems der Stämme (polystelisch). Synapomorphien der Marattiales + Ophioglossales + Leptosporangiata: Ausbildung von „Farnmegaphyllen“ durch Verwachsung von Telomen (konvergent bei einigen Progymnospermen und bei Samenpflanzen), farnwedelartiger Entrollungsmechanismus (auch bei Ophioglossales, allerdings in geringerem Umfang, ausgebildet; wahrscheinlich bei den Psilotaceae sekundär verloren; konvergent bei Zosterophyllidae) sowie ein bestimmter Bauplan der Rhizoide der Gametophyten (bei Psilotaceae, Ophioglossales, Marattiales, Schizaeaceae, Osmundaceae, Stromatopteridaceae). Die leptosporangiaten Farne allein sowie die [Leptosporangiata + Osmundaceae] sind jeweils monophyletisch, was auch molekularkladistisch bestätigt wurde. Als basale Leptosporangiata erwiesen sich: (Osmundaceae, sofern man sie bei den Leptosporangiata integriert), Hymenophyllaceae, Gleicheniaceae, Matoniaceae, Cheiroleuriaceae, Dipteridaceae, Schizaeaceae und die Marsileales-Salvineales-Linie.

Die Kombination molekularer und morphologischer Daten ergab die Monophylie der Leptosporangiata (mit *Osmunda* als basalem Taxon) sowie innerhalb der Leptosporangiata die Monophylie der heterosporen Farne, von *Cheiroleuria*+*Dipteris*, *Diplopteridium* + *Stromatopteris*, der rezenten Baumfarne, der schizaeoiden Farne, der pteroiden Farne. Die Kombination von vier Genen und morphologischen Merkmalen bestätigte die basale Stellung der Ophioglossidae und Psilotidae (beide als Schwestergruppen), gefolgt von den Marattidae und Equisetaceae (!), wobei die Reihenfolge und die genauen Beziehungen aber unklar blieben,

schließlich die (Proto-)Leptosporangiata mit den Osmundaceae und die echten Leptosporangiata (= Polypodiidae) zunächst mit den Hymenophyllaceae, Gleicheniaceae, *Lygodium*, den heterosporen Wasserfarne und schließlich als am stärksten abgeleitete Gruppen den monophylen Baumfarne (*Cyathea*, *Dicksonia*, *Plagiogyria*) und den Polypodiaceae.

Problematischer sind die Beziehungen der Leptosporangiata zu anderen Farngruppen; *Psilotum* erwies sich als Schwestergruppe der Ophioglossaceae, *Equisetum* steht sowohl in der monogenetischen rbc1-Studie wie in der Multigen+Morphologie-Studie erstaunlicherweise den leptosporangiaten Farnen näher (monogen) oder ebenso nahe (polygen) als dies die Marattiaceae (*Angiopteris*) und in der Multigenstudie sogar näher als es die Ophioglossaceae tun, d.h. es ergibt sich in dieser Analyse folgende Reihenfolge von Abzweigungen: Lycopodiaceae; Psilotaceae + Ophioglossaceae, Marattiaceae + Equisetaceae (!); ab jetzt Leptosporangiata; 1. Abzweig: Hymenophyllaceae, 2. Osmundaceae (oder umgekehrt, d.h. Osm. vor Hym.); 3. Gleicheniaceae, 4. Matoniaceae, 5. Dipteridaceae + Cheiropleuriaceae, 6. Rezente Baumfarne (Dicksoniaceae + Metaxyaceae + Cyatheaceae) + Plagiogyriaceae, 7. Schizaeaceae + heterospore Farne (Marsileaceae + Salviniaceae + Azollaceae); terminal: höhere Leptosporangiata (Dennstaedtiaceae, Vittariaceae, Parkeriaceae, Aspleniaceae, Thelypteridaceae, Blechnaceae, Polypodiaceae, Grammitidaceae).

Dies bedeutet, dass die Equisetaceae innerhalb der eusporangiaten Farne angesiedelt sind, bzw. die Farne paraphyletisch in bezug auf die Equisetophyten sind. Die Equisetaceae sind nichts anderes als ein Subtaxon der eusporangiaten Farne wie die Marattidae, Ophioglossidae und Psilotidae, und stehen dabei den leptosporangiaten Farnen sogar relativ näher als die Ophioglossidae und Psilotidae (!). In der 4-Gen-Analyse (5072 BP) von PRYER et al. (2001) ergab sich je nach Analyseverfahren entweder eine Schwestergruppenbeziehung zu den Marattiidae oder – alternativ, je nach statistischer Methode – sogar zu den Leptosporangiata!

Die Stellung der **Psilotaceae** ist dabei keineswegs eindeutig; sicher ist lediglich, dass sie innerhalb der Euphyllophyten stehen und keine „Psilophyten“ darstellen, sowie dass der einfache Bau des Sporophyten auf einer heterochronen Modifikation des Entwicklungsmechanismus und/oder Reduktion (z.B. Synangien) beruht. Morphologische Einzelheiten des Gametophyten sprechen für eine Einordnung in der Nähe basaler Leptosporangiata (besonders Gleicheniaceae), molekulare oder kombinierte Studien dagegen eher für eine basalere Stellung innerhalb der Farne (Schwestergruppe der Ophioglossales bzw. mit diesen gemeinsame Schwestergruppe aller anderen Farne), andere morphologische Studien für eine noch basalere Stellung, entweder als Schwestergruppe der Equisetophyten oder der Linie zu den [Equisetophyten + Farnen + Samenpflanzen], auf jeden Fall aber innerhalb der Euphyllophytina. Die o.g. Multigenstudie stellt die Psilotidae als Schwestergruppe der Ophioglossidae mit diesen gemeinsam an die Basis der Eusporangiata, noch unterhalb der Equisetidae.

Die kladistischen Analysen sprechen dafür, dass zwei gemeinsame Merkmale der Farne und Samenpflanzen (Trichome und Megaphylle, letztere entstanden durch Planation und Verwachsung von Telomen) in beiden Linien unabhängig voneinander entstanden sind.

Die Equisetopsiden (Archaeocalamitaceae, Calamitaceae, Equisetaceae, ex Sphenophyllales) sind eine monophyle Gruppe mit folgenden Synapomorphien: Anhänge in Wirteln angeordnet; charakteristische Sporangien- und Stelenmorphologie, regelmäßige Alternierung der Anhänge an aufeinanderfolgenden Knoten, „mikrophylle“ Blätter, evtl. Kambium (bei Equisetaceae verloren). Molekularkladistisch sind die rezenten Equisetidae eine Untergruppe der eusporangiaten „Farne“, im Farnstammbaum höher stehend als Ophioglossidae und Psilotidae.

Die Monophylie der **Sphenophyllales** (*Sphenophyllum*, *Bowmannites*, *Sphenophyllostachys*, evtl. *Cheirostrobos*, *Eviostachya*) ist problematischer als die der Equisetopsida, eine enge Verwandtschaft mit den Equisetopsida aber wahrscheinlich (Gemeinsamkeiten/Ähnlichkeiten mit den Equisetopsida: Anhänge in Wirteln; Blätter, Sekundärxylem, Sporangioophoren, Perispor; die Blätter zeigen Anklänge an Archaeocalamitaceae und Calamitaceae).

Die Linie zu den **Lignophyten** (als Schwestergruppe der Linie zu den Equisetophyten und Farnen) ist ab Ems über fortgeschrittene „Trimerophyten“ (*Pertica*) präsent; der erste Nachweis von Lignophyten besteht in Form versteinerten Progymnospermenholzes von *Crossia* (? Ob. Eifel) sowie von *Rellimia* (Givet), die ältesten echten Samenpflanzen sind im O-Devon nachweisbar. Offen ist, ob die Aneurophytales oder die Archaeopteridales nun die Schwestergruppe der echten Samenpflanzen darstellen. Die Archaeopteridales sind aber vermutlich zu weit spezialisiert, um die letzten gemeinsamen Vorfahren der Coniferophytina und Cycadophytina zu stellen. Es ist plausibel, dass die Samenpflanzen monophyletisch sind und ihren Ausgang von aneurophytalen Progymnospermen nehmen. Die Megaphylle der Samenpflanzen entwickelten sich damit aus dem Verzweigungssystem der Aneurophytales. Aus der Stammgruppe der Samenpflanzen (also der vermeintlichen Schwestergruppe der Archaeopteridales) entwickelten sich dann zwei Linien: eine führte zu den basalen Pteridospermen, die andere zu (Cordaiten + Peltaspermeen + *Callistophyton* + der Kronengruppe der Samenpflanzen).

Die **Progymnospermen** (ab ob. Eifel?, sicher ab Givet) sind paraphyletisch in Bezug auf die Samenpflanzen; die monophyle Basis stellen die Lignophytia dar. Die Progymnospermopsida sind definiert als nicht-samenbildende, also frei-sporende Pflanzen mit Gymnospermenholz (fortschrittliche Holzanatomie, aber noch primitive Forpflanzung). Charakterpflanze war zunächst *Archaeopteris*, die schon im untersten Frasn auftritt; archaeopteris-artiges Holz (*Callixylon*) und sterile und fertile Blätter vom Typus des *Archaeopteris* wurden aber schon aus dem Givet bekannt (*Svalbardia*, *Callixylon velinense*). Die primitivsten Progymnospermen sind die Aneurophytales (kleinere, wohl buschige Pflanzen mit geraden monopodialen Hauptachsen): *Aneurophyton*, *Rellimia* (= *Protopteridium*), *Triloboxylon*, *Tetraxylopteris*. *Rellimia* ist dabei im Eifelium weit verbreitet und eng mit *Tetraxylopteris* verwandt, der bis ins unterste O-Devon reicht.

Bei den „**Pteridospermen**“ handelt es sich dann um eine para- oder polyphyletische Gruppe basaler Samenpflanzen; sie umfassen sowohl Taxa aus der Stammgruppe innerhalb der Samenpflanzen (Hydrospermaceae, Medullosaceae) wie Taxa, die enger mit rezenten Samenpflanzen verwandt sind (*Callistophyton*, *Caytonia*, Glossopteridaceae usw.).

Insgesamt stellen die **Spermatophyta** ein Monophylum dar, das die Schwestergruppe der Moniliformopses (eusporangiate Farne incl. Equisetidae, leptosporangiate Farne) bildet. Die Samenpflanzen gelten als monophyletische Gruppe, die aus den Progymnospermen oder aus deren Nähe entstanden ist; neuere Analysen diskutieren aber auch die rätselhaften mitteldevonischen Stenokoleales als näher mit den Samenpflanzen verwandt als die Progymnospermen selbst. Beide Gruppen gehören aber auch zur radiate-protaxylem-Gruppe innerhalb der Trimerophytenabkömmlinge, gehen also vermutlich auf dieselben trimerophyten Vorfahren zurück.

Die Entstehung des Samens brachte fundamentale Vorteile für die Fortpflanzung: jetzt war keine externe Feuchtigkeit für die Befruchtung mehr notwendig – dies erweiterte das Spektrum an möglichen Lebensräumen. Junge Pflanzen waren so mit Nährstoffen aus dem Samen ausgestattet

– während Sporenpflanzen feuchte Lebensbedingungen für ihre Prothalli benötigten. Gleichzeitig ermöglichte die Keimruhe (zwischen Befruchtung und Keimung) ein Warten auf günstigere Keim- und Lebensbedingungen.

Innerhalb der rezenten Spermatophyta erfolgt eine fundamentale Dichotomie; ein Zweig führt zu den Angiospermen, der andere zu allen rezenten Gymnospermen. Die näheren Beziehungen zwischen den vier rezenten Gymnospermengruppen sind je nach verwendeter Genkladistik unterschiedlich: mal sind die Ginkgoales die Schwestergruppe der Koniferen, mal der Cycadeen.

Entstehungsbedingungen für Megaphylle im Devon (Nat. 410, 352+309):

Die frühesten Landpflanzen wiesen noch keine Megaphylle, sondern nur Stiele und evtl. kleine dornenförmige Emergenzen oder kleinste Blättchen auf; die frühesten, noch kleinen Megaphylle (Protomegaphylle) finden sich bei *Eophyllophyton bellum* (Siegen Chinas). Erst im Mitteldevon setzt allmählich die Bildung von Megaphyllen ein, und wenn man einmal von einigen umstrittenen ginkgoblattartigen Taxa (*Enigmophyton*, *Platyphyllum*, *Ginkgophyllum*, *Psymgophyllum*) absieht, sind voll entwickelte Megaphylle erst ab dem O-Devon und untersten Karbon nachweisbar. Gleichzeitig nahm die Dichte der Stomata zu. Die frühen Landpflanzen trugen nur wenige Stomata auf ihren photosynthetisch aktiven Stielen.

Zwischen der Entstehung der Landpflanzen und den ersten Pflanzen mit einer nicht unerheblichen Lamina vergingen somit 40 MA; dies ist ein relativ langer Zeitraum, wenn man berücksichtigt, dass aus heutiger Sicht das Megaphyll erhebliche Vorteile bietet und die zugrundeliegenden Telomprozesse sehr einfacher Natur sind und daher relativ rasch evolutionsfähig wären; die zugrundeliegenden Strukturen (Meristem, Vaskularisierung, Cuticula, Epidermis) waren verfügbar. Das Megaphyll entwickelte sich aus dem photosyntheseaktiven Verzweigungssystem, indem dieses verflacht (planiert) und später verwebt wurde, um eine breite Lamina zu produzieren; dies erfolgte in mehreren Pflanzengruppen gegen Ende des Devons konvergent (zunächst mit dichotomer Aderung). Wesentliche Neuerungen im Bauplan waren hierfür nicht erforderlich. Das grundsätzliche Vorkommen kleiner laminiertes Blättchen bei *Eophyllophyton* beweist, dass schon zu diesem Zeitpunkt (Siegen) die Bildung laminiertes Blätter grundsätzlich entwicklungsbiologisch möglich war.

Modellberechnungen auf der Basis biophysikalischer Prinzipien (Wassernutzung und -transport, Gas- und Wärmeaustausch) ergaben, dass sich Megaphylle erst ausbilden konnten, nachdem der CO₂-Gehalt der Atmosphäre im Laufe des Devons deutlich zurückgegangen war. Auch die Dichte der Stomata korreliert mit dem CO₂-Gehalt: je höher der CO₂-Gehalt, desto weniger Stomata werden benötigt. Eine geringe Stomatadichte erhöht andererseits die Gefahr des Hitzestresses für Blätter mit breiter Lamina, da weniger Hitze durch Verdunstung abgegeben werden kann. Planierte Blätter mit einer so geringen Anzahl von Stomata wie die der frühen Landpflanzen würden bei der im Unterdevon herrschenden CO₂-Konzentration an Überhitzung zugrundegehen.

Heutzutage reagieren Pflanzenarten auf Hitzestress mit Änderungen der Blattform, insbesondere einer Zunahme der Dissektion (d.h. ausgeprägte fingerartige, tiefreichende Lobierung des Blattrandes), denn derartige Blätter können besser Wärme abgeben als unlobierte Blätter. Mit zunehmendem CO₂-Gehalt nimmt somit die Blattdissektion zu und die Stomatadichte ab.

Die Entstehung der Megaphylle im Devon geht einher mit einer (geochemisch belegten) Absenkung der CO₂-Konzentration um 90 %; teils direkt infolge der Wirkungen der

Photosynthese, teils infolge einer CO₂-Absenkung durch verstärkte Verwitterung von Gesteinen (z.B. Silikaten) infolge der Wirkung der Pflanzenwurzeln. Bei so hohen initialen CO₂-Konzentrationen würde ein Megaphyll in niedrigen Breiten zu letalen und in hohen Breiten zu beinahe-letalen Schäden für die Pflanze führen. Die Megaphylle des O-Devons und U-Karbons wiesen eine deutlich höhere Stomatadichte auf; die Entstehung der Megaphylle setzte eine Zunahme der Stomatadichte voraus, wodurch eine verbesserte Transpiration und Wärmeabgabe ermöglicht wurde.

Unter den Bedingungen des U-Devons würden planierte Blätter mit einer ebenso geringen Stomatadichte wie an den photosyntheseaktiven Achsen der unterdevonischen Pflanzen 200 % mehr Sonnenenergie aufnehmen als die photosyntheseaktiven Achsen allein; die Temperatur würde in den Blättern auf 50 bis 55 Grad ansteigen, was der letalen Temperatur für rezente tropische Pflanzen entspricht. Selbst in hohen Paläobreiten mit geringerer Sonneneinstrahlung würden noch Blattemperaturen von 40 Grad erreicht, was etwa der Temperaturobergrenze für photosynthetische CO₂-Aufnahme entspricht. Die photosyntheseaktiven Achsen der unterdevonischen Pflanzen wiesen zwar ebenso geringe Verdunstungsraten auf, vermieden aber die Überhitzung durch Minimierung der Oberfläche, die der Sonnenstrahlung ausgesetzt wurde. Selbst wenn damals schon Megaphylle mit hoher Stomatadichte entwickelt worden wären, hätte die höhere Stomatadichte die Nachteile des Megaphylls nicht ausgleichen können, denn die dann resultierende erhöhte Verdunstung hätte die Blattemperatur (in niederen Breiten) nur auf ca. 38 Grad abgekühlt; gleichzeitig hätte dafür aber das Xylem einen 10-fach stärkeren Wassertransport als beim rezenten *Psilotum nudum* (dessen primitiver Stelenbau mit frühen Rhyniophyten vergleichbar ist) bewerkstelligen müssen; so hohe Verdunstungsraten und die damit verbundenen Anforderungen an den Wassertransport waren aufgrund der funktionellen Möglichkeiten der frühen Landpflanzen aber nicht realisierbar; die moderat erhöhten Raten an Verdunstung und Wassertransport bei aufrechten photosyntheseaktiven Achsen waren dagegen mit den damaligen hydraulischen Möglichkeiten zu erfüllen.

Im Karbon war die Stomatadichte um den Faktor 10 bis 100 höher als im Unterdevon, und Modellrechnungen für Megaphylle aus dem O-Devon und Karbon ergaben, dass die Verdunstungsraten für diese Blätter ausreichten, um sie auch in niederen Breiten deutlich unter das letale Niveau abzukühlen.

Die Modellrechnungen ergaben außerdem, dass im Unterdevon die maximal möglichen Blattbreiten 50-100 mm in hohen Paläobreiten und < 20 mm in äquatornahen Gebieten betragen haben dürften; oberhalb dieser Werte drohten direkte Hitzeschäden für die Blätter sowie der Kollaps der Photosynthese. Dies entspricht fossilen Funden: im Ems gab es in einer Paläobreite von 15 Grad (Süd) megaphylle, fein geteilte, nicht laminierte Blättchen von 7 – 10 mm Breite; das älteste laminierte megaphylle Blatt stammt aus dem Siegen (*Eophyllophyton*) und ist ebenfalls sehr klein und zerteilt (Breite 2 – 5 mm) (25 Grad nördl. Breite). In kühleren Regionen, d.h. höheren Paläobreiten, wären die Voraussetzungen für die Bildung von Megaphyllen dagegen günstiger gewesen, und man kann vermuten, dass die megaphyllen Pflanzen in diesen Gebieten zuerst entstanden.

Mit dem Abfall des CO₂-Gehaltes der Atmosphäre wurden laminierte Blätter häufiger und taxonomisch weiter verbreitet, gleichzeitig größer und weniger stark disseziert bzw. weniger stark lobiert. Am Ende des Devons gab es in mehreren Pflanzengruppen große Megaphylle (mit 30 bis 40 cm Breite) und intensiver dichotomer Aderung (*Ginkgophyllum*, *Psygmyphyllum*, *Platyphyllum*); (wahrscheinlich) im Mitteldevon *Enigmophyton* mit ginkgoartigen Blättern von 16 cm Länge und 12 cm Breite. Dies sind die ältesten Nachweise ausgedehnter laminiertes Blätter. Die Anforderungen der Pflanzen mit großen Blättern und erhöhter Verdunstung stellten einen

Selektionsdruck zur Verbesserung der Wasser- und Nährstofftransportsysteme dar; die betreffenden Systeme wurden im M- und O-Devon effizienter, die Wasseraufnahme im Boden wurde durch die Entwicklung tieferreichender Wurzelsysteme verbessert; dies waren auch die Voraussetzungen für die Zunahme der Pflanzenhöhe.

XIII. Pflanzenphysiologische Voraussetzungen für den Übergang zum Landleben (nach GRAHAM und GRAY in: EDWARDS und GENSEL 2001)

Mindestanforderungen an die frühen Embryophyten:

--- Widerstandsfähigkeit gegen Zersetzung auch in Ruhephasen

*--- gewebebildendes Meristem = apikales Wachstum (bildet thalliches Gewebe in der Dicke mehrerer Zellen; Voraussetzung für multizelluläre Sporophyten; dickere Thalli haben ein günstigeres Oberflächen-Volumen-Verhältnis als Thalli filamentöser oder einschichtiger Algen, ggf. dadurch erhöhte Resistenz gegen Austrocknung)

--- resistente Komponenten in den Wänden der vegetativen Zellen (plesiomorphes Merkmal von Charophyceen und Bryophyten): phenolische Zellwandkomponenten machen die Zellwände resistent gegenüber saurer Hydrolyse; Schutz gegen mikrobielle Dekomposition, evtl. auch gegen Austrocknung und UV

*--- Sporen mit Sporopolleninhülle: kurzfristiger Schutz des Sporenprotoplasmas gegen Austrocknung; Schutz des Sporenprotoplasmas während saisonaler Ruhephasen vor der Keimung; Schutz vor Pilz- und Bakterienattacken. Sporopollenin ist das chemisch resistenteste aller biologischen Polymere

*--- Placenta-Transferzellen: erhöhen die Nährstoffversorgung bei der Sporenproduktion, dadurch erhöhte Fruchtbarkeit

*--- Austrocknungstoleranz der Sporen (weit verbreitet bei Algen- und Embryophyten sporen); Sporen bestimmter Moose können noch nach jahrelanger Trockenheit keimen (20 J.), darunter auch Lebermoose; aber auch bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Charophyceen: Oosporen von *Chara* keimen noch nach 12 J. Trockenheit! Bei Charophyceen und Moosen dient die Austrocknungstoleranz dazu, die Art in Zeit und Raum zu erhalten, indem die Keimung verzögert wird, bis die Lebensbedingungen wieder günstig sind.

--- Austrocknungsresistenz des Zytoplasmas: die widerstandsfähigen Zellen können Bedingungen überleben, die vegetative Zellen in wenigen Stunden bis Tagen zerstören würden; metabolische Ruhe (bis unter messbare Level) bis zur Wiederbefeuchtung, offenbar auf genetischer Basis (Trockenheitsstress-Response-Gene wurden bei Landpflanzen und auch bei Moosen identifiziert, bislang aber nicht bei Charophyceen).

* = Merkmale, die auch bei (zumindest einigen) Charophyceen gefunden wurden und ggf. eine Präadaptation für das Landleben darstellen. Auch einige andere Algen weisen einzelne dieser Präadaptation auf, niemals aber miteinander kombiniert wie bei einigen Charophyceen.

Der Übergang zum Landleben erfolgte vermutlich in unbeständigen Süßwasserbiotopen mit zeitlich ungleichmäßiger, unvorhersehbarer Wasserverfügbarkeit (d.h. unregelmäßiger Rhythmus, anders als z.B. im Watt oder in Seen/Teichen mit konkreten Regen- und Trockenzeiten). Da solche speziellen Bedingungen in der Regel nicht zu größeren Sedimentablagerungen führen, ist es nicht erstaunlich, dass sich keine Übergangsfossilien finden lassen z.B. aus dem Ordovizium oder noch älteren Zeiten. Zyklisch trockene Habitate erfordern nämlich ganz andere Anpassungen als bzgl. der Wasserverfügbarkeit völlig unkalkulierbare Habitate; letztere fördern eine viel stärkere Selektion der Austrocknungstoleranz. In diesem Sinne könnten die Landpflanzen in ariden oder semiariden Gebieten mit unregelmäßigem Regen entstanden sein.

Die vegetativen Phasen der ersten Moose dürften die Austrocknung wohl durch kurze Lebenszyklen (anstelle spezieller Anpassungen zum Überleben unter diesen Bedingungen) vermieden haben.

Auch unter den modernen Charophyceen finden sich Arten mit kurzzeitigen physiologischen Ruhephasen bei niedrigen Temperaturen oder Austrocknung, einige können auch längere Austrocknung überdauern (Anhydrobiosis), teils als normale vegetative Zellen, meist als Zygo-, Oo- oder Meiosporen oder asexuelle Ruhezellen (Akineten). Die physiologische Desikkationstoleranz dürfte das Überleben und die Ausbreitung der Charophyceen in Gebieten mit unvorhersehbarer Trockenheit („environments of unpredictable unfavorableness“) gefördert haben. Die spezifischen vegetativen Adaptationen der homoiohydrischen** Tracheophyten-Sporophyten entwickelten sich aber erst, nachdem die poikilohydrischen* Gameto- und Embryophyten an Land etabliert waren.

*Poikilohydrisch: interner Wassergehalt ist im Gleichgewicht mit dem der Atmosphäre.

**Homoiohydrisch: erforderlich sind wasserdichte Wachskutikula, Stomata, spezifische wasserführende Röhren.

Die homoiohydrischen Merkmale sind aber nicht unbedingt für die Besiedlung mesischer oder randlich-mesischer Habitate erforderlich. Frühe sporenproduzierende poikilohydrische Pflanzen konnten somit bereits die meisten ordovizischen Habitate – mit Ausnahme solcher mit maximaler Trockenheit – besiedeln.

Mehrere Charophyceen haben sogar selbst terrestrische oder aquatische Habitate mit unvorhersehbarem Austrocknungsrisiko besiedelt, was für das Vorliegen von Präadaptationen für eine Landbesiedlung spricht. Basale Charophyceen wie Mesostigmen, Klebsormidales und Zygnematales besiedeln ausschließlich Süßwasser, die beiden letztgenannten Gruppen aber auch terrestrische Habitate und evtl. den Boden. Rezente Coleochaetales und Charales sind allerdings stärker ans Wasser gebunden, einige Arten besiedeln aber extrem flaches Süßwasser mit Austrocknungsphasen, und *Coleochaete orbicularis* wächst auch in wassergesättigter Luft.

Moderne Charophyceen besiedeln also überwiegend Süßwasser, fossile Formen stammen aber überwiegend aus marinen Habitaten. Charales selbst (als die am weitesten abgeleiteten Charophyceen) sind allerdings heutzutage im Süßwasser extrem selten, was aber damit zusammenhängen dürfte, dass sie seit der Oberkreide von Süßwasserangiospermen verdrängt werden --- die Charales nähern sich dem Aussterben; Fossilfunde belegen eine starke Abnahme ab dem Alttertiär; sie befinden sich jetzt in einer evolutionären Sackgasse.

Erste Charophyceen sind fossil ab Llandovery-Wenlock belegt, nach molekularkladistischen Daten dürften die Charophyceen schon vor 600 MA entstanden sein. Charales selbst fraglich im U-Devon (naA ab Pridoli, s.o.), älteste bekannte Familie: Eocharaceae (M-Devon; hierzu gehören evtl. auch die Palaeocharaceae des Karbons und die Porocharaceae, Karbon – Unterkreide); von den Porocharaceae leiten sich die modernen Charales (=Characeae) ab, die im Lias oder Dogger erschienen. Maximale Diversität der Characeae in Oberkreide und Paläogen, danach Rückgang, rezent nur 1 Familie mit 6 oder 7 Gattungen, davon nur *Chara* und *Nitella* häufig. Paläozoische Charophyceen waren im Gegensatz zu den modernen Characeae ganz überwiegend marin, aber mit allmählicher Ausbreitungstendenz in Richtung auf die Küsten, erste Hinweise auf lagunale oder littorale Habitate bei Charophyceen des Oberdevons oder Unterkarbons. Sichere nonmarine Formen sind erst im Mesozoikum nachgewiesen, alle Süßwasser- oder Brackwasser-Charophyten gehören zu den Characeae oder deren nächsten Verwandten; außer der karbonischen *Palaeochara* gibt es keine Hinweise auf paläozoische nonmarine Charales bzw. Charophyceen.

Diese paläontologischen Befunde stehen im Widerspruch zu kladistischen Daten, wonach Charophyceen offenbar zunächst im Süßwasser evolvierten; und außerdem beginnt der fossile Nachweis der Charophyceen erst an der Llandovery-Wenlock-Grenze im M-Gotlandium und somit später als der mikrofossile Nachweis der ersten Embryophyten. Eine Hypothese postuliert daher prä-mittelordovizische Süßwasser-Charophyceen, kaum kalzifiziert und ohne fossil erhaltbare Strukturen (ein möglicher Kandidat ist *Palaeonitella cranii* aus Rhynie als potentielle unkalzifizierte nonmarine Charophycee, der Charophyteenstatus ist aber unsicher), oder aber es existierten unkalzifizierte marine Charophyceen vor dem Obersilur (d.h. vor dem ersten Nachweis kalzifizierter, mariner Charophyceen an der Llandovery-Wenlock-Grenze), aus denen sich im Ordovizium oder schon zuvor unkalzifizierte nonmarine Charophyceen ableiteten. Das Problem ist bisweilen ungelöst: die Tatsache, dass fossile Charales primär marin war, rezente dagegen Süßwasserbewohner, deutet jedenfalls auf eine fossil nicht belegte längere Vorgeschichte der Charophyceen im Süß- und (!) Salzwasser.

moos-moos

ABT. BRYOPHYTA (MOOSE)

Rezent ca. 16000 Arten (2018)

Abstammung: nach neuesten (molekular-)kladist. Untersuchungen sind die Embryophyta monophyletisch; Abstammung von der O **Charales**; Schwestergruppe der „Charales + Embryophyten“ sind die **Coleochaetales** (2 Gatt.: *Coleochaete*, rez. 15 Arten; *Chaetosphaeridium*) innerhalb der Charophyceae (Charophyceae: rez. 400 Arten, z.B. *Chara*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*, *Nitellopsis*, *Nitella*, *Tolypella*). **Charophyceen** sind fossil seit dem Ob. Gotlandium nachgewiesen (Llandovery-Wenlock-Grenze), Coleochaetales sind nur rezent bekannt, es bestehen aber Ähnlichkeiten zur unterdevon./obersilurischen Alge *Parka*.

Molekularkladistik: Embryophyta sind monophyletisch, die Moose selbst paraphyletisch. Lebermoose stehen dabei nach älterer Auffassung basal; die Laubmoose (Bryopsida), naA aber die Hornmoose (s. TAYLOR et al.) gelten als die nächste Schwestergruppe der Tracheophyten. Genetische Untersuchungen (mitochondriale Introns, die in allen Landpflanzen - von sekundären Verlusten abgesehen - vorhanden sind, außer in Grünalgen und Lebermoosen) belegten zunächst, dass die Lebermoose die erste Abzweigung in der Entwicklung der Landpflanzen darstellen und alle übrigen Moose und Gefäßpflanzen von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, der nach der Abzweigung der Lebermoose lebte.

Im Jahr 2020 wurde das Genom des Hornmooses *Anthoceros angustus* publiziert; es bestätigt die Monophylie der Bryophyten (also kein paraphyletischer Grad), und die Hornmoose (200 – 250 Arten) stehen dabei basal und stellen die Schwestergruppe der (Lebermoose + Laubmoose = Setaphyta).

Die einfache Morphologie der Hornmoose korreliert mit geringer genetischer Redundanz, wobei der basale Werkzeugsatz für die Regulation der Transkription der Landpflanzen aber bereits etabliert war (Entwicklung des Gametophyten und Sporophyten, Regulation des Übergangs von der haploiden zur diploiden Phase, Entwicklung des Meristems, filamentöses Wachstum, Photomorphogenese, Auxin-Signalwege – allesamt Voraussetzungen für die Landbesiedlung). Gene für filamentöses Wachstum und Auxin-Signalwege finden sich auch schon bei Charophyten:

Grünalgen-Vorfahren der Landpflanzenlinie:

Photomorphogenese, diploide Entwicklung

↓

Multizellularität des Gametophyten,
filamentöses Wachstum

Auxin-Signalwege

↓

--- Abzweig der Charophyten

↓

Multizellulärer Sporophyt
Dreidimensionale Entwicklung
Embryogenese

Stomata

Besiedlung des Landes

↓

--- Abzweig der Bryophyten: Gametophyt dominierend:

Hornmoose* + (Lebermoose* + Laubmoose**)

↓

Vaskularisierung
Dominanz des Sporophyten

↓

Gefäßpflanzen

*Genverlust; Einzelkopie-Transkriptionsfaktoren, einfacher Gametophyt

**Multikopie-Transkriptionsfaktoren, komplexer Gametophyt

Das Genom von *Anthoceros* ist klein und wenig redundant, keine Hinweise auf komplette Genomduplikationen; wenige Multicopy-Genfamilien; Expansionen finden sich vor allem in Genfamilien mit Bezug zum RNA-Editing, UV-Schutz, Oxidations-Stress und Austrocknungs-Toleranz (u.a. Cytochrom P450). Es finden sich auch Hinweise auf horizontalen Gentransfer von Bakterien (9 Genfamilien) und Pilzen (5 Genfamilien), besonders für Gene im Zusammenhang mit Stress-Antwort und Stoffwechselwegen (dies gilt aber auch für Leber- und Laubmoose). Vor allem das schwach geschützte Gewebe in frühen Phasen des Lebenszyklus bietet gute Gelegenheiten für horizontalen Gentransfer. Die transferierten Genfamilien sind besonders wichtig für die Stress-Antwort und die Reduktion von oxidativem Stress sowie chemische Verteidigung gegen Herbivoren und Pathogene (wie Terpen-Synthasen). Einige horizontal erworbene Genfamilien wurden später dupliziert.

Diese transferierten bzw. duplizierten Genfamilien dürften ihr Überleben im terrestrischen Kontext erleichtert haben. Der Umstand, dass viele Gene für Transkriptionsfaktoren nur einfach vorliegen, mag die Einfachheit des Bauplans erklären; manche Gene gingen *Anthoceros* auch komplett verloren, was erklären kann, weshalb Hornmoos-Sporophyten keine Setae aufweisen. Außerdem haben sie den einfachsten Auxin-Toolkit aller Landpflanzen.

Alle Bryophyten sind dadurch gekennzeichnet, dass der Vegetationskörper den haploiden Gametophyten darstellt, dass der Sporophyt immer ungeteilt und permanent mit der Mutterpflanze verbunden ist, und dass sich in keiner der beiden Generationen lignifiziertes Gefäßgewebe findet. Moose finden sich auch nicht im marinen Kontext. Daneben weisen Hornmoose besondere Merkmale auf, so Chloroplasten mit CO₂-konzentrierenden Pyrenoiden, die sich bei keinen anderen Landpflanzen, aber Grünalgen finden; außerdem persistierendes basales Meristem des Sporophyten. Viele Hornmoose bilden enge symbiontische Beziehungen mit Cyanobakterien oder Endophyten aus dem Reich der Pilze (besonders Glomeromycota und Mucoromycotina).

Der CO₂-konzentrierende Mechanismus (CCM) mit Pyrenoiden könnte eine ursprüngliche Form der CO₂-Fixierung durch Pflanzen darstellen; die Pyrenoide sind dabei bei Grünalgen und Hornmoosen homolog. Die Komponenten des CCM und die Pyrenoide sind dann in verschiedenen Linien der Landpflanzen verloren gegangen, weil dieser Mechanismus aufgrund der Veränderungen in der terrestrischen Atmosphäre nicht mehr benötigt wurde.

Das Alter der Kronengruppe der modernen Hornmoose wurde auf 276 MA kalkuliert (95 %: 179 – 385 MA), während das älteste Fossil eines vermeintlichen Hornmooses aus der Unterkreide Argentiniens stammt (Sporen, die *Anthoceros* ähneln) (ZHANG J et al., Nature Plants 2020).

Erstauftreten: möglicherweise bereits im O-Proterozoikum mit *Longfengshania* (ca. 880 MA); früher zu den Algen gestellt, hat dieses häufige Fossil viele gemeinsame Merkmale mit Moosen, speziell Lebermoosen, und ähnelt besonders devonischen Moosen. Alio loco wurden moostypische Sporen aus dem O-Proterozoikum beschrieben. Es ist nicht auszuschließen, dass es bereits damals eine erste, letztlich nicht erfolgreiche Radiation moosartiger Landpflanzen gab.

Nach neueren Arbeiten (2001, s. Sci. 293, S. 1129) sind aus dem Präkambrium keine Sporen von Landpflanzen bekannt; älteste Sporen datieren auf 520 MA (s. Sci. 293, 1027), wobei es unsicher ist, ob sie von höheren Landpflanzen stammen.

Fragliches Moos: *Parafunaria sinensis* aus der Kaili-Formation (U- bis M-Kambrium) Chinas; 2 cm langes Exemplar mit 4 – 5 Blättchen (jeweils 5 – 15 mm lang und 5 mm breit) an einem kurzen Stamm; distal eine Struktur, die einer kurzen Seta mit Kapsel ähnelt. Anordnung der Blätter ähnlich rez. Bryopsida *Funaria hydrometrica* (Taylor et al. 2009, 164).

Im frühen Mittelordov. (ab mittl. Arenig) erster Nachweis von Meiosporen, die denen rezenter primitiver **Lebermoose** ähneln (Sporentetraden; Kombination aus widerstandsfähiger Wand - wahrsch. sporopolleninhalzig - und tetrahedraler Anordnung ist diagnostisch für Landpflanzen!); wobei nicht ausgeschlossen werden kann, dass einige frühe Sporen und Cutikelreste von Übergangsformen zwischen Charophyceen und Landpflanzen stammen. Von allen heutigen Embryophyten mit freien Sporen bilden jedenfalls nur Lebermoose permanente Tetraden. Insbesondere besteht eine Ähnlichkeit mit den rezenten Sphaerocarpales, die auch heute noch Sporentetraden bilden (Sporentetraden sind bei modernen Moosen selten) und die kladistisch basalste Linie der rezenten Embryophyten darstellen.

Daneben kann nicht ausgeschlossen werden, dass einige Kleinfossilien aus dem Kambrium bis Devon, die bisher den Nematophyten zugeordnet wurden, in Wirklichkeit von Lebermoosen stammen; kleine Röhren und Mikrofossilien in Form von Zelllagen ließen sich auch durch experimentelle Degradation moderner Lebermoose erzeugen, wobei letztere *Cosmochlaina*-Mikrofossilien (die als Nematophyten gelten) ähneln. Etwa 14 % der Trockenmasse vegetativer Thalli von rez. *Marchantia* sowie 40 % der Gametangiophoren sind acetolyseresistent (PNAS 101, 11025).

Eindeutige (**Leber-)**Moosporen im Caradoc Libyens und Syriens (ca. 476 MA)

Im Oberordovizium (450 MA) wurde 1997 ein Lebermoos (*Marchantia*) beschrieben (s. Sci. 293, 1027).

Ab Ordovizium „Kutikularesten“ („cellular sheets“), die nach Vergleichen mit Hydrolyse-Produkten moderner Lebermoose auch von Lebermoosen stammen könnten (s.o.).

Im Untergotlandium *Dyadospora* als weiterer lebermoosartiger Sporentyp.

Ab Gotlandium gebänderte Röhren („Nematoklasten“), die nach Vergleichen mit modernen Moosen ebenfalls mikrofossile Reste von Lebermoosen darstellen könnten (s.o.).

Im Obergotlandium *Sporogonites* als - noch umstrittenes - **Makrofossil** eines (Leber-)Mooses. Weitere *Sporogonites* im Siegen.

Im Unterdevon vermeintl. Makrofossilien von **Leber- und Hornmoosen**, im O-Devon das erste ganz eindeutige Lebermoos-Makrofossil.

Sporogonites exuberans aus dem U-Devon Norwegens, der Eifel und des Siebengebirges gilt als vermeintliches **Laubmoos** (Siegen, Ems) (weitere unterdevonische *Sporogonites* aus Gondwana, Sibirien, USA, Turkestan).

Im U-Devon ein lebermoosartigen Makrofossil mit Sporentetraden, die jenen ähneln, die schon aus dem M-Ordovizium bekannt sind.

Laubmoose ganz sicher ab Oberkarbon *nachgewiesen*, **Torfmoose** - morphologisch schon identisch mit dem rez. *Sphagnum* - ab Unterperm (*Protosphagnum* im Unterperm, *Sphagnum* ab Oberperm); naA *Protosphagnum* im O-Perm von Angara. Die Torfmoose stellen die kladistisch basalste Linie innerhalb der Laubmoose dar. Die Mikrofossilien des Ordoviziums und Silurs könnten teilweise auch von basalen Laubmoosen stammen, jedenfalls lassen sich experimentell auch von *Sphagnum* (ebenso wie von Sphaerocarpales, nicht aber von kladistisch höheren Lebermoosen) künstlich durch Hydrolyse solche Reste erzeugen, die den o.g. Mikrofossilien entsprechen. Aus kladistischen Gründen müssen Laubmoose ja mindestens ebenso alt sein wie Tracheophyten, also zumindest ab Silur existiert haben. (Die ersten trileten Sporen als Reste von

Prätracheophyten oder Tracheophyten finden sich im unteren Ashgill Gondwanas; zumindest zu diesem Zeitpunkt müssen schon Laubmoose als deren Schwestergruppe existiert haben!).

Möglicherweise war die oberordovizische Eiszeit ein wichtiger Schrittmacher für die Besiedlung des Landes durch Moose und Tracheophyten; nach den Erfahrungen aus den letzten Eiszeiten erfolgte nach jeder Eiszeit jeweils ein rascher Bewuchs mit Leber- und Laubmoosen sowie anderen Pflanzen, die sich den Bedingungen der Feuchtböden anpassen konnten.

Morphologie: da ein Gefäßsystem fehlt, sind nur geringe Größen möglich. Allerdings gibt es Laubmoose ("Musci") mit einer Art Protostele (Gewebe längsgestreckter Zellen), die an Tracheiden und Siebzellen erinnern, im Inneren mancher Moosstämmchen, besonders bei den Polytrichales und Dawsoniales; bei letztgenannten bis 50 cm hohe Stämmchen, die teilweise (z.B. *Dendroligotrichum*) eine Art verzweigte Krone und im Stamminnern ein Bündelsystem mit Blattspuren haben (als höchste Stufe der Entwicklung der Moose).

Kein Lignin. Keine Wurzeln, nur Rhizoide; die Aufnahme von Feuchtigkeit erfolgt über die gesamte Oberfläche der Pflanze. Ausgeprägte Austrocknungsresistenz; auch scheinbar vertrocknete, braune Moospflanzen ergrünen wieder, wenn sie genügend Feuchtigkeit erhalten.

Klassifikation (unter Bezugnahme auf KENRICK und CRANE 1997)

Superdivison Anthocerotomorpha

Division Anthocerophyta (rez. ca. 200 - 250 Arten, nur 4 Arten in Mitteleuropa, in Deutschland nur 3 Arten!)

Klasse Hornmoose (Anthocerotopsida): makrofossil vermeintlich ab U-Devon nachweisbar.

Schwestergruppe der (Lebermoose + Laubmoose) = Setaphyta

Einige obersilurische Sporen (*Streelisporea*, *Aneurospora*) zeigen Ähnlichkeiten mit den Sporen rezenter Hornmoose. Ansonsten fraglich ab U-Kreide, sicher ab Maas-tricht. Auch nach Taylor et al. 2009 kein sicherer Nachweis vor (!) der Kreide.

Ab jetzt: **SETAPHYTA**

Superdivison Marchantiomorpha

Division Marchantiophyta (rez. ca. 8000 - 10000 Arten)

Klasse Marchantiopsida = Hepaticae (Lebermoose): Sporen ab M-Ordoviz.,

Makrofossilien unsicher ab U-Gotlandium, ganz sicher ab unt. O-Devon

(Frasne): *Hepaticites* (= *Pallavicinites*) *devonicus*.

Hepaticus-ähnlicher *Hepaticites kidstoni* im Westfal.

Sporogonites exuberans (U- und M-Devon; einfache 4 cm lange Stiele ohne Leitbündel, die in einem ovalen Sporangium enden) könnte dagegen auch zu Psilophyten *s.l.* (Nähe von *Horneophyton*) gehören (REMY & REMY) oder in die Nähe der Andraeopsida innerhalb der Bryopsida.

- O **Jungermaniales** (9000 Arten, 90 % der Lebermoose): Vegetationskörper bildet kleine Stämmchen und mittelnervöse Blätter aus und nähert sich damit den Verhältnissen der Kormophyten an. Ab frühem Mesozoikum nachgewiesen.
- O **Marchantiales *incertae sedis***: ab frühem Mesozoikum nachgewiesen.
- O **Monocleales *incertae sedis*** (*Monoclea*: 2 Arten: Jamaika, S-Amerika, Neuseeland)
- O **Sphaerocarpaceles**: *Dyadospora* (U-Gotl.) könnte mit Sphaerocarpaceles verwandt sein (ultrastrukturelle Untersuchungen), ansonsten ab frühem Mesozoikum nachgewiesen.
- O **Calobryales**: fraglich ab frühem Mesozoikum.
- O „**Metzgeriales**“: die paläozoischen Lebermoose stehen überwiegend in der Nähe der Metzgeriales, darunter *Pallavicinities* und mehrere karbonische Taxa

Superdivison Bryomorpha

Divison Bryophyta (rez. ca. 12000 Arten)

Klasse Bryopsida = Musci (Laubmoose): rez. 12000 Arten, sicher ab Oberkarbon, fraglich im U-Devon. Stets in Stengel und Blättchen gegliedert, somit kormophytenähnlich.

Subklasse Andreaeidae: unterdevon. *Sporogonites* könnten im Bau des Sporangiums Affinitäten zu den Andreaeidae (Andreaeopsida) andeuten und wären damit das älteste Laubmoos

O Takakiales (*Takakia*, 2 Arten)

O Andreaeales (rez. 1 Gattung *Andreaea* mit ca. 50 Arten, häufig in kalten Regionen, auch Arktis, Antarktis)

O Andreaeobryales (1 Art, *Andreaeobryum*, arktisch)

Subklasse Sphagnidae

O **Sphagnales (Torfmoose)** (rez. 1 artenreiche Gatt.), *Protosphagnum* im U-Perm (O Protosphagnales; größere Blätter und kräftigere Mittelrippe im Vergl. zu rezenten Torfmoosen); *Sphagnum* (naA) ab O-Perm, rez. 150 Arten. Kladistisch basalste Linie der Laubmoose. *Sphagnum* kann das 25-Fache seines Gewichts an Wasser aufnehmen!

Subklasse Bryidae

O **Bryales**: sicher ab Perm; möglicherweise gehört *Muscites plumatus* (U-Karbon) zu den Bryales

Subklasse Tetrarhidae

Subklasse Polytrichidae (z.B. *Polytrichum*, ca. 100 Arten), kosmopolitisch

Subklasse Buxbaumiidae

Maximum: im Unterkarbon bereits weite Verbreitung der Moose, sehr starke Zunahme im Oberkarbon, starke Beteiligung an der Flözbildung. Im Unterperm dann zahlreiche Laubmoose einschl. Torfmoose.

„PSILOPHYTALES/PSILOPHYTATAE (PSILOPHYTEN)“

Abstammung: Schwestergruppe sind die Laubmoose als höchst entwickelte Moose. Somit Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren mit basalen Laubmoosen; neuerdings werden aber auch die Hornmoose als Schwestergruppe diskutiert (s. TAYLOR et al. 2009).

Kladistik: nach neueren molekularkladist. Untersuchungen ist folgendes Szenario am wahrscheinlichsten (unter Einbezug von Fossilfunden):

Embryophyten sind monophyletisch, Moose selbst paraphyletisch. Lebermoose sind die basalsten Embryophyten (mit den Charales als Schwestergruppe), Bryopsida (oder doch Hornmoose ?) die Schwestergruppe aller Gefäßpflanzen. Eutracheophyten sind somit ebenfalls monophyletisch; die ausgestorbenen **Protracheophyten** (Horneophytopsida und *Aglaophyton* aus dem U-Devon von Rhynie) stehen zwischen den Moosen und Rhyniopsida (z.B. *Rhynia*, *Stockmansella*). *Horneophyton* und *Aglaophyton* vereinigen Merkmale von Moosen (terminale Sporangien; Fehlen von Blättern, Wurzeln und Tracheiden mit definierten Verdickungen; Columella in *Horneophyton*) und basalen Gefäßpflanzen (verzweigter, ernährungsmäßig unabhängiger Sporophyt).

Die Diversität von "*Cooksonia*" (paraphyletische Gattung) und anderen ähnlichen frühen kleinen Landpflanzen (*Tortilicaulis*, *Uskiella*, *Caia*) spricht dafür, dass es sich dabei nicht um eine einheitliche Gruppe von Rhyniophyten handelt. Einige *Cooksonia*-Arten könnten zu den Protracheophyten gehören, andere könnten bereits in der Linie zu den Bärlappen (sensu Lycopsidea) stehen, wobei die Zosterophyten die Schwestergruppe der Bärlappe darstellen und *Baragwanathia* und *Asteroxylon* an der Basis der Bärlappe stehen. Die rez. Lycopodiaceae stehen dabei einer gemeinsamen Linie der Protolpidodendrales, Selaginellales, Lepidodendrales und Isoetales gegenüber.

Von den Rhyniopsida leiten sich ab:

- einerseits die **Lycophyten:** über einige *Cooksonia*-Arten (basal) und die Zosterophyten zu den Bärlappen
- andererseits die **Euphyllophyten** mit *Psilophyton* als Schwestergruppe aller höheren Euphyllophyten (Equisetophyta, Filicopsida, Samenpflanzen). Die Euphyllophyta sind nach molekularen Untersuchungen streng monophyletisch, wobei die Psilotaceae eher innerhalb der Farne stehen und nicht mit den basalen „Psilophyten“ verwandt sind.

Zusammenfassendes Kladogramm:

1. Lebermoose

2. Hornmoose
3. Bryopsida
4. Protracheophyta (*Aglaophyton*, *Horneophyton*)
5. Rhyniopsida
 - danach Dichotomie:
 - 6a. Linie zu den Bärlappen:
 - 5a1) Zosterophyllales
 - 5a2) Drepanophycales
 - 5a3) Lycopodiaceae
 - 5a4) Protolpidodendrales (oder Selaginellales?)
 - hiervon -4a) Selaginellales
 - 4b) Lepidodendrales, Isoetales
 - 6b. Linie zu den Euphyllophyta:
 - 5b1) *Psilophyton*
 - 5b2) Samenpflanzen
 - 5b3) Farne + Sphenopsida (Moniliformopses)

Phylogenetische Untersuchungen sprechen weiterhin dafür, dass die Landpflanzen einen multizellulären Gametophyten (haploid) von ihren Algenvorfahren erbten, während der (diploide) Sporophyt während der Landnahme entstand. Die frühen Gametophyten sind weitaus größer und komplexer als die rezenten Gefäßpflanzen und haben oftmals große Ähnlichkeit mit den Sporophyten, wobei auch anatomische Merkmale (Bau der Stomata und Tracheiden) übereinstimmen. Dies gilt sowohl für Moose (einfacher, unverzweigter Sporophyt) wie für die Stammgruppe der Gefäßpflanzen an sich und auch die basalen Lycopsida. In der weiteren Entwicklung (sowohl der Bärlappe wie der Farne) wurde der Gametophyt dann morphologisch immer weiter reduziert; rez. Gametophyten sind klein, einfach gebaut, oftmals unterirdisch und saprophytisch. Die Reduktion der Gametophyten erfolgte unabhängig voneinander in verschiedenen Linien der Gefäßpflanzen.

Vereinfachte, frühere Einteilung der Psilophyten:

„**Rhyniophyten**“ (z.B. *Cooksonia*) gelten als primitivste Psilophyten, aus denen sich die **Zosterophyllen (besser: Lycophytina)** und „**Trimerophyten**“ (besser: Euphyllophytina) ableiten. Die Zosterophyllen führen zu den Bärlappen, die Trimerophyten zu den übrigen Gefäßpflanzen.

Im Unterdevon erstmals blatttragende Formen (Mikrophyllineae), zu denen auch die **Trimerophytale** gehören, die zwischen Rhyniales einerseits und Cladoxylales, Filicatae und Progymnospermae andererseits vermitteln:

- [- *Germanophyton* (U-Devon) als mögliche Entwicklungslinie zu den Proconiferophytina wohl aber eher ein Nematophyt!: *Prototaxites psygmyphyloides*]
- *Pertica* (U/M-Devon-Grenze) als erster Vertreter der Linie zu den Lignophyten
- *Cladoxylon* (Ems bis U-Karbon) als Vertreter der Primofilices
- *Tursuidea* im ob. Unterems als vermeintlich ältester „Farn“ s.l.
- *Equisetophyton praecox* (U-Devon) als sehr strittiger möglicher erster Vertreter der Schachtelhalme (sehr umstritten!)

Klassifikation:

1) Zosterophyllales (Gedinne bis Frasn, incl. Barinophytales bis O-Tournai): strukturell einfach; völlig blatt- und wurzellos, nur die ährenförmigen Sporangien werden über die Wasseroberfläche gehoben; nur diese Ähren weisen eine Cuticula auf. Protostele (= ringförmige Tracheidenwandverdickungen). Dichotome Gabelung der Telome (= Sprossleinheit, die von einem einheitlichen Leitbündel durchzogen wird), Sprosse dichotom bis übergipfelt verzweigt, unbeblättert. Sporangien lateral an den Achsen. Die Zosterophyllen ähneln den Lycopsiden in der Sporangienmorphologie und einigen anderen anatomischen Details.

Beispiele: *Zosterophyllum*, *Sawdonia*, *Gosslingia*

Ging man früher davon aus, dass *Zosterophyllum* teilweise submers (semiaquatisch) lebte, belegten Stomata entlang der Achsen später, dass es sich bereits um voll terrestrische Pflanzen handelte.

2) Rhyniales/“Rhyniophytina“ (Wenlock bis Eifel, nach anderen Angaben bis Famenne): teilweise weiter als Zosterophyllales ans Landleben angepasst; klein, blattlos, endständige Sporangien. Wurzellos (nur Rhizom mit Rhizoiden), ausschließlich dichotome Gabelung, Isosporie (= Sporen gleicher Größe). Leitbündel mit Protostele, solide Xylemstränge, wenige cm hohe Stämmchen.

Beispiele: *Rhynia* (U-Devon), *Taeniochrada* (U-Devon), *Taeniophyton* (M-Devon), *Sciadophyton* (Gametophyt von *Taeniochrada*). Fragliche *Taeniochrada* im Famenne. Im engen Sinne zählen zu den Rhyniopsida nicht die basalen cooksonia-artigen Fossilien; die Rhyniopsida werden dann erst ab Siegen angegeben.

Zu den Rhyniophyten iwS zählen: *Rhynia gwynne-vaughani*, *Steganotheca*, *Salopella*, *Dutoitea*, *Eogaspesia*, *Yarravia*, *Hedeia*, *Hostinella*, *Aphylopteris*, *Eorhynia*, *Tortilicaulis*, wobei es sich meist um schlecht erhaltene Taxa handelt; zwischen die Rhyniophyten und die beiden anderen Gruppen fallen „*Cooksonia*“ (*Aberlemnia*) *caledonica*, *Huvenia*, *Uskiella*, *Renalia*, *Nothia*, *Sartilmania*, *Stockmansella*, *Hsua*.

Horneophyton und *Aglaophyton* mussten mangels Tracheiden aus den Rhyniophyten ausgegliedert werden.

Rhynia gwynne-vaughanii, *Sennicaulis*, *Stockmansella* und *Huvenia* verfügen dagegen über Tracheiden, die sich von denen der meisten anderen Landpflanzen unterscheiden. Nach moderner Sicht umfassen die **Rhyniophyten** **ieS. (Rhyniopsida)** nur noch *Rhynia gwynne-vaughanii*, *Huvenia kleui* und *Stockmansella langii*. Zosterophyll-ähnliche Rhyniophyten (*Renalia*, *Hicklingia*, *Nothia*, *Hsua*) wurden zu den Zosterophyllopsida gestellt.

3) Mikrophyllineae (z.B. „Trimerophytales“): ab höherem U-Devon. Größer als Rhyniophyten; komplexere Verzweigungsmuster. Entwicklung kleiner Blättchen (Emergenzen: ohne Leitbündel; Mikrophyll: mit Leitbündel), Gliederung der Telome, Verlagerung der Sporangien in die Blattachsen, erste Rhizoide (Wurzeln i.e.S.). „**Trimerophyten**“ vermitteln zwischen Rhyniales und Cladoxylales, Filicatae und Progymnospermae. Bei *Psilophyton* erfolgte durch übergipfelte Verzweigung eine Arbeitsteilung der Sprosse in tragende Achsen und vorwiegend der Assimilation und Bildung von Sporangien dienenden Äste; Äste tragen Raumwedel, Sporangien teilweise endständig.

In der ursprünglichen Definition waren Trimerophyten als Pflanzen definiert, deren Hauptachsen spiralg oder dichotom verzweigen, Seitenachsen teilen sich entweder in drei Einheiten oder dichotom; fertile Äste reich gegabelt mit einer großen Anzahl terminaler, paariger, fusiformer bis elliptischer Sporangien. Achsen glatt, punktiert oder bedornt, Xylemstrang solide, groß, aus skalariformen Tracheiden.

Zu den Trimerophyten iwS. zählen *Dawsonites*, *Trimerophyton*, *Psilophyton*, *Hostinella*, ? *Eophyllophyton*, ? *Yunia*, *Pertica*. Aufgrund von Unterschieden im Verzweigungsmuster steht *Pertica* näher zu den aneurophytalen Progymnospermen als zu *Psilophyton*.

Als möglicherweise über den Grad der Trimerophyten hinaus entwickelt gelten: *Tursuidea*, *Oocampsa*, *Gothanophyton*.

Viele der Kriterien, mit denen man die Trimerophyten definierte, treffen auch mehr allgemein für Polysporangiophyten und Gefäßpflanzen zu; die Merkmale der Trimerophyten *ieS.(!)* verbinden diese mit den Progymnospermen (skalariforme Tracheiden, terminal massenweise paarige Sporangien); mehrere vermeintliche Trimerophyten haben eine komplexe Xylemmorphologie, die den aneurophytalen Progymnospermen und komplexer gebauten Taxa wie *Ibyka* ähnelt.

Zonierung der Psilophytenfloren im Unterems (Alken, Waxweiler u.a.):

Gezeitenbereich: *Taeniocrada dubia* (vorwiegend submers)

Verlandungszone: *Zosterophyllum*, *Sciadophyton*, *Stockmansella*

tiefe Salzmarsch: *Zosterophyllum*, *Sawdonia*, *Drepanophycus*, *Psilophyton*, *Renalia*, *Gosslingia* (= allesamt nicht-submerse, salztolerante Pflanzen)

Erstauftreten:

- fragliche Sporen im M-Kambrium (520 MA), die wahrscheinlich höheren Landpflanzen zuzuordnen sind, was aber nicht von allen Forschern akzeptiert wird (s. Sci. 293, 1029)

- älteste **Cuticularesten** aus dem M-Ordov., könnten aber auch z.B. von Moosen oder Nematophyten stammen.

- älteste **gefäßpflanzentypische Sporen** (*Ambisporites*-Sporen) im oberen U-Gotlandium Libyens und M-Gotlandium Englands gelten als psilophyten-typisch; sie sind 10 MA älter als die ersten **Körperfossilien** von *Cooksonia* (ob. Wenlock, M-Gotl., 425-420 MA). Die ersten trileten Sporen, die Tracheophyten zugeordnet werden und sich von den Cryptosporen mit ihren Affinitäten zu den Lebermoosen unterscheiden, traten im unt. Ashgill auf, und zwar anfangs sehr selten: der Übergang von moostypischen Sporentetraden zu einzelnen **Trilete-Sporen** erfolgte im mittl./ob. Untergotlandium (Erstnachweis aber im mittl. Katian, entspricht etwa Caradoc-Ashgill-Grenze). Viele Sporen können bisher nicht zugeordnet werden und deuten auf eine erhebliche Diversität an Landpflanzen schon im höheren Gotlandium, deren Megafossilien bisher nicht bekannt sind. Trilete Sporen sind auch heutzutage weit verbreitet bei sporenbildenden Tracheophyten, kommen aber auch gelegentlich bei Bryophyten vor.

Makrofossilien von Landpflanzen sind bis zum oberen Silur extrem selten, was vermutlich damit zusammenhängt, dass den ersten Landpflanzen ausreichend widerstandsfähige Gewebe fehlten, so dass sie fossil kaum überliefert werden konnten.

Älteste Makrofossilien:

a) *Eohostiomella* (U-Gotl.) als fragliche Landpflanze: Morphologie algenähnlich, aber biochemische Merkmale von Landpflanzen (ligninähnliche Verbindungen, kutinisierte Pflanzenoberfläche, Sporen mit wachsartigen Schutzschichten).

b) *Pinnatiramosus* (ob. Llandovery, d.h. noch U-Gotlandium; China) aufgrund landpflanzentypischer Tracheidenstruktur und psilophytypischer *Ambitisporites*-Sporen evtl. ältester bekannter Psilophyt; Datierung etwas unsicher, auf jeden Fall älter als *Cooksonia*. Der Habitus von *Pinn.* erinnert zwar an Grünalgen (Caulerpales), wogegen aber die Tracheidenstruktur spricht. Details s. im Verzeichnis der Gattungen. Nach neuen Untersuchungen mit neuem Fossilmaterial soll es sich aber um Wurzeln aus dem Perm handeln, die in das Gestein eingedrungen sind (Palaios 22, 155).

c) *Cooksonia* (ob. Wenlock) mit eher bärlappartigem Leitungssystem; nur wenige cm hoch; dichotom gegabelte Stämmchen mit endständigen Sporangien;

Steganotheca ähnlich *Cooksonia*, 5 cm hoch.

d) *Salopella* und *Hedeia* ungeklärter Zuordnung.

e) *Baragwanathia* wird neuerdings (1997) auch wieder für das Obergotlandium genannt; die ursprünglich für gotlandisch gehaltenen Funde werden jedoch dem Gedinne oder Siegen zugeordnet. Näheres s. bei der Besprechung der Gattung.

Anmerkung: bei *Aldanophytum antiquissimum* aus dem M-Kambrium Ostsibiriens könnte es sich auch um einen Tang handeln; es fehlen Fortpflanzungsorgane und näher bestimmbare anatomische Strukturen und die vermuteten Achsenstränge könnten mechanische Aussteifungen eines Tanges sein, zumal die Begleitfauna ebenfalls vollmarin ist. Landpflanzenstatus daher äußerst fraglich.

Mit Ausnahme von *Baragwanathia* und *Pinnatiramosus* handelt es sich um sehr kleine Pflanzen (ca. 10 cm hoch). Stammen die ältesten eindeutigen Körperfossilien von „Psilophyten“ (im Sinne von: basale Polysporangiomorpha) aus dem M-Silur (Wenlock) Laurussias, ist (bei strittiger Datierung) die erste diversifizierte Flora im Ludlow Gondwanas (Australiens) nachweisbar, u.a. mit Lycopsiden (*Baragwanathia*), Zosterophyllopsiden und Rhyniophyten. In China im U-Silur (ob. Llandovery) der sehr problematische *Pinnatiramosus*; im späten Silur zahlreiche *Cooksonia*-artige Pflanzen. Im obersten Silur zahlreiche Landpflanzennachweise in Australien, Grönland, Großbritannien, Libyen, USA, Tschechien, China, Kasachstan.

Da *Cooksonia* weltweit gemeinsam mit Meerestieren gefunden wurde, wird nach einer Theorie vermutet, dass die Besiedlung des Festlandes entgegen früherer Annahmen (im Süßwasser seien die Probleme des Salzhaushalts bereits gelöst gewesen) wohl doch vom Meer ausgegangen sei, wofür auch die hohe Salztoleranz der unterdevonischen Psilophyten spricht, die Salzmarschen in Küstenregionen besiedelten. Andererseits könnte die fehlende Verwurzelung im Boden bei den frühen Rhyniophyten erklären, wieso diese gelegentlich ins Meer gespült wurden, wenn sie z.B. im Delta von Flussmündungen siedelten. Die Fundsituation im marinen (küstennahen) Kontext muss daher nicht zwangsläufig einen Beweis für die Besiedlung des Landes ausgehend vom Salz statt Süßwasser sein.

Polysporangiomorpha sind somit makrofossil unsicher ab ob. Llandovery (U-Silur Chinas: *Pinnatiramosus*), sicher ab M-Silur (ob. Wenlock: *Cooksonia*) dokumentiert; echte Tracheophyten

(mit Gefäßbündeln) sehr fraglich ab ob. Llandovery Chinas (*Pinnatiramosus*) (wohl Wurzelrest aus dem Perm!), fraglich ab Ludlow Australiens (unsichere Datierung, z.B. *Baragwanathia*); da im Gedinne die drei Hauptlinien der Gefäßpflanzen (Rhyniopsida, Lycophytina, Euphyllophytina) schon etabliert waren, muss auch die Geschichte der Tracheophyten ins Silur zurückreichen (Euphyllophyta selbst sind zwar noch nicht im Gedinne sicher nachweisbar, müssen aber aus kladistischen Gründen auch schon im Gedinne als separate Linie existiert haben).

Rhyniopsida (im engsten Sinne) sind ab (U-)Siegen nachweisbar (*Rhynia*, *Taenioocrada*), Lycophytina fraglich mit *Baragwanathia* ab Ludlow, sicher aber ab Gedinne, mit *Zosterophyllum* und *Drepanophycus* als frühesten Formen; Lycopsida (=Lycophyten ex Zosterophyllales) sind ebenfalls ab unt. Gedinne (und fraglich ab Ludlow) nachweisbar. Euphyllophytina sind mindestens ab Ems nachzuweisen (*Psilophyton*), naA. ab Siegen (*Eophyllophyton*?, *Psilophyton*-Arten). Früheste Equisetales sind ab Givet (*Ibyka*) bekannt. Lignophyten sind erstmals mit dem versteinerten Progymnospermenholz *Crossia* (? Ob. Eifel) und *Rellimia*, echte Spermatophyten sind ab Famenne nachweisbar.

Basale Filicopsia sind aus Schichten, die vom Famenne bis Tournai reichen, nachgewiesen; sie gehören zu Taxa unsicheren Status wie Cladoxylales und Coenopteridales. Sporangien rezenter Polypodiidae erschienen im U-Karbon.

Neue Organisationsformen der Psilophyten:

- 1) Stele (Leitbündelstränge mit Xylem und Tracheidenwandverdickung)
- 2) Ligninbildung; Stützskelett, damit die Pflanze nicht unter ihrem Eigengewicht zusammenbricht (Lignin stabilisiert die Zellwände; wird in die sekundäre Zellwand eingebaut)*
- 3) Cuticula zur Bedeckung der Epidermis als Verdunstungsschutz; Atmung über spezielle Öffnungen (=Stomata); Cuticula evtl. auch UV-Schutz
- 4) Gliederung der Organregionen wie Achse (Ursproß = Urtelom), Blatt und Wurzel
- 5) Sporenentwicklung durch Meiose/Mitose in Tetraden in speziellen Behältern (Sporangien), deren Anordnung eine systematische Gliederung in Großgruppen ermöglicht.

(* Die pflanzliche Zellwand ist mehrschichtig: zwei benachbarte Zellen grenzen mit ihren primären Zellwänden, die vergleichsweise dünn gebaut sind, aneinander. Zwischen den beiden primären Zellwänden liegt noch die Mittellamelle. Ist die Zelle ausgewachsen, wird auf die primäre Zellwand zum Zellinneren hin noch eine dickere, cellulosereiche sekundäre Zellwand aufgeschichtet; in diese wird dann das Lignin eingelagert, das die Zellwand stabilisiert und festigt).

Der erste entscheidende Schritt der Landbesiedlung im Silur war dabei die Herausbildung der Stele mit Xylem.

Entwicklung des Sprosses:

Am Anfang stand der dichotom verzweigte Spross mit einfacher Primärstele, d.h. noch ohne tragende Funktion. Hieraus entwickelte sich als zweites Stadium der aufrechte monopodiale Spross (durch Übergipfelung), der sehr bald (erste Ansätze bei *Psilophyton*-Arten) infolge einsetzender Kambialtätigkeit das Sekundärxylem um die Primärstele erwirbt und damit erst der Funktion als aufrechter, Äste tragender Stamm gerecht wird.

Entwicklungsstand im Unterdevon:

- erste echte Wurzeln (z.B. Psilophytina, Zosterophyllophytina) (im M-Devon bereits flach verlaufende und tief in den Boden eindringende Wurzeln)
- derb kutinisierte Luftpresse; ausgerichtete, dicht stehende Stomata, wahrsch. noch ohne Nebenzellen im engeren Sinne (ab M-Devon Stoma-Nebenzellen andeutungsweise vorhanden)
- differenzierte Tracheiden: Protoxylem mit Ring- und Spiraltracheiden; Metaxylem mit Treppen- oder Netztracheiden
- erste Andeutung eines Kambiums (aber noch nicht ringförmig, sondern inselförmig, regional beginnend)
- noch keine differenzierten Stützgewebe in der Rinde; keine besonders stark dimensionierten Stelen, daher Wuchshöhe auf ca. 2 m begrenzt
- Sprosse rein dichotom oder monopodial verzweigt (Übergipfelung)
- Blätter oder Wedel in mehreren Ebenen verzweigt: Raumwedel oder Raumbblätter, z.B. bei *Psilophyton. Platyphyllum* als nur in einer Ebene verzweigtes, flächig verwachsenes großes Fächerblatt (inc. sed.!). Lycophyta mit Nadelblatt oder (ggf. mehrfach verzweigtem) Gabelblatt.
- Sporangien endständig oder axillär; stärker differenzierte Einzelsporangien, Sori oder Syngangien. Dehiscenz (präformierter Öffnungsmechanismus der Sporangien).
- einfache trilete Sporen. Zunächst Isosporen, ab mittl. U-Devon beginnende Heterosporie, gegen Ende des Unterdevons bereits ausgeprägte Heterosporie nachweisbar.
- bei den basalen Gruppen der Rhyniales könnte (wie bei Moosen) der Sporophyt dauernd über den Gametophyten mit Wasser und Mineralien versorgt worden sein, wobei der Gametophyt ausdauernd und groß wurde.

Maximum der „Psilophyten“:

Im O-Gotl. wenige kosmopolitische Arten; im U-Devon absolutes Maximum und höchste Diversität (wobei die Zosterophyllophytina die mit Abstand dominierende Pflanzengruppe des U-Devon stellen), im M-Devon deutlicher Rückgang. Statistische Untersuchungen zur Diversität der makrofossilen Landpflanzengattungen **insgesamt** (d.h. „Psilophyten“ + Nachfolger) ergaben zunächst eine geringe Zunahme der Diversität in den 30 MA zwischen dem M-Silur und Gedinne, eine starke Zunahme vom Gedinne zum Ems, gefolgt von einem Plateau vom Ems bis zum Famenne; die Diversität der Mikrofossilien zeigt (bei insgesamt etwa doppelt so hoher Gattungszahl) eine parallele Entwicklung mit einem sehr starken Anstieg im Unterdevon und nur noch geringem Anstieg zwischen Ems und Famenne.

Anzahl der makrofossilen Landpflanzengattungen, Stand 1984:

Pridoli 4; Gedinne 3; Siegen 20; Ems 30; Eifel 25; Givet 32; Frasn 28, Famenne 29.

Anzahl der bekannten Pflanzengesellschaften (assemblages), Stand 1995:

Wenlock 1, Ludlow 2, Pridoli 8, Gedinne bis U-Siegen: 22; O-Siegen bis Ems: 64.

Die Diversitätsunterschiede beruhen somit weitgehend auf der Fundsituation, d.h. der Verfügbarkeit fossiler Pflanzengesellschaften (Sampling Bias). Die Häufigkeit der Überlieferung derartiger Pflanzengesellschaften korreliert mit biogeographischen Faktoren (Entstehung größerer Landmassen in der euramerischen Region, die am intensivsten „besammelt“ wird). Die Phase geringer Diversität und Sammelintensität (Ludlow) korreliert mit der frühen Phase der marinen

Regression (mit geringer Ausbeute an Landpflanzen), gefolgt von einer zunehmenden Regression bis hin zur Entstehung kontinentaler Regionen im Siegen und Ems. Dieses Szenario führt zu einer Unterschätzung der Landpflanzendiversität des Silurs.

Rückgang/Aussterben: ab M-Devon Rückgang.

Rhyniopsida: sicher noch im Eifelium (*Stockmansella langii*; *St. remyi* im oberen Eifelium); Angaben über das Aussterben variieren zwischen dem ob. M-Devon und obersten O-Devon. Im O-Devon *Dawsonites* aus Argentinien und evtl. *Codonophyton* von der Bäreninsel (ZIMMERMANN 1959). In einem Horizont aus dem M- oder O-Devon Venezuelas S-Tracheiden, wie sie für Rhyniopsida typisch sind. Möglicherweise zu den Rhyniopsida gehört *Palaeostigma sewardi* aus dem O-Devon Südafrikas mit einer Sporangienmorphologie, die derjenigen der Rhyniaceae entspricht. Die „*Taeniocrada*-Achsen“ aus dem M- und O-Devon gehören aber wahrscheinlich zumindest teilweise zu Zosterophyllen, Barinophyten usw. Die Rhyniopsida waren wegen ihres ausgeprägten Generationswechsels wohl an sehr feuchte Habitate gebunden und mögen daher im mittl. und ggf. oberen Devon nur in sehr speziellen Habitaten persistiert haben, wobei *Stockmansella remyi* wohl eine Pionierpflanzen in Deltagebieten darstellte. Die relativ schwachen wasserführenden Systeme hatten einen hohen Wasserbedarf, um den Turgordruck zu erhalten, und sie waren auch nicht in der Lage, die Pflanze zu einer größeren Höhe zu entwickeln.

Zosterophyllopsida:

Die Barinophytaceae innerhalb der Zosterophyllopsida reichen bis ins O-Tournai. Die Sawdoniaceae reichen mit *Serrulacaulis* bis ins untere Oberdevon. Im Mitteldevon wiesen die Zosterophyllen noch eine etwas größere Diversität auf: *Serrulacaulis*; *Sawdonia ornata* im oberen Eifel Deutschlands sowie cf. *Sawdonia ornata* mit einer fortschrittlicheren Sporangienmorphologie als die unterdevonischen *S. ornata* im M-Devon Venezuelas. Nicht eindeutig zu klassifizieren ist dagegen ? *Zosterophyllum bohemicum* aus dem Givet Böhmens. Daneben gibt es im M-Devon mehrere sterile Fossilien mit einer typischen Zosterophyllen-Morphologie, wobei aber die Zugehörigkeit zu den Zosterophyllen ohne fertile Achsen nicht bewiesen werden kann (*Euthursophyton*, cf. *Stolbergia*).

Als Überlebende bzw. nächste Verwandte der eigentlichen „Psilophyten“ galten (!) *Psilotum* (tropisch-subtropischer Epiphyt) und *Tmesipteris* (austral. Florengebiet, Epiphyt), die zur Fam. **Psilotaceae** zusammengefasst werden, z.T. als eigene Klasse (**Psilotatae = Gabelblattgewächse**) geführt. Als nächste Verwandte wurden mal *Psilophyton*, mal (nur für *Tmesipteris*) die Sphenophyllen angegeben. Molekulare Studien sprechen allerdings für eine Position innerhalb der Euphyllophyta, konkret der Linie zu den Farnen; Psilotaceae werden dabei basalen Farnen zugeordnet. Auch die Gametenmorphologie und Sporenstruktur sprechen für eine Affinität zu den Farnen (s. dort).

Wichtige Gattungen der „Psilophyten“ s.l. und aus dem Umfeld der Psilophyten

(weitgehend nach KENRICK and CRANE 1997, ergänzt;

GFMB: Goldfuss-Museum Bonn, Ausstellung devonischer Pflanzen etwa in den Jahren 2008/2009, aus der Arbeitsgruppe um SCHWEITZER erstellt)

Aarabia brevicaulis (Ems Marokkos); komplexes Verzweigungssystem, gilt als Schwestergruppe der Euphyllophyten (Außengruppe von *Eophyllophyton*); dafür sprechen neben pseudomonopodiale auch dichotomie Verzweigungen und längliche Sporangien am Ende fertiler Verzweigungssysteme, die sich von sterilen Verzweigungssystemen unterscheiden (fertile Verzweigungssysteme sind verkürzt). Allerdings nur wenige und einzelne Sporangien (drei je Verzweigungssystem), nicht paarig und in Clustern wie bei den meisten Trimerophyten. Es wurden keine Sporen in den Sporangien gefunden, aber große Sporen (bis 0,27 mm lang) in unmittelbarer Nähe, was bedeuten könnte, dass *Arabia* bereits Megasporen produzierte **und damit die älteste heterospore Pflanze wäre**. Achsen unbeblättert und glatt; neben den langen Seitenästen gibt es zahlreiche sehr kurze Seitenäste, die sich direkt einmal teilen, wobei sich die beiden Enden zurückkrümmen. Hauptachsen bis 5 mm im Durchmesser. Seitenachsen mindestens dreifach verzweigt. Sporangien bis 4 mm lang und 1,8 mm breit.

Aberlemnia caledonica (früher: *Cooksonia caledonica*; Gedinne Schottlands, außerdem Brasilien und evtl. Bolivien): Achsen nackt, dichotom, mind. 4 x gabelnd. Sporangien oval bis nierenförmig, terminal; teilen sich beim Öffnen in zwei Hälften. Gametophyt unbekannt. Aufgrund völlig abweichender Sporangienform und Deshizensz neuerdings in eine eigene Gattung gestellt (Rev. Pal. Paly. 163, 64). Zusammen mit *Renalia* nahe Außengruppe der Lycophyten (= Zosterophyllen und Lycopsiden); *Sartilmania*, *Uskiella* und *Yunia* stehen noch eine Stufe basaler der Lycophyten, *Cooksonia* noch eine weitere Stufe basaler.

Adoketophyton subverticillatum (ob. Siegen und/oder unt. Ems Chinas): Hauptachsen dichotom verzweigend; nackt, aber mit fächerförmigen Sporophyllen. Sporangien kreisförmig bis elliptisch. Jedes Sporangium sitzt nahe der Basis der adaxialen Oberfläche eines Sporophylls. Manche Sporophylle 3 - 4 mal länger als das Sporangium selbst. Die Sporophylle bilden eine terminal stehende Ähre; sie sind in vier Reihen kreuzgegenständig angeordnet. Gametophyt unbekannt. Vermeintliche Zosterophyllopsida (früher als *Zosterophyllum subverticillatum* bezeichnet). Basale Linie innerhalb der Lycophyten u.a. mit *Discalis*, *Distichophyton*, *Gumuia*, *Huia*, *Z. fertile*, *Z. myretonianum* u.a.).

A. parvulum*, *A. pingyuiensis ebenfalls aus dem Pragian Chinas. Die Gattung scheint auf China beschränkt zu sein. Es werden nach Entdeckung von *A. pingyuiensis* auch Assoziationen mit den Barinophyten diskutiert.

Aglaophyton major: Siegen von Rhynie. Einfache, nackte, senkrechte, mehrfach verzweigte Stengel enden in konischen Sporenkapseln; überirdische Teile des Stengels mit Stomata. Rhizomartiger Wurzelstock mit haarigen Wurzelfäden, Höhe bis 50 cm. Wasserführende Zellen ohne Verdickungen (= keine echten Tracheiden!). Der Gametophyt von *A.m.* ist nicht, wie früher angenommen, *Rhynia gwynne-vaughani*, sondern *Lyonophyton rhyniensis*. Sporangien fusiform, radialsymmetrisch. Sporen in situ: cf. *Ambitisporites*.

Die relative Leitfläche (Leitbündelquerschnitt / versorgte Oberfläche) beträgt bei *A.m.* nur 1,4 und liegt damit in der Größenordnung rezenter extremer Wüstenpflanzen, was dafür spricht, dass die Mittel zur Regulierung des Wasserhaushalts von *Aglaophyton* noch unvollständig beherrscht wurden. Kladistisch zwischen Horneophytosida und Tracheophyten stehend.

Amplectosporangium jiangyouense: Siegen von China, nur 7 cm hohe dichotome Achsen mit terminalen fertilen Ästchen, inc. sed., eventuell Assoziationen mit basalen Euphyllophyten.

Anisophyton gothanii (mittl. / ob. Ems des Rhein. Schiefergebirges; weitere Art: *A. potonieii*): Hauptachsen pseudomonopodial, distal dichotom; planiert, zirkinat, mit großen multizellulären Dornen besetzt, die in verdickten Köpfen enden. Kleine untergeordnete Äste auf einer Seite der Hauptachsen kurz unterhalb der Dichotomien; ihr Verzweigungssystem ähnelt dem der Hauptachsen. Nierenförmige Sporangien an kurzen Stielen in einer Reihe, die im rechten Winkel zu der Ebene der Dichotomien der Hauptachsen steht. Gametophyt unbekannt. Zosterophylloidsida i.e.S./Sawdoniaceae (zur Kerngruppe der Zosterophyten gehörig)

Anisophyton ?gothanii (ob. Unterems der Eifel, z.B. Willwerath): an den Achsen nur vereinzelt kräftige Emergenzen (Dornen), dazwischen viele sehr feine Narben von Härchen, dadurch von den Achsen von *Anisophyton gothanii*, aber auch *Psilophyton burnotense* zu unterscheiden. In allen Achseln der Verzweigung des Hauptsprosses finden sich spatelförmige Marken von Auswüchsen (im Gegenstück aus Buckel erhalten) (GFMB).

Anisophyton grabertii: neue Bezeichnung für *Renalia grabertii*

Aphylopteris: offenbar künstliche Gruppe nackter, steriler, pseudomonopodialer Achsen aus dem U-Devon Europas und M- und O-Devon Nordamerikas (bis Frasn). Inc. sed., ad Rhyniophytina.

Asteroxylon: Oberfläche der ca. 50 cm hohen Sprosse mit winzigen schuppenähnl. Emergenzen bedeckt, die den Stengel spiralig umgeben. Sporen in kleinen beutelförmigen oder bei größeren Arten keulenförmigen Gebilden in der Nähe des oberen Endes des Stengels. Sporangien sitzen zwischen den Emergenzen eingestreut an einem mit einem Leitbündel versorgten Organ (Sporangiophor); letzteres könnte als fertile Blattanlage mit noch sehr ursprünglich endständig stehendem Sporangium gedeutet werden, oder als Reduktionsprodukt eines das Sporangium versorgenden Leitbündelastes mit der Blattbasis.

Bei *Asteroxylon mackiei* (Siegen, Rhynie) sind die Emergenzen 5 mm lang, Sprosse 1 cm dick; sternförmige Stele. Die Stele gibt Blattspuren ab, die aber in der Außenrinde blind enden; die Blättchen könnten im Verlauf der Evolution das Leitbündel verloren haben. Hauptachsen dichotom; laterale Verzweigung anisotom. Mikrophyllie einfach, helikal arrangiert; ein einzelner Gefäßstrang entwickelt sich aus dem Xylemstrang, endet aber an der Blattbasis. Xylemzellen vom G-Typ. Sporangien groß (bis 7 mm breit), nierenförmig, isovalvat, kaulin, an kurzen, vaskularisierten Stielen sitzend; die Sporangien stehen nicht axillär zu Blättern, aber Details ihrer Stellung sind noch unbekannt. Blätter in der Nähe der Sporangien unterscheiden sich nicht von denen vegetativer Achsen. Rhizome bekannt (nackt, isotom verzweigt), ohne Wurzelhaare. Gametophyt unbekannt. Ältere Angaben zu Sporangien von *A. mackiei* beruhen auf Verwechslung mit denen von *Nothia aphylla*.

KENRICK und CRANE ordnen *A. mackiei* bei den Lycopsiden ein, gliedern aber *A. elberfeldense* (= *Thursophyton elberfeldense*) und *A. setchellii* (= *Stenokoleos setchellii*) aus der Gattung aus. *Stenokoleos* ist wahrsch. ein Rest eines zygoteriden Farnes. *Asteroxylon* soll bis ins unt. O-Devon persistieren.

Barinophyton (div. Arten; Nordamerika, Belgien, Sibirien, Australien; nur in Kanada unterdevonisch, in Sibirien mitteldevonisch, ansonsten oberdevonisch). Besonderheit: Heterosporie! Hauptachsen pseudomonopodial, nackt; Anordnung der Seitenäste unklar (?planiert). Strobili möglicherweise spiralg angeordnet. Xylem vom G-Typ. Sporangien oval, an kurzen Stielen in zwei gegenüberliegenden Reihen in einem kompakten, unverzweigten Zapfen. Im Gegensatz zu allen anderen Zosterophyllen ist die Sporangienorientierung achsenumgreifend. Sporen in zwei verschiedenen Größen (Heterosporie); Mikro- und Megasporen entwickeln sich dabei in demselben Sporangium. Gametophyt unbekannt. Bei *Protobarinophyton* sitzen die Sporangien nur terminal, bei *Barinophyton* lateral und terminal. Beide Gattungen reichen vom ob. U-Devon bis ins O-Devon, *Protobarinophyton* bis ins U-Karbon (O-Tournai).

Evtl. gehört auch *Pectinophyton* zu den Barinophytales. Allerdings zeigt *Barinophyton* (*Pectinophyton*) *norvegicum* Merkmale, die an Vorläufer der Farne erinnern; die Sporangien sind zweizeilig an der Innenseite von kleinen Tragblättern angeordnet (GFMB).

Bathurstia denticulata (Siegen Kanadas): Hauptachsen mit eingerollten Spitzen und multizellulären deltaförmigen Dornen. Sporangien verlängert nierenförmig in zwei gegenüberliegenden vertikalen Reihen in einer kompakten Ähre. Verzweigungsmechanismus und Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S.

Caia langii: Pridoli von England; Hauptachsen glatt, teilen sich dichotom mind. 2 x in mehr als einer Ebene. Sporangien terminal, aufrecht, verlängert zylindrisch. Keine Stomata und kein Dehiszenzmechanismus an Sporangien nachweisbar. Ad Horneophytosida (mit *Horneophyton* und *Tortilicaulis*).

Calyculiphyton: s. *Sciadophyton*; Unterems; glatte oder längsgestreifte Achsen bis 20 cm Länge. Fruchtbare Sprosse tragen kleine becherförmige Gametangiophoren.

Cladoxylon, z.B. *C. scoparium* (M-Devon, Elberfeld): Hoftüpfelung; Sekundärzuwachs. Sprosse allseits mit keilförmigen, tief dichotom geteilten Blättchen besetzt; Heterophyllie; unten sind die Blätter weniger dicht und weniger stark zerteilt, nach oben schlanker, stärker zerteilt und dichter stehend. Sporophylle ähnlich sterilen Blättern fächerförmig gestielt, am Ende eines jeden Zipfels mit je einem eiförmigen Sporangium.

Cooksonia (Wenlock bis Unterdevon): Sammelbezeichnung, aus kladistischer Sicht nicht monophyletisch. Dichotome, schlanke, blattlose Stielchen mit terminalen kurzen, breiten Sporangien. *Hsua*, *Steganotheca*, *Uskiella* wurden später aus der Gattung ausgegliedert. Basale Eutracheophyten.

Cooksonia cambrensis (Pridoli, Wales). Achsen nackt, dichotom. Sporangien terminal, kreisförmig bis elliptisch; Dehiszenzstrukturen nicht nachweisbar. Gametophyt unbekannt.

Cooksonia hemisphaerica (Pridoli und Gedinne von England): Achsen nackt, dichotom, Sporangien halbkugelig bis elliptisch und terminal. Innere Achsenstruktur unbekannt. Gametophyt unbekannt.

Cooksonia pertonii (Pridoli und Gedinne von England): Achsen wohl unverzweigt, nackt, mit peripherer Schicht aus dickwandigen, zerfallsresistenten Zellen. Sporangien terminal, oval, ohne Dehiszenzmechanismus. Stomata. Gametophyt unbekannt.

Crenaticaulis verruculosus (ob. Ems von Kanada): Hauptachsen pseudomonopodial (distal dichotom), wahrscheinlich planiert, am Ende eingerollt, mit ein oder zwei gegenüberliegenden vertikalen Reihen multizellulärer Dornen. Kleine untergeordnete Ästchen entspringen einseitig direkt unterhalb der Dichotomien der Hauptäste. Xylem elliptisch. Sporangien nieren- bis fast kugelförmig an kurzen Stielchen in zwei gegenüberliegenden Reihen in einer losen, verzweigten fertilen Zone. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S./Sawdoniaceae.

Dawsonites ist eine Formengattung, die wahrsch. zu *Psilophyton* gehört (außer *D. jabachensis*).

"*Dawsonites*" (*Sartilmania*) *jabachensis*: (O-Siegen bis Ems, z.B. Alken): bis 10 mm breite übergipfelte Sprosse; alle 6 cm Gabelungen in recht offenem Abzweigungswinkel; abzweigende Äste deutlich dünner als Hauptspross (!), möglicherweise helikal um die Hauptachse angeordnet. Diese lateralen Achsen bleiben unverzweigt oder verzweigen sich noch einmal; jeder Ast trägt ein terminales Sporangium. Sproßabdrücke mit jeweils drei Längsstreifen in regelmäßigen Abständen, ansonsten glatt. Sporangien ungewöhnlich gebaut, 2,2 - 7 mm lang, 2 - 5 mm breit; auf der abaxialen Seite 5 - 9 Baststreifen. Sporangien aufrecht, verlängert elliptisch bis spatelförmig mit zwei kleinen Loben. Die Sporangien wirken faustförmig und gerieft; sie sitzen endständig an den Spitzentrieben.

Dehiszenz entlang eines verdickten Randes. Siedelte in hydro- bis hygrophilen Biotopen. Gametophyt unbekannt. Bei dieser Art dürfte es sich um einen basalen Eutracheophyten handeln.

Dawsonites arcuatum s. *Psilophyton arcuatum*.

Dawsonites soll noch im O-Devon Argentiniens an der Basis der Gondwanaflora zusammen mit *Cyclostigma* und *Pseudobornia* vorkommen.

Deheubarthia splendens (ob. Gedinne und Siegen von Wales, wahrsch. syn. *Psilophyton goldschmidtii* und *Margaphyton goldschmidtii* aus Europa und Asien). Hauptachsen pseudomonopodial (distal dichotom), planiert, an der Spitze eingekrümmt, mit langen multizellulären spitzen Dörnchen. Unterhalb der Dichotomien der Hauptachsen zweigen kleine bedornete Nebenachsen ab, die sich einmal dichotom teilen und ebenfalls mit einer zurückgebogenen Spitze enden. Nierenförmige Sporangien an kurzen Stielen in zwei gegenüberliegenden Reihen in einer lose zusammengesetzten, verzweigten fertilen Zone. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S./Sawdoniaceae.

Discalis longistipa (ob. Siegen Chinas): auf dem Boden liegende, sich rasch dichotom teilende basale Achsen geben lange, vermutlich unverzweigte aufrechte Achsen ab, die mit einer farnartigen Einrollung (circinate vernation) enden. Alle Achsen und Sporangien sind mit multizellulären Dörnchen unterschiedlicher Gestalt besetzt, die am Ende verbreitert sind. Tracheiden mit annulären oder helikalen Verdickungen. Sporangien isovalvat, nierenförmig, flach, an kurzen Stielchen. Sie bilden lose Ähren um einige der aufrechten Achsen. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S.

Drepanophycus: vermeintliche neue Erkenntnisse über den Ansatz der Sporangien (nicht an der Oberseite der Blätter, sondern zwischen den Blättern an kurzen Stielen) und Rhizome sprachen für eine Einordnung bei den Zosterophyllales (anstelle der früheren Stellung zu den Lycophyta). KENRICK & CRANE stellten sie jedoch wieder zu den Lycopsidea. GFMB stellt nur „*Drepanophycus*“ *gaspianus*, für den eine neue Gattung aufgestellt werden müsste, zu den Bärlappen, *D. spinaeformis* aber zu den „Nacktfarnen“, da die Sporangien nicht auf den Blättern sitzen, sondern mit Stielen den Achsen angewachsen sind. *D. spinaeformis* sei demnach die höchstentwickelte Pflanze der Zosterophyllen-Guppe oder ein Übergang zu den höher entwickelten Sporenpflanzen, aber kein echtes Bärlappgewächs. Nach neuen Erkenntnissen stehen die Drepanophycales zwischen den Zosterophyllen und Lycopsiden. Sie stellen (mit *Drepanophycus*, *Sengelia*, *Asteroxylon*, *Baragwanathia*) die Schwestergruppe der Lycopsiden (*Asteroxylon* aber mit unvascularisierten „Blättern“).

Die echten Blätter (Mikrophylle), d.h. vascularisiert, unterscheiden *Drepanophycus* von den Zosterophyllen mit ihren glatten Achsen oder Achsen mit unvascularisierten (dornigen) Anhängen. In der Form der Sporangien (nieren- oder kugelförmig, distale Dehiszenz) unterscheiden sich Zosterophyllen und Lycopsiden dagegen *nicht*. Grundlegender Unterschied zwischen Kronen-Lycopsiden und *Drepanophycus* ist aber die Anheftung der Sporangien: bei *Drepanophycus* an kurzen Stielen direkt am Stamm (ähnlich Zosterophyllen), bei Kronen-Lycopsiden dagegen an der adaxialen Seite von Sporophyllen.

Drepanophycus krautig, dichotomes Sproßsystem; Blätter dornförmig, spiralig stehend, Leitbündel bis in die Spitze der Dornen (daher „echte“ Blätter). Vorkommen: U-Devon, andere Arten auch im M-Devon, naA im M-Devon fehlend, dafür im unt. O-Devon der USA (Frasne).

D. spinaeformis (Lochkov bis Frasn, sehr langlebig): Gesamthöhe ca. 1 m (längstes gefundenes Fragment: 55 cm; Vorkommen im Rheinischen Schiefergebirge an > 30 Lokalitäten); Sprosse im Abdruck maximal 5 cm breit, Blättchen 1 - 2 cm lang mit stark an der Achse herabgezogener Basis, locker und unregelmäßig spiralig stehend, i.d.R. ungegabelt. Stomata an Sprossen und Blättchen. Hauptachsen isotom; Verzweigungen führen zu kleineren, verzweigten Lateralen, von denen manche wurzel-, andere stammartig wirken. Mikrophylle einfach, parallelrandig, helikal arrangiert, mit einem Gefäßstrang. Metaxylem wahrsch. vom G-Typ. Sporangien oval bis nierenförmig. Die wichtige Frage, ob die Sporangien kaulin oder aber an Sporophyllen befestigt sind, war lange Zeit nicht endgültig geklärt. SCHWEITZER beschrieb kauline Sporangien von deutschem Material, wobei aber von anderen infrage gestellt wurde, ob es sich dabei überhaupt um *Drepanophycus* handelt. Inzwischen scheint in dieser Frage aber Konsens zu bestehen (vgl. POSCHMANN et al., PalZ 2019). Sporen und Gametophyt unbekannt.

Aus dem Hunsrückschiefer wurde ein Exemplar (zwei ehemals zusammenhängende Fragmente von 47 und 9,5 cm Länge der waagerechten, kriechenden Hauptachse, von der Wurzelachsen und stärker beblätterte senkrechte Achsen abzweigten) bekannt, das bisher nicht sicher taxonomisch zugeordnet werden kann (spezieller Ökomorphotyp von *D. spinaeformis* oder andere Art von *Drepanophycus* oder der ähnlichen Drepanophycalen *Sengelia* oder gar neue Gattung?, das darauf hindeutet, dass die aufrechten Achsen dieses Taxons womöglich überhaupt nicht verzweigten).

Die Konstruktion spricht dafür, dass sich die Rhizome rasch ausbreiteten und dass die Art daher in der Lage war, rasch gestörte Habitate z.B. im Deltabereich flächenhaft zu besiedeln. Von den langen ausgestreckten Achsen zweigten mittels K-Verzweigung sowohl Wurzelachsen (dünner, kürzer, mit kleineren, unregelmäßig angeordneten Blättern und stellenweise unbeblättert) wie die aufrechten (bis 33 cm langen, dickeren) unverzweigten Luftsprosse ab, die größere, regelmäßig

helikal angeordnete Blätter und evtl. Sporangien trugen. Die Form der Blätter ist nicht beurteilbar (ob länglich-ahlenförmig wie bei *Drepanophycus* oder kürzer wie bei *Sengelia*). Wurzelachsen zweigten jeweils an derselben Stelle der Hauptachse ab wie Luftsprosse; wobei sich ein differenziertes Muster zeigt: direkt von der Hauptachse geht eine Achse ab, die sich direkt in eine Wurzelachse (zurück laufend) und eine Luftachse (zunächst parallel zur Hauptachse laufend, dann nach oben abbiegend) teilt (K-Verzweigung). Vom Luftspross gehen kurz hintereinander zwei weitere Wurzelachsen ab, und zwar in Form inkompletter K-Verzweigung (nur eine der beiden Achsen entwickelte sich zu einer Wurzelachse, die andere stellt eine Ruheknospe dar). Ruheknospen ermöglichten eine rasche Erholung nach Sedimentüberschüttung oder Schäden an wachsenden Trieben. Von den Wurzelachsen abzweigende Wurzeln sind (im Gegensatz zu Funden von *Sengelia alio loco*) nicht erhalten. Die Luftsprosse verliefen zunächst ein Stück parallel zur Hauptsache und bogen dann nach oben um. Die Wurzelachsen selbst gingen nicht in den Boden, sondern lagen der Sedimentoberfläche auf; von ihnen dürften dann die eigentlichen Wurzeln senkrecht in den Untergrund gewachsen sein, sie sind bei diesem Exemplar aber nicht erhalten. Die bisher bekannten *Sengelia*-Arten verfolgten ein anderes Wachstums- und Ausbreitungskonzept, was für eine erhebliche Diversität (in taxonomischer und ökologischer Hinsicht) der Drepanophycales im Unterdevon spricht und ihren Erfolg in stark gestörten Habitaten (z.B. im Deltabereich) erklärt. Während das Hunsrück-Taxon Ruheknospen für Luftsprosse ausbildete (durch inkomplette K-Verzweigung am Abzweig der Wurzelachse von der Luftachse, d.h. durch Nicht-Entwicklung einer weiteren Luftachse – stattdessen Ruheknospe für eine Luftachse), war es bei *Sengelia radicans* genau umgekehrt (Ruheknospen für neue Wurzelachsen: manche Sprosse waren zunächst Luftsprosse, legten sich nach weiterem Wachstum aber auf den Untergrund und gaben dann neue Wurzelachsen ab, um sich weiter zu verankern und auf dem Boden liegend weiter wachsen zu können) (POSCHMANN M et al., PalZ 2019).

„*D.*“ *gaspianus*: Sprosse im Abdruck bis 3,5 cm breit, sehr regelmäßig in Schrägzeilen mit Blättchen besetzt. Als Besonderheit und fortgeschrittenes Merkmal (das zu den Protolpidophytales/Protolpidodendrales überleitet) beginnende Blattpolsterbildung (ob. U-Devon bis M-Devon). Nach WENNDORF bereits im obersten U-Ems vom Nellenköpfchen bei Koblenz. Nach GFMB sogar schon im Obersiegen (Wahnbach-Schichten).

Von besonderer Bedeutung sind die Sprossachsen mit Blattpolstern. Dort setzten kleine Blättchen mit breiter Basis an, die spiralg die Achse umgaben und dabei ein regelmäßiges Muster von Blattnarben verursachten. Diese Anheftung der Blättchen lässt auf ein Bärlappgewächs schließen.

Wenn man *Drepanophycus*-Arten wie *D. spinaeformis* wegen der nicht mit Blättchen verbundenen Sporangien außerhalb der Bärlappgewächse stellt, ist „*Drepanophycus*“ *gaspianus* aber als Bärlappgewächs anzuerkennen, müsste dann allerdings in eine andere Gattung gestellt werden und wäre auch kein Mitglied der Drepanophycales (GFMB).

TAYLOR et al. (2009) legen sich nicht fest, sondern verweisen nur darauf, dass die Art *D. spinaeformis* traditionellerweise zu den Lycopsiden, von SCHWEITZER aber zu den Zosterophyllen gestellt wurde. Innerhalb der Gattung *Drepanophycus* stünden die Sporangien entweder an axillärer Position oder adaxial an Anhängen. *D. gujingensis* aus dem Ems Chinas weist jedenfalls Sporangien auf, die mit kurzen Stielchen an den Achsen befestigt sind. Die gestielten, adaxialen oder axillären Sporangien gelten dabei als intermediäre Form zwischen Pflanzen wie *Asteroxylon* und späteren Lycopsiden, wo die Sporangien an Sporophyllen sitzen.

D. (Sengelia) devonicus (M-Devon): überwiegend liegend mit H- oder K-förmig verzweigtem Rhizom, das bewurzelt war. Pflanze locker mit Blättchen und gestielten(!) Sporangien besetzt.

Ggf. mitteldevonische Variante von *D. spinaeformis*; letztere war durch aufrechte Luftpresse gekennzeichnet (GFMB).

D. quijingensis (Ems Chinas): Hauptachsen isotom, geben viel schmalere, unverzweigte, beblätterte, bulbillenartige Seitenzweige ab. Mikrophyll einfach, spitz endend, helikal arrangiert, 1 Gefäßstrang. Dichotom verzweigte zusätzliche Wurzeln gehen häufig von fertilen und vegetativen beblätterten Stämmen ab. Metaxylem mit G-Tracheiden. Sporangien an beblätterten Stämmen, wahrscheinlich in speziellen fertilen Zonen angeordnet, die mit sterilen Zonen alternieren. Sporangien elliptisch, kaulin, an kurzen vaskularisierten Stielen, anscheinend nicht an Blättern oder Blattbasen befestigt. Sporen und Gametophyt unbekannt.

Dutoitea (pulchra, alfreda, maraisia): Südafrika, Datierung sehr unsicher (zwischen U-Devon und U-Karbon!). Ähnlich *Cooksonia*, aber *D. pulchra* mit axialen multizellulären Stacheln, die beiden anderen Arten sind nackt. Hauptachsen dichotom; innerer Bau unbekannt. Sporangien terminal. Stomata und Gametophyt unbekannt.

Ensivalia (nur O-Siegen von Belgien und Wahnbachtal): eingerollte Triebspitzen, gabelig verzweigte Sprosse, die locker mit kräftigen Stacheln besetzt sind. Auch die Sporangienträger und die rundlich-nierenförmigen Sporangien haben Stacheln. Sporangien an den Spitzentrieben beidseitig angewachsen (GFMB).

Eogaspesia gracilis (U-Devon Kanadas): Achsen nackt, dichotom. Sporangien terminal, elongat, fusiform. Gametophyt unbekannt. Innere Struktur nicht näher bekannt.

Eophyllophyton bellum (Siegen Chinas): Hauptachsen pseudomonopodial, distal dichotom, nicht planiert, mit kleinen, stumpfen multizellulären Dörnchen. Laterale Anhänge als kleine, gegabelte Achsen, die an der Spitze zurückgekrümmt sind oder aber laminiert, stark geteilt und dadurch blattähnlich aussehen. Xylem aus G-Typ-Tracheiden mit annulären oder netzförmigen Verdickungen. Stamm mit äußerer Zone dickwandiger, widerstandsfähiger Zellen. Sporangien kreis- bis nierenförmig, Dehiszenz unbekannt; in Büscheln an der adaxialen Seite blattartiger Anhänge angeordnet. Gametophyt unbekannt. Euphyllophytina (Zuordnung zu Euphyllophytina wird aber auch bestritten).

Estinnophyton wahnbachense (Siegen): gegabelte Blätter. Im Gegensatz zu allen (anderen?) Lycopsiden 2 – 4 Sporangien je Blatt, deshalb evtl. eher zu den Equisetopsida zu stellen; von GFMB aber bei den Bärlappen belassen! Näheres s. bei „Bärlappen“. Spross mit gabelig verzweigten Blättchen.

Gosslingia: Sprosse deutlich übergipfelt, Seitenachsen aber dichotom gegabelt und leicht gebogen. Achsen glatt oder fast glatt, Durchmesser ca. 2 mm. Sporangien nierenförmig, 1 mm lang, 2 – 3 mm breit. U-Devon bis M-Devon. Zosterophyllopsida i.e.S.

Gosslingia breconensis (Siegen von Wales; GUS): Hauptachsen pseudomonopodial, distal dichotom, nackt, an den Enden farnartig eingerollt, planiert. Untergeordnete Achsen entspringen auf einer Seite unmittelbar unter den Hauptdichotomien. Xylem G-Typ. Sporangien oval bis nierenförmig an kurzen Stielen in ein oder zwei gegenüberliegenden Reihen in einer lose

gebauten, verzweigten, fertilen Zone. Sporangienorientierung ohrförmig (aurikulär). Gametophyt unbekannt.

Gumuia zyzzata (ob. Siegen Chinas): auf dem Boden liegende basale Äste mit zahlreichen Dichotomien geben unverzweigte, lange, nackte aufrechte Achsen ab. Sporangien rund bis oval an kleinen Stielchen. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S.

Haliserites: frühere Bezeichnung von *Taeniocrada* wegen tangartigem Habitus

Hicklingia edwardii (M-Devon, England) und ***H. erecta*** (M-Devon, Deutschland): ähnlich *Rhynia*, aber Kriechtriebe fehlen; alle Lufttriebe gehen von einem Punkt ("Wurzelhals") aus. Hauptachsen nackt, isotom, möglicherweise auch pseudomonopodial. Sporangien halbkugelförmig bis kugelförmig, an kurzen Stielen um die Achsen herum. Gametophyt unbekannt. Vermeintliche Zosterophyllopsida.

Horneophyton lignieri (Siegen von Rhynie): nackte, dichotome Sprosse aus rhizidentragenden Rhizomknollen. Innerer Bau der Sprosse ähnlich *Rhynia*, aber moosartige Sporangien: das Innere des Sporangiums wird von sterilen langgestreckten Zellen gebildet (Columella = steriler Achsenstrang), die wie bei *Sphagnum* vom sporenbildenden Gewebe glockenförmig umgeben sind. Sporangien zylindrisch und am Ende der Hauptachsen. Xylem als solide Protostele aus wasserführenden Zellen ohne helikale oder annuläre Verdickungen. Epidermis mit voll entwickelter Kutikula bedeckt. Stomata an der Spitze kleiner multizellulärer Protuberanzen sowohl an Achsen wie an Sporangien. Kriechtriebe knollig verdickt. Gelegentlich Synangien aus 2 - 3 Sporangien. *Langiophyton mackiei* stellt vermutlich den Gametophyten von *H.l.* dar.

"Hostimella": Sammelgenus aus dem Gotlandium Australiens, Böhmens und Grönlands sowie Old Red Englands und Böhmens mit rhynia-artigen Trieben, aber ohne bekannte Fortpflanzungsorgane. Thallöser Bau.

Hsua robusta (Ems Chinas): Hauptachsen monopodial, distal dichotom, möglicherweise planiert, nackt, am Ende farnwedelartig eingerollt. Kleine untergeordnete verzweigte Äste regelmäßig direkt über den Dichotomien der Hauptäste. Tracheiden annulär, G-Typ. Sporangien rund bis nierenförmig, im Gegensatz zu den meisten Zosterophyllen an untergeordneten, sich dichotom teilenden Achsen. Gametophyt unbekannt. Vermeintliche Zosterophyllopsida.

Huvenia elongata (ob. Unterems): im Vergleich zu *H. kleui* größere Sporangien mit länger ausgezogener Spitze. Form des Sporangienträgers variiert innerhalb desselben Wirtels sehr stark (GFMB).

Huvenia kleui (Wahnbachschichten, Obersiegen): Hauptachsen dichotom, glatt oder mit multizellulären Dörnchen oder halbkugeligen Auswüchsen. Sprosse ähneln *Stockmansella langii*, *Taeniocrada dubia*: glatt oder härchennarbig, 2 – 3 x geteilt. An den Sprossen kräftige Sporangienträger mit wirtelförmig angeordneten Sporangien; sie ähneln den Sporangien von *Stockmansella langii*, aber mit ausgezogener Spitze (GFMB). Nach neuen Angaben (GOßMANN

2011, pers. Mitteilung) bisher keine sicher zuordnungsfähigen fertilen Organe von *T. dubia* bekannt!

Zentraler Gefäßstrang mit helikal verdickten Zellen mit einer S-förmigen Wandstruktur. Stomata unbekannt. Gametophyt ist möglicherweise *Sciadophyton* sp. mit entsprechendem Bau der Gefäße. Rhyniopsida i.e.S.

Huia recurvata (Siegen Chinas), Fam. Taeniocradaceae. Hauptachsen pseudomonopodial und nackt. Tracheiden mit annulären Verdickungen, Wandstruktur wahrscheinlich vom G-Typ. Sporangien oval bis nierenförmig, an kurzen Stielchen, helikal in relativ kompakten, manchmal verzweigten Ähren angeordnet. Gametophyt unbekannt. NaA vermeintliche Zosterophyllopsida.

Hyenia elegans (z.B. M-Devon von Elberfeld): „Altfarn“, mehrere Dezimeter hoch; endständige Sporangien, leicht einwärts gerichtet (daher wurde früher Verwandtschaft mit Equisetophyta angenommen), Wirtel mit mehreren einfach bis mehrfach dichotomierten, schmallinealischen Blättern. Von REMY & REMY zu den Cladoxylales gestellt. Verwandtschaft mit *Calamophyton*. Äste dichotom bis handförmig gegabelt; sie tragen starre, unregelmäßig spiralg ansetzende Blättchen oder pseudowirtelige locker stehende Sporangiphore. Blättchen bis 1,5 cm lang, bis viermal dichotom gegabelt, Sporangiphore 5 – 8 mm lang, einmal dichotom gegabelt, zurückgekrümmt mit jeweils zwei endständigen Sporangien von länglich-elliptischem Umriss, 2 mm lang und ½ mm breit. Langer Wurzelspross (Rhizom), mehrere Meter lang kriechend.

Kidstonophyton discoides: vermeintlicher Gametophyt zu *Nothia aphylla*

Konioria andrychoviensis (Ems Polens): Achsen isotom oder anisotom, unplaniert, eingerollt am Ende der Achsen, mit langen multizellulären Dörnchen mit spitzen Enden. Basale Achsenabschnitte unbekannt. Sporangien oval bis schwach nierenförmig, an kurzen Stielen einzeln direkt unter den Dichotomien der Hauptachsen. Sporangien im rechten Winkel zur Dichotomieebene der Hauptachsen (für Zosterophyllen ungewöhnlich). Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S./Sawdoniaceae.

Krithodeophyton croftii (Siegen von Wales; Fam. Barinophytaceae). Hauptachsen nackt, dichotom und evtl. pseudomonopodial, wahrscheinlich planiert. Annuläre Verdickungen vom G-Typ. Ovale, ansitzende Sporangien in zwei Reihen in einer kompakten, unverzweigten Ähre. Gametophyt unbekannt.

Lyonophyton rhyniensis: Gametophyt zu *Aglaophyton major*.

Mosellophyton: s. Nematophyten

[„**Nematophyten**“: früher mit Psilophyten in Verbindung gebracht („fossiles Holz“), wurden sie später als Braunalgen interpretiert ähnlich der rezenten *Lessonia*. Tubuläre innere Organisation, aber ohne den Tracheidenbauplan der Gefäßpflanzen. Neben Braunalgen werden auch Verbindungen zu den Askomyceten wie *Clavaria* für möglich gehalten; nach einer Vorstellung

handelt es sich um große landsiedelnde Pilze, die die niedrigeren Landpflanzen im U-Devon überragten. Histologische Schnitte durch ganzkörperlich erhaltene Nematophytenröhren sprachen zugunsten dieser Pilzhypothese; nach einer Rekonstruktion hätten sie wie dicke, 1 m lange Finger aufrecht in der Landschaft gestanden, umgeben von den niedrigeren Tracheophyten. Die Nematophyten könnten auch die Quelle der mikroskopischen tubulären Fragmente sein, die oftmals aus silurischen und unterdevonischen Sedimenten extrahiert werden können; daneben zeigen aber zumindest einige dieser Röhren auch Gemeinsamkeiten mit bestimmten Moosgruppen, und unter experimentellen Bedingungen lassen sich aus rezenten Moosen ebensolche Strukturen erschaffen; dies gilt auch für Cuticula-Reste. Die Frage der Zuordnung der tubulären und kutikulaartigen Mikrofossilien ist also noch offen; potentielle Kandidaten sind Nematophyten oder Moose oder aber beide. Man geht heute davon aus, dass die Nematophyten terrestrisch lebten und es sich wohl um symbiotische Organismen aus Pilzen und Algen – ähnlich Flechten – handelte, mit photosynthetisch aktiver Oberfläche (Details s. O-Ordov.) Makrofossile Nematophyten-Gattungen: *Prototaxites*, *Nematasketum*, *Pachytheca*, *Mosellophyton*].

Nothia aphylla (Siegen von Rhynie): Achsen mehr oder weniger dichotom geteilt, von kurzen, nicht vaskularisierten, kortikalen Auswüchsen bedeckt, die an ihrer Spitze jeweils eine Spaltöffnung tragen. Xylem elliptisch aus dickwandigen Zellen ohne spezifische Verdickungen. Sporangien nierenförmig, isovalvat, an kurzen vaskularisierten Stielchen um die Achsen herum angeordnet, möglicherweise in helikaler Anordnung. Möglicher Gametophyt: *Kidstonophyton discoides*. Basale Lycophytina (außerhalb der Zosterophyllopsida).

Oricilla bilinearis (Ems Kanadas): Hauptachsen pseudomonopodial oder dichotom, anscheinend planiert, nackt, an den Enden farnwedelartig eingerollt. Keine untergeordneten Verzweigungen bekannt. Sporangien streng nierenförmig, an kurzen Stielen in zwei gegenüberliegenden Reihen in einer lose gebauten, verzweigten, fertilen Zone. Sporangienorientierung auricular. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S.

[***Pachytheca***: s. Nematophyten; wohl Vermehrungsorgane von Algen, vielleicht Prototaxiten. Kleine kugelige Gebilde mit einem Kern aus röhrenförmigem Mark und Sporen (GFMB)].

Pertica varia (Ems von Kanada): Hauptachsen pseudomonopodial, distal dichotom gegabelt mit vierreihiger Anordnung der Seitenäste (dekussiert). Achsen mit < 0,4 mm langen Papillen. Seitenäste sind entweder steril oder fertil. Fertile Äste tragen terminale Sporangien, die auf kleinen Stielchen aufrecht paarig in Gruppen stehen. Die letzten sterilen Verzweigungen sind nicht planiert und enden in schlanken, stumpfen Spitzen, die zurückgekrümmt sind in Richtung auf die Achse. Keine farnwedelartige Einrollung (circinate vernation). Sporangien oval bis spindelförmig. Gametophyt unbekannt. Euphyllophytina der „radiate protoxylem group“. Höhe bis fast 3 m.

Pinnatiramosus qianensis (ob. Llandovery aufgrund von marinen Leitfossilien): mind. 60 cm lang, reiche anisotome Verzweigung. Achsen mit tracheidenähnlichen Zellen mit skalariformen und kreisförmigen Grübchen. Stomata wurden nicht gefunden, Fortpflanzungsorgane unbekannt. Die Tracheidenzellwände mit Tüpfelung sprechen für einen Status als Gefäßpflanze, wegen der schlechten Erhaltung lassen sich aber keine Details der Zellwandanatomie erkennen. Mangels reproduktiver Strukturen und histologischer Details bleibt die systematische Stellung unklar.

Wegen der Fundstelle (2,2 m unter den überlagernden permischen Schichten) könnten die Fossilien auch als Wurzeln permischer Pflanzen interpretiert werden, was aber als unwahrscheinlich galt, weil in den überlagernden 2,2 m silurischer Sedimente keine weiteren Wurzeln gefunden wurden. Neue Untersuchungen mit neuem Material bestätigen aber den Status als permische Wurzeln (Palaios 22, 155)].

Protobarinophyton obrutschevii (evtl. syn. *Distichophyton mucronata*) (U-Devon, Eifel und Givet Sibiriens; die Gattung *Protobarinophyton* umspannt die Zeit vom U-Devon bis Tournai). Hauptachsen pseudomonopodial (distal isotom), wahrscheinlich planiert, nackt. Kleine subordinierte Achsen unbekannter Morphologie direkt unter den Dichotomien der Hauptachsen bei einigen Arten. Sporangien oval, in zwei gegenüberliegenden Reihen in einem kompakten, unverzweigten Zapfen. Sporangien fraglich sessil. Sporangienorientierung umfangreich. Gametophyt unbekannt. Bei *P. pennsylvanicum* (O-Devon, USA) teilen sich die Hauptachsen in kurze, dünne, nonfertile Laterale. Sporangien oval, an kurzen Stielen in zwei gegenüberliegenden Reihen in einer kompakten, terminalen Ähre. Sporangien enthalten sowohl Mega- wie Mikrosporen (heterospor).

Prototaxites: s. Nematophyten

Psilophyton: Sprosse übergipfelt, dichotom verzweigt, nackt oder mit dornförmigen Emergenzen. Sporangien länglich-elliptisch, paarweise an mehrfach dichotom gegabelten Seitenästen, z.B. *P. princeps* (Sprosse locker mit spiralig angeordneten Emergenzen besetzt; Sporangien 7 - 8 mm lang; U- und M-Devon); *P. dawsonii* (nackte Sprosse mit unregelmäßig spiralig stehenden Ästen, wobei übergipfelte und dichotom verzweigte Äste abwechseln; fertile Äste mit ca. 32 Paaren 3 - 5 mm langer und 1 - 1,5 mm breiter Sporangien). Die partielle, aber deutliche Reihung der Tracheiden könnte das phylogenetische Ausgangsstadium der Sekundärxylembildung darstellen; dann wäre *P. dawsonii* am Anfang der Entwicklung der Prospermatophyta einzuordnen (U-Devon). Euphyllphytina.

P. burnotense: übergipfelte Sprosse, recht spitzwinklige Gabelungen, sehr regelmäßig verzweigt. An den Rändern der 2 - 5 mm breiten Abdrücke scharfe Leisten. Stachelige Emergenzen im Gegensatz zum glatten *P. arcuatum* (im Rheinland kommen *P. burnotense* und *P. arcuatum* vor). Habitus wie *Sawdonia*, aber Sporangien am Ende terminaler, mehrfach dichotom verzweigter Sprosssysteme, zigarrenförmig; Dehiszenz (Öffnungsmechanismus) verläuft wie bei Altfarnen in Längsrichtung (Obersiegen; Ems der Eifel).

P. arcuatum (syn. *Dawsonites arcuatus*): Hauptsprosse übergipfelt, Seitenachsen dichotom verzweigt; Äste letzter Ordnung zurückgekrümmt, terminal gedrungene, spindelförmige Sporangien. Wenn sich auf der äußerlich glatten Oberfläche der Stengel die inneren Strukturen durchgepaust haben, entsteht eine deutliche Längsrippung. Sporangien wie bei *P. burnotense*, aber kleiner. Häufig in Alken. Die sehr feinen, grazilen Endverzweigungen steriler Achsen erinnern an die Alge *Buthotrepis mosellae* und könnten mit ihr verwechselt werden. Für die Bestimmung der Achsen ist die typische Streifung von großer Bedeutung.

P. dawsonii (Ems Kanadas): Hauptachsen nackt, pseudomonopodial, distal dichotom, helikale Anordnung der lateralen Anhänge. Regionale Aufteilung in sterile und fertile laterale Anhänge. Sporangien terminal in reich verzweigten Büscheln, und zwar paarig an kurzen Stielchen, die im reifen Zustand zur Achse zurückgekrümmt sind. Sterile ultimative Anhänge sind nicht planiert und enden in schlanken stumpfen, zurückgekrümmten Spitzen. Keine farnwedelartige Entrollung. In den größeren Achsen ausgerichtetes Metaxylem als Hinweis für Kambialaktivität. Sporangien spindelförmig, Dehiszenz longitudinal an einer Seite.

P. crenulatum (Ems Kanadas): Hauptachsen dornig, pseudomonopodial, distal dichotom, mit helikal angeordneten lateralen Anhängen. Dornen multizellulär, zwei- bis dreispitzig, ohne phyllotaktische Anordnung. Regionale Aufteilung in sterile und fertile Anhänge. Laterale Anhänge (fertile und sterile), Sporangien und Metaxylem wie bei *P. dawsonii* beschrieben.

P. kräuseli (Givet): einzige „Trimerophyten“-Art aus dem Mitteldevon

P. forbesii (U-Devon Nordamerikas): mindestens 0,6 m hoch

Rebuchia ovata (Siegen bis/oder Ems, USA; wahrsch. syn. *Rebuchia (Distichophyton) mucronata* aus dem Ems Deutschlands). Hauptachsen nackt, dichotom. Sporangien nierenförmig an kurzen Stielen in zwei gegenüberliegenden Reihen in kompakten, unverzweigten Ähren. Die Sporangienstiele sind so gedreht, dass sie die Sporangien alle auf *eine* Seite der Achse führen. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S.

Renalia hueberi (Ems, Gaspé), ***R. grabertii*** + ***R. major*** (Ems, Deutschland), *Renalia sp.* (Gedinne, Wales). Achsen pseudomonopodial, nackt. Gelegentlich kleine vaskularisierte Achsen niederer Ordnung ohne regelmäßige Anordnung. Tracheiden fraglich mit spiraligen Verdickungen. Sporangien rund bis nierenförmig, isovalvat, an subordinierten, isotom verzweigten Achsen. Gametophyt unbekannt. Kladistisch auf der Linie zu den Lycophyten in der Nähe der Zosterophyllopsida stehend. *R. grabertii* wurde in *Anisophyton grabertii* umbenannt (GFMB).

Rhynia major: umbenannt in *Aglaophyton major*

Rhynia gwynne-vaughani (20 cm hoch; Siegen, Rhynie); nach Ausschluss von *Rh. major* einzige verbliebene *Rhynia*-Art. Sprosse dichotom bis übergipfelt verzweigt und blattlos. Sporangien einzeln stehend, endständig, länglich. Mycelien symbiontischer Pilze zwischen Innen- und Außenrinde. Epidermis von auffallend dicker Cuticula überzogen. Spaltöffnungen in geringer Zahl über die Sprossoberfläche verteilt. Seitensprosse evtl. als vegetative Vermehrungsorgane bei *Rh. gwynne-vaughani*. Die wasserführenden Zellen von *Aglaophyton major* unterscheiden sich stark von denen von *Rh. gwynne-vaughani* (*A. major* weist keine Tracheiden im eigentlichen Sinne auf), so dass die Annahme, *R. g-v.* sei der Gametophyt von *A. major*, nicht aufrechtzuerhalten ist, zumal der Gametophyt von *A. major* inzwischen identifiziert wurde. Fusiforme Sporangien einzeln an den Hauptachsen an kurzen vaskularisierten Achsen. Gametophyt unbekannt. Rhyniopsida i.e.S.

Sartilmania jabachensis: aktuelle Bezeichnung für ***Dawsonites jabachensis***

Sawdonia: Sprosse übergipfelt bis dichotom verzweigt, spiralig mit dicht stehenden Trichomen, die in „Drüsen“ enden, besetzt. Sporangien lateral an apikalen Sprossabschnitten. *S. ornata* und *S. spinosissima* mind. 0,8 m hoch (naA – GFMB – bei *S. ornata* nur ca. 30 cm). Sporangien entspringen einzeln zwischen den stacheligen Emergenzen. *S. ornata* (O-Siegen des Wahnbachtals) ansonsten im Rheinland selten, *S. spinosissima* (reicher verzweigt, dichter bestachelt) u.a. aus Waxweiler (ob. U-Ems) bekannt. Auch im unteren Unterems vertreten. Bei dieser Art Stacheln länger als bei *S. ornata* oder *Psilophyton burnotense*. Zosterophyllopsida i.e.S. ***S. ornata*** (Siegen bis Frasn; überwiegend aber Siegen bis Ems; weit verbreitet: Nordamerika, Europa, Sibirien). Sprosse bis 6,5 mm breit; Emergenzen 3 mm lang, apikal drüsenartig verdickt. Sporangien 3 - 3,5 mm lang. Hauptachsen pseudomonopodial, planiert, an der Spitze

zurückgebogen, mit zahlreichen langen, spitzen, multizellulären Dornen besetzt. Schmale kleine, sich dichotom teilende Nebenachsen zweigen regelmäßig knapp *oberhalb* der Dichotomien der Hauptachsen ab (Synapomorphie von *Sawdonia*). Sporangien rund bis oval an kurzen Stielen in zwei gegenüberliegenden Reihen. Gametophyt unbekannt.

Sciadophyton (U-Devon): Wuchsform einer Rosette; Sprossabschnitte ungegabelt bis zweimal dichotom gegabelt, blattlos. Sporangien unbekannt; an den Sprossenden wurden nach früherer Auffassung angebliche Brutknospen (Bulbillen) gebildet. Sprossabschnitte 3 cm lang, 4 mm breit. Mindestens 12 Achsen, selten verzweigt. Die Bulbillen fielen vermeintlich in vegetativer Vermehrung als Ganzes ab und wuchsen zu neuen Pflanzen aus. Nach anderer (neuerer) Auffassung ist *Sciadophyton laxum* der Gametophyt von *Stockmansella langii*. Die „Bulbillen“ werden neuerdings als Gametangiophoren gedeutet: im Abdruck scheibenförmig, unregelmäßig kreisförmig, tatsächlich tassenförmig. Gefäßstrang der Hauptachsen mit helikal verdickten Elementen (S-Tracheiden).

Manche Arten gehören sicherlich zu den Rhyniopsida, für andere werden auch Assoziationen mit den Zosterophyllen diskutiert auf der Basis vermeintlicher früher Entwicklungsstadien in direkter Verbindung zu den Gametangiophoren (vgl. Bulbillenhypothese). Ähnlichkeiten im Verzweigungssystem sprechen für einen Zusammenhang zwischen dem sciadophytonähnlichen *Calyculiphyton* (s. dort) und Zosterophyllen.

Sciadophyton laxum ist wegen der sehr unterschiedlichen Größe wohl eine Sammelart, die Gametophyten unterschiedlicher Psilophyten umfasst (GFMB). Nur von *Zosterophyllum rhenanum* und *Stockmansella langii* ist der Lebenszyklus/Generationswechsel komplett aufgeklärt.

***Sengelia*:**

Einiges Material, das früher zu *Drepanophycus* gestellt wurde, ist inzwischen zur Gattung *Sengelia* gezogen worden (Lochkov bis Mitteldevon), darunter *Sengelia devonicus* aus dem M-Devon des Rheinischen Schiefergebirges, sowie *S. minor*. Ad Drepanophycales, ähnlich *Drepanophycus*. Typusart der Gattung ist *S. radicans* aus dem Lochkov-Pragian Nordamerikas.

Serrulacaulis furcatus (unteres Frasné der USA, Givet von Belgien): Achsen dichotom, terminal eingerollt, mit zwei Reihen multizellulärer prismenförmiger Dornen. Xylem aus G-Typ-Tracheiden. Nierenförmige Sporangien an kurzen Stielen in zwei Reihen an derselben Seite (ventrale Seite) der Achse. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida: Sawdoniaceae.

***Steganotheca striata* (?syn. *Cooksonia downtonensis*)** (Ludlow oder Pridoli von Wales): Achsen nackt, mind. 4 x dichotom gabelnd. Sporangien terminal. Gametophyt unbekannt.

Stockmansella langii (ob. Siegen bis mittl./ob. Ems, außerdem auch fertile Sprosse im Eifelium; nach GOßMANN (2011, pers. Mitt.) aber nur noch Obersiegen bis unteres Unterems); früher zu *Taeniocrada* (als *T. langii*) gestellt. Nicht submers; ausgedehnte schilfartige Bestände im Deltagebiet einmündender Flüsse und in Küstensümpfen. Sprosse im jungen Zustand wie Farnwedel eingerollt, bisweilen in kandelaberartiger Weise verzweigt, wohl bis 70 cm hoch. Lateral Einzelsporangien, die am Ende der Triebe sehr lockere Ähren bilden (große Abstände zwischen den einzelnen Sporangien); einzeln verteilt finden sich Sporangien auch an den dickeren Sprossachsen, vor allem aber den Spitzentrieben (dort die extrem lockeren Ähren bildend).

Sporangien rundlich-oval, sessil oder subsessil. Hauptachsen nackt, dichotom. Sporangien fusiform, öffnen sich entlang einer oder mehrerer vertikaler Schlitze. Zentraler Gefäßstrang wahrscheinlich mit helikal verdickten Stellen mit S-förmiger Wandstruktur. Rhizom mit echten Wurzeln. Neben *Zosterophyllum rhenanum* die einzige unterdevonische Pflanze mit komplett aufgeklärtem Generationswechsel. Gametophyt: *Sciadophyton laxum*. Rhyniopsida i.e.S.

Stockmansella remyi (ob. Eifelium): ähnlich *S. langii*, allerdings sitzt das Sporangium der Achse ungestielt an.

Taenioocrada: U-Siegen bis oberstes Ems, evtl. schon im Gotlandium.

Taenioocrada decheniana: Sprosse mehrfach in rascher Abfolge dichotom gegabelt, blattlos. Sporangien endständig in traubigen Ständen; Sprosse von *T. decheniana* bis 1,5 cm breit; Protostele mit nachweisbaren Tracheiden. Bisher keine Spaltöffnungen nachweisbar. Gestielte, ovale Sporangien von 3 - 7 mm Länge ohne speziellen Öffnungsmechanismus. Sporangienstände rispig (sehr selten erhalten!), Sporangien endständig. Die Leitbündel der Sprosse führen an der Basis direkt in das faustförmige oder breit-ovale Sporangium, das manchmal ornamentiert erscheint.

Erste Differenzierungsmerkmale der Landpflanzensprosse: die Gabelung der Stele geht nicht mehr konform mit der Gabelung der Sprosse; die Gabelung der Stele erfolgt oft direkt über der nächsttieferen morphologischen Gabelung (im Querschnitt dann zwei getrennte Stelen eng nebeneinander). Der auf Fundstücken erkennbare zentrale Strang stellt den Xylemstrang aus Treppentracheiden dar (wie später bei den Farnen). Dominierend im Siegen; im Ems zunehmend von *T. dubia* verdrängt.

An einer Felswand im Ahrtal hat man 1,8 m lange *T. decheniana* entdeckt; die Pflanzen konnten wohl nur im flachen Wasser des Gezeitenbereichs oder eines Sees leben, wo das Wasser die Pflanzenmasse trug (GFMB).

Taenioocrada dubia (O-Siegen, Ems) ist zarter; basaler Abschnitt der Sprosse mit feiner Strichelung (runde Vertiefungen und feine Rillen: Ansätze leicht ablösender stachelartiger Emergenzen: wichtiges Unterscheidungsmerkmal zu *T. decheniana*, die keine Emergenzen aufweist). Lebensweise ganz überwiegend submers (bis 5 m Wassertiefe). Z.B. Alken (Massenbestände), Waxweiler.

Mittlerweile sind vergleichbare, aber dickere Sprosse gefunden worden, die Sporangien vom Typ der *Stockmansella langii* tragen, und auch *Huvenia* hat Achsen wie *T. dubia*, die man ohne Sporangien nicht unterscheiden kann. Lt. GFMB stellt *T. dubia* wohl keine eigene Pflanze dar, sondern narbenbesetzte Achsen von *Huvenia* sowie aus dem unteren Bereich von *Stockmansella langii*. Außerdem sind bisher keine sicher zu *T. dubia* zuzuordnenden Sporangien bekannt (GOßMANN 2011 pers. Mitt.). Wohl Morpho-Species für Achsen mit Spuren von Emergenzen und deren Narben; allerdings wurden in Abdrücken niemals Emergenzen gefunden, möglicherweise haben die Narben einen anderen Ursprung (Steinzellen-Nester?) (GOßMANN 2011 pers. Mitt.).

Taenioocrada longisporangiata (U- bis Siegen/Ems-Grenze): Gesamtlänge unbekannt; die gegabelten Äste tragen an ihren Spitzentrieben jeweils ein Paar lang-ovaler oder zigarrenförmiger Sporangien, die ineinander verschlungen sind und deren Spitzen sich oft berühren (GFMB).

Taenioocrada langii: s. *Stockmansella langii*

Tarella trowenii (Siegen von South Wales): Hauptachsen dichotom, planiert, nackt, terminal farnwedelartig eingerollt. Kleine untergeordnete Äste (glatt, zirkinat, gegabelt) sind ohne besonderes Verteilungsmuster über die Hauptachsen verteilt. Sporangien nierenförmig, an kurzen Stielen in zwei gegenüberliegenden Reihen in einer losen, verzweigten, fertilen Zone angeordnet. Sporangienorientierung auricular. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S.

Thrinckophyton formosum (oberstes Gedinne oder Siegen von South Wales): Hauptachsen pseudomonopodial, distal dichotom, nackt, am Ende farnwedelartig eingerollt, planiert. Kleine untergeordnete Seitenäste erscheinen auf einer Seite direkt unter den Dichotomien der Hauptäste. Tracheiden mit annulären Verdickungen. Sporangien nierenförmig an kurzen Stielchen in ein oder zwei gegenüberliegenden Reihen in einer losen, verzweigten fertilen Zone. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S.

Thursophyton (evtl. *Asteroxylon*): krautig; dichotome bis deutlich übergipfelte Sprosse. Spiralg angeordnete Emergenzen, die beim Abfallen deutliche runde Male hinterlassen, z.B. *Th. elberfeldense* (ob. Eifelium, unt. Givet): bis 1,5 m hohe Luftsprosse; Sprosse basal dicht, weiter oben locker mit spiralg gestellten Emergenzen (>3 mm lang) besetzt. Sporangien unbekannt. Nach KENRICK und CRANE deuten das Vorhandensein von „circinate vernation“ und pseudomonopodialer Verzweigung mehr auf Affinitäten zu den Zosterophyllen als zu *Asteroxylon*; fertiles Material ist nicht bekannt.

Tortilicaulis (*offaeus*, *transwalliensis*): Gedinne von England. Achsen nackt, dichotom. Sporangien terminal, ovoid bis fusiform, einfach oder bifurkat. Keine Columella bekannt. Ad Horneophytosida.

Trichopherophyton teuchansii (Siegen von Rhynie). Distale Achsen dichotom, mit „circinate vernation“ (farnblattartiger terminaler Einrollung) und unizellulären Härchen; proximale Pflanzenteile unbekannt. Tracheiden mit annulären oder helikalen Verdickungen. Sporangien breitoval bis nierenförmig an kurzen vaskularisierten Stielchen, aufrecht orientiert. Gametophyt unbekannt. Zosterophyllopsida i.e.S.

Tursuidea paniculata (oberes Unterems): schraubig verzweigte Hauptachsen; Bau erinnert an frühe Farne. Stärkere Achsen mit Narben, die von feinen Härchen herrühren könnten. Sporangienstände als verlängerte Rispe sowie als mehrfach geteiltes Sprosssystem, das mit meist zwei Sporangien an einem Spitzentrieb endet. Von GFMB noch zu den Nacktfarnen (also nicht zu den Farnen!) gestellt (GFMB).

Uskiella spargens: (oberstes Gedinne und/oder Siegen). Achsen nackt, dichotom. Tracheiden fraglich, Stomata unbekannt. Sporangien flach fusiform, terminal. Deshiszenz helikal entlang der Sporangienwand. Basale Eutracheophyten.

Wendenia: Zosterophyllen mit ungewöhnlich kompakt gebauten, von der groben Form her an Koniferen erinnernden Zapfen. Siegen, z.B. Weganschnitt im Lahrachtal bei Bürdenbach.

Yarravia: ältester Vertreter der Zosterophyllaceae (U-Ludlow Australiens). 5 - 6 Sporangien sind zu einem terminalen Synangium vereint.

Yunia dichotoma (Obersiegen Chinas): „Trimerophyt“. Hauptachsen mehr oder weniger dichotom gabelnd mit prominenten multizellulären Stacheln mit spitzen Enden. Aufeinanderfolgende Dichotomien verschieben sich evtl. um 90 Grad. Sporangienposition unsicher, wahrsch. terminal; meist ein oder gelegentlich zwei Sporangien am Ende der dichotomen Äste. Gametophyt unbekannt. NaA basale Eutracheophyten.

Zosterophyllum: entgegen früherer Annahmen nicht teilweise submers, sondern voll terrestrisch (Stomata an den Achsen)

Zosterophyllum (Z.) deciduum (Ems Belgiens): Grundbauplan (einschl. Form der Sporangienähre) wie *Z. myretonianum*, aufrechte Äste aber mehr oder weniger dichotom gegabelt.

Z. (Platyz.) divaricatum (unt. Ems von Gaspe): Hauptachsen nackt, dichotom; sterile Achsen mit terminaler farnwedelartiger Einrollung und H-Verästelungen und kleinen, subordinierten Ästen könnten zu derselben Pflanze gehören. Tracheiden mit annulären Verdickungen, Wandstruktur vom G-Typ. Sporangien nierenförmig, an kurzen Stielen, zweireihig, zu einer Seite der Achse orientiert; eine lose, verzweigte fertile Zone bildend. Gametophyt unbekannt.

Zosterophyllum fertile (Gedinne Belgiens; Wales). Hauptachsen nackt, dichotom. Farnwedelartige terminale Einrollung fraglich. Sporangien nierenförmig an kurzen vaskularisierten Stielchen, helikal angeordnet in einer kompakten, unverzweigten fertilen Zone. Die Form der Sporenmasse könnte auf eine zentrale, sterile Columella schließen lassen. Gametophyt unbekannt.

Zosterophyllum (Platyz.) llanoveranum (Siegen von South Wales; U-Devon Sibiriens): Hauptachsen nackt, unregelmäßig in pseudomonopodialer und evtl. dichotomer Weise gabelnd, Enden wahrscheinlich farnartig eingerollt. Tracheiden mit annulären Verdickungen. Sporangien nierenförmig an kurzen Stielchen in ein oder zwei (gegenüberliegenden) Reihen. Gametophyt unbekannt.

Zosterophyllum myretonianum (Gedinne Schottlands): auf dem Boden liegende, sich rasch dichotom teilende basale Achsen geben ungeteilte oder sich vielleicht dichotom teilende, nackte, lange, aufrechte Achsen ab. Tracheiden mit annulären Verdickungen. Stomata histologisch bekannt. Sporangien nierenförmig, an kurzen Stielen, helikal angeordnet an den aufrechten Achsen, so dass lose gebaute Ähren entstehen.

Zosterophyllum rhenanum: semisubmers; Sprosse glatt, blattlos, dichotom bis übergipfelt verzweigt oder unverzweigt. Bei *Z. rhenanum* (U-Devon, z.B. Siegen) sind die Sprosse selten gegabelt. Sporangien einseitig alternierend in zwei Zeilen in ährenförmigen Ständen von 1 bis 5 cm Länge und 0,5 - 0,8 mm Breite. Sprosse 2 - 5 mm breit und von einer nur 0,2 mm breiten Stele durchzogen. Sprosse nackt, relativ starr aussehend, meist zu vielen nebeneinander liegend. Die aus vielen Gabelungen resultierenden Seitensprosse stellen sich bald durch relativ scharfes Umbiegen parallel zum Mutterspross und sind dann nur noch selten gegabelt. Typisch sind die parallelen Sprossachsen.

Anhang:

Merkmale der „Psilophyten“ bzw. verwandter Gruppen und deren Definitionen (nach KENRICK und CRANE, ergänzt)

Antheridium: mehr oder weniger kugelförmige Ansammlung von Spermatozoiden, von sterilen Zellen umhüllt. Bei allen Embryophyten grundsätzlich ähnlich gebaut. Weibliches Gegenstück: Oogonien. Oberbegriff: Gametangien.

Archegonium: steriles Gewebe des Gametophyten, das eine Kammer umgibt, in der sich die Eizelle befindet. Bei allen Embryophyten ähnlich gebaut. Auch beim vermeintlichen Gametophyten von *Horneophyton* nachweisbar.

Circinate vernation: Einrollung des Endes der Achse (wie bei jungen Blättern rez. Farne vor der vollständigen Entrollung). Häufig bei Zosterophyllen (aber nicht bei allen!); bei Lycopsiden (auch basalen Formen) nicht vorhanden, bei Euphyllophyten manchmal vorgetäuscht in Form einer Rückkrümmung der Enden vegetativer Sprosse oder Sporangien, ohne dass dies aber das Ergebnis eines grundsätzlich zirkinate Entwicklungsmusters ist (*Psilophyton*, *Tetraxylopteris*, *Rhacophyton*, *Ibyka*, *Pseudosporochnus*). Das zirkinate Wachstumsmuster rezenter Farne oder früher farnartiger Fossilien (*Rhacophyton*) ist eine konvergente, eigenständige Entwicklung zu derjenigen der Zosterophyllen.

Columella: steriles Gewebe, das sich innerhalb der Sporenmasse im Sporangium von Horn- oder Laubmoosen sowie *Horneophyton* entwickelt; niemals bei Lebermoosen; keine Hinweise auf eine wohlentwickelte Columella in *Aglaophyton*, *Psilophyton*, *Asteroxylon* usw.

Cuticula: typisch für die Sporophyten fast aller Embryophyten (manchmal sehr dünn bei Moosen, möglicherweise fehlend bei einigen Laubmoosen). Bei Gefäßpflanzen aus Polyestern und Wachsen aufgebaut. In Grünalgen grundsätzlich nicht vorhanden; lediglich die spezialisierte Oberflächenschicht in *Coleochaete* könnte funktionell Ähnlichkeiten zur Cuticula der Landpflanzen aufweisen.

Dornen: s. multizelluläre Anhänge

Elaters: sterile Zellen im Archosporium von Leber- und Hornmoosen, wahrscheinlich mit Ernährungsfunktion für die sich entwickelnden Sporen; sie helfen wahrscheinlich auch bei der Dehiscenz und Verbreitung der Sporen. Bei Laubmoosen und Polysporangiophyten grundsätzlich nicht vertreten.

Farnwedelartige Einrollung s. „circinate vernation“

Gametangienposition (Antheridien, Oogonien): sehr unterschiedlich bei Lebermoosen, terminal bei Laubmoosen, frühen Polysporangiophyten und Lycopodiaceae; *nicht* terminal bei Charophyten, Hornmoosen, rezenten basalen Farngruppen (Marattiales, Psilotaceae, Schizaeaceae, Ophioglossales), *Equisetum*.

Gametophytenblätter: große Vielfalt blattartiger Anhänge an den Gametophyten von Lebermoosen; einfacher Bau der Blätter an Gametophyten von Laubmoosen. Keine Gametophytenblätter bei Charophyten, Hornmoosen, rezenten Gefäßpflanzen und frühen Polysporangiophyten.

Generationswechsel: Basale Polysporangiophyten hatten einen mehr oder weniger isomorphen Generationswechsel, wie die sehr gut erhaltenen Gametophyten mit Antheridien und Archegonien aus Rhynie beweisen. Bisher sind drei Gametophyten bekannt (*Lyonophyton rhyniensis* zu *Aglaophyton al. Rhynia major*; *Langiophyton mackiei* zu *Horneophyton lignieri*; *Kidstonophyton discoides* zu *Nothia aphylla*). Alle drei Gametophyten sind kleine, dichotom verzweigte Pflänzchen mit terminalen Gametangiophoren. Histologisch sind die Gametophyten identisch mit den Sporophyten in Hinblick auf Gefäßsystem und Epidermis mit Stomata. Die Gametangien sitzen auf der Oberfläche von konkaven oder konvexen Gametangiophoren, die terminal an den Achsen durch Verbreiterung des Apex entstehen, wahrscheinlich durch Wachstum ausgehend von einem Ringmeristem wie bei rez. Lycopodiaceae: deren Position und Morphologie der Archegonien ähnelt der von Hornmoosen und basalen Tracheophyten. Die Kondition, wie sie heute noch bei *Lycopodium* angetroffen wird, und die extrem an die Gametangiophoren von *Kidstonophyton* (= Gametophyt von *Nothia aphylla*, der in die Nähe der Lycophytina gestellt wird) erinnert, scheint somit eine weit

verbreitete, basale Form von Gametangiophoren in Landpflanzen zu konservieren (in beiden Fällen handelt es sich um eine expandierte, scheibenförmige Struktur vergleichbarer Größe und Form mit Gametangien an der konvexen Oberseite, umgeben von einem erhabenen seitlichen Rand ohne Gametangien). Die Gametangiophore von *Lycopodium* entspricht damit im Bau exakt derjenigen von *Kidstonophyton* (*ad Nothia aphylla*) aus dem U-Devon von Rhynie!

Sciadophyton weist mind. 12 Achsen auf, wenig dichotom verzweigt und mit terminalen scheibenförmigen, unregelmäßig umrandeten Gametangiophoren.

Kladistisch scheint die Entstehung des isomorphen Generationswechsels eine Neuentwicklung auf dem Niveau der Polysporangiophyten zu sein.

Die Gametophyten aller rezenten Gefäßsporenpflanzen sind klein, einfach, unauffällig, meist unterirdisch; ein grundsätzlich achsialer Bauplan findet sich aber bei den Gametophyten der Lycopodiaceae, Psilotaceae, Stromatopteridaceae und Ophioglossaceae, eine thalloide Morphologie dagegen bei den Marattiales und vielen leptosporangiaten Farnen. Laubmoose haben große, morphologisch komplexe Gametophyten, Hornmoose dagegen thalloide, Lebermoose haben teils einfache thalloide, teils komplexe achsiale Gametophyten. Bei basalen Polysporangiophyten kam es dann offenbar zu einer erheblichen Vergrößerung und Weiterentwicklung sowohl des Sporophyten wie zunächst auch des Gametophyten; die Gametophyten der heutigen Pteridophyten sind dagegen im Vergleich zu den Gametophyten der frühen Polysporangiophyten extrem reduziert.

Heterosporie: insgesamt mind. 11 x bei Gefäßpflanzen unabhängig voneinander entstanden (Barinophytaceae, Selaginellales, Isoetales, Equisetales, Sphenophyllales, Stauropteridae, Salvianeales + Marsineales, *Platyzoma*, Aneurophytales, Archaeopteridales, Protopityales, Noeggerathiales, Creopsidales, Spermatophytata); in den meisten Fällen entstand die Heterosporie innerhalb eines kurzen Zeitintervalls im O-Devon oder U-Karbon. Eine komplette Reversion zur Isosporie wurde bisher nie dokumentiert (aber z.B. für Protolpidodendrales als evtl. möglich diskutiert). Innerhalb der Lycophyten ist Heterosporie mindestens 2 x unabhängig voneinander entstanden (Barinophyten; Selaginellales + Isoetales). Das nahezu gleichzeitige Auftreten der Heterosporie im O-Devon/U-Karbon wird als Adaptation an eine aquatische oder semiaquatische Lebensweise interpretiert (nachgewiesen für Equisetopsida und Isoetales); neu entstandene heterospore Taxa hatten wenig Konkurrenz von ihren homosporen Vorfahren zu befürchten, da wenige isospore Gruppen in der Lage waren, unter semiaquatischen Bedingungen zu leben. Für voll-terrestrische heterospore Gruppen wie Samenpflanzen und Selaginellales wird eine aquatische Phase zu Beginn ihrer Entwicklung (mit sekundärer Rekolonisation terrestrischer Habitate) vermutet. Der absolute und relative Rückgang der heterosporen Pteridophyten in den karbopermischen Feuchtgebieten im Laufe der Zeit wird nicht auf die Konkurrenz mit den Samenpflanzen zurückgeführt, sondern klimatische Veränderungen (starke Erwärmung, Trockenheit).

Kauline Anordnung der Sporen: s. unter „Sporophyll“

Ligula: kleine blattartige Struktur an der adaxialen Seite von vegetativen Blättern und Sporophyllen; bei allen heterosporen Lycopsiden, zusätzlich aber auch bei der homosporen *Leclercqia* nachweisbar. Bei basalen Lycopsiden (*Asteroxylon*, *Baragwanathia*) mit Sicherheit fehlend. Entstehung s. unter „multizelluläre Anhänge“.

Megaphylle: blattförmige Anhänge bei Samenpflanzen, Farnen und Equisetopsiden mit komplexen Äderungsmustern. Die Megaphylle entstanden gemäß der insoweit akzeptierten Telomtheorie aus dichotom verzweigten seitlichen Anhängen der frühen Euphyllphytina mittels einer Reihe von Transformationen: zunächst der Planation des Verzweigungssystems, gefolgt von Modifikationen der lateralen Auswüchse durch seitliche blättchenartige Auswüchse („Webbing“) und evtl. Fusion dieser Auswüchse, um eine echte Blattlamina mit offen dichotomer Äderung zu produzieren. Intermediäre Stadien wurden bei zahlreichen frühen fossilen Taxa gefunden.

Die Megaphylle der drei o.g. Gruppen sind homolog auf der Basis dichotom verzweigter, dreidimensionaler lateraler Anhänge vom *Psilophyton*-Typ; die Transformationen (Planation, Webbing und Fusion) erfolgten in den drei Gruppen unabhängig voneinander (konvergent); vielleicht kann nur die offen dichotome Äderung der meisten basalen Glieder dieser drei Linien als homolog angesehen werden.

Mikrophylle: s. multizelluläre Anhänge

Multizelluläre Anhänge: unvascularisierte multizelluläre Dörnchen oder „Zähnen“ sind bei vielen frühen Polysporangiophyten vorhanden; unizelluläre Papillen oder Härchen kommen bei vielen Zosterophyllen vor, sofern sie nicht ganz nackt sind; daneben sind aber auch multizelluläre Dornen häufig bei anderen Zosterophyllen (1-5 mm lange filiforme Dörnchen bei *Sawdonia*, *Deheubarthia*, *Konioria*; mit expandierter Spitze: *Discalis*, *Anisophyton*; deltaförmige Dornen bei *Crenaticaulus*, *Serrulacaulis*; gegabelte Dornenspitzen bei *Sawdonia acanthotheca*; kleine Emergenz mit einer Spaltöffnung an der Spitze bei *Nothia*), aber auch einigen „Rhyniophyten“ (*Dutoitea*, *Huvenia*)

und einigen *Psilophyton*-Arten. Alle diese Anhänge sind nicht vaskularisiert und sie haben auch keinen Einfluss auf die Vaskularisierung des darunterliegenden Gewebes. Dörnchenartige Auswüchse müssen sich mehrfach getrennt bei der Entwicklung der Landpflanzen gebildet haben.

Mikrophylle sind dagegen größer als Dörnchen, entweder voll vaskularisiert (mit einem einzigen Gefäßstrang; Ausnahme: einige *Sigillaria*-Arten mit doppeltem Gefäßstrang), oder sie beeinflussen die Vaskularisierung des angrenzenden Gewebes (*Asteroxylon*: die Tracheiden selbst enden an der Blattbasis). Das Mikrophyll ist (im Gegensatz zu einem Dorn) also ein Stammauswuchs, der die Differenzierung des achsialen Gewebes beeinflusst. Mikrophylle sind typisch für Lycopsiden und kommen bei Zosterophyllen nicht vor (!). Die Lycopsiden weisen einen einzelnen Gefäßstrang im Mikrophyll auf. (Ausnahme: *Asteroxylon*: Vaskularisierung endet an der Blattbasis; einige Selaginellen mit verzweigtem Gefäßsystem im Mikrophyll). Üblicherweise bei Lycopsiden ungeteilt; Ausnahmen: *Haskinsia* (sagittiert); *Leclercqia*, *Colpodexylon*: ein- oder zweifach gegabelt (ansonsten aber hat das Mikrophyll von *Leclercqia* typische Lycopsidenmerkmale: einzelnes, adaxiales Sporangium, distale Ligula, gut entwickelter, singulärer Gefäßstrang). Üblicherweise isophyll, dimorphe Blätter aber bei den meisten Arten der Selaginellaceae. Rezent kommen Mikrophylle bei Lycopsiden und Equisetales vor. Kladistisch stellen Mikrophylle eine Synapomorphie der Lycopsida dar, Megaphylle sind unabhängig von den Mikrophyllen entstanden. Die Mikrophylle der Equisetaceae sind sekundär. Stammformen der Samenpflanzen (Aneurophytales), der Farne (*Pseudosporochnus*, *Rhacophyton*) und Equisetalen (*Ibyka*, *Archaeocalamites*) besitzen potentielle Vorläufer von Megaphyllen in Form schmaler, oftmals unplanierter und unverwachsener seitlicher Anhänge. Die Megaphylle der Euphyllophytina sind somit offenbar homolog auf der Ebene lateraler Anhänge, aber weitere Entwicklungsschritte der Megaphyllmorphologie (Planation, Verwachsung, farnwedelartige Entrollung bei Farnen) entstanden wohl unabhängig voneinander in diesen Gruppen. Das laterale Verzweigungssystem der Stammgruppe der Euphyllophytina (*Eophyllophyton*, *Psilophyton*) bildet das Grundgerüst für die Blätter der Euphyllophytina. Planation und Verwachsung könnten sich bei *Archaeopteris* evtl. unabhängig (konvergent) entwickelt haben, abhängig davon, ob nun die Archaeopteridales oder Aneurophytales die Schwestergruppe der Samenpflanzen sind (was z.Zt. ungeklärt ist).

Terminale fiederblättchenartige Anhänge (dichotom, nicht planiert, klein) sind typisch für viele Euphyllophytina (*Ibyka*, *Pseudosporochnus*, *Eophyllophyton*, (!) *Estinnophyton*, *Rhacophyton*, *Psilophyton dawsonii*, Aneurophytales).

Entstehung der Mikrophylle der Lycopsiden: von mehreren Hypothesen (Reduktion eines vormals komplexen lateralen Verzweigungssystems zu einem Mikrophyll bzw. Sporangien-Sporophyll; Sporophyll und Mikrophyll als neu entstandene Struktur aus einem sterilen Auswuchs des Stammes) erscheint die „Sterilisationshypothese“ am plausibelsten: das Mikrophyll bzw. Sporophyll stellt ein sterilisiertes Sporangium dar. Gegen die Entstehung der Mikrophylle aus dornartigen Stammauswüchsen spricht der Umstand, dass diese sehr viel schmaler und zahlreicher als Mikrophylle sind, nicht in einer bestimmten phyllotaktischen Weise angeordnet sind; die Entstehung von Mikrophyllen aus den Dornen würde deren Vergrößerung, Vaskularisierung, Verminderung der Anzahl, phyllotaktisches Rearrangement und die Synchronisation von Phyllotaxis und Sporangiotaxis erfordern, was sehr unwahrscheinlich ist; außerdem haben einige Arten Dornen auf den Sporangien selbst. (Auch die fehlende Vaskularisierung des Mikrophylls von *Asteroxylon* ist kein Argument zugunsten der de-novo-Entstehung der Mikrophylle; sie ist wohl die Folge eines sekundären Verlustes einer bereits vorher existenten Vaskularisierung des Mikrophylls, wofür die länglichen Zellen sprechen, die in den Mikrophyllen von *Asteroxylon* selbst zu finden sind und die Reste eines reduzierten Gefäßsystems darstellen dürften. Außerdem korreliert das Fehlen von Vaskularisierung im Mikrophyll mit einem Fehlen von Vaskularisierung in entsprechenden Arealen des Sporangiums, was ein ergänzendes Indiz für die Homologie von Mikrophyll und Sporangium ist).

Wahrscheinlich entstanden also alle Anhänge der Lycopsiden (Mikrophylle, Ligula, Sporangien) durch eine basale Modifikation des Entwicklungsweges, der zum Sporangium führt, sie sind also homolog zu Sporangien; das Mikrophyll resultierte aus der Sterilisation der Zelllinie, die üblicherweise ein Sporangium bildet. Die enge Assoziation von Sporangium und Sporophyll könnte auf einer Verdoppelung des Entwicklungsweges, der zum Sporangium führt, beruhen, um ein Sporangienpaar zu bilden, gefolgt von der Sterilisation des Entwicklungsweges im basalen Anteil des Paares, wodurch ein steriles Blatt entstand, mit dem das Sporangium verbunden ist. Für diese „Sterilisationshypothese“ sprechen viele Gemeinsamkeiten in der Ontogenie sowie Phyllotaxie von Mikrophyll und Sporangium: Position am Stamm, Entstehung aus lateralen Strukturen von Epidermisinitialen in der Nähe des Stamm Apex, Ähnlichkeiten in der Vaskularisierung, helikale Phyllotaxie. Der Vorgänger des Mikrophylls ist also das laterale Sporangium mit helikaler Sporangiotaxis und einem einzigen Gefäßstrang, wie es bei Lycophytina (Lycopsiden, Zosterophyllopsida) angetroffen wird.

Eine mögliche Übergangsform (*Adoketophyton subverticillatum*, China) zeigt sporangienähnlich geformte, fächerförmige Sporophylle mit einem einzelnen adaxialen reniformen Sporangium; Achsen ansonsten nackt (genaue kladistische Position in Bezug auf Lycopsida und Zosterophyllopsida unbekannt). Ein direkter fossiler Nachweis der Sterilisationshypothese steht aber noch aus; sie wird eher durch ontogenetische Studien gestützt.

Auch die Ligula soll ein Homolog zum Mikrophyll sein; sie entwickelt sich wie das Sporangium und Mikrophyll aus Epidermisinitialen; das rasche Wachstum der Ligula nahe dem Stammapex entspricht demjenigen der Mikrophyll; aber die Zellteilung wird schneller beendet, so dass die Ligula klein bleibt.

Phyllotaxie (Anordnung der Blätter an der Achse): bei Lycopsiden überwiegend helikal, aber Ausnahmen (einige Arten der Lycopodiaceae, Selaginellaceae und baumförmigen Lycopsida).

Sekundärwachstum: Voraussetzung für Baumformen bei den meisten Pflanzengruppen (aber keine *conditio sine qua non*, s. z.B. Palmen; allerdings erfolgt bei manchen Palmen ein diffuses Dickenwachstum). Extensives Sekundärwachstum rezent nur bei Samenpflanzen; aber weit verbreitet bei mehreren Gruppen von Samenpflanzen im oberen Paläozoikum. Sekundärwachstum führt zu einer Zunahme des Stamm- und Wurzelumfanges; zusätzliches Gewebe wird gebildet durch ein oder mehrere laterale Meristeme, die Xylem, Phloem und kortikales Sklerenchym produzieren.

Sekundärxylem wurde bei aneurophytalen Progymnospermen (*Tetraxylopteris*, *Triloboxylon*, *Proteokalon*, *Aneurophyton*, *Rellimia*), wahrsch. bei Archaeopteridales und *Prototitys* angetroffen; Sekundärphloem ist dagegen wesentlich seltener (bei baumförmigen Lycopsiden und Equisetopsiden ist das Kambium einschichtig und bildet nur Sekundärxylem), wird aber z.B. bei Sphenophyllales angetroffen.

Aus kladistischen Gründen ist das Sekundärwachstum bei Euphyllophyten und Lycopsiden trotz der Ähnlichkeiten bei der Bildung der sekundären Gewebe unabhängig (konvergent) entstanden; Unterschiede betreffen aber z.B. das Fehlen eines Sekundärphloems bei Lycopsiden im Vergleich zu den Samenpflanzen. Das Fehlen des Sekundärwachstums (bzw. das eingeschränkte Sekundärwachstum) bei vielen Angiospermen und Isoetaceae stellt einen sekundären Verlust dar. Das Fehlen von Holz bei vielen modernen Euphyllophyten (Equisetaceae, Marattiales, Filicopsida) könnte darauf beruhen, dass ihre Vorfahren zu krautiger Lebensweise zurückgekehrt sind.

Der Nachweis von gerichtetem Metaxylem in größeren Achsen von *Psilophyton* und evtl. *Protopteridophyton* deuten darauf, dass dieses Element des Sekundärwachstums ein weiter verbreitetes Merkmal der Euphyllophytina ist; allerdings ist es bei *Psilophyton* unklar, ob das Metaxylem die Folge kambialer Aktivität darstellt.

Spaltöffnungsapparat (Stomata): zwei nierenförmige Zellen am Eingang einer Öffnung, die in die substomatale Kammer führt. Stomata fehlen grundsätzlich bei Lebermoosen; die Sporophyten einiger Horn- und Laubmoose sowie der meisten Gefäßpflanzen weisen Stomata auf. Bei *Sporogonites* aus Wales, *Aglaophyton*, *Horneophyton*, *Cooksonia pertonii*, *Rhynia*, *Asteroxylon*, etlichen Zosterophyllen und vielen Trimerophyten nachweisbar, ebenfalls bei Gametophyten basaler Rhyniophyten aus Rhynie. Die Stomata entwickelten sich vor der Entstehung wasserleitender Systeme (Tracheiden); wasserleitende Systeme sind keine zwingende Voraussetzung für Stomata, da bei kleinen Pflänzchen ein rein auf Diffusion basierendes Wasserleitungssystem in Kombination mit Stomata funktionieren würde (aber seine Grenze bei wenigen Dezimetern Höhe findet).

Nur einmal in der Evolution entstanden, aber bei vielen Laub-, Hornmoosen und Gefäßpflanzen sekundär verlorengegangen; bei Lebermoosen grundsätzlich fehlend. Der Verlust von Stomata erfolgt bei Landpflanzen häufig sporadisch aus ökologischen Gründen, die Stomata überflüssig machen, insbesondere bei Taxa mit einer sehr einfachen Morphologie des Sporophyten (Horn-, Laubmoose) sowie bei aquatischen, parasitären oder saprophytischen Gefäßpflanzen (z.B. aquatische Isoetaceae, *Ceratophyllum* als aquatische Pflanze; bei anderen aquatischen Angiospermen sind die Stomata auf die Oberseite schwimmender Blätter beschränkt, bei wieder anderen funktionslos). Landfarne wie Hymenophyllaceae und Hymenophyllopsidaceae verloren die Stomata aufgrund des Umstandes, dass diese Farne Wasser grundsätzlich durch die Blattoberfläche aufnehmen.

Sporangien: Definition: zentrale Sporenmasse, umgeben (eingekapselt) von einer eine oder mehrere Zellschichten dicken Hülle. Bei Bryopsiden, Hornmoosen und *Horneophyton* umschließt die Sporenmasse noch eine zentrale sterile Region (Columella); bei Marchantiopsida und Anthocerotopsida differenzieren sich bestimmte Zellen des Archesporiums in sterile, meist verlängerte Elater-Zellen, die die Verbreitung der Sporen erleichtern.

Bei basalen Landpflanzen sind die Sporangien kugelförmig bis spindelförmig oder nierenförmig und üblicherweise an kurzen Stielchen sitzend. Alle Sporangien der Landpflanzen sind homolog.

Die flache, nierenförmige Form der Sporangien in basalen Lycophytina (Zosterophyllen) kann direkt mit entwicklungsbiologischen Eigenheiten dieser Gruppe korreliert werden: die bilaterale Symmetrie entsteht mit der Reihe von Epidermisinitialen, und die nierenförmige Form entsteht durch weitere seitliche Zellteilungen in den Zelllinien, die zu Sporen bzw. der Sporangienhülle führen.

Eine Veränderung der Sporangienform erfolgte dann bei den Protolepidodendrales und Isoetales: die Sporangien sind dorsoventral elongiert (statt abgeflacht wie bei den Lycopodiaceae), aber dennoch nierenförmig im Querschnitt. Die Ontogenie der Sporangienverlängerung unterscheidet sich bei den Protolepidodendrales aber fundamental von derjenigen der Isoetales.

Sporangienbefestigung: Bei Zosterophyllen und Lycopsiden sitzen die Sporangien an kurzen Ästchen, die bei *Zosterophyllum myretonianum*, *Nothia*, *Asteroxylon* als vaskularisiert bekannt sind. Bei Moosen stehen die

Sporangien terminal am Ende einer kurzen Achse (Seta). Bei basalen Polysporangiophyten sitzen die Sporangien oft einzeln an den Enden der Hauptäste (*Aglaophyton*, *Cooksonia*, *Uskiella*). Bei *Rhynia* und *Stockmansella* sind die Sporangien lateral an den Achsen ansitzend, bei *Huvenia* sitzen sie terminal an kurzen, unverzweigten oder bifurkaten Achsen, so dass das Sporangium als ansitzend (kaulin) erscheint.

Sporangienform: bei Zosterophyllen und basalen Lycopsiden (*Baragwanathia*, *Drepanophycus*, *Asteroxylon*) nierenförmig bis oval, bei „Rhyniophyten“ wie *Uskiella*, *Sartilmania*, *Yunia* rund bis länglich oder spatelförmig, in anderen Rhyniophyten (*Cooksonia*-Arten, *Renalia*) nierenförmig, bei anderen *Cooksonia*-Arten halbkugelig (als Expansionen der Achsenspitze), kreis- oder ellipsenförmig. Sporangien von *Horneophyton* und *Caia* sind zylindrisch und achsenähnlich und daher kaum von der Achse zu unterscheiden.

Fusiforme Sporangien sind typisch für basale Euphyllophyten (*Psilophyton*, [!] *Estinnophyton*, *Rhacophyton*, *Tetraxylopteris*, *Pseudosporochnus*), aber auch in *Aglaophyton*, *Rhynia*, *Salopella*, *Eogaspesia*, *Sporogonites*.

Sporangienvaskularisierung: bei rezenten Lycopsiden ist das Sporophyll, nicht das Sporangium selbst vaskularisiert. Vaskularisierte Sporangien bei *Z. myretonianum*, *Nothia*, *Gumuia*, *Trichopherophyton*; Situation bei anderen Zosterophyllen unbekannt. Vaskularisierte Sporangien bei *Asteroxylon*, *Drepanophycus*.

Sporangiophor: Sporophytenachse mit innerer Differenzierung der Gewebe.

Sporangiotaxis: Anordnung der Sporangien, sofern sie nicht terminal sitzen: bei Zosterophyllen oft in zwei vertikalen, einander gegenüberstehenden Reihen in derselben Ebene wie das Hauptverzweigungssystem, manchmal aber auch im rechten Winkel dazu (dorsiventrale Reihen). Die reihige Anordnung findet sich bei allen Sawdoniales (Ausnahme: *Hsua* durch Reversion terminal). Bei basalen Lycophytina und zahlreichen *Zosterophyllum*-artigen Pflanzen aus der kladistischen Nähe der Abzweigung der Lycopsiden sind die Sporangien wahrscheinlich helikal um die Achse herum angeordnet (*Huia*, *Gumuia*, *Hicklingia*, *Nothia*, *Zosterophyllum*-Untergattung *Zosterophyllum*). Helikale Anordnung in basalen Lycopsiden (*Baragwanathia*), fraglich bei *Drepanophycus* und *Asteroxylon*. Die helikale Anordnung bei den Lycopsiden könnte die Ursache für die helikale Phyllotaxie der Mikrophyllie darstellen. Bei basalen Euphyllophyten mit terminalen Sporangien ist keine Sporangiotaxis definierbar, bei höheren Formen (*Tetraxylopteris*, *Rhacophyton*) scheinen die Sporangien auf einer Seite einer dichotomen, nicht planierten, blattartigen Struktur angeordnet zu sein.

Sporenmorphologie: Die „trilete Markierung“ ist ein typisches Merkmal der Sporenwand früher Embryophyten; sie entsteht während des Tetradenstadiums an den Kontaktflächen der Sporen. Die Tetraden lösen sich dann auf und die Sporen werden einzeln verteilt; sie behalten diese trilete Markierung als Signatur der meiotischen Teilung. Derartige Markierungen sind typisch für Hornmoose, Polysporangiophyten und Tracheophyten, aber seltener in Laub- und Lebermoosen.

Sporophyll: ohne Sporophyll (=kauline) Anordnung der Sporangien bei Zosterophyllopsida, *Asteroxylon*, *Drepanophycus*; bei allen übrigen Lycopsiden ist ein einzelnes Sporangium regelmäßig mit einem Sporophyll verbunden, meist sitzt das Sporangium in der Achse des Sporophylls oder im unteren Teil der adaxialen Oberfläche, selten außen auf dem Blatt (*Leclercqia complexa*). Bei *Baragwanathia* ist die Existenz von Sporophyllen unklar. Es ist auch unbekannt, ob die Sporangien basaler Taxa wie *Asteroxylon* in irgendeinem bestimmten Zusammenhang mit den Mikrophyllen stehen oder in keiner Weise mit der Mikrophyllotaxie korreliert sind.

Bei den Lycopsiden sind die Sporophylle modifizierte Mikrophyllie, bei den Samenpflanzen wahrsch. hochgradig modifizierte Megaphylle, bei Equisetopsiden reduzierte Seitenäste.

Sporophyt, multizellulär: Synapomorphie für Embryophyten; nicht bei Charophyten. Die Meiose geschieht erst bei der Sporenbildung.

Sporophyt-Verzweigungen: ein verzweigter Sporophyt kann mehrere Sporangien als Ergebnis einer einzigen Befruchtung entwickeln. Dieses Merkmal wird bei allen Tracheophyten angetroffen, aber auch bei basalen Polysporangiophyten mit anderen wasserleitenden Systemen (statt Tracheiden) wie *Aglaophyton*, *Horneophyton*, *Nothia*. Bei Leber- und Hornmoosen sind die Sporophyten immer unverzweigt, bei Laubmoosen nur in seltenen Ausnahmen einmal dichotom verzweigt (2 Sporangien). Durch die Verzweigung des Sporophyten können Sporenproduktion und Photosynthesekapazität vervielfacht werden; außerdem ermöglicht sie eine regionale und funktionale Differenzierung des Sporophyten, indem einzelne Äste in bestimmte spezialisierte Strukturen differenziert werden können (Stämme, Äste, Wurzeln, Megaphylle). Die morphologische Vielfalt der Euphyllophytina basiert größtenteils auf der Modifikation des Verzweigungssystems, während die Konservativität der Lycophyten auf dem Fehlen komplexer Verzweigungen beruht. Die unverzweigten einfachen Sporophyten der Moose zeigen dagegen relativ wenig morphologische Divergenz, selbst zwischen weit entfernten Gruppen wie Leber-, Laub- und Hornmoosen.

Das Fehlen der Sporophytenverzweigung (wie bei Moosen) ist der plesiomorphe Zustand (=Ausgangszustand) der Landpflanzen. Bei den Moosen werden die Hauptkomponenten der Sporophytengeneration (Fuß, Sporophytenachse, Sporangium) sehr früh in der Ontogenie determiniert und entwickeln sich parallel. Da Charophyceen unizelluläre „Sporophyten“ (Zygote) haben, stellt die Multizellularität der Sporophytengeneration eine evolutionäre Novation der Landpflanzen dar. Kleine, unverzweigte, in Fuß, Seta und Sporangium differenzierte Sporophyten, die „parasitisch“ auf den generell größeren, voll autotrophen und autonomen Gametophyten lebten und wuchsen, stellen den plesiomorphen Zustand (Ausgangszustand) der Embryophyten selbst dar. Die dichotome Verzweigung der Polysporangiophyten entstand wahrscheinlich aus Gruppen, die ein apikales Wachstum aufwiesen. Die Verdoppelung der apikalen Zellen, gefolgt von kontinuierlichem apikalen Wachstum, führt zu einer einfachen Dichotomie. Apikales Wachstum kommt bei Sporophyten von Leber- und Hornmoosen nur selten vor (im Gegensatz zu den Gametophyten beider Gruppen), aber ist weiter verbreitet in der frühen Ontogenie der Laubmoose. Weitere Voraussetzungen für das dichotome Verzweigungssystem der Polysporangiophyten waren die Prolongation des apikalen Wachstums in der Ontogenie sowie eine deutliche Verzögerung der Initiierung der Entwicklungslinie, die zum Sporangium führt. Voraussetzung für die Entstehung komplexer dichotomer Verzweigungen mit terminalen Sporangien sind somit: verlängertes apikales Wachstum / Duplikation der apikalen Zellen – apikale Dichotomie / erhebliche Verzögerung der Sporangienbildung.

Stelen: bei einfachsten Gefäßpflanzen ein solider zentraler Xylemstrang; falls fossil erhalten, umgibt das Phloem das Xylem. Bei einigen basalen Polysporangiophyten (z.B. *Aglaophyton*) fehlen Verdickungen der Tracheiden; die Stelen ähneln dann jenen der großen Laubmoose der rez. Polytrichales. Einfache Stelen aus wasserführenden Zellen (Hydroiden), umgeben von phloemartigem Gewebe (Leptoiden), werden bei vielen Moos-Sporophyten und – Gametophyten angetroffen, Hydroide auch in den Gametophyten einiger Lebermoose. Die Hydroiden der Moose ähneln den Tracheiden der Landpflanzen in vielen Details. Den meisten Lebermoos-Gametophyten (und allen Sporophyten) fehlen aber echte wasserführende Zellen; Hydroide wurden bei einigen blattförmigen Calobryales und thalloiden Metzgeriales angetroffen, eindeutige Leptoide sind bei Lebermoosen unbekannt. Bei Laubmoosen sind Hydroide häufiger als Leptoide und kommen sowohl in den Gameto- wie Sporophyten vieler Arten vor, bei Hornmoosen fehlen Hydroide und Leptoide vollkommen.

Nach kladistischen Analysen sind die „Stelen“ der Laubmoose homolog zu denen der Polysporangiophyten.

Protoxylem stellt die frühesten sich differenzierenden Elemente in einem Stamm dar; die Differenzierung erfolgt nahe am Apex, bevor die Zellverlängerung in den umgebenden Geweben vollendet ist. Protoxylemzellen sind üblicherweise schmal mit einfachen helikal-annulären Verdickungen und werden oftmals verformt durch die Zellverlängerungen in der Umgebung. Metaxylem differenziert sich erst zeitlich später aus, nach der Vollendung der Zellverlängerung. Metaxylemzellen sind größer und haben dickere Wände mit einer komplexeren Grubenbildung und werden grundsätzlich nicht durch die Zellverlängerung anderer Zellen beeinflusst bzw. verformt.

Schon bei den frühen Landpflanzen entstanden zwei deutlich unterscheidbare Anordnungen des Protoxylems: zentral, von Metaxylem umgeben (=zentrach) als plesiomorphes Merkmal der Polysporangiophyten, exarch (Protoxylem peripher im Verhältnis zum Metaxylem) bei den Lycophytina. Bei einigen frühen Protracheophyten (*Aglaophyton*, *Horneophyton*) und bei den Rhyniopsida ist die Unterscheidung von Metaxylem und Protoxylem auf der Basis der Zellgröße problematisch. Das gesamte Gefäßsystem von *Rhynia* besteht aus wenigen Tracheiden mit vermeintlichen helikalen Verdickungen und dürfte damit ein Äquivalent zum Protoxylem fortgeschrittenerer Gruppen darstellen, so dass das Protoxylem bei den Landpflanzen weiter verbreitet ist und in der Evolution früher auftrat als das Metaxylem, was auch durch die Ontogenie des Protoxylems in rezenten Pflanzen unterstrichen wird. Die Evolution des Metaxylems scheint eine Errungenschaft der Eutracheophyten zu sein.

Bei den Euphyllophyten ist der plesiomorphe Status der Polysporangiophyten in *Psilophyton* noch erhalten; danach entwickelte sich aber ein Spektrum aus gelappten, vielsträngigen oder markigen (medullären) Formen bei den Stammgruppen der Equisetophyten, echten Farnen und Samenpflanzen. Bei den Lycophytina blieb dagegen die Morphologie der Stelen und des Protoxylems relativ konservativ (polystelisch bei einigen Selaginellen, gelappte oder diszezierte Stelen häufig bei Lycopodiaceae).

Man geht heute davon aus, dass die Stelenmorphologie entscheidend durch die lateralen Anhänge/Verzweigungen sowie durch hormonelle Signale beeinflusst wird. Die Art der lateralen Anhänge und ihre Position haben einen größeren Einfluss auf die Stelenmorphologie als der reine Stammdurchmesser, Pflanzengröße usw.

Stomata s. Spaltöffnungsapparat

Strobilus: Ansammlung von Mikro- und Megasporangiophoren um eine unverzweigte terminale Achse. Weit verbreitet bei Polysporangiophyten; rezent bei vielen Samenpflanzen, rez. Equisetaceae, Lycopsiden, seltener bei Farnen. Bei fossilen Taxa bestehen die Strobili aus Sporangien in Verbindung mit Sporangiphoren, die aber unterschiedlicher Genese sind (s. Sporangiphyll). In den Zapfen der Zosterophylloidsida fehlen Mikrophyll und

Sporophylle grundsätzlich (=nackte Strobili). Auch einige Farne (einige Osmundales und Ophioglossales) besitzen nackte Strobili, wohl infolge von Reduktion. Bei frühen Gruppen der Euphyllophytina (auch Stammgruppentaxa der Spermatophytata, Filicopsida und Equisetopsida) fehlen Strobili; die Sporangien sind in terminalen Büscheln angeordnet.

Tracheen: entstehen, wenn die horizontalen Querwände zwischen den Gefäßgliedern aufgelöst werden (z.B. Angiospermen, Selaginellen).

Tracheidenmorphologie: Die Tracheiden sind nur einmal in der Geschichte der Gefäßpflanzen entstanden, die Tüpfelung der Tracheidenwand („tracheid pitting“) aber mindestens zweimal. Wasserführende Zellen mit internen helikal-annulären Verdickungen und widerstandsfähiger Zellwand sind ein plesiomorphes Merkmal der Gefäßpflanzen. Dieser Zelltyp ist typisch für das Protoxylem (d.h. die zuerst gebildeten Elemente) der rezenten Gefäßpflanzen und gleichzeitig der älteste fossil überlieferte Tracheidentyp. Bei vielen frühen Gefäßpflanzen (Rhyniopsida, Zosterophyllopsida, einige frühe Lycopside) besteht das Xylem ausschließlich aus helikal-annulär verdickten Tracheiden, während bei den meisten rezenten Pteridophyten die Masse des Xylems aus Metaxylem-Tracheiden besteht. Die Ausbildung des Metaxylems erfolgte unabhängig bei Lycopsiden und Euphyllophytina, während das Protoxylem homolog (nicht konvergent) ist.

Ein Verlust von Tracheiden erfolgt selten (nur bei aquatischem Habitat), so fehlt Xylem bei *Ceratophyllum* und *Potamogeton* (aquatische Angiospermen), weil Wasser und Nährstoffe direkt über die Wasseroberfläche absorbiert werden; Phloem ist dagegen vorhanden, weil Photosyntheseprodukte transportiert werden müssen.

Bei *Nothia* (früher Lycopside) gingen die Tracheidenverdickungen wahrscheinlich sekundär verloren, wohl weil es sich um eine semiaquatische Pflanze aus dem Rhynie-Moor handelte; dazu passt die extrem dünne Epidermis und der atypische Bau der Stomata, die wahrscheinlich funktionslos waren.

Tracheiden“pitting“ (Tüpfelung): mit Gruben versehene Metaxylemtracheiden sind typisch für alle rezenten Landpflanzen. Die Gruben stellen Areale der Zellwand dar, in denen wenig oder kein sekundäres Zellwandmaterial abgelagert wurde; sie korrelieren oftmals mit den Gruben benachbarter Zellen. Sie erleichtern die seitliche Bewegung von Wasser und Lösungen im Stamm. Die Form der Grübchen ist kreisförmig bis ungleichmäßig; ihre Anordnung linear, helikal oder in Gruppen. Beim Protoxylem (erste Xylemelemente, die in der Nähe des apikalen Meristems differenzieren) wird das sekundäre Wandmaterial in bestimmten helikalen oder ringförmigen Verdickungen deponiert; eine Grübchenbildung (Tüpfelung) fehlt. In den später gebildeten Tracheiden ist oft eine graduelle Entwicklung der Grübchenbildung von einem losen Netzwerk in Xylemzellen mit relativ dünnem sekundärem Wandmaterial bis hin zu regelmäßigen, gut abgegrenzten Grübchen in den zuletzt gebildeten Metaxylemtracheiden erkennbar.

Bei den frühen Taxa der Polysporangiophyten fehlt dagegen die Tracheidentüpfelung; in diesen Fossilien haben alle Tracheiden helikale oder annuläre Verdickungen analog zum Protoxylem rezenter Pflanzen. Mit Grübchen versehene Tracheiden entstanden unabhängig voneinander mindestens zweimal (bei den Lycopsiden und Euphyllophyten); Xylem, das ausschließlich aus Tracheiden mit annulär-helikalen Verdickungen besteht, ist der plesiomorphe Status (=Ausgangszustand) der Landpflanzen.

Die Rolle des Protoxylems besteht darin, eine ununterbrochene Versorgung des Apex mit Xylemprodukten sicherzustellen; dieses Ziel wird erreicht durch unmittelbare, frühe Differenzierung in der Zone der Gewebeverlängerung unmittelbar unterhalb des Apex. Im Laufe der Zeit werden viele Protoxylemzellen funktionslos, weil sie durch die Zellverlängerung in den Nachbargeweben verformt werden; die Funktion der Wasserleitung wird dann übernommen vom robusteren, stark lignifizierten Metaxylem. Während der kurzen funktionalen Phase des Protoxylems dienen die annulär-helikalen Verdickungen dazu, dem seitlichen Kollaps der Zellwände zu widerstehen. Sie ermöglichen die axiale Verlängerung der Protoxylemzelle durch Streckung in Verbindung mit dem Wachstum der umgebenden Gewebe. Das Protoxylem repräsentiert damit die Histologie der basalen Polysporangiophyten, das Metaxylem ist eine sekundäre Entwicklung. Fossile Übergangsstadien verdeutlichen, dass sich das Tracheidenpitting aus den annulär-helikalen Verdickungen des Protoxylems evolutionär ableitet; so werden gelegentlich diagonale Balken gefunden, die die annulär-helikalen Verdickungen miteinander verbinden, wodurch zu einer Seite offene Grübchen entstehen. Bei basalen Tracheophyten sind diese diagonalen Balken recht selten, je nach Anzahl und Häufigkeit entsteht eine Mischung aus annulär-helikalen Verdickungen und Grübchen. Das Tracheidenpitting (Tüpfelung) entstand also durch Zunahme der Häufigkeit und Regelmäßigkeit dieser diagonalen Balken, woraus ein regelmäßiges Muster von Grübchen resultierte.

Verzweigungsformen:

Dichotom: Tochteräste gleich dick (typisch zumindest für die distalen Teilungen vieler früher Polysporangiata); bei einigen Gattungen (*Rhynia*, *Aglaophyton*, *Horneophyton*) dominiert die dichotome Teilung insgesamt.

Auch bei basalen Lycopsiden (*Drepanophycus*, *Baragwanathia*, *Asteroxylon*) ist die Verzweigung dichotom (=isotom) entsprechend dem rez. Bärlapp *Huperzia*.

Anisotom: Tochteräste ungleichmäßig dick; hierzu gehört:

Pseudomonopodial: anisotom; die breitere Tochterachse überragt die kleineren Seitenäste: typisch bei den meisten Pteridophyten; Zosterophyllen und basalen Euphyllophyten, aber auch Aneurophytales. Bei manchen Zosterophyllen konnte bisher kein pseudomonopodiales Verzweigen festgestellt werden, bei anderen entsteht durch pseudomonopodiales Verzweigen eine fast gerade, senkrechte Hauptachse, während distal noch streng isotome Verzweigungen vorliegen. Auch bei einigen Lycopsiden vorhanden (*Minarodendron*, *Drepanophycus*, vielen Selaginellen, z.B. *Stachygynandrum*), wobei das pseudomonopodiale planierte Verzweigungssystem bei Sawdoniales und Selaginellaceae unabhängig voneinander entstanden ist. Frühe Euphyllophyten (*Psilophyton*) weisen ein helikales pseudomonopodiales Verzweigungssystem auf.

Monopodial: kleine Ästchen entwickeln sich seitlich, oft in Blattachsen, aber nicht bei typischer Dichotomie, d.h. die zelluläre Kontinuität wird (im Gegensatz zum pseudomonopodialen Typ) unterbrochen: Samenpflanzen, einige Farne. Die monopodiale Verzweigung erfordert eine Entwicklungsverzögerung in der lateralen Astspur im Vergleich zum Xylem der Hauptachse.

Planiert/unplaniert: die unplanierte Verzweigung ist basal für Polysporangiophyten. Bei einigen, aber nicht allen Zosterophyllen, ist die Verzweigungsebene planiert, niemals dagegen bei primitiven rezenten oder fossilen Lycopsiden.

Untergeordnete (subordinierte) Verzweigungen: bei vielen Zosterophyllen typisch: jeweils eine kleine, farnwedelartig eingerollte, evtl. dichotom geteilte Seitenachse in der Regel unmittelbar unter (in seltenen Fällen auch über) einer Dichotomie des Hauptachsensystems; diese Nebenachsen sind im rechten Winkel zum Hauptachsensystem orientiert. Bei Lycopsiden werden derartige untergeordnete Verzweigungen nicht beobachtet, bei *Psilophyton dawsonii* können sie dadurch vorgetäuscht werden, dass einer der Äste von zwei dicht aufeinanderfolgenden Dichotomien häufig abortiv ist (nur in den unteren Abschnitten der fertilen Region; der abortive Ast ist auch nicht zirkinat oder zur Basis orientiert wie bei Zosterophyllen). Basale Polysporangiophyten („Rhyniophyten“) haben keine untergeordneten Verzweigungen. Die subordinierte Verzweigung der Zosterophyllen ist wahrsch. homolog zu der Rhizophorbildung bei vielen Selaginellaceae.

Wurzelmantel: typisch bei Marattiales, aber auch bei einigen frühen farnartigen Pflanzen (*Rhacophyton*, *Pseudosporochnus*, *Lorophyton*); es ist aber nicht bekannt, ob die Genese des Wurzelmantels der genannten frühen Taxa derjenigen der Marattiales entspricht.

Xylem-Strahlen: nur bei fortschrittlichen Euphyllophyten (*Tetraxylopteris*, *Rhacophyton*).

Xylem-Zell-Verdickungen: wasserführende Zellen mit differentiell verdickten Zellwänden (z.B. helikal oder annulär) sind typisch für die Sporophyten rezenter Gefäßpflanzen, nicht aber Bryophyten und Grünalgen sowie *Horneophyton* (Details s. unter „Tracheiden“)

Xylem: wasserleitendes System der Gefäßpflanzen; entspricht funktionell dem Hydrom der Laubmoose. Die wasserleitenden Zellen der Laubmoose (Hydroide) haben viele Gemeinsamkeiten mit den Tracheiden der Gefäßpflanzen und wasserleitenden Zellen der basalen Polysporangiophyten, ebenso das Leptom der Laubmoose mit dem Phloem der höheren Pflanzen. Leber- und Hornmoosen fehlen derartige Systeme. Die Sporophyten der Leber- und Hornmoose zeigen keine innerliche Differenzierung.

Zapfen s. Strobili

Stratigraphische Verbreitung von „Psilophyten“ iwS. im rheinischen Unterdevon:

| | U-Sie | M-Sie | O-Sie | U-Ems | O-Ems |
|--------------------------------------|-------|-------|-------|-------|--------------------------------|
| Dawsonites (Sartilmania) jabachensis | | | + | + | |
| Drepanophycus spinaeformis | + | + | + | + | |
| D. gaspianus | | | | + | |
| Protolepidodendron wahnbachense | + | + | + | | |
| P. scharianum | | | | | + (evtl. syn. Leclerq. compl.) |
| Psilophyton arcuatum | | | | + | |
| Psilophyton burnotense | | | + | + | |
| Sawdonia ornata | | | + | | |
| S. spinosissima | | | | + | |

| | | | | |
|---------------------------|-----|---|---|---|
| Sciadophyton laxum | (+) | + | + | + |
| Taeniochrada decheniana | + | + | + | + |
| T. dubia | (+) | + | + | + |
| T. longisporangiata | | + | + | |
| Stockmansella (T.) langii | | | + | + |
| Z. rhenanum | + | + | + | + |
| Z., andere Arten | | | + | + |

nach SCHWEITZER, Tab. 6.1 in: von KÖNIGSWALD et al.; () nach Geolog. Führer 89

lyco-lyco

KL. LYCOPODIINAE/ LYCOPODIATAE/ LYCOPODIO- PHYTA/ LYCOPSIDA / LYCOPODIOPSIDA

Gliederung (nach URANIA):

- O Drepanophycales
 - F Asteroxylaceae
 - F Drepanophycaceae
- O Protolpidodendrales
 - F Protolpidodendraceae
 - F Sublepidodendraceae
 - F Archaeosigillariaceae
 - (naA zusätzlich F Eleutherophyllaceae)
- O Lepidodendrales*
 - F Cyclostigmataceae
 - F Bothrodendraceae
 - F Lepidodendraceae
 - F Lepidocarpaceae
 - F Sigillariaceae
- O Pleuromeiales*
 - F Pleuromeiaceae
- O Isoetales (Brachsenkräuter)
 - F Isoetaceae
 - (naA zusätzlich F Chaloneriaceae)
- O Lycopodiales (Bärlappartige)
 - F Lycopodiaceae (Bärlappgewächse)
- O Selaginellales (Moosfarnartige)
 - F Selaginellaceae
 - F Miadesmiaceae (früher als eigene Ordnung aufgefasst)

* eine andere Klassifikation (angelehnt an CLEAL 1993) stellt anstelle der O Lepidodendrales und Pleuromeiales eine einzige Ordnung Lepidocarpaceae auf, mit folgenden Familien:

Cyclostigmataceae
Flemingtaceae
Sigillariostroboaceae
Lepidocarpaceae
Spenceritaceae
Caudatocarpaceae
Pinakodendraceae
Sporangiostroboaceae
Pleuromeiaceae

Abstammung: im Gegensatz zu den übrigen Pteridophyten nicht von „Trimerophyten“, sondern von basalen Rhyniopsida; gemeinsame Vorfahren mit den Zosterophyllen, die die Schwestergruppe der Lycopsiden darstellen. Für eine gesonderte Stellung neben der Linie der Euphyllophyten spricht vor allem die abweichende Sporangienstellung (blattachselständig).

Nach neuerer Auffassung haben sich die Bärlappe aus frühen Rhyniophyten entwickelt als Schwestergruppe der **Zosterophyllales** (Gedinne bis Frasn, incl. Barinophyten bis O-Tournai) bzw. über paraphyletische basale Taxa der „Zosterophyllales s.l.“, zunächst zu den bereits innerhalb der Lycopsiden basal stehenden **Drepanophycales** (syn. **Baragwanathiales**; ? Ludlow, ? Pridoli, Gedinne bis Frasn-Famenne-Grenze), wobei dann eine Linie zu den **Lycopodiales** (fragl. ab unt. O-Devon), die andere über die **Protolepidodendrales** zu den Baumbärlappen, **Selaginellales** und **Isoetales** führte.

Von KENRICK & CRANE abweichende Theorien zur Ableitung der Bärlappe von basalen Rhyniopsida:

- a) über *Sawdonia/Asteroxylon/Drepanophycus*: bei *Sawdonia* haben die Stacheln keinen Kontakt mit den Leitbündeln, bei *Asteroxylon* sind die Emergenzen bereits blattähnlich, wobei die Leitstränge auf die Emergenzen zulaufen, ohne in sie hineinzureichen, während bei *Drepanophycus* die Seitenorgane von Leitbündeln durchzogen sind und somit aus den Emergenzen echte kleine, dornenförmige Blättchen entstanden sind.
- b) die alternative Theorie geht davon aus, dass die Bärlappblätter durch Reduktion kleiner lateraler Zweigsysteme entstanden, worauf die Blätter von *Protolepidodendron* hindeuten.

Die Insertion der Sporangien sowie die Verzweigung der Rhizome von *Drepanophycus* entspricht den Zosterophyllen; daher sei *Drepanophycus* eher das Endglied einer über *Sawdonia* und *Asteroxylon* führenden Entwicklung innerhalb der Zosterophyllales und kein echter Bärlapp. Die Sporangien von *Drepanophycus* entspringen wie bei *Sawdonia* und *Asteroxylon* einzeln und lateral an den Sproßachsen zwischen den Blättern; sie sind gestielt und von nierenförmigem Umriss.

Erstauftreten:

Baragwanathia longifolia im alleruntersten Devon Australiens [die zunächst für obergotlandisch – Ludlow - gehaltenen Fundschichten wurden ins tiefste Devon gestellt; anno 1997 aber wieder ab O-Gotl. angegeben]; bereits relativ hoch entwickelter Bärlappartiger (Blätter: 4 cm lange Mikrophyll, nadelförmig, manchmal gegabelt erscheinend; Hauptachsen isotom mit kleineren seitlichen Ästchen). Mikrophyll lang, schmal, parallel-randig, helikal arrangiert, mit einem einzigen Gefäßstrang. Alle Tracheiden mit annulär-helikalen Verdickungen (bei *B. abietibiensis*

G-Typ). Sporangien nierenförmig, eingestreut zwischen Blättern mit identischer Morphologie wie diejenigen der vegetativen Achsen. Sporangien in den Achseln unmodifizierter Blätter in einer fertilen Zone. Mikrosporen bekannt, trilet, Gametophyt unbekannt. Grundlegende Ähnlichkeit mit rez. *Lycopodium selago* und *lucidulum*; Blattspuren reichen als Blattadern bis in die Blätter selbst. Modernste Pflanze der damaligen Zeit. Echte Nadelblätter, keine Emergenzen! Später weltweite Verbreitung. Die frühen, ins Ludlow gestellten Reste von *B.* weisen bereits bis 4 cm breite Achsen auf, sind aber nicht identisch mit den devonischen Formen. Diese Pflanzen müssen daher schon im Silur erhebliche Größe erreicht haben und hatten vermutlich daher schon jene Adventivwurzeln, die von devonischen Exemplaren bekannt sind. Da *Baragwanathia*-Achsen im Gegensatz zu vielen anderen Lycophyten keine äußere Schicht aus verdickten, faserartigen Zellen aufwies, wurden die Achsen nur durch den Turgor-Druck stabilisiert.

Ordnung Archaeolepidophytales bzw. Baragwanathiales bzw. Drepanophycales.

Stratigraphische Problematik: die erste Fundstelle wurde aufgrund von Graptolithen ins unt. Ludlow gestellt; der betreffende Graptolith dann aber später als eine neue Art erkannt, und ein weiterer Leitgraptolith deutete auf Siegen. Später wurde eine zweite, stratigraphisch sicher tiefer stehende Fundstelle mit *B.* entdeckt, die aufgrund von zwei Graptolithenarten ins Ludlow gestellt wurde. Schließlich wurde eine dritte, stratigraphisch intermediäre Fundstelle gefunden, die aufgrund eines Leitgraptolithen ins Pridoli datiert wurde. Die Kontroverse um die beiden älteren Lokalitäten hält aber an, weil die *B.*-Flora eher zu den unterdevonischen und untermitteldevonischen Floren der Nordhalbkugel passt. Auch wird die Bestimmung der Graptolithen wegen deren schlechter Erhaltung bestritten. TAYLOR et al. (2009) verweisen aber auf eine Arbeit aus dem Jahr 2000, in der das silurische Alter (Ludlow) bestätigt wurde!

Eine zweite Art, *B. abietibiensis*, wurde aus dem mittl. bis oberen Ems von Kanada beschrieben. Beide Arten haben besonders lange, schmale, paralleelseitige Mikrophylle.

Weitere unterdevonische Bärlappe:

? *Asteroxylon* (z.B. Rhynie): Stellung zu Lycophyten oder Zosterophyllen unklar; Sporangien kaulin und nicht in der Achsel von Blättern. Merkmale der Stele und der apikalen Anatomie sollen aber laut CLEAL/THOMAS (2009) ausreichend Gründe liefern, *Asteroxylon* dennoch „sicher“ zu den Lycophyten zu stellen.

? *Thursophyton* (O Asteroxylales, U- bis O-Devon, bis 1 m hoch, kleine schuppenähnliche Blätter mit Luftkanälen): s. unter „Psilophyten“, evtl. (nach KENRICK & CRANE) den Zosterophyllen näher stehend als den Bärlappen.

Drepanophycus* (ad O Baragwanathiales/Drepanophycales; ob. Gedinne bis Frasn-Famenne-Grenze): bis 1 m hoch, Sporangien zwischen den Blättern lateral an den Sprossachsen, gestielt und nierenförmig. Die Sporophylle hatten noch ein Sporangiochor, das sich in das ansitzende Sporangium und das Tragblatt gabelte. Stomata an den Dornen, noch kein sekundäres Dickenwachstum, Sporangien mit triletten Sporen, noch keine Ligula; eher vom Typus eines Bärlappvorläufers. Sprosse bis 25 mm dick, Mikrophylle bis über 20 mm lang. Blätter, häufig auch schon die Blattspuren gegabelt. Beispiel für den Übergang vom Rhynia- zum Lycophytentyp: Entstehung des Lycophytensprosses durch Übergipfelung, Verwachsung und Reduktion. *Drepanophycus gaspianus* leitet durch die beginnende Blattpolsterbildung bereits zu den Protolepidophytales über. Bei *D. spinaeformis* wurden Wurzeln nachgewiesen, die mehrere cm in die Erde hineinreichen und die sich dichotom teilen.

Verbreitung von *Drepanophycus*: ob. Gedinne des Rheinlands; gesamtes Siegen und Ems, in USA auch im unt. O-Devon (allerdings dort keine fertile Achsen).

* Es wird aber bestritten, dass *Drepanophycus spinaeformis* wirklich ein Bärlappgewächs ist; so sitzen entgegen früherer Auffassungen die Sporangien von *D. spinaeformis* nicht auf Blättern, sondern an Stielen den Achsen an. „*Drepanophycus*“ *gaspianus* ist dagegen wegen der typischen Blattpolster als Bärlappgewächs anerkannt (GFMB).

Erste Protolpidodendrales (Siegen bis Givet) ggf. mit *Protolpidodendron (Estinnophyton) wahnbachense* im Siegen (*P.w.*: U- bis O-Siegen). Abstammung wahrsch. von Drepanophycales. Dichotom gegabelte Mikrophyll, die abschnittsweise in den Blattachsen Sporangien tragen.

Estinnophyton: kriechende dichotomisierende Achsen, die sich gelegentlich aufrichten, um dann fertile Zone zu tragen (fertile Zonen nur an aufgerichteten Achsen), ähnlich der rezenten *Huperzia selago*. Mikrophyll teilen sich in 5, manchmal auch 7, apikale Segmente. Laut CLEAL/THOMAS (2009) bereits mit Ligula an jedem Blat; gestielte Sporangien einzeln an der Oberseite unmodifizierter Mikrophyll. Ungewöhnliche Kombination von Isosporie und Ligula (Anmerkung: diese Beschreibung von *E.* weicht von der Beschreibungen von *E. wahnbachense* ab; s. unter *E.w.*).

Ein dichotomer Ast des Phyllomes wird in der weiteren Folge der Evolution (ab O-Devon) zur Ligula reduziert. Die Differenzierung der Bärlappe in ligulate und eligulate Gruppen deutet sich somit schon im U-Devon an. Isosporie. Ob aber *Estinnophyton* überhaupt zwischen den Rhyniophyten und Protolpidodendrales vermittelt, ist fraglich, da Abweichungen in der Blatt- und Sporangienmorphologie bestehen und nach KENRICK & CRANE eher eine Assoziation mit den Equisetophyten (Sphenopsida) vorliegt (lt. GFMB aber Bärlapp). Sicher sind Protolpidodendrales im Sinne von KENRICK & CRANE erst ab Mitteleifelium (Mühlenberg-Schichten) mit *Leclerqia complexa* nachweisbar; falls oberemische Funde von *Protolpidodendron scharyanum* (der im Givet synonym mit *Leclerqia complexa* ist) ebenfalls zu der letztgenannten Art zu ziehen sind, wären die Protolpidodendrales ab Oberems nachweisbar; wenn *Protolpidodendron (Estinnophyton) wahnbachense* doch zu den Protolpidodendrales gehören würde, wären letztere ab Untersiegen vorhanden. CLEAL/THOMAS betrachten *Estinnophyton* ebenso wie die Arbeitsgruppe von SCHWEITZER als (sichere) Lycophyte und diskutieren keine Alternativen.

Die frühen Bärlappformen (*Drepanophycus, Asteroxylon*) persistieren bis ins untere Oberdevon, *Protolpidodendron* bis ins obere Mitteldevon (Givet). Die Protolpidodendrales gliedern sich in die beiden Familien

- Protolpidodendraceae (*Colpedoxylon, Minarodendron, Leclerqia*, letztere mit Ligula)
- Haskinsiaceae

Im **Mitteldevon** beginnende Baumformen; *Protolpidodendron* noch von krautigem Wuchs, morphologisch "Mini-Schuppenbaum" (im M-Devon ist *Pr. scharyanum* synonym mit *Leclerqia complexa*). Auftreten der Schuppenbaumgattung *Lepidodropsis*, evtl. *Archaeosigillaria* (stark div. Angaben vom M-Devon über O-Devon bis U-Karbon). Im O-Devon (naA schon im M-Devon) **Cyclostigmen** als bis 8 m hohe Schuppenbäume sowie *Zimmermannia* (ebenfalls kleine Bäume). Im M-Devon erste ligulate Lycopsiden (*Leclercqia*, mind. 0,5 m hoch).

"**Cyclostigma-Archaeopteris-Flora**" im O-Devon ohne große pflanzengeographische Unterschiede weltweit vertreten (Spitzbergen, Irland, Schottland, Mitteleuropa, Donezbecken, Ostsibirien, Japan, Australien, Argentinien).

Alte Gliederung der Bärlappgewächse nach ZIMMERMANN (1959), modifiz.:

1. **Archaeolepidophytales:** Gotlandium (?Ludlow; ? Pridoli) bis M-Devon (naA unt. Oberdevon):

- a) Drepanophycaceae (*Baragwanathia, Drepanophycus*) (?Gotl. bis unt. O-Devon)
- b) Asteroxylaceae (Siegen bis unt. O-Devon)

Gabelstrukturen nicht nur in Stämmchen, sondern auch in den Blättern bzw. zugehörigen Leitbündelsystemen; isospor; ohne Blattpolster und ohne Ligula. Das Fehlen von Blattpolstern ist ein Charakteristikum der Archaeolepidophytales. Bereits mikrophylle Sprosse mit Nadelblättern vorhanden. Blattspitzen oder Blattspuren können dichotom gegabelt sein.

ZIMMERMANN nennt außerdem: *Zimmermannia, Eleutherophyllum*, die entweder zu den Archaeolepidophytales oder Protolepidophytales zu stellen sind; bei beiden Blatthöcker in Horizontalreihen anstelle der ansonsten üblichen spiraligen Stellung der Blätter.

2. **Protolepidophytales:** U-Devon bis O-Devon, fraglich bis O-Karbon

- a) Protolepidodendraceae (*Protolepidodendron, Colpodexylon, Lepidodendropsis, Sublepidodendron, Sugambrodendron*, bei letzterem Blätter mehrfach gegabelt)
- b) Barrandeinaceae (*Barrandeina*) (Verwachsung der Gabeltelome zu Gabelnervenblättern)
- c) Archaeosigillariaceae (*Archaeosigillaria, ? Blosenbergia; Lepidosigillaria = Archaeosigillaria primaeva*)
- d) Cyclostigmataceae (*Cyclostigma*): Übergang zu den Lepidophytales
- e) Leptophloeaceae (*Leptophloeum*): Übergang zu den Lepidophytales.
Bis 25 m hoch (Frasne; PNAS 106, 24). Bereits vom Habitus der arboreszenten Lycopsiden des Famenne und Karbons.

Ähnlich Archaeolepidophytales, aber mit beginnender Blattpolsterbildung.

3. **Lepidophytales:** U-Karbon bis U-Perm, evtl. Nachzügler bis in die Trias (Carn)

- a) Lepidodendraceae
- b) Sigillariaceae

Baumförmig, Blattpolster und Ligula vorhanden, meist heterospor, nicht samentragend.

4. **Lepidocarpales (Lepidospermae):** Karbon.

- a) Lepidocarpaceae (Bäume)
- b) [Miadesmiaceae (Kräuter) (neuerdings zu den Selaginellales gestellt!)]

Lepidocarpaceae vegetativ ähnlich den Lepidodendraceae; die beiden Familien sind wahrsch. konvergent entstanden.

5. **Pleuromeiales** (Trias)

Nachzügler aus dem Verwandtschaftskreis der Sigillariaceae. Kakteenähnlicher Stamm, heterospor, ligulat.

6. Isoetales (U-Kreide bis rezent).

Krautig, heterospor, ligulat, polyciliat.

Ohne klar erkennbare Verwandtschaft zu den o.g. Organisationsstufen:

7. Selaginellales (ab Karbon) (einschl. Miadesmiaceae)

Krautig, heterospor, ligulat, biciliat.

8. Lycopodiales (ab Karbon):

Krautig, isospor, Ligula fehlt, biciliat.

Morphologie rezenter Bärlappe:

Rezent krautige Bodenpflanzen, z.T. untergetaucht (*Isoetes*); in den Tropen auch größere Bodenpflanzen und auf Bäumen siedelnde Epiphyten.

--- Spross- und Wurzelorgane i.d.R. dichotom bis übergipfelt gegabelt

--- Blätter spiralg an Ästen

--- Isoetales weisen einige wenige Sekundärxylemtracheiden trotz krautigem Habitus auf

--- zusätzliche Wasseraufnahme durch Ligularsystem (Ligula = zartes häutiges Organ, das in einer Oberflächengrube des Stammes bzw. Astes liegt und Wasser [Regen, Tau] aufnehmen kann, das es über einen Tracheidenanschluss an das Xylem abgibt). Ligularsystem seit Givet (*Leclerqia*) nachweisbar.

--- Wurzelorgan zur Wasser- und Nährstoffaufnahme seit ältestem Karbon nachgewiesen (vgl. aber auch *Drepanophycus*)

--- extremes sekundäres Dickenwachstum der Rinde anstelle des Holzkörpers ebenfalls seit ältestem Karbon bekannt

Moderne Klassifikation:

[a] **Baragwanathiales:** ? Ludlow, ? Pridoli, ? Gedinne, Siegen bis Oberems; s. *Baragwanathia longifolia*. Von KENRICK & CRANE zu den Drepanophycales innerhalb der Lycopsida gestellt.]

[b] **Asteroxylales:** Siegen bis unt. O-Devon, Beschreibung s. Psilophyten. Von KENRICK & CRANE zu den Drepanophycales gestellt; eigene Familie Asteroxylaceae innerhalb der Drepanophycales]

c) Drepanophycales (Gedinne bis Frasn-Famenne-Grenze, d.h. unt. O-Devon; incl. Baragwanathiales fraglich im Ludlow und Pridoli); neuerdings mit den Baragwanathiales vereinigt (dann Baragwanathiales syn. Drepanophycales). Beschreibung s. unter „Psilophyten s.l.“ und s.o.. KENRICK & CRANE haben die Drepanophycales im engeren Sinne mit den Baragwanathiales und Asteroxylales zusammengefasst als ein Monophylum an das Basis der Lycopsida, d.h. Schwestergruppe aller rezenten Taxa der Lycopsida. Zwei Familien (**Drepanophycaceae**, **Asteroxylaceae**).

Allerdings ist die Stellung der Drepanophycaceae und Asteroxylaceae zu den Bärlappgewächsen strittig; manche Autoren betrachten sie auch als Zosterophyllen. Dies gilt nicht für *Drepanophycus gaspianus*, das als Bärlappgewächs anerkannt ist, dann aber in eine andere Gattung gestellt werden müsste.

d) Protolepidodendrales (Siegen bis Givet), Weiterentwicklung aus (c) mit den Fam. **Protolepidodendraceae** (*Protolepidodendron*, *Sugambrophyton*), **Haskinsiaceae**, **Sublepidodendraceae** mit *Protolepidodendropsis* sowie den **Archaeosigillariaceae**. KENRICK & CRANE nennen *Leclercqia*, *Minarodendron*, *Archaeosigillaria*, *Colpodoxylon*, *Haskinsia* als Protolepidodendrales und sehen *Estinnophyton* eher im Zusammenhang mit den Equisetophyten, so dass sie die Protolepidodendrales auch erst ab M-Devon (Givet) gelten lassen; sollten aber oberemische *Protolepidodendron scharyanum* – ebenso wie die givetischen Funde, die zu dieser Art gestellt wurden – synonym mit *Leclercqia complexa* sein, wären die Protolepidodendrales (im modernen Sinne) bereits ab Oberem nachweisbar. *Lepidosigillaria* (*al. Archaeosigillaria*) *whitei* (unt. O-Devon) wird dagegen von KENRICK & CRANE bereits als erster Vertreter der Isoetales (= rhizomorphen Lysopsiden) interpretiert, steht demnach also oberhalb der Protolepidodendrales.

Protolepidodendrales im modernen Sinne sind gekennzeichnet durch das (erstmalige) Auftreten einer Ligula (noch in einem relativ großen Abstand vom Blatt) und Isosporie (evtl. sekundär durch Reduktion bereits vorher bestehender Heterosporie?). Charakteristische Blattpolster noch nicht voll ausgebildet.

Leclercqia complexa (M-Eifelium bis Givet, evtl. älteres Material aus China?) mit Blättchen mit 5 Zipfeln; auf den fertilen Blättchen sitzt je ein Sporangium.

d1) Protolepidodendraceae: U-Devon (unt. Siegen) bis M-Devon (von KENRICK & CRANE teilweise nicht als Protolepidodendrales anerkannt, evtl. Beziehung zu den Equisetophyten):

Sugambrophyton pilgeri: krautig, dichotomes Sprosssystem; heteromorphe Blätter (ungegabelt bis mehrfach dichotom gegabelt) spiralig ansitzend; in den älteren bis 3 cm breiten Sprossabschnitten sind die Blätter ungegabelt-dornenförmig; je jünger die Sprossabschnitte werden, desto stärker sind die Blätter gegabelt (bis 3 x dichotom). Blättchen 10 mm lang, 1-3 mm breit. Basale Abschnitte sehen wie *Drepanophycus* aus, mittlere Abschnitte weisen Blattpolster von *Protolepidodendron*-Habitus auf. Sporangien an der Oberseite der Basis der gegabelten Blättchen. Vorkommen z.B. im unt. Siegen.

Protolepidodendron: krautig; Blätter spiralig an blattpolsterartigen Erhebungen ansitzend. Keine deutlichen Blattnarben nach dem Abfallen der Blätter. Blätter dichotom gegabelt, ebenfalls Sporophylle gegabelt.

P. (Estinnophyton) wahnbachense, U- bis O- Siegen, mit sehr schmalen, in der Mitte einmal (REMY) bzw. (naA) zweimal dichotom gegabelten Blättchen, so dass vier lang ausgezogene Fingerchen entstehen; fertile Blätter tragen an der Oberseite mindestens 2 lang gestielte, hängende Sporangien. Blattpolster nur gering angedeutet, Blattbasen laufen an den Achsen herab.

Bei jüngeren Arten werden die Zipfel der Blättchen immer mehr reduziert, bis schließlich nur ein einheitliches lineales Blatt übrigbleibt, auf dessen Oberseite ein Sporangium entspringt.

Die Einordnung von *Estinnophyton* bei den Lycopside bzw. als Bindeglied zwischen Drepanophycales und Protolepidodendrales ist fraglich; Blatt- und Sporangienmorphologie

sprechen eher für eine Nähe zu den Sphenopsida. GFMB/GOßMANN 2011 (pers. Mitt.) ordnen sie aber bei den Bärlappen ein.

Pr. scharyanum: givetisches Material synonym *Leclercqia complexa*; ob dies auch für älteres Material (Oberems) zutrifft, ist nicht bekannt.

Haskinsia colophylla (Givet und/oder unt. Frasné, New York State): früher als *Drepanophycus colophyllus* bezeichnet. Achsen dichotom verzweigt mit helikal arrangierten Mikrophyllen mit einem einzigen Gefäßstrang; mit expandierter, sagittierter distaler Lamina. Ligula und fertile Region unbekannt. Xylem im Querschnitt kreisförmig. Neuerdings eigene Familie Haskinsiaceae. *H. sagittata*, Givet oder Frasné, Venezuela, als weitere Art.

Colpodexylon deatsii (unt. O-Devon, New York State), 4 weitere Arten: *C. trifurcatum*; *C. (?) schopflii* aus dem Famenne der Ukraine, *C. cachiriense* aus dem Givet und/oder Frasné Venezuelas und *C. variabile* aus dem Givet Chinas.

C. deatsii: Achsen ungefähr isotom mit helikal arrangierten Mikrophyllen mit einem einzigen Gefäßstrang. Auf halber Strecke der Lamina zweigen zwei schmale laterale Fortsätze von gegenüberliegenden Seiten im rechten Winkel ab, so dass das Blatt trifurkat wirkt. Unklar, ob *C. deatsii* eine Ligula aufweist; mögliche Ligula bei *C. (?) schopflii*. Sporangien elliptisch an morphologisch unmodifizierten Mikrophyllen unmittelbar unterhalb der Gabelung; die Sporangien scheinen eine lockere fertile Zone zu bilden. Sporen und Gametophyt unbekannt.

Minarodendron cathaysiense (Givet Chinas; früher zu *Protolepidodendron scharyanum* gestellte Funde): sehr schmales, trifurkates Blatt. Hauptachsen isotom, manchmal pseudo-monopodial, mit helikal arrangierten Mikrophyllen mit einem einzigen Gefäßstrang. Blatt trifurkat: nahe der Spitze der Lamina zweigen zwei schmale Fortsätze nach aufwärts ab, während sich der mittlere Fortsatz scharf nach unten krümmt. Rand der Blattlamina mit kleinen Dörnchen; Ligula bisher nicht nachweisbar. Sporangien elliptisch; sessil, isovalvat, an unmodifizierten Blättern unmittelbar unterhalb des Gabelungspunktes fixiert. Sporangien bilden eine lockere fertile Zone. Sporen und Gametophyt unbekannt.

Leclercqia complexa (Givet, New York State): ligulat, homospor, mit fünfgabeligem Blatt. Einzige bekannte homospor Lycopside mit Ligula. Evtl. synonym mit *Protolepidodendron scharyanum*. Weitere Vorkommen auch in Südamerika, Australien, Belgien. Mind. 0,5 m hoch. Hauptachsen isotom oder pseudomonopodial mit helikal arrangierten Mikrophyllen mit einem einzigen Gefäßstrang. Die Mikrophyllen sind in fünf Teile gegabelt: eine lange, schmale Lamina gibt zwei laterale Fortsätze nach etwa 2/3 ihrer Länge ab; jeder laterale Fortsatz dichotomiert einmal, und der zentrale, unverzweigte Teil des Blattes bildet den fünften Lappen. Die lateralen Fortsätze stehen im rechten Winkel zu der Lamina, der zentrale Fortsatz ist scharf nach unten gebogen. Die Ligula sitzt auf dem Blatt auf 2/3 der Entfernung zum Verzweigungspunkt; auf Sporophyllen sitzt die Ligula unmittelbar distal des Sporangiums. Sporangien kugelförmig bis ellipsoid; sessil, isovalvat, an unmodifizierten Blättern unmittelbar unterhalb des Verzweigungspunktes; sie bilden eine lockere, verzweigte, fertile Zone. Mikrosporen bekannt, Gametophyt unbekannt.

d2) Archaeosigillariaceae:

Archaeosigillaria: baumförmig, aufrechter monopodialer Spross, Blätter hinterlassen beim Abfallen annähernd sechseckige Blattnarben. Keine Ligula. Blätter einaderig, schuppen- bis nadelförmig. *A. (al. Archaeosigillariopsis) serotina* aus dem U-Karbon hat bereits sigillaria-artige

Blattnarben bzw. -polster. Sanduhrförmige, senkrecht vom Spross abstehende Blätter und linealische, schräg vom Spross abstehende Blätter, evtl. stehen Trophophylle und sanduhrförmige Sporophylle gemischt. Von KENRICK & CRANE zu den Protolpidodendrales gestellt (ebenso wie *Leclercqia*, *Minarodendron*, *Colpodexylon*, *Haskinsia*).

Verbreitung: *Leclercqia*: ?M/O-Ems bis M-Givet

Archaeosigillaria: oberstes Givet bis U-Karbon

Lepidodendropsis: oberstes Givet bis unterstes U-Karbon

[*Lepidosigillaria*: Givet, gesamtes Frasn (L. *whitei* = *Archaeosig. primaeva*)]*

Weder die Protolpidodendraceae, Haskinsiaceae oder Archaeosigillariaceae erreichten offenbar Größen von mehr als 1 Meter*! Vorkommen z.T. als monospezifische Matten oder in Kombination mit anderen krautigen Lycopsiden oder in taxonomisch gemischten Pflanzengemeinschaften; sie besiedelten Flussufer und Überschwemmungsgebiete und dienten offenbar auch als Pionierpflanzen.

* Es gibt Angaben von bis 5 m hohen *Archaeosigillaria*, diese beziehen sich aber wohl auf *A. primaeva* = *Lepidosigillaria whitei*, die neuerdings als früher Vertreter der „baumförmigen Lycopsiden“ und damit der Isoetales s.l. aufgefasst wird (s.u.).

d3) Von den „Protolpidodendrales“ ieS. sind die „frühen baumförmigen Lycopsiden“ zu unterscheiden, wobei sich dieser Begriff aber auf die Wuchsform und nicht die erreichte Wuchshöhe bezieht. Die frühesten bekannten Vertreter dieser „early arborescent lycopsids“ sind *Longostachys* und *Chamaedendron* aus dem ob. Givet oder unt. Frasn Chinas. Die Achsen maßen nur bis zu 35 mm im Durchmesser und die „Bäume“ erreichten eine Höhe von nur 0,5 bis 1,5 m trotz einer Morphologie, die an die karbonischen Baumbärlappe erinnert. An der Basis dichotom verzweigt (um ein konisches Wurzelsystem zu bilden); an der Spitze der Hauptachse eine verzweigte Krone. Schlanke Blätter, bei *Longostachys* wohl mit Dörnchen an den Rändern. Sporophylle mit verbreiterter Basis, aber keine echten Zapfen (*Longostachys*); *Chamaedendron* mit multiplen Sporangien auf den Sporophyllen (evtl. Megasporen in jeweils einem einzigen Sporangium), heterospor.

Aus dem M-Devon von Gilboa (Givet, naA Eifel) stammt *Sigillaria ? gilboense* mit langen, schmalen, bis 28 cm langen Blättern, vermutlich an einem aufrechten Stamm.

Atasudendron aus dem Givet Kasachstans war ein 2 – 3 m hoher Baum mit kompakten Zapfen mit Mega- und Mikrosporangien und einer höheren Differenzierung der Stammgewebe als bei den gleich alten chinesischen baumförmigen Lycopsiden (s.o.).

Lepidosigillaria whitei aus dem unt. O-Devon mit bis 5 m hohem, unverzweigten Stamm, wobei die Blattpolster Merkmale von *Lepidodendron* und *Sigillaria* vereinen, aber (wie *Archaeosigillaria*, *Cyclostigma*) ohne erkennbare Ligulargruben, und daher den Protolpidophytales zuzuordnen. *Lepidosigillaria* weist Blatthöcker in Längsreihen auf. Andere *Lepidosigillaria* bereits im Givet Gilboas. Lt. KENRICK & CRANE bereits frühester Vertreter der Isoetales (s.u.).

[d5) **Cyclostigmataceae:** Beschreibung s. Lepidodendrales; mangels Ligulargrube und lepidodendrentypischer Polsterung aber von ZIMMERMANN noch zu den Protolepidophytales gestellt (höheres Famenne bis tiefes U-Karbon); neuerdings in die Lepidodendrales bzw. Isoetales s.l. integriert].

e-g) ISOETALES s.l.: e) bis g) werden neuerdings zu den Isoetales = rhizomorphen Lycopsiden zusammengefasst; Isoetales (in diesem Sinne) ab O-Devon

Als Rhizomorph bezeichnet man die wurzel-produzierende unterirdische Struktur der Isoetales. Die stigmaria-artigen Rhizomorpha gehen von der Stammbasis aus, dichotomisieren, und geben zu den Seiten helikal angeordnete Würzelchen (rootlets) ab, die bei den karbonischen Bäumen Wurzelhaare tragen und damit die Oberfläche des Wurzelsystems erheblich vergrößern.

Subordnung Dichostrobiles

Zu den Dichostrobiles zählen alle Isoetales mit monosporangiaten Strobili; auch die Sublepidodendraceae gelten neuerdings als Dichostrobiles.

Guangdedendron aus dem Famenne Chinas bildete ausgedehnte monospezifische Wälder in periodisch überfluteten Küstenregionen; Achsen teilweise in aufrechter in-situ-Erhaltung, größter überlieferter devonischer Wald (viel ausgedehnter als z.B. Gilboa oder Svalbard). Einfach gebaute kleine Bäume; ein Stamm, der sich im oberen Abschnitt manchmal, aber nicht immer, in zwei fertile Achsen teilte, die die herunterhängenden Sporenzapfen trugen. Die Bäume waren wohl zweihäusig, es wurden aber nur Megasporangien gefunden. Im Allgemeinen gelten die rhizomorphen Lycopsiden dagegen als einhäusig.

Ältester Nachweis von stigmaria-artigem Wurzelsystem (bisher erst ab Karbon bekannt), wenn auch noch nicht so weit ausgedehnt wie im Karbon; Wurzelhaare waren ebenfalls noch nicht nachweisbar. Der Untergrund war schlammig. Rhizomorph vierachsig, 1 – (selten) 2 x dichotomisierend. Rhizomorph-Achsen bis 25,3 cm lang, Verzweigungen 1. Ordnung bis 5,5 cm und 2. Ordnung bis 3,0 cm, Würzelchen (rootlets) bis 27,2 cm, Durchmesser bis 7 mm (im Karbon erreichten die Stigmaria-Achsen bis 15 m Länge, die Rootlets bis 90 cm bei 40 – 50 m hohen Bäumen mit einer Stammbasisdicke von bis zu 2 m). Die Stigmarien der Baum-Lycopsiden gelten als modifizierte Luftpresse – im Unterschied zu den Wurzeln aller anderen Pflanzen. Die Rootlets wären dann mit den Mikrophyllen der Luftpresse (üblicherweise unverzweigt und haarlos) zu homologisieren, wogegen aber spricht, dass Rootlets mancher karbonischer Taxa mehrfach dichotomisieren.

Die Pflanzen wurden aufgrund der Fundsituation als monokarpisch (Absterben nach einmaliger Bildung von Megasporangien) interpretiert. Im Karbon existierten mono- und polykarpische Taxa nebeneinander, während die Baum-Lycopsiden des Mitteldevons und Frasné soweit bisher bekannt monokarpisch waren. Im Famenne war dagegen *Sublepidodendron* mit seinen multipel verzweigten fertilen Achsen offenbar polykarpisch.

Die ausgedehnten Wälder mit kurzlebigen Pflanzen dürften einen erheblichen Beitrag zur CO₂-Absenkung im Devon (und damit zur Initiation der aufziehenden Vereisung) beigetragen haben.

Stammdicke oberhalb der expandierten Stammbasis bis 18,7 cm (woraus eine Höhe von 7,7 m für das größte Exemplar errechnet wurde), nur wenige Exemplare (ca. 3 %) wiesen aber mehr als 10 cm Stammdicke auf. Die meisten Individuen dürften eine Höhe von 3,2 m nicht überschritten haben, und nur wenige überragten diese. Es gab also noch kein Blätterdach wie in den karbonischen Lycopsiden-Wäldern. Die schmale Form der Bäume bot Stürmen wenig Angriffsfläche. Insgesamt gesehen erreichten die Lycopsiden im Devon maximal Stammdicken bis 30 cm und Höhen bis 10 m (Karbon: bis 2 m bzw. 40 - 50 m). Das wesentlich weiter entwickelte Wurzelsystem der karbonischen Baum-Lycopsiden war für solche Größen eine zwingende Voraussetzung (Nährstoffaufnahme, Verankerung).

Zapfentragende Achsen bis 6,0 cm lang und bis 4,7 mm breit; manche fertilen Achsen dichotomieren. Zylindrische Zapfen bis 21,9 cm lang und 3 cm breit (einschl. Sporophylle). Zapfen einzeln oder paarig; enthalten nur Megasporen (d.h. Heterosporie mit monosporangiaten Zapfen). Vegetative Blätter bis 9,2 cm lang und 4,5 mm breit (Median 4,5 cm/3,0 mm), helikal angeordnet.

Bei einer Dichte von bis zu 38/qm (als Jungpflanzen) bildeten die Pflanzen ein dichtes Dickicht. Zum Vergleich: *Gilboa* (Givet) < 1/qm (für die Cladoxylopsida), Svalbard (Frasne; *Protolpidodendropsis* neben *Archaeopteris*) 14/qm (WANG D et al., Curr. Biol. 2019).

e) Sublepidodendraceae:

***Protolpidodendropsis*:** busch- bis baumförmig, im Unterschied zu karbonischen Lepidodendren aber keine Ligulargruben. Echte Blätter. Polster in Schrägzeilen und deutlichen Längszeilen, Blättchen nadelförmig und klein.

***P. frickei*:** Polster klein (Abdrücke der Polster aber bis 11 mm breit); Polster rhombisch, klar abgegrenzt, in regelmäßigen Schrägzeilen, 2,4 mm lang, 0,8 mm breit. Blättchen wahrsch. kurz und nadelförmig. Starrer Habitus spricht für ein kleines baumförmiges Gewächs mit dichotomer Krone. Givet von Spitzbergen, O-Devon, ?U-Karbon.

***P. pulchra*:** oberes Givet von Spitzbergen; bis 4 m hoch; waldbildend auf feuchten Standorten (einer der frühesten Wälder, zeitgleich mit dem von Cladoxylopsida dominierten *Gilboa*-Wald)

f) Lepidodendrales (iwS. O-Devon bis Keuper): Vorläufer sind *Lepidodendropsis* aus dem obersten M-Devon; *Pseudolepidodendropsis* (O-Devon) evtl. Vorfahr der späteren Schuppen- und Siegelbäume. *Lepidosigillaria whitei* aus dem O-Devon vereinigt in der Gestaltung der Blattpolster Merkmale von *Lepidodendron* und *Sigillaria*, aber ohne erkennbare Ligulargrube; bis 5 m hoch.

Die baumförmigen Lepidodendrales werden vom Namur B an zahlreich, im Westfal A bis C sehr häufig, dann setzt ein Rückgang ein. Die Lepidodendrales, die im Paläophytikum auch Samenbildung aufwiesen (s. Lepidospermae), sind mit den rez. heterosporen Genera *Stylites* und *Isoetes* verwandt.

allgemeine Merkmale:

--- das eigentliche Dickenwachstum erfolgte in der Rinde, die eine wesentliche Festigung des Stammes bewirkte. Rindengewebe mit anhaltendem, gleichmäßigem

sekundären Wachstum

- erst spät einsetzende Borkenbildung, daher erhielt sich die Außenskulptur der Rinde sehr lange und wuchs mit dem Stamm in die Breite. Die Borkenbildung erfasste vor allem die tieferen Stammpartien.
- geringer relativer Xylemanteil; durch Ligularsystem kompensiert
- Wurzelorgane (*Stigmaria*): flach ausstreichende, dichotom gegabelte Äste, die spiralg die eigentlichen Wurzeln (*Appendices*) tragen. *Appendices* (wie rez. bei *Stylites*) schlauchartig gebaut mit zentralem Leitbündel, Hohlraum und Außenrinde.
- Blätter dick, Nadelblattbau, in kohlgiger Erhaltung bzw. im Abdruck als schmale, bandförmige Organe mit einer Mittelader, begleitet von zwei parallelen Längsriefen (= in Rinnen auf der Blattunterseite eingesenkt liegende Stomata-Streifen)
- Zapfen ein- oder zweigeschlechtlich.

Bei den Stigmarien handelt es sich nicht um echte Wurzeln, sondern um vegetative Sprosse (Blattsprosse), die zu einer Wurzelfunktion umfunktioniert waren. Entgegen früherer Annahmen waren nicht nur die Wurzeln 1. Ordnung, sondern auch diejenigen 2. Ordnung stark verzweigt und mit Wurzelhaaren bedeckt (ca. 25600 terminale, mit Haaren bedeckte Wurzelenden pro 1 m Rhizomorph-Länge). Der Bauplan der Stigmarien blieb in den modernen *Isoetes* konserviert (PNAS 113: 6695).

Die **Zapfen der arboreszenten Lycophyten** wiesen folgenden Grundbauplan auf:

- helikal angeordnete Sporophyll mit jeweils einem einzigen Sporangium an der Oberseite angeheftet
- Zapfen ein- oder zweigeschlechtlich
- Zapfen terminal an beblätterten Sprossen

Lepidodendron: zweigeschlechtliche Zapfen, 10 – 100 cm lang, als *Flemingites* bezeichnet, am Ende der kleinsten Achsen sitzend; Megasporen ca. 1 mm groß, Mikrosporen 0,0025 bis 0,0035 mm.

Sigillaria (*Sigillariostrobus*): eingeschlechtlich; dreieckiges Sporophyll mit spitzem Ende; dickerer basaler Abschnitt (Pedikel) an der Basis des Sporophylls.

Lepidophloios (*Lepidocarpon*-Zapfen): eingeschlechtlich; jedes Sporangium enthielt nur noch eine einzige funktionstüchtige Megaspore; Sporangium teilweise eingehüllt durch laterale Auswüchse des Sporophylls – ähnlich der Schutzfunktion des Integumentes beim Gymnospermensamen. Die Megaspore wurde als ganze Sporophyll-Einheit freigesetzt (die man, wenn isoliert, als *Lepidostrobophyllum* bezeichnet). Anstelle also einzelne Sporen freizulassen, wurde das gesamte Sporophyll zusammen mit der Megaspore abgeworfen.

Die mikrosporen-bildenden Zapfen heißen *Lepidostrobus*; sie lassen sich von *Flemingites* nur anhand ihres Sporenhalts unterscheiden.

f1) Fam. Lepidodendraceae, allgemeine Merkmale:

- Blätter lineal-lanzettlich, nur *eine* Mittelader; wenige cm bis fast 1 m lang; erscheinen wie dicke, schwammige Nadeln (bei körperlicher Erhaltung) bzw. als dünne bandförmige Abdrücke mit deutlicher Mittelader und zwei dazu parallelen Riefen bei

kohliger Erhaltung.
--- Blätter als Sporophylle (zu Zapfen gehörig) heißen *Lepidostrobus*, *Lepidostrobo-*
phyllum, *Lepidostrobopsis*

--- Rindenerhaltung:

Knorria: mehr oder weniger dichte, aufrecht verlaufende Wülste in spiraler
Verteilung (Wülste = im Gestein abgedrückte Stelen, die zu den Blättern
führen)

Bergeria: äußeres Rindengewebe fehlt, die Verteilung und Umrissformen der
Blattpolster sind einigermaßen erhalten
normale Außenrindensculptur

f1.1) Cyclostigmataceae: Vorläufer der Lepidodendren sind die über 8 m hohen **Cyclostigmen** im O-Devon (höheres Famenne bis tiefes U-Karbon) als erste Vertreter der Schuppenbäume ieS. (nach anderen Angaben bereits im Mitteldevon!?).

Stämme bis 30 cm Durchmesser. Blätter bis 15 cm lang, terminale Zapfen bis 6 cm lang und 3 cm im Durchmesser; radial verlängertes Sporangium am basalen Abschnitt jedes Sporophylls ansitzend. Sporophylle etwa 16 cm lang und den normalen Blättern sehr ähnlich.

Sie sind die älteste Pflanzengruppe, bei denen Blüten (= mit Sporophyllen besetzter Spross begrenzten Wachstums) nachweisbar sind. Der Spross stellt das Längenwachstum ein, um alle Reserven für die Sporenbildung zu mobilisieren. An der Blütenzapfenspitze werden Mikrosporen gebildet, an der Basis Megasporen (=Heterosporie); dabei kann es zur völligen Separierung weiblicher und männlicher Blütenzapfen kommen (später entwickeln auch Coniferophytina, Cycadatae, ggf. Calamiten diese Fähigkeit).

Die Zapfenblüte entstand, indem (a) die Internodien zwischen den Sporophyllen so verkürzt werden, dass alle Sporophylle dicht aufeinander folgen, (b) nur noch Sporophylle (und keine Trophophylle) mehr gebildet werden und (c) der Vegetationspunkt zur Blütenbildung aufgebraucht wird. (Bei den Protolepidodendrales haben sich Sporophylle und Trophophylle noch nicht sehr voneinander unterschieden, die wechselständig gestellten Sporophylle wurden noch nicht in Blüten zusammengezogen, der Vegetationspunkt noch nicht zur Blütenbildung aufgebraucht).

Der Habitus der Cyclostigmen entspricht *Lepidodendron*; Blätter bis 10 cm lang, sehr schmal, fast senkrecht an den Zweigen stehend, wahrsch. mit Ligula auf dem Blatt. Mikro- und Makrosporen befinden sich an bis 6 cm langen zweigeschlechtlichen Zapfen, die an Zweigenden hingen und wie karbonische Lepidostroben organisiert waren. Sprosse dichotom verzweigt. Unterirdische Teile den Stigmarien ähnlich. Lepidodendron-typische Rinde mit Blattpolstern fehlt noch. Typisch für teilweise entrindete Stämme sind Knorria-Erhaltungszustände mit fingerförmigen, festen, spiralig stehenden Leitbündelstützen (*C. hercynicum*; *C. kiltorkense* in Deutschland bisher nicht sicher nachgewiesen; beide Arten Oberdevon). Von ZIMMERMANN noch zu den Protolepidophytales gestellt: keine Ligulargrube nachweisbar, noch keine lepidodendrentypischen Blattpolster!

f1.2) Lepidodendraceae ieS.: *Lepidodendron* iwS. vom unteren U-Karbon bis U-Perm; fragliche Nachzügler bis zum Keuper (z.B. Carn Virginias). Maximum im unteren O-Karbon. *Lepidodendron* selbst stirbt noch im obersten Oberkarbon aus (ZIMMERMANN nennt

Neolepidodendron im U-Perm), der ähnliche *Lepidophloios* überlebt bis ins untere Perm. Bei *Lepidophloios* saßen die eingeschlechtlichen Zapfen an kurzen Zweigen direkt am Stamm bzw. an den stärkeren Ästen; Bäume insgesamt kleiner und weniger stark verzweigt, Blattpolster breiter als hoch, Oberflächenausdehnung des Blattpolsters reduziert.

Megasporen von *Lepidodendron* bis 12 mm, Blütenzapfen (*Lepidostrobus*) bis 75 cm lang. Zapfen entweder an den äußeren Zweigenden oder an kurzen Ästen, die den stärkeren Stammteilen entspringen und dort beim Abfallen große schüsselförmige Narben hinterließen (*Sigillaria*, *Ulodendron*, *Lepidophloios* waren dagegen kauliflor). Sporophylle heterospor; z.T. Mega- und Microsporen an einem Zapfen, z.T. in unterschiedlichen Zapfen, z.T. auf unterschiedlichen Bäumen. Als *Lepidostrobophyllum* bezeichnet man Abdrücke isolierter Sporophylle mit oder ohne Sporangium.

Zapfenbau: Spiralstellung der Sporophylle; das einzelne Sporophyll bildet sich innerhalb der Blüte zu einem Deckblatt um, indem sich der vegetative Ast einschl. des (sich in der Phylogenie verkürzenden) Sporangiphors flächenförmig verbreitert und damit das seiner Oberseite aufsitzende Sporangium schützend birgt. Hierzu sind die Enden der Sporophylle aufwärts gebogen und schließen (ähnlich einem Koniferenzapfen sich dachziegelförmig überdeckend) mehrere Sporangien ein. Manche Arten isospor; die Mehrzahl der *Lepidodendren*, *Bothrodendron* und wohl alle *Sigillarien* waren aber heterospor. Anzahl der Mikrosporen in einem Sporangium bis in die Tausende, Anzahl der Megasporen von einigen Dutzend bis zu einem einzigen (*Lepidospermae*).

Fortpflanzungsvorgang wie bei rezenten heterosporen Lycophyten (*Isoetaceae*, *Selaginellen*) an Flüssigkeit gebunden, bei Heterosporie vermutlich noch in höherem Ausmaß als bei isosporen Pteridophyten. Die Megasporen sind offenbar zur weiteren Entwicklung aus den Sporangien in Pfützen oder Tümpel gefallen, wo sie auf der Wasseroberfläche schwammen. Mikrosporen wurden auf die Wasseroberfläche geweht und verfangen sich infolge Oberflächenspannungskräften in Anhängseln der Megasporen; so war der von den Spermien zurückzulegende Weg relativ kurz. Für die Weiterentwicklung der Megaspore und des jungen Sporophyten war dann allerdings ein Austrocknen der Pfütze oder eine „Landung“ der Megasporen erforderlich. Diese wasserabhängige Fortpflanzung erklärt, wieso die baumförmigen Lycophyten im Rotliegenden verschwanden, als das Klima trockener wurde, und die rezenten Lycophyten nur noch niedrige Kräuter sind, die feuchte, niederschlagsreiche Standorte bevorzugen oder wie die meisten rezenten *Isoetaceae* wieder echte Wasserpflanzen geworden sind.

Stammdicke bis 2 m, Höhe 20 - 30 (40?) m (CLEAL/THOMAS 2009: **50 m!**); Krone reich gabelverzweigt.

Völlig anderes **Wachstumsmuster** im Vergleich zu anderen Bäumen: viele arboreszente Lycophyten wuchsen zunächst ungeteilt in die Höhe (wobei die Stämme rasch an Umfang zunahmen) und sahen dabei aus wie ein **beblätterter Pfahl**. Erst wenn die Stämme ihre endgültige Höhe erreicht hatten, teilten sie sich am Apex mehrfach dichotom. So gabelte sich ein Ast immer wieder in zwei weitere Ästchen, bis die letzten Ästchen nur noch wenige Millimeter dick waren (z.B. *Lepidodendron*).

(Daneben gab es aber auch arboreszente Lycophyten, bei denen laterale Äste aus dem Hauptstamm herauswuchsen, wodurch ein weniger regelmäßiges Aussehen resultierte. Wenn diese Seitenäste abgeworfen wurden, hinterließen sie große runde oder ovale Narben, die als ulodendroide Narben bezeichnet werden).

Aufgrund dieser Wuchsformen ist der Durchmesser der Stämme auch kein Indiz für das Alter der Pflanze.

Waldartige Bestände in paralischen Küstensümpfen und limnischen Auwäldern. Man geht davon aus, dass ca. 1500 bis 2000 arboreszente Lycophyten pro Hektar in den Steinkohlenurwäldern des Oberkarbons wuchsen, d.h. etwa 5 bis 6 qm pro Baum! Die Baumdichte war damit deutlich höher als in den heutigen tropischen Regenwäldern! (CLEAL/THOMAS 2009).

Über 100 Arten bekannt. Da die Wasser- und Nährstoffaufnahme weitgehend über die Stammoberfläche erfolgte, war die Aufnahme von ausreichend Süßwasser gewährleistet (Niederschläge, Kondenswasser), wodurch sie auch im Einflussbereich von Salzwasser gedeihen konnten. Auch die Ligula (= zungenförmiges Anhängsel auf der Oberseite der Blätter in der Nähe der Blattbasis; Blatthäutchen, in einer Grube über der Blattnarbe sitzend) diente der Wasser- und Nährstoffaufnahme. Die Wurzeln hatten überwiegend Stützfunktion. Stammoberfläche und Blattpolster waren so beschaffen, dass sie sich zur Wasseraufnahme eigneten. Der Holzzylinder machte nur $\frac{1}{4}$ des Stammdurchmessers aus; die stützende Funktion (die bei heutigen Nadelbäumen das Holz hat) wurde von der mächtigen Rinde übernommen. Krone dichotom verzweigt; an den kleineren Ästen saßen nur wenige cm lange linealische Blätter, an den stärkeren Zweigen Blätter bis 1 m Länge. Blattbau spricht eher für Pflanzen trockenerer Standorte, weil durch den geringen Holzanteil des Stammes die Transportkapazität der Leitungsbahnen recht gering war und daher in großem Umfang Luftfeuchtigkeit aufgenommen werden musste. Auch die Ligula diente ja der Wasseraufnahme aus der Atmosphäre. Jüngere Stammteile und Äste weisen länglich-spindelförmige Blattpolster auf, die in Schrägzeilen stehen, spiralig angeordnet sind und Blattnarben tragen.

Lepidophloios: DD *Lepidodendron*: von den Blattpolstern ist bei *Lepidophloios* nur der obere Abschnitt (Blattnarbe mit Ligularfeld, Ligulargrube) sichtbar, der untere Abschnitt ist zurückgebogen und im Abdruck auf das nächstfolgende Polster aufgedrückt; die Blattpolster erscheinen deshalb breit querrhombisch bzw. querverzerrt; d.h. die Oberflächenausdehnung des Blattpolsters ist reduziert, an der Oberfläche liegen nur noch Blattnarbe und Ligularfeld. Diese beiden Felder wölben sich fast kapuzenartig über die untere Blattpolsterhälfte vor, so dass diese äußerlich überhaupt nicht mehr sichtbar ist. Kauliflor.

f1.3) „Lepidocarpaceae“ (manchmal als eigene O „Lepidocarpales“ oder „Lepidospermae“ ausgewiesen):

Lepidocarpon = Samen-Lepidodendron im Westfal, wobei sich die Anzahl der Großsporen im Sporenbehälter auf eine einzige (=“Samen“) reduziert hat. Die Megaspore keimt auf der Mutterpflanze, wird von dieser ernährt, entwickelt sich dort zu einem zellulären Prothallium (mit Archegonien) und wird auch auf der Mutterpflanze befruchtet. Da die Megasporophylle zu Zapfen vereinigt waren, entstanden Samenzapfen ähnlich den Koniferen. Habitus baum- oder strauchförmig. Evtl. gehören alle nordamerik. Lepidodendren zum *Lepidocarpon*-Typ.

Lepidocarpaceae s.str. bis PTG!

Lepidocarpon entsprach vom Habitus wohl *Lepidodendron*. Der Bau der weibl. Blütenzapfen entsprach *Lepidostrobus*; Sporangien ebenfalls auf der Sporophylloberseite (wie bei iso- und heterosporen Lepidophyten). Das einzelne Sporangium wird von einem indusienartig entwickelten Tragblatt umschlossen; nur am apikalen Ende bleibt eine kleine schlitzförmige Öffnung (=Mikropyle) für die Befruchtung offen. Bei der Reife wird dieser Sporophyllteil dann zu einer

festen, das Sporangium ganz umschließenden Schale („Frucht“). Allerdings ist nicht genau bekannt, wie weit die Entwicklung der Megasporen auf der Mutterpflanze gegangen ist. Zur Ausbildung eines weit entwickelten Embryos (wie bei den meisten heutigen Phanerogamen) kam es aber wohl bei *Lepidocarpon* nicht, jedenfalls wurde noch kein Same mit einem entwickelten Embryo gefunden. Der Vorteil der Samenbildung bestand darin, dass die Spore bzw. junge Pflanze besser ernährt und durch die Sporophyllhülle besser gegen die Umwelt geschützt werden konnte. Der Befruchtungsvorgang der Lepidospermen ist nicht bekannt; Pollenkammern sind nicht sicher nachgewiesen. Vermutlich haben Niederschläge oder ein Pollinationstropfen die Befruchtungsflüssigkeit geliefert; die Spermien haben sich vermutlich in der Mikropyle oder ihrer unmittelbaren Nähe aus den keimenden Mikrosporen entwickelt.

Einer der ältesten Vertreter (*Lepidocarpon waltoni*, ob. U-Karbon) zeigt noch 3 abortive Sporen neben der einzigen Megaspore je Sporangium.

Nach Wuchsform und Sprossstruktur müssten diese Lepidodendren eigentlich als *Lepidodendron* bzw. *Lepidophloios* bezeichnet werden; es gibt bei letzteren eine fließende Entwicklungsreihe der Megasporen durch Reduzierung der Tetradenzahl auf zuletzt eine einzige Tetrade. Fertile Organe, die pro Megasporangium weniger als eine volle Tetrade entwickeln, d.h. nur eine Samenspore bilden, werden in den „Lepidocarpaceae“ zusammengefasst. Wird nur eine Samenspore reif und diese von einem flügelartigen Auswuchs des Sporophylls eingehüllt, handelt es sich um *Lepidocarpaceae*. Wenn die Megaspore in ihrem Sporangium von einer integumentartigen Umhüllung eingeschlossen wird, um *Lepidocarpon*. Zapfenanatomie entspricht *Lepidostrobus*.

Eine zweite Gruppe der „Lepidospermae“ stellen die krautigen *Miadesmia* dar (O-Karbon); wohl konvergente Entwicklung zu den Samen-Lepidodendren. Habitus ähnlich heutigen Selaginellen; dichtgedrängte Nadelblätter, Ligula. An der sporophyllartigen Sporangienhülle saßen zahlreiche Haare und Schuppen, in denen sich vermutlich die Mikrosporen verfangen und dort in der Nähe der Mikropyle keimten. Sie werden zur Familie Miadesmiaceae und neuerdings in die Ordnung Selaginellales gestellt (s. dort).

Aussterben: letzte Lepidodendraceae (mit *Lepidophloios*) im U-Perm; ZIMMERMANN bildet allerdings eine lepidophytenähnliche Rinde unklarer Abstammung aus dem Voltziensandstein der Untertrias ab. Neuerdings auch „lepidodendron-type“ Fossilien aus dem Karn Virginias.

f2) Fam. Sigillariaceae: ab höchstem M-Devon *Archaeosigillaria* (s.o.; ob. Givet bis U-Karbon) und *Lepidosigillaria* (gesamtes Frasn) als Vorläuferformen. Mit *Lepidosigillaria* beginnt die Ordnung Isoetales (s.o.).

Sigillaria i.e.S. von Namur bis U-Rotliegendes, im O-Karbon häufiger und höher als *Lepidodendron*; Höhe 30 (?40) m. Massenvorkommen in Form von Wäldern oder Beständen. Blütenzapfen kauliflor im unteren Teil des Blattschopfes (nach neuerer Auffassung aber nicht unterhalb desselben); sie zerfallen bei Reife wie Tannenzapfen. Zapfen (*Sigillariostrobus*, *Mazocarpon*) stets eingeschlechtlich. Abfallmarken der Zapfen sind als größere längliche und rundliche Narben zwischen den gewöhnlichen Blattnarben zu finden. Stammanatomie wie bei *Lepidodendron*. Dichter Blattschopf mit langen nadelartigen Blättern (*Cyperites*), schlank-lanzettlich, bis 1 m lang, meist größer als die der Lepidodendren.

Sigillarien waren wahrscheinlich kleiner als *Lepidodendron* und lebten eher in den randlichen, trockeneren Abschnitten der Kohlesümpfe.

Völlig unverzweigt (*Yucca*-Habitus) oder 2- bis 3-fache Gabelteilung an den oberen Zweigenden. Kaum Schattenbildung. Stamm am Übergang zu den Stigmarien angeschwollen ähnl. rez. *Taxodium*.

Xeromorpher Bau wie die Blätter von Pflanzen trockener Standorte: an der Unterseite 2 Längsrinnen, in denen die Spaltöffnungen liegen. Bei den Blattnarben dominieren (im Gegensatz zu *Lepidodendron*) die Geradzeilen über die Schrägzeilen; dicke Stammstücke, die der äußeren Gewebepartien beraubt sind, sind daher deutlich längsgerippt ("*Syringodendron*"). Blattpolster im Vergleich zu *Lepidodendron* mehr seckseckig bis rundlich anstelle der länglich-rautenförmigen bei *Lepidodendron*. Die untere Polsterhälfte fehlt (im Gegensatz zu *Lepidodendron*). Blattnarben sechseckig bis länglich oder gedrungen birnenförmig. Da die Blattpolster meist kleiner sind als bei *Lepidodendron*, berühren sie sich seitlich nicht stark, und die Schrägzeilen fallen viel weniger auf als die i.d.R. vertikal stehenden Längszeilen. Bei den ältesten echten Sigillarien sind die Blattpolster noch relativ groß und wohl abgegrenzt; bei den jüngeren Formen folgen sie aber der Dickenzunahme des Stammes nicht lange: ihre Abgrenzung wird unregelmäßig, sie erlöschen frühzeitig am Stamm.

Eusigillaria (Blattpolster in Längsreihen), *Subsigillaria* (in Schrägzeilen; ab Stefan), *Leiodermaria* (starke Reduktion der Blattpolsterskulptur) ab unt. Perm (Reduktion soll mit der Abnahme der Niederschläge in Zusammenhang stehen). *Sigillaria* bis Unterrotliegendes, *Subsigillaria* bis ins höhere Rotliegende.

Auch die mitwachsenden Blattpolsternarben der Sigillarien dienten der Feuchtigkeitsversorgung und dem Luftaustausch, wobei drei Formen zu unterscheiden sind:

- a) längsrippige Sigillarien (Namur B bis Westfal D/höh. Stefan): *Eusigillaria*, Typ *Rhytidolepis*. Narben auf Längsrippen; über den einzelnen Narben findet sich oft nur ein kleiner Bogen. Dominierende Gruppe der Sigillarien. Bei manchen Arten über den Narben Runzelbüschel (*S. rugosa*). Blattpolster entfernter stehend als bei *Favularia*; unscharf abgegrenzt; die Längsreihen werden daher besonders deutlich und durch Furchen zwischen den Blattpolsterreihen verstärkt.
- b) bienenwabige Sigillarien (Namur C bis Westfal A) *Eusigillaria*, Typ *Favularia*: Sechsseitige, bienenwabeförmige, sich eng berührende Blattnarben; Längszeilen durch Furchen, die im Zickzack verlaufen, getrennt. Sechsseitige Struktur noch sehr deutlich, relativ große Blattpolster. Erlöschen bereits nach dem Westfal A.
- c) späte Sigillarien (Stefan, gesamtes Autun): Polster können beim Wachsen auseinanderweichen (*Subsigillaria*); Blattnarben nie auf Längsrippen, sondern flach in der Rinde; Blattnarben nie tropfenförmig, ohne Zwischenrunzeln. Blattnarben waagrecht gestreckt und seitlich spitz ausgezogen (*Clathraria*) oder polygonal rundlich (*Leiodermaria*); die erstgenannte Form ist ontogenetisch jung, die andere findet sich in ontogenetisch älteren Regionen.

Zapfen:

Sigillariostrobus: lang gestielte Zapfen; Sporophylle in Längszeilen, letztere aus einem basalen, etwa horizontal stehenden fertilen Teil, der adaxial das Sporangium trägt, und einem aufgerichteten sterilen Abschnitt. Sporophylle meist dreieckig oder rhombenförmig. Zapfen eingeschlechtlich. Da die Sigillariostroben viel schneller zerfielen als die Zapfen der Lepidodendren, findet man oft nur die Achsen (mit in flachen Spiralen stehenden Nerbchen).

Wurzelorgane:

Stigmaria, meist *S. ficoides* (gesamtes Karbon, Sammelspezies), daneben noch einige seltenere, schwer zu unterscheidende Arten vor allem aus dem tieferen Karbon. Stigmarien gehörten zu Lepidodendren, Sigillarien und wahrsch. auch Bothrodendraceen; daneben *Stigmariopsis* (Stefan, Autun), besonders den Subsigillarien zuzuordnen: Wurzelträger nicht horizontal, sondern schräg abwärts gerichtet; konnte daher tiefere Bodenschichten erschließen; die Mutterpflanzen konnten (wie die Subsigillarienfunde teilweise belegen) daher auch eher den mesophilen Bereich besiedeln.

Anatomisch stehen die Stigmarien intermediär zwischen Stämmen und echten Wurzeln (=Rhizophoren). Echte Wurzeln stellten dagegen die bis > 50 cm langen seitlichen Auswüchse (in alle Richtungen!) aus den Stigmarien dar; die vertikal gerichteten könnten nach oben aus dem Boden in das Wasser der Sümpfe ausgetreten sein. Der zentrale Kanal dieser echten Wurzeln diente dem Gastransport und ermöglichte so den Gasaustausch mit dem umgebenden wassergesättigten Boden oder freiem Wasser. Die Stigmarien-Achsen wuchsen durch sekundäres Wachstum; die älteren Seitenwurzeln wurden dabei abgeworfen und hinterließen die typischen kreisförmigen Narben an den Stigmarien-Achsen. Es wurde ein *Stigmaria*-System mit 9 Meter Durchmesser in situ gefunden; größte Stigmarien-Achsen dabei 50 cm im Durchmesser, an den apikalen Enden 5 cm Durchmesser; stumpf endend, nicht dünn auslaufend! (Der zugehörige Lycophyten-Stamm hat einen Durchmesser von 1,3 m).

f3) Fam. Bothrodendraceae (*Bothrodendron*, *Ulodendron*) im Westfal, *Porodendron* im Unterkarbon des Moskauer Beckens (syn. Grubenbaumgewächse).

Baumförmig, ähnlich *Lepidodendron*, aber sehr kleine Blattnarben (oft nur 1 mm groß) in Schrägzeilen, schmale Zapfen, kurze nadelförmige Blätter. Zapfen büschelförmig auf kurzen Ästen. *Ulodendron* eher sigillaria-ähnlich, selten; die kurzen Äste mit den Zapfen entsprangen in zwei Längszeilen dem Stamm unterhalb des Blattschopfes. Blattpolster sind bei den Bothrodendraceae (wie auch bei Subsigillarien) nur an jungen Sprossen erkennbar und erlöschen bei stärkerem Dickenwachstum.

Bothrodendron-Zweige von charakteristischem Aussehen (walchien-artig), in einigen Schichten so häufig, dass sie auf geschlossene Waldbestände schließen lassen. Dickere Stämme mit großen grubenartigen Narben (als Astabgänge). Zapfen lang und schmal.

B. minutifolium (Westfal A bis Stefan, häufig): Sprosstücke mit locker stehenden Blattnarben, querelliptisch, an der Seite spitz zulaufend. Blattnarben 1 mm hoch.

f4) *Paralycopodites*: weitverbreitete Gatt.; hierunter werden Fossilien zusammengefasst, die früher als *Lepidodendron brevifolium*, *L. veltheimianum*, *Paralycopodites brevifolius*, *Anabathra pulcherrima*, *Ulodendron*, *Flemingitis* bezeichnet wurden (frühes Visé bis ob. Westfal).

Baumförmig; säulenförmiger, schwach dichotomisierter Stamm mit zeitlich beschränkten, abfallenden lateralen Verzweigungssystemen. Die Achsen tragen persistierende Mikrophyllie (ohne Blattnarben) und teilen sich dichotom oder pseudomonopodial in den unteren Anteilen des lateralen Astsystems. Blätter linear, 1 Gefäßstrang, helikal arrangiert. Zapfen bisporangiat, untere Zone mit Megasporangien (mehr als 1 Tetrade je Megasporangium). Wurzeln unbekannt, wahrsch. Stigmarien. Sporophylle helikal arrangiert. Sporangien radial extendiert, sessil auf der adaxialen Oberfläche des Sporophyllstiels; Ligula distal des Sporangiums. Gametophyt unbekannt.

g) *Pleuromeiales*/Fam. *Pleuromeiaceae* (ad *Isoetales* iwS.): U-Trias bis M-Keuper. 0,2 bis 2 (naA 3) m hoch. Blütenzapfen an Stammspitze, manche Arten zweihäusig. Kein sekundäres Dickenwachstum, aber Dickenzunahme der Außenrinde. Sehr dicke, sukkulente, ca. 10 cm lange lanzettförmige Blätter mit Ligula, die beim Abfallen querrhombische Blattnarben hinterlassen. Stamm unverzweigt; am oberen Ende Blattschopf und darüber die Sporophyllähre. Am Grunde des Stammes saßen 4 an Stigmarien erinnernde kurze „Hörner“, von denen die mit den *Lepidodendren* übereinstimmenden Appendices ausgingen. Ein- oder zweigeschlechtliche Zapfen, isopore und heterospore Taxa. Einige Arten trugen eventuell auch mehrere kleine Zapfen (*Cyclostrobus*) anstelle eines großen terminalen Zapfen.

Pleuromeia gehört zu den wenigen Pflanzen, die sich nach der PTG erfolgreich ausbreiteten; die Fundsituation deutet darauf, dass sie die dominierende Vegetation in Küstenebenen oder Deltagebieten der U- und M-Trias darstellten. Plötzliches Auftreten in der U-Trias, weltweite Verbreitung; evtl. machten sie sich die Wiederbesiedlung der zerstörten Ökosysteme zunutze.

[Die abaxiale Sporangienstellung unterscheidet *Pleuromeia* von Sigillarien und modernen Isoetaceae, d.h. *Pleuromeia* trug die Sporangien auf der Blattunterseite (!), alle anderen Lycophyten auf der Blattoberseite! Eine Mittelstellung zwischen Sigillarien und Isoetaceae müsste einen zweimaligen Platzwechsel des Sporangiums annehmen, was unwahrscheinlich ist. Dies spricht für moderne Annahmen, dass die rezenten Isoetaceae eine frühe Seitenlinie der rhizomorphen Lycopsiden (= *Isoetales* iwS.) darstellen (Kontra: CLEAL/THOMAS 2009: gerundete Sporangien an der Oberseite breitovaler Sporophylle, also kein Platzwechsel der Sporangien)].

h) *Isoetales* ieS. = *Isoetaceae*: nach früherer Auffassung evtl. Abstammung von Sigillarien über *Pleuromeia* (U-Trias bis M-Keuper) [kontra: s.o. unter „*Pleuromeiales*“] --- *Pleuromeiopsis* (M-Trias Usbekistans, galt als Übergangsform zwischen *Pleuromeia* und *Nathorstiana*) --- *Nathorstiana* (Neokom; 20 cm hoher Stamm, 30 cm lange Appendices, die an *Sigillaria* erinnern) + *Nathorstianella* (ebenfalls U-Kreide) --- *Stylites andicola* (rezente Reliktform der Anden) zu *Isoetes* (ab Tertiär, naA aber auch schon im Jura Australiens !). Der Stamm wird immer mehr reduziert, bei *Isoetes* ist er zu einer rundlichen Knolle gestaucht.

Isoetites ab O-Trias bis Känozoikum (CLEAL/THOMAS 2009).

Im Keuper zahlreiche Sporen (*Aratrisporites*), die zwischen *Sigillaria* und *Isoetes* vermitteln, Weiterentwicklung der Sporenformen im Jura bis zur Unterkreide, wo sie in die Sporenform der rez. *Isoetes* münden. Der Bau der Appendices von *Stigmaria* stimmt mit den Wurzeln der rez. *Stylites* völlig überein. Nach kladistischen Analysen (s. KENRICK und CRANE) **stammen die Isoetaceae aber nicht von Sigillarien, sondern stellen eine separate Linie aus basalen rhizomorphen Lycopsiden (s.o.) dar.**

CLEAL/THOMAS (2009) diskutieren dagegen eine Reduktionsserie ausgehend von *Omphalophloios* (oberes Karbon, auch oberstes Karbon, 2-6 m hoch, sehr pleuromeia-ähnlich) und *Pleuromeia* über *Takhtajanodoxa* (Trias)/*Isoetites* (ab O-Trias bis Tertiär), sehen dabei aber *Isoetes* aber nicht als Ergebnis einer einzelnen Reduktionslinie, sondern als Relikt „eines paläozoischen und mesozoischen Mosaiks von Formen“.

Nathorstiana (Hauterive, Barreme): 20 cm hoch; sigillarienähnliche Gestalt: Blattschopf an ungeteiltem Stamm, an der Basis Stigmarien mit Appendices.

Die Oberfläche der Stammbasis trägt Narben, die von Wurzeln stammen; mit fortschreitendem Wachstum der Stammbasis nach unten werden am unteren Ende neue Wurzeln gebildet, während die Wurzeln am oberen Ende zugrundegehen. Blätter in dichter spiraliger Stellung, schmallinealisch, am Grunde herzförmig erweitert.

1959 ähnliches Gewächs (*Stylites andicola*) in den peruanischen Anden entdeckt.

Rezente Isoetaceae: ca. 150 Arten; kosmopolitisch, aber nur in Gebieten, wo der Boden zumindest zeitweise im Jahr mit Wasser abgesättigt ist. Sporangien in die Blattbasen eingebettet; ohne Dehizenz. Einteilung: *Isoetes* (*Isoetes*) mit den meisten Arten (sowie den Unter-Untergattungen *Isoetes* (*I.*) *Isoetes* und *I.*(*I.*) *Coromandelina*, letztere vorwiegend indisch und – zweitens - *Isoetes* (*Euphyllum*); zu letzteren gehören auch die fossilen *Isoetites*). *Stylites* soll eine einzelne Art von *Isoetes* (*I.*) Sektion *Isoetes* sein.

Fossil sind Isoetaceae mit 16 megafossilen Arten aus 30 Lokalitäten von der Trias bis zum oberen Tertiär nachgewiesen. Im Anis Norditaliens *Isoetites brandneri* mit einem kurzen Stamm (ungewöhnlich für *Isoetites*). Daneben gibt es umfangreiche Sporenfossilien, deren Zuordnung wegen Ähnlichkeiten in der Sporenmorphologie mit den baumförmigen Lycopsiden und Selaginellaceae unsicher ist. Angaben über das Erstauftreten fossiler *Isoetes*-Arten divergierend; z.B. *Isoetes bulbiformis* aus 115-118 MA alten Schichten von Koonwarra/Victoria, naA sogar *Isoetes* schon im Jura Australiens.

Im kladistischen Sinne (KENRICK & CRANE 1997) sind die Isoetales (= rhizomorphen Lycopsiden) ab O-Devon zu führen, mit *Lepidosigillaria* als frühestem Nachweis. Die Isoetaceae sind die einzigen rezenten Lycopsiden, die sekundäres Xylem produzieren; sie sind die nächsten Verwandten der baumförmigen Lycopsiden des oberen Paläozoikums. Die Isoetaceae bilden eine monophyletische Gruppe mit den Lepidodendraceae, Sigillariaceae und Diaphorodendraceae.

rez. *Isoetes*: Hauptachsen unverzweigt, selten dichotom. Mikrophyllie linealisch, mit Ligula, helikal angeordnet, mit einem einzigen Gefäßstrang, umgeben von vier Luftkanälen. Stomata fehlen bei einigen submersen Wasserbewohnern. Wurzeln entwickeln sich von dem basalen Meristem aus; die Wurzeln besitzen ein einzelnes Gefäßbündel. Das Kambium produziert äußerliche sekundäre Rinde (Cortex) und sekundäres Xylem, Phloem und Parenchym. Beinahe die einzigen rezenten Lycophyten mit sekundärem Dickenwachstum (ansonsten nur noch bei wenigen

Selaginellen), die Landart *Isoetes hystrix* hat sogar noch zentripetales Holz. Tracheiden mit annulären und helikalen Verdickungen, deshalb protoxylem-ähnlich. Sporophylle und vegetative Blätter ähnlich; alle Blätter haben die Fähigkeit, fertil zu werden (Sporophylle). Sporangien radial verlängert, ovoid bis kugelförmig, ohne Dehizenslinie. Heterospor; Megasporen und Mikrosporen meist in separaten Sporangien. Die meisten der „Einheitsblätter“ sind Sporophylle; sie tragen auf ihrer Basis in einer Grube je ein Mega- oder Mikrosporangium; Megasporangien mit 50 – 300 Megasporen, Mikrosporangien mit 150000 bis > 1 Mill. Mikrosporen. Die Sporen werden durch Verwesung der alten Blätter frei. In tiefem Wasser entstehen manchmal an Stelle der Sporangien Brutknospen. Ca. 150 Arten, weltweit verbreitet außer in Asien; meist untergetaucht in Seen, wenige Arten als Landbewohner auf feuchten Standorten. *Isoetes lacustris* auf dem Grund flacher Gewässer (bes. kühler Bergseen), aber auch festlandbewohnende Arten.

Stylites andicola (Zentralperu, 3600 m Höhe und 4750 m Höhe, zwei Standorte) als einziges rezentes stammbildendes Bärlappgewächs (mit 20 cm hohen und 3 cm dicken, manchmal einmal gegabelten Stämmchen, das das Muster der abgefallenen Blätter erkennen lässt), während bei *Isoetes* der Stamm völlig reduziert ist. Evtl. zu *Isoetes* (*Isoetes*) zu ziehen.

i) Ordnung Selaginellales:

i1) Selaginellaceae (Moosfarne) mit *Selaginella* (*Selaginellites*) ab Westfal (z.B. *Selaginellites gutbieri*; *S. suissei*); im Vise bereits *Selaginellites resimus*: krautig, isophyll, kleine terminale Zapfen, heterospor.

Der oberkarbonische *Paurodendron* („*Selaginella*“) *fraipontii* soll dagegen den rhizomorphen Lycopsiden = Isoetales näher stehen als den Selaginellen. Blattstellung und Anisophyllie von *Selaginellites* entspricht weitgehend rezenten Formen. Die Häufigkeit der Sporen von *Selaginellites* spricht dafür, dass *S.* den typischen Bodenbewuchs der Steinkohlenurwälder darstellte - ähnlich wie heute in den Tropen.

Selaginella ab Keuper: *S. hallei*. *Selaginella spinulosa* (Dorniger Moosfarn) typische Pflanze der älteren Dryas (14300 bis 11300 v.Chr.), rez. in Alpen, Hochharz, Hochschwarzwald usw.

Morphologie: Die „Wurzelträger“ mancher Arten haben als blattlose gabelige Telomstände eine gewisse Ähnlichkeit mit Stigmarien. Stelärbau primitiver als bei Isoetales, meist ohne Sekundärholz. Trotz Heterosporie und verhältnismäßiger Kleinheit des Gametophyten bildet eine Mikrospore die ungewöhnlich hohe Zahl von 128-256 Spermien. Der Megasporenhalt entwickelt oft weit aus der Sporenhülle herausragende „Arme“ (die mit Rhizoiden Mikrosporen auffangen und die Megasporen verankern). Stele mit Tracheen (d.h. wie bei Angiospermen werden horizontale Querwände zwischen Gefäßgliedern aufgelöst; die Seitenwände der Tracheen zeigen noch die Treppenstruktur der Lycophyten-tracheiden).

Dekussierte Blattstellung; Differenzierung der einzelnen Blätter entsprechend der Dorsoventralität. Manche Arten mit dorsiventralen, katadrom (gleich primitiven Fiederblättern) verzweigten Scheinblättern. *S. selaginoides* besitzt als primitives Merkmal Spiralstellung der Blätter und „selago-Sporophylle“, d.h. keine Arbeitsteilung zwischen Sporophyllen und Trophophyllen, andererseits besitzt sie als einzige Selaginelle Sekundärholz und eine Art "Mark."

Bei einigen Arten Annäherung an die Samenbildung, indem die Megasporen auf eine einzige reduziert sein können (z.B. *S. reupestris*), die sich auf der Mutterpflanze bis zu einem keimenden Sporling entwickeln kann.

Terrestrisch, aber auch (selten) hängend-epiphytisch, heterospor; die meisten Arten in schattigen mesophytischen Wäldern, aber auch in feuchten primären und sekundären Regenwäldern, arktischen oder alpinen Torfrasen, Steinwüsten und in trockenem Buschland. Rezent 1 Gattung mit mehreren Untergattungen.

Selaginella: 2 Arten:

S. selaginoides: Stämme aufrecht von flachliegenden kriechenden Achsen ausgehend; Mikrophyll isophyll, helikal, geringe Unterschiede zwischen vegetativen Blättern und Sporophyllen. Mikrosporangien etwa nierenförmig; Strobili bisporangiat mit Megasporangien in der basalen Zone. Circumboreale Verbreitung in der Nordhemisphäre, südlich bis zum 30. Grad. Kladistisch Schwestergruppe zu (*Tetragonostachys* + *Stachygynandrum*).

S. deflexa: Hawaii (tropische Art)

Ericetorium: 3 Arten (1 Südafrika, 2 Australien): in proteaceenreichen heißen Arealen

Tetragonostachys: 50 Arten: jahreszeitlich austrocknende tropische Regionen; einige Arten in temperierten mesophytischen Wäldern der Nordhemisphäre; oftmals mattenbildend durch Wurzelbildung entlang der Stämme. Stämmchen stark dichotom verzweigt, flachliegend. Exogene Rhizophoren entlang der Stämme.

Strobili bisporangiat mit Megasporangienzone an der Basis.

Stachygynandrum: 300 Arten, pantropisch, vorwiegend primäre Regenwälder, einige Arten in temperierten Regionen, wo sie saisonale Trockenphasen überstehen können (Auferstehungspflanzen *S. denticulata* und *S. lepidophylla*).

Stämme kriechend oder halb flachliegend, manchmal aufrecht, pseudomonopodial, stark verzweigte Ästchen, oftmals streng planiert. Mikrophyll ligulat, tetrastichös angeordnet: vegetative dimorph: ventrales Paar größer als dorsales. Sporophyll uniform oder dimorph. Wurzelsystem durch exogene Rhizophore an Astgabeln oder - bei aufrechten Arten – an der Basis des Hauptstammes. Strobilus vom Prinzip her bisporangiat mit Megasporen in der basalen Zone; bei einigen Arten modifiziert zu einem monosporangiaten Status oder einer einzelnen Megaspore an der Basis, oder Mega- und Mikrosporen in zwei Reihen (*L. lepidophylla*). Mikrosporangien kugelförmig (sekundär) bis nierenförmig (primär).

Heterostachys: 60 Arten, pantropisch, vorwiegend primäre Regenwälder

Im Jahr 2011 wurde das komplette Genom von *Selaginella moellendorffi* publiziert, das erste Genom einer Gefäßpflanze außerhalb der Samenpflanzen. Es zeigte sich, dass der Übergang von einem gametophyten- zu einem sporophyten-dominierten Lebenszyklus viel weniger neue Gene erforderte, als der Übergang von nicht-samenbildenden Gefäßpflanzen zu den Angiospermen. Gene für sekundäre Metabolite expandierten dagegen in etwa gleich großem Umfang in beiden Linien, also der Linie zu den Lycophyten und derjenigen der Angiospermen.

Genset der basalen Grünpflanzen: 3814 Genfamilien

--- Abzweig von *Chlamydomonas*

+ 3006 Gene

Genset der basalen Landpflanzen: 6820 Gene

--- Abzweig zu *Physcomitrella* (Moos)

+ 516 Gene neu; - 89 Gene verloren

Genset der basalen Gefäßpflanzen: 7247 Gene

--- Abzweig zu *Selaginella*

+ 1350 Gene; - 442 Gene verloren

Genset der basalen Angiospermen: 8155 Gene

Dichotomie in Monoten und Eudicoten

Beim Übergang von einzelligen Grünalgen zu den multizellulären Landpflanzen wie Lebermoosen verdoppelte sich die Anzahl der Gene nahezu (von 3814 auf 6820). Nur 516 Gene kamen bei der Entstehung der Gefäßpflanzen hinzu. Die Entwicklung der Angiospermen erforderte dann aber deutlich mehr neue Gene als die Evolution der Lycophyten. Gene für die Biosynthese von Duftstoffen finden sich in der Euphyllophyten-Angiospermen-Linie; sie stehen wohl im Zusammenhang mit der Koevolution von Samenpflanzen und Tieren, die Blüten bestäuben oder Samen verbreiten. Aber auch *Selaginella* verfügt über die Genausstattung, eine große Anzahl sekundärer Metaboliten zu bilden – in vergleichbarer Komplexität wie bei den Angiospermen. Hier hat offenbar eine unabhängige Diversifizierung der betreffenden Gene in beiden Linien (Euphyllophyten und Bärlappe) stattgefunden.

Das haploide Genom von *Selaginella* verfügt über ca. 106 Millionen BP. Hinweise auf Genomduplikationen/Polyploidie fehlen völlig. Ungewöhnlich selten (im Vergleich z.B. mit Angiospermen) finden sich siRNAs (small interfering RNAs). Bei Angiospermen sind diese an der Regulierung der Blattpolarität beteiligt. Diese grundlegenden genetischen Unterschiede könnten auf den unabhängigen (konvergenten) Ursprung der Blätter bei Euphyllophyten und Bärlappgewächsen deuten.

Angiospermen-spezifische Innovationen, die sich bei Bärlappen nicht finden, betreffen Gene für die Entwicklung des Sprossapikalmeristems und der Blütenbildung. (Sci. 332, 960; Natwiss. Ru. 7/2011, 373).

i2) Miadesmiaceae: Familie innerhalb der Selaginellales (manchmal auch als eigene O Miadesmales, was aber angesichts der Ähnlichkeit mit Selaginellaceae nicht gerechtfertigt erscheint). *Miadesma membranacea* aus dem O-Karbon Englands belegt die Verwandtschaft mit Selaginellen; weiter entwickelter Zweig aus der *Selaginellites*-Gruppe, vegetative Pflanzenteile stimmen weitgehend mit *Selaginella/Selaginellites* überein; Samenentwicklung konvergent zu den Lepidocarpaceae. Krautig, ligulat; Heterosporie ging zur Samenbildung über. Mikro- und Megasporophylle äußerlich gleich aussehend, spiralig in lockeren Zapfen. Das Megasporangium bildete aber nur eine Megaspore, in der sich der Gametophyt voll entwickelte. Als letzterer reif war, bildete das Megasporangium eine „Mikropyle“, über die Mikrosporen Zutritt erhielten (nach URANIA).

j) Lycopodiales/F. Lycopodiaceae (krautige Bärlappe): ggf. getrennte Entwicklung aus basalen Drepanophycales (?). *Lycopodites* selten ab Oberdevon (*L. oosensis**; Stellung zu *Lycopodites*

provisorisch) sowie weitere fragliche *Lycopodites* im O-Devon; allerdings gibt es keine eindeutigen Synapomorphien, die einen Zusammenhang dieser *Lycopodites* mit den Lycopodiales beweisen; im Unterkarbon *L. stocki*. *Lycopodites* bis Wealden, *Lycopodium* ab Oberkreide.

Einzig rezenten elinguate Bärlappe. Dichotome Gabelung, isospor. Prothallium im allgemeinen zylinder- bis knollenförmig, mit Mykorrhiza, unterirdisch, bei einigen Formen auch ergrünend. Der reich gegliederte Holzkörper von *Lycopodium* klingt an die Aktinostele von *Asteroxylon* an. Siebzellen ohne eigentliche Siebplatten, sondern an der ganzen Längswand verteilte Siebporen. Grundsätzlich handelt es sich also um für Lycopsiden primitive Merkmale.

Morphologie: Manche Arten haben Blüten, andere – wie *Lycopodium selago* – gleichwertig dichotome Sprosse mit einem Einheitsblatt, das als Trophophyll und als Sporophyll dient. Bei vielen Lycopodien ist durch Übergipfelung ein Hauptspross entstanden, die übergipfelten Seitensprosse können blattähnlich abgeflacht sein (*L. complanatum*). Die Blattstellung kennt alle möglichen Übergänge zwischen unregelmäßig, spiralig, dekussiert, dorsiventral abgewandelt. Das ansonsten primitive *L. selago* zeigt als hochentwickelte Bildung Brutknospen mit Schleudervorrichtung, d.h. kurze, als Steckling metamorphosierte Seitenzweige. *L. inundatum* ist physiologisch einjährig, da die Pflanze jedes Jahr bis auf die Endknospen abstirbt, welche in den Winter überdauernde Brutknospen umgewandelt werden.

**L. oosensis*: 2 – 4 mm breite Sprosse, dicht mit spiralig angeordneten Blättchen besetzt; letztere von spatelförmigem Umriss, scharf zugespitzt, bis 2 mm lang, etwas hakig gebogen. Sporangien auf Sporophyllen, die verstreut zwischen normalen Blättchen stehen. Stellung zu Lycopodiales provisorisch (unt. O-Devon). In der äußeren Gestaltung dem heutigen *Lycopodium* aber extrem ähnlich!

Kladogramm der rezenten Gattungen:

- A. *Hyperzia* (200 – 400 Arten) + *Phlegmarius* (1 Art)
(wohl paraphyletisch zu der Linie B)
- B. 1. Abzweig: *Phylloglossum* (1 Art: Australien, Neuseeland, Tasmanien)
 - 2. Abzweig: *Diaphasiastrum* + *Lycopodium* (ca. 40 Arten)
 - 3. Abzweig: *Pseudolycopidella*
 - 4. *Lycopodiella* (ca. 40 Arten) + *Palhinhaea*

Lycopodium (40 Arten, div. Untergattungen): Hauptachsen anisotom, Mikrophyll helikal (*Lycopodiastrum*, *Magellania*, *Pseudolycopodium*), wirtelig (*Lycopodium*, *Annotina*, *Obscura*), in Reihen (*Diaphasiastrum*, *Pseudodiaphasium*) oder dekussiert (*Complanatum*). Blätter eligulat, mit einem einzigen Gefäßstrang. Wurzeln gehen direkt von der Unterseite der Hauptstämme ab. Sporangien nierenförmig an kurzen nicht vaskularisierten Stielchen in den Achseln der Sporophylle. Die Sporangien sind auf eine kompakte Ähre beschränkt, die sessil oder gestielt sein kann. Gametophyten weitgehend unterirdisch und holosaprophytisch mit terminaler Gametangiophore, die von einem Ringmeristem gebildet wird.

Lycopodiella: (40 Arten, weit verbreitet in gemäßigten und tropischen Regionen): Hauptachsen anisotom mit Mikrophyllen in helikaler (*Campylostachys*, *Lateristachys*) oder wirteliger (*Lycopodiella*, *Caroliniana*) Anordnung. Blätter eligulat, 1 Gefäßstrang. Sporangien nierenförmig, an kurzen unvaskularisierten Stielchen in der Achsel der Sporophylle. Sporangien sind beschränkt auf eine kompakte Ähre, die sessil oder gestielt ist. Gametophyten auf der Erdoberfläche, grün, hemisaprophytisch, an der Oberseite gelappt.

Maximum der Lycophyten; Rückgang und Aussterben:

Maximum im Karbon, vor allem Oberkarbon (*Lepidodendron* eher im unteren, *Sigillaria* eher im höheren Oberkarbon). In Nordamerika und Europa gingen die großen arboreszenten Lycophyten aber schon im mittleren Oberkarbon allmählich zurück, da ihre Lebensräume verschwanden, als die Gebirgsbildungen einsetzten und die Becken mit Abtragungsschutt verschüttet wurden. Kleinere sub-arboreszente Lepidodendrales wie z.B. *Omphalophloios* (2 – 6 m hoch) konnten sich aber bis zum Ende des Karbons halten.

Lepidodendron-verwandte bis ins untere Perm, ZIMMERMANN (1959) erwähnt "*Neolepidodendron*" für das gesamte U-Perm.

Sigillaria-Verwandte (*Subsigillaria*) bis ins höhere Unterperm. Baumförmige Bärlappe verschwinden angeblich spätestens in der U-Trias, andererseits werden "lepidodendron-type" Fossilien aus dem Keuper (Carn) Virginias berichtet.

In China gediehen die Wälder mit arboreszenten Lycophyten auch noch im U- und M-Perm und gingen erst im O-Perm zurück; Lepidocarpaceae erloschen an der PTG.

Nur die Ordnungen Lycopodiales, Selaginellales und Isoetales (nur F. Isoetaceae) sind noch rezent vertreten.

In der **Gondwanaflo**ra haben Baumbärlappe nur einen marginalen Anteil (*Lycopodiopsis*). So kommen lediglich in den Übergangsgebieten zur Gondwana-Flora (z.B. Brasilien) einzelne *Lepidodendron* vor. Die Baumbärlappe waren auf ein niederschlagsreiches Klima angewiesen; die Glossopteris-Flora der Südhalbkugel ist aber in einem niederschlagsärmeren Klima gewachsen. Auch auf der Nordhalbkugel konnten jene Formen, die – wie manche *Sigillaria* – infolge ihrer geringeren Blattpolsterbildung und infolge ihres vermehrten Holzes relativ am wenigsten an das Niederschlagsklima angepasst waren, am längsten überleben (*Subsigillaria: Leioderma*).

Die Sporenproduktion der Baumbärlappe im Oberkarbon war so massenhaft, dass die Sporen wegen der Dauerhaftigkeit der Sporenhaut überdauerten und den Heizwert der Steinkohle bestimmen.

Krautige Lycophyten (wie *Selaginellites*, *Lycopodites*) fanden sich im Oberkarbon und Perm jedoch nicht in der Angara-Flora und auch nicht in den mittleren und hohen Paläobreiten Gondwanas. In der Angara-Flora bildeten die kleinsten Lycophyten lediglich eine strauchige Buschvegetation entlang von Flüssen und Seen (*Lophiodendron*, *Tomiodendron*, *Angarophloios*, *Angaradendron*, *Eskdalia*), in Gondwana Sträucher und kleine Bäume (*Bubudendron*, *Malanzania*, *Brasilodendron*).

KL. EQUISETOPHYTA / EQUISETATAE / EQUISETOPSIDA / SPHENOPSIDA / SPHENOPHYTA

Gliederung (nach URANIA):

- O Pseudoborniales
 - F Pseudoborniaceae
- O Sphenophyllales*
 - F Sphenophyllaceae (Keilblattgewächse)
 - F Lilpopiaceae
- O Calamitales (naA zu den Equisetales gestellt)
 - F Archaeocalamitaceae
 - F Calamitaceae
 - F Calamocarpaceae
 - F Apocalamitaceae
 - (naA zusätzlich/alternativ:
 - F Calamostachyaceae
 - F Tchernoviaceae
 - F Gondwanostachyaceae)
- O Equisetales
 - F Phyllothecaceae
 - F Schizoneuraceae
 - F Equisetaceae
 - (naA zusätzlich/alternativ:
 - F Echinostachyaceae)

* eine andere Gliederung (angelehnt an CLEAL 1993) stellt anstelle der Sphenophyllales (die dann wegfallen) die O Bowmaniales (= Sphenophyllen) auf mit folgenden Familien:

- Bowmantiaceae
- Eviostachyaceae
- Cheirostrobaceae

Abstammung: Die Equisetophyten bilden gemeinsam mit den Farnen die Moniliformopses, die den Progymnospermen/Gymnospermen innerhalb der Euphyllophyten gegenübergestellt werden. Sie sind die Schwestergruppe der Farne; die Linie zu den Samenpflanzen (Lignophyten) ist schon zuvor abgezweigt. Nach modernen molekularkladistischen Untersuchungen sind die rez. Equisetaceae sogar enger mit den Farnen verwandt als angenommen, ggf. eine Linie aus basalen Farngruppen heraus; sie stehen dabei den „höheren“ Farnen näher als die Ophioglossales und Psilotidae. Je nach statistischer Analysemethode ergab sich in einer 4-Gen-Studie (5072 BP) entweder eine Schwestergruppenbeziehung zu den Marattiidae oder sogar direkt mit den Leptosporangiata, d.h. die Equisetophyta wären danach der höchste Abzweig der Eusporangiata unmittelbar vor der Leptosporangiata (bzw. Protoleptosporangiata: Osmundaceae).

Erstauftreten:

[Sehr fragliche Taxa:

Evtl. *Equisetophyton praecox* (U-Devon) als fraglicher erster Vertreter der Calamitaceae? Allerdings nur ein Fossil bekannt, innerer Bau und fertile Organe unbekannt. 10 mm breiter Spross mit etwa 6 mm langen Internodien und Nodien mit etwa 4 mm hohen Blattscheiden, deren Blätter bis zur Spitze scheidig verwachsen sind. Stellung mangels fertiler Organe sehr unsicher. *Honseleria* (M-Devon) könnte mit größerer Wahrscheinlichkeit ein Equisetatae-Vorläufer sein (wirtelig mit Blättern besetzt, Nodium mit 21 Blättchen besetzt, denen 21 Vorsprünge im Mark entsprechen; Blättchen 3x dichotom gegabelt und an der Basis wohl nicht verwachsen, ca. 14 mm lang)].

Protohyenia und *Ibyka* aus dem M-Devon repräsentieren weitere Ausgangsformen ("**Protarticulatales**"); *Protohyenia* bereits im U-Devon des Altai-Berggebietes. KENRICK & CRANE (1997) nennen *Ibyka* aus dem Givet als ältesten Equisetalen. Für *Ibyka* und verwandte Formen (*Arachnodylon*, *Asteropteris*, *Iridopteris*, *Anapaulia*, „*Hyenia*“ *voigtii*, „*H.*“ *banksii*, wobei von den beiden letztgenannten nur sterile Abdrücke bekannt sind) wurde eine eigene Ordnung aufgestellt (**Iridopteridales**). Sie gehört zu der „Permanent Protoxylem Group“, aus der neben den Equisetopsiden auch die Zygoteridalen Farne hervorgingen.

Ibyka: eine Art (*I. amphikoma*) aus dem Givet von New York State: Achsen glatt, pseudomonopodial (naA. monopodial), distal dichotom verzweigend; dreidimensionales Verzweigungssystem. Die Anhänge letzter Ordnung sind wahrscheinlich in Wirteln angeordnet; sie sind fertil oder steril, in jedem Fall dichotom verzweigt und haben zurückgekrümmte Spitzen oder terminale Sporangien. Tracheiden wahrscheinlich mit skalariformen Grübchen. Stomata unbekannt. Sporangien ovoid bis spindelförmig, als terminale Paare an kurzen Seitenästchen. Gametophyt unbekannt. Die Anordnung in Wirteln konnte sowohl für Blätter wie für Äste bestätigt werden, wobei Äste im Wirtel an der Stelle von einzelnen Blättern stehen. Ähnliche Morphologie bei *Anapaulia*, „*Hyenia*“ *voigtii et banksii*.

KENRICK und CRANE vermuten auch Assoziationen zwischen *Estinnophyton* und den Sphenophyten (anstelle Protolpidodendrales) (s. dort). *Protolpidodendron* (*Estinnophyton wahnbachense*) ist vom U- bis O-Siegen nachweisbar und wäre dann ggf. der älteste Equisetophyt (umstritten). *Equisetophyton* und *Honseleria* werden dagegen in neueren Arbeiten nicht mehr im engen Bezug zu frühen Sphenopsiden diskutiert. Im Zentrum der Abstammung der Sphenopsida stehen heutzutage die **Iridopteridales**.

Allerdings existiert (2001) noch kein „whole-plant-Konzept“ für die Iridopteridales: es ist noch nicht klar, ob die monopodiale Hauptachse ein kleiner Stamm ist, oder ob sie nur Bestandteil einer viel größeren Pflanze ist. Bisher sind keine Iridopteridales mit Sekundärxylem bekannt (allerdings konnte bei *Arachnoxylon minor* etwas radial angeordnetes Metaxylem bei einem einzigen Exemplar nachgewiesen werden). Es wird daher vermutet, dass die Iridopteridales monopodial wuchsen und Höhen von vielleicht 1,5 bis 2 m erreichten, dies sind aber nur grobe Schätzungen.

Entwicklungstendenzen früher Equisetophyten:

1. Beblätterung stockwerkartig in Quirlen angeordnet; Gliederung in Nodien und Internodien (*Protohyenia*)

2. Stammeinwärts gekrümmte Sporangien (bei *Ibyka* angedeutet)

Kladistisch erweisen sich die Equisetopsida (Archaeocalamitaceae, Calamitaceae und Equisetaceae) als monophyletisch, die Sphenophyllales stehen in enger Verwandtschaft zu den Equisetopsida.

Bei der Kombination molekularer und morphologischer Daten stehen die rezenten Equisetaceae den leptosporangiaten Farnen näher als die Psilotaceae, Ophioglossaceae und Marattiaceae, d.h. die Equisetaceae wären demnach die Schwestergruppe der Leptosporangiate (incl. Hymenophyllaceae, Osmundaceae), d.h. die Equisetaceae wären eine Gruppe innerhalb der Farne! Fest steht auf jeden Fall, dass die Farne + Equisetophyten einen gemeinsamen Ast nach Abzweigung der Progymnospermen/Samenpflanzen darstellen und gemeinsame morphologische Merkmale zwischen Farnen und Progymnospermen/Samenpflanzen auf Konvergenz beruhen (s.o.).

Grundlegende Morphologie:

- Kleinblättrigkeit.
- Durch rhythmische Reduktion wurden im Stamm der Sphenophyten die durch Übergipfelung entstandenen Sprosse gegliedert in Wirtel aus Phyllomen (zwischen ihnen sind die Internodien reduziert) und relativ lange Internodien
- Sporangien in anatropen Orientierung.
- Verbreitung durch Rhizome, von denen aufrechte Achsen ausgehen
- Sporen werden in Zapfen gebildet, die am Ende von Achsen sitzen
- abgesehen von einigen primitiveren paläozoischen Formen sitzen die Sporangien an der Unterseite spezieller pilzkappenartig gestalteter Sporangiochore

Klassifikation:

A) Ordnung Protarticulatales (Iridopteridales oder Ibykales):

Mitteldevon, z.B. *Protohyenia*, *Ibyka* (Givet); neuerdings bevorzugt als Ordnung **Iridopteridales** bezeichnet, die spätestens im M-Devon auftritt; weitere Vertreter: *Anapaulia*, „*Hyenia*“ *voigtti et banksii*; *Arachnoxylon*, *Asteropteris*, *Iridopteris*, *Compsocradus*, *Dixopodoxylon*. Noch vor *Ibyka* wird *Dixopodoxylon* aus dem ob. Eifelium zu den Ibykales gestellt. Evtl. steht auch der bisher zu den Coenopteridales/Zygopteridaceae gestellte *Rhacophyton* aus dem obersten Famenne in der Nähe der Iridopteridales (Diese Ordnung findet sich nicht bei CLEAL/THOMAS 2009).

B) Ordnung Pseudoborniales (nur O-Devon):

Älteste Vertreter: *Boegendorfia* (etwas älter als die Bäreninsel-Fossilien), *Pseudobornia* (höheres Famenne), *Arctophyton* (allesamt O-Devon); peltat (d.h. nach innen gekrümmt) gestellte

Sporangien; an den Nodien entspringen lange beblätterte Seitensprosse. In Nodien und Internodien gegliederter Stamm mit zentralem Markhohlraum. Bei *Pseudobornia* (Stammdicke bis 60 cm, Höhe 15 – 20 m) entspringen von den Nodien der Hauptachse 1 bis 2 stärkere Äste, an denen meist paarweise dünne Zweige ansitzen. Hauptäste bis 3 m lang.

Blätter gabelnervig und am Rande in feine Zipfel zerfranst; je 4 Blätter in einem Quirl*. Zentrales Mark mit Markhöhle. Äste in drei Ordnungen an den Stämmen, Äste letzter und vorletzter Ordnung in Form planierter Wedel; Blätter nur an jüngeren, bis 1 cm starken Ästen; werden offenbar nach weiterem Erstarken der Äste abgeworfen. Blätter 3 – 4 x dichotom gegabelt, d.h. mind. 6 fächer- bis fiederförmige Spreitenteile. Sporangien saßen homolog mit Phylloiden.

Zapfen an den Enden der Äste erster Ordnung im oberen Teil der Pflanze. Die Zapfen bestanden aus alternierenden Wirteln aus sterilen Brakteen und modifizierten Achsen (Sporangiophoren). Letztere trugen ca. 60 Sporangien an den Enden der zurückgebogenen Achsen.

Intermediäre Merkmale zwischen Sphenophyten und Cladoxylales stellen die komplexen Blätter sowie die peltat gestellten Sporangien (an zurückgebogenen Achsen) dar.

*Bei *Boegendorfia* (unt. O-Devon), aber auch *Eleutherophyllum* (U-Karbon) ordnet sich die mikrophylle Belaubung etwa in horizontalen Wirteln, ohne dass jedoch lange Internodien wie bei den Sphenophyllen auftreten.

C) Ordnung Calamitales:

(neuerdings als eigene Ordnung ausgewiesen, früher oftmals mit den Equisetales vereinigt)

Calamiten iwS.: Calamiten iwS. ab Famenne, bereits im Famenne baumhoch (*Pseudobornia* auf der norweg. Bäreninsel 20 m; neuerdings als eigene Ordnung ausgewiesen). Frühe Calamiten gehören zur Fam. Archaeocalamitaceae (O-Devon bis U-/naA. O-Karbon, bis 6 m hoch). Karbonische Calamiten (Fam. Calamitaceae) bis 30 m hoch, Stammdurchmesser bis 1 m. Nicht in der Glossopterisflora vertreten. Zapfen direkt aus dem Stamm oder aus Seitenästen. Sekundäres Dickenwachstum. Stämme entsprangen aus meist unterirdischen, waagrecht kriechenden Rhizomen und verzweigten sich z.T. schon unterhalb der Erdoberfläche. Bei *Archaeocalamites* liefen die Leitbündelstränge an den Knoten gerade durch und hatten nur schwache Querverbindungen in Höhe der Knoten, während bei *Calamites* (O-Karbon bis U-Perm) eine versetzte, Y-förmige Verbindung an den Knoten in Kombination mit kräftigen Quersträngen stattfindet.

C.1) Asterocalamitaceae (Archaeocalamitaceae).

Archaeocalamites sicher ab ob. Tournai, fraglich im O-Devon. Die Familie wird aber neuerdings (naA) ab O-Devon angegeben; Maximum im U-Karbon.

Bisher kein Nachweis im Oberkarbon; allerdings fanden sich im Perm Stämme, die zu *Archaeocalamites* passen; allerdings fehlt es noch an fertilem Material aus dem Perm als ultimativem Beweis. Wenn sich dies bestätigt, wäre *Archaeocalamites* nicht um die Grenze zum O-Karbon erloschen, sondern lediglich von den Calamostachyaceae (Calamiten i.e.S.) von den feuchten Flachlandhabitaten in trockenere, höher gelegene Lebensräume verdrängt worden.

Nach TAYLOR et al. erschien *Archaeocalamites* im allerersten Devon, war im U-Karbon und frühesten O-Karbon in feuchten Arealen weit verbreitet (vor allem in stark gestörten Zonen), kein Nachweis für den Rest des Karbons, aber wahrscheinlich erneutes Auftreten im U-Perm.

Einige Meter hoch, Stämme bis 16 cm Durchmesser; sie erreichen also noch nicht die Größe der späteren Calamitaceae. Bei den Archaeocalamitaceae lässt sich erstmals eine gut entwickelte Markhöhle nachweisen (die zu den typischen Sedimentausgüssen führt) – bei Pseudoborniales war dies noch nicht der Fall. Viele *Archaeocalamites*-Stämme zeigen Hinweise auf Sekundärholz – sie könnten daher doch zu relativ hohen Pflanzen gehört haben.

Im U-Karbon *Asterocalamites* (evtl. lt. ZIMMERMANN schon im O-Devon) als **Leitpflanze** mit Gabelblättern (! im Unterschied zu den späteren Calamiten) und durchlaufenden Riefen (d.h. Blattspuren = Rippen der Marksteinkerne) infolge nicht-alternierender, übereinanderstehender Blätter, weshalb die Blattspuren an den Nodien durchlaufen. Die schildförmigen Sporophylle (meist mit 4 Sporangien) bildeten wie bei *Hyenia* ohne zwischengeschaltete vegetative Blätter eine Blütenähre. Mit der früher ebenfalls zu den Sphenophyten gestellten *Hyenia* verbinden die Asterocalamiten also das Gabelblatt vom *Hyenia*-Habitus und die Sporophyllanatomie. In den Knoten von *A. goepperti* fehlt noch die typische Calamitenstruktur. Metaxylem der Asterocalamiten aus Treppentracheiden, das Sekundärholz aus Netztracheiden, deren Tüpfelung an den araucaroiden Typ anklingt.

Protocalamostachys als Sporangienstand, bei dem die Sporophylle schon zu einem Zapfen wie bei den Calamiten i.e.S. zusammengezogen sind, andererseits aber noch primitive Merkmale vorhanden sind (Sporophylle ähneln *Hyenia* mit deutlich terminalen Sporangien, in einer Ährenblüte zusammengezogen; Übergänge zwischen fertil und vegetativ wurden wie bei *Hyenia* beobachtet). So vermittelt *Asterocalamites* zwischen *Hyenia* und *Calamites* und spricht damit für den engen Zusammenhang zwischen Farnen und Sphenophyten, wie er auch in modernen molekularkladistischen Untersuchungen bestätigt wurde.

Die locker gebauten Zapfen werden als *Pothocites* bezeichnet; die Sporangien standen in Vierergruppen an der Unterseite peltater Sporangioophoren ähnlich den späteren Zapfen der Calamostachyaceae. *Pothocites* hatte allerdings in der Regel keine Brakteen (ähnlich modernen *Equisetum*-Zapfen). Isospor oder heterospor.

CLEAL/THOMAS (2009) weisen auf die vermittelnde Stellung der Archaeocalamitaceae zu den Pseudoborniales und Cladoxylales hin, indem die gabeligen Blätter an die *Pseudobornia*-Blätter erinnern (aber größer sind).

Ebenfalls im U-Karbon *Protocalamites*: schon wie bei echten Calamiten eine Carinalhöhle und vermutlich alternierende Internodienbündel.

C.2) Calamitaceae (U-Karbon bis spätes O-Perm) (= Calamocarpaceae)

Im U-Karbon noch selten, im O-Karbon dann massenweise vertreten, auch im U-Perm noch reichhaltig und häufig. Die Calamitaceae i.e.S. starben am Ende des Perms komplett aus (wenn man die Apocalamitaceae wie *Neocalamites* ausgliedert). Der längste Calamitenstamm, der je gefunden wurde, stammt aus dem Chemnitzer Wald und ist über 10 m lang. Entgegen früherer Annahmen unregelmäßig (!) verzweigt, mit Verdickungen und Verkrümmungen wie bei einem modernen Laubbaum – keine Ähnlichkeit mit alten Rekonstruktionen, auch keine quirlige Anordnung der Seitenäste wie bisher angenommen.

Verzweigung der Krone unterschiedlich stark ausgeprägt. Früher nahm man an, dass Calamiten über ein Rhizom verfügten. Ausgrabungen im Chemnitzer Wald (290 MA) belegten aber das Vorliegen von Wurzelstöcken wie bei modernen Bäumen. Vermutlich vermehrten sich die Calamiten zwar über Rhizome, bei der ausgewachsenen Pflanze blieb aber von dem Rhizom nichts übrig (BdW 9/2011, 56).

Die Pflanzen waren wahrscheinlich in der Lage, sehr schnell durch neu gebildetes Sediment zu wachsen, das sie z.B. bei Sturmfluten überdeckt hatte. Vor allem erfolgreich in den Paläotropen Europas und Nordamerikas, aber auch in China, wo sie weit ins Perm persistierten. Kriechende Rhizome gaben vertikale Stämme ab, die durch sekundäres Dickenwachstum dann Höhen von mindestens 10 m erreichten.

Fossil findet man besonders die Sedimentausfüllungen des ehemaligen Markhohlraumes; diese sind längsgerieft (=Abdrücke der in einem Kreis um das Mark stehenden Einzelstelen, die sich im Nodium zu einer Siphonostele zusammenschließen) und in regelmäßigen Abständen quergerieft (=Nodien). Die Stelen springen im Internodium in das Mark und werden daher als Längsriefen abgedrückt; die Rippen zwischen den Abdrücken entsprechen den primären Markstrahlen. Die meist dicken Sedimentkerne der Markhöhlen sind an der Sprossbasis verjüngt, da der Markraum beim Austritt eines Astes aus dem Spross bzw. eines Stammes aus dem Rhizom stark eingeschnürt ist. Die Markhöhle nimmt bei den Calamiten einen sehr großen Raum ein („Markbäume“ im Gegensatz zu den „Rindenbäumen“ der Bärlappe): Erhöhung der Biegefestigkeit nach dem Röhrenprinzip.

Stammaufbau: Die Rinde war stärker entwickelt als normalerweise bei heutigen Bäumen, aber schwächer als bei den baumförmigen Lepidophyten; Rindendicke entspricht etwa dem Radius der Stele. Die Calamitenrinde war zu erheblichem Dickenwachstum befähigt. Blattpolster fehlen ganz. Direkt unterhalb der Knoten Gewebestränge für den Gasaustausch. Die großen Hohlräume des Sprosses (Markhöhle, Carinalhöhle) hatten daher offenbar bestimmte Funktionen für den Gasaustausch (ähnlich den Hohlräumen rezenter Sumpfpflanzen mit reger Gasbewegung). Bei *Calamites* wurde Borkenbildung beobachtet.

Das Protoxylem wurde während der Metaxylembildung zerstört und durch die (für Equisetales charakteristische) Carinalhöhle ersetzt; Metaxylem schwach; Sekundärholz zentrifugal entwickelt.

Unterirdische Organe von Rhizomcharakter mit horizontalen und vertikal absteigenden Rhizomen; von Luftsprossen sind die Rhizome durch das Fehlen von Blättern unterschieden. Sie trugen neben den Luftsprossen aber wurzelähnliche Gebilde (*Myriophylloides*).

Die Blätter saßen in Wirteln an den Nodien der Zweige letzter Ordnung. Sie waren einfach (ungegabelt im Gegensatz zu Archaeocalamitaceae) mit einer einzelnen longitudinalen Ader, manchmal dicht mit Haaren bedeckt; Stomata auf beiden Seiten des Blattes. Manchmal saßen die Blattquirle schräg an der Achse, evtl. zur Optimierung des Lichteinfalls. Die einzelnen Blätter der Quirle sind im Gegensatz zu *Equisetum* nicht an der Basis fusioniert.

Sporophylle gekennzeichnet durch anatrope Einkrümmung der Sporangienstiele und Verwachsung. Zusammenziehung der Sporophylle zu einer Blüte infolge Verkürzung der Achseninternodien (wie bei Sphenophyllen). Zapfen (mehrere Gattungen: *Palaeostachya*, *Macrostachya*, *Calamostachys*, *Calamocarpon*) bestehen aus alternierenden Wirteln von sterilen Brakteen und Sporangiphoren; letztere mit 2 oder 4 Sporangien. Überwiegend isospor. Sporen mit Elatern wie bei *Equisetum* (im Gegensatz zu *Archaeocalamitaceae*). Bei *Calamocarpon* enthielt das Sporangium nur eine einzelne Megaspore und deutet damit in Richtung auf Samenbildung.

Wichtige Gattungen und Arten der Calamitaceae (nach REMY und REMY):

Calamites (*al. Archaeocalamites*): Dinant, Namur; Längsriefen (Stelen) laufen gerade über die Internodien hinweg.

Calamites (*al. Archaeocalamites, al. Asterocalamites*) *radiatus*: Dinant, Namur A:
meist Sedimentkerne mit 2-3 cm Durchmesser, Internodien 2 – 5 cm lang; selten große Stücke bis 11 cm Durchmesser und 15 cm Internodienlänge.

Mesocalamites: Namur bis Perm; und **Calamitina** (Namur bis Perm), **Paracalamites** (Perm): Längsriefen laufen teils gerade, teils unter nachfolgender Verbindung von zwei benachbarten Stelenabschnitten alternierend über die Nodien hinweg.

Calamitina: Wechsel zwischen unverzweigten und verzweigten Nodien; Anzahl der an einem Nodium abgehenden Seitenäste stets so groß, dass sich die Äste bzw. deren Narben auf der Außenhaut berühren oder abplatten:

Paracalamites: Saxon; nähert sich dem Genus *Neocalamites*

Calamitopsis: Rippen verschmelzen an den Nodien zu Bündeln, indem 2 – 4 Stelen konvergieren; oberhalb des Nodiums weichen sie wieder spiegelbildlich auseinander. *Calamitopsis* hatten nur eine kleine Astkrone und warfen ältere Äste ab. Syn. *Calamodendron* (Organgattung). Wuchsform der *Calamitopsis*-Bäume dürfte denen der Baumfarne geähnelt haben; Belaubung mit „Farnwedeln“ vom *Annularia-stellata*-Typ.

Wuchsformen: *Eucalamites*, *Stylocalamites*, *Calamitina* (die Diversität entspricht rez. *Equisetum*, wo es auch Arten vom *Stylo*- und *Eucalamites*-Typ gibt).

Blattformen: *Annularia* (modernerer Beblätterungstyp, Vise bis Perm):

Blätter frei, linealisch, bogig aufgerichtet. Im Vise selten, ab Namur häufig

Asterophyllites (Namur bis U-Perm): Blätter lanzettlich, an der Basis verwachsen, rechtwinklig von der Achse abstehend

Dicalamophyllum

Beispiel für Organgattungen: *Calamodendron striatum* / *Calamitopsis multiramis* / *Annularia stellata* / *Calamostachys tuberculata* gehören alle zu einer Art!

Sporophylle zu Ähren angeordnet, aber nicht am Abschluss des Hauptsprosses wie beim rez. *Equisetum*, sondern in großer Zahl kauliflor an den oberen Knoten oder in Blütenständen. *Calamites* teils hetero-, teils homospor. Sporophylle vierarmig mit je einem Sporangium je Arm. Die Blüten bestehen meist abwechselnd aus sterilen Wirteln und fertilen Kreisen. Sporangiphore sitzen zunächst in gemischten Wirteln zusammen mit den Brakteen als Wirtel direkt am Nodium, können sich aber im Laufe der Ontogenie oder Evolution vom Nodium ins Internodium verschieben und dann etwa in der Mitte des Internodiums einen Sporangiphor-Kreis bilden. Bei manchen Arten Zapfen, die in echt-sterile und echt-fertile Wirtel gegliedert sind (es alternieren dann Brakteen- und Sporangiphorwirtel).

Rückgang/Aussterben:

Im U-Perm noch mit allen drei Wuchsformen vertreten, starker Rückgang im M-Perm.

Im untersten O-Perm (Kupferschiefer) *Neocalamites mansfeldicus* als letzter „Calamit“ Mitteleuropas. Allerdings im Lettenkohlenkeuper *Neocalamites meriani* (unterscheidet sich durch vollkommen freie Blätter von *Equisetites*; Hauptsprosse nur 1-2 cm dick, Höhe ca. 2 m, nur wenige Seitensprosse an den Knoten, Blätter quirlig an den Knoten, 12 cm lang, der ganzen Länge nach getrennt, 10 - 24 einnervige Blätter je Knoten).

Neocalamites (O-Perm bis Dogger, ca. 20 Arten; wahrscheinlich noch mit einer Art in der Oberkreide) wird neuerdings zusammen mit *Apocalamites* (2 Arten: M-Karbon und U-Trias von Westsibirien) in eine eigene Familie **Apocalamitaceae** gestellt, deren systematische Position nicht ganz klar ist. Die vegetativen Teile ähneln sehr stark Calamiten; *Annularia*- und *Asterophyllites*-artige Beblätterung, Gesamthabitus aber kleiner, meistens nur 2 – 3 m hoch, Stämme 10 – 12 cm Durchmesser. Betrachtet man nur die vegetativen Pflanzenteile, würde man *Neocalamites* als mesozoischen Nachfahren der Calamiten interpretieren. Allerdings sind die zapfenartigen Blüten ohne Brakteen und auch insgesamt sehr equisetenähnlich, weshalb die Familie in die O Equisetales (statt Calamitales) gestellt wird.

Es ist aber noch offen, ob bei den Apocalamitaceae eine Seitenlinie der Calamiten oder eine eigenständige Entwicklung aus Archaeocalamitaceae vorliegt. Auf jeden Fall beweisen die Apocalamitaceae, dass der Morphotypus der baumförmigen Calamiten bis weit ins Mesozoikum (Dogger, wahrscheinlich sogar bis Oberkreide) überlebte (nach URANIA).

C.3) Oberkarbonische Calamiten erreichten – zumindest in Nordamerika - das Stadium der Samenbildung (**Samenschachtelhalme, Calamocarpaceae**; Samen = *Calamocarpon insignis*). NaA jedoch keine echten Samen bzw. Samenbildung lediglich vermutet. Nach neuen Angaben aber Zapfen vom Typus *Calamostachys*, bei dem jedes Megasporangium nur eine einzige längliche Megaspore (2,7 x 0,7 mm) enthielt, in der sich der Gametophyt entwickelte. Außerdem wurden männliche Blütenzapfen (nur Mikrosporen) gefunden, die wohl zu den Calamocarpaceae gehören, ebenfalls vom *Calamostachys*-Typ, während der vegetative Bau der Samenschachtelhalme weitgehend unbekannt ist.

D) Ordnung Equisetales

Wichtiges Unterscheidungsmerkmal zu Calamostachyaceae:

- Zapfen ohne Brakteen-Wirtel
- Achsen (Stämme) ohne sekundäres Dickenwachstum
- Blätter an der Basis zu Scheiden fusioniert

D.1) Fam. Equisetaceae:

Ab Westfal. Rezent 1 Gatt. mit 32 Arten, in Südamerika 3 - 4 m hoch. Rezent zwei Untergattungen: *E. (E.)* und *E. (Hippochaete)*; sie unterscheiden sich in der Stomataposition. Die großen Arten Südamerikas wie *E. giganteum*, *E. xylochaetum* sind im Unterschied zu den hohen fossilen Equiseten und Calamiten lediglich lianenhafte Spreizklimmer mit einem nur bis 2,5 cm breiten Hauptspross (Calamiten erreichten durch sekundäres Dickenwachstum mehrere Dezimeter). Rezent wird *Equisetum martii* aus Peru bis 5 m hoch, *E. myriochaetum* an Flüssen Mittel- und Südamerikas bis 8 m, *E. giganteum* aus dem tropischen Südamerika bis 5 m, nach vereinzelt Angaben aber sogar bis 12 m lang (als Spreizklimmer; wohl der primitivste rezente Vertreter der Gattung) (URANIA). *Equisetum* findet sich nicht in Australien und Neuseeland.

Ältere Formen heißen *Equisetites* (O-Karbon bis Kreide), ab Paläozän *Equisetum* (*E. fluviatoides* aus dem Paläozän Kanadas mit großer Ähnlichkeit mit rezenten Equiseten der Kronengruppe; naA. *Equisetum* bereits in 115-118 MA alten Schichten von Koonwarra/Victoria). *Equisetum* weicht von *Equisetites* nur durch die Stellung der Sporenbehälter ab.

Schon *Equisetites* wies an der Basis verwachsene Blätter auf, die Stämme waren aber noch recht lang, was auf einiges Sekundärwachstum deutet. Gelegentlich finden sich auch noch Brakteenwirtel zwischen den Sporangioophoren-Wirteln in den Zapfen. Da andererseits schon einige Calamiten eine schmale Fusionszone an der Basis der Blätter erkennen lassen, besteht offenbar ein gleitender Übergang von den Calamostachyaceae über *Equisetites* zu *Equisetum*.

Da den Archaeocalamitaceae (ebenso wie *Equisetum*) ebenfalls die Brakteenwirtel fehlen, nahm man früher an, die Equisetaceae gingen direkt auf die Archaeocalamitaceae zurück. Die o.g. Übergangsfossilien, vor allem aber die Elatern der Sporen (die Calamitaceae und Equisetaceae gemeinsam haben) sprechen zugunsten der direkten Ableitung der Equisetaceae von den Calamitaceae (anstelle der Archaeocalamitaceae).

Im Keuper bis 10 m (naA 6 m) hohe *Equisetites arenaceus*. Starke Entfaltung im Keuper und Lias. Sporenzapfen am Ende der Stengel oder Seitenzweige. Assimilation bei *Equisetum* ausschl. über die Stengel, bei *Equisetites* über Stengel und Blätter. Bei *Equisetum* sind die Blätter zu Scheiden verwachsen, die die Enden der heranwachsenden Zweige schützen (wie bereits bei *E. arenaceus*). Insgesamt zeichnen sich die Equisetaceae durch eine für Equisetophyten geringe Größe, Brakteenlosigkeit der Blüten und eine zu Zähnen hinführende Reduktionsreihe der Blätter aus. Sekundärholz fehlt (*Equisetum*) oder ist im Vergleich zu den Calamiten stark reduziert (*Equisetites*). Blätter besonders bei rez. Arten stark reduziert, dienen kaum mehr der Assimilation (die über die Sprossachsen erfolgt), sondern sind schuppenförmig als schützende Scheide um die Knoten herum miteinander verwachsen. Die Verwachsung der Blätter zu einer Scheide erfolgte während des Mesozoikums.

Frühe fossile Equisetaceae:

Equisetites hemingwayi: Westfal; wegen verwachsener Blattscheiden werden diese Blätter zu *Equisetites* gestellt.

Equisetites arenaceus: morphologisch vom Stylocalamites-Bautyp; Rhizomknollen als Reservestoffspeicher wie beim rez. *Equisetum*. Sporophyllstände ähnlich gebaut wie bei *Equisetum*, aber seitlich am Spross; fertiler Abschnitt des Sprosses kurz unter der Sprossspitze. Die obersten Internodien tragen Scheiden aus normalen Laubblättern.

D.2) Fam. Schizoneuraceae:

Ab U-Perm in der Glossopteris-Flora Gondwanas, wandert in der U-Trias in Mittelasien und in der M-Trias in Europa ein; 1,5 bis 2 m hoch. Sporangien: lange Zapfen an den Enden der Seitenzweige. Tendenz, die Telome eines Wirtels zu zwei blattartigen Gebilden verwachsen zu lassen. Erlöschen um die Trias-Jura-Grenze herum. *Manchurastachys* (gondwanisch) im Perm, *Schizoneura* (Trias/Jura) auch in Europa.

Manchurastachys (Schizoneura) gondwanensis: mehrere Meter hoch, schlanke in Knoten und Internodien gegliederte Achsen; Blattscheiden spalten sich in 2, selten mehr parallelnervige Lappen bis zum Grunde. In Gondwana weit verbreitet (Gondwana-, Cathaysia-Flora; Perm).

Schizoneura paradoxa (U-Trias): an jedem Knoten 6 - 8 einnervige Blätter, die anfangs zu einer großen Blattscheide verwachsen waren, die sich dann in Einzelblätter aufschlitzte; dem Hauptspross entspringen oberhalb der Blätter Seitensprosse mit ebensolcher Beblätterung. Blütenähren 20 cm lang, 1 bis 1,5 cm dick, am Ende des Hauptsprosses und der Seitensprosse der oberen Quirle.

D.3) Fam. Phyllotheceae

O-Karbon bis Wealden der Gondwanaländer, im Mesozoikum auch in Mitteleuropa; Maximum in Trias und Jura; 8 Gatt., ca. 40 Arten. Äußerer Habitus wie Equisetales, Blätter wie *Annularia*, aber an der Basis stärker verwachsen und insoweit mit Equisetaceae übereinstimmend. Spaltöffnungen ähnlich *Equisetum*. Blüten ährenartig ähnlich *Calamostachys*, aber 2 oder mehr fertile Wirtel wechselten mit einem einzelnen Brakteenwirtel ab. Die Sporangiphoren waren allerdings komplexer als bei den Calamiten, indem sie sich zweifach verzweigten und somit vier peltate Enden aufwiesen, die jeweils 4 Sporangien trugen (d.h. 16 Sporangien je Sporangiphor).

Phyllothea wuchs wahrscheinlich in dichten monospezifischen Beständen entlang der Ränder flacher Seen in temperierten Breiten Gondwanas. Noch in 115-118 MA alten Schichten in Victoria vertreten (*Ph. wonthaggiensis*).

D.4) Fam. Apocalamitaceae (*Apocalamites*, *Neocalamites*):

M-Karbon bis Dogger, wahrscheinlich noch eine Art von *Neocalamites* in der Oberkreide. Vegetative Pflanzenteile ähnlich Calamitaceae, Fortpflanzungsorgane ähnlich Equisetaceae, daher Stellung der Familie nicht gesichert. (s.o. unter „Calamitaceae“).

E) O Sphenophyllales (Sphenophyllophytina)

Im Famenne Chinas findet sich mit *Xihuphyllum megalofolium* eine Sphenopside mit hierarchischem Verzweigungssystem mit robusten knotigen Stämmen bis 4,25 cm Breite und zwei Ordnungen lateraler Äste. Die breiten keil- bis spatelförmigen Blätter sind sehr unterschiedlich in ihrer Größe und in Quirlen an den Knoten der Stämme und Äste angeordnet. Sie erreichen über 8 cm Länge und mehr als 3000 qmm an Fläche – und sind damit ungewöhnlich groß für paläozoische Sphenopsiden. Die Art war insgesamt 2 – 3 m hoch und stellt einen frühen Vertreter der Sphenophyllales dar. Da sich das Taxon zusammen mit anderen Vertretern der Sphenophyllales in Südchina findet wie *Eviostachya*, *Hamatophyton*, *Rotafolia* und *Sphenophyllum*, dürften die Sphenophyllales in Südchina eine starke, frühe Diversifikation erfahren haben (Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeocol. 466: 7).

E.1) Fam. Sphenophyllaceae:

Im (O?-)Siegen der Wahnbachflora *Climaciophyton trifoliatum* mit 3-blättrigen Quirlen, die denen der späteren Sphenophyllen sehr ähnlich sehen. Systematische Stellung (?Equisetophyt) unsicher.

Sichere Sphenophyllen ab höheres Famenne (ob. O-Devon) bis U-Perm Europas; in Gondwana bis U-Trias. Nach CLEAL/THOMAS (2009) sicher ab U-Karbon, fraglich im O-Devon; im Perm Ausbreitung nach Gondwana; Hinweise aus der Trias sind sehr unsicher, höchstwahrscheinlich starb die Ordnung am Ende des Perms aus.

Sprosse über 1 m lang, max. 1,5 cm dick, ohne Mark. Lianenstatus umstritten (massenweises Vorkommen spricht gegen Lianen; eher Reinbestände mit niederliegender und aufsteigender Wuchsform). Manche Sphenophyllen siedelten wohl in Sümpfen, andere breiteten sich wohl niederliegend auf offenen, gestörten Flächen aus (ähnlich rezentem *Galium*) oder wuchsen entlang anderer Pflanzen aufwärts.

Sporenzapfen bis 6 cm. Dünne gegliederte Stengel (Hauptachsen mit Längsrippen und –furchen, die in aufeinanderfolgenden Internodien korrespondieren), Nodien (verdickt) und Internodien (meist etwas eingezogen), keilförmige Blättchen, die zunehmend verwachsen (ab Karbon-Perm-Grenze nahezu ausschließlich flächige keilförmige Blättchen mit Zähnchen am Vorderrand). Im O-Devon (*Sphenophyllum subtenerrium*) noch freie Keilblättchen, im U-Perm zu breiten Blättern verwachsen. Blattwirtel immer dreizählig; die sich entsprechenden Blätter stehen in allen aufeinanderfolgenden Blattwirteln direkt übereinander. Blätter stets mehraderig und keilförmig (**durch die Mehraderigkeit von *Annularia* zu unterscheiden**). Blattwirtel je nach Art mit 6, 9, 12 oder 18 Blättern; alle Blätter mit primitiver Gabel- oder Gabelnervenstruktur.

Heterophyllie; an den älteren, dickeren Stängeln sowie an den blütentragenden Stängeln sind bei manchen Arten die Blätter stärker geschlitzt; gleichzeitig ab Stefan Größenzunahme. Blüten calamitenähnlich als zapfen-/ährenförmige Blüten an den Zweigenden; große Diversität der Blütengestaltung. Es können aber auch Sporangien zwischen die normalen Blätter eingestreut sein. Fruktifikation: *Sphenophyllostachys* (bis 20 cm lang und 2 cm breit!), *Bowmanites*, *Litostrobis*. Sporangien können atrop oder anatrop stehen. Isospore und heterospore Arten, bei *Bowmanites delectus* ist Heterosporie gesichert.

Im Unterschied zu den Zapfen der Calamiten stellen die Brakteen der Sphenophyllen-Zapfen einen Auswuchs des sterilen basalen Anteils der Sporangiphoren dar, sind also keine eigenständige Struktur! Dies gab Anlass zu der Annahme, dass sich Sphenophyllales unabhängig von den Equisetales aus Cladoxylales entwickelten.

Systematik: es gibt neuere Auffassungen (seit etwa 1993), dass die Sphenophyllen mit den Lycopsiden näher verwandt sein könnten als mit den Schachtelhalmen, während andere Autoren die Sphenophyllen wie die Barinophyten bei den Zosterophyllopsida einordnen wollten. Jedenfalls gerät die bisher unumstrittene Position der Sphenophyllen bei den Equisetophyten ins Wanken. Hierzu passt auch, dass sich die Equisetaceae in modernen molekularkladistischen Untersuchungen als eine Linie der basalen Farnpflanzen darstellen.

E.2) Fam. Lilpopiaceae: *Lilpopia* ist eine Sphenophyllen-Gatt. aus dem Rotliegenden ohne Blütenzapfen, aber mit einem kugeligen Sporangienstand in den Blattachsen, der dem der Schachtelhalme ähnelt. Blätter sphenophyllenartig, in dreizähligen Wirteln stehend. Sporangiphoren ähnlich *Equisetum*. Bisher nur 3 Arten aus dem U-Perm bekannt.

E.3) ? Fam. Cheirostrobaceae: im untersten Karbon *Cheirostrobis* möglicherweise als Schwestergruppe der Sphenophyllen (große Blütenzapfen, bisher ohne vegetative Organe gefunden). Blütenbau weicht stark von anderen Sphenophyllaceen ab. Taxon ist nur auf Blütenfunde gegründet. Evtl. eigene Familie Cheirostrobaceae.

Maximum der Calamiten und Sphenophyllen im O-Karbon und U-Perm.

Aussterben: Calamiten im obersten Perm (naA in der U-Trias); Apocalamitaceae aber bis Dogger, evtl. bis O-Kreide. Sphenophyllen in Europa bereits im U-Perm, in Gondwana in der Trias erloschen.

fili-fili farn-farn

KL. FILICINAE / FILICATAE / FILICOPHYTA / FILICOPSIDA / POLYPODIOPHYTA / POLYPODIOPSIDA

Rezent ca. 10.000 Arten (Stand 2018)

Gliederung nach URANIA:

KL PSILOTOPSIDA:

O Psilotales

KL FILICOPSIDA:

UKL Cladoxylidae / naA O Cladoxylales

F Hyeniaceae

F Cladoxylaceae

F Calamophytaceae

F Pseudosporochnaceae

(naA zusätzlich:

O Ibykales / F Ibycaceae)

UKL Coenopteridae

O Coenopteridales

F Zygopteridaceae

F Stauropteridaceae

(naA zusätzlich:

F Rhacophytaceae

F Corynepteridaceae

F Biscalitheaceae)

(naA zusätzlich:

O Botryopteridales:

F Psalixochlaenaceae

F Tedeleaceae

F Botryopteridaceae

F Sermeyaceae)

(naA zusätzlich:

O Urnatopteridales

F Urnatopteridaceae

O Crossothecales

F Crossothecaceae)

UKL Ophioglossidae (Natternzungenfarne)

O Ophioglossales
F Ophioglossaceae

UKL Marattiales

O Marattiales
F Angiopteridaceae
F Marattiaceae
F Danaeaceae
F Christensiaceae
(naA zusätzlich/alternativ: Asterothecaceae)

UKL Polypodiidae

O Osmundales (Königsfarnartige)
F Osmundaceae
O Polypodiales (Tüpfelfarnartige) syn. Filicales
20 Familien, darunter Gleicheniaceae, Matoniaceae, Dipteridaceae,
Hymenophyllaceae, Dicksoniaceae + Cyatheaceae

UKL Marsileidae (Kleeblatt-Wasserfarne)

O Marsileales
F Marsileaceae

UKL Salviniidae (Schwimm-Wasserfarne)

O Salviniiales
F Salviniaceae (Schwimmfarngewächse)
F Azollaceae (Algenfarngewächse)

Stratigraphische Reichweite (CLEAL/THOMAS 2009):

- + Cladoxylales: M-Devon bis U-Karbon (Maximum: spätes O-Devon)
- + Zygopteridales: O-Devon bis U-Karbon (Maximum: frühes U-Karbon)
- + Rhacophytales: O-Devon bis M-Karbon (Maximum: frühes U-Karbon)
- + Stauropteridales: O-Devon bis U-Perm (Maximum: ob. U-Karbon, O-Karbon)

- + Asterothecaceae: höheres U-Karbon bis PTG (Maximum: höheres O-Karbon, gesamtes Perm)
- + Umatopteridales: M-Karbon bis unteres U-Perm (Maximum: mittleres O-Karbon)
- Marattiaceae: höheres O-Karbon bis rezent (Maximum: gesamtes Mesozoikum)

Osmundaceae: mittl./oberes Perm bis rezent (Maximum: Mesozoikum)

Dipteridaceae: PTG bis rezent (Maximum: Mesozoikum)

Dicksoniaceae: PTG bis rezent (Maximum: Mesozoikum bis rezent)

Cyatheaceae: U-Trias bis rezent (Maximum: Mesozoikum), naA ab Jura (TAYLOR 2009)

Schizaeaceae: M-Trias bis rezent (Maximum: Mesozoikum)

Matoniaceae: O-Trias bis rezent (Maximum: Mesozoikum) (nach neueren Daten aber
Erstnachweis in der M-Trias: J. Palaeont. 78, 211).

Polypodiaceae: M-Jura bis rezent (Maximum: explosiver Anstieg seit Paläogen bis rezent)

+ Tempskyaceae: U-Kreide bis O-Kreide (Maximum: M-Kreide)

Gleicheniaceae: U-Kreide bis rezent (Maximum: Kreide)

Dryopteridaceae: M-Kreide bis rezent (Maximum: seit KTG)

Marsileales (Marsiliales) (heterospor): ab M-Kreide (Maximum im Känozoikum)

Salviniales (heterospor): ab oberste Kreide (Maximum im Känozoikum)

Blechnaceae: ab Paläogen

Pteridaceae: ab Paläogen

Dennstaedtiaceae: ab Paläogen

Ophioglossaceae: ab Paläogen

Allgemeine Morphologie:

--- großflächiges Sporophyll (Wedel)

--- Baum-, Boden-, Kletter-, Spreizklimmer- und epiphytische Farne

--- Sprosse als Rhizom, kurzknolliger Spross oder Stamm, letzterer durch einen Wurzelmantel versteift (Wurzelmantelbaum)

--- kein Sekundärxylem (außer einige Ophioglossales)

--- Sporangien i.d.R. an der Wedelunterseite an Adern stehend; einzeln, zu mehreren in Gruppen (Sori) oder zu Synangien verwachsen

--- Filicatae isospor; Hydropteridae (ab Kreide) heterospor

Farne besitzen große Blätter (Wedel), die sich aus planierten, laminierten Verzweigungssystemen entwickelten, was sie von den Stammaswüchsen (Mikrophyllen) der Lycophyten und Sphenophyten unterscheidet.

Abstammung:

Abstammung: von den „**Trimerophytals**“ innerhalb der mikrophyllinen Psilophyten:

--- *Psilophyton* (U-Devon) gilt als Übergangsform zwischen Psilophyten und Farnen/Progymnospermen

--- *Tursuidea* (ob. Unterems) als einer der frühesten „Farne“

--- *Cladoxylon* (Ems bis Tournai)

--- *Hyenia* (mitteldevon. Reliktpflanze) vermittelt ebenfalls zwischen Psilophyten und Farnen; einige Arten dieser Sammelgattung werden aber als basale Equisetophyten interpretiert und zu den Iridopteridales gestellt.

Psilophyton steht dabei in der Nähe der Trennung der Linie zu [Farnen und Equisetophyten] von der Linie zu den Lignophyten. Basale Arten haben einen Verzweigungsmodus, bei dem in alternierender Folge ein Seitenast über den anderen dominiert und daher überragt. Bei fortgeschritteneren *Psilophyton*-Arten aus dem amerikanischen U-Devon bestehen dagegen bereits erste Ansätze einer trifurkaten Verzweigung, die von den Altfarnen (**Coenopteridales**) sowie vielen Progymnospermen übernommen wurde und erst im Perm erlosch.

Tursuidea zeigt bereits die trifurkate Verzweigung: an der Hauptachse entsteht jeweils um 180 Grad alternierend ein Seitenast. Da sich dieser unmittelbar nach seiner Abzweigung gabelt, entsteht der Anschein, als würden bei jeder Verzweigung 2 Äste von der Hauptachse abgehen. Nicht nur die Hauptachse wirkt trifurkat verzweigt, sondern auch alle weiteren Seitenachsen, lediglich die allerletzte Verzweigung erfolgt gabelig.

Hyenia elegans (M-Devon, schon im oberen Untereifelium): von einem kriechenden Rhizom erheben sich (manchmal gebüschelte) ca. 30 cm hohe Gabelsprosse, die an ihrer Basis ebenso wie die Rhizome anscheinend sekundär in die Dicke gewachsen sind. Die quirlständigen gabelspreitigen Blätter sind ebenfalls gabelig; sie stellen noch Urteilmomente dar. Gabelig verzweigt waren auch die den Blättern homologen und äußerlich ähnlichen Sporangienstände; daneben gemischte Phyllome (teilweise als Phylloide und teilweise als Sporangien ausgebildete Phyllome). Sporophylle in einer Ähre zusammengezogen, deutliche Differenzierung in Laubblätter und Sporophylle. Anatrope Orientierung der Sporangien. Tracheiden mit Übergangscharakter zwischen Treppen- und Rundtöpfeln.

Hyenia vogtii (ob. Mitteldevon Spitzbergens) weist eine mehrfache (bis > 5 x) Gabelung der Blätter auf, Seitenzweige nicht in Blattachseln (Homotypie von Blättern und Seitenzweigen), psilophyton-ähnliche Emergenzen, d.h. Nebeneinander von Blättern und echten Emergenzen. Blätter wirtelig, meist 3-zählig. Diese Art wird aber neuerdings zu den Iridopteridales und damit in die basalen Equisetophyten gestellt.

Calamophyton: sehr ähnlich *Hyenia*; Phyllome aber nicht exakt wirtelig stehend; Querstreifung der Sprossachsen.

Eine moderne morphologisch-kladistische Analyse (52 Arten rezenter und fossiler Pflanzen, 101 Merkmale) ergab, dass die Farne iwS. polyphyletisch sind:

1. Linie: Stauropteridaceae
2. Linie: Cladoxylales + Rhacophytaceae + Zygopteridaceae
ab jetzt: Kronengruppe: [Eusporangiata + Leptosporangiata]:
 - Ophioglossales
 - Marattiales + Leptosporangiata

Psilotophyten (*Psilotum*, *Tmesipteris*) standen in dieser Analyse in der Nähe der Basis des Stammbaums und *nicht* innerhalb der Filicales. Ophioglossales erwiesen sich als Farne und nicht als Progymnospermen, wie früher gelegentlich vermutet wurde.

Erstaufreten/Vorläuferformen:

Im U-Devon Vorläuferformen (z.B. *Tursuidea*, ob. Unterems; *Psilophyton* bereits im oberen Siegen). Erste baumförmige Farne im M-Devon (***Pseudosporochnus***: Gliederung in Stamm, Wurzel und Blatt; dichotome Einzelblätter zu mehrgliedrigen Fächern vereinigt. Endständige Sporangien und zerklüftete Stelen weisen auf Verwandtschaft zu *Cladoxylon*).

Farne im engeren Sinne (Filicopsida; nach Ausschluss der Linie zu den Progymnospermen) sind dagegen nach KENRICK & CRANE ab etwa der Devon/Karbon-Grenze nachweisbar, frühestens ab Famenne (z.B. ? Coenopteridale *Rhacophyton*, höheres Famenne). Marattiales möglicherweise ab Vise (*Musatea*-Typ Sporangien), Polypodiidae ebenfalls ab U-Karbon, schizaeaceaen-artige Sporangien ab Tournai (*Senftenbergia*-Typ Sporangien).

Noch im Jahr 2001 war unklar, ab wann man von echten Farnen bzw. Filicales sprechen möchte: einige Autoren lassen diese mit den Zygopteridales des O-Devons beginnen (z.B. *Ellesmeris*, mittl. Frasn) sowie – fraglich – *Rhacophyton* aus dem obersten Famenne, der neuerdings eher mit

den Iridopteridales in Verbindung gebracht wird bzw. zumindest den Iridopteridales näher steht als den Cladoxylopsida (lt. GFMB möglicherweise aber auch auf der Linie zu den Nacktsamern). Andere Autoren schließen dagegen die mitteldevonischen Cladoxylopsida wie *Pseudosporochnus*, *Calamophyton*, *Hyenia* usw. schon in die Filicales ein und lassen diese dann schon mit den ersten Cladoxyleen im Ems (Oberems, fraglich Unterems: *Foozia*) beginnen. Die Beziehungen zwischen diesen Gruppen und den karbonischen Farnen sind unklar, und es kann nicht ausgeschlossen werden, dass die karbonischen Farne polyphyletisch sind.

Pseudosporochnus (Fam. Pseudosporochnaceae): kleines, vielleicht 2 m hohes Bäumchen; ein von der Krone abgesetzter Stamm bildete sich dadurch, dass die ersten Verzweigungen relativ hoch über dem Boden (in ca. 1 m Höhe) lagen, wovon dann (infolge von Mesomreduktion fast von einem Punkt aus) eine Reihe von Gabeltrieben ausgingen. Stamm dicht spiralig mit handförmig verzweigten Ästen besetzt.

Die letzten, durchweg noch gabeligen Auszweigungen verbreiterten sich zu schmalen Blättchen oder - vielleicht - auch Sporangien. Unklar ist, ob die Pflanze noch krautig war oder einen Holzstamm besaß. Die Äste zweiter Ordnung verzweigten sich terminal und handförmig; die Achsen dritter Ordnung verzweigten sich pseudomonopodial und trugen helikal angeordnete ultimative Anhänge; die terminalen Achsen sind mehr oder weniger dichotom verzweigt. Fertile und sterile ultimative Anhänge sind ähnlich; sie dichotomisieren ungleichmäßig in einer Ebene, aber isotom in Richtung auf die Apices. Spindelförmige Sporangien paarig in terminalen Gruppen. Außer etwas radialer Anordnung von Protoxylem keine Hinweise auf Kambialaktivität. Verlängerte wurzelartige Achsen im rechten Winkel zum Hauptstamm, Gametophyt unbekannt. Die Äste zweiter Ordnung fielen vom Stamm ab und hinterließen ein regelmäßiges Narbenmuster.

Oberes Mitteldevon, auch schon im ob. Eifelium. *P. ambrockense* (ob. Eifelium) ist stärker verzweigt als *P. nodosus*.

? ***Svalbaria*** (Fam. Svalbardiaceae): noch etwas pterophytenähnlicher als *Pseudosporochnus*; ca. 2 m hoch, deutlich übergipfelte Achsen, an denen seitlich vegetative und fertile Telomstände (blatt- und sporophyllähnliche Gebilde) saßen. Alle Telome noch völlig frei und nicht verwachsen. Keine blattähnlichen Verbreiterungen der vegetativen Telome wie bei *Pseudosporochnus*. Ob. M-Devon von Spitzbergen. Neuerdings werden aber zumindest einige Arten zu den Archaeopteridales und damit zu den Progymnospermen gestellt.

? ***Rhacophyton* (*R. condrusorum*)**: Spross spiralig mit zu Wedeln planierten Ästen besetzt. Fiederchen dichotom oder unregelmäßig fiederig übergipfelt, Wedel bis 60 cm lang und mindestens zweifach gefiedert; sie scheinen als Gabel der tragenden Achse zu entspringen. Die Fieder letzter Ordnung trägt dichotom gegabelte Fiederchen, die i.d.R. rechtwinklig zur Achse stehen. Fiederchen sehr zart, wie ein einfaches Adergerüst aussehend. Sporangien spindelförmig, 2 mm lang, in rein fertilen Ständen stehend. Hauptachsen mit kräftigem Sekundärxylem. Oberdevon, mehrere Arten. In jüngerer Zeit zu den Coenopteridales gestellt; auch nach modernen Kladistiken eher auf der Linie zu den echten Farnen als zu den Prospermatophyten. Nach ganz neuen Vorstellungen (2001) steht *Rhacophyton* sogar möglicherweise sehr nahe zu den Iridopteridales, die zu den Equisetopsida führen; wahrscheinlich näher mit den Iridopteridales als mit den Cladoxylopsida verwandt.

Der heute bekannte Organisationsplan der Farne wurde aber erst im O-Devon fixiert. Bei Beginn der Besiedlung des Landes stand zunächst die Entwicklungslinie zu den Prospermatophyta im Vordergrund: mit Beginn des M-Devons entstanden Gewächse, die in der Organisation der Stelen (mit Sekundärxylem) und der Rindengewebe sowie der Sporen über die Organisationshöhe der Filicatae hinausreichen und geradlinig über die Prospermatophyta zu den Samenfarnen führen. Der Organisationsplan der Filicatae hat sich vom Unterdevon an entwickelt, ist aber erst im O-Devon zu dem bis heute bekannten Muster fixiert worden (REMY und REMY).

Problem der „Primofilices“/ Cladoxylopsida

„**Primofilices**“: Ems bis Tournai, z.B. **Cladoxylales**. Erste Tendenz zur Großblattbildung mit fächerförmiger dichter Blattverzweigung aus dichotom gegabelten Blättchen. Endständige Sporangien. Völlig zerklüfteter Holzkörper. Cladoxylales isospor. *Protopteridium* (bereits

Megaporen) und *Aneurophyton* werden nicht mehr zu den Primofilices, sondern zu den Progymnospermen gestellt (Protopteridales, Aneurophytales, aueurophytale Progymnospermen).

Die Höhe der Cladoxylales (evtl. eigene UKL Cladoxylidae) wird mit 25 cm bis 2-3 m angegeben. Oberstes Ems bis Frasnian sowie noch eine Art im Tournai; Maximum aber im Eifelium und Givet. URANIA weist als Familien der UKL Cladoxylidae aus:

Hyeniaceae: Mitteldevon bis unterstes Frasnian (sehr fraglich im ob. U-Devon), 20 – 25 cm hoch, wohl weltweit verbreitet.

Cladoxylaceae: M-Devon bis U-Karbon; evtl. Vorläufer der Coenopteridales oder vielleicht sogar der Medullosa.

Calamophytaceae: M-Devon (1 Gattung); bis 3 m hohe Bäume mit einem Stamm von bis zu 13 cm Durchmesser.

Pseudosporochnaceae: M-Devon bis unterstes O-Devon (1 Gattung); baumförmig mit 2 – 3 m Höhe (Baumfarnhabitus).

ZIMMERMANN (1959) fasste zu den Primofilices noch 5 Ordnungen zusammen (Protopteridales mit *Aneurophyton*, Cladoxylales, Coenopteridales, Archaeopteridales und evtl. Enigmophytales), wobei aber nur die Coenopteridales zu den Farnen gezählt werden können, während die drei anderen Ordnungen zu den Prospermatophyta zu ziehen sind. Gemeinsam ist den Primofilices *sensu* ZIMMERMANN, dass die Elementarprozesse, die ein typisches Pteridophyll formen, noch auf einer sehr niedrigen Stufe stehen und dass noch keine großflächigen Sporophylle ausgebildet sind. Meist isospor, selten heterospor.

Kenntnisstand 2001:

Es ist nicht möglich, die Cladoxylales des M-Devons sicher einer der beiden Gruppen der Trimerophytenabkömmlinge (radiate oder permanente Protoxylem-Gruppe) zuzuordnen. *Lorophyton* ist der einzige devonische Cladoxylale, von dem ein weitgehend komplettes (aber juveniles) Exemplar bekannt ist: kurzer Stamm mit dicht angeordneten, spitzwinklig inserierten Seitenästen, die besonders zur Spitze des Stammes hin eng stehen. Diese Seitenäste trugen kleine dichotome Anhänge. Wurzeln gingen von einer verbreiterten, geschwollen wirkenden Stammbasis aus. Andere devonische Cladoxylales hatten vermutlich ein ähnliches Aussehen und erreichten dabei vielleicht Höhen von 3 bis 6 m.

Bei *Pseudosporochnus* hatten die Seitenäste knollige Basen und spalteten sich fingerförmig in 3 bis 5 kleine Äste in einigem Abstand vom Hauptstamm. Bei *Calamophyton* war die Aufteilung der Seitenäste eher profus dichotom, vielleicht wurden die Seitenäste beim weiteren Wachstum abgeworfen. Der Hauptunterschied zwischen den einzelnen Gattungen bestand im Aussehen der seitlichen Anhänge an den Ästen, von einfach dichotom (*Calamophyton*) bis zu komplexeren Strukturen mit zentraler Achse (*Pseudosporochnus*, *Wattieza*). Fertile Anhänge trugen paarige Sporangien am Ende jedes Segments.

Die Cladoxylales waren die komplexesten Nachfahren der Trimerophyten, z.T. mit sekundärem Wachstum (*Cladoxylon bakrii*; *Xenacledia*). Nach neuen Kenntnissen reichten sie mindestens vom frühen Eifelium bis zum Karbon und bildeten einen erheblichen Anteil an der weltweiten Flora. Die Pseudosporochnales – insbesondere *Pseudosporochnus* aus dem oberen Eifelium von Belgien – stellen die am besten bekannten Cladoxylales (Nat. 446, 904).

Es ist auch nach wie vor umstritten (2001), ob die Cladoxylales die ersten Filicales darstellen, oder ob sie überhaupt unmittelbare Vorläufer der Filicales bzw. deren nächste Verwandte sind.

Erstens ist noch unklar, ob sie zur radiaten oder permanenten Protoxylem-Gruppe der Trimerophytenabkömmlinge gehören (s.o.); die bisher angenommene progressive Evolution des Megaphylls innerhalb der Cladoxylopsida konnte widerlegt werden.

Die ersten Pflanzen mit Cladoxyleen-Stammhistologie stammen aus dem Oberemms, fragliche Reste aus dem Unteremms (*Foozia*). Die Cladoxyleen waren neben den Progymnospermen ein dominierender Anteil der Mitteldevonflora und stellten wahrscheinlich die höchsten Pflanzen des unteren Mitteldevons:

Die Cladoxyleen stellten im Eifelium die ersten größeren Pflanzen (Stammdurchmesser bis 20 cm, geschätzte Höhen 3 bis 6 m); polystelische Stämme aus dem Eifelium Spitzbergens (*Protocephalopteris*) mit einem Durchmesser von bis zu 30 cm deuten auf eine Gesamthöhe von 5 bis 8 m. Die aneurophytalen Progymnospermen erreichten zu diesem Zeitpunkt (Eifel) nur Höhen von etwa 2 bis 3 m, die Lycopsiden waren noch kleiner (< 1 m). NaA. erreichten die Pseudosporochnales vor 392 MA (ob. Eifelium) Höhen von 3 m (Nat. 446, 861).

Im oberen Givet Gilboas war *Eospermatopteris* bereits waldbildend (mit in situ erhaltenen Stümpfen), wobei aber die Zuordnung (Cladoxylopsida? Progymnospermen?) zunächst unsicher war.

Aufgrund von zwei außerordentlichen Funden – einem 6 m langen Stammfragment (mit 13 bis 47 cm Breite, 47 cm in der Nähe der Basis) und einem 2 m langen distalen Stammfragment (mit 15 bis 18 cm Breite) mit intakter Krone vom *Wattieza*-Typ – konnte *Eospermatopteris* im Jahre 2007 rekonstruiert werden (Nat. 446, 861 + 904). Die Stümpfe und Stämme von *Eospermatopteris* konnten so mit der bisher als *Wattieza* bezeichneten Krone verbunden werden; *Wattieza* gehört zu den Pseudosporochnales unter den Cladoxylopsida. Bei dem konkreten Exemplar handelte es sich um einen mindestens 8 m hohen Baum, dickere Stämme (mit einem doppelt so großen Umfang wie der Stamm des 8 m hohen Exemplars) deuten aber auf noch höhere Bäume.

Die *Eospermatopteris*-Stümpfe von Gilboa (Datierung: oberes Givet bis Givet-Frasne-Grenze, ca. 385 MA) befinden sich noch aufrecht in situ und sind alle in einer Höhe von 0,5 bis 1,5 m abgebrochen; Umfang ca. 50 – 100 cm; die Stämme waren zum Boden hin stark glockenförmig aufgetrieben (bis 350 cm Umfang an der Basis!) und endeten in einer flachen Ebene mit zahlreichen kleinen Wurzeln (keine Pfahlwurzel). Sie bildeten einen dichten Wald, den ältesten Wald der Welt.

Im distalen Stammabschnitt sitzen relativ kurze, aufrechte, gerade Äste erster Ordnung an, die sich nach einiger Zeit fingerförmig in einer Ebene (planiert) verzweigen (wodurch Äste 2. Ordnung entstehen). Die Äste 2. Ordnung sind dagegen dreidimensional (nicht planiert) und tragen fertile und sterile Anhänge (3. Ordnung) mit einer zentralen Achse und quirlig angeordneten, sich dichotom teilenden terminalen Einheiten. Vegetative Anhänge aber nicht blattförmig extendiert. Fertile Anhänge weisen zurückgekrümmte Spitzen mit Sporangien auf (diagnostisch für *Wattieza*). Die Äste 1. Ordnung sind bilateral symmetrisch; der Gesamthabitus der Pflanze erinnert daher an moderne Baumfarne. Die Narben am Stamm belegen, dass die Äste 1. Ordnung in Längsreihen (also nicht diagonal) übereinander saßen. Die Äste 1. Ordnung beschränken sich auf den obersten Abschnitt (Krone) des Stammes; im Laufe der Zeit verschwinden die Narben der abfallenden Äste; ininigem Abstand unterhalb der Krone sind sie nicht mehr nachweisbar, der Stamm wird glatter (mit gewisser Längsstreifung). Das allmähliche Verschwinden der Narben ist die Folge einer Remodellierung der äußeren Gewebe des Stammes nach dem Abfall der Äste.

Stämme mit entsprechenden Narben und ähnlichem Durchmesser (mindestens 13 cm) finden sich allerdings bereits im oberen Eifelium von Goe (Belgien), so dass pseudosporochnale Bäume vergleichbarer Größe schon im oberen Eifelium existiert haben dürften.

Bemerkenswert ist das Fehlen von Pfahlwurzeln; der Baum wird durch zahlreiche kleine, etwa gleich große Wurzeln verankert, vergleichbar dem Wurzelmantel moderner Baumfarne. Von einem anderen Cladoxylopsiden (*Pietzschia*, O-Devon) mit (allerdings wohl nur niedrigem) Baumfarnhabitus ist bereits ein Wurzelmantel bekannt; offen ist aber, ob *Eospermatopteris* ebenfalls über einen Wurzelmantel an der Basis verfügte. Im Gesamthabitus ähnelt *Eospermatopteris* jedenfalls den Baumfarnen, *Archaeopteris* dagegen den Koniferen.

Von *Archaeopteris* unterscheidet sich *Eospermatopteris* u.a. durch den koniferentypischen Bau von *Archaeopteris* mit langlebigen, weiterwachsenden Ästen, so dass die Größe des Baumes während seines Wachstums dreidimensional zunahm; es kamen immer neue Äste hinzu. Kurzlebige Ästchen, die an der Peripherie des Baumes gebildet wurden, waren blattartig extendiert. Sekundäres Dickenwachstum, hoch entwickeltes Wurzelsystem. Bei *Eospermatopteris* fehlen dagegen langlebige Äste; das Wurzelsystem bestand aus zahlreichen Wurzeln gleicher Größe; moderate Baumgröße; die Äste an der Basis der Krone wurden nach einiger Zeit abgeworfen und durch neue Äste an der Spitze des Stammes ersetzt. Während des Wachstums nahm die Größe des Baumes nur in einer Dimension (Höhe) zu, das Wurzel- und Astsystem wuchs nicht oder kaum mit – ähnlich modernen Baumfarnen, Cycadeen und Palmen. Im Unterschied zu diesen konnte *Eospermatopteris* aber keine planierten Blätter ausbilden; die Photosynthese erfolgte in den dreidimensionalen, nicht planierten terminalen Anhängen.

Der Bauplan von *Eospermatopteris* war funktionell in Bezug auf die mechanische Stabilität und Fortpflanzung optimiert, nicht dagegen in Hinblick auf optimale Lichtaufnahme. *Archaeopteris* benötigte dagegen eine wesentlich komplexere Maschinerie an Geweben und Organen, um in alle Richtungen zu wachsen und eine höhere Endgröße zu erreichen. *Eospermatopteris* stellt eine ökonomischere Alternative zum Konzept der Archaeopteridales dar: die Produkte der Photosynthese wurden - abgesehen von der Sporenproduktion - im wesentlichen nur für das vertikale Wachstum des Stammes genutzt. Das Außergewöhnlichste an *Eospermatopteris* besteht darin, dass diese ersten hohen Bäume die Baumnatur und eine erhebliche Biomasse erlangten, ohne optimale (großflächige) Organe für die Photosynthese zu entwickeln (wie Blätter oder horizontal positionierte Äste) und ohne hochentwickeltes Wurzelsystem.

Mitteldevonische Wälder mit pseudosporochnalen Cladoxylopsiden waren vermutlich in niedrigen, warmtemperierten Breiten weit verbreitet. Der Anordnung der Stümpfe von Gilboa nach zu folgern bildeten sie an manchen Stellen ein dichtes Kronendach; dennoch dürfte die Beschattung des Bodens im Vergleich zu modernen Baumfarn-Wäldern geringer ausgefallen sein, da ihnen laminäre Blätter fehlten. Der Abwurf der photosynthetisch aktiven Äste (1. Ordnung) produzierte große Mengen von Laub, was zu einer Ansammlung großer Mengen Kohlenstoff (mit möglichen globalen Auswirkungen auf den C- und CO₂-Haushalt) führte und gleichzeitig die Basis einer reichen Arthropodenfauna (mit Detritivoren an der Basis der Nahrungskette) legte (Nat. 446, 891 + 904).

Cladoxylopsida-Bäume mit erhaltener Zellanatomie aus dem Frasn von China (ca. 374 MA; Xinjiang; verkieselte Stämme bis 70 cm Durchmesser) zeigten, dass die Stämme aus einem Ring (Zylinder) aus Hunderten von einzelnen Strängen aus wassertransportierenden Xylem-Zellen bestanden, die an vielen Stellen miteinander verbunden waren. Dabei erfolgte diffuses, vom Kambium ausgehendes Sekundärwachstum von Holz- und Weichgewebe um die einzelnen Xylem-Stränge herum. Die Bäume konnten dabei große Höhen erreichen, indem sie die Verbindungen zwischen den einzelnen Xylem-Strängen während des Wachstums aufrissen und wieder reparierten. Dieses Wachstumsmuster ist einmalig und hat kein direktes modernes Analogon, allerdings gewisse Ähnlichkeiten mit modernen Palmen (PNAS 114: 12009).

Moderne Kladistik der rezenten Farne:

In modernen kladistischen Analysen zweigen von der Linie zu den Farnen zunächst die Progymnospermen (Lignophyten), danach die Equisetophyten ab (die in anderen Analysen aber eine Linie innerhalb der Farne darstellen, ggf. sogar die Schwestergruppe der Leptosporangiata). *Rhacophyton* (O-Devon) [neuerdings eher in die Nähe der

Iridopteridales diskutiert] und *Pseudosporochnus* (M-Devon)[als Cladoxylopside aber in den Beziehungen zu den Filicales strittig, s.o.] galten als primitive echte Farne; *Pseudosporochnus* ähnelt in der Ausbildung von Polystelen rezenten basalen Farnen (Marattiales, Ophioglossales, Osmundales, Schizaeaceae).

Bei Kombination molekularer und morphologischer Daten rezenter Farne stellt eine Linie, die gemeinsam zu den [Psilotaceae + Ophioglossales] führt, die basalste Linie innerhalb der Farne dar, es folgen die Marattiales, dann die Equisetaceae (!) als Schwestergruppe der Leptosporangiata.

Innerhalb der (streng monophyletischen) Leptosporangiata stehen die Hymenophyllaceae, gefolgt von den Osmundaceae, basal; daran schließen sich als nächster Zweig die Gleicheniaceae, dann die Matoniaceae, schließlich die [Dipteridaceae + Cheiroleuriaceae] an. Daraufhin folgt ein Ast, der zu den [Plagiogyriaceae (als Schwestergruppe der rez. Baumfarne) + den rezenten Baumfarnen] führt; letztere bestehen aus den Cyatheaceae (basal) + [Metaxyaceae und Dicksoniaceae (*Calochlaena*, *Dicksonia*) als am weitesten abgeleitete Gruppen].

Daraufhin folgt eine Linie, die sich dann in die schizaeoiden Farne (Anemiaceae, Schizaeaceae, Lygodiaceae) und die heterosporen Farne (Marsileaceae, Salviniaceae, Azollaceae) teilt.

Es folgen – paraphyletisch – die „Dennstaedtiaceae“, Vittariaceae + Parkeriaceae, Aspleniaceae + Thelypteridaceae + Blechnaceae, „Polypodiaceae“ und Grammitidaceae.

Außengruppe: Lycopodiaceae

---1. Psilotaceae + Ophioglossaceae

--- 2. Marattiaceae

--- 3. Equisetaceae (!)

ab jetzt: Leptosporangiata:

--- 4. Hymenophyllaceae

--- 5. Osmundaceae

--- 6. Gleicheniaceae

--- 7. Matoniaceae

--- 8. Dipteridaceae + Cheiroleuriaceae

--- 9. Plagiogyriaceae + rez. Baumfarne: Cyathaceae + [Metaxyaceae + Dicksoniaceae]

--- 10. schizaeoide Farne [Lygodiaceae + (Schizaeaceae + Anemiaceae)] + heterospore Farne [Marsileaceae + (Salviniaceae + Azollaceae)]

- 11.-13. Linie: paraphyletisch: „Dennstaedtiaceae“ + Vittariaceae + Parkeriaceae

- 14.-16. Linie: paraphyletisch: Aspleniaceae + (Thelypteridaceae + Blechnaceae)

- 17.-18. Linie: paraphyletisch: „Polypodiaceae“

--- 19. Grammitidaceae

Radiationen der Farne:

Farne durchliefen insgesamt 4 Radiationen:

1. Karbon

2. an der PTG

3. in der Kreide, verbunden mit dem Aufstieg der Polypodiales, wobei die Farne „im Schatten“ der Angiospermen radiierten. Bestimmte Photorezeptoren ermöglichten es ihnen, sich in schattigen Wäldern auszubreiten, wo sonst kaum andere Pflanzen gedeihen konnten. Bei manchen Polypodiern findet sich ein Hybridrezeptor (aus bei Angiospermen bekannten Phytochromen und aus Phototropinen), der anders als die nur blaulicht-absorbierenden Phototropine auch rotes Licht absorbieren kann. Dies erhöht die Sensitivität der Farne für Licht. Blätter können daher so

ausgerichtet werden, dass sie selbst bei Beschattung optimal dem Licht zugewandt sind. Die Empfindlichkeit für rotes Licht ist dabei speziell an das Spektrum unter einem dichten Laubdach ausgerichtet (das nur rotes Licht durch lässt). Ursprünglichen Farnen, z.B. *Osmunda* und anderen ursprünglichen Leptosporangiata, fehlt ein solcher spezieller PHY3-Rezeptor.

4. an der Paläozän-Eozän-Grenze während des Temperaturoptimums; massive Entwicklung der Epiphyten (zwar gab es schon vorher epiphytische Farne, z.B. Hymenophyllales, aber an der PEG traten zahlreiche neue epiphytische Farnlinien auf, parallel zur Radiation der epiphytischen Orchideen, UF Epidendroideae). Die von den Angiospermen dominierten Regenwälder boten reiche Möglichkeiten der Artenbildung. Die extrem erfolgreichen Angiospermen verdrängten also nicht nur andere Pflanzen, sondern ließe neue Lebensräume entstehen (Koevolution; Überschichtung: alte Organismengruppen können durch neu entstandene Gruppen eine neue Blüte erreichen). Äquivalent im Tierreich sind die Schlangen: kleine Säugetiere boten als Beutetiere viele Möglichkeiten der Einnischung und Artenbildung (Natwiss R. 10/2009, 543).

Ein Grundsatzproblem der fossilen Überlieferung der Farne vor allem ab der mittleren Kreide (im Vergleich zu den Angiospermen) besteht darin, dass Angiospermen, aber auch Koniferen ihre Blätter in großem Umfang abwerfen (daher hohes Erhaltungspotential), während Farnwedel, die, wenn sie absterben, an der Pflanze sitzen bleiben und verrotten, daher kaum die Chance haben, z.B. in Sedimente transportiert zu werden. Daher sind Farnfossilien relativ zu Angiospermen in ihrer Häufigkeit unterrepräsentiert.

Klassifikation der echten Farne (stark angelehnt an URANIA):

(CLEAL/THOMAS ordnen hier als weitere Ordnung die **Cladoxylales** ein)

1.) UKL Coenopteridae (+):

O-Devon bis U-Perm; Maximum im Karbon; ca. 10 Gattungen mit 70 Arten (einige früher zu den Coenopteridae gestellte Taxa wurden inzwischen zu den Polypodiidae gezogen, was auf Verbindungen zwischen einem Teil der Coenopteridae und den Polypodiidae deutet).

1a) O Coenopteridales: O-Devon (fragliche Stämme im M-Devon!) bis U-Perm, Maximum im oberen U-Karbon. Z.T. zu den **Eusporangiata** gestellt. Sehr ursprüngliche Formen. Wedelgestalt ähnlich *Aneurophyton germanicum*. Krautiger Wuchs mit kriechenden Stämmen, manche Taxa aber auch baumfarnartig. Megaphylle bei vielen Arten noch nicht vollständig planiert; die einzelnen Fiederebenen waren zwar teilweise flächig ausgebildet, Fiederebenen unterschiedlichen Grades standen aber senkrecht zueinander; so entstanden eigentümliche dreidimensionale Gebilde von buschigem Eindruck. Blattähnliche Bildungen also nicht flächig, sondern eher „buschig“, da die Fiedern einer Folgeordnung ihre Planationsebene senkrecht zur Ebene der vorangehenden Ordnung stehen (also keine Planation aller Blattteile in einer einzigen Ebene wie bei einem echten Farnwedel). Seitenachsen bei vielen Arten verzweigt (Phyllophor = Blatt-Träger). Unregelmäßiger bzw. komplizierter Verzweigungsmodus.

Sporangien mit mehrzellschichtigen Wänden, im Unterkarbon differenzierten sich aber auch einzellschichtige Sporangien heraus. Isospor, einige Arten erreichen aber Heterosporie.

Eine der frühesten Formen: *Rhacophyton* im höheren Famenne. Karbonische Vertreter: *Stauropteris*, *Etapteris*, *Clepsydropsis*, *Austroclepsis*, *Eoclepsydropsis*, *Metaclepsydropsis*; *Tubicaulis*, *Zygopteris*, *Diplolabis*; *Tubicalis*, *Etapteris* noch im U-Perm.

Beispiel *Stauropteris*: mehrschichtiges birnenförmiges Sporangium, Raublätter, Nebenblätter an Wedelbasis; Sporangium endständig an den zweireihigen Fiederspindeln letzter Ordnung. Fortgeschrittene Vertreter: *Coryneopteris*, *Etapteris*. (*Ankyropteris*, *Anachoropteris* und *Botryopteris* werden neuerdings zu den Polypodiidae gestellt).

Sammelbecken für nicht sicher zuordnungsfähige Gattungen. Die Übereinstimmung des Fieder-, Wedel- und Fiederchenbaus bei Coenopteridales, Marattiales und Samenfarne spricht für einen gemeinsamen Genbestand; es fehlen aber Belege für gemeinsame Vorfahren. Das Problem besteht darin, dass man von den alten Filicatae hauptsächlich nur die Stämme und Wedelachsen hygrophiler Assoziationen kennt; es fehlen weitgehend mesophile Assoziationen, die für die Differenzierung der Organisationspläne eine entscheidende Rolle gespielt haben dürften.

1aa) F Zygopteridaceae (manchmal als eigene **Ordnung Zygopteridales** ausgewiesen): Auftreten im O-Devon (mittl. Frasn: *Ellesmeris*); bis U-Perm; besonders im O-Karbon häufig (*Desmopteris*, *Corynepteris*; *Nemejcopteris*: H-förmige Leitbündel, Phyllophore [Blattträgerachsen, immer 2 Wedel auf einmal V-förmig abgefiedert], Aphlebien, pecopteriforme Belaubung). *Austroclepsis* (U-Karbon) gilt als eine der primitivsten Zygopteridaceen; Habitus eines 3 m hohen Baumfarnes mit kräftigem aufrechten Stamm, im Gegensatz zum unterkarbonischen *Metaclepsis* mit kriechendem, dichotom verzweigten Stamm und aufrechten Wedeln. Auch *Rhacophyton zygopterides* wird in diese Familie gestellt. *Etapteris* reicht vom O-Karbon bis ins U-Perm. Laut CLEAL/THOMAS (2009) reichen die Zygopteridales nur vom O-Devon bis ins höhere U-Karbon.

Innerhalb der Zygopteridales zeigt sich eine Tendenz zur Aggregation der Sporangien in Sori an der Unterseite reduzierter Pinnulae.

1ab) F Stauropteridaceae (manchmal auch als eigene **Ordnung Stauropteridales** ausgewiesen), s.o.; U- und O-Karbon, lt. CLEAL/THOMAS 2009 aber von O-Devon bis U-Perm; Verzweigungsmodus ähnlich Zygopteridaceae. Die unterkarbonische *Stauropteris burntislandica* war allerdings bereits heterospor; Sporangienwand mit annulusartiger Differenzierung. Älteste heterospore Farne!

2) UKL Ophioglossidae (eusporangiat):

O Ophioglossales: rez. nur 1 Familie mit 3 rez. Gattungen (*Ophioglossum* = Natternzunge; *Botrychium*, *Helminthostachys*) mit ca. 80 Arten. Ältester Nachweis im Paläozän Kanadas (Sporen

ab Jura nachweisbar). Multigenkladistisch (5072 BP, 4 Gene) Schwestergruppe der Psilotidae und mit diesen zusammen basalste Linie der rezenten Farne. Es muss sich also um eine sehr alte Ordnung handeln!

Primitive Merkmale: eusporangiat (mehrschichtige, dicke Sporangienwände), Wedelverzweigung in zwei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen (wie bei Coenopteridales!); der Verzweigungstyp entspricht daher demjenigen der frühen Gefäßpflanzen mit ihrer buschigen Verzweigung. *Botrychium* hat die ursprüngliche Blattform, *Ophioglossum* weist bereits Netznervatur auf, eine Art hat sogar ein Zungenblatt, die größeren tropischen Formen sind dagegen gabelig verzweigt. Die Spaltöffnungen der Ophioglossales ähneln merkwürdigerweise denen der Koniferen. Häufig sind anomale Sporangienbildungen am sterilen Wedelteil (umgekehrt auch Phylloide im Sporophyllteil, d.h. sterile Blätter zwischen den Sporophyllen), was Ausdruck der altertümlichen Homologie der fertilen und sterilen Telome ist, die sich gegenseitig ersetzen können.

Die großen Unterschiede innerhalb der Ophioglossales sowie die vielen Besonderheiten im Vergleich mit anderen Ordnungen sprechen dafür, dass es sich schon um eine sehr alte Gruppe handeln muss. Die (ebenfalls eusporangiaten) Marattiales sind mit den Leptosporangiata näher verwandt als mit den Ophioglossales, d.h. die Ophioglossales stehen basaler als (Marattiales + Leptosporangiata).

3) UKL Marattiidae (eusporangiat):

Marattiales (Wurzelmantelbäume, Stamm von einem Mantel stammbürtiger Wurzeln bedeckt, mit Wedelschopf): höheres U-Karbon bis rezent.

Familien:

- + **Asterothecaceae**: höheres U-Karbon bis PTG (naA bis Trias) (Maximum: O-Karbon)
- Marattiaceae**: ab mittleres O-Karbon bis rezent (Maximum im Mesozoikum, im O-Karbon und Perm noch sehr schwach vertreten)

Wedel vom *Pecopteris*-Typ, bis 6 m lang; Fiederchen sitzen den Achsen mit ganzer Breite an und weisen Fiederaderung auf; Sporangien auf der Fiederunterseite, ab Ende Namur als Sori, ab Ende Westfal auch als teilweise oder völlig verwachsene Synangien. Eventuell bereits im Vise (*Musatea*-type Sporangien). Nicht bei allen altertümlichen Pflanzen mit *Pecopteris*-Belaubung sitzen die Sporangien bzw. Synangien unten auf der Blattfläche; so weist *P. mironowana* wechselständig gestellte, zweigeteilte Synangien auf, und *Ilfeldia* hat randständige Synangien (was der ursprünglichen Sporangienstellung basaler Gefäßpflanzen entspricht).

Stammreste ("Psaronien"; Stammstücke bis 10 m Länge und 1 m Durchmesser bekannt) ab Wende Dinant/Namur, Laubreste ab Wende Namur/Westfal. Maximum im U-Perm. Im Rotliegenden bis zu 15 m hoch und mit bis zu 3 m langen Wedeln. Im Keuper kehrten sie in das europäische Florenbild zurück (z.B. *Asterotheca*) und spielten auch bis in die U-Kreide hinein noch eine bedeutende Rolle.

CLEAL/THOMAS (2009) geben Marattiaceae ab mittlerem O-Karbon an. Obwohl sie eher trockenere Lebensräume besiedelten, hatten sie am Ende des Karbons in Europa und Nordamerika die arboreszenten Lycophyten als dominierende Bäume ersetzt; Kohle aus dieser Zeit entstand überwiegend aus Torf, der von Marattiales (vor allem *Cyathocarpus*) gebildet wurde. Andere Taxa wie *Lobatopteris* blieben auf trockenere Lebensräume beschränkt.

Paläozoische Marattiales wiesen radiale Synangien auf, moderne Marattiales (außer *Christensenia*) bilaterale Synangien. Marattiales vom paläozoischen Typ kamen auch noch in der Trias vor, aber es gibt keinerlei Übergangsformen zwischen diesen altertümlichen und modernen Formen. Aus diesem Grund werden die paläozoischen Formen (mit radialen Synangien) manchmal in eine eigene Familie (**Asterothecaceae**) gestellt. Diese traten schon im höheren U-Karbon auf und persistierten bis zur PTG (naA bis Trias), stark vertreten in O-Karbon und Perm.

Als mögliche Vorfahren der rezenten Marattiales gelten *Quasimia* und *Dizeugotheca* aus dem Perm.

Jungpaläozoische Baumfarne entweder zwei-, vierzeilig oder spiralg beblättert. Muschelförmige Nebenblätter (Aphlebien) an der Blattbasis, im Stefan und U-Rotliegenden bis schüsselgroß. Höhe der Psaronien bis 10 m. Typische karbonische Vertreter: *Pecopteris arborescens* (Wedel 2 m breit, > 2 m lang), *Asterotheca*, *Acithea*. Wegen fehlenden sekundären Dickenwachstums hat der Farnstamm Kegelgestalt mit der Spitze nach unten (wie rez. Palmen); da diese Kegelgestalt aber weder mechanisch noch von den Ernährungsbedürfnissen her ausreichend ist, wird die Sprossachse durch die nach dem Blattfall stehenbleibenden Blattbasen verstärkt.

Mesozoische Gattungen der Nordhemisphäre: *Marattiopsis*, *Danaeopsis*; in Südamerika *Nathorstia*. Maximum der Marattiaceae im Jura.

Moderne Marattiales weisen zum Teil noch riesige Wedel auf; sie sind aber alle stammlos, d.h. keine Baumfarne mehr!

Rezent ca. 200 Arten aus 6 – 7 Gatt. in den Tropen, vorwiegend im malayischen Raum; rezent keine baumförmigen Vertreter mehr! Wedel stets in einer Ebene gefiedert. Sporangien auf der Blattfläche sitzend. Wedellänge bis 6 m. *Marattia* pantropisch, *Angiopteris* in Asien, *Danaea* in Südamerika und Vietnam (Keuper: *Danaeopsis*). *Marattia* und *Danaea* bereits im Campan der Gosauschichten vertreten. Während bei rez. Marattiales der Wurzelmantel nur aus freien Wurzeln besteht, gab es im Palaeophyticum zusätzlich eine innere, verwachsene Wurzelzone.

Als primitive Merkmale der Marattiales gelten: eusporangiat (dickwandige Sporangien ohne Annulus); keine große Scheitelzelle; massiges autotrophes Prothallium. Dies spricht dafür, dass die Marattiales die Ausgangsgruppe der Leptosporangiata sind. Stamm- und Wedelanatomie, äußere Sporophyllmorphologie und mehrzellige Wurzelhaare sowie Nebenblätter und Gelenke am Blatt und an den Blattfiedern bei einigen Marattiales (ermöglichen es, die Blätter durch Reizbewegungen in die günstigste Lichtlage zu bringen) sprechen dagegen auch schon für eine hohe Differenzierung, d.h. dass es sich bei den Marattiales selbst bereits um eine abgeleitete Gruppe handelt. Speziell die Blattgelenke zur Optimierung der Lichtlage werden sonst fast ausschließlich nur (konvergent) bei Angiospermen und unter den Pteridophyten nur bei den ebenfalls sehr isoliert stehenden Marsileaceen gefunden.

Moderne Familien (nach URANIA):

Angiopteridaceae: 3 Gattungen; Sporangien im Gegensatz zu den drei anderen Familien noch nicht zu Synangien verwachsen. Wedel von *Angiopteris* können Längen von 5 – 6 m erreichen; bei vielen Arten doppelt, bei einigen sogar bis fünffach gefiedert. Stamm aufrecht, knollenförmig. Rund 100 Arten: Madagaskar; Südasien vom Himalayagebiet bis Polynesien. Daneben *Archangiopteris* (einfach gefiedert, aber ebenfalls sehr große Blätter) und *Macroglossum* mit 4 bzw. 2 Arten.

Marattiaceae: *Marattia* (60 Arten) mit zwei- bis dreifach gefiederten Wedeln an einem kurzen aufrechten, kräftigen Stamm. Pantropisch (auch in Amerika und Afrika). Fossile Vertreter dieser Familie: *Marattiopsis*: U-Trias bis Malm.

Danaeaceae: *Danaea* (32 Arten; amerikanische Tropen und Karibik); einzige Gattung der Marattiales, bei der Laubblätter und fertile Wedel unterschiedliche Gestalt haben. Wedel meist einfach gefiedert, aus schräg aufrecht wachsenden oder kriechenden Rhizomen hervorgehend.

Christensiaceae: *Christensia aesculifolia* (monotypische Familie); weicht stark von allen anderen Marattiales ab; Stamm als kriechendes Rhizom, von dessen Oberseite die Blätter zweizeilig entspringen. Wedel langgestielt, drei- bis fünfzählig fingerförmig geteilt und damit ähnlich den Blättern der Rosskastanie; Netznervatur (sonst bei Marattiales sehr selten).

Paläophytische Gattungen der Marattiales:

Auf Sprosse (Stämme) gegründet: *Psaronius*, *Caulopteris*, *Stipitopteris*, *Megaphyton* (mit Wedeln von Typ *Senftenbergia aspera*, *plumosa* und *pennaeformis*), *Ptychopteris*, *Hagiophyton*

auf Fruktifikationen gegründet: *Asterotheca*, *Scolecopteris*, *Acitheca*, *Cyathotrachus*, *Danaeites*, *Eoangiopteris*, *Ptychocarpus*

Auf Blätter gegründet: *Pecopteris*, *Asterotheca*, *Acitheca*, *Ptychocarpus*, *Danaites*;
mesozoisch: *Marattiopsis*, *Danaeopsis*

Rezente Gattungen:

a) Sporangien annähernd frei: *Angiopteris*, *Archangiopteris*, *Macroglossum*

b) Synangien: *Marattia*, *Protomarattia*, *Danaea*, *Christensia*.

4) UKL Polypodiidae = Filicales (s. str.)

Im Karbon zunächst primitive leptosporangiale Farne wie *Senftenbergia*, *Ankyropteris*; früher für Schizaeaceae gehalten, werden sie jetzt in eine ausgestorbene, paläozische Familie (**Tedeleaceae**) gestellt. *Senftenbergia* war ein Baumfarn ähnlich den Marattiales mit großen Wedeln und kleinen

gezähnten Pinnulae, aber völlig anderen Fortpflanzungsorganen: Sporangien einzeln oder in locker gebauten Clustern in der Nähe des Randes der Pinnulae, in Verbindung mit Blattadern.

Ankyropteris wies axilläre Verzweigungen auf – ungewöhnlich für Farne und eher bei Samenpflanzen üblich.

4a) O Osmundales mit Familie Osmundaceae: mindestens ab Westfal (*Grammatopteris*, *Catenopteris*), evtl. schon im U-Karbon; ab U-Perm nur noch eine Familie (Osmundaceae = Königsfarne), evtl. Osmundaceae schon ab U-/O-Karbon. CLEAL/THOMAS geben Osmundaceae (als Familie) erst ab U-Perm (oder evtl. früher) an, mit *Grammatopteris* und *Rastropteris* im unteren Perm. Keine Farnfamilie weist mehr fossile Arten auf als die Osmundaceae (> 150 Arten).

Strukturgebende Stämme ab Perm belegt, Sporangien deuten auf Präsenz im Westfal. Laubwedel sphenopteridisch bis pecopteridisch. Kladistisch (nach den Hymenophyllaceae?) basalste Gruppe der Leptosporangiata = Polypodiidae (evtl. – nach anderer multigenkladistischer Studie – umgekehrte Reihenfolge: erst Osmundales, dann Hymenophyllaceae).

Osmundales vermitteln zwischen Marattiales und Leptosporangiatae (Polypodiidae), z.B. durch die ziemlich dickwandigen, einzelstehenden Sporangien, den Vegetationspunkt (keine große Scheitelzelle) und das (im Vergleich zu den Leptosporangiatae) recht massige Prothallium. Die randständige Sporangienanordnung bei *Osmunda* ist wohl ebenfalls primitiv (Teilung des Sporophylls in einen apikalen sporangientragenden und einen basalen sterilen, d.h. aus Fiederblättchen bestehenden Teil; Sporangien an kleinen Stielchen terminal gestellt - entweder primär oder als sekundäre Entwicklung - an den letzten Auszweigungen). In der Übergangsregion zum sterilen Blattteil kann man die Homologie der Sporangien mit den Phylloiden und die allmähliche Verlagerung der Sporangien an die Blattunterseite verfolgen. Bei *Todea*, *Leptopteris* und allen sicheren fossilen Osmundales sind die Sporangien an der Blattunterseite angeheftet. Wedel rezenter Taxa können 2 – 3 m lang werden.

Vegetative und fertile Wedel unterscheiden sich bei den rezenten Arten stark voneinander. Dieser Geschlechtsdimorphismus der Wedel war spätestens im Jura (und eventuell früher) etabliert.

Die meisten Osmundales hatten einen kurzen baumförmigen Stamm, der sich allerdings (wie bei der rez. *Osmunda regalis*) im Boden verbirgt; der Stamm ist ähnlich wie bei den Psaronien der Marattiales als Blatt-Wurzel-Stamm gebaut, d.h. die Hauptmasse des Stammes besteht bei fossilen und rez. Osmundales aus den Blattfüßen, zwischen die sich Wurzeln flechten. Beispielsweise *Todites* (U-Trias bis Malm) als 1 m hoher Baumfarn.

Über 150 fossile und 21 rez. Arten (rez. 3 Gatt.: *Osmunda*, *Todea*, *Leptopteris*). Maximum im Jura. Im O-Karbon z.B. *Kidstonia*, *Grammatopteris*, *Catenopteris*; im Rhätolias *Todites* sehr ähnlich der rez. *Todea*. *Todea* kann kleine Baumfarne bilden (1 Art).

Todea gilt als primitivster rezenter Vertreter; Stamm 1 m hoch und manchmal ebenso breit, Wedel bis 2 m lang; Sporangien an der ganzen Unterseite von fertilen Fiedern. *Leptopteris* als Baumfarne mit meist kurzen und dünnen, aber auch bis 3 m hohen Stämmen. Bei *Osmunda* (14 Arten; *O. regalis* als einzige mitteleuropäische Art der Osmundales mit 2 m langen Wedeln) nur kurze, unterirdische Stämme; äußere Wedel des Wedeltrichters steril, innere Wedel entweder als reine Sporophylle oder zumindest mit fertilen Blattabschnitten. Bei allen Arten weichen die fertilen Teile aber stark von den sterilen ab; unter dem Einfluss der Sporangienbildung wird die Blattspreite weitgehend oder vollständig reduziert.

O. regalis: sterile Blätter doppelt gefiedert, ausgebreitet; fertiler Wedelabschnitt vom sterilen Teil getrennt, unterer Teil gefiedert, oberer Teil nur sporangientragend, braun. Indigen; Süddeutsches Schichtstufenland; zentraleuropäische Mittelgebirgsschwelle; norddeutsches Flachland; Küstenregion. Rote Liste: stark gefährdet; früher Heilpflanze (nach HAEUPLER/MUER). Vor allem in Erlenbrüchen und feuchten Eichen-Birkenwäldern.

Bereits in der M-Trias gab es Osmundaceae, die sich (soweit fossil erhalten) morphologisch nicht mehr von rezenten Arten unterscheiden, z.B. *Donwelliacaulis* aus der M-Trias von Arizona im Vergleich zur rezenten *Osmunda claytonensis*. Ab dem Jura finden sich weitere Osmundaceae, die zur Gattung *Osmunda* gestellt werden. Im Paläozän und Eozän wurde *Osmunda* ein typisches Element der arktotertiären Flora.

Leptopteris fraglich im Miozän; *Todea* ohne Fossilnachweis.

Paläophytische Beispiele:

Sprosse: *Thamnopteris*, *Zalesskya* (beide Perm)

Fruktifikationen: *Discopteris*, *Todeopsis*

Mesophytische Gattungen: *Cladophlebis* (Blatt-Sammelgattung); *Todites*, *Osmundites*

Ein kalzifizierter Osmundaceenstamm aus dem Pliensbachium von Schweden (Korsaröd) ist durch sehr rasche hydrothermale Mineralisierung so perfekt erhalten, dass sich sogar subzelluläre Strukturen erkennen lassen wie membrangebundenes Zytoplasma, Zytoplasma-Körnchen, einzelne Chromosomen während der Zellteilung. Die Abschätzung der Kerndimensionen zeigt, dass sich die Genomgröße seit dem frühen Jura nicht mehr geändert hat (auch moderne Osmundaceae verfügen über eine einheitliche Genomgröße und niedrige Chromosomenzahl). Offenbar kam es seit dem Unterjura zu keiner relevanten Veränderung von Genomgröße und Chromosomenzahl – also auch nicht zu Genverlust oder Polyploidisierung, was eine für Pflanzen ungewöhnliche genomische Stase darstellt (Sci. 343, 1376).

4b) O Polypodiales s.l. ab unterstes U-Karbon (älteste Fam.: Botryopteridaceae +), Blütezeit ab Jura. Leptosporangiat: Sporangium besteht nur aus einer Zellschicht (dünnwandig, mit Annulus); der Vegetationspunkt (Scheitelzelle, die jeweils Sprossachsen, Blätter, Wurzeln und Sporangien bildet) ist sehr groß; dünnhäutiges oder fädiges, schwaches Prothallium.

TAYLOR et al. (2009) definieren die Polypodiales viel enger (rezent ca. 9000 Arten) (s. hier: 4bm bis 4bx) mit sichererem Nachweis ab U-Kreide.

4ba) F Botryopteridaceae (+), früher zu den Coenopteridales gestellt, 3 Gatt. mit 10 Arten; unterstes U-Karbon bis Rotliegendes. Stammähnliche Hauptachse mit spiralig gestellten Raumbältern; bei jüngeren Arten letzte Auszweigungen flächig und sphenopteridisch. Sporangien an den Enden der Triebe in gabelig verzweigten oder buschigen Ständen (URANIA).

4bb) F Anachoropteridaceae (+), früher zu den Coenopteridales gestellt, wenige Gattungen, O-Karbon bis Perm. *Anachoropteris* mit farntypischen Blättern: Fiedern zweizeilig angeordnet, Fiederchen flächig. Bei manchen Fiedern am Rand Synangien.

Botryopteridaceae und Anachoropteridaceae gelten laut URANIA als 1. Entwicklungswelle der Polypodiales; die übrigen Familien – also die 2. Entwicklungswelle – reichen „offenbar“ entgegen früherer Angaben nicht ins Paläozoikum zurück.

4bc) Schizaeaceae: nach früherer Auffassung: ?Tournai; seit Dinant (ob. U-Karbon), evtl. von einem gemeinsamen Vorfahren mit den Marattiaceen aus dem untersten Karbon oder oberen Devon abstammend. Sporangien vom *Senftenbergia*-Typ aus dem Tournai könnten nach früheren Auffassungen bereits zu den Schizaeaceae zählen. Andererseits haben sie auch deutliche Ähnlichkeiten mit *Ankyropteris*, die früher zu den Coenopteridales gestellt wurde und heute vielleicht als Übergangsstadium zwischen Coenopteridales und Polypodiales gesehen wird; auf jeden Fall werden die *Senftenbergia*-Sporangien nicht mehr den Schizaeaceae zugeordnet. Evtl. gehören einige bisher zu den Marattiales gestellte *Megaphyton*-Stämme zu den Schizaeaceae? Wedel groß, pecopteridisch, z.B. *Pecopteris plumosa et pennaeformis*.

Nach neuen Daten (s. URANIA) Schizaeaceae erst ab Mesozoikum; mindestens 5 fossile Gattungen; Maximum in Jura und Kreide. TAYLOR et al. (2009) geben Schizaeaceae ab Jura (wahrsch. Dogger, sicher und weit verbreitet ab Malm) an, CLEAL/THOMAS (2009) ab der oberen Trias mit *Klukia* (O-Trias bis Kreide) als einem der ersten Vertreter.

Die rezente Gattung *Anemia* soll in der U-Kreide, *Lygodium* in der O-Kreide erschienen sein, *Schizaea* ist sicher erst ab Quartär belegt (CLEAL/THOMAS 2009).

Rezent in den Tropen und Subtropen; 170 rezente Arten aus 4 – 5 Gattungen (*Schizaea*, *Lygodium*, *Anemia*, *Mohria*), allesamt tropisch/subtropisch. Kletterfarn *Lygodium* bis 10 m lang.

Molekularkladistisch Schwestergruppe der Anemiaceae; die Lygodiaceae sind die Schwestergruppe der Schizaeaceae + Anemiaceae.

4bd) Gleicheniales/Gleicheniaceae (Gabelfarne): ? ab Westfal (*Oligocarpia*); laut TAYLOR et al. 2009 fraglich ab Karbon, sicher ab Perm; *Oligocarpia* wurde zu den Sermayaceae gezogen. Laut CLEAL/THOMAS (2009) Gleicheniaceae sogar erst ab Unterkreide!

Maximum in der Unterkreide. Rez. *Gleichenia* ab M-Keuper oder Jura; lt. CLEAL/THOMAS nur fragliche Nachweise der rezenten Gattung in der Kreide (sonst *Gleichenites*, *Oligocarpia*). Meist gegabelte Wedel. anderen Angaben (URANIA) eindeutige Gleicheniaceen erst ab Keuper (*Gleichenites*), Zuordnung der *Oligocarpia*-Blattreste mit gleicheniaceenartigen Sori und Sporangien gilt als problematisch, weil der Wedelbau erheblich von den Gleicheniaceae abweicht.

Wedel (vermeintlicher) paläophytischer Gleicheniaceae groß, pecopteridisch, einige Arten können auch etwas sphenopteridisch aussehen. Kladistisch eine der basalsten Gruppen der Leptosporangiata (nach Osmundales, vor Matoniaceae).

Rezent 2 Gattungen mit ca. 120 Arten (*Gleichenia*, *Dicranopteris*), überwiegend tropisch/subtropisch, Ausläufer in Japan und Neuseeland. Wedellängen bis 6 m, es wird nach URANIA sogar von bis zu 50 m langen Blättern „berichtet“. Blätter wiederholt gabelteilig verzweigt. Meist xerophytische Erdfarne, die im vollen Sonnenlicht gedeihen und sich auf freigeschlagenen Flächen rasch ausbreiten können.

Die Einschränkung der geographischen Verbreitung der Gleicheniaceae erfolgte im Tertiär, wohl aufgrund der Konkurrenz der Angiospermen. Im Eozän noch in Westkanada und England, im Oligozän in Tasmanien, im Miozän und Pleistozän in Australien nachweisbar. Sporen zeigen zwar eine weitere Verbreitung noch im Neogen an, allerdings sind die betreffenden Sporenformen nicht spezifisch für Gleicheniaceae.

4be) Matoniaceae: seit M-Trias (Erstnachweis in der M-Trias der Antarktis: J. Palaeont. 78, 211), starke Verbreitung vom M-Keuper bis O-Kreide, fossil ca. 10 Gattungen und 30 Arten (besonders *Phlebopteris*, ca. 25 Arten, Keuper bis O-Kreide; *Matonidium*, Jura und U-Kreide; *Matoniella*, O-Kreide; die letzteren beiden Gattungen der rez. *Matonia* schon extrem ähnlich). Lt. CLEAL/THOMAS (2009) keine Fossilnachweise ab der Oberkreide; zu diesem Zeitpunkt scheint die Familie schon fast weltweit erloschen gewesen zu sein.

CLEAL/THOMAS stellen auch *Weichselia* zu den Matoniaceae.

Rez. 2 Gatt. (*Matonia*, *Phanerosorus*) mit je 2 Arten auf Malakka, Kalimanata und Sulawesi. *Matonidium* (U-Kreide) als direkter Vorläufer der rez. *Matonia*. Wedel gabelteilig gebaut, wobei sich die erstentstandenen Gabeläste weiterhin einseitig sympodialartig verzweigen, so dass ein symmetrischer fußförmiger Wedel entsteht. Kladistisch eine der basalsten Gruppen der Leptosporangiata (nach Gleicheniaceae).

4bf) Loxsomataceae: fossil seit Jura bekannt; heute wenige Arten in den Tropen und Neuseeland (2 rezente Gattungen); Blätter bis 5 m lang.

4bg) Dipteridaceae: seit Keuper (naA ab M-Trias); im Keuper Baumfarne (*Clathropteris*), im Mesozoikum weit verbreitet, rez. mit 1 (naA 2) Gatt. und 8 Arten im indomalayischen Raum (*Dipteris*). Im Unterwuchs tropischer Gebirgswälder teilweise bestandsbildend als große Erdfarne mit langgestielten Wedeln aus kriechenden Rhizomen; Blätter ähnlich *Matonia* fußförmig geteilt, wobei der mittlere Einschnitt bis zum Grund reicht (*Dipteris*). Molekularkladistisch eine basale Gruppe der Leptosporangiata, oberhalb der Matoniaceae stehend, morphologisch mit letzteren nahe verwandt.

Hausmannia (O-Trias bis Oligozän weltweit; besonders im Jura und U-Kreide) sehr nahe verwandt mit *Dipteris*; die kürzlich in Neuguinea entdeckte *Dipteris novoguineensis* wird als zugehörig zu *Hausmannia* diskutiert, womit *Hausmannia* bis rezent weiterzuführen wäre (THENIUS 2000). Die herzförmigen Blätter von *Hausmannia* erinnern an die Jugendformen rezenter *Dipteris*.

Weitere mesophytische Dipteridaceen: *Thaumatopteris* (20 Arten, Rhät bis Lias, mit bis 1,5 m langen Blattstielen); *Clathropteris*, *Camptopteris* (M- bis O-Keuper; Blattstiel gabelte sich im oberen Teil dichotom, wodurch zwei gleichwertige Gabeläste entstanden, von denen einseitig nach außen gerichtete schmale, lange Fiedern abgingen), *Dictyopteris* (M-Trias bis U-Kreide, ca. 20 Arten, pfauenradartig erscheinende Wedel). Starker Rückgang ab der Oberkreide. Keine makrofossilen Nachweise nach der KTG (Sporen sind nicht diagnostisch).

4bh) Hymenophyllaceae: fossil (fraglich) ab O-Karbon (fossile Dokumentation wegen der extremen Zartheit der Pflanzen extrem selten). Laut TAYLOR et al. (2009) fraglich im Karbon, wahrscheinlich in der O-Trias, fraglich im Jura, ganz sicher in der Unterkreide.

Rezent besonders in den Tropen, wenige Formen in den gemäßigten Zonen (*Trichomanes speciosum*, *Hymenophyllum tunbrigense* in einigen Teilen West- und Mitteleuropas*). Besonderheiten: randständige Sori, blattachselständige Seitenzweige. Blätter – abgesehen von den Rindenpartien – nur eine Zellschicht dick; durchscheinend und zart.

Molekularkladistisch basalste Gruppe der Leptosporangiata, noch unter den Osmundales stehend (in anderen Studien direkt darüber). Rezent 600 Arten. Fossile Formen weichen von rezenten Taxa nur wenig ab und werden teilweise als *Hymenophyllites* oder sogar *Hymenophyllum* bezeichnet.

* *Hymenophyllum tunbrigense* (Englischer Hautfarn): süddeutsches Schichtstufenland; auch Luxemburg, Vogesen, Unterelsaß, aber auch in SW-Norwegen; indigen; vom Aussterben bedroht; bis ca. 1900 auch im Elbsandsteingebirge; 2 – 8 cm hoch, Wedel bläulich-grün, Sori einzeln am Blattrand. *Trichomanes speciosum* (Prächtiger Dünnfarn): süddeutsches Schichtstufenland, zentraleurop. Mittelgebirgsschwelle; indigen; leicht gefährdet. Gametophyten bilden dichte grüne Rasen in tiefen höhlenartigen Felsspalten; diese vermehren sich vegetativ. Sporophyten in Deutschland noch nicht nachgewiesen (aber in den Vogesen). Die einzelnen Populationen in Deutschland unterscheiden sich genetisch erheblich voneinander; wohl postglaziale Wiederbesiedlung im Atlantikum aus verschiedenen Refugien (nach HAEUPLER/MUHR).

[4bi) Hymenophyllopsidaceae: nur rezent bekannt, Merkmale der Hymenophyllaceae und Cyatheaceae kombinierend. Kladistische Stellung unklar (non URANIA)].

4bj+k) Dicksoniaceae + Cyatheaceae („Baumfarne“):

Konvergent findet sich der Habitus der Baumfarne – neben den Marattiales, Dicksoniaceae und Cyatheaceae - auch bei einigen Taxa der Osmundaceen (*Leptopteris*, *Todites*), Dryopteridaceae und Blechnaceae. In den vorgenannten Familien stellt der baumförmige Habitus aber die Ausnahme dar, bei den Cyatheaceae und Dicksoniaceae die Regel. Es gibt auch in diesen beiden Familien Taxa ohne Stamm oder mit sehr kurzen Stämmen, wobei die Stammlänge aber bei vielen Arten weniger ein artspezifisches Merkmal ist, sondern Ausdruck günstiger oder ungünstiger Lebensverhältnisse; die Stammhöhe kann bei diesen Arten zwischen wenigen Dezimetern und mehreren Metern variieren. Die meisten Baumfarne der Familien Cyatheaceae und Dicksoniaceae erreichen bei mäßig günstigen Bedingungen Höhen von 4 – 6 m; bei optimalen Bedingungen können einige Arten von *Cyathea* und *Dicksonia* Stämme von 12 bis 15 m Höhe entwickeln, einige Arten von *Cyathea* auch 15 bis 20 m, daneben gibt es vereinzelte Berichte von bis zu 25 m hohen Stämmen.

Stämme als typische Blattwurzelschäfte; eigentlicher Stammkörper im unteren Stammabschnitt recht dünn; sein Umfang nimmt nach oben hin zu; umgeben von einem Mantel aus stehengebliebenen untersten Teilen der Blattstiele und herablaufenden Adventivwurzeln; dieser Mantel wird nach unten hin immer dicker; dadurch übernimmt er im unteren Stammabschnitt den größten Anteil der Festigungsfunktion. Kein sekundäres Dickenwachstum. Insgesamt wirkt der Stamm nach oben leicht verjüngt. Blätter bis 5 m lang, nur bei wenigen Arten ungefiedert, meistens zwei- bis vierfache Fiederung. Bei vielen Arten Blattrhachis und Stamm hart bedornet.

Tropen und Subtropen aller Kontinente mit Schwerpunkt auf der Südhemisphäre; in Südamerika von Mittelamerika und den Antillen bis Feuerland; in Afrika von Guinea/Südnigeria/Äthiopien bis zur Südspitze Afrikas; Südindien, Hinterindien; besonders südostasiatische Inselwelt, Australien, Neuseeland; im asiatischen Bereich im Norden bis Südjapan. Bevorzugen thermisch sehr ausgeglichenes Klima, ständig feucht (besonders hohe Luftfeuchtigkeit), daher vor allem in tropischen Gebirgswäldern, auch in recht kühlen Nebel- und Wolkenwäldern; in den nördlichen Anden bis 4000 m Höhe, im südlichsten Südamerika bis hinunter zum Meeresspiegel und bis nahe

an der antarktischen Waldgrenze; in Neuseeland auch in unmittelbarer Umgebung von Gletschern. Auf der Nordhalbkugel ist ihre Verbreitung wegen ihrer fehlenden Toleranz gegen Austrocknung aufgrund der stärkeren Kontinentalität des Klimas stark begrenzt; daher wird die Bevorzugung der Südhemisphäre vorwiegend klimatisch (und weniger paläogeographisch) erklärt. An ihren Verbreitungsgrenzen – sowohl horizontal wie vertikal – bilden dieselben Arten, die in günstigeren Gebieten mehrere Meter hohe Stämme haben, nur noch kurze Stämme aus.

In Europa nur eine indigene Art (*Culcita macrocarpa*; ad Dicksoniaceae) an zwei voneinander getrennten Fundstellen Südspaniens; dieselbe Art findet sich auch auf den Azoren und Kanaren. In einigen Gebieten Europas vermehren sich künstlich angepflanzte Baumfarne selbständig (West-Cornwall, Scilly-Inseln im südlichen Großbritannien; Porto/Portugal; Lago Maggiore).

Molekularkladistik der rezenten Baumfarne:

- Plagiogyriaceae (Schwestergruppe der rez. Baumfarne)
- Cyatheaceae (*Cyathea*)
- Metaxyaceae (*Metaxya*)
- Dicksoniaceae

4bj) Dicksoniaceae: fossil fraglich ab Rhät, sicher seit Jura, rezent überwiegend in den Tropen. Laut CLEAL/THOMAS (2009) bereits ab U-Trias. Im Jura weit verbreitet (*Ciniopteris*, *Kylikopteris*, *Erobacia*, *Dicksonia*).

Kladistisch am meisten abgeleitete Gruppe der rezenten Baumfarne (Gattungen: *Dicksonia* [Australien, Tasmanien], *Calochlaena*, *Cibotium* [Mexiko]).

Rezent 5 Gattungen, ca. 46 Arten; Sori stets am Rand der Fiedern in einer zweiklappigen Tasche. *Thyrsopteris* (1 Art, 1 – 2 m hoch, Blätter bis 3,5 m lang, bis fünffach gefiedert; manchmal als eigene Familie aufgefasst) gilt als primitivste Dicksoniaceae; im Gegensatz zu allen anderen Dicksoniaceae Sporangien nur an den unteren Fiedern 1. Ordnung; fertile Fiedern mit starker Reduktion der Spreite, dadurch stark abweichend vom vegetativen Wedelanteil. *Dicksonia* (20 Arten): stattliche Baumfarne, überwiegend polynesisch-melanesisch-australisch, nur 2 Arten neotropisch (lt. CLEAL/THOMAS schon im Jura vertreten). Seit der Oberkreide beschränkten sich die Dicksoniaceae zunehmend auf die Südhalbkugel.

4bk) Cyatheaceae (echte Baumfarne, nicht mit den Marattiales zu verwechseln; sie lassen sich daher nicht direkt von karbonischen Baumfarnen ableiten). Vermutlich seit dem Jura (Dogger: *Cyathocaulis* – auch im Bajocium Deutschlands; zugehörige Blätter: *Coniopteris*; Malm: *Oguracaulis*), heute in den Tropen weit verbreitet. Laut CLEAL/THOMAS (2009) bereits ab U-Trias. Fertile Wedel ähnlich *Cyathea* sind schon in der U-Kreide nachweisbar.

Die Trennung von den Dicksoniaceae war im Jura schon eindeutig erfolgt, so dass die Wurzeln der beiden Familien weiter zurückreichen müssen. Manchmal wird für frühe fossile Taxa eine eigene Familie **Procyatheaceae** ausgewiesen.

Schwestergruppe der höheren Baumfarne (Metaxyaceae + Dicksoniaceae). Multigenkladistisch sind die höheren Baumfarne (Dicksoniaceae, Cyatheaceae usw.) ein Monophylum und ihrerseits die Schwestergruppe der heterosporen Wasserfarne.

Rezent 6 Gattungen mit ca. 650 Arten. Sori immer auf der Blattfläche. Erreichbares Alter je nach Art bis 130 Jahre. Enorme Sporenproduktion; während der Lebensdauer eines Individuums bis 1,25 Billionen Sporen (*Cyathea arborea*). Blätter von Cyatheaceae bis 5 m lang. *Alsophila* (230 Arten, pantropisch; nur 13 Arten in Amerika); *Sphaeropteris* (120 Arten), *Cyathea* (110 Arten; *C. gracilis* gelegentlich epiphytisch), *Trichipteris* (90 Arten), *Nephilia* (20 Arten), *Cnemidaria* (40 Arten; niedrigwuchsige Bodenfarne, nur eine Art bis 4 m hoch).

Neuerdings als eigene Familie **Culcitaceae** (ad Cyatheales):

Culcita (7 Arten; niedrige oder schräg aufsteigende Stämme; kein typisch baumfarnartiger Habitus, wächst sogar epiphytisch; *C. macrocarpa* kommt sogar auf der Iberischen Halbinsel, den Azoren, Madeira und den Kanarischen Inseln vor. NaA nur zwei Arten, darunter *C. macrocarpa* und *C. conifolia* in Südamerika). Nahe mit Plagiogyriaceae verwandt.

4bl) Plagiogyriaceae: fossil unbekannt, rez. 1 Gatt. in den Tropen. Kladistisch Schwestergruppe der rezenten Baumfarne, die ein Monophylum bilden; über den Dipteridaceae stehend.

Ab jetzt: Polypodiales im engeren Sinne (sensu TAYLOR et al. 2009):

4bm) Pteridaceae: rez. ca. 30 – 40 Gatt., 550 – 800 Arten; meist Erdfarne. Fossiler Nachweis gering, ab Dogger; Entfaltung erst ab Tertiär. *Jamesonia cinnamomea* bis 5000 m Höhe („höchster“ Farn); *Pteris excelsa* in Südostasien bis 3 m hoch. In Deutschland *Cryptogramma crispum* (Krauser Rollfarn) in subalpinen Geröllhalden.

4bn) Adiantaceae (Frauenhaargewächse): rez. 1 Gatt. (*Adiantum*), ca. 200 Arten, überwiegend tropisch. Manchmal zu den Pteridaceae gestellt. Erd- und Felsfarne; in Europa im Mittelmeergebiet vertreten, auch Südwestengland und Südalpen.

4bo) Platyzomaceae: monotypisch (*Platyzoma microphyllum*); einzige heterospore Art der Polypodiales. Küstennahe Gebiete Nordaustraliens.

4bp) Parkeriaceae (Hornfarngewächse): 1 Gattung (*Ceratopteris*) mit 1 – 4 Arten; Wasserfarne, frei schwimmend oder im Schlamm wurzelnd. Als einziger Farn einjährig, aber ausgeprägte vegetative Vermehrung durch Knospen an den Rändern der Blätter. Tropisch/subtropisch, wird als Gemüse/Salat gegessen.

4bq) „Dennstaedtiaceae“ (tw. wird eine zusätzliche Familie Hypolepidaceae ausgewiesen): rezent 17 Gattungen, pantropisch. Gelegentlich auch Habitus kleiner Baumfarne. Blätter bis 7 m lang. U.a. Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*), fast kosmopolitisch, Wedel in günstigen Fällen 3 – 4 m lang; breitet sich nach Windbruch oder Kahlschlag rasant aus. In Finnland 60 m lange Rhizome 1500 Jahre alter Pflanzen. Vermehrung überwiegend vegetativ durch Rhizome. Früher zur Familie Pteridaceae gestellt.

Lindsaeaceae ab Alb

4br) Thelypteridaceae (Sumpffarngewächse): ca. 500 – 800 Arten; je nach Auffassung 1 bis 32 Gattungen, überwiegend tropisch und subtropisch. In Mitteleuropa Sumpffarn (*Thelypteris palustris*) und Bergfarn (*Lastrea al. Oreopteris limbosperma*).

4bs) Aspidiaceae (Wurmfarngewächse)/Dryopteridaceae:

rez. ca. 600 Arten; Erdfarne; Wurmfarn *Dryopteris filix-mas* im Himalaya bis 5000 m Höhe. Ostasiatische *Dryopteris setigera et avallioides* sogar baumförmig; letztgenannte Art soll bis 12 m hohe Stämme ausbilden können. Fraglich: *Aspidistes* aus dem Dogger von Yorkshire. *Onoclea* ab Kreide.

4bt) Athyriaceae (Frauenfarngewächse): rez. ca. 600 Arten. *Athyrium oosorum* als Baumfarn, der 6 – 12 m hoch werden kann. Straußfarn *Matteuccia struthiopteris* an mitteleuropäischen Mittelgebirgsbächen hat bis 1,5 m lange Wedel.

4bu) Aspleniaceae (Streifenfarngewächse): rez. ca. 10 Gattungen mit ca. 730 Arten, davon *Asplenium* mit ca. 700 Arten. Erd- und Felsfarne, keine baumfarnartigen Typen, *Asplenium squamosum* in Mittel- und Südamerika mit bis 2 m langen Wedeln. In Deutschland 12 Arten.

4bv) Davalliaceae: 10 Gatt., ca. 100 Arten, tropisch, überwiegend epiphytisch; nur *Davallia canariensis* auch in Europa (Mauern und Felsen, Spanien und Portugal). Bei einigen *Nephrolepis*-Arten werden die Blätter über 3 m lang.

4bw) Blechnaceae (Rippenfarngewächse): 6 – 9 Gattungen, ca. 230 Arten (davon 200 Arten von *Blechnum*); ganz überwiegend tropisch; Rippenfarn *Blechnum spicant* auch in Mitteleuropa (auch Deutschland). Einige tropische *Blechnum*-Arten sowie *Sadleria* und *Brainea* von Baumfarnhabitus mit bis 1,5 m hohen Stämmen. Ab U-Kreide (TAYLOR et al. 2009).

4bx) Polypodiaceae (Tüpfelfarne): unsicher ab Lias, sicher ab Wealden; laut TAYLOR et al. (2009) aber erst ab O-Kreide.

Rez. 1200 Arten; überwiegend tropisch/subtropisch, in Europa nur 3 Arten (auch in Deutschland: *Polypodium vulgare*: Gewöhnlicher Tüpfelfarn = Engelsüß; *P. interjectum*: Gesägter Tüpfelfarn; *P. x mantoniae* = Mantons Tüpfelfarn; nicht in Deutschland, sondern mediterran-atlantisch: *P. australe*). Weltweit große Formenfülle und problematische Systematik innerhalb der Familie, wohl weil es sich um die entwicklungsgeschichtlich jüngste Farnfamilie handelt, die sich noch in voller Entfaltung befindet (URANIA).

Onychiopsis (Wealden, sehr häufig) gilt als eine der ersten Polypodiaceae, dem rez. *Onychium* sehr ähnlich. Allerdings wird die Familie heute enger gezogen (früher stellte man 7000 rezente Arten in diese Familie, neuerdings nur noch 1200 Arten). Hauptausbreitung erst im Tertiär. Im früheren (weiter gefassten) Sinne umfassten die Polypodiaceae die teilweise paraphyletischen Familien „Dennstaedtiaceae“, „Pteridaceae“, „Dryopteridaceae“, Vittariaceae, Parkeriaceae, Aspleniaceae, Thelypteridaceae, Blechnaceae, „Polypodiaceae“ und Grammitidaceae.

Multigenkladistisch sind die Polypodiaceae s.l. Schwestergruppe der rezenten Baumfarne, die ihrerseits ein Monophylum bilden (s. Cyatheaceae).

Die intensive Diversifikation der leptosporangiaten Farne ab der Kreide und im Tertiär wird mit der opportunistischen Nutzung der neuen Nischen erklärt, die die Ausbreitung der Angiospermen schaffte – sowohl auf dem Waldboden der Angiospermenwälder wie als Epiphyten auf den Bäumen (1/3 aller modernen Leptosporangiaten sind Epiphyten im Kronenbereich angiospermendominierter Regenwälder!). Nach molekularen Daten scheint sich der Epiphytismus erst im Tertiär etabliert und zu einer explosiven Radiation geführt zu haben (PNAS 106, 11200).

Aufstellung der Familien in molekularkladistischer Reihenfolge (mit Inkongruenzen bei den paraphyletischen Familien), also von basal nach weiter abgeleitet, mit den im Rahmen der molekularkladistischen Studien zugrunde gelegten Taxa:

„Dennstaedtiaceae“: *Blotiella, Histiopteris, Pteridium, Dennstaedtia, Microlepia, Monachosorum, Lonchitis, Lindsaea*

„Pteridaceae“: *Coniogramme, Adiantum, Acrostichum, Taenitis, Pteris, Platyzoma*

Vittariaceae: *Cittaria*

Parkeriaceae: *Ceratopteris*

Aspleniaceae: *Asplenium*

Thelypteridaceae: *Thelypteris*

Blechnaceae: *Blechnum*

„Dryopteridaceae“: *Onoclea, Rumohra, Elaphoglossum, Nephrolepis, Davallia*

„Polypodiaceae“: *Loxogramme, Polypodium*

Grammitidaceae: *Mikropolypodium*

[

Systematisch unsicher:

4by) Weichseliaceae: *Weichselia* (Neokom), Wedel pectopteroid, aber mit Maschenaderung in den Fiederchen. Stamm (*Paradoxopteris*) mit Gitterstruktur der Bündel. Außergewöhnliche Sporangienstände: anstelle der Fiederchen sitzen an fertilen Wedeln Knäuel von radiären Sporangiengruppen. Je nach Art reine Sporophylle oder gemischte Sporophylle (Sporangiengruppen an der Unterseite der Blattflächen). Auch im Cenoman Ägyptens nachgewiesen (dort früher als *Paradoxopteris stromeri* bezeichnet) als bedeutender Bestandteil der salztoleranten, wellenresistenten „Mangroven“-Vegetation („Mangrovenbaumfarn“) (Sci. 292, 1704 ff.). [Erste „Mangrovenbiotope“ aber bereits im Karbon mit salztoleranten Gymnospermen und Pteridophyten].

Laut CLEAL/THOMAS (2009) gehört *Weichselia* zu den Matoniaceae.

5.) UKL Hydropteridales (heterospor):

Einzig rezent heterospore Farne!

Ab Unterkreide. Allesamt heterospor. Molekularkladistisch zu den schizaeoiden Farnen innerhalb der basalen Leptosporangiata gehörend, somit strenggenommen keine eigene Unterklasse, sondern Untergruppe der Leptosporangiata = Polypodiidae! Multigenkladistisch Schwestergruppe der (Polypodiaceae + modernen Baumfarne). Die heterosporen Wasserfarne ihrerseits sind ein Monophylum. Megasporen und Mikrosporen in Sporangien, die in austrocknungsresistenten Kapseln (Sporokarprien) untergebracht sind, die mit kurzen Stielen an den Wedelbasen befestigt sind. Dies spricht dafür, dass die Vorfahren beider Ordnungen in zeitweise austrocknenden Tümpeln lebten. Intermediär zwischen Marsileales und Salviniiales steht *Hydropteris pinnata* aus der O-Kreide Nordamerikas (Gesamterscheinung wie Marsileales, Fortpflanzung eher wie Salviniiales).

5a) O Salviniiales: Neuerdings ggf. sogar als eigene UKL Salvinidae. Zierliche Pflänzchen, frei im Wasser schwimmend. Können sich einfach durch Wachstum und Teilung vermehren.

5aa) F Salviniaceae (Schwimmfarngewächse): ab O-Kreide, rez. 1 Gattung (*Salvinia*) mit ca. 16 Arten. Horizontal wachsende Achsen, an denen die Blätter in Dreierwirteln stehen; 2 als Schwimmblätter, drittes als Wasserblatt. In Europa nur eine Art (*S. natans*). In Südafrika lebt eine Art (*S. molesta*), die Seen und Stillwassergebiete in einer solchen Dicke überziehen kann, dass sie passierbar werden und sogar Sträucher und Bäume auf diesen *Salvinia*-Decken wachsen können. Fossil ist *Salvinia* ab der O-Kreide nachgewiesen (nahe der KTG).

5ab) F Azollaceae (Algenfarngewächse): ab U-Kreide, rez. 1 Gattung (*Azolla*) mit 6 Arten; *Azolla* ab U-Kreide (weitere fossile Taxa: *Azollopsis*, *Parazolla*, *Azollophyllum*); besonders häufig im Tertiär. Laut CLEAL/THOMAS *Azolla* erst ab O-Kreide nahe der KTG. Vor 49 MA → *Azolla*-Ereignis (s. Eozän).

Lebermoosähnlich; 1 – 2, unter sehr günstigen Bedingungen bis 10 cm lang; lebt regelmäßig mit Cyanobakterien (wie *Nostoc*) zusammen, die atmosphärischen Stickstoff binden können. In Europa nicht ursprünglich; 2 bis 3 Arten wurden eingeschleppt.

Azolla filiculoides war aber bis zur Mindel-Riß-Zwischeneiszeit auch in Mitteleuropa vertreten (nach Osten bis über die Wolgamündung hinaus); rezent lebt diese Art indigen im westlichen Amerika von Patagonien bis Kalifornien, Australien, Neuseeland, Tasmanien; eingeführt in West-, Süd-, Mitteleuropa, so in Altwasserbuchten sommerwarmer Gebiete wie Rheinebene, Neckargebiet, Franken.

5b) O Marsileales (Marsiliales)/ F Marsileaceae (Kleefarngewächse; primär wasserlebend), neuerdings ggf. sogar als eine eigene UKL Marsileidae. Insgesamt nur 3 Gattungen mit ca. 80 Arten (*Marsilea*, *Pilularia*, *Regnellidium*). Mit Blattgelenken zur Optimierung der Lichtlage der Blätter (ein Merkmal, das sonst nur bei manchen Marattiales und bei Angiospermen angetroffen wird). Durch Ausbildung langgestreckter Rhizome kann ein einzelnes Exemplar eine Fläche von mehr als 25 m Durchmesser einnehmen. Die Kleeblattform entsteht aus zwei Fiederpaaren, zwischen denen das Internodium extrem verkürzt wird; so resultiert ein (scheinbar!) vierblättriger Quirl. Sporokarprien können bis 70 Jahre überdauern; bei Benetzung entwickeln sich innerhalb von weniger als einem Tag Gametophyten.

Marsilea: in Europa nur 3 Arten: zwei im südlichen Europa, eine (*M. quadrifolia*) auch in Mitteleuropa. In Deutschland erloschen, früher im mittleren Rheingebiet. *Pilularia*: Pillenfarn *P.*

globulifera auch in Deutschland; eine andere Art lebt in den bolivianischen Anden bis 5000 m Höhe. Fossil ist *Marsilea* seit Tertiär belegt.

TAYLOR et al. (2009) geben Marsileaceae ab Malm an, CLEAL/THOMAS (2009) verweisen auf verlässliche Funde aus der M-Kreide (*Marsilea johnhallii* als vermeintliche Sporokarpian). Megasporen sind ebenfalls ab der Kreide nachweisbar.

Molekularkladistisch stellen die drei Familien der Wasserfarne das Monophylum der heterosporen Farne dar, die als Ganzes wiederum die Schwestergruppe der schizaeoiden Farne sind. Innerhalb der heterosporen Farne stellen die Marsileaceae die basalste Gruppe, die Salviniaceae + Azollaceae sind weiter abgeleitet. Allein auf der Basis morphologischer Kriterien war die Ableitung der heterosporen Farne ungeklärt.

6.) Tempskyaceae: kretazische Baumfarne aus Nordamerika, Europa, Japan, aber auch auf der Südhalbkugel.

Unterkreide bis Santon, fraglich im Paläogen Südenglands (Fund in einem losen Kieselstein).

Die Pflanzen wuchsen aufrecht und bildeten dabei einen „falschen“ Stamm bis 50 cm Durchmesser aus bis zu 200 kleinen (echten) Stämmchen, Petiolen und Adventivwurzeln. Die individuellen Stämmchen erreichten höchstens 1 cm Durchmesser.

Man schätzt die Höhe der Bäume auf 6 m; Tempskyaceae aus Australien mit einem Durchmesser von 4 bis 6 cm repräsentieren dagegen kleinere Bäumchen.

Die Blattwedel waren recht klein und zahlreich und wuchsen im oberen Abschnitt des Stammes seitlich aus dem Stamm heraus (also nicht apikal). Die Blätter selbst wurden zwar nie gefunden, dies lässt sich aber aus den Petiolen schließen.

Dieser Farnbaum ist bisher nur durch versteinerte Stücke des falschen Stammes mit seinen im „Stamm“ enthaltenen Stämmchen, Wurzeln und Blattbasen belegt; Fortpflanzungsorgane unbekannt. Es gibt keine Parallele zu dieser Wuchsform bei fossilen oder rezenten Farnen!

Die dicksten Achsen enthalten die wenigsten Stämmchen und umgekehrt, was zu der Vermutung Anlass gibt, dass Jungpflänzchen aus einem einzigen Stamm bestanden, der sich nach distal hin immer mehr verzweigte. Dabei wurden gleichzeitig viele Adventivwurzeln gebildet, die das System aus den vielen Einzelstämmchen zusammen hielten. Während sich die basalsten Stämmchen zersetzten, wuchs der Mantel aus Adventivwurzeln aber weiter und sorgte weiterhin für Stabilität der reifen Pflanze, aber auch für Wasserabsorption (ähnliches wird angenommen für die falschen *Psaronius*-Stämme aus der O Marattiales).

Rezente Farne in Deutschland (nach HAEUPLER und MUER) (indigen, sofern nicht anders angegeben):

Ophioglossaceae: 6 Arten (*Botrychium*, 5 Arten, Mondraute; *Ophioglossum vulgatum*, Gewöhnliche Natternzunge)

Osmundaceae: 1 Art (*O. regalis*)

Adiantaceae: 1 Art (*Cryptogramma crispa*, Krausiger Rollfarn)

Marsileaceae: 2 Arten (*Marsilea quadrifolia*, Vierblättriger Kleefarn, RL 0 = erloschen; *Pilularia globulifera*, Gewöhnlicher Pillenfarn)

Hymenophyllaceae: 2 Arten (*Hymenophyllum tunbrigense*, Englischer Hautfarn;
Trichomanes speciosus, Prächtiger Dünnfarn)
 Polypodiaceae: 3 Arten (*Polypodium spp.*, Tüpfelfarn)
 Dennstaedtiaceae: 1 Art (*Pteridium aquilinum*)
 Thelypteridaceae: 3 Arten (*Thelypteris palustris*, Sumpffarn; *Oreopteris limbosperma*,
 Bergfarn; *Phegopteris connectilis*, Gewöhnlicher Buchenfarn)
 Aspleniaceae: 18 Taxa einschl. Unterarten (allesamt *Asplenium spp.* und *ssp.*; Hirschwurze,
 Streifenfarne; Mauerraute; ein Taxon – Französischer Streifenfarn – eingebürgert).
 Dryopteridaceae: 31 Taxa einschl. Unterarten (*Dryopteris*, 11 Taxa, Dornfarn, Wurmfarne;
Polystichum, 4 Arten, Schildfarn; *Athyrium*, 3 Taxa, Frauenfarn; *Cystopteris*, 5
 Arten, 1 davon erloschen; Blasenfarn; *Gymnocarpium*, 2 Arten, Eichenfarn und
 Ruprechtsfarn; *Woodsia*, 3 Arten, Wimperfarn; *Matteuccia struthiopteris*,
 Straußenfarn) (bei URANIA in zwei Familien – Aspidiaceae und Athyriaceae –
 aufgelöst).
 Blechnaceae: 1 Art (*Blechnum spicant*, Rippenfarn)
 Salviniaceae: 1 Art (*Salvinia natans*, Gewöhnlicher Schwimmfarn)
 Azollaceae: 1 Art (*Azolla filiculoides*, Großer Algenfarn) (eingebürgert, nicht indigen!)

4. Problematik der Psilotaceae:

Die Einfachheit des Sporophyten wurde als abgeleitetes Merkmal interpretiert, da der Gametophyt eine enge Verwandtschaft mit Leptosporangiata, besonders Gleicheniaceae und Stromatopteridaceae zeigt. Der einfache Bau des Sporophyten soll dabei auf einer (wohl heterochronen) Modifikation im ontogenetischen Entwicklungsmuster beruhen; daneben gibt es Anzeichen für Reduktion (z.B. Syngangien). Bemerkenswert sind Spaltöffnungen vom Gymnospermentyp.

Zusammenstellung der primitiven Merkmale:

- Vorherrschen gabeliger Verzweigungen
- Wurzellosigkeit
- blattlose „Rhizome“
- Protostelen, Aktinostelen
- mesarche Blattspurstränge
- terminale Sporangienstellung
- dicke Sporangienwand
- Isosporie
- Ähnlichkeit von Sporophyt und Gametophyt

Zusammenstellung der abgeleiteten Merkmale (in denen andere heutige Kormophyten primitiver sind):

- Spaltöffnungen wie bei Gymnospermen, aber auch bei Ophioglossales und *Casuarina* (im Gegensatz zum primitiven Archetypus von *Rhynia*, der bei Farnen weit verbreitet ist); prinzipiell gleicher Bau bei *Psilotum* und *Tmesipteris*

Tmesipteris ist wesentlich komplexer gebaut als *Psilotum*. Morphologische Daten setzen *Psilotum* auf jeden Fall in die Euphyllophytina, entweder gemeinsam mit *Equisetum* oder an die Basis einer Linie, die zu *Equisetum*, den Farnen und Samenpflanzen führt. Kombinierte multigenkladistische

und morphologische Daten ergeben dagegen eine noch „höhere“ Position in Form einer Schwestergruppenbeziehung zwischen *Psilotum* und den Ophioglossaceae.

Die oben angenommene enge Verwandtschaft mit basalen Leptosporangiata wie Gleicheniaceae und Stromatopteridaceae wird dagegen von aktuellen kladistischen Studien, insbesondere auch den molekularen Studien, nicht bestätigt. Ähnlichkeiten zwischen Psilotaceae und Gleicheniaceae betreffen den Bau der Sporen und des Gametophyten; der Bau der Rhizoiden wird in dieser Weise bei Ophioglossaceae, Osmundaceae, Schizaeaceae, Stromatopteridaceae und Marattiales angetroffen. Allgemeine Merkmale, die für eine Beziehung zwischen den Psilotaceae und Filicales (anstelle frühen fossilen Gruppen wie „Psilophyten“) sprechen, sind: oberflächliche Antheridien, C-förmiger Xylemstrang bei *Tmesipteris*, Perispor, charakteristische Morphologie der Archegonien, rudimentärer Annulus an der Sporangienspitze.

***Psilotum*:** 2-3 Arten (*P. nudum*, *complanatum*, *flaccidum*; *P. f.* evtl. gleiche Art wie *P. c.*, epiphytisch): SO der USA, äußerster SW Europas (eine Fundstelle in Südspanien), Zentraljapan, Südkorea, viele pazifische Inseln; in feuchten tropischen oder warmtemperierten Regionen. Fossil unbekannt. Hauptäste dichotom mit kleinen, schwach vaskularisierten oder unvaskularisierten schuppenförmigen bis pfriemenartigen Blättchen, bei *P. nudum* in helikaler Anordnung, ansonsten weitgehend planiert mit Blättchen in Reihen angeordnet. Unterirdische Achsen verzweigt, blattlos, mit zahlreichen multizellulären Rhizoiden. Sporangien in distalen fertilen Zonen in Form von Synangien aus drei fusionierten Sporangien, die an der adaxialen Oberfläche eines kleinen zweilappigen Sporophylls angeordnet sind. Die 3 Sporangiengruppen sitzen terminal an einem kurzen Stielchen. Dickwandig (eusporangiat), isospor.

Tracheidentüpfelung. Ring- und Treppentracheiden im Gametophyten (nicht bei *Tmesipteris*). Gametophyt als mykotrophes, unterirdisches, knollenförmiges Gebilde ähnlich Ophioglossales und Lycopodiales; große Ähnlichkeit mit dem Rhizom des Sporophyten. Sporophyt wurzellos, aber blattlose unterirdische Rhizome (den Urtelomen ähnliche Triebe) sowie mit Schuppen versehene oberirdische Sprosse. Trennung zwischen Rhizomen und oberirdischen Sprossen unscharf; „Rhizome“ können aus der Erde herauswachsen und direkt zu oberirdischen Sprossen werden. Verzweigungstyp gabelig. Bei *Psilotum* Schuppen am ganzen Spross, bei *P. triquetrum* meist ohne Leitbündel.

***Tmesipteris*:** 13 Arten, überwiegend Epiphyten, tropische Verbreitung in SO-Asien, Australien, Neuseeland und pazifischen Inseln. Hauptachsen meist unverzweigt, bei einigen Arten dichotom verzweigt, mit Blättchen, die psilotum-ähnlich klein, nichtvaskularisiert und schuppenförmig an der Basis der Achsen sind, nach distal zu aber größer werden, vaskularisiert, mehr oder weniger lanzettlich, stumpf oder spitz endend. Je nach Art sind die Blätter zweireihig oder helikal angeordnet. Sie sind in der Verzweigungsebene gestreckt und laufen wie ein Flügelsaum an der Sprossachse herunter. Die terminalen Blätter brauchen den Vegetationspunkt völlig auf, der ganze Spross gleicht daher insoweit einem Farnblatt, d.h. die Achsen enden in einem Blatt. Unterirdische Achsen wie bei *Psilotum*. Tracheidentüpfelung. Sporangien in einer fertilen Zone an der Basis oder in einer oder mehreren Zonen entlang der Wedel. Synangien aus zwei fusionierten Sporangien an der adaxialen Oberfläche eines kleinen zweilappigen Sporophylls. Sporangien dickwandig, eusporangiat, isospor. Jede Sporangiengruppe bildet (wie bei *Psilotum*) ein Synangium, d.h. die Sporangien sind verwachsen.

Multigenkladistisch stellen die Psilotidae zusammen mit ihrer Schwestergruppe, den Ophioglossidae, die basale Linie der eusporangiaten Farne dar.

Maximum und Rückgang der Farne:

Maximum im Karbon, wo die heute artenarmen Eusporangiatae noch über Leptosporangiatae dominierten, als Baum-, Bodenfarne und Lianen (rez. Lianenfarn: *Aneimia*). Samenfarne waren aber im Karbon individuenmäßig viel häufiger als echte Farne!

Im Unterkarbon noch primitiver Charakter der Farne, gekennzeichnet durch das Vorherrschen von Gabeladern (=fehlende Übergipfelung) oder starke Unterteilung (=fehlende Verwachsung) in den Fiederchen; Fiederchen mit stark verwachsenen und deutlich übergipfelten Telomen vom *Pecopteris*- oder *Neuropteris*-Typ sind im U-Karbon noch kaum vertreten, Maschenaderung fehlt noch ganz.

Rückgang in der Trias; im Keuper kehrten jedoch die eusporangiaten marattialen Baumfarne noch einmal ins europäische Florenbild zurück. Im Jura Maximum der Königsfarne (Osmundaceae), in der Unterkreide Maximum der Gleicheniaceae und Beginn der Ausbreitung der Tüpfelfarne, z.B. *Onychiopsis* (sehr häufig im Wealden); Hauptausbreitung der Polypodiaceae aber erst im Tertiär (rez. 7000 Arten innerhalb der „Polypodiaceae“ s.l.).

prog-prog

KL. PROSPERMATOPHYTA / PROGYMNOSPERMEN / ANEUROPHYTOPSIDA

Gliederung in Anlehnung an CLEAL (1993):

KL Progymnospermopsida:

- O Aneurophytales
 - F Aneurophytaceae
 - F Protokalonaceae
 - F Protopityaceae (Unterkarbon)

- O Archaeopteridales
 - F Archaeopteridaceae

- O Noeggerathiales
 - F Noeggerathiaceae
 - F Tingiostachyaceae

- O Cecropsidales
 - F Cecropsidaceae (Oberkarbon, heterospor)

Charakterisiert sind Progymnospermen durch die Kombination von fortschrittlichen (holzigen) Stämmen (*Callixylon*-Typ) einerseits und sporenbildenden Fortpflanzungsorganen andererseits.

Zeitliche Verbreitung:

Oberes Ems (*Pertica*) bis unt. U-Karbon (Tournai; frühere Angaben bis ins ob. U-Karbon beruhen auf dem inzwischen aufgegebenen Einbezug von Cladoxylales; bezieht man die Noeggerathiales ein, was aber fraglich ist, reichen die Progymnospermen bis in die Trias).

Andere Autoren (s. URANIA) lassen die Progymnospermen erst ab unterstem Eifelium gelten:

Aneurophytales:

Protopteridium: unterstes Eifel bis unteres Givet

Aneurophyton: unterstes Givet bis unteres Frasn

Triloboxylon: unteres Givet bis unteres Frasn

Protokaleon, *Tetraxlopteris*: unterstes Frasn bis mittl. Frasn

Archaeopteridales:

Archaeopteris (s.l.): oberes Givet bis unteres Tournai

Progymnospermen dominierend im Mittel- und Oberdevon, danach drastischer Rückgang. KENRICK & CRANE nennen *Crossia*-Progymnospermenholz (?ob. Eifel) und *Rellimia* (Givet, naA auch Eifel) als älteste Lignophyten; abgeleitete Trimerophyten, die auf der Linie zu den Progymnospermen stehen, seien aber schon ab O-Ems nachweisbar (*Pertica*). Die Cladoxylales, die manchmal in Relation zu den Progymnospermen diskutiert wurden, werden dagegen (wie die Coenopteridales) neuerdings den Filicopsida zugeordnet, aber erst ab Famenne angegeben und sind insofern nicht so umfassend definiert wie zu früheren Zeiten, als die „Cladoxylales“ noch als evolutionäres (paraphyletisches) Sammelbecken aufgefasst wurden und auch Trimerophyten des Ems dort eingeordnet wurden. KENRICK & CRANE definieren die Cladoxylales im modernen, engeren Sinne und stellen diese zu den Filicopsida (ab Famenne). *Pseudosporochnus* wird als eine Gattung verstanden, die zu den rezenten basalen Farnen überleitet.

Im Jahr 2004 wurde mit *Runcaria* ein Samenvorläufer aus dem unt./mittl. Givet beschrieben (ca. 7 mm langes integumentiertes Megasporangium in Kupulen an der Spitze kleiner dichotomisierender Achsen; Integument aus mindestens 16 freien Lappen); das Megasporangium verfügt über einen distalen ungeöffneten Fortsatz, der sich über das viellappige Integument erhebt und dem Einfangen von Mikrosporen im Rahmen der Windbestäubung diente. *Runcaria* ist 20 MA älter als die ersten echten Samen aus dem Famenne. Echte Samenpflanzen entstanden somit zwischen 385 (Givet) und 365 MA (Famenne) (dies ist früher als molekulare Studien mit 360,4 – 341 MA vermuten ließen). Da die Progymnospermen im Givet vorwiegend durch die blattlosen Aneurophytales repräsentiert waren, deutet das hohe Alter dieses Samenvorläufers eher darauf, dass die Spermatophyten aus den Aneurophytales (und nicht aus den Archaeopteridales) hervorgingen und dass sich Cupula und Integument der frühesten echten Samen *nicht* aus umgewandelten Blättern entwickelten (Sci. 306, 856).

Definitionsgemäß ist ein Samen eine heterospore Art der Fortpflanzung mit einer einzelnen Megaspore, die in einem nicht dehiszierten Megasporangium (Nucellus), der auf der Mutterpflanze verbleibt, keimt. Der Nucellus (=Megasporangium) ist von einem Integument umgeben; das Einfangen der Pollen erfolgt vor der Abtrennung des Samens von der Mutterpflanze (Sporophyt). Die ersten echten Samen sind ab Famenne (365 MA) nachweisbar, aber es gibt auch

Hinweise auf Samenmegasporen im Givet (*Spermatisporites*, *Granditetraspora*). *Runcaria* ist ein windbestäubter givetischer Vorfahr (M-Givet), der mit Ausnahme der Art und Weise, die wie Mikrospore zur Megaspore gelangt, schon alle typischen Merkmale der famennischen Samen aufweist.

Bis zum Fund von *Runcaria* war ein Lycopside des Frasn (Sphinxia) am weitesten in Hinblick auf echte Samenbildung entwickelt; auch sein integumentumhülltes Megasporangium enthielt eine einzelne Megaspore, aber es fehlten differenzierte Strukturen für das Einfangen von Mikrosporen; alle anderen noch weiter in Richtung auf echte Samen entwickelten Taxa sind jünger als die ersten echten Samen aus dem Famenne und an feuchte Habitate gebunden.

Runcaria weist ein fortgeschrittenes Stadium der Heterosporie auf (geschlossenes Megasporangium, modifizierter Apex des Megasporangiums, gelapptes Integument, Cupula; die drei letztgenannten Aspekte gelten als spezifisch für Samenpflanzen); lediglich die hydraspermische Modifikation des Apex des Nucellus fehlt noch. Die Befruchtung erfolgte offenbar nach Windbestäubung durch Auflösung von Sporangienzellen (im Gegensatz zum hydraspermischen Mechanismus, bei dem Luftpollen durch das geöffnete Lagenostom in den Nucellus einwandern und dann dort in die Pollenkammer gelangen, bevor die Befruchtung erfolgt). Bei *Runcaria* ist das Megasporangium aber geschlossen, d.h. die Mikrosporen erreichten die Megaspore durch Lyse der Megasporangienwand. Für das Einfangen der Mikrosporen verfügte *Runcaria* über einen säulenförmigen Fortsatz über dem Megasporangium mit einer vergrößerten, möglicherweise klebrigen kolbenförmigen Struktur an der Spitze.

Kladistik:

Stellung der Progymnospermen zwischen „Psilophyten“ und Spermatophyten. Kennzeichnend ist die Entwicklung hin zur Heterosporie mit unterschiedlich weit entwickeltem Differenzierungsgrad der Megasporen. Der Modernisierung der Fortpflanzung erfolgt aber sehr stark verzögert im Vergleich zur sehr raschen Entwicklung der Holzanatomie: die Progymnospermen sind – im Gegensatz zu den Moniliformopses – durch Sekundärxylem gekennzeichnet, und der Sekundärxylemanteil nimmt im Laufe der Zeit rasch zu, so dass schon im M-Devon richtige Stämme aus Sekundärxylem gefunden werden. Demgegenüber bleiben die Aneurophytales noch auf dem Niveau der Isosporie; die fortgeschrittenen Archaeopteridales umfassen isospore und heterospore Taxa. Das entscheidende Merkmal, das die Progymnospermen von den Moniliformopses trennt, sind also die verholzten Stämme; das Sekundärholz war bei vielen Arten schon völlig gymnospermenartig, ohne jegliche Gemeinsamkeiten mit Farnstämmen. Das Sekundärholz führte eine sehr rasche Entwicklung durch, die rasch in richtige Holzstämmen einmündete. Demgegenüber blieb die Fortpflanzung noch für lange Zeit primitiv. Die raschere Progression der Sekundärholzbildung (im Vergleich zur Fortpflanzung) wird mit dem Selektionsdruck in Richtung auf leistungsfähige Wasserleitungs- und Festigungssysteme erklärt. Zwischen der ersten Ausbildung des Sekundärholzes im Givet und der vollen Ausbildung des *Archaeopteris*-(*Callixylon*)-Holzes im Frasn vergingen nur 10 MA, während die Entwicklung von der Isosporie hin zu Samen mindestens 30 MA dauerte; offenbar bestand im Bereich der Fortpflanzung kein hoher Selektionsdruck.

Assimilierende Organe von sehr unterschiedlicher Gestalt: kleine, gegabelte, kaum spreitige Blättchen (*Protopteridium*), spreitige Blättchen in größeren Wedeln (*Archaeopteris*) oder als spreitige Solitärblätter (*Ginkgophytopsis*, *Eddyia*, *Noeggerathia*: allesamt Taxa außerhalb der Progymnospermen s.str., also außerhalb der Aneurophytales und Archaeopteridales).

Sprossreste können bis zu weit über 1 m Durchmesser entwickeln (*Callixylon*-Holz mit *Archaeopteris*-Wedeln) und wie bei heutigen Koniferen fast ausschl. aus Sekundärxylem aufgebaut sein.

Die Entwicklung zu den Prospermatophyta beginnt im U-Devon bei *Psilophyton*, wo erstmals Ansätze eines Kambiums (das das Sekundärxylem bildet) erkennbar sind, zwar noch nicht als geschlossener Ring, aber (bei *P. dawsonii*) als unregelmäßig inselförmig am Außenrand des Metaxylems stehende Zellen, die radiale Einzelreihen von Sekundärxylemtracheiden abgeben. Eindeutiges Sekundärxylem und damit Kambialtätigkeit sind seit dem älteren Mitteldevon z.B. bei *Protopteridium*, *Duisbergia* (= *Calamophyton primaevum*), *Actinoxylon* u.a. belegt. Man könnte (nach REMY und REMY 1977) das Auftreten des Merkmals „Sekundärxylem“ näherungsweise als taxonomische Grenzmarke der Prospermatophyta gegen die Sporophyta vom Bauplan der Filicatae (Moniliformopses) benutzen. Aber auch Filicatae (z.B. *Zygopteris illinoiensis*) können die Fähigkeit zur Sekundärxylembildung erwerben; sie müssten sich daher etwa auf der histologischen Entwicklungshöhe des Kambiums von dem zu den Spermatophyta durchlaufenden Entwicklungsbündel als eigener Bauplan abgetrennt haben. Filicatae wären danach abgeleitete Taxa als „Sparformen“ der Evolution, also mit Reduktion der Sekundärxylembildung. Sowohl der Beginn der Sekundärxylembildung wie der Bildung von Markstrahlen der Prospermatophyta sind an die Grenze U-/M-Devon zu legen.

Die aneurophytalen Progymnospermen gelten neuerdings noch als gemeinsame Vorfahren der Proconiferophytina und Procycadophytina. Es ist aber ohnehin fraglich, ob die Aufteilung der Progymnospermen in (a) eine gemeinsame Stammgruppe (mit Aneurophytales), (b) Proconiferophytina und (c) Procycadophytina so aufrecht erhalten werden kann.

Kriterien für Proconiferophytina (nach REMY & REMY):

(mikrophylle Linie, führt ggf. zu den Koniferen und Cordaiten)

1. Gabeladerung und parenchymatöse Verwachsung der in ihrem Aderungssystem nicht übergipfelten band-, fächer-, gabel- und nadelförmigen Blätter
2. stets spiralige Stellung; damit zusammenhängend Bildung des „Wedels“ aus Astsystemen mit echten, spiralig ansitzenden Blättchen
3. nicht anastomosierende, offene Eustele der Hauptachse anscheinend ohne markständige Tracheiden
4. Sekundärxylem aus englumigen, gleichförmigen Tracheiden; Anordnung der Tüpfel zu Feldern; Saniosche Streifen zwischen den Tüpfelfeldern
5. Markstrahlen mit Markstrahltracheiden
6. Neigung zur Strobilus-Bildung bei den fertilen Organen.

Kriterien für die Procycadophytina:

(makrophylle Linie; führt ggf. zu „Samenfarnen“, Cycadeen, Bennettiteen)

1. Tendenz, durch extreme Übergipfelung aller Sprossglieder über das frühe Stadium „Raumwedel“ hinaus einen echten, in allen Teilen planierten Wedel und letztlich das

- Großblatt zu bilden. Die parenchymatöse Verwachsung setzt aufgrund der zunächst reichen Aufgliederung im Raum später als bei den Proconiferophytina ein.
2. Die Procycadophytina erreichen durch völlige Übergipfelung die strenge Durchfiederung bis in das Adersystem der Blätter und die Möglichkeit, ein geschlossenes Adersystem (Maschenaderung) auszubilden.
 3. Primärstele der Hauptachsen und Äste als Eu- oder Polysteles, aber im Gegensatz zu den Proconiferophytina anastomosierend. Meist markständige Tracheiden vorhanden.
 4. Sekundärxylem locker gebaut, aus großlumigen Tracheiden bestehend. Keine Sanioschen Streifen.
 5. Markstrahlen breit, Rinde mit besonderen Versteifungselementen (*Dictyoxylon*- oder *Sparganium*-Struktur)
 6. Mikrosporangien und Samenanlagen bleiben endständig

Vom Grundsätzlichen her unterscheiden sich die Coniferophytina von den Cycadophytina:

- a) durch fehlende Pendelübergipfelung bei den Coniferophytina (während die Cycadophytina wie die typischen Pterophyta durch Übergipfelung der Telome zur Bildung von Fiederblättchen neigen)
- b) bei den Cycadophytina sitzen die Sporangien in der Regel auf (durch Planation flach gewordenen) Sporophyllen. Bei Coniferophytina sitzen die Megasporangien *nicht* an planierten (dorsiventral gewordenen) Sporophyllen.

Einteilung der Progymnospermen:

a) Aneurophytales (syn. Protopteridales, Ptilophytales)

Sprosse dreidimensional verzweigt, fertile Wedel komplex, Sporangien spindelförmig mit proximalem Öffnungsmechanismus. Typisch gymnospermenartiges Sekundärxylem (entscheidender Unterschied zu den Cladoxylales). Im Gegensatz zu den Archaeopteridales nimmt das Sekundärholz aber nur einen Teil der Sprossachsen ein. Blätter in Telome gegabelt und nicht parenchymatös verwachsen; diese Blättchen stehen 3-, 4- oder vielzählig spiralig, die gesamten Seitenausweigungen bilden Raumwedel als mehrfach dichotom gegabelte, räumliche Gebilde (bei *Triloboxylon* rücken sie aber schon in eine Ebene). Sporangiphoren kompliziert, stark verzweigt, an den Enden längliche Sporangienpaare wie bei *Psilophyton*. Alle Arten isospor! Relativ klein, wohl eher buschige Pflanzen mit geraden monopodialen Achsen. M- und O-Devon.

Nach neueren Arbeiten gehören zu den aneurophytalen Progymnospermen: *Rellimia* (=Protopteridium), im Eifelium häufig vertreten, *Aneurophyton*, *Triloboxylon*, *Tetraxylopteris* (reicht bis ins unt. Frasn). Typischer Florenbestandteil des Mitteldevons.

ZIMMERMANN nennt *Protopteridium minutum* bereits aus dem ob. U-Devon „oder“ unt. M-Devon Chinas. Noch fast psilophytenartig, durch Pendelübergipfelung sind aber die Telomstände letzter Ordnung seitlich gestellt, die basalen meist als Gabelblätter, die apikalen als (ebenfalls gegabelte) Sporophylle ausgebildet.

Protopteridium (syn. *Aneurophyton*, *Rellimia*): Sprosse dreizählig spiralig verzweigt,

Blätter gabelig, noch nicht spreitig abgeflacht. Eine der ältesten busch- oder baumförmigen Pflanzen mit einem kräftigen, geschlossenen Sekundärxylemring. Stark verzweigte, buschige, räumliche Achsensysteme, wobei die einzelnen Achsensysteme (Wedel) länger als 80 cm werden konnten. Fertiler Bereich in den obersten Wedelteilen; Sporangienträger 35 x 20 mm groß, vielfach gegabelt, an den Spitzen eingekrümmt mit insgesamt 250 – 400 Sporangien. Sporangien 5 – 7 mm lang, zigarrenförmig mit aufgesetzter Spitze. Pollenkörner (Mikrosporen) mit Luftsack. Kräftige Rinde mit *Dictyoxylon*-Struktur. Besiedelte feinsandig-tonige Standorte; nicht auf absolut wassergetränkten Boden angewiesen; echte Wurzeln. Blättchen (bei *P. thomsonii*, Givet) 9 mm lang, 0,5 mm breit, einmal gegabelt. Blätter in jugendlichem Zustand in einer „Knospe“ mit zwei Hüllorganen geschützt. Fertile Organe sitzen anstelle von Blättern an getrennten Ästen. Unterstes Eifel bis unteres Givet. Inzwischen wurde auch eine Art (*Rellimia n. sp.*) aus dem oberen Eifelium mit schlankerem Wuchs berichtet (GFMB).

Aneurophyton germanicum (ob. Eifelium, Givet): ähnlich *Protopteridium*, Habitus aber schon baumfarnartig, 2 m hoch, „Farnwedel“ aber noch nicht ganz planiert, keine Verbreiterung der Telome zu einer Blattspreite. Pendelübergipfelung der Telome bereits angedeutet. Raumwedel zunächst dreidimensional verzweigt, die weiteren Verzweigungen rücken aber schon tendenziell in eine Ebene und enden in sehr kleinen Blättchen. Fertile Wedelteile weniger stark gegliedert, Sporangiphoren gabelteilig mit nach innen gekrümmten Ästen mit je 4 – 5 Sporangienpaaren. (Einwärtskrümmungen der Sporangienstände wie bei *Protopteridium*). Unterstes Givet bis unteres Frasn.

Tetraxylopteris: Blätter mehrfach dichotom gegabelt, Sporangien an dichotom und alternierend verzweigten Ästen. Unterstes Frasn bis mittl./höheres Frasn (naA auch schon im M-Devon).

Triloboxylon: Spross und Äste monopodial und dreizählig spiralig verzweigt, Blätter einfach dichotom gegabelt, Kurzäste tragen Sporangien. Blättchen 10 mm lang, spiralig in 2 – 12 mm Abstand an den Ästchen ansitzend, an der Basis 1 mm breit und 4 x dichotom gegabelt. Sporangien an zweimal dichotom gegabelten fertilen Kurzästchen. Achsen also räumlich verzweigt mit Anhangsgebilden in Form mehrfach dichotom verzweigter, aber bereits in einer Ebene angeordneter rosettenartiger Blättchen. Eine Gesamtrekonstruktion der Pflanze war im Gegensatz zu *Protopteridium* und *Aneurophyton* noch nicht möglich. Unterstes Givet bis unteres Frasn.

Protokaleon: Formengattung, bisher nur von vegetativen Bruchstücken bekannt.

Weitere Protopteridales: *Moresnetia*, *Villersia* aus dem O-Devon, *Milleria* aus dem M-Devon.

Lt. GFMB handelt es sich aber bei *Moresnetia zalesskyi* aus dem Famenne der Ardennen bereits um eine der ersten echten Samenpflanzen. Kleiner Busch mit starren, dreidimensional verzweigten Ästen. An den Triebspitzen saßen mehrere Cupulen (Fruchtbecher), in denen sich meistens 3 Samen (2,5 – 4 mm groß) befanden.

b) Archaeopteridales (ad Progymnospermopsida)

Stamm koniferentypisch gebaut, besteht zu 90 % aus Sekundärxylem; Stämme bis 1,5 m Durchmesser bekannt; geschätzte Höhe bis 40 m (s. Nat. 446, 861). Hoch entwickeltes Wurzelsystem.

Hoch entwickeltes sekundäres Dickenwachstum, deutlich über dem Niveau der Aneurophytales. Sekundärholz aus Tracheiden und Markstrahlen – wie bei Gymnospermen [Angiospermen und Gnetales haben auch Tracheen!]; bis auf die Rinde besteht der gesamte Stamm aus Sekundärholz. Erstmaliges Auftreten der Hoftüpfel an den Radialwänden der Tracheiden. Bau der Stämme entsprach einfachen Nadelhölzern (Holz vom *Callixylon*-Typ).

Deutliche Fortschritte in Richtung auf die Makrophyllbildung: Blätter spiralg an großen wedelartigen Astsystemen (*Archaeopteris*-Wedel). Die helikale Anordnung belegt, dass es sich um echte individuelle Blätter handelt.

Sprossachsen zwar noch räumlich verzweigt, aber zunehmende Tendenz zur Planation (Flächigkeit) und Wedelbildung. Bei einigen Arten Endverzweigungen bereits vollständig flächig; sie entsprachen damit den Fiederchen der Farnblätter (Formengattung *Archaeopteris*). Gabelige oder fächerförmige Fiederung der Blätter.

Sporangien stehen gemischt mit Blättern bzw. bei einigen Arten (*A. macilenta*) auf den Blättern. Manche Arten isospor, einige *Archaeopteris*-Arten heterospor.

Gliederung in Familien problematisch, wohl nur eine Familie (Archaeopteridaceae).

Vorkommen: oberstes M-Devon bis Tournai. Evtl. gehören manche *Rhacopteris*-Arten zu den Archaeopteridales. Nach neueren Angaben ist *Svalbardia* aus dem M-Devon kaum von *Archaeopteris* zu unterscheiden und Bestandteil einer Übergangsflora, die ohne konkrete Grenze vom M-Devon ins O-Devon überleitet. *Archaeopteris* selbst erscheint im untersten Frasn, im Givet gibt es aber Holz (*Callixylon velinense*) sowie sterile und fertile Blätter (*Svalbardia*), die kaum von *Archaeopteris* zu unterscheiden sind, so dass der Beginn der Archaeopteridales mindestens ins Givet zu setzen ist.

Svalbardia zeigt schon im Givet eine planierte, wedelartige Anordnung der Blätter, wodurch die Effizienz der Photosynthese gesteigert wurde.

Actinoxylon: Holzformengattung aus dem M-Devon des östlichen Nordamerikas, die zwischen *Aneurophyton* und *Archaeopteris* vermittelt; einfachster Bau innerhalb der Archaeopteridales. Seitenorgane noch völlig räumlich, keine Tendenz zur Makrophyllbildung. Seitenäste spiralg angeordnet; an diesen saßen – ebenfalls spiralg angeordnet – Anhangsgebilde als räumlich verzweigte, zwei- bis dreimal gegabelte, fädige Achsensysteme. Es gilt als möglich, dass die Reduktion dieser letzten Auszweigungen zu einfachen, nadelartigen Blättern und damit zum Nadelblatt der Nadelbäume führte. Fertile Teile bisher unbekannt.

Archaeopteris (ca. 20 Arten): Spross spiralg mit etagierten, wedelartigen Astsystemen besetzt. Blättchen sitzen schief, schwach stengelumfassend an mit deutlicher Fächeräderung; sie können einen breit keilförmigen bis rhombischen Umriss haben, aber auch als spreitig ausgebildetes Gabelblatt. Sporangien spindelförmig. Isospore und heterospore Arten.

- A. *fissilis*: Seitentriebe noch mit Ähnlichkeiten zu *Actinoxylon*: spiralgige Anordnung der Seitenäste; spiralg ansitzende ein- bis zweimal gegabelte Anhangsgebilde an den Seitenästen; die letzten

Auszweigungen dieser Anhangsgebilde aber schon planiert (Unterschied zu *Actinoxylon*). Sporangien in Doppelreihen spiralig inseriert; vermutlich isospor.

A. macilenta: sehr häufige Art, stellenweise bestandsbildend (Wälder). Mindestens 20 m hoch, Stammdurchmesser bis 1,5 m, Habitus schon recht koniferenartig. Achsen aller Grade aber immer noch spiralig verzweigt, letzte Auszweigungen aber schon verwachsen, wodurch flächige fächerförmige Blättchen (= Fiederchen) entstanden. Erstmals ist also ein richtiges, ebenflächiges Blattteil ausgebildet. Und da diese Fiederchen sekundär in eine Ebene gerückt waren, entstand ein nahezu ebenflächiger Wedel (die zu den Fiederchen führenden Leitbündel belegen aber noch die ursprünglich spiralige Anordnung). Ähnlich fortgeschritten sind *A. hibernica*, *A. obtusa*, *A. latifolia*. Die fertilen Wedelabschnitte von *A. macilenta* ähneln aber noch *A. fissilis*: die fertilen Fiederchen haben noch die primitive, fädige und gabelteilige Form, bilden also noch keine Blattteile aus. Heterospor; da sich Mikro- und Makrosporen aber nur durch die Größe – nicht dagegen durch den Bau der Sporenwand – unterscheiden, wird vermutet, dass das Stadium der Isosporie erst kurz zuvor überwunden wurde.

A. hibernica: O-Devon, 10 m hoch; Stammdurchmesser 0,5 m; Farnwedel aus zahlreichen Fiederblättchen, an der Basis zwei Nebenblätter ähnlich Marattiales. Am Farnwedel Arbeitsteilung: an der Basis sterile Fiederblättchen (Megaphylle), ab Wedelmitte lösen sich die seitlichen Verwachsungen der Nervatur auf; es treten an freien fertilen Telomen (Sporophyllen) endständige Sporangien auf, die zahlreiche Micro- und wenige Megasporen enthalten. Typisches Gymnospermenholz mit sekundärem Dickenwachstum, Markstrahlen und araucaroider Tüpfelung.

Studien an *Archaeopteris* aus dem tiefsten Famenne Marokkos ergaben (1999), dass es sich um den ältesten „modernen“ Baum handelte. Dies mag erklären, weshalb er zum dominierenden Bestandteil der frühen Wälder (bis zu seinem Aussterben um die Devon-Karbon-Grenze herum) wurde. Das Holz zeigt vier verschiedene Modernisierungserscheinungen: u.a. ein laterales Verzweigungssyndrom analog demjenigen der frühen Samenpflanzen, knotige Zonen als wichtige Orte für die spätere Entwicklung lateraler Organe und eine Holzanatomie, die die mechanische Belastung bei ganzjährigem Wachstum reduziert. Das Holz war gymnospermenartig (*Callixylon*).

Ging man bisher davon aus, dass *Arch.* einen einzelnen Stamm mit spiralig angeordneten, horizontal wachsenden, jährlich abfallenden Ästen hatte, was einen Nachteil darstellt, wenn die apikale Wachstumszone zerstört ist und außerdem mit dem ästigen Verzweigungssystem der frühen Samenpflanzen kontrastieren würde, ergaben die neuen Untersuchungen (an Exemplaren des untersten Famenne), dass *Arch.* zusätzliche Nebenorgane entwickelte (latente Primordia ähnlich derjenigen der heutigen Bäume), vermutlich als Äste mit begrenzter, aber relativ langer Lebensdauer, die das Überlebenspotential der Pflanze vergrößerten. Das – davon unabhängige – laterale Verzweigungssyndrom von *Arch.* geht demjenigen der Calamopityaceae aus dem Tournai (das bisher als das älteste gilt) voraus und ist etwas einfacher konstruiert. Es bedeutet einen erheblichen Fortschritt gegenüber der pseudomonopodialen Verzweigung und steht auf der Entwicklungslinie zum Verzweigungsmuster der basalen Samenpflanzen. Einige Stammstücke ließen auch die Ansätze großer perennierender Äste im weiten Winkel erkennen, wobei der Bau der Ansatzpunkte dieser Äste belegt, dass diese großen Äste jedes Jahr schwerer wurden.

Somit verfügte *Archaeopteris* über drei Typen von Seitenorganen:

- a) schraubig angeordnete, weitgehend horizontal wachsende, wohl als Ganzes abfallende Zweige; diese Gebilde sind wohl als Ganzes dem Spermatophytenblatt homolog
- b) kleine, kurzlebige Adventivorgane, wohl den Adventivwurzel-Primordien heutiger Samenpflanzen (wie sie bei Stecklingen beobachtet werden) entsprechend
- c) größere Achsenanhängsel, die jeweils in räumlicher Verbindung mit den als Blättern angesprochenen Organen (a) entstehen und ein anfänglich verzögertes Wachstum aufweisen. Offenbar handelt es sich um Achsenverzweigungen, also echte Seitenzweige (nicht-apikale Achsenverzweigungen), die bislang erst ab *Calamopitys* aus dem Unterkarbon bekannt waren.

Außerdem wurden in Verzweigungsbereichen der Stämme Reaktionsholzbildungen gefunden (Reaktion der Holzbildung auf mechanischen Stress).

Insgesamt zeigt *Archaeopteris* die wichtigsten Entwicklungsmerkmale der meisten höheren Samenpflanzen: Seitenzweigbildung, Reaktion der Holzbildung auf mechanischen Stress und die Möglichkeit zur Bildung sprossbürtiger Adventivwurzeln. Sie erlaubten die Entstehung neuer, langlebigerer und den Raum besser nutzender Wuchsformen. Diese Vorteile können die weltweite Dominanz von *Archaeopteris*-Wälder im oberen Devon erklären.

Es zeichnet sich immer deutlicher ab, dass *Archaeopteris* ein direkter Vorläufer der coniferophytischen Linie war, u.a. durch elektronenmikroskopische Untersuchungen des Feinbaus des *Callixylon*-Holzes von *Archaeopteris* und Cordaiten, wobei selbst in feinsten Details (z.B. im Bau der Hoftüpfel der Tracheiden) keinerlei Unterschiede bestehen, besonders zwischen einer unterkarbonischen *C.*-Art (*C. arnoldii*) und den Cordaiten.

c) fragliche Prospermatophyta sowie Gruppen aus dem möglichen Umfeld der Prospermatophyta

c-1) *Brandenbergia* (?Prospermatophyta, ?Lycophyta), M-Devon, monopodiales Sprosssystem, spiralige Aststellung. 4,5 cm lange, 1,2 mm breite Blätter spiralig an Achsen; an den Rändern mit borstenförmigen Emergenzen besetzt; die Emergenzen sind ca. 0,8 mm lang, 0,1 mm breit. Blätter mit kräftiger Mittelader, in einer Ebene zweimal dichotom gegabelt. Wahrscheinlich aus der Verwandtschaft von *Eddyia* oder *Actinoxylon*.

c-2) ?Noeggerathiophyta: s. dort

KL. NOEGGERATHIOPHYTA

Abstammung: nach früheren Auffassungen - wie die Proconiferophytina - aus der *Archaeopteris*-Verwandtschaft. Systematische Stellung unsicher, fraglich in der Nähe der Cordaiten, evtl. eine Unterabteilung der Prospermatophyta oder Proconiferophyta. Sie sind aber nicht als echte Nacktsamer anerkannt. Gewisse Übereinstimmungen mit Archaeopteridales. Andererseits spricht der fehlende Nachweis von Sekundärxylem ganz entschieden gegen eine Position innerhalb der Progymnospermen (eigene Anmerkung). TAYLOR et al. stellen sie nur ebenfalls nur mit Fragezeichen zu den Progymnospermen (wegen Form des Sporophylls, Organisation der reproduktiven Organe mit adaxial angeordneten Sporangien sowie der Heterosporie).

REMY & REMY möchten sie als Noeggerathiophytina zu den Proconiferophytina stellen im Sinne einer im Stadium der Heterosporie verbliebenen Prospermatophytenklasse. Ausgeprägte Heterosporie, die aber nie überschritten wurde. ZIMMERMANN leitet sie dagegen aufgrund der Merkmalskombination, die an Lycophyten (Sporangien an der Oberseite der Sporophylle),

Sphenophyta (besonders Sphenophyllales; Ähnlichkeiten im Bau der „Fiedern“ und Sporophylle) und Pteridophyllen (Bau des vegetatives Gesamttriebs, der sehr ähnlich einem Farnwedel ist) direkt aus den Psilophyten ab; Strobilus-Blüte, Pteridophylle und Heterosporie sollen demnach auf Konvergenz beruhen.

Erstauftreten: Angaben divergieren zwischen Unterkarbon und tiefem Oberkarbon (lt. REMY tiefes Namur); laut TAYLOR et al. (2009) ab oberstem Mississippian (bis Trias). Ältester sicherer Nachweis ist *Archaeo-noeggerathia* (isolierte Sporophylle) aus dem Namur A von Deutschland und Belgien; bis 19 mm breit, 20 mm lange Sporophylle mit bis zu 30 adaxialen Sporangien.

Einteilung: O Noeggerathiales (auf vegetative und Fortpflanzungsorgane gegründet), z.B.

Noeggerathia

O Discinitales: Wedel *Sauropteris*, *Palaeopteridium*; Fortpflanzungsorgane *Discinites*, *Saurodiscinites* (zu *Sauropteris*): die Sporophylle umgreifen die Zapfenachse vollständig gleich einem Trichter oder einer Schale; mehr Sporangien als bei Noeggerathiales; je Megasporangium reift nur 1 Megaspore. Die Wedel entsprechen dagegen typischen Farnwedeln; die Zusammengehörigkeit mit den Fortpflanzungsorgane gründet sich aber lediglich auf das Zusammenvorkommen.

Stellung zu Noeggerathiophyta fraglich:

O Tingiales: *Tingia*, Perm bzw. Permotrias Ostasiens; gabelnervige, gezähnte Blätter. Sporangienstände als Gabelnervenblätter in viergliedrigen Wirteln, die auf der Oberseite 2 Sporangienpaare tragen. Im euramerischen Florenbereich bisher nicht nachgewiesen. Zapfen: *Tingiostachys*.

Morphologie (der Noeggerathiales): strauchig oder kleine Bäume; makromorphologisch Merkmalskombination von Bärlappen, Farnen und Schachtelhalmen. Seitenzweige farnwedelartig mit keil- bis ei-förmigen, am Vorderrand gezähnten Blättchen; letzte Auszweigungen im Sinne eines Gabelnervenblattes bzw. einer Gabelnervenfieder. Der Ursprung der Blätter (mikrophyll) entspricht den Schachtelhalmen, schief und stengelumfassend ansitzend. Fächerförmige Äderung. Wedel spiralig an dünnen Stämmen. Sekundärxylem bisher nicht nachweisbar (was deutlich gegen eine Einordnung bei den Progymnospermen spricht!).

Fertile Organe zapfenförmig in Form gestauchter Seitensprossachsen; die Zapfen (*Noeggerathiostrabus*) ähneln denen von Bärlappen. Sporangien auf der Oberseite der Sporophylle (und nicht auf der Unterseite wie bei den Farnen). Die zylindrischen Zapfen sind bis 15 cm lang mit Megasporen an der Basis und Mikrosporen an der Spitze (zweireihige Anordnung). Beide Sporentypen unterscheiden sich fast nicht von denen der Calamiten. Größenunterschied zwischen Mega- und Mikrosporen 10 : 1, Anzahl der Megasporen je Megasporangium wird auf 16 bis 1 reduziert (Tendenz zur Entwicklung einer Samenspore).

Die Blattwedel *Rhacopteris* (ab U-Karbon, häufig im Westfal) werden den Noeggerathiales zugeordnet.

Aussterben: in Europa reichen die N. nur bis ins Unterperm, in der Glossopterisflora Gondwanas überlebten sie bis zum Ende des Perms, laut TAYLOR et al. (2009) Unterkarbon bis Trias.

Anhang: Beschreibung der Fossilien von Noeggerathiophyten (nach REMY und REMY, ergänzt):

Blätter:

Noeggerathia: Wedel einfach gefiedert, spiralig an Ästen oder dünnen Stämmen. Fiederchen schwach stengelumfassend, schief entspringend. Umgekehrt eiförmig bis breit keilförmig, gezählter Vorderrand, Aderung fächerförmig.

Westfal B,C: *N. foliosa* (Fiederchen 3 cm lang, 2 cm breit; breit keilförmig, etwas asymmetrisch, gezählter Vorderrand, alternierend zweizeilig ansitzend)

Plagiozamites: Fieder schief an den Achsen, etwas stengelumfassend.

Autun: *Pl. planchardi* (Fiederchen oval bis lanzettlich, Spitzen stumpf-rund, Rand schwach gezähnt, Aderung parallel, selten gegabelt, 25 Adern auf 1 cm Fiederchenbreite)

Discinites (heterospore Zapfen; mit bis zu 30 cm langen Sporophyllen); häufig zusammen mit *Russelites*-Blättern gefunden, die den Blättern von Cycadeen und Bennettiten ähneln (Pinnae bis zu 11,5 cm lang).

fraglich zu Noeggerathiophyta zu stellen:

Rhacopteris: (?Noeggerathiophyta, ?Pteridospermae): einfach gefiedert, Fiederchen rhombisch bis lanzettlich, oft asymmetrisch. Schräg mit keilförmiger Basis an Achse ansitzend. Fächeraderähnlich (keine typische Fächeraderung) ohne deutliche Mittelader. Mesophil.

Westfal C: *Rh. elegans* (annähernd symmetrisch-rhombisch)

Westfal D: *Rh. asplenites* (4 cm lang, > 1 cm breit; breit rhombisch-dreieckig bei flachem Unterrand, Ränder oft geschlitzt).

Palaeopteridium: Fiederchen eiförmig bis rhombisch, mit keilförmiger Basis schwach stengelumfassend, schief ansitzend. Aderung fächerig, Vorderrand gezähnt.

W. A – unt. C: *P. reussi* (8 mm lang, 6 mm breit, verkehrt eiförmig mit gezähltem Vorderrand; Fiederchen eng, leicht überdeckend)

W. A+B: *P. sessilis* (6 mm lang, schief rhombisch bis eiförmig, ungestielt mit schwacher Basis ansitzend, sehr engstehend, seitlich überdeckend; ein bis zwei Adern je Fiederchen, Achsen fein gestreift)

Saaropteris: einfach oder mehrfach gefiedert, Fiederchen von sphenopteridischem Umriss, schmalbasig den Achsen ansitzend. Je nach Stellung im Wedel ganzrandig oder in sehr große, rundlich rhombische Loben zerteilt. Mittelader schwach ausgeprägt, Aderung mehr odontopteridisch als fächerig.

- Westfal C: *S. guthoerli* (basale Fiederchen ungeteilt, 6 cm lang, 2 cm breit, mit schmalem Stiel ansitzend; in Wedelmitte 10 cm lang und bis 7 x auffallend grob lobiert; Loben schmal bis breit eiförmig).
- W. C - St. B: *S. dimorpha* (ähnlich *S. guthoerli*, aber kleiner, max. 3,5 cm lang, in 3-6 nicht sehr tiefe Loben geteilt)

Pseudadiantites: mind. zweimal gefiedert, Aderung fächerig ohne Mittelader.

gymn-gymn

GYMNOSPERMAE

Gliederung nach URANIA:

KL Cycadopsida

- O Pteridospermales (Farnsamer)
- O Glossopteridales (Zungenfarne) (F Glossopteridaceae)
- O Caytoniales (F Caytoniaceae)
- O Cycadales (Palmfarne) (F Cycadaceae)
- O Nilssoniales (F Nilssoniaceae)
- O Bennettiales
- O Pentoxylales (F Pentoxylaceae)
- O Ginkgoales (F Ginkgoaceae) (!, naA zu den Coniferophytina zu stellen)

KL Coniferopsida

- O Cordaitales
- O Coniferales
 - Familien: Lebachiaceae, Voltziaceae, Cheirolepidiaceae, Protopinaceae, Pinaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae, Cephalotaxaceae, Araucariaceae

KL Taxopsida (!) (naA zu den Coniferales zu stellen, keine eigene Klasse!)

- O Taxales (F Taxaceae)

KL Chlamydospermopsida

- O Gnetales
 - Familien: Welwitschiaceae, Ephedraceae, Gnetaceae

(hier als Beispiel für die Gliederung der Nacktsamer dargestellt; dieser Gliederung wird aber nachfolgend nicht in allen Punkten entsprochen!)

Mögliche stammesgeschichtliche Zusammenhänge der Gymnospermen (CLEAL/THOMAS 2009):

- a) (aus einem gemeinsamen Vorfahren innerhalb der Archaeopteridales):
Voltziales + Cordaitanthales (moderne Koniferen aus Voltziales hervorgegangen)
- b) Lyginopteridales (unterstes bis oberstes Karbon), Herkunft unklar; aus ihnen gehen vermutlich die Medullosales (oberstes U-Karbon bis U-Perm) hervor. Aus den Medullosales entwickeln sich die Cycadales.
- c) aus einer unklaren Basis (evtl. aus der Nähe Lyginopteridales oder der basalen Medullosales) entwickeln sich die Phasmatocycadales (O-Karbon, U-Perm) sowie eine Linie, die zu den Callistophytales (O-Karbon bis PTG) führt. Von den Callistophytales könnten sich die Gigantopteridales ableiten. In der Nähe der Basis der Callistophytales können sich auch die Peltaspermales und Glossopteridales (Ottokariales) entwickelt haben.

Samenpflanzen unterscheiden sich von ihren Außengruppen durch einen effektiveren Mechanismus gravitropischen Wurzelwachstums, so dass sie schneller an Wasser und Nährstoffe gelangen können und die Pflanze besser und schneller im Boden verankern können. Eine entscheidende Innovation ist die Wahrnehmung von Schwerkraft an den Wurzelspitzen in Kombination mit einer sprosswärts ausgerichteten Transportroute für das Phytohormon Auxin. Genetische Veränderungen (wie Protein Domain Swapping) führten zu funktionellen Innovationen innerhalb der PIN-Familie von Auxin-Transportern, woraus die Entstehung gravitropismus-spezifischer PINs resultierte. (Bei den PINs handelt es sich um eine Genfamilie von Auxin-Efflux-Carriern, die für den gerichteten Auxin-Transport verantwortlich sind).

Diese apikale und sprosswärtige subzelluläre Lokalisation der PIN-Proteine stellt eine wesentliche Innovation der Samenpflanzen dar, indem sie die anatomisch getrennten Seiten der Schwerkraft-Erfassung (an den Wurzelspitzen und den Sprossspitzen) durch das mobile Auxin-Signal miteinander verband. Eine schnelle gravitropische Reaktion stellt einen wichtigen Vorteil für Pflanzen auf dem trockenen Land dar (und kann damit auch erklären, warum Samenpflanzen auch trockenere Landstriche besiedeln konnten). Frühe Landpflanzen hatten noch gar keine echten Wurzeln, sondern Rhizoide, die den Pflanzen halfen, sich an der Bodenoberfläche anzuheften. Echte Wurzeln entwickelten sich bei den Gefäßpflanzen, der oben skizzierte hocheffektive Gravitropismus aber erst mit dem Auftreten der Samenpflanzen (Nat. Comm. 10: 3480).

CONIFEROPHYTINA

Gemeinsame Merkmale: baumförmig, monopodialer, reich verzweigter Spross; Sekundärxylem aus gleichartigen Tracheiden und schmalen Markstrahlen aufgebaut. Blätter mit dichotomem Aderungsplan; sie sind gabel- bis fächerförmig (Ginkgoatae), bandförmig (Cordaitidae) oder nadelförmig (Pinidae = Coniferae). Fertile Organe eingeschlechtlich, Samen meist flach mit Integument. Coniferophytina ab Ende des Devons nachweisbar. Primitiv ist das Fehlen jeglicher

Pendelübergipfelung in allen blattartigen Seitengebilden (z.B. Laubblättern, Schuppenblättern, Megasporangienständen), d.h. *keine* Fiederblätter. Gabelung, meist dichotom bzw. mit dichotomem Aufbau der offenen Nervatur. Primitiv sind auch die Austauschbarkeit der vegetativen und fertilen Telome sowie die große Variabilität in der Gestaltung der Sporangienstände sowie die Spermienbefruchtung. Abgeleitet ist die Stammgestaltung mit der reich verzweigten Krone mit Kurz- und Langtrieben.

Nach CLEAL/THOMAS (2009) entwickelten sich die Samenanlagen wahrscheinlich aus Clustern von sporangientragenden Achsen (wie sie bei Progymnospermen angetroffen werden). Die Cupulen dürften auf vegetatives Gewebe zurückgehen, das die Samenanlagen umgab (nur so ist erklärlich, dass viele frühe Gymnospermen Cupulen mit mehreren Samenanlagen aufwiesen).

gink-gink

KL. GINKGOPHYTA / GINKGOINAE / GINKGOALES

(Ginkgoartige)

ad: Unterabt. Coniferophytina

Abstammung: die Entwicklung der G. soll nach früherer Auffassung (!) bereits im U-Devon begonnen haben, da ab dieser Zeit kontinuierlich entsprechende Blatt- und Sprossreste vorhanden sind. *Germanophyton* (U-Devon) galt dabei als Ahnform jener Proconiferophytina, die zu den Ginkgoartigen führen könnten:

[--- *Germanophyton* (U-Devon)]

--- ? *Barrandeina* (M-Devon, evtl. Ginkgoales-Vorläufer)

[-- *Enigmophyton* (ob. Mittel-, unt. Oberdevon)*]

[-- *Eddya* (O-Devon; Stellung zu den Proconiferophytina unzweifelhaft)*]

[-- *Platyphyllum* (U-Karbon), bereits ginkgoähnliche Blätter*]

[-- *Ginkgophytopsis* (O-Karbon)*]

--- *Trichopitys*, *Sphenobaiera*, *Ginkgophyllum** (ab U-Perm, *Trichopitys* schon im Stefan)

--- *Ginkgo* seit mindestens 229 MA (*G. telemachus*; s. Nat. 411, 287).

Neuerdings wird jedoch *Germanophyton psygmophylloides* wieder als Nematophyt (*Prototaxites psygmophylloides*) interpretiert; auch molekularkladistische Untersuchungen, bei denen die Ginkgoiten innerhalb der Coniferophytina stehen, sind nicht mit einer separaten Entwicklung im U-Devon vereinbar, zumal die Coniferophytina ebenso wie die Cycadophytina ihre gemeinsamen Vorfahren in den aneurophytalen Progymnospermen des höheren M- und O-Devons haben (evtl. über die Archaeopteridales, sofern es die Coniferophytina betrifft).

* *Ginkgophytopsis* (O-Karbon, bis 40 cm lang; zahlreiche feine parallele Gefäße, die sich in Richtung auf den Rand des Blattes mehrfach gabeln, Blattbasis stielartig lang ausgezogen, Seitenränder leicht konkav, Vorderrand konvex und leicht lobiert) bildet ebenso wie eine große Gruppe vom Devon bis zum Perm reichender umgekehrt keilförmiger Blätter aus Europa, Asien und Nordamerika (*Eddya*, *Enigmophyton*, *Platyphyllum*, *Psygmophyllum*, *Ginkgophyllum*) noch immer ein Rätsel; es findet sich auf manchen Schichtflächen massenweise, wenig darüber oder darunter aber überhaupt nicht. Zur künstlichen Ordnung „Palaeophyllales“ zusammengefasst. Werden nur isoliert gefunden, Gesamtpflanze unbekannt. Hypothesen reichen von einem

krautigen Farn, Aphlebien eines Baumfarns bis zu Samenfarne, Cordaiten, oder – für einige Taxa – frühe Ginkgophyten (TAYLOR et al.).

In modernen multigenkladistischen Analysen stellen die Ginkgoales die Schwestergruppe aller Koniferen dar, entweder der Koniferen allein oder der [Koniferen + Gnetales] (je nach Analyse). Auch wenn andere Relationen innerhalb der Gymnospermen unklar blieben, war die Schwestergruppenbeziehung zwischen *Ginkgo* und den Koniferen ein konstanter Befund, der eindeutig(!) gegen eine frühzeitige eigenständige Entwicklung der Ginkgoales spricht, sondern vielmehr dafür, dass die Ginkgoales und Koniferen im Oberdevon oder Unterkarbon eine gemeinsame Wurzel haben, wobei der Zeitpunkt der Dichotomie zwischen Ginkgoales und Koniferen abhängig von der Einordnung der Cordaiten ist, die molekularkladistisch nicht gelöst werden kann.

Eine Multigenstudie (Nat. 409, 619) weist die Ginkgos dagegen als Schwestergruppe der Cycadeen aus! Auch bei der Befruchtung zeigt *Ginkgo* die größten Übereinstimmungen mit den Cycadales, während aber in anderen Merkmalen erhebliche Abweichungen bestehen.

Morphologische Vergleiche legen auch Beziehungen zu den Cordaiten oder Peltaspermales nahe.

Erstauftreten:

Es ist unklar, wann sich die Ginkgoartigen von der Koniferenlinie getrennt haben; frühe Funde lassen sich nicht zu den G., Koniferen oder gemeinsamen Stammformen zuordnen; daher werden die G. meist ab dem obersten Karbon (*Trichopitys*) sicher angegeben, die Trennung von den Koniferen dürfte aber schon viel früher erfolgt sein. Nach widersprüchlichen Angaben G. ab oberem U-Karbon. *Dichophyllum* aus dem O-Karbon galt als unsicherer Ginkgoatae (mehrfach dichotom gegabelte Blätter; Fruktifikation unbekannt; neuerdings in die Nähe der Callipteriden und damit zu den Peltaspermales gestellt!); *Trichopitys heteromorpha* (U-Perm) als typischer Vertreter (dichotom gegabelte Blätter mit blattachselständigen Megasporangien und Samenanlagen). Die Blätter potentieller Ginkgophyten(vorfahren) aus dem Paläophytikum stimmen darin überein, dass sie nicht in Stiel und Blattspreite gegliedert sind und breit am Spross herablaufen; aus dem Perm sind solche Blätter auch von als sichere Ginkgoatae angesehenen Taxa bekannt, so dass ein Zusammenhang mit den strittigen karbonischen und oberdevonischen Funden nicht ausgeschlossen werden kann: ab dem Oberdevon sind entsprechende ginkgoartige (aber ungestielte) Blätter an Sprossen mit eindeutigem Sekundärxylem nachgewiesen (*Eddyia*).

Potentielle Glieder dieser Entwicklungslinie sind:

[*Germanophyton psymphylloides* (von KRÄUSEL und WEYLAND 1930 als Nematophyt *Prototaxites psymphylloides* beschrieben): > 30 cm langes, > 18 cm breites, keilförmiges, fächeradriges Blatt aus dem U-Devon; nach REMY & REMY „bestimmt nicht als Phylloid und das Sprosstück nicht als Cauloid eines Algenhallus“ aufzufassen. Von SCHWEITZER aber wieder als *Prototaxites* zu den Nematophyten gestellt!]

**Platyphyllum peachii*: nur isolierte, 3,5 cm lange und ebenso breite Blätter bekannt, deutlich keilförmig mit Fächeräderung. M-Devon.

Bereits im U-Devon *Platyphyllum fissipartitum*: 5 cm lange, bis 2,5 cm breite, unregelmäßig tief gelappte Blätter; Tracheiden nachgewiesen, lockere Aderung.

**Enigmophyton superbum*: 16 cm lange, 12 cm breite keilförmige, fächeraderige Blätter, die spiralig an Achsen mit 5 mm dickem Xylemkörper ansitzen. Fertile Organe zu Ständen vereinigt. Ob. M-Devon, unt. O-Devon. Die Gabelnervenblätter erinnern hinsichtlich ihrer Nervatur an *Ginkgo*-Blätter. Den Sprossen und Blättern wurden aber Sporangienstände vom *Barinophyton*-Typ zugeordnet (! ; ZIMMERMANN).

**Eddyia sullivanensis*: 4-6 cm lange, 2,5 cm breite Blätter, spiralig am Spross inseriert, umgekehrt keilförmig; 90 Adern, die sich gelegentlich vermaschen. Stämme mit eindeutigem Sekundärxylem, Stellung zu Proconiferophytina hier unzweifelhaft. Runde Tüpfel in Gruppen (*Callixylon*-Typ) (unteres O-Devon der USA).

**Platyphyllum majus*: 18 cm lange, 15 cm breite, keilförmige, fächeraderige Blätter mit lobiertem Vorderrand. U-Karbon.

**Ginkgophytopsis flabellata*: Blätter > 15 cm lang, 11 cm breit, keilförmig, fächeraderig. Leicht stengelumfassend in spiraler Anordnung an den Achsen ansitzend. Dichte, zarte Aderung. Blattvorderrand bogig gelappt, nicht tief eingeschnitten. Blattbasis stielartig ausgezogen, läuft an der tragenden Achse herab. O-Karbon.

**Ginkgophytopsis (Psygmophyllum) delvalii* (Namur, Westfal): Blätter bis 35 cm lang, am Vorderrand (dort maximale Breite) 14 cm breit, Seitenränder leicht konkav, Vorderrand konvex bis lobiert. Adern fast parallel, mehr spitzwinkelig gegabelt. *Ginkgophytopsis* sind entweder Prospermatophyta oder Ginkgoatae.

Dichophyllum (O-Karbon); möglicherweise (s. ZIMMERMANN 1959) auch eine Ausgangsform der Coniferophytina insgesamt (und nicht *nur* der Ginkgophyten). Mehrfach nacheinander gegabelte planierte Blätter, wobei die einzelnen Gabelenden nadelförmigen Habitus haben. Vegetative Strukturen ähnlich *Trichopitys*. Wird aber neuerdings den Peltaspermales und damit den Farnsamen zugeordnet!

**Ginkgophyllum*: Blätter umgekehrt keilförmig mit recht geradem Vorderrand, an der Basis deutlich mehraderig, nicht in einen Stiel abgesetzt. Spreiten lappig, mehr oder weniger symmetrisch tief eingeschnitten. Aderung fächerförmig mit mehrfach dichotomen Gabelungen. Perm.

Die mit (*) gekennzeichneten Blätter werden in die o.g. künstliche Gruppe der Palaeophyllales zusammengefasst, deren Bezug zu den Ginkgophyten äußerst strittig ist.

Das Problem besteht darin, dass die Cycadophytina durch eine Übergipfelung bis in die letzten Auszweigungen des Sprosses gekennzeichnet sind, während Coniferophytina nur eine konstante, das tragende Sprossystem erfassende Teilübergipfelung erfuhren, also streng übergipfelte Stämme und Äste, aber nie übergipfelte fächeradrig band- bis keilförmig oder schmal lobierte bis nadelförmige Blätter. Ohne Fruktifikationen lässt sich daher bei frühen Formen nicht entscheiden, ob sie den Ginkgoatae oder Pinatae zuzuordnen sind, und da die Fruktifikationen der Ginkgoatae zu den einfachsten Typen gehören und auch mit ausgestorbenen Parallelentwicklungen zu rechnen ist, herrscht große Unsicherheit, ab welcher Entwicklungsstufe Ginkgoatae anzunehmen sind. Daher werden Ginkgophyten oftmals erst ab dem obersten Karbon oder U-Perm angegeben; möglicherweise handelt es sich aber um eine ganz alte Entwicklungslinie, die bis hinab ins

(Mittel?-) Devon reicht und die dadurch gekennzeichnet ist, dass nur die tragenden Sprosssysteme übergipfelt werden, nicht dagegen, wie bei den „höheren Psilophyten“ (*Psilophyton*), *Procycadophytina* und *Cycadophytina*, sämtliche Sprosssysteme.

Im Jahr 2010 wurde aus dem Guadalupian Nordchinas ein Holztaxon (*Palaeoginkgoxylon zhoui*) beschrieben, das zwischen frühen Gymnospermen vom *Eristophyton-Pitus*-Typ und modernen *Ginkgo* vermittelt und ein Übergangsstadium zwischen frühen baumförmigen Lignophyten - seit dem Unterkarbon - und *Ginkgo* darstellen dürfte (Rev. Pal. Paly. 162, 146).

Morphologie:

Blattorgane sind Gabelblätter oder umgekehrt keilförmige bis bandförmige Blätter mit Fächer- bzw. Paralleladerung und symmetrischer Lappung. Fertile Organe an separaten Achsen in den Achseln von Tragblättern. Samenanlagen gestielt bis sitzend, nicht von sterilen Blattorganen begleitet. Bei *G. biloba* entwickelt sich von zwei Samenanlagen in der Regel nur eine zum Samen (in seltenen Fällen sind aber auch bis zu 7 gestielte Samenanlagen vorhanden); bei fossilen Ginkgophyten ist die Anzahl der Samenanlagen und der zur Reife kommenden Samen höher; *Trichopitys* mit 4 – 6, in Extremfällen aber auch bis zu 20 Samenanlagen je Kurzsporn (fertile Kurzsporne sitzen in den Achseln einzelner Blätter; sie sind dichotom verzweigt und tragen an jedem Zweigende eine Samenanlage). Reduktion und Vereinfachung der Morphologie der weiblichen Fortpflanzungsorgane im Laufe der Evolution.

Hohe baumförmige Gewächse mit typischem Gymnospermenxylem; das Holz von *G. biloba* ähnelt demjenigen der Koniferen (und besonders *Cupressus*). Allerdings ist fossiles Ginkgophytenholz sehr selten; vermutlich wies das Holz fossiler Ginkgophyten eine größere Variationsbreite auf, so dass Holzfossilien nicht sicher den Ginkgophyten zugeordnet werden können. Vermeintliche Holzfossilien werden ab O-Karbon angegeben.

Gattungen wurden nach Blattform aufgestellt (= Organgattungen):

Trichopitys: noch nicht in Stiel und Spreitenteil gegliederte Blätter; durch Dichotomie in einaderige, schmale und oft sehr lange Loben zerteilt. Spiralig an Ästen ansitzend. Samenanlagen sind (noch sehr ursprünglich!) terminal gestellt. Blätter (bei *Tr. heteromorpha*) 6 – 10 cm lang, mehrfach sehr spitzwinkelig dichotom gegabelt, enden in 4 – 12 mm breiten Segmenten. Höheres Autun und Saxon. Bei *Tr. gracilis* Blätter sogar bis 20 cm lang, enden in 8 – 16 nicht ganz 1 mm breiten Segmenten. Repräsentiert nach ZIMMERMANN (1959) die gemeinsame Ausgangsform der drei Klassen der Coniferophytina (Coniferae, Ginkgophyten, Cordaitopsida). Die Megasporangienstände sind gabelig miteinander verbunden; diese Dichotomie ist die Vorstufe der axillären Verkettung. Es lässt sich daher von *Trichopitys* sowohl der Sprossbau von *Ginkgo* (einschl. der Megasporangienstandstellung) wie der Cordaiten- und Koniferen-Zapfen ableiten. Die Blätter sind bei *Trichopitys* möglicherweise noch nicht planiert. *Trichopitys* ist allerdings zu jung, um einen direkten Ahn der drei Klassen darzustellen (dieser müßte im O-Devon oder U-Karbon gelebt haben) (nach ZIMMERMANN). Nach TAYLOR et al. ist *T. heteromorpha* möglicherweise Schwestergruppe aller mesozoischen Ginkgophyten.

Bemerkenswert ist, dass CLEAL (1993) die Trichopityaceae gemeinsam mit der F Dicranophyllaceae in die O Dicranophyllales stellt, was auf eine Ableitung der Ginkgophyten und Nadelbäume von den Dicranophyllales deuten könnte. TAYLOR beschreibt *Dicranophyllum* bei den Ginkgophyten, weist aber darauf hin, dass es auch für eine frühe Koniefere gehalten wird.

Polyspermophyllum (U-Perm, Argentinien), Ähnlichkeiten mit *Dicranophyllum*; bis zu 10 cm lange sich mehrfach dichotomisierende Blätter. Allerdings abweichende Fortpflanzungsorgane: weibliche fertile Organe in Form eines sich dichotom verzweigenden Systems, wobei die terminalen Abschnitte zurückgekrümmt sind und am Ende jeweils eine Ovule tragen (dagegen: *Dicranophyllum*: zweihäusig, männliche und weibliche Zapfen in einer bestimmten fertilen Zone des Stammes). Daher ist es fraglich, ob man *Polyspermophyllum*, *Dicranophyllum* und *Trichopitys* zu einer Gruppe (Dicranophyllales) zusammenfassen kann.

Sphenobaiera: U-Perm bis U-Kreide; Blätter mit geteilten Spreiten (Fam. Sphenobaieraceae), ebenfalls noch stiellos ansitzend. Eine dichotome Hauptgabelung, ein- bis mehrfache Aufgabelung der resultierenden Loben. Gesamtumriss des Blattes umgekehrt keilförmig, Aderung an der Basis fächerförmig gegabelt, verläuft dann aber parallel. *Sph. digitata*: 1 – 3 cm langer Basalabschnitt; drei bis 4 Dichotomien führen zu 8 – 12 Spreitenlappen (Perm); *S. longifolia* aus dem Dogger von Yorkshire mit mindestens 13 cm langen Blättern, viermal geteilt. *S. ophioglossum* fast 20 cm lang.

Auch bei *Sphenobaiera* (jedenfalls einer Art aus dem O-Perm der Dolomiten) saßen die Samen noch an den Blättern (ein Zustand, der sich heute gelegentlich als Atavismus findet, bei diesem Taxon aber die Regel war). Durch Reduktion des Blattanteils entstand dann der moderne, gestielte mirabellenförmige Ginkgosamen. Die rezenten Ginkgosamen gehen somit auf ein samentragendes Blatt zurück (Natwiss. Ru. 3/2011, 142).

Weitere Ginkgophyten:

Chiropteris: U-Perm Argentinien

Arctobaiera: U-Kreide: Blätter ohne Stiel; leicht gelappte oder ungeteilte Blätter

Baiera: O-Perm bis U-Kreide: starke Aufgliederung des Blattes in dichotome Teile; meist mehr als 2 Megasporangien an einem Sporangienstand.

Eretmophyllum: kleine, ungeteilte Blätter; wie bei *G. biloba* zwischen den Blattadern Sekretgänge

Ginkgoidium: Beschränkung aller Gabeln auf den Blattrand (als Ausdruck einer äußerst starken Dachübergipfelung)

Glossophyllum: z.B. Keuper; cordaitenähnliche Blätter

?*Czekanowskia*: Mesozoikum (bes. Dogger): dünne, schmale, nadelförmige Blätter, verzweigt oder unverzweigt; locker gebaute Zapfen mit gelappten Zapfenschuppen. Blätter büschelig an einem Kurztrieb zusammengezogen. *C.* weist deutlich gabelig verzweigte Blätter auf, bei der ansonsten ähnlichen *Solenites* zumindest äußerlich keine deutliche Verzweigung (an der Basis sind aber wohl auch die *Solenites*-Blätter gegabelt). Die lockeren, spiralig besetzten Zapfen werden als *Leptostrobus* bezeichnet. Stellung zu den Ginkgopsiden fraglich, evtl. Samenfarne. Verbreitung: Obertrias bis Kreide.

Neuerdings eine eigene Ordnung Czekanowskiales = Leptostrobales gestellt und

von den Ginkgophyten separiert; in diesem Sinne dann eine Gruppe der „modernen“ (späten) Samenfarne.

Ginkgoites: höhere Trias bis Pliozän: stärkere Lappung der Blätter als bei *Ginkgo*; Morphogenus *Ginkgo*-artiger Blätter, die nicht einer natürlichen Gattung zugeordnet werden können

Ginkgo: ab Jura (Lias oder Dogger) oder Keuper (rez. Blattform); *Ginkgo telemachus* im Keuper Südafrikas (229 MA) (s. Nat. 411, 287); rez. *G.* nur noch in der Provinz Chekiang, noch im U-Pliozän Frankfurts und M-Pliozän der CSSR (als *G. adiantoides*); diese Art findet sich aber auch schon im Maastricht. Die männlichen Sporophylle sind in Kätzchen angeordnet, die weibl. Organe wachsen meist zu zweit am Ende von blattlosen Stielen; am Grund des Samens sitzt ein Ringwulst, der als Rest eines Sporophylls interpretiert wird. Zweihäusig. Meist nur 2 Megasporangien an einem Sporangienstand. Blattspreite schwach unterteilt und gestreckt; Blattform von *G. adiantoides* schon sehr ähnlich *G. biloba*.

Während manche Autoren *Ginkgo* schon in der Trias beginnen lassen (s.o., Keuper Südafrikas), gilt nach anderen Anagben (Nat. 423, 821) *Ginkgo yimaensis* aus dem Dogger als älteste Art der rezenten Gattung, die über *G. n.sp.* aus dem Barreme der Yixian-Form. (121 MA) und *G. adiantoides* (56 MA) zum rez. *G. biloba* führt. Bei *G. yimaensis* sind die Blätter noch tief zerschlitzt, Früchte zu dritt oder viert an langen Stielen; bei der unterkretazischen Form sind die Blätter etwas weniger zerschlitzt, die Fortpflanzungsorgane ähneln aber schon stärker dem rezenten *Ginkgo biloba* als *G. yimaensis*. *G. biloba* und *G. adiantoides* haben nur noch schwach zerschlitzte Blätter, die weiblichen Organe haben jeweils nur noch eine entwickelte Ovule (und eine abortive, die an einem gemeinsamen Stiel sitzt); zwei bis drei Ovulen an individuellen Stielen können aber noch an juvenilen oder aberranten Organen von *G. biloba* vorkommen, werden meist aber schon in frühen Stadien abgeworfen.

Weitere Blattgattungen: *Hartzia*, *Torellia*; fragliche Ginkgophyten: *Culgoweria*, *Windwardia*, *Stephenophyllum*, *Pseudotorellia*, *Phoenicopsis*, *Glossophyllum*, *Desmophyllum* (mesozoische bzw. tertiäre Taxa); *Psymphyllum delvali* (O-Karbon) (Aufstellung nach ZIMMERMANN 1959). Insgesamt sind ca. 20 fossile Gattungen von Ginkgophyten bekannt (URANIA).

Baiera, *Ginkgoites*, *Ginkgo* verfügen über einen deutlich abgesetzten Blattstiel, während die Blätter anderer Taxa (*Sphenobaiera*, *Arctobaiera*) stiellos sind (zum Grund hin aber keilförmig verschmälert).

Grundsätzlich sind im Verlauf der Entwicklung der Ginkgophyten folgende Prozesse erkennbar:

- zunehmende Verwachsung der Blätter der Telome (auch in der Ontogenie von *G. biloba*)
- Herausbildung eines Stiels: ursprünglich hatten die Blätter eine ausgeprägte Keilform; erst allmählich differenzierte sich diese in einen Stiel und eine Blattfläche
- Differenzierung der Telome: bei den älteren Blättern strenge Dichotomie; bei jüngeren Formen unterscheiden sich die einzelnen Telome („Arbeitsteilung“), so kommt es bei *Ginkgo* in jeder der beiden Blatthälften zu einer asymmetrischen Dachübergipfelung: dadurch erscheint am Rand entweder eine Randader, oder am Rande ist die Zahl der Gabelungen größer als im Blattzentrum.

Ginkgophytenholz ist wegen rascher Zellwanddegeneration und geringerer chemischer Resistenz schlechter erhaltungsfähig als Gymnospermen- oder Angiospermenholz (*Ginkgoxylon*, *Ginkgomyeloxylon*, *Protoginkgoxylon*, *Pecinocivladus*).

Familien (TAYLOR et al.):

Ginkgoaceae

Karkeniaceae (Lias bis Kreide) (z.B. *Karkenia*) (Samenanlagen in dicht gepackten Zapfen)

Umaltolepidiaceae (Trias bis Kreide) (z.B. *Umaltolepis*, *Toretzia*, *Pseudotorellia*)

Yimaiaceae (Jura) (z.B. *Baiera*, *Yimaia*)

Schmeissneriaceae (Jura) (z.B. *Schmeissneria*) (Samenanlagen lateral an Hauptachsen)

Nur die Ginkgoaceae überlebten ins Känozoikum!

Als mögliche Schwestergruppe der Ginkgoales gelten die **Leptostroboles** (M-Trias bis U-Kreide), die manchmal auch als **Czekanowskiales** bezeichnet werden. Die stark dissezierten Blätter sprechen für Affinitäten zu den Ginkgophyten, ihre Position ist aber immer noch problematisch (TAYLOR et al. 2009), möglicherweise stehen sie auch im Zusammenhang mit Samenfarne.

Die Untersuchung perfekt erhaltener *Umaltolepis*-Fruktifikationen – vergesellschaftet mit ginkgo-typischen *Pseudotorellia*-Blättern – aus der Unterkreide der Mongolei belegte deutliche Abweichungen von *Ginkgo*-Früchten, aber Ähnlichkeit mit *Vladimaria*; beide Taxa ähneln den Fruktifikationen mancher Peltaspermales und Umkomasiales (Corystospermales). Darauf gründet die Hypothese, es handele sich bei *Ginkgo* um den letzten Vertreter einer im Mesozoikum weit verbreiteten Gruppe von Samenpflanzen; Peltaspermales und Umkomasiales könnten auf der Linie zu *Ginkgo* stehen.

Die Samen von *Umaltolepis* (Unterjura bis Unterkreide) waren vermutlich klein, membranös (geflügelt), und wurden durch Wind verbreitet – im Gegensatz zu der fleischigen *Ginkgo*-Frucht. Grundlegend abweichend ist vor allem der Bau der Cupula (PNAS 114: E2385).

Beschreibung *Ginkgo biloba*:

Zweihäusig; bis 30 m hoch; männliche Bäume entfalten die Knospen 3 – 4 Wochen früher und werfen die Blätter auch ca. 4 Wochen früher ab; evtl. unterscheiden sich männliche und weibliche Bäume auch leicht in der Wuchsform.

Ging man zunächst davon aus, dass *Ginkgo* in der Wildnis völlig ausgestorben war und nur noch in Kultur überlebt hatte, wurde in China doch noch ein kleines Wildkommen entdeckt (Zhejiang Provinz). Im 13. Jahrhundert in China häufig kultiviert. Inzwischen sind zwei Refugialvorkommen in chinesischen Bergregionen bekannt (Zhejiang Provinz und Chongqing).

In Europa werden i.d.R. nur männliche Bäume (als Stecklinge) gezogen, da reife Ginkgosamen (harter Kern, fleischige Schale) den Geruch von Buttersäure ausströmen und die Umgebung weiblicher Bäume über Wochen wie eine Stinkbombe riechen würde.

Megasporangienstände in den Achseln von gabelnervigen Laubblättern oder von zweispitzigen Schuppenblättern. Auf einem Stiel des Sporangienstandes stehen meist 2 ungestielte Megasporangien dicht nebeneinander; selten mehr oder weniger Samenanlagen (1 bis 9); Stiellängen um 1 mm, selten bis 14 mm. Die Kombination dieser Anomalien (mehrere Samenanlagen, Stielung) ergibt einen Sporangienstand, wie er bei fossilen Ginkgophyten vorgeherrscht hat (Ursporangienstand mit unregelmäßig gabeliger Verzweigung). Selten auch „gemischte“ Phyllome: am Rand normaler Laubblätter sitzen Megasporangien. An Stellen normaler Megasporangienstände können auch ganze Seitenzweige sitzen, die abgewandelte Sporangienstände tragen. Somit können anstelle des typischen Doppelsporangiums alle denkbaren Sporangienstände von einem Einzelsporangium bis zu blattartigen oder zu mehrachsigen zweigähnlichen Sporangienständen auftreten. Diese Anomalien deuten darauf, dass der Determinierungsprozess vegetativ vs. fertil erst relativ spät erfolgt oder an ungewohnte Orte verlegt werden kann (zeitliche oder räumliche Verschiebung der Determinierungsvorgänge).

Bau der Megasporangien und Befruchtungsvorgang wie bei Cycadopsiden/Pteridospermen: das Megasporangium besitzt eine Pollenkammer, welche die Mikrosporen aufnimmt und diese unter Bildung von Spermien keimen lässt (keine Pollenschlauchbefruchtung wie bei Koniferen). Die Eizelle wird also befruchtet von begeißelten, frei schwimmenden Spermatozoiden, wie sie ansonsten nur noch von Cycadeen produziert werden. Bei Koniferen finden sich keine frei beweglichen Spermien. CRANE vermutet, dass dies eine Eigenschaft ist, die die Ginkgophyten von ihren frühen Vorfahren unter den Algen beibehalten haben (Sci. 340, 812).

Abweichend besitzt das Integument von *Ginkgo* aber keine Leitbündel; es entwickelt sich nachträglich zu einer ziemlich dicken Samenschale (außen fleischig, innen verholzt), so dass der reife Samen analog einer Steinfrucht gebaut ist. Die Basis jedes Megasporangiums ist von einem kragenförmigen Wulst umwachsen („Cupula“; Homologie zur Cupula der Pteridospermen nicht gesichert). Die Befruchtung der Samenanlage findet auf dem Baum, manchmal aber auch erst nach dem Abfallen auf der Erde statt (vergleichbar den Wasserfarnen). Abweichend von allen anderen Gymnospermen bildet der weibliche Gametophyt noch eine bleichgrüne Färbung (d.h. mit Chlorophyll) aus – wie man es bei den Farnen findet und was an die frühere Selbständigkeit des Gametophyten erinnert.

Bei den Blättern kann es zur „Schlauchblattanomalie“ infolge unzureichender Planation kommen (Ursache: „Wandern determinierender Reize“). Auch normale Laubblattspreiten haben an der Übergangsstelle vom Stiel zur Blattspreite häufig die Andeutung eines Schlauchblattes. Da der Elementarprozess der Verwachsung auch bei gestörter Planation nicht beeinträchtigt wird, sind bei den Schlauchblättern die Telome zum trichterförmigen Gebilde seitlich verwachsen.

Fossile Dokumentation von *Ginkgo/Ginkgoites*
([nature.com/Nature/journal/v411/n6835/extref/411287 aa](http://nature.com/Nature/journal/v411/n6835/extref/411287_aa)):
(G. = *Ginkgo*)

G. matatiensis, G. telemachus, „G.“ antarctica: Carn Südafrikas, 229 +/- 3 MA
G. sp.: Carn, Schweiz, 228 +/- 2 MA
„Ginkgoites“ lunzensis: Carn, Lunz/Österreich, 225 +/- 5 MA

G. ferganensis: Rhät, Usbekistan, 205 +- 5 MA
 „*Ginkgoites*“ *obovatus*, *marginata*, *troedssonii*: Rhät, Schweden, 203 +- 2 MA
 „*Ginkgoites*“ *obovatus*, *acosmia*: Rhät, Grönland, 202 +- 3 MA
 „*Ginkgoites*“ *marginata*: Hettangium, Schweden, 199 +- 2 MA
G. taeniata: Hettangium, Bayreuth, 198 +- 2 MA
G. huttoni: Aalenium, England, 177 +- 5 MA
G. sibirica, *huttoni*: Bajocium/Bathonium, Usbekistan, 175 +- 8 MA
G. suluktensis, *asiatica*: Bathonium, Usbekistan, 165 +- 8 MA
G. huttoni: Kimmeridge, Schottland, 153 + 5 MA
G. manchurica: Kimmeridge/Tithonium, China, 152 +- 5 MA und 146 +- 5 MA
 und Berrias, 142 +- 5 MA
G. pluripartita: Berrias, Hannover, 142 +- 2 MA (auch Montana)
 „*Ginkgoites*“ *dissectus*: Berrias, Primorie, 138 +- 4 MA
G. coriacea: Valangin/Hauterive, China, 132 +- 5 MA
G. coriacea, *polaris*: Barreme, Franz-Josef-Land, 122 +- 5 MA
 „*Ginkgoites*“ *tigrensis*, *ticoensis*: Apt, Argentinien, 120 +- 5 MA
 „*Ginkgoites*“ *australis*: Apt, Australien, 119 +- 5 MA
G. paradiantoides, *delicata*: Alb, Sibirien, 108 +- 4 MA
G. pilifera: Cenoman-Senon, Sibirien, 90 +- 5 MA
G. aff. pilifera: Turon, Sibirien, 89 +- 2 MA
G. pilifera, Turon/Coniac: Sibirien, 88 +- 5 MA
G. adiantoides: Maastricht, USA, 66 +- 2 MA
G. tzagajanica: Maastricht, Primorie, 66 +- 5 MA
G. wyominengensis: Paläozän, USA, 64 +- 2 MA
G. adiantoides: Paläozän, Wyoming, 63 +- 2 MA
G. spitsbergensis: Paläozän, Spitzbergen, 60 +- 5 MA
G. gardneri: Pal./Eozän, Isle of Mull, 54 +- 2 MA
G. tzagajanica: Eozän, Japan, 50 +- 5 MA
G. orientalis: Eozän, Primorie, 36 +- 3 MA
G. orientalis, „*Ginkgoites*“ *samylinae*: Eozän, Sachalin, 35+- 5 und 34 +-2 MA
 „*Ginkgoites*“ cf. *adiantoides*: Oligozän, Japan, 30 +- 3 MA
G. occidentalis: Miozän, Russland, 14 +- 4 MA
G. adiantoides: Miozän, Polen, 7,8 und 6,3 MA
G. adiantoides: Pliozän, Klärbecken-Flora (Frankfurt)/Deutschland, 4,0 +- 2 MA

Maximum: insgesamt 50 fossile Arten und 20 Gatt. bekannt; Ausbreitung im U-Perm, Zunahme im Mesozoikum, Maximum im Malm (9 Gatt.) und U-Kreide (11 Gatt.). Im Laufe der Entwicklung der Ginkgophyten nimmt die Geschlitzblättrigkeit immer mehr ab. Diese Entwicklung lässt sich auch in der Ontogenie von *Ginkgo biloba* beobachten: Langtriebe stärker geschlitzt als Kurztriebe; Blätter junger Exemplare stärker geschlitzt als blühfähiger Exemplare.

Rückgang: ab mittl. Kreide; nur 3 Gatt. erreichen das Tertiär; eine stirbt im Eozän aus, *Ginkgoites* im Pliozän, *Ginkgo adiantoides* ist noch im Pliozän Mitteleuropas nachweisbar (z.B. M-Pliozän der CSSR). *G. biloba* seit altersher in China kultiviert; Wildvorkommen im Grenzgebirge zwischen den Provinzen Anhui und Zhejiang in SO-China (diese Gegend ist auch das Rückzugsgebiet von *Chrysolarix* = *Pseudolarix*, *Pseudotaxus*, *Torreya grandis*).

Im frühen Eozän bis jenseits des Polarkreises verbreitet (z.B. häufig auf Ellesmere Island). Island war damals noch mit dichten Wäldern aus Ginkgos, Eichen, Sumpfyypressen und

Küstenmammutbäumen bedeckt. Im Miozän Europas noch häufig zusammen mit *Glyptostrobus* und *Sequoia*.

Ginkgo erlosch in Nordamerika bereits im Obermiozän (naA vor 15,5 MA), während *G. adiantoides* (seit Paläozän) zu jener Zeit in Eurasien (auch Lausitz, Rheinland) noch häufig war und bis ins Pliozän persistierte (Pliozän von Frankreich, Unterpliozän von Frankfurt/Main). Im Pliozän des Elsaß die einzige bekannte jungtertiäre Ginkgofrucht Europas (*G. geisserti*).

Der Rückgang von *Ginkgo* ab der höheren Kreide wird mit dem Aufstieg der Angiospermen in Verbindung gebracht: die Untersuchung von 51 *Ginkgo*-haltigen Floren zwischen der obersten Kreide und dem mittleren Miozän in Nordamerika und Nordeuropa ergab überraschenderweise, dass *Ginkgo* – jedenfalls in der O-Kreide und im Tertiär – weitgehend auf Uferregionen und andere unruhige flussnahe Lebensräume beschränkt war. Dies ist besonders deshalb überraschend, weil der Lebenszyklus von *Ginkgo* (langsames Wachstum, späte Geschlechtsreife, langer Fortpflanzungszyklus, große und komplexe Samen; große und langsam wachsende Embryonen) eher als nachteilhaft für derartig störungsanfällige Habitate angesehen wird. Viele Linien der Blütenpflanzen bevorzugten dagegen die störungsanfälligen Uferhabitate (oder scheinen sogar teilweise dort entstanden sein); dies ist plausibel, da schnelle Fortpflanzung, kleine und leicht verbreitbare Samen, rasches Wachstum die Angiospermen für einen Erfolg in derartigen Habitaten prädestinierten. Dies lässt vermuten, dass *Ginkgo* in seinen angestammten (aber eigentlich ungeeigneten) Uferhabitaten rasch von den besser an derartig störungsanfällige Habitate adaptierten Blütenpflanzen verdrängt wurde (Paleobiol., Winter 2003).

Die Sequenzierung von 545 kompletten Genomen von *Ginkgo* (großes Genom: 10,6 Gb) weltweit ermöglichte die Rekonstruktion der Geschichte dieser Art. So gab es drei glaziale Refugien in China: eines in SW-China, eines in Ost-China und eines in Süd-China; in letzterem waren alle vier alten genetischen Linien vertreten. In diesem Refugium finden sich auch Relikttaxa wie *Cathaya*, *Metasequoia*, *Davidia*, *Cercidiphyllum*, *Euptelea*, *Glyptostrobus*, *Tetracentron*, die die Eiszeiten überlebt hatten. Die modernen Populationen weiter im Norden entstanden durch Vermischungen von Linien aus Populationen aus den südlicheren Refugien. Alle Refugien waren durch eine große Dynamik der Populationsgröße (Expansion und Reduktion) während des Pleistozäns gekennzeichnet (parallel zu anderen Arten von Samenpflanzen). Maxima der Populationsgröße fanden sich vor 15 MA, 1,05 MA und 0,5 MA; Flaschenhalse fanden sich vor 4 MA, 100.000 J und 70.000 Jahren. Die Veränderungen der Populationsgröße in den letzten 2 MA korrelieren umgekehrt mit der Menge atmosphärischen Staubs (Löss) – ein Hinweis darauf, dass Reduktionen der Populationsstärke mit kalten Klimaphasen (= viel Staub) einhergingen. Die Linie Süd-West trennte sich von der Linie (Ost+Süd) vor ca. 516 TA; die Süd-Linie trennte sich vor 318 TA ab. Die Nord-Linie entstand vor 139 TA durch Mischung zwischen Südwest- und Süd-Linie (28,5 : 71,5 %). Ursache dürften Kontraktionen und Expansionen während der Klimaveränderungen der letzten 0,5 MA gewesen sein. Ost- und südwestchinesische *Ginkgos* zeigen unterschiedliche Habitatpräferenzen, was klimatische Einflussfaktoren betrifft.

Die große Bedeutung von *Ginkgo* in menschlicher Kultur und Tradition hat dazu beigetragen, natürliche Wälder zu erhalten; die ältesten *Ginkgo*-Bäume in China sind 1000 bis 3000 Jahre alt, viele davon im räumlichen Zusammenhang mit menschlichen Siedlungen. In Europa und Amerika wurden Exemplare zunehmend ab dem 18. Jahrhundert angepflanzt. Dabei wurden *Ginkgo* mehrfach in Europa und Nordamerika eingeführt. Die außerhalb Chinas eingeführten *Ginkgo*-Bäume umfassen drei alte genetische Linien, die sich nur in Ost- und Südchina finden, und stammen ganz überwiegend aus Ostchina (auch in Nordamerika wohl mehrfach unabhängig voneinander eingeführt).

Die morphologische Stase von *Ginkgo* wird mit Habitat-Stabilität in den Refugien erklärt. Dennoch findet sich eine große genetische Diversität auf Nukleotid-Ebene, d.h. die Art kumulierte laufend genetische Veränderungen, die aber nicht zwangsläufig mit einer Zunahme der phänotypischen Variation einhergingen. Morphologische Stase gilt als effektive Adaptationsstrategie lebender Fossilien als Reaktion auf Veränderungen der Umwelt; die zugrunde liegenden Mechanismen sind aber unklar. *Ginkgo* besitzt eine außergewöhnliche Resistenz gegenüber Herbivoren und Pathogenen, verbunden mit zahlreichen Stoffwechselwegen und spezifischen Genen, die in Zusammenhang mit der Antwort auf biotischen oder abiotischen Stress (Dehydratation, niedrige Temperaturen und hoher Salzgehalt) stehen. Sowohl diese Eigenschaften wie die hohe genetische Diversität sprechen dagegen, dass es sich bei *Ginkgo* um eine evolutionär tote Linie handelt; schließlich ist die Population nach eiszeitlichen Populationseinbrüchen immer wieder expandiert (Nat. Comm. 10: 4201).

cord-cord + koni-koni

KL. PINATAE = CONIFEROPSIDA
UKL CORDAITOPHYTA = CORDAITIDAE (Cordaiten)
oder Ordnung Cordaitales
UKL CONIFERAE = PINIDAE = PINOPHYTA
oder Ordnung Coniferales

Typische Merkmale der Coniferopsida: Blätter klein, einfach, sitzend, lanzettlich bis nadel- oder schuppenförmig (selten breit oder groß); weibliche Fortpflanzungsorgane als zusammengesetzte, meist dichte Zapfen; achselständige Blütenkurztriebe oft stark reduziert. Blätter (meist Nadeln) meistens helikal angeordnet, aber auch in sich gegenüberliegenden oder alternierenden Paaren entlang der Zweige. Nur wenige Arten mit breiteten Blättern. Im Gegensatz zu Angiospermen keine Gefäße im Koniferenholz.

Abstammung und Erstauftreten:

Unklar, ob als separate Linie aus mitteldevonischen Aneurophytales (als gemeinsame Stammgruppe mit den Procycadophytina?) oder aber aus oberdevonischen Archaeopteridales (als Stammform der Coniferophytina: Ginkgophyten, Cordaiten und Koniferen?). Neuerdings werden auch die **Dicranophyllophyta** als Vorläufer der Koniferen angesehen.

Die **Archaeopteridales** wiesen koniferentypische Holzanatomie bei baumförmigem Habitus auf (s. Progymnospermen). Eine Abstammung der Coniferophytina von Bärlappen wird heute ausgeschlossen; Hauptunterschiede zu den Bärlappen sind der Bau der Tracheiden und Fortpflanzungsorgane schon bei den ältesten Coniferophytina, während das Fehlen der Pendelübergipfelung in allen Phyllomen sowie die Neigung, die Fortpflanzungsorgane (bei den Coniferophytina aber nur im weibl. Geschlecht) in die Blattachsen zu stellen und zu reduzieren, durchaus auch bei den Bärlappen anzutreffen ist.

Für eine gemeinsame Basis von Coniferophytina und Cycadopsida sprechen die Ähnlichkeit männlicher Zapfen, insbesondere aber die Holzanatomie. Als wahrscheinlich letzte gemeinsame Vorfahren gelten die aneurophytalen Progymnospermen (**Aneurophytales**: M-Devon bis U-Karbon) (s. unter Progymnospermen).

Archaeopteridales: M-Devon bis U-Karbon (bis 30 m hoch); erste wirklich megaphylle Pflanzen; evtl. erste echte Samenbildung (*Archaeosperma arnoldii* aus dem Famenne gehört wahrsch. zu einer *Archaeopteris*-Art). Problematisch ist, dass die „Archaeopteridales“ manchmal auch nur als uneinheitliches Sammelbecken farnlaubiger Gewächse (Samenfarnvorläufer, echte Samenfarne, echte Farne) aufgefasst werden, während sie bei strikter Definition eine Ordnung der Progymnospermen darstellen (s. Progymnospermen) und die Archaeopteridales im engeren Sinne daher auch noch keine Samen bildeten.

Eine mögliche Verbindung zwischen den Pteridospermen (Lyginopteridaceae, Medullosaceae) und den Cordaitales/Coniferales (und damit zwischen Cycadophytina und Coniferophytina) stellen die auf Holzgattungen gegründeten **Calamopityaceae** (O-Devon bis U-Karbon) dar, wobei nach dem Aufbau des Sekundärholzes eine monoxyle Gruppe (*Stenomyelon*, *Calamopitys*, *Diichnia*) mit an Samenfarne erinnerndem relativ lockerem Holz (weite Tracheiden, breite Markstrahlen) sowie eine pyknoxyle Gruppe (*Eristophyton*, *Endocylon*, *Sphenoxylon*, *Bilignea*) unterschieden wird, mit an Cordaitales und Coniferales anklingendem relativ dichtem Holz (mit engen Tracheiden, schmalen Markstrahlen). Die Familie Calamopityaceae ist nur durch Stämme repräsentiert.

Cordaiten sind wahrscheinlich die Schwestergruppe der Koniferen ieS. Daneben wird die Abstammung der Koniferen ieS. (Pinophyta) von den **Dicranophyllophyta** (O-Karbon bis U-Perm) diskutiert (s. unter „Samenfarne“). Neue Funde von Dicranophyllophyten aus dem pfälzer Rotliegenden (Slg. Stapf) sollen die Vorläuferrolle der Dicranophyllophyten untermauern.

Erstauftreten:

- **Proconiferophytina** ab ? M-Devon bis U-Karbon
- echte **Coniferophytina** ab O-Devon nachweisbar (unbekannt ist, wann sich die Linie zu Ginkgophyten von den übrigen Coniferophytina abgetrennt hat) (*Eddyia*)
- **Cordaiten**: ab oberstem Oberdevon (nach anderen Angaben Unterkarbon) bis etwa PTG; Samen von Cordaiten ab Namur.
- **Koniferen ieS (Coniferae, Pinophyta)** ab ?Westfal (s. *Carpentieria*); im Stefan (*Lebachia*) noch vereinzelt, im Rotliegenden dann massenhaft verbreitet. Nach Natwiss. 93, S. 616 (2006) Koniferen ab Westfal A!

Plausibelste Hypothese zur Ableitung der Samenpflanzen:

- 1. Abzweig: **aneurophytale Progymnospermen**
- 2. Abzweig: *Archaeopteris* (**archaeopteridale Progymnospermen**)
ab jetzt: **Samenpflanzen**
- 3. Abzweig: diverse **basale Pteridospermen** (paraphyletisch)
- 4. **Cordaiten + Peltaspermaceae + Callistophyton + alle höheren Samenpflanzen** (nicht aufgelöst)

Nach dieser Hypothese entstanden die Megaphylle der Samenpflanzen aus dem Verzweigungssystem der Aneurophytales; die Blätter der Coniferophyten entwickelten sich aus Samenpflanzen ähnlich *Callistophyton* auf der

Entwicklungsstufe der Samenfarne, die Blätter der Samenfarne durch Planation, Webbing und Fusion ihrerseits aus den dichotomen, sterilen, dreidimensionalen lateralen Ästen der Aneurophytales, woraus *Sphenopteris*-artige Blätter resultierten. Nach dieser Hypothese gingen die Coniferophyten auf basale Cycadophyten zurück, d.h. die Cycadophyten wären nicht monophyl in Relation zu den Coniferophyten.

Alternativhypothese (erfordert 16 zusätzliche Schritte, daher weniger plausibel):

--- 1. Abzweig: aneurophytale Progymnospermen

--- Dichotomie:

A) Linie zu *Archaeopteris* als Schwestergruppe von Cordaiten+*Ginkgo*+Koniferen

B) Linie zu basalen Pteridospermen + Cycadeen + Peltaspermaceae + *Callistophyton*
+ Anthophyten

Nach dieser Hypothese entwickelten sich die Megaphylle der Coniferophyten aus dem *Archaeopteris*-Verzweigungssystem, die Megaphylle der Cycadophyten durch Transformation des Verzweigungssystems der Aneurophytales. Cycadophyten und Coniferophyten wären Schwestergruppen.

Nach der ersten Hypothese sind die Samenpflanzen monophyl, nach der zweiten biphyletisch. In beiden Hypothesen nimmt die Entwicklung zu den Samenpflanzen ihren Ausgang von aneurophytalen Progymnospermen.

Systematik:

A. Proconiferophytina (+)

B. Coniferophytina

1. KL **Ginkgoatae = Ginkgoopsida (O Ginkgoales)** (rez. 1 Art)

2. KL **Pinopsida**

UKL **Cordaitidae (+)**

UKL **Coniferae = Pinidae**

O **Voltziales (+)**

--- **Walchiaceae (+) = Lebachiaceae (+)**

--- **Voltziaceae (+)**

--- **Cheirolepidiaceae (+)**

O **Pinales = Abietales (8 Familien)**

--- **Araucariaceae (rez. 3 Gatt., 32+ Arten)**

Araucaria (18+), Agathis (13+), Wollemia

--- **Pinaceae (12 Gatt., 200+ Arten)**

Abietoideae: Abies (40+), Keteleeria (3-7),

Cathaya (1+), Pseudotsuga (4-7+), Tsuga

(14), Picea (40), Hesperopneuce (1),

Nothotsuga (1)

Laricoideae: Larix (10), Pseudolarix (1),

Cedrus (4)

Pinoideae: Pinus (80+)

--- **Taxodiaceae (9 Gatt., 16+ Arten)**

Sequoia (1), Sequoiadendron (1), Metasequoia (1), Taxodium (2-3), Glyptostrobus (1), Cryptomeria (2+), Cunninghamia (2+), Athrotaxis (3), Taiwania (2-3, naA 1)

--- **Cupressaceae (21 Gatt., 125+ Arten)**

Callitroideae: Actinostrobus (3), Callitris (14-16), Fitzroya (1), Neocallitropsis (1), Widdringtonia (35), Diselma (1), Papua-cedrus (2-3), Pilgerodendron (1), Austro-cedrus (1), Libocedrus (5), Calocedrus (3), Tetraclinis (1)

Cupressoideae: Cupressus (13), Chamaecyparis (8), Fokieria (1-2), Thujopsis (1), Thuja (5), Microbiota (1), Juniperus (50+), Platycladus (1)

--- **Sciadopityaceae (1 Art: *Sciadopitys verticillata*)**

--- **Podocarpaceae (17+ Gatt., 125+ Arten)**

Pherosphaeroideae: Microstrobos (2)

Podocarpioideae: Saxegothea (1), Microcar-chrys (1), Dacrydium (20), Podocarpus s. str. (100), Acropyle (2), Dacrycarpus (9), Falcatifolium (5), Decussocarpus = Retro-phyllum (5+), Prumopitys (8), Halocarpus (39), Lepidothamnus (3), Parasitaxus (1), Lagorostrobus (2), Sundacarpus (1), Nageia (5), Afrocarpus (3+), Manoa (1)

(--- Phyllocladaceae: 1 Gatt., 5 Arten: *Phyllocladus*; naA in die Podocarpaceae integriert)

[**O Taxales** (gelegentlich als eigene UKL aufgefasst, neuerdings wird aber sogar der Ordnungsstatus gelegentlich aufgehoben und die beiden Familien in die O Pinales integriert)*:

--- **Cephalotaxaceae (1 Gatt., 6 Arten):**

Cephalotaxus (6); evtl. gehört auch Amentotaxus hierzu

--- **Taxaceae (5 Gatt., 20+ Arten):**

Amentotaxus (5), Torreya (6), Taxus (7-8), Austrotaxus (1), Pseudotaxus (1)

* Aufgrund genetischer Untersuchungen bestehen keinerlei Zweifel mehr, dass es sich bei den Taxaceae um echte Koniferen handelt und sie daher nur eine eigene Familie, aber keine eigene Ordnung bilden! Die modernen Koniferen sind monophyletisch (einschl. der Taxaceae) und entstanden möglicherweise in einer explosiven Radiation während der Trias (CLEAL/THOMAS 2009).

Gemeinsame Merkmale aller Coniferophytina:

--- Holzstamm

--- fehlende Pendelübergipfelung in den Blättern (primitives Merkmal)

- fehlende Anastomosen in den Blättern sowie zwischen den Initialenbündeln des Stammes (= offene Nervatur)
- Blattachselstellung der weiblichen Sporangienstände

Tüpfelungstypen:

Araucaroide Tüpfelung: die Tüpfel der Tracheiden berühren sich; sie platten sich gegenseitig mehr oder weniger stark ab; bei Mehrreihigkeit stehen sie alternierend (bienenwabenartig, d.h. *nicht* nebeneinander auf gleicher Höhe). Einziger Tüpfelungstyp bei Hölzern der Coniferopsida im Paläozoikum.

Abietoide Tüpfelung erst ab Mesozoikum (etwa ab Jura) nachweisbar: Tüpfel freistehend und rund, sie berühren sich nicht, stehen bei Mehrreihigkeit auf gleicher Höhe.

cord-cord

A. UKL Cordaitidae (Cordaiten, Cordaitophyta)

Erstauftreten: Im obersten Oberdevon und/oder untersten Unterkarbon erste unmittelbare Vorläufer, ab höherem U-Karbon dann bis zu 40 m (naA mindestens 30 m) hohe echte Cordaiten mit dichten, reich verzweigten Kronen. REMY & REMY geben Cordaiten ab Dinant an. Cordaitensamen ab Namur nachweisbar. Nach Nat.Plants 5: 461 erste Fossilien von Cordaitales ab 350 MA.

Abstammung wohl von einem gemeinsamen Vorfahren mit den Koniferen aus der Gruppe der Archaeopteridales. Theoretisch könnte man sich vorstellen, dass sich die spiralg angeordneten Blätter letzter Ordnung von *Archaeopteris* verlängerten und so eine cordaiten-ähnliche Pflanze entstand.

Morphologie:

Primitive Merkmale:

- fehlende Pendelübergipfelung in den Blättern, die scheinbar Parallelnerven, in Wirklichkeit aber eine dichotom gabelnde Fächeraderung aufweisen
- männliche Sporangienstände den Urteilmustern noch recht ähnlich
- Umbildungen im Blütenbereich ganz auf Elementarprozesse der Übergipfelung und Reduktion beschränkt.

Es sind bis zu 20 m lange Stämme fossil erhalten, woraus auf eine Gesamthöhe von mindestens 30 m geschlossen wird. Stämme nur oben verzweigt. Stark entwickeltes Sekundärholz (*Dadoxylon*) mit araucaroider Tüpfelung; Tüpfel wie bei Cycadeen ohne Mittelverdickung (gilt als primitives Merkmal). Jahresringe nur bei gondwanischen Exemplaren.

Bei *Artisia* handelte es sich um Ausgüsse der zentralen Hohlräume von *Cordaites*-Ästen; die queren Streifen stellen dabei Septen im Mark dar. Der zentrale Hohlraum entstand, weil beim Dickenwachstum der Äste kein neues Mark gebildet wurde, so dass als Konsequenz dann (mangels „Masse“) ein zentraler Hohlraum klaffte.

Blätter bis > 1 m lang, bis ca. 10 cm (naA 15 bzw. 20 cm) breit, taeniopteridisch, artspezifisch geformt, am ehesten mit rez. *Agathis*- oder *Podocarpus*-Arten vergleichbar. Blätter spiralig angeordnet, gedrängt an den Enden der Äste. Der Habitus erinnert daher an moderne *Dracaena*-Bäume.

Blätter bandförmig, lanzettlich oder spatelförmig, Spitzen stumpf, rundlich oder mehr spitz, manchmal lazeriert und in parallele Streifen eingerissen, Blattränder immer glatt. Blätter von zahlreichen, fast parallelen Adern durchzogen; zwischen diesen liegen die Baststränge. Adern kräftig, gabeln sich gelegentlich, besonders an der Blattbasis, sehr spitzwinkelig. Baststränge in variabler Anzahl zwischen oder ober- bzw. unterhalb der Adern. Die Blattoberfläche ist zwischen den Adern mit feinen Querrunzeln versehen. Da die Blätter meist als Bruchstücke gefunden werden, können sie mit den Abdrücken ebenfalls längsgestreifter Wedelachsen von Neuropteriden (*Aulacopterus*) oder Alethopteriden verwechselt werden, die aber eine dickere Kohleschicht und gröbere Baststränge anstelle der Adern zeigen.

Getrenntgeschlechtlich. Männl. und weibl. Blüten (getrenntgeschlechtlich) zu kätzchenartigen lockeren Blütenständen vereinigt (*Cordaianthus*), die an den äußersten Zweigen zwischen den Blättern entsprangen. Es ist nicht bekannt, ob die Cordaiten ein- oder zweihäusig waren.

Die Cordaitenblüten weisen den Grundbauplan der Koniferenblüte (Zapfen) auf, aber auch der Bennettiteenblüte, da Megasporangien und Mikrosporophylle unmittelbar den Achsen ansitzen. Blütenstände mit zweireihig gestellten Tragblättern und achselständigen zapfenartigen Kurztrieben (Blüten), wobei die weiblichen Blütenstände bis 30 cm lang werden konnten. Blüten zweizeilig an einer gemeinsamen Achse angeordnet, jeweils im Winkel eines Deck- oder Tragblattes stehend. Die Blüten selbst bestehen aus spiralig stehenden, schuppenartigen Blättern, an einigen von ihnen werden Pollensäcke bzw. Samenanlagen gebildet. Die meisten schuppenförmigen Blätter waren steril, nur die am Ende stehenden trugen entweder eine Samenanlage oder mehrere Pollensäcke. Der Bau der weiblichen Blüte ist am ehesten mit den Lebachiaceae vergleichbar. Pollenkörner mit Luftsack.

Im Unterschied zur Bennettiteenblüte kommen bei *Cordaites* jedoch selten mehr als ein Dutzend Megasporangien vor, von denen jeweils nur ein einziges reif wird. Samen (*Cordaicarpus*) herzförmig, in Abdrücken von einem Saum umgeben, recht groß, flach: *Cardiocarpus* (proximal herzförmig, distal abgerundet), *Cordaicarpon* (proximal herzförmig, distal zugespitzt), *Samaropsis* (herzförmig, im Abdruck deutlich geflügelt). (Bei *Samaropsis* handelt es sich offenbar um eine Formengattung, da einige Arten den Cordaiten zugeordnet werden, u.a. bis 5 cm große Samen aus dem Westfal [Rev. Palaeobiol. Palyn. 138, 439], andere Arten dagegen den Walchien).

Bisher konnten aber niemals Keimlinge in den Samen festgestellt werden – wie übrigens auch bei Farnsamern. Das Phänomen ist bisher nicht erklärbar; evtl. fielen die Samenanlagen schon vor der Befruchtung vom Baum und der Keimling entwickelte sich erst in der auf der Erde liegenden Samenanlage; letztere verfügte über eine Pollenkammer, Befruchtung daher wohl durch Spermatozoiden.

Erstmals echtes Dickenwachstum der Baumstämme nachweisbar. Holz erinnert an Araucarien (araucaroide Tüpfelung = Hoftüpfel an den Tracheiden, das sind dünne Stellen in der Zellwand,

durch die der Stoffaustausch stattfindet). Dieser Tüpfelungstyp findet sich rez. nur noch bei Araucarien (*Araucaria*, *Agathis*; fossile Holzgattung *Dadoxylon*; übrige rez. Nadelhölzer: abietoide Tüpfelung, etwa ab Jura nachweisbar). Stamm glattrindig wie bei Buchen, keine Jahresringe (außer bei einigen gondwanischen Exemplaren). Wurzeln wie Koniferenwurzeln, marklos. Symbiose mit Wurzelpilzen (Mykorrhiza). Je nach Art wurden hygrophile oder (bevorzugt) mesophile Standorte besiedelt.

Cordaiten bildeten nicht nur hohe Bäume, sondern auch Büsche (z.B. *Cordaites dumosum* als langlebiger Strauch, *Shanxiioxylon sinense* als kleiner Baum) und mangrovenartige Wuchsformen mit Stelzwurzeln und besiedelten unterschiedliche Habitate; das Größenspektrum reichte von wenigen Metern bis > 40 m. Allen Wuchsformen gemeinsam waren aber die bis 1 m langen Blätter und zapfenähnlichen Pollen- und Samenorgane, die an diejenigen der frühen Koniferen erinnern.

Sie bevorzugten trockenere Standorte und finden sich daher nicht nur in den tropischen Steinkohlenwäldern (wo sie trockenere Areale besiedelten), sondern auch in höheren nördlichen Paläobreiten mit gemäßigtem Klima (stark an der Kohlebildung in Sibirien beteiligt), wobei diese nördlichen Cordaiten allerdings eine andere Struktur der Fortpflanzungsorgane aufwiesen (keine „Blüten“).

Rückgang, Aussterben: Cordaiten wurden ab der Grenze U-/O-Karbon häufig und waren auch noch im unt. Rotliegenden bis einschl. höheres Autun weit verbreitet, gingen dann jedoch zurück und starben noch im U-Perm weitgehend aus. Auch in der Glossopterisflora (Stefan bis Trias) vertreten (cordaitenähnliche *Noeggerathiopsis*). Die Cordaiten waren ohnehin besonders auf dem Gondwana-Kontinent und in Sibirien entfaltet, da sie gemäßigtes Klima bevorzugten. Auf dem euramerikanischen Kontinent verschwanden die Cordaiten um die PTG herum. Cordaitenspezifische Biomarker (bestimmte Hydrocarbone, die sich hochspezifisch den Cordaiten zuordnen ließen) könnten helfen, den Untergang der Cordaiten näher zu untersuchen (Natwiss. 93, 616).

Familien der Cordaiten: Eristophytaceae, Cordaitaceae, Poroxyaceae (s.u.), Cordaianthaceae; als eher problematisch (zu den Cordaiten gehörig oder aber in deren Nähe stehend?) gelten die Vojnoskyaceae aus der Angara-Flora und die Ruffloriaceae aus dem mittl. Karbon der Angara-Flora.

Anhang: Cordaitenarten

Dabei handelt es sich wohl um „Organtaxa“, denn es besteht kaum eine Korrelation zwischen der Makroanatomie (Größe, Form, Nervatur) des Blattes einerseits und den Stomata und anderen Epidermisstrukturen andererseits. Ohne erhaltene Kutikeln lassen sich die Blätter schwierig zuordnen. Hinter den Artnamen der Blätter müssen daher nicht unbedingt natürliche Arten stehen!

C. borassifolius (höheres Westfal bis Autun): Blätter 25 – 60 cm lang, bis 10 cm breit, bandförmig, enden in rundlich zugespitzten Enden, in der Mitte parallelrandig; paralleladerig, stets Wechsel zwischen dicker Ader und einem dünnen Baststrang. Pro cm Blattbreite 22 – 30 Adern und Baststränge. Sammelspezies.

C. principalis (höheres Westfal bis Autun, ähnl. Formen ab Namur): 30 – 90 cm lang, bandförmig, ca. 5 cm breit, größte Breite im vorderen Blattdrittel. Paralleladerig; Wechsel zwischen einer dicken Ader und 2 – 5 dünnen Baststrängen. Pro cm Blattbreite 18 – 22 Adern und Baststränge. Sammelspezies.

Dorycordaites palmaeformis (hohes Westfal bis Stephan): 30 – 60 cm lang, 5 cm breit, in der Blattmitte am breitesten, paralleladerig, sehr feine Adern; pro cm Blattbreite 80 – 100 Adern.

Poacordaites latifolius (Stefan): einfache schmale, linealische, sehr lange und an den Spitzen stumpfe Blätter, von einfachen, feinen, gleichmäßigen Adern durchzogen.

Titanophyllum grandeuryi: Stellung unsicher, evtl. Cycadeen. Blätter bis 75 cm lang und 25 cm breit, längsgestreift aufgrund subepidermaler Baststränge und Leitbündel. Adern streng parallel.

B. PROBLEMATISCHE GRUPPEN (*incertis sedis*)

(von ZIMMERMANN zu bzw. in die Nähe der Cordaitopsida gestellt):

B.1 Pityaceae

O-Devon bis U-Karbon. Unvollständig bekannt, insbesondere keine Angaben zu den Fortpflanzungsorganen; am besten ist das Stammholz bekannt. Es ist unklar, ob die Pityaceae näher mit den Cordaiten oder mit den Calamopityaceae oder gar mit den Pteridospermen verwandt sind. Auch ist eine Nähe zu den Coniferae oder eine eigenständige Gruppe nicht auszuschließen. Es handelte sich aber um große Bäume. Beblätterung wohl vom *Sphenopteris*- oder *Sphenopteridium*-Typ.

Callixylon newberri (O-Devon); *Archaeopitys eastmanni*; *Pitys dayi* (U-Karbon). Sekundärholz wie bei Coniferae und Cordaitaceae als dichtes, festes Holz mit schmalen Markstrahlen. Bei *Callixylon* Hoftüpfel auf Bänder beschränkt; es handelt sich bei *Callixylon* um den ältesten waldbildenden Gymnospermenbaum.

B.2 Poroxylaceae

Permokarbon. Blätter und Samen cordaitenähnlich, das lockere Holz dagegen eher *Lyginopteris*-artig. Spricht für eine kladistische Nähe der Cycadophytina und Coniferophytina. Bei TAYLOR et al. (2009) nicht mehr erwähnt.

B.3 Vojnovskyales

O-Karbon, U-Perm von Russland, Nordamerika, Afrika, Argentinien. Stellung unsicher, wahrscheinlich in der Nähe der Cordaiten. Der Cordaitensamen *Cardiocarpus* ähnelt Ovulen aus

dem Vojnovskyalen-Zapfen *Sergeia*. Samen von *Vojnovskya paradoxa* vom *Samaropsis*-Typ. Die Zuordnung ist nach wie vor umstritten (TAYLOR et al. 2009).

dicr-dicr

C. DICRANOPHYLLOPHYTA (incertis sedis) (einschl. Carpentieriales)

O-Karbon (Westfal D) bis U-Perm (höheres Autun; URANIA: bis O-Perm). Gelegentlich als Sonderentwicklung aus Samenfarne interpretiert, von REMY & REMY aber zu den Coniferophytina („unsicherer Verwandtschaft“) gestellt. Neuerdings betrachtet man sie aber als Wurzelgruppe einer Reihe von Koniferengruppen (wie Cordaitales und Lebachiaceae); sie sind demnach in die Coniferopsida zu stellen (s. URANIA S. 288). TAYLOR et al. diskutieren *Dicranophyllum* bei den Ginkgophyten, weisen aber darauf hin, dass es von anderen auch für eine frühe Konifere gehalten wird.

Morphologie: Sträucher und Bäume mit lockerem Astwerk; Blätter nadelartig schmal, lang, mehrfach gabelig (1 – 2 x, regelmäßig) gegliedert, einfach gegabelt oder ungeteilt, u.a. auch altersabhängig. Im Verlauf der Phylogenese kam es zu einer Vereinfachung der Blätter zu schmallinealischen Formen. Die schraubenförmige Anordnung der Blätter verleiht das Aussehen von Nadelbäumen. Eiförmige männl. Zapfen in Blattachsen, weibliche Zapfen als verzweigte Triebe. Zweigeschlechtlich (zweihäusig). Unverzweigte Stämme, bis 2 m hoch, an denen schmallinealische, verzweigte Blätter saßen. Männliche bzw. weibliche Zapfen in einer bestimmten (fertilen) Zone des Stammes. Die Blattpolster erinnern an Bärlappe, gelten aber als moderne Merkmale, während die Gabelblätter mit Spitzenwachstum urtümlich sind.

Arten:

Dicranophyllum gallicum, Stefan und Autun: 4 cm lange, 2 – 33 mm breite Blätter, ein- bis zweimal gegabelt, Mikrosporangienstände zapfenartig. Gabelungswinkel 40 Grad.

Dicranophyllum hallei: höheres Autun: durch Sklerenchymstränge gestreifte Blätter > 10 cm lang, 4 – 5 mm breit, erst nach 9 cm Länge 1 x gegabelt. Bis 3 cm breite Sprossreste mit lepidodendronartigen Blattpolstern. Gabelungswinkel 25 Grad.
Neuerdings als krautige Konifere interpretiert.

Dicranophyllum longifolium: ?Stefan, Autun: Blätter 12 cm lang, 3 mm breit, nadelförmig, nach 6 – 9 cm 1 x gegabelt (naA 1 – 2 x gegabelt). Gabelungswinkel 3 Grad.
Blattpolster schmal spindelförmig. Stämme bis 7 cm breit. Polsterartige Narben auf der Oberfläche der Stämme und Zweige, Blütenzapfen zweigeschlechtlich.

Carpentieria (marcana): baumförmig; große, dichte, regelmäßig verzweigte Seitensprosse. Äste letzter Ordnung tragen spiralig inserierte, 5 – 12 mm lange Blätter, die einmal auf halber Blattlänge gegabelt sind und an den Achsen herablaufen. *Carpentieria* im (U-)Perm.

Buriadia (O-Karbon): gabelnervige Blätter, am Blatende entsprechend den Blattnerven unregelmäßig gezähnt. Nach TAYLOR et al. ad Voltziales.

1974 wurden im Westfal Englands Gabelblätter mit möglicher Verwandtschaft mit *Carpentieria* gefunden. Angaben über das Erstauftreten der Koniferen im Westfal gehen auf diesen Fund zurück.

ZIMMERMANN (1959) bezeichnete diese Pflanzen noch als Carpentieriales: dem Zweighabitus nach koniferenähnliche Holzgewächse; auf die niedrige Organisationshöhe deutet das Gabelblatt (wie es aber auch gelegentlich bei anderen altertümlichen Koniferen angetroffen wird). Isolierte Sporangienstände in den Blattachseln von *Dicranophyllum gallicum* könnten auch auf eine engere Beziehung zu den Ginkgophyten hinweisen (s. auch J. Palaeont. 75, 449, wo *Dicranophyllum* aus dem ob. U-Perm von Texas als Ginkgophyte interpretiert wird).

CLEAL (1993) stellte die O Dicranophyllales zusammen mit den O Coniferales und O Cordaithanthales in die KL Pinopsida. Der O Dicranophyllales werden dabei sowohl die Fam. Dicranophyllaceae wie Trichopityaceae zugeordnet, was eine Assoziation mit den Ginkgophyten nahelegt.

Dicranophyllum hallei wird nach neuesten Daten (2003) aber als „krautige Konifere“ interpretiert. Sie hatte eine unverzweigte, halmartige Wuchsform, die für schnelles Wachstum und eine schnelle generative Vermehrung, also einen eher kurzen Lebenszyklus spricht. Verbreitung durch geflügelte Samen vom Typ *Samaropsis ulmiformis*. Monotypische Bestände in der Nähe von Fließgewässern. Von KERP (2007, in SCHINDLER/HEIDTKE) zu den „Koniferophyten“ gestellt.

Kladogramm (TAYLOR et al. 2009):

- Callistophyton
- Cordaitales
- Vojnovskyales
- ab jetzt: VOLTZIALES
- *Dicranophyllum hallei*
- Timanostrobus + (Ferugliocladus + Genoites)
- *Concholepis*
- Kungurodendron
- *Thucydia*
- *Ernestiodendron filiciforme*
- Dichotomie: Voltzian vs. Lebachiod

voltzian: *Majonica*, *Dolomitia*, *Aethophyllum*, *Voltzia hexagona*, *Ortiseia*
lebachiod: *Utrechtia*, *Otovicia*, *Emporia*, *Barthelia*, *Hanskerpia*

D. UKL Coniferae = Pinidae

Morphologie: Baumförmig, kräftiger Stamm, mächtiges Sekundärxylem. Mesophil, waldbildend. Blütenstände eingeschlechtlich (außer bei Zwitterblüten als Anomalien). Immergrün außer wenigen blattabwerfenden Taxa (*Larix*, *Taxodium*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Pseudolarix*); Blätter können bis zu 40 Jahre lang am Baum bleiben (*Pinus longaeva*).

Die Zapfenblüte ist aus einem langen, zapfenförmigen Blütenstand mit radiär gebauten Einzelblüten aus sterilen und fertilen Schuppen und gegabelten Tragblättern hervorgegangen. Bereits im Perm bildete sich durch Reduktion, Planation und Verwachsung aus den einzelnen radiär gebauten axillären Blütenständen jeweils eine zweidimensionale Frucht- oder Samenschuppe und aus dem dazugehörigen Tragblatt eine Deckschuppe.

Männliche Blüten: meist mehrere schuppenförmige Staubblätter mit 2 oder mehr Pollensäcken.

Weiblicher Zapfen: rückgebildeter Blütenstand mit wenigen bis zahlreichen, meist dicht stehenden Deckschuppen. Bei ausgestorbenen basalen Taxa findet sich in den Achseln der Deckschuppen jeweils ein Kurztrieb (= Blüte) mit freien oder in unterschiedlichem Ausmaß verwachsenen unfruchtbaren Schuppenblättern und einer stielförmigen Samenanlage. Bei den modernen Taxa sind die Schuppenblätter der Blüte (= achselständiger Kurztrieb) zurückgebildet; in der Achsel der Deckschuppe steht nur noch eine freie oder aber auch mit der Deckschuppe in unterschiedlichem Umfang verwachsene Samenschuppe mit meistens 2 (selten 1 oder auch >> 2) Samenanlagen. Reife Samenzapfen meist holzig, selten fleischig; die Zapfen bauen sich entweder (a) nur aus weiterentwickelten Samenschuppen, (b) nur aus Deckschuppen oder aber (c) aus zu Zapfenschuppen verwachsenen Deck- und Samenschuppen auf (nach URANIA).

Blätter meist nadelartig, im Paläophytikum werden auch Gabelblätter ausgebildet (s. *Gomphostrobus* bei Walchien; die übrigen Hinweise auf Gabelblätter stammen aber von den Dicranophyllophyten). Blätter meist mehrjährig, meist klein, aber sehr zahlreich; meist einnervig, selten mehrnervig; Anordnung spiralig, gegenständig oder quirlig.

Blattformen der Pinidae:

- nadelartig mit Mittelnerv
- schuppenförmig
- Gabelblatt (*Gomphostrobus*; ansonsten bei Dicranophyllophyten) im älteren Perm sowie Funde aus dem Westfal mit Affinitäten zu den Pinidae bzw. dem Dicranophyllophyten *Carpentaria*
- spreitig, umgekehrt keilförmig, fächeraderig (*Buriadia*, Karboperm; s. Dicranophyllophyten)
- spreitig, bandförmig, paralleladerig: *Podozamites* (z.B. Rhätolias; Podozamitaceae vom ob. U-Perm bis Wealden, naA bis Oberkreide) sowie Podocarpaceae

Molekularkladistik: in modernen Multigenanalysen stellen die Ginkgoales einheitlich (d.h. in verschiedenen unabhängigen Studien) die Schwestergruppe der Koniferen dar, die Cycadeen die Schwestergruppe der (Ginkgoales + Koniferen) (abweichend aber: Nat. 409, 619, mit den Ginkgoales als Schwestergruppe der Cycadeen und den Gnetales als Schwestergruppe der Koniferen; Analyse von 4 Genen + Kombination mit Morphologie). Mit anderer statistischer Auswertungsmethode (maximal parsimony) ergab sich dagegen eine basale Position der Gnetales innerhalb der Samenpflanzen als Schwestergruppe aller anderen Samenpflanzen + Angiospermen, mit den Gymnospermen als Schwestergruppe der Angiospermen, also: Gnetales + [alle anderen Gymnospermen + Angiospermen].

Die Verhältnisse innerhalb der Koniferen sind ebenfalls noch unklar. In einer molekularen Studie zweigten nach den Ginkgoaceae zunächst die Pinaceae ab; darauf folgten Taxaceae + Podocarpaceae. Die Gnetales sind danach kein Bestandteil der Koniferen, sondern stehen außerhalb der [Ginkgoaceae + Koniferen].

Eine Kombination molekularer und morphologischer Daten (Nat. 394, S. 671, 1998) führte zu folgendem Ergebnis:

- 1. Hauptlinie zu *Tsuga* + (*Picea* + *Pinus* = *Pinaceae*)
- 2. Hauptlinie; von dieser zweigen ab:
 - Linie zu *Araucaria* + *Podocarpus*,
 - Linie zu *Taxus*;
 - terminale Gruppe der 2. Hauptlinie:
Chamaecyparis + *Taxodium* + *Metasequoia*
(d.h. Cupressaceae + Taxodiaceae).

Kladogramm nach rbcL-Gen (Natwiss. 89, 281):

- Equisetophyta
- Pteridophyta (*Angiopteris* + *Ophioglossum*)
ab jetzt: SPERMATOPHYTA
- Gnetopsida
- Angiospermae
- Cycadopsida
- Ginkgopsida
ab jetzt: PINOPSISIDA
- Pinaceae inneres Kladogramm:
 - *Cedrus*
 - *Abies* + *Tsuga*
 - *Larix*
 - *Picea*
 - *Pinus*
- jetzt Dichotomie:
 - a) [Araucariaceae + (Phyllocladiaceae + Podocarpaceae)]
inneres Kladogramm:
 - *Araucaria*
 - *Phyllocladus*
 - Podocarpaceae (s. str.)
 - b) Linie zu den „Taxodiaceae“/Cupressaceae
inneres Kladogramm:
 - *Sciadopitys*
 - *Taxus*
 - *Cephalotaxus*
 - *Taxodium* (ad “Taxodiaceae”)
 - *Metasequoia* + *Sequoiadendron*
(ad “Taxodiaceae”)
 - ab jetzt: Cupressaceae
 - *Widdringtonia*
 - *Callitris*

Somit stellen die Pinaceae die basalste Abzweigung (evtl. über die Protopinaceae, die manchmal schon ab Zechstein angegeben werden?); *Pinus* und *Picea* stellen die am weitesten abgeleiteten Pinaceae dar, wobei *Pinus* aber auch schon im Neokom nachweisbar ist. Nach der basalen Abzweigung der Pinaceae teilen sich die Koniferen in zwei Gruppen; eine Linie führt zu den Araucariaceae, aus deren Basis sich die Phyllocladiaceae und Podocarpaceae entwickeln, die andere Linie führt zu allen übrigen rezenten Koniferen. Hier zweigen zunächst die Schirmtannen ab, dann die Eiben, die Cephalotaxaceae, dann folgen die paraphyletischen Taxodiaceae mit *Taxodium*, *Metasequoia* + *Sequoiadendron*, schließlich als „Spitzengruppe“ die Cupressaceae.

Die Beziehungen der Koniferen zu den Cordaiten sind unklar. Die Terminologie der Fortpflanzungsorgane unterscheidet sich: die Blüten der Cordaiten entsprechen den Zapfen der Koniferen, und die Zapfen der Cordaiten entsprechen den fertilen Sprossen der Koniferen. Die fertilen Sprosse der Utrechtiaceae ähneln den Zapfen der Cordaiten, allerdings mit dem entscheidenden Unterschied, dass die Samenanlagen der Cordaiten terminal an den Schuppen befestigt sind. Dies sowie die abweichende Orientierung der Samenanlagen gelten als mögliche Gegenargumente gegen eine enge Verwandtschaft, schließt aber nicht aus, dass sie einen nicht sehr weit zurückliegenden gemeinsamen Vorfahren hatten (CLEAL/THOMAS 2009).

Molekulare Phylogenie aus dem Jahr 2013 (PNAS 109: 16217; unter Berücksichtigung von 489 Arten):

- Cycadeen (als Außengruppe)
- Pinaceae (Linie entstand deutlich vor der PTG; Kronengruppe ab O-Trias/Jura) **N**
- Araucariaceae + Podocarpaceae (Linie entstand deutlich vor der PTG; Aufspaltung in die beiden Familien um die PTG herum; Kronengruppe der einzelnen Familien ab mittlerem Mesozoikum) **S**
- Sciadopityaceae (Linie trennte sich um die PTG herum von der Linie, die zu den Taxaceae + Cupressaceae führt) **N**
- Taxaceae (Kronengruppe ab O-Trias/Jura) **N**
Ab jetzt: CUPRESSACEAE
- „früh abzweigende Cupressaceae“ (mehrere Linien, ab mittl. Mesozoikum) **N**
(minimal **S**)
- Callitroideae (Kronengruppe ab etwa KTG) **S**
- Cupressoideae (Kronengruppe ab O-Kreide) **N**

Heutige Verbreitung: N = Nordhalbkugel, S = Südhalbkugel

Erstauftreten: eindeutige Funde von Voltziales (Walchiaceae) aus dem Stefan. Aus dem englischen Westfal wurden 1974 Gabelblätter mit Merkmalen der Pinidae nachgewiesen, die aber auch aus der Verwandtschaft des Dicranophyllophyten *Carpentieria* stammen könnten. REMY zieht die Dicranophyllophyten zu den Coniferophytina „unsicherer Verwandtschaft“. Neuerdings werden Koniferen (ex Cordaiten) ab Westfal A angegeben (s. Natwiss. 93, S. 616, Stand 2006). Phyllocladane gelten als Biomarker spezifisch für Koniferen; sie sind beispielsweise am Übergang Westfal/Stefan im Saar-Nahe-Becken nachweisbar. TAYLOR et al. nennen *Swilingtonia denticulata* aus dem Westfal B von Yorkshire (Ähnlichkeiten mit *Walchia*). Eindeutiges Koniferenholz im Westfal C nachweisbar. Inzwischen sind vier Koniferenfamilien aus dem O-Karbon bekannt: Utrechtiaceae (bis UP), Thucydiaceae, Emporiaceae, Bartheliaceae.

Die ältesten Pollenfossilien von Walchien (*Potonieisporites*) stammen mindestens aus dem Langsettian und sind mindestens 313 - 314 MA alt (Schottland), die ältesten Makrofossilien von Walchien 306 – 308 MA (*Hermitia*) (Westphalian D, Niederlande) (PLoS One 2014; 9 (10) e110308)

Klassifikation:

18 Familien, davon 11 vollständig erloschen (Lebachiaceae, Voltziaceae, Cheirolepidiaceae, „Protopinaceae“); ca. 60 rezente Gattungen mit 600 Arten.

Bemerkenswert ist die regionale Verteilung der modernen Familien: Pinaceae und Taxodiaceae überwiegend auf der Nordhalbkugel, Araucariaceae und Podocarpaceae (fast) nur auf der Südhalbkugel; in den Tropen sind Koniferen selten.

Klassifikation nach TAYLOR et al. (2009):

Voltziales:

- Utrechtiaceae (OK – UP)
- Thucydiaceae (OK)
- Emporiaceae (OK)
- Majoniaceae (OP)
- Ullmanniaceae (OP)
- Bartheliaceae (OK)
- Ferugliocladaeae (UP) (gondwanisch, vor allem Südamerika)
- Buriadiaceae (UP) (gondwanisch: Indien)

Coniferales:

- Palissyaceae (Keuper bis Jura)
- Cheirolepidiaceae (T – Kr ; Pollen: O-Trias bis Maastricht !)
- Podocarpaceae (ab Trias) (nach neuesten Funden aber ab oberstem Perm)
- Araucariaceae (ab Trias)
- Cupressaceae (ab Trias)
- Sciadopityaceae (ab Kreide)
- Pararaucariaceae (Dogger)
- Pinaceae (ab Trias)
- Cephalotaxaceae (ab Jura)
- Taxaceae (ab Dogger) (NaA schon ab O-Trias)

a) O Voltziales

Westfal bis M-Kreide, lt. TAYLOR et al. aber nur bis Lias, da Cheirolepidiaceae ausgegliedert sind.

Stammgruppe der Koniferen; gelten als Übergangsformen zwischen den Cordaitales und modernen Familien der Coniferales. Die O Voltziales läßt den Weg von einem fertilen Kurzproß

zu dem Samenschuppen-Deckschuppen-Komplex der modernen Pinales verfolgen. Am Sproß und am fertilen Kurzsproß sind Gabelblätter (!) ausgebildet. Holz mit araucaroider Tüpfelung (an den Radialwänden der Sekundärholztracheiden mehrere Reihen wechselständig gestellter Hoftüpfel). Der Schuppenkomplex (bestehend aus Deckblatt, der rez. Deckschuppe entsprechend; vegetativem Telomstand, der rez. Fruchtschuppe entsprechend, sowie Megasporangien) unterscheidet sich von demjenigen der Pinales darin, dass sich bei den Voltziales zahlreiche deutlich voneinander isolierte Telome daran beteiligen; durch diese starke Gliederung des Telomstandes schließt sich der Schuppenkomplex der Voltziales an die Cordaitales, aber auch an die in *Trichopitys* überlieferte Ausgangsform der Coniferophytina an.

In Samen der Walchien der Karbon-Perm-Grenze wurde erstmals die Keimruhe als Voraussetzung für die Besiedlung trockenerer Areale festgestellt (Keimung wird verzögert, bis z.B. in der Regenzeit die Feuchtigkeit zunimmt). Im Rotliegenden erste lichte Nadelwälder (*Walchia-Callipteris*-Assoziation mit Cordaiten und Samenfarne in den trockeneren Gebieten des deutschen Rotliegendbeckens). Der Nadelwald soll sich von mehreren Zentren aus zulasten der Steinkohlenwälder ausgebreitet haben; auf die Südhalbkugel dringt der Nadelwald aber erst in der Trias vor.

Rückgang der Voltziales ab Keuper, Aussterben im Lias (nach Ausschluss der Cheirolepidiaceae)

Die Beziehungen der Voltziales zu den modernen Koniferen sind noch immer unklar (TAYLOR et al. 2009). Mal gelten Cordaitales, Voltziales und Coniferales als separate Linien, mal Voltziales als polyphletischer basaler Grad der Koniferen. Es ist auch unklar, ob die modernen Koniferen auf eine oder mehrere Familien der Voltziales zurückgehen.

a1) Fam. Walchiaceae = Lebachiaceae (*Walchia: Lebachia, Ernestiodendron*):

(jetzt: Utrechtiaceae: *Lebachia, Ernestiodendron, Ortiseia, Moyliostrobus, Otovicia, Culmitschia; Walchiostrobus, Walchianthus, Thuringiostrobus* für Fortpflanzungsorgane)

Westfal oder Stefan bis U-Perm. Laut REMY & REMY Makroreste seit dem jüngeren Stefan; 1974 wurden aber aus dem englischen Westfal fragliche Koniferenreste angegeben (*Carpentieria*, evtl. aber in der Nähe der Dicranophyllophyten stehend; s. dort).

Die frühen Koniferen („transition conifers“) zeigen intermediäre Merkmale zwischen Cordaiten und modernen Koniferen, wobei aber unklar ist, ob sie wirklich ein Übergangsstadium ausgehend von den Cordaiten repräsentieren. Man geht daher davon aus, dass es sich bei Cordaiten und Koniferen um Schwestergruppen handelt, die Koniferen also nicht direkt aus Cordaiten hervorgegangen sind, sondern dass beide Gruppen einen gemeinsamen Vorläufer haben.

Walchiaceae synonym Lebachiaceae (neuerdings aufgeteilt in drei Familien: Utrechtiaceae [früher Lebachiaceae], Emporiaceae, Majoniaceae). *Walchia (piniformis et gallica)* im Stefan des St.-Etienne-Kohlebeckens in Frankreich, aber *Walchia* ebenfalls in den O-Karbon/U-Perm Grenzflora Arizonas.

Kleine Bäume (kleiner als Cordaiten), schlanker, monopodialer Stamm, araukariensprechender allgemeiner Aufbau. Zweige zu fünft oder sechst blattachselständig etagenförmig, fiederig verzweigt; sie fielen (wie Wedel) als Ganzes ab. Auch die Seitenzweige selbst waren regelmäßig und „araukaroid“ verzweigt. Wie bei der rez. *Araucaria excelsa* (Norfolk-Inseln) saßen die

Seitenzweige zweiter (d.h. normalerweise letzter) Ordnung regelmäßig fiedrig. Blätter an allen Achsen spiralig und allseitig angeheftet. An der Hauptachse und in geringerem Umfang auch an Achsen erster Ordnung Gabelblätter (!).

Keine Ruheknospen, keine Jahresringe im Holz.

Markraumaussgüsse heißen *Tylodendron*, strukturerhaltene Hölzer *Dadoxylon* (Sammelgattung). Eingeschlechtliche Zapfenblüten; diese Zapfenblüten saßen in Verlängerung der Achsen 2., gelegentlich auch an Achsen 1. Ordnung. Die „Blüten“ der Walchiaceen haben denselben Grundaufbau wie die Blütenstände der Cordaitales oder frühen Ginkgophyten (*Trichopitys*); es handelt sich um eine (gegenüber den Cordaitales allerdings durch Internodienreduktion verkürzte) Blütenachse, an der im weibl. Geschlecht spiralig die Schuppenkomplexe und im männl. Geschlecht Sporophylle saßen.

Walchia stirbt am Ende des U-Perms aus, während Voltziaceae (*Ullmannia*) dann dominieren. Der Blütenzapfen von *Walchia* ist eine Weiterentwicklung des noch lockeren Blütenstandes der Cordaiten. Zweige bis 80 cm lang, in Quirlen angeordnet, Stammdurchmesser max. 10 cm, d.h. relativ kleine Bäume. Äste in Wirteln horizontal stehend.

Die beiden Beblätterungsformen von *Walchia* (anliegend bzw. hakenförmig vom Zweig abstehend; Blättchen nadelförmig bis etwas dreieckig, laufen nicht an der Achse herab) führten zur Aufstellung von 2 Gatt. (*Lebachia* und *Ernestiodendron*). Blätter nadelförmig und spiralig angeordnet; an den Hauptachsen und in den Blütenregionen treten einmal gegabelte Blättchen auf (ursprüngliches Merkmal; die Deckblätter der weiblichen Blüten sind durchweg gegabelt). Lebachienblätter weisen eigentümlicherweise Haare auf. Weibl. Zapfen (*Gomphostrobus*) stehend, männl. Zapfen hängend. *Gomphostrobus* 10 cm lang, an der Hauptachse stehen in spiraliger Anordnung Brakteen. Bei *Ernestiodendron* sind die weibl. Zapfen länger (10 bis 20 cm), männl. Zapfen 2,5 cm, ähnlich *Lebachia*. Männl. Blüten ähneln heutigen Koniferenblüten (einachsige Ährenblüten), Sporophylle spiralig an der Achse. Pollenkörner mit ringförmigem, am distalen Ende unterbrochenen Luftsack wie bei Cordaitales. Samenanlagen wie bei Cordaiten flach gebaut (platysperm), im Gegensatz zu den Cordaiten waren aber die reifen Samen nicht gestielt.

Pollenzapfen von Walchien aus dem Stefan B/C von Kansas sind 5 cm lang, 1 cm breit, zylindrisch, einfach organisiert; sie weichen stark vom Pollenzapfentyp der Pinaceae ab. Die weite geographische (Nordamerika, Europa) und stratigraphische Verbreitung dieses Zapfentyps spricht dafür, dass es sich um die ursprüngliche Morphologie der Pollenzapfen der Koniferen handelt (J. Palaeont. 72, 571).

Bemerkenswert sind Gabelblätter an der Hauptachse (schwächer auch an Achsen 1.Ordnung), bei *Lebachia* häufiger als bei anderen Gattungen; Gabelebene senkrecht zur Auszweigungsebene der Blätter. Merkwürdig sind gelegentliche „Gallensprosse“, bei denen die Nadeln noch sehr lange, teilweise wiederum gegabelte Telome tragen.

Rezent werden Gabelstrukturen noch als Gabeladern bei *Agathis* und *Podocarpus* (ausnahmsweise auch an den kräftigeren Zweigen von *Araucaria excelsa*) sowie an den apikal gekerbten Blättern an Jugendsprossen und Basalabschnitten älterer Sprosse mancher *Abies*-Arten angetroffen.

Arten (weitgehend nach REMY und REMY):

Walchia filiciformis: Autun; Blättchen 6 mm lang, 1,5 mm breit; sitzen den Achsen fast rechtwinklig an, Spitzen hakenförmig um fast 90 Grad gekrümmt. Verteilung der Spaltöffnungen an Cordaiten erinnernd.

Walchia germanica: höheres Autun. Blättchen deutlich gekielt, rechtwinklig von der Achse abgespreizt, im letzten Viertel konkav hakenförmig aufwärts gebogen. 6 – 10 mm lang, 1,5 mm breit, laufen in einer schlanken, nadelförmigen Spitze aus.

Lebachia piniformis (hohes Stefan, Autun): Blättchen nadel- bis schuppenförmig, Blättchen laufen an den Achsen herab (im Gegensatz zu *Walchia*), Blättchen schwach konkav bis S-förmig gekrümmt, 7 mm lang, 1 mm breit.

Walchia (?*Lebachia*) *geinitzii*: ?höheres Autun, Saxon: Blättchen derb, gewölbt, rundlich dreieckig wirkend, unter spitzem Winkel spiralig an der Achse inseriert bzw. ihr dicht anliegend. 2-3 mm lang, 1 – 1,5 mm breit, die Achse herablaufend.

Paranocladus: stark schuppenförmige Abwandlung der Blätter, nahe mit *Lebachia* verwandt.

Moyliostrobus (Perm von Texas) mit einer Kombination von Zapfenmerkmalen von *Lebachia* und *Ernestiodendron*.

Nach neueren Angaben (s. URANIA) *Lebachia* mit 14 Arten, *Ernestiodendron* nur mit einer Art.

a2) Fam. Thucydiaceae (*Thucydia*; Stephan von Ohio; Habitus ähnlich Zimmertanne)

a3) Fam. Emporiaceae (*Emporia*, *Hanskerpia*: O-Karbon Nordamerikas)

a4) Fam. Majonicaceae (O-Perm: *Majonica*, *Lebowskia*, *Pseudovoltzia*, *Dolomitia*, *Cassinisia*)

Pseudovoltzia: heterophyll, schlanke Nadeln und kurze Nadeln stehen relativ locker spiralig, Fruchtschuppe aus 3 sterilen und 2 fertilen Schuppenelementen.

P. liebeana (Thuring): linealische Blätter, stark zugespitztes Ende, im Winkel von 45 Grad stehend. Zunehmende Blattlänge zur Astspitze hin. *P. liebeana* eine typische Konifere des Zechsteins, aber auch schon im ob. U-Perm (ob. Leonardian) von Texas.

a5) Fam. Bartheliaceae (*Barthelia*, O-Karbon, Nordamerika)

a6) Fam. Ullmanniaceae (O-Perm bis Trias, ? Lias)

Ullmannia: zungenförmige bis linealische Blätter, plump schuppenförmig, den Zweigen dicht anliegend, etwas an den Achsen herablaufend, sehr dicht in spiraliger Anordnung stehend. Stark xeromorpher Nadelbau mit tief eingesenkten Spaltöffnungen. Einige Arten stark heterophyll. Fruchtschuppen modern (der aus 5 noch erkennbaren Einzelschuppen bestehende Fruchtschuppenkomplex ist zu einem einheitlichen Organ verwachsen; es wird nur 1 Same

ausgebildet; Deckschuppe einfach und meist kürzer als die Fruchtschuppe). Holz von araucaroidem Charakter.

Ullmannia bronni: rundlich-eiförmige, stumpfe Blätter, schuppenförmig, sehr dicht stehend, an den Spitzen zur Achse hin gekrümmt; Saxon und Thuring.

Ullmannia frumentaria: kurz-zungenförmig bis linealische, sehr dicht stehende Blätter in schraubiger Anordnung. Männl. Zapfen 2 cm lang, 1 cm breit. Weibl. Zapfen als 1 cm große "Beeren", die aber Zapfenschuppen sind. Blätter gerade bis schwach sichelförmig gebogen. Thuring, im deutschen Zechstein weit verbreitet.

Ullmannien werden im höheren U-Perm dominierend. Heterophyllie bei Ullmannien (Sonnenzweige dicht mit kurzen Nadeln, Schattenzweige locker mit langen Nadeln; Ursache sind krasse Änderungen der Niederschlagsmenge). Zapfen nur auf kurz-nadeligen Sonnenzweigen, männl. Zapfen 2,5 cm lang und von araucarienähnlichem Bau; weibl. Zapfen locker gebaut mit erbsengroßen kugelförmigen Samenanlagen; weibl. Zapfen stehen aufrecht an Sonnenzweigen.

Im Gegensatz zu den meisten Familien der Voltziales überlebten die Ullmanniaceae die PTG und reichten bis in die Trias, möglicherweise sogar bis in den Lias.

a7) „Fam. Voltziaceae“ (*Voltzia*, *Glyptolepis*, *Schizolepis*, *Quadrocladus*; letztere eng mit *Ullmannia* verwandt). Ab (höherem) U-Perm, Rückgang ab Trias; bis Lias.

Baumförmig; typisches araucaroides Holz wie bei Lebachiaceae. Blätter spiralig angeordnet, schuppenartig, lanzettlich oder als lange Nadeln. In den vegetativen Abschnitten ähneln die Voltziaceae bereits sehr stark den modernen Koniferen:

Die Laubblätter sind bei den Voltziaceae zu typischen Nadelblättern geworden; *Voltziopsis*, *Voltzia* aber noch heterophyll (Nadeln an Zweigenden lang, flach und stumpf, an den basalen Teilen kürzer, schwach gekrümmt, 4-kantig). Weiblicher Blütenbau (locker, mit Schuppenkomplexen) wie bei Cordaiten und Walchiaceen, bei den meisten Voltziaceen fehlt dagegen die für Walchiaceen noch typische Gabelung der Deckschuppe (Ausnahme: *Voltziopsis africana* aus O-Perm oder Trias mit gegabelter Deckschuppe). Deckschuppe, sterile und fertile Telome bilden 3 noch kaum miteinander verwachsene Organe.

Die männlichen Blüten der Voltziaceae weichen nur wenig von den Lebachiaceae und Pinaceae ab; sie haben damit früher als die weiblichen Blüten den modernen Bauplan erreicht. Die weiblichen Blüten zeigen dagegen im zeitlichen Verlauf eine allmähliche Entwicklungstendenz in Richtung auf die modernen Koniferen, z.B. Pinaceae. Im Gegensatz zu den Samen von Cordaiten und Farnsamern gelang es, bei einem Samen aus einem Voltziaceen-Zapfen des Perm embryonales Gewebe nachzuweisen: der Embryo wurde vor dem Ausfall des Samens aus dem Zapfen gebildet (was dem Status der meisten modernen Samenpflanzen entspricht); bei Cordaiten und Farnsamern entwickelten sich Embryonen vermutlich erst nach dem Abfallen des Samens.

Gattungen:

Voltzia: heterophyll; Nadeln oft recht lang und schmal, Zweige mit kurzen Nadeln i.d.R. sehr dicht in engen Spiralen benadelt. Fruchtschuppe läßt noch die Ableitung aus dem radiären

Schuppenkomplex der Walchiaceae erkennen; 5 – 8 weitgehend verwachsene Schuppenelemente liegen in einer Ebene.

ZIMMERMANN (1959) stellte *Yuccites* aus dem Buntsandstein unter Vorbehalt in den Verwandtschaftskreis der Ullmanniaceae (einsamiger Schuppenkomplex, noch an Cordaiten erinnernde Belaubung). (TAYLOR et al. 2009 erwähnen *Yuccites* nicht).

Fam. Aethophyllaceae:

Aethophyllum stipulare als krautige Konifere in der U-Trias (Vogesen); ältestes bekanntes krautiges Nadelgehölz. Der bis 2 m hohe Stamm besteht überwiegend aus Markparenchym (nur Wurzel mit Sekundärholz). Einzige nicht-holzige (krautige) Art der Nacktsamer. Eigene Familie (Aethophyllaceae) im Übergangsfeld zwischen Voltziaceen und modernen Koniferen. Schnelles Wachstum ähnlich modernen Kräutern; 30 cm hohe Exemplare waren bereits fertil.

TAYLOR et al. (2009) stellen keine Familie Voltziaceae auf, sondern fassen die übrigen Taxa als „sonstige Voltziales“ ohne sichere Familienzuordnung zusammen, erwähnen aber, dass diese früher typischerweise den Voltziaceae zugeordnet wurden.

Unter die „sonstigen Voltziales“ fallen:

Glyptolepis: Perm bis O-Trias, ähnlich *Voltzia*

Conewagia: O-Trias

Voltziopsis: Perm bis O-Trias der Südhalbkugel

Voltzia heterophylla (s.o.)

Quadrocladus (s.o.) (Perm)

Florinostrobus (O-Trias) – evtl. Affinitäten mit den Majonicaceae

Tricranolepis: O-Trias bis Lias

Swedenborgia: Trias, Lias

Aethophyllum (s.o.)

Ferugliocladus (Ferugliocladaceae, U-Perm, Gondwana; einfache Zapfen ohne sterile Brakteen)

Genoites

Buriadiaceae (***Buriadia***; Perm; Gondwana); Samenanlagen nicht in Zapfen organisiert, sondern direkt anstelle normaler Blätter an vegetativen Zweigen!

[c8] Fam. Podozamitaceae (bei TAYLOR et al. nicht mehr innerhalb der Voltziales)]

Podozamites: ob. U-Perm von Texas (s.u.), sonst Trias (häufig im Rhät) bis Wealden; enge Beziehungen zu den Voltziaceae; die Schuppenkomplexe und die – abgesehen von der geringeren Größe – an Cordaiten erinnernden „parallelnervigen“ (eigentlich gabelnervigen) Blätter rechtfertigten aufgrund ihrer Abweichung von den Voltziaceae die Aufstellung einer eigenen Familie (Podozamitaceae) innerhalb der Voltziales. Männliche Blüte als Zapfenblüte. Neuerdings bereits im ob. U-Perm (ob. Leonardian) von Texas (J. Palaeont. 75, 449).

TAYLOR betrachtet *Podozamites* als einen Morphogenus sowohl im Zusammenhang mit Utrechtiaceae (zusammen mit *Cycadocarpidium*; Trias) wie auch mit Podocarpaceae der

Unterkreide. *Podocarpus lanceolatus* wird auch aus den Yixian-Biota berichtet, *Podocarpus* und *Lindseycladus* als Podocarpaceae aus der ob. Unterkreide Brasiliens (TAYLOR et al.).

Die Podozamitaceae, Ullmanniaceae und Swedenborgiaceae werden von ZIMMERMANN als Übergangsgruppen zwischen den Voltziales und den heute lebenden Coniferae aufgefasst.

b) O Pinales = Abietales (syn. Cupressales) = Coniferales

Domierende Gruppe der rezenten Gymnospermen. Pinaceae und Taxodiaceae dominieren heute auf der Nordhalbkugel, Araucariaceae und Podocarpaceae beschränken sich fast ganz auf die Südhalbkugel. In tropischen Gebieten äußerst spärlich vertreten. Rezent 50 Gattungen, von diesen sind 20 Gattungen mit ca. 200 Arten aber (auch) in den Tropen vertreten, am wenigsten im tropischen Afrika (dort: *Juniperus*, *Callitris*, *Pinus*). Noch unklar, ob die Coniferales ein Monophylum darstellen oder sich polyphyletisch aus Gymnospermen vom Voltziales-Grad entwickelt haben (TAYLOR et al.).

b1) Fam. Palissyaceae

Keuper bis Jura; *Palissya*; *Stachyotaxus* (O-Trias); *Metridiostrobus* (O-Trias); unklar, ob die Palissyaceae eine Reduktionslinie repräsentieren, die zu den rezenten Cephalotaxaceae führt, oder ob sie sich ohne Beziehung zu modernen Koniferen aus *Ernestiodendron* (ad Utrechtiaceae) entwickelt haben. Hölzerne Büsche oder Bäume mit alternierend arrangierten vegetativen Ästen; weibliche Zapfen terminal. 3 Gattungen. Ähnlichkeiten mit den Cephalotaxaceae und der Podocarpaceae *Dacrydium*.

b2) Fam. Cheirolepidiaceae

Keuper bis M-Kreide (naA Oberkreide, ?fraglich im Untertertiär) u.a. in Europa und Argentinien; sicher noch im Cenoman Tschechiens. Im Mesozoikum sehr erfolgreich und weit verbreitet.

Androvettia aus der Oberkreide als mögliches Mitglied der Cheirolepidiaceae (farnartige Beblätterung mit verflachten, fusionierten Zweigen, die die Funktion von Blättern erfüllen = Phyllocladien; gewisse Ähnlichkeit mit der rezenten *Phyllocladus*). *Classopollis*-Pollen sind von der O-Trias bis zum Maastricht nachweisbar!

Als Gründe für das Aussterben der einst so erfolgreichen Cheirolepidiaceae noch vor der KTG wird neben der Konkurrenz durch moderne Koniferen und Angiospermen auch ein Verlust der Lebensräume durch steigende Meeresspiegel diskutiert, wodurch die flachen Küstenebenen, in denen die Cheirolepidiaceae gediehen, überflutet wurden.

Evtl. Übergangsstadium zwischen Voltziales und Taxodiaceae, naA aber zwischen Voltziales und Podocarpaceae (s. URANIA S. 290). Im Mesozoikum weit verbreitet und ökologisch bedeutsam. Dem Vorkommen der *Classopollis*-Pollen nach zu urteilen dominierend in manchen Küstengebieten, weit verbreitet in warmen Gebieten niedriger Paläobreiten besonders während der Kreide.

Beziehungen zu modernen Familien nach wie vor ungeklärt, kladistisch wohl innerhalb der modernen Familien positioniert (TAYLOR et al. 2009).

Einige Taxa als mehrere Meter hohe Bäume, andere eher klein-krautig oder kleine Sträucher. Große morphologische Diversität, vermutlich einziges gemeinsames Merkmal ist ein spezifischer Pollentyp (*Classopollis*).

Zypressenähnliches Aussehen; Zweige mit dicht stehenden spiralg angeordneten Schuppenblättern (ähnlich Cupressaceae, allerdings stehen bei letzteren die Blätter gegenständig oder wirtelig). Blütenbau zeigt Ähnlichkeiten zu Araucariaceae und Podocarpaceae. Pollenkörner ohne Luftsäcke. Weibliche Zapfen aus zahlreichen, meist gelappten Zapfenschuppen; die weiblichen Organe erinnern besonders an Podocarpaceae, was Anlass zur Annahme gibt, dass die Cheirolepidiaceae die Vorläufer der Podocarpaceae (ab U-Trias) darstellen. An der Sporophyllunterseite noch zahlreiche Mikrosporangien wie bei Araucariaceae (primitives Merkmal!), Umhüllung der Samenanlagen ähnlich Podocarpaceae (pseudoangiospermid!).

Pollen mit pseudangiospermider Organisation (Keimstelle wie bei Pteridospermen, Cycadeen, Angiospermen). Samenanlage weitgehend von Deckschuppen umschlossen. Sprosse dicht mit derben, schuppenförmigen Blättern besetzt. Zapfen voltziaähnlich. Da bei der Reife der Schuppenkomplex aus 2 großen und 3 kleinen Schuppen mit 2 Samenanlagen als Ganzes herausfällt, bleiben nur noch leere, nur noch Deckschuppen (Brakteen) tragende Zapfen übrig (*Hirmeriella*, O-Trias bis Lias; früher als eigene Gattung aufgefaßt). Männl. Blüten eibenähnlich. Pollen (*Classopollis*) mit einer an Angiospermen erinnernden Wandstruktur.

Zu Beginn der Unterkreide noch häufig, werden sie als Pseudoangiosperme im Verlauf der Unterkreide zurückgedrängt.

Gattungen: *Cheirolepis*, *Microcheiris*, *Indostrobus*, *Tacostrobus*,
Pseudofrenelopsis (Wealden; hoher Baum, Stämme bis 70 cm Durchmesser; Holz vom
Protopodocarpoxylo-Typ; Tracheiden-Tüpfelung protopinacös bis cupressoid)
Tomaxellia (U-Kreide)
Cupressinocladus (*Protocupressinoxylon*; O-Jura, Wealden)

Vegetative Beblätterung: *Brachyphyllum*, *Frenelopsis*, *Pagiophyllum*, *Pseudofrenelopsis*,
Cupressinocladus, *Glenrosa*, *Tarphyderma*

Samenzapfen: *Hirmeriella*, *Pseudohirmerella*, *Classostrobus*

b3) Fam. Araucariaceae

Die Araucariaceae entstanden vermutlich im Oberperm oder der Untertrias aus Ullmannien; speziell *Ullmannia frumentaria* weist nicht nur Blätter und Holz ähnlich *Araucaria* auf, auch ihr

Brakteen-Schuppen-Komplex weist Beziehungen zu Araucariaceae auf; nach TAYLOR et al. besteht aber noch kein Konsens über die Position der Araucariaceae. Maximum der Araucariaceae im Jura, ab Kreide Rückgang an Diversität und geographischer Verbreitung. Laut TAYLOR et al. bereits im Paläozoikum vertreten.

Gattung *Araucaria* wahrsch. ab Keuper, sicher ab Lias (Stämme von *Araucarioxylon arizonicum* im Wolverine Petrified Forest, Utah, aus dem Keuper). Aus der Trias von Virginia wird *Primaraucaria* berichtet. Reproduktive Strukturen von Araucariaceae (*Araucarites*) mindestens (!) seit Trias; Holz- und Blattfossilien mit Ähnlichkeiten zu modernen Araucariaceae könnten auch auf einen noch früheren Ursprung deuten, konnten aber nicht mit Sicherheit den Araucariaceae zugeordnet werden, da z.B. auch Glossopteridales araucaroides Holz aufweisen (auch Holz des jurassischen *Pentoxylon* täuscht eine Herkunft von Araucariaceen vor); Holz vom *Dadoxylon*=*Araucarioxylon*-Typ (mesozoisch) wird dagegen den Araucarien zugesprochen, darunter aus dem Petrified Forest National Monument of Arizona (Keuper). Allerdings ist dieser Holztyp nicht spezifisch für Araucarien; er findet sich auch bei basalen Koniferen wie Voltziaceae, Lebachiaceae sowie bei Cycadales und Cordaitales. Das meiste Araucarienholz wird heute als *Agathoxylon* klassifiziert. Araucarienholz ist schwierig von *Dadoxylon* zu unterscheiden, was u.a. auch von Cordaiten gebildet wurde.

Albertia (U-Trias) wegen der Ähnlichkeit mit der rez. *Agathis* (Kaurifichte Australiens) evtl. mit Araucarien verwandt. *Podozamites* (Rhätolias, früher zu den Cycadeen gestellt) mit lanzettlichen, parallelnervigen Blättern erinnert ebenfalls an *Agathis*; von ZIMMERMANN (1959) in eine eigene Fam. Podozamitaceae als Übergangsgruppe zwischen der Ordnung Voltziales und den modernen Coniferae aufgefasst (s.o.). Samen, die an *Agathis* aus der Kreide erinnern, wurden aus dem ob. U-Perm (ob. Leonardian) von Texas berichtet (J. Palaeont. 75, 449).

Im Dogger und Malm *Araucaria*-Arten von > 100 m Höhe, 3 m Stammdurchmesser (*Araucarioxylon*-Stämme bis 60 m Länge; *Agathoxylon*), damals mit mehreren der rezenten Sektionen in Europa (England), Japan, Nordamerika vertreten; bis in die Kreide weit verbreitet (einschl. Nordhemisphäre); die derzeitige Reliktverbreitung geht bis ins Tertiär zurück. Deutliche Jahresringe in arktischen Araucarienhölzern des Jura (*Protocedroxylon araucaroides*). Im Jura auch in Europa und Grönland; fossile Zweige aus dieser Zeit werden als *Brachyphyllum* (z.B. Lias, Malm), *Plagiophyllum* und *Geinitzia* bezeichnet (alle drei Gattungen z.B. im Dogger von Yorkshire). Den Zweigen *Brachyphyllum mammilare* konnten die Zapfen *Araucarites phillipsii* zugeordnet werden; dies sind Organgattungen einer eindeutigen Araucariacee des Doggers. Bei *Plagiophyllum kurri* (Dogger) ist die Beziehung zu den Araucarien aufgrund andersartigen Zapfen allerdings eher fraglich. Die Sprosse von *Geinitzia* ähneln z.B. der rez. *Araucaria heterophylla*, aber auch der permischen *Walchia*. Des weiteren *Araucariodendron* aus der U-Kreide Asiens.

Brachyphyllum ist allerdings ein Morphogenus, der auch im Zusammenhang mit Cheirolepidiaceae gefunden wird (*B. patens* aus der O-Kreide Europas könnte zu den Cheirolepidiaceae gehören).

Proaraucaria als Organgattung für Araucarienzapfen aus dem Jura der Südhalbkugel. Diese Araucarienzapfen, aber auch diejenigen des Alttertiärs Patagoniens zerfielen im Gegensatz zu heutigen Formen noch nicht bei der Reife; dabei werden heutzutage die großen Schuppenkomplexe (bis 7 cm) freigesetzt; der Schuppenkomplex stellt eine nussähnliche Trockenfrucht dar.

Jurassische Araucarien sind aus Indien, Australien und England bekannt, Funde aus der Kreide stammen aus Europa, Afrika und Nordamerika. Insgesamt stellten die Araucariaceae ein häufiges

und wichtiges Element der Flora von Keuper, Jura und Kreide in beiden Hemisphären, zogen sich aber seit Beginn des Tertiär zurück. Noch in der Dutlu-Formation (oberes Maastricht) der Türkei.

Die Beschränkung auf die Südhalbkugel erfolgte erst im Alttertiär; aber auch auf der Südhalbkugel erfolgte ein Rückgang; so spielten sie noch in der O-Kreide Südafrikas eine große Rolle (Holzgattung *Dammaroxylon*), fehlen dagegen heute in Südafrika. *Agathis* war dagegen immer auf die Südhalbkugel beschränkt und ist dort ab der Kreide nachweisbar.

Araucarioides-Beblätterung aus dem Eozän Tasmaniens könnte zu *Wollemia* gehören. *Wairarapaia*-Zapfen aus der Kreide Neuseelands ähneln *Wollemia*-Zapfen. Auch Pollen (*Dilwynites*) weisen darauf hin, dass *Wollemia* schon in der Kreide existierte. Sie finden sich ab dem Turon und sind nicht von den Pollen von *Wollemia* zu unterscheiden.

Die Angaben über das Erlöschen der Araukarien in Europa und Asien divergieren; so wird angegeben, dass sie zwar noch in der untersten Kreide weltweit verbreitet waren, vor 125 MA aber in Europa, Asien und Afrika ausstarben; naA. Araucarien noch im Eozän des Geiseltales und „*Agathis*“ *australis* als Kandidat für den Ursprung des baltischen Bernsteins. Angaben über Araukarien im Eozän beruhen aber auf der unsicheren Einordnung der *Doliosstrobilus*-Zapfen, von denen nicht klar ist, ob sie den Taxodiaceae oder Araucariaceae zuzuordnen sind (auch in Messel nachgewiesen). In der Oberkreide sind noch Araukarienhölzer in Südafrika nachweisbar. Inzwischen ist klar, dass Araukarien an der KTG in Europa und auf der ganzen Nordhalbkugel erloschen sind (der ober-oligozäne/miozäne Bernstein in Neuseeland stammt aber von Vorläufern der rezenten *Agathis australis*; auch er ist sehr inklusenreich).

Letztendlich kann aber von den Blattfossilien ebenso wenig wie vom fossilen Holz sicher auf das Vorliegen von Araucariaceae geschlossen werden; diagnostisch sind nur die Fortpflanzungsorgane. Zapfenschuppen ähnlich denen der rez. *Araucaria* sind seit der Trias bekannt. Die berühmten Zapfen von *Araucaria mirabilis* aus dem versteinerten Wald von Cerro Cuadrado (Patagonien) (Datierung nicht ganz sicher, Malm oder Dogger) zeigen große Ähnlichkeiten mit der rez. *Araucaria bidwillii*. Im Tertiär war *Araucaria* an der Bildung der Braunkohle von Victoria/Australien beteiligt (daneben auch *Agathis*).

Rezent umfaßt die Familie nur noch 3 Gattungen (*Agathis*, *Araucaria*) mit je ca. 20 Arten; nur 2 Arten (*Araucaria*) in Amerika, alle übrigen in Australien und Neuguinea. In Afrika kommen keine Araucariaceae mehr vor. Neuentdeckte 3. Gattung: *Wollemia*.

Primitive Merkmale der rezenten Araucariaceae: manchmal gabelnervige Blätter; araucaroides Tüpfelung der Tracheiden; zahlreiche Mikrosporophylle, eigenartiger Bestäubungs- und Keimungsmechanismus.

***Araucaria*:**

Fossil die älteste und am weitesten verbreitete Gattung der Familie. Rez. 15 - 20 *Araucaria*-Arten, auf Südhalbkugel beschränkt (Südamerika: 2 Arten; Australien, Neuseeland, Südpazifische Inseln, größter Artenreichtum mit 7 Arten in Neukaledonien). In Südamerika nur *A. angustifolia* (Südbrasilien, Nordargentinien, Brasilianische Araukarie; bis 30 m hoch) und *A. araucana* (in Höhen von 600 bis 1800 m in Südchile und angrenzenden Gebieten SW-Argentiniens zwischen 37. und 40. Breitengrad; Höhe bis 49 m, bis > 1000 Jahre alt; feueradaptiert, wächst zusammen mit *Nothofagus antarctica*; sie stößt im 2. Jahrhundert ihres Lebens die unteren Äste ab). Feuer spielen bei der Struktur dieser gemischten Wälder eine entscheidende und formende Rolle. Die Zapfen von Araukarien können bis zu 24 cm Länge (*A. rulei*) und 30 cm Durchmesser (*A. bidwillii*) erreichen. Im Gegensatz zu den übrigen Koniferen Samenzapfen aus vergrößerten

Deckschuppen in dicht spiraliger Anordnung aufgebaut; jede Deckschuppe trägt eine Samenanlage. Samen stark verdickt (*Araucaria*) oder einseitig geflügelt (*Agathis*). Keimling mit 2 oder seltener 4 Keimblättern. Samen von *A. araucana* und *A. angustifolia* (Brasilianische Araukarie) essbar, 4 cm lang/2 cm breit; Zapfen von *A. araucana* bis 1,6 kg schwer, bis 200 Samen, überwiegend durch Papageien verbreitet. Hauptnahrung der Pehuenchen-Indianer.

Zweige mit großem Mark; Harzgänge nur in der Rinde. Stamm mit stark entwickeltem Sekundärholz. Einzige rezente Koniferen mit araucaroider Tüpfelung (aber auch bei Cycadeen).

Größe: *A. heterophylla* (= *excelsa*), bis 70 (naA 57) m hoch (Norfolkinseln, 1500 km östl. Australien), *Araucaria araucana* (Anden) bis 50 m, *A. bidwillii* (die Samen sind eine australische Delikatesse) und *A. hunsteinii* (höchster einzelner Araucarienbaum: 89 m). Der Zellaufbau des Holzes der Araucarien entspricht dem 200 - 300 MA alter Nadelbäume; in der Jugend andere Nadelformen als im Alter als Indizien für ein hohes Alter der Araucarien-Linie. Bei *A. heterophylla* sind die Blätter junger Exemplare dünn-nadelförmig, bis 1,2 cm lang, zurückgebogen, die Blätter erwachsener Exemplare dagegen schuppenförmig, nur 4-5 mm lang.

Agathis:

Agathis (= *Dammara*) (ca. 21 Arten: Philippinen, Fidschi, Neukaledonien, Queensland in Australien, N-Neuseeland) mit breiten Blättern anstelle von Nadeln!, z.B. Kaurifichte (*A. australis*) aus Neuseeland, Südostasien, Australien bis 40 m hoch, Dammartanne (*A. dammara*) von den Phillipinen, Molukken, Sulawesi, Borneo, Malaysia bis 60 m hoch, Kauri (*A. robusta*) aus Queensland, westl. Neuguinea bis 45 m hoch. Alle Arten stark endemisch; Gesamtverbreitung nur vom 10,3. (naA. 18.) Grad nördl. Breite (Philippinen) bis 38. Grad südl. Breite. Alle Arten außer *A. australis* auf die Tropen beschränkt, bis 2500 m Höhe; in ihren jeweiligen Ökosystemen stellen die *Agathis*-Arten meist die höchsten Bäume dar. *Agathis* ist als *A. jurassica* fraglich bereits im Mitteljura in Australien nachgewiesen (wahrscheinlich handelt es sich aber um *Podozamites*). 25 – 15 MA alter Bernstein aus Neuseeland geht auf *Agathis*-Vorläufer zurück; auch heutzutage bildet *Agathis* viel Harz.

Wollemia:

Wollemia nobilis (entdeckt im August 1994): rezent am nächsten zu *Agathis* stehend, fossil am allernächsten aber zu *Araucarioides* aus der Kreide und dem Alttertiär. Auch die Pollen ähneln stärker den fossilen Araucariaceae als rezenten Taxa. Nur aus dem Wollemi-Nationalpark bekannt, zunächst ca. 40 adulte Bäume und 200 Sämlinge, nach neueren Angaben 80 bzw. 100 Individuen in drei Populationen (zzgl. 300 Jungpflanzen). Kladistisch basalste rezente Araucariaceae.

Bis zu 40 m hoch, säulenförmige Kronenform. Rinde der jüngeren Bäume rotbraun mit schuppiger Struktur. Borken der älteren Stämme schokoladenfarben mit blasiger und knotiger Struktur (1 cm große Knoten, die aussehen wie „Schokoladenkugeln“). Ältere Nadeln vierzeilig angeordnet. Einhäusig-getrenntgeschlechtlich (männliche und weibliche Zapfen auf dem gleichen Baum). Weibliche Zapfen im oberen Bereich des Baumes, bis 10 cm Durchmesser und bis 10 cm lang; männliche Zapfen etwa 10 cm lang, 2 cm im Durchmesser, im unteren Teil des Baumes. Zapfen am Ende der Seitenzweige; außergewöhnlich ist, dass nach der Samenreife nicht nur der alte Zapfen, sondern der gesamte Seitenzweig abgeworfen wird.

Der Baum kann aus dem Wurzelstock neue Stämme bilden (sehr ungewöhnlich für Koniferen) und sich vegetativ vermehren, was als Anpassung an Waldbrände gewertet wird; viele Pflanzen daher von der Basis an mehrstämmig (Natwiss. Ru. 12/2006 S. 677).

Gärtnerische Reproduktion erfolgreich, Temperaturspektrum – 5 bis + 45 Grad (in Japan wurden Tiefsttemperaturen von – 12 Grad überstanden). Die Wildpopulation zeigt nach DNS-Untersuchung keine wahrnehmbare Variation, ist somit praktisch klonal (geringe Populationsstärke sowie vegetative Vermehrung). Alle Wollemien (an allen drei Standorten) bilden einen Klon, was mit der Vorliebe für vegetative Vermehrung zusammenhängen dürfte (obwohl sexuelle Vermehrung im Freiland beobachtet wurde).

Araucariaceen mit einem wollemia-typischen Mix aus Merkmalen von *Araucaria* und *Agathis* sind aus der Kreide Australiens bekannt, Pollen von *Wollemia* ist nicht zu unterscheiden von der fossilen Pollengattung *Dilwynites* aus der O-Kreide Australiens und Neuseelands.

rbcL-gen-kladistische Untersuchungen (rbcL ist ein Gen der Chloroplasten-DNS) von *Wollemia*, *Araucaria*, *Agathis* ergaben: die Monophylie der Araucariaceae, die Monophylie der Gattungen *Araucaria* (5 Arten untersucht) und *Agathis* (4 Arten untersucht), *Wollemia* als Schwestergruppe von *Agathis*; die Pinaceae als Schwestergruppe aller anderen Koniferen.

Eine umfangreiche molekularkladistische Untersuchung aus dem Jahr 2014 ergab folgenden Kenntnisstand zur Geschichte der Araucariaceae (PLoS One 2014; 9 (10) e110308):

Kladogramm (nach molekularen Daten):

- *Pinus*
- *Taxus* + (*Cryptomeria* + *Taxodium*)
- Podocarpaceae
- *Wollemia* + *Agathis*
 - (*Araucaria angustifolia* + *A. araucana*) + (*A. bidwillii* + *A. hunsteinii*)
 - Südamerika Südamerika O-Australien Neu-Guinea
 - *A. cunninghamii* (Nord-Australien, Papua-Guinea, Teilgebiet Indonesiens)
 - *A. heterophylla* (Norfolk-Inseln)
 - Ab jetzt: neukaledonische Araukarien
 - (*A. rulei*, *muelleri*, *bernieri*, *luxurians*, *nemorosa*, *columnaris*,
humboldtensis, *scopulorum*, *schmidii*, *laubenfelsii*, *subulata*,
biramulata, *montana*).

Dichotomiedaten:

Die ältesten Pollenfossilien von Walchien (*Potonieisporites*) stammen aus dem Langsettian und sind 313 - 314 MA alt (Schottland), die ältesten Makrofossilien von Walchien 306 – 308 MA (*Hermitia*) (Westphalian D, Niederlande). Rezente Koniferenfamilien reichen bis in die Trias zurück.

Die Dichotomie zwischen **Pinaceae und den übrigen Koniferen** muss noch molekularen Daten zwischen Mittelkarbon und Oberperm, noch vor der PTG erfolgt sein.

Die **Linie zu (*Taxus* und den Cupressaceae)** zweigte als zweite Linie der Kronen-Koniferen zwischen oberstem Karbon und M-Trias ab. In dieser Linie liegt dann die Dichotomie zwischen **Taxaceae und Cupressaceae** zwischen Untertrias und Mitteljura, auf jeden Fall nach der PTG. Die Dichotomie zwischen ***Taxodium* und *Cryptomeria***, also innerhalb der Cupressaceae-Kronengruppe, erfolgte zwischen Mittelkreide und Mittel-Tertiär.

Als dritte Linie auf dem Weg zu den Araucariaceae zweigen dann die **Podocarpaceae** ab (zwischen M-Perm und Trias-Jura-Grenze). Älteste Fossilien von Podocarpaceae ab oberstem Perm. Die **Radiation der Kronen-Podocarpaceae** beginnt etwa um die Jura-Kreide-Grenze, mit breiten Konfidenzintervallen zwischen tiefstem Jura und mittlerer Kreide.

Die **Stamm-Araucariaceae** sind demnach zwischen **284 und 202 MA** erschienen. Die Kronengruppe, definiert durch die **Abzweigung der Linie zu (*Wollemia* + *Agathis*)**, erfolgte zwischen Jura-Kreide-Grenze und KTG, die **Dichotomie zwischen *Wollemia* und *Agathis*** zwischen Mittelkreide und Paläozän/frühem Eozän (91 – 55 MA). Die Gattung *Agathis* diversifizierte dann frühestens ab ca. 50 MA in rezente Taxa, möglicherweise erst im jüngsten Tertiär (Entstehung der **Kronengruppe von *Agathis*** vor 55 – 12 MA). Basalste Abzweigung ist *Agathis australis* mit der Spanne zwischen 55 und 12 MA, die meisten folgenden Abzweigungen dürften jünger als 10 MA sein.

Die Gattung *Araucaria*, **d.h. die Araukarien-Kronengruppe**, muss daher irgendwann zwischen Jura-Kreide-Grenze und Paläozän (138 – 60 MA) entstanden sein. Die grundlegende Dichotomie der Gattung *Araucaria* (d.h. ***Araucaria*-Kronengruppe**) in die beiden grundlegenden *Araucaria*-Linien erfolgte zwischen 103 und 29 MA (= Entstehung der Kronengruppe der rezenten *Araucaria*). Das wirft die Frage auf, ob prä-kretazische Fossilien *Araucaria* überhaupt zugeordnet werden können.

Die Linie, die die beiden südamerikanischen Taxa enthält, teilte sich vor 58 bis 9 MA in die Linien zu (*A. angustifolia* + *A. araucana*: Südamerika) und (*A. bidwillii* + *A. hunsteinii*). Die Dichotomien in die jeweils beiden endständigen Arten erfolgten vor < 20 bzw. < 15 MA.

Von der anderen, neukaledonischen Linie (*Eutacta*) zweigte als erstes *A. cunninghamii* vor 51 – 9 MA ab (N-Australien, Papua-Neuguinea, kleiner Teil Indonesiens), gefolgt von *A. heterophylla* (Norfolk-Insel, 1000 km südlich Neukaledonien) vor 35 bis 5 MA. Alle weiteren Arten sind dann auf Neukaledonien beschränkt. Erst vor ca. 10 MA (Spanne 19 – 3 MA) diversifizierten dann die neukaledonischen Taxa mit *A. rulei* als basalstem Taxon. Die neukaledonische Radiation der Araukarien fällt damit weitestgehend oder komplett ins Plio-Pleistozän.

Als fossile Kalibrierungspunkte dienten der älteste sichere Nachweis von *Agathis* (*A. vittata*, Australien, 55 MA). Als ältester Nachweis für *Araucaria* diente ein Brakteen-Schuppen-Komplex aus dem U-Jura (ca. 190 MA) von Nordamerika, der ursprünglich der *Araucaria*-Sektion *Eutacta* zugeordnet wurde (*Eutacta* = *A. heterophylla* und die neukaledonischen *Araucaria*-Arten), was aber nach den neuen molekularen Daten völlig unrealistisch ist.

Die rezente Podocarpaceen-Gattung *Prumnopitys* (s.l.) als ältester Nachweis für die Podocarpaceen-Kronengruppe findet sich direkt an der KTG von Neuseeland. *Austrohamia minuta* aus dem M- bis O-Jura Australiens gilt als sicherer ältester Vertreter der Cupressaceae (s.l.).

Von den 19 *Araucaria*-Arten sind 13 endemisch in Neukaledonien. Man geht heute davon aus, dass Neukaledonien wahrscheinlich erst um die Eozän-Oligozän-Grenze über dem Meeresspiegel auftauchte. Araukarien müssen sich daher auf dem Wasserweg nach Neukaledonien ausgebreitet haben.

Die heutige Diversität der Araucarien unterschätzt ihre frühe Diversität und morphologische Variabilität. Manche Merkmale, die man der Gattung *Araucaria* zuschrieb, müssen nach Entdeckung von *Wollemia* als plesiomorphe Merkmale der Araucariaceae betrachtet werden. Vermeintliche *Araucaria*-Funde aus der Zeit vor der Kreide dürften wahrscheinlich allesamt zu Stamm-Araucariaceae gehören, höchstens aber zu Stammlinien der rezenten Gattungen. Die Vorstellung, dass Kronen-*Araucaria* in der höheren Unterkreide entstand, ist aber mit den molekularen Daten vereinbar, so *A. grandiflora* aus der Sektion *Araucaria* (Patagonien) und *A. atwayensis* aus der Sektion *Eutacta* aus Südaustralien, beide zwischen 105 – 95 MA alt.

Pollen (*Dilurynites*), der sich nicht von demjenigen der rezenten *Wollemia nobilis* unterscheiden lässt, findet sich im Turon (93 – 89 MA) Australiens und Maastricht Neuseelands. Sie gelten als älteste Nachweise von *Wollemia*. Die ältesten sicheren Nachweise von *Agathis* datieren auf 55 bis 50 MA (Australien). Daneben gibt es Makrofossilien ab der U-Kreide, die *Agathis* zugeordnet wurden (z.B. *A. victoriensis*, 110 MA, Südaustralien), die allerdings mangels organischer Erhaltung in ihrer Einordnung unsicher sind. *Wairarapaia* (Alb – Cenoman) und *Emwadea* (ob. Alb) aus der Unterkreide Australiens und Neuseelands wurden nach kladistischer Analyse morphologischer Merkmale als Stammgruppenvertreter der Linie zu *Agathis* + *Wollemia* eingeordnet.

Der jüngste verlässliche Nachweis von *Araucaria* auf der Nordhemisphäre ist 66 MA alt und stammt aus Europa. Der letzte gemeinsame Vorfahr der rezenten Linien der Gattung dürfte allerdings auf der Südhalbkugel gelebt haben. Als Gründe für das Aussterben der Araucariaceae auf der Nordhemisphäre werden klimatische Faktoren sowie Vegetationsveränderungen verantwortlich gemacht, aber auch der KTG-Impakt; auch in Neuseeland verschwand *Araucaria* vorübergehend an der KTG. Man vermutet daher, dass *Araucaria* die KTG in isolierten Refugien in Gondwana überlebte und dann im Paläozän in Gondwana radiierte. Dieses Modell würde auch erklären, warum Araucariaceae-Fossilien aus der Nordhemisphäre aus der Zeit vor der KTG keinen Bezug zu den rezenten *Araucaria*-Taxa zeigen, da sie allesamt nachkommenlos erloschen.

Da das südliche Südamerika und Australien über die Antarktis bis ins Neogen hinein verbunden waren, konnte sich die *Araucaria*-Linie in dieser Region erneut ausbreiten (Sektion *Araucaria* in Südamerika, *Bunya* in Australien und *Intermedia* in Neu-Guinea). In der Gesamtregion könnte ein weit verbreiteter Vorfahr dieser drei Linien gelebt haben.

Neukaledonien erhob sich vor ca. 37 MA über den Meeresspiegel, die Norfolk-Inseln erst vor ca. 3,7 MA. Die Radiation der pazifischen *Eutacta* dürfte demnach wesentlich jünger sein als das Auftauchen von Neukaledonien. Nach molekularen Daten (33 – 5 MA) muss die Diversifizierung der *Eutacta* aber schon vor dem Auftauchen der Norfolk-Inseln erfolgt sein. Vorläufer von *A. heterophylla* müssen sich daher über Wasser von Australien nach Neukaledonien ausgebreitet haben, gefolgt von einer späteren Ausbreitung von Australien oder Neukaledonien zu den frisch aufgetauchten Norfolk-Inseln, während *A. heterophylla* in Neukaledonien oder *Eutacta* in Australien später wieder erlosch (PLoS One 2014; 9 (10) e110308).

Geschätztes Alter von Knotenpunkten nach molekularen Uhren in der Evolution der Araucariaceae:

Araucariaceae-Stammgruppe: 250 MA (284 – 224 MA)

Araucariaceae-Kronengruppe: 94 MA (138 – 68 MA)

Araucaria-Kronengruppe: 64 MA (103 – 34 MA)

Eutacta-Kronengruppe: 25 MA (51 – 11 MA)

Pazifische *Eutacta* (*A. heterophylla* + neukaledonische Araukarien): 16 MA (33 – 7 MA)

Neukaledonische *Eutacta*: 9 MA (19 – 3 MA)
Agathis + *Wollemlia*: 72 MA (91 – 60 MA)
Agathis-Kronengruppe: 31 MA (55 – 13 MA)

b2) Fam. Pinaceae

Abstammung morphologisch evtl. von den Araucarien (rez. Wollemi-Kiefer als Modell eines Bindeglieders?). Molekularkladistisch (rbcL-Gen) sind die Pinaceae dagegen die Schwestergruppe aller anderen Koniferen, auch der Araucariaceae, und könnten daher nicht von den Araucariaceae abstammen, sondern müssten schon lange eine eigene Entwicklung durchlaufen. Rezent 11 Gattungen mit 210 – 220 Arten; im Herbst blattabwerfend sind nur *Larix* und *Pseudolarix*.

Verbreitung auf die Nordhemisphäre beschränkt, nur eine Art (*Pinus merkusii*) überschreitet in Sumatra den Äquator, *P. radiata* wird im subsaharischen Afrika, Südamerika, Australien und Neuseeland angebaut. In Nordafrika sind Pinaceae natürlicherweise verbreitet.

Sicher ab höherem Keuper, fragl. Reste im Zechstein. Vorläufer (Fam. **Protopinaceae**, bis Kreide) traten schon in der U-Trias auf. NaA. Pinaceenzapfen mindestens ab der Kreide als Körperfossilien nachweisbar, daneben weniger komplett erhaltene komprimierte Fossilien aus Jura und Kreide, von denen man annimmt, dass sie zu den Pinaceae zu stellen sind. Zapfen aus der Kreide werden entweder zu *Pinus* oder *Pityostrobus* gestellt.

[b2a) „Protopinaceae“] (nicht bei TAYLOR et al.)

Die Fam. **Protopinaceae** (Trias bis Kreide, besonders in Jura und Kreide; in der U-Kreide auch Waldbestände jenseits des Polarkreises) ist nur durch Hölzer belegt, die einen Übergang von der araucaroiden zur abietoiden Tüpfelung zeigen, wobei ca. 20 Gattungen bekannt sind, die mit den heutigen Bautypen verglichen werden können und möglicherweise deren Vorläufer sind (z.B. *Protopinoxylon*, *Protocupressinoxylon*, *Protopodocarpoxyton*); wenn dies zutrifft, wären die Protopinaceae kein Monophylum, sondern eine Entwicklungsstufe („Grad“) auf dem Weg zu den modernen Pinaceae. Wahrscheinlich handelt es sich aber auch nur um eine Sammelgruppe. Die Tracheiden zeigen alle möglichen Übergänge und Merkmalskombinationen zwischen araucaroider und abietoider Tüpfelung, z.B. abgeplattete Tüpfel (araucaroides Merkmal) auf gleicher Höhe (abietoides Merkmal). Ob es sich wirklich um die Vorfahren der modernen Linien (Pinaceae, Cupressaceae usw.) handelt, ist aber fraglich, da nur das Holz bekannt ist, während vor allem die weiblichen Blütenorgane für phylogenetische Zusammenhänge aussagekräftig sind; bisher konnten den Protopinaceae-Hölzern aber noch keine fertilen Organe zugeordnet werden.

b2b) Pinaceae s. str.

Rezent drei Unterfamilien: Abietoideae (incl. Zedertanne *Keteleeria*, *Picea*, *Pseudotsuga* = Douglasie; *Tsuga* = Hemlocktanne, *Cathaya*, *Abies*); Laricoideae mit Zedern, Lärchen und Goldlärche (*Pseudolarix* = *Chrysolarix*) und Pinodeae (nur *Pinus*). Insgesamt ca. 250 rezente

Arten in 10 Gattungen. Meist baumförmig, selten als niederliegende oder kriechende Sträucher (aber auch in diesem Fall holzig, also niemals krautig!); auf der Nordhalbkugel weit verbreitet (bis in die Subarktis). Bis 100 m hoch.

Angaben über das Erstauftreten variieren zwischen Keuper („im Lias schon gut etabliert“) und U-Kreide; sie steigen in der M-Kreide parallel zu den Angiospermen auf und werden phylogenetisch an die Walchiaceae und Voltziaceae angeschlossen. Laut TAYLOR et al. ließ sich bisher nicht feststellen, wann die Pinaceae entstanden; die hohe Diversität an Zapfen in der Kreide spreche aber für einen Ursprung im frühen im Mesozoikum. *Compsostrobus* aus der O-Trias als einer der ältesten Vertreter der Pinaceae.

4 Subfamilien:

UF Pinoideae

--- *Compsostrobus* (+): O-Trias, USA

--- *Prepinus* (+), Kreide

--- Kiefer (*Pinus*) ab U-Kreide; eine der ältesten: *Pinus nathorsti* aus dem Neokom Südschwedens (zweinadelig), *Pinus belgica* aus der U-Kreide Belgiens, Zapfen ähnlich rez. *P. sylvestris*. Laut URANIA aber *Pinus* mit beiden rezenten Untergattungen (*Haploxyylon*, *Diploxyylon*) bereits im Jura vertreten; durchgängig auf die Nordhalbkugel beschränkt. Maximum der Artenzahl in Europa im Oligozän und Miozän; im U-Pliozän Frankfurts 8 Kiefernarten unter insgesamt 30 Koniferenarten (heute kommen im gesamten Mitteleuropa nur 9 Nadelholzarten natürlich vor!), darunter Wald-, Schwarzkiefer sowie die heute auf das östliche Nordamerika beschränkte Weymouthskiefer. Im europäischen Tertiär sind ca. 40 abgrenzbare Arten nachweisbar, was für eine artenreiche endemische Entwicklung in Europa spricht. TAYLOR et al. weisen darauf hin, dass viele Exemplare von „*Pinus*“ in der Literatur aber nicht informativ genug sind, um nähere Aussagen zur Evolutionsgeschichte der Gattung zu treffen. Jedenfalls waren noch nicht alle modernen Subsektionen von *Pinus* schon in der Oberkreide vertreten. In der O-Kreide und im Paläogen entstanden zahlreiche Subsektionen von *Pinus* vermutlich infolge der Entstehung neuer Habitats, die ursprünglich trocken und relativ nährstoffarm waren. Rezent ca. 110 – 120 Arten; ganze Nordhalbkugel, in den Tropen auf Gebirge beschränkt; die meisten Arten im westl. Nordamerika; außerdem Java, Borneo, Sumatra als Verbreitungsgebiete auf der Südhalbkugel. Insgesamt 30 tropische Arten (20 Karibik, 10 Südostasien). Grannenkiefer (*P. aristata*) im westl. Nordamerika erreicht mit ca. 4900 J. das höchste bekannte Alter unter den Nadelbäumen. Karibische Kiefer (*P. caribea*) bis 45 m hoch (Zentralamerika), Zuckerkiefer (*P. lambertiana*, westl. Nordamerika) bis 55 m, Merkuskiefer (*P. merkusii*) in Sumatra bis 70 m hoch, Schwarzkiefer (*P. nigra*) bis 45 m (Südeuropa, Kleinasien), Gelbkiefer bis 60 m (Pazifikküste Nordamerikas). *P. lambertiana* hat mit 50 cm langen Zapfen die längsten Zapfen aller Koniferen.

3 Subgenus: *Pinus*, 73 Arten; *Strobus*: 23 Arten; *Ducampopinus* 20 Arten, überwiegend Reliktformen; *Ducampopinus* evtl. Schwestergruppe aller anderen Kiefern.

Langtriebe nur als häutige Schuppenblätter; Kurztriebe achselständig mit einigen Schuppenblättern und 1 – 8 (meist 2-5) ausdauernden Nadeln.

Deckschuppe der Samenzapfen völlig verkümmert, Samenschuppe dick mit

schildförmigem Endteil.

--- Lärchen (*Larix*) ab U-Kreide (?), rez. 11-12 Arten; Nordhalbkugel (Nordamerika, Asien, Europa). Bis 60 m hoch (*Larix occidentalis*, westl. Nordamerika). NaA Gattung *Larix* erst ab Eozän (so auch TAYLOR et al.: M-Eozän, Kanada; *L. altoborealis*).

Larix decidua (Europäische Lärche) auch im Pliozän Frankfurts; mit der Sibirischen Lärche eng verwandte Formen im Miozän. Die fossile Dokumentation der Lärchen ist wegen der sehr vergänglichen, zarten Nadeln der Kurztriebe problematisch.

Die Gattung *Larix* war weit verbreitet in hohen Breiten Nordamerikas und Nordost-Asiens und erreichte Europa innerhalb der letzten MA. Der älteste sichere Nachweis von *Larix* ist *L. altoborealis* aus dem M-Eozän der Axel Heiberg Insel; damit muss die Gattung zumindest in Nordamerika schon ab dem Eozän vertreten sein, in NO-Russland ab spätem Oligozän. Die Linie zu den Lärchen mit langen Brakteen muss aber schon unterhalb von *L. altoborealis* (also vor dem M-Eozän) als basale Linie innerhalb der Lärchen abgezweigt sein, auch wenn es für sie keine fossile Überlieferung gibt.

Weite Verbreitung der Lärchen in Nordamerika, Japan, Russland im Miozän; in Europa erst ab Pliozän nachweisbar.

Die Ursprünge von *Larix* dürften aber auf die Kreide zurückreichen. Alle fossilen Arten weisen kurze Brakteen auf (Lärchen mit langen Brakteen leben in gebirgigen Lagen, wo ihre Erhaltungschancen viel geringer sind, daher Überlieferungsbias wahrscheinlich).

Lärchen noch im Pliozän Grönlands; sie persistierten in hohen Breiten Nordamerikas wohl bis zum Einsetzen der Vergletscherungen < 3 MA. Dagegen keine Nachweise in Svalbard, Island und Europa von Eozän bis Miozän. Im Eozän ermöglichten drei Landbrücken Faunenaustausch zwischen Nordamerika und Europa/Asien: (a) De Geer Route zwischen Nordamerika und Fennoskandinavien (Paläozän, Eozän), (b) Thulian-Route über Südgrönland und Europa (Inselketten; Paläozän, Eozän) und (c) Bering-Brücke (seit 100 MA/Alb bis Neogen). *Larix*, *Picea* und *Pseudolarix* erscheinen erst im Miozän oder Pliozän in Europa, obwohl zwei Routen über den Nordatlantik auch schon früher eine Ausbreitung von Nordamerika aus ermöglicht hätten. Offenbar war das tropische/subtropische Klima im Paläozän und Eozän Europas für diese Baumtaxa ungeeignet. Als das Klima dann im Miozän und Pliozän kühler wurde, waren die beiden nordatlantischen Ausbreitungsrouten durch die Verbreiterung des Meeresbodens zwischen Nordamerika und Europa inzwischen geschlossen. Die Lärchen kamen daher im Oligozän über Beringia nach Nordostasien und breiteten sich dann viel später nach Europa aus. (LePAGE BA, BASINGER JF 1995; GTR-INT-319: 19).

UF Piceoideae:

--- Fichte (*Picea*) ab U-Kreide, vermeintliche Vorfahren im Lias. Rezent ca. 50 Arten. Nichttropische Gebiete der Nordhalbkugel, besonders gemäßigte Zone; meiste Arten in Ostasien. Bis 90 m hoch (Sitkafichte *Picea sitchensis*, Pazifikküste Nordamerikas). In Mitteleuropa ursprünglich nur eine Art (*P. abies*), die natürlich aber nur in Gebirgen vorkam; sie findet sich auch schon im U-Pliozän Frankfurts. Laut TAYLOR et al. *Picea* känozoisch, z.B. im M-Eozän von Kanada.

UF Abietoideae:

--- Tannen (Unterfam. Abietineae, *Abies*) wahrsch. ab Malm. Weißtanne *A. alba*

- im U-Pliozän von Frankfurt/Main. *Abies* auch im Eozän Nevadas. Rezent > 50 Arten; natürl. Verbreitung: Gebirge der Nordhalbkugel; bis 90 m hoch (*Abies grandis*, Pazifikküste Nordamerikas, Wachstum bis 1,5 m jährlich).
Nur Langtriebe, Samenzapfen reifen im ersten Jahr; Nadeln meist flach.
TAYLOR et al. geben zu *Abies* gehöriges Holz ab der Kreide an.
- *Chrysolarix = Pseudolarix* (1 Art, China); fossile Reste der Gattung finden sich in der U-Kreide Sibiriens, im Alttertiär von Spitzbergen, im Oligozän von Kasachstan, im U-Pliozän von Frankfurt und im Pliozän der Karpaten.
Die pliozänen Funde entsprechen der rezenten Art.
 - Zedern (*Cedrus*) ab U-Kreide (*C. alaskensis*, U-Kreide Alaskas);
Cathaya (rez. in China, noch im Cromer-Interglazial Mitteleuropas; s.u.) vermittelt zwischen Kiefern und Zedern. *Cedrus* noch im Cromer-Interglazial (zw. Günz- und Mindelzeit) am Gardasee.
Rezent *Cedrus* mit 4 Arten im Mittelmeerraum und Westhimalaya; Himalayazeder 50 m hoch. Die unterkretazischen Nachweise gelten aber als nicht ganz gesichert; es handelt sich um zederähnliche Zapfen aus Westeuropa (*Cedrostrobus*). Zedertypische Hölzer wurden aus der Arktis berichtet. Pollenfunde belegen Zedern aus dem europäischen Tertiär. Im Oligozän auch nördlich des Aralsees.
 - *Tsuga* (Hemlock-Tanne); *Tsuga* verschwand zu Beginn der Mindel/Elster-Eiszeit aus Mitteleuropa. Rezent 2 Unterfamilien mit 14 Arten; Nordamerika und Ostasien. Fossil im Miozän von Nordamerika, Pliozän von Japan und Jungtertiär von Europa; besonders im Pliozän weit verbreitet. Laut TAYLOR et al. *Tsuga* bereits ab der O-Kreide.
 - *Pseudotsuga* (Douglasie): 3 Arten im westl. Kanada, USA, Mexiko; 4 Arten in China, Japan; Höhe bis 60 m, ein Exemplar von *P. menziesii* wurde auf 98,75 m gemessen. Fossil u.a. aus dem Oligozän und Miozän Nordamerikas, dem Pliozän Japans, aber auch aus dem europäischen Tertiär.
Deckschuppen viel schmaler und länger als Samenschuppen, an der Spitze gespalten. Samenzapfen fallen im ganzen ab. Pollenkörner im Gegensatz zu den anderen Pinaceae ohne Luftsäcke.
 - *Nothotsuga* (1 Art, China)
 - *Cathaya* (rez. 2 Arten, China) (s.o. unter Zedern). Seit der Kreide nachweisbar, einst auf der Nordhalbkugel weit verbreitet, z.B. auch im Eozän von Messel und aus dem Pliozän Frankfurts; in China seit dem Miozän durch Pollenkörner belegt. (Nach URANIA erst ab Tertiär belegt).
Etwas isoliert innerhalb der Pinaceae stehend, erst 1955 rezent entdeckt.
 - *Keteeleria* (Zedertanne, rez. 1 Art, naA. 4 Arten; China, Taiwan, Vietnam, Laos). Auch in der U-Kreide von Franz-Joseph-Land (Arktis), der O-Kreide von Japan, dem Tertiär Nordamerikas und Japans und dem O-Oligozän Deutschlands (*K. bergeri*); heute nur noch relikthafte Verbreitung.

b3) Fam. Sciadopityaceae:

Eigene Familie, die neuerdings für *Sciadopitys verticillata* aufgestellt wird. *Protosciadopityoxylon* aus der U-Kreide (Barreme/Apt) Liaonings soll ein Vorläufer von *Sciadopityoxylon* (Tertiär Russlands und Deutschlands) und *Sciadopitya* sein. *Sciadopitophyllum*

aus der O-Kreide und dem Paläozän morphologisch identisch mit der rezenten Gattung, Blätter bis 16 cm lang (*S. canadense*). Zapfen von *Sciadopityaceae* ab der O-Kreide nachweisbar.

Die Familie steht in der Nähe der *Cupressaceae*.

Schirmtannen: im Lias bzw. (naA) schon in der Obertrias Blattreste (*Sciadopityes*), die wohl schon der rez. Gatt. *Sciadopitys* zuzuordnen sind. Die Schirmtannen befanden sich schon auf dem Rückzug, als sich in der Unterkreide andere heute als altertümlich geltende Koniferen ausbreiteten. Dennoch auch im Tertiär noch weit verbreitet, ihre Nadeln spielen eine große Rolle bei der Bildung der Braunkohle („Graskohle“ des Miozäns, da die Nadeln Grasblättern ähneln); schon im Malm oder Wealden der spanischen Ostpyrenäen sind die Nadeln sehr häufig und an der Kohlebildung beteiligt. In den miozänen Kohlesümpfen Deutschlands wuchs *Sciadopitys* eher in trockeneren Arealen, *Sequoia* in feuchteren.

Noch im O-Pliozän Frankfurts und Reuver (= letzte Phase des Pliozäns vor der Biber-Kaltzeit, mit der das Pleistozän beginnt) Hollands. Neuerdings in eine eigene, monospezifische Familie ***Sciadopityaceae*** gestellt und aus den *Taxodiaceae* ausgegliedert (abweichender Bau der Holztüpfel, Pollen und abweichende Chromosomenzahl). Fossil sind ca. 20 Arten aus 4 – 5 Gatt. ab Keuper (naA Lias) bekannt, weite fossile Verbreitung auf der Nordhalbkugel.

Sciadopitys verticillata: bis 35 m hoch, meist 20 – 30 m; natürlich nur in Japan (S Honshu, Kyushu, Shikoku) in Höhen von 500-1000 m an Hängen mit hoher Feuchtigkeit vorkommend.

? *Oswaldheeria*: U-Kreide, Sibirien und Arktis. inc. sed.

[b4) Fam. *Taxodiaceae* (Sumpfyypressengewächse)]

10 rezente Gattungen, davon 7 monotypisch; insgesamt 15 rezente Arten. Reliktformen einer weitaus größeren Verbreitung in Kreide und Tertiär, heute nur noch in Nordamerika (3 Gatt.) und Ostasien (6 Gatt.), eine Gattung in Tasmanien.

Bekannt vor allem durch Sumpfyypressen (*Taxodium*) und Mammutbäume (*Sequoia* = immergrüner Mammutbaum; *Sequoiadendron* = Riesenmammutbaum); Erstnachweis im Laufe der Trias oder Lias (diverg. Angaben); Maximum in Kreide und Tertiär, seither auf dem Rückzug. In der Kreide vor allem *Metasequoia* weit verbreitet, dominierender Blatttyp in vielen fossilen Floren, besonders im NW Nordamerikas.

Sequoia ab Dogger, *Sequoiadendron* ebenfalls ab Jura, naA ist *Sequoiadendron* die einzige Gattung der *Taxodioidea*, die noch nicht aus Zeiten vor der Kreide bekannt ist.

Im Jura weiterhin *Elatides*, in der Kreide *Sequoia*, *Metasequoia*, ?? *Geinitzia*.

In Mitteleuropa bis Pliozän (Reuver): *Sequoia*, *Taxodium*.

Molekularkladistisch paraphyletisch in Bezug auf die Cupressaceae.

TAYLOR et al. lösen sie Familie Taxodiaceae auf und stellen alle Taxa in die Cupressaceae. Einige Taxa der Taxodiaceae werden dabei in die UF Taxodioideae gestellt.

Gattungen inc. sed.:

- + --- *Sphenolepis* (zypressenähn. Habitus, kugelige endständige Zapfen), U-Kreide
- + --- *Doliosstrobos* (O-Kreide, Alttertiär, z.B. Messel) wahrsch. Taxodiaceenzapfen, evtl. aber auch Affinitäten zu Araukarien (Cenoman bis Eozän).
- + --- ? *Geinitzia* (Jura, U-Kreide, Campan der Gosauschichten; eng mit *Sequoia* verwandt). Sichelförmig gebogene Nadeln dicht spiralig angeordnet; 5-6 cm lange walzenförmige Zapfen. NaA zu den Araucariaceae zu stellen (s. dort).

b5) Fam. Cupressaceae

Ab Trias (manchmal ab U-Trias angegeben!), von anderen Autoren (seltener) ab Jura mit dem Hinweis auf Schwierigkeiten bei der Abgrenzung von Blattfossilien von jenen der Taxodiaceae. Früher zu den Cupressaceae gestellte Fossilien wie *Cupressinocladus*, *Cupressinostrobos*, *Palaeocypris* aus dem frühen Mesozoikum werden neuerdings mit Cheirolepidiaceae in Verbindung gebracht. Das **älteste eindeutige Fossil** der Cupressaceae ist lt. TAYLOR et al. ***Parasciadopitys***, ein Zapfen aus der **M-Trias** der Antarktis; das Fossil kombiniert Merkmale von Cupressaceae und *Sciadopitys* und deutet auf einen gemeinsamen Ursprung der Familien. Blätter mit Cupressaceen-Merkmalen ab O-Trias.

Eine Arbeit aus dem Jahr 2012 (PNAS 109, 7793) datiert die ältesten Fossilbelege der Cupressaceae in den Jura (Europa: *Hughmillerites*; Asien: *Sewardiodendron*, *Austrohamia*; Südamerika: *Austrohamia* z.B. im Dogger Patagoniens) nach der Entstehung der Familie im Perm oder in der Trias (nach molekularen Daten).

In der Kreide waren Cupressaceae bereits weltweit und somit insgesamt gesehen ein bedeutendes Element der mesozoischen Koniferenflora. Abstammung wohl von Voltziales, evtl. im Zusammenhang mit den Majonicaceae.

Im baltischen Bernstein insgesamt 23 Zypressenarten nachweisbar. *Thuja* und *Libocedrus* im U-Pliozän von Frankfurt. Fossile Holzgattungen: *Cupressoxylon*, *Juniperoxylon*.

Die Fähigkeit, ihre Blätter zu verflachen, sowie die Langlebigkeit mancher Formen der Cupressaceae könnten eine Reaktion auf die Konkurrenz mit den Angiospermen sein.

Cupressaceae sind gekennzeichnet durch eine fortgeschrittene Verwachsung der Deck- und Fruchtschuppe. Rezent 32 Gattungen mit ca. 162 Arten aus 2 Unterfamilien (Callitroideae, 11 Gatt., überwiegend Südhalbkugel, nur *Tetraclinis* – Atlas-Zypresse – in Nordafrika; Cupressoideae: 9 Gatt., überwiegend Nordhalbkugel, nur die Afrikanische Bleitstiftzeder *Juniperus procera* überschreitet den Äquator bis nach Rhodesien). *Fitzroya* (Chile) verbindet

Merkmale beider Unterfamilien. Früher – vor allem im Tertiär – hatten die Zypressengewächse eine weitere Verbreitung als rezent; die meisten der heute in Nordamerika und Ostasien vertretenen Gattungen dürften auch im Tertiär Europas gelebt haben.

Papuacedrus (Neuguinea, Molukken) zeigt aufgrund der spiraligen Anordnung der Schuppen in den männlichen Blüten Verbindungen zu den Taxodiaceae.

Die moderne Verteilung der Cupressaceae wurde durch das Zerschneiden Pangäas in Jura und Kreide (zwischen 160 und 138 MA) bestimmt. Nach molekularkladistischen Daten entstanden die Cupressaceae in der Trias (oder schon im Perm), als Pangäa noch intakt war. Die Differenzierung in die laurasischen Cupressoideae und die gondwanischen Callitroideae erfolgte vor 153 MA (95%-Konfidenz: 124 bis 183 MA), als sich Gondwana von Laurasia trennte. Auch die weiteren Dichotomien folgten dem Schicksal der Kontinente Pangäas.

Dichotomiedaten (nach zwei Auswertungsmethoden) (in Klammern: unterster und oberster Wert der beiden 95%-Konf.-Intervalle):

Schwestergruppe der Cupressaceae sind die Taxaceae s.l. (= Taxaceae i.e.S. zzgl. Cephalotaxaceae und Amentotaxaceae)

Stamm-Cupressaceae: 242/245 MA (194 – 293 MA)

Kronen-Cupressaceae: 219/211 MA (168 – 259 MA)

(entspricht Stamm-Cunninghamioideae)

Stamm-Taiwanoideae: 195/204 MA (157 – 240 MA)

Stamm-Athrotaxidoideae: 182/190 MA (145 – 224 MA)

Stamm-Sequoioideae: 174/183 MA (139 – 215 MA)

Stamm-Taxodioideae: 159/170 MA (128 – 201 MA)

Cupressoideae / Callitroideae: 143/153 MA (114 – 183 MA)

Kronen-Callitroideae: 121/128 MA (92 – 159 MA)

Stammlinie von *Widdringtonia* (endemisch in Südafrika): 62/65 MA (42 - 92 MA)

Stamm-Cupressoideae: 123/134 MA (93 – 164 MA)

Gattungen mit zwei oder mehr rezenten Arten diversifizierte nach der KTG (Kronengruppe); Ausnahme ist *Chamaecyparis*, deren Kronengruppe zwischen 61 und 108 MA datiert.

Das durchschnittliche Alter der Kronengruppen der modernen Koniferengattungen beträgt nur 32 MA, d.h. die Kronengruppen der meisten rezenten Genera entstanden im Oligozän oder nahe dem Oligozän. Dies gilt prinzipiell auch für die Cupressaceae. Damit sind die Koniferengattungen (als Kronengruppen) durchschnittlich sogar jünger als die Angiospermengattungen!

Das junge Alter der Kronengruppen der Koniferengattungen dürfte auf eine erneute Diversifikation nach ausgedehnten Extinktionen zurückgehen. Cupressaceae waren von solchen Extinktionen und ausgeprägten Verkleinerungen ihrer Verbreitungsgebiete besonders stark betroffen:

--- Cunninghamioideae und Taiwanoideae in der Kreide in der Nordhemisphäre weit verbreitet, heute beschränkt auf Reliktareale in Asien

--- Sequoioideae und Taxodioideae in Kreide und Alttertiär in der Nordhemisphäre weit verbreitet (Sequoioideae auch in Australien), heute mit jeweils 1 bis 2 Arten auf Nordamerika und Asien beschränkt

--- Athrotaxidoideae in der Kreide Nord- und Südamerikas, heute nur noch drei Arten in Australien

--- *Austrocedrus*, *Calocedrus*, *Fitzroya*, *Papuacedrus*, *Chamaecyparis*, *Tetraclinis* hatten früher ebenfalls eine weitere Verbreitung.

Die Eiszeiten der letzten 2 MA trugen weiterhin zur Verkleinerung der Verbreitungsgebiete bei. Aber schon die Abkühlung und zunehmende Aridität im Oligozän und Miozän beeinträchtigte die Cupressaceae (ebenso wie andere Koniferenfamilien) stark; nur wenige Linien der Cupressaceae konnten sich den stark jahreszeitlich geprägten und semiariden Bedingungen anpassen, die sich im Rahmen der Abkühlung zu dieser Zeit stark ausbreiteten. Die Linien, die das schafften, erfuhren im Miozän eine starke Diversifikation (*Juniperus*) (PNAS 109, 7793).

Grundsätzlich gilt, dass die meisten Koniferenarten der Nordhalbkugel erst im Neogen von ihren Schwestertaxa divergierten, während die Divergenzdaten auf der Südhalbkugel durchschnittlich älter sind. Koniferenlinien der Nordhalbkugel weisen einen rascheren Artwechsel (sensu Spezies Turnover) auf als jene der Südhalbkugel. Klimawechsel, Wanderungen und Verschiebungen der Verbreitungsgebiete während der letzten MA dürften auf der Nordhalbkugel für die höheren Turnoverraten verantwortlich sein, während auf der Südhalbkugel zumindest regional ein milderes und feuchteres Klima persistierte und damit die Überlebenschancen älterer Linien erhöhte (PNAS 109, 16217).

Zu den Cupressaceae gehören:

UF Cunninghamioideae:

--- ***Cunninghamia*** (Spießtanne, rez. auf Taiwan, S-China, Zentralchina, Nordlaos, Nordvietnam), bis 45 m hoch, 1 (naA 2) Arten; *Cunninghamites* (Kreide), Zugehörigkeit zu *Cunninghamia* aber fraglich. *Cunninghamiostrobus* aus der Kreide Japans. *Cunninghamia* auch im Tertiär des Rheinlands. *Elatides* vom Dogger bis Kreide, in Verbindung mit *Cupressinoxylon*-Holz. *Rhombostrobus* aus der O-Kreide von New Jersey.

UF Taiwanoideae:

--- *Taiwania*: 1 Art, Taiwan, bis 65 m hoch, fossil ab Eozän nachweisbar, im Tertiär weiträumig auch in Europa verbreitet (Spitzbergen, Rheinland, Ukraine); Zapfen aus der Kreide Japans (*Parataiwania*, *Mikasastrabus*). Nach neueren Angaben Funde, die in der Variationsbreite der rezenten *Taiwania cryptomeroides* liegen, ab Alb (NW-Alaska), ab Cenoman auch in Asien. Letzter Nachweis in Europa: frühes Pliozän von Italien. In Japan bis O-Pliozän.

UF Athrotaxoideae:

- *Athrotaxis* (Schuppenfichte): 2-3 Arten in Tasmanien; ab U-Kreide (Patagonien, Montana, Kanada: *Athrotaxites*; bereits im Jura). Auch die Gattung *Athrotaxis* wird bereits ab U-Kreide angegeben; im Tertiär noch in Australien, heute Reliktverbreitung in Tasmanien. Offenbar in Nordamerika entstanden (dort *Athrotaxites* im Apt) und von dort aus nach Gondwana ausgebreitet.

UF Sequoioideae:

- ***Metasequoia***: ab U-Kreide, 1941 fossil im U-Pliozän Japans (*M. disticha*, *M. japonica*) nachgewiesen, im gleichen Jahr in Zentralchina entdeckt, aber erst 1943 gesammelt und näher untersucht*; alle bis 1991 außerhalb Chinas kultivierten Bäume stammen von einem der drei Bäume an der Grenze Sichuan-Hubei ab, die 1944 näher untersucht wurden. Eine Expedition im Jahre 1947 ergab allerdings eine weitere Verbreitung über 800 qkm bei ca. 6000 großen Bäumen. Schon zum Zeitpunkt der Entdeckung von der lokalen Bevölkerung gern zu Schmuckzwecken angepflanzt. Natürl. Vorkommen in Höhen zwischen 750 und 1500 m. Fossile Arten außerdem aus der Mandchurei (*M. chinensis*) und aus Nordamerika (*M. heeri*) bekannt sowie aus dem Oligozän Frankreichs (1828 als *Taxites langsdorfi* beschrieben); im Paläozän Kanadas *M. foxii*, im Eozän Kanadas *M. milleri*.

In Oberkreide und Tertiär vorwiegend im nordpazifischen Küstensaum; in Europa fehlen bisher fossile Nachweise.

Der älteste fossile Nachweis von *M.* ist die Art *M. cuneata* aus Alaska. Höhepunkt der Verbreitung der Gattung war das Alttertiär, damals auch in der Arktis. Im Jungtertiär verschob sich das Verbreitungsgebiet immer mehr nach Süden. In Nordamerika verschwand *Metasequoia* noch vor dem Ende des Miozäns, wohl als Folge des Übergangs von feuchten zu trockenen Sommern. Nur im sommerfeuchten Klima Zentralchinas konnte eine Art überleben. *M. glyptostrobooides* ist möglicherweise identisch mit der fossilen Art *M. disticha* aus den tertiären Braunkohlen Japans und der Mandchurei. NaA (URANIA) ist *Metasequoia* erst ab der O-Kreide nachgewiesen.

Unterscheidung der Zapfen: bei *Metasequoia* dekussierte Anordnung der Zapfenschuppen, bei *Sequoia* und *Taxodium* helikal. Daher wurde *Sequoia langsdorfii* (Oligozän) zu *Metasequoia* gestellt.

* dass eine Pflanzengattung zuerst fossil bekannt wurde und erst später als noch lebend entdeckt wurde, findet sich ansonsten nur bei niederen Algen sowie dem Mikrofossil *Kakabekia* (s. URANIA S. 329)

- ***Sequoia sempervirens*** (einzige rez. *Sequoia*; Redwood, Küstensequoie: nebelreiche Küstenwälder bis 1000 m Höhe in NW-Kalifornien und SW- Oregon); bis 112 m hoch, bis 40 m astfrei, bis 2200 J. alt; Sonnen- und Schattenzweige unterschiedlich beblättert. Zunächst fossil bekannt („*Steinhaueria*“), dann erst rezent beschrieben. Nonphotosynthetische weiße Sequoien (üblicherweise bis 3 m, selten bis 20 m) beziehen ihre Kohlenhydrate aus Wurzeln derjenigen Bäume, mit denen sie durch ihre Wurzeln verbunden sind (sie können sich –z.B. nach Feuern – aus Wurzelsprossen entwickeln; auch finden Verbindungen zwischen den Wurzeln unterschiedlicher Bäume statt). Zusammen

mit *Sequoiadendron* die einzigen hexaploiden Koniferen. Rinde bis 60 cm dick und fast unbrennbar.

Als Vorläufer gilt *Taxodioxylon gypsaceum* (z.B. ca. 20 MA altes Holz aus einem versteinerten Wald in Griechenland). *Sequoia sp.* im ob. Maastricht der Hell Creek Formation, *Sequoia jeholensis* aber bereits in der U-Kreide Chinas. *Sequoia* kam in der Kreide und im Tertiär in Europa, Asien und Nordamerika vor. Die rezente Art *S. sempervirens* ist eng verwandt mit *Sequoia langsdorffii* aus der tertiären Braunkohle Mitteleuropas; sie stellt den Hauptbestandteil der Braunkohlen dar und ist wesentlich häufiger als *S. reichenbachii* (s.u.) und *Taxodium*. Nach TAYLOR et al. gehören allerdings Zapfen von *S. langsdorffii*, die aus dem Oligozän beschrieben wurden, in Wirklichkeit zu *Metasequoia*.

- ***Sequoiadendron giganteum*** (einzige rez. Art dieser Gatt.; Westhänge der Sierra Nevada in 1500 - 2500 m Höhe [Kalifornien]; bis 135 m hoch, bis 12 m Stammdurchmesser am Wurzelansatz (dieser Baum ist aber nicht mehr vorhanden), bis 3220 J. alt; daneben gibt es Schätzungen auf 4000 – 5000 Jahre. Heute lebende Exemplare erreichen aber max. eine Höhe von 93,6 m. In Europa seit 1853 angepflanzt. Eng verwandt mit *Sequoia couttsiae/S. reichenbachii* aus der tertiären Braunkohle Mitteleuropas. *Quasisequoia* aus der O-Kreide Schwedens ähnlich *Sequoiadendron*, aber mit gewissen Unterschieden.

- *Austrosequoia* (+): breitete sich von Nordamerika vor 100 – 94 MA nach Australien aus, dort im Cenoman nachweisbar; Schwestergruppe von (*Sequoia* + *Sequoiadendron*)

UF Taxodioideae:

- ***Taxodium*** (Sumpfyzypresse): 2 (naA 3) Arten, Süd-USA, Mexiko, Guatemala; ab O-Kreide (*T. wallisii*, Kanada, wobei allerdings nicht nur Ähnlichkeiten zum rezenten *Taxodium*, sondern auch zu *Glyptostrobus* und *Cryptomeria* bestehen). Die *Taxodioxylon*-Hölzer der Braunkohle stammen allerdings nur zu einem kleinen Teil von *Taxodium*, überwiegend von *Sequoia*. Dazu passt auch, dass man nur in seltenen Ausnahmen die für *Taxodium distichum* typischen Atemwurzeln feststellen konnte (die Mexikanische Sumpfyzypresse *T. mucronatum* bildet aber keine Atemwurzeln aus, und die *Taxodium*-Zweige der Braunkohle ähneln ebenfalls *T. mucronatum*).
- ***Glyptostrobus*** ab O-Kreide, rez. 1 Art in SO-China, verschwindet aus Mitteleuropa an der Grenze Plio-Pleistozän vor Beginn der Biber-Kaltzeit („Wasserröhre“). Rezente Art *G. lineatus* eng verwandt mit *G. europaeus* aus der tertiären Braunkohle Mitteleuropas. Eng mit *Taxodium* verwandt, bildet aber nur Sträucher oder kleine Bäume aus, meist an Ufern. Fossil auch in Nordamerika. Weit verbreitet in eozänen Sümpfen Nordamerikas; bedeutender Anteil an der neogenen Kohle Mittel- und Osteuropas.
- ***Parataxodium*** (+), ***Drumherella*** (+) aus der Kreide Nordamerikas; Ähnlichkeiten sowohl mit *Metasequoia* wie *Taxodium*; Hinweise auf einen gemeinsamen Ursprung der beiden UF. *Parataxodium* wohl mit jährlich abfallenden Kurztrieben wie *Taxodium* und *Metasequoia*; die Gattung gilt als möglicher Vorläufer dieser beiden Gattungen, da sie Merkmale der beiden rezenten

Gattungen vereint.

- *Fokienia*: heute endemisch in Südostasien; fossil im Paläozän Kanadas
- *Mesocyparis* (+): Paläozän Nordamerikas; Ähnlichkeiten mit *Thuja* und *Chamaecyparis*
- *Sewardiodendron* (+): Dogger, evtl. Affinitäten zu *Cunninghamia*
- *Austrohamia* (+): Jura Argentinens, wohl eine basale Cupressaceae
- *Cryptomeria* (Ostasien; „Sicheltanne“): 2 Arten in Japan, China; im Tertiär weiter verbreitet (auch im Rheinland), allerdings schwierig bestimmbar

UF Cypressoidae:

- Zahlreiche Holztaxa ab der Kreide nachweisbar.
- Wacholder (*Juniperus*): ca. 60 Arten, überwiegend Nordhalbkugel, bis 30 m hoch (z.B. Afrikanische Bleistiftzeder *J. procera* in Ostafrika; *J. virginiana* im östl. Nordamerika)
- Lebensbäume (*Thuja* ab Jura, fossil meist aus *Thuites* bezeichnet). Rezent 2 nordamerikan., 4 ostasiatische Arten. Riesenlebensbaum *Th. plicata* (Westküste Nordamerikas bis Alaska) bis 70 m hoch, astfrei bis 25 m. *Thuja orientalis* (Nordchina, Armenien, Turkestan) wird auch in eine eigene monotypische Gattung *Biota* (*B. orientalis*) gestellt.
NaA. wird die Gattung *Thuja* erst ab der O-Kreide angegeben (Alaska; TAYLOR et al.), im Paläozän der Arktis *T. polaris*. Disjunkte Verbreitung. *Thuja* noch im U-Pliozän von Frankfurt/Main.
- Hiba-Lebensbaum (*Thujaopsis*): 2 Arten, Japan; molekularkladistisch Schwestergruppe von *Thuja*
- *Heyderia*: 3 Arten (subtropisches Südostasien, pazifisches Nordamerika)
- *Arceuthos*: 1 Art (Peloponnes, südliches Kleinasien)
- Zypressen (*Cupressus*): 12 – 24 Arten je nach Zuordnung; West-USA, Mexiko, Mittelamerika, NW-Afrika, mittl. Osten, SW-/Zentralchina, Nordvietnam.
C. sempervirens: zwei Varietäten, *var. pyramidalis*, *var. horizontalis*.
Seit prä- oder frühhistor. Zeit zu Schmuckzwecken im Mittelmeergebiet kultiviert, daher ursprüngliche Verbreitung schwer feststellbar, vermutlich: Ägäische Inseln, Türkei, Kreta, N-Iran, N-Libanon, Syrien, Tunesien, evtl. Zypern. Bis 33 m hoch, bis 1000 J., verträgt bis – 20 Grad und Trockenheit.
- Scheinzypressen (*Chamaecyparis*) (bis 60 m hoch), 6 Arten, Nordamerika, Ostasien (Taiwan, Japan). Älteste Vertreter in der O-Kreide Nordamerikas (Vancouver Island, British Columbia, Kanada), zahlreiche Arten im Tertiär Nordamerikas; disjunkte Verbreitung,
- + *Mesocyparis*: 65 – 60 MA alte Gattung aus Nordamerika, die Merkmale von *Thuja* (Schuppen) und *Chamaecyparis* (Zapfen) verbindet

UF Callitroideae:

- Alerce (*Fitzroya*), 1 Art (=Patagonische Zypresse): S-Chile, S-Argentinien; bis 70 m hoch, > 2000 Jahre alt (1 Exemplar 3622 Jahre); eine fossile Art ist aus dem Oligozän-Miozän Tasmaniens bekannt und war früher in Gondwana weiter verbreitet (heute monotypisch)
- Flußzeder (*Calocedrus*): 3 Arten in USA, Mexiko, China, Taiwan
- *Actinostrobus*: 2 Arten, Westaustralien
- *Austrocedrus*: 1 Art in Südchile und Südargentinien
- *Callitris*: 16 – 19 Arten (bis 50 m hoch) in Australien und Neukaledonien

- *Diselma*: 1 Art in Tasmanien
- *Libocedrus*: 5 Arten aus Neuseeland und Neukaledonien; lt. URANIA aber auch im U-Pliozän von Frankfurt/Main
- *Microbiota*: 1 Art aus SE-Sibirien; strauchig, in der Natur nur bis 50 cm hoch, in Kultur bis 1 m
- *Neocallitropsis*: 1 Art, Neukaledonien (bis 11 m hoch)
- *Papuacedrus*: 1 Art, Ostmolukken, 16 –50 m hoch
- *Pilgerodendron*: 1 Art, W-Chile, W-Argentinien, 1,5 – 10 m hoch
- *Platyclusus*: 1 Art, China, Burma, Japan
- *Tetraclinis*: 1 Art, SE-Asien, Marokko, Tunesien, Algerien, Malta; Südspanien (Sandarakbaum); bis 15 m; auch im Pliozän der Westkarpaten und Oligozän Nordamerikas. Im Tertiär Europas *Tetraclinis salicornioides* (früher: *Libocedrites salicornioides*), Holz noch im Miozän Dänemarks (*Tetraclinoxylon*)
- *Widdringtonia*: 4, naA 5 Arten, heute nur noch in Südostafrika; im Miozän noch in Tschechien; laut IVANOV ab O-Trias, weitere Funde aus der Kreide. TAYLOR et al. geben Blätter mit morphologischer Ähnlichkeit zu *Widdringtonia* (= *Widdringtonites*) ab Kreide an.

Kladogramm der Taxodiaceae und Cupressaceae (nach rbcL-Gen-Studie):

- Außengruppe: **Podocarpaceae** + *Sciadopitys*
ab jetzt: „**Taxodiaceae**“ (paraphyletisch in Bezug zu den Cupressaceae):
 - *Cunninghamia*
 - *Taiwania*
 - *Athrotaxis* + *Taxodium*
 - [*Metasequoia* + (*Sequoia* + *Sequoiadendron*)]
 - (*Glyptostrobus* + *Cryptomeria*)
 - ab jetzt: **Cupressaceae** (monophyl)
 - {*Libocedrus* + [*Callitris* + (*Widdringtonia* + *Diselma*)]}
 - [*Tetraclinis* + (*Thuja* + *Thujopsis*)]
 - *Chamaecyparis*
 - *Calocedrus* + (*Microbiota* + *Platyclusus*) + (*Cupressus* + *Juniperus*)

b6) Fam. Pararaucariaceae

Pararaucaria patagonica als kleine schmale Zapfen aus dem Dogger von Cerro Cuadrado/Argentinien. Verbindet Merkmale von Cupressaceae und Pinaceae; aufgrund des intermediären Status wurde eine eigene Familie aufgestellt. Keine Beziehung zu den Araucariaceae.

b7) Fam. Podocarpaceae (Stieleibengewächse)

Nach früheren Angaben ab U-Trias (TAYLOR et al.), neuerdings aber auch im obersten Perm von Jordanien entdeckt (Umm Irna Formation, Lopingian, wohl Changhsingian: Sci. 362: 1414), aufgrund der Stomata eindeutig als Podocarpaceen bestimmt. Einer der ältesten mesozoischen Vertreter ist *Rissikia* aus der Trias Australiens und Afrikas sowie ein Podocarpaceenstamm aus der Trias der Antarktis (*Nothophytum*, M-Trias)*. *Podocarpites* im Rhätolias von Europa (sowie *Palissyia*, *Stachytaxus* als fragliche Podocarpaceen aus dem Rhätolias Mitteleuropas). Weite Verbreitung ab Lias in Gondwana, im Gegensatz zu den Araucariaceae auch im Mesozoikum weitgehend auf die Südhemisphäre beschränkt geblieben. Schon seit dem Lias nahmen sie auf der Südhalbkugel die vorherrschende Stellung ein; Blattreste der Gattung *Podocarpus* sind seit der U-Kreide nachgewiesen; auch im Alttertiär von Tasmanien. *Microstrobos* ab Alttertiär (Tasmanien). *Nothodacrium* aus dem Jura der östlichen Antarktis vermittelt zwischen *Rissikia* und der rez. *Dacrydium*. In der Oberkreide dominierten auf der Südhalbkugel Pollenkörner von Podocarpaceen.

Fossile Hölzer unter den Sammelnamen *Podocarpoxyton* und *Phyllocladoxylon*; letzterer Holztyp wird aber nicht nur von Phyllocladaceen, sondern auch einzelnen Arten von *Podocarpus* und *Dacrydium* gebildet. Podocarpaceenholz auf der Nordhalbkugel ab Lias, auf der Südhalbkugel wird es schon ab Perm angegeben (die Zuordnung der Hölzer ist aber bekanntlich kritisch zu sehen).

Aufgrund von Pollenfunden früher aber auch in Asien, Nordamerika und Europa weit verbreitet; der Rückzug ins jetzige Verbreitungsgebiet erfolgte wohl im Jungtertiär. Heutige Verbreitung ist daher als Schrumpfareal zu bewerten. Die Podocarpaceen besaßen im Mesozoikum und Tertiär eine große Formenmannigfaltigkeit. Gelegentlich wird *Phyllocladus* aufgrund der blattartigen Kurztriebe als eigene Familie (Phyllocladaceae) aufgefasst.

*Aus dem obersten Perm von Südchina (Cathaysia-Flora) stammt mit *Szecladia multinervia* eine Konifere mit kleinen, helikal arrangierten Blättern mit 7 – 8 parallelen Blattadern; älteste Konifere mit Blättern mit mehreren Blattadern. Holz und Blattädern erinnern an Podocarpaceae (J. Palaeont. 74, 524).

Beziehungen zu paläozoischen Gruppen unklar, evtl. zu den Ferugliocladaceae und Buriadiaceae, beide auf Südhalbkugel beschränkt. Rezent auf der Südhalbkugel in tropischen und subtropischen Gebirgswäldern. Rezent 17 - 18 Gattungen mit ca. 147 (naA 160) Arten, zweitgrößte Koniferenfamilie. Manchmal werden die Phyllocladiaceae als eigene Familie ausgegliedert. Strauch- bis baumförmige Koniferen mit spiralig angeordneten, schuppen-, nadel-, eiförmigen, lanzettlichen oder linealischen Blättern. Blattähnliche Kurztriebe bei *Phyllocladus* (Langtriebe mit kleinen Schuppenblättern; in den Achseln der Schuppenblätter stehen blattartig verbreiterte Kurztriebe = Phyllocladien, an deren Rändern stark rückgebildete Blätter in Form kleiner Zähnchen; fast fächerförmige Nervatur). Meist zweihäusig. Keine Holzzapfen. Dikotyle Keimling.

Rezente Gattungen: *Acmopyle*, *Dacrycarpus*, *Dacrydium* (Harzeibe; 24 Arten, Neuseeland bis Südostasien, 1 Art in Chile), *Falcatifolium*. *Halocarpus*, *Lagarostrobos*, *Lepidothamnus*, *Manoao*, *Microcachrys*, *Microstrobos*, *Nageia*, *Parasitaxus*, *Phyllocladus*, *Podocarpus* (größte Koniferengattung der Südhalbkugel; ca. 100 Arten als Bäume und Sträucher: Mittelamerika, Südamerika, trop. Afrika, Südafrika, Indien bis Japan, Australien, Neuseeland; in Neuseeland bis 50 m hoch), *Prumnopitys*, *Saxegothaea* (vollständige Liste). *Parasitaxus* (syn. *Podocarpus ustus*) einzige parasitisch lebende Art der Gymnospermen (parasitiert auf anderen Podocarpaceen wie

Falcatifolium, indem sie aus dem Grund des parasitierten Baumes herauswächst; fleischig, rote Farbe, unklar, ob obligater oder fakultativer Parasit).

Überwiegende Verbreitung der Podocarpaceae in Australasien, aber auch SE-Asien, Indien, Japan, China, Afrika, Karibik, Mexiko bis Chile und Argentinien. Meist nicht waldbildend, sondern vereinzelt eingestreut in von Angiospermen dominierten tropischen Wäldern.

Fossile Gattungen: *Stalagma* (O-Trias Chinas), *Nothodacrium* (Jura, Antarctica), *Mataia* (Jura, Australien), *Trisacocladius* und *Squamastrobus* (beide U-Kreide, Argentinien); *Telemachus* (Trias, Antarctica)

Blätter: *Podozamites*, *Lindleycladus*; *Heidiphyllum* (Trias, Gondwana)

Auf der Nordhemisphäre finden sich nur einige Hinweise im Eozän von Tennessee. Heute reichen sie im Norden nur bis Mexiko.

c) O Taxales oder UO Taxineae oder Fam. Taxaceae

Während der Familienstatus gesichert ist, ist die Zuordnung zu einer eigenen Ordnung oder gar Unterklasse neuerdings sehr kritisch zu sehen. Lediglich die terminale Position der Ovulen in weiblichen Kurzsprossen sprach zugunsten einer höheren taxonomischen Klassifikation, aber auch dieses Merkmal findet sich bei einigen Arten der Pinales. Es gibt daher keinen Grund, die Taxales als eigene Ordnung den Pinales gegenüberzustellen; sie sind vielmehr innerhalb der Pinales zu integrieren, auch wenn ihre Herkunft und nähere Abstammung im Dunkeln bleibt und die Relation zu den anderen Gruppen der Pinales offen steht. Ab Rhätolias oder (naA) Lias, fragliche Reste im Paläozoikum Gondwanas. Auch CLEAL/THOMAS (2009) sehen die Eibengewächse nur als eigene Familie und Anspruch auf eine eigene Ordnung.

c1) Fam. Taxaceae (rez. 5 Gatt., 17 – 20 Arten): Eibengewächse, ab Rhät (*Palaeotaxus rediviva*, Südschweden, naA *P. rediviva* im Lias); *Marskea thomasi* im Dogger; rez. Gatt. *Taxus* und *Torreya* (Stinkeibe) ab Jura (*Taxus* ab Dogger; älteste Art: *Taxus jurassica*, Dogger, sehr ähnlich den rez. Arten *T. baccata*, *cuspidata*, *brevifolia*). Da die fleischigen Samen nicht fossil erhaltungsfähig sind, sind fossile Eibengewächse meistens nur durch Blattreste dokumentiert, daher ist vor allem die Zuordnung zu rezenten Gattungen problematisch. Trotz dieser Einschränkungen sind *Torreya* und *Taxus* ab Jura bekannt, *Amentotaxus* im Tertiär von Sachsen (rezent in China). Von *Palaeotaxus rediviva* sind aber Blüten mit unfruchtbaren, spiralig angeordneten Schuppenblättern und einem einzelnen endständigen Samen überliefert. Man vermutet daher, dass sich die Taxales/Taxaceae schon im Paläozoikum von den übrigen Koniferen getrennt haben. *Taxus*-ähnliche Sprosse sind auch aus dem Paläozoikum Gondwanas bekannt (*Searsolta oppositifolia*), mangels eindeutiger Fruktifikationen ist die systematische Zuordnung dieser Funde aber nicht klar.

Wesentliche Unterschiede zu den übrigen Koniferen: Aufbau der männlichen Blüten; Samenmantel; Fehlen von weiblichen Zapfen.

Rezente 8 *Taxus*-Arten, älteste Baumgattung Mitteleuropas (*T. baccata*, bis 15 m hoch, sehr langsam wachsend; Nord- und Mitteleuropa, Mittelmeergebiet bis Indien; im Mittelalter in

Deutschland noch weiter verbreitet, stellenweise waldbildend, heute nur höchstens 30000 wilde Exemplare in Deutschland; nur der rote Samenanlage ist nicht giftig). *Taxus* weist eine enorme ökologische Spannweite auf bzgl. Temperaturen und Niederschlagsmenge; Verbreitung: Europa, Asien, Nord-, Mittelamerika; nördlichste natürliche Vorkommen in Norwegen, südlichste auf Celebes; in trop. Wäldern bis 3000 m Höhe. Samenverbreitung meist durch Vögel. Zweihäusig.

Weitere rez. Gatt.: *Amentotaxus*, *Austrotaxus*, *Pseudotaxus*, *Torreya*. Rezent Taxaceae überwiegend auf der Nordhalbkugel, aber insgesamt in Europa, Asien, Philippinen, Neukaledonien, Nord- und Südamerika. Kladistisch ist die Beziehung zu den frühen „transition conifers“ weniger klar als bei den übrigen Familien der Koniferen.

Gemeinsames Merkmal der Taxaceae: Fehlen eines weibl. Zapfens; in den weibl. Blüten nur 1 Samenanlage, bei *Torreya* 2. Bei *Taxus* wird die Samenanlage während des Heranreifens durch einen (später roten) Becher (Arillus) umhüllt. Die Samenanlagen der Taxales stehen endständig und einzeln am Blütenpross. Tracheidengestalt abweichend von den übrigen Koniferen (neben den einreihigen Hoftüpfeln Spiralverstärkungen der Tracheidenwand). Auch der Bau der männl. Fortpflanzungsorgane weicht vom üblichen Koniferentypus ab, zu dem aber *Torreya* vermittelt.

Weitere fossile Taxa: *Tomharrisia* (Jura, Kreide), *Marskea* (Jura), *Poteridion* (Jura), *Vesquia* (Unterkreide)

c2) Fam. Cephalotaxaceae (*Cephalotaxus*), Kopfeibengewächse, früher zu den Pinales gestellt. Sie unterscheiden sich in Ausbildung und Anordnung der Blätter und Blüten von den Taxaceae. Zweihäusig. Keimling dikotyl, Samen groß, aufrecht, freistehend, dickfleischige, harzige Außenschicht. Kladistisch wohl Schwestergruppe der Taxaceae. Evtl. Beziehungen zu den gondwanischen paläozoischen Familien Ferugliocladaceae und Buriadiaceae.

Laut TAYLOR et al. ab M-Jura, z.B. *Thomasiocladus* aus dem Jura Englands. *Cephalotaxus* oder nahestehende Reste: *Cephalotaxites*, *Cephalotaxopsis* ab U-Kreide (URANIA). Ältester Nachweis in Europa im ob. U-Eozän von Messel, rez. 1 Gatt. mit 6 Arten (*Cephalotaxus*) als strauchiger Bergwaldbewohner im Himalaya, Südjapan, Korea. *Cephalotaxopsis* in der Jehol-Gruppe (ob. Hauterive – unt. Apt) Chinas.

Verbreitung/Maxima der Koniferen:

Im **Stefan** erst vereinzelte Voltziales, im Rotliegenden starke Ausbreitung. Im Laufe des U-Perm stirbt *Walchia* aus; Voltziaceae (*Ullmannia*) werden dominierend. In der Trias *Voltzia heterophylla* mit äußerlich baumfarnähnlichem Habitus.

Im Laufe der **Trias**, bes. ab Keuper, treten die Voltziales zurück, während ihre Nachfahren, die Protopinaceae/Pinaceae und Araucariaceae sowie Zypressenartigen dominierend werden.

Im **Jura** Dominanz der Araukarien, Zypressen- und Sumpfzypressenartigen, in der **Unterkreide**, besonders ab dem Alb parallel zu der Angiospermenradiation Ausbreitung der modernen Koniferengattungen *Pinus*, *Metasequoia*, *Sciadopitys* bei Persistenz alter Formen (z.B. *Geinitzia*).

Im **Eozän** Mitteleuropas (z.B. Geisteltal) Zypressen, Sumpfzypressen, Eiben, *Glyptostrobus*. Sequoien, Araukarien(?), selten Kiefern (da tropisch!).

Im **Unteroligozän** Bernsteinwälder mit *Pinus silvatica et baltica* sowie Fichte *Picea engleri* im Baltikum; in Mitteleuropa Sumpfyypressen, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, Zypressen, Kiefern.

Im **Miozän** Österreichs (Wiener Becken) Sumpfyypressen (*Taxodium*), *Glyptostrobus lineatus* (chines. Wasserfichte, damals häufigstes Fossil, besonders in Flußlandschaften), *Sequoia sempervirens* (Küstenmammutbaum, heute Kalifornien, nicht winterhart), *Cunninghamia* (Spießtanne, heute Taiwan), *Taiwana*, *Sciadopitys*, *Cryptomeria* (heute allesamt Ostasien), *Torreya* (Stinkeibe, heute Amerika, Ostasien); Zypressen; *Cathaya* (rez. erst neu entdeckt in Gebirgen Chinas; vermittelt zwischen Kiefern und Zedern; reicht in Europa unter der Bezeichnung *Pinus haploxyton* bis ins Pleistozän), *Keteleeria* (tannenähnlich, heute auf China beschränkt), *Tsuga* (Hemlocktanne, heute Amerika, Ostasien), Sumpf-, Küsten-, Kanaren-, Aleppokiefern; Tannen und Fichten (*Abies*, *Picea*), *Pseudolarix* (chines. Goldlärche), *Cedrus* (Zedern).

Im **Pliozän** noch 30 Koniferenarten in Mitteleuropa (rez.: 9), darunter noch *Sequoia* und Sumpfyypressen.

In der Biber-Kaltzeit zu Beginn des Pleistozäns erlöschen in Mitteleuropa *Glyptostrobus* und *Sequoia*, während *Taxodium* noch in der folgenden Tengelen-Warmzeit vorhanden ist. *Tsuga* verschwindet zu Beginn der Mindel(Elster-)Eiszeit, *Cedrus* ist im vorausgehenden Cromer-Interglazial noch am Gardasee nachweisbar.

Liste der im Pleistozän in Mitteleuropa noch vertretenen, heute erloschenen Koniferengattungen:

| | |
|------------------------------------|---|
| Pliozän (bis 2,4 MA): | <i>Sciadopitys</i> , <i>Sequoia</i> , <i>Taxodium</i> , <i>Cathaya</i> , <i>Cedrus</i> ,
<i>Tsuga</i> , <i>Glyptostrobus</i> |
| Biber-Kaltzeit (Prätengelen) | |
| Tengelen-Warmzeit (2,3 - 1,6 MA): | <i>Taxodium</i> , <i>Cathaya</i> , <i>Cedrus</i> , <i>Tsuga</i> |
| Donau-Kaltzeit | |
| Waal-Warmzeit (bis 1,0 MA): | <i>Cathaya</i> , <i>Cedrus</i> , <i>Tsuga</i> |
| Günz-Kaltzeit | |
| Cromer-Interglazial (bis 0,64 MA): | <i>Cathaya</i> , <i>Cedrus</i> (Gardasee), <i>Tsuga</i> (Gardasee) |
| Mindel-Elster-Eiszeit | |
| Mindel-Riß-Interglazial: | --- |
| Riß-Saale-Eiszeit | |
| Würm-Weichsel-Eiszeit | |

In Südkalifornien hielten sich dagegen während des Pleistozäns in den Küstengebieten die Nadelwälder mit heute im Bergland vertretenen Arten wie *Cupressus goweniana*, *Pinus radiata*, *Pseudotsuga taxifolia*, *Sequoia sempervirens*.

Insgesamt gilt, dass Pinaceae und Taxodiaceae das Schwergewicht ihrer rez. Verbreitung auf der Nordhalbkugel haben und auf der Südhalbkugel nur noch schwach vertreten sind; Araucariaceae und Podocarpaceae beschränken sich dagegen (fast) ganz auf die Südhalbkugel.

Die meisten modernen Koniferenarten entstanden im Neogen innerhalb von Linien, die sich im späteren Mesozoikum entwickelt hatten. Koniferenlinien, die heutzutage weitgehend auf die Südhalbkugel beschränkt sind, zeigen aber deutlich ältere Divergenzzeiten als jene der Nordhalbkugel; der Turnover auf Art-Niveau ist in der Nordhalbkugel höher. Als Ursachen gelten die Klimaveränderungen im Neogen und die damit verbundenen Migrationen, erhöhte Artbildungs- und Aussterberaten sowie Migrationsbarrieren auf der Nordhalbkugel, während im

Süden auch während der Kaltphasen Gebiete mit milderem, feuchteren Klima persistierten und das Überleben älterer Linien erleichterten (Refugien) (PNAS 109: 16217).

Eigene Anmerkung: in Eurasien dürfte der Verlauf der Gebirgsketten in West-Ost-Richtung, die wie eine Sperre gegen eine Südwärts-Wanderung wirkten, eine Rolle gespielt haben. In Südamerika behinderte die Andenkette in ihrer Nord-Süd-Ausrichtung die Verschiebung der Florenzonen dagegen ebenso wenig wie die Topographie Ostasiens, Afrikas und Australiens.

„CYCADOPHYTINA“ (UNTERABTEILUNG)

Die Unterabteilung Cycadophytina bzw. „Klasse“ Cycadopsida umfasste früher (s. URANIA) die Ordnungen Pteridospermales, Glossopteridales, Caytoniales, Cycadales, Nilssoniales, Bennettitales, Pentoxylales und Ginkgoales. Die Positionierung der Ginkgoales in die Cycadopsida ist nicht aufrechtzuerhalten. Aber auch sonst sind die Cycadopsida (bzw. Unterabteilung Cycadophytina) eher als eine künstliche Gruppe aufzufassen.

pter-pter

„KL. PTERIDOSPERMAE“ = LYGINOPTERIDATAE (SAMENFARNE = FARNSAMER s.l.)

Die Pteridospermen s.l. werden zunehmend als eine künstliche Gruppe und nicht mehr als monophyletisch betrachtet, sondern als eine Reihe paraphyletischer Gruppen, aus denen sich dann später mehrere moderne Samenpflanzengruppen entwickelten.

Folgende Linien repräsentieren die typischen (oberpaläozoischen) Samenfarne im engeren Sinne:

--- Calamopityaceae (Oberdevon bis U-Karbon)

--- Lyginopteridaceae (U- bis O-Karbon)

--- Hydraspermaeaceae

(diese drei Gruppen könnten einen „Grad“ oder eine paraphyletische Gruppe an der Basis der Samenfarne darstellen, die „Lyginopteriden“)

--- Medullosaceae (U-Karbon bis Perm) (Schwestergruppe der „Lyginopteriden“)

--- *Callistophyton* (O-Karbon)

Daneben werden von vielen Autoren zahlreiche Gruppen mesozoischer Pflanzen mit reproduktiven Strukturen auf ihren Blättern unter die Pteridospermen subsummiert, ohne mit den typischen paläozoischen Samenfarne nahe verwandt zu sein (www.ucmp.berkeley.edu).

Abstammung:

von den Trimerophytales über die Procyadophytina. Erste Vertreter der Procycadophytina waren *Pertica* (U/M-Devon-Grenze) sowie *Protopteridium* (M- und O-Devon) und *Rellimia* (M-Devon) aus der Gruppe der Protopteridales.

[Die **Cladoxylales** (z.B. *Calamophyton*, *Hyaenia*, *Pseudosporochnus*) werden auch als **Primofilices** zusammengefaßt; letztere sind gekennzeichnet durch zahlreiche dichotom gegabelte Blättchen, die zu einer dichten fächerförmigen Blattverzweigung vereinigt sind (1. Schritt zum Großblatt). Endständige Sporangien, Isosporie. Völlig zerklüftete Holzkörper, die sich in einzelne Stelen auflösen. *Calamophyton* (M-Devon) wurde bis 3 m hoch; Blätter mehrfach gegabelt. Neuerdings fasst man die Cladoxylales i.e.S. aber als eine Gruppe auf, die im Zusammenhang mit den echten Farnen steht und nicht zu den Samenpflanzen vermittelt].

Die **Protopteridales (=Aneurophytales, =aneurophytale Progymnospermen)** (z.B. *Rellimia*) weisen bereits Megasporen sowie eine gymnospermentypische Holzstruktur (Sekundärxylem mit araucaroider Betüpfelung) auf und werden zu den Progymnospermen gestellt; das Sekundärxylem ähnelt *Lyginodendron*.

Protopteridium: Sträucher oder niedrige Bäume; Seitenzweige dichotom gegabelt oder ungleichwertig geteilt. Endzweige mit spiralig gedrehten Blättern oder spindelartigen Sporangien. Sekundärxylem ähnlich *Lyginodendron*. Details s. im Kapitel Progymnospermen.

Die Entwicklung verlief offenbar über bestimmte Trimerophyten (wie *Pertica*) an der Unter-/Mitteldevon-Grenze über die mitteldevon. **Protopteridales/ Aneurophytales**; letztere sind evtl. die letzten gemeinsamen Vorfahren der Coniferophytina und Cycadophytina; die Cycadophytina sollen sich danach über die Calamopityaceae, die Coniferophytina über die Archaeopteridales (mit koniferentypischer Holz Anatomie) aus den Aneurophytales des M-Devons entwickelt haben. Spätestens im M-Devon sind die Linien der (Pro)Cycadophytina und (Pro)Coniferophytina sicher zu unterscheiden. Dies bedeutet, dass die aneurophytalen Gymnospermen die letzten gemeinsamen Vorfahren dieser beiden Gruppen sind.

[Nähere Angaben zu Aneurophytales und Archaeopteridales: s. unter PINATAE und PROSPERMATOPHYTA].

Neuerdings werden von einigen Autoren auch die Stenokoleales (M-Devon bis U-Karbon) (mit Sekundärxylem) als mögliche Vorfahren der Samenpflanzen (anstelle der aneurophytalen Progymnospermen) diskutiert; diese Pflanzengruppe ist aber noch sehr rätselhaft und ungenügend bekannt, so dass keine näheren Analysen möglich sind. Auch bestehen noch keine Kenntnisse zur Morphologie der Gesamtpflanze. Mit den Progymnospermen (Aneurophytales, Archaeopteridales) verbindet sie die Zugehörigkeit zur „radiate protoxylem group“ der Trimerophytennachfahren.

Entwicklung des Samens: Die Samen der Samenfarne waren meist 1 – 3 cm groß, konnten aber auch maximal 10 cm erreichen!

Die Sporen, die weibl. Gametophyten ausbilden, entwickelten sich im Laufe des Devons zu Samen; diejenigen, die männl. Gametophyten ausbilden, zu Pollenkörnern. Schon im ausgehenden Unterdevon starke Unterschiede in der Sporengröße, so dass der Übergang von der Isosporie zur Heterosporie bereits im Unterdevon erfolgte. Bei der Heterosporie werden die Sporen, die die weibl. Gametophyten bilden, größer und mit mehr Reservestoffen beladen; ihre Anzahl im Sporangium wird reduziert (Megasporen), bis schließlich pro Megasporangium nur noch eine Tetrade und schließlich nur noch eine Spore ausreift (die Lycophyten erreichten dieses Stadium mit *Cystosporites devonicus* bereits im älteren Unterdevon); auf dieser Stufe setzt dann eine Vielzahl von Organisationslinien ein, u.a. auch die Bildung von Samen. Während die Megaspore

aus dem aufgerissenen Sporangium herausfällt oder nur lose verankert bleibt, bleibt sie bei Umwandlung in eine Samenanlage völlig im Sporangium eingeschlossen, das zum Nucellus wird.

Bereits im Oberdevon sind als Samenanlage zu bezeichnende Organe bekannt, die von einem noch aus vielen Einzelorganen (vegetativen, sterilen Telomen) bestehenden Integument umgeben sind; im Laufe der weiteren Phylogenie verwachsen diese zu einem festen, den gesamten Nucellus umhüllenden Integument. Im Paläophytikum jedenfalls verwächst der Nucellus nur basal mit dem Integument; am apikalen Pol verbleibt die Mikropyle = ein Zugang für die Mikrosporen/Pollenkörner. Die Mikropyle ist bei den ältesten Samenanlagen gleichzeitig der Raum, in dem die Mikrosporen keimen. Die Innenhaut der Mikrosporen bzw. Pollenkörner wächst zu einem Schlauch aus, mit dem sich die Mikrospore an der Mikropyle verankert oder mit dem in phylogenetisch jüngeren Stadien die Zellschichten des Nucellus durchbrochen werden. Aus dem später aufreißenden Pollenschlauch werden in phylogenetisch jungen Stadien noch begeißelte Spermien entlassen.

Dies entspricht dem Stadium des *Archaeosperma arnoldi* (O-Devon). Spätestens vom Unterkarbon an wird als spezieller Ort für die Mikrosporenkeimung die Pollenkammer herausgebildet (der Befruchtungsvorgang durch begeißelte Spermien in der Pollenkammer ist heute noch bei Cycadeen üblich).

Parallel zur Entwicklung der Samenanlage entstanden aus Mikrosporen Pollenkörner. Die Mikrosporen unterscheiden sich z.T. nicht von den Isosporen des unteren Devons; sie behielten zunächst die Tetradenmarke bei und keimten noch proximal durch die aufreißende Tetradenmarke; selbst im Karbon gab es noch derartig ursprüngliche Mikrosporen bei Taxa mit schon hoch entwickelten Samenanlagen. Ein Teil dieser Mikrosporen bildete wohl noch einen deutlichen Gametophyten, der erst in phylogenetisch späteren Stadien (in denen bei den Samen die Pollenkammer entwickelt wurde) auf wenige Zellen zurückgebildet wurde. Die Reduktion des männl. Gametophyten bedeutet also eine Entwicklung zum Pollenkorn mit mehr- bis wenigzelligem, vom Endospor eingeschlossenen Gametophyten; die Keimareale verlagerte sich von proximal nach distal.

Zusätzlich erfolgten Abwandlungen, die einen Lufttransport des Pollenkorns ermöglichten: die Ausbildung von Luftsäcken zum Windtransport, die schon bei mitteldevonischen Protopteridales einsetzt und bei verschiedenen Samenfarne des Karbons und Perms verbreitet ist. Die Sacci mitteldevonischer Protopteridales sind der erste Hinweis auf eine morphologische Wandlung der Mikrospore hin zum Pollenkorn.

Mit der Entstehung des Samens war die Unabhängigkeit der Fortpflanzung von der Anwesenheit von Wasser endgültig erreicht. In phylogenetisch frühen Stadien mussten die Eizellen der Archegonien von freien, begeißelten Spermien der Antheridien befruchtet werden, was die räumliche Nähe der männl. und weibl. Gametophyten sowie die Anwesenheit von Wasser voraussetzte. Durch Reduktion und Verlagerung des männl. Gametophyten in die Mikrospore bzw. das Pollenkorn konnten diese durch Wind direkt auf die Samenanlage verbreitet werden; durch die Befruchtung in der Pollenkammer oder die direkte Pollenschlauchbefruchtung der Samenanlage war Wasser als Fortbewegungsmedium der männl. Geschlechtszellen nicht mehr notwendig.

Samen-Megasporen (ähnlich *Archaeosperma arnoldii*) wurden kürzlich aber auch aus dem ob. M-Devon Ostgrönlands (*Spermasporites allenii*) und dem Frasn (*Spermasporites devonicus*) bekannt; sie stammen aufgrund ultrastruktureller Eigenschaften der Megasporenwand wohl von Progymnospermen. Die Samen-Megasporen *Spermasporites allenii* saßen in einem Sporangium

mit extremer Anisospore (funktionell bisexuell); die Megaspore wurde aus dem Sporangium entlassen zusammen mit einigen proximal anheftenden Mikrosporen; dies ermöglichte sowohl Selbst- wie Kreuzbefruchtung. So wurden die Vorteile der Heterospore genutzt, ohne unbedingt Mikro- und Megasporangien voneinander trennen zu müssen. Dies stellt einen wahrscheinlicheren Mechanismus für die Entstehung der Samenpflanzen dar als das Archaeopteris-Sporangium-Reduktions-Modell (Palaeont. 2002/03).

Entstehung von Cupula und Integument bei Samenpflanzen: nach der Telomhypothese durch Reduktion von lateralen Ästen vom *Psilophyton*-Typ, nach der wesentlich plausibleren Synangialhypothese handelt es sich beim Integument der Samenpflanzen um einen Ring von Sporangien, der steril wurde: die sterilisierten Sporangien fusionierten zu einem Ring und umgaben das zentrale Megasporangium. Der Vorläufer der Cupula ähnelt dem „Sporophyll“ aneurophytaler Progymnospermen (*Tetraxylopteris*): bei diesen stehen die spindelförmigen Sporangien in Gruppen auf kurzen Stielen und sind gegen die adaxiale Oberfläche eines dichotom verzweigten Sporophylls orientiert. Die Sterilisation der Sporangien könnte plötzlich entstanden sein, da sie den Vorteil bot, die Nährstoffe auf das einzelne zentrale Megasporangium zu konzentrieren. Schließlich zeigt die Anordnung der Sporangien bei aneurophytalen Progymnospermen Parallelen zur Anordnung der Integumentlappen basaler Pteridospermen. Integumentlappen in basalen Samenpflanzen sind nie verzweigt und enthalten nur unverzweigte Gefäßstränge. Auffallende Parallelen zur Integumentbildung zeigen auch die Pollenorgane früherer Samenpflanzen, in denen Ringe fusionierter oder teilweise fusionierter Sporangien häufig anzutreffen sind.

Erstauftreten: gleitender Übergang von den Procycadophyten des M-Devons (Procycadophyten mit *Pertica* etwa ab Grenze Unter-/Mitteldevon), daher schwierige Grenzziehung. Erste sichere Samen ab Famenne (*Archaeosperma arnoldii*, wahrsch. zu Archaeopteridales gehörig), nach neueren Angaben (s.o.) Samen-Megasporen aber schon im oberen Mitteldevon.

Noch im O-Devon 1 cm große Samen (*Spermolithes*).

Condrusia im Famenne der Ardennen: ovale Samen, 5 mm lang, 2-3 mm breit, kurz gestielt; unklar, zu welcher Pflanze sie gehören (GFMB).

Die Samenbildung führt zur Unabhängigkeit von permanenter Feuchtigkeit und vervollkommenet damit den Schritt aufs Land. Samenfarne sind morphologisch noch Farne, histologisch schon Gymnospermen. Streng histologisch handelt es sich aber gar nicht um „Samen“, da bisher niemals ein Keimling in ihnen festgestellt wurde (wie bei den Cordaiten), ggf. fielen die Samenanlagen vor der Befruchtung vom Baum, und der Keimling bildete sich (wie auch bei *Ginkgo* zu beobachten) erst auf der Erde.

s. auch oben unter *Moresnetia zaleskyi*

Allgemeine Morphologie:

Großblatt bzw. Wedel; Fächer-, Fieder- oder einfache Maschenaderung. Die Blätter ähneln sehr denen der Farne, die Spaltöffnungen erinnern aber eher an die Gymnospermen als an Farne. Einige Gattungen tragen Samenanlagen bzw. reife Samen an den Laubwedeln, i.d.R. werden aber separate Sporophylle ausgebildet. Stämme durch kräftige Wedelbasen verstärkt; kurz, knollig oder auch hoch-baumförmig; daneben Spreizklimmer. Luftwurzeln kommen vor. Die Samenbildung (zunächst echte Samenspore mit mehr oder weniger weichen Hüllen, die im weiteren Verlauf der Reifung dann vom festen Integument umgeben wurde) ermöglichte die Unabhängigkeit vom ständig feuchten Biotop und damit, die Vorteile der Xylem- und Leitbündeldifferenzierung wirklich auszunutzen. Für einige Arten kann die Befruchtung durch Tiere nicht ausgeschlossen werden; die weichen, fleischigen Außenhüllen der Samen werden zur Verbreitung durch Tiere

beigetragen haben. Samenanlagen breit-eiförmig, von Integument umgeben; wie bei Cycadeen-Samenanlagen an der Spitze eine Pollenkammer. Befruchtung der Samenanlagen durch Spermatozoiden wie bei Cycadeen und *Ginkgo*. Samen wie bei der Haselnuss von einem becherartigen Gebilde (Cupula) umgeben, aus dem sie später herausfielen. Mehr oder weniger gestielte Drüsen an der Cupula als auch an unfruchtbaren Teilen der Pflanze. In Samen von Farnsamern konnte bisher niemals ein Keimling nachgewiesen werden.

Anordnung der Samen: z.T. flächenständig an der Blattunterseite angeheftet (selten auch an der Blattoberseite: *Emplectoperis triangularis*), z.T. randständig an großen gegabelten Wedeln, wobei sie die Stelle von Fiedersegmenten einnehmen, während die übrigen Telome des Wedels als vegetative Fiedern/Fiederchen ausgebildet sind (*Pecopteris pluckeneti*); diese randständige Anordnung gilt als primitiver Typ (im Sinne einer Entwicklungsreihe freie gegabelte Telomstände – randständige Inserierung der Samen – Samen unter der Blattfläche).

Tracheiden des Holzes mit araucaroider Tüpfelung. Rinde mit Baststrängen, die netzartig miteinander verbunden sind. Aufbau des Stammes cycadeenähnlich. Wurzeln mit Sekundärholz.

Samenfarne unterscheiden sich von den echten Farnen nicht nur durch die Samenbildung, sondern auch das sekundäre Dickenwachstum, das echten Farnen fehlt. Die Unterscheidung ist dennoch problematisch, da samen- bzw. pollentragende Wedelteile oftmals eine von sterilen Wedelteilen völlig abweichende Gestalt aufweisen, so daß sich sterile Wedel sehr schwer zuordnen lassen.

Pollenorgane (Synangien) der Samenfarne entweder als glockenförmige *Whittleseya*-Pollenorgane (aus langen mit Pollen gefüllten Schläuchen bestehend, die zu glockenförmigen Gebilden mit mehreren cm Durchmesser verwachsen; z.B. bei *Alethopteris*, unpaarig gefiederten *Neuropteris*-Arten wie *N. heterophylla*) oder (primitivere) pinselförmige *Potoniaea*-Pollenorgane (längliche Sporangien stehen frei auf der Innenfläche becherförmiger Sporophyllanteile; 1-2 cm groß; z.B. bei *Paripteris*, *Linopteris*; paarig gefiederten *Neuropteris*-Arten wie *N. gigantea*). *Potoniaea*-Pollen sind primitiver und farnähnlicher als *Whittleseya*-Pollen.

Nervatur: Erstmalige Ausbildung der Maschennervatur zu Beginn des Westfal A beim Übergang der (primitiveren, vgl. Pollenfrüchte) *Paripteris gigantea* (Namur, U-Westfal) zu *Linopteris neuropteroides* (Westfal A-D); dadurch wurden die Blätter fester und unverletzlicher; vertrocknete oder zerriß ein Teil des Blättchens, wurden die übrigen Teile weiter versorgt. Übergangsstadium waren Blättchen mit eng aneinanderliegenden Blattadern (z.B. *Neuropteris obliqua*), die bei nachfolgenden Arten dann Anastomosen bildeten.

Auch andere Samenfarmlinien entwickelten unabhängig voneinander bald danach (Selektionsdruck?) die Maschennervatur (*Alethopteris* entwickelte *Lonchopteris*, *Neuropteris* entwickelte *Reticulopteris*), da aufgrund des zugrundeliegenden Prinzips der pendelnden Übergipfelung (die Voraussetzung für die Bildung des Farnwedels war) jeder Farn das Grundprinzip des Bauplans der Maschennervatur in sich trug. Echte Farne entwickelten die Maschennervatur erst 100 MA später; die Samenfarne gaben sie im Perm wieder auf (gaben aber versteckt die Option auf Maschennervatur weiter), so daß vom Rhätolias bis zur Kreide nochmals *Sagenopteris* (in Norditalien bereits im Anis!) sowie einige Bennettiteensondergattungen Maschennervatur ausbildeten (nicht aber rez. *Cycas*-Arten).

Einteilung:

„Pteridospermen“ sind als Sammelbecken unterschiedlicher Samenpflanzen zu betrachten; gemeinsam sind nur die großen, zusammengesetzten Blätter und der Umstand, dass sie Samen bilden. Nicht bei allen Samenfarne sitzen die Samenanlagen direkt an den Blättern an; vor allem einige der frühesten Pteridospermen trugen die Samenanlagen noch getrennt von ihren vegetativen Wedeln. Auch die Anatomie von Stämme, Samenanlagen, Pollen usw. ist sehr heterogen. Im **Paläozoikum** differenziert man inzwischen vier Ordnungen:

- Lyginopteridales (Elkinsiaceae; O-Devon und frühes U-Karbon, tropisch; Lyginopteridaceae: traten im O-Karbon auf)
- Medullosales
- Callistophylales
- Peltaspermales

1. Samenfarne ieS. = O Lyginopteridales

O-Devon bis Lias, Maximum Oberkarbon und U-Perm, syn. "**Cycadofilices**" bzw. Fam. **Medullosaceae** (z.B. *Neuropteris*, *Imparipteris*, *Alethopteris*) als Übergangsformen zu den Cycadatae.

Strauch-, baum- und lianenartig (*Mariopteris*). Sporangien auf verzweigten Stielen oder am Ende der Blattwedel. *Pitys*-Stämme erreichten mehr als 2 m Durchmesser, was für große Bäume spricht.

Einteilung nach Organgattungen, wobei ein und dieselbe Organgattung der "Pteridophyllen" sowohl Samen- wie auch echte Farne umfassen kann (S = Samenfarne, EF = echte Farne):

- a) Archaeopterides (Altfarne): S: *Archaeopteris*
- b) Sphenopterides S: *Sphen-*, *Eusphen-*, *Mariopteris*; wahrsch. *Sphenopteridium* des O-Devons
EF: *Botryo-*, *Ankyropteris*
- c) Pecopterides S: *Callipteridium*, *Dickinsonites*, *Pecopteris pluckenetii*
EF: *Pecopteris (plumosa, arborescens, pennaeforme u.v.a.)*, *Scolecopteris*, *Asterotheca*, *Acitheca*
- d) Neuropterides S: *Neuropteris*, *Linopteris*, *Reticulopteris*, *Paripteris*
- e) Alethopterides S: *Alethopteris*, *Lonchopteris*, *Lonchopteridium*
- f) Odontopterides S: *Odontopteris*
- g) Callipterides S: *Callipteris*
(d-g: nur Samenfarne, keine echten Farne)
- h) Rhacopterides (wahrsch. Noeggerathiophyta)
- i) Taeniopterides (Bandfarne, wahrsch. Samenfarne)

Es gibt einige vage Kriterien, die dabei helfen, sterile Blätter von Pteridospermen und Farnen zu unterscheiden (nach CLEAL/THOMAS 2009):

- Sporangien an den Pinnulae sprechen für Farne (Ausnahmen möglich)
- Farne haben tendenziell kleinere, grazilere Pinnulae
- Die Nervatur der Farn-Pinnulae zeigt eine regelmäßigere Verzweigung als bei Samenfarne
- Samenfarne zeigen eine komplexere Architektur der Wedel mit Pinnae und/oder Pinnulae an der Rhachis verschiedener Ordnungen; Hauptachse dichotomisiert meist nahe der Basis des Wedels (dies findet sich aber auch bei modernen Gleicheniaceae)

Holz-Formengattungen:

Lyginodendron (z.B. *Sphenopteris*): araucaroide Tüpfelung; die Schwäche der Stämme und die Größe der Wedel spricht dafür, daß es sich um Lianen oder zumindest um Spreizklimmer handelte.

Medullosa-Typ: z.B. bei *Neuropteris*, *Alethopteris*, *Callipteris*, *Odontopteris*; histologisch ähnlich *Cladoxylon*; Anklänge an rez. Cycadeen. Stämme jüngerer Arten bis 20 cm dick und dann typischer Baumfarnhabitus; schwächere Stämme deuten auf Lianen oder Spreizklimmer.

Heterangium-Typ (z.B. *Sphenopteris*-, *Neuropteris*-Beblätterung): nur 1,5 cm dicke Achsen, wenig Sekundärholz, daher sichere Kletterpflanzen.

Calamopityaceae: ab O-Devon-Karbon-Grenze (naA ab oberstes Devon bis U-Karbon; können von Protopteridales des M-Devon abgeleitet werden. Sekundärxylem der Achsen ähnlich Lyginopteridaceae. Gabelige Wedelsysteme, fertile Organe bisher nicht bekannt. Die Familie ist somit nur auf Stämme gegründet.

Auf Achsen und Wedel gegründete Familien/Ordnungen:

a) Lyginopteridales s. str. (=Elkinsiaceae, Lyginopteridaceae)

Elkinsiaceae (O-Devon bis unt. U-Karbon): z.B. *Elkinsia polymorpha* aus dem O-Devon, ca. 1 m hoch, ein einzelner aufrechter Stamm mit helikal angeordneten großen Wedeln. Stamm mit einer trilobierten Stele. Kurz nach der Abzweigung der Wedel 1. Ordnung vom aufrechten Stamm teilten sich diese einmal dichotom (wie bei vielen frühen Pteridospermen); danach weitere Verzweigungen; letzte Ordnung mit winzigen fingerförmig geteilten Pinnulae.

Die vegetativen Äste verzweigten sich dabei planiert, während die an der Spitze der Hauptachse stehenden fertilen Wedel dreidimensional verzweigt waren; sie wiesen entweder Prä-Samenanlagen (mit Cupula) oder Prä-Pollensäcke an den Enden der Verzweigungen auf.

Wahrscheinlich gab es männliche und weibliche fertile Wedel. 4 Prä-Ovulen in jeder Cupula aus 16 freien, elongierten Segmenten. Der Bau der Pflanze gilt als Anpassung an die Erfordernisse der Windbestäubung.

Im Unterkarbon bildeten die Elkinsiaceae auch große Bäume (z.B. *Pitys*-Stämme mit mehr als 2 m Durchmesser).

Lyginopteridaceae: U- bis O-Karbon. Abdruck der durch Sklerenchymplatten flexibel versteiften Rinde (*Dictyoxylon*-Struktur) erinnert an verdrücktes, kleinpolsteriges *Lepidodendron*. Auf der Epidermis Trichome mit Klimm- und Drüsenfunktion. Wedelachsen dichotom gegabelt, das Fußstück des Wedels trägt Fiedern. Alle Achsen deutlich mit Trichomen besetzt. Samen oval mit sechszipfeligem Hülle (Cupula). Samen mit einer Pollenkammer, wie sie heute bei den Cycadeen gefunden wird. In der Pollenkammer entließen die Mikrosporen bewegliche Spermien. Fiederchen z.B. vom *Sphenopteris*-Typ, aber auch *Mariopteris*.

Wie bei Elkinsiaceae teilten sich die Wedel 1. Ordnung nahe der Basis in zwei symmetrische Wedel 2. Ordnung. Die Pinnulae an den terminalen Segmenten der Wedel waren ebenfalls digitiert (fingerförmig lobiert). Stämme mit charakteristischen Oberflächenmarken (stammen von Bändern sklerotischen Gewebes im Cortex), bei *Lyginopteris*-Beblätterung sind diese Marken eher diamantförmig, bei *Eusphenopteris* und *Mariopteris* eher Querstreifen.

Samenanlagen in Clustern, wobei es unklar ist, ob diese einen rein fertilen Wedel (wie bei *Elkinsia*) bildeten oder an normalen (vegetativen) Wedeln ansaßen.

Um genügend Licht zur Photosynthese zu erhalten, stellten viele Lyginopteridaceae des Oberkarbons Kletterpflanzen oder Lianen dar (z.B. *Mariopteris*). Die Loben der Pinnulae waren jetzt tendenziell runder als im U-Karbon. Im späten Oberkarbon gingen die Lyginopteridaceae stark zurück und starben vermutlich schon vor Beginn des PermW aus. Da zeitlich parallel die Callistophytales aufstiegen, die ähnliche Lebensräume nutzten, aber effektivere Fortpflanzungsstrategien verfolgten, könnten die Lyginopteridaceae/Lyginopteridales an der Konkurrenz dieser reproduktiv fortschrittlicheren Gruppe zugrunde gegangen sein.

b) Medullosales / Medullosaceae

Medullosaceae: oberes U-Karbon bis U-Perm (naA Namur bis Perm), relativ kurzlebig, aber im Oberkarbon der Paläotropen weit verbreitet.

Kräftige Achsen als aufrechte Stämme (je nach Art bis zu 20 cm dick), wie Cycadeenstämme durch dichtstehende kräftige Wedelbasen verstärkt; halbstamm- bis baumförmig. Sekundäres Dickenwachstum. Wedelachsen wie Monokotylenachsen (z.B. Palmenstämme) gebaut. Die Hauptachsen sowie die Wedelachsen und -basen werden von einer Außenrinde umgeben, in die dicht stehende Sklerenchymstränge (Baststränge) eingelagert sind, wodurch sie im Abdruck unregelmäßig längsgestreift erscheinen (*Aulacopteris*-/*Spharganum*-Struktur). Baststränge im Gegensatz zu den Lyginopteridaceae nicht netzartig miteinander verbunden.

Im mittleren Oberkarbon überwiegend Baumstatur (kleine bis mittelgroße Bäume), im späten Oberkarbon auch kleine Kletterpflanzen. Wedel von *Alethopteris* erreichten eine Länge von bis zu 7 m (CLEAL/THOMAS 2009) und stammen damit zwangsläufig von größeren Bäumen, während *Odontopteris*-Wedel nur 0,5 m lang wurden und vielleicht zu Kletterpflanzen gehörten. Wie bei den Lyginopteridales waren auch bei den Medullosales die Wedel kurz nach der Basis einmal geteilt; darauf folgten dann 3 bis 4 weitere Ordnungen an Dichotomien.

Fiederchen vom *Neuropteris*-, *Reticulopteris*-, *Alethopteris*- und *Lonchopteris*-Typ. Samen von 1,5 bis 8,5 cm Größe (!), ohne Cupula. Samen im Längsschnitt ähnlich Lyginopteridaceae, aber kleinere Pollenkammer. Integument in harte Sklerotesta (meist mit Längsrippen) und weiche Sarkotesta (=Fruchtfleisch) differenziert. Samen relativ groß (größter: 11 cm lang!) und oft mit dreifacher Radialsymmetrie (daher die drei Längsrippen). Struktur der Samen sehr ähnlich Cycadales, was für eine Abstammung der Cycadales von den Medullosales spricht.

Da die Samen immer abgelöst gefunden werden, lassen sich kaum Aussagen zu ihrer Positionierung an den Wedeln treffen. Immerhin gibt es seltene Beispiele, bei denen einzelne Samenanlagen anscheinend (!) anstelle normaler vegetativer Pinnulae an den Wedeln saßen, dies könnte aber auch auf einer Fehlinterpretation beruhen, indem eine abgefallene Samenanlage zufällig auf einem Wedelfragment lag und dort fossilisierte. Von den Synangien der Pollenorgane ist aber zumindest von einigen Arten sicher bekannt, dass sie direkt an der Rhachis der Wedel befestigt waren.

Mikrosporangien zu Synangien vereinigt (z.B. *Whittleseya*, *Dolerotheca*); Pollenkörner groß (bis knapp ½ mm), deshalb könnten Tiere an der Befruchtung beteiligt gewesen sein. *Neuropteris heterophylla* mit Samen vom *Trigonocarpus*-Typ; diese besitzen im Gegensatz zu den Samen von Lyginopteridaceae keine Cupula. Nur von einer Art (*Neuropteris schlehanii*) sind bisher sowohl männliche und weibliche Organe bekannt (*Whittleseya* als männliche Organe, *Pachytosta* als Samenanlagen).

Einige Medullosales entwickelten anastomosierende Blattadern bis hin zur Maschennervatur

c) Callistophytales

Mittleres Oberkarbon bis PTG (umstritten); in Europa und Nordamerika erloschen sie jedenfalls schon im U-Perm, überlebten aber möglicherweise länger in China. Evtl. Stammgruppe der Gigantopteriden. Seltener als Medullosales und Lyginopteridales, aber fortschrittlichere Fortpflanzung.

Fortpflanzungsorgane direkt an der Unterseite der Pinnulae an Wedeln, die ähnlich normalen vegetativen Wedeln aussahen. Samen (*Callospermation*) vom Aufbau ähnlich Medullosales, aber abgeflacht, nicht radialsymmetrisch. Pollenorgane aus radialen Clustern von Sporangien, aber direkt an der Unterseite von Pinnulae angeheftet (ähnlich Farnen, daher Verwechslungsmöglichkeit). Pollen mit zwei „Blasen“, die die Windbestäubung erleichterten; ähnlicher Pollen findet sich bei Cordaiten und Koniferen.

Beblätterung vom *Dicksonites*-Typ. Basale Dichotomie der Hauptachse der Wedel wie bei anderen Samenfarne. Keine sichere Abgrenzung zu den Pinnulae der Lyginopteridales möglich (letztere stehen aber häufiger in Achsen mit Quermarken).

Callistophyton war ein kleiner Busch, eher kriechend als aufrecht, Hauptachsen nur 30 cm breit

d) Peltaspermales (F. Peltaspermaceae)

In die Nähe der Caytoniales gehören auch die **Peltaspermales** (ebenfalls Farnsamer), z.B. *Lepidopteris* (Leitfossil des Rhät). Die Peltaspermales (Peltaspermaceae) erschienen im Stefan (ältester: *Autunia* = *Calliperis*, z.B. *Autunia conferta*, *Rhachiphyllum*) und erloschen im Lias, naA an der TJG, z.B. *Lepidopteris* (findet sich nach an der Trias-Jura-Grenze). Die Peltaspermaceae sind einige der wenigen Gruppen der Samenfarne (neben den Glossopteridales), die die Perm-Trias-Grenze überlebt haben. Kleine Blätter, farnartig doppelt gefiedert. Rhachis dicht mit schuppenartigen Papillen besetzt. Staubblätter (*Antholithus*) doppelt gefiedert mit 8 – 10 Pollensäcken an den Fiedern. Samenblätter schildförmig (*Peltaspermum*) mit ca. 20 Samenanlagen auf der Unterseite. Die schildförmigen Samenblätter bildeten locker gebaute Zapfen.

Die Peltaspermales bildeten vermutlich kleine Bäume und Sträucher; Blätter vielgestaltig von der typischen Farnform bis hin zu ungeteilten Blättern (*Tatarina*, O-Perm). *Autunia*-Wedel wurden nur selten länger als 0,5 m. Nur eine Ordnung der seitlichen Verzweigung, Pinnulae sowohl an den terminalen wie an den Hauptachsen. *Supuia* (China, Nordamerika) mit noch kürzeren Wedeln (unter 0,2 m) und ohne jegliche seitliche Verzweigung; weibliche Zapfen aber sehr ähnlich *Autunia*.

Peltaspermales entstanden in tropischen Paläobreiten, breiteten sich im Perm aber in die mittleren und höheren Breiten der Gondwana- und Angara-Flora aus. Fraglich ist, ob sie nachkommenlos ausstarben (z.B. durch die Beweidung durch die aufsteigenden herbivoren Dinosaurier), oder aber ob sich aus ihnen die Umkomasiales (Corystospermales) entwickelten.

Entwicklung der Nervaturformen:

O-Devon: reine Fächernervatur

Fiedernervatur mit ausgeprägter Mittelrippe ab U-Karbon (*Neuropteris*)

Maschen- und Netznervatur ab O-Karbon (*Linopteris*, *Lonchopteris*).

Maximum, Rückgang, Aussterben:

Im Unterkarbon bereits dominierend auf trockenen Standorten, im Oberkarbon absolutes Maximum, viel mehr Samenfarnindividuen als echte Farne. Im Perm fehlen Archaeopteriden, Sphenopteriden wurden selten.

Rückgang ab M-Perm, da trockene Standorte zunehmend von Koniferen besiedelt wurden. Im Mesozoikum unbedeutend; sicher noch im Lias vertreten (*Thinnfeldia*), im Malm von Solnhofen

Lomatopteris juvenis als Nachfahre der Samenfarne (Aussehen wie ein kleiner *Callipteris*, pecopteriform beblättert mit Zwischenfiedern).

Im Keuper Arizonas (Chinle-Formation) fand sich mit *Chilbinia* ein archaischer Samenfarn mit Merkmalen von Samenfarne des Karboperms (einzelne Merkmale klingen an *Archaeopteris*, *Lonchopteris*, *Sphenopteris* an). Dies gilt als ein – weiteres – Indiz, dass zumindest im westlichen Teil des pantropischen Gürtels die Pflanzenextinktionen nach der PTG schrittweise erfolgten und auch mind. 20 – 25 MA nach der PTG noch paläozoische Gruppen existierten (Palaeont. 49, 237).

Caytoniales (s.u.) als moderne Samenfarne überlebten bis in die obere Unterkreide oder (naA) untere Oberkreide.

Taeniopteris- und *Macrotaeniopteris*-Blätter sind bis in die Oberkreide nachweisbar, jedoch systematisch unsicher (Cycadeen?).

ANHANG:

Bestimmungsschlüssel für Pteridophylle (nach REMY und REMY)

I. Aderung:

a) fächerig: Adern gehen fächerförmig von der Blatt- bzw. Fiederchenbasis aus; keine Mittelader, Einzeladern mehrfach gabelig verzweigt: *Palaeopteridium*, *Rhacopteris*

b) fiederig: Mittelader gibt fiederig meist schwächere, einfache oder gegabelte Seitenadern ab: *Pecopteris*, *Alethopteris*, *Neuropteris*

c) maschig: Mittelader mehr oder weniger deutlich ausgebildet; Seitenadern untereinander verbunden (Maschenwerk): *Linopteris*, *Lonchopteris* [zusammengesetzte Maschenaderung, d.h. kleine Maschen innerhalb von größeren, wird erst im Mesophytikum ausgebildet]

d) odontopteridisch: Mittelader fehlt oder nur angedeutet; wie fiederige Aderung, aber es treten 2 oder 3 Aderbündel aus der Achse in die Fiederchen ein, die sich pseudofächerig aufgabeln und geometrisch auf die Fiederchenspreite verteilen: ein Bündel versorgt die obere, ein Hauptbündel die mittlere und vordere und ein Bündel die untere Region des Fiederchens; das obere und Hauptbündel können zusammengefasst sein. Die der Achse ansitzende Partie des Fiederchens ist häufig infolge Abplattung der Achse verdeckt (bei Blick auf die Unterseite des Fiederchens); *Odontopteris*, *Lescuropteris*.

II. Wedel: Grundform

a) archaeopteridisch: Fiederchen bzw. Blättchen sind abgerundet rhombisch bis umgekehrt keilförmig oder nierenförmig bis gedrunge zungenförmig. Aderung stets fächerförmig mit deutlich dichotomen Gabelungen.

--- Blättchen sitzen der tragenden Achse schief, leicht stengelumfassend an, d.h. nicht

Teile eines planierten Wedels, sondern Blätter an wedelartigen Astsystemen:

Archaeopteris, *Noeggerathia*

-- Fiederchen sitzen in der Ebene der tragenden Achsen als Teile eines echten, vollständig planierten Wedels: *Fryopteris* (Samenfarn), *Anisopteris* (?Farn)

b) sphenopteridisch: Fiederchen umgekehrt keilförmig-rundlich, lanzettlich oder auch linealisch, an ihren Basen allmählich oder abrupt eingeschnürt. Fiederchen oft stark gegliedert. Aderung mehr oder weniger fiederförmig.

Samenfarn: *Sphenopteris*, *Eusphenopteris*, *Mariopteris*

Filicatae: *Fortopteris*; auch bei rezenten Farnen

Formengattung *Sphenopteris* vom ob. Devon bis in den Jura nachweisbar.

c) pecopteridisch: Fiederchen meist parallelrandig und abgerundet, aber auch dreieckig, selten stärker zerteilt. An ihrer Basis mit ganzer Spreite ansitzend; bei einigen Arten sind die Fiederchen an den Achsen miteinander verbunden.

Aderung fiederig: *Pecopteris*

fiederig mit Nebenadern: *Callipteridium*

maschenförmig: *Palaeoweichselia*

Samenfarn: *Dicksonites*, *Callipteridium*

Filicatae: *Pecopteris*, *Asterotheca*, *Acitheca*, *Ptychocarpus*

Rezent ist der *Pecopteris*-Typ z.B. bei *Dryopteris filix mas* zu finden.

Die Formengattung *Pecopteris* ist vom Oberkarbon bis zur Obertrias nachweisbar, ebenfalls die natürliche Gattung *Asterotheca* (sternförmige Sporangien an der Blattunterseite). Fertile Wedel, die diese Sporangien aufweisen, werden als *Asterotheca* bezeichnet, sterile Wedel als *Pecopteris*. Der Begriff *Asterotheca* ist also strenggenommen nur auf fertile Wedel anzuwenden.

d) neuropteridisch: Fiederchen zungenförmig, meist abgerundet, seltener zugespitzt, meist ganzrandig. An der Basis herzförmig eingezogen. Nur punktförmig oder mit kurzem Stielchen der Achse ansitzend.

Aderung fiederig: *Neuropteris*, *Paripteris*

maschenförmig: *Reticulopteris*, *Linopteris*.

Ausschließlich Samenfarne!

e) alethopterisch: Fiederchen parallelrandig bis dreieckig oder lanzettförmig; mit ganzer Basis den Achsen ansitzend. Fiederchenspreite läuft basal an der Achse herab und kann sich mit der des folgenden Fiederchens vereinigen.

Aderung fiederig: *Alethopteris*

maschenförmig: *Lonchopteris*, *Lonchopteridium*

Ausschließlich Samenfarne!

f) odontopterisch: Fiederchen dreieckig, trapezförmig gerundet oder zungenförmig. Der Achse mit der ganzen Basis ansitzend. Aderung ohne deutliche Mittelader. Adern verlaufen nach Aufgabelungen relativ senkrecht zur Achse.

Aderung odontopteridisch: *Odontopteris*, *Lescuropteris*

Ausschließlich Samenfarne!

Insgesamt gesehen bilden *Neuropteris* - *Pecopteris* - *Alethopteris* - *Callipteris* eine gleitende Reihe fortschreitender basaler Verwachsung der Fiederchen mit der tragenden Achse.

III. Sonderbildungen am Wedel:

a) Zwischenfiedern (mit mehreren Fiederchen) oder einzelne Zwischenfiederchen an den Wedeln kommen vor.

b) Aphlebien: kleinere oder größere, gelappte oder tief geteilte Blätter oder Fiederorgane, meist isoliert, manchmal auch noch an Wedeln ansitzend gefunden. Gänzlich andere Form als die Fiederchen desselben Wedels; sitzen am Grund des Wedels und sind schon voll entwickelt, wenn der Wedel noch jung und eingerollt ist.

c) *Cyclopteris*: am Fußstück verschiedener Neuropteriden- und Odontopteriden-Wedel sitzen rundliche, radialstrahlige oder maschenförmig geaderte, mehr oder weniger kreisförmige Blattoorgane. Rand glatt, gekerbt oder laziert. Da sie leicht abfallen, werden sie normalerweise isoliert gefunden. *Cyclopteris*-Blätter können von den Blättern des Samenfarne *Dolerophyllum* (Westfal- bis M-Perm) vorgetäuscht werden (nur histologisch zu unterscheiden): rundliche Blätter mit fächerigen, spitzwinklig aufgegabelten Adern, an der Unterseite von Sekretgängen begleitet, Blattoberseite dicht mit Trichomen und Stomata besetzt.

IV. Einzelblätter:

a) Taeniopteridische Formen:

Taeniopteris (Samenfarne, Cycadatae): Blätter mehr oder weniger gestielt, Stiel geht in Mittelader über; Seitenadern auffallend gerade zwischen Stiel- und Blattrand, Winkel zwischen Seitenadern und Mittelader 70 – 90 Grad.

T. jejuna (8 – 15 cm lang, 1,5 – 2 cm breit), Winkel 70 Grad; 12 – 20 Seitenadern je cm Blattrand): hohes Stefan, Autun

T. multinervia (10 – 20 cm lang, 5 - 7 cm breit, 80 – 90 Grad, 36 Seitenadern je cm Rand). Autun.

T. doubingeri (> 12 cm lang, 3 cm breit, 70 – 75 Grad, 23 – 34 Adern je cm Blattrand, Blattrand gesägt mit 0,3 – 0,5 mm langen Zähnen). Autun.

T. tenuis (6,5 – 7 cm lang, 1,5 cm breit. 80 – 90 Grad, 28 – 36 Adern je cm Blattrand), Stefan und Autun.

Leslya (Samenfarne, Cycadatae): derbe Mittelader als Mittelrippe; die Seitenadern verlaufen zwischen Mittelader und Blattrand sehr schräg, teilweise S-förmig gebogen. Mesophil.

L. delafondi (> 20 cm lang, 7 cm breit. Blattrand aus ca. 1 mm langen Zähnen aufgebaut. 8 – 12 Seitenadern je cm Blattrand). Tieferes Autun.

L. weilerbachensis (> 25 cm lang, 6,5 cm breit; Blattrand mit 1,5 – 2,5 mm langen Zähnen, 10 – 20 Seitenadern je cm Blattrand. Mitteladern aus Einzelbündeln zusammengesetzt. Blattunterseite an den Adern zweizeilig mit Trichomen besetzt).

Westfal C.

L. (al. Taeniopteris) eckardtii (> 20 cm, 3 cm breit, Blattrand wohl glatt, Mittelrippe 3-4 mm breit, 10 – 20 Seitenadern je cm Blattrand. Große Blätter fast parallelrandig, aber zur Blattbasis immer verschmälernd). Thuring.

b) fiederlappige Formen (*Pterophyllum*)

Fraglich bei Samenfarne, sicher bei Cycadatae, z.B. *Pt. blechnoides* aus dem Autun. Mesozoische Blätter könnten auch zu Bennettiteen gehören. Die Formengattung *Pterophyllum* ist vom O-Karbon bis zur O-Kreide nachweisbar.

glos-glos

2. Glossopteridales (= Ottokariales)

Zungenförmige Blätter (meist 10-20 cm, aber auch bis > 30 cm lang, naA sogar bis 90 cm), oft gestielt und ungeteilt, zuerst in Fächernervatur, später in Maschennervatur (mit Mittelader; *Glossopteris*); in Büscheln, Quirlen, Rosetten an verzweigten Zweigen mit araucaroidem Sekundärholz sitzend; in der Mitte der Mittelader fertile Blätter mit einem kleinen Trieb mit männl. oder weibl. Blütenorganen, d.h. die Blütenorgane entspringen der Mittelrippe der *Glossopteris*-Blätter in der Nähe der Blattbasis. Somit sitzt hier eine Achse an einem Blattgebilde, was kein rezentes Äquivalent hat, daß aus der Mittelader eines Blattes plötzlich ein Blütenorgan entspringt, also teils Blatt, teils fertiles Achsenorgan (gemischte Organe; Gonophylle). Die *Glossopteris*-Blätter saßen wohl nahe am Boden, vielleicht wirtelig an einem kurzen Stamm oder an kriechenden Rhizomen. Andererseits gelten die Glossopteridales aber auch als hohe Bäume mit reicher Verzweigung. Es fanden sich bis 6 cm dicke Stämme (*Vertebraria*).

Manchmal werden die Glossopteridales (wozu auch *Gangamopteris* gehört; wesentlich älter, reine Fächernatur der Blätter; keine Mittelrippe; unregelmäßiger Blattumriß, ungestielt) als eigene Ordnung den Pteridospermales rangmäßig gleichgestellt. Zwei Gruppen lassen sich nach den Samenanlagen unterscheiden. Weitere fragliche Gattungen: *Linguifolium*, *Pusongia*, *Lesleya*, *Palaeovittaria*, *Belemnopteris*.

Pteronilssonina (U-Perm Indiens) besitzt keine zungenförmigen Blätter, sondern weist ein cycadeen-ähnliches Blatt auf, wobei aber die Epidermisstruktur zugunsten der Glossopteridales spricht.

Einteilung:

- a) Fruchtbecher(Kupulen)träger, die als echte Pteridospermen ieS. verstanden werden, jedoch keine Ähnlichkeit mit den nordhemisphärischen Lyginopterideen und Medullosaceen erkennen lassen, sondern eher Affinitäten zu den mesozoischen **Corystospermaceae** und **Peltaspermaceae**.

b) Vielsamige (multiovulate), die so unvergleichbar mit rez. und fossilen Gymnospermen sind, daß man sie als eigene Ordnung ansehen sollte (*Scutum*, *Dictyopteridium*, *Senotheca*, *Ottokaria*; letztere ist eine *Gangamopteris*-Frucht). Nackte Samen an dem der *Glossopteris*-Mittelachse entspringenden Organ, d.h. ohne Megasporophyll, wurden nur noch bei einigen isolierten indischen Jurapflanzen (*Rajmahalia*, *Cornoconites*) bekannt, die zu den **Pentoxylales** gestellt werden. Diese Gruppe [b, Multiovulate] sollte als O **Glossopteridales** bezeichnet werden. Nach einer Theorie könnten die Angiospermen von Glossopteridales abgeleitet werden; *Glossopteris*blätter sind gelegentlich quirlig angeordnet.

Samentragende Achsensysteme am Blattwedel fanden sich aber auch bereits bei *Lyginopteris bermudensisformis* (ob. Vise bis unt. Namur A): der Wedel gabelte zuerst einen beblätterten Gabelast ab und dann gabelte er sich sofort ein 2. Mal, wobei er nach außen einen zweiten beblätterten Gabelast, nach innen ein sich weiter auffiederndes Achssystem ohne Blättchen, aber mit zahlreichen Samenkapseln bildete.

In Australien wurden 250 MA alte anatomisch erhaltene Pollenschläuche und schwimmende männliche Gameten von *Glossopteris* entdeckt; sie belegen, dass die Art und Weise der Fortpflanzung bei *Glossopteris* sehr einfach war und eher an Ginkgophyten und Cycadeen erinnert als an andere rezente Samenpflanzen; die Pollenschläuche sind die einfachsten, die man überhaupt von Gefäßpflanzen kennt. Diese Befunde sprechen gegen eine phylogenetische Nähe zu den Angiospermen (Nat. 422, 396).

Weibliches Fortpflanzungsorgan von *Glossopteris*: am unteren Teil der Blattmittelrippe entspringt ein kurzer Stiel; dieser trägt am Ende ein Organ aus zwei parallel zueinander liegenden Blättern, die aber auseinander klaffen. Das adaxiale Blatt im zentralen Teil mit zahlreichen rundlichen Säckchen, die zunächst eine Vertiefung aufweisen; später schwellen diese Säckchen an und lassen dann die Vertiefungen nicht mehr erkennen. Dies ist das Samenblatt mit zahlreichen kleinen Samen. Das abaxiale Blatt wölbt sich nach außen; es hat fächerförmig verlaufende Rippen. Im weiteren Verlauf legen sich die beiden Blätter – vielleicht nach der Befruchtung? – zusammen und bilden dann einen Becher. Entgegen früherer Annahmen enthält es aber keine Pollensäcke, d.h. das Gesamtorgan ist ausschließlich ein weibliches Organ (als *Scutum* bezeichnet). Alle Fortpflanzungsorgane von Glossopteridales sind eingeschlechtlich. Unklar, ob die Pflanzen ein- oder zweihäusig waren.

Die Herkunft (Abstammung) der Glossopteridales ist völlig unklar.

Die Annahme, dass einige Fruktifikationen zweigeschlechtlich seien, gab Anlass zu der Vermutung, es könne sich um die Vorfahren der Angiospermen handeln. Diese Hypothese der Zweigeschlechtlichkeit ist aber inzwischen als Fehlinterpretation der komplexen weiblichen Organe widerlegt. Allerdings könnten die mesozoischen Caytoniales die nächsten Verwandten der Glossopteridales darstellen.

Strenggenommen fehlt noch ein Whole-Plant-Konzept der Glossopteridales. Holz, das im Fundzusammenhang mit den Blättern auftritt, ähnelt Koniferenholz und weist deutliche Wachstumsringe auf; es spricht für einen Baumhabitus mit Ästen.

Maximum/Aussterben:

In Gondwana Glossopterisflora (um die permokarbonische Vereisung herum) vom Stefan bis Trias (Indien, Australien: reine Gl.-Flora, in Südamerika und Afrika mit Einstreuung von euramerischen Florenelementen). *Glossopteris* (> 50 Arten) dringt in Trias und Jura weiter nach Norden vor und stirbt im Dogger aus. (Früher nur bis Lias angegeben, neuerdings aber auch im Dogger Mexikos nachgewiesen; da der nächstgelegene Nachweis erst im südlichen Südamerika erfolgte, wird aber auch erwogen, dass es sich bei den mexikanischen Funden lediglich um Blätter mit Ähnlichkeiten zu *Glossopteris* handeln könnte).

Die Glossopterisflora ist im Vergleich zur euramerischen Flora artenärmer, kühler; Jahresringe, stärkere Jahreszeitlichkeit. In der Cathaysia-Flora (Chinas) dominiert *Gigantopteris*.

CLEAL/THOMAS (2009) geben Glossopteriden (Ottokariales) nur bis zur PTG an (alleroberstes Karbon bis PTG!).

Weitere Gruppen (abgeleiteter) Samenfarne:

3. *Gigantopteris*-Gruppe (*Gigantopteridales*)

Große, z.T. gelappte Wedel; Maschenaderung, in den Großmaschen aber ein zweites feineres Maschenwerk. Blätter z.T. mit Klimmhaken. Leitend für das ostasiatische Perm. Perm von China, Japan, Korea, Nordamerika; Perm-Trias von Zentralchina, Rhät von Grönland. Blätter bis zu 50 cm lang (*Gigantopteris* = *Megalopteris nicotianaefolia*).

Ähnlichkeiten bei der Beblätterung mit den Blättern holziger Angiospermen; werden als „paläozoische vegetative Analoge der Angiospermen“ betrachtet (TAYLOR). Zum Teil mit Netznervatur.

Gigantopteris, *Gigantopteridium* (Perm Nordamerikas und Chinas), *Cathaysiopteris* (Nordamerika, Asien), *Zeilleropteris* (Nordamerika; Asien; Blätter > 30 cm lang, bis 27 cm breit), *Gigantonoclea* (Asien, Nordamerika, evtl. aquatisch), *Vasovinea* (Achsen aus dem O-Perm Chinas mit *Gigantopteris*-Beblätterung, wohl Kletterpflanze), *Delnortea* (U-Perm Nordamerikas), *Evolsonia* (U-Perm Texas, Blätter bis 30 cm lang).

Abstammung eventuell von Callistophytales. Oberes U-Perm bis PTG.

Reproduktive Strukturen zwar grundsätzlich bekannt (an der Unterseite der Blätter, z.B. *Gigantonomia fukienensis*-Blätter mit Samen an den Rändern der Blattunterseite; Pollenorgane ebenfalls an der Unterseite der Blätter, beidseits der Mittelachse in Randnähe), allerdings keine genaue Histologie bekannt, daher schwierig zu bewerten. Das Vorhandensein von *Sparganium*-Typ-Cortex in *Aculeovinea* spricht für die Einordnung bei den Pteridospermen. Ähnlichkeiten mit Angiospermen (bei Blattaderung und Gefäßen) könnten auf Konvergenz beruhen (Kombination von großen Blättern und schmalen Stammdurchmesser können zu ähnlichen funktionellen Anforderungen wie bei Angiospermen führen).

4. Thinnfeldiaceae

Vorzugsweise in Perm und Trias Südamerikas, auch im Rhätolias Mitteleuropas. Die Gattung *Zuberia* klingt an *Odontopteris* an. *Thinnfeldia* aus dem Lias werden auch in Verbindung mit *Corystospermales* gebracht.

cayt-cayt

5. Caytoniales (und *Corystospermales*/*Umkomasiales*)

Oberer Keuper bis M-Kreide; Relikttaxon der *Corystospermaceae* (*Komlopteris*) im U-Eozän Tasmaniens. Stark abgeleitete moderne Pteridospermen mit pseudangiospermiden Eigenschaften (Umhüllung der Samenanlage: nackte Samenanlagen waren in fruchtknotenähnlichen Organen eingeschlossen, die lockere Zapfen bildeten), aber ohne Verwandtschaft mit Gnetatae oder Angiospermen. Samenanlagen lagen zum Zeitpunkt der Befruchtung noch frei. Diese Ausbildung einer mehr oder minder geschlossenen Hülle um die Megasporangien unterscheidet die Caytoniales von den früheren Pteridospermen. Blätter farnähnlich. Mit den Caytoniales sterben noch in der ob. Unterkreide (naA unt. O-Kreide) die Samenfarne aus.

5a. Die ***Corystospermaceae* (*Corystospermales*)** (O-Perm und U-Eozän) sollen zwischen Pteridospermen und Caytoniales vermitteln (z.B. *Stenopteris*; *Dicroidium*-Blätter im Rhät). Sie werden häufig auch als eigene Ordnung den Caytoniales gegenübergestellt (***Umkomasiales* = *Corystospermales***). Bisher nur bis zur Jura-Kreide-Grenze bekannt, wurde 2008 ein Vertreter der Gattung *Komlopteris*, die bisher nur aus Zeiten vor der Kreide bekannt war, aus dem U-Eozän von Tasmanien beschrieben.

Nach anderer Auffassung stammen die *Corystospermales* aber von den *Peltaspermales* ab und sterben mit letzteren zusammen an der TJG aus; eine engere Beziehung zu den Caytoniales würde dann nicht bestehen (s. CLEAL/THOMAS 2009).

Männliche Organe und Blätter ähneln Pteridospermen, weibliche Organe leiten zu den Caytoniales über. *Corystospermaceae* waren auf Gondwana beschränkt. In der M-Trias bildeten sie bis 31 m hohe Bäume (*Jeffersonioxylon*-Holzstämmen mit bis zu 61 cm Durchmesser vergesellschaftet mit *Dicroidium*-Farnwedeln, die den *Corystospermales* zugeordnet werden; wenn die Wedel zu den Stämmen gehören, wovon man ausgeht, ergeben sich hochgerechnet Bäume von bis zu 31 m Höhe; Fundgebiet: Transantarktische Berge). Ältester Nachweis ist *Umkomasia* (weibliche Fruktifikation von *Dicroidium*) aus dem O-Perm Indiens (Pal. 51, Nr. 4). *Corystospermaceae* wurden auch aus dem obersten Perm Jordaniens berichtet (mindestens 6 Arten von *Dicroidium*); in der Trias verlässt *Dicroidium* die Tropen und wird zum dominierenden Baum in den mittleren bis höheren Breiten Gondwanas; nach der Trias zieht er sich zurück bis auf Refugien in polaren Zonen von Antarctica (Sci. 362: 1414).

Bei den ***Corystospermaceae*** ist das Einschließen der Megasporangien in die Hülle noch recht unvollständig. Der „Fruchtknoten“ ist also noch nicht geschlossen, weist aber durch seine Einkrümmung auf eine Tendenz zu den Caytoniaceae hin; die Mikrosporangienstände und Laubblätter (*Dicroidium*, *Stenopteris*) haben viele Ähnlichkeiten

mit den Pteridospermen, die Mikrosporangienstände (*Pteruchus*) erinnern an karbonische *Crossotheca* der Pteridospermen. Weibliche Sporangienstände: *Umkomasia*, *Pilophorosperma*, *Spermacodon*: der kapuzenähnliche Träger der Sporangien ist nach unten umgeschlagen. Samenblätter verzweigt, jede Verzweigung hat 2 oder mehr gestielte helm- oder glockenförmige Gebilde, jedes mit einer Samenanlage. Kleine Pflanzen mit farnartig gefiederten Blättern.

5b. Bei den **Caytoniaceae** (Keuper [Rhät] bis U-Kreide, z.B. *Caytonia*, *Gristhorpia*, beide Jura, lt. CLEAL/THOMAS 2009 bis KTG) ist der Fruchtknoten voll entwickelt. Die Megasporangienstände sind gefiedert, die einzelnen Fiedern sind dann zu einer Art „Fruchtknoten“ umgebildet (Samenanlage in eingerollten Blattfiedern); jede Fieder trägt zwei Reihen Megasporangien, die von der einwärts eingeschlagenen Fläche der Fieder allseitig umschlossen werden. Die Spitze der Fieder (kutinisiert) wird als Narbe gedeutet, da auf der Narbe Mikrosporen gefunden wurden, die dort gekeimt sein könnten (Angiospermie); offen ist aber, ob sich im Inneren des Fruchtknotens aus den – vielleicht auf der Narbe keimenden – Mikrosporen Spermien gebildet haben, oder ob eine Pollenschlauchbefruchtung wie bei Koniferen und Angiospermen erfolgt ist. Man geht jetzt davon aus, dass die Befruchtung durch einen Befruchtungs-Tropfen wie bei den meisten Gymnospermen üblich erfolgte.

Staubblätter (*Caytonanthus*) gefiedert mit kurzen seitlichen gegabelten Fiedern; an jedem Gabelast Synangien. Pollen geflügelt wie bei Pinaceae. Samen klein, von fruchtartigem Gehäuse umschlossen. Becher ähnlich dem Fruchtblatt der Angiospermen; da aber Pollenkörner innerhalb des Bechers entdeckt wurden, ergibt sich, dass die Samenanlagen einzeln befruchtet wurden und die Pollenkörner direkt auf die Mikropyle gelangten. Nach dem Bau der Staubblätter sind die Caytoniales nahe an die Pteridospermen anzuschließen und keine Vorfahren der Angiospermen. Der Samenbau zeigt Anklänge an die Chlamydospermaceae (=Gnetales).

Belaubung wahrsch. mit *Sagenopteris* (Organgattung; ledrig, gefiedert oder handförmig zusammengesetzt; Netznervatur); blattabwerfend; Rhät bis Wealden. Nordamerika, Europa, Mittel- und Ostasien.

Man geht heute davon aus, dass sich sowohl die Netznervatur der Blätter und die Ähnlichkeit der Kupulen mit jenen der Angiospermen konvergent entwickelten und wohl keine nähere Beziehung zu den Angiospermen besteht. Die Caytoniales stammen möglicherweise von den Glossopteridales ab (CLEAL/THOMAS 175).

Caytonia: gefiederte Megasporophylle; Fiedern becherförmig, im Inneren die Samenanlage (bei *C.* zweireihig, bei *Gristhorpia* über die ganze Innenfläche des Bechers verteilt).

pent-pent

6. Pentoxylales (Fam. Pentoxylaceae)

Lias und Dogger Nordwestindiens (*Pentoxylon*, *Nipanioxylon*); Jura-Kreide-Grenze von Neuseeland (*Carnoconites* als weibliche Blüten). Pseudoangiospermid, wahrscheinlich ebenfalls stark abgeleitete Samenfarne. Evtl. von den Glossopteridales abstammend. Wegen des sehr geringen bisher bekannten Materials genaue systematische Stellung unklar.

Sträucher oder kleine Bäume, deren Sprosse deutlich in Kurz- und Langtriebe differenziert sind. Stämme nur wenige Zentimeter Durchmesser, Mark gering entwickelt. Dickenwachstum. Sekundärholz mit Tracheiden mit ein- bis wenigreihigen Hoftüpfeln; Holz koniferenähnlich.

Ungeteilte, zungenförmige, bis 7 cm lange Laubblätter (*Nipaniophyllum*) büschelig (dicht spiralig) an Kurztrieben. Von der Mittelrippe gehen die übergipfelten und manchmal einfach gegabelten Fiedernerven aus. Weibliche Fortpflanzungsorgane (*Carnoconites*) gestielt in kurzverzweigten Ständen. Samen dicht spiralig stehend unmittelbar an den Zapfenachsen zweiter Ordnung ohne Andeutung eines Sporophylls. Reife Samen besitzen eine äußere, fleischige Schicht und eine innere, harte Schicht.

Keine Anzeichen für Pollenkammer (?Pollenschlauchbefruchtung). Die Achsen 2. Ordnung, die durch den Zusammenschluss der Samen einen Fruchtcharakter haben, sitzen spiralig an den Achsen erster Ordnung. Charakteristisch für die Fortpflanzungsorgane der Pentoxylales ist das Fehlen der Planation. Männlicher Blütenstand (*Sahnia*) als mit Schuppen besetzter Kurztrieb mit Sporophyllen; Sporophylle langgestielt, unten scheibenartig verwachsen.

„CYCADOPHYTINA EX PTERIDOSPERMAE“ (kein Monophylum!)

KL. CYCADATAE (CYCADEEN, Palmfarne) KL. BENNETTITATAE KL. GNETATAE

Abstammung: nach klassischer Auffassung aus einer Linie der Pteridospermen, den „Cycadofilices“/Fam. Medullosaceae/Lyginopteridaceae (z.B. *Neuropteris*, *Alethopteris*). Auch die Holzstruktur der Cycadeen spricht für die Abstammung von Pteridospermen. Auch die vermeintliche (s.u.!) gemeinsame Stammgruppe der Angiospermen und Bennettiteen soll sich bereits im O-Devon oder U-Karbon aus diesen Pteridospermengruppen entwickelt haben. Nach modernen Vorstellungen sind Cycadeen, Bennettiteen und Gnetales nicht näher miteinander verwandt; die Cycadeen gelten als basale Linie innerhalb der Gymnospermen, die Bennettiteen als stark abgeleitete Samenfarne. Die Cycadophytina im o.g. Sinne sind somit eine künstliche, nicht monophyle Gruppe.

Molekularkladistik: moderne Multigenanalysen sprechen gegen die Monophylie der höheren Cycadophyten. In einer Studie mit fünf Genen aus drei Erbsystemen (plastid, mitochondrial, nucleär) stellen die Cycadeen (*Cycas*, *Zamia*) die Schwestergruppe aller anderen rezenten Gymnospermen (Ginkgoales + Koniferen + Gnetales) dar, die Gnetales dagegen die am meisten abgeleitete Gruppe *innerhalb* der Koniferen (und zwar als Schwestergruppe zu *Pinus*).

Multigenkladistisch (5072 BP, 4 Gene) je nach statistischer Auswertung entweder *Gnetum* als Schwestergruppe der Koniferen oder (maximal parsimony) als Schwestergruppe [aller anderen Gymnospermen + Angiospermen] (Nat. 409, 619).

Auf jeden Fall sind die Gnetales nicht die Schwestergruppe der Angiospermen.

Maximum: Palmfarne im engsten Sinne (Cycadales) spielten niemals eine dominierende Rolle. Maximum der Bennettiteen und Nilssonien von Oberkeuper bis Wealden, der Gnetales im Tertiär (nach Radiation im Apt/Cenoman).

Rückgang, Aussterben: nach dem Neokom rascher Rückgang aller Pseudangiospermiden, speziell Bennettiteen und Nilssonien. Aussterben der **Bennettiteen** um die Mittelkreide herum (Alb oder Cenoman); *Cycadeoidea* (als eine der letzten Gattungen; ab Malm) erlöscht im Alb oder (naA) im Cenoman, *Williamsonia* (ab M-Keuper) im Alb.

Nilssonien persistieren bis in die Oberkreide. Angaben über das Aussterben der Bennettiteen erst im Maastricht beruhen evtl. auf einer Einbeziehung der Nilssonien.

cyca-cyca

1. KL CYCADATAE / O CYCADALES / CYCADEEN

Primitivste rezente Gymnospermenordnung. Nur Cycadales und Ginkgoales (sowie *Glossopteris*) haben motile Spermien und unterscheiden sich hiermit von allen anderen Gymnospermen. Die Spermatozoen, die sich aus dem Pollenkorn entwickeln (je 2 Spermazellen aus der spermatogenen Zelle des Pollenkorns), sind mit einem Durchmesser von 0,3 mm die größten des Pflanzen- und Tierreichs; Eizelle bis 6 mm (!) groß (*Dioon edule*). Bildung des Keimes im Samen erst nach Abfallen von der Mutterpflanze; zwischen Bestäubung und Befruchtung können mehrere Monate vergehen.

Viele rezente Arten relativ oder sehr endemisch, überwiegend tropisch. Eingeschlechtlich, langlebig. Stickstofffixierende Wurzeln wegen Symbiose mit Blaugrünalgen. Stämme bei einigen Arten nur unterirdisch. Blätter von *Stangeria* farnartig, bei *Bowenia* bipinnat (doppelt gefiedert) und damit noch farnähnlicher (farnartig gefiedertes Blatt); alle übrigen Cycadeen unipinnat. Reproduktive Strukturen zapfenförmig. Stets zweihäusig. Fortpflanzungsorgane (außer bei *Cycas*) als Zapfen, die einzeln oder zu mehreren zwischen den Wedeln an der Stammspitze stehen; bei *Cycas* stehen die Samenblätter um die Spitzen des Stammes gedrängt, zunächst aufrecht stehend (und dabei einen lockeren Zapfen mit 2- 8 Samenanlagen bildend), später spreizen sie sich ab; am Ende der Achsen steriler blattförmiger Abschluss. Männliche und weibliche Zapfen morphologisch ähnlich (Zahl der Samenblätter aber geringer als Zahl der Staubblätter). Der Umstand, dass *Cycas* noch keine richtigen Zapfen bildet, wird als ursprüngliches Merkmal angesehen, weshalb *Cycas* als basal gilt.

Bemerkenswert sind die Wurzeln als starke Pfahlwurzeln, von denen Seitenwurzeln dicht unter der Erdoberfläche verlaufen, die negativ geotropisch orientiert sind, also teilweise über die

Erdoberfläche hinaus wachsen; diese enthalten Blaualgen (*Nostoc*), die Stickstoff aus der Luft assimilieren (findet sich sonst bei keiner Pflanzengruppe).

Rezente Verbreitung: Tropen und Subtropen von: Amerika, Karibik, subsaharisches Afrika, Madagaskar, Ostindien, China, Japan, SE-Asien, Ozeanien, Australien. Einige Arten frosttolerant. Rezent ca. 300 Arten in 10 Gattungen, 62 % auf der Roten Liste.

Größte rezente Arten: am höchsten kann *Lepidozamia* (al. *Macrozamia*; Queensland) werden (Stämme bis 20 m hoch bei 0,5 m Durchmesser, naA 18 m: *L. hopei*); den größten Stammdurchmesser erreichen mit bis zu 1 m *Encephalartos laurentianus* und *Macrozamia dyeri*. *Encephalartos laurentianus* ist dabei die massivste aller Cycadeen; ihre (meist herabhängenden) Stämme erreichen zwar nur 15 m (naA bis 18 m) Höhe bzw. Länge, dies aber bei bis zu 1 m Durchmesser (Fam. Zamiaceae).

Die Länge der Blätter reicht von 5 – 6 cm (*Zamia pygmaea*; erwachsene Stämme 2-3 cm Durchmesser, max. 25 cm lang) bis zu 2,5 – 3 m (*Cycas*, *Macrozamia*) und 5 – 6 m (einige Arten von *Encephalartos*). Samenzapfen von *Encephalartos* können bis 50 cm lang und 45 kg schwer werden, von *Macrozamia peroffskyana* 70 cm lang und 30 kg schwer. *E. transvenosus* ist als einzige Cycadeenart bestandsbildend.

Cycadeen können ein Alter von ca. 2000 Jahren erreichen, wegen der monokotylenähnlichen Stämme ist keine Dendrochronologie möglich. Das Alter kann aus der Anzahl der Blattfüße abgeschätzt werden; *Dioon edule* mit ca. 10000 Blattfüßen ist ca. 1000 Jahre alt und wird dabei nur 2 m hoch, *Dioon spinulosum* erreicht in knapp 200 Jahren bereits 10 m Höhe.

Stammstärke (Sago) als Nahrungsmittel der Eingeborenen Afrikas, Floridas, Australiens und fast im gesamten Verbreitungsgebiet von *Cycas*. Auch Samen extrem stärkehaltig, bei *Cycas* bis 7,5 cm lang. 500 Samen (ein Jahresertrag einer *Cycas*-Pflanze) ergeben 2,5 kg Stärke. Cycadeen sind gut feueradaptiert, ihr Wuchs z.T. abhängig von der Häufigkeit von Feuerereignissen.

Bestäubung der meisten Arten durch Insekten primitiver Familien (Käfer, älteste Bienengattung *Trigona*). Bestäuber legen oft Eier in die weiblichen Zapfen. Die Insektenbestäubung der Cycadeen geht offenbar der Entstehung der Angiospermen voraus. Zapfen aller Gattungen (außer *Stangeria*) produzieren zum Zeitpunkt der Pollenreife bzw. der Befruchtungsfähigkeit Wärme (+1 bis + 17 Grad gegenüber der Umgebungstemperatur), wohl um die Geruchsbildung oder Insektenaktivität zu erhöhen. Verbreitung der Samen bei einigen *Cycas*-Arten durch Wasser, ansonsten durch Tiere, die oft durch ein leuchtendes Integument angelockt werden; das Integument (Sarcotesta) ist verdaulich und meist ungiftig, während die Samen den Darmkanal unbeschädigt passieren.

Fossil wahrscheinlich ab ob. Pennsylvanian (ob. O-Karbon), Pollen ab Pennsylvanian; Makrofossilien sicher ab U-Perm, entstanden in Pangäa. Nach TAYLOR et al. Cycadales sicher ab oberem Pennsylvanian (*Spermopteris*; *Lasiostrobus*); falls *Lesleya*-Megasporophylle zu Cycadales gehören, schon ab Mississippian. Cycadeensamen sind auch aus dem alleruntersten Perm Chinas (ca. 298 MA) bekannt (Sci. 336, 662). Cycadeen bevorzugten trockenere Habitate und hatten dadurch wesentlich schlechtere Chancen zu fossilisieren als die Flora der Steinkohlensümpfe.

In der Nähe der Cycadales stehen wahrscheinlich die jungpaläozoischen Phasmatozycadales, denen neuerdings Fossilien wie *Lesleya*, *Phasmatozycas* zugeordnet werden.

Fossil auch in hohen Paläobreiten. *Sobernheimia* als Cycadeen-Blütenstand aus dem O-Rotliegenden von Sobernheim (s. Sammlung Stapf). *Pterophyllum blechnoides* aus dem Autun als vermeintliches Cycadeenblatt (*Pterophyllum* könnte aber auch zu Pteridospermen gehören). Gattung *Cycas* angeblich schon im Unterperm Chinas, außerdem im Eozän. Im ob. U-Perm (ob. Leonardian) von Texas finden sich das (vermeintliche) Cycadeen-Megasporophyll *Dioonitocarpidium* (sonst aus dem Keuper bekannt) und vegetative Pflanzenreste, die an mesozoische Cycadeen erinnern (J. Palaeont. 75, 449). In einer neuen Arbeit werden die ältesten ganz sicheren Cycadeenreste auf 270,6 MA ins untere Perm datiert (Sci. 334, 766). Zamiineana Cycadeen wie *Ctenis* und *Pseudoctenis* bereits im obersten Perm (Lopingian, wahrsch. Changhsingian) der Paläotropne (Sci. 362: 1414).

Cycadeen setzten sich in der Trias auf der Nordhalbkugel allmählich durch; in der U-Trias noch unbedeutend (*Otozamites*), im Keuper zunehmend, aber niemals dominant. Im Rhät *Palaeocycas integer* mit reduzierten Sporophyllen wie bei rez. *Cycas*-Arten; der Gesamtbau dieser Pflanze (*Bijuvia*) umfasste einen *Cycas*-artigen Stamm und *Taeniopteris*-artige Blätter. Diese Pflanze (*Bijuvia*) konnte also im Ganzen rekonstruiert werden, indem ihr Samenblätter (*Palaeocycas*) und vegetative Blätter (*Taeniopteris*) zugeordnet werden konnten; letztere sind im Gegensatz zu rezenten Cycadeen nicht gefiedert, sondern einfach-ganzrandig; diese Blätter sind der wesentliche Unterschied zu den modernen Cycadeen.

Maximum der Cycadeen in Jura und Kreide. Ihre Radiation wird oft mit den Dinosauriern in Verbindung gebracht (z.B. Verbreitung der fleischigen Samen), was aber insofern unplausibel ist, weil sowohl die Giftigkeit der Blätter wie auch die fleischigen Samen schon 30 MA vor dem Auftreten der Dinosaurier etabliert waren (Sci. 334, 766).

In der Oberkreide Böhmens Cycadales-Zapfen (*Microzamia gibba*). *Pseudocycas* im Wealden.

Noch im Eozän des Geiseltales (*Eostangeria* als Einzelpflanze in trockeneren Waldmooren – ähnlich rez. Cycadeen Floridas) und Miozän des Wiener Beckens vertreten. Rezent 11 Gattungen mit ca. 206 Arten (zweitgrößte rezente Gymnospermengruppe nach den Koniferen):

 UO Cycadineae (= Fam. Cycadaceae): 47 Arten (nur *Cycas*)

 UO Zamiineae: Fam. Stangeriaceae: 4 Arten (*Bowenia*, *Stangeria*)

 Fam. Zamiaceae: 156 Arten

Für den Rückgang der extrem langsam wachsenden und spät fortpflanzungsfähigen Cycadeen seit der Kreide wird nicht die KTG, sondern die Konkurrenz durch die schnell wachsenden und früh fertilen Angiospermen verantwortlich gemacht.

Fossile Taxa im Mesophytikum Eurasiens: *Cycadopteris*, „*Pterophyllum*“, *Androstrobus*, *Dioon*, *Otozamites*, *Zamites*.

Morphologie:

Getrenntgeschlechtlich (zweihäusig); männl. Fruktifikation als Zapfenblüte, weibl. Sporophylle freistehend, an der Basis 2 oder mehr Samenanlagen tragend. Gymnospermie mit Spermienbefruchtung (Pollenkammer; keine Pollenschlauchbefruchtung). Kombination farnähnlicher Merkmale (Fiederblätter, Spermien) mit solchen von Samenpflanzen (Sekundärholz,

echter Samen mit dikotylenartigem Embryo). *Cycas* und *Microcycas* gelten als primitive Typen, die morphologisch an die Pteridospermen anschließen. Bei der *Cycas*-Blüte wechselt ein Kranz Megasporophylle jeweils mit einem Kranz Laubblätter ab; ansonsten stehen die Sporophylle meist in Zapfen. Manche der rez. Cycadales-Zapfen erreichen ein Gewicht von fast einem Zentner und sind damit die schwersten existierenden Blüten.

Megasporophylle: lassen sich leicht auf Pteridospermen Sporophylle zurückführen; *Cycas* besitzt wohl auch darin noch die ursprünglichste Form: Das sterile Endstück des Sporophylls ist flach und schwach wie ein Laubblatt gefiedert. An der Rhachisbasis sitzen an Stelle einiger steriler Telome ein bis mehrere Paare Megasporangien (homolog zu den sterilen Telomen bzw. Blattfiedern). Bei anderen Cycadales, die ihre Sporophylle in Zapfen vereinigen, ist das sterile Endstück der Sporophylle meist schwächer entwickelt, dafür verbreitert es sich zu einer schützenden Platte; *Dioon*, *Macrozamia*, *Zamia* repräsentieren den Übergang zwischen diesen beiden Extremen. Prinzipiell derselbe Aufbau ist auch bei fossilen Megasporophyllen bekannt; bei *Dioonitocarpidium pennaeforme* (Keuper) war das sterile Endstück des Blattes noch so lang, dass man es zunächst für ein vegetatives Pteridophyll gehalten hat. Dieses Primitivstadium klingt an Pteridospermen-Sporophylle wie *Pecopteris pluckenetii* an und leitet die Entwicklungsreihe über *Cycas* zu den anderen heutigen Cycadales ein. *Cycadospadix* und *Palaeocycas integer* (Rhät) besitzen schon etwas stärker reduzierte Sporophylle (wie bei heutigen *Cycas*-Arten).

Mikrosporophylle: Anordnung und Bau ähnlich den weiblichen Organen, die in Zapfen vereinigen männl. Sporophylle sind aber meist kleiner und weniger gefiedert, d.h. schuppenförmig. *Ceratozamia* zeigt aber durch seine schwache Fiederung der Spitze die Homologie mit dem Megasporophyll sehr deutlich.

Entweder bis mehrere Meter hohe Stämme (*Cycas*, z.B. Nordaustralien) oder rübenförmige bis knollige Stämme, welche verzweigt sein können und unterirdisch leben. Der Stammbau zeigt einen Mischcharakter aus farnähnlichen Merkmalen (z.B. Blattfüße, die bei vielen Arten einen Blattpanzer bilden; Zurücktreten des Holzes, z.T. typische Treppentracheiden wie bei Farnen, aber meist mit araucaroider Tüpfelung), daneben coniferophytenartige Merkmale (z.B. araucaroider Tüpfelung; Stelenaufbau). Im Gegensatz zu Koniferen sind Rinde und Mark stark entwickelt, Sekundärholz schwach und ohne Gefäße. Große Mengen Stärke im Markparenchym.

Für die Ableitung des Holzes vom Medulloentyp sprechen Befunde an Keimlingen. Breite Markstrahlen durchziehen als Blattlücken den Holzkörper, so dass dieser – abgesehen vom Sekundärholz – auch an viele Farne erinnert. Das große Mark der Cycadeen liefert bei *Cycas revoluta* den Sago. Außer bei *Dioon* findet sich eine polyxyle Holzstruktur (im Gegensatz zu dem monoxylem Typ der Koniferen und *Dioon* mit einheitlichem Holzzylinder), d.h. es entwickeln sich außerhalb des normalen Holzzylinders in der Rinde nacheinander ein oder mehrere akzessorische Zuwachsringe; die normale Kambialtätigkeit setzt nach einiger Zeit aus, und dafür entsteht in der Rinde ein neues Kambium (dies kommt auch bei manchen Dikotylen, z.B. Lianen vor). Bei den Cycadales deutet diese polyxyle Holzstruktur aber auf eine Ableitung von der eigentümlichen Stelärstruktur der Medullosen hin. Bei den Cycadales wird nämlich vom Kambium aus das Phloem nicht nur –wie üblich, z.B. auch dikotylen Lianen – gegen die Stammpерipherie hin abgegeben, sondern auch gegen das Stammzentrum; diese invers orientierten Stelenteile sollen Reste der sich nach innen entwickelnden Gürtel der Polysteles der Medullosen sein.

Laubblätter z.T. farnähnlich, was besonders bei den mehrfach geteilten Blättern von *Bowenia* deutlich wird. Ein Zeichen primitiver Farngestaltung ist auch die offene, gabelige Nervatur der Fiedern und Fiederchen; die Blattspuren klingen ebenfalls an diejenigen der Pteridospermen an; aus jedem Blatt treten zwei (manchmal auch mehr) Blattspuren (wie bei *Lyginopteris*) in den Stamm ein.

Bemerkenswert ist die bei einigen Arten verbreitete Insektenbestäubung, während bei Gymnospermen (Gnetopsida, Pinopsida) Windbestäubung üblich ist. Man vermutet, dass Käfer

schon im Mesozoikum Cycadeen bestäubten; allerdings werden nicht alle Cycadeen-Arten von Insekten (Käfern und Thysanoptera) bestäubt. Die bestäubenden Käfer gehören zu den basalen Familien der Curculionoidea und dürften daher schon in Jura und Kreide existiert haben. Da die rezenten Gattungen und Arten der Cycadeen nach molekularkladistischen Daten aber erst in den letzten 50 MA entstanden, ist die heutige Assoziation zwischen Cycadeen und Insekten nicht die direkte Folge einer seit dem Mesozoikum laufenden Koevolution.

Kladistik:

Kladogramme s. Gnetales. Morphologische Aspekte sprechen dafür, daß die Cycadeen die Schwestergruppe aller übrigen heutigen Gymnospermen (+Angiospermen) sind, also von (*Ginkgo*+ Koniferen + Gnetales + Angiospermen), was auf eine sehr frühe Abspaltung von frühen Samenfarne deutet. Andere molekularkladistische Studien interpretieren die Cycadeen als Schwestergruppe der Ginkgophyten. In keinem Fall besteht ein engerer kladistischer Zusammenhang mit Angiospermen oder Gnetales, so dass die Zusammenfassung mit Bennettiteen und Gnetales zu den „höheren Cycadophyten“ kladistisch nicht korrekt ist.

Abstammung der Cycadeen also höchstwahrscheinlich von Pteridospermen; diskutiert werden *Lyginopteris* und (favorisiert) *Medullosa*; mit letzteren überlagert sich auch zeitlich die fossile Überlieferung. *Medullosa* und Cycadales verbindet u.a. die doppelte Gefäßversorgung der Ovulen, Anordnung der Ovulen, wedelartige Blätter, anormale Entwicklung des sekundären Xylems; große Spermienzellen.

[*Medullosa* + Cycadales] sollen danach die Schwestergruppe der Platyspermen (Pflanzen mit abgeflachten Ovulen, z.B. Koniferen, Ginkgoales, Cordaiten, Pteridospermen) darstellen. Gegen eine enge Assoziation von *Medullosa* und Cycadales sprechen dagegen die Probleme, die Mikrosporophylle der Cycadales von den Pollenorganen der *Medullosa* abzuleiten.

Aktuelle Untersuchungen auf der Basis eines einzigen Genes (*rbcL*-Phylogramm) ergeben je nach statistischer Auswertungsmethode unterschiedliche Ergebnisse. Im Maximum likelihood Phylogramm stellt sich folgender Ablauf dar:

- *Marchantia*
- *Angiopteris*
- Angiospermen
- Cycadales
- Koniferen
- *Ephedra*
- *Welwitschia* + *Gnetum*

Parsimony Consensus Kladogramm:

- *Marchantia*
- *Angiopteris*
- Gnetales
- Angiospermen
- Koniferen + Cycadales

Kladogramm nach rbcL-Gen (Natwiss. 89, 281):

- Equisetophyta
- Pteridophyta (*Angiopteris* + *Ophioglossum*)
ab jetzt: SPERMATOPHYTA
- Gnetopsida
- Angiospermae
- Cycadopsida
- Ginkgoopsida
ab jetzt: PINOPSIDA

Die Relationen innerhalb der verschiedenen Gruppen der Samenpflanzen lassen sich mit der Analyse eines einzelnen Gens nicht sicher auflösen. Demgegenüber konnte die innere Kladistik der Cycadales sehr gut aufgelöst werden, d.h. unabhängig von der statistischen Auswertungsmethode ergab sich ein einheitliches Ergebnis:

Die Cycadaceae (*Cycas*) stehen auf jeden Fall basal; die Zamiaceae (*Bowenia*, *Zamia*, *Dioon*, *Ceratozamia*, *Encephalartos*, *Macrozamia*, *Lepidozamia*) sind ebenfalls monophyl, problematisch ist die monotypische Gattung *Stangeria*, für die bisher eine eigene Familie aufgestellt wurde (Stangeriaceae), die aber nach molekularen Daten innerhalb der Zamiaceae positioniert ist. Innerhalb der Zamiaceae stehen basal: *Bowenia*, *Stangeria*, *Zamia*, *Ceratozamia*, *Dioon*; *Encephalartos* ist (mit seinen vielen Arten) die „höchste“ Gruppe innerhalb der Zamiaceae. Die Dichotomie zwischen Cycadaceae und Zamiaceae erfolgte vor ca. 92,5 MA; zwischen Zamiaceae und Stangeriaceae vor ca. 73,9 MA, zwischen *Lepidozamia* und *Encephalartos* (den beiden am höchsten stehenden Gruppen der Zamiaceae) vor ca. 19,4 MA und innerhalb von *Encephalartos* vor maximal 10,1 MA (je nach Art; durchschnittlich vor 6,5 +/- 4,6 MA). Die aktuellen Arten der Cycadeen gehen somit auf aktuelle Artbildungsvorgänge im Miozän und Pliozän zurück, d.h. die rezenten Arten sind sehr jung. Die genetischen Distanzen innerhalb der Cycadaceae bzw. innerhalb der Zamiaceae sind klein, nur die Dichotomie Cycadaceae/Zamiaceae geht bis ins Alttertiär oder die Oberkreide (max. 92,5 MA) zurück. Die disjunkte Verbreitung von Arten der Gattungen *Encephalartos*, *Lepidozamia*, *Macrozamia* zwischen Afrika und Australien kann somit auch nicht auf die Kontinentaldrift seit der Kreidezeit zurückgeführt werden (hierfür sind die einzelnen Gattungen viel zu jung), sondern auf eine Ausbreitung über große Distanzen im Laufe des Miozäns. Die rezenten Arten von *Encephalartos* verbreiteten sich vor 5 – 1,6 MA über Süd- und Zentralafrika, und Madagaskar wurde von *Cycas thouarsii* offenbar vor noch kürzerer Zeit besiedelt; die rbcL-Sequenzen dieser Art stimmen völlig mit jenen von *C. rumphii* aus Indonesien ein, d.h. die madagassische Art muss erst kurzfristig von Indonesien aus eingewandert sein.

NaA waren die Familien Zamiaceae und Stangeriaceae aber bereits in der Unterkreide (mindestens im Alb) in Südamerika etabliert. Selbst die *Zamia*-Untergattung *Chigua* dürfte im Alb schon existiert haben. Sie ist offenbar in Südamerika entstanden und dann nordwärts gewandert (Rev. Pal. Paly. 161, 137).

Cycas als ursprüngliche Form kommt in feuchtwarmen Habitaten vor, die jenen der Jurazeit entsprechen, während die fortschrittlicheren Taxa mehr an trockenere Lebensräume angepasst sind.

Eine aktuelle molekularkladistische Analyse (Sci. 334, 796) bestätigt die junge Radiation der Cycadeen innerhalb von ca. 5 MA ab dem oberen Miozän (ab 12 MA). Eine weltweite Tendenz zu einem stärker jahreszeitlich geprägten Klima dürfte den Cycadales ermöglicht haben, ihr

Verbreitungsgebiet zu vergrößern. Es kam zu einer gleichzeitigen Radiation in Südostasien, Afrika, Australien und Mittelamerika. Die Cycadeen profitierten offenbar davon, dass das einst gleichmäßig warme Klima kühler und stärker jahreszeitlich geprägt wurde, als die Kontinente etwa ihre aktuelle Position erreicht hatten.

Viele moderne Cycadeen leben in Gebieten mit verstärktem Regenfall im Sommer – und profitierten somit von der Ausbreitung jahreszeitlich geprägter Regionen im späten Miozän.

Nach molekularen Daten (Phytochome-P-Gen, zusätzlich *rbcL* und *matK*-Sequenzen) trennte sich im frühen Jura die Linie zu *Cycas* (artenreich). Die verbleibende Linie spaltete in der tiefen Oberkreide zunächst die Linie zu *Lepidozamia* (artenarm) und *Encephalartos* (artenreich) ab, kurz danach die Linie zu *Macrozamia* (artenreich), dann in der höheren Oberkreide die Linie zu (*Dioon* + *Bowenia*) (artenarm), um die KTG die Linie zu (*Stangeria* + *Ceratozamia*; erstere artenarm, letztere artenreich). *Microcycas* (artenarm) und *Zamia* (artenreich) trennten sich im frühen Oligozän. Die Aufspaltung der artenreichen Gattungen in die einzelnen Arten vollzog sich aber erst ab dem späten Miozän in einem Zeitraum von effektiv 5 MA (also zwischen 12 und 7 MA). Im Pliozän verlangsamte sich die Radiation, und in den letzten 2 MA scheinen kaum neue Arten mehr entstanden zu sein. Die Daten passen auch zu genetischen Daten von Cycadeen bestäubenden Rüsselkäfern, die ebenfalls auf eine junge Diversifikation deuten.

Offenbar führte der Aufstieg der Blütenpflanzen zunächst zu einem Rückgang der Cycadeen; auch das Aussterben der Dinosaurier wurde damit in Zusammenhang gebracht, da Dinosaurier bei der Verbreitung der fleischigen Cycadeensamen eine Rolle gespielt haben könnten. Die fossile Überlieferung spricht für einen Rückgang der Cycadeen im späten Mesozoikum. Noch ist unbekannt, ob die Diversität der Cycadeen im gesamten Känozoikum – bis zur Radiation vor 12 MA – niedrig blieb, oder ob im frühen und mittleren Tertiär doch eine größere Diversität bestand, der dann später starke Extinktionen folgten. Die modernen Arten gehen somit auf wenige Vorgängerarten im mittleren/späten Miozän zurück – die Diversität der Cycadeen war zu dieser Zeit offenbar stark eingebrochen. Cycadeen waren demnach im frühen Miozän dem Aussterben nahe und wurden durch den Klimawandel hin zu einem jahreszeitlich stärker geprägten Klima gerettet.

Die Cycadeen sind nicht die einzige altertümliche Linie, die erst relativ spät in die modernen Taxa diversifizierte; dies gilt ebenso für Pinaceae, Ephedraceae, Nymphaeales und Chloranthaceae; allerdings diversifizierte diese Gruppen schon früher (im Oligozän oder Miozän) und nicht so synchron. Nur die Sukkulente zeigen ein zeitlich paralleles Verhalten zu den Cycadeen, was auf die Zunahme der Aridität im Rahmen des globalen Klimawandels zurückgeführt wird. Rezente Gymnospermen-Gattungen sind durchschnittlich 32 MA alt, rezente Angiospermen-Gattungen dagegen durchschnittlich älter (Sci. 334, 766 + 796).

Rezente Vertreter:

1) Fam. Cycadaceae: 1 Gatt. *Cycas*, > 40 Arten, viele endemisch; *Cycas revoluta* in Südostasien. Große Art: *C. angulata* (Höhe bis 12 m, Stammdurchmesser 40 cm), *C. thouarsii* (Höhe bis 10 m, Stammdurchmesser bis 45 cm). *Cycas* ist der primitivste Genus unter den rezenten Cycadeen; angeblich schon im U-Perm Chinas, 1 fossile Art im Eozän Japans. Rezente Verbreitung: SE-Asien, S-China, Malaysia, trop. Australien, Ozeanien, Japan, Afrika, Madagaskar; einige in ariden Gebieten siedelnde Arten werfen in Trockenzeiten die Blätter ab.

Differentialdiagnose zu anderen Cycadeen: Blättchen mit ausgeprägter Mittelrippe, ohne offensichtliche Sekundärgefäße.

Junge Blättchen uhrfederartig zusammengerollt. Stamm bei einigen Arten unterirdisch. Männliche Sporophylle in Zapfen, weibliche Sporophylle in lockeren, offenen Zapfen, die den vegetativen Apex des Stammes umgeben.

2) Fam. Stangeriaceae: 2 Gattungen, 4 Arten:

Bowenia: 3 Arten, klein, unterirdischer Stamm, Zapfen terminal an kurzen Ästen des Wurzelstocks. Blätter bis 2 m lang. Nur an den Küsten Queensland verbreitet. Fossil im Eozän Ostaustraliens.

Stangeria: 1 Art, Stamm unterirdisch, rechtwinklig dichotom verzweigter Stamm; strauchförmig, < 2 m hoch. Reife Blätter bis 2 m lang, farnartig mit 20 – 40 Fiedern je Blatt, Fiedern bis 50 cm lang. Männl. Zapfen bis 25 cm lang, weibl. bis 35 cm. Nur an der SO-Küste Südafrikas zwischen 27. und 33. Breitengrad, bis 50 km von der Küste entfernt ins Inland. Einzige Cycadee, deren Zapfen keine Wärme produzieren. Geschlechtswechsel in Kultur beobachtet. *Eostangeria* im Eozän des Geiseltales und Miozän des Wiener Beckens.

Nach rbcL-Kladistik sind die Stangeriaceae zu den Zamiaceae zu ziehen.

3) Fam. Zamiaceae: 8 Gattungen, 100 Arten; Blätter mit dichotomer oder Maschenaderung, keine Harzkanäle.

Ufam. Encephalartoideae: *Dioon*, *Encephalartos*, *Macrozamia*, *Lepidozamia*

(*Lepidozamia* auch im Eozän Australiens, *Macrozamia* im Oligozän Australiens)

(*E. woodii* wurde 1895 entdeckt und besteht nur aus einem Cluster aus vier

Stämmen, die zu einer einzigen Pflanze gehörten; heute nur noch kultivierte

Klone; 2 der 4 Stämme leben noch in botanischen Gärten; in der Wildnis ausgestorben.

Da es sich um ein männliches Exemplar handelt, kann die Art nur klonal vermehrt werden)

Ufam. Zamioideae: *Ceratozamia*, *Microcycas*, *Zamia*, *Chigua*

Verbreitung: Australien: *Chigua*, *Lepidozamia*, *Macrozamia*

Amerika (Georgia bis Bolivien): *Ceratozamia*, *Dioon*, *Microcycas*,
Zamia

Subsaharisches Afrika: *Encephalartos* (*barteri*, *lanatus*, *villosus*, *ferox*)

Zamia: insgesamt 55 – 60 Arten, davon 12 noch unbeschrieben. Verbreitung: Florida,

Puerto Rico, Mexiko, Mittelamerika, Südamerika bis Brasilien; z.B.

Zamia skinneri, *Z. floridana* (Kuba), *Z. pumila* (Florida, Bahamas); *Z. furfuracea*

(Mexiko). Fossil bekannt mit 3 Arten aus dem unt. Eozän der USA (Louisiana, Tennessee, Mississippi).

Stämme oft verzweigt, unter- oder überirdisch. Blätter langelliptisch, Blättchen ohne Mittelrippe, Venation dichotom, aber parallel wirkend. Zapfen gestielt.

benn-benn

2. BENNETTITATAE (O Bennettitales)

Erstnachweis im obersten Perm von Jordanien (äquatoriales Flachland; Tropen als „Wiege“ der mesophytischen Pflanzenwelt); dann wieder nachweisbar ab Lettenkohlenkeuper (noch Ladin) bis unt. Oberkreide; starke Zunahme im Oberkeuper, z.T. waldbildend (*Ptilophyllum*, Rhät bis Unterkreide). Erstnachweis ist *Pterophyllum brevipenne* aus dem Ladin (Lettenkeuper) (KELBER K.-P., 2015, Palaeodiversity Suppl.). Die Funde aus Jordanien (Lopingian, wahrsch. Changhsingian) konnten aufgrund der perfekten Erhaltung der Cuticula und syndetocheilischen Stomata eindeutig als Bennettiteen identifiziert werden (*Nilssoniopteris*-Blätter; *Pterophyllum*-Wedel) (Sci. 362: 1414).

Mit (geschätzt) 30000 bis 40000 Arten bzw. über 1000 Formen die bedeutendste und artenreichste Pflanzengruppe des Mesozoikums sowie der Gymnospermen. Blütezeit im Neokom, z.B. *Cycadeoidea*; allein in Nordamerika 60 *Cycadeoidea*-Arten. Nur wenige Nachzügler der Bennettiteen überschreiten die Grenze zur Oberkreide.

CLEAL/THOMAS sprechen dagegen „nur“ von einem Rückgang in der Oberkreide und einem Aussterben erst an der KTG. Als Gründe für das Aussterben nennen sie die Eigenschaft der späten Bennettiteen, dass sich deren pollentragende Sporophylle nicht öffnen konnten, was zwar Schutz vor Fressfeinden bot, der Pflanze aber lediglich Selbstbefruchtung erlaubte (Nachteil gegenüber Angiospermen). Bei den bisexuellen Blüten früherer Bennettiteen hatten sich die pollentragenden Sporophylle noch öffnen können, was die Windbestäubung erleichterte.

Der große Artenreichtum in Verbindung mit der Artenarmut von windverbreiteten Keimzellen spricht für Insektenbestäubung; Insektenblüten sind meist Zwitterblüten bzw. Insektenbestäubung ist besonders für Zwitterblüten als wahrscheinlich anzunehmen. Die Verlagerung der Mikrosporangien auf die Sporophylloberseite spricht aber auch für eine Insektenbestäubung bei eingeschlechtlichen Bennettitales-Blüten; die Zwitterblüte wäre dann nur eine sekundäre Anpassung an die Insektenbestäubung.

Morphologie:

Blütenbau: teilweise kauliflor aus dem Stamm; die Blüten stehen dabei zwischen den Blattfüßen, wohl in einer Blattachsel. Die Blüten erscheinen auf den ersten Blick den Angiospermenblüten sehr ähnlich, besonders bei jüngeren Bennettiteen; im Gegensatz zu den Blüten der Cycadales, älteren Bennettiteen und den meisten übrigen Gymnospermen waren die Blüten der jüngeren Bennettiteen zwittrig: im Zentrum stand (wie bei zwittrigen Angiospermenblüten) das Gynaeceum (nach dem Bautyp der eingeschlechtlichen Blüten), umgeben von einem Kreis männlicher Sporophylle (=Androeceum). Gegen eine nahe Verwandtschaft der Angiospermen und Bennettiteen trotz prinzipieller Ähnlichkeit der Blüten spricht u.a., dass das Bennettiteen-Gynaeceum vom Gynaeceum der Angiospermen sehr verschieden ist. Die Ähnlichkeit ist offenbar konvergent entstanden als Folge der Insektenbestäubung.

Die Stammanatomie zeigt den Mischcharakter der Cycadophyten: mächtige Rinde mit Blattfüßen, beträchtliches Mark, typische Eustele mit Sekundärholz. In den schlanken Stämmen scheint das Holz fester, in knolligen Stämmen lockerer gebaut zu sein. Fossile Reste von schlanken Bäumen, bei denen man nicht sicher entscheiden kann, ob sie zu Cycadales oder Bennettitales gehören, werden als *Bucklandia* bezeichnet; *B. sahnii* weist deutliche jahresringähnliche Zuwachszonen auf, wie auch *Sahnioxylon aviasii*, das allerdings auch Übergänge zu den Angiospermen zeigt und nach der Holzanatomie zu urteilen auch zu homoxylem Angiospermen gestellt werden könnte. Jahresringe sprechen jedenfalls für ein Wachstum in gemäßigten Klimazonen, in denen heute Cycadopsiden fehlen. Holzelemente weitgehend als Treppentracheiden, doch vermittelt eine Dresdener *Cycadeoidea*-Art (*Cycadeoidea* „*Raumeria*“) mit ihren Hoftüpfeln zu rezenten Cycadeen. Insgesamt dominieren bei älteren Bennettiteen Treppentracheiden, bei jüngeren Netz-

bzw. Hoftüpfeltracheiden. Die gebildete Holzmasse übertraf bei vielen Bennettiteen (z.B. *Cycadeoidea ingens*) diejenigen der heutigen Cycadales; der Sekundärholzgürtel ist aber einheitlich wie bei einem Koniferenstamm; mehrfache Kambien und „inverse“ Leitbündel wie bei vielen rezenten Cycadales sind jedenfalls von „sicheren“ Bennettiteen nicht bekannt.

Habitus z.T. palmfarn-/baumfarnähnlich (z.B. *Williamsonia*, M-Keuper bis Alb, mehrere Meter hoch). 3 Wuchsformen werden unterschieden:

--- knollige, niedrige Stämme (*Cycadeoidea* mit Zwitterblüten; Wedel: *Zamophyllum*), ca. 1 m hoch

--- palmartige hohe Stämme (z.B. *Williamsonia* mit eingeschlechl. Blüten und *Pterophyllum*-/*Otozamites*-Beblätterung), bis 3 m hoch (naA „vermutlich große Waldbäume“), im Jura weit verbreitet;

Ptilophyllum-Blätter: Rhät bis Unterkreide (ebenfalls von *Williamsonia*)

--- kleine dichotom verzweigte Sträucher (z.B. *Wielandiella*, *Williamsoniella*).

Blattwedel erinnern an Cycadeen, jedoch andere Spaltöffnungen (diagnostisch!):

Syndetocheile Spaltöffnungen: Bennettiteen, *Welwitschia*, *Gnetum*

Haplocheile Spaltöffnungen: alle übrigen Gymnospermen (auch Cycadales; einziges Unterscheidungsmerkmal zu fossilen Blättern von Bennettiteen).

Häufig wegen der großen Ähnlichkeit keine Abgrenzung zwischen Cycadales- und Bennettitales-Blättern möglich (*Zamites*, *Dioonites*, *Anomozamites*, *Ptilophyllum*, *Pterophyllum*). *Wielandiella* und *Williamsoniella* hatten ganz oder fast ganz ungeteiltes Laub („*Taniopteris vittata*“). Der gürtelförmige Umlauf der Blattspurstränge, wie er bei Cycadales angetroffen wird, fehlt bei Bennettiteen.

Pseudangiosperme Eigenschaften: weibl. Blüten ähneln Magnolien- und Hahnenfußblüten. Einhäusig; sie waren die ersten Pflanzen mit Zwitterblüten (z.B. *Sturiantus*, Keuper; Zwitterblüten vor allem bei jüngeren Formen); Bestäubung wahrsch. durch Insekten. Zwitter- oder eingeschlechl. Blüten gleichmäßig über den gesamten Stamm verteilt. Zwitterblüten am Rand mit Hüllblättern; an der Basis stehen die männl. Sporophylle, in der Mitte die weiblichen. Protandrie (Pollen reifen vor dem Gynaeceum, um Selbstbefruchtung auszuschließen). Dikotyler Keimling.

Die Pseudofrucht *Bennetticarpus* beweist aber, daß zum Zeitpunkt der Bestäubung die Samenanlage noch unverschlossen war, d.h. das Pollenkorn freien Zutritt hatte (Nacktsamer). Erst bei der Reifung verholzten die Interseminalschuppen und verwuchsen zu einem Panzer, der den Samen sekundär (und nicht primär wie bei Angiospermen) einschloss. Die Samenanlagen standen einzeln am Ende mehr oder weniger langer Stiele.

Nacktsamertypische Eigenschaften: araukarien-cordaiten-medullosa-ähnliches Holz. Blätter bei einigen Bennettiteenarten in Maschennervatur (wie bei Angiospermen sowie Samenfarren zwischen Westfal A und Perm sowie Samenfarren des Rhätolias).

Kladistische Bedeutung:

Bei grundsätzlicher Ähnlichkeit (besonders Blätter, Blattplaster, Stämme) mit den Cycadeen unterscheiden sich Bennettiteen von diesen aber grundlegend im Bau der Spaltöffnungen und Blüten.

Früher wurde eine enge Verwandtschaft mit basalen Angiospermen und Gnetales angenommen; ersteres ist aber nicht mehr zu halten. Die Samenanlagen sind bei Bennettiteen nicht von Samenblättern umschlossen; die männlichen Organe stehen in einem Quirl; bei basalen Angiospermen wie *Magnolia* stehen die Staubblätter spiralig; die Samenanlagen sind von Samenblättern eingeschlossen. Nicht auszuschließen ist aber, dass sich Angiospermen, Gnetales und Bennettiteen aus einer gemeinsamen Großgruppe von Vorfahren auf Pteridospermen-Niveau entwickelten.

Von den rez. Gnetales sollte nach früheren Vorstellungen *Welwitschia mirabilis* den Bennettiteen am nächsten stehen und vielleicht sogar die letzte Bennettitee sein! Sie hat als einzige Pflanze überhaupt denselben Spaltöffnungsapparat wie Bennettiteen (naA auch *Gnetum*).

Studien an der ca. 124 MA alten *Archaeofructus*-Angiospermen-Fruktifikation (s. Angiospermen) sprechen gegen eine enge Verwandtschaft von Angiospermen und Bennettiteen, und danach sollen die Angiospermen eher eine eigene Entwicklung aus modernen Samenfarne sein. Man betrachtet die Bennettiteen heute als eine hochspezialisierte Gymnospermengruppe, die in der mittleren Kreide ohne unmittelbare Nachkommen ausstarb (s. URANIA S. 277).

Die **O Eucommiidites** (Keuper bis Turon), die nur durch Pollen nachgewiesen ist, die auf Anthophytenähnlichkeit deuten, könnte evtl. zwischen Bennettiteen und Gnetales stehen.

Anhang: Einteilung der Bennettiteen:

Bisher wurden drei Familien aufgestellt: **Williamsoniaceae**, **Wielandiellaceae** (mit *Wielandiella* und *Williamsoniella*) und **Cycadeoidaceae** (= **Bennettitaceae**).

a) Cycadeoidea (syn. **Bennettites**; überwiegend Unterkreide): kauliflor (Blüten in Spiralen über den Stamm verteilt); die Blüten stehen zwischen den Blattbasen, von zahlreichen behaarten Hüllblättern umgeben. Weiblicher Teil der Blüte kegelförmig in der Mitte; Staubblätter zu Hunderten von Synangien verwachsen, die in 20 - 30 Reihen übereinander lagen. Die Samenanlage und die sterilen Schuppen schließen sich zu einem schuppenartigen Gebilde zusammen; die männl. Organe reiften vor den weiblichen. Stämme knollig und von Blattfüßen gepanzert. Blüten (regelmäßig?) zwittrig zwischen die Blattfüße eingesenkt.

Vorkommen fast ausschl. in der Kreide.

Der äußere Bau der Blätter, Morphologie und Histologie der Stämme entsprechen den Cycadeen (*Zamites*); abweichend sind Spaltöffnungsapparat und Blütenbau (Blütenhülle, ggf. Zwitterigkeit und Protandrie; Bildung eines Fruchtpanzers aus Interseminalschuppen).

C. maxima (U-Kreide) hatte Riesenblüten mit > 600 Samen; die etwas spätere Gatt. *Monanthesia* (Mexiko) hatte Blüten in jeder Blattachsel. Die letzten Bennettitales sind somit durch eine

gesteigerte Blütenentwicklung gekennzeichnet, was evtl. auf die beginnende Konkurrenz der Angiospermen zurückgeführt werden könnte.

b) Mikroflorae: Zierlich, mit reich verzweigtem Stamm; Blüten anscheinend terminal und zwittrig; männliche Sporophylle auf perigonartige Blütenhülle reduziert. Rhät, Jura.

Wielandiella (Rhät, Jura): 0,5 m hoch, diachsal verzweigt; die reduzierte Hauptachse trägt stets eine Blüte, die von einem Schopf aus *Anomozamites*-Blättern umgeben ist. Blüten getrenntgeschlechtlich, von einem Schopf schmaler Hochblätter umgeben. Weibl. Blüten als 3 cm lange Zäpfchen aus Samenanlagen und Interseminalschuppen.

Williamsoniella (Dogger): ähnlich *Wielandiella*, 0,5 m hoch. Blätter verstreut über das gesamte Achssystem, *Taeniopteris*-Beblätterung. Blüten langgestielt, zwittrig, behaarte Hüllblättchen.

c) Williamsonia (M-Keuper bis Alb): Belaubung vom *Otozamites*-Typ. Innerhalb des großen cycas-artigen Blattschopfes stehen eingeschlechtliche, meistens gestielte Blüten. Weibliche Blüten halbkugelig bis kugelförmig, je nach Art von einer sternförmigen Hülle umgeben (*Weltrichia*-Blüten). Im Jura auf der gesamten Nordhalbkugel verbreitet. Stämme schlank, palmenähnlich.

nils-nils

3) O Nilssoniales (F. Nilssoniaceae):

M-Keuper bis oberes Maastricht. Frühere Angaben aus dem Eozän beruhen auf einem stratigraphischen Irrtum. *Nilssonia yukonensis* im oberen Maastricht der Hell Creek Formation. Größte Diversität im Jura. Weltweit verbreitet.

Eigene Familie oder Ordnung in der Nähe der Bennettiteen und Gnetales. Im Jura sehr vielgestaltig, im Dogger > 30 *Nilssonia*-Arten. Langgestreckte gefiederte Blätter, die schopfartig zusammenstehen, im Jugendzustand farnartig eingerollt; Harzkanäle in der Nähe des Blattrandes; sehr harzreiche Pflanzen. Mittelrippe des Blattes ist von oben nicht zu sehen, weil die Blatthälften oben an der Mittelrippe angeheftet sind und sich in der Mitte berühren. Blattnerve parallel, fast immer unverzweigt.

Samen in zweisamigen Früchten vereint, die einen lockeren Zapfen aufbauen. Stämme bisher unbekannt.

Blütenbau: wie bei manchen rez. Cycadeen sitzen an einem schildförmigen Megasporophyll zwei abwärts gerichtete Samenanlagen einfach gegenüber. Die Samenstände bilden lockere Zapfen. Die weibl. Blüten klingen an heutige Zamioideae an, die männl. Blüten ebenfalls an heutige Cycadales. Männliche Zapfen (*Androstrobus*) mit spiralförmig angeordneten, schuppenförmigen Staubblättern, die an der Unterseite in Gruppen zusammenstehende fingerförmige Staubbeutel tragen. Weibliche Zapfen (*Beania*) bis 10 cm lang mit sehr locker spiralförmig angeordneten Samenblättern (= Makrosporophylle). Diese haben schildförmig verbreiterte Enden mit je 2

hängenden Samenanlagen. Samen 1 – 2 cm lang mit fleischiger Außenschicht; Außenschicht mit knotigen Verdickungen, die von harzartigen Körperchen (Harzlücken) herrühren (diagnostisch).

Blätter: geradrandig oder auch unregelmäßig in mehr oder weniger schmalere und breitere Lappen unterteilt, z.B. *Ptilozamites*. Die Blätter weichen aber durch ihre Spaltöffnungen und die Form der Epidermiszellen von den typischen Bennettiteen-Blättern und durch den eigenartigen Fieder- bzw. Spreitenhälftenansatz (an der Oberseite der Blattmittelrippe) von allen Cycadopsiden ab. Es wird vermutet, dass die Nilssoniales am nächsten mit den Cycadales verwandt sind (URANIA).

gnet-gnet

4. UKL Gnetatae / O Gnetales (KL Chlamydospermae / KL Chlamydospermosida)

Evtl. ab Perm; “ephedroide“ (polylicate) Pollen erscheinen zuerst im Perm (Zapfen *Palaeognetaleana auspicia* mit polylicaten Pollen in situ); die Pollen erinnern an *Ephedra* (*Equisetosporites*); die ephedroiden Pollen nehmen ab dem Cenoman ab.

Samenpflanzen (überwiegend Trias) mit fraglichen Affinitäten zu den Gnetales: *Dinophyton*, *Fraxinopsis*, *Dechellyia* (Obertrias), *Eoantha*.

Sichere Gnetales ab M-Trias, naA aber erst ab Jura (Ostsibirien). Als Makrofossilien, die wahrscheinlich den Gnetales zuzuordnen sind, gelten *Ephedrites sinensis* und *E. exhibens* aus dem Unterjura Chinas.

Auffällige Radiation im Apt und Cenoman, Maximum im Tertiär. Die Funde aus dem Jura Ostsibirens erinnern hinsichtlich der Blätter an *Ephedra*, Tragblätter und Samen an *Welwitschia*. *Cratonia cotyledon* aus der höheren U-Kreide wird zu den Welwitschioiden gestellt und belegt damit, dass sich die Linien zu *Welwitschia* und *Gnetum* schon vor mehr als 110 MA getrennt hatten. Pollen und Samen von *Ephedra* sind ebenfalls bereits in der U-Kreide nachweisbar, wobei die basalen rezenten Arten von *Ephedra* in Afrika vorkommen. Da der moderne Fortpflanzungsmodus in allen rezenten Clades von *Ephedra* vertreten ist, muss dieser daher ebenfalls schon vor mehr als 110 MA etabliert worden sein (PNAS 101, 16571).

In der unt. Yixian-Formation gemeinsam mit der Angiospermenfruktifikation *Archaeofructus* mehrere Gnetales (*Chaoyangia* und der morphologisch „grasähnliche“ *Emigrosites*, letzterer mit Brakteen an den Samenorganen, die an *Ephedra* und *Welwitschia* erinnern).

Ephedrites (mit drei Arten vertreten) ist eng mit der rez. *Ephedra* verwandt. Die reproduktiven Strukturen von *Gurvanella* ähneln der rez. *Welwitschia*, die vegetativen Anteile ähneln dagegen *Ephedra*. Offenbar sind *Ephedra* und *Welwitschia* näher verwandt als bisher angenommen; die beiden Familien müssen sich daher vor dem Barreme separiert haben. Die vegetative Morphologie von *Gurvanella* ist typisch für Gnetales und weicht extrem von *Welwitschia* ab, was dafür spricht, dass *Welwitschia* aufgrund ihrer Anpassung an sehr extreme Lebensbedingungen weit abgeleitet ist.

Ephedra ist durch Pollen aus dem Tertiär Deutschlands (Oberrhein), GUS, Japans und Australiens sowie dem Eozän Zentralasiens bekannt. Allerdings können *Ephedra*-Pollen weit fliegen (etwa 5000 km über Meer auf die südatlantische Insel Tristan da Cunha).

Gnetaceae sind bisher nicht sicher fossil nachgewiesen; die Blätter ähneln sehr stark jenen von zweikeimblättrigen Angiospermen, daher könnten Blattabdrücke von Gnetaceae nicht als solche erkannt worden sein.

TAYLOR et al. nennen als ältestes völlig unstrittiges Makrofossil der Gnetales *Drewia potomacensis* (Potomac-Gruppe der Unterkreide), deren Pollen am meisten *Welwitschia* ähneln, sowie *Cratonia cotyledon*. Als wahrscheinlicher Gnetophyt gilt *Liaoxia* aus den Jehol Biota, vermutlich nahe verwandt mit *Ephedra* (was aber mangels diagnostischer Fossilien von Fortpflanzungsorganen nicht gesichert ist). Aus denselben Schichten wurden gestreifte Achsen beschrieben, die als *Ephedra archaeorhytidosperma* bezeichnet wurden. Auch Samen von *Ephedra* wurden schon von mehreren Lokalitäten der Unterkreide berichtet..

Gnetophyten und frühe Angiospermen zeigten damals ähnliche ökologische Toleranzen und lebten eher in mesichen Habitaten, waren also keinesfalls wie früher angenommen an trockene und heiße Regionen angepasst.

Fragliche ältere Makrofossilien sind:

- *Masculostrobis* (Chinle-Formation, O-Trias; Zapfen mit Pollen vom *Equisetosporites*-Typ)
- *Piroconites* (Mikrosporophyll aus dem Lias Deutschland mit polyplacat *Ephedripites*-Pollen); *Bernettia* könnten die Megasporophylle derselben Pflanze darstellen. Auch lange linealische Blätter mit paralleler Aderung (*Desmiophyllum*) könnten zu dieser Pflanze gehören.

Rezent 3 Familien (Ephedraceae, Gnetaceae, Welwitschiaceae); rezent 69 Arten. Gattungen *Gnetum*, *Ephedra*, *Welwitschia*. *Ephedra* noch im Spätglazial des Bodensees und der Schwäbischen Alb, im dänischen Alleröd. Heute mediterran bis zum südl. Alpenrand.

Partiell angiospermentypische Eigenschaften (z.B. doppelte Befruchtung bei *Ephedra nevadensis*: ein zweiter Spermakern verschmilzt mit dem Kern der Bauchkanalzelle des Archegoniums; der Bauchkanalzellkern liegt zu diesem Zeitpunkt an der Peripherie der Eizelle; allerdings entsteht kein triploides Nährgewebe). Ephedrales (*Ephedra*, *Gnetum*) werden von Insekten, bes. Nachtfaltern, bestäubt. Die Blüten aller drei Gattungen weisen Blütenhüllen auf, was sich ansonsten bei keinen rezenten Gymnospermen (aber bei den Bennettiteen) findet.

Gnetopsida unterscheiden sich von anderen Gymnospermen dadurch, dass sie im Sekundärholz neben den aus einzelnen Zellen gebildeten Tracheiden auch Holzfasern und Tracheen (= Gefäße) besitzen, die aus der Verschmelzung von langgestreckten Einzelzellen hervorgegangen sind (konvergent bei Angiospermen) (Natwiss. R. 8/08, 379). Sie entwickeln sich aus zwei Kambialzellen, bei Angiospermen dagegen aus einer einzigen. Die Gefäße der Gnetales stammen von getüpfelten Tracheiden ab, die Gefäße der Angiospermen dagegen von Tracheiden mit scalariformen Verdickungen.

Kladistik:

Diverse molekularkladistische Studien (z.B. cpITS-Sequenzen) stellten die Gnetales als Schwestergruppe der Koniferen auf. In einer Multigenstudie stellen sie die am weitesten abgeleitete Gruppe innerhalb der Koniferen (und Schwestergruppe von Pinaceae/*Pinus*) dar. Insgesamt galt aber auch im Jahre 2001 die Stellung der Gnetopsida als nicht sicher geklärt (PNAS 97, 4092 + 4086). Ähnlichkeiten mit den Angiospermen wie die blütenähnlichen Fortpflanzungsorgane und die doppelte Befruchtung entstanden offenbar konvergent (PNAS 97, 4092). In denselben Studien bestätigte sich die Monophylie der Gymnospermen, die basale Position der (a) Cycadales, gefolgt von (b) *Ginkgo*, (c) allen übrigen Koniferen außer Pinales und schließlich – terminal – (d) (Gnetales + Pinaceae). So gesehen wären Gnetales extrem weit abgeleitete Koniferen (PNAS 97, 4086). Unabhängig davon sprechen auch Studien an MADS-Box-Genen für eine Verbindung zwischen Gnetophyten und Koniferen unter Ausschluss der Angiospermen (also *gegen* das Anthophytenkonzept) (PNAS 96, 7342).

Innerhalb der Gnetales stehen die Welwitschiaceae basal; sie sind die Schwestergruppe zu den (Gnetaceae + Ephedraceae). NaA sind *Gnetum* und *Welwitschia* Schwestergruppen, *Ephedra* zweigt vorher ab (Nat. 394 S. 671, 1998). Dafür sprechen auch gemeinsame Stoffwechselprodukte (Gnetine) von *Gnetum* und *Welwitschia*. Andererseits gibt es Indizien für eine größere chemische Ähnlichkeit (Saponine, Chemismus des Lignins) zwischen *Gnetum* und den Angiospermen als zwischen *Gnetum* und anderen Gymnospermen. *Gnetum* verfügt – wie *Ephedra* und *Welwitschia* – über eine Blütenhülle. Während sich Tracheen im Sekundärholz und Blütenhüllen bei allen drei Gattungen finden, steht *Gnetum* durch den Bau der Blätter morphologisch (scheinbar) den Angiospermen näher, was bis zu Theorien führte, *Gnetum* als stark reduzierten Vertreter der Angiospermen zu betrachten (molekularkladistisch aber nicht bestätigt). Die Ähnlichkeiten mit den Angiospermen beruhen demnach auf Konvergenz.

Kladogramm nach morphologischen Aspekten (Sci. 282, 2653, anno 1998):

```

--- Cycadeen
  --- Ginkgo
    --- Koniferen
      ---(Gnetales + Angiospermen)

```

Kladogramm nach cpITS-Sequenzen (Sci. 282, 2653, anno 1998):

```

--- Angiospermen
  --- (Cycadeen + Ginkgo)
    --- Koniferen
      --- Gnetales

```

Kladogramm nach Multigenanalysen (5 Gene, 8733 Basenpaare):

```

Außengruppe: Angiospermen
--- Cycadeen
  --- Ginkgoales
    --- Metasequoia + Podocarpus
      --- Pinus
        --- Gnetales

```

Morphologie:

Insgesamt vereinigen die Gnetales gymnosperme mit angiospermen Merkmalen, daneben tauchen aber auch noch primitivere, an Pteridophyten erinnernde Züge auf.

Holz: gymnospermenartig; Tracheiden mit araucaroider Hoftüpfelung; die genauere Analyse ergibt aber, daß die Tracheiden in Wirklichkeit Tracheen sind, d.h. die Gefäße des Sekundärholzes kommunizieren an ihren zugespitzten Enden miteinander, so daß hier ein Übergangsstadium zwischen Tracheiden und Tracheen besteht. Unterschiede im Holzbau zwischen den drei Gattungen weisen auf eine weit zurückliegende Differenzierung hin. Im Unterschied zu allen anderen Gymnospermen enthält das Sekundärholz somit Gefäße!

Ephedra: Blätter bei *Ephedra* am stärksten reduziert. Rutensträucher mit dekussierten, meist sehr kleinen Schuppenblättern (Photosynthese daher überwiegend in den Zweigen!) in trockenwarmen Gebieten, einige Arten Kletterpflanzen. Ca. 60 rezente Arten. Verbreitung: gemäßigtes und tropisches Nordamerika, Mittelmeergebiet, Südamerika von Ecuador bis Patagonien, Südeuropa, Asien, Nordafrika, Kanarische Inseln. Nach molekularen Daten (rbcL) soll die Linie zur rezenten *Ephedra* erst vor 8 – 32 MA abgezweigt sein, während Fossilfunde, die morphologisch mit der rezenten *Ephedra* identisch erscheinen, schon seit dem Mesozoikum bekannt sind (TAYLOR et al.).

Der Meerträubel (*E. distachya*) war während einer wärmeren Klimaperiode nach der letzten Eiszeit viel weiter als heute in Europa verbreitet und reichte sogar bis Schweden. Von diesen küstenfernen Gebieten sind in Europa einige Reliktstandorte erhalten geblieben: in Deutschland keiner, in den Südalpen drei (bei Sitten im Wallis, am Doss Trento bei Trient und im Schlandernauntal bei Schlanders 40 km westlich von Meran). Strauch, bis 2 m hoch (in Südalpen bis 1 m); grüne Zweige tragen gegenständige, nur 2-3 mm lange Blätter und erscheinen somit fast kahl-schachtelhalmartig. Blüten winzig, zahlreich, die ganze Pflanze erscheint von Weitem gelb. Samenanlage der weiblichen Blüte nicht völlig nackt, sondern von einem Integument umhüllt. Dieses Integument (=Gewebehülle) sondert einen Empfängnistropfen ab, der Insekten anlockt: Übergangsstadium zur für Bedecktsamer üblichen Insektenbestäubung. Im Blütenstand ist jeweils eine weibliche Blüte von mehreren männlichen Blüten umgeben, die nur aus Staubblättern bestehen. Diese reduzierten zwittrigen Blütenstände weisen bereits auf Zwitterblüten hin, wie sie bei Angiospermen typisch sind. Die Samen liegen frei (nicht von Fruchtblättern umhüllt); zur Reifezeit färben sich die Samen scharlachrot und erinnern dann an Beeren. Schon die Neandertaler verwendeten *E.* wegen ihrer euphorisierenden Wirkung als Arzneipflanze.

Welwitschia mirabilis (syn. bainesii, monospezifisch): ein kurzer rübenförmiger Stamm (Gesamthöhe alter Pflanzen bis max. 1,5 m) - der im Alter eine flache Scheibe mit bis zu 1 m Durchmesser bildet – trägt (abgesehen von den 2 Keimblättern) nur 2 gegenüberliegend entspringende, mehrere Meter lange streifenförmige Blätter, die sich dem Sandboden auflagern, an den Enden zerfetzt und zerstört werden, verdreht und geknäult dem Erdboden aufliegen, am Grunde aber lebenslang nachwachsen. Blätter mit vielen subparallelen Gefäßen, die anastomosieren oder auch blind im Mesophyll enden können, Stomata auf beiden Blattseiten. Weitere Blätter werden nicht ausgebildet; aus der Stammscheibe wachsen lediglich kleine verzweigte Astsysteme, die nur Pollen- oder Samenzapfen tragen. Samen werden vom Wind verbreitet mit dem „Perianth“ als Flügel; sie keimen in relativ feuchten Jahren. Kultivierung schwierig, aber grundsätzlich möglich. Zweihäusig. Pfahlwurzel bis 3,5 m lang, davon ausgehend Seitenwurzeln bis > 15 m Länge.

Vorkommen: disjunkte Verbreitung in Südwestafrika (Angola, Namibia, 15 – 24. Breitengrad Süd) in extrem ariden Gebieten < 100 mm Niederschlag/Jahr; der vom Atlantik kommende Nebel spielt aber eine große Rolle im Feuchtigkeitshaushalt der Pflanzen. Blattwachstum 8 – 15 cm/Jahr; bei hoher Feuchtigkeit 5 – 6 cm pro Monat, bei Trockenheit 1 mm in 3 Jahren.

Maximale bekannte Blattlänge 6,2 m, max. Blattbreite 1,8 m; Höhe der Pflanze bis 1,8 m (bei 1500 J Alter). Die Pflanze kommt in Regionen vor, in denen nur 50 mm Niederschlag p.a. fällt; für die Keimung und frühe Entwicklung sind aber in den ersten Jahren höhere Regenmengen erforderlich (Klimaindikator: zur Zeit der Keimung und in den ersten 3 Jahren müssen mindestens 200 mm Niederschlag p.a. fallen); das Verbreitungsgebiet verschiebt sich daher nach Norden; in den heute sehr trockenen Gebieten finden sich nur alte Pflanzen; alle Standorte unter 200 mm Niederschlag sind daher Reliktstandorte.

Die Nutzung der Küstennebel und das ausgedehnte Wurzelsystem bieten ihr einen großen Vorteil gegenüber Konkurrenzpflanzen; in Gegenden > 300 mm Niederschlag p.a. kann sie dagegen nicht existieren, weil dort die Bedingungen für die Konkurrenzpflanzen günstiger sind. Nehmen die Niederschläge zu, verliert *Welwitschia* gegenüber der Konkurrenz; nehmen die Niederschläge ab, kann sie sich dagegen gegenüber der Konkurrenz behaupten (sich allerdings dann nicht mehr lokal vermehren). Jüngere Pflanzen verlangen mindestens 100 mm Niederschlag p.a., in den ersten drei Jahren sogar 200 mm, älteren Pflanzen reichen 50 mm. Die Namib selbst besteht schon seit dem Tertiär.

Ein Alter von 1500 Jahren wurde nachweislich erreicht (Stammdurchmesser dabei 1,05 m); fragliche Berichte deuten auf 1500 bis 2000 Jahre. Nach neuesten Daten handelt es sich um zwei geographisch getrennte Unterarten mit deutlichen Abweichungen in der Morphologie der Zapfenstruktur und -farbe (Natw. Ru. 8/08, 379).

Mögliche fossile Verwandte sind *Drewria potomacensis* aus der U-Kreide (Potomac-Flora) Virginias (krautige oder vielleicht auch strauchartige Pflanze mit gegen-/kreuzständigen Blättern an verdickten Knoten stehend; Blattaderung wie bei den Keimblättern rezenter *Welwitschia*); aus denselben Fundschichten sind *welwitschia*-typische Pollenkörner bekannt. Weiterhin *Eoanthus zherikhinii* aus der U-Kreide Zentralasiens.

Blätter und Zapfen, die *Welwitschia* stark ähneln, finden sich in der oberen Unterkreide (Apt/Alb) Brasiliens: *Welwitschiostrobus* (terminal oder axillär stehende Zapfen), *Welwitschiophyllum* (isoliert gefundene, längliche Blätter), *Priscowelwitschia* (= *Welwitschiella*) *austroamericana* (junge Schösslinge mit paarigen Keimblättern).

Gnetum: vorwiegend Lianen, einige Arten aber auch baum- oder strauchförmig. Elliptische Blätter mit vernetzten Gefäßen und Träufeltropfen an den Enden. Eingeschlechtlich. Gegenständige derbe, netzadrige, dikotylenartige Laubblätter. Tropischer Regenwald. Ca. 30 rezente Arten: Indomalaysia, tropisches Westafrika, Fiji, nördliche Regionen Südamerikas, SE-Asien, Philippinen, Indien, Malaysia, Sumatra, Borneo, Vietnam.

2 Sektionen: *Gnetum* (Subsektion *Gnetum*: *G. gnemon* sowie eine indomalayische *G.*-Baumart;
G. gnemon wird kultiviert und liefert essbare Samen, junge Blätter und Blütenstände als Gemüse)
Subsektion *Micrognemones*: zwei afrikanische Lianenarten
Subsektion *Araeognemones*: 9 neotropische Lianenarten
Cylindrostachys: 19 Arten asiatischer und indomalaischer Lianen

Im Jahr 2018 wurde über das komplette Genom von *Gnetum montanum* berichtet. Die Position der Gnetales (Schwestergruppe der Koniferen oder der Pinaceae oder der Cupressaceae?) ist weiterhin unklar. Das Genom ist mit 4,2 Gb im Vergleich mit anderen Gymnospermen oder Farnen relativ klein (*Picea alba*: 20 Gb; *Tmesipteris*: 147 Gb). Angiospermen variieren in der Genomgröße dagegen stark (0,06 – 150 Gb), offenbar weil sie in der Lage sind, nach jeder Genomverdoppelung die Genomgröße wieder schnell zu reduzieren – was einer Hypothese zufolge zu ihrem Erfolg beigetragen haben soll. Das Genom von *Gnetum* zeigt keine Hinweise auf Genomverdoppelungen in der Vergangenheit, ebenso wie es keine Hinweise auf eine solche Verdoppelung an der Basis der Samenpflanzen gibt. Unter anderem wegen der hohen Mutationsrate von *Gnetum* ist eine Genomverdoppelung aber dennoch nicht sicher auszuschließen. Unerklärlicherweise clustern in der Hauptkomponentenanalyse viel Gene von *Gnetum* mit Moosen und Moosfarne, anstelle mit den übrigen Gymnospermen.

Der Gegensatz, der die Bildung der Tracheen steuert, unterscheidet sich grundsätzlich von dem der Angiospermen, so dass sich die Wasserleitungsgefäße unabhängig von denen der Angiospermen entwickelt haben müssen (Natwiss. Ru. 3/18: 146).

angi-angi

ANGIOSPERMAE (Bedecktsamer)

KL. Dicotyledonae = Magnoliatae

KL. Monokotyledonae = Liliatae

Ca. 460 rezente Familien, geschätzt 350000 – 400000 Arten (s. Nat. 446, 269+312).

Abstammung:

Status 2009: Abstammung immer noch ungeklärt! (CLEAL/THOMAS).

Einige Eigenschaften kretazischer Angiospermenblüten (z.B. *Archaeanthus*: spirale Insertion der Karpelle im Fruchtstand) weisen auf eine Abstammung aus dem Bereich der Cycadophyten hin. So ist u.a. der zweikeimblättrige Keimling der meisten Cycadopsiden angiospermenartig; im männl. Geschlecht gibt es z.B. bei Caytoniales Sporophylle, die mit ihren Synangien zwischen Pteridospermen-Sporophyllen und Angiospermen-Staubblättern vermitteln. Wahrscheinlich aber erst bei den unmittelbaren Angiospermenvorfahren wurde die für die meisten Pteridospermen charakteristische Spermienbefruchtung durch die Pollenschlauchbefruchtung abgelöst (aber: doppelte Befruchtung bei *Ephedra*). Die Netzervatur, die für Angiospermenblätter charakteristisch ist, ist bei Cycadopsiden aber noch selten (wenn auch grundsätzlich z.B. durch *Dictyozamites* fossil vertreten).

Neuere Funde (*Archaeofructus* als ca. 125 MA alte eindeutige Angiospermen-Fruktifikation) deuten dagegen darauf, dass sich die Angiospermen nicht von den Bennettiteen oder deren Umfeld ableiten, sondern eine separate Entwicklung aus Samenfarne darstellen.

Eine Theorie besagt, daß die Angiospermen in der Perm-Trias-Zeit in tropischen Bergregionen entstanden, wo sie nicht fossilisierten, was evtl. frühe Pollenfunde (Keuper, Lias, Dogger) in Abwesenheit von Makrofossilien (Abtragung, geringe Populationsdichte) und die hohe Evolutionsrate (Isolation!) erklärt. Die explosionsartige Ausbreitung in der Unterkreide, bes. Apt/Alb, würde danach auf einer Einwanderung in torfbildende Pflanzengemeinschaften beruhen. Die Verbreitung rezenter basaler Angiospermen sprach auch zunächst dafür, daß das primäre Ausbreitungszentrum zwischen Indien und Polynesien in SO-Asien lag, nach neueren Untersuchungen jedoch eher in den westlichen Gondwanaländern. Die ältesten Fundstellen tricolpater Pollen liegen entlang der sich durch das „ocean-floor-Spreading“ bildenden Küsten (Tethys, Atlantik, Pazifik-Küsten zw. 10 und 40 Grad nördl. Breite).

Für diese Theorie der Entstehung in tropischen Bergregionen sprechen folgende Indizien:

- a) die meisten rez. primitiven Angiospermen sind (sub)tropische Gebirgspflanzen
- b) die Angiospermenblüte und die Gametophyten sind neotenisch; auch die Fruchtblätter machen den Eindruck infantiler Organe
- c) die Blätter primitivster Angiospermen entsprechen dem juvenilen Charakter der Blätter von Samenfarne und Cycadeen (starke Vereinfachung aufgrund vorzeitigen Abschlusses der Blattentwicklung)
- d) das reife Holz einiger primitiver Angiospermen entspricht dem jungen Holz primitiver Gymnospermen
- e) damit sind alle wesentlichen Pflanzenteile neotenisch!
- f) diese neotenischen Eigenschaften sind gut kompatibel mit einer Entstehung im Gebirge, wo neotenische Pflanzen wegen der schnelleren Entwicklung Vorteile haben. Da alle Pflanzenteile von der Neotonie betroffen sind, haben Urangiospermen eine phänotypische Vereinfachung (im Vergleich zu ihren Vorfahren) erfahren, was den fossilen Nachweis erheblich erschwert.

Neuerdings geht man aber davon aus, dass die frühesten Angiospermen der Kreide eher Kräuter oder kleine Sträucher waren, die in relativ offenen oder störungsanfälligen Lebensräumen entlang der Flüsse lebten. Die klimatischen Bedingungen (niedere Breiten eher trocken oder jahreszeitlich geprägt) könnten die Evolution der Angiospermen gefördert haben, boten doch

- ihre photosynthetisch effizienten flächigen Blätter,
- die Netznervatur (dadurch konnten Wasser, Nährstoffe und Photosyntheseprodukte auch noch transportiert werden, wenn das Blatt beschädigt war),
- die verbesserten Gefäßsysteme sowie
- die schnellere und effizientere Fortpflanzung

deutliche Vorteile gegenüber den Gymnospermen. Interessanterweise stiegen in dieser Zeit auch die Gnetales auf, die konvergent ähnliche Eigenschaften entwickelt hatten (blütenartige Fortpflanzungsorgane, Gefäße im Holz, Netznervatur der Blätter) (CLEAL/THOMAS 2009).

Die Blüte der Angiospermen war – wie (wohl konvergent) bei Bennettiteen - primär auf Insektenbestäubung ausgerichtet, wobei die Blütenentstehung eine Koevolution mit Insekten durchlief. Selbst Gnetalespollen sprechen nach Größe und Form für Insektenbestäubung, und auch bei „modernen“ (mesozoischen) Samenfarne wurde Insektenbestäubung nachgewiesen. Die fossilen Blüten der Unter- und Mittelkreideangiospermen weisen aufgrund ihrer Anatomie ebenfalls eindeutig auf Insektenbestäubung.

Die frühen bestäubenden Insekten der Vorfahren der Angiospermen und Bennettiteen verzehrten wahrscheinlich aber auch die Samenanlage und fügten so der Pflanze schweren Schaden zu, so daß Schutzmechanismen für die Samenanlage entwickelt wurden. Die Bennettiteen erfanden hierzu Interseminalschuppen, die aber keinen ausreichenden Schutz gegen Insekten jüngerer Epochen boten (deshalb Aussterben in der Kreide?), während die Angiospermen die Samenanlage vollständig gegen Insekten und andere Außeneinflüsse (Trockenheit etc.) schützten.

Basale Angiospermen (rezent: viele Magnoliaceae, Winteraceae, Annonaceae, Nymphaeaceae, *Eupomatia*, *Calycanthus*, *Illicium*, *Paeonia*) werden auch heute noch von Käfern bestäubt, die im Keuper und Jura eine erhebliche Radiation durchliefen. Den meisten primitiven Blütenpflanzen fehlte der Nektar; die Entstehung des Saugrüssels zum Nektarsaugen (ab ob. Dogger nachweisbar) stellt eine Koevolution mit der Verlängerung der Blütenröhre dar. Käfer ernährten sich nicht vom Nektar, sondern von Pollen.

Im Laufe der Zeit traten die Käfer in den Hintergrund; Hymenoptera (Hautflügler), Schmetterlinge und Dipteren entwickelten spezielle Anpassungen an die Blüten und wiesen im Gegensatz zu den Käfern eine ausgeprägte Blütenstetigkeit auf, was für die Pflanzen von erheblichem Nutzen ist. Speziell die Aculeata (Stechwespen) unter den Hymenoptera sollen einen drastischen Einfluß auf die Blütenentwicklung gehabt haben; sie erschienen im Jura und der U-Kreide in großer Zahl; der Wechsel von der Dominanz der Käfer zu den Hymenoptera als wichtigste Bestäuber soll in der Unterkreide erfolgt sein.

Man geht heute davon aus, dass frühe Angiospermen ausschließlich von Insekten bestäubt wurden. Windbestäubung nahm ab der späten U-Kreide allmählich zu und erreichte ein Maximum vor ca. 90 bis 80 MA. Danach ging sie wieder zurück und verschwand vor 60 bis 50 MA fast vollständig. Zu dieser Zeit wurden fast alle Angiospermen von Insekten bestäubt. Seit 50 MA nimmt die Windbestäubung zulasten einer Bestäubung durch Tiere wieder kontinuierlich zu; heute liegt das Verhältnis etwa bei 50 : 50. Windbestäubte Blüten sind typischerweise eingeschlechtlich; die Pflanzen können ein- oder zweihäusig sein (CLEAL/THOMAS 2009 S. 192).

Primitive Angiospermenblüten weisen noch keine ausgeprägte Stetigkeit ihrer Besucher auf (Magnolien, Nymphaeaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Liliaceae). Hohe Blütenstetigkeit führt zur Isolation und damit hohen Evolutionsraten; nur so ist die hohe Artenzahl der Angiospermen erklärbar. Basale Angiospermen haben eine viel geringere Speciesdiversität: Ceratophyllaceae 6 Arten; Nymphaeaceae und Chloranthaceae 70 Arten; Magnoliaceae 2847 Arten; Angiospermen insgesamt: > 234.000 Arten.

Typische Merkmale von Angiospermen (aber nicht unbedingt *spezifisch*):
(s. CLEAL/THOMAS 2009 S. 178):

- Blüten
- umschlossene Samenanlagen/Samen
- doppelte Schutzschicht (Integument) um den Embryosack herum
- Holz mit Gefäßen (findet sich aber auch bei Gnetales; Gefäße fehlen dagegen bei Winteraceae und *Tetracentron*)
- Nahrungsstoffe transportierendes Phloem
- mehrschichtige Pollenwände
- Netznervatur der Blätter (auch bei *Gnetum*, einigen rezenten Farnen sowie mesozoischen Gymnospermen wie *Sagenopteris*); nicht bei allen Angiospermen ausgebildet
- doppelte Befruchtung*

(* zwei männliche Zellkerne fusionieren mit Zellkernen in der weiblichen Eizellen. Im Einzelnen: ein Pollenschlauch wächst durch die Mikropyle, dringt in die Samenanlage ein und entlässt zwei Spermienzellen. Eine von ihnen fusioniert mit der Eizelle, wodurch der diploide Embryo entsteht. Die andere Spermie fusioniert mit der zweikernigen Zelle [enthält die beiden Zellkerne der Polkörperchen], wodurch eine triploide Zelle entsteht, aus der sich das triploide Endosperm entwickelt, das als Nahrungsvorrat dient).

Unterschiede Monocotyle/Dicotyle (s. CLEAL/THOMAS 2009 S. 180):

- Primäres Gefäßsystem bei Monocotylen ungleichmäßig verteilt, bei Dicotylen bildet es einen Ring
- Vaskuläres Kambium fehlt bei Monocotylen
- Netzförmige Nervatur der Blätter nur bei Dicotylen (Monocotyle: parallele Nervatur)
- Anzahl bestimmter Blütenorgane (z.B. Blütenblätter): normalerweise 3 bei Monocotylen; 4, 5 oder mehr bei Dicotylen

Phylogenetische Ableitung der Angiospermenblüte:

a) Staubblatt: das einzelne Staubblatt ist der Rest eines ganzen Sporangienträgerstandes der Samenfarne. Durch Übergipfelung und die damit verbundene Reduktion der Seitenachsen entstehen die für Farnsamer typischen Stände männl. Sporangienträger; wobei sich im Laufe der Evolution die Seitenachsen, die Anzahl der Sporangienträger und dann die Hauptachse reduzierten, bis schließlich nur noch ein Träger (Staubblatt) vorhanden ist. Bei den heutigen Dilleniaceen sind die Staubblätter noch nicht so weitgehend reduziert, sondern entspringen büschelig zu mehreren an kurzen Seitenachsen, die den männl. Ständen der Farnsamer entsprechen. Die Sporangienträger der Angiospermen heißen Staubblätter, die Sporangien Pollensäcke.

b) Samenanlage: Die Samenanlagen der Bedecktsamer sind von drei Hüllen umgeben: den beiden Samenschalen (Integumenten) und der Wand des Fruchtknotens. Das erste Integument findet sich bereits bei den Samenfarne. Bei den primitivsten Samenanlagen der Farnsamer (*Genomosperma kidstoni*) umgeben acht bis zum Grunde freie, etwa stielförmige Organe das weibl. Sporangium; durch zunehmende Verwachsung bildet sich aus ihnen allmählich das Integument (Samenschale) der Samenanlage der höheren Farnsamer.

Im Laufe der Evolution bildeten die Farnsamer dann noch eine zweite Hülle um den Samen, indem ein becherförmiges Gebilde (Cupula) die Samenanlage umhüllt (z.B. bei *Lyginopteris oldhamia* mit endständigen Samenanlagen). Diese geht wie das Integument aus einem System

freier Ästchen hervor, die bei jüngeren Farnsamern zu einem kragenartigen Gebilde verwachsen; dieser Vorgang spielte sich im Laufe des Karbons ab.

Im Laufe der Zeit wird das zunächst räumlich verzweigte Sproßsystem flächig, indem die Endverzweigungen mit dem Grundgewebe zu farnartigen Wedeln verwachsen. Die zunächst noch endständigen Samenanlagen wandern auf die Fiederflächen. Schließlich wird der Wedel selbst zu einem Hüllorgan, indem er sich (wie bei *Caytonia*) nicht mehr entrollt und sich zurückbildet.

Eine dritte Hülle bilden die Farnsamer jedoch nicht, so daß es offen ist, ob sich aus der Cupula die zweite Samenschale oder die Wand des Fruchtknotens der Bedecktsamer entwickelte.

c) **Die Blütenhülle** (Kelch- und Kronblätter; Kronblätter = Blütenblätter) geht mal aus sterilen Laubblättern und mal aus Ständen von Pollensackträgern hervor (Pfingstrose: allmählicher Übergang zwischen sterilen Blättern und Blütenblättern; Hahnenfuß: Blütenblätter stimmen anatomisch mehr mit den Ständen der Pollensackträger überein). Ein solcher Dualismus findet sich schon bei den Bennettiteen, wo die blattartigen Hüllblätter bei *Cycadeoidea* aus sterilen Laubblättern (wie sie auch im basalen Bereich normaler Zweige vorkommen) hervorgegangen sind, während sich bei den *Williamsonia*-Arten die Blütenhülle aus den Ständen der Pollensackträger entwickelte.

Die **Urblüte der Angiospermen** muß daher etwa so ausgesehen haben: am unteren Ende einer längeren Blütenachse (im Laufe der Entwicklung verkürzen sich die Achsen immer mehr, indem sich die Abstände zwischen den pseudomonopodialen Verzweigungsstellen immer mehr verringern, woraus zunächst das schraubige und dann das wirtelige Verzweigungssystem entsteht, das bei den Samenpflanzen zuerst bei den Bennettiteen erreicht wird) entspringen in schraubiger Anordnung Hoch- und Blütenblätter, die mit sterilen Laubblättern oder mit Trägerständen männl. Blütenorgane verbunden sind und die Blütenhülle bilden. Darauf folgen in gleichfalls schraubiger Stellung Stände männl. Blütenorgane, die jeweils aus einer Achse und zahlreichen Pollensackträgern bestehen. Auch diese Träger sind schraubig angeordnet. Den Abschluß bildet ein schraubiger Stand weiblicher Blütenorgane mit jeweils mehreren Samenanlagen. Die Magnolienblüte entspricht etwa diesem Prinzip, indem sich Kronblätter, Staubblätter und Fruchtblätter schraubig um die langgestreckte Blütenachse orientieren. Die Fruchtblätter (=weibl. Blütenorgane) sind wesentlich zahlreicher als in höher entwickelten Blüten, bei denen die Blütenachse kürzer ist und die Blätter eine wirtelig-quirelige Anordnung einnehmen, so daß deren Ansatz genau in einer Ebene liegt. In der Gesamtheit stellt die Magnolienblüte die primitivste rezente Angiospermenblüte dar; allerdings haben die Winteraceen noch primitivere Fruchtblätter und die Dilleniaceen noch nicht so weitgehend reduzierte Staubblätter (sie entspringen büschelig zu mehreren an kurzen Seitenachsen, die den männl. Ständen der Farnsamer entsprechen).

Auch genetische Studien an Mutanten rezenter Pflanzen, bei denen anstelle einer normalen Blüte aus äußerem Kelch, Blütenblättern, Staubgefäßen und Stempel *nur* Kelchblätter hervorgebracht werden (z.B. Ackerschmalwand) ergaben, dass die Blütenorgane letztlich nur modifizierte grüne Blätter sind. Für die Blütenentwicklung sind drei Gene (Sepallata 1, 2 und 3) wichtig; weisen alle drei einander sehr ähnlichen Gene (so dass eine Mutation in 1 oder 2 der 3 Gene noch kompensiert werden kann) Mutationen auf, fehlt wichtige Information für die weitere Ausbildung der Blüte, und die Anlagen entwickeln sich nur zu grünen Kelchblättern (Nat. 405, 200).

Moderne Blüten von Angiospermen (sofern sie hermaphroditisch sind) tendieren dazu, größer/schwerer zu sein, wenn sie von männlichen Organen dominiert werden, und leichter, wenn sie weiblich dominiert sind. Erstere investieren stark in Blütenblätter, um Insekten anzulocken und ihre Pollen zu exportieren, letztere mehr in Kelchblätter, um den Erfolg der eigenen Eizellen und Samen zu sichern. Die große Streubreite der Biomasse der Blüten der Angiospermen (5 Größenordnungen) beruht also auf männlich-männlicher Konkurrenz um den Wettbewerb unter den Bestäubern. Staubblätter und Fruchtblätter gelten als primäre, Blüten- und Kelchblätter als sekundäre Geschlechtsorgane. Große Blüten stellen daher nicht einfach Kopien kleinerer Blüten dar, sondern sind das Ergebnis sexueller Selektion durch

mann-männliche Konkurrenz als Treiber für die Evolution der Biomasse der Angiospermenblüten (PNAS 117: 10921).

Primitive Merkmale der Angiospermen nach ZIMMERMANN 1959 (modifiz.):

- Spiralstellung der Blütenorgane (z.B. Magnoliaceae); abgeleitet: Quirlstellung (heute dominierend)
- Inkonstanz in der Zahl und asymmetr. Verteilung der Blütenorgane (z.B. Magnoliaceae); abgeleitet: Konstanz in der Zahl und symmetr. Verteilung der Blütenorgane (heute dominierend). Bei altertümlichen Kormophyten ist die Organzahl in den Sporangienständen stets inkonstant; keine streng symmetrische Anordnung.
- zahlreiche Glieder bei den einzelnen Organkreisen (z.B. für Mikrosporophylle bei Ranunculaceae, Rosaceae); abgeleitet: wenig Glieder bei den einzelnen Organkreisen
- Übergangsgebilde zwischen verschiedenartigen Blütenorganen vorhanden; Differenzierung - oft auch gegenüber Laubblättern - gering (z.B. Nymphaeaceae; Calycanthaceae, *Helleborus foetidus* auch mit Übergängen zu den Laubblättern). Abgeleitet: keine Übergangsbildungen.
- Radiäre Blütensymmetrie (z.B. Magnoliaceae, Apetalae); abgeleitet: dorsiventrale Blütensymmetrie (d.h. bilateralsymmetrische Symmetrie; letztere entstand mehrfach unabhängig aus der radiärsymmetrischen)
- nicht verwachsene Blütenorgane, z.B. alle Blütenorgane frei: Magnoliaceae; Kelchblätter frei: Alsinoideae; Kronblätter frei: z.B. Ranales; Megasporophylle frei: z.B. Ranunculaceae, Rosaceae usw.; abgeleitet: Blütenorgane verwachsen, homogen (d.h. gleichartige Blütenorgane) oder heterogen (d.h. verschiedene Blütenorgane). Sympetalae in der Kreide 4-5 %, rez. 48 %.
- wenig gestauchte Blütenachse, z.B. Magnoliaceae; abgeleitet: stark gestaucht (dominierend)
- Einrichtungen für Windbestäubung (z.B. Apetalae); abgeleitet: Insektenbestäubung (z.B. Ranales)
- zahlreiche Samenanlagen (z.B. viele Ranales); abgeleitet: wenige Samenanlagen
- Blütenstand: Cymöse Rispe mit spiralig angeordneten Seitenverzweigungen (z.B. Ranunculaceae); abgeleitet: Dolden, Köpfchen, reduzierte Endblüten
- alle Blüten gleich (z.B. Ranunculaceae); abgeleitet: Differenzierung der Einzelblüten (z.B. Compositae)
- zwei Keimblätter; abgeleitet: ein Keimblatt (*Eranthis* und andere Dikotyle; alle Monokotylen)
- immergrünes Laub (viele Magnoliaceae, Tropen-Angiospermen); abgeleitet: sommergrün (Ableitung läßt sich bei *Quercus* paläobotanisch belegen)
- spiralgestellte Blätter (z.B. Apetalae); abgeleitet: wirtel- bzw. gegenständige Blätter
- eingeschlechtliche Blüten (z.B. Casuarinaceae, viele Apetalae), abgeleitet: Zwitterblüten (Magnoliaceae)
- zahlreiche gleichartige Blütenorgane in einer Blüte (z.B. Magnoliaceae); abgeleitet: wenige gleichartige Blütenorgane
- marginale Plazentierung der Megasporangien (z.B. Ranales, Apetalae); abgeleitet: zentrale Plazentierung
- atrope Samenanlagen (z.B. Polygonaceae); abgeleitet: anatrophe, kamylotrope Samenanlagen
- Leitbündel in den Integumenten der Megasporangien; abgeleitet: keine Leitbündel
- derbwandiger, vielzelliger, eusporangiater Nucellus; abgeleitet: leptosporangiater Status
- Chalazogamie bzw. Aporogamie (z.B. Casuariaceae); abgeleitet: Porogamie (heute dominierend) (Chalazogamie: Pollenschlauch bleibt ständig im Megasporangiengewebe, so bei allen pollenschlauchbefruchtenden Gymnospermen)
- im reifen Samen noch viel Endosperm, aber kleiner Embryo (viele Ranunculaceae und Monokotylen); abgeleitet: kein Endosperm, relativ großer Embryo (rez. bei Dikotylen dominierend)
- nur Tracheiden (Winteraceae); abgeleitet: Tracheiden und Tracheen (Mehrzahl der Angiospermen).
- Tracheenglieder lang; abgeleitet: kurz *
- Querwände zwischen den Tracheengliedern mehrporig; abgeleitet: einporig * (* = die primitiven Zustände klingen an den Tracheidenaufbau an).

Unsichere frühe Hinweise auf Angiospermen:

Gegen ein frühzeitiges Auftreten der Angiospermen weit vor ihrem makrofossilen Nachweis spricht grundsätzlich, dass auch in tropischen Gebieten Pollensedimente erhalten blieben, dort jedoch Angiospermen nicht früher nachweisbar sind als anderswo.

Molekulare Daten sprechen für eine Entstehung der Angiospermen-Kronengruppe im Lias oder Dogger (TAYLOR et al. 881).

Im **Unterkarbon** (Braunkohle von Tula) erste angiospermentypische Pollen; allerdings kann die rez. Angiospermenspezifität dieser Pollenform nicht auch für die Vergangenheit zwingend vorausgesetzt werden.

Auch moderne multigenkladistische Befunde, wonach die Angiospermen *nicht* die Schwestergruppe der Gnetales sind, sprechen dafür, dass die Dichotomie zwischen den rezenten Gymnospermengruppen und der Linie zu den Angiospermen bereits im Karbon erfolgt sein muss.

Im **Oberkarbon** (Westfal D) und Dogger erhebliche Mengen von Oleananen (s.u.) in den Sedimenten, die als spezifische Produkte und Marker von Angiospermen gelten, aber auch von einer Flechte und einigen Farnarten produziert werden. Diese frühen Oleanane könnten aber auch von "Stamm-Anthophyten" oder autonomen Taxa stammen; ihr Anteil nimmt erst in den Sedimenten der Unterkreide deutlich zu.

In der **Mitteltrias** (Anis) Pollen nachweisbar (sowohl in der Schweiz, dort 6 verschiedene Taxa, sowie südlich von Spitzbergen), die stark den Pollen früher Angiospermen ähneln und auf Bestäubung durch Käfer deuten (Frontiers in Plant Science. doi: 10.3389/fpls.2013.00344)

Im **Keuper** und Jura zahlreiche Indizien für eine mögliche Existenz von Angiospermen:

- a) bestimmte angiospermentypische Pollen (Crinopollen), z.B. nymphaeaceae-ähnliche Pollen aus dem Jura und juglandoide Sporomorphe aus dem Malm (*Sporojuglandoidites jurassicus*)
- b) reproduktive Strukturen in Verbindung mit *Sanmiguelia*-ähnl. Blättern (*Sanmiguelia*-Blättern aus dem Carn Colorados fehlt aber die Mittelrippe, weshalb sie eher zu den Cycadophyten ieS. gehören). Die Interpretation der ca. 60 cm hohen Pflanze ist immer noch unsicher und reicht von Cycadophyten über Monokoten bis zu einer primitiven Angiosperme, die Merkmale von Monokoten und Dikoten verbindet. Reproduktive Organe ähneln Monokoten, besonders *Verathrum* (Melanthiaceae). Es wird dringend weiteres Material von diesem Taxon benötigt (TAYLOR et al. 882).
(CLEAL/THOMAS 2009: kann mit Vorsicht als eine Angiosperme interpretiert werden, die Merkmale sowohl von Monocotylen wie Dicotylen zeigt)
- c) ein dikotyloides Blatt (allerdings: in gleicher Schicht Dipteridaceen mit vergleichbarer Blattäderung); *Pannaulika* (Carn Virginias) hat allerdings eine angiospermentypische Äderung, die sich sehr von dem Dipteriden *Dictyophyllum* unterscheidet. In den gleichen Schichten wie die Blätter finden sich auch kleine, retikulierte, angiospermenartige Pollen. Die Form der Blattäderung von *Pannaulika* ist allerdings fossil weit verbreitet und nicht spezifisch für Angiospermen (TAYLOR et al. 883).
- d) gegabeltes Blatt *Furcula* aus dem Rhät Grönlands mit angiospermenartiger Netznervatur, die sich aber auch bei Farnen und z.B. rez. *Gnetum* findet (kontra: s.u.), vor allem aber Samenfarnen (TAYLOR et al. 883). Es weist Spaltöffnungsapparate vom Bennettiteen-Typ auf
- e) angiospermenähnl. reproduktive Strukturen aus dem ob. Carn des östl. Nordamerikas
- f) *Irania hermaphroditica* (Keuper Nordirans) als Urform einer Bedecktsamerblüte;

mangels Samenanlagen kann aber nicht entschieden werden, ob es sich um eine echte bedecktsamige Pflanze handelt; wahrsch. Nacktsamer unbekannter Zuordnung. Es fehlt eine blütenartige Struktur; männliche und weibliche Organe sind nicht auf derselben Achse untergebracht. Angiospermenstatus strittig.

- g) Hölzer mit angiospermenähnlichen Tracheen (*Suevioxylon zonatum*, Dogger); aber auch die Gnetales weisen Tracheen auf! Andere Hölzer erinnern mit ihrer nur aus Tracheiden aufgebauten Hoftüpfelung an Winteraceen (z.B. *Sahnioxylon* = *Homoxylon* aus dem Jura), die Tüpfelstruktur lehnt sich aber nahe an Bennettiteen an.
- h) *Eucommiidites*-Pollen (Trias bis Kreide); allerdings wurden Pollen dieses Types mehrfach in der Mikropyle oder Pollenkammer von Gymnospermen-Ovulen gefunden. Die Pollen wurden offenbar von einer diversen Gruppe von Gymnospermen produziert, evtl. aus der Gruppe der Gnetales und/oder Bennettitales (TAYLOR et al. 884).
- i) Einzelpollen aus dem frühen bis mittl. Carn Virginias (*Crinopolles*-Gruppe). Einige gehen wohl auf Gnetales zurück (*Welwitschiapollenites*, *Ephedripites*), andere zeigen aber Affinitäten zu den Pollen von *Spathiphyllum* (rezent, ad Araceae). Weitere angiospermenartige Pollen des Carn sind *Equisetosporites* und *Cornetipollis*. Die ältesten Pollen mit Angiospermenmerkmalen stammen bisher aus der M-Trias Norwegens und umfassen monosulcate und ggf. auch triaperturate Formen und ähneln zahlreichen Pollen der U-Kreide. Megafossilien aus den betreffenden Schichten liegen nicht vor; dennoch ist die große Anzahl von Angiospermenmerkmalen bei diesen Pollen schon bemerkenswert.
Equisetosporites-Pollen werden aber neuerdings ebenfalls zu den Gnetales gestellt und ähneln den Pollen von *Ephedra* und *Welwitschia*.
- j) Einzelpollen aus dem Anis der Nordschweiz (Bohrungen); sechs verschiedene Typen, ähneln Angiospermenpollen aus der Unterkreide, monosulcat, darunter *Afropollis*, der, wenn er in der Kreide gefunden wird, eindeutig angiosperm ist. Gesichert ist der angiosperme Status der Pollen aus dem Anis aber nicht; REM-Aufnahmen könnten weiter helfen (Natwiss. Ru. 3/2014, 133).

Die ältesten sicheren Angiospermen-Pollen stammen aus dem Hauterive Englands und Israels (TAYLOR et al. 885).

Angaben über Bedecktsamerpollen aus dem Jura, die denen der rez. Seerosengatt. *Castalia* und *Nelumbium* gleichen, mussten aber als Gymnospermenpollen (*Classopollis*, *Eucommidites*) reklassifiziert werden. Im Dogger magnolienartige Holzreste. *Sahnioxylon-Homoxylon*-Holz aus dem Jura Indiens wurde aber als Bennettiteen-Holz reklassifiziert.

Ein 1955 als "eindeutiges Dikotylenblatt" beschriebenes Blatt aus dem unteren Lias von Bamberg (*Sassendorfites*) ist verlorengegangen; es waren hier aber nur Hauptnerven, keine Anzeichen für eine Netznervatur erkennbar.

Im Lias tricolpate Pollen analog Dikotylenpollen, aber ohne zugehörige Makrofossilien.

Keiner der bisherigen vermeintl. präkretazischen Angiospermenbefunde konnte über lange Zeit die präkretazische Existenz von Angiospermen *sicher* beweisen. Das Fehlen eindeutiger triaperturater Pollen in den vielen reichen Pollenfloren von Jura und Trias belegt, daß zumindest die Eudikotylen offenbar tatsächlich erst im Barreme erschienen.

Indirekte Indizien für jurassische Angiospermen sind nektarfressende Insekten (ab Dogger), die sich aber auch von anderen Anthophyten ernährt haben könnten. Abgesehen von einer erloschenen Linie aus dem ob. Perm fehlen alle Hinweise auf Pollinivorie und Insektenbestäubung bis zum Jura. Blütenanatomische Hinweise auf eine Bestäubung von Angiospermen durch Fliegen stammen aber erst aus der Mittelkreide; und die frühen Blüten der Angiospermen erforderten keine langen Rüssel, sondern nur kurze Organe; tiefgründige Blüten, die verlängerte Rüssel voraussetzten, erschienen erst in der höheren Kreide. Diese mangelnde zeitliche Kontinuität ist ein weiteres Indiz dafür, daß sich die jurassischen anthophilen Insekten nicht von Angiospermen, sondern anderen Anthophyten ernährten.

Eine umfassende molekularkladistische Analyse – unter Berücksichtigung von 33 fossilen Kalibrierungspunkten, darunter dem ersten Auftreten trikolpater Pollen als Datum für das Erscheinen der Eudicoten – führte 2010 zu dem Ergebnis, **dass Kronengruppenangiospermen in der O-Trias erschienen sein müssten**. Die Studie berücksichtigte auch linien-spezifische Unterschiede in der molekularen Evolution; viele Divergenzzeiten korrelierten gut Fossilbefunden oder anderen molekularen Studien; daher ist das vermeintliche Auftreten von Kronengruppen-Angiospermen schon in der O-Trias ein bemerkenswertes Ergebnis und könnte auch erklären, wieso die Diversifikation holometaboler Insekten früher erfolgte als der erste fossile Nachweis von Angiospermen (PNAS 107, 5897).

Bestäubung früher Angiospermen

Eine mögliche Erklärung für den mangelnden Fossilnachweis früher Angiospermen liefern Hypothesen zum Bestäubungsmechanismus, die darauf deuten, dass schon die frühesten Angiospermen von kleinen Insekten bestäubt wurden (daher viel kleinere Pollen als im Falle von Windbestäubung). 80 – 95 % aller rezenten Angiospermen-Arten werden von Insekten bestäubt.

In ca. 100 MA altem burmesischen Bernstein fand man eine basale aculeate Wespe (*Prosphex*) mit Massen von Pollenkörnern im Mund- und Wangenbereich, die von Eudicoten stammen (*Tricolporoidites*). Dieser Fund deutet darauf, dass recht kleine, generalistische Insekten als Bestäuber der frühen Angiospermen dienen.

Der Nachweis von Insekten mit langen Rüsseln (ab Jura) gilt dagegen nicht mehr als zwingendes Indiz für eine Ernährung von Angiospermen. So wurden nemestrinide und tabanomorphe Fliegen der Unterkreide wegen ihres langen Rüssels als Bestäuber von Angiospermen vermutet, bis man eine zhangsolvide Fliege im spanischem Bernstein (mit noch längerem Rüssel) fand, die Pollen von *Bennettitales* geladen hatte. Auch die langen Rüssel bestimmter mesozoischer Skorpionsfliegen scheinen speziell angepasst an bestimmte ausgestorbene Gymnospermen. Andere Insekten aus der Unterkreide wurden mit Cycadeen-Pollen gefunden.

Eudicoten sind ganz sicher nachgewiesen durch Pollen aus dem obersten Barreme oder frühesten Apt und möglicherweise auch aus dem Mittel-Barreme (Isle of Wright) sowie durch zahlreiche Inklusion im Bernstein des späten Alb oder frühen Cenomans von Myanmar.

Tricolpate Pollen erscheinen 25 MA vor dem ersten wahrscheinlichen Makrofossil von Eudicoten (*Fairlingtonia*, Potomac Group, wobei aber von diesem Taxon keine Pollen bekannt sind und die Zuordnung zu den Eudicoten weiterer Bestätigung bedarf). Die Spanne zwischen den ältesten Angiospermen-Pollen überhaupt (monosulcat) und den ersten unstrittigen Makrofossilien von Angiospermen beträgt dagegen nur 10 MA (Anmerkung: wobei diese Interpretation die aus dem Jura beschriebenen Angiospermen ignoriert; akzeptiert man diese als Angiospermen, wäre die Zeitdifferenz sogar negativ).

In der Unterkreide und frühesten O-Kreide (bis einschl. der Zeit der Bildung des burmesischen Bernsteins) waren 8 der 10 Insektenfossilien, die mit Pollen gefunden wurden, mit Gymnospermen-Pollen assoziiert. Sie sind auf 5 Ordnungen verteilt und viele dieser Insekten hatten Strukturen, die sich speziell an die Ernährung von Gymnospermen-Blüten angepasst hatten. Im Turon (nachweisbar durch Blüten aus der Raritan Formation New Jerseys) existierten dagegen bereits viele Angiospermen-Blüten mit speziellen Merkmalen, die auf Insektenbestäubung deuten (Nektarscheiben, asymmetrische und röhrenförmige Blütenkronen, Harzdrüsen u.v.a.).

Die beiden einzigen Insektenfossilien aus der Kreide, die mit Angiospermen-Pollen assoziiert sind, stammen aus burmesischem Bernstein; es handelt sich einmal um einen Vertreter der ausgestorbenen Ordnung Permopsodia und um die basale aculeate Wespe *Prosphex*. Aculeate Wespen eignen sich besonders als Bestäuber aufgrund ihrer Lernfähigkeit. Auch nicht-soziale Wespen, wie einzeln lebende Wespen, die Nester im Boden bauen, merken sich die Position ihres Nestes durch einen Lernflug. Bei bestäubenden Arten erlaubt das Lernen eine höhere Effizienz, Nahrung zu gewinnen, und fördert die Blütenstetigkeit. Die neurologischen Grundlagen für dieses Lernen finden sich in den Pilzkörpern im Zentralhirn, wo Geruchs-, Geschmacks-, Berührungsreize und visuelle Reize verarbeitet werden. Vor allem bei den Taillenwespen (Apocrita) sind die Pilzkörper stark entwickelt. Die ältesten aculeaten Wespen stammen aus dem O-Jura von Kasachstan, und schon vor 140 – 135 MA existierten mehrere ausgestorbene und rezente Familien der Aculeata. Die Radiation der Familien der Aculeata dürfte vor 150 – 135 MA erfolgt sein. Als dann vor 120 – 90 MA die Angiospermen radiierten, waren die Aculeata schon divers und hoch entwickelt.

Der burmesische Bernstein wurde in einem dichten Koniferenwald in der Nähe des Paläoäquators gebildet; das Klima war feucht, es finden sich Organismen, die noch heute typisch für tropische Regenwälder sind: Onychophora, Ameisen, Termiten; Blätter von Dicoten mit typischen Träufelspitzen. Die Bodenflora bestand aus krautigen und strauchigen Angiospermen. Bestäuber mit langen Rüsseln waren offenbar noch auf Gymnospermen spezialisiert. Die Angiospermen wurden wohl von Massen kleiner, generalistischer Insekten bestäubt. Dies könnte die große Lücke im Fossilnachweis speziell für die Eudicoten erklären, denn entomophiler Pollen ist viel seltener fossil in Sedimenten erhalten als Pollen für Windbestäubung. Wenn also schon die frühesten Angiospermen von kleinen Insekten bestäubt wurden, ist nachvollziehbar, weshalb frühe Pollennachweise in Sedimenten fehlen (Comm. Biol. 2: 408).

Zeitverlauf:

Mittleres Valangin: älteste zhangsolvide Fliegen; Fliege mit *Classopollis*; Xyelidae mit verschiedenen Gymnospermen-Pollen
Hauterive: älteste Angiospermen-Pollen
Oberes Barreme: älteste Angiospermen-Makrofossilien
Oberstes Barreme, evtl. mittl. Barreme: älteste tricolpate Pollen
Grenzbereich Barreme/Apt (Yixian-Formation und libanesischer Bernstein):
 älteste Glossata (glossate Motten); nemestrinide Fliegen mit langem Rüssel
Oberes Apt/unt. Alb (Crato-Formation): zhangsolvide Fliegen mit langen Rüsseln
Unt. Alb (Potomoc-Formation): *Fairlingtonia* als unsicheres ältestes Makrofossil der Eudicoten
Mittleres Alb: spanischer Bernstein; Thrips mit Cycadeen-Pollen; zhangsolvide Fliege und oedemerider Käfer mit Gymnospermen-Pollen
Alb/Cenoman-Grenzbereich (burmesischer Bernstein): erste tricolporate Pollen;
 Stammgruppenvertreter der Bienen (*Melittosphex*), Schwebfliegen (*Prosyrrhus*), Moskito (*Burmaculex*); langrüsselige Fliegen; kalligrammatide Florfliegen; glossate Motten
Insektenfunde zusammen mit Angiospermen-Pollen:
 Permopsocide mit *Nyssapollinites*; aculeate Wespe mit Tripolcoroidites;
 Insektenfunde mit Gymnospermen-Pollen:

- Ceratophyllales
- Ab jetzt: EUDICOTEN
- Ranunculales
- Proteales
- Trochodendrales
- Buxales
- Ab jetzt: Core-Eudicoten
- Gunnerales
- Superrosiden: --- Dilleniales
- Saxifragales
- Ab jetzt: ROSIDEN
- Vitales
- Zygophyllales, Oxalidales, Celastrales,
Malpighiales, Fabales, Rosales, Fagales +
Cucurbitales
- Geraniales, Myrtales, Crossosomatales,
Picramniales, Sapindales, Huerteales,
Brassicales, Malvales
- Ab jetzt: SUPERASTERIDEN
- Santalales
- Berberidopsidales
- Caryophyllales
- Cornales
- Ericales
- Icaciniales, Metteniusales, Garryales, Boraginales,
Gentianales, Lamiales, Vahiales, Solenales
- Ab jetzt: ASTERIDEN II (Campanuliden)
- Aquifoliales
- Asterales + Escalloniales
- Bruniales
- Apiales
- Dipsacales + Paracryphiales

Die statistische Sicherheit der Relation unter den fünf Linien der Mesangiospermen ist trotz der 80 Plastid-Gene allerdings nicht sehr robust, was für eine rasche Radiation der großen Linien der Mesangiospermen spricht.

Kalibrierungspunkte (Auswahl): (KG = Kronengruppe; SG = Stammgruppe)

Gymnospermen:

Spermatophyta, KG: Cordaitales-Fossilien, 350 MA

Pinopsida, KG: *Cordaixylon iowensis*, 307 MA

Cycadaceae, KG: *Primocycas chinensis*, 273 MA

Podocarpaceae – Araucariaceae, KG: *Araucarites rudicula*, 227 MA

Pinaceae, KG: *Compsostrobus neotericus*, 201,3 MA

Taxaceae – Cupressaceae, KG: *Palaeotaxus rediviva*: 201,3 MA

Cupressaceae, KG: *Austrohamia spp.*, *Sewardiodendron laxum*, *Hughmillerites juddii*:
163,5 MA

Araucaria, SG: *A. mirabilis*, 157,3 MA

Pinus, SG: *Pityostrobus bernissartensis*, 118,5 MA

Thuja, SG: *Thuja polaris*, 59,2 MA

Dioon, SG: *Dioon praespinulosum*, 56 MA

Lepidozamia, SG: *L. foveolata*, 33,9 MA

Angiospermen:

Angiospermen, KG: unbenannt, 132,9 MA

Eudicote, KG: tricolpate Pollenkörner: 125 MA

Winteraceae – Canellaceae, KG: *Walkeripollis gabonensis*, 125 MA

Trimeniaceae – Schisandraceae, KG: *Anacostia teixeirae*: 125 MA

Chloranthaceae, KG: *Asteropollis sp.*, 121 MA

Monocoten, KG: *Liliacidites sp.*, 113 MA

Magnoliaceae-Annonaceae-Degeneriaceae-Eupomatiaceae-Hirnantandraceae, KG:

Endressinia brasilana, 113 MA

Monimiaceae-Lauraceae-Hernandiaceae, KG: *Mauldinia mirabilis*: 100,5 MA

Juglandaceae-Myricaceae, SG: *Caryanthus sp.*, 83,6 MA

Weitere Angiospermen in der Angiospermen-Liste weiter unten (mit § gekennzeichnet)

Die phylogenomische Datierung ergab, dass die Kronen-Angiospermen im Rhät vor ca. 209 MA entstanden (95 %-Konfidenz: 267 – 187 MA), was durchaus gut mit phylogenomischen Daten für größere Insektengruppen wie Megaloptera, Neuroptera, Orthoptera, Trichoptera+Lepidoptera und Zygentoma korreliert. Als älteste eindeutige Pollenfossilien von Angiospermen werden Funde aus dem Valangin bis frühen Hauterive genannt, es wird aber auf angiospermen-ähnliche Pollen aus der M-Trias (247 – 242 MA) verwiesen, die zu Stamm-Angiospermen gehören könnten.

Folgende Divergenzen wurden kalkuliert:

Nymphaeales vor 198 (236 – 180) MA

Austrobaileyales vor 179 (210 – 163) MA

Fünf Hauptlinien der Mesangiospermen: 164 (193 – 146) bis 159 (188 – 140) MA

Divergenz Magnoliiden und (Monocoten + (Ceratophyllales + Eudicoten)): 164 (192 – 146) MA

Divergenz Monocoten und (Ceratophyllales + Eudicoten): 163 (192 – 145) MA

Divergenzen vor 138-133 MA: Dioscoreales-Pandanales, Liliales, Commeliniden, Asparagales, Dioscoreales, Pandanales

126 – 116 MA: Trochodendrales, Buxales, Gunnerales, Core-Eudicoten, Dilleniales, Superrosiden, Saxifragales, Santalales, Superasteriden, Vitales, Rosiden, Berberidopsidales, Caryophyllales

107 – 103 MA: Oxalidales, Celastrales, Malpighiales, Crossomatales, Cornales, Asteriden, Fabales, Ericales, Picramniales, Rosales

95 – 94 MA: Icaciniales, Lammiiden/Asteriden I, Metteniusales, Garryales, Aquifoliales, Campanuliden/Asteriden II

90 – 87 MA: Brassicales, Malvales, Asterales-Escalloniales, Asterales, Escalloniales, Boraginales-Gentianales, Lamiales, Vahliales, Solenales, Boraginales, Gentianales

Alle 64 Angiospermen-Ordnungen waren vor dem Mittel-Campan (79 MA) erschienen, wobei die Koevolution mit Insekten eine wichtige Rolle bei der Diversifikation und Radiation gespielt haben dürfte.

Bei den Monocoten erwiesen sich die Acorales als Schwestergruppe aller anderen Monocoten (Divergenz: 154 MA, Spanne: 184 – 131 MA), gefolgt von Alismatales (147, Spanne: 177 – 120 MA). Die größeren Monocoten-Linien radiierten im Valangin (137 – 133 MA), Commelinales und Zingiberales divergierten aber erst im Cenoman (99 MA). Hierzu passt, dass Kronengruppen-Monocoten aus der Crato-Formation Brasiliens beschrieben wurden (Nat. Plant. 5: 691).

Die vier Ordnungen der Magnoliiden divergierten vor 140 – 132 MA.

Kronen-Eudicoten erschienen vor 132 (162-125) MA (Fossilnachweis: tricolpate Pollen an der Barreme-Apt-Grenze vor 125 MA). Tricolpate Pollen waren plötzlich weltweit verbreitet und häufig, was dafür spricht, dass die Eudicoten schon früher entstanden sein müssen, um genug Zeit zu haben, sich über die Kontinente zu verbreiten. Dies passt zu phylogenomischen Daten zur Entstehung und Diversifikation der Bienen vor 124 (147 – 93) MA.

Innerhalb der Eudicoten zweigten zuerst die Ranunculales im Hauterive ab, gefolgt von den Proteales vor 129 MA (159 – 120 MA), Trochodendrales vor 126 MA (157 – 115 MA) und Buxales vor 125 (157 – 114) MA. Dies spricht für eine rasche Diversifikation der frühen Eudicoten, einhergehend mit der gleichzeitigen Diversifikation von Bestäubern, Herbivoren und deren Beutegreifen.

Neben den Bestäubern kommt bei der Evolution der Angiospermen auch den Herbivoren eine wichtige Rolle zu. Beide beeinflussen die Ausbildung der Blüten und die Effektivität von Selbstbefruchtung. Attraktive Blüten erhöhen zwar die Chance auf Bestäubung, können aber auch das Risiko erhöhen, Opfer von Herbivoren zu werden (Sci. 364: 122 + 193). Herbivoren begrenzen daher die Evolution attraktiver Blüten. Die Evolution der meisten Merkmale der Angiospermenblüte entstand aus der Interaktion von Bestäubung und Herbivorie. Deshalb entwickeln Pflanzen, die sowohl unter Selektionsdruck durch Bestäuber wie Bienen, aber auch Herbivoren stehen, eine stärkere Tendenz zur Selbstkompatibilität, und der Abstand zwischen den Geschlechtsorganen nimmt ab (Herkogamie).

Fast 90 % der Ordnungen der Eudicoten entstanden zwischen dem frühesten Apt (125 MA) und der Coniac-Santon-Grenze (86,3 MA). Die jüngsten Ordnungen gehören zu den Campanuliden (Bruniales, Apiales, Dipsacales, Paracryphiales); sie diversifizierten im M-Campan vor 82,7 bis 78,9 MA. Bis zum M-Campan waren alle Ordnungen der Angiospermen und 39 % der 353 berücksichtigten Familien erschienen.

Die Lücke in der fossilen Überlieferung zwischen O-Trias und Kreide wird mit möglicher Seltenheit früher Angiospermen, ungünstigen Erhaltungsbedingungen für frühen Angiospermen sowie der Kleinheit ihrer Blüten erklärt (Nat. Plants 5: 461).

Diskrepanz zwischen Fossilnachweis und molekularen Uhren (New Phytol. 2019; 223: 83):

Die ersten Nachweise monosulcater Angiospermen-Pollen finden sich im oberen Valangin Nord-Gondwanas; von dort aus breiteten sich die monosulcaten Pollen und etwas später die tricolpaten Eudicoten polwärts aus, beschleunigt im Alb. Die zeitliche Reihenfolge der Pollennachweise passt zu molekularen Phylogenien der Pollen-Evolution, nicht aber zu molekularen Uhren, die Nachweise in Trias und frühem Jura erwarten lassen würden, wobei sich der fehlende Nachweis in jener Zeit auch nicht durch geographische oder taphonomische Bias erklären lässt. Die kritische Revision vermeintlicher präkretazischer Angiospermen ergab, dass es sich entweder um andere

Pflanzengruppen handelt oder dass ihnen Merkmale fehlen, die sie mit Gewissheit als Angiospermen ansprechen lassen.

Immerhin wäre es aber denkbar, dass im späten Jura ökologisch sehr eingeschränkte Angiospermen vom basalen ANITA-Grad existiert haben könnten, die bisher noch nicht gefunden wurden, z.B. falls sie im Unterholz feuchter tropischer Wälder gediehen wie moderne hölzerne Pflanzen des ANITA-Grades. Der Tropengürtel war im Jura arid, und sie könnten daher an ihrer Ausbreitung gehindert worden sein; der Aufstieg der Angiospermen in der Unterkreide wäre dann der Aufstieg der Mesangiospermen. Auch die Nymphaeales könnten im Jura noch terrestrisch gelebt haben und sich erst später weiter ausgebreitet haben, nachdem sie zum Leben im Wasser übergegangen waren.

Vertretbar (wenn auch fossil nicht nachgewiesen) wäre demnach die Annahme einer Entstehung der Kronen-Angiospermen im Oberjura.

Unstrittige Megafossilien von Angiospermen finden sich vor dem Apt nur in Las Hoyas/Spainien (Barreme) und der Yixian-Formation (um die Barreme-Apt-Grenze herum). Monosulcate Pollen finden sich dagegen ab Ober-Valangin (die monosulcaten Pollen der Angiospermen unterscheiden sich von jenen der Gymnospermen), tricolpate Pollen ab dem späten Barreme. Tricolpate Pollen sind diagnostisch für Eudicoten, die heute 72 % aller Angiospermen ausmachen; innerhalb der Eudicoten bildeten sich daraus als abgeleitete Formen die tricolporaten (heute dominierend) und triporaten Pollen. Die ANITA-Linien machen nur 0,01 % aller modernen Arten aus, die Mesangiospermen (=alle Angiospermen oberhalb des ANITA-Grades) 99,9 %.

Aus dem oberen Valangin gibt es zwei Fundstellen monosulcater Angiospermen-Pollen (Israel, Italien, d.h. Nordrand von Gondwana), gefolgt von einem Nachweis im Hauterive Englands und mehreren Nachweisen um die Hauterive-Barreme-Grenze herum (Kongo, Brasilien, Ägypten, Portugal).

Tricolpate Pollen finden sich erstmals im oberen Barreme von Kongo, Brasilien, Ägypten, England, gefolgt vom unteren Apt Israels und der Potomac-Flora.

Die ersten Nachweise monosulcater Pollen erfolgten somit in niedriger Paläobreite (0 bis 20 Grad); im mittleren Hauterive wird England (35. Grad Nord) erreicht, erst um die Barreme-Apt-Grenze der 45. bis 70. Grad Süd, im Alb > 50. Grad Nord.

Ein ähnliches Muster findet sich später bei den tricolpaten Pollen: im oberen Barreme 20. Grad Süd bis 35. Grad Nord; > 45. Grad Süd wird erst im frühen Alb erreicht, > 60. Grad Süd und > 50. Grad Nord erst im mittleren Alb, 70. Grad Süd und > 60. Grad Nord erst im späten Alb.

In Süd-Laurasia sind Eudicoten zwar ab dem späten Barreme vertreten, aber extrem selten. Im frühen Alb erschienen dann dort weiter entwickelte Tricolpate (reticuliert, gestreift), die sich in Nord-Gondwana bereits seit dem späten Barreme und frühen Apt finden; wahrscheinlich führte eine globale Erwärmung zur Ausbreitung der Eudicoten nach Norden. Dies steht auch in Einklang mit der Megaflora von Potomac: die unterste Zone zeigt Blätter von ANITA-Grad, Chloranthaceae, Magnoliiden, Monocoten sowie basalen Eudicoten wie Ranunculales, aber einige Blätter dürften auch von Angiospermen außerhalb der Eudicoten-Kronengruppe stammen. Zone II (mittleres bis spätes Alb) zeigt dann zahlreiche neue Dicoten-Blatttypen.

Nord-Laurasia (Sibirien, Alaska, Kanada) und Süd-Gondwana (südl. Südamerika, Südafrika, Indien, Australien, Antarctica) wurden später von Angiospermen erreicht; Tricolpate erreichten

Westkanada im mittleren bis späteren Alb, monosulcate erschienen dort nur wenig früher (frühes Mittelalb). Im arktischen Kanada und Alaska finden sich Tricolpate ab dem späten Alb; monosulcate Pollen fehlen ganz. Antarctica wurde von Monosulcaten im frühen Alb und von Tricolpaten im mittleren Alb bis Cenoman erreicht. Das Fehlen von Pollen in älteren Schichten der betreffenden Regionen lässt sich nicht taphonomisch oder durch Fehlen der betreffenden Sedimente erklären, sondern scheint ein realer Effekt zu sein.

Bestimmte Merkmale (netzförmiges Tectum) der monosulcaten Pollen des Valangins erlauben eine Zuordnung zur Kronengruppe. Solche Pollen finden sich bei Austrobaileyales und basalen Mesangiospermen, noch nicht bei Amborellales und Nymphaeales. Vor dem O-Valangin dürften also bereits Amborellales und Nymphaeales abgezweigt sein (allerdings weist die Nymphaeales-Blüte *Monetianthus* aus dem frühen Alb ebenfalls anhängende reticulate Pollen auf; da aber keine Staubblätter erhalten sind, ist es nicht sicher, ob die Pollen zu dieser Art gehören).

Die Position von *Archaeofructus* (Stamm-Angiosperme? Nymphaeales? Eudicoten?) ist immer noch unsicher.

Pollen mit Assoziation zu den Winteraceae werden ab dem späten Barreme von Gabun gefunden (*Walkeripollis*), Pollen von Chloranthaceae aus dem frühen Alb.

Monocoten finden sich erst ab Apt, einschl. *Liliacidites*-Pollen (Potomac) sowie Blätter aus dem Apt, die zu Araceae gehören.

Nymphaeales sind nachgewiesen in der Crato-Formation sowie durch *Monetianthus* aus dem frühen Alb von Portugal, Magnoliales durch Funde aus der Crato-Formation (spätes Apt), *Archaeanthus* (ob. Alb bis frühes Cenoman) gehört wahrscheinlich schon zu den Magnoliaceae oder steht diesen sehr nahe. Laurales sind ab mittlerem Alb nachgewiesen (*Virginianthus*), wobei dieses Taxon nahe der Basis der Ordnung steht, während *Mauldinia* aus dem frühen Cenoman bereits zu den abgeleiteten Familien Lauraceae oder Hernandiaceae gehört. Piperales sind aus der Crato-Formation bekannt (*Hexagyne*).

Basale Eudicote hatten tricolpate Pollen. Pentapetalae („Core Eudicoten“) mit ihren fünfzähligen Blüten und differenzierten Sepalen und Petalen bestehen aus zwei großen Linien (Rosidae und Asteridae) neben einigen kleineren Linien. Tricolporate Pollen entstanden an der Basis der Rosiden und Asteriden, aber auch unabhängig davon in einigen basalen Eudicoten (Sabiaceae, Buxaceae, Menispermaceae); basale Pentapetalae wie Saxifragales, Dilleniaceae und Caryophyllales weisen sowohl tricolpate wie tricolporate Pollen auf. Dass tricolporate Pollen abgeleitet sind, ergibt sich auch daraus, dass sie deutlich später auftreten; tricolpate Pollen mit einer Entwicklung in Richtung auf tricolporate Pollen erschienen im mittleren Alb und wurden im späten Alb häufig, voll entwickelte tricolporate Pollen im spätesten Alb und Cenoman.

In der Potomac II-Zone bzw. im mittleren und späten Alb von Kanada, Spanien und Kasachstan finden sich bereits häufig Makrofossilien basaler Eudicoten, z.B. *Nelumbites*-Blätter, lobierte Blätter (*Sapindopsis*, ad Platanoide) und Blüten mit Verwandtschaft zu *Platanus*. *Spanomera*-Blüten stellen Stammvertreter der Buxaceae. *Kajanthus* aus dem frühen Alb Portugals steht in Verbindung mit den Lardizabalaceae (Fingerfruchtgewächse) in der O Ranunculales.

Das älteste Megafossil von Pentapetalae ist *Dakotanthus* aus dem spätesten Alb von Nebraska, gefolgt von *Caliciflora* aus dem frühen Cenoman von Maryland. Blüten von Rosiden und Asteriden finden sich in der oberen Raritan Formation von New Jersey.

Dreieckige triporate Pollen (*Normapolles*-Gruppe) finden sich ab dem M-Cenoman; sie werden später in Europa und im östlichen Nordamerika häufig und werden mit der Rosiden-Ordnung Fagales in Verbindung gebracht; im Cenoman erscheinen solche Pollen auch in Nord-Gondwana, werden dort aber aufgrund einfacherer Poren mit Proteaceae in Verbindung gebracht.

Revision angeblicher präkretazischer Angiospermen:

Eucommiidites (Jura, Kreide): ähneln den tricolpaten Pollen der Eudicoten; gehören aber zu Gymnospermen im Umfeld der Gnetales (Erdtmanithecales)

Schmeissneria (U-Jura Deutschlands, M-Jura Chinas): ursprünglich als Ginkgophyte interpretiert; die Reinterpretation als Angiosperme ist nicht plausibel; Ginkgophyte wohl aus dem Umfeld der Czekanowskiales

Solaranthus/Aegianthus (M-Jura Chinas): wohl Pollenorgan der Gymnospermen, am ehesten von Peltaspermales

Euanthus (M-Jura Chinas): Sepale und Petale wirken sehr hölzern und dadurch eher wie Zapfenschuppen einer Konifere denn als Teile eines Angiospermen-Perianths. Beim vermeintlichen Griffel könnte es sich um eine Zapfenachse handeln, von der Schuppen abgefallen sind. Beim vermeintlichen pentameren Receptaculum scheint es sich um die basale Ansicht der gebrochenen Zapfenachse zu handeln. Insgesamt dürfte es sich eher um einen fragmentarischen Koniferenzapfen als um eine Angiospermenblüte handeln.

Nanjinganthus (U-Jura Chinas): erinnert an männliche Zapfen mancher Koniferen, könnte aber auch von degradierten weiblichen Zapfen stammen

Xingxueanthus (M-Jura Chinas): stark komprimiert, schwer interpretierbar, hölzerne Erscheinung der vermeintlichen „Placenta“, wohl weibliches Fortpflanzungsorgan einer Coniferophyte

Juraherba (M-Jura Chinas; krautig) und *Yuhania* (M-Jura, krautig) sind rätselhafte Pflanzen ohne ausreichende Detailerhaltung zur robusten systematischen Einordnung

Sanmiguelia (O-Trias Colorados): männliche Strobili eher ginkgophytenartig; Pollen glatt und monosulcat und damit sehr unspezifisch; weibliche Organe zu komprimiert um zu beurteilen, ob die Samen umschlossen waren. Blattmorphologie am ehesten zu Ginkgophyten, Koniferen oder Gnetophyten passend mit gleichmäßiger Anzahl paralleler Nerven.

Die vermeintlichen jurassischen Blüten wie *Solaranthus*, *Euanthus*, *Nanjinganthus*, *Xingxueanthus* finden sich in Kompressionsflore, die von typischen jurassischen Farnen, Ginkgophyten, Cycadophyten und Koniferen dominiert werden und keinerlei Blätter mit typischen Angiospermen-Apomorphen enthalten (z.B. mehrere Ordnungen netzförmiger Äderung). Diejenigen Taxa, die als mehr oder weniger komplette Pflanzen bekannt sind (*Schmeissneria*, *Juraherba*, *Yuhania*), haben Blätter ohne Angiospermen-Merkmale. In Kompressionsflore aus Kreide und Känozoikum finden sich dagegen Blüten viel seltener als Blätter derselben Taxa. Vielleicht handelt es sich bei den genannten Taxa teilweise tatsächlich um Stamm-Angiospermen, was dann aber keine Auswirkungen auf molekulare Datierungen hätte. Außerdem sollten jurassische Angiospermen einander ähnlicher sein als jene der Kreide; aber genau das Gegenteil ist der Fall; die vermeintlichen Angiospermen des Jura unterscheiden sich sehr stark und ergeben kein kohärentes Bild der frühen Angiospermen.

Crinopolles-Pollen aus der O-Trias Virginias zeigen potenzielle Synapomorphien mit Angiospermen und stellen entweder eine konvergente Bildung in Gymnospermen dar, oder könnten zu Verwandten der Angiospermenstammgruppe gehören. Die Einordnung ist stark von der offenen Frage abhängig, ob das Tectum der ursprünglichen Angiospermen-Pollen kontinuierlich oder netzartig ausgebildet war. Ähnliche monosulcate (reticulat-columellare) Pollen kennt man aus der M-Trias der Barent-See und der Schweiz. Auch für sie ist eine eindeutige Zuordnung nicht möglich, die Nexin-Struktur ist unbekannt.

Phyllites aus dem M-Jura von England ist ein möglicher Kandidat für ein Angiospermenblatt, leider ist keine Cuticula und keine feine Äderung erhalten, weshalb unklar bleibt, ob das Blatt über mehrere Ordnungen netzförmiger Äderung verfügt. Das Hauptnervenmuster spricht jedenfalls für eine Position innerhalb der Kronen-Angiospermen.

Auf Ebene der Makrofossilien mag es einen taphonomischen Bias zugunsten aquatischer Angiospermen geben; dies dürfte aber nicht für Pollen zutreffen, die durch Wind und Wasser verbreitet werden. So gehen Pollen aus küstennahen Sedimenten auf Eintrag aus einer Vielzahl von Lebensräumen zurück. Die Häufigkeit aquatischer Angiospermen in lakustrinen Ablagerungen aus Barreme und Apt deutet zwar darauf, dass aquatische Angiospermen häufig waren, bedeutet aber nicht, dass Angiospermen im aquatischen Kontext entstanden sind. Nach molekularen Phylogenien handelt es sich bei der Anpassung ans Wasser um eine Spezialisierung, zu der es in mehreren frühen Linien kam (Nymphaeales, *Ceratophyllum*; *Nelumbo* bei den Eudicoten; bei den Monocoten waren *Acorus* als früheste Linie und die basalen Formen der zweiten Linie, die Alismatales, Marsch-Pflanzen). Alle diese Linien stammen aber von terrestrischen Pflanzen mit hölzernen Stämmen ab (*Amborella*, Austrobaileyales, Chloranthaceae, Magnoliidae). Diese hölzernen Pflanzen können ihrerseits nicht von Wasserpflanzen abstammen, deren Sekundärwachstum stark reduziert ist oder ganz fehlt. Auch passt die Annahme einer Entstehung der Angiospermen im Wasser nicht zu ihrer späten megafossilen Überlieferung. Die Häufigkeit von aquatischen Angiospermen aus Barreme und Apt ist offenbar nur eine Folge einer besseren Überlieferungschance im Vergleich zu den Megafossilien von Angiospermen trockenerer Lebensräume.

Molekulare Uhren können auf vielfache Weise gestört werden; so ergab eine Modellrechnung, dass sich der Knotenpunkt der Kronen-Angiospermen um 70 MA nach hinten verschiebt, wenn frühe Angiospermen krautig waren. Bestimmte Linien können auch niedrigere Raten molekularer Evolution aufweisen, z.B. Fagales und Proteales, in Parallele zu den Placentalia, wo Primaten und Rüsseltiere niedrigere Raten (und damit kurze Äste im Stammbaum) aufweisen. Problematisch wird es dann, wenn Kalibrierungspunkte aus Linien verwendet werden, die langsamer evolvierten.

Die zeitliche Abfolge des Auftretens der verschiedenen Pollenformen spricht ebenfalls gegen eine lange Vorgeschichte der Angiospermen. Tricolpate waren fast ebenso divers wie Monosulcate bei ihrem ersten Erscheinen im späten Barreme; Tricolporate finden sich erstmals im späten Alb. Es mag sein, dass man monosulcate Angiospermen-Pollen übersieht, weil sie schwierig von Gymnospermen-Pollen zu unterscheiden sein können; Tricolpate und Tricolporate sind aber leicht zu erkennen.

Evolution der Asteraceae (PNAS 116: 14083):

Eine phylogenomische Untersuchung unter Einbezug 935 nukleärer Genloci und Transkriptomdaten von 256 rezenten Arten aus 207 Gattungen und fossilen Kalibrierungspunkten

sprechen für eine Entstehung der Asteraceae vor 83 MA (95 % Konf.: 91 – 64 MA). Explosive Radiationen – verbunden mit Zunahmen der Diversifikationsrate – erfolgten mehrfach im Verlauf des Eozäns. Jene Linie, die zu 95 % der rezenten Asteraceae-Arten führt, entstand im M-Eozän, und begann im M-Eozän zu diversifizieren, einhergehend mit der Abkühlung im M-Eozän (eozänes Klimaoptimum). Gen- und Genomduplikationen spielten bei der Diversifizierung der Asteraceae eine wichtige Rolle (vor allem an der Basis von Radiationen), was phylogenomische Untersuchungen erschwert. Fossilbelege finden sich erst ab 47,5 MA abgesehen von *Tubuliflorides lilliei* Typ A (Pollen) aus der Antarktis und Neuseeland (76 – 66 MA), fraglich zum Tribus Barnadesioideae gestellt (ging in die fossile Kalibrierung mit ein)*.

Zu den insgesamt 9 Kalibrierungspunkten zwischen 72,1 und 4,6 MA gehören u.a. *Raiguenrayun cura* + *Mutisiapollis telleriae* für den Asteroideae-Mutisiodeae-Clade bei 47,5 MA, *Artemisia sp.*-Pollen für den Knotenpunkt *Artemisia-Chrysanthemum* bei 31 MA, *Cichorium intybus*. Typ für Kern-Cichorieae bei 22 MA.

Die erste Abzweigung stellt der Tribus Barnadesieae (Südamerika, 90 Arten, unterscheidet sich stark von den übrigen Asteraceae), gefolgt von den monospezifischen Famatinantheae (62 MA). Im U-Eozän (53 MA) zweigten die Tribus Stiffitieae, Nassauvieae, Mutisieae, Wunderlicheae und Gochnatieae ab, vor 50 MA die große Linie, die neben den monotypischen Hecastocleideae den Rest der Familie umfasst. In den drei übrigen Subfamilien (Carduoideae, Cichorioideae, and Asteroideae) erfolgten explosive Radiationen im mittleren und späten Eozän (42 – 37 MA), wobei jene moderne Tribus entstanden, die 95 % der rezenten Arten der Asteraceae umfassen. Die Radiation der Heliantheae begann im späten Oligozän vor 25 MA.

Die Barnadesieae stellen den einzigen rezenten Tribus, der höchstwahrscheinlich vor der KTG entstand; alle anderen Linien entstanden nach der KTG. Möglicherweise sind weitere Linien der Asteraceae an der KTG erloschen.

Die Asteraceae entstanden offenbar in Südamerika (wie die Asterales insgesamt), und zwar im südlichen Südamerika, von wo aus sie sich zunächst weiter nach Norden (Region der heutigen nördlichen und zentralen Anden, Brasilien usw.) verbreiteten, dann nach Nordamerika, später nach Süd- und Zentralafrika und Asien und letztendlich weltweit - einschl. Antarktis. Die rapide Diversifikation im M-Eozän dürfte mit der Ausbreitung nach Afrika in Zusammenhang stehen, wo viele moderne Linien (Tribus) entstanden (mit Ausnahme der Heliantheae, die auf die Neue Welt zurückgehen und ihren Ursprung in der Andenregion sowie Mesoamerika/Karibik nehmen). Ihr MRCA entstand aber offenbar auch in Afrika. Ansonsten nehmen alle großen modernen Linien der Asteraceae ihren Ausgang in Süd- und Zentralafrika ab 42 MA.

Die erste Diversifikation innerhalb basaler Asteraceae lässt sich um die Paläozän-Eozän-Grenze beobachten (in der Stammlinie, die zu den Mutisieae führt); diese warme Phase ist allgemein durch Migrationen von Pflanzen und erhöhte Diversifikationsraten gekennzeichnet.

Die Migration nach Nordamerika dürfte vor ca. 50 MA erfolgt sein (und von dort nach Asien), die ältesten sicheren Pollen aus Nordamerika datieren aber auf 37 MA. Es ist auch möglich, dass sich Asteraceae im M-Eozän gleichzeitig nach Nordamerika und Afrika ausbreiteten. Unabhängig von dem Weg, auf dem sie Afrika erreichten, erlebten die Asteraceae in Afrika vor 42 MA während des eozänen Klimaoptimums eine extreme Radiation. Gegen Ende des Eozäns wurde das Innere Afrika recht trocken, Wälder dünnten sich aus. Zu jener Zeit erfuhren die Asteraceae die stärkste Diversifikation und breiteten sich schließlich weltweit aus. Der Schwerpunkt der Diversifikation lässt sich somit auf wenige MA eingrenzen. Dies betrifft u.a. die Tribus Cardueae (Disteln),

Cichorieae, Calenduleae, Senecioneae, Anthemideae (Chrysanthemen), Astereae (Aster), Gnaphalieae (Strohblumen) und den letzten gemeinsamen Vorfahren der Heliantheae.

Vor 23 MA erreichte der MRCA der Heliantheae die Neue Welt während einer warmen Periode am Ende des Oligozäns (Late Oligocene Warming Event); vor 21 MA diversifizierten dann die Heliantheae; die Gruppe umfasst heute mehr als 5600 Arten.

Insgesamt gesehen machen die Asteraceae heute mit 25000 – 35000 Arten in > 1700 Gattungen 10 % aller Angiospermenarten aus – nur Orchidaceae und Fabaceae sind ähnlich erfolgreich. Zum Erfolg der Asteraceae dürften die besondere Form der Frucht (stark modifizierter Calyx als Pappus, was sowohl eine hoch effektive Form der Samenverbreitung ermöglicht wie vor Herbivorie schützt) eine entscheidende Rolle beigetragen haben. Alle Asteraceae verfügen über diesen Grundbauplan; die Diversität ergibt sich aus Unterschieden in der Größe der Corolla, dem Ausmaß der Fusion der Petale, Symmetrie und Farbe. Die Form des Blütenstandes imitiert eine einzelne Blüte, um Bestäuber anzulocken. Der Bau der Blüte und Blütenstände unterscheidet sich damit auch grundlegend von der Schwesterfamilie (Calyceraceae, ca. 50 Arten in Südamerika, vor allem Andengebiet), und deshalb wurde die Monophylie der Asteraceae auch niemals infrage gestellt.

Abstammung der Angiospermen (ungelöstes Problem!)

Oleanane (als Biomarker für Angiospermen; TAYLOR et al., Paleobiology Spring 2006): Oleanane gelten als angiospermenspezifische Biomarker; parallel zur Diversifikation der Angiospermen in der Kreide nimmt der Oleanan-Gehalt in den Sedimenten stark zu. Tausende von Angiospermentaxa enthalten Oleanane, aber keinesfalls alle Arten; in den basalen Angiospermengruppen liegt der Anteil bei 4-6 %, in den höheren Gruppen bei über 20 % (max. 43 %). Die basalsten rezenten Taxa (im Sinne des ANITA-Konzepts) wurden noch nicht untersucht, man geht aber davon aus, dass die Oleanansynthese schon vor den Kronengruppenangiospermen entwickelt wurde. Vor der Kreide sind Oleanane bisher nur aus einer Kohle des O-Karbons aus Illinois sowie zwei jurassischen Ablagerungen (Kohle von Schottland; Meeressediment, Russland) nachgewiesen. Außerhalb von Angiospermen wurden Oleanane bisher nur einmal bei Flechten nachgewiesen (allerdings vor langer Zeit und mit veralteter Methode, daher unbrauchbar) und bei sehr wenigen modernen Farntaxa (wohl auf einem anderen Syntheseweg), wobei die Farnlinien, die diese (wenigen) Taxa enthalten, erst in der M-Kreide diversifizierten. Keine Oleanane fanden sich in Medullosa und Cordaiten des Karbons sowie Koniferen der Kreide. TAYLOR et al. konnten dann in 2006 nachweisen, dass sich Oleanane *nicht* in rezenten Gnetophyten finden, aber in drei Arten von Bennettiteen (*Dioonites*, *Cycadeoidea*) aus dem Apt, aber auch in *Gigantopteris* aus dem O-Perm von Guizhou/China (gleichzeitig der zweitälteste Nachweis von Oleananen überhaupt).

Die Befunde bestätigen, dass die Gnetophyten offenbar den Angiospermen nicht nahe stehen. Sie sprechen aber auch gegen eine Positionierung der Gnetophyten innerhalb der Koniferen, denn den Gnetophyten fehlen auch die Diterpene, die sich im Harz aller Koniferenfamilien finden. Eine kladistische Analyse unter Einschluss der Gigantopteriden (mit der Einschränkung, dass von diesen keine reproduktiven Strukturen bekannt sind, so dass diese nur unter Vorbehalt berücksichtigt werden konnten), ergab einen monophyletischen Clade von Anthophyten innerhalb der (monophylen) Samenpflanzen (mit Medullosa, mesozoischen Samenfarne, Cycadeen und

Koniferen als Außengruppen), wobei dieser Anthophytenclade die Pentoxylales, Bennettiteen, Angiospermen, Gigantopteriden und Gnetophyten umfasst:

ANTHOPHYTEN:

- Pentoxylales
- Bennettitales
- Angiospermen
- Gigantopteriden + Gnetophyten

Die Position der Gigantopteriden innerhalb der Anthophyten erweist sich als stabil, die genaue Position in Bezug zu den Gnetophyten und Pentoxylales allerdings nicht. Unter Berücksichtigung der Oleanan-Daten könnten Gigantopteriden und Bennettiteen zur Angiospermen-Stammlinie gehören (Oleanan-Daten von Glossopteridales, Caytoniales, Crystospermales liegen noch nicht vor), vorausgesetzt, dass die Oleanane einmalig innerhalb der Samenpflanzen entstanden. Die Linie zu den Angiospermen hätte sich demnach noch im späten Paläozoikum separat von den übrigen Samenpflanzen entwickelt.

FROHLICH und CHASE gaben **Ende 2007 einen umfassenden Review über die Abstammung der Angiospermen** (Nat. 450, 1184). Danach sind viele Fragen immer noch ungeklärt. Betrachtet man nur die rezenten Gymnospermen, so bilden diese ein Monophylum und sind als ganzes die Außengruppe der Angiospermen; eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Angiospermen und Gnetales scheidet aus. Bezieht man dagegen die fossilen Gymnospermen ein, so sind diese paraphyletisch in Bezug auf die Angiospermen, d.h. die Angiospermen stellen eine Linie innerhalb der Gymnospermen dar.

Kladogramm der rezenten Landpflanzen (nach Nat. 450, 1185, vereinfacht):

- Bryophyten
- Lycopsiden
- Pteridophyten: --- *Psilotum* + *Ophioglossum*
 - *Equisetum* + (*Marattia* + *Angiopteris*)
 - *Osmunda*
 - *Lygidium*
 - *Pteridium* + *Cyathea*
- Gymnospermen: --- *Cycas* + *Ginkgo*
 - *Pinus*
 - *Welwitschia* + *Gnetum*
- ab jetzt: ANGIOSPERMAE
 - Amborellaceae
 - (*Nymphaea* + *Cabomba*) + *Hydatella*
 - *Austrobaileya* + (*Schisandra* + *Trimeria*) = AUSTROBAILEYALES
 - Ceratophyllaceae + Monocotyle
 - *Chloranthus* + *Hedyosmum* = CHLORANTHACEAE
 - Magnoliiden + Eudicotylen

Dabei sind die ANITA-Taxa (neuerdings als ANA-Taxa bezeichnet) als basale Angiospermen gut gesichert. Allerdings sind sie alle stark spezialisiert und ermöglichen daher keine direkten

Rückschlüsse auf die Urangiospermen. Blüten aus dem Umfeld der ANA-Angiospermen sowie von Chloranthaceae finden sich schon in den frühesten Angiospermen-Mesofloren der Kreide, ca. 10 MA nach den ersten Pollennachweisen (die ins Hauterive datieren, ca. 136 MA). Im frühen Apt (125 MA) finden sich neben diesen Blütenresten auch Pollen diverser Magnoliiden, Monocotylen und früher Eudicotylen.

Demgegenüber gibt es keine sicheren Fossilien von Stammgruppenangiospermen. Auch *Archaeofructus* ist keinesfalls eine sichere Stammgruppenangiosperme, seit die reproduktiven Organe als Blütenstand (und *nicht* als einzelne Blüte) interpretiert werden.

Die „Anthophytenhypothese“ zur Ableitung der Angiospermen kann nach molekularen Daten nicht aufrechterhalten werden. Als Anthophyten fasste man Angiospermen, Gnetales, Bennettiteen und Pentoxylales zusammen; die ersten drei Gruppen haben als gemeinsames Merkmal Fortpflanzungsorgane mit sterilen Anhängen in der Peripherie, die die männlichen Organe umgeben, während die weiblichen Organe im Zentrum der Struktur liegen; ansonsten unterscheiden sich aber die Fortpflanzungsorgane dieser drei Gruppen erheblich, so dass sie konvergent entstanden sein müssen. Aber auch die Annahme, die Caytoniales seien die Schwestergruppe der Angiospermen, spricht gegen die Anthophytenhypothese, da sich bei Caytoniales nicht die anthophytenartige Struktur der Fortpflanzungsorgane findet.

Auch die Ableitung der Angiospermen von Gnetales scheidet aus, da die rezenten Gymnospermen ein Monophylum bilden, wobei die genaue Position der Gnetales aber nicht sicher ist. Oleanane finden sich jedenfalls nicht bei rezenten Gnetales, auch nicht in paläozoischen Medullosa, allerdings in mehreren Bennettiteen und permischen Gigantopteriden. Dies spricht für eine Ableitung der Angiospermen von ausgestorbenen Pteridospermengruppen. Auch hier herrscht aber erhebliche Unklarheit:

Caytoniales haben zwar Cupulen, von denen sich die zweischichtigen Angiospermenovulen ableiten lassen, aber diese Cupulen sitzen auf schlanken Stielen ohne Ähnlichkeit mit den Karpellen (Fruchtblättern) der Angiospermen. Auch die Staubgefäße (Stamina) unterscheiden sich massiv von jenen der Angiospermen.

Bei Bennettiteen haben zwar einige Taxa zweigeschlechtliche Blüten. Sie haben aber in der Regel nur einen Wirtel aus männlichen Strukturen, und sie zeigen keinen Vorläufer der Angiospermenkarpelle; abgesehen von *Vardekloeftia* sitzen die Ovulen auch nicht innerhalb einer Cupula; daher lassen sich die zweischichtigen Cupulen der Angiospermen nicht ohne weiteres von Bennettiteen herleiten. Auch die Mikrosporophylle, die bei Bennettiteen sehr unterschiedlich gestaltet sein können, zeigen keinen nahen Bezug zu den Stamina der Angiospermen.

Denkbar wäre auch die Ableitung der Angiospermenkarpelle von den Glossopteriden, bei denen eine oder mehrere Cupulen auf Stielen auf Blättern saßen. Vielleicht sind die Caytoniales mit den Glossopteriden verwandt und hatten ebensolche Cupulen auf Blättern; wenn der Stiel der Cupula mit dem darunter liegenden Blatt, aus dem er hervorgeht, fusionieren würde, wäre dies ein idealer Vorläufer der Angiospermenkarpelle (Fruchtblätter).

Bei Gymnospermen und Angiospermen entwickelt sich der Samen aus Ovulen; diese bestehen aus einem Stiel, der den Nucellus (Megasporangium) an der Spitze trägt. Dieser ist von ein (Gymnospermen) oder zwei (Angiospermen) Deckschichten (Integumenten) umgeben, die vom Stiel aus wachsen und fast komplett den Nucellus umgeben. Nur eine kleine Öffnung (Mikropyle) verbleibt und erlaubt den Zugang zum Nucellus, in dem sich Megagametophyt und Eizelle(n) bilden. Bei Gymnospermen liegt die Mikropyle gegenüber dem Stiel, bei den meisten Angiospermen – einschl. allen ANA-Taxa – ist die Ovule normalerweise umgebogen, so dass die Mikropyle in der Nähe der Stielmündung liegt. In einigen fossilen Gymnospermen finden sich die Ovulen dagegen innerhalb einer sie umgebenden Struktur (Cupulwand), die aus einem einzelnen modifizierten Blatt oder Blatteil hervorgegangen ist.

Bei Caytoniales und Corystospermales sind die Ovulen dabei nahezu komplett eingekapselt, abgesehen von einer kleinen Öffnung in der Nähe des Stiels; diese Struktur ähnelt bei einigen Corystospermales durchaus einer Angiospermenovule. Es ist aber unbekannt, ob die Cupulen aller mesozoischen Gymnospermen homolog sind; so bestehen Unterschiede hinsichtlich der Dorsoventralität (Corystospermales: äußere Oberfläche adaxial; Caytoniales und Glossopteridales: abaxial). Die abaxiale Position entspricht dabei derjenigen bei Angiospermen insofern dass einige Angiospermen vaskularisiertes Gewebe im äußeren Integument bilden, wobei die Orientierung dieses Gewebe dafür spricht, dass die Außenseite abaxial liegt.

Die Ableitung der Angiospermenblüte ist bisher ein ungelöstes Problem mit vielen verschiedenen Theorien. Sicherlich spielen MADS-box-Transkriptionsfaktoren eine wichtige Rolle bei der Strukturierung der Blütenorgane; Sepale bilden sich unter Wirkung des „A“-Gens, Petale unter „A“- und zwei „B“-Genen, Stamina unter „B“-Genen und „C“-Gen AG und Karpelle allein unter dem AG-Gen. In ANA-Angiospermen zeigen B- und (in geringerem Umfang) C-MADS-Gene eine räumlich (von außen nach innen) breitere mRNA-Expression als in Eudicotylen; offenbar wird die Identität der einzelnen Blütenorgane durch Gradienten in der Aktivität der verschiedenen Blütengene festgelegt. Bei ANA-Angiospermen ergibt sich dadurch ein gewisser Gradient in der Organmorphologie von außen nach innen, während bei den meisten Eudicotylen die einzelnen Organe morphologisch streng und übergangslos voneinander unterschieden sind. Viele ANA-Pflanzen haben dagegen variable Anzahlen von Blütenorganen, oftmals spiralig (statt wirtelig) angeordnet. In Gymnospermen dienen Homologe der B-Gene weitgehend der Entwicklung männlicher Strukturen, Homologe der C- und D-Gene werden sowohl in männlichen wie weiblichen Strukturen expremiert.

[Definition der Blüte: „gestauchter Spross mit begrenztem Wachstum, dessen Blätter zu Reproduktionsorganen umgewandelt sind“.

Angiospermen-Blüte von außen nach innen (höhere Eudikoten):

Sepale = Kelchblätter

Petale = Kronblätter

Stamina = Staubblätter = Mikrosporophylle

Karpelle = Fruchtblätter = Megasporophylle

Bei Monokotyledonen sowie basalen Angiospermen wie Magnolien fehlt noch die Unterteilung der Blütenhüllblätter in Kelch- und Kronblätter, weshalb man in diesem Fall von Tepalen spricht. Zuordnung der Gengruppen und Blätter:

A-Gene: Kelchblätter (am wenigsten gut konserviert)

A- und B-Gene: Kronblätter

B- und C-Gene: Staubblätter

C-Gene: Fruchtblätter

Expressionsdaten dieser Gene zeigen unscharfe Expressionsgrenzen zwischen den 3 Funktionsgenen bei basalen Angiospermen, was Übergangsformen zwischen Hochblättern, äußeren und inneren Tepalen, Staub- und Fruchtblättern erklärt. Vergleicht man mit Gymnospermen wie *Zamia*, so zeigen die männlichen Zapfen von *Zamia* den höchsten Grad an Prozesshomologie mit Kelch-, Staubblatt- und Tepalen-Genklustern der Angiospermen, die weiblichen *Zamia*-Zapfen dagegen mit Fruchtblättern, aber auch Kronblättern.

Bei Gymnospermen (und vermutlich auch den Stamm-Angiospermen) definier(t)en die B- und C-Funktionsgene zusammen die männlichen, die C-Funktionsgene allein (evtl. zusammen mit paralogen B-

Genen) die weiblichen Blüten. Die ersten Angiospermen besaßen daher vermutlich zwittrige Blüten, die sich aus eingeschlechtlichen Blüten entwickelt hatten, wobei am wahrscheinlichsten gilt, dass die männliche Blüte weibliche Merkmale hinzugewann **z.B. durch räumliche Beschränkung der Expression der B-Gene, wodurch eine Region entstand, in der nur C-Gene expremiert wurden** (= mostly-male-Theorie) (Natwiss. Ru. 2/2011, 90).]

Die Hypothesen zur Ableitung der Angiospermenblüte umfassen u.a. die „mostly-male-Theorie“, bei der sich Cupulen ektopisch auf Mikrosporophylle begaben. Während Stamina sehr einheitlich geformt und positioniert sind, neigen Ovulen zur Ektopie, z.B. finden sich funktionelle ektopische Ovulen auf Blättern einiger *Ginkgo*-Pflanzen. Ektopische Ovulen auf männlichen Zapfen in Angiospermenvorfahren könnten einen Selektionsvorteil geboten haben, da dadurch die Insektenbestäubung erleichtert wurde. Daneben bestehen viele andere Theorien; für keine liegen bisher aber plausible Beweise vor (Nat. 450, 1184).

Insektenbestäubung dürfte den ursprünglichen Bestäubungsmechanismus darstellen. 86 % von 29 rezenten basalen Angiospermenfamilien (unterhalb der basalen Eudicoten und Monocoten) enthalten insektenbestäubte Arten (davon 34 % von spezialisierten Insekten), aber nur 17 % windbestäubte Arten. Basale Familien der Eudicoten und basale Familien der Monocoten enthalten dagegen wesentlich mehr windbestäubte Arten oder solche mit spezialisierten Bestäubungsmodi (bis 78 %). Auch Merkmale fossiler Pollen aus der M-Kreide deuten auf die Dominanz der Insektenbestäubung in der frühen Geschichte der Angiospermen (76 % vs. 24 % Windbestäubung in der Dakota Formation des Cenoman) (PNAS 105, 240).

Polyploidisierung: Genetische Untersuchungen zeigten, dass es (1) im gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Samenpflanzen und dann erneut (2) im gemeinsamen Vorfahren aller Kronen-Angiospermen (also vor dem Abzweig der Linie zu *Amborella*) zu einer Genomverdoppelung kam. Die erste wird auf den Zeitraum zwischen 350 und 320 MA datiert, die zweite erfolgte irgendwann zwischen 230 und 195 MA, nach einer anderen Methode kalkuliert vor 319 +- 3 MA bzw. 192 +- 2 MA. Die Genverdoppelungen fanden also kurz vor der Diversifikation der rezenten Samenpflanzen bzw. rezenten Angiospermen statt. Vor allem Regulatorgene, die im Zusammenhang mit der Samen- oder Blütenbildung (u.a. auch das Timing der Blütezeit oder der Keimung des Samens) stehen, diversifizierten dabei stark. Diese Gene trugen zu den entscheidenden Innovationen bei, die den Aufstieg und die Dominanz der Samen- bzw. Blütenpflanzen begründeten.

Eine Genomverdreifachung erfolgte dann an der Basis der Eudicoten. Manche Linien der Eudicoten erfuhren danach noch weitere Verdoppelungen, so z.B. eine in der Linie zur Pappel, zwei innerhalb der Kreuzblütler (Brassicaceae) – also in der Linie zur Ackerschmalwand. Die Linie zu den Monokoten erfuhr ebenfalls zwei Genomduplikationen – vor der Diversifikation der Poaceae (Nat. 473, 97).

Erstauftreten:

In neuester Zeit werden Körperfossilien von Angiospermen aus dem Callov berichtet. *Euanthus*, *Juraherba*, *Yuhania* aus der Jiulongshan Formation gelten aber noch nicht genügend untersucht.

Auch das Alter der Formation ist nicht ganz gesichert (wahrscheinlich M-Jura; meist wird Callov angegeben, manchmal auch Callov – Oxfordium). Für *Juraherba* wird sogar angenommen, dass sie in die rez. Familie Hydatellaceae zu stellen ist (PNAS 115: E2277). *Euanthus* stellt eine „perfekte“ Angiospermenblüte modernen Typs dar. Details s. oben unter „M-Jura“.

Im Jahr 2018 wurde dann allerdings von *Nanjinganthus dendrostyla* aus der South Xiangshan Formation Chinas berichtet, nachgewiesen durch 198 Blüten, was eingehende, auch destruiierende Untersuchungsmethoden erlaubte. Es handelt sich eindeutig um eine Angiosperme (allerdings nicht klar, ob Stamm- oder Kronengruppe). Das Alter liegt nach biostratigraphischen Gesichtspunkten bei mittlerem oder oberem Unterjura (Pliensbach oder Toarc), nach Isotopendaten auf jeden Fall jünger als 207 MA und älter als 174 MA (eLife 7; e38827).

Jurassische Angiospermen:

(oberster?) Lias: *Nanjinganthus* (ausführliche Beschreibung → Lias)

(oberster) Dogger/Malm: *Juraherba, Euanthus, Yuhania, Xingxueanthus* (→ Dogger)

Kretazische Angiospermen (abgesehen von den jurassischen Funden aus China):

älteste ganz sichere Funde: ?Valangin; ob. Valangin oder unt. Hauterive Israels

Pollenkörner: umstritten im Jura, Magnoliidenpollen wahrsch. ab Valangin;

sichere Pollenkörner im Hauterive und Barreme; im Barreme *Clavatipollenitis*, wahrsch. von Chloranthaceen; rezente Magnolien besitzen ähnliche Pollen.

Die ersten unzweifelhaften Angiospermenpollen (Hauterive/Barreme) sind spezifisch für Magnoliiden und Monokotylen; die komplexeren Pollen der vier Eudikotylen-Klassen erscheinen erst nahe der Barreme-Apt-Grenze (triaperturate Pollen), werden aber schnell häufig und dominierend. Die Pollenbefunde sprechen daher für eine sehr rasche Radiation der Angiospermen und gegen RNA-kladistische Untersuchungen, die einen viel früheren Ursprung nahelegen.

Entwicklung der Pollen: monosulcat (Barreme) > tricolpat (Barreme) > tricolporoidat (Alb) > triporat (Cenoman, naA Ab) > pantoporat.

Tricolpate Pollen erscheinen zuerst im Barreme, sind aber im Barreme und frühen Apt im Vergleich zu den dominierenden monoaperturaten Pollenkörnern noch selten. Tricolporoidate, tricolpate und triporate Formen werden in manchen Floren ab dem Alb häufig. TAYLOR et al. berichten von tricolpaten Pollen (diagnostisch für Eudicote) ab Barreme-Apt-Grenze.

Blätter: älteste Funde aus Sibirien; sicher ab Barreme (kleine fiedernervige ganzrandige Blätter im Neokom Sibiriens)

- Barreme/Apt der Ost-USA: 6 Dikotylen-, 2 Monokotylenformen (*Fico-*, *Protaea-*, *Vito-*, *Celastrophyllum*); Anteil an Gesamtflora 2 % (Potomac-Zone I).
- Alb der Ost-USA: handförmig gelappte und birkenartige Blätter (*Araliaephyllum*, *Betulites*, *Populites*, *Sapindopsis*), Evolution von ganzrandigen fiedrigen Kleinblättern zu großen gelappten Formen; Anteil der Angiospermen an Gesamtflora: 25 %, in der Oberkreide 70 - 90 %. NaA. im Alb der Potomac-Flora bereits Mondsamengewächse (*Menispermities*, Fam. Menispermaceae), Kasuariengewächse (*Casuarina*) [rez. trop. Strandpflanzen], Magnolie (*Magnolia*)

auriculata), Sapotegewächse (Sapotaceae: *Sapotacites*) [rez. Tropen und Subtropen], Lauraceae (*Sassafras progenitor*), Salicaceae (*Populus potomaciensis*), *Sagittaria* und *Dewalquea* von unsicherer system. Zuordnung.

An wenigen Stellen (Portugal, Dakota, Aspen) erlangten die Angiospermen die Vorherrschaft schon im Alb. 32 % der frühen Kreide-Angiospermen hatten handförmige Blätter (rez. 13 %).

Merkmalsprogression der Blätter: rund > länglich > gelappt > fingerförmig > fiedrig zusammengesetzt. Noch in der Unterkreide Entwicklung von fiedrig-ganzrandigen Kleinblättern zu großen gelappten Formen.

Blüten: zweitälteste Blüte aus dem Apt Australiens (1990 entdeckt), soll aus der Verwandtschaft der rez. Chloranthaceen stammen. 1996 wurde die 130 MA alte Blüte einer 25 cm großen Pflanze entdeckt, die auch farnähnliche Merkmale hatte und wahrsch. im Wasser lebte (*Bevhalstia*; ob. Hauterive von Jixi, China).

Älteste Monokotylenblüte (Turon, 90 MA) aus der Verwandtschaft der rez. achlorophyllen, saprophytischen Triuridaceae und der rez. *Petrosavia*.

Im Cenoman *Eucalyptus*-Blüten (*E. angustus*).

Früchte: *Onoana* aus dem Barreme Kaliforniens, *Nyssidium* aus dem Barreme Rußlands.

Holz: seit Apt nachweisbar (*Aptiana*, *Sabulia*, *Woburnia* = Organgattungen); nach neuen Angaben (2001) gilt aptisches und präaptisches Angiospermenholz aber als sehr umstritten.

Nektar-sezernierendes Blütengewebe: Santon-Campan Schwedens; andererseits sind nektarsaugende Insekten (besonders Brachycera) seit dem höheren Dogger bekannt und unterlagen im höheren Jura einer ersten Radiation, was als Indiz dafür gelten kann, daß bereits im Dogger nektarspendende Anthophyten existierten (das müssen aber nicht unbedingt Angiospermen gewesen sein!).

Samen (Entwicklungsstand in der Unterkreide):

Im Jahr 2015 wurde über die synchronotomographische Untersuchung von außergewöhnlich gut erhaltenen Angiospermensamen von ca. 75 verschiedenen Taxa aus 11 Mesofossillokalitäten aus Nordamerika und Portugal aus dem Zeitraum Barreme/Apt bis mittl. Alb (125 bis 110 MA) berichtet. Die Erhaltung zellulärer Strukturen war dabei so gut, dass sogar Reste von Zellkernen und anderen subzellulären Strukturen erkennbar sind. Insgesamt wurden 250 reife Samen mit erhaltenen zellulären Strukturen innerhalb der Samenhülle untersucht, etwa 50 von ihnen enthielten komplette oder teilweise erhaltene Embryonen sowie Reste des umgebenden Nährgewebes. Taxonomisch dürften die Samen zu basalen Angiospermen gehören, u.a. aus dem Umfeld der Schisandraceae, Nymphaeaceae, Chloranthaceae, Austrobaileyales, Eumagnoliiden oder Piperales.

Die Embryonen sind aber kleiner als bei den vermeintlichen modernen Verwandten. Die Samen selbst waren ebenfalls alle klein (unter 2,5 mm Durchmesser), was dafür spricht, dass sie von kleinen Pflanzen stammen (Samengröße korreliert bei modernen Angiospermen eng mit Pflanzengröße*). Die Samen befanden sich alle in der Keimruhe, und die Embryonen waren ebenfalls proportional sehr klein. Dies bedeutet, dass die Samen nicht sofort keimreif waren,

sondern die Embryos erst noch hätten wachsen müssen, bevor die Samen mit der Keimung beginnen konnten.

(* Es wurde außerdem festgestellt, dass Angiospermen mit kleinen Samen schneller in unterschiedliche Arten oder Unterarten diversifizieren. Kleine Samen können sich weiter ausbreiten, was die Chance für kleine, isolierte Populationen erhöht. Außerdem korrelieren sie mit kleineren Pflanzen mit einem schnelleren Lebenszyklus, was mit erhöhten Mutationschancen einhergeht (Nat. 548: 8)).

Basale Angiospermen verfügten also – im Einklang mit Befunden von basalen rezenten Taxa – über kleine Embryonen und Keimruhe. Die Kleinheit der Samen beruht auf der Kleinheit der Embryonen sowie dem begrenzten Nährstoffreservoir im Samen. Dies spricht dafür, dass viele frühe Angiospermen Opportunisten waren, die gestörte Habitate rasch und frühzeitig kolonisierten. Keiner der untersuchten Samen hatte einen voll entwickelten Embryo, und die Relation zwischen Embryo- und Samengröße war viel kleiner als bei den meisten modernen Angiospermen und sogar eine Größenordnung kleiner als für den Embryo des letzten gemeinsamen Vorfahren aller Angiospermen kalkuliert wurde – was auf eine erhebliche Diversität ausgestorbener Angiospermentaxa nahe der Basis des Angiospermenstammbaums spricht (d.h. die taxonomische Diversität der frühen Angiospermen war offenbar breiter als bisher angenommen, und nur wenige der früh abzweigenden Linien überlebten!).

Die Keimruhe in Verbindung mit winzigen Embryonen ermöglichte es den Samen zu überleben, bis die Bedingungen für eine Keimung günstig waren. Dieser Vorteil ging aber mit dem Nachteil einher, dass eine sofortige, spontane Keimung nach Eintritt solcher Bedingungen nicht möglich war, weil der Embryo erst noch wachsen musste, z.B. bei nur sehr kurzfristiger Feuchtigkeit. Frühe Angiospermen konnten also nicht so schnell keimen und damit auf vorübergehend optimierte Keimungsbedingungen reagieren, wie dies heute bei vielen Angiospermen der Fall ist, die insofern viel besser in der Lage sind, sehr kurzfristig bestehende ökologische Gelegenheiten zu nutzen (Nat. 528: 551).

***Archaeofructus*-Problem:**

Aus der unt. Yixian-Formation im NE Chinas (Liaoning-Provinz) wurde 1998 ein 8,5 cm langer eindeutiger Angiospermen-Fruchtstand (2 fertile Achsen mit knapp 60 Karpellen und 2 Blättern) beschrieben, der in der Originalpublikation stratigraphisch dem Malm zugeordnet wurde, tatsächlich aber nach neuen radiometrischen Messungen bei 124 – 125 MA einzuordnen ist.

A. unterscheidet sich deutlich von Blüten und Früchten vermeintlich basaler Angiospermen und in einigen wichtigen Merkmalen auch von Chloranthaceen, teilt aber andererseits auch bestimmte Merkmale mit Magnoliales, sogar den Magnoliaceae. Die Kombination magnolientypischer Merkmale mit definitiv nicht-magnolischen (fehlendes Perianth, wie bei einigen Arten der Chloranthaceae und Piperaceae) findet sich in keiner rezenten Angiospermengruppe, so daß eine eigene Subklasse (Archaeomagnoliidae) aufgestellt wurde. *Archaeofructus* und die Subklasse Archaeomagnoliidae sind damit die bisher basalsten Angiospermen. ***Von großer Bedeutung ist dabei, daß A. erstaunlicherweise keine enge morphologische Nähe zu den Gnetales (mit gegenständigen Blättern) oder Bennettiteen, sondern eher zu den Samenfarne zeigt.*** Dies steht in Einklang mit molekularkladist. Studien, die keinen engen Zusammenhang zwischen Gnetales und Angiospermen ergeben; die Ähnlichkeiten zwischen Angiospermen und Gnetales (z.B. doppelte Befruchtung bei *Ephedra*) müssten danach konvergent entstanden sein. Kladistisch steht A. damit zwischen den Samenfarne und den Magnoliopsida ex *Archaeofructus*, nicht jedoch in

unmittelbarer Nähe der Bennettitteen und Gnetales. Das würde aber bedeuten, dass sich die Angiospermen direkt von modernen mesozoischen Samenfarne ableiten. Da aber Blütenhülle, Staubblätter und Pollen von *A.* zunächst nicht bekannt waren, war eine genaue Einordnung von *A.* innerhalb der Angiospermen bis zum Jahr 2002 nicht möglich (s.u.).

Die Subklasse Archaeomagnoliidae ist charakterisiert durch ein einzelnes Blatt oder blattartiges Organ unterhalb der Blüte. Blüten terminal an Achsen. Fehlendes Perianth (wie bei einigen Chloranthaceae und Piperaceae).

Merkmale, die auf eine Abstammung von Samenfarne deuten: blattartige Natur der fertilen Sprosse; helikale Anordnung der Karpelle, konduplikate Natur der Karpelle, multiple Eizellen, Blattstruktur unterhalb der Blüte.

Gegen eine so basale Stellung von *A.* steht auch das recht junge Alter (ca. 125 MA) nicht zwingend im Widerspruch, da in der unt. Yixian-Form. auch andere Reliktformen gefunden wurden; so müssen z.B. die federtragenden Maniraptoren schon damals „lebende Fossilien“ gewesen sein, da sie gleichzeitig mit vergleichsweise modernen und fortgeschrittenen flugfähigen Vögeln lebten. Auch bei *A.* könnte es sich also um ein Relikt handeln.

Die ersten Angiospermen waren keinesfalls großblütige verholzende Magnoliiden, sondern kleine, einfach gebaute krautige Gewächse, die Eigenschaften der Chloranthaceae, Piperales und Ranunculidae (die manchmal zu den Magnoliiden, manchmal zu den Eudikotylen gezählt werden) verbinden. Dies erklärt auch, warum Holzreste erst (höchstens, s.o.) seit dem Apt bekannt sind und krautige Magnoliide und basale Monokotyle große Gestaltähnlichkeit aufweisen. Immerhin deutet aber die erhebliche Größe des Fruchtstandes von *Archaeofructus* darauf, dass sich die kleinen Blüten und Früchte der frühen Angiospermen erst sekundär aus Vorfahren mit größeren Blüten entwickelten, also die allerprimitivsten Angiospermen nicht so kleinblütig waren wie bisher angenommen.

Im Jahre 2002 wurde dann eine weitere *Archaeofructus*-Art (*A. sinensis*) publiziert, von der fast komplette Pflanzen in exzellenter Erhaltung (einschl. Wurzeln, Blätter, Fortpflanzungsorganen) gefunden wurden (Sci. 296, 821+899) Alter: mindestens 124,6 MA, evtl. älter (lt. Originalpublikation möglicherweise oberster Jura: „at least 124.6 million years old and may be as old as uppermost Upper Jurassic“). Nach kladistischen Analysen (s.u.) stellen die Archaeofructaceae die Schwestergruppe aller modernen (Kronengruppen-)Angiospermen dar. Die „Blüte“ ist in dieser Form einmalig: sie steht terminal (weiter unten sitzen stark geschlitzte normale Blätter); im unteren Abschnitt der terminalen Blüte, deren Form etwa mit der eines sehr locker gebauten Zapfens verglichen werden könne, sitzen jeweils paarig auf kurzen Stielchen ansitzende Staubblätter (Stamina), im oberen Teil ebenfalls kurzgestielte Fruchtblätter in helikaler oder pseudowirteliger Anordnung. Die Staubblätter fallen ab, bevor die Fruchtblätter (Karpelle) reifen (Indiz für Protandrie). Erst wenn der Pollen verteilt ist, reifen somit die Fruchtblätter, die am Sprossende sitzen. Die unreifen Karpelle (Fruchtblätter) sitzen zapfenförmig eng aneinander; während sie reifen, verlängert sich der Spross und die einzelnen Karpelle treten weiter auseinander (weitgehend helikal angeordnet). Jedes Fruchtblatt sitzt auf einem kurzen Stielchen; die genaue Zelle-für-Zelle-Untersuchung ergab, dass es keine Anzeichen für Ansätze (Narben usw.) für Brakteen, Kelch- oder Kronblätter gab (Kronblätter = Petale; Kelchblätter = Sepale, Fruchtblätter = Karpelle, Staubblätter = Stamina). Dies trifft ebenso für die Stielchen zu, auf denen die paarigen Staubblätter saßen. Die Anordnung der Stamina ist helikal. Wenn die Fruchtblätter reifen und die Staubblätter abfallen, bleiben die kurzen Stielchen der Stamina an der Achse sitzen. Die Stamina bestehen aus kurzen schlanken Filamenten und langen Staubgefäßen aus zwei parallelen Thecae, von denen jede vermutlich zwei längliche Pollensäcke enthielt. Der Bau der Stamina entspricht somit demjenigen der modernen Angiospermen. Viele Staubgefäße zeigen oftmals apikale Erweiterungen, die vielleicht zum Anlocken von Bestäubern gedient haben könnten; bei diesen

Staubblättern weicht die Differenzierung in Filament und Staubgefäße von den anderen Stamina ab, was darauf deutet, dass Karpelle und Stamina nicht homolog sind. Es besteht keine Klarheit darüber, wieso die Stamina paarweise auf den Stielchen sitzen; vielleicht sind die letzten Dichotomien die phylogenetischen Überbleibsel eines größeren Verzweigungssystems mit männlichen Blüten oder isolierten terminalen Staubblättern (jedes Staubblattpaar wäre danach der Rest einer individuellen, stark reduzierten männlichen Blüten im Sinne eines seitlichen Verzweigungssystems). Pollen wurde in situ gefunden (monosulcat). Die Fruchtblätter weisen relativ lange Stielchen auf und verlängern sich im Laufe ihrer Reifung (apikale Extension); durch diese Verlängerung werden sie besser dem Wind oder Bestäubern ausgesetzt; während der Reifung vergrößert sich auch der Neigungswinkel der Karpelle relativ zur Sprossachse. Protandrie kann vermutet werden, ist aber nicht beweisbar (zur Vermeidung von Selbstbefruchtung und Inzucht). Unreife Karpelle und Ovulen sind so klein, dass alles darauf deutet, dass sie sich ohne Bestäubung und Befruchtung nicht in reife Früchte und Samen entwickelt hätten. Bei den frühen Angiospermen war die Entwicklung von Früchten offenbar von einer erfolgreichen Bestäubung zwingend abhängig; auf diese Weise verschwendeten die Pflanzen keine Energie für die Produktion steriler Samen und Früchte. Bemerkenswert ist das Fehlen jeglicher Brakteen, Kronen- und Kelchblätter. Die Frucht- und Staubblätter saßen am Ende (zuerst die Fruchtblätter, darunter die Staubblätter) von terminalen Achsen, die weiter unten mehrfach gelappte (multipinnate) Blätter trugen. Die Gesamtmorphologie der Pflanze (krautig, dünne Stiele, fein dissezierte zusammengesetzte Blättchen; basale Blätter haben lange Petiolen und sind größer als die distaleren Blätter; basale Blätter stärker disseziert; alle Blätter mit geschwollener Petiolenbasis als vermeintliche „Schwimmbase“, wobei die Schwellung um so stärker ausgeprägt ist, je weiter die Blätter distal und je näher sie zu den „Blüten“ sitzen) deuten auf ein aquatisches Habitat, zusammen mit der begleitenden individuenreichen Süßwasserfischfauna. Die „Schwimmbasen“ sollten vermutlich der Pflanze einen besseren Auftrieb verschaffen und dazu beitragen, dass die terminalen „Blüten“ über die Wasseroberfläche gehalten wurden zum Zwecke der Bestäubung und evtl. auch der Samenverbreitung. Die Wurzeln sind nur schwach entwickelt. Krautige und wasserlebende Pflanzen hätten in der frühen Evolution der Angiospermen Vorteile gehabt: Kräuter wachsen schneller, vermehren sich schneller (höhere Evolutionsgeschwindigkeit); im Wasser wären sie frei von der Konkurrenz anderer Samenpflanzen gewesen.

Die reproduktiven Strukturen erinnern zwar grob an gleich alte oder ältere Caytoniales und andere Samenfarne, im Detail ergeben sich aber Unterschiede: die weiblichen Strukturen sind eindeutig angiosperme Karpelle. Stamina sind angiospermentypisch mit bilateraler Symmetrie, Pollen ist nonsaccat und multisulcat. Die äußere samenumschließende Struktur der Caytoniales stellt dagegen das äußere Samenintegument dar. Die Staubgefäße der Caytoniales sind radialsymmetrisch, der Pollen ist bisaccat wie bei vielen modernen Koniferen. **Somit stehen die Caytoniales (und anderen Samenfarne) außerhalb der Linie, die von *Archaeofructus* und den rezenten Angiospermen gebildet wird.** Außerdem sind die männlichen und weiblichen Organe bei *Caytonia* nicht miteinander räumlich assoziiert und standen wahrscheinlich auf unterschiedlichen Achsen (im Gegensatz zu den typisch angiospermen Achsen von *Archaeofructus*, die bisexuell sind mit den weiblichen Organen oberhalb der männlichen).

Sofern es sich bei *Archaeofructus* nicht schon um eine weit abgeleitete Form handelt, erlaubt sie Mutmaßungen über das Aussehen der basalsten Angiospermen: es könnten Kron- und Kelchblätter gefehlt haben (frühere Phylogenien ohne Berücksichtigung von *Archaeofructus* sprachen dagegen für das Vorliegen eines Perianth = Blütenhülle = Summe aller Kron- und Kelchblätter), und es könnte sich um aquatische Pflanzen (ähnlich einigen Nymphaeales) gehandelt haben. (Eigene Bewertung: es ist allerdings sehr hypothetisch, von A. auf die primitivsten Angiospermen zu schließen, da bei einem Alter von „nur“ 125 MA seit dem Auftreten der ersten Angiospermen genug Zeit vergangen wäre, dass sich auch weiter abgeleitete

- Nymphaeales (z.B. *Brasenia*) + Hydatellaceae
- *Austrobaileya* + (*Illicium* + *Schisandra*)
- *Ceratophyllum* + Tricolpate (=Eudicoten)
- Magnoliales iwS. + (*Acorus* + Monokotyle)
- + --- *Hedyosmum* + (*Chloranthus* + *Sarcandra*)

Im Jahr 2007 wurde eine weitere Angiosperme aus der Yixian-Formation beschrieben (*Hyracantha* = „*Sinocarpus*“). Auch hiervon ist inzwischen die gesamte Pflanze bekannt (Wurzeln, Achsen, Zweige, terminale Früchte); möglicherweise aquatisch, evtl. in der Nähe der Eudicoten stehend (PNAS 104, 9370), in der Stammlinie der Ranunculaceae (s. Nat. 471, 625).

Montsechia vidalii (Barreme, 130 MA, Pyrenäen, Spanien) (Ceratophyllales: Montsechiaceae).

Zeitgenosse von *Archaeofructus*, ebenfalls aquatisch (Süßwassersee). In der frühen Evolution der Angiospermen scheinen aquatische Habitate eine zentrale Rolle gespielt haben, Kladistisch wahrscheinlich Schwestergruppe von *Ceratophyllum* (Hornblatt) und damit recht hoch im Stammbaum der Angiospermen angesiedelt (*Ceratophyllum* selbst gilt als Schwestergruppe der Eudicoten, und zwar zusammen mit den Chloranthaceae, die kleine Sträucher, kleine Bäume und Kräuter ausbilden).

Montsechia lebte voll aquatisch, auch die Reproduktion erfolgte unterhalb der Wasseroberfläche (wie *Ceratophyllum*). Die Frucht enthält einen einzigen Samen. Wie bei *Ceratophyllum* fehlen den Unterwasser-Blüten jene Blütenteile (wie Blütenblätter, Nektarien), die sonst dem Anlocken von Insekten dienen. Achsen flexibel, Cuticula dünn, Spaltöffnungen selten. Wie bei modernen Hornblattgewächsen fehlen auch jegliche Wurzeln; die Pflanzen trieben wohl mit biegsamen Sprossen frei in stehenden Gewässern. Zwei Sprosstypen: einer mit langen, schmalen Blättern, kreuzgegenständig angeordnet, selten Früchte; anderer Typ mit kurzen schuppenförmigen Blättern in spiraler Anordnung; Früchte sehr häufig. Hinweise im Feinbau deuten darauf, dass beide Sprosstypen miteinander verwachsen waren; direkte fossile Belege bestehen dafür aber nicht. Gemeinsames Auftreten in der Frequenz 1 : 1.

Vermutlich spielte sich die frühe Diversifikation einiger früher Angiospermenlinien in aquatischen Lebensräumen ab. Heute leben nur 2 % aller Angiospermen im Wasser, und nur 5 % davon (also 0,1 %) pflanzen sich auch unter Wasser fort. Dies bedeutet nicht zwangsläufig, dass die allerersten Angiospermen im Süßwasser gelebt haben müssen. (Natwiss. Ru. 9/2015: 462; PNAS 112: 10985).

Nachweisprobleme für frühe Monocoten

Monokoten sind gekennzeichnet durch parallelnervige Blätter, Blattscheiden, Fehlen einer Hauptwurzel und dreizählige Blüten. Als ursprünglich krautige Pflanzen waren sie rasch dem Verfall unterlegen; Pollen sind monocolpat (einfurchig) wie bei basalen Angiospermen und daher (als plesiomorphes Merkmal) nicht diagnostisch (Natwiss. Ru: 11/19: 576).

Älteste Eudikoten

Im Jahr 2011 wurde mit *Leefructus* eine basale Eudicote aus der Yixian-Formation beschrieben, gleichalt mit *Hyracantha decussata* und *Archaeofructus sinensis* (*A. liaoningensis* ist älter); Altersspanne 122,6 – 125,8 MA (Grenzbereich O-Barreme/U-Apt). Die Pflanze verfügt über tief eingeschnittene, trilobierte Blätter mit lobierten Rändern – sehr ähnlich dem heutigen Rittersporn; drei bis vier Blätter setzen auf gleicher Höhe an der Achse an. An einem längeren Stiel (5 cm) sitzt terminal eine Frucht (6 mm lang, 5 mm breit) mit fünf langen Fruchtblättern. Der gesamte Spross ist 16 cm lang. Die Pflanze ähnelt insgesamt gesehen mehreren modernen Gattungen der Ranunculaceae und wird als ausgestorbenes Taxon entlang der Stammlinie der rezenten Familie interpretiert.

Die ältesten Nachweise von Eudikoten waren bisher durch die definierenden (tricolpaten) Pollen aus Sedimenten der Barreme-Apt-Grenze von der Küste Gabuns und aus dem frühen Alb der Potomac-Formation bekannt. *Leefructus* stellt nun den ersten sicheren makrofossilen Nachweis aus dem Bereich der Barreme-Apt-Grenze (Nat. 471, 625) dar.

Aktueller Kenntnisstand zur Ableitung der Angiospermen (2009; Sci. 324, 28):

Weder die unmittelbaren Vorfahren noch die Ableitung der Frucht- und Staubblätter sind bisher sicher bekannt. Als ursprünglich gilt die spiralige Anordnung der Blütenorgane. Die ältesten Angiospermenfossilien (Pollen) sind nach wie vor nur 135 MA alt; molekularkladistische Studien sprechen für eine Entstehung der Angiospermen vor etwa 215 MA.

Selbst die Position von *Archaeofructus* ist weiterhin unklar; in einer (umstrittenen) aktuellen Studie gehört sie zur Kronengruppe der Angiospermen und steht dort im Zusammenhang mit den Seerosen. Kron- und Kelchblätter fehlen (sekundäre Reduktion?), das Fruchtblatt ist aber geschlossen.

Die basale Position von *Amborella* innerhalb der rezenten Angiospermen gilt aber als gesichert, nicht nur nach molekularen, sondern auch nach morphologischen Kriterien: die Kron- und Kelchblätter (Petale bzw. Sepale) sind nicht voneinander zu unterscheiden und variieren in ihrer Anzahl. Blüten eingeschlechtlich; weibliche Blüten mit variabler Anzahl von Fruchtblättern, männliche Blüten mit variabler Anzahl an Staubblättern. Spiralige Anordnung der Organe. Die Fruchtblätter sind im Gegensatz zu allen anderen rezenten Angiospermen nicht durch verwachsenes Gewebe, sondern nur durch Sekrete verschlossen.

Das Anthophytenkonzept gilt inzwischen als obsolet; die Samen der Bennettitales sind vermutlich nicht, wie bisher angenommen, von zwei Schichten bedeckt, sondern wohl nur von einer. Molekulare Studien belegen eindeutig, dass Gnetales nicht auf der Linie zu den Angiospermen stehen. Grundsätzlich widersprechen sich molekulare und morphologische Daten. Die Abstammung der Angiospermen ist damit unklar wie eh und je.

Die Kinetik der Diversifikation der Angiospermen ist dagegen erklärbar. Andere Pflanzengruppen, so auch Gymnospermen, diversifizierten nur am Anfang ihrer Entwicklung rasch. Angiospermen diversifizierten dagegen in mehreren sprunghaften Schüben und sind auch extinktionsresistenter. Hierfür sollen multiple Genomduplikationen verantwortlich sein, die es den Angiospermen ermöglichten, mit neuen Blütenformen u.v.a. mehr zu experimentieren (erhöhte Flexibilität). Dies erklärt die große Diversität der Angiospermen. Zwischen *Amborella* und den nächsthöheren

Angiospermengruppen (wie z.B. Seerosen) muss eine erste Duplikation erfolgt sein. Auf diese Weise konnten viele neue Gene z.B. für die Blütenbildung rekrutiert werden. Weitere Duplikationen erfolgten auf der Linie zu den Gräsern sowie zu den Eudicoten. Daneben sollen auch kleine Veränderungen im Muster der Genexpression in den sich entwickelnden Blütenorganen eine große Rolle bei der hohen Diversität der Blütenformen spielen.

Molekularkladistische Datierungen der Genomduplikationen zeigten, dass polyploide Blütenpflanzen größere Chancen hatten, die KTG zu überleben, an der ca. 60 % aller Pflanzenarten ausstarben. Viele Genomduplikationen (nach der initialen Duplikation „nach“ *Amborella*) datierten sehr eng an der KTG. Polyploide Arten haben eine größere Anpassungsfähigkeit und Toleranz gegenüber veränderten Umweltbedingungen (z.B. variablere Genexpression, erhöhte Anzahl von Genen und Allelen, die der Selektion zur Verfügung standen) (PNAS 106, 5737).

Kladogramm:

- Paläozoische Samenfarne
 - Cycadeen + (Ginkgos + [?Gnetales + Koniferen])
 - ?? *Caytonia*, ?? Bennettiteen
 - *Amborella*
 - Seerosen + ?*Archaeofructus*
 - Magnolien
 - Monokotylen
 - Eudicote (Rosiden + Asteriden)

Kladistik der Angiospermen:

Zunächst primitive dikotyle Magnoliiden, z.B. Nymphaeales; aus den basalen Magnoliiden entwickelten sich dann einerseits die Einkeimblättrigen, andererseits die Eudicoten und die höheren Magnoliiden. Insgesamt lassen sich drei Gruppen unterscheiden:

- a) **Magnoliide** = basale Dicotyle; Pollen ab Valangin; umfassen:
 - Magnoliales:** Nachweis makrofossil ab Barreme/Apt
 - Chloranthoiden:** Nachweis ab Hauterive/Barreme
 - Laurales:** Nachweis ab Apt/Alb
- b) **Monokotylen:** Nachweis ab Barreme (system. indet.); ältester Nachweis einer Monokotylen-Blüte: Turon (90 MA, verwandt mit rez. saprophytischen Triuridaceae). Aronstabgewächse (Araceae) seit Barreme/Apt.
Palmen ab Campan, **Gräser** ab 94 MA (Sci. 324, 28). Starke Ausbreitung der Monokotylen in Campan und Maastricht.
- c) **Eudikotylen:** Nachweis ab Barreme/Apt (Pollen system. indet.; Ranunculaceae) starke Zunahme ab mittl. Alb. Weidengewächse (**Salicaceae**) und **Hamamelididae** ab Apt/Alb, **Rosidae** ab O-Alb.

Die Einkeimblättrigen sollen sich dabei monophyletisch aus frühen Dikotylen entwickelt haben, wahrsch. aus krautigen gefäßlosen Pflanzen aus der Verwandtschaft der Nymphaeales, die ihrerseits von frühen Magnoliales abgeleitet werden und die unter aquatischen Bedingungen die vegetativen Organe mehr oder weniger degenerierten; diese Infantilität des vegetativen Bereichs, die für alle Monokotylen typisch ist, weist darauf, dass bei der Entstehung der Monokotylen wiederum Neotenie beteiligt war. Auch bei rezenten Dikotylen wird eine Degeneration im vegetativen Bereich beobachtet, wenn sie zum Wasserleben übergehen. Die Vorfahren der Monokotylen waren also auf jeden Fall Wasser- oder amphibische Pflanzen.

Zu der Annahme, dass die frühen Angiospermen krautige und wasserbewohnende Pflanzen waren, passt der frühe Nachweis von Nymphaeales (s.u.), das Fehlen sicherer Holznachweise im Apt und früheren Schichten, die Seltenheit von Blattfossilien im Apt und früheren Schichten; Funde gut und komplett erhaltener krautiger Wasserangiospermen im Apt und Alb Brasiliens (Crato Formation); derartige Wasserkräuter stellen die dominierendste Gruppe innerhalb der Angiospermen dieses Fundortes dar. Die Diskrepanz zwischen der relativen Häufigkeit von reproduktiven Strukturen von Angiospermen – relativ zu Holz und Blättern – während der frühesten Phasen der Angiospermenradiation könnte somit damit erklärt werden, dass Blätter und Stiele von krautigen Pflanzen (wie Nymphaeales, Monokotyle) nur geringe Erhaltungschancen haben.

Die Monokotylen, die sich von basalen Dikotylen ableiten, sind gekennzeichnet durch:

- kein sekundäres Dickenwachstum, Gefäße werden beim Wachstum nicht dicker
- Blätter ohne Stiele direkt am Stamm ansitzend
- Wurzelwerk: nur rudimentäre Hauptwurzel und Ersatz-/Adventivwurzeln
- Blattnerven querlaufend ohne Hauptader
- Blüten meist dreiblättrig.

Deep Green Project:

1999 wurde schließlich in einem großen Projekt (Deep Green), an dem 200 Wissenschaftler aus 12 Staaten beteiligt waren, das Rätsel der Kladistik der frühen Angiospermen in einem molekularkladistischen Ansatz, der alle drei Erbsysteme (Chloroplasten-DNS, mtDNA, nukleäre DNS, z.B. 18S rDNA) berücksichtigt, bearbeitet. Insgesamt wurden fünf Gene (8733 Basenpaare) berücksichtigt (bei 105 Arten, 103 Gattungen, 63 Familien der Angiospermen und Gymnospermen). Wesentliche Ergebnisse (s. Sci 285, 990; Nat. 402, 402; Nat. 402, 404; Sci 286, 947; Nat. 402, 358):

- a) **Die Gnetales sind nicht die Schwestergruppe der Angiospermen. Dies bedeutet auch, dass die Dichotomie zwischen rez. Gymnospermen und der Linie zu den Angiospermen bis ins Karbon (und nicht, wie bisher angenommen, ins Perm oder in die Trias) zurückreicht. Auch die Anthophytenhypothese ist damit hinfällig, und Ähnlichkeiten zwischen Angiospermen und Gnetales müssen auf Konvergenz im Sinne des pseudangiospermiden Organisationskonzeptes beruhen.**
- b) **Die rezenten Gymnospermen insgesamt sind die Außengruppe der Angiospermen; die rez. Gymnospermen sind monophyletisch.** Die Cycadeen sind die Schwestergruppe von (Ginkgoales + Koniferen + Gnetales), die Ginkgoales sind die Schwestergruppe der (Koniferen + Gnetales). Innerhalb der „Koniferen“ zweigt zunächst die Linie zu (*Metasequoia* + *Podocarpus*) ab, als Schwestergruppe von den (Kiefern + Gnetales). Danach zweigt *Pinus* ab, und die Gnetales bleiben als weit abgeleitete Gruppe der rezenten Gymnospermen übrig und wären aus kladistischer Sicht in die Koniferen zu integrieren (bzw. Koniferen sind paraphyletisch in Bezug auf die Gnetales).

Innerhalb der Angiospermen ergibt sich weiterhin die rez. *Amborella* als basalste noch lebende Angiosperme, gefolgt von den (Nymphaeales + Hydatellaceae) als zweiter Linie und den (Illiciales + Trimeniaceae + *Austrobaileya*) als dritter Linie. Die vierte Linie stellen dann die Monokotylen dar, wobei sich *Ceratophyllum* als erster Seitenzweig innerhalb der Monokotylen ergibt. Es folgen dann in der dikotylen Linie zunächst die Chloranthaceae. Anschließend spalten sich die Angiospermen in die Linie zu den Eudicoten einerseits und den höheren Magnoliiden andererseits auf. Letztere bestehen einerseits aus den Piperales + Winterales, andererseits aus den Magnoliales + Laurales:

Kladogramm (stark vereinfacht):

--- Außengruppe; alle rezenten Gymnospermen (monophyletisch)

Ab jetzt: Angiospermen (streng monophyletisch; ca. 350 Familien)

(nach molekularkladistischen Berechnungen sollen die nachfolgenden ersten Divergenzen der Angiospermen vor 179 – 165 MA erfolgt sein; s. Sci. 307, 578):

1. Abzweig***: *Amborellaceae* (1 Art *Amborella trichopoda*; Neu Kaledonien, Südpazifik; winziges Pflänzchen mit creme-farbenen Blüten; mehrere rote Steinfrüchtchen bilden eine Sammelfrucht; tracheenlos); auch in anderen, unabhängigen Studien als basalste Position innerhalb der Angiospermen bestätigt. Ungewöhnlich ist bei *Amborella* eine große Anzahl mitochondrialer Gene, die die Pflanze durch horizontalen Gentransfer von anderen Pflanzen übernommen hat; 20 der insgesamt 31 mitochondrialen protein-codierenden Gene wurden von anderen Landpflanzen übernommen, weitgehend von anderen Angiospermen, besonders Eudicoten, aber auch sechs Gene von Moosen. Die meisten transferierten Gene sind intakt und unter Funktion. Zwar kennt man einige weitere Pflanzen, die ein einzelnes mitochondriales Gen durch horizontalen Gentransfer aufgenommen haben; die mtDNA von *Amborella* enthält aber proportional mehr horizontalen Gentransfer als jedes andere bisher untersuchte eukaryontische und wohl auch prokaryontische Genom (PNAS 101, 17747).
2. Abzweig***: Nymphaeales (*Nymphaea*, *Nuphar*, *Brasenia*, *Cabomba*) + Hydatellaceae (2 Gatt., *Hydatella*, *Trithuria*, insgesamt ca. 10 Arten, nur Australasien und Indien; Wasserbewohner) (Nat. 446, 269+312).
3. Abzweig***: *Austrobaileya* + *Trimenia* + *Illicium* + *Schisandra* + *Katsura* (Illiciales, Trimeniaceae und *Austrobaileya*) (Familien: Austrobaileyaceae und Trimeniaceae aus Australasien und Illiciaceae und Schisandraceae aus Ostasien/östl. Nordamerika)

Ab jetzt: Euangiospermen:

4. Abzweig: Monokotyle
 - 4.1 Seitenzweig: *Ceratophyllum*; alternativ – in einer anderen Multigenstudie - ist *Ceratophyllum* die Schwestergruppe der Eudikoten.
 - 4.2 Die Kladistik innerhalb der Monokotylen ist mit großen Unsicherheiten belegt, je nach ausgewählten Genen bei Multigenanalysen.

Insgesamt 65000 monokotyle Arten.

5. Abzweig: Chloranthaceae

6. Dichotomie in höhere Magnoliide und Eudikotyle

6a Höhere Magnoliidae (ca. 3 % aller Angiospermen)

6a.1 Winterales + Piperales

6a.2 Magnoliales + Laurales

(Die Subklasse Magnoliidae umfasst Chloranthaceae, Winterales, Piperales, Laurales und Magnoliales)

6b Eudikotyle; dabei zweigen der Reihenfolge nach ab:

6b.1 Ranunculales

6b.2 Proteales

6b.3 Trochodendrales

6b.4 Gunneraceae + Myrothamnaceae

6b.5 höhere Eudikote (die Mehrzahl der Angiospermen, z.B. Saxifragales, Rosides*, Caryophyllales, Asteriden [Cornales, Ericales, Euasteriden I und II]). Die bekannten Subklassen der Eudikoten entsprechen nicht den kladistischen Befunden, z.B. Dilleniidae und Hamamelididae.

Allerdings sind die kladistischen Ergebnisse innerhalb der höheren Eudikoten statistisch nicht sehr sicher!

***Neben den Sequenzanalysen wird die basale Position der o.g. Abzweige 1 – 3 durch Insertionen und Deletionen bewiesen, und viele fossile Reste aus der Unterkreide zeigen Ähnlichkeiten mit diesen drei Gruppen.

*Rosides: Nach molekularen Daten entstand die Kronengruppe der Rosiden vor 115 bis 93 MA (spätes Apt bis frühes Turon), verbunden mit einer rapiden Radiation der Rosiden (rez. 70000 Arten in 140 Familien). Basal stehen die Vitaceae, gefolgt von der Dichotomie in zwei große Gruppen: Eurosides I (Fabidae) einschl. der N-fixierenden Linie, Celastrales, Huaceae, Zygophyllales, Malpighiales und Oxalidales; Eurosides II (Malvidae) mit Tapisciaceae, Brassicales, Malvales, Sapindales, Geraniales, Myrtales, Crossosomatales und Picramniaceae. Die Kronengruppe der Eurosides entstand vor 112 bis 91 MA, der Eurosides II vor 109 bis 83 MA (Cenoman bis Santon). Die Radiation der Rosiden fällt mit dem raschen Aufstieg angiospermendominierter Wälder zusammen; gleichzeitig diversifizierten auch die typischen Bewohner dieser Wälder wie Placentalia, Farne (Diversifizierung beginnt vor 100 MA), Amphibien (82 % der Arten leben in angiospermendominierten Wäldern; starke Diversifizierung der Amphibien vor 80 bis 85 MA), Käfer und Hemiptera. **Da Rosides in angiospermendominierten Wäldern eine führende Rolle spielen, stellt der Aufstieg der Rosiden in der Mittelkreide eine wichtige Ursache für den Aufstieg u.a. von Placentalia, Amphibien und Farnen!**

Die ältesten Fossilien von Vitaceae stammen zwar erst aus dem Paläozän, Eurosides I und II finden sich dagegen bereits in der Oberkreide (PNAS 106, 3853).

Kladogramm nach Nat. 446, S. 313, stark vereinfacht:

- *Amborella*
- Hydatellaceae + Nymphaeales
- Austrobaileyales
- Chloranthaceae + Eumagnoliiden
- Ceratophyllaceae + Eudicotyle
- Monokotyle

(Dies entspricht auch PNAS 104, 19363, wonach die Chloranthaceae mit den Eumagnoliiden und die Ceratophyllaceae mit den Eudicoten gruppieren).

Die Diversifizierung in diese fünf Linien muss nach der molekularen Uhr sehr schnell zwischen 143,8 +- 4,8 und 140,3 +- 4,8 MA erfolgt sein (PNAS 104, 19363).

Ceratophyllum – lange Zeit für die basalste Angiosperme gehalten – ist zur Schwestergruppe der Eudikotylen degradiert. Die Nelumbales (Lotosblumen) haben keine näheren Beziehungen zu den Nymphaeales. Die Magnoliopsida sind paraphyletisch, die Monocotylen (syn. Liliopsida) sind höchstwahrscheinlich monophyletisch, die Dikotylen insgesamt paraphyletisch; die Dikotylen lassen sich zweiteilen in die paraphyletischen Magnoliopsida (= basale Dikotyle) und die Rosopsida = Eudikotylen, die vermutlich monophyletisch sind und 75 % aller Angiospermen umfassen. Innerhalb der Eudikotylen sind einige Taxa mit relativ ursprünglichen Merkmalen als paraphyletisch anzusehen; die Ranunculidae (Hahnenfußartige) stellen aber eine gut abgegrenzte monophyletische Unterklasse dar, ebenso die Caryophyllidae (Nelkenartigen), Dilleniales, Santalales, wahrscheinlich auch die Asteridae (1/3 der Angiospermenarten). Alle Taxa, die Symbiosen mit N-fixierenden Bakterien eingingen, bilden molekularkladistisch ein Monophylum.

Innerhalb der Monokotylen stehen *Acorus* (Kalmus) und die Alismatidae (Froschlöffelgewächse) ganz basal als Ausgangsgruppe, gefolgt von den Arales (Aronstabgewächse; Nachweis durch Pollen ab Barreme/Apt) und wahrscheinlich den Tofieldieae; die Liliidae (Lilienartigen) sind weiter abgeleitet und paraphyletisch, die Commelinidae (= Farinosae) gelten als monophyletisch.

Kladogramm der Monokotylen (Sci. 289, S. 293):

- Außengruppe: Ranunculales + [Eudicoten ieS. + Proteales]
- Nymphaeales + [Aristolochiales + Piperales]
- ab jetzt: **Monokotyle**
 1. Zweig: Acorales
 2. Zweig: Alismatales + Arales (ab Barreme/Apt: PNAS 101, 16565)
 3. Zweig: Petrosaviales
 4. Zweig: Pandanales + Triuridales
 5. Zweig: Dioscoreales
 6. Zweig: Liliales
 7. Zweig: Asparagales
 8. Zweig: Arecales
 9. Zweig: Dasyogonales
 10. Zweig: Poales und Verwandte
 11. Zweig: Commelinales
- ab jetzt: **Zingiberales** (Ingwergewächse)
 - 12a) Musaceae
 - 12b) Lowiaceae + Strelitziaceae
 - 12c) Heliconiaceae

- 12d) Marantaceae + Cannaceae
- 12e) Costaceae
 - ab jetzt: Familie Zingiberaceae
- 12f) *Siphonochilus*
- 12g) Hedychieae + Globbeae
- 12h) *Siamanthus* + (*Burbridgea* + *Riedelia*)
- 12i) *Amomum* + (*Aframomum* + *Reinealmia*)
- 12j) *Etilingera*
- 12k) *Plagiostachys*
- 12l) *Alpinia* + *Zingiberopsis* (fossil)

Nach molekularen Daten sollen am Ende der Unterkreide bereits 14 Linien der rezenten Monokoten existiert haben (PNAS 97, 4707).

Eine Studie, die sich mit der Phylogenie der Angiospermen auf der Basis von Transkriptomdaten (Transkriptom = Gesamtheit aller transkribierten Gene) (59 Gene, 25 Angiospermenarten) befasste, kam zu folgendem Ergebnis:

- *Amborella*
- Nymphaeales
- Austrobaileyales (z.B. Sternanisgewächse)
 - Illiaceae, Trimeniaceae (bis hier ANITA-Taxa)
 - Monokoten
 - Magnoliidae
 - Ceratophyllaceae + Chloranthaceae
 - Eudikoten

Als **Apomorphien (evolutionäre Neuheiten bei einer Stammart)** der Monokoten gelten dabei bootförmige Pollen, parallele Blattaderung (z.T. aber sekundär davon abweichend), nur ein Keimblatt, fehlendes Kambium (kein Dickenwachstum) als Folge einer einmaligen Reduktion (Verlust) des Kambiums

Eudikoten: tricolpate (mit drei Keimfalten versehene) Pollen

Chloranthaceae: scheidige Blattbasis (konvergent auch in anderen Pflanzengruppen)

Ceratophyllaceae: Samenanlage ist nur von einem Integument (statt zwei) bedeckt

Chloranthaceae + Ceratophyllaceae: Synapomorphien: reduzierter Blütenstiel, Blüte mit nur einem Staub- und einem Fruchtblatt

Magnoliidae: keine apomorphen Merkmale, was die Frage ihrer Monophylie aufwirft und erklären könnte, weshalb sie in morphologisch basierten Stammbäumen stets sehr tief unten stehen

Aus den Daten wurde gefolgert, dass Angiospermen vor 225 - 240 MA entstanden, die Aufspaltung der Mesangiospermen (d.h. aller Angiospermen oberhalb der ANITA-Linien) erfolgte im Jura zwischen 191 und 154 MA. Die Kronengruppen der heutigen Eudikoten erlebten ihre

Radiation erst ca. 35 MA nach der Abspaltung von (Chloranthaceae + Ceratophyllaceae). Entweder kam es so lange zu einer evolutionären Stase in der Evolution der Eudicoten, oder die früh abgespaltenen Linien (Stammgruppenvertreter) sind inzwischen ausgestorben.

Es fanden sich auch zeitliche Korrelationen mit der Insektenwelt: die Rüsselkäfer und Blattkäfer entstanden gleichzeitig mit den Angiospermen in der Trias, die Radiation der Mesangiospermen (99,95 % der modernen Taxa) korreliert mit der Radiation von Schmetterlingen und Hautflüglern (Hymenoptera).

(Natwiss. Ru. 12/2014: 650)

Die **basalen Angiospermengruppen** sind (auch rezent) sehr artenarm, was dafür spricht, dass die Tendenz zu einer hohen Diversifikationsrate erst später in der Angiospermenevolution entstand, möglicherweise dadurch, dass die weitgehend hölzernen frühen Angiospermen zunehmend krautige Habitate besiedelten.

Die ersten Angiospermen waren keinesfalls großblütige, verholzende Magnolien (wie früher angenommen), sondern kleine einfach gebaute krautige Gewächse, die Eigenschaften von Chloranthaceen, Piperales und Ranunculidae miteinander verbinden. Hierfür spricht der Blütenfund einer Chloranthacee aus dem Apt, aber auch der Befund, daß die ältesten Holzreste frühestens aus dem Apt bekannt sind und krautige Magnoliidae und ursprüngliche Monokotyle große Gestaltähnlichkeit aufweisen (s.o.). Die neuesten kladistischen Befunde (Deep Green) sprechen sogar dafür, dass den frühesten Angiospermen möglicherweise sogar effektive wasserleitende Systeme oder geschlossene Karpelle fehlten. Die Karpelle der frühesten Angiospermen wurden anscheinend durch Sekrete versiegelt. Xylemgefäße entwickelten sich erst nach Abzweigung von *Amborella*, da diese gefäßlos ist. Unsicherheit besteht auch darüber, ob die ersten Angiospermen, wie bisher angenommen, tatsächlich selbstkompatible (selbst-befruchtende) Pflanzen waren; so basale Pflanzen wie *Illicium* und *Austrobaileya* sind selbst-inkompatibel.

Nymphaeales sind mit einer Blüte und Pollen aus der Unterkreide Portugals nachgewiesen; die Funde datieren zwischen 125 und 115 MA (Datierungsspanne), entweder Barreme oder Apt. Die Blüte war (incl. aller Blütenorgane) sehr klein, Blütendurchmesser maximal 1 cm. Rezent sind die Nymphaeales durch zwei Familien vertreten, die Cabombaceae (kleine Blüten mit wenigen Blütenorganen, windbestäubt – *Brasenia*, 1 Art; oder fliegenbestäubt – *Cabomba*, 5 Arten) und die Nymphaeaceae (*Nuphar*, 7 – 25 Arten; *Nymphaea*, ca. 50 Arten; *Victoria*, 2 Arten, alle 3 Gattungen käferbestäubt, großblütig mit vielen Blütenorganen; daneben selbstbestäubend: *Euryale*, 1 Art; *Ondinea*, 1 Art; bienenbestäubt: *Ondinea*, 1 Art). Die fossile Art aus Portugal erinnert eher an die kleineren, einfacheren Blüten der Cabombaceae, was die Annahme untermauert, dass die großen, vielteiligen, käferbestäubten Blüten eine sekundäre Entwicklung innerhalb der Nymphaeales darstellen und die kleinen, einfachen Blüten der Cabombaceae den ursprünglichen Zustand.

Multigenkladistisch stellen die Cabombaceae (*Brasenia*, *Cabomba*) und Nymphaeaceae Schwestergruppen dar, wobei *Nuphar* die Schwestergruppe der 5 anderen Gattungen der Nymphaeaceae ist, gefolgt von *Barclaya* und (*Ondinea*, *Nymphaea*, *Euryale*, *Victoria*). Morphologisch dürfte es sich bei dem Fossil aus Portugal um die Schwestergruppe aller rez. Nymphaeaceae handeln.

Neben den Chloranthaceae – die kladistisch bereits höher stehen – stellen die Nymphaeales damit die basalsten rezenten Gruppen der Angiospermen dar, die fossil in der frühesten Phase der Angiospermendiversifikation nachgewiesen sind; die anderen basalen Gruppen sind frühestens ab der O-Kreide fossil überliefert. Vermeintliche Blattabdrücke von Nymphaeales sind aus dem Alb (oder älter) Portugals bekannt (*Braseniopsis*) sowie aus dem ob. Apt bis Cenoman von Jordanien. (Nat. 410, 357).

Die o.g. Seerosenblüte aus dem Apt Portugals stellt das bisher einzige sichere Fossil aus dem ANITA-Komplex (Amborellaceae, Nymphaeaceae, Illiciaceae, Trimeniaceae, Austrobaileyaceae, also den fünf basalsten rezenten Angiospermenfamilien) aus der U-Kreide dar. Ein zwischen den Resten der Staubblätter entdecktes Pollenkorn ist in seiner Form das einzige Merkmal, das bei rezenten Nymphaeaceae nicht vorkommt, aber bei anderen ANITA-Familien; die netzförmige Skulptur deutet auf Insektenbestäubung.

Völlig überraschend erwiesen sich die früher bei den Poales eingeordneten Hydatellaceae (*Hydatella*, *Trithuria*; 2 Gatt., ca. 10 Arten, Australasien und Indien) als sehr basale Angiospermen; sie stehen auf der Linie zu den Nymphaeales, mit denen sie ein Monophylum direkt über *Amborella* bilden, noch unterhalb der 3. Abzweigung (den hölzernen Austrobaileyales). Ihre Position wird nicht nur durch Plastiden-Genkladistik, sondern auch das Kerngen für Phytochrom C und morphologische Befunde gestützt. Pollen monosulcat. Kein Kambium. Die „Blüte“ stellt in Wirklichkeit einen Blütenstand dar, der aus vielen winzigen eingeschlechtlichen Blüten (zahlreichen männlichen und 10 – 20 weiblichen) besteht, umgeben von einem Kranz von Brakteen. In diesem Sinne ähneln die Hydatellaceae *Archaeofructus* (ebenfalls keine einzelnen Blüten, sondern Blütenstände nackter – also blütenblattloser – eingeschlechtlicher Blüten).

Offenbar waren die ersten Kronen-Angiospermen holzige, terrestrische Gewächse (wie *Amborella*), von denen sich schon bald eine Linie abspaltete, die Gewässer besiedelte (Nymphaeales + Hydatellaceae). Dabei stellen die Hydatellaceae aber keine reduzierten Nymphaeales dar, sondern eine separate Entwicklungslinie; kleine Pflänzchen, moosartig, früher irrtümlich zu den Poales gestellt; tolerant gegenüber völliger Überflutung (*Hydatella inconspicua* kann in > 1 m Tiefe wachsen und blühen!); Blütenstände (statt Einzelblüten wie Nymphaeales); vermutlich verfügte der letzte gemeinsame Vorfahr mit den Nymphaeales auch über Blütenstände (Assoziation mit *Archaeofructus*?). Die Blüten von *Amborella* sind ebenfalls klein und funktionell eingeschlechtlich; die weiblichen Blüten weisen aber Staminoden (rudimentäre Staubgefäße ohne Funktion) auf, die darauf hinweisen, dass *Amborella* von Vorfahren mit zweigeschlechtlichen Blüten abstammt und die Eingeschlechtlichkeit bei *Amborella* ein sekundäres Merkmal darstellt. Der sehr einfache Blütenbau von Hydatellaceae wirft – wie bei *Archaeofructus* und rezenten und fossilen Chloranthaceae – die Frage auf, ob die Vereinfachungen im Blütenbau lediglich mit dem Leben im Wasser verbunden sind (wie es sich auch bei anderen, „höheren“ Angiospermenlinien findet), oder ob es sich dabei um den Ausgangszustand der Angiospermen überhaupt handelt? (Nat. 446, 269 + 312).

Hydatellaceae weisen eine Besonderheit auf, die sich sonst bei keiner Angiosperme, aber typischerweise bei Gymnospermen findet: bereits vor der Befruchtung werden dem embryo-ernährenden Gewebe (hier: Perisperm) Nährstoffe (in Form von Stärke) bereitgestellt; der Vorgang setzt sich nach der Befruchtung fort. Bei allen anderen Angiospermen erfolgt die Versorgung mit Nährstoffen erst nach der Befruchtung, allerdings meist an anderer Stelle (Endosperm). Auch *Amborella* und die Austrobaileyales stellen dem Endosperm erst nach der Befruchtung Nährstoffe zur Verfügung; so werden keine Nährstoffe an nicht befruchtete Ovulen verschwendet. Der Umstand, dass Nährstoffe für den Embryo erst nach der Befruchtung der Ovule zur Verfügung gestellt werden, galt bisher als eine Schlüsselinnovation der Angiospermen, die zu ihrem Erfolg und ihrer massiven Radiation beitrug (sparsamer Umgang mit Ressourcen).

Es ist möglich, aber eher unwahrscheinlich, dass es sich hierbei um eine Apomorphie der Hydatellaceae handelt, wahrscheinlicher aber um ein plesiomorphes (ursprüngliches) oder Übergangs-Merkmal, das von den gymnospermen Vorfahren übernommen wurde. Allerdings erfolgt bei den Hydatellaceae die frühzeitige Stärkeansammlung im Perisperm, nicht im weiblichen Gametophyten wie bei Gymnospermen. Bei anderen Angiospermen erfolgt die Anreicherung der zur Ernährung des Embryos benötigten Nährstoffe dagegen in der Regel im Endosperm, das erst infolge der Befruchtung produziert wird; mehrere, vor allem basale Linien der Angiospermen bilden aber ebenfalls ein embryo-ernährendes Perisperm aus; kein Taxon (evtl. mit Ausnahme von *Acorus*) speichert aber signifikante Mengen von Nährstoffen im Perisperm schon vor der Befruchtung. Bei Hydatellaceae und Nymphaeales ist das Endosperm nur schwach entwickelt; auch dies könnte einen Übergangszustand repräsentieren; *Amborella* und Austrobaileyales haben dagegen schon ein gut entwickeltes Endosperm; ihnen fehlt das Perisperm (Nat. 453, 94).

Je nach Wachstumstyp und Generationsdauer unterscheiden sich die Raten der molekularen Evolution der Angiospermen: krautige Angiospermen weisen eine um den Faktor 2,7 bis 10 höhere Rate an Nukleotidveränderungen auf, bedingt durch die kürzere Generationsdauer, im Vergleich mit baum- oder strauchförmigen Angiospermen desselben Clade (außerdem höhere Variabilität der Evolutionsraten bei krautigen Angiospermen, da einige krautige Angiospermen auch eine lange Generationsdauer von mehreren Jahren haben können, während es keine strauch- oder baumförmigen Angiospermen mit kurzer Generationsdauer gibt). Dies ist bei der Erstellung molekularer Phylogenien zukünftig zu berücksichtigen. Apiales, Dipsacales und Primulales und wahrscheinlich Moraceae/Urticaceae entwickelten sich wohl von baum- oder strauchförmigen zu krautigen Gewächsen, während Palmen (Arecaceae) auf

krautige Pflanzen innerhalb der Commelinidae zurückgehen, wobei der Übergang zu den Palmen zu einer starken Verlangsamung der Evolutionsrate führte (Palmen entwickelten sich 2,7 mal langsamer als die Schwester-Commeliniden). Die Generationsdauer ist offenbar von großer Bedeutung für die Geschwindigkeit der molekularen Evolution (Sci. 322, 86).

Amborella-Genom

Im Jahr 2014 wurde das komplette Genom von *Amborella* publiziert. *Amborella* könnte sich schon vor 200 MA von der Linie zu den übrigen Angiospermen getrennt haben.

Die Evolution der Angiospermen ging mit zwei Genomduplikationen einher; die erste erfolgte vor der Abzweigung von *Amborella*, die zweite Duplikation nach der Abzweigung von *Amborella*, aber zu unterschiedlichen Zeitpunkten in den verschiedenen Linien; so z.B. sehr früh in der Linie zu den Eudicoten (Gamma-Hexaploidie-Event). *Amborella* selbst erfuhr keine zweite Duplikation.

Amborella verfügt über 14000 proteinkodierende Gene; 1179 Genlinien erschienen erstmals in der Linie zu den Angiospermen und fehlen bei anderen Samenpflanzen (vor allem Gene, die mit Blüten, Holzbildung und Umgang mit Stressfaktoren aus der Umwelt zusammenhängen). 4000 weitere Genlinien sind spezifisch für Samenpflanzen. Manche samenpflanzenspezifischen Gene übernahmen bei Angiospermen neue Funktionen (z.B. Blütenentwicklung); viele der mit den Blüten zusammenhängenden Gene existierten schon lange, bevor sie für ihre neue Rolle kooptiert wurden.

Amborella selbst erfuhr einen genetischen Flaschenhals und die verschiedenen Populationen zeigen eine hohe genetische Diversität.

Amborella besitzt eines der größten mitochondrialen Genome (3,9 MB) und wird dabei nur von *Silene* übertroffen (6,7 und 11,3 MB). *Amborella*-Mitochondrien enthalten 5 autonome Chromosomen; multichromosomale mitochondriale Genome finden sich auch bei anderen Angiospermen (i.d.R. solchen mit größeren mitochondrialen Genomen, d.h. > 1 MB). Die drei o.g. angiospermen mitochondrialen Genome (3,9 bis 11,3 MB) stellen die größten Genome von Organellen überhaupt; sie sind größer als viele Bakteriengenome und sogar manche Kerngenome. Bei *Silene* gibt es aber im Gegensatz zu *Amborella* keine identifizierbare fremde DNA.

Amborella nahm das mitochondriale Genom von einem Moos (nahe verwandt mit *Physcomitrella* oder *Anomodon*) und drei Grünalgen auf; da diese Genome weitgehend erhalten sind, geht man davon aus, dass die jeweiligen (insgesamt vier) Mitochondrien komplett integriert wurden, und zwar mittels Fusion mit eigenen Mitochondrien.

Außerdem wurden mitochondriale Gene durch horizontalen Gentransfer von anderen Angiospermen aufgenommen. Diese stammen von Santalales, Fagales, Oxalidales, Magnoliidae, *Ricinus*, *Bambusa*. Insgesamt sind die mitochondrialen Gene aus Angiospermen aber gemischter Herkunft und dürften durch reihenweisen Transfer (von Angiosperme zu Angiosperme zu Angiosperme) zu *Amborella* gelangt sein; der letzte Überträger, der dann die meisten dieser verschiedenen angiospermischen mt-Gene lieferte, dürfte ein Vertreter der überwiegend parasitisch lebenden Santalales gewesen sein.

Normalerweise spielt horizontaler Gentransfer bei Mitochondrien kaum eine Rolle, mit Ausnahme der Angiospermen, die häufig von horizontalem Gentransfer mitochondrialer Gene, auch Multi-Gen-Transfer (aber niemals von Plastidengenen!), betroffen sind.

Der größte Teil der fremden mtDNA-Gene in *Amborella* ist aber funktionslos. Die Transfers dürften schon vor Millionen Jahren erfolgt sein. Während mt-Genome von Angiospermen üblicherweise schnellen Veränderungen (Hinzugewinnung neuer DNA, Verlust von DNA, Neuarrangement der DNA) unterliegen, ist das mt-Genom von *Amborella* sehr stabil; es verliert nur wenig DNA und erfährt nur geringe Strukturveränderungen. Dadurch blieben auch die vier Moos- und Grünalgen-mt-Genome überwiegend intakt und von größeren Veränderungen verschont.

Mitochondrien von Pflanzen sind im Gegensatz zu Plastiden transformierbar. Sie können – im Gegensatz zu Plastiden – in vivo fusionieren. Die kompletten mt-Genome des Moores und der drei Grünalgen dürften daher durch Mitochondrienfusion in *Amborella* gelangt sein. Fusionen mit Mitochondrien von Pilzen oder Tieren sind bei *Amborella* dagegen nicht zu beobachten. Der Mechanismus der Mitochondrienfusion bei Tieren und Pilzen ist zwar miteinander identisch, unterscheidet sich aber wohl von dem der Angiospermen, so dass hier eine phylogenetische Barriere besteht und Angiospermen-Mitochondrien nur mit solchen von Pflanzen einschl. Grünalgen, aber nicht z.B. von Tieren fusionieren können.

Wahrscheinlich führte direkter Kontakt (ohne Vektoren wie Pollen, Insekten) zu den meisten dieser Gentransfers. *Amborella* wächst in gebirgigen Regenwäldern Neukaledoniens, dicht mit Epiphyten bewachsen, überwiegend Moose und Pilze, aber auch Angiospermen. *Amborella*-Achsen werden häufig verwundet; dadurch können Zellen sowohl aufseiten von *Amborella* wie aufseiten der auf ihr wachsenden Organismen aufgebrochen werden. Aufgebrochene Zellen können aber auch wieder heilen und in ein neues Meristem einbezogen werden – das dann auch eine neue Keimlinie hervorbringt. Neues Meristem bildet sich häufig als aktive Antwort auf Verwundungen; dabei könnte es dann zu Mitochondrienfusionen kommen. Da Mitochondrien-Membranen und -Genome leicht miteinander fusionieren, könnte eine verheilende Zelle ein Mitochondrium eines Epiphyten aufgenommen haben. Dieses könnte mit einem eigenen Mitochondrium fusioniert und dann mit dem neu gebildeten Meristem in die Keimbahn gelangt sein. Dasselbe könnte auch mit Parasiten wie den Santalales passiert sein, die die bedeutendste Gruppe von Parasiten sowohl in Neukaledonien wie auch weltweit darstellen. (Sci. 342: 1467; 1456; 1468).

Nymphaea-Genom (*N. colorata*, blaue Nil-Seerose): recht kleines Genom, nur 409 Megabasen groß, Nymphaeales als Schwestergruppe aller rezenten Angiospermen mit Ausnahme der Amborellales bestätigt. Innerhalb der Nymphaeales kam es zu einer Duplikation des gesamten Genoms, entweder an der Basis der Nymphaeaceae oder möglicherweise auch im gemeinsamen Vorfahren der Nymphaeaceae und Cabombaceae. Von den duplizierten Genen blieben Gene erhalten, die für die Blütenentwicklung und Blütenduft von Bedeutung sind (*Amborella* produziert keinen Duft). Seerosen entwickelten parallel zu den Mesangiospermen attraktive Blütenfarben und -düfte, wobei diesen Düften andere molekulare Wege zugrunde liegen als bei den Düften der Mesangiospermen.

Im Gegensatz zu anderen Angiospermen vom ANA-Grad (*Amborella*: Pazifische Inseln; Austrobaileyales: gemäßigte und tropische Regionen) finden sich Seerosen auch in kalten Regionen wie Nordchina und Nordkanada. Dies mag mit Expansionen von Genen in Zusammenhang stehen, die für Immunität und Stress-Antworten verantwortlich sind (z.B. bestimmte Proteinkinasen und Transkriptionsfaktoren), die sich bei *Amborella* und manchen Mesangiospermen nicht finden. Eine erhöhte Anzahl dieser Gene könnte den Seerosen eine ökologisch breitere Verbreitung ermöglicht haben.

Entstehung der Frosthärte:

Die Ausbreitung der Angiospermen von den Tropen bis in subarktische Regionen und die Ausbildung der Frosthärte wird mit folgenden Strategien erklärt:

- Verengung der Leitungsbahnen (Xylem und Tracheiden) in einem Ausmaß, dass sie durch gefrierendes Wasser nicht mehr zerstört werden können (normalerweise stellen großlumige Leitungsbahnen eine effiziente Methode des Wassertransports dar; frühe Angiospermen besaßen vermutlich – verglichen mit ihren Vorfahren unter den Gymnospermen – breitere Gefäße, die allerdings der Besiedlung von Regionen mit periodischen Frösten im Wege standen, da breite Gefäße stärker zu Embolien neigen, d.h. dass Luftblasen, die beim Frieren und Tauen entstehen, die Leitungsbahnen und damit den Wassertransport blockieren).
- sommergrün (im Herbst laubabwerfend), wodurch die wasserleitende Funktion in der Frostperiode heruntergefahren wird
- Entwicklung zu Kräutern, die entweder als Einjährige nach dem Samenabwurf zugrunde gehen, oder deren oberirdische Teile absterben, während Wurzeln/Wurzelstöcke überleben (Stauden) (die Wuchsform von Angiospermen, d.h. ob Baum oder Kraut, wird traditionell als ein sehr labiles Merkmal betrachtet!)

Die erste und dritte Eigenschaft waren schon in frostfreier Umgebung entstanden, stellten aber einen Selektionsvorteil dar, wenn sich das Klima verschlechterte. Der relative Anteil von Kräutern, laubabwerfenden Pflanzen und solchen mit dünnen Gefäßen nimmt zu den Polen hin heutzutage zu.

Neuerdings wird wieder angenommen, dass frühe Angiospermen holzig waren und in warmen Lebensräumen lebten. Regionen, die Frosthärte erforderten, wurden von Linien besiedelt, die schon zuvor entweder krautig geworden waren oder ihre Gefäße verengt hatten, also präadaptiert waren; nur der dritte Weg, im Herbst das Laub abzuwerfen, entstand in den meisten davon betroffenen Linien erst nachträglich, nachdem sie frostige Gebiete besiedelt hatten. Unbekannt ist, aus welchen Gründen Angiospermen schon vor der Besiedlung frostgefährdeter Gebiete krautig wurden oder dünne Gefäße entwickelt hatten – wohl als Reaktion auf andere Umweltfaktoren wie z.B. Trockenheit in den Tropen (Nature Epub 22.12.2013; Nat. 506: 89).

Angiospermen der Kreidezeit:

Am **Ende der Unterkreide** waren (nach älteren Angaben!) bereits folgende Bäume vertreten: ***Magnolia, Populus, Salix, Anona, Casuarina, Sassafras, Zimtbaum, Aralien, Platanophyllum, Eiche, Eukalyptus, Myrica*** (Myrtengewächse). Platanoiden Fossilien spielen in der mittl. Kreide eine große Rolle, die Fam. Platanaceae ist schon im Apt vertreten (*Platanus* ab M-Kreide).

Daneben Ranunculaceae, Sapotaceae und Menispermaceae (Mondsamengewächse); Fagales, vertreten durch die Blattgattung *Dryophyllum* (lt. ZIMMERMANN 1959 schon in der U-Kreide).

Folgende krautige Bedecktsamer sind bereits in der U-Kreide nachweisbar: **Sumpflilien-, Froschlöffel-, Lilien-, Schraubenbaumgewächse, Pfeilkraut (*Sagittaria*) und Rohrkolben** (Schraubenbaumgewächse, Pandanales). Wahrsch. Ranunculaceae.

Bei den Monokotylen ist mit dem Pollentaxon *Mayoa portugallica* aus dem Barreme/Apt bereits der rez. Tribus Spathiphyllae (rezent: *Spathiphyllum*) aus der UF Monsteroideae der **F Araceae = Aronstabgewächse** nachgewiesen. Dies passt zu der basalen Position der Araceae und Alismatales als Schwestergruppe aller anderen Monocoten abgesehen von der noch tiefer positionierten *Acorus* (Kalmus) (PNAS 101, 16565). *Spixiarum* als Vertreter der Araceae in der Crato-Formation.

Somit sind mindestens vier der (rez.) 11 Unterklassen der Angiospermen am Ende der Unterkreide vorhanden: **Magnoliidae, Hamamelididae, Rosidae, Liliatae.**

Lauraceae: wahrsch. im Alb, sicher ab unterstem Cenoman

Platanaceae: ab Apt bzw. naA sicher ab Alb

Hamamelididae (basale): ab Alb

Magnoliales ieS.: ab Barreme

Winteraceae: aufgrund von winteraceen-spezifischen Pollen ab ob. Barreme/unt. Apt

(*Walkeripollis*), rez. nur 65 Arten; rein gondwanisch, in Afrika bis ins untere Miozän persistierend, rez. 1 Art (*Takhtajania*) in Madagaskar, ansonsten rez. nur in

Australien und malayischen Raum; "lebende Fossilien". Rez. Vertreter der Winteraceae:

Bubbia, Drimys, Tasmannia.

Piperales: evtl. ab Apt, sicher ab Alb

Ranunculidea: evtl. ab Alb; nach neuen Angaben (*Leefructus*) ab Barreme/Apt-Grenzbereich

Calycanthaceae: wahrsch. ab Alb.

In der **Oberkreide** sollen bereits vorhanden sein:

Acer (Ahorn), *Alnus*, *Ampelopsis*, *Andromeda*, *Anona*, *Aralia* (Efeu), *Aranthe*, *Arundo*, *Asimia*, *Betula*, *Brasenia* (Campan), ? *Canna*, *Castanea* (Edelkastanie), *Cercidiphyllum* (Kuchenbaum), *Cinnamomum*, *Cornus*, *Colutea*, *Dalbergia*, *Disopyros*, *Eucalyptus*, *Fagus*, *Ficus*, *Fraxinus* (Esche), *Hamamelis*, *Hedera*, *Juglans* (Walnuss), *Laurus*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Myrica*, *Nelumbo*, *Nelumbium*, *Nerium*, Nieswurz (*Helleborus*), *Nothofagus*, *Nypa*, *Pandanus*, *Persea*, *Phragmites*, *Piper*, *Pisonia*, *Platanus*, *Populus*, *Quercus* (Campan), *Sabal*, *Salix*, *Sassafras*, *Smilax*, *Sparganium*, *Sterculia*, *Typha*, *Viburnum*, *Vitis*;

Palmen ab Campan, Gräser ab 94 MA (Sci. 324, 28).

Zingiberales (=Ingwergewächse; mit *Zingiberopsis*, unt. O-Kreide bis U-Oligozän, nächster rez. Verwandter: *Alpinia* aus Asien); Sumpflilien-, Froschlöffel-, Bananen-, Wolfsmilch-, Wunderblumen-, Gagelstrauch-, Dolden-, Geißblatt-, Proteas-, Liliengewächse, Laichkräuter, Ericaceae (nahe Verwandte der Ericaceae schon vor 90 MA), Efeuartige, Clusiaceae (90 MA); Buxbaum, Ölbaum, Schraubenbaum, Ebenholzbaum, Seifenbaum, Hülsenfrüchtler, Muskat-, Kampfer-, Kuchenbaum, Ulmen.

Zingiberopsis (ab unt. O-Kreide) repräsentiert bereits die am weitesten abgeleitete Gruppe der Monokotylen (Kladistik s. o.).

Nothofagus in der obersten Kreide Australiens. Proteaceen bereits in der Kreide (fossil auch auf der Nordhalbkugel vertreten!). Pandanaceae („Schraubenpalmen“) mit *Pandanus* (Schraubenbaum) bereits in der Gosauformation der Oberkreide Österreichs; rez. 800 Arten.

Das Vorkommen fortschrittlicher Taxa wie Clusiaceae und Ericaceae-Verwandte schon vor 90 MA bedeutet einen radikalen Wandel im Verständnis der Zeitabfolge der Modernisierung der Angiospermenflora. 44 % aller rez. Angiospermenordnungen weisen Fossilien aus der Oberkreide auf.

Die Zuordnung der kretazischen Angiospermen zu modernen Gattungen muss allerdings mit großer Vorsicht betrachtet werden! Viele Zuordnungen erwiesen sich inzwischen als unzutreffend! (CLEAL/THOMAS 2009).

In der Kreide vertretene Familien und Ordnungen nach GOTHAN-WEYLAND 1954, ergänzt:

Piperaceae, Salicaceae, Myricaceae, Junglandaceae, Fagales (*Dryophyllum*), Urticales, Proteales, Nyctaginaceae, Nymphaeaceae, Ranales incl. Magnoliales, Rosales, Leguminosae, Celastraceae, Rhamnales, Tiliaceae, Sterculiaceae, Theaceae, Myrtaceae, Araliaceae, Cornaceae, Ericaceae, Sapotaceae, Ebenaceae, Oleaceae, Caprifoliaceae, Typhaceae, Pandanaceae, Sparganiaceae, Potamogetonaceae, Aponogetonaceae, Butomaceae, Gramineae, Palmae, Liliaceae, Zingiberales/Zingeriberaceae/Ufam. Alpiniae.

Gräser (Poaceae; rez. ca. 10000 Arten):

Stammten die ältesten Pollennachweise von Poaceae (Gräser) aus dem Maastricht bis Paläozän Gondwanas (Pollen: *Monoporites*), die ältesten eindeutigen Makrofossilien von Kronen-Poaceae waren noch jünger (oberstes Paläozän) [nach molekularen Daten sollen die Kronen-Poaceae vor 83 MA entstanden sein, die beiden Hauptlinien BEP + PACCAD erst vor 55 MA getrennt worden sein], so ließen sich im Jahr 2005 Phytolithen von Kronengruppen-Poaceae verschiedener Linien in Koprolithen von Titanosauriern aus dem Maastricht (71 – 65 MA) Zentralindiens nachweisen. Geht man davon aus, dass Gräser – jedenfalls rezent – um Größenordnungen mehr Phytolithen enthalten als Koniferen und Dikotyle, so spricht ihre geringe Häufigkeit in den Koprolithen allerdings nur für einen recht geringen Anteil an Graskost; weiterhin waren am Nahrungsspektrum der Titanosauriden beteiligt: Koniferen, Dikotyle, Palmen (wenig). Bisher waren aus Koprolithen herbivorer Dinosaurier der Oberkreide Reste von Koniferen (überwiegend), daneben von Cycadeen und Angiospermen nachgewiesen worden.

Ging man bisher davon aus, dass es erst ab dem Oligo-Miozän zu einer Koevolution von Gräsern und Herbivoren kam (jetzt traten zahlreiche hypsodonte Säuger auf), so muss der Beginn dieser Koevolution nun weiter zurückverlegt werden. Die hohe Zahl der Phytolithen in Gräsern (im Gegensatz zu Koniferen, Dikotylen usw.) scheint ein einfacher Schutzmechanismus gegen Fressfeinde (Überweidung) zu sein; er war offenbar schon in der O-Kreide entwickelt. Der hohe Phytolithgehalt der modernen Gräser wurde also nicht erst im mittleren Tertiär entwickelt, sondern ist das Ergebnis einer Koevolution mit Herbivoren der Oberkreide (wie Gondwanatheria, Insekten, ?Dinosauria). Es wurde zwar schon früher vermutet, dass herbivore, herdenbildende Dinosaurier Einfluss auf die Evolution der Angiospermen genommen haben; der Nachweis

diverser dikotyler und monokotyler Phytolithe in ihren Koprolithen spricht zugunsten dieser Hypothese, auch was die dikotylen Angiospermen anbetrifft. Die Phytolithe gelten als ein wirkungsvoller Schutzmechanismus gegen Herbivorie (sowohl durch Tetrapoden wie auch Insekten); offenbar war die Bedrohung durch Herbivore schon in der Oberkreide so groß, dass die Gräser den Phytolithgehalt (als hartes, abrasives Silikat) vervielfachten.

Da die Gräser in der O-Kreide nun – jedenfalls in Gondwana – schon wesentlich diverser waren als bisher angenommen, ist auch die Hypsodontie der sudamericiden Gondwanatheria (Gondwanatheria: O-Kreide bis Paläogen, auf Gondwana beschränkt: Südamerika, Madagaskar, Indien, Antarctica, ? Tansania) zu überdenken: hatte man ihre hypsodonten Zähne bisher (in vermeintlicher Abwesenheit von Gräsern) mit semiaquatischer, grabender, biberartiger Lebensweise erklärt, so könnte es sich nun um die ersten echten Gräser handeln. Titanosaurier waren dagegen nicht hypsodont.

Kladogramm der Gräser (Sci. 310, 1127):

- I-- *Flagellaria* (I = nicht aufgelöst)
- I-- *Elegia* + *Baloskion*
 - *Joinvillea*
 - ab jetzt: POACEAE = GRAMINAE
 - Anomochloideae (= *Anomochloa* + *Streptochoeta*; rez. tropisches Amerika)
 - Pharioideae (= *Pharus*)
 - Puelioideae (= *Guaduella* + *Puelia*)
 - Pooideae + [Bambusoideae + Ehrhartoideae] („PBE“)
 - *Micraira* (ab hier als PACCAD zusammengefasst):
 - (Panicoideae + Centothecoideae)
 - *Eriachne*
 - (Danthonioideae + Aristidoideae)
 - Arundinoideae
 - Chloridoideae

In den Koprolithen wurden Phytolithe folgender Gruppen nachgewiesen: a) ein abgeleiteter Ehrhartoider; b) ein weiteres Gras aus dem Clade (Bambusoideae + Ehrhartoideae), c) ein Gras entweder aus letztgenanntem Clade oder alternativ aus den Puelioideae; d) ein Gras aus dem PACCAD-Clade oder mit Affinitäten zu den Pooideae, e) ein wahrscheinlicher Pooideae (oder PACCAD), f) ein Gras mit PACCAD-Affinitäten; weitere Gräser unklarer Zuordnung innerhalb der Poaceae. Die meisten dieser Gräser sind somit weiter abgeleitet als die basalsten rezenten Gräser (*Anomochloa*, *Streptochoeta*, *Pharus*). Insbesondere der BEP-Clade muss sich bis zum Maastricht schon weit diversifiziert haben (früher als der Pollennachweis oder molekulare Daten: 55 MA).

Berücksichtigt man die Seltenheit von Graspollen in den paläozänen und eozänen Floren der Nordhalbkugel (im Gegensatz zur Südhalbkugel), so scheinen sich die verschiedenen Clades der Poaceae zunächst seit der O-Kreide auf der Südhalbkugel ausgebreitet haben (das heißt nicht zwangsläufig, dass die Poaceae auch in Gondwana entstanden sein müssen), aber BEP- und PACCAD-Gräser müssen zumindest über Teile von Gondwana verbreitet gewesen sein, als Indien die biogeographischen Verbindungen zu den Südkontinenten vor ca. 80 MA verlor. Bereits vor mehr als 80 MA müssen also Kronengruppentaxa der Poaceae in Gondwana existiert haben. (Sci. 310, 1177 + 1126).

Nach molekularen Daten sollen sich die Poales und die Zingiberales (zu denen die Bananen gehören) zwischen 123 und 109 MA getrennt haben (Nat. 488, 213). Im Alb Chinas Phytolithe und Epidermisstrukturen von Poaceae im Gebiss eines basalen Hadrosauroiden (Nat. Sci. Rev. 5:

721); aus biogeographischen Gründen müssen sich die Poaceae daher schon im Barreme in Laurasia und Gondwana ausgebreitet haben

Dynamik der Ausbreitung der Angiospermen in der Kreide:

Nach seltenen, auf Nordamerika beschränkten Funden aus dem Neokom beginnt im Alb die dramatische Ausbreitung der Angiospermen auch dort, wo aus dem Apt noch keine Angiospermen bekannt sind; allerdings sind im Alb Cycadeen, Bennettiteen, Ginkgophyten, Koniferen und Farne noch immer dominierend; nur an wenigen Orten (Portugal, Aspen, Dakota) erlangten die Angiospermen schon im Alb die Vorherrschaft. Auch der Anteil der Angiospermenpollen nimmt mit dem Alb deutlich zu; bis dahin waren sie zumindest in höheren Breiten noch ohne Bedeutung. Waren die Angiospermen im Neokom und Apt noch kleinblättrig, traten im Alb auch großblättrige Formen hinzu; die Kleinblättrigkeit präalpbischer Angiospermen wird damit erklärt, daß es sich um die ersten Vorposten einer sich nach Norden vorschiebenden Migrationswelle handelte, die dabei auf noch recht ungünstige Entwicklungsbedingungen traf.

Als Grund für den dramatischen Umbruch der Floren am Ende des Alb innerhalb weniger MA werden klimatische Veränderungen (die Angiospermen hatten sich ja evtl. in den Gebirgen unter schwierigsten Bedingungen neotenisch entwickelt!) vermutet, die mit den Gebirgsbildungen, marinen Transgressionen und Regressionen dieser Zeit verbunden waren. Die an die Montanregionen angepaßten Angiospermen hatten in dieser kritischen Phase eine höhere evolutionäre Plastizität und Anpassungsfähigkeit, wobei auch die komplexen Beziehungen zu Insekten eine entscheidende Rolle spielten, wobei die Entstehung der Angiospermen parallel zur Evolution saugender Insekten verlief. Blütenstetigkeit führte zur Isolation und einer Steigerung der Evolutionsgeschwindigkeit. Die Radiation der Insekten war allerdings schon in Trias und Jura vor der Radiation der Angiospermen erfolgt; im Dogger waren bereits 65 - 88 % aller Typen von Mundwerkzeugen bei Insekten präsent. Aber auch die Blüten der Bennettiteen waren offenbar von Insekten bestäubt worden, mittelkretazische Gnetalespollen sprechen nach Größe und Form ebenfalls für Insektenbestäubung, selbst bei einigen mesozoischen Samenfarne wurde sie nachgewiesen: frühe Angiospermen konnten also bereits auf bestäubende Insekten zurückgreifen. Die fossilen Angiospermenblüten der U- und M-Kreide weisen eindeutig auf Insektenbestäubung hin, zunächst durch pollen-sammelnde und -fressende Insekten; Blüten für nektarsammelnde Schmetterlinge und Hymenoptera (Hautflügler) erschienen erst später.

Die Früchte und Samen der kretazischen Angiospermen sind klein und mit einer Ausnahme (Frucht mit hakigen Stacheln aus dem Valangis/Hauterive Portugals) ohne spezielle Hinweise auf eine Verbreitung durch Vögel oder Säugetiere; die Entstehung fleischiger Früchte steht im Zusammenhang mit der Evolution der Vögel und Säuger und erfolgte frühestens in der höheren Kreide.

Nachdem in der U-Kreide auf Früchte und Samen spezialisierte Flugsaurier entdeckt wurden, wird spekuliert, daß diese eine erhebliche Bedeutung bei der Ausbreitung der Angiospermen hatten und ggf. für die sprunghafte Ausbreitung innerhalb weniger Jahrmillionen verantwortlich waren?

Nach einer anderen Theorie, die gelegentlich neben der von der Entstehung in tropischen Gebirgen präferiert wird, könnten die Angiospermen auch in trockenen ariden Gebieten entstanden sein; immerhin fanden sich in Salinarien angiospermide Pollenkonzepte früher als andernorts. Anhänger dieser Theorie legen den Beginn der Angiospermen bereits ins Paläophyticum oder an die Perm-Trias-Grenze.

Es ist gesichert, daß die Zunahme der Angiospermendiversität zunächst in den Regionen niedriger geographischer Breite erfolgte.

Kinetik des Florenwechsels in der Kreide:

Untersuchungen können sich nur auf fossilfähige Areale (Fluß-, Lagunenablagerungen des Flachlands) beziehen; Gebirgsregionen, Wüsten usw., in denen sich Angiospermen aufgrund ihrer Physiologie viel besser behaupten konnten als damalige Konkurrenzpflanzen, sind fossil nicht faßbar; somit könnte die plötzliche Ausbreitung der Angiospermen ein Artefakt sein und nur für Flachlandregionen zutreffen.

Für Flachlandareale ist gesichert, daß die Radiation der Angiospermen auf Kosten der Pteridophyten und Cycadophyten erfolgte; die Koniferen blieben weitgehend unbeeinträchtigt; deren Artenzahl ging kaum zurück, allerdings erfolgte eine Veränderung in der Zusammensetzung der Koniferenpopulationen (Abnahme der

Cheirolepidiaceae). Im Zeitraum zwischen 115 und 90 MA steigt der Anteil der Angiospermen im Flachland von nahezu 0 auf ca. 70 %; in der höheren Oberkreide gibt es nur selten Floren mit einem Angiospermenanteil unter 30 %.

Nach maximaler Artenvielfalt der Cycadophyten im Neokom und der Pteridophyten im Barreme/Apt erfolgte ein rascher Niedergang, besonders bei den Cycadophyten, wo bereits im Barreme/Apt eine Halbierung gegenüber dem Neokom stattfand; der drastischste Einbruch geschah aber im Alb. Im Cenoman sind sie auf weit weniger als 10% der neokomischen Vielfalt zusammengebrochen. Die Abnahme der Diversität der Cycadophyten beginnt allerdings schon kurz vor der Radiation der Angiospermen; ob hier ein kausaler Zusammenhang zu den Ursachen der Angiospermenradiation (?Klimaveränderungen, ?biogeographische Effekte) besteht oder nur ein "sampling artefact" vorliegt, ist noch offen.

Bei den Pteridophyten erfolgte der Rückgang langsamer; der Haupteinbruch erfolgte auch hier im Alb, danach stabilisierte sich aber die Artenvielfalt auf einem Niveau, das etwa 1/3 des barremisch-aptischen Maximums entspricht, aber noch auf dem des Malm's liegt. Am Ende der Kreidezeit machen Pteridophyten und Cycadophyten jedenfalls nur selten mehr als 30% der Arten aus.

Die Artenvielfalt der Angiospermen stabilisierte sich dann im Laufe der Oberkreide; erst im Alttertiär erfolgt - ausgehend von diesem langfristigen Plateau - eine weitere Diversifikation. Auch in der Oberkreide gibt es noch Floren (z.B. Wyoming, 72 MA) in subtropisch-feuchtem Klima mit einem Angiospermenanteil von nur 25 % (meist Fächerpalmen), dominiert von Farnen (50 %), gefolgt von Koniferen und Cycadeen.

Als ein weiterer Grund für die explosive Ausbreitung der Angiospermen in der Kreide wird Hybridisierung angenommen; diese beschleunigte die morphologische Variabilität, ermöglichte neue Merkmalskombinationen und damit Überlegenheit gegenüber der Elterngeneration. Isolation könnte dann zu einer beschleunigten Manifestierung von Artgrenzen beigetragen haben.

Daneben gibt es auch tektonische Gründe, die zu Erfolg und Dominanz der Angiospermen führten: durch das Auseinanderbrechen von Pangäa und die damit verbundene Kontinentaldrift wandelten sich viele ehemals wüstenartige Gebiete im Laufe der Oberkreide in gemäßigte und feuchtere Zonen, was die Expansion der Angiospermen förderte. Korrelation zwischen angiospermen-reichen Fundstellen und Klimadaten aus der Oberkreide zeigen einen engen Zusammenhang mit gemäßigten, feuchten Zonen (PNAS 111: 14066).

Zusammenfassender Kenntnisstand zur frühen Evolution der Angiospermen anno 2006/07 (www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/orders/amborellalesweb2.htm)

Bei der Frage nach dem Ursprung der Angiospermen ist zu unterscheiden zwischen (a) dem Abzweig der Linie, die heute nur noch durch Angiospermen repräsentiert wird, deren frühe Vertreter aber zunächst noch nacktsamig waren (Stamm-Angiospermen), (b) dem Auftreten von Pflanzen mit Karpellen, Tepalen und heterosporangiaten Strobili (Angiospermen i.w.S.) und (c) Kronengruppenangiospermen.

Stammangiospermen (sensu a) entstanden offenbar schon im U-Karbon (zwischen 350 +/- 35 MA und 275 +/- 35 MA), sofern die Angiospermen die Schwestergruppe aller rezenten Gymnospermen oder zumindest der Pinales darstellen, spätestens aber im Perm. Über lange Zeit hatten diese Stammangiospermen weder Blüten noch Fruchtblätter und entsprachen mit ihren nackten Samen eher modernen Gymnospermen. Möglicherweise hatte *Schmeissneria* aus dem Lias (die bisher als Ginkgoale interpretiert worden war) geschlossene Fruchtblätter; dies ist allerdings aufgrund der

Fossilhaltung nicht gesichert. Evtl. könnten auch Beziehungen zwischen Angiospermen und triassischen Crinopollen bestehen.

Kronengruppenangiospermen (sensu c) werden auf (130-) 140 – 180 (- 210) MA geschätzt; die ältesten sicheren Angiospermenfossilien sind aber Pollen aus dem Valangin bis Hauterive (132-121 MA). Im Barreme Chinas finden sich mehr oder weniger aquatische Angiospermen, die als gesamte Pflanze rekonstruierbar sind (*Archaeofructus*, *Hyrantha*). Gleichaltrige Schichten lieferten Fossilien, die den Sarraceniaceae (Sarraceniengewächse; rez. 3 Gatt./15 Arten in Nordamerika und nördl. Südamerika; insektenfressend) zugeordnet wurden. Nelumbonaceae (Lotosblumengewächse; fossil: *Nelumbites*) wurden aus dem mittleren bis oberen Apt berichtet.

Auch wenn vor 137 MA die Diversifikation der Angiospermen schon am Laufen war, verzögerte sich die Diversifizierung der Kronengruppe um mindestens 30 MA; es kam also keinesfalls zu einer raschen Zunahme der Artenzahl und auch nicht zu einer schnellen ökologischen Dominanz. Aus der höheren U-Kreide sind allerdings schon zahlreiche Taxa bekannt, allein 140 – 150 Taxa aus dem Barreme bis Apt (ca. 125 MA) von Portugal; die allermeisten von ihnen konnten aber keinen rezenten Familien zugeordnet werden. Pollenfossilien ähnlichen Alters (120 – 110 MA) konnten allerdings mit recht hoher Sicherheit zu den Araceae – Pothoideae (eine UF der Araceae = Aronstabgewächse) gestellt werden. 85 % der Pflanzen aus Barreme und Apt stehen auf dem Niveau der Magnoliiden oder stellen Monocoten dar. Überwiegend handelt es sich dabei um kleine Pflanzen mit kleinen Blüten und (im Vergleich mit Gymnospermen) kleinen Samen; allerdings finden sich auch schon früh abgeleitete Merkmale. Viele der Pflanzen der Unterkreide zeigen Merkmalskombinationen, die keiner rezenten Familie entsprechen, auch wenn sie grundsätzlich rezenten Familien schon ähneln. Die Diversifizierung der Hauptgruppen der Monocoten, Asteriden und Rosiden dürfte aber wahrscheinlich bereits im Laufe der Unterkreide eingesetzt haben.

Neben diesen kleinen Pflanzen dürften die frühen Angiospermen auch kleine tropische Bäume umfasst haben, die gut mit Schatten und störanfälligen Habitaten zurecht kamen. Die Angiospermen breiteten sich nur langsam von ihrer tropischen Ursprungsregion in höhere Breiten aus; dieser Prozess dauerte 49 MA. Größere Diversifikationen der Angiospermen, verbunden mit einem Zurückdrängen nicht-angiospermer Pflanzen (außer Koniferen), erfolgten in Nordamerika zwischen Alb und Turon, etwas später in höheren Breiten. Angiospermentaxa, die rezenten Familien zugeordnet werden können, erschienen im östlichen Nordamerika vor 115 – 90 MA; vor 85 MA hatte ihre Diversität dann drastisch zugenommen. Insektenbestäubung ist seit 90 MA (Turon) fossil nachweisbar (aber wohl der ursprüngliche Zustand; s.o.; Anm.).

Trotzdem blieb die Dominanz der Angiospermen während der Kreidezeit weitgehend auf flussnahe oder empfindliche, störanfällige Ökosysteme beschränkt, trotz der stellenweise sehr hohen taxonomischen Diversität gegen Ende der Kreide. Die Diversität der Gymnospermen, jedenfalls der Koniferen, blieb dabei relativ unbeeinträchtigt; allerdings wurden die Areale, in denen letztere dominierten, allmählich zurückgedrängt, da sie z.B. durch langsames Wachstum der Sämlinge gegenüber den Angiospermen benachteiligt waren. Angiospermen zeigen im Vergleich zu Gymnospermen Verschiebungen im Lebenszyklus: die Zeit zwischen Befruchtung und Samenverbreitung ist bei modernen Angiospermen kürzer. Die Embryonen von *Amborella* sind aber noch klein, wenn die Frucht reif ist. Insgesamt werden Angiospermen früher geschlechtsreif als Gymnospermen, was ihre Ausbreitung erleichtert haben dürfte.

„Lebende Fossilien“ unter den Angiospermen (THENIUS 2000):

Winteraceae (immergrüne Gehölze der Tropen und Subtropen mit disjunkter Verbreitung); primitive Merkmale: keine echten Tracheen im Sekundärholz, primitives Lignin, freie Staubblätter, in Tetraden angeordnete Pollenkörner, Bestäubung bei einer Art durch pollenfressende Urmotten. Fossiler Nachweis durch Holzreste aus der U-Kreide Israels und Pollenkörner aus der O-Kreide Australiens.

Nothofagus: 45 Arten disjunkter Verbreitung auf der Südhalbkugel (Südamerika, Australien und Umgebung); evtl. eigene Familie Nothofagaceae (statt Fagaceae) aufgrund morphologischer Unterschiede im Blütenbau und Unterschiede karyologischer Art. Erstnachweis in der jüngsten Kreide Australiens; dort scheint die Gattung entstanden zu sein und sich dann über die Antarktis nach Südamerika ausgebreitet zu haben (deshalb wurde Afrika nicht besiedelt!). Nothofaguswälder waren im Alttertiär in Australien dominierend und wurden im Oligozän durch Eukalyptus und Akazien mit ihrer mehr an Trockenheit adaptierten härteren Belaubung zurückgedrängt.

Größe der Angiospermensamen (Sci. 307, 576):

Gymnospermen verfügen im Durchschnitt über größere Samen als Angiospermen; ihr Samengrößenspektrum liegt nur auf der rechten Seite des Größenverteilungsspektrums der Angiospermensamen. Bei den Angiospermen reicht die Samenmasse von 0,0001 mg bei Orchideen bis zu 20 kg bei Kokosnüssen (kleinster Gymnospermensamen: 0,63 mg bei *Chamaecyparis pisifera*). Auch in der Kreide war der kleinste Gymnospermensamen um zwei Größenordnungen größer als der kleinste Angiospermensamen. Die extrem kleinen, wie Staub verbreiteten Samen der Orchideen resultieren daraus, dass diese keinerlei Nahrungsreserven enthalten, weil die Keimlinge vollständig auf eine Nährstoffversorgung durch Pilze angewiesen sind; die übrigen Asparagales (wie Iridaceae, Asparagaceae, Alliaceae), die allesamt keine mycotrophen (fungitrophen) Keimlinge aufweisen, haben dann auch deutlich größere Samen. Ihre Samen haben genug Reserven, um den Keimling solange zu ernähren, bis er sich selbst durch Photosynthese versorgen kann.

Die Evolution der Angiospermen ging einher mit einer deutlichen Verkleinerung der Samenmasse; der geringere Aufwand für das Einfangen der Pollen und die reduzierte Gametophytengröße der Angiospermen ermöglichte es ihnen, kleinere Samen zu produzieren als Gymnospermen. Pflanzen mit kleinen Samen haben aber den Vorteil, für den gleichen Energieaufwand mehr Samen produzieren zu können; bei den großsamigen Pflanzen sind die Keimlinge allerdings besser gerüstet, Stressphasen zu überleben; die Samenmasse korreliert also auch mit den Umgebungsbedingungen, aber auch mit Pflanzengröße, Art der Samenverbreitung, Lebenserwartung der Pflanze usw.

Eine Zunahme der Samengröße ging bei den Angiospermen überwiegend mit einer größeren, z.B. baumförmigen Wuchsform einher (in 9 von 11 Fällen, z.B. Palmen), erst sekundär mit einer mehr polwärtigen Verteilung der Pflanzen (6/11 vs. mehr tropische Verteilung: nur 1/11) oder mit einer Verbreitung der Samen durch Tiere (6/11). Größenveränderungen der Gesamtpflanzen sind damit der wichtigste Faktor hinsichtlich der Änderung der Samengröße. Aber auch der Übergang in ein Mangrovenhabitat führt grundsätzlich zu einer deutlichen Zunahme der Samengröße.

Anteil der Gefäßpflanzen an der rezenten Flora:

Gefäßpflanzen insgesamt: ca. 260.000 Arten

davon:

| | |
|---------------|---|
| Angiospermen: | 250.000 Arten, davon ca. 60.000 Monokotyle*;
insgesamt ca. 350 Familien (davon etwa die Hälfte der Familien fossil bekannt) |
| Gymnospermen | 700 Arten (Koniferen, 1 <i>Ginkgo</i> -Art, Cycadeen: ca. 150 Arten; Gnetopsida: ca. 69 Arten, 3 Gattungen) |
| Pteridophyten | 9.300 Arten (ganz überwiegend Farne; wenige Bärlappe; Schachtelhalme: 52 Arten einer Gattung; 2 Gattungen Psilotatae, zu den Farnen zu stellen) |

* sekundäres Dickenwachstum kommt bei einigen baumförmigen Monokotylen vor: *Yucca*, *Dracaena*, *Cordyline*, *Aloe*

Alphabetischer Index fossil belegter Angiospermenfamilien und –gattungen sowie einiger Ordnungen:

Die Zuordnung der kretazischen Angiospermen zu modernen Gattungen muss allerdings mit großer Vorsicht betrachtet werden! Viele Zuordnungen erwiesen sich inzwischen als unzutreffend! (CLEAL/THOMAS 2009).

Acacia (Akazie) ab M-Eozän (46 MA)

Acer (Ahorn) ab O-Kreide (*Acerites*-Beblätterung)

Aceraceae (Ahorngewächse) ab O-Kreide

(Acorales = O Kalmusartige: nach phylogénomischen Daten ab 154 MA, Spanne 184 - 131 MA §, Schwestergruppe aller anderen Monocoten)

Actinidiaceae (F Strahlengriffelgewächse): *Parasaurauia allonensis*, 83,6 MA §

Aesculus (Rosskastanie, ad Sapindaceae): ab Paläozän; naA *Aesculus hickeyi*, 56 MA §

Affenbrotbaumgewächse (Bombaceae) ab Oligozän

Agavaceae (Agavengewächse) nach molekularen Daten ab 20-26 MA; *Agave* s.l. < 10 MA

Ahorngewächse (Aceraceae) ab O-Kreide

Akazie (*Acacia*): ab Eozän (Erstnachweis vor 46 MA)

Alismataceae (Froschlöffelgewächse) ab U-Kreide, naA fraglich ab U-Kreide (Barreme/Apt oder frühes Alb)

(Alismatales = O Froschlöffelgew.: nach phylogénomischen Daten ab 147 MA, Spanne 177 – 120 MA §)

Alnus (Erle, ad F Betulaceae) ab Paläozän, naA Eozän

Altingiaceae (u.a. mit *Liquidamber*): ab 90 MA (fossile Nachweise) (Mol Phyl Evol 56: 675)

Amaranthaceae (F Fuchsschwanzgewächse): *Polyporina cribraria*, 66 MA §

Amaryllidaceae (Amarillidgewächse) ab O-Kreide

(Amborellales: nach phylogenomischen Daten ab 209 MA, Spanne 267 – 187 MA §)

Ampelopsis ab O-Kreide

Amygdaleae (Tribus innerhalb der Rosaceae): nach phylogenomischen Daten ab 48,4 MA
(Hortic. Res. 6: 128)

Anacardiaceae (Sumachgewächse, z.B. Essigbaum) mind. ab Eozän

Anacardium (Stammgruppe): *Anacardium germanicum*, 47,8 MA §

Ananasgewächse (Bromeliaceae) ab Eozän, lt. Nat. 428, 479 aber schon mindestens
vor 60 MA

Andromeda (Rosmarinheide) ab O-Kreide

Annonaceae (Rahmapfelgewächse) ab O-Kreide; Stammgruppe Annonaceae:

Futabanthus asamgawaensis, 89,8 MA §

Apiales (O; Doldenblütlerartige) ab 37 MA

(Apiales, ad Campanuliden, nach phylogenomischen Daten ab 82,7 – 78,9 MA §)

Apocynaceae (Hundsgiftgewächse, z.B. Immergrün, Oleander) ab O-Kreide

Aponogentaceae (südamerik. Sumpfliliengewächse) ab O-Kreide

Aquifoliaceae (Stechpalmengewächse): ab Eozän

(Aquifoliales: nach phylogenomischen Daten ab 95 - 94 MA §)

Araceae (Aronstabgewächse) ab Barreme/Apt (PNAS 101, 16565); Apt (New Phytol. 223: 83)

Aralia ab Apt/Alb

Araliaceae (Efeuartige) ab Apt/Alb (lt. TAYLOR et al. ab Eozän); naA *Paleopanax*
oregonensis, 37,8 MA §

Aranthe ab O-Kreide

Arecaceae (= Palmae): ab Cenoman, naA ab Senon (heute 212 Gatt., ca. 2800 Arten);
längstes Blatt: 25 m (*Raphia*), größter Same (Seychellenpalme *Lodoicea maldivica*)
bis 22 kg; größter Blütenstand: *Corypha*, ca. 10 Millionen Blüten je Blütenstand -
diese drei Werte werden von keiner anderen Pflanze übertroffen (Wikipedia)

Arecales (= O Palmenartige): *Sabal magothiensis*, 86,3 MA §

(Arecales: nach phylogenomischen Daten ab 137 - 133 MA §)

Aristolochiaceae (Osterluzeigewächse) ab 89 MA*

Aronstabgewächse (Araceae) ab Barreme/Apt (PNAS 101, 16565)

Artemisia: ab 31 MA (s. PNAS 116: 14083)

Arundo (Pfahlrohr) ab O-Kreide

Asclepiaceae (Schwalbenwurzgewächse) ab Oligozän

(Asparagales = O Spagelartige: nach phylogenomischen Daten ab 138 - 133 MA §)

Asteraceae s. Compositae (Korbblütler); *Tubulifloridites lilliei* 72,1 MA §

Asterales (= O Asternartige) ab M-Eozän nachweisbar

(Asterales: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §)

(Asteriden: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)

(Asteriden I/Lamiiden: nach phylogenomischen Daten ab 95 - 94 MA §)

(Asteriden II/Campanuliden: nach phylogenomischen Daten ab 95 - 94 MA §)

Asimia ab O-Kreide (ad Annonaceae)

(Austrobaileales: nach phylogenomischen Daten ab 179 MA, Spanne 210 – 163 MA §)

Avokatobirne (*Persea*) ab O-Kreide

Bambus ab O-Kreide

Banane (*Musa*) ab M-Eozän

Barnadesioideae (basalster rezenter) Tribus der Asteraceae: *Tubulifloridites lilliei* 72,1 MA
(s. PNAS 116: 14083)

Berberitzengewächse (Berberidaceae) ab Oligozän, naA ab Maastricht (Hell Creek)

(Berberidopsidales: nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §) (rezent: nur

Chile und östliches Australien)

Betula (Birke) ab O-Kreide

Betulaceae (Birkengewächse, incl. Hasel, Erle) ab O-Kreide

Bignoniaceae (Bignonien) ab O-Kreide

Binsengewächse (Junaceae) ab Oligozän

Bittereschengewächse (Simaroubaceae) ab Eozän

Blumenrohrgewächse (Cannaceae) ab Oligozän, fraglich ab O-Kreide

Bombacaceae (Affenbrotbaumgew.) ab Oligozän (Bombacoideae ab Santon-Campan, 84-80 MA; Pollen ähnlich *Bombax* aber Maastricht, 69 MA: *Bombacacidites*)

Boraginaceae (Rauhblattgew.) ab Eozän

(Boraginales: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §)

Brasenia ab O-Kreide (ad Cabombaceae, Nymphaeales)

Brassicales (Stammgruppe): *Dressiantha bicarpelata*, 89,8 MA §

(Brassicales = O Kreuzblütlerartige: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §)

Braunwurzgewächse (Scrophulariaceae) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Brennesselgew. (Urticaceae) ab O-Kreide

Bromeliaceae (Ananasgw.) ab Eozän, lt. Nat. 428, 479 aber schon mindestens vor 60 MA

Bruniaceae: (heute nur Kap-Flora): ab O-Kreide (TAYLOR et al.)

(Bruniales, ad Campanuliden, nach phylogenomischen Daten ab 82,7 – 78,9 MA §)

Buche (*Fagus*) ab M-Kreide

Buchenartige (O; Fagales) ab 93,5 MA*, naA ab Santon (PNAS 106, 3853)

Buchengew. (Fagaceae) ab M-Kreide (vor Santon, ? Cenoman)

Butomaceae (Schwanenblumengewächse) ab Kreide

Buxaceae (Buxbaumgew.) ab ob. U-Kreide (Potomac-Flora: *Spanomera*) (Alb)

Buxales (Stammgruppe): *Spanomera marylandensis*, 100,5 MA §

(Buxales): nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §, naA 125 MA, Spanne 157 – 114 MA, ebenfalls §)

Byblidiaceae (Regenbogenpflanzengewächse): mind. ab Eozän

Cabombaceae (Haarnixengewächse) ab U-Kreide (Alb: *Scutifolium*)

Cactaceae (Kakteen) evtl. ab Eozän (*Eopuntia*: M-Eozän von Utah) (mit Ausnahme einer Art auch heutzutage auf Amerika beschränkt!; 100 – 130 Gattungen mit 1500 – 1800 Arten)

Caesalpinia ab Eozän

Caesalpinioideae (Johannisbrotgew., UF der Fabaceae) ab O-Kreide

Calamus (Rotang, eine Palmengattung) ab Eozän

Calycanthaceae (Gewürzstrauchgewächse) (ad O Laurales): ab Kreide

Campanulaceae (Glockenblumengewächse) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Canellales (O; Kaneelgewächse): ab 121 MA

(Canellales), ad Magnoliiden, nach phylogenomischen Daten ab 140 - 132 MA §)

Canna ab ? O-Kreide

Cannabaceae (Hanfgewächse): nachgewiesen im Maastricht (Hell Creek); naA

Aphananthe creacae, 66 MA §

Cannaceae (Blumenrohrgewächse) ab Oligozän, fraglich ab O-Kreide

Capparidaceae = Capparaceae (Kapernstrauchgew., Kreuzblütler) ab O-Kreide (TAYLOR et al.)

Caprifoliaceae (Geißblattgew.) ab O-Kreide, lt. TAYLOR et al. ab Eozän

Caprinus (Hainbuche, ad F Betulaceae) ab Paläozän (naA Eozän)

Carex (Sandsegge) ab Oberoligozän

Carya (Hickory; ad Juglandaceae): ab Paläozän

Caryophyllaceae (Nelkengewächse) ab Oberkreide (s. CLEAL/THOMAS 2009)

Caryophyllales (O; Nelkenartige) ab 83,5 MA*

(Caryophyllales: nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §)

Castanea (Edelkastanie) ab O-Kreide

Castanopsis (Scheinkastanie): Erstrnachweis im U-Eozän (52 MA) von Patagonien, heute in Asien und Neuguinea. Im U-Eozän Patagoniens dominierend, Vorfahren waren wohl aus Nordamerika eingewandert. Südamerika, Antarctica und Australien waren damals noch miteinander verbunden; die kühl-feuchten Regenwälder sind dann im südlichen Südamerika erloschen, zuvor aber auf der südlichen Route nach Australasien und Südost-Asien gewandert. Heute 120 Arten von *Castanopsis*, dominierender Baum in niedrigen Bergregionen von Neuguinea bis zum Himalaya und Japan (Sci. 364: 972).

Castaneoideae (Edelkastanienähnliche, UF der Fagaceae): ab Santon

Casuarina (Kasuarie) ab Alb (Potomac-Flora)

Casuarinaceae (Kasuariengewächse) ab Alb (Potomac-Flora)

Celastraceae (Spindelbaumgewächse) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

(Celastrales = O Spindelbaumartige: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)

Celtis: Paläozän (PNAS 106, 3853)

Centauria: mindestens ab 4,6 MA (s. PNAS 116: 14083)

Ceratophyllum: Nachweis im Paläozän

Cercidiphyllaceae (Judasbaumblattgewächse; ad Saxifragales) ab O-Kreide

Cercidiphyllum (Judasbaumblatt) ab O-Kreide

Chenopodiaceae (Geißfußgew.: Queller, Spinat, Rüben): ab Oligozän;

lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Chloranthaceae: ab Hauterive/Barreme, naA. ab 121 MA* (*Chloranthistemon*);

§: *Asteropollis* sp., 121 MA

Cichorium vom *intybus*-Typ (Gemeine Wegwarte): ab 22 MA (s. PNAS 116: 14083)

Cinnamomum (Kampferbaum): ab U-Kreide, naA ab O-Kreide

Cistaceae (Sonnenröschen, Zistrosen): wahrsch. ab Eozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Citrus: ab O-Miozän (ältester Nachweis: *C. linczangensis*, 8 MA, Yunnan).

Citrus entstand im späten Miozän in Yunnan, Myanmar oder NE-Indien südöstlich des Himalaya. Vor 6 – 8 MA setzte eine massive Radiation von *Citrus* in SO-Asien ein, einhergehend mit einer Abschwächung des Monsuns und Übergang zu trockenerem Klima. Zeitgleich kam es in SO-Asien zu einer schnellen Radiation vieler anderer Pflanzengruppen und Migration von Säugern. Im frühen Pliozän vor ca. 4 MA breitete sich *Citrus* nach Australien aus; dort bisher mit den Gattungsnamen *Eremocitrus* und *Microcitrus* bezeichnet. Auch andere Angiospermen wanderten zu jener Zeit von Westen nach Osten, erleichtert durch den Aufstieg der Inselwelt z.B. von Wallacea im späten Miozän und Pliozän.

Die Tachibana-Mandarine (Japan, Taiwan, Ryukyu-Archipel)

erreichte diese Inseln vom Festland aus wohl im frühesten Pleistozän vor ca. 2 MA bei eiszeitbedingt niedrigem Meeresspiegel, wodurch Landbrücken entstanden (Nat. 554: 311).

Clethraceae (Scheinellergewächse): im baltischen Bernstein nachgewiesen

Clusiaceae: ab Turon (TAYLOR et al.); naA Stammgruppe ab 89,8 MA (*Paleoclusia chevalieri*) §

(Commeliniden: nach phylogenomischen Daten ab 138 - 133 MA §)

(Commelinales = O Commelinaartige: nach phylogenomischen Daten ab 99 MA §)

Compositae (Korbblütler): Körperfossilien ab 47,5 MA; unstrittige Pollen aus Neuseeland und der Antarktis *Tubulifloridites lilliei* 72,1 MA § (76 – 66 MA); nach molekularen Daten sind die Asteraceae vor ca. 83 MA entstanden (PNAS 116: 14083).

Comptonia (Farnmyrte; ad Myricaceae = Gagelstrauchgewächse): ab M-Eozän

Connaraceae (ad O Oxalidales): im baltischen Bernstein (GRÖHN)

Convolvulaceae (Windengewächse; ad Solanales): ab O-Paläozän (Thanet) (Indien) (PNAS 115: 6028)
 Coriariaceae (Gerberstrauchgewächse) ab Oligozän
 Cornaceae (Hartriegelgewächse) ab unterste O-Kreide (Santon lt. TAYLOR et al., aber Bernstein von Myanmar/99 MA lt. online-Fossiliste von A. J. ROSS) (*Eoepigynia*)
 Cornales: *Hironoia fusiformis*, 89,8 MA §
(Cornales = O Hartriegelartige: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)
Cornus (Hartriegel) ab O-Kreide (lt. TAYLOR et al. mind. ab Eozän)
Corylopsis (Scheinhasel): ab U-Eozän (Mol Phyl Evol 56: 675)
Corylus (Haselnuss) ab O-Kreide (z.B. ob. Maastricht Russlands: Nat. Ru. 5/09, 495)
 (+) *Credneria* (ad F Platanaceae): unterste bis oberste O-Kreide
(Crossosomatales: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)
Crudia (ad Johannisbrotgewächse): ab Eozän
 Cruziferae (Kreuzblütler: Senf, Kohl): ab Eozän, naA. ab Pliozän;
 lt. GRÖHN im baltischen Bernstein
 Cucurbitaceae (Kürbisgewächse: Gurke, Melone, Kürbis) ab Eozän
 Cucurbitales (O; Kürbisartige) ab 54,8 MA*
 Cunoniaceae (Cunoniengewächse, ad Oxalidales): mindestens ab unterste O-Kreide (Bernstein von Myanmar/99 MA; online-Fossiliste von A.J.ROSS) (*Tropidogyne* aus Myanmar);
 naA Stammgruppe Cunoniaceae: *Platydiscus peltatus*, 78,9 MA §
Curtisia ab U-Eozän
 Curtisiaceae (rezent monotypisch): ab U-Eozän (London Clay)
Cyclanthus (Scheibenblumengewächse, Cycloanthaceae) ab Eozän (England, Deutschl., auch Messel; heute nur noch neotropisch)
Cyclocarya (Ringflügelnuss, ad Juglandaceae): ab O-Paläozän
 Cyperaceae (Riedgräser, Carex, Papyrus) ab O-Kreide
 Cyrillaceae (ad Ericales) ab Oligozän

Dalbergia ab O-Kreide
Davidia (Taschentuch- oder Taubenbaum, ad Cornaceae vel Cornales: Nyssaceae): ab Paläozän,
 naA ab Campan (Horshoe Canyon Formation, Alberta)
 (+) *Dewalquea*: Alb bis Paläogen
 Dilleniaceae (Pfingstrosengewächse) ab Eozän
(Dilleniales = O Rosenapfelgewächse: nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §)
 Dioscoreaceae (Yamsgew.) ab Oligozän
Dioscorea ab Oligozän
(Dioscoreales: nach phylogenomischen Daten ab 138 - 133 MA §)
Diospyros (Kakipflaume) ab O-Kreide
 (Dipsacales = Kardenartige, ad Campanuliden, nach phylogenomischen Daten ab 82,7 – 78,9 MA §)
Diptamnus (Diptam) ab Pliozän
 Doldenblütlerartige (O; Apiales syn. Araliales) ab 37 MA*
 Doldengewächse (F; Umbelliferae: Möhre, Kümmel, Dill) ab O-Kreide
 (kontra: s. Ordnung Apiales, ab 37 MA*)
Dracaena (Drachenbaum) ab Paläozän; im Miozän Pollen in Europa nachweisbar
 Droseraceae (Sonnentaugew.) ab Oligozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein
 (+) *Dryophyllum* (Kastanieneichse): O-Kreide bis Eozän

 Ebenaceae (Ebenholzgewächse) ab O-Kreide; lt. TAYLOR et al. mind. ab Eozän
 Edelkastanie (*Castanea*) ab O-Kreide
 Edelkastanienähnliche (Castaneoideae, UF der Fagaceae): ab Santon

Efeu (*Hedera*) ab O-Kreide
 Efeuartige (Araliaceae) ab Apt/Alb (lt. TAYLOR et al. ab Eozän)
 Eiche (*Quercus*) ab Campan (TAYLOR et al. : Eozän)
Eichhornia (Wasserhyazinthe) ab O-Eozän
 Eierfruchtbaumgewächse (Hernandiaceae) ab Miozän
 Eisenkrautgewächse (Verbenaceae) ab Eozän
 Elaeocarpaceae (ad O Oxalidales): im untersten Paläozän nachgewiesen (Sci. 296, 2379); *Sloanea ungeri*, 61,6 MA §
 Engelhardieae (UF der Juglandaceae): ab Eozän
 Enziangewächse (Gentianaceae) ab U-Eozän
 Enzianartige (O; Gentianales) ab 33,7 MA*
 Ericaceae (Heidekrautgew., z.B. Rhododendron, Heidelbeere) ab O-Kreide (TAYLOR et al.: Turon)
 Ericales (O; Heidekrautartige) ab 89 MA*; *Paleoenkianthus sayrevillensis*, 89,8 MA §
Ericales: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)
 Erle (*Alnus*) ab Paläozän, naA Eozän
 (Escalloniales = O Eskalloniengewächse: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §)
 Esche (*Fraxinus*) ab O-Kreide
 Essigbaumgewächse (Anacardiaceae) ab Oligozän
Eucalyptus ab O-Kreide, auch im U-Eozän von Patagonien (52 MA)
 Eucommiaceae (Kautschukgewächse) ab Paläogen (TAYLOR et al.: Oligozän) (monotypisch)
Core-Eudicoten: nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §)
Kronen-Eudicoten: nach phylogenomischen Daten ab 132 MA, Spanne 161 - 125 MA §;
 tricolpate Pollen ab Barreme-Apt-Grenze/125 MA)
 Euphorbiaceae (Wolfsmilchgew.) ab O-Kreide (TAYLOR et al.: Pollen ab Paläozän, Holz ab Oberkreide)
Eurya (Theaceae) ab M-Miozän (damals in Dänemark!)

Fabaceae (Hülsenfrüchtler): ab unterstes Paläozän (65,35 MA, d.h. ca. 700 TA nach der KTG, zunächst in Nordamerika, kurz danach auch in Argentinien) (Sci. 366: 977)
Fabales (Schmetterlingsblütenartige): ab Alb (105 MA) (Quillajaceae: *Dakotanthus*)
Fabales: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)
 Fagaceae (Buchengew.) ab M-Kreide (vor Santon, ? Cenoman); heute 10 Gattungen, über 900 Arten; sehr große Biomasse, dominierend in den Wäldern der Nordhemisphäre von gemäßigten Breiten bis in die Tropen, besonders auch in den südostasiatischen Tropen
 Fagales (O; Buchenartige) ab 93,5 MA, naA ab Santon (PNAS 106, 3852); naA *Caryanthus triasseris*, 93,9 MA §; Pollen, die auf Fagales deuten, ab M-Cenoman (New Phytol. 223: 83)
Fagus (Buche) ab M-Kreide
 Feige (*Ficus*) ab O-Kreide
 Fieberkleegegewächse (Menyanthaceae) ab Oligozän
Fingerfruchtgewächse (Lardizabalaceae): ab frühes Alb (*Kajanthus*) (New Phytol. 223: 83)
 Flacourtiaceae: nachgewiesen im Maastricht (Hell Creek)
Fothergilla (Federbuschstrauch): ab U-Eozän (Mol Phyl Evol 56: 675)
Fraxinus (Esche) ab O-Kreide
 Froschbissgewächse (Hydrocharitaceae) ab Oligozän
Froschlöffelgewächse (Alismataceae) ab U-Kreide; naA fraglich ab U-Kreide

Gagelstrauch (*Myrica*) ab O-Kreide, naA ab U-Kreide
 Gagelstrauchgew. (Myricaceae) ab Santon (Pollen)

Gänsefußgewächse (Chenopodiaceae) ab Oligozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

(Garryales: nach phylogenomischen Daten ab 95 - 94 MA §)

Geißblatt (*Lonicera*) wahrsch. ab O-Kreide

Geißblattgewächse (Caprifoliaceae) ab O-Kreide, lt. TAYLOR et al. ab Eozän

Gentianaceae (Enziangewächse) ab U-Eozän (TAYLOR et al.)

Gentianales (O; Enzianartige) ab 33,7 MA*

(Gentianales: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §)

Geraniaceae (Storchschnabelgew.) ab Eozän

Glockenblumengewächse (Campanulaceae) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Gordonia (ad Theaceae): ab Eozän

Graminaceae (Gräser: Getreide, Zuckerrohr, Bambus): ab O-Kreide

(Blüten ab 94 MA: Sci. 324, 28)

Gunnera (Mammutblatt): ab O-Kreide (Pollen)

Gunneraceae (Mammutblätter): ab O-Kreide (rez. 1 Gattung)

(Gunnerales: nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §)

Haarnixengewächse (Cabombaceae): ab U-Kreide

Hahnenfußgewächse (Ranunculaceae): Stammformen ab ob. Barreme/unt. Apt

(*Leefructus*)

Hainbuche (*Carpinus*) ab Paläozän (naA Eozän)

Haloragaceae (Tausendblattgew.) ab Campan/Maastricht

Hamamelidaceae (Zaubernussgew.) ab Apt/Alb, naA (TAYLOR et al.) ab O-Kreide

Hamamelidoideae: *Allonia decandra*, *Androdecidua endressi*: 83,6 MA §

Hamamelis (Zaubernuss) ab O-Kreide, naA erst ab Eozän (Mol Phyl Evol 56: 675)

Hanfgewächse (Cannabaceae): nachgewiesen im Maastricht (Hell Creek)

Hartheugewächse (=Johanniskrautgewächse, Hypericaceae): lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Hartriegel (*Cornus*) ab O-Kreide, lt. TAYLOR et al. mind. ab Eozän

Hartriegelgewächse (Cornaceae) ab unterste O-Kreide (Cenoman; Bernstein Myanmar)

Haselnuss (*Corylus*) ab O-Kreide (z.B. ob. Maastricht NW-Russlands)

Hedera (Efeu) ab O-Kreide

Heidekrautartige (O; Ericales) ab 89 MA*

Heidekrautgewächse (Ericaceae) ab O-Kreide (Turon)

Helobiae (Sumpfliliengew.) ab Kreide

Hemerocallidaceae (Tagliliengewächse) ab Eozän

Hernandiaceae (Eierfruchtbaumgewächse) ab Miozän

Hippocastanaceae (Rosskastaniengewächse): lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Hippuridaceae (Tannenwedelgew.) ab ?Oligozän

Hortensienengewächse (Hydrangeaceae): ab Turon (TAYLOR et al.)

Hülsenfrüchtler (Leguminosae = Fabaceae) ab unterstes Paläozän (65,35 MA)

Hundsgiftgewächse (Apocynaceae) ab O-Kreide

Hydrangeaceae (Hortensienengewächse): ab Turon (TAYLOR et al.)

Hydrocharitaceae (Froschbissgew.) ab Oligozän

Hypericaceae (Johanniskrautgewächse) ab Miozän

Icacinaceae: ab Paläozän

(Icacinales: nach phylogenomischen Daten ab 95 - 94 MA §)

Igelkolbengewächse (Sparganiaceae) ab Kreide

Ilex (Stechpalme) ab Oligozän; naA ab Eozän

Illiciaceae (Sternanisgewächse): fraglich ab U-Kreide (*Anacostia*);

Illicium im Eozän nachgewiesen

Ingwergewächse (Zingiberaceae) ab unt. O-Kreide
Ipomoea ab O-Paläozän (Thanet) (Indien) (PNAS 115: 6028)
Iridaceae (Schwertliliengew.) ab Miozän
Iris ab Miozän
Iteaceae (Rosmarinweiden) fraglich ab Turon (ad Saxifragales)

Johannisbrotgewächse (Caesalpinioideae, UF der Fabaceae): ab O-Kreide
Johanniskrautgew. (Hypericaceae) ab Eozän (lt. GRÖHN, Bernstein)
Judasbaumblatt (*Cercidiphyllum*) ab O-Kreide
Judasbaumblattgewächse (Cercidiphyllaceae) ab O-Kreide
Juglans (Walnuss) ab O-Kreide
Juglandaceae (Walnussgew.) ab Cenoman, naA (TAYLOR) Blüten ab Senon,
sonst ab O-Paläozän (Blüten: *Manningia*, Senon Schwedens); naA *Polyptera
manningi* 64,4 MA §
Junaceae (Binsengew.) ab Oligozän

Kakaobaum (*Sterculia*) ab O-Kreide
Kakipflaume (*Diospyros*) ab O-Kreide
Kakteen (Cactaceae) evtl. ab Eozän (*Eopuntia*, M-Eozän von Utah)
Kampferbaum (*Cinnamomum*) ab O-Kreide, naA ab U-Kreide
Kaneelgewächse (O; Canellales) ab 121 MA*
(Kaneelgewächse = Canellales), ad Magnoliiden. nach phylogenomischen Daten ab 140 - 132 MA
§)

Kapernstrauchgewächse (Capparidaceae = Capparaceae) ab O-Kreide (TAYLOR et al.)
Kastanieneichen s. *Dryophyllum*

Kasuariengewächse (Casuarinaceae) ab Alb

Kautschukgewächse (Eucommiaceae) ab Paläogen
Klebsamengewächse (Pittosporaceae) ab Oligozän; lt. GRÖHN im baltischen
Bernstein

Kleinhovia (ad Malvaceae): ab U-Eozän (rezent Indonesien, Malaysien und Umgebung)

Knöterichgewächse (Polygonaceae) ab Oligozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Kohlbaum (*Pisonia*) ab O-Kreide (wohl Senon)

Kokospalmen: nachweisbar im M-Eozän von Monte Bolca

Kommelinengewächse: lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

(Commelinales = O Commelinaartige: nach phylogenomischen Daten ab 99 MA §)

Korbblütler (Compositae): unstrittige Pollen ab 76 – 66 MA (Antarktis), Körperfossilien
ab 47,5 MA; auch im baltischen Bernstein vertreten

Krähenbeere (*Empetrum*): ihr Vorkommen im südl. Südamerika beruht auf einem einzigen
Ereignis der Einschleppung durch einen Zugvogel im Laufe des M-Pleistozäns,
ausgehend vom nordwestlichen Nordamerika (PNAS 108, 6520).

Kreuzblumengewächse (Polygalaceae) ab Eozän

Kreuzblütler (Cruciferae: Senf, Kohl, Rüben) ab Eozän;

lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Kreuzdorngewächse (Rhamnaceae): ab O-Kreide (TAYLOR et al.)

Kürbisartige (O; Cucurbitales): ab 54,8 MA*

Kürbisgewächse (Cucurbitaceae: Kürbis, Melone, Gurke) ab Eozän

Labiatae (F; Lippenblütler) ab Pliozän (ad O Lamiales)

Lactoridaceae (ad Piperales; rezent monotypisch, Relikt auf den Juan Fernandez
Island vor Chile): ab Turon-Campan, in der O-Kreide weiter verbreitet

Laichkräuter (Potamogetonaceae) ab O-Kreide, evtl. U-Kreide

Lamiales (O; Lippenblütlerartige) ab 33,7 MA*
(Lamiales: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §)
Lardizabalaceae (Fingerfruchtgewächse, ad Ranunculales): ab frühes Alb (New Phytol. 223: 83)
Lauraceae (Lorbeergewächse): ab U-Kreide (*Araripia* im Apt/Alb Brasiliens,
Potomacanthus frühes bis mittl. Alb)
Laurales (O; Lorbeerartige): ab 105,5 MA*; naA *Virginianthus calycanthoides*, 104,7 MA §
(mittl. Alb)
(Laurales, ad Magnoliiden. nach phylogenomischen Daten ab 140 - 132 MA §)
Leguminosae s. Fabaceae
Leinblattgewächse (Santalaceae, z.B. Bergflachs) ab Eozän
Leinkrautgewächse (Linaceae) ab Eozän
Lemnaceae (Wasserlinsengew.) ab Oligozän (zu der Familie gehört *Wolffia*, 1,5 mm lang,
kleinste Blütenpflanze)
(Liliales: nach phylogenomischen Daten ab 138 - 133 MA §)
Liliaceae (Liliengew.) angeblich ab U-Kreide, sicher ab O-Kreide. Entstehung der Liliales
in Gondwana
Linaceae (Leinkrautgewächse) ab Eozän
Linde (*Tilia*) ab Eozän
Lindengewächse (Tiliaceae) bereits im untersten Paläozän (Sci. 296, 2379)
Lippenblütler (Labiatae) ab Pliozän
Lippenblütlerartige (O; Lamiales) ab 33,7 MA*
(Lippenblütlerartige = Lamiales: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §)
Liquidambar (Amberbaum) ab O-Kreide
Liriodendroideae (UF der Magnoliaceae s.l.) ab ob. Alb (*Archaeanthus*)
Liriodendron (Tulpenbaum) ab O-Kreide
Lomatia (ad Proteaceae): ab Eozän
Lonicera (Geißblatt) wahrsch. ab O-Kreide
Loranthaceae (Riemenblumengewächse, Mistelgew.) ab Oligozän; lt. GRÖHN im baltischen
Bernstein
Lorbeer (*Laurus*) ab O-Kreide, naA ab Paläozän
Lorbeerartige (O; Laurales) ab 105,5 MA*
Lorbeergew. (Lauraceae) ab Apt/Alb
Lotusblume (*Nelumbo*) ab O-Kreide (Campan-Maastricht), fraglich im Alb Portugals
Lotusblumen (Nelumbonaceae): ab U-Kreide (Potomac-Flora: *Nelumbites*)
Lythraceae (Weiderichgewächse = Blutweiderichgewächse; ad Myrtales): mind. ab Eozän
„Magnolia“ ab Alb (Potomac-Flora)
Magnoliaceae: ab Barreme/Apt, Pollen wahrscheinlich ab Valangin
(? *Endressinia*, U-Kreide; *Archaeanthus*: ob. Alb bis mittl. Cenoman)
Magnoliales (O; Magnolienartige) ab 96 MA*
(Magnoliales: nach phylogenomischen Daten ab 140 - 132 MA §)
Mahagonigewächse (Meliaceae) ab Eozän
Maleae (Tribus innerhalb der Rosaceae): nach phylogenomischen Daten ab 48,4 MA
(Hortic. Res. 6: 128)
Malpighiaceae (Malpighiengewächse): ab Eozän
Malpighiales (O): ab O-Kreide; nach molekul. Daten ab Mittelkreide (112-94 MA)
(Malpighiales: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)
Malvaceae (Malvengewächse): ab Maastricht (PNAS 106, 3853)
Malvales (O; Malvenartige) ab 68 MA*
(Malvales: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §)
Mammutblatt (*Gunnera*; Gunneraceae): ab O-Kreide (Pollen)

Mangroven­gewächse (Rhizophoraceae): ?Kreide, ?O-Eozän, ab Oligozän
 Marantaceae (Pfeilwurzgewächse) ab Oligozän
 Maulbeergewächse (Moraceae): ab O-Kreide (TAYLOR et al.)
 Meliaceae (Mahagonigewächse) ab Eozän; naA *Toona sulcata* 47,8 MA §
Menispermaceae (Mondsamengewächse) ab Apt/Alb (Potomac-Flora), naA fraglich ab
 M-Kreide (*Callicrypta*, Sibirien), sicher ab O-Turon (*Prototinomiscium*, Tschechien)
 (Mobot.org)
 Menyanthaceae (Fieberklee­gew.) ab Oligozän
(Mesangiospermen: nach phylogenomischen Daten ab 164 MA, Spanne 193 – 140 MA §)
 (Metteniusales: nach phylogenomischen Daten ab 95 - 94 MA §)
 Mimosoideae (Mimosengewächse, UF der Fabaceae) ab O-Kreide
 Mistelgewächse (Loranthaceae) ab Oligozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein
 Mohn (*Papaver*) ab O-Eozän
Mondsamengewächse (Menispermaceae) ab Apt/Alb
Monocoten: ab 113 MA (*Liliacidites* sp., §) (Apt) (New Phytol. 223: 83)
 Moraceae (Maulbeergewächse): ab O-Kreide (TAYLOR et al.)
 Muskatnussgewächse (Myristicaceae) ab O-Kreide
Musa (Banane) ab M-Eozän
Myrica (Gagelstrauch) ab O-Kreide, naA ab U-Kreide
 Myricaceae (Gagelstrauchgewächse) angeblich ab U-Kreide, lt. TAYLOR et al.
 aber ab Santon (Pollen)
 Myristicaceae (Muskatnussgew.) ab O-Kreide
 Myrsinaceae (Myrsinengewächse): im baltischen Bernstein
 Myrtaceae (Myrtengewächse, z.B. Gewürznelkenbaum, Eukalyptus): ab O-Kreide;
 naA Stammgruppe ab 83,6 MA §; Kronengruppe: *Paleomyrtinaea princetonensis* 56 MA §
 Myrtales (O; Myrtenartige) ab 85,8 MA*; naA *Esgueiria* sp., 89,8 MA §

 Nachtkerzengew. (Onagraceae) ab Maastricht
 Nachtschattengew. (Solanaceae) ab U-Eozän (*Physalis*; 52,2 MA; Patagonien; Sci. 355:71)
 (die Familie muss aber schon viel älter sein und vor dem endgültigen Auseinanderbrechen
 von Gondwana diversifiziert sein)
 Nachtschattenartige (O; Solanales): ab 52,2 MA (s. Solanaceae)
 Najdaceae (Nixenkrautgew.) ab Pliozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein
 Nelkenartige (O; Caryophyllales) ab 83,5 MA*
 Nelkengewächse (Caryophyllaceae) ab O-Kreide
Nelumbo (Lotusblume) ab O-Kreide Campan-Maastr.); fraglich im Alb Portugals
Nelumbonaceae (Lotusblumen): ab U-Kreide (*Nelumbites*: Potomac-Flora; mittl./ob. Apt)
Nerium (Oleander) ab O-Kreide
 Nixenkrautgewächse (Najdaceae) ab Pliozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein
 Nothofagaceae: Pollen ab Santon, Holz ab O-Kreide
Nothofagus (Südbuche) ab Santon (naA mind. ab Eozän)
Nymphaeaceae (Seerosengew.) ab 121 MA* (z.B. Alb: *Brasenites*); naA
Monetianthus mirus, 113 MA §
(Nymphaeales: nach phylogenomischen Daten ab 198 MA, Spanne 236 – 180 MA §)
Nypa (eine Gattung der Palmen) ab unt. O-Kreide (“100 MA”)
Nyssa (Tupelobaum) ab Kreide (TAYLOR et al.)

 Ölbaum (*Olea*) ab O-Kreide, naA ab Paläogen
 Oleaceae (z.B. Ölbaum, Flieder, Esche) ab O-Kreide, lt. TAYLOR et al. ab Eozän
 Oleander (*Nerium*) ab O-Kreide
 Onagraceae (Nacht­kern­zew., z.B. Weidenröschen) ab Maastricht

Orchidaceae (Orchideen; ad Asparagales):

Nachweis ab Eozän (baltischer Bernstein, 40 – 55 MA;

rez. 26000 – 28000 Arten; größte Familie des Pflanzenreichs!), lt. Nat. 428, 479

aber schon vor mindestens 60 MA; nach molekularkladistischen Daten Kronengruppe bereits ab mittlerer O-Kreide; nach neuesten molekularen Phylogenien Orchideen ab 112 MA; seit 90 MA spalteten sich dann die größeren modernen Linien ab (Sci. 349: 914).

Orchideen gehören zur O Asparagales; Schwestergruppe ist eine Linie mit Asparagaceae, Amaryllidaceae, und *Molineria* (innerhalb der Asparagales);

basalste rezente Orchideen sind *Apostasia* + *Neuwiedia* (SO-Asien, Japan,

N-Australien). Genomduplikation an der Basis der Orchideen (Nat. 549: 379).

Osterluzeigew. (Aristolochiaceae): ab 89 MA*

Oxalidaceae (Sauerkleegew.) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Oxalidales: mindestens ab unterste O-Kreide (Bernstein von Myanmar/99 MA; online-Fossilliste von A.J.ROSS)

(Oxalidales: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)

Palmae = Arecaceae: ab Cenoman, naA ab Senon

Pandanaceae (Schraubenbaumgew.) ab O-Kreide (*Pandanites*)

(Pandanales: nach phylogenomischen Daten ab 138 - 133 MA §)

Papaver (Mohn) ab O-Eozän

Papilionoideae (Schmetterlingsblütler, UF der Fabaceae) ab O-Kreide

Pappel (*Populus*) ab Alb (Potomac-Flora)

Paracryphiaceae (Stammgruppe): *Silvianthemum suecicum*, 78,9 MA §

(Paracryphiales, ad Campanuliden, nach phylogenomischen Daten ab 82,7 – 78,9 MA §)

Passifloraceae (Passionsblumengewächse) ab Oligozän

Pentapetalae: Blüte, 100,5 MA §; *Dakotanthus*, spätes Alb (New Phytol. 223: 83)

Pentaphyllaceae ab Oligozän

Persea (Avokatobirne) ab O-Kreide

Petermanniaceae (ad O Liliales) ab Eozän

(Petrosaviales: nach phylogenomischen Daten ab 138 - 133 MA §)

Pfeffer (*Piper*) ab O-Kreide

Pfeffergewächse (O Piperales) evtl. ab Apt, eher ab Alb

Pfingstrosengewächse (Dilleniaceae) ab Oligozän

Pflaumengewächse (UF) ab Oligozän

Pfeilwurzgewächse (Marantaceae) ab Oligozän

Phragmites (Schilfrohr) ab O-Kreide

Physalis sp. ab U-Eozän (52,2 MA; Patagonien) (Sci. 355: 71); naA Stammgruppe:

Physalis infinemundi, 52,2 MA §

Phytolaccaceae (Kermesbeerengewächse; ad Caryophyllales): ab O-Kreide

(Picramniales: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)

Pimperussgewächse (Staphyleaceae) ab Pliozän

Piper (Pfeffer) ab O-Kreide

Piperales (O Pfeffergew.); *Hexagyne* ob. Apt (Crato-Formation) (New Phytol. 223: 83)

(Piperales, ad Magnoliiden; nach phylogenomischen Daten ab 140 - 132 MA §)

Pirolaceae (Wintergrüengew.) ab Miozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Pisonia (Kohlbaum) O-Kreide

Pistatia mind. ab Oligozän (ad Anacardiaceae)

Pistia (Wassersalat): nachgewiesen im Maastricht (Hell Creek)

Pittosporaceae (Klebsamengewächse) ab Oligozän; lt. GRÖHN im eozänen Bernstein

Platanaceae (Platanengew.) ab mittl./ob. Apt

Platanus ab O-Kreide

Poaceae (F Süßgräser): mindestens ab Alb (s. Poales)

Poales (O, Grasartige): mindestens ab Alb (Phyolithe und Epidermisstrukturen von Poaceae im Gebiss eines basalen Hadrosauroiden) (Nat. Sci. Rev. 5: 721); nächster Nachweis in der untersten O-Kreide (Bernstein von Myanmar/99 MA; online-Fossiliste von A.J.ROSS: *Programinis*) (Poaceae: rezent 600 Gattungen, 8000 Arten);

(Poales: nach phylogenomischen Daten ab 137 - 133 MA §)

Podostemonaceae (Stielfadengewächse) ab Oligozän

Pollen: unstrittige Angiospermenpollen: Valangin bis frühes Hauterive (139 – 131 MA);
fraglich: M-Trias (247 – 242 MA) (Nat. Plants 5: 461 §)

--- monosulcat: oberes Valangin (nach der Form der Pollen müssen Amborellales und Nymphaeales bereits vorher abgezweigt sein)

--- tricolpat (Eudicoten): ab oberes Barreme

--- tricolporat: ab oberstes Alb (New Phytol. 223: 83)

Polygalaceae (Kreuzblumengew.) ab Eozän

Polygonaceae (Knöterichgew.) ab Oligozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Populus (Pappel) ab Alb

Potamogetoniaceae (Laichkräuter): ab O-Kreide, naA ab U-Kreide

Primulaceae (Primelgew., auch Alpenveilchen) ab Pliozän

Proteaceae (Silberbaumgewächse) ab Alb, naA ab Cenoman (New Phytol. 223: 83)

Protea ab O-Kreide

Proteales: *Platanocarpus brookensis*, 104,7 MA §

(Proteales = O Silberbaumartige: nach phylogenomischen Daten ab 129 MA, Spanne: 159 – 120 MA §)

Prunoidea (UF Pflaumengewächse) ab Oligozän; lt. TAYLOR et al. *Prunus* mind.
ab M-Eozän

Prunus: Stammgruppe *Prunus cathybrownae* 49,4 MA §

Quercus (Eiche) ab Campan (TAYLOR et al.: ab Eozän)

Quillajaceae (ad Fabales, basale Familie der Fabales): ab Alb (105 MA) (*Dakotanthus*;
heute nur noch 2 Arten der Gattung *Quillaja* in Südamerika)

Quintiniaceae (monotypisch): ab O-Kreide

Radbaumartige (Ordnung; = Trochodendrales): nachgewiesen im Maastricht (Hell Creek)

Rafflesia seit ca. 12 MA (molekulare Daten)

Rafflesiaceae seit ca. 46 MA (molekulare Daten)

Rahmapfelgewächse (Annonaceae) ab O-Kreide

Ranunculaceae (Hahnenfußgew.): Stammformen ab ob. Barreme/unt. Apt
(*Leefructus* als Stammgruppenvertreter)

Ranunculales: *Teiceiraea lusitanica*, 113 MA §

(Ranunculales, basale Linie der Kronen-Eudicoten, nach phylogenomischen Daten ab Hauterive §)

Rauhblattgew. (Boraginaceae) ab Eozän

Rautengew. (Rubiaceae) ab U-Eozän

Reis (Tribus Oryzeae innerhalb der Familie Poaceae): ab oberste Kreide (*Changii indicum*)

Rhamnaceae (Kreuzdorngewächse) ab O-Kreide (TAYLOR et al.); naA Stammgruppen-
Rhamnaceae: *Coahuilanthus belindae*, 72,1 MA §

Rhizophoraceae (Mangrovengew.): ?Kreide, ?O-Eozän, ab Oligozän

Rhododendron ab Miozän; naA Stammgruppe: *Rhododendron newburyanum*, 56 MA §

Riedgräser (Cyperaceae) ab O-Kreide

Riemenblumengew. (Loranthaceae, z.B. Mistel) ab Oligozän

Rötegewächse s. Rautengewächse

Rohrkolben (Typhaceae) ab U-Kreide

Roridulaceae (fleischfressend) ab Eozän (baltischer Bernstein), rezent nur in Südafrika

Rosaceae (Rosengew.) ab O-Kreide (TAYLOR et al.: evtl. ab M-Kreide)

Rosales (O; Rosenartige): Nachweis ab Oberalb, naA spätestens Oberkreide

(Rosales: nach phylogenomischen Daten ab 107 - 103 MA §)

Rosides (rezent ca. 68000 Arten): Erstnachweis zwischen Turon und ob. Santon

(Rosides: nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §)

Rosmarinheide (*Andromeda*) ab O-Kreide

Roskastanie (*Aesculus*, ab Sapindaceae): ab Paläozän

Rubiaceae (Rötegewächse, syn. Rautengew., z.B. Waldmeister, Kaffeestrauch) ab U-Eozän

Rutaceae (Rautengewächse, z.B. Citrus, Diptam, Weinraute) ab Eozän; naA *Rutaspermum biornatum* 66 MA §

Sabal (eine Gattung der Palmen) ab O-Kreide, naA ab M-Eozän

Sabiaceae: *Meliosma prealba*, *Sabia microsperma*, *S. praeovalis*: 66 MA §

Sagittaria (Pfeilkraut) ab Alb

Salicaceae (Weidengewächse) ab Alb (TAYLOR et al.: unklar, mind. ab M-Eozän)

Salix (Weide) ab Alb oder O-Kreide

Sandelholzartige (O; Santalales): ab 49 MA*

Santalaceae (Leinblattgew.) ab Eozän

Santalales (O; Sandelholzartige) ab 49 MA*

Sapindaceae (Seifenbaumgewächse) ab Paläozän; naA *Aesculus hickeyi* 56 MA §

Sapindales (O; Seifenbaumartige) ab 65 MA*

Sapotaceae (Sapotengew.) ab Alb

Sarraceniaceae (Schlauchpflanzengewächse) ab Barreme

Sassafras ab Alb

Sauerdorngewächse (Berberidaceae) ab Oligozän

Sauerkleegewächse (Oxalidaceae) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Saururaceae (Eidechschwanzgewächse, ad O Piperales): ab M-Eozän (*Saururus* ab Eozän)

Saxifragaceae (Steinbrechgew., einschl. Stachel-, Johannesbeere) ab O-Kreide

Saxifragales (O; Steinbrechartige) ab 89 MA*; *Microaltingia apocarpela*, 89,8 MA §

Schilf (*Phragmites*) ab O-Kreide

Schmetterlingsblütler (Papilionoideae, UF der Fabaceae) ab O-Kreide

Schneeball (*Viburnum*) ab O-Kreide

Schraubenbäume (Pandanaceae) ab O-Kreide

Schwalbenwurzgewächse (Asclepiaceae) ab Oligozän

Schwanenblumengewächse (Butomaceae) ab Kreide

Schwertliliengewächse (Iridaceae: Iris, Gladiole, Krokus) ab Miozän (ca. 66 Gatt., 2244 Arten)

Scrophulariaceae (Braunwurzgewächse) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Seidelbastgewächse (Thymelaeaceae) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Seifenbaumartige (O; Sapindales) ab 65 MA*

Seifenbaumgewächse (Sapindaceae): ab Paläozän

Seegrassgewächse (Zosteraceae; Schwestergruppe der Potamogetonaceae): molekular-kladistisch ab M-Kreide, fossil ab Campan

Seerose (*Nelumbo*) ab O-Kreide

Seerosengewächse (Nymphaeaceae) ab 121 MA*

Silberbaumgewächse (Proteaceae) ab Alb

Simbaroubaceae (Bittereschengew.) ab Eozän

Smilax (Stechwinde) ab O-Kreide

Solanaceae (Nachtschattengew.) ab U-Eozän (52,2 MA) fossil nachgewiesen; da die Schwestergruppe Convolvulaceae bereits im Thanet nachweisbar ist, müssen auch die Solanaceae schon im Thanet existiert haben (PNAS 115: 6028)

Solanales (O; Nachtschattenartige) ab Thanet (s. *Ipomoea* und Convolvulaceae), Entstehung wohl in Ost-Gondwana

(Solanales: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §)

Sonchus: mindestens ab 5,4 MA (s. PNAS 116: 14083)

Sonnentaugewächse (Droseraceae) ab Oligozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Sparganiaceae (Igelkolben) ab Kreide

Sparganium (Igelkolben) ab O-Kreide

Spierstrauch (*Spiraea*) ab Oligozän

Spindelbaumgewächse (Celastraceae) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Spirodela (ad Araceae) ab Paläozän

Staphyleaceae (Pimpernussgew.) ab Pliozän

Stechpalme (*Ilex*) ab Oligozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein, naA ab Eozän

Stechpalmengewächse (Aquifoliaceae): ab Eozän

Stechwinde (*Smilax*) ab O-Kreide

Steinbrechartige (O Saxifragales) ab 89 MA*

Steinbrechgewächse (Saxifragaceae) ab O-Kreide (*Scandianthus* in der O-Kreide)

Sterculia (Kakaobaum) ab O-Kreide

Sterculiaceae ab O-Kreide

Sternanisgewächse (Illiciaceae): fraglich ab U-Kreide (*Anacostia*)

Stielfadengewächse (Podostemonaceae) ab Oligozän

Storchschnabelgewächse (Geraniaceae) ab Eozän

Südbuchengewächse (Nothofagaceae): ab O-Kreide (mindestens Santon)

Sumachgewächse (Anacardiaceae, z.B. Essigbaum) mind. ab Eozän

Sumpfliliengewächse (Helobiae) ab Kreide

(Superrosiden: nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §)

Tagliliengewächse (Hemerocallidaceae) ab Eozän

Tannenwedelgewächse (Hippuridaceae) ab ?Oligozän

Tapisciaceae: *Tapiscia occidentalis*, 37,8 MA §

Tausendblattgewächse (Haloragaceae) ab Campan/Maastricht

Teichrose (*Nelumbium*) ab O-Kreide

Tetracentron (ad Trochodendraceae): ab Eozän (Nordamerika), im

Miozän in Island, heute Relikt vorkommen in China

Theaceae (Teestrauchgewächse, Camelia) ab O-Kreide (TAYLOR et al.)

Thymelaeaceae (Seidelbastgewächse) lt. GRÖHN im baltischen Bernstein

Tilia (Linde) ab Eozän

Tiliaceae (Lindengewächse) bereits im untersten Paläozän (Sci. 296, 2379)

Torricellia ab 56 MA §

Torricelliaceae (ad Apiales – Doldenblütler): *Toricellia bonesii*, 56 MA §

Trapaceae (Wassernussgew.) ab Oligozän

Triuridaceae (ad O Pandanales) ab Turon (*Mabelia*, *Nuhliantha* im Turon)

Trochodendrales (Ordnung; = Radbaumartige): nachgewiesen im Maastricht (Hell Creek);

(Trochodendrales: nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §, naA 126 MA, Spanne 157 – 115 MA ebenfalls §)

Trochodendraceae (heute Relikt; 2 Arten in SO-Asien: *Trochodendron*, *Tetracentron*): ab O-Kreide

Trochodendron: mind. ab M-Eozän

Tulpenbaum (*Liriodendron*) ab O-Kreide; Unterfamilie Liriodendroideae ab ob. Alb

(*Archaeanthus*)
Tupelobaum (*Nyssa*) ab Kreide (TAYLOR et al.)
Typha (Rohrkolben) ab O-Kreide
Typhaceae (Rohrkolben) ab U-Kreide

Ulmaceae (Ulmen) ab Campan (TAYLOR et al.: Pollen ab Maastricht)
Ulmus (Ulme) ab O-Kreide (TAYLOR et al.: ab M-Eozän)
Umbelliferae (Doldengewächse) ab O-Kreide
(kontra: s. Ordnung Apiales, ab 37 MA*)
Urticaceae (Brennesselgew.) ab O-Kreide

(Vahliales: nach phylogenomischen Daten ab 90 - 87 MA §; rez. 1 Gattung)
Verbenaceae (Eisenkrautgew.) ab Eozän
Viburnum (Schneeball) ab O-Kreide
Viola (Veilchen): entstand gegen Ende des Eozäns in Südamerika, breitete sich vor ca. 20 MA über die anderen Kontinente aus, wobei Allopolyploidie eine wichtige Rolle spielte (System. Biol. 39: 239)
Vitaceae (Weinlaubgew.) ab O-Paläozän (60 MA); naA *Ampelocissus parvisemina* 56 MA §
(Vitales = O Weinrebenartige: nach phylogenomischen Daten ab 126 - 116 MA §)
Vitis ab O-Paläozän

Walnuss (*Juglans*) ab O-Kreide
Walnussgewächse (Juglandaceae) mind. ab Cenoman, naA ab Senon (TAYLOR et al.), ganz sicher sogar erst ab O-Paläozän (s. TAYLOR et al.)
Wasserhahnenfuß (*Batrachium*) ab Oligozän
Wasserhyazinthe (*Eichhornia*) ab O-Eozän
Wasserlinsengewächse (Lamnaceae) ab Oligozän
Wassersalat (*Pistia*): nachgewiesen im Maastricht (Hell Creek)
Weide (*Salix*) ab Alb oder O-Kreide
Weidengewächse (Salicaceae) ab Alb (TAYLOR et al.: unklar, mind. ab M-Eozän)
Weiblauchgewächse (Vitaceae) ab O-Paläozän (60 MA)
Windengewächse (Convolvula; ad Solanales): ab O-Paläozän (Thanet) (Indien) (PNAS 115: 6028)
Winteraceae (Winterrindengewächse) ab ob. Barreme (*Walkeripollis*) (New Phytol. 223: 83)
Wintergrüengewächse (Pirolaceae) ab Miozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein
Wolfsmilchgewächse (Euphorbiaceae) ab O-Kreide
Wunderblumengewächse ab O-Kreide

Yamsgewächse (Dioscoreaceae) ab Oligozän
Yucca: *Protoyucca* aus dem M-Miozän Nevadas als vermutlicher subtropischer Vorfahr

Zaubernuss (*Hamamelis*) ab O-Kreide
Zaubernussgewächse (Hamamelidaceae) ab Apt/Alb, naA (TAYLOR et al.) ab O-Kreide
Zingiberaceae (Ingwergew.) ab unt. O-Kreide (*Spirematospermum* O-Kreide bis Pliozän; EU, NA); naA *Spir. chandlerae* 77,8 MA § als Stammgruppen-Zingiberales (Zingiberales: nach phylogenomischen Daten ab 99 MA §)
Zistrosengewächse (Cistaceae) wahrsch. ab Eozän; lt. GRÖHN im baltischen Bernstein
Zosteraceae (See grasgewächse; Schwestergruppe der Potamogetonaceae): molekular-kladistisch ab M-Kreide, fossil ab Campan

* aktuelle Daten über den ältesten fossilen Nachweis nach Nat. 428, 555
 § fossile Kalibrierungspunkte nach Nat. Plants 5: 461 (2019) bzw. phylogenetische
 Datierung nach Nat. Plants 5: 461
 blau hinterlegt: Jura; grün hinterlegt: Unterkreide

Aktuelles Kladogramm (APweb, Stand 2/2010):

- Farne s.l.
- Nacktsamer:
 - Cycadales
 - Ginkgoales
 - Pinales + Gnetales
- ab jetzt: ANGIOSPERMEN
 - Amborellales (dik.)
 - Nymphaeales (dik.)
 - Austrobaileyales (dik.)
 - Magnoliden :
 - Chloranthales
 - Piperales + Camelliales
 - Laurales
 - Magnoliales
 - Monocoten :
 - Acorales
 - Alismatales
 - Petrosaviales
 - Dioscoreales + Pandanales
 - Liliales
 - Asparagales
 - an jetzt : COMMELINIDEN
 - Arecales
 - Poales
 - Commelinales
 - Zingiberales
- ab jetzt: EUDICOTEN
 - Ceratophyllales
 - Ranunculales
 - Sabiaceae + Proteales
 - Trochodendrales
 - Buxales
 - Gunnerales
 - Dilleniaceae
 - Saxifragales + Rosiden*
 - Santalales
 - Berberidopteridales
 - Caryophyllales
 - ab jetzt : ASTERIDEN
 - Cornales
 - Ericales
 - (Garryales + Gentianales + Lamiales + Solanales)
 - Aquifoliales
 - Asterales
 - Escalloniales
 - Bruniales
 - Apiales

- Paracryphiales
- Dipsacales

* ROSIDEN :

- Vitales
- Zygophyllales + a) Celastrales + Oxalidales + Malphigiales
b) Fabales + Rosales + Cucurbitales + Fagales
- Geraniales + Myrtales
- Crossosomatales
- Picramniales
- Sapindales
- Huerteales
- Malvales
- Brassicales

zusa-zusa

Zusammenstellung wichtiger fossiler Floren mit Schwerpunkt Deutschland/Mitteleuropa

1. Unterdevon

1.1 Siegenflora des Wahnbachtals bei Bonn (wahrsch. ob. Siegen)

Submers: *Taeniochrada decheniana* (Massenbestände), *Prototaxites* (Nematophyt),
Taeniochrada dubia

Übergangszone: *Sciadophyton steinmanni*

Landpflanzen: *Zosterophyllum rhenanum*, *Drepanophycus spinaeformis* (ca. 1 m),
Climaciophyton trifoliatum mit dreiblättrigen Quirlen (den Sphenophyllen sehr
ähnlich, aber sehr winzig, ca. 6 Quirle auf 1 cm); *Protolepidodendron (Estinno-*
phyton) wahnbachense (selten, zusammen mit *Zosterophyllum*); schilffartige
Bestände von *Stockmansella (Taeniochrada) langii*; *Sawdonia ornata*; *Sartilmania*
(*Dawsonites) jabachensis*. *Psilophyton burnotense* wurde separat gefunden und
lebte wahrsch. in etwas trockeneren Biotopen.

In Nachbartälern findet sich anstelle von *Stockmansella langii* die weitgehend sub-
mers lebende *Taeniochrada longisporangiata* zusammen mit *Prototaxites* sowie
- separat - *Zosterophyllum rhenanum*

Rekonstruktion: im Meer Wälder aus Riesentang (?: Nematophyten)*, im seichten Wasser der
Küste massenhaft Taeniochraden, auf den Schlickflächen *Sciadophyton*-Sterne und *Zosterophyllum*.

Sciadophyton bildet offenbar ganze Rasen an trocken gefallen Tümpeln, Seen und Sandbänken (Pionierpflanze). Weiter auf dem Land als echte Landpflanze *Drepanophycus* auf sandigeren, aber dennoch ständig feuchten Standorten, zusammen mit *Sawdonia*, *Stockmansella*, *Protolepidodendron*; *Psilophyton burnotense* getrennt auf evtl. trockeneren Standorten. Insgesamt war im Unterdevon die Landvegetation auf ufernahe oder sumpftartige Standorte beschränkt.

* Inzwischen geht man davon aus, dass Prototaxiten rein terrestrisch lebten.

1.2 Oberes Siegen von Rhynie/Schottland

Rhynia gwynne-vaughani (20 cm hoch), *Aglaophyton* (früher: *Rhynia*) *major* (50 cm); *Horneophyton lignieri*, *Asteroxylon mackiei* (50 cm); 15 Pilze; 5 Algenarten.

Rekonstruktion: offenbar ein Moorbiotop, das mehrfach überflutet wurde; z.T. kommen die Gattungen in reinen Beständen, z.T. gemischt vor. In der ersten Phase bildete der kleine *Rhynia gwynne-vaughani* einen Torf; als die Lebensbedingungen aquatischer wurden, trat *Horneophyton* auf; an trockeneren Stellen wuchs *Asteroxylon*, worauf sich dieser Zyklus wiederholte. In allen Rindenschichten der Rhizome von *Asteroxylon* findet sich regelmäßig ein Pilz (*Palaeomyces asteroxyli*) aus der Gruppe der Phycomyceten (wahrschl. Oomyceten), was für Mykorrhiza spricht.

1.3 Unterems von Waxweiler (oberstes Unterems: Klerf-Schichten)

Lebensraum waren Litoral (Watt), zeitweilig auftauchende Inseln, geschützte Buchten und Lagunen, Küstensümpfe sowie Ufer und feuchte Niederungen einmündender Flüsse; es ist von einem erheblichen Salzgehalt auszugehen.

Zonierung:

tiefere Wasser: bis ca. 50 m Wassertiefe *Prototaxites*-, „Algenbäume“ mit wahrschl. über 20 m Höhe

Gezeitenbereich: *Taeniocrada decheniana* und *T. dubia* (vorwiegend *dubia*)

unmittelbare Verlandungszone: *Zosterophyllum rhenanum* (in stärker marin beeinflussten Bereichen), *Stockmansella langii* (in stärker limnisch beeinflussten Bereichen), *Sciadophyton*.

Salzmarischen: *Drepanophycus*, *Gosslingia*, *Sawdonia* (in Waxweiler *S. spinosissima*), *Renalia*, *Psilophyton*, *Sciadophyton*

Liste nach FRANKE (Ferrantia 46: 46):

Nematophyten: *Mosellophyton hefteri* (= *Prototaxites hefteri*)

? *Pachytheca* sp.

Algen: *Wahnbachella?* sp., *Buthotrephis rebskei*
„Psilophyten“: *Sciadophyton laxum*, *Taeniocrada dubia*, ? *Stockmansella langii*,
Zosterophyllum rhenanum, *Sawdonia cf. ornata*, *Sawdonia spinosissima*,
Psilophytites sp., *Drepanophycus spinaeformis*, *Psilophyton arcuatum* =
Dawsonites arcuatus, *Psilophyton burnotense*
Farne s.l.: *Tursuidea paniculata*
inc. sed.: *Koeppenia eifeliensis*, *Rebskia musaeformis*

1.4 Alken/Mosel (Nellenköpfchen-Schichten, oberestes Unterems):

Taeniocrada dubia und *Psilophyton arcuatum* (syn. *Dawsonites arcuatum*) in Massenbeständen.
Ferner: *Zosterophyllum* sp., *Dawsonites jabachensis*, *Drepanophycus gaspianus*;
Chaetocladus hefteri, *Thamnocladus mosellae**, *Mosellophyton hefteri* (Samml. Geol.
Führer 89 S. 271) (*evtl. Spitzentrieb von *Prototaxites*)
Huvenia elongata

Zosterophyllen des Rheinlandes: *Distichophyton (Rebuchia)*, *Gosslingia*, *Renalia*, *Anisophyton*,
Sawdonia, *Zosterophyllum*, *Drepanophycus*.

1.5 (?) Siegen: Posongchong Formation, Yunnan-Provinz, China (wahrsch. ob Siegen).

Neben weit verbreiteten Taxa wie Zosterophyllen und Trimerophyten überwiegend endemische Arten, die nirgendswo anders gefunden wurden, als Folge einer Isolation; außerdem lag das betreffende Gebiet im U-Devon äquatorial, während Laurussia bei 10 bis 30 Grad südl. Breite lag, so dass auch klimatische Unterschiede (Sonneneinstrahlung, Feuchtigkeit) zwischen der laurussischen Flora und der Flora der Yunnan-Provinz bestanden haben könnten. Dafür große Ähnlichkeit mit der oberen Baragwanathia-Flora Australiens.

Taeniocradaceae: *Huia*

Trimerophyten: *Psilophyton primitivum*, evtl. *Hedeia sinica* (höher entwickelt als
Psilophyton)

Zosterophyllophyten: *Zosterophyllum australianum* (gleiche Art wie in Australien), *Z.* sp.,
Discalis, *Gumuia*

Lycophyta: *Halleophyton* (Prä-Lycopside, Rhizome 15 mm breit);

Baragwanathia (Lycopside, bis 32 mm breit, bei dem 32 mm breiten Rest handelt
es sich vermutlich um ein kriechendes Rhizom)

inc. sedis: *Stachyophyton* (bis 20 mm breit, evtl. mit planiertem Verzweigungs-
system), *Eophyllophyton bellum*; *Catenalis* (evtl. Alge), *Yunia*, *Celatheca*,
Adoketophyton, *Demersatheca*.

Die Breite der Achsen beträgt meist zwischen 0,8 und 4 mm, erreicht aber bei *Baragwanathia* bis
32 mm.

Die Flora ist in Hinblick auf die Entwicklung blattartiger Strukturen weiter fortgeschritten als anderswo zur gleichen Zeit:

- Bei *Adoketophyton* trägt jeder gestielte, fächerartige blattartige Anhängsel in einer ährenartigen Struktur (konvergent zu den Barinophyten) ein Sporangium an der adaxialen Seite des Stielchens, das zu dem Blatt führt; am distalen Ende ist das fächerförmige Blatt ca. 10 mm breit. Die Histologie der blattartigen Struktur ist nicht genau bekannt, daher lässt es sich nicht sicher entscheiden, ob es ein echtes Sporophyll ist. Das Blatt ist relativ starr. Es dürfte der Photosynthese und dem Schutz des Sporangiums gedient haben.
- Bei *Eophyllophyton* und *Celatheca* gibt es weniger starre, gelappte und nach einwärts gefaltete blattartige Strukturen; bei *Celatheca* umgeben sie nur die Sporangien, bei *Eophyllophyton* auch vegetative Strukturen (neben Sporangien):
 - *Eophyllophyton*: die Blätter sind bis 4 mm breit und bis 4,5 mm lang, stark geteilt, jedes Segment ist mit einem eigenen Gefäß vaskularisiert. Keine weitere anatomische Differenzierung, d.h. entweder handelt es sich um einen modifizierten Stiel oder aber um ein primitives Blatt, das sich noch nicht weit von dem achsialen Verzweigungssystem weg differenziert hat. Nach manchen Definitionen des Begriffs Megasporophyll würde es sich aber in beiden Fällen (Stiel oder echtes Blatt) um ein Megasporophyll handeln. Diese blattartigen Strukturen tragen keine Emergenzen. Einige der Blätter tragen kugel- bis nierenförmige Sporangien, angeordnet in Reihen an der adaxialen Oberfläche, an kurzen Stielen direkt an den Gefäßen. Sporentragende Blätter sind einwärts gekrümmt.
 - *Celatheca*: jedes der vier terminalen eiförmigen Sporangien ist von einer blattartigen Struktur bedeckt, die am Rand nur schwach lobiert und damit an den Rändern leicht wellenförmig ist. Die vier blattförmigen Strukturen wölben sich über das Sporangium, so dass dieses von außen nicht zu sehen ist, konvergent vergleichbar den Cupulas, die die Eizellen karbonischer Samenfarne umgeben.
- echte Mikrophyllie bei *Baragwanathia* bis 24 mm lang
- *Halleophyton* mit breiteren Blättern (Prä-Lycopside)
- *Stachyophyton* mit spiralig angeordneten, flachen, sporophyllartigen Strukturen mit 2 Spitzen und mit adaxial ansitzenden Sporangien; ähnelt konvergent den Protolapidodendren des Mitteldevons, es besteht mit diesen aber kein kladistischer Zusammenhang, da völlig andere vegetative Blattmorphologie.

1.6 Pingyipu-Formation, Sichuan, China: ob. Lochkov bis unterstes Ems; überwiegend aber Siegen:

Keine Parallelen zu der Posongchong-Formation, eher laurussische Flora:

Zosterophyllum myretonianum + 2 weitere Z.-Arten
Sporogonites sichuanensis
Psilophyites

Hostinella, *Uskiella*, *Scidacillus*, *Eogaspesiea gracilis*, *Hicklingia*, *Oricilla*, *Amplectosporangium*
Drepanophycus spinaeformis, *D. spinosus*
Leclerqia complexa (bemerkenswert!, es wurde aber in der Originalpublikation darauf
hingewiesen, dass weiteres Material bzw. weitere Daten hierzu wünschenswert wären)

1.7 Zeitliche Verbreitung und Vorkommen der unterdevonischen Pflanzen des Rheinlands gemäß Ausstellung im Goldfuß-Museum Bonn 2008, ergänzt nach GOßMANN 2011 (pers. Mitteilung)

Thallophyta:

Prototaxites logani, cf. *logani*: Unterdevon, z.T. Stammstücke mit "Astnarben", "Astresten"

Prototaxites psigmophylloides: O-Siegen (Wahnbach-Schichten) bis Oberems

Prototaxites hefteri = *Mosellophyton heferti*; etwa Siegen/Ems-Grenze bis oberes U-Ems
(z.B. Alken, Waxweiler)

Buthotrephis rebskei: Waxweiler (Achsen weniger häufig verzweigt als bei der kleineren
Art *B. mosellae*) (Klerf-Schichten, oberes Unterems)

Buthotrephis mosellae: Oberes Unterems, z.B. Alken

Chaetocladus hefteri: Oberes Unterems, z.B. Alken

Wahnbachella bostrychoides (maximal von der Größe einer 1-Euro-Münze): Wahnbach-
schichten (O-Siegen)

Pachytheca (kleine kugelige Gebilde mit Kern aus röhrenförmigem Mark): U-Siegen,
O-Siegen, U-Ems

Platyphyllum fissipartitum: Obersiegen

cf. *Thallophytum* sp., oberes Unterems (Alken)

Moose (?):

Sporogonites exuberans: Wahnbachschichten sowie Fundstellen der Eifel; Obersiegen
(ganze Pflanze vom Maubacher Bleiberg!)

„Nacktfarne“ (sensu Ausstellung in Bonn):

Gametophyten:

Sciadophyton laxum: Mittelsiegen bis oberes Unterems; gilt als Sammelbecken für
Gametophyten unterschiedlicher Arten (erhebliche Größenschwankungen auch
der adulten Gametangienträger)

Calyculiphyton blanai: unteres Unterems

Sporophyten:

Rhyniophyta:

Cooksonia: noch in den Rurberg-Schichten (Siegen/Ems der Eifel)

Taenioocrada sp.: Obergedinne bis Unterems: glatte Achsen mit schmalem typisch verzweigten Leitbündel* nicht artmäßig zuordnungsfähig. *Stockmansella* und *Huvenia* weisen breitere Leitbündel und einen anderen Verzweigungsmechanismus auf. *Taenioocrada* wird wohl nur als Organgattung für die bekannten Achsen Bestand haben (ohne fertile Strukturen) (vorgeschlagen ist *T. rhenana*) (GOßMANN 2011, pers. Mitt.)

Fundorte z.B. U-Siegen (Rheineck), M-Siegen (Niederheckenbach)

[* Verzweigung der Leitbündel weit vor Verzweigung der Achsen]

Taenioocrada longisporangiata: U-Siegen (Rheineck), M-Siegen (Ahrtal), Wahnbachschichten, bis etwa Siegen-Ems-Grenze (Odenspiel-Schichten). Verzweigte distale und apikale Sporangienstände mit gegenständig orientierten Sporangien, ventrale Dehiszenznaht. Unklar, ob Rhyniophyta oder Trimerophyta.

Taenioocrada decheniana: U-Siegen (Rheineck), M-Siegen (Niederheckenbach), Wahnbachschichten, bis Unterems (Stadtfeld-Schichten) (also nicht bis in die Nellenköpfchen-Schichten!). Sporangien bekannt; rundlich-oval bis faustförmig; deutliche Dehiszenz entlang ihrer Breite, dadurch Spaltung des Sporangiums in zwei Klappen

Taenioocrada dubia: Mittelsiegen bis oberes Unterems. Bisher keine sicher zuordnungsfähigen fertilen Organe bekannt! Wohl Morpho-Species für Achsen mit Spuren von Emergenzen und deren Narben; allerdings wurden in Abdrücken niemals Emergenzen gefunden, möglicherweise haben die Narben einen anderen Ursprung (Steinzellen-Nester?) (GOßMANN 2011, pers. Mitt.)

Stockmansella langii: Wahnbachschichten, Rurberg-Schichten; insgesamt Obersiegen bis unteres Unterems. Hatte bereits echte Wurzeln!

Huvenia elongata: oberes Unterems (Alken, Waxweiler u.a.)

Huvenia kleui: O-Siegen des Bergischen Lands, u.a. Wahnbachschichten

Sartilmania jabachensis: O-Siegen (Wahnbachschichten) bis oberes Unterems (Alken)

Renalia major: unt. Unterems

? *Hicklingia* sp.: unt. Unterems, fraglich

Zosterophyllaceae:

„*Wendenia*“: U- oder O-Siegen (Lahrbachtal bei Bürdenbach), M-Siegen, O-Siegen (z.B. Ettringen), U- oder O-Siegen (Stbr. im Lahrbachtal bei Oberlahr), Wahnbachschichten (Lohmar), O-Siegen des Bergischen Landes, Odenspiel-Schichten (Siegen/Ems). Insgesamt 12 Fundorte

Sawdonia spinosissima: Unterems von Eifel und Mosel (Waxweiler, Alken, Willwerath) (Stadtfeldschichten bis oberes Unterems)

Sawdonia ornata: Wahnbachschichten, Stadtfeld-Schichten, Klerf-Schichten (Willwerath), Reichweite vom Obersiegen bis oberen Unterems

Faironella sp.: Stadtfeld-Schichten (Unterems)

Tarella sp.: Wahnbachschichten, Obersiegen. Bischofsstabartig eingerollte Triebspitzen, ansitzende glatte Sporangien; Sprosse mit seitlichen, meist hakenförmig eingekrümmten Auswüchsen

Guangnania sp.: Obersiegen (Lahrbachtal)
Gosslingia cordiformis (= *G. breconensis*): M-Siegen
Anisophyton gothanii: strat. indet., wohl höheres Oberems des Bergischen Landes
Anisophyton (? *A. gothanii*?): Wahnbachschichten, Obersiegen bis oberes Unterems, auch Klerfschichten von Willwerath
Anisophyton grabertii/*Renalia grabertii* = *Anisophyton potonieii*: Odenspielschichten (Siegen/Ems) bis unteres Unterems des Bergischen Landes
Ensivalia: nur aus dem O-Siegen Belgiens und des Wahnbachtals (locker bedornt)
Rebuchia (*Distichophyton*) *mucronata*: Unterems von Willwerath; unt. bis oberes Unterems
Zosterophyllum fertile: Unterems (Waxweiler), Stadtfeldschichten
Zosterophyllum rhenanum: M-Siegen (Bad Neuenahr), Wahnbachschichten
Zosterophyllum aff. *australianum*: Wahnbachschichten
Zosterophyllum deciduum: Wahnbachschichten (Lohmar)
Zosterophyllum spectabile: Siegen (Unter- oder Obersiegen von Burglahr), Unterems des Bergischen Landes
Drepanophycus spinaeformis: Obergedinne bis oberes Unterems; Sporangien ausschließlich am Ende blättchenartiger Stiele; nicht in Blattachsen, nicht auf Blättern!
 Hatte bereits echte Wurzeln! (andernorts - weltweit gesehen – ist die Art bis Frasn nachweisbar und damit außergewöhnlich langlebig)

Trimerophyten:

Psilophyton arcuatum: Obersiegen bis oberes Unterems, z.B. Alken (Unterems) sowie Rurberg-Schichten (Siegen/Ems)
Psilophyton burnotense: Odenspiel-Schichten (Siegen/Ems) bis ob. Unterems (Willwerath) (im Gegensatz zu *Anisophyton* ohne axilläre Marken!)
Psilophyton cf. *dapsile*: Obersiegen (Rurberg-Schichten)
Psilophyton sp. (neue Art); Untersiegen (Schwarzschieferfolge; unteres Vinxtbachtal)
Gothanophyton zimmermanni: höheres Ems von Meinerzhagen (leitet zu den Progymnospermen über)
Tursuidea paniculata: oberes Unterems der Eifel, mehrere Fundorte (Klerf-Schichten, Waxweiler, auch Alken, Willwerath) (leitet zu den Farnen über)

Lycophyta:

Estinnophyton wahnbachense: Untersiegen bis Obersiegen, z.B. Wahnbachschichten (O-Siegen) (doppelt geschlitztes, also vierzipfeliges Blatt mit nur 2 gestielten Sporangien, wobei diese auch eng beieinander liegen können)
 „*Sugambrophyton pilgerii*“ (Beziehungen zu *Estinnophyton*?)
 „*Drepanophycus*“ *gaspianus*: Obersiegen (Wahnbachschichten) bis oberes Unterems (deutliche Blattpolster!)

? Sphenophyta:

Equisetophyton praecox: Odenspiel-Schichten (Siegen-Ems-Grenzbereich)

inc. sed.:

Protobarinophyton / *Pectinophyton* / *Barinophyton*: Nellenköpfchen-Schichten und Klerf-Schichten (oberes Unterems)

Rebskia musaeformis: oberes Unterems (Klerf-Sch.), nur in 2 Steinbrüchen der Südwesteifel

Thursophyton vahlbergianum: selten; evtl. Untersiegen, sonst Obersiegen bis Siegen/Ems-Grenzbereich (Odenspiel-Schichten)

Koeppenia eifeliensis (einzuziehen) = *Foozia minuta*: oberes Unterems (Klerf-Schichten)

Hostinella sp.

2. Mitteldevon

Allgemein: Erste Waldbildung; Nachweis typischer Waldböden im Givet der Antarktis mit Progymnospermen-Fossilien (Klima: tropisch bis subtropisch, ca. 780 mm Niederschlag p.a., subhumid, jahreszeitlich). Nach divergierenden Angaben erste Bärlappbäume (*Archaeosigillaria*, *Cyclostigmen*) bereits im obersten M-Devon. Erste baumförmige farnblättrige Pflanzen (z.B. *Aneurophyton*). Pseudosporochnales (*Eospermatopteris*; ad *Cladoxylopsida*) erreichen im ob. Givet von Gilboa mindestens 8 m Höhe und bilden dichte Waldbestände.

Florenzonierung des mitteleuropäischen Mitteldevons:

hydrophil: *Prototaxites*, *Synchidium*, *Taeniophyton*

hygrophil: *Svalbardia*, ? *Ginkgophyton*, *Euthursophyton*, *Stolbegia*

hygro- bis mesophil: *Protopteridium*, *Cladoxylon*, *Calamophyton*, *Hyenias*, *Pseudosporochnus*, *Triloboxylon*, *Tetraxylopteris*

mesophil: *Xenocladia*, *Protolepidodendron*, *Barrandeina*, *Drepanophycus*, *Brandenbergia*

2.1 Mitteldevon von Elberfeld (Honseler Schichten, unterste Abteilung des oberen Mitteldevons, und Brandenburg-Schichten, oberes Eifelium)

Aus dem M-Devon im Raum Wuppertal wurden mindestens 16 Arten beschrieben, 12 Arten sind auf Funden aus diesem Gebiet begründet; die Funde sind im weitesten Sinne dem mittl. M-Devon (ob. Eifel/unt. Givet) zuzuordnen:

? *Horneophyton* sp.

Hicklingia erecta

Asteroxylon elberfeldense

Drepanophycus devonicus = *Taeniophyton inopinatum* = *Protolycopodites*

devonicus
Protolepidodendron scharianum
 (*Duisbergia mirabilis*) (inzwischen eingezogen und als Bestandteil von
Calamophyton primaevum erkannt)
Calamophyton primaevum einschl. *Cladoxylon scoparium*
Hyenia elegans
Aneurophyton germanicum (Prospermatophyta)
Aneurophyton pubescens
Protopteridium thomsonii (einschl. *Pr. pinnatum*) (Prospermatophyta)
Pectinophyton norwegicum
Barrandeina kolderupii
 "Thamnocladus" *buddei*
 "Platyphyllum" *buddei*
 "Platyphyllum" *fuellingii*

Kurzbeschreibung einiger Arten:

Asteroxylon elberfeldense (früher: *Tursophyton*, *Hostimella*): bis 1 m, dichte Bestände bildend, vermutlich Bestandteil der Verlandungsflora.

Hyenia elegans: mehrere dm hoch; endständige Sporangien, leicht einwärts gerichtet. Wirteln mit mehreren einfach bis mehrfach dichotomen, schmallinealischen Blättchen.

Protolepidodendron scharyanum: krautig; Habitus rezenter Bärlappe; nadelförmige Blättchen an der Spitze kurz gabelteilig, von einem zarten Leitbündel durchzogen.

Aneurophyton germanicum: Baumfarn-Habitus; Wedel verzweigen sich aber zunächst in alle drei Richtungen des Raumes (Raumblätter) und erst dann zwei- bis dreifach fiedrig in einer Ebene; Fiederchen letzter Ordnung schmall-linealisch und meist bogenförmig zurückgekrümmt. Fertile Wedel weniger stark gegliedert, kurzgestielte Sporangien sitzen in Büscheln zusammen. Stamm mit Dictyoxylonstruktur karbonischer Pteridospermenstämme (*Dictyoxylon*-Stammstück wurde auch im Oberdevon I von Oos gefunden). Im M-Devon der Tschechiens *Pteridium hostimense* mit makrophyllen Wedeln.

Protopteridium: Wedel gabelig bis monopodial verzweigt, Äste teils nackt, teils flächig-fiedrig, Sproßquerschnitt histologisch wie *Lyginodendron* (evtl. mit *Aneurophyton* zu vereinigen)

Cladoxylon scoparium: Hoftüpfelung; Sekundärzuwachs (spricht gegen Einordnung bei den *Cladoxyllopsida*!). Sprosse allseits mit keilförmigen, tief dichotom geteilten Blättchen besetzt; Heterophyllie: unten sind die Blätter weniger dicht und weniger stark zerteilt, nach oben schlanker, stärker zerteilt und dichter stehend. Sporophylle ähnlich sterilen Blättern fächerförmig geteilt, am Ende eines jeden Zapfens mit je einem eiförmigen Sporangium.

Calamophyton primaevum: pseudosporochnus-ähnlich, Blätter und Sporophylle ähnlich *Hyenia*. 2 bis 2,5 m hoher Stamm (evtl. im Maximum höher, vielleicht 3 bis 4 m); der Stamm wird nach oben immer dicker und trägt in Längsreihen die Ansätze der abgefallenen Seitenäste. Oben in Form einer Halbkugel eine Krone mit Seitenachsen; die untersten werden abgeworfen, während der Stamm weiterwächst, so dass die Halbkugelform der Krone erhalten bleibt.

Rekonstruktion: Küstenregion; *Asteroxylon* als Strandpflanze; *Aneurophyton*, *Hyenia* und *Cladoxyylon* wuchsen dagegen weiter landeinwärts.

2.2 Zusammenstellung mitteldevonischer Floren aus GENSEL und EDWARDS (Ed.; 2001):

Lindlar/Rheinland (M-Eifelium): (s. auch GIESEN und BERRY 2013)

Krautige Lycopsiden: *Lycopodites*, *Protolepidodendron* = *Leclercqia*

Cladoxylopsida: *Hyenia elegans*;

Calamophyton primaevum (mind. 2 – 2,5 m hohes Bäumchen; evtl. maximal 3 - 4 m; hierzu gehört auch das Material, das früher als *Duisbergia mirabilis* bezeichnet wurde; *Duisbergia* ist einzuziehen)

Aneurophytale Progymnospermen: *Rellimia* = *Protopteridium*

Sonstige: *Weylandia (incertae sedis)*, wahrscheinlich auch ad Cladoxylopsida);

Thursophyton; *Protobarinophyton*

Nach neuen Erkenntnissen (s. GIESEN und BERRY 2013) bildete *Calamophyton* ebenso wie *Hyenia* und wohl auch *Weylandia* an ihren Standorten monotypische Bestände. Wenn *Weylandia* eine Cladoxylopside ist, sind über 90 % der Funde von Lindlar den Cladoxylopsida zuzuordnen. *Calamophyton*, *Hyenia*, *Weylandia* häufig, alle anderen Taxa selten.

Calamophyton bildete bereits niedrige Wälder (2 – 2,5 m hoch, evtl. 4 m), wobei die Bäumchen so dicht standen, wie es die Ausdehnung ihrer Kronen erlaubte. Der Boden dürfte dicht mit abgeworfenen Seitenachsen aus der Basis der kleinen, etwa halbkugelförmigen Kronen bedeckt gewesen sein; der Detritus dürfte einen hervorragenden Lebensraum für Arthropoden gebildet haben. Diese niedrigen Wälder zeigen damit bereits Parallelen zu den *Eospermatopteris/Wattieza*-Wäldern des Givet.

Millboro Shale/Virginia (ob. Eifelium):

Stenokoleales, Progymnospermen, Iridopteridales, Cladoxylopsida

Goe' North Quarry/Belgien (Oberstes Eifelium):

Zosterophylloidsida: *Serrulacaulis*

Krautige Lycopsiden: *Leclercqia*

Cladoxylopsida: *Pseudosporochnus*, *Calamophyton*

Ibykales: *Dixopodxylon* (vermutlich Ibykales)

Aneurophytale Progymnospermen: *Rellimia*, *Aneurophyton*

Sierra de Perija/Venezuela (?Givet; zwischen oberstem Eifel und unterstem Frasn):

Zosterophylloidsida: *Serrulacaulis*, cf. *Sawdonia*

Krautige Lycopsiden: *Haskinsia*, *Colpodoxylon*

Cladoxylopsida: *Wattieza*

Ibykales: *Compsocradus*

Aneurophytale Progymnospermen: ?*Rellimia*

Riverside Quarry (Beltheim-Gilboa) (Givet, naA oberstes Givet bis Givet-Frasne-Grenze; s. Nat. 446, 904):

Krautige Lycopsiden: *Gilboaphyton*, *Protolepidodendron*

Baumförmige Lycopsiden: *Amphioxodendron*, ?*Sigillaria gilboensis*,
Lepidosigillaria

Cladoxylopsida: *Pseudosporochnus*, *Eospermatopteris* (bis > 8 m hoch, dichte Waldbestände bildend!)

Ibykales: *Ibyka*

Aneurophytale Progymnospermen: *Aneurophyton*

Sonstige: *Prosseria*

Ronquieres/Belgien (Givet):

Zosterophyllopsida: *Serrulacaulis*

Barinophytales: ? *Lerichea (inc. sedis)*

Krautige Lycopsiden: *Leclercqia*, *Lycopodites*, *Drepanophycus spinosus*

Cladoxylopsida: ? *Pseudosporochnus*, *Calamophyton*

Ibykales: ?? *Langoxylon (inc. sedis)*

Aneurophytale Progymnospermen: *Rellimia*

Archaeopteridale Progymnospermen: *Svalbardia*

Sonstige: *Thamnocladus*

Spitzbergen (Givet):

Baumförmige Lycopsiden: *Protolepidodendropsis*

Ibykales: "*Hyenia*" *vo(i)gtii*

Aneurophytale Progymnospermen: ?*Rellimia*

Archaeopteridale Progymnospermen: *Svalbardia*

Sonstige: *Enigmophyton* (Blattfossil unklarer Zuordnung)

2.3 Zeitliche Verbreitung und Vorkommen der mitteldevonischen Pflanzen des Rheinlands gemäß Ausstellung im Goldfuß-Museum Bonn 2008:

(Anmerkung: die zeitliche und räumliche Verbreitung kann größer sein als hier angegeben; es handelt sich weitgehend nur um Angaben zu den ausgestellten Stücken):

MBS = Mühlenberg-Schichten = mittleres Eifelium bzw. oberes Untereifelium (v.a. Lindlar)

BBS = Brandenburg-Schichten = ob. Eifelium (vor allem Elberfeld)

Algen:

Thamnocladus buddei: BBS

„Nacktfarne“ (sensu Ausstellung Bonn):

Tauritheca (Dimeripteris) gracilis: nur Eifel-Givet-Grenzschichten von Wuppertal sowie

Oberdevon des Donezbeckens/Ukraine
Barinophyton (Pectinophyton) norvegicum: BBS (Elberfeld)
Drepanophycus devonicus: Eifel-Givet-Grenzschichten (Elberfeld) (möglicherweise mitteldevonische Varietät von *D. spinaeformis*)
Sawdonia ornata: BBS
Thursophyton (Asteroxylon) elberfeldense: MBS (Lindlar), BBS, U-Givet (Honsel-Schichten, Elberfeld)
Stockmansella remyi: ob. Eifelium von Hagen
?Protobarinophyton lindlarensis: MBS (Lindlar)

Farne:

Pseudosporochnus nodosus: BBS (Elberfeld), Grenze Eifel/Givet (Goe, Belgien)
Pseudosporochnus ambrockense: BBS
Hyaenia elegans: MBS (Lindlar), BBS (Hagen)
Calamophyton primaevum: MBS (Lindlar), BBS (Hagen), Honsel-Schichten (U-Givet) von Elberfeld

Progymnospermen:

Aneurophyton germanicum: BBS; Honsel-Schichten (unt. Givet, Elberfeld)
Rellimia (Protopteridium) thomsonii: unt. Honsel-Schichten, U-Givet, Wuppertal
Rellimia sp.: BBS (Elberfeld und Sauerland, auf Eifelium beschränktes Taxon)

Lycopsida:

Leclercqia complexa: MBS (Bergisches Land), BBS (Hagen)
Protolpidodendron sp.: Ahdorf-Schichten (Grenze Eifel/Givet) von Ahütte

? Lycopsida:

Brandenbergia meinertii: BBS (nur ein Steinbruch im Sauerland)

indet.

Weylandia rhenana: MBS (Lindlar) (wohl Cladoxylopsida)
Fuellinia gilkinetii: BBS (diverse Fundstellen bei Wuppertal)
Duisbergia mirabilis: MBS (Lindlar), BBS; inzwischen eingezogen als Bestandteil von *Calamophyton primaevum*

3. Oberdevon

Allgemein: Erste vertikal strukturierte waldartige Vegetationsgemeinschaften aus drei Ebenen:

1. Bäume (Progymnospermen, Bärlappe, Samenfarne)
2. buschiges Unterstockwerk
3. Bodenvegetation (2+3: Farne, krautige Bärlappe, kleine Samenfarne)

Großwuchs; Großblättrigkeit (Fusion von Telomen); erste Blüten; erste Samen. Zunahme der biogeographischen Diversität. Große Diversität auf hohem taxonomischen Niveau, aber niedrige Diversität auf Basis von Arten und Gattungen. Alle nicht nadelförmigen Blätter haben Fächernervatur; Fieder- und Maschennervatur treten erst später auf.

Zonierung:

hydrophil: *Sphenophyllum*

hygrophil: *Sphenophyllum*, *Pseudobornia*

hygro- bis mesophil: *Cyclostigma*, *Pseudobornia*, *Leptophloeum*, *Archaeosigillaria*,
Steloxylon, *Sphenopteris*, *Sphenocyclopteridium*, *Tetraxylopteris*, *Diplotmema*,
Archaeopteris, *Rhacophyton*

mesophil: *Archaeopteris*, *Zimmermannia*

3.1 Livingstoneville (unteres Frasn):

Zosterophyllopsida: *Serrulacaulis*, *Sawdonia*

Krautige Lycopsiden: *Colpodoxylon*

Cladoxylopsida: ? *Pseudosporochnus*, ? *Cladoxylon*

Archaeopteridale Progymnospermen: *Archaeopteris*

Stenokoleales: *Stenokoleos*

3.2 Bäreninsel (Norwegen)

Keine Psilophyten mehr.

Cyclostigma kiltorkense: > 8 m hoch. Unterirdische Teile den Stigmarien sehr ähnlich. Sprosse dichotom verzweigt, bis 10 cm lange, sehr schmale, fast senkrecht abstehende Blättchen wahrsch. mit Ligula. Am Ende der Sprosse hingen zweigeschlechtliche Zapfen.

Pseudobornia ursina: > 10 m hoch; vom Hauptstamm entspringen jeweils 1 – 2 Äste, an denen wiederum paarweise dünne Zweige ansitzen, letztere mit je 4 Blättern in einem Quirl. Blätter mehrfach gabelteilig, randlich zerfranst. Auf den Stämmen saß ein systematisch unbekannter Epiphyt, *Codonophytum epiphyticum*.

Sphenophyllum subtenerrium: zartblättriger Sphenophyller

2 *Archaeopteris*-Arten: doppelt gefiederte Wedel mit Fächernervatur. An der Rhachis sitzen manchmal zwischen Fiedern 1. Ordnung auch solche von der Gestalt derjenigen letzter Ordnung (Zwischenfiedern). Zwei Nebenblätter an der Wedelbasis wie bei rez. Marattiaceen. Neben sterilen Wedeln gibt es auch Wedel mit fertilen unteren Fiedern mit randständigen Sporangien. Vervollkommung des Großblattes.

Sphenopteridium keilhau: mind. 30 cm lange Wedel; gesamte Pflanze behaart. Wahrsch. Samenfarne.

3.3 Zeitliche Verbreitung und Vorkommen der oberdevonischen Pflanzen des Rheinlands gemäß Ausstellung im Goldfuß-Museum Bonn 2008:

(Anmerkung: die zeitliche und räumliche Verbreitung kann größer sein als hier angegeben; es handelt sich weitgehend nur um Angaben zu den ausgestellten Stücken):

Algen:

„*Chaetocladus*“ *strunensis* (wohl Grünalge/Charophyt): unteres Frasn, Bergisch-Gladbach

„Nacktfarne“:

Barinophyton citrulliforme: Famenne der Ardennen (bei Lüttich)

Schachtelhalme:

Eviostachya hoegii: Famenne der Ardennen (bei Lüttich)

Bärlappe:

Lycopodites oosensis: oberes Frasn (Ooser Plattenkalk)

Farne:

Sphenopteris sp., Famenne, Lüttich

Rhacophyton condrusorum (?Farn, ?Nacktsamer): M-Famenne, Montfort-Schichten, Walheim bei Aachen

Rhacophyton zygoteroides (?Farn), Famenne, Lüttich/Ardennen

Progymnospermen:

Archaeopteris halliana, Famenne, Evieux-Formation, Ardennen (Belgien)

Samenpflanzen:

Condrusia rumex (echter Samen), Famenne, Lüttich/Ardennen

Moresnetia zaleskyi, Famenne, Lüttich/Ardennen

4. Unterkarbon Mitteleuropas

Allgemein: erste richtige Regenwälder; in trockeneren Regionen Farnsamer und erste Cordaiten.

Lepidodendron (*L. volkmannianum*, *L. veltheimii*), Sigillarien (noch selten, ab höherem Unterkarbon); *Archaeocalamites*, *Sphenophyllum*.

Charakteristische Farne: *Sphenopteridium* (Samenfarn), *Spathulopteris*, *Rhodeopteridium*, *Adiantites*, *Cardiopteris*.

Leitfossilien für das Unterkarbon, die nicht ins Oberkarbon hinaufreichen: *Cardiopteris*, *Anisopteris*, *Archaeocalamites*.

Florenzonierung des Unterkarbons:

hydrophil: *Archaeocalamites*, *Sphenophyllum*

hygrophil: *Sphenophyllum*, *Lepidodendron*, *Sphenopteris*, *Lepidobothrodendron*,
Stipidopteris

hygro- bis mesophil: *Cardiopteridium*, *Lyginopteris*, *Alloiopteris*, *Lepidodendron*,
Neuropteris, *Cladoxylon*

mesophil: *Cardiopteris*, *Sphenopteridium*, *Triphyllopteris*, *Rhodeopteridium*,
Adiantites, *Anisopteris*

5. Mitteleuropäische Steinkohlenurwälder des Oberkarbons:

Allgemein: *Lepidodendron* sp. (häufig 20 – 30 m hoch), *Lepidophloios* (kleiner, seltener), *Bothrodendron* (noch seltener, kurze nadelförmige Blätter); *Sigillaria* und der ähnliche, seltenere *Ulodendron*. *Lepidocarpon* (baumförmig); *Miadesma* (krautig, nur in England nachgewiesen).

(Selten) krautige *Lycopodites* und *Selaginellites*; die Häufigkeit von *Selaginellites*-Sporen spricht aber dafür, dass *S.* den charakteristischen Bodenbewuchs der Steinkohlenurwälder darstellte (wie heutige Selaginellen in feuchten Tropenwäldern).

Calamites (bevorzugt auf feuchteren Standorten) (*Eu-*, *Stylocalamites*, *Calamitina*), *Sphenophyllen*.

Echte Farne: Coenopteridales wie *Stauropteris*, *Etapteris*, *Corynepteris* (sterile Wedel: *Alloiopteris*), Kletterfarn *Ankryopteris*. Barmfarne (Marattiaceae; *Pecopteris*-Beblätterung).

Samenfarne als Kletterfarne (*Heterangium*-Holz, z.T. *Sphenopteris*- oder *Neuropteris*-Beblätterung), *Baumfarne* (*Medullosa*-Holz, z.B. mit *Alethopteris*- oder *Neuropteris*-Beblätterung) oder fragliche Lianen/Spreizklimmer (*Lyginodendron*-Holz, z.T. *Sphenopteris*-Beblätterung) bzw. dünne *Medullosa*-Stämmchen. Insgesamt waren die Samenfarne (besonders im O-Karbon und U-Perm) mannigfaltiger und individuenreicher als die echten Farne.

Cordaiten: sehr häufig, Stämme (ohne Kronen) bis 30 m hoch; bevorzugten die trockeneren, peripheren Standorte.

Oberkarbon im Ruhrgebiet nur bis zum oberen Westfal vorhanden, im Saarrevier beginnt die Schichtenfolge erst im mittl. Westfal und geht bis zum Rotliegenden durch.

Florenzonierung im Namur und Westfal:

hydro- bis hygrophil: *Coenopteridales*, *Sphenophyllum*, *Mesocalamites*, *Sigillaria*, *Stigmara*, *Lepidophloios*, *Calamitina*, *Asterophyllites*, *Annularia*, *Lepidodendron*

hygrophil: *Heterangium*, *Sphenopteris*, *Lyginopteris*, *Neuropteris*

hygro- bis mesophil: *Pecopteris*, *Eleutherophyllum*, *Eusphenopteris*, *Alloiopteris*, *Lyginopteris*, *Alethopteris*, *Neuropteris*, *Paripteris*, *Cordaites*, *Bothrodendron*, *Asolanus* (Bärlappbaum mit gewissen Affinitäten zu Sigillariaceae), *Palmatopteris*

mesophil: *Rhodeopteridium*, *Cardiopteridium*, *Archaeopteridium*, *Sphenocyclopteridium*, *Dermopteris*, *Palaeoweichselia*, *Lesleya*, *Rhacopteris*, *Noeggerathia*, *Neuropteris*

Vereinfachte Gliederung:

- a) Verlandungszone mit Calamiten und Sphenophyllen
- b) Lepidophyten mit reichem Unterwuchs von Farnen, Samenfarne, Sphenophyllen, Selaginellen und Moosen
- c) auf weiter vom Wasser entfernten, trockeneren Standorten Cordaiten und Samenfarne

Florenzonierung des Stefan:

hydro- bis hygrophil: *Asterophyllites*, *Annularia*, *Sphenophyllum*

hygro- bis mesophil: *Neuropteris*, *Reticuloperis*, *Alethopteris*, *Odontopteris*, *Callipteridium*, *Pecopteris*, *Subsigillaria*

mesophil: *Lebachia piniformis*, *Lescuropteris*, *Taeniopteris*

Stratigraphische-botanische Gliederung des Permokarbons:

| | |
|--------------|--|
| Rotliegendes | Lepidodendren selten; Sigillarien anfangs noch häufiger (bes. <i>Subsigillaria</i>), gehen stark zurück; echte Karbonfarne und Farnsamere noch reichlich vorhanden, aber geringere Artenfülle (verarmte Karbonflora) typisch: <i>Walchia-Callipteris</i> -Assoziationen auf trockeneren, nicht flözbildenden Standorten; <i>Pecopteris</i> -Calamiten-Assoziation auf flözbildenden feuchteren Standorten |
| Stefan A-C | Lepidodendren und Sigillarien stark im Rückgang begriffen; erstes Auftreten der Koniferen |
| Westfal A-D | Artenfülle von echten Karbonfarnen, Farnsamern, Calamiten, Sigillarien, Lepidodendren |
| Namur B-C | deutlicher Florenwechsel; zahlreiche neue Gattungen und Arten |

Florensprung!

| | |
|----------------------|--|
| Namur A | Unterkarbonflora bleibt in ihren wesentlichen Charakterzügen erhalten |
| Unterkarbon (Dinant) | Vorherrschen fächeradrigere Farne (Pteridophyten); Archaeocalamiten, <i>Lepidodendron</i> z.T. kennzeichnend |

Untere (jungpaläozoische) Gondwanafloren (ab O-Karbon, wahrsch. Stefan): insgesamt artenärmer; keiner der charakteristischen Bärlappbäume, Farne und Farnsamer des nordhemisphärischen Steinkohlenurwaldes findet sich in Gondwana:

Glossopteris (als häufigstes Fossil), *Gangamopteris*.

Equisetophyta: *Schizoneura* (ab U-Perm, weit verbreitet), *Phyllothea*;

Sphenophyllum; keine Calamiten!

Echte Farne: *Cladophlebis* (ab Perm, im Mesozoikum weit verbreitet)

Bärlappe: relativ unbedeutend (baumförmiger *Lycopodiopsis*)

Gymnospermen: cordaitenähnliche *Noeggerathiopsis*, schuppenblättrige Konifere *Walkomiella*; Jahresringbildung.

Biogeographie der oberkarbonisch-permischen Floren:

1. Euramerisch (Nordamerika, Europa): *Lepidodendren*, *Sigillarien*, *Calamiten*, *Cordaiten*, *Samenfarne* (individuenmäßig in der Mehrzahl), *Sphenophyten*

2. Angara-Flora (NW-, Mittelasien; Nordsibirien bis Ural sowie weiter nach Westen und Norden bis an das Gebiet der Petschora und vielleicht der Dwina): Kombination von Elementen der euramerischen und Gondwana-Flora:

--- *Callipteris*, *Pecopteris* (fehlen in Gondwana)

--- *Phyllothea*, *Noeggerathiopsis* (fehlen in der euramerischen Flora)

--- *Glossopteris*: nur im Uralgebiet nachgewiesen, sonst durch die ähnliche *Pursongia* ersetzt. *Gangamopteris* fehlt.

--- systematisch unsichere Gewächse wie *Psymphyllum*, *Brongniartites*

3. Cathayasia-Flora (Gigantopteris-Flora) (China, Korea bis Südostasien), enger an die euramerische als an die Angara-Flora angeschlossen.

--- *Gigantopteris*, *Tingia*, *Saportaea*, *Empleopteris* als auf diese Flora

beschränkte, z.T. aber erst später einsetzende eigentümliche Formen

--- *Pecopteris*, *Sphenopteris*, *Taeniopteris*, *Annularia*, *Cordaiten*, *Callipteris conferta* als euramerische Elemente

4. Gondwana-Flora (Glossopteris-Flora) (Australien, Südafrika, südl. Südamerika, Antarktis, Iran, Afghanistan, Vorderindien). Beginnende Entwicklung einer eigenständigen Flora ab O-Karbon. Im U-Karbon noch "nördlicher" Charakter der Gondwana-Flora, so z.B. in Australien *Lepidodendron veltheimianum*-Flora, auch mit *Asterocalamites*, gefolgt von der (noch immer

unterkarbon.) Rhacopteris-Flora (*Rhacopteris*, *Cardiopteris*, *Sphenopteridium*, *Adiantites*, d.h. relativ wenig geteilte und ziemlich derbe Pteridophylle).

Im O-Karbon muß dann ein Klimawechsel (Glazialablagerungen vor allem im O-Karbon und z.T. noch im Perm in Indien, Südafrika, Brasilien, Argentinien und Australien) eingetreten sein. In diese Glazialablagerungen sind stellenweise schon die Charakterpflanzen *Glossopteris* und *Gangamopteris* eingelagert, eine ausgedehntere Verbreitung hatte die Glossopteris-Flora aber erst im Perm.

Bis in die Trias umfaßt die G.-Flora aber nur ca. 50 Arten (ZIMMERMANN 1959) und ist damit vergleichsweise artenarm, Hölzer weisen deutliche Jahresringe auf: Kühles oder gemäßigtes Klima.

- „Glossopteridaceae“ (*Glossopteris*, *Gangamopteris*) (dominierend)
- *Cyclopteris*, *Taeniopteris*, *Noeggerathiopsis*, *Psymphyllum haydeni* (jeweils mit nicht oder nur wenig unterteilten Blättern)
- *Phyllothea*, *Schizoneura*
- Ginkgopsida (*Ginkgo*, *Baiera*) in der oberen Gondwana-Flora

Die G.-Flora vollzog im Perm und in der Trias relativ wenige Änderungen; erst mit dem Rhät verschwinden die älteren Gondwana-Florenelemente, einige sind aber noch in der Juraflora vertreten.

6. Unterperm

Florenzonierung des Unterrotliegenden:

- hydro- bis hygrophil: *Mesocalamites*, *Calamitopsis*, *Annularia*, *Asterophyllites*, *Sphenasterophyllites*; *Sphenophyllum*
- hygro- bis mesophil: *Neuropteris*, *Odontopteris*, *Callipteris*, *Asterotheca*, *Pecopteris*, *Sphenopteris*
- mesophil: *Taeniopteris*, *Odontopteris*, *Callipteris*, *Walchia*, *Dicranophyllum*, *Sphenopteris*, *Ginkgophyllum*, *Plagiozamites*, *Pterophyllum*, *Trichopitys*, *Sphenobaiera*, *Ernestiodendron*.

Florenzonierung des Oberrotliegenden:

- hydro- bis hygrophil: *Para-*, *Mesocalamites*, *Annularia*, *Lilpopia*
- hygro- bis mesophil: *Asterotheca*, *Weissites*, *Odontopteris*
- mesophil: *Callipteris*, *Sphenopteris*, *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Ullmannia*, *Trichopitys*

Insgesamt sehr trockenes Klima im Oberrotliegenden, fast nur Walchien.

Der Nadelwald breitet sich im Rotliegenden von mehreren Zentren aus. Auf die Südhalbkugel dringt der Nadelwald erst in der Trias vor; daher kann dort die Glossopteris-Flora bis in die Trias persistieren.

6.1 Tieferes Rotliegendes, z.B. Thüringer Wald (Manebach u.a.)

Bärlappbäume fast ganz ausgestorben; nur noch ganz wenige Sigillarien. Calamiten noch stark vertreten mit allen drei Wuchsformen (*Eu-*, *Stylocalamites*, *Calamitina*) und beiden Beblätterungstypen (*Annularia*, *Asterophyllites*), Sphenophyllen und sphenophyllenähnliche *Tristachya*.

Echte Farne vertreten durch Marattiaceen (*Asterotheca arborescens*, weitere *Asterotheca*-Arten; *Acitheca* (*Pecopteris*) *polymorpha*), *Weissites pinnatifidus*, *Ptychocarpus unites*; Samenfarne durch *Odontopteris*, *Neuropteris* (häufig), *Callipteris conferta* (Leitfossil), *Sphenopteris*, *Taeniopteris*.

Callipteris erscheint hier erst an der Untergrenze des Rotliegenden (in Mitteleuropa bis Kupferschiefer; trockenere Standorte!).

Cordaiten waren noch ein häufiger Anteil der tieferen Rotliegendflora. Bei den Koniferen dominierte *Lebachia piniformis*, daneben *Ernestiodendron filiciformis* (beide Arten bereits ab ob. Stefan); mancherorts 6 Koniferenarten an einem Fundort.

Rekonstruktion: zu unterscheiden ist die *Pecopteris-Calamites*-Assoziation der feuchtigkeitsliebenden Pflanzen (mit Sphenophyllen, *Odontopteris*, *Asterotheca*, *Dickinsonites pluckeneti*, *Taeniopteris*) von der *Walchia-Callipteris*-Assoziation auf trockeneren Standorten mit Walchien, Cordaiten, *Sphenophyllum*, *Odontopteris* und anderen Samenfarne und insgesamt derberer Beblätterung.

6.2 Fossilliste aus dem unt. Rotliegenden im Hunsrück

Sigillaria ichthyolepis.

Calamites gigas, *suckowii*; *Sphenophyllum* sp.; *Annularia sphenophylloides* u.v.a.

Pecopteris arborescens, *polymorpha* u.v.a.; *Weissites pinnatifidus*

Alethopteris subelegans, *Callipteridium*, *Callipteris*, *Odontopteris*, *Dicksonites pluckeneti*, *Pseudomariopteris*

Cordaites sp., *Poacordaites linearis*

Lebachia piniformis, *Lebachia* cf. *parvifolia*, *L. mitis*, *Ernestiodendron filiciformis*,

Ullmannia sp., *Gompho-*, *Walchiostrobus*

Sobernheimia als Cycadeen-Fruktifikation

6.3 Fossilien aus dem ob. Rotliegenden im Hunsrück (Zgl. Eimer, blaugrüne Fazies)

(nach SCHINDLER S. 106): (Sobernheim)

Acrobullites sp.

Annularia carinata, *A. spicata*, *A. stellata*

Aphlebia erdmanni, *A. germarii*

Autunia milleryensis, *A. conferta*

Calamites gigas, *C. multiramis*, *C. suckowii*, *Calamostachys dumasii*, *C. spicata*, *C. tuberculata*
Callipteridium gigas
Callipteris (Rhachiphyllum) lodevensis, *C. (R.) lyratifolia*, *C. pellatii*, *C. praelongata*
Cordaicarpus sp., *Cordaites palmaeformis*
Culmitschia laxifolia, *C. parvifolia*
Dicksonites pluckeneti (Spreizklimmer)
Ernestiodendron filiciformis
Feysia puntii (breitblättrige Konifere, ähnlich diversen oberpermischen Taxa)
Gomphostrobus bifidus
Koretrophyllites sp.
Lilpopia raciborskii
Neuropteris auriculata
Odontopteris cf. osmundaeformis, *O. lingulata*
Oligocarpia gutbieri
Pecopteris arborescens, *P. bredowii*, *P. candeolleana*, *P. cyathea*, *P. densifolia*, *P. hemitelioides*, *P. oreopteridia*, *P. polymorpha*, *P. potonieii*, *P. pseudobucklandii*,
 (häufig: *P. arborescens*, *P. cyathea*); Wedelreste bis 1,2 m Länge in Sobernheim
Pseudomariopteris busquetii (Spreizklimmer, Westfal D bis ob. Rotliegendes) (häufig),
P. cordata-ovata
Rhabdocarpus ovoideus
Rhachiphyllum schenkii, *R. lodevensis*, *R. lyratifolia*
Samaropsis sp.
Sobernheimia jonkeri (Cycadee ?)
Taeniopteris multinerva
Trigonocarpus sp.
Walchia piniformis, *Walchianthus sp.*, *Walchiostrobus sp.*
Weissites pinnatifidus (= *Remia pinnatifida*)

Florenzonierung der Zgl. Eimer (SCHINDLER S. 100 f):

sehr feucht: Calamiten, oft in Reinbeständen

recht feucht: Baumfarne, besonders Pecopteriden

feucht, gelegentlich etwas trockener: *Rhachiphyllum* (Callipteride), *Calamites gigas*

trockener: *Autunia conferta*, Poacordaiten

Hinterland: Koniferen (in die Rotsedimente eingeschwemmt, schlecht erhalten, schwer bestimmbar): *Walchia piniformis*, *Culmitschia laxifolia*, *Ernestiodendron filiciforme*

6.4 Unterstes Perm (298 MA) der Inneren Mongolei (Wuda)

www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1115076109

Eine über 1000 qm große Fläche eines torfbildenden Kohlesumpfes wurde durch einen Ascheregen in pompeji-artiger Weise konserviert (der *Cathaysia*-Flora angehörend):

Etagen:

Untere Etage: *Nemejcopteris feminaeformis*; *Sphenophyllum*, *Asterophyllites*

In der mittleren Etage dominieren marattialeale Baumfarne (8 Arten) (10 – 15 m); daneben frühe Cycadeen (selten) und Noeggerathiales (recht häufig) als kleinere Bäume.

Sie wurden überragt von einzelnen hohen Cordaiten und Sigillarien (*Sigillaria cf. ichthyolepis*) (beide Taxa 25 m und höher).

Taxa:

krautige Farne: *Nemejcopteris feminaeformis*; *Cladophlebis*, *Sphenopteris*.

Sphenopsida: *Sphenophyllum* sowie ein kleiner *Calamites*

Noeggerathiales, an einer Stelle sogar dominierend: *Tingia*, *Paratingia*

Gymnospermen: mögliche frühe Cycadeen (*Taeniopteris*, *Pterophyllum*); *Cordaites*. Inzwischen wurden auch Cycadeensamen gefunden (Sci. 336, 662).

Fraglicher Samenfarn: *Pecopteris lativenosa*

Größte Häufigkeit: Marattiales; am seltensten: Cordaiten, Sphenopsiden, frühe Cycadales. Die Bodenbeckung war nicht geschlossen. Kletterpflanzen waren selten (nur eine *Sphenopteris*-Art).

Im Gegensatz zu gleich alten Floren Euramericas wesentlich mehr marattialeale Baumfarne, wesentlich weniger Samenfarne und Lycopsiden, dafür spielten Noeggerathiales eine größere Rolle. Noeggerathiales stellten die dominierenden Bäume im Feuchtland (> 60 %). Bestimmte Pflanzen, die im Karbon in Euramerica verbreitet waren, persistierten in Nordchina ins untere Perm (Sci. 336, 662).

7. Oberperm

7.1 Unterer Zechstein (Randbewuchs des Kupferschiefermeeres):

Dominierend sind Koniferen (*Ullmannia bronni*, *frumentaria*; *Pseudovoltzia liebeana*, *Quadrocladus sp.*; *Culmitschia florini*: Epidermis beharrt, sehr große Blätter, 35 mm lang, 19 mm breit).

Daneben *Sphenobaiera* (Blätter bis zu 18-lappig) sowie kleine, lederblättrige Pteridospermen (*Callipteris*; *Sphenopteris*: 3 Arten, sehr selten, erlischt im ob. Zechstein; *Taeniopteris* systematisch unsicher, evtl. Cycadee) sowie an feuchten Standorten *Neocalamites mansfeldicus*. Keine weiteren Pteridophyten!

Callipteris martinsi ist die letzte *Callipteris*-Art Mitteleuropas; der Spaltöffnungsapparat zeigt Hinweise auf eine Anpassung an trockene Standorte. In der Angara-Flora Sibiriens und Cathaysia-Flora Chinas überlebt *Callipteris* bis ins Mesozoikum. Die *Walchia-Callipteris*-Assoziation war schon vor der Kupferschieferzeit erloschen.

Häufigkeitsverteilung nach HUHLE (Fossilien 2/2005: 97) (bezogen auf alle Pflanzen inkl. Algen, N = 452):

Koniferen: *Ullmannia frumentaria* 55 %; *Pseudovoltzia liebeana* 6,4 %; *Ullmannia bronni* 3,6 %; *Quadricladus orobiformis*, *Qu. solmsi*, *Culmitschia florinii*, *Rhenania reichelti* zwischen 0,5 und 0,2 %.

Equisetophyten: *Neocalamites mansfeldicus* 0,7 %

Samenfarne: *Lesleya (Taeniopteris) eckardtii* 17,1 %; *Peltaspermum martinsii* 5,6 %; *Sphenopteris* extrem selten (bzw. andere Fundstellen)

Cordaiten: *Cordaites pangerti* (extrem selten bzw. andere Fundstellen)

Ginkgophyten: *Sphenobaiera digitata* 9,2 %

(eine neue Arbeit aus dem Jahr 2013 unterscheidet 3 Ginkgophyten-Taxa im Kupferschiefer: *Baiera digitata*, *B. mansfeldensis*, *Esterella gracilis*)

Rekonstruktion: Der xeromorphe Bau der Kupferschieferpflanzen mit Ausnahme von *Neocalamites* und *Sphenopteris* spricht für folgendes Szenario: *Neocalamites*, *Sphenopteris* als Bewohner feuchter Niederungen, *Neocalamites* evtl. im seichten Wasser stehend. *Taeniopteris* und *Sphenobaiera* in trockenen, aber geschützten Tallagen; Koniferen (*Ullmannia*, *Pseudovoltzia*, *Quadrocalus*) sowie *Callipteris* gedeihen vermutlich an sonnigen trockenen Hängen oder auf strandnahen Dünen.

Florenzonierung des O-Perm:

hygrophil: *Neocalamites mansfeldicus*

mesophil: *Sphenopteris*, *Pseudoctenus*, *Taeniopteris*, *Sphenobaiera*, *Ullmannia*,
Pseudovoltzia, *Quadrocladus*, eine kleine *Callipteris*-Art

Gondwana: *Noeggerathiopsis* (cordaitenähnlich), Samenfarne, *Schizoneura*; selbst in einer palaeogeograph. Breite von 80 – 85 Grad existierten dichte Glossopteris-Wälder mit raschem Wachstum (Jahresringe bis 11 mm Abstand), jährlich die Farnwedel abwerfend.

7.2 Lopingian (wahrsch. Changhsingian), Umm Irna Formation, Jordanien

Paläotropen (15. Grad südl. Breite), verschiedene Habitate, dadurch Mischflora verschiedener Florenprovinzen.

Trockenere Habitate:

Erstnachweise für Podocarpaceae, *Elatocladus* (? Podocarpaceae oder andere moderne Koniferenfamilie);

Bennettitales (*Nilssoniopteris*, *Pterophyllum*),

Gattungen zamiineaner Cycadeen (*Ctenis*, *Pseudoctenis*),

Corystospermales (mind. 6 Arten *Dicroidium*);

daneben paläozoische Elemente wie: Noeggerathiales (*Discinites*), Nystroemiales (*Nystroemia*) (eine Gruppe permischer Gymnospermen der Cathysia-Flora inc. sed., evtl. in der Nähe der Glossopteriden), selten Gigantopteriden, permische Koniferen aus Laurasien (*Otovicia*, *Quadrocladus*), *Rhipidopsis* (wahrscheinlich Ginkgophyt).

Permanente Sümpfe: Cathysia-Flora mit

Gigantopteriden (*Gigantopteris*, *Gigantonoclea*, *Fascipteris*)

Sphenophyt *Lobatannularia*

vermutete Ginkgophyten (*Saportaea*, *Rhipidopsis*)

selten kleine *Glossopteris*-Blätter

(Sci. 362: 1414).

8. Buntsandsteinflora Mitteleuropas

Allgemein: kaum großblättrige Formen, verstärkte Sukkulenz. Dominierend ist *Pleuromeia*, daneben die Equisetophyten *Equisetites* und *Schizoneura*.

Farne: *Anomopteris* (Wedel bis 2 m lang und 30 cm breit, Habitus ähnl. rez. Wurmfarne), *Neuropteridium* (kurzer Stamm, Wedel bis 0,5 m lang), zierliche *Pecopteris sulziana*.

Cycadeen (selten): *Otozamites vogesiacus* (selten; *Otozamites* des Rhätolias gelten dagegen nach dem Bau des Spaltöffnungsapparats als Bennettiteen).

Koniferen: *Albertia* (5 cm lange, 1 cm breite Blätter) ähnl. rez. *Agathis*; *Voltzia heterophylla* (lange Nadeln bis 6 cm, kurze Nadeln bis 1 cm); *Yuccites vogesiacus* (bis 30 cm lange, parallelnervige Blätter).

Rekonstruktion der Buntsandsteinflora Mitteleuropas: sehr artenarm; Koniferenhölzer stark verzweigt, daher eher in dichter Buschform wachsend. Farne und Cycadeen mit dichter, meist dachziegelartiger Stellung der Fiedern. Lederne Beschaffenheit; insgesamt sehr xeromorphe Flora. *Aethophyllum stipulare* als einzige bisher bekannte krautige Konifere.

Unmittelbar nach der PTG war die Diversität der Landpflanzen lokal bis zu 97 % zurückgegangen; zunächst erschien an der Basis der Trias ein kurzzeitiges Maximum von Pilzen, Bärlappen und Farnen (Pilze deuten auf Abbau abgestorbener Pflanzenreste, danach Regeneration krautiger Pflanzen wie Farne und Bärlappe), daran schließt sich eine Flora aus kosmopolitischen vortriassischen Koniferen und Bärlappen an. Im Anschluß hieran erfolgt eine adaptive Radiation neuer Gruppen von Samenfarne. Ab der mittl. Trias dann wieder verstärkte regionale Differenzierung der Floren.

8.1 Sultz-les-Bains (25 km W Straßburg, Elsaß), oberer Buntsandstein:

Lycophyta: *Pleuromeia* sp., *Bustia ludovici*

Sphenophyta: *Schizoneura paradoxa*; *Echinostachys paradoxa*, *E. oblonga*, *E. cylindrica*; *Equisetites mougeotii*, *E. sp.*; *Equisetostachys verticillata*

Filicophyta: *Anomopteris mougeotii*, *Pecopteris sulziana* (= Jugendform von *A. mougeotii*), *Neuropteridium* sp., *Crematopteris typica*

Cycadophyta: *Zamites (Otozamites) vogesiacus*

Ginkgophyta: *Baiera* sp.

Coniferophyta: *Voltzia walchiaeformis*, *V. heterophylla*, *V. sp.*; *Albertia* sp.; *Yuccites vogesiacus*; *Aethophyllum stipulare* ("graswüchsige Konifere"), *Cycadocarpidium pilosum*; *Willsiostrobus* sp. (Zapfen, versch. Arten); *Darneya peltata*, *D. mougeotii*, *D. dentata*; *Sertostrobus laxus*.

8.2 Oberer Buntsandstein von Üdingen, Kommern und Lammersdorf (Westefel)

Lammersdorf: Altarm in einer Flußau; *Pleuromeia* wuchs in dichten Beständen an den Rändern eines zeitweise austrocknenden Teiches, *Anomopteris* bevorzugte die trockeneren Standorte weiter

ab vom Teichufer. Da die Küste weit entfernt lag, kann *Pleuromeia* an diesem Standort keine Halophyte sein.

Üdingen und Kommern: koniferenreiche *Voltzia*-Flora: *Voltzia heterophylla*, *Albertia* (spindelförmige paralleladrig Blätter, wegen der Ähnlichkeit mit der rez. *Agathis dammara* wird vermutet, daß sie mit den Araucarien verwandt ist); *Yuccites vogesiacus*. Equisetophyta *Equisetites mougeotii* (häufigste Pflanze), daneben *Schizoneura paradoxa* und die Farne *Neuropteridium* (mehrere Arten) und *Crematopteris*.

9. Keuper

Allgemein: humides Klima, stellenweise Sumpflandschaften. Starke Veränderung der Pollenspektren im Laufe des Keuper. Neue Cycadophytina, Caytoniales sowie tropische Baumfarne dringen in den Vordergrund; bisherige Koniferenformen (Voltziales) werden weitgehend zurückgedrängt, dafür treten neue Koniferen auf (Protopinaceae, Cheirolepidiaceae). Es beginnt die Zeit des Experimentierens mit pseudangiospermiden Organisationsformen.

9.1 Unterer Keuper (Lettenkohlenkeuper) (Ladin!) und mittlerer Keuper (Schilfsandstein):

Allgemein: Farne, Schachtelhalme und Cycadophyten wieder sehr häufig: *Equisetites arenaceus* (häufigste Pflanze), *Neocalamites merianii*.

Bärlappe extrem selten, pleuromeia-nathorstiana-ähnlicher *Bedheimia ruehlei*.

Farne: stellenweise häufig, recht zartblättrig mit pectopteriformer Beblätterung; größter Keuperfarn war die Marattiacee *Danaeopsis marantacea* mit > 1 m langen, einfach gefiederten Wedeln; daneben *Chiropteris lacerata* (früher: *Cyclopteris lacerata*) (systematisch unsicher).

Zahlreiche cycadeenähnliche Formen, deren Stellung zu den Cycadeen oder Bennettiteen unsicher ist; *Sphenozamites* gilt als sichere Cycadee, *Pterophyllum*-Blätter gehören zu Bennettiteen; *Dioonitocarpidium pennaeformis* ist dagegen nicht sicher zuzuordnen.

Koniferen ohne Jahresringe; kurzadelige *Widdringtonites keuperianus* (nähere Stellung unsicher), *Voltzia coburgensis* (häufig, Habitus ähnlich Fichte); *Glyptolepis*, *Dicranolepis*, *Podocarpites* sind seltener.

Lettenkohlenkeuper (nach KELBER K-P., Palaeodiversity 2015; Suppl.)

Lebermoose: *Naiadita lanceolata*

Lycophyta: *Isoetites*;

(*Pleuromeia* ist offenbar vor dem Lettenkeuper in der Region ausgestorben);

Lepacyclotes zeilleri (= *Annalepis*) sind Sporophylle, die Assoziationen zu *Isoetes*, aber auch zu *Pleuromeia* aus dem Buntsandstein zeigen.

Sphenophyta: *Equisetites arenaceus*; *Neocalamites merianii*, *N. schoenleinii*, *Schizoneura paradoxa* mit Zapfen *Echinostachys* (*Schizoneura* ist selten, erlöscht im M-Jura); *Phyllothea*

(Formengattung; unklar, ob Assoziationen mit den Tchernoviaceae der Angara-Flora); selten: *Equisetites conicus*, *E. macrocoleon*

Filicales:

Marattiales: *Danaeopsis marantacea* (ad Marattiales), *D. angustifolia*; *Chelepteris* könnte Stämme von *Danaeopsis* darstellen; *Rhacophyllum crispatum*; *Symopteris*; *Sphenopteris schoenleiniana*

„Moderne Farne“ (Leptosporangiata): *Clathropteris meniscioides* (Dipteridaceae), *Dictyophyllum serratum* (Dipteridaceae); *Phlebopteris* (Mationiaceae; häufig ab Rhät, sehr häufig im Jura)

Farnsamer: *Scythophyllum bergeri* (früher *Cycadites rumpffii*) (ad Peltaspermales);

Sterile Wedelteile (Formentaxa): *Neuropteridium grandifolium* (evtl. ad Osmundaceae); *Cladophlebis remota* und *Selenocarpidium gracillimum* könnten zu *Dicroidium* aus dem Trias der Südhalbkugel gehören; *Pecopteris*; *Asterotheca merianii*, *A. thalensis*; *Todites gaillardotii*; *Chiropteris lacerata*

? Caytoniaceae: *Sagenopteris*, aber nicht identisch mit *Sagenopteris* aus dem Jura

Cycadophyta: *Dioonitocarpidium pennaeforme*; *Schozachia*, *Carpolithus* (Samen), *Androstrobus* (Zapfen), *Bucklandiopsis* (cycadoide Stammverzweigung), *Taeniopteris kelberi* (Blätter); *Apoldia tenera* (Wedel); *Pterophyllum robustum* (Zuordnung unklar, evtl. zu *Pseudecten* zu ziehen).

Bennettiales: *Pterophyllum brevipenne*; *Ptilozamites sandbergeri*

Ginkgophyta: *Sphenobaiera* (extrem selten); *Ginkgo* sp. (ähnlich *G. parasingularis* aus dem Rhät); Blütenstände ähnlich der paläozoischen *Trichopitys*

Koniferen: *Widdringtonites keupernianus*; *Voltzia e.-fraasii*; *Willsiostrobus* (männl. Zapfen, evtl. zu *Voltzia*); *Ruehleostachys*; *Swedenborgia*; *Tricranolepis*; *Glyptolepis richteri*

Inc. sed.: *Desmiophyllum*, *Podozamites*

Rekonstruktion: Flora nicht mehr so xeromorph wie im Buntsandstein; Farne großflächiger, bei Cycadophyten stehen die Fiedern nicht mehr dachziegelartig; daneben hygromorphe Formen. Die Lettenkohlenflora gehört zu einer Sumpflandschaft, wobei Tümpel und Seen von *Equisetites* und *Neocalamites* umgeben sind (besonders *Equisetites* in Massenbeständen!), peripher wuchsen Farne und Cycadophyten und schließlich weiter auf dem Trockenen die Koniferen. Der wird die Fossilüberlieferung von wassernah lebenden Taxa dominiert und trifft keine repräsentative Aussage zu Floren der wasserfernen Standorte.

9.2 Flora des Mittl. Keuper Österreichs (Lunzer Sandstein, Carn):

Cycadeen: *Dioonitocarpidium* (cycasartig, Stellung unsicher, mit *Taeniopteris*-Beblätterung), (*Macro*)*Taeniopteris haidingeri* (bis 20 cm breite Blätter, ?Cycadee); *Lunzia*, *Bucklandia* (Cycadeen).

Bennettiteen: *Sturianthus*-, *Westerheimia*-Blüten, *Pterophyllum-macrophyllum*- und *longifolium*-Blätter; *Pt. jaegeri* (zu *Williamsonia* gehörig); *Williamsonia*-Makrosporophylle (*Bennetticarpus wettsteini*; 8 - 9 cm Durchmesser, 25000 - 30000 Schuppen mit je einem Samen); *Williamsonia*-Mikrosporophylle (*Haitingeria krasseri*). *Stachyotaxus lipoldi* (-früher für ein Eibengewächs gehalten -) als Cycadophytine ohne nähere Zuordnung.
Nilssoniopteris

Caytoniales: *Prameleuthia haberfellneri* (mehrere cm langes Mikrosporophyll);

bereits funktionelle Homologie zu Angiospermen)

Ginkgobäume (*Ginkgoites lunzensis* = *Sphenobaiera lunzensis*, *Glossophyllum florini* mit cordaitesartiger Beblätterung)

[Koniferen: heterophylle (schuppen- und nadelförmig beblätterte) Zweige von *Stachyotaxus lipoldi* naA neuerdings zu den Cycadophytina zu stellen]

Equisetales (*Neocalamites meriani*, *Equisetites arenaceus*, über 10 m hoch)

Farne: Marattiaceen (*Asterotheca meriani* als sehr häufiger Baumfarn;

Asterotheca sp., *Danaeopsis lunzensis*);

Matoniaceen (*Laccopteris lunzensis*);

Dipteridaceen (*Clathropteris* als hoher leptosporangiaten Baumfarn; *Thaumatopteris* mit Maschenaderung),

Osmundaceen (*Speirocarpus tenuifolius*, 2 m lange Wedel).

Samenfarne strittig (abgesehen von Caytoniales).

Rekonstruktion: Flora eines warmen, feuchten, subtropischen Klimas im Tethys-Küstenbereich. Küstennahe sumpfige Landschaft mit Seen und Tümpeln, deren Ufer von Schachtelhalmen und Farnen bestanden waren. In etwas trockeneren Gebieten Palmfarne; in noch weiterer Entfernung lichte Wälder aus Ginkgo- und Nadelbäumen. Berühmteste karnische Flora.

9.3 Rhät-Lias-Flora in Franken

Dominierend sind jetzt Farne, Cycadophyten und die Koniferengatt. *Cheirolepis*.

Schachtelhalme: *Equisetites muensteri*, *Neocalamites lehmannius*

Farne: Osmundacee *Todites* (große Ähnlichkeit mit der rez. *Todea*),

Schizaeacee *Norimbergia*, Matoniacee *Phlebopteris* (ähnl. den rez. Matoniaceen *Matonia* und *Phanerosorus*) und *Selenocarpus*; Dipteridaceen *Chlathropteris*, *Dictyophyllum* und *Thaumatopteris*.

Samenfarne: *Lepidopteris* aus der Fam. Peltaspermeaceae, evtl. von permischen *Taeniopteris* abstammend; *Thinnfeldia*; *Sagenopteris*-Blätter (zu *Caytonia* gehörig). *Lepidopteris ottonis* ist Leitfossil des Rhät, *Thinnfeldia* dem Lias zuzuordnen; auf diese Weise ist eine stratigraphische Zuordnung der Schichten ermöglicht.

Cycadeen: wahrscheinlich nur *Bernettia* als echte Cycadee.

Nilssonien und Bennettiteen; im Lias sind nach dem Bau der Spaltöffnungen folgende Gattungen den Bennettiteen zuzuordnen:

Anomozamites, *Pterophyllum*, *Otozamites*; wahrsch. *Taeniopteris*;

Wielandiella (mit *Anomozamites*-Blättern) und *Williamsonia* (mit *Pterophyllum* - Blättern).

Ginkgoaceae: *Baiera taeniata* und *muensteriana* (Blätter stärker zerschlitzt als rezent; Samen auf verzweigten Stielen)

Koniferen: individuenreich und artenarm: *Cheirolepis muensteri*, *Podozamites distans* (früher für eine Cycadophyte gehalten).

Rekonstruktion: im Unterschied zur Lettenkohlenflora jetzt Dipteridaceen und Matoniaceen neu vertreten; Nilssonien und Bennettiteen in großer Formenmannigfaltigkeit; Ginkgoaceen. Stellenweise reine *Cheirolepis*-Wälder, z.T. mit Unterwuchs aus Nilssonien und *Thinnfeldia*; insgesamt aber sehr abwechslungsreiche Vegetationsverhältnisse. *Thinnfeldia*, *Sagenopteris* und *Nilssonia polymorpha* wuchsen aber auch gemeinsam an feuchten, gewässernahen Standorten.

10. Jura

Allgemein: dominierende Waldbäume sind Ginkgoaceen (am häufigsten *Ginkgoites*, waldbildend) sowie Koniferen (u.a. *Podozamites*); bei den Farnen dominieren jetzt Leptosporangiata (Matoniaceen, Dipteridaceen), daneben Osmundaceen, Schizaeaceen und Marattiaceen. Sehr wesentlicher Bestandteil sind Cycadophyten in Form von Bennettiteen, Nilssonien und Caytoniales.

10.1 oberer (oberster?) Lias von China: südliche Xiangshan Formation (eLife6:38827)

Makroflora: mindestens 46 Gattungen: 34 % Cycadophyten, 20 % Farne (vor allem Dipteridaceae), 19 % Ginkgoales.

Häufig:

Pilz: *Hysterites*

Lycopsida: *Selaginellites*

Equisetophyten: *Equisetites* cf. *lateralis*, *E. aff. multidentatus*, *E. sarrani*, *Neocalamites hoerensis*, *N. dangyangensis*

Farne:

Marattiaceae: *Marattiopsis asiatica*, *M. hoerensis*, *Danaeopsis*

Osmundaceae: *Todites goeppertianus*, *T. princeps*, *Osmundopsis* sp.

Mationaceae: *Phlebopteris polypodioides*

Dicksoniaceae: *Coniopteris hymenophylloides*

Dipteridaceae: *Thaumatopteris pusilla*, *Dictyophyllum nathorstii*, *D. nilssonii*, *Clathropteris meniscioides*, *Cl. platyphylla*, *Cl. obovate*, *Scoresbya dentata*,

Farne inc. sed.: *Cladophlebis denticulata*, *C. goeppertianus*, *C. raciborskii*, *Spiropteris*

Samenfarne: *Thinnfeldia*, *Ctenozamites* cf. *ptilozamioides*, *C. cf. cycadea*

Bennettiteen: *Pterophyllum firmifolium*, *Pt. propinquum*, *Pt. subaequale*, *Anomozamites* cf. *minor*, *A. cf. major*, *A. cf. inconstans*, *A. quadratus*, *Tyrmia nathorstii*, *T. latior*, *T. lepida*, *T.*

susongensis, *Otozamites minor*, *Ot. hsiangchiensis*, *Ot. mixomorphus*, *Ot. tangyanensis*,
Ptilophyllum hsingshanense, *Pt. contiguum*, *Pt. pecten*, *Hsiangchiphyllum trinervis*,
Cycadolepis corrugata

Nilssoniales: *Nilssonia complicatis*, *N. orientalis*, *N. minor*, *N. cf. compta*, *N. cf. polymorpha*, *N. pterophylloides*, *N. cf. saighanensis*, *N. taeniopteroides*, *N. parabrevis*, *N. moshanensis*

Cycadales: *Ctenis*

Ginkgophyten: *Ginkgoites cf. tasiakouensis*, *G. cf. sibiricus*, *G. cf. magnifolius*, *Baiera cf. furcate*,
B. asadai, *B. guilhaumatii*, *B. multipartita*, *B. cf. gracilis*, *Sphenobaiera huangii*, *S. spectabilis*, *Phoenicopsis* Heer, *Ginkgodium*, *Vittifoliolum multinerve*

Czekanowskiales: *Czekanowskia rigida*, *C. hartzii*

Koniferen: *Podozamites lanceolatus*, *Ferganiella*, *Elatocladus*, *Swedenborgia cryptomerioides*,
Carpolithus, *Stenorachis*, *Pityophyllum longifolium*

Angiospermen: *Nanjinganthus dendrostyla*

inc. sed.: *Desmiophyllum* (Konifere?), *Taeniopteris cf. Richthofenii*, *T. inouyei*, *Conites* (Cycadopsida?), *Augustiphyllum yaobuensis*, *Nilssoniopteris vittata* (Bennettiteen?),

In der Unterjura-Flora von Zhenzhuchong (etwa Pliensbachium entsprechend) finden sich zahlreiche Überschneidungen mit der vorgenannten Flora auf Art- oder Gattungsebene (insgesamt enthält die Flora von Zhenzhuchong 57 Gattungen und 95 Arten) (Palaeobotan. 45: 344). Folgende Gattungen werden angegeben, die nicht auch für die südl. Xiangshan-Formation genannt wurden:

Lycopsida: *Grammaephloios*

Equisetales: *Radicites*

Dicksoniaceae: *Eboracia*

Dipteridaceae: *Hausmannia*

Farne inc.sed.: *Rhizomopteris*

Bennettiteen: *Waltrichia*

Cycadales: *Pseudoctenis*

Koniferen: *Pagiophyllum*, *Brachyphyllum*, *Araucarites*, *Ixostrobus*, *Stergaardia*,
Stachyotaxus, *Schizolepis*

10.2 Dogger von Oxfordshire, England:

Dominierend sind Araucariaceen, Cheirolepidaceen und Bennettitales, fraglicher Nacktsamer *Pelourdia*. Küstenvegetation mit mangrovenähnlichen Beständen von *Ptilophyllum*. *Taeniopteris*-Blätter gehören entweder zu Cycadeen oder Bennettiteen.

10.3 Callov (?), Jiulongshan Formation (radiometrisch mindestens 161,8 MA), China (Histor. Biol. 2016; 28: 707; 29: 431):

Bryophyten: *Hepaticites*, *Thallites*, *Muscites*, *Metzgerites*, *Daohugouthallus*, *Ningchengia*

Lycophyten: *Selaginellites*, *Lycopodites*

Equiseophyten: *Equisetum/Equisetites*, *Neocalamites*, *Annularia*

Farne: *Marattia*, *Todites*, *Chlathropteris*, *Hausmannia*, *Coniopteris*, *Dicksonia*, *Eboracia*,
Pteridiopsis, *Cladophlebnis*, *Raphaelia*, *Osmunda*, *Sphenopteris*

Bennettitales: *Ptilophyllum*, *Pterophyllum*, *Tyrmia*, *Jacutiella*, *Cycadolepis*, *Cycadocites*,
Anomozamites, *Weltrichia*, *Williamsonia*, *Nissoniopteris*
Cycadales: *Nilssonia*, *Beania*, *Ctenis*, *Pseudoctenis*
Ginkgoales/Czekanowskiales: *Ginkgo/Ginkgoites*, *Baiera*, *Sphenobaiera*, *Czekanowskia*,
Solenites, *Phoenicopsis*, *Leptostrobus*, *Ixostrobus*, *Antholithus*, *Yimaia*
Coniferales: *Pityocladus*, *Pityophyllum*, *Pityospermum*, *Podozamites*, cf. *Aethophyllum*,
Yanliaoa, *Schizolepis*, *Elatocladus*, *Cephalotaxopsis*, *Taxus*, *Nageiopsis*, *Brachyphyllum*,
? *Pseudofrenelopsis*, *Podocarpites*, *Amentataxus*, *Elatocladus*, *Austrohamia*
Caytoniales: *Sagenopteris*, *Caytonia*
Angiospermen: *Schmeissneria*, *Xingxueanthus*, *Euanthus*, *Solaranthus*, (ergänzt): *Yuhania*,
Juraherba,
Inc. sed.: *Nanpiaophyllum*, *Desmiophyllum*, *Problematospermum*, *Conites*, *Carpolithus*
Palnyoflora: *Cyathidites* – *Asseretospora* – *Pseudopicea* (55 % Farnsporen, 45 %
Gymnospermenpollen, dominiert von *Cycadopites*)

10.4 Oberer Malm in der Umgebung der Solnhofner Lagune

Artenarme Flora mit Konifere *Brachyphyllum*, *Palaeocypris princeps*, dem callipteris-ähnlichen kleinen Samenfarne-Nachfahren *Lomatopteris juvenis* (pecopteriforme Beblätterung mit Zwischenfiedern) und zwei Ginkgoartigen.

Aus dem etwas älteren Nusplinger Plattenkalk (oberer Kimmeridge) liegt eine umfassende Florenliste vor (Naturkundemuseum Nusplingen, Internetangaben: <http://www.plattenkalk-nusplingen.naturkundemuseum-bw.de/home.php>):

Bennettiteen: *Zamites feneonis*, *Weltrichia* sp.

Samenfarne: *Apoldia* sp., *Cycadopteris jurensis*;

Karkeniaceae: *Sphenopteris compacta*

Ginkgophyten: *Baiera verrucosa*

Koniferen: *Palaeocypris elegans*, *Pityophyllum* sp., *Podozamites* sp., *Pseudofrenelopsis* sp.;

“*Araucarites*” (4 Arten), *Brachyphyllum* (5 Arten), *Masculostrobus*, *Watsoniocladus*

Sphenophyten: *Neocalamites* sp., *Phyllothea* sp.

11. Unterkreide

11.1 Wealdenflora von Bückeberg (unterstes Neokom)

Zwei kleine *Equisetites*-Arten mit zahlreichen Rhizom-(Reservestoff-)Knollen; kleine Marattiaceen, vorwiegend aber leptosporangiate (moderne) Farne.

Osmundaceen mit *Todites geinitzi* (pecopterisähnliche Beblätterung), Schizaeaceen mit *Klukia browniana*; Matoniaceen mit *Phlebopteris* (s. Rhätolias) und *Matonidium* (Wedel wie rez. *Matonia pectinata*) als Weiterentwicklung aus *Phlebopteris*; Dipteridaceen mit *Hausmannia* und

Dictyophyllum; Polypodiaceen mit *Onychiopsis* als häufigstem Wealdenfarn und sehr weiter Verbreitung (Wedel > ¼ m lang, dreifach gegliedert, sehr ähnlich dem rez. *Onychium japonicum*).
Ginkgogewächse: *Baiera* (selten), *Ginkgoites pluripartitus* (sehr häufig)
Cycadeen mit 2 Arten (*Pseudocycas*)
Bennettiteen: 9 Arten, darunter *Williamsonia* und *Cycadeoidea* (*Zamites*-Beblätterung).
Zahlreiche Nilssonien, aber kleiner als im Rhätolias.

Koniferen: sehr dominierend, 5 Arten, darunter:

- *Sphenolepis kurriana*: zypresenähnlich, schuppenförmige Nadeln liegen der Achse stark an; kugelige Zapfen endständig; Fam. Taxodiaceae.
- *Abietites linki*: 4,5 cm lange Nadeln, ähnl. rez. *Abies*, könnte aber auch eine Podocarpaceae sein, wobei allerdings der Bau der Spaltöffnungen weder für Tannen noch für Podocarpaceae typisch ist.

Rekonstruktion: Waldmoore mit *Sphenolepis* und Ginkgoaceen als Charakterbäume, Nilssonien, Bennettiteen, *Pseudocycas* und Farne im Unterwuchs.

In Südafrika ähnliche Flora mit *Onychiopsis*, Cycadophyten und *Brachyphyllum*, jedoch (wegen kühleren Klimas) ohne die tropischen Matoniaceen und Dipteridaceen.

11.2 Dünenvegetation des Neokoms von Quedlinburg

Nathorstina arborea, 20 cm hoch, ähnlich rez. *Stylites andicola*

Weichselia reticulata mit 1-2 m langen lederartigen, starren, xeromorphen Wedeln, die kurz vor dem Grund einmal gabelig geteilt und oberhalb dieser Gabelung doppelt gefiedert sind; fertile Wedel ebenso gebaut wie sterile Wedel; am Ende des Fiederchens letzter Ordnung steht aber eine kleine Spindel mit kugelförmigen Fruktifikationen. Vom Typus des starren Büschelfarnes; system. Stellung unsicher, evtl. zum eusporangiaten *Angiopteris*, naA zu den Matoniaceae gehörig.

Stiehleria simildae heißen Scheinstämme aus parallelstreifigen, einander umfassenden Blättern, Durchmesser 12 cm, Höhe 2,5 m; vielleicht zu *Weichselia* gehörig (eine der Überdauerung regenarmer Trockenzeiten angepasste Ausbildung von *Weichselia*?).

Hausmannia (5 Arten): Dipteridacee mit verkehrt-herzförmigen gelappten Wedelchen auf langen Stielen; derb-ledrig gebaut.

Ferner: Matoniaceen *Matonidium* und *Phlebopteris*; 2 *Pseudocycas*-Arten.

11.3 Neokom Südschwedens (Holma-Sandstein):

Weichselia, *Matonidium*, *Sequoites* (*Sphenolepis*) *holsti*; *Pinus nathorsti* (zwei-nadelig); Charakterpflanzen waren die Nathorstkiefer und *Weichselia*.

11.4 Flora der unteren Yixian-Formation, Liaoning-Provinz, NO-China

Datierung: nach neuesten Angaben höhere U-Kreide (124 – 125 MA; Barreme)

Angiospermen: *Archaeofructus* (Subklasse Archaeomagnoliidae)

Schachtelhalme: *Equisetites* ssp.

Farne: *Onychiopsis elongata*, *Coniopteris* sp., *Ruffordia goeppertii*, *Cladophlebis* sp.

Bennettiteen: *Pterophyllum* sp.

Nilssonia sp.

Otozamites sp., *Neozamites* sp.

Ginkgophyten: *Baiera hastata*, *Sphenobaiera* sp., *Czekanowskia rigida*

Solenites murrayana

Phoenicopsis sp.

Schizolepis jeholensis, *Pityophyllum* sp., *Pityocladus yabei*, *Etatocladus manchurica*,

Brachyphyllum sp., *Sphenolepis* sp.

Potamogeton? *jeholensis*

11.5 Potomac-Flora des Barreme bis Alb von Maryland/USA

a) untere Potomac-Flora (Barreme/Apt): Angiospermenanteil nur 2 %; 6 dikotyle und 2 monokotyle Formengattungen (*Fico*-, *Protaea*-, *Vito*-, *Celastrophyllum*).

b) höhere Potomac-Flora (Alb): Angiospermenanteil ca. 25 %. Handförmig gelappte und betuliforme Blätter treten neu hinzu (*Araliaephyllum*, *Betulites*, *Populites*, *Sapindopsis*).

Menispermities (Menispermaceae, Mondsamengewächse), *Casuarina* (Casuariaceae, Kasuariengewächse), *Magnolia auriculata*, *Sapotacites* (Sapotaceae, Sapotegewächse, rez. 800 Arten in Tropen und Subtropen), *Sassafras progenitor* (Lauraceae), *Populus potomacensis* (Salicaceae, Weidengewächse); *Dewalquea*, *Sagittaria*. Daneben noch Bennettiteen.

Starke Diversifikation der Pollenformen innerhalb der Potomac-Flora: monosulcat im Barreme, tricolpat im Apt, tricolporoidat im Alb, triporat im Cenoman.

11.6 Crato-Formation (ob. Apt/unt. Alb) Brasiliens

Makroflora: ca. 80 Taxa, davon ca. 60 % Gymnospermen, 30 % Angiospermen, 10 % Sporenpflanzen

Equisetum sp.

Isoetites cf. *choffati*

Filicales: Schizaeaceae: *Ruffordia goepperti* (fast alle Farnfossilien gehören zu dieser Art) (Gleicheniaceae nur durch Pollen nachgewiesen)

Cycadales: mehrere unbeschriebene Arten (selten)

Bennettiales: cf. *Williamsonia* (selten)

Caytoniales: eine unbeschriebene Art

Araucariaceae: *Brachyphyllum castilhoi* (Affinität unklar), *B. obesum*, *Araucaria* sp. (als Zapfen)

Cheirolepidiaceae: *Lindleycladus*, *Tomaxellia*

(Podocarpaceae nur durch Pollen nachgewiesen)
Czekanowskiales
Novaolindia dubia (inc.sed., fragliche Gymnosperme)

Gnetales:

Welwitschiaceae: *Welwitschiella austroamericana*, *Welwitschiophyllum brasiliense*,
Welwitschiostrobilus murili; *Priscowelwitschia* sp.; *Cratonia cotyledon*

Ephedraceae: Taxa A bis H

(Taxon A wahrscheinlich bereits rezente Gattung *Ephedra*;

Taxon C zeigt Ähnlichkeiten zu *Liaoxia* aus der Yixian-Formation)

Angiospermen (Blätter erreichen 0,5 bis 10 cm Länge und über 15 cm im Durchmesser;
Komplexität der Evolution der Morphologie und Architektur der Blätter entspricht der
Potomac-Flora; zusammengesetzte Blätter dürften sich in einem sehr frühen
Entwicklungsstadium befunden haben; holzige [strauchig oder baumförmig] und
krautige Pflanzen).

Monokotyle: *Klitzschophyllites flabellata*, *Trifurcatia flabellata*;

Araceae: *Spixiarum*;

Monokotyle indet: *Cratolirion*

sowie ein möglicher naher Verwandter der Bromeliaceae;

Dicotyle:

Nymphaeales (am häufigsten!, mindestens 2 Arten; Ähnlichkeiten mit Cabombaceae
sowie ein Taxon mit großen Ähnlichkeiten zu rezenten Nymphaeaceae)

Magnoliales:

Araripia florifera (Laurales oder Stammlinie der Laurales und Magnoliales;

Affinitäten zu den Calycanthaceae)

Endressinia brasiliensis (Schwestergruppe der Eupomatiaceae)

Angiosperm A (unbenannt)

Angiosperm B (unbenannt)

Eudicoten: ? Proteales (?Nelumbonales sowie eine weitere Art)

? Ranunculales (Angiosperm Typ C)

(verschiedene tricolpate Pollentypen weisen darauf, dass die Eudicoten schon eine größere
Diversität in der Region erreicht haben, als der Makrofossilnachweis belegt)

(nach: MARTILL DM et al., The Crato Fossils Beds of Brazil, Cambridge University Press 2007)

Verlauf des Florenwechsels in der Unterkreide:

Die Ausbreitung der Angiospermen, die vorwiegend im Apt und Alb erfolgte, geschah im
Flachland vorwiegend auf Kosten der Pteridophyten und Cycadophyten, während Koniferen nur in
geringem Maße beeinflusst wurden.

Zwischen 115 und 90 MA stieg der Anteil der Angiospermen in den meisten Floren auf ca. 70 %.
Die Artenzahl der Koniferen blieb dagegen etwa konstant, allerdings kam es im Alb zu einer
starken Ausbreitung moderner Koniferen (*Sciadopitys*, *Pinus*, *Metasequoia*) bei Persistenz älterer
Formen (*Araucaria*, *Geinitzia*).

Das Maximum der Artendiversität der Cycadophyten wurde bereits im Neokom erreicht; im Barreme/Apt reduzierte sich die Artenzahl auf die Hälfte; ein drastischer Einbruch erfolgte dann im Alb, so dass im Cenoman weniger als 10 % der neokomischen Speziesdiversität vorhanden war. Allerdings setzte der Rückgang der Cycadophyten schon kurz vor der starken Ausbreitung der Angiospermen ein. Gnetales waren nicht vom Rückgang betroffen, sondern breiteten sich parallel zu den Angiospermen besonders im Apt, Alb und Cenoman aus.

Die Pteridophyten erreichten ihr Diversitätsmaximum im Barreme/Apt; ihr Rückgang erfolgte langsamer, hauptsächlich während des Alb; die Artenzahl stabilisierte sich dann auf dem Niveau des Malm (= 1/3 des Barreme-Apt-Maximums).

In der Oberkreide machten Pteridophyten und Cycadophyten selten mehr als 30 % der Arten in den einzelnen Floren aus. Allerdings gab es auch noch in der höheren Oberkreide von Wyoming (72 MA) bei feuchtwarmem Klima eine Flora mit einem Angiospermenanteil von nur 15 % (weitgehend Fächerpalmen), aber 50 % Farnen, gefolgt von Koniferen und Cycadophyten. In der Cedar-Ridge-Flora von Wyoming (71,7 MA) sind zwar 61 % der Arten dikotyle Angiospermen, diese machten aber nur 12 % der Individuen aus (weitgehend nur Kräuter und Kletterpflanzen).

11.6 Barreme-und/oder Apt-Flora Westportugals (Vale de Agua, Buarcos, Catefica, Famalicao, Torres Vedras):

Datierung geschätzt zwischen 125 und 115 MA ; nicht jünger als Apt, möglicherweise nicht älter als Barreme. Ca. 140 – 150 verschiedene Angiospermentaxa (Blüten, Früchte, Samen) sowie 30 Pollenarten von Angiospermen; zu 90 % monoaperturat, 10 % trikolat; keine tricolporoidaten, tricolporaten und triporaten Pollen (die erst ab Alb nachweisbar sind). 85 % der 140-150 Arten betreffen Pflanzen auf der Stufe der Magnoliiden oder Monocotylen, darunter ein Vertreter der Nymphaeales (kladistisch Schwestergruppe aller rezenten Nymphaeaceae). Die große Anzahl von Taxa, die nicht rezenten Magnoliiden-Familien zugeordnet werden kann, deutet auf eine erhebliche Extinktion von Taxa auf Magnoliiden-Niveau.

Am Ende der Unterkreide sollen bereits vorhanden sein:

Magnolia, Populus, Salix, Anona, Casuarina, Sassafras, Zimtbaum, Aralien, Platanenverwandte (platanoiden Fossilien spielten in der mittl. Kreide eine wichtige Rolle; *Platanus* ab M-Kreide), Myrten-, Sapotengewächse, Ranunculaceae, Menispermaceae (Mondsamengewächse), Winteraceae, *Sagittaria*.

(CLEAL/THOMAS halten die Zuordnung kretazischer Angiospermen zu rezenten Gattungen aber für problematisch).

12. Oberkreide

Im Cenoman nimmt die regionale Differenzierung der Angiospermenflora deutlich zu. Die Modernisierung der kretazischen Floren erfolgte erst im Eozän; im Oligozän sind fast nur noch rezente Gattungen vertreten; viele Arten des Miozäns und Pliozäns lassen sich nicht mehr von rezenten Arten unterscheiden.

12.1 Oberes Cenoman Böhmens (Acta Palaeont. Pol. 50: 295)

Salzmarsch:

Frenelopsis alata (strauchige Konifere der Salzmarschen)

Dammarites albens (endemisch)

Eretmophyllum obtusum (Ginkgoales)

Pseudoasterophyllites cretaceus (Gnetales?)

Sumpfbzone ohne oder mit minimalem Einfluss von Salzwasser:

Cupressoide: *Cunninghamites lignitum*; *Quasisequoia crispa*, *Sequoia heterophylla*

Alluviale Flächen: angiospermen-dominiert

Platanus laevis, *Myrtophyllum*, *Debaia* sp.

12.2 Laubwälder der Oberkreide (Untersenen) des nördl. Harzvorlandes

Farne: *Gleichenia*-Arten, Schizaeaceen, Schachtelhalme; Bärlappe nur als Sporen nachgewiesen.

Nadelhölzer: Taxodiaceen *Sequoia*, *Geinitzia formosa* (Sequoia-ähnlich), Pinaceen.

Angiospermen: *Credneria* (Blätter > 20 cm lang, sehr mannigfaltig, ca. 20 Arten oder Varietäten); da alio loco *Credneria*-Blätter mit platanentypischen Fruchtständen zusammen gefunden wurden, gelten sie als Platanaceen; Stockausschlagsblätter rez. Platanen haben dieselbe Nervatur wie *Credneria* (*C. triacuminata*).

Protohedycarya ilicoides (Fam. Monimiaceae, rez. Tropen und Subtropen; ad Ordnung Laurales); Myrten-, Maulbeer-, Seerosen- und Palmengewächse.

Salix-Arten, Fagales, u.a. *Dryophyllum cretaceum* (Kastanieneiben), *Dewalquea bohemica* (handförmig geteilte Blätter, die mit der rez. *Helleborus* in Beziehung gebracht werden).

*Phragmites*artige Schilfgräser.

12.3 Gosau-Ablagerungen des Campan (Grünbach u.a.)

Tropische Baumfarne (Marattiaceae): *Marattia*, *Danaea*; Schizaeaceae *Lygodium*;

Matoniaceae; Cyatheaceae

Nadelhölzer: Taxodiaceae, z.B. *Geinitzia*

Angiospermen: Palmen (*Flabellaria*), Pandanaceae, *Credneria triacuminata*; daneben *Quercus*, *Salix*, *Ulmus*, *Brasenia*, *Hedera*

12.4 Oberes Maastricht (65 – 67 MA) der Hell Creek Formation

„*Artocarpus*“ *lessigiana*; „*Celastrus*“ *taurenensis*; „*Cinnamomum*“ *lineafolia*; „*Cissus*“ *marginata*; „*Dryophyllum*“ *subfalcatum et tenneseensis*; „*Ficus*“ *artocarpoides et planicostata*;

„*Liriodendron*“ *laramiense*, „*Quercus*“ *viburnifolia*; „*Rhamnus*“ *cleburnii*, „*Vitis*“ *stantonii*;
„*Ziziphus*“ *fibrillosus*;

Androvetia catenulata; *Araliaephyllum polevoi*, *Carpites ulmiformis*, *Cissitis insignis et lobata et puilasokensis*; *Cupressinocladus interruptus*, *Dombeyopsis trivialis*, *Dryophyllum subfalcatum*, *Elatides longifolia*, *Filicites knowltonii*, *Ginkgo adiantoides*, *Glyptostrobus endlicher*, *Glyptostrobus sp.*, *Grewiopsis saportana*, *Laurophyllum wardiana*, ? *Liriodendron sp.*, *Magnolia pulchra*, *Marchantia pealii*, *Metasequoia sp.*, *Nilssonia yukonensis*, *Onoclea hesperia*, *Palaeoaster inquirenda*, *Paranymphaea hastata*, *Pistia corrugata*, *Platanophyllum montanum*, *Porosia verrucosa*, *Sabalites*, *Sapindopsis powelliana*, *Sequoia sp.*, *Taxodium olrikii*, *Trochodendroides nebrascensis*, *Zingiberopsis attenuata*;

Berberidaceae, Cannabaceae, Chloranthaceae, Dilleniidae, Fagaceae, Filicales, Flacourtiaceae, Hamamelididae, Laurales, Rosacea, Trochodendrales, Ulmaceae, Urticaceae (jeweils gen. indet.)

affinis: „*Dryophyllum*“ *subfalcatum*; „*Populus*“ *nebrascensis*, *Vitis stantonii*, *Cercidiphyllum sp.*, „*Cinnamomum*“ *lineafolia*, „*Cocculus*“ *flabella*, *Cissites acerifolia*, *Nelumbo*, *Pistia corrugata*;
aff. Platanaceae, Saururaceae.

Florenprovinzen der Oberkreide:

- a) Normapolles-Provinz: östl. Nordamerika und Europa (Rocky Mountains bis Ural):
Juglandaceen-Pollen. Cenoman bis Paläozän, maximal in der höheren Oberkreide.
- b) Nothofagidites-Provinz: Australien, Neuseeland, Antarktis, südl. Südamerika,
nicht jedoch in Afrika (Oberkreide, Alttertiär)
- c) Aquilapollenites-Provinz: Asien östl. des Ural; Westrand Nordamerikas von
Alaska bis Kalifornien (unterstes Senon bis KTG); im Ural Mischfloren
- d) Constantinisporis-Provinz: Afrikanische Westküste, südamerikanische Ostküste (Brasi-
lien, Indien)

13. Paläozän

Allgemein: Mischung aus oberkreidetypischen und modernen Elementen; Dewalqueen (baumförmige Hahnenfußgewächse), Kastanieneichen, Palmen (weit verbreitet, Maximum der Ausdehnung; bis Grönland!), Kautschukbäume, *Quercophyllum*, *Dryophyllum*, Buchen- und Lorbeergewächse, baumförmige Liliengewächse; Juglandaceae, *Magnolia*, *Sassafras*, *Protoficus*.
Im Unterpaläozän Südamerikas und Paläozän Indiens Mangrovesümpfe.
Bereits rezente Farngattungen, darunter Baumfarn *Alsophila*; daneben *Chrysodium*, *Asplenium*.

Oberes Paläozän Alaskas:

Klima: subtropisch, Affinitäten besonders zur chinesisch-japanischen Region und zum atlantischen Nordamerika.

Anemia

Dioon, Zamia

Glyptostrobus, Metasequoia, Pseudolarix

Acer, Carya, Corylus, Cercidiphyllum, Cocculus, Comptonia, Hypserpa, Macaranga, Palmacites, Planera, Pterocarya, Sabalites

14. Eozän

Allgemein: tropisch/subtropisch; hoher Palmenanteil, weitgehend immergrüne, vereinzelt laubabwerfende Arten. Oberkreidetytische Gattungen gehen erheblich zurück und sterben noch im Eozän aus (z.B. *Dryophyllum*).

Im U-Eozän Alaskas finden sich auch einige Gattungen, die für die malaysische Region typisch sind.

U-Eozän Alaskas:

Alangium, Alnus, Anamirta, Barringtonia, Cananga, Clerodendendrum, Kandelia (eine Mangrove), *Luvunga, Limacia, Melanorrhoea, Meliosma, Myristica, Parashorea, Phytocrene, Platycarpa, Pyrenacantha, Sageretia, Saurauia, Stemonurnus, Tetracentron*, 5 Lauraceen-Arten, fünf Menispermaceen-Arten (paratropische Regenwälder).

14.1 Eozänflora des Geiseltales bei Halle sowie von Messel (Messel = oberstes U-Eozän, 48 MA)

Fieder- und Fächerpalmen häufig; Feigen, Gummibäume, Magnolien, Zimtbäume, Myrten (*Rhodomurus*), Lorbeer (*Litsea, Laurophyllum*), Illiciaceae, Annonaceae, Theaceen, gummiproduzierende Apocynaceae, Storaxbaumverwandte, Mastixoideae (*Mastixia*), *Sterculia* (Kakaobaum), *Engelhardia* (Juglandaceae), *Symplocos* (Rechenblume), *Pasania*, einige laubabwerfende Buchengewächse (*Castanea, Castanopsis*), immergrüne Eichen, Birken, Mondsamengewächse.

Palmen: u.a. Betelpalmen, Rotangpalmen (*Calamus*)

Schilf, Riedgras, Seerosen (*Brasenia*).

Farne: Kletter- (*Lygodium*), Wasserfarne; Schizaeaceae; *Aneimia*;

selten Cycadeen (*Eostangeria*).

Taxodiaceen, Zypressen, *Glyptostrobus*, Araukarien (? , umstritten!), Mammutbäume; selten Kiefern (2 Arten). *Doliosstrobos*-Zapfen (zugehörige Zweige erinnern sehr an *Sequoiadendron*). Erstnachweis der heute auf Ostasien beschränkten Kopfeiben (*Cephalotaxus*).

Die laurophyllen Elemente dieser Flora leben heute im südöstlichen Nord- und Mittelamerika und besonders in Südostasien.

Aus Messel waren im Jahr 2012 140 Pflanzengattungen bekannt; 60 Taxa ließen sich keinen bekannten Familien zuordnen. Es handelte sich um einen tropischen Regenwald mit mehreren Stockwerken, daneben Lianen und Sumpfpflanzen, in einem tropisch-warmen Klima mit geringen saisonalen Schwankungen.

14.2 Flora des (ober)eoziänen baltischen Bernsteins

Farne, Flechten, Lebermoose, Laubmoose.

Cycadaceae.

Coniferophyta: Podocarpaceae (Stieleibengewächse), Pinaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae. Neuere Theorien über den Urheber des baltischen Bernstein favorisieren aufgrund spektroskopischer Untersuchungen im Infrarotbereich *Cedrus atlantica* als "Bernsteinbaum", chemische Untersuchungen des Bernsteins favorisieren *Agathis australis* (Stand: 1987 bzw. 1993).

Kiefern: *P. silvatica*, *P. baltica*, *P. banksianoides*, *P. cembrifolia*.

Monokotyle Angiospermen: Araceae (Aronstabgewächse), Commelinaceae, Connaraceae, Gramineae, Liliaceae, Palmae.

Dikotyle Angiospermen: Aceraceae (Ahorngewächse), Apocynaceae (Hundsgiftgewächse), Aquifoliaceae (Stechpalmengewächse), Campanulaceae (Glockenblumengewächse), Caprifoliaceae (Geißblattgewächse), Celastraceae (Spindelbaumgewächse), Cistaceae (Zistrosengew.), Clethraceae (Zweihörnige), Dilleniaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Fagaceae, Geraniaceae (Storchschnabelgew.), Hamamelidaceae (Zaubernußgew.), Lauraceae, Linaceae (Leingew.), Loranthaceae (Mistelgew.), Magnoliaceae (Tulpenbaumgew.), Myricaceae (Gagelgew.), Myrsinaceae, Olacaceae, Oleaceae (Ölbaumgew.), Oxalidaceae (Sauerkleegew.), Papilionaceae (Schmetterlingsblütler), Pittosporaceae (Klebsamengew.), Polygonaceae (Knöterichgew.), Proteaceae (Silberbaumgew.), Rhamnaceae (Faulbaumgew.), Rosaceae, Rubiaceae (Rötegew.), Salicaceae (Weidengew.), Santalaceae (Sandelbaumgew.), Saxifragaceae, Ternstroemiaceae, Theaceae (Teegew.), Thymelaeaceae (Seidelbastgew.), Umbelliferae (Doldengew.), Urticaceae (Nesselgew.);

u.a. rezente Gattungen: *Phoenix*, *Magnolia*, *Cinnamomum*, *Laurus* als Indikatorpflanzen für trop. bis subtrop. Klima, mittl. Jahrestemp. um 20 Grad.

14.3 Unteres Eozän (52 MA) von Patagonien

Feuchtkühle Regenwälder, dominierend: *Castanopsis* (Scheinkastanie),

weitere Bestandteile der Wälder, die sich heute in Australien oder Südostasien finden:

Eucalyptus, *Gymnostoma*, engelhardioide Juglandaceae, *Ceratopetalum*, Lauraceae, *Ripogonum*; *Agathis*, *Papuacedrus* (eine Zypresse, die heute in Neu-Guinea vorkommt), verschiedene Podocarpaceae

Todea

Dieser Gürtel feuchtkühler Regenwälder ist dann über das noch zusammenhängende Südgondwana (Südamerika – Antarctica – Australien) nach Australasien und schließlich nach SE-Asien eingewandert, wo sich heute Vertreter dieser Flora finden und Scheinkastanien zum

dominierender Baum der unteren Bergwälder zwischen Neu-Guinea und Himalaya bis Japan wurden. In Patagonien erloschen die Wälder mit Beginn der Trennung von Antarctica und dem damit verbundenen zunehmend trockeneren Klima (Sci. 364: 972).

15. Oligozän

Allgemein: alle oberkreidespezifischen Formen sind bereits verschwunden; noch immer tropisch/subtropische Vegetation; Palmen nehmen weiter zu. Bis zum Oberoligozän nimmt die Diversität der Angiospermen zu, d.h. es entstehen permanent neue Arten; ab dem Oberoligozän nimmt die Artbildungsrate deutlich ab; ab jetzt dominieren Arealverschiebungen vorhandener Arten.

Zu Beginn des Oligozäns setzten sich die Floren Mitteleuropas etwa zu gleichen Teilen aus laurophyllen und arktotertiären Elementen zusammen, während im Oberoligozän und untersten Miozän die arktotertiären Elemente bereits dominierten.

Bäume des mitteleurop. Oligozäns:

Pappel, Weide, Walnuss, Buche, Hainbuche, Birke, Erle, Eiche, Ulme, Feige, Magnolie, Lorbeer, Zimtbaum, Amberbaum, Platane, baumförmige Rosengewächse und Schmetterlingsblütler, Pistazienbäume, Stechpalmen, Ahorn, Rhamnaceen (heute Tropen), Weinlaubgewächse, Baumheide, Linden, Oleander, *Liriodendron*, *Nyssa*, *Engelhardia*, *Carya* (=Pekan-Nuss), Palmen. *Taxodium*, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, Zypressen, Kiefern.

15.1 Oberes Oligozän von Rott (23,0 +- 0,3 MA)

Incl. Algen (z.B. 45 Diatomeenarten) ca. 300 Pflanzenarten und 700 Tierarten.

Moose: 5 Arten (*Mnium*, *Polytrichium*, *Dicranum*, *Hypnum* i.w.S.)

Pteridophyten: Farne *Pteris*, *Osmunda*, *Lygodium*; *Equisetum*

Koniferen selten: *Sequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*; Cupressaceae *Libocedrus* und *Tetraclinis* (= *Callitris*), vier *Pinus*-Typen; *Podocarpus*-Pollen

Monokotyle: *Hydrocharis*, *Smilax*; Cyperaceae; Gramineae; Juncaceae (wahrsch. *Luzula*); Palmen (Sabal-ähnliche Blattreste)

Dikotyle: häufig Salicaceae (*Populus*, *Salix*), Juglandaceae (*Juglans*, *Carya*, *Engelhardia*, letztere rez. in Monsungebieten Asiens, 1 Art in Costa Rica) und Myricaceae (*Myrica*); *Fagus*; *Quercus* (6 Arten), Ulmaceae (*Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Pteroceltis*); Betulaceae (*Carpinus*, *Betula*, 4 *Alnus*-Arten); *Ficus*, *Tilia* (Pollen), Polygonaceen.

Polycarpicae: *Nymphaea*, *Clematis*, *Magnolia*, *Kadsura*, *Cercis*.

Lauraceae (häufig): *Cinnamomum*, *Laurus*, *Daphnogene* (zimtbaumähnlich), *Lindera*, *Litsea*.

Liquidambar, *Platanus*; Rosaceae; Leguminosen; *Zygophyllum*, *Ptelea*;

Ailanthus (Götterbaum); Anacardiaceae (*Pistacia* und *Rhus* mit je 3 Arten); *Ilex*; *Acer*;

Rhamnaceae (*Zizyphus* - heute Tropen und Subtropen-, *Paliurus*, *Rhamnus*, *Berchemia*, *Ceanothus* - rez. Amerika -), Vitaceae (*Tetrastigma*);
Dilleniaceae (*Dilleniaecarpum*), Dipterocarpaceae (*Monotes*) und Combretaceae (*Terminalia*) (allesamt rez. tropisch)
Nyssa; Umbelliferae; Mastixioideae (Cornaceae-Unterfam., die nur im Eozän und Oligozän existierte);
Ericaceae (*Ledum*, *Leucothoe*, *Vaccinium*, *Arbutus*); Myrsinaceae (rez. rein tropisch; *Myrsine*, *Pleiomeropsis*); Sapotaceae (*Sideroxylon*, *Dipholis*, *Chrysophyllum*; rez. tropisch); Symplocaceae (*Symplocos*, Rechenblume) und Apocynaceae (*Plumiera*) rez. überwiegend tropisch; Bigoniaceae (*Catalpa*, rez. Nordamerika und Ostasien); Caprifoliaceae (*Sambucus*, *Viburnum*); Compositae; Oleaceae.

Rekonstruktion: Hügelland mit Höhen von ca. 300 bis 400 m; Süßwasserseen und Sümpfe, umgeben von bodenfeuchten Wäldern mit *Populus*, *Salix*, *Betula*, *Alnus*, *Myrica*, evtl. *Juglans*, *Carya*, *Sabal*, durchwuchert von Lianen wie *Lygodium*, *Clematis*, *Tetrastigmophyllum*; Bodenbewuchs aus Laubmoosen.

Weiter vom Wasser entfernt Wälder aus *Carpinus*, *Acer*, *Fagus*, *Engelhardia*, *Sapindus*, *Catalpa*, *Symplocos* (Rechenblume).

Die wenigen feuchten Berghänge zum Siebengebirge hin waren bewachsen von Hartlaubgehölzen wie Lauraceae, Cornaceae, Ericaceae, Sapotaceae, Apocynaceae, Leguminosen, div. *Quercus*-Arten.

Die Bewaldung um die Seen herum war ausgedehnt und ziemlich lückenlos. Subtropisches Klima, hohe Niederschläge (Küstennähe), aber mit Wechsel von Regen- und Trockenzeiten. Rezent hat die Flora von Rott eine gewisse Ähnlichkeit mit derjenigen von Südjapan, mit gewissen Anklängen ans südl. Nordamerika.

16. Miozän

Allgemein: starke klimabedingte Oszillationen zwischen palaeotropischen und arкто-tertiären Florenelementen in Mitteleuropa. Starke Ausbreitung des Graslandes. Die subtropische (laurophyll) Flora konnte sich bei warm-gemäßigtem Klima nur an besonders günstigen Standorten halten und breitete sich unter optimaleren (subtropischen) Bedingungen von dort wieder weiter aus. Im unteren und mittl. Miozän entsprach das Klima etwa dem der Kanarischen Inseln und Floridas, im höheren Mittelmiozän eher dem des heutigen Mittelmeergebietes.

Im Neogen Mitteleuropas gab es vier subtropische Perioden ("jüngere Mastixioideenfloren"), die sich mit gemäßigten (arktoterziär dominierten) Perioden abwechselten, die dann im Pliozän die absolute Dominanz erreichten.

Palaeotropisch ("laurophyll"): Cornaceae, Lauraceae, *Cassia*, *Acacia*, *Mastixia*, *Symplocos*, *Castanopsis*, *Ficus*, *Engelhardia*, *Daphnogene*, *Cinnamomum*.

Arktoterziär: *Betula*, *Salix*, *Juglans*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Tilia*, *Quercus*, *Acer*, *Alnus*, *Populus*, *Carpinus*, aber auch sommergrüne Gehölze, die heute in Nordamerika, Mittelmeergebiet und Ostasien vorkommen (*Liquidambar*, *Magnolia*, *Nyssa*, *Carya*, *Liriodendron*).

16.1 Untermiozän von Preschen bei Bilin (Tschechien)

Farne: *Osmunda*, *Pronephrium*, *Salvinia*, *Azolla*, *Pteris*

Koniferen: *Sequoia couttsiae*, *Taxodium dubium*, *Glyptostrobus europaeus*,
Tetraclinis salicornioides, *Pinus rigios*, *Pinus ornata*, *Pinus engelhardtii*

Angiospermen: *Daphnogene*, *Laurophyllum*, *Nelumbium*, *Berberis*, *Mahonia*,
Cercidiphyllum, *Platanus*, *Liquidambar*, *Parrotia*, *Carya*, *Engelhardia*, *Myrica*,
Comptonia, *Quercus*, *Trigononalanopsis*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Ulmus*,
Zelkova, *Celtis*, *Cedrelospermum*, *Rosa lignitum*, *Rubus*, *Pyracantha*,
Crataegus, *Pterocarpus*, *Podocarpium*, *Acacia*, *Wisteria*, *Leguminosites*,
"Ficus", *Toddalia*, *Ailanthus*, *Astronium*, *Acer*, *Sapindus*, *Koelreuteria*, *Nyssa*,
Ilex, *Paliurus*, *Berchemia*, *Ampelopsis*, *Vitis*, *Eurya*, *Ternstroemia*, *Salix*,
Populus, *Tilia*, *Craigia*, *Dombeyopsis*, *Fraxinus*, *Stratiotes*, *Hantkea*, *Typha*,
Potamogeton, *Smilax*, *Spirematospermum*, *Cladiocarya*, *Calamus*, *Sabal*,
Pistia, *Carpolithes*, *Diversiphyllum*, "Juglans", *Phyllites*.

16.2 Mittelmiozän von Steinheim am Albuch (Datierung: > 10 MA, aber < 15 MA):

Wasserpflanzengemeinschaft mit Armluchteralgen, Laichkräutern (*Potamogeton*),
Isoetes und Wasserhyazinthen (*Eichhornia*)

Riedgürtel aus Schilf (*Phragmites*) und Riedgras (Cyperaceae)

Uferwald: dominiert vom Schotenbaum (*Gleditsia*), daneben Wasserulme (*Zelkova*),
Pappeln, Erlen.

Hochfläche: Trockenwald mit *Quercus*, *Juglans*, *Celtis* (Zürgelbaum), Götterbaum
(*Ailanthus*); Lauraceae von ganz untergeordneter Bedeutung. Pollenfunde deuten
auf *Glyptostrobus* und *Nyssa* in der weiteren Umgebung.

Klima: warm-temperiert mit ausgeprägten saisonalen Trockenzeiten, gekennzeichnet durch den
Rückgang der noch im Untermiozän häufigen Lauraceae und das Fehlen von Palmen. Die
gegenüber dem U-Miozän stark zunehmende Kontinentalität hängt mit dem Trockenfallen des
Molassemeeres und der Nordwärtsverlagerung der Nordsee zusammen (die im U-Miozän noch die
Kölner Bucht erreichte).

16.3 Molasse von Öhningen (13 MA):

Farne: *Salvinia*; landbewohnende Farne

Koniferen: am häufigsten *Glyptostrobus europaeus*

Angiospermen: ca. 300 Arten, darunter *Populus*, *Acer*, *Salix*, *Myrica*, *Quercus*,
Ulmus; *Laurus* (14 Arten), *Cinnamomum*, *Persea* (Avocado), *Sassafras*
(Fieberbaum), *Styrax* (Storaxbaum), *Platanus*, *Ficus* (5 Arten), *Liquidambar*.

Daneben krautige Gewächse wie Compositae, Cruciferae und Umbelliferae sowie

Palmen (*Chamaerops helvetica*, nahe verwandt mit der in der Eiszeit nach Spanien ausgewichenen *Ch. humilis*; letztere findet sich heute im westlichen Mittelmeerraum, in Südfrankreich bis zum 44. Grad nördlicher Breite – die einzige rezente Palmenart, die wild in Europa vorkommt, und die nördlichste Verbreitung von Palmen überhaupt – auch auf der Südhalbkugel gedeiht eine Palmenart bis etwas über den 44. Grad südlicher Breite).

Klima: warmgemäßigtes Regenklimate mit milden Wintern und nicht zu heißen Sommern, Jahresniederschlag 1300 - 1500 mm. Rezente Vergleichsgebiete mit ähnlicher Florencharakteristik liegen im atlantischen Nordamerika, in Transkaukasien, China und Japan. Die Flora entspricht etwa derjenigen der Inselflora der heutigen Kanaren.

Von den Öhninger Pflanzen haben heute 131 Arten ihre nächsten Verwandten in der gemäßigten Zone (besonders Nordamerika, Asien), 266 in den Subtropen und 65 in den Tropen.

16.4 Miozänflora des Wiener Beckens (M-Miozän)

Taxodium sp., *T. mexicanum*, *Glyptostrobus*, *Sequoia sempervirens*, *Sciadopitys*, *Cunninghamia*, *Taiwana*, *Cryptomeria*, *Torreya*, *Cathaya*, *Keteleeria*, *Tsuga*, *Pseudolarix*, *Picea*, *Abies*, *Cedrus*, Cupressaceae, Kiefern.

Ginkgo, selten Cycadeen.

Angiospermenflora entspricht etwa der rezenten der Kanarischen Inseln oder Sümpfe Floridas: Fächerpalmen, Lorbeerbäume (*Persea*, *Ocotea*), *Bumelia*, Symplocaceae, Cyrillaceae, *Styrax*, Juglandaceae (*Engelhardia*, *Pterocarya* im unt. Miozän, *Carya*, *Pterocarya*, *Oreominnea*, *Juglans* im höheren Miozän), *Liriodendron*, *Magnolia*, Feigen, Sterculiaceae (*Reveesia*), Rutaceae, Erdbeerbaum, *Rhododendron* (zahlreiche Arten), *Eucommia* (bis ins Pleistozän in Mitteleuropa nachweisbar), *Liquidambar*;

arktotertiäre Elemente: *Juglans*, *Acer*, *Quercus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Zelkova* (Wasserulme), *Planera*, *Populus*, *Betula*, *Salix*, *Myrica*, *Fagus*.

Die Flora verschwand, als im Obermiozän das Wiener Becken infolge der Veränderungen im Mittelmeerraum austrocknete. Das Mittelmeer trocknete damals zu einem Salzsee ein, wodurch das mediterrane Klima sehr trocken wurde; die Tertiärflora starb daher im Mittelmeerraum eher aus als im kühleren Norden. Im O-Miozän daher Savannenvegetation mit kleinblättrigen, derben Blattresten, daneben Uferpflanzen (*Myrica*, *Populus*, *Salix*, *Juglans*, *Zelkova*); *Cinnamomum*-Blätter werden selten. Aus Nordosten war zuvor eine Vegetation mit weniger derben, gesägten oder gezähnten sommergrünen Blättern in Mitteleuropa eingewandert (*Betula*, *Corylus*, *Alnus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Populus*).

16.5 Torfwälder des ob. Miozän / unt. Pliozän westlich/südwestlich von Köln

Nadelbäume: Pinaceae: *Pinus*, *Picea*, *Abies*;

Sumpfympressengewächse: *Cryptomeria* (Sichelanne), *Sciadopitys*, *Taxodium*, *Sequoia*

Laubbäume: Buchen-, Birken-, Walnussgewächse, Gagelstrauchgewächse (Myricaceae), Magnoliaceae, *Nyssa* (Tupelobaum), *Liquidambar*, *Mastixia*-Arten,

Ahorngewächse.

Rekonstruktion: dürrtig entwickelte Torfwälder, z.T. von Blütenpflanzen dominiert mit zahlreichen Buchen, Birken-, Ahorn-, Walnuss- und Gagelstrauchgewächsen mit *Nyssa* und wenigen Nadelbäumen, z.T. von Sumpfyypressen, Schirmtannen und Sequoien dominiert mit einigen baumförmigen Palmen, z.T. offene Riedmoore mit viel Sauergräsern und Ericaceae.

Die Torfwälder waren eher schwach entwickelt und niedrigwüchsig (z.B. Schirmtannen vielfach nur bis 10 m, selten bis 30 m hoch), weil sie auf einem nährstoffarmen Torf wuchsen. In den rez. Sumpfwäldern im Südosten der USA spielen allerdings Sumpfyypressen und Tupelobäume eine viel größere Rolle, während die tertiären Torfwälder eher von verschiedenen Blütenpflanzen dominiert wurden, andererseits fehlen *Sequoia*, *Cryptomeria* und *Sciadopitys* in den rezenten südostamerikanischen Sumpfwäldern.

Neben den Torfwäldern gab es Auwälder, in denen Nadelhölzer eine noch geringere Rolle spielten (nur vereinzelt *Sequoia*, Sumpfyypressen und Kiefern, aber auch vereinzelt *Ginkgo*). Dominierend waren Blütenpflanzen:

Fagus, *Quercus*, *Castanea* (Eßkastanie), *Betula*, *Alnus*, *Carpinus*, *Acer*, *Salix*, *Populus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis* (Zürgelbaum).

Daneben seltener Magnolien, Walnussgewächse und immergrüne Lorbeergewächse (*Daphnogene*).

Pflanzenprofil eines rheinischen Auwaldes vor 8 MA (ob. O-Miozän):

Schwimblattgürtel: Seerosen, Schwimmpflanze *Salvinia*

überschwemmter Auwald mit Sumpfyypressen, Tupelobaum (*Nyssa*)

Weich- und Hartholzaue: Pappel, Erle, Ulme, Weide, Ahorn, Amberbaum, Lorbeergewächse (*Daphnogene*), *Platanus*, *Byttneriophyllum*

mesophytischer Laubmischwald: Buchen, Birke, Walnuss, Eiche, *Carpinus*, *Parrotia*, *Zelkova*

Im Unterpliozän vor 4 - 5 MA ähnlicher Aufbau, allerdings verschwinden die tropisch-subtropischen Elemente zunehmend, der mesophytische Laubmischwald nimmt zu, der Auenwaldanteil geht zurück. Die Palmen verschwanden aus der niederrheinischen Bucht vor ca. 5 MA.

überschwemmter Auwald: *Taxodium*

Weichholzaue: *Populus*, *Salix*, *Alnus*

Hartholzaue: *Ulmus*, *Acer*, *Liquidambar*

mesophytischer Wald: *Fagus*, *Quercus*, *Betula*, *Zelkova*

17. Pliozän

Allgemein: ähnlich Miozän; tropische Waldbäume Mitteleuropas: *Liquidambar*, *Carya*, *Magnolia*, *Liriodendron*, *Eucommia*, *Nyssa*, *Engelhardia*; 30 Koniferenarten, darunter *Sequoia* und *Glyptostrobus*, wobei das Florenbild jedoch ein zunehmend rezentes Gepräge bekam:

| | N(Arten) | heute in: | | | Summe |
|------------------------|----------|--------------|----------|-------------------|-------|
| | | M-Europa | pontisch | E-Asien N-Amerika | |
| Miozän Frankfurts | | 24% | 7% | 20% 31% | 82% |
| U-Pliozän Frankfurts | 114 | 17% | | ----zus. 52 %-- | 69% |
| M-Pliozän Willershaus. | 52 | 44% | | --- zus. 27 %--- | 71% |
| O-Pliozän Englands | 135 | 95% (Europa) | | | |

Im Pliozän verschwanden alle tropischen und subtrop. Gewächse aus dem südl. Südamerika, die heute waldlosen Falkland-Inseln waren aber noch mit Koniferenwäldern bewaldet.

17.1 Unterpliozänflora Frankfurts (150 Arten, darunter 30 Gymnospermen)

Koniferen: Tanne, Fichte, Lärche, Wald- und Schwarzkiefer;
 ostasiatische Koniferen: *Torreya*, *Cephalotaxus*, *Keteleeria*, *Podocarpus*,
Sciadopitys, *Pseudolarix*, *Libocedrus*;
 nordamerikan. Koniferen: *Tsuga*, *Sequoia*, *Taxodium*, div. *Pinus*-Arten
Ginkgo

Angiospermen: Hasel, Hainbuche, Buchsbaum, Stechpalme, Spitzahorn, Esche,
 Sommerlinde
 pontische Angiospermen (rez. Kaukasus, Südosteuropa): *Pterocarya*, *Parrotia*, *Pirus
 malus*, *Staphylea*, *Aesculus hippocastanum*
 ostasiatische Laubhölzer: *Engelhardia*, *Zelkova*, *Cercidiphyllum*, *Corylopsis*,
Magnolia, *Eucommia*, *Acer integerrimum* und *palaeomiyabei*, *Styrax*;
 nordamerik. Laubhölzer: *Carya*, *Fagus ferruginea*, *Liquidambar*, *Liriodendron*,
Nyssa, div. *Acer*-Arten

Aufteilung der Taxa: 24,5 % europäisch; 7 % pontisch; 31,6 % asiatisch; 20,2 % nordamerikanisch.

17.2 M-Pliozän von Willershausen (ca. 3 MA)

Pteridophyten: Lycopodiinae, Equisetinae, Filicinae
 Gymnospermen: Ginkgoinae; *Abies alba*, *Picea sp.*, *Picea palaeomorika* (Omorika-
 fichte), *Pinus*, *Tsuga*, *Taxus*, *Torreya*, *Thuja*, *Taxodium*.
 Angiospermen: *Acer campestre* (Feldahorn), *Alnus incana* (Grauerle), *Berberis*
 (Sauerdorn), *Betula*, *Buxus*, *Cornus*, *Carpinus*, *Crataegus* (Weißdorn), *Eucommia
 europaea*, *Fagus silvatica* (Rotbuche), *Fraxinus* (Esche), *Juglans*, *Liriodendron*,

Magnolia, *Malus* (Holzapfel), *Najas marina* (Nixkraut), *Physocarpus opulifolius* (schneeblättrige Blasenpiere), *Phragmites*, *Pyrus* (Waldbirne), *Populus latior* (Pappel), *Potamogeton crispus* (Krauses Laichkraut), *P. pectinatus* (Kamm-laichkraut), *Quercus* (3-4 Arten), *Rhododendron ponticum* (Alpenrose), *Ribes* (Stachelbeere), *Rosa*, *Salix*, *Sassafras* (Sassafras-Lorbeer), *Sorbus* (Eberesche), *Ulmus scabra* (Bergulme), *Zelkova ungeri* (Ulmaceae), *Vitis*, Umbelliferae (Doldenblütler), *Tilia*, *Parrotia persica*, *Quercus iberica*, *Prunus cerasifera* (Kirschpflaume), *Acer cappodium*.

Unter den Laubbäumen dominiert die Rotbuche, gefolgt von Eiche, Hainbuche und Linde, Zelkova (heute Asien) und Hickorynuss (heute Amerika), Ahorn (6 Arten), Pappel und Esche. Seltener sind Eberesche, Elsbeere (*Sorbus*), Wildapfel, Ulme, Rose, Hasel, Erle, Weide, Fichte und Kiefer, Ross- und Edelkastanie, Magnolia und Rhododendron. Nadelhölzer machen nur 1/8 der Gesamtflora aus.

Wasserpflanzen: Wasserlinse, Laichkraut, Tausendblatt, Hornkraut.

PROBST (2002) nennt zusätzlich: *Parrotia persica* (Transkaukasisches Eisenholz), *Ailanthus* (Götterbaum), *Sophora* (Schnurbaum) und *Toona* (Surenbaum) als „exotische“ Baumarten. Außerdem der älteste Wacholdernachweis in Deutschland und der älteste Perückenstrauch (*Cotinus*). An Blumen: Sockenblume (*Epimedium*), großblättrige Alpenrose, Rechenblume (*Symlocos*), *Physocarpus* (ein Rosengewächs).

17.3 O-Pliozän von Pula Maar, Ungarn (3,0 – 2,6 MA Pollenspektrum)

Dominierend in dem angegebenen Zeitraum sind *Pinus*, *Picea* und *Quercus*, gefolgt von *Zelkova*, *Carya*, *Taxodium*-artigen, *Pterocarya* und Poaceae.

In geringem Umfang vertreten: *Abies*, *Tsuga*, *Larix*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Fagus*, *Carpinus orientalis*, *Ulmus*, *Liquidambar*, *Sequoia s.l.*, *Nyssa*, *Parrotia s.l.*, *Eucommia*, *Sciadopitys*.

Sciadopitys, *Eucommia*, *Nyssa*, *Taxodium*, *Sequoia*, *Liquidambar*, *Pterocarya*, *Carpinus orientalis* erloschen vor 2,676 bis 2,721 MA aus dem Pollenspektrum. Dieser Zeitpunkt korreliert mit der ersten extremen eiszeitbedingten Anomalie im Sauerstoffisotopengehalt mariner Ablagerungen. Nähere zeitliche Analysen zum relativen Verhältnis zwischen der borealen und subtropischen Flora zwischen 3,0 und 2,6 MA ergaben, dass die Florenzusammensetzung rascher auf Veränderungen der Sonneneinstrahlung als auf Veränderungen der globalen Eisvolumina reagierte.

17.4 Oberpliozänflora von Reuver (Holland) und Weilerswist

Phase unmittelbar vor Einsetzen der Eiszeit; noch immer sind auch warmtemperierte Formen vertreten wie:

Carya, *Magnolia*, *Liriodendron*, *Liquidambar*, *Eucommia*, *Stuartia*, *Engelhardia*, *Meliosma*, *Nyssa*; *Taxodium*, *Sequoia*, *Ginkgo* (selten).

18. Pleistozän und Holozän

18.1 Brockentuff von Kärlich (Tongrube Kettiger Höhe), 396000 +/- 20000 J, evtl. mit dem Holstein-Interglazial zu parallelisieren

Noch *Celtis* und *Pterocarya* (rez. Mittelmeergebiet) sowie das in Europa heute nicht mehr vorkommende Seerosengewächs *Euryale* (rez. Ostasien) und *Brasenia* (rez. Ostasien, Nordamerika) nachweisbar.

18.2 Ende Würm/Holozän (Pollenbefunde aus vermoorten Maarkesseln der Westeifel)

Zone I (bis 13000 BP, älteste Dryas):

Steppentundra; dominierend: Gräser, *Artemisia*; daneben Zwergsträucher wie *Betula nana*, Strauch-, Zwergstrauchweiden, Wachholder, Sanddorn; in tieferen Lagen evtl. einzelne Birken und Kiefern.

Zone II (13000 bis 12000 BP, ältere Dryas):

Steppentundra mit einzelnen locker stehenden Birkenbäumen, dadurch parkartiges Aussehen. Anfangs etwas wärmer (Bölling-Zeit), danach kühler.

Zone III (12000 bis 11000 BP; Alleröd; wärmeres Klima)

Kiefern nehmen auf Kosten der Birken zu, Nichtbaumpollen treten zurück: lichte Wälder ähnlich dem heutigen mittl. und nördl. Skandinavien; neben Birken und Kiefern auch erste Pappeln (in der Mitte der Alleröd-Schichten Tufflagen des Laacher-See-Ausbruchs)

Zone IV (11000 bis 10200 BP; Jüngere Dryas, Kälterückschlag):

Übergang des bisher spärlichen Waldes in eine Parktundrenlandschaft: Zunahme der Nichtbaumpflanzen und Weiden. Subarktisch kaltes Klima (ähnlich dem heutigen im nördl. Skandinavien im Bereich der Baumgrenze), letzte Phase der Späteiszeit.

Zone V (10200 bis 9800 BP; Präboreal, Kiefern-Birken-Zeit):

Bewaldung mit Kiefern und Birken setzt wieder ein (Kiefern, Birken), im späteren Abschnitt nimmt die Hasel stark zu und es treten zögernd wärmeliebende Bäume (Eiche, Ulme) auf.

Zone VI (9800 bis 8800 BP; frühes Boreal, Hasel-Kiefer-Zeit):

Kiefern und Haseln nehmen stark zu, Birken gehen zurück.

Zone VII (8800 bis 7900 BP, spätes Boreal, Haselzeit):

Das Gebiet war von Haselhainen bedeckt, es hatten aber auch Ulmen, Eichen, Kiefern (rückläufig), Birken und Linden Anteil an der Bewaldung.

Zone VIII (7900 bis 5100 BP; Atlantikum, Eichenmischwaldzeit; Wärmemaximum der Nacheiszeit):

Dichte Wälder aus Ulmen, Eichen, Linden, Eschen, vereinzelt Ahorn.
Fraglich erste Getreidepollen im obersten Atlantikum?

Zone IX (5100 bis 3600 BP, frühes Subboreal; Eichen-Linden-Phase der Eichenmischwaldzeit):

Mit Sicherheit ab 3000 v. Chr. Getreideanbau in der Eifel nachgewiesen. In den Wäldern dominieren Eichen und Linden, Ulme geht zurück (Indikator für allmählichen Temperaturrückgang); gegen Ende der Zone nimmt die Rotbuche stark zu.

Zone X (3600 bis 2400 BP; spätes Subboreal, Eichen-Rotbuchen-Übergangszeit):

Wälder aus Rotbuchen und Eichen; Hainbuche tritt untergeordnet auf.
Ackerbau im Maargebiet. Anzeichen für Heideödfelder (*Calluna*, *Artemisia*, Chenopodiaceen), wohl aufgelassene Äcker. Weitere Temperaturabnahme.

Zone XI (2400 – 1000 BP; frühes Subatlantikum, Buchenzeit):

Rotbuche dominiert, Eiche tritt etwas zurück, Hainbuche nimmt zu.
Getreideanbau gesteigert, Heide-Ödland-Pflanzen häufig (Zunahme von Rodungen, die auch durch das Weidenröschen angezeigt werden). Weitere Abkühlung, Klima stärker ozeanisch.

Zone XII (ab 1000 BP, zweiter Teil des Subatlantikums): Zunahme der Rodungen, Verheidung von Äckern.

Verbreitung einzelner Gattungen und Arten im Polleneinzugsbereich der Westeifeler Maare:

Salix: > 13000 bis 10000 BP, häufig > 11000 und 10000 - 11000

Betula: > 13000 bis rez., häufig > 12000 bis 8000 BP

Pinus: > 13000 bis rez., häufig 8500 – 10500 BP

Ulmus: 9800 bis rezent, häufig 8800 – 4000 BP

Quercus: 9800 bis rezent, häufig von 8800 bis 0 BP

Tilia: 9400 bis rezent mit Unterbrechungen; häufig 8500 – 3600 BP

Fraxinus: 8200 bis rezent, (stets selten, etwas häufig zwischen 6500 – 4500 BP)

Alnus: 8500 bis rezent; häufig 4500 – 500 BP

Fagus: 6000 bis rezent, häufig 3800 – 300 BP

Carpinus: 3500 bis rezent, (stets selten; etwas häufig zwischen 1500 – 1000 BP)

Picea: 7700 bis rezent mit Unterbrechungen; immer extrem selten bis 1000 BP, ab 1000 BP leichter Anstieg, häufig ab ca. 400 BP

Abies: sehr selten, ab ca. 1300 BP

Corylus: ab 10000 bis rezent, häufig vor 9000 – 8000 BP und um 7000 BP (Haselnuss)

Populus: 12500 bis 10000 BP, immer selten (maximal um 11500 BP)

Gräser: > 13000; Maximum um 13000 BP, fast kompletter Rückgang bis 10000 BP, erneuter Anstieg ab 2000 BP

Hedera: 9000 bis 2000 BP, stets selten, Maximum um 8500 BP (Efeu)

Viscum: 8500 bis 4500 BP, stets selten, Maximum um 6000 BP (Mistel)

Hippophae (Sanddorn), *Cornus suecica* (Schwedischer Hartriegel), *Juniperus*, *Empetrum* (Krähenbeere) jeweils: 13000 bis 10300 BP, stets selten

Centaurea cyanus: 12300 - 9800 BP (sehr selten) (Kornblume, naA Archaeophyt!)
Artemisia: >13000 bis rezent, häufig bis 10000 BP, Maximum bei 12700 BP
Rumex: >13000 bis rezent mit Unterbrechnungen; maximal >13000 – 10000 BP (Ampfer)
Helianthemum: >13000 bis 10300, maximal >13000 – 12000 und um 10500 BP;
 minimal um 400 BP (Sonnenröschen)
Ilex: minimal kurz um 1300 BP
 Getreide: ab 5000 BP, maximal ab 1500 BP
Plantago: ab 5000 BP, Maximum um 2500 BP (Wegerich)
Polygonum bistorta ab 4800 BP (stets selten) (Vogelknöterich)
Calluna: ab 5500 BP, häufig um 5000 BP und um 1700 BP (Heidekraut)
Fagopyrum ab 1000 BP (sehr selten) (Buchweizen)

Literatur (nur Bücher):

(Anmerkung: der größte Teil an Informationen stammt aus Zeitschriftenaufsätzen, Bücher spielen eher eine marginale Rolle)

(***: besondere Berücksichtigung im paläobotanischen Anhang)

- BARTELS, Ch. et al., Schatzkammer Dachschiefer, Landessammlung für Naturkunde
 Rheinland-Pfalz und Deutsches Bergbau-Museum Bonn, 2000
 BENTON, M. J., Paläontologie der Wirbeltiere. Verlag Dr. Friedrich Pfeil 2007.
 „Chronik der Erde“, Chronik Verlag 1991
 CLACK, J.A., Gaining Ground – The Origin and Evolution of Tetrapods, Indiana University
 Press 2002
 CLEAL C.J. und THOMAS B.A., Introduction to Plant Fossils, Cambridge University Press
 New York 2009(***)
 COX, B., Dinosaurier und andere Tiere der Vorzeit: Die große Enzyklopädie der prähistorischen
 Tierwelt, Orbis 1992
 DABER, R. und HELMS, J. Fossile Schätze. Edition (Leipzig) 1981
 DAWKINS, R., The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Life, Weidelfeld & Nicolson
 DELEVORYAS, Prinzipien der Pflanzenphylogenie. Bayrischer Landwirtschaftsverlag 1967
 FEDONKIN, M. A. et al., The Rise of Animals. Johns Hopkins University Press, Baltimore 2007
 FREYER, G. et al., Die Urzeit in Deutschland. Naturbuch Verlag 1995
 GENSEL, P.G. und EDWARDS, D. (Hrsg.), Plants Invade the Land, Columbia University Press
 2001 (***)
 GOGGER, H.G. und ZWEIFEL, R.G. (Hrsg.), Enzyklopädie der Tierwelt, Band „Reptilien
 und Amphibien“, Orbis 2002
 GOULD, E. und MCKAY, G. (Hrsg.), Enzyklopädie der Tierwelt, Band „Säugetiere“, Orbis 2002
 HAEUPLER, H. und MUER, T., Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands, Eugen
 Ulmer, Stuttgart 2000
 HOFFMANN, E.: Koblenz – Immendorf. Die Entdeckung eines altsteinzeitlichen Material- und
 Werkplatzes des Homo erectus vor 700 000 Jahren. Books on Demand 2013.
 HOLMES, T., March on Land. Infobase Publishing 2008

- IVANOV, M. et al., Fossilien-Enzyklopädie, Dörfler 2001
- JANZEN, J.-W., Arthropods in Baltic Amber, Ampyx-Verlag 2002
- KÄMPFE, L. (Hrsg.), Evolution und Stammesgeschichte der Organismen, Gustav Fischer (Stuttgart) 1985
- KENRICK, P. and CRANE, P.R., The Origin and Early Diversification of Land Plants, Smithsonian Institution Press 1997 (***)
- KLAUS, W., Einführung in die Paläobotanik, Bände I und II, Franz Denticke 1987
- KOENIGSWALD, W. v. und MEYER, W., Erdgeschichte im Rheinland, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München 1994
- KRUMBIEGEL, G. und KRUMBIEGEL, B., Fossilien der Erdgeschichte, Enke
- KRUMBIEGEL und WALTER, Fossilien, Enke 1977
- KUHN, O., Die Säugetierähnlichen Reptilien, Neue Brehm-Bücherei Nr. 423, 1970
- KUHN, O., Die Tierwelt des Mansfelder Kupferschiefers. Neue Brehm-Bücherei 333, 1964
- LAMBERT, D., Der neue große Bildatlas der Dinosaurier, Mosaik Verlag 1993
- MÄGDEFRAU, K., Paläobiologie der Pflanzen, Gustav Fischer (Stuttgart) 4. Auflage 1968 (***)
- MARINO, C. et al., Unsere Erde – Ihr Ursprung und die Entstehung des Lebens, Neuer Kaiser Verlag 1991
- McALESTER, A.L., Die Geschichte des Lebens, Enke 1981
- MEYER, W., Geologie der Eifel, Schweizerbart 1994
- MEYER, W. und STENTS, J., Sammlung Geologischer Führer 89: Das Rheintal, Gebrüder Bornträger 1996
- MÜLLER, A.H., Lehrbuch der Paläozoologie:
Band I, Fischer (Jena), 3. Auflage 1976
Band II, Teil 1 (Invertebraten: Protozoa – Mollusca 1), Fischer (Jena) 1963
Band II, Teil 2 (Invertebraten: Mollusca 2 – Arthropoda 1), Fischer (Jena) 1965
Band II, Teil 3 (Invertebraten: Arthropoda 2 – Stomochorda), Fischer (Jena) 1963 und 1978
Band III, Teil 1 (Vertebraten: Fische und Amphibien), Fischer (Jena) 1966
Band III, Teil 2 (Vertebraten: Reptilien und Vögel), Fischer (Jena) 1968
- NORMAN, D., Ursprünge des Lebens, Bertelsmann 2004
- NORMAN, D., Dinosaurier, Bertelsmann 1991
- OMPHALIUS, R., Planet des Lebens, Motovun Verlagsgesellschaft 1997
- PALMER, D. (Hrsg.), Dinosaurier und prähistorische Tiere, Könemann 2000
- PALMER, D., Der große Atlas der Urgeschichte, Frederking und Thaler 1999
- PINNA, G., Enzyklopädie der Fossilien, Weltbild 1989
- PFLUG, H.D., Die Spur des Lebens: Paläontologie – chemisch betrachtet. Springer 1984
- PROBST, E., Deutschland in der Urzeit, Bertelsmann 1986
- PROBST, E., Rekorde der Urzeit, Omnibus 2002
- RAHMANN, H., Die Entstehung des Lebendigen – vom Urknall zur Zelle, 2. Auflage, Gustav Fischer, Stuttgart, New York
- REITNER, J. et al. (Hrsg.): Geobiology of Stromatolites. International Kalkowsky-Symposium, Göttingen, October 4-11, 2008. Universitätsverlag Göttingen 2008.
- REMY, W. und REMY, R., Die Floren des Erdaltertums, Verlag Glückauf, Essen, 1977 (***)
- RICHTER, A.E., Handbuch des Fossilien Sammlers, Bechtermünz 1999
- ROMER, A.S., Die Entwicklungsgeschichte der Tiere I und II, Editions Rencontre, Lausanne 1970 (partiell berücksichtigt)
- ROSS, C. A. (Hrsg.), Krokodile und Alligatoren: Entwicklung, Biologie und Verbreitung, Orbis 2002
- SCHINDLER, T. und HEIDTKE, U.H. (Hrsg.), Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten, Pollichia 2007
- SCHWEITZER, H.-J., Pflanzen erobern das Land. Kleine Senckenberg-Reihe Nr. 18, Frankfurt am Main 1990

- STEEL, R., Die fossilen Krokodile, Neue Brehm Bücherei 1975
 STEINER, W., Deutschland in der Urzeit, Mosaik-Verlag 1993
 TAKHTAJAN, A., Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen, Gustav Fischer (Stuttgart) 1973
 TAYLOR, T.N. et al.: Palaeobotany, Elsevier 2009
 THENIUS, E., Die Evolution der Säugetiere, UTB Gustav Fischer 1979
 THENIUS, E.: Lebende Fossilien, Dr. Pfeil, München 2000
 TUREK, V. et al.: Fossilien. Weltbild 1990
 UELSBERG, G (Hrsg.): „Roots“ – Wurzeln der Menschheit – Rheinisches Landesmuseum Bonn LVR (Landschaftsverband Rheinland) 2006
 „URANIA“: Die große farbige Enzyklopädie, Urania-Tierreich, Urania Verlag 2000
 „URANIA“: Die große farbige Enzyklopädie, Urania-Pflanzenreich, Urania Verlag 2000
 WEIDERT, W.K., Klassische Fundstellen der Paläontologie, Bände I bis III, Goldschneck-Verlag (ab 1988)
 WELLNHOFER, P., Die große Enzyklopädie der Flugsaurier, Mosaik Verlag 1993
 WICHARD, W. und WEITSCHAT, W., Im Bernsteinwald, Gerstenberg 2004
 ZIEGLER, B., Einführung in die Paläontologie, Teil 1: Allgemeine Paläontologie; Teil 2: Spezielle Paläontologie. E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart 1983
 ZIMMERMANN, W., Die Phylogenie der Pflanzen, Fischer (Stuttgart) 1959

Verzeichnis einiger akut vom Aussterben bedrohter bedeutender Tier- und Pflanzenarten (im Aufbau):

Amphibien:

Zagros-Molch (*Neurergus kaiseri*):

<1000 Exemplare; Nachzuchtprogramm in einem Zoo in Wichita/Kansas (Wikip.)

Vögel:

Madagaskar-Schlangenhabicht (*Eutriorchis astur*)

1930 verschlossen; 1990 wiederentdeckt; geschätzt 250 – 1000 Exemplare; hohes Risiko wegen Habitatzerstörung

Südinsel-Takahe (*Porphyrio hochstetteri*) (flugunfähige Ralle)

1894 für ausgestorben entdeckt; 1948 wiederentdeckt; Schutzprogramm; 1981: 120 Exemplare; 2016: 306 Exemplare (Schutzprogramm) (Wikip).

(Der Nordinsel-Takahe ist um 1900 ausgestorben)

Worcester-Laufhühnchen (*Turnix worcesteri*) (Insel Luzon)
2009 wiederentdeckt; Bestand unklar, da sehr versteckt lebend

Bermuda-Sturmvogel (*Pterodroma cahow*)
Verschollen; 1951 wiederentdeckt; 1963 17 Brutpaare; 2005: 250 Individuen; 2012:
101 Brutpaare

Kalifornischer Kondor (*Gymnogyps californianus*)
1987: 27 Exemplare; 1987-1992 in der Wildnis ausgestorben; ab 1992 Auswilderung;
2018: 438 Exemplare, davon 312 in der Wildnis

Kakapo (*Strigops habroptila*):
1986: 22; 1991: 50; 2019: 200 (erholend) (Neuseeland) (Wikip.)

Reptilien:

La-Gomera-Rieseneidechse (*Gallotia gomerana*)
1999 wiederentdeckt (galten seit > 500en Jahren ausgestorben); damals < 10
Exemplare; 2012: 83 Exemplare; Aufzuchtstation

Tarzan-Chamäleon (*Calumma tarzan*)
2010 entdeckt; kleines Verbreitungsgebiet auf Madagkar; keine Bestandszahlen

Säugetiere:

Gilbert-Kaninchenkänguruh (*Porotous gilbertii*)
1974 für ausgestorben erklärt, 1994 wiederentdeckt; damals 30-40 Exemplare;
Zuchtprogramm in Gefangenschaft; Gesamtbestand 2014: ca. 100 Exemplare
(Wikip.)

Placentalia:

Zwergfaultier (*Bradypus pygmaeus*)
2001 entdeckt; Schätzung 2012: 500 – 1500 (Wikip.), Zählung 2011: 79
Quelle für die Hochrechnung:
<https://academic.oup.com/jmammal/article/96/4/703/840632>

Kubanischer Schlitzrüssler (*Solenodon cubanus*)

Keine Zahlen; Hinweise auf allmähliche Erholung der Population (Wikip.)

Dominikanischer Schlitzrüssler (*Solenodon paradoxus*)

Nomascus hainanus (Hainan-Schopfgibbon, China)

Aktueller Bestand: 28 Individuen in 4 Gruppen (2018er Publikation):

<https://www.intechopen.com/books/endemic-species/two-endemic-primates-species-in-china-hainan-gibbon-and-quizhou-snub-nosed-monkey>

(Wikipedia nennt 22 in 2008 und 25 in 2015).

Tonkin-Goldaffe (*Rhinopithecus avunculus*)

Nov. 2017: 113 – 121 im Khau Ca Forest (Dez. 2013: 108 – 113) (größte Population; es gibt noch kleinere Populationen). Galt bis 1993 als ausgestorben und wurde erst 1993 wiederentdeckt. (Wikip.)

Goldenes Löwenäffchen (*Leonotopithecus rosalia*)

Aktuell wieder > 1000 Tiere in der Wildnis und 500 in menschlicher Obhut (Ziel 2025: 2000 in Wildnis); 1983 waren nur 200 Tiere in Wildnis

Südandenhirsch (*Hippocamelus bisulcus*)

Bestand auf ca. 1300 geschätzt (rückläufig) (Wikip.)

Saolo-Waldrind (*Pseudoryx nghetinhensis*)

„höchstens wenige hundert Tiere“, Schätzungen spekulativ, lebt in unzugänglichen Berggegenden; Überlebenschancen durch Einrichtung eines Schutzgebietes in 2011 erhöht) (Wikip.).

Hirola (*Beatragus hunteri*):

300 – 500 (~2011) (Wikip); eine Population transloziert; keine Zoobestände
500 (2019): <https://experiment.com/u/kf4gZg>

Tagua (*Catagonus wagneri*)

1930 fossil beschrieben; galt als längst ausgestorben (> 10000 J); 1971 entdeckt; letzter Vertreter der Gattung *Catagonus*; ca. 3000 Exemplare in der Wildnis, etablierte Populationen in Zoos in Nordamerika und Europa; nächster Verwandter der fossilen Gattung *Platygonus*

Phocoena sinus (Vaquita, Kalifornischer Schweinswal)

2019: „weniger als 19“ (multiple Quellen); Sichtung von zwei Paaren im August 2019

+ Chinesischer Flussdelphin (*Lipotes vexillifer*):

Wahrscheinlich ausgestorben; 1980 400 Tiere; 1997: 13; 1998: 7; 2002 letztmalig lebendes Tier fotografiert; letzte Sichtung 2004; 2006/2007 erfolglose Suche. 2007 Berichte über Sichtungen von Einheimischer; 2016 Meldung einer möglichen Sichtung; bei den jüngsten Sichtungen kann es sich aber auch um Verwechslungen mit Glattschweinswalen handeln (Wikip.)

Blauwal:

Erholung; vor ca. 40 Jahren ca. 1000 – 3000 Tiere, jetzt wieder 10000 – 20000 (davon ca. 6000 Zwergblauwale) (Wikip.)

Priailurus bengalensis iriomotensis (Iriomote-Katze): nur Iriomote-Insel; 2005-2007: 100 - 109 Tiere; Stagnation oder leichte Abnahme seit 1994

Panthera tigris sumatra (Sumatra-Tiger):

400 Wildtiere (abnehmende Tendenz), ca. 200 in Zoos (Wikipedia). Nach einer anderen Quelle (2017) Schätzung auf 328 bis 908 (16,6 % Rückgang zwischen 2000 und 2012).

Acinonyx jubatus venaticus (Asiatischer Gepard):

< 50 (Dezember 2017), andererseits gibt es auch Formulierungen, die für eine steigende Anzahl sprechen (Sichtung von Müttern mit Jungen) (Wikip.)

Nördliches Breitmaulnashorn:

Nur noch 2 Weibchen (letztes Männchen – Sudan – 2019 gestorben)

Sumatra-Nashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*), letzte behaarte Nashornart:

2019: 40 – 78 Exemplare in 3 Nationalparks (2011 noch 216 – 284 in 10 Gebieten), zzgl. 11 Exemplare in Gefangenschaft (3 in Zoos, 5 im Sumatran Rhino Sanctuary und 3 von der bornesischen Unterart im Borneo Rhino Sanctuary). Seit 2001 5 Geburten in Gefangenschaft (davon 2 seit 2012 im Sumatran Rhino Sanctuary). In Malaysia 2019 erloschen.
(Wikipedia 2019)

Java-Nashorn (*Rhinoceros sondaicus*):

2019: 63 – 67 Exemplare (Java), in Vietnam 2010 ausgestorben, in Myanmar ebenfalls ausgestorben (Wikipedia)
(2014: 58 – 61), seither Hinweise auf leichten Anstieg

Kaspisches Kleinpferd (Hauspferde-Rasse: nur ponygroß, aber Körperbau eines normalen Pferdes). Die Rasse galt seit ca. 700 n.Chr. als ausgestorben; 1965 wiederentdeckt (gesamt: 50 Exemplare. Inzwischen durch Zuchtprogramme gesichert.

Gymnospermen:

Wollemia nobilis:

3 Populationen mit ca. 100 Bäumen (nach genetischen Untersuchungen muss die Untersuchung zuvor auf 2 – 3 Exemplare geschrumpft sein; pflanzt sich zur Zeit nur klonal fort).

Im Oktober 2010 hat er ein aus Südostasien eingeschleppter Wurzelfäuleerreger zwei Wollemien am Naturstandort befallen und könnte die gesamte Population auslöschen (Wikipedia)

NaA 250 Bäume, Bedrohung durch Buschfeuer 2019/2020:

<https://www.forbes.com/sites/davidbressan/2019/12/23/trees-that-have-survived-millions-of-years-feared-lost-in-recent-bushfires/#67327b10481e>

Rekorde im Pflanzenreich:

Längstes Blatt: *Raphia regalis* (Palmen: Arecaceae) bis 25 m lang

Größter Samen: Seychellenpalme *Lodoicea maldivica* (Palmen: Arecaceae): bis 22 kg

Längster Blütenstand: *Corypha* (Palmen: Arecaceae): 7,5 m lang, ca. 10 Mill. Blüten je Blütenstand

Rekorde im Tierreich:

Gelbe Haarqualle (*Cyanea capillata*) (= Löwenmähnenqualle): Tentakel bis 30 m, naA bis 37 m lang